HOKKAIDO UNIVERSITY

Title	針広混交林の小面積風害跡地における更新様式
Author(s)	加藤, 美栄子; KATO, Mieko; 松田, 彊 他
Citation	北海道大學農學部 演習林研究報告, 43(3), 513-541
Issue Date	1986-09
Doc URL	https://hdl.handle.net/2115/21185
Type	departmental bulletin paper
File Information	43(3)_P513-541.pdf

Hokkaido University Collection of Scholarly and Academic Papers : HUSCAP

針広混交林の小面積風害跡地における更新様式*

加藤　美栄子**　松田　彊***

Regeneration Patterns of Wind-Damaged Stands in the Mixed Forest in Northern Hokkaido*

By

Mieko KATO** and Kyo MATUDA***

要　旨

天然林に生じる破壊と更新の機構のうち中規模なものとして小面積風害林分に注目し，その更新初期を解析した。道北の針広混交林では幹折れの破壊形態が顕著であり，これは冬期の湿雪を伴った強風が原因と考えられた。幹折れは上層樹冠の消失によりトドマツを中心とした前生稚幼樹の生長を促進させるがその種多様性はきわめて低い。トドマツは常に20～30年の幅をもつSapling bankを形成していた。前生稚幼樹が貧弱な場合は林床にササが繁茂し，ササ地に移行する可能性も考えられた。根返りはマウンドやピットの生成，倒木幹によるササの攪乱など新たな侵入可能地を形成し，そこでは種の多様性が高い稚樹の更新がみられた。侵入は破壊後2～3年以内が中心であった。無立木地の多くがササ地であり，0.1 ha以上の無立木地は17年間にほとんど変化しておらず，森林の回復には多くの時間を要すると推定された。破壊形態はその後の更新様式を大きく規定する。幹折れが多いとトドマツの割合は高まるが，根返りが入り交じることによって侵入の立地環境が複雑になり，さまざまな種特性をもつ種が共存でき，多様性の高い針広混交林が維持されていくと考えられた。

キーワード：　幹折れ，根返り，種多様性，前生稚幼樹，無立木ササ地。

---

*　1986年2月28日受理　Received February 28, 1986.

**　北海道大学農学部造林学教室
Laboratory of Silviculture, Faculty of Agriculture, Hokkaido University.

***　北海道大学農学部附属演習林雨竜地方演習林
Uryu Experiment Forest, Faculty of Agriculture, Hokkaido University.

目 次

要 旨…… 513
はじめに…… 514
I 調査地と調査方法…… 515
1. 調査地概要…… 515
2. 調査方法…… 516
II 結果及び考察…… 518
1. 破壊形態と更新…… 518
1) 環境条件の変化 …… 518
2) 種構成 …… 519
3) 樹高構成 …… 520
4) 齢構成 …… 521
5) 生 長 …… 522
6) 考 察 …… 523
2. 林分の変化と稚幼樹の分布…… 526
1) 破壊林分の構造 …… 526
2) 被害木と更新稚幼樹の分布様式…… 527
3) 考 察 …… 531
3. 無立木地の分布と推移…… 533
1) 無立木ササ地の分布と面積頻度…… 533
2) 無立木ササ地の推移 …… 534
3) 考 察 …… 535
III 総合考察…… 536
総 括…… 537
おわりに…… 538
文 献…… 538
Summary …… 541

はじめに

北海道の森林は一般的に針広混交林を呈し，林床にチシマザサやクマイザサなどの大型のササが優占しているところが多い。また大小の無立木ササ地も介在し，施業上大きな問題となっている(内田ら 1980，松田ら 1985)。無立木ササ地の発生，消滅の機構は森林の更新過程と密接な関係がある。従って，林床にササを有する森林の維持に関しては，無立木ササ地の動態も併せた森林の更新様式を動的にとらえることが重要である。

森林は，限られた空間を占有していた樹木が消滅し，この空間を次世代の樹木が埋めるということがくり返されて維持されている。従って，森林の維持機構を動的にとらえるためには上層木の消滅状況の把握が必要である。すなわち，上層木の枯死状態，具体的には破壊の時期，質（破壊形態），量（規模）等の把握は，次世代の森林が更新する「場」というものを理解する上で重要であろう。

北海道の森林破壊には風が大きく関与している。特に洞爺丸台風など規模の大きい森林破壊については立地，植生，造林，経営，菌害，虫害等，詳細な報告がみられる（北海道風害森

林総合調査団　1959)。こうした大風害では破壊状況，特に破壊された時期は正確に把握できるが，発生周期が比較的長く，また大型機械による風倒木処理を行う場合が多く，破壊後放置された森林の自然的な推移を見た例は少ない。さらに森林はこの様な大規模な破壊を受けなくても，林内では単木的な倒木や立枯れ木が常に生じている。これらのことから森林の破壊と更新を考える際，その面積を考慮に入れる必要があると考えられ（植村　1932)，ここでは以下の3つに分けて考えた。

1．大風害，山火事，火山などによって大面積に一斉に破壊と更新が行なわれる。

2．風害，虫害等によって小群状でモザイク的に破壊と更新が行なわれる。

3．風害，虫害等によって単木的に破壊と更新が行なわれる。

これらのうち中面積的な破壊と更新の機構については発生の時期もとらえにくいので報告されることも少なく，研究もあまりおこなわれていなかった。森林の維持にとっては，この林内に頻繁に起こる群状の破壊が重要な役割を果たしており，その後の更新にも大きな影響を与えていると考えられる。

このような群状の破壊部分がモザイク状をなして森林が維持されている（Regeneration complex）ことをWATT (1947) はブナ林で示した。また，WHITMORE (1978) は熱帯多雨林をギャップ相（gap phase)，建設相（building phase)，成熟相（mature phase）の発達段階の異なる3つの相から形成されているとし，これらを森林維持の単位とみなしてforest growth cycleと呼んだ。最近，このようなギャップダイナミックス（Gap phase dynamics）と呼ばれる視点に立って森林の再生過程を動的に理解しようとする研究が増えている（山本 1981, NAKASHIZUKA　1983)。しかし，これらの研究は比較的樹冠のうっ閉した林に生じたギャップを中心に行われており，無立ササ木地の介在する道北地方の針広混交林では，こうした動的な森林の更新過程についての研究はまだまだ乏しい。また，この針広混交林の無立木ササ地を森林生長サイクルにおけるギャップ相とみなすことには疑問がある。

以上のことから筆者は，破壊時が明確に判断できた群状の風害跡地に着目し，森林の破壊形態による更新様式の違いを検討することによって，ササの優占する道北地方の天然林の，ひいては針広混交林の破壊と更新の一端を明かにすることを目的にした。

I　調査地および調査方法

1．調査地概要

本調査は，北海道天塩郡幌延町字問寒別（北緯45度，東経142度）に所在する，北海道大学農学部付属天塩地方演習林（以下，天塩地方演習林とよぶ）で行なった。天塩地方演習林は天塩川支流の問寒別川流域にあり大きく3地区に分けられているが，調査対象としたのは河西地区である。河西地区の地質は新第三紀褶曲地帯に属し，泥岩，砂質泥岩を主とした高低差の少ない丘陵地形をなしている。

植生は，植物地理学的にみると温帯北部から亜寒帯への移行帯に位置し，エゾマツ，トドマツなどの針葉樹にミズナラ，ハリギリ，カンバ類等の，大径広葉樹を交えた針広混交林からなっている。林床はチシマザサ，クマイザサの生育が旺盛であり，無立木ササ地も多くみられる。調査地に近接した中川測候所における過去27年間の気象データーによると(日本気象協会北海道本部 1964, 1973, 1982)，年平均気温5.0°C，最高気温は8月の33.0°C，最低気温は2月の−36.2°Cである。降水量は年平均1,406 mmで，11月から4月まで降雪をみる。

また，1960年以降に発生した主な強風のうち最大のものは1972年12月に生じた瞬間最大風速38.4 m/s(間寒別市街では37.2 m/s)で，湿雪を伴い道北地方の森林に被害をもたらした。それ以外にも，瞬間最大風速20 m/s以上の強風が毎年1，2度は生じている。さらに瞬間最大風速30 m/s以上のものは23年間に11回みられ，平均して2.1年に一度の確率である。これらは冬期の暴風雪が多い。

2. 調査方法

天然林の更新を扱う場合，時間，空間の両面から把握することが大切である。そこで調査地は破壊を受けた時間や規模の明確な群状風害跡に設定した。今回の破壊は1972年12月の湿雪を伴った強風による。樹木の破壊形態は外見的にさまざまな分類方法がある（玉手 1955, 船木ら 1982）が，更新の観点から破壊時に林床の攪乱を伴うかどうかによって幹折れと根返りの2つに分類した(加藤ら，1983)。この破壊形態とその後の更新の関係を破壊木周辺，破壊

表−1 調査プロットの概要
Table 1. General description of plots.

Plot	A	B	C	D	E	F
Plot Size	5m×5m	5m×5m	5m×5m	10m×15m	5m×5m	5m×5m
Canopy(Height≧10m)	Open	Open	Open	Open	Close	Close
Live tree	-	-	-	-	P(50)	As(41) S(24)
Damaged tree						
Trunk-broken tree	N(35)	P(90)	-	-	-	-
Uprooted tree	-	-	-	P(60) As(55,53)	-	-
Sasa *						
C.I.(%)	20.5	0.0	16.0	62.5	24.9	6.0
Density(/25m²)	228	5	107	425	196	74
Average height	92	99	-	220	99	38

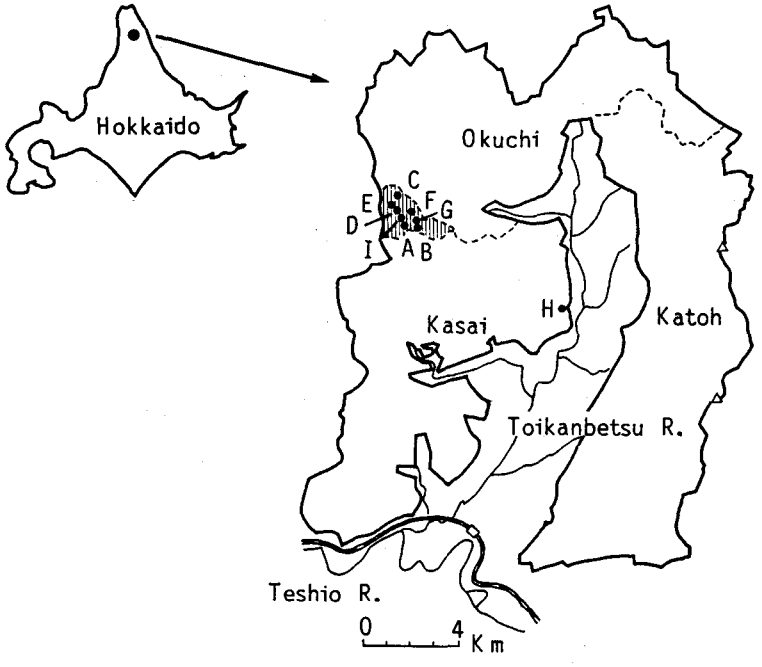
Species of alive and damaged trees are as follows.
N: Unknown conifer species P: *Picea glehni*
As: *Abies sachalinensis* S: *Sorbus commixta*
Parenthesis figures indicate D.B.H. in cm.
*: Datea are calculated from surveyed each 1 m², but plot D are surveyed in 25 m² area

を受けた林分，さらに航空写真を使ったより広い面積でおさえた。

まず，破壊木周辺林床の稚幼樹の更新状況を調査した。調査区の概要を表—1に示した。調査区は幹折れ木を中心にしたプロットA，B，根返り木（根株と倒れた幹を含む）を含んだプロットD，幹折れして落ちた幹が林床に多いプロットC，対照として破壊のない樹冠下に設定したプロットE，Fの計6か所である。プロットA，Bとプロット E，Fのうちプロット AとEはササ優占部分，プロットBとFはササ非優占部分に設定した。プロットCとDはともにササ優占部分である。調査区の大きさは，プロットDの 10 m×15 m 以外はすべて 5 m×5 m である。樹高 10 m 以下の稚幼樹すべてについて樹種，位置，樹高，胸高直径を計測した。年輪解析はプロットA，Fではプロット内の全稚樹を，プロットDではマウンドとピットに 1 m²の方形区を設定し、区内のものを調べた。トドマツについてはさらに，枝階，枝張りを計測した。

相対照度は幹折れ木の根元から 1 m×5 m の帯状区を設定し，各 1 m×1 m の中心においてササ上(1.5 m)，ササ葉層下(0.5 m，地表それぞれ 5 回ずつ測定し平均値を算出した。また，倒れた幹から直角に 1 m×5 m の帯状区を設定し，幹折れ木周辺と同様に測定した。

次に，破壊林分の調査地は，群状の風害跡地に設定したプロットG，H，Iの3箇所である。プロットGは，河西 51 林班の幹折れの多い風害林分に 40 m×40 m を設定した。プロットHは，河西 44 林班の根返りが集中した風害林分に 20 m×10 m を設定した。プロットIは，河



図—1　調査地点の位置

Fig.1. Location of study plots.
Striped area shows the place observed by aerial photographic methods.

西51林班の両破壊形態がみられる風害跡地に約0.25 haの不定形の調査区を設定した。ここで樹種，位置，樹高，胸高直径，被害の有無等の毎木調査をおこなった。各プロットとも1972年の同じ風害で被害をうけている。なをこれらの実地調査は1982, 1983, 1984年の3年間にわたっておこなった。

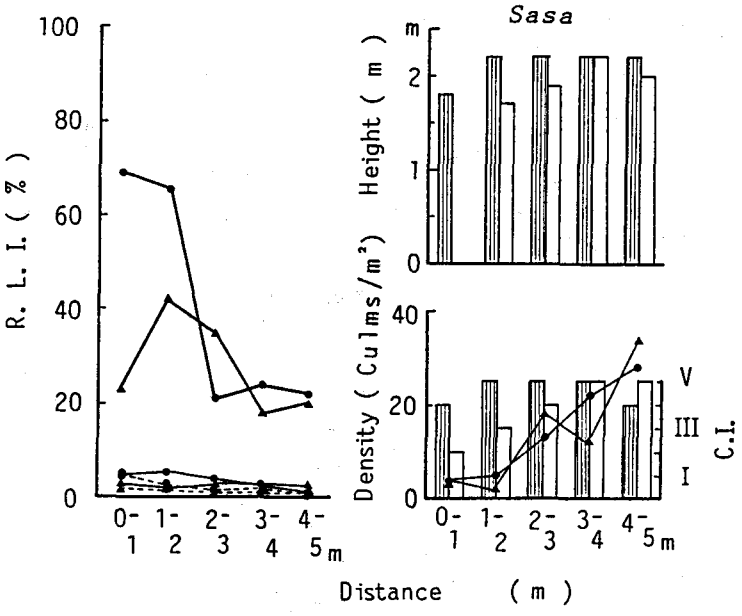
最後に広域な森林破壊の動態を把握するため，河西50, 51林班，面積431.8 haを対象とし，航空写真により無立木地の動態をおさえた。使用した航空写真は，1960年7月9日に撮影されたトヨトミ山192 C—3—2, 3, 4と1977年10月20日に撮影されたCHO—76—6　C 7—1, 2の計5枚である。これらの航空写真から，およそ0.01 ha以上の林冠が欠如している無立木地について，種類(ササ地，草地，崩壊他)，面積，位置等を判読した。以上の各調査地ならびに航空写真判読の地域を図—1に示した。

II　結果及び考察

1．破壊形態と更新

1) 環境条件の変化

被害発生前からササが優占していたと思われる林床で，幹折れ木の根株からと，根返り木



図—2　ササの生育状態と相対照度との関係

Fig.2. Situation of *Sasa* and relative light intensity(R.L.I.) around stem broken tree and beside fallen stem.
Triangles(▲) and striped columns show the circumstances around the stembroken tree. Circles(○) and open columns show those beside the fallen stem R.L.I. is mesured at three height as follows; thick, thin and broken lines. They show the heights of over-*Sasa*, under-*Sasa* layer and on ground, respectively.

の倒木幹から直角に1m×5mの帯状区を設定し，相対照度およびササの状態について調査した（図—2）。ササ葉層下および地表における相対照度はどちらもおおむね5%以下で，差がみられない。しかしササ上の相対照度は幹折れ木の根株からは3mまで，倒木脇では2mまではその外側よりもかなり明るい。また，幹折れ木の周辺では，ササの平均高や被度にはあまり違いがみられないが，ササの密度は幹折れ幹から離れると増加した。根返り木のすぐ脇では林床の攪乱の跡がみられササ密度が著しく低下していた。

2) 種　構　成

表—2に各調査地の種組成を示す。まず，上層が樹冠に覆われたプロットEとFを比較するとササが優占するEの稚樹は本数密度が著しく低い。また種組成は広葉樹稚幼樹の割合が低い。またトドマツの占める割合が高くなっている。

このプロットEと，ササが同様に優占する幹折れ木周辺のプロットAを比較すると，稚樹の密度は同程度であり，ササの本数密度が高いAではさらにトドマツの占める割合が高く，広

表—2　樹種の構成と密度
Table 2. Species composition and density.

Plot	A		B		C		D		E		F		S*	
Species	N	Height (cm)	N	Height (cm)	N	Height (cm)	N	Height (cm)	N	Height (cm)	N	Height (cm)	N	Height (cm)
Picea jezoensis	1	380			2	57	1	6			13	2	23	12
Abies sachalinensis	18	200	13	132	45	208	30	37	25	54	160	4	18	20
Sorbus commixta	1	2	30	104	2	6	14	213	17	27	336	3	12	15
Acer mono	1	480	3	230	1	42	4	356	5	67	8	8	6	11
Betula ermanii					2	377	86	325	1	23	4	27	50	222
Kalopanax pictus							1	280			7	1	2	7
Quercus mongolica var. *grosseserrata*							1	190			3	16	8	58
Magnolia obovata	2	850					2	312						
Phellodendron amurense var. *sachalinense*							5	292					2	32
Tilia japonica					1	228								
Salix sp.			1	59	1	485							1	250
Others							5	224			1	17	6	267
Number of species	5		4		7		13		4		8		10	
Density(stems/25m²)	23		47		54		25		43		562		166	
Diversity														
H**(All)	0.91		1.16		0.88		1.84		1.26		1.28		2.82	
(Height>0.3m)	0.76		1.31		0.64		1.67		1.13		1.21		1.12	

*: S is the plot, set on surface-raked soils (OKUMURA 1984).
**: H shows Brillioun Index.
Height shows average of each species.

葉樹類は逆に種組成が単純になっている。一方，ササの少ないプロットBとFでは，本数密度はBで47本／25 m²，Fで562本／25 m²となっており，幹折れ木周辺のプロットBの稚樹の本数密度は10分の1と低いが，どちらもナナカマドが多数をしめ，広葉樹類の割合が高い。このように，ササの有無によって幹折れ後の種組成に違いがみられた。

根返り木周辺の林床では，広葉樹の含まれる割合が高く，構成種数も多い。プロットDではダケカンバが半数以上を占めており，トドマツ，ナナカマドの順となっていた。Dの本数密度は平均して25本／25 m²であるが，倒木周辺に稚樹の集中がみられた。

プロットCは倒木幹が林床に多いプロットで，密度はBと同程度であり，トドマツが半数以上をしめていた。

以上6プロットで種の豊富さと均等度を示す多様度指数を算出した。対照として同じ河西地区にある12年経過したかき起こし地（奥村　1984）を加えた。多様度指数としては調査面積やサンプル数の影響が少ないPIELOUによるBrillouin Indexを用いた。式は以下に示すとおりである。（伊藤ら　1977）

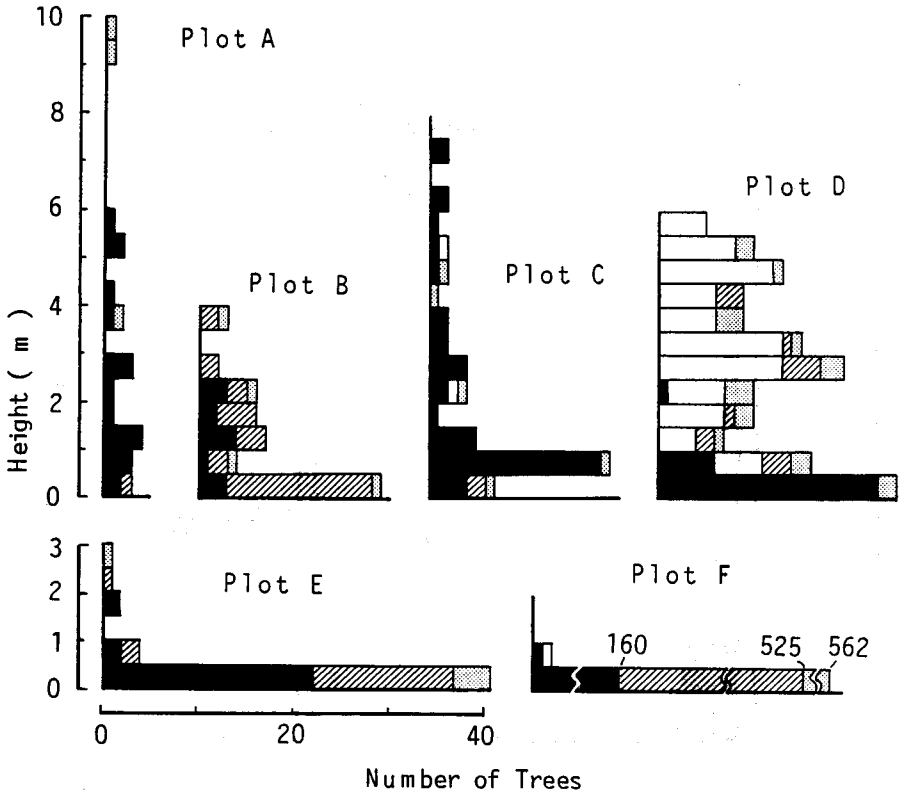
$$H=\frac{1}{N}\log\frac{N!}{n_1!\,n_2!\cdots n_i!}$$

N：総個体数
n_i：i番目の種の個体数

針広混交林は温帯林と亜寒帯林の移行帯にあたるため，種構成も比較的豊富であると言われ，構成種はエゾマツ，トドマツに広葉樹を交えた10数種からなる（舘脇　1960）。この地域のさまざまな森林で調査を行った太田ら（1986, 1970, 1973）矢島（1982）からHを算出すると2.58, 2.64, 1.70, 3.03となっており，道北地方の針広混交林の種の多様度指数（H）はおおむね2.5程度と考えられる。今回の稚幼樹を対象とした調査で比較すると，かき起こし地と根返り跡地の稚幼樹はこの値に比べて多様性が同じかやや高く，樹冠下や幹折れ木周辺の稚幼樹では低い多様性を示した。さらに稚幼樹のうち樹高0.3 m以上の個体だけに注目して多様性を算出すると，根返り跡が最も高くなり，次は林床にササが少なかった幹折れ木周辺，その次に樹冠下やかき起こし地となり，全稚幼樹を対象にした結果とは逆転がみられた。どちらにおいてもササが優占した林床に幹折れが生じたプロットAの多様性が最も低く，トドマツを主体とした単純な種組成であった。

3) 樹高構成

図—3に樹高階別構成を示す。樹冠下の調査区EとFでは，ササの有無にかかわらず樹高50 cm以下の個体がほとんどを占めるL字形を呈する。しかし，ササの優占するEでは2.5 mを越える樹高の高い個体もみられるが，Fでは50 cm以上のものが8個体しかみられなかった。幹折れが生じて上層樹冠が失われたA，Bでは50 cm以下の個体頻度は減少し，より樹高の高い階へ分散がみられる。ササのないBではイタヤカエデ，ナナカマドが4 mまで，トドマツが2.5 mまで各階にみられ，広葉樹が上位を占めているのが顕著である。ササの優占するAでは広葉樹は稀で，トドマツが6 mまで各階にみられた。Aのササ高は現在平均高92 mで，これを越え



図—3　各調査区における樹高階分布

Fig.3. Frequency distribution of tree height in each plot. Solid columns, striped lined columns, open columns and spotted columns show *Abies sachalinensis, Sorbus commixta, Betula ermanii* and others.

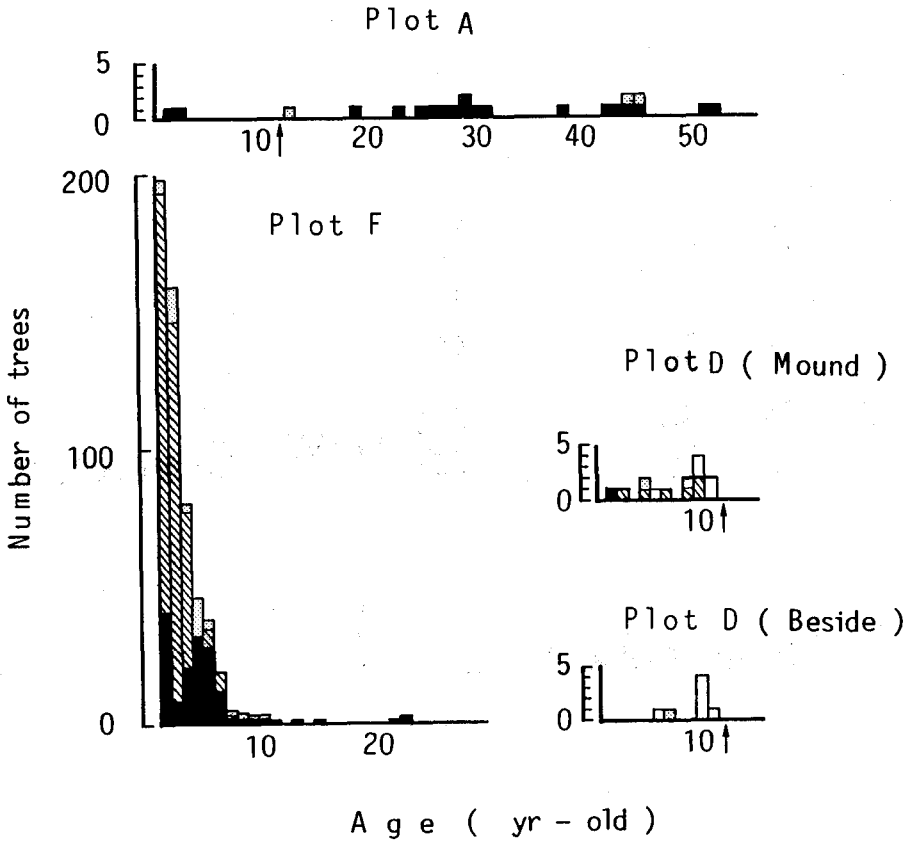
るトドマツ幼樹がみられた。一方，根返り木周辺Dではダケカンバを中心とした生長の速い広葉樹が樹高の高い階を占める。

4) 齢 構 成

図—4にプロットA，D，Fの稚幼樹の樹齢構成について示す。プロットA，Fは全個体を，プロットDでは，根返った根株上（マウンドと呼ぶ）と倒木脇それぞれ1 m²についてのみ示した。幹折れ木周辺では，幹折れ後侵入した樹齢12年以下の稚幼樹は少なく，ほとんどが幹折れ前から前生稚幼樹であった。トドマツが主体となっており，侵入年代に集中はみられず，最大樹齢は52年である。

プロットFで構成比の高いナナカマドは8年生までみられたが，3年生までの個体がほとんどである。次に個体数の多いトドマツは5年生までは個体数の減少が少なく，最大23年生までみられた。イタヤカエデは個体数は少ないが4年から8年まで同数ずつみられ，3年以下の個体はなかった。このように，樹冠下では樹齢10年を越える個体はトドマツのみであった。

根返りが生じると林床に攪乱が生じ，ピット（Pit），マウンド（Mound）などの地表変化



図—4 稚幼樹の齢構成

Fig.4. Frequency distribution histograms of tree age. "Mound" and "Beside" in plot D show quadrat(1m²) on mound and beside fallen stem. Species were represented in Fig.3. Arrows show the tree age invaded in wind-damaged year.

が生じる。また，倒れた幹によってササが倒される。Dマウンドではマウンド形成直後に侵入した10年生の稚幼樹が多く，それ以降もわずかながら毎年侵入がみられた。根返り直後は特にダケカンバの侵入が顕著である。マウンドと同様に倒木脇にも12年生以下，特に10年生の稚幼樹が多い。倒木から離れた場所でもトドマツ稚幼樹サンプルを採取したが，樹齢が37年と29年で，破壊が生じる前からの前生稚幼樹であった。

5) 生　　長

林内樹冠下に設定したプロットFのうち個体数の多いトドマツ，ナナカマドの樹高と樹齢の関係を示したのが図—5のFである。樹種別にみるとナナカマドは樹高生長は良好だが，年齢10年，樹高にすると20 cmに達するものはみられない。また，生長の速いものから遅いものまで個体によってばらつきが大きく相関係数も低い。エゾマツも年齢5年生まで，樹高も10 cmに達するものはみられなかった。一方トドマツはナナカマドより樹高生長はやや遅いが，樹高

と樹齢の相関が高く，樹齢23年まで，樹高では44 cmまでみられた。

次にプロットAのトドマツ前生稚幼樹について，幹折れ後の樹高生長と幹折れ発生時の樹高，特にササ高との関係について比較した。図ではトドマツ稚幼樹を，幹折れ発生時樹高1 m以上に達しササよりも高かったIグループ，ササの葉層に達していなかった50 cm以下のIIIグループ，それらの中間のIIグループに分けて比較した。生長を比較するため1972年度植栽(造林地河西35林班)トドマツの樹高生長も加えて表わした。Iグループの幹折れ後の生長は造林木のそれと変わらぬ程良好となっている。ササの葉層まで達していたIIグループも幹折れ後生長が良好になるがIグループ程ではない。IIIグループも伸長量は増加を示すがIIよりさらに少なく，現在の樹高生長に頭打ちがみられる。

また，プロットD内のA（マウンド），B（倒木脇）の樹高，樹齢の関係を示した。ダケカンバが樹高生長も最も良好で，プロットA，Fに比べて林冠回復のスピートが速い。なお，同じ樹齢でもマウンドより倒木脇の稚樹の生長がやや良い傾向がみられた。

6) 考　　察

(a) 幹折れ木下の稚幼樹の生長

幹折れ木の発生は，その下にもともと存在していた前生稚幼樹などの下層植生にとって，光条件を良好にする。しかし，根返りの発生に比べて林床の攪乱が少なく，破壊を契機とした樹木の侵入は非常に稀である。プロットAでは前生稚樹が中心であり（図—4），幹折れ発生前の稚幼樹の更新状態と密接な関係にあると考えられた。そこで，樹冠下に生存する稚幼樹（ここでは樹高10 m以下とする）をササの優占林床と非優占林床で比較すると，前者の密度は約10分の1と低く，種構成も異なっていた。前者はトドマツの占める割合が高く，種組成が単純であるのに対し，後者はナナカマドの比率が高く，イタヤカエデ，ミズナラなどの広葉樹やトドマツ，エゾマツがみられ，種の多様性が高い。また，この両林床を幹折れ木の周辺で比較すると，ササ優占林床ではやはりトドマツを中心とした単純な種組成なのに対し，ササ非優占林床では，ナナカマドの占める割合が最も高くなっていた（表—2）。したがって，前生稚幼樹による幹折れ後の更新は，林床の稚幼樹の更新状況によって規定されると考えられた。

ところで，ササによる更新阻害は古くから北海道林業にとって大きな問題であり，研究され続けてきた。更新阻害要因を大きく2つに分けると，種子の侵入，定着が困難であること，稚樹の生育の場としての照度の問題が挙げられている。ササを有する林床において稚幼樹の本数密度が低いのは，当年生の個体が少ないことからより前者と深く係わっていると考えられる。すなわち，ササの葉の堆積層により，稚幼樹が発芽しても根系が鉱物質土壌まで到達しないまま乾燥によって枯死しやすい(林ら　1975，内田　1959)。このことは，アモリトドマツでの実験，観察で認められている（日比野ら　1981)。

ササ非優占林床は，林冠のうっ閉が強いために林冠下の照度が著しく低い場所のみにみられる。そこでは広葉樹稚幼樹は針葉樹に比べ一般に初期樹高生長が速いが，10年生，樹高にし

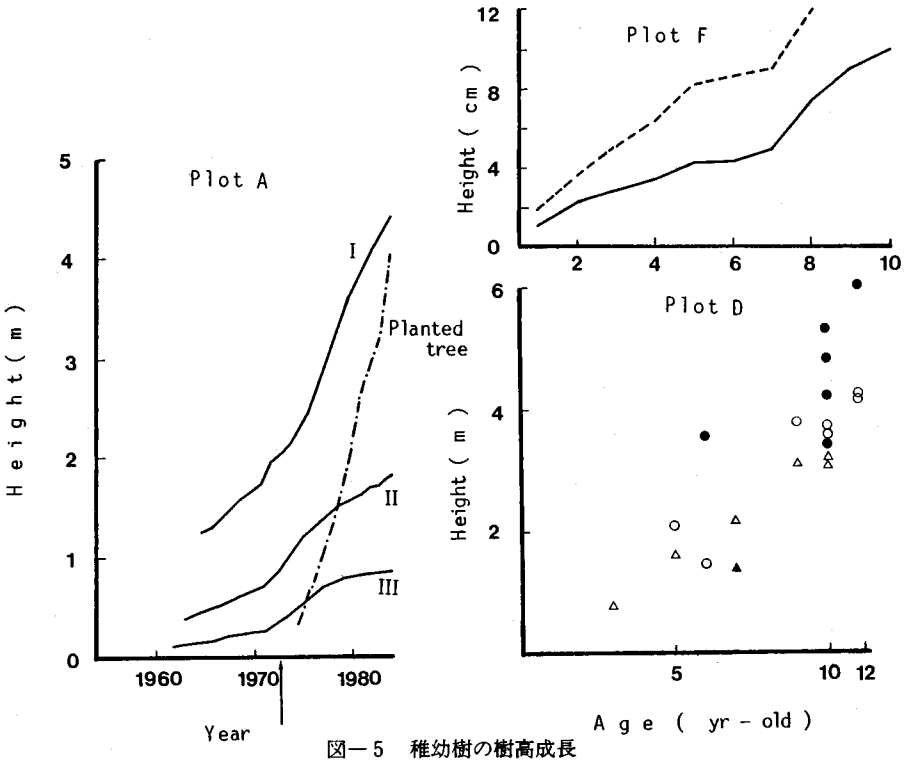
て20 cmになる前に消滅している（図—2)。種ごとに多少の違いはあるが，こうした広葉樹稚幼樹は上層樹冠が存在する限り，ほとんどが侵入しては樹高20 cmに満たずに消えていくと考えられる。トドマツ稚幼樹は樹高生長は必ずしもよくないが，23年生までみられる。

また，ササ優占林床のトドマツ稚幼樹は，ササ非優占林床に比べて，本数は極く僅かとなるが樹高の高いものまでみられる(原田 1954)。このことを林内の光環境という観点からみると，ササ非優占林床に到達する光は，上層樹冠に遮られるのみで，樹冠下から地表までの相対照度の減少は少ない。一方，ササ優占林床では到達する光は，まず上層樹冠に，次にササに遮られており，ササ葉層の上と下でも格差が生じる。従って，地表の相対照度はどちらも同じ位低い値をとることから(矢島 1985)，ササ上の高さで両方の相対照度を比較すると，暗いなかでも相対的に，ササ優占林床の方が明るいことが予想される(須田 1985)。また，山内(1948)はササの中には光のむらがあり明るいところでは約20％程度と報告している。これらのことが，ササ優占林床に樹高の高いトドマツ個体の生育を可能にし，大小の稚幼樹がみられる原因と考えられる。

鈴木（1981）はギャップ内にみられる針葉樹，モミ，ツガ，トウヒ稚幼樹の樹齢構成が約70年の幅をもっていると報告している。プロットAの稚幼樹の樹齢は集中せず，樹齢幅は20～50年生の約30年間である。これは，樹冠下の稚幼樹の樹齢幅である23年と近似している（図—4)。渡辺（1971）はエゾマツ，トドマツが直径を1 cm肥大生長させるのに20年以上かかるのは例外で，上木に達せず通常枯死がおこる，また被圧木で優占木となりうる被圧年数は40年未満が多いと報告している。これらのことから，道北地方のササ型林床においては20～30年の樹齢をもつトドマツ稚幼樹群が，次世代の森林を担うためのSapling bank（KOHYAMA 1983）を形成していると考えられる。

一般に*Abies*属は耐陰性が高いと言われる（KIMURA 1963）が，光条件の変化には敏感で(中村ら 1982)，上層樹冠が消失すると急激に生長が好転する。12年経過した幹折れ木の周辺でもササ上の相対照度は30％ときわめて高い(図—2)。一方，林床の相対照度はササの有無にかかわらず数％である。また，ササ優占林床のトドマツ稚幼樹の樹高優占順位は，幹折れ前後に大きな変化はみられない（図—5)。以上のことから，幹折れ時の稚樹の樹高が大きいものは光条件がかなり良好に，逆に樹高がかなり低い稚樹は光条件がわずかしか好転しないと考えられる。破壊後の樹高生長の良否の基準は破壊時にササ高に達していたか否かであると考えられた。

しかし，樹高の低いもの，つまりササ高より低い稚樹でも，幹折れ発生直後は樹高生長の急激な増加がみられた（図—5)。樹高生長率の最大値は，幹折れ時ササ高より低いものでは，幹折れ直後4年までの間にみられ，幹折れ時ササを越えていた稚幼樹では幹折れ後4～8年の間と遅れがみられた(加藤ら 1984)。しかし，樹高生長率の低下は樹高の低いものほど早くしかも急激に起こる。この原因は，自分よりも高い幼樹等による被圧(鈴木 1980, NAKASHIZUKA



図－5　稚幼樹の樹高成長

Fig.5. Height growth.
Saplings and seedlings in plot A are grouped acording to their height in wind-damaged year(1972) as follows; I : 100cm<, II : 100-50cm, III : <50cm. Only two species are shown in an average height growth in plot F. In plot D, "mound" and "Beside" are shown with solid and open marks. Species are as follows; circle(○, ●) for *Betula ermanii,* triangle(△, ▲) for others. Average height growth of *Abies sachalinensis* and *sorbus commixta* in plot F show line and broken line.

*et.al.*1982）および，トドマツ稚幼樹の樹高サイズに応じた光要求量の違い（山内　1948）と考えられる。樹高の高い幼樹の上長生長が良好になるのが幹折れ後4年移行と遅れるのは，佐々木ら（1978）がアオモリトドマツの傘型稚樹が林冠疎開後2～4年経てから旺盛な生長を始める理由として述べている，小光量から多光量への環境変化に傘型稚樹が対応するのに時間を要することによると考えられた。トドマツでもこの対応に3～5年必要だと報告されている（札幌営林局施業法改善委員会　1968）。

被圧下のトドマツ稚幼樹は上部に集中するように枝をつけ，いわゆる傘型樹形を示していた。幹折れが生じ樹冠が消失すると盛んな上長生長を開始し，枝の付く幅が広がることが確認された。これは *Abies* 属の一般的な変化と思われる（KOHYAMA　1980，中村ら　1982）。

(b)　根返り跡の更新

根返りの発生は樹冠の消失と共に林床の攪乱を引き起こした。樹冠の消失は幹折れと同様，

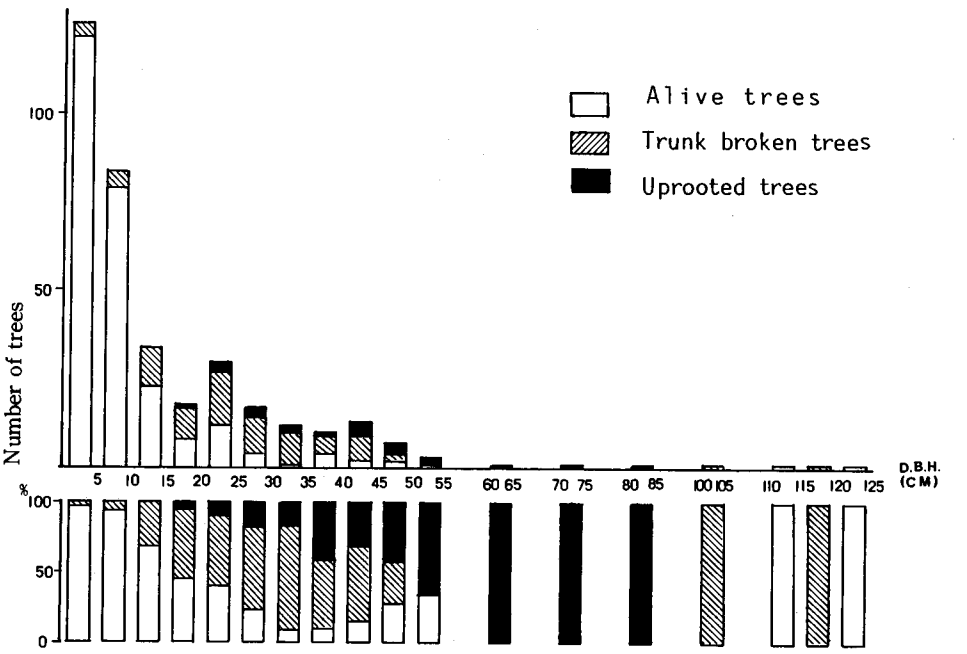
下層植生の光環境を良好にさせた(図—2)。また，林床の攪乱は新しい更新可能地を形成させ，幹折れの場合とは異なる種組成をもたらした。侵入樹種組成は当然のことながら近辺に存在する母樹の影響を大きく受け，タケカンバ，イタヤカエデ，ナナカマドなどの広葉樹にトドマツを混えていた（表—2)。特にダケカンバの侵入は根返り発生直後に集中する傾向があった。陽樹性の高い広葉樹の生長は早く，ダケカンバでは9年間で樹高6mに達するほど顕著であった（図—3)。

調査地付近に存在する約10年経過した人工的なかき起こし地の更新木はカンバ類を中心にイタヤカエデ，ヒロハノキハダ，ナナカマド，ミズナラ，エゾマツ，トドマツなどで構成され（奥村　1984）侵入樹種の多様性が高い。また，カンバ類以外の広葉樹は生長速度の差からカンバ類に被圧をうけている(松田ら　1985)。根返り跡の種組成はかき起こし地のそれと類似している。しかし，0.3m以上の稚幼樹でみると根返り跡の種多様性指数がやや高い。これは，根返りが生じてできる土壌裸出地の面積が小規模なこと，根返りはマウンド，ピットという更新可能地の形成の他に倒木幹によるササのなぎたおしがあるなど立地環境がより複雑であるためと考えられる。

2. 林分の変化と稚幼樹の分布

1) 破壊林分の構造

被害は根返り，幹折れのどちらも広葉樹より針葉樹に多かった。図—6にプロットIの胸高



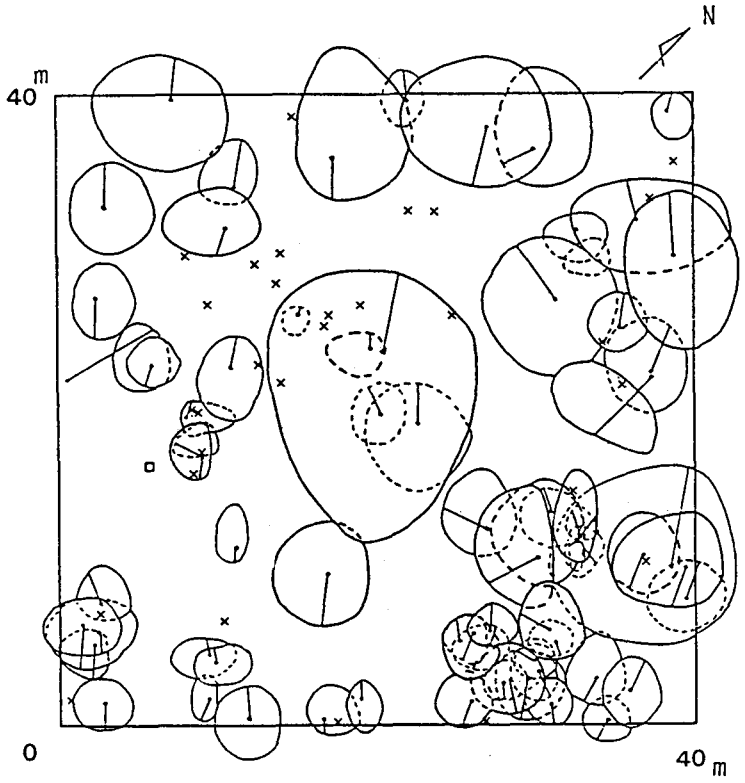
図—6　胸高直径と被害様式

Fig.6. Frequency distribution of D.B.H. in plot I. Composition rate are shown below.

直径階別本数構成を示した。通常，破壊は上層を占める大径木ほどおこりやすい。しかし，かなりの大径木でもすべてが被害をうけるわけではなく，ミズナラなどの広葉樹を中心とした大径木が若干残っている。根返りは，胸高直径 50 cm 以上の比率が高く，幹折れは胸高直径 30～40 cm 付近と違いがみられた。また，残存する上層木（樹高 10 m 以上）に枯死木を含めてかつての林相を想定すると，幹折れ木を中心にして 5 m の円内には 1.51 本，根返り木の場合には 0.50 本，上層木の場合には 0.97 本の密度で樹木が存在していた。根返り木のサンプルが少ないので明確には言えないが，樹木が集まっている部分では幹折れが生じやすく，樹木が疎な部分では根返りが生じやすいと推察された。

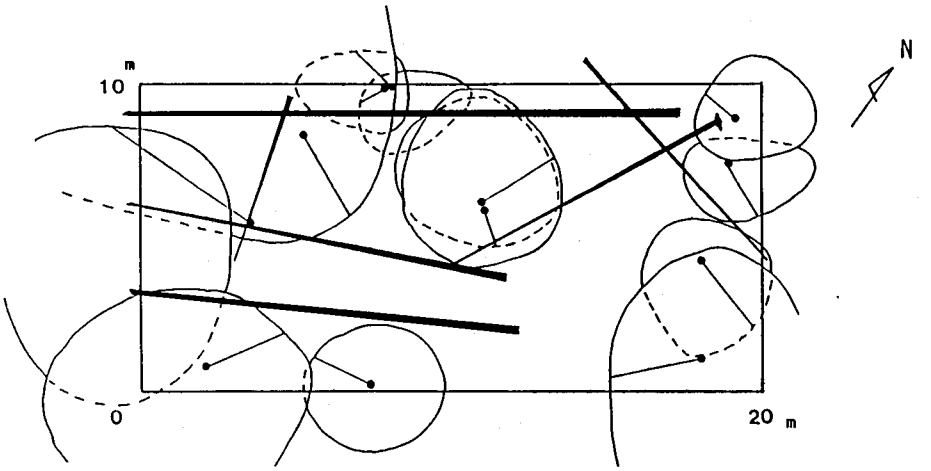
2) 被害木と更新稚幼樹の分布様式

図—7 と図—8 は幹折れが顕著な破壊林分Gと根返りが顕著な破壊林分Hの樹冠投影図である。Gの幹折れ木は調査区中央に集中し，29 本である。Hでは共倒れと根本折れのトドマツが枯死し，また 6 本の倒木幹によって下層のササが強い攪乱を受けていた。ここで枯死木の分布と稚幼樹の分布を I δ 指数（MORISHITA　1959）によって検討した（図—9）。プロットGに



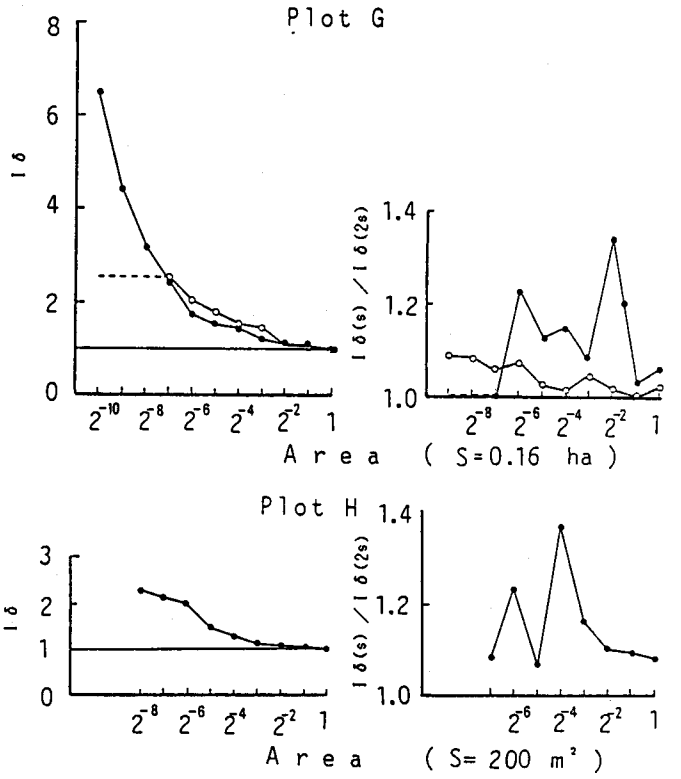
図— 7　プロットGの樹冠投影図

Fig.7. Crown projection diagram in plot G.
Alive trees over 10m in height show crowns. Square(□) and crosses(×) show the positions of uprooted tree and stem-broken trees, respectively.



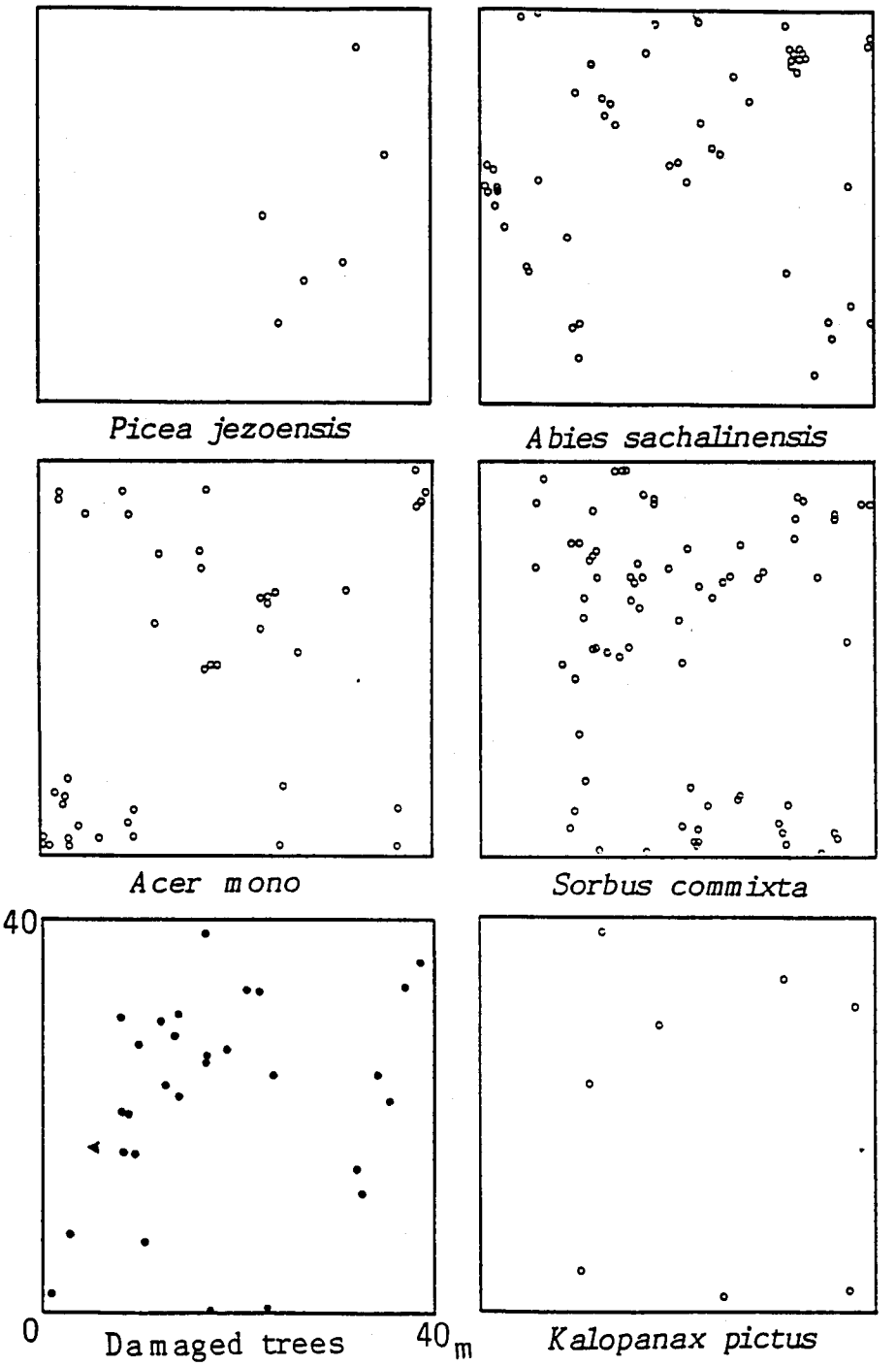
図－8 プロットHにおける樹冠投影図

Fig.8. Crown projection diagram and location of fallen trees in plot H. Solid bar show fallen stem and broken line show trees on the mound.



図－9 枯死木と稚幼樹の分布

Fig.9. Distribution analysis in plot G and H. Open circles(○) show dead trees, and closed circles(●) show seedlings and saplings.



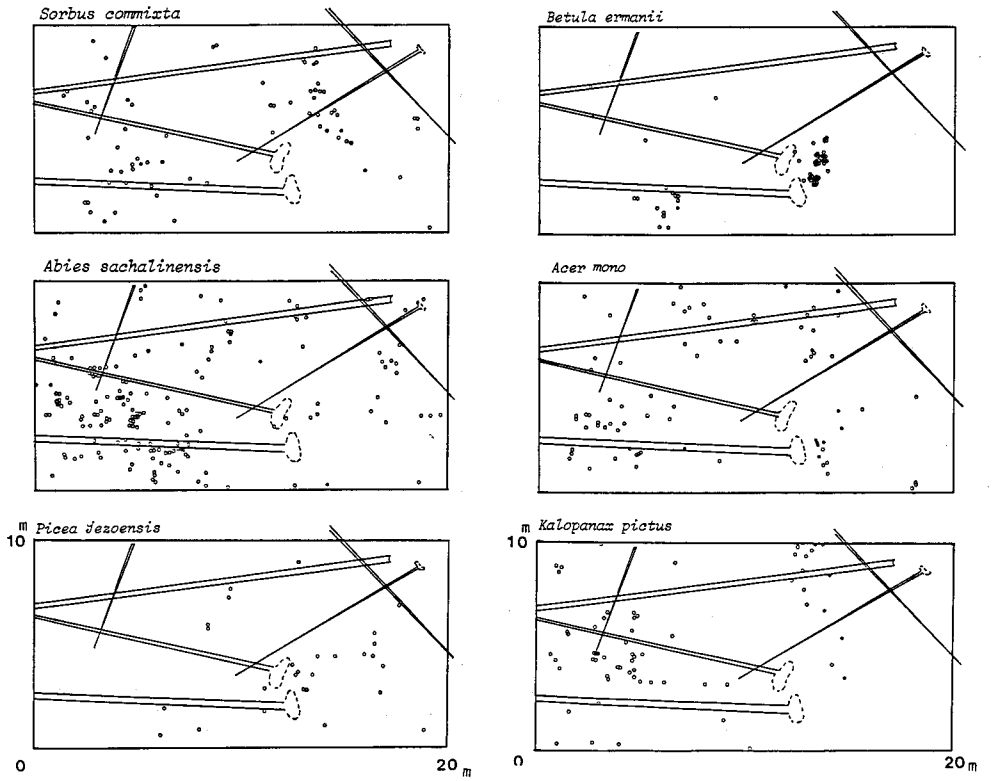
図—10　プロットGにおける稚幼樹の分布

Fig.10. Distribution of seedlings and saplings of each species in plot G.

おいて枯死木は集中分布を示し，集中斑は10m×20mと5m×2.5mの2サイズである。稚幼樹も集中分布を示し，集中斑は10m×10mと5m×2.5mの2サイズみられきわめて類似している。プロットHでは枯死木が少ないため稚幼樹のみ解析を行ったが，集中が倒木脇やピット周辺にみられ，集中斑は5m×5m，2.5m×2.5mとやや小さい。

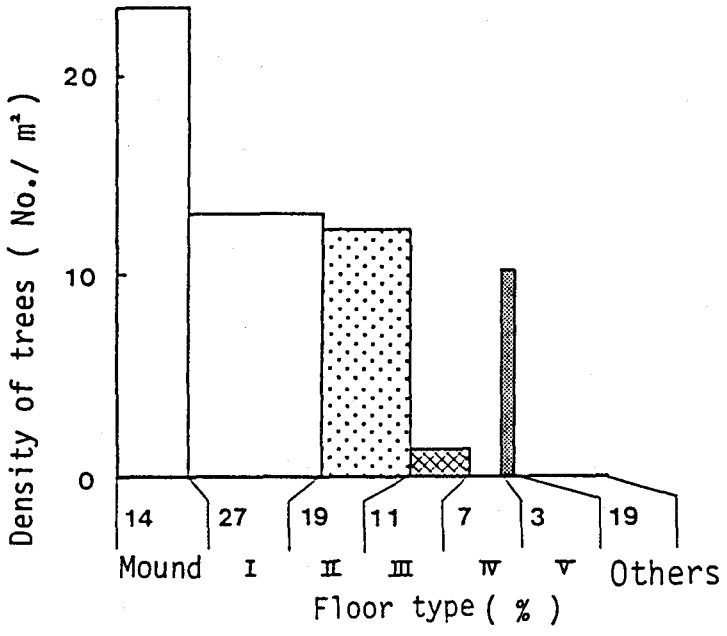
図—10と図—11にこの両プロットの稚幼樹の分布を樹種別に示した。プロットGにおいてトドマツ，ナナカマド，イタヤカエデの分布は幹折れ木の分布によく一致し，集中分布しているが，エゾマツとハリギリはそれとは異なる場所に機会分布していた。プロットHの稚幼樹は，マウンド付近，倒木脇，残存木樹冠下にみられた。特に1.3m以上の幼樹は，残存木樹冠と被害木の消失樹冠の境界付近に多い。また，ダケカンバはピットのへりに強い集中がみられ，エゾマツはらさにその外側に集中している。その他の樹種も倒木脇を中心に分布している。

倒木脇の更新を位置づけるため，プロットDの林床をマウンドと林床（ピットをふくむ）に分け，さらに林床を，倒木幹からの距離別に分類して，そこに成立する稚幼樹の本数密度を比較した（図—12）。根返りによって生じたマウンドは22.0m²（14.6％），林床部分は99.0m²（66％）であった。マウンドの占める面積は少ないが成立する稚幼樹の本数密度は高い。また，



図—11　プロットHにおける稚幼樹の分布

Fig.11. Distribution of seedlings and saplngs of each species in plot H.



図—12　生立場所別稚幼樹の本数密度

Fig.12. Density of trees in different forest floor types and their composition in plot D.
Floor types are grouped by distance from fallen stem as follows,
I : 0-1m, II : 1-2m, III : 2-3m, IV :3-4m, V: 4-5m.

倒木から2m以内の稚幼樹本数密度はマウンドの半分であった。2m以上離れると成立本数は減少した。

3) 考　　察

(a) 枯死木の分布と被害形態

被害木はかつての上層木が中心と考えられ，風害前はエゾマツやトドマツが上層を優占した林と考えられる。しかし，樹高10m以下，胸高直径10cm程度の下層木にも被害がみられることから，外因的破壊（Exogenous Disturbance）だけが生じたのではないと考えられた。すなわちこれらのほとんどは上層被害木の樹冠下に位置しており，多くが二次的被害あるいは内部からの破壊（Endogenous Disturbance）の可能性を持っていた。これは，大径木が倒れる時に近隣の中小径木に幹折れや根返りを生じさせるという〝ドミノ効果〟（BORMANN *et al.* 1979）など生物的要因に由来したものと考えられる。

プロットGの枯死木では10m×20mと5m×2.5mの2種類の集中斑がみられた（図—9）。下層被害木は上層被害木の樹冠下に位置することが多く，分布様式に集中傾向がみられる。御岳山のトウヒ，シラベ林に於いて枯死木の分布様式を調査した小見山ら（1981 b）は，枯死木が明らかな集中分布をしており，集中斑の大きさが625 m²および2,500 m²であると述べている。紙谷ら（1978）は苗場山で枯死木の分布様式について調査し，枯死木が高木層の立枯れや

心腐れを起こしていくものはランダム分布していることを示し，林冠を形成している優勢木群の枯死が機会的なパターンで発生していると述べている。このことから天然林の枯死木の分布様式は，風害前構成していた上木の分布様式を反映していると言えよう。本調査地と同じ天塩地方演習林でエゾマツ，トドマツの分布様式を階層別に調べた太田ら（1973）によると，上層木（樹高10m以上を上層としている）になるに従い，分布はランダム分布に近づくが，どの階層も集中分布を示すと報告されている。プロットGの枯死木の集中斑のうち，大きいサイズはかつての上層木の分布が集中性を示すことに起因し，小さいサイズは内部からの破壊に起因すると考えられた。

道北の針広混交林で幹折れ，根返りという2種類の被害形態がどのように現われるかは，その後の更新を検討する場合大変重要である。LYFORD *et al.*（1975）は根返りは針葉樹に多く，幹折れは広葉樹に多いと報告している。NAKA（1982）は奈良の常緑カシ林において台風の来襲とギャップの形成について調べ，80％が幹折れであったと述べている。一方，FALINSKI（1978）はポーランドのヨーロッパトウヒの林において80％が根返りであると述べており，針葉樹では根返りが多くみられるようである。しかし，今回の調査区では針葉樹の占める割合は高く，上層を占めるエゾマツは浅根性であるなど根返りの生じる可能性は高いけれども実際は幹折れが多く発生していた。道北での瞬間最大風速30m/sの強風は2.1年に一度の割合で訪れており，特に冬期の暴風雪が多い。冠雪害は冬季に葉を落とさない針葉樹に顕著である。（樫山ら1974）。従って，冠雪とその後の強風が道北の針広混交林において幹折れの起こる割合を高める原因であると思われる。

(b)　稚幼樹の分布

ササ型林床における稚幼樹の分布は集中傾向が強く，それは若い個体ほど顕著である（紺野ら　1981，夏目　1985）。ササの優占する幹折れ木周辺では前生稚幼樹が中心となって消失した樹冠下に集中分布していた（図—10）。樹冠下の個体より幹折れ下の個体の樹高が高いことからも幹折れ下で前生樹の生存率が高くなることが推察される。同様に小見山ら（1981 a）や中村（1982）は密度，基底面積，樹高，および伸長量が共にギャップ内で最も大きいことを報告している。しかし，幹折れはササや林床の攪乱を伴うことが少ないため，新たな個体の侵入は難しく，密度自体は高くはならない。

倒木更新は針広混交林における重要な更新様式である（紺野ら　1981）。内田（1941）は，倒木更新にとって良好な苗床とは，針葉樹に由来した褐色の多孔質な構造を示すものに多いとしている。この褐色を呈したとは，褐色の腐朽によるものを現わし，これは乾燥した幹では進行しにくいと述べた。しかし，FALINSKI（1978）は根返り木には，風による物理的な力で生木が倒れるパターンと立枯れてある程度時間が経過したのち倒伏するパターンがあり，前者の割合が55％と報告し，このうち前者は樹皮及びそれをとりまくコケの付着がはなだしく，後者は乾燥状態にあり，樹皮をすでに欠如している（小見山　1981 b）と述べている。さらに，倒木が

集団的に生じた風害跡地では倒木幹がおりかさなり地面から浮いた幹が生じやすく，林冠破壊部での浮いた幹は乾燥しやすい。以上のことから，風害により上層林冠が広く疎開した下では倒木更新がおこりにくいと考えられる。

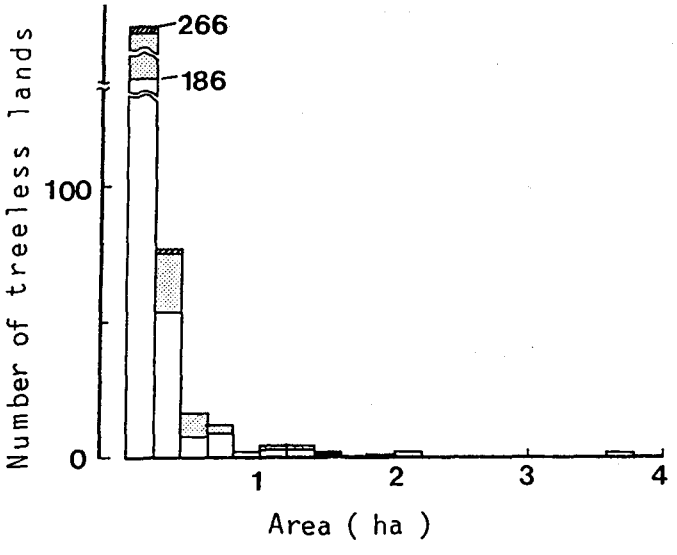
今回の風害跡地では倒木更新によりもマウンド，ピットへの稚樹の侵入や，倒木脇に生育していた前生稚幼樹，ササのなぎたおしを契機とした稚樹の侵入が更新に対して重要な位置を占めていると考えられた（図—12)。

3. 無立木地の分布と推移

1) 無立木ササ地の分布と面積頻度

破壊による林冠疎開部や変動の少ない無立木ササ地の動態を調べることから，逆に森林の動態を追うことができると考え，航空写真判読をおこなった。1977年の航空写真を判読した結果，河西50, 51林班，合計431.8 haには399箇所，面積にして86.7 haの無立木地が存在した。無立木地率は20.1％に達する。これらの無立木地を無立木ササ地，無立木草地，崩壊地等に分類すると，75％は無立木ササ地で占められる。地形別にみると無立木ササ地や崩壊地は斜面に多く，無立木草地は斜面下部から沢沿いにかけて多くみられる。また，無立木ササ地の平均面積は尾根から沢にかけて面積がわずかに小さくなり，逆に無立木草地では尾根から沢にかけて面積が増大する傾向がみられる。

無立木地のサイズ構成はL字形を示し，0.2 ha以下，なかでも0.05～0.1 haのものが最も多くみられ，最大3.8 haまで存在した（図—13)。



図—13　航空写真判読による無立木地の分布

Fig.13. Frequency distribution of areal size of treeless lands. Open columns, spotted columns and striped columns show unstocked lands covered with *Sasa*, grass and others, respectively.

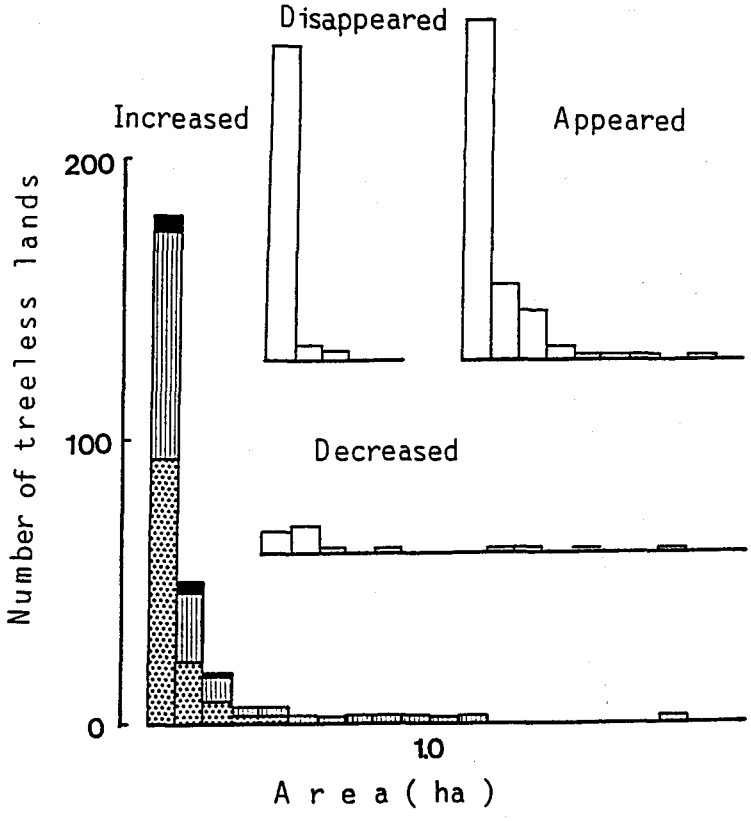
2) 無立木ササ地の推移

表—3に1960年から1977年の17年間に見られた無立木地の推移について示す。各々の無

表—3 無立木地の面積変化
Table 3. Areal change of treeless lands (1960-1977).

	year of taking photographs	
	1960	1977
Total Number	406	389
Total area (ha)	44.6	86.7
Rate of unstocked lands (%)	10.3	20.1
average area of treeless lands (ha)	0.11	0.22

Surveyed area was 431.8 hectares.



図—14 無立木地のサイズ別推移

Fig.14. Frequency histogram of area of treeless lands in each transition type between 1960-1977.
Disappered one shows the area at 1960, but others show the area at 1977.
Closed, striped and dotted columns show increased one with division, binding and expanding, respectively.

立木地の17年間の変化は，消滅したもの，面積が減少したもの，面積が増大したもの，新に生じたもの等に分けられる。面積が拡大するもののなかでも，無立木地の分裂，合併，拡大等，内容が複雑である。消滅したものが118箇所（1960年の406箇所中29.1％），新たに生じたものが173箇所（1977年の399箇所中44.9％）である。図—14にこの推移別のサイズ構成を示す。新生無立木地は1977年，その他は1966年のサイズ構成を示している。消滅したものは0.1 ha以上の面積のものは稀で，0.1 ha以下の無立木地のうちの3分の1を占め，平均面積は0.04 haである。0.1 ha以下の無立木地のうち残りの3分の2は拡大，合併などにより面積を増大させる傾向にある。合併して面積が増加したものは平均面積が0.17 haであり，比較的大きい無立木地が周囲の小さな無立木地を吸収したものが多い。その際の小さな無立木地は0.1 ha以下の無立木地の残りの3分の1である。0.1 haより大きく，現状の複雑なのもは分割されながら面積が増大するという複雑な変化も示し，平均面積は0.2 haであった。面積が減少したのもは平均0.32 haである。新しく生じた無立木地は平均0.09 haと比較的小面積であった。全体としてみると，無立木地の面積は1960年に44.5 ha，1977年に86.7 haであり，42.14 ha増加している。その結果，無立木地率が10.3％から20.1％へ，一箇所当たりの平均面積も0.11 haから0.22 haと2倍に増大している。

(3) 考　　察

台風害後の常緑広葉樹林を調べたNAKA (1982)は無立木地率が20％と報告している。また，ギャップ率は，奈良のスギ林では12.3％(荻野　1980)，御岳山のシラベ林で13.6％，トウヒ林で23.1％（小見山ら　1981 b)，北米の広葉樹林で3.2～24.5％（RUNKEL 1979）である。また，21年間の間隔をおいた航空写真で判読した御岳山で13.5～11.4％(小見山ら 1984)であった。本調査地の無立木地率は1960年に10.3％，1977年には20.1％と類似していた。また，常緑カシ林に生じたギャップが林冠に再び覆われるためには約70年にかかる(NAKA *et al.* 1984)が，本調査地の無立木地は更新稚幼樹がほとんどみられない無立木ササ地(内田ら　1980)がほとんどであるため，この無立木地の発生，消滅の周期は，カシ林ギャップの場合よりもかなり長いと考えられる。

今回調査した被害木の平均胸高直径は約38 cm (N＝40)で，被害の多かったトドマツ1本あたりの樹冠面積を推定すると31 m²である。樹冠の重なりを考えなければ，0.05～0.1 haの無立木地を形成した被害木は16～32本程度である。TIMBLE *et al.* (1966)は，疎開部へのクローネのせりだしについて報告しており，この推定にクローネのせりだしやクローネの重なり等を考慮する必要があろう。また，BREWER et al. (1978)やRUNKLE (1982)は1年，1ヘクタールあたりの樹木の枯死率まで推定を行っているが，それは不可能であった。

b）無立木地の分布と推移

0.1 ha以下の無立木地は，17年間に3分の1が消滅へ向い，残りの3分の2は拡大，合併などにより面積を増大させる傾向にあった。また，より大きな面積で形の複雑なものは，分割

しながら拡大するものもみられた。全体としては無立木地率が10.3％から20.1％へ，平均無立木地面積は0.11 haから0.22 haへと増大した。この17年間，この地方では数回の強風（瞬間最大風速30 m/s以上のもの）が観測されているが，天塩地方演習林において森林被害として記録されているものは1972年の暴風雪のみである。無立木地面積は主にこの強風により増大し，1977年には破壊林分の林冠がまだ修復されていないと思われる。以上のことから，一旦無立木ササ地化すると，林冠が再び覆われるまで多くの年月が必要と推定される。この修復のサイクルを探るためにはより長い期間をおいた航空写真の判読が必要であろう。

III 総 合 考 察

ササ型林床をもつ針広混交林において幹折れと根返りの破壊形態の違いが及ぼす更新様式の違いについて論じてきた。MARKS (1974) はギャップ形成後の更新がギャップ発生前に成立した稚樹によるものと，ギャップ形成に伴い成立した稚樹によるものに分けられ，これらは種組成や種の多様性を異にしていることを指摘した。今回の調査では，幹折れは前者の更新を，根返りは後者の更新を引き起こすと考えられた。すなわち，ササ型林床の稚幼樹はトドマツを中心とした単純な種組成を持ち，幹折れ後もこの種多様性は高まらない。

一方，根返りでは裸地形成によって多様な種の侵入を促していた。HARA (1985) も根返りの少ないブナ極相林の小ギャップでの更新は種の多様性が高まらないと報告し，破壊形態がその後の更新木の種組成に与える影響は大きいと考えられた。

極相構成種の多様性が維持されるメカニズムについていくつかの報告がある。FORCIER (1975) はそれぞれの種の再生産戦略に応じて一連の樹種交代がみられると報告した。BREWER *et al.* (1978) は単木的に風倒によるギャップ構成種は極相の種しかみられず，強烈な攪乱が種の多様性を増大させるためには必要と述べた。DENSLOU (1980) は熱帯多雨林における多くの種の共存はサイズの違うギャップを異なる種が分配するためと推察した。

針広混交林は亜寒帯性の樹木と冷温帯性広葉樹が混交し，樹種交代のメカニズムは複雑である。また，広いギャップの形成は上層樹冠が消失し，その結果ササ型林床に乾燥をもたらし，稚樹の更新が常に良いとは限らない。そこで，このことを破壊形態から論じたいと思う。冬季の暴風雪が多く発生するこの地方では幹折れ破壊が生じやすく，その結果トドマツが構成種として重要な位置を占めると考えられた。縞枯れ山では常に強風を受けるが，根返りが生じても稚幼樹の侵入には環境圧が高いため侵入は不可能であり，前生稚幼樹の更新が顕著であり，前生稚幼樹のシラビソの更新が中心となってサイクルしている（甲山 1984）。トドマツも同所的更新を行える種であり，同様の前生稚幼樹による更新が針広混交林の更新サイクルの基本とも考えられる。しかし針葉樹が混交する林は根返りも起こりやすく，生長の速いダケカンバや，エゾマツなどの樹種が侵入する機会を与える。根返り跡は種の多様性が高く，0.3 m以上の稚幼樹をみるとかき起こし地よりも種組成が高い。根返り跡は特に母樹の配置の関係の影響も大き

く，わずかな環境の違いが更新樹種を多様化させていると考えられた。この根返りと幹折れの破壊が入り交じることによって針広混交林の種の多様性が維持されていくと考えられた。また，幹折れはトドマツの更新とササ地の形成を左右しており，破壊を受けた林地が一旦ササ優占され，ササ地化してしまうと forest growth cycle に再び戻るのにかなりの時間を要すると考えられる。これを逆にみると，トドマツ前生稚幼樹の存在が破壊林分のササ地化をくいとめているとも考えられる。

以上に述べてきた様な更新様式でさまざまな種がモザイク状に共存した樹木群と，この無立木ササ地が入り交じって北海道北部の針広混交林が成立していると考えられた。

総　　括

針広混交林で風害後 12 年経過した林分を調査し，林床にササを有する針広混交林の維持機構の解明を試みた。本研究では風による破壊形態を幹折れ，根返りの 2 種類に大きく分け，破壊の状況と更新様式を現地調査と航空写真の判読により動的にとらえた。調査は北海道大学天塩地方演習林河西地区で行った。1972 年 12 月に湿雪を伴った強風により破壊がみられた地域である。調査は 1982，83，84 年に行った。

1)　破壊形態は幹折れが多く，冬期の湿雪を伴う強風による破壊が多い。被害は上層を占めるエゾマツ，トドマツが主であるが，上層被害木の下に位置する下層木にも 2 次的な被害がみられた。

2)　幹折れは上層樹冠の消失により林床の光環境を良好にした。その結果，比較的耐陰性の高い前生稚幼樹の生長とともにササの生育も促進されていた。特に林冠下にササが優占している林床では，被圧に耐え，しかもササ高を脱する樹高を持つトドマツ個体を中心に幹折れ後の成林が期待された。しかし前生稚幼樹の生育の悪い林床では幹折れ後ササ地化が促進される危険性もみられた。前生稚幼樹は種の多様性が低く，トドマツでは樹齢 20～30 年の年齢幅を持つ Sapilng bank を形成していた。

3)　根返りは光環境が良好になるのに加えて，根株部分に裸地の発生や倒れた幹がササを押し倒すという林床の物理的攪乱を伴っていた。根返り木周辺では陽樹性の高い稚樹の侵入を中心に種組成が多様であった。侵入場所はマウンド，ピットおよび倒木脇を中心としていた。樹木の侵入は倒木後 2，3 年にピークをもち，マウンドでの侵入時期は幅広いが，倒木脇では倒木発生直後に集中している。ダケカンバの侵入が最も早く，生長も良好で 9 年で樹高 6 m に達していた。

4)　被害木と稚幼樹の分布は一致しており，特にダケカンバ，エゾマツは根返り木の新生裸地であるピットやマウンドに集中する傾向がみられた。また倒木幹によるササのなぎたおしが稚樹の分布に与える影響は大きかった。

5)　航空写真（431.8 ha）を判読した結果，1960 年には 10.3 %，1977 年には 20.1 %の無

立木地がみられた。0.1 ha 以下の無立木地がほとんど占め，そのうち⅓は 17 年間に消滅し，⅔では拡大がみられた。消滅したものとほぼ同数が新しく発生し，無立木地の数には変化がみられなかった。0.1 ha を越える無立木地はほとんど消滅せず，比較的面積の大きい無立木ササ地の回復には多くの時間を要すことが考えられた。

6) 幹折れの多く発生した林分では，トドマツ等の耐陰性の高い樹種を主体とした森林となることが考えられる。一方，根返りの発生はダケカンバ等の陽樹性の高い樹種やエゾマツなどの樹種に侵入・定着する機会を与える。以上のことから様々な種特性をもつ樹種がこの両破壊が入り交じることによって共存し，多様性の高い針広混交林が維持されていくと考えられた。

おわりに

本研究は，無立木ササ地の動態とあわせて，針広混交林の更新機構の解明を目的とし，小面積風害跡地における更新を，稚樹の侵入と定着の段階を中心に解析した。しかし，被害林分の林分構成の推移，残存木の樹高生長，肥大生長の仕方等については不明な点はまだ多い。また，稚幼樹が生長し，どのような構成の針広混交林になっていくか，また，無立木地の動態（消滅，発展）のしくみについて，さらに検討をすすめる必要があろう。

本論文の作成にあたり多くの方々のお世話になった。北海道大学農学部林学科造林学教室五十嵐恒夫助教授，同柴草良悦助教授，同藤本征司助手には論文作成の終始にわたって貴重な御助言や丁寧な指導を賜わった。また，調査に際し同矢島崇助手，同中川地方演習林夏目俊二助手には多大な御協力を頂いた。同天塩地方演習林長滝川貞夫助教授，職員の方々には調査にあたって便宜を図っていただいた。また航空写真判読の際，同演習林板垣恒夫技官に細部にわたる御指導を頂いた。最後になったが，造林学教室大学院生，並びに学生諸氏には苦しいやぶこぎにもめげず調査の主力として活躍し，また有益な論議をして頂いた。ここに心から感謝の意を示す。

文献

BORMANN, F.H. & LIKENS, G.E.: Pattern and process in a forest ecosystem. pp.253,Springer-Verlag. New York, 1979.

BREWER, R.&MERITT, P.G.: Wind Throw and Tree Replacement in a Climax Beech- Maple Forest. Oikos **30**, 149-152, 1978.

DENSLOW J.S.: Gap Partitioning among Tropical Trees. Tropical Succession, 47-55, 1980.

FALINSKI, J.B.: Uprooted Trees, their Distribution and Influence in the Pri-maval Forest Biotope. Vegetatio **38**, 175-183, 1978.

FORCIER L.R.: Reproductive Strategies and the Co-occurrence of Climax Tree Species. Science 189, 808-810, 1975.

船木敏夫・勝見精一：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**，140-144，1982.

HARA, M.: Forest response to Gap Formation in a Climax Beech Forest. Jap.J. Ecol **35**, 337-343, 1985.

原田泰：森林と環境—森林立地論—. pp. 159, 北海道造林振興協会, 札幌, 1954.

林敬太・遠藤克昭：トドマツ天然生稚苗の発生を左右する菌害と乾燥害. 林業試験場研究報告, **274**, 1-22, 1975.

日比野紘一郎・佐藤健一・岩田洋・飯泉茂：アオモリトドマツ実生に関する生態学的研究.「アモオリトドマツ林の生態学的研究」. 1-14, 東北大学八甲田山植物実験所, 1981.

北海道大学農学部付属演習林：天塩地方演習林の概要, 札幌, 1981.

北海道風害森林総合調査団：北海道風害森林総合調査報告. pp. 535, 日本林業技術協会, 東京, 1959.

伊藤秀三・宮田逸夫：群落の種多様性. 伊藤秀三偏「群落の組成と構造」, pp. 76-103, 朝倉書店, 1977.

紙谷智彦・丸山幸平：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. 新大演研報告, **11**, 37-49, 1978.

樫山徳治・高橋啓二・土井恭二・坂上幸雄：林木の気象被害. pp. 114, 日本林業技術協会, 東京, 1974.

加藤美栄子・矢島崇：道北地方天然林における風害跡地の更新—被害形態と更新様式—. 日林北支講, **32**, 192-194, 1983.

加藤美栄子・矢島崇・松田彊：道北地方天然林における風害跡地の更新—前生稚幼樹の生長—. 日本林北支講, **33**, 77-79, 1984.

KIMURA, M.: Dynamics of vegetation in relation to soil development in northern Yatsugatake Mountains. Jap.J.Bot. **18**, 255-287, 1963.

KOHYAMA, T: Growth Pattern of *Abies mariesii* Saplings under Conditions of Open-Growth and Suppression. Bot. Mag. Tokyo **93**, 13-24, 1980.

KOHYAMA, T: Seedling stage of two subalpine *Abies* species in distinction from sapling stage, a matter-economic analysis. Bot. Mag. Tokyo **96**, 49-55, 1983.

甲山隆司：亜高山帯シラビソ, オオシラビソ林の更新. 遺伝, **38**-4, 67-72, 1984.

小見山章・大西勝：御岳山・亜高山帯天然林の動態（I）—林冠ギャップ内の稚樹の生長解析—. 日林中支講, **29**, 61-64, 1981 a

小見山章・安藤辰夫・小野章：御岳山・亜高山帯天然林の動態（II）—上層木の枯死状況—. 岐阜大農研報告, **45**, 307-321, 1981 b.

小見山章・田口剛・石川達芳：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—. 日林講, **95**, 381-382, 1984.

紺野康夫・金子正美・山本耕三：林床にササを有するトドマツ, エゾマツ天然林の更新. 黒岩澄雄編「森林の更新過程と機構の生態学的解析」. 20-29, 1981.

LYFORD, W.H. & MACLEAN, D.W.: Mound and Pit Microrelief in Relation to Soil Distribution in New Brunswick, Canada. Harvard Forest Paper **15**, 1-18, 1986.

MARKS, P.L.: The Role of Pin Cherry (*Prunus PensylvanicaLl.*) in The Maintenance of Stability in Northern Hardwood Ecosystms. Ecolgical Monographs **44**, 73-88, 1974.

松田彊・滝川貞夫：ササ地の天然更新補助作業に関する実証的研究. 北大演研報, **42**(4), 909-940, 1985.

MORISIRA, M.: Measuring of the Dispersion of Individuals and Analyasis of the Distributional Patterns. Mem. of Fac.Sci., Kyushu Univ., ser E(Biology) **2**, 39-47, 1959.

NAKA, K.: Community Dynamics of Evergreen Broadleaf Forest in Southwestern Japan I. Wind Damaged Trees and Canopy Gaps in an Evergreen Oak Forest. Bot. Mag. Tokyo **95**, 385-399, 1982.

仲和夫：照葉樹林の更新. 遺伝, **38**, 51-55, 1984.

NAKA, K.&Yoneda, T.: Community Dynamics of Evergreen Broadleaf Forest in Southwestern Japan III. Revegetation Gaps in an Evergreen Oak Forest. Bot. Mag. Tokyo **97**, 275-286, 1984.

中村俊彦・小幡和男：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みられる稚樹の動態. 東大演報, **72**, 121-138, 1982.

NAKASHIZUKA, T.&NUMATA, M.: Regeneration process of climax beech forest I. Structure of a beech forest with the undergrowth of *Sasa*. *Jap.J. Ecol.* **32**, 57-67, 1982.

NAKASHIZUKA, T.: Regeneration process of climax beech forest III. Structure and development processes of sapling populations in different aged gaps. Jap. J. Ecol. **33**, 409-418, 1983.

夏目俊二: エゾマツ更新の立地条件と初期生長に関する研究. 北大演研報, **42**(1), 47-108, 1985.

日本気象協会北海道本部: 1973, 1982, 北海道の気候, 1946,

荻野和彦: 天然生スギ林の林冠ギャップ. 日本講, **91**, 311-312, 1980.

太田嘉四夫・五十嵐恒夫・藤原滉一郎: 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, 1969.

太田嘉四夫・五十嵐恒夫・藤原滉一郎: 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 日林北支講, **19**, 61-64, 1970.

太田嘉四夫・五十嵐恒夫・滝川貞夫: 北海道の森林における主要林の時間的・空間的分布の研究IV—エゾマツ天然林—. 日林講, **84**, 266-268, 1973.

奥村日出夫・矢島崇・滝川貞夫・松田彊: 大型機械によるかきおこし地の天然更新—カンバ類を中心として—. 日林北支講, **33**, 83-85, 1984.

RUNKLA, J.R.: Pattern of Disturbance in Old-Growth Mesic Forest of Eastetn North America. Ecology **63**, 1533-1546, 1982.

札幌営林局施業法改善委員会: 漸伐作業における天然更新補助作業の方法に関する調査(第3報). pp.193, 札幌営林局, 1968.

佐々木典恵・原田文夫: 林冠の疎開とアオモリトドマツ稚樹の生長. 日林講, **89**, 247-248, 1978.

STEPHENS, E.P.: The Uprooting of Trees; A Forest Process. Soil Soi. Soc. Amer. Proc. **20**, 113-116, 1956.

須田一: 道北天然林における樹冠下でのトドマツ稚樹とササの分布について. pp.28, 北大農研論 (未発表), 1985.

鈴木英治: 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, 1980.

鈴木英治: ツガ天然林の更新 III. 針葉樹稚樹が少ない林冠ギャップ下の更新とギャップ形成時の一推定法. 日生態会誌, **31**, 307-316, 1981.

玉手三棄寿: 森林風害調査について. 林業技術, **4**, 1-8, 1955.

舘脇操: 汎針広混交林帯. 北方林業, **7**(11), 8-11, 1955.

TRIMBLE, G.R., &TRYON, E.H.: Crown Encroachment into Openings Cut in Apalachian Hardwood Stands. J.For. **64**, 104-108, 1969.

内田丈夫: トドマツ稚苗の苗床としての腐朽倒木上特に褐色腐朽倒木について. 道林試時報, **31**, 32-44, 1941.

内田丈夫: 北海道における針葉樹林の堆積腐植に関する研究. 林試研報, 114, 53-205, 1959.

内田敏博・松田彊: 道北地方天然林における無立木ササ地の研究—その現状と推移—. 日林北支講, **29**, 74-76, 1980.

植村恒三郎: 邦領樺太北部原生林におけるエゾマツ, トドマツの更新及び根系に関する研究. 九大演報, **2**, 1-58, 1932.

渡辺定元: 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, 7941.

WATT, A.S.: Pattern and Process in the Plant Community. J. Ecol. **35**, 1-22, 1947.

WHITMORE, T.C.: Gaps in the forest canopy. In: P.B. TOMLINSON&M.H. ZIMMERMANN,ed., Tropical Trees as Living Systems. 639-655, Cambridge Univ. Press, Cambridge. 1978.

矢島崇: 針広混交林における主要構成樹種の生長過程に関する研究. 北大演研報, **39**, 1-54, 1982.

矢島崇: 針広混交林における樹冠配置と稚樹の生育. 北大演研報, **42**, 1065-1088, 1985.

山本進一： 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, 8-17, 1981.
山内俊枝： 実用造林学—エゾマツ, トドマツ編—. pp. 456, 養賢堂, 東京, 1948.

Summary

Estimating the pattern of destroy and regeneration in the natural mixed forests, it seemed to be classified into following three sizes; 1) Large size (>1ha), 2) Middle size (group canopy size), 3) Small size (One canopy size).

In this paper, we dealt with the wind-damaged stands (occurred in 1972) corresponding to the middle size which had been scarcely studied, and investigated how the mixed forest was renewed and continued. We classified the wind-damaged stands into two types; trunk-broken type and uprooted type, and carried out the investigation by the quadrate survey from 1982 to 1984 and aerial photographic methods in the Teshio Experiment Forest which situated at the northern Hokkaido. The results are as follows;

1) The conspicuously destroyed type was the trunk-broken one by strong wind with wet snow in winter. The breakdown occurred in the upper canopy trees composed mainly of *Picea jezoensis, Abies sachalinensis* and others. But the subcanopy trees occupied under the destroyed canopy trees, were also destroyed by the endogenous disturbance.

2) Since the trunk-broken trees made the light condition good for understory saplings because of disappearing of the canopy, the saplings with high shade tolerance regenerated in advance, and *Sasa* grew so densely that the stands were changed to treeless lands. The species diversity of the saplings were low. In case of *Abies sachalinensis*, sapling banks for a range of 20-30 years in age were formed.

3) Around uprooted tree, the diverse species including the intolerant trees were invading and germinating obviously on mounds, pits and the side of the fallen stems etc. The trees of *Betula ermanii* invaded in an early stage and increased rapidly the height to 6m for 9 years.

4) The saplings distributed near the damaged trees. Especially *Betula ermanii* and *Picea jezoensis* tended to concentrate on the disturbed lands such as the mounds and pits, while the *Sasa* distribution was partly destroyed by the fallen stem and accordingly, the saplings were facilitated.

5) The interpretation by an aerial photography showed that in the area of treeless lands with almost below 0.1 ha, one third disappeared in seventeen yeays and the remainings expanded. However, the total number of treeless lands hardly changed, because the disappeared ones were nearly equal with the appeared ones. The treeless lands over 0.1 ha scarcely disappeared. From this point of view, the recovering of the forest in the *Sasa* lands is inferred to require a long time.

6) In the stands which mainly revealed the trunk-broken type, the forest might be made up with the tolerant species such as *Abies sachalinensis*. Meanwhile, the occurrence of uprooting offers the opportunity of the invasion and the growth of pioneer species likes *Betula ermanii* etc. and relatively rapid growth species in early stage such as *Picea jezoensis*. Accordingly, various species would be able to coexist by the occurrence of both destroyed types, and the mixed forest might be kept with a high species diversity.