強度間伐に対する壮齢ヒノキ人工林の林分構造の中期的応答

城田徹央・伊藤有季・丸山一樹・岡野哲郎
信州大学農学部森林科学科

要　　約

強度間伐後11年から14年が経過した75年生ヒノキ人工林の林分構造の変化を調査し，これまでのモニタリング調査の結果とあわせて解析した。林冠層を形成する個体については成長が継続し，それに伴う林冠の再閉鎖が確認された。低木層の樹高の増加が認められた一方で，その個体数密度は減少しはじめていた。スズタケの稈数密度に変化は認められなかったが，稈高の増加が認められた。林床層では間伐後短期的に種数および密度の増加が認められたものの，その後の林冠の再閉鎖，低木層の発達，スズタケの成長による林床の光環境の悪化に伴い，衰退の傾向を示した。これまでの報告に見られない現象が生じていることから，モニタリング調査の継続の必要性が示唆された。

キーワード：ヒノキ壮齢林，強度間伐，階層構造，中期的応答，モニタリング

はじめに

近年，これまで日本で広く行われてきた40年から50年伐期の皆伐一斉林施業が，森林の多面的機能の発揮を重視する施業方針や木材価格の低迷などを受け，長伐期施業や針広混交林施業へと移行し始めている[25),26)]。しかしながら長伐期化については，強度間伐などの新しい管理技術が組み込まれることが多い一方で，施業技術や施業施策に関する検討は十分ではなく，これらの検討の下で適切な施業体系を構築していくことが必要とされている[3),25),26)]。加えて，生物種多様性の向上をはじめとした生態系機能の付加を目指す場合[37)]，間伐管理などの施業後の長い生育期間に発生する人工林生態系の構造的変化や物質生産特性についての理解が必要となる[1)]。

施業方法とその後の林分構造の発達過程の関係を解析した例として，地床処理と広葉樹の発生，発達の関係を明らかにした研究[29)]や，広葉樹の発生年を解析し，間伐と広葉樹の更新の関係を明らかにした研究[4),11),18)]などが挙げられる。また,従来よりも強度の間伐を行った場合，間伐強度の増加に応じて，草本層の植被率や広葉樹の更新と成長が，さらに促進されることが明らかとなった[36)]。しかしながら，これまでの強度間伐に伴う林分構造の変化に関する研究は強度間伐後経過年数２～５年のものが多く[6),16),36)]，強度間伐後10年以上が経過した壮齢人工林において林分構造の発達過程を追跡した例はない。そのため，強度間伐に対する中・長期的な林分構造の応答については不明な点が多い。

本研究の調査地である信州大学農学部附属手良沢山演習林第４林班は－１小班の約75年生のヒノキ人工林では強度間伐が1995年から1998年にかけて行われ，1999年と2004年に林分構造と植生の調査が行われた。本研究ではこの林分を2009年に継続して調査し，過去のデータと合わせ，強度間伐を行った林分の中期的な植生発達についての基礎的知見を提示することを目的とした。

受付日　2011年12月26日
受理日　2012年２月９日

調査地および方法

１．調査地

本研究は信州大学附属 AFC 手良沢山演習林第４林班は－１小班に成立する約75年生ヒノキ人工林約４haの林分を調査地とした。林冠層構成樹種の大半はヒノキであるが，ヒノキ植栽前から成立していると考えられるウラジロモミ，アカマツ，ミズナラが混交している[34)]。本調査地は標高980m～1120mの独立尾根を持った北東～北西向き斜面で，平均傾斜は約35°，斜面下には野田ヶ沢と，これに沿った林道（野田ヶ沢線）がある。土壌は全般的に B_D が分布するが斜面上部の一部に $B_{D(d)}$ が認められる[35)]。2006年と2007年の年平均降水量は1344㎜，年平均気温は8.9℃であり[12),13),14)]，温かさの指数（WI）と寒さの指数（CI）はそれぞれ70.9および－23.5と算出された。

本調査地では1995年から1998年にかけて毎年１haずつ，本数間伐率で50％以上の強度な下層間伐が行われた。その結果，間伐前には平均850本/haの本数密度でヒノキが存在したが，平均約400本/ha前後に整理された。本調査地では間伐後1999年から５年間隔で調査が行われており，今回は３回目の調査に該当する。間伐以前は育林作業の遅れにより林冠は閉鎖し，林内は暗く，林床層・低木層共に植生が貧弱で枯損木も見られる状況であった[34]。伐採後経過年数１～４年時に行われた第１回調査では間伐年度によって違いは認められるものの，間伐前と比較して，林床の開空度が約３倍以上となった。林床では相対照度の増加に伴い植生が侵入し，繁茂した。特に間伐後４年を経過した調査区においては木本種が成長し，階層構造が形成され，林床が植生に覆われた[34]。伐採後経過年数６～９年時に行われた第２回調査では，林床の植生において階層の二分化が進み，明確な林床層と低木層が形成された。さらに木本の種組成が複雑化し，草本の種組成が単純化した。また，相対照度の調査により，林冠は閉鎖していないが，林床植生の発達による地表面相対照度の低下が確認された[30]。

林分構造の発達過程を解析する為，本研究では鈴木[30]が2004年に設定した12のプロットを継続して調査した。これらのプロットは間伐年度の異なる４つの林分毎に斜面上部，中部，下部に設置され，サイズは20m×20mである（図１，表１）。なお，2004年と2009年において調査を行ったプロットは辻野[34]によって1999年に調査されたプロットと異なる位置に設置されたため，ヒノキの個体数密度が異なっている（表１）。

２．階層構造の調査方法

調査を行うにあたり，森林の階層を林冠層（樹高10m以上），低木層（樹高1.5m以上，10m未満），林床層（植物高1.5m未満）の３つに区分した。なお，スズタケの一部には1.5mを超える稈もあったが，大半が1.5m未満であったため，全てを林床層として扱った。階層構造の調査は2009年８月から10月にかけて行った。

林冠層については，各プロットの全ての個体について，樹種（ヒノキ，アカマツ，ミズナラ），樹高，枝下高，胸高直径を計測した。プロットごとにヒノキの樹高および枝下高の平均値を算出し，樹冠長を算出した。また，ヒノキだけを対象としたDBHの平均値と胸高断面積合計を算出した。

低木層については各プロットの上辺中央から下辺中央まで幅２m，長さ20mのベルト状の調査区を設置し，その中に出現する木本種のうち，樹高が1.5m以上で林冠層に到達していない全ての個体を対象に樹種同定及び樹高測定を行った。プロットごとに

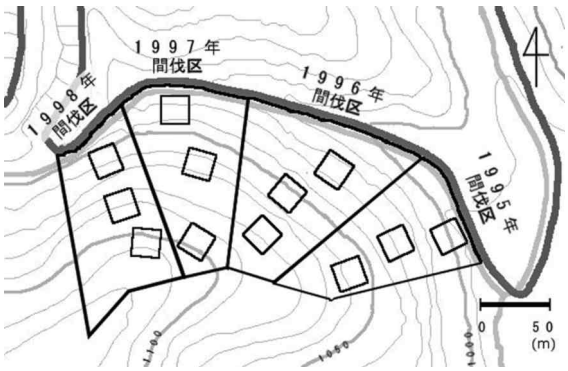


図１　調査地概要
四角は2004年に設置された固定プロットを示す。

表１　調査地概況

間伐年	斜面位置	1999年調査プロット 個体数密度（本/ha） ヒノキ	ヒノキ以外	2004年-2009年調査プロット 個体数密度（本/ha） ヒノキ	ヒノキ以外	斜面傾斜	斜面方位
95年	上部	450	50	350	0	34	69
	中部	275	0	425	25	34.5	76
	下部	325	0	325	0	34	94
96年	上部	575	50	325	0	39.5	36
	中部	425	0	275	0	36	55
	下部	325	0	400	0	34	17
97年	上部	350	25	500	25	36.5	17
	中部	550	25	575	0	35.5	26
	下部	350	0	400	0	36	10
98年	上部	1625	550	1400	325	33.5	340
	中部	550	125	575	0	39.5	329
	下部	350	0	400	0	40	343

種数，プロット内の平均樹高，個体数密度を算出した。なお，第１回目の調査では，各プロットに１ｍ×１ｍの調査区が１か所ずつ[34]，第２回目の調査では同サイズの調査区が３か所ずつ[30]設けられ，同様の調査が行われた。

林床層については各プロット内に植生調査用の１ｍ×１ｍの調査区を３か所ずつ設置し，植物高1.5ｍ未満の全ての出現個体について，植物種同定を行い，植物高，被度の測定を行った。さらに，種群（木本，草本，ササ）ごとに，種数，平均植物高，個体数密度を算出した。なお，第１回目の調査では，各プロットに１ｍ×１ｍの調査区が１か所ずつ[34]，第２回目の調査では同サイズの調査区が３か所ずつ[30]設けられた。シダ植物についても調査を行ったが，第１回目及び第２回目の調査において種の同定がなされなかったことから，本研究では解析から除外した。

低木層と林床層の木本植物については，種子散布型の比較を行った。種子散布型の分類は，小林[15]を参考に果実の形態によって風散布種子，鳥散布種子，重力散布種子に分類した。

３．光環境の調査方法

各間伐区の上部，中部，下部のプロットにおいて全天空写真による光環境の評価を行った。光環境は各プロット内の３箇所で計測された。低木層の光環境を評価するため，落葉期（2009年11月22日）に地上高1.8ｍで，また，林床層の光環境を調査するため，着葉期（2009年９月１日と３日）に地上高0.5ｍで魚眼レンズ（LC-ER1，NIKON）を装着したデジタルカメラ（COOLPIX950，NIKON）で撮影を行った。撮影はいずれも曇天時に行った。光環境の指標としてCanopOn2[33]を用いて算出された開空度を用いた。各プロットの光環境をプロット内３ヶ所の開空度の平均値により表現した。

４．データ解析

第１回および第２回の調査データを用いて，1999年と2004年における各プロットの林冠層，低木層および林床層に関する各パラメータを同じ計算手順に従って計算した。これら計３回分のデータセットを用いて，調査時期の影響を検定するために対応のある分散分析を行った。したがって反復数は12プロットとなる。多重比較には，Scheffe の方法を用いた。ただし，林冠層については，1999年から2004年にかけてプロットの位置を変更したことによる個体数密度の違いが，サイズおよび成長に影響することが懸念されたので，1999年と2004年，および2004年と2009年の比較を対応のあるｔ－検定によって解析した。また，低木層および林床層の種数と個体数密度に対する種子散布型の影響を評価するために，種子散布型，計測年およびその交互作用を検出する一般化線形モデルを用いて解析した。計測年に関しては時系列対応因子，種子散布型に関しては独立因子とみなした。

低木層と林床層のサイズ構造の変化を表現するために，各プロットにおいて，植物高の頻度分布を求めた。林床層については，ササ，木本植物，草本植物それぞれについて算出した。

結　　果

図２に林冠層ヒノキのサイズの変化を，表２に変化の統計的有意性を示した。樹高は1999年から2004年にかけて，および2004年から2009年にかけて増加した。樹冠長は1999年から2004年にかけて増加したが，2004年から2009年にかけては減少した。枝下高，胸高直径，および胸高断面積合計は1999年から2004年にかけて変化しなかったが，2004年から2009年にかけて増加した。

図３に低木層広葉樹の種数，樹高および個体数密度の変化を示した。種数と樹高は計測年毎に増加した（それぞれ $F=34.06$，$p<0.001$；$F=30.32$，

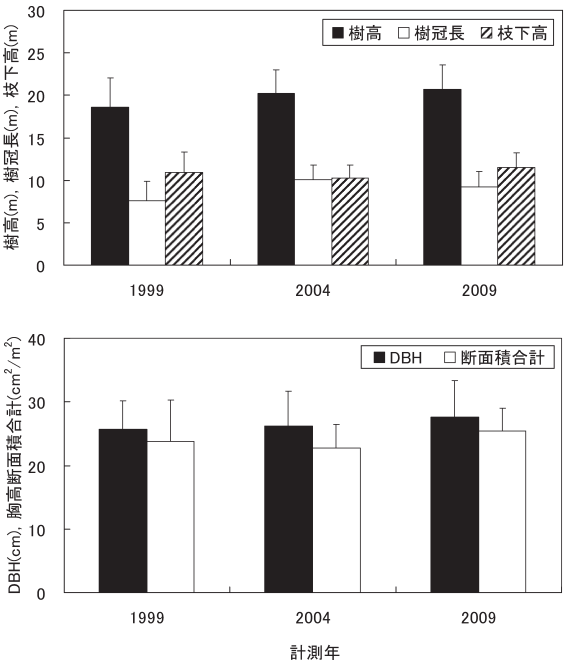


図２　林冠層のヒノキのサイズの変化
上：樹高，樹冠長および枝下高，下：DBH および胸高断面積。バーは標準偏差を現す（ｎ＝12）。異なるアルファベットの付いた値は，有意に異なることを示す。

表２．林冠層におけるサイズの変化

項目	1999年 vs. 2004年			2004年 vs. 2009年		
	差±標準偏差	t－値	p－値	差±標準偏差	t－値	p－値
樹高　(m)	1.67 ± 2.14	2.70	0.021	0.46 ± 0.24	6.64	＜0.001
樹冠長　(m)	2.41 ± 2.19	3.80	0.003	-0.84 ± 0.54	-5.44	＜0.001
枝下高　(m)	-0.74 ± 1.71	-1.50	0.162	1.30 ± 0.56	8.09	＜0.001
胸高直径　(cm)	0.51 ± 3.88	0.45	0.659	1.49 ± 0.43	11.90	＜0.001
断面積合計（㎠/㎡）	-0.99 ± 7.25	-0.47	0.645	2.67 ± 1.15	8.00	＜0.001

反復数は12プロット．

p＜0.001)。表３に，低木層に出現する種について種子散布型による種数の変化の違いを示した。1999年に低木層に出現した種は鳥散布型だけであり，2004年以降に風散布型および重力散布型の種が観察された。プロット間の対応を考慮した一般化線形モデルによって，３つの種子散布型の違い，2004年と2009年の違い，およびこれらの交互作用を検定した結果，いずれの要因も有意となった（それぞれF＝26.91，p＜0.001；F＝7.53，p＝0.019；F＝6.95，p＝0.005)。多重検定の結果，鳥散布型の種が最も多く，2004年から2009年にかけて増加しているのに対し，風散布型と重力散布型の種は少なく，2004年から2009年にかけて変化していなかった。

一方，個体数密度は1999年から2004年にかけて増加し，2004年から2009年にかけて大幅に減少した（図３；F＝34.06，p＜0.001)。表４に種子散布型による個体数密度の変化の違いを示した。一般化線形モデルによって３つの種子散布型の違い，2004年と2009年の違い，およびこれらの交互作用を検定した結果，いずれの要因も有意となった（それぞれF＝37.88，p＜0.001；F＝64.54，p＜0.001；F＝25.59，p＜0.001)。多重検定の結果，鳥散布型の種がもっとも多く，2004年から2009年にかけて減少しているのに対し，風散布型と重力散布型の種は少なく，2004年から2009年にかけて変化していなかった。

図４に林床層の種数，植物高，個体数密度の変化を示した。全体の種数は1999年から2004年にかけて増加し，2004年から2009年にかけては変化しなかった（F＝19.26，p＜0.001)。このうち木本植物に関しては種数の変化は見られず（F＝0.992，p＝0.387)，草本植物の種数は1999年から2004年にかけて増加し，2004年から2009年にかけて減少した（F＝40.99，p＜0.001)。表５に林床層に出現する木本種について種子散布型ごとの種数の変化を示した。一般化線形モデルによって３つの種子散布型

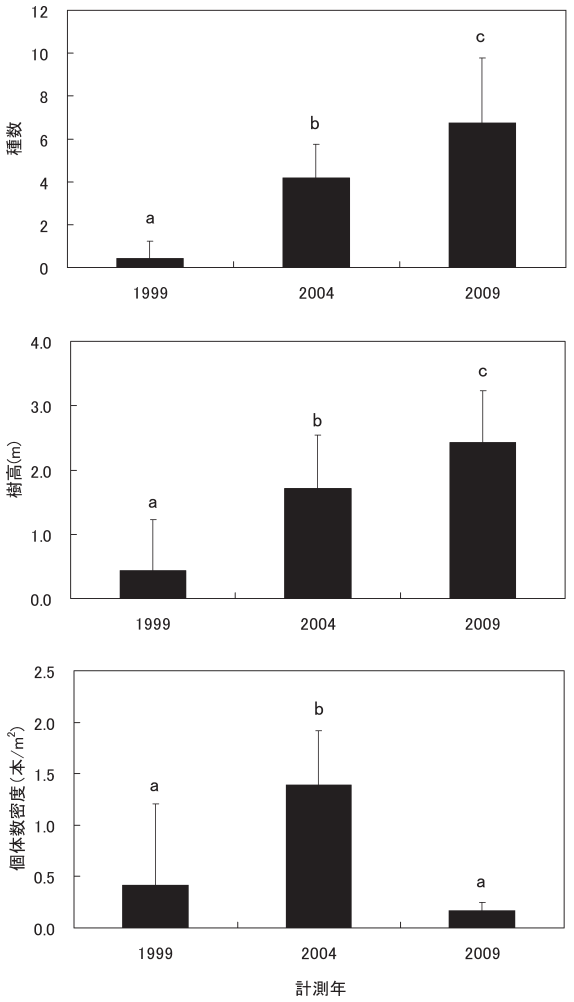


図３　低木層の種数，樹高，個体数密度の変化
バーは標準偏差を現す（n＝12)。異なるアルファベットの付いた値は，有意に異なることを示す。

表３　低木層における散布様式による種数の変化

散布様式	1999	2004	2009
鳥散布	0.42 ± 0.79 —	3.17 ± 1.19 b	5.33 ± 2.35 c
風散布#	— ± — —	0.67 ± 0.98 a	0.83 ± 1.11 a
重力散布#	— ± — —	0.33 ± 0.49 a	0.58 ± 0.67 a

数値は平均値±標準偏差（n＝12）を示す。同じアルファベットの付された値は統計的に有意に異ならない。
#－は1999年に該当データがないことを示す。

表４　低木層における散布様式による個体数密度の変化

散布様式	1999	2004	2009
鳥散布	0.42 ± 0.79 —	1.06 ± 0.40 b	0.13 ± 0.06 a
風散布#	— ± — —	0.22 ± 0.33 a	0.02 ± 0.03 a
重力散布#	— ± — —	0.11 ± 0.16 a	0.01 ± 0.01 a

数値は平均値±標準偏差（n＝12）を示す。同じアルファベットの付された値は統計的に有意に異ならない。#－は1999年に該当データがないことを示す。

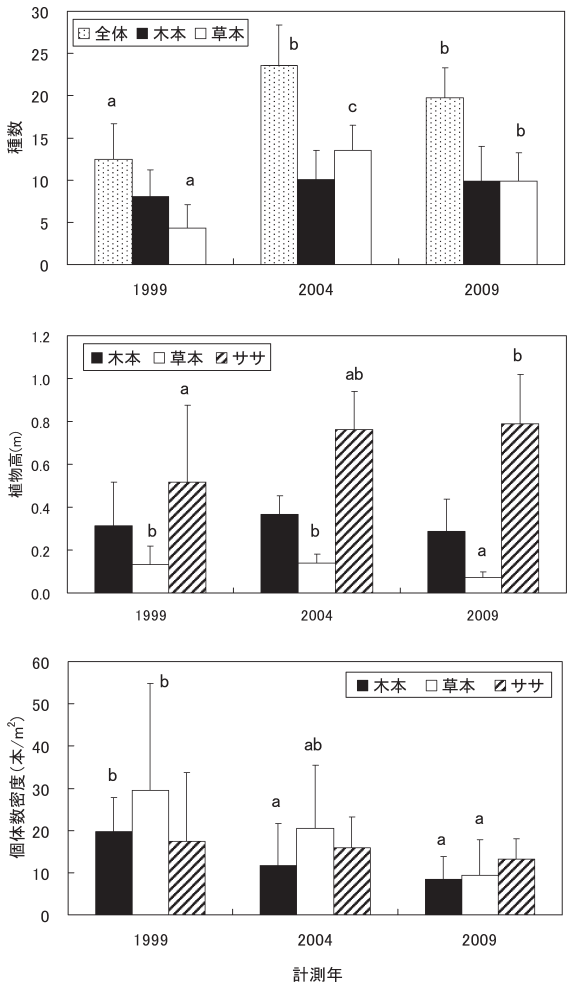


図４　林床層の種数，樹高，個体数密度の変化
バーは標準偏差を現す（n＝12)。異なるアルファベットの付いた値は，有意に異なることを示す。

表５　林床層の木本植物における散布様式による種数の変化

散布様式	1999	2004	2009
鳥散布	5.17 ± 2.69 b	6.58 ± 2.23 b	7.00 ± 2.89 b
風散布	1.08 ± 1.16 a	0.83 ± 1.11 a	0.75 ± 0.97 a
重力散布	1.83 ± 1.34 a	2.67 ± 1.83 a	2.17 ± 1.95 a

数値は平均値±標準偏差（n＝12）を示す。同じアルファベットの付された値は統計的に有意に異ならない。

の違い，測定年の違い，およびこれらの交互作用を検定した結果，散布様式が有意となり（F＝48.89，p＜0.001)，測定年および交互作用の影響は認められなかった（それぞれF＝099，p＝0.387；F＝2.00，p＝0.111)。

植物高の測定年による変化に関しては，木本種については変化が認められなかったが（F＝0.92，p＝0.412)，草本種については減少が（F＝5.69，p＝0.010)，ササについては増加が（F＝4.16，p＝0.029）が，それぞれ認められた。

個体数密度の測定年による変化（図４）に関しては，木本種および草本種について減少したが（それぞれF＝6.51，p＝0.006；F＝3.54，p＝0.046)，ササについては変化が認められなかった（F＝0.69，p＝0.509)。木本植物に関して種子散布型による個体数密度の変化を検定した結果（表６)，種子散布型と測定年による違いは有意であったが（それぞれF＝12.31，p＜0.001，F＝6.51，p＝0.006)，交互作用は有意ではなかった（F＝2.33，p＝0.07)。多重比較の結果，種子散布型では鳥散布型の種が最も多く，計測年では1999年から2009年にかけて減少する傾向が認められた。

図５に低木層の樹高および林床層の植物高のヒストグラムを示した。低木層の樹高は，1999年には2.5mの層に集中していたが，徐々にピークが大きくなると同時に，ばらつきが大きくなった。ササの高さのピークは１mと変化しなかったが，強度間伐後に２m以上のササが増加した。木本種の高さは，いずれの計測年においても林床に近いほど個体数が多い分布を示したが，2004年，2009年と時間が経過するにつれて，高さ１m以上のクラスでの減少が大きく，滑らかな分布から急な分布に推移した。草本種は1999年には林床から高さ１mの層に達していたが，2004年以降，高さは減少し，2009年には0.25mまでの層にしか達しなかった。

図６に光環境の指標として開空度の変化を示した。林床層における開空度は1999年に約15％であったが，2004年にかけて急速に減少し，2009年には約５％となった（F＝23.05，p＜0.001)。また，2009年における低木層の開空度と林床層の開空度には，高度

表６　林床層の木本植物における散布様式による個体数密度の変化

散布様式	1999	2004	2009
鳥散布	12.50 ± 7.28 b	6.58 ± 3.92 ab	5.19 ± 2.34 a
風散布	1.83 ± 2.52 a	0.61 ± 0.79 a	0.94 ± 1.81 a
重力散布	5.42 ± 7.06 a	4.44 ± 7.64 a	2.39 ± 3.48 a

数値は平均値±標準偏差（n＝12）を示す。同じアルファベットの付された値は統計的に有意に異ならない。

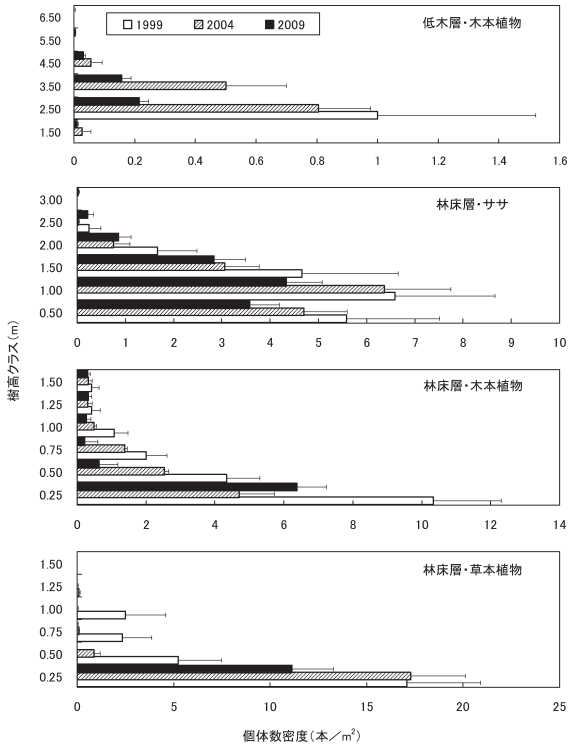


図５　林床層および低木層の植物高の頻度分布
バーは標準誤差を現す（ｎ＝12)。1999年のデータには低木層のないプロットのものを含まない。

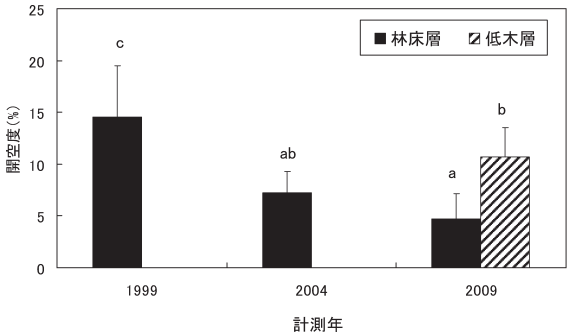


図６　林床層および低木層の光環境の変化
バーは標準偏差を現す（ｎ＝12)。異なるアルファベットの付いた値は，有意に異なることを示す。

に有意な違いが認められ（Ｆ＝63.5，$p<0.001$)，低木層の発達による光減衰が生じていた。

一方，1999年には低木層はほとんど発達していなかったので，その光環境は林床層の光環境と同一と仮定できる。2009年の低木層の開空度は約10％であり，1999年の開空度よりも小さかったことから（Ｆ＝6.39，$p=0.028$)，1999年から2009年にかけて低木層の光環境は劣化したと判断された。

考　　察

１．林冠層の再閉鎖

50年伐期が主流であった頃の林分収穫表などのデータは，高齢林の成長を低く見積もっていることが明らかになってきており，90〜100年生時において林分の成長量は明瞭な低下を起こさないことも実測され始めている[26]。長野県のヒノキ林においても，80年生以上の林分で成長の停滞は見られないことが報告されている[9]。

一般に，樹冠長，枝下高，胸高直径および胸高断面積合計は個体数密度の影響を受けやすい[2]。本研究においては1999年と2004年以降のプロットが固定されていなかったことによって，林冠層の個体数密度が異なっていた（表１)。そのため1999年から2004年にかけてのこれらの変化（表３）を抽出できる状態ではない。一方で，樹高成長は林分密度の違いに影響を受けにくいため[32]，プロットが固定されていなくても比較が可能である。1999年から2004年にかけて，また2004年から2009年にかけて樹高が増加したという結果は（表２)，壮齢林において樹高成長が持続されているという従来の報告[9,25]を支持している。

一方で2004年から2009年にかけては，同一のプロットを用いて追跡調査がおこなわれており，枯死による密度変化もなかったことから，すべての測定項目の変化について信頼のある結果が得られている。これらの測定項目のうち，樹高だけでなく胸高直径および胸高断面積合計で増加が認められることから（表２)，壮齢林においても間伐効果が期待できると結論される。

2004年から2009年にかけて枝下高が上昇したという結果（表２）は，この段階で林冠層のヒノキ個体間での双方向的競争が始まったことを示唆している。ただし完全に林冠が閉鎖し，下層植生がほとんどないヒノキ人工林の林冠下の相対照度は約５％であることが知られている[11]。一方で，本調査地の2009年における低木層上部での開空度は約10％であることから林冠閉鎖は完全ではない可能性が高い。すなわち，今後も林冠層が発達すると同時に，低木層における光環境の劣化が進行することが考えられる。

２．低木層の発達と衰退

一般に，間伐により林冠が疎開して光環境が改善されると，それを契機として林床で植物が更新する[4),11]。強度間伐後２年から５年の林床植生の応答を調べた研究においても急速に種数が増加することが示されている[6),16),36]。本調査地では強度間伐以前は林床植生がほとんど認められなかったものの[35]，強度間伐を経た1999年には木本種約８種，草本種約４種が存在していた（図５)。さらに2004年の調査

では約24種，2009年では約20種と種数が増加した（図５）。このことから，本調査地においても強度間伐はこれまでの研究[6),16),36)]と同様，短期的には急激な更新を導き，多くの種を林床に出現させると考えられる。

一方で，2004年以降，ササの層の上に木本種による低木層が形成され，それら低木層の木本種は樹高を増加させた（図４）。ササが全体的に植物高を増加させたことに対し（図４），低木層の木本種は樹高の増加とともに，個体間での樹高の差が増加した（図４）。木本種の中に低木種と高木種が混在していると仮定すると今後それらが低木層と亜高木層に分化していく可能性が示唆される。

低木層では種数と樹高が増加した一方で，その個体数密度は2004年から2009年にかけて急激に減少した（図３）。植物個体数の減少に関する要因として，より上層からの一方向的競争と同じ層における双方向的競争が考えられる。まず，一方向的競争に関しては，ヒノキ林冠の再閉鎖に伴う光環境の悪化（図６）が示すように，強められていると考えられる。また，双方向的な競争は個体間競争が強い植物群落で認められ，一般に密度競争効果として働き，個体数密度と平均個体サイズの間に－3/2乗で示される自己間引きを引き起こす[24,38)]。本調査地の低木層では階層分化が進行していることから（図５），双方向的競争はより強く働いていると考えられる。さらに自己間引きの関係は環境条件により異なり，暗い光環境では－１乗となり[20)]，明るい環境下と比較し，個体サイズの増加に伴う自己間引きが相対的に促進される。したがって，本調査地では個体サイズの増加による自己間引きの促進だけでなく，光環境の悪化による自己間引きの促進が同時に並行したことによって，低木層の個体数密度の急激な減少（図３）が引き起こされたと考えられる。今後も林冠の再閉鎖が継続して進行すると仮定すると，低木層における一方向的競争および双方向的競争が強まることが考えられるため，強度間伐を経たヒノキ人工林における植物種多様性のより長期的な動態を明らかにするためには，さらなるモニタリングを継続する必要がある。

３．林床層の衰退

調査地の林床の開空度は約15％から５％へと低下した（図６）。この変化は林冠層と低木層の発達に加え，ササの発達に影響されたものと考えられる。ササは光環境の良い条件下においては成長が良く，光環境の悪い条件下では成長が抑制される[10),27)]。本研究において強度間伐後にササの稈高が大きくなったこと（図５）は光環境とササの成長の間に正の相関があるという従来の報告を支持している。ただし，今回の調査ではササの稈数密度は変化しておらず（図５），ミヤコザサを対象とした河原・只木[10)]による光環境の改善に伴い稈数が増加するという報告とは異なっている。地上稈の分岐が著しいスズタケと，地下茎に成長点を保持し単稈を形成するミヤコザサでは，光環境に対する応答機構が異なっている可能性がある。一方で本調査地では，ササの上に形成される低木層の構成樹種が全て落葉広葉樹種である。ササは常緑葉を持つことから，低木層構成種が展葉する前の光条件の良い時期に効率よく高い生産を挙げることができる[19)]。したがって，ササの稈高の1999から2004年にかけての増加と2004年から2009年にかけての停滞（図５）に対しての低木層の発達の影響は林冠の再閉鎖の影響と比較し，相対的に弱い可能性がある。

林床層では，植物高1.0m以上の木本種の密度と，0.25m以上の草本種の密度が低下した（図４）。このように，サイズの大きい個体が消失するという林床層における個体数密度の減少様式は，層の中での個体間競争の影響がそれほど強い因子ではないことを示唆している。すなわち，同じ層における双方向的競争よりも林冠層，低木層およびササの発達に伴う一方向的競争が林床層の木本種と草本種の個体数密度に強く影響すると考えられる。また，ササが林床の植物の発達を妨げるとすると[8),17),27)]，ササの平均稈高が増加することで（図５），その影響が及ぶ空間が上方に拡張されたこととなる。以上より，林冠層，低木層の発達による光環境の悪化に加え，ササの伸長成長に伴いササが光環境の悪化に影響を及ぼす範囲が垂直方向に拡張されたことにより，本調査地で認められた様式での林床植生の衰退が引き起こされたことが示唆される。

４．更新した木本植物の種子散布様式

本調査地に更新した木本種を種子散布様式で区分すると，低木層，林床層ともに種数で鳥散布型が風散布型と重力散布型を卓越した（表３，表５）。特に低木層においては2004年から2009年にかけて鳥散布型の種数が増加した。個体数密度に関しても鳥散布型が最も多かったが，2004年から2009年にかけての個体数密度の低下に伴い，風散布型や重力散布型との格差が小さくなった（表４，表６）。一般に針葉樹人工林における広葉樹種の更新では，母樹となる広葉樹が少ないため，種子散布距離が長く，埋土

種子としての寿命の長い風散布型種と鳥散布型種が多くなる[4),5),23)]。特に，間伐後に残された林冠層木は止まり木となり，鳥類などの種子散布者を引きつけ，鳥散布型の種子散布を促すことが知られている[3),22)]。このような散布距離や止まり木効果のために，鳥散布型の種子が卓越するようになったと考えられる。

さらに，鳥散布種が更新，成長し，階層構造が発達することで鳥類のハビタットとなり，種子生産を行うようになると，生産された種子が果実食の鳥類をさらに誘引し，鳥散布種の出現が増加すると考えられている[22)]。しかしながら，2004年から2009年にかけて，林床層の木本種で，鳥散布型の種数の増加は認められない。この要因として低木層において種子生産がまだ行われていないこと，種子は散布されているものの，林床層の光環境の悪化が実生の出現を阻んでいることが考えられるが，本研究の結果からは明らかにできない。後者であるとすれば，発芽せずに埋土種子となり，シードバンク内の種多様性を高めている可能性があり，施業や攪乱に伴う林内の環境変化に対応し，林分の種多様性の維持に貢献することが考えられる。したがってヒノキ人工林における植物種多様性の維持を組み込んだ管理指針を検討するためには，形成された低木層からの種子散布やシードバンクを含めた潜在的な種多様性について調査を行う必要がある。

5．強度間伐による階層構造の発達モデル

本研究では強度間伐から10年以上にわたる林分構造の連続的な変化の様式を明らかにした。階層構造の変化は階層ごとに個別的に進行するのではなく，光をめぐる一方向的な競争による密接な対応があると考えられた。清野[11)]は低木層の継続的な発達による林床層の衰退を指摘し（図７），また，國崎・三石[17)]は林冠層から亜高木層，低木層，林床層にかけて連続して一方向的競争が働いていることを示した。本研究においても，強度間伐は短期的には低木層と林床層の種多様性を高めたものの，林冠層の再閉鎖と低木層の発達に伴って林床層が衰退していた。

強度間伐に対する中期的応答を調べた本研究では低木層の衰退も示されたが，この現象は清野のモデル[11)]だけでは説明できない。そこで今回の結果を整理し，今後のモニタリングの指針を立てるために，新たに強度間伐に関する低木層と林床層の発達モデルを提案する（0－A1)。ところが強度間伐の場合には，長期間，林冠が疎開したあとにゆっくりと閉鎖するため，急速に低木層の発達することが可能である（0－A2)。通常の間伐では低木層の発達とともに林床層が衰退するが（A1－C1)，強度間伐の場合には林床層がまず衰退し（A2－B2)，さらに低木層と林床層がともに衰退する（B2－C2)。ただし，同じ時期であっても，種数や個体数といったパラメータの違いによって，この図における位置づけが異なる点に注意する必要がある。たとえば，現在，種数やサイズであれば，低木層が発達し，林床層が衰退する A2から B2にかけての段階にある。一方で，個体数密度であれば，低木層と林床層がともに減衰する B2から C2にかけての段階にある。

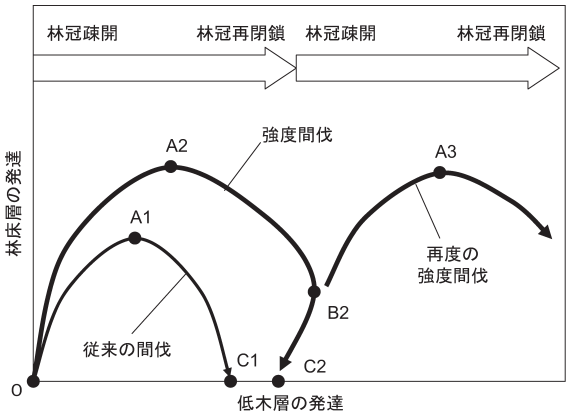


図７　間伐後の低木層と林床層の発達経過
従来の間伐では，初め，低木層と林床層がともに発達し（原点－A1)，その後，低木層の発達とともに林床層が衰退する（A1－C1)。強度間伐では，林冠層が疎開している時間が長いため低木層と林床層の発達は旺盛だが（原点－A2)，通常の間伐と同様に低木層の発達とともに林床層が衰退する（A2－B2)。さらに林冠再閉鎖とともに，低木層にも衰退が認められるようになる（B2－C2)。さらに強度間伐を加えた場合，再び低木層が発達すると考えられる（B2－A3)。

一方で，間伐が繰り返された100年生のヒノキ人工林では，侵入した広葉樹が低木層や亜高木層を形成することから[31)]，強度間伐を繰り返すことによって低木層の一部が発達を継続する可能性を指摘できる（B2－A3)。衰退と発達がどのように制御されていくのか，今後，モニタリング調査を継続していく中で明らかにされるだろう。

謝　　辞

本調査を行うに当たり信州大学農学部附属 AFC 演習林主事の小林元准教授には研究に対するご理解とご支援をいただいた。同職員の木下渉氏，野溝幸雄氏，酒井敏信氏，前田佳伸氏には，調査にあたり便宜をはかっていただいた。前回調査を担当された本学卒業生である鈴木麻美子氏には，調査情報を提

供いただき，継続調査を行う上での助言をいただいた。さらに造林学研究室の飯野啓介氏，中野大佑氏，横山三七子氏，米山ひかる氏，藁科明日香氏には調査を手伝っていただいた。ここに感謝の意を表す。なお本研究は科研費「強度間伐による壮齢ヒノキ人工林の生態系機能の変化（22580159），代表：岡野哲郎」の助成を受けたものである。

引用文献

1）千葉幸弘（2008）長伐期化への道筋を考える（Ⅰ）―高齢林の成長特性．森林技術789：8-14．
2）藤森隆郎（1985）枝打ちと育林技術．日本林業調査会，東京．224pp．
3）藤森隆郎（2003）新たな森林管理―持続可能な社会にむけて．全国林業改良普及会，東京．428pp．
4）花田尚子・渋谷正人・斎藤秀之・高橋邦秀（2006）カラマツ人工林における広葉樹の更新過程．日林誌88：1-7．
5）長谷川幹夫・平英彰（2000）多雪地帯のスギ造林地に侵入した広葉樹の種組成構造の特徴．日林誌82：28-33．
6）深田英久・渡辺直史・梶原規弘・塚本次郎（2006）土壌保全から見たヒノキ人工林の下層植生の動態と植生管理への応用．日林誌88：231-239．
7）石田仁（2000）光環境が温帯林主要樹種の更新樹の分布と伸長成長に及ぼす影響．富山県林業技術センター研究報告13：1-95．
8）岩本慎吾・佐野淳之（1998）落葉性広葉樹二次林におけるササ現存量と稚樹の成育様式．日林誌80：311-318．
9）片倉正行・山内仁人・古川仁（2005）ヒノキおよびカラマツ人工林の長伐期施業に関する研究―長期育成循環施業に対応する森林管理技術の開発―．長野県林業総合センター研究報告19：1-9．
10）河原輝彦・只木良也（1978）ササに関する研究（Ⅲ）明るさとミヤコザサの現存量．日林誌60：244-248．
11）清野嘉之（1990）ヒノキ人工林における下層植生群落の動態と制御に関する研究．森総研報359：1-122．
12）木下　渉・鈴木　純（2008a）信州大学農学部附属アルプス圏フィールド科学教育研究センター手良沢山ステーションにおける2006年の気象観測データ．信大AFC報6：91-92．
13）木下　渉・鈴木　純（2008b）信州大学農学部附属アルプス圏フィールド科学教育研究センター手良沢山ステーションにおける2007年の気象観測データ．信大AFC報6：93-94．
14）木下　渉・鈴木　純（2009）信州大学農学部附属アルプス圏フィールド科学教育研究センター手良沢山ステーションにおける2008年の気象観測データ．信大AFC報7：95-96．
15）小林正明（2007）花からたねへ．全国農村教育協会，東京．247pp．
16）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．日林誌89：395-400．
17）國崎貴嗣・三石麗（2003）落葉広葉樹林の混交したアカマツ人工林の階層発達過程．東北森林科学8：14-18．
18）國崎貴嗣（2004）岩手県鷲宿地方のアカマツ人工林における亜高木層の落葉広葉樹の密度の違いが林床のクマイザサ，稚樹の密度に及ぼす影響．日林誌86：258-264．
19）蒔田明史（2004）ササの生活史，「樹木生理生態学（小池孝良編）」．pp.199-208，朝倉書店，東京．
20）Lonsdale,J.N. & Watkinson,A.R. (1983) Light and self-thinning. New Phytol. 90 : 431-435.
21）長池卓男（2000）人工林生態系における植物種多様性．日林誌82(4)：407-416．
22）長池卓男（2002）森林管理が植物種多様性に及ぼす影響．日生態誌52：35-54．
23）野々田秀一・渋谷正人・斎藤秀之・石橋聰・高橋正義（2008）トドマツ人工林への広葉樹の侵入および成長過程と間伐の影響．日林誌90(2)：103-110．
24）Osawa, A. and Allen, R. B. (1993) Allometric theory explains self-thinning relationship of mountain beech and red pine. Ecology 74 : 1020-1032.
25）大住克博（2002）長伐期施業―技術体系としてどうとらえるか―．山林1422：17-23．
26）大住克博（2007）　主張する森林施業論―22世紀を展望する森林管理―（森林施業研究会編著）．日本林業調査会．395pp．
27）佐野淳之（1988）群落構造の解析による天然生ミズナラ林の更新様式に関する研究．北大演報45：221-266
28）島田博匡・野々田稔郎（2009）ヒノキ人工林内の常緑低木が高木層処理後1年目の広葉樹侵入に及ぼす影響．日緑工誌35：154-157
29）杉田久志・猪内次郎・百目木忠之・田口春孝・岩根好伸・大石康彦・昆健児（2003）天然更新によるカラマツ人工林の広葉樹林への誘導―小岩井農場山林における事例―．東北森林科学8(1)：1-9．
30）鈴木麻美子（2005）ヒノキ人工林における強度間伐後の植生回復調査．信州大学農学部森林科学科　専攻研究　36pp．
31）鈴木和次郎，池田伸，平野辰典，須崎智応，和佐英二，石神智生（2009）高齢級ヒノキ人工林の林分構

造にみる間伐履歴の影響．日森林誌91：9-14．
32) 高橋祐吉・島崎洋路・菅原聡（1970）南信地方におけるヒノキ林施業法．信州大学農学部紀要 7(1)：19-55．
33) 竹中明夫（2009）全天写真解析プログラム CanopOn2. http : //takenaka-akio.cool.ne.jp/etc/canopon2/
34) 辻野新子（2000）長伐期施業に伴う強度な伐採による壮齢ヒノキ林内への影響．信州大学大学院 農学研究科 学位論文 188pp．
35) 山口誠（2005）ヒノキ人工林における強度間伐後の土壌変化．信州大学農学部森林科学科 専攻研究 39pp．
36) 横井秀一・井川原弘一・渡邉仁志（2009）下層植生が衰退したヒノキ人工林における間伐後 2 年間の下層植生の変化．岐阜県森林研究所研究報告38：17-26．
37) 林野庁（2008）平成20年度森林・林業白書，日本林業技術協会，172pp．
38) Yoda, K., Kira, T., Ogawa, H. Hozumi, K. (1963) Self thinning in overcrowded pure stands under cultivated and natural conditions. J. Biol., Osaka City Univ. 14 : 107-129.

Medium-term response of forest structure to heavy thinning in matured Japanese cypress plantation

Tetsuoh Shirota, Yuki Ito, Kazuki Maruyama and Tetsuo Okano
Department of Forest Science, Faculty of Agriculture, Shinshu University

Summary

Forest structure of 75 years old Japanese cypress plantation was surveyed when over 10 years has passed from heavy thinning. Japanese cypress has continued growing and canopy has been re-closed. Deciduous broad leaved species have grown up in height to develop understory layer ; however, their density has been decreased. Dwarf bamboo has increased their height and has not been change their number of stem per unit area. Re-closing of canopy, development of understory layer and growth of dwarf bamboo accelerated the decline of herbaceous and woody plants in ground layer. Further monitoring data will be necessary to discuss the depression process in understory layer.

Key word：mature Japanese cypress plantation, heavy-thinning, forest structure, medium-term response, monitoring