

風害後 32 年を経過した北海道冷温帯広葉樹林の構造的変化に及ぼす

複幹樹形の影響

肥後睦輝（岐阜大地域）・林田光祐（山形大農）

風害後 32 年を経過した二次林で複幹株の生態的役割と林分構造の変化に及ぼす影響について 1986 年と 1996 年の調査に基づいて検討した。調査区内の株の 8.3%が複幹株で、林分全体で株数は単幹株が複幹株より大きく減少し、胸高断面積合計は複幹株が単幹株より大きく増加していた。複幹株割合は種間で異なり、ホオノキ、アオダモでは複幹株より単幹株の枯死率が高く、ホオノキ、シナノキは複幹株が単幹株より幹の胸高直径の相対成長率が高かった。二次林には一定の割合で複幹株が生育し、また複幹株割合および複幹株の生存や成長への影響において種間での差があったことから、複幹株の存在は林分の構造的変化に影響することが示唆された。

キーワード：二次林、複幹株、林分構造、枯死率、成長率

I はじめに

樹木は外的要因で損傷を受けたり、ストレスにさらされたりすると休眠芽や不定芽から新しい幹を伸長させて萌芽することが知られている（6, 12, 13）。特に根元、地際で萌芽幹を出すことを地際萌芽という（11）。また、地際萌芽によって発生した複数の幹が地際付近で分かれて成長したものは、複幹株（Multi-stemmed tree）と呼ばれる（3）。萌芽のメカニズムや生態的役割については多くの研究がある（例えば 4, 13）が、今後は地際萌芽によって形成された複幹株の生態的役割や森林の動態との関わりについて研究を進める必要がある。

複幹株は、針広混交林（14）、イヌブナ林（11）、照葉樹二次林（7）だけでなく、溪畔林（9）、湿地林（1）のような特殊な森林タイプでも存在することが報告されている。これらの森林では、複幹株と単幹株（幹が 1 本のみ）が混在しているため、もし複幹株と単幹株で成長や生存に違いがあるとすれば、複幹株の挙動が個体群の動態、遷移の過程、さらに種多様性の維持過程に影響を及ぼすことが考えられる。

本研究では、複幹株の生態的役割について明らかにするために、風害後に再生した二次林で、複幹株の割合、複幹株の林分構造の変化への影響、複幹株の形成が生存や成長に与える影響について検討した。

II 方法

調査を行ったのは北海道苫小牧市にある北海道大学北方生物圏フィールド科学センター苫小牧研究林である。苫小牧研究林は北海道の太平洋側に位置するため、年平均気温 6.5 °C、年間降水量 1450 mm で、積雪は少ない。土壌は樽前山噴火堆積物からなる養分の少ない未熟土である。地形的には研究林全体がほぼ平坦で、2700 ha の森

林の大部分が風害後あるいは伐採後に再生した二次林と、トマツやカラマツの植林地となっている。

1986 年に 1954 年の 15 号台風による風害跡地に再生した二次林に調査区（100 m×100 m）を設置し、1986 年と 1996 年に調査を実施した。調査区内は地形的な変化はほとんどなく平坦で、林床にササは生育していなかった。1986 年時点で幹本数が 4500 本/ha 程度、胸高断面積合計（以下、BA）が 27 m²/ha で、林冠高は約 20 m であった。優占していたのは、アオダモ、シナノキ、ホオノキ、オオモミジ、ミズナラ、イタヤカエデであった。

1986 年には調査区内の樹高 2 m 以上の幹を持つ株を複幹株と単幹株に区分したうえで、株内の幹の樹種と胸高直径（以下、DBH）を調べた。1996 年には 1986 年に生育していた幹および新規加入幹の DBH を測定し、生育状態を記録した。本論文では、地上高 30cm 以下で分かれた複数の幹をもつ株を複幹株、そうでないものを単幹株とした。1986 年～1996 年の間に樹高 2m 未満から樹高 2 m 以上へと進界した幹を新規加入幹とした。1986 年時点で生育していた株から発生した場合を萌芽起源の幹、それ以外を実生起源の幹とした。株の BA とは株を構成するすべての幹の BA の合計で、幹本数、株数、BA の変化率、および幹の DBH の相対成長率（以下、RGR）は以下の式で求めた。

変化率および $RGR = (1996 \text{ 年の値} - 1986 \text{ 年の値}) / (1986 \text{ 年の値})$

林分単位で幹数、株数、BA 変化率、そして枯死率を比較する場合は Fisher の正確確率検定を、幹単位、株単位で RGR、BA 変化率を比較する場合は一元分散分析を利用した。

III 結果

HIGO Mutsuki*, HAYASHIDA Mitsuhiko

Effect of multi-stemmed trees on the structural change during 10 years of 32 years old stand in cool-temperate forest in Hokkaido

higo@gifu-u.ac.jp

調査区の幹本数は4527本で、そのうちの17%が複幹株の幹、株数は4115株で、そのうちの8.3%が複幹株であった(表1)。複幹株の存在が林分構造の変化に与えた影響を検討するために、林分全体での10年間の幹本数、株数、BAの変化率を複幹株と単幹株で比べた(表2)。幹本数の変化率には複幹株と単幹株の間で差は認められなかったが、株数は単幹株の方が複幹株より大きく本数が減少していた。また、BAは複幹株の方が単幹株よりも大きく増加していた。

樹種ごとに複幹割合と複幹株割合をみると、アオダモ、シナノキ、ホオノキ、ハウチワカエデ、オオヤマザクラ、ヤマグワ、カツラで割合が高かった(表1)。複幹割合、複幹株割合が最も高かったのはホオノキで、それぞれ40%、22%であった。複幹割合、複幹株割合が低かったのは、オオモミジ、エゾマツ、キハダ、ニガキ、シウリザクラであった。

幹レベルでは、単幹株と複幹株の枯死率の間に明瞭な差は認められなかった(表3)。しかし、株レベルで見ると、全樹種、そしてアオダモ、ホオノキでは、複幹株の枯死率より単幹株の枯死率が高かった。ホオノキでは単幹株の方が複幹株より5倍ほど枯死率が高かった。また、シナノキは枯死率がホオノキ、アオダモより高い傾向があった。幹レベルで、RGRとBAの変化率を比較すると、ホオノキ、シナノキでは、複幹株が単幹株よりRGRが高かった(表4)。しかし全樹種とアオダモでは、単幹株と複幹株の幹のRGR、BAの変化率に有意な差は認められなかった。株のBAの変化率はいずれも複幹株のほうが単幹株よりも低かった。

複幹株について、株内での幹本数の変化を検討したところ、全樹種では株内幹本数が増加したのが342株のうち1株だけで、168株(50%)は幹本数に変化がなく、114株(33%)は幹本数が1本減少であった(表5)。アオダモ、ホオノキは全樹種と同じ傾向であったが、シナノキは1本減少したのが株数の55%、2本減少したのが株数の27%であった。

IV 考察

風害後32年を経過した二次林において、株数の8.3%が複幹株であった(表1)。10年間で株数は単幹株が複幹株より大きく減少し、BAは複幹株が単幹株よりも大きく増加していた(表2)。このように単幹株と複幹株で本数やBAの変化が異なるということは、複幹株の形成、あるいは複幹株の割合が林分構造の変化に影響を与える可能性があることを示唆している。

複幹株の形成や複幹株の割合が林分構造の変化に影響を及ぼす具体的なメカニズムを検討するために、複幹株の割合の樹種間比較、複幹株の形成と枯死や成長の関連について検討した。アオダモ、シナノキ、ホオノキ、ハウチワカエデ、オオヤマザクラ、ヤマグワ、カツラは複幹割合、複幹株割合が高かったことから、高い萌芽能力をも

つことが示唆される。これらの樹種は、これまでの研究でも萌芽能力が高いとされている(6, 8, 14, 15)。同じカエデ属のハウチワカエデとオオモミジの萌芽能力に違いがみられ、また萌芽能力の高い樹種としてシナノキ、ホオノキのような高木、アオダモのような亜高木、そしてヤマグワのような低木が含まれていたことから、萌芽能力は生活型や系統による制約を受けない形質であることが示唆される。複幹株は、場の特性としては生産力の低い場、林冠高の低い遷移初期段階で、そして生育型としては低木類に高い頻度で見られることが知られている(3, 5, 7)。一方で、同じ種であっても場所の特性に応じて複幹株の割合が変化することも知られている(2, 10)。複幹株割合の変化については、種間だけでなく種内での変異について場の特性との関連で検討していくことも必要だと考えられる。

単幹株と複幹株の間で枯死率、成長率を比較したところ、幹レベルでは単幹株と複幹株の枯死率の間に明瞭な差は認められなかったが、株レベルでは全樹種、そしてアオダモ、ホオノキで複幹株の枯死率より単幹株の枯死率が高かった(表3)。複幹株の生態的役割の一つとして、株の寿命を長くすることでその場での存続可能性を高めることが指摘されている(4, 13)。園山ほか(14)は、針広混交林では実生由来の幹よりも萌芽由来の幹の枯死率が低いことを明らかにしている。風害後32年を経過した二次林では、アオダモ、ホオノキの株の枯死率は明らかに単幹株よりも複幹株の方が低くなっていたことから、これらの樹種では複幹株の方がより長く存続する、つまりより寿命が長くなる可能性を持つことが示唆される。複幹株は、効率的な受光体制の構築、非同化器官に対する同化器官の高い割合などにより、単幹株よりも高い成長率を持つことが指摘されている(5, 14)。ホオノキ、シナノキのRGRは、複幹株が単幹株より高かった(表4)。しかしアオダモでは、単幹株と複幹株のRGR、BAの変化率に有意な差は認められなかった。これらのことから、アオダモ、ホオノキ、シナノキは風害後32年を経過した二次林における優占種で、一定の割合の複幹株を有していたが、それぞれの種における複幹株の役割には違いがあると考えられる。ホオノキでは、複幹株内の幹本数の増加傾向は認められなかったが、複幹株の形成が生存、成長を促進していることが示された。つまり、ホオノキの複幹株は攪乱を契機に形成され、その後の林分発達過程でもホオノキは複幹株を維持し続けることで林分内での優占度を保ち続けることができると考えられる。一方、シナノキでは複幹株が単幹株よりRGRが高かったが、枯死率に差はなく、また株内の幹本数がアオダモ、ホオノキより大きく減少する傾向があった(表5)。したがって、シナノキでは複幹株の形成は攪乱直後に優占度を確保するのに貢献するが、林分の発達に伴って複幹株への依存度は低下する可能性が高いと考えられる。アオダモは枯死率、成長率、株内幹本数の減少においてホオノキとシ

ナノキの中間的な挙動を示したが、園山ほか (14) の結果も踏まえると、複幹株の形成が攪乱直後に優占度を高める機能を持つが、その後は徐々に複幹株への依存度が低下すると考えられる。

今回の結果から、二次林には一定の割合で複幹株が生育し、複幹株の存在は林分の構造的変化に影響すること、

また複幹株の割合および生存や成長への影響において種間での差があったことから、長期的には組成的な変化にも影響することが示唆された。複幹株の生態的役割を明らかにするためには、より発達段階の進んだ林分で複幹株の割合や複幹株の生存、成長における種による違いを検討することが必要である。

表1 二次林の主要樹種の複幹割合、複幹株割合と株あたり幹本数

	幹本数 (本/ha)		複幹割合 (%)	株数 (本/ha)		複幹株割合 (%)	複幹株の株あたり幹本数
	単幹株	複幹株		単幹株	複幹株		
アオダモ	1588	360	18.5	1588	163	9.3	2.2
シナノキ	339	68	16.7	339	33	8.9	2.1
ホオノキ	194	125	39.2	194	53	21.5	2.4
イタヤカエデ	222	20	8.3	222	10	4.3	2.0
ミズナラ	202	25	11.0	202	12	5.6	2.0
アズキナシ	142	17	10.7	142	8	5.3	2.0
シウリザクラ	139	8	5.4	139	4	2.8	2.0
オオモミジ	142	0	0.0	142	0	0.0	
ハウチワカエデ	97	31	24.2	97	14	12.6	2.2
オオヤマザクラ	70	22	23.9	70	10	12.5	2.1
コシアブラ	79	10	11.2	79	5	6.0	2.0
ヤマグワ	63	21	25.0	63	10	13.7	2.1
ハクウンボク	69	9	11.5	69	3	4.2	3.0
キタコブシ	55	10	15.4	55	4	6.8	2.5
キハダ	60	2	3.2	60	1	1.6	2.0
ニガキ	50	2	3.8	50	1	2.0	2.0
エゾマツ	45	0	0.0	45	0	0.0	
カツラ	17	6	26.1	17	3	15.0	2.0
全樹種	3772	755	16.7	3772	343	8.3	2.2

$$\text{複幹割合 (\%)} = \frac{\text{複幹株の幹本数} \times 100}{\text{複幹株の幹本数} + \text{単幹株の幹本数}}$$

$$\text{複幹株割合 (\%)} = \frac{\text{複幹株数} \times 100}{\text{複幹株数} + \text{単幹株数}}$$

引用文献

- (1) 浅井直人・広木詔三 (1997) シデコブシの繁殖特性と生育環境. 情報文化研究 5 : 101-115
- (2) Bell TL, Ojeda F (1999) Underground starch storage in Erica species of the Cape Floristic Region – differences between seeders and resprouters. New Phytol. 144:143-1452
- (3) Bellingham PJ, Sparrow AD (2009) Multi-stemmed trees in montane rain forests: their frequency and demography in relation to elevation, soil moisture and disturbance. J. Ecol. 97:472-483
- (4) Bond WJ, Midgley JJ (2001) Ecology of sprouting in woody plants: the persistence niche. Trends Ecol. Evol. 16:45-51
- (5) Götmark F, Götmark E, Jensen AM (2016) Why be a shrub? A basic model and hypotheses for the adaptive values of a common growth form. Front. Plant Sci. 7:1-14
- (6) Homma K (1997) Effects of snow pressure on growth form and life history of tree species in Japanese beech forest. J.Veg. Sci.8:781-788
- (7) 井藤宏香・伊藤 哲・塚本麻衣子・中尾登志雄 (2008) 照葉樹二次林における林冠構成萌芽株個体群の動態が林分構造の変化に及ぼす影響. 日林誌 90 : 46-54
- (8) 菊沢喜八郎 (1983) 北海道の広葉樹林. 北海道造林振興協会
- (9) 久保満佐子・島野光司・崎尾 均・大野啓一 (2001)

地形と萌芽の発生様式からみたカツラの萌芽特性、
日林誌 83 : 271-278

(10) Lovett Doust L (1981) Population dynamics and local specialization in a clonal perennial (*Ranunculus repens*): I. The dynamics of ramets in contrasting habitats. *J.Ecol.* 69:743-755

(11) Ohkubo T (1992) Structure and dynamics of Japanese beech (*Fagus japonica* Maxim.) stools and sprouts in the regeneration of the natural forests. *Vegetatio* 101:65-80

(12) 沖津 進 (1991) 本州中部山岳森林限界のダケカンバ萌芽林. *千葉大園学報* 44:141-146

(13) 酒井暁子 (1997) 高木性樹木における萌芽の生態学的意味—生活史戦略としての萌芽特性—. *種生物学研究* 21 : 1-12

(14) 園山 希・渡辺展之・渡辺 修・丹羽真一・久保田康裕 (1997) 針広混交林における林木種の萌芽特性と個体群動態. *日生態学誌* 47 : 21-29

(15) 谷本丈夫 (1990) 広葉樹施業の生態学. 創文

表2 二次林における単幹株と複幹株の幹数, 株数, BA の変化

	単幹株				複幹株				Fisherの正確確率検定のp値
	1986年	1996年	ΔN	変化率	1986年	1996年	ΔN	変化率	
幹数	3772	2904	-868	-0.23	755	560	-195	-0.26	0.563
株数	3772	2904	-868	-0.23	342	320	-22	-0.06	0.017
BA	248548.8	269697.5	21148.6	0.09	26420.4	30178.4	3758.0	0.14	<0.0001

表3 主な樹種における単幹株と複幹株の10年間の幹枯死率と株枯死率

	幹枯死率(%)		Fisherの正確確率検定のp値	株枯死率(%)		Fisherの正確確率検定のp値
	単幹株	複幹株		単幹株	複幹株	
アオダモ	31.8	33.1	0.662	31.8	12.3	<0.0001
ホオノキ	31.4	25.6	0.313	31.4	5.7	<0.0001
シナノキ	47.5	57.4	0.146	47.5	30.3	0.098
全樹種	32.0	33.2	0.522	32.0	13.2	<0.0001

表4 主な樹種における単幹株と複幹株のRGR およびBA の変化率

	幹						株		
	RGR		一元分散分析のp値	BAの変化率		Fisherの正確確率検定のp値	BAの変化率		一元分散分析のp値
	単幹株	複幹株		単幹株	複幹株		単幹株	複幹株	
アオダモ	0.050	0.050	0.958	0.050	0.056	0.541	0.050	-0.004	<0.0001
ホオノキ	0.014	0.027	0.007	0.006	0.022	0.008	0.006	-0.006	0.005
シナノキ	0.024	0.055	0.007	0.019	0.045	0.057	0.019	-0.026	0.002
全樹種	0.039	0.042	0.388	0.038	0.041	0.487	0.038	-0.013	<0.0001

表5 1986年から1996年の間の株内幹本数の変化

	変化した幹本数 (本/10年)				
	-3	-2	-1	0	1
アオダモ	3 (1.9)	26 (16.1)	50 (30.9)	83 (51.2)	0 (0.0)
ホオノキ	1 (1.9)	5 (9.4)	18 (34.0)	28 (52.8)	1 (1.9)
シナノキ	1 (3.0)	9 (27.3)	18 (54.6)	5 (15.2)	0 (0.0)
全樹種	6 (1.8)	53 (15.5)	114 (33.3)	168 (49.1)	1 (0.3)

() 内は、変化した幹本数クラスごとの株数の総株数に対する割合