南九州の壮齢照葉樹二次林における主要構成樹種の台風被害の特徴 ——斉萌芽に由来する二次林構造と地形の影響——

井 藤 宏 香¹・伊 藤 哲^{*,2}・中尾登志雄²

急峻な立地に成立する約 80 年生の照葉樹二次林において、10 年間の樹木の動態を調査し、各樹種の台風攪乱の受け方に地形および二次林特有の林分構造がどのように影響するかを主要構成種 5 種を中心に明らかにした。出現樹種全体の台風被害の分析結果から、下部斜面で台風による幹折れや根返りなどの直接的攪乱、および巻き添え攪乱を受けやすいことが明らかとなった。これは、下部谷壁斜面の地表の不安定性による攪乱の起きやすさを反映しており、このことが下部斜面における立木密度の低い要因の一つであると考えられた。一方、幹折れや根返りの台風攪乱率は林冠層で高く、逆に巻き添えによる攪乱は下層の幹ほど多かったことから、台風による被害様式が樹木の階層内の位置により明瞭に異なることが示された。主要樹種間の台風攪乱の受け方の違いは、発達した照葉樹林での報告とおおむね一致した。さらに、主要樹種 5 種のうち 4 種は、台風攪乱の受け方の違いに地形および二次林特有の林分構造はあまり影響せず、台風攪乱に対する抵抗性の違いが直接反映されていると考えられた。

キーワード：地形、抵抗性、根返り、巻き添え攪乱、幹折れ

Hiroka Ito,¹ Satoshi Ito,^{*,2} and Toshio Nakao² (2009) Typhoon Damage to Major Component Species in a Warm Temperate Evergreen Broadleaved Secondary Forest: Effects of Topographic Position and Coppice-stand Structure. *J. Jpn. For. Soc.* 91: 35-41. We investigated tree population dynamics over a period of 10 years in a warm-temperate evergreen broadleaved secondary forest established on steep topography to examine the effects of topographic position and coppice-stand structure on typhoon damage to trees. All species in this site showed a higher proportion of direct typhoon damage such as snapped or uprooted stems on the lower slope than other slope positions, suggesting that vegetation on the lower slope is more likely to suffer from typhoon damage, probably due to low stability of the soil surface. This effect is considered to be a factor determining the low tree density on the lower slope. While the proportion of snapped or uprooted stems in the canopy layer was high, it was even higher in the understory, indicating that the type of typhoon damage differed between layer positions. Differences in typhoon damage between the major component species at this site were consistent with previous studies in old-growth forest. Moreover, differences in typhoon damages between four out of the five main species were not influenced by topographic position and coppice-stand structure; rather, they directly reflected species-specific factors related to resistance to typhoon damage, such as wood density.

Key words: indirect disturbance, resistance, snapped stem, topographic position, uprooting

I. は じ め に

日本の照葉樹林は台風常襲地域に成立しており、台風の影響を強く受ける (Yamamoto, 1992)。多様な樹種で構成される自然林では、樹種による台風被害の受け方の違いが森林動態や個体群の動きに影響を及ぼすと考えられ、これまで台風被害の受け方の違いについて議論されてきた (たとえば Brokaw and Grear, 1991; Bellingham *et al.*, 1996; 齊藤・佐藤, 2007)。中でも、齊藤・佐藤 (2007) は宮崎県綾町の発達した照葉樹林において構成種の樹種特性としての台風攪乱の受け方および台風攪乱に対する抵抗性の違いを明らかにし、イスノキは台風に対する抵抗性が高いのに対して、タブノキの抵抗性は低く、スダジイはそれらの中間の抵抗性をもつことを報告している。

一方、萌芽性の高いシイ・カシ類が林冠を優占する照葉樹二次林では、発達した照葉樹林と異なり、台風によるシイ類の被害が遷移後期に優占するイスノキやカシ類と比べて大きいという報告がある (埴田, 1987; Yamamoto and Manabe, 1997)。Yamamoto and Manabe (1997) は、80~90 年生の照葉樹二次林において台風後の樹木の枯死状況を調査し、シイ類の林冠木の多くが台風による幹折れによって枯死すると指摘している。また、井藤ら (2008) は、伐採後の一斉萌芽に由来するシイ・カシ類の多幹性株が、株内の幹の競争によって単幹化し、伐採後 60 年以降の段階では個体レベルでの枯死が頻繁に発生することを確認し、これは台風などの攪乱の影響によるものであると推察している。したがって、遷移が進んだ照葉樹二次林においては、単幹化したシイの林冠構成個体が、台風攪乱によって多く

* 連絡先著者 (Corresponding author) E-mail: s.ito@cc.miyazaki-u.ac.jp

¹ 鹿児島大学大学院連合農学研究科 〒 889-2192 宮崎市学園木花台西 1-1 宮崎大学農学部生物環境科学科 (The United Graduate School of Agricultural Science, Kagoshima University, Department of Biological Production and Environmental Science, Faculty of Agriculture, University of Miyazaki, 1-1 Gakuen Kibanadai Nishi, Miyazaki 889-2192, Japan.)

² 宮崎大学農学部 〒 889-2192 宮崎市学園木花台西 1-1 (Faculty of Agriculture, University of Miyazaki, Department of Biological Production and Environmental Science, Faculty of Agriculture, University of Miyazaki, 1-1 Gakuen Kibanadai Nishi, Miyazaki 889-2192, Japan.)

(2007 年 12 月 26 日受付; 2008 年 9 月 25 日受理)

図-1. 調査地の位置および調査プロット内の地形分布

右図の等高線の間隔は2mである。

枯死すると予想される。一方、照葉樹林の極相種の一つであるイスノキは、比較的成長が遅いため、発達途中段階の二次林では林冠層には到達せず下層にとどまるものが多い。このため、比較的成長の速い萌芽由来のシイ・カシ類の林冠構成個体との間で、上層集団と下層集団という階層分化が明瞭にみられる (Yamamoto and Manabe, 1997; 松田ら, 1998)。下層では、林冠層に比べて風害の影響が比較的小さいと考えられるため、このことがイスノキの台風による被害の受け方に有利に作用するものと考えられる。このように階層分化が明瞭な発達途中段階の二次林 (松田ら, 1998) においては、樹種特性としての台風攪乱に対する抵抗性だけでなく、二次林特有の明瞭な階層構造が、樹種による台風攪乱の受け方の違いに影響している可能性がある。現在残されている照葉樹林の多くは二次林であることから、今後放置された二次林の管理・誘導を行っていく上では、発達した照葉樹林との台風攪乱の受け方に対して、二次林特有の林分構造がどのような影響をもたらすかを明らかにする必要がある。

また、齊藤・佐藤 (2007) が対象とした綾照葉樹林の長期観測サイトにおいては、照葉樹林構成種の台風攪乱の受け方には、地形による違いはあまりみられなかったと報告されている。しかしながら、地形が急峻な立地に成立する照葉樹林では、地形によって樹木の分布が明瞭に異なり、それには地形による攪乱体制の違いが大きく関与している (Hara *et al.*, 1996; Enoki, 2003; 服部ら, 2003; Enoki and Abe, 2004; Ito *et al.*, 2007) ことから、このような立地に成立する照葉樹林を対象とした場合、樹種による台風攪乱の受け方の違いに、各樹種の生育する地形が影響する可能性がある。

そこで本研究では、急峻な立地に成立する発達途中段階の照葉樹二次林において、主要構成種5種を対象として10年間の樹木の動態を調査し、1) 発達した照葉樹林 (齊藤・佐藤, 2007) でみられるような樹種間の台風被害の受け方の違いが二次林でも認められるかを検証し、2) 各樹種の台風攪乱の受け方に地形および二次林特有の林分構造がどのように影響するかを明らかにすることを目的とした。

II. 方法

1. 調査地と調査方法

調査は、宮崎大学農学部附属自然共生フィールド科学研究センター田野フィールド (演習林) 内の約80年生の照葉樹二次林を対象に行った (図-1)。調査地は標高175~

205 m の暖温帯に位置し、シイ・カシ類を中心とする常緑広葉樹林帯 (宮脇, 1981) である。調査地の平均気温は16.5°C、年降水量は2,800~3,100 mm である (宮崎大学田野演習林, <http://www.fsc.miyazaki-u.ac.jp/muf/db/weather.htm>)。この林分は、一斉伐採後の萌芽由来のスタジイおよびツブラジイが林冠層を、イスノキが下層を優占する典型的な照葉樹二次林の構造を示している (Ito *et al.*, 2007)。調査地の斜面の平均傾斜は約30°である。この地域は台風常襲地域であり (齊藤・小南, 2004)、本調査地は1996年から2006年にかけて3度の大型台風の来襲を受け、それぞれ2004年に台風16号 (宮崎地方気象台の最大瞬間風速44.3 m/s)、2005年に台風14号 (同43.1 m/s)、2006年に台風13号 (同34.2 m/s) による攪乱を受けた。1996年2~5月に調査林分内に1 ha プロットを設置し、胸高 (1.3 m) 直径 (DBH) 3 cm 以上の生存幹について、樹種名、DBH および位置を記録した。また、各幹の階層 (林冠および林冠以外) を記録し、林冠層の幹を「林冠木」、林冠以外に樹冠が分布する幹を「林冠木以外」とした。現地測定の結果および地形区分に基づき、調査コードラート内を三つの斜面位置 (頂部斜面、上部斜面および下部斜面) に区分した (図-1)。本調査地では氾濫原は欠落しており、谷底面および麓部斜面が下部斜面に含まれた。なお、各斜面位置の1996年時点での立木密度は、頂部斜面で4,489 (本/ha)、上部斜面で3,458 (本/ha)、下部斜面で1,424 (本/ha) である (Ito *et al.*, 2007)。各斜面位置の傾斜は、頂部斜面で約0~20°、上部斜面で約10~35°、下部斜面で約30~50°であり、斜面中腹に位置する齊藤・佐藤 (2007) の調査地と比較して複雑な地形構造を有する。

10年後の2006年11~12月に再測定を行い、攪乱を受けた幹の攪乱タイプ (幹折れ、根返りおよび傾斜) を記載した。その際、2002年および2004年に実施したモニタリングデータも参考にした。なお、各幹が受けた台風による直接被害として、被害形態が明瞭な「幹折れ」「根返り」を本論文では台風攪乱として扱い、これらの被害を受けた幹の量から台風の被害量を評価した。さらに、「幹折れ」「根返り」などの攪乱の種類に関わらず、他の倒木などによる間接的な被害を受けたと認められる場合は「巻き添え攪乱」として別に記載した。

2. 解析方法

全幹のうち幹折れ・根返りによる直接的な台風攪乱を受けた幹の割合をそれぞれ「幹折れによる攪乱率」「根返りによる攪乱率」とし、また、倒木による巻き添え攪乱を受けた幹の割合を「巻き添えによる攪乱率」として、全出現

種 58 種（以下、出現樹種全体）、樹種別、斜面位置別および林冠木・林冠木以外の幹別に算出した。出現樹種全体の各斜面位置および階層における相対的な台風攪乱の受け方を明らかにするために、各斜面位置または階層におけるそれぞれの攪乱率が斜面位置間または階層間で変わらず、すべての幹をプールした攪乱率に等しいという帰無仮説のもとで、ブートストラップ確率を計算するリサンプリング法を用いて、攪乱を受けた幹の割合を比較した。リサンプリング回数は 1 万回である。また、対象林分で出現幹数の多かった樹種のうち、同調査地で特定の生育適地（Preferred site）が検出された主要構成種 5 種（イスノキ、スタジイ、タブノキ、ツブラジイおよびハナガガシ）（Ito *et al.*, 2007）を抽出して詳細な分析を行った。イスノキおよびツブラジイは上部斜面、ハナガガシは下部斜面に分布が偏っており、スタジイおよびタブノキはどこにも偏りがみられなかった（Ito *et al.*, 2007）。それぞれの樹種の相対的な攪乱の受けやすさを明らかにするために、各斜面位置または階層内で攪乱を受けた幹の割合が出現樹種全体と比べて変わらず、その斜面位置または階層内の出現樹種全体の攪乱幹の割合に等しいという帰無仮説のもとで、ブートストラップ確率を計算するリサンプリング法を用いて、攪乱を受けた幹の割合を比較した。リサンプリング回数は 1 万回である。

さらに、斜面位置および階層の絶対的な効果を評価するために、目的変数を各樹種の幹折れ・根返りによる攪乱率（幹折れもしくは根返りによる攪乱を受けていれば 1、攪乱を受けていなければ 0）、説明変数を斜面位置および階層内の位置を要因とする 2 項分布による一般化線形回帰モデル（ロジスティック回帰モデル）を構築した。これにより、それぞれの種について台風による攪乱率が、樹木が成立する斜面位置もしくは階層内の位置のどちらに強く影響を受けているかを明らかにした。ロジスティック回帰モデルは (1) および (2) 式により表現される。

$$P = \frac{1}{1 + \exp(-z)} \quad (1)$$

$$z = B_0 + B_1 \cdot X_1 + B_2 \cdot X_2 \quad (2)$$

ここで、 P はそれぞれの種の攪乱率を、 X_1 , X_2 はそれぞれ斜面位置および階層内の位置を表す。 B_0 は切片、 B_1 , B_2 はそれぞれの変数に関する回帰係数を表す。ただし、斜面位置および階層内の位置は類別変数であるため、ダミー変数を使用して切片を変動させている。各変数においてダミー変数が 1 となるのは、該当する水準のダミー変数だけで、その他のダミー変数は 0 をとる。例えば、斜面位置の変数 X_1 にダミー変数 X_{11} , X_{12} をおいた場合、頂部斜面なら $X_{11} = 0$, $X_{12} = 0$ 、上部斜面なら $X_{11} = 1$, $X_{12} = 0$ 、下部斜面なら $X_{11} = 0$, $X_{12} = 1$ となる。本論文では斜面位置および階層の変数の投入・非投入のすべて組み合わせによる回帰を試行し、AIC を用いて最も適合するモデルの選択を行った。その結果から、それぞれの説明変数について頂部斜面および林冠の回帰係数を 0 としたときの回帰係数を斜面位置および階層内

の位置別に求め、そのレンジの比較から台風攪乱に及ぼすそれぞれの要因の影響を検討した。

同じ手順で、各樹種の巻き添えによる攪乱率を目的変数としたロジスティック回帰モデルを構築し、巻き添え攪乱をうける要因を明らかにした。一般化線形回帰の解析には、統計ソフト R Version 2.2.1 (R Development Core Team, 2005) を用いた。

III. 結 果

1. 主要樹種の分布およびサイズ構造と攪乱状況

本調査地の林分概況として、1996 年における生残幹について、出現樹種全体および主要構成種の斜面位置別、階層内の位置別に幹数を示す（表-1）。主要樹種 5 種のうちハナガガシ、スタジイ、ツブラジイおよびタブノキで林冠木の割合が全出現樹種と比べて高かった。

1996 年時点での主要樹種の直径階別頻度分布を解析した結果（図-2）、イスノキおよびハナガガシは L 字型のサイズ分布を示した。イスノキでは DBH 13 cm 以下の小径木が 96% 占めていたのに対し、ハナガガシでは DBH 13 cm 以上の大径木が 39% を占めていた。一方、スタジイ、ツブラジイでは DBH 8 cm 以下の幼樹がそれぞれ 11%, 16% を占めており、それ以外の直径階では、DBH 18~28 cm にピークをもつ分布型を示していた。タブノキは異なる直径階の間で幹数に差はみられなかった。

攪乱を受けた幹は、イスノキでは DBH 13 cm 以下の比較的小径の幹に限られていた。一方、スタジイおよびツブラジイは DBH 13 cm 以上の大径木もイスノキと比較して多く攪乱を受けていた。ハナガガシおよびタブノキは、スタジイおよびツブラジイに比べて攪乱を受けた DBH 13 cm 以上の大径木は少なかった。

巻き添え攪乱を受けた幹は、主要樹種の中でイスノキが最も多く、DBH 3 cm 以下の比較的小径の幹に限られていた。一方、ツブラジイは DBH 13 cm 以上の幹も巻き添え攪乱を受けていた。以上の 2 種に比べて、スタジイ、ハナガガシおよびタブノキはほとんど巻き添え攪乱を受けなかった。

2. 主要樹種間の台風被害の受け方の違い

出現樹種全体および主要構成種の攪乱率を表-2 に示す。出現樹種全体では、台風の直接的な攪乱（幹折れまたは根返り）を受けた幹の割合は調査地全体と比較して斜面下部で高く（ $p < 0.001$ ）、また全幹に比較して林冠を構成する幹

表-1. 出現種全体および主要構成種の斜面位置別、階層内の位置別の幹数

	全体	斜面位置			階層内の位置	
		頂部	上部	下部	林冠	林冠以外
出現樹種全体	3245	1389	1205	651	295	2950
イスノキ	1306	546	538	222	27	1279
ハナガガシ	123	20	37	66	31	92
スタジイ	87	46	28	13	42	45
ツブラジイ	208	91	90	27	90	118
タブノキ	36	22	9	5	14	22

図-2. 主要樹種の直径階別頻度分布

(a) 幹折れもしくは根返りによる攪乱を受けた幹を凡例で示している。(b) 巻き添え攪乱を受けた幹を凡例で示している。

で高かった ($p < 0.001$)。その内訳を幹折れ・根返り別にみると、幹折れは林冠構成幹で比率が高く ($p < 0.001$)、斜面位置による比率の違いは認められなかった。根返りは逆に斜面位置の影響が階層よりも強く、頂部斜面で比率が低く、下部斜面で高かった (ともに $p < 0.001$)。また、巻き添えによる攪乱の比率は下部斜面で高く、また、林冠構成幹で低かった (ともに $p < 0.001$)。

主要構成樹種5種における台風の直接的な攪乱(幹折れ・根返り)率を出現樹種全体と比較した結果、調査地全体ではスダジイ、ツブラジイおよびタブノキが高く (それぞれ $p < 0.01$, $p < 0.01$, $p < 0.05$)、イソノキが低かった ($p < 0.01$)。この傾向は、幹折れ攪乱率で顕著であり、根返りに限ってみると出現樹種全体と比較して攪乱率が高かったのはツブラジイのみ ($p < 0.001$) であった。頂部斜面では、スダジイ、ツブラジイで幹折れによる攪乱率が高く、イソノキで低かったのに対し、上部斜面ではツブラジイおよびタブノキが出現樹種全体に比べて高く、イソノキおよびハナガシが低かった ($p < 0.05$)。下部斜面ではツブラジイの幹折れ・根返り合計の攪乱率を除いて、5樹種間で有意な傾向はみられなかった。階層内に位置ごとの解析結果では、イソ

表-2. 出現種全体および主要構成種の幹折れ、根返りおよび巻き添えによる攪乱率 (%)

樹種	全体	斜面位置			階層内の位置	
		頂部	上部	下部	林冠	それ以外
幹折れ・根返りによる攪乱率						
出現樹種全体	8.8	7.8 ^{NSa)}	8.1 ^{NS}	12.4 ⁺⁺	17.3 ⁺⁺	8 ^{NS}
イスノキ	5.2 ^{−b)}	2.9 [−]	4.3 [−]	13.1 ^{NS}	0 [−]	5.3 [−]
ハナガガシ	8.1 ^{NS}	15 ^{NS}	0 [−]	25.9 ^{NS}	14.3 ^{NS}	7.6 ^{NS}
スダジイ	16.1 ⁺⁺	21.7 ⁺⁺	14.8 ^{NS}	10.6 ^{NS}	25.6 ^{NS}	17.8 ⁺
ツブラジイ	23.1 ⁺⁺	25.3 ⁺⁺	21.4 ⁺⁺	0 ⁺	9.7 ^{NS}	21.2 ⁺⁺
タブノキ	19.4 ⁺	18.2 ^{NS}	33.3 ⁺	0 ^{NS}	0 ^{NS}	31.8 ⁺⁺
幹折れによる攪乱率						
出現樹種全体	6.4	6.8 ^{NS}	6.2 ^{NS}	6.1 ^{NS}	12.5 ⁺⁺	5.8 ^{NS}
イスノキ	3.4 [−]	2.6 [−]	3.2 [−]	6.3 ^{NS}	0 [−]	3.5 [−]
ハナガガシ	5.7 ^{NS}	0 ^{NS}	0 ^{NS}	11.1 ^{NS}	11.9 ^{NS}	4.3 ^{NS}
スダジイ	14.9 ⁺⁺	21.7 ⁺⁺	11.1 ^{NS}	10.6 ^{NS}	17.8 ^{NS}	17.8 ⁺⁺
ツブラジイ	16.8 ⁺⁺	22 ⁺⁺	14.3 ⁺⁺	0 ^{NS}	9.7 ^{NS}	16.1 ⁺⁺
タブノキ	19.4 ⁺⁺	18.2 ^{NS}	33.3 ⁺⁺	0 ^{NS}	0 ^{NS}	31.8 ⁺⁺
根返りによる攪乱率						
出現樹種全体	2.4	1 [−]	1.9 ^{NS}	6.3 ⁺⁺	4.7 ⁺	2.2 ^{NS}
イスノキ	1.8 ^{NS}	0.4 ^{NS}	1.1 ^{NS}	6.8 ^{NS}	0 ^{NS}	1.8 ^{NS}
ハナガガシ	2.4 ^{NS}	15 ⁺⁺	0 ^{NS}	14.8 ^{NS}	2.4 ^{NS}	3.3 ^{NS}
スダジイ	1.1 ^{NS}	0 ^{NS}	3.7 ^{NS}	0 ^{NS}	7.8 ^{NS}	0 ^{NS}
ツブラジイ	6.3 ⁺⁺	3.3 ^{NS}	7.1 ⁺	0 ^{NS}	0 ^{NS}	5.1 ^{NS}
タブノキ	0 ^{NS}	0 ^{NS}	0 [−]	0 ^{NS}	0 ^{NS}	0 ^{NS}
巻き添えによる攪乱率						
出現樹種全体	8.9	7.2 ^{NS}	8.1 ^{NS}	13.4 ⁺⁺	1.7 [−]	9.7 ^{NS}
イスノキ	9.3 ^{NS}	7.9 ^{NS}	7.8 ^{NS}	16.2 ^{NS}	0 ^{NS}	9.5 ^{NS}
ハナガガシ	1.6 [−]	5 ^{NS}	0 [−]	2 [−]	0 ^{NS}	2.2 [−]
スダジイ	0 [−]	0 [−]	0 ^{NS}	0 ^{NS}	0 ^{NS}	0 [−]
ツブラジイ	4.3 [−]	0 [−]	6.7 ^{NS}	11.1 ^{NS}	1.1 ^{NS}	6.8 ^{NS}
タブノキ	2.8 ^{NS}	4.5 ^{NS}	0 ^{NS}	0 ^{NS}	0 ^{NS}	4.5 ^{NS}

a) + および - は、出現種全体で各地形または各階層の個体の攪乱率が全地形または全階層をプールした攪乱率に比べて大きい小さいかを表す。
b) + および - は、それぞれの地形または階層において、各樹種の攪乱率が出現樹種全体をプールした攪乱率に比べて大きい小さいかを表す。+++ および --- は $p < 0.001$, ++ は $p < 0.01$, + および - は $p < 0.05$, NS は有意な差がないことを示す。

ノキは林冠木および林冠木以外の両方で出現樹種全体と比較して幹折れによる攪乱率が低かった ($p < 0.05$)。一方、スダジイ、ツブラジイおよびタブノキでは林冠木以外で幹折れの攪乱率が高かった ($p < 0.05$)。根返りについては、林冠およびそれ以外のいずれにおいても、樹種による攪乱率の違いは認められなかった。

同様に、主要構成種の巻き添えによる攪乱率を出現樹種全体の巻き添えによる攪乱率と比較した結果、調査地全体でハナガシ、スダジイ、ツブラジイが低かった ($p < 0.05$)。頂部斜面では、スダジイおよびツブラジイが低く、上部斜面および下部斜面ではハナガシが低かった ($p < 0.05$)。また、ハナガシおよびスダジイの林冠木以外の幹の巻き添えによる攪乱率は低かったが ($p < 0.05$)、林冠木については出現樹種全体と比べて差がみられる樹種はなかった。

3. 台風攪乱の一般化線形回帰分析結果

出現樹種全体および主要構成種それぞれについて、各モデルのAICおよび採択された説明変数とその回帰係数を表-3に示す。出現樹種全体および主要構成種について、台風の直接的な攪乱(幹折れ・根返り)の分析を行った結果、有意な変数が採択されたモデルが得られたのは出現樹種全体およびイソノキのみであった。斜面位置については、下

表-3. 一般化線形回帰の結果

樹種	AIC	切片	地形		階層内の位置
			上部斜面	下部斜面	林冠以外
従属変数：幹折れ・根返りによる攪乱率					
出現樹種全体	1971.6	-1.59***	0.02 ^{NS}	0.47**	-0.93***
イスノキ	539.9	-3.38***	0.31 ^{NS}	1.56***	
ハナガガシ	67.6	-1.73**	-17.83 ^{NS}	-0.4 ^{NS}	
スタジイ	81.8	-1.04**	-0.75 ^{NS}	-17.52 ^{NS}	
ツブラジイ	230.3	-1.01***			-0.3 ^{NS}
タブノキ	28	-20.56 ^{NS}	1.22 ^{NS}	-17.85 ^{NS}	19.06 ^{NS}
従属変数：幹折れによる攪乱率					
出現樹種全体	1532.65	-1.94***			-0.85***
イスノキ	391.6	-3.64***	0.22 ^{NS}	0.94*	
ハナガガシ	50.6	-20.57 ^{NS}	0 ^{NS}	18.43 ^{NS}	
スタジイ	73.2	-1.28***	-0.84 ^{NS}	-17.29 ^{NS}	
ツブラジイ	191.4	-1.27***	-0.6 ^{NS}	-0.81 ^{NS}	
タブノキ	31.5	-19.57 ^{NS}			18.8 ^{NS}
従属変数：根返りによる攪乱率					
出現樹種全体	690.2	-3.79***	0.71*	1.95***	-0.96***
イスノキ	208.1	-5.61***	1.12 ^{NS}	2.98***	
ハナガガシ	22.9	-1.73**	-19.83 ^{NS}	-19.83 ^{NS}	
スタジイ	13.5	-3.71***			-17.85 ^{NS}
ツブラジイ	99.1	-3.38***	0.74 ^{NS}	1.63*	
タブノキ	4	-25.57 ^{NS}			0 ^{NS}
従属変数：巻き添えによる攪乱率					
出現樹種全体	1914.9	-4.22***	0.63**	0.1 ^{NS}	1.8***
イスノキ	805.9	-16.56 ^{NS}	0.76**	-0.03 ^{NS}	14.16 ^{NS}
ハナガガシ	23.3	-20.6 ^{NS}			16.76 ^{NS}
スタジイ	4	-26.57 ^{NS}			0 ^{NS}
ツブラジイ	72.9	-21.49 ^{NS}	18.09 ^{NS}	17.8 ^{NS}	1.58 ^{NS}
タブノキ	12.1	-20.57 ^{NS}			17.52 ^{NS}

***は $p < 0.001$, **は $p < 0.01$, *は $p < 0.05$, ^{NS}は有意な変数ではないことを示す。頂部斜面および林冠の回帰係数は0である。

部斜面で幹折れ・根返り攪乱率が高くなるのは出現樹種全体およびイスノキであり、他の種では斜面位置の有意な効果は認められなかった。また、頂部斜面および上部斜面で幹折れ・根返り攪乱率が高くなる種はなかった。階層内の位置については、林冠で幹折れ・根返り攪乱率が高くなるのは出現樹種全体のみであった。また、出現樹種全体については斜面位置よりも階層内の位置の効果が大きく（回帰係数のレンジ：斜面位置 0.47, 階層 0.93）、林冠木で幹折れ・根返り攪乱率が高くなる傾向が認められた。直接的な攪乱の内訳を幹折れのみについてみると、出現樹種全体では階層内の位置のみが有意な変数として採用された。また、根返りについては、出現樹種全体およびイスノキにおいて、下部斜面で攪乱率が上昇し林冠以外で低くなる結果がみられた。出現樹種全体の攪乱率に対する効果は、階層内の位置よりも斜面位置で大きかった（回帰係数のレンジ：斜面位置 1.95, 階層 -0.96）。

出現樹種全体および主要構成種について巻き添えによる攪乱率を分析した結果、有意な変数が採択されたモデルが得られたのは、幹折れ・根返りによる攪乱率と同様に出現樹種全体およびイスノキのみであり、下部斜面で巻き添え攪乱率が高くなった。階層内の位置については、出現樹種全体を対象とした解析で林冠層以外の幹の方が、巻き添え攪乱率が高くなる結果が得られたが、種ごとの解析では有意な効果は認められなかった。また、出現樹種全体につい

ては幹折れ・根返りによる攪乱率と同様に、斜面位置よりも階層内の位置の効果が大きかった（回帰係数のレンジ：斜面位置 0.63, 階層 1.80）。

IV. 考 察

1. 台風被害の全体的な傾向

出現樹種全体の台風被害の分析結果から、本調査地においては下部斜面ほど直接的な台風攪乱（特に根返り）を受けやすいことが明らかとなった。この傾向は、樹種別の解析ではイスノキ以外では検出されなかったものの、出現樹種全体でみると巻き添え攪乱についても同様の結果が得られた。これらの結果は、齊藤・佐藤（2007）の報告とは異なり、台風の影響が地形によって異なることを示していた。この理由として、一つには本研究の観察期間が齊藤・佐藤（2007）の観察期間と若干異なるため、台風の頻度や強度の違いに起因する可能性がある。しかしながら、本調査地は齊藤・佐藤（2007）の研究の対象地と比較的近い場所（約 20 km）に位置しており、主要な台風（1993 年 13 号, 2004 年 16 号および 2005 年 14 号）の影響は同様に受けていると考えられる。したがって、本研究で得られた結果には、本調査地の地形が齊藤・佐藤（2007）の調査地と比較して複雑で急峻であることが少なからず影響していると考えてよいであろう。一般に、斜面上部よりも傾斜が急で地形の遷急線の下に位置する下部谷壁斜面は、上部斜面よりも地表が不安定であることが知られている（Nagamatsu and Miura, 1997）。本研究の調査地では斜面傾斜が全体的に急であり、中でも遷急線より下の下部谷壁斜面では傾斜が 50°を超える場所も多い。今回、出現樹種全体で台風の直接的攪乱（幹折れおよび根返り）を受けた幹の割合が地形によって異なり、特に根返り攪乱率は傾斜の緩い頂部斜面で低く、下部斜面で最も高いことが示された。この結果から、下部斜面において地表が不安定であることによる攪乱の起きやすさを反映していると考えられる。また、谷底面を含む下部斜面では斜面上部および谷上流の 2 方向からの土砂移動により地表攪乱が頻繁に発生するため、稚樹の定着・生残が困難とされる（Nagamatsu and Miura, 1997）。このような樹木の定着の困難さに加えて、下部斜面における台風攪乱や巻き添え攪乱の発生率の高さも、下部斜面で立木密度が低くなる要因であると考えられる。

一方、幹の置かれた階層内の位置に着目すると、直接的な攪乱（特に幹折れ）を受けた幹の比率は林冠層で高く、逆に巻き添えによる攪乱は林冠層以外の幹、すなわち下層の幹ほど多いことが明らかになった。この結果は、台風による被害様式、すなわち直接的な攪乱（幹折れおよび根返り）と間接的な攪乱（巻き添え）が、樹木の階層内の位置によって明瞭に異なることを示している。この傾向は、林冠木に対する風圧の大きさや下層木が攪乱を受けた林冠木に巻き添え攪乱を被る可能性から考えると、極めて妥当な結果であるといえよう。

さらに一般化線形回帰分析により攪乱に対する地形と階

層の効果を比較した結果では、出現樹種全体での幹折れ・根返りによる攪乱率、巻き添え攪乱率のいずれにおいても、斜面の位置よりも階層内の位置の方がより強く影響していた。発達した照葉樹林(齊藤・佐藤, 2007)では、階層の違いによって台風攪乱の被害量に明瞭な違いはみられないと報告されているが、これに対して本研究で対象とした二次林では、階層の違いの影響は顕著になることが示唆された。一般に二次林の発達過程においては、伐採後の一斉萌芽に由来する成長の速い萌芽幹が高密度の林冠を構成し、その被圧によって実生由来の個体を主とする下層木が衰退する段階が観察される(Oliver, 1981; 井藤ら, 2008)。そのため、その後に再度侵入し発達した下層個体と一斉萌芽に由来する林冠構成幹は、中間層が欠落し階層が明瞭に分化した幹集団を形成することが多い。このように二次林特有の明瞭に分化した階層構造が、台風攪乱の階層間の明瞭な違いを生じさせていると推察される。したがって、照葉樹二次林において樹木個体群全体の攪乱傾向を幹レベルで理解し、これに基づいて、発達した照葉樹林の構造に至るまでの森林動態を予測する上では、林分の階層構造の考慮が重要であるといえる。

2. 主要構成種の台風攪乱の受け方に対する地形および二次林特有の林分構造の影響

主要構成種の台風攪乱の受け方は、幹折れ・根返り攪乱による被害量が最も多いスダジイ、ツブラジイおよびタブノキ、最も少ないイスノキと、それらの中間であるハナガガシの3タイプに分けられた。この結果は、発達した照葉樹林(齊藤・佐藤, 2007)で報告されたイスノキ、タブノキおよびスダジイの台風攪乱の受け方とおおむね一致した。しかし、一般化線形回帰の解析結果で幹折れ・根返りによる攪乱率および巻き添え攪乱率に対する地形の影響がみられたのはイスノキのみであり、階層内の位置については、その影響が有意に認められる樹種はなかった。したがって、主要樹種以外も含めた出現樹種全体では地形や階層の効果が認められるものの、個別の樹種ごとでは地形や階層の効果が不明瞭であるといえる。この結果は、一つには樹種別の解析に供したサンプル数の影響を受けているかもしれない。

主要構成種5種の中で比較すると、攪乱率が最も低かったイスノキはほぼすべての地形または階層において幹折れ攪乱率が低かった。イスノキは木部の気乾比重が大きく(貴島ら, 1962)、材の強度が高いために攪乱を受けにくいと報告されている(齊藤・佐藤, 2007)。これに加えて本調査地のイスノキは、出現樹種全体の攪乱率が低い斜面上部(頂部斜面, 上部斜面)に偏って分布している(Ito *et al.*, 2007)ことから、この樹種の地形的分布特性も個体群全体の攪乱率の低さに有利に作用していると考えられる。さらに、本調査林分では、DBH 13 cm 以下の小径木で占められるイスノキの個体群は幹折れおよび根返りの被害を受けにくい下層において維持されている(図-1)。これは、イスノキは成長が遅く、また萌芽性が低い(三善, 1959)樹種であるた

め、ほとんどの幹が実生由来であることによると推察される。したがって、一般化線形回帰の解析では検出されなかったものの、二次林特有のイスノキのサイズ構造がイスノキの台風攪乱の受け方に間接的に影響している可能性が考えられる。また、イスノキの下層木の台風攪乱の受け方に着目すると、幹折れ攪乱率は著しく低かった。このことから、イスノキは下層においても致命的な被害を受けにくく、この抵抗性の高さが、高い耐陰性(Tanouchi and Yamamoto, 1995)とともに下層に多くの個体数を維持できる理由の一つであると考えられる。

一方、ハナガガシは、出現樹種全体の傾向として攪乱を受けやすい下部斜面に偏って分布する(Ito *et al.*, 2007)にもかかわらず、比較的台風攪乱を受けにくく、下部斜面や下層木で巻き添え攪乱率が低かった。このことは、比較的攪乱を受けやすい下部斜面でハナガガシが個体群を維持する上で有利に働いていると考えられる。

ツブラジイは出現樹種全体の中で幹折れ・根返りを受けやすいという結果が得られ、これは照葉樹二次林での台風被害の観察結果(埴田, 1987; Yamamoto and Manabe, 1997)とも一致した。ツブラジイは斜面上部に偏って分布するが(Ito *et al.*, 2007)、イスノキと異なり、斜面上部の幹や下層木でも攪乱率が高かった。これには、木部の気乾比重が低く(貴島ら, 1962)、材の強度の低いことが関与していると考えられる。ツブラジイの林冠木に着目すると、いずれの地形においても出現樹種全体に対して幹折れ・根返りによる攪乱率が高く、これには二次林特有のツブラジイのサイズ構造が間接的に影響していると考えられる。萌芽由来のツブラジイが林冠を優占する二次林では、林分発達に伴って株内での幹間競争が激化し、幹の淘汰(Oliver, 1981; 井藤ら, 2008)が起きる時期があり、本調査地はその終期(幹が単幹化する時期)(井藤ら, 2008)に相当すると考えられる。また、ツブラジイの寿命は60~100年とされ(三善, 1955)、単幹化した幹も枯死しやすい状況にある。さらに、ツブラジイは照葉樹二次林において伐採後60年頃から絹皮病による幹腐朽が多く発生する(河辺, 1986; Kusunoki *et al.*, 1997; 楠木ら, 1999)ため、このこともツブラジイの幹折れ・根返り攪乱の受けやすさに関与していると考えられる。すなわち、対象林分のツブラジイの林冠木は攪乱を受けやすい条件が重なった幹が揃って林冠を構成している状態にあり、このような二次林特有のツブラジイ個体群の構造が、いずれの地形でも林冠木の攪乱率が高かった理由であると考えられる。一方、ツブラジイに比べ攪乱率が低かったスダジイに関しては、九州南部の照葉樹林では200年前後の高齢樹が報告されていることから(三善, 1959)、寿命は少なくとも200年以上と推察され、既報で報告されているツブラジイの寿命(60~100年)よりも比較的長いといえる。このため、本調査林分ではツブラジイに比較して衰弱したスダジイ個体が少なかった可能性が考えられ、このツブラジイとスダジイの寿命の違いが、台風攪乱の受け方の違いに影響しているかもしれない。

本研究では、急峻な地形に成立する照葉樹二次林の攪乱体制が、これまで報告されていた構成樹種の抵抗性のみならず階層分化が明瞭な二次林特有の林分構造や地形にも影響を受けることを明らかにした。今後、同様な立地に成立する放棄薪炭林などの二次林を適切に管理し、より早期に発達した林分構造に誘導していく上では、本研究で示された階層間および地形間の台風攪乱の違いを考慮し、施業に反映させることが望まれる。

引用文献

- Bellingham, P.J., Kohyama, T., and Aiba, S. (1996) The effects of a typhoon on Japanese warm temperate rainforests. *Ecol. Res.* 11: 229–247.
- Brokaw, N.V.L. and Grear, J.S. (1991) Forest structure before and after Hurricane Hugo at three elevations in the Luquillo Mountains, Puerto Rico. *Biotropica* 23: 386–392.
- Enoki, T. (2003) Microtopography and distribution of canopy trees in a subtropical evergreen broad-leaved forest in the northern part of Okinawa Island, Japan. *Ecol. Res.* 18: 103–113.
- Enoki, T. and Abe, A. (2004) Saplings distribution in relation to topography and canopy openness in an evergreen broad-leaved forest. *Plant Ecol.* 173: 283–291.
- Hara, M., Hirata, K., Fujihara, M., and Oono, K. (1996) Vegetation structure in relation to micro-scale landform in an evergreen broad-leaved forest on Amami Ohshima Island, south-west Japan. *Ecol. Res.* 11: 325–337.
- 服部 保・浅見佳世・小館誓治・石田弘明・南山典子・赤松弘治 (2003) 宮崎県綾町川中における微地形条件に対する照葉樹林構成種及び種多様性の分布. *植生学会誌* 20: 1–42.
- 井藤宏香・伊藤 哲・塚本麻衣子・中尾登志雄 (2008) 照葉樹二次林における林冠構成萌芽株集団の動態が林分構造の変化に及ぼす影響. *日林誌* 90: 46–54.
- Ito, H., Ito, S., Matsuda, A., Mitsuda, Y., and Buckley, G.P. (2007) The effect of micro-topography on habitat segregation and tree species diversity in a warm temperate evergreen broadleaved secondary forest in southern Kyushu, Japan. *Veg. Sci.* 24: 171–182.
- 河辺祐嗣 (1986) シイ林の立木腐朽調査 (3) 川内・大口地方のコジイ 4 林分における被害実態. *日林九支研論集* 39: 203–204.
- 貴島恒夫・岡本省吾・林 昭三 (1962) 原色木材大図鑑. 134–136, 保育社, 大阪.
- 楠木 学・秋庭満輝・石原 誠・池田武文・河辺祐嗣 (1999) 山姥の休め木 (絹皮病) の謎と働き. *九州の森と林業* 50: 1–4.
- Kusunoki, M., Kawabe, Y., Ikeda, T., and Aoshima, K. (1997) Role of birds in dissemination of the thread blight disease caused by *Cylindrobasidium argenteum*. *Mycoscience* 38: 1–5.
- 松田 敦・伊藤 哲・佐藤盛樹・野上寛五郎 (1998) 天然生広葉樹二次林の森林構造に及ぼす地形因子の影響. *日林九支研論集* 51: 59–60.
- 宮脇 昭編 (1981) 日本植生誌. 484pp, 至文堂, 東京.
- 三善正市 (1955) 宮崎地方薪炭林施業の改善に関する研究 (第 10 報). *日林誌* 37: 538–541.
- 三善正市 (1959) カシ・シイ類の中心郷土地帯における常緑広葉樹の林分構成・成長・更新ならびに施業に関する研究. *宮大演報* 3: 1–141.
- Nagamatsu, D. and Miura, O. (1997) Soil disturbance regime in relation to micro-scale landforms and its effects on vegetation structure in a hilly area in Japan. *Plant Ecol.* 133: 191–200.
- Oliver, C.D. (1981) Forest development in north America following major disturbance. *For. Ecol. Manage.* 3: 153–168.
- R Development Core Team (2005) R: A language and environment for statistical computing. R-foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0, <http://www.R-project.org>.
- 齊藤 哲・小南陽亮 (2004) 西南日本における強風の再現周期の広域的特徴. *日林誌* 86: 105–111.
- 齊藤 哲・佐藤 保 (2007) 照葉樹林の主要樹種の台風被害の特性—綾の LTER サイトにおける複数の台風攪乱の比較解析—. *日林誌* 89: 321–328.
- Tanouchi, H. and Yamamoto, S. (1995) Structure and regeneration of canopy species in an old-growth evergreen broad-leaved forest in Aya district, southwestern Japan. *Vegetatio* 117: 51–60.
- 埴田 宏 (1987) 風害によるコジイ林植生遷移の促進. (中西 哲博士追悼 植物生態・分類論文集, 神戸群落生態研究会編, 神戸). 379–382.
- Yamamoto, S. (1992) Gap characteristics and gap regeneration in primary evergreen broad-leaved forests of western Japan. *J. Plant Res.* 105: 29–45.
- Yamamoto, S. and Manabe, T. (1997) Typhoon disturbance and tree replacement pattern in a secondary evergreen broad-leaved forest, JIBP special research area at Minamata, southwestern Japan. *Jpn. J. For. Environ.* 39: 13–20.