

博士論文

木質基質に依存した秋田スギ天然林の維持・更新機構

太田 敬之

目 次

第一章 序論	1
1-1 研究の背景	1
1-2-1 針葉樹の木質基質（根株上・倒木上）での更新の研究史	3
1-2-2 スギ天然林の更新に関する研究史	5
1-3 研究の目的と構成	8
本研究を構成する論文	9
第二章 調査地の概要	11
2-1 位置	11
2-2 気象条件	13
2-3 基岩・土壌	13
2-4 植生	16
2-5 秋田佐渡スギ林の調査履歴・利用履歴	18
2-6 調査のスケジュール	20
第三章 調査地の林分構造	26
3-1 はじめに	26
3-2 調査方法	26
3-3 結果	28
3-3-1 樹種構成と林分構造	28
3-3-2 各更新基質の面積比率と根株、倒木の状態	31
3-3-3 各樹種の更新基質の選好性	31
3-3-4 各基質における樹種の優占性	33
3-3-5 林床植生	33
3-4 考察	35
第四章 年輪解析による林分の成立過程の推定	37
4-1 はじめに	37
4-2 調査方法	38
4-3 結果	40
4-3-1 円板試料のサイズ	40
4-3-2 初期成長	40
4-3-3 生育環境の推定	44
4-3-4 成長経過の様式と生育環境の変化	47

4-4	考察	5 1
4-4-1	秋田佐渡スギ林の成立時期	5 1
4-4-2	推定される林分の施業履歴	5 2
第五章 調査地の林分構造の動態		5 5
5-1	はじめに	5 5
5-2	調査方法	5 8
5-2-1	台風被害概要	5 8
5-2-2	台風被害調査	5 8
5-2-3	林分動態調査	5 9
5-2-4	種子散布・実生の消長の調査	6 0
5-2-5	幼樹の動態の調査	6 1
5-2-6	立木の動態の調査	6 1
5-2-7	下層植生の動態	6 2
5-3	解析方法	6 3
5-4	9119号台風による被害と更新基質の増加	6 5
5-4-1	9119号台風による被害	6 5
5-4-2	台風による更新基質面積の変化	6 7
5-5	種子散布と実生の動態	7 0
5-5-1	種子散布数の年次変動と季節変動	7 0
5-5-2	実生の出現数および出現率	7 0
5-5-3	実生の生存率	7 2
5-5-4	更新基質による積雪日数と実生の出現日の違い	7 9
5-5-5	スギとブナの比較	7 9
5-6	幼樹の分布における更新基質の影響	8 2
5-6-1	スギ・ブナ幼樹の基質別の分布	8 2
5-6-2	幼樹の有無、サイズに対する根株の特徴の影響	8 4
5-6-3	スギ幼樹の本数に対する根株のサイズとタイプの影響	8 4
5-6-4	定着高と幼樹の成長、消長の関係	8 7
5-6-5	スギ、ブナ幼樹の本数の推移	8 7

5-7	20年間の立木の成長と消長	89
5-7-1	20年間の立木本数、胸高断面積の推移	89
5-7-2	スギ、ブナのサイズ別の肥大成長・死亡率	93
5-7-3	新規加入木の分布状況と成長	96
5-7-4	光環境と下層植生の動態の関連性	98
5-7-5	根株サイズとスギの分布	101
5-7-6	ネズコとスギの根株上での競合	104
5-8	考察	106
5-8-1	林分動態に与える台風による攪乱の影響	106
5-8-2	地表面と根株上のスギ実生の生存率の差異	108
5-8-3	根株間、根株内でのスギの定着・生存条件	109
5-8-4	スギとブナの動態の差異	111
5-8-5	森林管理への応用	113
第六章	総合考察	115
6-1	主要スギ天然林の林分構造の比較	116
6-2	気象要因とスギの更新様式	120
6-3	秋田佐渡スギ林でのスギ・ブナの混交林の維持機構	126
6-3-1	スギ、ブナの生育立地はどの時点で明確に分かれるか	126
6-3-2	なぜ高い根株にスギが生育するのか	126
6-3-3	なぜ地表面にスギ立木が分布しているか	127
6-3-4	ブナの動態	128
6-3-5	結言	129
	謝辞	130
	引用文献	132
	要旨	145

第一章 序論

1-1 研究の背景

天然林は通常、複数の樹種により構成されており、複数の樹種が同じ林分で混交状態を維持するためには、互いに異なる更新ニッチを占めることが重要であると考えられている (Grubb 1977)。天然林においては多くの樹種が混交できるメカニズムはさまざまである。同じ林分内において斜面の上部と下部、尾根と沢というように空間的に分布を違えている事例や、埋土種子と高い耐陰性により暗い林床で条件の改善を待つ前生稚樹などの更新実生の発生の時間的な違いの事例が見られる。また、樹種による更新基質利用特性の違いは、いくつかの樹種が混交状態を維持するために必要な更新ニッチの空間的な違いの一つの事例とされている (Newman 1982)。トドマツとエゾマツ (植村・田中 1932)、モミとツガ (Sugita and Tani 2001) ではいずれも前者が地表面に、後者が倒木上に高い比率で生育することが報告されている。

日本では古来、全国に天然のスギ・ヒノキが分布しており、現在では人工林の象徴であるこれらの樹種は天然林を形成する主要な樹種であった (高原 1998; 高桑ら 2011)。現存するスギ天然林 (Hirayama and Sakimoto 2003; 森林総合研究所四国支所 2004)、ヒノキ天然林 (森澤ら 2010) においては高い比率で広葉樹が混交している。針葉樹天然林として最も広範囲に分布しているスギと混交する広葉樹としてはブナがもっとも多く、スギとブナの混交林は青森県から宮崎県まで日本各地に広く分布している (林 1969)。両種の混交している要因としては佐渡島においては光環境 (Kamitani et al. 1996) によって棲み分けられているが、秋田県桃洞スギ林 (岩崎 1929a; 原 1930; 高橋・日比野 1971; 高橋 1971; 前田ら 1981)、青森県矢倉山林 (松前・植杉 1934) などにおいては、スギが倒木・伐根上に、ブナは地表面に生育すると報告されている。

本研究の調査地である秋田県北秋田市阿仁にある佐渡スギ群落保護林 (以下、秋田佐渡スギ林) は秋田スギ天然林の中でも最も高い標高に分布している (高橋・日比野 1970)。秋田スギ天然林は現在では保護林にしかほぼ残存しておらず、しかもスギ大径木の林冠ではほぼ閉鎖されており、林内にはわずかに広葉樹が混交し、林床にはスギ幼樹がほとんどみられないものが大半である (秋田県森林技術センターほか 2002; 阿部ら 2005; 東北森林管

理局 2001)。それに対し、秋田佐渡スギ林ではスギ大径木の密度が他のスギ天然林に比べて低いものの、ブナとの混交林を形成しており、スギの小径木、幼樹も多く見られる。この林分のもう一つ特徴的なこととして、スギの多くが伐根とみられる根株の上に生育していることがあげられる。天然林におけるこうした樹種の基質による棲み分けの様式を詳述し、混交林の維持機構の一事例を解明することは、生物多様性の保全を考える上でも有意義なことである。そのような混交林の維持機構を明らかにするためにはそれぞれの更新基質に生育する樹種が何か、どのような状態の基質に生育するか、どの時期に利用する更新基質が分かれるか、という疑問を明らかにするためには、当年生実生から林冠木までのサイズごとの動態の調査を長期間にわたり行う必要がある。

一方、立木が倒木、根株上に生育している林分において、どのステージで基質依存性が生じるのか、様々な生育段階で調査を行った事例はほとんど見られない。実生の発生から成木まで個体群の動態を長期的に観察することにより、どのステージで生育立地が異なるのか、生育立地がどのような役割を果たすのか、明らかにできると考えられる。スギ、ブナの混交林の成立過程を検証することにより、天然生の針広混交林の共存要因を解明することが期待できる。

具体的には、スギ、ブナが混交する天然林の立木、幼樹、当年生実生のサイズクラスにおいて、

- 1) 地表面、根株上での生育本数はどれくらいか
- 2) 生存率、死亡要因、成長は生育立地により異なるのか
- 3) 根株のサイズ、光環境や地表面の光環境、被覆状況により、実生の定着や生存、幼樹、立木の生育、成長は異なるのか

ということを明らかにする必要がある。

1-2-1 針葉樹の木質基質（根株上・倒木上）での更新の研究史

針葉樹が木質基質（倒木、根株）上で多く生育することは古くから知られてきた。植村・田中(1932)は旧日本領樺太のほぼ原生状態のエゾマツ・トドマツ林内で多くの立木が腐朽した倒木上に生育することを詳細に報告しており、こうした事例はその後多く報告されてきた。

Tsuga heterophylla は実生定着場所として腐朽した倒木や伐根をもっともよく利用し、林床の6%の面積を占めるに過ぎない倒木上に幼樹が集中することが報告されている (Christy and Mack 1984; Harmon and Franklin 1989)。エゾマツ (佐保・高橋 1974)、トドマツ (Narukawa et al. 2003)、アカエゾマツ (Takahashi 1994)、*Picea sitchensis* (Harmon and Franklin 1989)、*Thuja occidentalis* (Scott and Murphy 1987)、ヒノキ (Yamamoto 1993)、*Picea abies* (Szewczyk and Szwagrzyk 1996; Kuuluvainen and Kalmari 2003)で同様の事例が報告されている。

更新が成功するかどうかは倒木上の光環境 (Weaver et al. 2009) やその上に生えるコケの種類によっても影響される (Parent et al. 2003)。倒木の腐朽度合いについては、腐朽の進んだものほど稚樹の生存率が高いことが報告されている (Narukawa et al. 2003; Szewczyk and Szwagrzyk 1996)。一方で、北海道のエゾマツ・トドマツ林では腐朽度が最も進んだ倒木よりも、中程度の腐朽度のものに生育している立木が多いとされている (Takahashi et al. 2000)。

針葉樹の更新している倒木のサイズについてはアカエゾマツでは大径の倒木ほど稚樹が発生しやすいこと (Takahashi 1994) が知られている。*Tsuga heterophylla* (Christy and Mack 1984) や *Thuja occidentalis* (Scott and Murphy 1987) では倒木の腐朽度合いと稚樹の発生率は関係が見られないこと、*T. heterophylla* (Christy and Mack 1984) では *Pseudotsuga* の倒木上で稚樹の生存率が高いことが報告されている。Marx and Walters (2008) によれば、*Tsuga canadensis* の稚樹はカエデの倒木よりツガの倒木上で高い密度で見られたが、それはツガの倒木のほうが堅くて安定しているためとしている。

当年生実生の生存率は伐根、倒木上で高いことが報告されている (McLaren and Janke 1996; Duchesneau and Morin 1999)。針葉樹が木質基質上で生存率が高い理由としては、発芽の際の病害を避けられること (Cheng and Igarashi 1987)、実生・稚樹の病害を避けられること (高橋 1991)、下層植生との競合 (Kennedy and Quinn 2001)、コケとの競争 (LePage et al. 2000; Harmon and Franklin 1989) で有利なことが指摘されている。

地表面では落葉の存在による実生の生残への影響が指摘されており (Simard et al. 2003; Christie and Armesto 2003; Oleskog and Sahlen 2000; Cornett et al. 1998; Wang and Kemball 2005; McLaren and Janke 1996)、落葉層が厚いと実生の根が鉱質土層まで達しないため実生が定着しにくく (Awada et al. 2004; Boggs et al. 2008)、落葉層の上に落ちた種子の発芽率、実生の生存率が大きく低下する (Parent et al. 2003) ことから、倒木上では落葉が定着しにくいことも針葉樹の発生に有利に働くと考えられる。

根株や倒木上では、シカなどの食害をうけにくい (Long et al. 1998; Krueger and Peterson 2006)、水分条件が適切になる (Cornett et al. 2000)、厚い落葉層で覆われることが少ない (Christie and Armesto 2003) といった理由もあげられている。

倒木に比べると根株 (伐根や折れ株) は更新基質としての認識が低い。その理由の一つは同一林分内で倒木に比べて根株の表面積がかなり小さいことである。しかし、択伐や皆伐で伐採された材が森林から持ち出された後には、伐根は主要な更新基質となりうる。天然林の維持管理を考える上で伐根の役割はもっと着目されるべきであり、例えば幼樹の密度が倒木上より伐根で高いということが、*Picea abies* (Motta et al. 2006)、*Tsuga diversifolia* (Narukawa and Yamamoto 2001) やスギ天然林 (Suzuki and Tsukahara 1987; Hirayama and Sakimoto 2003) で報告されている。

このように倒木や根株のような木質基質は地表面とは異なる環境を針葉樹に提供し、更新に好適な環境を提供していることが明らかにされてきた。しかし、既出のように実生など発生直後では生存率や密度が調査されているが、幼樹や立木のステージで報告されているのは分布に関するものがほとんどであり、木質基質は成長に関して地表面よりも有利なのか、生育途上の生存率は地表面よりも高いのかといった比較はほとんど行われていない。

1-2-2 スギ天然林の更新に関する研究史

スギは日本を代表する針葉樹であり、花粉分析の結果から有史以前（5000年以前）に日本各地の広範囲に分布しており、現在では最も主要な造林樹種である。しかし、スギの天然林は過伐により急激に減少し、現在、主に保護林に残存するのみとなっている。

スギは青森県鮎ヶ沢町から鹿児島県屋久島まで天然分布している（林 1951）。スギは日本の温帯針葉樹天然林を構成する主要な樹種であり、多くの場合、針広混交林を形成しており、混交する樹種として最も多いのはブナである。スギ・ブナの混交林は日本海側を中心に青森県から宮崎県までの両樹種の分布が重なる地域に広く見られる（林 1951）。

秋田県はスギ天然林の分布地として有名であり、大正末には国有林のスギ材の75%が秋田営林局管内から生産されていた。秋田営林局管内では天然スギ伐採後の対応として、択伐林施業が昭和初期に実施された。大正時代に能代営林署管内の柳沢試験地で行われた天然更新試験では労働集約的な林床処理によって実生の発生から幼樹の定着に成功した（秋田営林局林業試験場秋田支場 1948）。しかし、この手法は経営的に不合理とされたため、その後、昭和初期にいわゆる岩崎式択伐法による更新施業が図られたものの、成功には至らなかった（秋田営林局 未発表）。

スギは大量の種子が散布されて発芽し、実生となっても大半が早い時期に枯死するとされており（明永 1927）、わずかに残った実生由来の稚樹が伏条することで幹数が増加する（丸山・紙谷 1986；平 1985；Taira et al. 1997）。しかし、DNA解析によりスギ幼樹の同一クローンの広がりには4m四方程度という事例が報告されており（澤田ら 2006；Hirayama and Sakimoto 2008）、伏条による幹数の増加の効果は限定的である可能性がある。このことから、スギの更新には実生由来の稚樹の定着が必須であり、スギ天然林の保全のためには実生の発生・生存に好適な条件を解明することが必要である。

スギ実生の生残については、京都府芦生（柴田 1932；Tamai et al. 1985；室山・玉井 1986）、新潟県佐渡（竹内 1989；富沢・丸山 1993）、秋田県柳沢（杉原 1931；秋田営林局林業試験場秋田支場 1948；寺崎ら 1952）において、地表面の腐植層を除去することにより出現率が向上すること、照度の高い場所ほど生存率が高いことが報告されている。また、平地にスギ天然林が分布する場所では過去に焼き畑、放牧などが行われた場所が多く（早川・小熊 1913）、林床に枯葉などの腐植層があると稚樹の出現が困難であり、林冠疎開と鉦質土層の露出が必要とされること（戸澤 1914）と整合している。地表面でのスギの実生更新に対して、下層植生の刈り払いの必要性が強調されている報告も多い（例えば、明永 1927；

和田 1930 ; 林業試験場秋田支場造林研究室 1953)。

スギ天然林の更新機構については従来、その繁殖様式に研究の重点が置かれ、秋田県岩川(畠山 1956; 武田・畠山 1981)、岩手県御明神(杉田 1996)、京都府芦生(荻野ら 1978)、新潟県佐渡島(丸山・紙谷 1986)、広島県吉和村(佐藤ら 1965)、島根県匹見(沖村ら 1961)といった日本海側や富山県立山(平 1985)のような高地のスギ天然林では伏条による更新が地表面で行われるのが主体であるとされている。これに対し、高知県魚梁瀬(藤村 1971)のスギ天然林ではほとんどすべてが実生更新であり、鹿児島県屋久島でもギャップを中心とした実生更新が行われている(岡田・大沢 1984; 武生ら 1994)と報告されている。また実生更新が中心だが、伏条更新も行っている事例としては宮崎県鬼ノ目山(中尾ら 1986)での報告があげられる。

一方、スギの定着する木質基質について報告された例は、腐朽した倒木上や伐根上にスギの林冠木が生立していることが屋久島(岡田・大沢 1984; Suzuki and Tsukahara 1987)や魚梁瀬(藤村 1971)であげられる他、佐渡島(富沢・丸山 1993)や宮城県の牧の崎(石崎 1966)などで倒木上での実生や稚樹レベルの個体での報告がされている。スギの当年生実生の生存率は、京都府芦生で地表面の落葉層に比べて鉱質土層や倒木上で高いこと(Hirayama and Sakimoto 2005)が報告されている。しかし、種子散布数なども含めて更新の初期過程が十分に調べられた事例は存在しない。そのため、なぜスギが木質基質上で高い密度で生育する林分が存在するのか、事例としての報告はあるが、その理由についてはいまだに解明されていない。

秋田県北秋田市阿仁の秋田佐渡スギ林(写真 1-1、写真 1-2)については、大径木が倒木上に生育していること(高橋 1971)や実生から幼樹(樹高 6 m まで)も根株、倒木上に多く生育していること(前田ら 1981)が報告されている。岩崎(1939)は、能代川流域での数ヶ所の秋田スギ天然林で倒木上や根株上での更新例を観察しており、最もそれが顕著に見られるのが佐渡スギ学術参考林のすぐ近くにある桃洞スギ林であると報告している。しかし、これらの報告では基質による稚樹や立木の密度の違いや、根株や倒木のサイズとスギの定着状況との関係についてそれぞれ詳細は明らかにされていない。

天然スギの有名な産地である秋田県ではスギの天然更新を行うため、多くの天然更新試験が行われてきた。大正末期から昭和初期にかけて秋田県内では合計 28ヶ所のスギ天然更新試験地が秋田営林局および管内の営林署によって作られた(「昭和八年六月秋田営林局管内試験概要」秋田営林局、内部資料)が、多くの人員を用いた柳沢試験地(秋田営林局林

業試験場秋田支場 1948)を除いて、更新は失敗に終わっている(林業試験場秋田支場造林研究室 1953)。

今まで、スギ天然林で後継稚樹を定着させる手法は解明されておらず、スギ天然林で効果的に更新させるに至っている事例はほとんど見られない。スギ天然林の減少が一大分布地である秋田県でも顕著なことから、スギの種子散布から大径木に至るまでの更新様式、生育様式の解析が天然更新技術の確立には必要とされている。

1-3 研究の目的と構成

本研究では秋田佐渡スギ林においてスギの更新特性を明らかにするために、前述のとおりスギが根株・倒木上に、ブナの大半は地表面に生育することが報告されていることから（高橋・日比野 1971；高橋 1971；前田ら 1981）、異なる更新基質を主に利用している主要樹種としてブナとの比較を行うこととした。

スギ、ブナの両樹種の種子、実生、幼樹、立木の各ステージで密度、生存率を測定し、幼樹、立木のステージでは生存率、進階木の本数、肥大成長を測定した。いずれのステージでも地表面と根株上での比較を行った。これはスギ幼樹が根株上に多くても成木ではほとんど見られない矢倉山スギ林の事例や（松前・植杉 1934）、密度では根株上のほうが高くても試験地全体では地表面のほうが多い事例があるためである（Nakagawa et al, 2001）。このようにすべてのステージでスギとブナ、根株と地表面の比較を行うことにより、どの時点からスギが根株への集中が見られ、そこはその後の成長や生存でも有利な場所なのか判定することが可能となる。また、すべての根株のサイズ、腐朽状態、成因などを調査して、スギが生育している根株の特性を検討した。それらの結果を他のスギ天然林での事例と比較することにより、スギが根株上で生育できる条件の抽出を試みた。

第二章では、研究を行った秋田佐渡スギ林の概要について記載する。気象条件、地形、土壌、植生について主に既往の報告事例からまとめを行う。

第三章では、1992年に行った毎木調査の結果から、1991年の台風来襲前の林分構造を復元し、スギ、ブナのサイズ構成、生育立地の違いについて検討する。

第四章では、秋田佐渡スギ林の成立した履歴を林内で採取した風倒木の円板による年輪解析から推察する。

第五章では、種子散布から実生の出現・消長、幼樹、立木の成長・生残などの林分動態について記載し、スギとブナの生存戦略について考察を行う。

第六章では、秋田佐渡スギ林が日本のスギ天然林の中でどのように位置づけられるかを知るため、他のスギ天然林との比較を行う。スギの生育する基質、更新様式の違い、競合する主な樹種からスギ天然林の形成されるプロセスを検証し、秋田佐渡スギ林ではなぜ現在のような林分が形成されたのか、気象要因、人為的な要因を考慮して考察を行う。

本研究を構成する公表論文

本研究の各章はすでに印刷公開された以下の論文を主たる内容として構成されている。

第三章

太田敬之・杉田久志・金指達郎・関剛・中村松三 (2002) 秋田県佐渡スギ保護林におけるスギとブナの更新基質利用特性の違い. 日林誌 84: 33-36

第四章

太田敬之・正木隆・杉田久志・金指達郎 (2007) 年輪解析による秋田佐渡スギ天然林の成立過程の推定. 日林誌 89: 383-389

第五章

5-4

太田敬之 (1999) 秋田佐渡スギ天然生林の林分構造と台風被害. 森林総研東北支所たより 454: 1-4

5-5

太田敬之・杉田久志・金指達郎・正木隆 (2015) スギ天然生林におけるスギ実生の分布と生存 -出現基質間の比較-. 日林誌 97: 10-18

5-6

Ota T, Masaki T, Sugita H, Kanazashi T, Abe H (2012) Properties of stumps that promote the growth and survival of Japanese cedar saplings in a natural old-growth forest. Can J For Res 42: 1976-1982

5-7

書き下ろし



写真1-1 秋田佐渡スギ林の入り口 (2011年撮影)



写真1-2 秋田佐渡スギ林のスギ:遠景(左)と根株上に生育する様子(右)

第二章 調査地の概要

2-1 位置

本研究の調査地である秋田佐渡スギ林は北緯 39°55'、東経 140°38'に位置し、秋田県中央部の森吉山南東に位置するブナ森(標高 1060 m)南側の標高 900～ 950 mの台地に 91 ha にわたって広がっている(図 2-1)。まとまった規模で高標高地に隔離分布している貴重な秋田スギ天然林として、北に約 3 km 離れた桃洞スギ林とともに 1972 年には秋田県の、1975 年には国の天然記念物に指定されている。また、1999 年に林野庁によって 1191 ha にわたって指定された奥羽山脈北西部森林生物遺伝資源保存林の一部でもある。

この林分の番地は秋田県北秋田市阿仁戸島内外 4 字早瀬沢外 7 国有林であり、国有林の林班では東北森林管理局米代東部森林管理署上小阿仁支署 2025 林班ろ小班内にある。この小班内の 2.09 ha (110m×190m)が 1998 年に「秋田佐渡スギ林」という名称で森林総合研究所の固定試験地として登録され、2025 林班ろ 1 小班と区分されている(図 2-2)。固定試験地は調査プロット(70m×150m)に 20m のバッファゾーンをつけたものである。

国道 341 号線と国道 105 号線を結ぶ、通称ブナ森林道の旧阿仁町と旧田沢湖町(現、北秋田市阿仁と仙北市田沢湖玉川)の境界付近から桃洞支線を入り、約 2 km 進むと調査地の入り口である。最も近い集落は北秋田市阿仁打当で調査地からの直線距離は約 8 km、標高差は 650 m ある。

秋田佐渡スギ林内には打当沢とよばれる小河川が流れており、下流にある打当川の源流となっている。打当沢の河床は岩盤状になっており、小石によって生じた大小の凹穴が無数に見られる。秋田佐渡スギ林試験地から打当沢の上流側に「佐渡の谷地」とよばれる湿原があり(写真 2-1)、それが「佐渡スギ」の名称の由来となっている。

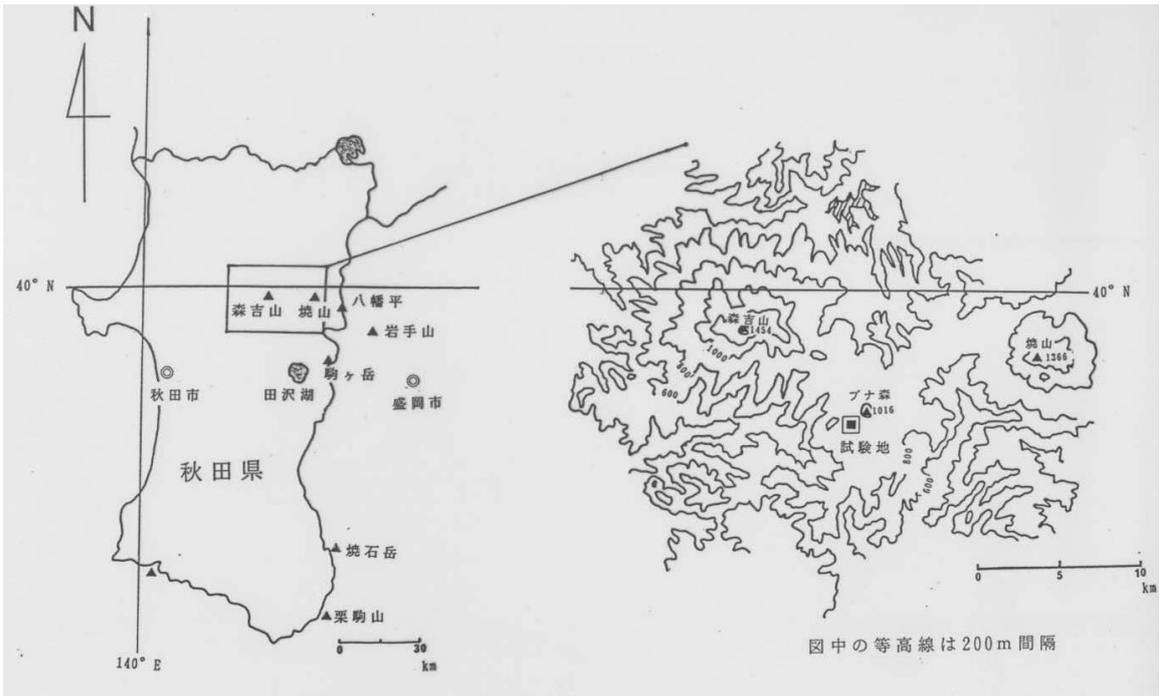


図 2-1 秋田佐渡スギ林の位置

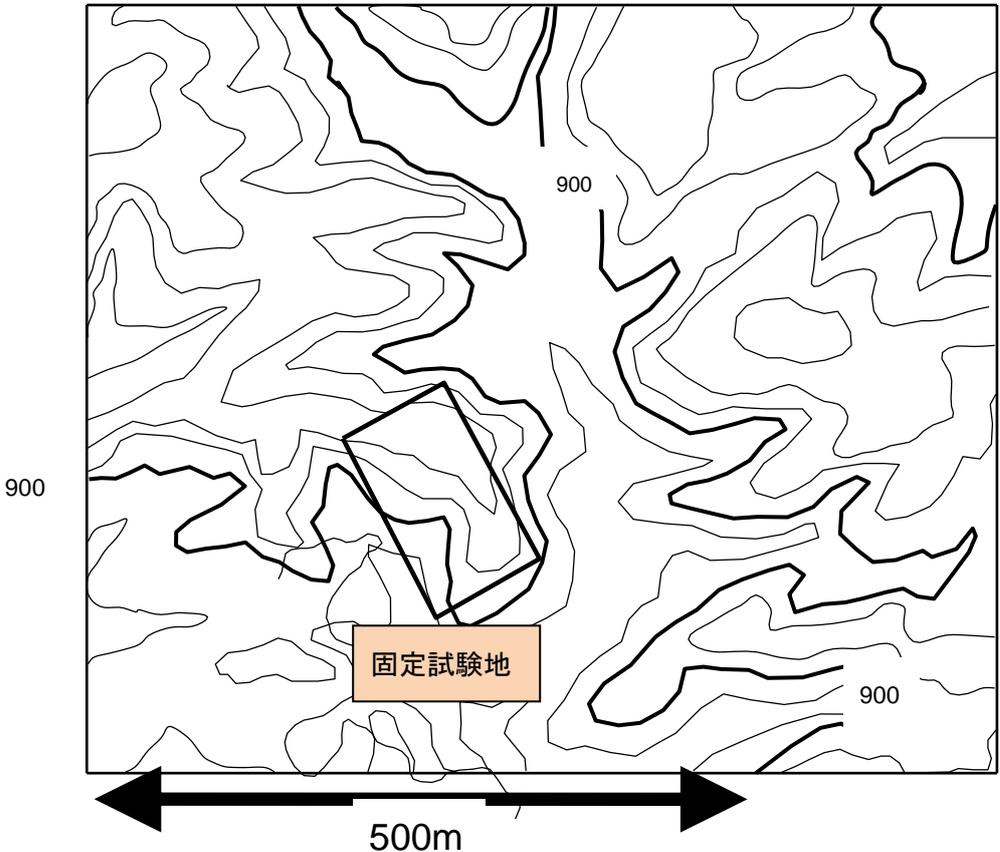


図 2-2 固定試験地の位置

2-2 気象条件

本調査地は植物地理学的には冷温帯、気候区としては日本海側気候に属する。調査地から最も近い阿仁合の気象観測点（北緯：39°59.6′ 東経：140°24.2′ 標高：120 m）の1時間ごとの観測値 30 年分（1972～2001 年）のデータに 100 m につき -0.6°C の気温逡減率を当てはめて調査プロットの気温を算出したところ、年平均気温は 4.7°C 、最暖月、最寒月の平均気温は 18.1°C （8 月）、 -7.2°C （1 月）、暖かさの指数は 46.6、寒さの指数は -49.7 と推定された。これは冷温帯落葉広葉樹林と亜高山帯針葉樹林の境界（暖かさの指数 45）付近の値に相当する。スギの天然分布域は暖かさの指数 65 以上の場合が多く（小島 1975）、50 程度が分布の限界とされている（青山 1995）ことから、本調査地はスギの天然分布域の限界に近い寒冷な環境にあることになる。

阿仁合の年平均降水量は 2018 mm、調査地の最深積雪深は筆者らが数年間測定した中で 360 cm が最大値であった。積雪期間は 11 月中下旬から 5 月末であった。各月の平均気温、平均降水量を図 2-3、図 2-4 に示す。

2-3 基岩・土壌

秋田佐渡スギ林は玉川熔結凝灰岩が基岩となっている（玉生・須藤 1978）。この基岩は田沢湖が作られた約 100 万年前に田沢湖ができた噴火の火砕流が起源になっており、椋内層と呼ばれる層を形成している。近くの溪流は河床がほぼ岩盤になっており、ところどころ小石が長期間川底で水流により回転し、岩盤に穴をあけてできたポットホールが見られる（写真 2-2）。

土壌型は林業試験場土じょう部（1976）の分類で鉄型湿性ポドソル化土壌（Pw(i)II）に分類される（林野庁・秋田営林局 1967）。1965 年、1996 年に土壌断面を作製し、調査した結果では、ともに L 層は厚さ 1 cm（スギ、広葉樹の葉）、F 層（厚さ 0.5 cm）、H 層 5 cm などと記載されている（林野庁・秋田営林局 1967；相澤ら 1998）。基岩までの深さは 65 cm で、この深さまで根系の侵入が確認されている。一方、林内の根返り木の調査においてはスギの根系は深さ 80 cm～150 cm に達し、かなり深いところまで根系が分布している個体もみられた（太田、未発表）。

林内の土壌は過湿気味であり、林床の一部にはミズバショウがみられる（写真 2-3）。

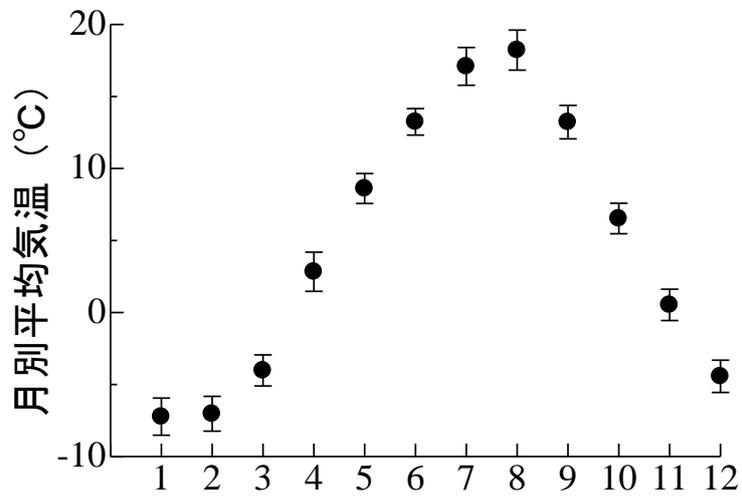


図2-3 佐渡スギ天然林の月別平均気温

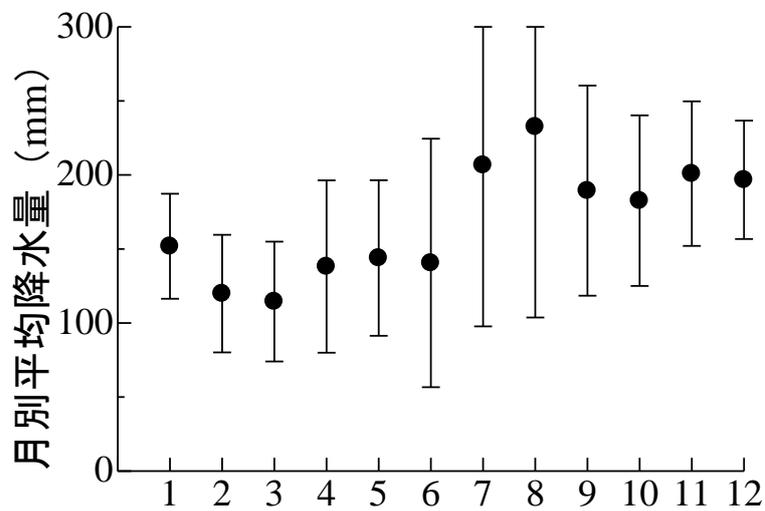


図2-4 佐渡スギ天然林の月別平均降水量

図 2-3、2-4 とも●は平均値、縦棒は標準偏差を表す



写真 2-1 佐渡の谷地



写真 2-2 河床のポットホール

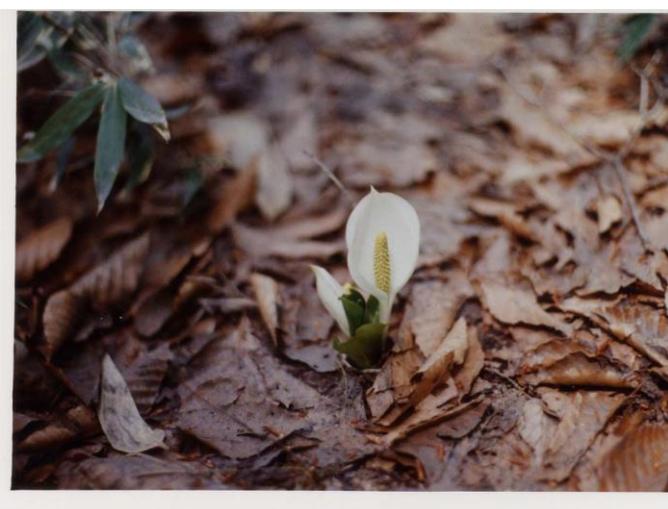


写真 2-3 林床のミズバショウ

2-4 植生

調査林分の近辺の林相を詳細に調査した最初の例は、明治 43 年秋田大林區阿仁合小林區大又事業区簡易施業案説明書である。この書によると当時、事業区内の林分の大半はブナを中心とした広葉樹林（雑木林と記載）であった。面積比では 95%が雑木林（大部分はブナと記載）、2.2%がスギの植林地であり、天然スギと広葉樹の混交林は 1.2%、天然スギとヒバの混交林が 1.7%を占めていた。天然スギは混交林内にあり、純林はみられなかった。スギはこの事業区内では明治 26 年から植林が開始された。この時点での事業区内の樹種別では広葉樹が材積比で 97.6%を占めていた。針葉樹ではスギは材積比の 2.0%、キタゴヨウ（資料中ではヒメコマツ）は 0.2%、ヒバが 0.13%、ネズコが 0.04%となっていた。スギは人工林の材積を含むが、材積の大半はスギ天然林に由来するものと推察される。

1980 年の「佐渡スギ林」の調査では、高木層にはスギ、ネズコ、キタゴヨウ、亜高木層にはスギ、ブナ、ミズナラ（写真 2-4）、低木層にはチシマザサ、オオカメノキ、ツツジ類（写真 2-5）が優占し、林床型区分はササーツツジ型に分類されている（前田ら 1981）。この時点で以前はかなりの材積がみられたヒバは林内にほとんど残されていないことがわかる。低木層に混交する広葉樹としてナナカマド、ヤマモミジ、ヤマウルシ（林野庁・秋田営林局 1967）、ミネカエデ、ハウチワカエデ、マルバマンサク、ヤマウルシがあげられている（阿仁営林署 1971）。



写真 2-4 林内の林冠木（スギ、ブナなど）



写真 2-5 林内の下層木（ササ、クロモジ、オオカメノキなど）。伐根はスギの台風被害木

2-5 秋田佐渡スギ林の調査履歴・利用履歴

秋田佐渡スギ林の試験地内では、花粉分析により過去の植生の復元が試みられている（池田ら 2014; 池田ら 2015）。それによると、今から 4000 年以上前では観察される花粉はブナが大半を占めており、スギの花粉はほとんど見られなかった。約 2000 年前からスギの花粉が観察され始め、500 年前からその量は増加しており、この頃からスギの分布が拡大したと考えられる（池田ら 2014 ; 池田ら 2015）。秋田県内ではスギ花粉が 500 年ほど前に一時減少する事例が見られ、これは人為の影響ではないかと推察されているが（池田ら 2014）、秋田佐渡スギ林での花粉の状況はこれとは合致しない。これについては広葉樹伐採の影響なども検討すべきとされている（池田ら 2015）。

この林分は人里から遠いため、詳細な施業履歴は不明であるが、以下のような記載がある。17～18 世紀にこの地域には日本で一番大きな阿仁銅山があり、この近辺では多くの木が伐採された（芳賀 2011）。阿仁銅山では銅の精錬に多くの薪炭を必要とし、1725 年くらいには近隣の山々の広葉樹は伐採し尽くされた（岩崎 1939）。阿仁銅山は 1670 年に開発され、1708 年に銅の産出量のピークを迎え、銅山としての活動は昭和まで続いている（岩崎 1939 ; 阿仁町史編纂委員会 1992）。スギは坑木として利用され、広葉樹は燃料に利用された（岩崎 1939）。また、この地域は昔から馬の林内放牧に使用されており、林床にはササがなく、広葉樹の幼樹が密生していたとされている。択伐後に発生したスギ実生の後生樹は日当たりのいい南面に多く、北面の 20 倍以上の密度を示した。実生はスギの枝条が厚い場所には発生せず、一部は倒木上に発生していた（原 1930）。それでも森林資源の保護のためにスギの伐採は「労り」と称して控えられ（土谷 2007）、また掛山（藩直轄の保護林）に指定されたために近隣の村ではスギはもちろん、広葉樹の伐採まで禁じられ、ウツギやササのみ燃料用に刈り取りを許可されていた。また、掛山以外では広葉樹がほとんど伐り尽くされたと考えられる（岩崎 1929b）。

大正時代にはこの近辺は馬の林内放牧試験地として利用されており、阿仁は秋田県でも有名な馬産地となっていた。調査地付近にも馬が往来しており、馬の好む植物としてササの他、ブナもあげられている反面、好まない植物のリストにはスギが入っている（秋田営林局 1935）。

昭和初期には秋田スギ天然林に関する調査が多数行われ、高地に分布するスギ天然林として佐渡・桃洞スギ林でも調査が行われた。この地域ではスギ小径木はスギ伐根やスギ立

木の根元に発生しているものが多く、それ以外にもスギの倒木や広葉樹の根株などに見られた。雪圧が大きいこともあり、スギは実生が定着してもすぐに上長成長ができず、匍匐型をとりながら数十年（50～100年）かかって直立することが示唆された。桃洞のスギ林では日光のあたるところでは稚樹が多い。これらは伏条で発生から数十年を経ているものも多く、根株や倒木などに支えられて直立し、スギの古株など、広葉樹やササの発生しにくいところで生存する（岩崎 1929a）。ブナに関しては大半が地表面に生育しており、胸高直径は 60 cm 程度が最大であるとされている（岩崎 1929a）。

昭和 47 年には桃洞・佐渡スギ林は国の天然記念物に指定され、それに前後してこの近辺で多くの調査が行われた。この林分では多くのスギが根株上・倒木上に生育しており、一方ブナの大半は地表面に生育することが報告されている（高橋・日比野 1971；高橋 1971；前田ら 1981）。この林分には陽樹であるキタゴヨウが生育していることや、スギなどの上層木には根元曲がりが見られないことから、過去にこの林分では風害などの大規模な攪乱があり、林冠の疎開があったことが推察されている（高橋・日比野 1971）。

2-6 調査のスケジュール

1991年

9月26日に台風19号が来襲し、秋田佐渡スギ林に大きな被害が発生した(写真2-6)。倒木によって大きなギャップが形成された。

1992年

秋田営林局阿仁営林署(当時)2025林班ろ小班内を踏査し、平坦で被害の大きかった地域、被害の少ない地域を含むように1.05ha(150m × 70m)のプロットを設定した(図2-5)。毎木調査(胸高直径5cm以上を対象)を行い、ナンバーテープをつけて個体の識別をした(写真2-7)。

プロット内の台風被害木の樹種、胸高直径、樹高、枝下高、力枝の長さを測定、根返り木については根系の深さ、根張りの広さを測定した。

プロット内の根株(地際直径20cm以上)のそばに番号を書いた杭を打ち込んで識別を行い、上に生育している植生を調査した。

プロット内の地表面に32ヶ所の2m×2mのコドラートを設定し、樹高30cm以上の稚樹の本数を数えた。なお、試験地内のスギ、ネズコの根返り木の大半は伐採され、ヘリ集材によって林外に持ち出された。

1993年

種子散布、当年生実生の消長の調査を開始した。地表面のコドラート32ヶ所と根株14個に実生調査区を設定した。しかし、この年には当年生実生の発生は見られなかった。地表面のコドラートの脇にはシードトラップ(直径80cm、開口部面積0.5m²)を設置した(写真2-8)。内容物を定期的に回収し、種子の数、落葉の重量を測定した。以後、実生調査、種子散布量の調査は2002年まで行った。

プロット内の立木位置図、地形図の作成を行った。

1994年

前年は実生の発生が見られなかったが、この年に初めて当年生実生の出現を確認した。スギ、ネズコ、ブナ、ミズナラの当年生実生の横に旗(針金にナンバーテープをつけたも

の)を立てて個体識別をした(写真 2-8)。

樹高 10 m 以上の立木の樹冠投影図を作成した。プロット内の倒木のサイズを測定し、その上の植生を調査した。

1995 年

プロット内 3 ヶ所で光量子量・気温の測定を毎年行った。

1996 年

スギ、ネズコの当年生実生の大発生を確認した。この年以降、根株上に発生した実生には出現高、出現部位(断面、側面、根張り)、地表面に発生した実生では基質(落葉上など)の記載を行った。

1997 年

1992 年以來、2 回目の毎木調査を行った。以後、5 年に 1 回、2012 年まで計 5 回の毎木調査を行った。

1998 年

秋田営林局に「秋田佐渡スギ林試験地」として試験地登録申請を行った。試験地の面積は 2.09 ha (150m×70m のプロットにバッファーを 20m 追加し、190m×110m) とした。

1999 年

地表面に生育するスギ幼樹(幹長 130 cm 以上)の個体識別および位置の測定を行った。この年を最後に当年生実生の新規出現個体の追跡を終了した。

2000 年

秋田佐渡スギ林の成立過程を調査するため、調査プロットに近接した枠外にある伐根から年輪解析用の円板を 35 本分採取した(写真 2-9)。

コドラートの埋雪日時、融雪の日時を調べるため、地表面と根株の実生調査コドラートに据え付け型の表面温度計を秋に設置、翌春まで地表面および根株上(複数の根株で上部断面と根元の 2 ヶ所設置)で温度測定を行った(写真 2-10)。

2001 年

スギ伐根の円板を追加で採取した。この年で実生の消長の調査を終了した。

2002 年

3 回目の毎木調査を行った。

2003 年

根株上のすべてのスギ幼樹（幹長 130 cm 以上）にナンバーテープをつけ、胸高直径、幹長、根元の高さを測定した。

2007 年

4 回目の毎木調査を行った。

2010 年

根株上の広葉樹幼樹（幹長 130 cm 以上）にナンバーテープで個体識別をし、胸高直径、幹長、根元の高さの測定を行った。

2012 年

5 回目の毎木調査を行った。



写真 2-6 1991 年 19 号台風による被害木（伐根は根返り木を伐採したもの）



写真 2-7 プロット内の立木はナンバーテープで個体識別。
ナンバーテープは毎木調査ごとに新しいものを付けた



写真 2-8 種子散布量を調査するためのシードトラップ (左)
 実生にナンバーテープを付けた針金でマーキングし、消長を調査した (右)

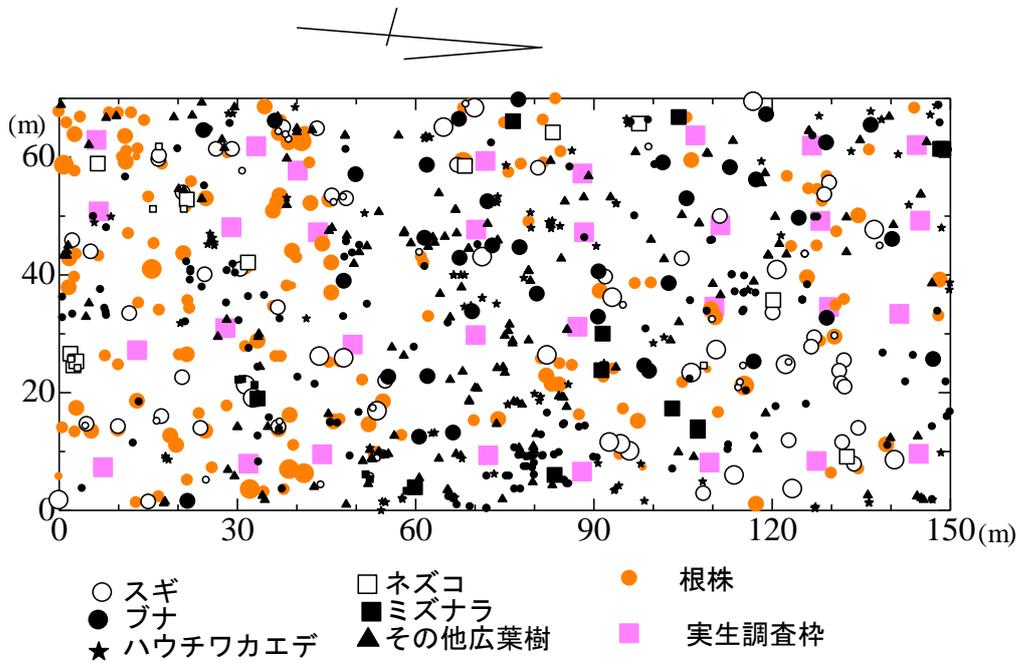


図 2-5 プロット内の立木位置(1992 年時)と実生調査枠の位置図



写真 2-9 台風被害木の伐根（1992 年伐採）から年輪解析用の円板を採取



写真 2-10 根株上に設置された温度計。高さの異なる 2 箇所の融雪時期の違いから融雪の速度を推定する

第三章 調査地の林分構造

3-1 はじめに

スギ・ブナ混交林の動態に関しては、ギャップ内や閉鎖林冠下といった林冠の状態によって両樹種の稚樹の出現状況が影響を受けること（Yamamoto and Nishimura 1995；Kamitani et al. 1996）とともに、実生・稚樹の定着の状況が更新基質によって異なることが知られている。例えば、倒木上や地表攪乱によって鉍質土層が露出した場所ではスギ実生の定着が容易であるのに対し、腐植に覆われた地表上では困難である傾向が報告されている（丸山・紙谷 1986；Kamitani 1998）。

秋田県米代川流域の桃洞・佐渡地域のスギ・ブナ混交林では、スギの更新が木質の基質に依存する傾向がきわめて顕著であり、稚幼樹のほとんど、大径木についてもその多くが倒木や根株上に見られることが報告されている（岩崎 1939；高橋・日比野 1971；高橋 1971；前田ら 1981）。このような森林では、各樹種の更新場所としての基質の利用特性がスギ・ブナ混交林の動態メカニズムの中で重要な役割を果たしていると推察されるが、両樹種の基質に対する選好性や優占性の違いに関する定量的な解析は行われていない。本章では、秋田佐渡スギ林においてスギとブナの更新基質の利用特性の違いを検証し、それが混交林維持に果たす役割について考察した。

3-2 調査方法

プロット（150m×70m）の林床を地表面、根株、倒木の3つの更新基質に区分した。根株は折れ株および伐根で地際直径 20cm 以上のもの、倒木は地表面に倒伏した幹や枝のうち、元口直径 20 cm 以上のものとした。元口直径 20cm 未満の枝については、リターとした。根株と倒木については投影面積を測定した。根株の場合は、根張りの地際の外縁をつないだ周囲長を π で割った値を直径とする円の面積を投影面積とした。樹幹基部に空洞をもつ大径木（写真 3-1）が見られるが、それらは空洞が上に尖った円錐状であることから、根株上に定着したものと判断し、空洞の内径を根株直径として投影面積を算出した。根株の高さは根株の最も高い点から最も近い地表面までの垂直高とした。根株はその形状から3タイプに分類した。一つは過去の伐採によって生じたと考えられる「伐根」、幹折れによって生じ人為の影響が少ないと考えられる「折れ株」、根株の上に大径木が生えていて上面が観察できないため、「伐根」か「折れ株」かの特定が困難な「覆われた株」と定義した。

倒木の投影面積は、末口直径、元口直径、倒木の長さから台形近似で求めた。あわせて、根株や倒木の腐朽の程度を Christy and Mack (1984) の区分によって、腐朽の全く見られない腐朽度 I から樹皮がはがれ落ち、原型をほぼとどめないまでに腐朽が進んだ腐朽度 V までの 5 段階に分類した。

本章では幹長 30~130 cm のものを「稚樹」、幹長 130 cm 以上で胸高直径 5 cm 未満のものを「幼樹」、胸高直径 5 cm 以上のものを「立木」とよぶ。立木のうち、胸高直径 30cm 以上のものを「成木」、30cm 未満のものを「小径木」とする。

立木については胸高直径を測定し、生育している基質を判定した。株立ちして胸高以下の高さで幹が分かれているものは、それぞれの幹の胸高直径を測定した。幼樹、稚樹は根株、倒木上に生育しているものはすべて、地表面に生育しているものは 20 m 間隔の格子状に 32 個設定した 2 m × 2 m のサブプロット内のものを調査対象とし、幹長を測定した。ただし地表面のスギ幼樹は本数が少なかったため、プロット内全数調査を行った。サブプロットではスギ、ブナ以外の高木性樹種の幼樹の本数、樹高、ササの密度、被度の測定を行い、樹冠下、ギャップ下での比較を行った。

スギ、ブナの更新基質に対する分布の偏りの有意性を判定するため、更新基質の投影面積に比例して配分されると仮定した幹数の期待値と実測値との差をモンテカルロシミュレーション（宮武・中山、1960）により、10000 回の試行をして検定した。



写真 3-1 秋田佐渡スギ林内のスギの根上がり木

3-3 結果

3-3-1 樹種構成と林分構造

プロット内には 12 樹種、381 本 ha^{-1} の立木が存在し、立木の相対頻度はスギが 28%、ブナが 32%であった。胸高断面積合計は $71 \text{ m}^2 \text{ ha}^{-1}$ でスギがその約 70%を占めた。ブナは小径木の比率が高かったため、その割合は 15%であった(表 3-1)。胸高直径の頻度分布(図 3-1)では、スギは 60~80 cm および 5~20 cm をモードとする二山分布を示し、60 cm 以上の大径木の割合が 2/3 を越え、胸高直径 5~30 cm の小径木は 18%であった。一方、ブナは 5-10cm の階級の本数が最も多く、胸高直径 60 cm を越えた比率は 4%であった。

プロット内の立木の樹高分布を図 3-2 に示す。プロット内で最も高い立木はスギの 33.7m であった。樹高 30m を越えたのは 22 本 (21.0 本 ha^{-1}) 見られたが、そのうち 21 本はスギ、1 本がネズコであり、広葉樹はこの樹高に達したものはなかった。樹高 25m を越えた立木 86.7 本 ha^{-1} のうち、針葉樹が占めた比率は 85.7%であり、このプロットの上層は針葉樹が優占していた。一方、樹高 10m 未満の階層でスギの占める比率は 11%であり、ブナでは 27%、ハウチワカエデでは 28%を占めていた。ネズコは樹高 10m 未満の立木は見られず、ハウチワカエデでは反対に樹高 10m 以上の個体は観察されなかった。

稚樹の密度はスギが 1030 本 ha^{-1} 、ブナが 2430 本 ha^{-1} 、幼樹はそれぞれ 223 本 ha^{-1} 、 890 本 ha^{-1} であった。

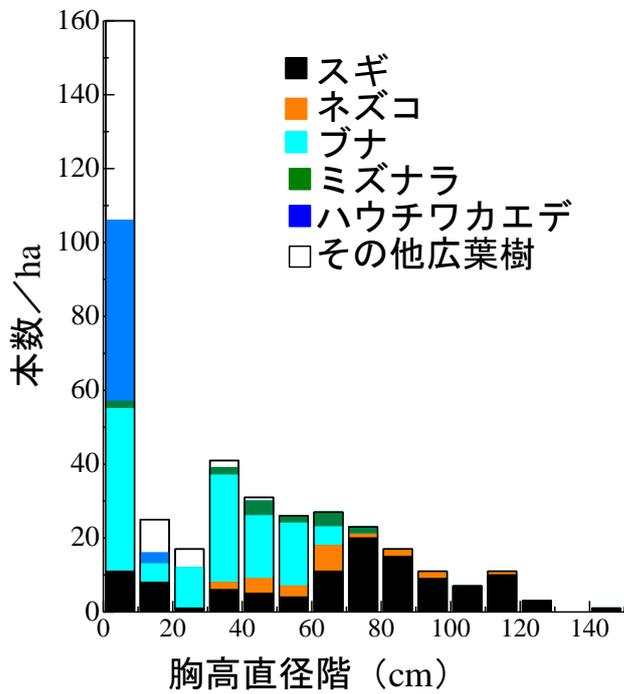


図3-1 調査区内の胸高直径分布（台風被害前）

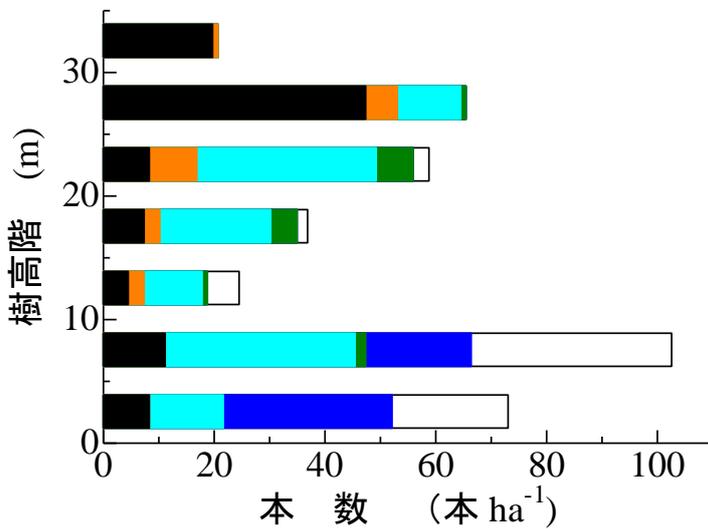


図 3-2 調査区内の立木の樹高分布（台風被害前）

注：グラフの凡例は図 3-1 と共通

表 3-1 1991 年（台風来襲前）の樹種ごとの本数密度

樹種	生育立地		合計 (本 ha ⁻¹)	本数比 (%)	胸高断面積比 (%)
	地表面	根株上			
スギ	59.0	46.7	105.7	27.8	69.7
ブナ	121.0	1.0	121.9	32.0	15.1
ネズコ	4.8	16.2	21.0	5.5	9.3
ミズナラ	11.4	3.8	15.2	4.0	4.5
ホオノキ	11.4	4.8	16.2	4.3	0.8
ハウチワカエデ	49.5	0.0	49.5	13.0	0.3
コシアブラ	17.1	1.9	19.0	5.0	0.2
ナナカマド	9.5	2.9	12.4	3.3	0.1
タムシバ	6.7	0.0	6.7	1.8	0.0
マルバマンサク	6.7	0.0	6.7	1.8	0.0
ウワミズザクラ	5.7	0.0	5.7	1.5	0.0
アズキナシ	1.0	0.0	1.0	0.3	0.0
合計	303.8	77.1	381.0		

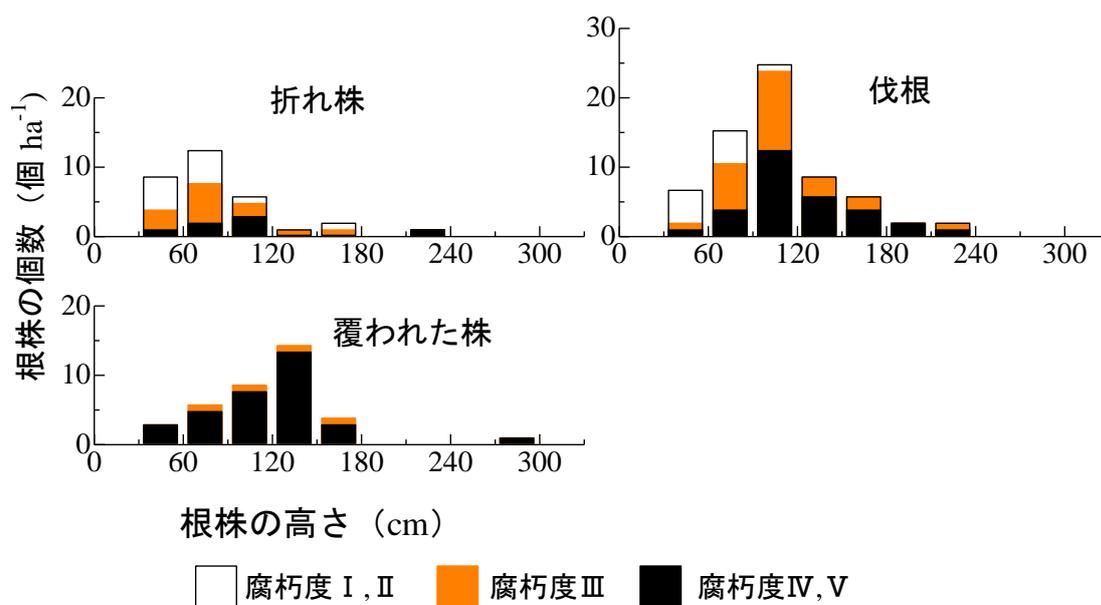


図 3-3 林内の根株の高さとタイプの分布

3-3-2 各更新基質の面積比率と根株、倒木の状態

各更新基質の面積比率は、地表面が 96.0%、根株が 2.7%、倒木が 1.3%であった。プロット内には 134.2 個 ha⁻¹の根株があり、根株直径は最大で 3.5 m、最小は 0.3 m、平均直径 (± 標準偏差) は 1.4 ± 0.7 m であった。高木性樹種の稚樹、幼樹、立木が成立している根株の比率はそれぞれ 73%、52%、30%であり、全く見られないものは 12%であった。根株は折れ株が 30.5 個 ha⁻¹、伐根が 65.7 個 ha⁻¹、覆われた株が 38.1 個 ha⁻¹であった (図 3-3)。覆われた株はそのほとんどが腐朽度Ⅳ、Ⅴであるのに対し、折れ株は腐朽度Ⅰ、Ⅱの比率が比較的高かった。平均高は折れ株が最も低く、覆われた株が最も高かった (図 3-3)。それぞれの平均サイズは折れ株、伐根、覆われた株で高さは 87.3 ± 38.9 cm、109.8 ± 39.9 cm、122.1 ± 41.3 cm、根元直径が 92.2 ± 38.4 cm、154.0 ± 65.2 cm、168.7 ± 72.1 cm となった。

倒木は 88 本 ha⁻¹が確認され、元口直径の平均 (標準偏差) は 37.3 ± 13.7 cm で最大と最小はそれぞれ 85 cm、20 cm、長さの平均と標準偏差は 5.2 ± 2.6 m、最大、最小は 21.5 m、0.6 m であった。樹幹基部に空洞がある立木は 6.7 本 ha⁻¹確認できた。立木が生育している倒木は 1 本 ha⁻¹しかなかった。立木の生育している根株と倒木の腐朽度は、Christy and Mack (1984)のクラスⅣ、Ⅴに相当する腐朽の進行したものがほとんどであった。

3-3-3 各樹種の更新基質の選好性

両樹種の更新基質ごとの幹数の期待値と実測値をサイズクラス別に図 3-5 に示す。ブナ稚樹の実測値は根株上では有意に低く、倒木上では有意に高かったが、それ以外ではいずれのサイズクラス、更新基質においても有意な差は見られなかった。ブナはすべてのサイズクラスにおいて本数比で 97~99%が地表面に生育していた。

それに対し、スギではいずれのサイズクラスでも根株上の実測値は期待値より有意に高く、地表面では低かった。地表面にはスギの稚樹、幼樹、立木のそれぞれ 41%、37%、48%が生育していたが、密度では根株上では地表面のそれぞれ 46 倍、53 倍、40 倍の値を示した。胸高直径 60 cm 以上のスギ成木の 43%が根株上に生育し、胸高直径の最大は 126 cm に達した。倒木上には胸高直径 6 cm の個体が 1 本 ha⁻¹存在するだけであった (図 3-4)。地表面に生育していると判定されたスギ大径木には、根株・倒木上に定着したが基質や腐朽して生じた空洞が樹体に覆い隠されたものがある可能性があり、根株・倒木上で更新したスギ立木の割合は図 3-4 よりも高い可能性があることが予想される。もう一つの針葉樹であるネズコもスギ同様にすべてのサイズクラスで根株に偏った分布をしていた (図 3-4)。

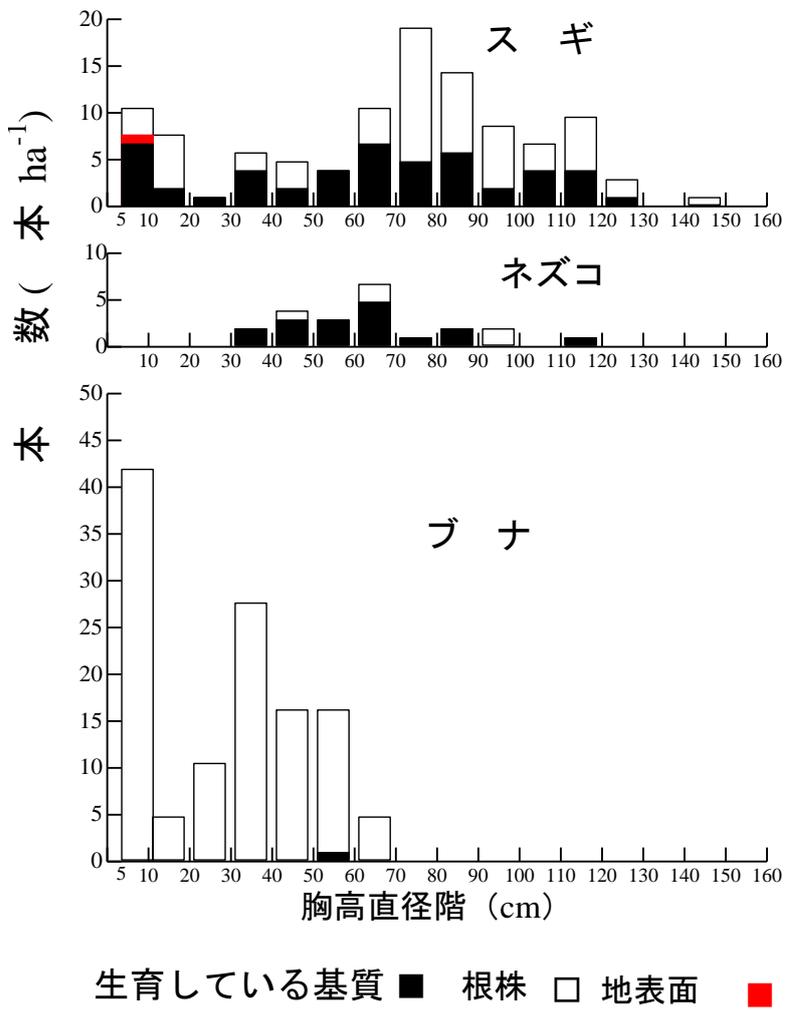


図3-4 主要樹種のサイズ分布と成立している基質

表 3-2 サブプロット内の植生の概要

	針葉樹冠下	広葉樹冠下	古いギャップ下	新ギャップ下	
サブプロット数	11	10	5	6	
幼樹密度 (本 m ⁻²)	1.5±1.1	0.9±0.7	1.6±0.5	1.9±1.3	ns
ササ密度 (本 m ⁻²)	1.0±1.4 ^a	1.5±1.5 ^a	1.8±1.2 ^a	3.6±3.8 ^b	<i>p</i> < 0.05
ササ平均高 (cm)	135.0±59.4	98.3±40.6	133.8±53.8	130.0±54.3	ns

サブプロットの面積は各 4m²、調査は 1992 年秋に行った。異なるアルファベットは平均値に有意差があることを示す

3-3-4 各基質における樹種の優占性

高木性樹種（スギ、ブナ、ネズコ、ミズナラ、キタゴヨウ）全体に占めるスギ、ブナの相対頻度は、根株上ではスギが稚樹で 87%、幼樹で 78%、立木で 65%を占めていた（図 3-6）。また、倒木上でも同様にスギの占める割合が高かった。一方、地表面では稚樹の約 90%がブナであり、幼樹、立木においてもブナが大半を占めていた。スギは地表面ではいずれのサイズクラスでもブナに比べて本数が少なく、特に稚樹では全体の 9%を占めるにとどまった（図 3-6）。

根株のうち 1992 年の時点でその上に立木が生育しているものは 44 個（41.9 個 ha⁻¹）であった。そのうち、覆われた株は 38 個（36.2 個 ha⁻¹）であり、スギの生育している株は 28 個であった。伐根は全部で 69 個、そのうち立木の生育しているのは 6 個、すべてスギであった。折れ株上には立木は 1 本も観察されなかった。

3-3-5 林床植生

地表面のサブプロット 32 個のうち、針葉樹の樹冠下にあったものは 11 個、広葉樹の樹冠下で 10 個、古いギャップ下には 5 個、1991 年 19 号台風による被害跡地（以下、新しいギャップ）には 6 個あった。1992 年の時点での林床植生の諸元をこの 4 つのカテゴリー間で比較を行った（表 3-2）。高木性樹種の幼樹の密度は 1~2 本 m²であり、カテゴリー間に有意差は見られなかった。チシマザサの平均高は広葉樹冠下を除くと 130 cm 台であり、全体的な有意差は見られなかった。一方、ササの密度では新しいギャップで有意に高い傾向が見られた。ササがまったく見られなかったサブプロットの比率が針葉樹下、広葉樹下、古いギャップ、新しいギャップでそれぞれ、64%、40%、20%、33%であった。

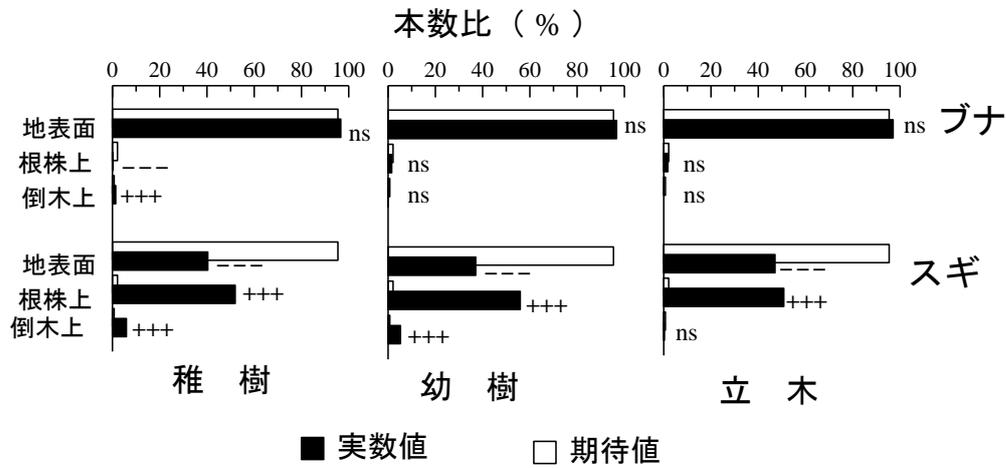


図3-5 基質別、サイズクラス別のスギとブナの本数比

検定はモンテカルロ法により行った。実測値が期待値より有意に大きい ($P < 0.001$)ときは、+++、有意に小さい ($P < 0.001$)ときは---で表す。有意差がない ($P > 0.05$)ときはns。

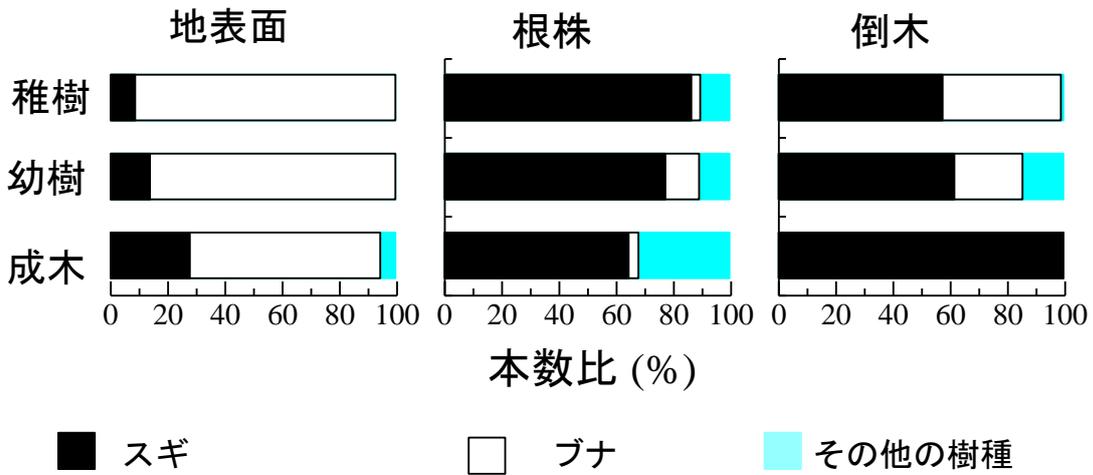


図3-6 スギ、ブナのサイズクラス別、基質別の占有率

3-4 考察

秋田佐渡スギ林において、スギの更新場所は根株、倒木上に著しく集中しており、面積でわずか4%にすぎない木質基質上に定着したものがどのサイズクラスでも40%以上を占めた(図3-6)。スギの稚幼樹が根株、倒木上やその周辺に集中する現象は広く認められ(松前・植杉 1934; 丸山・紙谷 1986; 富沢・丸山 1993)、林冠木が根株・倒木上に集中する事例も高知県の魚梁瀬(藤村 1971)や屋久島(岡田・大沢 1984; Suzuki and Tsukahara 1987)のスギ天然林で観察されている。それに対しブナは、更新場所が特定の基質上に偏る傾向はみられなかったが、その面積比率が圧倒的に高いことを反映して、地表面に大部分が生育していた(図3-4、図3-5)。いずれのサイズクラスにおいても地表面ではブナが、根株、倒木上ではスギが優占し(図3-4)、それぞれの更新基質上で大径木に至るまで生育していた(図3-6)。この林分では根株と地表面という更新基質はそれぞれスギとブナが別々に優占する結果となった。

林床の微環境は単一ではなく、異なる更新基質が混在している。このような異なる更新基質のモザイクが、それぞれの更新基質を特異的に要求する樹種の混交の可能性を高めている(Newman 1982)。秋田佐渡スギ林では根株、倒木の木質基質は地表面の4%程度を占めるにすぎないが、大径木の枯損に伴って形成され、その後のスギの更新サイトとして利用され、ブナとの混交を維持する上で重要な役割を果たしている。また、その成因によって大別したが、伐根と折れ株でそのサイズ、腐朽度、その上の植生が大きく異なっていた(図3-3)。この林分では伐根は折れ株に比べて腐朽度の高いものが多く、根元直径もより大きい。これらがより多くのスギが生育するようになったことの一因と考えられるが、スギが根株上に定着する経緯については幼樹、実生など、より初期の段階での動態の知見が必要とされる。なお、伐根と折れ株の腐朽度の違いについての詳細は第5章で記述する。

針葉樹の実生が倒木上に集中することはトウヒ属(Takahashi 1994)、ツガ属(Christy and Mack 1984; Harmon and Franklin 1989)などで知られている。本調査区のネズコでも同様な傾向が認められた(図3-4)。また、更新が木質基質に依存する樹種とそうでない樹種が混交林を形成している事例は多い。北海道のアカエゾマツ・トドマツ林では、アカエゾマツは倒木上に限定されるがトドマツは地表面にも倒木上にも生育する(Takahashi 1994)。また大台ヶ原のウラジロモミ・ブナ林では、ウラジロモミは倒木や根返りマウンドに多いが、ブナは特定の基質に依存しない(Nakashizuka 1989)。ポーランドの *Abies alba*、*Picea abies* と *Fagus sylvatica* の混交林では針葉樹2種の稚樹が倒木上に多く生育し、*F*

sylvatica の稚樹は倒木上に少ない (Szewczyk and Szewczyk 1996)。秋田佐渡スギ林ではこれらと同様に、スギとブナの利用する更新基質が異なることによって混交をしている事例の一つであるとみなされる。

なお、更新基質によるスギの定着の違いをもたらす要因については、まだ十分な解析が行われていない。例えば秋田県男鹿山 (岩崎 1939)、京都府芦生 (荻野ら 1978) のようにスギが地表面で伏条稚樹によって更新しているため、地表面にスギの個体がブナと同様に地表面に多く、ブナとの基質利用特性の違いが明瞭でない例も報告されており、スギ・ブナ混交林の維持機構は林分により異なる可能性がある。こうした点の解明は後章でさらに検討を行う。

第四章 年輪解析による林分の成立過程の推定

4-1. はじめに

森林の成立過程を推定する方法の一つとして、年輪を読みとり、過去の成長パターンを解析する手法がある。年輪数と円板の採取高によってその個体の発生時期を推定し、年輪幅の増減によって成長の変化、ひいてはその時期のギャップ形成などの環境変化を明らかにすることができる。また、広範囲に分布する立木の成長の変動が同調していた場合、それをもたらした事象（たとえば台風などの自然攪乱、伐採など）の有無、場合によっては冷害などの異常気象の発生を推定することが可能である。

屋久島においてはスギの発生した時期が伐採の行われた1600年～1800年に集中し、現在生育する個体はその伐採跡地に多いことが明らかにされている（Suzuki and Tsukahara 1987; 牛島ら 2006）。岩手県御明神においては林分内のすべてのスギ個体の年輪幅が同時期に一斉に改善していることから過去に大規模な伐採があったことが推察されている（杉田 1996）。高知県魚梁瀬では過去の2回の伐採によってスギの成長が改善されるとともにツガなどとの混交が可能になったとしている（藤村 1971）。京都府芦生のスギ天然林では樹齢が10～20年の若齢木の頻度が高く、大径木では樹齢が不連続であることから、近年まで頻繁に起こった小規模の攪乱によって維持されてきたと推察されている（玉井・天保 1990）。このように天然林におけるスギの発生や成長の改善には上木の伐採などの攪乱の有無およびその規模が関係している事例が多くみられる。

秋田県の国有林内でも米代川流域の8事業区において合計約2000本のスギの伐根の年輪数調査が行われ（岩崎 1939）、大開、藤琴（寺崎 1926）、柳沢（明永 1927）、桃洞（中村・西林寺 1993）でも調査区を設置して各林分につき数十本の伐根の年輪数が調べられた。その結果、いずれの林分でもほとんどの個体の発生時期が1750年前後に集中していた。これらの結果から、この時期に県内全域でスギ林が伐採され、その後に成立した個体が現在の林分を構成していると考えられている。

一方、年輪幅の変動の測定は、秋田県内のスギ天然林では数林分（津谷 1952; 川添・藤島 1970; 長岐 1979; 大住ら 1985; 森 1988）で行われ、成長パターンとしては生育初期の成長が悪く、途中から成長の改善がみられるものが多いことが報告されている。しかし、いずれの林分でも数本程度が調べられたにすぎず、大きな攪乱によって多くの木が一斉に

成長を改善したのか、何回かの小規模の攪乱によって徐々に改善されていったのかということとは明らかにされていない。

本章では秋田佐渡スギ林において伐根の年輪数、年輪幅を調査し、現在生育しているスギ立木、幼樹の成長データとの比較を行うことにより、1) 現在林冠木となっているスギ成木はいつごろ発生したのか、2) 発生当初の環境はどのようなものだったか、3) 発生時期や成長経過は広範囲にわたって同調しているのか、ということを検討した。

年輪幅の大小はその木の置かれた環境（たとえばギャップ下か、林冠下かなど）を反映するものと考えられるが、同じ環境下にあっても木のサイズによって異なる。そこで本章では、調査林分内のスギ立木、幼樹の直径成長と環境との関係を求め、それを年輪解析を行った供試木にあてはめて、成長の経過から生育環境の変化を推定した。そして、どのような環境下でスギの更新が行われてきたかを推測し、スギ天然林の維持管理を行う際の基礎的な知見として活用する方法を考察した。

4-2 調査方法

2000年、2001年に固定試験地を含む群落保護林内のおよそ500m四方の区域に分布する台風被害木のスギ伐根からチェーンソーによって合計43本分の円板を採取し、伐採面での年輪数、伐採高、伐根の位置を記録した。43本のうち5本は生育初期の樹高成長を調べるため、根元に近い部分でもう一回切断し、そこでの年輪数を数え、切断高を記録した。年輪幅の測定は各円板で半径1方向のみ、外側から5年ごとに測定した。伐採高が1m以上のものがほとんどで、根張りによる変形をうけた円板はなく、年輪幅の測定場所は円板の周囲長を 2π で割った値に半径が最も近い部分とした。

各供試木の樹齢を知るためには発生してから伐採高に達するまで要した年数を推定し、それを伐採面での年輪数に加える必要がある。本研究では以下の二通りの方法でその推定を行った。一つは伐採高に達するまで一定の速度で樹高成長してきたと仮定する方法（一定成長モデル）、もう一つは樹高が高くなるほど指数関数的に成長速度が大きくなったと仮定する方法（指数成長モデル）である。

一定成長モデルでは2ヶ所の年輪数の違い(Δt)で伐採高の違い(Δh)を割った値を求め、その値を平均して成長速度を推定した。その際、現地の伐採高(50~120cm)に近いもののみを用いて平均値を算出した。

指数成長モデルでは、サイズの成長率がそのときのサイズに比例すると仮定し、樹高成長率 ($\Delta h / \Delta t$) を、上下2ヶ所の平均高で回帰して係数を推定した。初期値にはスギの当年生実生の平均的な高さである1 cmをあてた。

また、各時点での直径とそのときの年間肥大成長量から、個体が「良好な成長をしていたか」、つまり個体の置かれた環境が良好であったか推定するために、以下の方法を用いた。

調査プロット内のスギ立木(胸高直径5 cm以上)のうち林冠層に達していないもの(胸高直径30 cm未満、サンプル数は22)の胸高直径(2002年測定)と1997年から2002年の5年間の肥大成長を記録し、生育している環境を「林冠下」、「ギャップ下」に大別した。ここではギャップを「樹高10 m以上の立木の林冠下以外の場所」とした。この樹高は、この試験地での胸高直径およそ30 cmのスギ成木の樹高に相当する。スギ幼樹(胸高直径5 cm未満、幹長130 cm以上)81本についても同様の環境区分を行った。それを立木、幼樹の直径と5年間の直径成長から生育環境を判定する判別関数を作成した。この関数を各円板の直径とその時点での5年の直径成長に適用し、円板を採取した個体の生育環境の変遷を推定した。

今回円板を採取した供試木43本は、おおよそ3ヶ所に分かれて分布している(図4-1)。この林分における過去の攪乱規模を評価するため、A、B、Cの3ヶ所においてスギの発生した時期や成長改善が見られた時期を分散分析によって比較した。

秋田佐渡スギ林と他の秋田スギ天然林の樹齢、肥大成長を比較するため、仁別と上小阿仁で収穫されたスギ材の元玉の年輪数を数え、その直径(周囲長を π で割った値)を測定した。また桃洞スギ林では秋田佐渡スギ林と同様に1991年19号台風による風倒木の伐採が行われ、その残されたスギ伐根の年輪数、伐採面の直径の測定を行った。仁別、上小阿仁、桃洞スギ林で測定した円板数はそれぞれ10本、14本、10本であった。

4-3 結果

4-3-1. 円板試料のサイズ

伐採面の平均年輪数は 234.9 ± 24.7 年で、年輪数には 170~307 年と約 130 年の幅があり、平均値 ± 15 年の範囲 (220 年~250 年) に 44%が入った。伐採面で最も年輪数の多かった円板は 307 年であったが、年輪数が 300 を越えたのは 1 本だけであった (図 4-2 上)。伐採面の平均直径は 62.1 ± 13.5 cm であった。伐採高は平均 95.0 ± 56.6 cm (円板を複数とった供試木では最も低い位置のもの) で 60~120 cm の間に 60%の供試木が入った。

採取した円板(複数枚あるときは一番下部のもの)の年輪数と直径の関係を図 4-3 に示す。秋田佐渡スギ林の円板の直径と年輪数には有意な相関がみられた。仁別、上小阿仁、桃洞で伐採されたスギ(太田 未発表)と比較すると、秋田佐渡スギ林の年輪数に対する直径は小さい傾向にあった(図 4-3)。

4-3-2 初期成長

初期の樹高成長を調べるために 5 本の供試木(伐根)から円板をそれぞれ 2 枚採取した。1 年あたりの樹高成長は円板の採取位置で大きく異なった(図 4-4)。供試木 A からは高さ 2 m 近い位置で円板を採取したところ、樹高成長は 19 cm 年^{-1} であったのに対し、高さ 1 m 未満の供試木 B~D は平均 $5 \sim 7 \text{ cm 年}^{-1}$ 程度の樹高成長であり、高さ 30~50 cm で円板を採取した E では 1.8 cm 年^{-1} にとどまった。

一定成長モデルで初期成長を推定する際、供試木の大半が伐採高 60~120cm にあることから、図中の B~D の 3 つを平均したところ、平均 6.9 cm 年^{-1} の樹高成長と推定された。

一方、指数関数モデルでは、5 組の円板の高さの差と年輪数の差から回帰したところ、

$$(\Delta h / \Delta t) = 0.087h \quad (h \text{ は cm、} t \text{ は年})$$

という関係が得られた ($r=0.96$ 、 $p < 0.001$)。この関係を変形し、 $h = e^{0.087t}$ という式を伐採高までの成長式とした。

伐採高まで樹高が成長するのに要した年数を補正して樹齢を求めると、一定成長モデルでは平均樹齢は 249.0 ± 24.9 年と推定され、平均値から ± 15 年の範囲に 47%の供試木が入った(図 4-2 中)。指数成長モデルでは、平均樹齢は 285.5 ± 25.4 年と推定され、平均値から ± 15 年の範囲に 40%が入った(図 4-2 下)。一定成長モデルと指数成長モデルによる推定樹齢にはおよそ 36 年の違いが見られた。

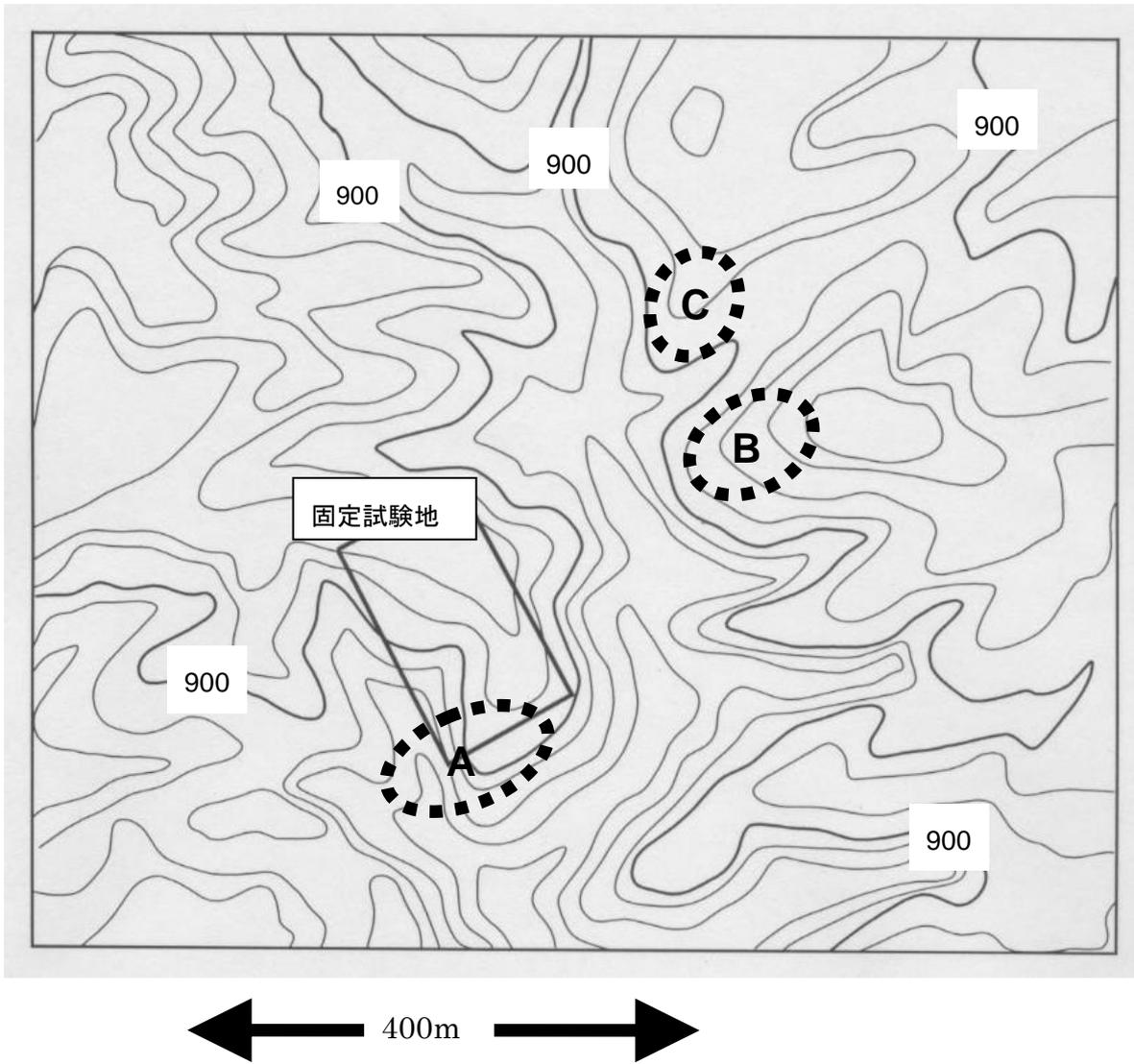


図 4-1 試験地近辺の地形と供試木採取位置
A～C は伐根の分布する地域を示す。等高線の間隔は 10m

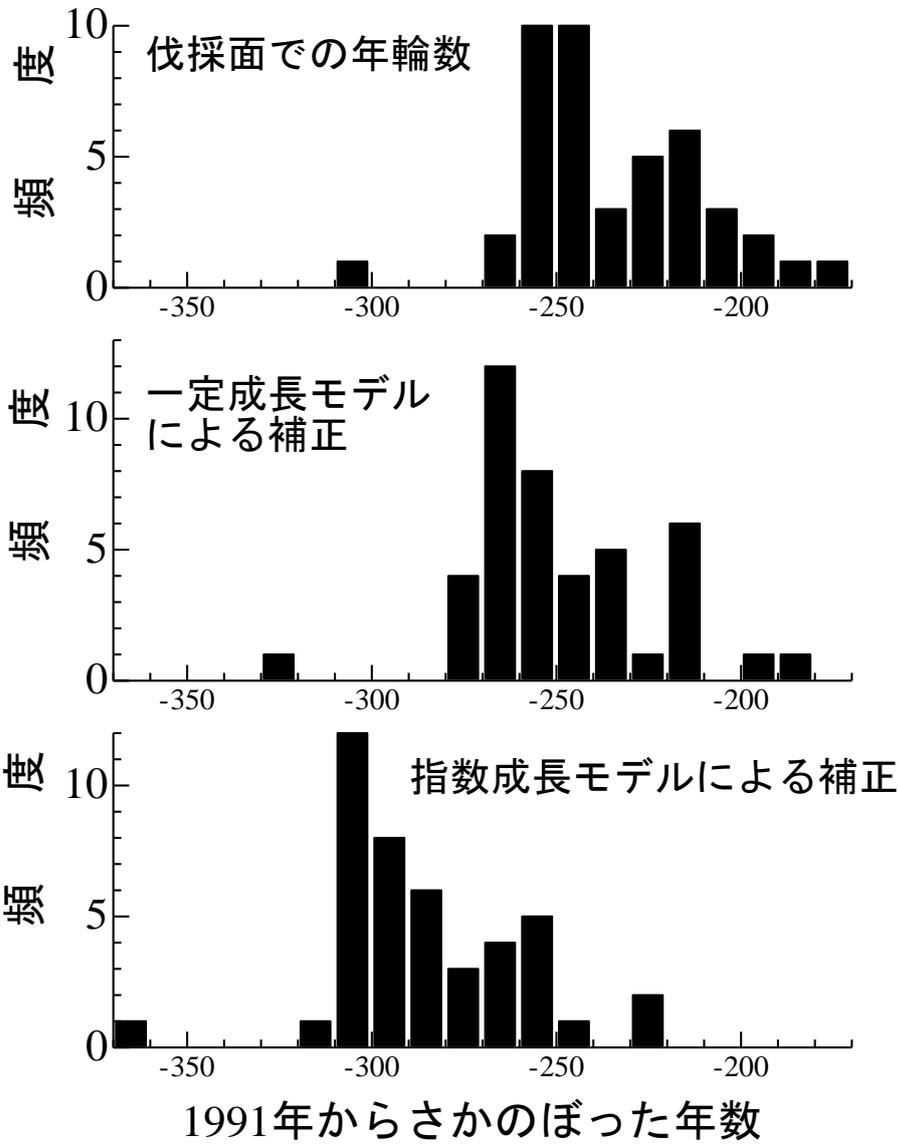


図 4-2 円板の年輪数とモデルから試算された発生年

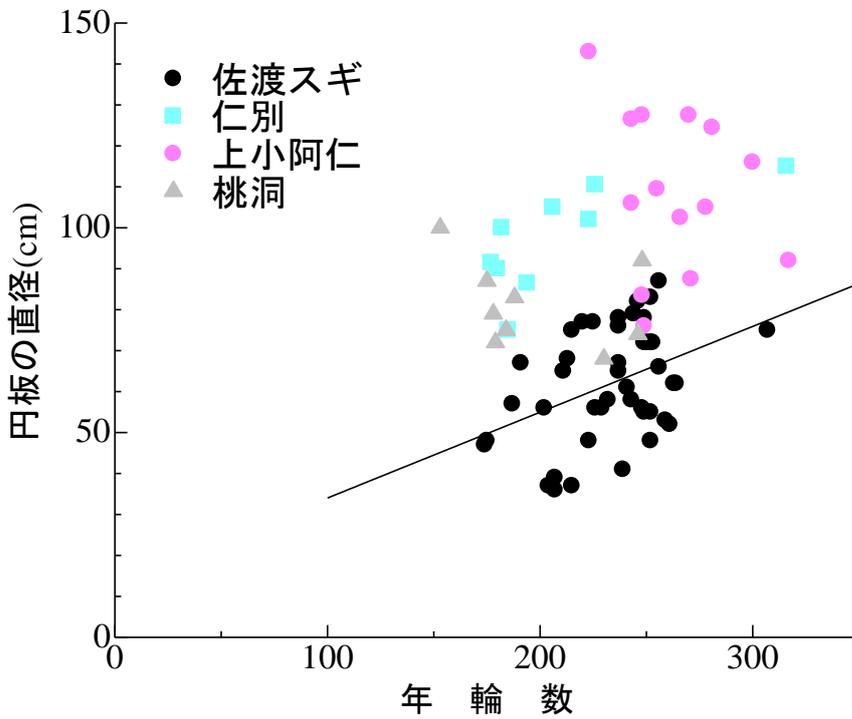


図4-3 伐採面の直径と年輪数の関係

図中の直線は秋田佐渡スギ林の1次回帰直線

$r=0.402, n=43, p < 0.01$

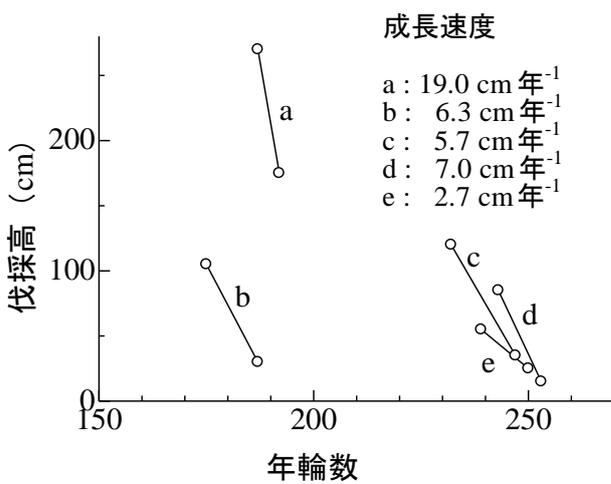


図4-4 2ヶ所から円板を採取した供試木の年輪数と伐採高の関係

注：成長速度は一定モデル（伐採高の差／年輪数の差）で計算した

4-3-3 生育環境の推定

プロット内のスギ立木（胸高直径 5 cm 以上）とスギ幼樹（胸高直径 5 cm 未満、幹長 130 cm 以上）の胸高直径とその後 5 年間の肥大成長、その個体が生育している環境との関係を胸高直径 30 cm までの範囲でプロットし、肥大成長から光環境を求めるための判別関数を作成した（図 4-5）。直径が 1 mm 程度の小さいものから 30 cm 程度まで幅が広いいため、判別関数は直径の対数とその後の 5 年間の肥大成長の関係から求めた。

直径の自然対数を x_1 、その後 5 年分の肥大成長を x_2 としたときに、

$$Z = 2.39x_1^2 + 3.22x_2^2 - 0.40x_1x_2 - 2.65x_1 + 0.24x_2 - 1.07 \quad (\text{式 4-1})$$

という式が得られた。 Z が正の値のときはギャップ下、負のときは林冠下にあると判断される。この式を用いたときの林冠下個体の誤判別率（林冠下の個体で Z が正の値を示した比率）は 28%、ギャップ下では 30%であった。この式を、円板を採取したスギの年輪幅に当てはめ、小径木（胸高直径 30 cm 未満）に成長するまでの時期にどのような光環境下であったのかを判定した。

円板（平均採取高 95.0 cm）の中心から 5 年分の年輪幅から、幼樹（幹長 130 cm）に達する前の肥大成長を推定し、その時点での環境を推定した（図 4-6）。5 年分の直径成長の平均 ± 標準偏差は 8.58 ± 4.32 mm となった。これを判別式（式 4-1）にあてはめたところ、「林冠下」と判定されたものは 43 本中 7 本で、大半はギャップ下と判定された。

表 4-1 円板を採取した3地点の伐採面の年輪数、推定発生年、成長改善年の平均と分散分析の結果

	A	B	C	分散分析の結果
伐根を採取した立木の数	20本	15本	8本	
伐採面の年輪数	236.8±26.2	240.3±16.4	220.0±28.0	$p=0.163$
発生年（一定成長モデル）	252.0±18.6	257.9±24.9	232.9±32.0	$p=0.061$
発生年（指数成長モデル）	290.0±25.0	287.1±18.4	268.6±30.3	$p=0.126$
成長改善年	192.1±16.9	194.6±20.3	185.0±19.1	$p=0.599$

表示は平均値±標準偏差（発生年、成長改善年の単位は年前）

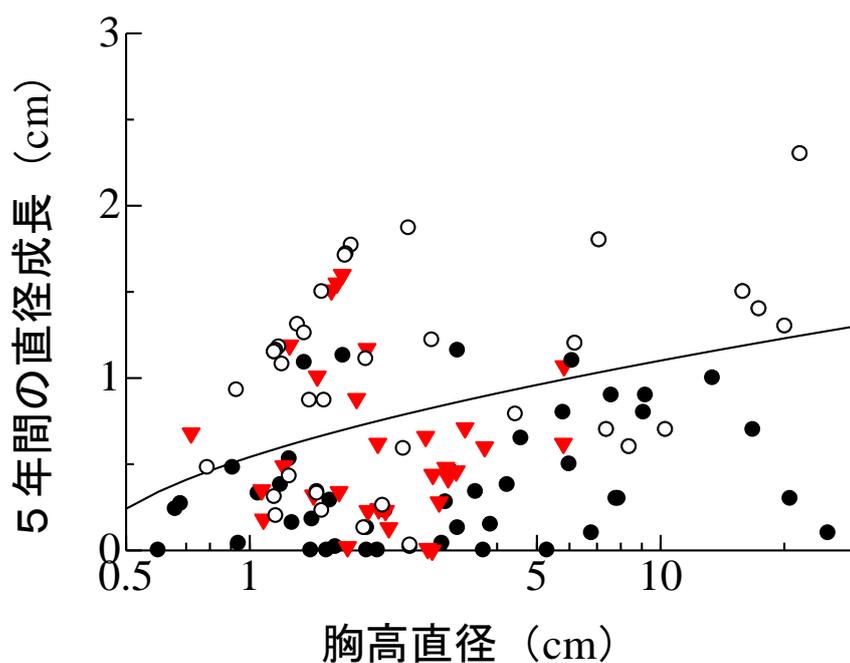


図 4-5 スギの直径と年輪幅の環境による差異

●針葉樹林冠下 ▼広葉樹林冠下 ○ギャップ下

図中の曲線は胸高直径、直径成長、光環境から回帰された判別式（式 4-1）。

円板の直径と直径成長を当てはめ、曲線より上に点があれば「ギャップ下」、下なら「樹冠下」と判定した。

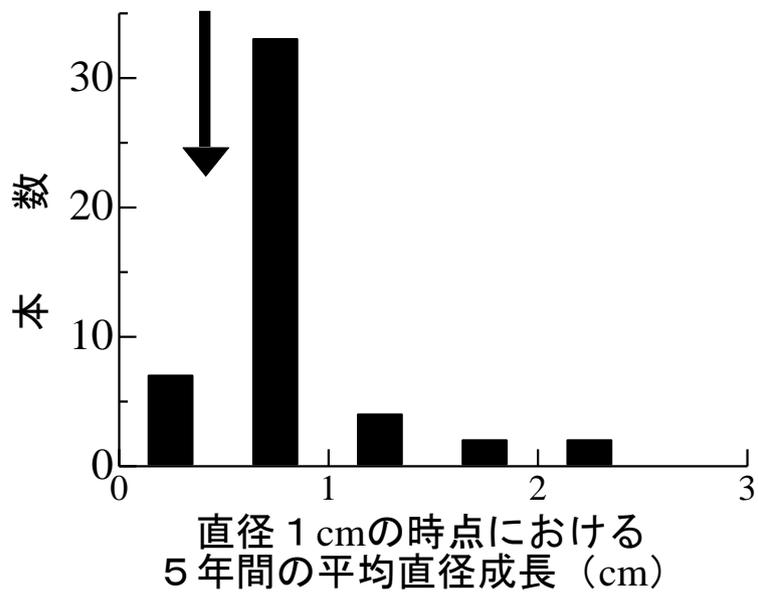


図 4-6 スギの円板採取高での直径 1 cm 時点における直径成長の本数分布

↓より直径成長が小さい個体は林冠下と判定された

4-3-4 成長経過の様式と生育環境の変化

円板を採取した 43 本の肥大成長経過を図 4-7 に示す。肥大成長のパターンにはいろいろ見られたが、初期成長は小さく、ある時期から成長が改善するものが多いように見られた。そこで、式 4-1 を用いて年輪幅の成長パターンを類型化した場合、大別して「中途改善型」と「順調型」の二通りが認識された (図 4-8)。中途改善型は生育初期に肥大成長の低い時期があるが、その後成長が改善されたものである。成長の低い時期が 10 年から 20 年程度でそれが生育初期に現れたものや、初期の低成長期が長いものもあったが、ほとんどはいったん改善が見られるとその後は順調な成長を示していた (図 4-8 上)。ただし、最も樹齢の大きい供試木は生育初期には順調な成長をしていたが、その後成長が急に落ち込み約 50 年後に生育が改善された事例も見られた (図 4-8 中)。

順調型の個体においては円板の中心付近から年輪幅が広く順調な成長を示していた (図 4-8 下)。ただし、順調型と判断された個体 12 本のうち伐採高が 120 cm を越えるものが 5 本あり、これらはより低い位置で伐採された場合、生育の不良だった時期が確認される可能性もある。

成長が改善された時期を見ると、1991 年からさかのぼること 200 年前後にピークが見られた (図 4-9)。供試木全体の半数が 180~210 年前に成長の改善が見られ、160~220 年の間に 43 本中 38 本が集中していた。成長改善時期は、中途改善型では平均 \pm 標準偏差で 190.3 ± 18.4 年、順調型では 209.5 ± 17.9 年となった ($p < 0.01$ 、U 検定)。

成長改善が見られた 200 年前には供試木のほとんどが胸高直径 10 cm 未満の小径木であった (図 4-10)。最も樹齢の高い供試木では、その時点での胸高直径が 23 cm であったが、成長経過の分析からこの時期を境に急激に成長が悪化したことが判明している (図 4-8 中)。

伐根を採取した 3 地点 (図 4-1) において伐採面での年輪数、推定樹齢、成長改善時期を比較すると、いずれの場合においても有意差は見られなかった (表 4-1)。このことから発生 の時期や成長が改善した時期に起きたと思われる攪乱の時期はこの 3 地点間でほぼ同時期であったことが推察される。

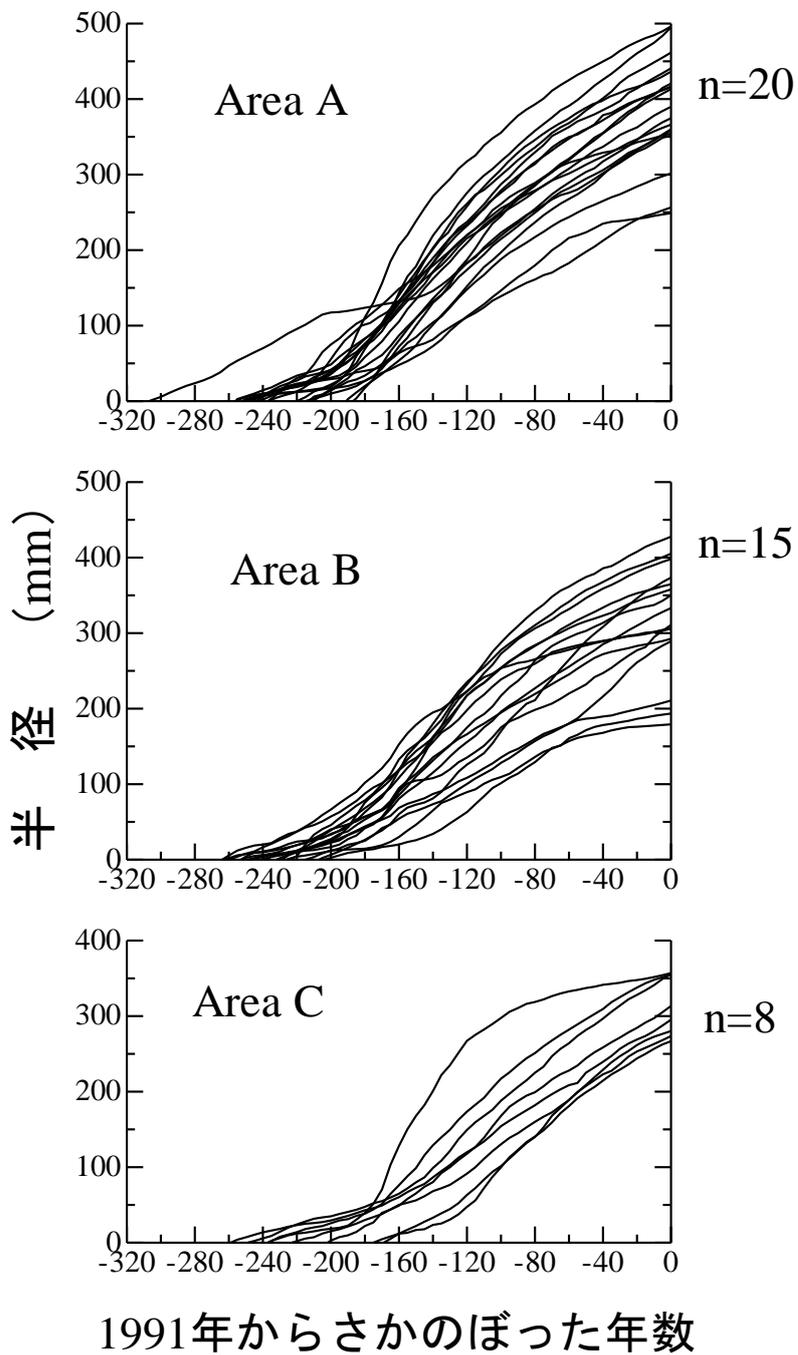


図 4-7 スギの採取場所別の成長経過

Area の A、B、C は図 4-1 と同じ、n は各地域の供試木の数。

円板を複数採取した供試木は低いほうの円板を示した。

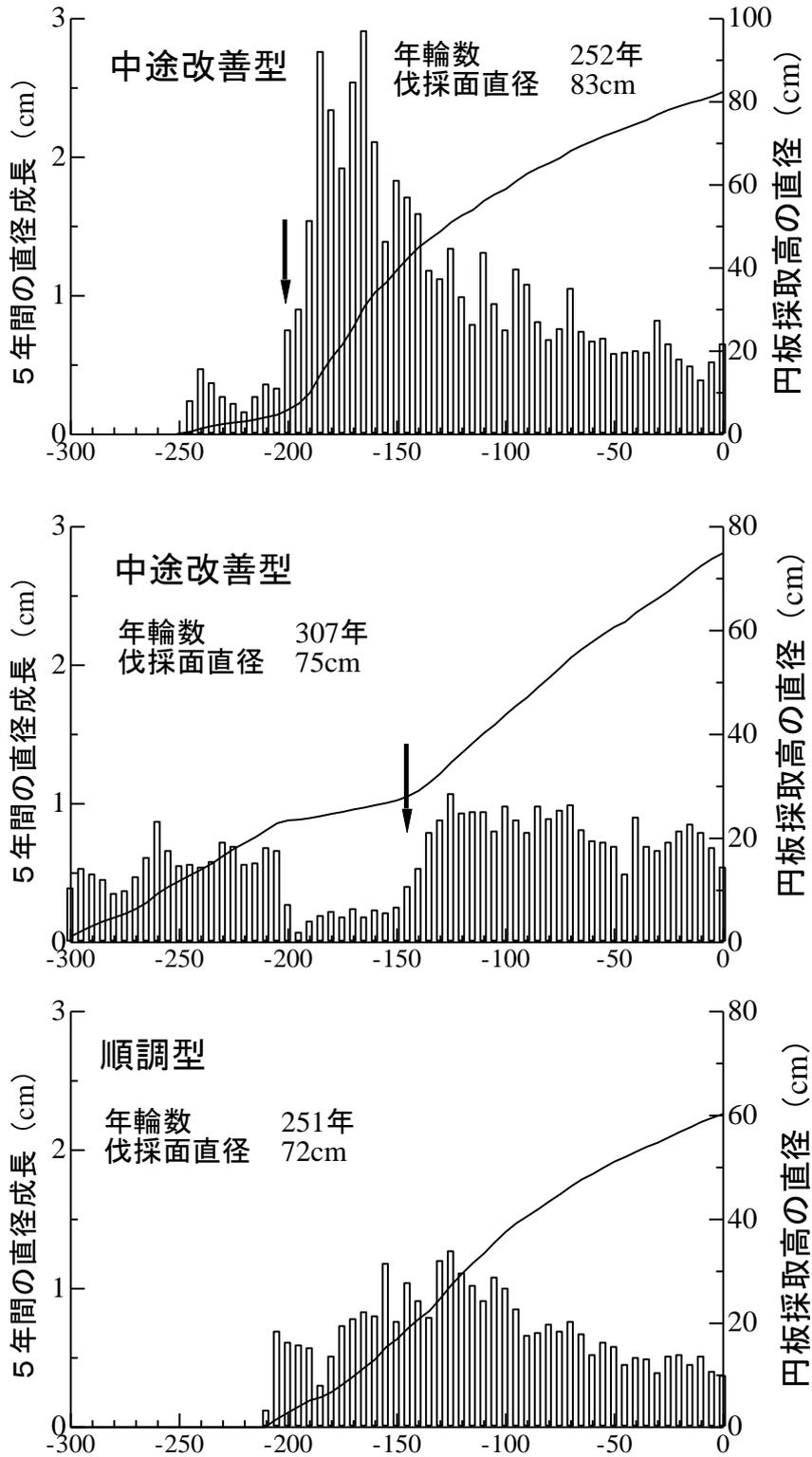


図 4-8 スギの直径成長の典型例 (上 中途改善型 (初期に被圧) : 中 中途改善型 (生育途中で被圧) 下 : 順調型)

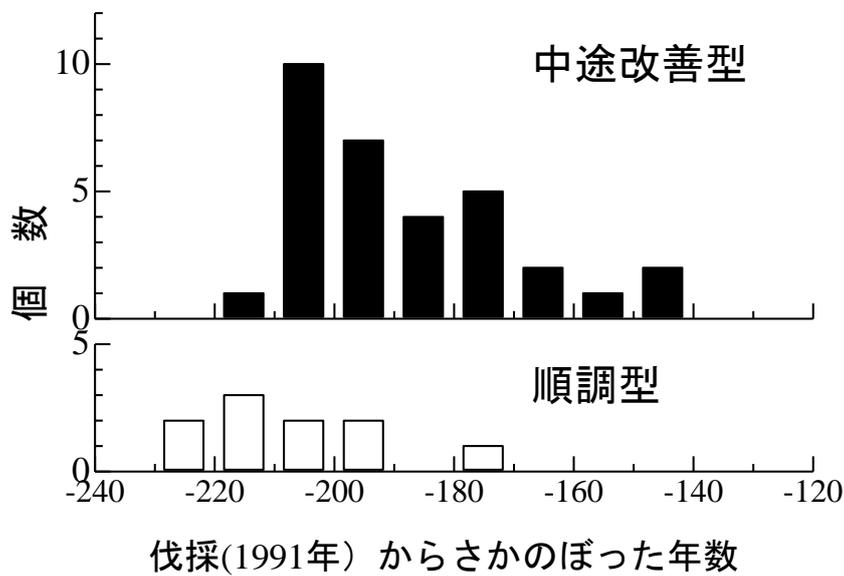


図 4-9 スギの成長が改善された時期の頻度分布

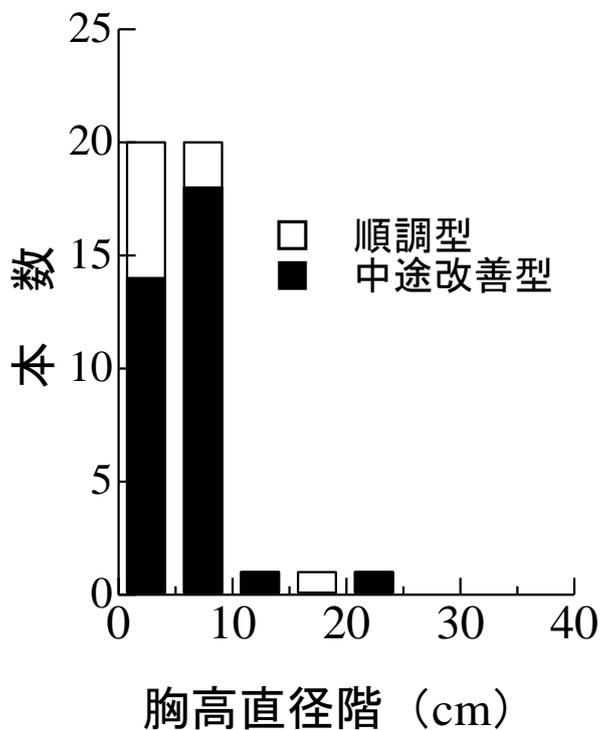


図 4-10 スギの成長が改善された時期の胸高直径の分布

4-4 考察

4-4-1 秋田佐渡スギ林の成立時期

平均値 ± 標準偏差の値を発生年の範囲とすると、秋田佐渡スギ林は一定成長モデルでは 1991 年の 225~275 年前、指数成長モデルでは 260~310 年前に発生したことになる (図 4-2)。西暦にすると前者は 1716~1766 年、後者では 1681~1731 年となる。今回の結果からは伐採高が高くなると成長が大きくなる傾向が顕著であることから (図 4-4)、ここでは指数成長モデルで推定した成立時期をもとに考察を行う。

伐採面の年輪数、発生年を他の主要な秋田スギ林と伐採面での年輪数で比較すると、秋田佐渡スギ林は高標高に生えるスギ林でありながら、発生した時期は県内の他の地域とほとんど同じであると考えられ (図 4-12)、樹齢の幅 (図 4-12 では標準偏差) も他の林分とほとんど変わらない。現在、秋田佐渡スギ林には多くの根株があり、それらは腐朽が進み、スギ大径木がその上に生えているものもある (太田ら 2002)。固定プロット内で腐朽株から材を採取し、樹種を調べたところ、その 95%がスギとネズコで占められていた (太田 未発表)。腐朽株の個数は 117 個 ha⁻¹であり、現在の秋田佐渡スギ林におけるスギ、ネズコの大径木の本数 (94 本 ha⁻¹、1991 年の時点) とほぼ同じである。つまり、秋田佐渡スギ林においては、現在と同じような林分が以前にも存在しており、それを伐採した後に現存しているスギが発生したことが推察される。

天然スギの特徴の一つとして、中心の年輪幅が小さいことがあげられる (津谷 1952)。スギ植栽苗 (羽根山事業区) では植栽後 5 年目で樹高が平均 80 cm となり、植栽後 10 年では 1 年間の直径成長が平均 7.5 mm に達する (秋田営林局 1944)。これに対し、秋田佐渡スギ林では円板の中心の 5 年間の直径成長は 5~10 mm の個体が多く (図 4-6)、造林スギに比べると初期成長はかなり小さい。しかし、現地のスギ幼樹の成長と比較すると、ほとんどの年輪幅はギャップ下にあると判定されており、「芯が詰まっている」とされる秋田天然スギであっても、それは必ずしも生育初期の光環境が悪いことを意味するものではないことになる。

秋田佐渡スギ林内で 3ヶ所から円板を採取したが、発生した年がほとんど変わらない (表 4-1) ことから、現在成立しているスギは大規模な伐採の後の明るい環境下で定着したものであることが推察される。秋田県長木沢においては秋田藩に編入された 1677 年からおよそ 10 年間でスギが伐り尽くされるほどの強度の伐採が行われた (岩崎 1939)。秋田佐渡スギ

でも同様に伐採が入ると大径木が伐り尽くされるような大規模な伐採が行われた可能性もある。現在、林内には多くのスギが根株上に生育しているが、その根株は伐採によって生じたものと考えられ、それを利用して多くのスギ稚樹が定着したことが推察される。

4-4-2 推定される林分の施業履歴

台風により風倒被害のおきた 1991 年から約 180~210 年前（西暦 1780~1810 年代）に成長の改善している供試木が多く見られた（図 4-9）。風倒の 200 年前にはスギ供試木の多くは直径 10 cm 未満の小径木もしくは幼樹であった（図 4-9）。多くの供試木は発生当初は良好な生育環境にあったことが推定されている（図 4-6）。それがいったん悪化し、風倒の 200 年前くらいに一斉に改善したことになる。

一方、円板で最も古いものは伐採面での年輪数が 307 年で、その個体の 1991 年から数えて 200 年前の胸高直径は 23 cm であった（図 4-10）。この供試木はちょうどその時期から急速に成長が落ち、その 50 年ほど後に成長を回復している（図 4-8 中）。つまり、この林分では風倒の 200 年前くらいに多くの小径木は生育環境が改善された反面、中径木のスギでは枝折れなどの被害を受けるような事象が起こったことが推定される。

伐根から円板を採取した A、B、C の 3 ヶ所において成長改善の時期はほぼ一致した（表 4-1）ことから、この約 200 年前の攪乱は大きな規模であったことが推察される。現在生育しているスギ個体の発生した年代（1700 年前後）から成長改善時期（1780 年前後）までは 80 年程度であり（表 4-1、図 4-2）、成長改善時期のスギの大半が直径 10 cm 未満の小径木や幼樹にすぎなかった。この間、1725 年には秋田佐渡スギ近辺（大又事業区打当内沢）から薪炭材が伐出された記録があり、1761 年には藩から幼樹を含めたスギの伐採を禁じる命令が出されている（岩崎 1939）。したがって、風倒 200 年ほど前の攪乱は、1700 年前後にスギを伐採した後に発生したスギを再度伐採したような人為的による攪乱とは考えにくい。

秋田佐渡スギ林の近隣には江戸時代に国内で有数の産出量をほこった阿仁銅山がある。薪炭を山から運ぶために麓の打当内では馬の飼育が盛んになり、薪炭が欠乏したため住民がササを刈って薪代わりにした（岩崎 1927a）など、この時期に多くの広葉樹が伐採されて山から運ばれたことが記録されている。こうしたことから、秋田佐渡スギ林においては大規模なスギの伐採により現在のスギが定着し、その後広葉樹が繁茂したことで林床のスギ幼樹の成長がいったん低下したが、その広葉樹の伐採によってスギの小径木や幼樹の成長が改善し、現在のスギ林が成立したものと推察される。以上の履歴を図 4-11 に示す。

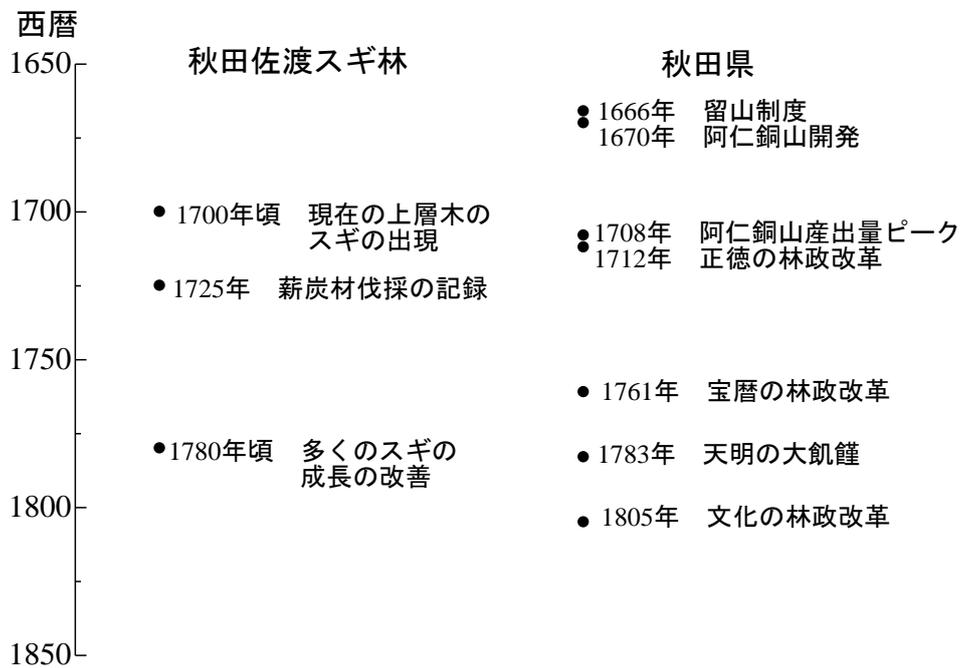
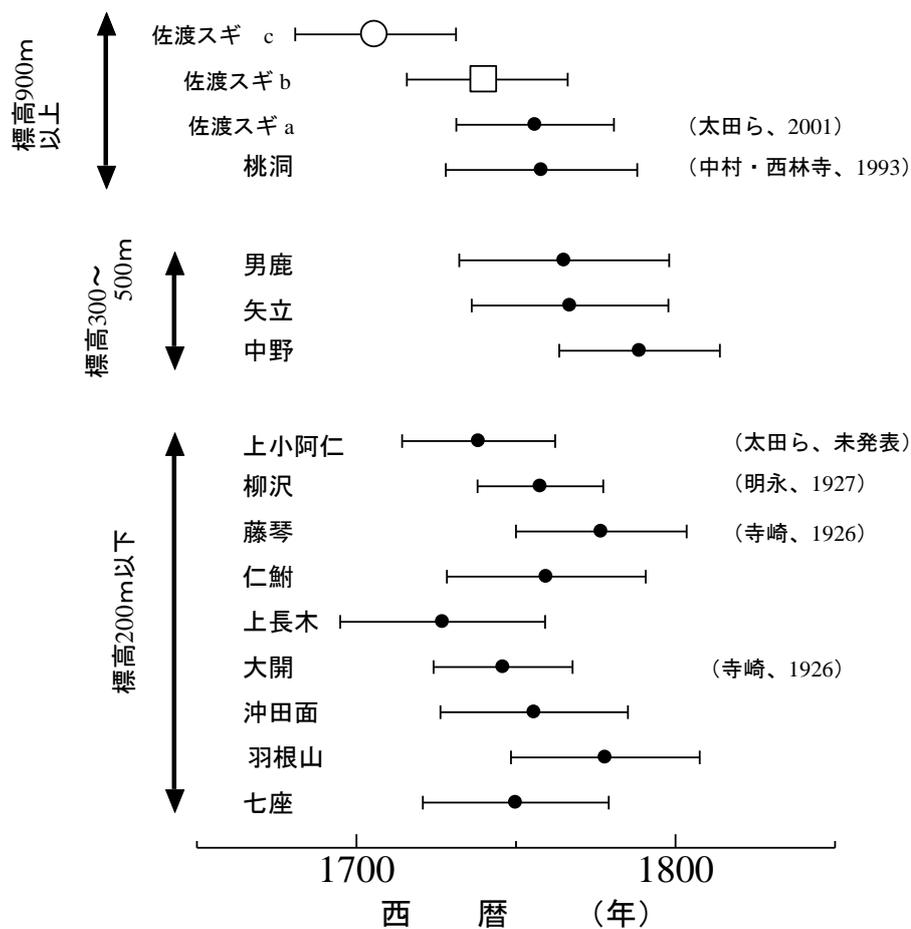


図 4-11 秋田佐渡スギ林および近隣の履歴

大正末期から昭和初期にかけて、多くの秋田スギ天然更新試験地が設定されたが、現在更新が成功してスギ後継樹の見られる林分は少ない。それらの試験地ではスギの伐採を行った後、スギ実生の発生、定着が見られたが、再度の手入れを行った様子はない（秋田営林局、内部資料）。成木の伐採後に発生した更新樹が成長したことによって「更新が成功した」とされながら、その後、更新樹が他の樹種によって被圧されてしまった事例が東北地方のブナ林で報告されており（正木ら、2003）、下種更新には継続的な処理が必要となることを示唆している。過去の事例から、成木の抜き伐りによって実生が発生した後、その後発生した広葉樹の除伐などの初期保育を継続的に行うことが更新を成功させるためには必要であると言えよう。



●は平均発生時期、棒は標準偏差

注) 図中、測定者と発表年の記載のないものは岩崎 (1939) による

佐渡スギ a 伐採面での年輪数

b 一定成長モデルによって伐採高までの年数を計算

c 指数モデルで伐採高までの年数を計算

図 4-12 主な秋田スギ天然林の発生推定時期

第五章 調査地の林分構造の動態

5-1 はじめに

第三章において、秋田佐渡スギ林ではスギが主に根株上に集中して生育し、サイズ分布が小径木と胸高直径 60 cm 以上の二山型であるのに対し、ブナは主に地表面に生育し、サイズ分布は小径木ほど多い L 字型の分布をしていることを明らかにした。こうした樹種間の違いはどのように生じたのか、どのように混交林が維持されていくのかを明らかにするためには、ある時点での林分構造の調査だけでなく、長期間にわたる継続調査が重要であり(中静 1991)、日本国内だけでなく世界でも多くの混交林で長期動態観測が行われている。

アメリカの New England 州では、50 年間の気象や林分の調査が行われ、積雪深の減少などの気象変化に伴い林分構造が変化することが示された(Groffman et al. 2012)。バルカン半島 5 カ国では、50 年間の択伐林と原生林の林分構造の調査が行われ、択伐林では原生林では見られないような樹種が出現していること、原生林では立木のサイズ構成、樹種構成の変化が緩やかであることが示された(Boncina et al. 2014)。オハイオ州では 32 年間、ブナとカエデの混交林で林分構造の調査が行われ、この間大径木のブナと小径木のカエデという林分構造は大きな変化がなかったこと、ギャップが閉鎖してもその近隣で新たなギャップが生じるためギャップ下の林床に生じた幼樹の生存が可能となっていることが報告されている(Runkle 2013)。

日本で長期大面積森林調査の手始めとなったのは 1980 年代後半から 1990 年代初めに設定された茨城県北茨城市の小川学術参考林、宮崎県の綾学術参考林、岩手県奥州市のカヌマ沢試験地などである(正木ら 1997)。いずれも広葉樹を中心とした二次林であり、小川では数十年前の放牧、火入れにより植生が消失したことによりコナラなどの現在の優占樹種の更新が可能となった(Masaki et al. 1992)。綾でも同様に地滑りにより更新が進む(Tanouchi and Yamamoto 1995)など林分構造に大規模攪乱の与える影響は大きい(Masaki et al. 1999)。

これらの報告から林分構造、樹種構成の変化には、攪乱によるギャップの発生が大きな影響因子となり、林分の動態把握には攪乱に関する解析が必要と考えられる。攪乱の種類としては火災、伐採、病虫害による大量枯死などがあるが、風害も大きな攪乱要因の一つである。アメリカでは 400 ha の風倒害後 10 年間の調査から風害直後に出現したもしくはそれ以前に生育していた稚樹が風害後の林床植生の大きな割合を占めるようになることが

示された(Peterson and Pickett 1995)。ドイツでは風倒被害後 15 年間の調査から風害の当初は早生樹が繁茂するが、数十年後には近隣の無被害の林分に類似した林分構造・樹種構成に移行することがモデルにより推定された (Fischer et al. 2011)。

東アジアにおいては台湾では台風による倒木が比較的少なく、風害により着葉量が減少したことによる成長減退を指摘する事例がある(Lin et al. 2011)。台風が多くの立木を幹折れや根返りにより枯死に至らせ、二次遷移の契機となっている例として九州の水俣では 1966 年から 2005 年の間に 2 回の台風による被害で胸高断面積合計は大きく減少したが、更新木の発生が見られ、種多様性が高くなる契機となったことが報告されている (Yamada et al. 2011)。北海道の針広混交林では、10 年の調査期間内に一度だけ来襲した台風の被害は大面積で残された林分と分断された小面積の林分で被害率はほぼ同じであり、それ以外の自然災害の被害状況とは大きく異なっていた(Yoshida et al. 2011)。台風による攪乱はそれほど頻度が高いわけではなく台風が多いとされる宮崎県の綾試験地でも 10 年間の発生間隔があった(齊藤・佐藤 2007)。このため、攪乱の影響を把握するためにも固定試験地で長期間の調査を行うことが必要となる。

攪乱が発生することにより、林内には新たなギャップが生じ、また倒木などの更新基質が生じる。こうした林内に異なるフェーズが生じ、環境の非均質部分が生じることにより森林の更新・動態が促進される (Kato and Yamamoto 2000)。

本研究の調査地である秋田佐渡スギ林は、1991 年の台風により大きな被害をうけた。そこで、この台風の際にスギ、ブナの被害に違いはあったのかを明らかにするため調査し、攪乱後、林分構造はどのように推移したのか、そしてスギとブナの樹種間に生存率や成長、新規加入木の密度に差異はあるのかを知るため、1992 年から 20 年にわたる長期間の観察を行い検討することにした。

また、本調査地ではスギ立木が根株の上に多く生育しているが (表 3-1)、その原因を把握するには地表面と木質基質の間でスギ実生が定着する段階から幼樹(幹長 130cm 以上)、立木 (胸高直径 5cm 以上) に至るまでの成長、枯死の調査を行い、どのステージで生存率に差異が生じるのか明らかにすることが必要である。

スギは大量の種子が散布されて実生となっても大半が枯死するとされており (明永 1927)、わずかに残った実生由来の稚樹が伏条することで幹数が増加する (丸山・紙谷 1986; 平 1985; Taira et al. 1997)。しかし、DNA 解析によりスギ幼樹の同一クローンの広がり は 4 m 四方程度という事例が報告されており (澤田ら 2006; Hirayama and Sakimoto

2008)、伏条による幹数の増加の効果は限定的である可能性があり、スギの更新にはまず、実生由来の稚樹の定着が必須である。

木質基質上でのスギ実生の定着を調べた事例としては京都府芦生で倒木上での実生の生存率が地表面より高いことが報告されているが (Hirayama and Sakimoto 2005)、種子散布数なども含めて更新の初期過程が十分に調べられた事例は存在しない。そのため、なぜスギが木質基質上に高い密度で生育できる林分が存在するのか、その理由についてはいまだに解明されていない。

木質基質上での更新に対しての個々の根株の特性として、高さ、腐朽度、樹種、根株が発生した原因、光環境をとりあげ、どれが実生や幼樹の密度、成長に関係があるのか解析を行った。こうした根株の役割に関する情報は、針葉樹の継続的な更新を行わせるために重要な情報である。

本章では以下の事項について解析を行う。

- 1) 台風による被害とギャップ・更新基質の面積の変化
- 2) スギ、ブナの種子散布、当年生実生出現数の経年変化
- 3) 地表面と根株上におけるスギ、ブナの実生の消長
- 4) スギ幼樹の基質別の密度と消長
- 5) スギ、ブナ立木の 20 年間の成長と生存率

こうした解析を通して、長期の継続調査から林分動態に対する攪乱の影響と、スギが根株上に生育する上でのボトルネックとなる時期やその要因の抽出を試みた。

5-2 調査方法

5-2-1 台風被害概要

1991年19号台風（以下、9119号台風）は9月27日に長崎に上陸し、福岡県を通過して日本海に抜け、そのまま日本海を通過して北海道に再上陸をした。この台風により九州から東北地方、北海道で大きな被害を生じた。福岡県では、同年9月14日に上陸した17号台風と合わせた森林被害は7000 haを越え、被害額は300億円以上、ヒノキよりスギ林で被害が大きく、老齢スギ林では腐朽の入っているものでは幹折れ被害が、そうでないものは根返り被害が多かった（福岡県林業試験場 1992）。鳥取県大山のブナ林では被害率は本数比で20～50%、幹折れ被害が多く、倉吉のヒノキ林では被害率13～24%、根返り被害が主であった（橋詰 1994）。

秋田県に9119号台風が最接近したのが9月28日であり、秋田県の国有林への被害は材積で約24万6000 m³、うち針葉樹が18万7800 m³を占め、被害は上小阿仁、能代、米内沢などの米代川流域で大きかった（星 1992）。秋田県でのスギ人工林の林分構造と台風被害の関係については、林齢と被害率に関係はみられなかったものの、過去の除伐の有無や枝打ちなどの森林の管理方法によって被害が異なることが指摘されている（秋田県林務部 1994）。秋田県では、この台風による被害のうちスギ天然林での被害は約4万 m³であり、そのほとんどは米代川流域に集中していた（星 1992）。

米代川流域のスギ天然林の一つである桃洞スギ林の調査事例では、この台風により調査区内の98%のスギが枯死し、そのうち95%は根返りによるものであった（中村・西林寺 1993）。本研究の調査地である秋田佐渡スギ天然林は桃洞スギ林の近隣にあり、大きな被害を受けている。本章では、台風被害翌年の調査から復元された台風被害前の林分構造（第3章参照）と、台風による被害状況の関係を明らかにする。

5-2-2 台風被害調査

1992年10月に秋田佐渡スギ林に調査プロットを設定した際（第3章参照）に、林内には9119号台風によって生じた風倒木、幹折れ木が散在していた。被害調査において倒木は元口直径が20 cm以上のものを対象にし、それ以下のものは枝とした。9119号台風以前からある倒木を「旧倒木」、9119号台風によって生じた倒木および1992年以降に幹折れ、根返りにより生じた倒木を「新倒木」と呼ぶ。新倒木についてはサイズ（末口、元口、長さ）

の測定を行い、台形近似で地表面での投影面積を求めた。倒木、根株とも新旧を問わず投影面積とその上の植生を調査した。根株の投影面積は根張りの大きさから円近似で求めた。

被害状況の把握のため、被害木の樹種を調べ、高さ、胸高直径を測定した。被害は根返りと幹折れに大別し、根返り木は根鉢の深さと幅を測定し、幹折れ木は折れ高を測定した。被害木および倒木の位置を測定して被害木の分布、倒木の分布と倒れた方向を調べた。その他、個々の被害木の特徴として、腐朽の有無、幹が二股になっているか、生育立地が地面か根株上かを記載した。

1992年10月に毎木調査の後、調査地近辺の風倒木は根元から伐採され、ヘリコプターによって集材が行われたため、多くの材が調査地外に搬出された。このため、新倒木の面積、根株の面積はヘリ集材後再度測定した。

風害による下層木、林床植生などの環境がどう変化したかを調べるため、ギャップの面積、倒木、根株の投影面積を台風前後で比較した。ギャップの面積は調査区内の樹高10 m以上の立木について樹冠の東西南北4方向の長さを測定し、楕円近似で樹冠投影図を作成して求めた。台風前の樹冠投影図は台風後の樹冠投影図を元に、台風被害木の樹冠を立木の位置と力枝の長さから円近似で作図した。

5-2-3 林分動態調査

調査区内で林分動態の調査を実生、幼樹、立木の3つのステージについて行った。それぞれの調査期間は、実生の消長については1993年から2001年まで毎年行い、幼樹の動態は2003年から2012年まで3年に一度、立木の動態については1992年から2012年まで5年に一度行った。以下、各ステージにおける調査法について詳述する。

本章では立木は胸高直径5 cm以上の個体を、成木は胸高直径30 cm以上の個体を意味する。幼樹は胸高直径5 cm未満、幹長130 cm以上の個体を意味する。

すべての根株の高さと地際での周囲長を測定した。覆われた株では上に生育している木が定着したと考えられる高さを根株の高さとした。折れ株の高さは株の中の最も高い部分から最も近い地表面までの垂直高とした。根株の腐朽度もすべての根株について記録した。腐朽度はChristy and Mack (1984)の論文に基づいて判断した。根株の樹種はすべての根株から木片を採取し、顕微鏡で観察して判定した。

5-2-4 種子散布・実生の消長の調査

1993年に地表面に32個の実生調査区（2 m × 2 m）をほぼ20 mおきに設置した。地表面の実生調査区はいずれも平坦な場所に設置した（図2-5）。これらの地表面の実生調査区の近く（10 m以内）に位置する根株14個では根株全体を調査対象として実生の動態を調査した。14の根株の平均高は130 cm（最小60 cm、最大200 cm）であった。

1993年6月に地表面の実生調査区の横に種子トラップ（受け口面積0.5 m²）を1基ずつ設置し、スギ種子の落下数を調査した（写真2-8）。種子トラップは受け口が地上高1 mになるように設置し、6月～9月は1ヶ月に1回程度、10月以降は2週間に1回程度の頻度で回収を行った。積雪期間の直前に種子トラップの網の部分の部分を地表に設置し直し、翌春に回収することで冬季の落下数も測定した。根株への種子散布密度は直近の種子トラップと同等であったと見なした。

種子の充実率を確認するため、種子をビーカーの水の中に入れ、沈んだ種子を健全と判定した。判定は種子の回収のたびにすべてのトラップで行い、種子数が多い場合は100個を無作為に選んで行った。種子トラップでは落葉の回収も行った。落葉は針葉樹と広葉樹に大別し、その乾重を測定した。1993年の落葉回収の際には、広葉樹のうちブナの落葉のみ区別して乾重も測定した。

各種子トラップから最も近いスギ成木までの距離を測定した。なお、プロット外にあるスギ成木は対象外とした。そのため、種子トラップからプロットの外縁までの距離が、プロット内の最も近いスギ成木までの距離よりも短い場合、そのデータは以降に述べる距離に関連した解析からは除外した。

地表面と根株上の実生調査区において、1993年～2001年にスギの当年生実生の出現・生残の調査を行った。各年の調査はおおむね5月下旬から11月中旬にかけて行った。新規に出現した実生は針金にナンバーテープをステープラーで固定して作ったタグにより個体識別をし、半月～1ヶ月おきに生死を確認した。1996年からは、地表面の当年生実生については出現箇所の微細基質（広葉樹の落葉、針葉樹の落葉、落枝、その他）を記録し、根株上の実生については、出現箇所の地表面からの高さ（以下、出現高）、出現部位（上部断面、側面、根張り）を記録した。

各実生調査区の光環境の指標として、各調査区がギャップ下にあるか、林冠下（針葉樹、広葉樹も記載）にあるかを記録した。本論文では種子トラップ内の健全種子の面積あたりの密度に対する出現した実生密度の比率を出現率と定義し、解析に用いた。

地表面および根株上が積雪下にある期間を推定するために、2000年11月にデジタル温度記録計（おんどり（T&D社））を調査プロット内に15個設置した。15個のうち地表面の実生調査区6ヶ所に一個ずつ、根株7個の上面（高さ80～170 cm）に1つずつ、根株のうち2個には根張りに一つずつ設置し、1時間おきに温度を測定するように設定した。温度が0°C近辺でほとんど変化が見られない時期を積雪下、日中に温度が大きく変動する時期を無積雪期と判断した（石田 2006）。

5-2-5 幼樹の動態の調査

プロット内（150 m×70 m）のすべてのスギ幼樹に2003年にナンバーテープで番号を付け、林内での位置を測定した。スギ幼樹の胸高直径、幹長の測定を行い、林冠下にあるか、ギャップにあるかを判定した。スギ幼樹がどの更新基質に生育しているのかも判定した。スギ幼樹の胸高直径は2006年、2012年に再測し、生死を記載した。幼樹の密度は各基質の投影面積で幼樹の本数を割って計算した。覆われた株の投影面積はその上に生育する大木の根系の面積も含めて計算した。

ブナについては地表面に設置された32箇所の2 m四方の実生調査コドラート内に生育しているものを対象とし、スギ幼樹と同様の項目の測定を行った。測定は1997年から5年おきに2012年まで合計4回行われた。調査区全体の推定本数は面積比から算出した。根株上のブナ幼樹は2010年に調査を行い、胸高直径、幹長を測定した。根株上のスギ幼樹、ブナ幼樹については「定着高」の測定も行った。定着高は幼樹が根付いた地点の地表面からの高さとして定義した。

5-2-6 立木の動態の調査

1992年の第1回の毎木測定後、5年に1度、1997年、2002年、2007年、2012年の合計5回、調査地内の胸高直径5cm以上の立木の胸高周囲長をスチールメジャーにより測定した。すべての立木は毎木測定のために新しいビニール製ナンバーテープを付けた。

林内を2.5 m間隔のメッシュに分割し、各メッシュの光環境を針葉樹冠下、広葉樹冠下、古いギャップ下、新ギャップ下の4つに分類した。このうち、古いギャップは1991年の時点でギャップだった場所、新しいギャップは1991年の台風により新たにギャップとなった場所である。

5年間の胸高周囲長の差から、その間の肥大成長を求めた。スギ、ブナの両樹種について、

立木は胸高直径 10 cm ごとの階級に区分し、5 年間の平均成長量を階級ごとに計算した。5 年ごとの調査時に立木の生死を記載し、その間の樹種別、サイズ別の死亡率を算出した。死亡個体については死亡要因を記載した。

新規加入木（新たに胸高直径 5 cm 以上になった立木）は樹種、生育立地（地表面、根株、倒木）、光環境をすべて記載した。スギ、ブナの立木は 1991 年の時点で利用する基質が異なっていたが、新規加入木についてもそれが当てはまるのか、検証した。

5-2-7 下層植生の動態

林床の2m四方のサブプロットで、高木性樹種の幼樹（スギ、ブナ含む）にはナンバーテープで識別を行い、成長、生残の調査を行った。サブプロットごとにササの本数、最大高を記載し、地表面を覆っている割合（被度）を目視により決定した。1992年、2002年、2012年の3回、その調査を行い、下層植生の動態を林冠の状態ごとに比較を行った。

5-3 解析方法

スギ種子の散布過程、スギ実生の出現数、生存率とそれらに關与する要因の解析を以下のとおりに行った。解析は主に一般化線形モデルを用い、種子や実生の数を応答変数に用いる場合には誤差構造を負の二項分布、実生の生死を応答変数に用いる場合には誤差構造を二項分布とし、ともにリンク関数はlogとした。

種子散布過程についてはスギ成木からの距離により散布数が減少するという仮定を置いて、モデルを作成した。各年の種子トラップ内の健全種子数を応答変数、スギ成木からの距離を説明変数、リンク関数をlogとするモデルとした。

スギ実生の出現数の解析では各実生調査区（地表面、根株上とも）の実生出現数を応答変数とし、説明変数として基質、光環境、成木からの距離を説明変数とした。オフセット項として実生調査区の面積を加えたモデル（モデル1）と、実生調査区面積×種子散布密度を加えたモデル（モデル2）の2つを用いた。前者は出現密度を、後者は出現率を分析するものである。

根株上の実生出現数を応答変数に、光環境、成木からの距離、根株の高さ、根株のタイプを説明変数とした。同様にオフセット項として調査区面積を加えたものと調査区面積×種子散布密度を加えた2つのモデルを用いた。

実生の生存に影響する要因について実生発生年から3年目の秋までの生存、枯死を応答変数とし、基質、光環境、成木からの距離を説明変数とした。3年間と区間を区切ったのは、多くの実生の出現した1998年以降の調査期間が3年間であり、出現年による比較を行うためである。根株上と地表面の双方に出現した実生を対象にしたモデルでは、説明変数として基質、光環境、成木からの距離を選定し、根株に出現した実生のみを対象にしたモデルでは説明変数に光環境、成木からの距離、根株のタイプ、実生の出現高を選定した。実生の生存パターンの可視化のため、 Kaplan and Meier (1958) により生存曲線を推定した。

以上のモデルでは内部相関の高い組み合わせ（実生の出現高と根株上の位置、光環境と成木からの距離）が一つのモデルに含まれないように留意した。

スギとブナの実生の基質間の出現数の比較を行うため、スギ、ブナの健全種子数の比と実生の出現数の比が等しいという帰無仮説をたて、地表面と根株の実生調査区における両樹種の実生の出現総数の期待値を算出し、適合性検定を行った。

スギ幼樹の(1) 本数 (2) 幼樹の幹長、dbh、定着高 (3) 死亡率は、それぞれ誤差が(1) Poisson 分布、(2) Gaussian 分布、(3) Bernoulli 分布に基づくものとして、一般化線形モデルを利用して解析した。多重比較を行うときの有意差は Bonferroni 補正によって計算した。根株の特性については、幼樹の有無についての解析を行うときには χ^2 検定を用いた。

立木の動態については死亡率、新規加入率の解析には一般化線形モデルを用い、死亡率の解析では枯死した立木の本数を応答変数に用い、基質、光環境を説明変数とした。新規加入木の加入率の解析も同様に新規加入木の本数を応答変数に、基質、光環境を説明変数とした。また、新規加入木は加入後5年間の肥大成長を測定し、スギ、ブナの両種について光環境、基質との関連を解析した。

上記の一般化線形モデルにおいては、AICによるモデル選択を行い、最適のものを採択した。以上の解析にはR3.0.1 (R Core Team 2013)のglm関数、MASSパッケージのglm.nb関数、およびsurvivalパッケージのsurvfit関数を用いた。

5-4 9119 号台風による被害と更新基質の増加

5-4-1 9119 号台風による被害

9119 号台風によってプロット内の 400 本(386 本 ha^{-1})の立木のうち 29 本が枯死した。これは本数比で 7.3%、胸高断面積比で 15.2%が失われたことを意味する。枯死した本数ではスギが 18 本と最も多く、ネズコが 5 本、ブナ 5 本、ミズナラ 1 本であった (表 5-4-1)。本数、胸高断面積合計ともにスギが多かったが、樹種別の被害率で見ると、スギは本数比、胸高断面積比とも 16%台、ブナの被害率は本数比 3.9%、胸高断面積比 7.5%であった (表 5-4-1)。

台風被害は根返りと幹折れに大別できる。根返り木は 18 本、幹折れ木は 11 本であった。根返り被害は 18 本のうち、スギが 14 本を占めた。一方、幹折れはスギが 4 本で樹種としては最も多かったが、他樹種の合計のほうが多かった (表 5-4-1)。幹折れ・枝折れ被害を受けたものの、枯死には至らなかった個体がスギで 13 本、ブナで 8 本、ネズコで 4 本、ミズナラで 1 本みられた。

被害枯死木の胸高直径は、最も細いもので 28 cm、最大で 114 cm で、60 cm を越えるものが被害木 29 本のうち 20 本を占めた。スギが 15 本を占めており、スギに被害が多かったのは大径木が特にスギに多かったためと思われる(図 5-4-1 上)。スギは枯死木の胸高断面積の 74.5%を占めていた。失われた胸高断面積は根返り被害は $8.3 \text{ m}^2 \text{ ha}^{-1}$ 、幹折れ被害は $2.7 \text{ m}^2 \text{ ha}^{-1}$ であった。

台風前に存在した立ち枯れ木の本数と胸高断面積合計はスギ 3 本、 $1.2 \text{ m}^2 \text{ ha}^{-1}$ 、ブナは 13 本、 $2.0 \text{ m}^2 \text{ ha}^{-1}$ であった (図 5-4-1 下)。台風被害はスギでは近年の枯死木の本数、胸高断面積に比べて大きく、ブナでは小さい値を示した。

根返り被害木と幹折れ被害木の特徴をその位置的条件と個々の立木の形質の 2 点から比較した。根返り木は試験地内では南西から北東方向の幅約 30 m の範囲にスギ 14 本、ネズコ 2 本、ブナ 1 本が集中して分布していた(図 5-4-2)。この範囲外では根返り被害は 1 本みられただけであった。根返り木の倒れた方向から、南西風によって被害がおきたことが確認された。一方、幹折れ木については根返りほどの集中はみられなかった。

表5-4-1 9119号台風による樹種別の被害

樹種	台風前		台風被害 (根返り 幹折れ)		被害率	
	本数	胸高断面積	本数	胸高断面積	本数	胸高断面積
	本	m ² ha ⁻¹	本	m ² ha ⁻¹	%	%
スギ	111	49.4	18 (14 4)	7.9 (6.8 1.0)	16.2	16.0
ブナ	128	10.7	5 (2 3)	0.8 (0.2 0.6)	3.9	7.5
ネズコ	22	6.6	5 (2 3)	1.8 (1.0 0.9)	22.7	27.3
ミズナラ	16	3.2	1 (0 1)	0.1 (0.0 0.1)	6.3	3.1
それ以外	123	1.0	0 (0 0)	0.0 (0.0 0.0)	0.0	0.0
計	400	70.0	29 (18 11)	10.6 (8.0 2.6)		

台風被害の () 内は前者が根返り被害、後者が幹折れ被害を示す

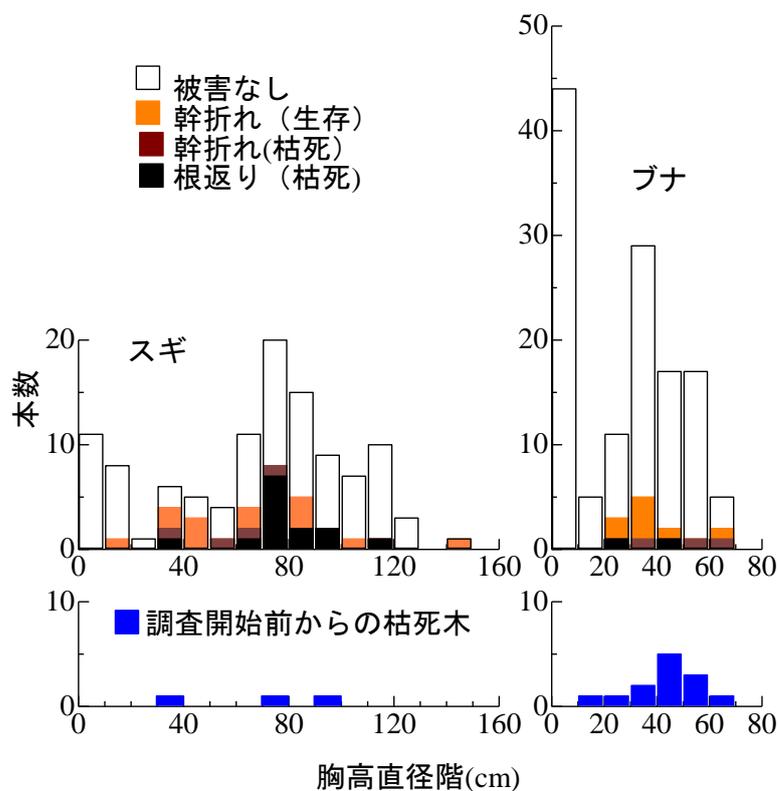


図5-4-1 スギ、ブナのサイズ別の被害状況

5-4-2 台風による更新基質面積の変化

プロット内の倒木、根株の投影面積、地表面の面積、ギャップの面積の台風前、台風直後、風倒木除去後の推移を表 5-4-2 に示す。台風前、倒木面積は 139 m² と林床の 1.3%、根株の投影面積 279 m² は 2.6% であった。台風前のギャップ面積は 4355 m² でギャップ率は 41.5% であった。

倒木や大枝の折損などによって新たに生じた倒木の投影面積は合計 330 m² となった。一方、台風による幹折れ 11 本により新たに生じた根株投影面積は合計 7.0 m² であり、台風前の 279 m² に対して 2.5% の微増となった。1992 年に風倒木が玉切りされて搬出され、その根元が林内に残ったことにより、新倒木の投影面積は 330 m² から 132 m² へと減少し、根株面積が 7.0 m² から 27.1 m² へと増加した (表 5-4-2)。

台風によってできたギャップの面積の推定値は 678 m²、これは台風前のギャップ面積の 16% の増加にあたる。ギャップは台風被害の集中した部位に集中し、もとは針葉樹の林冠だったところが主にギャップに変わっていた (図 5-4-3)。

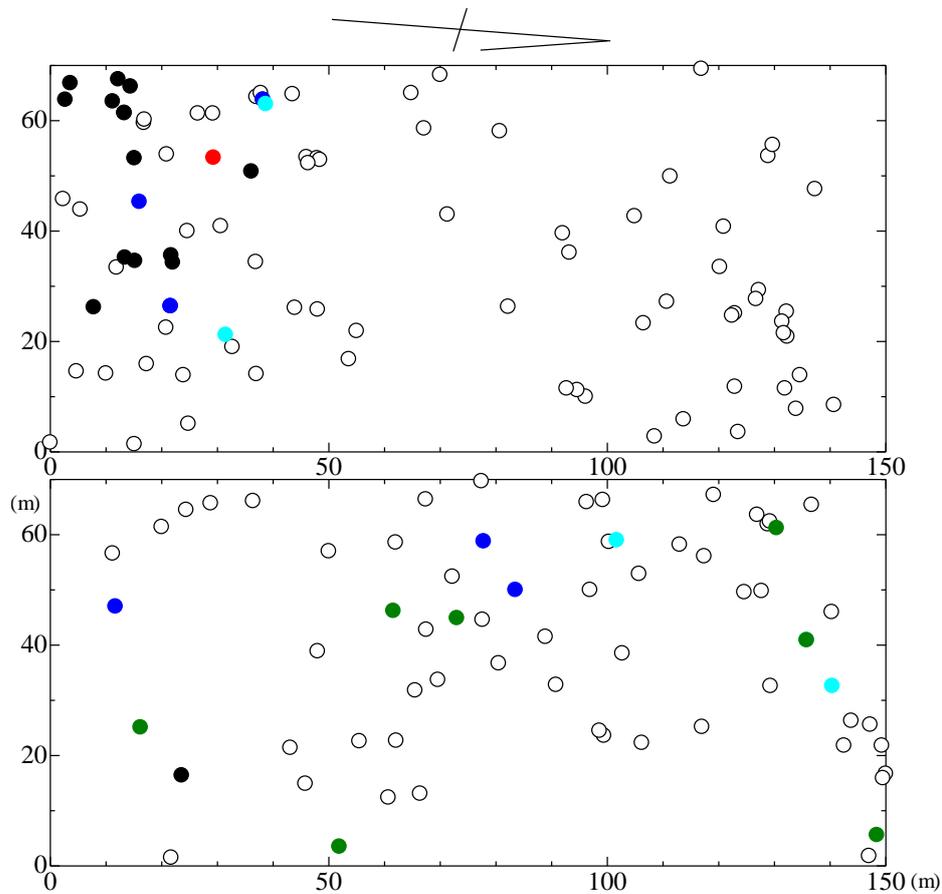


図5-4-2 スギ(上)とブナ(下)の立木位置と被害木の分布状況

○被害なし ●台風による枯死木（根返り） ●台風による枯死木（幹折れ）
 ●1992年以降の根返り枯死木 ●1992年以降の幹折れ枯死木 ●立ち枯れ木

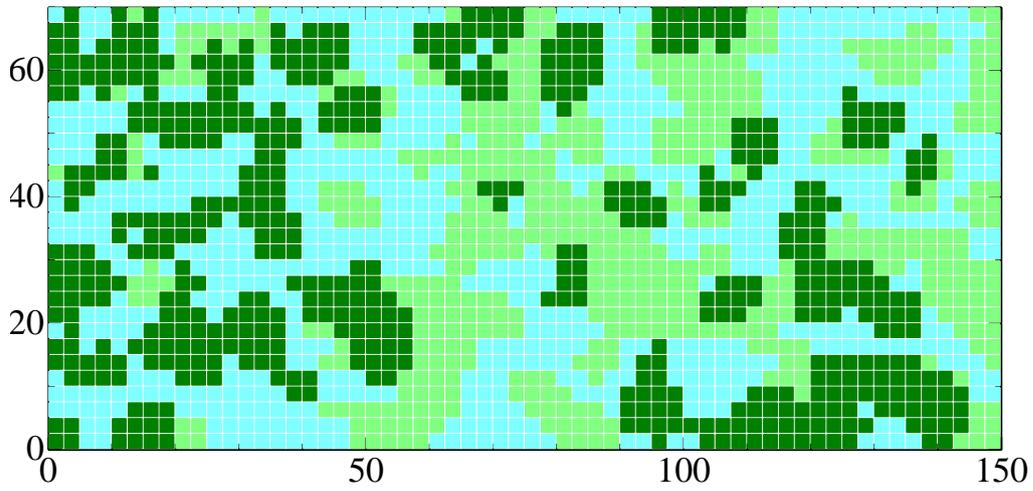
注) 1992年の測定時に胸高直径30cm以上の立木のみ

表5-4-2 9119号台風によって生じた新たな更新面

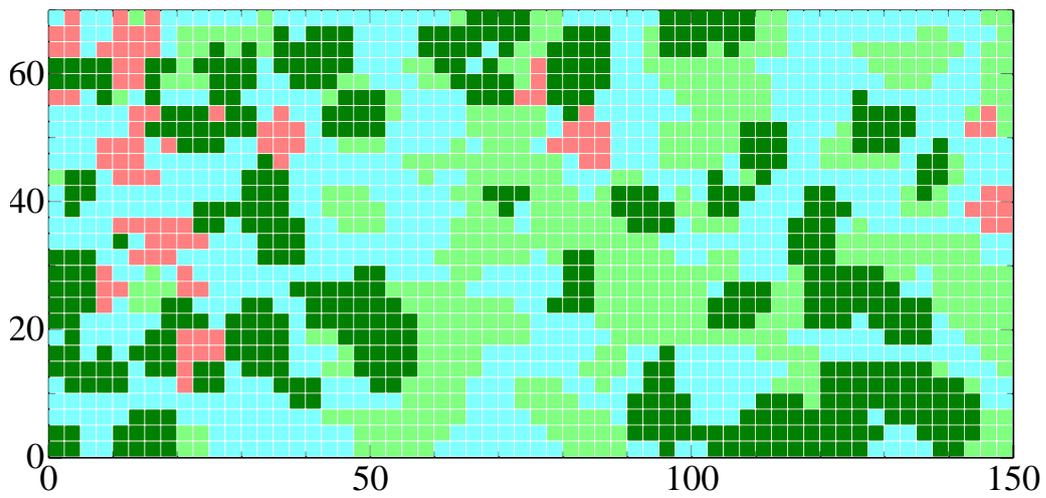
	台風前	台風直後	ヘリ集材後
倒木	139m ²	469m ² (330m ²)	271m ² (132m ²)
根株	279m ²	286m ² (7m ²)	306m ² (27m ²)
地表面	10082m ²	9745m ² (-337m ²)	9923m ² (-159m ²)
ギャップ	4355 m ²	5033m ² (678m ²)	5033m ² (678m ²)

()内は台風前から増減した面積

1991年（台風来襲前）



1992年（台風被害直後）



■ 針葉樹冠 ■ 広葉樹冠 ■ 旧ギャップ ■ 1991年以降に生じたギャップ

図5-4-3 台風前後の調査プロットの林冠状況

5-5 種子散布と実生の動態

5-5-1 種子散布数の年次変動と季節変動

スギの種子散布は調査期間のうち、1993年、1995年、1997年、1998年とほぼ隔年で観察された(表 5-5-1)。このうち、1995年には約 2800 個 m^{-2} の密度でスギ種子が散布され、この年を大量結実年とみなすことができた(表 5-5-1)。一年間の落葉量は広葉樹では 93~106 g m^{-2} 、針葉樹は 40~70 g m^{-2} の値を示した。

豊作年に散布されたスギ種子のうち、積雪のみられる 11 月以前に回収された比率は 1995 年で 2%、2000 年で 4%であり、翌年の融雪後に回収されたものが大半であった。一方、スギの落葉は 10~11 月と積雪期間、ブナの落葉は 9~10 月に集中していた。

スギの母樹からトラップまでの距離は 2.8 m~12.4 m の範囲にあり、トラップで計測されたスギ種子散布密度は 111~1706 個 m^{-2} (1993 年)、1080~10294 個 m^{-2} (1995 年)、60~4638 個 m^{-2} (1997 年) であった。いずれの年もスギ種子の散布数に対する成木からの距離の有意な影響はみられなかった ($p = 0.200 \sim 0.504$)。

5-5-2 実生の出現数および出現率

調査期間 (1993 年~1998 年) のうち、1994 年、1996 年、1998 年に当年生実生の出現がみられ、1996 年には他の年の 24~37 倍の高い密度で出現した。一方、1993 年、1995 年、1997 年にはスギの当年生実生の出現は見られなかった(表 5-5-1)。

モデル 1 (出現密度) では成木からの距離と更新基質を応答変数としたモデルが採択された。1994 年は根株上で、1996 年は地表面で有意に出現密度が高く、1998 年は統計的に有意な違いがみられなかった(表 5-5-2)。モデル 2 (出現率) でもスギ成木からの距離と更新基質の組み合わせのモデルが採択されたが、いずれの年も基質の影響は有意ではなかった ($p = 0.062 \sim 0.912$) (表 5-5-2)。

根株上の実生出現数の解析ではモデルに採用された要因はいずれの年も光環境であったが、有意な効果が見られたのは 1996 年だけで、根株の高さやタイプは採択されなかった(表 5-5-3)。地表面に 1996 年に出現したスギ当年生実生の微細更新基質を比較すると 67.5% がブナなど広葉樹の前年秋の落葉上に出現しており、21.0% がスギなどの針葉樹の新旧落葉上に出現していた。

表 5-5-1. スギ実生の出現密度

実生出現年	前年の健全種子		実生出現密度 (本 m ⁻²)	
	密度 (個 m ⁻²)	健全率	地表面	根株上
1993	データなし	データなし	0.00 ± 0.00	0.00 ± 0.00
1994	513.9	47.1%	2.38 ± 2.12	7.64 ± 7.04
1995	0.0	—	0.00 ± 0.00	0.00 ± 0.00
1996	2773.9	71.5%	57.56 ± 36.21	26.96 ± 19.27
1997	0.0	—	0.00 ± 0.00	0.00 ± 0.00
1998	871.4	55.1%	1.55 ± 2.93	1.78 ± 3.32

健全率は水選によって沈んだ種子の比率

実生出現密度は平均 ± 標準偏差を表す

表 5-5-2. スギ実生の出現数を応答変数としたモデルにおける変数の選択

	モデル 1 (出現密度)			モデル 2 (出現率)		
	1994 年	1996 年	1998 年	1994 年	1996 年	1998 年
基質	+++	---	ns	ns	ns	ns
光環境	不採択	不採択	不採択	不採択	不採択	不採択
成木からの距離	ns	ns	ns	ns	ns	ns

基質：地表面に対する根株の実生数への効果

光環境：針葉樹下に対する広葉樹林下およびギャップ下の実生数への効果

効果の有意水準：+++ $p < 0.001$; ++ $p < 0.01$; + $p < 0.05$; ns $p > 0.05$ でパラメータが有意に 0 よりも大きいことを示す。同様に - については有意に 0 より小さいことを示す。

5-5-3 実生の生存率

採択されたモデルでは 1994 年、1996 年は光環境が、1998 年は成木からの距離が採択され、有意な結果として、ギャップ下（1994 年）、広葉樹林冠下（1996 年）で生存率が低い傾向がみられた（表 5-5-4）。更新基質については 1994 年、1996 年に出現したのでは 3 年間の生存率で根株上が地表面を有意に上回った。一方、1998 年については 3 年後に地表面のスギ実生はすべて枯死していたが、根株上との間に有意な違いはみられなかった（表 5-5-4）。

各年の当年生実生の更新基質別の生存曲線を図 5-5-1 に示す。1994 年に出現したスギ実生は 3 年後の生存率が地表面で 0.2%であったのに対し、根株上では 21%であった。地表面のスギ実生は出現後 6 年目の 1999 年 10 月を最後にすべて枯死・消失していた。一方、根株上の実生は調査終了年の 2001 年 10 月の時点で出現実生の 10%が生存していた。1996 年、1998 年に出現したスギ実生では出現 3 年後の生存率は地表面でそれぞれの 0.9%、0.0%、根株上での生存率は 18.0%、9.7%と同様に根株上で生存率が高い傾向がみられた（図 5-5-1）。

調査プロット全体のスギ実生の各更新基質における生存数の推移を実生の出現年ごとに推定した（図 5-5-2）。総実生数は調査地全体の各更新基質面積から推定し、地表面は調査地面積の 96%、根株は 2.7%の面積として計算を行った。地表面のスギ実生の出現総本数は根株上の約 100 倍の値を示したが、根株上での高い生存率により、その差は年々小さくなっていった。1994 年に出現した実生は 3 年目の 1997 年 11 月には根株上で約 280 本、地表面上で約 500 本が生存していたが、6 年後の 1999 年に根株上の推定実生総本数が地表面を上回った。根株上の実生の本数が地表面を上回ったのは 1996 年に出現した実生では 4 年目の 1999 年、1998 年出現実生は 2 年目の 1999 年であった（図 5-5-2）。

根株上の実生の生存に影響する要因については、出現高と光環境の組み合わせのモデルが採用され、出現高は 1996 年と 1998 年の出現実生の生存率に正の影響を示したが、光環境の効果は有意ではなかった（表 5-5-5）。

表 5-5-3. 根株上のスギ実生の出現数を応答変数としたモデルにおける変数の選択

		1994 年	1996 年	1998 年
光環境	ギャップ	ns	++	ns
	広葉樹下	ns	+	ns
成木からの距離		不採択	不採択	不採択
根株高		不採択	不採択	不採択
根株タイプ		不採択	不採択	不採択

注：光環境は針葉樹冠下に対するギャップ、広葉樹下の比較
 表中のキャプションについては表 5-5-2 と同様

表 5-5-4. スギ実生の生存・枯死を応答変数としたモデルにおける変数の選択

		1994 年	1996 年	1998 年
基質		+++	+++	ns
光環境	ギャップ	---	ns	不採択
	広葉樹下	ns	--	不採択
成木からの距離		不採択	不採択	ns

表中のキャプションについては表 5-5-2 と同様

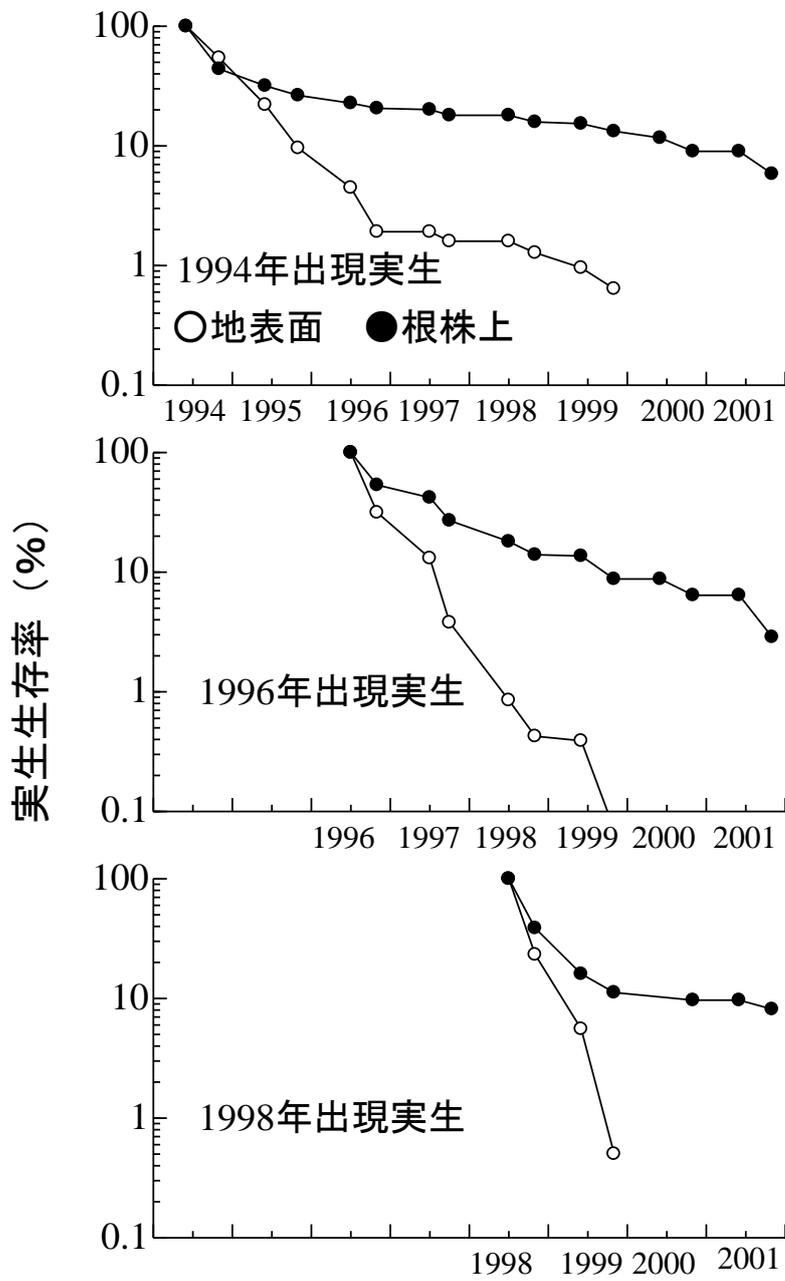


図 5-5-1 スギ実生の出現年次別の生存率

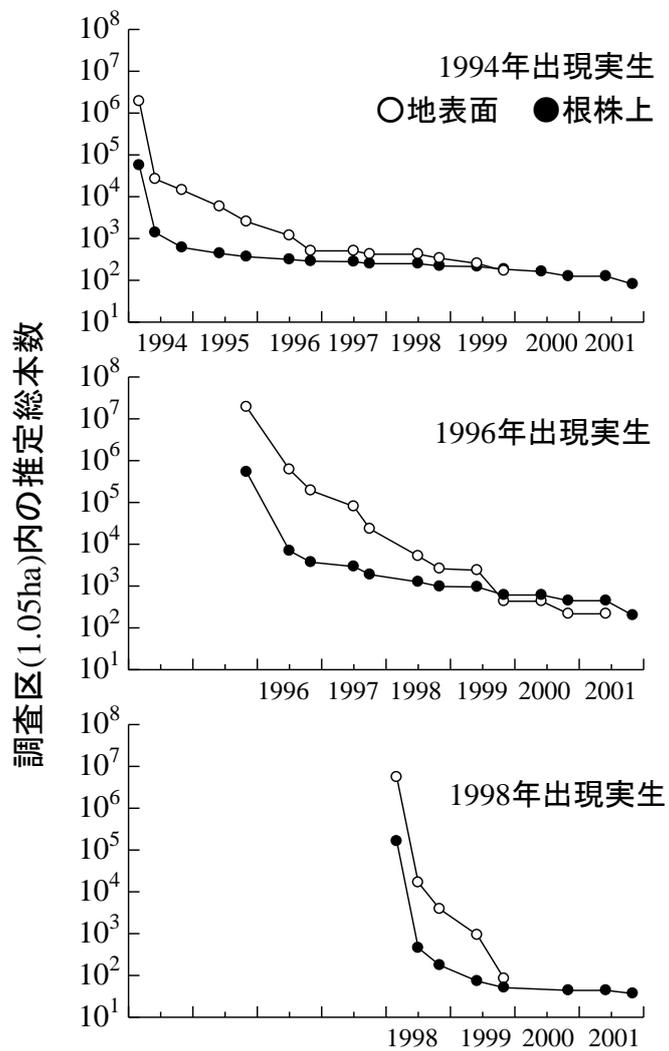
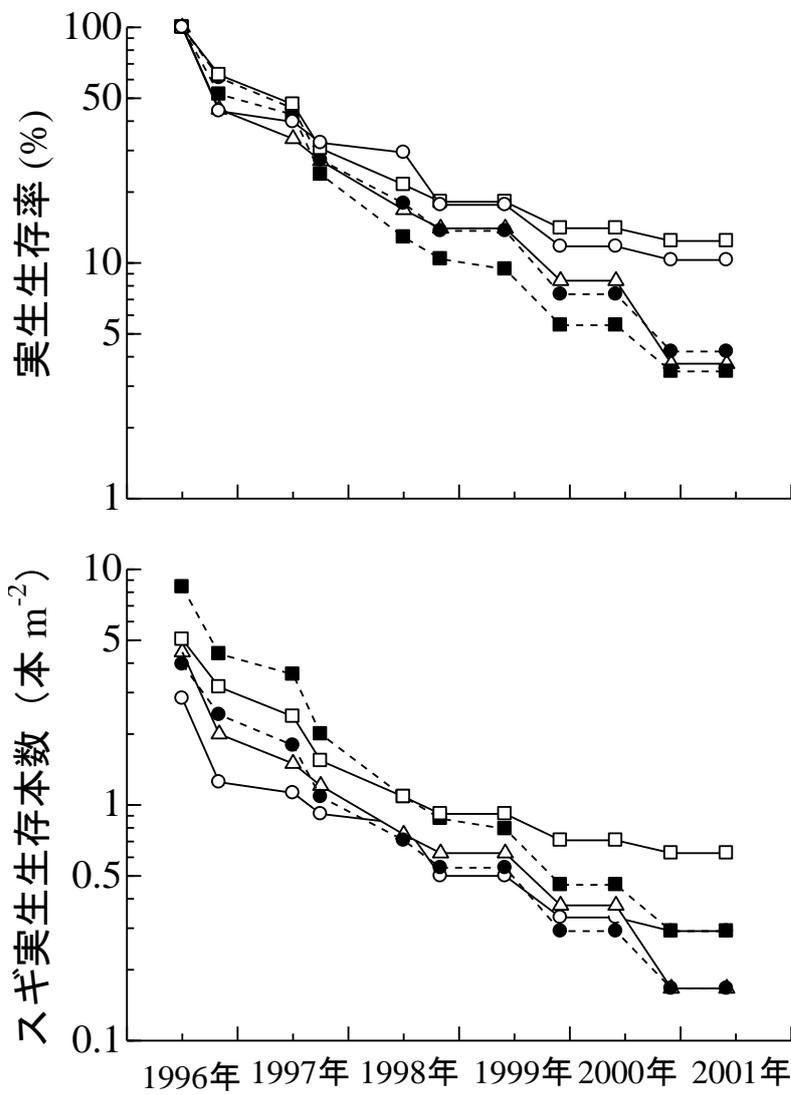


図 5-5-2 各基質におけるプロット内のスギ実生総数の推移

以下、1996年に根株上に出現したスギ実生について、出現高の影響をより詳しく分析する。出現高を30 cmごとに区分し、実生密度の推移と生存曲線と出現高の関係を示す(図5-5-3)。出現当初から1年目は出現高による生存率の顕著な差はみられなかったが、3年目以降は高さ90 cm以上に定着した実生で生存率の高い傾向が見られた。出現後6年目での実生生存率は実生出現高90 cm以上の二つのカテゴリで生存率が10%を超えていたのに対し、90 cm未満の3つのカテゴリでは生存率は5%未満であった($p < 0.001$ 、 $\chi^2 = 12.96$ 、 $d.f = 1$)。実生の出現数では30~60 cmで最も高い値を示し、120 cm以上で最も低い値を示したが、出現高と実生の生存率の関係を反映して、4年目以降では最も多くの実生が見られる出現高は90~120 cm、それに次ぐ実生数は出現高120 cm以上と30~60 cmのカテゴリであった(図5-5-3)。

一方、地表面に出現した実生の生存については広葉樹の落葉上、針葉樹の落葉上、落枝上、その他の4つの微細更新基質の間で生存率を比較した結果、1996年に出現した実生では広葉樹の落葉上の生存率が最も低く、出現した当年の早期に枯死する傾向が見られた。一方、落枝上に出現した実生の生存率は高く、出現後5年の段階で生存している実生はすべて落枝上に定着したものであった(図5-5-4)。



実生出現高 ○120cm以上 □90cm~120cm未満
 △60cm~90cm未満 ■30cm~60cm未満 ●30cm未満

図 5-5-3 根株上に出現したスギ実生の出現高別の生存率と生存数の推移
 (1996年出現実生)

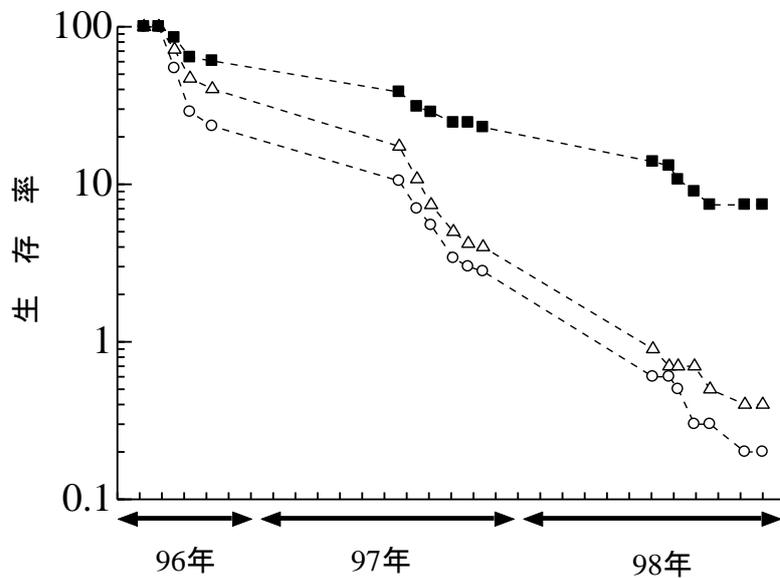


図5-5-4 地表面に生えたスギ当年生実生の3年間の生存率

○ 広葉樹の落葉上 △ 針葉樹の落葉上 ■ 落枝上

図 5-5-4 地表面に出現したスギ当年生実生の3年間の生存率の推移

表 5-5-5. 根株上のスギ実生の生存・枯死を応答変数としたモデルにおける変数の選択

		1996年	1998年
光環境	ギャップ	ns	ns
	広葉樹下	ns	ns
成木からの距離		不採択	不採択
根株高		不採択	不採択
根株タイプ		不採択	不採択
出現高		+++	+

表中のキャプションについては表 5-5-2 と同様

5-5-4 更新基質による積雪日数と実生の出現日の違い

積雪期間を調査した 2000 年 11 月～2001 年 5 月では、地表面の調査区は 11 月末までに積雪下に入ったが、根株の根元では 12 月上旬に、根株上面では 1 月初頭に積雪下に入った。融雪時期については、根株上面では 5 月上旬に融雪が観測され、根株の根元では約 1 週間、地表面では 3 週間、根株上面よりも遅れて融雪が観測された（表 5-5-6）。根株上面の融雪時期は根株が高いほど早い傾向がみられ、根株高 170 cm と 80 cm の根株で比較すると、前者で 2 週間融雪時期が早かった。

根株上のスギ当年生実生の出現時期は 1996 年には出現高が高くギャップ下にあるものが早い傾向が見られ（表 5-5-7）、出現高 120 cm 以上の実生で 7 月 15 日 ± 15 日、30 cm 未満の実生では 7 月 26 日 ± 24 日に出現していた。1998 年は出現高の影響は有意ではなかったが、出現高 120 cm 以上の実生で 6 月 21 日 ± 23 日、30 cm 未満で 6 月 29 日 ± 43 日であった。なお、地表面での実生出現日は、1996 年は 7 月 21 日 ± 15 日、1998 年は 7 月 10 日 ± 24 日であった。

5-5-5 スギとブナとの比較

スギとブナの実生は 1994 年、1996 年、1998 年の出現数が散布種子量からの期待値と比べて有意に偏っていた（地表面： $\chi^2 = 849.1, 322.8, 155.7$ 、いずれの年も $p < 0.001$ ；根株上： $\chi^2 = 2.3, 20.5, 9.2$ 、 $p = 0.31, <0.001, 0.010$ 、すべての検定において $d.f.=1$ ；表 5-5-8）。根株上に出現した実生の数は 1994 年を除き、スギが期待値よりも高く、ブナは低かった。地表面ではすべての年において逆の傾向がみられた。根株上に出現したブナ実生のうち、断面上に定着したものはみられなかった。地表面においてブナ実生はスギ実生に比べて高い生存率を示し、1994 年に出現したものの 3 年後の生存率は 27%、1996 年に出現したもので 22%であった（図 5-5-5）。

表 5-5-6. 実生調査区の埋雪日（2000年）と消雪日(2001年)

	積雪初日	融雪日
地表面	11月28日 ± 0.7日	5月24日 ± 3.7日
根株下部	12月10日 ± 8.5日	5月10日 ± 6.6日
根株上面	1月2日 ± 14.2日	5月4日 ± 4.4日

日付はいずれも平均±標準偏差

表 5-5-7. 根株上のスギ実生の出現日に関する要因

	1996年	1998年
光環境	ギャップ +	ns
	広葉樹下 ns	ns
成木からの距離	不採択	不採択
根株高	不採択	不採択
根株タイプ	不採択	不採択
出現高	+	ns

表中のキャプションについては表 5-5-2 と同様

表 5-5-8. スギ実生とブナ実生の出現密度

	前年の落下種子数		出現実生数 (本 m ⁻²)							
	(個 m ⁻²)		地表面		根株上					
	スギ	ブナ	スギ	ブナ	スギ	ブナ	スギ	ブナ		
1994	513.9	94.6	2.4	2.8 ***	5.0	0.9 ns	(4.5)	(0.7)	(5.1)	(0.8)
1996	2773.9	24.2	62.0	3.2 ***	27.4	0.4 ***	(63.8)	(1.4)	(27.2)	(0.6)
1998	871.4	13.1	1.5	0.2 ***	1.5	0.0 *	(1.7)	(0.0)	(1.4)	(0.1)

*** p < 0.001、 ** p < 0.01、 * p < 0.05

()内は期待値、太字は期待値に対して有意に密度の高いことを意味する
解析は実生調査区の総面積で比較したが、表では m² あたりの密度で表記

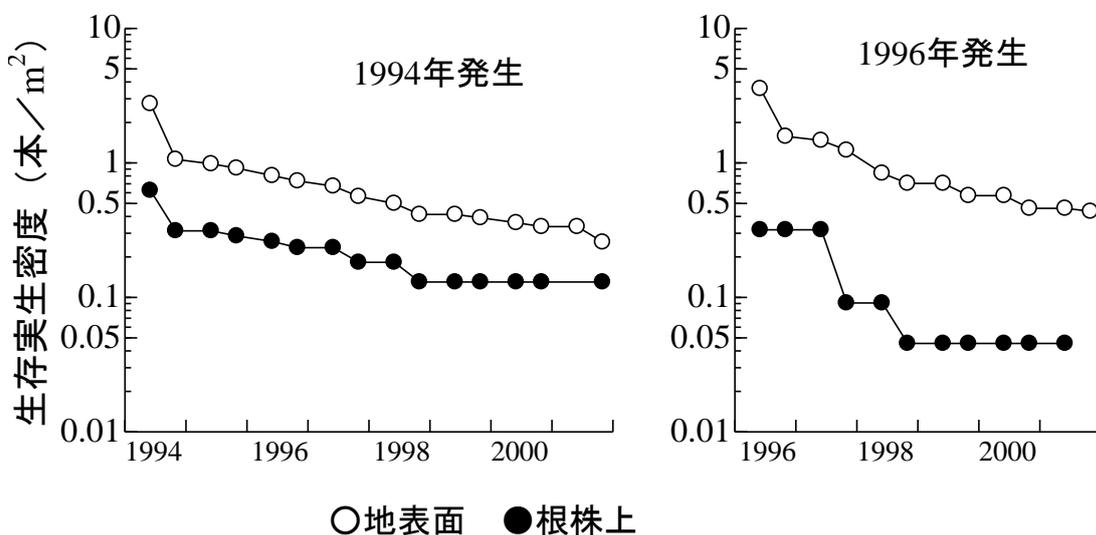


図 5-5-5 ブナ当年生実生の基質別密度の推移

5-6 幼樹の分布における更新基質の影響

5-6-1 スギ・ブナ幼樹の基質別の分布

スギ幼樹は 2003 年の時点でプロット内に 415 本存在し、その時の平均幹長と平均胸高直径はそれぞれ 2.0 m、1.4 cm であった(表 5-6-1)。プロット内のスギ幼樹のうち 75%は根株上に生育していた。一方、根株の投影面積はプロット面積の 3%に過ぎなかったため、スギ幼樹の密度は根株上では地表面のおよそ 100 倍、倒木上のおよそ 14 倍となった。この 3つの基質間での密度は根株が倒木、地表面に対して高く、倒木も地表面に対して有意に高かった。スギ幼樹の幹長は 3つの基質の間で差異はなかったが、胸高直径は地表面のものが根株上に比べて有意に大きな値を示した(表 5-6-1)。

一方、ブナについては根株上での幼樹の調査が 2010 年に行われただけのため、2011 年の地表面との検定を行った。1996 年のブナ幼樹のプロット内の地表面での推定本数は 1275 本、密度は 0.13 本 m^{-2} 、2010 年では地表面で 1355 本(0.13 本 m^{-2})、根株上では 28 本(0.10 本 m^{-2})であった。 χ^2 検定の結果、この時点ではブナ幼樹は有意に地表面に多いことが示された($\chi^2=3.85$ 、 $p<0.05$)。

2003 年と 2006 年の地表面と根株上のスギ幼樹を対象に胸高直径と肥大成長の関係を調べたところ、双方とも胸高直径が大きいほど直径成長が大きくなる関係がみられた($p<0.01$)。反対に、根株上と地表面、根株と倒木上での成長の違いはみられなかった($p=0.297$; $p=0.731$)。光環境との関係でもギャップ下と林冠下のスギ幼樹の肥大成長に有意差はみられなかった($p=0.09$)。

倒木上に生育しているスギ幼樹は元口直径 60 cm 以上の倒木の上のみみられた。こうした倒木の投影面積は 80 m^2 で、すべての倒木の 24%を占めていた。倒木上のスギ幼樹の本数は少ない(12 本)ため、本章ではこれ以上の解析は行わないこととした。

表 5-6-1. スギ幼樹の各更新基質上の分布状況 (2003 年)

	基質		スギ幼樹			
	個数	総面積(m ²)	本数	密度(本 m ⁻²)	平均幹長(cm)	平均 dbh(cm)
根株	141	283	313	1.10 ^a	196.8 ± 60.3	1.3 ± 1.3 ^a
倒木	86	137	12	0.08 ^b	188.8 ± 44.5	1.1 ± 0.8 ^{ab}
地表面	1	10080	90	0.01 ^c	213.1 ± 77.0	1.8 ± 1.0 ^b
総計		10500	415	0.04	199.8 ± 62.5	1.4 ± 1.3

幹長と dbh は平均値 ± 標準偏差.

異なる小文字は基質間での有意差があることを示す ($p < 0.05$)

表 5-6-2. 根株上のスギ幼樹の分布、サイズに関わる要因

根株の特性	幼樹の有無	サイズ	
		幹長	DBH
地際直径	0.000	0.913	0.088
根株の高さ	0.002	0.540	0.114
樹種	0.504	0.884	0.383
根株のタイプ			
折れ株	0.124	0.980	0.970
覆われた株	0.166	0.007	0.000
腐朽度	0.048	0.028	0.007
林冠状態	0.673	0.699	0.951

数値はいずれも p 値。太字の値は $p < 0.05$ で有意差あり.

「根株のタイプ」は「伐根」に対する検定結果を示す

5-6-2 幼樹の有無、サイズに対する根株の特徴の影響

根株上のスギ幼樹の有無に対して、どのような根株の特徴が関連しているのか検定を行ったところ、根株の高さ、タイプ、腐朽度には有意差がみられ、より大きい根株、腐朽の進んだ根株上にスギ幼樹が生育している傾向が見られた(表 5-6-2)。根株の元の樹種、根株のタイプ、林冠の状態についてはスギ幼樹の有無との関連は見られなかった。

根株の特徴とその上のブナ幼樹の有無との関係については、根株の直径について有意な関係が得られた ($p=0.001$) もの、腐朽度、根株のタイプ、根株の高さ、根株の樹種との関係では有意な関係は得られなかった (それぞれ $p = 0.569$ 、 0.100 、 0.162 、 0.208)。

スギ幼樹の生育している根株は生えていない根株より有意に高い傾向が見られ (表 5-6-2) 、いずれの根株のタイプでも高さ 60 cm 未満の根株でスギ幼樹の生育しているものはみられなかった (図 5-6-1)。幼樹の胸高直径と根株の高さにはやや有意な正の相関がみられた ($p = 0.088$) が、スギ幼樹の幹長と根株の高さの相関はみられなかった (表 5-6-2)。また、スギ幼樹の幹長、胸高直径ともに、覆われた株、腐朽の進んだ株に生育しているものは大きい傾向が見られた (表 5-6-2)。

スギ幼樹の肥大成長や生存率に影響する根株の要因を解析したが、幼樹の生存率と根株の高さの間に有意な相関が見られた他は、有意な相関の得られた要因はなく、死亡率や直径成長は3つの株タイプの間で有意な違いは見られなかった (表 5-6-3)。

5-6-3 スギ幼樹の本数に対する根株のサイズとタイプの影響

根株の上には複数のスギ幼樹が生育しているものが多く観察された。根株の高さとその上の幼樹本数をタイプ別に比較した (図 5-6-2)。各根株のスギ幼樹の本数と根株タイプ、根株の高さの関係を解析したところ、スギ幼樹の本数と根株の高さに正の相関が見られ ($p = 0.01$)、伐根と折れ株の間には同じ根株の高さでも幼樹の本数に有意な差があることが示された (図 5-6-2)。タイプ間の比較を行うと、スギ幼樹の密度は伐根が折れ株よりも有意に高く、覆われた株はその中間にあった。最も多くの幼樹が生育している根株は伐根上に 20 本のスギ幼樹がみられるものがあった (図 5-6-2)。

一般線形モデルを用いて2つの要因を解析し、スギ幼樹の有無は根株が高いほど生えている確率が高くなり ($p = 0.000$)、伐根でその傾向は最も高かった ($p = 0.07$) (表 5-6-2)。このことは伐根の上では幼樹がより多く生育し、高い根株ほど幼樹の本数が増えることを示している。

表 5-6-3. 根株上のスギ幼樹の成長、枯死に関わる要因

特性	R による検定の p 値	
	幼樹の成長	幼樹の生存
根株の高さ	0.731	0.015
根株の樹種	0.118	0.415
根株のタイプ		
折れ株	0.149	0.389
覆われた株	0.215	0.763
腐朽度	0.593	0.401
林冠状態	0.276	0.566
定着高	0.285	0.106

根株のタイプは「伐根」に対しての値、太字の p 値は $p < 0.05$ で有意差あり

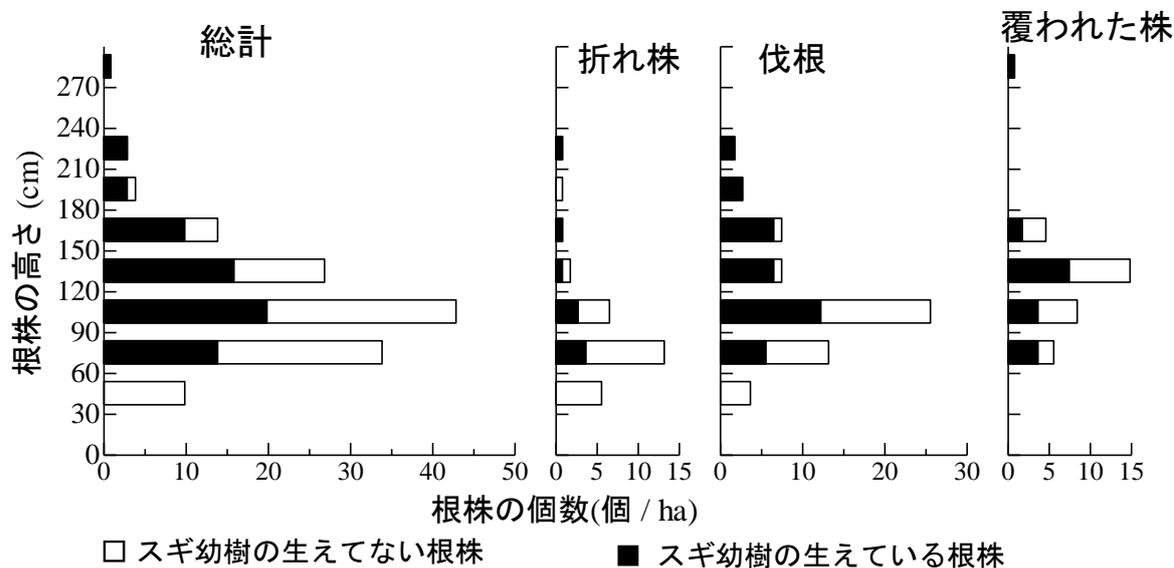


図 5-6-1 秋田佐渡スギ林における根株の高さの分布状況

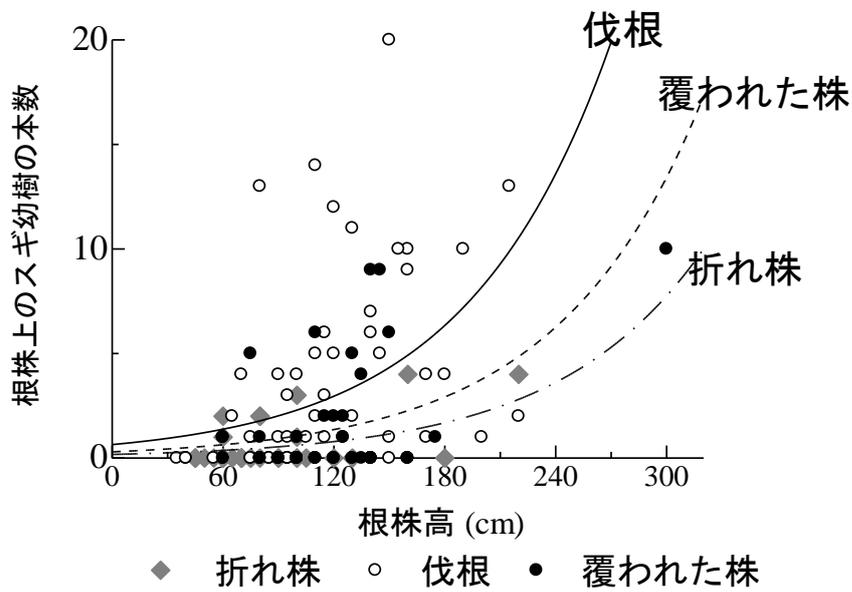


図 5-6-2 根株上のスギ幼樹本数と根株のタイプの相関

曲線はタイプごとの線形回帰式による

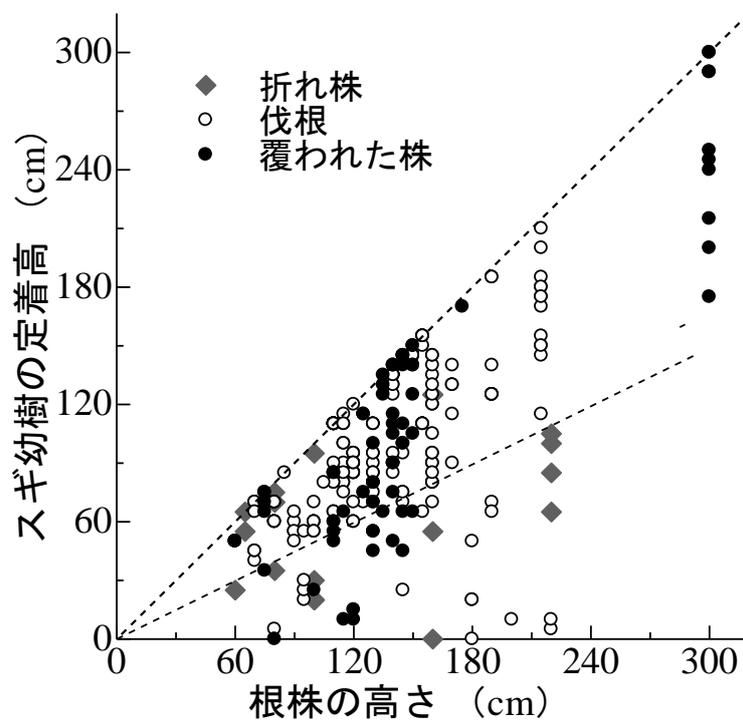


図 5-6-3 根株の高さとスギ幼樹の定着高の関係

図中の点線は 定着高=根株高 と 定着高=1/2 根株高

5-6-4 定着高と幼樹の成長、消長の関係

スギ幼樹の定着高と根株高の関係を図 5-6-3 に示す。幼樹の定着する高さは根株の高さと同じ線、つまり伐根ならば伐採面に定着したものが多く見られた。根株の高さが同じ場合、伐根上の幼樹の定着高が折れ株よりも有意に高く ($p = 0.0069$)、折れ株での定着高は低い傾向が見られた (図 5-6-3)。スギ幼樹の定着高は死亡率とやや有意な負の相関がみられ ($p = 0.106$)、dbh と定着高には相関はみられなかった。これらの影響は根株のタイプでの差異はみられなかった ($p > 0.3$)。

5-6-5 スギ、ブナ幼樹の本数の推移

スギ、ブナの調査期間内のプロット内総数の推移を図 5-6-4 に示す。総数としては地表面のブナが圧倒的に多く、それに対しスギでは根株上の本数が地表面を常に上回っている。幼樹の本数は 2003 年以降、いずれの更新基質、樹種でも減少する傾向が見られた。根株上のスギ幼樹の生存率は 2003 年から 2012 年の間で 70%、地表面では 82%であった ($\chi^2 = 1.35$, $df=1$, $p > 0.20$)。

根株上のブナ幼樹についてはプロット内で 28 本 (2010 年) であり、地表面の 1355 本 (推定値、2011 年) に対して 2%の比に過ぎない。これは根株の投影面積の比率 (約 2.7%) をも下回っているが、有意差は見られなかった ($\chi^2 = 0.75$, $df=1$, $p > 0.30$)。

根株上のブナ幼樹の定着高をスギ幼樹と比較すると、同じ根株の高さに対する定着高がスギより有意に低い解析結果が得られた ($p < 0.001$)。すべてのスギ幼樹の定着高の平均は 98.5 cm、ブナでは 64.4 cm であった。ブナ幼樹は根株に生育するものでもスギのように伐採面など高い場所ではなく、株の根張りなど比較的低い場所に定着する傾向がみられた。

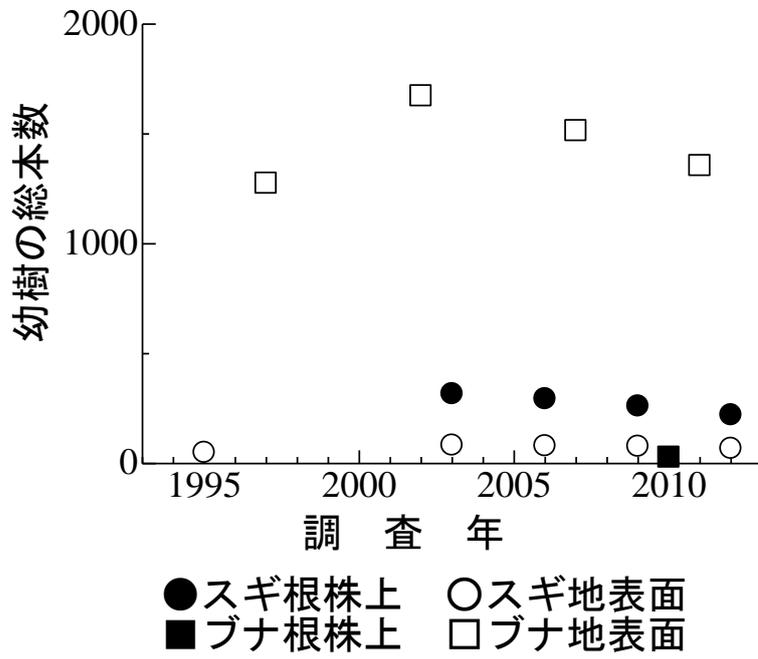


図 5-6-4 スギ、ブナの幼樹のプロット内の総本数の推移

5-7 20年間の立木の成長と消長

5-7-1 20年間の立木本数、胸高断面積の推移

プロット内には1991年には400本 (381本 ha⁻¹) の立木があったが、台風被害により1992年には371本 (353本 ha⁻¹) に減少していた。それから2012年までの20年の間に立木数は824本 (785本 ha⁻¹) と約2倍に増加し、胸高断面積合計は64.9 m² (61.8 m² ha⁻¹) から71.5 m² (69.1 m² ha⁻¹) へと10.2%増加した (表5-7-1)。樹種数は1992年には12種であったのに対し、2012年には18種まで増加していた。この間、プロット内から消失した樹種はなく、唯一ネズコが本数に変化がなかっただけで、ほかの樹種は個体数が増加していた (表5-7-1)。

新規加入木は20年間で合計539本 (513本 ha⁻¹) であり、その94%を広葉樹が占めた。新規加入木のうち本数が多かったのはブナ、ハウチワカエデがそれぞれ131本、113本であった。針葉樹の新規加入木は広葉樹に比べて少なく、スギは20年間で31本、ネズコは0本、キ1991年には立木全体の39%だったが、2012年では71%となった (表5-7-1)。

スギの立木は根株上で密度が高いことは第四章で説明しており、新規加入木についてはスギ31本のうち21本が根株上に生育していた。このうち、11本はその根株上に他に立木がない状態で新規加入木となったもの (うち2本は同一の根株上)、1本はスギ小径木がある根株上に生育しているもの、4本は他の樹種の立木がすでに同じ根株上に生育していたものであり、5本はスギ大径木 (胸高直径60 cm以上) の立木の生育している根株上で進階したものであった。根株141個のうち、1992年の時点でスギ立木のみられるものは34個であったが、2012年の調査時には44個に増加した。ブナでは新規加入木131本のうち、根株上にみられたものは3本であった。

表5-7-1 20年間の樹種別本数、胸高断面積合計の推移

樹種	本数			胸高断面積合計 (m ²)			最大胸高直径 (cm)		
	1992	2002	2012	1992	2002	2012	1992	2002	2012
スギ	93	101	114	43.57	45.45	47.15	148.3	150.9	155.3
ブナ	123	184	230	10.95	10.75	11.42	64.7	66.6	68.9
ネズコ	17	17	17	6.11	6.49	7.20	114.1	117.4	121.5
ミズナラ	15	20	20	3.14	3.27	3.06	79.0	79.2	84.0
ホオノキ	17	28	43	0.63	0.75	0.95	41.6	40.8	40.3
ハウチワカエデ	52	111	155	0.19	0.36	0.58	11.5	12.4	12.8
コシアブラ	20	56	76	0.16	0.35	0.57	24.2	26.5	28.3
タムシバ	7	46	75	0.02	0.12	0.22	6.5	7.7	9.0
ナナカマド	13	24	31	0.05	0.09	0.14	10.5	10.7	12.5
マルバマンサク	7	12	23	0.02	0.03	0.07	7.4	7.6	8.0
ウワミズザクラ	6	9	11	0.02	0.03	0.04	8.1	9.2	10.1
ミネカエデ		5	13		0.01	0.04		6.0	8.1
オオカメノキ		3	6		0.01	0.01		5.6	6.0
アズキナシ	1	1	2	0.00	0.00	0.01	5.0	5.5	7.3
ミズキ		1	3		0.00	0.01		4.9	5.9
ヤマウルシ			3			0.01			5.5
キタゴヨウ		1	1		0.00	0.00	7.2	5.8	7.2
ツノハシバミ		1	1		0.00	0.00		4.9	5.2
計	371	620	824	64.86	67.72	71.48			

枯死木は調査期間の20年間に97本 (92.4 本 ha^{-1}) が観察された (図5-7-1)。5年ごとに枯死木の本数の推移を見ると、1992年から1997年は11本であったのに対し、他の期間はいずれも5年間に30本程度の枯死木が見られた。樹種別ではブナが24本で最も多く、コシアブラ15本、ハウチワカエデ11本、スギ10本という順番であった。枯死木の胸高断面積合計は20年間で合計4.4 m^2 であり、スギが42.6%、ブナが39.5%でこの2樹種で全体の80%以上を占めた。ブナの枯死木は24本中13本がDBH10 cm未満、10本が30 cm以上で最大が62 cmであったのに対し、スギは胸高直径30 cm以上の枯死本数は10本中3本であったが、胸高直径80 cm以上の立木が2本あり、この2本がスギ枯死木全体の胸高断面積の85%を占めていた。ブナの枯死理由はほとんどが立ち枯れであったが、スギではDBH30 cm以上の枯死木3本の枯死要因が風害による根返り、幹折れであり (図5-7-1)、すべて1991年の台風によって根返り被害が集中していた地域に分布していた (図5-4-2)。

20年間の各樹種の加入率と枯死率を図5-5に示す。年間の枯死率は2%を越えたものがマルバマンサクだけで、胸高直径30 cm以上の成木があるスギ、ブナ、ネズコ、ミズナラ、ホオノキはいずれも枯死率は1%を下回っていた。新規加入率は小径木の多い落葉広葉樹で高く、コシアブラで10.6%年⁻¹、タムシバが9.1%年⁻¹、マルバマンサクが8.5%年⁻¹であった (図5-5)。この林分の主要樹種であるスギ、ブナの新規加入率は1.6%年⁻¹、4.2%年⁻¹、枯死率は0.5%年⁻¹、0.8%年⁻¹であった。また、ネズコは20年間、枯死木も新規加入木もまったく見られなかった。

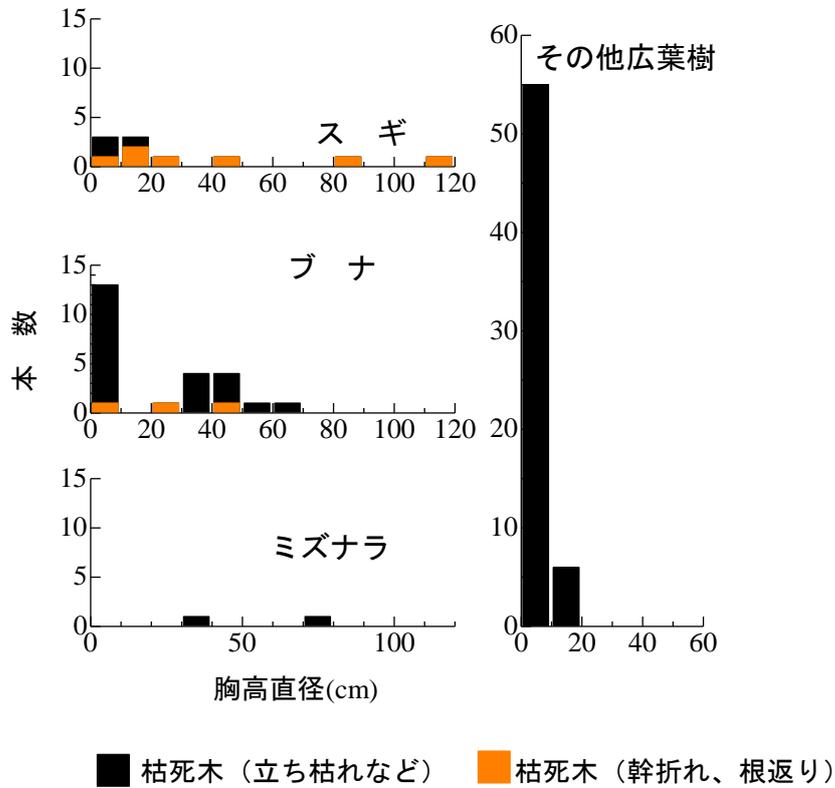


図5-7-1 樹種別の20年間の枯死木の胸高直径分布

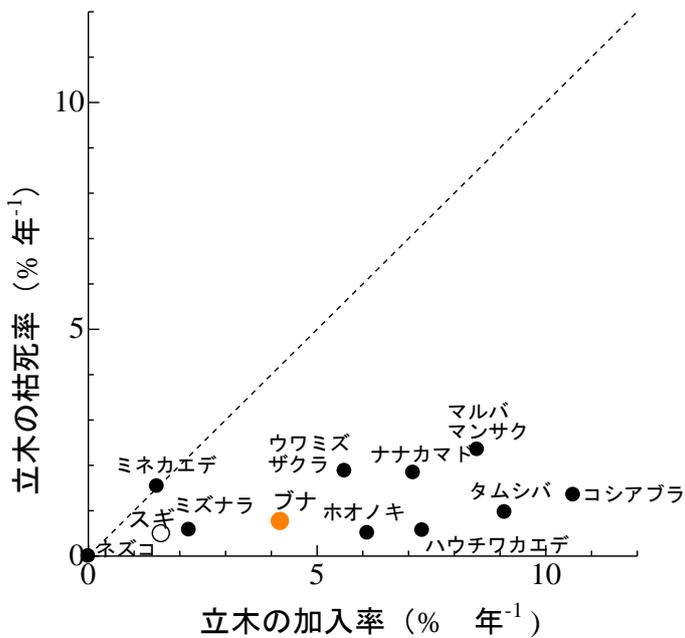


図5-7-2 樹種別の20年間の立木の加入率と枯死率

図中の点線は加入率＝枯死率を示す

5-7-2 スギ、ブナのサイズ別の肥大成長・死亡率

スギ、ブナはこの林分を構成する主要樹種であるが、調査当初からスギは大径木が多く、小径木が少ないのに対し、ブナはその逆であり（図3-1）、この20年間の新規加入木の本数の違いからサイズ構成に大きな違いが生じてきた。この2樹種のサイズによる肥大成長、死亡率の比較を行った。

スギとブナの胸高直径10 cmごとの平均直径成長量を図5-7-3上に示す。スギ、ブナとも胸高直径10 cm未満では0.15 cm 年⁻¹程度の肥大成長であったが、胸高直径10～20 cmのサイズでは肥大成長は0.25 cm 年⁻¹程度まで上昇した。ブナは胸高直径10～20 cmの立木の肥大成長が全サイズを通してもっとも大きく、20～30 cmで最も小さい値を示した。

一方、スギでは胸高直径40～50 cmが肥大成長は最も小さく、胸高直径70 cmを越えるとすべてのサイズクラスで0.3 cm 年⁻¹程度の成長を示した（図5-7-3上）。スギは直径70cm以上でブナの平均肥大成長の最大値をすべて上回っており、肥大成長はブナが初期にピークを迎えるのに対し、スギは大径木になってから大きくなる傾向が示された。スギとブナの間に肥大成長を比較すると、スギが有意に大きい結果を示した ($p = 0.044$)。

スギは根株上、地表面で成長が異なるかどうか、サイズクラスごとの比較を行ったが（図5-7-3下）、更新基質と肥大成長の間に有意な違いは見られなかった ($p = 0.407$)。

スギとブナのサイズ別の死亡率を図5-7-4に示す。胸高直径5～10 cmの立木では両樹種とも死亡率は1 %年⁻¹未満で差は見られないが、サイズクラス10～20 cmになると、スギでは3%年⁻¹と樹種内で最も大きな値を示したのに対し、ブナではこのサイズクラスで枯死した立木は1本も見られなかった。ブナはそれ以上のサイズでは比較的死亡率が高くなり、直径40～50 cm、60～70 cmの二つのクラスで死亡率が1 % 年⁻¹を上回った。一方スギでは20～30cmと直径40～50cmのクラスで死亡率が1%年⁻¹を上回ったが、それ以降のサイズクラスでは8つのサイズクラスのうち6つでは枯死が見られず、死亡率は1%になるサイズクラスはなかった（図5-7-4）。スギとブナの20年間の死亡率はスギ、ブナそれぞれ0.5%年⁻¹、0.8%年⁻¹であり、死亡率はブナがスギよりも有意に高い結果となった ($p = 0.012$)。

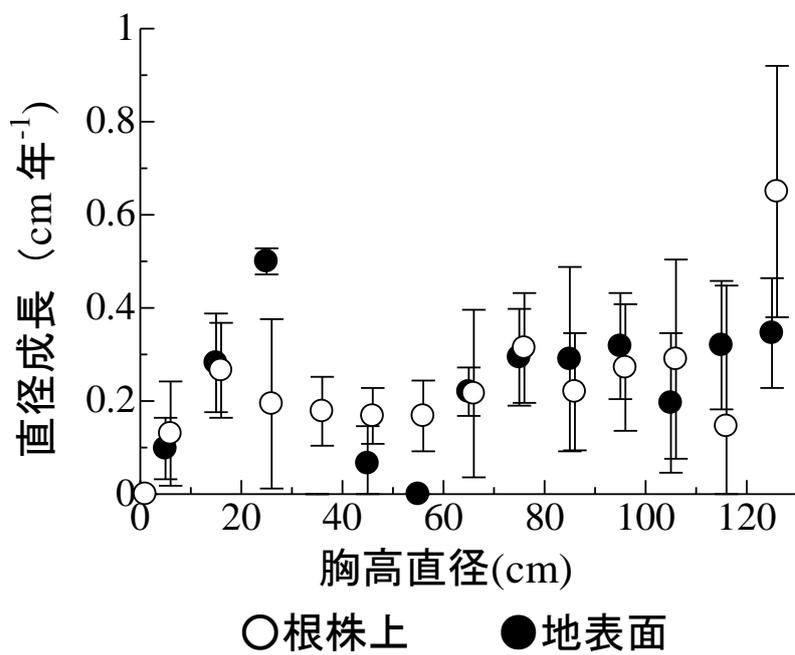
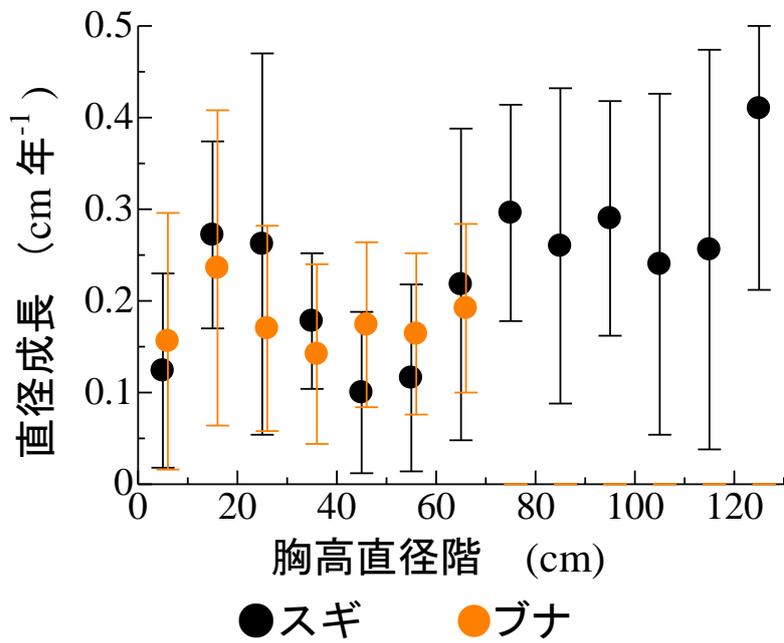


図 5-7-3 スギ、ブナのサイズ別成長傾向

上：スギ、ブナのサイズ別平均胸高直径成長

下：スギの根株上と地表面でのサイズ別胸高直径成長

いずれも○は平均値、棒は標準偏差を示す

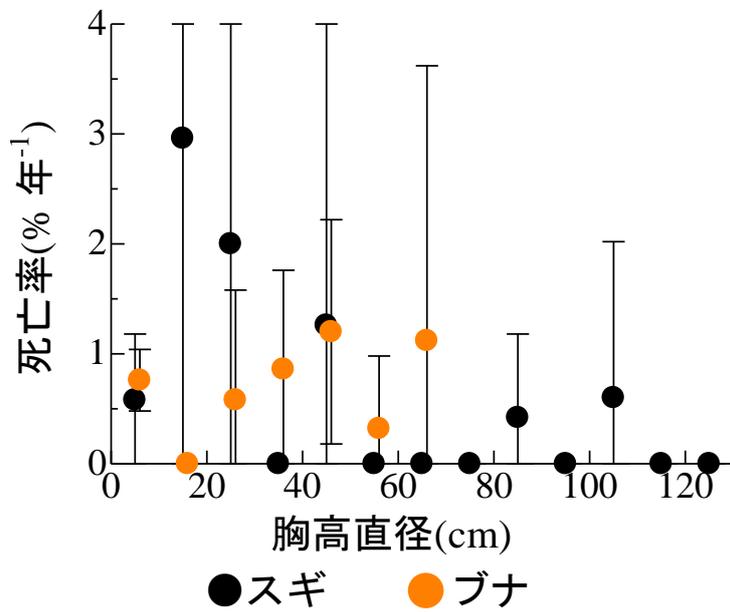


図 5-7-4 スギ、ブナのサイズ別の死亡率

○は平均値、棒は標準偏差を示す

5-7-3 新規加入木の分布状況と成長

新規加入木の生育していた立地を針葉樹冠下、広葉樹冠下、古いギャップ下、新しいギャップ下の4つに分類し、分布の推移を調査した。最初に新規加入木が観察された1997年の調査では、ブナの場合古いギャップ下での密度が高く、針葉樹冠下、広葉樹冠下の密度の6倍の値を示した(図5-7-5)。そして、同年の新しいギャップ下でのブナの新規加入木は1本も観察されなかった。また、ブナ以外の広葉樹でも1997年には古いギャップ下での密度が最も高く、針葉樹冠下の新規加入木が最も低かった。台風から16年たった2007年の調査時にはブナの新規加入木(2007年時に新たに胸高直径5 cmを越えた立木)のうち、新しいギャップ下に生育しているものが最も高い密度を示した(図5-7-5)。ブナ以外の広葉樹でも同様に新たなギャップ下での密度が古いギャップ下の密度を上回った。

これに対し、スギでは各調査時の新規加入木の本数が5~13本とブナに比べて少なく、20年間の密度の変動はブナに比べて小さかった。ブナと同様に2007年に新しいギャップ下での密度が最も高くなったが、2012年では針葉樹冠下の密度が最も高くなり、常にギャップ下の密度が高いブナとは異なる傾向を示した。新規加入木の分布を検定すると、スギでは特定の光環境に集中する傾向は見られなかったが、ブナでは有意差が見られ、針葉樹冠下で有意に密度が低く、古いギャップ下で有意に高かった($\chi^2=38.4$, $df=3$, $p<0.0001$)。

一方、新規加入木の生育立地別の肥大成長はスギで有意な差が見られたが、ブナは見られなかった(図5-7-6)。スギは新しいギャップ下に生育している新規加入木の肥大成長が他のカテゴリーよりも有意に大きく、針葉樹冠下で有意に小さかった。ブナについては4つの生育立地の間で肥大成長に有意差は見られなかった。

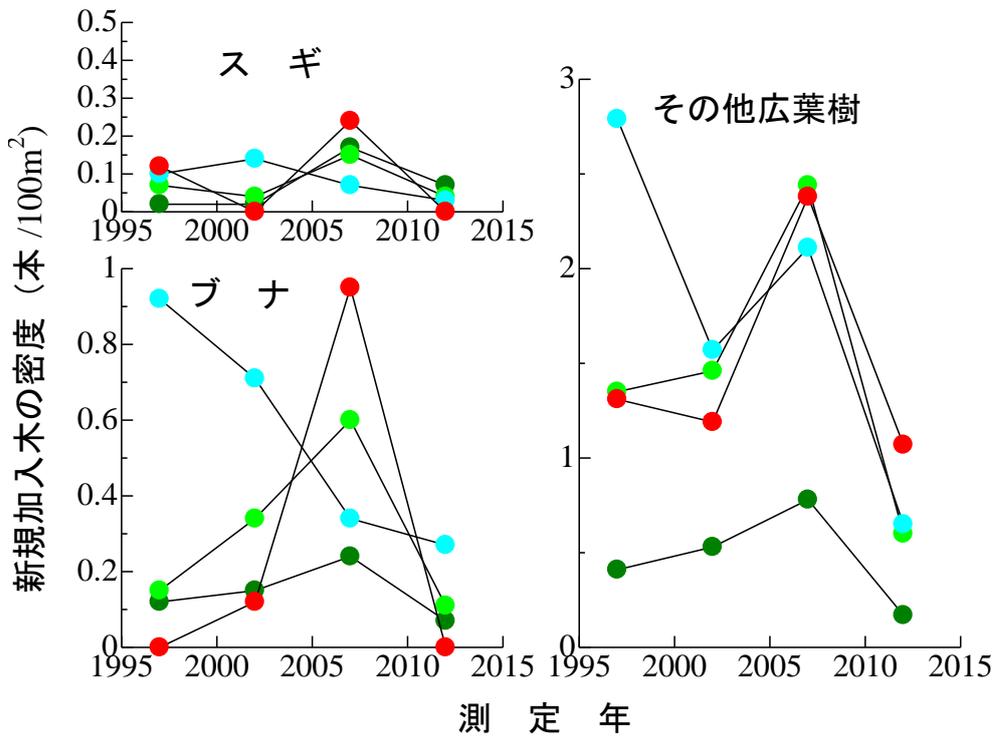


図 5-7-5 新規加入木の生育立地の推移

● 針葉樹冠下 ● 広葉樹冠下 ● 古いギャップ下 ● 新しいギャップ下

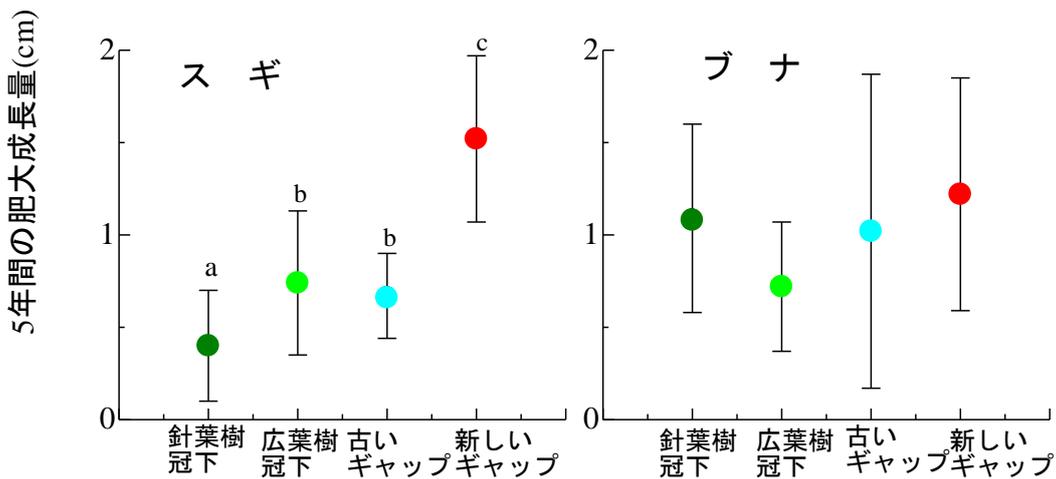


図 5-7-6 新規加入木の 5 年後までの成長

5-7-4 光環境と下層植生の動態の関連性

林床に定着した高木性樹種の幼樹の密度の推移を図 5-7-7 に示す。幼樹の密度はどの光環境下でも 20 年間のうちに減少する傾向を示した。針葉樹冠下、広葉樹冠下、古いギャップ、新しいギャップの 4 つのカテゴリ間で幼樹の密度の違いを多重比較により検定したところ、いずれの年にも統計的な有意差は見られなかった（1992 年、2002 年、2012 年でそれぞれ $p = 0.422, 0.446, 0.310$ ）。

林床のササの平均高を 1992 年から 10 年おきに合計 3 回測定を行い、サブプロットの高木性樹種と同様に光環境ごとに多重比較を行い、有意差がみられたときには個々のカテゴリ間の検定を Bonferroni 法で行った。1992 年はいずれのカテゴリでも平均高が 150cm を下回り、広葉樹冠下では 100cm を下回った（図 5-7-8）。2002 年には新しいギャップ下でササの平均高が 200cm を越え、他の 3 つでは 170cm 前後の値を示した。2012 年の平均高は新しいギャップ下、古いギャップ下では 2002 年より大きな値を示したが、針葉樹冠下、広葉樹冠下では 2002 年より小さくなっていた。多重比較による有意差は 2012 年のみで見られ（ $p = 0.703, 0.239, 0.010$ ）、新しいギャップ下と針葉樹冠下（ $p < 0.01$ ）、新しいギャップ下と広葉樹冠下（ $p < 0.05$ ）の間に有意な差異がみられた（図 5-7-8）。

ササのサブプロットごとの被度の推移を図 5-7-9 に示す。1992 年の調査開始時はいずれのカテゴリでも中央値は 0~10%であった。その後、ササの被度は新しいギャップ下では 2002 年に中央値が 80%となり、ササの増加が顕著であったが、それ以外のカテゴリでは中央値が 30%を越えることはなかった。

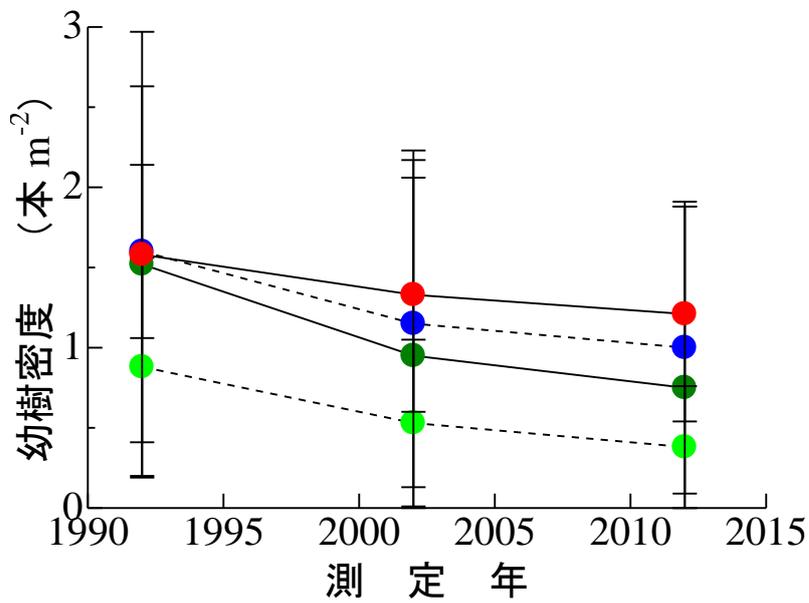


図 5-7-7 林床サブプロットの高木性樹種の幼樹密度

●針葉樹冠下 ●広葉樹冠下 ●古いギャップ下 ●新しいギャップ下

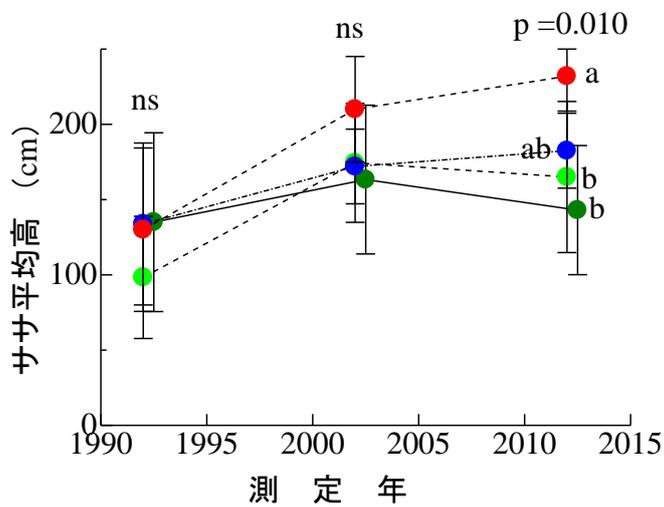


図 5-7-8 林床サブプロットのササ平均高の推移

●針葉樹冠下 ●広葉樹冠下 ●古いギャップ下 ●新しいギャップ下

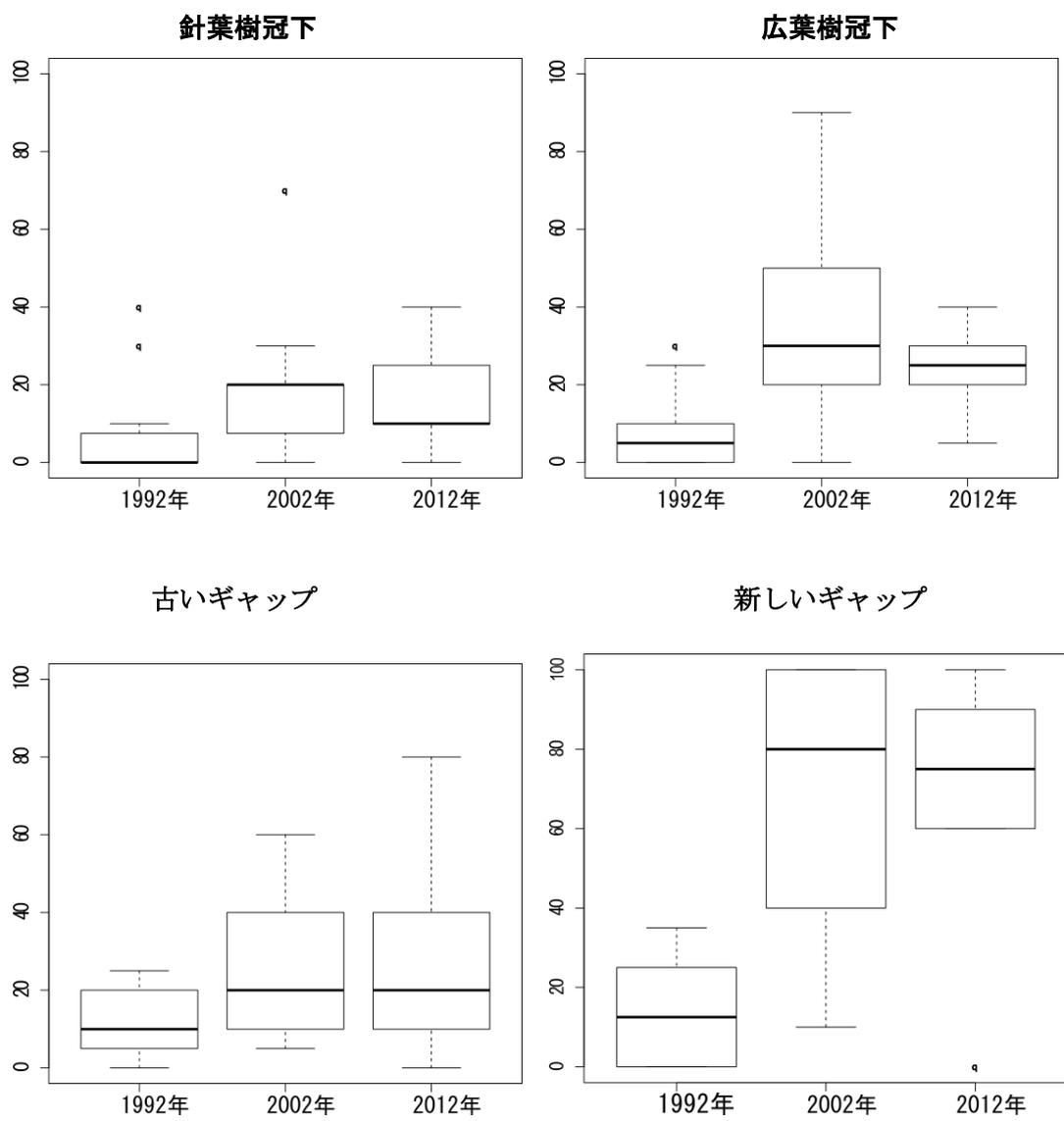


図 5-7-9 異なる光環境下でのササ被度の推移

5-7-5 根株サイズとスギの分布

根株の高さがスギ幼樹の有無や生存に影響することが示された(表 5-6-2、表 5-6-3)が、高い根株は光環境においては有利であるが、水分の不足が起こることも指摘されている(北畠 2001)。腐朽度が同じであれば、根株の体積が大きいほどその根株に保持されている水分は多いと考えられ、根株に保持された水分に依存するスギ実生や幼樹の生存が高くなることが予想される。そこで、根株の投影面積 (m^2) \times 高さ(m)を根株の体積の指標とし、スギ実生と幼樹の密度、生存率との関係を解析した。

根株の大きさの指標値は最小で 0.36 m^3 、最大で 17.18 m^3 であった。根株をこの指標の値に基づき、大中小の 3 つ (カテゴリー1: 小 ($\sim 1 \text{ m}^3$)、カテゴリー2: 中 ($1 \sim 3 \text{ m}^3$)、カテゴリー3: 大 ($3 \text{ m}^3 \sim$)) に区分した。

根株サイズが小さいカテゴリーでは折れ株の比率が高くなり、覆われた株は大きい根株で比率が高かった(図 5-7-10)。根株の 3 つのカテゴリー間で、スギ幼樹の分布と実生の消長の比較を行った。いずれのカテゴリーにも一定数属し、表面が大径木の根系に覆われておらず、根株上の幼樹数が多い(図 5-6-2)ことから伐根上の幼樹のみを比較対象とし、根株のサイズとの関連を検定した(図 5-7-11)。根株あたりの幼樹数は根株が大きくなるほど多くなる傾向が見られた。カテゴリー間の検定(一元配置分散分析、Bonferroni 法)ではカテゴリー3と1、3と2の間にいずれも有意な差が得られ(いずれも $p < 0.01$)、根株サイズが大きくなるとスギ幼樹の本数が多くなる傾向が明らかになった。伐根の表面積あたりの幼樹本数(以下、幼樹密度)はカテゴリー3が最も大きな値を示し、カテゴリー1と3のカテゴリー間に幼樹本数で有意な差が得られた($p = 0.048$)。伐根の場合、スギ幼樹の多くが伐採面近辺に定着することが示されており(図 5-6-3)、大きな伐根では伐採面の面積が大きくなることもスギ幼樹が多い一因と考えられる。伐根上に更新したスギ幼樹のカテゴリー別の生存率(2003年~2012年)は小、中、大の順に 60.0%、76.0%、84.1%であったが、小、中のカテゴリーの幼樹本数が少ないため、有意差は得られなかった($p = 0.658$)。

スギ実生の生存経過とスギ根株のサイズとの関連を図 5-7-12 に示す。一株あたりの実生数は大きな根株ほど多いが、生存率は根株のサイズによる有意な差は見られなかった。

本研究では調査個体数が少なく、根株サイズがスギの更新立地としての適正に与える影響を明らかにすることができなかったが、更新個体のサイズが大きくなると水分の必要量も大きくなることから、幼樹や小径木の生残や成長への影響についてさらなる調査が必要である。

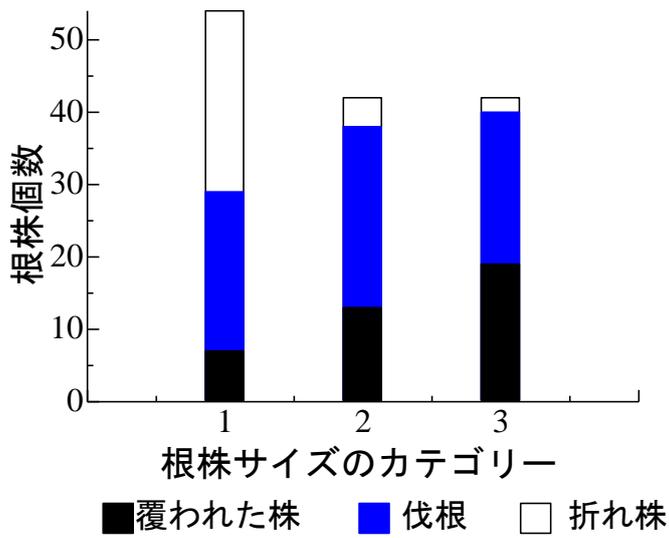


図 5-7-10 根株サイズ別の個数分布

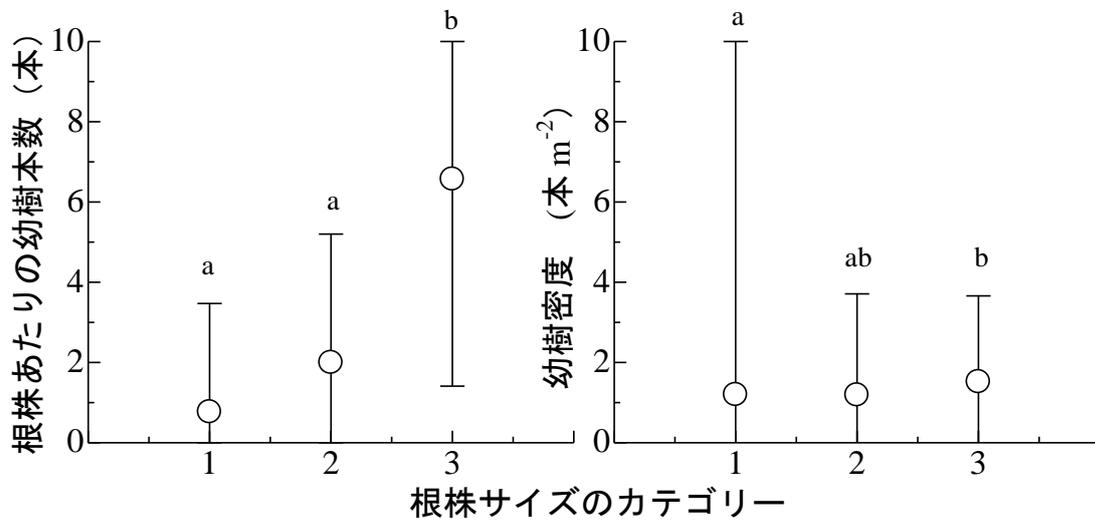


図 5-7-11 伐根のサイズ別のスギ幼樹密度

異なるアルファベットは有意差 ($p < 0.05$) があることを示す

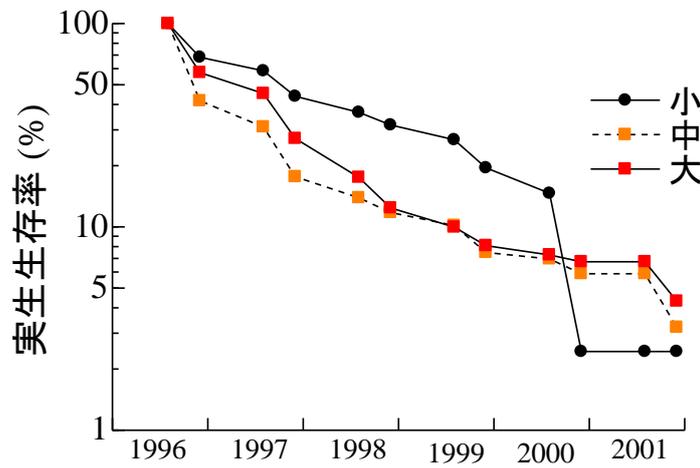
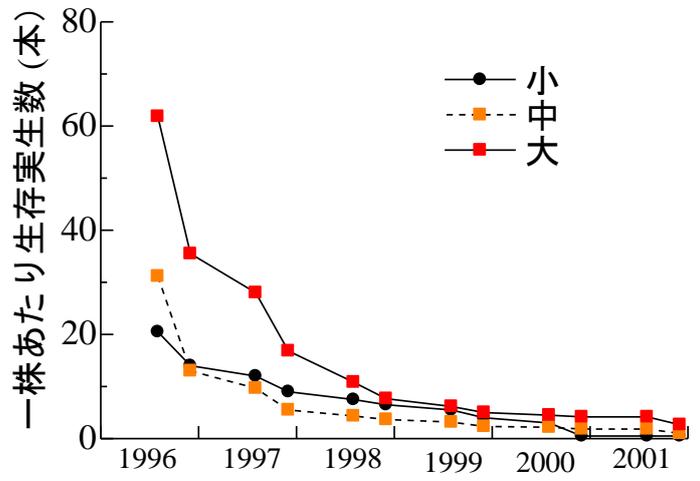


図 5-7-12 根株サイズ別のスギ実生の生存状況

5-7-6 スギとネズコの根株上での競合

秋田佐渡スギ林においてスギ以外に根株を主要な生育の場所とする樹種としてネズコがあげられる。1991年時でスギの立木の43%が根株上に生育していたが、ネズコではその比率は70%であり、スギ以上に根株に偏在していた(図3-4、表3-1)。両樹種が同じ根株上で競合しているのか、異なる根株に棲み分けているのか、両樹種の根株上での分布について解析を行った。

根株ごとのスギとネズコの個体の胸高断面積合計の関係を図5-7-13に図示した(複数の個体が生育している根株があるため、根株上の本数ではなく胸高断面積合計で示した)。スギしか見られなかった根株が25個、スギと広葉樹の組み合わせが3個、スギとネズコが3個、ネズコしか生育していない根株が6個であった(1992年の時点)。スギ立木が生育していた根株合計31個のうち、ネズコが見られたのは3個であり、スギとネズコはおおむね生育する根株が異なっていた。

ネズコの生育していた根株の樹種はスギが6個、判別不能が3個(針葉樹の可能性が高いと判定された)であった。

ネズコはスギ同様に当年生実生の段階から地表面に比べて根株上での生存率が高い(図5-7-14)。1996年に出現したネズコ実生は地表面では3年目の1998年には全て枯死したが、根株上では2001年の最終調査まで生存が見られた。この時点でのネズコ実生の生存率は6.8%で、根株上に出現したスギ実生の同期間の生存率は3.8%であったが、両樹種の生存率には有意な差異はみられなかった($\chi^2=3.51$ 、 $p=0.054$)。しかし、根株上でのネズコ実生の生存率が高いものの、ネズコ幼樹の根株上の本数は8本、地表面には幼樹は見られなかった。根株上の幼樹はスギが313本であり、ネズコの本数は著しく少ない。ネズコでは胸高直径30cm未満の立木がなく、過去20年間、胸高直径5cmを越える個体がなかったことから、稚樹から幼樹の段階でほぼ枯死するものと推察される。根株上に生育するスギ幼樹の枯死率も高いが、実生の出現密度がネズコよりも高いことが、スギが根株上に多く生育し、ネズコが少ない理由の一つであると考えられた。

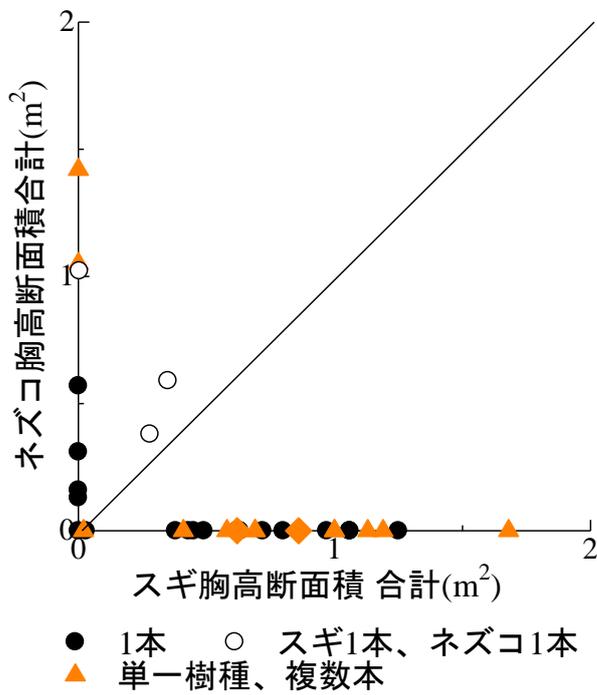


図 5-7-13 根株ごとのスギとネズコの分布

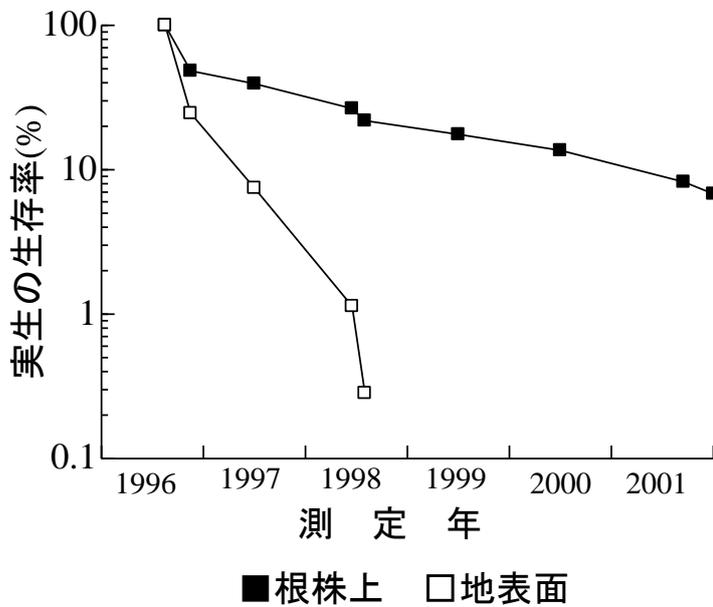


図 5-7-14 ネズコの当年生実生の生存曲線

5-8 考察

本章においては、台風による被害の生じ方にスギとブナで違いが見られたことと、台風によってギャップ、倒木、その後の伐採によって伐根が生じたことが明らかにされた。また、林分動態の調査結果からスギ実生の生存率が根株上で高いこと、また根株の中でも上部の箇所では生存率が高いことが示された。本調査地における根株上へのスギ幼樹、立木の分布の偏り（図 3-5、表 5-6-1）は、種子の散布、実生の出現の段階では生じておらず、出現後数年間の実生の生存過程に起因していることを示唆するものである。以下、林分構造の形成に関わる各要因について考察を行う。

5-8-1 林分動態に与える台風による攪乱の影響

この林分において木質基質（根株、倒木）はスギの主要な生育立地となっていた（表 3-1、図 3-4、図 3-5）。台風来襲前には投影面積で 139 m²の倒木（プロット面積の 1.3%）と 279 m²の根株（同 2.7%）がプロット内に分布していた（表 5-4-2）。9119 号台風によって新たに生じた倒木の面積は台風以前に存在した倒木の 2 倍以上にあたり、台風が倒木を生じさせる大きな要因になっていることをうかがわせた。根返り被害は立木の形質などよりその位置的条件（風の通り道、土壌）が大きな影響を及ぼす要因になっていた（図 5-4-2）。また、ブナでは幹折れ被害は腐朽の入った幹が折れる一方、針葉樹の幹折れは一つの根系を共有する二つ以上の幹に風による力がかかったことで裂かれた幹が多かった。幹折れ被害では腐朽の有無、樹型など個々の立木の形質が大きな要因になっていると思われた。

この林分では1991年の時点でプロット内に分布している倒木、根株のほとんどが腐朽の進んだものであった（図3-3）。北日本には1955年の洞爺丸台風、1981年15号台風など大きな台風が1991年以前にも来襲しているが、秋田佐渡スギ林を調査した高橋・日比野（1971）や前田ら（1981）によると新しい倒木が存在したとの記載はなく、1991年以前にこれらの台風による倒木の発生はほとんどなかったことを示している。秋田県のスギ天然林の台風被害については洞爺丸台風により務沢では本数比で40%のスギが被害に遭い、そのすべてが根返り被害で、比較的大径の木に被害が集中していた（八代・小坂 1955）。秋田佐渡スギ林近隣の桃洞スギ林においても9119号台風によりほとんどのスギが根返りを起こしていた（中村・西林寺 1993）。秋田佐渡スギ林の被害形態もこれらと同様にスギの根返りが帯状に集中して生じており（図5-4-2）、秋田県内ではこうした被害形態は多く見られる事案であることが示唆された。

スギ天然林の林型と台風被害率の関係については、高知県魚梁瀬のスギ天然林で小径木の多い択伐林型では比較的被害が小さく（堀内 1936）、小径木の少ない林分（八代・小坂 1955）では被害が大きい傾向がみられた。本研究の調査地も同様にスギで大径木ほど被害に遭いやすい傾向が見られた（表5-4-1、図5-4-1）。秋田県のスギ人工林でも9119号台風では大きな被害が生じており、高齢級の人工林に被害が大きい傾向が報告されている（岸野 1995）。

ブナの台風被害では、幹折れ被害木の胸高断面積が根返り被害木の3倍であった（図5-4-1、表5-4-1）。一方、1991年の19号台風の被害にあった広島県のブナ林では被害の大半が根返りであり（Ida and Nakagoshi 1997）、ブナ被害の様相は地域間で大きな違いがみられた。北海道のエゾマツ・トドマツと広葉樹の混交林では1981年の台風被害で多くの根返り被害が見られた一因として、台風来襲前の大雨によって土壌含水率が高かったことをあげている（仁原ら 1986）。秋田佐渡スギ林においても過湿で軟弱な土壌条件がスギの根返り被害が多かったことや、ブナやミズナラの幹折れ木に根腐れが見られたことの一因となることが推定される。

1991年の19号台風では、投影面積で330 m²の新たな倒木が生じた一方、台風来襲翌年の1992年から20年間に生じた倒木の投影面積は40 m²であり、数十年に一度の台風という大規模な攪乱は風害のない数十年間に自然発生するよりも多くの倒木を生じさせた。台風後に生じたギャップ近辺の立木では水分ストレスがかかり、枯死に至る事例が報告されているが（村本ら 1998; Ueda and Shibata 2004）、この試験地でも台風来襲後20年の間に台風被害木の近辺でスギ、ブナの大径木の枯死木がみられ（図5-4-2）、1991年の台風による攪乱が長期間にわたり森林の動態に影響を及ぼしていることが示唆された。

台風により生じた根株の投影面積は7 m²と台風前の約3%増に過ぎなかったが、風倒木を伐採、収穫した後の根株の投影面積は27 m²となり、根株の面積の増加には風害以上に伐採が大きい影響を及ぼすことが示された（表5-4-2）。本論文でもプロット内の根株の多くが伐採によって生じたことをその形状から判断していたが、台風被害以降の根株の投影面積の増加データ（表5-4-2）もこの林分では過去に大規模な伐採があったことを裏付けるものと考えられる。

5-8-2 地表面と根株上のスギ実生の生存率の差異

今回の調査ではスギ実生の生存率は、根株上が地表面を大きく上回っていた（表 5-5-4、図 5-5-1）。そのため、根株上は面積が地表面に比べて極端に小さいにもかかわらず、出現後 3～6 年で実生総数が上回るという現象がみられた（図 5-5-2）。生存率の差の一因として、スギ当年生実生の生存率は広葉樹の落葉上で低いことがあげられる（図 5-5-4）。本調査地の 1993 年のブナの落葉量は約 58 g m^{-2} であった。日本海側のブナの比葉面積は約 70 g m^{-2} と報告されている（Iio et al. 2005）。この値を当てはめると、地表面 1 m^2 に落ちるブナの葉面積は 0.83 m^2 と算出され、本調査地のスギ種子の多くはブナの新しい落葉上に散布されたと考えられる。落葉層が厚い地表面では針葉樹の実生の根系は細く、落葉を突き抜けることが困難で鉦質土層に達することができずに実生出現初期に多くが枯死してしまうことから（Awada et al. 2004 ; Boggs et al. 2008; Hirayama and Sakimoto 2005）、落葉が堆積しにくい根株や倒木上は針葉樹の実生の生存に有利に働くと考えられる。

スギ実生の出現時だけでなく、翌年以降も実生が広葉樹の落葉によって覆われることも枯死要因となる（平 1994）。急傾斜面でスギ幼樹が地表面に多数定着しているスギ天然林（秋田県七座山、岩手県鶯宿など）があるが、こうした林分では落葉層が安定せず、鉦質土層が露出していることがスギが地表面でも生育できる要因と考えられている（倉田 1967）。

針葉樹の発芽に関しては、種子が散布された段階で病原菌が関与する事例は多く知られている。エゾマツでは落葉層上に落ちた種子に暗色雪腐れ病菌が感染し（Cheng and Igarashi 1987 ; 程 1989）、スギでも立ち枯れ菌の一種、*Fusarium* 類が春先に種子に感染することが知られている（佐藤 1955）。これらの知見にしたがえば、スギ種子の多くが発芽前に枯死することで地表面での発芽が減少し、対照的に落葉層があまり堆積しない木質基質上に出現する実生が増えると予想される。しかし、本調査地のスギでは出現の段階での基質選択性は年により異なっており（表 5-5-1、表 5-5-2）、1994 年は出現率が根株上で高かったのに対し、1996 年では地表面で高かった（表 5-5-1）。1995 年の秋は積雪時期が早く、スギ種子の散布が始まる前の 11 月 3 日には林床が雪で覆われていた（太田、未発表）。この年はスギ種子の大半が積雪上に散布されたことになり、地表面に散布されたスギ種子が落葉に触れることなく冬を越したために病害の感染がなく、発芽前の種子の生存率が高かったことが推察される。

5-8-3 根株間、根株内でのスギ実生の定着・生存条件

スギ実生が根株上で定着する過程で、スギ実生の生残が見られる根株と見られない根株があり、一つの根株上でもスギ実生の生育する部位と生育していない部位に分かれる。スギ幼樹のステージにおいては高い根株ほど幼樹が分布する確率が高い傾向はあるが（表 5-6-2）、スギ実生の出現数、生存率と根株の高さには有意な関係がみられなかった（表 5-5-3、表 5-5-5）。むしろ、実生出現数と出現高には負の相関がみられ、1996年に根株に出現したスギ実生では出現高 30 cm～60 cm に発生したものが最も多かった（図 5-5-3）。その反面、生存率については出現高の高い実生が高かった（表 5-5-5）。

つまり、スギ当年生実生は根株の高い部分にも低い部分にも出現し、その生存過程でより出現高の高いものが生存するという過程をとってきたことになる。スギ幼樹は根株の中の上部断面付近に集中しているが（図 5-6-3）、実生の出現の段階ですでに上部に集中しているのではなく、実生の生存過程において根株上部への集中がもたらされると考えられる。

伐根や倒木は形成されてから針葉樹の更新に利用されるまでに長期間を要し（Boggs et al. 2008 ; Mori and Mizumachi 2005）、それまでに低木やササ等に覆われてしまうことがある（齋藤ら 2012）。したがって伐根、倒木が更新基質として利用されるためには植生との相対的な高さが問題となってくる。例えば北海道のアカエゾマツ林においては、大径木の倒木の上に稚樹が出現していたが、それは大径の倒木の上面には周囲のササの被陰が及ばないためであった（Takahashi 1994）。本調査地もこれと同様に下層植生の被陰から逃れられることが出現高の高い実生の生存率が高かった一因と推察される。

根株上の高い位置に定着した実生の生存率が高かった他の理由として、根株の高い部位に生育している稚樹が生育期間のより早い時期に出現していたことも一因と推察される。本調査地の根株上では高い部位ほど早く積雪下から解放されていた（表 5-5-6）。これが根株の高い部位ほど実生が早く出現した理由と考えられる（表 5-5-7）。出現時期の早い実生ほど生存率が高いことは、シデ類やカエデ類（Shibata and Nakashizuka 1995 ; Seiwa 1998）で報告されている。

一方、根株の高が高くなると、水分不足のリスクが生じることが予想される。北海道のカラマツ林においてカラマツ稚樹は低い伐根にしか出現せず、高い伐根では乾燥しやすいことがその原因とされている（北畠 2001）。本調査地において、根株上と直近の地表面に生育するスギ幼樹の水ポテンシャルを 5 箇所測定したところ、日中の水ポテンシャルの平均は前者では -9.9 ± 1.9 MPa、後者で -9.6 ± 2.2 MPa となり、有意差は見られなかった（太

田、未発表)。本調査地では根株上でも湿潤な環境が保たれていることが高い伐根上での生存を可能にしたと推察される。

エゾマツとトドマツの幼樹で密度は根株上が一番高いが、総本数では地表面や倒木上のほうが多いが (Nakagawa et al. 2001; Nakagawa et al. 2003; Narukawa and Yamamoto 2001)、本調査地ではスギ幼樹は密度も本数も根株上が地表面よりも高かった (表 5-6-1)。この調査地でのスギの更新は根株への高い依存という点が特徴的と言えよう。

幼樹の動態に最も影響があった根株の特徴はその高さタイプで、幼樹の密度は高い根株で高く、特に伐根で顕著であった (図 5-6-2)。これは幼樹の動態に関して、同じ根株内での幼樹の生存過程に関係しているものと考えられた (表 5-6-3)。

根株上のスギ幼樹は折れ株を除いて、根株の最上部の断面やその近辺に集中する傾向が顕著であった (図 5-6-3)。根株上のスギ当年生実生は定着高が高いほど、生存率が高い傾向があり (表 5-5-5)、スギ幼樹のほとんどが実生の段階で、伐根の上部切断面に定着し生残したのと考えられる。つまり、スギ幼樹の密度が伐根で最も高いのは、スギ実生が伐根の高い部位 (伐採面) で密度が高いことが大きく寄与している (図 5-6-3)。こうしたことは、なぜスギ幼樹が高さ 60 cm 未満の低い根株に分布していないのかも説明している (図 5-6-1)。折れ株については高い根株であってもスギ幼樹の定着は多く見られなかったが、これは折れ株では平坦な部位が少ないためと推測される。

一方、他の樹種においては例えば *Picea abies* の実生は地上 10–15 cm の部分に定着していたことが報告されている (Kuuluvainen and Kalmari 2003)。樹種ごとに好適な環境が異なるため、伐根が更新基質として持つ重要性は樹種により異なるのであろう。

根株上部断面などの位置の高い更新場所は、動物の食害を避けられるとの報告がある (Long et al. 1998; Krueger and Peterson 2006)。本調査地にはスギ幼樹を食べる動物はいないが、スギのような陽性の樹種にとっては林床植生との競争がより大きな問題となっている。この調査地の林床は高さ 1-2 m のササが優占しているが、ササが密生する林床では高木性樹種の実生の定着は困難とされる (Abe et al. 2005; Noguchi and Yoshida 2004)。実生が根株のより高い場所に定着することが林床植生との競争を回避することに貢献していると考えられる。さらに、地表面のスギ幼樹は高さ 2 m の根株上の幼樹に比べて 3 週間も長く積雪環境におかれる (表 5-5-4)。根株の高い場所に生えている幼樹は生育期間、特に春先の落葉広葉樹の開葉前で林床のササや下層植生が積雪下にある好適な光環境の時期が長い。これは高い根株の断面上にあるスギ幼樹の成長が良いことの一因であろう。

5-8-4 スギとブナの動態の差異

秋田佐渡スギ林の主要樹種であるスギとブナでは利用する更新基質が実生の段階から異なっていた（表 5-5-8）。根株はスギにとっては好適な更新基質であるが、ブナについては幼樹の大半は地表面に生育し、根株上でも低い位置に幼樹が定着する傾向がある（図 5-6-4）。ブナは地表面で実生が長期間生存できる反面、根株では生残率が低く（図 5-5-5）、根株は一つの混交林においてスギに特異的に好適な更新基質であると推定された。

木質基質を利用する樹種と地表面を利用する樹種が異なる事例は例えば *Abies alba* と *Fagus sylvatica*（Szewczyk and Szwagrzyk 1996）、*Nothofagus niitida* と *Podocarpus nubigena*（Christie and Armesto 2003）、カツラとサワグルミ（Masaki et al. 2007）などがあり、いずれも前者が主に倒木上、後者が主に地表面に実生が分布・生存している。いずれの事例でも共通して倒木上に生育する樹種は地表面に生育する樹種に比べて種子が軽量である。軽量の種子は倒木などの基質上で実生となりやすい反面、地表面では根系が落葉層でとどまり、鉦質土層まで達しにくい。一方、重い種子は倒木上にとどまることは困難であり、種子から発生する根も太いため、当年生実生の段階からある程度の深さの土層を必要とする。この関係はスギとブナの関係にも当てはまり、実生の段階から生育場所を異にしている原因の一つと考えられる。

プロット内の新規加入木は20年間でスギは31本、ブナは131本であり、ブナの本数は20年間で倍以上に増えたが、胸高断面積合計の増加は4%の増加にとどまり、調査開始10年後の2002年には1992年に比べて胸高断面積が減少していた（表5-7-1）。これはブナが新規加入木が多い反面、大径木の枯死がスギに比べて多かった（図5-7-1、図5-7-4）ためである。

スギでは台風来襲以前にプロット内に存在した枯死木は3本であり、スギの枯死木がブナに比べて腐朽しにくいことを考慮すると、大規模攪乱の起きていない状況ではスギの大径木の枯死はブナに比べて起こりにくいことが推察できる。また新規加入木が少ないにもかかわらずスギの胸高断面積合計が20年で10.6%の増加となった原因は胸高直径60 cm以上の成木の肥大成長が大きかったことがあげられる（図5-7-3）。逆にブナでは胸高直径10-20 cmが年間肥大成長のピークであり、プロット内の立木で70 cmに至る個体は見られなかった（表5-7-1、図5-7-3）。

秋田佐渡スギ林の近隣の桃洞スギ林でもブナの最大直径は60 cmであり、この地域ではこれ以上のサイズのブナは見られないとされていた（岩崎 1929）。台風被害以前からブナでは胸高直径40 cmから60 cm台の成木が多く立ち枯れており、それらの中にも胸高直径70

cmに至ったものはない(図5-4-1)。天然混交林において主要な構成種の一つは更新が容易でありながら比較的短期間で枯死するのに対し、他の樹種では更新が困難であるが成木になってからの死亡率が極端に低い事例が知られている。例えば、木曾天然ヒノキ林(前者がサワラ、後者がヒノキ)(Hoshino et al. 2002)、オハイオ州の*Fagus grandifolia*と*Acer saccharum*の混交林(前者がカエデ、後者がブナ)などである(Runkle 2013)。同じ秋田県でもサイズは大きいブナがみられる天然林もあり、近隣の森吉山では0.36haのプロットに10本の直径70 cm以上のブナが存在し、最大で90 cm台のものが観察されている(中静・沼田 1982)。この秋田佐渡スギ林でブナが大きく成長できない理由として考えられるのは、土層が薄く土壌が過湿であるため根腐れを起こしやすいことであろう。台風による幹折れ被害木で幹の中心が腐って空洞になっていたことや、ブナ大径木の生きた幹からキノコが発生していたことはその証左と考えられる。

本調査地の新規加入木は広葉樹が多く(表5-7-1)、特にブナではギャップ下で多くの新規加入木が観察された(図5-7-5)。この林分ではギャップ率が台風来襲以前でも約40%あり(表5-4-2)、ブナの新規加入木が多かったのも古いギャップが多いことによると考えられる。一方、スギの新規加入木は光環境による集中分布はみられず(図5-7-5)、20年間で31本のうち21本が根株上に生育し、更新基質による分布の集中がみられた。しかし根株上に生育するスギ立木については地表面と比較しても肥大成長が大きいという傾向は見られなかった(図5-7-3)。根株はスギにとって重要な更新基質であるが、地表面に比べて立木段階に達した後では成長に適した生育場所とは言えない。スギの新規加入木で根株上に生育している21本のうち、5本はスギ大径木がすでに生育している根株上で観察されている。この林分では一つの根株に複数のスギやネズコの成木が生育している事例が多く見られ、プロット内でも胸高直径30 cm台から70 cm台(1992年測定)のスギ成木が最大5本一つの根株上に生育している例がある。これらの幹はすべて基部がつながっており、一つの株から枝分かれしたものと考えられる。前述の岩崎(1929)は根株上でのこうした幹の集団について、幹のサイズは一つの根株上でほぼ同じか、太い幹と極端に細い幹の組み合わせが多いとしている。同様の事例は新潟県佐渡島のスギ天然林でも報告されている(長島ら 2015)。秋田秋田佐渡スギ林ではスギ成木が地表面にこれほど集中している例はみられない。つまり、この林分において根株はスギが単独で生存できるだけでなく、多くの太い成木が共存したり、新たな株分かれを行ったりできる更新基質であり、個々の成長では地表面との差異は見られないが幹数を増加させる上で大きく寄与しているものと考えられる。

5-8-5 森林管理への応用

本章では、スギ実生が根株上に定着する経緯を観察し、その生存に関与するパラメータの解析を行った。スギが木質基質に定着する事例は各地で報告されているが、その初期段階である当年生実生の生存率の違いを詳細に示した事例は本研究が初めてである。一林分の調査結果ではあるが、更新基質による生存率の違いが出現 1 年目の段階から生じており（図 5-5-1）、スギ幼樹、立木の分布（図 3-5、表 5-6-1）は更新基質間の生存率の違いを反映したものと推察される。また、根株のタイプのうち伐根が最も多く、その上に生育するスギ幼樹の本数が多いことは（図 5-6-1）、人為の影響によりスギの更新に適した立地が生じたことを意味している。スギの天然更新に対する人為の影響としては、本調査地のように更新立地を創出する事例、秋田県内の多くのスギ天然林のようにスギ以外の競合樹種を除去した事例（岩崎 1939）の他に、主に平地林において焼き畑が行われその跡地にスギが更新した事例（早川・小熊 1913；戸澤 1914）があげられる。地表面においてスギ実生の病害による枯死はよく見られることから、伐根上や焼き畑の跡地で病原菌が減少するなどのメカニズムも植生との競争回避に働いていることが考えられるが、スギ実生の枯死を引き起こす特定の病原菌については本研究を含めて解明されていない。

Kennedy and Quinn (2001) は高くて古い根株があることで多様な植生が維持できるとしており、根株の特性の詳細な情報が必要であると強調している。天然林、人工林のいずれでも針葉樹の維持を考える場合、木質基質、とりわけ大きな倒木を残しておくことは重要である(Kuuluvainen and Kalmari 2003; Noguchi and Yoshida 2004; Weaver et al. 2009)。根株の更新サイトとしての役割を異なる環境下、様々な樹種で研究することは、維持可能な森林管理手法を種々の条件下で可能にするための今後の課題であろう。

一方、世界的に見ると、スギ科の中でも好適な更新立地には差異がある。例えば、*giant sequoia* (*Sequoiadendron giganteum*) は同じスギ科であるが、土壌面よりも灰の上で高い発芽率を示し(York et al. 2011)、山火事により稚樹の成長が促進される (Stephens et al. 1999)。アメリカ西部の天然林ではしばしば山火事が起き、*giant sequoia* 林の維持に貢献している。それに対し、日本海側では山火事はまれである (Nakashizuka and Iida 1995)。人間による攪乱はスギ林の維持において、かなり重要な役目を果たしてきた。気象条件や人為の程度が異なるため、どの基質が更新に役立つのか、同じ科の樹種内ですら一般化することは難しい。

施業レベルでは、スギ天然林において実生を定着させることは困難であり、大がかりな

地表処理によって成功した事例はあるが（秋田営林局林業試験場秋田支場 1948）、実用に達していないのが現状である。本研究はスギの実生更新における基質と光環境の重要性を示したものであり、実生更新を促すために大径の倒木を林内に残して実生の生存率の高い更新基質を創出し、ギャップを人工的に作って実生の生残率を改善するなどの作業が有効ではないかと予想されるが、実効性については具体的な検証が必要であろう。

第六章 総合考察

本論文において第五章まで針広混交林の主要樹種であるスギとブナの更新・維持機構について秋田佐渡スギ林での調査結果から研究成果を提示してきた。各章の概要を示すと以下のとおりである。

第二章では秋田佐渡スギ林の気象・土壌環境、近隣の森林の利用履歴について記載し、この林分は寒冷多雪の日本海気候に属し、土層は薄く、近くの阿仁銅山の影響で過去に一度スギを含めて大規模な伐採があり、その後も広葉樹が燃料として利用されてきたことを説明した。

第三章では林分の代表的な樹種のスギとブナではサイズ分布が異なること、主要な生育立地ではスギが根株上に多く、ブナは地表面に多いことを示した。

第四章では台風被害木の年輪解析を行い、秋田佐渡スギ林の上層を占めているスギが過去のほぼ同じ時期の攪乱によって一斉に成長の改善が行われて成立したことを推察した。

第五章では秋田佐渡スギ林の動態をステージごとに解析した。

5章3項では9119号台風の被害について記載した。根返り被害がスギの大径木で多く、帯状に集中して発生していた。ブナでは幹折れ被害が多かったことを示した。台風による倒木の発生量はそれまでプロット内に存在した倒木の投影面積の3倍に達した。

5章4項では種子散布から当年生実生の生残状況について解析し、スギの発芽率は地表面で高い年もあったが、実生の生存率では圧倒的に根株上で高いことを示した。根株の高い場所での実生の生存率が高い傾向が見られた。地表面のスギ実生は出現後5年以内にすべて枯死していた。ブナはスギに比べて実生の生存率が高く、調査期間終了時にも多くの実生が残っていることを示した。

5章5項では幼樹の空間分布特性を解析し、スギ幼樹の多くが根株上に生育していたこと、根株上のより高い位置に定着しており、高さ60 cm未満の根株には生育していないことを示した。ブナの幼樹は大半が地表面に分布していた。

5章6項では1992年から20年間でスギ立木は新規加入木が少なく、その多くが根株上にみられたこと、ブナ立木では新規加入木が多く本数が倍増した反面、大径木の枯死が多くみられたことが判明した。

このように秋田佐渡スギ林においては、主要樹種であるスギとブナは生育立地を異にし

ており、それは当年生実生の生残のときから明確に分かれていることを明らかにした。以上の結果を踏まえて、本章では以下のことを中心に考察を行う

- 1) 秋田佐渡スギ林は全国のスギ天然林の中でどのような位置づけなのか
- 2) どのようなプロセスを経て秋田佐渡スギ林は形成されたのか

スギ天然林は日本各地に分布しており、その密度、サイズ、混交している樹種も異なっている。秋田佐渡スギ林ではスギが実生から大径木まで腐朽した伐根上に集中する傾向が顕著である。この森林の林分構造や更新様式の特徴を他のスギ天然林との公表されている調査データとの比較により明らかにする。

6-1 主要スギ天然林の林分構造の比較

全国各地の主要スギ天然林のうち、スギ成木の密度、胸高断面積合計、胸高断面積比、幼樹の密度、スギ幼樹の根株上に生育している比率が判明しているものを選び、秋田佐渡スギ林との比較を行った。比較対象としたのは秋田県の上大内沢（秋田県森林技術センターほか 2002）、仁鮎水沢（阿部ら 2005）、七座（太田、未発表）、福島県の本名スギ林（太田ら 2013）、京都府芦生（Hirayama and Sakimoto 2003）、高知県魚梁瀬（森林総合研究所四国支所 2004）、鹿児島県屋久島（鈴木・薄田 1989）の7箇所である（表 6-1）。

水沢、上大内沢、魚梁瀬ではスギの胸高断面積合計は $100 \text{ m}^2 \text{ ha}^{-1}$ を越え、このうち水沢、上大内沢ではスギの胸高断面積比は 98% に達する。一方、七座や芦生ではスギの胸高断面積合計は $40 \text{ m}^2 \text{ ha}^{-1}$ に達していなかった。芦生スギ林はこの中で最もスギの密度が高いにもかかわらず、胸高断面積合計は最も小さい。これはスギの小径木の比率が高いことが関係している（Hirayama and Sakimoto 2003）。スギの密度が高く、胸高断面積合計も大きいのが屋久島と魚梁瀬であり、これらの林分では大径木が多だけでなく、新規加入木も多いことが反映されたものである（鈴木・薄田 1989; 森林総合研究所四国支所 2004）。

秋田佐渡スギ林はこれらの林分の中ではスギ成木の密度（8 林分中 7 番目）、胸高断面積合計（8 林分中 6 番目）ともに低いほうである。胸高断面積合計が小さい理由としては大径木の密度が低いことがあげられる。例えば同じ秋田県の上大内沢では 80-100 cm の胸高直径階に本数のピークがあり、仁鮎水沢でも同様である。上大内沢では胸高直径 80 cm 以上のスギの密度だけで秋田佐渡スギ林とほぼ同じ 107 本 ha^{-1} 、仁鮎水沢でも 70 本 ha^{-1} となる（秋田県森林技術センターほか 2002; 阿部ら 2005）。これに対し、秋田佐渡スギ林では 80 cm 以上の立木密度は 45 本 ha^{-1} であった。秋田佐渡スギ林は高標高域にあるため、気

温が低く成長が遅いことも胸高断面積合計が小さいことに影響していると考えられる。例えば、円板の年輪数と直径を比較すると、低地の上小阿仁で採取したものは樹齢 270~300 年、半径では 40 cm から 75 cm、大半が 50 cm を越えていたのに対し（図 4-3）、秋田佐渡スギ林の円板では年輪数はほぼ同じであったが半径で 50 cm を越えるものはなかった。

胸高断面積比ではスギの胸高断面積合計の大きかった上大内沢、仁鮎水沢で 95%、98% と極めて高い反面、スギの胸高断面積合計が最も大きかった魚梁瀬で胸高断面積比が 70% と比較的低い結果となった。秋田佐渡スギ林、本名スギ林、七座、芦生では胸高断面積比は 60~70% で広葉樹との混交が進んでいた。

スギ幼樹の密度は林分間で最も大きく傾向の分かれた指標であった（表 6-1）。水沢のようにまったく幼樹のみられなかった林分から七座のように 789 本 ha⁻¹ と高い値を示す林分までその幅は広がった。スギ成木の密度、胸高断面積合計、胸高断面積比と幼樹密度との比較を行ったところ、成木密度との相関は見られず ($p = 0.335$)、胸高断面積合計、胸高断面積比との有意な相関がみられた（それぞれ $p = 0.021$, $p = 0.003$ ）（図 6-1）。これはスギ以外の樹種との混交がスギ幼樹の発生の必要条件であり、スギ純林に近いような林分では光条件が劣悪なために更新が困難であることを意味していると考えられた。秋田佐渡スギ林は 1991 年の台風来襲以前から林内のギャップ率は 30% を越えており、それがスギ幼樹の高い密度を維持している一因と推察される。

スギ幼樹の主要な生育場所を比較すると、根株上に生育している本数比が 60% を越えているのが 3 林分、それ以外は 15% を下回っていた（表 6-1）。屋久島ではスギ幼樹の密度は低かったが、根株上の本数比は最も高く、この林分では根株は幼樹のきわめて限られた生育可能な立地であることを示していた（鈴木・薄田 1989）。秋田佐渡スギ林と魚梁瀬では多くのスギ幼樹が見られ、根株上の比率も高かった。一方、本名スギ、七座、芦生ではスギ幼樹の密度は高いものの根株上にはほとんど見られず、大半は地表面に生育していた。本名スギ林ではスギ幼樹は日当たりが良く傾斜の急な斜面に多く分布しており（太田ら 2013）、七座でも同様の傾向がみられた。芦生ではスギ幼樹は斜面上部の尾根に集中し、伏条で幹数を増やしていた（Hirayama and Sakimoto 2003）。

スギ天然林にはこのように主要な生育立地が地域ごとに大きく分かれるが、それを決定づける要因は何か、さらに多くの林分のデータをもとに気象条件との関連を次項で調べることにした。

表 6-1 主要スギ天然林の林分構造と幼樹の分布状況

	スギ密度 (本 ha ⁻¹)	スギ胸高断面積 (m ² ha ⁻¹)	胸高断面積比 (%)	スギ幼樹密度 (本 ha ⁻¹)	根株上の幼樹比 (%)
秋田佐渡スギ	108	45	67	330	78
本名スギ	180	54	63	304	15
上大内沢	152	113	95	2	0
仁鮎水沢	170	104	98	0	-
七座	56	37	59	789	0
屋久島	212	98	82	23	91
魚梁瀬	206	125	70	282	64
芦生	229	32	60	612	2

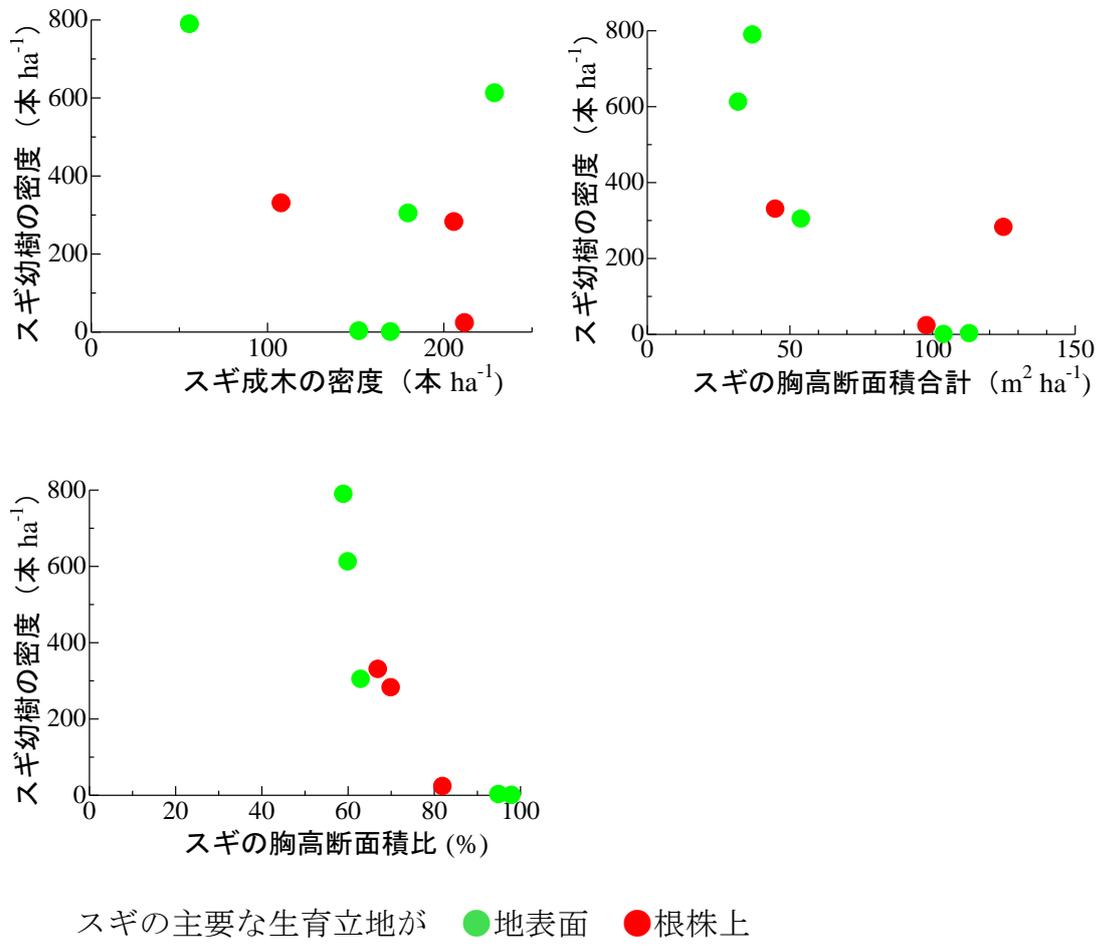


図 6-1 スギ天然林の幼樹密度と諸要因の関係

6-2 気象要因とスギの更新様式

本項では前項で扱った林分も含めて、スギ大径木がみられ、生育立地が明確になっている林分を選び、気象要因とスギ更新様式の関連を解析した。この項では青森県矢倉山（松前・植杉 1934）、秋田佐渡スギ林、七座山（太田敬之 未発表）、仁鮎水沢（阿部ら 2005）、上大内沢（秋田県森林技術センターほか 2002）、宮城県牧野崎（石崎 1966）、本名スギ林（太田ら 2013）、新潟県三川スギ林（本間ら 1967）、新潟県佐渡島（Kamitani 1998）、富山県立山（筆者視察）、芦生（Hirayama and Sakimoto 2003）、島根県匹見（沖村義人ら 1961）、広島県ハチロウスギ（池田 1986）、魚梁瀬（森林総合研究所四国支所 2004）、宮崎県鬼の目山（中尾ら 1986）、屋久島（鈴木・薄田 1989）の 16 林分のデータを用いた（表 6-2、図 6-2）。

比較に用いるデータは標高、平均気温、降水量、積雪深、主要な更新方法（実生更新か、伏条更新か）、主要な更新場所（地表面か、根株上か）である。平均気温、降水量はアメダスの最も近くの気象観測データを用い、標高の違いを 100 m あたり 0.6℃の気温通減率を用いて計算した。積雪深は各論文に記載されているデータを用いた（表 6-2）。

表 6-2 解析に用いる日本各地の天然スギ林の諸元

番号	調査地	都道府県	標高 m	平均気温 ℃	降水量 mm	積雪深 cm	更新方法	更新場所
1	矢倉山	青森県	250	9.2	1320	150	伏条	地面
2	佐渡スギ林	秋田県	950	4.7	1995	300	実生	根株上
3	七座山	秋田県	50	10.2	1671	70	実生	地面
4	水沢	秋田県	200	9.1	1671	少	実生	地面
5	上大内沢	秋田県	160	9.7	1995	少	伏条	地面
6	牧の崎	宮城県	150	11.0	1067	17	実生	地面
7	本名	福島県	500	9.3	2367	300	伏条	地面
8	三川スギ	新潟県	200	11.0	2377	400	伏条	地面
9	佐渡島	新潟県	800	8.0	2010	300	伏条	地面
10	立山	富山県	1500	5.0	2556	400	実生	根株上
11	芦生	京都府	750	9.6	1751	250	伏条	地面
12	匹見	島根県	800	9.6	1999	200	伏条	地面
13	ハチロウスギ	広島県	950	8.8	1948	110	伏条	地面
14	魚梁瀬	高知県	450	12.5	4107	無	実生	根株上
15	鬼の目山	宮崎県	1100	10.0	2100	無	実生	地面
16	屋久島	鹿児島県	1200	12.4	4477	無	実生	根株上

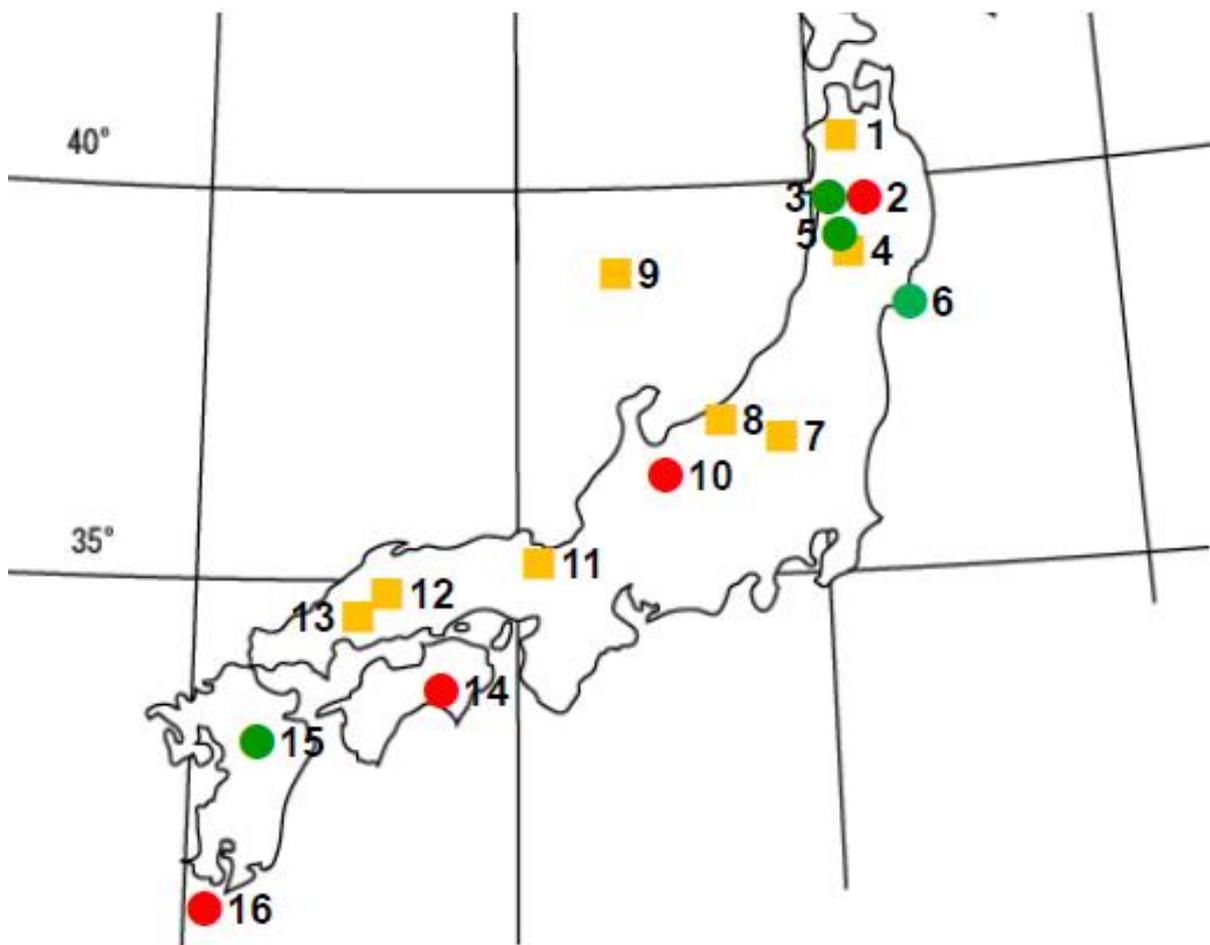


図 6-2 主要なスギ天然林の分布状況と更新様式 (図中の番号は表 6-2 と共通)

主な更新様式 ●根株上・実生 ●地表面・実生 ■地表面・伏条

気象条件がスギの更新様式にどのような影響を及ぼすのか、前項からさらに多くの林分のデータを用いて林分間の比較を行った。平均気温と降水量、その林分でのスギの更新様式を比較すると、地表面で伏条、もしくは実生で更新を行う林分では平均気温は 8.0°C~11°C、年間降水量は 1000 mm から 2500 mm の範囲にほぼ収まり、グラフのほぼ中央に集中する形となった (図 6-3 左)。一方、根株上で主に更新を行う林分では平均気温が 5.0°C以下の林分と 12°C以上の林分に分かれ、12°C以上の林分の降水量は 4000 mm を越えていた (図 6-3 左)。これらの林分は地表面で主に更新を行う林分がまとまっている気温、降水量の範囲から大きく外れた分布をしていた。また、平均気温と積雪深、スギの更新様式の解析を行ったところ (図 6-3 右)、地表面で更新する林分では、4 m 近いところからほぼ 0 cm のところまで積雪深の幅が大きかった。その中で実生更新を行っている林分では積雪深が少ない傾向がみられた。積雪がスギ幼樹を地面に押しつけ、それが伏条を引き起こす要因とされていることもこうした違いを生じさせている一因と考えられる。根株上にスギが生育している林分では低温で積雪深が大きい林分と温暖でほぼ積雪深が 0 の林分の二つに大きく分かれる結果となった。

気温が高くても降水量が多いこと、そして降水量は平均的だが気温が低く、積雪が多いことはともに林内の大気湿度、ひいては木質基質の含水率を高く保つことに寄与すると考えられる。木質基質の含水率の低下によりその上での更新が困難になる事例も報告されており (北畠 2001)、どれだけ湿潤な環境かということは木質基質の利用を可能にするひとつの指標となることが予想される。そこで、乾湿指数 (吉良 1945) を用い、各林分がどれだけ乾燥しているか、湿潤であるのか比較した。

乾湿指数は暖かさの指数 (吉良 1945) が 100 未満のとき (表 6-2 の林分は最も大きい値でも 89)、

$$\text{乾湿指数} = \text{年間降水量} / (\text{暖かさの指数} + 20)$$

で求められる。この値が大きいほど、その場所は湿潤であることを示している。

表 6-2 に示したスギ天然林の乾湿指数を更新様式ごとにまとめたのが図 6-4 である。

根株上で主に更新を行っている林分では乾湿指数は 30-40 の範囲にあり、地表面で実生更新をしている林分 (乾湿指数 16~21)、地表面で伏条更新をしている林分 (乾湿指数 10~25) に比べて有意に高い値を示した (R による線型モデル、 $p < 0.001$)。

根株上・倒木上でのスギの更新は乾湿指数の高い林分でのみ観察され、更新基質の水分

の保持が根株上での更新には必要であることが推察された。なお、乾湿指数が高くてもスギの大径木が存在しないなどの理由から、根株・倒木上でのスギの更新が見られない林分も存在する（平 1994）ため、更新立地となる根株を生じる大径木が生育できることも重要な要素となる。

表 6-1 に示した林分ではスギ幼樹の本数が記載されているので、乾湿指数とスギ幼樹の関係を更新様式別に比較を行った（図 6-5）が、乾湿指数と幼樹の本数の間には明確な関係はみられなかった。特に前述のようにスギの胸高断面積合計の高い林分では幼樹本数はほぼ 0 であり、幼樹の生残には乾湿指数の他に光環境も重要であることが推察された。

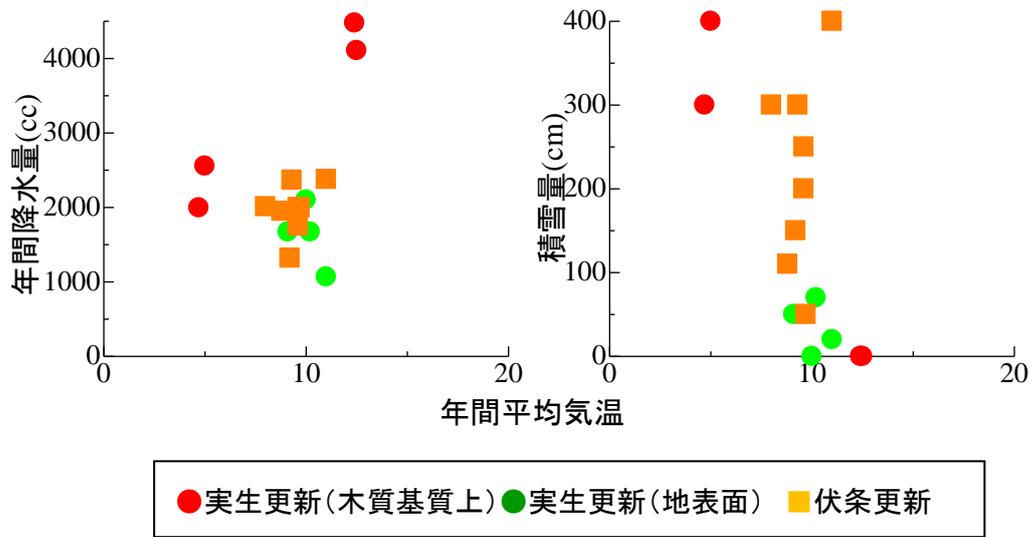


図 6-3 各林分の年間平均気温と降水量、積雪深

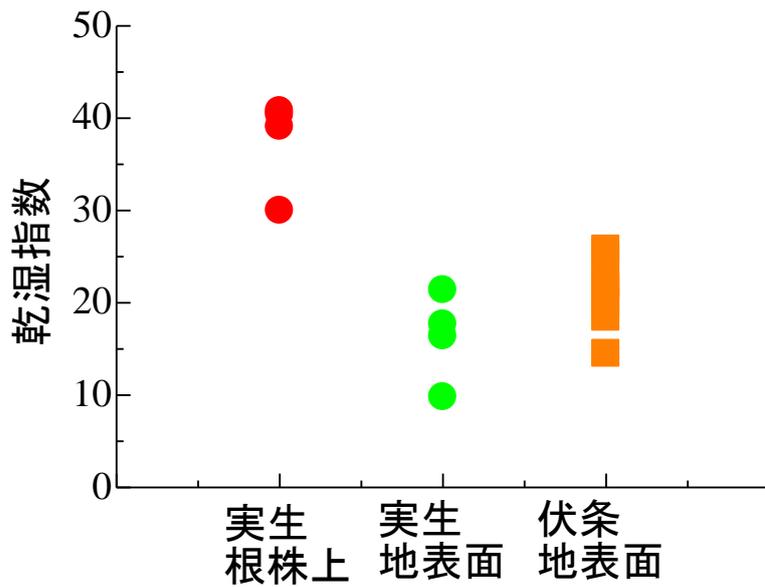


図 6-4 各林分の乾湿指数と主要な更新様式

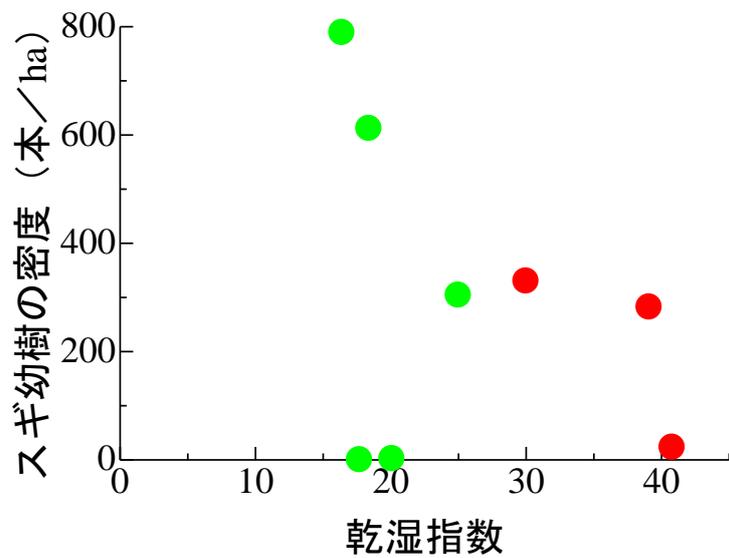


図 6-5 主要林分のスギ幼樹の密度と乾湿指数



6-3 秋田佐渡スギ林でのスギ・ブナの混交林の維持機構

前項までに秋田佐渡スギ林が全国のスギ天然林と比較して、スギの胸高断面積合計が小さいこと、広葉樹との混交が進んでいること、根株上に立木、幼樹が集中していること、それは気象条件に関連している可能性があることを記述した。

本項ではこれまでの本論文で記載してきた研究結果をもとに、本論文の調査地である秋田佐渡スギ林の混交林が維持されてきた機構を推察する。

6-3-1 スギ、ブナの生育立地はどの時点で明確に分かれるか

本調査地では1991年の時点でスギ立木の44%が投影面積の3%にすぎない根株上に集中していた(表 3-1)。一方、ブナは立木の1%が根株上に生育するだけであり(図 3-1)、その後20年間の新規加入木はスギの67%、ブナの2%が根株上で観察された。肥大成長では立木では根株上と地表面では差異が見られなかった(図 5-7-3)。

幼樹についてもその傾向はさらに顕著であり、スギの75%が根株上に生育していた一方、ブナではその比率は2%であった(表 5-6-1)。ただし、スギ幼樹の生存率と肥大成長は根株上よりも地表面で高い傾向が見られた(表 5-6-1、図 5-6-4)。こうしたことからスギが根株上を選好する理由は幼樹より以前の段階で生じていると考えられた。当年生実生の生存調査の結果から、スギの発芽率は地表面と根株上では明確な差異が見られなかったが(表 5-5-1)、当年生実生の生存率が根株上で有意に高く(図 5-5-1)、スギの根株上への集中が起こる時期は当年生実生の出現から数年間であることが判明した。

6-3-2 なぜ高い根株にスギが生育するのか

針葉樹が倒木や根株上に集中して生育する事例は数多く報告されており(植村・田中 1932; Christy and Mack 1984; Harmon and Franklin 1989; 岩崎 1927; Kuuluvainen and Kalmari 2003; Marx and Walters 2008)、木質基質に生育するメリットも指摘されてきた。今回の研究発表の発端となったスギとブナの生育立地が分かれていることはさほど新しい知見とは言えない。本研究で新たに明らかになったこととして、スギの実生や幼樹が高い根株上に多いことや定着高が高い場所ほど生存率が高いという事実である(図 5-6-1、図 5-6-3、表 5-5-5)。これまで木質基質上での針葉樹の更新について、倒木のサイズに言及したものは見られたが(Takahashi 1994)、個体の定着位置まで調査した事例は本研究以外に見当たらない。

木質基質の高さが必要とされる理由として、基質が地表面に出現してからそこに実生が定着できるまでに時間がかかることがあげられる。倒木や伐根、折れ株が生じて、それが腐朽しないとそこに実生の根系が侵入することは不可能であり、腐朽が進んだ頃にはその木質基質の周りにはササや広葉樹が生育し、低い根株では光環境が悪化してそこでの実生の成長、生存が困難になることが予想される (Takahashi 1994)。一方、ササや広葉樹の群落の中においても高い場所は光の減衰が少なく、融雪時期も早いことによりよい光環境にあると考えられる (Monsi and Saeki 1953)。地表面からより高い場所に定着し、そこで生育することは木質基質が生じてから時間がたっても良好な光環境を得る上で大きなメリットになる。一方、高い根株は湿度の保持が低い根株に比べてより困難となってくることが推察される。前項で乾湿指数の高い林分のみでスギが根株上に定着していたが (図 6-4)、そのような湿度の高い環境は根株の含水率の保持にも貢献し、高い根株の利用を可能にしていると考えられる。

この他、根返りマウンドは根株以上の高さの更新立地となりうる場所である。しかも根系の土壌部分は実生がすぐに定着できるため、根返りマウンドでの更新はトドマツ (春木 1985) などで報告されている。秋田佐渡スギ林でも多くの根返り被害木が見られたが (表 5-4-1)、根返りマウンドやピットでの実生の定着はみられなかった (太田 未発表)。これは多くの積雪により、マウンドの土が崩れ、ピットを埋めてしまうためである。根返りマウンド上で実生が定着できる期間は限られるとされている (Nakashizuka 1989) のに対し、根株では腐朽が進んだ後、7年の調査期間に 1994 年、1996 年、1998 年と 3 年分の実生が定着しており (図 5-5-2)、更新基質として利用できる期間としては根株、倒木が勝っていると考えられた。

6-3-3 なぜ地表面にスギ立木が分布しているか

前項でスギが根株上に生育することに言及した。本調査地においてはスギ立木の約半数は地表面に生育していた (表 3-1)。一方、スギの根株への集中は当年生実生の段階から明確になっており、地表面に出現したスギ実生は 3-5 年で全て枯死していた (図 5-5-1)。これほど生存が困難な地表面でスギの大径木が生育できている理由は何であろうか。

現在の最上層木のスギが地表面に出現した時期はおおよそ 300 年前後と考えられる (図 4-12)。秋田佐渡スギ林ではその年代には近隣の阿仁銅山に燃料として広葉樹を提供していたとされており (岩崎 1939)、広葉樹の伐採が盛んに行われたため極端に少なくなったと考えら

れる。スギ実生の生存率は特に落葉広葉樹のリター上で低い（図 5-5-4）傾向があったが、広葉樹の減少で林床に落葉の蓄積は少なかったと考えられ、広葉樹の種子散布量も少なく、更新も起こりにくかったと思われる。また、ササは飼料や燃料として採取された一方、スギは伐採が禁じられた（岩崎 1927）。こうした人為の影響により、競争相手の広葉樹、ササが除去されたこと、広葉樹の伐採により林床への落葉の供給が減少したと考えられること、以上の点がスギの地表面での更新を手助けしたものと思われる。人為の影響が制限され、林内に手が入らなくなると広葉樹やササが繁茂し、地表面でのスギ幼樹、小径木の本数は根株上に比べて少なく、密度に至ってはさらに大きな差が生じている。

スギ実生の地表面への定着には腐植層の除去が必須（秋田営林局林業試験場秋田支場 1948）であり、スギの実生による天然更新は、植栽に適した場所ではなく、急斜面で落葉の堆積が起きにくい場所で定着する（倉田 1967）とされている。秋田佐渡スギ林は平坦であって地表面には大量の落葉が毎年供給、堆積される。土壌が過湿気味であることも、地表面でのスギ実生への病害の増加を引き起こし、根株上へ集中する一因と考えられる。

現在のスギ小径木や幼樹の地表面の分布については、地表面の落枝上に出現した当年生実生が最も長く生存しており（図 5-5-4）、こうした小さい木質基質が良好な光環境に置かれたときなどに稀に長期間生存が可能となることが予想される。また、秋田佐渡スギ林の地表面のスギ大径木とスギ幼樹には高い分布相関がみられた（太田 2007）。これらは直接つながっているものではないが、過去の伏条更新の可能性は残っており、遺伝子解析による親子鑑定などの調査によって明らかにされるべきものである。

6-3-4 ブナの動態

本調査地においてスギと混交している最も重要な樹種はブナである。広葉樹の中では本数、胸高断面積とも最も大きい（表 3-1）。その動態はスギとは対照的であり、立木、幼樹、実生の各ステージで根株上への集中は見られず（図 3-4、図 5-6-4、表 5-5-8）、当年生実生の生存率はスギに比べて高い（図 5-5-5）。20年間の立木の新規加入は131本とスギの31本の4倍以上の本数が見られた（表 5-7-1）。旺盛な更新を行っているブナだが、胸高直径70 cmに達する立木はなく（図 3-4、表 5-7-1）、立木の枯死本数は最も多く、失われた胸高断面積合計もスギとほぼ同じであった（図 5-7-1）。ブナは比較的大径の枯死木が多く（図 5-7-1）、多くの幼樹、小径木が出現しても直径70 cm程度で枯死が起きている（図 5-4-1）。このことから、ブナはスギに比べて短いライフサイクルであり、更新が成功しにくいガラ

イフサイクルの長いスギと対照的な動態が認められる。

6-3-5 結言

本研究では20年以上にわたって秋田県のスギ天然林で種子から大径木までのあらゆる成長ステージでの動態を調査した。多くの研究者がこの林分でスギが倒木や根株上に生育していることを指摘したが（岩崎 1927; 高橋・日比野 1970b; 前田ら 1981）、当年生実生のモニタリングから実生のステージでの生存率が最終的にスギ大径木の根株への集中につながっていることを初めて明らかにしたものである。

また、この林分の成り立ちには人為の影響が大きかったことも言及しておきたい。現在幼樹、小径木の生育している根株の多くは過去の伐採による伐根とみられるものであり、スギ大径木が成立した時代にもスギの伐採、その後は広葉樹の伐採が行われ、昭和初期まで馬の林内放牧が行われていたことにより、スギの更新が促された。

秋田県では過去に広葉樹が選択的に伐採され、スギの純林化が進んだ（阿部ら 2005; 秋田森林技術センターほか 2002）。秋田佐渡スギ林では広葉樹の伐採が行われなくなった後、平坦な地表面にブナなどの広葉樹が繁茂してきたが、スギの更新立地が伐根にほぼ限定され混交が進んだと考えられる。スギ大径木が林立する天然林では幼樹の発生はほとんどみられなかったが、特定のセーフサイト（根株など）が他樹種との競合を避けることが期待できる場合には林分の維持が可能と推察された。

現在、日本のスギ天然林は急激に減少し、その更新をどのように図るかが一つの課題となっている。本研究の成果はその解決の一助となりうるものと考えている。

謝 辞

本研究は筆者が 1991 年、森林総合研究所東北支所に採用され、9119 号台風の天然スギ林に対する被害調査を行うことから始まった。その後、2 度の転勤を経て 2015 年に本論文を仕上げるまで多くの方々にご指導、ご協力をいただいた。

本論文をとりまとめるにあたり、草稿の検閲をお引き受け下さり、懇切なるご指導をいただいた東京大学大学院農学生命科学研究科森林科学専攻造林学研究室 丹下健教授、博士論文の審査にあたり有益なご助言をいただいた東京大学大学院農学生命科学研究科森林管理学的研究室 井出雄二教授、東京大学大学院農学生命科学研究科森林科学専攻森林植物学研究室 福田健二教授、東京大学大学院農学生命科学研究科森林科学専攻造林学研究室 益守眞也講師、森林総合研究所梶本卓也植物生態領域長に深く感謝申し上げます。

本博士論文の主要な論旨となっている論文の作成に当たっては森林総合研究所の諸先輩にお世話になり、また現地調査などにも多大なるご協力をいただいた。

森林総合研究所四国支所産学連携調整監の杉田久志氏には森林総合研究所東北支所時代に研究論文の指導をいただいたことに感謝申し上げたい。秋田佐渡スギ林におけるすべての論文で共著者となっただき、現地調査にも来ていただいた。氏は数多くの野外調査地を持ち、多くの種類の天然針葉樹林での研究の経験があり、多くの知見をもたらしてくれた。

森林総合研究所森林植生研究領域長の正木隆氏には森林総合研究所群落動態研究室長時代から筆者の所属する室長・領域長として論文執筆の指導をいただいた。博士論文の執筆を行うように叱咤激励をいただき、統計解析の手法、適切な引用論文の選定などにも多大なご協力をいただいたことに感謝する。

森林総合研究所森林植生領域チーム長の故・金指達郎氏は東北支所更新技術研究室長として赴任後、筆者の研究計画の立案に協力いただき、秋田佐渡スギ林以外の天然スギ林での調査を行うように進言して下さったのも氏である。生前にこの論文をお見せすることができなかったのは返す返すも残念でならない。

研究の立ち上げの際には当時森林総合研究所東北支所の中村松三氏、関剛氏に指導いた

だいた。

現地の調査には森林総合研究所の研究員に手助けいただいた。試験地の設定、毎木調査、シードトラップの回収、当年生実生の消長調査にご協力をいただいた鈴木和次郎・大住克博・櫃間岳・森沢猛・川崎達郎の各氏に深く感謝する。

研究試料を内業で解析を行う際、具体的にはデータ入力、シードトラップの種子や落葉の仕分け、年輪解析の読み取りの補助においてご協力をいただいた森林総合研究所東北支所の非常勤職員の真垣英子さん、平尾幸子さんに感謝を表したい。

研究のとりまとめの際には、東北支所の若手ゼミ、群落動態研究室で行った論文ゼミで研究員の方々から数多くの有益なアドバイスを受け、論文の改善に非常に役立った。田中浩氏（現、森林総研理事）、群落動態研究室長の伊東宏樹氏（現、北海道支所）、柴田銃江氏、阿部真氏、安部哲人氏（現・九州支所）に深く感謝する。

本研究は秋田営林局阿仁営林署（現・東北森林管理局米代東森林管理署上小阿仁支署）管内で行われた。調査地の設定、入林許可、年輪解析のための円板採取の許可をいただき、設定された試験地の保全に多くのご協力をいただいた歴代の営林署長、支署長をはじめとした職員の方々に深く感謝する。

現地調査にあたり、20年間ご同行いただいた元・阿仁営林署職員、鈴木勇二郎さんには大変お世話になった。他にも多くの方に現地雇用として調査にご協力をいただいた。お名前は割愛するがすべての方々に感謝する。

秋田天然スギ林は日本三大美林の一つであり、伐採により蓄積が減少しながらも現在に到るまで保護されて残されてきた。また、数多くの研究者、技術者により多くの論文、報告が発表され、その蓄積がなければ筆者の天然スギ林に関する論文、本博士論文は発表されることはなかった。

最後に、私の生活を支えてくれた両親、妻幸子、長男敦也に感謝する。

引用文献

- Abe M, Miguchi H, Honda A, Makita A, Nakashizuka T (2005) Short-term changes affecting regeneration of *Fagus crenata* after the simultaneous death of *Sasa kurilensis*. *J Veg Sci* 16: 49-56
- 阿部知行・阿部裕樹・小林一三 (2005) 仁鮎水沢スギ植物群落保護林の将来像. 平成15年度森林・林業技術交流発表集(東北森林管理署) : 27-33
- 相澤州平・岡本透・池田重人・齋藤武史・大住克博・中村松三 (1998) (2) 東北スギ林. (特定研究 酸性雨などの森林生態系への影響モニタリング 平成7・8年度年次報告, 森林総合研究所) : 114-121
- 明永久次郎 (1927) 天然生林の成立並其の更新に就て. 林學會雑誌 9(3): 28-34
- 秋田営林局 (1935) 牧野に関する調査.
- 秋田営林局 (1944) 秋田営林局管内杉人工林の生長状況に関する調査. 秋田営林局
- 秋田営林局林業試験場秋田支場 (1948) 柳沢天然更新試験報告. 秋田営林局
- 秋田県林務部 (1994) 1991年台風19号による大規模森林被害の実態解析と耐風性森林育成技術の検討. 73pp
- 秋田県森林技術センター・森林総合研究所東北支所・米代東部森林管理署上小阿仁支署 (2002) 上小阿仁村上大内沢自然観察教育林平成13年度調査報告書. 24pp
- 阿仁営林署 (1971) 桃洞杉と佐渡杉.
- 阿仁町史編纂委員会 (1992) 阿仁町史. 阿仁町
- 青山高義 (1995) 東北日本におけるヒノキアスナロとスギの分布と寒冷環境. 季刊地理学 47: 91-102
- Awada T, Henebry G M, Redmann R E, Sulistiyowati H (2004) *Picea glauca* dynamics and spatial pattern of seedlings regeneration along a chronosequence in the mixedwood section of the boreal forest. *Ann For Sci* 61: 789-794
- Boggs K, Sturdy M, Rinella D J, Rinella M J (2008) White spruce regeneration following a major spruce beetle outbreak in forests on the Kenai Peninsula, Alaska. *For Ecol Manage* 255: 3571-3579
- Boncina A, Cavtovic J, Curovic M, Govedar Z, Ktopcic M and Medarevic M (2014) A comparative analysis of recent changes in Dinaric uneven-aged forests of the NW Balkans. *Forestry* 87: 71-84

- 程東昇 (1989) エゾマツの天然更新を阻害する暗色雪腐病菌による種子の地中腐敗菌. 北大演報 46: 529-575
- Cheng D, Igarashi T (1987) Fungi associated with natural regeneration of *Picea jezoensis* CARR. in seed stage. –Their distribution on forest floors and pathogenicity to the seeds. Hokkaido Univ Res Bull Coll Exp For 44:175-188
- Christie D A, Armesto J J (2003) Regeneration microsites and tree species coexistence in temperate rain forests of Chiloe Island, Chile. J Ecol 91: 776-784
- Christy E J, Mack R N (1984) Variation in demography of juvenile *Tsuga heterophylla* across the substratum mosaic. J Ecol 72: 75-91.
- Cornett M W, Puettmann K J, Reich P B (1998) Canopy type, forest floor, predation, and competition influence conifer seedling emergence and early survival in two Minnesota conifer-deciduous forests. Can J For Res 28: 196-205
- Cornett M W, Reich P B, Puettmann K J, Frelich L E (2000) Seedbed and moisture availability determine safe sites for early *Thuja occidentalis* (Cupressaceae) regeneration. Am J Bot 87: 1807-1814
- Duchesneau R, Morin H (1999) Early seedling demography in balsam fir seedling banks. Can J For Res 29: 1502-1509
- Fischer A, Lindner M, Abs C, Lash P (2011) Vegetation dynamics in central European forest ecosystems (near-natural as well as managed) after storm events. Folia Geobotanica 37: 17-32
- 藤村重任 (1971) 四国スギ天然生林の過去及現在. 高知営林局 228pp
- 福岡県林業試験場 (1992) 1991年9月に発生した台風17号・19号による森林被害調査報告書. 80pp
- Groffman PM, Rustad LE, Templer PH, Campbell JL, Christenson M, Lany NK, Soggi AM, Vadeboncoeur MA, Schaberg PG, Wilson GF, Driscoll CT, Fahey TJ, Fisk MC, Goodale CL, Green MB, Hamburg SP, Johnson CE, Mitchell MJ, Morse JL, Pardo LH, Rodenhouse NL (2012) Long-term integrated studies show complex and surprising effects of climate change in the northern hardwood forest. BioScience 62: 1056-1066
- Grubb P J (1977) The maintenance of species-richness in plant communities: The importance of the regeneration niche. Biol Rev 52: 107-145

- 芳賀和樹 (2011) 近世阿仁銅山炭木山の森林経営計画 一天保14年炭番山線を中心に一. 林業経済 64(7): 19-36
- 原生 (1930) 特殊林分のスギ天然更新に就て. 林曹会報 162: 1-10
- Harmon M E, Franklin J F (1989) Tree seedlings on logs in *Picea-Tsuga* forests of Oregon and Washington. Ecology 70: 48-59
- 春木雅寛 (1985) 野幌トドマツ林の根返り跡更新. 北大演報 42: 809-835
- 橋詰隼人 (1994) 1991年の台風19号による森林の風害について. 鳥大演研報 22: 1-16
- 畠山宏信 (1956) 岩川地方スギ天然更新林 (伏条, 立条)について. 林業技術 171: 13-17
- 早川正文・小熊一義 (1913) 杉ノ天然更新ニ關スル調査復命書. 秋田大林區署
- 林弥栄 (1951) 日本産重要樹種の天然分布. 林試研報 48: 1-240
- 林弥栄 (1969) 有用樹木図説. 472pp 誠文堂
- Hirayama K, Sakimoto M (2003) Regeneration of *Cryptomeria japonica* on a sloping topography in a cool-temperate mixed forest in the snowy region of Japan. Can J For Res 33: 543-551
- Hirayama K, Sakimoto M (2005) Seedling demography and establishment of *Cryptomeria japonica* in a cool-temperature, old-growth, conifer hardwood forest in the snowy region of Japan. J For Res 10: 67-71
- Hirayama K, Sakimoto M (2008) Clonal structure and diversity of *Cryptomeria japonica* along a slope in a cool-temperate, old-growth mixed forest in the snowy region of Japan. Can J For Res 38: 2804-2813
- 本間英樹・小林隆・今井元政 (1967) スギ天然生林特性調査報告 (I) 林分構造とその成因について. 新潟県林試研報 12: 77-90
- 堀内雍喜 (1936) 魚梁瀬地方に於ける天然生林の林型と颱風の被害に就て. 日林誌 18: 168-174
- 星恵陽 (1992) 秋田地方の台風被害の概況と対策. 林業技術 603: 17-20
- Hoshino D, Nishimura N, Yamamoto S (2002) Dynamics of major conifer and deciduous broad-leaved species in an old-growth *Chamaecyparis obtusa* forest, central Japan. For Ecol Manage 159: 133-144
- Ida H, Nakagoshi N (1997) A Large Gap Formation in a Beech Forest on Mt. Garyu in Southwestern Japan by Typhoon 9119. J Sust For 6: 237-250

- Lio A, Fukasawa H, Nose Y, Kato S, Kakubari Y (2005) Vertical, horizontal and azimuthal variations in leaf photosynthetic characteristics within a *Fagus crenata* crown in relation to light acclimation. *Tree Physiology* 25: 533–544
- 池田作太郎 (1986) ハチロウスギ天然林の森林植生に関する研究. 広島県林試研報 21: 45-73
- 池田重人・志知幸治・岡本透・林竜馬 (2014) 北秋田市上谷地における花粉分析に基づく完新世後期の山地帯スギ林の変遷. 第 125 回日林講要: P2-157
- 池田重人・志知幸治・岡本透・鳥山淳平 (2015) 秋田県のスギ天然林における花粉分析結果からみた近世の人為的影響. 第 126 回日林講要: P2B-153
- 石田仁(2006) 富山県の森林帯における年間積雪期間の標高傾度－林床地表面温度からの推定－. 雪氷 68: 489-496
- 石崎厚美 (1966) 牧ノ崎スギについて (その 1) . ぞうりん 41: 1-5
- 岩崎直人 (1927) 秋田スギ林の成立及び更新に就て. 林學會雑誌 9(4): 1-8
- 岩崎直人 (1929a) 杉原生林の形態竝に更新に就ての一考察. 林學會雑誌 11: 119-139
- 岩崎直人 (1929b) 秋田に於けるスギ林成立の史的考察. 林學會雑誌 11: 215-256
- 岩崎直人 (1939) 秋田縣能代川上地方に於ける杉林の成立竝更新に關する研究. 興林會 605pp
- Kamitani T (1998) Distribution of saplings in relation to canopy conditions in an old growth beech (*Fagus crenata*)-Japanese cedar (*Cryptomeria japonica*) mixed forest in Sado Island, Central Japan. *Bull Niigata Univ For* 31:31-40
- Kamitani T, Anzai A, Nakata M (1996) The effect of selective cutting on the structure and regeneration of natural mixed forest dominated by *Cryptomeria japonica* and *Fagus crenata* in Sado Experimental Forest of Niigata University, central Japan. *Bull Niigata Univ For* 29: 15-26
- Kaplan E L, Meier P (1958) Nonparametric estimation from incomplete observations. *J Am Statist Assoc* 53: 457-481
- Kato K, Yamamoto S (2000) Effects of canopy on the sapling composition and structure in a subalpine old-growth forest, central Japan. *Écoscience* 7: 237-242
- 川添正身・藤島純一 (1970) ムラスギの成長と伐採結果. 昭和 44 年度秋田営林局研発論文集: 22-25

- Kennedy P G, Quinn T (2001) Understory plant establishment on old-growth stumps and the forest floor in western Washington. *For Ecol Manage* 154: 193-200
- 吉良竜夫 (1945) 農業地理学の基礎としての東亜の新気候区分. 京都帝国大学農学部園芸学研究室. 23p
- 岸野賢一 (1995) 平成3年台風19号災害始末記. 平成6年度秋田営林局業務研究発表集: 7-13
- 北畠琢郎 (2001) 日本の冷温帯森林植生の境界域特性に関する生態学的研究. 東京大学農学部博士論文
- 小島忠三郎(1975)主要樹種の天然分布と気候要因との関係についての数量化理論による解析 -東北地方における数樹種について-. 林試研報 271: 1-26
- 倉田益二郎 (1967) 秋田スギ林の成立に関する研究 (IV) -これからの更新と造林のために-. 蒼林 205: 88-95
- Krueger L M, Peterson C J (2006) Effects of white-tailed deer on *Tsuga canadensis* regeneration: evidence of microsites as refugia from browsing. *Am Midl Nat* 156: 353-362
- Kuuluvainen T, Kalmari R (2003) Regeneration microsites of *Picea abies* seedlings in a windthrow area of a boreal old-growth forest in southern Finland. *Ann Bot Fennici* 40: 401-413
- LePage P T, Canham C D, Coates K D, Bartemucci P (2000) Seed abundance versus substrate limitation of seedling recruitment in northern temperate forests of British Columbia. *Can J For Res* 30: 415-427
- Lin TC, Hamburg SP, Lin KC, Wang LJ, Chang CT, Hsia YJ, Vadeboncoeur MA, McMullen CMM and Liu CP (2011) Typhoon disturbance and forest dynamics: Lessons from a northwest Pacific subtropical forest. *Ecosystems* 14: 127-143
- Long Z T, Carson W P, Peterson C J (1998) Can disturbance create refugia from herbivores: an example with hemlock regeneration on treefall mounds. *Journal of the Torrey Botanical Society* 125: 165-168
- 前田禎三・谷本丈夫・宮川清 (1981) 秋田県森吉山周辺のブナ林の植生と更新. *Hikobia suppl.* 1: 387-402
- 丸山幸平・紙谷智彦 (1986) 佐渡演習林におけるスギ天然林の更新に関する二, 三の調査.

新大演報 19: 93-103

Marx L, Walters M B (2008) Survival of tree seedlings on different species of decaying wood maintains tree distribution in Michigan hemlock–hardwood forests. *J Ecol* 96: 505-513

Masaki T, Osumi K, Takahashi K, Hoshizaki K, Matsune K, Suzuki W (2007) Effects of microenvironmental heterogeneity on the seed-to-seedling process and tree coexistence in a riparian forest. *Eco Res* 22: 724-734

正木隆・柴田鏡江・小南陽亮 (1997) 森林樹木のデモグラフィー研究 – 3つの大面積プロットにおける試み–. 個体群生態学会会報 54: 13-17

正木隆・杉田久志・金指達郎・長池卓男・太田敬之・櫃間岳・酒井暁子・新井伸昌・市栄智明・上迫正人・神林友広・畑田彩・松井淳・沢田信一・中静透 (2003) 東北地方のブナ林天然更新施業地の現状–二つの事例とプロセス–. 日林誌 85: 259-264

Masaki T, Suzuki W, Niiyama K, Iida S, Tanaka H and Nakashizuka T (1992) Community structure of a species-rich temperate forest, Ogawa Forest Reserve, central Japan. *Vegetatio* 98: 97-111

Masaki T, Tanaka H, Tanouchi H, Sakai T, Nakashizuka T (1999) Structure, dynamics and disturbance regime of temperate broad-leaved forests in Japan. *J Veg Sci* 10: 805-814

松前清二・植杉哲夫 (1934) 北限地杉天然生林に就て. 青森林友 226: 20-40

McLaren B E, Janke R A (1996) Seedbed and canopy cover effects on balsam fir seedling establishment in Isle Royale National Park. *Can J For Res* 26: 782-793

宮武修・中山隆(1960)モンテカルロ法 日刊工業新聞社

Monsi M, Saeki T (1953) Über den Lichtfaktor in den Pflanzengesellschaften und seine Bedeutung für die Stoffproduktion. (The light factor in plant communities and its significance for dry matter production). *Jap J Bot* 14: 22-52

Mori A, Mizumachi E (2005) Season and substrate effects on the first-year establishment of current-year seedlings of major conifer species in an old-growth subalpine forest in central Japan. *For Ecol Manage* 210: 461-467

森麻須夫 (1988) 秋田天然生スギ林の現存量と生産量–早口事業区, 平滝の例–. 林業試験場東北支場たより 321: 1-4

- 森澤猛・杉田久志・橋本良二・赤井龍男 (2010) 空中写真から解析した木曽地方三浦実験林のヒノキ帯状皆伐天然更新試験地におけるササおよび更新木樹冠被覆の 36 年間の変遷. 日林誌 92: 22-28
- Motta R, Berretti R, Lingua E, Piussi P (2006) Coarse woody debris, forest structure and regeneration in the Valbona Forest Reserve. For Ecol Manage 235: 155-163
- 村本康治・伊藤哲・野上寛五郎 (1998) ヒノキ壮齡林における台風被害後の林縁木衰退. 森林立地 40: 27-32
- 室山泰之・玉井重信 (1986) 芦生天然林におけるスギ当年生稚樹の個体群動態. 京大演報 58: 95-104
- 長岐喜代次 (1979) 秋田杉林の成立に関する一考察. 林業技術 444: 25-28
- 長島崇史・木村恵・津村義彦・本間航介・阿部晴恵・崎尾均 (2015) 台風と積雪がスギのクローン構造に与える影響. 日林誌 97: 19-24
- Nakagawa M, Kurahashi A, Kaji M, Hogetsu T (2001) The effects of selection cutting on regeneration of *Picea jezoensis* and *Abies sachalinensis* in the sub-boreal forests of Hokkaido, northern Japan. For Ecol Manage 146: 15-23
- Nakagawa M, Kurahashi A, Hogetsu T (2003) The regeneration characteristics of *Picea jezoensis* and *Abies sachalinensis* on cut stumps in the sub-boreal forests of Hokkaido Tokyo University Forest. For Ecol Manage 180: 353-359
- 中村松三・西林寺隆 (1993) 1991 年 19 号台風により被害をうけた桃洞スギ林の林分構造と齡分布. 日林論 104: 585-586
- 中尾登志雄・黒木嘉久・細山田典昭・外山三郎 (1986) 九州本土の天然杉—大崩山系鬼ノ目山のスギ群落—. 森林立地 28(2): 1-10
- Nakashizuka T (1989) Role of uprooting in composition and dynamics of an old-growth forest in Japan. Ecology 70: 1273-1278
- 中静透 (1991) 森林動態の大面積長期継続研究について. 日生態会誌 41: 45-53
- Nakashizuka T, Iida S (1995) Composition, dynamics and disturbance regime of temperate deciduous forests in Monsoon Asia. Vegetatio 121: 23-30
- 中静透・沼田真 (1982) ブナ極相林の再生過程 II. 林内放牧の影響下にあるブナ林の構造. 日生態会誌 32: 473-482

- Narukawa Y, Yamamoto S (2001) Gap formation, microsite variation and the conifer seedling occurrence in a subalpine old-growth forest, central Japan. *Ecol Res* 16: 617-625
- Narukawa Y, Iida S, Tanouchi H, Abe S, Yamamoto S (2003) State of fallen logs and the occurrence of conifer seedlings and saplings in boreal and subalpine old-growth forests in Japan. *Ecol Res* 18: 267-277
- 夏目俊二 (1985) エゾマツ更新の立地条件と初期生長に関する研究. 北大演報 42: 47-107
- Newman E I (1982) Niche separation and species diversity in terrestrial vegetation. *In* Tree plant community as a working mechanism (Ed. by E. I. Newman) 61-77, Blackwell Scientific Publications
- 仁原勝男・高田功一・佐藤義弘 (1986) 1981年の15号台風による森林被害について. 昭和61年度試験研究会議報告 (東京大学農学部附属演習林) : 46-53
- Noguchi M, Yoshida T (2004) Tree regeneration in partially cut conifer-hardwood mixed forests in northern Japan: role of establishment substrate and dwarf bamboo. *For Ecol Manage* 190: 335-344
- 荻野和彦・守屋均・堤利夫 (1978) 芦生演習林のスギ伏条稚樹. 京大演報 50:58-68
- 岡田淳・大沢雅彦 (1984) 屋久島原生自然環境保全地域におけるスギ林の構造と維持・再生機構. 屋久島原生自然環境保全地域調査報告書 437-479
- 沖村義人・山根良夫・小野正行 (1961) 匹見演習林における天然スギの研究 (II) 天然スギの更新に関する研究 第一報 伏条稚樹の生育状態について. 島根農科大学研究報告 9, A-2 (林学) : 9-23
- Oleskog G, Sahlen K (2000) Effects of seedbed substrate on moisture conditions and germination of *Pinus sylvestris* seeds in a clearcut. *Scand J For Res* 15: 225 – 236
- 大住克博・桜井尚武・森麻須夫 (1985) 秋田スギの直径成長について. 日林東北支誌 37: 162-163
- 太田敬之 (1999) 秋田佐渡スギ天然生林の林分構造と台風被害. 森林総研東北支所たより 454: 1-4
- 太田敬之・川崎達郎・鈴木和次郎 (2013) 福島県本名スギ天然林の林分構造と更新様式. 第124回日林講要集 P1-035
- 太田敬之・正木隆・杉田久志・金指達郎 (2007) 年輪解析による秋田佐渡スギ天然林の成立

- 過程の推定. 日林誌 89: 383-389
- Ota T, Masaki T, Sugita H, Kanazashi T, Abe H (2012) Properties of stumps that promote the growth and survival of Japanese cedar saplings in a natural old-growth forest. *Can J For Res* 42: 1976-1982
- 太田敬之・関剛・中村松三 (1995) 秋田佐渡スギ林の 9119 号台風による被害とその後の稚樹の発生状況. 日林論 106: 395-396
- 太田敬之・杉田久志・金指達郎・正木隆 (2015) スギ天然生林におけるスギ実生の分布と生存 —出現基質間の比較—. 日林誌 97: 10-18
- 太田敬之・杉田久志・金指達郎・関剛・中村松三 (2002) 秋田県佐渡スギ保護林におけるスギとブナの更新基質利用特性の違い. 日林誌 84: 33-36
- Parent S, Simard M-J, Morin H, Messier C (2003) Establishment and dynamics of the balsam fir seedling bank in old forests of northeastern Quebec. *Can J For Res* 33: 597-603
- Peterson CJ, Pickett ST (1995) Forest reorganization: A case study in an old-growth forest catastrophic blowdown. *Ecology* 76: 763-774
- R Core Team (2013) R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
URL <http://www.R-project.org/>
- 林業試験場秋田支場造林研究室 (1953) 仁別スギ天然更新試験地の経過報告. 林業試験場秋田支場研究時報 5: 1-24
- 林業試験場土壌部 (1976) 林野土壌の分類(1975). 林業試験場報告 280: 1-28
- 林野庁・秋田営林局 (1967) 林野庁土壌調査報告 秋田営林局土壌調査 第 32 報 阿仁事業区の土壌. 42pp
- Runkle J R (2013) Thirty-two years of change in an old-growth Ohio beech-maple forest. *Ecology* 94: 1165-1175
- 佐保春芳・高橋郁雄 (1974) エゾマツとトドマツの天然分布に關与する菌類. 林業技術 388 : 6-8
- 齊藤哲・佐藤保 (2007) 照葉樹林の主要樹種の台風被害の特性—綾の LTER サイトにおける複数の台風攪乱の比較解析—. 日林誌 89: 321-328
- 齋藤智之・杉田久志・西脇亜也・清和研二 (2012) チマキザサの現存量および成長特性のギ

- ヤップから林内にかけての変化. 日林誌 94 : 175-181
- 佐藤敬二・加藤退介・須崎民雄 (1965) 広島県における天然スギ林の研究 第2報—天然更新の実態—. 第76回日林講演集: 265-268,
- 佐藤邦彦 (1955) 地中のスギ種子を侵害する菌類と種子消毒の効果. 林試研報 81: 63-74
- 澤田智志・蒔田明史・三嶋賢太郎・高田克彦 (2006) 秋田県岩川地方スギ天然更新木の成長とクローン分布. 秋田県森技研報 16: 113-124
- Scott M L, Murphy P G (1987) Regeneration patterns of northern white cedar, an old-growth forest dominant. *American Midland Naturalist* 117: 10-16
- Seiwa K (1998) Advantages of early germination for growth and survival of seedlings of *Acer mono* under different overstorey phenologies in deciduous broad-leaved forests. *J Eco* 86: 219-228
- Shibata M, Nakashizuka T (1995) Seed and seedling demography of four co-occurring *Carpinus* species in a temperate deciduous forest. *Ecology* 76: 1099-1108
- 柴田信男 (1932) 杉天然下種試験 第一報 杉稚樹の消失減少に就て. 林学会雑誌 14: 610-624
- 森林総合研究所四国支所 (2004) 魚梁瀬天然更新報告書
- Simard, M-J, Bergeron Y, Sirois L (2003) Substrate and litterfall effects on conifer seedling survivorship in southern boreal stands of Canada. *Can J For Res* 33: 672-681
- Stephens S L, Dulitz D J, Martin R E (1999) Giant sequoia regeneration in group selection opening in the southern Sierra Nevada. *For Ecol Manage* 120: 89-95
- 杉原亨三 (1931) 杉天然更新基礎要件の一考察. 林学会雑誌 14: 308-320
- 杉田久志 (1996) 岩手大学御明神演習林における天然生スギ林の成立過程. 岩大演報 27: 43-60
- Sugita H, Tani M (2001) Difference in microhabitat-related regeneration patterns between two subalpine conifers, *Tsuga diversifolia* and *Abies mariesii*, on Mount Hayachine, northern Honshu, Japan. *Ecol Res* 16: 423-433
- 鈴木英治・薄田二郎 (1989) 屋久島瀬切川流域の温帯針葉樹林の齢構成と更新過程. 日生態会誌 39: 45-51
- Suzuki E, Tsukahara J (1987) Age structure and regeneration of old growth *Cryptomeria japonica* forests on Yakushima Island. *Bot. Mag. Tokyo* 100: 223-241

- Szewczyk J, Szwagrzyk J (1996) Tree regeneration on rotten wood and on soil in old-growth stand. *Vegetatio* 122: 37-46
- 平英彰 (1985) 北アルプス北部におけるタテヤマスギの天然分布について. 森林立地 27(2): 1-7
- 平英彰 (1994) タテヤマスギの更新形態について. 日林誌 76: 547-552
- Taira H, Tsumura Y, Tomaru N, Ohba K (1997) Regeneration system and genetic diversity of *Cryptomeria japonica* growing at different altitudes. *Can J For Res* 27: 447-452
- 高桑進・米澤信道・綱本逸雄・宮本水文(2011)我が国に分布する天然生スギの起源について. 京都女子大学宗教・文化研究所『研究紀要』24:1-32
- 高橋郁雄 (1991) エゾマツの生育過程と菌類相の遷移 —特に天然更新に対する菌類の役割—. 東大演報 86: 201-273
- 高橋啓二 (1971) 桃洞原生林の成立過程(1). 蒼林 262: 2-12
- 高橋啓二・日比野紘一郎 (1970) 桃洞におけるスギ天然生林の成立過程と環境 (I). 蒼林 252: 2-6
- 高橋啓二・日比野紘一郎 (1971) 桃洞におけるスギ天然生林の成立過程と環境 (III). 蒼林 255: 30-37
- Takahashi K (1994) Effect of size structure, forest floor type and disturbance regime on tree species composition in a coniferous forest in Japan. *J Ecol* 82: 769-773
- Takahashi M, Sakai Y, Ootomo R, Shiozaki M (2000) Establishment of tree seedlings and water-soluble nutrients in coarse woody debris in an old-growth *Picea-Abies* forest in Hokkaido, northern Japan. *Can J For Res* 30: 1148-1155
- 高原光 (1998) スギ林の変遷. (図説 日本列島植生史. 朝倉書店). 207-223
- 武田英文・畠山宏信 (1981) 岩川地方スギ択伐天然更新林分の調査—光環境と下木の成長および林分構造について—. 昭和 55 年度秋田県林業技術センター業務報告: 89-98
- 竹内公男 (1989) スギ天然林林内更新試験(4)—かき起こし面に発生した実生の消長—. 新大演報 22: 35-43
- 武生雅明・大沢雅彦・尾崎煙雄・大塚泰弘・吉田直哉・本間航介・小野昌輝・江草清和 (1994) 屋久島厳正自然環境保全地域におけるスギ林の 10 年間の群落動態. 屋久島原生自然環境保全地域調査報告書: 3-19

- Tamai Y, Sakai T, Matsushita Y (1985) Studies on tree dynamics in a mixed forest of *Cryptomeria japonica* and broadleaved trees (I), With special reference to current seedlings of *Cryptomeria japonica* D. Don. Jap J Ecol 35: 433-441
- 玉井重信・天保好博 (1990) 冷温帯天然林の樹木の齡構造. 日林誌 72: 292-303
- 玉生志郎・須藤 茂 (1978) 八幡平西部の玉川溶結凝灰岩の層序と年代. 地質調査所月報 29: 159-169
- Tanouchi H, Yamamoto S (1995) Structure and regeneration of canopy species in an old-growth evergreen broad-leaved forest in Aya district, southwestern Japan. Vegetatio 117: 51-60
- 寺崎康正・八木下 弘・鈴木啓義 (1952) 柳沢スギ天然更新試験地に於ける天然下種更新試験 (第1報). 林業試験場秋田支場研究時報 3: 1-14
- 寺崎渡 (1926) 天然生スギ林の間伐と擇伐作業とに就きて. 林曹会報 117(付録): 41-95
- 富沢日出夫・丸山幸平 (1993) 佐渡島のスギ天然林における実生更新の可能性. 日林誌 75: 460-462
- 東北森林管理局 (2001) 仁鮎水沢スギ植物群落保護林学術調査報告書. 93pp, 東北森林管理局
- 戸澤又次郎 (1914) 天然下種更新法に就て. 大日本山林會報 373: 87-94
- 土谷紘子 (2007) 秋田藩における「雑木」に関する一考察. 弘前大学國史研究 123: 26-34
- 津谷竹治 (1952) 秋田杉に関する一考察 -主として米代川中流地域の杉について-. 蒼林 26: 17-35
- Ueda M, Shibata E (2004) Why do trees decline or dieback after a strong wind? Water status of Hinoki cypress standing after a typhoon. Tree Physiology 24: 701-706
- 植村恒三郎・田中祐一 (1932) 邦領樺太北部原生林に於けるエゾマツ・トドマツの更新及び根系に関する研究. 九大演報 2: 1-82
- 牛島伸一・高嶋敦史・吉田茂二郎・村上拓彦・溝上展也・木村勝彦 (2006) ヤクスギ林内の切株に関する年輪年代学的研究. 九州森林研究 59: 150-153
- 和田國次郎 (1930) 青森ヒバ林及秋田杉林の擇伐作業に就いて. 林学会雑誌 12: 678-690
- Wang G G, Kembell K J (2005) Balsam fir and white spruce seedling recruitment in response to understory release, seedbed type, and litter exclusion in trembling aspen stands. Can J For Res 35: 667-673

- Weaver J K, Kenefic L S, Seymour R S, Brissette J C (2009) Decaying wood and tree regeneration in the Acadian forest of Maine, USA. *For Ecol Manage* 257: 1623-1628
- Yamada Y, Aiba S, Kubota Y, Okubo K, Miyata I, Suzuki E, Maenaka H, Nagano M (2011) Dynamics of species diversity in a Japanese warm-temperate secondary forest. *Ecosphere* 2 (7): art80 1-19
- Yamamoto S (1993) Seedling establishment of *Chamaecyparis obtusa* in different microenvironments in the Asakawa Forest Reserve, Central Japan. *J Jpn For Soc* 75: 519-527
- Yamamoto S, Nishimura N (1995) A survey on the canopy gaps and gap phase replacement in an old-growth beech-dwarf bamboo forest, Wakasugi Forest Reserve, southwestern Japan. *Jpn. J For Environment* 37: 94-99
- 八代伯郎・小坂淳一 (1955) 森林と台風 (三) . 蒼林 72: 34-39
- York R A, Battles J J, Eshhtruth A K, Schurr F G (2011) Giant sequoia regeneration in experimental canopy gaps. *Restoration Ecology* 1: 14-23
- Yoshida T, Noguchi M, Uemura S, Yanaba S, Miya H and Hiura T (2011) Tree mortality in a natural mixed forest affected by stand fragmentation and by a strong typhoon in northern Japan. *J For Res* 16: 215-222

要旨

日本の原植生は針広混交林とされており、スギ林はその中でも最も広範囲に分布している林分である。スギと混交する広葉樹としてはブナが最も多く、スギとブナの混交林は日本で最も一般的な林型であったと考えられる。天然林において複数の樹種が共存する要因として、利用する更新基質が異なる場合がみられる。更新基質に生育する樹種が何か、どのような状態の基質に生育するか、どの時期に利用する更新基質が分かれるか、という疑問を明らかにするためには、林冠木から当年生実生までのサイズクラスごとの調査を長期間にわたり行う必要がある。

秋田県北秋田市阿仁にある佐渡スギ群落保護林（以下、秋田佐渡スギ林）は秋田スギ天然林の中でも最も標高の高い場所に分布している。秋田スギ天然林は現在では保護林にしかほぼ残存しておらず、スギの純林で小径木、幼樹がほとんどみられないものが大半である。しかし、秋田佐渡スギ林ではブナとの混交林を形成しており、スギの小径木、幼樹も多く見られる。この林分ではスギの多くが伐根とみられる根株の上に生育しているのが特徴である。スギとブナの混交の要因として、両樹種の利用する更新基質の違いに着目し、調査地を設定しての毎木調査を行い、幼樹、当年生実生の成長、消長を調査した。また、すべての根株のサイズ、腐朽状態、成因などを調査して、スギが生育している根株の特性を調査した。

1992年に林内に150m×70m（1.05ha）の調査プロットを設定し、胸高直径5cm以上の個体（以下、立木）にすべてナンバーテープで個体識別を行った。1991年の時点で立木は400本（381本 ha⁻¹）、最も本数の多い樹種はブナで128本、次いでスギが111本であった。ブナのサイズ分布は細いほど本数の多いL字型であるのに対し、スギは直径70-80cmと5-10cmをピークに持つ二山型であり、スギには大径木が多くみられた。そのため、1991年時の樹種別の胸高断面積比はスギが約70%を占め、ブナは15%であった。

プロット内には根株（面積比約3%）、倒木（同1%）といった木質基質が調査開始時に存在していた。スギとブナの更新基質の利用特性の違いを検証したところ、稚樹（幹長30cm～130cm）、幼樹（胸高直径5cm未満、幹長130cm以上）、立木のすべてのステージにおいてスギは根株上での密度が著しく高く、しかも根株上に生育している高木性樹種の中で優占していた。一方、ブナは特定の基質に偏った分布傾向を示さなかったが、地表面の面積比率が圧倒的に高いことを反映して、地表面に定着したものが大部分を占めていた。この

林分ではスギとブナはそれぞれ根株と地表面を主な更新基質として利用し、その更新基質利用特性の違いによって両種の混交状態が維持されていると結論した。

この林分は 1991 年 19 号台風により大きな被害をうけた。被害木の伐根から円板を採取し、その成立過程を年輪解析によって行った。スギの風倒木 43 本から伐採高 30–200 cm の範囲で円板を採取した。伐根径は平均 62cm, 伐採面の年輪数は平均 235 年であった。伐採高に達するまでの年数を推定して求めた発生時期は平均して西暦 1705 年前後であった。現在のスギ成木、幼樹の生育環境（林冠下、ギャップ下）と肥大成長の関係から判別式を作成し、過去の生育環境を推測したところ、大半のスギは出現当初は良好な環境下で成育していたと判定された。その後、いったん成長が悪くなるが、西暦 1790 年前後にほとんどの供試木で成育が改善していたと推定された。出現時期、生育改善時期とも林内の 3ヶ所で違いが見られなかった。この林分では過去に 2 回の大規模な攪乱があり、最初の攪乱で現在生存しているスギが発生し、2 回目でその成長が改善されたと推察された。近隣の履歴などから、攪乱はいずれも伐採によるものと考えられ、最初はスギが、2 回目ではその後には生育した広葉樹が主に伐採されたと考えられる。

この試験地の 1991 年 19 号台風による被害は立木 400 本のうち 29 本であった。樹種別ではスギが 18 本、ブナ、ネズコがそれぞれ 5 本ずつであった。スギは本数、胸高断面積とも 16% が失われた。スギは主に根返りによる枯死木が多く、被害は幅 30m 程度の帯状に発生していた。ブナは幹折れ被害が多く、被害木の集中は見られなかった。台風被害は胸高直径 30cm 以上の立木のみ起きており、大径木が多いスギが被害が大きかった原因の一つと考えられた。台風により生じた倒木は 330m² と台風前に存在した倒木 139m² の 2 倍以上の量であった。一方、台風被害によって生じた根株の投影面積は 7m²、台風前からある根株 330m² にくらべて微増にとどまった。その後、風倒木は伐採され、林外に持ち出されたが、その際に新たな根株が 27m² 生じた。台風のような大規模な攪乱は倒木の量を急激に増加させること、一方根株の増加には伐採などの人為の影響が必要なことが推察された。

スギ、ブナのサイズ構造の違い、利用する更新基質の違いはどのように生じるのか、これを解明するためには長期間の調査が必要であると考え、2012 年まで 20 年間の調査を行った。実生、幼樹、立木とステージごとに成長、消長の調査を行い、どのステージでスギが木質基質へ集中するのか、解析を行った。

スギの実生の出現は調査期間ではほぼ 2 年に一度観察され、そのうち 1996 年は 57 本 m² と他の年に比べて 20 倍以上の実生の出現が見られた大発生年であった。

スギの当年生実生の出現密度は根株上が高い年と地表面が高い年があったが、生存率は根株上のほうが常に高かった。地表面では出現後 3-5 年で全ての実生が枯死したのに対し、根株上では実生調査を終了した 2001 年まで出現したスギ実生の 10%が生存していた。また、伐根上の実生は発生位置が高いものほど、開葉日が早く、生存率が高い傾向がみられた。伐根上は融雪時期が早く、それが実生の生存率を高めていることが示唆された。地表面のスギ当年生実生は 1 年以内に大半が枯死しており、生存率には光環境などは大きな影響はみられなかった。地表面で 3 年以上生存しているスギ実生のほとんどすべてが落枝などの木質基質上に定着しており、木質基質の果たす役割は大きいことが判明した。

ブナの当年生実生は地表面での生存率はスギに比べて高く、根株上で生存したブナ実生はすべてが根張り上に生育し、断面上での生存は確認されなかった。ブナは実生の出現率が根株上で極端に低く、種子のサイズから伐根上にとどまるのが困難であることが一因と推測された。

幼樹は更新基質ごとに生育するスギ幼樹の密度を比較すると、根株上で最も高く、調査地の 3%の面積に 75%の幼樹が分布していた。9 年間の調査期間でスギ幼樹の死亡率は 3 つの更新基質の間で違いはなかった。スギ幼樹の密度と根株の特徴（高さ、地際直径、腐朽度、樹種、タイプ（伐根か、折れ株か）、光環境）について解析すると、スギ幼樹の密度は伐根上のほうが折れ株よりも有意に高かった。高さが高い根株ほどスギ幼樹の密度が高い傾向にあり、高さが 60cm 未満の根株にはスギ幼樹は 1 本も見られなかった。スギ幼樹は根株上の高い位置に集中し、高いところに生えたものほど生存率が高い傾向にあった。ササや低木に覆われている場所において、スギの更新には立地の高さが大きな要因であることが結論づけられた。倒木は直径 60cm を越えるようなものはほとんどなく、それがスギの更新に利用されてこなかった一因とも考えられた。一方、ブナの幼樹は地表面に 98%が生息すると推定され、面積比からしても高い比率を示した。

立木の 20 年間のプロット内の総本数は 400 本から 825 本と 2 倍以上に増加していた。最も本数が増加したのはブナであり 123 本が 230 本とほぼ倍増した。それに対し、スギはこの 20 年間の新規加入木は 31 本であり、そのうち 21 本が根株上に生育していた。一方、ブナは 20 年間の新規加入木のうち根株上にみられたのは 3 本だけであった。ブナの胸高断面面積合計は 20 年で 4%の増加にとどまり、調査開始 10 年後の 2002 年には 1992 年に比べて胸高断面面積が減少していた。これはブナは新規加入木が多い反面、直径 70cm を越える立木はなく、大径木の枯死がスギに比べて多かったためである。この林分ではブナは更新が

容易だが比較的短期間で枯死するのに対し、スギは更新が困難であるが成木になってからの死亡率が低いという違いがみられた。

以上のようにスギが根株上、ブナが地表面上に主に生育するのは、実生、幼樹、立木のすべてのステージで確認され、幼樹の段階では地表面と根株上での生存率の違いが見られないことから、実生の段階での更新基質による生存率の違いが更新基質の利用形態の違いに大きく関わっていることが明らかになった。根株の高さ、根株上の定着高がスギの生存に重要な因子であることも判明した。