

針葉樹人工林の木本植物の種多様性を 規定する諸要因

－多様性を高める施業に向けて－

**Factors affecting the woody plant species diversity within
planted conifer forest of Japan**

－Implications for the forest management to enrich diversity－

2018.9

五十嵐哲也

Tetsuya Igarashi

要旨

森林生態系において植物種の多様性を維持することは、森林が提供する生態系サービスを維持する上で極めて重要である。日本では、戦後の拡大造林によって人工林の面積が大きく増加した。その結果、天然林の面積の減少や断片化による天然林性植物の種多様性の減少や林分構造の単純化による動物のハビタットの減少を招いている。このような生物多様性への悪影響を緩和するために、人工林そのものを天然林性植物のハビタットとして機能させることが有効であることが認識されつつある。そのためには、天然林施業における近自然林業のコンセプトを日本の人工林施業に適用することが生物多様性を高める上で有用であると考えられる。いわば日本型の近自然林業というべき施業体系を構築し、人工林における天然林性植物の種多様性を高める施業を確立する必要がある。人工林の多様性を高める施業を確立するに当たっては、人工林の植物の種多様性を規定する諸要因を明らかにする必要がある。しかし、人工林の植物の種多様性についての情報は天然林に比して少なく、未だ十分ではない。そこで本論では、人工林の植物の種多様性を規定する要因として、埋土種子、外部からの散布種子、森林の前歴、種子源からの距離、長伐期化、そして間伐の影響を明らかにし、種多様性を高める施業の可能性について検討した。

ヒノキ人工林の下層植生と埋土種子、そして林外からの散布種子の組成を比較し、人工林の多様性を推定するための調査方法を検討した。その結果、5%以上の開空率を持った林分であれば、下層植生の組成を調査することで、埋土種子や外部からの散布種子を含む構成種の組成がおおよそ推定できることが明らかになった。また、埋土種子の組成は遷移初期種に偏っており、天然林を構成する樹木の多様性の維持には散布種子が重要であることが明らかになった。

広葉樹二次林と隣接したヒノキ壮齢人工林では、両者の下層植生の種数や組成は似通っていた。このような人工林では、適切な施業を行うことで人工林での植物種多様性の回復が期待できることが示された。それに対して、広葉樹二次林から離れたスギ人工林の例では、木本稚樹の種数は最寄りの広葉樹二次林からの距離が遠くなるほど減少していた。広葉樹二次林に隣接した林分と比較すると50メートルほど離れた林分では、種数、出現頻度ともに半減していた。さらに、種組成も距離とともに変化しており、施業による多様性の回復には種子散布源の確保が重要であることが示唆された。

人工林伐採後に再造林された二代目スギ人工林では、広葉樹林伐採後に植林された初代スギ人工林よりも種数が少なく、植林の繰り返しが種多様性を低下させることが示された。ただし、種組成の変化は小さく、植林の繰り返しのセンシティブな種は検出できなかった。種数の減少は、もともと頻度の低い種が、施業によってランダムに消滅することによるものと推察された。

長伐期人工林では、無間伐であっても、99年生に達するまでに自己間引きが生じて低木層の種多様性が一時的に増加した。しかし、その後一部の樹種が亜高木層を優占して低木層を被陰したために、107年生までに種多様性は再び低下した。この間、草本層では種多様性の改善は見られず、一貫して減少していた。このまま放置した場合、亜高木層を一部の樹種のみが優占する状態が長く続くと予想される。従って、単純に人工林の伐期を延長し、施業を行わずに放置した場合、多様性の回復には繋がらない可能性があることが示された。間伐は下層植生の多様性を一時的に増加させるが、長期的な効果はないことが壮齢人工林で報告されている。本研究では80年生のヒノキ高齢人工林に弱度の下層間伐を行ったが、やはり下層間伐による種多様性の改善に長期的な効果は認められなかった。

天然林性植物の種多様性を高めるための人工林の施業方法には多くの選択肢があるが、これらの施業を実際に人工林に適用した例は未だ少ない。人工林の天然林性植物の種多様性を回復するための施業体系を確立し、有効性の検証およびリスクの検証を行うことは喫緊の課題であると考ええる。

Abstract

Maintaining diversity of plant species in forest ecosystems is extremely important in maintaining forest-provided ecosystem services. In Japan, the area of the planted forest has increased greatly due to the expanded afforestation after the war. As a result, the reduction of the species diversity of the natural forest plant due to the decrease of the natural forest area and forest fragmentation and the reduction of the habitat of the animal due to simplification of the stand structure are invited. In order to mitigate such adverse effects on biodiversity, it is recognized that it is useful to make planted forests themselves functioning as habitats of natural forest plant. To that end, applying the concept of close-to-nature forestry in natural forest management to Japan's planted forest management must become useful for enhancing biodiversity. In other words, it is necessary to establish a management system called “close-to-nature forestry of the Japan model” and to establish management to increase species diversity of natural forest plant in the planted forest. In establishing an operation that enhances the diversity of planted forests, it is necessary to clarify the factors that regulate the plant species diversity in planted forests. However, information on plant species diversity in planted forests is not yet sufficient. In this thesis, we clarified the influence of soil seed bank, dispersed seeds from the neighbor forest, forest history, distance from the seed source, long rotation, and thinning as a factor that regulates plant diversity of planted forests. Based on these results, we examined the possibility of management to improve species diversity of planted forests.

We examined the investigation method to estimate the diversity of planted forest by comparing the composition of the understory vegetation and soil seed bank of the Japanese cypress plantation and the dispersed seeds from the outside of the forest. As a result, it is shown that the composition of the species including soil seed bank and dispersed seeds from the outside can be roughly estimated by investigating the composition of the understory vegetation if the forest stands with canopy openness of 5% or more. In addition, the composition of the soil seed bank is biased towards the pioneer species, and it became clear that the dispersed seeds are essential for maintaining the diversity of the trees forming the natural forest.

The species number and composition of the understory vegetation in both of the secondary broad-leaved forest and the adjacent hinoki cypress planted forest were similar. In such planted forests, it was shown that recovery of plant diversity in planted

forests could be expected by performing the appropriate management. In contrast, in the case of the Japanese cedar forest distant from the secondary broad-leaved forest, the species richness of the woody seedling decreased as the distance from the secondary broad-leaved secondary forest became farther. Compared to stands adjacent to secondary broad-leaved forests, the species richness and the frequency of occurrence were reduced by half in stands about 50 meters apart. Furthermore, the species composition of seedlings also changed with distance, suggesting that it is essential to secure seed sources for recovery of diversity by management.

In the second generation Japanese cedar planted forests planted after artificial forest clearing, the number of species was smaller than that of the first generation Japanese cedar planted forests planted after the broad-leaved forest cutting, and it was shown that repetition of afforestation reduces species diversity. However, the change in species composition was small, and species sensitive to the repetitive plantation could not be detected in repetitive afforestation. The decrease in species richness was inferred to be due to the random disappearance of low-frequency species by management.

In the old-growth planted forest of Japanese cypress plantation, self-thinning occurred by the time it reached 99 years of age without thinning, species diversity of the shrub layer increased temporarily. However, after that, a few tree species dominated the sub-tall tree layer, and covered shrub layer, so species diversity of shrub layer declined again by the time it reached 107 years of age. Meanwhile, there was no improvement in species diversity in the herbaceous layer, which consistently decreased. If left as it is, it is expected that the state where only a few tree species dominate the sub-tall tree layer will last long. Therefore, it was shown that there is a possibility that it will not lead to the recovery of diversity if we simply extend the cutting period of planted forest and leave it without doing the management. Thinning temporarily increases the diversity of understory vegetation, but it is reported that there is no long-term effect in the mature planted forest. In Ibaraki prefecture, weak lower layer thinning was carried out on an 80-year-old Japanese cypress plantation, but long-term effects were not observed in the improvement of species richness of understory vegetation.

There are many options for managing planted forests to increase species diversity of natural forest plant, but there are still few cases where these managements are actually applied to planted forests. It is urgently necessary to establish a management system to restore the plant species diversity in planted forest, to verify the effectiveness and the risk.

目次

要旨.....	1
Abstract.....	3
目次.....	5
図表リスト.....	12
既発表論文目録および各章との対応.....	17
学位論文審査会.....	18

第1章 序論：人工林の植物の多様性を規定する要因と多様性を高める施業の必要性

19

第2章 林齢の異なる人工林の稚樹と埋土種子、散布種子の組成の関係 23

2-1 はじめに	23
2-2 調査地と方法.....	24
2-2-1 調査地	24
2-2-2 現地調査	24
2-2-3 解析.....	25
2-3 結果.....	26
2-3-1 開空率と下層植生の被度.....	26

2-3-2 出現種の概要	26
2-3-3 NMDS による序列結果.....	26
2-3-4 植生, 埋土種子, 散布種子の種組成と特徴.....	27
2-4 考察.....	28
2-4-1 下層植生の構成種の特徴と埋土種子, 散布種子の構成種との包含関係 ..	28
2-4-2 埋土種子の構成種の特徴.....	29
2-4-3 散布種子の構成種の特徴.....	30
2-4-4 林床の明るさと出現種の由来.....	31
2-4-5 結論.....	31
2-5 サマリー	32
第3章 植物の種多様性の担い手としての壮齢人工林の可能性	44
3-1 はじめに	44
3-2 調査地と方法.....	45
3-2-1 調査地	45
3-2-2 調査スタンドの設定	45
3-2-3 現地調査	46
3-2-4 解析.....	46

3-3 結果.....	47
3-3-1 下層植生の種数の変化.....	47
3-3-2 被度の違い.....	47
3-3-3 下層植生の種組成の NMDS による序列化.....	48
3-3-4 種組成の違い.....	48
3-3-5 指標種分析.....	49
3-4 考察.....	49
3-4-1 人工林と天然林の下層植生の種数の比較.....	49
3-4-2 人工林では見られない種.....	50
3-4-3 種組成の変化.....	51
3-4-4 サイト間の種数・種組成の違い.....	51
3-4-5 指標種.....	52
3-4-6 結論.....	53
3-5 サマリー.....	53
第4章 繰り返し植林による木本稚樹種数の減少.....	65
4-1 はじめに.....	65
4-2 調査地と方法.....	66

4-2-1 調査地	66
4-2-2 現地調査	67
4-2-3 解析手法	68
4-3 結果.....	69
4-3-1 種数.....	69
4-3-2 種数に影響する要因	69
4-3-3 種組成	70
4-3-4 種タイプ	70
4-3-5 繰り返し植林によって変化しない種.....	70
4-4 考察.....	71
4-4-1 繰り返し植林による下層植生の種数の減少.....	71
4-4-2 種数と種子源となる近傍の天然林率との関係.....	72
4-4-3 繰り返し植林による種組成の変化	72
4-4-4 結論.....	73
4-5 サマリー	74
第5章 草地由来人工林の木本稚樹の多様性と種子源からの距離.....	87
5-1 はじめに	87

5-2 調査地と方法	89
5-2-1 調査地	89
5-2-2 現地調査	89
5-2-3 解析手法	90
5-3 結果.....	92
5-3-1 調査地の種組成の概要.....	92
5-3-2 稚樹の種数および出現頻度への距離の影響.....	92
5-3-3 距離以外の要因の稚樹の種数および出現頻度への影響	93
5-3-4 種組成への距離の影響.....	93
5-4 考察.....	94
5-4-1 天然林からの距離と広葉樹稚樹の種多様性.....	94
5-4-2 距離の影響を受けやすい種	94
5-4-3 攪乱が種数に与える影響.....	95
5-4-4 天然林からの距離と稚樹の種組成の関係	95
5-4-5 結論.....	96
5-5 サマリー	96
 第6章 高齢人工林における間伐が林床植生の多様性に及ぼす影響.....	 108

6-1 はじめに	108
6-2 調査地と方法	109
6-2-1 調査地	109
6-2-2 プロット構造	110
6-2-3 調査項目	110
6-3 結果と考察	110
6-3-1 上木層の変化	110
6-3-2 低木層の変化	111
6-3-3 草本層の変化	112
6-3-4 まとめ	112
6-4 サマリー	113
第7章 総合考察	118
7-1 種子散布制限の影響	118
7-2 前歴の影響	119
7-3 長伐期化の効果	120
7-4 間伐の効果	121
7-5 その他の施業について	123

7-6 結語.....	123
引用文献.....	125
謝辞.....	141

図表リスト

図 1-1 各章の内容の相関図	22
図 2-1 調査地である茨城県七会村 (現, 城里町) の位置	33
図 2-2 各プロットへの調査コードラート, 土壌採集地点, シードトラップの配置	34
図 2-3 NMDS による各プロット, サブプロット, 潜在自然植生, 仮想伐跡植生の 種組成の配置図. 数字は林齢を示す	34
図 2-4 出現種の生育型の割合	35
図 2-5 先駆種の割合	36
図 2-6 種子散布型の割合	37
図 2-7 14 年生林分での出現種の包含関係	38
図 2-8 25 年生林分での出現種の包含関係	39
図 2-9 46 年生林分での出現種の包含関係	40
図 3-1 調査サイトの位置図	54
図 3-2 暖温帯サイト (1-3:三ヶ日, 4-6:千葉) の種組成の NMDS による序列結果. 相関のある ($P < 0.05$) 環境変数と種数についてはバイプロットで表示した(SR:種数, UnderCover: 下層被度, MidCover: 中層被度, Standage: 林齢). N: 天然林, P: 人工林.	

隣接する天然林 (N; ●) と人工林 (P; ▲) を線分で結んで示した. 変数ごとの相関係数と P 値を表 3-6 に示した.....55

図 3-3 冷温帯広葉樹サイト (7-10:富士, 11-13:天城) の種組成の NMDS による序列結果. 相関のある($P < 0.05$) 環境変数と種数についてはバイプロットで表示した(SR: 種数, UnderCover: 下層被度, MidCover: 中層被度). 詳細については図 3-2 参照.....56

図 3-4 冷温帯針葉樹サイト (14-22: 木曽) の種組成の NMDS による序列結果. 相関のある ($P < 0.05$) 環境変数と種数についてはバイプロットで表示した(SR:種数, UnderCover: 下層被度, CrownCover: 林冠被度). 詳細については図 3-2 参照.....57

図 3-5 下層植生の生活形組成. N: 天然林; P: 人工林. 各サイトの総出現種数に対する割合を示す. アスタリスクは天然林と人工林の間に組成に有意差があることを示す (カイ二乗検定).....58

図 3-6 下層植生の種子散布型組成. 各サイトの総出現種数に対する割合を示す.....59

図 3-7 下層植生の遷移タイプ組成. 各サイトの総出現種数に対する割合を示す. アスタリスクは天然林と人工林の間に組成に有意差があることを示す (カイ二乗検定).60

図 4-1 木本稚樹 (樹高 2m 未満) の種組成の NMDS による序列化. BL: 広葉樹林 (+), FP: 初代人工林 (■), SP: 二代目人工林 (△).75

図 4-2 木本の若木 (樹高 2m 以上) の種組成の NMDS による序列化. BL: 広葉樹林 (+), FP: 初代人工林 (■), SP: 二代目人工林 (△).	76
図 4-3 初代林と二代目林で共通して出現した種の割合 (共通種数/種数) と, 初代林での出現頻度の関係. 各出現頻度クラスには約 25 種が含まれる. エラーバーは 95% の信用区間を表す. カイ二乗検定の <i>P</i> 値は稚樹で 0.02, 若木で 0.01 未満であった.....	77
図 5-1 天然林からの距離と種数の関係. △: 天然林, ○: スギ人工林, ×: 攪乱された林分. 距離と種数の関係が有意なグラフでは, 推定曲線のメディアンを実線で, 95%信用区間の上下端を点線で示した.....	98
図 5-2 天然林からの距離と出現頻度の関係. △: 天然林, ○: スギ人工林, ×: 攪乱された林分. 距離と種数の関係が有意なグラフでは, 推定曲線のメディアンを実線で, 95%信用区間の上下端を点線で示した.....	99
図 5-3 木本稚樹の種組成の NMDS による序列結果. △: 天然林, ○: スギ人工林, ×: 攪乱された林分.....	100
図 6-1 上木密度の比較.....	115
図 6-2 平均胸高直径の比較	114
表 2-1 出現種リスト (Apperence type の略号の意味は図 2-7 参照). 種は APGIII に基づいた科名のアルファベット順に整列した. 略号の意味は, GF (Growth Form): 生	

活形 (Tree, Shrub) ; DT (Dispersal Type): 種子散布型 (Bird&animal, Gravity, Wind);	
ST(Successional Type): 遷移タイプ(Pioneer, Non-pioneer).	42
表 2-2 林齢ごとの各出現タイプの種数 (出現タイプの略号の意味は図 2-7 参照)	
.....	44
表 3-1 調査サイトの概況.	62
表 3-2 天然林だけに出現した種のリスト (3 個以上のコードラートに出現した種の	
み).....	63
表 3-3 天然林と人工林における種のタイプごとの下層植生の種数の比較.....	62
表 3-4 天然林と人工林の各階層 (林冠層, 中層, 下層) の被度の比較	62
表 3-5 隣接した天然林スタンドと人工林スタンドの種数と多様度指数の比較..	63
表 3-6 NMDS による序列結果と変数との相関	63
表 3-7 指標種分析の結果 ($P < 0.05$, $IV > 0.7$).....	64
表 4-1 調査地の概況.....	79
表 4-2 GLMM の解析に用いた変数の初代および二代目人工林における値の範囲	
.....	78
表 4-3 生活形および種子散布型ごとの平均の種数と出現頻度.....	79
表 4-4 稚樹, 若木の種数に各変数を与える影響の GLMM による推定値	80
表 4-5 MRPP による広葉樹林, 初代人工林, 二代目人工林の種組成の比較	80

表 4-6 初代人工林のみに出現した種 (F), 二代目人工林のみ (S), 両者に共通 (Sh) の 3 タイプの種の生活形および種子散布型ごとの種数の比較	81
付表 4-1 稚樹および若木の出現種リスト. 数値は出現したコードラートあるいはサブプロットの個数を示す. リストは APGIII 準拠の科名のアルファベット順に配列した. BL: 広葉樹林; FP: 初代人工林; SP: 二代目人工林; GF (Growth Form): 生活形 (Tree, Shrub) ; DT (Dispersal Type): 種子散布型 (Bird, Gravity, Wind)	84
表 5-1 解析に用いた変数	101
表 5-2 木本稚樹の種数および出現頻度と変数の関係のベイズ推定による推定値. 示した数値は推定値の 95%信用区間の上下端およびメディアンを示す. 太字は有意な 正の影響を, イタリックは有意な負の影響を示す.....	104
付表 5-1 調査地の概況.....	105
付表 5-2 出現種リスト. 出現頻度はそれぞれの種が出現したサブプロット数. 種 は APGIII に基づいた科名のアルファベット順に整列した. GF: Growth Form, SD: Seed Dispersal, SS: Succettionl Status.	106
表 6-1 2010 年に上木に加入した広葉樹.....	117
表 6-2 低木層の地際断面積合計 (cm ² /ha) の推移.....	116
表 6-3 草本層出現種の出現頻度(0-4)の推移.....	119

既発表論文目録および各章との対応

1. 学位論文を構成する論文・著書（学位論文審査要件を満たすもの）

T. Igarashi, Y. Kiyono, The potential of hinoki (*Chamaecyparis obtusa* [Sieb. et Zucc.] Endlicher) planted forests for the restoration of the original plant community in Japan. Forest Ecology and Management, 255, 183~192, 2008 （第3章）

T. Igarashi, T. Masaki, T. Nagaike, H. Tanaka, Species richness of the understory woody vegetation in Japanese cedar plantations declines with increasing number of rotations. J For Res, 21, 291~299, 2016 （第4章）

T. Igarashi, T. Masaki, Species diversity of woody recruits under Japanese cedar (*Cryptomeria japonica*) plantations established on grassland: the effects of site conditions and landscape. J For Res, (2018) published on line (<https://doi.org/10.1080/13416979.2018.1432302>) (第5章)

2. 学位論文を構成する論文・著書（学位論文審査要件を満たさないもの）

五十嵐哲也, 牧野俊一, 田中浩, 正木隆, 植物の多様性の観点から人工林施業を考える -日本型「近自然施業」の可能性-, 森林総合研究所研究報告, 13(3), 29~42, 2015 （第1章および第7章の一部）

五十嵐哲也, 清野嘉之, ヒノキ長伐期林において間伐が林分構造と下層植生に与える長期的影響, 関東森林研究, 67(1), 117~120, 2016 (第6章)

学位論文審査会

2018 年 6 月 19 日

宇都宮大学農学部

審査委員会

主査：宇都宮大学農学部森林科学科 大久保達弘教授

副査：東京農工大学大学院農学研究院 戸田浩人教授

審査委員：宇都宮大学農学部森林科学科 逢沢峰昭准教授

審査委員：東京農工大学大学院農学研究院 星野義延教授

審査委員：東京農工大学大学院農学研究院 吉川正人准教授

第1章 序論：人工林の植物の多様性を規定する要因と多様性

を高める施業の必要性

森林生態系において植物種の多様性を維持することは、森林が提供する生態系サービスを維持する上で極めて重要である。人類は森林をはじめとする生態系から資源や、環境調節、そして文化的な面に至る様々な生態系サービスを受けとっている (Millennium Ecosystem Assessment 2005)。多くの生態系サービスに対して生物多様性の減少はマイナスの影響を及ぼすので (Balvanera et al. 2006)、森林における生物多様性の保全は人類の生活の質を維持するために不可欠である。中でも植物の種多様性は、全ての生物群の多様性を支える基盤である (Scherber et al. 2010)。植物は陸域生態系におけるほぼ唯一の生産者であり、日射のエネルギーを固定し、生態系を貫くエネルギーの流れの起点となる。森林においては植物の種多様性は日射エネルギーを固定する効率を上昇させ (Hiura 2001; Ishii and Asano 2010)、動物の利用する餌資源の種類を増やし、複雑な垂直構造によって多様なハビタットを生み出し、動物種の多様性を高める (Tews et al. 2004; 武田 1994)。

現在、世界の森林面積は減少し続けているが、その中であって人工林の面積は増加している (FAO 2010)。世界における2000年代の森林の消失速度は年間約1300万 ha であり、1990年代の年間約1600万 ha に比べて鈍化してはいるが、依然として高いペースで推移している。この消失面積には年間約400万 ha の原生林 (FAO の定義では、「人間の目に見える形では加わっておらず、生態系が著しく乱されていない、在来樹種が植生する森林」) の消失を含んでいる (FAO 2010)。その一方で、人工林 (FAO の定義では、「主に植栽あるいは播種によって成立した樹木によって構成された森林」) の面積は2005年以降、年間約500万 ha のペースで増加しており、2010年には全森林面積の7% に達している (FAO 2010)。この結果、アジアでは2000年代には森林面積が増加に転じており (FAO 2010)、今後、陸上生態系において人工林が占める割合は次第に大きくなるとみられる (Yamaura et al. 2012)。日本においては、主に第二次世界大戦後の拡大造林によって人工林面積は大幅に増加し、現在約1030万ヘクタール、森林面積の42% にまで達している (林野庁 2012)。

現在、日本では原生林に分類される森林はほとんど存在せず、天然林の多くは人為攪乱後に天然更新によって成立した、主に広葉樹からなる二次林 (人為攪乱後に成立した天然生林も含む) である。本論では二次林と原生林を合わせて単に天然林と呼称し、天然林を主なハビタットとする植物を天然林性植物と

定義する。その対極にあるのは、荒廃地や耕作放棄地などを主なハビタットとする種である。後者の中にも天然林に分布する種がみられるが、長期にわたって天然林内に成育し林冠を構成することのある樹種についてのみ本論では天然林性植物と定義し、その他の種は非天然林性植物として扱うこととした。

また、日本の人工林の多くは草地、あるいは天然林の皆伐後に単一の針葉樹を植栽した一斉林である。本論ではこのような針葉樹一斉林を、単に人工林と呼称する。前述の通り、日本では、戦後の拡大造林によって人工林の面積が大きく増加し、地域によっては人工林がランドスケープの大部分を優占する土地利用タイプ (マトリックス) (Lindenmayer et al. 2002; Yamaura et al. 2009) となっており、天然林の面積の減少や断片化を招いている (Yamaura et al. 2012)。天然林の面積の減少や森林の断片化はランドスケープレベルでの植物の種数の減少をもたらす (Albuquerque and Rueda 2010)、林分レベルでも天然林性植物の種数を減少させる (長池 2002; Nagaike 2012; Rodríguez-Loinaz et al. 2012)。さらに鳥類などの動物のハビタットを減らし、種多様性を減少させる (Lindenmayer et al. 2002; Yamaura et al. 2009)。このような天然林の断片化に伴う悪影響を緩和するために、これまでは残された天然林の面積の維持、増大や連結性の確保を中心とした対策が提案されてきた (長池 2002; 山浦 2007)。しかし、最近ではマトリックス (Lindenmayer et al. 2002; Yamaura et al. 2009) である人工林そのものに広葉樹のハビタットとしての機能を持たせることがランドスケープレベルでの天然林性植物の種多様性の保全に有効であることが認識されつつある (Brockerhoff et al. 2008; Lindenmayer and Franklin 2002; 山浦 2007)。

天然林施業においては、植物種の多様性だけではなく、それも含む生物多様性全体の保全に配慮した持続可能な林業が北アメリカを中心に発達しつつある。自然攪乱体制の再現をベースに複雑な林冠構造を作りハビタットとしての多様性を高めるこのような施業方法は、「近自然林業 (close-to-nature forestry)」と呼ばれている (Vellend 2003; O'Hara 2001; 森 2007; 森 2010)。このような天然林施業における近自然林業のコンセプトを日本の人工林施業に適用して、いわば日本型の近自然林業というべき、植物の種多様性を高める施業体系を構築し、人工林における天然林性植物の種多様性を高めることは、生物多様性を高める上で有用であると考えられる。

植栽直後の幼齢人工林では、非天然林性の陽樹や、外来種、草本種が優占し (Moore and Allen 1999; 長池 2000; 佐倉・鈴木 1988; 佐倉・沼田 1980)、短期間に繁殖をおこなって多くの種が土壌中に埋土種子集団を形成する (酒井ら 2006)。その後、下層植生が極めて乏しい若齢期を経て、壮齢期 (40 年生前後より以降) に至ると樹高成長の停滞に伴う樹冠葉量の減少や間伐、自己間引きな

どによって林床の光環境がやや好転し、非天然林性植物の埋土種子や周辺林分から散布された天然林性植物の種子に由来する下層植生が再生する場合もある(第3章; 清野 1990).

日本の人工林は戦後の拡大造林によって大幅に面積を増やしたため、現在の林齢のモードは 50 年生前後の壮齢人工林となっている。壮齢人工林は通常は閉鎖した林冠を持つが、上述のとおり林床植生の回復が見られることもあり、広葉樹の更新の鍵となる天然林性の前生稚樹もある程度蓄積されている場合がある(清野 1990)。このような、前生稚樹の蓄積が見られる人工林においては、施業によって林冠の閉鎖を破ることで、天然林性植物を定着・成長させ、生育域を広げる、天然林パッチ間の連結性を高めるなど、ランドスケープレベルの生物多様性を高める効果が期待できる(Wiegand et al. 2005)。現在は長く続く林業の低迷によって、人工林を管理するための費用や労働力が不足していることに加え、全国的にシカの密度が増加しているため、皆伐と再造林によって人工林を今後も経済林として維持していくことが困難な状況にある(島田・野々田 2010)。経済林としてではなく、生物多様性などの公益的機能を発揮するための森林としての価値を与える手段の 1 つとしても、人工林を対象とした種多様性を高める施業を確立することは重要である。

人工林の植物の種多様性は、林齢や立地環境、周辺の林分配置などの多くの要因によって規定されている。そのため、人工林を対象として施業を確立するに当たっては、人工林の植物の種多様性を規定する諸要因を明らかにする必要があるが、人工林の植物の種多様性についての情報は天然林に比して少なく、未だ十分ではない。そこで本論では、人工林の植物の種多様性を規定する要因として、埋土種子や外部からの散布種子の影響、森林の前歴、種子源からの距離、間伐の影響などを明らかにし、種多様性を高める施業の可能性について検討した。

図 1-1 に本論の各章の概略と相関関係を図示した。第 2 章において、人工林内の下層植生には、埋土種子および散布種子として存在する植物の多くが含まれており、植物の種多様性の評価手法として下層植生の調査が適切であることを示した。第 3 章では天然林と、天然林に隣接する壮齢人工林との間で下層植生を比較することによって、人工林が天然林を構成する植物の多様性を比較的高いレベルで維持しうることを示した。第 4 章では、同一林分での人工林施業の繰り返しによって種数が減少するが、種組成の変化は小さいことを示した。第 5 章では、人工林の下層植生は天然林から離れるほど種多様性が減少し、種組成も天然林とは異なっていることから、人工林において人工林の多様性を維持するには、ランドスケープレベルの管理が必要であることを示した。第 6 章

では高齢人工林における多様性の変化を論じ、間伐の有無にかかわらず、一時的に下層植生の種多様性が増加するが、亜高木層の形成とともに再び種多様性が低下することを示した。第7章の総合考察では以上の結果を踏まえて人工林の植物種多様性を規定する諸要因と、種多様性を高める施業の可能性について考察する。

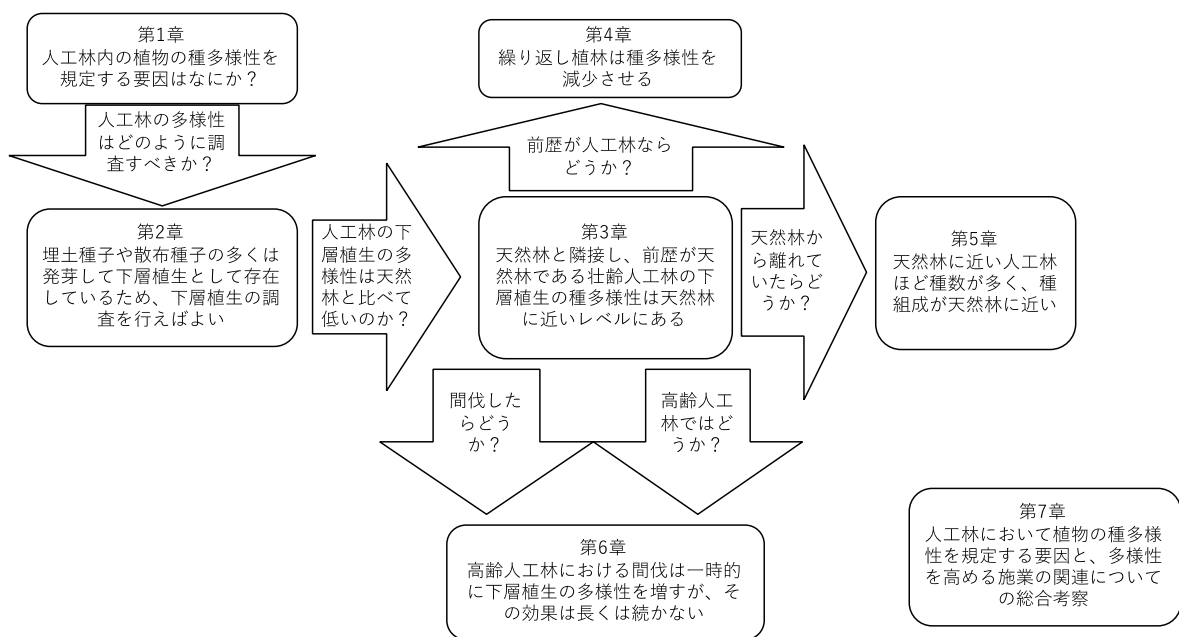


図 1-1 各章の内容の相関図

第2章 林齢の異なる人工林の稚樹と埋土種子、散布種子の組

成の関係

2-1 はじめに

戦後、大規模に推進された拡大造林政策の結果、現在では日本全国に総計 1000 万 ha を越える人工林が存在している。これらの人工林は、急速に高齢化が進む一方、間伐などの通常の保育施業が行われていない林分が相当面積にのびている (林野庁 2008)。人工林の健全性を確保し、公益的機能を持続的に発揮させつつ、生物多様性を高めるために、強度間伐による下層植生の回復や広葉樹導入施業などが考えられてはいるものの、理論的な裏付けに乏しいのが現状である。

間伐や伐採の後に林分に出現する種の組成には立地環境や履歴など多くの要因が影響するが、本研究では伐採後に出現する種の供給源に着目し、現存する下層植生の組成、埋土種子の組成および散布種子の種組成を調査対象とした。

土壌中の埋土種子集団は林分の多様性を推定する目的でしばしば下層植生と合わせて調査されているが、一般に下層植生とは類似度が低く、先駆種や外来種、荒れ地種が多いことが知られている (Halpern et al. 1999; Hopfensperger 2007; Sakai et al. 2006; Sakai et al. 2005)。埋土種子は伐採等の攪乱に反応して下層植生に加入していくため、皆伐や間伐の直後の植生の組成を推定するには重要である。

また、林分の外から人工林内に散布される散布種子は、埋土種子集団あるいは下層植生に人工林の成立過程で消滅した種を再供給することで、多様性を高め、種組成を天然の植生に近づける役割を果たすと考えられる。これら三者が組み合わさって伐採後の更新種数の上限を決定すると推定されるが、人工林における散布種子の研究は、鳥類との関係ではいくつかの報告があるものの (平田ら 2006; 佐藤・酒井 2003; 佐藤・酒井 2005)、埋土種子、下層植生との相互関係を同一林分で比較した例はない。

本研究では、林齢の異なるヒノキ人工林において、下層植生の組成、まきだし試験によって推定した埋土種子組成、およびシードトラップによって捉えた散布種子組成の三者が広葉樹導入施業に与える影響を推定することを目的とした。

2-2 調査地と方法

2-2-1 調査地

調査地は茨城県七会村 (現, 城里町) の関東森林管理局森林技術センター管内の国有林に設置した (図 2-1). 平均気温, 降水量はやや南の笠間市でそれぞれ 13.1°C, 年間 1330.0mm (1979~2000) であった (気象庁 2008). 暖温帯に含まれ, 潜在自然植生はシラカシ群集あるいはヤブコウジースダジイ群集の常緑広葉樹林とされる (宮脇 1986) が, 薪炭林や椎茸ほだ木の採取などによる人為攪乱の影響によってほとんど失われ, 現在ではクリーコナラ群集 (奥富ら 1976) あるいはクヌギーコナラ群集の落葉広葉樹二次林, アカマツ群落, そして拡大造林によって造成されたスギ, ヒノキ人工林が主である.

林齢の異なるヒノキ人工林 3 カ所 (14 年生, 25 年生, 46 年生) に調査プロットを設置した. 傾斜は 20 度から 30 度で, ほぼ南向きの極端な凹凸のない斜面に立地している林分を選んだ. ヘクタールあたり 2000 本~2500 本植栽し, 5 年間の下刈りと除伐, 間伐を行う通常の施業が行われている林分である. ただし調査地はいずれも調査時点では間伐は未実施であった. 3 つのプロットはいずれも天然林に隣接しており, 林縁からの距離はおおよそ 20 メートルであった.

2-2-2 現地調査

下層植生の調査は 1998 年 7 月から 9 月にかけて行った. 2m×2m の植生調査コドラートを 8 個設置し, 木本植物の出現種を記録した. また, 3 つの調査プロットの周辺の林齢 1 年から 88 年に至る様々な林齢のヒノキ人工林 12 箇所をサブ調査プロットとして同様の植生調査を行った. 1999 年 3 月に各調査プロットにおいて 1m 間隔で横 15 列×縦 5 列の計 75 個の大きさ 10cm×10cm×深さ 5cm の表土サンプルを採集し, バーミキュライトを敷いたプランターに薄く撒き広げた (図 2-2). 白色の寒冷紗で標本外からの種子の混入を防いで 1999 年 10 月まで約 7 ヶ月間露天で栽培し, 発生した木本植物の種名および個体数を記録した. 各調査地に開口面積 0.5 平方メートルのシードトラップを 10 個, 地上 1 メートルの高さに設置し, 1 年間に落下した木本植物種子の種類と数を記録した. 種子の同定には種子図鑑を用いた (Ishikawa 1994).

全天写真によって調査プロットの光環境を推定した。撮影には NIKON のデジタルカメラ Coolpix 4500 と NIKON の魚眼レンズ FC-E8 を用い、各植生調査コードラートの中心の地上 2m（下層植生の上端）の高さで撮影した。開空率の算出に当たってはフリーソフトの Gap Light Analyzer 2.0 (Frazer et al. 1999) を用いた。

2-2-3 解析

非計量多次元尺度構成法 (Nonmetric Multidimensional Scaling : 以下, NMDS と略す) によって植生, 埋土種子, 散布種子の種組成を比較した (図 2-3). NMDS は種組成データなどの高次元データの構造を 2 次元や 3 次元などの低次元に投影する手法の 1 つである (McCune and Grace 2002). 本研究では, ベースとなる面積が異なる植生データと埋土種子データ, 散布種子データを比較するため, 出現種の在不在データからソレンセン類似度 (Faith et al. 1987) を算出し, これに基づいて二次元平面上に投影した。また, 種組成を比較するための対照群として, この地域の代表的な自然植生の主要構成種を文献で調べ (宮脇 1986), 仮想的なプロットとして解析に加えた。さらに, 調査地を伐採した後の種組成を推定するために, 下層植生と埋土種子の出現種を合わせた物をやはり仮想の伐跡植生プロットとして解析に加えた。

出現種の特徴を捉えるために, 生育形, 種子散布型および遷移系列上の位置を図鑑の記述を元に種ごとに定義し, 解析に用いた (北村ら 1957; 北村・村田 1961; 北村ら 1964; 北村・岡本 1959). 生育型は最大樹高 5 メートル未満を低木種, 5 メートル以上 8 メートル未満を亜高木種, 8 メートル以上を高木種に分類した。種子散布型の分類にあたっては, 散布体が羽毛あるいは翼状構造を持つ物 (風散布), 餌となる果実などによって動物あるいは鳥によって散布されるもの (鳥・動物散布), そして特定の散布のための構造を持たない物 (重力散布) の 3 つに分類した。また, ブナ科の植物は特定の散布のための構造を持たず, 重力によって散布されるが, これらの堅果は鳥あるいは動物によって二次散布されることが知られているため, ここでは鳥・動物散布種に含めた (Iida, 1996; Li and Zhang, 2003; Xiao et al., 2006). 主な生育場所が伐採跡や路傍などの攪乱を受けた立地である種を先駆種とし, 残りの種を非先駆種とした。各プロットの出現種をこれらの種特性によってタイプ分けし, 各タイプに属する種の比率を示した (図 2-4~2-6). 各プロットの下層植生, 埋土種子, 散布種子に含まれる木本植物種の包含関係をベン図に示した (図 2-7). 解析はすべて R 2.8.1 を用いて行った (R Development Core Team, 2008).

2-3 結果

2-3-1 開空率と下層植生の被度

14 年生林分は林冠がうっ閉した直後の林分で平均開空率が 3.8%, 下層植生被度は 16%であった. 25 年生林分は林冠うっ閉から 10 年ほど経過したと推定される林分で, 平均開空率は 2.2%と最も暗く, 下層植生の被度も 5%と最も低かった. 46 年生林分は間伐遅れ林分ではあるが, 自己間引きによる密度の低下と樹高の増加により林内の光環境が改善されており, 平均開空率 5.1%と最も明るく, 下層植生被度も 38%と最も高かった.

2-3-2 出現種の概要

下層植生の 8 個のコドラートで観察された木本植物の合計種数は, 14 年生ヒノキ林で 23 種, 25 年生で 14 種, 46 年生では 28 種であった. 埋土種子に出現した種数は, 14 年生ヒノキ林で 15 種, 土壌採取面積あたりの出現密度は 87.8 個体/m² (変動係数:1.5)であった. 以下, 25 年生で 11 種, 43.2 個体/m² (変動係数:1.8), 46 年生で 12 種, 56.8 個体/m² (変動係数:1.7) が出現した. シードトラップによって得られた散布種子は, 14 年生ヒノキ林で 8 種, 出現密度は 9.4 個/m², 25 年生で 5 種, 7.2 個/m², 46 年生で 10 種, 5.6 個体/m²であった.

下層植生には, 暖帯林の極相種であるスダジイやシラカシなどの常緑広葉樹は含まれなかったが, 二次林の主要構成種であるコナラが 14 年生林分で, クリが 14 年生林分と 25 年生林分で出現していた (表 2-1). 全林分に共通して出現した種は, 高木ではヤマウルシ, アオハダ, ウワミズザクラ, 低木ではモミジイチゴ, ヤブコウジ, ガマズミ, ハナイカダ, ムラサキシキブ, コウヤボウキであった. これらはコナラ・クリ群集ヒサカキ亜群集の識別種と共通の種が多かった (奥富 1976) が, 常緑高木のシラカシ, アラカシを欠いていた.

2-3-3 NMDS による序列結果

木本植物組成の NMDS による序列結果を図 2-3 に示した. ストレス値は 0.16 であった. 1 軸で見ると, 左端にタラノキ・クマイチゴ群集の仮想プロット

があり、右端上部に常緑広葉樹林のシラカシ群集、ヤブコウジースダジイ群集、右端下部に落葉広葉樹二次林のクヌギーコナラ群集およびクリーコナラ群集が位置していることから、1 軸はほぼ二次遷移系列を表す物と推定した。左端近くに埋土種子プロットが集中しており、先駆種中心の遷移初期の植生に近い組成であると見られる。散布種子プロットは下端に集中しており、どの植生とも類似度が低い独特の組成を示した。中央部に差婦調査プロットの林齢 1~4 年の植栽直後のヒノキ林が集中しており、14 年生および 46 年生林分の下層植生もこの集団に含まれていた。25 年生林分は上端に位置し、他のプロットとの類似度は低く、同年齢のサブ調査プロットのヒノキ林の植生のみが近傍にあった。最も高齢な林分である 71 年生および 88 年生の林分は右端の常緑広葉樹に近い組成を示していた。調査林分を伐採した場合の仮想伐跡プロットはやはり中央部に位置しており、サブ調査プロットの植栽直後のヒノキ人工林の植生と同様な植生であった。ただし、25 年生林分の仮想伐跡プロットだけはやや上部に離れて埋土種子に近い組成を示していた。

2-3-4 植生、埋土種子、散布種子の種組成と特徴

下層植生および埋土種子では低木種の割合が高かったが、散布種子では高木の割合が高かった (図 2-4)。また、先駆種の割合は、下層植生および散布種子では半分以下であるのに対して、埋土種子では先駆種の割合が高かった (図 2-5)。種子散布型を見ると、下層植生、埋土種子、散布種子のいずれでも、すべての林分で鳥・動物散布種の割合が最も高かった。また、散布種子には重力散布種が見られなかった(図 2-6)。

下層植生、埋土種子、散布種子のそれぞれに含まれる種の包含関係を (図 2-7、表 2-1~2-2) に示した。14 年生林分では、合計で 32 種が観察され、下層植生からは 72%に当たる 23 種が出現した (表 2-2)。下層植生から消滅し、埋土種子にのみ見られた種はキリ、タラノキ、ヤマハギ、クマイチゴ、ニガイチゴ、ヤマグワの 5 種で、いずれも先駆種であり、また、外来種であるキリを除けばすべて低木であった。散布種子のみに見られた種は高木種のスダジイとエノキで、すべてに共通する種はヤマウルシー種のみであった(表 2-1)。25 年生林分では、合計 25 種が観察され、そのうち下層植生には 56%の 14 種が出現した(図 2-8)。埋土種子のみに含まれる種は外来種であるミツマタと、ヌルデ、キブシ、クマイチゴ、ニガイチゴ、ヤマグワ、アカメガシワなどの先駆種で、アカメガシワ以外は全て低木であった。散布種子のみに含まれる種はエゴノキ、ヤマザクラ、ミズキ

の3種でいずれも高木である(表 2-1). 46 年生林分では, 合計 35 種のうち, 下層植生に 80%に当たる 28 種が出現していた(図 2-9). 埋土種子のみに見られた種はいずれも先駆種の低木であるニワトコ, ヤマハギ, ニガイチゴ, ヤマグワ, イヌコリヤナギの 5 種であった. また散布種子のみに出現する種はコナラのみであった(表 2-1).

埋土種子の構成種のうち, 14 年生林分では 53%が下層植生でも観察され, 25 年生林分では 27%, 46 年生林分では 50%だった. また, 散布種子の構成種のうち, 14 年生林分では 63%, 25 年生林分では 20%, 46 年生林分では 80%が下層植生でも出現していた.

2-4 考察

2-4-1 下層植生の構成種の特徴と埋土種子, 散布種子の構成種との包含関係

広葉樹導入施業の目標林型は現在のところ明確ではないが, ここでは仮にこの地域の潜在自然植生であるシラカシ林, スダジイ林あるいは代償植生であるコナラ林に近い組成と相観の広葉樹林に誘導することを目標として議論を進める.

下層植生の構成種はコナラークリ群集ヒサカキ亜群集の識別種と共通の種が多く (奥富 1976), ある程度の落葉高木種を含むが, 常緑高木種のシラカシ, アラカシを欠き, 多くの先駆種を含むなど, 攪乱を受けた森林の特徴を示していた (表 2-1).

伐採後の植生の遷移には前生稚樹の存在が大きな影響を与えることが報告されている. 山川らは九州のスギ林で, 伐採後の広葉樹の更新には伐採前の林床に存在していた前生稚樹が重要な役割を果たしていると報告している (Yamagawa et al. 2006). また, 勝木らは前生稚樹としてカシ類が存在する人工林の伐採後の植生の遷移を観察して, 初期にはパイオニア樹種が優占するが, 前生稚樹のカシ類も成長を続けていると報告している (勝木ら 2003). 本研究の結果でも, サブ調査プロットの植栽直後のヒノキ林の植生の組成は埋土種子よりも下層植生との類似度が高く, 下層植生に含まれていた前生稚樹が多く残存していると推測される. 実際伐採跡の植生として下層植生と埋土種子の構成種を合わせて作った仮想伐跡プロットの種組成はサブ調査プロットの植栽直後のヒノキ林に極めて近かった. 開空率が 5%を越える 46 年生林分では, 埋土種子, 散

布種子を含めた全出現種の 80%が下層植生に出現していた。よって、開空率が 5%を越える林分では、煩雑な埋土種子や散布種子の調査をしなくとも植生の調査のみで伐採後の植生の組成が推定できることが明らかになった。一方、開空率が 2.2%の 25 年生林分では下層植生に出現した種数は全出現種の 56%に過ぎず、このような林分では埋土種子の調査を行う必要があると推察した。

2-4-2 埋土種子の構成種の特徴

埋土種子に出現した種は、下層植生や散布種子と比較して明らかに先駆種の割合が高かった (図 2-5)。埋土種子の構成種については、多くの報告があるが、いずれも下層植生とはかけ離れた組成を持ち、先駆種 (Sakai et al. 2006; Sakai et al. 2005) や雑草種 (Honnay et al. 2002)、外来種 (Halpern et al. 1999) などの光要求度が高い種 (Jankowska-Blaszczuk 2000) が多いという点で共通点があり、本研究の結果もそれを裏付ける物であった。

埋土種子と下層植生の組成の差が大きいのは森林生態系の特徴で、安定した森林ほど類似度が低く、攪乱を受けると類似度が高くなる傾向がある (Hopfensperger 2007)。NMDS の結果によると、埋土種子の組成は高攪乱植生であるタラノキークマイチゴ群集に近く、高齢ヒノキ林や常緑広葉樹林からは最も遠くに位置しており、長期間安定した林分では埋土種子構成種が減少する傾向があると推定される。また、下層植生と埋土種子集団の間にサブ調査プロットのエ齢 1 年から 4 年の伐採直後のヒノキ林が分布しているが、これは下層植生が皆伐、下刈りといった施業によって攪乱された結果、埋土種子集団から多くの先駆種が下層植生に加入したためであると推測される (図 2-3)。

埋土種子集団は主に先駆種、それも主に低木種で構成されているため、広葉樹林の樹冠構成種の更新を求める場合には、大きな役割を果たさないと考えられる。少なくともヒノキ人工林においては、埋土種子集団は伐採直後に優占する先駆種の供給源であり、急速に地表を被覆して土壌流出を防ぐ目的には役立つが、広葉樹林に誘導するための種の供給源としては重要ではない。一般に埋土種子は林分成立時に優占する遷移初期の群落によって補給され、その後はエ齢が高くなるにつれて一時的な光の入射による発芽や死亡によって次第に減少していくことが知られている (Bossuyt and Hermy 2001; Warr et al. 1994)。本研究でも 14 年生林分に比べて 25 年生林分や 46 年生林分では埋土種子密度は半減していた。

2-4-3 散布種子の構成種の特徴

観察された散布種子は、下層植生や埋土種子に比べて種数も量も少なかった (表 2-1). これは本研究の種子の収集期間が 1 年間と短かったことが一因と推定される. 高木種では隔年結実する種が多く知られており (Shibata et al. 2002), 一年だけの種子採取では、量的にも種数的にも過小評価している可能性が高い. さらに、本研究ではトラップを地上 1 メートルの高さに設置しているため、樹上からの種子移入のみがカウントされ、齧歯類などによる地上経由の種子散布は含まれていない. そのため、実際の散布量や種数はさらに大きいと推定され、調査時間の延長とともに観察される種数が増し、コナラ林の種組成に近づく可能性がある.

散布種子は風散布種であるアカマツを除くとほとんどが鳥・動物散布種であり、重力散布種は極めて少なかった. 重力散布種子は移動能力が低いため、攪乱の影響を受けやすい種であることが知られている (Bossuyt and Hermy 2000; Bossuyt et al. 1999). また、重力散布種の多くは埋土種子としての寿命が短いことも知られており (Meier et al. 1995), 本研究の結果からも、下層植生から一度消滅した重力散布種が人工林に再出現するには長い時間がかかると推察される.

散布種子の出現種は高木種の割合が高く、コナラ、クリ、ミズキ、エゴノキ、エノキ、ヒサカキ、ヤマザクラなどのクリーコナラ群集の高木層構成種が多く含まれていた (表 2-1). 極相種であるスダジイの種子も一個だけではあるが観察された. ただし、シデ類、カエデ類などの風散布種を欠いていた. ミズキ、エゴノキ、エノキ、ヒサカキ、ヤマザクラはいずれも鳥散布種であり、コナラやクリもカケスなどの鳥によって散布される場合があることが知られている. 下層植生や埋土種子からの出現種も鳥散布種が中心であったことから、人工林への樹木種子の散布は主に鳥によって行われていると推定された. 平田らの報告でも、人工林内に広く散布されるのは鳥による被食散布種子であり、本研究もそれを裏付ける結果になった (平田ら 2006). 低木種が少ない理由は定かではないが、鳥による種子散布は同種あるいは同時期に結実している樹木個体に集中する傾向があるため (Masaki et al. 1994), 林内に低木層の存在しない人工林では低木種の散布が広葉樹林よりも少ない可能性がある. 低木の全く存在しない 25 年生林分では低木種は一種類も散布されなかったのに対し、ある程度の低木層が回復している 46 年生林分では 3 種の低木種が散布されていることもこの推論を裏付けるものである (表 2-1).

散布種子の源は、調査地周辺の広葉樹林や林縁部で繁殖している植物のため、林分配置によってその量や組成が変動するはずであるが、本研究では調査地間の散布種子の組成の違いは小さかった。本研究で観察された散布種子の種数や量は埋土種子より少なかったが、樹冠構成種となりうる種の割合が高いこと、そして種子源となる林分が健在であるかぎり、伐採後も連続的に種子の供給が続くことなどから、長期的な種多様性の回復には重要な役割を果たすと推測される。

2-4-4 林床の明るさと出現種の由来

全出現種のうち、下層植生に出現した種数の割合は林分の開空率が高いほど高かった。これは林床が暗いほど、発芽できずに種子として留まる植物種が多くなることを反映していると推定される。ただし、もっとも明るい46年生林分でも埋土種子は全種数の50%しか発芽していなかったのに対し、散布種子では80%が発芽していた(表 2-2)。これは埋土種子集団が散布種子集団よりも耐陰性の低い種で構成されている結果と推察され、実際、埋土種子に含まれる種のほとんどが先駆種の低木であるのに対し、散布種子は極相種であるスダジイなどを含む、相対的に耐陰性の高い高木種を含んでいた(表 2-1, 図 2-7)。この耐陰性の差を利用して、散布種子の発芽を促進しつつ、先駆種が優占しないように林床の明るさをコントロールすることで前生稚樹を増やし、伐採後の更新を確実にする方法は有効であると推察する。

2-4-5 結論

以上より、下層植生の種組成は植栽直後の人工林との類似度が高く、開空率5%を越えたヒノキ人工林では、伐採後の植生の種組成は下層植生によってある程度推定できると考えられる。

また、下層植生の組成と、埋土種子、散布種子の組成の間の類似度は低く、埋土種子の構成種は先駆種の低木が中心であったのに対し、散布種子は非先駆種の高木が多く、人工林を広葉樹二次林に近い林分に誘導するには埋土種子よりも下層植生と散布種子の組成が重要であると考えられる。

2-5 サマリー

1. ヒノキ人工林を広葉樹林に誘導するには立地環境や履歴など多くの要因が影響するが、本研究では更新後に出現する種の供給源に着目した。
2. 茨城県の林齢の異なるヒノキ人工林3カ所（14年生, 25年生, 46年生）に調査プロットを設置し各プロットで植生調査、まきだし法による埋土種子の調査、シードトラップによる散布種子の調査を行い、種組成を比較した。
3. 下層植生からは広葉樹二次林の樹冠を構成する種が見られたが、先駆種も多く見られた。
4. 下層植生の種組成は植栽直後の人工林との類似度が高く、開空率 5%を越えた46年生林分では埋土種子、散布種子を含めた全種数の80%が下層植生に出現しており、ヒノキ人工林の伐採後の植生の種組成は下層植生によってある程度推定できることを示した。
5. 下層植生の組成と、埋土種子、散布種子の組成の間の類似度は低かった。埋土種子の構成種は先駆種の低木が中心であったのに対し、散布種子は非先駆種の高木が多く、人工林を広葉樹二次林に近い林分に誘導するには埋土種子よりも下層植生と散布種子の組成が重要であることを示した。

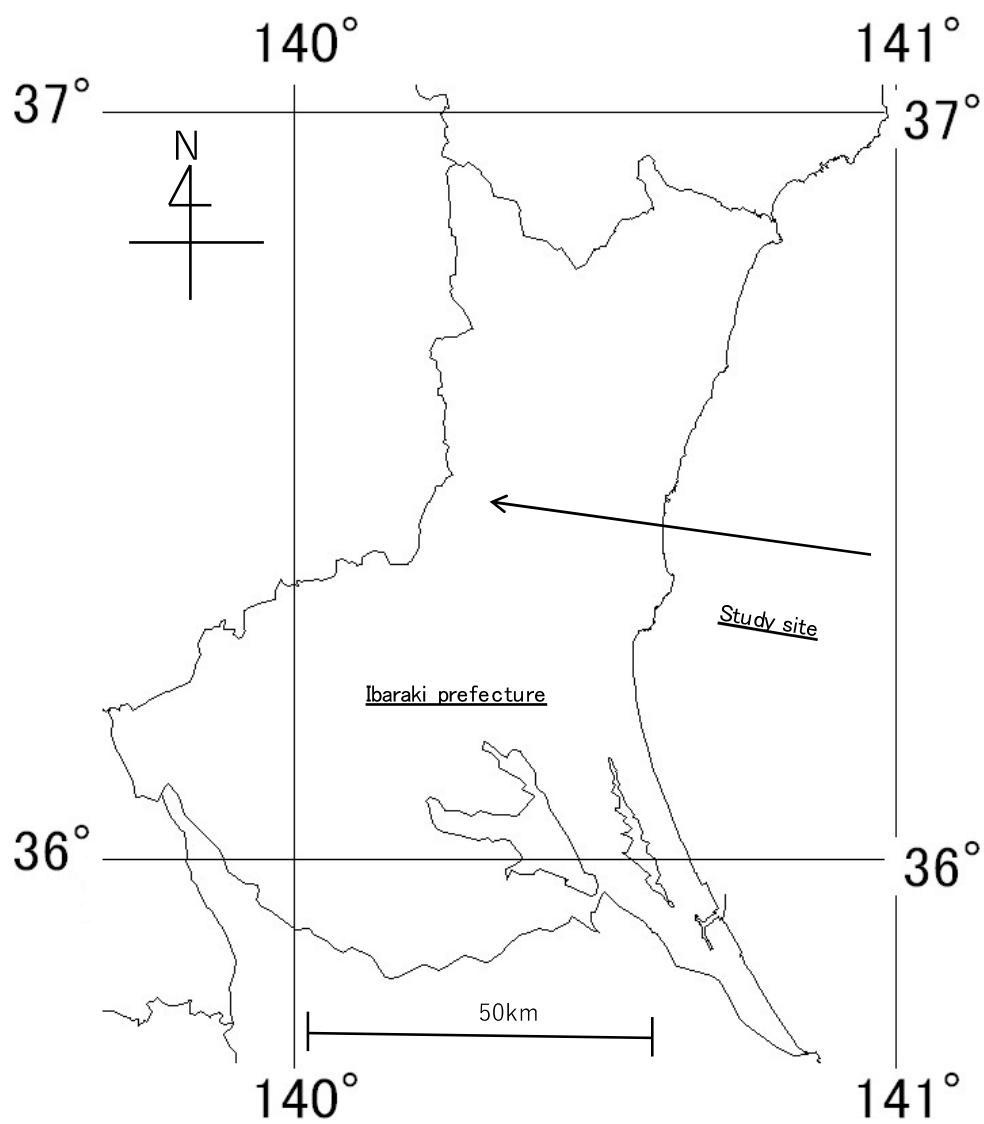


図 2-1 調査地である茨城県七会村（現，城里町）の位置

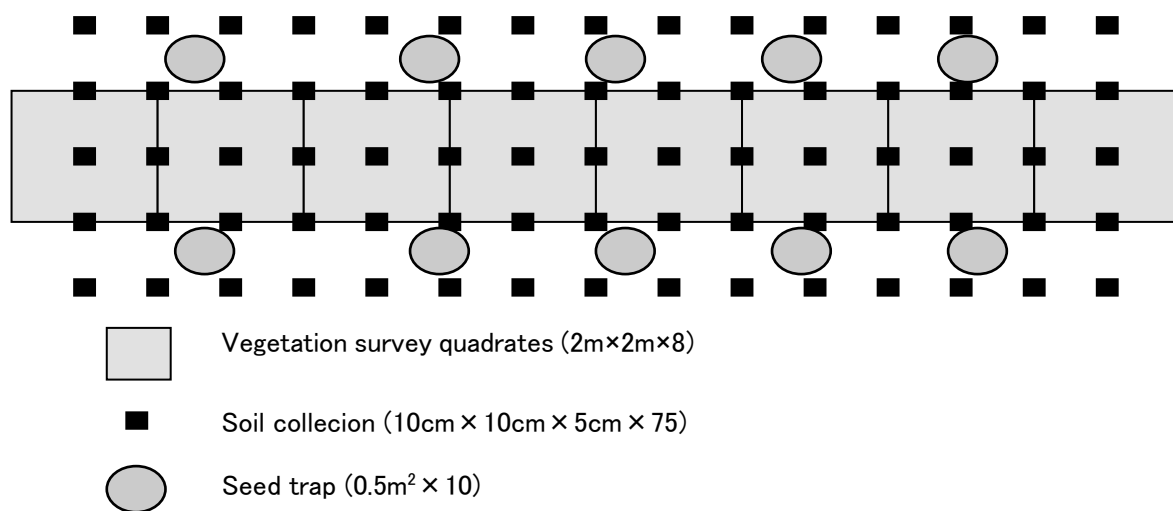


図 2-2 各プロットへの調査コードラート，土壤採集地点，シードトラップの配置

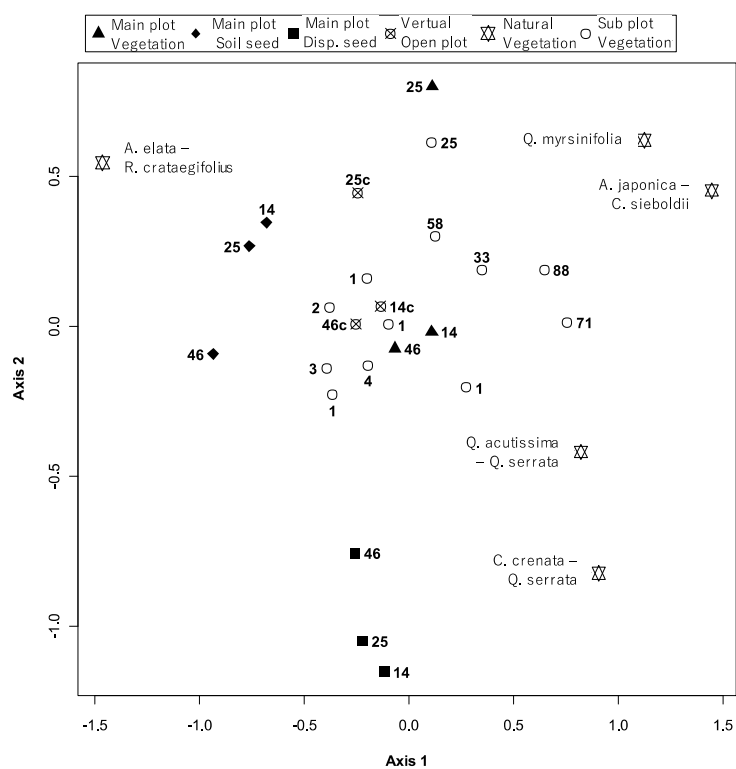


図 2-3 NMDS による各プロット，サブプロット，潜在自然植生，仮想伐跡植生の種

組成の配置図。数字は林齢を示す。

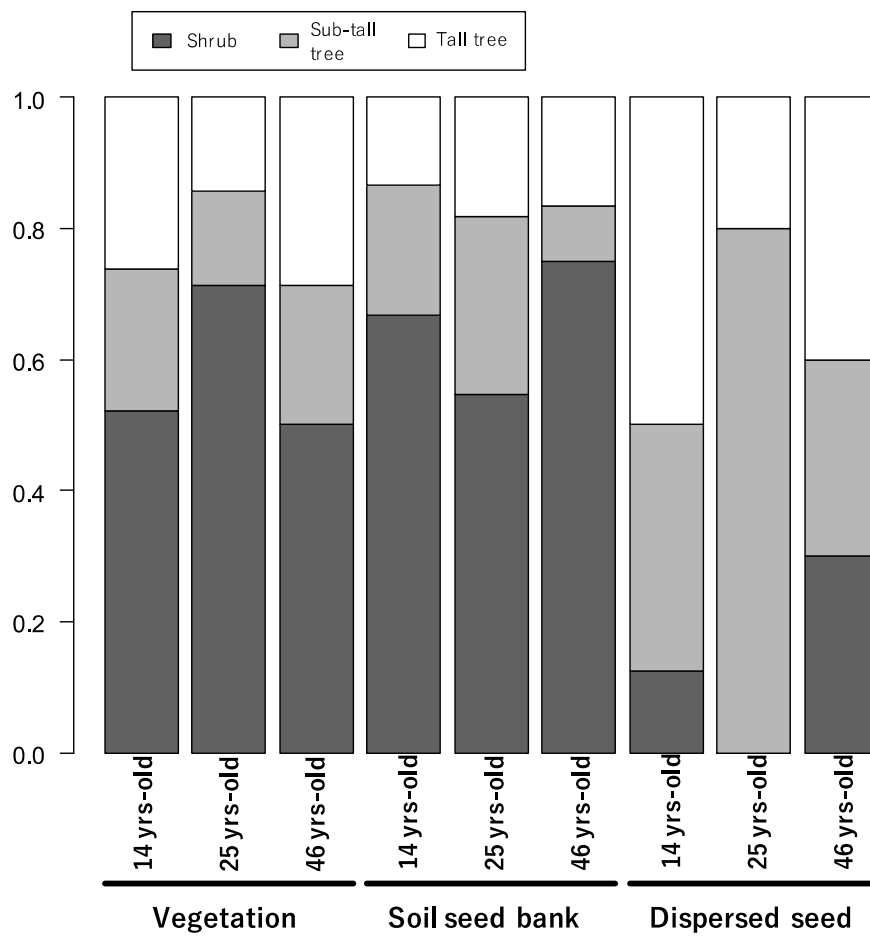


図 2-4 出現種の生育型の割合

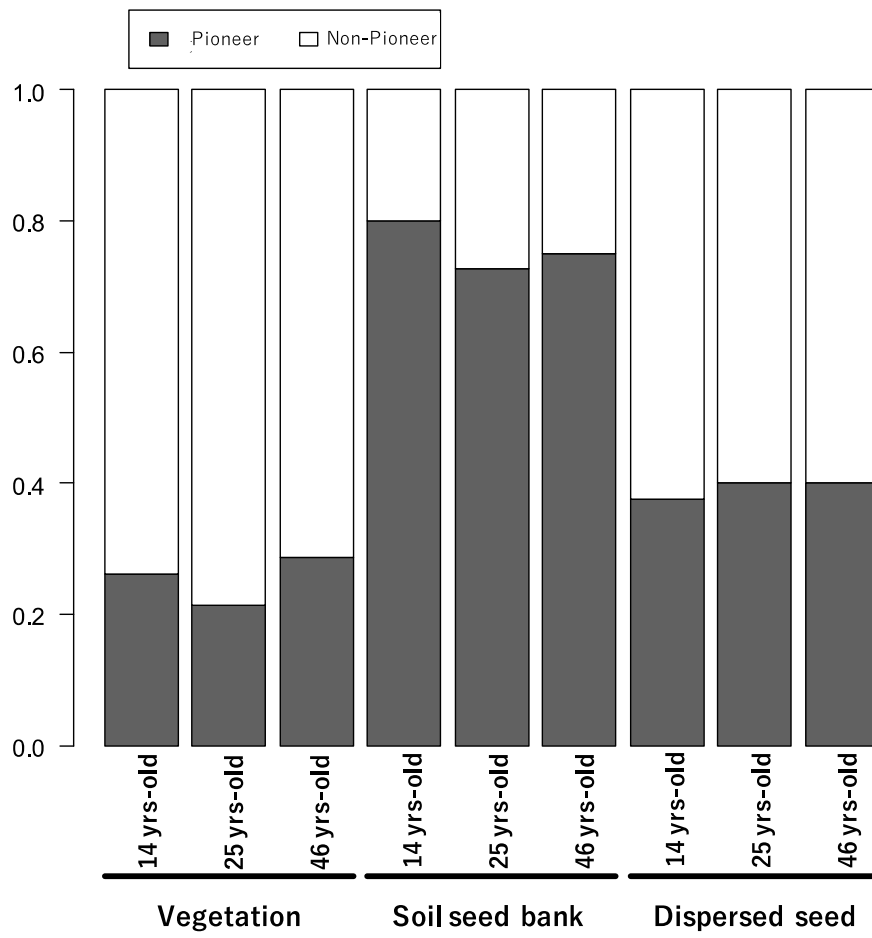


図 2-5 先駆種の割合

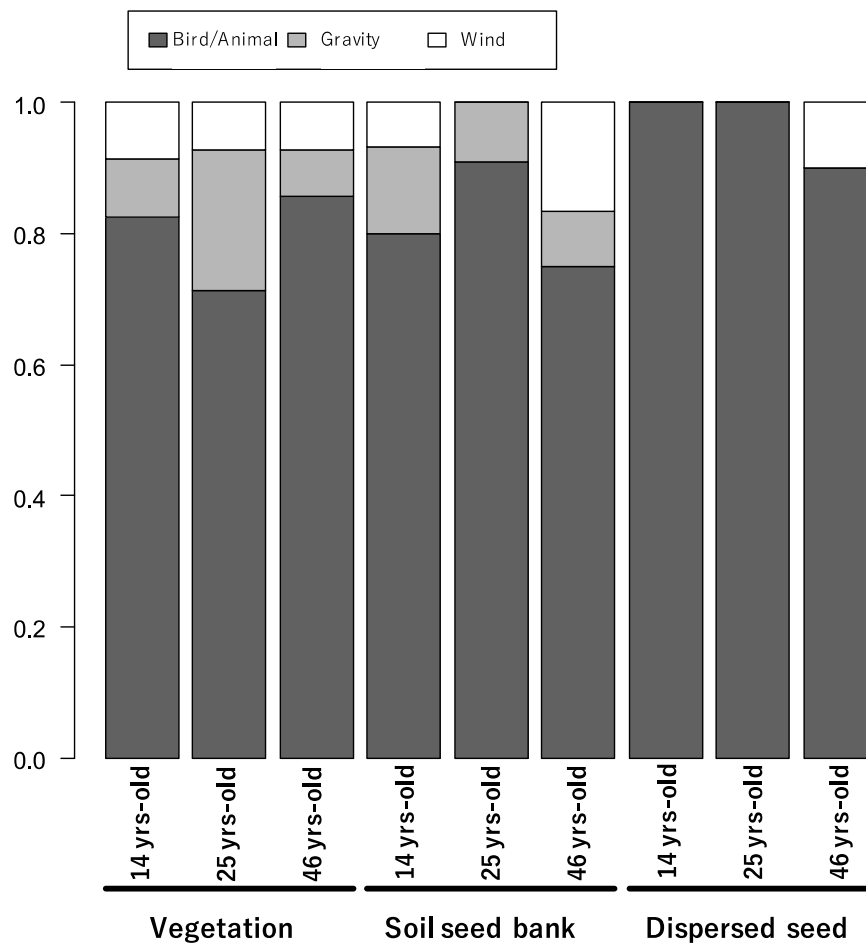


図 2-6 種子散布型の割合

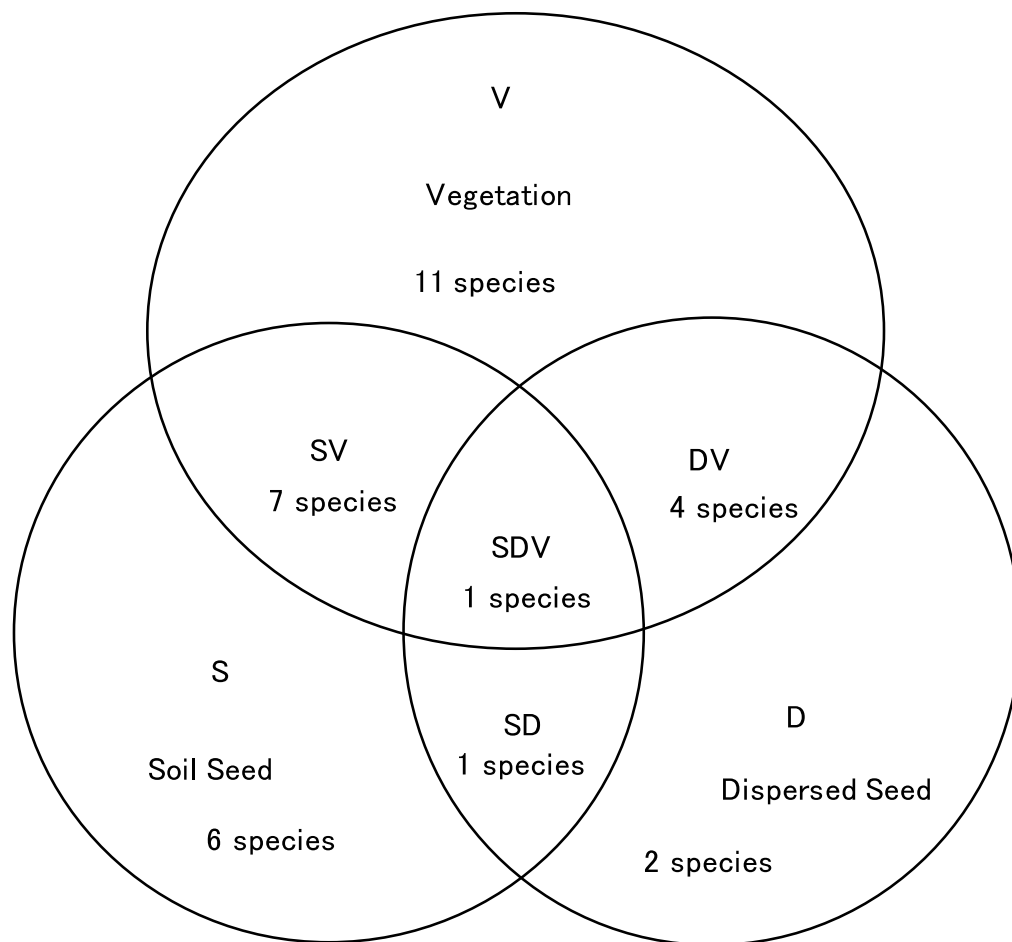


図 2-7 14 年生林分での出現種の包含関係

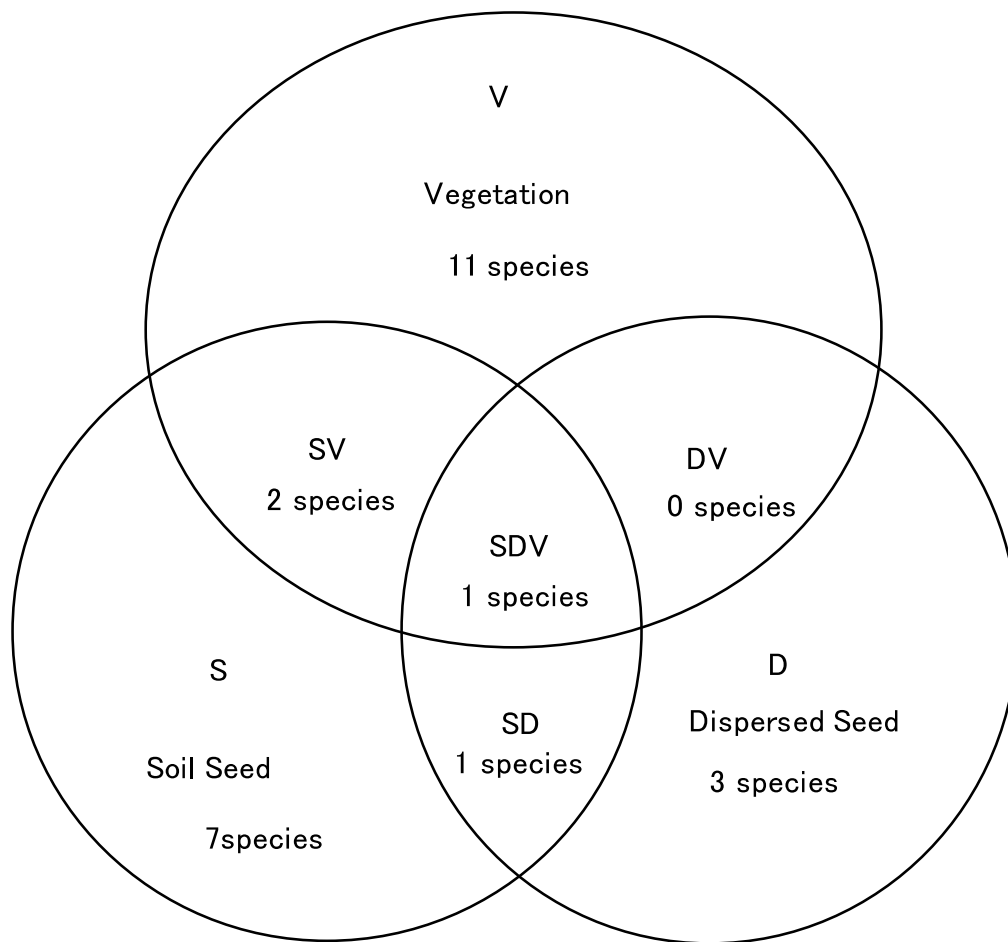


図 2-8 25 年生林分での出現種の包含関係

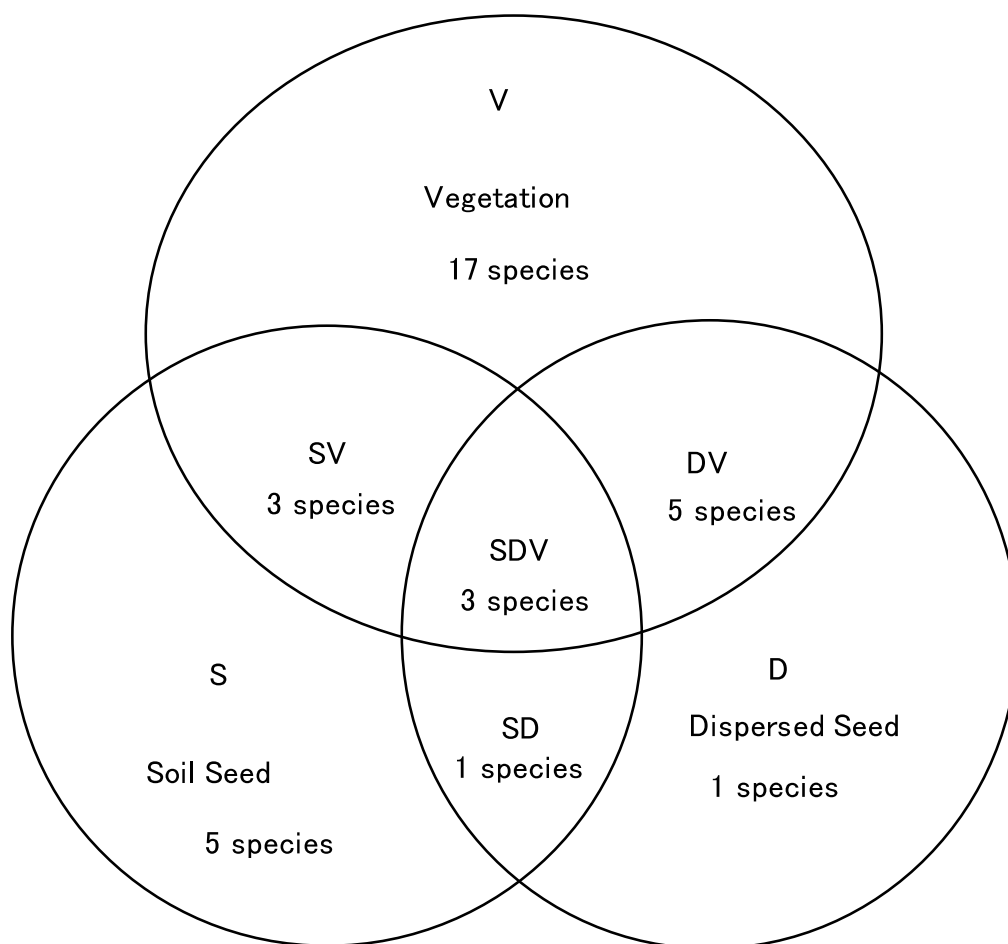


図 2-9 46 年生林分での出現種の包含関係

表 2-1 出現種リスト (Apperence type の略号の意味は図 2-7 参照) . 種は APGIII に基づいた科名のアルファベット順に整列した. 略号の意味は, GF (Growth Form): 生活形 (Tree, Shrub) ; DT (Dispersal Type): 種子散布型 (Bird&animal, Gravity, Wind); ST(Successional Type): 遷移タイプ(Pioneer, Non-pioneer).

LAPG_Family	Species name	GF	ST	DT	Apperence type		
					14 yrs.old	25 yrs.old	46 yrs.old
Adoxaceae	<i>Sambucus racemosa</i> subsp. <i>Sieboldiana</i>	S	P	B			S
	<i>Viburnum dilatatum</i>	S	N	B	V	V	V
	<i>V. erosum</i>	S	N	B	V		
	<i>V. phlebotrichum</i>	S	N	B			V
Anacardiaceae	<i>Rhus javanica</i> var. <i>chinensis</i>	T	P	B	SV	S	
	<i>Toxicodendron</i> <i>trichocarpum</i>	T	P	B	SDV	SDV	DV
Aquifoliaceae	<i>Ilex macropoda</i>	T	N	B	V	V	V
Araliaceae	<i>Aralia elata</i>	S	P	B	S		V
	<i>Chengiopanax</i> <i>sciadophylloides</i>	T	N	B			V
Asteraceae	<i>Pertya scandens</i>	S	N	W	V	V	V
Aucubaceae	<i>Aucuba japonica</i> var. <i>japonica</i>	S	N	B	V		
Cannabaceae	<i>Celtis sinensis</i>	T	N	B	D		
Celastraceae	<i>Euonymus oxyphyllus</i>	T	N	B			V
Clethraceae	<i>Clethra barbinervis</i>	T	N	G			V
Comaceae	<i>Alangium platanifolium</i> var. <i>trilobatum</i>	S	N	B		V	
	<i>Cornus controversa</i>	T	P	B	DV	D	DV
Ericaceae	<i>Rhododendron kaempferi</i> var. <i>kaempferi</i>	S	N	G	V	V	
Euphorbiaceae	<i>Mallotus japonicus</i>	T	P	B		S	V
Fabaceae	<i>Lespedeza bicolor</i>	S	P	G	S		S
	<i>Castanea crenata</i>	T	N	B	DV		DV
	<i>Castanopsis sieboldii</i>	T	N	B	D		
	<i>Quercus serrata</i>	T	N	B	V		D
Helwingiaceae	<i>Helwingia japonica</i>	S	N	B	SV	SV	V

LAPG_Family	Species name	GF	ST	DT	Apperence type		
					14	25	46
					yrs.old	yrs.old	yrs.old
Adoxaceae	<i>Sambucus racemosa</i> subsp. <i>Sieboldiana</i>	S	P	B			S
	<i>Viburnum dilatatum</i>	S	N	B	V	V	V
	<i>V. erosum</i>	S	N	B	V		
	<i>V. phlebotrichum</i>	S	N	B			V
Anacardiaceae	<i>Rhus javanica</i> var. <i>chinensis</i>	T	P	B	SV	S	
	<i>Toxicodendron</i> <i>trichocarpum</i>	T	P	B	SDV	SDV	DV
Aquifoliaceae	<i>Ilex macropoda</i>	T	N	B	V	V	V
Araliaceae	<i>Aralia elata</i>	S	P	B	S		V
	<i>Chengiopanax</i> <i>sciadophylloides</i>	T	N	B			V
Asteraceae	<i>Pertya scandens</i>	S	N	W	V	V	V
Aucubaceae	<i>Aucuba japonica</i> var. <i>japonica</i>	S	N	B	V		
Cannabaceae	<i>Celtis sinensis</i>	T	N	B	D		
Celastraceae	<i>Euonymus oxyphyllus</i>	T	N	B			V
Clethraceae	<i>Clethra barbinervis</i>	T	N	G			V
Comaceae	<i>Alangium platanifolium</i> var. <i>trilobatum</i>	S	N	B		V	
	<i>Cornus controversa</i>	T	P	B	DV	D	DV
Ericaceae	<i>Rhododendron kaempferi</i> var. <i>kaempferi</i>	S	N	G	V	V	
Euphorbiaceae	<i>Mallotus japonicus</i>	T	P	B		S	V
Fabaceae	<i>Lespedeza bicolor</i>	S	P	G	S		S
	<i>Castanea crenata</i>	T	N	B	DV		DV
	<i>Castanopsis sieboldii</i>	T	N	B	D		
	<i>Quercus serrata</i>	T	N	B	V		D
Helwingiaceae	<i>Helwingia japonica</i>	S	N	B	SV	SV	V

表 2-2 林齢ごとの各出現タイプの種数（出現タイプの略号の意味は図 2-7 参照）

	S	D	V	SD	SV	DV	SDV	Total
14 yrs-old	6	2	11	1	7	4	1	32
25 yrs-old	7	3	11	1	2	0	1	25
46 yrs-old	5	1	17	1	3	5	3	35

第3章 植物の種多様性の担い手としての壮齡人工林の可能性

3-1 はじめに

針葉樹人工林は現在では日本の森林面積のおよそ 41%を占めている (林野庁 2005). 第二次大戦終了後, 日本の原生林や二次林の多くが単一種の一斉林に転換された (林野庁 2005) が, この林種転換は主に住宅建築や工業原料としての木材生産の増加を目的とした物であり, 生物多様性への影響についての配慮に乏しかったと言える. 日本における人工林面積の広さから考えて, 今後は人工林においても木材生産や水土保持だけではなく, 生物多様性の維持機能を確保する必要があると考えられる.

本研究はヒノキ人工林を調査対象とした. ヒノキは高品質の木材を産する重要な林業樹種であり, 温帯の広い範囲に植林されている. 現在, 針葉樹人工林の生物多様性を回復させるために長伐期化や強度間伐, 広葉樹林化などの施業方法が試みられている (林野庁 2006) が, このような施業の実施に当たっては, 施業によって人工林の多様性が回復し, 本来の植生に近づくことができるだけのポテンシャルがあるかどうかを推定する必要がある. この点からは下層植生の多様性が重要である. ほとんどの草本種や低木種は下層植生だけに出現し, 高木種でさえ稚樹の時期には下層植生に属せざるを得ない.

下層植生の種組成や被度は森林の発達段階とともに変遷することが知られている (Oliver 1981). これまで, 人工林の種多様性についての調査は主に幼齡林 (林冠が閉鎖する前の林分で, 林床は明るく, 下層植生が繁茂する) において行われてきた. それによると幼齡林では一般に荒地種や非耐陰性種, 外来種, 草本種などの種数が多い (Swindel et al. 1986, 1987; Swindel and Grosenbaugh 1988; Battles et al. 2001; Bell and Newmaster 2002; Roberts 2002; Brockerhoff et al. 2003). その後, 若齡林になると植生の被度は低下し, わずかな耐陰性の木本種が特徴的な下層植生となる (Schoonmaker and McKee 1988; Pigott 1990; Amezaga and Onaindia, 1997; Qian et al. 1997; Puettmann and Berger 2006). さらに後の段階にあたる, 壮齡林 (林齢がおよそ 50 年生以降の林分で, 樹冠の干渉や自己間引きによって光環境が改善し, 下層植生が回復する) から老齡林 (定義がはっきりしないが, 150 年生から 200 年生以降の林分とみられる) に至るステージについては, 人工林の生物多様性に関する情報は未だ十分ではない (Lugo 1992; Nagaike 2002).

本研究では、壮齢期の人工林を対象とした。壮齢期の人工林は日本の人工林の多くを占めており、多様性回復のための施業も壮齢期の人工林を主な対象としているからである。また、ヒノキ人工林に転換したことによる影響の大きさは転換前の天然林の種組成によって異なると考えられる。そのため、本研究では、気候帯と種組成の異なる5種類の天然林を調査地とし、人工林の種多様性を転換前の組成に近づけるためのポテンシャルを下層植生から推定した。

3-2 調査地と方法

3-2-1 調査地

調査は本州の暖温帯から冷温帯に位置する5つの国有林の天然林および拡大造林によって成立したヒノキ人工林で行った。(図 3-1, 表 3-1)。それぞれのサイトの天然林の概要は以下の通りである(表 3-2)。三ヶ日：暖温帯の成熟した常緑広葉樹林で、アカガシの閉鎖林冠を持つ。千葉：暖温帯の未成熟な落葉広葉樹林で、主にコナラ林からなる放棄薪炭林。富士：冷温帯の未成熟な落葉広葉樹林で、クリとミズナラが優占する放棄薪炭林。天城：冷温帯の成熟した落葉広葉樹林でブナとスズタケが優占する、この地域の極相とされる森林。木曽：冷温帯の老齢常緑針葉樹林で、ヒノキが優占する。

3-2-2 調査スタンドの設定

本研究では、斜面中部の天然林と人工林をペアとして調査スタンドを設定した。

ほとんどのスタンドではペアとなる天然林と人工林は同一斜面で左右に隣接しているが、やむを得ず30mほど離れているスタンドもいくつかある。航空写真と施業履歴から(林野庁 2000)、今回調査した人工林の前歴は天然林であることを確認した。一般的な施業の元では、ヒノキ人工林はおよそ40年生前後で壮齢期に達する(清野 1990)ため、人工林の林齢はおよそ30年以上、天然林の林齢はペアとなる人工林と同等以上とした(林野庁 2000)。人工林の最近の施業履歴は不明だが、樹冠の閉鎖と伐根の分解の様子から推定してほとんどの人工林では少なくともこの5年以内には間伐は行われていないと判断した。三ヶ日サイトのスタンド2だけは例外で、調査前の数ヶ月以内に間伐が行われ、下層

植生の一部も刈られていた。しかし、NMDS (nonmetric multidimensional scaling) による序列結果 (図 3-2) からみて、この間伐は植生の組成に大きな変化を与えていないと判断し、解析に含めることとした。

3-2-3 現地調査

2000 年 7 月から 2001 年 9 月にかけて、隣接した天然林と人工林の境界からそれぞれ 15m 下がった地点に 10 m×30 m のプロット (0.03 ha) を設置した。隣接していない場合はペアとなるプロットに近い林縁から 15m 下がった地点に設置した。プロットは 12 個のコドラート (5 m×5 m) に分割した。各コドラートにおいて、樹冠、中層 (2 m < 高さ < 樹冠高) および下層 (高さ < 2 m) の被度を記録した。また、各コドラートに出現した維管束植物の種名を記録した。

3-2-4 解析

スタンドあたりの下層植生の総種数を paired Wilcoxon rank-sum test を用いて天然林と人工林の間で比較した。また、生活形、遷移段階、種子散布型のそれぞれの種タイプごとの種数も同様に比較し、人工林と天然林で差が生じやすい種タイプの検出を試みた。図鑑の記述に基づき、生活形を、高木、低木、つる、草本に分類した (北村ら 1957; 北村・村田 1961; 北村ら 1964; 北村・岡本 1959)。同様に、遷移段階は遷移初期種と非遷移初期種に分類し、種子散布型は風散布種、鳥・動物散布種、重力散布種に分類した。ただし、ブナ科植物 (ブナ属、クリ属、マテバシイ属、シイ属、ナラ属) は重力散布であるが、齧歯類による二次散布が顕著であるため、ここでは動物散布種に分類した (Iida, 1996; Li and Zhang 2003; Iida 2006; Xiao et al. 2006)。これらの分類に基づいて、生活形、遷移段階、種子散布型のそれぞれについて、各種タイプの割合を天然林と人工林の間で比較した。

また、林分構造を比較するために、各層の被度を Wilcoxon ranksum test によって天然林と人工林で比較した。

NMDS を用いた序列化によって、天然林から人工林への種組成の変化に一定の傾向があるかどうか推定した。プロット間の類似度として、種ごとの出現頻度 (出現したコドラートの個数) より計算したソレンセン指数 (Faith et al. 1987) を用いた。NMDS による序列化は暖温帯 (三ヶ日, 千葉), 冷温帯 1 (富士, 天城), 冷温帯 2 (木曽) の三つに分けて行った。また、立地変数の影響を推定す

るために、バイプロットを用いた。序列化した軸と有意な相関 ($p < 0.05$) がある立地変数を NMDS の結果と重ねて矢印で表示した。矢印の向きは最も相関の高い方向を、長さは相関の強さを表している。立地変数としては、林齢、林分高、林冠被度、中層被度、下層被度を用いた。

天然林あるいは人工林に偏って出現する種を検出するために指標種分析を行った (Dufrene and Legendre 1997)。

すべての解析は R software for Windows version 2.0.1 (R Development Core Team 2006) を用いて行った。

3-3 結果

3-3-1 下層植生の種数の変化

下層植生から合計 429 種を記録し、そのうち 322 種が天然林で、376 種が人工林で記録された。天然林のみで記録された種が 53 種、人工林のみで記録された種は 107 種だった。天然林で出現した種のうち、83.5%が人工林でも出現した。天然林だけに出現した種のうち偶然に出現した可能性が否定できない種（出現頻度が 1 から 2 の種）を除き、3 個以上のコドラートに出現した 12 種を表 3-2 に示した。これらの種のうち 10 種は草本植物で、うち 8 種は森林を好む多年生草本だった (表 3-1)。プロットあたりの種数は人工林で有意 ($p = 0.0005$: paired Wilcoxon rank-sum test) に高く (表 3-3)、プロットあたり種数の中央値は天然林で 34 種、人工林で 53 種だった。

総種数と同様に、生活形、遷移段階、種子散布型の種タイプ別の種数も、高木種を除いて人工林で有意に高かった。表 3-3 の R_{diff} 値はペアになった天然林の種数と人工林の種数の比で、大きいほど人工林での種数の増加が著しいことを意味する。それによると、 R_{diff} 値は草本種で最も高く (1.98)、遷移初期種がこれに次いで高かった (1.96)。対照的に最も低かったのは高木種 (1.17) で、次に非遷移初期種 (1.18) だった。

3-3-2 被度の違い

樹冠と下層植生の被度には有意差はなかった (表 3-4) が、中層の被度は人工林で有意に低かった ($P < 0.05$: paired Wilcoxon rank-sum test)。また、人工林の

下層植生の被度はプロット 11 を除いて 30% を越えており、これらの林分は既に若齢期から壮齢期に入り、下層植生が回復するフェイズに入っていると推定される。

3-3-3 下層植生の種組成の NMDS による序列化

暖温帯サイト (WT) における NMDS による序列化の結果を図 3-2 に示した。ストレス値は 0.11 であった。種数、林齢、中層および下層の被度が序列結果と有意に相関のある変数であった (表 3-6)。三ヶ日の天然林と人工林は 1 軸上で分離したが、千葉では分離しなかった。また、三ヶ日では、いずれの天然林-人工林ペアでも同方向に組成が変化した。変化の方向は種数と並行で、中層被度および林齢と逆方向だった。

冷温帯広葉樹林サイト (CT1) の NMDS による序列結果を図 3-3 に示した。ストレス値は 0.06 であった。種数、中層被度、下層被度が有意に序列結果との相関が見られた (表 3-6)。富士サイトのプロット (7-10) では天然林と人工林のプロットは分離せず、ペアの変化する方向にも一定の傾向はなかった。天城サイトのプロット (11-13) では天然林と人工林のプロットは 1 軸上で分離し、変化の方向は種数が増加する方向と平行だった。

冷温帯針葉樹林サイト (CT2) ではストレス値は 0.18 であり (図 3-4)、種数、林冠被度、下層被度が序列軸と有意に相関していた。しかし、ペア間の組成の変化の方向にはばらつきがあり、4 つのペア (14, 20, 21, 22) は種数とほぼ並行で、ひとつのペア (18) は種数と逆方向だった。また、3 つのペア (16, 17, 19) は樹冠被度、下層被度と平行で、ひとつのペア (15) は逆行していた。

3-3-4 種組成の違い

生活形組成についての比較を図 3-5 に示した。人工林の草本種の割合が天然林に比べて有意に高かったのは三ヶ日サイト (P-value: 0.04613, Fisher's exact test) と天城サイト (P-value: 0.07965, Fisher's exact test) だった。これらのサイトの天然林はいずれも成熟した広葉樹林であった。これに対して、若齢の天然林からなる千葉サイトと富士サイトでは天然林と人工林の組成に違いはなかった。また、成熟した針葉樹林を天然林とする木曽サイトはこれらの中間的な結果であった。

種子散布型組成を図 3-6 に示した. 三ヶ日サイトでは, 鳥・動物散布種の割合が天然林よりも人工林で低かった. また, 三ヶ日サイトと天城サイトでは, 風散布種の割合が天然林よりも人工林で高かった. ただし, これらの違いは統計的に有意ではなかった (Fisher's exact test).

遷移段階の組成を図 3-7 に示した. 富士を除く全サイトで人工林の遷移初期種の割合が天然林よりも高かったが, 有意差が認められたのは三ヶ日サイトのみだった (P-value: 0.0035, Fisher's exact test). また, 千葉サイトと富士サイトでは天然林の遷移初期種の割合が他のサイトよりも高かった.

3-3-5 指標種分析

指標種分析の結果 ($IV > 0.7$) を表 3-7 に示した. 天然林の指標種として検出されたのは富士サイトで主に遷移初期に出現する低木である二種だけだった (サワフタギ, イボタノキ). 対照的に, 人工林の指標種として多くの種が検出された. 検出された種数は暖温帯では三ヶ日サイトで 8 種, 千葉サイトで 3 種, 冷温帯では天城サイトで 4 種, 富士サイトで 2 種と, 成熟林サイトで多い傾向があった. 多年生草本のチヂミザサと高木種のリョウブは三ヶ日サイトと天城サイトで検出された. これらの種は遷移後期種ではあるが, 比較的明るい場所を好み, 人工林や二次林でしばしば観察される種であった. 5 種のシダ植物, ベニシダ (三ヶ日サイト), トウゲシバ (千葉サイト), シケシダ (天城サイト), ヤワラシダ (木曽サイト) がやはり人工林の指標種として検出された. 3 種のツル植物サネカズラ (三ヶ日サイト), サルトリイバラ (三ヶ日サイト), そしてツタウルシ (天城サイト) も人工林の指標種として検出された.

3-4 考察

3-4-1 人工林と天然林の下層植生の種数の比較

壮齡人工林の下層植生の種多様性は天然林の下層植生よりも高かった (表 3-3). どの種タイプでも, 人工林での種数が天然林よりも低いという証拠はなかった. 本研究では, 天然林と, そこに隣接した初代の人工林を比較しているため, 気候や土壌, 地形, 種子散布, 過去の履歴などの影響はほぼ無視できると考えられる. ヒノキ人工林の下層植生は一般的に若齡期にいったんほぼ消滅する (清

野 1990). 従って、壮齡期の人工林の下層植生は、埋土種子や周辺の天然林から散布された種子からの発芽によって再生されたものだと考えられる。人工林で種数が高かった理由として、少なくとも二つの可能性がある。

一つの可能性は、間伐などの施業の影響である。一般的に、種数は皆伐 (Schoonmaker and McKee 1988; Michelsen et al. 1996) や間伐 (Brunet et al. 1996; Battles et al. 2001) などの施業によって増加する傾向がある。調査した林分は、伐根の状態から見て、少なくとも過去 5 年間は間伐をしていないと推察された。しかし、もし間伐が行われていない場合でも、個体間競争による自己間引きによって間伐と同様の効果が下層植生に生じた可能性もある (清野 1990)。また、樹冠の被度には天然林と人工林の間に差はなく、ここでも間伐の痕跡は見つからなかった (表 3-4)。しかし、現在の林分に間伐の痕跡が見つからないとしても、過去の間伐の影響が下層植生に残っている可能性も考えられる (Bailey et al. 1998; Thomas et al. 1999)。

もう一つの可能性は、天然林でリターの蓄積が種子の発芽を阻害している可能性である。ヒノキの枯葉は直径 1 mm 以下の細かい破片に分解しやすく、降雨によって容易に流亡するため、ヒノキ人工林のリターの蓄積量は天然林に比べて少ない (Tsukamoto 1991)。蓄積したリターは種子の発芽を阻害するため、リター蓄積量が少ないことが、人工林で種数が高い理由の一つと考えられる。

埋土種子量や種子散布量も下層植生の種数に影響すると考えられる。しかし、本研究では、人工林は天然林と隣接しており、プロット間の距離も 30 メートル程度と短いため、5 章の種子散布距離と種数の関係から推定して、種子散布量の影響は小さいと考えられる。

本研究と同様に人工林で高い種数が見られる傾向はいくつかの地域で報告されている。壮齡期 (50 年生) のマホガニー人工林は二次林とほぼ同様の種多様性を持つ (Lugo 1992)、カラマツ人工林 (34-42 年生) の多様性は同齡の広葉樹二次林よりも高い (Nagaike 2002)、ダグラスファーの壮齡林 (50 年生以上) では天然林と同等の種多様性が見られるなどの報告がある。

3-4-2 人工林では見られない種

種数は人工林で多いが、天然林に出現した種の 16.7% (12 種/72 種) は人工林では出現しなかった。人工林に出現しなかった種には、遷移後期種の多年生草

本が多かった (8 種/ 12 種). これらの種は天然林内の光環境やフェノロジーに適応しており, 人工林施業による影響を受けやすい種と推定される.

3-4-3 種組成の変化

木本種以外の全てのタイプの種において人工林で天然林より高い種数が観察された. しかし, 種数が増える程度は種タイプによって異なっていた (表 3-3).

遷移初期種と草本種は特に人工林で高い種数を示した. これは, おそらく壮齢人工林内の埋土種子集団からの発芽が間伐や自己間引きなどによって促進されたためと思われる. 若齢から壮齢のヒノキ人工林では, 主に遷移初期種と草本種からなる埋土種子集団が存在することが報告されている (Sakai et al. 2005). 一方, 木本種, ツル植物, 遷移後期種の種数はほとんど増えていなかった (表 3-3). これらの種は埋土種子としての出現は稀で, 一般に土壌中での種子寿命は短い (Amezaga and Onaindia 1997; Sakai et al. 2005). そのため, これらの種の個体群は, シードリングバンクや, 周辺の森林からの種子散布によって維持されていると考えられる (Barckham 1992; Sakai et al. 2005). 本研究で調査した人工林は天然林と隣接しているため, シードレインはほぼ同等であり, そのためにこれらの種については天然林との種数の差がわずかであったと考えられる.

種子散布型は, 種組成を規定する重要な要因と考えられる (Honnay et al. 1999).

しかし, この研究では, 種子散布型の組成は天然林と人工林で明確な違いを示さなかった (図 3-6). 上述の通り, この調査では人工林と天然林が隣接しているため, 種子散布型は種組成の制限要因として働かなかったと考えられる.

3-4-4 サイト間の種数・種組成の違い

調査サイトは天然林の林相や種数, 種組成に基づいて, 成熟林サイトと未成熟林サイトに分類した. 成熟林サイトには三ヶ日サイトおよび天城サイトが含まれ, 種数が低く, 高木種が多く, 遷移初期種が少ないという特徴があった (表 3-5, 図. 3-5, 3-7). これらのサイトでは, 天然林と人工林の間の種数や種組成の違いは比較的大きく, NMDS プロット上でもはっきりと分離していた (図 3-2, 3-3). これらのサイトの天然林では, 下層植生の発芽と生存は, アカガシの密な

樹冠 (三ヶ日) や、スズタケによる密なグラウンドカバーによって阻害されていると考えられる (personal observation). これらのサイトにおける人工林施業は、これらの阻害要因を排除することで、種組成を高め、草本や遷移初期種の割合を高めたと考えられる。

木曽サイトも成熟林サイトではあるが、他の成熟林サイトと比較して、天然林と人工林の間の種数や種組成の違いは小さかった。これは、木曽の天然林はヒノキ天然林であったため、人工林施業による樹種転換の効果はみられず、攪乱の影響だけがみられたためだと考えられる。

未成熟林グループは千葉サイトと富士サイトを含み、種数が高く (表 3-5), 草本種 (図 3-5) および遷移初期種 (図 3-7) の割合が高い傾向があった。これらのサイトでは、天然林は未成熟な放棄薪炭林であり、天然林と人工林の差は比較的小さかった (表 3-5, 図 3-2, 3-3, 3-5, 3-7). これらの結果は、壮齡人工林の下層植生の特徴は、落葉広葉樹からなる未成熟な薪炭林の植生に近いことを示している。つまり、壮齡人工林の下層植生の特徴は、未成熟で攪乱された森林の特徴に近いと言える。

3-4-5 指標種

指標種分析の結果、天然林の指標種として検出された種はわずか2種で、いずれも遷移初期種だった (表 3-7). つまり、天然林を人工林に転換することによる種の消滅はそれほど顕著ではないと言える。これと同様の結果はイギリス (Peterken and Game 1984) やニュージーランド (Brockhoff et al. 2003) の針葉樹人工林でも報告されている。前節の結果とは逆に、指標種として検出された遷移初期種は少なかったが、これは元々遷移初期種の種数が少ないためと考えられる (表 3-2, 3-7).

多年生草本のチヂミザサと低木種のリョウブが成熟林サイト (三ヶ日, 天城) の人工林において高い指標値を示した。これらの種は遷移初期種ではないが比較的攪乱された環境を好む種と言える (Numata and Asano 1970). シダ類を含む草本は最も普通な人工林の指標種であった (表 3-7) .

シダ類やイネ科草本は最も間伐によって増加しやすい種として知られている (Thomas et al. 1999). 従って、成熟林サイトにおける人工林選好種は主に攪乱された環境を好む種であると言える。未成熟林サイトおよび木曽サイトにおいては指標種はわずかししか検出されず、その性格ははっきりしなかった (表 3-7).

3-4-6 結論

壮齡ヒノキ人工林の下層植生は隣接した天然林と比較して、種数が高く、遷移初期種、草本種およびシダ種の割合が高いという特徴が見いだされた。天然林構成種の大幅な減少は見られず、多くの天然林構成種が人工林の下層植生で生き延びていることが明らかになった。施業の視点からは、これらの人工林は間伐や皆伐を含む適切な施業を行うことによって広葉樹林や針広混交林に遷移させることが可能だと推察される。しかし、森林の遷移には多くの要因が関わっており、実際に人工林の遷移を施業によってコントロールするには、稚樹や実生の生育についての量的な把握や、種子散布源の距離などのランドスケープ要因や施業方法の影響などについてさらなる研究が必要である。

3-5 サマリー

1. ヒノキ壮齡人工林の下層植生は隣接した天然林、二次林の下層植生の構成種をどの程度含んでいるのか明らかにし、生物多様性の担い手としての針葉樹人工林のポテンシャルを推定することを目的とした。
2. 調査地は暖温帯の千葉、三ヶ日、冷温帯の富士、天城、そして天然ヒノキ林の木曽の5カ所に設置した。拡大造林のヒノキ壮齡人工林と隣接した天然林や二次林とをペアにしてプロットを設置し、下層植生の組成を比較した。
3. ヒノキ壮齡人工林の下層植生の多様性は隣接する天然林、二次林に比べてむしろ高く、指標種分析によると、遷移初期種、草本種が特徴的であった。
4. 天然林のみに見られた種は少なく、主に林床性の多年生草本であった。
5. ヒノキ壮齡人工林は天然林に出現した種の多くを保持しており、適切な管理を行えば天然林に近い多様性をもつ林分に誘導できる可能性がある」と推察した。
6. ただし、この研究の対象林分は、前歴が天然林であり、また天然林に隣接していて種子供給が期待できるという好条件が揃った林分であり、すべての人工林がこのように多様性が高いとは限らない。

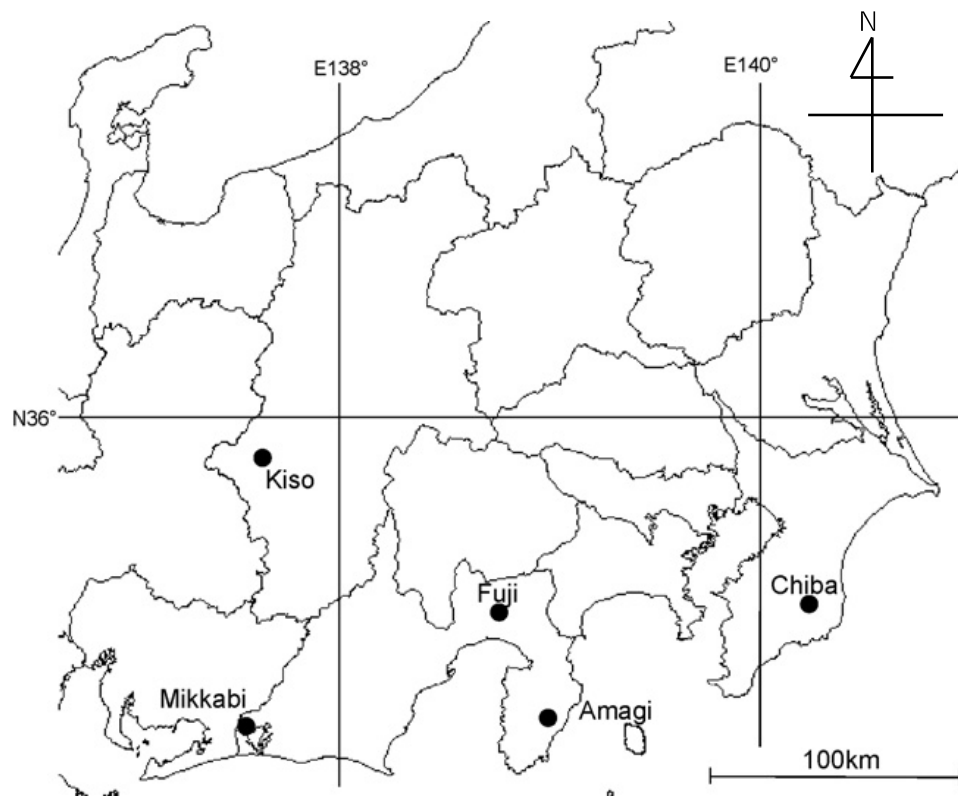


図 3-1 調査サイトの位置図

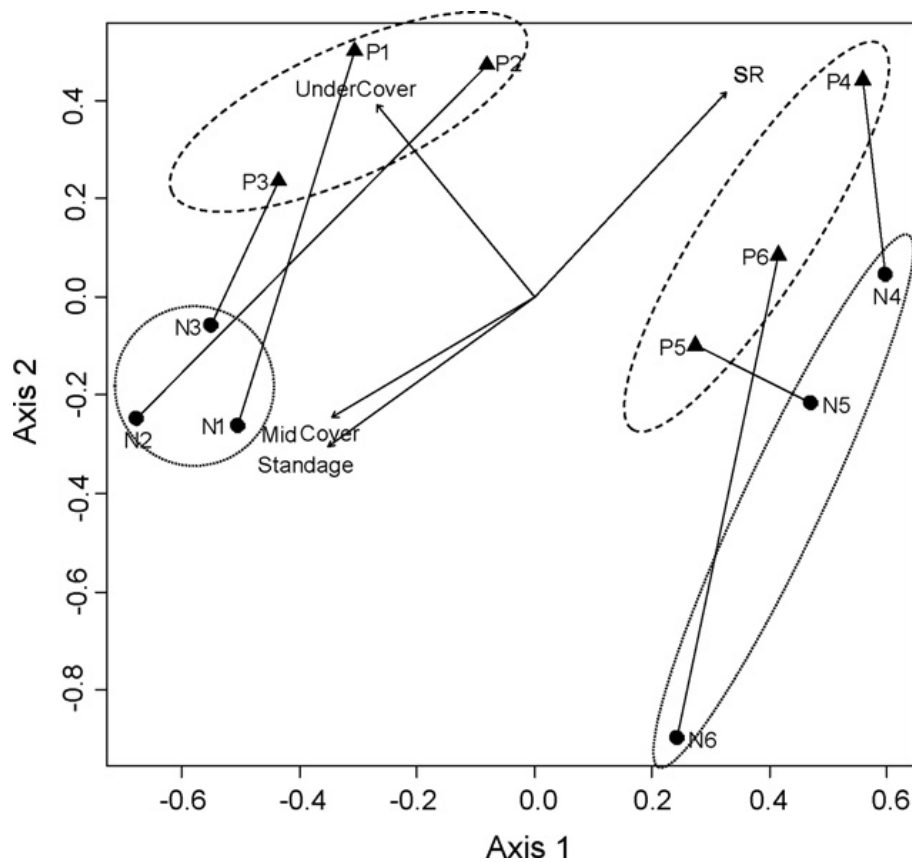


図 3-2 暖温帯サイト (1-3:三ヶ日, 4-6:千葉) の種組成の NMDS による序列結果. 相関のある ($P < 0.05$) 環境変数と種数についてはバイプロットで表示した (SR:種数, UnderCover: 下層被度, MidCover: 中層被度, Standage: 林齢). N: 天然林, P: 人工林. 隣接する天然林 (N; ●) と人工林 (P; ▲) を線分で結んで示した. 変数ごとの相関係数と P 値を表 3-6 に示した.

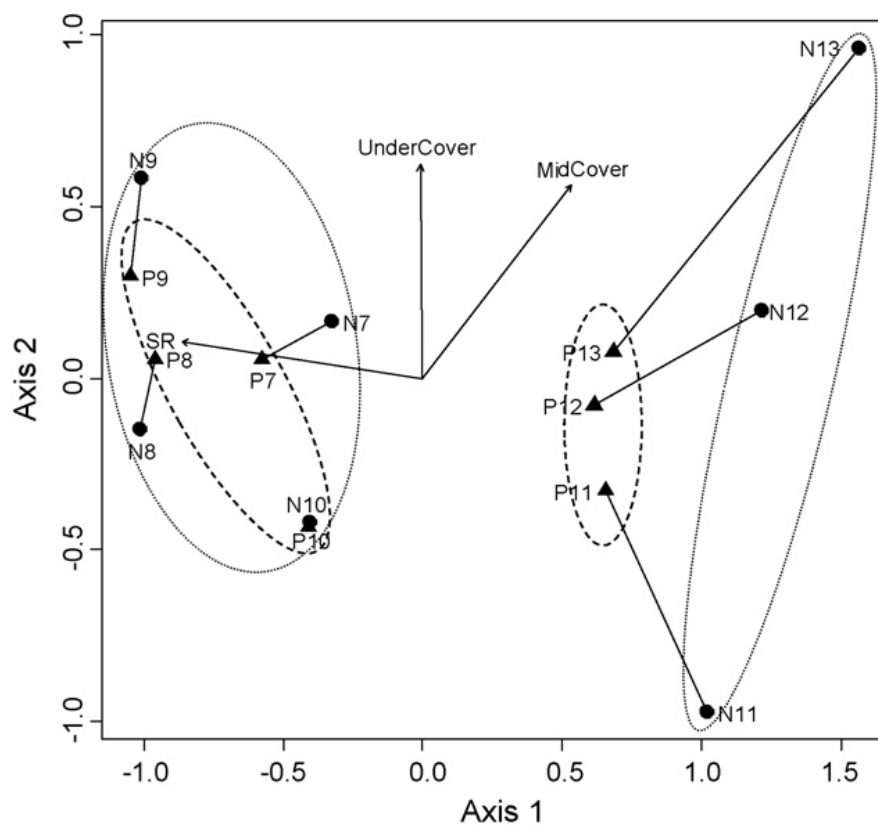


図 3-3 冷温帯広葉樹サイト (7-10:富士, 11-13:天城) の種組成の NMDS による序列結果. 相関のある($P < 0.05$) 環境変数と種数についてはバイプロットで表示した(SR:種数, UnderCover: 下層被度, MidCover: 中層被度). 詳細については図 3-2 参照.

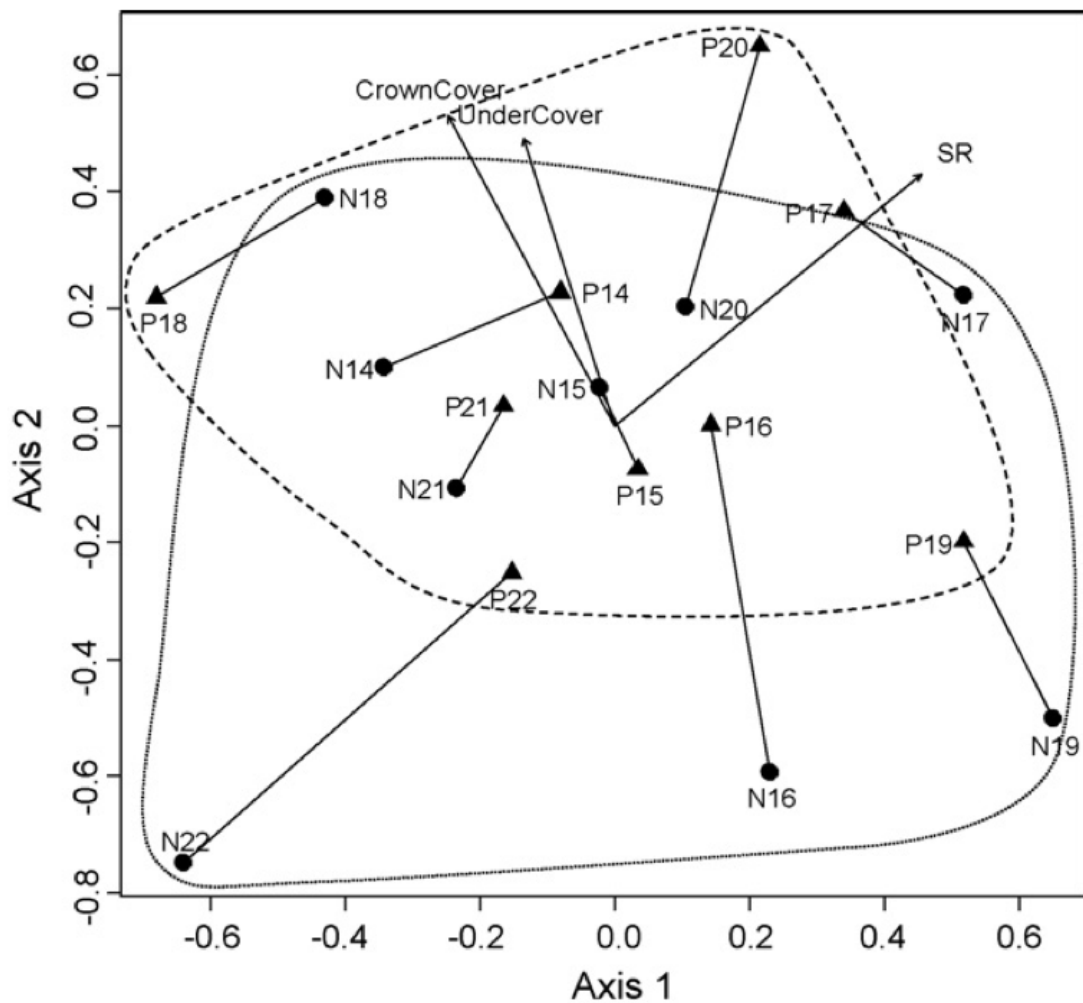


図 3-4 冷温帯針葉樹サイト (14-22: 木曽) の種組成の NMDS による序列結果. 相関のある ($P < 0.05$) 環境変数と種数についてはバイプロットで表示した (SR: 種数, UnderCover: 下層被度, CrownCover: 林冠被度). 詳細については図 3-2 参照.

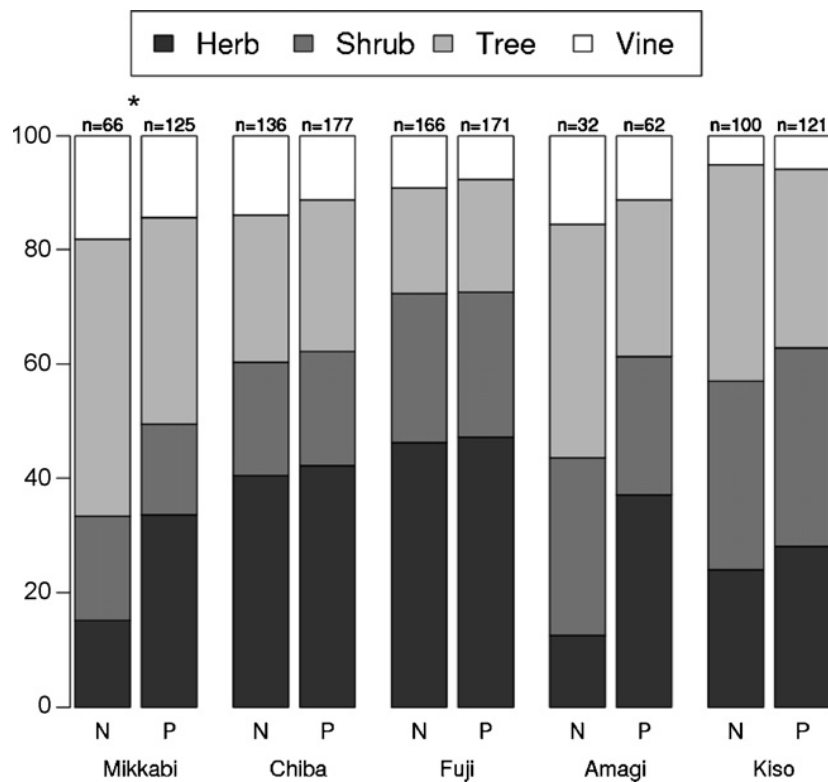


図 3-5 下層植生の生活形組成. N: 天然林; P: 人工林. 各サイトの総出現種数に対する割合を示す. アスタリスクは天然林と人工林の間で組成に有意差があることを示す (カイ二乗検定).

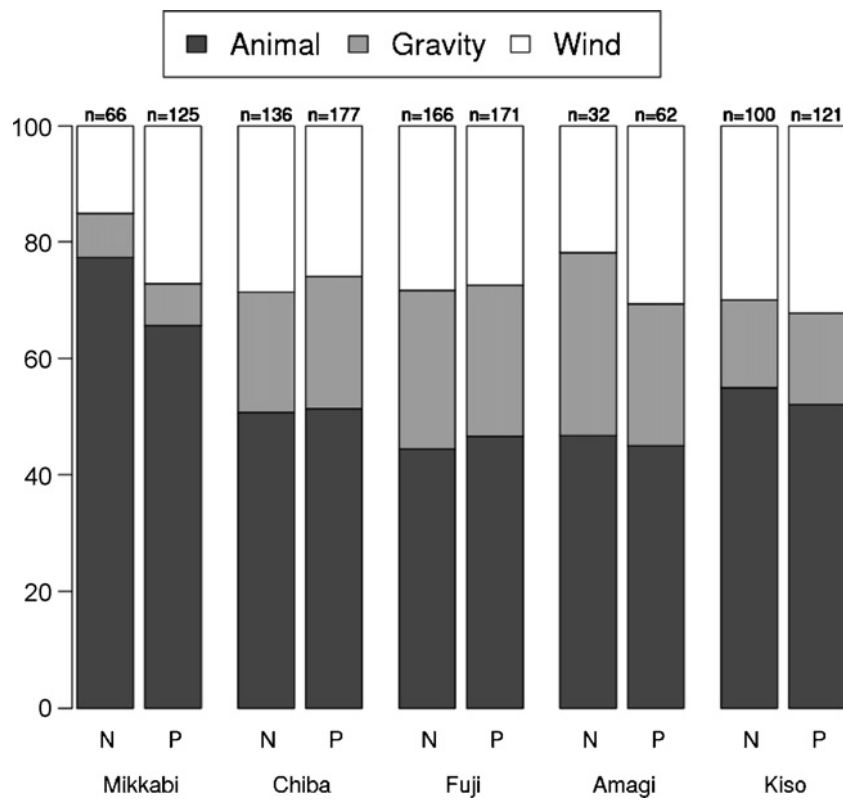


図 3-6 下層植生の種子散布型組成. 各サイトの総出現種数に対する割合を示す

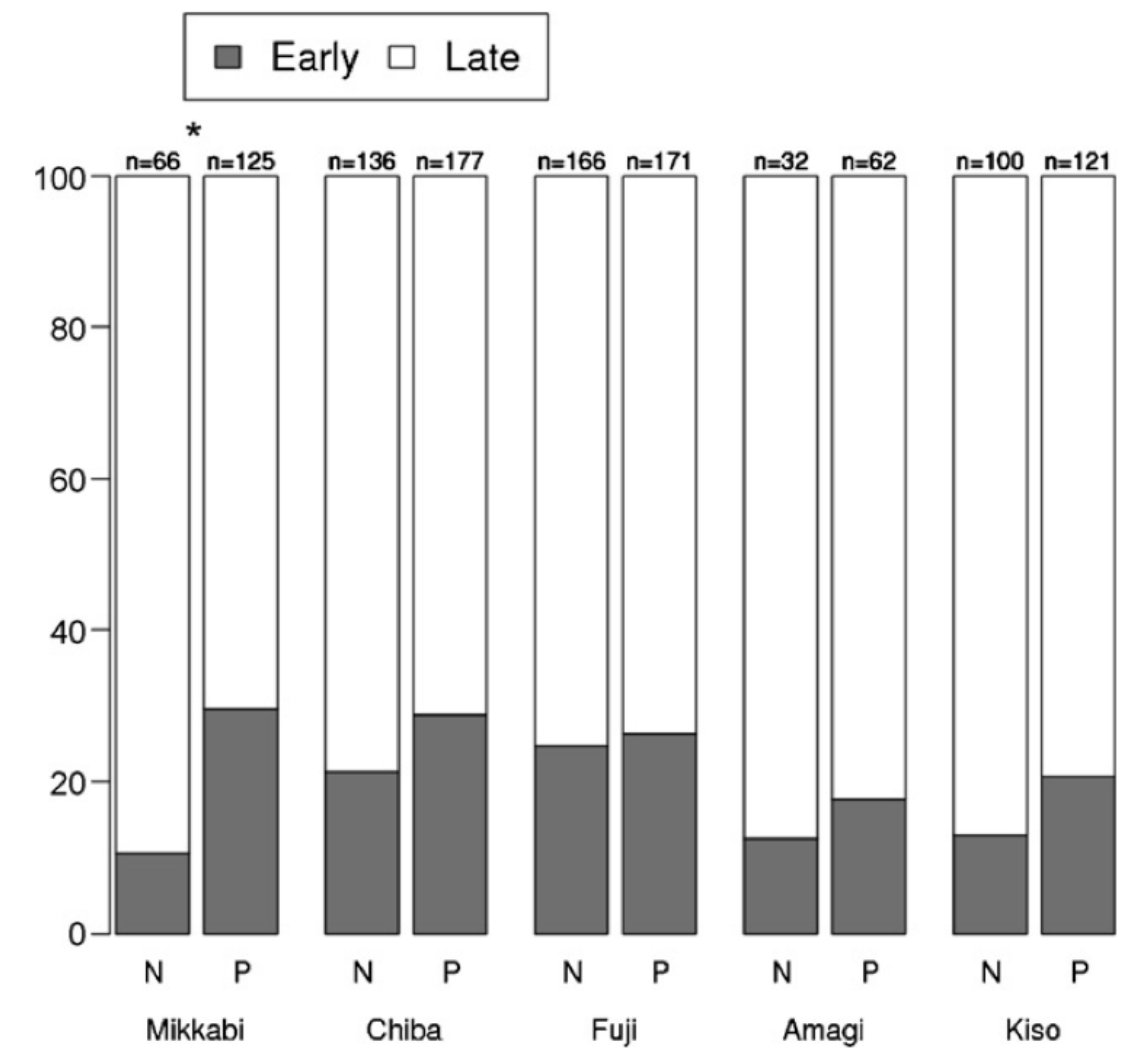


図 3-7 下層植生の遷移タイプ組成. 各サイトの総出現種数に対する割合を示す. アスタリスクは天然林と人工林の間に組成に有意差があることを示す (カイ二乗検定).

表 3-1 調査サイトの概況.

Descriptions of study sites					
	Warm temperate		Cool temperate		
	Mikkabi	Chiba	Fuji	Amagi	Kiso
No. of stands (natural & plantation)	6	6	8	6	18
Longitude (°)	137	140	138	138	137
Latitude (°)	35	35	35	35	36
Elevation (m)	200–300	150–300	840–1200	900–1140	1100–1200
Precipitation ^a (mm/year)	1879	1896	2828	3616	2262
Temperature ^a (°C)	14.6	13.3	7.9	9.6	7.5
Soil ^b	BFS	BFS	AS	BFS	BFS
Subsurface rocks ^b	PS	NS	B	NS	G
Age median (years)	73.0	41.5	45.5	114.0	101.0
Age range (years) ^c	41–107	35–69	42–139	79–143	36–287
Height (m)	13–24	8–18	11–17	15–20	8–30
Dominant spp. ^d	Qa, Hd	Qs, Mr	Cc, Qm, Aj	Fc	Co, Mo
Forest type ^e	EB	DB	DB	DB	EC

^a Mean annual temperature (Japan Meteorological Agency, 2002).
^b BFS: Brown Forest soils; AS: Andosols; PS: Paleozoic sandstone; NS: Neogene sandstone; B: basalt; G: granite (Japan National Land Agency, 2002).
^c Japan Forestry Agency (2000).
^d Dominant canopy species of natural forests. Aj: *Acer japonicum*; Cc: *Castanea crenata*; Co: *Chamaecyparis obtusa*; Fc: *Fagus crenata*; Hd: *Hovenia dulcis*; Mo: *Magnolia obovata*; Mr: *Myrica rubra*; Qa: *Quercus acuta*; Qm: *Quercus mongolica* var. *crispula*; Qs: *Quercus serrata*.
^e EB: evergreen broadleaf forest. DB: deciduous broadleaf forest. EC: evergreen coniferous forest.

表 3-2 天然林だけに出現した種のリスト (3 個以上のコドラートに出現した種のみ).

Species	GF ^a	SS ^b	SD ^c	LH ^d	Freq ^e
<i>Acer carpinifolium</i>	T	L	W	D	5
<i>Cardiandra alternifolia</i>	H	L	G	D	12
<i>Carex siderosticta</i>	H	L	W	D	4
<i>Dryopteris polylepis</i>	H	L	W	D	7
<i>Euonymus lanceolatus</i>	S	L	A	E	5
<i>Lepisorus thunbergianus</i>	H	L	W	E	10
<i>Panax japonicus</i>	H	L	A	D	9
<i>Persicaria nepalensis</i>	H	E	G	D	4
<i>Pertya robusta</i>	H	L	W	D	5
<i>Prenanthes acerifolia</i>	H	L	W	D	12
<i>Serratula coronata</i>	H	E	W	D	5
<i>Veronica miqueliana</i>	H	L	G	D	7

^a Growth form (H: herb and fern; S: woody shrub; T: tree; V: woody vine).
^b Successional status (E: early seral; L: late seral).
^c Seed dispersal (W: wind; A: animals and birds; G: gravity).
^d Leaf habit (D: deciduous, E: evergreen).
^e Number of quadrats appeared.

表 3-3 天然林と人工林における種のタイプごとの下層植生の種数の比較

Species type	N ^a	P ^b	Inc ^c	Dec ^d	SR _{diff} ^e	R _{diff} ^f	P-value ^g
Total	34	53	19	3	12.5	1.3	0.0005
Early	3	7	18	4	3	1.96	0.0034
Late	32	42	18	3	8	1.18	0.0015
Animal	24	30	18	3	8.5	1.29	0.0006
Gravity	7	8	14	5	2.5	1.51	0.0087
Wind	10	13	18	2	4.5	1.34	0.0012
Deciduous	23	34	18	4	10	1.43	0.0025
Evergreen	9	11	15	5	3.5	1.3	0.0029
Herb	7	15	18	2	5.5	1.98	0.0011
Shrub	10	16	19	1	4.5	1.32	0.0002
Tree	14	14	14	7	2	1.17	0.07
Vine	4	7	14	6	1	1.2	0.0334

Species richness was compared between all pairs of plots (number of pairs = 22).

^a Median of species richness in natural forests.

^b Median of species richness in plantation forests.

^c Number of pairs in which species richness was higher in plantation.

^d Number of pairs in which species richness was lower in plantation.

^e Median of difference of species richness between paired plots.

^f Ratio of species richness between paired plots (SR in plantation/SR in natural).

^g P-value of paired Wilcoxon rank-sum test.

表 3-4 天然林と人工林の各階層（林冠層，中層，下層）の被度の比較

	Climate ^a	Site ^b	Natural			Plantation			Difference		
			Crown	Mid	Under	Crown	Mid	Under	Crown	Mid	Under
1	WT	M	100	16.5	61.8	100	2.9	82.5	0	-13.5	20.8
2	WT	M	99.6	9.8	84.2	88.8	1.1	76.7	-10.8	-8.7	-7.5
3	WT	M	100	15.1	53.8	95.8	2.9	85.8	-4.2	-12.3	32.1
4	WT	C	97.5	3.7	33.3	91.7	0.6	80.4	-5.8	-3	47.1
5	WT	C	83.3	4.2	42.9	97.9	0	49.2	14.6	-4.2	6.3
6	WT	C	99.6	4.8	25.4	97.5	0.3	49.6	-2.1	-4.5	24.2
7	CT	F	100	5.5	71.6	100	0.1	31.7	0	-5.4	-39.9
8	CT	F	92.5	4.5	52.1	99.8	0	10.7	7.3	-4.5	-41.4
9	CT	F	93.3	8.7	76.3	90.4	0.1	81.3	-2.9	-8.6	5
10	CT	F	99.6	10.4	67.1	96.3	1.1	60	-3.3	-9.4	-7.1
11	CT	A	84.2	17.3	0.1	82.1	6.3	3.8	-2.1	-11.1	3.7
12	CT	A	88.3	26.8	86.7	90	0	36.2	1.7	-26.8	-50.5
13	CT	A	90	45	95.8	90.8	12.9	45.8	0.8	-32.1	-50
14	CT	K	96.7	34.4	76.7	91.7	8.9	93.3	-5	-25.6	16.7
15	CT	K	81.7	17.8	92.3	95.3	0	90	13.7	-17.8	-2.3
16	CT	K	73.3	8.9	58.3	73.3	4.8	50	0	-4.1	-8.3
17	CT	K	83.3	21.6	60	98	0.7	100	14.7	-20.9	40
18	CT	K	98.3	23.6	76.7	95	0	98.3	-3.3	-23.6	21.7
19	CT	K	52.3	0	56.7	68.3	6.7	32.7	16	6.7	-24
20	CT	K	100	8.9	90	96.7	0	100	-3.3	-8.9	10
21	CT	K	75	0	70	95	2.2	83.3	20	2.2	13.3
22	CT	K	67	0	33	99	21.1	93.3	32	21.1	60.3

^a WT: warm temperate; CT: cool temperate.

^b M, Mikkabi; C, Chiba; F, Fuji; A, Amagi; K, Kiso.

表 3-5 隣接した天然林スタンドと人工林スタンドの種数と多様度指数の比較

	Climate ^a	Site ^b	Natural forests			Plantation forests			Differences		
			Age	SR	H'	Age	SR	H'	Dist ^c	DiffSR ^d	DiffH' ^e
1	WT	M	97	45	3.49	41	79	4.07	0.66	34	0.58
2	WT	M	97	31	3.18	41	98	4.32	0.7	67	1.14
3	WT	M	107	38	3.37	49	53	3.71	0.47	15	0.34
4	WT	C	41	90	4.26	41	128	4.6	0.55	38	0.34
5	WT	C	52	73	4.01	35	75	4.03	0.56	2	0.02
6	WT	C	69	31	3.03	42	94	4.26	0.66	63	1.23
7	CT	F	139	68	3.92	43	104	4.35	0.55	36	0.43
8	CT	F	137	86	4.19	43	74	3.96	0.57	-12	-0.23
9	CT	F	47	81	4.06	42	93	4.21	0.59	12	0.15
10	CT	F	95	64	3.86	44	63	3.87	0.46	-1	0.01
11	CT	A	141	15	2.44	79	39	3.33	0.62	24	0.89
12	CT	A	135	20	2.54	93	42	3.35	0.65	22	0.81
13	CT	A	143	8	1.47	93	25	2.91	0.78	17	1.44
14	CT	K	287	27	3.2	36	40	3.6	0.47	13	0.4
15	CT	K	270	35	3.46	51	41	3.63	0.42	6	0.17
16	CT	K	164	32	3.37	79	37	3.51	0.45	5	0.14
17	CT	K	234	55	3.91	78	66	4.08	0.42	11	0.17
18	CT	K	144	28	3.23	76	20	2.9	0.58	-8	-0.33
19	CT	K	284	31	3.33	81	34	3.41	0.58	3	0.08
20	CT	K	284	49	3.77	57	52	3.84	0.53	3	0.07
21	CT	K	119	32	3.36	83	36	3.49	0.34	4	0.13
22	CT	K	284	14	2.52	40	36	3.49	0.68	22	0.97

^a WT: warm temperate; CT: cool temperate.

^b M: Mikkabi; C: Chiba; F: Fuji; A: Amagi; K: Kiso.

^c Sørensen distance between paired plots.

^d Difference in species richness between pairs of plots.

^e Difference in Shannon's diversity index between pairs of plots.

表 3-6 NMDS による序列結果と変数との相関

	WT ^a		CT1 ^b		CT2 ^c	
	r^2	P	r^2	P	r^2	P
SR	0.95	>0.001	0.89	>0.001	0.73	>0.001
Stand age	0.73	0.002	0.37	0.078	0.1	0.449
Height	0.19	0.427	0.37	0.080	0.06	0.633
Crown cover	0.27	0.236	0.41	0.049	0.64	0.002
Mid cover	0.60	0.014	0.71	0.004	0.04	0.714
Under cover	0.76	0.004	0.46	0.028	0.48	0.010

P -values are based on 1000 permutations.

^a Warm-temperate forest, corresponding to Fig. 2 (Mikkabi and Chiba).

^b Cool-temperate forest 1, corresponding to Fig. 3 (Fuji and Amagi).

^c Cool-temperate forest 2, corresponding to Fig. 4 (Kiso).

表 3-7 指標種分析の結果 ($P < 0.05$, $IV > 0.7$)

Species	Site ^a	Hab. ^b	GF ^c	SS ^d	SD ^e	IV ^f	P-value ^g
<i>Oplismenus undulatifolius</i>	M	P	H	L	A	1.000	0.001
<i>Thelypteris japonica</i>	M	P	H	L	W	1.000	0.001
<i>Callicarpa mollis</i>	M	P	S	L	A	1.000	0.001
<i>Styrax japonica</i>	M	P	T	L	A	0.947	0.001
<i>Kadsura japonica</i>	M	P	V	L	A	0.920	0.001
<i>Dryopteris erythrosora</i>	M	P	H	L	W	0.861	0.001
<i>Clethra barbinervis</i>	M	P	T	L	G	0.857	0.001
<i>Smilax china</i>	M	P	V	E	A	0.767	0.001
<i>Stachyurus praecox</i>	C	P	S	E	A	1.000	0.001
<i>Lycopodium serratum</i>	C	P	H	L	W	0.824	0.001
<i>Eurya japonica</i>	C	P	T	L	A	0.711	0.001
<i>Callicarpa japonica</i>	F	P	S	L	A	0.812	0.019
<i>Castanea crenata</i>	F	P	T	L	A	0.786	0.025
<i>Symplocos chinensis</i>	F	N	S	E	A	0.767	0.001
<i>Ligustrum obtusifolium</i>	F	N	S	E	A	0.705	0.001
<i>Deparia japonica</i>	A	P	H	L	W	1.000	0.001
<i>Oplismenus undulatifolius</i>	A	P	H	L	A	1.000	0.001
<i>Rhus ambigua</i>	A	P	V	L	A	1.000	0.001
<i>Clethra barbinervis</i>	A	P	T	L	G	0.931	0.001
<i>Thelypteris laxa</i>	K	P	H	L	W	0.710	0.002

^a M: Mikkabi; C: Chiba; F: Fuji; A: Amagi; K: Kiso.

^b Habitat preferences (N: natural forest; P: plantation forest).

^c Growth form (H: herb and fern; S: woody shrub; T: tree; V: woody vine).

^d Successional status (E: early seral; L: late seral).

^e Seed dispersal (W: wind; A: animals and birds; G: gravity).

^f Indicator value of indicator species analysis

^g P-value based on 1000 permutations.

第4章 繰り返し植林による木本稚樹種数の減少

4-1 はじめに

人工林面積は世界的に増加しているが、人工林の単純な種構成と齢構成が生物多様性に及ぼす負の影響が懸念されている (Brockhoff et al. 2008; Bremer and Farley 2010). 2005 年以降、世界の人工林面積は年間 500 万ヘクタールの増加を続けており、2010 年には、全森林面積の 7% に達している (FAO 2010). 戦後の造林事業の結果、日本の針葉樹人工林の面積は 1000 万ヘクタールを超えており (全森林の 42%), 国土の 27% に達している (林野庁 2011). このような人工林面積の増加は野生動物のハビタットの減少や、森林生態系の劣化を招く恐れがある.

近年、天然林の再生や、針葉樹一斉人工林を広葉樹林や針広混交林に転換することによる生物多様性修復の試みがヨーロッパや日本を中心に行われている (Yamagawa et al. 2010; Brown et al. 2015). このような試みでは、人工林の林床に存在する広葉樹の前生稚樹の種数と種組成が重要である (Yamagawa et al. 2007). そして広葉樹の前生稚樹の種数や組成は、主に林床の環境、種子源からの距離、そして種子散布型に影響される (Yamagawa et al. 2007; Gonzales and Nakashizuka 2010) ことが知られている.

人工林の種組成は成熟した天然林とは異なっており、植物の種多様性を劣化させる場合もある (Bremer and Farley 2010, Brockhoff et al. 2008, 第3章). 一つの林分で何世代にもわたって植林と伐採が繰り返された場合、人工林の種組成はさらに天然林との乖離を強め、人工林特有の種の優占や天然林構成種の種多様性の減少などによって天然林再生のポテンシャルが次第に減少する可能性がある. しかし、繰り返し植林された場合の植物の種多様性についての情報はまだ少ない. 日本の針葉樹人工林の多くは天然林の伐採後に植林された初代造林地である (Miyamoto et al. 2011). これらの人工林の多くは、将来収穫された後に、再度植林が行われる可能性が高い (Nagaike 2012). このような繰り返し植林が前生稚樹に与える影響についてはいくつかの報告がある. まず、種数については、リターの蓄積による土壌の酸性化によって前生稚樹の種数が減少するとする報告がある (Takafumi and Hiura 2009). 一方で、繰り返し植林によって下層植生の種数が増えるとする報告 (Jeffries et al. 2010) や、木本稚樹の種数は変化しないとする報告もある (Ito et al. 2003). 種組成については、植林による攪乱の影

響が蓄積して、遷移初期種のような特定のタイプの種が増えるとする報告がある (Jeffries et al. 2010) が、逆に遷移後期種が増えるとする報告もある (Nagaike et al. 2012). 他にも、世代を重ねることで低木種や鳥散布種の種数が増えるとする報告がある (Ito et al. 2003) が、反対に高木種や風散布種が増えるとする報告もある (Nagaike et al. 2012).

これらの相反する結果が生じた原因の一部は、調査プロットの林齢の違いにあると思われる. 多くの先行研究では、あえて発達ステージの違う人工林を含めることで繰り返し植林の一般的な影響を推定してきた (Ito et al. 2003; Takafumi and Hiura 2009; Nagaike et al. 2012)が、そのために繰り返し植林の影響と発達ステージの影響が混在していると推察した. さらに、異なる施業履歴や所有履歴なども種数や種組成に影響する可能性がある. そこで、繰り返し植林の影響について、林齢や所有履歴、土壌や地形の状況などを揃えた、より正確な推定を行う必要がある.

本研究では、調査プロットは国有林の林齢 40-50 年生の壮齢スギ人工林に限定し、より正確な繰り返し植林の影響の評価を試みた. 第一章で述べた通り、現在我が国では若齢林や高齢林に比べて壮齢人工林が最も大きな面積を占めており、生物多様性に与える影響が大きいと考えられる. また、第二章の結果より、下層植生による種多様性の評価は、下層植生に多くの種が出現する壮齢人工林以降の林分で行うのが適当と考えられる. 本研究では、冷温帯において針葉樹人工林の繰り返し植林が前生稚樹に与える影響について、以下の二つの仮説を検証した. (1) 繰り返し植林によって前生稚樹の種数が減少する. (2) 繰り返し植林によって、植林木と競合する種や種子散布能力が低い種などの植林の影響を受けやすい種が減少し、前生稚樹の種組成が変化する.

4-2 調査地と方法

4-2-1 調査地

調査地は阿武隈山地の南端に当たる小川学術保護林 (36° 56' N, 140° 35' E) 周辺に設定した (Masaki et al. 1992). 標高は 500–750 m. 小川学術保護林における年平均気温は 10.7 °C で、最低気温は 1 月の -0.9 °C、最高気温は 8 月の 22.6 °C である (Mizoguchi et al. 2002). 年平均降水量は 1910 mm で、その半量以上は樹

木の生育期間に降る (Mizoguchi et al. 2002). 母岩は花崗岩で、主な土壌タイプは褐色森林土である (Yoshinaga et al. 2002).

この地域の天然林の主な構成種はブナ類、ナラ類、シデ類およびカエデ類である (Masaki et al. 1992). 放棄された牧草地や薪炭林に成立した広葉樹二次林と針葉樹人工林がこの地域の主な森林タイプであり、分断化されたわずかな面積の高齢天然林が残存している (Suzuki 2002).

調査スタンドは 12 カ所のスギ人工林に設置した (表 4-1). 全ての調査スタンドは国有林に設置し、同様の施業履歴 (4~6 回の下刈り, 1~2 回の除伐, 1~2 回の間伐) を持つ. 林分面積は 5~37ha, 林齢は 38~51 年生. 本論文では、広葉樹天然林を皆伐して植栽された人工林を初代人工林、針葉樹人工林を皆伐して植栽された人工林を二代目人工林と呼ぶ. 各スタンドの前歴は森林簿によって確認した. 初代人工林の造林前の天然林の林齢は不明だが、二代目人工林の造林前の人工林の林齢はこの地域での通常の伐期から推定して、40~50 年生と推定される.

12 カ所の調査スタンドのうち、6 カ所は初代人工林 (FP1-FP6), 残りの 6 カ所は二代目人工林 (SP1-SP6) である. これらのスタンドは、林齢、傾斜、母岩、土壌タイプの範囲が同等になるように選定した. これらのスタンドはほぼ閉鎖した林冠を持ち、明らかなギャップは存在しなかった. また、スタンドの間には少なくとも 1km の間隔を取った. そのため、種子散布による空間的自己相関に起因する偏りは本研究では無視できる.

人工林調査地に加えて、6 カ所の広葉樹天然林スタンドをコントロールとして設置した. 47 年生の二次林が一カ所、林齢 100 年以上の高齢二次林が 3 カ所、そして林齢不明の 2 カ所の高齢二次林である. ただし、この 2 カ所の高齢二次林も、林相から推定して、100 年生以上と推定される.

4-2-2 現地調査

各スタンドの中央に 10 m × 100 m の調査プロットを設置し、広葉樹の稚樹の全数調査を行った (2004 年夏). プロット内の地形のばらつきによる影響を小さくするためにプロットの長辺が等高線と交叉するように設置した (Iida and Nakashizuka 1995; Fukamachi et al. 1996; Nagaike 2002; Nagaike et al. 2006). 各プロットは 5m × 5m の 20 個のサブプロットに分割し、1m × 1m のコドラートを各サブプロットの隅に一つ設置した. 広葉樹稚樹 (DBH < 5 cm) は樹高によって若木 (樹高 > 2 m) と稚樹 (樹高 ≤ 2 m) の 2 種類に分けて調査した.

若木は林内への定着時期が古く、稚樹はより最近になって定着したと考えられる。従って、若木と稚樹に分けて解析することで、人工林への広葉樹の定着時期について新旧2つに分けて推定することが出来る。

若木および稚樹の種ごとの在不在を、若木ではサブプロットごとに、稚樹ではコドラートごとに記録した。それぞれの種が出現したコドラートあるいはサブプロットの数、種ごとの個体数の代わりに用いるに当たっては、同様のデータ収集を行っている論文 (Masaki et al. 2004) のデータを利用してサブプロット/コドラート数と個体数の相関を推定した。その結果、若木、稚樹のいずれにおいても高い相関 (若木で $r=0.86$, 稚樹で $r=0.82$) が見られた。プロット内の上木 (樹高 >2 m かつ DBH ≥ 5 cm) は種を同定し、DBH を測定した。全プロットを合わせると、101 種の木本植物が観察された (付表 4-1)。木本植物の生活形は図鑑の記述によって高木種と低木種に分類した (北村ら 1957; 北村・村田 1961; 北村ら 1964; 北村・岡本 1959)。種子散布型は種子あるいは果実の形状に基づいて風散布種、鳥散布種、重力散布種に分類した。上木の樹高の平均値を林分高として使用した。稚樹の更新を阻害する (Ito and Hino 2007) ササ類 (アズマザサ、スズタケ、ミヤコザサ) のパーセント被度をコドラートごとに目視で測定した。林床の光環境を推定するために各コドラート上 1m で全天写真を撮影した。Gap Light Analyzer 2.0 (Frazer et al. 1999) を用いて全天写真から開空率を算出した。

4-2-3 解析手法

初代および二代目スギ人工林において、植林の繰り返し回数、スタンド変数およびランドスケープ変数が稚樹および若木の種数に及ぼす影響を GLMM (generalized linear mixed model) を用いて推定した。リンク関数は log, 分布はポアソン分布とした。植林の繰り返し回数に加えて、スタンドレベルの変数として林齢と林分高 (m), サブプロットレベル (コドラートレベル) 変数として上木の胸高断面積合計 (m^2/ha), 開空率 (%), ササ被覆率 (%) を解析に加えた (表 4-2)。さらに、国有林野施業実施計画図を元に、各プロットを中心から半径 100m, 200m および 300m 以内の天然林面積の割合を潜在的な種子源の量を表す指標として解析に加えた。表 4-2 に各変数のレンジを示した。また、スタンド番号をランダム効果として解析に加えた。変数間の多重共線性についても検討し、高い相関を持つ変数は同じモデルに含めることを避けた。モデル選択は AIC (Akaike's information criterion) を用いて行った。全ての可能なモデルの AIC を比較し、最も AIC が低かったモデルをベストモデルとして採用した。

スタンド間の種組成の違いを NMDS (nonmetric multidimensional scaling) プロットに示した. 距離としてはソレンセン距離 (McCune et al. 2002) を用い, 出現頻度としては各種が出現したサブプロット数 (コードラート数) を用いた.

また, MRPP (multi-response permutation procedures) を用いて, 植林繰り返し回数によって種組成が変化しているかどうかを検定した. 植林繰り返しの弱い種タイプを推定するために, 各生活形, 各種子散布型の出現頻度を比較し, カイ二乗テストおよび残差分析によって比較した. また, 出現種を, 初代人工林だけに出現する初代林種, 二代目人工林だけに出現する二代目林種, そして共通して出現する共通種に分け, それぞれの種に含まれる各生活形, 各種子散布型の出現頻度を同様に比較した. 全ての解析はフリーの統計ソフト R2. 12. 1 (R Development Core Team 2016) 上で vegan package (Oksanen et al. 2016) を用いて行った.

4-3 結果

4-3-1 種数

スタンドによるランダム効果はいずれのモデルでも有意ではなかった. 稚樹および若木の種数は初代林で二代目林よりも有意に多かった (t tests, $p < 0.05$; 表 4-3).

4-3-2 種数に影響する要因

稚樹についてのベストモデルはスタンド面積 (AREA), 植林回数 (ROTATION), 300m 以内の天然林率 (R300) の3つの変数を含んでいた (表 4-4). このモデルでは, ROTATION および AREA は負の, R300 は正の影響を示していた. 若木についてのベストモデルは 100m 以内の天然林率 (R100) と林齢 (AGE), そして植林回数 (ROTATION) を含んでいた (表 4-4). このモデルでは, 種数に対して AGE と R100 は正の, ROTATION は負の影響を示していた.

4-3-3 種組成

広葉樹林の優占種は、若木ではサワシバとオオモミジ、稚樹ではガマズミとオオモミジであった (附表 4-1). 初代林の優占種は、若木ではウワミズザクラとムラサキシキブ、稚樹ではモミジイチゴとリョウブであった. 二代目林の優占種は、若木ではアブラチャン、稚樹ではムラサキシキブ、モミジイチゴ、およびタマアジサイであった.

初代林と二代目林のスタンドの分布は、NMDS プロット上でほぼ重なっていた (図 4-1, 4-2) のに対し、天然林のスタンドの分布は初代林および二代目林とはほぼ分離していた. ストレス値は稚樹で 0.21, 若木では 0.14 であった. MRPP での結果も NMDS の結果同様で、稚樹、若木ともに初代林と二代目林の組成に有意に差は見られなかった ($p = 0.66 - 0.69$) (表 4-5). 一方、若木では初代林と天然林の間 ($p = 0.02$) でも、二代目林と天然林の間 ($p = 0.01$) でも有意な差が見られ、稚樹では二代目林と天然林の間 ($p = 0.01$) で有意な差が見られ、初代林と天然林の間でも有意水準に近かった ($p = 0.06$) (表 4-5).

4-3-4 種タイプ

稚樹の生活形組成には初代林と二代目林の間で有意差は見られなかった (表 4-3) が、若木では有意差があり、二代目林で低木種の割合が大きく、高木種の割合が少ない傾向が見られた. 稚樹では種子散布型組成でも初代林と二代目林の間で有意差は見られなかった (表 4-3) が、若木では有意差があり、二代目林で重力散布種の割合が少なく、鳥散布種の割合が多かった.

4-3-5 繰り返し植林によって変化しない種

稚樹として観察された種のうち 23 種は初代林のみに出現し (初代林種), 10 種は二代目林だけに (二代目林種), 36 種は両方に出現した (共通種) (表 4-6). 若木では 29 種が初代林種, 8 種が二代目林種, 43 種が共通種だった. 共通種の割合は初代林で出現頻度の高い種で大きく、これは稚樹 (χ^2 test, $p = 0.02$) でも若木 (χ^2 test, $p < 0.01$) でも同様の傾向だった. 生活形組成および種子散布型組成のいずれでも、若木では初代林種、二代目林種、共通種の間で有意な差は見られ

なかった (表 4-6) が、稚樹では共通種に含まれる鳥散布種の割合は高く、風散布種が少ない傾向が見られた。

4-4 考察

4-4-1 繰り返し植林による下層植生の種数の減少

仮説 1 の、「繰り返し植林によって種数が減少する」は支持された。稚樹、若木ともに種数は二代目林で有意に低く (表 4-3), GLMM の結果でも, ROTATION がネガティブに種数に影響していた (表 4-4)。これらの結果は、植林による負の影響が繰り返し植林によって蓄積したことで引き起こされたと考えられる。人工林は通常は皆伐後に単一樹種の一斉植栽によって造成されるため、均一な林床環境が生じる (Turner et al. 1998)。また、このような単一樹種同齡人工林では単純な樹冠構造によって林床に届く光も均質化される (Ishii et al. 2004; Kelty 2006)。

さらに、人工林の伐期は天然林の樹冠交替の間隔に比べて短い。日本の天然林の樹冠交替の間隔は 100 年を超える (Tanaka and Nakashizuka 1997) のに対し、人工林の通常の伐期は 50 年前後である。このような短い伐期では種の多様性を十分に回復させるには不十分である (Ito et al. 2003)。北海道のカラマツやエゾマツ、トドマツの人工林では本研究と同様に繰り返し植林による種数の減少が報告されている (Takafumi and Hiura 2009) が、九州のスギ林では減少していないという報告がある (Ito et al. 2003)。この違いは、おそらく稚樹を構成する種が常緑樹か落葉樹かという違いに起因すると思われる。本研究は冷温帯で行われたため、北海道の天然林 (Takafumi and Hiura 2009) 同様、天然林は主に落葉樹で構成されている。これに対し、九州の天然林は主に常緑樹で構成されている (Ito et al. 2003)。人工林では特に若齢期に林床が極めて暗くなり、種数の減少が起こるが、一般に常緑樹は落葉樹より耐陰性が高く、林冠下での前生稚樹の生存率も高い (Niinemets and Valladares 2006)。このような違いが先行研究における結果の不整合を生み出したと推察した。

4-4-2 種数と種子源となる近傍の天然林率との関係

繰り返し植林以外の種数に影響を与える要因は、稚樹と若木で異なっていた (表 4-4). 稚樹の種数はスタンド面積と負の関係があり、半径 300m 以内の天然林率と正の関係があった。これは、種子散布制限が種数に影響していることを示していると思われる。スタンド面積が大きい場合、最寄りの天然林からプロットまでの距離が遠くなり、種子散布量は減少する。反対に 300m 以内の天然林率が高ければ種子散布量は増加する。若木では、林齢と 100m 以内の天然林率と種数の間に正の関係があった。若木の種数は稚樹の成長に伴う新加入によって林齢とともに増加すると考えられる。本研究では、ほぼ同齢の人工林を調査地に選んだ (38–35 年生) が、それでも林齢が有意な要因として検出された。このことから、先行研究で報告されている繰り返し植林の影響にばらつきがある (Ito et al. 2003; Takafumi and Hiura 2009; Jeffries et al. 2010) のは、本研究よりもさらに林齢のレンジが広いことに起因すると考えられる。ただし、本研究の林齢の範囲では、林齢の影響は単に間伐後の経過時間の差による稚樹の成長の差を反映している可能性がある。

また、100m 以内の天然林率が種数と正の関係を持っていた。稚樹では 300m 以内の天然林率と種数が正の関係を持っており、若木では稚樹よりも短い範囲の種子源の量が種数に影響しているとみられる。一方、高木種と風散布種の種数は若木で稚樹よりも多く (表 4-6)、風散布の高木種として代表的な種はカエデ類だった (付表 4-1)。従って、若木の散布制限が稚樹よりも短い距離である原因は、カエデ類の比較的短い散布距離と、高い耐陰性にあると考えられる (Nakashizuka et al. 1995)。これらの要因も種数と繰り返し植林の関係を推定する際には考慮に入れる必要がある。

4-4-3 繰り返し植林による種組成の変化

繰り返し植林による種組成の変化は観察されなかった (表 4-5; 図 4-1, 4-2)。従って、2 番目の仮説は否定された。さらに、稚樹の生活形組成や種子散布型組成でも、繰り返し植林による変化は観察されなかった (図 4-1; 表 4-3, 4-5)。一方、若木では、二代目林で高木種および重力散布種の出現頻度が減少していたのに対し、低木種および鳥散布種では増加していた (表 4-3)。稚樹の共通種では、初代林種や二代目林種に比べて鳥散布種の種数が多く、風散布種の種数が少なかった。これは、鳥散布種が風散布種に比べて植林繰り返しの影響を受け

にくいことを意味している (表 4-6). これはおそらく鳥散布種の散布能力が風散布種より高いことによる. しかし, 前述の通り, これらの違いは, 全体の種組成に変化をもたらすほど大きい物ではなかった. 種組成に差が見られなかった理由として, 考えられるのは, 初代林の下層植生がすでに人工林に適応し, 天然林とは異なった種組成に変化していることである. この場合, 広葉樹林の皆伐に続く人工林施業によって敏感な種はすでに消滅してしまっていることになる. 本研究では, 人工林種の主要種はリョウブ, モミジイチゴ, タマアジサイ, ウワミズザクラ, ムラサキシキブなどの攪乱耐性種であった (附表 4-1). これらの主要種 (稚樹ではモミジイチゴ 若木ではムラサキシキブ) は初代林と二代目林に共通に見られた. 一方, 広葉樹天然林の主要種はイロハモミジやサワシバナなどの耐陰性種であった. つまり, 壮齢人工林の主要種は攪乱や人工林施業に耐性のある種であるといえる.

4-4-4 結論

本研究の結果は, 繰り返し植林によって種数が減少するが, 種組成は変化しないという, 一見矛盾した結果であった. これは, 繰り返し植林の影響が, 出現頻度の高い種には影響せず, 低い種を減らした結果によると思われる (図 4-3). つまり, 繰り返し植林による影響は, 出現頻度の高い種では出現頻度の減少として顕れるが, もともと出現頻度の少ない種では, 種の減少として顕れると考えられる. 種組成に対しては出現頻度の高い種の影響が大きいため, 出現頻度の低い種の一部が消滅したとしても種組成の変化は見られなかったものと考えられる. 従って, 繰り返し植林による負の影響を考慮する際には, 例え種組成などに大きな変化が見られなかったとしても, 希少種の存在に配慮する必要がある. しかし, 本研究の結果の解釈には注意が必要である. たとえば, 種組成に対しては植林前の施業履歴が影響しているはずであるが, 残念ながら本研究では植林以前の状況については情報が得られなかった.

より確実な結果を得るためには, 植林前後の林相を追跡調査する必要があると思われる. 人工林の種組成は, 天然林を伐採して初代林を造成したことによる変化が大きく, その後の繰り返し植林による変化は出現頻度の少ない種や, 散布距離の短い種などの種数の減少に留まり, 全体の種組成は変化しない. 繰り返し植林による種数の減少を最小限に留めるためには, 種子源である天然林からの距離などの, 種数に影響する要因を考慮する必要があると考えられる.

4-5 サマリー

1. 針葉樹人工林としての土地利用を繰り返した場合、林内に存在する木本稚樹の種数や種組成が変化し、生物多様性の回復が難しくなるのかどうか検証する.
2. 本研究では、以下の二つの仮説について検証を行った. 1) 繰り返し植林は稚樹の種数を減少させる. 2) 繰り返し植林は稚樹の種組成を変化させる.
3. 茨城県北茨城市において、拡大造林によって成立した初代スギ植林地と植林地伐採後に再造林された二代目スギ植林地の下層植生を比較した. 調査地は林齢 40 年前後の壮齢人工林に設置した.
4. 植林の繰り返しによって稚樹の種数が有意に減少していたことから、仮説 1 は支持された. 同一林分で造林を繰り返した場合、多様性の維持が困難である可能性がある.
5. 一方で繰り返し植林による種組成の変化は見られず、仮説 2 は支持されなかった. 繰り返し植林による種数の低下は特定のタイプの種に生じるのではなく、頻度の低い種がランダムに消滅することによるものと推察した.
6. 周辺に種子源となる天然林を確保し、皆伐を避けて部分的に伐採するなどの施業によって繰り返し植林による種数の減少を抑制できる可能性がある.

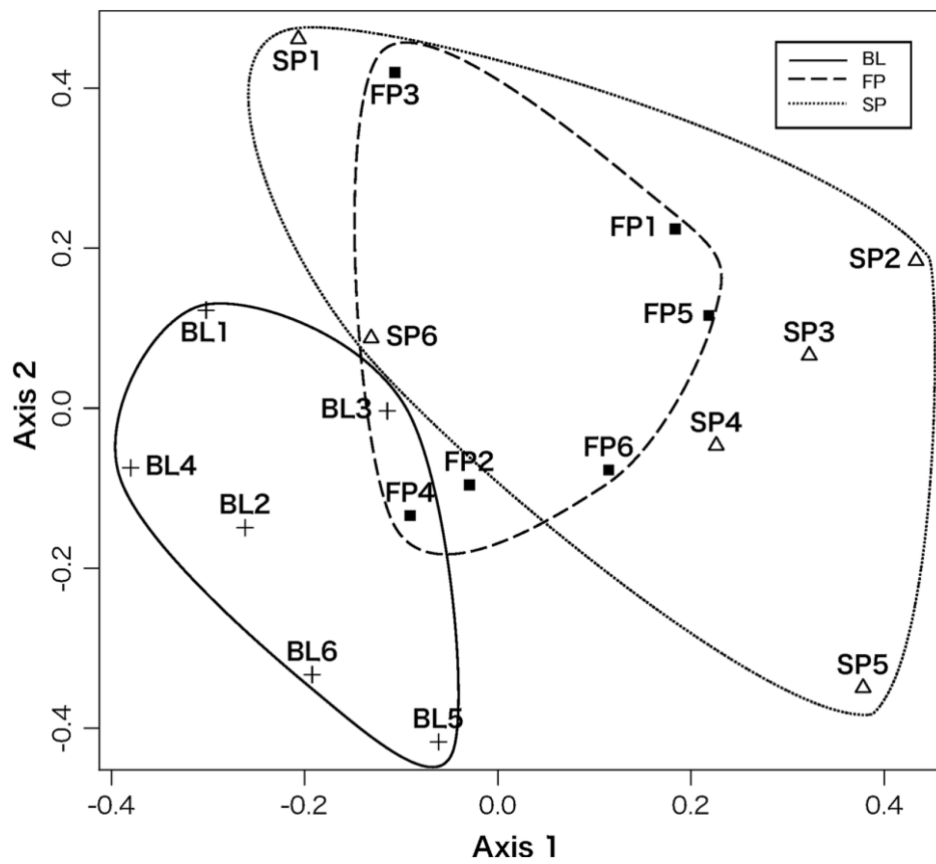


図 4-1 木本稚樹（樹高 2m 未満）の種組成の NMDS による序列化. BL: 広葉樹林 (+), FP: 初代人工林 (■), SP: 二代目人工林 (△).

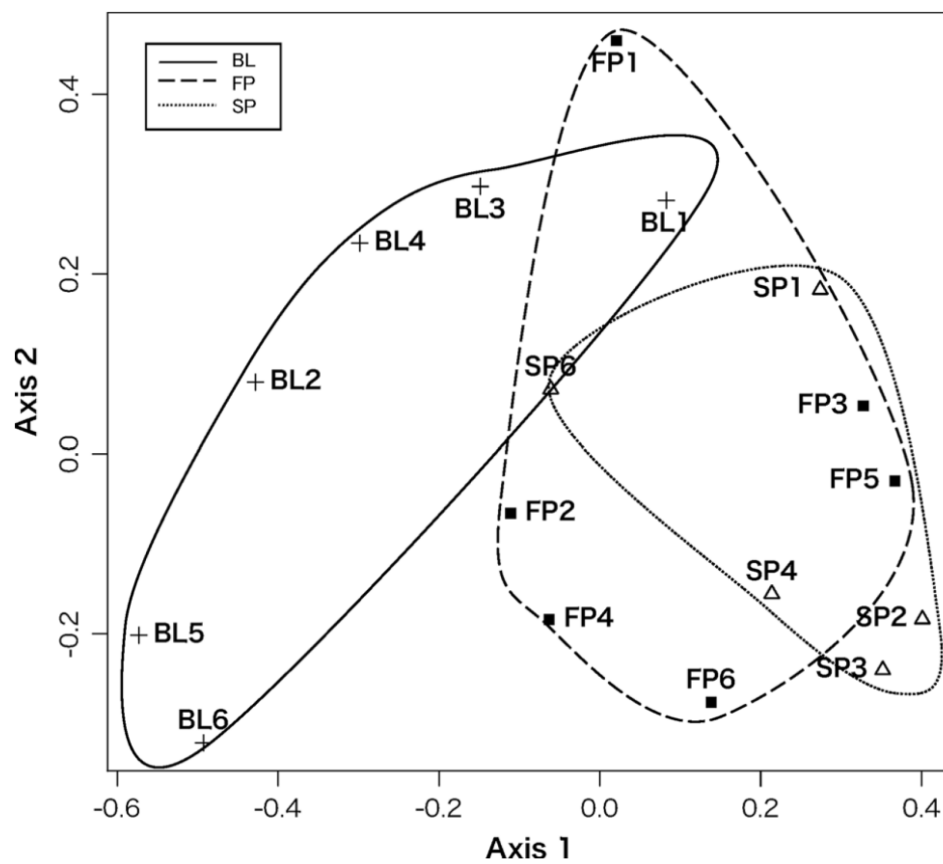


図 4-2 木本の若木（樹高 2m 以上）の種組成の NMDS による序列化. BL: 広葉樹林

(+), FP: 初代人工林 (■), SP: 二代目人工林 (△).

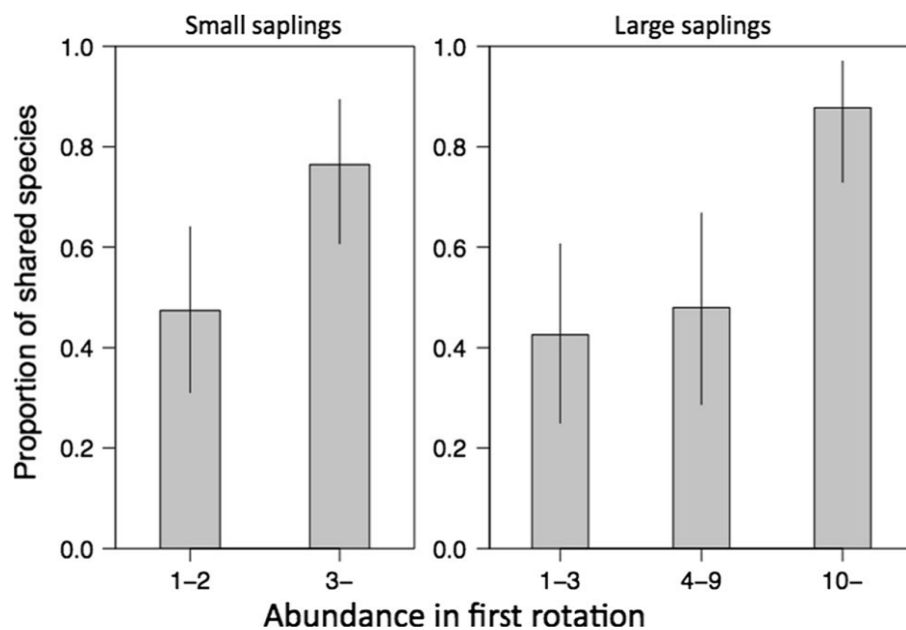


図 4-3 初代林と二代目林で共通して出現した種の割合（共通種数/種数）と，初代林での出現頻度の関係．各出現頻度クラスには約 25 種が含まれる．エラーバーは 95%の信用区間を表す．カイ二乗検定の P 値は稚樹で 0.02, 若木で 0.01 未満であった．

表 4-1 調査地の概況

Stand	Age	Area	Height	Elevation	Aspect	Slope	Bedrock	Soil type	R100	R200	R300	DBH	BA	Density	Light
SF1	38	17	13	700～	N	Moderate	granite	brown forest soil	0	5.7	6.9	22	74	1670	9.5
SF2	50	9	19	700～	W	Moderate	crystalline schist	brown forest soil	0	0	0.3	17	56	1980	10.8
SF3	48	31	14	700～	NE	Moderate	granite	brown forest soil	0	0.4	4.8	27	53	770	9.0
SF4	44	9	15	500～	E	Moderate	granite	brown forest soil	4.3	23.9	20.5	17	46	1550	10.7
SF5	40	17	15	700～	W	Moderate	granite	brown forest soil	18.2	23.5	21.6	27	52	700	8.6
SF6	43	5	16	700～	W	Moderate	granite	brown forest soil	0	0	1.1	28	56	840	8.9
SS1	43	24	16	700～	NE	Steep	granite	brown forest soil	0	0.6	14.5	25	77	1440	10.0
SS2	47	37	18	700～	N	Moderate	granite	brown forest soil	0	1	3	26	61	960	10.1
SS3	43	11	17	700～	N	Moderate	granite	brown forest soil	0	18.8	17.5	25	64	1170	9.6
SS4	38	6	15	700～	SE	Moderate	brown forest soil	black earth	23	22	24	25	53	990	9.2
SS5	38	9	13	700～	SW	Moderate	granite	brown forest soil	0	0.6	1.5	25	63	1270	9.2
SS6	51	7	16	700～	E	Moderate	granite	brown forest soil	0	1.5	15	21	80	2010	8.9
BL1	-	-	-	700～	-	Gentle	-	-	-	-	-	17	25	730	-
BL2	-	-	-	700～	-	Gentle	-	-	-	-	-	18	27	650	-
BL3	47	4	-	700～	SW	Gentle	granite	black earth	-	-	-	17	33	1130	-
BL4	>100	32	-	700～	SE	Gentle	granite	brown forest soil	-	-	-	-	-	-	-
BL5	>100	9	-	700～	N	Steep	granite	brown forest soil	-	-	-	-	-	-	-
BL6	>100	12	-	700～	E	Steep	granite	brown forest soil	-	-	-	-	-	-	-

Gentle slope は 0-20°, Moderate slope は 20-30°, steep slope は >30°を表す。
 FP: 初代人工林, SP: 二代目人工林, BL: 広葉樹林。

表 4-2 GLMM の解析に用いた変数の初代および二代目人工林における値の範囲

Explanatory variables	Abbreviation	First rotation			Second rotation		
		Min	Median	Max	Min	Median	Max
Stand-level variables							
Number of rotations	ROTATION	1	1	1	2	2	2
Stand age (years)	AGE	38	44	50	38	43	51
Stand area (ha)	AREA	5	13	31	6	10	37
Height (m)	HEIGHT	13	15	19	13	16	18
Proportion of natural forests within (%):							
100 m	R100	0	0	18	0	0	23
200 m	R200	0	3	24	1	1	22
300 m	R300	0	6	22	2	15	24
Subplot-level variables							
Basal area of canopy trees (m ² ha ⁻¹)	BA	0	28	77	0	32	91
Coverage of dwarf bamboo (%)	SASA	0	0	63	0	0	38
Canopy openness (%)	LIGHT	6	10	14	7	10	11

表 4-3 生活形および種子散布型ごとの平均の種数と出現頻度

	Small saplings			Large saplings		
	First	Second	p	First	Second	p
Species richness	1.3	0.7	¥ 0.01	2.2	1.2	¥ 0.01
Growth form						
Shrub	242	126		211 (–)	226 (?)	¥ 0.01
Tree	104	47		545 (?)	301 (–)	
Dispersal type			0.62			¥ 0.01
Bird	226	117			488 (–)	
Gravity	104	51		159 (?)	40 (–)	
Wind	16	5		109	67	

出現頻度として、種が観察されたコードラート数 (稚樹) およびサブプロット数 (若木) を用いた. P 値はカイ二乗検定の有意性を示し, 括弧内の記号は残差分析に基づき, 左の値が期待値よりも有意に高い (+) か低い (-) ことを表す.

表 4-4 稚樹、若木の種数に各変数が与える影響の GLMM による推定値

	Estimate	Std. error	Z value	Pr (z)	Sig. level
Small saplings					
(Intercept)	- 2.043	0.908	- 2.250	0.024	*
AREA	- 0.065	0.015	- 4.431	¥ 0.001	***
ROTATION	- 0.861	0.198	- 4.351	¥ 0.001	***
R300	0.049	0.013	3.858	¥ 0.001	***
Large saplings					
(Intercept)	- 7.133	2.581	- 2.764	0.006	**
AGE	0.167	0.057	2.933	0.003	**
BA	0.003	0.002	1.409	0.159	
ROTATION	- 0.768	0.428	- 1.794	0.073	
R100	0.083	0.032	2.585	0.010	**

略号と変数のレンジは表 4-2 参照. Sig. level の意味は以下の通り. ***: $p < 0.001$, **: $p < 0.01$, *: $p < 0.05$.

表 4-5 MRPP による広葉樹林, 初代人工林, 二代目人工林の種組成の比較

	First-rotation plantations	Second-rotation plantations	Natural broadleaf forests
First-rotation plantations	-	0.66	0.02
Second-rotation plantations	0.69	-	0.01
Natural broadleaf forests	0.06	0.01	-

数値が 0.05 より小さければ, 両者の種組成が有意に異なっていることを表す. 表の上部に若木の値を, 下部に稚樹の値を示した.

表 4-6 初代人工林のみに出現した種 (F), 二代目人工林のみ (S), 両者に共通 (Sh)

の 3 タイプの種の生活形および種子散布型ごとの種数の比較

	Small saplings				Large saplings			
	F	Sh	S	p	F	Sh	S	p
Total	23	36	10		29	43	8	
Growth form				0.44				0.19
Shrub	11	19	3		12	13	5	
Tree	12	17	7		17	30	3	
Dispersal type				0.08				0.46
Bird	9	25 (?)	4		11	24	4	
Gravity	8	9	3		11	8	2	
Wind	6	2 (-)	3		7	11	2	

P 値はカイ二乗検定の有意性を示し, 括弧内の記号は残差分析に基づき, 左の値が期待値よりも有意に高い (+) か低い (-) ことを表す.

付表 4-1 稚樹および若木の出現種リスト. 数値は出現したコドラートあるいはサブプロットの個数を示す. リストは APGIII 準拠の科名のアルファベット順に配列した. BL: 広葉樹林; FP: 初代人工林; SP: 二代目人工林; GF (Growth Form): 生活形 (Tree, Shrub); DT (Dispersal Type): 種子散布型 (Bird, Gravity, Wind).

Family (LAPG)	Species	Small saplings			Large saplings			GF	DT
		BL	FP	SP	BL	FP	SP		
Adoxaceae	<i>Sambucus racemosa</i> subsp. <i>sieboldiana</i>	5	8	6	2	11	1	S	B
	<i>Viburnum dilatatum</i>	42	12	3	22	12	1	S	B
	<i>V. furcatum</i>	0	2	0	1	6	0	S	B
	<i>V. phlebotrichum</i>	5	2	1	1	4	0	S	B
	<i>V. plicatum</i> var. <i>tomentosum</i>	0	1	2	10	6	1	S	B
	<i>V. wrightii</i>	9	8	3	7	24	2	S	B
Anacardiaceae	<i>Toxicodendron trichocarpum</i>	4	2	1	1	24	29	T	B
Aquifoliaceae	<i>Ilex macropoda</i>	8	6	4	20	32	27	T	B
Araliaceae	<i>Aralia elata</i>	0	1	0	0	6	0	S	B
	<i>Chengiopanax sciadophylloides</i>	16	5	3	3	13	6	T	B
	<i>Eleutherococcus spinosus</i>	1	2	3	2	0	0	S	B
	<i>Gamblea innovan</i>	0	0	0	0	1	0	S	B
	<i>Kalopanax septemlobus</i>	0	1	1	0	3	2	T	B
Berberidaceae	<i>Berberis thunbergii</i>	0	1	1	0	0	0	S	B
Betulaceae	<i>Betula grossa</i>	0	0	0	3	0	0	T	W
	<i>Carpinus cordata</i>	5	0	1	39	11	17	T	W
	<i>C. japonica</i>	3	0	0	3	2	2	T	W
	<i>C. laxiflora</i>	5	0	0	6	6	1	T	W
	<i>C. tschonoskii</i>	5	1	0	0	2	1	T	W
	<i>Corylus sieboldiana</i> var. <i>sieboldiana</i>	0	3	1	0	5	8	S	G
	<i>Ostrya japonica</i>	0	0	0	1	1	0	T	W

Family (LAPG)	Species	Small saplings			Large saplings			GF	DT
		BL	FP	SP	BL	FP	SP		
Caprifoliaceae	<i>Lonicera gracilipes</i> var. <i>gracilipes</i>	7	10	2	7	1	1	S	B
Celastraceae	<i>Euonymus alatus</i> f. <i>striatus</i>	0	2	0	0	0	1	S	B
	<i>E. oxyphyllus</i>	6	4	3	16	9	6	T	B
	<i>E. sieboldianus</i>	10	6	1	14	5	0	T	B
Clethraceae	<i>Clethra barbinervis</i>	15	15	0	13	57	7	T	G
Cornaceae	<i>Alangium platanifolium</i> var. <i>trilobatum</i>	1	0	3	0	2	0	S	B
Cornaceae	<i>Cornus controversa</i>	10	2	1	2	15	23	T	B
	<i>Cornus kousa</i>	1	0	0	2	3	1	T	B
Cupressaceae	<i>Cryptomeria japonica</i>	0	4	2	0	6	0	T	G
Ericaceae	<i>Enkianthus subsessilis</i>	5	0	0	3	0	0	S	G
	<i>Lyonia ovalifolia</i> var. <i>elliptica</i>	0	0	0	1	1	0	T	G
	<i>Pieris japonica</i> subsp. <i>japonica</i>	4	13	0	6	12	4	S	G
	<i>Rhododendron dilatatum</i> var. <i>dilatatum</i>	0	0	0	0	0	1	S	G
	<i>R. kaempferi</i> var. <i>kaempferi</i>	7	7	0	9	10	0	S	G
	<i>R. molle</i> subsp. <i>japonicum</i>	0	2	0	0	0	0	S	G
	<i>R. semibarbatum</i>	9	1	0	0	2	0	S	G
	<i>R. wakanum</i>	13	0	0	1	3	0	S	G
	<i>Vaccinium hirtum</i> var. <i>pubescens</i>	1	0	0	0	0	0	S	B
Fagaceae	<i>Castanea crenata</i>	1	1	3	0	5	5	T	G
	<i>Fagus crenata</i>	8	0	0	13	4	1	T	G
	<i>F. japonica</i>	6	0	0	19	1	0	T	G
	<i>Quercus crispula</i>	2	0	1	0	3	0	T	G
	<i>Q. serrata</i>	16	4	0	0	1	0	T	G
Hamamelidaceae	<i>Hamamelis japonica</i>	0	0	0	4	15	0	T	G
Helwingiaceae	<i>Helwingia japonica</i>	1	9	9	0	1	1	S	B

Family (LAPG)	Species	Small saplings			Large saplings			GF	DT
		BL	FP	SP	BL	FP	SP		
Hydrangeaceae	<i>Deutzia crenata</i>	1	3	1	9	4	0	S	G
	<i>Hydrangea hirta</i>	13	1	5	0	0	0	S	G
	<i>H. involucrata</i>	1	11	13	0	0	0	S	G
	<i>H. paniculata</i>	0	2	0	2	22	4	S	G
	<i>H. serrata</i> var. <i>serrata</i>	0	5	1	0	0	0	S	G
	<i>Philadelphus satsumi</i>	1	0	0	0	1	0	S	G
Juglandaceae	<i>Juglans mandshurica</i> var. <i>sachalinensis</i>	0	0	1	0	0	0	T	G
Lamiaceae	<i>Callicarpa japonica</i>	4	12	6	14	60	69	S	B
	<i>Clerodendrum trichotomum</i>	1	12	9	0	20	10	T	B
Lauraceae	<i>Lindera obtusiloba</i>	0	0	0	0	0	1	S	B
	<i>L. praecox</i>	0	0	4	0	0	94	S	B
Linnaeaceae	<i>Abelia spathulata</i> var. <i>spathulata</i>	6	5	1	0	0	1	S	W
Magnoliaceae	<i>Magnolia kobus</i>	0	0	1	0	0	0	T	G
	<i>M. obovata</i>	1	1	1	0	5	3	T	G
Moraceae	<i>Morus australis</i>	0	8	4	7	47	52	T	B
Oleaceae	<i>Fraxinus lanuginosa</i> f. <i>serrata</i>	15	0	1	3	18	7	T	W
	<i>F. sieboldiana</i>	0	1	0	0	3	0	T	W
	<i>Ligustrum tschonoskii</i>	3	0	5	4	1	0	S	B

Family (LAPG)	Species	Small saplings			Large saplings			GF	DT
		BL	FP	SP	BL	FP	SP		
Rosaceae	<i>Aria alnifolia</i>	1	1	0	6	9	0	T	B
	<i>A. japonica</i>	0	0	0	7	0	1	T	B
	<i>Cerasus jamasakura</i>	0	0	2	0	1	0	T	B
	<i>C. leveilleana</i>	4	2	1	2	8	7	T	B
	<i>Kerria japonica</i>	3	5	0	0	0	0	S	G
	<i>Malus tschonoskii</i>	0	0	0	3	4	0	T	B
	<i>Neillia incisa</i>	11	1	3	0	2	5	S	G
	<i>Padus buergeriana</i>	0	0	0	1	0	0	T	B
	<i>P. grayana</i>	8	12	1	9	63	24	T	B
	<i>Pourthiaea villosa</i> var. <i>villosa</i>	0	1	0	4	7	6	T	B
	<i>Rosa multiflora</i>	1	0	0	0	0	0	S	B
	<i>Rubus crataegifolius</i>	0	2	0	0	0	0	S	B
	<i>R. microphyllus</i>	0	3	0	0	0	0	S	B
	<i>R. palmatus</i> var. <i>coptophyllus</i>	13	78	34	0	4	0	S	B
Rutaceae	<i>Orixa japonica</i>	4	0	0	5	0	0	S	G
	<i>Phellodendron amurense</i>	0	1	1	0	0	0	T	B
	<i>Zanthoxylum piperitum</i>	0	0	0	0	2	30	S	B
Sabiaceae	<i>Meliosma myriantha</i>	1	2	0	8	29	9	T	B

Family (LAPG)	Species	Small saplings			Large saplings			GF	DT
		BL	FP	SP	BL	FP	SP		
Sapindaceae	<i>Acer amoenum</i>	24	2	0	31	11	2	T	W
	<i>A. cissifolium</i>	3	0	0	0	3	1	T	W
	<i>A. crataegifolium</i>	2	2	0	0	4	0	T	W
	<i>A. diabolicum</i>	0	0	0	2	0	0	T	W
	<i>A. distylum</i>	6	0	0	3	1	0	T	W
	<i>A. japonicum</i>	0	0	0	0	0	1	T	W
	<i>A. maximowiczianum</i>	0	1	0	5	5	0	T	W
	<i>A. micranthum</i>	9	0	0	5	0	0	T	W
	<i>A. pictum</i>	14	1	0	6	20	19	T	W
	<i>A. rufinerve</i>	12	3	1	2	2	1	T	W
	<i>A. sieboldianum</i>	14	0	0	4	8	0	T	W
	<i>A. tenuifolium</i>	5	0	0	10	3	1	T	W
	<i>Aesculus turbinata</i>	0	0	0	1	0	0	T	G
Styracaceae	<i>Pterostyrax hispida</i>	0	0	0	0	0	2	T	G
	<i>Styrax japonica</i>	4	2	2	9	28	7	T	B
	<i>S. obassia</i>	4	1	0	6	18	7	T	B
Symplocaceae	<i>Symplocos sawafutagi</i>	0	5	1	4	9	1	S	B
Ulmaceae	<i>Ulmus davidiana</i> var. <i>japonica</i>	0	0	0	1	1	0	T	W
	<i>Zelkova serrata</i>	0	0	1	0	8	13	T	W

第5章 草地由来人工林の木本稚樹の多様性と種子源からの距離

離

5-1 はじめに

現在、日本の針葉樹人工林面積は 1000 万ヘクタールを越えており、全森林面積の 40%に達している (林野庁 2011). 人工林は通常モノカルチャーであり、単純な種組成と林分構造は植物の種多様性を劣化させる (Bremer and Farley 2010, Bockerhoff et al. 2008, 第3章, 第4章). このような人工林の負の影響を緩和するために、広葉樹の導入のような多様性に配慮した施業システムがヨーロッパや日本を中心に発達しつつある (Brown et al. 2015, Yamagawa et al. 2010). ただし、広葉樹稚樹の種数と量が広葉樹導入の成否に影響することが知られており (Yamagawa and Ito 2006), 広葉樹稚樹の乏しいタイプの人工林では施業による多様性の修復は難しいと考えられる.

先行研究によると、種数は種子源となる天然林からの距離が増すとともに小さくなる傾向があり、これは種子散布距離の限界によるものと考えられる (Butaye et al. 2001, Gonzales and Nakashizuka 2010, Hirata et al. 2011, Kodani 2006, Yamagawa et al. 2007, 4章). 種子源からの距離が稚樹に与える影響は生活形 (Gonzales and Nakashizuka 2010) や種子散布型 (Gonzales and Nakashizuka 2010, Kodani 2006) などの種タイプによって異なっている. 人工林における間伐や風倒などの攪乱は埋土種子からの発芽を促して広葉樹の種数を増やし (Seiwa et al. 2009, 2012a, 2012b), 生産性の低い土壌やリター被覆の欠如などのサイトコンディションもやはり種数を増大させることが知られている (川西ら 2008, 吉川・國崎 2014).

4章では前歴が広葉樹林であるか、針葉樹人工林であるかの違いが人工林の下層植生の種多様性に影響を与えることを示したが、前歴が森林ではなく、草地である人工林も少なからず存在する. 日本には、第二次大戦以前には、500 万ヘクタールを超える広大な草地が存在していたが、戦後になるとこれらの草地は主に拡大造林によって劇的に面積を減らし、現在ではわずか 34 万ヘクタールにまで減少している (Ogura 2006). これは、400 万ヘクタールを超える草地由来の人工林が存在していることを意味する. このような草地由来人工林では植生の回復に時間が掛かり (Yamagawa et al. 2006), 天然林性の種が森林由来の人工

林に比べて少ない傾向がある (Ito et al. 2004). 人工林造成以前の森林からの広葉樹稚樹の継承が乏しいことも草地由来の人工林の特徴である (Hirata et al. 2011). 日本の草地は火入れや放牧の繰り返しによって維持されてきたため、高木種の稚樹や埋土種子は排除されている (Numata 1969). 実際、人工林を伐採した後の植生の回復は、広葉樹林由来人工林よりも草地由来人工林で遅いことが報告されている (Yamagawa et al. 2006). 以上より、草地由来の人工林には広葉樹稚樹が乏しいという特性があると考えられる.

しかし、種子散布源からの距離と人工林の多様性についての先行研究では、人工林が草地由来であるか広葉樹林由来であるか区別されていない (e. g., Gonzales and Nakashizuka 2010, Kodani 2006, Yamagawa et al. 2007).

Hirata et al. (2011) だけは広葉樹林の過去の土地利用を解析に含んでいるが、草地由来林のサンプルサイズが小さいため、草地由来林における距離の影響について明示してはいない. そのため、草地由来の人工林における広葉樹稚樹の種数・出現頻度、そして種組成と種子源からの距離との関係を明らかにすることは生物多様性に配慮した人工林施業を考える上で重要である. また、草地由来の人工林では萌芽稚樹や埋土種子などの森林の前歴に由来する更新材料が排除されているため、種子散布制限の影響が森林由来の人工林よりもクリアに観察されることが考えられる. これは、種子散布制限をより精密に推定するための調査フィールドとして草地由来人工林が適当であることを示している. ,

本研究では、草地由来人工林における広葉樹稚樹の種数や出現頻度に与える種子散布制限の影響についての、以下の4つの仮説を明らかにすることを目的とした. 1) 最寄りの天然林からの距離が遠くなるほど広葉樹稚樹の種数や出現頻度が減少する. 2) 天然林からの距離の影響の強さは、生活形や種子散布型、遷移型などの種特性によって異なる. 3) 攪乱 (風倒や間伐) や立地要因による種数の増加がみられない 4) 天然林からの距離によって広葉樹稚樹の種組成が変化する. これらの仮説を検討することによって多様性に配慮した人工林施業について有用な提案が可能であると推察する.

5-2 調査地と方法

5-2-1 調査地

調査は兵庫県中部の神河町で行った。この地域の平均気温は 12.9℃、平均年降水量は 2018.6 mm である（調査地の中央部の座標は北緯 35° 07'，東経 134° 49'）。気候帯としては暖温帯に属し、人為攪乱以前の植生は常緑広葉樹林である。しかし、この地域の森林へは強い人為的攪乱が長期にわたって繰り返されており、現在では常緑広葉樹はほとんど見られず、広葉樹林はコナラのような攪乱に強い落葉樹によって構成されている。1946 年に撮影された航空写真と聞き取り調査によれば、この地域では広く牧畜が行われており、終戦まではほとんどが牧草地であったと推測される。しかし、戦後の拡大造林によってこれらの牧草地の多くはスギやヒノキの人工林に転換された。現在、この地域の森林の 80% が針葉樹人工林である。天然林は尾根筋に僅かに残存するのみで、コナラ、クリ、エゴノキなどを主な構成種とする落葉広葉樹二次林である。スギ林に 19 個、落葉広葉樹二次林（以後は天然林と呼称する）に 7 個の調査スタンドを設置した（付表 5-1）。これらの人工林は私有林であり、神崎森林組合が管理している。スタンドは可能な限り極端な凹凸を避けて斜面中部に設置した。スタンドの林齢は林齢 41 年から 55 年、平均面積は 2.1ha であった。

5-2-2 現地調査

2006 年の夏に各スタンドに 10 m × 10 m のプロットを設置して広葉樹の稚樹を調査した。

プロットは林縁効果を避けるために林縁から 15m 以上離して設置し、プロットは 4 つの 5 m × 5 m のサブプロットに分割した。プロット内の上木 (DBH > 5 cm) については種を同定し、胸高直径および密度を測定した。人工林の上木には広葉樹は含まれなかった。そのため、人工林上木に含まれる広葉樹の BA の割合のような変数は使用できなかった。

本調査の対象にした人工林では、樹高 2m を越えるサイズの若木はほとんど存在しなかったため、木本稚樹 (樹高 < 2 m) のみを調査対象とした。また、当

年性実生は、量的なばらつきが空間的にも時間的にも大きいため、調査対象としなかった。

稚樹の出現頻度を明らかにするために各サブプロットに出現した稚樹の種名を記録し、稚樹の在不在を記録した。ギャップや母樹の直下でしばしば稚樹が集中しているが、稚樹の出現頻度として個体数を用いると、このように集中した稚樹のために解析に偏りが生じる恐れがある。また、このような集中した稚樹は局所的な環境条件の影響も受けやすい。以上より、目的変数として個体数を用いることは一部の環境変数の影響を過大評価することに繋がると考えた。

稚樹の個体数は、稚樹の存在するサブプロットの数と強い相関があることが知られている (第4章, Masaki et al. 2004)。そのため、本研究では、稚樹が存在するサブプロットの数を出現頻度とし、個体数の代わりの値として用いた。例を挙げれば、針葉樹プロット C02 ではアブラチャン(4:出現したサブプロット数。以下同様)、コバンノキ(2)、ウワミズザクラ(1)、ムラサキシキブ(1)、カナクギノキ(1) の5種の稚樹が観察されている、この例では、このプロットに出現した稚樹の合計出現頻度は9となる ($4+2+1+1+1$)。

合計出現頻度は一種の重み付け合計で、合計種数を各種の出現頻度で重み付けしたものと言える。そのため、合計種数が変わらなくても合計出現頻度が変化する場合もある。

携帯 GPS (Geko 101; Garmin; KS; USA) を用いてプロットの位置と標高を測定した。また、サブプロットごとのリター被覆率を目視によって測定し、林冠高および斜面の角度をレーザー測高器 (TRUPULSE 360°B; Laser Technology; CO; USA) を用いて測定した。最寄りの天然林からの距離は植生図上で測定した。また、各スタンドの5年以内の間伐や風倒などの状況を神崎森林組合での聞き取り調査によって把握した。いずれも本数にして30%~40%ほどの攪乱であった。

5-2-3 解析手法

種数や出現頻度と各種の変数との関係についてベイズ推定を行った。ベイズ推定を用いたのは、パラメーターの確率分布を扱うベイズ推定の方がp値や偏回帰係数を用いるGLMよりも定義が直感的であり、結果の解釈も容易であることによる。また、ベイズ推定では欠損値の扱いがGLMよりも容易であることも理由の一つである。

解析に含めたのは7つの変数で、ランドスケープ変数として、最寄りの天然林からの距離 (DIST; m)、プロットの標高 (ELEV; m)、斜度 (SLOPE; 度) の3

つを、林分構造変数として上木密度 (DENS; number ha⁻¹) を、環境変数としてリター被覆率 (LIT; %), 5 年以内の間伐などの攪乱の有無 (THIN), 林冠高 (HEI; m) の 3 つを用いた. 本研究では AIC (赤池情報基準) に基づいて機械的に変数を取捨選択するタイプのモデル選択は行わなかった. 最近の研究によれば, AIC は正しいモデルを選ぶために用いられるべきではないとされているためである (Kasuya 2015). 代わって, 全ての変数を含んだフルモデルを構築し, モデル上の各変数の推定値を元に仮説の検証を行った.

これらの変数の値の範囲と略称は表 5-1 に示した. 本研究では林冠高 HEI はスギ人工林の地力の指標として用いた. 人工林の地力の指標は天然林では意味を持たないため, 天然林については HEI は欠損値 (NA) として扱った. リター被覆率 LIT はサブプロットごとに測定しているが, モデルの複雑化を避けるために, 単純に平均値をプロットごとの値として使用した. 胸高直径 DBH は密度 DENS と相関が強く ($r = -0.78$), 天然林からの距離 DIST と弱い相関がある ($r = 0.26$) ため, モデルから除外した. また, 変数間の内部相関については VIF (Variance Inflation Factor : 分散拡大要因) を用いて検討した. VIF は 10 以下であれば多重共線性の問題は避けられるとされる (DeMaris, 2004) が, モデルに用いた変数群では, VIF の最大値は 1.6 と小さく (表 5-1), 多重共線性の問題は生じないと推定した.

各プロットの木本稚樹の種数は全プロットで観察された全種数からの二項抽出 (binomial extraction) であるとみなした (付表 5-2). 抽出確率のロジットを前述の 7 つの変数による線形関数と仮定して解析を行った. 全てのパラメーターの事前分布には, 無情報事前分布である一様分布 (-10 から +10) を用い, カテゴリー変数である THIN 以外の変数については標準化を行ったのちにベイズ推定を行った. 各パラメーターの事後分布は Markov chain Monte Carlo (MCMC) サンプルング法によって推定した. 10000 ステップのバーンインに続いて, 50000 ステップのサンプルングを行った. 3 本の MCMC チェーンを走らせ, 50 ステップごとに抽出を行った. 全てのパラメーターについて Gelman–Rubin convergence diagnostic の結果である R-hat は 1.08 より小さかった. これは一般的に用いられる位置閾値である 1.1 を下回っており, 収束には問題はないと考えられる (Kery and Schaub 2012).

各プロットの木本稚樹の出現頻度については, 平均値 λ のポワソン分布と見なした. 平均値 λ のログ値を前述の 7 つの変数による線形関数と仮定して, 種数の場合と同様の解析を行った.

全木本種についての上述の解析に加えて, 各種を図鑑の記述 (北村ら 1957; 北村・村田 1961; 北村ら 1964; 北村・岡本 1959) を元に, 生活形 (高木, 低木),

種子散布型 (風散布, 鳥散布, 重力・齧歯類散布), 遷移タイプ (パイオニア種, 非パイオニア種) にグループ化し, 各グループの種について種数と出現頻度と各変数との関係についてのベイズ推定を上述の方法で行った.

また, スタンド間の種組成の違いを検討するために, NMDS (Non-metric Multidimensional Scaling) による序列化を行った. 類似度としてはソレンセン距離 (McCune et al. 2002) を用いた. また, 序列化した種組成と有意な相関のある変数および種をバイプロットとして序列プロットに重ねて表示した. 有意性の判定は permutation test (1000 回) によって行った.

解析は統計ソフト R の ver. 2. 12. 1 (R Development Core Team 2016) を用い, vegan および rjags パッケージを使用して行った. MCMC サンプリングは Just Another Gibbs Sampler (JAGS) (Plummer 2003) を用いて行った.

5-3 結果

5-3-1 調査地の種組成の概要

スギ人工林の上木はほぼ完全にスギのみで占められており, 優占度は BA (平均 $69 \text{ m}^2 \text{ ha}^{-1}$) で 99.9% に達した. 一方, 天然林では, 上木はコナラ (BA = $21.4 \text{ m}^2 \text{ ha}^{-1}$), クリ (BA = $5.7 \text{ m}^2 \text{ ha}^{-1}$), エゴノキ (BA = $3.4 \text{ m}^2 \text{ ha}^{-1}$) などが優占していてこれらの種を合わせた優占度は BA で 76% ($39.9 \text{ m}^2 \text{ ha}^{-1}$) だった. 全てのスタンドを合計すると, 80 種の木本稚樹が観察された (付表 5-2). 木本稚樹の優占種は, アブラチャン, コガクウツギ, コバンノキ, クロモジ, およびカナクギノキだった.

5-3-2 稚樹の種数および出現頻度への距離の影響

DIST はパイオニア種以外のあらゆるタイプの木本稚樹の種数に対して有意な (95%CI がゼロを含まない. 以下同様) 負の影響を与えていた (表 5-2a). 出現頻度に対しても, DIST は全てのタイプの木本稚樹に対して有意な負の影響を与えていた (表 5-2b).

種数においては, 生育型, 遷移型, 種子散布型のいずれにおいても DIST の影響の強さに有意な差は見られなかった (図 5-1, 表 5-2a). 出現頻度においては,

DIST の影響は低木種よりも高木種で強く、パイオニア種よりも非パイオニア種で強く、鳥散布種よりも風散布種で強かった (図 5-2, 表 5-2b).

5-3-3 距離以外の要因の稚樹の種数および出現頻度への影響

その他の変数の種数や出現頻度に対する効果を表 5-2 に示した. ランドスケープ変数では, ELEV が多くのグループの種数と出現頻度に対して正の効果があった (表 5-2). SLO は種数に対しては有意な効果を持たなかった (表 5-2a) が, 出現頻度では多くのグループの種に対して正の効果を与えていた (表 5-2b).

林分構造変数の DENS は種数と出現頻度のいずれにも有意な効果を持たなかった (表 5-2). 環境変数については, LIT は種数に対しては有意な効果を与えていなかった (表 5-2a) が, 出現頻度に対しては, 重力・齧歯類散布種には正の, 風散布種には負の有意な効果を与えていた. HEI は種数に対して有意な影響を持たなかった (表 5-2a). しかし, 出現頻度に対しては正と負の両方の効果を多くのグループの種に対して与えていた (表 5-2b).

THIN は種数でも出現頻度でも, 多くのグループの種に対して負の影響を与えていた (表 5-2).

5-3-4 種組成への距離の影響

NMDS による序列結果の二次元への投影図を図 5-3 に示した. ストレス値は 0.19 であった. 決定係数は 1 軸が 0.64, 2 軸が 0.27, 全体で 0.91 であった. 1 軸のマイナス側に天然林プロットが, プラス側にスギ人工林プロットが配置されていた. バイプロットとしては, DIST のみが有意な変数として表示されており, 1 軸に沿って距離が大きくなることを示していた. 2 軸とともに変化する変数は見られなかった. アブラチャンの出現頻度が 2 軸に沿って増加し, コガクウツギ, カナクギノキ, ミヤマシキミ, コバノガマズミの出現頻度は 1 軸に沿って減少していた. また, コバンノキの出現頻度は 1 軸に沿って増加し, 2 軸に沿って減少していた.

5-4 考察

本研究は、草地由来人工林において、最寄りの天然林からの距離が木本稚樹の種数および出現頻度に対して重要な役割を果たしていることを示した。さらに、攪乱が木本稚樹の出現頻度に負の影響を与えることを示した。

5-4-1 天然林からの距離と広葉樹稚樹の種多様性

第一の仮説「最寄りの天然林からの距離が遠くなるほど広葉樹稚樹の種数や出現頻度が減少する」は本研究の結果から支持された (表 5-2, 図 5-1, 5-2)。この結果は森林由来の針葉樹人工林における結果と同様 (Gonzales and Nakashizuka 2010, Hirata et al. 2011, Kodani 2006, Yamagawa et al. 2007) であり、細部の結果についても先行研究と同様の傾向が見られた。距離の影響は低木種よりも高木種で強く (Gonzales and Nakashizuka 2010 ; Kodani 2006), 非パイオニア種でパイオニア種よりも強く (Yamagawa et al. 2007), 風散布種で鳥散布種よりも強かった (Yamagawa et al. 2007 ; Gonzales and Nakashizuka 2010)。これらの結果は広葉樹林からの距離が及ぼす影響は、草地由来の人工林でも森林由来の人工林と同様であることを示していると推察される。

5-4-2 距離の影響を受けやすい種

第二の仮説「天然林からの距離の影響の強さは、生活形や種子散布型、遷移型などの種特性によって異なる」は部分的に支持された。たとえば、距離による出現頻度の減少は、風散布種よりも鳥散布種で顕著だった (表 5-2)。鳥散布種は人工林内部に風散布種よりも高頻度で散布されることが知られており (Gonzales and Nakashizuka 2010, Kodani 2006), 本研究の結果もこれを支持していた。

重力・齧歯類散布種は、その低い散布能力のために距離の影響を受けやすいと予測していた。実際、先行研究では重力・齧歯類散布種は鳥散布種よりも距離の影響を受けやすいという報告がなされている (Yamagawa et al. 2007 ; Gonzales and Nakashizuka 2010)。しかし、本研究では、重力・齧歯類散布種出現頻度に対する距離の影響の強さは風散布種、鳥散布種との間に有意な差はなく、重力・齧歯類散布種の種数に対してはそもそも距離の影響が有意ではなかった。

このような結果になった原因については本研究では明らかに出来なかった。遷移段階については、距離の影響は非パイオニア種の出現頻度がパイオニア種よりも有意に強かったが、そのメカニズムについては明らかに出来なかった。

5-4-3 攪乱が種数に与える影響

第三の仮説「攪乱（風倒や間伐）や立地要因による種数の増加がみられない」は本研究の結果によって部分的に支持された。本研究では、攪乱（THIN）は多くのグループの種の種数および出現頻度に対して負の影響を与えていた（表 5-2）が、先行研究では、森林由来の人工林では、稚樹の種数は攪乱によって増加することが報告されている（Seiwa et al. 2012a, 2012b）。本研究の調査地は、草地由来人工林であるため、過去の草地としての土地利用によって埋土種子集団が枯渇しており、それがこのような結果をもたらしたと考えられる。また、本研究の対象とした人工林の林齢も影響している可能性がある。50年という林齢は、周辺の森林からの種子の供給によって埋土種子集団が回復するには短すぎる（Ito et al. 2003）ため、これらの森林では依然として埋土種子が不足していたと考えられる。

ランドスケープ変数の標高（ELEV）と傾斜（SLOPE）は多くのタイプの木本稚樹の出現頻度に正の影響を与えていた（Table 2）。考えられる理由としては、リターによる発芽の阻害がある。リター深は一般に植物の発芽を阻害し、稚樹のアバンダンスを減少させることが知られており（Sydes and Grime 1981），また、急斜面では浅くなる傾向があるため、本研究で SLOPE が出現頻度に正の影響を与えていたという結果を説明しうる。しかし、本研究で測定したのはリターの被度のみであり、リター深については測定を行っていないため、この点についてはより詳細な研究が必要であると推察した。また ELEV については本研究では影響が出たメカニズムは明らかにできなかった。

5-4-4 天然林からの距離と稚樹の種組成の関係

最後の仮説「天然林からの距離によって広葉樹稚樹の種組成が変化する」は支持された。NMDS による序列化の結果によると、木本稚樹の種組成は天然林からスギ人工林に向けて連続的に変化していた（図 5-3）。さらに、バイプロットによれば、天然林からの距離の増大が天然林からスギ林への種組成の変化と有

意な相関があった。前述の通り、木本稚樹の出現頻度は天然林からの距離が増えるほど減少するが、その程度は種のタイプによって異なっていた (表 5-2, 図 5-2)。そのため、天然林からの距離とともに種組成が変化したものと考えられる。種組成の変化そのものが種子源からの距離の影響を受けるという先行研究は少なくとも日本の人工林については見あたらず、新たな知見と考えられる。これは、本研究の調査地が草地由来人工林であるため、前世代の森林から引き継いだ埋土種子集団や萌芽稚樹を欠くことが一因と考えられる。埋土種子由来の稚樹や萌芽稚樹は散布距離の影響を受けないため、種子散布制限の影響を測定する上ではノイズとして働くが、これを欠くことで森林由来の人工林で行われた先行研究よりも明瞭に種組成の変化を捉えることができたと考えられる。

5-4-5 結論

草地由来人工林においても、森林由来の人工林と同様に、種子源となる広葉樹林からの距離が種数および出現頻度に対する重要な要因であることが明らかになった。さらに、広葉樹林からの距離によって種組成にも変化が見られることが明らかになったことから、多様性に配慮した施業においては近接する広葉樹林の種組成も考慮する必要があると考えられる。しかし、間伐や風倒などの攪乱による種数の増加は見られず、草地由来人工林では、林分レベルの単純な施業による種多様性の増加は難しいと考えられる。以上より、草地由来人工林内に生息する植物の種多様性を増大させるためには、残存した広葉樹林の適切な配置や、単一樹種で構成されている針葉樹人工林を植林によって広葉樹林に転換するなどの手段によってランドスケープレベルのモザイク構造の多様化を図る必要があると考えられる。

5-5 サマリー

1. 草地由来の人工林では広葉樹の稚樹が少ないため、生物多様性を保全するには、特に注意が必要である。
2. 本研究では、草地由来のスギ人工林内の木本稚樹について、最寄りの天然林からの距離を中心にした以下の4つの仮説を検討した。1) 稚樹の種数および出現頻度は天然林からの距離が遠くなるとともに減少する。2) 距離の影響の程度は種の生活形や種子散布型によって異なる。3) 木本稚樹の種数は攪乱その他の変数の影響を受けない。4) 木本稚樹の種組成も距離と

ともに変化する。

3. 調査の結果、種数および出現頻度はほぼ距離とともに減少しており、仮説 1 は支持された。
4. 距離の影響の程度は鳥散布種よりも風散布種で強く、仮説 2 は指示された。
5. さらに、風倒や間伐などの攪乱による種数の増加はみられず、仮説 3 も支持された。種組成に最も強く影響した変数は距離であり、仮説 4 も支持された。
6. これらの結果は草地由来の人工林では、森林由来の人工林に比べてスタンドレベルの施業によって生物多様性の増加を図ることは難しいことを示しており、ランドスケープレベルの管理が必要と推察される。

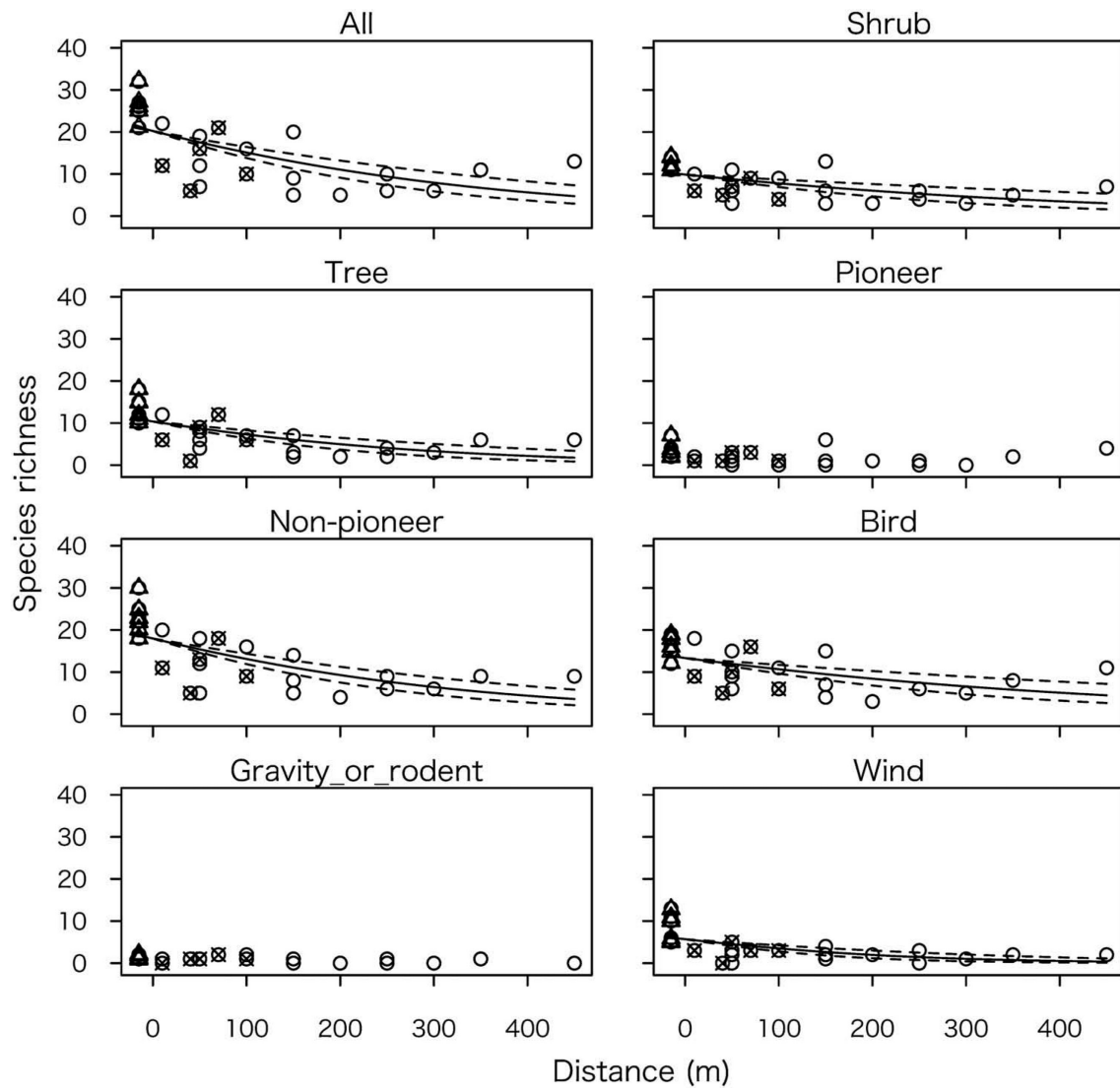


図 5-1 天然林からの距離と種数の関係. △: 天然林, ○: スギ人工林, ×: 攪乱された林分. 距離と種数の関係が有意なグラフでは, 推定曲線のメディアンを実線で, 95%信用区間の上下端を点線で示した.

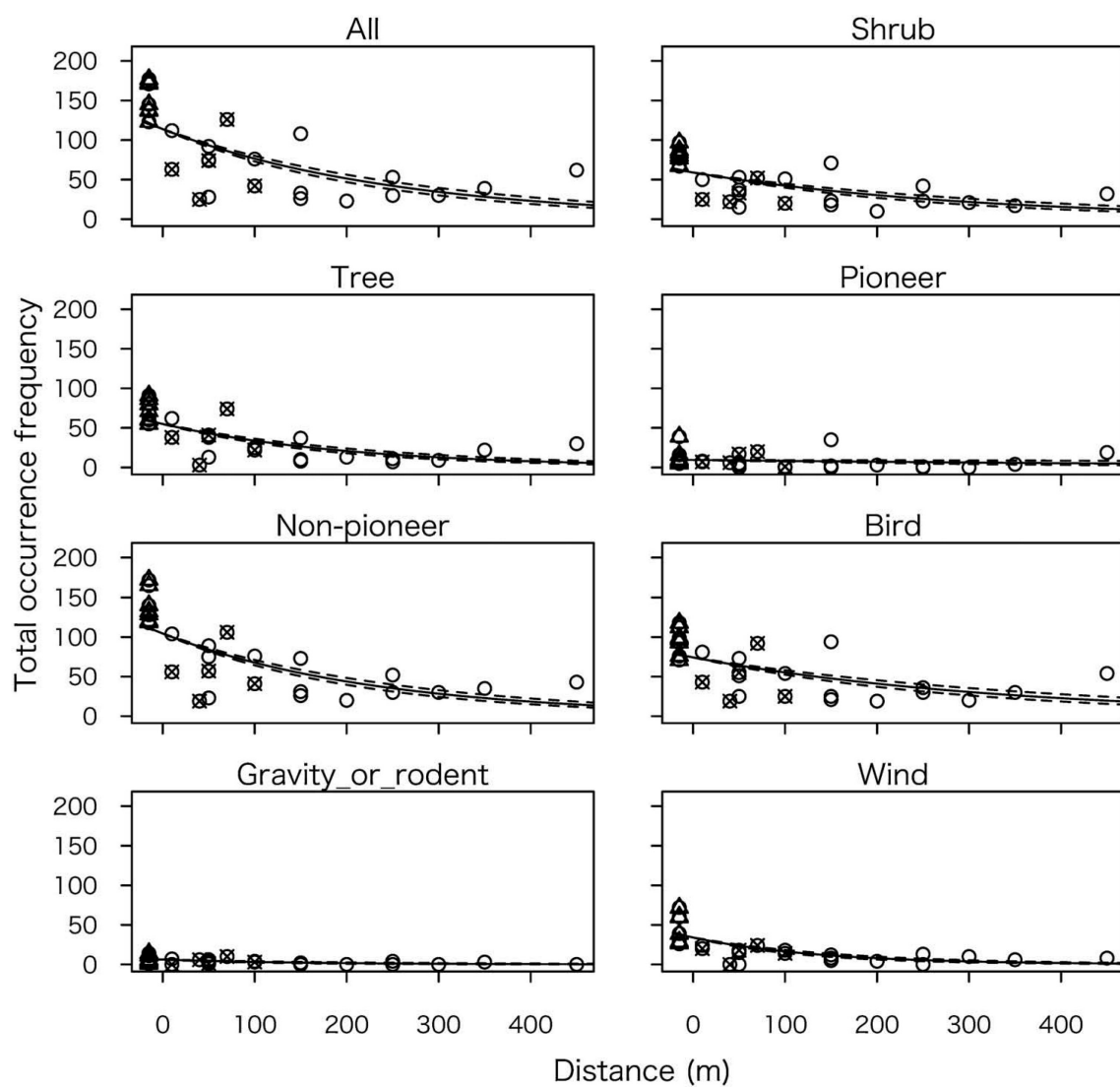


図 5-2 天然林からの距離と出現頻度の関係. Δ : 天然林, \circ : スギ人工林, \times : 攪乱された林分. 距離と種数の関係が有意なグラフでは, 推定曲線のメディアンを実線で, 95%信用区間の上下端を点線で示した.

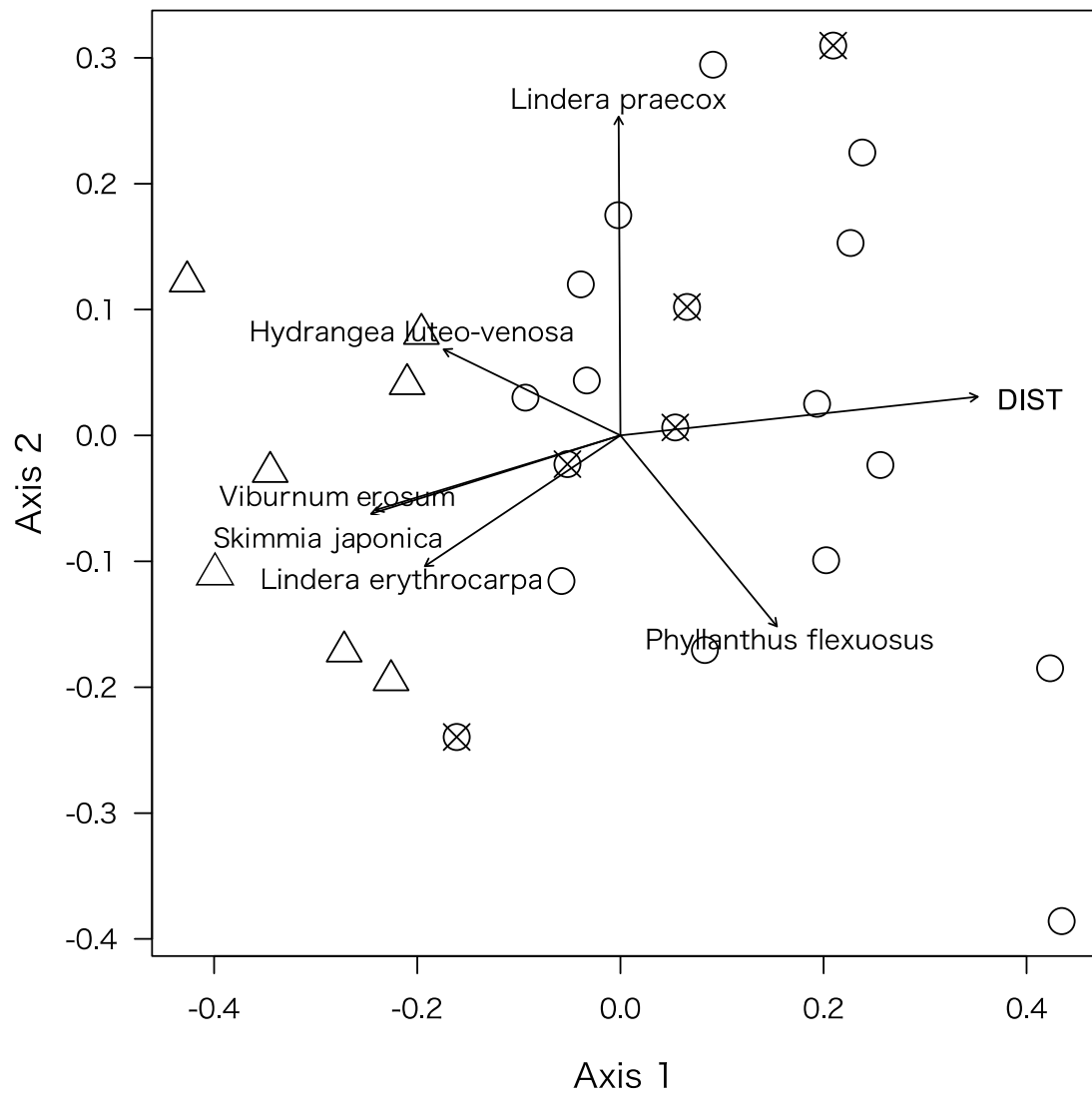


図 5-3 木本稚樹の種組成の NMDS による序列結果. △ : 天然林, ○ : スギ人工林, × : 攪乱された林分.

表 5-1 解析に用いた変数

		Abbrev.	^N in	Median	Max	VIF
Landscape variables	Elevation (m)	ELEV	526	633	716	1.5
	Angle of slope (degrees)	SLOPE	10	34	44	1.5
	Distance from the nearest Konara oak forest (m)	DIST	0	50	450	1.4
Structural variables	Density of trees (ha ⁻¹)	DENS	400	1050	3700	1.4
Environmental variables	Litter cover (%)	LIT	30	87	97	1.4
	Canopy height (m)	HEI	12	15	24	1.4
	Thinning or disturbance within 5 years (categorical)	THIN	-	-	-	1.6

表 5-2 木本稚樹の種数および出現頻度と変数の関係のベイズ推定による推定値. 示

した数値は推定値の 95%信用区間の上下端およびメディアンを示す. 太字は有意な正の影響を, イタリックは有意な負の影響を示す.

(a) Species richness

		Landscape variables			Structural variables	Environmental variables		
		ELEV	SLO	DIST	DENS	LIT	HEI	THIN
All		0.29	0.14	<i>-0.37</i>	0.16	0.12	0.23	<i>-0.32</i>
		0.16	0.02	<i>-0.54</i>	0.03	-0.02	0.09	<i>-0.64</i>
		0.04	-0.11	<i>-0.72</i>	-0.09	-0.17	-0.04	<i>-0.97</i>
GF S		0.35	0.21	<i>-0.24</i>	0.21	0.22	0.32	<i>-0.32</i>
		0.17	0.03	<i>-0.46</i>	0.03	0.01	0.13	<i>-0.76</i>
		-0.01	-0.14	<i>-0.70</i>	-0.14	-0.19	-0.06	<i>-1.25</i>
T		0.34	0.19	<i>-0.38</i>	0.22	0.14	0.26	<i>-0.07</i>
		0.17	0.01	<i>-0.63</i>	0.04	-0.07	0.06	<i>-0.53</i>
		0.00	-0.16	<i>-0.89</i>	-0.13	-0.26	-0.14	<i>-1.01</i>
ST P		0.98	0.51	0.20	0.38	0.56	0.55	0.13
		0.57	0.17	-0.23	0.05	0.12	0.19	-0.73
		0.20	-0.16	-0.69	-0.30	-0.27	-0.15	-1.65
N		0.25	0.14	<i>-0.42</i>	0.16	0.11	0.23	<i>-0.29</i>
		0.12	0.00	<i>-0.60</i>	0.03	-0.05	0.08	<i>-0.65</i>
		-0.02	-0.13	<i>-0.80</i>	-0.10	-0.21	-0.07	<i>-1.02</i>
DT B		0.33	0.17	<i>-0.22</i>	0.18	0.19	0.27	<i>-0.23</i>
		0.18	0.03	<i>-0.42</i>	0.03	0.02	0.10	<i>-0.61</i>
		0.03	-0.11	<i>-0.63</i>	-0.11	-0.16	-0.06	<i>-1.03</i>
G		0.64	0.34	0.17	0.65	0.81	0.38	1.47
		0.13	-0.17	-0.55	0.11	0.05	-0.23	0.12
		-0.36	-0.70	-1.43	-0.42	-0.57	-0.93	-1.29
W		0.38	0.28	<i>-0.61</i>	0.25	0.11	0.45	<i>-0.26</i>
		0.14	0.03	<i>-0.98</i>	0.01	-0.18	0.16	<i>-0.91</i>
		-0.09	-0.21	<i>-1.41</i>	-0.23	-0.48	-0.14	<i>-1.62</i>

(b) Abundance

		Landscape variables			Structural variables	Environmental variables		
		ELEV	SLO	DIST	DENS	LIT	HEI	THIN
All		0.21	0.14	-0.49	0.06	0.06	0.13	-0.42
		0.16	0.09	-0.56	0.00	0.00	0.07	-0.56
		0.11	0.04	-0.63	-0.06	-0.05	0.02	-0.69
GF S		0.21	0.12	-0.37^A	0.03	0.10	0.14	-0.56
		0.15	0.05	-0.46	-0.05	0.02	0.07	-0.75
		0.09	-0.02	-0.55	-0.12	-0.05	0.00	-0.93
T		0.24	0.23	-0.59^a	0.14	0.07	0.16	-0.18
		0.17	0.14	-0.70	0.06	-0.02	0.08	-0.36
		0.10	0.07	-0.81	-0.03	-0.11	0.01	-0.54
ST P		0.91^A	0.63	-0.05	0.31	0.42	0.45^A	0.03
		0.74	0.43	-0.27	0.12	0.19	0.30	-0.32
		0.57	0.24	-0.49	-0.08	-0.02	0.15	-0.68
N		0.16^a	0.12	-0.52	0.05	0.05	0.10 ^a	-0.44
		0.11	0.06	-0.59	-0.01	-0.01	0.04	-0.58
		0.06	0.01	-0.67	-0.07	-0.07	-0.01	-0.72
DT B		0.25	0.16	-0.35^A	0.06	0.11	0.15^A	-0.41
		0.19	0.09	-0.43	-0.01	0.04	0.09	-0.56
		0.14	0.03	-0.51	-0.07	-0.03	0.03	-0.72
G		0.39	0.29	-0.29	0.25	0.80^A	-0.03^{ab}	0.65
		0.19	0.04	-0.63	-0.03	0.38	-0.31	0.09
		0.00	-0.20	-1.01	-0.33	0.03	-0.60	-0.49
W		0.15	0.19	-0.87^a	0.13	-0.02^a	0.21 ^{aB}	-0.37
		0.07	0.09	-1.04	0.02	-0.15	0.10	-0.64
		-0.02	-0.01	-1.22	-0.10	-0.27	-0.02	-0.92

Note: Superscript “A” means the estimate is significantly larger than the estimate with “a”.

付表 5-1 調査地の概況

Stand	Type	Age	Elevation (m)	Terrain	Slope (degree)	Canopy Height (m)	DBH (cm)	Density (N/ha)	BA (m ²)	Litter Coverage (%)	Distance from nearest Konara forest edge	Disturbed within five years?	Area (ha)
O1	Oak	51	640	midslope	38	12	31.3	900	69.2	83.5	-15	N	1.3
O2	Oak	51	609	ridge	36	15	41.0	600	79.3	95.0	-15	N	1.6
O3	Oak	55	632	midslope	34	16	30.2	1100	78.6	81.5	-15	N	1.3
O4	Oak	51	716	ridge	10	14	33.2	700	60.7	96.5	-15	N	1.3
O5	Oak	55	713	ridge	34	14	16.1	1600	32.4	79.5	-15	N	3.2
O6	Oak	55	592	midslope	36	14	25.1	1200	59.6	86.8	-15	N	2.6
O7	Oak	55	633	midslope	28	15	16.3	2200	45.8	83.8	-15	N	3.2
C1	Cedar	45	608	midslope	38	15	48.3	400	73.2	83.0	10	N	1.0
C2	Cedar	45	526	midslope	27	14	11.8	3100	33.9	97.0	50	N	4.1
C3	Cedar	42	635	midslope	28	23	34.1	800	73.1	92.8	50	N	1.2
C4	Cedar	42	611	midslope	40	18	25.1	1000	49.3	87.8	50	N	1.2
C5	Cedar	45	599	midslope	30	12	31.9	800	63.8	92.8	100	N	1.4
C6	Cedar	41	655	midslope	40	24	25.0	800	39.3	93.0	150	N	1.6
C7	Cedar	42	625	midslope	38	15	34.6	900	84.6	95.8	150	N	0.6
C8	Cedar	45	635	midslope	42	14	37.8	700	78.5	92.3	150	N	2.2
C9	Cedar	41	654	midslope	33	14	23.5	1200	52.3	96.3	200	N	2.6
C10	Cedar	41	616	midslope	44	12	31.0	700	52.9	54.0	250	N	1.8
C11	Cedar	45	633	midslope	36	14	31.2	1100	83.9	94.8	250	N	4.2
C12	Cedar	41	632	midslope	33	20	13.0	1500	19.9	91.8	300	N	4.1
C13	Cedar	41	654	midslope	30	18	21.9	600	22.7	30.0	350	N	4.1
C14	Cedar	41	652	midslope	34	21	26.3	1300	70.9	85.0	450	N	1.8
C15	Cedar	45	590	midslope	36	20	14.9	1700	29.5	86.3	10	Y	1.7
C16	Cedar	45	655	midslope	33	18	27.2	1100	64.1	92.5	40	Y	0.6
C17	Cedar	45	692	midslope	28	22	26.0	1300	69.0	45.0	50	Y	0.8
C18	Cedar	45	628	midslope	42	15	34.8	500	47.5	86.3	70	Y	3.0
C19	Cedar	45	703	midslope	25	21	11.6	3700	38.9	47.5	100	Y	3.1

付表 5-2 出現種リスト. 出現頻度はそれぞれの種が出現したサブプロット数. 種は APGIII に基づいた科名のアルファベット順に整理した. GF: Growth Form, SD: Seed Dispersal, SS: Succetionl Status.

LAPG_Family	Species name	Occurrence frequency (number of subplots)		Species traits		
		Oak forest	Cedar plantation	GF	SD	SS
Adoxaceae	<i>Sambucus racemosa</i> subsp. <i>sieboldiana</i>	0	3	S	B	P
	<i>Viburnum dilatatum</i>	39	7	S	B	N
	<i>V. erosum</i>	86	5	S	B	N
	<i>V. phlebotrichum</i>	50	3	S	B	N
	<i>V. plicatum</i> var. <i>tomentosum</i>	0	3	S	B	N
Anacardiaceae	<i>Toxicodendron</i> <i>trichocarpum</i>	4	0	T	B	P
Aquifoliaceae	<i>Ilex crenata</i> var. <i>crenata</i>	4	0	S	B	N
	<i>I. macropoda</i>	39	8	T	B	N
	<i>I. pedunculosa</i>	14	1	T	B	N
Araliaceae	<i>Aralia elata</i>	25	9	S	B	P
	<i>Chengiopanax</i> <i>sciadophylloides</i>	36	4	T	B	N
Asteraceae	<i>Pertya glabrescens</i>	11	1	S	W	N
	<i>P. scandens</i>	36	0	S	W	N
Betulaceae	<i>Carpinus japonica</i>	14	0	T	W	N
	<i>C. laxiflora</i>	4	1	T	W	N
	<i>C. tschonoskii</i>	7	3	T	W	N
Celastraceae	<i>Euonymus oxyphyllus</i>	7	5	T	B	N
	<i>Cephalotaxus</i>					
Cephalotaxaceae	<i>harringtonia</i> var. <i>harringtonia</i>	4	0	T	B	N
Clethraceae	<i>Clethra barbinervis</i>	46	3	T	W	N
Comaceae	<i>Alangium platanifolium</i> var. <i>trilobatum</i>	0	9	S	B	N
	<i>Cornus kousa</i> subsp. <i>kousa</i>	7	0	T	B	N
Cupressaceae	<i>Cryptomeria japonica</i>	4	4	T	W	N

LAPG_Family	Species name	Occurrence frequency (number of subplots)		Species traits		
		Oak forest	Cedar plantation	GF	SD	SS
Elaeagnaceae	<i>Elaeagnus pungens</i>	4	4	S	B	N
Ericaceae	<i>Pieris japonica</i> subsp. <i>japonica</i>	43	0	S	W	N
	<i>Rhododendron</i> <i>kaempferi</i> var. <i>kaempferi</i>	39	1	S	W	N
	<i>Vaccinium oldhamii</i>	4	0	S	B	N
Euphorbiaceae	<i>Mallotus japonicus</i>	7	3	T	B	P
	<i>Neoshirakia japonica</i>	25	3	T	G	N
Fabaceae	<i>Albizia julibrissin</i>	0	1	T	W	P
	<i>Cladrastis shikokiana</i>	0	1	T	G	N
Fagaceae	<i>Castanea crenata</i>	36	16	T	G	N
	<i>Quercus serrata</i>	36	0	T	G	N
Helwingiaceae	<i>Helwingia japonica</i>	0	1	S	B	N
Hydrangeaceae	<i>Deutzia crenata</i>	7	1	S	W	P
	<i>Hydrangea luteovenosa</i>	82	58	S	W	N
	<i>H. paniculata</i>	18	3	S	W	P
Lamiaceae	<i>Callicarpa japonica</i>	43	34	S	B	N
	<i>C. mollis</i>	18	11	S	B	N
	<i>Clerodendrum</i> <i>trichotomum</i>	4	3	T	B	P
Lauraceae	<i>Lindera erythrocarpa</i>	75	39	T	B	N
	<i>L. glauca</i>	14	7	S	B	N
	<i>L. obtusiloba</i>	4	1	S	B	N
	<i>L. praecox</i>	50	63	S	B	N
	<i>L. umbellata</i>	64	46	S	B	N
	<i>L. umbellata</i> var. <i>membranacea</i>	0	3	S	B	N
	<i>Machilus japonica</i>	0	3	T	B	N
	<i>Neolitsea sericea</i>	0	1	T	B	N
Linnaeaceae	<i>Abelia spathulata</i> var. <i>spathulata</i>	29	4	S	W	N
Moraceae	<i>Morus australis</i>	0	3	T	B	P
Oleaceae	<i>Fraxinus sieboldiana</i>	25	0	T	W	N
	<i>Ligustrum obtusifolium</i>	0	1	S	B	P

LAPG_Family	Species name	Occurrence frequency (number of subplots)		Species traits		
		Oak forest	Cedar plantation	GF	SD	SS
Phyllanthaceae	<i>Phyllanthus flexuosus</i>	14	49	T	B	N
Rosaceae	<i>Aria japonica</i>	4	0	T	B	N
	<i>Padus grayana</i>	32	16	T	B	N
	<i>Pourthiaea villosa</i> var. <i>villosa</i>	25	1	T	B	N
	<i>Rosa luciae</i>	4	0	S	B	P
	<i>Rubus crataegifolius</i>	0	3	S	B	P
	<i>R. microphyllus</i>	0	4	S	B	P
	<i>R. phoenicolasius</i>	0	1	S	B	P
	<i>Skimmia japonica</i> var. <i>japonica</i>	75	7	S	B	N
Rutaceae	<i>Zanthoxylum ailanthoides</i>	21	12	T	B	P
	<i>Z. piperitum</i>	0	9	S	B	N
Sabiaceae	<i>Meliosma myriantha</i>	11	0	T	B	N
	<i>M. tenuis</i>	0	1	T	B	N
Sapindaceae	<i>Acer amoenum</i> var. <i>matsumurae</i>	14	0	T	W	N
	<i>A. carpinifolium</i>	0	5	T	W	N
	<i>A. crataegifolium</i>	14	0	T	W	P
	<i>A. pictum</i> subsp. <i>dissectum</i> f. <i>dissectum</i>	11	3	T	W	N
	<i>A. rufinerve</i>	54	22	T	W	N
	<i>A. tenuifolium</i>	14	0	T	W	N
Simaroubaceae	<i>Picrasma quassioides</i>	0	3	T	B	N
Stachyuraceae	<i>Stachyurus praecox</i>	4	7	S	B	P
Staphyleaceae	<i>Staphylea bumalda</i>	0	1	S	G	N
Styracaceae	<i>Pterostyrax corymbosa</i>	14	3	T	B	N
	<i>Styrax japonica</i>	61	30	T	B	N
Symplocaceae	<i>Symplocos coreana</i>	11	0	S	B	N
	<i>S. sawafutagi</i>	29	0	S	B	P
Tenstroemiaceae	<i>Eurya japonica</i> var. <i>japonica</i>	7	1	T	B	N
Thymelaeaceae	<i>Edgeworthia chrysantha</i>	0	9	S	G	P
Ulmaceae	<i>Zelkova serrata</i>	4	3	T	W	N

第6章 高齢人工林における間伐が林床植生の多様性に及ぼす

影響

6-1 はじめに

現在、森林の多面的機能の発揮や、生物多様性の保全になどの社会的要請に基づき、人工林の長伐期化は森林管理のオプションの一つとして認知されている（林野庁 2017）。

伐期を延長することで、立木のサイズが増して林分構造と林内環境が複雑化し、ハビタットの複雑化によって定着する広葉樹の種数も増えて天然林に近い種組成と構造を持つ林分となると考えられる。林分構造と林内環境の複雑化に関して、日本のスギ人工林の例では 20 年生から 40 年生、88 年生と林齢が増すにつれて葉群配置が複雑になり、林床の直達光が増加していたとする報告が見られる（Mizunaga and Fujii 2013）。林床植生の種数に関しては、例えばニュージーランドでは、外来樹種であるラジアータマツ人工林でも 6 年生から 67 年生まで林齢が増すにつれて在来の天然林性の低木種が増加しており（Ogden et al. 1997）、30 年生以降の林分は自生種のハビタットとなり得ると報告されている。日本の例では、北海道のトドマツ人工林の 65 年生林分の下層植生では天然林性の草本植物の種数が天然林よりも多くなっていたと報告されている（八坂 1998）。九州のスギ人工林においては 40 年生の林分では下層の木本種数は天然林より少ないが、60 年以上を経た林分では天然林と同等の種数となっていた（Ito et al 2003）。中部地方のカラマツ人工林でも 15 年生林分や 40 年生林分よりも 60 年生林分で木本種や動物散布種が増えていた（Nagaike et al. 2003）。

関東地方のヒノキ人工林においても、壮齡林以降、無間伐でも自己間引きが生じて林床の光環境が改善し、下層植生の種数が増えることが知られている（清野 1990）。これらの例から推測すると、人工林に 60 年以上の長い伐期を設定する長伐期化によって、特段の施業を行わなくても、自己間引きによる上木密度の減少と外部からの種子散布によって自然に種多様性が増加する可能性がある。

しかし、このようにして下層植生の種多様性が増加した壮齡林がさらに林齢を重ねて 100 年生あるいはそれ以上の林齢に達した時、下層植生の多様性がどのように変化するのかについては未だ十分なデータがない。

間伐は下層の木本種の成長を促して林分構造を複雑化することが知られており (Davis and Puettmann 2009), 一般に間伐強度が高いほどその効果は高く、長く持続する。現在では間伐の効果が持続する過程をモデルによって予測する試みもなされている (Mizunaga 2000)。ただし、単木単位の間伐では林冠の閉鎖は速く、間伐の長期的な効果は小さいことが若齡林や壮齡林における先行研究で報告されている。例えば、23 年生スギ人工林で本数間伐率 70%の強度間伐を行った例でも、林床における開空率は低木層の発達に伴って数年で低下し、一度の強度間伐だけでは、発芽はしたものの定着まで至る天然林性の木本種稚樹の個体数はわずかであった (野宮ら 2010)。また、75 年生ヒノキ林において本数間伐率 50%もの強度間伐を行っても、14 年経過した林分では、低木層の木本種数は増加していたが、個体密度は林冠の閉鎖のためにすでに減少しはじめていた (城田ら 2012)。

しかし、高齡林においても、壮齡林同様に間伐の効果が長期的な効果を持たないと言い切れるデータは報告されておらず、今後増加するであろう長伐期林の適切な取り扱い、新たな間伐の方法などを論じる上で、検討する必要がある問題と考える。

そこで本研究では、長伐期人工林における種多様性の保全についての以下の仮説を検証する。仮説 1：長伐期林の下層植生は、特段の施業を行わなくても植栽から数十年から 100 年程度で天然林に近い種多様性に達する。仮説 2：長伐期林でも弱度の下層間伐は長期的には種多様性を改善しない。

6-2 調査地と方法

6-2-1 調査地

調査地は茨城県つくば市の筑波山の 1903 年植栽のヒノキ人工林とした。茨城森林管理署管内の国有林 (217 林班さ) であり、標高は 290m, 傾斜角 20° のやや緩い斜面の中部に位置する。ヒノキの純林ではあるが、落葉広葉樹二次林と斜面に対して左右に隣接しており、広葉樹の種子散布は十分に行われていると推定される。また、この地域にはシカは生息していない。1983 年時の立木密度の

高さ（無間伐区で 1275 本/ha, 間伐区で 1985 本/ha）から推定して、当該林分では壮齡期以降は間伐は行われていないものと推定した。

6-2-2 プロット構造

調査は以下の通り階層分けして行った。上木層：胸高直径 5cm 以上の樹木，低木層：上木層に含まれず，樹高 20cm を越える木本稚樹，草本層：草本と樹高 20cm 以下の木本稚樹。1983 年に調査林分内に約 500m²の調査プロットを 2 ヶ所設置し，上木層の調査に用いた。一つを間伐区として 1983 年に本数比 44%，材積比 33%の弱度の劣勢木間伐を行い，もう一つを対照区として無処理のまま残した。2002 年に各調査プロット内に 50m²のコドラートを設置し，低木層と草本層の調査に用いた。

6-2-3 調査項目

500m²のプロットでは 1983 年, 2002 年, 2010 年の 3 回の毎木調査を行い，上木層の樹種と胸高直径を記録した。

50m²のコドラートでは, 2002 年と 2010 年の 2 回，低木層の樹種と地際直径を計測し，草本層に付いては出現種の調査を行った。また，同林分において 1979 年の夏に 50m²のコドラートを設置し，低木層の構成種および地際直径の計測と，草本層の出現種の調査を行ったデータが存在したため, 2002 年以降の低木層および草本層のデータとの比較に用いた。

6-3 結果と考察

6-3-1 上木層の変化

立木密度は，無間伐区では 1983 年から 2002 年までの間に 1275 本/ha から 933 本/ha へと大きく減少していた（図 6-1）。2002 年の時点で林内には立ち枯れしたヒノキが多く見られ，自己間引きが進行したものと推察される。しかし，2002 年から 2010 年の間には密度は 933 本/ha のまま低下しておらず，2002 年（99 年生）までに自己間引きはほぼ終了していたと考えられる。

一方，間伐区では 1983 年の間伐前は 1985 本/ha と極めて過密であった。間伐を行った 1983 年から 2002 年までは間伐後の密度である 1109 本/ha のまま減少

していなかった。2002 年から 2010 年にかけてやや減少して 1055 本/ha となっていた。このことから、2002 年までは間伐の効果が持続していたと推定されるが、その後、間伐の効果はほぼ消滅して再び過密な林分に戻り、林冠が閉鎖して自己間引きが再開したものと思われる。

平均胸高直径は無間伐区では 1983 年の 24.7cm から、2002 年に 30.5cm、2010 年の 33.4cm と単調に増加しており (図 6-2)、1983 年から 2010 年までの平均年間成長量は 3.2mm/year であった。間伐区では 1983 年の 22cm から 2002 年には 27.3cm、2010 年には 29.9cm と成長しているが、1983 年から 2010 年までの平均年間成長量は 2.9mm/year であった。

胸高断面積合計 (BA) は 1983 年には無間伐区での 64.5m²/ha に対して間伐区では 43.7 m²/ha と大きな差があったが、2002 年には無間伐区で 71.6 m²/ha、間伐区で 68.7 m²/ha とほぼ同等になっていた (図 6-3)。これは、1983 年から 2002 年までの間に、無間伐区では自己間引きが進行して立木が減少していたのに対し、間伐区ではすでに劣勢木が間伐され、競争が緩和されていたためと思われる。

一方、2002 年から 2010 年にかけては無間伐区では 14.3m²/ha 増加して 85.9m²/ha になっていたのに対し、間伐区では増分は 10m²/ha に留まり、78.7m²/ha になっていた。これは、この期間では、すでに無間伐区では自己間引きが一時停止して残った個体の肥大成長分がそのまま BA の増加に繋がったのに対して、間伐区では間伐の効果が終了して林分が過密になり、自己間引きによる個体の減少が進行していたためと考えられる。

また、2010 年には、無間伐区、間伐区ともに上木層への広葉樹の加入が観察された (表 6-1)。上木層に加入したのはほとんどがシロダモ (無間伐区で 571 本/ha、間伐区で 375 本/ha) とヒサカキ (無間伐区で 38 本/ha、間伐区で 36 本/ha) で、無間伐区で一本だけミズキが加入していた。シロダモの BA は無間伐区で 3.1m²/ha、間伐区の 2.1m²/ha と、ヒサカキの 0.1 m²/ha やミズキの 0.2 m²/ha に比べて遥かに高く、BA で見た場合、上木へ加入した広葉樹はほぼシロダモのみと言える状態であった。これは、ヒノキ人工林の林床の均一化した光環境がシロダモの光要求に適合していたことや、シロダモの繁殖サイズが小さく、ヒノキ人工林内で繁殖が可能であることなどが原因であると推定される。

6-3-2 低木層の変化

調査期間内に顕著な低木層構成種の交替が観察された (表 6-2)。低木層の落葉広葉樹の地際断面積合計は 1983 年の無間伐区で 125.9 cm²/ha、間伐区で 159.3 cm²/ha から 2002 年には無間伐区で 48.5 cm²/ha、間伐区で 49.7 cm²/ha、2010 年に

は無間伐区で $2.1 \text{ cm}^2/\text{ha}$, 間伐区で $4.0 \text{ cm}^2/\text{ha}$ と、一貫して減少していた。一方、常緑広葉樹は対照的に 1983 年の無間伐区で $93.1 \text{ cm}^2/\text{ha}$, 間伐区で $71.9 \text{ cm}^2/\text{ha}$ から、2002 年までに大幅に増加して、無間伐区で $559.1 \text{ cm}^2/\text{ha}$, 間伐区で $586 \text{ cm}^2/\text{ha}$ に達した。この落葉広葉樹から常緑広葉樹への交替は、両者の耐陰性の差によって閉鎖林冠下での生存率に差が生じた結果と思われる。しかし、2010 年には無間伐区で $30.4 \text{ cm}^2/\text{ha}$, 間伐区では $85.4 \text{ cm}^2/\text{ha}$ と大幅に減少していた。これは、常緑広葉樹の主要構成種であるシロダモとヒサカキが上木に加入して低木層から外れた事に加えて、成長したシロダモとヒサカキが形成した亜高木層による被陰が加わった結果と推定される。

6-3-3 草本層の変化

草本層の変化を表 6-3 に示した。1979 年にはミヤマカンスゲやチゴユリなどの草本種が優占し、植被率は 8%, 種数は 30 種が出現していたが、2002 年には優占種はアオキ、シロダモなどの常緑広葉樹に変わり、種数も無間伐区で 18 種、間伐区で 20 種と減少し、植被率も無間伐区で 9%, 間伐区で 3% と減少していた。さらに 2010 年には、優占種は変わらず、種数は無間伐区で 10 種、間伐区で 9 種とさらに減少していた。植被率は無間伐区では 15%, 間伐区では 3% となっていた。間伐や自己間引きによって林床の光環境は一時的に改善したと考えられるが、それによって発達した低木層による被陰に相殺され、草本層の多様性や被度の増加には繋がらなかったと見られる。

6-3-4 まとめ

仮説 1 は部分的に支持された。本研究で調査したヒノキ長伐期林では 80 年生以降に自己間引きによる密度減少が生じて低木層の種多様性が増加した。しかしその後、シロダモなどの限られた樹種が成長を続けて上木層に達し、ヒノキ-シロダモ複層林化する一方で、その他の種は被陰されて低木層から消滅し、種多様性は再び低下した。また、草本層については間伐や自己間引きによる多様性の改善は見られなかった。低木層での種多様性の改善が一時的なものであったことや、上木層に達した樹種が限られていることなどから、このまま放置した場合、天然林に近い種多様性を持つ森林になるには長い時間が掛かると予想される。

仮説 2 は支持された。間伐区の植生は 2002 年の時点では、林床に相当数の広葉樹が定着するなど、種多様性が改善されていたが、2010 年にはごく一部の種を

除いてほとんどが消滅していた。また、成長して上木に達した樹種はシロダモとヒサカキに限られており、無間伐区とほぼ同等の種多様性に留まっている。長伐期林で弱度の下層間伐を行った後に長期間放置した場合、種多様性に及ぼす効果は無間伐で放置した場合の自己間引きによる密度減少の効果とほぼ同等と推定され、間伐による種多様性の改善に長期的な効果は認められなかった。

ヒノキ長伐期林を放置して自己間引きに任せる、あるいは劣勢木間伐のみで長期間放置した場合、林冠の閉鎖が速く、しかも空間的に均一なヒノキ樹冠が維持されるため、林内環境が単純化してしまい、シロダモのような一部の樹種だけが優占する結果になると推定される。このような場合、種多様性の高い林分への誘導が行われない可能性があるため、種多様性の改善を求める場合には、列状間伐や小面積皆伐などの、林冠の空間構造を不均一にし、再閉鎖に時間の掛かる施業方法の検討が必要と思われる。

6-4 サマリー

1. 現在、人工林が長伐期化しつつある一方、種多様性の保全についても社会的要請が高まっており、長伐期人工林における種多様性の保全に適切な施業方法を明らかにする必要がある。
2. そこで本研究では、茨城県のヒノキ長伐期人工林（1903 年植栽）において以下の仮説を検証した。仮説 1：長伐期林は特段の施業を行わなくても数十年で天然林に近い種多様性に達する。仮説 2：長伐期林での弱度の下層間伐は長期的には種多様性を改善しない。
3. 仮説 1 は部分的に支持された。2002 年までに自己間引きが生じて低木層の種多様性が一時的に増加したが、その後シロダモ、ヒサカキが上木層に達し、低木層の被陰を強めたために、種多様性は再び低下した。
4. 仮説 2 は支持された。間伐区（1983 年間伐）の低木層と草本層の種多様性の推移は無間伐区とほぼ同様であり、間伐による種多様性の改善に長期的な効果は認められなかった。
5. これらの林分をこのまま放置した場合、天然林に近い種多様性を持つ林分になるには長い時間が掛かると予想される。

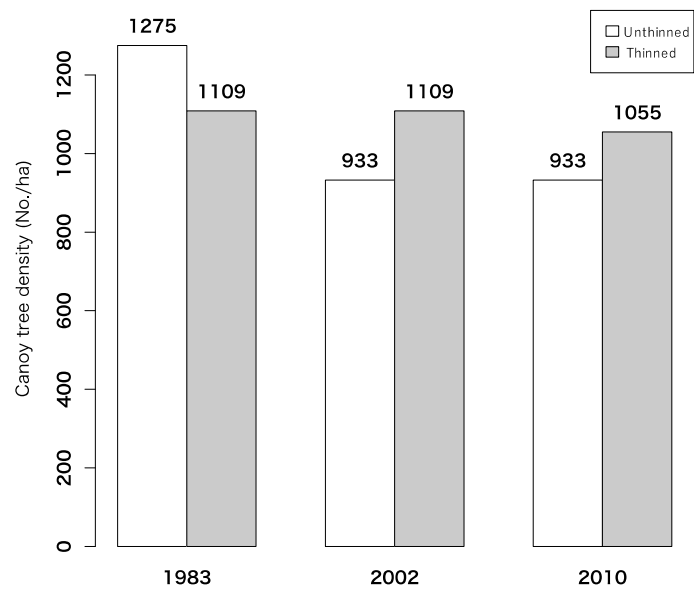


図 6-1 上木密度の比較

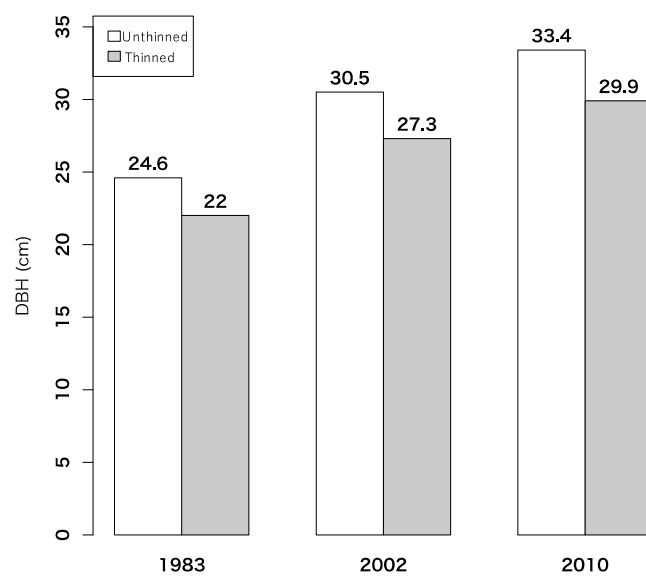


図 6-2 平均胸高直径の比較

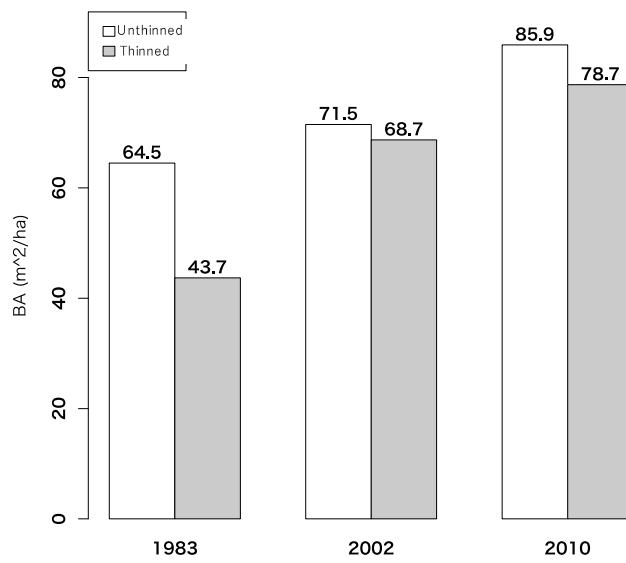


図 6-3 胸高断面積合計の比較

表 6-1 2010 年に上木に加入した広葉樹

		<i>Neolitsea</i> <i>a sericea</i>	<i>Eurya</i> <i>japonica</i>	<i>Cornus</i> <i>controversa</i>
Mean	Unthi	8.1	5.4	12.3
	Thinn	8.3	6.5	0
Tree density	Unthi	571	38	19
	Thinn	375	36	0
BA (m²/ha)	Unthi	3.1	0.1	0.2
	Thinn	2.1	0.1	0

表 6-2 低木層の地際断面積合計 (cm²/ha) の推移

Leaf habit	LAPG Family	Species name	Unthinned			Thinned		
			1983	2002	2010	1983	2002	2010
Deciduous	Acardiaceae	<i>Toxicodendron radicans</i>		10.6				
		<i>T. trichocarpum</i>	45			34.2		
	Adoxaceae	<i>Viburnum dilatatum</i>	8.5			64		
	Araliaceae	<i>Kalopax septemlobus</i>					2.6	
	Celastraceae	<i>Celastrus orbiculatus</i> var. <i>orbiculatus</i>					0.5	
	Ericaceae	<i>Rhododendron kaempferi</i> var. <i>kaempferi</i>	9.1					
	Fagaceae	<i>Quercus serrata</i>	0.1	0.1			0.1	
	Helwingiaceae	<i>Helwingia japonica</i>	11.1	2.7		0.1		
	Hydrangeaceae	<i>Schizophragma hydrangeoides</i>					0.1	
	Lamiaceae	<i>Callicarpa japonica</i>	33.5	10.2		27.6		
		<i>C. mollis</i>		14.6	2.1		46.6	4
	Lauraceae	<i>Lindera umbellata</i>	18.4	0.2		33.4		
	Oleaceae	<i>Fraxinus sieboldia</i>		10.2				
	Rosaceae	<i>Cerasus leveillea</i>					0.1	
	Rutaceae	<i>Zanthoxylum piperitum</i>	0.4					
subtotal			126	48.6	2.1	159	50	4
Evergreen	Apocynaceae	<i>Trachelospermum asiaticum</i>		0			0.1	
	Araliaceae	<i>Hedera rhombea</i>		0.1			0.1	
	Aucubaceae	<i>Aucuba japonica</i> var. <i>japonica</i>	18.3	171.5	14.6	36.9	83.3	5.2
	Elaeagnaceae	<i>Elaeagnus glabra</i>		0.2			0.2	
	Fagaceae	<i>Quercus myrsinifolia</i>		0		0.1	3.1	0.2
	Lauraceae	<i>Neolitsea sericea</i>	9	283.6	11.3	15.4	332.2	49.5
	Myrsicaceae	<i>Ardisia japonica</i>		0.4			0.3	
	Schisandraceae	<i>Kadsura japonica</i>		0.8			1.2	
	Temstroemiaceae	<i>Eurya japonica</i> var. <i>japonica</i>	65.8	102.6	4.4	19.6	165.6	30.5
subtotal			93.1	559.2	30.3	72	586.1	85.4

表 6-3 草本層出現種の出現頻度(0-4)の推移

Leaf Habit	LAPG Family	Species	Before thinning	Unthinned		Thinned	
			1979	2002	2010	2002	2010
Deciduous	Adoxaceae	<i>Viburnum dilatatum</i>	4	0	0	0	0
	Anacardiaceae	<i>Toxicodendron radicans</i> subsp. <i>Orientalis</i>	0	2	0	0	0
		<i>T. trichocarpum</i>	4	0	0	0	0
	Araliaceae	<i>Kalopanax septemlobus</i>	0	0	0	1	0
	Celastraceae	<i>Celastrus orbiculatus</i> var. <i>orbiculatus</i>	4	0	0	1	0
	Colchicaceae	<i>Disporum smilacinum</i>	4	0	0	0	0
	Dioscoreaceae	<i>Dioscorea japonica</i>	4	0	0	0	0
		<i>D. tokoro</i>	4	0	0	0	0
	Fagaceae	<i>Quercus serrata</i>	0	2	0	1	0
	Helwingiaceae	<i>Helwingia japonica</i>	4	1	0	0	1
	Hydrangeaceae	<i>Schizophragma hydrangeoides</i>	0	0	0	1	0
	Lamiaceae	<i>Callicarpa japonica</i>	4	1	0	0	0
		<i>C. mollis</i>	4	3	1	4	1
	Lardizabalaceae	<i>Akebia trifoliata</i>	4	0	0	0	0
	Lauraceae	<i>Lindera umbellata</i>	4	3	0	0	0
	Liliaceae	<i>Tricyrtis macropoda</i>	4	0	0	0	0
	Oleaceae	<i>Fraxinus sieboldiana</i>	0	1	0	0	0
	Rosaceae	<i>Cerasus leveilleana</i>	0	0	0	1	0
		<i>Neillia incisa</i>	4	0	0	0	0
		<i>Pachus buergeriana</i>	4	0	0	0	0
	Ruscaceae	<i>Rubus palmatus</i> var. <i>palmatus</i>	4	0	0	0	0
		<i>Liriope muscari</i>	4	0	0	0	0
		<i>Ophiopogon japonicus</i>	0	1	1	4	2
		<i>O. planiscapus</i>	0	0	0	2	0
		<i>Polygonatum falcatum</i>	4	0	0	0	0
	Rutaceae	<i>Zanthoxylum piperitum</i>	4	0	0	0	0
	Smilacaceae	<i>Smilax china</i>	4	0	0	0	0
	Styracaceae	<i>Styrax japonica</i>	4	0	0	0	0
	Thelypteridaceae	<i>Stegnogramma pozoi</i> subsp. <i>Mollissima</i>	0	0	0	1	0
subtotal			80	14	2	16	4
Evergreen	Apocynaceae	<i>Trachelospermum asiaticum</i>	0	1	1	1	2
	Araliaceae	<i>Hedera rhombea</i>	4	1	0	2	0
	Aucubaceae	<i>Aucuba japonica</i> var. <i>japonica</i>	4	4	4	4	4
	Cyperaceae	<i>Carex multifolia</i>	4	0	0	0	0
	Dryopteridaceae	<i>Dryopteris erythrosora</i>	0	3	3	4	4
	Elaeagnaceae	<i>Elaeagnus glabra</i>	4	3	1	2	1
	Ericaceae	<i>Rhododendron kaempferi</i> var. <i>kaempferi</i>	4	0	0	0	0
	Fagaceae	<i>Quercus myrsinifolia</i>	0	1	1	2	0
	Lauraceae	<i>Neolitsea sericea</i>	4	4	4	4	4
	Myrsinaceae	<i>Ardisia japonica</i>	0	3	0	3	0
	Oleaceae	<i>Ligustrum obtusifolium</i>	4	0	0	0	0
		<i>Osmanthus heterophyllus</i>	4	0	0	0	0
		<i>O. heterophyllus</i> var. <i>bibracteatus</i>	4	0	0	0	0
	Orchidaceae	<i>Cymbidium goeringii</i>	0	0	0	1	0
	Pinaceae	<i>Abies firma</i>	4	0	0	0	0
	Rutaceae	<i>Skimmia japonica</i> var. <i>japonica</i>	4	0	0	0	0
	Schisandraceae	<i>Kadsura japonica</i>	0	1	0	3	3
	Ternstroemiaceae	<i>Eurya japonica</i> var. <i>japonica</i>	0	4	3	4	4
subtotal			204	53	21	62	30

第7章 総合考察

7-1 種子散布制限の影響

完全閉鎖した若齢林など、極度に林床の光環境が悪化し、裸地化した林分でない限り、下層植生の組成を調査することで、埋土種子や外部からの散布種子の組成が推定でき、施業後の多様性がある程度推定できることが明らかになった(第2章)。また、埋土種子の組成は遷移初期種に偏っており、多様性の維持に対する寄与は限定的である。そのため、周辺の広葉樹林から散布される種子が多様性の維持に重要な役割を果たすと推測された。

広葉樹二次林と隣接した(距離は30m程度)ヒノキ壮齢人工林における調査(第3章)では、人工林の下層植生の種数や組成は広葉樹二次林に近い種数や種組成を保っており、木本稚樹の種数も天然林と同等であるため、適切な施業を行うことで生物多様性の回復が見込めた。これに対して、茨城県および兵庫県のスギ林の例では、人工林内の木本稚樹の種数は最寄りの広葉樹二次林からの距離が遠くなるほど減少していた(第4章、第5章)。兵庫県の例では、広葉樹二次林に隣接した林分と比較すると50メートルほど離れた林分では、種数、出現頻度ともに半減していたことに加えて、種組成も距離とともに変化しており、施業による多様性の回復には種子散布源の確保が重要であることが示唆された。

先行研究でも、スギ人工林では、広葉樹天然林から距離が遠くなると天然林性植物の稚樹の出現頻度も種数も減少する(Gonzales and Nakashizuka 2010)、残存する常緑広葉樹林に近い場所ほど広葉樹の稚樹数が多い(Nagashima et al. 2009)などの報告があり、天然林から遠い人工林では散布制限が生じて種数の減少や種組成の変化が生じている可能性は高い。風散布種子の散布距離は樹高、種子の落下速度、風速に依存し、種子散布密度は、種子の生産量によって増減するが、距離とともに負の指数関数的に減少することが知られている(Tanaka and Kominami 2002)。周食型散布の種子が鳥によって運ばれる場合は、距離依存の減少が明確に見られない散布曲線を描くが、その散布密度は高くない(Masaki et al 1994, Tanaka and Kominami 2002)。種子散布距離の実測例でも、カラスザンショウ種子の鳥による散布距離は樹冠の中心から約30m(デルミーら 1989)、コナラ(重力散布)、アラカシ(重力散布)、キブシ(鳥・動物散布)、イヌシデ(風散布)、エゴノキ(重力散布)の母樹からの散布距離は数十メートル程度(戸島 2004)、ブナ(重力散布)の散布距離は樹冠の縁から5m程度(前田 1988)であった。また、重力散布後の齧歯類による二次散布の研究例としては、マテバシイ堅果の

人工林への散布距離は最大 34.5m (平田ら 2007), コナラ堅果の伐開地への最大散布距離は 45.1m (Takahashi et al. 2006), クヌギとコナラの堅果の散布距離は平均 22m (Iida 1996), コナラ堅果をギャップ内に置いた例では平均 2m から 3m (Iida 2006), トチノキの堅果の平均散布距離は 12.2m から 44.7m (Hoshizaki and Suzuki 1999) などの報告がある.

また, 人工林内に発生した稚樹から間接的に散布距離を推定した例としては, スギ人工林内の前生稚樹は隣接広葉樹林から 20-30m までの林縁部に多く (Yamagawa et al 2007), スギ人工林に侵入した高木性広葉樹の数は 50m 以上離れると急激に減少する (小山・山内 2011), スギ人工林の下層の高木性広葉樹稚樹の組成は天然林からの距離が 10m から 100m の間で大きく変化している (Gonzales and Nakashizuka 2010) などの報告が見られる. ただし, 稚樹の分布は人工林の林縁から内部にかけての林床の光環境の減少傾向とも相関があるため, 稚樹の分布に基づく散布距離の推定値は過小評価の可能性もある (Utsugi et al. 2006). また, 埋土種子密度も, スギ・ヒノキ人工林では広葉樹林からの距離の増加とともに減少し, 30m でほとんどゼロになる (西澤ら 2009) との報告がある.

以上より, 隣接天然林からの距離が 30~50m を越える場所では, 広葉樹の稚樹が十分に定着する可能性は低いと見積もられる. 本研究でも天然林からの距離が 50m 以内となっている場合は下層植生の多様性が高く (3 章, 4 章, 6 章), 50m を蹴る林分では種数, 出現頻度ともに僅かであった (4 章). そのため, 人工林内のギャップや伐採跡に短期間に種子散布によって広葉樹稚樹を定着させるためには, 少なくともおよそ 50m 以内に種子源となる広葉樹林が確保されている必要があると言える. 幸い, 現在では衛星画像や GIS の発達によって, 隣接する広葉樹林からの距離や, 一定距離内の広葉樹面積などのランドスケープ変数に基づいて種子散布制限の緩い林分を抽出することは容易になっている (小田ら 2010) ため, 施業適地の選択にはさほどの困難は伴わないと思われる.

7-2 前歴の影響

前歴も人工林である二代目スギ人工林では, 前歴が広葉樹林である初代スギ人工林よりも種数が少なく, 植林の繰り返しが種多様性を低下させる可能性が示された (第 4 章). しかし, 種組成では, 天然林を伐採して初代林を造成したことによる変化が大きく, その後の繰り返し植林による変化は出現頻度の少ない種や, 散布距離の短い種などの種数の減少に留まり, 全体の種組成は変化しなかった. 植林繰り返しによる種数の減少は, 人工林内の環境が特定のタイプの種に有利あるいは不利に働くことによって選択されるのではなく, もともと

頻度の低い種が、施業によってランダムに消滅することによるものと推察された。

人工林を攪乱すると埋土種子由来の広葉樹が発芽して種多様性が増すことが知られている (Seiwa et al. 2009, 2012a, 2012b) が、前歴が草地であるスギ人工林では、草地として維持されている期間に広葉樹の埋土種子が枯渇しているため、攪乱による種数の増加が見られなかった。また、前歴が草地である壮齢人工林における種数と散布距離の関係は、前歴が森林である針葉樹人工林における結果と同様 (Gonzales and Nakashizuka 2010, Hirata et al. 2011, Kodani 2006, Yamagawa et al. 2007) であり、細部の結果についても先行研究と同様の傾向が見られた。距離の影響は低木種よりも高木種で強く (Gonzales and Nakashizuka 2010 ; Kodani 2006), 非パイオニア種でパイオニア種よりも強く (Yamagawa et al. 2007), 風散布種で鳥散布種よりも強かった (Yamagawa et al. 2007 ; Gonzales and Nakashizuka 2010)。これらの結果は広葉樹林からの距離が種数や種組成に及ぼすメカニズムは、草地由来の人工林でも森林由来の人工林と同様であることを示していると推察される(第5章)。以上より、草地由来人工林では、間伐のようなスタンドライベルの施業の効果は小さく、外部からの種子散布に期待したランドスケープレベルの長期的な管理が必要と考えられる。

7-3 長伐期化の効果

茨城県のヒノキ長伐期人工林 (1903 年植栽) で高齢人工林における多様性の推移を検討した。この林分は天然林と隣接しており、プロットと天然林との距離は 30m 程度のため、種子散布制限の問題はないと考えられる(3 章, 4 章, 6 章)。この林分では、無間伐であっても、100 年生に達するまでに自己間引きが生じて低木層の種多様性が一時的に増加した。しかし、その後シロダモ、ヒサカキが上木層に達し、低木層の被陰を強めたために、種多様性は再び低下した。草本層については種多様性の改善は見られなかった。このまま無間伐で放置した場合、シロダモとヒサカキのみが優占する状態が長く続き、天然林に近い種多様性を持つ林分になるには極めて長い時間が掛かると予想される。従って、単純に伐期を延長し、施業を行わずに放置した場合、種多様性の回復には繋がらない可能性がある。

人工林の下層に定着した天然林性木本種が成長して中層を構成するに至るまでの時間には不明な点が多い。たとえば、冷温帯のカラマツ人工林の樹高 2 メートル以上の中層の樹木の種組成は林齢が 70 年を越えても天然林との類似度を増さない (Nagaike et al. 2010) との報告がある。暖温帯上部の林齢 200 年のヒ

ノキ人工林ではようやく中層以下に広葉樹の著しい侵入が見られた事例からも(鈴木ら 2005), 中層に多様な樹木が進入するには, 現行の長伐期施業で想定している林齢よりも長い時間がかかる可能性があるため, 多様性の回復を主目的とする場合, 現行の長伐期施業よりもさらに長い伐期を設定する必要があるかも知れない。

7-4 間伐の効果

茨城県のヒノキ長伐期人工林 (1903 年植栽) において, 弱度の下層間伐から 27 年間の間伐区 (1983 年間伐) の低木層と草本層の種多様性の推移は無間伐区とほぼ同様であり, 壮齡林や若齡林での先行研究と同様, 弱度の下層間伐による種多様性の改善には長期的な効果は認められなかった (第 6 章). 下層間伐や自己間引きでは, 林内の光環境は均質化し, 種多様性を制限する可能性がある. 実際, 筑波山の例でも, 上層に達したのはほぼシロダモだけと言っていいほどの偏りを示していた(第 6 章).

以上より, 単純に間伐強度を上げる, 間伐回数を増やすなどの方策は多様性の回復に繋がらない可能性があり, 新しい間伐方法の検討が必要と思われる.

欧米の天然林施業では, 林分全体に均一に皆伐や間伐を行う代わりに, より小面積の群状の伐採を行って 人工的にギャップを形成することで, 林分構造と林内環境を複雑化し, 多様な樹種の定着を促進する施業が, 異齡林施業 (uneven-aged forest management) として 19 世紀末から行われている (Hansen et al. 1991). 1990 年代頃からは自然攪乱を模倣し, 生物多様性を高めるという観点からこのような施業がより積極的に行われるようになってきている (O'Hara 2001).

異齡林施業のコンセプトを人工林に適用することで人工林内への天然林性植物の定着を促すことが可能かも知れない.

ギャップ内に定着する種の組成には, ギャップの大きさが影響する. ドイツのヨーロッパブナ天然林では, ギャップサイズが大きいほど (116 ~ 1410 m²), 下層植生の組成に極相種ではなくジェネラリストが多く含まれるようになる (Naaf and Wulf 2007). 天然林と同様に人工林においても, ギャップサイズによって種数や種組成の変化パターンに違いがあると考えられる. したがって, 異齡林施業のコンセプトを人工林に適用するに当たっては, ギャップサイズの設定が重要になる.

人工林に形成したギャップ内に天然林性植物を定着させるには, 天然林のギャップサイズを模倣するのが適切であると考えられる. 日本の天然林におけ

る一般的な自然攪乱は風倒であることから (中静・山本 1989), 人工林にギャップを作るとすれば, 風倒によって生じるギャップのサイズを目安にするのが適当であると考えられる. 日本の天然林における風倒ギャップの面積は暖温帯広葉樹林では 30~90 m² 程度 (西村・真鍋 2006), 冷温帯広葉樹林では 50 m²~200 m² 程度 (Abe et al. 1995; Tanaka et al. 1998) である.

異齡林施業を人工林に応用した例はまだ少ないが, 中国の暖温帯の *Pinus tabuliformis* 人工林 (約 45 年生) では, 26-150 m² の人工ギャップで極相種を含む天然林性の樹木が定着し, その効果はギャップ形成から 20 年を経ても残存していた (Wang and Liu 2011). また, 日本の冷温帯のスギ人工林 (22~49 年生) の林床では, 50 m² 以上の林冠ギャップでは天然林性の高木種が定着していた (小谷・高田 1999). これらの事例から, 適切な面積のギャップを作ることによって人工林内に天然林性植物を定着させることは可能と推定されるが, 気候帯や植栽樹種, 林齢による効果の違いや過去の履歴, 周辺の天然林との距離など景観的な要因の影響などはまだ明らかではなく, 今後の検証が必要である.

帯状の伐採もギャップの模倣といえる. これらは, 1 列~3 列の伐採幅の列状間伐から樹高幅程度の帯状 皆伐までさまざまな伐採幅で行われるが, ギャップサイズと同様に伐採幅によって下層植生の種組成が変化する. 約 65 年生時に幅 13-14 m の帯状伐採を行って通常の植栽を行った九州のスギ・ヒノキ人工林において, 25~28 年を経過した帯状伐採区は通常の皆伐から 20 年経過した林分と比較して, 出現種に占める天然林性植物の割合が高かった (Ito et al. 2006). また, やはり九州の 21 年生ヒノキ人工林では, 10 m 幅の帯状伐採 から 15 ヶ月後には木本種の種数の増加が見られたが, この例では伐採からの経過時間が短いためか, 出現種は埋土種子由来の非天然林性の種にほぼ限られ, 天然林性の木本種は見られなかった (作田ら 2009). 北海道で幅 3.6 m (1 伐 4 残)~7.2 m (3 伐 2 残) の列状間伐から 8~11 年経過した 39 年生林分トドマツ人工林の例でも天然林性の高木種が数多く更新している (今ら 2007). Lu et al. (2018)によると, ギャップサイズやギャップ内での位置によって光環境が異なることが主要因となって稚樹の更新の成功率が変化する. 特に光要求度の高い種では顕著で, 狭いギャップやギャップの縁では更新が難しくなる. そのため, 適切なギャップサイズや伐採幅を設定することによって目的とする樹種の更新を促進し, 競争相手となる樹種の更新を抑制することも可能と思われる.

ただし, このような間伐方法を行ったとしても, 種子源から遠い場合や, 埋土種子集団が枯渇している場合には種多様性の回復は望めない可能性が高い. 例えば, 兵庫県の草地由来人工林の例では, 草地として維持されている間に埋土種子が枯渇しているとみられ, 間伐や風倒などの攪乱による種数の増加が観察

されなかった（5章）．このような場合は広葉樹の植栽も考慮に入れる必要があると思われる．

7-5 その他の施業について

本研究では、すでに壮齡林や高齡林として存在する針葉樹人工林への広葉樹導入による植物の種多様性回復の可能性について論じてきたが、そのほかにも保育初期よりの広葉樹の混植や除伐時における広葉樹保残などの方法による針広混交林化や、収穫時における立木保持施業なども多様性を回復させるための施業オプションとして考えられる．

立木保持施業は天然林施業において、伐採後の林分に一部の生立木や枯死木を残す施業 (**variable tree retention**) 方法であり、その主な目的は、残した立木や枯死木が生物種の避難場所として働くこと、林分構造を複雑化すること、ランドスケープレベルでの林分間の連結性を増すことなどである (Franklin et al. 1997; 森 2007). 立木を残存することで皆伐によってハビタットを失う種の個体数の減少や個体群そのものの消失を防ぐことができるが、とくに鳥類や菌類の種多様性維持に顕著な効果がある (Rosenvald and Lohmus 2008). 残存させる立木の割合はさまざまであるが 10%と 20%の間に閾値があり、それより低いレベルでは生物多様性維持の効果は皆伐と変わらないため (Craig and Macdonald 2009), 例えばアメリカで 1994 年に制定された The Northwest Forest Plan では、少なくとも 15% 以上の立木を残存するように規定されている (USDA and BLM 1994). 人工林においても立木保持施業を収穫の一方法として取り入れ、大径の立木、立ち枯れ木、倒木などを林内に残すことで林分構造の複雑さと生物由来遺物の多様性を増し、ハビタットの多様性を向上させることが可能であると思われる (Hartley 2002). しかし、立木保持施業を人工林に適用した場合は、残存木や枯死木の種構成が単純であるため、昆虫や菌類などのような宿主特異性を持つ生物群のハビタットとしての機能は充分でない可能性もある (Yamashita et al. 2010). さらに、立ち枯れ木や倒木から虫害が広がる可能性もあるため (小野里ら 2009), 立木保持施業の適用に当たっては虫害のリスクについての情報の蓄積が必要と思われる．

7-6 結語

人工林で天然林性植物の種多様性を高める場合にはさまざまなケースが想定され、施業方法の選択肢も多岐にわたる．現状の最大の問題は、これらの施業

を実際に人工林に適用した例がまだ少ないことにある（例えば Ito et al. 2006）. 現段階では、適切な施業方法を選択するための材料やデータが不足している. たとえば立地や、気候、植栽樹種や林齢、林分のランドスケープレベルでの配置などの様々な条件が施業後の天然林性植物の定着の可否を左右するし、元々の植栽木に対する病虫害、気象害などのリスクにも不明な点がある. 実証試験が不十分なまま安易に施業を行えば長期にわたって育んできた人工林の経済的価値を無に帰する危険性も否定出来ない. また、施業の実施に当たっては、現在の森林管理方法とのコンフリクトの解決も今後の課題と言える. 広葉樹を導入するという目的であれば、間伐の際にはできるだけ稚樹を傷つけないことが望ましいが、間伐などの施業を行う際には、作業上の事故防止のために林内の広葉樹の稚樹を刈り払う作業が行われる. これは厚生労働省令「労働安全衛生規則」の第百五十一条の百十二（伐木作業における危険の防止）において「作業中に危険を生ずるおそれのあるものを取り除かせなければならない」として定められた手順であり、広葉樹導入が目的だからと言って省略することはできない. このような問題も含めて、人工林で天然林性植物の種多様性、ひいては生物多様性を保全するための施業の有効性およびリスクの検証と技術体系の確立は、喫緊の課題であると考える.

引用文献

- Abe S, Masaki T, Nakashizuka T (1995) Factors influencing sapling composition in canopy gaps of a temperate deciduous forest. *Plant Ecology*, 120, 21-31.
- Albuquerque F. S., Rueda M (2010) Forest loss and fragmentation effects on woody plant species richness in Great Britain. *Forest Ecology and Management*, 260, 472-479.
- Amezaga I, Onaindia M (1997) The effect of evergreen and deciduous coniferous plantations on the field layer and seed bank of native woodlands. *Ecography* 20, 308-318.
- Bailey JD, Mayrsohn C, Doescher PS, St. Pierre E, Tappeiner JC (1998) Understory vegetation in old and young Douglas-fir forests of western Oregon. *For. Ecol. Manage.* 112, 289-302.
- Balvanera P, Pfisterer A. B., Buchmann N, He J, Nakashizuka T, Raffaelli D, Schmid B. (2006) Quantifying the evidence for biodiversity effects on ecosystem functioning and services. *Ecology letters*, 9, 1146-1156.
- Barckham JP (1992) The effects of management of the ground flora of ancient woodland, Brigsteer Park Wood, Cumbria England. *Biol. Conserv.* 60, 167-187.
- Battles JJ, Shlisky AJ, Barrett RH, Heald RC, Allen-Diaz BH (2001) The effects of forest management on plant species diversity in a Sierran conifer forest. *For. Ecol. Manage.* 146, 211-222.
- Bell FW, Newmaster SG (2002) The effects of silvicultural disturbances on the diversity of seed-producing plants in the boreal mixedwood forest. *Can. J. For. Res.* 32, 1180-1191.
- Bossuyt B, Hermy M and Deckers J (1999) Migration of herbaceous plant species across ancient-recent forest ecotones in central Belgium. *Journal of Ecology* 87, 628-638.
- Bossuyt B and Hermy M (2000) Restoration of the understorey layer of recent forest bordering ancient forest. *Applied Vegetation Science* 3, 43-50.
- Bossuyt B and Hermy M (2001) Influence of land use history on seed banks in European temperate forest ecosystems: A review. *Ecography* 24, 225-238.

- Bremer LL, Farley KA (2010) Does planted forestry restore biodiversity or create green deserts? A synthesis of the effects of land-use transitions on plant species richness. *Biodivers Conserv.* 19, 3893-3915.
- Brockerhoff EG, Ecroyd CE, Leckie AC, Kimberley MO (2003) Diversity and succession of adventive and indigenous vascular understorey plants in *Pinus radiata* planted forests in New Zealand. *For. Ecol. Manage.* 185, 307-326.
- Brockerhoff EG, Jactel H, Parrotta JA, Quine CP, Sayer J (2008) Planted forests and biodiversity: oxymoron or opportunity? *Biodivers Conserv* 17, 925-951
- Brown ND, Curtis T, Adams EC. (2015) Effects of clear-felling versus gradual removal of conifer trees on the survival of understorey plants during the restoration of ancient woodlands. *For Ecol Manag.* 348, 15-22.
- Brunet J, Falkengren-Grerup U, Tyler G (1996) Herb layer vegetation of south Swedish beech and oak forests: effects of management and soil acidity during one decade. *For. Ecol. Manage.* 88, 259-272.
- Butaye J, Jacquemyn H, Honnay O, Hermy M (2001) The species pool concept applied to forests in a fragmented landscape: dispersal limitation versus habitat limitation. *Journal of Vegetation Science*, 13, 27-34.
- Craig A, Macdonald S. E. (2009) Threshold effects of variable retention harvesting on understory plant communities in the boreal mixed wood forest. *Forest Ecology and Management*, 258, 2619-2627.
- Davis LR, Puettmann KJ (2009) Initial response of understory vegetation to three alternative thinning treatments. *journal of sustainable forestry* 28, 904-934
- DeMaris A (2004) Regression with social data: modeling continuous and limited response variables. New Jersey, John Wiley & Sons, Inc.
- デルミー・アハマッド・須崎民雄・矢幡久・玉泉幸一郎 (1989) カラスザンショウの種子の散布距離と埋土種子量との関係. *日林論*, 100, 323-324.
- Dufrene M, Legendre P (1997) Species assemblages and indicator species: the need for a flexible asymmetrical approach. *Ecol. Monogr.* 67, 345-366.
- FAO (2010) “*Global forest resources assessment 2010 key findings*”. Forestry Department Food and Agriculture Organization of the United Nations.

- Faith D P , Minchin PR and Belbin L (1987) Compositional dissimilarity as a robust measure of ecological distance. *Vegetatio* 69, 57-68.
- Franklin J. F., Berg D. R., Thornburgh D. A., Tappeiner J. C., (1997) Alternative silvicultural approaches to timber harvesting: variable retention harvest systems. In: Kohm K. A., Franklin J. F. (Eds.) “*Creating a Forestry for the 21st Century: The Science of Ecosystem Management*” . Island Press, 111-139.
- Frazer GW, Canham CD and Lertzman KPS (1999) Gap Light Analyzer (GLA), version 2. 0: Imaging software to extract canopy structure and gap light transmission from true-colour fisheye photographs, users manual and program documentation. New York, Millbrook.
- Fukamachi K, Iida S, Nakashizuka T (1996) Landscape patterns and plant species diversity of forest reserves in the Kanto region, Japan. *Vegetation* 124, 107-114
- Gonzales R. S., Nakashizuka T, (2010) Broad-leaf species composition in *Cryptomeria japonica* plantations with respect to distance from natural forest. *Forest Ecology and Management*, 259, 2133-2140.
- Halpern CB, Evans SA and Nielson S (1999) Soil seed banks in young, closed-canopy forests of the Olympic Peninsula, Washington: potential contributions to understory reinitiation. *Canadian Journal of Botany-Revue Canadienne De Botanique* 77, 922-935.
- Hansen A. J., Spies T. A., Swanson F. J., Ohmann J. L. (1991) Conserving Biodiversity in Managed Forests. *BioScience*, 41, 382-392.
- Hartley M. J. (2002) Rationale and methods for conserving biodiversity in planted forests. *Forest Ecology and Management*, 155, 81-95.
- Hirata A, Sakai T, Takahashi K, Sato T, Tanouchi H, Sugita H, Tanaka H (2011) Effects of management, environment and landscape conditions on establishment of hardwood seedlings and saplings in central Japanese coniferous plantations. *For. Ecol. Manag.* 262, 1280-1288.
- 平田令子, 畑邦彦, 曾根晃一 (2006) 果実食性鳥類による針葉樹人工林への種子散布. *日本森林学会誌* 88, 515-524.

- 平田令子・高松希望・中村麻美・渕上未来・畑 邦彦・曾根晃一 (2007) アカネズミによるスギ人工林へのマテバシイの堅果の二次散布. 日林誌, 89, 113-120.
- Hiura T (2001) Stochasticity of species assemblage of canopy trees and understorey plants in a temperate secondary forest created by major disturbances. Ecological Research, 16, 887-893.
- Honnay O, Bossuyt B, Verheyen K, Butaye J, Jacquemyn H and Hermy M (2002) Ecological perspectives for the restoration of plant communities in European temperate forests. Biodiversity & Conservation 11, 213-242.
- Hopfensperger KN (2007) A review of similarity between seed bank and standing vegetation across ecosystems. Oikos 116, 1438-1448.
- Horn H, Nathan R, Kaplan S. R. (2001) Long - distance dispersal of tree seeds by wind. Ecological Research, 16, 877-885.
- Hoshizaki K, Suzuki W (1999) Evaluation of Secondary Dispersal in a Large-Seeded Tree *Aesculus turbinata* : A Test of Directed Dispersal. Plant Ecology, 144, 167-176.
- Iida S (1996) Quantitative analysis of acorn transportation by rodents using magnetic locator. Vegetatio, 124, 39-43.
- Iida, S (2006) Dispersal patterns of *Quercus serrata* acorns by wood mice in and around canopy gaps in a temperate forest. Forest Ecology and Management, 227, 71-78.
- Iida S, Nakashizuka T (1995) Forest fragmentation and its effect on species diversity in sub-urban coppice forests in Japan. For Ecol Manag 73, 197-210
- Ishii H, Asano S (2010) The role of crown architecture, leaf phenology and photosynthetic activity in promoting complementary use of light among coexisting species in temperate forests. Ecological Research, 25, 715-722.
- Ishii H, Tanabe S, Hiura T (2004) Exploring the relationships among canopy structure, stand productivity, and biodiversity of temperate forest ecosystems. For Sci 50 (3) , 342-355

- Ishikawa S (1994) Seeds / Fruits of Japan. Tokyo, The Publications Committee of the Picture Book written by Shigeo Ishikawa
- Ito H, Hino T (2007) Dwarf bamboo as an ecological filter for forest regeneration. *Ecol Res* 22, 706-711
- Ito S, Ishigami S, Mizoue N, Buckley G. P. (2006) Maintaining plant species composition and diversity of understory vegetation under strip-clearcutting forestry in conifer plantations in Kyushu, southern Japan. *Forest Ecology and Management*, 231, 234-241.
- Ito S, Nakagawa K, Buckley G. P., Nogaqmi K (2003) Species richness in Sugi (*Cryptomeria japonica* D Don) plantations in southeastern Kyushu, Japan: the effects of stand type and age on understorey trees and shrubs. *Journal of Forest Research*, 8, 49-57.
- Ito S, Nakayama R, and Buckley GP (2004) Effects of previous land-use on plant species diversity in semi-natural and planted forests in a warm-temperate region in southeastern Kyushu, Japan. *For Ecol Manag.* 196, 213-225.
- Jankowska-Blaszczuk M (2000) Diversity of soil seed banks in natural and man-modified forest communities. *Monographiae Botanicae* 88, 1-147.
- Jeffries SB, Wentworth TR, Allen HL (2010) Long-term effects of establishment practices on plant communities across successive rotations in a loblolly pine (*Pinus taeda*) plantation. *For Ecol Manag* 260, 1548-1556
- 粕谷英一 (2015) 生態学における AIC の誤用: AIC は正しいモデルを選ぶためのものではないので正しいモデルを選ばない (<特集 2>生態学におけるモデル選択) *日本生態学会誌* 65, 179-185.
- 勝木俊雄, 島田和則, 西山嘉彦 (2003) 関東南部の人工林跡地に成立した放置二次林における高木種組成の変化. *日本森林学会誌* 85, 265-272.
- 川西基博, 小松忠敦, 崎尾均, 米林 伸 (2008) 溪畔域のスギ人工林における間伐とリター除去が植物の定着に及ぼす影響. *日本森林学会誌* 90 (1), 55-60.
- Kelty MJ (2006) The role of species mixtures in planted forestry. *For Ecol Manag* 233, 195-204
- Kery M, Schaub M (2012) Bayesian Population Analysis Using WinBUGS: A Hierarchical Perspective. Waltham, MA, Academic Press.
- 気象庁 (2002) メッシュ気候値 2000, 東京, 気象庁.
- 気象庁 (2008) <http://www.jma.go.jp/jma/indexe.html>.

- 北村四郎, 岡本省吾 (1959) 原色日本樹木図鑑. 大阪, 保育社.
- 北村四郎, 村田源 (1961) 原色日本植物図鑑 (草本編 2). 大阪, 保育社.
- 北村四郎, 村田源, 小山鐵夫 (1964) 原色日本植物図鑑 (草本編 3). 大阪, 保育社.
- 北村四郎, 村田源, 堀 勝 (1957) 原色日本植物図鑑 (草本編 2). 大阪, 保育社.
- 清野嘉之 (1990) ヒノキ人工林における下層植物群落の動態と制御に関する研究. 森林総研研報, 359, 1-122.
- Kodani J (2006) diversity of broad-leaved trees in *Cryptomeria japonica* plantations in relation to the distance from adjacent broad-leaved forests. J For Res. 11, 267-274.
- 小谷二郎・高田兼太 (1999) スギ人工林の林床での広葉樹の侵入および優占様式. 石川県林試研報, 30, 1-10.
- 小山泰弘・山内仁人 (2011) 針広混交林造成に向けた更新技術の開発. 長野県林業総合センター研究報告, 25, 29-44.
- 今 博計・渡辺一郎・八坂通泰 (2007) トドマツ人工林における間伐が広葉樹の天然下種更新に及ぼす影響. 日本森林学会誌, 89, 395-400.
- Li HJ and Zhang ZB (2003) Effect of rodents on acorn dispersal and survival of the Liaodong oak (*Quercus liaotungensis* Koidz.). Forest Ecology and Management 176, 387-396.
- Lindenmayer BL, Franklin JF (2002) Conserving forest biodiversity. A comprehensive multiscaled approach, Island Press.
- Lindenmayer DB, Cunningham RB, Donnelly CF, Nix H, Lindenmayer BD (2002) Effects of forest fragmentation on bird assemblages in a novel landscape context. Ecological Monographs, 72, 1-18.
- Lu D, Wang GG, Yan Q, Gao T, Zhu J (2018) Effects of gap size and within-gap position on seedling growth and biomass allocation: Is the gap partitioning hypothesis applicable to the temperate secondary forest ecosystems in Northeast China? For Ecol Manag. 429, 351-362.
- Lugo AE. (1992) Comparison of tropical tree plantations with secondary forests of similar age. Ecol. Monogr. 62, 1-41.
- 前田禎三 (1988) ブナの更新特性と天然更新技術に関する研究. 宇都宮大学農学部学術報告特輯, 46, 1-79.

- Masaki T, Kominami Y and Nakashizuka T (1994) Spatial and seasonal patterns of seed dissemination of *Cornus controversa* in a temperate forest. *Ecology* 75, 1903-1910.
- Masaki T, Ohta T, Sugita H, Oohara H, Otani T, Nagaike T, Nakamura S (2004) Structure and dynamics of tree populations within unsuccessful conifer plantations near the Shirakami Mountains, a snowy region of Japan. *For Ecol Manag.* 194, 389-401.
- Masaki T, Suzuki W, Niiyama K, Iida S, Tanaka H, Nakashizuka T (1992) Community structure of a species-rich temperate forest, Ogawa Forest Reserve, central Japan. *Vegetation* 98, 97-111
- McCune B, Grace JB, Urban DL (2002) Analysis of ecological communities, structural equation modeling. Gleneden Beach: MjM Software Design.
- Meier AJ, Bratton SP and Duffy DC (1995) Possible ecological mechanisms for loss of vernal-herb diversity in logged eastern deciduous forests. *Ecological Applications* 5, 935-946.
- Michelsen A, Lisanework N, Friis I, Holst N (1996) Comparisons of understorey vegetation and soil fertility in plantations and adjacent natural forests in the Ethiopian highlands. *J. Appl. Ecol.* 33, 627-642.
- Millennium Ecosystem Assessment (2005) Ecosystems and Human Well-being: Synthesis Washington D. C., Island Press.
- Miyamoto A, Sano M, Tanaka H, Niiyama K (2011) Changes in forest resource utilization and forest landscapes in the southern Abukuma Mountains, Japan during the twentieth century. *J For Res* 16, 87-97
- 宮脇昭 (1986) 日本植生誌 関東. 東京, 至文堂.
- Mizoguchi Y, Morisawa T, Ohtani Y (2002) Climate in Ogawa Forest Reserve. In: Nakashizuka T, Matsumoto Y (eds) Diversity and interaction in a temperate forest community: Ogawa Forest Reserve of Japan. Springer, Tokyo, pp 11-18
- Mizunaga H. (2000) Prediction of PPFD variance at forest floor in a thinned Japanese cypress planted forest *Ecology and Management*, 126, 309-319
- Mizunaga H, Fujii K (2013) Is Foliage Within Crowns of *Cryptomeria japonica* More Heterogeneous and Clumpy With Age? *Journal of Sustainable Forestry*, 32, 266-285

- Moore S. E., Allen E. L. (1999) Planted forestry. In: Hunter, M. L. Jr (ed) "Maintaining biodiversity in forest ecosystems". Cambridge University Press, 400-433.
- 森 章 (2007) 生態系を重視した森林管理 -カナダ・ブリティッシュコロンビア州における自然撓乱研究の果たす役割-. 保全生態学研究, 12, 45-59.
- 森 章 (2010) 撓乱生態学が繙く森林生態系の非平衡性. 日本生態学会誌, 60, 19-39.
- Naaf T, Wulf M (2007) Effects of gap size, light and herbivory on the herb layer vegetation in European beech forest gaps. Forest Ecology and Management, 244, 141-149.
- Nagaike T (2002) Differences in plant species diversity between conifer (*Larix kaempferi*) plantations and broad-leaved (*Quercus crispula*) secondary forests in central Japan. For. Ecol. Manage. 168, 111-123.
- Nagaike T (2012) Review of plant speceis diversity in managed forests in Japan. International Scholarly Research Network ISRN Forestry, 2012 (629523), 1-7.
- Nagaike T, Fujita T, Dejima S, Chino T, Matsuzaki S, Takanose Y, Takahashi K (2012) Interactive influences of distance from seed source and management practices on tree species composition in conifer plantations. For Ecol Manag 283, 48-55
- Nagaike T, Hayashi A, Abe M, Arai N (2003) Differences in plant species diversity in *Larix kaempferi* plantations of different ages in central Japan. Forest Ecology and Management, 183, 177-193.
- Nagaike T, Hayashi A, Kubo M (2010) Diversity of naturally regenerating tree species in the overstorey layer of *Larix kaempferi* plantations and abandoned broadleaf coppice stands in central Japan. Forestry, 83, 285-291.
- Nagaike T, Hayashi A, Kubo M, Abe M, Arai N (2006) Plant species diversity in a managed forest landscape composed of *Larix kaempferi* plantations and abandoned coppice forests in central Japan. For Sci 52 (3) , 324-332
- 長池卓男 (2000) 人工林生態系における植物種多様性. 日林誌, 82, 407-416.

- Nagashima K, Yoshida S, Hosaka T (2009) Patterns and factors in early-stage vegetation recovery at abandoned plantation clearcut sites in Oita, Japan: possible indicators for evaluating vegetation status. *Journal of Forest Research*, 14, 135-146.
- Nakashizuka T, Iida S, Masaki T, Shibata M, Tanaka H (1995) Evaluating increased fitness through dispersal: a comparative study on tree populations in a temperate forest, Japan. *Eco-science* 2 (3) , 245-251
- 中静 透・山本進一 (1989) 自然攪乱と森林群集の安定性. *日本生態学会誌*, 37, 19-30.
- Niinemets U, Valladares F (2006) Tolerance to shade, drought, and waterlogging of temperate Northern hemisphere trees and shrubs. *Ecol Monogr* 76 (4) , 521-547
- 西村尚之・真鍋 徹 (2006) 森林動態パラメータから森の動きを捉える. 種生物学会編, “森林の生態学－長期大規模研究からみえるもの－”. 文一総合出版, 182 版－長期.
- 西澤敦彦・戸田浩人・石川信吾・生原喜久雄 (2009) 多摩地域の針葉樹人工林内における広葉樹埋土種子 ~広葉樹林からの距離による埋土種子への影響~. 東京都農林総合研究センター年報, 2008, 2-3.
- 野宮治人・和田誠二・寺田雄一郎 (2010) スギ人工林における強度間伐後の開空度と林床植生の変化. *九州森林研究*, 63, 75-77.
- Numata M (1969) Progressive and Retrogressive Gradient of Grassland Vegetation Measured by Degree of Succession: Ecological Judgement of Grassland Condition and Trend IV. *Vegetatio*, 19, 96-127.
- Numata M, Asano S (1970) *Biological Flora of Japan* v1. Tsukiji Shokan Publishing Co. , Tokyo.
- 小田三保・三樹陽一郎・平田泰雅 (2010) 広葉樹林化に適した森林を GIS で抽出する. *森林科学*, 59, 9-12.
- Ogden J, Braggins J, Stretton K, Anderson S (1997) Plant species richness under *Pinus radiata* stands on the central North Island volcanic plateau, New Zealand. *New Zealand Journal of Ecology*, 21, 17-29.

- Ogura J (2006) The Transition of Grassland Area in Japan. *Journal of Kyoto Seika University*. 30, 159-172.
- O'Hara K. L. (2001) The silviculture of transformation – a commentary. *Forest Ecology and Management*, 151, 81-86.
- Oksanen J, Blanchet FG, Friendly M, Kindt R, Legendre P, McGlinn D, Minchin PR, O'Hara RB, Simpson GL, Solms P, Henry M, Stevens H, Szoecs E, Wagner H (2016) *vegan: Community Ecology Package*. R package version 2. 4-0. <https://cran.r-project.org/web/packages/vegan/index.html>. Accessed 17 Aug 2016
- 奥富清 (1976) 南関東の二次林植生—コナラ林を中心として—. 東京農工大学農学部演習林報告 12, 55-65.
- Oliver CD (1981) Forest development in north America following major disturbances. *For. Ecol. Manage.* 3, 153-168.
- 小野里光・浅野浩之・金沢好一 (2009) ヒノキ巻枯らし間伐林における森林害虫の発生. 群馬林試研報, 14, 10-19
- Peterken GF, Game M (1984) Historical factors affecting the number and distribution of vascular plant species in the woodlands of central Lincolnshire England, UK. *J. Ecol.* 72, 155-182.
- Pigott CD (1990) The influence of evergreen coniferous nurse-crops on the field layer in two woodland communities. *J. Appl. Ecol.* 27, 448-459.
- Piotto D (2008) A meta-analysis comparing tree growth in monocultures and mixed plantations. *Forest Ecology and Management*, 255, 781-786.
- Plummer M (2003) JAGS: A Program for Analysis of Bayesian Graphical Models Using Gibbs Sampling. *Proceedings of the 3rd International Workshop on Distributed Statistical Computing (DSC 2003)*, Vienna, Austria.
- Puettmann KJ, Berger CA (2006) Development of tree and understory vegetation in young Douglas-Fir plantations in western Oregon. *Western J. Appl. Forestry* 21, 94-101.
- Qian H, Kliska K, Sivak B (1997) Diversity of the understory vascular vegetation in 40-year-old and old-growth forest stands on Vancouver Island, British Columbia. *J. Veg. Sci.* 8, 773-780.

- R Development Core Team (2006) R: a language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- R Development Core Team (2008) R: A language and environment for statistical computing. <http://www.R-project.org>.
- R Development Core Team (2016) R A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <http://www.R-project.org/>. Accessed 17 Aug 2016
- 林野庁 (2000) 森林資源の現況,
<http://www.rinya.maff.go.jp/j/keikaku/genkyou/h24/index.html>.
- 林野庁 (2005) 平成 17 年林業白書, 東京, 林野庁.
- 林野庁 (2006) 森林・林業基本計画. 東京, 林野庁.
- 林野庁 (2008). 平成 20 年度森林・林業白書. 東京, 林野庁
- 林野庁 (2011) 平成 23 年森林・林業白書, 東京, 林野庁.
- 林野庁 (2012) 平成 24 年森林・林業白書, 東京, 林野庁.
- 林野庁 (2017) 平成 29 年森林・林業白書, 東京, 林野庁.
- Roberts MR (2002) Effects of forest plantation management on herbaceous-layer composition and diversity. *Can. J. Bot. -Rev. Can. Bot.* 80, 378- 389.
- Rodríguez-Loinaz G, Amezcaga I, Onaindia M (2012) Does forest fragmentation affect the same way all growth-forms?. *Journal of Environmental Management*, 94, 125-131.
- Rosenvald R, Lohmus A (2008) For what, when, and where is green-tree retention better than clear-cutting? A review of the biodiversity aspects. *Forest Ecology and Management*, 255, 1-15.
- Sakai A, Hirayama T, Oshioka S and Hirata Y (2006) Effects of elevation and postharvest disturbance on the composition of vegetation established after the clear-cut harvest of conifer plantations in southern Shikoku, Japan. *Journal of Forest Research* 11, 253-265.
- Sakai A, Sato S. , Sakai T, Kuramoto S, Tabuchi R (2005) A soil seed bank in a mature conifer plantation and establishment of seedlings after clear-cutting in southwest Japan. *J. For. Res.* 10, 295-304.
- 酒井 敦・酒井 武・倉本恵生・佐藤重穂 (2006) 四国の中標高域における天然林とこれに隣接する針葉樹人工林の埋土種子組成. *森林立地*, 48, 85-90.

- 佐倉詔夫・沼田 真 (1980) スギ幼齢造林地の群落とその遷移 (I) 伐採後 5 年間の下刈区と放置区の経過. 日林誌, 62, 371-380.
- 佐倉詔夫・鈴木 保 (1988) 14 年生スギ人工林における木本群落の構造. 日林関東支論, 40, 41-44.
- 作田耕太郎・谷口 奨・井上昭夫・溝上展也 (2009) ヒノキ人工林における帯状伐採が林床の微気象と樹木種の多様性に与える影響. 日林誌, 91, 86-93.
- 佐藤重穂, 酒井敦 (2003) 鳥類による種子散布が針葉樹人工林の植生回復に果たす役割. 森林応用研究 12, 23-28.
- 佐藤重穂, 酒井敦 (2005) 針葉樹人工林におけるアカメガシワの種子散布者としての鳥類. 日本鳥学会誌 54, 23-28.
- Scherber C, Eisenhauer N, Weisser W. W., Schmid B (2010) Bottom-up effects of plant diversity on multitrophic interactions in a biodiversity experiment. Nature, 468, 553-556.
- Schoonmaker P, McKee A (1988) Species composition and diversity during secondary succession of coniferous forests in the western cascade mountains of Oregon USA. For. Sci. 34, 960-979.
- Seiwa K, Eto Y, Hishita M, Masaka K (2012a) Effects of thinning intensity on species diversity and timber production in a conifer (*Cryptomeria japonica*) plantation in Japan. J For Res. 17, 468-478.
- Seiwa K, Eto Y, Hishita M, Masaka K, Imaji A, Ueno N, Hasegawa Y, Konno M, Kanno H, Kimura M (2012b) Roles of thinning intensity in hardwood recruitment and diversity in a conifer, *Cryptomeria japonica* plantation: A 5-year demographic study. Forest Ecol Manag. 269, 177-187.
- Seiwa K, Ando M, Imaji A, Tomita M, Kanou K (2009) Spatio-temporal variation of environmental signals inducing seed germination in temperate conifer plantations and natural hardwood forests in northern Japan. For Ecol Manag. 257, 361-369.
- Shibata M, Tanaka H, Iida S, Abe S, Masaki T, Niiyama K and Nakashizuka T (2002) Synchronized Annual Seed Production by 16 Principal Tree Species In A Temperate Deciduous Forest, Japan. Ecology 83, 1727-1742.
- 島田 博匡・野々田 稔郎 (2010) 暖温帯域における広葉樹林化の可能性. 森林科学, 59, 13-16

- 城田徹央・伊藤有季・丸山一樹・岡野哲郎 (2012) 強度間伐に対する壮齡ヒノキ人工林の林分構造の中期的応答. 信州大学農学部 AFC 報告, 10, 17-26.
- Soons M, Bullock J. M. (2008) Non-random seed abscission, long-distance wind dispersal and plant migration rates. *Journal of Ecology*, 96, 581-590.
- Suzuki W (2002) Forest vegetation in and around Ogawa Forest Reserve in relation to human impact. In: Nakashizuka T, Matsumoto Y (eds) *Diversity and interaction in a temperate forest community: Ogawa Forest Reserve of Japan*. Ecological studies. Springer, Tokyo, pp 27-41
- 鈴木和次郎・須崎智広・奥村忠充・池田 伸 (2005) 高齢級化に伴うヒノキ人工林の発達様式. 日林誌, 87, 27-35.
- Swindel B, Lloyd R, Patil GP, Taillie C, Conde L (1987) USA national forest management act forest ecosystems diversity and diversity profiles. *Coenoses* 2, 1-8.
- Swindel BF, Conde LF, Smith JE (1986) Successional changes in *Pinus elliottii* plantations following two regeneration treatments. *Can. J. For. Res.* 16, 630-636.
- Swindel BF, Grosenbaugh LR (1988) Species diversity in young Douglas-fir plantations compared to old growth. *For. Ecol. Manage.* 23, 227-231.
- Sydes C, Grime JP (1981) Effects of tree leaf litter on herbaceous vegetation in deciduous woodland I. Field investigation. *J. Ecol.* 69, 237-248.
- Takafumi H, Hiura T (2009) Effects of disturbance history and environmental factors on the diversity and productivity of understory vegetation in a cool-temperate forest in Japan. *For Ecol Manag* 257, 843-857
- Takahashi K, Sato K, Washitani I (2006) The role of the wood mouse in *Quercus serrata* acorn dispersal in abandoned cut-over land. *Forest Ecology and Management*, 229, 120-127.
- 武田博清 (1994) 生態系生態学における群集研究 -森林生態系の提供する「食物-住み場所」テンプレート-. 森林科学, 10, 35-39.
- Tanaka H. and Kominami Y. (2002) Seed dispersal. *Ecol. Stud.* 158, 109-126
- Tanaka H, Nakashizuka T (1997) Fifteen years of canopy dynamics analyzed by aerial photographs in a temperate deciduous forest, Japan. *Ecology* 78, 612-620

- Tanaka H, Shibata M, Nakashizuka, T (1998) Evaluation of the role of wind dispersal in tree population dynamics by using a mechanistic approach. *Journal of Sustainable Forestry*, 6 (1/2), 155-174.
- Tews J, Brose U, Grimm V, Tielbörger K, Wichmann M. C., Schwager M, Jeltsch F (2004) Animal species diversity driven by habitat heterogeneity/diversity: the importance of keystone structures. *Journal of Biogeography*, 31, 79-92.
- Thomas SC, Halpern CB, Falk DA, Liguori DA, Austin KA (1999) Plant diversity in managed forests: understory responses to thinning and fertilization. *Ecol. Applic.* 9, 864-879.
- 戸島久和 (2004) 都市近郊分断林における遷移と動態. 横浜国立大学博士論文.
- Tsukamoto J (1991) Downhill movement of litter and its implications for ecological studies in three types of forest in Japan. *Ecol. Res.* 6, 333-345.
- Turner MG, Baker WL, Peterson CJ, Peer RK (1998) Factors influencing succession: lessons from large, infrequent natural disturbances. *Ecosystems* 1, 511-523
- USDA (U. S. Department of Agriculture) Forest Service, BLM (Bureau of Land Management) (1994) Record of Decision for amendments to Forest Service and Bureau of Land Management planning documents within the range of the Northern Spotted Owl. USDA Forest Service and BLM.
- Utsugi E, Kanno H, Ueno N, Tomita M, Saitoh T, Kimura M, Kanou K, Seiwa K (2006) Hardwood recruitment into conifer plantations in Japan: Effects of thinning and distance from neighboring hardwood forests. *Forest Ecology and Management*, 237, 15-28.
- Vellend M (2003) Habitat loss inhibits recovery of plant diversity as forests regrow. *Ecology*, 84, 1158-1164.
- Wang G., Liu F. (2011) The influence of gap creation on the regeneration of *Pinus tabulaeformis* planted forest and its role in the near-natural cultivation strategy for planted forest management. *Forest Ecology and Management* 262, 413-423
- Warr SJ, Kent M. and Thompson K. (1994) Seed Bank Composition and Variability in 5 Woodlands in South-West England. *Journal of Biogeography* 21, 151-168.

- Wiegand T, Revilla E, Moloney KA (2005) Effects of habitat loss and fragmentation on population dynamics. *Conservation Biology*, 19, 108-121.
- Xiao ZS, Jansen PA and Zhang ZB (2006) Using seed-tagging methods for assessing post-dispersal seed fate in rodent-dispersed trees. *Forest Ecology and Management* 223, 18-23.
- Yamagawa H, Ito S (2006) The role of different sources of tree regeneration in the initial stages of natural forest recovery after logging of conifer plantation in a warm-temperate region. *J For Res.* 11, 455-460.
- Yamagawa H, Ito S, Mitsuda Y and Fukuzato K (2006) Effects of topography and management history on natural forest recovery in abandoned forest after clear-cutting in Miyazaki, Japan. *Journal of Forest Research* 11, 99-106.
- Yamagawa H, Ito S, Nakao T (2007) Edge effects from a natural evergreen broadleaved forest patch on advanced regeneration and natural forest recovery after clear-cutting of a sugi (*Cryptomeria japonica*) plantation. *Japanese Journal of Forest Environment*, 49, 111-122.
- Yamagawa H, Ito S, Nakao T (2010) Restoration of semi-natural forest after clearcutting of conifer plantations in Japan. *Landsc Ecol Eng.* 6, 109-117.
- 山川 博美, 伊藤 哲, 中尾 登志雄, (2007) スギ人工林の下層植生および伐採後の森林再生に及ぼす隣接照葉樹林の林縁効果. *森林立地* 49 (2) , 111-122.
- 山川博美・伊藤 哲・作田耕太郎・溝上展也・中尾登志雄 (2009) 針葉樹人工林の小面積皆伐による異齢林施業が下層植生の種多様性 およびその構造に及ぼす影響. *日林誌*, 91, 277-284.
- Yamanaka 山中典和, 高谷加寿子, 川那辺三郎 (1997) アシウスギ-ブナ混交林における樹木の枯死形態と枯死要因. *日林誌*, 79, 14-21.
- Yamashita S, Hattori T, Abe H (2010) Host preference and species richness of wood-inhabiting aphyllophoraceous fungi in a cool temperate area of Japan. *Mycologia*, 102, 11-19.
- 山浦悠一 (2007) 広葉樹林の分断化が鳥類に及ぼす影響の緩和 -人工林マトリックス管理の提案-. *日林誌*, 89, 416-430.

- Yamaura Y, Ikeno S, Sano M, Okabe K, Ozaki K (2009) Bird responses to broad-leaved forest patch area in a plantation landscape across seasons. *Biological Conservation*, 142, 2155-2165.
- Yamaura Y, Oka H, Taki H, Ozaki K, Tanaka H. (2012) Sustainable management of planted landscapes: lessons from Japan. *Biodiversity and Conservation*, 21, 3107-3129.
- 八坂通泰 (1998) 人工林の間伐と下層植生の多様性. 光珠内季報, 112, 5-8.
- 吉川秀平, 國崎貴嗣 (2014) スギ人工林における周辺林分や林地生産力の違いが下層木本の組成やサイズに及ぼす影響. 岩手大学農学部演習林報告 45, 57-71.
- Yoshinaga S, Takahashi M, Aizawa S (2002) Landforms and soil characteristics in Ogawa Forest Reserve. In: Nakashizuka T, Matsumoto Y (eds) *Diversity and interaction in a temperate forest community: Ogawa Forest Reserve of Japan*. Ecological studies. Springer, Tokyo, pp 19-26

謝辞

本論文は筆者が森林総合研究所に入所以来の研究成果をまとめたものである。宇都宮大学農学部森林科学科教授大久保達弘先生には主査として博士論文の構成を指導して頂いた。ここに深謝の意を表する。東京農工大学大学院農学研究院教授である戸田浩人先生には副査として論文の細部に渡るご助言を戴いた。ここに深謝の意を表する。また、博士論文の審査に当たっては、宇都宮大学農学部森林科学科の准教授逢沢峰昭先生、東京農工大学大学院農学研究院教授の星野義延先生、そして同院准教授の吉川正人先生に有用なアドバイスを頂いた。ここに深謝の意を表する。第2章の調査にあたっては当時の森林総合研究所植生制御研究室の室長である竹内郁雄氏、室員の奥田史郎氏、伊藤武治氏、そして関東森林管理局森林技術センターの池田伸氏に多大な助力を頂いた。ここに感謝の意を表する。第3章の調査にあたっては、同じく当時の植生制御研究室の室員である九島宏道氏、そして調査地とした国有林の関東森林管理局千葉森林管理事務所、静岡森林管理署、伊豆森林管理署、および天竜森林管理署の方々に多大な助力を頂いた。ここに感謝の意を表する。第4章の調査にあたっては当時の植生制御研究室長の田内裕之氏、同じく当時の森林総合研究所群落動態研究室室長の新山馨氏、室員の田中浩氏、柴田銃江氏、そして当時森林総合研究所環境計画研究室室員であった宮本麻子氏に多くの助力を頂いた。ここに感謝の意を表する。第5章の調査にあたっては、当時の森林総合研究所関西支所森林生態研究グループ長の石田清氏、当時兵庫県立農林水産技術総合センター森林林業技術センター主任研究員であった谷口真吾氏、そして中はりま森林組合の皆様に調査地の選定を始めとして多くの助力を頂いた。ここに感謝の意を表する。投稿論文の執筆にあたっては山梨県森林研究所の長池卓男氏、森林総合研究所森林植生領域長当時の清野嘉之氏、田中浩氏、正木隆氏、そして森林昆虫研究領域長当時の牧野俊一氏に共著者として解析方法から文章の書き方に渡る多大の助力を頂いた。ここに深謝の意を表する。また、最終的に博士論文を提出するまでに多くの叱咤激励を頂いた歴代の植生制御研究室長である杉田久志氏、佐藤保氏、倉本恵生氏、そして日頃の調査研究の協力はもとより、博士論文をまとめるに当たって有益なご討論ご助言を戴いた現室員の酒井武氏、宮本和樹氏、星野大介氏、その他数多くの森林総合研究所森林植生領域及び植物生態領域の研究者の皆様に感謝の意を表する。