

# 亜高山帯天然林における樹木の分布様式

嘉戸昭夫\* 前崎武人\* 鈴木 熙\* 鈴木 悌司\*

## Spatial patterns of trees in subalpine forests of Mt. Asahidake in Hokkaido

Akio KATO\* , Takehito MAESAKI\* , Hiroshi SUZUKI\* and Teiji SUZUKI\*

### はじめに

亜高山帯の森林は、最近、国土保全や保健休養などの面からその重要性が認識されている。筆者らは、大雪山系旭岳の西側に位置する勇駒別地域の亜高山帯の森林を対象に、森林を多目的に利用する場合の施業の基礎資料を得る目的で、天然林の林分構造について解析を進めている。従来、林分構造については樹木の混交割合や直径分布などを問題にすることが多かったが、森林の成立や推移を予測するためには、樹齢構成や樹木の分布様式などについても調査する必要がある。本報告は、このうち樹木の分布様式について取りまとめたものである。

なお、本研究をすすめるにあたり、旭川林務署の方々に多大な御援助をいただいた。ここに厚くお礼を申しあげる。

### 調査方法と解析方法

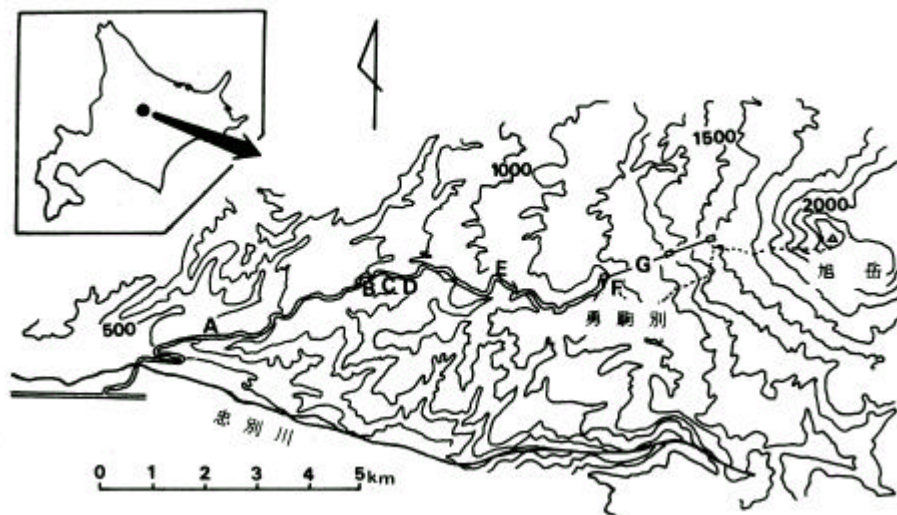


図 -1 調査地の位置

Fig.1. The location of study area.

\* 北海道立林業試験場 Hokkaido Forest Experiment Station , Bibai , Hokkaido , 079-01 .

[ 北海道林業試験場報告 第16号 昭和54年2月 Bulletin of the Hokkaido Forest Experiment Station , 16 , February , 1979 ]

## 調査方法

調査対象とした森林は、上川郡東川町勇駒別に所在する道有林旭川経営区の125～129林班である。この地域の標高580mから1,250mにかけて、面積50×50m<sup>2</sup>のプロットを7箇所(A～G)設けた(図-1)。プロットの温度条件を東川観測所(標高220m)と道有林の仰岳荘(1,080m)でのデータから推定すると、最も標高が低いプロットAおよび最も標高が高いプロットGの暖かさの指数はそれぞれ50, 30度ぐらいとみられる。吉良(1949)は北海道の亜高山帯の森林を暖かさの指数で示すと15～55度の範囲にあると述べており、これから判断すれば各プロットとも亜高山帯に位置するようである。これらのプロットに生育する胸高直径5cm以上の全樹木について、樹種、胸高直径、樹高を調査するとともに立木位置図を作成した。なお、この調査は1974年と1975年に行った。

各プロットの概況は、表-1のとおりである。なお、閉鎖度は樹冠投影図を作成し、樹冠が林地を覆う面積をプロットの面積で除して求めた。

各プロットの主な樹種と針広別の本数割合はつぎのとおりである。

A：トドマツ，エゾマツ，ダケカンバ，ミズナラなどからなる針広混交林で，針葉樹と広葉樹の本数率はそれぞれ，51，49%である。

B，C：トドマツ，エゾマツ，ダケカンバ，ナナカマドを主とする林分で，広葉樹の本数率が，Bでは59%，Cでは64%である。

D：トドマツ，エゾマツ，アカエゾマツ，ダケカンバを主とする林分で，針葉樹の本数率が59%である。

E：エゾマツ，トドマツ，ダケカンバを主とする林分で，針葉樹の本数率が49%である。

F：林床にはチシマザサのほか，ミズバショウやワタスゲなどがみられる湿原系のアカエゾマツ林で，針葉樹の本数率が94%である。

G：アカエゾマツ，ダケカンバなどの高木と，ミヤマハンノキ，ウラジロナナカマドなどの低木からなる林分で，広葉樹の本数率が82%である。

林床植生はA～Dではクマイザサ，E～Gではチシマザサが優占する。

表-1 各プロットの概況

Table 1. Description of each plot.

plot		A	B	C	D	E	F	G
標高	(m)	580	790	830	850	990	1,130	1,250
Altitude								
傾斜	(°)	5	10	10	10	5	5	10
Inclination								
閉鎖度	(%)	75	75	76	44	32	22	40
Crown closure								
ha当りの蓄積	(m <sup>3</sup> )	252	238	254	162	101	105	168
Volumes per ha								
ha当りの立木本数		920	740	692	492	224	348	592
Number of trees per ha								
構成樹種数		17	13	13	10	5	4	9
Number of tree species								

表-2 直径階別本数

Table 2. Number of trees in each dbh class.

Plot	直径階 Dbh class (cm)									Total
	10	20	30	40	50	60	70	80	90	
A	144	46	22	13	3	1			1	230
B	94	44	20	15	9	3				185
C	84	52	13	15	3	5	1			173
D	67	24	14	14	2	1		1		123
E	22	12	15	5	2					56
F	49	15	8	9	4	1	1			87
G	99	24	9	9	2	1	2	2		148

胸高直径階別の本数は表-2 に示すように各プロットとも小径木階にピークをもつL型分布を示す。

### 解析方法

樹木の分布様式は、密度の影響が比較的少ない  $I_S$  指数 (MORISITA, 1959) を用いて解析した。この指数は次式であらわされる。

$$I_S = q \frac{\sum_{i=1}^q n_i(n_i - 1)}{N(N - 1)}$$

ただし、 $q$  : 方形枠数  
 $n_i$  :  $I$  枠における個体数  
 $N = \sum n_i$  : 総個体数

この指数は分布がランダムならば 1, 集中的ならば 1 より大きな値, 規則的ならば 1 より小さな値を示す。 $I_S$  値が 1 より有意にはずれているかどうかの判定は、つぎの式の  $F_0$  と  $F^{q-1}$  (P) 値とを比較して行った。

$$F_0 = \frac{I_S(N - 1) + q - N}{q - 1}$$

なお、 $I_S$  値の計算は、プロット当りの個体数が 10 本以上の場合について行った。また、各プロットを  $2.5 \times 2.5, 2.5 \times 5.5, 5.5 \times 10, 10 \times 10$   $m^2$  と異なる大きさの方形枠に再分割して、それぞれの方形枠ごとに  $I_S$  値を求めた。

### 結果と考察

#### 全樹木の分布様式

胸高直径 5 cm 以上の全樹木について、 $I_S$  値と方形枠面積との関係を示すと、図-2 のとおりである。

この結果によると、各プロットとも方形枠の大きさにかかわらず、 $I_S$  値が 1 よりも大きく、集中的な分布傾向を示している。なお、これらの値を F 検定したところ、方形枠面積が  $2.5 \times 2.5 \sim 5 \times 10 m^2$  の範囲では、いずれも有意水準 1% で 1 より大きいと判定された。

全樹木の分布状態について、プロット間の比較をした。図-3 はプロット A, B, F および G の全樹木の立木位置を示したものである。この図によると、A, B に比べて、F, G では樹木が明瞭な小集団をなす不均一な分布を示しており、標高によって分布状態が異なるようである。つぎに、 $I_S$  値について比較を行った。便宜上、標高 900m 以下のプロット A, B, C, D を低標高、それより上部に位置するプロット E, F, G を高標高として比較すると、後者のほう

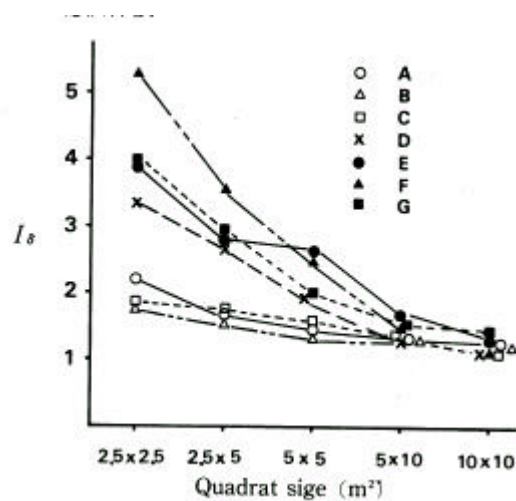


図-2 全樹木の  $I_S$  - 方形枠面積の関係

Fig.2.  $I_S$  - quadrat size relations for all trees above 5cm dbh.

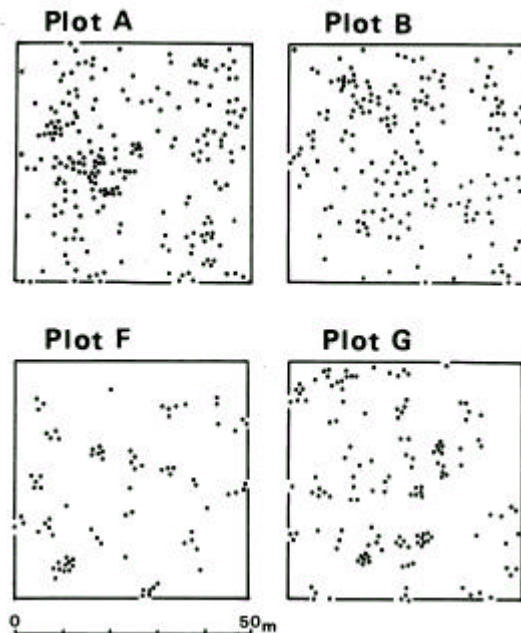


図-3 プロット A, B, F および G の立木位置図

Fig.3. Maps showing locations of all trees above 5cm dbh in plot A, B, F and G.

が前者に比べて集中性が高い傾向がみられ、外観的な分布状態とほぼ一致する。

このように、全樹木が集中分布する傾向はシラベを主とする天然林(北元, 1973)においても観察されている。一方、タイのサバンナ林(OGAWA *et al.*, 1961), 常緑広葉樹林(OMURA *et al.*, 1969), 落葉広葉樹林(菊沢ら, 1973)では、全樹木がランダムに分布する傾向が認められている。TAGAWA(1965)によると、全樹木の分布様式は遷移の初期や樹冠の閉鎖していない林分では集中的な分布を示すが、閉鎖が進んだ極盛相ではランダムな分布を示すとしている。

当調査地では各プロットとも樹冠が完全に閉鎖していない林分であるが、各プロットとも林分状態からみて遷移の初期とは考えられず、また人為的な影響も比較的小さいことから、全樹木が集中的に分布するのは寒冷多雪といった厳しい条件下にあることや、ササが密生するなどにより、林内の立地条件が場所的に不均一であるためと考えられる。

### 樹種別の分布様式

主な樹種について  $I_s$  値を求め、表-3 に示した。なお、この表では  $5 \times 5 \text{ m}^2$  の方形枠の場合について示したが、方形枠の大きさを変えても以下に述べることと同様の傾向がみられた。

表-3 によると、各樹種の  $I_s$  値は有意な集中性を示すことが多いことから、樹種別の分布は集中分布であるといえよう。これは、種子の飛散にむらがあったり、発芽や生長に好適な条件のところプロット内においてむらがあったこと、また樹種によっては栄養繁殖したことなど様々な原因が相互に作用したためと考えられる。

表 -3 主な樹種の  $I_s$  値

Table 3. Comparison of the values of  $I_s$  - index for main species.

Species	A		B		C		D		E		F		G	
	N	$I_s$	N	$I_s$	N	$I_s$	N	$I_s$	N	$I_s$	N	$I_s$	N	$I_s$
トドマツ	90	2.65**	48	2.03**	26	1.85	36	3.63**	12	10.61**	12	1.52	5	
<i>Abies sachalinensis</i>														
エゾマツ	27	1.71	26	4.35**	34	3.57**	19	7.60**	12	7.58**			7	
<i>Picea jezoensis</i>														
アカエゾマツ			2		3		18	6.54**	4		69	2.81**	14	6.59**
<i>Picea glehnii</i>														
ダケカンバ	22	0.81	52	1.22	63	2.12**	17	1.66	27	3.69**	1		34	4.99**
<i>Betula ermanii</i>														
ナナカマド	12	3.04	30	3.45**	29	3.45**	10	0			4		5	
<i>Sorbus commixta</i>														
ウラジロナナカマド													17	22.06**
<i>Sorbus matsumurana</i>														
ミズナラ	20	5.26**	2		1									
<i>Quercus mongolica</i>														
var. <i>grosseserrata</i>														
シナノキ	15	10.48**												
<i>Tilia japonica</i>														
ミヤマハンノキ													60	5.45**
<i>Alnus maximowiczii</i>														

注 方形枠面積は  $5 \times 5 \text{ m}^2$ 。方形枠数は 100。N は個体数をあらわす。

\*\* は 1% 水準で有意な集中性を示す。

Qusdrat size :  $5 \times 5 \text{ m}^2$ , Number of quadrats : 100. N : number of individuals.

\*\* : significant at the 1% level.

天然林において、各樹種がそれぞれ集中分布する傾向は、北海道の針広混交林において観察されている(太田ら, 1969,1973)。また、全樹種をこみにした分布様式はランダムに近くなる場合でも、各樹種ごとにみると集中分布を示す傾向が、OGAWA *et al.*, OMURA *et al.*, 菊沢らによって報告されている。

各樹種の  $I^S$  値を比較すると、エゾマツ、アカエゾマツ、シナノキ、ミヤマハンノキ、ウラジロナナカマドは高い集中性を示す。これは、エゾマツやアカエゾマツが倒木上や根株上などに更新する傾向があること、またシナノキ、ミヤマハンノキ、ウラジロナナカマドは栄養繁殖することが多いことなどによるためと考えられる。これらの樹種に比べると、ダケカンバの集中性が低いのは、倒木上よりも地床に直接更新していることが多く、また更新床のかたよりが比較的小さいためと考えられる。

プロット間の比較をすると、ダケカンバは標高が高くなるほど集中性も高くなる傾向がみられる。他の樹種については標高別に比較できないが、高標高(900m以上)のほうが低標高(900m以下)に比べて、樹種数が少なく、かつ各樹種の集中性も高い。

#### 樹木の大きさ別の分布様式

胸高直径 20 cm未滿の樹本を小径木、それ以上の樹本を大径木と便宜的に区分し、それぞれについて  $I^S$  値を求め、表-4 に示した。この表では  $5 \times 5 \text{ m}^2$  の方形枠の場合について示したが、方形枠の大きさを変えても以下に述べることと同様の傾向がみられた。なお、表-3 のうち大径木の本数が 10 本以上の樹種についてだけ掲載した。

各プロットごとに小径木と大径木との比較を行った。全樹種をこみにした場合についてみると、大径木の  $I^S$  値は小径木のそれに比べて低い傾向がみられ、F 検定によっても前者では後者に比べて有意な集中性が認められなかった。また、トドマツ、ダケカンバでも、大径木は小径木に比べて集中性が低い

表 - 4 樹木の大きさ別の  $I^S$  値

Table 4. Comparison of the values of  $I^S$  - index for all species combined and representative species in different size classes.

Species	Size class	A		B		C		D		E		F		G	
		N	$I^S$	N	$I^S$	N	$I^S$	N	$I^S$	N	$I^S$	N	$I^S$	N	$I^S$
全樹種	S	177	1.64*	127	1.63**	118	1.62**	80	1.91**	25	3.00**	55	2.73**	116	2.40**
All species	L	59	1.17	58	0.97	55	1.48**	43	2.23**	31	1.94*	32	3.63**	30	2.07*
トドマツ	S	72	2.86**	31	4.09**	8		22	5.19**	5		11	1.82	2	
A. sachalinensis	L	18	1.96	17	0.74	18	1.13	14	3.30*	7		1		3	
エゾマツ	S	8		14	2.20	23	6.32*	5		1				3	
P. jezoensis	L	19	1.75	12	3.03*	11	0	14	6.59**	11				4	
アカエゾマツ	S					3		13	8.97**	2	5.45*	38	2.85**	6	
P. glehnii	L			2				5		2		31	3.32**	8	
ダケカンバ	S	15	2.20	30	2.22*	52	2.56**	11	1.82	16	5.00**			22	10.82**
B. ermanii	L	7		21	1.82	11	1.82	6		11	1.82	1		12	6.06**

注 方形枠面積は  $5 \times 5 \text{ m}^2$ 。方形枠数は 100。Nは個体数をあらわす。

Sは小径木(胸高直径 20 cm未滿), Lは大径木(20 cm以上)を示す。

\*は5%水準で有意な集中性を示す。

\*\*は1%水準で有意な集中性を示す。

Quadrat size :  $5 \times 5 \text{ m}^2$ . Number of quadrats : 100. N : number of individuals.

S : trees below 20cm dbh. L : trees above 20cm dbh.

\* : significant at the 5% level.

\*\* : significant at the 1% level.

傾向がみられた。これは、個体が小さい場合には占有空間も小さく、集中性が高くても生育できるが、大きな個体では単位面積当たりの生育本数に限界があるため、樹木が生長する過程で高密度なところほど生存率が低下するように作用したためと考えられる。

このように、大きな個体が小さな個体に比べて集中性が低い傾向は、CURTIS *et al.*, (1950), OGAWA *et al.*, OMURA *et al.*, 北元, 菊沢らによって報告されている。

つぎに、プロット間の比較をした。全樹種をこみにした場合についてみると、小径木は各プロットとも集中分布をなし、その集中性は低標高(900m以下)に比べて高標高(900m以上)のほうが高い傾向がみられる。大径木は低標高でテンダム分布に近いのに対し、高標高ではいずれのプロットも集中分布をなしている。また、大きさ別の分布を樹種別にみても、高標高のプロットのほうが各樹種の集中性が高い。

### 標高と分布様式

全樹木の分布様式は各プロットとも集中分布を示すが、標高の違いによって集中性が異なる傾向がみられた。そこで、この原因について樹種、樹木の大きさなどの関連から考察を加えた。

樹木の集中性は直径の大小によって異なるが、小径木、大径木とも高標高のほうが低標高に比べて集中性が高く、全樹木の場合と同様の傾向がみられた。したがって、当調査地においては「標高差による集中性の変化」に対する樹木の大きさの影響は小さいものと考えられる。

つぎに、樹種別の分布との関連から検討した。低標高では各樹種が集中分布をなすが、全樹木の集中性は比較的低い傾向がみられる。これは樹種数や個体数が多く、例えばエゾマツやトドマツは倒木上や根株上などに生育しているのに対し、ダケカンバやナナカマドなどの広葉樹は地床に生育することが多く、互いに他種の間隙をうめるようにモザイク状の配列をなしているためと考えられる。一方、高標高で全樹木の集中性が高いのは、樹種数が少なくしかも各樹種がそれぞれ集中性の高い明瞭な小集団をなすため、集団と集団との間隙が大きく、閉鎖度の低い林分となっていることによるものとみられる。高標高のほうが樹種数が少ないのは、土壌的、地質的な影響のほか、気温の低下が大きな制限因子となっているためと考えられる。各樹種の集中性が高い原因として、倒木上や根株上などに更新する傾向の強いエゾマツ、アカエゾマツや栄養繁殖することの多いミヤマハンノキ、ウラジロナナカマドなどの樹種の割合が高いことがあげられる。また、ダケカンバの集中性も標高が高くなるほど高くなる傾向がみられる。これは、現存量の高いチシマザサが密生しており、更新床がササの少ないところなどに限定されるためと考えられる。

以上のことから、高標高のほうが全樹木の集中性が高い原因は、気温の低下により構成樹種数が少なくなり、かつ各樹種の更新床が倒木上やササの少ないところなどに限定されるなど立地条件が場所的に不均一であるためと考えられる。反面、同種または異種からなる小集団をなすことによって、更新木が上木に保護される結果、気象害を受けにくいとか、ササとの種間競争の上でも有利であるなど外界に対する抵抗力が高くなっているものと思われる。

## 摘 要

1. 亜高山帯林の樹木の分布様式について、 $I_S$  指数を用いて解析した。調査は、大雪山系旭岳の西側に位置する道有林のうち標高 580 ~ 1,250m にかけて、 $50 \times 50\text{m}^2$  のプロットを 7 箇所設けて行った。調査対象としたのは胸高直径 5 cm 以上の全樹木である。

2. 全樹木の分布様式(図-2, 3)は、各プロットとも集中分布であった。また、高標高(900m 以上)のプロットは低標高(900m 以下)のプロットに比べて集中性が高く、かつ明瞭な小集団をなす傾向がみ

られた。

3. 樹種別に分布様式を調べた(表-3)。各樹種とも集中分布をなすことが多く、なかでもエゾマツ、アカエゾマツ、シナノキ、ミヤマハンノキ、ウラジロナナカマドは集中性が高い。ダケカンバの集中性は高標高ほど高い。高標高では低標高に比べて、構成種が少なく、各樹種の集中性も高い傾向がみられた。

4. 樹木の大きさ別に分布様式を調べた(表-4)。全樹種をこみにした場合およびトドマツ、ダケカンバについても、大径木(胸高直径20 cm以上)の集中性は小径木(20 cm未満)のそれに比べて低い傾向がみられた。小径木は各プロットとも集中分布をなし、その集中性は低標高に比べて高標高のほうが高い。大径木は低標高でランダムに近い分布を示すのに対し、高標高では集中分布を示す。

## 文 献

- CURTIS, J. E. and MCINTOSH, R. P., 1950. The interrelations of certain analytic and synthetic phytosociological characters. *Ecology* 31 (3): 434-455.
- 菊沢喜八郎・浅井達弘 1974 北海道日高地方の広葉樹林の林分構造について. 85 回日林講 160-161
- 吉良竜夫 1949 日本の森林帯. 林業解説シリーズ17 日本林業技術協会
- 北元敏夫 1973 植物生態学の問題点. 空間分布の研究から. 個体群生態学会会報 24: 26-34
- MORISITA, M. 1959. Measuring of the dispersion of individuals and analysis of the distributional patterns. *Mem. Fac. Sci., Kyushu Univ., Ser. E (Biol.)* 2 (4): 215-235.
- OGAWA, H., YODA, K. and KIRA, T. 1961. A preliminary survey on the vegetation of Thailand. *Nature and life in Southeast Asia I*: 21-157.
- OMURA, M., MIYATA, I. and HOSOKAWA, T. 1969. Forest vegetation of Minamata special research area of IBP. *Mem. Fac. Sci., Kyushu Univ., Ser. E (Biol.)* 5 (2): 77-94.
- 太田嘉四夫・五十嵐恒夫・藤原滉一郎 1969 北海道の森林における主要樹木の時間的, 空間的分布 その1. トドマツ天然林. 日林北支講 18: 45-48
- ・—————・滝川貞夫 1973 北海道の森林における主要林木の時間的, 空間的分布の研究( ). エゾマツ天然林. 84 回日林講 266-268
- TAGAWA, H., 1965. A study of the volcanic vegetation in Sakurajima, Southwest Japan. *Distributional pattern and succession. Jap. Journ. Bot.* 19 (1): 127-148.

## Summary

Spatial distributions of trees in subalpine natural stands were analysed by  $I_S$ -index(MORISITA, 1959). Seven plots were established on the west slope of Mt. Asahidake in Hokkaido. Elevations of the plots ranged from 580 to 1,250m above sea level. The size of each plot was 50m × 50m square. In 1974 and 1975 each plot was mapped to show locations of all trees whose diameters at breast height were above 5 cm.

The results obtained from this study were as follows:

1. All trees above 5 cm dbh in each plot showed contagious distribution. The degrees of aggregation were higher in the high-altitude plots (over 900m) than in the low-altitude plots (under 900m) (Figure 2 and 3).

2. The spatial patterns of main species were analysed. Each species tended to be distributed contagiously. *Picea jezoensis*, *P. glehnii*, *Tilia japonica*, *Alnus maximowiczii* and *sorbus*

*matsumurana* were highly clumped . The degrees of aggregation of the main species were higher in the high-altitude plots than in the low-altitude plots ( Table 3 ).

3 , The degrees of aggregation of large trees ( above 20cm dbh ) were lower than those of small trees ( below 20cm dbh ) , when the trees of all species were included . The large trees tended to be randomly distributed in the low-alutitude plots , but were highly clumped in the high-alutitude plots . The small trees in each plot showed contagious distribution , and the degrees of aggregation were higher in the high-altitude plots than in the low-altitude plots ( Table 4 ).