

北海道の天然林における林冠層およびササが林床植物の多様性に与える影響 —構造方程式モデリングによる分析—

八 坂 通 泰

Effects of overstory and dwarf bamboo on the diversity of understory plants in natural forests in Hokkaido, Northern Japan: A structural equation modeling analysis

Michiyasu YASAKA

要旨

林冠層の種組成の違いが林床植物の多様性に与える影響を評価するために、北海道の天然林167林分における植生データを用い、林床植物の多様性に及ぼす林冠層の種組成およびササの影響について分析した。林冠層の直接的な効果と、林冠層がササを介して林床植物の多様性に与える間接的な効果を、それぞれを直接効果と間接効果とし、これらを分離するために構造方程式モデリングを用いた。林冠層の直接効果として広葉樹の被度は、林床における草本の種の豊富さ（SR）とは正の相関が、木本のSRとは負の相関があった。また、林冠層の広葉樹の被度、開葉時期の遅い広葉樹の被度、混交度と維管束植物のSRはいずれも正の相関を示した（直接効果）。間接効果については、林冠層の種組成によって、ササの被度が減少し林床植物のSRが向上する場合があったが、この傾向は林冠層の種組成に依存し異なっていた。さらに、直接効果と間接効果はササの種類や林床植物の生活形によって異なる関係を示した。これらの結果は、ササの影響を考慮しても広葉樹林や針広混交林で針葉樹林より林床植物の多様性が高いという仮説を支持した。一方で、限られたデータや単純な分析では、林冠層の林床植物の多様性への影響を正当に評価できない可能性があることも示唆していた。

キーワード：維管束植物，草本，植物多様性，木本，林冠層種組成

はじめに

森林は様々な種類の植物で構成されており水平方向だけでなく、垂直方向にも複雑な構造を生み出している(Hunter 1999)。温帯林や亜寒帯林では、林冠層は多様な針葉樹や広葉樹で構成され、高木層、亜高木層、低木層、草本層が存在する。中でも草本層の多様性は最も高く、木本、1・2年草、多年草、コケなどが分布し(Nilsson and Wardle 2005, Hart and Chen 2006, Barbier et al. 2008)、森林生態系の生物多様性に重要な役割を果たしている。例えば、北アメリカのモミ属とトウヒ属の亜寒帯林では林冠には20種しか生育していないが、草本層には130種以上が生育している(La Roi 1967)。成熟した森林には独特の下層植生が発達しており、地域の生物多様

性において重要な貢献をしている(Scheller and Mladenoff 2002, Frelich and Reich 2003, Thompson et al. 2003, Lencinas et al. 2008)。また、人工林においては、植栽、間伐、地表処理、施肥などが林床植物に与える影響が調査されており、下層植生の多様性との関係が検討されている(八坂・小山 1998, Thomas et al. 1999, Battlesa et al. 2001, 長池 2000, Nagaike et al. 2005, Yoshida et al. 2005, 中川ら 2009, 山川ら 2009, 阿部ら 2013)。このように、林床植物の多様性を決定するメカニズムを理解することは、生物多様性に配慮した森林生態系管理において重要である。

林床植物の多様性と林冠層との関係については、主に海外の温帯林や亜寒帯林において研究が多い(長池 2002)。多くの研究において、針葉樹林では広葉樹林よりも多様性が低

い、あるいは針広混交林では針葉樹林よりも多様性が高いという仮説が検証されている。しかし、これらの仮説は常に支持されるわけではない。Barbier et al. (2008) では約200の論文を対象に、これらの仮説を検証している。その結果、林床植物の種数が針葉樹林よりも広葉樹林で多かった報告は全体の6割、林床植物の種数と針葉樹および広葉樹の混交程度と正の相関があった報告は4割、負の相関があった報告が3割であり、林冠層の影響を一般化するのは困難な状況である。また、広葉樹（もしくは針葉樹）の樹種間での比較は十分行われていない。特に、落葉広葉樹では樹種間で光の透過性 (Canham et al. 1994, Messier et al. 1998) だけでなく、季節的な光環境を左右する開葉時期 (Lechowicz 1984) にも違いがあるが、開葉時期が下層植生の種多様性に与える影響については検討されていない。

林冠層の影響は、光の透過 (Canham et al. 1994, Jennings et al. 1999, Messier et al. 1998)、温度変化 (Sharpe 1996)、リターの組成 (Suding and Goldberg 1999) などにより直接的に林床植物の生理生態的応答に変化を生じさせ、さらには多様性に影響を及ぼす。特に林冠層を通過した光は、林冠層の樹種構成や樹冠密度によって光量や波長が変化し、林床植物の光合成特性に影響を及ぼし多様性を強く支配すると考えられる。本研究では、こうした林冠層が林床植物の種多様性に及ぼす影響を「直接効果」と称する。林冠層が林床植物に与える直接効果は林床植物の生活形ごとに反応が異なる可能性がある。例えば、Saetre et al. (1997) は、トウヒ属とカバノキ属の針広混交林ではトウヒ属の単純林よりも維管束植物の多様性は高いが、コケの多様性は低いことを示している。この結果は、生活形によって林冠層の影響が異なる可能性を示唆している。したがって、林床植物の多様性に及ぼす林冠層の影響を分析する場合は、林床植物の生活形ごとに評価することが必要である。

林冠層を通過した光をめぐる林床の植物間でも競争が生じる (Bartemucci et al. 2006)。このとき極端に特定の種の優占度が林床で高まると、優占種による林床での光の独占によって多様性が低下する可能性がある。ただし、林冠層の種組成によっては、優占種の被度を低下させ、林床植物間の光をめぐる競争を緩和し多様性が向上する場合もあるだろう。本研究では、こうした林冠層の林床植物間競争を介した多様性への影響を「間接効果」と称する。直接効果と同様に、間接効果も林床植物の種組成によって反応が異なる可能性があるため、林床植物への林冠層の影響について理解を深めるためには、直接効果と間接効果を林床植物の生活形ごとに、各効果の有無や大きさについて評価することが必要と考えられる。

そこで本研究では、1) これまで検討されていない林冠層の広葉樹の開葉時期を含め、林冠層の種組成と林床植物の多様性との関係について評価すること、2) 林冠層の種組成が林床植物の多様性に与える影響について、木本、草本、維管

束植物それぞれで評価すること、3) 林冠層が林床植物に与える直接的な影響と林床植物間の競争を介した間接的な影響をそれぞれ直接効果と間接効果に分けて評価すること、を目的とした。林冠層の直接効果としては、広葉樹の開葉時期の他に、広葉樹の優占度、針葉樹と広葉樹の混交度、種の豊富さの4つを対象とした。間接効果としては、林冠層の種組成によって、調査対象とした北海道の天然林の林床において優占するササの被度を低下（あるいは増加）させ、林床植物の多様性を向上（あるいは低下）させる効果について分析した。これらの分析には、生態系における複数の生物間相互作用に関連する直接および間接的な効果を理解するのに適した構造方程式モデリング (Laughlin et al. 2007, Grace et al. 2010) を使用した。

方法

1. 植生データ

研究対象とした北海道の天然林には、林冠層にトドマツ、エゾマツ、カンバ類、ナラ類、シナノキ、ブナなどが生育し、広葉樹林、針葉樹林、針広混交林を形成し、林床にはササが優占することが多い (豊岡ら 1981, 紺野 1984)。以下の分析では、北海道で最も広く分布するクマイザサ (*Sasa senanensis* (Franch. et Sav.) Rehder)、チシマザサ (*S. kurilensis* (Rupr.) Makino et Shibata)、ミヤコザサ (*S. nipponica* (Makino) Makino et Shibata) を区別し扱った。用いた植生データは、環境省が実施した植生調査についての報告書「第2回自然環境保全基礎調査」(環境庁1978)、「日本の重要な植物群落」(環境庁1980)、「第3回自然環境保全基礎調査」(環境庁1988) に掲載されている北海道の森林に関するデータである。調査林分数は「第2回自然環境保全基礎調査」が6林分、「第3回自然環境保全基礎調査」が143林分、「日本の重要な植物群落」が18林分あり、合計167林分である。各調査林分は、北海道の全域に点在している。

各報告の植生調査では、植生や地形が比較的均一な森林内に方形区 (調査面積100~400m²) を設置し、階層および植物の種ごとにブランブランケの方法 (中西ら 1983) により被度・群度を記載するとともに、樹高、林冠層の閉鎖度、地形等が記録されている。北海道では1990年代以降エゾシカが急速に増加したが (梶ら1998)、これらの植生データは1990年以前に調査されているために、エゾシカの植生への影響が比較的少ないと考えられる。なお、植生調査の時期は7~9月なので春植物については調査できていないため林床植物の種数は過小評価になると考えられる。

調査林分は平均標高264m (0~1180m)、平均傾斜15° (0~48°)、年平均気温の平均値6.5°C (3.7~10.2°C)、年間降水量の平均値1069mm (674~1439mm)、最大積雪深の平均値87cm (21~194cm) である。なお、これら気象データは調査林分で測定したのではなく、近隣のアメダスデータを参照

した。

2. 植生データの指標化

167林分の植生データをデータベース化し、各調査林分の高木層、亜高木層、低木層、草本層に出現した蔓植物以外の維管束植物を分析対象とした。木本については針葉樹と広葉樹に分類し、各調査林分で最も植生高の高い階層を林冠層とし、高木層が欠如する場合は亜高木層を林冠層とした。林冠

層の広葉樹は開葉時期により開葉の遅い種（ミズナラ、イタヤカエデ、ハリギリ、ヤチダモ、ハルニレ、カシワ、ホオノキ：学名は表-1参照）とその他に分類した（木村ら 1995, 川村ら 2001, 藤本 2007）。

林冠層に出現した全樹種の被度を合計し、全体の被度合計で広葉樹の被度合計を割り100を乗じた値を林冠広葉樹被度とした（林冠広葉樹被度（%）=100×広葉樹の被度合計／全樹種の被度合計）。なお、林冠層に出現した広葉樹はすべ

表-1 調査林分（167林分）の各階層に出現した植物（各階層上位10種のみ）

階層	種名	生活型	出現頻度
高木層	ミズナラ <i>Quercus crispula</i> Blume	木本	56
	トドマツ <i>Abies sachalinensis</i> (F.Schmidt) Mast.	木本	52
	イタヤカエデ <i>Acer pictum</i> Thunb. subsp. <i>dissectum</i> (Wesm.) H.Ohashi	木本	34
	ダケカンバ <i>Betula ermanii</i> Cham.	木本	31
	シナノキ <i>Tilia japonica</i> (Miq.) Simonk.	木本	28
	シラカンバ <i>Betula platyphylla</i> Sukaczew	木本	27
	ハリギリ <i>Kalopanax septemlobus</i> (Thunb.) Koidz.	木本	24
	エゾマツ <i>Picea jezoensis</i> (Sieb. et Zucc.) Carrière	木本	23
	ヤチダモ <i>Fraxinus mandshurica</i> Rupr.	木本	20
	ナナカマド <i>Sorbus commixta</i> Hedl.	木本	18
亜高木層	トドマツ <i>Abies sachalinensis</i>	木本	44
	イタヤカエデ <i>A. pictum</i>	木本	38
	ミズナラ <i>Q. crispula</i>	木本	36
	シナノキ <i>T. japonica</i>	木本	30
	ナナカマド <i>S. commixta</i>	木本	23
	ハリギリ <i>K. septemlobus</i>	木本	22
	ハウチワカエデ <i>Acer japonicum</i> Thunb.	木本	18
	ホオノキ <i>Magnolia obovata</i> Thunb.	木本	17
	ハルニレ <i>Ulmus davidiana</i> var. <i>japonica</i> (Rehder) Nakai	木本	15
	エゾヤマザクラ <i>Cerasus sargentii</i> (Rehder) H.Ohba	木本	14
低木層	トドマツ <i>Abies sachalinensis</i>	木本	36
	ノリウツギ <i>Hydrangea paniculata</i> Siebold	木本	36
	イタヤカエデ <i>A. pictum</i>	木本	33
	シナノキ <i>T. japonica</i>	木本	30
	ナナカマド <i>S. commixta</i>	木本	27
	ハウチワカエデ <i>A. japonicum</i>	木本	24
	ハリギリ <i>K. septemlobus</i>	木本	24
	オオカメノキ <i>Viburnum furcatum</i> Blume ex Maxim.	木本	23
	ミズナラ <i>Q. crispula</i>	木本	23
	クマイザサ <i>Sasa senanensis</i> (Franch. et Sav.) Rehder	ササ	21
草本層 (林床)	オシダ <i>Dryopteris crassirhizoma</i> Nakai	シダ	57
	マイズルソウ <i>Maianthemum dilatatum</i> (A.W.Wood) A.Nelson et J.F.Macbr.	多年草	53
	クマイザサ <i>S. senanensis</i>	ササ	52
	トドマツ <i>Abies sachalinensis</i>	木本	52
	ナナカマド <i>S. commixta</i>	木本	47
	イタヤカエデ <i>A. pictum</i>	木本	44
	シラネワラビ <i>Dryopteris expansa</i> (C.Presl) Fraser-Jenk. et Jermy	シダ	43
	チシマアザミ <i>Cirsium kamtschaticum</i> Ledeb. ex DC.	多年草	43
	ミズナラ <i>Q. crispula</i>	木本	41
	フッキソウ <i>Pachysandra terminalis</i> Siebold et Zucc.	木本	39

て落葉樹、針葉樹は常緑樹であった。開葉時期の遅い広葉樹被度は、林冠層の全樹種の被度を合計し、全体の被度合計で開葉の遅い広葉樹の被度合計を割った値とした（林冠後期開葉広葉樹被度（%）=100×開葉の遅い広葉樹の被度合計／全樹種の被度合計）。針葉樹と広葉樹の混交程度は、林冠広葉樹被度と林冠針葉樹被度（林冠針葉樹被度（%）=100×針葉樹の被度合計／全樹種の被度合計）を求め、これらの差の絶対値を100から引いた値とした（林冠混交度=100-絶対値（林冠広葉樹被度-林冠針葉樹被度））。したがって、林冠広葉樹被度と林冠針葉樹被度が50%のときに林冠混交度は100、林冠広葉樹被度（もしくは針葉樹被度）が100のとき林冠混交度は0になる。次に、各調査林分の多様性の指標として種の豊富さ（以下SRと表記）を階層ごとに算出した。SRはGleason's formula (Whittaker 1975)によって林冠層と草本層でそれぞれ計算した（SR=出現種数／log₁₀調査面積m²）。林冠層のSRは林冠SRとし、草本層では木本（以下木本SR）、草本（以下草本SR）、維管束植物（以下維管束植物SR）それぞれで計算し、草本にはササ、シダ植物も含めた。なお、本研究では林床とは草本層を、林床植物とは草本層に出現する植物を示す。

3. 構造方程式モデリング

林冠層の林床植物への直接および間接効果は、図-1に示したモデルを構築し、構造方程式モデリングによって評価した。解析には、IBM SPSS Amos 22を使用した。林床SRを説

明する要因として、林冠層の林冠広葉樹被度、林冠後期開葉広葉樹被度、林冠混交度、林冠SRに加えて、3種類のササ被度との関係も同時に分析した。ササの被度は草本層（草本層にササがない場合は低木層）の最大値を用い、被度が1以下の+、rはそれぞれ0.1、0.01とした。林床SRの頻度分布は正規分布とは異なっていた（Kolmogorov-Smirnov検定、p < 0.05）ため、パラメータ推定はモンテカルロ法（MCMC）を用いたベイズ推定で求めた。モデル選択の統計量には、偏差情報基準DIC（The deviance information criterion）を用いた。図-1のモデルにおいて、すべての矢印があるモデルから矢印を1つずつ減らしていき、最もDICが小さい組み合わせを選択した。ベイズ推定の事前分布は一様分布を適用し、サンプリング回数は100,000回、統計収束値1.002未満を基準とした。標準化係数は、事後分布からの代表値として事後平均を用いた。

選択されたモデルについて、林床での優占種であるササを介して林冠層が林床植物の多様性に与える直接効果、間接効果（直接効果と直接効果の積）、総合効果（直接効果と間接効果の和）を算出した。なお、間接効果と総合効果の算出方法は大石・都竹（2009）を参考にした。

調査林分の近隣のアメダスデータから得た気象要因（平均気温、暖かさの指数、寒さの指数、降水量）と林冠層の種組成を表す指標（林冠広葉樹被度、林冠混交度、林冠SR）との相関関係を調べた。その結果、平均気温と林冠混交度、暖かさの指数と平均気温および林冠広葉樹被度、暖かさの指数

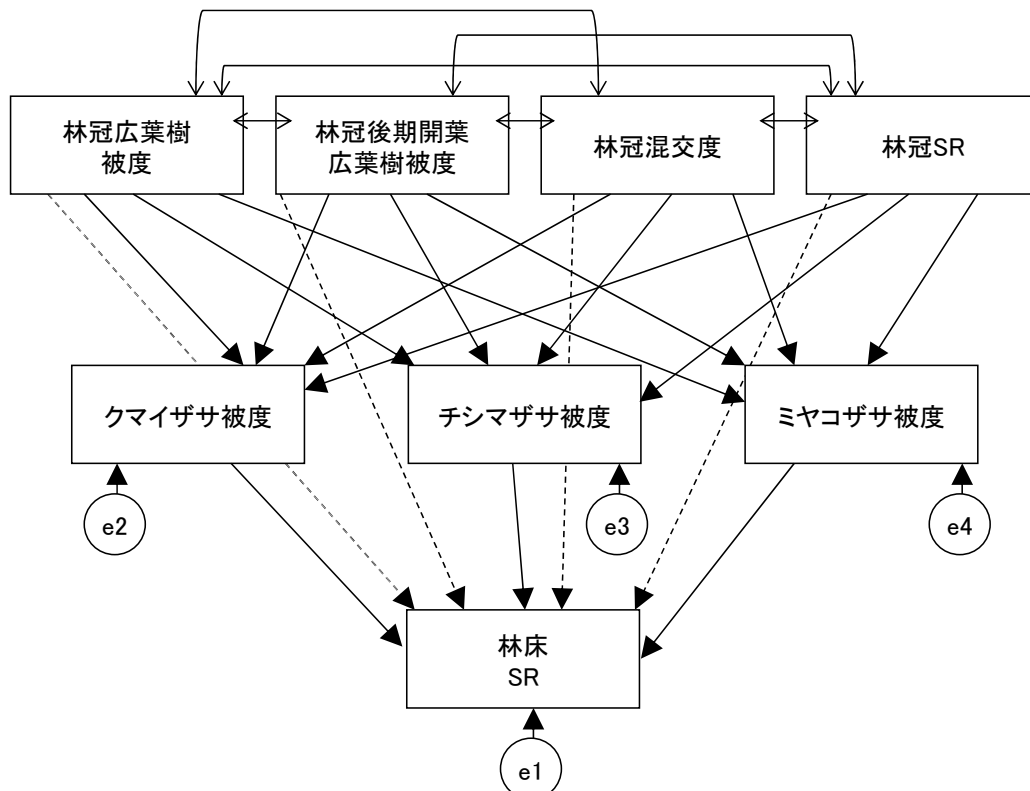


図-1 構造方程式モデリングにおいてテストしたモデル（e1～4は誤差項，↔林冠層間の関係）

および降水量と林冠SRに有意な正の相関関係 ($P<0.05$) があつたが、これらの気象条件は調査林分で直接測定しておらず図-1のモデルに気温、降水量など環境要因を加えると統計量の計算ができなかつたため、構造方程式モデリングに気象要因は加えなかつた。

結果

1. 調査林分と出現した植物の特徴

167林分に出現した植物の種数は618種であり、生活型による内訳は木本31% (190/618)、多年草57% (355/618)、シダ8% (47/618)、1・2年草3% (21/618)、ササ1% (5/618)であつた。このうち階層ごとに出現頻度が高かつた上位10種の和名および学名を表-1に示した。高木層ではミズナラ、トドマツ、イタヤカエデ、亜高木層ではトドマツ、イタヤカエデ、ミズナラ、低木層ではトドマツ、ノリウツギ、イタヤカエデ、草本層ではオシダ、マイヅルソウ、クマイザサが各階層で出現頻度が高かつた。草本層の出現頻度ではオシダが高かつたが、被度ではササが優占する林分が多かつた。林床におけるササの被度ごとの林分数を図-2に示した。ササの被度が高い林分(被度5)は、クマイザサ19%、チシマザサ6%、ミヤコザサ7%で、被度が中間的な林分(被度1から4)はクマイザサ23%、チシマザサ8%、ミヤコザサ14%であつた。

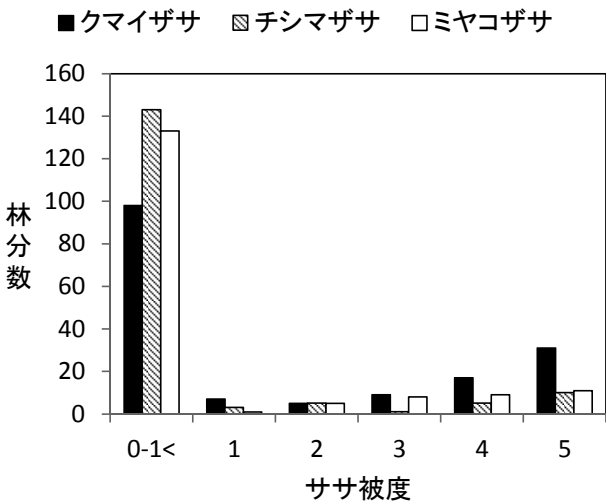


図-2 調査林分における林床のササの被度

階層ごとに出現した維管束植物の種数の合計値は、それぞれの階層で重複カウントされるので前述した植物の出現数(618種)よりも多くなつた。高木層では59種、亜高木層では76種が出現しすべて木本である。低木層には190種が出現し、木本、多年草(ササ、シダ含む)、1・2年草の順に多い。草本層には576種が出現し多年草(ササ、シダ含む)、木本、1・2年草の順に多い。

各調査林分の最大樹高の平均値は18.1m(標準偏差5.8、範

囲2~38m)となつており、樹高の変異は大きかつた。林冠閉鎖率の平均値は77%(標準偏差14.0、範囲30~95%)となつており、林冠層の疎な林分やうっぺいした林分が調査されていゝた。林冠広葉樹被度の平均値は70%(標準偏差38.2、範囲0~100%)を超えていることから広葉樹主体の林分がやや多かつた。林冠層の後期開葉広葉樹%被度の平均値は31%(標準偏差33.0、範囲0~100)となつていゝた。林冠層のSRは平均1.6(標準偏差1.1、範囲0.4~7.3)で、草本層のSRの平均9.6(標準偏差5.4、範囲0.4~27.2)の約6分の1であつた。草本層におけるSRは、木本(平均3.4、標準偏差2.6、範囲0~14.9)よりも草本(平均6.2、標準偏差4.1、範囲0~19.1)で高かつた(図-3)。

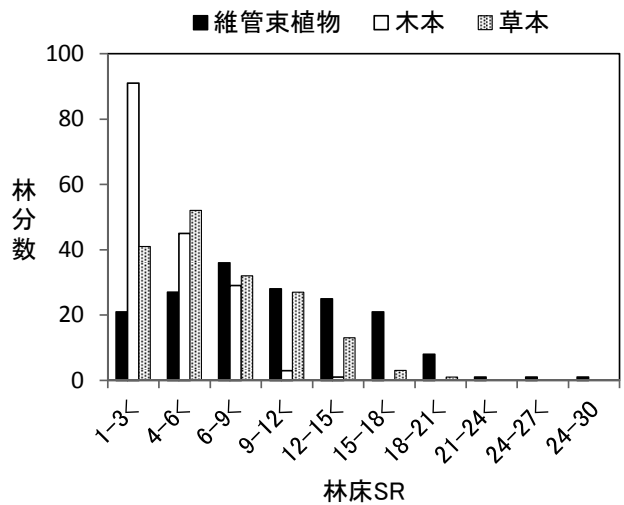


図-3 調査林分の草本層における種の豊富さ(SR)の頻度分布

2. 構造方程式モデリングによる分析結果

(1) 林冠層に関する指標間の相関

林床の光環境など環境条件と関係する林冠層の種組成を表す4つの指標(林冠広葉樹被度、林冠後期開葉広葉樹被度、林冠混交度、林冠SR)間には相関関係が見られた(図-4~6では同一値)。林冠広葉樹被度は林冠後期開葉広葉樹被度と正(標準化係数0.49、以下括弧内の数値は標準化係数)、林冠混交度と負(-0.27)、林冠SRと正(0.10)の相関があつた。また、林冠後期開葉広葉樹被度と林冠混交度は負(-0.23)、林冠混交度と林冠SRは正(0.36)の相関があつた。

(2) 木本SRに対する直接効果

林冠層の種組成を表す4つの指標と林床のササの被度、木本SRとの関係について述べる(図-4)。林冠広葉樹被度は木本SRと負(-0.36)、チシマザサと正(0.27)の相関があつた。林冠後期開葉広葉樹被度は、チシマザサと負(-0.31)、ミヤコザサと正(0.35)の相関があつた。林冠混交度は木本SRと正(0.39)、クマイザサと正(0.18)、ミヤコザサと負(-0.11)の相関があつた。一方、林冠SRは木本SRと正(0.09)の相

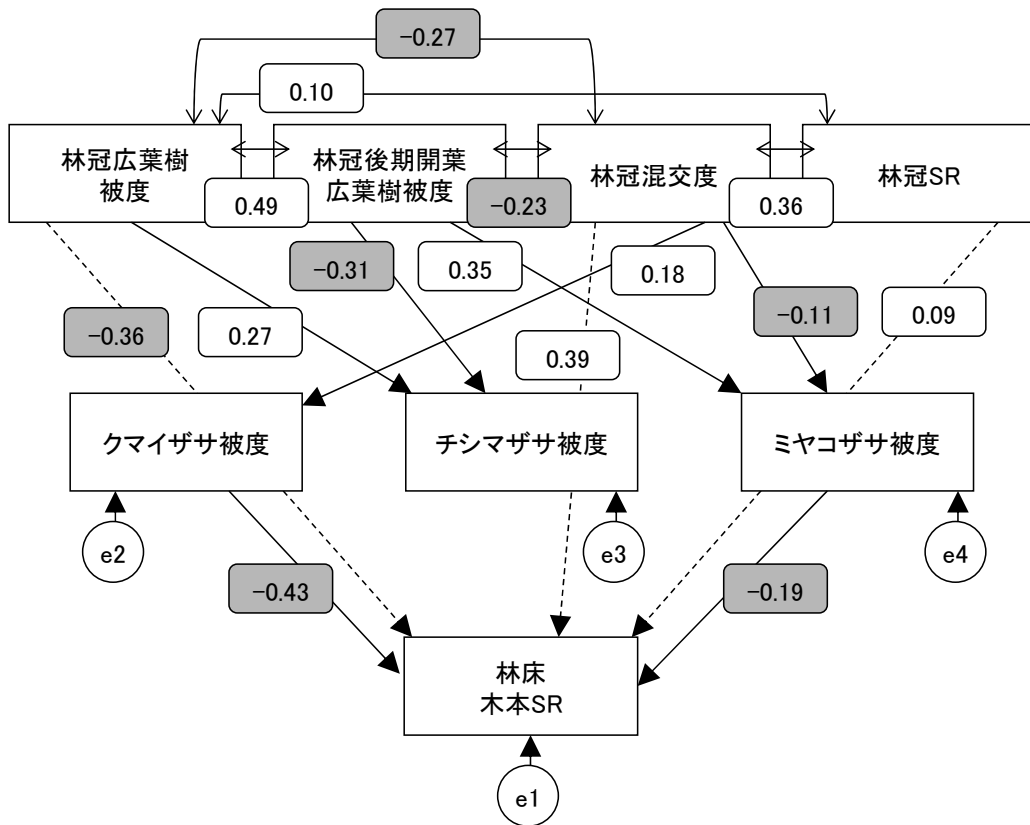


図-4 林冠層が草本層の木本の種の豊富さ (SR) に及ぼす影響における選択モデル (数字は標準化係数で値が負のときは灰色表示, 破線の矢印は林冠層の種組成が林床植物の多様性に与える直接効果, e1~4は誤差項, ↔林冠層間の関係)

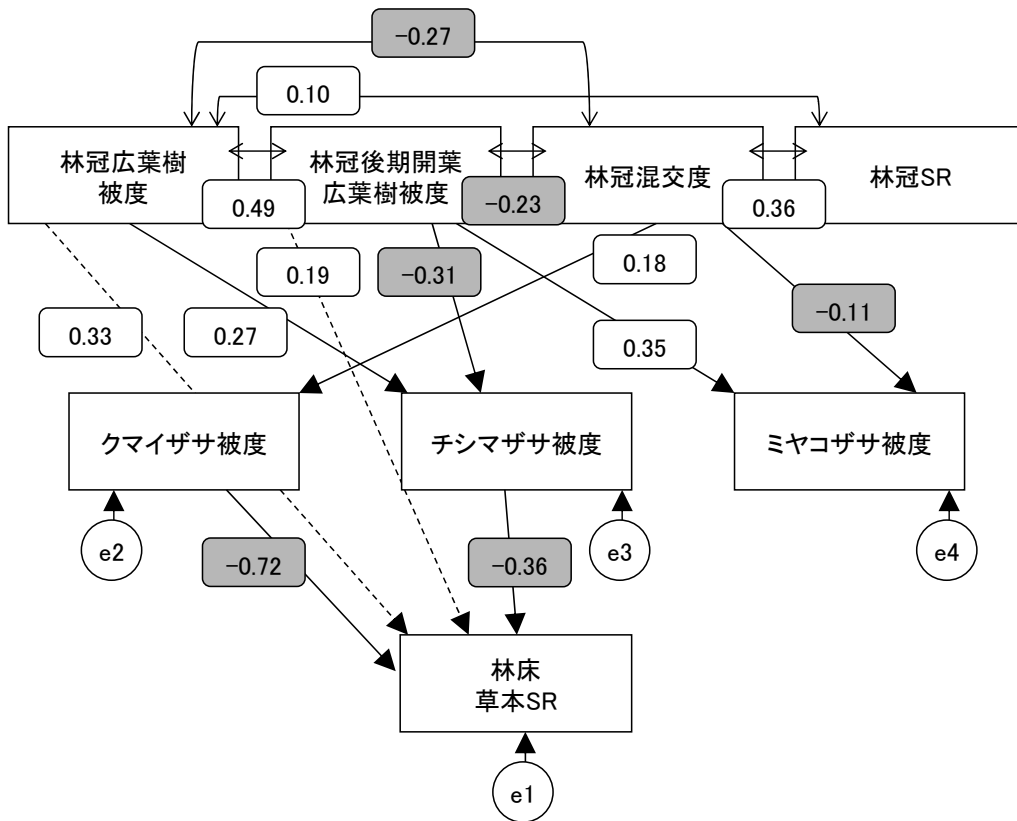


図-5 林冠層が草本層の草本の種の豊富さ (SR) に及ぼす影響における選択モデル (数字は標準化係数で値が負のときは灰色表示, 破線の矢印は林冠層の種組成が林床植物の多様性に与える直接効果, e1~4は誤差項, ↔林冠層間の関係)

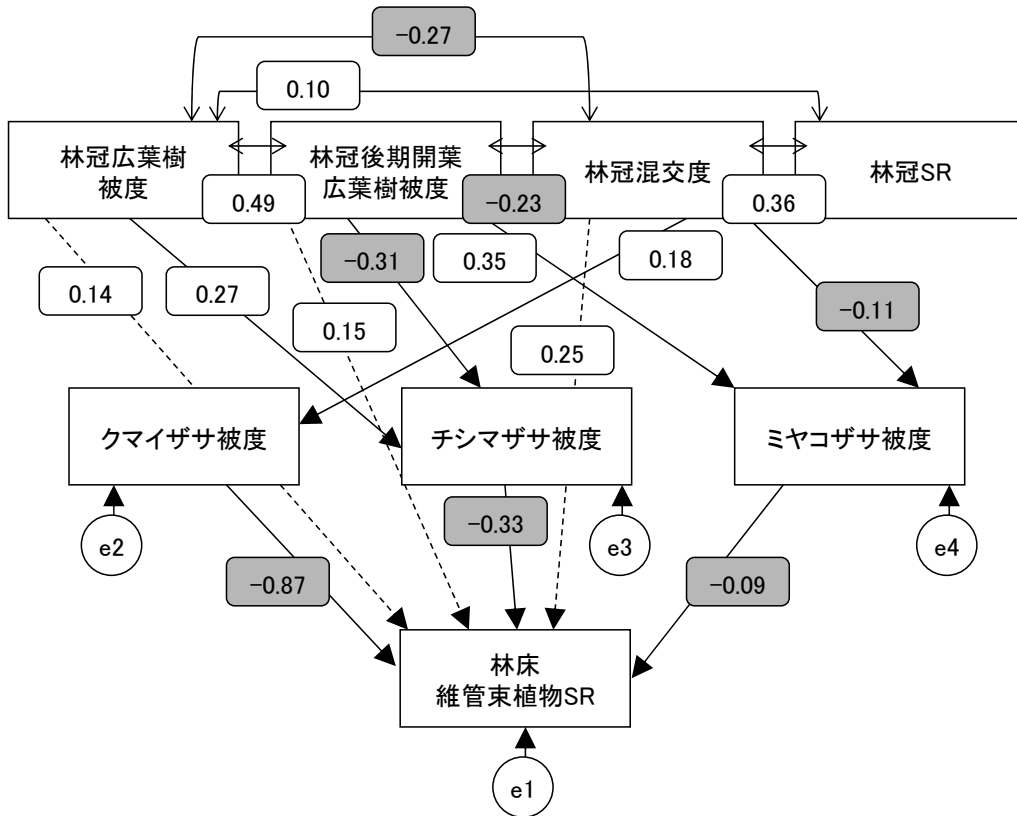


図-6 林冠層が草本層の維管束植物の種の豊富さ (SR) に及ぼす影響における選択モデル (数字は標準化係数で値が負のときは灰色表示, 破線の矢印は林冠層の種組成が林床植物の多様性に与える直接効果, e1 ~ 4 は誤差項, ↔林冠層間の関係)

関があり, ササの被度とは無相関であった。

(3) 草本SRに対する直接効果

林冠層の種組成を表す4つの指標と林床の草本SRとの関係について述べる (図-5)。林冠広葉樹被度は草本SRと正 (0.33) の相関がみられた。これは前述の林冠広葉樹被度と木本SRとの関係と正負が逆であった。また, 林冠後期開葉広葉樹被度は草本SRと正 (0.19) の相関が見られた。一方, 林冠混交度, 林冠SRは草本SRとは無相関であった。

(4) 維管束植物SRに対する直接効果

林冠層の種組成を表す4つの指標と林床の維管束植物SRとの関係では, 木本SRと草本SRの影響を統合した傾向があった (図-6)。林冠広葉樹被度は維管束植物SRと正 (0.14), 林冠後期開葉広葉樹被度も維管束植物SRと正 (0.15), 林冠混交度も正 (0.25) の相関があったが, 林冠SRは無相関だった。

(5) 林床SRに対するササの影響

3種類のササの被度は林床の木本, 草本, 維管束植物のSRに与える影響が異なっていた。木本SRは, クマイザサ (-0.43) とミヤコザサ (-0.19) と負の相関があった (図-4)。草本SRはクマイザサ (-0.72), チシマザサ (-0.36) と負の相関があった (図-5)。維管束植物SRに対しては, クマイザサ (-0.87), チシマザサ (-0.33), ミヤコザサ (-0.09) い

ずれも負の相関がみられた (図-6)。

(6) 林冠層が林床SRに与える直接効果, 間接効果および総合効果

木本, 草本および維管束植物 (図-4~6) における林床での優占種であるササを介して林冠層が林床植物の多様性に与える直接効果, 間接効果 (直接効果と直接効果の積), 総合効果 (直接効果と間接効果の和) を表-2に示す。表中の直接効果の値は, 図-4~6の破線で示した関係から求められた標準化係数である。間接効果については, 林冠層の種組成とササ被度の関係から求められた標準化係数に, ササ被度と林床SRの関係で得られた標準化係数を乗じた値で表される。総合効果は, 直接効果の値と間接効果の値との和で表され, 直接効果と間接効果を分離せず評価した場合における林冠層の林床植物に与える影響を示す指標となる。

ア, 木本SR

木本SRでは, 3つの間接効果がみられた (図-4, 表-2上段)。林冠後期開葉広葉樹被度が高いとミヤコザサは増加し (0.35), ミヤコザサが増えると木本SRが下がる (-0.19) ので, 間接効果 (林冠後期開葉広葉樹被度→ミヤコザサ被度→木本SR) としては負 (-0.07 = 0.35 × -0.19) となった。同様に, 林冠混交度が高いとクマイザサは増加し (0.18), クマイザサが増えると木本SRが下がる (-0.43) ので, 間接効

表-2 林冠層が林床植物の種の豊富さ (SR) に与える直接効果、間接効果および総合効果 (数値は標準化係数)

林床のSR	林冠層の種組成	直接効果	間接効果			総合効果		
			クマイザサ	チシマザサ	ミヤコザサ	クマイザサ	チシマザサ	ミヤコザサ
木本	広葉樹%被度	-0.36						
	後期開葉 広葉樹%被度			-0.07 (0.35×-0.19)				
	混交度	0.39	-0.08 (0.18×-0.43)	0.02 (-0.11×-0.19)	0.31 (0.39-0.08)		0.41 (0.39+0.02)	
	SR	0.09						
草本	広葉樹%被度	0.33		-0.10 (0.27×-0.36)			0.23 (0.33-0.10)	
	後期開葉 広葉樹%被度	0.19		0.11 (-0.31×-0.36)			0.30 (0.19+0.11)	
	混交度		-0.13 (0.18×-0.72)					
	SR							
維管束植物	広葉樹%被度	0.14		-0.09 (0.27×-0.33)			0.05 (0.14-0.09)	
	後期開葉 広葉樹%被度	0.15		0.10 (-0.31×-0.33)	-0.03 (0.35×-0.09)		0.25 (0.15+0.10)	0.12 (0.15-0.03)
	混交度	0.25	-0.16 (0.18×-0.87)		0.01 (-0.11×-0.09)	0.09 (0.25-0.16)		0.26 (0.25+0.01)
	SR							

果(林冠混交度→クマイザサ被度→木本SR)としては負(-0.08 = 0.18×-0.43)となった。一方、林冠混交度が高いとミヤコザサは減少し(-0.11)、ミヤコザサが減少すると木本SRが上がる(-0.19)ので、間接効果(林冠混交度→ミヤコザサ被度→木本SR)としては正(0.02 = -0.11×-0.19)となった。林冠混交度が木本SRに与える総合効果の値は、クマイザサが優占する林分では直接効果が間接効果により低下(直接効果0.39+ 間接効果-0.08= 総合効果0.31)、ミヤコザサが優占する林分では直接効果が間接効果により増加(直接効果0.39+ 間接効果0.02= 総合効果0.41)した。なお、林冠後期開葉広葉樹被度は、木本SRには直接効果を示していないので、負の間接効果のみを持つことになる。

イ、草本SR

草本(図-5, 表-2中段)では、3つの間接効果がみられた。表中の値から、林冠広葉樹被度が高いとチシマザサは増加し(標準化係数0.27)、チシマザサが増えると草本SRが下がる(-0.36)ので、間接効果(林冠広葉樹被度→チシマザサ被度→草本SR)としては負(-0.10 = 0.27×-0.36)となった。一方、林冠後期開葉広葉樹被度が高いとチシマザサは減少し(-0.31)、チシマザサが増えると草本SRが下がる(-0.36)ので、間接効果(林冠後期開葉広葉樹被度→チシマザサ被度→草本SR)としては正(0.11 = -0.31×-0.36)となった。また、林冠混交度が高いとクマイザサは増加し(0.18)、クマイザサが増加すると草本SRが低下する(-0.72)ので、間接効果(林冠混交度→クマイザサ→木本SR)としては負(-0.13 = 0.18×-0.72)となった。林冠広葉樹被度が草本SRに与える総合効果の値は、チシマザサが優占する林分では直接

効果の値が間接効果により低下(直接効果0.33+ 間接効果-0.10= 総合効果0.23)した。一方で、林冠後期開葉広葉樹被度が草本SRに与える直接効果は正(0.19)なので、直接効果はチシマザサが優占する林分では間接効果により増加(直接効果0.19+ 間接効果0.11= 総合効果0.30)した。なお、林冠混交度は、草本SRには直接効果を示していないので、負の間接効果のみを持つことになる。

ウ、維管束植物SR

図-6の維管束植物SRへの間接効果は図-4(草本SR)と図-5(木本SR)を統合した傾向となっており、5つの間接効果がみられた(表-2下段)。まず、林冠広葉樹被度が高いとチシマザサは増加し(0.27)、チシマザサが増えると維管束植物SRが下がる(-0.33)ので、間接効果(林冠広葉樹被度→チシマザサ→維管束植物SR)としては負(-0.09 = 0.27×-0.33)となった。一方で、林冠後期開葉広葉樹被度が高いとチシマザサは減少し(-0.31)、チシマザサが減ると維管束植物SRが下がる(-0.33)ので、間接効果(林冠後期開葉広葉樹被度→チシマザサ→維管束植物SR)としては正(0.10 = -0.31×-0.33)となった。また、林冠後期開葉広葉樹被度が高いとミヤコザサは増加し(0.35)、ミヤコザサが増えると維管束植物SRが下がる(-0.09)ので、間接効果(林冠後期開葉広葉樹被度→ミヤコザサ→維管束植物SR)としては負(-0.03 = 0.35×-0.09)となった。次に、林冠混交度が高いとクマイザサは増加し(0.18)、クマイザサが増加すると維管束植物SRが下がる(-0.87)ので、間接効果(林冠混交度→クマイザサ→維管束植物SR)としては負(-0.16 = 0.18×-0.87)となった。さらに、林冠混交度が高いとミヤコ

ザサは減少し (-0.11), ミヤコザサが減少すると木本SRが増加する (-0.09) ので, 間接効果 (林冠混交度→ミヤコザサ→維管束植物SR) としては正 ($0.01 = -0.11 \times -0.09$) となった。林冠広葉樹被度が維管束植物SRに与える総合効果は, チシマザサが優占する林分では, 間接効果が直接効果を低下 (直接効果0.14+ 間接効果-0.09= 総合効果0.05) させた。林冠後期開葉広葉樹被度が維管束植物SRに与える総合効果は, チシマザサが優占する林分では間接効果が直接効果を増加させた (直接効果0.15+ 間接効果0.10= 総合効果0.25)。逆に, ミヤコザサが優占する林分では, 間接効果が直接効果を低下 (直接効果0.15+ 間接効果-0.03= 総合効果0.12) させた。林冠混交度が維管束植物SRに与える総合効果は, クマイザサが優占する林分では直接効果が間接効果により減少 (直接効果0.25+ 間接効果-0.16= 総合効果0.09) したが, ミヤコザサが優占する林分では直接効果が間接効果により増加 (直接効果0.25+ 間接効果0.01= 総合効果0.26) した。

考察

1. ササの林床植生への影響

北海道の天然林における植物の階層分布は, 林冠層では木本が占め, 林床では多年草, 木本, シダ, ササなど多様な植物が生育しており, 種数は林冠層59種, 草本層597種となっていた。林冠層より林床植生で種数が多い傾向は, これまでの報告 (植村 1993) のように北海道の天然林でも下層植生が植物の種多様性を担っていることが確認できた。

北海道の天然林で特徴的な点は, 林床を3種類のササが優占することである。ササの分布は主に積雪深や傾斜によって影響を受けていると考えられており (豊岡ら 1981, Noguchi and Yoshida 2005), 林床植物の多様性に及ぼすササの影響が検討されている (Iida and Nakashizuka 1995, Fukamachi et al. 1996, Nagai and Yoshida 2006)。本研究では, 北海道に分布する主要なササ3種の下層植生の多様性に及ぼす影響を木本, 草本, 維管束植物それぞれについて評価した。各ササの被度と林床SRの関係から, クマイザサは木本, 草本, 維管束植物ともに, チシマザサは草本と維管束植物, ミヤコザサは木本と維管束植物の多様性に負の影響を与えており, 標準化係数が高い値を示す傾向にあったクマイザサの影響が相対的に大きいことを示唆した。3種のササの影響の違いについてより詳細な情報を得るためには, 稈密度, 高さ, 葉量など3種の生態的な違い (紺野1984, 矢島ら1997) などの影響も含め, さらなる検討が必要である。

2. 林冠層の林床植生への直接的な影響

本研究では, 林冠層の種組成の指標として, 林冠広葉樹被度, 林冠後期開葉広葉樹被度, 林冠混交度, 林冠SRを用いた。これらの指標は, これまで多くの研究で検証 (Barbier et al. 2008) されている広葉樹の光透過性の高さ (Canham et al.

1994, Messier et al. 1998), 針葉樹と広葉樹の混交など林冠層の種数増加による光やりターなど林床環境の不均一性の向上 (Saetre et al. 1997) に関連する。

4つの指標間では相関関係があり, 林冠広葉樹被度が増加すると林冠後期開葉広葉樹被度が高まるなど各指標の特性から判断すると矛盾のない関係となっていた。また, 林冠広葉樹被度が高まると林冠SRが高まる傾向があり, これは北海道の天然林の高木層では針葉樹よりも広葉樹の種数が多いことを反映している。

直接効果として林冠広葉樹被度は, 林床の木本SRとは負, 草本SRとは正の相関があり, 維管束植物SRでは相対的に弱い正の相関があった。林冠広葉樹被度の影響が木本SRと草本SRで正負が逆になった理由については今後詳細な検証が必要であるが, 広葉樹林と比較し針葉樹林において草本よりも木本の出現頻度が高い事例が, 間伐遅れのトドマツ人工林で観察されており (八坂・小山1998, 渡辺ら2002), 林床での木本と草本での耐陰性の違いと関係している可能性がある。また, 林冠広葉樹被度の影響が木本と草本で正負が逆であったにもかかわらず, 維管束植物では正であった理由は, 林床では木本に比べ草本の種数が2倍以上多く, 草本の影響を強く受けたためと考えられる。

また, 林冠混交度は木本SRおよび維管束植物SRに対して正の相関であった。したがって, 林床の維管束植物を対象とした場合の本研究の結果は, 広葉樹林や針広混交林で林床植物の多様性が高いという多くの研究で検証 (Barbier et al. 2008) されている仮説を支持する。しかし, 分析対象とする林床植生の生活形によって林冠層の影響が異なっていたことは, これまでの林冠層が林床植物の多様性に与える影響の調査結果が一貫していない (Barbier et al. 2008) 原因の1つとなっていることを示唆している。すなわち, 林床においてどんな植物が優占するか, もしくはどんな植物を調査対象とするかによって, 林冠層の影響は異なる結果を示すと考えられる。また, これまで林床植物の多様性に及ぼす影響が調査されていなかった広葉樹の開葉時期の影響 (後期開葉広葉樹被度) についても, 草本SRと維管束植物SRでは正の相関を示した。ただ, 木本SRでは無相関であり, 他の3つの指標と同様にその影響は対象とする植物の生活形によって異なる可能性を示した。したがって, 林床にササが少ない林分において, 林冠層の広葉樹もしくは開葉時期の遅い広葉樹が優占する林分や, 針葉樹と広葉樹が混交した林分で, 維管束植物の多様性が高くなることを本研究の結果は示唆している。

3. 林冠層のササを介した間接的な影響

本研究では, 直接効果に加えて林床で優占するササを介した影響を間接効果として評価した。想定した間接効果は, 例えば林冠層の種組成によっては, 林床のササの優占度を低下させ, それによって間接的に林床植物の多様性を向上させる

という効果である。こうした効果は、例えば林冠混交度→ミヤコザサ被度→木本SRにおいて観察された。つまり、林冠混交度が高いとミヤコザサが減少しミヤコザサが減少すると木本SRが上がる場合である。この場合、林冠混交度は木本SRに対しては正の直接効果があるので、間接効果は直接効果を高める作用があった。一方で、林冠混交度→クマイザサ被度→木本SRのように間接効果が直接効果を低減させる場合もみられた。すなわち、林冠混交度が高いとクマイザサが増加し、クマイザサが増加すると木本SRが下がるので、この間接効果は林冠混交度が木本SRを向上させる直接効果を弱める。直接効果が間接効果を弱める現象はチシマザサ、ミヤコザサでも観察された。これらの間接効果の存在は、林冠層が林床植物に及ぼす影響をさらに複雑化させている。構造方程式モデリングの結果が示したように、直接効果と間接効果を分離せず評価した総合効果の値だけを参照すると、その効果は林冠層のみの効果なのか、林床におけるササの影響も含めた効果なのか理解が難しい。したがって、個別林分の分析ではササの種類や被度によっては林冠層の直接的な影響が検出できない場合がある。これらのことから、調査対象とする林冠層の構造と下層植生の組み合わせにより、林冠層が林床植物に及ぼす影響は異なることが示唆された。北海道のようにササが優占する森林が多い地域において、林床植物の多様性を議論する際には、ササによる間接効果についても考慮する必要がある。

4. 今後の課題

これまで述べたように、光環境の向上と関係する林冠広葉樹被度と林冠後期開葉広葉樹被度、林床環境の不均一性の指標となる林冠混交度は、ササの影響を考慮しても直接効果として維管束植物SRと正の相関関係があった。したがって、本研究の結果は広葉樹林や針広混交林において針葉樹林よりも林床植物の多様性が高いという仮説を支持した。一方で、林冠層の種組成が林床植物の多様性に及ぼす影響は、林床のクマイザサやチシマザサの影響に比べると弱く、非常に複雑で林床植物の種組成によって異なる可能性があり、単純な分析や限られた林分数の分析では総合的な評価が困難なことを示していた。さらに、林冠層と林床植生の種多様性の関係について、直接効果と間接効果を分けて評価した本研究の結果は、間接効果である林床植生の競争効果が無視できないことを示しており、これを考慮する有効性を示している。総合評価に対する複雑さは林冠層の種組成の違いによって生じる林内の環境変化と林床植物の種子散布、実生定着、光合成特性など生理生態的応答の相互作用に起因していると考えられるが、今後の研究が待たれるところである。また、本研究では気温や降水量などの気象条件を構造方程式モデリングに含めていないが、環境条件と林冠層の種組成には林冠広葉樹被度と暖かさの指数のように一部で相関関係がみられた。したが

って、今後は今回の結果が林冠層の種組成の違いが単独原因なのか、気象などの環境条件の影響も複合的に受けているのかなどについて検証する必要がある。さらに、本研究における分析では階層構造を林冠層と草本層の2つの階層を対象にしたが、林分構造全体を評価するためには、亜高木層や低木層も分析に含めることが必要だろう。理想的には環境条件が均一でありながら、林冠層の種組成が異なる林分で、亜高木、低木、ササ等の影響を考慮し、林冠層の林床植物多様性への影響を検討できればよいが、現実的には林冠層の種組成が異なる林分では、多くの場合何らかの環境条件が異なると予想される。したがって、今回のような代替的な手法により林床植物の多様性に及ぼす林分構造と環境条件の影響を総合的に理解するためには、十分なデータセットを構築し構造方程式モデリングなどの分析方法によって、より詳細な検討を行うことが必要である。

引用文献

- 阿部真・倉本恵生・飯田滋生・佐々木尚三・石橋聡・高橋正義・酒井佳美・鷹尾元・山口岳広・正木隆（2013）北海道の針広混交林の択伐施業による林床植生の初期反応—種の多様性は損なわれるか—。日林誌95: 101-108.
- Barbier, S., Gosselin, F. and Balandier, P. (2008) Influence of tree species on understory vegetation diversity and mechanisms involved—A critical review for temperate and boreal forests. *For. Ecol. and Manage.* 254: 1-15.
- Bartemucci, P., Messier, C. and Canham, C. D. (2006) Overstory influences on light attenuation patterns and understory plant community diversity and composition in southern boreal forests of Quebec. *Can. J. For. Res.* 36: 2065-2079.
- Battles, J. J., Shliskya, A. J., Barretta, R. H., Heald, R. C. and Allen-Diaz, B. H. (2001) The effects of forest management on plant species diversity in a Sierran conifer forest. *For. Ecol. and Manage.* 146, 211-222.
- Canham, C. D., Finzi, A. C., Pacala, S. W. and Burbank, D. H. (1994) Causes and consequences of resource heterogeneity in forests: interspecific variation in light transmission by canopy trees. *Can. J. For. Res.* 24: 337-349.
- 藤本征司（2007）広葉樹29種の10年間の開芽フェノロジー観測に基づく開芽予測法の検討。日林誌89：253-261.
- Fukamachi, K., Iida, S. and Nakashizuka, T. (1996) Landscape patterns and plant species diversity of forest reserves in the Kanto region, Japan. *Vegetatio* 124: 107-114.
- Frelich, L. E. and Reich, P. B. (2003) Perspectives on development of definitions and values related to old-growth forests. *Env. Rev.* 11: 9-22.
- Grace, J. B., Anderson, T. M., Olf, H. and Scheiner, S. M. (2010) On the specification of structural equation models for

- ecological systems. Ecol. Monogr. 80: 67–87.
- Iida, S. and Nakashizuka, T. (1995) Forest fragmentation and its effect on species diversity in sub-urban coppice forests in Japan. For. Ecol. and Manage. 73: 197–210.
- Hart, S. A. and Chen, H. Y. H. (2006) Understorey Vegetation Dynamics of North American Boreal Forests. Critical Reviews in Plant Sciences 25: 381–397.
- Hunter, M. L. (1999) Maintaining biodiversity in forest ecosystems. Cambridge University Press, Cambridge.
- Jennings, S. B., Brown, N. D. and Sheil, D. (1999) Assessing forest canopies and understorey illumination: canopy closure, canopy cover and other measures. Forestry 72: 59–74.
- 梶光一・松田裕之・宇野裕之・平川浩文・玉田克己・齊藤隆 (1998) エゾシカ個体群の管理方法とその課題. 哺乳類科学 38: 301–313.
- 川村健介・橋本靖・酒井徹・秋山侃 (2001) 冷温帯落葉広葉樹の林冠構成種のリーフフェノロジーが林床の光環境に及ぼす影響. 日林誌83: 231–237.
- 環境庁 (1978) 第2回自然環境保全基礎調査-特定植物群落調査報告書-. 446pp. 北海道.
- 環境庁 (1980) 日本の重要な植物群落. 455pp. 大蔵省印刷局.
- 環境庁 (1988) 第3回自然環境保全基礎調査-植生調査報告書-. 621pp. 北海道.
- 木村徳志・木佐貫博光・倉橋昭夫 (1995) 北海道に自生する落葉広葉樹25種のフェノロジー—年変動ならびに気温との関係—. 日林論106: 367–370.
- 紺野康夫 (1984) 日本のササの生活史. (植物の生活史と進化, 河野昭一編, 培風館). pp.100–110.
- La Roi, G. H. (1967) Ecological studies in the boreal spruce-fir forests of the North American taiga. I. Analysis of the vascular flora. Ecol. Monogr. 37: 229–253.
- Laughlin, D. C., Abella, S. R., Covington, W. W. and Grace, J. B. (2007) Species richness and soil properties in *Pinus ponderosa* forests: A structural equation modeling analysis. J. Veg. Sci. 18: 231–242.
- Lechowicz, M. J. (1984) Why do temperate deciduous trees leaf out at different times? adaptation and ecology of forest communities. American Naturalist 124: 821–842.
- Lencinas, M. V., Pastur, G. M., Rivero, P. and Busso, C. (2008) Conservation value of timber quality versus associated non-timber quality stands for understorey diversity in Nothofagus forests. Biodiversity and Conservation 17: 2579–2597.
- Messier, C., Parent, S. and Bergeron, Y. (1998) Effects of overstorey and understorey vegetation on the understorey light environment in mixed boreal forests. J. Veg. Sci. 9: 511–520.
- Nagai, M. and Yoshida, T. (2006) Variation in understorey structure and plant species diversity influenced by silvicultural treatments among 21- to 26-year-old *Picea glehnii* plantations. J. For. Res. 11: 1–10.
- 中西哲・大場達之・武田義明・服部保 (1983) 日本の植生図鑑 (I) 森林. 208pp. 保育社.
- 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.
- 長池卓男 (2002) 森林管理が植物多様性に及ぼす影響. 日本生態学会誌52: 35–54.
- Nagaike, T., Kamitani, T. and Nakashizuka, T. (2005) Effects of different forest management systems on plant species diversity in a *Fagus crenata* forested landscape of central Japan. Can. J. For. Res. 35: 2832–2840.
- 中川昌彦・大野泰之・山田健四・長坂有・八坂通泰 (2009) 森林の多面的機能に関わる土壌・生物要因の林相間比較 (2). 北海道林業試験場研究報告46: 137–144.
- Nilsson, M. C. and Wardle, D. A. (2005) Understorey vegetation as a forest ecosystem driver: evidence from the northern Swedish boreal forest. Frontiers in Ecology and the Environment 3: 421–428.
- Noguchi, M. and Yoshida, T. (2005) Factors influencing the distribution of two co-occurring dwarf bamboo species (*Sasa kurilensis* and *S. senanensis*) in a conifer-broadleaved mixed stand in northern Hokkaido. Ecol. Res. 20: 25–30.
- 大石展緒・都竹浩生 (2009) Amosで学ぶ調査系データ解析. 277pp. 東京図書株式会社.
- Saetre, P., Saetre, L. S., Brandtberg, P. O., Lundkvist, H. and Bengtsson, J. (1997) Ground vegetation composition and heterogeneity in pure Norway spruce and mixed Norway spruce - birch stands. Can. J. For. Res. 27: 2034–2042.
- Scheller, R. M. and Mladenoff, D. J. (2002) Understorey species patterns and diversity in old-growth and managed northern hardwood forests. Ecol. Appl. 12: 1329–1343.
- Sharpe, F. (1996) The biologically significant attributes of forest canopies to small birds. Northwest Science 70: 86–93.
- Suding, K. N. H. and Goldberg, D. E. (1999) Variation in the effects of vegetation and litter on recruitment across productivity gradients. J. Ecology 87: 436–449.
- Thomas, S. C., Halpern, C. B., Falk, D. A., Liguori, D. A. and Austin, K. A. (1999) Plant diversity in managed forests: to thinning and fertilization. Ecol. Appl. 9: 864–879.
- Thompson, I. D., Lason, D. J. and Montevecchi, W. A. (2003) Characterization of old “wet boreal” forests, with an example from balsam fir forests of western Newfoundland. Env. Rev. 11: 23–46.
- 豊岡洪・佐藤明・石塚森吉 (1981) 北海道におけるササ類の分布とその概況. 北方林業33:143–146.
- 植村滋 (1993) 北海道の森と植物—針広混交林のフロラと生

態. (生態学からみた北海道, 東 正剛・阿部 永・辻井 達一編, 北海道大学出版会). pp.25-39.

渡辺一郎・八坂通泰・小山浩正・滝谷美香・大野泰之 (2002) トドマツ人工林の間伐 と下層植生多様性. 日本林学会北海道支部論文集50:65-67.

Whittaker, R. H. (1975) *Communities and ecosystems*, 2nd ed, 352pp. MacMillan.

矢島崇・渡辺訓男・渋谷正人 (1997) チシマザサとクマイザサの稈高と地上部・地下部器官量の変化. 日本林學會誌 79: 234-238.

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齡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.

八坂通泰・小山浩正 (1998) 野生植物の生育場所としての人工林の評価-道南地方における天然林とトドマツ人工林の比較-. 日林北支論46: 188-190.

Yoshida, T., Iga, I., Ozawa, M., Noguchi, M. and Shibata, H. (2005) Factors influencing early vegetation establishment following soil scarification in a mixed forest in northern Japan. *Can. J. For. Res.* 35: 175-188.

Summary

The aims of this study were to evaluate the effects of overstory species composition on the diversity of understory vascular plants; and to distinguish the effect of canopy on understory diversity into direct and indirect effects. This study examined the influences of the overstory and dwarf bamboo on the diversity of understory vegetation in the natural forests (167 stands) of Hokkaido, northern Japan. This study assumed that canopy contributes to understory diversity by decreasing the dominance of dwarf bamboo. Structural equation modeling was used to examine the influences of the canopy, including indirect effects on understory diversity. Hardwood % cover positively affected the species richness (SR) of herbaceous plants, but negatively affected woody SR in the understory. Hardwood % cover, late flushing hardwood % cover and the mixing degree positively affected vascular plants SR. The understory SR was indirectly increased by depressing the cover of dwarf bamboo, which in turn was varied by the overstory species composition. The effects of overstory, including the indirect effect through dwarf bamboo cover, on the understory diversity varied depending on the different taxonomic group of the understory vegetation. These results demonstrate that simple analyses can sometimes be misleading when studying the complex effects of overstory on understory diversity.

Key words

Herbaceous plant, Overstory species composition, Plant diversity, Vascular plant, Woody plant