

①

博士論文

ブナ林の植生動態と更新様式

平成8年3月

広島大学大学院生物圏科学研究科

井田 秀行

博士論文

ブナ林の植生動態と更新様式

平成 8 年 3 月

広島大学大学院生物圏科学研究科
環境計画科学専攻

井田 秀行

目次

第 I 章 序論

I.1. ブナ林の重要性	1
I.1.1. 日本のブナ林の位置づけ	1
I.1.2. ブナ林と人間の関わり の歴史	2
I.1.3. ブナ林の保全と育成の重要性	3
I.2. 従来 の研究における諸問題	4
I.2.1. ブナ林の更新に関する従来 の研究	4
I.2.2. ブナ林の更新とササの関係	5
I.2.3. ブナ林の攪乱体制	6
I.3. 研究の対 象と意義	7
I.4. 調査地 の選定とその概要	8
I.4.1. 十方山	9
I.4.2. 臥龍山	10
I.4.3. 大山	11
I.5. 論文の構成	11

第 II 章 ササ群系における温帯夏緑樹林の更新動態 15 |

II.1. はじめに	15
II.2. 調査区	15
II.3. ブナ林ーミズナラ林ーササ草原の帯状分布をとりまく環境	16
II.3.1. 調査方法	16
II.3.1.1. 気温	16
II.3.1.2. 相対照度	17
II.3.1.3. 風	17
II.3.2. 結果と考察	18

II.3.2.1.	各群落におけるササ葉群上の気温	18
II.3.2.2.	地表の気温に及ぼすササ刈り払いの影響	19
II.3.2.3.	全方形区におけるササ葉群上下の光環境	20
II.3.2.4.	ササ草原における風環境	20
II.4.	ブナ林ーミズナラ林ーササ草原の帯状分布の形成過程	21
II.4.1.	調査方法	21
II.4.1.1.	植生調査	21
II.4.1.2.	毎木調査	22
II.4.1.3.	年輪解析	22
II.4.2.	結果	23
II.4.2.1.	植生構造	23
II.4.2.2.	胸高断面積合計の方形区間での差異	24
II.4.2.3.	胸高直径のサイズ分布	25
II.4.2.4.	ブナとミズナラの個体群成長	25
II.4.3.	考察	26
II.4.3.5.	ササ草原の維持過程	26
II.4.3.6.	ブナ林ーミズナラ林ーササ草原の帯状分布の形成過程 ..	28
II.4.3.3.	ササ草原における温帯林の更新様式	30
II.5.	帯状分布の動態における種子バンクの役割	32
II.5.1.	調査方法	33
II.5.1.1.	土壌試料採取	33
II.5.1.2.	発芽試験	33
II.5.2.	結果	34
II.5.3.	考察	35
II.6.	ブナとミズナラの移植実生の動態	40
II.6.1.	調査方法	41
II.6.1.1.	材料	41

II.6.1.2.	実験区	41
II.6.1.3.	移植と死亡要因の観察	42
II.6.2.	結果	42
II.6.3.	考察	43
II.7.	ササ群系におけるブナ林の動態シミュレーション	46
II.7.1.	モデルの概説	46
II.7.1.1.	全体の構成	46
II.7.1.2.	胸高断面積・相対照度の計算	47
II.7.1.3.	ブナの成長	49
II.7.1.4.	樹木の死亡	50
II.7.1.5.	種子生産	51
II.7.1.6.	実生の定着	52
II.7.1.7.	ササの成長・枯死	52
II.7.2.	結果	53
II.7.2.1.	シミュレーションの森林動態の定性的な解析	54
II.7.2.2.	ブナ林の 500 年間存続確率とパラメータ依存性	55
II.7.2.3.	外部からの種子侵入の影響	56
II.7.3.	考察	57
第 III 章	ブナ林における風倒の攪乱体制	84
III.1.	はじめに	84
III.2.	調査地	84
III.3.	ギャップ形成のパターンとプロセス	85
III.3.1.	大ギャップ調査区	85
III.3.2.	調査方法	85
III.3.3.	結果	86
III.3.3.1.	大ギャップ周辺の風倒木の方向	86

III.3.3.2.	大ギャップの状態	86
III.3.4.	考察	88
III.4.	ブナ林の群集構造に及ぼす台風による大規模攪乱の影響	92
III.4.1.	調査区	92
III.4.2.	調査方法	92
III.4.3.	結果	95
III.4.3.1.	大規模自然乱以前の林分構造の復元	95
III.4.3.2.	林分構造の推移	96
III.4.3.3.	生存立木の空間分布様式の推移	97
III.4.3.4.	古い枯死木と大規模自然攪乱によって失われた立木の の個体群構造の差異	98
III.4.3.5.	ギャップ形成木の空間分布様式	99
III.4.4.	考察	100
III.4.4.1.	林分構造の特徴	100
III.4.4.2.	林分の攪乱体制	101
III.4.4.3.	大ギャップの発生機構と回復過程	103
第IV章	ブナ林の林床植生の存在様式と動態	124
IV.1.	はじめに	124
IV.2.	ブナ林の林床植生の存在様式	124
IV.2.1.	調査地および調査方法	124
IV.2.2.	結果	126
IV.2.2.1.	林床群落の特徴	126
IV.2.2.2.	林床群落の動態	128
IV.2.2.3.	林床群落の種多様性の決定因子	129
IV.2.2.4.	主要樹種の更新に及ぼすササの影響	130
IV.2.3.	考察	130

IV.3. ブナ林の林床群落における大規模自然攪乱の影響	132
IV.3.1. 調査地および調査方法	133
IV.3.2. 結果	134
IV.3.2.1. 根返り木における樹幹サイズと根張りサイズの関係 ...	134
IV.3.2.2. 各小立地の特徴と種多様性	135
IV.2.3.5. 各小立地の種組成の特徴	136
IV.2.4. 考察	137
第 V 章 総括	153
V.1. はじめに	153
V.2. ササ群系におけるブナ林の更新様式	154
V.3. ブナ林における風倒の攪乱体制	157
V.4. ブナ林の林床植生の存在様式と動態	158
V.5. 結論	160
V.6. ブナ林の持続的利用のために	161
謝辞	164
摘要	165
引用文献	167
付録：学名一覧	183

第1章 序論

1.1. ブナ林の重要性

1.1.1. 日本のブナ林の位置づけ

ブナ科ブナ属 *Fagus* spp. は、北アメリカ東部、ヨーロッパ、東アジアの温帯（冷温帯）林を構成する代表的な夏緑高木樹種であり、しばしば極相林の優占種となる（Walter 1979；Röhrig & Ulrich 1991）。ブナ属を主要な構成種とする温帯林の分布域は、このように近代文明の興った地域と重なっていることから人類に重要な役割を果たしてきた生態系である。ブナ属は現在世界で約 10 種が知られ、いずれも降水量の多い地域に生育する落葉の高木である。このうち、主に温帯林の優占種として重要な役割を果たしてきたのは、アメリカブナ *Fagus grandifolia*、ヨーロッパブナ *Fagus sylvatica*、オリエントブナ *Fagus orientalis*、そしてブナ *Fagus crenata* である。一般に、北アメリカ東部の温帯林ではアメリカブナがカエデ属 *Acer* spp.、カバノキ属 *Betula* spp.、サクラ属 *Prunus* spp. などの他の落葉樹種と混生してみられ、ユーラシア大陸西部に分布するヨーロッパブナやオリエントブナは純林をつくることが多い（牧田 1984；原 1992）。いっぽう、日本には、ブナとイヌブナ *Fagus japonica* が存在するが、優占種として主に温帯林を構成するのはブナであり、九州南部から北海道南部にまで分布している。

日本のブナ林（以下、本論文での「ブナ林」は日本のブナ林を指す）は、北アメリカやヨーロッパの温帯林と比較すると階層構造がよく発達している。また林床植生の種多様性は高く、低木層が発達して草本植物が豊富である。さらに、林床にササ属 *Sasa* spp. が繁茂することが多く、他の地域の温帯林にはない特徴がみられる。植物社会学的には、ブナ林は表日本の太平洋型ブナ林（ブナースズタケ群団）と裏日本の日本海型ブナ林（ブナーチシマザサ群団）とに大きく区分され、相観的にも種組成的にもかなり異なっている（Sasaki 1970；福嶋ほか 1995）。また、本研究で調査対象とした中国山地の

ブナ林は、これらの中間型のブナ林として認識されている（福嶋ほか 1995）。

1.1.2. ブナ林と人間の関わりの歴史

最終氷期の最寒冷期（約 20,000 年前）以後、気候の温暖化に伴って日本列島を東進してきたブナ林は、縄文時代（約 6,000 年前）には現在とほぼ同じ分布域に達したことが花粉分析によって推定されている（Tsukada 1982a, b；安田 1990）。縄文時代におけるこのようなブナ林の分布の拡大が最古の土器文化の誕生と密接に関わっていることから（安田 1985）、日本文化の原型はブナ林地帯にあるといわれている（斉藤 1984）。こうして狩猟採取を主とした縄文時代にはブナ林の森林資源が基盤となる生活文化が栄えた。日本文化の原風景ともいえるブナ林地帯でのこのような生活文化は、一般に「ブナ帯文化（市川ほか 1984）」と呼ばれている。しかし、中国大陸からの稲作技術の伝播によってこの生活文化はやがて弥生時代には西日本を中心に衰退していった。

弥生時代以降の水田稲作農耕文化の発達に伴って暖温帯域に属する沖積平野の照葉樹林は次々と破壊され、水田や集落に変わっていった。いっぽう、このような照葉樹林文化における農耕社会では牛馬などの家畜を伴わないため、沖積平野の照葉樹林が破壊され尽くされた反面、その背後の丘陵や山地の森、すなわち温帯のブナ林では著しい破壊を免れる結果となった（安田 1988, 1989）。

江戸時代になると、木地師の木材資源、鉄穴（かんな）流しやたたら製鉄の燃料となる木炭の生産のために主にブナ林が伐採されるようになった。当時盛んにたたら製鉄業が営まれていた中国地方のブナ帯では、木地師と鉄穴流し・たたら製鉄との分布はそれらの木材資源利用の目的の異なることから互いに住み分けていたことがわかっている（桜井 1984）。また、製鉄用木炭の生産のための伐採跡地や落葉広葉樹薪炭林では牛馬の放牧が営まれることもあったが（桜井 1984）、放牧は今なおブナ帯の一部の地域では行われている

生業の一つでもある。皆伐地での放牧を除いたこれらの産業の多くは、森林の再生による繰り返しの利用を念頭に置いていたと考えられ、ブナ帯文化としての伝統的生業であるといえよう。

明治時代になると、たたら製鉄は西洋文化の導入に伴って衰退し始め（黒岩 1976）、替わってブナ材の工芸的利用のための需要が増大した（齊藤 1984）。以後、第二次大戦前までは紡績用木管などにブナ材が多く利用され、戦時体制となると航空機機体などの軍需関係の生産のためにブナ材が大量に使用された（齊藤 1984）。戦後間もない頃には、特に東北地方では合板、フローリングといった建築用材、家具、枕木、パルプなどにブナ材が盛んに利用されるようになった（日本ぶな材協会 1966）。

1960年代の高度経済成長期にはいり、急激に文明が発達すると、生産力増強のための拡大造林が政策によって施行された。その当時には、ブナ材の価値は低く、しかもブナ林の多くが国有林であったがゆえに人工造林の適地であるとの判断から、この拡大造林の主な対象となり、各地で次々と大面積に及ぶ皆伐型の森林破壊が進行した。その結果、ブナ林は、20世紀後半の価値からみて経済効率が高いと判断されたスギ *Cryptomeria japonica* やヒノキ *Chamaecyparis obtusa* の植林地におき変わっていったり（安田 1988）、皆伐後、天然更新施業とうたいながら育林保育の管理も何も行われずに放置されることも多かった（工藤 1986）。こうしてブナ林の生態系は近代文明の発展と共にほとんどが失われ、今日に至っている。

1.1.3. ブナ林の保全と育成の重要性

近年、ブナ林に限らず乱伐による自然林の減少が地球規模で問題となっている。ところが、人口爆発といった諸問題を抱える人類にとっては、自然林やその二次林を含めた森林域の今後の開発利用は避けられない状況にあるのが現実である。したがって、将来的にはこれらの森林域は人間による適切な保全、育成のもとで計画的に利用されるべきである。日本では、最近、豊富な生物相や水源涵養な

どの多面的機能を有する落葉広葉樹林の生態系が重要視されるようになった。特に、ブナ林は日本の温帯を代表する森林で、動植物の宝庫であるだけでなく天然のダムとして水害や干ばつを防ぐ役割を果たしてきた。実際に、青森・秋田両県にまたがる白神山地に残存するブナ林の生態系が1993年12月に世界自然遺産として登録されたことは、その重要性が一般に認識されてきていることを象徴している。いっぽう、それに関連して主な造林用樹種としてのカラマツ *Larix kaempferi*, スギ, ヒノキといった針葉樹に替わって、ブナ、ナラ類などの広葉樹による造林が注目されるようになった。しかし、これら広葉樹には針葉樹ほどの早い成長は期待できず、しかも人が手を加えることによって優良な林が形成されるという保障もない。

このように、温帯域での極相林であるブナ林の保全や再生は、緊急を要する重要な課題である。それにも関わらず、日本におけるブナ林の育成、天然更新施業などの方法は欧州との比較において未だ発展途上の段階である（前田 1988；片岡 1991）。したがって森林施業上最も基本となる天然更新の特性を科学的分析によって十分に把握することが不可欠であり、早急な施業方法の確立が望まれる。

1.2. 従来の研究における諸問題

1.2.1. ブナ林の更新に関する従来の研究

これまでにブナ林の維持機構や更新過程に関する研究は数多くなされたきた（例えば、太平洋型ブナ林では、藤田 1986；Peters & Ohkubo 1990；Masaki *et al.* 1992；Nakashizuka *et al.* 1992；島野・沖津 1994、日本海型ブナ林では、Nakashizuka 1984；Yamamoto 1989）。その結果、様々な発達段階にあるパッチ（小林分）がモザイク状に分布し、林分全体としては一定の状態を保つ平衡の状態にあることが明らかにされた。また、林分の時間的および空間的な不均一性をもたらす要因として、様々な頻度や強度で生じる自然攪乱の重要性が指摘されている（山本 1981；中静・山本 1987）。これらのことはブナ林に限らず、天然林や極相林といった成熟した様々なタイプ

の森林で認識されていることでもある (Jones 1945; Watt 1947; Grubb 1977; Bormann & Likens 1979; White 1979; Whitmore 1984; Pickett & White 1985) .

しかし、従来のブナ林における一連の研究は、主として更新が停滞することなく起きる比較的安定した立地条件の下に成立している自然林を対象としてきた。また、高木個体群のみかあるいは特定の高木樹種のみを動態を対象とした例が圧倒的に多い。したがって、広義の意味ではブナ林の維持機構や更新様式の全体像はいまだ明らかにされていないと考えられる。そこで本研究では、温帯林の構造を解明する上で非常に重要な要因と考えられ、しかも研究報告例も少ない、ササおよび自然攪乱がブナ林の更新や種多様性の維持に与える影響について着目した。

1.2.2. ブナ林の更新とササの関係

森林の更新過程において、林床植生が高木実生の動態に与える影響は重要である (Maguire & Forman 1983; Nakashizuka 1988; Nakagoshi & Wada 1990) . このように森林動態に関与するような林床群落の構成種の一つとしてササが挙げられる。

ブナ林の林床には、ササが繁茂することが多い (Sasaki 1970; Shidei 1974) . 一般に、ササは数十年に一度、一斉に開花して枯死する特異な生活史をもつといわれている。これまでにササの枯死後の回復過程や他の植物の動態に及ぼす影響についての研究はいくつかなされてきたが、ササの生活史に関しては未だ解明されていない (工藤 1980; 紺野 1984; 蒔田ほか 1988; 蒔田・紺野 1989) . また、多くの研究者がブナ林の動態におけるササの重要性を指摘してはいるものの、ササの一斉枯死のような稀な現象に遭遇する機会は多くないために、森林の更新動態に及ぼすササの影響が実証的に示唆された研究はわずかにしかない。例えば、橋詰・野口 (1977) は、ブナの実生が被陰下で成長が阻害されるだけでなく生残率も低いことを実験によって示した。また、Nakashizuka & Numata (1982a) は、ササ

型林床のブナ林の個体群構造を明らかにし、ブナの実生が欠如しているのはササの被陰の影響が主な原因であることを示唆している。その後、Nakashizuka (1988) は、ササの一斉枯死後のブナ実生の生残過程を明らかにすることによって、ササの被陰の影響を実証した。以上のようなこれまでの研究成果によって、ササ型林床のブナ林においてブナが更新するための必要条件の一つはササの一斉枯死であり、それが豊富な実生バンク (Grime 1979) を成立させる絶好の機会となりうることがおおむね明らかにされた。しかし、林分の立地条件や攪乱体制、群落構造などが多様であるブナ林の更新特性を説明するためには従来の研究では不十分であり、さらなる研究成果が必要である。

1.2.3. ブナ林の攪乱体制

一般に、天然林や成熟林では、モザイク構造を形成する要因としての自然攪乱が森林の維持・更新において重要な役割を果たすことが認識されている (Runkle 1981, 1982; Whitmore 1982; Brokaw 1985b)。また、非常に稀に起こる大規模な自然攪乱も森林動態において重要な意味を持つことが明らかになりつつある (White 1979; Bazzaz 1983; 中静 1991)。

White & Pickett (1985) は、攪乱の性質に関する用語を細かく定義しているが、こうした性質の総体を攪乱体制 (Disturbance regime: 訳は、中静・山本 (1987) による) という。温帯林では、台風などの強風が森林攪乱の主要な動因である (Falinski 1978; White 1979)。森林動態に関連して、ハリケーンなどの強風による大規模な自然攪乱に関する報告は多い (Lorimer 1977; Canham & Loucks 1984; Foster 1988b; Tanner *et al.* 1991; You & Petty 1991)。ブナ林における攪乱体制としてもまた、再来期間のより短く規模も様々である台風や強風による風倒が重要である (中静・山本 1987)。それにも関わらず、風倒によるギャップ形成の過程を直接観察した研究例はほとんどない (例えば、渡辺ほか 1985)。したがってブナ林においても、先述

のような台風などの自然攪乱によるギャップ更新様式が明らかにされたとはいえ（例えば，Hara 1983；Nakashizuka 1984；Yamamoto 1989, 1992b），ギャップ形成の機構や攪乱直後の植生動態など不明な点は数多い．また，大規模な自然攪乱が起きたという時間や場所を特定できるような事例もほとんど報告されておらず，日本のブナ林における攪乱体制は未だ明らかではない（中静・山本 1987）．

1.3. 研究の対象と意義

先述のように，老木の風倒や枯死といった単木的なギャップ形成に依存した更新様式をもつブナ極相林の維持機構はおおむね明らかにされた．しかし，現在ではこうした安定条件下にある森林は面積的に限られており，残存林分には，何らかの人為が及んでいたり二次林が多いことも事実である．また，天然林分は急峻な立地に残存することが多い．それゆえ，老木の枯死による攪乱以外にも様々な自然攪乱を受けていたりすることが少なくない．したがって，今日において重要な課題は，人為的影響によって破壊された，ブナやミズナラなどで構成される夏緑樹林やその二次林を今後どのように再生，復元および利用していくかである．そのためには，伐採跡地や二次林，あるいは何らかの人為攪乱や自然攪乱が加わった場所などの，様々な立地におけるブナ林の更新特性を把握する必要がある．しかしながら，老木の枯死を除いた様々な攪乱の履歴（例えば，人為的攪乱や自然災害による攪乱など）をもつ場所を対象とした研究は数少ない（例えば，Nakagoshi & Wada 1990）．

従来研究対象外となっていたような場所では，必ずしも理想的な更新過程が観察できるとはいえないが，こうした様々なパターンやプロセスを把握することはブナ林の更新様式を理解する上で大変重要であり，特に場所を選ぶことができない森林施業の上では非常に意義がある．また，このような理解をより深めるためには高木個体群だけでなく他の生物個体群の動態を含めた森林群集内における様々な現象を包括的に把握する必要がある（Harper 1977）．さらに，

時間的・空間的に各個体群のデモグラフィーを調査・解析することも重要である (White 1985) .

以上、現在のブナ林の状況および従来の研究の背景や問題点を踏まえて、本研究では、ブナ帯域でありながらブナ林の天然更新が最も困難である立地の一つと考えられる山頂尾根部のササ草原と、台風によって規模の異なる攪乱をうけた直後のブナ極相林を研究対象とした。前者では、山腹の残存ブナ林から尾根部のササ草原にかけて帯状の調査区を設定し、樹木個体群の動態を中心にして、ササ草原およびササ型林床における温帯林の更新様式について検討した。後者のうち、大型で強い台風によって風倒による稀な大規模攪乱を受けたブナ極相林においては、ギャップ形成の機構、風倒の攪乱体制、林床植生の挙動および初期再生過程について論じた。さらに、従来の単木的なギャップ形成に依存する更新様式の成り立つブナ極相林において、従来ほとんど検討されてこなかった林床植生の種組成や構造の動態も同時に検討した。

これらの結果、ブナ林の更新に対するササや大規模自然攪乱の影響をある程度明らかにすることができるであろう。また、最も天然更新が困難な場所や大規模自然攪乱後の極相林における更新のパターンやプロセスを定量的に把握することは、森林の更新動態を予測する上で大いに役立つ。また、こうした研究は様々な立地に残存するブナ林の望ましい森林施業のための提言を行う上でも重要である。

1.4. 調査地の選定とその概要

調査は、ブナ林群集として構成種の地理的変異が比較的小さい範囲内で様々な林床のタイプがみられ、しかも 1991 年の台風 19 号によって規模の異なる攪乱が発生した中国山地の温帯域を対象として行った (Fig. I-1) . ブナ林の更新動態の調査を広島県十方山、臥龍山で行い、ブナ極相林の林床植生の調査を鳥取県大山で行った。また、大山と広島県比婆山ではそれぞれ実生移植実験用のブナの実生

とミズナラの堅果を採取した。ここでは十方山、臥龍山、大山の調査地の概要をそれぞれ述べる。

1.4.1. 十方山

十方山（標高 1,318.9 m）は広島県西部の佐伯郡吉和村と山県郡戸河内町にまたがる山である。西中国山地の脊梁部分にあたり、隆起準平原の高位平坦面の面影を山頂部によく残している。また、その山塊は南西－北東面に平行しているため、冬季北西季節風と直交する地形となっている。山頂部の地質は主に高田流紋岩類の火成岩からなる（今村ほか 1966）。当地域の年平均気温は 10℃前後で、年間降水量は 2,300 mm 前後である（広島地方気象台 1984）。年間最大積雪深は推定 100～150 cm である。

山腹の斜面は植林地や伐採跡地が大部分であるが、北西斜面の標高約 1,100 m 以上の一部にはブナ天然林が残存している。山頂尾根部には広大なチマキザサ *Sasa palmata* の草原が広がっており、山腹のブナ林の下層にもササが繁茂している。本地域のブナ林はブナークロモジ群集（Sasaki 1970）で、山頂部のササ草原はチマキザサーアカモノ群落に区分されている（堀川ほか 1966）。このササ草原の成立の経緯については明らかにされていない。この調査地では、ササ地における森林の更新過程とササ草原の維持機構について調べた。

ここでは山腹斜面から尾根にかけて森林が徐々にその植生高を低くしてゆき、尾根部平坦面のササ草原へと移行していく過程がみられ、極めて特殊な景観をつくりだしている。このような現象は、温帯以下の標高である中国山地特有の現象であり、生態学的にみて大変興味深い。また、このように温帯の森林域でありながら、山頂部でしかもササの草原となっているところは、ブナ林の天然更新の最も困難な場所の一つであると考えられる。

1.4.2. 臥龍山

臥龍山（標高 1,223.4 m）は広島県山県郡芸北町にある，十方山の北北東約 15 km に位置する山である．なお，臥龍山は，「臥竜山」あるいは「苜尾山」などの山名が使用されることが多いが，国土地理院発行の地形図に従い，本論文では「臥龍山」の山名を使用する．十方山と同様に西中国山地の脊梁部分にあたり，山の東・南側斜面は昭和 30 年代に皆伐されたが北・西側斜面には中国地方でも有数のブナ林が残存している．山頂部は十方山と同様に流紋岩からなる（今村ほか，1966）．当地域の年平均気温は 10℃前後で，年間降水量は 2,500 mm 前後である．年間最大積雪深は推定 200～300 cm である．

臥龍山のブナ林は植物社会学的にはブナークロモジ群集であるが，浅い谷筋にはトチノキ・ジュウモンジシダ群集が発達する湿性型のブナ林として区分されている（堀川・佐々木 1959；福嶋・岡崎 1995）．ブナ林の林床に普通みられるササ（チマキザサ）の植被は尾根部や既存の古いギャップ内では発達しているが，閉鎖林冠下では少ない．なお，林内では稀に古い切り株がみられる程度の人為が認められる．また，尾根の一部は人為の影響を受けたと考えられる老齢のブナの疎林となっている．

このブナ林では 1991 年の台風 19 号によって多くの倒木が発生したが，その中でも大きな林冠ギャップが発生した成熟林分を調査対象とした．ブナ林の林冠ギャップサイズについて従来の報告では最大 728.2 m²（Yamamoto 1989）であるが，本調査地で形成されたギャップはそれよりもはるかに大きなサイズであった（面積 4,100 m²）．本論文では，この大きなギャップ（以下，「大ギャップ」とする）の形成過程について検討し，さらに，周辺林分の構造も把握することによって台風による大規模攪乱が極相林の構造や更新に与える影響を考察した．

1.4.3. 大山

中国山地で最も高い山である大山（標高 1,710.6 m）は、更新世期火山であり、母岩は安山岩などの火成岩である。標高 1,200 m 付近から上部は急斜面となり、雨の降る季節にはしばしば土石流が発生する。年平均気温は標高 765 m で 10℃前後で、年間降水量は 3,400 mm 前後である。年間最大積雪深は約 350 cm である。

ブナ林は、標高 650~1,350 m にみられるが、800 m 以下では土地利用による開拓のためほとんど残存していない。標高 800~1,200 m では、落葉広葉樹二次林が成立しているところもあるが、西日本では最大規模のブナ極相林が残存する。このブナ林も臥龍山と同様ブナークロモジ群集に区分されるが、種組成的には西中国山地よりも日本海型ブナ林の性質が強く、太平洋型ブナ林の性質が弱い（Sasaki 1970；福嶋ほか 1995）。大山のブナ林に広くみられるチシマザサやチマキザサといったササは土壤の発達したところでパッチ状に分布している。この調査地では、ブナ極相林の林床群落の組成と動態について調べた。

1.5. 論文の構成

本研究は、これまでにほとんど研究されていなかった場所におけるブナ林の更新について検討し、従来までにわかっている単木的なギャップ形成に依存した更新様式、すなわちギャップ更新説を補足するだけでなく、それ以外の更新特性および更新動態のパターンとプロセスを明らかにすることを主要な目的としている。

本論文は全 5 章からなり、本章に続く各章における研究の対象と構成は以下の通りである。

第 II 章では、ササ型林床の森林およびササ草原といったササ群系における樹木の更新に視点を当て、ブナ林を代表とする温帯夏緑樹林の更新動態に及ぼすササの影響を明らかにすることを目的とした。ここでは、山腹のブナ林から尾根部のササ草原にかけて幅 20 m 長さ 280 m の帯状調査区を設置し、環境、植生構造、樹木個体群の構造

と成長，埋土種子の組成と役割，実生の生残過程等を把握することによって，ササ草原の維持機構とササ群系における温帯林の更新様式について考察した。また，以上の結果をもとに森林の動態モデルを作成し，ササ群系におけるブナ林の更新動態をシミュレーションモデルによって定量的に把握し，その更新様式について考察した。

第 III 章では，1991 年の 19 号台風によって大ギャップを生じたブナ極相林を調査対象とし，ブナ林における風倒の攪乱体制を明らかにすることを目的とした。ここでは，暴風によって形成された大きなギャップの攪乱状態を調査し，風倒によるギャップ形成過程について検討した。さらに，この大きなギャップを含めた周辺のブナ極相林に 3.3 ha の大面積の調査区を設置し，台風被災前の樹木個体群構造を復元することによって，台風 19 号のような大型で非常に強い台風による攪乱が森林動態に与える影響について考察した。以上から風倒による攪乱体制について検証した。

第 IV 章では，従来ほとんど研究対象とされていなかったブナ極相林の林床植生の存在様式や種多様性の維持機構について検討し，また，高木樹種の更新における林床植生の影響および自然攪乱の役割について明らかにすることを目的とした。ここでは，単木のギャップに依存する更新様式の認められるブナ極相林に設置された 4 ha の大面積調査方形区を対象として，林床植生の存在様式と構造について検討した。また，1991 年 19 号台風による単木のギャップ形成に対する林床植生の動態についても把握した。いっぽう，第 III 章で研究対象とした大きなギャップでは，いくつかの根返りによって形成されたピット，マウンドにおける植生動態について把握した。以上から，林床植生における種多様性の維持機構およびその動態について考察した。

第 V 章では，II～IV 章で示したブナ林の更新動態とササの関係，およびブナ林における風倒の攪乱体制について総括した。さらに，これを発展させてブナ林の植生動態と更新様式に関する本論文の結論を述べた。

これとは別に、本研究の生態学的な分析結果にもとづいて、最後にブナ林の森林施業計画における将来的なあり方について提言した。

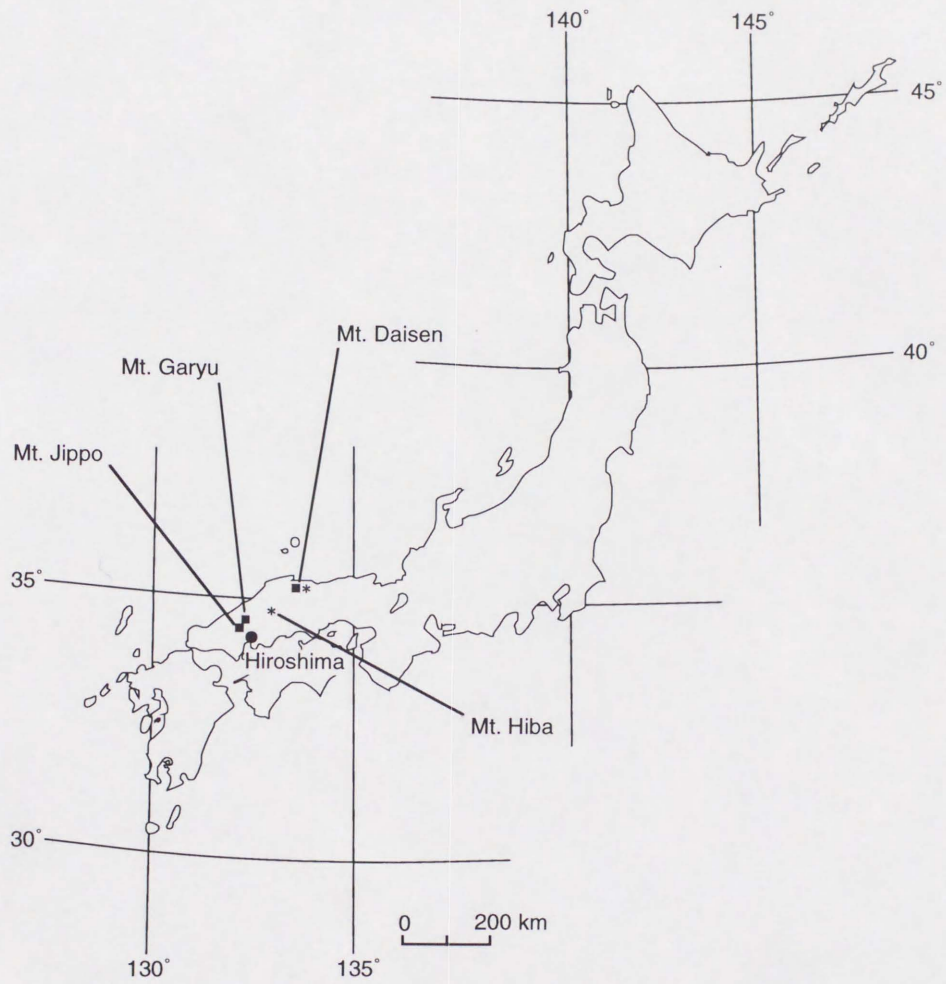


Fig. I-1. Location of study sites (■) and acorn and seedling collection sites (*).

第II章 ササ群系における温帯夏緑樹林の更新動態

II.1. はじめに

ササ草原は、人為的作用や自然の作用が加わってその相観が保たれている植生の一つであり（沼田・岩瀬 1975；高岡 1993），森林伐採や山火事などの後に成立し，しばしば森林の回復を遅らせるものとして認識されている．また，第I章第2節でも述べたように，ササ型林床をもつブナ林では，ササはブナ林の更新にとって強力な阻害要因であると考えられている（Nakashizuka 1988）．本章では，以上のようなササ群系におけるブナ林の更新様式について検討することを目的として，何らかの影響で維持されてきたササ草原と，ササ草原に隣接するササ型林床のブナ *Fagus crenata* 林およびミズナラ *Quercus mongolica* var. *grosseserrata* 林を研究対象とした．

II.2. 調査区

調査区は，十方山の北西斜面の温帯夏緑樹林と尾根部のササ草原が隣接する場所で，斜面に沿って両植生を含むように 20 m×20 m の方形区を 14 個連続して帯状に設置し，ブナ林からササ草原までの一連の方形区を 1 番から 14 番とした（以下，方形区 1～14 を Q1～Q14 とする）（Fig. II-1）．

各方形区の傾斜および階層構造を Table II-1 に示す．斜面傾斜は，Q1 から Q5 で 12.0° から 15.5°，Q6 より上部は次第に緩やかになり，尾根部となる Q14 ではほぼ平地になっている．Q1 から Q14 までの標高差は約 40 m であった（Fig. II-2）．1990 年における Q1 から Q5 の最大樹高，すなわち各方形区の最上層の高さは 18 m 前後で，Q6 は 13m であった．Q7 から Q9 は 13 m から 6 m と徐々に低くなり，Q10 より上部のササ草原に至る推移帯を形成していた．また Q1 から Q9 の林床にもササが繁茂していた．ササの平均高は 160～200 cm であった．いっぽう草原では 70～150 cm と低くなっていた．

II.3. ブナ林—ミズナラ林—ササ草原の帯状分布をとりまく環境

一般に、本調査地のような尾根部や山頂付近は植物の生育にとって不利な環境であると考えられる。しかし、こうした立地における環境と植生との対応を検証した研究はほとんどない（例えば、福嶋 1972；杉田 1988；鎌田 1994）。森林の成立過程における時間方向の変化の推定において、その立地環境を把握することは重要である。ここでは、植生をとりまく生育環境のうち、気温、相対照度、風について測定し、植生構造や群落形成に及ぼすそれらの影響について検討した。

II.3.1. 調査方法

II.3.1.1. 気温

相観で区分できるブナ林、林縁部のミズナラ林、ササ草原の各群落間でササ葉群上の気温を比較するために、Q2、Q8、Q12をそれぞれの群落を代表する方形区として選び、各方形区内で気温の測定を行った。各方形区の任意の1地点に自動温度記録装置（KADEC-U：コーナシステム製）とそれに連結した白金製サーミスタ温度センサーを地表から2 mの高さに設置し、1991年の1年間30分毎に連続して気温を測定した。センサー部には日除け用の白いプラスチック製の傘をかぶせ、スチール製アングルに固定した。

また、埋土種子の発芽や実生の動態に影響を及ぼすと考えられるササ一斉開花枯死の攪乱後の表面土壌温度を推定するために、Q2、Q12ではササ刈り払い後の地表上の気温を測定した。Q2、Q12の2方形区内の任意の場所に設置した3 m×2 mのプロット内のササを根元から刈り払い、根茎もできるだけ切った。刈ったササはリターとして放置し、以後に再生したササの桿は随時刈り払った。このプロットはブナ、ミズナラの実生の移植実験区でもある（本章第6節参照）。気温の測定は、地表上2 mでの気温測定と同様の器材を用いて、プロットのほぼ中央で地表上0.2 mにおいて1992年の6月から1993年の5月まで30分毎に連続して行った。

なお、センサー間の誤差をなくすために、設置前に気象庁検定書付きの温度計によりキャリブレーションを $-20\sim 40^{\circ}\text{C}$ の範囲で行い、データの取り込み後、補正を行った。

得られたデータは以下の要領で日平均、日最高、日最低、日較差の集計を行った。日平均気温は1991年現在の気象管署の算出方法に準じて、1日8回(3, 6, 9, 12, 15, 18, 21, 24時)の算術平均を求めた。日最高、日最低は、1日全48回の測定値のうちのそれぞれ最高値、最低値とした。また、日最高値と日最低値の差を日較差として算出した。なお、地表上2 mの気温の測定結果の検定には、ANOVAのTukey testを用いた。また、日較差気温の比較には、等分散を仮定しない t 検定を用いた。

II.3.1.2. 相対照度

ここでは、木本実生や草本の光環境としてササの葉群下と低木類の光環境としてササの葉群上において生育期の相対照度を用いて全方形区間で比較検討した。ただし、照度計の分光感度は、光合成のために植物が最も必要とする光の波長域(400~500 nmと600~700 nm)とは異なる可視域の光(波長域は450~650 nm)に最も鋭敏に反応するため、ここで用いた相対照度とはあくまでも相対的な光環境の善し悪しの指標である。

1つの方形区につき無作為に選んだ5地点において、ササの葉群上となる地表から2 mの高さと、葉群下となる0.2 mの高さで散光条件下での照度を測定した。同時に全天対照地点でも測定を行い、相対照度として算出し、全方形区間で比較した。測定にはデジタル照度計(T-1H:ミノルタ製)を用い、測定日は1992年9月9日である。なお、測定結果の検定にはANOVAのTukey testを用いた。

II.3.1.3. 風

尾根部ササ草原での風向風速を把握するため自動記録装置(KADEC-UP, KADEC-US:コーナシステム製)と風向風速センサ

ー (KDC-S4: Young 製) を Q12 の 1 地点の地表上 2 m に設置して風向と風速の測定を行った。風向は 5 分毎の瞬間風向を角度で記録し、風速は 10 分間平均値を連続して記録した。測定期間は、風向は 1992 年 4 月 25 日から 6 月 6 日までと 8 月 24 日から 11 月 18 日までで、風速は同年 4 月 25 日から 7 月 1 日までと 8 月 24 日から 11 月 18 日までである。得られたデータは次の要領で集計した。

風向の測定で得られた角度は 22.5 度刻みで 16 方位に分割・変換し、各方位の相対頻度を任意の期間毎に算出し風配図を描いた。また、10 分平均風速の 1 日全 144 回の測定値のうち、最大値、最小値をそれぞれ日最大風速、日最小風速とし、全 144 測定値の算術平均を日平均風速とした。

II.3.2. 結果と考察

2.3.2.1. 各群落におけるササ葉群上の気温

気温を測定した 3 つの方形区における 1991 年の気温の集計を Table II-2 に示す。年平均気温では気温の高い順に、Q12、林縁部の Q8、そして Q2 であった。また、年間の最高気温では、Q2 で 24.7℃、Q8 で 26℃、Q12 で 28.2℃と、ササ草原の Q12 では極めて高い値を記録した。このように Q2・Q8 と Q12 の間では森林群落内外の気温差の特徴を示していたが、Q2 と Q8 の森林群落間でも気温差が生じていたのはそれぞれの階層構造などの群落構造が異なっていたためであろう。しかし、年平均気温では 3 方形区間に有意な差は認められなかった。次に、積算温度として温かさの指数 (WI) と寒さの指数 (CI) を算出した結果、Q12 ではそれぞれ 64.2℃・月、-25.8℃・月であり、3 つの方形区で WI, CI 共に最も高かった。これらはブナ林が十分成立し得る値 (Kira 1977) であり、近辺の山頂部にはブナ林がみられることから、この場所の潜在自然植生はブナ林であろうと思われる。また、これらの実測値に対する参考値として Q1 とほぼ同じ標高である標高 1,250 m における年平均気温および WI, CI の推定値を算出した結果、それぞれ 6.7℃、53.42℃・月、-32.42℃・

月といずれも実測値よりも低い傾向があった。なお、推定値は調査地より南に約 20 km 離れた佐伯観測所（標高 317 m）における 1991 年の観測資料から気温減率を $0.65^{\circ}\text{C } 100 \text{ m}^{-1}$ として算出した。

各月の平均気温を方形区間で比べると、7月と8月での Q2 と Q12 の間に有意な差が認められた。

また、日最高気温では、6月から9月にかけて Q12 が Q2 や Q8 と比べて顕著に高い傾向があった。1年間の平均値では、3 方形区間で差は認められなかった。日最低気温では、有意な差が認められた月はなく、年間平均での差もなかった。また、年間の最低気温では、Q2, Q8 で同じ値の -14.7°C 、Q12 で -14.9°C で、いずれの群落においても温帯の植物にとってはそれらの耐凍性を大きく超えるほどの気温ではなかった（酒井 1982）。日較差では、8月の Q2 と Q12 の間に有意差が認められた。また、年平均値でも同群落間に有意差が認められた。Q12 では夏季に日較差が大きくなっていたが、これは日最高気温が高いことに起因している。これらのことから、夏季におけるササ草原での高温は、夏緑樹の樹冠に覆われているかいないかに大きく依存していることが示された。

以上の結果から、ササ葉群上すなわち低木類の温度環境において、ブナ林とミズナラ林は1年間を通じて顕著な差がないことが示唆された。いっぽう、ササ草原では夏季に高温となる傾向があり、強い直射日光や乾燥といった要因が樹木の成長を阻害する可能性があることが示唆された。したがって、気温環境から推察したササ草原は、ブナよりも環境適応力が高いと考えられるミズナラのような陽樹性の樹木のほうが成立に適している環境であると考えられた。

II.3.2.2. 地表の気温に及ぼすササ刈り払いの影響

各方形区のササ刈り払い地における地表 0.2 m の日較差の月平均値を Fig. II-3 に示す。Q2 では4・5月を除いて日較差が 10°C 未満であるのに対して Q12 では8月と12月～3月以外は日較差が 10°C 以上であった。また、両方形区間の差は6月から10月にかけて顕著で

あり、いずれも平均 5℃前後であった。また、冬季は積雪の状態に依存していることを示唆していた。なお、測定全期間における日最高温度の最大値は、Q2 で 28.3 度（7 月）、Q12 では 37.7 度（7 月）にも達していた。また、測定全期間における日最低温度の最小値は、Q2 で -8.5 度（12 月）、Q12 で -9.9 度（1 月）であった。いっぽう、測定を行っていない Q8 では、前節の結果から推測して、Q2 と Q12 の中間的な傾向を示すものと考えられる。

以上から、ササ草原では林内に比べてササ刈り払いの影響が夏季に顕著に高くなることが明らかになった。したがって、ササの一斉枯死は実生の生育環境や埋土種子の発芽等に重要な役割を果たすと推察された。

II.3.2.3. 全方形区におけるササ葉群上下の光環境

各方形区の平均相対照度を Fig. II-4. に示す。地表高 2 m における相対照度は Q1 から Q9 にかけて 5~15 % の範囲であり、Q10 から Q14 にかけてのササ草原では 65 % 以上の高い値を示していた。これらの結果は、森林群落の内外での差異であることを示唆している。地表高 0.2 m における相対照度は全ての方形区で 5 % 未満であった。地表高 2 m および 0.2 m において、全方形区間で検定を行った結果、地表高 2 m では Q1~Q9（森林群落内）と Q10~Q14（森林群落外）の間に、地表高 0.2 m では Q3~Q9 と Q12 の間に危険率 5 % で有意な差が認められた。この結果から、ブナ林から林縁部のミズナラ林にかけての林床における低木層、すなわち森林群落内の光環境には大きな差がなく、ササ葉群下では、植生の構造に関わりなく相対照度の低い環境であることがわかった。

II.3.2.4. ササ草原における風環境

10 分間平均風速の測定全期間の集計値を Table II-3 に示す。ササ草原（Q12）の地上 2 m における測定全期間の日平均は 4.9 m s^{-1} 、日平均の最大値と最小値はそれぞれ、 10.5 m s^{-1} 、 2.1 m s^{-1} であった。

また、測定全期間のうちの10分間平均風速の最大値は 15.7 m s^{-1} 、最小値は 0.1 m s^{-1} であった。月別風配図 (Fig. II-5) から、全期間において北西や南東方向から吹く風の頻度が高く、夏は南西方向から吹く風の頻度も高いことが示唆され、これらは季節風の影響と考えられる。

以上から、ササ草原である山頂部は季節風の影響が大きく、日常的に 2 m s^{-1} 以上の風が吹く場所であることが推察された。また、ササ草原に点在している灌木の樹幹には、ほぼササ葉群の高さにおいて摩擦跡が観察されたものもあった。これは、強風にあおられたササ葉群が摩擦したものと考えられる。これと同様に、ササの高さとほぼ同じである幼稚樹の場合は、頂芽が摩擦によって損傷をうけて伸長成長が阻害される可能性があると考えられる。

以上のようにササ上を卓越する風は植物の成長に何らかの影響を及ぼすと考えられ、ササ草原では、冬の季節風だけでなく夏季の高温や強風もまた物理的、生理的に樹木の成長を阻害している可能性が示唆された。

II.4. ブナ林—ミズナラ林—ササ草原の帯状分布の形成過程

ここでは帯状分布の植生構造の現状を定量的に明らかにして、各群落の履歴および形成過程について検討した。また、温帯林の主要高木樹種で調査区の優占種でもあったブナとミズナラの個体群構造、直径肥大成長過程等を把握して、高木種個体群の動態について検討した。

II.4.1. 調査方法

II.4.1.1. 植生調査

群落の種組成と階層構造を調べるため、植物社会学的調査法 (Braun-Blanquet 1964) を参考にして Q1~Q14 の全方形区で植生調査を行った。維管束植物の出現を、高木層、亜高木層、低木層、草本層の各層に分けて記録し、被度は6段階 (+~5) に区分した。こ

ここではササは低木層の植物として扱った。植生調査は森林と草原の両群集にまたがる連続した方形区で行ったため、方形区間の類似性を検討し種組成を定量的に把握することによって植生を区分した。ここでは得られた植生調査資料から共通種数のみで類似性をみる Sørensen (1948) の類似度 (Similarity Index) と、被度を考慮する Morisita (1959) の類似度指数 $C_{\lambda(p)}$ の値を求め、それぞれの非類似度を算出し、その値をもとに群平均法によるクラスタ分析を行いデンドログラムに示した。ここでいう非類似度とは値-1.0 で同一であることを、値0で全く異なることを意味する。なお、クラスタ分析には田中ほか (1984) の多変量解析プログラムを用いた。

II.4.1.2. 毎木調査

植生の群落構造を把握するために、毎木調査を行った。20 m×280 m の帯状調査区で胸高直径 2 cm 以上の全樹種の全ての幹を対象とし、胸高直径を測定した。ここでいう「幹」とは、胸高 (地表上 1.3 m) 以下の高さで株分かれあるいは枝分かれをしている幹のそれぞれを意味する。また、その株全体を「個体」として扱った。さらに、Q1 を除いた帯状調査区のうち、その半分にあたる 10 m×260 m の枠内のブナとミズナラの幹については胸高直径に加えて樹高を測定した。

II.4.1.3. 年輪解析

また、個体群の発達過程を把握するために年輪解析を行った。年輪の試料は Q1 から Q10 にかけて、被度、胸高断面積合計共に優占していたブナとミズナラについて任意に選んだ幹から成長錐を用いて、胸高で採取した。得られた資料は研究室に持ち帰り、実体顕微鏡下で 100 mm^{-1} 単位で年輪幅を測定し、半径成長曲線を作成した。

なお、以上の調査は 1990 年から 1992 年に行った。

II.4.2. 結果

II.4.2.1. 植生構造

全方形区の植生調査資料のクラスター分析によって得られたデンドログラムを Fig. II-6 に示す. Sørensen (1948) の類似度では A 群と B 群のクラスターに区分された (Fig. II-6a). いっぽう, Morisita (1959) の類似度指数では C 群, D 群および E 群のクラスターに区分された (Fig. II-6b). このように被度を考慮すると A 群は C 群と D 群のクラスターに区分されたが, B 群と E 群のクラスターは同一となった. 各クラスターの特徴は Table II-4 と併せて以下に述べる.

最上層の植被率, 維管束植物の出現種数, 主な林冠構成樹種の方形区別・階層別の被度およびクラスター群を Table II-4 に示す. 群落の最上層 (森林では林冠層, 草原では低木層を示す) の植被率は, Q1 から Q4 で 85~90% と高く, 鬱閉状態にあった. Q5 と Q6 は, 胸高直径約 70 cm の倒木によって形成された林冠ギャップの一部であったため, 植被率は 40~50% と小さくなっていた. この倒木は徒手切片法 (伊東・島地 1988) によりブナと同定された. なお, 最大樹高は, Q1~Q5 が 18 m 前後で, Q6 は 13 m, Q7~Q9 は 6~13 m と斜面上部に向かって徐々に低くなり, Q10 より上部のササ草原では, 樹高 2~4 m の低木が点在していた (Table II-1). また, 全 14 個の方形区における維管束植物の総出現種数は 151 種で, 1 方形区当たりの平均出現種数は 45.4 種, 最小値は Q4 の 28 種, 最大値は Q11 の 63 種であった.

ブナ, ホオノキ *Magnolia obovata*, ナツツバキ *Stewartia pseudocamellia*, ヨグソミネバリ *Betula grossa*, ミズキ *Cornus controversa*, アサガラ *Pterostyrax corymbosa* は森林群落を構成しており, それらの稚樹や実生はササ草原にはほとんど出現していなかった. クラスターの A 群はそれらの種群に代表される森林性の種によって特徴づけられていた. いっぽう, B 群はアカモノなどの草原性の種によって特徴づけられていた. C 群は, Q1 から Q3 で優占するブナによって特徴づけられていた. ミズナラ, クマシデ *Carpinus japonica*, シ

ナノキ *Tilia japonica*, リョウブ *Clethra barbinervis*, アズキナシ *Sorbus alnifolia* は Q4 から Q8 の林冠を構成するだけでなく、それより上部のササ草原にも生育していた。D 群と E 群のまともりはこれらの木本種群によって特徴づけられ、D 群では、それらが林冠を構成し、E 群では、これらの種群がササ草原内に稚樹・実生として分布していた。これらのことは、樹木個体群の組成と構造が森林群集全体の種組成に影響していることを示唆している。また、ナナカマド *Sorbus commixta*, ウリハダカエデ *Acer rufinerve*, オオイタヤメイゲツ *Acer shirasawanum*, コシアブラ *Acanthopanax sciadophylloides*, コハウチワカエデ *Acer sieboldianum*, アオダモ *Fraxinus lanuginosa* およびヤマウルシ *Rhus trichocarpa* は調査区全体にわたって出現していた。

II.4.2.2. 胸高断面積合計の方形区間での差異

調査区には、胸高直径 2 cm 以上の生存幹が 1,120 本、650 個体、42 種あった。調査区全体における胸高断面積合計の相対値でみると、ブナは 35.9 %、ミズナラは 35.7 %で、これら 2 種で全体のほぼ 72 % を占めていた。その他には、クマシデが 7.4 %で最も大きく、残りの 39 種は全て 5 %未満であった (Table II-5)。

ブナ、ミズナラとその他の樹種について方形区別の胸高断面積合計を Table II-6 に示す。Q1~Q3 はブナが 73.2~93.0 %を占め、ミズナラはほとんどなかった。これはクラスターの C 群と一致する (Fig. II-6b)。ブナは Q4 と Q6, Q9~Q14 にはみられず、Q5 で 18.8 %, Q7 で 20.2 %とその割合が Q1~Q3 に比べて小さくなっていた。Q4~Q8 では、ブナに替わってミズナラが優占種となっており、これはクラスターの D 群と一致する (Fig. II-6b)。しかし、Q5 と Q6 の両方形区においてはブナ、ミズナラ以外の種の割合がそれぞれ 51.0, 52.5 %と高かった。これは、Q5 ではクマシデの大径木、Q6 ではクマシデ、ヨグソミネバリ、ウリハダカエデ、シナノキ、コシアブラの中径木の存在があったためである。これらの種は前述のブナ大径木の倒木によって形成されたギャップを修復する形で成長したため

に、その胸高断面積合計が大きくなったと考えられる。ミズナラは Q9 から Q13 にかけて胸高断面積合計が徐々に減少していた。いっぽう、1 方形区当たりの合計値では、Q1～Q8 は $0.95 \sim 1.72 \text{ m}^2 / 400 \text{ m}^2$ であったのが、Q9 では $0.45 \text{ m}^2 / 400 \text{ m}^2$ と激減していた。これはクラスタの A 群と B 群の境界および C・D 群と E 群の境界と一致しており (Fig. II-6), Q8 と Q9 の付近が森林とササ草原の境界であることを示唆している。

これらの結果と植生調査の結果 (Table II-4) を考慮すると、Q1～Q3 はブナ林、Q9～Q14 はササ草原、それら 2 つの群落の間に位置する Q4～Q8 は主にミズナラを優占種とする森林がまとまりを持って分布していると判断された。

II.4.2.3. 胸高直径のサイズ分布

ブナ、ミズナラ、全種の方形区別の胸高直径のサイズ分布と個体数を Table II-7 に示す。ブナの大径木は、Q1～Q7 の林冠にみられ、小・中径木は Q1, Q7 および Q8 にみられた。また、実生や稚樹は Q2～Q4 にみられた。Q9～Q14 には、ブナは全く出現しなかった。ミズナラは Q3～Q14 にみられたが、Q7 では胸高直径階級 10～20 cm にモードの認められる吊り鐘型の分布を示し、Q8 ではより小さいサイズに移行して一山型の分布を示し、さらに Q9～Q11 にかけては 2～10 cm にモードの認められる L 型の分布を示した。また、胸高直径 40 cm 以上の大径木のうち、ミズナラは 3 本で、ブナの 12 本に比べて少なかった。しかし、総幹数で比べると、ブナの 21 本に対してミズナラは 264 本と圧倒的に多く、これは Q7 から Q11 にかけてミズナラの小・中径の幹が多数存在することに起因していた。

II.4.2.4. ブナとミズナラの個体群成長

方形区別の試料幹の半径成長曲線を Fig. II-7 に示す。1990 年現在、Q7 のブナの林冠に達している幹 (以下、「林冠幹」とする) は高さ約 12 m、他の Q1, Q7 のブナは林冠に達しておらず (以下、「非林

冠幹」とする) 亜高木層を構成し、高さは約 10 m であった。Q1 のブナは胸高における伸長成長開始の年代のばらつきがほぼ 10 年以内の範囲に収まっており、胸高までの成長を考慮すると、これらは同時期に伸長成長が開始されたと考えられる。同様の傾向から、Q7 のブナの非林冠幹 2 試料についても同時期に伸長成長が開始されたことが推察される。Q6・Q7 のミズナラ林冠幹の高さは約 12 m、非林冠幹の高さは約 8 m であった。Q6 の試料幹は、前述のブナの倒木によって形成された林冠ギャップで生育したため成長速度が大きくなったものと考えられる。Q8 のミズナラ林冠幹の高さは約 9 m、非林冠幹の高さは約 7 m であった。Q9 のミズナラ林冠幹は林縁部にあり、高さは約 5 m で周辺は被陰されていた。Q9・Q10 のササ草原に点在している孤立木の幹は、高さ 3~5 m であった。これら孤立木の幹は初期の成長速度が Q7・Q8 の多くの幹に比べると小さく、胸高の半径 10 mm を越えたあたりから成長速度の増加がみられた。このように、Q7・Q8 と Q9・Q10 の初期の個体群成長過程は異なる傾向が認められ、また、胸高での伸長成長開始時期が Q7 で約 60~75 年前、Q8 で約 40~60 年前、Q9 で約 20~60 年前であることから、林縁部のミズナラ個体群はササ草原に向かうほど若齢になっていることが判明した。

II.4.3. 考察

II.4.3.1. ササ草原の維持過程

本調査地のササ草原は、温量指数的には温帯夏緑樹林が十分成立し得る場所であることが気温の実測により明らかにされた。また、十方山から近く、標高も大きく違わない臥龍山 (標高 1,223.4 m) や恐羅漢山 (標高 1,346.4 m) などの山頂部にはブナの極相林がみられることから十方山の山頂部にブナ林あるいはそれに類する森林 (例えば、ブナ・ミズナラ林、ミズナラ林など) が成立していた可能性を示唆している。しかし、かつて十方山山頂に森林が成立していたかどうかに関しては今回は明らかにできなかった。十方山に

関しては、寛文3年(1663年)に著された藝備國郡志(黒川 1663)にその名が現れている。文政2年(1819年)の「国郡志御用につき下しらべ書出帖, 山県郡戸河内村」には、十方山で登山の行われたこと、展望のきくこと、クマザサの植生があったことなどが明示されている(船越 1959)。さらに文政8年(1825年に編纂された藝藩通志(頼 1825)には、十方山山頂は展望がきき、十方という名は「十方の眺望がきく高い山」という意味で命名されたとある。十方山山頂部は準平原で平坦な地形であるため、もし樹林があったとしたら展望はきかないはずである。したがって、初めて「十方」の名が出てきた藝備國郡志の時代(約330年前)からすでに、山頂部分にはササ草原が広がっていたものと思われる。しかし、ササ草原が生じた原因や採草地などとしての利用があったのかは不明である。堀川・佐々木(1959)は、このササ草原を樹木が生育できない地形的に安定した風衝群落であると報告しているが、その成立要因や過去の攪乱には言及していない。

少なくとも330年間ササ草原が維持されてきた要因の一つとして強風が考えられる。調査区ササ草原における風速は春から秋にかけての生育期で日平均 4.9 m^{-1} で、これが樹木の生育にとってどれほどのストレスであるのかは今回の結果からは定量的に明らかにできなかった。しかし、ササ草原内に生育するアカマツやツガには風衝樹形が認められ、草原内のミズナラの多くでは、ほぼササの高さにおいて樹皮が擦れた形跡を確認した。これは、強風をうけたササ葉群が樹皮を摩擦したものであると考えられる。測定は行っていないが、冬季には北西季節風の影響がさらに大きくなることも予想される。高岡(1993)は、北海道宗谷丘陵で山火事や人為的攪乱によって森林が破壊された結果ササ草原となり、もともと存在した強風の影響のもとに森林の再生が阻害されていることを報告している。すなわち、山頂部を卓越する風の影響は森林の成立阻害要因の一つで、ササ草原の成立と維持に大きく関わっているものと判断した。

II.4.3.2. ブナ林—ミズナラ林—ササ草原の帯状分布の形成過程

半径成長曲線 (Fig. II-7) から, Q1 や Q7 の林冠に達していないブナの幹はそれぞれ同時期に更新したことが考えられた. また, Table II-7 から, ブナは, Q2~Q5 には林冠層を形成する大径木があるものの小・中径木はみられなかった. このことは, 大径木はランダムあるいは一様に近い分布をし, 小・中径木は集中分布をする (Nakashizuka & Numata 1982a, b) という極相林の特徴を示唆している. また, Q4 と Q6 でブナ個体を欠くのは調査区の幅が 20 m と狭いことが影響したものと考えられる. Q4 はミズナラの大径木 1 個体のみで林冠を優占していたが, このミズナラから成長錐で得られたコアサンプルの年輪数は得られた部分でも 166 なので, 腐朽部を考慮した樹齢は少なくとも 250 年以上であると推察された. さらに, Q6 はブナ大径木の倒木によるギャップ空間ではあるが, そこにはブナの稚樹や実生といった後継樹はみられなかった. 一般にブナ林のギャップ面積は, 平均して全森林面積の 12 % である (Yamamoto 1989) が, ササ型林床をもつブナ林でのそれは約 30 % で (Nakashizuka & Numata 1982a), その上, ギャップ内にはブナの後継樹が少ないことがわかっている (Nakashizuka & Numata 1982a). 本調査地でも同様のササ型林床をもつブナ林の特徴を示していた. 以上のことから, Q1 から Q6 付近までは極相林的な構造で, 長い間人為の関わる大規模な攪乱はなかったものと考えられる.

いっぽう, Q7 から Q11 にかけてのミズナラ個体群は樹高が徐々に低くなっており, 直径分布 (Table II-7) では, Q7 で胸高直径階級 10~20 cm にモードの認められる吊り鐘型の分布を示し, Q8 ではより小さいサイズに移行して一山型の分布を示し, さらに Q9 から Q11 にかけては 2~10 cm にモードの認められる L 型の分布を示した. また, 半径成長曲線 (Fig. II-7) からは, Q7 から Q10 において若齢になっていることが推察された. この両者から, Q7 付近より上部はミズナラによる更新がなされ, しかもその更新は残存する林分 (Q6 付近と考えられる) の林縁部に近い方でより速やかになされたもの

と考えられた。さらに、Q7から上部における全樹種の直径分布 (Table II-7) をみると、直径 10~40 cm の中径木の密度は Q1~Q6 に比べるとかなり高くなっていた。クラスター分析では、Q4~Q8 はミズナラ林 (D群) と区分されたが、以上のような個体群構造の把握から、Q7・Q8 は二次林的な構造をしており、Q4~Q6 と Q7・Q8 とでは同じミズナラ林でも由来の異なる林分であることが推察された。すなわち、Q4~Q6 と Q7・Q8 は被度を考慮した種組成では酷似しているものの個体群構造は異なっており、前者はブナ林のギャップ空間、後者は何らかの攪乱の後成立した二次林である可能性が考えられる。

この攪乱の履歴について、以下に検証する。Q7・Q8 の移行部と同様な群落は、十方山の山塊の尾根際に鉢巻状に分布していることから、尾根部の森林が人為的攪乱、すなわち伐採されその後更新したものと考えられる。あるいは山火事とも考えられるが、火傷跡や木炭片などが確認されず、記録もないことなどから、その可能性は小さい。年輪解析からその攪乱時期を推定すると、胸高までの成長期間を単純に 10 数年と考えれば、85 年より前である。吉野ほか (1989) は、同じ西中国山地でブナ林の伐採後ササ草原が成立した事実を述べ、十方山山頂付近はかつて (著者らの聞き取りによると数十年前) 牧場を作るために伐採された (放牧は行われなかった) ことを示唆しているが、前述の江戸時代の地誌の記述から、山頂部全体に成立していた森林を伐採したとは考えにくく、もともと存在した山頂部ササ草原が尾根部で拡大される程度の森林伐採であった可能性がある。

以上のように、文献と調査結果を総合的に考察した結果、十方山の山腹のブナ林と山頂部のササ草原は 330 年以上前から維持されてきたが、85 年以前に当時の林縁部が伐採され、その結果ササ草原が拡大し、後に現在の移行部が形成された可能性が考えられた。しかし、当時の伐採場所の確定はできていない。

II.4.3.3. ササ草原における温帯林の更新様式

移行部のミズナラ林は攪乱後更新したものと考えられた。ブナ林を広範囲伐採した後にミズナラが更新することはしばしばあり (Nakagoshi & Wada 1990; 四手井 1977 など), 伐採後ミズナラが林分の発達段階の初期から優占することもある (肥後・寺本 1989)。田中ほか (1989) は, ミズナラの堅果の豊作年に伐採された林分では, ミズナラの実生更新が成功する可能性があり, その林分の林齢が大きいほど, また構成個体が大きいほどその可能性がより増大すると報告している。したがって調査地のミズナラ林でも同様のことが考えられる。さらに実生による更新様式として, 残存林からの種子散布による分布の拡大が考えられる。前田 (1988) は, ブナ結実年には母樹の林冠縁から 25~35 m の場所でも 1~2 m² の種子が飛散すると述べている。ミズナラの堅果は一般にブナの堅果よりも大きく, 重いので, ブナより飛散距離が短くなると考えられるが, 本調査区の場合, 日平均風速が最大 10.5 m s⁻¹ の場所であるだけでなく, 着果期には北西風が多いためササ草原の方向へより飛散されやすいと考えられる。また, ノネズミなどの運搬によってササ草原にまで散布されることも考えられる。実際, ミズナラなどの堅果の運搬, 貯蔵にノネズミの役割が大きく影響していることがわかってきている (例えば, 安田ほか 1991 など)。ブナやミズナラの種子は普通休眠しない (Nakagoshi 1985b) ため, 種子が発芽前に動物によって運ばれなければ生育適地で実生繁殖することはできない。したがって, 実生繁殖をする上では, このような動物による種子散布は非常に重要となるであろう。本調査地の Q14 にもミズナラの稚樹が成長していたことは, 以上のような風や動物といった要因が関連していたものと考えられる。

いっぽう, 次のような萌芽更新も考えられる。Q7~Q11 はミズナラの個体当たりの幹数が多く (Table II-7), 地際から伸びる複数の幹の株立ち個体や, 胸高以下の樹幹部で多数分枝する個体が多かった。伐採されたミズナラには地際や樹幹部からの萌芽幹の発生が多

く、伐り株の樹齢とともに萌芽数も増加する傾向がある（紙谷 1986a）が、このことは本調査地の移行部の多くのミズナラが萌芽起源であることを示唆している。さらに、移行部やササ草原のミズナラには、1990年と1992年に着果個体が観察され、比較的小さなサイズにも関わらず、再生産が活発に行われていることが確認された。萌芽と種子生産に関連して、紙谷（1986b）は、ブナに関して、伐採後萌芽で更新した個体は地上の幹の年齢と地下部の年齢は異なり、着果齢としては地下部の年齢も考慮すべきだと述べている。すなわち、小さなサイズでも萌芽個体による種子の供給が可能となり、同様のことが本調査地のミズナラにも当てはまると考えられる。さらに、ミズナラはブナよりも小径でより早く着果可能となる（田中ほか 1989）ため、そのことがミズナラのササ草原での実生更新の促進や優占の要因となり得る。しかし実際には、ササ草原において速やかな再生の様相はみられなかった。

そこで、以下にその要因を考察する。著者らの観察では、1990年はミズナラが結実豊作年であったにも関わらず、翌年に調査区内で当年生実生の発生が確認できなかった。これは、堅果がノネズミや本地域に生息するニホンツキノワグマによって摂食されたことが影響しているものと思われる。田中ほか（1989）は、ミズナラの成熟堅果のうち、健全堅果の割合は豊作年で高く、凶作年で低くなる傾向があることを述べているが、本調査地では、これら動物による被食圧のため、たとえ豊作年でも林床で生残できる健全堅果の割合は少ないと推察される。ブナやミズナラの実生の定着以前には、このような堅果の高い消失率がササ草原での森林成立阻害に関連しているものと考えられた。

ここでは、ブナやミズナラの実生の定着や消長に関しては明らかにできなかったが、ブナの実生の定着には種子の豊凶、ササの一斉枯死などが必要条件となる（Nakashizuka & Numata 1982a, b; Nakashizuka 1988）ように、これらの条件がきわめて偶然にそろった場合に、ブナやミズナラの実生による更新が可能となると考えられ

る。ミズナラの実生は、十分な陽光を必要とする（森 1991）ため、暗いササ葉群下では長期の生残が困難であると思われる。調査区の Q9 や Q10 のミズナラ孤立幹のはじめの成長が不良（Fig. II-7）なのはササ葉群の被圧のためで、この間ササの高さを越えるまでは発育阻害されていたと思われる。しかし、Q7 や Q8 の幹は孤立幹とは異なり初期も良好な成長をしていた（Fig. II-7）だけでなく、それぞれの方形区の胸高断面積合計も Q1～Q6 とあまり変わらない値を示していた（Table II-7）。さらに、Q7 や Q8 のミズナラの個体群密度、胸高断面積合計は調査区でも大きい値を示していた。これらのことから、Q7・Q8 付近は前述の伐採の際、ササも同時に攪乱をうけ、その後ミズナラとともに更新した、あるいはササの一斉枯死後にミズナラが更新した可能性が考えられる。それに対して Q9 や Q10 のミズナラ個体群は、初期成長が悪いこと、胸高断面積合計が Q8 までと比べると激減していることから、ササの再生後に更新した可能性がある。また、その他の環境要因が影響している可能性も考えられる。関連して、種子および実生の動態と役割に関してはそれぞれ以下の本章第 5 節および第 6 節にて検討したい。

II.5. 帯状分布の動態における種子バンクの役割

ここでは、ブナ林、ミズナラ林、ササ草原の各群落における永久的な埋土種子集団（以下、種子バンク（seed bank：Harper 1977）とする）の組成を調べ、ササ地における植生動態に果たす種子バンクの役割を考察する。

日本の温帯林では、初夏における埋土種子集団が厳密な意味における永久的な種子バンクである（Nakagoshi 1985b）。またこの時期は、一般的には、種子の発芽および実生が定着するためには最適な時期であることから、初夏の埋土種子集団が植生動態に重要な役割を果たしていると考えられる（Nakagoshi 1992）。さらに種子バンクの動態は自然攪乱に大きく依存していることから（第 IV 章参照）、ここでは、屋外条件下においた土壌試料から休眠種子を直接発芽さ

せることによって様々な自然攪乱に対する種子バンクの役割について検討した。この手法は必ずしも完全な種子バンクの組成や量を推定できないが、実際の攪乱に対する種子バンクの初期動態を反映しているという点で優れている。

II.5.1. 調査方法

II.5.1.1. 土壌試料採取

埋土種子調査のための土壌試料の採取は、1991年6月30日～7月6日に、Q2、Q8、Q12の各方形区内で行った。Q2（ブナ林）、Q8（ミズナラ林）、Q12（ササ草原）における地上部植生の種別の相対密度と相対胸高直径をTable II-8に示す。各方形区の主な優占種は次の通りである。Q2の林冠層はブナ、ホオノキ、低木層はクロモジ *Lindera umbellata*、Q8の林冠層はミズナラ、クマシデ、コハウチワカエデ、リョウブで、低木層はリョウブ、タンナサワフタギ *Symplocos coreana* であった。Q12のササ草原ではミズナラ萌芽個体やその他の稚樹が点在していた。3つの方形区の中心部で規則的に選んだ10地点において、それぞれ面積 0.04 m^2 でリター下部の土壌表面の0～5 cmの深さの土壌試料を採取した。それぞれの方形区における総採取量は201 ($0.4 \text{ m}^2 \times 5 \text{ cm}$) である。

2.5.1.2. 発芽試験

採取した土壌試料は、ただちに広島市内の大学構内に持ち帰り屋外の自然温度条件下で発芽試験を行った。バーミキュライトを深さ約4 cmになるように入れて作成した発芽床の容器 ($35 \text{ cm} \times 45 \text{ cm} \times 11 \text{ cm}$) の上に土壌試料を1試料毎に厚さ約1.5 cmとなるように播いた。また、外部からの侵入種子を選別するために試験区内には約5 cmの厚さのマサ土を播いたコントロールの発芽床を3つ設けた。なお、広島市（海拔4.0 m、年平均気温 16.4°C ）は調査地（年平均気温 8.3°C ）よりも気温が高いため、発芽床試験区には寒冷紗（相対照度約40%）をかぶせて、高温と乾燥を防いだ。

発芽床の観察は随時行い、発芽が確認される毎に種の同定を行い、同定できれば実生は土壌から抜き取った。同定できない場合はそのまま放置し同定できるまで発育させた。発芽床は常時十分に湿った状態にした。また、未同定のまま死亡した実生は、区別が困難であったため全て不明種として計数した。発芽試験は1991年7月7日から1992年10月5日までの計457日間行った。

なお、埋土種子と現存植生（本章第4節参照）および、各方形区間の種組成の類似性を検討するために、Sørensen（1948）の共通係数を算出して比較検討した。

II.5.2. 結果

土壌試料から発芽検出された生存種子の種組成と密度を Table II-9 に示す。各方形区において同定された生存種子の種数は、Q2, Q8 では共に13種、Q12で18種であった。また生存種子の総密度は、Q2, Q8, Q12でそれぞれ、 502.5 m^{-2} , 342.5 m^{-2} , $2,272.5 \text{ m}^{-2}$ であった。

埋土種子と地上植生の種組成について Sørensen（1948）の共通係数を百分率で表したものを Table II-10 に示す。Q2 と Q8 の方形区間では埋土種子で38.5%，地上植生で40.5%であった。また、Q2 と Q12 の方形区間では、埋土種子で25.8%，地上植生で28.0%であり、Q8 と Q12 の方形区間では埋土種子で45.2%，地上植生で50.5%であった。以上のように、それぞれの方形区間の種子バンクによる類似性は、地上植生による類似性のパターンと同様な傾向がみられた。

Q2 では、地上植生にみられなかったナガバモミジイチゴ *Rubus palmatus*, クロタキカズラ *Hosiea japonica*, ハスノハイチゴ *Rubus peltatus*, クマイチゴ *Rubus crataegifolius* などが発芽したのが特徴的である。また、Q2における地上植生と種子バンクの百分率類似度は19.6%であった（Table II-10）。Q8では、地上植生でもみられ結実も観察されたリョウブの埋土種子が優占しており、Q2ではなかったショウジョウスゲ *Carex blepharicarpa*, オカトラノオ *Lysimachia*

clethroides, オトギリソウ *Hypericum erectum* といった草本の種子もみられた。地上植生との百分率類似度は 8.2 %と 3 方形区のうちで最も低かった。Q12 では、Q2 あるいは Q8 と比較すると埋土種子と地上植生で共通する種がより多かった。それにも関わらず、地上植生では 55 種類と 3 方形区で最も多くの維管束植物が出現していたために埋土種子と地上植生の百分率類似度はせいぜい 22 %であった。なお、その後調査区外のササ草原内でコナスビ *Lysimachia japonica*, スズメノヤリ *Luzula capitata* の生育が観察されている。

散布型別にみると、Q2 では、ミヤマカンスゲ *Carex dolichostachya* var. *glaberrima*, カンスゲ *Carex foliosissima* といった草本種子が相対密度としては高かったが、ナガバモミジイチゴ、ハスノハイチゴ、クマイチゴといった動物被食散布型の種子が相対種数では 61.5 %と高い割合を占めていた (Table II-11)。Q8 では、Q2 に比べるとナガバモミジイチゴ、クマイチゴ、アオハダ *Ilex macropoda*, タラノキ *Aralia elata* といった動物被食散布型の種子の密度は低く (相対粒数では 9.1 %) , それらの相対種数は 38.5 %であった。Q12 では、イワガラミ *Schizophragma hydrangeoides* を除いて全てが草本種子であった。また、風散布型種子の割合は相対種数で 66.7 %, 相対粒数で 95.7 %を占めていた。

II.5.3. 考察

欧米諸国の温帯林において、埋土種子集団の研究はこれまでにいくつかなされてきたものの (Pickett & McDonnell 1989) , 日本の温帯林における研究は少ない (例えば, Nakagoshi 1984a, 1985b) 。休眠状態にある埋土種子は、攪乱後の群落の潜在的特性であり植物の生活史の中でも重要な段階である (Harper & White 1974 ; Grubb 1977 ; Harper 1977 ; Rabotnov 1978 ; Thompson & Grime 1979 ; Simpson *et al.* 1989) 。したがって、群落の埋土種子集団を把握することは植生遷移のパターンやプロセスを検討する上で大変重要となる。

ブナ林である Q2 では、いくつかのキイチゴ属 *Rubus spp.*, サルナシ *Actinidia arguta*, タラノキといった動物被食散布型の種子が多くみられ、これら木本の動物被食散布型種子の相対種数・密度はともにミズナラ林でより低くなって、ササ草原では全くなかった (Table II-9) . このことからブナ林は主な散布者である鳥類や小動物の生育・散布に適していると考えられる (Kellman 1974) . またこれらは、休眠率が高く永久的種子バンクを形成する種でもある (Nakagoshi 1984a, b, 1985a, b) . こうした種子バンクの発芽には、光、水分条件、温度など様々な条件が必要であるが、Suzuki (1993) は、7.5 年間土中貯蔵されたキイチゴ属のモミジイチゴ *Rubus palmatus var. coptophyllus* やニガイイチゴ *Rubus microphyllus* で、より高温域での変動が速やかな発芽と高発芽率を促進することを示している . また、一般には、埋土種子は温度の季節変動を経験することによって休眠が打破されると考えられている (Baker 1989 ; Naylor 1985 ; Yokoyama & Suzuki 1986) . ササ刈り払い地での地表温度の測定結果 (Fig. II-3) や相対照度の測定結果 (Fig. II-4) から、地表面の明るさや温度は林冠層の有無に依存しており、ササの枯死だけでは大きな影響を及ぼさないことが示唆された . 逆に、老木の枯死などによる単木的なギャップ形成が起きたとしてもササが枯死しなければ地表の温度や明るさの変化は少ないと考えられる (Fig. II-3) . したがって、閉鎖林冠下でのササの一斉枯死やササの枯死を伴わない林冠ギャップ形成は必ずしも先駆的なキイチゴ属の発芽を促進しないものと思われる . しかし、林冠ギャップ形成と土壌攪乱を伴う大径木の根返りは、周辺の無機的環境を改変させるために、これら先駆種の埋土種子の発芽には有利となるであろう (Collins *et al.* 1985 ; Falinski 1978 ; Putz 1983 ; 第 IV 章参照) . したがって、これらは大径木の根返りといった地表土層の攪乱を伴うようなギャップ形成に対して速やかに群落を再構成し、森林にとって治癒的なはたらきがあると考えられる . このようなキイチゴ属の埋土種子は、日本のブナ老齢林では普遍的にみられ (Nakagoshi 1984a) , 他に、常

緑広葉樹極相林 (Naka & Yoda 1984 ; Nakagoshi 1985a) , アカマツ二次林 (Nakagoshi 1985a) だけでなく, 北米の二次林や極相林 (Livingston & Alessio 1968 ; Olmsted & Curtis 1947) , カナダの針葉樹林 (Kellman 1970) でも存在している. このような先駆種はギャップ形成による攪乱 (Runkle 1982 ; Whitmore 1984 ; Yamamoto 1992b) 後の初期の再生を担い, 森林の維持にとって重要な役割を果たすものと推察された.

Q8 の埋土種子で優占していたリョウブは, 地上植生でもある程度出現し, 土壌採取前年秋には結実が観察された (Table II-9) . リョウブは, 特に二次林において休眠率が高い種である (Nakagoshi 1984a) . したがって, ミズナラを優占種とする二次林と考えられる Q8 では, リョウブは休眠率が高く, 地表土層の攪乱に対して速やかに発芽して個体群を維持するものと考えられる. しかし, 大部分が小・中径木が比較的密に構成されるミズナラ林では老齢林内でみられるような根返りは生じにくい (第 III 章参照) , 土壌の自然攪乱が生じる可能性は小さいと思われる. また, ミズナラ林でのササの一斉枯死は, ブナ林と同様に地表が樹冠に被圧されている限り地温の上昇には大きく影響しないと考えられる. よって, たとえササの一斉枯死が起きたとしても, ミズナラ林の埋土種子は森林更新には大きな影響は及ぼさないであろう. したがって, 現状のミズナラ林では, ミズナラ個体群の成長, あるいは幹折れや立ち枯れによる単木的な林冠ギャップに依存した更新様式が重要な役割を果たすものと考えられる.

ブナ林の Q2 における地上植生と埋土種子の百分率類似度は, 19.6 % (Table II-10) で, Nakagoshi (1984a) の比婆山のササを林床に持たないブナ林での結果 (約 40 %) のほぼ半分である. これは, Nakagoshi (1984a) が 11 月で 10 cm の深さの土壌試料から得ていることもあるが, 種子の埋土の過程においてササの存在 (葉群, 桿, 根系) が影響している可能性も考えられる.

ミズナラ林の Q8 は、散布型の構成 (Table.2.11) において Q2 と Q12 の中間的な傾向を示し、地上植生と埋土種子の間の類似性は 3 方形区で最も低かった (Table II-10) . また、地上植生だけでなく埋土種子においても Q2 と Q8 の方形区間の百分率類似度は約 40 % であった。これらのことから、ミズナラ林は再生途中の林縁部であるために、長期間維持されてきたブナ林とササ草原とは種子の散布、埋土の過程や攪乱体制 (White & Pickett 1985) が異なっていると考えられる。いっぽう、Q8 と Q12 の間の百分率類似度は地上植生と埋土種子共に約 50 % で、共通する草本種が多かった。

ササ草原では、オカトラノオの種子が高密度にあった。オカトラノオは高発芽率の種で高密度の永久的種子バンクは形成しない (Nakagoshi 1984a) . ミズナラ林の埋土種子でもみられたショウジョウソウ、オカトラノオ、オトギリソウといった風散布型の草本種子はササ草原の地上植生にも出現していたことから、種子の広域散布と高発芽率によってだけでなく、埋土種子を形成することによってもまた個体群を維持しているものと考えられた。しかし、これらの草本種子が森林の動態に影響するとは考えられず、ササ草原では森林更新が困難であることを示唆している。また、この草本群集がササ枯死の場合には、高木樹種の実生の競争相手となる可能性も考えられる。唯一みられた木本種子でもつる性のイワガラミで、森林更新への貢献度は小さい。このようにササ草原では樹木の種子バンクが非常に貧弱であることが判明した。したがって、ササ草原ではたとえササが一斉枯死したとしても種子バンクによる樹木個体群の再生はほとんど期待できないであろう。

本調査地のササ草原での埋土種子密度は日本の夏期のススキ草原 (Hayashi & Numata 1975) での 11 種 $1,980 \text{ m}^{-2} \times 5 \text{ cm}$ と酷似していた。ススキ草原やシバ草原ではそれぞれススキ *Miscanthus sinensis* やシバ *Zoysia japonica* の埋土種子が豊富である (Hayashi & Numata 1975) のに対して、ササ草原で特異的なのは、地上植生の優占種のササの種子が欠如していることである。イブキザサ *Sasa tsuboiana*

は開花結実時にササ地で最大 13,800 m²、林地で 3,900 m²もの種子密度を占めるがノネズミ類の被食によって実生の発芽定着率はかなり低くなり (14~21 m²)、ススキがその回復を遅らせることもある (Makita et al. 1993)。また、イシヅチザサ *Sasa ishizuchiana* でも実生の密度は低いといった報告がある (1~35 m², 山中 1979)。チシマザサ *Sasa kurinensis* は多くの実生が発生する (600~800 m²) ものの回復するには約 20 年はかかると考えられている (Makita 1992)。このために、ササの一斉開花枯死は樹木実生の定着の絶好の機会となる (Nakashizuka 1988)。

本調査地のササ草原では、樹木の種子バンクが非常に貧弱であった。以下にササ草原における樹木個体群の更新の可能性について検討してみた。樹木の実生バンク (Grime 1979) の成立のためにはまず、森林部からの種子の散布が必要条件となる。この場合特に、ブナやミズナラのような大型の重力散布型種子のノネズミ類 (Jensen 1985) や強風 (本章第 3 節および第 4 節参照) による二次的な散布は有効である。ササ草原ではある程度のノネズミ類の個体群が存在していることが判っている (本章第 6 節参照)。また、北西斜面の調査地では北西の季節風が卓越しているため (本章第 3 節参照)、ブナ林やミズナラ林からササ草原の方向へこれらの樹木の種子が散布されやすいと考えられる。しかし、散布種子が少ない上、ササの被陰が原因となる実生の死亡やノネズミ類による種子や実生の摂食圧 (本章第 6 節参照) のために生残率は相対的に林内よりも低くなると考えられる。したがって、これらの散布者によって林縁から離れたところで実生バンクを成立させるためには相当量の種子が生産・散布されなければならない。こうしたことから、休眠しないブナやミズナラの種子においては豊凶の周期やササの一斉枯死が重要な役割を果たすものと考えられる。ところが、たとえササ一斉枯死後に実生バンクが成立したとしても今度は夏期の高温 (本章第 3 節参照) のため、実生が乾燥などによって枯死する可能性もある。特にブナはササ草原には全くみられなかったことから、実生期までの

初期の段階での死亡要因が重要であると考えられる。逆にミズナラの堅果は乾燥にも強いのでササ草原ではブナよりも定着しやすいのであろう。

以上、本調査地におけるササ草原での種子バンクは、ほとんど森林更新には影響しない。また、森林の成立には樹木の種子の侵入が必要条件であるが、その量も必ずしも多いわけではないので、結論としては、ササ草原は森林の成立が非常に困難な立地であるといえよう。

II.6. ブナとミズナラの移植実生の動態

ササ類を林床に持つブナ林では、ササの被陰の影響が主な要因となって実生の定着を阻害する（Nakashizuka & Numata 1982a；Nakashizuka 1988）。さらに本章第4節から、ササ草原でも同様のことが示唆され、前節（本章第5節参照）から、樹木実生の動態に依存した温帯夏緑樹林の更新様式を持つことが推察された。

従来の研究では、実生の死亡要因として、光不足、過湿、菌害による立枯れ、食害などが報告されているが（橋詰・野口 1977；Nakashizuka 1988；Sahashi *et al.* 1994）、それらの分析が十分になされた研究はわずかしかない。したがって、温帯夏緑樹林の更新初期段階における樹木個体の死亡・消失様式に関しては未解明な部分が多い。このように、温帯の広葉樹実生の初期生残過程を解明することは、今後の森林施業を行う上で非常に重要である。

以上から、ここでは、ササを林床に持つ成熟ブナ林とミズナラ二次林およびササ草原の3つの群落において、広葉樹実生の初期動態に与えるササの影響を明らかにすることを目的とした。本研究では、それぞれの群落にブナとミズナラの実生を移植することによってそれらの生残過程を検証し、ササ地における実生の消失要因および更新様式について考察した。

II.6.1. 調査方法

II.6.1.1. 材料

1 年生のブナと当年生のミズナラを実験用の実生として用いた。ブナ実生は 1991 年 7 月に当年生の個体を鳥取県大山で採集した。これらの実生は子葉が落ち、初生葉が出ていた。ミズナラは 1991 年の 10 月に堅果を広島県比婆山で採集した。

採集した実生および堅果は、広島市内の大学まで持ち帰り、マサ土にバーミキュライトを混合した土を入れた育苗ポット（直径 10 cm, 深さ 11 cm）に 1 個体ずつ植え発育させた後、健全な個体を実験用とした。

II.6.1.2. 実験区

本研究では、埋土種子を調べた Q2（ブナ林）、Q8（ミズナラ林）、Q12（ササ草原）の 3 つの方形区において移植実験を行った。各方形区の植生構造は Table 2.8 に示した。

移植実験を開始した 1992 年には、当年～数年生のブナおよびミズナラの自然実生は 3 方形区内でほとんどみられなかった。また、数年生以上の稚樹は、Q2～Q4 でブナ、Q12～Q14 でミズナラがそれぞれわずかにみられただけである（本章第 3 節参照）。

1992 年 5 月までに、Q2、Q8、Q12 の各方形区内の任意の場所に 3 m×2 m のプロットを 2 個設置した。実生に与えるササの影響をみるために各方形区の 2 個のプロットのうち 1 個はササが開花枯死した後の状態にできるだけ近づけたササ刈払い処理区（以下、「処理区 (M)」とする）とし、もう 1 個は自然状態の対照区（以下、「対照区 (C)」とする）とした。処理区では、プロット内が過度に被陰されないようにプロット内のササを根元から刈り払い、刈った所は根茎もできるだけ切った。刈ったササはリターとして放置した。それ以後に再生したササの桿は随時刈り払った。

II.6.1.3. 移植と死亡要因の観察

前述のポット実生のうち健全個体をポットから土壌ごと外し、軽く土壌を払い落としてから調査地に移植した。1 プロット当たりブナ 50 個体（1992 年 6 月 8 日に 25 個体移植後、同年 7 月 1 日に 25 個体追加し合計 50 個体とした）、ミズナラ 30 個体（同年 7 月 22 日）を移植した。移植間隔はそれぞれ約 20 cm でブナは 5×10、ミズナラは 5×6 の格子状である。その後の生残数および死亡要因の追跡調査は、同年 12 月までは 3~4 週間間隔で、翌年は 5・6 月に各 1 回行った。なお、生残数の検定には Fisher の直接法を用いた。

移植実生の死亡要因には次の 4 つが考えられた。1) ノネズミによる喰い切り：この要因によって死亡した実生のほとんどは地際の部分で喰い切られた状態で、残された菌形がハタネズミ飼育個体による実生の喰い切りの痕とほぼ一致したことから、ノネズミによる食痕と判断した。なお、本調査地で罾かけによってノネズミ捕獲調査をした結果、ヒメネズミ *Apodemus argenteus*、アカネズミ *A. speciosus*、スミスネズミ *Eothenomys smithi smithi*、ハタネズミ *Microtus montebelli* の 4 種のノネズミが捕獲された。2) 立枯れ：着葉して立ち枯れていたもので、直接の死因は高温、病原菌（Augspurger 1990；Sahashi *et al.* 1994）などが考えられるが観察間隔が長いためそれらの判別はできなかった。Sahashi *et al.* (1995) は、当年生ブナ実生の死亡においては *Colletotrichum dematium* といった病原菌が重要な役割を果たしているとし唆している。3) 折れ：幼茎が折れて枯死していたもので、リターの落下や積雪その他の物理的な要因によって死亡したと思われる。4) その他：葉が昆虫類等にかじられていたり、冬芽が乾燥していたりなくなっていたもの。

II.6.2. 結果

ブナ実生のプロット別の生存曲線を Fig. II-8（左）に、死亡要因を Table II-12（上）に示す。1992 年の 9 月には Q2C と Q2M の生存数の間に差が生じ ($P < 0.01$)、Q2C では、1992 年の 11 月までに

21 個体の死亡が認められたが、これらは幼茎がノネズミによって喰い切られたために死亡したものであった。Q2C では以後 13 個体の死亡がみられたが、うち 8 個体は立ち枯れたものであった。Q8C と Q8M ではいずれも 90% 以上の高い生存率を維持しており、調査打ち切りまでに両者の生存数に差は生じなかった。また、ノネズミによる喰い切りも生じなかった。Q12C と Q12M においては実生移植直後の 1992 年 7 月後半には両者の生存数の間に差が認められた ($P < 0.001$) が、その後 Q12M でも生存数は緩やかに減少し 48 個体 (96%) が死亡した。また、死亡要因は両者共にほとんどがノネズミの喰い切りによるものであった。

次に、ミズナラ実生のプロット別の生存曲線を Fig. II-8 (右) に、死亡要因を Table II-12 (下) に示す。Q2C では、9 月までに 30 個体すべてがノネズミによって喰い切れ死亡したが、移植直後の 8 月には Q2M の生残数との間に差が生じていた ($P < 0.001$)。Q2M では 1992 年の 12 月までは生存率 100% を維持していたが、翌年 6 月までに 3 個体が死亡した。そのうち 2 個体は立ち枯れによるものであった。Q8C では、1992 年 12 月までにノネズミの喰い切りによって 1 個体が死亡し、以後 2 個体が立ち枯れによって死亡した。Q8M では 1992 年 12 月までに 2 個体がノネズミによる喰い切りによって、1 個体が折れによって死亡した。以後、4 個体が立ち枯れ、1 個体が折れによって死亡した。また、両プロットの生残数の間には同プロットのブナ実生と同様に調査打ち切りまでに差は生じなかった。Q12C と Q12M ではいずれも移植後約 6 週間でほとんどが死亡した。また、生残数に差は生じなかった。これらの死亡要因は、Q12M で 1 個体が枯死した以外はすべてがノネズミによる喰い切りであった。

II.6.3. 考察

生存率の大幅な減少がみられたのは、ブナ、ミズナラ共に Q2C、Q12C と Q12M であり、その死亡要因は大半がノネズミによる幼茎の喰い切りであった。これまでに小型ほ乳類の広葉樹の天然更新へ

の関与としては、ノネズミの種子の消費や散布機能についての調査研究は数多く行われてきた (Jensen 1985 ; Kanazawa 1975 ; Kanazawa & Nishikata 1976 ; 安田ほか 1991) . このためノネズミによる堅果の貯食や摂食による消失の影響は大きいことがわかってきているが (Harper 1977, Jensen 1985 ; Kikuzawa 1988 ; Shaw 1968) , ノネズミの実生苗への関与については、ほとんど報告されていない (例えば, Pigott 1985) . 本調査地では、少なくともヒメネズミ, アカネズミ, スミスネズミ, ハタネズミの4種のノネズミの生息が確認されたが、実生を喰い切ったのはこれらのいずれかであると考えられる. また、実生に残された歯形がハタネズミ飼育個体のものとほぼ一致していたことから、草食性であるハタネズミやスミスネズミが喰い切った可能性が高い.

ブナ林では、ノネズミによる喰い切りはササ葉群の被陰があるときの方がなくとも起こりやすいことがわかった. ササ地はノネズミに天敵から隠れる場所を提供すると考えられており (Wada 1993) , 本研究でも、ノネズミはブナ林内でササ地を好んで生息することが示された. また、このことは、実生の生存率がササが枯死したときに高くなることを示唆しており、Nakashizuka (1988) のブナ実生による検証と酷似している. さらに、ブナ実生は、より暗い環境で菌害に侵されやすいことも Sahashi *et al.* (1994) によって指摘されている. すなわち、ブナ林におけるササの存在は、ブナの更新において重要な役割を果たすものと考えられた.

ミズナラ林では、ブナ、ミズナラ共に高い生存率を維持しており、ノネズミによる喰い切りはミズナラでわずかに認められただけであった. このことは、ノネズミによる喰い切りのような物理的損傷が発生しなかった場合、ミズナラ林内では実生の定着率が高くなることを示唆している. ミズナラ林では、ブナは繁殖可能な母樹の密度が低いためにその自然実生はほとんどみられなかったが、ミズナラは、1990年および1992年には多くの種子生産を行っているにも関わらず、翌春には自然実生がほとんどみられなかった. 一般に、地

上に落下した堅果は数日内にノネズミによって運搬・貯蔵され、ほとんどが翌春までに摂食される (Borchert *et al.* 1989; Miyaki & Kikuzawa 1988; Sork 1984) が、本研究でも、堅果はノネズミやニホンツキノワグマによって喰われたものと考えられる。以上のことはミズナラ林では種子発芽までの段階でそのほとんどが消失してしまうことを示唆している。したがって、木本実生の初期動態がミズナラ林の更新において重要な役割を果たしているものと考えられた。

ササ草原では、対照区における両種の生存率は処理区よりも若干早く減少していたものの、両区のブナ、ミズナラは共に夏までにほとんどの実生がノネズミの喰い切りによって死亡した。このことは、ササ草原に生息するノネズミは必ずしもササ地だけを好んで生息するのではないことを示唆しており、ブナ林内の場合と異なる。以上から、ノネズミによる実生の喰い切りは、実生の消失に関与する重要な要因の一つであることが明らかにされた。ササ草原における喰い切りの影響は、ノネズミが実生を発見するかどうか依存しており、ノネズミが実生を発見さえすれば、ササのないところでも現れて実生を喰い切る可能性がある。しかしながら、広範囲にササが枯死した場合は本研究結果とは異なるかもしれない。

ササ草原において森林が更新するためには、隣接する林分からノネズミなどの動物による木本の種子散布が重要となる (第 II 章参照)。しかし、ノネズミが関わる堅果消失の影響も大きい。また、ブナ科堅果のような重い種子の散布パターンは繁殖可能な母樹の位置と関係がある (Houle 1992) ために、たとえ豊作となってもササ草原では林内よりも種子の供給が非常に少ない。さらに、種子発芽後は菌害によって死亡したり (Sahashi *et al.* 1994)、本節で示唆されたようにノネズミによって喰い切られる可能性が高い。すなわち、ササ草原では、堅果消失率と実生死亡率が林内よりも必然的に高くなる。これらの要因が更新可能となる豊富な実生バンクの成立を妨げているといえよう。以上からノネズミの行動様式がササ草原の維持において重要な役割を果たしていると考えられた。また、生き残

ったわずかな実生は、ササの被陰のために必ずしも良好な成長をす
るとは限らない（本章第4節参照）。したがって、種子バンクでの
結果同様、ササ草原では森林の更新が非常に困難であると結論した。

II.7. ササ群系におけるブナ林の動態シミュレーション

II.7.1. モデルの概説

本研究の調査から得られたデータや既報資料などから、ブナの個
体群動態の様式とパラメータを推定した確率論的シミュレーション
モデルを作成した。ここでは、このモデルによって森林動態を再構
成し、一定面積のササ型林床のブナ林分が一定期間存続しつづける
確率を評価することを目的とした。

II.7.1.1. 全体の構成

このモデルは本章で対象とした十方山の帯状調査区の単位となっ
ている 20 m×20 m 方形区の森林動態をシミュレートする。ここでは
モデル全体の構成におけるいくつかの仮定を述べる。

このモデルでは、1 つの方形区は林分のモザイク構造における 1
つのパッチサイズとして仮定しており、それぞれの方形区について
ブナ個体群の存続確率を評価する。また、方形区内の樹木個体群は
ブナ個体のみから構成されていると仮定する。ここで発芽後 1 年間
は独立した個体として取り扱うことはせず、「当年生実生」の総数
として表し、2 年目以降のブナはたとえ年齢が同じであってもそれ
ぞれは異なる属性をもつ互いに独立した個体として取り扱う。

個体群の時間変化は、それぞれがより上位すなわちサイズの大き
い個体の影響を受けながら確率論的に成長・死亡する個体の変化の
総和として表される（詳細は後述する）。ただし繁殖（種子生産）
は、確率論的に到来する「成り年」の存在を仮定して、それぞれの
個体サイズに応じた種子生産量が一斉に全個体において与えられて
いる。種子生産に対する属性は胸高直径あるいはそれに該当するも
のである。

また、このモデルでは、空間配置・貯蔵資源量・種（樹木はブナだけと仮定しているため）・親子関係といった親戚関係などは属性としていない。いっぽう、方形区内のササは単一のクローンから成立していると仮定している。

プログラムはシミュレーション全体を統括するメインルーチンと樹木の生活史の各過程を計算するサブルーチン群から成る。このモデルのメインルーチンはサブルーチンを状況に応じて呼び出すことで森林全体の動態を追跡している。呼び出している順番は、

- ・ 胸高断面積・相対照度の計算 (1.2)
- ・ 樹木の成長 (1.3)
- ・ 樹木の死亡 (1.4)
- ・ 種子生産 (1.5)
- ・ 実生の定着 (1.6)
- ・ ササの成長・枯死 (1.7)

である。括弧内は説明している節の番号を示す。

なお、このシミュレーションで用いている時間の単位は「年」、個体数は「本」、胸高直径（DBH）は「cm」、胸高断面積（BA）は「 $\text{cm}^2 \text{m}^{-2}$ 」である。また相対照度（RLI）はパーセント（%）で示されるので0から100までの値をとる。以下にはそれぞれのサブルーチン群について説明する。

II.7.1.2. 胸高断面積・相対照度の計算

方形区内の全個体の胸高断面積（ササの場合はそれに該当する量）を計算する。後述する相対照度を計算するため、サイズ x の対象個体を含むある空間的範囲内（ここでは1つの方形区内）におけるサイズ x より大きな個体の胸高断面積の合計 $B(x)$ も同時に計算する。

このモデルでは、樹高は胸高直径 x によって一義的に決まるものと仮定している。サイズ x のブナの樹高 H は、次の拡張相対成長式（小川 1980）によって決まる。

$$H(x) = \frac{AD^h H_{\max}}{AD^h + H_{\max}},$$

ここで、 D は胸高直径、 A 、 h 、 H_{\max} はいずれもパラメータで、 A は空間内の植物体の密度、 h は相対成長係数、 H_{\max} は D が無限大のときでの上限値である。十方山におけるブナの胸高直径－樹高分布より、 $A = 0.79$ 、 $h = 1.26$ 、 $H_{\max} = 19.16$ と推定された。

サイズ x より大きな個体サイズ y の胸高断面積の合計 $B(x)$ は、

$$B(x) = \frac{1}{400} \sum_{y>x} \frac{\pi}{4} y^2 \quad \text{ただし } H(x) \geq H_{sasa},$$

$$B(x) = \frac{1}{400} \sum_{y>x} \frac{\pi}{4} y^2 + B_{sasa} \quad \text{ただし } H(x) < H_{sasa},$$

$$B_{sasa} = \frac{1}{400} \frac{\pi}{4} x_{sasa}^2$$

とする。 x_{sasa} はササの密度（第 II 章「II.7.1.7 ササの成長・枯死」参照）、 H_{sasa} はササの影響が及ぶ地表からの高度を表す。ここでは $H_{sasa} = 2$ (m) と仮定している。

このモデルではブナの個体サイズが林内の相対照度を計算する。相対照度の減衰は高度に対して単調であると仮定している。サイズ x の個体の樹高の高さでの相対照度は、

$$RLI(x) = 100 \exp[0.095B(x)]$$

とする。この推定式のパラメータは十方山調査区の 14 の方形区の地表上 2 m における相対照度の値の対数値を、樹高 2 m 以上のブナとミズナラの胸高断面積の総和で回帰して得られたものである。なお、ここでブナとミズナラの胸高断面積の総和を用いたのは、両樹種が

十方山調査区における林冠層の優占種であり主要更新樹種と判明しているからである（本章第4節参照）。

II.7.1.3. ブナの成長

このサブルーチンでは発芽定着2年日以降の個体の成長量の計算と個体の成長の処理を行う。成長量は個体の1年間のサイズ増大量をあらわす。サイズのマイナス成長はないと仮定した。ここで方形区内の個体群を形成しているサイズ x のブナの個体の一年間の成長量は、

$$G(x) = x[a_0 - a_1 \ln(x) - a_2 B(x)]$$

で表した。この成長は Kohyama (1992a) で用いられている経験式であり、 a_0 , a_1 , a_2 はパラメータ、 $B(x)$ は前節で示したように、サイズ x より大きな個体の胸高断面積の合計である。成長量の第1項は、サイズに比例した成長量、第2項はサイズの増大に伴う成長量の遞減、第3項はより個体群内の一方向的競争の影響を表している。

成長量のパラメータを算出するために調査区内のブナについて胸高直径を1993年に再測し、成長量を求めた。この成長量からパラメータ a_0 , a_1 , a_2 を重回帰によって推定した。推定の結果、それぞれ、

$$a_0 = 0.089 \pm 0.015,$$

$$a_1 = 0.020 \pm 3.4 \times 10^{-4}$$

$$a_2 = 5.9 \times 10^{-4} \pm 2.5 \times 10^{-5}$$

という値が得られた。

上に示されているようにパラメータの推定値はそれぞれ標準偏差をもつ。シミュレーションで用いるパラメータ a_1 と a_2 については標準偏差を無視して推定値をそのまま与えた。しかし a_0 は各個体毎に

平均を 0.089, 標準偏差 SD_0 を 0.015 とする正規乱数で与えた。ただし $G(x)$ が負になるときには, $G(x)$ を 0 に補正した。

II.7.1.4. 樹木の死亡

このサブルーチンでは発芽定着 2 年目以降の個体の死亡確率の計算と死亡の処理を取り扱う。死亡確率は 1 年間にある個体が死亡する確率をあらわす。このシミュレーションでは個体の死亡要因として,

- 1) 相対照度が低いために死亡確率が高くなる
- 2) サイズが大きいために死亡確率が高くなる

の二つがあると仮定した。以下にそれぞれを説明する。

1) 相対照度が低いと高くなる死亡率: この死亡要因は主にササや大径木に被圧されている実生や稚樹にはたらく。ブナの実生は当年生では菌害などが原因となって多数が死亡するが, 2 年生以後は菌害による死亡は少なくなり, ノネズミ類による摂食等他の要因によることが多いと考えられたため (本章第 7 節参照), ここでは当年生実生とそれ以降の生残確率を独立に考え, Nakashizuka (1988) の生残率のデータから回帰してそれぞれの生残確率を次のように定めた。

$$\begin{aligned} \cdot \text{当年生実生: } & \exp\left[-\frac{2.29}{RLI(x)}\right] \\ \cdot \text{2 年目以降: } & \exp\left[-\frac{0.305}{RLI(x)}\right] \end{aligned}$$

2) サイズが大きいと高くなる死亡率: この死亡要因は自然攪乱による大径木の死亡である。単木的なギャップ形成に依存する更新パターンをもつ森林では, 樹木の死亡率はサイズの 2 乗に依存する傾向があると仮定して, このモデルではサイズ x の個体の攪乱による死亡確率を,

$$1 - \exp\left[-\frac{x^2}{10^6}\right]$$

と仮定した。

II.7.1.5. 種子生産

橋詰 (1979, 1987) によると, ブナの種子生産量は豊作年で胸高直径 30cm で平均 3,000 個, 50cm で 15,000 個, 75cm で 60,000 個とサイズが大きくなるにつれて多くなる。また, 最小の着果サイズは中国地方のブナ林では胸高直径 20 cm 前後が普通である (未発表資料)。結実周期に関しては中国地方の大山および蒜山のブナ林では 2~3 年および, 6 年周期で豊作があり, その間に並作があり, 凶作は 1 から 3 年続くといった報告がある (橋詰 1987)。

これらを参考に, このモデルでは種子生産様式を以下のように定めた。

- ・ 最小結実サイズ：胸高直径 20 cm とした。
- ・ 繁殖周期：1 年おきに全個体が同調して繁殖するとした。
- ・ 種子生産量：サイズ x の個体の種子生産量は, $0.111 x^{3.04}$ とした (橋詰 1987)。
- ・ 豊凶：種子生産には確率論的な豊凶があるとした。全個体の豊凶は同調し, 種子生産量に「豊凶係数」がかけられる。豊凶係数は 10^p で与えた。ここで, 乗数 p は繁殖活動毎に与えられる確率変数で, 0 から 3 の値をとる一様乱数とした。
- ・ 健全種子数：種子は未熟であったり, 虫害 (五十嵐 1992), ノネズミ (箕口 1988) やツキノワグマなどの摂食圧やその他の要因によって発芽可能である健全種子数の割合は変動することが考えられる。その値としては豊作年では高く, 凶作年では低いと推察できる (橋詰 1991)。しかし, こういった masting の機構は未だ不明であるため (箕口 1995), ここでは, 豊凶に関わらず, これまでの報告

(橋詰 1991) による平均的な値として、生産された種子の 30% が健全であるとした。

II.7.1.6. 実生の定着

前述のように、当年生実生は個体数が多いので合計個体数だけを変化させた。また、発芽後 1 年を経過した時点で生残している実生の数だけ新規加入個体として取り扱った。新規加入個体の初期サイズはブナの当年生実生の平均的な根際直径として 0.15 cm とした。これは大山産のブナの実生苗の平均的なサイズである (未発表資料)。

II.7.1.7. ササの成長・枯死

このモデルでは、ササの「密度」を以下のように定義した。方形区内のササの密度はブナ個体同様「サイズ」 x_{sasa} (cm) で表した。これはサイズ $x=x_{sasa}$ のブナと同等の被圧能力をもつことを示し、このサイズのブナによる RLI の減衰 (2.7.1.2 参照) が一致するように、ササの「サイズ」を定めた。またササの高さを常に 2 m であると仮定した。ササのサイズも Kohyama (1992a) の成長式に従うと仮定し、

$$G_{sasa}(x) = x_{sasa} [a_{s0} - a_{s1} \ln(x) - a_{s2} B_{sasa}]$$

とした。ただし、 a_{s0} , a_{s1} , a_{s2} はパラメータ、 B_{sasa} はササを被圧しているブナ (樹高 2 m 以上) の胸高断面積の合計である。パラメータ a_{s1} , a_{s2} は重回帰によって推定することができ、それぞれ、

$$a_{s1} = 0.20$$

$$a_{s2} = 0.0016$$

と推定された。パラメータ a_{s0} はササの成長速度を表し、ここでは、

$$a_{s0} = 1.00$$

と仮定した.このときササは一斉枯死から約 30 年でほぼ最大サイズに到達する.

ここでは,ササの一斉枯死は 60 年周期で発生し,そのときササのサイズは 0.001 になると仮定した.なお,ササの初期のサイズを 0 とすれば全く再生しないことになるので,ここでは考慮していない.

II.7.2. 結果

前章で構築したササーブナ林のシミュレーションモデルの性質を調べるために以下の 3 つの解析を行った.

1) 外部から種子の侵入のない孤立した 20 m×20 m 方形区林分内の動態の定性的な性質を調べた.

2) 同じく孤立した林分のブナ個体が絶えることなく 500 年間存続する確率を評価した.

3) 外部から種子の侵入をモデルに組み込んでその影響を調べた.

2) では,データなどから推定したブナやササの動態のパラメータを「標準パラメータセット」と呼ぶことにする.このセットのパラメータの 1 つだけを変化させた場合に,それに伴う 500 年間存続確率の変化を調べることで,このシミュレーションモデルのパラメータ依存性を明らかにした.3) では,注目している 20 m×20 m 方形区の林分の外部に存在するブナ林分からの種子が侵入する状況のもとで,500 年間絶えることなくブナ個体が存続する確率と,ブナ個体がまったく存在しないササ草原に,外部からの種子の侵入によってブナ林分が再生する確率を評価した.なお,どのシミュレーションでも 500 年をひとつの時間区切りと設定し,時刻 0 における林分は十方山の Q1 (1991 年時) とまったく同じで,実生は存在しないとした.

II.7.2.1. シミュレーションの森林動態の定性的な解析

このササブナ林のシミュレーションモデルは確率論的であり、1 試行毎に森林の動態が変化する。ここでは、外部から種子の侵入のない孤立した 20 m×20 m 方形区の林分内の動態の 1 試行の例を詳しく解析することで、このシミュレーションモデルにおけるブナ林動態の定性的な性質を明らかにした。

Fig. II-9 は、500 年間のブナ林のサイズ分布の時間変化を出力させた 3 つの試行をシミュレーションの結果の例として示している。これらは全て標準パラメータセットに従う試行である。図には示していないが、ササの密度とブナの総個体数も出力した。

Fig. II-9 の Ex. 1 では時刻 0 (1991 年時) において 8 本存在していたブナが 60 年後には 1 本になっている。その後時刻 150 年付近で最後の林冠木が死亡するまで、この林分では新しい林冠木が定着していない。ササが 60 年おきに枯死するたびに、新しい実生が 100 個体以上定着するが、林冠木に被圧されているために直径が 1 cm を越えるものは稀であり、ほとんどが 10 数年で死亡する。なおササが存在しているときには発芽できる種子は少なく、発生した実生は数年以内にほとんどが死亡する。時刻 150 年付近で最後の林冠木が死亡すると、林内の相対照度は高くなり、実生の死亡率も低くなる。この試行では、最後の林冠木が死亡する前のササ一斉枯死で定着した多数の実生の死亡率がかなり小さくなり、次のササ一斉枯死時ではすべての被圧がなくなった個体が一斉に成長をした (時刻 190 年付近)。これらの樹木は次の世代の林冠木となった。

Fig. II-9 の Ex. 1 はシミュレーション開始後 500 年間ブナが維持されていて存在し続けた例である。いっぽう、Ex. 2 と Ex. 3 ではブナ個体群が途中で消滅している。これは、最後の林冠木が死亡したときに、その子孫である個体が存在していなかったためである。

これらの結果から、十分な数のブナの個体が新規定着するためには、ササの一斉枯死が必要であること、個体の成長のためにはササ

一斉枯死だけでなく、大径木の被圧が存在しないことが必要であることが示唆された。

II.7.2.2. ブナ林の500年間存続確率とパラメータ依存性

前節で見たように、このシミュレーションでは同じパラメータセット・初期状態から試行を開始しても、ブナ個体群が存続することもある、一旦消滅することもある（ここでは外部からの種子の侵入は考慮していないので、一旦消滅するとその後ブナ林は再生しない）。そこでシミュレーションの試行を100回繰り返し、100試行のうちブナが500年間存続しつづける場合の数の割合を「500年間存続確率」として計算した。標準パラメータセットのもとでは500年間存続確率は約0.4であった。シミュレーション開始時の林分の状態を、十方山調査区のQ2やQ3（どちらも1991年時）と同じにしてもこの値はそれほど変化しなかった。

次に、標準パラメータセットのパラメータのうち、a) 成長速度の平均値、b) 成長速度のばらつき、c) 成長に対する被圧の効果、d) 稚樹の生残率（相対照度の減衰率）、のいずれかのひとつだけを変化させると500年間存続確率がそれに応じてどのように変化するかを調べる感度解析を行った。以下のシミュレーションは、初期状態として十方山調査区のQ1（1991年時）を与えた。

a) 成長速度の平均値：Fig. II-10aは、ブナの成長速度をあらわす a_0 を変化させたときの、500年間存続確率の応答である。横軸は a_0 にかけた係数で、1のときは標準パラメータセットに等しい。係数が1の前後では、成長速度が大きいほど存続確率が小さくなる傾向があった。これは、成長速度の平均値が高いと大径木が形成されやすくなり、被圧の効果がより大きくなるために実生の生残率が低下したためである。ところが成長速度が小さすぎる場合には、ササの影響を脱するまでに時間がかかるようになるので、ブナ林の更新がうまくいかなくなる確率が高くなった。

b) 成長速度のばらつき：Fig. II-10b は、ブナの成長速度のばらつき SD_0 を変化させたときの、500 年間存続確率の応答である。横軸は SD_0 にかけた係数で、1 のときは標準パラメータセットに等しい。この解析の結果、成長のばらつきが小さいほど 500 年間存続確率が小さくなった。

c) 成長に対する被圧の効果：Fig. II-10c は、ブナの成長速に対する被圧による抑制をあらわす a_2 を変化させたときの 500 年間存続確率の応答である。横軸は a_2 にかけた係数で、1 のときは標準パラメータセットに等しい。この解析の結果、 a_2 に対する依存性は明瞭には表れなかった。

d) 相対照度の減衰率（稚樹の生残率）：Fig. II-10d は、ブナやササによる相対照度の減衰率をあらわすパラメータ 0.095 を変化させたときの 500 年間存続確率の応答である。相対照度はブナの生残率にだけ影響すると仮定しているため、減衰率が高いことは死亡率が高くなることに対応する。このパラメータに対する依存性ははっきりしており、減衰率が小さいほど 500 年間存続確率が高くなった。

II.7.2.3. 外部からの種子侵入の影響

前節では、外部からの種子がない場合の 500 年間存続確率とそのパラメータ依存性について調べた。ここでは注目している 20 m×20 m の方形区の外側に存在するブナ個体からの種子散布によって、種子が侵入してくる場合について存続確率などを評価した。種子侵入は方形区内の種子生産と同調していると設定し、1 年おきに N_s 個の種子が侵入するとした。シミュレーションは標準パラメータセットで行った。

Fig. II-11（上）は、横軸は 2 年間当たりの侵入種子数 (N_s)、縦軸は方形区内のブナ個体群が一度も消滅することなく 500 年間存続する確率である。初期状態は十方山調査区の Q1（1991 年時）で行った。この解析の結果、存続確率は侵入種子数の対数に比例して増えることを示唆していた。

Fig. II-11 (下) は、ブナがまったく存在しない状態 (ササ草原) を初期状態にしたときに、シミュレーション開始 500 年後に種子侵入によってブナ林が再生している確率を示している。横軸は侵入種子数である。この解析の結果から、侵入種子数が 1 年おきに 5 個以上 (2 年間当たり 5 個以上) であるときに、森林が再生・維持されている確率がかなり高くなることが示された。

II.7.3. 考察

十方山調査区の調査データを中心にして、ササーブナ林のシミュレーションモデルを作成し、20 m×20 m の方形区内のブナ個体群が存続する確率を評価した。その結果、ひとつひとつの試行を解析することでブナ個体群の存続が確率論的に決まることがわかった。

ブナ個体群が存続するためには、親個体が死亡したときに、その場所を占めるべき個体がすでに存在していることが必要である。このシミュレーションでは、新しい個体が定着するためにはまずササの一斉枯死が必要であり、かつササが十分に回復しないうちに、大径木が死亡することが必要条件であった。

標準パラメータセットのもとでは、DBH が 80cm を越えるような大径の林冠木が存在する場合、実生や稚樹は被圧されてほとんど成長できず、死亡率も高くなる。また、ササ枯れとブナの豊作年が一致すると、林冠木の被圧から解放されたときには多数の個体が一斉に成長できる。林冠木の被圧から解放された時点では稚樹のサイズ分布は狭いが、このモデルでは個体の成長速度にばらつきがあると仮定しているので、時間とともに稚樹のサイズ分布は広くなり、一方向的競争によって被圧する個体と被圧される個体が生じる。いっぽう、成長速度はより大きな個体の存在によって低く抑えられるので、サイズ分布が広がった結果、成長速度の個体差はより増大する。

感度解析の結果、もし観測された成長速度よりもブナの成長速度が大きい、あるいはかなり小さい場合には 500 年間存続確率は低く

なることが示された。これは成長速度が大きいと大径木が生じる確率が高くなり、そのために実生や稚樹の生残率と成長速度が低くなるためである。観察された成長速度より少し小さい場合には、個体群の存続確率は最大になった。また、ブナ個体の成長のばらつきが存在することによってブナ個体群の消滅確率が增大することが示された。いっぽう、成長速度に対する被圧の効果に対しては存続確率にそれほど敏感に応答しなかった。

これらの結果より、おそらく個体間競争においては高い成長速度をもつ個体が有利であり、集団の平均成長速度は進化の過程で常に増大するものと考えられる。すなわち、個体群の存続確率が小さくなる方向に進化しているのだろう。このような進化生物学的な観点の妥当性は、論点を整理したより単純な数理モデルによる解析と、時空スケールを拡張したシミュレーションによって調べることができるであろう。

いっぽう、外部からの種子の侵入がある場合のシミュレーションの結果からは、ブナ個体群が存続する確率を飛躍的に改善するわけではないことが示された。しかしながら、20 m×20 m の方形区内のブナ個体群が一旦は完全に消滅しササ草原になっても、10 個程度種子が侵入し続けるなら、500 年以内に森林が回復する可能性も示唆された。しかし、実際には1年おきに10 個程度の健全種子が侵入し続けることは考えにくく、これらの点についてはさらに詳細な解析が必要である。

ブナ林ではパッチ-モザイク構造を単位とした更新様式が従来の研究によって明らかにされているが、以上のようなモデルの解析から、ササ型林床を持つブナ林におけるパッチの更新に必要な条件は、主としてササの一斉枯死、ブナ種子の *masting*、ギャップ形成の3つであることが推察された (Fig. II-12)。さらに林分の更新はこれらのパッチが再生複合体を構成することによってなされ、結果としてブナ林が維持されているものと結論した。

なお、現実のブナ林分の面積はこのモデルで考えているスケールよりさらに大きいので、地域個体群のブナの存続可能性を評価するためには、さらに大規模なシミュレーションが必要であろう。さらに、以下の点を改善することで、モデルはより現実的になると考えられる。それらは、

- ・ 個体の空間分布が微環境・微気候に与える影響
- ・ 個体間相互作用の距離・サイズ依存性
- ・ 対称的・非対称的な個体間相互作用
- ・ 攪乱の時空的集中性
- ・ 個体の生活史戦略と資源配分のトレードオフ
- ・ 植物の動態と動物の動態の相互作用

などであり、今後の調査の結果をモデルに取り込むことで、その影響の解析が可能となるであろう。

Table II-1. Summary of the characteristics of each quadrat on Mt. Jippo in 1990.

Quadrat	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14
Gradient (°)	13.0	12.0	14.4	13.5	15.1	10.1	9.3	10.1	9.1	5.5	5.2	3.8	1.4	0.8
Maximum DBH (cm)	71.5	85.1	100.1	91.8	75.2	46.4	52.0	33.0	23.6	11.5	12.2	6.5	6.3	6.7
Maximum height (m)	18.5	18.6	18.0	17.0	18.0	13.0	13.2	9.8	6.2	4.3	3.9	3.1	3.4	2.3
Mean height of <i>Sasa palmata</i> (cm)	180	200	190	200	180	200	160	150	160	140	150	70	70	80

Table II-2. Annual mean temperature, annual maximum and minimum values, Warmth Index (WI) and Coldness Index (CI), and monthly mean value of daily temperature with a statistical significance between the quadrats at 0.2 m above the ground in each quadrat on Mt. Jippo in 1991. S.D. : standard deviation.

Quadrat (altitude (m))	Q2 (1222)	Q8 (1250)	Q12 (1260)
Annual temperature (° C)			
mean±S.D.	7.6±8.4	8.0±8.5	8.3±8.7
maximum value	24.7	26.0	28.2
minimum value	-14.7	-14.7	-14.9
WI (° C-month)	58.2	61.4	64.2
CI (° C-month)	-28.2	-26.6	-25.8
Monthly mean value with a statistical significance* between the quadrats (mean±S.D.) **			
Daily mean temperature (° C)			
July	18.1±1.5a	18.6±1.5ab	19.2±1.6b
Aug.	17.7±1.8a	18.3±1.9ab	18.9±1.9b
Daily maximum temperature (° C)			
June	18.5±1.6a	18.7±1.7a	20.3±2.2b
July	20.4±2.0a	20.8±2.0a	22.5±2.8b
Aug.	20.5±2.0a	21.3±2.2a	22.7±2.8b
Sept.	18.5±2.6a	19.2±2.6ab	20.5±3.0b
Daily maximum - minimum temperature (° C)			
Aug.	5.1±1.9a	5.5±2.2ab	6.6±2.7b

* Quadrats followed by the same letter are not significantly difference at $P < 0.05$, using an ANOVA, Tukey test.

** The difference between the quadrats is not significant in daily minimum temperature.

Table II-3. Wind speed of the measured period of 130 days (April 25 - July 1 and August 24 - November 18) in Q2 on Mt. Jippo. S.D. : standard deviation.

	Wind speed (s m ⁻¹)		
	Daily mean	Daily maximum	Daily minimum
Mean ± S.D.	4.9 ± 1.7	8.4 ± 2.6	2.0 ± 1.5
Maximum	10.5	15.7	7.2
Minimum	2.1	3.8	0.1

Table II-4. Coverage in canopy layer (%), number of vascular plant species, and distribution of main trees and their cover value (Braun-Blanquet 1964) in each quadrat on Mt. Jippo. Species appearing once in the tree or subtree layers and in more than three quadrats were selected.

Species	Quadrat	Coverage in canopy layer (%)													
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14
		90	90	85	90	50	40	85	70	25	40	40	8	10	3
	No. of vascular plant species	51	38	44	28	35	36	36	36	51	62	63	55	51	50
	Clusters	← C →				← A →				← B →					
	Layer*	← C →				← D →				← E →					
<i>Fagus crenata</i>	T1	4	4	5	.	1	.	1
	T2	1	1
	S	+
	H	.	+	+	+
<i>Magnolia obovata</i>	T1	2	.	3
	T2	2	.	+	+	1	1
	S	.	+	+	+
<i>Stewartia pseudo-camellia</i>	T1	.	.	.	1
	T2	1	.	1	1
	S	+	.	.	+
<i>Betula grossa</i>	T2	.	+	1	+	2	1	.	+
	S	+	1	3	1	+	.	.	+
	H	+	+	+
<i>Cornus controversa</i>	T2	.	.	.	1	1	1
	S	.	+	+	1	+	+	.	+
	H	+
<i>Pterostyrax corymbosa</i>	T2	+
	S	+	+	.	.	+
	H	+
<i>Quercus mongolica</i> var. <i>grosseserrata</i>	T1	.	.	.	5	3	3	4
	T2	+	.	.	3	2	1
	S	.	.	+	+	1	1	1	1	+	.
	H	+	.	+	+	+	+	+	+
<i>Carpinus japonica</i>	T1	1	+
	T2	1	2	1	1	1
	S	1	.	+	1	1	1	1	+	+	.
	H	+	+	.	+	.	+	+	+	+
<i>Tilia japonica</i>	T1	1
	T2	1
	S	+	.	+	+	+	+	+	+
	H	+	.	+	+	+	+	+
<i>Clethra barbinervis</i>	T2	2	.	.	1
	S	1	1	1	+	1	+	+	+	+
	H	+	+	.	+	+	+	+	+
<i>Sorbus alnifolia</i>	T2	+	1	1
	S	.	.	+	1	1	1	+	+	.
	H	+	+	.	.	+
<i>Sorbus commixta</i>	T1	1
	T2	1	1	1	.	.	+
	S	+	+	1	+	+	+	+	.	1	+	+	+	.	.
	H	+	+	+
<i>Acer rufinerve</i>	T1	1	1
	T2	.	+	.	.	+
	S	+	.	+	+	+	+	+	1	.	.
	H	+	+	+	.	+	.	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Acer shirasawanum</i>	T1	3	1
	T2	1	1
	S	+	+	.	.	.
	H	+	+	+	.	.	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Acanthopanax sciadophylloides</i>	T1	.	1	+	1
	T2
	S	1	+	1	1	.	.	+	.	.	+	+	+	+	.
	H	+	+	+	.	.	+	+	.	+	.	.	+	+	.
<i>Acer sieboldianum</i>	T2	1	.	.	1
	S	1	.	+	+	1	+	+	.	.
	H	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Fraxinus lanuginosa</i>	T2	1
	S	+	+	1	+	+	.	+	.	.	+	+	+	.	.
	H	.	+	+	+	.	.	+	+	.
<i>Rhus trichocarpa</i>	T2
	S	.	.	+	+	.	.	.	1	+	+	.	+	.	.
	H	.	.	+	+	+	+

* T1: tree layer; T2: subtree layer; S: shrub layer; H: herb layer.

Table II-5. Relative density (%) and relative basal area (%) of each tree and shrub species of living stems (DBH \geq 2 cm) in the study transect on Mt. Jippo.

Species	Relative density (%)	Relative basal area (%)
<i>Acanthopanax sciadophylloides</i>	1.8	1.2
<i>Acer micranthum</i>	0.2	< 0.1
<i>Acer mono</i>	0.3	< 0.1
<i>Acer rufinerve</i>	2.5	1.8
<i>Acer shirasawanum</i>	0.4	1.4
<i>Acer sieboldianum</i>	1.0	0.4
<i>Aralia elata</i>	0.6	0.1
<i>Betula grossa</i>	10.6	4.2
<i>Carpinus japonica</i>	7.0	7.4
<i>Carpinus tschonoskii</i>	1.6	0.4
<i>Clethra barbinervis</i>	9.8	1.6
<i>Cornus controversa</i>	1.3	0.5
<i>Cornus kousa</i>	0.2	0.1
<i>Corylus sieboldiana</i>	0.9	< 0.1
<i>Cryptomeria japonica</i>	0.1	< 0.1
<i>Elaeagnus umbellata</i>	0.3	< 0.1
<i>Fagus crenata</i>	1.9	35.9
<i>Fraxinus lanuginosa</i>	0.9	0.2
<i>Hydrangea paniculata</i>	4.6	0.4
<i>Ilex crenata</i>	0.1	< 0.1
<i>Ilex geniculata</i>	1.1	0.1
<i>Ilex macropoda</i>	0.5	0.1
<i>Ligustrum tschonoskii</i>	0.8	< 0.1
<i>Lindera umbellata</i>	2.2	0.1
<i>Lyonia ovalifolia</i> var. <i>elliptica</i>	1.1	0.1
<i>Magnolia obovata</i>	1.5	4.0
<i>Phellodendron amurense</i>	0.3	0.2
<i>Pieris japonica</i>	0.9	0.1
<i>Pinus densiflora</i>	0.2	0.2
<i>Pourthiaea villosa</i> var. <i>laevis</i>	0.2	< 0.1
<i>Prunus grayana</i>	0.3	< 0.1
<i>Pterostyrax corymbosa</i>	0.3	0.1
<i>Quercus mongolica</i> var. <i>grosseserrata</i>	23.6	35.7
<i>Rhus trichocarpa</i>	0.8	< 0.1
<i>Sorbus alnifolia</i>	5.2	0.7
<i>Sorbus commixta</i>	2.6	0.8
<i>Stewartia pseudo-camellia</i>	0.2	0.3
<i>Symplocos coreana</i>	9.5	0.7
<i>Tilia japonica</i>	2.1	1.0
<i>Tsuga sieboldii</i>	0.4	0.1
<i>Viburnum furcatum</i>	0.2	< 0.1
<i>Viburnum plicatum</i> var. <i>tomentosum</i>	0.3	< 0.1
Total	100.0	100.0

Table II-6. Relative basal area (%) of *Fagus crenata*, *Quercus mongolica* var. *grosseserrata* and others and total basal area (m² 400 m⁻²) in each quadrat on Mt. Jippo.

Quadrat	Relative basal area (%)			Total basal area (m ² 400 m ⁻²)
	<i>Fagus crenata</i>	<i>Quercus mongolica</i> var. <i>grosseserrata</i>	Others	
1	73.2	-	26.8	1.72
2	77.4	-	22.6	1.14
3	93.0	0.1	6.9	1.46
4	-	69.5	30.5	0.95
5	18.8	30.2	51.0	1.52
6	-	47.5	52.5	1.10
7	20.2	60.1	19.6	1.57
8	0.1	83.0	16.9	1.15
9	-	72.6	27.4	0.45
10	-	68.4	31.6	0.12
11	-	61.2	38.8	0.19
12	-	42.1	57.9	0.02
13	-	2.5	97.5	0.03
14	-	-	100.0	0.01

Table II-7. DBH distribution of stems and number of individuals exceeding 2 cm in DBH of *Fagus crenata*, *Quercus mongolica* var. *grosseserrata* and all species in each quadrat on Mt. Jippo (density per 400 m²).

Species	DBH class (cm)	Quadrat														Total
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	
<i>Fagus crenata</i>	100≤			1												1
	90~100															
	80~90		1													1
	70~80	1		1												2
	60~70		1			1										2
	50~60	2						1								3
	40~50	2		1												3
	30~40															
	20~30	2						1								3
	10~20	1							3							4
	2~10								1	1						2
	< 2*		○	○	○											
	Total stems	8	2	3		1		6	1							21
Individuals	7	2	3		1		5	1							19	
<i>Quercus mongolica</i> var. <i>grosseserrata</i>	90~100				1											1
	80~90															
	70~80					1										1
	60~70															
	50~60															
	40~50							1								1
	30~40							2		1						3
	20~30							3	10	10	1					24
	10~20					1	1	28	22	15	1	2				70
	2~10			1	2	2	1	2	17	36	39	57	5	2		164
	< 2*							○		○	○	○	○	○	○	
	Total stems			1	3	4	8	40	50	52	40	59	5	2		264
	Individuals			1	2	3	6	25	24	17	8	7	1	1		95
All species	100≤			1												1
	90~100				1											1
	80~90		1													1
	70~80	1		1		1										3
	60~70		1			1										2
	50~60	2				2		1								5
	40~50	4		1				1								6
	30~40	1			1	1	2		1							6
	20~30	2	4		1	1	8	13	10	1						40
	10~20	3		3	1	4	12	37	27	16	1	2				106
	2~10	13	26	55	42	95	83	86	102	143	91	149	19	39	6	949
	Total stems	26	32	61	46	105	106	137	140	160	92	151	19	39	6	1120
	Individuals	22	20	44	37	86	72	90	77	75	38	55	8	23	3	650

* Seedlings and saplings less than 2 cm in DBH or 1.3 m in height are not listed. Circles (○) show the presence of such seedlings and saplings in the quadrat.

Table II-8. Relative density (%) and relative basal area (B.A. : %) of each species of living stems (DBH \geq 2 cm) in the three quadrats on Mt. Jippo.

Species	Q2		Q8		Q12	
	Density (%)	B.A. (%)	Density (%)	B.A. (%)	Density (%)	B.A. (%)
<i>Acanthopanax sciadophylloides</i>	6.3	4.5	-	-	5.3	1.4
<i>Acer rufinerve</i>	3.1	0.2	-	-	-	-
<i>Acer sieboldianum</i>	-	-	3.6	3.9	-	-
<i>Betula grossa</i>	6.3	0.2	1.4	0.4	-	-
<i>Carpinus japonica</i>	-	-	10.7	4.3	5.3	1.4
<i>Clethra barbinervis</i>	-	-	22.9	3.8	-	-
<i>Corylus sieboldiana</i>	-	-	3.6	0.2	-	-
<i>Fagus crenata</i>	6.3	77.4	0.7	0.1	-	-
<i>Hydrangea paniculata</i>	-	-	2.9	0.4	5.3	1.8
<i>Lindera umbellata</i>	15.6	0.2	-	-	-	-
<i>Lyonia ovalifolia</i> var. <i>elliptica</i>	-	-	-	-	31.6	28.6
<i>Magnolia obovata</i>	9.4	11.4	-	-	-	-
<i>Pinus densiflora</i>	-	-	-	-	5.3	1.6
<i>Prunus grayana</i>	3.1	<0.1	-	-	-	-
<i>Pterostyrax corymbosa</i>	3.1	<0.1	-	-	-	-
<i>Quercus mongolica</i> var. <i>grosseserrata</i>	-	-	35.7	83.2	26.3	42.2
<i>Rhus trichocarpa</i>	-	-	2.9	0.2	-	-
<i>Sorbus alnifolia</i>	-	-	1.4	2.1	-	-
<i>Sorbus commixta</i>	28.1	5.7	-	-	-	-
<i>Symplocos coreana</i>	9.4	0.1	10.7	0.8	-	-
<i>Tilia japonica</i>	-	-	3.6	0.4	21.1	23.0
<i>Viburnum plicatum</i> var. <i>tomentosum</i>	9.4	0.2	-	-	-	-

Table II-9. Density (seeds m⁻², 0 - 5 cm deep) of viable seeds for each species in the three quadrats on Mt. Jippo.

Disseminule form*	Species	Q2	Q8	Q12
AN	<i>Carex dolichostachya</i> var. <i>glaberrima</i>	257.5 ^b		10.0
AN	<i>Carex foliosissima</i>	60.0		10.0
EN	<i>Rubus palmatus</i> ^a	20.0	5.0	
EN	<i>Hosiea japonica</i> ^a	12.5		
EN	<i>Rubus peltatus</i> ^a	12.5		
EN	<i>Rubus crataegifolius</i> ^a	10.0	2.5	
AN	<i>Betula grossa</i>	10.0 ^b		
AN	<i>Schizophragma hydrangeoides</i>	7.5 ^b		2.5 ^b
EN	<i>Ilex macropoda</i>	5.0	2.5	
EN	<i>Actinidia arguta</i>	5.0 ^b		
EN	<i>Aralia elata</i> ^c	5.0	2.5	
EN	<i>Cornus controversa</i>	2.5 ^b		
CL	<i>Lysimachia japonica</i> ^a	2.5	7.5	17.5
AN	<i>Clethra barbinervis</i> ^c		132.5 ^b	
AN	<i>Carex blepharicarpa</i>		80.0	612.5 ^b
AN	<i>Lysimachia clethroides</i> ^c		25.0	1285.0 ^b
AN	<i>Hypericum erectum</i> ^c		15.0	45.0 ^b
EN	<i>Phytolacca americana</i> ^a		15.0	12.5
CL	<i>Ajuga yezoensis</i> ^a		7.5	2.5
CL	<i>Corylus sieboldiana</i> ^c		5.0 ^b	
AU	<i>Viola grypoceras</i>		2.5	45.0
AN	<i>Miscanthus sinensis</i> ^c			37.5 ^b
AN	<i>Erechtites hieracifolia</i> ^a			27.5
AU	<i>Viola violacea</i>			10.0 ^b
AN	<i>Hosta montana</i>			10.0 ^b
AN	<i>Eupatorium chinense</i> var. <i>simplicifolium</i> ^c			7.5 ^b
AN	<i>Erigeron canadensis</i> ^a			5.0
CL	<i>Luzula capitata</i> ^a			5.0
AN	<i>Ixeris</i> spp. ^a			30.0
	Other species	92.5	40.0	97.5
	Total	502.5	342.5	2272.5

* AN: anemochore; EN: endozoochore; AU: autochore; CL: clitochore.

^a Species not occurred in study transect (Q1 - Q14) in October, 1990.

^b Species occurred on each quadrat in October, 1990.

^c Flowering or fruiting species in study transect (Q1 - Q14) in October, 1990.

Table II-10. Similarities (%) between the buried viable seeds and the aboveground vegetation in the three quadrats, and similarities (%) of the buried viable seeds and of the aboveground vegetation among each quadrat on Mt. Jippo. Similarities were obtained using Sørensen's coefficient (1948).

	Q2	Q8	Q12
Between the buried viable seeds and the vegetation	19.6	8.2	22.0
Buried viable seeds*			
Q2		38.5	25.8
Q8			45.2
Aboveground vegetation			
Q2		40.5	28.0
Q8			50.5

* Excluded the unidentified species.

Table II-11. Disseminule form spectra of the buried viable seeds according to the number of species and to the number of seeds in the three quadrats on Mt. Jippo.

	Disseminule form* (%)				Total
	AN	EN	AU	CL	
Species composition					Number of species (0.4 m ⁻²)
Q2	30.8	61.5	-	7.7	13
Q8	30.8	38.5	7.7	23.1	13
Q12	66.7	5.5	11.1	16.7	18
Seed grains					Density (Seeds m ⁻² , 0 - 5 cm deep)
Q2	81.7	17.7	-	0.6	410.0
Q8	83.5	9.1	0.8	6.6	302.5
Q12	95.7	0.6	2.5	1.1	2175.0

* Abbreviation as in Table II-9.

Table II-12. Mortality factors and number of dead seedlings of *Fagus crenata* (n = 50) and *Quercus mongolica* var. *grosseserrata* (n = 30) in each plot during the observation period; July, 1992–June, 1993. C and M are the abbreviations of control and managed plots in three quadrats: Q2, Q8 and Q12, respectively.

Species	Plot	Mortality factor				Total
		Gnawing- off	Standing dead	Snapping- off	Others	
<i>Fagus crenata</i> (n=50)	Q2C	21	8	-	5	34
	Q2M	-	-	-	1	1
	Q8C	-	3	1	1	5
	Q8M	-	2	1	1	4
	Q12C	50	-	-	-	50
	Q12M	46	2	-	-	48
<i>Quercus mongolica</i> var. <i>grosseserrata</i> (n=30)	Q2C	30	-	-	-	30
	Q2M	-	2	-	1	3
	Q8C	2	4	2	-	8
	Q8M	1	2	-	-	3
	Q12C	30	-	-	-	30
	Q12M	29	1	-	-	30

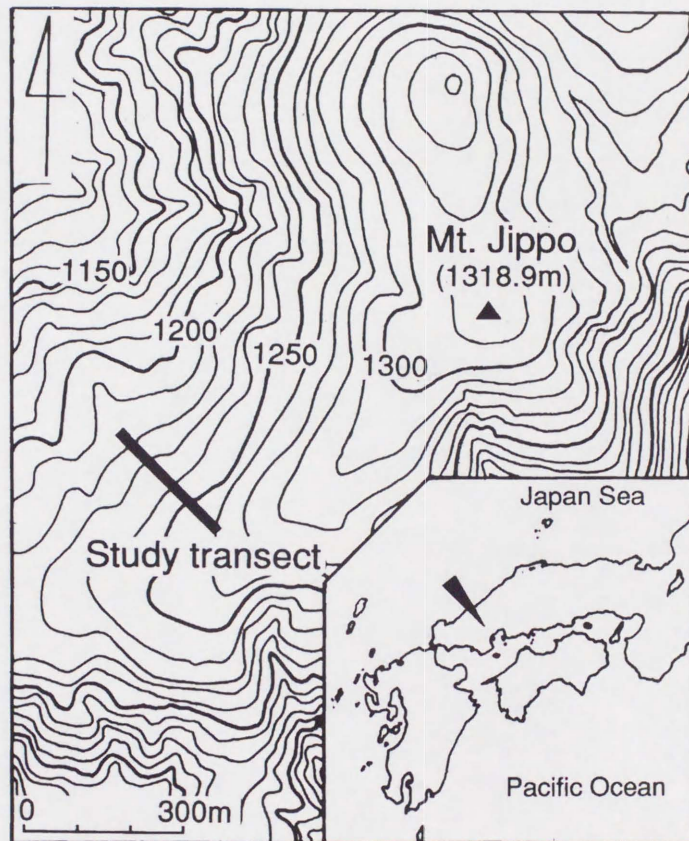


Fig. II-1. Location of the investigated area.

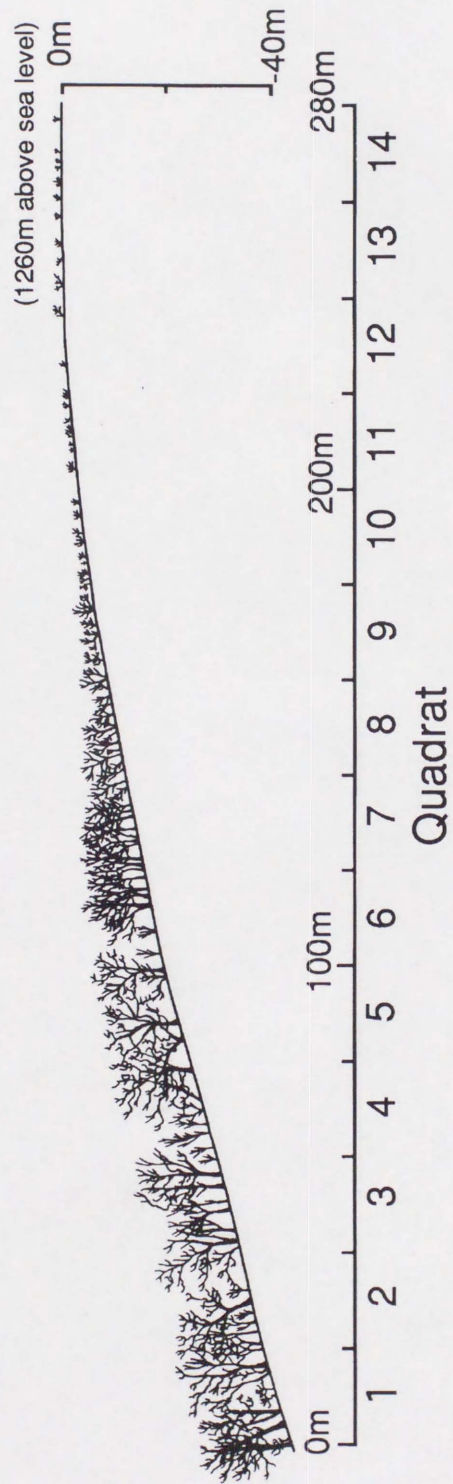


Fig. II-2. Schematic profile of plant communities in the study transect on Mt. Jippo.

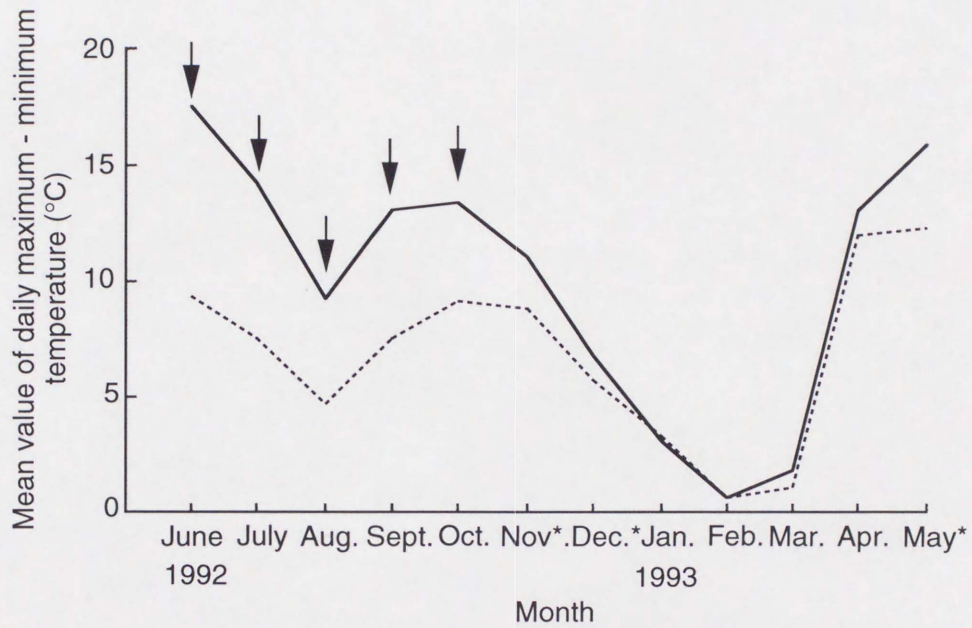


Fig. II-3. Monthly mean value of daily maximum - minimum temperature at 0.2 m above the ground in *Sasa* cutting plots in Q2 (broken line) and Q12 (solid line) on Mt. Jippo. *Days measured in November and December, 1992 and May, 1993 are 15, 24, and 23, respectively. Arrow shows the month when the mean value in the two plots were significantly differed ($P < 0.001$, t -test with the assumption of equal variances).

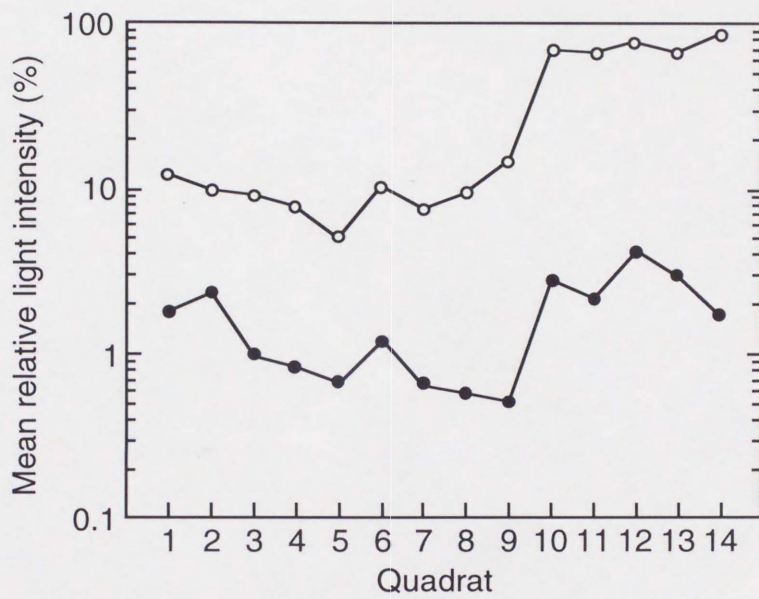


Fig. II-4. Mean relative light intensity in the study transect on Mt. Jippo. Circles (○) and dots (●) show the values at a height of 2 m above the ground over the *Sasa palmata* foliage and at 0.2 m under the *S. palmata* foliage, respectively.

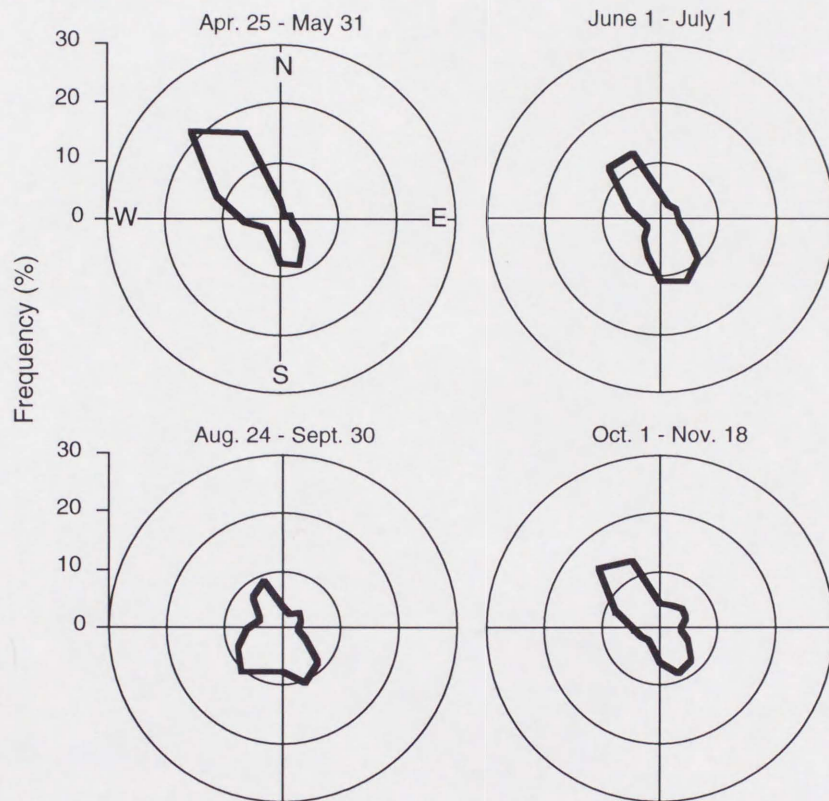


Fig. II-5. Wind direction in 16 points of compass at a height of 2 m above the ground in Q12 on Mt. Jippo. Frequency was obtained by the instantaneous wind direction every 5 minutes.

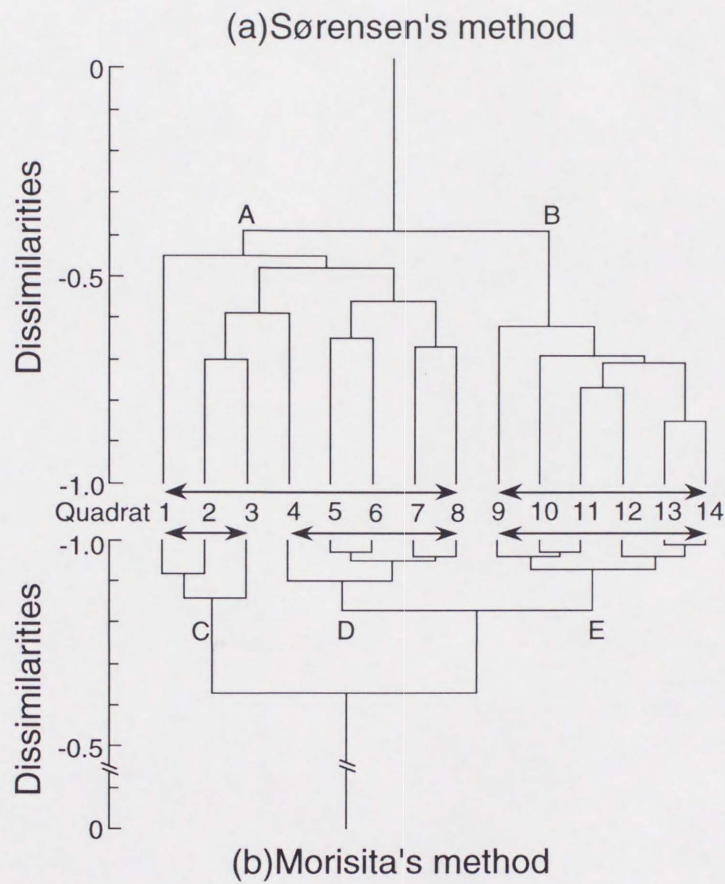


Fig. II-6. Dendrograms obtained by group-average cluster analysis using data for vegetational dissimilarities among all quadrats on Mt. Jippo. Dissimilarities were obtained using Sørensen (1948)'s Similarity Index (a) and Morisita (1959)'s Index $C_{\lambda(p)}$ (b).

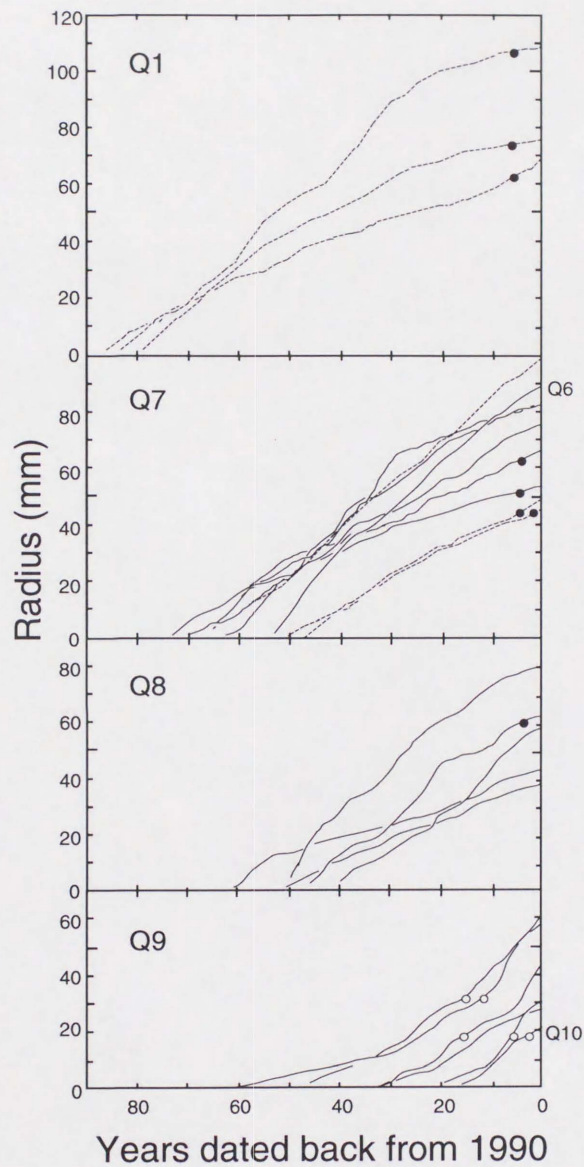


Fig. II-7. Radial growth curves at breast height of *Fagus crenata* and *Quercus mongolica* var. *grosseserrata* populations in each quadrat on Mt. Jippo. Interrupted line and solid line show *F. crenata* and *Q. mongolica* var. *grosseserrata*, respectively. No marks, dots (●) and circles (○) show the canopy stems, non-canopy stems and stems of isolated trees in 1990, respectively.

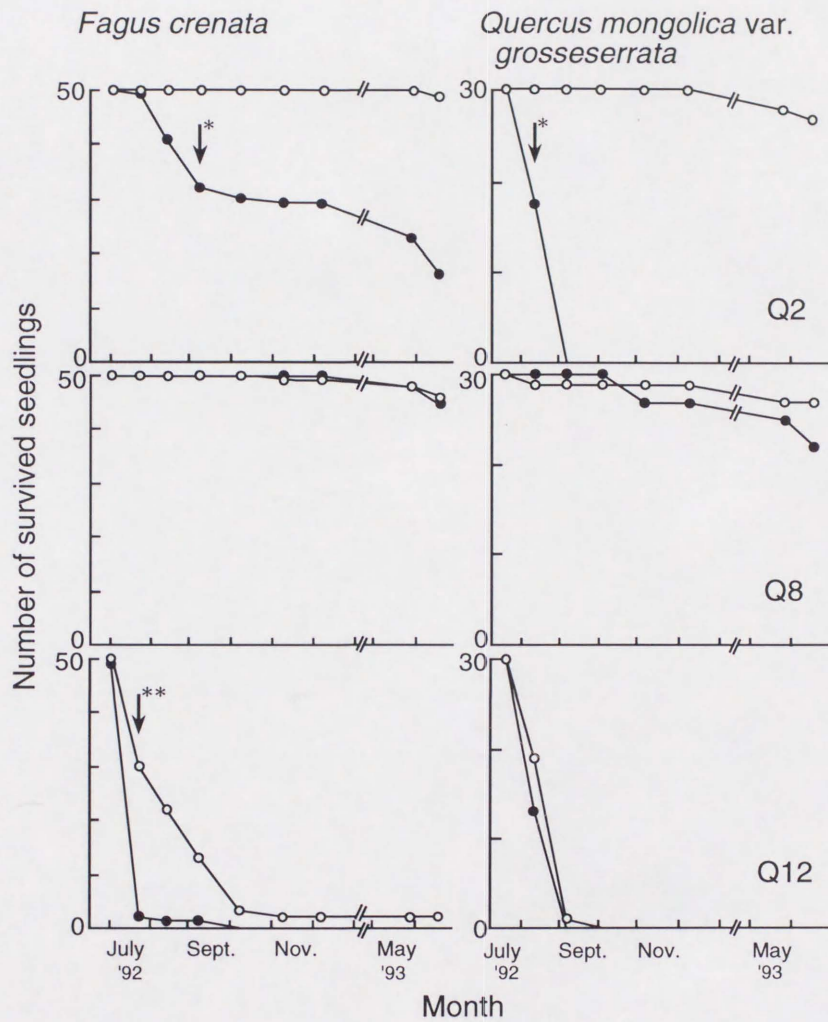


Fig. II-8. Survivorship curves of the transplanted seedlings of *Fagus crenata* and *Quercus mongolica* var. *grosseserrata* in the experimental plots on Mt. Jippo; Q2: beech forest; Q8: oak forest; Q12: *Sasa* grassland. Dots (●) and circles (○) show the control (C) and managed (M) plots, respectively. Arrow shows the date when the seedling survivals in the two plots were significantly differed (* $P < 0.01$, ** $P < 0.001$, Fisher's exact method).

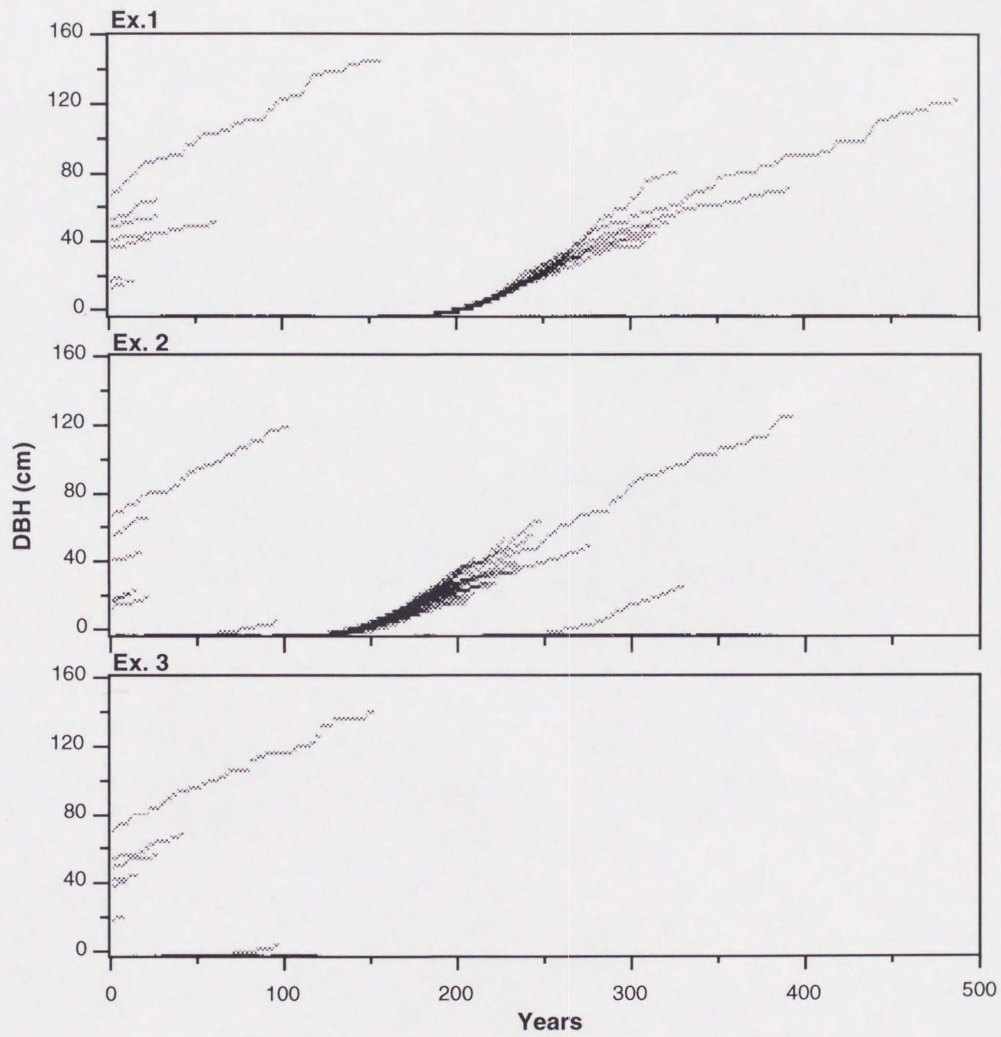


Fig. II-9. Three examples of the simulation of beech population dynamics shown by DBH growth curves.

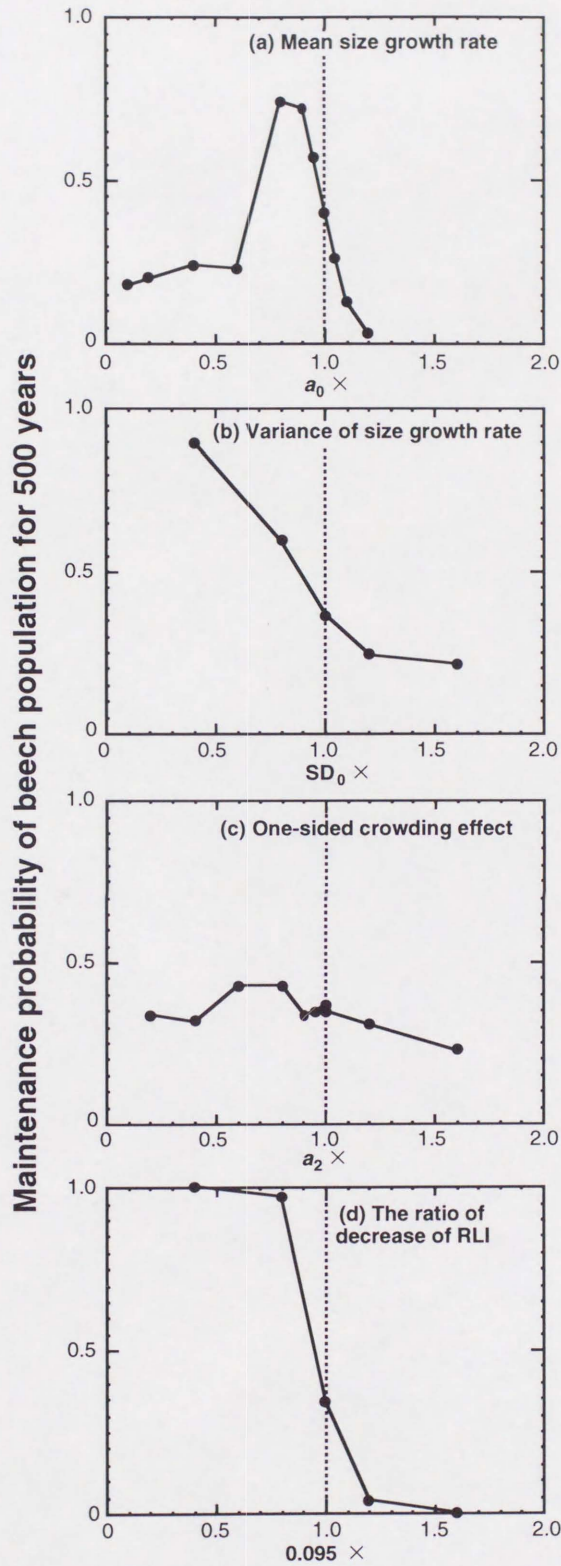


Fig. II-10. Dependence of parameter to the maintenance probability of beech population for 500 years.

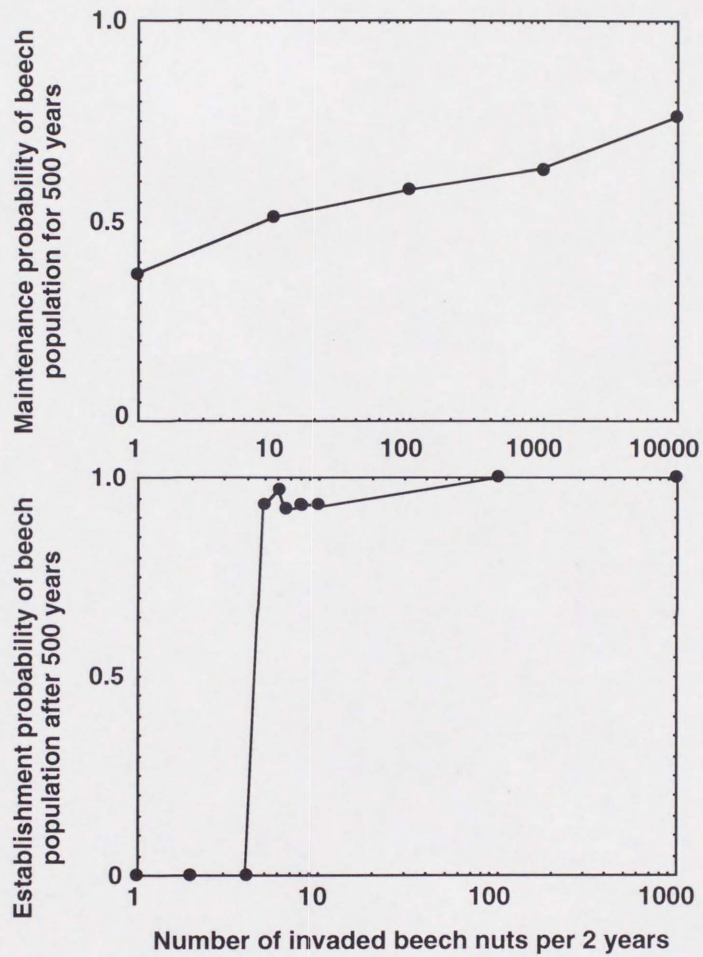


Fig. II-11. Effect of invaded beech nuts to the population dynamics.

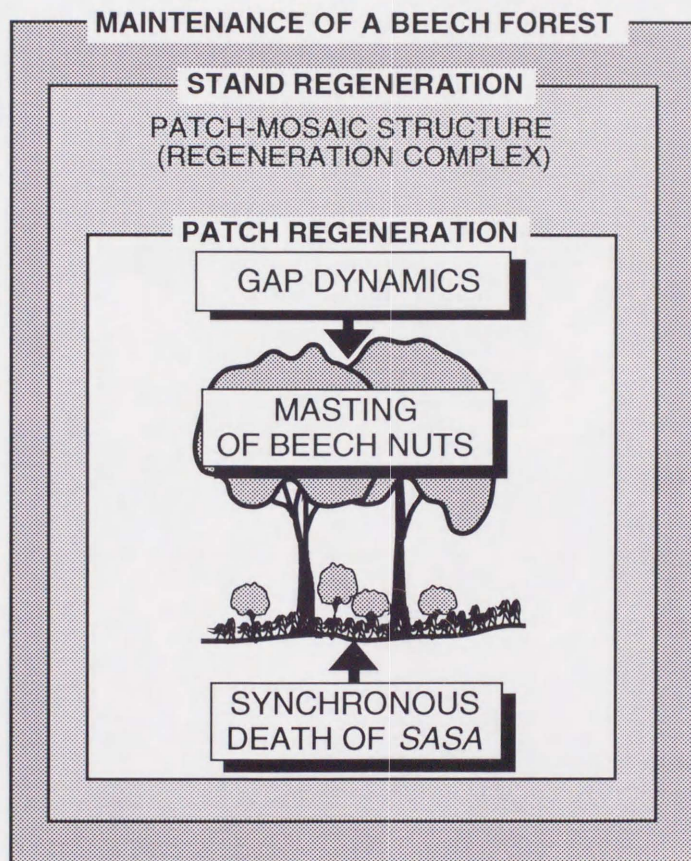


Fig. II-12. Regeneration pattern of the beech forest with *Sasa* undergrowth.

第 III 章 ブナ林における風倒の攪乱体制

III.1. はじめに

1991 年の 9 月 27 日から 28 日にかけて日本列島を縦断した台風 19 号 (Typhoon 9119) は全国各地の森林に攪乱をもたらした。この台風は非常に大きく強い勢力を保ったまま九州、中国地方を直撃した (Fig. III-1)。その際、台風を中心より南東に約 100 km 離れた広島地方気象台では南寄りの風で、最大風速 36.0 m s^{-1} 、最大瞬間風速 58.9 m s^{-1} を記録した。この暴風の影響で中国地方の森林でもスギ・ヒノキ植林地をはじめとして近年では稀にみる多大な (倒木等の) 被害が生じた。また、そのうちブナ *Fagus crenata* 林や照葉樹林といった、わずかに残存する天然林においても多くの攪乱が発生した。

日本列島は頻繁に台風が襲来する島国である。また、1991 年の台風 19 号のような強力な台風もしばしば襲来する。このため、第 I 章第 2 節でも述べたように台風にとまなう風倒の攪乱体制は、天然林の更新においては非常に重要な役割を果たすものとして認識されている。しかし、台風による天然林の森林攪乱に関する報告はほとんどない (Naka 1982; 渡辺ほか 1985)。

本章は、1991 年の台風 19 号によって多くの攪乱が発生したブナ極相林を研究対象として、極相林における風倒の攪乱体制を明らかにし、その更新動態に及ぼす自然攪乱の役割について検討することを目的とした。

III.2. 調査地

臥龍山山頂付近の尾根部と谷部に挟まれた北西向きの斜面に面積 3.3 ha の調査区を設置した。調査区の大部分は傾斜 20° を超える斜面である (Fig. III-1)。調査区を含めた臥龍山の山頂部における台風被災前のブナ林は、福嶋・岡崎 (1995) によって植物社会学的な位置づけとともに立地環境が明らかにされている。それによると、調査区付近はブナークロモジ群集にトチノキ・ジュウモンジシダ群集

を谷部に交えた湿生型ブナ林として区分されている。また、群落の分布は地形によく対応し、火山灰由来の土壌との強い結びつきがあることを示している。さらに、こうした山頂部の湿生型ブナ林の特徴は普遍的に日本各地においてみられることから、このような立地条件の構成による湿潤立地の形成を、平尾根効果 (plain summit effect) と定義して、ブナ林の維持機構の解明において重要であることを強調している。

これらのことから、本調査地におけるブナ林の個体群構造および攪乱体制などを明らかにすることは、日本のブナ林の維持機構を解明する上で非常に重要な位置づけにあるといえよう。

III.3. 大ギャップ形成のパターンとプロセス

ここでは、1991年の台風19号によってブナ極相林内に形成された複数木によって形成された大ギャップ (multiple-gap episode または large gap : Runkle (1985)) を調査対象にして、その被災状態を把握し、ギャップ形成の過程と機構について検討することを目的とした。

III.3.1. 大ギャップ調査区

新しいギャップの抽出は1988年(台風前)と1991年(台風直後)撮影の空中写真の比較によって行った。臥龍山のブナ林分(86.2 ha)では台風19号による多くの風倒木ギャップが空中写真の判読によって確認された。空中写真の判読の際、林冠欠所パッチにおいて立木の樹冠部が周辺の林冠部と接していない場合はその立木も含めて一つのギャップとした。そのうちの最大級のを大ギャップとして調査対象とした。この大ギャップは北西斜面の急斜面に形成されており、本章第4節の大面积調査区内の一部でもある (Fig. III-1)。

III.3.2. 調査方法

臥龍山のブナ林における台風時の風向を推定するため、調査地の周辺の約20 haのブナ林分を対象に倒木の方向を空中写真によって

調べた。なお、この際、臥龍山の南東面に広がるスギ植林地や落葉広葉樹二次林では、ほとんど倒木が認められなかった。これは密度が高く植生高が低いためと考えられる。

野外調査の手順は以下の通りである。大ギャップ形成木および大ギャップ内の、胸高直径 20 cm 以上の幹を持つ個体を対象に、種名、位置、生死、倒れた状態（根返り（uprooted）、主幹折れ（snapped）、側幹折れ（limb snapped）、生存立木（standing live））を記録した。また、倒れたり折れたりした主幹や側幹の方向、胸高直径（倒木の場合は根元から 1.3 m の位置の直径）、樹高、幹折れの場合は幹折れ高、折れた幹の長さを測定した。なお、複数の幹（胸高直径 20 cm 以上）がある場合、胸高直径は最大のものでその個体の代表値とした。大ギャップ内の生存立木に関しては、胸高直径 20 cm 以上の生存幹を持つ個体を対象として、それらの樹冠投影図を作成した。なお、大ギャップのサイズは、ギャップ縁における倒木群の根元位置で囲まれた多角形の面積として算出した。調査は 1993 年 8 月から 12 月に行った。

III.3.3. 結果

III.3.3.1. 大ギャップ周辺の風倒木の方向

空中写真によって約 20 ha のブナ林内で 89 本（大ギャップを除く）の倒木が判断された。そのうち 45 本は根返りしていた。Fig. III-2 は臥龍山の山頂付近で確認された倒木 55 本の倒木の方向を示す。南西から北東に走る稜線上では、ほとんどが北西方向から北方向に倒れていた。このことから南東方向から南方向の風が吹いたことが推察される。また、北～北西斜面では南西から北西の風が吹いたと考えられた。

III.3.3.2. 大ギャップの状態

新しく形成された大ギャップの面積は 4,100 m²（大ギャップ内に取り残された生存立木樹冠面積を含む）であった（Fig. III-3）。従

前の古いギャップ A と B は 1988 年の空中写真でみられた。大ギャップには計 47 個体がみられたが、このうち、生存立木を除く被災木は計 40 個体（50 幹）であった（Table III-1）。種別でみるとブナが圧倒的に多いことから、ギャップ形成以前には林冠層にブナが優占していたことは明らかである。他に、サワグルミ *Pterocarya rhoifolia*, イタヤカエデ *Acer mono*, オオイタヤメイゲツ *Acer shirasawanum*, ホオノキ *Magnolia obovata* があった。被災木の全 40 個体中、根返りが 30 個体と最も多かった。根返り個体には、完全に倒れたもの、傾いたものがみられたが、ほとんどが完全に倒れ、マウンド (mound) およびピット (pit) を形成していた。また、主幹折れは 7 個体、側幹折れは 3 個体であった。主幹折れや側幹折れには、根際で折れたもの、途中で折れたもの（幹折れの位置は地表から最大で高さ約 10 m）があった。側幹折れのなかった生存立木はブナの 7 個体であったが、これらには小枝や葉が吹き飛ばされるといった被害がみられた。

新しく形成されたギャップ内では、根返り木、幹折れ木の両方共に古いギャップ A から、東方向から西南西方向に向かって倒れたものが 90 % 弱を占めていた (Figs. III-3 & III-4)。そのうち、標高 1,210 m 付近の多くの根返り木は折り重なって倒れていた (Fig. III-3)。また、標高約 1,190 m で古いギャップ A の南に位置する幹折れ木は根返り木によって巻き込まれていた。さらに、標高 1,215 m 付近の個体の側幹は下側の根返り木の下敷きになった可能性がある。いっぽう、5 個体は北西方向から北東方向に倒れていたが、このうち北北東に根返りした 1 個体は明らかに南東方向に倒れた個体の下敷になっていた。これは、南東方向に倒れた個体よりも先に根返りしたことを示している。北北西に根返りした 1 個体もまた同様のことが考えられる。

1993 年 12 月における全ギャップ形成個体の生存率は 50 % であった。1993 年秋には生存していたブナの根返り 2 個体、1 個体の側幹折れ個体には周辺一帯のブナの立木と同調して結実していた個体も

認められた。なかには完全に幹折れしているにも関わらずその幹が生存していたイタヤカエデもみられた。これら被災木の生存の理由としてはマウンドの土壌が崩壊していないため根系が機能していること、樹幹内の蓄積された栄養分や水分が利用されていることなどが考えられるが、本研究ではその機構を明らかにすることはできなかった。なお、1995年11月には生存率は37.5%になっており、前述の幹折れしたイタヤカエデは死亡していたが、根返りしたブナ5個体と、2個体の幹折れ個体にはやはり周辺の立木と同調してわずかに結実が認められた。しかし、これも大部分が腐朽しかけており、以後、数年以内には死亡するであろう。

大ギャップ内個体群の胸高直径および樹高階級別の頻度を Table III-2 に示す。この表から、ギャップ形成木は胸高直径30~60 cmで樹高14~22 mの個体、胸高直径90 cm以上で樹高18 m以上の個体が多いことがわかる。生存立木のうち2個体が大径木であったのを除くと全て胸高直径20~40 cmで樹高16~20 mの個体であった。胸高直径階20~40 cmで樹高階10 m~16 mに属する8個体の被災木の内訳を述べると、ブナの3個体は明らかに近くの大径木の倒木に巻き込まれて折れたものであった。他は、サワグルミの根返りが2個体、オオイタヤメイゲツとホオノキの根返りがそれぞれ1個体、未同定種の主幹折れが1個体であった。また、側幹折れの個体はいずれも大径の老齢木で、折れた幹も直径が数10 cm以上はあった。大ギャップではほとんどの林冠木が倒れたため、Table III-2の示すサイズ構成は攪乱前の森林の構造、特に高木層や亜高木層の構造を反映している。

III.3.4. 考察

ギャップサイズに関して、これまでのブナ林での報告では大きくてもせいぜい500 m² (Nakashizuka & Numata 1982a; Nakashizuka 1984; Yamamoto 1989) であり、最大でも728.2 m² (Yamamoto 1989) である。しかも、他の研究では、ほとんどが緩斜面の群落での調査

結果に基づくものであるだけでなく、ギャップ形成の履歴が明確なものではない。それに対して本研究は、1991年19号台風というギャップ形成の原因が明確である場所であり、4,100 m²と極めて大きなサイズのギャップにおいて、その形成のプロセスとメカニズムを考察したものである。

台風19号は比較的雨量の少ない風台風で、非常に強い勢力をもって中国地方を直撃した。このため臥龍山のブナ林では、林冠木など森林の主要な構成木の根返りや幹折れにより数多くのギャップが形成された。ブナ林や照葉樹林では普通単木による立枯れや幹折れ、あるいは枝折れなどによってギャップが形成され、根返りによるギャップ形成は多くはない(Naka 1982; Nakashizuka 1984; Yamamoto 1992a)。しかし本研究で調査したギャップは、一つの台風によって多数の林冠木の根返りを生じた結果形成されたものであり、ブナ林では他に例をみないものであった。

根返り木の多くが南東方向に倒れていたのは、この斜面の下部に台風以前に形成されていた古いギャップAが存在したため、ここから強い北西の風が緩和されることなく入り込んだためと考えた。ギャップではそれに隣接する林冠木の枯死確率が大きくギャップがより拡大しやすいと考えられており(Whitmore 1984; Brokaw 1985b; Runkle 1985; Foster & Reiners 1986)、北西寄りの強い風によって古いギャップAが拡大されたものと思われる。しかし、大ギャップの北端にある枝折れ木1個体と幹折れ木2個体は、同じように古いギャップAが影響している可能性は小さい。いっぽう、緩斜面にある古いギャップBは強風に対してギャップAと同様な反応を示さなかったものと考えられる。したがって、斜面上部が風下の場合既存のギャップが強風の入り口となるために、緩斜面よりも急斜面の方がギャップ拡大の危険性は高いと仮定できる。なぜなら、急斜面では緩斜面に比べると斜面上部のギャップ縁の樹幹や樹冠に直接強風が当たり易くなるためである(Fig. III-5)。

北東から南西に走る稜線近くにある倒木の多くは、空中写真によって北西から北方向に倒れていることが認められた (Fig. III-1)。さらに、1,205 m 付近の大ギャップ南端にある北方向に倒れた根返り木2個体は、南東方向に倒れたものよりも先に南寄りの風によって倒れたことが判断された (Fig. III-2)。臥龍山の南東斜面は小・中径木のより小さなサイズの個体群が優占する落葉広葉樹二次林であるため、稜線沿いの大径の老齢ブナ個体群は、南東から南寄りの強風によって倒れ易かったものと考えられる。台風は、普通その目を中心にして左回りに風が吹くが、これと台風19号の進路とを合わせて考慮すると、南東から南寄りの風は、中国山地への台風の接近時に吹いたものと思われる。いっぽう、北～北西斜面にある多くの倒木 (Fig. III-3) は台風通過後西から北西から吹いた強い「吹き返し」によるものと思われる。したがって、古いギャップAから入り込んだ北西寄りの風もまた、同様にして吹いた強風によるものであろう。また、大ギャップの部分では、北～北西斜面に当たった強風が谷頭部で収れんして、より強い風となった可能性がある。このような、倒木の要因としての風の強度や向きに対する地形の影響については、Boose *et al.* (1994) による報告がある。

大ギャップ内の個体群のサイズ構成 (Table III-2) は、ギャップ形成以前の森林構造を示唆しており、他のブナ林の林冠木の構造 (Nakashizuka & Numata 1982a, Hara 1983) よりも胸高直径90 cm以上の大径木の密度が多いと考えられる。これらの大きなサイズの樹木は風倒を起こしやすいのであろう。また、ドミノ効果 (Brewer & Merritt 1978; Bormann & Likens 1979; Naka 1982) や根返りによって形成されるギャップが立ち枯れや幹折れなどで形成されるギャップよりも面積が大きくなる傾向があるといったこと (Putz 1983; Nakashizuka 1989) も、臥龍山の大ギャップを生じた原因といえる。1,190 m から 1,205 m 付近の倒木は折り重なっていなかったことから、ギャップの縁の個体が連続的に、後に続く強風で倒れていったのであろう。いっぽう、1,205 m から 1,215 m では複数の木が折り重

なって倒れ、それぞれの幹は互いの衝突によって破損していた。このことから複数の木が同時に倒れた、すなわち、ドミノ倒しの的に同時に倒木したものと考えられた。以上から、大ギャップ形成の過程にはこれら2つの様式（前者は「連続発生的なドミノ効果 (sequential domino effect)」, 後者は「同時発生的なドミノ効果 (synchronous domino effect)」) があったものと推察した。

大ギャップでは、地表の攪乱を伴う根返りが多く生じた。根返りによって形成されるマウンドやピットは森林の更新様式などに影響を及ぼすために重要であることが指摘されている (Falinski 1978; Putz 1983; Nakashizuka 1989; Schatzel *et al.* 1989; Peterson *et al.* 1990; Peterson & Pickett 1990)。また、Liu & Hytteborn (1991) は、スウェーデンのドイツウヒ *Picea abies* の原生林で、ギャップ形成木の類型として「根返り生存木」を分類しているが、同様に本調査地の大ギャップ内でも根返りしながらも生存していたブナがみられ、中には結実していた個体も観察された。さらに、大ギャップ内にはブナ前生稚樹の個体群が生存していた。したがって、こういった大ギャップ内における倒木の種子生産や前生稚樹の存在はギャップ内での更新様式に重要な役割を果たすものと考えられる。ニュージーランドのナンキョクブナ *Nothofagus menziesii* 林では稀な大規模攪乱は一斉更新による同齢林分を形成し、ときには更新できなくなることがある (Stewart 1986)。Foster (1988a) は、ハリケーンによる攪乱後の森林景観は、地形的要素、風向、もとの植生に制御されたモザイクであると報告している。また、Foster & Boose (1992) は、景観スケールでは、稀な強風による大規模攪乱によって歴史的な植生の変化が起こることもあると指摘している。したがって、台風19号のような大型台風による大規模な自然攪乱は、森林の維持・回復のパターンやプロセスを大きく左右し、これは、日常的に森林内で起こっている小規模な自然攪乱（普通、大きさ1,000 m²以下のギャップ形成：Yamamoto (1992b)）とは明確に区別されよう。よって本研究で対象とした大ギャップの回復過程を長期にわたって継続研

究することは、温帯林の更新様式を解明する上で不可欠であり、森林の攪乱体制の解明にも貢献できるであろう。

III.4. ブナ林の群集構造に及ぼす台風による大規模攪乱の影響

前節から大ギャップ形成木の個体群構造などが明らかにされたが、ここでは、大ギャップ周辺の群集構造も把握し、台風 19 号のような大型台風がブナ林の群集構造に及ぼす影響について明らかにすることを目的とした。

III.4.1. 調査区

調査は、臥龍山山頂部北西斜面に設置した 3.3 ha の大面積調査区で行った。ここは、前節の大ギャップを含んでいる (Fig. III-1)。

III.4.2. 調査方法

台風のような強風による自然攪乱では、林冠木等の高木の風倒が主要である。ここでは林分の更新に重要な役割を果たす高木樹種の個体群のうち特に成熟個体群の動態に着目した。本研究でいう成熟個体とは、種子繁殖可能な個体を示し、一般的にブナの繁殖可能最小サイズは胸高直径で 20 cm 前後と考えられることから、胸高直径 20 cm 以上の幹を調査対象とした。個体識別および位置の記録は 1991 年台風 19 号被災後の 1993 年 6 月から 1995 年 11 月にかけて行い、胸高直径の測定は 1995 年 8~11 月に行った。

胸高直径 20 cm 以上の調査区内にある木本全種全幹を対象に胸高直径を測定し、樹種、生死、階層、幹の被災状態、個体位置を記録した。1991 年台風 19 号 (以下、台風 19 号) 以後 1995 年の間に倒れたり枯死した幹と判断されたものについては、倒れる以前の立木状態を想定したときの胸高直径を測定した。これは、台風被災前の林分構造の復元を行うためである。また、台風 19 号以前からの古い枯死幹については胸高直径の測定が可能ならば測定したが、胸高 (1.3 m) 以下で折れていたり伐採されていたものの胸高直径は残存

する幹や株の直径から推定した。なお、完全に朽ちていて直径の測定および正確な位置の確認が困難な場合は調査対象外とした。

各幹の高さを記録するために、垂直方向の階層として、以下の基準にしたがい全3層に区分した。調査地内のいくつかの林冠木の倒木個体から正確に樹高を測定した結果、最大23 mであることが判明し、第II章の十方山のブナ林では林冠層の高さがほぼ18 mであったことから、第I層は樹高18 m以上とした。また、第II層はいわゆる亜高木層で、第I層の下に存在し樹冠が連続している平均的な高さとして、樹高10 m以上18 m未満を基準とした。第III層は第II層と樹冠が接していない平均的な高さとして、樹高10 m未満を基準とした。また、台風19号以後1995年の間に倒れたり、あるいは傾いたり枯死した幹と判断されたものについては、現在の階層を記載すると共にそれ以前の階層も推定した。

ブナおよび全体の攪乱前の胸高直径サイズ分布 (Figs. III-7 & III-9 参照) においては40 cm 前後、80 cm 前後、115~120 cm の各階級の3つに小さなモードが認められ、また、一般に成熟したブナ林におけるブナの胸高直径分布のモードは同時期に更新したことを示唆していることから (第II章第4節参照)、3つの小さなモードそれぞれが同時期に更新したことによって構成されたものと仮定し、本章では幹のサイズに応じて、

A (中径木) : $20 \text{ cm} \leq \text{DBH} < 40 \text{ cm}$,

B (大径木) : $40 \text{ cm} \leq \text{DBH} < 80 \text{ cm}$,

C (老齢大径木) : $\text{DBH} \geq 80 \text{ cm}$,

とした。ここで、Aは林冠到達間もないかあるいは到達しつつある盛んな伸長成長期にある中径木、Bはほぼ林冠に到達し終え肥大成長期にある大径木、Cは老齢大径木である。

幹の位置 (水平面の二次元座標) からは空間分布様式を次の方法によって比較検討した。空間分布様式を調べようとしている個体群

の全幹について、ある幹から最も近接する幹との間の距離の平均値 S および調査区内のランダムな地点から最も近接する幹との間の距離の平均値 R を算出し、それぞれを比較した。ここで、もし個体群がランダムに分布していれば $S/R \geq 1$ となり、集中的な分布をしていれば $S/R < 1$ となる。すなわち、 S と R の平均値に差がなければランダム分布、差があれば集中的な分布をしていることを意味する。平均値の比較には等分散を仮定しない t 検定によって行った。また、優占種のブナ個体群については台風 19 号による攪乱前後で S の比較を行い、その比較には等分散を仮定した t 検定を用いた。なお、調査区内のランダムな地点は 190 地点設け、いずれの個体群の比較においてもこの地点の座標を用いた。

攪乱をうけた幹には、完全に倒れたり立ち枯れしたものに加えて立木の状態で生存していたものもいくらかあった。ここではこうした攪乱をうけた幹を総合して、これらを「ギャップ形成木 (Gapmaker)」と定義し、これらの発生状況について検討した。幹の被災状態は、根返り (Uprooted)、横滑り根返り (Slide uprooted)、傾き根返り (Inclined uprooted)、主幹折れ (Snapped)、枝折れ (Limb snapped)、立ち枯れ (Standing dead) の 6 通りに分類した (Fig. III-6)。根返りとは、根こそぎ完全に倒れ、根系が盛り上がってできるマウンド (mound) とそれに伴ってできる窪地 (pit) (以下、ピット) を形成していたもの、横滑り根返りとは、完全に倒れずに根元がマウンドごと横滑りして、完全なピットが形成されていないものを示す。傾き根返りとは、根の一部が切断されずに傾いて根元が盛り上がっていたものを示す。主幹折れとは、完全に主幹が折れたもの、また、枝が折れることによって樹冠部分が 25% 以上欠損したものを枝折れとした。立ち枯れとは、主幹折れや根返りを伴わないで枯死していたものを指す。

III.4.3. 結果

III.4.3.1. 大規模自然攪乱以前の林分構造の復元

調査区の生存立木について、台風 19 号による大規模攪乱前（以下、攪乱前）および 1995 年（以下、攪乱後）の密度と胸高断面積を Table III-3 に示す。なお、攪乱後間もなく枯死したために観察による樹種の同定が不可能であった幹には、樹形、樹皮などからブナと推察されるものが多かったが、不確定なので全て未同定樹種として扱った。

攪乱前の林分の優占種は密度、胸高断面積ともにブナであり、それぞれ 88.8 本 ha⁻¹（全体の 51.7 %）、24.1 m² ha⁻¹（64.5 %）であった。ブナに次ぐ優占種は、密度、胸高断面積ともにトチノキ *Aesculus turbinata* で、それぞれ 29.4 本 ha⁻¹（17.1 %）、6.2 m² ha⁻¹（16.5 %）であった。以下、オオイタヤメイゲツが 18.2 本 ha⁻¹（10.6 %）、1.4 m² ha⁻¹（3.8 %）であった。また、未同定樹種とサワグルミを除く残りの樹種の密度はいずれも 5 本 ha⁻¹以下で、全体の 3 %以下であった。胸高断面積比では未同定樹種およびイタヤカエデ、サワグルミ、ミズナラ *Quercus mongolica* var. *grosseserrata*、ホオノキを除く残りの樹種はいずれも 0.1 %以下であった。

1995 年における生存立木および台風 19 号以後に完全に倒れた幹あるいは枯死した幹について胸高直径サイズ分布を Fig. III-7 に示す。胸高直径の測定は 1995 年に行ったが、これらの幹を合わせたサイズ分布はおおむね台風攪乱前の生存立木のサイズ分布を示唆している。ここでは、台風前後の生存立木の相対密度（Table III-3）において 5 %以上みられたブナ、トチノキ、オオイタヤメイゲツ、サワグルミの 4 樹種と未同定樹種（ここではブナと仮定する）について述べる。それぞれ攪乱前をみると、ブナ、オオイタヤメイゲツ、サワグルミはいずれもほぼ L 型の分布構成を示していた。ブナは、40 cm 前後、80 cm 前後、115~120 cm の各階級の 3 つに小さなモードが認められた。トチノキは、階級 40~45 cm にモードのみられる一山型の分布に近い構成であった。

なお、各優占樹種の空間分布パターンに関しては後述する。

III.4.3.2. 林分構造の推移

攪乱後（1995年現在）の生存立木密度（Table III-3）は、階層別にみた生存立木変動密度の表（Table III-4）とあわせて示す。なお、横滑り根返りをしていたウワミズザクラ *Prunus grayana* および主な被災のみられなかった未同定樹種各 1 個体は台風 19 号直後に登山道安全確保のために伐採されていた。ここではこれらは除外した。

全体の密度構成比としては大きな変動はみられなかったが（Table III-3），Table III-4 に示すように全 3 つの階層の合計値では、優占種のブナは 13.6 本 ha⁻¹ 減少し、攪乱前の立木幹数に対し 15.4 % 減少していた。また、未同定樹種を除いて次いで減少数として大きな値を示していたのはサワグルミの 2.1 本 ha⁻¹ で攪乱前から 26.9 % 減少していた。また、全樹種全階層の合計でみると立木幹数は 29.4 本 ha⁻¹ 減少（17.1 % 減少）していた。攪乱後の密度を階層別にみると、第 I 層ではブナの減少数が 11.8 本 ha⁻¹（20.2 % 減少）と圧倒的に多かった。未同定樹種の多くがブナと仮定すれば、その数はもっと多くなり、およそ 15 本 ha⁻¹ は倒れた換算となる。第 II 層では、サワグルミが 2.4 本 ha⁻¹ 減少（47.1 % 減少）とブナの減少数の 2.1 本 ha⁻¹（10.1 % 減少）よりも多かった。しかし、先と同様に未同定樹種の多くがブナであることを仮定すれば第 II 層でもブナの減少数が最も多いことが推察される。トチノキは第 II 層で 0.3 本 ha⁻¹ の増加がみられたが、これは、第 I 層にあった幹の主幹が折れたことによって第 II 層になったことを示している。第 III 層では、これと同様に第 I 層や第 II 層にあった幹が主幹折れや不完全な根返りによって加入する傾向が強かった。各階層の合計でみると、第 I 層で 21.5 % の減少、第 II 層で 18.8 % の減少、第 III 層では逆に 9.9 % の増加がみられた。

また、攪乱前の胸高断面積合計が 37.4 m² ha⁻¹ であるのに対して、攪乱後（先述の伐採された 2 個体は除く）は 28.1 m² ha⁻¹ と大幅に減少していた（Table III-3）。胸高断面積比でみると、ブナは 64.5 % から 64.9 % と大きく変わらなかったが、これも前述のように未同定樹種の多くがブナと仮定すれば攪乱前には全体の 70 % はブナが占め

ていたと考えられる。また、階層別の胸高断面積合計の推移 (Table III-7) をみると、第 I 層では、28.6 % の減少、第 II 層では 9.7 % の減少、第 III 層では 14.8 % の増加がみられた。このうち、優占種のブナは第 I 層で 26.4 % 減少していた。

胸高直径のサイズ分布の推移 (Fig. III-7) についてみると、台風 19 号以後の自然攪乱によって失われた生存立木 (ほとんどが台風 19 号によるものと考えられる) の割合はブナが最も多く、トチノキ、オオイタヤメイゲツはわずかであった。サワグルミは 7 本の幹が失われていたがこれは 3 本と 2 本の幹をもつ個体を含んでいた (計 4 個体)。ブナは、20~120 cm の間のほとんどの階級において台風 19 号によって多くの幹が失われていた。また、胸高直径 120 cm までは太い幹ほど風倒する割合が高い傾向を示唆していた。すなわち、このブナ林では台風 19 号によって相対的に多くの大径木が失われたことになる。以上から、暴風による樹木の攪乱は、より高い階層にあるほど発生しやすく、直接攪乱を受けやすいのは大径木であることが推察された。また、胸高直径 20~40 cm の中径木はそれよりも大きなサイズの幹の風倒に巻き込まれやすく、多数の大径木の倒木はそれ以下の階層構造に大きな影響を与えることが示唆された。

III.4.3.3. 生存立木の空間分布様式の推移

攪乱前後における前述の 4 樹種について生存立木の空間分布図を Fig. III-8 に示し、幹間の最近接距離の平均値 S および歪度 (skewness) と最頻値 (mode) で示した頻度分布パターン、ランダム点からの最近接距離の平均値 R との比較によって検討した個体群の分布様式を Table III-6 に示す。

優占種のブナの攪乱前後の分布様式について検討する。なお、ここでもまた未同定樹種はブナと仮定した。サイズ別にみると、A は攪乱前後で顕著な変化はみられなかった。また、B では攪乱後、より強い集中分布を示し、C では攪乱によって強い集中分布から弱い集中分布に変化して、よりランダムな分布に近づいたことを示唆し

ていた。全サイズでは攪乱後、より強い集中分布を示していたが、これは多数のCに属する老齢大径木の淘汰の結果によるものであろう。実際、サイズ別にブナの幹間の最近接距離の平均値 S を攪乱前後で比較すると、Cだけに差が認められた ($P < 0.05$)。一般に成熟したブナ林では、小・中径木は集中的な分布を示し、大径木はランダムあるいは一様な分布を示すといわれているが (Nakashizuka & Numata 1982a, b; Yamamoto *et al.* 1995), 本調査地の攪乱前のブナ林では老齢大径木が強く集中的に分布していた。この傾向は Fig. III-8 からも明らかに認められ、大ギャップ (本章第2節参照) の形成された場所が大径木個体群の集中斑であることが示唆された。

比較的倒木による被害の少なかったトチノキ、オオイタヤメイゲツ、サワグルミについては、攪乱前みの空間分布様式を検討した (Table III-6)。トチノキは、Aでは弱い集中的な分布を示し、大径木ではランダムな分布をしていたが全体では強い集中分布の傾向がみられた。密度の低いオオイタヤメイゲツ、サワグルミについてはそれぞれ個体群全体で検討したが、いずれも集中的な分布を示していた。

III.4.3.4. 古い枯死木と大規模自然攪乱によって失われた立木の個体群構造の差異

古い枯死木と、1995年時点の全樹種生存立木および大規模自然攪乱によって失われた全樹種立木の胸高直径サイズ構成を Fig. III-9 に示す。古い枯死木は様々なサイズにみられ、これらはそれぞれ異なった時期に死亡したと推察される。著者の観察では、中国山地比婆山の成熟したブナ林内で、ブナ大径木が枯死後十数年間は株の原型をとどめていることが確認されたが、このことから、臥龍山調査区内のこれら古い枯死木は、せいぜい20~30年以内に死亡したものと推察された。いっぽう、台風19号による大規模攪乱以後1995年までに、様々なサイズの立木が失われたが、そのサイズ分布のパターンから、直径が大きくなるにつれて立木の風倒あるいは枯死する確

率が高くなる傾向がみられた。これは、優占種のブナの傾向をそのまま反映していた

次に、これらの空間分布様式について検討すると、古い枯死木はランダムな分布を示し、台風 19 号以後失われた立木は集中的な分布を示した (Table III-6 & Fig. III-10)。このことから、本調査地は、台風 19 号による自然攪乱の発生以前の少なくとも数十年間は単木的なギャップ形成に依存する比較的安定した更新様式によって維持されてきた林分であったといえよう。いっぽう、新たに失われた立木のほとんどが台風 19 号によるものと考えられることから、1991 年の台風 19 号が林分にとって非常に稀な攪乱動因であることが定量的に明らかにされた。

III.4.3.5. ギャップ形成木の空間分布様式

胸高直径サイズ別にみたギャップ形成木のタイプ別の割合を Fig. III-11 に示す。ギャップ形成木は全体の 26.7 % (45.8 本 ha⁻¹) であった。サイズ別にみると、A は 19.4 % (16.7 本 ha⁻¹)、B は 26.7 % (17.6 本 ha⁻¹)、C は 58.5 % (11.5 本 ha⁻¹) とサイズが大きくなるにしたがって被災の割合も大きくなっていった。次に、ギャップ形成木のタイプ別に検討する。立ち枯れは A、B で各 1 本みられただけであったが、これらは台風 19 号で直接被災したのではなく、新たに形成されたギャップの中あるいは縁で環境の急変に伴って枯死したものと考えられる (Fig. III-12 参照)。枝折れは大きなサイズの幹ほど生じやすいことを示唆していた。主幹折れは B で割合が低く A、C で割合が大きくなっていった。これは、C はサイズの大きいことから強風によって幹折れを発生しやすく、A は C による倒木に巻き込まれやすいからであろう。傾き根返りは C ではほとんど発生しておらず、横滑り根返りは全く発生していなかった。老齢大径木に属する C は樹幹サイズが大きいことから重量もあるため、少しでも傾けば完全に根返りしてしまい、傾き・横滑り根返りするものがほとんどみられなかったものと考えられる。また、完全な根返りはいずれ

のサイズにおいても2~3割発生していた。全体で見ると根返りの割合が最も高く、傾き・横滑り根返りといった不完全な根返りも含めるとほぼ半数は根返りによるものであったことになる。

次に、これらギャップ形成木の空間分布様式について検討した (Table III-6 & Fig. III-12)。ギャップ形成木全体ではBでランダム分布、Cで弱い集中分布であったが、Aおよび全サイズでは強い集中分布を示していた。ギャップ形成要因別にみると枝折れや主幹折れといった幹折れのタイプはランダムに発生したことを示唆していた。また、根返りでは、いずれのタイプにおいても強く集中して発生していることが示唆された。これらのことから、幹折れは強風によって単木的にランダムに発生し易く、根返りは大径木が密に存在するような場所で複数木によってドミノ倒しの的に集中して発生しやすいと考えられ、幹折れと根返りの攪乱体制は互いに異なるパターンを持つことが示唆された。

III.4.4. 考察

III.4.4.1. 林分構造の特徴

ここではまず、1995年の調査から復元された台風19号の攪乱前の林分の構造について、本調査地のブナ林としての位置づけおよびその特徴を明らかにしておきたい。攪乱前の林分の優占種は密度、胸高断面積ともにブナであり、それぞれ88.8本 ha^{-1} (全体の51.7%)、24.1 m^2ha^{-1} (64.5%)であった。他地域の成熟したブナ林におけるブナの胸高断面積では、太平洋側ブナ林である大台ヶ原では25.5 m^2ha^{-1} (56.0%)、日本海側ブナ林である森吉山やカヤノ平ブナ林でそれぞれ、29.03 m^2ha^{-1} (79.3%)、29.77 m^2ha^{-1} (89.7%)である (Nakashizuka & Numata 1992a, b)。また、中国地方の大山のブナ林 (第IV章参照) では26.9 m^2ha^{-1} (78.7%)である (Yamamoto *et al.* 1995)。本調査地のブナの胸高断面積はこれらと比較すると若干少ないが、これは本調査地の対象が胸高直径20cm以上と他地域よりも大きいためであり、下層木のブナおよびブナの可能性が高い

多くの未同定樹種の胸高断面積を考慮すれば、これらとほぼ似通った値を示すものと考えられる。また、胸高断面積比でみると太平洋側ブナ林と日本海側ブナ林の中間的な値を示していた。このことから植物社会学的にだけでなく個体群構造においても西中国山地のブナ林が太平洋側ブナ林と日本海側ブナ林の中間的な存在であることが示唆された。

また、本調査地のブナのサイズ構成について先述の他地域の成熟したブナ林と比較すると、胸高直径 80 cm 以上の大径木の密度が高く、最大胸高直径も 148.2 cm と大きい。いっぽう、樹高に関しては一般的には林冠木の最大樹高は 25~30 m であるのに対して本調査地では実測値で 23.0 m であった。また、本論文第 II 章で研究対象とした十方山では 18.0 m とさらに低かった。これらのことから、中国地方西部のブナはある程度まで伸長成長が達成された後は、主として肥大成長に依存してバイオマスの蓄積がなされるものと推察された。このような種の地理的変異の生じる要因に関してはここでは言及できなかったが、ブナの進化の過程を探る上でも今後解明されるべき重要な課題である。

いっぽう、本調査地の林冠木の組成の特徴としてはトチノキ、サワグルミを交えることである。一般にこれらの樹種は溪畔林の優占種として出現するが (Ohno 1982; 大嶋 1990; 佐藤 1992; 崎尾 1993), 本調査地のように山頂尾根部近くにまでそれらの林分が発達しているのは興味深い現象である。臥龍山ではこれらの群落はおもに谷の源頭部周辺や平尾根部に成立しているが (Fig. III-8), このような湿生群落の発達と維持を可能にしたのは、多量の降水と雲霧帯の形成による湿潤な気象条件、侵食の遅滞による平坦な地形と水の緩慢な移動、被覆火山灰の高い保水力と難透水層を形成する基岩から生成した下層土などの要因が合わさったためであると考えられている (福嶋・岡崎 1995)。

III.4.4.2. 林分の攪乱体制

本調査地における 1991 年の台風 19 号による大規模な攪乱は林分構造に大きな影響を与え、老木の枯死などの単木的ギャップ形成による攪乱とは規模や頻度の全く異なることが明らかにされた。

一般に、成熟した森林では空間的に発達段階の異なるパッチがモザイク構造を形成していることから (Jones 1945 ; Watt 1947) , 大ギャップは成熟期にある広大なパッチであったことが考えられる。こうした大きなパッチは何らかの大規模攪乱の後に一斉更新によって成立した可能性がある。このことから今回の攪乱と同規模かあるいはそれ以上の規模の攪乱が何百年か前にも発生したことが考えられ、本調査地のブナ林では稀に大規模攪乱が生じるような攪乱体制を持つものと推察される。このような攪乱体制と更新様式を持つ広葉樹林としては、ナンキョクブナ *Nothofagus* 林がある。例えば、南米のナンキョクブナ林の更新には稀な大規模攪乱が効果的な役割を果たしており (Veblen 1985) 。また、ニュージーランドのナンキョクブナ林では、稀な大規模攪乱は一斉更新による同齢林分を形成し、ときには更新不能となることがある (Stewart 1986) 。

台風 19 号による攪乱が集中的に起きた大ギャップのあたりは、古い枯死木がほとんど存在していなかった (Fig. III-9) 。また、一般的に、成熟したブナ林では大径木はランダム分布をする傾向があるが (Nakashizuka & Numata 1982a ; Yamamoto *et al.* 1995) , 本調査地の老齢大径木には集中的な分布様式が認められ、しかも大ギャップのあたりは大径木による非常に大きな集中斑と一致していた。さらに、空間分布構造の解析から、大ギャップの形成された場所を含むブナ老齢大径木の集中斑の周辺には、トチノキ、サワグルミといった樹種の成熟個体がほとんど存在していなかった (Fig. III-7) 。一般に、これらの樹種は山腹崩壊や土石流跡地で更新すると考えられているが (金子 1995) , このことから、ブナの成熟個体で優占されるパッチは地表攪乱の少ないところであったことが推察される。いっぽう、成熟したブナ林や照葉樹林では根返りによるギャップ形成

は一般的ではないと考えられているが (Naka 1982 ; Yamamoto 1992a, b), 本調査地のような立地条件では根返りの攪乱体制も多数発生し得ることが判明した。

以上から, 調査地付近のブナ林は様々な攪乱体制によって維持されてきた林分であるといえよう。しかし, 一概に林分の攪乱体制を結論づけることは困難であり, 林分の更新動態におけるこれら様々な攪乱体制の役割について解明するためには, 様々な立地条件にある森林を対象として, しかも長い時間スケールと広い空間を継続的に調査研究していくことが不可欠であろう (中静 1991)。

III.4.4.3. 大ギャップの発生機構と回復過程

大ギャップ発生過程についての模式図を Fig. III-13A に示す。本調査地では, この大きなパッチに隣接して古いギャップが存在していたことが大ギャップ形成の初動因となった可能性が示唆された (本章第 1 節参照)。さらに, 調査地付近は湿潤立地であり, しかも急な斜面であった。こういった立地に成立する大きな成熟パッチは大径木が集中して分布していることから, ドミノ倒し状に風倒が起きる可能性が高くなる。よって大ギャップの形成には少なくともこれらの要因が重なっていたものと結論した。

大きな成熟パッチが消滅したことによってブナ林の更新動態にはどのような影響が生じるのであろうか。そこで, 大ギャップの再生過程について検討した。Fig. III-13B には大ギャップ形成後の更新パターンについて示す。ギャップ形成に対する群集動態はギャップサイズに関係があり (White 1979), その再生においては様々なパターンが考えられる。例えば, 大きなギャップの場合は, 光環境の急変に伴い陽性の先駆種の出現が促進される (Brokaw 1985a)。また, 根返りや幹折れといったギャップ形成要因の違いによってもその再生過程は異なる (Putz *et al.* 1983)。これらを考慮すると, 日本のブナ極相林でこれまで報告された中でも最大級である本調査地の大ギャップ (面積 4,100 m²) では, 様々な更新パターンが推察される。

林床群落の動態および種多様性の維持機構については第V章で詳述するが、大ギャップの回復は、主として残存する個体群に依存するものと考えられる。すなわち、ギャップ形成に伴って、前生稚樹、実生、低木、草本、埋土種子などの個体群が様々な挙動を示すと考えられるが、こうした更新パターンは、ギャップ形成直後の個体群の初期状態によってほぼ方向付けされるものと推察される。例えば、もし前生稚樹の同齢集団が存在するならば、ギャップ形成後これらによる一斉更新がなされ、一方向的あるいは二方向的な競争様式（Kohyama 1989, 1992a, 1992b; Hara 1993; Hara *et al.* 1995）によって大径木の密度低下が起こらなければ再び大きな成熟パッチが形成されよう。またあるいは、群集動態における同種間、異種間の競争によって複雑なパッチーモザイク構造となることもあるだろう。いずれにせよ、大ギャップ形成は、何百年という大きな時間スケールで見ればブナ林の維持において重要な役割を果たすものと考えられた。

Table III-1. Number of individuals with stems larger than 20 cm DBH for each state in the large gap of 4,100 m² on Mt. Garyu.

Species	Uprooted	Snapped	Limb snapped	Standing live	Total
<i>Fagus crenata</i>	25	4	3	7	39
<i>Pterocarya rhoifolia</i>	2				2
<i>Acer mono</i>	1	1			2
<i>Acer shirasawanum</i>	1				1
<i>Magnolia obovata</i>	1				1
Unidentified		2			2
Total	30	7	3	7	47

Table III-2. DBH size distribution for each height class of individuals with stems larger than 20 cm DBH indicated by number in the large gap of 4,100 m² on Mt. Garyu.

Height class (m)	DBH class (cm)											Total
	20-	30-	40-	50-	60-	70-	80-	90-	100-	110-		
10-	2											2
12-	1											1
14-		5										5
16-	1 ^a	2		1	1	1						6
18-	1 ^a	3 ^a	4	3	1		2 ^b	3	1 ^c	1 ^a		19
20-			3			1		1		2		7
22-			1			1	1		1	3 ^d		7
Total	5	10	8	4	2	3	3	4	2	6	6	47

^a All individuals were standing live.

^b One was standing live, another was snapped.

^c A limb snapped individual.

^d Two were limb snapped, another was uprooted.
No superscript: uprooted or snapped.

Table III-3. Density and basal area (B.A.) of standing live stems larger than 20 cm DBH before Typhoon 9119 disturbance (before) and in 1995 (after) in the study plot on Mt. Garyu.

Species	Density (stems ha ⁻¹)		Relative density (%)		B.A. (m ² ha ⁻¹)		Relative B.A. (%)	
	Before	After	Before	After	Before	After	Before	After
<i>Acanthopanax sciadophylloides</i>	0.9	0.9	0.5	0.6	<0.1	<0.1	0.1	0.1
<i>Acer mono</i>	4.8	4.2	2.8	3.0	1.0	0.8	2.6	3.0
<i>Acer rufinerve</i>	1.2	0.9	0.7	0.6	0.1	0.1	0.2	0.2
<i>Acer shirasawanum</i>	18.2	17.6	10.6	12.4	1.4	1.4	3.8	4.8
<i>Acer sieboldianum</i>	0.6	0.6	0.4	0.4	<0.1	<0.1	0.1	0.1
<i>Aesculus turbinata</i>	29.4	28.8	17.1	20.3	6.2	5.9	16.5	20.9
<i>Carpinus japonica</i>	0.9	0.9	0.5	0.6	0.1	0.1	0.2	0.2
<i>Cornus controversa</i>	1.8	1.8	1.1	1.3	0.1	0.1	0.3	0.4
<i>Fagus crenata</i>	88.8	75.2	51.7	52.9	24.1	18.3	64.5	64.9
<i>Fraxinus lanuginosa</i>	0.6	0.6	0.4	0.4	<0.1	<0.1	0.1	0.1
<i>Kalopanax pictus</i>	0.3	0.3	0.2	0.2	<0.1	<0.1	<0.1	<0.1
<i>Magnolia obovata</i>	3.9	2.4	2.3	1.7	0.5	0.4	1.4	1.3
<i>Prunus grayana*</i>	0.3	0.0	0.2	0.0	0.1	0.0	0.2	0.0
<i>Pterocarya rhoifolia</i>	7.9	5.8	4.6	4.1	0.7	0.5	1.9	1.9
<i>Quercus mongolica</i> var. <i>grosseserrata</i>	1.5	1.2	0.9	0.9	0.6	0.5	1.7	1.6
<i>Sorbus alnifolia</i>	0.6	0.6	0.4	0.4	0.1	0.1	0.2	0.2
<i>Stewartia pseudo-camellia</i>	0.3	0.3	0.2	0.2	<0.1	<0.1	<0.1	0.1
Unidentified**	9.7	-	5.6	-	2.3	-	6.2	-
Total	171.8	142.1	100.0	100.0	37.4	28.1	100.0	100.0

*0.3 stems (One stem par 3.3 ha) had been cut just after Typhoon 9119.

** Included 0.3 stems (One stem par 3.3 ha) cut just after Typhoon 9119.

Table III-4. Density and ratio of fluctuation of standing live stems in each layer on Mt. Garyu from Typhoon 9119 to 1995.

Species	Layer						Total	
	I		II		III			
	Density (stems ha ⁻¹)	Ratio (%)	Density (stems ha ⁻¹)	Ratio (%)	Density (stems ha ⁻¹)	Ratio (%)	Density (stems ha ⁻¹)	Ratio (%)
<i>Acer mono</i>	-0.6	-28.6	0.0	0.0	0.0	0.0	-0.6	-12.5
<i>Acer rufinerve</i>	-	-	-0.3	-33.3	0.0	0.0	-0.3	-25.0
<i>Acer shirasawanum</i>	-1.2	-36.4	-0.6	-8.7	1.2	15.4	-0.6	-3.3
<i>Aesculus turbinata</i>	-1.5	-8.3	0.3	3.7	0.6	20.0	-0.6	-2.1
<i>Fagus crenata</i>	-11.8	-20.2	-2.1	-10.1	0.3	3.2	-13.6	-15.4
<i>Magnolia obovata</i>	-0.3	-25.0	-1.2	-50.0	0.0	0.0	-1.5	-38.5
<i>Pterocarya rhoifolia</i>	0.0	0.0	-2.4	-47.1	0.3	50.0	-2.1	-26.9
<i>Quercus mongolica</i> var. <i>grosseserrata</i>	-0.3	-25.0	0.0	0.0	-	-	-0.3	-20.0
Unidentified	-5.8	-95.1	-3.6	-100.0	-	-	-9.4	-96.9
Total	-21.5	-23.0	-10.0	-18.8	2.4	9.9	-29.4	-17.1

Table III-5. Ratio (%) of fluctuation of basal area of standing live stems in each layer on Mt. Garyu from Typhoon 9119 to 1995.

Species	Layer			Total
	I	II	III	
<i>Acer mono</i>	-17.1	0.0	0.0	-13.2
<i>Acer rufinerve</i>	-	-22.0	0.0	-19.2
<i>Acer shirasawanum</i>	-45.2	0.9	19.7	-5.5
<i>Aesculus turbinata</i>	-12.9	26.8	17.3	-4.6
<i>Fagus crenata</i>	-26.4	-8.9	13.5	-24.3
<i>Magnolia obovata</i>	-22.7	-39.6	0.0	-29.5
<i>Pterocarya rhoifolia</i>	0.0	-55.8	58.1	-24.2
<i>Quercus mongolica</i> var. <i>grosseserrata</i>	-25.5	0.0	-	-25.0
Unidentified	-100.0	-100.0	-	-100.0
Total	-28.6	-9.7	14.8	-24.5

Table III-6. Spatial distribution pattern for each population on Mt. Garyu, analyzed by comparison between mean value of the nearest distance between neighboring two stems (abbreviation is S) and one of the nearest distance between one random point and neighboring one stem (R). Difference between S and R was examined by *t*-test without the assumption of equal variances. S.D. : standard deviation. A: 20 cm ≤ DBH < 40 cm; B: 40 cm ≤ DBH < 80 cm; C: DBH ≥ 80 cm. before: before the disturbance by Typhoon 9119; after: in 1995.

Population		Frequency distribution of the nearest distance between neighboring two stems			Comparison between S and R		Distribution pattern***
		(S (m) ± S.D.)	Skewness	Mode class (2 m interval)	S/R ratio	P	
<i>Fagus crenata</i> (included unidentified species) *							
total	before	5.0 ± 2.9	0.74	4-6	0.88	< 0.05	w.a.
	after	5.5 ± 3.1	0.86	4-6	0.84	< 0.005	s.a.
A	before	6.5 ± 4.1	1.34	4-6	0.70	< 0.001	s.a.
	after	7.3 ± 4.7	1.37	4-6	0.76	< 0.001	s.a.
B	before	8.2 ± 8.2	1.20	4-6	0.86	< 0.05	w.a.
	after	8.7 ± 8.7	1.23	4-6, 6-8	0.77	< 0.005	s.a.
C	before	10.8 ± 5.2	1.03	8-10	0.74	< 0.001	s.a.
	after	13.7 ± 5.8	1.58	8-10, 16-18	0.81	< 0.05	w.a.
Another major species before the disturbance							
<i>Aesculus turbinata</i>							
total		8.3 ± 6.9	1.39	0-2	0.71	< 0.001	s.a.
	A	15.5 ± 10.7	-0.03	0-2, 24-26	0.77	< 0.05	w.a.
B & C		11.7 ± 11.0	2.81	8-10	0.83	NS **	Random
<i>Acer shirasawanum</i>							
total		10.1 ± 7.7	0.88	8-10	0.76	< 0.001	s.a.
<i>Pterocarya rhoifolia</i>							
total		11.6 ± 10.8	0.65	0-2	0.52	< 0.01	s.a.
The old dead stems and the fallen down and/or dead stems							
old dead stems		14.4 ± 8.5	0.72	14-16	0.83	NS **	Random
fallen down and/or dead stems		8.3 ± 7.8	1.82	0-2	0.60	< 0.001	s.a.
Total gapmakers							
total		6.5 ± 5.8	1.64	0-2	0.73	< 0.001	s.a.
	A	9.9 ± 13.4	3.34	0-2	0.55	< 0.001	s.a.
B		12.2 ± 11.4	1.68	6-8	0.88	NS **	Random
C		14.1 ± 8.1	1.09	8-10	0.82	< 0.05	w.a.
Gapmaker types							
Snapping type							
total		10.3 ± 7.5	1.06	0-2	0.85	NS **	Random
	Limb snapped	14.5 ± 11.0	1.09	18-20	0.90	NS **	Random
Snapped		16.0 ± 9.8	0.87	10-12	1.00	NS **	Random
Uprooting type							
total		7.4 ± 9.5	2.34	0-2	0.45	< 0.001	s.a.
	slide uprooted	13.9 ± 15.6	1.23	0-2	0.45	< 0.001	s.a.
inclined uprooted		15.3 ± 13.9	0.58	0-2	0.46	< 0.005	s.a.
uprooted		7.8 ± 11.5	2.76	0-2	0.28	< 0.001	s.a.

* Significant difference between before and after in S of the size category of C ($P < 0.05$). Difference between them were not significant in total, A and B ($P \geq 0.05$). Difference was examined by *t*-test with the assumption of equal variances.

** NS: not significant ($P \geq 0.05$).

*** s.a. : strong aggregated ($P < 0.01$); w.a. : weak aggregated ($0.01 \leq P < 0.05$).

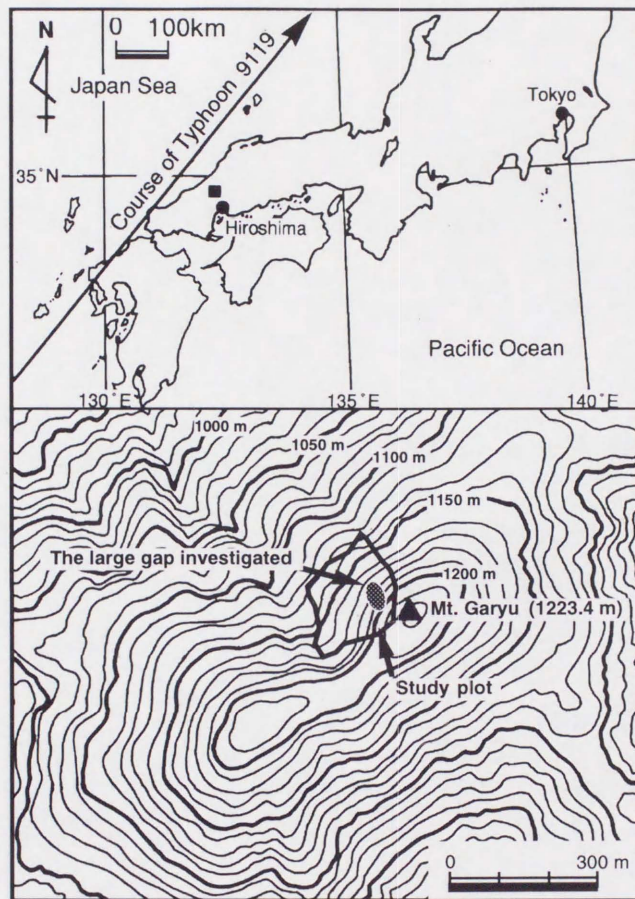


Fig. III-1. Location of the study area and the course of Typhoon 9119.

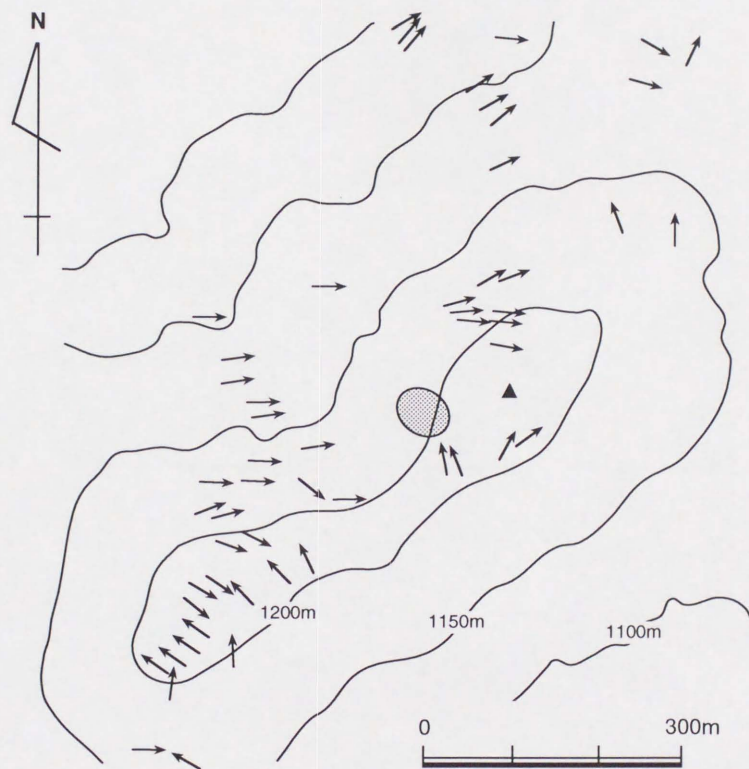


Fig. III-2. Tree-fall directions on the summit periphery of Mt. Garyu. Shaded area shows the location of the large gap.

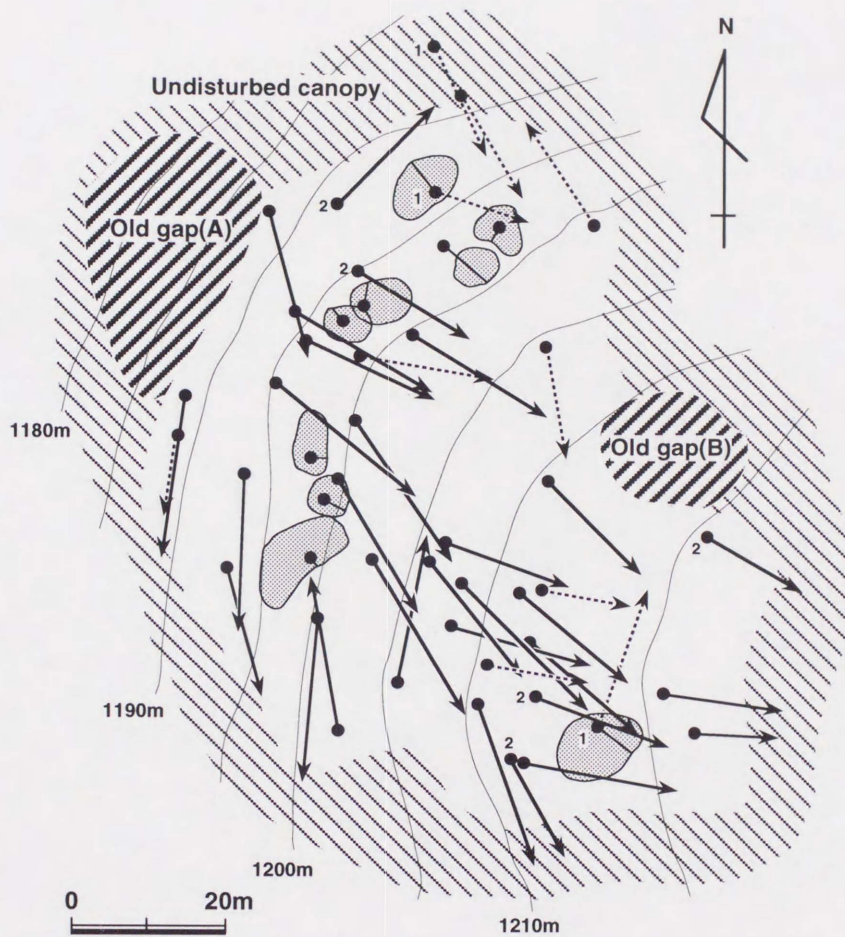


Fig. III-3. Map of the individuals with stems larger than 20 cm DBH in the large gap on Mt. Garyu. Dot is base of individual. Arrow and solid line indicate the fall-down direction and the original height of uprooted tree, respectively. The snapped-bole length of snapped and limb snapped trees (marked as 1) is indicated by a broken line. The uprooting trees which were suspended at a angle to the ground are marked as 2. Shaded areas are crown projections of remained standing live trees.

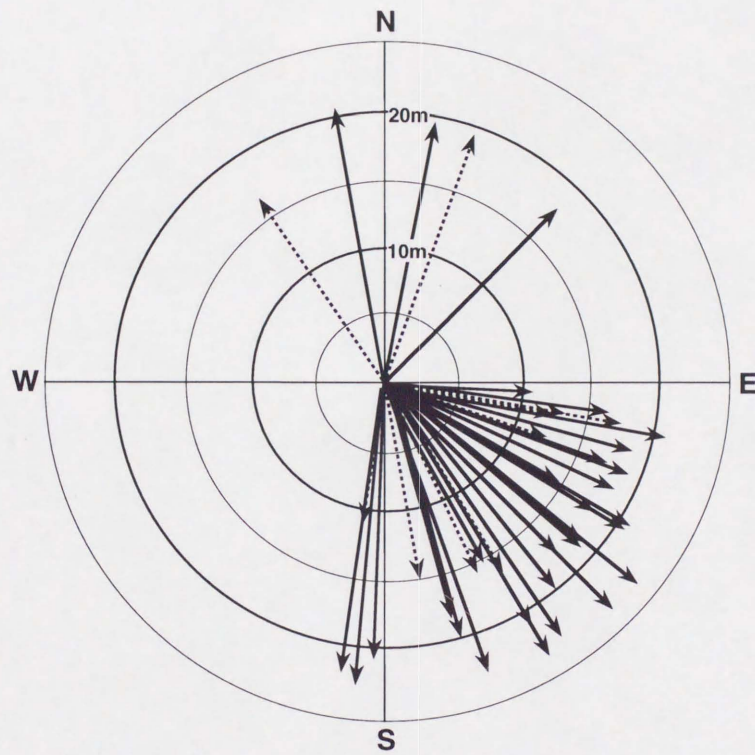


Fig. III-4. Fall-down direction of stems in the large gap on Mt. Garyu indicated by arrows. The length of a solid line and a broken line indicate the original height of uprooted tree and the snapped-bole length of snapped and limb snapped trees, respectively.

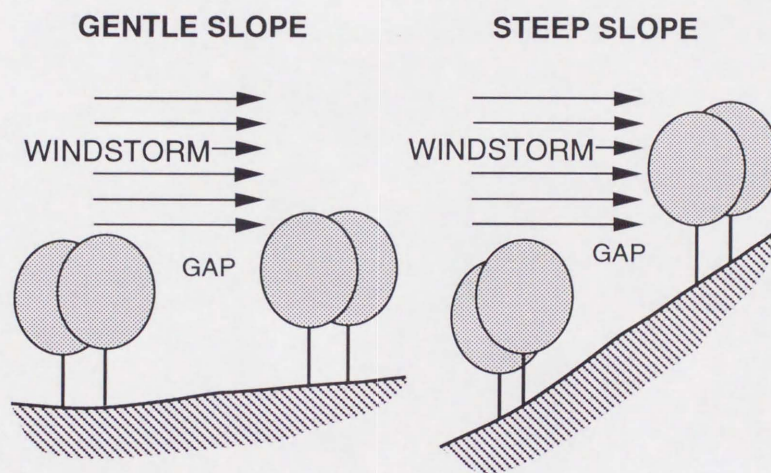


Fig. III-5. Differentiation of the effect of a windstorm blows in the gap between a gentle slope and a steep slope.

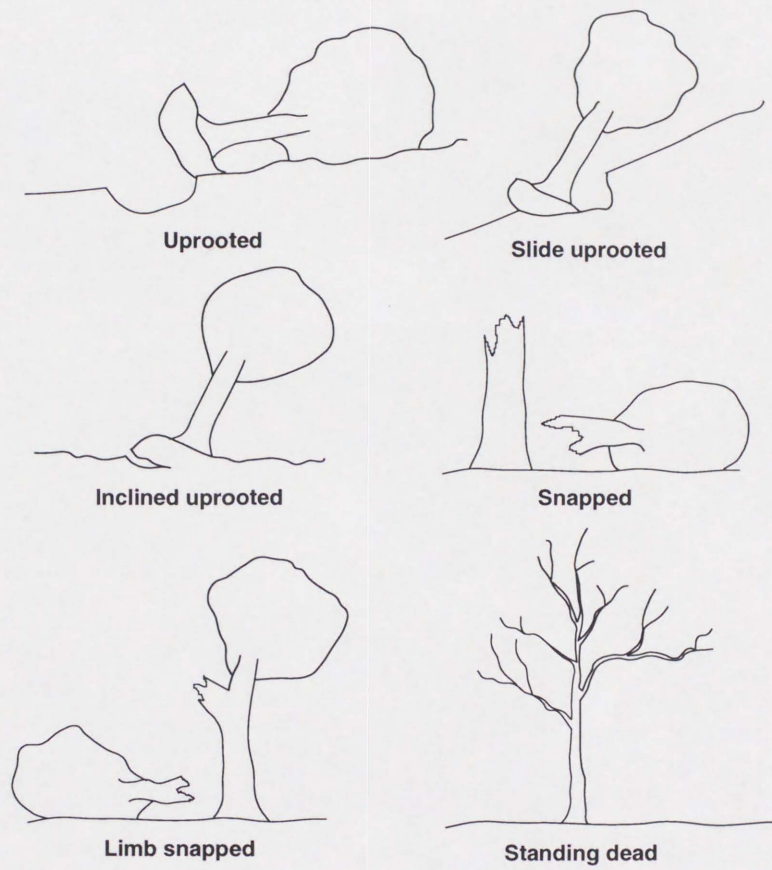


Fig. III-6. Definition on the types of gapmaker.

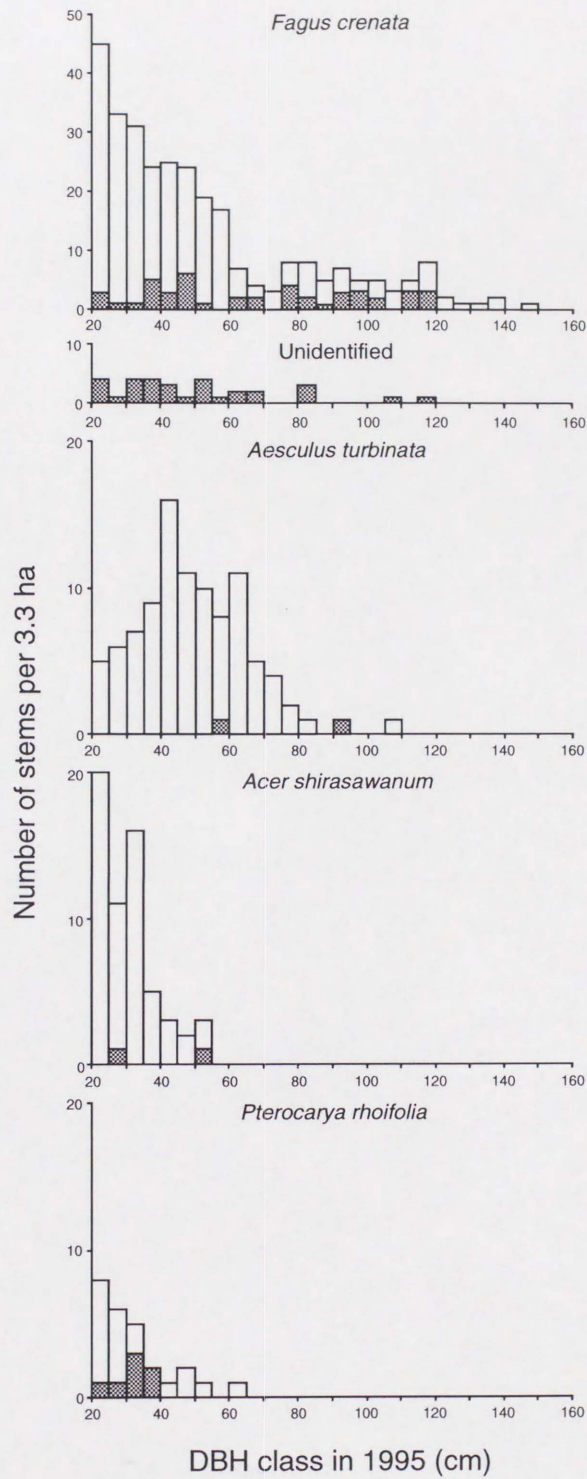


Fig. III-7. DBH distribution of the standing live stems (open column) in 1995 and the fallen down and/or dead stems (shaded column) by natural disturbance in the beech forest on Mt. Garyu from Typhoon 9119 to 1995.

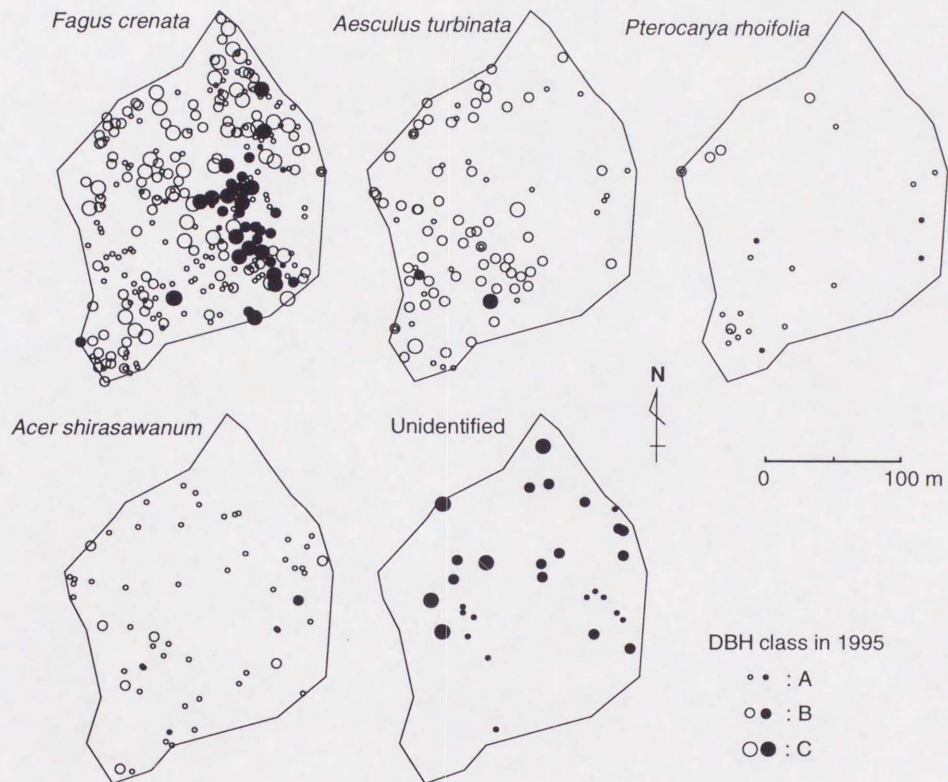


Fig. III-8. Distribution of stems larger than 20 cm DBH for each DBH class in each species. Open circle (○) and solid circle (●) show the standing live stems in 1995 and the fallen down and/or dead stems by natural disturbance in the beech forest on Mt. Garyu from Typhoon 9119 to 1995, respectively. A: 20 cm \leq DBH < 40 cm; B: 40 cm \leq DBH < 80 cm; C: DBH \geq 80 cm.

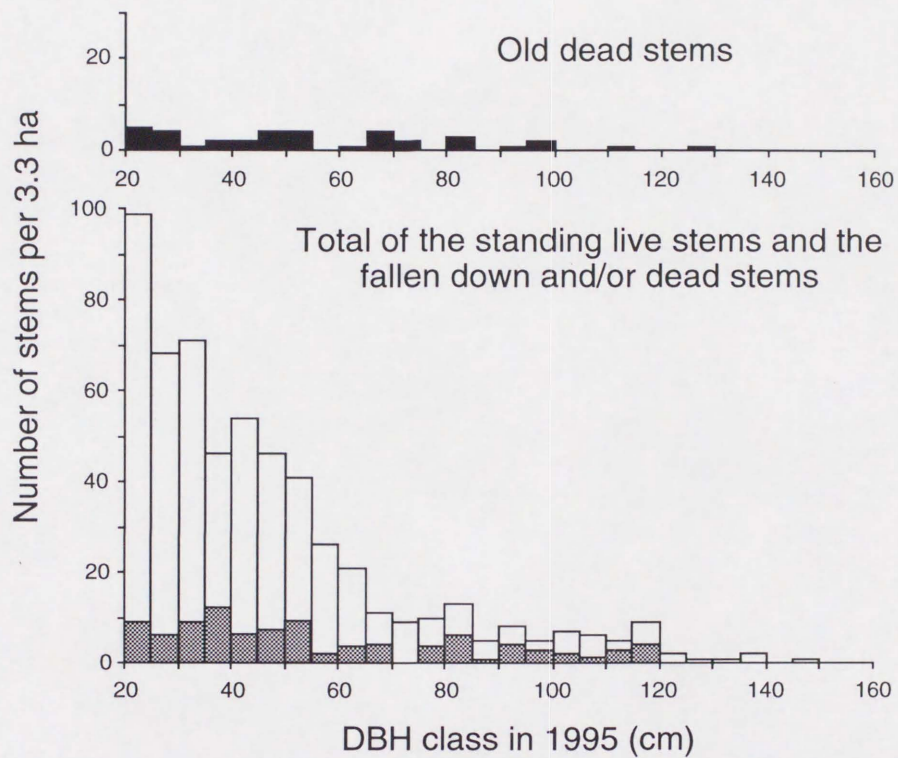


Fig. III-9. DBH distribution of the old dead stems and total of the standing live stems (open column) and the fallen down and/or dead stems (shaded column) by natural disturbance in the beech forest from Typhoon 9119 to 1995.

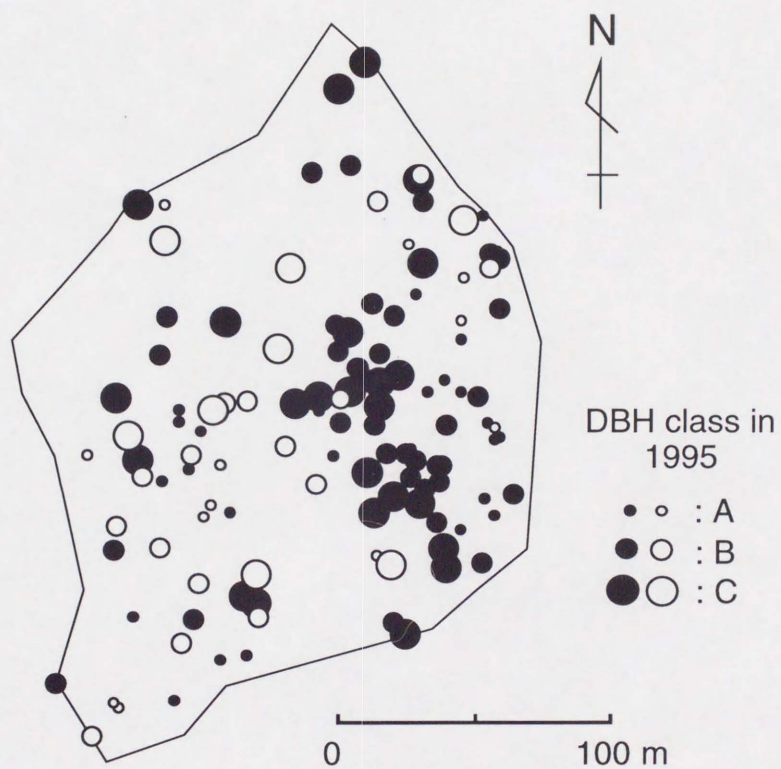


Fig. III-10. Distribution of the old dead stems (○) and the fallen down and/or dead stems (●) by natural disturbance in the beech forest on Mt. Garyu from Typhoon 9119 to 1995. A: $20 \text{ cm} \leq \text{DBH} < 40 \text{ cm}$; B: $40 \text{ cm} \leq \text{DBH} < 80 \text{ cm}$; C: $\text{DBH} \geq 80 \text{ cm}$.

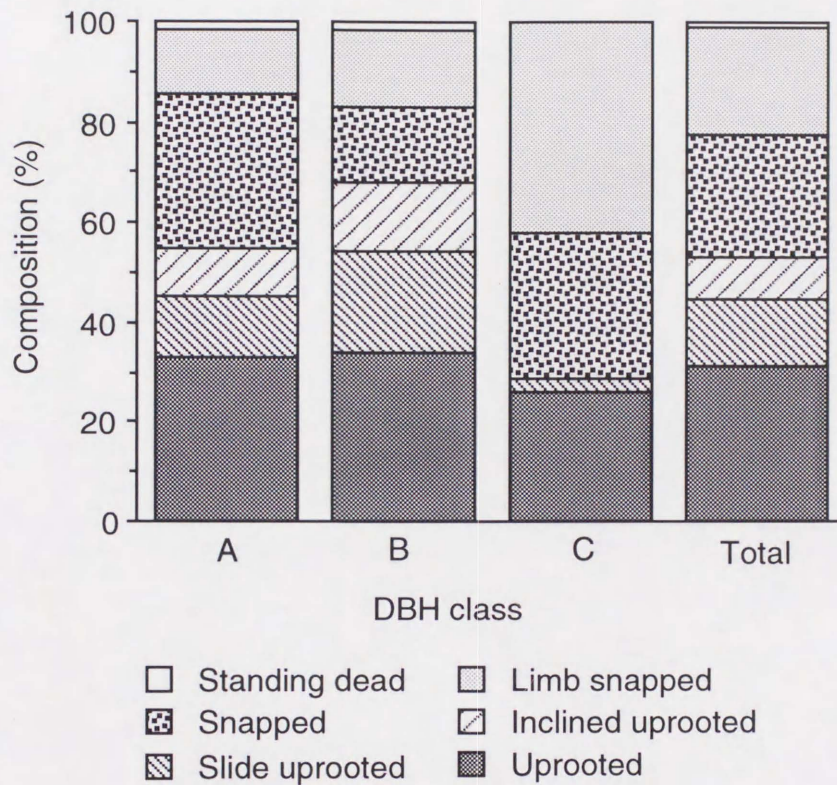


Fig. III-11 Composition (%) of the types of gapmakers in each DBH class. The number of stems are: 16.7 stems ha⁻¹ (19.4 % of the total stems) in the class of A (20 cm ≤ DBH < 40 cm), 17.6 stems ha⁻¹ (26.7 %) in B (40 cm ≤ DBH < 80 cm), and 11.5 stems ha⁻¹ (58.5 %) in C (DBH ≥ 80 cm).

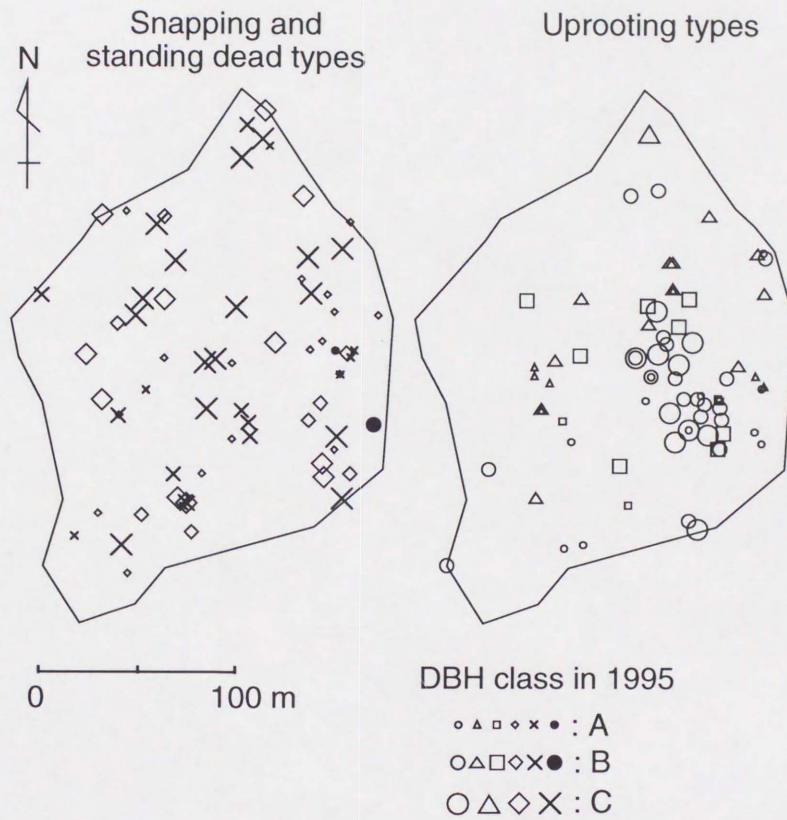
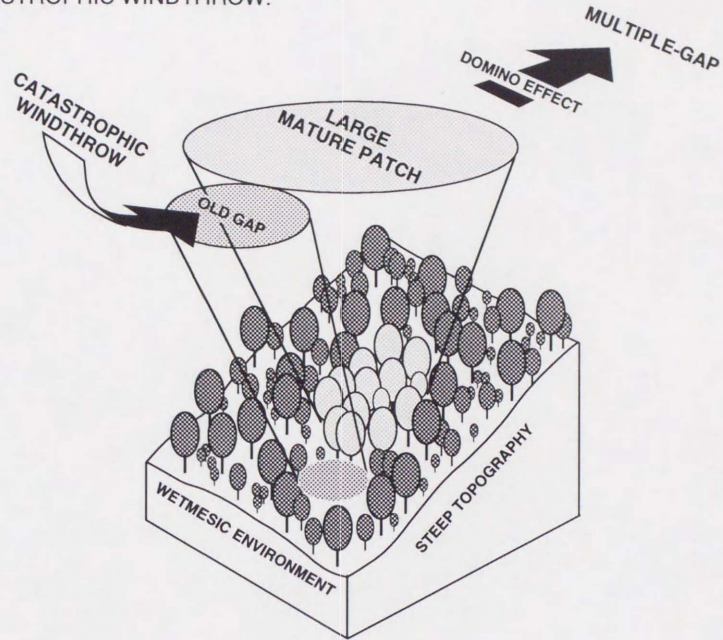


Fig. III-12. Distribution of gapmakers for each disturbed types in the beech forest on Mt. Garyu. (●): Standing dead; (×): Limb snapped; (◇): Snapped; (□): Inclined uprooted; (△): Slide uprooted; (○): Uprooted. A: $20 \text{ cm} \leq \text{DBH} < 40 \text{ cm}$; B: $40 \text{ cm} \leq \text{DBH} < 80 \text{ cm}$; C: $\text{DBH} \geq 80 \text{ cm}$.

A. FORMATION OF A MULTIPLE-GAP EPISODE CAUSED BY A CATASTROPHIC WINDTHROW.



B. PATTERNS AND PROCESSES OF DYNAMICS OF THE LARGE PATCH IN MATURE FORESTS SUFFERED FROM MULTIPLE-GAP EPISODE.

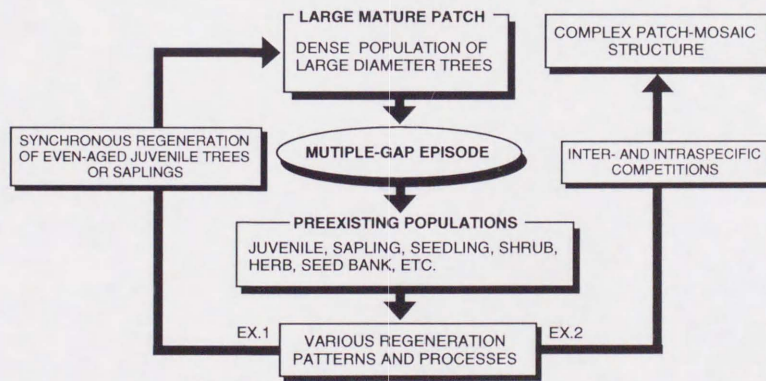


Fig. III-13. Schemes of the formation of a multiple-gap episode caused by a catastrophic windthrow (A) and the patterns and processes of dynamics of the large patch in mature forests suffered from multiple-gap episode (B).

第IV章 ブナ林の林床植生の存在様式と動態

IV.1. はじめに

ブナ極相林をはじめとする温帯落葉広葉樹林の林床には、さまざまな種類や生活形の植物が生育し、照葉樹林や亜寒帯・亜高山針葉樹林といった森林群集に比べて種多様性が高いことが知られている。高木個体群の再生過程や種多様性の維持機構（例えば、Yamamoto *et al.* 1995）が明らかになりつつあるのに対して、林床植生の存在様式および自然攪乱に対する影響についてはほとんど解明されていない（例えば、Maguire & Forman 1983；Nakashizuka 1989）。また、林床の植物群集の存在様式が林冠層の高木個体群と対応しているのか、あるいは土壌など他の要因と関連があるのかなどもわかっていない。さらに、ブナ *Fagus crenata* 林の林床群落における種多様性の維持機構や自然攪乱の影響といった群集動態に関しても不明な点が多い。そこで本章では、成熟したブナ林の林床の植物群集の存在様式と動態を明らかにすることを目的とした。ここでは、まず植物群集と立地条件との関係を探り林床群落の存在様式を明らかにする。次に、一般的な「単木ギャップ形成」と、稀に生じるような「複数木ギャップ形成」といったそれぞれ規模の異なる自然攪乱のもとでの林床の植物群集の挙動を把握し、林床植生が林分の維持や再生に果たす役割について考察した。

IV.2. ブナ林の林床植生の存在様式

IV.2.1. 調査地および調査方法

調査プロットは、鳥取県大山弥山南斜面の標高 1,100~1,150 m 付近の火砕流跡の緩慢な傾斜をもつ斜面に成立しているブナ極相林内にある (Fig. IV-1)。このプロットは岡山大学の山本進一、西村尚之、真鍋徹、京都大学の松井淳を中心に設置されたものである。また、広島大学の中越信和、和田秀次もこのプロットの設置に協力し

ている。このプロットにおける林冠木の個体群構造と存在様式は、Hara *et al.* (1995), Yamamoto *et al.* (1995)に詳述されている。

調査は、林床植物に関して、ZM 学派の植物社会学的方法 (Braun-Blanquet 1964) によって行った。ここで、林床植生とは低木層と草本層の維管束植物を指す。できるだけ網羅的に林床植生を把握するために 200 m×200 m の調査プロットを碁盤目状に 20 m×20 m の方形区 100 個に分割して、全 100 個の方形区のうち対角線上に互いに隣り合わせになる方形区計 50 ヶ所を調査対象とした。一つの方形区の大きさはブナ林における最小面積を越える大きさである。なお、プロットの左端列 (西側) から 1 列おきの 5 列 (計 25 個) は 1988 年に調査を行い、残りの 25 個は 1991 年に行った (Fig. IV-3 の 4 図参照)。また、1991 年の台風 19 号では風倒による単木ギャップが数個発生したことから (Fig. IV-3 の 3 図参照)、ギャップ形成に対する林床植生の挙動および動態を把握するため、1995 年に再度同じ 50 個の方形区で同様の調査を行った。得られた植生の被度階級は植被率に換算して (田川 1979)、Morisita (1959) の類似度指数 $C_{\lambda(p)}$ を求め、群平均法によって非類似度距離にもとづくクラスター分析を行い、群落を区分した。ここでいう非類似度とは値 -1.0 で同一であることを、値 0 で全く異なることを意味する。なお、1988 年と 1991 年に行った調査区の場所はそれぞれ異なり、しかもその間大きな自然攪乱が発生していないことから林床群落の組成の変化も大きくはないと仮定した。このため群落区分は 1988 年と 1991 年を一括して行い、その結果と 1995 年における群落区分の結果を比較検討した。

台風 19 号による攪乱前の林冠ギャップと土壌の調査は Yamamoto *et al.* (1995) によって、1987 年から 1989 年にかけて行われた。これらの調査は、方形区を 5 m 間隔に区切って行なわれ、5 m×5 m のサブコドラートを単位として、林冠は、閉鎖林冠 (鬱閉率 70 % 以上) と林冠ギャップ (鬱閉率 30 % 未満) に分けられ、土壌は、発達 (褐色森林土および黒ボク土) と未発達 (安山岩などの礫) に分けられた。一つの方形区には 16 個のサブコドラートが当てはまり、これに

よって方形区毎に閉鎖林冠の割合および発達土壌の割合を算出した。本研究では、それぞれの値を方形区の「林冠鬱閉率」および「土壌発達率」とし、1991年の台風19号による攪乱前の林床植生との対応を検討した。また、ササの植被率の増減については被度階級を植被率に換算して計算した。

主要樹種の更新に及ぼすササの影響について検討するために、1988年、1991年、1995年の延べ100個の調査方形区の植生資料を用いて主要樹種の在・不在とササの在・不在との関係をFisherの直接法によって統計的に調べた。また、同様の資料から主要樹種およびササの低木・草本層のうちの最大被度階級を植被率に換算して互いの相関係数を算出した。ここでいう主要樹種とは Yamamoto *et al.* (1995) を参考にして選んだ高木種8種と低木種2種である。

なお、本節では、1988年と1991年を「攪乱前」、1995年を「攪乱後」とする。

IV.2.2. 結果

IV.2.2.1. 林床群落の特徴

植生資料のクラスター分析によって攪乱前後の方形区の林床群落区分を行った結果を Fig. IV-2 に示す。以下、林床群落のことを群落という。攪乱後、各群落間での方形区数の変動は顕著に認められたものの新たな種群で特徴づけられるような群落は抽出されなかった。このため、いずれも非類似度の距離水準約0.6でクラスター群を区切った結果、図のようにA、B、Cの3つの群落に分けられた (Table IV-1)。各群落の特徴と植生の動態については Table IV-1 と併せて以下に述べる。

この Table IV-1 の常在度表は攪乱前後のA、B、Cの各群落を特徴づけていた常在度の高い33種についてとりあげたものである。なお、攪乱前は全181種、攪乱後は全192種の維管束植物が出現していた。

種群1は特にAの群落において常在度が高く、フキ *Petasites japonicus*、イヌガンソク *Sorghum bicolor*、ヌスビトハギ *Desmodium*

oxyphyllum, ミヤマハハソ *Meliosma tenuis*, ミヤマイボタ *Ligustrum tschonoskii*, ヤマボウシ *Cornus kousa*, クルマバソウ *Asperula odorata*, オシダ *Dryopteris crassirhizoma* といった種によって特徴づけられていた。こららは主として表土攪乱の多い場所を好む種群である。

種群 2 のトチバニンジン *Panax japonicus*, カンスゲ *Carex morrowii*, タニギキョウ *Peracarpa carnos*a var. *circaeoides* は湿性地のブナ林の林床でよくみられる種である。

種群 3 は特に B と C の群落において常在度が高く, チマキザサ *Sasa palmata*, リョウブ *Clethra barbinervis*, タムシバ *Magnolia salicifolia*, イヌツゲ *Ilex crenata*, アクシバ *Vaccinium japonicum*, イタヤカエデ *Acer mono* によって特徴づけられていた。特にチマキザサは植被率の高い方形区が多いため種組成や林分の更新に重要な役割を果たしているものと考えられる。このことについては後に詳述する。

種群 4 は全ての群落において常在度が高く, クロモジ *Lindera umbellata*, ブナ, オオカメノキ *Viburnum furcatum*, タンナサワフタギ *Symplocos coreana*, ヤマアジサイ *Hydrangea macrophylla* var. *acuminata*, ムラサキマユミ *Euonymus lanceolatus*, ミヤマカタバミ *Oxalis griffithii*, ミヤマカンスゲ *Carex dolichostachya* var. *glaberrima*, チゴユリ *Disporum smilacinum*, ヤマソテツ *Plagiogyria matsumureana*, ヒメモチ *Ilex leucoclada* などの主としてブナ-クロモジ群集に広く普通に生育している種群であった。なお, 1 つの群落のみで常在度の高い種はほとんどなかった。このことは, 群落 B が, 群落 A や群落 C を特徴づけている常在度の高い種群の両方を備えていることを示唆している。

以上のように植物社会学的手法を参考にした種組成による群落区分によって3つの異なる林床群落が存在していることがわかったが, 次に, それらの群落の存在様式と種多様性がどういった要因に依存しているのかを把握してみたい。

調査方形区の様々な属性の平面分布図を Fig. IV-3 に示した。攪乱前の林冠鬱閉率 (1 図) はモザイク的に不均一であるのに対して攪

乱前の群落の空間分布（4 図）は平面的に不均一であり、互いに対応がないことを示唆していた。いっぽう、土壌発達率（2 図）と 4 図との対応をみると、土壌の発達しているところでは群落 C が存在し、あまり発達していないところでは群落 A が存在していた。このことから土壌と群落の間には、ある程度に対応があることが示唆された。プロットの左側の土壌のあまり発達していないところは弥山の崩壊による土石流の流路である。また、群落 B は土壌の発達率とは関係なく存在していた。また、攪乱前の方形区毎の種数の平面分布（5 図）および 4 図と攪乱前のササの植被分布（6 図）を重ね合わせてみると、ササの植被率の高いところでは種数の少ない群落 C が存在していたのに対してササのほとんど存在しないところでは種数の多い群落 A が存在していたことがわかる。いっぽう、群落 B はササの植被、種数共に A と C の中間的な存在であることが示唆された。なお、群落 C のうち 1 方形区では 60 種出現していたが、これは土石流の流路の一部を含んでいたため、すなわち立地多様性（ β 多様性）が高かったため種数が多くなったものと思われる。

IV.2.2.2. 林床群落の動態

各群落の動態について検討すると、群落 A や群落 C に属する方形区は攪乱後増加し、群落 B に属する方形区は大幅に減少していた（Table IV-1）。この変動の内訳を述べると、群落 A から群落 C に変化した方形区が 1 個で、群落 C から群落 B に変化した方形区が 1 個でその他は群落の変化はなかったことから（Fig. IV-2）、群落 A と C は種組成構造の変動の小さい群落であることが示唆された。いっぽう、群落 B では群落 A や群落 C に移った方形区がいずれも 8 個あった。

これら攪乱後（1995 年）における群落の空間分布を Fig. IV-3 の 7 図に示す。また、1991 年の台風 19 号によるギャップの位置、1988 年あるいは 1991 年から 1995 年までの種数の変動、ササ植被率の変動をそれぞれ 3 図、8 図、9 図に示す。台風 19 号によるギャップの

位置と群落の変化には対応がみられなかった。このことは林冠層と林床群落とには明瞭な対応がみられないという先述の仮説を支持している。いっぽう、土壤発達率が高く (Fig. IV-3 の 2 図) , ササの植被率が増加したところでは群落 B から群落 C に変化していた。それに対してササの存在しないところでは種数の増加と共に群落 B が群落 A に変化していた。また、群落 B として維持されていた方形区は土壤発達割合は高かったが、ササの植被および種数の変動はいずれも小さかった。この結果、1995 年には 3 つの群落の平面的な分布傾向がさらに強まった。

以上の結果から、種組成的に中間的な存在の群落 B は群落 A と群落 C に容易に推移する移行的な群落であることが示唆された。

IV.2.2.3. 林床群落の種多様性の決定因子

ここでは、最も簡単な種多様性の指標である種数について、様々な属性との対応を定量的に検討した。Table IV-2 は調査全方形区の属性間の関係を相関係数によって示したものである。これによって種多様性が主として何に影響されるのかを把握した。

攪乱前における種数と土壤発達率との間には比較的高い負の相関が認められた。林冠鬱閉率と種数との間には相関がなかったが種数変動との間には比較的高い負の相関が認められた。土壤発達率と種数変動との間には正の相関が認められ、ササの植被率の変動との間には負の相関が認められた。ササの植被率は、全ての属性との間に相関が認められた。また、種数変動とササの植被率の変動との間には負の相関が認められた。

これらの結果、土壤が安定して発達したところはササに生育場所を提供し、さらに新たに形成されたギャップのような明るいところではササがより繁茂するために種多様性が低くなることが示唆された。逆に土壤が不安定な場所ではササが侵入しにくく、さらに土壤の攪乱が繰り返されることによって種多様性が高くなることが示唆された。すなわち、種多様性の維持と変動においては土壤の攪乱

とササが密接に関わり合って重要な役割を果たしているものと考えられた。

IV.2.2.4. 主要樹種の更新に及ぼすササの影響

先述のようにササは他の林床群落の種多様性に影響を及ぼすことが示唆されたが、ササの存在は林冠木の更新においても大きな影響を及ぼすと考えられている (Yamamoto *et al.* 1995; 第II章参照)。したがって、ここではササと林床に存在する主要樹種の関係について検討した。

ササおよび主要樹種の在・不在の関係を検討した結果、サワグルミ *Pterocarya rhoifolia* はササの存在しないところで有意に出現する傾向が認められた。その他は全てササの有無の間には関係が認められなかった。すなわち、これらの樹種はササに対して中立かあるいはササとの共存も可能であることを示唆している。もう少し詳しく検討するためにササの植被率との相関でみると、ブナとサワグルミにおいて負の相関があることが認められた。

これらのことから、林冠の優占種であるブナは、ササ型林床でもある程度の実生や稚樹が存在しているが、ササの被圧によってその成長が抑制されていると考えられた。

IV.2.3. 考察

ブナ極相林の林床群落の存在様式について検討した結果、その林床群落には平面的な不均一性が認められた。調査プロット全体は比較的緩やかな同一斜面にあることから、平均気温、降水量といったマクロな環境要因はほぼ同一であると考えられる。したがってこのような林床群落の不均一性を生じさせる要因としては何らかのミクロな環境条件が考えられる。こういったミクロな環境条件の違いとしては、林冠の構造の違いによる光環境や温度環境の違い、あるいは微地形などによる土壌条件の違いなどがその候補に挙げられる。

さて、このうち本調査地の林冠構造は、一般的な極相林の林冠構造と同様、パッチーモザイク状であることがわかっている (Hara *et al.* 1995, Yamamoto *et al.* 1995) . しかし、この林冠のモザイク構造の不均一性と林床群落の平面的な不均一性との相間関係は認められなかった。いっぽう、地形的には、このプロット内の土石流の流路と種数が多いところとはほぼ一致していた。このことは、土石流による自然攪乱が林床群落の種多様性を相対的に高くしていることを示唆する。また、土石流による攪乱のない安定したところではササが優占して種数が少なくなっていた。

以上から、ブナ林の林床群落の種多様性における不均一性は主として土壌条件とササの有無に依存していることが示唆された。

次に、林床群落の存在様式をさらに明らかにするために、林床群落の動態について検討した。大山の調査プロットでは、臥龍山 (第 III 章参照) に多大な被害をもたらした 1991 年台風 19 号によっても数本の単木ギャップが生じただけであった。これは、緩斜面のブナ林では暴風に対して複数木のギャップが形成されにくいことを示唆している (第 III 章第 1 節参照) : 本研究では、このような単木的な林冠ギャップ形成に対して林床群落に大きな影響は生じないことが明らかにされた。しかし、林冠ギャップの形成は、林床にササがある程度存在するところではササの植被率の増大に寄与し、その結果、種多様性の相対的な低下を引き起こす可能性があることが示唆された。また、群落のタイプが変化した場所ではササの植被そのものに依存していた。すなわち、大山のブナ林は、単木的なギャップ形成に依存した更新様式を持つため、林冠ギャップの大きさはあまり大きくはなく、ギャップ形成は林床植物群集の種組成を変化させるほどの自然攪乱ではないと考えられる。したがって、本調査地の林床群落の種多様性の維持において重要な役割を果たしている自然攪乱は現時点では土石流であるといえよう。

以上から、本調査地の林床群落 A は地表面が不安定でササがないところに位置づけられ、逆に群落 C は地表面が安定でササの植被率

の大きいところに位置づけられるであろう (Fig. IV-4) . いっぽう、群落 B はその中間に位置し、群落 A と C との移行帯的な役割を果たしているものと考えられる。すなわち、地表面の安定・不安定性が主にササの植被の増減を規定しており、林床群落の種多様性は、それらに依存しているものと結論できる。

従来の研究 (第 I 章参照) だけでなく、本研究においても (第 II 章参照) , ブナ林においてはササの存在が何らかの影響を及ぼしていることがわかったが、ここでは、ササと林床にある主要樹種の関係から、それらの更新に及ぼすササの影響について述べる。

本節でとりあげた主要樹種のうち、ササとの関係が有意に認められたのはブナとサワグルミだけであった。このうち、ブナとササの在・不在パターンには統計的な差異が認められず、両種の共存関係が示唆された。しかし、植被率を考慮すると互いに負の相関が認められた。すなわち、ブナはササの鬱閉する場所ではない場所よりも相対的に密度や植被率が低くなる。しかし、数年おきに繰り返される大量の種子の供給 (masting) によってササの被圧下でも個体群はある程度維持され、更新の絶好の機会であるササの一斉枯死に備えていることになる。

IV.3. ブナ林の林床群落における大規模自然攪乱の影響

前節から、ブナ林の林床植生の組成や種多様性に影響を及ぼすのは、林冠層のモザイク構造ではなく土壤条件やササの有無であることが示唆された。しかし、これは単木的なギャップ形成に依存した更新様式をもつブナ林における結果である。様々な立地に成立するブナ極相林では、単木的ギャップ形成よりもさらに大規模な攪乱が稀に生じることが第 III 章で明らかにされた。

そこで本節では、大規模自然攪乱が林床植生の組成や種多様性に及ぼす影響を明らかにするために、複数木ギャップ形成直後の様々な小立地 (microsite) の構造および小立地における林床植生の組成

と動態について調査・検討した。さらに、ギャップの再生過程に及ぼす林床植生の役割についても考察した。

IV.3.1. 調査地および調査方法

調査地は、第 III 章で研究対象とした臥龍山のブナ林調査区（面積 3.3 ha）である（Fig. III-1 参照）。この調査区内の大ギャップ（第 III 章第 1 節参照）と周辺の閉鎖林冠下を調査対象とした。なお、この調査地は、前節で大きな影響を及ぼすと考えられたササの植被はほとんどなく、クロモジ、オオカメノキ、タンナサワフタギといった低木型の林床で、草本層は湿性地を好む草本類が多い（福嶋・岡崎 1995）。

大ギャップでは多数の根返りが生じたが、これらの根返りは土壌の攪乱を伴うため林床群落の構造や動態に大きな影響を及ぼすと考えられる（Schaezel *et al.* 1989）。ここではまず、これらの根返りによって形成されたマウンド・ピット（Fig. IV-5A）の小立地としての構造を明らかにするために根返り個体について以下の測定を行った。

小立地構造の測定は、1991 年の台風 19 号によって完全に根返りしたブナの 24 個体（28 幹）を対象とした。測定箇所は、樹高（height）、胸高直径（DBH）、マウンド長（mound length）、マウンド高（mound height）、マウンド厚（mound thickness）、ピット長（pit length）、ピット幅（pit width）である（Fig. IV-6B）。いずれの個体も根返りによってマウンドの下部はピットの縁に沈み、結果としてマウンド、ピット共に楕円形となる傾向があった。したがってマウンド長をマウンド直径（mound diameter: d ）とした。植生の小立地としてのピット、マウンド壁（mound wall）の面積は、それぞれの長径（length）と短径（height あるいは width）から楕円近似して求めた。マウンド縁（mounded edge）の面積は、マウンド長とマウンド厚の積によって求めた。また、個体の根張りの大きさをマウンドの大きさから推定するためにマウンド直径を根張り直径とし、根張り面積は正円のマウンド面積に対応するものと仮定してマウンド面積 $area$ を求めた

($\text{area} = \pi d^2/4$) . さらに、根張りの体積 (volume) をマウンド面積とマウンド厚の積によって求めた。

前記のうち 10 個の根返りを任意に選び、それぞれの小立地において植生の調査を行った。ピット (P) , マウンド縁 (ME) , マウンド壁 (MW) のそれぞれ 10 プロットの小立地において、出現した維管束植物の種と植被率および全体の植被率を記載した。また、これらの小立地の対照として大ギャップ内の土壌攪乱のなかった場所と隣接する土壌攪乱のなかった閉鎖林冠下の任意の場所にそれぞれ 4 m×4 m のプロット 10 個を設置し、高さ 1.3 m 以下の林床層を対象にして同様の調査を行った。この調査面積は臥龍山ブナ林の低木層以下の植生のほぼ最小面積である。

各小立地間の植被率と種数の比較には分散分析 ANOVA の Scheffe 法によって行った。また、各小立地の種多様性として、出現頻度と 10 個のプロットの合計植被率による積算優占度から、多様性指数 Shannon-Wiener の H' と均等度 J' (Pielou 1966) を計算した。

またそれぞれの小立地の類似性を検討するために、Sørensen (1948) の類似度 Similarity Index を求め、群平均法によって非類似度距離にもとづくクラスター分析を行った。ここでいう非類似度とは値-1.0 で同一であることを、値 0 で全く異なることを意味する。

以上の調査は 1993 年から 1994 年にかけて行った。

IV.3.2. 結果

IV.3.2.1. 根返り木における樹幹サイズと根張りサイズの関係

大ギャップを形成したブナの根返り個体の樹幹サイズとマウンドのサイズを Table IV-4 に示す。複数の幹を持つ個体についてはそのうちの最大胸高直径を個体の胸高直径として扱った。平均胸高直径は 72.0 cm で、その範囲は 36.3~118.0 cm であった。また樹高は 20 m 前後のものが多かった。マウンドの直径は 2.2~6.4 m で、その厚さは 0.8~1.8 m と樹高の 1 割程度であった。

樹幹サイズの属性とマウンドサイズの属性の関係を Table IV-5 に相関係数で示した。この結果、胸高直径や胸高断面積とマウンドのサイズとの間には正の相関が認められた。また、樹高とマウンドのサイズとの間には有意な相関が認められなかったが、材積や樹高/胸高直径の値とマウンドのサイズとの間にはそれぞれ正の相関と負の相関が認められた。これらのことから、樹幹サイズの測定によって地下部サイズのある程度の推定が可能であることが示唆された。特に樹形の一つの指標である樹高/胸高直径の値と地下部のサイズとの間に負の相関が認められたことは興味深く、樹高が高くて直径の小さい樹木ほど根張りサイズも小さく、風倒による根返りを起こす可能性が高いことが推察された。

IV.3.2.2. 各小立地の特徴と種多様性

ここで各小立地における特徴を Table IV-6 に示す。全体の植被率は P や ME で平均 30 %程度であった。この値はすなわち、根返り発生後約 3 年後の植被回復率でもある。MW では平均 2.1 %と低く、植物の定着には適していないことを示唆していた。これは、根返り後 2~3 年では MW はほとんど垂直面でしかも土壌の侵食崩壊が起きやすいからであろう。いっぽう、土壌攪乱を伴わない大ギャップ内 (G) では閉鎖林冠下 (U) よりも全体の植被率の平均値は若干高くなっていてものの両者に有意な差は認められなかった。

出現種数について木本、草本、つる植物の生活形別に比較するといずれも MW 以外の小立地間では多くで差が認められなかった。ただし、草本については ME やギャップで若干出現種数が少ない傾向があった。このことは、他の小立地よりも光環境が良いと考えられる ME やギャップでは、草本よりも木本の侵入・発育に適していることを示唆している。また、各小立地の出現総種数でも平均種数の傾向と同様であった。

次に各小立地における種多様性指数 H' についてみると、木本では U と ME が同値で最も高く均等度 J' も高かった。草本では P が H' ,

*J'*共に最も高く、つる植物では *H'*は ME で最も高く、*J'*は U で最も高かった。全体で見ると *H'*が最も高いのは U で、MW に次いで低いのは G であった。また *J'*で最も高いのは ME で最も低いのは MW とギャップであった。

以上の結果から、土壌の攪乱を伴わない G は U よりも種多様性が低い傾向が認められ、林冠層の攪乱は地表の攪乱を伴わない場合は相対的に種多様性を低くすることが示唆された。また、P や ME の平均面積が G や U の面積の半分以下であることを考慮すると、P や ME の種多様性は相対的にみると非常に高いことが推察された。すなわち、このことからギャップ形成に土壌の攪乱が伴うと環境が急変することによって一時的ではあるが種多様性は高くなり、しかもより不均一になるのであろう。

IV.3.2.3. 各小立地の種組成の特徴

5つの小立地のうち少なくとも1つにおいて8プロット以上出現した13種についての各小立地における出現頻度（プロット数）を Table IV-7 に示した。なお、5つの小立地における総出現種数は86種であった。これらの出現パターンから種のグループ分けを行った結果、主に3つの種のグループに分かれた。

クマイチゴ *Rubus crataegifolius*、タラノキ *Aralia elata*、ツタウルシ *Rhus ambigua* の種群 A は、林冠ギャップ形成に土壌攪乱を伴った P や ME において出現頻度が高く、これらが土壌攪乱に対して速やかに出現する種であることを示唆していた。特に、クマイチゴやタラノキは U では全く出現していなかったことからギャップ形成と土壌攪乱に大きく依存している種であると考えられる。

ジュウモンジシダ *Polystichum tripterum*、クロタキカズラ *Hosiea japonica* の種群 B は、土壌攪乱のなかった場所の G と U において特に高い頻度で出現していた。これらは湿性のブナ林で、しかも土壌の安定した場所においてよくみられる種であり、土壌攪乱にはそれほど依存していないものと考えられる。

クロモジ, ヤマアジサイ, ハイイヌガヤ *Cephalotaxus harringtonia* var. *nana*, ミヤマイボタ, カンスゲ, ヤマミゾソバ *Polygonum oreophilum*, ミヤマカタバミ, コバノフユイチゴ *Rubus pectinellus* といった種群 C は MW を除くいずれの小立地でも出現していた。これらは, ブナ-クロモジ群集において広く普通にみられ, 林冠層の状態や土壌攪乱の有無に関係なく出現する種であると考えられる。

次に, 全植生資料から各小立地間の類似性を検討した。Fig. IV-6 は, 共通種の有無による類似度のクラスター分析から得られた生活形別のデンドログラムを示す。いずれの生活形においても P と ME のグループとギャップと閉鎖林冠下のグループ, MW の 3 つのまとまりが認められた。しかし, そのまとまり同士の距離は様々で, MW を除くと相対的につる植物は最も近く, 草本は最も離れ, 木本はその中間であった。全体でみてもグループのまとまりに変化はなかった。

以上の結果から, 非常に大きなギャップができたとしても種組成や種多様性を変化させるのは林冠ギャップ形成からの影響よりも根返りに伴う土壌攪乱からの影響の方が大きいことが示唆された。

IV.3.3. 考察

日本のブナ林においては根返りギャップの発生に対する初期の再生過程についての報告例はほとんどない。臥龍山の大ギャップでは, 複数木の根返りに伴って地表面の攪乱を発生し, 林床群落の組成と動態に影響を与えていることが明らかにされた。根返りに伴って形成されるマウンド-ピットの小立地のサイズは個体の地下部すなわち根張りのサイズによって規定される。本研究の結果, マウンドのサイズと胸高直径とは正の相関があり, 樹高に対する胸高直径の比率とは負の相関が認められたことなどから, 根張りサイズの推定は樹幹サイズによってある程度可能であることが示唆された。

ME や P の植被率はいずれも 3 割程度であったにも関わらず, 単位面積当たりでみた種多様性は土壌攪乱を伴わないギャップや閉鎖

林冠下よりも高いことが示唆された。マウンドやピットではクマイチゴ、タラノキといった陽性の先駆種が高い頻度で出現していた。これらは一般に成熟した森林で永久的埋土種子を形成している (Nakagoshi 1992) ことから大面積の伐採後の初期に群落を形成することもあり (Nakagoshi & Wada 1990; 第II章第5節参照), 攪乱直後に重要な役割を果たす種であるといえよう。また, ギャップ面積がせいぜい 200 m² 以下の単木的なギャップ形成では, ギャップ内の土壤の攪乱のないところでの陽性の先駆種の出現は顕著ではないが (Nakashizuka 1989), 本調査地の大ギャップは 4,100 m² と非常に大きいことからクマイチゴ, タラノキといった先駆種もある程度出現していた。しかし, 小立地の種組成の類似性の検討からは, ギャップ内の土壤未攪乱地はマウンドーピットよりも閉鎖林冠下に近い組成であることが示唆された。これは, ギャップ形成以前の林床植生の組成が影響しているためと思われる。すなわち, 大きなギャップの形成によってある程度の先駆種の出現はあるものの, 土壤の攪乱を伴わなければ全体の種組成と種多様性を大きく変化させることはなく, ギャップ形成後の植生動態はギャップ形成以前の群落の状態に依存するものと考えられた。

いっぽう, マウンドーピットでは, 埋土種子や侵入種子の発芽, 匍匐性植物の侵入によって速やかに再生がなされ, 種多様性も高くなっていた。マウンドーピットの形成は, 土壤攪乱と共に光条件, 温度条件, 水分条件などの微環境の変化をもたらすため, 埋土種子当の発芽を促進するものと考えられる (Putz 1983; Peterson *et al.* 1990)。しかし, マウンドやピットはそれぞれ土壤の侵食と堆積が生じやすい不安定な立地であるため (Peterson *et al.* 1990), 完全に安定するまでは様々な種の侵入と競争が繰り返されるニッチェとして機能するであろう。

以上から, 本調査地で生じた大ギャップ形成による大規模自然攪乱は林床群落の種多様性に影響を与えることが明らかにされた。特に, 多数の林冠木の根返りに伴うマウンドーピットの形成が種多様

性を増大させていることがわかった。このことから、林分全体としての種多様性の維持に寄与している要因の一つにギャップ形成に伴う土壌の攪乱があることがわかった。

前述のように林床群落の種多様性の維持において土壌攪乱を伴うような大規模自然攪乱は重要な役割を果たすものと考えられたが、高木樹種の更新、すなわち林分の再生においてはピットマウンドは貢献度はそれほど高くはないと思われる。例えば、種子サイズの大きなブナの発芽定着には立地の不安定なピットマウンドは適さないことがわかっているが (Nakashizuka 1989) , 本研究でもブナ実生はマウンドーピットよりも土壌攪乱のないギャップや閉鎖林冠下で比較的高い出現頻度を示していた。したがって、根返り直後のマウンドーピットは、ブナなどの森林を構成する主要な高木樹種の更新ニッチェとしては不適と考えられ、逆に、成長の早い陽性の先駆種の発芽、定着に適した立地環境であるといえよう。また、土壌攪乱のないギャップでは、従前の低木類や草本類の旺盛な成長などによってササと同じような被圧効果をもたらし、ブナなどの高木樹種の種子による更新が阻害される可能性も考えられる (Maguire & Forman 1983 ; Dirzo *et al.* 1992 ; 第 II 章参照) 。さらに、ギャップサイズが大きいほど、ササ草原のようにブナのような高木樹種の種子供給量が少なくなるため (第 II 章参照) , 種子による更新は困難になると考えられる。したがって、本研究でのような大ギャップの再生過程には、ギャップ形成以前の前生稚樹や林床の状態が重要な役割を果たすと推察された。しかしながら、本調査地の大ギャップの場合、急傾斜であることから、マウンドーピットの形成を契機に斜面崩壊が発生する可能性が高く、必ずしも残存する前生稚樹が順調に発育していくとは考えられないであろう。また、高木樹種の更新は、主としてギャップ形成以前から存在する稚樹などによってなされるものの、その過程はギャップ形成に伴う生育環境の変化の影響を強く受けるものと考えられた。

Table IV-1. Synthesis table of forest floor community (shrub and herb layers) among the 50 quadrats of 4 ha plot on Daisen Forest Reserve.

Community group	A		B		C	
	'88 & '91	'95	'88 & '91	'95	'88 & '91	'95
Years investigated	4	11	23	8	23	31
Number of quadrats	100	147	156	107	130	147
Total number of species	58.8	57.9	44.6	53.1	46.0	41.0
Mean number of species per quadrat	Species					
Group 1						
<i>Petasites japonicus</i>	3 ₊	V ₊₁	II ₊	•	•	r ₊
<i>Sorghum bicolor</i>	3 ₊	IV ₊₁	I ₊₁	•	•	•
<i>Desmodium oxyphyllum</i>	3 ₊	V ₊	II ₊	I ₊	I ₊	I ₊
<i>Meliosma tenuis</i>	2 ₊	V ₊₁	II ₊	I ₊	I ₊	r ₊
<i>Ligustrum tschonoskii</i>	3 ₊	V ₊	III ₊	II ₊	II ₊	I ₊
<i>Cornus kousa</i>	2 ₁	V ₊₁	II ₊₁	II ₊	I ₊	I ₊
<i>Asperula odorata</i>	4 ₊	IV ₊₁	II ₊	I ₂	r ₊	I ₊
<i>Dryopteris crassirhizoma</i>	3 ₊₁	V ₊₁	III ₊₁	II ₊₁	II ₊	II ₊₁
Group 2						
<i>Peracarpa carnosus</i> var. <i>circaeoides</i>	4 ₊	V ₊	IV ₊	IV ₊	II ₊₁	II ₊
<i>Carex morrowii</i>	4 ₊₁	III ₊₁	IV ₊₁	IV ₊₂	II ₊	II ₊₁
<i>Panax japonicus</i>	3 ₊	III ₊	I ₊	II ₊	I ₊	I ₊
Group 3						
<i>Sasa palmata</i>	1 ₁	I ₁	IV ₊₂	IV ₁₋₂	V ₂₋₅	V ₂₋₅
<i>Clethra barbinervis</i>	1 ₊	I ₊	IV ₊₁	V ₊₁	V ₊₂	V ₊₂
<i>Magnolia salicifolia</i>	•	I ₊	IV ₊₁	V ₊₁	V ₊₁	V ₊₁
<i>Ilex crenata</i>	1 ₊	I ₊	IV ₊₁	V ₊	V ₊₁	IV ₊
<i>Vaccinium japonicum</i>	1 ₊	III ₊	IV ₊₁	V ₊₁	V ₊₁	V ₊₁
<i>Acer mono</i>	1 ₊	V ₊₁	IV ₊₁	V ₊	IV ₊₁	V ₊₁
Group 4						
<i>Lindera umbellata</i>	4 ₁₋₂	V ₁₋₃	V ₁₋₄	V ₁₋₂	V ₊₄	V ₊₃
<i>Fagus crenata</i>	4 ₂₋₃	V ₁₋₃	V ₊₂	V ₊₂	V ₊₁	V ₊₂
<i>Viburnum furcatum</i>	4 ₁	V ₁₋₃	V ₁₋₂	V ₁₋₂	V ₊₃	V ₊₃
<i>Symplocos coreana</i>	4 ₁₋₂	V ₊₁	V ₊₂	V ₊₁	V ₊₁	V ₊₁
<i>Hydrangea macrophylla</i> var. <i>acuminata</i>	4 ₊₁	V ₊₂	V ₊₁	V ₊₃	V ₊₂	V ₊₂
<i>Euonymus lanceolatus</i>	4 ₊	V ₊	V ₊	V ₊	V ₊	V ₊
<i>Oxalis griffithii</i>	4 ₁₋₃	V ₊₂	V ₊₁	V ₊₁	V ₊₂	V ₊₁
<i>Carex dolichostachya</i> var. <i>glaberrima</i>	4 ₁₋₂	V ₊₂	V ₊₂	V ₊₁	V ₊₁	V ₊₁
<i>Disporum smilacinum</i>	4 ₊	V ₊₁	V ₊₁	V ₊₁	V ₊₁	V ₊
<i>Plagiogyria matsumureana</i>	4 ₊	V ₊₁	V ₊₁	V ₁₋₂	V ₊₁	V ₊₁
<i>Schizophragma hydrangeoides</i>	4 ₁	V ₊₁	V ₊	V ₊₁	V ₊₁	V ₊₂
<i>Rhus ambigua</i>	4 ₊₁	V ₊₁	V ₊₁	V ₊₁	V ₊	V ₊₁
<i>Acer japonicum</i>	3 ₁	V ₊₂	V ₊₂	V ₊₁	V ₊₂	V ₊₃
<i>Acanthopanax sciadophylloides</i>	4 ₊₁	V ₊	IV ₊₁	V ₊	IV ₊₁	V ₊₁
<i>Ilex leucoclada</i>	3 ₊	V ₊	V ₊₁	V ₊₂	V ₊₁	V ₊₁
<i>Rhus trichocarpa</i>	3 ₊	V ₊₁	V ₊₁	V ₊	IV ₊₁	V ₊₁
<i>Sorbus commixta</i>	4 ₊	V ₊	IV ₊₁	V ₊	IV ₊₁	V ₊₁

Table IV-2. Correlation between quadrat parameters shown by correlation coefficient between 50 quadrats using data in 1988 and 1991 in the beech forest on Daisen Forest Reserve. Fluctuations were values from 1988 / 1991 to 1995.

	Number of species	Canopy coverage (%)	Proportion of mature soil (%)	<i>Sasa</i> coverage (%)	Fluctuation of number of species
Canopy coverage (%)	-0.07				
Proportion of mature soil (%)	-0.58 ***	-0.14			
<i>Sasa</i> coverage (%)	-0.45 **	-0.38 **	0.44 **		
Fluctuation of number of species	-0.42 **	-0.63 ***	0.86 ***	0.55 ***	
Fluctuation of <i>Sasa</i> cover (%)	0.07	0.37 **	-0.58 ***	0.28 *	-0.65 ***

* $P < 0.05$, ** $P < 0.01$, *** $P < 0.001$.

Table IV-3. Relationships between *Sasa* and major tree species in the shrub and herb layers of all quadrats investigated in 1988 / 1991 and 1995 (2 x 50 quadrats in total) in the beech forest on Daisen Forest Reserve. Major canopy tree species were referred from Yamamoto *et al.* (1995). Differences of occurrence frequency between them were examined by Fisher's exact test. N.S. : not significant ($P \geq 0.05$).

Species	<i>Sasa</i>			Coverage (%)
	Occurrence frequency (per 100 quadrats)	difference	correlation coefficient	
	presence	absence		significance
Canopy trees				
<i>Fagus crenata</i>	78	22	N.S.	$P < 0.001$
<i>Betula grossa</i>	77	21	N.S.	N.S.
<i>Acer mono</i>	66	19	N.S.	N.S.
<i>Quercus mongolica</i> var. <i>grosseserrata</i>	3	2	N.S.	N.S.
<i>Acanthopanax sciadophylloides</i>	62	19	N.S.	N.S.
<i>Acer japonicum</i>	67	19	N.S.	N.S.
<i>Magnolia obovata</i>	37	8	N.S.	N.S.
<i>Pterocarya rhoifolia</i>	5	9	$P < 0.05$	$P < 0.05$
Shrubs				
<i>Lindera umbellata</i>	78	22	N.S.	N.S.
<i>Viburnum furcatum</i>	78	21	N.S.	N.S.

Table IV-4. Individual parameters of 24 uprooted *Fagus crenata* trees in the large gap (28 stems) on Mt. Garyu. The largest DBH of individual with multiple stems was treated. S.D. : standard deviation.

	Tree		Mound
	DBH (cm)	Height (m)	diameter (m) thickness (m)
Mean \pm S.D.	72.0 \pm 25.7	19.8 \pm 1.8	4.1 \pm 1.1 1.3 \pm 0.3
Maximum	118.0	23.0	6.4 1.8
Minimum	36.3	17.0	2.2 0.8

Table IV-5. Correlation between tree size and mound size relationships, shown by correlation coefficient between pairs of the parameters for 24 *Fagus crenata* individuals in the large gap on Mt. Garyu. Basal area and D²H were calculated using all stem parameters (DBH \geq 20 cm) for each individual.

Mound size parameters	Tree size parameters				
	DBH (D)	basal area	height (H)	D ² H	H/D ratio
Diameter (d)	0.681*	0.619*	0.294	0.630*	-0.698**
Area ($\pi d^2/4$)	0.671*	0.610	0.331	0.630*	-0.655*
Thickness (t)	0.729**	0.728**	0.239	0.699**	-0.778**
Volume ($\pi t d^2/4$)	0.725**	0.682*	0.344	0.693**	-0.705**

* $P < 0.001$, ** $P < 0.0001$.

Table IV-6. Characteristics in five types of microsites on Mt. Garyu. Ten plots were investigated in each microsite. S.D. : standard deviation.

	With soil disturbance			Without soil disturbance	
	Pit	Mound edge	Mound wall	Gap	Under closed canopy
Area (m ² , mean ± S.D.) *	7.2 ± 1.9	6.2 ± 2.2	10.3 ± 4.3	16.0	16.0
Comparison between microsites **					
Coverage (% , mean ± S.D.)	34.8 ± 24.9a	33.0 ± 20.8a	2.1 ± 4.8b	89.0 ± 5.2c	72.0 ± 16.9c
Number of species (mean ± S.D.)					
tree	7.8 ± 2.1a	9.7 ± 2.2a	1.3 ± 1.8b	10.5 ± 2.0a	9.2 ± 1.8a
herb	6.9 ± 2.5a	3.1 ± 1.4b	0.2 ± 0.4c	5.4 ± 1.4ab	7.9 ± 2.9a
liana	3.4 ± 1.6a	2.3 ± 1.3a	0.1 ± 0.3b	2.5 ± 1.3a	3.2 ± 1.0a
total	18.1 ± 4.8a	15.1 ± 3.1a	1.6 ± 2.0b	18.4 ± 2.8a	20.3 ± 2.7a
Total number of species					
tree	23	23	7	28	28
herb	23	15	2	18	23
liana	6	7	1	6	5
total	52	45	10	52	56
Species diversity ***					
<i>H'</i> (nat, Shannon-Wiener index)					
tree	2.41	2.72	1.48	2.64	2.72
herb	2.61	2.16	0.69	1.82	2.36
liana	1.37	1.42	0.00	1.25	1.31
total	3.19	3.24	1.78	3.06	3.40
<i>J'</i> (Equitability)					
tree	0.77	0.87	0.76	0.79	0.82
herb	0.83	0.80	1.00	0.63	0.75
liana	0.76	0.73	-	0.70	0.81
total	0.81	0.85	0.77	0.77	0.84

* Plots of gap and under closed canopy were all 4 m x 4 m (16 m²).

** Microsites followed by the same letter are not significantly different at $P < 0.05$, using an ANOVA, Scheffe test.

*** Calculated using the summed dominance ratio of occurrence frequency and total coverage of ten plots for each microsite.

Table IV-7. Frequency of species (number of plots per 10 plots) for each microsite on Mt. Garyu. Species that occurred in ≥ 8 plots of one microsite were selected. Species groups were classified into three category by occurrence patterns. P: pit; ME: mound edge; MW: mound wall; G: gap; U: under closed canopy.

Groups & life forms	Species	P	ME	MW	G	U
Group A tree	<i>Rubus crataegifolius</i>	9	7	4	4	·
	<i>Aralia elata</i>	8	9	2	3	·
	<i>Rhus ambigua</i>	8	9	·	4	3
Group B herb	<i>Polystichum tripterom</i>	3	1	·	8	9
	<i>Hosiea japonica</i>	3	1	·	6	8
Group C tree	<i>Lindera umbellata</i>	10	8	2	9	10
	<i>Hydrangea macrophylla</i> var. <i>acuminata</i>	8	6	1	10	9
	<i>Cephalotaxus harringtonia</i> var. <i>nana</i>	2	8	·	10	10
	<i>Ligustrum tschonoskii</i>	2	7	·	9	7
	<i>Carex morrowii</i>	9	6	·	10	10
	<i>Polygonum oreophilum</i>	7	2	·	8	3
	<i>Oxalis griffithii</i>	8	1	·	1	5
	<i>Rubus pectinellus</i>	9	4	·	10	9

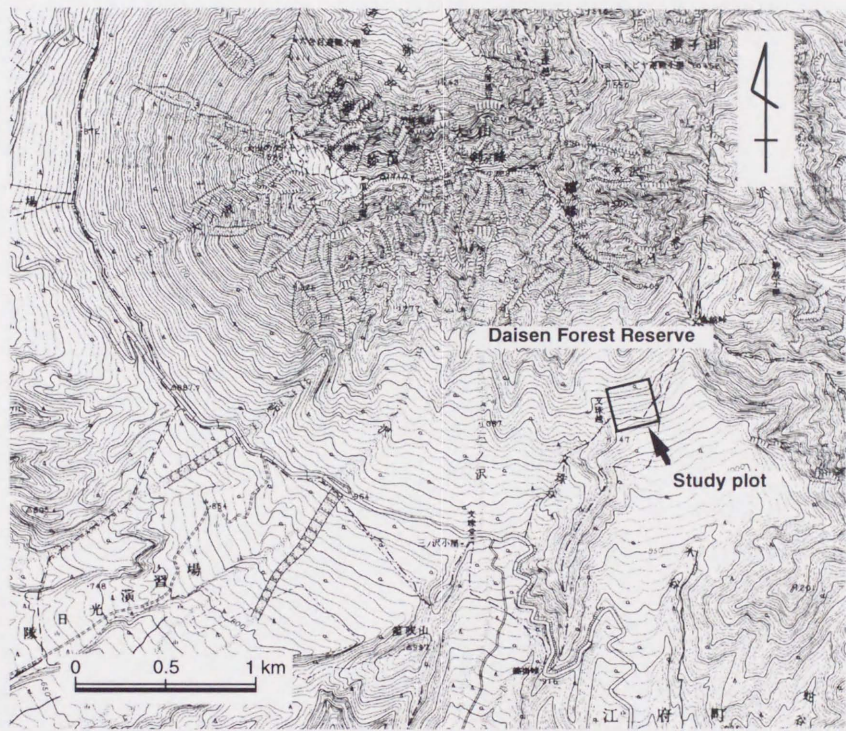


Fig. IV-1. Location of the study area.

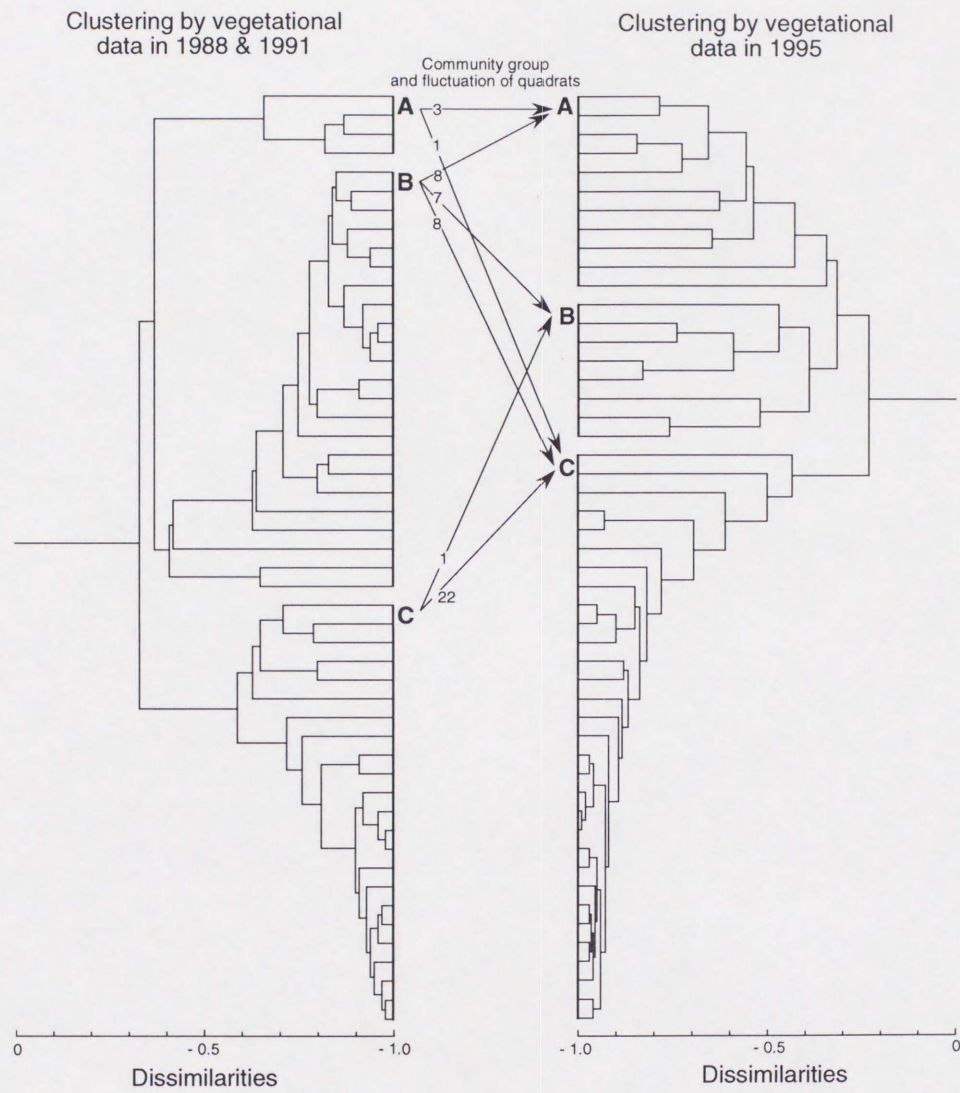


Fig. IV-2. Cluster analysis dendrograms of forest floor (shrub and herb layers) community in the 50 quadrats in 1988 / 1991 and in 1995 in the beech forest on Daisen Forest Reserve. Dissimilarities were calculated using Morisita (1959)'s Index $C_{\lambda(p)}$. Numerals on arrows are number of quadrats changed to group in 1995.

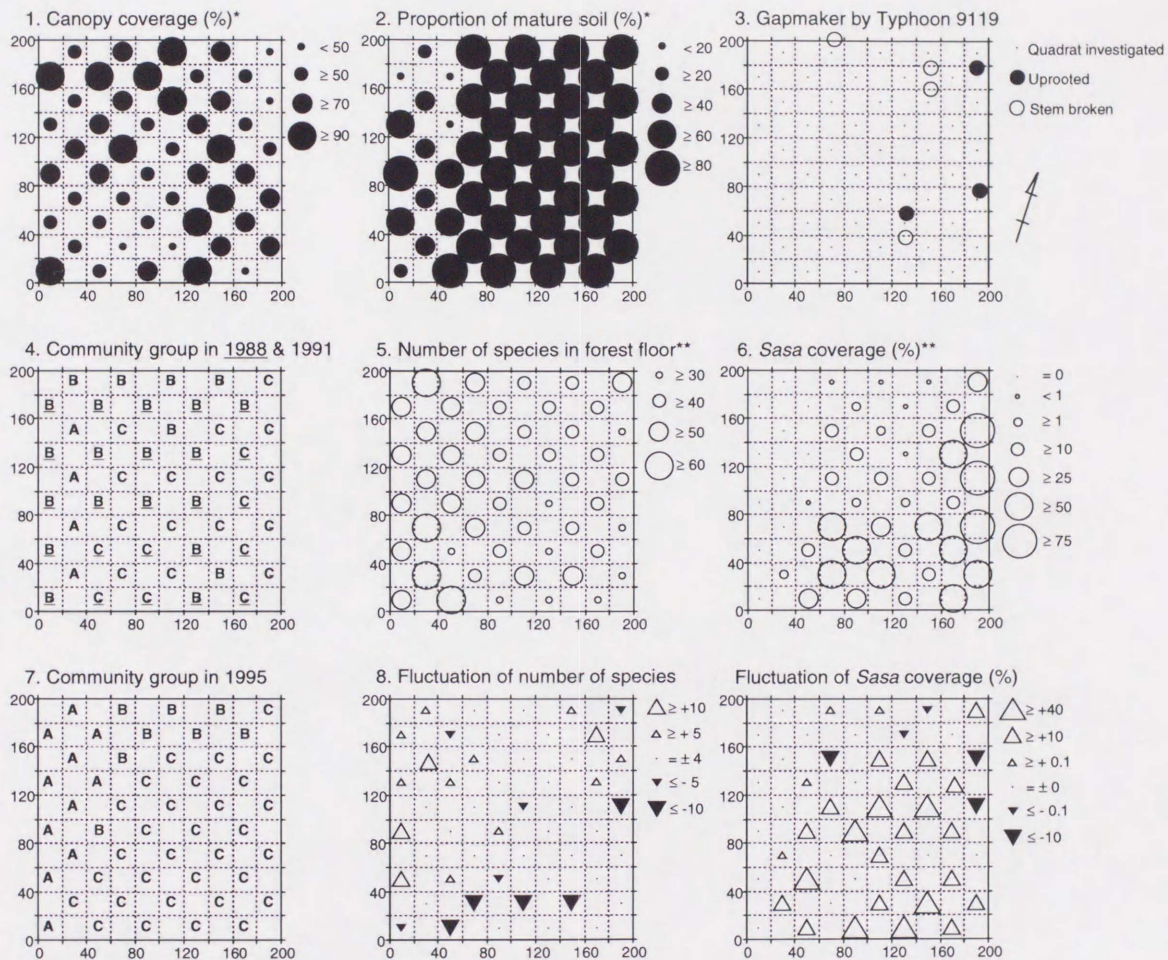


Fig. IV-3. Maps of stand characteristics shown by the investigated 50 quadrats in the beech forest on Daisen Forest Reserve. Numerals of axis are meters. Fluctuations were values from 1988 / 1991 to 1995. * Referred from Yamamoto *et al.* (1995). ** Data in 1988 and 1991.

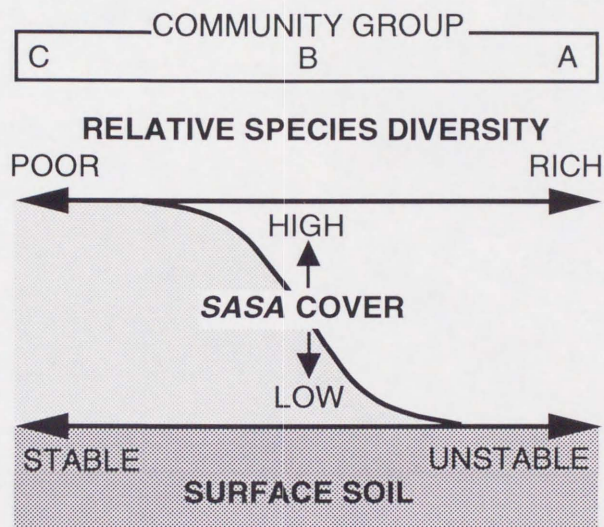
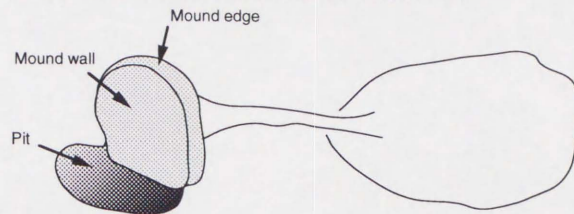


Fig. IV-4. Scheme of dynamics of plant species diversity in the forest floor vegetation of a beech forest.

A. OVERVIEW OF MICROSITES CREATED BY UPROOTING



B. LOCATIONS OF MEASUREMENT FOR SIZE PARAMETERS

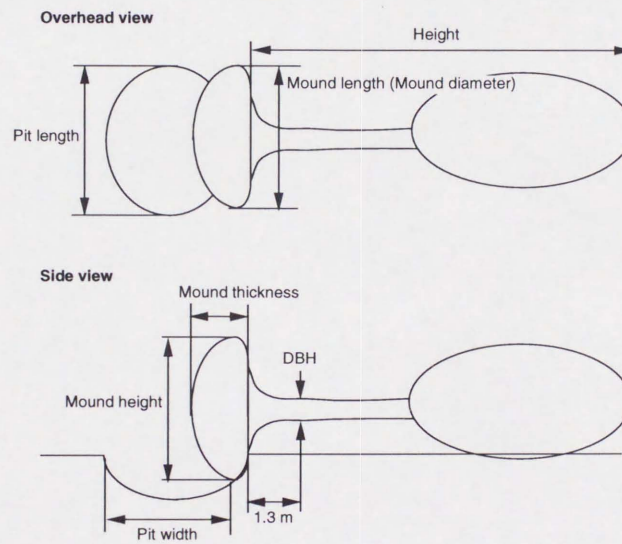


Fig. IV-5. An overview of microsites created by uprooting (A) and the locations of measurement for size parameters (B).

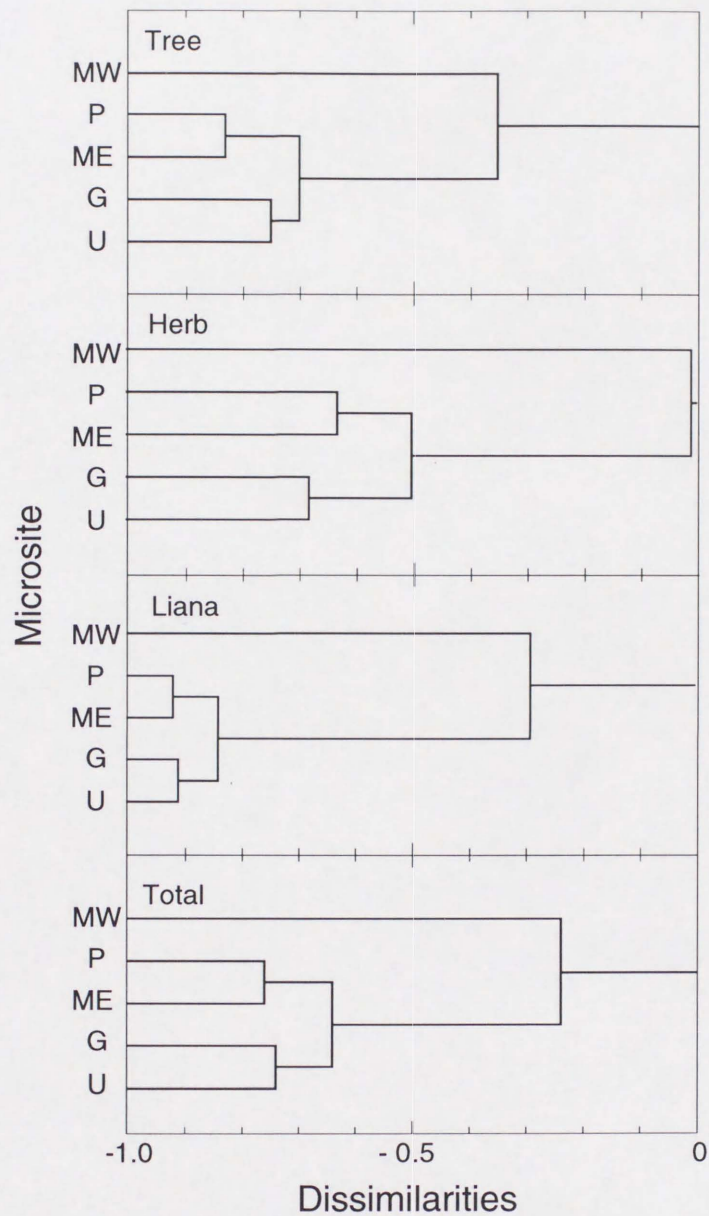


Fig. IV-6. Dendrograms obtained by group average cluster analysis using data for vegetational dissimilarities among five kind of microsites for each life form on Mt. Garyu. Dissimilarities were calculated by using Sørensen (1948)'s Similarity Index. MW: mound wall, P: pit, ME: mound edge, G: gap, U: under closed canopy.

第V章 総括

V.1. はじめに

日本の温帯を代表するブナ林の更新過程に関する研究はこれまでに数多くなされてきた。その結果、ブナ極相林では、様々な発達段階にある小林分がモザイク状に分布し、林分全体としては一定の状態を保つ平衡の状態にあることが明らかになりつつある。このような林分の時間的および空間的な不均一性をもたらす要因としては、様々な頻度や強度で生じる自然攪乱の重要性が指摘されている。また、このことはブナ林に限らず、成熟した様々なタイプの森林で認識されていることでもある (Jones 1945; Watt 1947; Whitmore 1984)。しかし、日本のブナ林における調査研究には、更新が停滞することなく起きるような立地の安定した場所で、しかも高木個体群のみかまたは特定の高木樹種のみを動態を対象とした例がほとんどである。したがって、広義の意味では日本のブナ林の維持機構や更新様式の全体像は未だ明らかにされてはいないと考えられる。

日本のブナ林は、欧米の温帯林に比べて複雑な群集構造を持つだけでなく、残存林分の多くが急峻な立地に分布していたり老木の枯死による攪乱以外にも様々な攪乱を受けていることが多い。このような、従来研究対象外となっていた場所では必ずしも従来から提唱されてきたような更新過程が観察できるとはいえないが、そこでの更新様式を解明することは大変重要であり、特に場所を選ぶことのできない森林施業の上では非常に意義がある。また、こうした森林の再生過程や更新様式の理解をより深めるためには高木個体群だけでなく他の生物個体群の動態を含めた森林群集内の様々な現象を包括的に把握する必要がある。さらに、時間的・空間的に各個体群のデモグラフィを調査・解析することも重要である (第I章参照)。

本研究では、重要視されていながらほとんど研究されてこなかったような場所におけるブナ林の更新様式を明らかにすることを目的とした。まず最初は、山腹の残存ブナ林から尾根部のササ草原に至

る連続植生帯において、樹木個体群の動態を中心にしてササ群系におけるブナ林やミズナラ林といった温帯林の更新様式について論じた（第 II 章参照）。次に、大型台風によって風倒による稀な大規模攪乱を受けたブナ極相林において、ギャップ形成の機構と林床植生の挙動および初期再生過程について論じた（第 III 章参照）。また、従来型の単木ギャップによる安定した更新パターンのみられるブナ極相林においては、今まで検討されてこなかった林床植生の動態を中心に検討した（第 IV 章参照）。

本章では、II~IV 章で示したブナ林の更新動態とササの関係、およびブナ林における風倒の攪乱体制について総括する。さらに、これを発展させてブナ林の植生動態と更新様式に関する本論文の結論を述べたい。また、これとは別に、本研究の生態学的な分析結果にもとづいて、最後にブナ林の森林施業計画における将来的なあり方について提言したい。

V.2. ササ群系におけるブナ林の更新様式

日本のブナ林の林床にはササが繁茂することが多く、そのようなササ型林床のブナ林では、ササが森林の動態に大きく関与していると考えられている。しかし、ブナ林の更新と林床のササの関係に関する実証的研究は少ない。

Nakashizuka & Numata (1982a) は、ササ型林床のブナ林の再生過程を個体群の樹齢構成と空間構造から解析している。彼らは、ブナ林の更新においてはササが強力な阻害要因であることを示唆し、林分の樹齢構成にモードが生じるのは、林冠ギャップの形成、ササの一斉枯死、種子の豊凶などが複合された結果であると述べている。また、Nakashizuka (1988) は、ササ一斉枯死後のブナの実生の生残過程の解析から、ブナの更新におけるササの影響を実証的に示している。しかし、ササ型林床におけるブナ林分の再生様式についてはほとんどわかっていない。

林分の再生様式において重要なのは、様々な攪乱によって発生したギャップがどのようにして埋められていくかである。ササ型林床のブナ林の場合、ササのないブナ林よりもギャップの割合が高いことが知られている (Nakashizuka & Numata 1982a)。ギャップの性質や大きさによってもその再生様式は様々であると考えられるが、ここでは、老木の風倒のような単木的なギャップ形成に対する森林動態に関して検討する。

ギャップの再生様式として考えられるのは、1) ギャップ周囲の樹木による枝葉の側方成長、2) 前生稚樹の成長、3) 無性繁殖 (萌芽) による再生、4) 埋土種子の発芽による再生、5) 侵入種子の発芽による再生、などである。1) の様式は、ギャップ面積が小さいときに限られ、林床植生には無関係である。2) と3) の様式は、ササが存在する場合は、ササの葉層よりも上部に枝葉があれば容易に再生すると考えられる。3) の萌芽による再生は、天然林分のブナではそれほどなされないが、ブナの二次林などでは多く認められる更新様式である (紙谷 1986a, b)。本研究では、十方山のミズナラの二次林で萌芽による更新が認められた (第 II 章第 4 節参照)。

地表面が裸地状態に近ければ 4) の埋土種子による再生がなされることがある。ササ型林床のブナ林における埋土種子には、他のタイプの森林と同様に先駆種の本種種子が多くみられた。しかし、これらの先駆種は鉍質土層の露出を伴う根返りギャップの形成時には発芽定着する可能性があるが、ササに鬱閉された地表面の攪乱を伴わなければこれら先駆種の種子が発芽定着することはほとんど不可能と考えられる。したがって、ササ型林床のブナ林における埋土種子集団はブナ林の更新には大きな影響は与えないものと結論した (第 II 章第 5 節参照)。

ササが存在する場合には、5) の様式のような侵入種子の速やかな発芽定着は困難であると考えられる。これは、たとえブナの種子が侵入して発芽したとしてもササ葉層下のような暗くて湿った環境においては菌類に侵されて死亡しやすいためである (Sahashi *et al.*

1994, 1995) . この死亡様式は主に上胚軸が木化していない当年生実生に多いと考えられる. また, 発芽定着1年後からは徐々に死亡率も低くなるが (Nakashizuka 1988) , シュートの径の小さい時 (1~2年生) はノネズミによる食害が死亡要因として重要であることが本研究から明らかにされた. しかも, ササ葉層下はノネズミの格好の生息地であることが大きく影響しているものと考えられた (第II章第6節参照) .

以上は, ササの一斉枯死を仮定していないときのブナ林の更新動態様式である. それでは, ササの一斉枯死を想定した場合のブナ林の更新動態はどのようになされるのであろうか. 本研究では, これをシミュレーションモデルによって検証した (第II章第7節参照) .

これまでの森林群集の動態モデルは, 樹木個体群密度や林分のサイズ分布だけに注目したモデリングを行ってきた. これらはいずれも無限の集団と相互作用を想定している. それに対して本研究では有限の個体を単位としたパッチの動態モデルを構築した. すなわち, 樹木個体の生活史の各過程にそれぞれ局所的な密度依存性をモデルに導入することによって実際の森林動態でみられるような相互関係に注目したモデリングを行った. これによって, 個体間の一方向的競争 (Kohyama 1992a) やササとの競争関係の影響を考慮したパッチの動態をシミュレートさせて, ササ型林床のブナ林のパッチダイナミクスについて検証した.

ここでは, 20 m×20 m 方形区を単位とするブナ林およびササ草原のパッチ内の個体群動態のシミュレーションを試み, 様々な仮定における植生動態を予測した. この結果, ブナ林の更新におけるササの役割を定量的に把握することができた. さらに, ササ型林床を持つブナ林におけるパッチの更新に必要な条件は, 主としてササの一斉枯死, ブナ種子の *masting*, 林冠ギャップ形成の3つであることが明らかにされた. 林分の更新は, これらのパッチが再生複合体を構成することによってなされ, 結果としてブナ林が維持されているものと結論した.

V.3. ブナ林における風倒の攪乱体制

日本の森林域では、頻繁に到来する台風によって攪乱を生じることが多く、最も重要な自然攪乱の要因の一つとして認識されている。こうした台風による極相林の攪乱に関する研究はこれまでほとんどなされていない。また、非常に強い台風による攪乱に関する研究報告例もない。

1991年の台風19号によって臥龍山のブナ林に形成された大ギャップの面積は4,100 m²に及び、これまで日本のブナ林で報告されたうちでは最大級であった(最大は Yamamoto (1989) 報告の728.2 m²)。

ギャップの大きさは、それを形成する樹木の樹冠の大きさと本数に密接に関係する(山本 1981)。また、大径木の根返りはドミノ効果によって隣接木をも巻き込んで大きなギャップを形成しやすい(Brewer & Merritt 1978)。本研究でも、大ギャップ形成木のほとんどはサイズの大きな林冠木の根返りのドミノ効果によるものであることが認められた。しかし、その倒木の状況を分析すると、大ギャップの形成パターンには2通りが想定された。一つは、新たに形成されたギャップに隣接する個体が次に襲来する強風によって風倒を起こすと考えられる「繰り返し襲来する局地的強風による連続的な風倒」であり、もう一つは、林冠木の個体群密度が高くなるほど発生しやすいと考えられる「ドミノ倒し状の同時発生的な風倒」である。

また、ギャップ形成木のタイプとしては、根返りと幹折れの2つに大きく分けることができたが、それぞれの空間分布様式を検討すると、根返りは集中的な分布、幹折れはランダムな分布をしていることが判明した。このことは、根返りは隣接木を巻き込むようなドミノ効果を起こしやすい一方、幹折れは単木的に発生しやすいことを示唆している。

既存のギャップに隣接する林冠木は新たなギャップを形成することが多いと考えられているが(Runkle 1985)、本研究でも地形の影響によって収れんした風が既存のギャップから入り込んだことが大

ギャップ形成の初動因であると推察された。しかも、このようなギャップ拡大の危険性は、斜面の傾斜が急なほど高いものと推測された。

臥龍山では、これまでブナ林では一般的ではないと指摘されてきた根返りによる倒木が最も多く、ギャップによる攪乱体制は立地によって大きく異なることが示唆された。また、大ギャップの生じた場所は、個体サイズの大きい老齢木が集中的に分布する老齢集団のパッチであることが判明した。このため、従来ギャップによる攪乱体制は全く予測できないものと考えられていたが(山本 1981)、先述のようなドミノ効果を発生させるような場所(パッチ)は、事前の林分構造の把握によってある程度の予測が可能であると考えられた。

以上から、台風などの強風によるギャップの形成には、風の強さと向き、地形、斜面の向きと傾斜といった外的な要因、林分構造、既存のギャップの位置などの内的な要因が関与していることが明らかにされた。

いっぽう、大ギャップ内では、ブナの小径木がいくらか残存していたことから、今後これらの個体群の肥大成長の促進が予測され、ギャップの修復に寄与すると考えられた。

まとめると、台風19号のような稀に到来する非常に強い台風による大ギャップの形成はブナ林のモザイク構造のパターンやプロセスに大きな影響を与えるが、100年単位の時間スケールでみればブナ林の維持において重要な役割を果たしているものと考えられた。

V.4. ブナ林の林床植生の存在様式と動態

大山のブナ極相林で林床植生を調査・分析した結果、林床群落は平面的に不均一であったが、モザイク状である林冠構造との対応は認められなかった。また、土石流の流路で土壌が未発達の場合は単位面積当たりの種数が多く、土壌が発達しササの優占する場所では種数が少ない傾向があった。さらに、このことを支持するように、

台風による単木ギャップ形成の約4年後でも（根返り，幹折れのいずれにおいても），ササの植被が元々あったところはより一層ササが鬱閉するなどの変化は認められたが，種組成としてはササの植被の有無に関わらず大きな変化がみられなかった。

このように，大山のような単木ギャップに依存した更新パターンの認められるブナ林では，林冠ギャップの大きさが林床植物の生育環境を大きく変化させるほどではないために（大きくてもせいぜい400 m²と考えられる），林床群落の種多様性には大きな影響を及ぼさないものと考えられる。したがって，林冠ギャップは高木樹種の再生ニッチとしては重要であるが（Grubb 1977），草本類を含めた林床植物の種多様性の維持においては他の何らかの要因が重要な役割を果たしているものと考えられた。

大山では，単木ギャップの形成は林床植物群落の種組成を変化させるほどの影響は及ぼさず，むしろ土石流などの地表の攪乱やササの存在の方が林床群落の動態や種多様性の維持において重要な役割を果たすものと結論した。

いっぽう，臥龍山の大ギャップ内では根返りが多数生じたため，マウンドーピットの形成に伴う表面土壌の攪乱が広い範囲で発生した。マウンド上では，陽性の先駆種の埋土種子が速やかに発芽して早い成長をしており，このことは第II章第5節の結論を支持していた。特に，もとの地表面との境界部分から多くのシュートが伸長していたが，マウンドのそれ以外の部分は崩壊しやすいために実生の定着は多くは認められなかった。ピットは周辺の崩壊土壌の流入の影響を受けやすい不安定な場所であると考えられるが，多くの種の実生が発生していた。これは，流入した土壌が種子を含んでいたり，新たに種子が侵入したためと考えられる。この結果，マウンドーピットでは，種多様性としては高くなっていた。しかし，植被の回復は平均30%程度とまだ不完全であった。

ギャップ内の土壌未攪乱地では，埋土種子起源の実生は少なく，種組成としては閉鎖林冠下の未攪乱地と顕著な違いはなかった。い

っぽう、マウンドーピットでは、土壌が安定するまで植生の回復は順調に進行しないものと考えられる。以上から、林床群落の種多様性の維持および森林更新にはこのような土壌攪乱が重要な役割を果たしていることが明らかとなった。

臥龍山の大ギャップのように巨大な（ササを欠く）ギャップの場合は、根返りに伴う土壌攪乱地では埋土種子や侵入種子による再生様式がみられ、その周辺の土壌未攪乱地では既存の植生による再生（あるいは競争）がなされるものと推察される。このように、巨大なギャップは、ギャップ形成に伴って林床植生は何らかの反応を示し、先述の単木ギャップに対する反応とは全く異なるパターンとプロセスを持つものと考えられた。

ブナ極相林の林床植生に関する研究はこれまでほとんどなされてこなかったが、以上から、その存在様式と動態についてある程度説明することができた。

V.5. 結論

以上のような本研究の結果と従来研究成果を踏まえて、ササの影響や攪乱体制などのブナ林の更新に及ぼす様々な要因を総括し、その更新様式について論じる。

温帯のササ草原では様々な要因によって森林の更新が阻害されていることが認められた。また、林床のササの存在はブナ林の更新に影響を及ぼすだけでなく、林床群落の組成や動態にも重要な役割を果たしていることが明らかにされた。

臥龍山では、ブナ林のギャップ形成様式としては今まで主流ではないと指摘されてきた根返りが多数生じ、複数木による大きなギャップも生じた。しかし、大山のブナ林では1~2個 ha⁻¹のギャップが生じたただけであった。また、十方山の調査地周辺では、台風19号による倒木はほとんど生じなかった。したがって、大山や十方山のブナ林のような緩斜面の安定した場所での攪乱体制としては主に単木ギャップであると考えられ、臥龍山のような大ギャップ形成は

ほとんど発生し得ないと推察される。このような事実から、ブナ林のギャップ攪乱体制はその立地環境に大きく依存しているものであり、従来のように単純に一般化はできないと結論した。

ササ型林床のブナ林の場合、林冠ギャップのタイプやサイズに関係なく、林床の種多様性を大きく変化させることはないことが明らかにされた。したがって、ササ型林床のブナ林におけるギャップ形成は、林分のギャップ面積を増加させ、結果としてササの鬱閉率が高くなって、種多様性を低下させることがあると考えられた。

いっぽう、ササの植被が林床にないブナ林では、根返り、土石流などの地表攪乱によって種多様性を増大させることがある。また、ササ型林床ではないブナ林において大きなギャップが形成された場合、種多様性はギャップ形成以前の個体群構造に依存することが推察された。

まとめると、ブナ林の攪乱体制は立地環境によって規定され、さらに更新様式は群集構造および林床植生のタイプ・状態などに依存し、それらが林分の安定・不安定性や種多様性の維持において重要な役割を果たすものと考えられた。すなわち、ブナ林の更新のパターンとプロセスは、主に立地環境、攪乱体制およびパッチの動態に依存しているものと結論した。また、こういった様々な攪乱体制と更新様式が現在の日本のブナ林の群集構造の多様性を生じさせた一因でもあるといえよう。

V.6. ブナ林の持続的利用のために

最後に、本研究の分析結果にもとづいて、ブナ林の持続的利用を目的とした森林施業計画における将来的なあり方について以下に提言し、本論文の結びとしたい。

1. 山頂尾根部に残存するブナ林は積極的に残すべきである。これは、ブナ林の再生が極めて困難になるためである。もちろん、水源

涵養や土壌有機物の保持などの環境保全機能を持続させるためにも重要なことである。

2. ササ型林床のブナ林の伐採は避けるべきである。ササは刈り払いや火入れ程度ではすぐに再生し（内藤ほか 1968），それらを定期的に繰り返さなければササ草原となる可能性が高く，森林の再生が非常に困難になるためである。

3. もしササ型林床のブナ林で伐採を行うならば，十分な実生バンクを林冠下に持つ老齢大径木の選択的な伐採ならば更新を退行させる可能性は小さい。また，ササの一斉枯死直後にブナの種子豊作によってその実生・稚樹バンクが成立していれば，伐採後に更新する可能性は高い。しかし，皆伐の場合は，他の植物との競争等があるので，必ずしも更新が成功するとは限らない。

4. ササを欠くような低木型林床のブナ林では，従来から提唱されているように母樹保残による種子の供給を促進するような施業が望ましい（片岡 1991）。ただし，ブナの純林でない場合は，低木種や亜高木種の旺盛な成長によってブナの更新が阻害される可能性がある。伐採の際には林分構造と種組成を事前に十分把握しておく必要がある。なお，ブナ以外の低木種や亜高木種が多く存在する場合はブナの更新を助長するためこれらの種の適切な除去が必要である。

5. 台風などの暴風による攪乱体制は現在の林分構造からある程度の予測が可能である。特に，急斜面で古いギャップの隣接する成熟したパッチでは暴風による大規模な攪乱が発生する可能性が高い。このため，成熟したパッチを構成する老齢大径木の選択的な伐採ならば，被害を減少させるだけでなく，逆に林分の更新を促進すると考えられるので有効的な施業方法といえる。

6. 立地多様性の高い日本のブナ林で森林施業を行うためには、今後も、本研究で対象としたような様々なタイプのブナ林の実状の把握とそれらの生態学的な分析が不可欠である。すなわち、現在一時的に主流になっている単木ギャップ更新説にのみとられずに、より多くの更新様式の存在を検討してゆく必要があると思われる。また、それらがブナ林での適切な施業に結びつくであろう。

謝辞

本研究を進めるにあたっては数多くの方々に一方ならぬご協力とご援助をいただいた。

特に、広島大学根平邦人教授，同中越信和助教授には，公私共にお世話になり，終始熱心なご指導を賜った。また，同高橋史樹名誉教授には，研究の遂行における基本から応用，技術等のご教示だけでなく，精神面の上でも数多くのご激励を賜った。

広島大学の堀越孝雄教授，福岡義隆教授，富樫一巳助教授，故倉石晉教授，高橋日出男先生には，数々のご教示を賜った。岡山大学農学部山本進一助教授，京都大学生態学研究センター中静透教授，新潟県林業試験場箕口秀夫氏には，貴重なご教示および関連する調査データをいただいた。国立環境研究所竹中明夫氏，森林総合研究所東北支所佐橋憲生氏，同研究所関西支所隅田明洋氏，北九州自然史博物館真鍋徹氏，京都大学生態学研究センター本間航介氏，東京大学農学部安田雅俊氏，東和科学株式会社吉野由紀夫氏には，数々の有益なご助言をいただいた。

芸北町教育委員会，広島県林務部，広島営林署戸河内担当区，三段峡観光株式会社の方々には，現地調査の便宜を図っていただいた。

広島市在住越智謚武氏，広島女学院大学桑原良敏教授には，聞き取り調査にご協力していただいた。森林総合研究所関西支所北原英治氏には，ノネズミの同定をしていただいた。広島県環境センター水田満里氏には，ノネズミのトラップを貸していただいた。

シミュレーションモデルの作成に関しては，九州大学理学部の久保拓弥氏に多大なご協力をいただいた。また，広田造園株式会社和田秀次氏，広島大学大学院生物圏科学研究科石井正人氏の他，同総合科学部自然環境研究講座の院生，学生の諸氏には，野外調査やデータのとりまとめなどで数多くのご協力をいただいた。

以上の方々に，この場をお借りして心から深くお礼申し上げます。最後に，終始わがまを辛抱していただいた両親に感謝します。

摘要

第I章 序論

日本のブナ林における調査研究には、更新が停滞することなく起きるような立地の安定した場所で、しかもある特定の個体群のみの動態を対象とした例が圧倒的に多い。また、残存林分の多くが急峻な立地に分布していたり老木の枯死による攪乱以外にも様々な攪乱を受けていることが多い。このような、従来研究対象外となっていた場所では必ずしも理想的な更新過程が観察できるとはいえないが、その更新様式を解明することは大変重要であり、特に場所を選ぶことのできない森林施業の上では非常に意義がある。これらを踏まえて、本研究では、従来研究対象外となっていたような様々な場所でのブナ林の更新様式を明らかにすることを目的とした。

第II章 ササ群系における温帯夏緑樹林の更新動態

山腹の残存ブナ林から尾根部のササ草原に至る連続植生帯において、樹木個体群の動態を中心にしてササ群系におけるブナ林やミズナラ林といった温帯林の更新の可能性を論じた。まず、環境測定、植生調査、毎木調査、年輪解析によって植生や個体群の構造、成長などを把握し、帯状分布の形成過程を考察した。次に、埋土種子の役割を考察した。さらに、ブナとミズナラの実生の移植実験によってササの影響などを検証した。最後に、本研究によって得られたパラメータをもとに森林の動態モデルを作成し、ブナ林の個体群動態のシミュレーションを試みた。以上から、ササ型林床を持つブナ林におけるパッチの更新に必要な条件は、主としてササの一斉枯死、ブナ種子の *masting*、林冠ギャップ形成の3つであると結論した。

第III章 ブナ林における風倒の攪乱体制

大型台風によって多大な攪乱を受けたブナ林で研究を行ない、ギャップ形成過程とブナ林の植生動態に及ぼす自然攪乱の影響と風倒

の攪乱体制について論じた。調査地に形成された大ギャップの面積は 4.100 m² に及び、大ギャップ形成木のほとんどはサイズの大きな林冠木の根返りによるものであった。また、林冠木の群集構造の把握から、大ギャップの生じた場所は、急斜面で、既存の古いギャップに隣接する老齢木が集中的に分布するパッチであった。さらに、この古いギャップが暴風の入り口となったと推察された。すなわち、大ギャップの形成には、風の強さと向き、地形、斜面の向きと傾斜といった外的な要因と、林分構造、既存のギャップの位置などの内的な要因が関与していることが考えられた。

第 IV 章 ブナ林の林床植生の存在様式と動態

大ギャップの対照として単木ギャップの形成された大面積調査区で林床植生の組成と動態を把握した。その結果、林床群落は不均一であったが、モザイク状である林冠構造との対応は認められなかった。また、単木ギャップの形成よりもむしろ土石流などの地表の攪乱やササの存在の方が林床群落の動態や種多様性の維持において重要な役割を果たすことが考えられた。いっぽう、大ギャップ内のマウンドーピットでは、先駆種が定着し種多様性も高かった。ギャップ内の土壤未攪乱地では、埋土種子起源の実生は少なく、種組成としては閉鎖林冠下の未攪乱地と顕著な違いはなかった。以上から、林床群集の種多様性の維持および森林更新には土壤攪乱が重要な役割を果たしていることが明らかとなった。

第 V 章 総括

II~IV 章で示したブナ林の更新動態とササの関係、およびブナ林の攪乱体制について総括した。さらにこれを発展させてブナ林の植生動態と更新様式に関する本論文の結論を述べた。これとは別に、本研究の生態学的な分析結果にもとづいて、最後にブナ林の森林施業計画における将来的なあり方について提言した。

引用文献

- Augspurger C.K. 1990. The potential impact of fungal pathogens on tropical plant reproductive biology. "Reproductive Ecology of Tropical Forest Plants" (eds. Bawa K. S. & Hadley M.), 237-245. UNESCO, Paris & The Parthenon Publishing Group, Paris.
- Baker H.G. 1989. Some aspects of the natural history of seed banks. "Ecology of Soil Seed Banks" (eds. Leck M. A., Parker V. T., & Simpson R. L.), 9-21. Academic Press, San Diego.
- Bazzaz F.A. 1983. Characteristics of populations in relation to disturbance in natural and man-modified ecosystems. "Disturbance and Ecosystems" (eds. Mooney H.A. & Godron M.), 259-275. Springer-Verlag, Berlin.
- Boose E.R., Foster D.R., & Fluet M. 1994. Hurricane impacts to tropical and temperate forest landscapes. *Ecological Monograph*, 64: 369-400.
- Borchert M.I., Davis F.W., Michaelsen J. & Oyler L.N. 1989. Interactions of factors affecting seedling recruitment of blue oak (*Quercus douglasii*) in California. *Ecology*, 70: 389-404.
- Bormann F.H. & Likens G.E. 1979. *Pattern and Process in a Forested Ecosystem*. 253pp. Springer-Verlag, New York.
- Braun-Blanquet J. 1964. *Pflanzensoziologie, Grundzüge der Vegetationskunde*. 865pp. Springer-Verlag, Wien.
- Brewer R. & Merritt P.G. 1978. Wind throw and tree replacement in a climax beech-maple forest. *Oikos*, 30: 149-152.
- Brokaw N.V.L. 1985a. Gap-phase regeneration in a tropical forest. *Ecology*, 66: 682-687.
- Brokaw N.V.L. 1985b. Treefalls, regrowth, and community structure in tropical forests. "The Ecology of Natural Disturbance and Patch Dynamics" (eds. Pickett S.T.A. & White P.S.), 53-69. Academic Press, New York.

- Canham C.D. & Loucks O.L. 1984. Catastrophic windthrow in the presettlement forests of Wisconsin. *Ecology*, 65: 803-809.
- Collins B.S., Dunne K.P. & Pickett S.T.A. 1985. Responses of forest herbs to canopy gaps. "The Ecology of Natural Disturbance and Patch Dynamics" (eds. Pickett S.T.A. & White P.S.), 217-234. Academic Press, New York.
- Dirzo R., Horvitz C.C., Quevedo H. & López M.A. 1992. The effects of gap size and age on the understory herb community of a tropical Mexican rain forest. *Journal of Ecology*, 80: 809-822.
- Falinski J.B. 1978. Uprooted trees, their distribution and influence in the primeval forest biotope. *Vegetatio*, 38: 175-183.
- Foster D.R. 1988a. Disturbance history, community organization and vegetation dynamics of the old-growth Pisgah forest, south-western New Hampshire, USA. *Journal of Ecology*, 76: 105-134.
- Foster D.R. 1988b. Species and stand response to catastrophic wind in central New England. *Journal of Ecology*, 76: 135-151.
- Foster D.R. & Boose E.R. 1992. Patterns of forest damage resulting from catastrophic wind in central New England, USA. *Journal of Ecology*, 80: 79-98.
- Foster J.R. & Reiners W.A. 1986. Size distribution and expansion of canopy gaps in a northern Appalachian spruce-fir forest. *Vegetatio*, 68: 109-114.
- 藤田 昇 1986. 日本海型のブナ林と太平洋型のブナ林の構造と組成. *種生物学研究*, 10: 1-13.
- 船越 謙策 1959. 三段峡・八幡高原の観光資源とその開発. 三段峡と八幡高原総合学術調査報告, 615-632. 広島県教育委員会, 広島.
- Grime J.P. 1979. *Plant Strategies and Vegetation Processes*. 222pp. John Wiley & Sons, New York.

- Grubb P.J. 1977. The maintenance of species-richness in plant communities: The importance of the regeneration niche. *Biological Review of the Cambridge Philosophical Society*, 52: 107-145.
- Hara M. 1983. A study of the regeneration process of a Japanese beech forest. *Ecological Review*, 20: 115-129.
- 原 正利 1992. 世界のブナとブナ林. 「ブナ林の自然史」(千葉県立中央博物館編), 43-48. 千葉県立中央博物館, 千葉.
- Hara T. 1993. Mode of competition and size-structure dynamics in plant communities. *Plant Species Biology*, 8: 75-84.
- Hara T., Nishimura N. & Yamamoto S. 1995. Tree competition and species coexistence in a cool-temperate old-growth forest in southwestern Japan. *Journal of Vegetation Science*, 6: 565-574.
- Harper J.L. 1977. *Population Biology of Plants*. 24+892pp. Academic Press, London.
- Harper J.L. & White J. 1974. The demography of plants. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 5: 419-463.
- 橋詰 隼人 1979. ブナ採種林の結実. *日本林学会論文論*, 90: 219-221.
- 橋詰 隼人 1987. 自然林におけるブナ科植物の生殖器官の生産と散布. *広葉樹研究*, 4: 271-290.
- 橋詰 隼人 1991. ブナ林の生理・生態. 「ブナ林の自然環境と保全」(村井 宏・山谷 孝一・片岡 寛純・由井 正敏編), 53-61. ソフトサイエンス社, 東京.
- 橋詰 隼人・野口 和年 1977. ブナ林の成立過程に関する研究 (III) 稚樹の成立状態と生長について. *鳥取大学農学部演習林報告*, 10: 31-50.
- Hayashi I. & Numata M. 1975. Viable buried seed population in grasslands in Japan. *JIBP Synthesis*, 13: 58-69.
- 肥後 陸輝・寺本 勉 1989. ミズナラを優占種とする冷温帯広葉樹林の構造と動態. *岐阜大学農学部研究報告*, 54: 51-58.

- 広島地方気象台 編 1984. 広島の気象百年史. 239pp. 日本気象協会
広島支部, 広島.
- 堀川 芳雄・佐々木 好之 1959. 芸北地方の植生研究. 三段峡と八幡
高原総合学術調査報告, 86-107. 広島県教育委員会, 広島.
- 堀川 芳雄・鈴木 兵二・安藤 久次・佐々木 好之 1966. 西中国山地
の植物—植物相の特質と植物群落. 西中国山地国定公園候補地
学術調査報告, 49-87. 広島県・島根県.
- Houle G. 1992. Spatial relationship between seed and seedling abundance
and mortality in a deciduous forest of north-eastern North America.
Journal of Ecology, 80: 99-108.
- 福嶋 司 1972. 日本高山の季節風効果と高山植生. 日本生態学会誌,
22: 62-68.
- 福嶋 司・岡崎 正規 1995. 西中国山地の山頂部に発達する湿性型ブ
ナ林とその立地環境. 日本林学会誌, 77: 463-473.
- 福嶋 司・高砂 裕之・松井 哲哉・西尾 孝佳・喜屋武 豊・常富 豊 1995.
日本のブナ林群落の植物社会学的新体系. 日本生態学会誌, 45:
79-98.
- 市川 健夫・山本 正三・斉藤 功 1984 日本 of ブナ帯文化. 307pp. 朝
倉書店, 東京.
- 五十嵐 豊 1992. ブナ種子の害虫ブナヒメシンクイの生態と加害.
森林防疫, 41: 8-13.
- 今村 外治・濡木 輝一・沖村 雄二. 1966 西中国脊梁山地の地質概
観. 西中国山地国定公園候補地学術調査報告, 27-48. 広島県・島
根県.
- 伊東 隆夫・島地 謙 1988. 日本の遺跡出土木製品総覧. 296pp. 雄山
閣出版, 東京.
- Jensen T.S. 1985. Seed-seed predator interactions of European beech,
Fagus silvatica and forest rodents, *Clethrionomys glareolus* and
Apodemus flavicollis. *Oikos*, 44: 149-156.

- Jones E.W. 1945. The structure and reproduction of the virgin forest of the north temperate zone. *The New Phytologist*, 44: 130-148.
- 鎌田 磨人 1994. 徳島県剣山系におけるササ草原の成立と維持過程. 徳島県立博物館研究報告, 4: 97-113.
- 紙谷 智彦 1986a. 豪雪地帯におけるブナ二次林の再生過程に関する研究 (II) . 主要構成樹種の伐り株の樹齢と萌芽能力との関係. 日本林学会誌, 68: 127-134.
- 紙谷 智彦 1986b. 豪雪地帯におけるブナ二次林の再生過程に関する研究 (III) . 平均胸高直径の異なるブナ二次林 6 林分における種子生産. 日本林学会誌, 68: 447-453.
- Kanazawa Y. 1975. Production, dispersal and germination of acorns in natural stands of *Quercus crispula* - A preliminary report. *Journal of the Japanese Forestry Society*, 57: 209-214.
- Kanazawa Y. & Nishikata S. 1976. Disappearance of acorns from the floor in *Quercus crispula* forests. *Journal of the Japanese Forestry Society*, 58: 52-56.
- 金子 有子 1995. 山地溪畔林の攪乱体制と樹木個体群への攪乱の影響. 日本生態学会誌, 45: 311-316.
- 片岡 寛純 1991. 望ましいブナ林の取り扱い方法. 「ブナ林の自然環境と保全」(村井 宏・山谷 孝一・片岡 寛純・由井 正敏編), 351-394. ソフトサイエンス社, 東京.
- Kellman M.C. 1970. The viable seed content of some forest soil in coastal British Columbia. *Canadian Journal of Botany*, 48: 1383-1385.
- Kellman M.C. 1974. Preliminary seed budgets for two plant communities in coastal British Columbia. *Journal of Biogeography*, 1: 123-133.
- Kikuzawa K. 1988. Dispersal of *Quercus mongolica* acorns in a broadleaved deciduous forest. 1. Disappearance. *Forest Ecology and Management*, 25: 1-8.

- Kira T. 1977. A climatological interpretation of Japanese vegetation zones. "Vegetation Science and Environmental Protection" (eds. Miyawaki A. & Tüxen R.), 21-30. Maruzen, Tokyo.
- Kohyama T. 1989. Simulation of the structural development of warm-temperate rain forest stands. *Annals of Botany*, 63: 625-634.
- Kohyama T. 1992a. Size-structured multi-species model of rain forest trees. *Functional Ecology*, 6: 206-212.
- Kohyama T. 1992b. Density-size dynamics of trees simulated by a one-sided competition multi-species model of rain forest stands. *Annals of Botany*, 70: 451-460.
- 紺野 康夫 1984. 日本産ササ属植物の生活史. 「植物の生活史と進化 2」 (河野 昭一編), 67-86. 培風館, 東京.
- 工藤 弘 1980. チシマザサの開花枯死後の林床植生の変化について. *日本林学会誌*, 62: 1-8.
- 工藤 父母道 1986. ほろびゆくブナの森. 71pp. 岩波書店, 東京.
- 黒岩 俊郎 1976. たたらー日本古来の製鉄技術. 251pp. 玉川大学出版部, 東京.
- 黒川 道祐 1663. 藝備國郡志. 「備後叢書 4 藝備國郡志」 (得能 正道編 1930), 1-44. 備後郷土史會, 広島.
- Liu Q. & Hytteborn H. 1991. Gap structure, disturbance and regeneration in a primeval *Picea abies* forest. *Journal of Vegetation Science*, 2: 391-402.
- Livingston R.B. & Alessio M.L. 1968. Buried viable seed in successional field and forest stands, Harvard Forest, Massachusetts. *Bulletin of the Torrey Botanical Club*, 95: 58-69.
- Lorimer C.G. 1977. The presettlement forest and natural disturbance cycle of northeastern Maine. *Ecology*, 58: 139-148.
- 前田 禎三 1988. ブナの更新特性と天然更新技術に関する研究. 宇都宮大学農学部学術報告特輯, 46: 1-79.

- Maguire D.A. & Forman R.T.T. 1983. Herb cover effects on tree seedling patterns in a mature hemlock-hardwood forest. *Ecology*, 64: 1367-1380.
- 牧田 肇 1984. 世界におけるブナとブナ林の比較. 「日本のブナ帯文化」(市川 健夫・山本 正三・齊藤 功編), 41-57. 朝倉書店, 東京.
- 蒔田 明史・紺野 康夫・藤田 昇・高田 研一・浜端 悦治・三原 貴子 1988. 比良山系におけるイブキザサの一斉開花. *Bamboo Journal*, 6: 14-21.
- 蒔田 明史・紺野 康夫 1989. 北海道野幌におけるクマイザサの部分開花について. *富士竹類植物園報告*, 33: 50-60.
- Makita A. 1992. Survivorship of a monocarpic bamboo grass, *Sasa kurilensis*, during the early regeneration process after mass flowering. *Ecological Research*, 7: 245-254.
- Makita A., Konno Y., Fujita N., Takada K. & Hamabata E. 1993. Recovery of a *Sasa tsuboiana* population after mass flowering and death. *Ecological Research*, 8: 215-224.
- Masaki T., Suzuki W., Niiyama K., Iida S., Tanaka H. & Nakashizuka T. 1992. Community structure of a species-rich temperate forest, Ogawa Forest Reserve, central Japan. *Vegetatio*, 98: 97-111.
- 箕口 秀夫 1988. ブナ種子豊作後 2 年間の野ネズミ群集の動態. *日本林学会誌*, 70: 472-480.
- 箕口 秀夫 1995. 森の母はきまぐれ—ブナの mastig はどこまで解明されたか—. *個体群生態学会会報*, 52: 33-40.
- Miyaki M. & Kikuzawa K. 1988. Dispersal of *Quercus mongolica* acorns in a broadleaved deciduous forest. 2. Scatterhoarding by mice. *Forest Ecology and Management*, 25: 9-16.
- 森 徳典 1991. 北方落葉広葉樹のタネ. 取扱いと造林特性. 139pp. 北方林業会, 札幌.

- Morisita M. 1959. Measuring of interspecific association and similarity between communities. *Memoirs of the Faculty of Science Kyushu University, Series E (Biology)*, 3: 65-80.
- 内藤 俊彦・岩波 悠紀・飯泉 茂 1968. 野火がチマキザサの再生に与える影響. *日本生態学会誌*, 18: 79-82.
- Naka K. 1982. Community dynamics of evergreen broadleaf forests in southwestern Japan. I. Wind damaged trees and canopy gaps in an evergreen oak forest. *The Botanical Magazine, Tokyo*, 95: 385-399.
- Naka K. & Yoda K. 1984. Community dynamics of evergreen broadleaf forests in southwestern Japan. II. Species composition and density of seeds buried in the soil of a climax evergreen oak forest. *The Botanical Magazine, Tokyo*, 97: 61-79.
- Nakagoshi N. 1984a. Buried viable seed populations in forest communities on the Hiba Mountains, southwestern Japan. *Journal of Science of the Hiroshima University, Series B, Division 2 (Botany)*, 19: 1-56.
- Nakagoshi N. 1984b. Ecological studies on the buried viable seed population in soil of the forest communities in Miyajima Island, southwestern Japan II. *Hikobia*, 9: 109-122.
- Nakagoshi N. 1985a. Buried viable seed population in the *Abies firma* forest in Miyajima Island, southwestern Japan. *Hikobia*, 9: 207-214.
- Nakagoshi N. 1985b. Buried viable seeds in temperate forests. "The Population Structure of Vegetation" (ed. White J.), 551-570. Dr W. Junk Publishers, Dordrecht.
- Nakagoshi N. 1992. Seed banks in climax forest of Japan. *Braun-Blanquetia*, 8: 141-148.
- Nakagoshi N. & Wada S. 1990. Population structure and succession in temperate forests of southwestern Japan. *Vegetatio*, 87: 73-84.
- 中静 透 1984. ブナ林の更新. *遺伝*, 38(4): 62-66.

- Nakashizuka T. 1984. Regeneration process of climax beech (*Fagus crenata* Blume) forests IV. Gap formation. Japanese Journal of Ecology, 34: 75-85.
- Nakashizuka T. 1987. Regeneration dynamics of beech forests in Japan. Vegetatio, 69: 169-175.
- Nakashizuka T. 1988. Regeneration of beech (*Fagus crenata*) after the simultaneous death of undergrowing dwarf bamboo (*Sasa kurilensis*). Ecological Research, 3: 21-35.
- Nakashizuka T. 1989. Role of uprooting in composition and dynamics of an old-growth forest in Japan. Ecology, 70: 1273-1278.
- 中静 透 1991. 森林動態の大面積長期継続研究について. 日本生態学会誌, 41: 45-53.
- Nakashizuka T., Iida S., Tanaka H., Shibata M., Abe S., Masaki T. & Niiyama K. 1992. Community dynamics of Ogawa Forest Reserve, a species rich deciduous forest, central Japan. Vegetatio, 103: 105-112.
- Nakashizuka T. & Numata M. 1982a. Regeneration process of climax beech forests I. Structure of a beech forest with the undergrowth of *Sasa*. Japanese Journal of Ecology, 32: 57-67.
- Nakashizuka T. & Numata M. 1982b. Regeneration process of climax beech forests II. Structure of a forest under the influences of grazing. Japanese Journal of Ecology, 32: 473-482.
- 中静 透・山本 進一 1987. 自然攪乱と森林群集の安定性. 日本生態学会誌, 37: 19-30.
- Naylor R.E.L. 1985. Establishment and peri-establishment mortality. "Studies of Plant Demography: A Festschrift for John L. Harper" (ed. White J.), 95-109. Academic Press, London.
- 日本ぶな材協会 1966. ぶな—その利用. 268pp. 松尾印刷, 東京.
- 沼田 真・岩瀬 徹 1975. 図説日本の植生. 175pp. 朝倉書店, 東京.
- 小川 房人 1980. 個体群の構造と機能. 221pp. 朝倉書店, 東京.

- Ohno K. 1982. A phytosociological study of the valley forests in the Chugoku Mountains, southwestern Honshu, Japan. *Japanese Journal of Ecology*, 32: 303-324.
- 大嶋 有子・山中 典和・玉井 重信・岩坪 五郎 1990. 芦生演習林の天然林における溪畔林優占高木種—トチノキ, サワグルミーに関する分布特性の種間比較. *京都大学農学部演習林報告*, 62: 15-27.
- 大井 次三郎・北川 政夫 1983. *新日本植物誌顕花篇*. 1716pp. 至文堂, 東京.
- Olmsted N.W. & Curtis J.D. 1947. Seeds of the forest floor. *Ecology*, 28: 49-52.
- Peters R. & Ohkubo T. 1990. Architecture and development in *Fagus japonica* - *Fagus crenata* forest near Mount Takahara, Japan. *Journal of Vegetation Science*, 1: 499-506.
- Peterson C.J., Carson W.P., McCarthy B.C. & Pickett S.T.A. 1990. Microsite variation and soil dynamics within newly created treefall pits and mounds. *Oikos*, 58: 39-46.
- Peterson C.J. & Pickett S.T.A. 1990. Microsite and elevational influences on early forest regeneration after catastrophic windthrow. *Journal of Vegetation Science*, 1: 657-662.
- Pickett S.T.A. & McDonnell M.J. 1989. Seed bank dynamics in temperate deciduous forest. "Ecology of Soil Seed Banks" (eds. Leck M.A., Parker V.T. & Simpson R.L.), 123-147. Academic Press, San Diego.
- Pickett S.T.A. & White P.S. 1985. *The Ecology of Natural Disturbance and Patch Dynamics*. 472pp. Academic Press, New York.
- Pielou E.C. 1966. The measurement of diversity in different types of biological collections. *Journal of Theoretical Biology*, 13: 131-144.
- Pigott C.D. 1985. Selective damage to tree-seedlings by bank voles (*Clethrionomys glareolus*). *Oecologia*, 67: 367-371.

- Putz F.E. 1983. Treefall mounds and pits, buried seeds, and the importance of soil disturbance to pioneer trees on Barro Colorado Island, Panama. *Ecology*, 64: 1069-1074.
- Putz F.E., Coley P.D., Lu K., Montalvo A. & Aiello A. 1983. Uprooting and snapping of trees: structural determinants and ecological consequences. *Canadian Journal of Forest Research*, 13: 1011-1020.
- Rabotnov T.A. 1978. On coenopopulations of plants reproducing by seeds. "Structure and Functioning of Plant Populations" (eds. Fraysen A.H.J. & Woldendorp J.W.), 1-26. North-Holland Publ. Co., Amsterdam.
- 頼 杏坪 1825. 藝藩通志卷五十二「藝藩通志卷二」(岡田 俊太郎編, 1910). 755-770. 廣島圖書館, 広島.
- Röhrig E. & Ulrich B. 1991. *Temperate Deciduous Forests*. 635pp. Elsevier, Amsterdam.
- Runkle J.R. 1981. Gap regeneration in some old-growth forests of the eastern United States. *Ecology*, 62: 1041-1051.
- Runkle J.R. 1982. Patterns of disturbance in some old-growth mesic forests of eastern North America. *Ecology*, 63: 1533-1546.
- Runkle J.R. 1985. Disturbance regimes in temperate forests. "The Ecology of Natural Disturbance and Patch Dynamics" (eds. Pickett S.T.A. & White P.S.), 17-33. Academic Press, New York.
- Sahashi N., Kubota T. & Shoji T. 1994. Temporal occurrence of dead seedlings of Japanese beech and associated fungi. *Journal of the Japanese Forestry Society*, 76: 338-345.
- Sahashi N., Kubota T. & Shoji T. 1995. Pathogenicity of *Colletotrichum dematium* isolated from current-year beech seedlings exhibiting damping-off. *European Journal of Forest Pathology*, 25: 145-151.
- 齊藤 功 1984. ブナ帯における森林資源の利用. 「日本のブナ帯文化」(市川 健夫・山本 正三・齊藤 功編), 104-121. 朝倉書店, 東京.

- 酒井 昭 1982. 植物の耐雪性と寒冷適応. 469pp. 学会出版センター, 東京.
- 崎尾 均 1993. シオジとサワグルミ稚樹の伸長特性. 日本生態学会誌, 43: 163-167.
- 桜井 明久 1984. 中国山地におけるブナ帯農業. 「日本のブナ帯文化」(市川 健夫・山本 正三・齊藤 功編), 265-283. 朝倉書店, 東京.
- Sasaki Y. 1970. Versuch zur systematischen und geographischen Gliederung der japanischen Buchenwaldgesellschaften. *Vegetatio*, 20: 214-249.
- 佐藤 創 1992. サワグルミ林構成種の稚樹の更新特性. 日本生態学会誌, 42: 203-214.
- Schaetzel R.J., Johnson D.L. & Small T.W. 1989. Tree uprooting: review of terminology, process, and environmental implications. *Canadian Journal of Forest Research*, 19: 1-11.
- Shaw M.W. 1968. Factors affecting the natural regeneration of sessile oak (*Quercus petraea*) in North Wales. II. Acorn losses and germination under field conditions. *Journal of Ecology*, 56: 647-660.
- Shidei T. 1974. Forest vegetation zones. "The Flora and Vegetation of Japan" (ed. Numata M.), 87-124. Kodansha and Elsevier Scientific, Tokyo and Amsterdam.
- 四手井 綱英 1977. 林地管理と遷移. 「群落の遷移とその機構」(沼田 真編), 139-146. 朝倉書店, 東京.
- 島野 光司・沖津 進 1994. 関東周辺におけるブナ自然林の更新. 日本生態学会誌, 44: 283-291.
- Simpson R.L., Leck M.A. & Parker V.T. 1989. Seed banks: General concepts and methodological issues. "Ecology of Soil Seed Banks" (eds. Leck M. A., Parker V. T. & Simpson R. L.), 3-8. Academic Press, San Diego.

- Sork V.L. 1984. Examination of seed dispersal and survival in red oak, *Quercus rubra* (Fagaceae), using metal-tagged acorns. *Ecology*, 65: 1020-1022.
- Stewart G.H. 1986. Forest dynamics and disturbance in a beech/hardwood forest, Fiordland, New Zealand. *Vegetatio*, 68: 115-126.
- 杉田 久志 1988. 多雪山地浅草岳における群落分布に関わる環境要因とその作用機構—ブナの生育状態に着目して—。I. 積雪深と群落分布の関係. *日本生態学会誌*, 38: 217-227.
- Suzuki W. 1993. Germination of *Rubus palmatus* var. *coptophyllus* and *R. microphyllus* seeds buried in soil for 7.5 years. *Ecological Research*, 8: 107-110.
- Sørensen T.A. 1948. A method of establishing groups of equal amplitude in plant sociology based on similarity of species content and its application to analysis of the vegetation on Danish commons. *Biol. Skr. Kong. danske. Vidensk. Selskab*, 5(4): 1-34.
- 田川 日出夫・沖野 外輝夫 1979. 生態遷移研究法. 177pp. 共立出版, 東京.
- 田川 基二 1959. 原色日本羊歯植物図鑑. 270pp. 保育社, 大阪.
- 高岡 貞夫 1993. 宗谷丘陵北部における二次植生の形成過程. *日本生態学会誌*, 43: 69-82.
- 田中 修・紙谷 智彦・丸山 幸平 1989. ミズナラ二次林の堅果生産能力と薪炭林の伐採周期からみた実生更新の可能性. *日本林学会誌*, 71: 26-30.
- 田中 豊・垂水 共之・脇本 和昌 1984. パソコン統計解析ハンドブック (II) . 多変量解析編. 403pp. 共立出版, 東京.
- Tanner E.V.J., Kapos V. & Healey J.R. 1991. Hurricane effects on forest ecosystems in the Caribbean. *Biotropica*, 23: 513-521.
- Thompson K. & Grime J.P. 1979. Seasonal variation in the seed banks of herbaceous species in ten contrasting habitats. *Journal of Ecology*, 67: 893-921.

- Tsukada M. 1982a. Late-quaternary development of the *Fagus* forest in the Japanese Archipelago. *Japanese Journal of Ecology*, 32: 113-118.
- Tsukada M. 1982b. Late-quaternary shift of *Fagus* distribution. *Botanical Magazine, Tokyo*, 95: 203-217.
- Veblen T.T. 1985. Stand dynamics in Chilean *Nothofagus* forests. "The Ecology of Natural Disturbance and Patch Dynamics" (eds. Pickett S.T.A. & White P.S.), 33-51. Academic Press, New York.
- Wada N. 1993. Dwarf bamboos affect the regeneration of zoochorous trees by providing habitats to acorn-feeding rodents. *Oecologia*, 94: 403-407.
- Walter H. 1979. *Vegetation of the earth*. 2nd ed. 20+274pp. Springer-Verlag, New York.
- 渡辺 隆一・中静 透・本間 暁・原 正利・依田 修二 1985. カヤノ平ブナ原生林の研究 II. 1982 年台風 10 号による風倒. 信州大学志賀自然教育研究施設研究業績, 22: 15-18.
- Watt A. S. 1947. Pattern and process in the plant community. *Journal of Ecology*, 35: 1-22.
- White J. 1985. The census of plants in vegetation. "The Population Structure of Vegetation" (ed. White J.), 33-88. Dr. W. Junk Publishers, Dordrecht.
- White P.S. 1979. Pattern, process, and natural disturbance in vegetation. *Botanical Review*, 45: 229-299.
- White P.S. & Pickett S.T.A. 1985. Natural disturbance and patch dynamics: An introduction. "The Ecology of Natural Disturbance and Patch Dynamics" (eds. Pickett S.T.A. & White P.S.), 3-13. Academic Press, New York.
- Whitmore T.C. 1982. On pattern and process in forests. "The Plant Community as a Working Mechanism" (ed. Newman E.I.), 45-59. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- Whitmore T.C. 1984. *Tropical rain forests of the Far East*, 2nd ed. 16+352pp. Clarendon Press, Oxford.

- 山本 進一 1981. 極相林の維持機構—ギャップダイナミクスの視点から. 生物科学, 33: 8-16.
- Yamamoto S. 1989. Gap dynamics in climax *Fagus crenata* forests. The Botanical Magazine, Tokyo, 102: 93-114.
- Yamamoto S. 1992a. Gap characteristics and gap regeneration in primary evergreen broad-leaved forests of western Japan. The Botanical Magazine, Tokyo, 105: 29-45.
- Yamamoto S. 1992b. The gap theory in forest dynamics. The Botanical Magazine, Tokyo, 105: 375-383.
- Yamamoto S., Nishimura N. & Matsui K. 1995. Natural disturbance and tree species coexistence in an old-growth beech-dwarf bamboo forest, southwestern Japan. Journal of Vegetation Science, 6: 875-886
- 山中 三男 1979. 石槌山地にみられたササの枯死後の植生変化. 石槌国定公園 石槌山・面河地区自然環境保全調査報告書 日本自然保協会調査報告書, 58: 65-73.
- 安田 雅俊・中越 信和・高橋 史樹 1991. 齧歯類による種子散布の定量法としての糸巻き法の検討. 日本生態学会誌, 41: 257-262.
- 安田 喜憲 1985. 東西二つのブナ林の自然史と文明. 「ブナ帯文化」(梅原 猛・安田 喜憲・南木 睦彦・岡本 素治・渡辺 誠・市川 健夫・太田 威・石川 純一郎・中川 重年・斎藤 功・大場 達之・西口 親雄・泉 祐一・四手井 綱英共著), 29-63. 思索社, 東京.
- 安田 喜憲 1988. 森林の荒廃と文明の盛衰. 277pp. 思索社, 東京.
- 安田 喜憲 1989. 文明は緑を食べる. 227pp. 読売新聞社, 東京.
- 安田 喜憲 1990. 気候と文明の盛衰. 358pp. 朝倉書店, 東京.
- Yokoyama T. & Suzuki W. 1986. Germination of *Rubus palmatus* var. *coptophyllus* and *R. microphyllus* seeds buried in soil for ten months. Journal of the Japanese Forestry Society, 68: 155-157.
- 吉野 由紀夫・豊原 源太郎・安藤 久次 1989. 立岩貯水池周辺地域(広島県)の森林植生. 立岩貯水池周辺地域の自然, 147-174. 中国電力, 広島.

You C. & Petty W.H. 1991. Effects of Hurricane Hugo on *Manikara bidentata*, a primary tree species in the Luquillo Experimental Forest of Puerto Rico. *Biotropica*, 23: 400-406.

付録：学名一覧

本論文で取り扱った維管束植物の学名を以下に示す。種子植物は大井・北川（1983），羊歯植物は田川（1959）の表記に従った。

- Cephalotaxus harringtonia* (Knight) K.Koch var. *nana* (Nakai) Rehder ハイイヌガヤ
Tsuga sieboldii Carr. ツガ
Pinus densiflora Sieb. et Zucc. アカマツ
Cryptomeria japonica (Linn. fil.) D. Don スギ
Sasa palmata (Marliac) Nakai チマキザサ
Miscanthus sinensis Anderss. ススキ
Carex dolichostachya Hayata var. *glaberrima* (Ohwi) T. Koyama ミヤマカンスゲ
Carex morrowii Boott カンスゲ
Carex foliosissima Fr. Schm. オクノカンスゲ
Luzula capitata (Miq.) Nakai. スズメノヤリ
Hosta montana F. Maekawa オオバギボウシ
Disporum smilacinum A. Gray チゴユリ
Pterocarya rhoifolia Sieb. et Zucc. サワグルミ
Carpinus tschonoskii Maxim. イヌシデ
Carpinus japonica Blume クマシデ
Corylus sieboldiana Blume ツノハシバミ
Betula grossa Sieb. et Zucc. ヨグソミネバリ
Fagus crenata Blume ブナ
Quercus mongolica Fischer var. *grosseserrata* (Blume) Rehd. et Wils. ミズナラ
Polygonum oreophilum (Makino) Ohwi ヤマミゾソバ
Phytolacca americana Linn. ヨウシュヤマゴボウ
Magnolia obovata Thunberg ホオノキ
Magnolia salicifolia (Sieb. et Zucc.) Maxim. タムシバ
Lindera umbellata Thunb. クロモジ
Schizophragma hydrangeoides Sieb. et Zucc. イワガラミ
Hydrangea paniculata Siebold ノリウツギ
Hydrangea macrophylla (Thunb.) Ser. var. *acuminata* (Sieb. et Zucc.) Makino ヤマアジサイ
Rubus pectinellus Maxim. コバノフユイチゴ
Rubus peltatus Maxim. ハスノハイチゴ
Rubus crataegifolius Bunge クマイチゴ
Rubus palmatus Thunb. ナガバモミジイチゴ
Prunus grayana Maxim. ウワミズザクラ
Pourthiaea villosa (Thunb.) Decne. var. *laevis* (Thunb.) Stapf カマツカ
Sorbus commixta Hedl. ナナカマド

Sorbus alnifolia (Sieb. et Zucc.) C. Koch アズキナシ
Desmodium oxyphyllum DC. ヌスビトハギ
Oxalis griffithii Edgew. et Hook. fil. ミヤマカタバミ
Phellodendron amurense Rupr. キハダ
Rhus ambigua Lavallée ex Dippel ツタウルシ
Rhus trichocarpa Miq. ヤマウルシ
Ilex macropoda Miq. アオハダ
Ilex geniculata Maxim. フウリンウメモドキ
Ilex crenata Thunb. イヌツゲ
Ilex leucoclada (Maxim.) Makino ヒメモチ
Euonymus lanceolatus Yatabe ムラサキマユミ
Hosiea japonica (Makino) Makino クロタキカズラ
Acer sieboldianum Miq. コハウチワカエデ
Acer japonicum Thunb. ハウチワカエデ
Acer shirasawanum Koidz. オオイタヤメイゲツ
Acer mono Maxim. イタヤカエデ
Acer rufinerve Sieb. et Zucc. ウリハダカエデ
Acer micranthum Sieb. et Zucc. コミネカエデ
Aesculus turbinata Blume トチノキ
Meliosma tenuis Maxim. ミヤマハハソ
Tilia japonica (Miq.) Simonkai シナノキ
Actinidia arguta (Sieb. et Zucc.) Planch. ex Miq. サルナシ
Stewartia pseudo-camellia Maxim. ナツツバキ
Hypericum erectum Thunb. オトギリソウ
Viola violacea Makino シハイスミレ
Viola grypoceras A. Gray タチツボスミレ
Elaeagnus umbellata Thunb. アキグミ
Aralia elata (Miq.) Seemann タラノキ
Panax japonicus C. A. Meyer トチバニンジン
Acanthopanax sciadophylloides Franch. et Savat. コシアブラ
Kalopanax pictus (Thunb.) Nakai ハリギリ
Cornus controversa Hemsley ミズキ
Cornus kousa Buerger ex Hance ヤマボウシ
Clethra barbinervis Sieb. et Zucc. リョウブ
Pieris japonica (Thunb.) D. Don アセビ
Lyonia ovalifolia (Wall.) Drude var. *elliptica* (Sieb. et Zucc.) Hand.-Mazz. ネジキ
Vaccinium japonicum Miq. アクシバ
Lysimachia japonica Thunb. コナスビ
Lysimachia clethroides Duby オカトラノオ
Symplocos coreana (Léveillé) Ohwi タンナサワフタギ

Pterostyrax corymbosa Sieb. et Zucc. アサガラ
Ligustrum tschonoskii Decaisne ミヤマイボタ
Fraxinus lanuginosa Koidz. アオダモ
Ajuga yezoensis Maxim. ニシキゴロモ
Asperula odorata Linn. クルマバソウ
Viburnum furcatum Blume オオカメノキ
Viburnum plicatum Thunb. var. *tomentosum* (Thunb.) Miq. ヤブデマリ
Peracarpa carnosa (Wall.) Hook. fil. et Thoms. var. *circaeoides* (Fr. Schm.) Makino タニギキョウ
Eupatorium chinense Linn. var. *simplicifolium* (Makino) Kitam. ヒヨドリバナ
Erigeron canadensis Linn. ヒメムカシヨモギ
Petasites japonicus (Sieb. et Zucc.) Maxim. フキ
Erechtites hieracifolia (Linn.) Rafin. ダンドボロギク
Plagiogyria matsumureana Makino ヤマソテツ
Matteuccia orientalis (Hook.) Trev. イヌガンソク
Polystichum tripterum (Kunze) Pr. ジュウモンジシダ
Dryopteris crassirhizoma Nakai オシダ