

# 北海道における有用材・良質材生産のための森林造成・保育技術の研究

滝谷 美香

## The effects of silvicultural technologies on useful timber production in Hokkaido, Japan

Mika TAKIYA

### 要 旨

有用材・良質材生産を効率的に行うため、落葉広葉樹二次林の更新特性や成育を把握し、また針葉樹人工林の保育方法を確立するための研究を行った。天然生資源の持続的利用を考えるため、バット材として利用されているアオダモについて種子発芽特性を明らかにした。また、良質の広葉樹材として利用価値の高いウダイカンバ二次林について、林分成長特性を明らかにした。更に低密度植栽に適しているグイマツ雑種F<sub>1</sub>の新しい低密度植栽技術の検討を行った。

アオダモ種子の発芽特性を解明する目的で実験を行った結果、果実の発芽適温は20°Cで、果皮は物理的な発芽抑制原因であることがわかった。また種子休眠の程度は弱いと考えられた。北海道におけるアオダモの分布域では、種子散布期の気温が20°Cを上回る機会は少ないため、弱い休眠でも秋の誤発芽を防止できると考えられた。実生と同時期に発生した萌芽幹は、実生よりも初期成長量や生残率が高い傾向にあり、萌芽幹はアオダモの天然更新において重要な位置を占めると考えられた。

約30年生のウダイカンバ二次林において間伐を行った後11年間調査を行い、成長量や葉群構造の変化を記述し、変化の要因を明らかにした。年間の総落葉量と、総落葉量に対する夏葉の割合は、林分の発達程度や間伐強度、食葉性昆虫の大発生によって変化した。春葉は夏葉より粗成長量に対する貢献が大きいことが示唆された。森林の生産性を評価したり調節したりする場合、樹冠の生物季節学的構成を考慮する必要があることがわかった。

カラマツよりも通直性が高いとされるグイマツ雑種F<sub>1</sub>の低密度植栽地で、11年生の個体に枝打ち試験を行った。地上高4 mまでの強度枝打ち処理を行った場合、個体の成長速度は一時的に低下したが4年後には回復した。強度枝打ちによる後生枝発生は材質の低下を招くほどではなかったが、枝打ち後の林内の相対光量子束密度 (gPPFD) を20%以下に抑えることが推奨される。

キーワード：保育技術、天然更新、枝打ち、アオダモ、ウダイカンバ

目 次

<b>第1章 序論</b> .....	4
<b>1.1 研究の背景</b> .....	4
(1)北海道林業の歴史的背景と現在の状況.....	4
(2)天然林施業の課題.....	4
(3)人工林施業の課題.....	5
(4)体系的な施業技術を開発するための課題.....	5
<b>1.2 本研究の課題</b> .....	6
<b>1.3 研究の目的と構成</b> .....	6
<b>第2章 アオダモ種子の発芽特性</b> .....	7
<b>2.1 はじめに</b> .....	7
<b>2.2 研究方法</b> .....	8
(1)材料.....	8
(2)実験方法.....	8
(3)データ解析.....	8
<b>2.3 結果</b> .....	9
(1)実験1：果実の温度に対する発芽の反応.....	9
(2)実験2：果皮に対する処理および低温湿層処理の効果.....	9
<b>2.4 考察</b> .....	10
<b>第3章 ウダイカンバ二次林に対する間伐効果</b> .....	11
<b>3.1 はじめに</b> .....	11
<b>3.2 研究方法</b> .....	12
(1)調査地概要.....	12
(2)処理方法.....	12
(3)食葉性昆虫の発生.....	12
(4)林分成長量の算出.....	12
(5)林分葉量の推定.....	12
(6)データ解析.....	13
<b>3.3 結果</b> .....	14
(1)胸高断面積合計の経年変化.....	14
(2)林分成長量.....	14
(3)林分葉量の変化.....	14
(4)葉群の生物季節学的構成の変化.....	15
(5)林分葉量、葉群の生物季節学的構成、およびその他林分構造を用いた林分成長量の重線形回帰分析.....	16
<b>3.4 考察</b> .....	16
(1)林分葉量.....	16
(2)葉群の生物季節学的構成.....	16
(3)林分葉量および林分構造に対する粗成長量の依存関係.....	17
<b>第4章 低コスト育林を目指したグイマツ雑種F<sub>1</sub>の枝打ちの効果</b> .....	17
<b>4.1 はじめに</b> .....	17
<b>4.2 研究方法</b> .....	19
(1)調査地概要.....	19
(2)実験計画.....	19

(3)調査方法	19
(4)統計解析	19
<b>4.3 結果</b>	21
(1)林床の光強度	21
(2)個体成長	21
(3)直径-樹高関係	23
(4)後生枝の動態	23
<b>4.4 考察</b>	25
<b>第5章 総合考察</b>	27
謝辞	29
引用文献	29

## 第1章 序論

### 1.1 研究の背景

#### (1)北海道林業の歴史的背景と現在の状況

北海道の森林面積（北方領土を除く）は、約554万haの広さであり、全国の森林面積の約4分の1の面積を占める。うち人工林が150万ha、天然林が370万haである（林野庁 2010）。北海道の天然林の植生分布は最終氷期（約7万～1万年前）以降に発達し、現在の地域的な特性が形成されてきたと考えられている（ブナ（滝谷・萩原 1997）やエゾマツ（小野・五十嵐 1991）など）。例えば、道南地域にはブナを主体とする広葉樹林を認めることができる一方で、道南の渡島半島以外の地域には、エゾマツやトドマツが混交する針広混交林が広がっている。このように豊富な天然林・人工林資源を背景に、北海道の林業が行われているが、現在の北海道林業は様々な問題点を抱えている。

北海道の天然林は、明治以降の開拓政策のため伐採と火入れが行われたり、戦前や戦中に軍事目的として伐採を進めたりと、収奪的林業による後退があった。育成的林業が展開されたのは、第二次世界大戦以降といえる（北海道山林史戦後編編集者会議 1983）。戦後の拡大造林政策が進められた時期に、針葉樹（カラマツなど）が大規模に植林された。他方でミズナラやウダイカンバ（マカバ）、イタヤカエデなどの有用広葉樹とされる樹種は伐採・収穫され、広葉樹の積極的な育林や造林などを行った事例は少なかった。ミズナラは、1900年代から造林が行われてきた樹種であるが、1970年代以前の造林は稀であった（梅木 1998）。2008年現在の広葉樹造林面積は836haで全造林面積全体に占める割合は約10%である（北海道水産林務部 2009b）。また2004年における面積523ha（北海道水産林務部 2005）に比較して300ha以上も増加している。

このように、北海道における広葉樹人工林は、大規模ではないにせよ造林実績が増加しつつある。しかし、施業指針は体系化されていないのが実情である。また、広葉樹人工林はミズナラやカンバ類など、森林において優占種を対象とする場合が多いが、近年ではアオダモのように、森林資源量は少ないが有用である亜高木種にも注目が集まっている。このような樹種は特に施業指針が確立されていない。

一方、北海道の針葉樹人工林は、カラマツ、トドマツ、アカエゾマツなどを中心に植栽されている。カラマツは、本来北海道に自生していない樹種であるが、北海道でも良好な成育をすることから、明治後期から北海道林業に導入された。カラマツ造林面積は、昭和40年代後半（1970年代）以降減少傾向になった。安い外国産材や、木材需要の低下、あるいは事業費の上昇などが原因に挙げられている（北海道山林史戦後編編集者会議 1983）。近年では、2009年のリーマンショック

（Lehman Shock）以前には、中国の木材需要が高まったり、ロシアが関税率を引き上げたりと国内外の需給情勢が変化し、資源の充実期を迎えた北海道産カラマツ材の需要が高まりカラマツ人工林の伐採が進んだ。一方で山林所有者の高齢化や北海道林業の先行きの不透明さから、再造林が行われない事例が見られるようになった。上記のような状況により、カラマツのみならず、道内人工林の年齢構成に偏りが見られる結果となった（図1-1）。また、北海道産材の主な用途は、梱包・パレット材、パルプ・チップ材、未乾燥集成材原板など、低価格品が大部分を占め（北海道水産林務部 2009a, bなど）、素材価格も全国最低水準となっている。北海道林業の振興に向け、付加価値の高い建築用材の生産が望まれている（加藤ほか2010）。

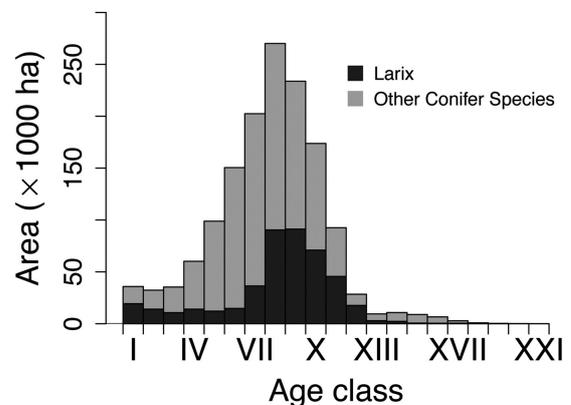


図1-1 北海道の針葉樹人工林面積の年齢構成

黒色、灰色はそれぞれニホンカラマツ（含グイマツ雑種F<sub>1</sub>）、その他針葉樹人工林の面積合計（千ha）を示す；（北海道水産林務部 2009b）

Fig. 1-1 Age-class distribution of coniferous plantations in Hokkaido. Black bars and gray bars indicate Japanese larch (including hybrid larch) plantations and plantations of other coniferous species (×1000ha), respectively (Department of Fisheries and Forestry, Hokkaido 2009b).

#### (2)天然林施業の課題

天然林施業を行う上で、更新と保育の二つの面で課題が生じる。人工林では苗木を植栽するので、植栽密度や配植などは比較的管理しやすい。一方天然林施業では、実生などによる天然更新によって、次世代の個体を確保する必要がある。また天然林施業では将来的に材を収穫するという目的と同時に、天然林の遺伝資源および、その多様性を保全するという目的をも有している。遺伝資源を保全するという理由に加え、植林コスト低減の観点からも、次世代の天然林の後継樹を育成するために天然更新を行うことが多い。天然更新の多くは天然下種更新と呼ばれる、母樹から林床に落下した種子から発生した実生による更新を指す。また、地上部を伐採した後、伐根や根などから発生する萌芽枝による萌芽更新なども行わ

れている。天然更新に関しては、ブナ林などを中心に国内外で多くの研究が行われている（例えばブナ：Nakashizuka 1987；カバノキ属：Johannson 1992；トウヒ属Deal and Tappeiner 2002；など）

北海道では、天然林施業の多くを天然更新に依存してきた。国有林などで行われている択伐は伐採と更新を同時に行うため、施業時に実生など後継樹の消失を抑えたり（トドマツ：保坂ほか 2008；北島ほか 2003）、稚樹の新規加入の確率を考慮したり（エゾマツおよびトドマツ：久保田 1996）する必要性が指摘されている。天然林を構成する個体は、種や齢構成も多様である。北海道の二次林において優占種となるミズナラやカンパ類の天然更新に関しては、既往研究の蓄積は多く、様々な観点から更新特性が考察されてきた（例えばミズナラ：今田 1972；Kabeya et al. 2003；カンパ類：小山・矢島 1989；後藤・津田 2007など）。

また、カンパ類やナラ類、ブナ以外にも、有用広葉樹とされている、イタヤカエデ (*Acer mono*) やハリギリ (*Kalopanax pictus*)、イヌエンジュ (*Maackia amurensis*)、オオヤマザクラ (エゾヤマザクラ: *Prunus sargentii*) などは、それぞれ生態的特性に関する研究報告がそれぞれ示されている（例えばイタヤカエデ：Seiwa 1998；ハリギリ：佐藤 1998, 2003など）。しかし、森林資源の蓄積量が少ない樹種については、詳細な生態的特性についての知見は少ない。また、北海道に成育するアオダモの様に収奪的な施業による資源量の減少が危惧される樹種もある。このような樹種の保全と持続的な利用を考えた場合、天然更新の促進や、人工林の造成などの方策を検討することが必要である。

天然林からの将来的な収穫を目的とした、積極的な天然林の保育施業を提案する研究報告として菊沢(1978, 1981)や、梅木(2003)などがある。林分の構成樹が比較的均一な一斉林であったとしても、天然林は人工林に比較して、個体サイズや樹齢、樹種などは一様ではない。また、天然林の正確な林分密度を把握することは難しい。このような問題は、天然林の保育の上で重要な課題となっている。このような問題点を解決するために、菊沢(1978)は収量-密度図を用い、間伐によって目標とする直径以上の大径材を生産できるような予測を行うモデルを構築した。収量-密度図を利用する場合には、林分の成長量を知る必要があるが、長期的な調査を必要とするためデータの蓄積を行うことが重要である。

### (3)人工林施業の課題

人工林の齢級の偏りは、カラマツ人工林だけではなく北海道の人工林全体の問題でもある（図1-1）。北海道の人工林は、図1-1に示されたピークが主伐期にさしかかっている。カラマツ人工林の後に来ているピークは、主にトドマツ人工林のものである。このピークを伐採してしまえば、30年後までには人工林資源の不足が起きると推察できる。

人工林の齢級の偏りは、国内林業の不況に加えて、木材の収益性の悪さに原因があると考えられる。森林所有者の経済的理由から、収穫後の再造林が実施されにくくなっている。また林業のこのような状況は、林業従事者数の低下も招いていると考えられ、林業労働者数は2007年以降に僅かな増加傾向が見られるものの、全体として減少を続けている。さらに、2009年における北海道の林業労働者数に占める60歳以上の人数割合は34%と、他の年齢階層に比較して最も高い割合となっている（北海道水産林務部 2010b）。

人工林の齢級の偏りを解決する方策として、先に挙げたように、一部を長伐期化し、比較的近い将来の蓄積を維持することと、積極的に再造林（植栽）を行い、50年以上後の資源を確保することが考えられている。再造林における経済的条件を解決するためには、より低コストの林業経営を目指した施業指針が必要である。

低コストの造林方法として考えられるのは、まず植栽本数を減らし苗木代を抑えることである。更に、最初から低密度で推移させれば、間伐の回数を減少させることも可能である。しかし、低密度で植栽した事例が少ないため、現在提示されている施業指針では、適切な施業計画を立てる上で支障がある。北海道の人工林は、ヘクタール当たり2500本～3000本程度で植栽されることが多い。植栽本数が減ると、林内の個体間競争が緩和され、結果として個体の肥大成長が改善される可能性がある。一方で、林冠の閉鎖時期が遅くなるため、下刈りや枝打ちの回数が増加する場合も考えられるし、特に後生枝の発生が旺盛であるとされるカラマツでは、下枝が発達することから（八坂 2000）節の形成なども懸念される。八坂(2000)は、密度を変えて植栽を行った14年生のグイマツ雑種F<sub>1</sub>林分において、枝打ちと植栽密度とのコストのトレードオフについて検討した。その結果、植栽本数が1000本/haの場合、初期の二度の枝打ちを一度に強度に行っても、後生枝の発生を抑えることが可能で、また育林コストを削減できることを提示している。

### (4)体系的な施業技術を開発するための課題

北海道の天然林および人工林の施業における課題をそれぞれ述べてきたが、これらの課題は完全に独立しているわけではない。どのような森林であったとしても、対象とする樹種の生活史の各段階における生態学的特性を把握した上で、施業を検討する必要があるという観点から見て、これらの課題は相互に関連する。例えば、アオダモの発芽特性を把握することは、アオダモ林再生のために不可欠な課題であることにとどまらず、樹木の更新特性の全般的な理解へ接近することを通して、異なる構成の森林の再生にも貢献できる。

適切な森林管理方法の確立に向けた研究課題を、天然林・人工林などの区別を越えた仕方でも樹木一般の生活史の段階ごとに整理すると以下ようになる（図1-2）。この図では樹

木に共通する生活史サイクルが要約されている。樹木は種の違いにかかわらず、種子などにより更新した後、数十年以上かけて成長し、条件がそろえば繁殖が可能となり、開花・結実を行い、生産された種子が更新に寄与する。またこの図では、生活史サイクルと関連する育林作業が樹木共通の内容として整理されている。

森林管理上の課題を整理する上で、このサイクルを大まかに3つに区分すると便利である。一つ目は繁殖の過程である。樹木の種子生産には変動（豊凶）がある場合もある（水井1991; Yasaka et al. 2008など）。そのため安定的に実生苗木を得る場合には、豊凶の予測は重要な情報となる（今・小山2000）。二つ目は、更新の過程である。実生や萌芽のような状態で発生した稚樹が、定着に成功し、ササなどの林床植生との競争から抜け出るまでの過程である。そして三つ目は、幼稚樹が成長して林冠構成木へと進界し、枯死するまでの成長の過程である。図1-2の樹木生活史サイクルを樹種による違いを越えた一般性と樹種ごとの特殊性の両面から理解することが望まれる。

1.2 本研究の課題

図1-2に図示したように、樹木共通の生活史とそれに関連する育林作業を整理すると、種組成や更新方法が異なる森林に関して特に解決が望まれている分野が浮かび上がってくる。

天然林は、人工的な植栽を行わないで更新した森林と定義される。つまり、天然林では、更新の過程で人為的な働きかけは最小限となり、自然の過程に大きく依存することになる。したがって、天然林での大きな課題は自然な更新過程を正確に理解し、それを利用することである。より具体的には、天然林構成種の種子発芽から、実生や萌芽による更新特性を解明することができれば、天然林資源の持続的な利用に貢献できると考えられる。この問題に関連して本研究では、利用価

値の高いアオダモについて着目し、資源の減少が懸念される広葉樹の更新を可能にするための研究を行う。また、天然林は更新過程をコントロールしないので、樹木の密度が過大になる傾向がある。天然林における保育間伐などの施業技術を確立することができれば、効率的な天然林資源の利用も可能になる。この問題に関連して本研究では、ウダイカンバのような有用広葉樹について、大径材を収穫するための確実な保育技術の検討を行う。

人工林では、更新～成長の過程を人為的にコントロールする。北海道ではトドマツ・カラマツ・アカエゾマツなどの主要造林木を対象として、苗木の生産技術、および植栽から収穫までの一貫した施業体系が構築されてきた（北海道林務部1988; 北海道立林業試験場2007）。しかし、これらの体系は従来型の木材生産と森林管理の目標に対応したものであるため、林業を取り巻く情勢変化にともなった最新の目標（育林作業の低コスト化・長伐期化など）に対応できるものではない。近年になり、新しい木材生産と森林管理の目標に向けて、低密度植栽や高齢級林分のデータが集積されてきた。しかし、人工林で更新～成長の過程を人為的にコントロールするための体系は一貫したものである必要があるため、これらの部分的な知見が体系化される必要もある。したがって、低密度植栽や高齢級林分に対応した施業指針を開発することは、これからの森林施業を発展させる上で重要な課題となる。本研究では、人工林施業における低コスト育林技術を検討し、林業の収益性を高める育林技術の開発へむけた育林技術の確立の検討を行う。

1.3 研究の目的と構成

本研究では、以下の3点を目的として研究を進めた。1) 北海道の有用な落葉広葉樹種であるアオダモを対象として、天然更新特性の解明を行う。また、2) 主要な樹種であるウ

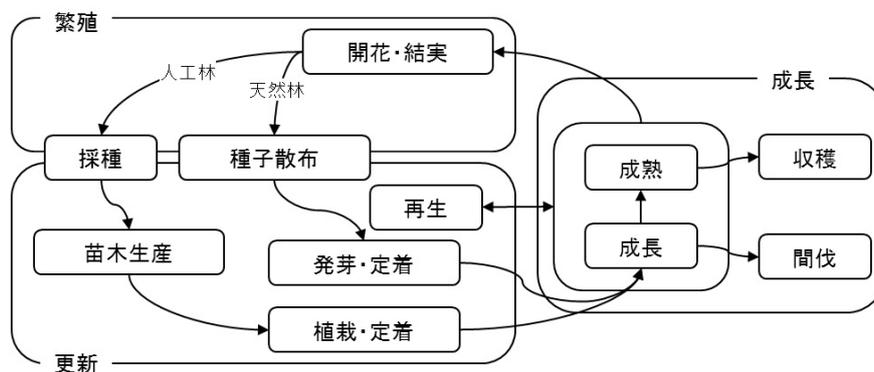


図1-2 樹木の生活史模式図

生活史の段階を大まかに、繁殖、更新、成長に区分した

Fig. 1-2 Schematic diagram of tree life cycle and related silvicultural treatments. The cycle was divided into three stages: reproduction, regeneration, and the mature stage.

ダイカンバの天然林分を対象として、保育間伐に関する有効性を検討する。さらに、3) 針葉樹人工林の施業技術を高めるため、グイマツ雑種 $F_1$ 林分を対象として保育技術を考案する。トネリコ属の種子発芽特性に関しては、浅川(1956, 1957, 1963)による一連の研究があるが、特にアオダモに注目した研究例は少ない。また、北海道の地域特性との関連を考察した例はない。また、アオダモの天然更新特性について、実生と萌芽の両方の面から議論した例もなく、アオダモの種子から稚・幼樹に至るまでの生態的特性を検討することは、天然林資源を保続する上で重要である。ウダイカンバのような有用広葉樹について、長期的な調査に基づき保育技術を検討した事例は少ない。大径材の収穫を目差した天然林施業の確立のため、どのような要因によって林分成長量が変化するかを理解する必要がある。また、人工林資源の持続的な利用のため、低コスト育林技術を確立することが望まれている。

本研究の構成は次の通りである。第2章では、北海道に成育するアオダモについて、種子の発芽特性を明らかにする。第3章では、間伐施業を行ったウダイカンバが優占する二次林において11年間にわたり調査したデータを元に、間伐強度の違いによる林分の葉群構造や林分成長量への影響について議論する。第4章では、北海道の人工林造成技術について、グイマツ雑種 $F_1$ を植栽した場合の特性を把握することを目的として、早期の強度枝打ちによる個体成長や後生枝発生に対する効果を検討する。この施業が与える材質への効果について考察し、低コスト育林の可能性についても議論する。第5章では、アオダモの更新とウダイカンバの育林技術について総括し、天然林施業の可能性について議論する。また、グイマツ雑種 $F_1$ 人工林における低コスト育林技術について考察を行い、北海道の人工林施業について総括する。

## 第2章 アオダモ種子の発芽特性

### 2.1 はじめに

北海道の天然林において亜高木として生育しているアオダモ(*Fraxinus lamuginosa* Koids.)は、主に太平洋側に分布している。北海道の太平洋側の地域は、冬季の降雪量が比較的少なく、平均積雪量は渡島半島地域(森)で9~77cm、日高地域(浦河)で9~32cm、十勝地域(新得)で46~110cm、道東地域(白糠)で35~79cm程度である。道央地域(美唄)の71~158cmと比較しても積雪量が少ないことがわかる。また、十勝地域や道東地域では冬期間の最低気温も低く、それぞれ-17.6°C~-25.6°C、-17.7°C~-25.2°Cである(気象庁2010)。積雪深が浅く、気温も低い冬季の条件下では、土壤凍結が比較的起こりやすいとされている。樹木が生育するには、特に冬季間は厳しい環境条件であると考えられる。

このような気象条件の地域に自生するためには、乾燥や凍

結に対する耐性を植物自身が備えている必要がある。特に、根茎や樹幹の発達していない幼稚樹、なかでも当年生の実生にとっては、その生残が決定づけられる可能性を有する。冬季の厳しい環境をもつ道東地域に分布するアオダモの更新特性を明らかにすることは、現在の植生分布の歴史的過程について、一考察を呈示する可能性がある。

また、北海道のアオダモは、スキー板やテニスラケットなどに使用されてきたが、現在ではプロ野球用のバット材として高い評価を得ており(日本野球機構1985)、材の産出は北海道が圧倒的に多い(森1991)。特に、北海道の南東部には、北海道におけるアオダモの天然蓄積の83%が分布するとされる(菅野ほか1989)。しかし、これまで収奪的な伐採に頼ってきたため、アオダモの天然資源が減少している(北海道水産林務部2005-2010a)。さらに、エゾシカによる食害が資源枯渇に拍車をかけている(明石2000)。このような背景から、最近の10年間のうちに、アオダモ資源の保続を求める声が高まっている。その状況を受け、各行政機関やNPO法人などが中心となり、アオダモの植樹活動などが全国的に展開されている。しかし、植栽されたアオダモ苗木がバット材として利用可能になるには70年程度かかると言われている。資源の循環利用を可能にするためには、現在生育しているアオダモを保護あるいは良質材を得るための保育を検討する必要がある。一方、これまでにアオダモの成育や更新に関する知見の蓄積が少なく、アオダモ資源の保全や育成を行う上での障害となっている。中でも、アオダモを育成させる上で必要な、基礎となる種子の発芽特性や、実生の定着、更新に関わる情報は極めて少ない(浅川1956, 1963)。

アオダモは、他の冷温帯構成種と同様に、秋(北海道では9月上旬から12月上旬)に散布された種子が、翌春に発芽するのが観察される(滝谷ほか2002)。また、野外における観察から埋土種子になる確率は極めて低いと考えられる(滝谷未発表)。このような種では、散布直後の種子は休眠状態にあるのが一般的で、これにより冬季を発芽直後の稚樹の状態で過ごすような、秋の誤発芽(precocious germination)を防いでいる(Washitani and Kabeya 1988; Meyer and Monsen 1991)。さらに、種子休眠は冬季の地表での低温湿潤な環境を経験すると打破されて、春の発芽が促進される(Washitani and Masuda 1990; Bewley and Black 1994)。

休眠性のある種の多くは、前処理を行わないと発芽しないことが明らかにされている(Baskin and Baskin 2001など)。しかし、浅川(1956, 1957)は、埼玉県産のアラゲアオダモ(*Fraxinus sieboldiana* var. *pubescens*)の種子は、無処理でも発芽遅延はほとんどなく、発芽に際しても特別な前処理を必要としないことを指摘している。また、小山ほか(2008)は、山形県産のアオダモ果実が、休眠性を有していないことを報告している。北海道産のアオダモ果実も休眠性が認められないのであれば、当年の散布種子が秋の誤発芽を抑止するメカ

ニズムが不明である。また、仮に発芽に際して前処理が必要ないならば、冬季の環境条件は春における発芽促進に正の効果を及ぼさないと考えることもできる。しかし、苗畑における播種試験では、秋播きの果実が春播きの場合よりも発芽率が高いことや（小笠原ほか 1994）、低温湿層処理を施した場合、春播きでも高い発芽率を示すことが報告されている（長坂 2003）。これらのことは、散布直後のアオダモ果実にも、秋の発芽を抑制する何らかの機構が存在し、それが冬季に解消される可能性を示している。また、地域間で発芽特性に差があることも考えられる。従って、再度、実験室レベルでの発芽実験を行い、休眠性の有無や低温湿層処理の効果を確認する必要がある。

本章では、以下の点について解明する。

- 1) アオダモ果実の発芽適温と種子休眠性はどの程度か？
- 2) 休眠の原因は、種子（胚）、あるいは果皮のどちらにあるのか？
- 3) 低温湿層処理が発芽率と発芽速度（発芽勢）に与える効果はどの程度か？
- 4) アオダモの種子散布後の秋発芽防止のメカニズムと冬季の環境が、春の実生発生に及ぼす影響は何か？

## 2.2 研究方法

### (1)材料

アオダモ果実の散布は、9月中旬から始まり10月に最盛期を迎え、12月上旬に終了する。実験に使用した果実は、2000年に9月下旬および10月上旬に、日高振興局（旧日高支庁）管内新冠町の天然生広葉樹二次林において、保育伐時に伐倒された2本の結実木から採取した。採取した果実の内部を、実体顕微鏡下（10 x 10倍）で解剖すると、子葉が完全に形成されていたので、浅川（1956）に従って、果実は完全に成熟していたと判断した。

採取した果実は、ポリエチレン製の袋に密封し、4°Cで実験開始まで保存した。

### (2)実験方法

#### 実験1：果実の温度に対する発芽の反応

果実の発芽適温を明らかにするために、異なる温度条件下での発芽を観察した。実験は採取から一ヶ月後に無作為に抽出した25粒の果実を、5段階の温度条件下において行った。温度条件は、それぞれ平均温度10°C（5/15°Cの12時間交替温度条件）、15°C（同10/20°C）、20°C（同15/25°C）、25°C（同20/30°C）、および30°C（同25/35°C）である。光条件は8/16時間（明条件/暗条件）で、明条件の平均光子束密度は $71.6\mu\text{mol}\cdot\text{s}^{-1}\cdot\text{m}^{-2}$ であった。観察は実験開始から原則として毎日行い、42日目まで続けた。反復は1処理につき5回設定した。また、使用したインキュベータは日本医化製作所温度勾配恒温器（TG-100-ADCT）である。

上記の実験では、20°Cの変温条件で最も発芽率が高い結果が得られた（結果の項参照）。他の温度設定下で、発芽しなかった種子は、発芽能力を有しているにもかかわらず、温度設定が不適であったために発芽していない可能性がある。そこで、20°Cの発芽率がほぼ一定になった43日目からは、20°C以外におかれていたものを全て20°Cの温度設定条件に移し、引き続き発芽の状況を80日目まで観察した。

#### 実験2：果皮に対する処理および低温湿層処理の効果

アオダモ果実における休眠の有無とそのメカニズムを検証するために、果実に対して果皮の1) 除去処理、2) 傷つけ処理、および3) 無処理の3処理を行った。除去処理は、ピンセットを用いて果皮を完全にはぎ取り、内部の種子を裸出した。傷つけ処理は、翼の部分の果皮のみを裂開し、種子の通気性と通水性を高めた。一般に種子休眠は、その原因が胚にある場合と、果皮などの胚を取りまく物理的な構造にある場合が知られている（Nikolaeva 1969, 1977; Bewley and Black 1994）。もし、果皮の除去処理で発芽が促進されたならば、果皮に休眠の原因があると結論できる。さらに、傷つけ処理をした果実でも、発芽が促進された場合、果皮の通気性や不透水性が休眠の原因として特定され、逆に効果がなければ、果皮の堅固な物理性が原因と推論できる（McEvoy 1984）。さらに、冬季環境の休眠打破に対する効果を調べた。すなわち、上記の果皮処理を行ったものに対して、低温湿層処理を施したものと施さなかったものを用意し、発芽反応を比較した。低温湿層処理は、湿らせた石英砂にアオダモ果実をまぶし、ポリエチレン製の袋に密閉した後、2°Cで保存した。処理期間は採取地の冬季環境を考慮して3ヶ月とした。無処理の果実は、採取後の保存と同じ状態で保存した。各処理後に25粒ずつ、20°C恒温において発芽を観察した。実験1では、昼夜の温度変化を考慮して変温条件に設定したが、実験2では実験1で発芽適温と判断した平均気温の恒温条件とした。1処理につき反復は3回とした。観察は原則として毎日行い、21日目まで続けた。また、発芽速度を $T_{50}$ （発芽試験締切り日までの総発芽数の50%が発芽するまでに要する日数；Meyer and Monsen 1991）で評価した。

### (3)データ解析

実験1では、各温度処理で反復間の発芽平均値を計算した。また、温度処理および全ての果実を平均温度20°Cに移動してからの発芽平均値について一元配置の分散分析（One-way ANOVA）を行い、処理間の差を検定するため多重比較（Tukey's test,  $\alpha = 0.05$ ）を行った。

実験2では、 $T_{50}$ は、測定期間に対する累積発芽曲線をロジスティック曲線に回帰させた場合の変曲点とした。発芽率および $T_{50}$ について、果皮に対する処理（果皮除去、傷つけ、無処理）と、低温湿層処理（あり、なし）の、二元配置分散分

析 (Two-way ANOVA) を行った。また、交互作用が確認された場合、処理間の平均値の差を対比 (Scheffé's test,  $\alpha = 0.05$ ) により比較した。

統計解析はソフトウェアSAS (Ver.8.2, SAS インスティテュートジャパン) を用いて行った。

### 2.3 結果

#### (1)実験1：果実の温度に対する発芽の反応

アオダモ果実の発芽率は、20°Cの条件下で最も高く、気温が高くなるほど、および低くなるほどその水準は低くなる傾向にあった (表2-1)。20°Cにおける発芽率は、10°C、30°Cの温度条件における発芽率と有意な差が認められた (Tukey's test,  $p < 0.05$ )。

平均温度10°Cおよび15°Cで発芽しなかった果実を、20°Cの温度条件に移動すると、移動後2日目から発芽を始め、最終的にはそれぞれ70%以上の発芽率に達した (表2-1)。これらは、20°Cに移す以前の発芽率と比較して有意に高く、また、始めから20°Cの条件下で実験を行った場合の発芽率とは、有意差はなかった (Tukey's test,  $p > 0.05$ )。

一方、25°Cおよび30°Cで発芽しなかった果実は、20°Cに移動した後に発芽するものは少なく、移動前の発芽率との間に有意差は認められなかった (Tukey's test,  $p > 0.05$ )。

未発芽の果実を、実体顕微鏡下で解剖したところ、最初の温度設定が25°Cおよび30°Cであった果実は、胚の変色や萎縮、腐敗等で死滅しているのが確認された。これに対して、20°Cで発芽しなかった果実では胚の変色等は少なく、外見上は健全であった。

表2-1 アオダモ種子の温度設定ごとの発芽率および平均温度20°Cへ移動した後の発芽率

Table 2-1 Germination rate of *Fraxinus lanuginosa* under various temperature conditions, and after a change in temperature to 20°C (15/25°C).

平均温度 (°C)	温度範囲 (°C)	設定温度での発芽率 (%)	S D	20°Cに移動後の最終発芽率 (%)	S D
10	5~15	6.6 ± 5.2	a	72.6 ± 8.1	e
15	10~20	36.1 ± 13.5	cd	72.9 ± 11.6	e
20	15~25	64.0 ± 7.8	de	66.2 ± 7.6	de
25	20~30	34.8 ± 9.8	bcd	39.3 ± 12.7	de
30	25~35	13.3 ± 16.2	ab	14.2 ± 17.1	abc

SD: 標準偏差; 異なるアルファベット記号は統計的な有意差が認められたことを示す (Tukey's test,  $p < 0.05$ ); 種子は各設定温度で42日間培養し、それぞれの設定温度での発芽率とした。その後15/25°Cの設定温度 (平均温度20°C) に全て移動し、最終発芽率は実験開始から80日後の値を示す

SD: standard deviation. Different letters indicate that germination rates differed significantly between temperatures (Tukey's test,  $p < 0.05$ ). Seeds were cultivated at various temperatures for 42 days, after which germination rates were determined. Thereafter, all seeds were transferred to 15/25°C conditions. The numbers of seeds that had germinated by the eightieth day from the start of the experiment were used to calculate the final germination rate.

#### (2)実験2：果皮に対する処理および低温湿層処理の効果

果皮に対する処理と低温湿層処理は、ともに発芽率に対して有意な効果があった (Two-way ANOVA: 果皮処理  $p < 0.001$ , 低温湿層処理  $p < 0.01$ , 交互作用  $p < 0.05$ : 図2-1)。低温湿層処理を行わなかった場合、果皮を除去した果実の発芽率 (±標準偏差) は、 $94.7 \pm 9.1\%$ と、そのほとんどが発芽したのに対して、傷つけ処理および無処理の発芽率は、それぞれ $44.8 \pm 17.6\%$ ,  $39.1 \pm 13.5\%$ であった (図2-1)。低温湿層処理を行った場合の、果皮除去処理の発芽率は $95.2 \pm 4.8\%$ で、傷つけ処理および無処理の発芽率は、それぞれ $86.0 \pm 2.8\%$ ,  $77.1 \pm 15\%$ であった (図2-1)。

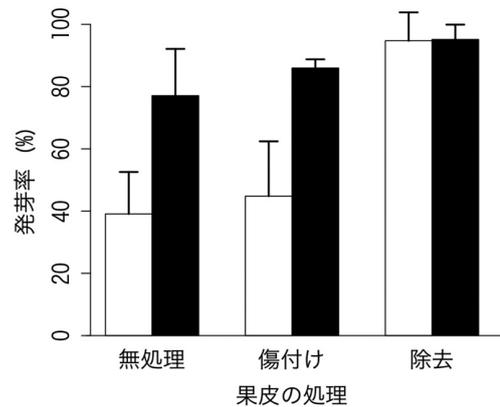


図2-1 温度20°C一定条件下における最終発芽率の比較  
白抜き棒グラフは低温湿層の処理なしを、黒塗り棒グラフは処理ありを示す; 図中の垂直のバーは標準偏差を示す ( $n = 3$ )

Fig. 2-1 Final germination rate at 20°C. Black bars and white bars indicate the germination rates for seeds treated with pre-moistened chilling and those for untreated seeds, respectively. Error bars indicate 1 SD ( $n = 3$ ).

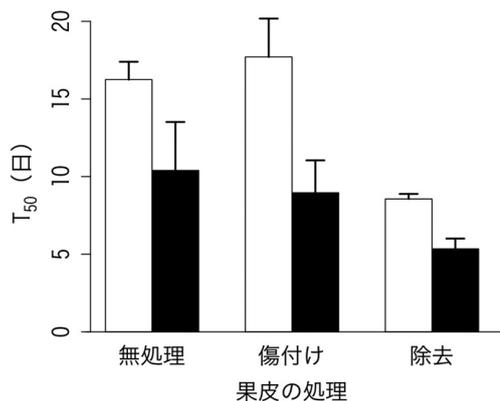


図2-2 温度20°C一定条件下におけるT<sub>50</sub>の比較  
白抜き棒グラフは低温湿層の処理なしを、黒塗り棒グラフは処理ありを示す。図中の垂直バーは標準偏差を示す ( $n = 3$ )

Fig. 2-2 Comparison of  $T_{50}$  between treatments at 20°C. Black bars and white bars indicate the germination rates for seeds treated with pre-moistened chilling and those for untreated seeds, respectively. Error bars indicate 1 SD ( $n = 3$ ).

発芽率において、果皮に対する処理と低温湿層処理との間に交互作用が認められたので、対比（高橋ほか 1989）により各処理間の比較を行った。その結果、低温湿層処理をした場合は、しない場合と有意な違いが認められた（表 2-2；Scheffé's test,  $p < 0.05$ ）。さらに、果皮除去と傷つけ、および無処理との間には、有意な差があったが（ $p < 0.05$ ）、傷つけ処理と無処理との間には有意な差は認められなかった（ $p < 0.05$ ）。

果皮に対する処理と低温湿層処理は、ともに  $T_{50}$  に影響を与えていた（Two-way ANOVA：低温湿層処理  $p < 0.001$ 、果皮処理  $p < 0.001$ 、交互作用  $p < 0.10$ ；図 2-2）。果皮除去の  $T_{50}$ （平均値 ± 標準偏差）は、 $7.0 \pm 1.82$  日であったのに対し、無処理および傷つけ処理では、それぞれ  $13.3 \pm 3.82$  日、 $13.3 \pm 5.21$  日で、それぞれ有意な差があった（Tukey's test;  $p < 0.05$ ）。低温湿層処理を行った場合の  $T_{50}$  の平均は、 $8.2 \pm 2.95$  日、処理を行わない場合で平均  $14.2 \pm 4.47$  日であり、有意な差が認められた（Tukey's test;  $p < 0.05$ ）。果皮を除去した場合の湿層処理と無処理の  $T_{50}$  を対比により比較したところ、統計的に有意な差は認められなかった（Scheffé's test  $p > 0.05$ ）。

## 2.4 考察

実験 1 の結果から、アオダモ果実は無処理でも発芽が認められ、適温の  $20^{\circ}\text{C}$  前後では 70% 程度が発芽していた。実験 2 において、果皮を除去して内部の種子を  $20^{\circ}\text{C}$  におくと、さらに 95% 程度の発芽率を示したことから、散布直後のアオダモ果実の発芽は、適温下でもある程度抑制されているといえる。冷温帯に生育する樹種では、散布直後の種子が休眠状態にあるものが多く、これらは冬季の低温湿潤条件を一定期間経験しないと休眠が打破されず、発芽しない（Washitani and Kabaya 1988; Washitani and Masuda 1990; Meyer and Monsen 1991）。これらに比べると、アオダモの休眠性は非常に弱いものといえる。同様の傾向は、アオダモと同属種のトネリコ（*Fraxinus japonica* Blume; 浅川 1956）や、シオジ（*Fraxinus spaethiana* Lingelsh; 森 1998）の果実で認められている。一方、小山ほか（2008）は、山形県産のアオダモ果実において、無処理の場合でも、温度設定が  $10^{\circ}\text{C}$  ~  $25^{\circ}\text{C}$  の間で 100% 近い発芽率であり、休眠性を有しないことを示した。北海道産のア

オダモ果実との間に、休眠性において差があることを示唆している。

一般に休眠には、その原因が果皮などの胚周辺の器官にある外発休眠と、胚や胚を直接取りまく器官に原因のある内発休眠がある（Nikolaeva 1969, 1977）。実験 2 において、果皮を除去すると発芽率は有意に高くなったので（図 2-1）、アオダモの弱い休眠の原因も果皮にあると言える。浅川（1956）も、種子の形態からアオダモ亜節（Omaste）の発芽を果皮除去により良く発芽するカテゴリーに分類しているので、本研究における結果と一致する。

果皮に休眠の原因がある場合には、その器官の不透水性あるいは硬さなどの物理性が発芽阻害要因となっていることが多い（Nikolaeva 1977; Bewley and Black 1994）。生原ほか（1985）は、アオダモと同属のシオジ果実の発芽制御が、果実による呼吸阻害か物理的な押さえつけのためであると報告している。実験 2 では、傷つけ処理を行い種子への通気性と透水性を確保したが、発芽率の向上には繋がらなかった（表 2-2）。そのため発芽抑制の原因は、果皮の呼吸阻害や不透水性ではなく、種子（胚）に対する果皮の機械的な制御によると考えられる。アオダモでは、幼根と触れているヘソ（hilum）の果皮組織が特に厚くなっている（浅川 1956）、この構造が発芽に対する機械的抑制としてに機能するのではないかと考えられる。

一方で、3ヶ月の低温湿層処理を与えると、発芽率は有意に高くなった（図 2-2）。このことは、苗畑において秋播きの方が春播きよりも発芽率が高いとした既存の観察結果と符合する（小笠原ほか 1994）。また、低温湿層処理は、アオダモ果実の発芽速度を早める効果も見られた（図 2-2）。したがって、越冬期における果皮の機械的制御の打破は、春先の早い時期に発芽をそろえる効果を有していると考えられる。一般に、早い発芽ほど他個体との競争や定着に有利であるとされるので（Ross and Harper 1972）、アオダモでも同様の効果があると考えられる。なお、統計的な有意差は検出されなかったが、果皮除去したものでも低温湿層処理による  $T_{50}$  の低下がみられた。越冬経験が、種子（胚）にも発芽反応を速める効果を与えている可能性はあるが、果実に対する効果ほど高くはないと考えられる。小山ほか（2008）は、山形産のア

表 2-2 対比による処理間の発芽率の比較

Table 2-2 Comparison of germination rates between treatments. Statistical significance was determined using Scheffé's contrasts.

処理	対比した効果	平方和	F	Scheffé*F	Scheffé*p
保存方法	(無処理) : (低温湿層)	1.3928	11.672	11.6722	0.01042
果皮処理	(無処理・傷付け) : (除去)	3.864	32.383	16.1912	0.00382
	(無処理) : (傷付け)	0.0723	0.6062	0.3031	0.7492
	(傷付け) : (除去)	2.4583	20.601	10.3007	0.01147

\* Scheffé法によるF値およびp値を示す

\* indicates the F-values and p-values of the Scheffé's contrast

オダモ果実において、低温湿層処理や、果皮除去処理が、 $T_{50}$ の促進に効果があることを示した。また、3ヶ月の低温湿層処理期間が、果皮無処理のアオダモ果実の発芽速度を向上させることも同時に提示している。休眠性を持たない場合でも、果皮の機械的抑制による発芽遅延のメカニズムを有していると考えられる。

以上のように、低温湿層処理による発芽率と発芽速度の促進は、果皮除去処理とほぼ同質の効果をもたらしていた。低温湿層処理後の果皮は、ピンセットでも容易にほぐすことができ、無処理の果皮に比較して明らかに硬度が低下していた。したがって、冬季の低温湿潤条件が果皮を軟化させ、散布直後に機械的に制御されていた幼根は容易に果皮を突き抜けて発芽できるようになるのではないかと推定できる。本研究では、観察による確認のみで、低温湿層処理による果皮の軟化過程を数的に評価しなかったが、低温湿層処理が物理性による休眠打破にも効果がある可能性が示唆されたので、今後検討に値する課題である。

実験1において、 $20^{\circ}\text{C}$  ( $\pm 5^{\circ}\text{C}$ ) よりも低い温度で無処理の果実の発芽率は低く抑えられていた。未発芽の果実を $20^{\circ}\text{C}$ に移すと、最終的な発芽率は70%に達し、最初から $20^{\circ}\text{C}$ に置いたものと有意差はなかった(表2-1)。未発芽の果実は、胚には変色も見られず、外見上は健全であった。これらのことから、 $20^{\circ}\text{C}$ およびそれ以下の温度条件では胚は死滅せずに休止状態が保たれているといえる。アオダモ果実散布時期の9月の平均気温は $18^{\circ}\text{C}$ で、それ以降の気温低下も激しいため、 $20^{\circ}\text{C}$ 変温条件に一定期間さらされないと発芽が抑制される機構により秋の誤発芽が抑えられていると推察される。果皮による弱い休眠性も誤発芽抑制にも貢献している可能性がある。また、 $20^{\circ}\text{C}$  ( $\pm 5^{\circ}\text{C}$ ) よりも高い温度におかれた場合、発芽しなかった果実は $20^{\circ}\text{C}$ に移しても新たに発芽するのは少なく(表2-1)、内部の胚は変色や萎縮しているのが観察された。したがって、アオダモ果実は $25\sim 30^{\circ}\text{C}$ の温度に長くおかれると死滅すると考えられる。北海道におけるアオダモの天然分布の中心である日高・十勝地方では、散布時期(9~12月)の日平均気温は $18^{\circ}\text{C}$ (9月)から $-4.8^{\circ}\text{C}$ (12月)で、 $20^{\circ}\text{C}$ 以上が長く続く機会は少ない(気象庁2002)したがって、野外では高温により果実が発芽能力を失う機会はほとんどないと考えられる。

以上のことからアオダモの果実は、温度依存的な発芽反応と果皮の物理性に由来した弱い機械的休眠により秋の誤発芽を防ぎ、さらに、冬季の低温湿潤条件により休眠が打破されて、春先の早い時期に発芽すると考えられた。ただし、本試験では、発芽率に関して低温湿層処理が必ずしも果皮除去と同等の効果を示したわけではない( $77.1 \pm 15.0\%$ と、 $94.7 \pm 9.1\%$ ; 図2-1)。このことは、低温として与えられた $2^{\circ}\text{C}$ では果皮による休眠を完全に打破できていない可能性を示唆している。北海道道東地域の厳冬期の気温は、氷点下を大きく下

回り、土壤凍結の頻度も高いことから、さらに低い温度が休眠打破に適している可能性がある。マメ科では凍結と融解の繰り返し、果皮の破壊や軟化に効果があり、発芽が促進される種があることが指摘されていることから(Prichard et al. 1988)、氷点下条件による前処理をアオダモでも検討する価値はある。これにより、前処理による果皮の軟化および発芽に対する効果をもっと明確にすることができる可能性がある。

アオダモは厳冬期のある北海道南東部だけではなく、本州などにも広く分布している。埼玉県産の果実を使用した浅川(1956)の実験では、本研究と異なり、果皮があっても20日で90%程度発芽した。北海道と比較して、冬季に低温湿潤条件とならず、比較的温暖であったり、乾燥したりする地域にも分布していることは、低温湿層処理の程度に対する依存性や種子休眠の深さに地理的変異が認められる可能性を示唆する(例えばMeyer et al. 1995)。高樹(2007)は、ギョウジャニンニク(*Allium victorialis* L. subsp. *platyphyllum* Hultén)の種子について、北海道産の方が山形県産よりも休眠の程度が深いことを明らかにしている。アオダモも同様の地理的変異がある可能性がある。また、北海道のアオダモの育成に関して、土壌型が最も寄与し(日本野球機構1985)、適潤性の火山砂質未熟度でアオダモが発生しやすいという報告がある。火山灰土壌が広がっている北海道太平洋側にアオダモが分布することは、この地域の土壌要因とアオダモの発芽・成長特性から説明できる可能性がある。現在の北海道におけるアオダモの分布域を決定する要因を検討する上で、気象要因に加え土壌や地形、地質などについても、今後詳細な検討を行う必要がある。

### 第3章 ウダイカンバ二次林に対する間伐効果

#### 3.1 はじめに

北海道の天然林資源はこれまで収奪的に伐採されてきた。積極的に広葉樹造林を行う事例は、針葉樹人工林の造林実績に比較すると極めて少ない(2008年造林実績に占める割合は約10%:北海道水産林務部2009b)。現在、天然林の皆伐を行う事業は減少する傾向にあるが、ウダイカンバのように家具材などに利用価値の高い樹種や、第2章で扱ったプロ野球のバット材として利用されているアオダモなどは、主に天然林から材を得ている。これらの広葉樹天然資源を持続的に管理・経営するためには、天然林の保育技術を確認することが重要である。

天然林の管理技術の一つとして、間伐施策が考えられる。間伐により林分内の個体間競争を緩和させ、残存木の成長量を増加することが可能になれば、将来的に主伐時の収入が増加することが期待される。一方、高密度で枝下高が高くなった林分で間伐を行った場合に、二次開葉や水分条件などに

る枝の枯死により (Ohno et al. 2008) 個体の成長量の減衰が懸念される。そのため、適切な時期に適切な規模による間伐を行うことが重要である。

北海道の天然林の多くは、かつて皆伐を行ったり山火事が発生したりした後に再生した二次林である。特にウダイカンバは、明治から昭和初期にかけての開墾に伴う火入れ地拵えや山火事跡地に数多く発生し、ウダイカンバを主体とする二次林を形成している。ウダイカンバの良質材は、特に「マカバ」と呼ばれ、銘木市などにおいて高値で取引される。

本研究では、北海道美瑛市に位置し、ウダイカンバが優占する落葉広葉樹二次林において、天然林分への間伐の効果を検討するために、間伐率を変えて間伐を行い、10年以上にわたって継続調査を行ってきた。

本章では、ウダイカンバ二次林への施業の効果に関し、以下について考察する。

- 1) 伐採後の林分葉量の回復速度と伐採強度との関係
- 2) 伐採後の林分成長量と伐採強度との関係
- 3) 葉量と成長量の関係
- 4) 北海道の天然林施業の可能性

### 3.2 研究方法

#### (1)調査地概要

試験対象林分は、北海道美瑛市 (北緯43° 15', 東経141° 50', 標高200-210m) に位置する、ウダイカンバを主体とした広葉樹二次林である。緩やかな傾斜を持つ山腹に位置し、基盤地質は新第三系の砂泥互層 (堆積岩) である (松野ほか1964)。年平均気温は7.1 °C、年間降水量は1134mmである (気象庁 2009)。

試験地の林分は1960年代に火入れ地拵えを行った後に再生した、ウダイカンバ (*Betula maximowicziana* Regel.) が優占する落葉広葉樹二次林である。ナナカマド (*Sorbus commixta* Hedl.) やシナノキ (*Tilia japonica* (Miq) Simonkai), ミズキ (*Swida controversa* (Hemsl. ex Prain) Soják) などが混交する。

#### (2)処理方法

1983年に0.1ha (30m×33m) の調査区を3カ所設定した。2つの調査区に対して、それぞれ材積で12%の弱度間伐と41%の強度間伐を行った (以後、前者を弱度区、後者を強度区という)。残りの一つは比較対象のため無処理とした (以後、無処理区という)。間伐前の平均胸高直径 (±標準偏差) は、弱度区で6.2 ± 3.22cm、強度区で6.8 ± 3.26cm、無処理区で5.6 ± 2.51cmであった。間伐直後の平均胸高直径は、弱度区、強度区でそれぞれ6.0 ± 3.11cm, 6.0 ± 2.82cmであった (表3-1)。間伐は全層間伐を基本とし、間伐の前後で平均直径に差が生じないようにした。

#### (3)食葉性昆虫の発生

表3-1 調査区における立木本数と胸高断面積合計

Table 3-1 Stem number and basal area in the study plots

Plot	Before thinning		After thinning		Thinning ratio		1995	
	Stem Number	BA	Stem Number	BA	Stem Number	BA	Stem Number	BA
	(Stems/ha)	(m <sup>2</sup> /ha)	(Stems/ha)	(m <sup>2</sup> /ha)	(%)	(%)	(Stems/ha)	(m <sup>2</sup> /ha)
UT	5,293	15.8					3,374	24.7
LT	4,020	15.5	3,798	13.7	5.5	11.6	2,657	22.8
HT	3,354	14.9	2,586	8.9	22.9	40.7	2,030	17.9

BA 胸高断面積合計; UT 無処理区; LT 弱度区; HT 強度区  
間伐は1984年に実施; 間伐前後やその後の立木本数と胸高断面積合計および間伐率は1984年および1995年の値を示した

BA plot basal are; UT unthinned plot; LT lightly thinned plot; HT heavily thinned plot

Thinning was performed in 1984; Values (stem number and basal area just before and after thinning and thinning ratio) are shown for 1984 and 1995

本調査地において、調査期間中に2種の食葉性昆虫の発生が確認された。一種は1987年に発生したマイマイガ (*Lymantria dispar* L.) で、もう一種は1993年に発生したナミスジフユナミシヤク (*Operophtera brumata* L.) である (東浦未発表)。

マイマイガの幼虫は、5月初旬に孵化し7月下旬から8月にかけて蛹化する (Higashiura 1987; 東浦・上条 1978)。幼虫は落葉広葉樹やニホンカラマツ (*Larix kaempferi* (Lamb.) Carr.) の葉を食する (Liebhold et al. 1998)。ナミスジフユナミシヤクの幼虫は春の早い時期の開葉直後に孵化し (Kikuzawa et al. 1979)、6月中に蛹化する。これら2種の昆虫のフェノロジー、特に蛹化の時期が異なるため、それぞれの被食による損傷の影響も異なる。つまりナミスジフユナミシヤクは、早い時期に開葉する葉である春葉に対して影響を与え、マイマイガは春葉にも夏葉にも影響を与える。

#### (4)林分成長量の算出

それぞれの調査区において、胸高直径が2 cm以上の全ての個体についてナンバーテープによる個体識別を行い、樹種を特定した。1983年から1995年にかけて、2年間隔で全ての調査個体について胸高直径を測定した。測定精度は1 mmとした。調査期間中に、最小胸高直径と設定した2 cmを越えて新規加入となった個体についてもナンバーテープによる個体識別を行い、胸高直径を測定した。

胸高直径の測定は主に、肥大成長が開始する前の早春に行った。しかし、測定年によっては、7月や9月に測定した。この場合、7月および9月の胸高直径と、ウダイカンバの肥大成長の季節変化 (梶 ほか 1983) から、早春の胸高直径の値を推定した。これらの値を用いて、2年間隔の林分成長量を算出した。上記計算によって求められた値は、林分成長量と林分葉量との関係を解析するために使用される。

#### (5)林分葉量の推定

林分葉量は、葉量と胸高断面積合計や辺材面積合計との相対成長関係によって推定されることが多い (Bartelink 1996; Mitchell and Popovich 1997; Waring et al. 1977; Whitehead 1978 など)。しかし、攪乱による影響を受けた林分に、この方法を適用するのは妥当ではない。なぜなら、攪乱は葉量と胸高断面積合計や辺材合計との関係に影響を与えることがわかっているからである (渋谷 ほか 1997)。リタートラップや (Kikuzawa et al. 1984)、太陽光の透過量を用いれば、林分葉量を胸高直径などとは無関係に推定することができる。

本研究では、1985年に開口部 1 m<sup>2</sup>の正方形をしたリタートラップを、それぞれの調査区に5カ所ずつ設置し、内容物を回収することによって、林分葉量を推定した。リターは、毎月回収した。回収は概ね6月から開始したが、年によっては5月や7月から開始した。5月から6月に回収されたリター量がごく僅かであるため (結果の詳細を参照)、リター回収の開始時期の差異は林分葉量の推定には影響を及ぼさないと判断した。リター回収の最終月は林冠部の観察により判断し、年によって10月あるいは11月とした。11月に回収を行った年は、10月の時点の観察により、多くの葉が着葉している場合に限った。リターの回収と測定は、1985年～1995年に行った。

回収したリターは、80°Cの乾燥機で48時間乾燥させ、絶乾状態とした。その後、葉、枝、繁殖器官、そしてその他に分類し、それぞれの重量を測定した。調査区毎に、毎月のリタートラップの落葉量を合計し、定数 (2000即ち10000 m<sup>2</sup>/5 m<sup>2</sup>) を乗じて、単位面積 (ヘクタール:ha) 当たりの葉量を予測した。月毎の落葉量を合計し、1年間に生産された林分葉量とした。

落葉の季節的パターンとそれに対応する樹冠の生物季節学的構成を定量化するために、年間の林分葉量を2つの構成要素に分けた。一つは5月から9月にかけての落葉量で、LB1とする (Leaf Biomass 1)。もう一つは10月から11月までの落葉量で、LB2とする。LB1とLB2との境界を9月の末日に設定したのは、最も多くの葉が10月に落葉しており、残りのほとんどの葉が8月から9月に落葉しているからである (結果の項参照)。

本論では、下記の開葉時期に関する前提を用いつつ、LB1およびLB2から樹冠の季節学的構成を推定した。一般的に、葉群内で遅い時期に開葉するものに比較して、早春に開葉するものは早く落葉する (Kikuzawa 1983a)。この傾向は、調査林分の優占種であるウダイカンバにおいて、開葉日と落葉日との間に正の相関があることで確認されている (Speaman の順位相関 = 0.926,  $p < 0.001$ ,  $n = 122$ ; 梅木 未発表データ)。これにより、LB1は早い時期に開葉した葉の量を示し、LB2は遅い時期に開葉した葉の量をおおよそ示している。

遅い時期に開葉した葉の相対的な重要性を示すために、年間の林分葉量に対するLB2の割合を $LB2 / (LB1 + LB2)$ により算出した。以後この値を相対LB2と言う。林分の葉群

の生物季節学的構成の長期的な傾向を検討するために、相対LB2の値を用いた。相対LB2の値は、間伐や昆虫の大発生により変化すると期待される。

また、葉群の形態的構成をLB1とLB2を用いて推定した。この推定はカバノキ属の当年生枝の形態的特性に基づいている。カバノキ属の種は、長枝と短枝の2つのタイプの枝を有している (Kozłowski and Clausen 1966)。短枝は、非常に短くほとんど伸長しない枝であり、早春に開葉する春葉を2～3枚有する。短枝は、枝の伸長への投資を最小限に抑えて葉群を維持する機能がある。長枝は、伸長した枝の上に、基部の2枚の春葉と春から夏にかけて順次開葉する夏葉をもつ。長枝は樹冠拡大の役割を担う (Kikuzawa 1982; Yagi 2000; Yagi and Kikuzawa 1999)。このため、当年枝に対する長枝上に発生した葉量の割合と相対LB2は相関しているといえる。例えば、相対LB2値が高い場合は、樹冠内における長枝の割合が高いことを示している。

間伐や食葉性昆虫の発生の影響に加えて、落葉時期が平年よりもずれるなどの年による気象条件の違いにより相対LB2値は影響を受ける。本研究では、気象条件が相対LB2に対して影響を与えるかどうかを検討した。

本研究では、各処理の反復を設定していないため、間伐や食葉性昆虫が林分の特성에与える影響について統計解析を行うことができない。そこで、攪乱 (間伐や食葉性昆虫) や林分発達の影響を受ける林分葉量と葉群の生物季節学的構成が林分成長量におよぼす影響に注目し検討した。

#### (6) データ解析

林分成長量は、粗成長量として計算した。粗成長量は、期首と期末に生存している個体 (即ち生残個体) の肥大成長量により生産されたBA (胸高断面積合計: m<sup>2</sup>) の増加量と、期間内に最小基準のDBHに到達した新規加入個体のBAを加えたものである (Beers 1962)。また、枯死個体のBAを枯死量とし、これを粗成長量から減じたものを純成長量とした。

成長定量期間 (間隔: 2年) の開始時における林分構造を記述する変数と林分成長量との関係を検討するため重回帰分析を用いた。また、林分の調査年のため、1つの調査期間の期首の状態に対して解析を行った。従属変数は、粗成長量と枯死量である。純成長量は、粗成長量と枯死量の差であるに過ぎないので、本論では解析に供しなかった。説明変数は、LB1, LB2, 林分BA, そして林分密度である。林分葉量は林分の生産性と密接に関連すると考えられるので、LB1とLB2を説明変数として解析に加えた。年間の林分葉量 (LB1 + LB2) の代わりに、LB1とLB2を分けて考慮したのは、葉の生産性がLB1とLB2とで異なるかもしれないからである (小池 1986; Koike and Sakagami 1985)。BAは、林分の維持コストを説明すると考えられるため (Le Goff et al. 2004)、説明変数の一つとして解析に加えた。

林分成長量は2年間隔で算出されているため、2年分の年間葉量 (LB1とLB2) を平均し林分成長量データの時間間隔に合わせた。例えば、1985年と1986年のLB1の平均値を、1985年から1987年にかけての林分成長量に対応させた。それぞれの回帰分析は、15のデータを有する (3調査区×5回分の2年間隔のデータ)。

### 3.3 結果

#### (1)胸高断面積合計の経年変化

強度区では、間伐前 (1983年) から間伐直後 (1985年) までの間にBAが大きく減少したが、弱度区におけるBA減少量は小さかった (図3-1)。無処理区のBAに比較して、弱度区のBAは88.4%、強度区では59.3%であった。間伐後、それぞれの調査区においてBAは増加した。間伐後10年を経過した時点において、強度区、弱度区ともに、無処理区のBAにはおいておらず、各調査値のBAはほぼ平行に増加した。

#### (2)林分成長量

全体的に粗成長量は、無処理区が一番高く、次いで弱度区、強度区の順に小さくなる傾向にあった (図3-2 a)。間伐後の最初の測定期間で、調査区間の差は大きかったが、その後1991年までに、その差は小さくなった。全体的な粗成長量の変動は、全ての調査区で同様の傾向を示した (図3-2 a)。

枯死量も粗成長量と同様に無処理区が最も大きく、次いで弱度区、強度区の順に低下した (図3-2 b)。Yang (1998) やStrong and Erdtmann (2000) は、間伐林分よりも無処理林分で枯死量が高いことを示している。無処理区の枯死量の変化の様子は、調査期間全体を通して、粗成長量の変化と反対の傾向を示した。

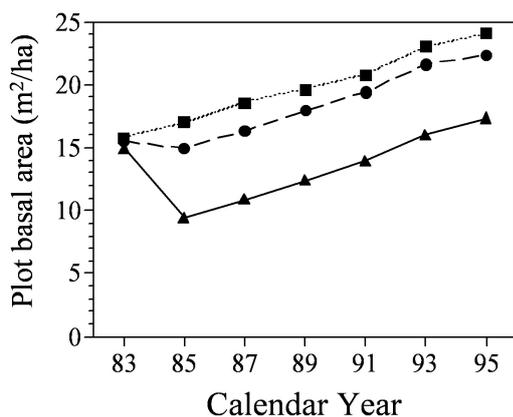


図3-1 1983年から1995年にかけて2年間隔の調査区の胸高断面積合計 (BA) の変化  
■, ●, ▲は、それぞれ無処理区、弱度区、強度区を示す。

Fig. 3-1 Changes in plot basal area (BA) from 1983 to 1995 at 2-year intervals. Solid squares, circles, and triangles indicate basal area in UT, LT, and HT plot, respectively.

純成長量は、調査期間を通して3処理区で同様の時間的変動傾向を持ち (図3-2 c)、調査区間に純成長量の明瞭な差は確認できなかった。それは、粗成長量と枯死量の効果がお互いに相殺したためと考えられる。

#### (3)林分葉量の変化

間伐後の1985年に、調査区間に林分葉量の大きな違いが生じた (図3-3)。1984年の間伐によって、弱度区と強度区の間伐区では、林分葉量は減少した。無処理区の林分葉量に対して、弱度区では85.0%、強度区では55.3%になった。これはBAの減少率と同程度の減少率である。

1987年と1993年の二年を除き、無処理区の林分葉量は3.0~3.5t/haのほぼ一定の値であった。全ての調査区において、

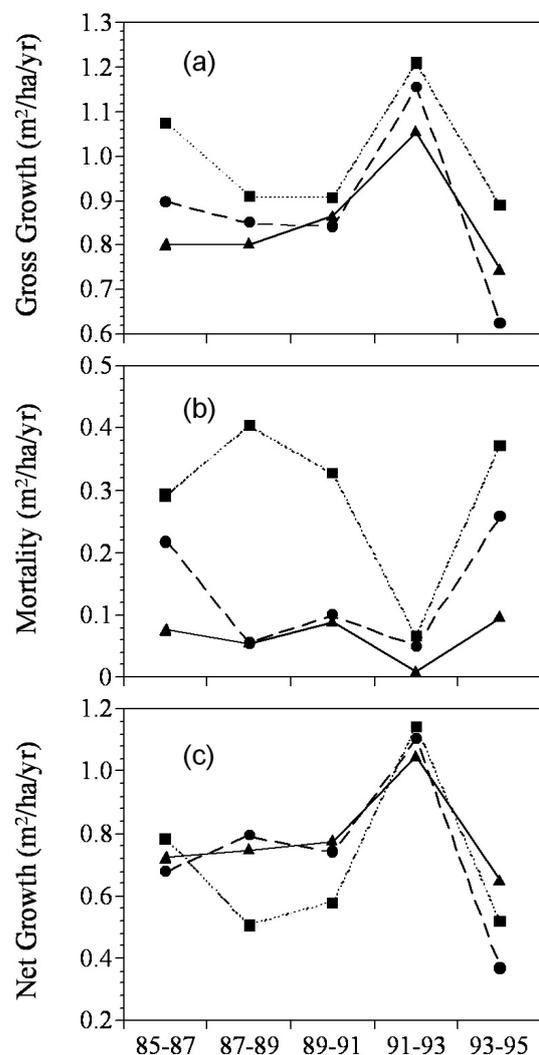


図3-2 1983年~1995年にかけての (a) 粗成長量、(b) 枯死量、および (c) 純成長量の変化  
■, ●, ▲は、それぞれ無処理区、弱度区、強度区を示す。

Fig. 3-2 Changes in (a) gross growth, (b) mortality, and (c) net growth from 1983 to 1995. Solid squares, circles, and triangles indicate values in UT, LT, and HT plot, respectively.

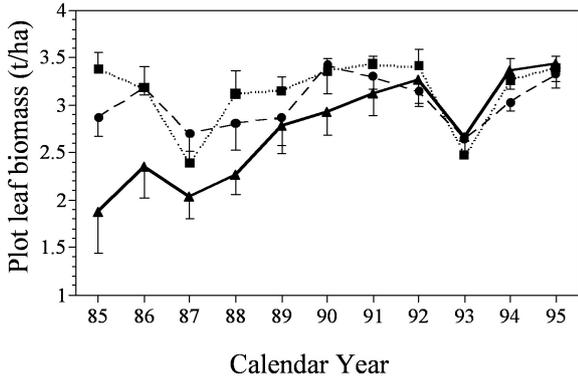


図 3-3 1985年～1995年にかけての林分葉量の変化  
 垂直のバーは一方向の標準偏差を示す；■, ●, ▲は、それぞれ無処理区、弱度区、強度区を示す。  
 Fig. 3-3 Yearly change in plot leaf biomass from 1985 to 1995. Vertical bars indicate standard deviations. Solid squares, circles, and triangles indicate values in UT, LT, and HT plot, respectively.

1987年と1993年に明瞭な林分葉量の減少が見られた。これらは、それぞれマイマイガおよびナミスジフユナミシヤクの大発生年に一致する。林分葉量は、食葉性昆虫大発生からほぼ2年後に回復した。

間伐による大幅な林分葉量の減少にもかかわらず、強度区では1985年以降漸増し、1992年には、無処理区の林分葉量とほぼ変わらない値に到達した。同様に、間伐によって葉量が減少した弱度区では、1986年にはすみやかに無処理区の林分葉量のレベルに回復した。その後も弱度区と無処理区との林分葉量には、ほとんど差は見られない。食葉性昆虫の大発生によって林分葉量が減少した年を除外すると、無処理区の林分葉量はおおよそ3 t/haであった。弱度区と強度区の林分葉量は調査期間全体を通して増加し、3 t/haに到達した。

(4)葉群の生物季節学的構成の変化

特徴的な落葉量の季節変化を示した四年分について、落葉量の季節変化を図3-4に示した。1985年と1995年は、食葉性昆虫の大発生などが認められなかった通常の年であり、前者は調査期間初期、後者は調査期間後期の状態をそれぞれ示している。それに対して、1987年と1993年には、食葉性昆虫の大発生が確認されている。1985年には、多くの葉が10月以降に落葉した。1987年の10月の落葉量のピーク時の値は、1985年の値に比較して低い。林分発達により後期の段階になると、6月から9月にかけての落葉量が増加した。1995年と比較すると、1993年の6月から9月にかけての落葉量は少なく、10月に突出したピークを有していた。

観察年全体を通して、強度区の相対LB2の値は、無処理区の値に比較して高かった。全体的に弱度区の相対LB2の値は、強度区と無処理区の値の中間的な値を示した(図3-5)。

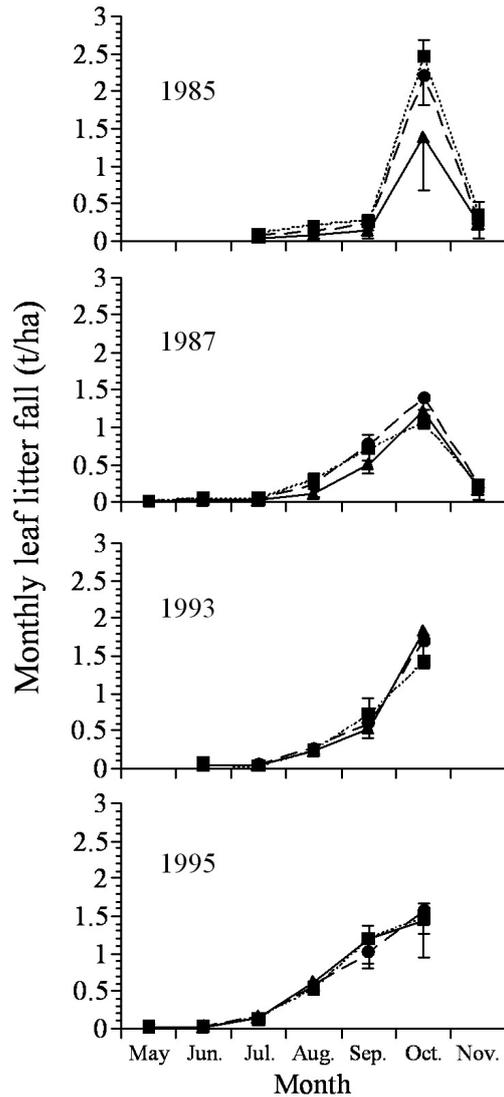


図 3-4 1985年、1987年、1993年、および1995年における落葉量の季節変化  
 垂直のバーは一方向の標準偏差を示す；■, ●, ▲は、それぞれ無処理区、弱度区、強度区を示す。

Fig. 3-4 Monthly changes in plot leaf fall in 1985, 1987, 1993, and 1995. Vertical bars indicate standard deviations. Solid squares, circles, and triangles indicate values in UT, LT, and HT plot, respectively.

間伐直後の1985年および、調査期間最後の2年間(1994年、1995年)では、処理間の差は小さかった。

相対LB2は、調査期間を通してほぼ減少した。また、1987年には明瞭な減少を、1993年には明瞭な増加を確認できる。これらの年は食葉性昆虫の大発生年に対応する。これらの年の相対LB2値の変化の方向は、発生した昆虫の生物季節に依存する。1987年の相対LB2の減少は、マイマイガの大発生年と一致する。マイマイガの幼虫は、春葉も夏葉も食する。1993年の相対LB2の増加は、ナミスジフユナミシヤクの大発生年と一致する。ナミスジフユナミシヤクの幼虫は、春葉のみを食する。

年平均気温も年間降水量も、どちらも相対LB2を説明しな

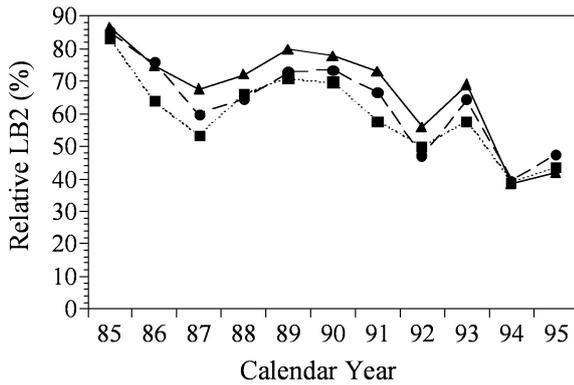


図 3-5 10月および11月の落葉量が年間落葉量に占める割合(相対LB2)の変化  
 ■, ●, ▲は, それぞれ無処理区, 弱度区, 強度区を示す。

Fig. 3-5 Yearly changes in the ratio of fallen leaf biomass in October and November to annual fallen leaf biomass (relative LB2). Solid squares, circles, and triangles indicate values in UT, LT, and HT plot, respectively.

かった(年平均気温:  $r^2 = 0.025, P = 0.380, n = 33$ ; 年間降水量:  $r^2 = 0.037, P = 0.281, n = 33$ )。月最大風速は, 月落葉量の変動を説明しなかった( $r^2 = 0.000-0.009, P = 0.176-0.995, n = 33$ )。このように, 気象条件における年変動は相対LB2値の年変動の挙動を説明しなかった。また気象条件の差異は, 調査区間の違いも説明できない。

(5)林分葉量, 葉群の生物季節学的構成, およびその他林分構造を用いた林分成長量の重線形回帰分析

重線形回帰分析の結果, 粗成長量に対してLB1およびLB2は正の効果を, BAは負の効果を与えていることがわかった(表3-2)。LB1の回帰係数は, LB2の回帰係数よりも大きく( $F_{4,10} = 3.87, P = 0.038$ ), LB1はLB2よりも粗成長量に対して寄与していることを示している。粗成長量は, 林分密度から正の効果を受けていた。ただし, P値はわずかに0.05よりも大きい。枯死量に対してLB1およびLB2は負の効果を与えていた。ただし, LB2の効果は有意ではない。さらに枯死

量は, 林分密度とBAから正の効果を受けていた( $P < 0.05$ ; 表3-2)。

3.4 考察

(1)林分葉量

攪乱(間伐や食葉性昆虫の大発生)に伴って突然林分葉量は減少したが, その後, 失葉前と同程度の水準に回復した。突然の失葉後に林分葉量は増加するが, 増加は継続せず, 林分葉量は約3 t/haの水準で変動する。このような林分葉量の動態は, 閉鎖林分である場合の樹種構成や, 林齢, および林分密度に関わりなく, 落葉広葉樹林における年間の平均葉生産量が約3 t/haであるとする主張(只木・蜂屋 1968)を支持する。この林分葉量の変化パターンは, 伐採後に各間伐区ではほぼ平行かつ直線的に増加していたBAの増加パターンとは異なっていた。

(2)葉群の生物季節学的構成

夏に落葉する葉の相対的な量(相対LB2)は, 林分の発達と共に変化し, その値は伐採や昆虫による失葉によって影響を受けることが観察された。観察された相対LB2の変化は, 樹冠構造と関連させて理解できる。

若齢林の発達の期間, 長枝の伸長による個体の樹冠拡大が旺盛である(Jones and Harper 1987; Maillette 1982; 八木 2000)。一旦林冠が閉鎖すると, 長枝の水平方向への伸長の重要性は低くなる。しかし, 短枝上の葉群の維持はより重要になる。そのため, 林分の発達にともなって, 樹冠における長枝の割合は減少し, 短枝の割合は増加する。このように, 長期的な相対LB2の減少(図3-5)は, 林分の発達に伴う葉群の年齢構造の変化を反映していると考えられる。しかし, 林冠が閉鎖した後でも, 垂直的な樹冠の拡大は継続するので, 相対LB2値は極端に小さくはならない。

調査区間における相対LB2値の一貫した差は, 樹冠構造の違いにより説明される。個体を除去するような大きな攪乱(例えば間伐)の後, 残存個体は林冠のギャップが閉鎖するまで, 長枝を伸長することにより樹冠を拡大する。そのため,

表 3-2 粗成長量 ( $m^2 ha^{-1} yr^{-1}$ ) および枯死量 ( $m^2 ha^{-1} yr^{-1}$ ) に対する重線形回帰分析の結果; 括弧内の値は決定係数( $r^2$ ) および回帰係数に対するP-値である

Table 3-2 Results of multiple regression coefficients of gross growth ( $m^2 ha^{-1} yr^{-1}$ ) and mortality ( $m^2 ha^{-1} yr^{-1}$ ). Values in parentheses are P-values for the coefficients of determination ( $r^2$ ) and regression.

	n	$r^2$	Adjusted $r^2$	Intercepts	Coefficients			
					Basal Area <sup>a</sup>	Stem Density <sup>b</sup>	LB1 <sup>c</sup>	LB2 <sup>d</sup>
Gross Growth	15	0.607(0.0377)	0.45	0.441	-0.098(0.0368)	0.0003(0.0518)	1.170(0.0113)	0.528(0.0295)
Mortality	15	0.799(0.0016)	0.719	-0.148	0.050(0.0130)	0.0002(0.0107)	-0.661(0.0056)	-0.152(0.2905)

LB1 5月~9月の落葉量; LB2 10月および11月の落葉量;

<sup>a</sup> 各調査期間の期首の胸高断面面積合計 ( $m^2 ha^{-1}$ ); <sup>b</sup> 各調査期間の期首の立木本数 ( $本 ha^{-1}$ ); <sup>c</sup> 5月~9月の落葉量の調査期間内の平均値 ( $t ha^{-1}$ ); <sup>d</sup> 10月~11月の落葉量の調査期間内における平均値 ( $t ha^{-1}$ ); 調査期間は2年間隔

LB1 biomass of leaves falling from May to September; LB2 biomass of leaves from October to November.

<sup>a</sup> Plot basal area measured at the beginning of the 2-year intervals ( $m^2 ha^{-1}$ ); <sup>b</sup> plot setm density measured at the beginning of the 2-year intervals ( $stems h^{-1}$ ); <sup>c</sup> average (over 2 years) leaf biomass falling from May to September ( $t ha^{-1}$ ); <sup>d</sup> average (over 2 years) leaf biomass falling from October to November ( $t ha^{-1}$ )

攪乱を受けた林分では当年生枝に占める長枝の割合が増加する (Jones and Harper 1987; Karlsson and Wieh 2003; 八木 2000)。このことにより、無処理区に比較して強度区における相対LB2値が高いことを説明できる。間伐林分において一度林冠が閉鎖すれば、林分間の差は小さくなる。

葉群の生物季節学的構成に対する食葉性昆虫の影響はより直接的である。マイマイガの幼虫は、夏季に蛹化するまで葉を食する。古い葉を食べると幼虫の成長や生残は悪くなる (Elkinton and Liebhold 1990; Raupp et al. 1988)。そのため、幼虫は遅い時期に開葉した若い夏葉を好んで食べる。このようにして、マイマイガの大発生は、相対LB2値を減少させると考えられる。それに対して、ナミスジフユナミシャクの幼虫は、6月に蛹化するので、春葉のみを消費する (Kikuzawa et al. 1979)。このため、ナミスジフユナミシャクの大発生は、相対LB2値を増加させる。両種とも、大発生の時には、葉群の齢構造に対して強い影響力を発揮する。しかしながら、これらの効果の継続性はない。両種の発生の効果はともに大発生の2年後には認められなくなった。一方、森林昆虫によっては、非常に深刻で継続性のある影響を与えることがこれまでの研究で報告されている (例えば、Karlsson and Weih 2003; Mitchell et al. 1983)

### (3)林分葉量および林分構造に対する粗成長量の依存関係

これまでの報告と同様に今回の解析においても、林分成長量(粗成長量)が林分葉量から正の効果を受けることが認められた (Oren et al. 1987; Smith and Long 1989; Steinman and MacLean 1994; Waring 1983)。粗成長量の増減は、間伐や食葉性昆虫の発生、および攪乱後の林分の回復に伴う林分葉量の変化に伴うものであった。

LB1の回帰係数は、LB2よりも大きかった。このことは、一定量のLB1値は、同じ値のLB2よりも粗成長量に対して寄与していることを示す。なぜならば、これらの係数は同じ次元の単位を有しており、これらの回帰係数はLB1やLB2の1t/ha当たりの粗成長量変化を表しているからである。早い時期に生産された葉は、遅い時期に生産された葉よりも早く落葉するので、春葉の多くはLB2よりもLB1に含まれている。したがって、回帰の結果は、早い時期に展開した葉が遅い時期に展開した葉よりも林分成長に寄与していることを示す。Koike and Sakagami (1985)は、ウダイカンバのシュート上の付け根から先端までの、それぞれ異なった位置に着葉している個葉それぞれについて、光合成生産速度を計算した。そして早い時期に展開した葉は、遅い時期に開葉した葉よりも炭水化物生産量が高いことを示した。炭水化物生産量の違いは、主に葉の生存期間に依存する (小池 1986; Koike and Sakagami 1985)。その上、夏葉の発達は、より炭水化物の投資を必要とする茎の伸長と同時に起こるので、たとえ総生産量が同レベルであっても、夏葉の純生産量は春葉の純生産量

に比較して低くなる。林分成長量と林分葉量の関係について検討した先行研究では、葉齢の違いを考慮しないで均一な葉によって構成された葉群を想定している (Long and Smith 1990, 1992; Oren et al. 1987; Waring 1983)。したがって、葉量を一つの値として表現している。しかし、本研究は、葉の齢が違えば林分成長量に対する寄与が異なるので、林分成長量は葉群の生物季節学的構成の変化により影響を受けることを示した。

林分葉量の回帰係数が正であり、林分の生産量と対応するのに対して、BAの回帰係数は負で、林分の呼吸のためのエネルギー消費と対応している。今回の回帰分析結果では、粗成長量に対する林分葉量とBAの効果を見分けることが可能になった。なぜならば、林分葉量はBAから独立して測定されたからである。そして林分葉量は、食葉性昆虫の大発生に伴って、BAとは異なった変化を示した。攪乱を受けていない林分では、林分葉量はおよそBAと比例する (Mitchell and Popovich 1997)。そのため、たとえもし、林分葉量に比例する生産量とBAに比例する維持コストによって林分成長量が決まっているとすると (Le Goff and Ottorini 1996)、林分成長量に対する林分葉量とBAの効果は回帰によって識別することができない。同様の考えに基づき、Le Goff et al. (2004)は、葉群の光合成速度と非光合成器官構造 (樹幹、枝、根)による呼吸量との差異を用いることによって、*Fraxinus excelsior*の個体の成長量の推定することに成功した。

林分密度は、P値はわずかに0.05よりも高いが、粗成長量に対して正の効果を示した。このことは、同程度の林分葉量やBAをもつ林分密度の低い林分よりも、林分密度の高い林分で粗成長量が高いことを示す。Long and Smith (1990)は、疎林において枝への成長量の配分率が増加し、樹幹成長が減少することを見つけた。今回の解析で見つけられた、粗成長量に対する林分密度の正の効果は、枝と樹幹への成長の配分の仕方を反映しているのであろう。

## 第4章 低コスト育林を目指したグイマツ雑種F<sub>1</sub>の枝打ちの効果

### 4.1 はじめに

北海道のカラマツ人工林の造成は、明治後期に本州から導入されたのが始まりである (北海道山林史戦後編集者会議 1983)。その後、カラマツの生育適地であった北見地域 (オホーツク海側内陸部) や、十勝地域を中心として造林が行われてきた。また、1954年に発生した洞爺丸台風による風倒木被害地への植栽によっても、カラマツ造林面積は拡大した。しかし、その後の林業の不振や、安い外国産材の輸入などにより、新規植栽の速度が低下してきた。21世紀に入り、近年の中国や本州における需要の高まりから、道産材伐採が急激に進んだが、資金面や後継者不足の問題も相まって新たな植

栽を行わない山林も多く見受けられるようになった。更に追い打ちをかけるように、米国におけるリーマンショックの影響で、道産材の需要が低下するという劇的な世界情勢の変化への対応を強いられている。

また、上記のような理由により、新規の植栽や再造林などが進まず、カラマツのみならず、北海道の人工林の齢構成は35～50年生に70%以上が偏っている。近い将来にカラマツ人工林のほとんどの林分が伐期を迎える。このような状況は、カラマツ人工林資源の持続的利用を不可能にさせると考えられる。

北海道では、上述の状態を解決するために、伐期を延長したり、再造林を薦めたりといった方策が打ち出されている。カラマツ人工林の伐期を延長することは、大径材を得るだけではなく、人手不足が懸念される北海道林業において、有効な施業指針であると考えられる。

また、カラマツ林業の経営状況を改善するため経費を削減することも提案されている。低コスト施業の一つの方策は、低密度植栽を行うことである（来田ほか 2010）。低密度植栽とは、従来標準的に使われてきた植栽密度より低い密度で植栽する方法であり、植栽に必要な苗木の数が減少することで、経費を節減できる。また、多額の費用と労力を要する間伐の回数を削減する効果がある。しかし、植栽本数が少ない場合、少数の生育木が病虫害を受け利用できなくなる可能性がある。また、樹冠の閉鎖時期が通常の植栽本数で管理した場合に比較して遅いため、下枝が発達すると考えられる。下枝が発達すれば、死節が形成される可能性が高く、将来的に材質への影響がある。このような状況から、低コスト施業において質的な施業指針を構築することは、現在の林業において重要な課題の一つである（白石 2005）。

グイマツ雑種 $F_1$ （グイマツ：*Larix gmelini* var. *japonica* × ニホンカラマツ：*L. kaempferi*; 以後、グイマツ雑種という）は、低密度植栽に適した種である。グイマツ雑種は、樹皮食いによるネズミの被害を受けにくい（千葉 1963）ので、被害によって枯死したり材質が低下したりするリスクを考慮して、本数を多めに植栽する必要がない。この雑種は、材の通直性が高いとされており（大島・錦織 1994）、低密度で植栽した場合にも、材が曲がるリスクは低い。

低密度植栽を行う場合に、2つの解決すべき問題点がある。一つは、低密度で植栽をした場合、太い下枝を維持し続けることである（Ward 1966; 八坂 2000）。このことは、節の形成を促し、材質の低下をまねくことになる。もう一つの問題は、低密度植栽を行うと高密度に比べて個体間競争が緩和するので、樹形が梢殺となり、これもまた材の価値が低下の原因となる（梶原 1984, 1989）。

枝打ちは、これらの問題点を解決するために行われる育林技術の一つである。これまでに、針葉樹や広葉樹に対する枝打ちは、無節材の生産や、より完備な樹形の形成に効果があ

ることが分かっている（例えば Smith et al. 1997; Kimball et al. 1998; 竹内 2002; Viquez and Pérez 2005など）。枝打ちは、完備で節の少ない、材の価値の高いカラマツ個体を育成するために効果的な技術である。

枝打ちは、上記のようにグイマツ雑種人工林において、低密度植栽の不利な点を解決する有効な手段であると考えられる。近年、グイマツ雑種について低密度植栽と枝打ちを合わせた施業指針が提示されている（八坂 2000; 小山 2001）。

北海道における従来の指針では、ヘクタール当たり2000本/ha～3000本/haで植栽するように示されている（北海道林務部 1981）が、新しい施業指針における植栽密度は1000本/ha～1500本/haとしている。新しい施業指針では従来のものよりも、枝打ちを早期、あるいは強度に行うこととしている。例えば、従来の施業指針では林齢8年生～15年生時に地上高1.5m～2mまでの枝打ちをするように提示しているが、新しい施業指針では、約10年生時に地上高4mまでの枝打ちを示している。新しい施業指針における強度の枝打ちは、収穫するまでに必要な枝打ちの回数を減らすことによって、枝打ちにかかるコストを低減することを期待している。しかし、早期の強度の枝打ちには、いくつかの問題点が考えられる。

一つ目は、枝打ちは葉量を減少させるので、個体の成長量を低下させる可能性があることである。これまでの報告で、枝打ちによる成長量への影響において対立する結果が示されている。例えば、個体の成長に対して枝打ちが負の効果を与えることが、北海道で植栽された12年生のニホンカラマツ人工林（浅井ほか 1980, 1982）やアカエゾマツ人工林（浅井ほか 1981）、トドマツ人工林（福地ほか 1982）、および東京都内で植栽されたスギ（*Cryptomeria japonica* (L. fil.) D. Don）若齢林（竹内 2002）において示されている。一方、slash pine（*Pinus elliottii* Engelm.）人工林（Bennett 1955）や北海道足寄地域に植栽された12年生ニホンカラマツ人工林（柿原 1973）では、個体の成長量に対する枝打ちの効果は無視できるとされている。枝打ちの影響の強さは、対象としている種や、地位指数（立地条件）、利用可能な栄養分、水分条件、林齢、そして葉量減少量などに依存すると考えられる。そのため、グイマツ雑種の新しい施業指針を確立するには、個体の成長量に対する枝打ちの効果について詳しく検討する必要がある。

枝打ちはまた、林内の光強度を増加させると考えられ、休眠芽からの後生枝の発生や成長を促進させる可能性がある。ニホンカラマツを含むいくつかの種は、樹幹部に強い光を受けると、後生枝を多数生産するものが報告されている（浅井ほか 1980, Kozłowski et al. 1991, 横井・山口 1996, Smith et al. 1997）。ニホンカラマツは樹皮下に休眠芽を多く有している。休眠芽は、長い休眠期を経て開葉・成長し長枝へと成長することができる（藤本 1978）。もし、後生枝が開葉して伸長し旺盛な成長を示した場合、無節材の生産を期待して行う枝打ちが、逆効果となる可能性がある。これらの関係について、

表 4-1 調査林分の状況

Table 4-1 General description of the study plots

Treatment	2000					2001					2002			2003				
	N	DBH <sup>a</sup> cm	SD <sup>b</sup>	H <sup>c</sup> m	SD	N	DBH cm	SD	H m	SD	N	DBH cm	SD	N	DBH cm	SD	H m	SD
4m-pruned	48	12.7	2.84	9.1	1.38	48	13.3	3.04	9.6	1.48	48	14.6	3.40	46	15.0	3.56	11.2	1.50
2m-pruned	39	12.9	3.02	9.0	1.18	39	13.7	3.30	9.4	1.33	39	15.2	3.76	39	15.8	3.94	11.2	1.40
control	13	11.0	2.56	7.8	1.41	13	11.7	2.90	8.3	1.38	13	12.8	3.24	13	13.3	3.50	10.1	1.60

HおよびDBHは処理間で統計的に差が認められた。詳細は本文参照

<sup>a</sup> 平均胸高直径；<sup>b</sup> 標準偏差；<sup>c</sup> 平均樹高

The differences in H and DBH among treatments were statistically significant. See text for details

<sup>a</sup> Mean diameter at breast height; <sup>b</sup> Standard deviation; <sup>c</sup> Mean tree height

新しい枝打ち技術を示す前に、実験的に検討する必要がある。そのため、本研究ではグイマツ雑種F<sub>1</sub>の若齢林に対して、早期枝打ちを行った。

本研究では、枝打ちの強度を変えた場合の影響について、以下の点を検討した：

- 1) 林内の光強度がどれほど変化するか
- 2) 個体の成長と直径-樹高関係がどのように変化するか
- 3) 後生枝の発生数と生残率がどのように変化するか。

直径-樹高関係は完満度を表し、枝打ちによる樹形への影響について解析するために使用した。

## 4.2 研究方法

### (1)調査地概要

実験は、北海道岩見沢市栗沢地区（北緯43度6分4.39秒，統計141度44分24.8秒）に位置する11年生のグイマツ雑種F<sub>1</sub>人工林分（0.14 ha）で行った。調査地の最寄りの気象庁統計（気象庁 2009）による年間降水量は1155.0 mm，年平均気温は7.4°Cである。調査地の地形はほぼ平坦である。本実験以前には、枝打ちや間伐は行われていない。植栽直後の1990年における林分密度は1600本/haで、実験開始直前の2000年における林分密度は1168本/haである。

### (2)実験計画

2000年4月に、林分内に5つの調査区（0.03ha × 4区，0.02ha × 1区）を設定した。2段階の枝打ち処理と無処理をそれぞれに割り当てた。枝打ち処理の一つ目は、地上高4 mまでの枝打ちを行い、反復を2区とした。以後4 m枝打ち区（4-m-pruned plot (s)）という。もう一つの枝打ち処理は、地上高2 mまでの枝打ちを行う区で、反復を2区とした。以後2 m枝打ち区（2-m-pruned plot (s)）という。残りの1区を対照区として無処理区（control plot）とした。

枝打ち処理直後の平均樹高（H；±標準偏差）は、4m枝打ち区，2m枝打ち区，および無処理区の順に，9.1 ± 1.38 m，9.0 ± 1.18 m，および7.8 ± 1.41mであった。平均胸高直径（DBH；地上高1.3m）は，同様の順にそれぞれ12.7 ± 2.84 cm，

12.9 ± 3.02 cm，および11.0 ± 2.56 cmであった（表4-1）。期首の個体サイズ（HおよびDBH）は，調査区間で異なっていた。期首サイズを応答変数，枝打ち処理を説明変数にした線形モデルの赤池情報量基準（AIC；H：57.5，DBH：219.8）は，null model（応答変数：期首サイズ，説明変数：なし）のAIC（H：64.2，DBH：220.7）よりも低くなった。林分内の個体のうち，林縁個体の値は，解析対象から除外し，合計で100個体の値を統計解析に使用した。

### (3)調査方法

2000年，2001年，および2003年に，林内の101地点の地上高2 mの位置において，相対光量子束密度（PPFD）を光量子センサー（LI-Quantum 190，Li-Cor社製）を用いて測定した。PPFDの測定点は，後生枝に関する調査範囲の上限とした（後述参照）。また，林外の開放地においてもPPFDを測定し，林内のPPFD値を開放地のPPFD値によって除することにより，相対PPFD（rPPFD）を算出した。

2000年，2001年，および2003年に，それぞれの調査区においてDBH（cm）および樹高（H；m）を測定した。2002年は，DBHのみの測定を行った。年平均DBH成長量を，3つの期間で計算した（2000年-2001年，2001年-2002年，および2002年-2003年）。

2000年に，樹幹の地上0.3m-2 mまでの高さに発生した後生枝の数を調査した。枝打ち直後に確認された後生枝には，枝打ち直後に発生したものと，以前から発生していたものが含まれる。一般的に枝打ち以前に発生した後生枝は少なく，また幼齢で小さいので，枝打ち後直後に発生したものと一緒に取り扱った。2000年には，これらの古い後生枝は，枝打ち後に発生した後生枝とは識別が不可能になった。2001年および2003年に，新たに発生した後生枝数を数え，また2000年に発生した後生枝について生残を確認した。さらに，1cm以上に伸長した後生枝の長さを測定した。

### (4)統計解析

DBH成長速度や，直径-樹高関係，および後生枝数におい

て重要な特徴を検討するために、モデル選択 (Johnson and Omland 2004) の方法を用いた。AICを用いて、応答変数を最も良く説明するモデルを選択した。Full modelは、変量効果と固定効果を含む混交モデルである。候補のモデルは、full modelと、full model中の説明変数を除去したモデルである。本研究では、最適モデルを選択するため、変数減少法を用いた。また、最も良いモデル、および二番目、三番目のモデルに対して、Akaike weightを計算した (Johnson and Omland 2004)。Akaike weightは、与えられたデータに対するモデルの相対尤度である。またAkaike weightは総計が1となるように候補モデル全体の中で標準化され、確率として解釈することができる。Akaike weightが1に近いモデルは、データから明らかに指示されるモデルであることを示し、同程度の値を持つモデル同士は、データによって同じ程度支持されることを意味する。

個体成長速度

DBH成長速度に対するfull modelは、以下の通りである：

$$Dg_{ijk} = a + bL + T_i + cD_{ijk} + d(L \times T_i) + e(L \times D_{ijk}) + f_i(T_i \times D_{ijk}) + g_i(L \times T_i \times D_{ijk}) + P_j + I_{jk} + \epsilon_{ijk}$$

(式 4-1)

$Dg_{ijk}$ は、 $i$ 番目の処理 (2-m-pruned, 4-m-pruned, または control) に割り当てられた、 $j$ 番目の反復におけるそれぞれの期間 (2000年-2001年, 2001年-2002年, または2002年-2004年) の $k$ 番目の個体のDBH成長速度である； $L$ は枝打ちからそれぞれの期間の期首年までの経過年 (期間2000年-2001年に対しては $L=0$ , 期間2001年-2002年に対しては $L=1$ , 期間2002年-2003年に対しては $L=2$ ) であり量的変数である； $T_i$ は、枝打ち処理を示す質的変数である； $D_{ijk}$ は、それぞれの期間における期首年におけるDBHの値であり、量的変数である； $P_j$ は、調査区を示す質的変数である； $I_{jk}$ は、調査区内の個体を示す質的変数である；『 $\times$ 』で示された記号は、変数間の交互作用を意味する； $a, b, c, d, e, f, g$ は、モデルのあてはめを行うことにより決定される変数； $\epsilon_{ijk}$ は誤差項である (表 4-2)。以下の4点が期待されるため、Full modelは期首DBH, 枝打ち処理, 枝打ちからの経過年, およびそれぞれの交互作用の説明変数から構成される：

- 1) 樹木個体が若齢で指数関数的な成長をしている場合、DBH成長はしばしば期首DBHサイズに正の効果を受ける。
- 2) 枝打ちは、個体の葉群量を減少させるため、DBH成長に対して負の効果を与える可能性がある。
- 3) 個体が葉量を回復させるにつれ、枝打ちによる負の効果は減衰するだろう。
- 4) 要因間の交互作用がある可能性もある。

本研究では、モデル中に調査区があり、調査区内に個体があるという入れ子状になった2つの変量効果 ( $P_j + I_{jk}$ ) を導入した。従属変数 $Dg_{ijk}$ は正規分布に従うことを仮定し、最尤

推定法を用いてモデルのあてはめを行った。これらの統計解析には、統計解析ソフトウェアR (R Development Core Team 2007) において、lme関数 (Pinheiro et al. 2008) を用いて計算した。

直径-樹高関係

DBHと樹高の関係に対するFull modelは以下の通りである：

$$H_{ijk} = a + bL + T_i + cD_{ijk} + d(L \times T_i) + e(L \times D_{ijk}) + f_i(T_i \times D_{ijk}) + g_i(D_{ijk} \times T_i \times L) + P_j + I_{jk}$$

(式 4-2)

$H_{ijk}$ は、 $i$ 番目の処理 (2-m-pruned, 4-m-pruned, または control) に割り当てられた、 $j$ 番目の反復における $k$ 番目の個体のそれぞれの測定年における樹高である； $a, b, c, d, e, f, g$ は、モデルのあてはめにおいて推定されるパラメータである。 $\epsilon_{ijk}$ は、誤差項である (表 4-2)。樹高とDBHの関係に対してアロメトリー式 (べき乗式) がしばしば用いられるが (O'Brien et al. 1995 ; Briand et al. 1998), 本研究では樹高 ( $H_{ijk}$ ) がDBHに対して線形関係であることを仮定した。なぜならば、アロメトリー関係よりも線形関係の方が良いあてはまりを示したからである。低密度植栽林分では、枝打ちによる効果として以下の2点が期待されるため、Full modelは説明変数としてDBHだけではなく、枝打ち処理, および枝打ちからの経過年とこれらの交互作用から構成される。

- 1) 枝打ち強度により、より完満な個体を生産する効果がある；
- 2) 直径-樹高関係は、枝打ち後の林分の発達に伴い変化する可能性がある。

本研究では、従属変数 $H_{ijk}$ が正規分布に従うと仮定し、最尤推定法によりモデルのあてはめを行った。これらの統計解析は、統計解析ソフトウェア (R Development Core Team 2007) において、lme関数 (Pinheiro et al. 2008) を用いて計算した。

表 4-2 本論中で使用される変数のリスト  
Table 4-2 List of variables used in the text

Variables	Units	Description
$D$ :	cm	DBH
$Dg$ :	cm / year	DBH growth rate
$H$ :	m	tree height
$I$ :		random effect of individual
$L$ :	year	length of time since pruning to the measurement or to the start of the interval
$Ne$ :	number / stem / year	number of epicormic shoots per stem
$P$ :		random effect of plot
$T$ :		fixed effect of pruning treatment (2-m-pruned, 4-m-pruned, or control)

後生枝の動態

後生枝の発生の特性を明らかにするため、後生枝数と、DBH, 枝打ちからの経過年, および枝打ち処理との関係について検討した。後生枝はそれぞれの観察年において、過去に発生し生残しているものと、当年に発生した新しいものと

含まれている。

後生枝数に対するFull modelは、以下の通りである：

$$\log(Ne_{ijk}) = a + bL + T_i + cD_{jk} + d(L \times T_i) + e(L \times D_{jk}) + f_i(T_i \times D_{jk}) + g_i(D_{jk} \times T_i \times L) + P_j + I_{jk} + \epsilon_{ijk}$$

(式 4-3)

$Ne_{ijk}$ は、 $i$ 番目の処理（2-m-pruned, 4-m-pruned, または control）に割り当てられた、 $j$ 番目の反復における $k$ 番目の個体の樹幹上に発生した後生枝数である； $a, b, c, d, e, f, g$ , および $g_i$ は、モデルの当てはめにおいて推定されるパラメータである； $\epsilon_{ijk}$ は誤差項である（表 4-2）。 $\log(Ne_{ijk})$ は、 $Ne_{ijk}$ の自然対数である。本研究では、rPPFDをモデルに含めなかった。なぜならば、rPPFDは枝打ち処理と強い関係があり、結果の説明が難しくなるからである。 $Ne_{ijk}$ はPoisson分布に従うと仮定し、リンク関数としてlog関数を用いた。これらの統計解析は、統計解析ソフトウェア（R Development Core Team 2007）において、lmer関数（Bates 2007）を用いて計算した。

### 4.3 結果

#### (1)林床の光強度

枝打ち処理区における林床の光強度は調査期間中に大きく変化したが、無処理区では調査期間を通じてほぼ一定であった。枝打ち直後に林床のrPPFDは4-m-pruned > 2-m-pruned > controlの順であった（図 4-1）。4-m-pruned plotでは、枝打ちはrPPFDを約20%まで増加させた。その後の時間経過と共に、枝打ち処理区のrPPFDは減少し、処理区間の差は小さくなった。枝打ち処理から3年後には、枝打ち処理区のrPPFDは無処理区と同程度になった。

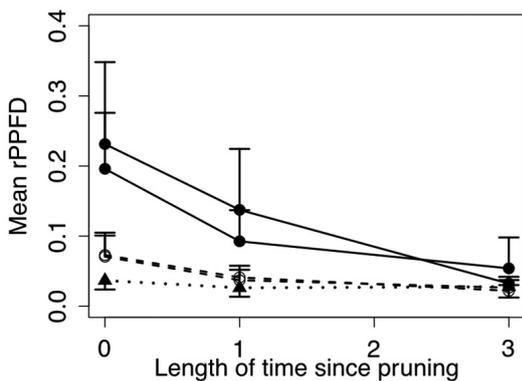


図 4-1 ギイマツ雑種F<sub>1</sub>人工林の林床における相対量子束密度（rPPFD）の変化

●, ○, ▲は、それぞれ4-m-pruned plot, 2-m-pruned plot, およびcontrol plotにおけるrPPFD; エラーバーは標準偏差を一方方向に示した。

Fig.4-1 Changes in the relative photosynthetic photon flux density (rPPFD) in a hybrid larch plantation in northern Japan. Solid circles, open circles, and solid triangles indicate rPPFD in the 4-m-pruned plots, 2-m-pruned plots, and control plot, respectively. Error bars indicate 1 SD.

#### (2)個体成長

個体のDBH成長に対する最適なモデル選択の結果、説明要因として枝打ち処理からの経過年（ $L$ ）、枝打ち処理（ $T$ ）、個体のDBH（ $D$ ）および二つの交互作用（ $L \times T$ ,  $L \times D$ ）を含むモデル選択された。

$$Dg_{ijk} = a + bL + T_i + cD_{jk} + d(L \times T_i) + e(L \times D_{jk}) + P_j + I_{jk} + \epsilon_{ijk}$$

(式 4-4)

選択されたモデルの詳細とモデルによって明らかにされた重要なパターンは以下の通りである：

- 1) 選択されたモデルは $L$ を有し、係数は正であった（表 4-3）。これは個体のDBH成長が調査期間を通して増加し続けることを示す。しかし、個体のDBH成長に対する $L$ の効果は明瞭ではない。なぜならばモデルが二つの交互作用（ $L \times T$ ,  $L \times D$ ）をもつからである。
- 2) 選択されたモデルは $T$ を有し（表 4-3）、枝打ち処理間で個体成長が異なる傾向があることが示された（図 4-2）。しかし、モデルは交互作用（ $L \times T$ ）を含むため、調査期間によって枝打ち処理間の差は変化する。 $T$ の効果は、枝打ち直後（ $L = 0$ ）において最も明瞭に示された。この時、DBH成長量は他の処理に比較して4-m-prunedで低かった。

表 4-3 選択されたDBH成長速度モデルのパラメータ

Table 4-3 Estimated parameters of the selected model for DBH growth

Variables	Parameters	Estimate	SE	p-value
Intercept	$a$	-0.2564	0.1088	
$L$	$b$	0.1117	0.0539	<0.0001
$T$	4-m-pruned	-0.1757	0.0739	0.0327
	2-m-pruned	0.0467	0.0760	
	control	0		
$D$	$c$	0.0788	0.0078	<0.0001
$L \times T$	4-m-pruned	$d$ 0.0440	0.0372	0.0032
	2-m-pruned	-0.0413	0.0383	
	control	0		
$L \times D$	$e$	-0.0136	0.0036	0.0002

$L$  枝打ちから調査期間の期首までの間隔； $T$  枝打ち処理； $D$  調査期間の期首年のDBH；SE 標準誤差

P-valueは尤度比検定により算出した。交互作用の要素となっている要因の主効果についてP-valueを計算するに際し、以下に示す二つのモデルの対数尤度を使用した：モデル1 選択されたモデルの説明変数から、注目している主効果が構成要因の一つである交互作用を除く；モデル2 モデル1からさらに注目している主効果を除く。

$L$  Length of time since pruning to the start of the interval;  $T$  Pruning treatment;  $D$  DBH at the start of the interval;  $SE$  Standard error

P-values are calculated by likelihood ratio test. In calculating p-values for main effects that are components of some interaction terms, log-likelihood of the following two models are used: model 1 that has the explanatory variables of the selected model excluding interaction terms that have the target main effect as a component, and model 2 that has the explanatory variables of the model 1 excluding the target main effect.

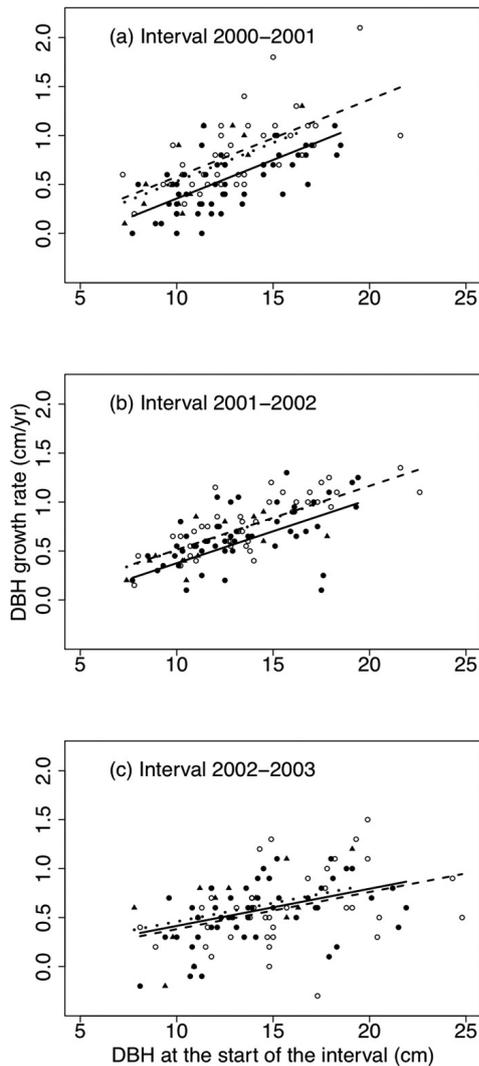


図 4-2 (a) 2000年-2001年, (b) 2001年-2002年, (c) 2002年-2003年のグイマツ雑種F<sub>1</sub>のDBH成長速度 ( $Dg$ ) と調査期間の期首DBHとの関係

●, ○, ▲は, それぞれ 4-m-pruned plots, 2-m-pruned plots, およびcontrolにおけるDBH成長速度を示す; 実線, 破線, および点線は, それぞれ 4-m-pruned plots, 2-m-pruned plot, およびcontrolにおける  $Dg$  と  $D$  との関係を選択されたモデルから算出した関係を示す;  $Dg$  と  $D$  との関係は, 選択されたモデル (式 4-4) の固定効果により計算された; 表 4-2 および 4-3 に, 変数の定義と推定されたパラメータを示した。

Fig.4-2 Relationship between DBH growth rate ( $Dg$ ) and initial DBH ( $D$ ) for individual trees in a hybrid larch plantation in northern Japan for 2000-2001 (a), 2001-2002 (b), and 2002-2003 (c). Solid circles, open circles, and solid triangles indicate the DBH growth rate in 4-m-pruned plots, 2-m-pruned plots, and the control plot, respectively. Solid, broken, and dotted lines represent the estimated relationship between  $Dg$  and  $D$  for the 4-m-pruned plots, 2-m-pruned plots, and control plot, respectively. The estimated relationships between  $Dg$  and  $D$  were calculated using the fixed-effect part of the selected model:  $Dg_{ijk} = a + bL + T_i + cD_{ijk} + d(L \times T_i) + e(L \times D_{ijk})$ . See Table 4-2 and 4-3 for the definitions of the variables and the estimated parameters, respectively.

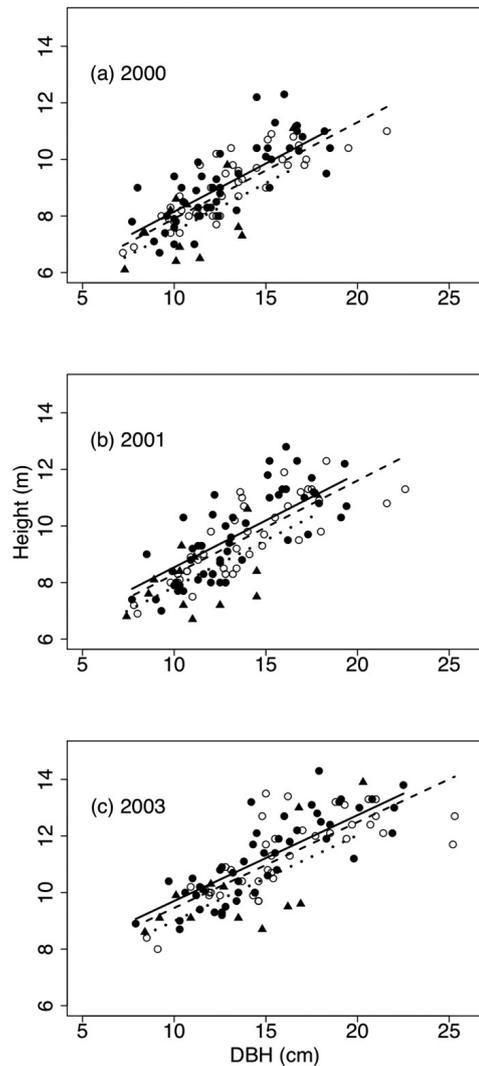


図 4-3 (a) 2000年, (b) 2001年, および(c)2003年におけるグイマツ雑種F<sub>1</sub>個体の樹高 ( $H$ ) とDBH ( $D$ ) との関係

●, ○, ▲は, それぞれ 4-m-pruned plots, 2-m-pruned plots, およびcontrol plotにおける個体の樹高を示す; 実線, 破線, および点線は, それぞれ 4-m-pruned plots, 2-m-pruned plots, およびcontrol plotにおける  $H$  と  $D$  との関係についての予測値を示す;  $H$  と  $D$  との関係の予測においては, 選択されたモデル (式 4-5) の固定効果の値を用いて計算した; 表 4-2 および 4-5 に変数の定義と推定されたパラメータを示した。

Fig.4-3 Relationship between individual tree height ( $H$ ) and DBH ( $D$ ) for individual trees in a hybrid larch plantation in northern Japan in (a) 2000, (b) 2001, and (c) 2003. Solid circles, open circles, and solid triangles indicate tree height in 4-m-pruned plots, 2-m-pruned plots, and control plot, respectively. Solid, broken, and dotted line represent the estimated relationships between  $H$  and  $D$  for the 4-m-pruned plots, 2-m-pruned plots, and control plot, respectively. The estimated relationships between  $H$  and  $D$  were calculated using the fixed-effect part of the selected model:  $H_{ijk} = a + bL + T_i + cD_{ijk} + e(L \times D_{ijk})$ . See Tables 4-2 and 4-5 for the definitions of the variables and the estimated parameters, respectively.

表 4-4 上位 3 つの回帰モデルの赤池情報量基準(AIC)

Table 4-4 Akaike's information criterion (AIC) scores for the top three regression models for each object

Objects	Models	AIC	wi <sup>2</sup>
DBH growth ( $Dg_{ijk}$ ):	<sup>1</sup> $a + bL + T_i + cD_{ijk} + d_i(L \times T_i) + e(L \times D_{ijk}) + P_j + I_{ik} + \epsilon_{ijk}$	74.742	0.5839
	$a + bL + T_i + cD_{ijk} + d_i(L \times T_i) + e(L \times D_{ijk}) + f_i(T_i \times D_{ijk}) + P_j + I_{ik} + \epsilon_{ijk}$	75.837	0.3377
	$a + bL + T_i + cD_{ijk} + d_i(L \times T_i) + e(L \times D_{ijk}) + f_i(T_i \times D_{ijk}) + g_i(L \times T_i \times D_{ijk}) + P_j + I_{ik} + \epsilon_{ijk}$	79.381	0.0574
Tree height ( $H_{ijk}$ ):	<sup>1</sup> $a + bL + T_i + cD_{ijk} + e(L \times D_{ijk}) + P_j + I_{ik} + \epsilon_{ijk}$	604.41	0.4044
	$a + bL + cD_{ijk} + e(L \times D_{ijk}) + P_j + I_{ik} + \epsilon_{ijk}$	605.61	0.2217
	$a + bL + T_i + cD_{ijk} + e(L \times D_{ijk}) + f_i(T_i \times D_{ijk}) + P_j + I_{ik} + \epsilon_{ijk}$	606.78	0.1238
Number of epicormic shoots ( $\log(Ne_{ijk})$ ):	<sup>1</sup> $a + bL + T_i + cD_{ijk} + d_i(L \times T_i) + P_j + I_{ik} + \epsilon_{ijk}$	453.2	0.5575
	$a + bL + T_i + cD_{ijk} + d_i(L \times T_i) + e(L \times D_{ijk}) + P_j + I_{ik} + \epsilon_{ijk}$	454.8	0.2547
	$a + bL + T_i + cD_{ijk} + d_i(L \times T_i) + f_i(T_i \times D_{ijk}) + P_j + I_{ik} + \epsilon_{ijk}$	457.1	0.0799

1 選択されたモデル; 2 Akaike weight

1 Selected model; 2 Akaike weight

- 3) 選択されたモデルはDを有し、係数は正であった(表 4-3)。これは個体のDBH成長量と期首DBHとの間に正の相関があることを示す(図 4-2)。
- 4) 選択されたモデルはLとTの交互作用を有していた(表 4-3)。これは枝打ち処理間のDBH成長量の差が、調査期間を通して減少することを示している(図 4-2)。
- 5) 選択されたモデルは交互作用L × Dを有していた(表 4-3)。これは個体のDBH成長量と期首DBHの関係の傾きが、時間経過と共に減少することを示している(図 4-2)。

選択されたモデルのAkaike weightは、0.5839であった(表 4-4)。二番目にDgを良く説明するモデルは、選択されたモデルに加えてTとDとの交互作用を有していた。このことは、DBH成長量と期首DBHとの関係(図 4-2)において、傾きが枝打ち処理間で異なる傾向にあることを示す。しかし、この効果は上述した効果に比較すると弱い。3番目に説明するモデルのAkaike weightは、かなり低く、最適モデルのLとTとの交互作用を欠く。これは、DBH成長量と期首DBHとの関係の収束が、DBH成長のデータにおいて重要な傾向であることを示す。

枝打ち処理間の成長速度の差がどのようにDBHに影響を与えるかを評価するため、それぞれの調査区において枝打ち処理から4年間のDBHの予測値を計算し比較した。すなわち、異なった枝打ち処理(4-m-pruned, 2-m-pruned, and control)を受けた個体について、枝打ち処理から4年後のDBHの変化を予測した。個体のDBH成長量を計算するに際して、DBH成長量について選択されたモデル(表 4-3)を使用した。期首DBHと処理との間に交互作用が認められないので、枝打ち処理間におけるDBHは、期首DBHに依存していなかった。4-m-prunedとcontrolとの間のDBHの違いは0.52cmで、2-m-prunedとcontrolとの間の差は0.01cmであった。

(3)直径-樹高関係

直径-樹高関係に対する最適なモデルの選択の結果、説明要因として枝打ち処理からの経過年(L)、枝打ち処理(T)、個体の期首DBH(D)および交互作用(L × T)が選択された：  

$$H_{ijk} = a + bL + T_i + cD_{ijk} + d_i(L \times T_i) + e(L \times D_{ijk}) + P_j + I_{ik} + \epsilon_{ijk}$$
 (式 4-5)  
 選択されたモデルの詳細とモデルによって明らかにされた重要なパターンは以下の通りである：

- 1) 選択されたモデルはLを有し、係数は正であった(表 4-5)。このことは、調査期間を通して、直径-樹高関係の切片が増加することを示す(図 4-3)。
- 2) 選択されたモデルはTを有していた(表 4-5)。このことは、直径-樹高関係の切片が、枝打ち処理間で異なることを示す(図 4-3)。
- 3) 選択されたモデルはDを有し、係数は正であった(表 4-5)。このことは樹高がDBHに対して線形の関係にあることを示す(図 4-3)。
- 4) 選択されたモデルは交互作用L × Dを有し、係数は負であった(表 4-5)。このことは、直径-樹高関係の傾きが、時間経過につれて減少することを示している(図 4-3)。

選択されたモデルのAkaike weightは比較的低く、二番目、および三番目と大きな差はなかった。二番目に良く説明するモデルは、Tを有していなかった(表 4-5)。このことは、枝打ち処理の効果はデータからの支持が弱いことを示す。三番目に良く説明をするモデルは、交互作用T × Dを有していた。このことは、直径-樹高関係が枝打ち処理間によって異なることを示す。

(4)後生枝の動態

枝打ち処理直後に枝打ちは後生枝数を増加させたが、2001-2003の期間に新たに現れた後生枝はかなり少なかった(表 4-6)。枝打ち処理直後における、枝打ち処理区と無処理区に

表 4-5 選択された樹高モデルのパラメータ

Table 4-5 Estimated parameters of the selected model for tree height

Variables	Parameters	Estimate	SE	p-value
Intercept	<i>a</i>	3.9419	0.3979	
<i>L</i>	<i>b</i>	0.4941	0.0590	<0.0001
<i>T</i>	4-m-pruned	0.7033	0.2637	0.0742
	2-m-pruned	0.4432	0.2716	
	control	0		
<i>D</i>	<i>c</i>	0.3500	0.0287	<0.0001
<i>L x D</i>	<i>e</i>	-0.0107	0.0043	0.0164

*L* 枝打ち処理から調査期間の期首年までの長さ; *T* 枝打ち処理; *D* 調査期間の期首のDBH; *SE* 標準誤差

P-valueは尤度比検定により算出した。交互作用の要素となっている要因の主効果についてP-valueを計算するに際し、以下に示す二つのモデルの対数尤度を使用した: モデル1 選択されたモデルの説明変数から、注目している主効果が構成要因の一つである交互作用を除く; モデル2 モデル1からさらに注目している主効果を除く。

*L* time since pruning to the start of the interval; *T* pruning treatment; *D* DBH at the start of the interval; *SE* standard error

P-values are calculated by likelihood ratio test. In calculating p-values for main effects that are components of some interaction terms, log-likelihood of the following two models are used: model 1 that has the explanatory variables of the selected model excluding interaction terms that have the target main effect as a component, and model 2 that has the explanatory variables of the model 1 excluding the target main effect.

おける平均後生枝数の違いは、後生枝の発生に対する枝打ち処理の効果であるとおおよそ考えることができる。

新たに発生した後生枝数が少なかったため、枝打ち処理後の後生枝数の変化は主に後生枝の枯死率により決定される。後生枝の枯死率は、比較的高く(表4-6)、枝打ち処理区で

より顕著であった。結果が示すように、平均後生枝数の調査区間の差は時間経過と共に減少した(表4-6; 図4-4)。

以下に示す選択されたモデルも上述の傾向を支持する:

$$\log(N_{e_{jk}}) = a + bL + T_j + cD_{jk} + d_i(L \times T_i) + P_j + I_{jk} + \epsilon_{jk} \quad (\text{式 4-6})$$

選択されたモデルの詳細とモデルによって明らかにされた重要なパターンは以下の通りである:

- 1) 選択されたモデルは*L*を有していた(表4-7)。このことは、後生枝数が調査期間を通して概ね減少傾向にあることを示す(表4-7; 図4-5)。
- 2) 選択されたモデルは*T*を有していた(表4-7)。このことは、後生枝数が処理間で異なることを示す。この効果は、枝打ち直後(*L* = 0)の時に最も明瞭である。しかし、時間の経過と共に傾向は不明瞭になる。なぜならば、選択されたモデルが*L* × *T*の交互作用を有しているからである。枝打ち処理区に対する*T*の推定値は、無処理区よりも大きかった。このことは、枝打ち直後では、後生枝数は無処理区よりも枝打ち処理区の方が多くなることを示している(表4-7; 図4-5)。
- 3) 選択されたモデルは交互作用*L* × *T*を有していた。このことは、後生枝数の減少速度が枝打ち処理間で異なることを示す。枝打ち直後の後生枝数が最も多い2-m-prunedにおいて、減少率は最も高かった。このことは、多数の後生枝が発生した場合に、後生枝数の減少速度が最も速くなることを示している(図4-5)。その結果、枝打ち処理間の後生枝数の差は、時間経過とともに小さくなった。
- 4) 選択されたモデルは*D*を有し、係数は正であった(表4-7)。このことは、後生枝数は小個体よりも大個体の

表 4-6 グイマツ雑種F<sub>1</sub>個体の樹幹に発生した後生枝の数および後生枝の平均枯死率

Table 4-6 Mean number of newly emerged epicormic shoots on individual larch trees and mean mortality rate of epicormic shoots

Treatment	Until 2000			2000 - 2001			2001 - 2003		
	<i>N</i> <sup>a</sup>	Number <sup>b</sup>	SD <sup>c</sup>	<i>N</i>	Number	SD	<i>N</i>	Number	SD
Mean number of newly emerged epicormic shoots ( <i>n</i> /individual)									
4-m-pruned	48	4.9	9.43	48	0.021	0.144	46	0.063	0.320
2-m-pruned	39	6.9	11.06	39	0.051	0.223	39	0.026	0.160
control	13	4.5	8.76	13	0.000	0.000	13	0.077	0.277
Mean mortality rate of epicormic shoots ( <i>n</i> / <i>n</i> )									
				2000 - 2001			2001 - 2003		
				<i>N</i>	Mortality <sup>d</sup>	SD	<i>N</i>	Mortality	SD
4-m-pruned				48	0.11	0.42	46	0.14	0.38
2-m-pruned				39	0.37	0.47	39	0.34	0.31
control				13	0.21	0.32	13	0.16	0.22

<sup>a</sup> 調査個体本数; <sup>b</sup> 調査個体における新しく発生した後生枝数の平均値; <sup>c</sup> 標準偏差; <sup>d</sup> 調査個体における後生枝の平均枯死率

<sup>a</sup> Number of individuals; <sup>b</sup> Mean value of the number of newly emerged epicormic shoots calculated for each individual larch tree; <sup>c</sup> Standard deviation; <sup>d</sup> Mean value of mortality rate of epicormic shoots calculated for each individual

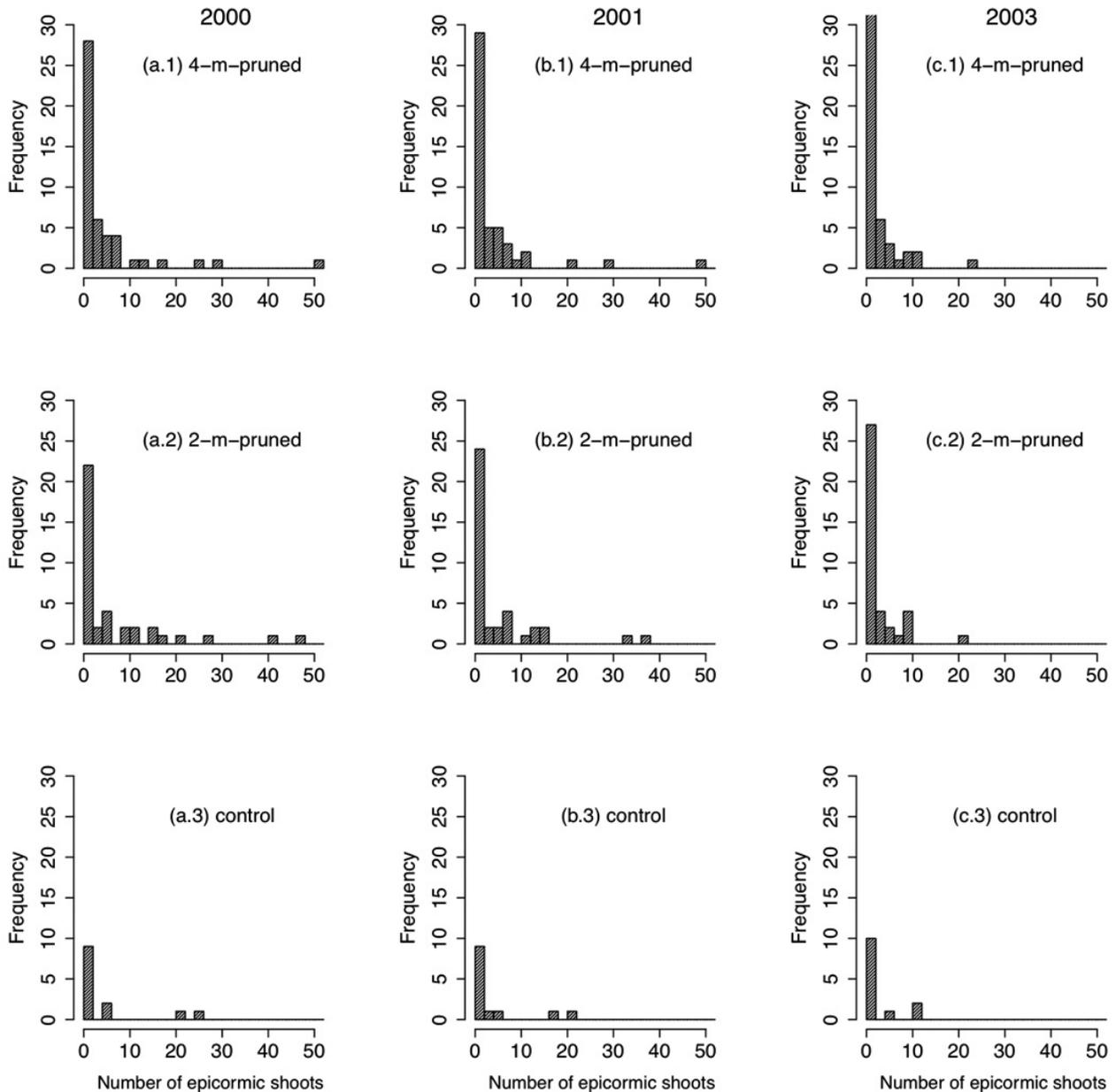


図4-4 2000年 (a, 1-3), 2001年 (b, 1-3), および2003年 (c, 1-3) における, グイマツ雑種F<sub>1</sub> 調査個体の樹幹上における後生枝数 ( $N_e$ ) の枝打ち処理別頻度分布

Fig.4-4 Frequency distributions of the number of epicormic shoots on individual trunks ( $N_e$ ) for each pruning treatment in 2000 (a, 1- 3), 2001 (b, 1- 3), and 2003t (c, 1- 3) in a hybrid larch plantation in northern Japan.

ほうが多く発生することを示す。

選択されたモデルのAkaike weightは比較的高く, 二番目に良く説明するモデルとはそれほど違わなかった。三番目のモデルでは, かなり低い値を示した。 $N_e$ に対して二番目に良く説明するモデルは, 選択されたモデルに加えて, もう一つの交互作用 ( $L \times D$ ) を有していた (表4-4)。このことは,  $N_e$ とDBHとの関係が調査期間を通して変化することを示す。三番目に良く説明するモデルは, 選択されたモデルに加えてまた別の交互作用 ( $T \times D$ ) を有していた (表4-4)。しかし, Akaike weightは極めて小さく, 三番目のモデルはデータ

からあまり支持されていないことを意味する。

後生枝の伸長は, 全ての調査区でかなり遅かった。2000年に全調査区で561の後生枝を確認し, そのうち2000-2003年にわたって生残した後生枝のうち, 1cm以上の長さに伸長したのは4本のみであった。

#### 4.4 考察

調査林分において林床の光強度は特徴的な変化を示した。枝打ち処理区の林床のrPPFDは枝打ち直後に増加し, その後無処理区と同程度までに減少した。無処理区では概ね一定の

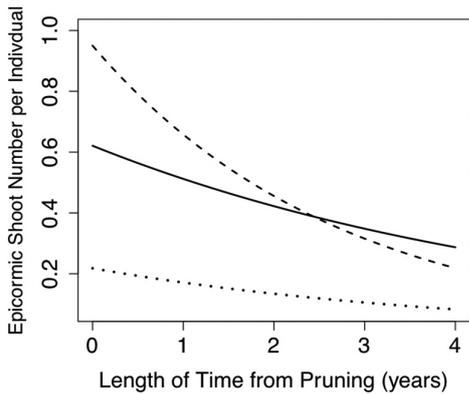


図 4-5 モデルによって予測された、個体当たりの後生枝数 ( $N_e$ ) と枝打ちからの経過年 ( $L$ ) との関係  
 実線、破線、および点線は、それぞれ 4-m-pruned plots, 2-m-pruned plots, および control plot の予測された  $N_e$  と  $L$  との関係を示す； $N_e$  と  $L$  との関係の予測においては、選択されたモデル (式 4-6) の固定効果の値を用いて計算した；固定された値は、 $D$  (13.6 cm: 全体の平均値表) を使用した；表 4-2 および表 4-7 に変数の定義と推定されたパラメータを示した。

Fig.4-5 Predicted relationships between epicormic shoot number per individual ( $N_e$ ) and time since pruning ( $L$ ). The solid, broken, and dotted lines indicate the estimated relationships for the 4-m-pruned plots, 2-m-pruned plot, and control plot, respectively. The estimated relationships between  $N_e$  and  $L$  were calculated using the fixed-effect part of the selected model:  $\log(N_{e_{ijk}}) = a + bL + cD_{ijk} + d_i(L \times T)$ . We used a fixed value for  $D$  (13.6 cm; overall average DBH) to calculate  $N_e$ . See Table 4-2 and 4-7 for the definitions of the variables and the estimated parameters, respectively

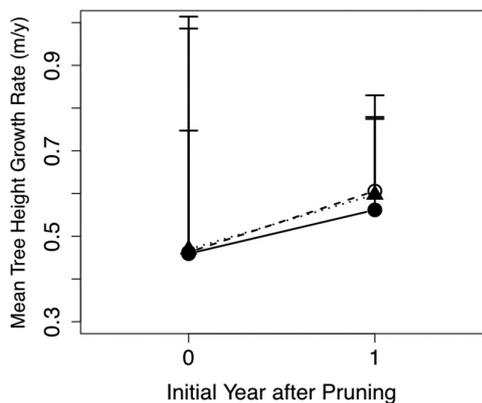


図 4-6 枝打ち処理区における平均樹高成長速度の経時変化  
 ●, ○, ▲は、それぞれ 4-m-pruned plots, 2-m-pruned plots, および control plot の平均樹高成長速度を示す；エラーバーは標準偏差を一方方向に示した。

Fig. 4-6 Temporal change in the mean tree height growth rate in a hybrid larch plantation in northern Japan. Solid circles, open circles, and solid triangles indicate rPPFD in the 4-m-pruned plots, 2-m-pruned plots, and control plot, respectively. Error bars indicate 1 SD

表 4-7 選択された後生枝数モデルのパラメータ

Table 4-7 Estimated parameters of the selected model for the number of epicormic shoots

Variables	Parameters	Estimate	SE	p-value	
Intercept	$a$	-3.2924	1.1225		
$L$	$b$	-0.2424	0.0671	< 0.0001	
$T$	4-m-pruned	1.0465	1.0232	0.3402	
	2-m-pruned	1.4719	1.0412		
	control	0			
$D$	$c$	0.1300	0.0564	< 0.0001	
$L \times T$	4-m-pruned	$d$	0.0495	0.0631	0.0004
	2-m-pruned		-0.1251	0.0652	
	control		0.0000		

$L$  枝打ちからの経過年； $T$  枝打ち処理； $D$  調査年における DBH； $SE$  標準誤差

$P$ -valueは尤度比検定により算出した。交互作用の要素となっている要因の主効果について $P$ -valueを計算するに際し、以下に示す二つのモデルの対数尤度を使用した：モデル1 選択されたモデルの説明変数から、注目している主効果が構成要因の一つである交互作用を除く；モデル2 モデル1 からさらに注目している主効果を除く。

$L$  time since pruning;  $T$  pruning treatment;  $D$  DBH at the time of measurement;  $SE$  standard error

$P$ -values are calculated by likelihood ratio test. In calculating  $p$ -values for main effects that are components of some interaction terms, log-likelihood of the following two models are used: model 1 that has the explanatory variables of the selected model excluding interaction terms that have the target main effect as a component, and model 2 that has the explanatory variables of the model 1 excluding the target main effect.

値を示した (図 4-1)。rPPFDにより葉量の変化を予測することができる。葉量は枝打ち処理直後に、枝打ち処理区で減少する。その後、概ね一定値を示している無処理区と同程度に回復する。この葉量とrPPFDとの平行した変化は、後述するように個体の成長や後生枝の動態に影響を与える。

枝打ち処理を受けた個体の葉量回復速度は、個体の齢や活力などに依存する。62年生のヒノキ (*Chamaecyparis obtusa*) 林分において、枝打ちが相対照度を5.7%から18.8%へ増加させ、枝打ちから3年後の相対照度は20%にとどまった (上中・尾方 1983)。本研究における林分は、この研究よりもかなり若く (調査開始時11年生)、また樹高成長も旺盛であることから、速やかに葉量は回復した。

DBH成長速度の解析結果は、枝打ちとその後の回復によって決定される葉量が、DBH成長速度に対して影響を与えていることを示している。枝打ち処理直後には、DBH成長速度は4-m-pruned plotにおいて最も低かった。なぜならば枝打ちによって葉量が減少したことが、DBH成長速度を減少させているからである。しかし、枝打ち処理区の葉量が無処理区と同程度に回復すると、処理区間のDBH成長速度の差は小さくなった (図 4-2)。葉量とDBH成長速度の速やかな回復は、本研究対象の人工林が若齢林であり旺盛な成長量を有していることから可能になっている。このように、この結果はどの

ような林分にも適用できるわけではなく、特に高齢林では違う振る舞いをする。

DBH成長速度に処理間の差が認められたが、この差によって処理間のDBHの大きな差が生じることはなかった。早期の強い枝打ちは、DBH成長速度を減少させるが、その効果は無視できる程度である。

枝打ちはわずかに直径-樹高関係を変化させ、枝打ち処理区における樹形は完満になる傾向にあった(図4-3)。このことは、DBHや樹高の成長が枝打ちによって異なった反応をするからである。具体的には、枝打ちはDBH成長を低下させるが、樹高成長には影響を及ぼさない(図4-6)。これまでの研究結果では、例えば*Pinus ellioti* (Bennett 1955), *Cryptomeria japonica*, *Chamaecyparis obtuse* (藤森 1975), および*Picea glehnii* (小山・浅井 1998)では、DBH成長速度は明らかに枝打ちによって減少しているにもかかわらず、樹高成長速度が枝打ちから影響を受けていないことを示している。一方、低密度植栽の人工林において、枝打ちが樹高成長を減少させることを示す報告もある(藤森 1975; 竹内・蜂屋 1977)。

本研究の結果は枝打ちが、低密度植栽を行った場合の問題の一つである梢殺(梶原 1989)を緩和することを示した。しかし、DBHと樹高との関係における枝打ち処理間の差異が、枝打ちによる効果だとは言い切れない。なぜなら、その差異が枝打ち直後に既に現れているからである。

枝打ち処理はその直後に、後生枝の発生を促した。頂芽優勢(Cline 1997による定義において)の打破が後生枝の発生の原因であると考えられる。頂芽優勢は、頂枝が後生枝を含む側枝の成長を妨げている状態のことである。オーキシン濃度の減少が、頂芽優勢の打破のメカニズムであることが*Eucalyptus polyanthemos* (Bachelard 1969)や草本種(Cline 1996)で示されている。オーキシンは頂端分裂組織中で生産されるので、枝の除去(つまり枝打ち)はオーキシンの濃度を低下させ、頂芽優勢の打破を誘発する。光強度はこのメカニズムに関係している可能性がある。それは、幹で光を受けると、シュートの頂端から根まで移動中のオーキシンが分解されるからである(Wignall et al. 1987)。本研究では、林床の光強度は枝打ちによって増加した(図4-1)。浅井ほか(1980)も、ニホンカラマツに対して葉群の99%を除去する実験を行い、後生枝数の増加を確認している。

枝打ち処理区における葉群の速やかな回復やそれに伴うrPPFDの低下は、その後の後生枝の動態に影響を与えていた。葉群の回復とそれに伴うrPPFDの低下は、頂芽優勢が枝打ち前の状態と同程度にまで回復したことの原因だと考えられる。本研究では、枝打ち処理から2年後の後生枝の発生数は、殆ど無視できるほどになった(表4-5)。光強度の弱い条件下では、後生枝の枯死率は高く、生存し続けるものは限られていた。光強度が弱いと後生枝の成長も制限される。そのため、本研究で検討された早期に強度の枝打ちを行うことは、後生

枝の発生数やサイズを増加させ、材の質を低下させる結果にはならない。しかし、残存している後生枝が、大きく成長する可能性が残されているので(O'Hara and Valappil 2000)、収穫される材の質について判断するためには、長期にわたってデータを蓄積する必要がある。

グイマツ雑種F<sub>1</sub>に対する新しい施業指針に対する提案

育林的視点から、本研究の要点は以下のようにまとめられる：

- 1) 地上高4mまでの枝打ちのように、早期に強度の枝打ちを行うことは、グイマツ雑種F<sub>1</sub>の若齢林(11年生人工林)において、個体の成長をわずかに減少させる。
- 2) 早期に強度の枝打ちを行うことは、梢殺の解消につながる。
- 3) また、早期に強度の枝打ちを行うと、後生枝数を増加させるが、その影響は無視できる。なぜならば、開葉した後生枝の殆どが枯死するからである。

本研究の結果、低密度林分における樹幹形や材質を改善する上で、早期からの強度の枝打ちが効果的な方法の一つであることが示された。従来のカラマツ人工林の施業指針では、地位にもよるが概ね最初に1.5~2m、2回目に4mまでの枝打ちを行うように示している。低密度で植栽した場合には、良質材を得るために枝打ちの必要性は高まる。仮に将来的に収穫が有望である個体を1000本/ha程度に絞った場合、「平成22年造林事業標準単価」(北海道水産林務部 2010c)により計算すると、従来通りの施業方法では、最初の枝打ちで59,800円/ha、2回目の枝打ちで89,700円/haの費用が必要である。本研究で検討した早期・強度枝打ちを行うことで、枝打ち回数を2回から1回に減少させることが出来れば、枝打ち経費のうちの40%の削減となる。

しかし、枝打ちの強度に関しては、十分に注意を払う必要がある。もし、必要以上に葉群を除去すると、多くの後生枝の発生を誘導し、林冠下で後生枝が生残する可能性が生じる。林床の光強度(rPPFD)は、適切な枝打ち強度の、良い指標となる。本研究結果におけるrPPFDの最高値が約20%であることから、林床のrPPFDを20%以下に維持することを推奨する。将来的な新しい施業指針は、より高品質の材を低コストで生産するための育林ガイドラインとして、例えば、植栽本数と光強度、および間伐や枝打ちの時期など、量的な指標を提示する必要がある。

## 第5章 総合考察

本研究では、北海道の天然林における有用樹種の育成と、人工林資源の保育施業に焦点を当てて議論してきた。本章では、これらの施業が、森林資源の持続的利用に与える効果に

について検討する。

天然林の維持管理方法については、幾つかの天然林施業方法が提案および実行されてきているが、人工林の造成技術に比較すると未確立の領域が多い（小山ほか2003）。1960年代以降、本州ではブナを中心に天然下種更新施業が行われてきたが、2000年代前半からその施業方法を検証する動きが始まっている（正木ほか2003）。また、1990年代後半から2000年代にかけて、生物多様性や森林の公益的機能を考慮し、本来の生態のプロセスを維持するような管理方法が求められるようになってきた（正木ほか2003）。北海道の天然林の多くは、開拓や、戦争中の需要により伐採された後に成林した二次林である。このような森林に成育する樹種について、実生更新や萌芽更新特性を解明することは、これからの天然林施業技術を確立する上で重要である。

本研究では、冷温帯性落葉広葉樹林において、優占種とはならないが材の利用価値の高いアオダモに焦点を置いて、天然更新特性の解明を行った。アオダモの種子は、発芽可能なものは豊作年の翌年に発芽を完了する。ブナの天然更新施業で行われているように、アオダモの天然更新を計画する場合、豊作年に併せて施業を行うことが重要である。Karlsson and Nilsson（2005）は、掻き起こし（scarification）と種子の成り年とのタイミングが合わなかったため、Norway spruce（*Picea abies*（L.）Karst.）の更新に対して、掻き起こしの効果が確認できなかったとしている。また、アオダモ種子の流入量と発芽率がわかれば、ある程度の実生発生数を予測することができるであろう。明石（2000）は、林床の草本生物量とアオダモ実生の生残率との間に負の相関があることを示している。またAbe et al.（2002）は、ブナ実生の生残と成長には、林冠ギャップの形成と林床植生の除去が必要であるとしている。アオダモの実生を確実に成長させるためには、下刈りなどの施業を行うことが必要と考えられる。また、アオダモは旺盛な萌芽更新を行うことが明らかとなった。萌芽更新により発生した萌芽幹は同齢の実生よりも成長速度が速く、また生残率も高い傾向にあった。攪乱により形成されたギャップにおける後継として、アオダモ萌芽幹の、シードリングバンクとしての役割は大きいと考えられる。

久保田（1996）は、持続的収穫を目的とした天然林管理には、成長率と死亡率だけではなく、更新にかかるパラメータを推定することが重要であるとしている。今後、アオダモ材の安定供給ため、天然林施業方法を確立するためには、稚幼樹のリクルートから成木の成長・枯死を考慮した森林動態モデルの構築が必要である。

天然林の管理、あるいは人工林造成により、アオダモ資源を育成していく上で問題となるのは、天然生のアオダモと比較して、施業を行い成長量が増加するなどした個体が、材質的に劣化するのではないかという点である。武藤・小泉（2007）は、胆振・日高地域の天然生と、防風林に植栽され

たアオダモとの材質特性を比較している。その結果、人工造林による速い成長量とバット材として適した材の生産との両立が可能であることを示している。このことから、施業を行い、個体の成長量を増加させても、バット材の質を維持することが可能であると考えられる。

荒木ほか（2008）は、バット材としてのアオダモ材の安定供給を目差したシステムを提案している。その中で、野球選手が年間に消費するバットの本数から、年間に10万本の植林が必要としている。試算では年間1億円の投資となる。

実際に施業をする森林所有者がアオダモを積極的に植栽するようになるためには、エゾシカの被害対策を行い、苗木の生残や成長をある程度保証する必要があると考えられる。そのために、植栽地の周囲を防護柵で囲ったり、苗木に直接防護用の網やシェルターのような物を設置したりすること（明石・福地2003）が考えられる。防護柵は、使用する資材にも依るが、延長100mで20万円程度の設置費用がかかる（根室振興局2010）。1haを囲うならば、約80万円かかる。人工林施業だけではなく、天然林施業においても、アオダモの稚幼樹を、エゾシカの被害から防護するための方策を行うことが重要である。そのために、国や北海道などの助成事業を活用する方法がある。しかし、アオダモに対するエゾシカの嗜好性の高さ（寺澤1999）を考慮すれば、エゾシカの頭数調整が成功しない限り、この問題はアオダモ資源を育成する上で大きな障害になると考えられる。

若齢（約30年生）のウダイカンバ二次林に対する間伐は、林分成長量と葉群構造に影響を与えた。また、伐採による影響を受けた林分は、その後の食葉性昆虫による攪乱に対して、伐採を受けなかった林分とは異なった反応を示した。林冠が閉鎖すると、間伐を行った林分と無処理の林分との差は少なくなると考えられた。近年、北海道のウダイカンバ林で確認されている樹冠の枯れ下がりには、長期間にわたる個体間の競争が継続している時に発生する攪乱が原因とされている（Ohno et al. 2009）。また、樹冠の刈れ下がりを防ぐためにも、間伐は若齢時に行うべきとしている（Ohno et al. 2010）。本研究では、林齢が約30年生のウダイカンバ林では、間伐や食葉性昆虫の発生などの攪乱が林分成長量に負の影響を与えるが、その効果は持続的ではなく、林分成長量は回復しうることが示された。30年生程度の林齢時に間伐を行うことは、林分の健全性を保持する上でも重要であると考えられる。

北海道の人工林施業は、現在大きな転換期にあるといえる。戦後の高度経済成長期や、洞爺丸台風後に大規模に植栽されたカラマツやトドマツが、成熟期を迎えており、戦後最大の人工林資源蓄積を有する状態になっている（北海道水産林務部2009b）。一方で、森林所有者の高齢化が問題となっている。今後北海道の林業を産業として維持するためには、低コストで、かつ質の高い材を生産できるような施業方針が求められる。本研究では、カラマツに比較して成長や通直性に優

れ、ネズミの被害を受けにくいとされるグイマツ雑種F<sub>1</sub>を低密度で植栽した場合に、早期に強度の枝打ちを行ってコストを削減しても材質の低下には繋がらないことを示した。この様に、低コストで材質の良い育林技術を開発することは、これからの北海道林業の振興に貢献できると考えられる。

これまでに、様々な種類の収穫表や、それを構築するための理論が考えられてきた（例えば阿部 1980; Kikuzawa 1981, 1983b; 木平 1992など）。また白石（2005）や八坂ほか（投稿中）のようなシステム収穫表は、所有林分の実情に合わせて施業計画を立てられるようなソフトウェアである。収穫予測手法やソフトウェアの構築において、各施業のコスト削減や、材質の向上を組み込むことができれば、施業技術の更なる向上に繋がるであろう。

## 謝 辞

本論文は千葉大学審査学位論文である。

本研究のとりまとめに際し、千葉大学園芸学部園芸学研究科本條 毅教授には、本論文の校閲を賜り懇切にご指導を頂いた。また千葉大学園芸学部園芸学研究科今久教授、沖津 進教授には、本論文の校閲を賜り多くのご教示を頂いた。謹んで深謝の意を表す。

千葉大園芸学部園芸学部園芸学梅木 清准教授には、本論文の校閲を賜ると共に、北海道立林業試験場に勤務されていた当時より、研究の進め方、統計解析など、本研究全般にわたり多くのご指導を頂いた。心より感謝の意を表す。

石川県立大学環境科学科の菊沢喜八郎教授には、北海道林業や施業技術に関する知見についてご教示いただいた。東京薬科大学生命科学部の東浦康友教授には、マイマイガの生態について貴重な知見をご教示頂いた。山形大学農学部的小山浩正教授には、種子の発芽特性や、人工林の枝打ち技術など、本研究の共同研究者として多くの示唆を与えて頂いた。北海道立総合研究機構・林業試験場・研究参事寺澤和彦博士、同場・林業経営部・研究主幹八坂通泰博士、同主査（育林）大野泰之博士、同主査（経営）渡辺一郎氏には、本研究のとりまとめにあたり、共同研究者として調査や議論を重ね、終始にわたり多くの示唆を頂いた。共同研究者各位に深く感謝の意を表す。

岩手大学農学部松木佐和子講師には、ウダイカンバの葉のフェノロジーに関する議論を通し多くの示唆を与えていただくとともに、アオダモの萌芽・実生研究に関してご協力を頂いた。ここに感謝の意を表す。

北海道立総合研究機構・林業試験場緑化樹センター所長佐藤孝夫博士、同場・道東支場長原 秀穂博士、研究主任中川昌彦博士には、本研究の遂行にあたり、多くの便宜をはかって頂くとともに、ご協力とご助言を頂いた。また、北海道立林業試験場総務部管理科（現北海道立総合研究機構・林業試験場総務課企画グループ）の各位には、ウダイカンバ間伐試験

地を長期にわたり管理していただき、また各研究に関する調査についてご協力を頂いた。

北海道岩見沢市の泉 征三郎氏には、氏が所有する山林をグイマツ雑種F<sub>1</sub>の枝打ち試験地として使用させて頂いた。日高支庁（現日高振興局）造林係の方々には、管内で採種されたアオダモの種子を提供して頂いた。胆振森づくりセンター（現胆振総合振興局 森林室）関係各位には、管内の道有林をアオダモの萌芽、実生更新試験地として提供して頂き、また調査地の設定や調査について便宜を図るなどご助力を頂いた。

北海道立総合研究機構林業試験場の多くの上司、同僚各位には、本研究の遂行にあたり、日頃から有益な討論、助言を頂いた。また研究補助員各位には調査・試料の整理など多大な協力を頂いた。

以上ご協力いただいた方々に深く感謝の意を表す。

なお、学位論文は6章立てであるが、そのうちアオダモの天然更新にかかる「実生と萌芽による天然更新特性の比較」の章を割愛して掲載している。

本研究第4章は文部科学省科学研究費補助金（20380084および20370014）の助成を一部受けたものである。

## 引用文献

- Abe, M., Izaki, J., Masaki, T., Makita, A., and Nakashizuka, T. 2002. The effects of *Sasa* and canopy gap formation on tree regeneration in an old beech forest. *Journal of Vegetation Science*. 13: 656-574.
- 阿部信行 1980. トドマツ人工林の施業法に関する研究 (II) 道有林におけるトドマツ人工林の収穫予想表の作成. 北海道林業試験場報告. 18: 71-93.
- 明石信廣 2000. エゾシカが林床植生の構造におよぼす影響. 日林北支論. 48: 105-107.
- 明石信廣・福地稔 2003. エゾシカによる幼齢木食害の防除資材. 日林北支論. 51: 89-91.
- 荒木 光・寺嶋祐介・中尾 圭・山下恵子 2008. 地球環境のための3つの提案II. 京都教育大学環境教育研究年報. 16: 57-76.
- 浅井達弘・福地稔・菊沢喜八郎・水谷栄一 1980. カラマツの枝打ちに関する研究 (II) -枝打ち後の生長と萌芽-. 日林論. 91: 245-246.
- 浅井達弘・福地稔・菊沢喜八郎・水谷栄一 1981. アカエゾマツの枝打ちに関する研究 (II) -枝打ち後2年間の生長-. 日林北支論. 29: 38-40.
- 浅井達弘・菊沢喜八郎・福地稔・水谷栄一 1982. カラマツ人工林の枝打ち試験. 北海道林業試験場報告. 20: 45-61.
- 浅川彦彦 1956. ヤチダモの発芽遅延についての研究 (第1報) これまでの研究のあらましとトネリコ属植物のタネの比較観察. 林業試験場報告. 83: 1-18.
- 浅川彦彦 .1957. ヤチダモのタネの発芽遅延についての研究

- (第5報) 発芽におよぼす湿層処理の効果. 林業試験場研究報告. 95: 71-90.
- 浅川澄彦 1963. ヤチダモ種子を中心とした林木種子の発芽生理に関する研究. 林業試験場研究報告. 159: 1-66.
- Bachelard, E. P. 1969. Studies on the formation of epicormic shoots on eucalypt stem segments. *Australian Journal of Biological Science*. 22: 1291-1296.
- Bartelink, H. H. 1996. Allometric relationships on biomass and needle area of Douglas-fir. *Forest Ecology and Management*. 86: 193-203.
- Baskin, C. C. and Baskin, J. M. 2001. Seeds; ecology, biogeography, and evolution of dormancy and germination. 666pp. Academic Press. San Diego.
- Bates, D. 2007. lme4: Linear mixed-effects models using Eigen and Eigenfaces. R Package version 0.99875-9
- Beers, T. W. 1962. Components of forest growth. *Journal of Forestry*. 60: 245-248.
- Bennett, F. A. 1955. The effect of pruning on the height and diameter growth of planted Slash pine. *Journal of Forestry*. 53: 636-638.
- Bewley J. D., and Black, M. 1994. Seeds Physiology of Development and Germination. 455pp. Plenum Press. New York.
- Briand, C. H, Daniel, A. D., Wilson, K. A., and Woods, H. E. 1998. Allometry of axis length, diameter, and taper in the devil's walking stick (*Aralia spinosa*; Araliaceae). *American Journal of Botany*. 85: 1201-1206.
- 千葉茂 1963. カラマツ属の育種に関する研究 (1) 野兎鼠被害に対する樹種間の差異. 日林北支講. 12: 109-114.
- Cline, M. G. 1996. Exogenous Auxin effects on lateral bud outgrowth in decapitated shoots. *Annals of Botany*. 78: 255-266.
- Cline, M. G. 1997. Concepts and terminology of apical dominance. *American Journal of Botany*. 84: 1064-1069.
- Deal, R. L. and Tappeiner, J. C. 2002. The effect of partial cutting on stand structure and growth of western hemlock-Sitka spruce stands in southeast Alaska. *Forest Ecology and Management*. 159: 173-186.
- Elkinton, J. S. and Liebhold, A. M. 1990. Population dynamics of gypsy moth in north America. *Annual Review of Entomology*. 35: 571-596.
- 藤森隆郎 1975. 枝打ちの技術体系に関する研究. 林業試験場研究報告. 273: 1-74.
- 藤本征司 1978. カラマツの枝条形成に関する研究. 北海道大学農学部演習林研究報告. 35: 1-28.
- 福地 稔・菊沢喜八郎・水谷憲雄・水谷栄一 1982. トドマツの枝打ちに関する研究 (I) -枝打ち程度と2生育期間の生長-. 日林北支講. 30: 36-38.
- 後藤 晋・津田 智 2007. ウダイカンバ二次林の資源保続に向けた地はぎ処理の試み. *日本森林学会誌*. 89: 138-143.
- 生原喜久雄・相場芳憲・川原井正孝・新井雅夫 1985. シオジ用材林の更新と保育に関する研究 (第1報) 種子の発芽特性. 東京農工大学農学部演習林報告. 21: 71-75.
- Higashiura, Y. 1987. Larval densities and a life-table for the gypsy moth, *Lymantria dispar*, estimated using the head-capsule collection method. *Ecological Entomology*. 12: 25-30.
- 東浦康友・上条一昭. 1978. マイマイガ大発生終息過程の死亡要因. 北海道林業試験場報告. 15: 9-16.
- 北海道山林史戦後編編集者会議 1983 北海道山林史戦後編. 1421pp. 東京.
- 北海道林務部 1981. カラマツ間伐施業指針 -よいカラマツ林をつくるために- 121pp. 北海道林業改良普及協会. 札幌.
- 北海道林務部 1988. トドマツ人工林間伐の手引. 103pp. 北海道林業改良普及協会. 札幌.
- 北海道立林業試験場 2007. カラマツ人工林施業の手引. 91pp. 北海道立林業試験場. 美唄.
- 北海道水産林務部 2005. 平成17年度北海道林業統計. 札幌.
- 北海道水産林務部 2009a. 平成20年度北海道木材需給実績. URL: <http://www.pref.hokkaido.lg.jp/sr/rrm/>
- 北海道水産林務部 2009b. 平成20年度北海道林業統計. URL: <http://www.pref.hokkaido.lg.jp/sr/sum/kcs/rin-toukei/20rtk.htm>.
- 北海道水産林務部 2005-2010a. 道有林野事業統計書. 札幌
- 北海道水産林務部 2010b. 林業労働実態調査報告書 (平成21年度実績). URL: <http://www.pref.hokkaido.lg.jp/sr/rrm/n005.htm>
- 北海道水産林務部 2010c 平成22年度造林事業標準単価. URL: <http://www.pref.hokkaido.lg.jp/sr/srs/0205.htm>
- 保坂太郎・尾張敏章・後藤 晋 2008. 北海道中央部の択伐天然林におけるトドマツ実生, 稚樹, 幼樹の分布と立地環境の関係. *日林誌*. 90: 357-363.
- 今田盛生 1972. ミズナラの構造材林作業法に関する研究. 九州大学農学部演習林報告. 45: 81-225.
- Johannson, T. 1992. Sprouting of 2 - to 5 -year-old birches (*Betula pubescens* Ehrh. and *Betula pendula* Roth) in relation to stump height and felling time. *Forest Ecology and Management*. 53: 263-281.
- Johnson, J. B. and Omland, K. S. 2004. Model selection in ecology and evolution. *Trends Ecol Evol*. 19: 101-108.
- Jones, M. and Harper, J.L. 1987. The influence of neighbours on the growth of trees. II The fate of buds on long and short shoots in *Betula pendula*. *Proceedings of the Royal Society London*. B232: 19-33.
- Kabeya, D., Sakai, A., Matsui, K., and Sakai, S. 2003.

- Resprouting ability of *Quercus crispula* seedlings depends on the vegetation cover of their microhabitats. *Journal of Plant Research*. 116: 207-216.
- 梶 勝次・林 善三・鈴木徳司 1983. ウダイカンバ, シラカンバ, ミズナラ, ヤチダモ, イヌエンジュ苗木の上長・肥大成長の周期性. *日林北支講*. 32: 210-212.
- 梶原幹弘 1984. 相対幹形とその幹材積推定への利用に関する研究 (VI) 密度管理状態の異なるスギ同齢林の相対幹形と正形数. *日本林学会誌*. 66: 368-374.
- 梶原幹弘 1989. 新しい完満度の定義と表現を用いた同齢林における完満度の変化. *日本林学会誌*. 71: 50-55.
- 柿原道喜 1973. カラマツの枝打ちについて. *北方林業*. 25: 336-338.
- 上中作次郎, 尾方信夫 1983. ヒノキ林における相対照度の経年変化. *林業試験場研究報告*. 323: 60-64.
- 菅野高穂, 菱沼勇之助, 植木達人 1989. アオダモの育成に関する基礎的研究 (II) -アオダモ混交林の林分構成と更新-. *日林論*. 100: 131-132.
- Karlsson, M. and Nilsson, U. 2005. The effects of scarification and shelterwood treatments on naturally regenerated seedlings in southern Sweden. *Forest Ecology and Management*. 205: 183-197.
- Karlsson, P.S. and Weih, M. 2003. Long-term patterns of leaf, shoot and wood production after insect herbivory in the Mountain Birch. *Functional Ecology*. 17: 841-850.
- 加藤幸浩・熊谷隆宏・平井卓郎・金森勝義・高山光子・大橋義徳 2010. 北海道内の人工林資源を背景とした木質構造部材生産システム (第1報) -木材住宅構造部材の供給可能性-. *木材工業*. 65: 350-355.
- 菊沢喜八郎 1978. 北海道における天然生広葉樹林の収量-密度図. *日本林学会誌*. 60: 56-63.
- 菊沢喜八郎 1981. 間伐効果に関する定量的研究 (I) 収量-密度図を用いた分析. *日本森林学会誌*. 63: 51-59.
- Kikuzawa, K. 1981. Yield-density diagram for todo-fir plantations (I) A new Y-N curve based on the Beta-type distribution. *Journal of Japanese Forestry Society*. 63: 442-450.
- Kikuzawa, K. 1982. Leaf survival and evolution in Betulaceae. *Annals of Botany*. 50: 345-353.
- Kikuzawa, K. 1983a. Leaf survival of woody plants in deciduous broad-leaved forests. 1. Tall trees. *Canadian Journal of Botany*. 61: 2133-2139.
- Kikuzawa, K. 1983b. Yield-Density diagram for todo-fir plantations (II) Diameter growth of individual trees in unthinned stands. *Journal of Japanese Forestry Society*. 65: 52-56.
- Kikuzawa, K., Asai, T. and Fukuchi, M. 1984. Leaf-litter production in a plantation of *Alnus inokumae*. *Journal of Ecology*. 72: 993-999.
- Kikuzawa, K., Asai, T. and Higashiura, Y. 1979. Leaf production and the effect of defoliation by the larval population of the winter moth, *Operophtera brumata* L. in an alder (*Alnus inokumae* Murai et Kusaka). *Japanese Journal of Ecology*. 29: 111-120.
- Kimball, B. A., Nolte, D. L., Griffin, D. L., Dutton, S. M., and Ferguson, S. 1998. Impact of live canopy pruning on the chemical constituents of Douglas-fir vascular tissues: implications for black bear tree selection. *Forest Ecology and Management*. 109: 51-56.
- 気象庁2002. メッシュ気候値2000. (財)気象業得支援センター. 東京. CD-ROM.
- 気象庁 2009, 2010. 気象統計情報.  
<http://www.jma.go.jp/jma/menu/report.html>
- 来田和人・内山和子・市村康裕・黒丸亮 2010. さし木苗木と実生苗木を植栽したグイマツ雑種F<sub>1</sub>低密度植栽実証林における幼齢期の成長と造林コスト. *北海道林業試験場研究報告*. 47: 1-13.
- 北畠琢郎・後藤 晋・高橋康夫・笠原久臣・犬飼雅子 2003. 冷温帯針広混交林における択伐施業がトドマツの個体群動態に及ぼす影響. *日林誌*. 85: 252-258.
- 小池孝良 1986. 落葉広葉樹の単葉の成長と光合成の経時変化. *日林論*. 97: 373-374.
- Koike, T. and Sakagami, Y. 1985. Comparison of the photosynthetic responses to temperature and light of *Betula maximowicziana* and *Betula platyphylla* var. *japonica*. *Canadian Journal of Forest Research*. 15: 631-635.
- 木平勇吉 1992. システム収穫表の概要. 文部科学省科学研究費総合 (A) 研究成果報告書「システム収穫表」. 2-5.
- 今 博計・小山浩正 2000. ジベレリン処理によるヒノキアスナロの種子生産. *日本林学会誌*. 82: 148-153.
- 小山浩正 2001. 低密度植栽による低コスト育林システムの開発-グイマツ雑種F<sub>1</sub>の事例-. *山林*. 1404: 18-26.
- 小山浩正・浅井達弘 1998. アカエゾマツの早期枝打ちの有効性. *日本林学会誌*. 80: 16-20.
- 小山浩正・正木 隆・長池卓夫 2003. 天然林施業のツールとしての生態学. *日本森林学会誌*. 85: 245
- 小山浩正・長岡あやの・高橋教夫 2008. アオダモ果実の果皮による発芽遅延とそのメカニズム. *日本森林学会誌*. 90: 97-102.
- 小山浩正・矢島崇 1989. かき起こし地による侵入樹種の分布様式と階層構造の推移. *日本林学会北海道支部論文集*. 37: 55-57.
- Kozłowski, T. T., Klammer, P. J., and Pillardy, S. G. 1991. The physiological ecology of woody plants. 657pp. Academic Press., London.

- Kozłowski, T. T. and Clausen, J. J. 1966. Shoot growth characteristics of heterophyllous woody plants. *Canadian Journal of Botany*. 44: 827-843.
- 久保田康裕 1996. 樹木個体群の更新過程からみた天然林施業のあり方. *日林誌*. 78: 79-83.
- Le Goff, N., Granier, A., Ottorini, J.-M., and Peiffer, M. 2004. Biomass increment and carbon balance of ash (*Fraxinus excelsior*) trees in an experimental stand in northeastern France. *Annals of Forest Science*. 61: 577-588.
- Le Goff, N. and Ottorini, J.-M. 1996. Leaf development and stem growth of ash (*Fraxinus excelsior*) as affected by tree competitive status. *Journal of Applied Ecology*. 33: 793-802.
- Liebold, A.M., Higashiura, Y. and Unno, A. 1998. Forest type affects predation on gypsy moth (*Lepidoptera: Lymantriidae*) pupae in Japan. *Environmental Entomology*. 27: 858-862.
- Long, J. N. and Smith, F. W. 1990. Determination of stemwood production in *Pinus contorta* var. *latifolia* forests: The influence of site quality and stand structure. *Journal of Applied Ecology*. 27: 847-856.
- Long, J. N. and Smith, F. W. 1992. Volume increment in *Pinus contrata* var. *latifolia*: the influence of stand development and crown dynamics. *Forest Ecology and Management*. 53: 53-64.
- Maillette, L. 1982. Structural dynamics of silver birch. I The fates of buds.. *Journal of Applied Ecology*. 19: 203-218.
- 正木 隆・杉田久志・金指達郎・長池卓夫・太田敬之・櫃間岳・酒井暁子・新井伸昌・市栄智明・上迫正人・神林友広・畑田 彩・松井 淳・沢田信一・中静 透 2003. 東北地方のブナ林天然更新施業地の現状-二つの事例と生態プロセス-. *日本林学会誌*. 85: 259-264
- 松野久也・田中啓策・水野篤行・石田正夫 1964. 地質図幅「岩見沢」及び同説明書. 北海道開発庁. 184pp. 札幌.
- McEvoy, P. B. 1984. Dormancy and dispersal in dimorphic achenes of tansy ragwort, *Senecio jacobaea* L.(Compositae). *Oecologia*. 61: 160-168.
- Meyer, S. E. and Monsen, S. B. 1991. Habitat-correlated variation in mountain big sagebrush (*Artemisia tridentata* ssp. *vaseyana*) seed germination patterns. *Ecology*. 72: 739-742.
- Meyer, S. E., Kitchen, S. G., and Carlson, S. L. 1995. Seed germination timing patterns in intermountain Penstemon (Scrophulariaceae) . *American Journal of Botany*. 82: 377-389.
- Mitchell, J. E. and Popovich, S. J. 1997. Effectiveness of basal area for estimating canopy cover of ponderosa pine. *Forest Ecology and Management*. 95: 45-51.
- Mitchell, R. G., Waring, R. H. and Pitman, G. B. 1983. Thinning lodgepole pine increases tree vigor and resistance to mountain pine beetle. *Forest Sci.* 29: 204-211.
- 水井憲雄 1991. 種子重-種子数関係を用いた落葉広葉樹の種子の結実豊凶区分. *日本林学会誌*. 73: 258-263.
- 森 徳典 1991. 北海道落葉樹のタネ-取り扱いと造林特性-. 139pp. 北方林業. 札幌.
- 森 徳典 1998. 日本の樹木種子 (広葉樹編) . 410 pp. 林木育種協会. 東京.
- 武藤吾一・小泉章夫 2007. バット用材としてのアオダモ, ホワイトアッシュおよびシユガーマープルの材質特性. 北海道大学演習林研究報告. 64: 113-122.
- 長坂 有 2003. 河畔広葉樹数種の種子貯蔵. *日林北支論*. 51: 55-57.
- Nakashizuka, T. 1987. Regeneration dynamics of beech forests in Japan. *Plant Ecology*. 69: 169-175.
- 根室振興局 2010. 標津町のエゾシカ森林被害対策について. <http://www.nemuro.pref.hokkaido.lg.jp/ds/srs/ezoshikakensyuukai>
- 日本野球機構 1985. 北海道のアオダモに関する基礎資料. 146pp. 北海道森林技術センター . 札幌.
- Nikolaeva, M. G. 1969. Physiology of deep dormancy in seeds. (translated by Shaprio, Z.) 220 pp, National Science Foundation. Washington, D.C.
- Nikolaeva, M. G. 1977 Factors controlling the seed dormancy pattern. In *The physiology and biochemistry of seed dormancy and germination*. North-Holland Pub. Co., Amsterdam, 51-74.
- 小笠原繁男・木村徳志・高橋 稔・今西 肇・倉橋昭夫 1994. アオダモの翼果と実生苗の母樹による違い. *日林北支論*. 42: 64-66.
- O'Brien, S. T., Hubbell, S. P., Spiro, P., Condit, R., and Foster, R. B. 1995. Diameter, height, crown, and age relationships in eight neotropical tree species. *Ecology*. 76: 1926-1939.
- O'Hara, K. L. and Valappil, N. I. 2000. Epicormic sprouting of pruned western larch. *Canadian Journal of Forest Research*. 30: 324-328.
- Ohno, Y. Umeki, K., Terazawa, K., Yasaka, M., Watanabe, I. and Takiya, M. 2010. Competition as a predisposing factor of crown dieback in a secondary forest of *Betula maximowicziana* in Hokkaido, northern Japan. *Journal of Forest Research*. 15: 161-168.
- Ohno, Y., Umeki, K., Watanabe, I., Takiya, M., Terazawa, K., Hara, H. and Matsuki, S. 2008. Variation in shoot mortality within crowns of severely defoliated *Betula maximowicziana* trees in Hokkaido, northern Japan. *Ecological Research*. 23: 355-362
- Ohno, Y., Umeki, K., Watanabe, I., Takiya, M., Terazawa, K., Yasaka, M., and Matsuki, S. 2009. Basal area growth and

- mortality of *Betula maximowicziana* affected by crown dieback in a secondary forest in Hokkaido, northern Japan. *Journal of Forest Research*. 14: 37-43.
- 小野有五・五十嵐八枝子 1991. 北海道の自然史. 219pp. 北海道大学図書刊行会. 札幌
- Oren, R., Waring, R. H., Stafford, S. G., and Barrett, J. W. 1987. Twenty-four years of ponderosa Pine growth in relation to canopy leaf area and understory competition. *Forest Science*. 33: 538-547.
- 大島紹郎・錦織正智 1994. グイマツ雑種F<sub>1</sub>の幹曲がりにおける家系間変異. *日林北支論*. 42: 37-39
- Pinheiro, J., Bates, D., DebRoy, S., Sarkar, D., and the R Core team 2008. *Nlme: Linear and Nonlinear Mixed Effects Models*. R package version 3.1-88.
- Prichard, H. W., Manger, K. R., and Prendergast, F. G. 1988. Changes in *Trifolium arvense* seed quality following alternating temperature treatment using liquid nitrogen. *Annals of Botany*. 62: 1-11.
- Raup, M. J., Werren, J. H., and Sadof, C. S. 1988. Effects of short-term phenological changes in leaf suitability on the survivorship, growth, and development of gypsy moth (*Lepidoptera: Lymantriidae*) larvae. *Environmental Entomology*. 17: 316-319.
- R Development Core Team 2007. *R: A language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria URL <http://www.R-project.org/>.
- 林野庁 2010. 平成22年版 森林・林業白書. 218pp.
- Ross, M. A. and Harper, J. L. 1972. Occupation of biological space during seedling establishment. *Journal of Ecology*. 60: 77-88.
- 佐藤 創 1998. 湿層処理によるハリギリ種子の発芽促進. *日本林学会誌*. 80: 270-282.
- 佐藤 創 2003. 簡便な湿層処理によるハリギリ種子の発芽促進. *日本森林学会誌*. 85: 346-349.
- Seiwa, K. 1998. Advantages of early germination for growth and survival of seedlings of *Acer mono* under different overstorey phenologies in deciduous broad-leaved forests. *Journal of Ecology*. 86: 219-228.
- 渋谷正人・矢島 崇・河合由香・渡部訓男・西川 功 1997. 風害後40年間の落葉広葉樹林の林分回復過程と主要樹種の幹数動態. *日本林学会誌*. 79: 195-201.
- 白石則彦 2005. 収穫予測システムの過去・現在・未来 (今月のテーマ/システム収穫表). *林業技術*. 764: 9-12.
- Smith, D. M., Larson, B. C., Keltly, M. J., and Ashton, P. M. 1997. *The practice of silviculture applied forest ecology*. 9<sup>th</sup> edn. Wiley. New York
- Smith, F. W., Long, F. N. 1989. The influence of canopy architecture on stemwood production and growth efficiency of *Pinus contorta* var. *latifolia*. *Journal of Applied Ecology*. 26: 681-691.
- Steinman, J. R. and MacLean, D. A. 1994. Predicting effects of defoliation on spruce-fir stand development: a management-oriented growth and yield model. *Forest Ecology and Management*. 69: 283-298.
- Strong, T. F. and Erdmann, G. G. 2000. Effects of residual stand density on growth and volume production in even-aged red maple stands. *Canadian Journal of Forest Research*. 30: 372-378.
- 只木良也・蜂屋欣二 1968. 森林生態系とその物質生産. わかりやすい林業解説シリーズ29. 64pp. 林業科学技術振興所. 東京.
- 高橋行雄・大橋靖雄・芳賀敏郎 1989. SASで学ぶ統計的データ解析 5 SASによる実験データの解析. 367 pp. 東京大学出版会. 東京.
- 高樹英明 2007. ギョウジャニンニクの種子発芽の促進. *山形大学紀要 (農学)*. 15: 59-68.
- 竹内郁雄 2002. 無節材生産を目的とした枝打ちに関する研究. *森林総合研究所研究報告*. 1: 1-114.
- 竹内郁雄・蜂屋欣二 1977. 枝打ちが生長におよぼす影響 (I) スギ模型林分での枝打ち試験. *日本林学会誌*. 59: 313-320.
- 滝谷美香・萩原法子 1997. 西南北海道横津岳における最終水期以降の植生変遷. *第四紀研究*. 36: 217-234.
- 滝谷美香・小山浩正・渡辺一郎・大野泰之 2002. アオダモ種子の発芽特性. *日林北支論*. 50: 90-92.
- 寺澤 和彦 1999. 道東地方の天然林におけるエゾシカ被害-浜中町での調査事例から-. *光珠内季報*. 115: 7-12.
- 梅木 清 1998. 4. 北海道におけるミズナラ造林. 北海道林業改良普及協会編 北海道立林業試験場監修「広葉樹育成ガイド ミズナラ林の造成技術」p27-28. 北海道林業改良普及協会. 札幌.
- 梅木 清 2003. 北海道における天然林再生の試み-かき起こし施業の成果と課題-. *日本林学会誌*. 85: 246-251.
- Viquez, E. and Pérez, D. 2005. Effect of pruning on tree growth, yield, and wood properties of *Tectona grandis* plantations in Costa Rica. *Silva Fennica*. 39: 381-390.
- Ward, W. W. 1966. Epicormic branching of black and white oaks. *Forest Science*. 12: 290-296.
- Waring, R. H. 1983. Estimating forest growth and efficiency in relation to canopy leaf area. *Advance in Ecological Research*. 13: 327-354.
- Waring, R. H., Gholz, H. L., Grier, C. C., and Plummer, M. L. 1977. Evaluating stem conducting tissue as an estimator of leaf area in four woody angiosperms. *Canadian Journal of*

Botany. 55: 1474-1477.

- Washitani, I. and Kabaya, H. 1988. Germination responses to temperature responsible for the seedling emergence seasonality of *Primula sieboldii* E. Morren in its natural habitat. Ecological Research. 3: 9-20.
- Washitani, I. and Masuda, M. 1990. A comparative study of the germination characteristics of seeds from a moist tall grassland community. Functional Ecology. 4: 543-557.
- Whitehead, D. 1978. The estimation of foliage area from sapwood basal area in Scots pine. Forestry. 51: 137-148.
- Wignall, T. A., Browning, G., and MacKenzie, K. A. D. 1987. The physiology of epicormic bud emergence in *Quercus robur* L. responses to partial notch girdling in thinned and unthinned stands. Forestry. 60: 45-56.
- Yagi, T. 2000. Morphology and biomass allocation of current-year shoots of ten tall tree species in cool temperate Japan. Journal of Plant Research. 113: 171-183.
- 八木貴信 2000. 広葉樹種におけるモジュールの機能分化. 日本生態学会誌. 50: 235-250.
- Yagi, T. and Kikuzawa, K. 1999. Patterns in size-related variations in current-year shoot structure in eight deciduous tree species. Journal of Plant Research. 112: 343-352.
- Yang, R. C. 1998. Foliage and stand growth responses of semimature lodgepole pine to thinning and fertilization. Canadian Journal of Forest Research. 28: 1794-1804.
- 八坂通泰 2000. 低密度植栽による低コスト育林システムの開発. 北海道カラマツ・トドマツ等人工林材対策協議会季報. 100: 1-10.
- Yasaka, M., Takiya, M., Watanabe, I., Ono, Y., Mizui, N. 2008. Variation in seed production among years and among individuals in 11 broadleaf tree species in northern Japan. Journal of Forest Research. 13: 83-88.
- 横井秀一・山口清 1996. ミズナラの後生枝の発生起源と間伐がその発達におよぼす影響. 日本林学会誌. 78: 169-174.

## Summary

*Betula maximowicziana* and *Fraxinus lanuginosa* are important deciduous broad-leaved species, and the hybrid larch  $F_1$  (*Larix gmelinii* var. *japonica* × *L. kaempferi*) is the newest plant species in Hokkaido, Japan. Studies have been performed to facilitate useful timber production from these species.

Germination experiments were conducted to investigate the germination/dormancy traits of *F. lanuginosa* fruit. The optimal mean temperature for germination of its fruit was 20°C, and the pericarp was the primary inhibitor of germination. The dormancy of the fruit was mainly due to the physical inhibition of embryo growth by a hard pericarp. These findings suggest that cold, moist

winter conditions soften the pericarp, reversing the forced dormancy of the fruit, thus permitting germination early in the following spring. These traits would be advantageous for the seedling establishment of *F. lanuginosa*, which is distributed in southeastern Hokkaido, an area with a severe winter climate, where it regenerates under a canopy of deciduous broad-leaved forests in which a favorable light condition tentatively occurs in the early spring prior to the leaf expansion of the upper trees.

The leaf biomass, seasonal changes in leaf fall, and plot growth were monitored for 11 years after thinning in a secondary deciduous hardwood stand dominated by *B. maximowicziana* in central Hokkaido, Japan. The annual leaf biomass and the ratio of late foliage to annual leaf biomass changed with stand development, thinning, and insect outbreaks. Multiple regression analysis revealed that the gross growth rate was positively dependent on both early and late foliage, whereas the effect of early foliage was stronger than that of late foliage. This result indicates that plot growth was determined by both the total leaf biomass and the phenological structure of the canopy. The phenological structure of the canopy should be considered when assessing and controlling forest productivity.

The effects of early and intense pruning on light intensity under the canopy, individual growth, diameter-height relationships, and epicormic shoot dynamics in young hybrid larch (*L. gmelinii* var. *japonica* × *L. kaempferi*) were examined to establish a new effective management method for hybrid larch plantations. The objective was to produce high-quality wood while reducing silviculture costs by using a combination of low-density planting and early and intense pruning. Although the growth rates were lower in the heavy pruning treatment (4 m above the ground level) than in the other treatments in the year following pruning, growth did not differ between treatments after 4 years. The number of epicormic shoots increased in the year following pruning, as did the relative photosynthetic photon flux density (rPPFD). The number of epicormic shoots was also dependent on the size of the individual trees. However, epicormic shoot survival was not sufficient to be problematic for high-quality timber production. If branches are pruned carefully such that the rPPFD does not exceed 20%, then the emergence of epicormic shoots can also be controlled. Our results indicate that early and intense pruning is an effective component of a new management system for hybrid larch plantations.

**Key words:** silvicultural technology; natural regeneration; pruning; *Fraxinus lanuginosa*; *Betula maximowicziana*