



| | |
|------------------|---|
| Title | 群落構造の解析による天然生ミズナラ林の更新様式に関する研究 |
| Author(s) | 佐野, 淳之 |
| Citation | 北海道大學農學部 演習林研究報告, 45(1), 221-266 |
| Issue Date | 1988-01 |
| Doc URL | http://hdl.handle.net/2115/21262 |
| Type | bulletin (article) |
| File Information | 45(1)_P221-266.pdf |



[Instructions for use](#)

群落構造の解析による天然生ミズナラ林の 更新様式に関する研究

佐野 淳之*

Studies on Regeneration Patterns in Natural Oak (*Quercus mongolica* var. *grosseserrata*) Forests through Community Structure Analysis

By

Junji SANO*

要 旨

ミズナラ林の更新様式を解明するため、北海道北部天然林において群落の時・空間的構造解析を行った。調査地は、北海道大学雨竜、天塩、中川各地方演習林である。

樹種構成と林分構造の解析より、天然生ミズナラ林は、他樹種との混交率を変化させながら異質な部分の複合として多様性を高め、構造的に安定な林分として維持されていると推察された。個体の分布様式は集中傾向を示し、上層木と下層木が組になって集団を構成する。下層木は上層樹冠が二重になった部分に多く、ササが稚樹定着の阻害要因として関わる。ミズナラは、樹高15~20 m (樹齢80~100年)まで急速に生長し、その後頭打ちとなるが、直径および材積生長量に衰えは認められない。林分生長量は3.36 m³/ha/yr, 生長率は1.25%である。

ミズナラの樹齢分布は不連続で、およそ100年の周期性を持ち、これは林冠層に達するまでの時間間隔に相当する。同齢個体群は様々な階層の構成要素となっているが、100年生以上では個体サイズにバラつきは少なく、若齢集団ほど生残率は低い。林分の平均回転時間は100年前後となった。更新の不連続性には、種子供給を前提としたササ枯死時の一斉的更新と風倒による上層木化促進が同調した複合要因が想定された。

キーワード： 群落構造, 樹齢分布, 更新様式, ミズナラ, 天然林。

1987年8月31日受理 Received August 31, 1987.

* 北海道大学農学部林学科造林学講座

Laboratory of Silviculture, Faculty of Agriculture, Hokkaido University.

目 次

| | |
|----------------------------|-----|
| 1. 序 論 | 223 |
| 1. 1 研究の意義と目的 | 223 |
| 1. 2 研究小史 | 224 |
| (a) 天然林の構造と更新過程 | 224 |
| (b) ミズナラ林の生態学 | 224 |
| 2. 研究方法 | 226 |
| 2. 1 研究対象地 | 226 |
| 2. 2 野外調査および解析方法 | 228 |
| (a) 野外調査 | 228 |
| (b) 解析方法 | 229 |
| 3. 天然林の種組成とそれらの量的関係 | 229 |
| 3. 1 種 組 成 | 229 |
| (a) 樹種構成 | 229 |
| (b) 種多様性 | 231 |
| 3. 2 林分構造 | 232 |
| (a) サイズの頻度分布 | 232 |
| (b) D-H関係 | 235 |
| 4. 群落構造の形成過程 | 236 |
| 4. 1 個体の分布様式 | 236 |
| (a) 稚樹の定着環境と生長 | 236 |
| (b) 後継樹の分布特性 | 239 |
| 4. 2 集団の構成 | 241 |
| (a) 個体間の距離 | 241 |
| (b) 集団数とその構成 | 241 |
| 4. 3 生長様式 | 242 |
| (a) 個体の生長過程 | 242 |
| (b) 林分生長量 | 247 |
| 5. ミズナラ林の更新動態 | 247 |
| 5. 1 樹齢分布と林分構造 | 247 |
| (a) 樹齢の頻度分布 | 247 |
| (b) 樹齢とサイズの関係 | 249 |
| 5. 2 森林の回転時間 | 250 |
| (a) 生 残 率 | 250 |
| (b) 林冠の回転率 | 250 |
| 5. 3 更新の不連続性とその要因 | 251 |
| (a) 樹幹に受けた傷の年代と分布 | 251 |
| (b) 更新の不連続性に関する要因の検討 | 253 |
| 6. 結 論 | 255 |
| 摘 要 | 256 |
| 謝 辞 | 258 |
| 文 献 | 258 |
| Summary | 266 |

1. 序 論

1.1 研究の意義と目的

従来より高蓄積、高品質を誇っていた北海道の天然林は、戦中、戦後の乱伐や農耕地、宅地などへの転換、昭和30年代からの拡大造林政策に見られるような針葉樹造林地の増加などによって急速に減少してきた。特に、良質な広葉樹資源を含む老齢広葉樹天然林にこの傾向が著しい(竹原, 1981)。ミズナラを始めとするナラ類は、北海道においては昭和35年頃まで広葉樹蓄積の第一位であり(菅野, 1984)、特にミズナラはその量とともに材質的に優れたものとして国内はもとより海外にまで輸出されていた(宮島, 1986)。しかし、ミズナラの減少、カンパ類の増加によって、この時期を境に順位が逆転し、カンパ類を中心とした広葉樹二次林が増加の一途にあることがうかがえる。今後とも大径木の伐採や開発行為に伴う若齢広葉樹林の増加が予想されるので、生物集団としての森林群落がどのような過程を経て成熟林分としての構造を作り出していくのかを現在明らかにしておくことが重要である。

一般に、広葉樹林は木材生産のみならず林地の保全などいわゆる公益的機能にも重要な役割を演じている(上村, 1984)。このことは、基本的に広葉樹の種多様性に裏付けられる。すなわち、広葉樹類は、ある場合には群落内に同所的に存在し、ある場合には互いに住み分けて生活する多様な樹種を含む。これらの種は空間的に複雑な構造を形成すると同時に、時間的にも様々な発達段階(stage)や推移段階(sere)に出現してくるので広葉樹林として体系的に認識し取り扱うことを一層困難なものにしている。針葉樹では、トドマツ、エゾマツを中心にこれまで多くの研究が続けられてきた。しかし、広葉樹の重要性が見直されてきたとは言え、広葉樹の樹種特性や群落の動態に関する知見は未だ不十分である。特に、北海道の多くの広葉樹林や混交林のように、組成が複雑で多様な特性を持つ樹種から構成されている場合には未解決の問題が多い。これらを明らかにするためには、個体レベルに着目しその樹種特性を詳細に検討することとともに、群落レベルでの特性を観察していく必要がある。群落レベルでの天然林が、人工林の場合と最も異なるのは、時間的要因つまり個体の起源と更新の連続性がどのようになっているのかが明らかでない場合が多いことである。天然林では径級の大小によって年数を推測することは危険(松川ら, 1955)である。従って、天然林研究にとって齢構造の解析は重要となる。

本研究では、北海道の天然林を構成する最も主要な樹種の一つであり、他樹種とも混生することの多いミズナラの優占する天然林を対象に、生態学的手法に基づいた構造解析を通してミズナラ林の自然群落としての構造的特性を明らかにし、また、サイズだけでは論じ切れない天然林の維持機構を、樹齢分布および生長過程から考察することを目的としている。

なお、本論文は「北海道大学審査学位論文」を、本研究報告の投稿規定に沿って取りまとめたものである。

1. 2 研究小史

(a) 天然林の構造と更新過程

天然林における自然法則を知る上で、その与えられた環境条件の中で最も安定した状態を呈すると考えられる原生林(吉良, 1963)の生態学的研究は極めて貴重な示唆を与える。樺太、北海道においては、エゾマツ、トドマツを中心とした原生林の研究が戦前より数多く報告されている。すなわち、新島(1921 a, 1921 b), 本多(1926), 植村(1928, 1931), 中村(1929, 1930, 1931), 上田(1933, 1936, 1950), 山崎(1936), 田中(1940), 谷口(1948), 服部(1950), 石狩川源流原生林総合調査団(1955)などである。これらの背景を吉田は、既に1921年「研究すべき原生林なるものが多数な時代は林学なるものもなく、原生林が利用荒廃の極、必要に迫られる学問として研究されるに至った」と述べている。一方、館脇(1943), 館脇・森本(1933), 館脇・内田(1935)らによって群落学的研究が精力的に進められていった。また、松川(1931, 1932, 1933, 1935)は、樹木群(森林構成群)を単位として天然林施業を行うことを説き、寺崎(1932, 1950)も同様のことを述べている。この基礎となるのは天然林では各個体が均一に分布するのではなく、集団を形成して生育するということであり、近年森林生態学の分野で盛んになった天然林の動態に関する研究における構造単位(OHSAWA, 1981), あるいはRegeneration complex(WATT, 1947)の考え方に繋がる。

太田ら(1969, 1970, 1972, 1973, 1975)は、針葉樹を中心として、北海道の天然林を構成する主要樹木の時間的、空間的分布を生態学的手法により解析した。また、ITO(1979)は、Stratification diagramを用いて階層構造の表現とその天然林への適用を行い、渡辺(1970, 1985)は、樹木の生態学的特性に基づいて、北海道天然林の推移と社会構造を論じた。最近では、北海道営林局によって「天然林における樹群構造と更新の解析」というテーマの研究報告が出されている(北海道営林局, 1980, 1981, 1983, 1984)。

前述のWATT(1947)を始めとして、極相林の維持機構という観点からの研究が世界的に行われ(WHITE, 1979; 山本, 1981; PICKETT and WHITE, 1985), 日本でも、亜高山帯の針葉樹林で大沢(1981), 小見山(1982), KANZAKI(1984), 常緑広葉樹林でNAKA(1982), ブナ林でNAKASHIZUKA and NUMATA(1982 a, 1982 b), HARA(1983)など多数の研究が各地の天然林で続けられている。また、WHITMORE(1975)は、WATT(1947)の考え方を熱帯林に適用し、森林の発達論(Forest growth cycle)を述べ、OLIVER(1981)は、森林の発達を後継樹の更新と関連させて、林分形成期(Stand initiation stage), 樹幹淘汰期(Stem exclusion stage), 下層再成期(Understory reinitiation stage), 成熟期(Old-growth stage)の各段階に分類した。

(b) ミズナラ林の生態学

ミズナラ(*Quercus mongolica* var. *grosseserrata*)を含むブナ科のコナラ属(*Quercus* L.)は北半球に広く分布しており、常緑性のものとミズナラのような落葉性の樹種に分けられる。

一般に落葉性広葉樹の起源について、AXELROD (1966) は、乾燥が規定したと述べ、また、*Quercus* の地史的な分布の変遷を日長との関係で考察した (AXELROD, 1983)。北米では合衆国北東部に広葉樹林が発達し、*Quercus* spp. は、ブナ (*Fagus grandifolia*) やサトウカエデ (*Acer saccharum*) とともに、その構成要素の一つとなっている (BRAUN, 1964)。欧州は森林と人間との係わりが長いと、原生状態に近い天然林は少ないが、*Quercus* (主に *Q. robur*) も主要樹種の一つであり、スウェーデンなどで針葉樹と混交する (KALELA, 1949; WALTER 1979) ことが北海道との比較の上で興味深い。LODL *et al.* (1977) によると、オーストリアの一部には *Q. petraea* の優良林分が残されている。ユーゴスラビアの広葉樹のうち、山地で優占する樹種はブナ (*Fagus sylvatica*) であり、北東部の平地で *Q. robur* を始めとする *Quercus* が多い (SCIENTIFIC COUNCIL OF VEGETATION MAP OF YUGOSLAVIA, 1986)。これに続くハンガリーの北東部山地には広大な *Quercus* 林 (優占種は *Q. petraea* および *Q. cerris*) が発達し、JAKUCS (1985) によって Ecology of an oak forest in Hungary という総合的研究が発表されている。中国では、The Forest of China (WANG, 1961) に、ミズナラの母種とされる *Q. mongolica* を始めとする *Quercus* spp. の分布や生態が述べられている。

ミズナラは、樺太南部から、ブナの南限と同じく九州 (鹿児島県高隈山) まで分布する。北海道における *Quercus* は、ミズナラの他に *Q. serrata* (コナラ)、*Q. dentata* (カシワ) が分布し、海岸の一部には *Q. mongolica* (カラフトカシワ、モンゴリナラ) が分布すると言われる (宮部・工藤, 1925)。北海道における *Quercus* の分布の歴史の変遷は中村・塚田 (1960)、五十嵐・熊野 (1981)、五十嵐 (1986) が論じている。北海道黒松内低地帯以北のようにブナの分布しない冷温帯林は、アジア東北部やソ連に見られ、吉良ら (1976) は、ブナ欠如型冷温帯落葉広葉樹林と呼んだ。館脇 (1955)、TATEWAKI (1958) は、北海道黒松内低地帯以北を、針葉樹林と広葉樹林がモザイク状に混交する温帯から寒帯への移行帯として位置付け、汎針広混交林帯と名付けた。植物社会学的研究によるとミズナラ林はブナクラスに属し (宮脇, 1977)、武田ら (1983) は北海道のミズナラ林をさらに3つの群集に分けている。一方、伊藤 (1982) は、ミズナラ林を含む北海道の広葉樹林をミズナラ・エゾイタヤ・シナノキ林としてまとめている。館脇らの一連の群落学的研究によると、ミズナラ林はトドマツの他に、イタヤ類、ハリギリ、シナノキなどの冷温帯性広葉樹を伴うことが多い (館脇, 1961; 館脇・五十嵐, 1971; 館脇・五十嵐, 1973)。館脇 (1932) は北大雨竜地方演習林の植物調査報告の中で、ミズナラ林は標高400 m前後に多く、上方では、ダケカンバ、下方ではトドマツ、シラカンバ、ホオノキ、ナナカマド、ベニイタヤなどと混生すると述べている。

ミズナラの遷移系列上の位置は有川 (1935)、野本 (1956)、渡辺 (1985) によると、ミズナラはブナに置き換わる。従って、ブナの存在しない北海道黒松内低地帯以北ではミズナラの優占する確率が高い。ミズナラは、平地から山地で優占し、トドマツと混生する場合が多く (石塚ら, 1983)、特にトドマツがミズナラの樹冠下に多いことから、酒井・千葉 (1979)、酒井ら

(1983) は2種の親和性が高いと述べた。ミズナラを含む北海道の広葉樹の樹種特性に関しては、柳沢(1974, 1981), 菊沢(1983), 坂上(1985)らが概説し、光の強さとの関係は小池(1985), KOIKE (1986), 初期の生残率は菊沢ら(1977), ミズナラの結実周期については原田(1947), 土井(1948), 今田(1972)が述べている。船越(1983)は北海道大学雨竜地方演習林における採種木の単木の結実量を発表し、九州大学北海道演習林では、ヘクタールあたりの結実量を毎年調査している(九州大学農学部附属演習林, 1982)。WATT(1919), KORSTIAN(1927), SHAW (1968 a) は、発芽と初期の生残に関する要因を分析した。BOSSEMA (1979) は堅果とカケスの関係を論じ、SHAW (1968 b), JANZEN (1970), JENSEN (1985) らは、カケスを始め、ネズミ、リスなどの動物が堅果の消失と分布拡大に大きな役割を果たしていることを示した。ミズナラでも KANAZAWA and NISHIKATA (1976), KANAZAWA (1982), 長谷川(1982, 1984), 桜井・斎藤(1983), 菊沢ら(1986), 宮木・菊沢(1986)によって同様のことが述べられている。

ミズナラ林の生態および群落構造に関する知見は、松井(1961), 松井・真辺(1961), 五十嵐(1970), 今田(1972), 柿原(1973, 1975, 1981), 菊沢(1978, 1983), Kanazawa(1983), 石塚(1983), 小林・高田(1985)らが述べている。特に今田(1972)は作業法を含めて論じており、また、菊沢(1979 a, 1979 b, 1979 c)はミズナラ林の収穫予想表を発表している。

2. 研究方法

2.1 研究対象地

研究対象地は、北海道北部のミズナラを主体とする天然林である。本研究の目的に沿い、人為的影響の少ない良く発達した林分を野外観察によって選定し調査区を設けた。ミズナラ林の他にトドマツ、シラカンパの優占する天然林を群落構造の比較対象とした。調査区は、条件に合致した林分が比較的良く残されている北海道大学雨竜地方演習林に15, 天塩地方演習林および中川地方演習林にそれぞれ1, 3の計19設定し群落調査を行った。それぞれの調査区の概要をTable 1に示す。なお、MQ, SQ, URは雨竜, T1は天塩, NQは中川各地方演習林に設けた調査区であることを示す。これらの中で、年輪解析も含めた詳細な構造解析を行い、論議の中心となる調査区を雨竜地方演習林のMQとした。その他は群落構造比較のための調査区で、特にSQ 1~3はMQに近接しているが構造の異なる調査区である。なお、NQ 2は傾斜約

Table 1. General description of stands investigated.

| | MQ | SQ1 | SQ2 | SQ3 | UR1 | UR2 | UR3 | UR4 | UR5 | UR6 | UR7 | UR8 | UR9 | UR10 | UR11 | T1 | NQ1 | NQ2 | NQ3 |
|-----------------------------|------|------|------|------|------|------|------|------|-----|------|-----|------|------|------|------|------|------|-----|-----|
| Area (m ²) | 2500 | 400 | 400 | 400 | 1000 | 500 | 300 | 375 | 625 | 750 | 600 | 250 | 250 | 500 | 400 | 2500 | 100 | 250 | 375 |
| N (/ha) | 860 | 1150 | 1100 | 1825 | 1190 | 1300 | 1733 | 1707 | 704 | 1027 | 517 | 2560 | 1360 | 1280 | 1550 | 720 | 1200 | 840 | 507 |
| BA (m ² /ha) | 38 | 57 | 22 | 126 | 61 | 150 | 130 | 100 | 74 | 49 | 96 | 49 | 66 | 76 | 61 | 41 | 95 | 113 | 66 |
| Volume (m ³ /ha) | 341 | 587 | 152 | 1270 | 535 | 1573 | 1232 | 980 | 732 | 474 | 925 | 462 | 807 | 748 | 607 | 417 | 701 | 925 | 529 |
| max. DBH (cm) | 123 | 80 | 60 | 100 | 110 | 82 | 74 | 65 | 109 | 68 | 107 | 43 | 62 | 137 | 68 | 91 | 45 | 91 | 73 |
| max. Height (m) | 28 | 29 | 24 | 27 | 24 | 30 | 29 | 27 | 29 | 27 | 28 | 26 | 26 | 30 | 28 | 28 | 21 | 22 | 23 |

15° の斜面上に設定したが、他は傾斜 5° 未満の平坦地である。

本地域は、北海道の中でも寒さが厳しく、特に雨竜地方演習林は多雪寒冷地域として知られ、最大積雪深は 275 cm に達する (北海道大学農学部附属演習林, 1986)。雨竜地方演習林母子観測所での気象観測による昭和 7 年から昭和 59 年までの 41 年間 (昭和 19 年から 30 年までは欠測) の気象データを、MÜLLER (1982) に沿って取りまとめ Table 2 に、これに基づく Climate-diagram map (WALTER *et al.*, 1967) を Fig. 1 に示す。気象条件の特徴をいくつか挙げると、気温では、これまで氷点下を記録したことのない月は 8 月のみであり、9 月からは直線的に寒冷化する。また、冬期と夏期の較差が大きく、吉良 (1948, 1976) による暖かさの指数 (WI) および寒さの指数 (CI) は、それぞれ 45.68, -68.03 となる。降水量は雪として冬に多く、日本海型気候を示すが、8 月前後にもピークが見られる。また、4 月、5 月には降水量が

Table 2. Summarized climatic data of Moshiri Research Station in Uryu Experiment Forest for forty one years.

| | Jan. | Feb. | Mar. | Apr. | May | June | July | Aug. | Sept. | Oct. | Nov. | Dec. | year |
|-------------------------------------|--------|--------|--------|--------|-------|-------|-------|-------|-------|--------|--------|--------|--------|
| Mean daily temperature (°C) | -11.83 | -11.76 | - 6.82 | 0.62 | 7.47 | 13.53 | 17.82 | 18.12 | 12.79 | 5.95 | - 0.94 | - 7.30 | 3.14 |
| Mean daily maximum temperature (°C) | - 6.18 | - 4.98 | - 0.19 | 6.35 | 13.98 | 20.03 | 23.48 | 23.62 | 19.02 | 12.15 | 3.56 | - 3.27 | 8.96 |
| Mean daily minimum temperature (°C) | -19.90 | -21.02 | -15.35 | - 5.61 | 0.76 | 6.72 | 12.21 | 12.82 | 6.83 | - 0.11 | - 5.58 | -13.52 | - 3.48 |
| Absolute maximum temperature (°C) | 3.7 | 6.8 | 10.8 | 19.5 | 28.4 | 29.6 | 33.6 | 33.7 | 28.4 | 22.3 | 16.8 | 9.1 | 33.7 |
| Absolute minimum temperature (°C) | -42.8 | -42.9 | -37.3 | -24.9 | -11.2 | - 5.7 | - 0.7 | 0.1 | - 4.9 | -16.5 | -25.7 | -39.2 | -42.9 |
| Mean relative humidity (%) | 83.1 | 82.2 | 81.2 | 79.3 | 77.7 | 81.3 | 84.5 | 85.5 | 84.6 | 82.2 | 84.7 | 85.3 | 82.6 |
| Mean precipitation (mm) | 163.0 | 109.7 | 103.1 | 70.0 | 80.3 | 91.1 | 125.2 | 174.5 | 176.1 | 165.7 | 186.3 | 206.9 | 1651.9 |
| Maximum precipitation (mm) | 341.6 | 224.8 | 224.3 | 145.0 | 165.9 | 272.2 | 274.1 | 473.5 | 520.4 | 356.5 | 351.1 | 383.4 | - |
| Minimum precipitation (mm) | 57.0 | 16.7 | 33.1 | 16.0 | 12.0 | 19.2 | 42.5 | 4.5 | 69.5 | 71.4 | 78.0 | 66.5 | - |
| Mean duration of sunshine (h) | 76.5 | 96.4 | 138.7 | 163.9 | 187.1 | 199.3 | 184.8 | 169.1 | 159.4 | 135.4 | 69.8 | 56.5 | 1636.9 |

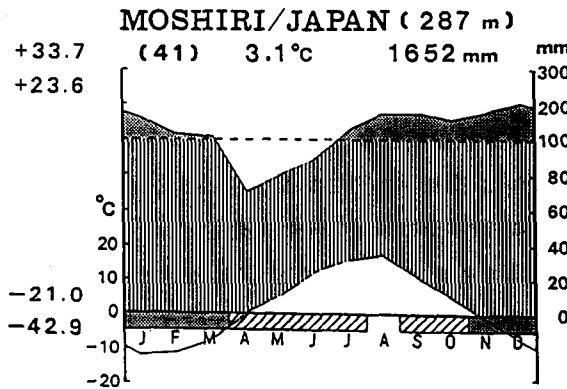


Fig. 1. Climate-diagram map of Moshiri Research Station in Uryu Experiment Forest.

少なく、空中湿度も低い。最大風速は、Table 3 に示すように、年によって変動が大きい、冬期を中心に強い風が吹く。風速 10 m/s 以上の風はほぼ毎年記録されているが、20 m/s 以上の強風は 35 年間で 4 回、記録のない年を考慮にいと、平均して 6~8 年に 1 度は風速 20 m/s 以上になると思われる。

Table 3. Records of maximum wind velocity for specific years in Moshiri Research Station.

| Year | Month | Velocity (m/s) | Year | Month | Velocity (m/s) |
|-----------------------|-------|----------------|------|-------|----------------|
| 1938 | Apr. | 10.1 | 1967 | Apr. | 12.0 |
| 1939 | Jan. | 17.3 | 1968 | May | 10.1 |
| 1940 | Apr. | 9.8 | 1969 | Apr. | 10.1 |
| 1941 | May | 16.8 | 1970 | Apr. | 10.0 |
| 1942 | May | 20.0 | 1971 | Mar. | 8.7 |
| 1943 | Apr. | 10.3 | 1972 | Dec. | 10.3 |
| (1944-1955 no record) | | | 1973 | Feb. | 9.7 |
| 1956 | Mar. | 15.2 | 1974 | Mar. | 9.0 |
| 1957 | Aug. | 8.4 | 1975 | Nov. | 8.7 |
| 1958 | Sept. | 12.9 | 1976 | Oct. | 8.3 |
| 1959 | May | 12.9 | 1977 | Oct. | 18.3 |
| 1960 | Dec. | 13.2 | 1978 | Dec. | 21.9 |
| 1961 | Feb. | 13.9 | 1979 | Apr. | 21.8 |
| 1962 | Jan. | 10.1 | 1980 | Mar. | 19.6 |
| 1963 | Mar. | 13.5 | 1981 | Aug. | 19.3 |
| 1964 | Apr. | 13.2 | 1982 | May | 19.6 |
| 1965 | Jan. | 13.2 | 1983 | Jan. | 24.1 |
| 1966 | Apr. | 10.8 | 1984 | Oct. | 18.4 |

2.2 野外調査および解析方法

(a) 野外調査

選定した調査林分に Table 1 で示した大きさの方形区ないしは帯状区を設け、樹高 2 m 以上の個体を対象に毎木調査を実施した。調査項目は、位置、樹種、胸高直径(DBH)、樹高、最下生枝下高、樹冠の広がりである。胸高直径が 10 cm 以上の枯損木(倒木と立枯木)については、針葉樹、広葉樹の別と胸高直径および位置を記載した。それぞれの調査区に 5 m 幅の副方形区を設け、草本層における各種の植被率、ササ平均高および樹高 2 m 未満の樹木の樹種、樹高、更新立地(倒木上か否か)、樹齢(当年生か否か)を記載した。MQ では、(10×50) m² 副方形区を設け、樹高 2 m 未満の稚樹について同様の測定をした。MQ に関しては、10 m グリッドの交点におけるササ上(高さ 2 m)、ササ下(高さ 0.2 m)での相対照度を測定した。また、10 m グリッドごとに計 25 個の(1×1) m² ササ調査区を設け、稈数、平均高、葉層下部高、生重を測定した後、実験室に持ち帰り乾重を測定した。MQ では、群落調査の後、樹高 2 m 以上の全個体を伐倒し、樹高、枝の直径を計測した。さらに、胸高直径 10 cm 以上の個体については高さ 2.5 m ごとに、胸高直径 10 cm 未満の個体では高さ 1 m ごとに年輪解析用の円板を採取

した。力枝については基部の円板のみ採取した。なお、採取は1983年9月に行った。

(b) 解析方法

同じ種であっても個体サイズに大きな幅を持つ樹木を対象とする場合、群落における優占性は個体数以外の量的な尺度で捉える必要があり、本研究では空間的優占性の測度として、胸高断面積を、また特に垂直的な優占性を扱う場合には樹高を用いている。群落の構造的特性の表現としての群落類似度、種多様性、順位曲線は、これらの測度を用い、優占性の配分様式という観点から解析した。階層区分は、群落内における個体の位置という観点から、樹高2m未満の個体を稚樹とし、樹高2m以上の個体については樹高15mまでを下層木、樹高15m以上を上層木とした。個体の分布様式は $I\delta$ (MORISITA, 1959) を用いて解析し、個体間距離に基づいて集団の抽出を行った。

採取した円板の年輪数を数え、高さ0mの年輪数が不明の場合は平均樹高生長量から樹齢を推定した。直径10cm以上の個体については外側より5年ごとの直径生長を計測して樹幹解析を行い、生長量の算出と生長曲線の作成を行った。また、円板に傷があり、その後巻き込みが見られるものに関しては、傷を受けたのが何年前かを記載した。

なお、樹種名は必要に応じて以下の略号を用いた。

Qm: ミズナラ *Quercus mongolica* var. *grosseserrata*

Am: ベニイタヤ *Acer mono* var. *mayrii*

As: トドマツ *Abies sachalinensis*

Be: ダケカンバ *Betula ermanii*

Bp: シラカンバ *B. platyphylla* var. *japonica*

3. 天然林の種組成とそれらの量的関係

3.1 種組成

(a) 樹種構成

北海道営林局(直轄)管内における天然林の樹種構成は、材積の多い順にトドマツ、イタヤ類、ミズナラであり、ミズナラは最も大径木の割合が高い(佐野ら, 1981)。本研究の対象地域では、Table 4 に示すように、ミズナラの共優占種として出現するのはベニイタヤ、トドマツ、ダケカンバである。他に随伴する高木種としては、ホオノキ、ハリギリ、ヒロハノキハダなどの温帯性落葉広葉樹がある。ミズナラ林の林床は、通常ササ類が優占し、特に本地域ではクマイザサと強く結びついている。クマイザサはほとんどの調査区で被度5(75~100%)であり、その平均高は1~2mとなっている。トドマツの優占性が高まると、ササの被度、平均高とも低下する傾向にある。

樹高2m以上の樹木を対象とした毎木調査より得られた各樹種の胸高断面積の相対値に基づくクラスター分析により群落の類型区分を行った。その結果を Fig. 2 の樹状図に示す。調

Table 4. Dominant tree species and cover of *Sasa* in each stand.

| | MQ | SQ1 | SQ2 | SQ3 | UR1 | UR2 | UR3 | UR4 | UR5 | UR6 | UR7 | UR8 | UR9 | UR10 | UR11 | T1 | NQ1 | NQ2 | NQ3 |
|---------------------------|-----|------|------|------|------|-----|-----|------|------|-----|------|------|------|------|------|-----|-----|-----|-----|
| No. of species | 11 | 9 | 7 | 6 | 8 | 6 | 7 | 6 | 6 | 8 | 6 | 5 | 4 | 8 | 6 | 14 | 3 | 6 | 6 |
| Dominant* | Qm | As | As | Qm | Qm | Qm | Qm | Qm | Qm | Qm | Qm | Bp | As | As | As | Qm | Qm | Qm | Qm |
| Co-dominant* | Am | Qm | Be | As | As | As | As | As | As | Be | As | As | — | Qm | Qm | — | Be | Be | Be |
| BA of <i>Abies</i> (%) | 0.8 | 69.6 | 36.3 | 15.2 | 11.3 | 5.7 | 5.9 | 19.5 | 17.8 | 1.1 | 21.4 | 12.3 | 99.7 | 40.4 | 85.0 | 2.6 | 0.0 | 0.0 | 0.0 |
| Cover of <i>Sasa</i> (%) | 100 | 90 | 100 | 80 | 100 | 100 | 100 | 100 | 70 | 100 | 100 | 100 | 50 | 80 | 80 | 100 | 100 | 100 | 100 |
| Height of <i>Sasa</i> (m) | 1.8 | 1.6 | 1.7 | 1.5 | 1.6 | 1.5 | 1.7 | 1.5 | 0.9 | 1.8 | 1.5 | 1.5 | 1.0 | 1.2 | 1.6 | 1.9 | 1.6 | 2.0 | 1.6 |

* Codes for species are listed with Fig. 2.

査区間の種组成的距離にはユークリッド距離を用い、群平均法によりまとめた。最高値である91.0%の50%を区分基準とすると、ミズナラ(Qm)、ミズナラ・ダケカンバ(Qm・Be)、トドマツ・広葉樹(As・L)、トドマツ(As)、シラカンバ(Bp)の5タイプ区分された。これらのうち、ミズナラタイプのMQ, SQ3, トドマツタイプのSQ1, トドマツ・広葉樹タイプのSQ2を取り上げ、各樹種の胸高断面積に基づいて種順位曲線を描くと、Fig. 3のようになる。SQ1, SQ2, SQ3は共に直線となり、優占種の如何に拘らず、幾何級数的に優占性が減少していることを示す。ただし、直線の傾きは異なり、トドマツの優占するSQ1およびミズナラの優占するSQ3では傾きが急で階層性が明瞭であるのに対し、トドマツとダケカンバが優占する比較的疎な林分(SQ2)では傾きが緩やかであり、不明瞭な階層性を持ち、構造の不安定性を示している。一方、ミズナラの優占するMQでは直線とならず、優占種(ミズナラ)が卓越し、中庸の樹種が多様な対数正規的配分を示す。遷移が進むと幾何級数型から対数正規型に変化すること(BAZZAZ, 1975)や、異質な部分を含む大面積の方形区では対数正規的傾向を示すこと(延原・沼田, 1954; 森下, 1961)、また、多様な要因が関与する多数の種からなる群落で対数正規型になること(WHITTAKER and WOODWELL, 1969)などから、よく発達したミズナラ天然生林分は、対数正規型を示すと考えられる。

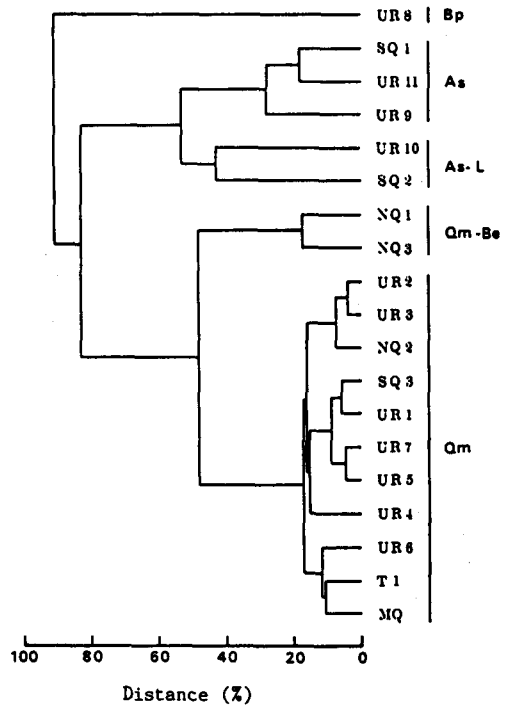


Fig. 2. Dendrogram on forest types based on relative basal areas of each stand. Species abbreviations are as follows: Qm, *Quercus mongolica* var. *grosseserrata*; Be, *Betula ermanii*; As, *Abies sachalinensis*; Bp, *Betula platyphylla* var. *japonica*; L, hardwood species.

(b) 種多様性

北海道におけるミズナラは、植物社会学的に見ると多様な種と結びついている(武田ら, 1983)が、成熟した林分に同時に出現する種はある程度限定される。渡辺(1985)の調査では、ミズナラ林の構成樹種数は2~17で、モードは8であった。本地域では、Table 4に示したように、調査面積にもよるが、通常10種前後出現する。

ここでは、優占性の配分という量的な概念も含めた種多様性関係を見るために、樹高2 m以上の樹木を対象に、種多様性に関する3つの指数値を算出し、Table 5に示す。すなわち、以下に示す優占の集中度 (PI), 対数級数則の α , および H' (bit) である。

$$PI = \sum Pi^2 \quad (\text{SIMPSON, 1949})$$

$$S = \alpha \log (1 + N/\alpha) \quad (\text{FISHER } et \text{ al., 1943})$$

$$H' = -\sum Pi \log Pi \quad (\text{SHANNON and WEAVER, 1949})$$

ここで、 P_i は樹種 i の胸高断面積 (%), S は樹種数, N は総個体数である。

ミズナラ優占林分における値の幅は、 PI が0.5~0.9, α が1.2~7.5, H' が0.3~1.5となる。純林に近いほど多様性が低く、面積の広い方形区MQおよびT1では共通して、 PI :0.6, α :5~7, H' :1.5ほどをとる。これらはミズナラ・トドマツ混交林のデータ(大島ら, 1982)や各地の広葉樹で得られた値(伊藤・宮田, 1977)と類似するので、MQ, T1に見られる値が天然生ミズナラ林の標準的多様度と考えられる。

他樹種の優占する林分では、純林状のトドマツ林(UR9)で極端に低い値が見られ、優占の集中性を示すとともに、他の調査区でも見られるように、他種と混生することによって、多様性を高めることにも貢献している。 H' が、調査区内で中程度の優占性を有する種の多様性を強く反映すると言われていること(伊藤・宮田, 1977)から、 H' は今後の種組成的変動とも関連があり、この値の高い林分(たとえばSQ2)では推移の予見性が低いと考えられる。

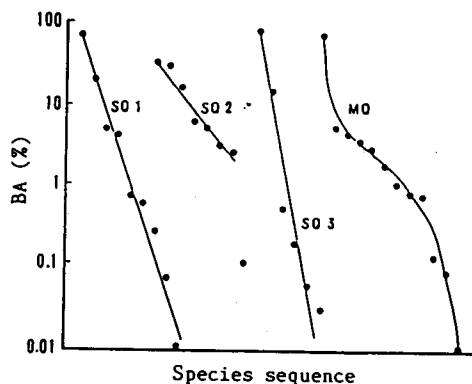


Fig. 3. Species sequence curves based on relative basal areas in each stand.

Table 5. Tree species diversity based on relative BA of each species.

| | Qm | | | | | | | | | | Qm • Be | | | As • L | | As | | Bp | |
|----------------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|---------|------|------|--------|------|------|------|------|------|
| | UR2 | NQ2 | UR3 | SQ3 | UR1 | UR5 | UR6 | UR7 | MQ | T1 | UR4 | NQ3 | NQ1 | UR10 | SQ2 | UR9 | UR11 | SQ1 | UR8 |
| No. of species | 6 | 6 | 7 | 6 | 8 | 6 | 8 | 6 | 11 | 14 | 6 | 6 | 3 | 8 | 7 | 4 | 6 | 9 | 5 |
| PI | 0.89 | 0.89 | 0.82 | 0.73 | 0.71 | 0.68 | 0.65 | 0.66 | 0.60 | 0.58 | 0.53 | 0.48 | 0.50 | 0.37 | 0.27 | 0.99 | 0.74 | 0.53 | 0.51 |
| α | 1.25 | 1.35 | 1.58 | 1.31 | 2.46 | 1.54 | 2.72 | 1.42 | 5.19 | 7.47 | 1.40 | 1.60 | 0.59 | 2.26 | 3.57 | 0.94 | 1.65 | 3.00 | 1.40 |
| H' | 0.33 | 0.40 | 0.60 | 0.69 | 0.86 | 0.84 | 1.14 | 0.80 | 1.42 | 1.50 | 1.24 | 1.26 | 1.00 | 1.74 | 2.15 | 0.03 | 0.72 | 1.35 | 1.46 |

また、ダケカンバは、山火跡地などに多く侵入すること(館脇・岩間, 1934; 中尾ら, 1973; 松田・滝川, 1985) から、ダケカンバの多い林分は過度の攪乱を受けた林分と考えられる。ダケカンバを含むSQ2では、種数が少ないにもかかわらず多様性が高いということは、まだ他種が入り得る構造ではあるが、過度の攪乱によりササが優占し、更新が押さえられている状態と思われる。一般に、過度の攪乱を受けた群落や、逆に攪乱が弱度過ぎると多様性は低く、中庸の攪乱によって多様性が最も高くなると言われている(CONNELL, 1978)。本地域においては、ダケカンバの多い林分が強度の攪乱を、トドマツの優占する林分が弱度～中庸の攪乱を受けた林分と推定され、ミズナラ大径木を含む混交林は中庸の攪乱によって維持されていると考えられる。

3.2 林分構造

(a) サイズの頻度分布

Table 1 で示したように、400 m² 程度の調査区では ha 当りの密度は 1,800 本、胸高断面積合計 150 m²、蓄積 1,500 m³ になり、部分的には極めて緊密な構造をとることができるが、ある程度面積を広くとると (MQ および T1)、当地域で調査された他の値 (木幡ら, 1980) や今田 (1974) などと同様に、ha 当りの密度は 800 本、胸高断面積合計 40 m²、蓄積 350~400 m³ ほどとなる。このことは、種順位曲線からも示唆されたように、いくつかの異質な部分の複合体として林分が維持されていることを示している。

Table 6 に、MQ における樹種別材積を示す。材積の計算は、北海道における針葉樹(トドマツ)、広葉樹別の直径と樹高による 2 変数回帰式 (林野庁計画課, 1980) によった。ミズナラが全体の 81% を占め、残りを他の広葉樹およびトドマツが占めている。Table 7 に、胸高直径および樹高の樹種別頻度分布を示す。全樹種をまとめると、大径木が少なく小径木の多い L 型分布を呈するが、樹種によって出現の仕方が異なっている。ミズナラは、中層に多いが、比較

Table 6. Stem volume of each species in stand MQ.

| | Volume (m ³ /ha) | % |
|--|--------------------------------|-------|
| <i>Quercus mongolica</i> var. <i>grosseserrata</i> | 276.5 | 81.0 |
| <i>Kalopanax pictus</i> | 19.9 | 5.9 |
| <i>Acer mono</i> var. <i>mayrii</i> | 13.0 | 3.8 |
| <i>Magnolia obovata</i> | 12.0 | 3.5 |
| <i>Acanthopanax sciadophylloides</i> | 7.6 | 2.2 |
| <i>Phellodendron amurense</i> | 5.7 | 1.7 |
| <i>Betula ermanii</i> | 3.1 | 0.9 |
| <i>Sorbus americana</i> subsp. <i>japonica</i> | 1.8 | 0.5 |
| <i>Abies sachalinensis</i> | 1.5 | 0.4 |
| <i>Ulmus laciniata</i> | 0.2 | 0.1 |
| <i>Fraxinus mandshurica</i> var. <i>japonica</i> | 0.0 | 0.0 |
| Total | 341.3 | 100.0 |

Table 7. DBH and height class distribution in stand MQ.

| DBH (cm) | 0- | 10- | 20- | 30- | 40- | 50- | 60- | 70- | 80- | 90- | 100- | 110- | 120- | Total |
|--|----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|------|------|------|-------|
| <i>Quercus mongolica</i> var. <i>grosseserrata</i> | 21 | 23 | 17 | 3 | 4 | 3 | 1 | 2 | 1 | 1 | 1 | | 1 | 78 |
| <i>Acer mono</i> var. <i>mayrii</i> | 38 | 11 | 2 | 3 | | | | | | | | | | 54 |
| <i>Magnolia obovata</i> | 10 | 1 | 1 | 1 | 1 | | | | | | | | | 14 |
| <i>Abies sachalinensis</i> | 10 | 2 | 1 | | | | | | | | | | | 13 |
| <i>Acanthopanax sciadophylloides</i> | 6 | 1 | 3 | 2 | | | | | | | | | | 12 |
| <i>Phellodendron amurense</i> | 1 | 8 | 1 | | | | | | | | | | | 10 |
| <i>Betula ermanii</i> | 5 | | 2 | | | | | | | | | | | 7 |
| <i>Kalopanax pictus</i> | | 3 | | | | 1 | | 1 | | | | | | 5 |
| <i>Sorbus americana</i> subsp. <i>japonica</i> | 3 | 1 | | 1 | | | | | | | | | | 5 |
| <i>Ulmus laciniata</i> | 1 | 1 | | | | | | | | | | | | 2 |
| <i>Fraxinus mandshurica</i> var. <i>japonica</i> | 1 | | | | | | | | | | | | | 1 |
| Total | 96 | 51 | 27 | 10 | 6 | 3 | 2 | 2 | 1 | 1 | 1 | | 1 | 201 |

| Height (m) | 2- | 4- | 6- | 8- | 10- | 12- | 14- | 16- | 18- | 20- | 22- | 24- | 26- | 28- | Total |
|--|----|----|----|----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-------|
| <i>Quercus mongolica</i> var. <i>grosseserrata</i> | 1 | 6 | 5 | 7 | 13 | 6 | 9 | 11 | 5 | 2 | 3 | 8 | | 2 | 78 |
| <i>Acer mono</i> var. <i>mayrii</i> | 19 | 11 | 6 | 4 | 2 | 7 | 3 | 2 | | | | | | | 54 |
| <i>Magnolia obovata</i> | 5 | 2 | 1 | 2 | | 2 | | | 1 | 1 | | | | | 14 |
| <i>Abies sachalinensis</i> | 9 | 1 | 2 | | | 1 | | | | | | | | | 13 |
| <i>Acanthopanax sciadophylloides</i> | 4 | 2 | | 1 | | 4 | | 1 | | | | | | | 12 |
| <i>Phellodendron amurense</i> | | 1 | | | 2 | 1 | 2 | 3 | 1 | | | | | | 10 |
| <i>Betula ermanii</i> | 3 | 1 | | 1 | | | | 1 | 1 | | | | | | 7 |
| <i>Kalopanax pictus</i> | | | | | 2 | 1 | | | | | 1 | | 1 | | 5 |
| <i>Sorbus americana</i> subsp. <i>japonica</i> | 2 | 1 | | | 1 | 1 | | | | | | | | | 5 |
| <i>Ulmus laciniata</i> | 1 | | 1 | | | | | | | | | | | | 2 |
| <i>Fraxinus mandshurica</i> var. <i>japonica</i> | | 1 | | | | | | | | | | | | | 1 |
| Total | 44 | 26 | 15 | 17 | 19 | 22 | 14 | 18 | 8 | 3 | 4 | 8 | 1 | 2 | 201 |

的連続的なサイズ分布を示す。トドマツ、ベニイタヤなどは、サイズの幅は狭いが連続的に出現する傾向があり、耐陰性の一つの表われであろう。

樹高による個体順位曲線を、Fig. 4 に示す。MQ, SQ1, SQ2 では直線となり、ミズナラ大径木が多くトドマツを上層に伴う SQ3 では上層の優占順位に優劣が少ない曲線を示し、中層が相対的に貧弱である。種組成は異なっているも、サイズが連続分布を示す調査区では、各個体の優占性が幾何級数的に減じ、個体間の階層性は強いが、群落の垂直的階層構造としては不明瞭となり、階層化の程度 (佐野, 1982) は低いと思われる。優占種以外の樹種は、優占種の間を埋めるように分布するため、多様性の高い林分での階層化の程度を低くすると考えられる。これは、北方の森林ほど階層数が少なく、種多様性の高い南方の森林ほど階層数が多くなり階層がはっきりしなくなること (HOZUMI, 1975) と同義であろう。

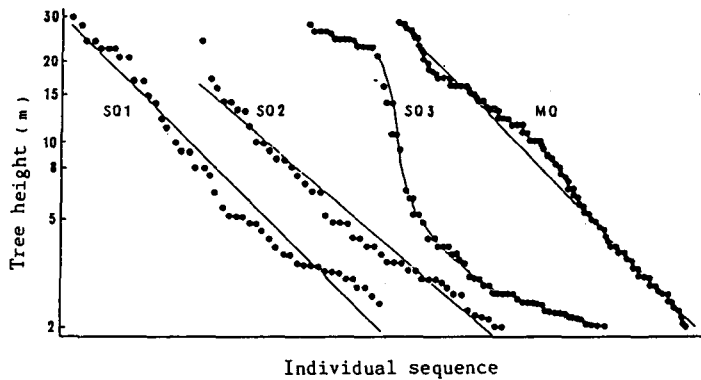


Fig. 4. Height sequence curves of each stand.

Table 8. DBH class distribution of dead trees in stand MQ.

| DBH (cm) | 20- | 30- | 40- | 50- | 60- | 70- | 80- | 90- | 100- | 110- | 120- | 130- | Total |
|---------------|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|------|------|------|------|-------|
| Hardwood | | | | | | | | | | | | | |
| fallen stem | 4 | 4 | 2 | 1 | 2 | 2 | 3 | | | 1 | | 1 | 20 |
| dead standing | 1 | 1 | | 1 | | | | | | | | | 3 |
| subtotal | 5 | 5 | 2 | 2 | 2 | 2 | 3 | | | 1 | | 1 | 23 |
| Conifer | | | | | | | | | | | | | |
| fallen stem | | 2 | 1 | 2 | 2 | 2 | | | | | | | 9 |
| dead standing | | 1 | 1 | | | | | | | | | | 2 |
| subtotal | | 2 | 2 | 3 | 2 | 2 | | | | | | | 11 |
| Total | 5 | 7 | 4 | 5 | 4 | 4 | 3 | | | 1 | | 1 | 34 |

Table 8 に、枯損木の胸高直径階別頻度分布を示す。針葉樹、広葉樹とも大径木が多く、針葉樹はトドマツ、広葉樹はほとんどがミズナラであった。ミズナラ枯損木の最大胸高直径は現在の生立木の最大値とほぼ等しく、トドマツは生立木よりかなり大きい。これらの胸高直径より、次項(b)で述べる拡張相対生長式を使って樹高を推定し、生立木と同様に材積を計算した。拡張相対生長式の係数は、広葉樹についてはMQの値を、針葉樹についてはトドマツの優占するSQ1の値を用いた。その結果をTable 9に示す。枯損木の材積は現在の各樹種の材積割合と比較して針葉樹が多く、かつてはトドマツの混交率が現在よりは高かったと思われる。枯損木のヘクタール当りの材積は283.0 m³となり、これは現在の材積の82.9%に当たる。

針広混交林における9年間の枯損量より求めた浅井ら(1986)の割合(4.89 m³/ha/yr)で枯損が起きているとすると、本調査区における枯損は、283.0/4.89=57.9年間で生じたことになる。また、柿原(1981)によると、ミズナラ老齢林の15年間の枯損量は13.9~15.8 m³/haであり、1年当

Table 9. Estimated volume of dead trees.

| | N (/ha) | Mean DBH (cm) | Mean height (m) | Volume (m ³ /ha) |
|----------|---------|---------------|-----------------|-----------------------------|
| Hardwood | 92 | 45.0 | 20.3 | 203.4 |
| Conifer | 44 | 43.6 | 22.5 | 79.6 |
| Total | 136 | 44.6 | 21.0 | 283.0 |

りに換算すると $0.93 \sim 1.05 \text{ m}^3/\text{ha}/\text{yr}$ となる。大径木が枯死した場合は値が大きくなり、ヤチダモ林で $3.1 \text{ m}^3/\text{ha}/\text{yr}$ となっている。本調査区でも枯損木に大径木が多いことを考慮し、この割合で枯損が起っているとすると、 $283.0/3.1=91.3$ 年で枯損が生じたことになり、枯損が集中的に生じたことを示唆する。

(b) D-H関係

発達した林分では、樹高に頭打ちが表れるため、胸高直径と樹高の関係は双曲線近似され、下記のような拡張相対生長式 (OGAWA *et al.*, 1965) に当てはまることが知られている。

$$1/H = 1/AD^h + 1/H^*$$

ここで、Hは樹高、Dは胸高直径、

A, h, H* は、それぞれの林分に固有の係数

A は、D=1のときのHに近似されることから、構成樹種の耐陰性を表すと言われ(萩野, 1975; 小見山, 1977), hは樹高に頭打ちが見られる以前の曲線の傾きに相当する。H* は樹高の限界値であり、環境(立地)の関数とも言われる(小川, 1969)。これらの係数値は、非線形回帰分析によって求めた。

それぞれの調査区における係数の値を Table 10 に示す。H* は 30~55 と 100 を越えるものとに分かれ、後者は群落として十分に発達しておらず、頭打ちが少なく単純相対生長に近い。ため H* が過大評価されたものと見ることが出来る。しかし、トドマツ林では、十分に発達していても H* が大きくなる傾向にあり、トドマツの樹形的特徴を反映して D-H 関係が直線に近くなる。また、潜在的には H* を達成する可能性を持っているとしても、トドマツ大径木に虫害、病害による枯死が多いこと(新島, 1921 b; 五十嵐, 1968) から、生態的に H* を達成することができないとも考えられる。また、A は群落の発達程度と関係がある(佐野, 1986)。

A と h は Fig. 5 に示すように負の相関を持つ。シラカンバ林は、高橋ら(1974)と同様に h が大きく、回帰直線を外れる傾向にある。h が 1 ならば今後の林分構造に変化が少ないと予見

Table 10. Parameters of hyperbolic equation of DBH and height in each stand.

| Forest type | stand | A | h | H* | Forest type | stand | A | h | H* | |
|-------------|-------|------|------|-------|-------------|-------|------|------|------|-------|
| Qm | MQ | 0.90 | 1.19 | 29.1 | Qm・Be | NQ1 | 1.45 | 0.87 | 35.5 | |
| | SQ3 | 1.07 | 1.03 | 36.6 | | NQ3 | 0.63 | 1.32 | 23.5 | |
| | UR1 | 1.05 | 1.08 | 30.2 | | As・L | SQ2 | 1.29 | 0.89 | 32.9 |
| | UR2 | 1.27 | 0.90 | 47.6 | UR10 | | 0.85 | 1.04 | 41.2 | |
| | UR3 | 1.83 | 0.69 | 107.2 | As | | SQ1 | 2.06 | 0.66 | 143.7 |
| | UR4 | 1.18 | 0.96 | 41.6 | | | UR9 | 0.39 | 1.39 | 41.6 |
| | UR5 | 1.05 | 1.13 | 30.5 | | UR11 | 1.67 | 0.80 | 55.1 | |
| | UR6 | 1.16 | 0.98 | 41.4 | Bp | UR8 | 0.20 | 1.79 | 31.6 | |
| | UR7 | 0.36 | 1.48 | 27.1 | | | | | | |
| | T1 | 0.94 | 1.16 | 33.5 | | | | | | |
| | NQ2 | 1.61 | 0.91 | 27.6 | | | | | | |

されること、また、各地の極相林で h が 1 に近似されると言われていること(小川, 1969; 荻野, 1975)から、 h は群落の構造的安定性を示すと考えられる。この意味で、下層に他種を交えたミズナラ天然林は h が 1 に近く、安定な構造を保持していると言することができる。

Fig. 6 は、樹種ごとに拡張相対生長式の係数を求め、 $A-h$ 関係を図示したものである。すなわち、記号に示した群落内において、該当する種個体群がどのような構造を持つかを表している。なお、個体数が少なすぎるなど、うまく式に当てはまらなかったものは除いた。これによると、Fig. 5 で示した群落全体での関係と類似しており、種個体群の場合も群落全体と同様の構造的規則性を持つものと思われる。また、樹種ごとにまとまって出現する傾向が見られることは、それぞれの樹種が群落内で固有の構造的位置を占めることを示唆する。

ミズナラは、群落としては h が 1 に近く安定的だが、ミズナラ林内の個体群としてはやや不安定である。一方、トドマツはトドマツ林内では不安定であるが、ミズナラ林内では h が 1 に近づく。これらのことはミズナラの優占する針広混交林の安定性を裏付けるものと言えよう。

4. 群落構造の形成過程

4.1 個体の分布様式

(a) 稚樹の定着環境と生長

本地域の天然生ミズナラ林の林床はクマイザサに優占されており、一般にササ類は北海道の天然林において更新を阻害すると言われている(脇本, 1969; 豊岡ら, 1983)。本項では、ササ型林床における稚樹の定着環境としての相対照度分布、および立地別の稚樹の更新、生長特

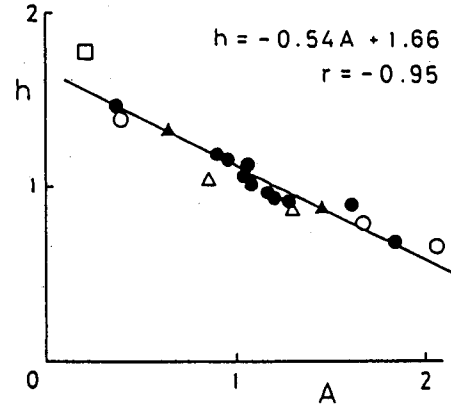


Fig. 5. Relationship between parameters A and h in hyperbolic equation of each stand. Forest types: closed circles, Qm; closed triangles, Qm • Be; open triangles, As • L; open circles, AS; open rectangle, Bp. Codes for species are listed with Fig. 2.

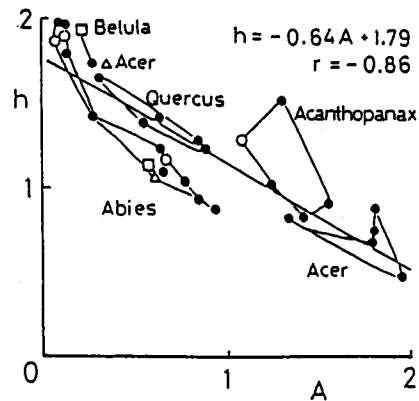


Fig. 6. $A-h$ relations in hyperbolic equation of each species in each stand. Symbols of forest types are same as Fig. 5.

性について述べる。

調査区MQを10mごとのグリッドに分割し、その交点(36点)での相対照度を、それぞれササ上(高さ2m)、ササ下(高さ0.2m)で5回ずつ測定した。各グリッドの四角の平均値を算出し図示したのがFig.7である。これをFig.10で示す樹冠投影図と対比すると、林内の相対照度は上木の密度に影響される傾向がある。ササ上では10~67%(平均35%)、ササ下では2~7%(平均3.7%)で、ササ上では変動が大きく、林冠の不均質性を反映しているが、ササ下では一律に小さな値となる。これは、照度の高い部分ではササの生育が良く、逆に、照度の低い部分ではササの生育が阻害されるため最終的に林床へ到達する陽光量が等しくなるためと考えられる。ササの現存量と相対照度との関係を調べるため、それぞれの10mグリッドの中央部に(1×1)m²の小方形区を設け、ササを刈り取って乾重を測定した。

ササ上の相対照度とササ乾重との関係をFig.8に示す。バラつきは大きいですが、豊岡ら(1981)の結果と同様に、相対照度が高いところでササ現存量が増加する傾向がある。これにより、Fig.9に示すように、陽光の林床への到達率(ササ下の相対照度×100/ササ上の相対照度)とササ現存量は負の相関を持つ。従って、ササ上の相対照度の如何に拘らずササ下ではおおむね5%以下となる。トドマツでは天然更新が認められる最低相対照度は1%程度との報告がある(柴草ら, 1968)が、トドマツに比べると陽性のミズナラの更新にとってササは阻害要因となりうる。トドマツなどの針葉樹が優占すると相対照度の低下によってササの密度が低くなるが同時にミズナラなどの更新も阻害し、逆に、林冠が疎開し過ぎるとササの繁茂によって林床への光の到達率が低くなるため、ミズナラなど耐陰性の高くない樹種にとっては、ササの衰退時に定着し、ササ高を脱することが必要であろう。

ササ型林床における倒木の存在は更新の場として重要である(服部, 1950; 紺野ら, 1981;

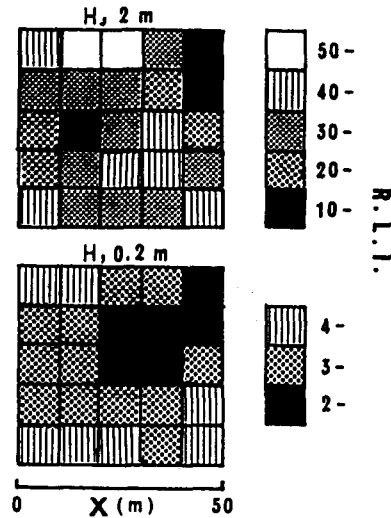


Fig. 7. Distribution of relative light intensities at the height of 2.0 m (above *Sasa*) and 0.2 m (below the foliage of *Sasa*) in stand MQ.

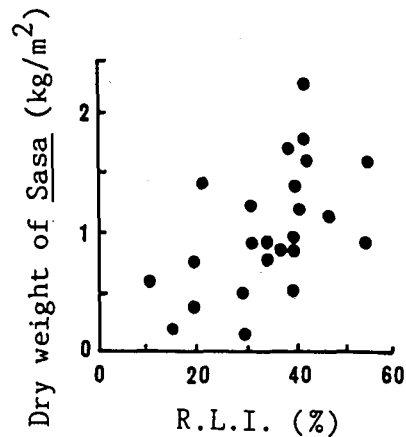


Fig. 8. Relationship between relative light intensity at 2 m high and dry weight of *Sasa*.

春木, 1982) と考えられるので, MQ における倒木上および林内土壌上という2つの立地別に稚樹の生育本数を調査した。Table 11 に示すように, ミズナラ, ベニイタヤなどは林内土壌上に多く, トドマツ, ナナカマドなどは相対的に倒木上で更新している割合が高い。立地別のミズナラ生長量をまとめ Table 12 に示す(佐野, 1985)。ミズナラは, 土壌上と倒木上での生長量に差は認められず, 樹高生長は, 平均して4 cm/yr 程度であり, 今田(1972)の弱被陰地での結果とほぼ等しく, 上木の被陰が影響している。生長の良い掻き起し跡地ではミズナラと同時にダケカンバなど初期生長の速い樹種が侵入し, 樹高の低いミズナラ稚樹が被圧されるため(松田・滝川, 1985), 裸地は, 必ずしもミズナラにとっての safe site (HARPER, 1977; SILVERTOWN, 1982) とは言えない。土壌上ではササや上木による

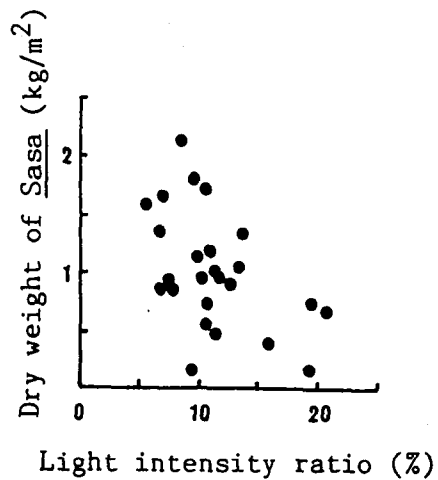


Fig. 9. Relationship between dry weight of *Sasa* and light intensity ratio. The light intensity ratios represent percentages of relative light intensity at 0.2 m high to that at 2.0 m high.

Table 11. Number of seedlings by habitat and age in 500 m² subplot in MQ.

| | Regeneration habitat | | Age | |
|--|----------------------|-------------|---------|---------------|
| | Soil | Fallen stem | Current | Over 2-yr-old |
| <i>Quercus mongolica</i> var. <i>grosseserrata</i> | 1826 | 20 | 2 | 1844 |
| <i>Acer mono</i> var. <i>mayrii</i> | 718 | 16 | 185 | 549 |
| <i>Abies sachalinensis</i> | 34 | 39 | 18 | 55 |
| <i>Sorbus americana</i> subsp. <i>japonica</i> | 45 | 20 | 40 | 25 |
| <i>Kalopanax pictus</i> | 5 | 3 | — | 8 |
| <i>Acer palmatum</i> var. <i>matsumurae</i> | 5 | — | 2 | 3 |
| <i>Acanthopanax sciadophylloides</i> | 1 | 1 | — | 2 |
| <i>Tilia japonica</i> | 1 | — | — | 1 |
| <i>Acer japonicum</i> | 1 | — | — | 1 |
| Total | 2636 | 99 | 247 | 2488 |

Table 12. Annual growth of oak seedlings in each habitat.

| | Regeneration habitat | | | Sown after scarification |
|--------------------------------|----------------------|-------------|----------------|--------------------------|
| | Soil | Fallen stem | Scarified land | |
| Height (cm) | 3.7±0.2 | 4.5±0.6 | 7.7±0.5 | 9.1±0.3 |
| Diameter at base (mm) | 5.4±0.4 | 5.5±0.2 | 11.9±0.7 | — |
| Length of terminal leader (cm) | 5.3±0.3 | 5.2±2.2 | 9.2±0.7 | 11.6±0.4 |

mean±S. E. M.

被圧、倒木上では乾燥、流亡など上層木化には様々な困難が予想される。

稚樹を倒木上と林内土壌上、および当年生と2年生以上に分け、種多様性を示したのが Table 13 である。土壌上より倒木上で多様性が高く、林内土壌上では

限られた樹種に優占が集中しているのに対し、倒木上では、絶対的な種数および個体数は少ないが、様々な樹種に、より均等に更新の場を提供している。また、当年生と2年生以上では、ほぼ同じ値を取ることから、当年から2年生以上の段階に進む際に、種による優占性の配分に大きな差がないことを示す。

(b) 後継樹の分布特性

天然生ミズナラ林の群落内における個体の水平的分布様式を検討するため、MQ に生育する樹高 2 m 以上の個体の位置に基づく $I\theta$ 値 (MORISITA, 1959) を算出した。その結果を階層別に Table 14 に示す。上層と下層を込みにした全層では、集中分布を示し、そのクランプサイズは、 $(12.5 \times 12.5) \text{ m}^2$ および $(3.1 \times 3.1) \text{ m}^2$ である。その中で、ミズナラだけを取り出すと、同じく集中分布であるが、クランプサイズは、 $(12.5 \times 12.5) \text{ m}^2$ のみとなる。また、一般に個体の分布様式は、上層がランダムないしは規則分布で、下層は集中すると言われ (紙谷・丸山, 1978; 並川・伊藤, 1981)、ここでも、階層別に見ると、上層木はランダムな分布様式を示すのに対し、下層木では全層と同様に集中分布を示し、クランプサイズも同じである。

全層および下層木におけるクランプサイズは 9.8 m^2 と 156 m^2 であり、次項 (b) でも述べるように、前者は小径木の、後者は大木の樹冠面積に相当する大きさであり、樹冠の面積と個体の集中性には関連性があることを示唆する。なお、ここで示したクランプサイズは、ミズナラの葉形質に基づく家系分析の結果 (門松・佐野, 1986) より小さい値を示しており様々な樹種、家系が互いに混生している可能性を示す。

MQ における個体の水平的分布を Fig. 10 に示す。本図は、樹高 2 m 以上の個体の位置と上層木の樹冠の広がりを表している。なお、点線は倒木を示す。これより MQ はいくつもの集団から構成されていることが分かる。特に、下層木は上層樹冠の存在と関係があると考えられる

Table 13. Species diversity of seedlings by habitat and age.

| | Regeneration habitat | | Age | |
|----------------|----------------------|-------------|---------|---------------|
| | Soil | Fallen stem | Current | Over 2-yr-old |
| No. of species | 10 | 6 | 5 | 10 |
| PI | 0.53 | 0.26 | 0.59 | 0.57 |
| H' | 1.24 | 2.11 | 1.13 | 1.19 |

Table 14. Patterns of spatial distribution of individuals in stand MQ.

| Stratification | Distributional pattern | Clump size (m×m) |
|---|------------------------|--|
| All strata ($2 \text{ m} \leq H$), All species | Contagious | 3.125×3.125 12.5×12.5 |
| All strata ($2 \text{ m} \leq H$), Oak | Contagious | 12.5×12.5 |
| Overstories ($15 \text{ m} \leq H$), All species | Random | — |
| Understories ($2 \text{ m} \leq H < 15 \text{ m}$), All species | Contagious | 12.5×12.5 3.125×3.125 |

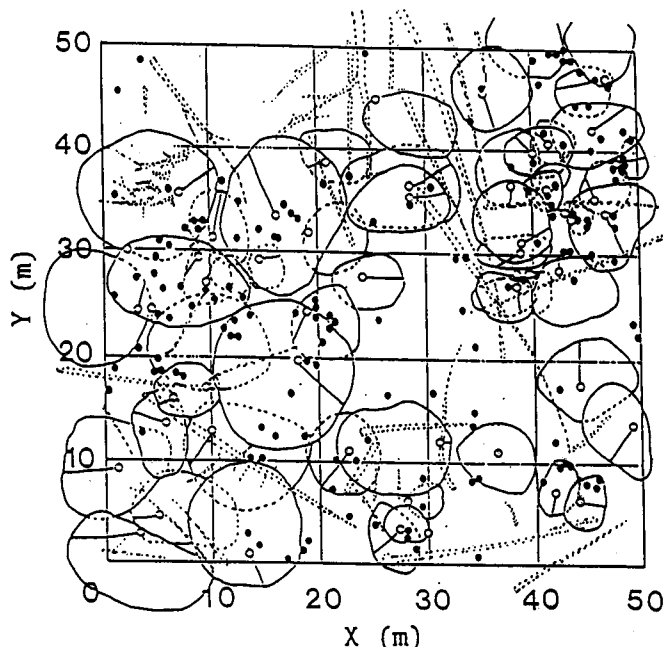


Fig. 10. Distributional map of individuals and crown projection in stand MQ. Open circles, overstories ($15\text{ m} \leq \text{Height}$); Closed circles, understories ($2\text{ m} \leq \text{Height} < 15\text{ m}$); Dotted lines, fallen stems.

ので、上層樹冠の重なりと下層木数を調べた結果を Table 15 に示す。林冠疎開部は、全体の面積の 36% に相当する。従って、下層木数の期待値は 55 となるが、実際にここに生育する下層木数は 30 であり、林冠疎開部では、ササにより更新が阻害された結果と考えられる。上層樹冠

のある部分に関しては、樹冠が二重になっている部分で相対的に下層木が多く、MQ 内の副調査区における稚樹の水平分布 (Fig. 11) にも示されるように、上層木の樹冠下およびその周辺に多い傾向がある。これは樹冠下での種子の落下量の多さや、稚樹の定着環境が良好なためと思われる。亜高山帯での針葉樹類が Seedling bank を形成して林冠ギャップに対応して更新する傾向があること (佐々木・原田, 1978; KOHYAMA, 1980; 中村・小幡, 1982; 田中, 1986) とは異なり、樹冠下でも更新するブナの更新様式 (NAKASHIZUKA and NUMATA, 1982 a) と類似するが、ブナよりさらに上層樹冠の影響が顕著で、ミズナラの耐陰性がブナより低く、ササによる稚樹の被圧が原因であろう。何れにしても、天然生ミズナラ林の更新は、単にある時間断面での稚樹の量などで捉えるだけでなく、上層木も含めた群落全体の動態として認識する

Table 15. Number of understories under each crown overlap of overstories.

| Crown overlap | Relative area (%) | No. of understories | Expected value |
|----------------|-------------------|---------------------|----------------|
| Single | 45 | 68 | 68 |
| Double | 18 | 52 | 28 |
| Triple or more | 1 | 3 | 2 |
| No canopy | 36 | 30 | 55 |
| Total | 100 | 153 | 153 |

ことが必要である。特に各個体が集団を形成して存在しているという点で、樹群という概念は重要である。

4.2 集団の構成

(a) 個体間の距離

群落としての構造単位である集団がどのような個体から構成され、どれほどの距離を置いて存在しているのかを、先ず、個体間距離の頻度分布を用いて検討した。

Table 16 に、ある個体から最近接個体までの距離の樹種別頻度分布を示す。全ての樹種を含めると、モードは0~1mにあり、各個体は極めて近接して生育していることが分かる。主体となる個体の樹種ごとに最近接個体間距離を見ると、ミズナラは1~2mにモードを持つが、0~1mから5~6mまで連続的に出現している。他に連続して出現する傾向を示すのは、ベニイタヤとトドマツである。逆に、不連続な出現傾向を示す樹種には、ホオノキ、コシアブラ、ハリギリなどがある。これは、個体数の大小とも関連するが、集団の作り易さとも関連している可能性がある。すなわち、連続的に出現傾向を示すミズナラ、ベニイタヤ、トドマツなどの樹種は、その距離は様々であるが、集団を形成して存在することが多く、不連続的に出現傾向を示す樹種は、他の個体とは離れて生育することができると考えられる。

(b) 集団数とその構成

Table 14 で示したクランプサイズを考慮しながら、個体間の距離行列に基づくクラスター分析によって個体をまとめていくと、一つの集団が単木のみで構成されている場合、すなわち、孤立木として存在するものも含めて集団数は34となった。ヘクタール当りに換算すると136集団となり、同様の操作で抽出した他の調査区での集団数とともに Table 17 に示すと、どの調査区でも150前後の集団から構成されてい

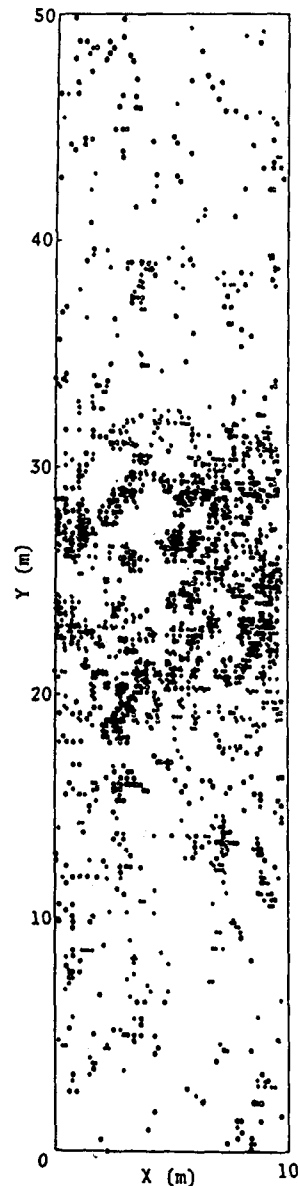


Fig. 11. Distributional map of seedlings in (10×50) m² subplot in stand MQ. Closed circles, oak; Open circles, other species.

Table 16. Frequency of distances to the nearest neighbour.

| Distance (m) | 0— | 1— | 2— | 3— | 4— | 5— | Total |
|--|----|----|----|----|----|----|-------|
| <i>Quercus mongolica</i> var. <i>grosseserrata</i> | 25 | 28 | 15 | 6 | 3 | 1 | 78 |
| <i>Acer mono</i> var. <i>mayrii</i> | 26 | 19 | 5 | 3 | 1 | | 54 |
| <i>Magnolia obovata</i> | 22 | 4 | | | 1 | 1 | 28 |
| <i>Abies sachalinensis</i> | 5 | 3 | 3 | 2 | | | 13 |
| <i>Acanthopanax sciadophylloides</i> | 4 | 4 | 3 | | | 1 | 12 |
| <i>Phellodendron amurense</i> | 8 | 1 | | 1 | | | 10 |
| <i>Betula ermanii</i> | 2 | 5 | | | | | 7 |
| <i>Kalopanax pictus</i> | 2 | 2 | | | 1 | | 5 |
| <i>Sorbus americana</i> subsp. <i>japonica</i> | 2 | 1 | 1 | | 1 | | 5 |
| <i>Ulmus laciniata</i> | 1 | | 1 | | | | 2 |
| <i>Fraxinus mandshurica</i> var. <i>japonica</i> | 1 | | | | | | 1 |
| Total | 98 | 67 | 28 | 12 | 7 | 3 | 215 |

ることが認められる。

それぞれの集団がどのような個体から構成されているのかを明らかにするために、MQにおける集団の構成内訳をTable 18に示す。上層木は1本前後が多く、下層木数は0~4本である場合が最も多い。上層木を欠く場合には、少数の下層木のみで構成され、上層木が増すと、下層木数のモードも5~9に移動する。すなわち、上層木の集団形成に応じて下層木がその樹冠下で生育し、全体としての群落が維持されていると考えられる。

4.3 生長様式

(a) 個体の生長過程

森林群落の構造は、個々の樹木の生長過程の一断面として認識される。従って、個体の生長過程を明らかにすること

は、単に個体の問題だけではなく、群落構造を動的に把握することができ、その成立や動態に関しても貴重な情報を提供する。ここでは、個体の生長による群落空間の補充過程という観点から、樹冠および枝を取り上げ、これらが個体の発達とどのような関係になっているのかを検討し、さらに樹幹解析によって個体の生長過程を追跡する。

Fig. 12, Fig. 13に、MQにおける樹高2m以上のミズナラの樹冠面積と胸高直径および樹

Table 17. Number of structural units based on cluster analysis on distance matrix among individuals. Numbers in parentheses indicate the number of structural units per hectare.

| Stand | Number of structural units | Number of structural units with overstories and understories |
|-------|----------------------------|--|
| MQ | 34 (136) | 22 (88) |
| SQ1 | 5 (125) | 5 (125) |
| SQ2 | 6 (150) | 5 (125) |
| SQ3 | 7 (175) | 6 (150) |

Table 18. Number of structural units of trees in relation to number of overstories and understories.

| Number of overstories | Number of understories | | | Total |
|-----------------------|------------------------|-----|-------|-------|
| | 0-4 | 5-9 | 10-14 | |
| 0 | 8 | 1 | | 9 |
| 1 | 8 | 2 | 1 | 11 |
| 2 | 3 | 2 | 2 | 7 |
| 3 | | 3 | | 3 |
| 4 | | 2 | | 2 |
| 5 | | 1 | 1 | 2 |
| Total | 19 | 11 | 4 | 34 |

高との関係を示す。樹冠面積は、水平4方向への樹冠の広がりやを野外調査によって測定し、これを楕円近似して求めた。樹冠面積は胸高直径と相対生長関係にあり、胸高直径が50 cmを越えると樹冠面積が100 m²を越え、最大は160 m²である。また、Fig. 13で示したように、樹高に対する樹冠面積は指数関数的に増加する。これは、個体の生長に伴って樹高は頭打ちになるのに対し、胸高直径には表れないことによるが、石塚(1982)が指摘したように、樹高をより発達させることが樹冠の、ひいては個体の発達に有利になることを示唆する。樹冠面積が樹冠の平面的大きさを表すのに対して、樹冠深度(樹高と最下生枝下高との差)は、樹冠の垂直的大きさを表す。MQにおける樹高2 m以上のミズナラの胸高直径と樹冠深度との関係を示したのがFig. 14である。樹冠深度は、胸高直径の増加とともに大きくなるが、胸高直径が約40 cm以上からはほぼ一定(約15 m)となる。また、樹高と樹冠深度の関係を示したのがFig. 15である。樹高と樹冠深度の関係は直線となり、相対生長関係が認められる。このことは、樹冠面積との関係と同様に、ミズナラの空間占有によって、樹高の発達がより重要であることが分かる。

広葉樹は、針葉樹に比べると主軸が明瞭でない樹種が多く、特にミズナラは、太い枝を持つことが多い。ここでは、ミズナラが枝をどれくらいまで残しているかを最下生枝の基部直径と齢から検討する。なお、最下生枝は明らかに潜伏芽起源であると思われるものは除き、以下単に枝と呼ぶ。個体ごとの胸高直径と枝の直径、個体の樹齢と枝の齢との関係を、これらの相対値を用いて樹種ごとにTable 19にまとめた。個体サイズや齢が増加すると、それに伴って枝も生長する。枝の相対的な上限は、直径で60%、齢では80%である。特に齢の相対値が高く、枯れ上がりが少ないことを表し、樹種ごとに見ると、トドマツが広葉樹に比べ相対値が低く、

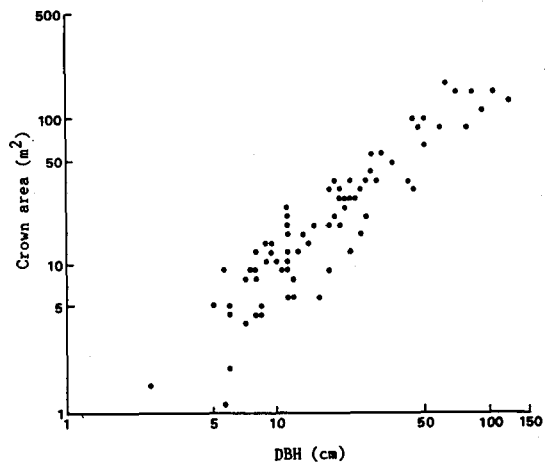


Fig. 12. Relationship between DBH and crown area of oak.

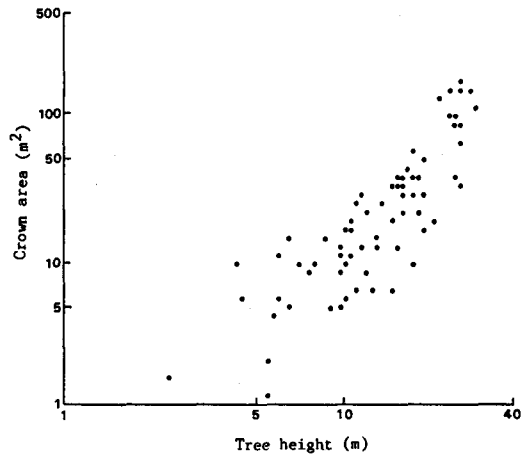


Fig. 13. Relationship between tree height and crown area of oak.

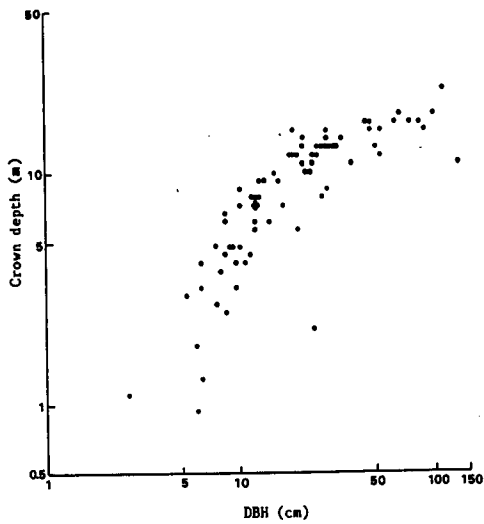


Fig. 14. Relationship between DBH and crown depth of oak.

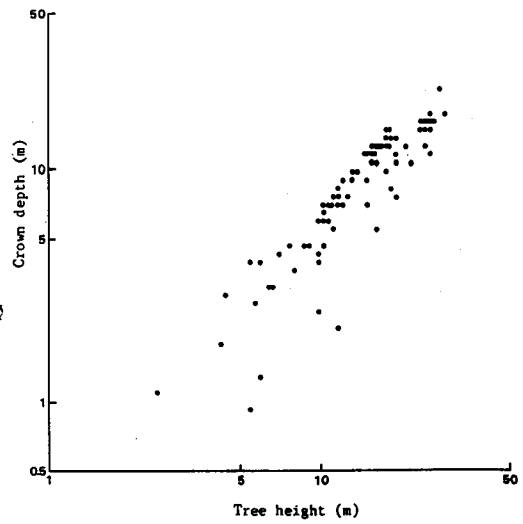


Fig. 15. Relationship between tree height and crown depth of oak.

また、広葉樹の中ではヒロハノキハダが低いなど、主軸がより優位な樹形を反映していると考えられる。他の広葉樹での上限は、齢で70~80%、直径で50~60%と、特にミズナラが枝を良く残す訳ではなく、広葉樹の一般的特性と思われる。

樹高2 m以上の個体の樹種ごとの総平均生長量をTable 20に示す。ミズナラの樹高および直径の総平均生長量は、それぞれ15.6 cm/yr, 2.16 mm/yrとなるがその幅を見ると個体によってかなり差がある。他樹種で生長が良いのはホオノキで、トドマツは低い。広葉樹ではオヒョウ、ヤチダモが低く、これらの個体数が少ないことから立地が適地を外れているためと

Table 19. Relative age and diameter of the lowest branch in relation to the age and DBH of the individual, respectively.

| | N | Relative age (%) | | | Relative diameter (%) | | |
|--|----|------------------|------|------|-----------------------|------|------|
| | | Max. | Min. | Mean | Max. | Min. | Mean |
| <i>Quercus mongolica</i> var. <i>grosseserrata</i> | 49 | 79.6 | 7.9 | 50.8 | 57.5 | 8.5 | 32.2 |
| <i>Magnolia obovata</i> | 4 | 80.0 | 27.7 | 50.5 | 46.8 | 19.1 | 31.1 |
| <i>Acanthopanax sciadophylloides</i> | 5 | 73.3 | 47.9 | 61.8 | 57.8 | 23.5 | 40.4 |
| <i>Abies sachalinensis</i> | 3 | 49.3 | 15.7 | 35.2 | 24.3 | 13.0 | 19.7 |
| <i>Kalopanax pictus</i> | 4 | 73.6 | 22.1 | 50.6 | 52.9 | 21.3 | 33.9 |
| <i>Phellodendron amurense</i> | 8 | 54.7 | 9.5 | 33.6 | 39.4 | 14.4 | 23.3 |
| <i>Acer mono</i> var. <i>mayrii</i> | 15 | 76.9 | 28.8 | 48.9 | 60.6 | 16.8 | 40.4 |
| <i>Ulmus laciniata</i> | 1 | — | — | 15.3 | — | — | 17.0 |
| <i>Sorbus americana</i> subsp. <i>japonica</i> | 2 | 71.4 | 48.1 | 59.8 | 46.0 | 20.0 | 33.0 |
| <i>Betula ermanii</i> | 1 | — | — | 43.9 | — | — | 11.7 |
| Total | 92 | 80.0 | 7.9 | 48.8 | 60.6 | 8.5 | 32.5 |

Table 20. Annual growth of each species.

| | N | Height (cm/yr) | | | DBH (mm/yr) | | |
|--|-----|----------------|------|------|-------------|------|------|
| | | Max. | Min. | Mean | Max. | Min. | Mean |
| <i>Quercus mongolica</i> var. <i>grosseserrata</i> | 78 | 25.7 | 4.2 | 15.6 | 4.71 | 0.47 | 2.16 |
| <i>Acer mono</i> var. <i>mayrii</i> | 54 | 22.3 | 3.2 | 9.6 | 2.52 | 0.17 | 1.10 |
| <i>Magnolia obovata</i> | 14 | 50.0 | 6.4 | 21.1 | 3.57 | 0.75 | 2.08 |
| <i>Acanthopanax sciadophylloides</i> | 12 | 22.3 | 4.1 | 11.2 | 4.13 | 0.28 | 1.74 |
| <i>Abies sachalinensis</i> | 13 | 12.2 | 3.5 | 6.7 | 2.28 | 0.50 | 1.05 |
| <i>Kalopanax pictus</i> | 5 | 14.0 | 9.2 | 12.3 | 2.41 | 1.48 | 1.98 |
| <i>Phellodendron amurense</i> | 10 | 24.2 | 7.3 | 18.8 | 2.78 | 0.91 | 1.99 |
| <i>Ulmus laciniata</i> | 2 | 10.2 | 4.2 | 7.2 | 1.40 | 1.29 | 1.34 |
| <i>Sorbus americana</i> subsp. <i>japonica</i> | 5 | 23.2 | 11.3 | 17.5 | 4.92 | 0.89 | 2.00 |
| <i>Betula ermanii</i> | 6 | 24.9 | 5.5 | 14.3 | 3.51 | 0.64 | 1.83 |
| <i>Fraxinus mandshurica</i> var. <i>japonica</i> | 1 | — | — | 7.9 | — | — | 0.73 |
| Total | 200 | 50.0 | 3.5 | 13.4 | 4.92 | 0.17 | 1.72 |

思われる。ミズナラの総平均生長量を樹齢と樹高の階層別に示すと Table 21 のようになり、加齢とともに樹高生長は衰えるが、直径生長の変化はあまりないことを示す。また、生長の良い個体が上層を占め、林分の発達に伴う下層での生長の悪い個体の枯死が予想される。

樹幹解析による生長経過より、ミズナラの樹齢 100 年以上の個体の 20 年ごとの樹高生長を Table 22 に示す。樹齢 80 年頃までは約 20 cm/yr のコンスタントな生長を示すが、林冠に参加する

Table 21. Annual growth of oak in each stratum on age and height.

| | Age (yr) | | Height (m) | |
|----------------|----------|------|------------|------|
| | <100 | ≥100 | 2≤H<15 | H≤15 |
| Height (cm/yr) | 16.8 | 10.5 | 13.5 | 18.1 |
| DBH (mm/yr) | 2.07 | 2.57 | 1.45 | 2.99 |

Table 22. Height every 20 years of oak over 100 years old (n=14).

| | Age (yr) | | | | |
|-----------------------|----------|------|------|------|------|
| | 20 | 40 | 60 | 80 | 100 |
| Mean height (m) | 4.2 | 8.0 | 12.1 | 15.6 | 17.7 |
| Max. height (m) | 4.8 | 11.9 | 15.2 | 19.1 | 20.9 |
| Min. height (m) | 3.5 | 5.8 | 7.7 | 11.5 | 12.0 |
| Annual growth (cm/yr) | 21.0 | 19.0 | 20.5 | 17.5 | 10.5 |

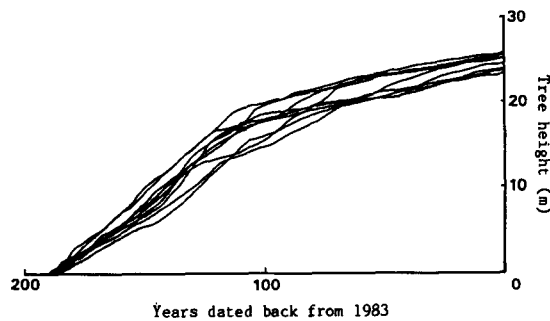


Fig. 16. Height growth curves of oak around 180-yr-old.

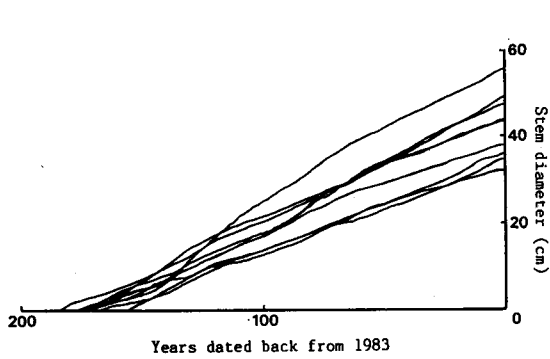


Fig. 17. Diameter growth curves of oak around 180-yr-old.

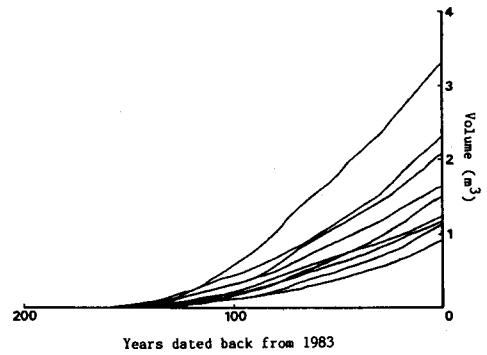


Fig. 18. Volume growth curves of oak around 180-yr-old.

80~100年になると減少する。Fig. 16に示すように、樹高は15~20 m、樹齢80~100年くらいまでの生長は速いが、その後頭打ちになる傾向が見られる。一方、Fig. 17に示すように、これらの直径生長は比較的コンスタントである。Fig. 18に樹齢180年前後の個体の材積生長曲線を示す。材積で見ると、直径生長を反映して生長量を増加させており、齢による衰えはない。ただし、生長率では、樹齢400年レベルのミズナラのプレスラーの材積生長率をFig. 19に示したように生長初期から急速に低下し、樹齢150年ほどから1%前後となり、約0.5%まで徐々に減少する。

Fig. 20にミズナラ大径木を中心とした集団の樹高生長曲線の例を示す。樹齢168年のベニイタヤは、初期生長はミズナラに比べて低いが、90~100年前頃に生長の良くなる

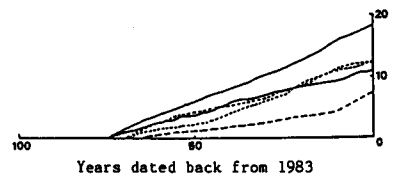
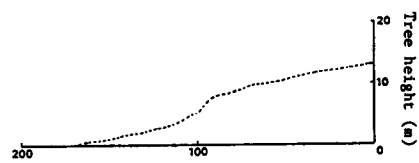
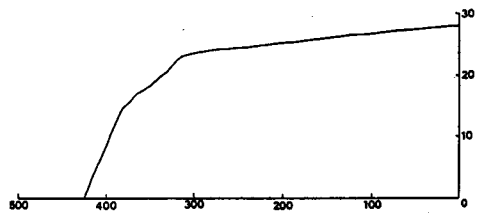


Fig. 20. Height growth curves of each individual in a structural unit. Solid lines, *Quercus mongolica* var. *grosseserrata*; Dotted lines, *Acer mono* var. *mayrii*; Dashed line, *Abies sachalinensis*.

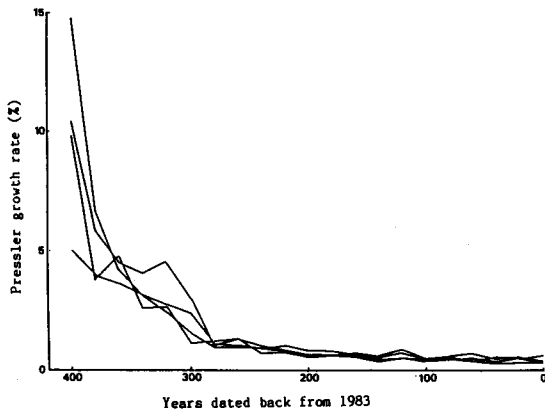


Fig. 19. Pressler growth rates in relation to ages of oak around 400-yr-old.

時期があり、その後は再び初期と同等の生長を示す。樹齢 70 年前後の個体では、ミズナラの樹高生長が全般に良く、ベニイタヤもミズナラと同様の良い生長を示している。

生長が良くなる時期には、風倒等による上層の攪乱があったと考えられるが、広葉樹の場合は、トドマツの例 (武藤, 信岡, 1975; 船越ら, 1979; 藤本, 1985) などと比べると顕著には表れない。これは、一般に広葉樹類の耐陰性がトドマツより低いため、被圧された状態で長期間生存できないことが原因であろう。

(b) 林分生長量

樹幹解析による 5 年前の材積と現在のそれとの差を用いて個体生長の総和としての林分全体での生長量を樹種別に算出した。計算に用いたのは胸高直径 10 cm 以上の個体で、樹皮は除外してある。これによると、5 年前から現在までの、ミズナラの単木当りの平均生長量は、樹高、直径、材積、それぞれ、10.8 cm/yr, 2.77 mm/yr, 0.011 m³/yr となる。林分としての 5 年間の平均材積生長量を Table 23 に示す。5 年前の材積は 259.98 m³/ha となり、これは現在の材積 276.78 m³/ha の 93.9% に当たり、5 年間の平均材積生産量は、全樹種を含めて 3.36 m³/ha/yr となる。この値は、九州大学北海道演習林におけるミズナラ老齢林 (柿原, 1973, 1975, 1981) や温根湯 (松井・真辺, 1961) のミズナラ天然林の値 1.88~4.31 m³/ha/yr と同等である。ミズナラのみの場合には 2.56 m³/ha/yr の生長をしたことになる。プレスラーの生長率は、ミズナラが 1.15%、全樹種では 1.25% である。この値は柿原の結果 (1973, 1975, 1981) に近似する。

Table 23. Volume increment and growth rate in recent five years derived from stem analysis.

| | Present volume (m ³ /ha) | Before 5 years (m ³ /ha) | Annual increment (m ³ /ha/yr) | Pressler growth rate (%) |
|--|-------------------------------------|-------------------------------------|--|--------------------------|
| <i>Quercus mongolica</i> var. <i>grosseserrata</i> | 228.41 | 215.60 | 2.563 | 1.15 |
| <i>Kalopanax pictum</i> | 14.60 | 14.14 | 0.092 | 0.64 |
| <i>Acer mono</i> var. <i>mayrii</i> | 9.41 | 8.36 | 0.210 | 2.36 |
| <i>Magnolia obovata</i> | 8.60 | 8.32 | 0.057 | 0.67 |
| <i>Acanthopanax sciadophylloides</i> | 6.75 | 5.98 | 0.155 | 2.44 |
| <i>Phellodendron amurense</i> | 4.82 | 4.41 | 0.082 | 1.76 |
| <i>Betula ermanii</i> | 2.61 | 1.98 | 0.126 | 5.47 |
| <i>Abies sachalinensis</i> | 1.08 | 0.78 | 0.061 | 6.52 |
| <i>Sorbus americana</i> subsp. <i>japonica</i> | 0.40 | 0.34 | 0.013 | 3.48 |
| <i>Ulmus laciniata</i> | 0.09 | 0.08 | 0.003 | 3.81 |
| Total | 276.78 | 259.98 | 3.361 | 1.25 |

5. ミズナラ林の更新動態

5.1 樹齢分布と林分構造

(a) 樹齢の頻度分布

MQ における樹高 2 m 以上の個体の樹種別樹齢を Table 24 に示す。樹齢の最大値はミズ

Table 24. Statistics on age of each species.

| | N | Max. | Min. | Mean | C. V. (%) | Range |
|--|-----|------|------|------|-----------|-------|
| <i>Quercus mongolica</i> var. <i>grosseserrata</i> | 78 | 505 | 53 | 110 | 87 | 452 |
| <i>Acer mono</i> var. <i>mayrii</i> | 54 | 168 | 42 | 70 | 36 | 126 |
| <i>Magnolia obovata</i> | 14 | 195 | 7 | 61 | 104 | 188 |
| <i>Abies sachalinensis</i> | 13 | 101 | 24 | 63 | 27 | 77 |
| <i>Acanthopanax sciadophylloides</i> | 12 | 145 | 53 | 70 | 34 | 92 |
| <i>Phellodendron amurense</i> | 10 | 79 | 66 | 75 | 5 | 13 |
| <i>Betula ermanii</i> | 6 | 76 | 47 | 59 | 16 | 29 |
| <i>Kalopanax pictus</i> | 5 | 295 | 67 | 138 | 65 | 228 |
| <i>Sorbus americana</i> subsp. <i>japonica</i> | 5 | 63 | 18 | 40 | 44 | 45 |
| <i>Ulmus laciniata</i> | 2 | 72 | 66 | 69 | 4 | 6 |
| <i>Fraxinus mandshurica</i> var. <i>japonica</i> | 1 | — | — | 62 | — | — |
| Total | 200 | 505 | 7 | 85 | 82 | 498 |

Table 25. Number of individuals in each 20-yr-class of age.

| Age (yr) | 0-20 | 20-40 | 40-60 | 60-80 | 100-120 | 120-140 | 140-160 | 160-180 | 180-200 | 280-300 | 420-440 | 440-460 | 500-520 | Total |
|--|------|-------|-------|-------|---------|---------|---------|---------|---------|---------|---------|---------|---------|-------|
| <i>Quercus mongolica</i> var. <i>grosseserrata</i> | | | 3 | 61 | | | | | 9 | | 3 | 1 | 1 | 78 |
| <i>Acer mono</i> var. <i>mayrii</i> | | | 14 | 35 | | 2 | 2 | 1 | | | | | | 54 |
| <i>Magnolia obovata</i> | 4 | 5 | 1 | 1 | | | | 2 | 1 | | | | | 14 |
| <i>Abies sachalinensis</i> | | 1 | 3 | 8 | 1 | | | | | | | | | 13 |
| <i>Acanthopanax sciadophylloides</i> | | | 4 | 7 | | | 1 | | | | | | | 12 |
| <i>Phellodendron amurense</i> | | | | 10 | | | | | | | | | | 10 |
| <i>Betula ermanii</i> | | | 4 | 2 | | | | | | | | | | 6 |
| <i>Kalopanax pictus</i> | | | | 3 | | | | | 1 | 1 | | | | 5 |
| <i>Sorbus americana</i> subsp. <i>japonica</i> | 1 | 1 | 2 | 1 | | | | | | | | | | 5 |
| <i>Ulmus laciniata</i> | | | | 2 | | | | | | | | | | 2 |
| <i>Fraxinus mandshurica</i> var. <i>japonica</i> | | | | 1 | | | | | | | | | | 1 |
| Total | 5 | 7 | 31 | 131 | 1 | 2 | 3 | 3 | 11 | 1 | 3 | 1 | 1 | 200 |

ナラの505年である。他の樹種では、ハリギリが295年、ホオノキが195年、ベニイタヤが168年と樹齢の高い個体が存在し、コシアブラ、トドマツも100年を越える。平均で高いのは、ハリギリの138年、ミズナラの110年で、その他の樹種はおよそ60~75年となっている。

Table 25に樹種別樹齢頻度分布を示す。該当年齢に個体の存在する年齢のみを表している。石塚(1983)、織田ら(1984)、澁谷ら(1987)にも見られるように、天然林における樹齢の頻度分布は非連続的であり、更新が集中的に行われていることを示す。最も樹齢の集中している年齢は60~80年であり、全個体の半数以上がこの時に更新し、本調査区に見られた全ての樹種が出現している。180年から200年にも小さなピークがあり、サイズの頻度分布で見られるような連続したL字型を示していない。ミズナラは、樹齢300年前後の個体を欠き、高齢の個体数も多くないが、およそ100年ごとに更新が行われてきたことを示唆する。他樹種では、ベニイタヤ、トドマツ、ナナカマドなどは連続的に出現する傾向があり、ホオノキ、コシアブラ

ラ、ヒロハノキハダ、ハリギリなどは非連続的傾向を持つ。ベニイタヤは純林を形成するより様々な森林の亜高木層の随伴種として存在することが多く、耐陰性も高いと考えられることから、他樹種の優占する林内で連続的に更新を行うことができるものと思われる。トドマツ、ナナカマドが連続的な理由は、特にトドマツの耐陰性が高いことと両種が倒木上で更新している割合が高いことにも関連があろう。また、ハリギリは様々な条件の場で出現するが被圧下での個体維持能力が高くないこと(藤本・茂田井, 1981)、コシアブラ、ヒロハノキハダは陽性で(柳沢, 1974; 小池, 1985)、攪乱後によく出現すること(肥後, 1985)から、風倒、ササの枯死などの攪乱が更新の契機であると思われる。樹齢の頻度分布からみて、本林分では、60~80年前に集中的更新があり、その原因と予想される攪乱は、この時期より少し前に発生したものと推察される。また、60~80年と比べ、40~60年にも、種数にして63.6%、個体数で23.7%の個体が見られることから、攪乱の影響は20年程度は継続されるものと考えられる。また、あらゆる樹種がこの時に出現していることから、たとえ耐陰性が高い樹種であったとしても、攪乱によって定着が促進されることを示している。

(b) 樹齢とサイズの関係

Fig. 21 に樹齢と胸高直径, Fig. 22 に樹齢と樹高の関係を示す。樹齢が増加するにつれて個体のサイズも増加する傾向にあるが、樹齢の頻度分布でも示したように、特にミズナラで樹齢60~80年の個体が多く、これらが一様な生長をせずに様々な階層の構成要素となっている。従って、天然林の場合は個体の大きさのみで動態を論じることには限界がある。これは、特に樹高と齢の場合に顕著である。他樹種も同様の傾向を示すが、より時間的空隙を埋めるように

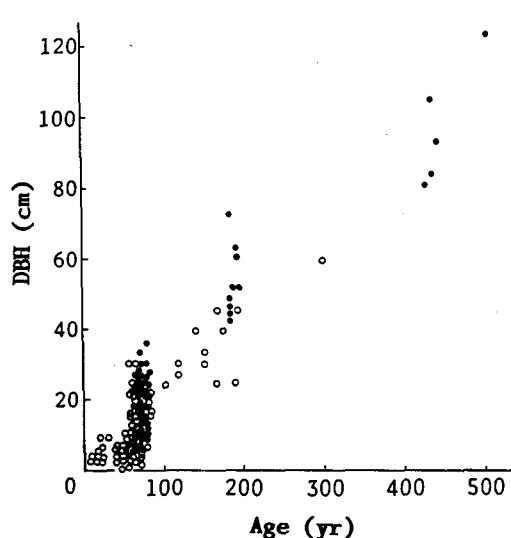


Fig. 21. Relationship between age and DBH. Closed circles, *Quercus mongolica* var. *grosseserrata*; Open circles, others.

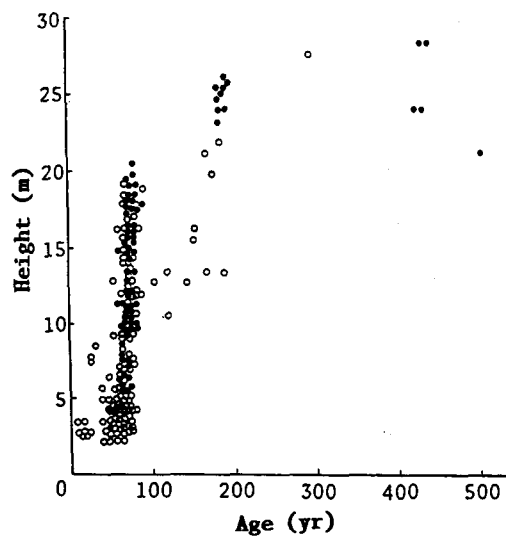


Fig. 22. Relationship between age and tree height. Symbols are same as Fig. 21.

分布している。また、樹齢60~80年の個体サイズに変異が大きいものに対して、樹齢100年以上ではバラツキは少ない。同じような関係がツガで報告されており、加齢に伴って生長の促進が起こると考えられている(鈴木, 1980)が、ミズナラの場合はツガより被圧にそれほど耐えられないであろうことから、被圧個体の生長促進より被圧個体の枯死による可能性が高い。また、Table 22で示した樹齢100年以上の個体の60~80年生時の樹高と現在の樹齢60~80年の個体の樹高とを比較しても、同齢集団の中で生長の悪い個体の枯死によって個体数を減じていくものと考えられる。

5.2 森林の回転時間

(a) 生残率

生残率は、種個体群の構造的特性を反映するものであり、林分の密度管理や更新の良否を考える場合の基礎として有効である。天然林においては様々な要因が絡み合っているため厳密な意味での生残率を求めることは極めて難しいが、概括的には各樹種の樹齢ごとの個体数割合として算出することができる。特にここではミズナラの更新が非連続であるため、ミズナラの生残率を同齢集団ごとの個体数割合から試算した。

ミズナラの各樹齢階ごとのha当りの個体数は、稚樹期(樹高2m未満)が37100、下層木期(樹齢60~80年)が256、上層木期(180~200年)が36、樹齢420年以上が20である。これらより、各樹齢階の生残率を求めた結果をTable 26に示す。稚樹期から下層木期までが0.7%、稚樹期から上層木期までが0.1%(下層木期から14.1%)、稚樹期から樹齢420年以上の個体までは0.05%(上層木期から55.6%)となり、より若い個体ほど生残率が低く、枯死が頻繁に起こっているものと推察される。九州大学北海道演習林におけるミズナラのヘクタール当りの結実量が17年間に渡って記録されており(九州大学農学部附属演習林, 1982)、これまでに記録されたミズナラの結実量の最大値(379000)より試算すると、生残率は、種子から稚樹期までが9.8%となり、これを基準とすると、前述の値は、稚樹期から下層木期までが0.0675%、稚樹期から上層木期までが0.0095%、稚樹期から樹齢420年以上の個体までは0.0053%となり、稚樹期を基準にした場合と比較してほぼ一桁ずつ下ることになる。

Table 26. Relative abundance (%) of oak in each stage. Numbers in parentheses are the number of individuals per hectare.

| | Acorn (379000*) | H<2 m (37100) | Age<100 (256) | Age<200 (36) | 400<Age (20) |
|---------|--------------------|------------------|------------------|-----------------|-----------------|
| Acorn | 100 | 9.789 | 0.0675 | 0.0095 | 0.0053 |
| H<2 m | — | 100 | 0.690 | 0.097 | 0.0539 |
| Age<100 | — | — | 100 | 14.063 | 7.8125 |
| Age<200 | — | — | — | 100 | 55.55 |

* Experiment Forest of Kyushu University (1982)

(b) 林冠の回転率

天然林の動態に関して時間的な要因は欠かせないが、森林の回転率という観点からの研究

が、特に1980年代に入ってからギャップダイナミクスに関する研究との絡みで、様々な森林で行われるようになった。方法としては、(1)樹木や林床の焼痕から推定する方法(HENRY and SWAN, 1974; HEINSELMAN, 1981; LORIMER, 1985 など)、(2)撮影年代の異なる空中写真の解読によるギャップの拡大、縮小から求める方法(小見山ら, 1984; WHITE *et al.*, 1985 など)、(3)風倒などによる林冠ギャップの形成速度によって求める方法(RUNKLE, 1982, 1985; NAKA, 1982; NAKASHIZUKA, 1984 など)、(4)年平均生長量、あるいは枯死木の量と現存量との比から算出する方法(NAKASHIZUKA, 1984; 浅井ら, 1986)などがある。ここでは(3)および(4)に基づいて天然生ミズナラ林の回転率および回転時間を試算した。

プレスラーの生長率は一定年間の平均生長量とその期間の平均材積の何%に当たるかを表すものであるから、便宜的な回転率に相当するものと考えてよい。MQにおけるミズナラの最近5年間の材積生産量に基づくプレスラーの生長率は、Table 23で示したように1.252%となる。これを回転率として本林分の平均回転時間をもとめると79.86年となり、これは樹齢の平均値に相当する。また、1年当りの枯損量と生長量が等しいと仮定すると、枯損木の材積から、 $283.03/3.36=84.22$ となり、約84年間で枯損が生じたと推定される。これによると、全体が入れ替わるまで $341.3/3.36=101.57$ 年かかることになり、回転率は、0.985%となる。一方、84年で林冠疎開が修復されるとすると、林冠疎開面積(36%)から算出した回転率は0.432%、回転時間は231.37年となる。しかし、林冠疎開部分の林床にはササが密生しており更新面とは言い難い。従って、更新が現在の林冠面積下で行われ、枯損木の樹冠が現在の樹冠と同じ割合(61.25%)で重複して林冠を形成していたとする。また、枯損木の樹冠面積は、現在の生立木の胸高直径と樹冠面積との回帰式から推定した。計算の結果、枯損木の推定樹冠面積は合計 1971.68 m^2 となり、これらによって、 1207.65 m^2 の林冠疎開が生じたことになる。これが84年間で出来たとすると平均林冠疎開率は、 $14.34\text{ m}^2/\text{yr}$ (1.187%)となり、回転率は0.902%、回転時間は110.87年となる。

以上をまとめてTable 27に示す。森林の回転時間は、生長率から推定した値が他と比較して若干小さくなっているが、およそ100年前後であると予想される。これはブナ林(Nakashizuka, 1984)、針広混交林(浅井ら, 1986)での結果と類似した値となっており、夏緑性広葉樹としての標準的な値(RUNKLE, 1985)と思われる。

Table 27. Turnover time of natural oak forest.

| Procedure | Turnover rate (%) | Turnover time (yr) |
|--------------------------|-------------------|--------------------|
| Pressler growth rate | 1.25 | 80 |
| Volume of dead trees | 0.99 | 102 |
| Gap area | 0.43 | 231 |
| Crown area of dead trees | 0.90 | 111 |

5.3 更新の不連続性とその要因

(a) 樹幹に受けた傷の年代と分布

北海道においては、昭和29年(1954)5月の低気圧および同年9月の15号台風(洞爺丸台風)における森林被害の甚大さ(北海道風害森林調査団, 1959)あるいは昭和56年8月の15号

台風による被害（船木・勝見，1982；河原ら，1984）などから，風倒という攪乱が北海道の天然林の構造や動態に大きな影響を与えていると考えられる。本研究の対象地である北海道大学雨竜地方演習林でも昭和29年（1954）の洞爺丸台風によって針葉樹を中心に多数の風倒木が生じた（北海道大学農学部附属演習林，1986）。

真鍋・川勝（1968）は，樹幹が風圧から受ける歪によって樹脂が浸出し年輪に残される（台風斑点）ことを利用し，屋久島における過去の台風と規模を推定したが，ここでは，風倒時に，近くの個体が傷を受ける可能性があると考え，台風による過去の攪乱を示すものとして，年輪測定用採取円板に残された傷を観察した。観察される傷のうち，後から腐朽が進んで生じた可能性のあるものを除外するため，傷を受けた後の巻き込みを伴うもののみを対象として傷を受けた年（円板を採取した1983年より何年前か）を記載した。1個体で何箇所も傷を受けている場合には，それらが同一年に受けたものである場合には1として数え，異なった時期に受けている場合にはそれぞれの年数を記載した。これによると，全部で200個体中，傷を受けていた個体は96個体あり，傷の数は207となった。

結果は，傷を受ける可能性のある個体数すなわち，ある年より以前に存在していた個体数に対する割合として Fig. 23 に示した。10年の年齢階ごとに示したが，樹齢150年以上の個体数は少ないので，これらは図中では50年ごとに示してある。

20～29年前に傷を受けたものが全部で50個体あり，その内の15個体（30%）が29年前に傷を受けた個体であった。これは，円板を採取した1983年より29年前に当る昭和29年の洞爺丸台風時に，他個体の風倒や枝落ちの際に樹幹に受けた傷の影響であると思われる。同様に，他の年のピークも大きな台風によるものと推察され，この500年ほどの間に大規模な風倒が何回か生じたことが分る。しかし，広葉樹林は針葉樹林に比べ風倒が生じにくいこと（樫山ら，1974）や505年生のミズナラを始めとする高齢の個体がかかり残っていること，Table 9 で示し

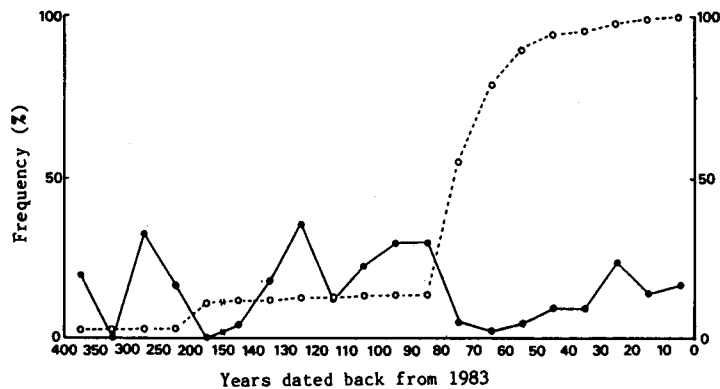


Fig. 23. Frequency of individuals with scratches observed in cross sections. Open circles, the cumulative percentages of whole individuals up to the year-class indicated.

たように枯損木のサイズが大きいことなどを考え合わせると、これまでの台風などによる攪乱は、健全木にまで壊滅的な被害をもたらすほどには強力でなかったと推測される。ただし、大風の頻度や樹幹に受けた傷を見ても、単木的な枯死など小規模な攪乱は日常的に起っているようである。

(b) 更新の不連続性に関与する要因の検討

樹齢分布に示したように、ミズナラ林の齢構成は非連続的であり、更新が不連続で、およそ100年の周期性を持つことが示唆された、ここでは、その原因になり得ると考えられるいくつかの要因について考察する。

堅果の豊凶

ミズナラを始めとするコナラ属は、種子(堅果)の年生産量に豊凶性を持つ。これまで報告された豊作年の周期の例では、ミズナラの場合、3~4年(原田, 1947), 4~5年(今田, 1972), 5~12年(土井, 1948)などがあるが、九州大学北海道演習林におけるミズナラ林分結実量調査地での結果(九州大学農学部附属演習林, 1982)や、また、本研究の対象地である北大雨竜地方演習林におけるミズナラ採種木の調査(船越, 1982)からも、豊凶の周期は相対的に短く、大きな更新の不連続性の原因にはならないが、この時間レベルでみれば、種子が定期的に供給されているという点が重要である。ただし、本来の周期は短い豊作でないときは動物による持ち去りなどの影響が大きく(SHAW, 1968 b; BOSSEMA, 1979; 長谷川, 1984; JENSEN, 1985; 菊沢ら, 1986) 実質的にはやや長周期の要因となると思われる。

ササの開花, 結実, 枯死

北海道でササの占める面積は、北海道の森林全体の89%, 国有林の95%に当り、本研究においてミズナラ林の林床で優占していたクマイザサは、国有林の55%を占める(豊岡ら, 1983)。ササは、樹木の更新にとっての大きな阻害要因となり、ササの枯死時に樹木が一斉に更新することが考えられる。ササの枯死は、開花, 結実に伴うが、その周期が20~30年, 50~60年, あるいは100~120年とも言われており(上田, 1956; 脇元, 1969; 原田・豊岡, 1984), 明確ではないが長周期であることには疑いない。ササ(タケ)類の開花結実現象が、ネズミ類を始めとする動物にとって有利に働くと言われており(JANZEN, 1976), 大面積に渡るササの開花, 結実は、ネズミ類の大発生による被害との関係で記録されたものが多い(太田, 1984)。北海道におけるクマイザサの大面積の開花現象に関する記録としては、宗谷, 天塩地方を中心とした明治36年(1903)の開花(二ノ上, 1903)と、その36年後に当たる昭和14年(1939)の、再び宗谷, 天塩地方での開花, 結実およびそれ以後の開花地域の南下(井上, 1941)が報告されている。また、ササの枯死跡地に針葉樹林が成立したとされる例が知られており(脇元, 1969), 枯死跡地における広葉樹の生長によって成林の可能性があったとした報告(橋本, 1953)もある。ササ枯死後の回復には10年以上かかること(橋本, 1953; 工藤・木村, 1974; 工藤, 1980)から、前生樹, 後生樹にとって定着の機会となろう。ことにミズナラの場合は、母樹が存在し、

種子が供給される状況でのササの枯死は、更新にとって非常に有利となろう。この意味で、様々な処理方法を用いた人工的なササの除去（田口，1984；五十嵐，1984）は、北海道の天然林における更新の連続性とササとの関係を明らかにする上からも検討に値する。

台風規模と頻度

Table 3 で示したように、風速 20 m/sec を越える風は 6~8 年に 1 度ほど訪れており、これらの全てが天然林に大きな攪乱を与えている可能性は少ない。しかし、これまでに観察された大風による森林の被害の記録（玉手，1959）によると、何十年かに一度は北海道の森林も風倒によって大被害を受けており、ミズナラの寿命から見れば相対的に頻繁な現象と言える。この記録によると、大風による大きな森林被害は、最も古いものは、大正 13 年（1924）5 月の低気圧によるもので、それ以後は、昭和 29 年（1954）5 月の低気圧および同年 9 月の 15 号台風（洞爺丸台風）がある。Fig. 23 に示したように、洞爺丸台風によると思われる樹幹に受けた傷が多いことによって、この時に攪乱は受けたと推測されるが、樹齢分布（Table 25）を見るとこれが更新の契機とはなっていない。また、1924 年（59 年前）の大風が対象林分に攪乱を与えたという形跡は残されていない。従って、風による攪乱は少なくとも本林分における一斉的更新の直接的な原因とは思われない。

天然林には様々な攪乱が起っており、それが林分の構造や発達に大きな与える（OLIVER and STEPHENS, 1977；WHITE, 1979；BORMANN and LIKENS, 1979；PICKETT and WHITE, 1985；FALIŃSKI, 1986）。しかし、林床にササの優占する天然林の場合、風倒による攪乱は、前生樹を上層木化する要因とはなっても、同時にササの繁茂も促す（豊岡ら，1985）ので、これだけではミズナラの更新契機とはなり難い。更新の妨げになっている要因としては、前生樹による更新抑制も考えられ、更新の周期に見られるおよそ 100 年という時間は、ミズナラが樹高 15~20 m 程度となって林冠に参加するのに必要な時間であり、この時期が樹幹淘汰期から下層再成期（OLIVER, 1981）への推移期に相当すると考えられる。

また、ミズナラの樹齢分布より、更新の不連続性はある程度長い年数が経ってから起る訳ではなく、樹高 2 m の段階ですでに不連続性が見られることから、これ以前の種子や稚樹段階で不連続性が決定されるとみなすことができる。種子の豊凶は、ミズナラの更新周期と比較すれば周期が短く、種子の供給は連続的といえるので、この時期において最も大きな影響を持つのはササによる更新阻害であると結論づけられる。林冠ギャップは、他樹種に見られるように（MINCKELER and WOERHEIDE, 1965；MAPLE, 1977；SHIMIZU, 1984；HIBBS, 1982）、稚樹段階より上の段階での、被圧からの開放、生長促進、生残率の向上などに関ってくる要因となろう。

従って、80~90 年前に受けた樹幹の傷の存在から推察される風倒と、80 年前（1903）のササの開花、結実、枯死が、本林分の 60~80 年の一斉的更新の契機となっている可能性が高く、1924 年（59 年前）や 1954 年（29 年前）の大風による風倒が起ったとしても、それらの生長を

促進はするが、その後の更新を活発化することはなかったと考えられる。これ以前の更新の集中に関しては、風、ササの開花等の記録がないので原因は不明であるが、60~80年前と同様に、ササの枯死と風倒などによる林冠疎開が同調した結果である可能性が最も高いと推察される。

6. 結 論

ミズナラは、不連続ながら同所的更新によって林分を維持しており、結果的に複数世代の共存という構造を呈する。更新の不連続性にはササが大きな要因として関わっているが、寿命の長いミズナラから見ればたびたび訪れるササの枯死を更新の契機とし、攪乱による林冠疎開によって上層木化することができる。種子の供給を前提としたササの後退や風倒などの攪乱が北海道における天然生ミズナラ林の構造安定性や多様性の維持に大きな役割を演じていることが推察され、これらの関係が丁度良いタイミングで同調していることが優良な林分が維持されている原因であると考えられる。従って、上層の疎開時期と下層のササ類の制御が、優良な林分の保続にとって最も重要である。自然群落では、ササの開花、結実、枯死と風倒による攪乱によって、前生樹が林冠層に達した頃に下層再成期となって、更新が継続される。

また、樹齢とサイズには一次的な関係はなく、同時期に更新した同齢個体群が様々な階層の構成要素となっていることに特徴がある。これは、個体の生長速度の幅が広いことを反映しており、ミズナラを始めとする広葉樹類が陽樹の性質を持つと同時に、ミズナラ大径木の樹冠下でも生育できることを表す。特にミズナラは、およそ100年ほどで林冠に参加することから、この段階になって樹幹淘汰期を脱し、加齢とともに樹冠を拡大させながら、その樹冠下空間で他個体の生育を許容するものと考えられる。ミズナラは、林冠に参加するまでは急速に生長し、その後倒壊するまで林冠に留るため、林冠を形成している期間が相対的に長く、このことが、ミズナラ天然林は二段林的な林型を示す場合が多い理由の一つであろう。

天然生ミズナラ林を構成する高木性樹種は、ミズナラのほかにベニイタヤ、トドマツ、ダケカンバなど10種前後である。このなかで、トドマツは、北海道における天然林の主要構成樹種であり、しばしば純林も形成する。しかし、個体の寿命からみると、ミズナラを始めとする広葉樹類よりは短く、他樹種の優占林分での空間的、時間的間隙を埋めるような存在様式を取っていると考えられ、このことが林分構造の階層化を弱め、混交林の多様性と安定性をもたらす一つの要因となっている。この意味ではベニイタヤを始めとするカエデ類なども類似した生態的特性を持っている。このような針葉樹と多種からなる広葉樹の混交林が北海道における最も安定した天然林と考えられる。また、現在はミズナラが圧倒的に優占していても、枯損木の割合からみて、トドマツの多かった時期もあり、ミズナラ林にトドマツが混生し、混生率を変化させながら天然林が維持されていると推察される。トドマツの混生率によって林分構造が変化し、特に下層のササの量を制御する。すなわち、トドマツの増加は、照度の低下によって一時的にササを減退させるが、同時に他樹種の更新も妨げる。逆に、トドマツの割合が少なくなる

とササの繁茂によって広葉樹類の更新は困難になる。これらは、どちらも広葉樹類の更新にとっては不利となり、上層が広葉樹で密度が高く、樹冠が二重になっている集団の部分、あるいはトドマツの集団によってササ密度が低下した状態でのトドマツの崩壊後などの機会に更新することが可能である。従って、トドマツが、大径木になってから風害を受けやすいことは、他樹種にとって有利に働いており、現在までの攪乱の頻度と規模がこれらの針葉樹と広葉樹を共存させてきたといえる。伐採や風倒による過度の攪乱が起るとササが繁茂し、あるいはササが少ない場合にはカンバ類など陽性の広葉樹が優占する。逆に攪乱が弱度過ぎる場合は、トドマツなど耐陰性の高い樹種が優占するため多様性が低下する。従って、中庸の攪乱が最も多様性を高め、様々な樹種から構成される群落として維持することが安定性を保持することになる。

天然林を対象とする森林の取り扱いに際しては、時間的な要因も十分考慮に入れることが必要である。特に時間的な制約を伴う林木生産という点からも、施業の対象となる天然林が如何にして形成されてきたかを知ることは重要である。そのためには、時・空間的に不連続でありながら安定した構造を維持している動的な機構として天然林を認識する必要がある。

摘 要

1. 自然状態でのミズナラ林の更新様式を解明するために、北海道北部のミズナラを主体とする天然林を対象とし、生態学的な手法に基づく群落構造の解析を行った。調査区は、北海道大学雨竜地方演習林に15、天塩および中川地方演習林にそれぞれ1、3の計19設定した。雨竜地方演習林の1つ(MQ)では、年輪解析も含めた詳細な構造解析を行った。

2. 天然生ミズナラ林は、ベニイタヤ、トドマツ、ダケカンバを随伴し、他にホオノキ、ハリギリ、ヒロハノキハダなどの温帯性落葉広葉樹を含み、通常10種前後の樹種が出現する。林床にはクマイザサが優占する。各樹種の胸高断面積割合に基づく林分のクラスター分析により、5つの森林タイプに区分した。

3. 種順位曲線を描くと、小面積の方形区では幾何級数的に、大面積の方形区では対数級数的に優占性が配分されていた。種多様性に関する指数値は、 $PI: 0.6$ 、 $\alpha: 5\sim 7$ 、 $H': 1.5$ となる。

4. 本地域における天然生ミズナラ林では、部分的には密度、蓄積とも高い値を示すが、1 ha 当りの密度800本、胸高断面積合計40 m²、蓄積350~400 m³が標準的である。枯損木の測定結果から、かつてはMQにおけるトドマツの混交率が現在よりは高かったと考えられる。

5. サイズの頻度分布および個体順位曲線から、ミズナラは、特に小面積の方形区では非連続的であり、トドマツ、ベニイタヤなどは連続的に出現する。連続分布を示す林分では、各個体の優占性が幾何級数的に減ずる。

6. 胸高直径と樹高の関係を見ると、ミズナラ林では樹高に頭打ちが見られ、拡張相対生長式に当てはまる。その係数 A と H^* は群落の発達程度に影響され、 A と h は負の相関を持

つ。 h は群落の構造的安定性を反映し、他種と混交した天然生ミズナラ林では h が1に近似されることから、安定な構造を保持していると言える。

7. 林内の相対照度は、ササ上(高さ2m)では平均35%であるが、ササ下(高さ0.2m)では平均3.7%となる。稚樹は林内土壌上に多く、トドマツ、ナナカマドなどは相対的に倒木上に多い。稚樹の種多様性は倒木上で高い。

8. 個体の分布様式は、上層木はランダム、下層木および全個体では集中傾向を示す。下層木は上層木の樹冠下、特に上層樹冠の二重部分に相対的に多い。1ha当り150前後の樹木集団が認められ、少数の上層木と、その2倍程度の下層木から形成される場合が多い。

9. ミズナラの樹冠面積と樹冠深度は、胸高直径よりも樹高により大きく影響されている。枝の発達の相対的な上限は、胸高直径に対する太さが60%、樹齢に対する齢が80%である。

10. ミズナラの総平均生長量は、樹高が15.6 cm/yr、直径が2.16 mm/yrである。樹高は15~20 m(80~100年)まで急速に生長し、その後頭打ちになるが、直径および材積生長量は衰えない。プレスラーの生長率は加齢とともに低下し、150年生ほどから0.5~1.0%となる。

11. 樹幹解析によって求めたミズナラの5年前から現在までの単木当りの平均生長量は、樹高、直径、材積で、それぞれ10.8 cm/yr、2.77 mm/yr、0.011 m³/yrとなる。1ha当りのミズナラの材積生長量は2.563 m³/ha/yrで、生長率は1.155%である。他樹種を含めた林分の材積生長量は3.361 m³/ha/yr、生長率は1.252%となる。

12. 樹齢の最大値はミズナラの505年で、樹齢分布はおおよそ100年の周期性を持ち、特に60~80年前に集中している。多くの樹種がこの時に出現する。これらは様々な階層の構成要素となっているが、樹齢100年以上では個体サイズにバラツキは少なく、生長の悪い個体の枯死によって個体数が減少していくと思われる。

13. ミズナラの生残率は、稚樹期(樹高2m未満)から下層木期(樹齢50~80年)までが0.7%、上層木期(180~200年)までが0.1%(下層木期から14.1%)、さらに樹齢420年以上では0.05%(上層木期から55.6%)である。これまでに記録された結実量の最大値から試算すると、種子から稚樹期までは9.8%となる。

14. 生長率より平均回転時間は80年となる。また、1年間の生長量=枯損量とすると、84年間で枯損が生じたと推定され、全体が入れ替わるまで102年かかることになる。ササによる更新阻害を考慮に入れると、回転率は0.902%、回転時間は111年となる。

15. 樹幹に受けた傷の年代分布から風倒時期を推定した。ミズナラの不連続的更新は、種子供給を前提とした、ササの枯死による一斉更新と、風倒による上層木化促進が同調した複合要因による可能性が高い。100年程度の周期性は、前生樹が林冠層に達する時間間隔に相当し、この時期が樹幹淘汰期から下層再成期への移行期に当る。

16. 天然林を取り扱って行く場合、空間構造と共に、時間構造の解析が必要である。天然生ミズナラ林の場合、その更新は時・空間的に不連続である。また、トドマツ、ベニイタヤな

ど他種との共存によって群落の多様性や安定性が保たれ、これは適度の攪乱によると考えられる。

謝 辞

懇切な御指導を頂いた北海道大学農学部東三郎教授、大金永治教授、五十嵐恒夫教授に深謝する。また、柴草良悦助教授、藤本征司助手、矢島崇助手、長谷川榮博士、環境科学研究科伊藤浩司教授、林業試験場北海道支場坂上幸雄博士、高橋邦秀博士、石塚森吉氏、小池孝良氏にも有益な御助言を賜った。

調査に際して多大な御協力を頂いた北海道大学雨竜地方演習林の松田彊林長、秋林幸男助手、船越三朗助手、門松昌彦助手、橋本慶彰業務掛長、杉下義幸技官、松本吉夫母子里作業所主任、林業技能補佐員の菅原博氏を始め職員諸氏に厚く御礼申し上げる。同じく天塩地方演習林滝川貞夫林長、神沼公三郎助手、青井俊樹助手、中川地方演習林小鹿勝利林長、笹賀一郎助手、夏目俊二助手ほか職員諸氏に深く感謝する。

調査には、澁谷正人、肥後陸輝、富沢昌章、奥村日出雄、山田健、溝口岳男、松田弥、吉住琢二、須田一、野口重一、程東昇、加藤美栄子、小山真希、Rob Peters、並川寛司、沖津進、恒屋冬彦、半浦剛、渡辺真樹、甲田直久の各氏を始めとする多くの学生、大学院生、研究生諸氏および琉球大学学生諸氏の御協力を得た。心から感謝の意を表す次第である。

文 献

- 有川邦二(1935). 蔵王山植物群の研究(承前, 完)IV. 群落更行に就て. 生態学研究, **1**, 327-338.
- 浅井達弘・菊沢喜八郎・水井憲雄・清和研二(1986). 極相に近い針広混交林にみられた枯死木の特徴. 日林論, **97**, 291-292.
- AXELROD, D. I. (1966). Origin of deciduous and evergreen habits in temperate forests. *Evolution*, **20**, 1-15.
- AXELROD, D. I. (1983). Biogeography of oaks in the arcto-tertiary province. *Ann. Missouri Bot. Gard.*, **70**, 629-657.
- BAZZAZ, F. A. (1975). Plant species diversity in old field ecosystems in southern Illinois. *Ecology*, **56**, 485-488.
- BORMANN, F. H. and LIKENS, G. E. (1979). Pattern and process in a forested ecosystem. 253pp. Springer-Verlag, New York.
- BOSSEMA, I. (1979). Jays and Oaks. *Behavior*, **70**, 1-117.
- BRAUN, E. L. (1964). Deciduous Forest of Eastern North America. 596pp. Hafner Pub. Co. New York
- CONNELL, J. H. (1978). Diversity in tropical rain forests and coralreefs. *Science*, **199**, 1302-1310.
- 土井藤平(1948). 造林学汎論, 359pp. 養賢堂.
- FALIŃSKI, J. B. (1986). Vegetation dynamics in temperate lowland primeval forests. 537pp. Dr. Junk Publishers, Dordrecht.
- FISHER, R. A., CORBET, A. S. and WILLIAMS, C. B. (1943). The relation between the number of species and the number of individuals in a random sample of an animal population. *J. Anim.*

Ecol., 12, 42-58.

- 藤本征司・茂田井勉 (1981). 天然林内の稚幼樹の樹体形成と樹形に関する一解析 (予報). 天然林における樹群構造と更新の解析 (第2報), 123-140. 北海道営林局.
- 藤本征司 (1985). 樹形の生態学的意味について. 北大演研報, 42, 733-768.
- 舟木敏夫・勝見精一 (1982). 昭和56年台風15号による広葉樹二次林における被害の一例. 北方林業, 34, 140-144.
- 船越三朗・前田豊・今和紀 (1979). 上木の庇陰度とトドマツ造林木の凍害および生長との関係 (II). 日林北支講, 28, 111-114.
- 船越三朗 (1983). ミズナラの生態遺伝に関する研究. 北大演試験年報, 19-21.
- GRIFFIN, J. R. (1971). Oak regeneration in the upper Carmel Valley, California. Ecology, 52, 862-868.
- HARA, M. (1983). A study of the regeneration process of a Japanese beech forest. Ecol. Rev., 20, 115-129.
- 原田洸・豊岡洪 (1984). ササの分布及び生理生態. 北海道における天然林施業 (ササ地における天然林施業), 1-39. 北海道営林局.
- 原田泰 (1947). 実用造林学講話. 193pp. 北方民生協会.
- HARPER, J. L. (1977). Population Biology of Plants. 892pp. Academic Press, London.
- 春木雅寛 (1982). 十勝川源流部原生自然環境保全地域のエゾマツ, トドマツの倒木更新過程. 十勝川源流部原生自然環境保全地域調査報告書, 219-230, 日本自然保護協会.
- 長谷川榮 (1982). ササとネズミとドングリの関係. 日林北支講, 31, 189-191.
- 長谷川榮 (1984). 北海道における天然生海岸林の保全に関する基礎的研究. 北大演研報, 41, 313-422.
- 橋本昌利 (1953). 笹枯地の天然更新の一例. 日林講, 62, 118-120.
- 服部正相 (1950). 北海道北部山岳地帯原生林に関する研究. 194pp. 北見営林局.
- HEINSELMAN, M. L. (1981). Fire and succession in the conifer forests of northern North America. Forest succession: concepts and application (West, D. C., Shugart, H. H. and Botkin, D. B. eds.), 374-405, Springer-Verlag, Berlin.
- HENRY, J. D. and SWAN, J. M. A. (1974). Reconstructing forest history from live and dead plant material—an approach to the study of forest succession in southwest New Hampshire. Ecology, 55, 772-783.
- HIBBS, R. E. (1982). Gap dynamics in a hemlock-hardwood forest. Can. J. For. Res., 12, 522-527.
- 肥後陸輝 (1985). 落葉性広葉樹林の動態—アオダモ林の成立—. 日林北支講, 34, 71-74.
- 北海道大学農学部附属演習林 (1986). 北海道大学演習林概要. 47pp. 北海道大学農学部附属演習林.
- 北海道営林局 (1980). 天然林における樹群構造と更新の解析 (中間報告). 228pp. 北海道営林局.
- 北海道営林局 (1981). 天然林における樹群構造と更新の解析 (第2報). 216pp. 北海道営林局.
- 北海道営林局 (1983). 天然林における樹群構造と更新の解析 (第3報). 183pp. 北海道営林局.
- 北海道営林局 (1984). 天然林における樹群構造と更新の解析 (第4報). 179pp. 北海道営林局.
- 北海道風害森林総合調査団 (1959). 北海道風害森林総合調査報告. 535pp. 日本林業技術協会.
- 本多静六 (1926). 北海道天然林の更生状態に就て. 林学会雑誌, 33, 12-31.
- HOZUMI, K. (1975). Studies on the frequency distribution of the weight of individual trees in a forest stand. V. The $M-w$ diagram for various types of forest stands. Jpn. J. Ecol., 25, 123-131.
- 五十嵐恒夫 (1968). 北海道における森林病害の問題点. 北海道林業の諸問題 (三島教授退職記念事業会編), 189-214, 日本林業調査会.
- 五十嵐恒夫 (1970). ミズナラの種類と生態. 北方林業, 22, 65-68.
- 五十嵐恒夫 (1984). ササ生地の天然更新の実態. 北海道における天然林施業 (ササ地における天然林施業), 123-208, 北海道営林局.
- 五十嵐八枝子 (1986). 北海道の完新世におけるコナラ属の分布. 北方林業, 38, 266-270.

- 五十嵐八枝子・熊野純男 (1981). 北海道における最終氷期の植生変遷. 第四紀研究, **20**, 129-141.
- 今田盛生 (1972). ミズナラの構造材林作業法に関する研究. 九大演報, **45**, 81-226.
- 今田盛生 (1974). 老齡ミズナラ天然生林における上層木の直径と本数の関係. 日林北支講, **23**, 27-29.
- 井上元則 (1941). 野鼠駆除調整用蕎麦粉の代用品としての笹粉の使用に関する試験成績 (I). 北林会報, **39**, 62-65.
- 石狩川源流原生林総合調査団 (1955). 石狩川源流原生林総合調査報告. 393pp. 旭川営林局.
- 石塚森吉 (1981). 針広混交林の形成過程. 天然林における樹群構造と更新の解析 (第2報), 91-101, 北海道営林局.
- 石塚森吉 (1982). 広葉樹のつくりと生長のしくみ. 天然林の見方, 36-41, 北海道営林局.
- 石塚森吉 (1983). 上芦別ミズナラ林における構造と組成の維持機構. 天然林における樹群構造と更新の解析 (第3報), 63-71, 北海道営林局.
- 石塚森吉・菅原セツ子・鮫島惇一郎 (1983). 空知地方天然林の構造. 日林北支講, **32**, 204-206.
- ITO, K. (1979). A tentative study of stratification diagrams. Yokohama phytosoc. Soc. Japan, **16** (Vegetation und Landschaft Japans), 357-368.
- 伊藤浩司 (1982). 北海道植生概説. 32pp. 日本造船振興財団.
- 伊藤秀三・宮田逸夫 (1977). 群落の種多様性. 群落の組成と構造 (伊藤秀三編), 76-111, 朝倉書店.
- JAKUCS, P. (1985). Ecology of an Oak Forest in Hungary. 545pp. Akademiai Kiado, Budapest.
- JANZEN, D. H. (1970). Herbivores and the number of tree species in tropical forest. Amer. Nat., **104**, 501-528.
- JANZEN, D. H. (1976). Why do bamboos wait so long to flower? Tropical trees, variation, breeding and conservation (Burley, J. and Styles, B. T. eds.) Linn. Soc. Symp. Ser. 2, Academic Press.
- JENSEN, T. S. (1985). Seed-seed predator interactions of European beech *Fagus sylvatica* and forest rodents *Clethrionomys glareolus* and *Apodemus flavicollis*. Oikos, **44**, 149-156.
- 門松昌彦・佐野淳之 (1986). ミズナラ天然林の遺伝的組成について一樹齡と葉形質に基づく分析一. 日林論, **97**, 421-422.
- 柿原道喜 (1973). 老齡広葉樹天然林の林分構成ならびに生長量. 日林北支講, **22**, 19-22.
- 柿原道喜 (1975). ミズナラ老齡林の林分構成ならびに生長量. 日林北支講, **24**, 87-90.
- 柿原道喜 (1981). 広葉樹老齡林の生長と枯損. 北方林業, **33**, 90-92.
- KALELA, E. K. (1949). Ecological character of tree species and its relation to sivilculture. Acta Forestalia Fennica, **57**, 1-35.
- 紙谷智彦・丸山幸平 (1978). 苗場山におけるオオシラビソ天然林の構造について (I) 閉鎖林分における階層構造と分布様式について. 新潟大演報, **11**, 37-48.
- KANAZAWA, Y. (1982). Some analyses of the reproduction process of a *Quercus crispula* Blume population in Nikko. I. A record of acorn dispersal and seedling establishment for several years at three natural stands. Jpn. J. Ecol., **32**, 325-331.
- KANAZAWA, Y. (1982). Some analyses of the reproduction process of a *Quercus crispula* Blume population in Nikko. II. Analysis of spatial distribution of individuals based on differences in tree size and peroxidase isoenzyme bands. Jpn. J. Ecol., **32**, 463-471.
- KANAZAWA, Y. (1983). Some analyses of the reproduction process of a *Quercus crispula* Blume population in Nikko. III. Population distribution and stand succession of *Q. crispula* in an area of 270 ha. Jpn. J. Ecol., **33**, 79-87.
- KANAZAWA, Y. and NISHIKATA, S. (1976). Disappearance of acorns from the floor in *Quercus crispula* forests. J. Jpn. For. Soc., **58**, 52-56.
- 菅野高穂 (1984). 広葉樹林の施業に関する基礎的研究. 北大演研報, **41**, 1-92.

- KANZAKI, M. (1984). Regeneration in subalpine coniferous forests. I. Mosaic structure and regeneration process in a *Tsuga diversifolia* forest. Bot. Mag. Tokyo, **97**, 297-311.
- 檜山徳治・高橋啓二・土井恭次・坂上幸雄 (1974). 林木の気象被害. 144pp. 日本林業技術協会.
- 河原漢・柴田前・小沢慰寛・畑野健一 (1982). 東京大学北海道演習林における昭和56年風害地の更新状況について. 日林北支講, **33**, 74-76.
- 菊沢喜八郎 (1978). 広葉樹林の林分構造. 北方林業, **30**, 35-38.
- 菊沢喜八郎 (1979 a). ミズナラを主とする広葉樹林の収量一密度図. 日林誌, **61**, 8-14.
- 菊沢喜八郎 (1979 b). 収量一密度図を利用した収穫予測の試み. 日林誌, **61**, 429-436.
- 菊沢喜八郎 (1979 c). 広葉樹林施業に関する生態学的研究 (IV). 日林北支講, **29**, 32-33.
- 菊沢喜八郎 (1983). 北海道の広葉樹林. 152pp. 北海道造林振興協会.
- 菊沢喜八郎・浅井達弘・北条貞夫 (1977). 北海道中西部における広葉樹二次林の動態. 日林論, **88**, 213-214.
- 菊沢喜八郎・宮木雅美・水井憲雄 (1986). ドングリとネズミ類. 北方林業, **38**, 198-200.
- 吉良竜夫 (1948). 温量指数による垂直的な気候帯のわかちかたについて. 寒地農学, **2**, 143-173.
- 吉良竜夫 (1963). 原生林保護の必要とその生態学的意義. 日生態会誌, **13**, 67-73.
- 吉良竜夫 (1976). 陸上生態系. 生態学講座 2, 166pp. 共立出版.
- 吉良竜夫・四手井綱英・沼田真・依田恭二 (1976). 日本の植生. 科学, **46**, 235-247.
- 小林正吾・高田和彦 (1985). 新潟県魚沼地方における広葉樹二次林の林相改良施業に関する研究 (2) 低海拔地帯のミズナラ二次林分の林分構造. 新大演報, **18**, 33-43.
- 木幡靖夫・神沼公三郎・小泉透・秋林幸男 (1980). ミズナラの天然更新に関する考察. 日林北支講, **29**, 54-56.
- KOHYAMA, T. (1980). Growth pattern of *Abies mariesii* saplings under conditions of open-growth and suppression. Bot. Mag. Tokyo, **93**, 13-24.
- 小池孝良 (1985). 弱い光, 強い光を上手に利用する樹種一広葉樹の光合成特性一. 天然林を考える, 116-119, 北海道営林局.
- KOIKE, T. (1986). Photosynthetic responses to light intensity of deciduous broadleaved tree seedlings raised under various artificial shade. Environ. Cont. Biol., **24**, 51-58.
- 小見山章 (1977). 森林構造とD-H関係. 日林論, **88**, 249-250.
- 小見山章 (1982). 御岳山亜高山帯天然林の動態 (V) 森林の再生過程の検討. 岐阜大農研報, **46**, 375-383.
- 小見山章・田口剛・石川達芳 (1984). 御岳山亜高山帯天然林の動態 (X) 航空写真判読による林冠の再生過程の解析. 日林誌, **95**, 381-382.
- 紺野康夫・金子正美・山本耕三 (1981). 林床にササを有するトドマツ, エゾマツ天然林の更新. 森林の更新過程と機構の生態学的解析 (黒岩澄雄編), 20-29.
- KORSTIAN, C. F. (1927). Factors controlling germination and early survival in oaks. Sch. For. Bull., **19**, 115pp. Yale Univ.
- 工藤弘 (1980). チシマザサの開花枯死後の林床植物の変化について. 日林誌, **62**, 1-8.
- 工藤弘・木村馨 (1974). ネマガリダケの自然枯死と回復について. (I) 日林北支講, **22**, 172-176.
- 九州大学農学部附属演習林 (1982). 昭和57年度演習林年報. 35pp. 九州大学農学部附属演習林.
- LODL, J., MAYER, H. and PITTERLE, A. (1977). Das Eichen-Naturschutzgebiet Rohberg im Hochspesart. Forstw. Cbl., **96**, 294-312.
- LORIMER, C. G. (1985). Methodological considerations in the analysis of forest disturbance history. Can. J. For. Res., **15**, 200-213.
- 真鍋大覚・川勝紀美子 (1968). 屋久杉の年輪から解析された古代気象の永年変化と大風の変遷. 九大演集報, **22**, 127-169.
- MAPLE, W. R. (1977). Planning longleaf pine regeneration cuttings for best seedling survival and growth. J. Forestry **25**, 25-27.
- 松田彊・滝川貞夫 (1985). ササ地の天然更新補助作業に関する実証的研究. 北大演報, **42**, 909-940.

- 松井善喜 (1961). ミズナラを混ざる天然林の群落生態と林分構造について. 日林北支講, **10**, 128-130.
- 松井善喜・真辺昭 (1961). 温根湯地方のミズナラ天然林の施業法について. 林試北支年報, 61-70.
- 松川恭佐 (1931). ヒバ天然林を構成する樹木群並その他の植物群の成立及構造に関する研究 (第一報), 林学会雑誌, **15**, 349-368.
- 松川恭佐 (1932). ヒバ天然林を構成する樹木群並その他の植物群の成立及構造に関する研究 (第一報の続き), 日林誌, **16**, 367-379.
- 松川恭佐 (1933). ヒバ天然林を構成する樹木群並その他の植物群の成立及構造に関する研究 (第一報の続きの二), 日林誌, **17**, 342-368.
- 松川恭佐 (1935). 森林構成群を基礎とするヒバ天然林の施業法, 79pp. 青森営林局.
- 松川恭佐・嶺一三・井上由扶・谷口信一 (1955). 原生林の施業. 石狩川源流原生林総合調査報告 (石狩川源流総合調査団編). 335-393. 旭川営林局.
- MINCKELER, L. S. and WOERHEIDE, J. D. (1965). Reproduction of hardwoods—10 years after cutting as affected by site and opening size. *J. Forestry*, **63**, 103-107.
- 宮部金吾・工藤祐舜 (1925-1928). 北海道主要樹木図譜, 第二巻, 69pp. 北海道庁.
- 宮島寛 (1986). 北海道広葉樹の王様ナラ. 北方林業, **38**, 113-116.
- 宮木雅美・菊沢喜八郎 (1986). ネズミ類とドングリ. 北方林業, **38**, 271-274.
- 宮脇昭 (1977). 日本の植生. 535pp. 学研.
- MORISITA M. (1959). Measuring of the dispersion of individuals and analysis of the distributional patterns. *Mem. Fac. Sci., Kyushu Univ., Ser. E. (Biol.)*, **2**, 215-235.
- 森下正明 (1961). 動物の個体群. 動物生態学 (宮地伝三郎ら編). 157-262, 朝倉書店.
- MÜLLER, M. J. (1982). Selected climatic data for a global set of standard stations for vegetation science. xxviii+306pp. Dr. Junk Publishers, The Hague.
- 武藤憲由・信岡山治 (1975). 上木の疎開とトドマツ被圧木の生長. 北方林業, **310**, 12-14.
- NAKA, K. (1982). Community dynamics of evergreen broadleaf forests in southern Japan. I. Wind damaged trees and canopy gaps in an evergreen oak forests. *Bot. Mag. Tokyo*, **95**, 385-399.
- 中村純・塚田松雄 (1960). 北海道第四紀堆積物の花粉分析学的研究 I. 高知大学術研報, **9**, 自然科学 I, 117-138.
- 中村賢太郎 (1929). 天然林の本質に関する考察. 林学会雑誌, **11**, 333-345.
- 中村賢太郎 (1930). 樺太におけるトドマツ, エゾマツ天然林に関する研究. 東大演報, **12**, 1-288+98pp.
- 中村賢太郎 (1931). 原始林の樹種林形及更正状態に就て. 林学会雑誌, **13**, 136-152.
- 中村俊彦・小幡和男 (1982). シラベ, コメツガの生態学的特性に関する研究 (I) 富士山亜高山帯林のギャップに見られる稚樹の動態. 東大演報, **72**, 121-138.
- 中尾考一・春木雅寛・松田蘆・滝川貞夫 (1973). 山火跡地再生林の研究 (III). 日林北支講, **22**, 169-176.
- NAKASHIZUKA, T. (1984). Regeneration process of climax beech (*Fagus crenata* Blume) forests. IV. Gap formation. *Jpn. J. Ecol.*, **34**, 75-85.
- NAKASHIZUKA, T. and NUMATA, M. (1982 a). Regeneration process of climax beech forests. I. Structure of a beech forest with the undergrowth of *Sasa*. *Jpn. J. Ecol.*, **32**, 57-67.
- NAKASHIZUKA, T. and NUMATA, M. (1982 b). Regeneration process of climax beech forests. II. Structure of a forest under the influence of grazing. *Jpn. J. Ecol.*, **32**, 473-482.
- 並川寛司・伊藤浩司 (1981). 藻岩山森林群落の構造と更新に関する研究. 北大環境科学研究科紀要, **4**, 249-260.
- 新島善直 (1921 a). エゾマツの後継樹と老木との関係. 北林会報, **19**, 1-7.
- 新島善直 (1921 b). トドマツ, エゾマツの造林. 北林会報, **19**, 14-20.
- 二ノ上七五郎 (1903). くまざきの結実に就て. 北林会報, **1(11)**, 21-23.
- 延原肇・沼田眞 (1954). 等比級数法則の成立条件—生物集団の基本構造第3報—植物生態学会報, **3**, 180-185.
- 野本宣夫 (1956). ブナ, ミズナラ林における遷移過程の解析. 日生態会誌, **6**, 102-107.
- 小川房人 (1969). 樹高・胸高直径関係による林型区分の試み. *JIBP-PT-F*, 3-17.

- OGAWA, H., YODA, K., OGINO, K. and KIRA, T. (1965). Comparative ecological studies on three main types of forest vegetation in Thailand II. Plant biomass. *Nature and Life in Southeast Asia*, 4, 49-80.
- 荻野和彦 (1975). 下北半島のヒバ林に見られる D-H 関係. *日林論*, 86, 210-211.
- 大島誠一・竹内典之・和田茂彦 (1982). 道東地方の広葉樹林の種構成とその特徴. *京大演集報*, 15, 43-53.
- OHSAWA, M. (1981). A basic unit in forest community dynamics: A case study in the subalpine forest of Japan. *Proc. of Biotrop. Sym. on For. Reg. in Southeast Asia, Bogor, Indonesia*, 42-62.
- 大沢雅彦 (1981). 亜高山帯林の構造と成立. *遺伝*, 35, 39-47.
- 太田嘉四夫 (1984). 北海道産野ネズミ類の研究. 400pp. 北大図書刊行会.
- 太田嘉四夫・五十嵐恒夫・藤原滉一郎 (1969). 北海道の森林における主要樹木の時間的・空間的分布, その 1, トドマツ天然林 (予報). *日林北支講*, 18, 45-48.
- 太田嘉四夫・五十嵐恒夫・藤原滉一郎 (1970). 北海道の森林における主要樹木の時間的・空間的分布, その 2, アカエゾマツ天然林 (1) 齢構成と樹高 (予報). *日林北支講*, 19, 61-64.
- 太田嘉四夫・五十嵐恒夫・湊克之 (1972). 北海道の森林における主要樹木の時間的・空間的分布, その 3, アカエゾマツ天然林伐採跡地 (予報). *日林北支講*, 21, 97-101.
- 太田嘉四夫・五十嵐恒夫・滝川貞夫 (1973). 北海道の森林における主要樹木の時間的・空間的分布, その 4, エゾマツ天然林. *日林論*, 84, 266-268.
- 太田嘉四夫・五十嵐恒夫・藤原滉一郎 (1975). 北海道の森林における主要樹木の時間的・空間的分布, その 5, アカエゾマツ天然林 (2) 平面分布. *日林北支講*, 24, 143-146.
- 沖津進 (1982). 樹種特性の簡単な解析による北海道の森林の成立解明の試み. *日林北支講*, 31, 201-206.
- OLIVER, C. D. (1981). Forest development in North America following major disturbances. *For. Ecol. Manage.*, 3, 153-168.
- OLIVER, C. D. and STEPHENS, E. P. (1977). Reconstruction of a mixed-species forest in central New England. *Ecology*, 58, 562-572.
- 織田春紀・中戸川仁・近藤光春 (1984). 広葉樹林における世代の構造—夕張国有林 513 林班—。天然林における樹群構造と更新の解析 (第 4 報), 73-88, 北海道営林局.
- PICKETT, S. T. A. and WHITE, P. S. (1985). *The Ecology of Natural Disturbance and Patch Dynamics*. 472pp. Academic Press. London.
- 林野庁計画課 (1980). 立木幹材積表 (東日本編). 333pp. 日本林業調査会.
- RUNKLE, J. R. (1982). Patterns of disturbance in some old-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 (Pickett, S. T. A. and White, P. S., eds.), 17-33, Academic Press. London.
- 坂上幸雄 (1985). 北海道主要樹種の特徴. 天然林を考える, 124-128. 北海道営林局.
- 酒井寛一・千葉茂 (1979). 天然林における樹種の分布と樹種間の親和性 (予報). *日林誌*, 61, 444-447.
- 酒井寛一・千葉茂・永田義明 (1983). 樹種個体の分布とクローネの広がりからみた樹種間の親和性. 天然林の生態遺伝と管理技術の研究 (北方林業会編), 65-95.
- 桜井尚武・斉藤勝郎 (1983). ミズナラ稚樹の成立過程に関する研究 (I). 落下種子の消失とその要因について. *日林論*, 94, 363-364.
- 佐野淳之 (1982). 森林の階層構造を数量的に把握する試み. *日林論*, 93, 329-330.
- 佐野淳之 (1985). ミズナラ稚樹の生長様式について. *日林北支講*, 34, 80-82.
- 佐野淳之 (1986). 森林の構造 (II) 天然林における D-H 関係について. *日林論*, 97, 333-334.
- 佐野淳之・藤本征司・川崎舜平 (1981). 北海道営林局 (直轄) 管内の天然林の樹種構成とその特徴について. 天然林における樹群構造と更新の解析 (第 2 報), 3-15, 北海道営林局.

- 佐々木典恵・原田文夫 (1987). 林冠の疎開とアオモリトドマツ稚樹の生長. 日林論, **89**, 247-248.
- SCIENTIFIC COUNCIL OF VEGETATION MAP OF YUGOSLAVIA (1986). Natural Potential Vegetation of Yugoslavia (Summary, edited for 18th IUFRO Congress Yu 86), 122pp+1map, Ljubljana.
- 生態学談話会 (1968). エゾマツ, トドマツ天然林の生態と取り扱い. 50pp, 林業科学技術振興所
- SHANNON, C. E. and WEAVER, W. (1949). The mathematical theory of communication. University of Illinois Press, Urbana.
- SHAW, M. W. (1968 a). Factors affecting the natural regeneration of sessile oak (*Quercus petraea*) in North Wales. I. A preliminary study of acorn production, viability and losses. J. Ecol., **56**, 565-583.
- SHAW, M. W. (1968 b). Factors affecting the natural regeneration of sessile oak (*Quercus petraea*) in North Wales. II. Acorn losses and germination under field condition. J. Ecol., **56**, 647-660.
- 柴草英悦・高橋邦秀・斉藤雄一 (1968). トドマツの天然更新とその環境因子とくに林内照度との関係について. 日林講, **79**, 293-297.
- 澁谷正人・五十嵐恒夫・松田暁 (1987). トドマツ林分の齡構成と個体の生長経過について. 北大演研報, **44**, 153-174.
- SHIMIZU, Y. (1984). Regeneration of the subtropical evergreen broad-leaved forest at Chichijima in the Bonin (Ogasawara) islands with reference to an environmental gradient and canopy gaps. Jpn. J. Ecol., **34**, 87-100.
- SILVERTOWN, J. W. (1982). Introduction to Plant Population Ecology. 209pp. Longman, New York.
- SIMPSON, E. H. (1949). Measurement of diversity. Nature, **163**, 688.
- 鈴木英治 (1980). ツガ天然林の更新. II. 約260年前および50年前におこった2回の更新過程. 日生態会誌, **30**, 333-346.
- 田口豊 (1984). ササ類の処理方法. 北海道における天然林施業 (ササ地における天然林施業), 40-122, 北海道営林局.
- 高橋幸男・浅井達弘・菊沢喜八郎 (1974). 名寄のシラカンバ林の現存量について. 北海道林試報告, **12**, 29-37.
- 武田義明・植村滋・中西哲 (1983). 北海道のミズナラ林について. 神戸大学教育学部研究集録, **71**, 105-122.
- 竹原秀雄 (1981). 広葉樹林の消長. 広葉樹林とその施業 (大日本山学会編), 1-15, 地球社.
- 滝川貞夫 (1984). 天然林施業技術. 森林計画研究会報. **286・287** 合併号, 4-9.
- 玉手三乘寿 (1959). 北海道風害森林総合調査 (気象). 北海道風害森林総合調査報告, 101-174. 日本林業技術協会.
- 田中信行 (1986). ブナ, アオモリトドマツ混交林の構造と更新. 東大演報, **75**, 141-197.
- 田中祐一 (1940). 樺太北部「エゾトド」原生林の林型と原生稚樹の生育状況に就て. 昭和15年度日本林学会春季大会講演集, 285-289.
- 谷口信一 (1948). 北海道北部天然生林の本質に関する二, 三の観察 (第一報). 北大演研報, **14**, 78-100.
- 館脇操 (1932). 雨竜演習林植物調査. 北大演研報, **7**, 99-130.
- 館脇操 (1943). アカエゾマツ林の群落学的研究. 北大演研報, **13**, 1-181.
- 館脇操 (1955). 汎針広混交林帯, 北方林業, **80**, 8-11.
- TATEWAKI, M. (1958). Forest ecology of the island of the North Pacific Ocean. Jour. Fac. Agr., Hokkaido Univ., **50**, 371-486.
- 館脇操 (1961). 支笏湖を中心とする森林植生. 206pp. 北海道.
- 館脇操・森本伝男 (1933). アカエゾマツ林の群落生態的調査. 北大演研報, **8**, 1-287.
- 館脇操・岩間亀三郎 (1934). 天塩演習林生態調査第一報. 北大天塩第二演習林に於ける山火跡地の群落生態学的調査. 北大演研報, **9**, 29-136.
- 館脇操・内田映 (1935). 天塩演習林林型の群落生態学的調査. 北大演研報, **10**, 1-146.
- 館脇操・五十嵐恒夫 (1971). 北大天塩・中川地方演習林の森林植生, 北大演研報, **28**, 1-192.

- 館脇操・五十嵐恒夫 (1973). 北海道石狩国野幌森林の植物学的研究. 355pp. 札幌営林局.
- 寺崎渡 (1932). 天然生ヒバ林の施業に就て. 57pp. 帯広林友会.
- 寺崎渡 (1950). 森林施業の基盤に基く北海道の森林施業に関する私見. 73pp. 帯広林友会.
- 豊岡洪・佐藤明・石塚森吉 (1981). クマイザサの生育におよぼす明るさの影響. 日林北支講, **30**, 139-141.
- 豊岡洪・佐藤明・石塚森吉 (1983). 北海道ササ分布図概説. 36pp. 林試北海道支場.
- 豊岡洪・石塚森吉・菅原セツ子 (1985). 上木伐採後 10 年間のクマイザサ群落の動態. 日林北支論, **34**, 89-91.
- 上田弘一郎 (1933). 植生形より見たる樺太天然林の植生推移について. 林学会雑誌, **15**, 166-176.
- 上田弘一郎 (1936). 樺太天然林の更生に関する調査. 日林誌, **18**, 703-722.
- 上田弘一郎 (1950). 森林植生型の造林学的研究. 京大演報, **19**, 1-70.
- 上田弘一郎 (1956). ササの生態とその利用. 林業解説シリーズ. **94**, 46pp. 日本林業技術協会
- 植村恒三郎 (1928). 樺太及北海道に生育するエゾマツ及トドマツの天然更新に就ての根本的考察. 林学会雑誌, **30**, 289-309.
- 植村恒三郎 (1931). 天然林か択伐林か. 林学会雑誌, **13**, 293-308.
- 上村武 (1984). 広葉樹を見なおす. 林業技術. **505**, 7-10.
- 脇元裕嗣 (1969). 北海道の天然林施業 (前編). 150pp. 北方林業会.
- WALTER, H. (1979). *Vegetation of the Earth*. 2nd ed. 274pp. Springer-Verlag, Berlin.
- WALTER, H., HARNICKELL, E. and MUELLER-DOMBOIS, D. (1975). *Climate-diagram maps*. 36pp + 9maps, Springer-Verlag, Berlin.
- WANG, C. (1961). *The Forest of China*. Maria Moors Cabot Foundation Pub. No. 5. 313pp. Harvard Univ.
- 渡邊定元 (1970). 北海道天然生林のサクセッションのパターンについて (I). 北方林業, **22**, 349-356
- 渡邊定元 (1985). 北海道天然生林の樹木社会学的研究. 196pp. 北海道営林局.
- WATT, A. S. (1919). On the causes of failure of natural regeneration in British oakwoods. *J. Ecol.*, **7**, 173-203.
- WATT, A. S. (1947). Pattern and process in the plant community. *J. Ecol.*, **35**, 1-22.
- WHITE, P. S. (1979). Pattern, process, and natural disturbance in vegetation. *Bot. Rev.*, **45**, 230-299.
- WHITE, P. S., MACKENZIE, M. D. and BUSING, R. T. (1985). Natural disturbance and gap phase dynamics in southern Appalachian spruce-fir forest. *Can. J. For. Res.*, **15**, 233-240.
- WHITMORE, T. C. (1975). *Tropical rain forest of the Far East*. 282 pp. Oxford Univ. Press (Clarendon), London.
- WHITTAKER, R. H. and WOODWELL, G. M. (1969). Structure, production and diversity of the oak-pine forest at Brookhaven, New York. *J. Ecol.*, **57**, 155-174.
- 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.
- 山崎次男 (1936). 樺太原生林に於けるエゾマツ, トドマツ混交状態の研究. 京大演報, **9**, 1-128.
- 柳沢聡雄 (1974). 北海道の主要広葉樹の特性. 北方林業, **26**, 259-263.
- 柳沢聡雄 (1981). 落葉広葉樹林の施業. 広葉樹林とその施業 (大日本山林会編), 117-173, 地球社
- 吉田義孝 (1921). 原生林に於ける更新状態の研究資料としての那須樺太南部における一事実. 林学会雑誌, **7**, 29-55.

Summary

In order to predict the regeneration patterns in old-growth deciduous oak forests, the spatio-temporal structure of trees is examined in natural forests dominated by *Quercus mongolica* var. *grosseserrata* and/or *Abies sachalinensis* with undergrowth of *Sasa senanensis* in northern Hokkaido, Japan. Nineteen stands were investigated, and one of them (stand MQ) was intensively analysed.

Natural oak forests consisting of many structural units of several species of trees have been maintaining their structural stability.

The pattern of spatial distribution of individuals is contagious and the structural units consist of sets of overstories and understories. The understories are apt to be under and adjacent to the crowns of overstories, especially under the double overlapped crowns. *Sasa* on the forest floor disturbs the establishment of seedlings.

The oaks grow fast until they reach a height of 15-20 m (80-100 years in age) and thereafter decrease in growth rate. While the growth curves of stem diameter and volume have no decreasing phase. Annual increments of the oaks in the recent five years are 10.8 cm/yr in tree height, 2.8 mm/yr in DBH, and 0.011 m³/yr in volume. Annual increment of the stand including other species is 3.36 m³/ha/yr, and the Pressler growth rate is 1.25%.

The maximum age of the oaks is 505 years old. The age distribution is not continuous but periodical with intervals of ca. 100 years. These correspond to the time for seedlings to grow into the forest canopy layer and the period of stem exclusion stage (OLIVER, 1981). The mean turnover time of the natural oak forest is calculated to be approximately 100 years. The size of individuals established in a short period ranges widely so that they form several layers in the stand. The sizes of older trees do not range so widely and younger groups of trees have lower survival rates.

The discontinuity of the regeneration of oaks may be caused by a periodical synchronization of declines of *Sasa* and disturbances by windfalls.