



HOKKAIDO UNIVERSITY

Title	ダケカンバ二次林における下層ササの除去が樹木の空間分布に与える影響
Author(s)	長谷川, 成明; 藤部, 拓己
Citation	低温科学, 0073, 73-80
Issue Date	2015-03-31
DOI	https://doi.org/10.14943/lowtemsci.73.73
Doc URL	https://hdl.handle.net/2115/59069
Type	departmental bulletin paper
File Information	77-84.pdf



ダケカンバ二次林における下層ササの除去が 樹木の空間分布に与える影響

長谷川成明¹⁾, 藤部 拓己²⁾

2014 年 11 月 28 日受付, 2015 年 1 月 28 日受理

森林生態系では垂直方向に光をめぐる一方向的な競争が存在するとされているが, 光以外の資源を介して下層の植物が上層の植物に対して影響を与える可能性が考えられる. 本稿ではダケカンバ二次林において林床のササが上層の樹木の空間分布に対して与える影響を, ササを除去した林分と除去していない林分の 13 年間の空間分布の変化から明らかにした. ササを除去しない林分では, 除去した林分よりも個体間競争の及ぶ影響の範囲が小さく, 新規加入が抑制されていることが明らかになった. これらの結果から林床のササが樹木の空間分布に影響を与えていることが示された.

Effects of understory dwarf bamboo removal on the spatial distribution pattern of overstory tree species in a secondary *Betula ermanii* forest

Shigeaki F. Hasegawa¹, Takumi Fujibe²

Vertical competition between the upper and lower layers of forests has been thought to be one-directional. However, the plants in the lower layer can affect those in the upper layer via competition for below-ground resources. In this study, we determined the effects of understory dwarf bamboo (*Sasa kurilensis*) on the spatial distribution of forest trees by observing changes in the spatial distribution of trees during 13 years after the removal of dwarf bamboo in a secondary *Betula ermanii* forest. The competitive ability of forest trees increased after the dwarf bamboo was removed. Tree seedling establishment was inhibited by dwarf bamboo. These results suggest that understory dwarf bamboo affects the spatial distribution of upper-layer forest tree species.

キーワード: 種間競争, 森林の階層構造, 点過程, 空間分布, ササ

Species competition, Vertical forest stratification, Point process, Spatial distribution, Dwarf bamboo

1. はじめに

森林生態系は樹木を中心とした多種多様な植物によって構成されている. これらの植物は互いに競争し, 影響しあいながら複雑な生態系を形成している. このような植物種間あるいは個体間の競争, および影響について知

ることは, 森林生態系の維持機構や多様性の解明に大きな意味をもつと考えられる (武田, 1992; 正木・相場, 2011).

森林生態系における樹木の種間あるいは個体間の競争は大きく二つに分けることができる. 一つは, 水平方向に存在する光あるいは水や土壌養分をめぐる競争, もう一つは垂直方向に存在する光をめぐる競争である (甲山・可知, 2004).

このうち前者は水平方向の資源をめぐる競争であり, たとえば, より多くの光を受けることができるように葉を広げあったり, あるいは水や土壌養分を効率よく吸収できるよう根を張り巡らせあったり, 様々な形で競争を行っている. これらの競争は互いに影響を及ぼしあう双方向的な (対称な) 競争であることが多く, ある種あるいはある個体の振る舞いは, 他種あるいは他個体に影響を及ぼすが, 多くの場合において逆方向の影響も存在

連絡先

長谷川成明

北海道大学低温科学研究所

Tel. 011-706-7660

e-mail: shasegaw@lowtem.hokudai.ac.jp

1) 北海道大学低温科学研究所

Institute of Low Temperature Science, Hokkaido University, Sapporo, Japan

2) 株式会社 日比谷花壇

Hibiya Kadan Co. Ltd., Tokyo, Japan

する。このことが森林生態系における種間あるいは個体間の関係性の複雑さをもたらしていると考えられる。

一方で、後者の垂直方向の光をめぐる競争は一方向的な（非対称な）競争であると考えられる（甲山, 2004）。これは、光資源の供給源が、はるか上方に位置する太陽であるために、垂直方向にみると光強度は森林内において上方から下方への光強度の勾配が生じてしまうことに起因する。すなわち、ある植物個体が上方に光合成器官を配置すると、より下方では光強度は減衰してしまい下方の植物個体が利用しうる光資源は減少する。このため上方の植物個体は下方の個体に対して光を介して負の効果を与えている。しかしながら逆に、下方の植物個体が上方の植物個体に光を介して影響を与えることは、ほとんど無いと考えられる。

このような垂直方向の光強度の勾配に沿って、森林生態系において多くの場合、垂直方向に階層性が発達する。特に熱帯多雨林において顕著に見られるが、植物種がそれぞれ高木層、亜高木層、中間層、低木層などの幾つかの層を形成する（Yamakura, 1987）。それぞれの層では光強度が異なっており、そのために適した特性をもつ葉の特性や植物の形態が異なっている（Hallé et al., 1978）。Kohyama (1993) は、このような階層性が、光の利用方法と到達しうる高さ、新規加入速度との関係性から多種の安定的な共存が可能になることを示している。階層性は種のニッチ分割に寄与し、森林生態系の種多様性の高さの一因となっていることが考えられる（石井, 2011; Ishii et al., 2013）。

では、下層の植物が上層の植物に対して、影響を与えることはないのだろうか。ここで考えなければならないことは、森林生態系における重要な資源は光のみではないことである。そのため、光以外の資源を介して下層の植物が上層の植物に影響する可能性が考えられ、幾つかの研究例がそのことを示唆している。Takahashi et al. (2003) は林床に生育するチシマザサを除去した実験を行なった結果、ダケカンバの成長が促進されており、チシマザサがダケカンバの生育を阻害している可能性を示している。また、Tripathi et al. (2005) は、チシマザサの除去がダケカンバの利用可能な窒素や土壤水分の増加につながることを示しており、チシマザサがダケカンバの利用可能な資源量を減少させていると考えられる。

日本の北方樹林帯において典型的な下層植生としてササが挙げられる（Takahashi, 1997）。北海道においてはチシマザサ、クマイザサなどのササが優占しているが、これらのササは草丈が1～2 mにも及び、林床を覆い尽くす。光をめぐる一方向的な競争関係でみれば、下層に生育するササは光資源を上方に位置する高木種に奪われて被陰されている。しかしながらササは下層を覆い尽くすことで上層木の実生や稚樹の定着を阻害し（Nakashizuka, 1988; Kudoh et al., 1999; Noguchi and Yo-

shida, 2004; Kobayashi et al., 2004）、あるいは土壤中に含まれる養分を、その高密度に張り巡らされた根によって吸い上げて奪う（Ozawa et al., 2001, Tripathi et al., 2005）ことで上層の高木種に対して影響を与えている可能性が考えられる。このように、上層と下層の間には光以外の資源あるいは定着を通じての関係性が考えられ、これまで一般的に考えられてきたような一方向的な競争のみではない可能性が考えられる。

上層の植物に与える影響としては様々な側面が考えられるが、ここでは特に上層の樹木の分布について考えたい。樹木の分布は母樹の空間分布と種子散布の結果であるが（Nanami et al., 1999, 2011）、その個体間の関係性の中で互いに資源をめぐる競争を行っている（Harper, 1977; Kenkel et al., 1997; 森, 2010）。樹木の空間分布は森林の高い異質性の一つのソースであり（Hubbel, 1979）、下層の植物が影響を及ぼしているとするれば、森林生態系における下層植物の重要性は高いと考えられる。

本稿は垂直方向において競争関係にある下層の植物を除去する実験により上層の植物の水平方向の分布がどのように変化するかを明らかにし、下層の植物が上層の植物に与える影響について定量化することを試みた。

2. 方法

2.1 調査地

北海道大学北方生物圏フィールド科学センター雨竜研究林（北緯 44°20′, 東経 142°15′）に調査区を設定した。調査区の 1998 年～2009 年の年平均気温は 4.2°C、月平均気温の最低と最高はそれぞれ 1 月の -10.7°C と 8 月の 18.9°C であった。年降水量は 1162 mm で、冬期間の積雪深は 2 m を超える（北海道大学北方生物圏フィールド科学センター森林圏ステーションデータ <http://forest.fsc.hokudai.ac.jp/fred/>）。調査区は 1973 年にブルドーザーによる掻き起こし後に成立した 2 次林であり、上層木はダケカンバが優占している。また、地中に残った根から再びチシマザサが回復し、下層にはチシマザサが密生している。1998 年時点でのチシマザサの平均稈長は 2.5 m であった（Takahashi et al., 2003）。

1998 年に 20 m×30 m の 2 つの調査区を設定した。2 つの調査区のうち、片方については調査区設定以降、調査区内および緩衝帯として周囲 5 m のチシマザサを毎年定期的に刈り取って除去する処理を行っている。この処理により森林の下層にはササがほとんど生育していない状況で調査時点で 13 年以上が経過し、2014 年現在も実験は継続している。以下、刈り取りを行わず天然状態でササが生育している調査区をササ区、ササの刈り取りを実施した調査区をササ除去区と呼ぶ。

調査区内に生育する胸高直径 5 cm 以上の樹木につい

て、1998年に空間位置を、以降2011年まで13年間にわたって年1回、胸高直径を測定した。図1に調査区における樹木個体数の年変動を、表1に新規加入個体数を、図2に胸高断面積合計の年変動を示す。

2.2 解析

樹木の空間分布は点過程 (point process) と考えることができる (島谷, 2001)。本研究ではササ区、ササ除去区の両調査地における樹木の空間分布について、点過程解析に用いられるL関数を用いて解析を行なった。L関数はRipleyのK関数 (Ripley, 1976) を改変したもので、ある距離において点がランダムに分布しているのか、それとも集中的に分布しているのか、排他的に分布しているのかを示すことができる解析法である (Nanami et al., 1999, 2011; 島谷, 2001)。K関数及びL関数の式を以下に示す

$$\hat{K}(r) = \frac{\sum \sum_{j \neq i} I(\|x_i - x_j\| \leq r) / w(i, j)}{\hat{\lambda} n} \quad (1)$$

$$\hat{L}(r) = \sqrt{\hat{K}(r) / \pi} - r \quad (2).$$

ただし関数 I はカッコ内が成り立つときに1、成り立たない時に0となる関数であり、 $w(i, j)$ は edge effect を補正するための関数を、 $\hat{\lambda}$ は平均密度を表す。ある距離におけるL関数の値は0であればランダムな分布、0より大きければ集中的な分布、小さければ排他的な分布をしていることを示す。L関数の値と、距離との関係性を見ることで、どの程度の距離でどのような分

布をしているのか、知ることができる。これらの値の信頼区間を求めるため、それぞれの距離階において実際の樹木個体数と同数の点からなるランダムな分布を乱数によって発生させ、そのL関数を求めるモンテカルロ・シミュレーションを999回行い、計算されたL関数の値の上下それぞれ25番めの値を95%信頼区間とした。

なおL関数を用いた解析にはR Version 2.14.1 (R Development Core Team, 2011) の spatstat パッケージ (Baddeley and Turner, 2005) を利用した。なお、edge correction には Ripley の方法を用いている。L関数を計算する距離の上限はプロットの短辺の四分の一程度までが推奨されているため (Baddeley and Turner, 2005)、今回の解析では5 m まで計算した。

3. 結果

調査区内の樹木の総個体数はササ区では調査期間を通じて減少していたが (図1)、ササ除去区では1998年から2009年にかけて減少したものの2010年に新規加入による増加が見られた (図1, 表1)。樹木の胸高断面積合計はササ区、ササ除去区の両方において増加するもササ区で $24 \text{ m}^2 \text{ ha}^{-1}$ 、ササ除去区で $22 \text{ m}^2 \text{ ha}^{-1}$ 程度で頭打ちとなっていた (図2)。

ササ区、ササ除去区における樹木の空間分布をそれぞれ図3、図4に示す。これらの空間分布について、L関数を用いて解析した結果をササ区、ササ除去区それぞれについて図5、図6に示す。いずれも、顕著な傾向の見

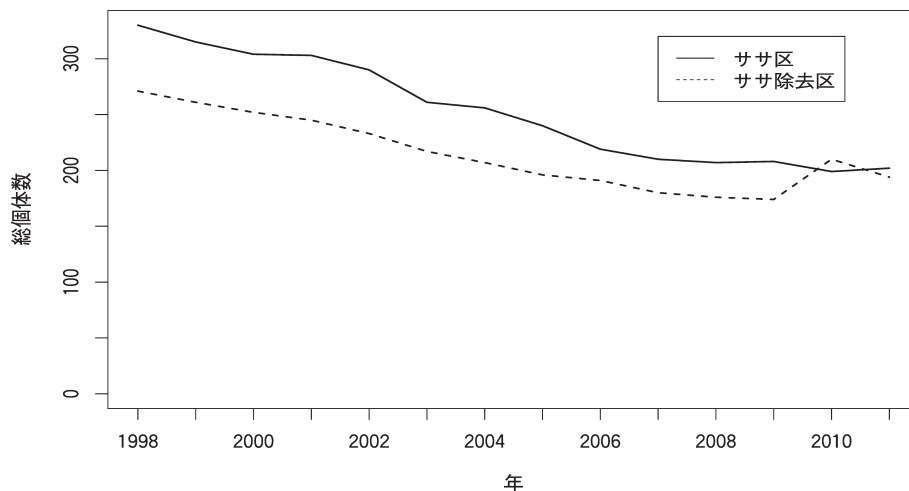


図1：調査地における樹木の総個体数の年変動。実線でササ区の、破線でササ除去区の結果を示す。

表1：調査区に新規加入した樹木個体数

調査区	年												
	1998-99	1999-2000	2000-01	2001-02	2002-03	2003-04	2004-05	2005-06	2006-07	2007-08	2008-09	2009-10	2010-11
ササ区	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	3	0	2
ササ除去区	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	39	0

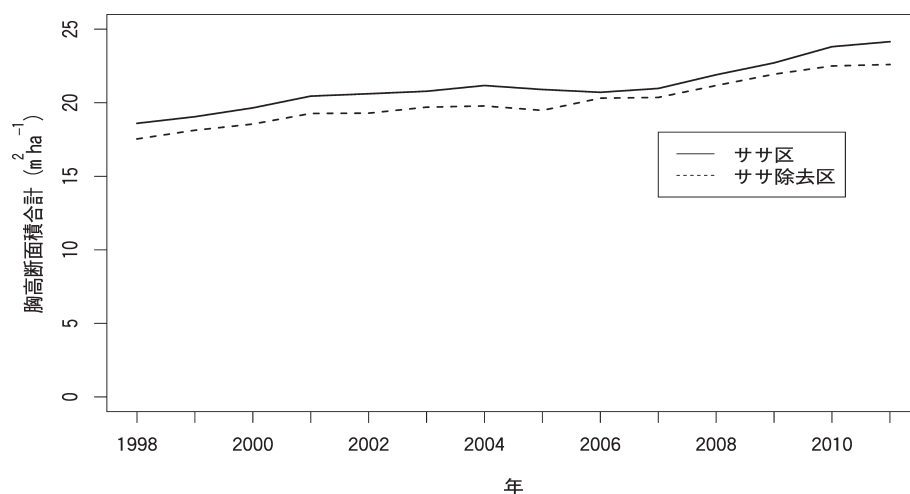


図2：調査地における樹木の胸高断面積合計の年変動。実線でササ区の、破線でササ除去区の結果を示す。

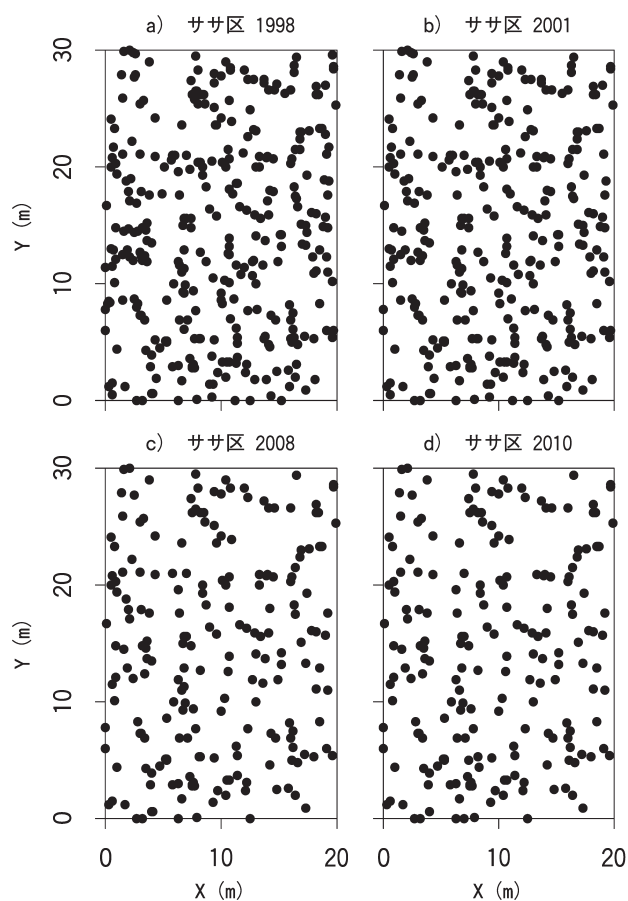


図3：ササ区における樹木の空間分布

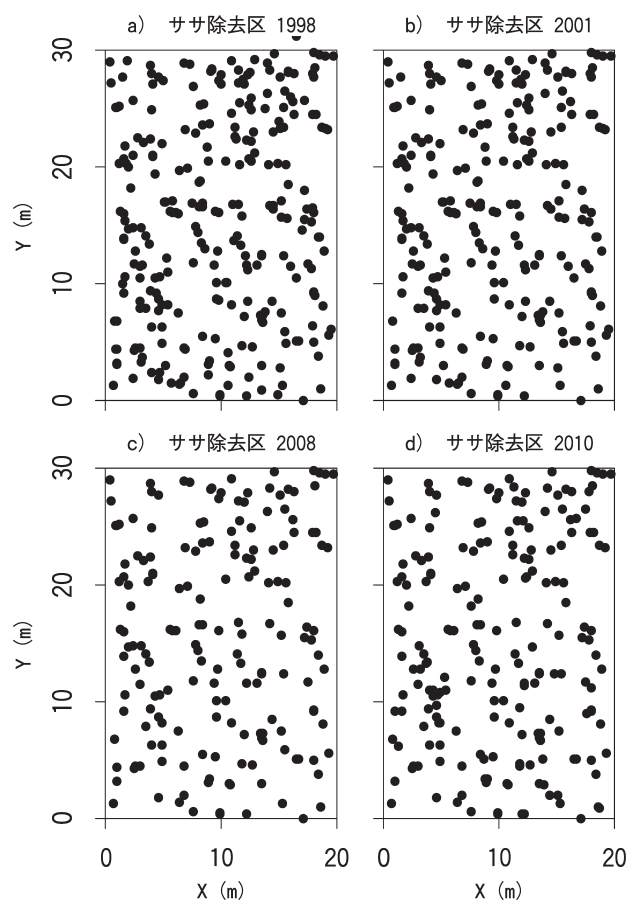


図4：ササ除去区における樹木の空間分布

られた1998年, 2001年, 2008年, 2010年の結果を示している。また, L関数の結果を表2に示している。

ササ区では1998年から2005年にかけて, 距離1～1.5mの範囲で集中分布を示していた(図5a, b, 表2)。しかしながら, 2007年以降は0.4m以下の範囲での集中分布と1m付近での集中分布に分かれ, およそ0.4m～1mの範囲でランダム分布していることが示された(図5c, d, 表2)。1999年～2001年は距離5m付近で(図5a, b, 表2), 2005年, 2007年から2011年には距離2m付近で排他的に分布していることが示さ

れた(図5c, d, 表2)。

一方, ササ除去区では1998年には距離1m以下の範囲で集中分布を示していたが, 2009年にかけて集中分布の範囲は狭くなり, 2009年には距離0.5m以下の範囲で集中分布を示していた(図6a-c, 表2)。2010年, 2011年には再び距離1m以下の範囲で集中分布を示した(図6d, 表2)。2008年, 2009年には距離3m～3.5m近辺で排他的に分布していることが示された(図6c, 表2)。

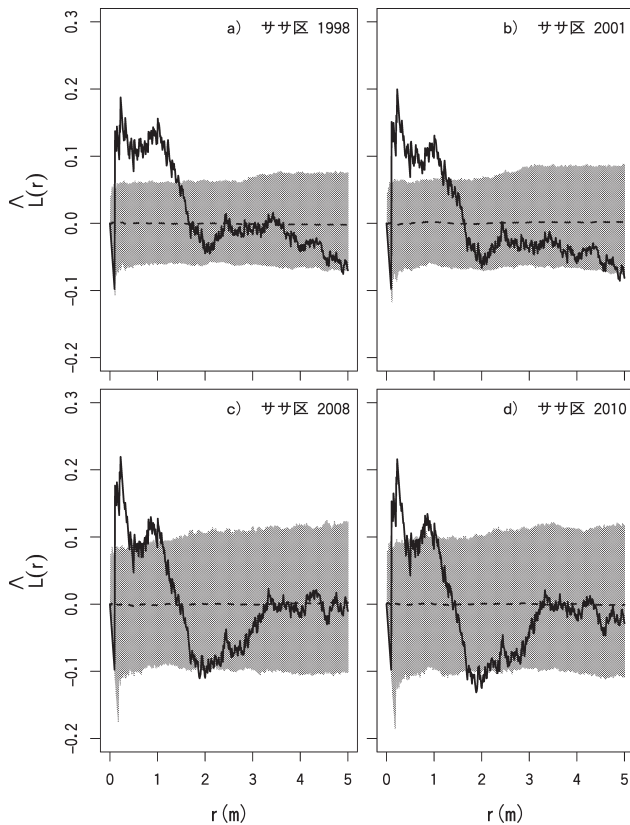


図5：ササ区における樹木の空間分布のL関数を用いた解析結果．実線は各距離におけるL関数の値を示す．モンテカルロ・シミュレーションにより求めたランダム分布の95%信頼区間をグレーで、シミュレーションの平均値を破線で示す．

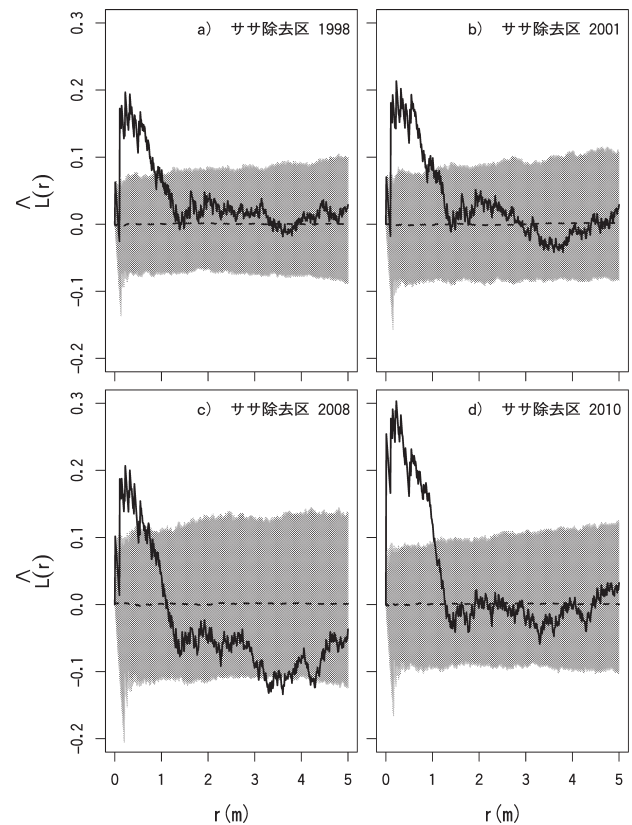


図6：ササ除去区における樹木の空間分布のL関数を用いた解析結果．実線は各距離におけるL関数の値を示す．モンテカルロ・シミュレーションにより求めたランダム分布の95%信頼区間をグレーで、シミュレーションの平均値を破線で示す．

表2：ササ区、ササ除去区の樹木の空間分布についてL関数を用いた解析の結果

年	距離域 (m)			
	ササ区		ササ除去区	
	集中分布	排除分布	集中分布	排除分布
1998	0.1-1.5	—	0.1-1.0	—
1999	0.1-1.4	4.6-5.0	0.1-1.0	—
2000	0.1-1.2	4.5-5.0	0.1-1.0	—
2001	0.1-1.4	4.9-5.0	0.1-0.9	—
2002	0.1-1.2	—	0.1-0.8	—
2003	0.1-1.2	—	0.1-0.9	—
2004	0.1-1.2	—	0.1-0.8	—
2005	0.1-0.5, 0.6-1.2	1.9-2.0	0.1-0.7	—
2006	0.1-0.5, 0.9-1.0	—	0.1-0.7	—
2007	0.1-0.5, 0.8-1.1	1.8-2.0	0.1-0.6	3.6-3.7
2008	0.1-0.5, 0.9-1.1	1.9-2.1	0.1-0.6	3.1-3.7
2009	0.1-0.5, 0.8-1.1	2.0-2.1	0.1-0.5	3.1-3.4, 3.6-3.7
2010	0.1-0.4, 0.8-1.1	1.8-2.2	0.1-1.1	—
2011	0.1-0.4, 0.7-1.1	2.0-2.1	0.1-1.1	—

4. 考察

ササ区、ササ除去区の両方において、樹木個体数は減少する（図1）一方で、胸高断面積合計は頭打ちを示していた（図2）ことから、両調査区の樹木は成長しながら、

密度効果による自己間引きの過程にあると考えられる（Yoda et al., 1963; Westoby, 1984）．ここでは、ササ除去区において新規加入個体が多数みられた2010年（表1）より前後に分けて、ササ区とササ除去区を比較したい．

4.1 2009 年以前

1998 年の空間分布についての L 関数を用いた解析の結果, ササ区においてのみ距離 5 m 付近に置いて排他的な傾向が見られるものの, ササ区, ササ除去区いずれも傾向に大きな差はなく, 距離 1 m 以下の範囲で集中分布していることが示された (図 5a, 図 6a). 森林生態系の水平方向には資源の異質性が存在し, 森林成立時に個体が定着するにあたって生育適地は限られているために, これらの場所に侵入した樹木個体は集中的に分布しているためにこのような傾向が見られたものと考えられる. ササ区, ササ除去区では初期の個体密度 (図 1), 胸高断面積合計 (図 2) が異なっているにもかかわらず, このように似たような空間分布パターンが見られたことは, 両調査地が同じ成立過程を経ており, 樹木の侵入定着が同じように行われたことを示唆している.

初期の空間分布は類似していたが, その後の経過には両調査区で差が見られる. ササ区においては時間の経過と共に距離およそ 0.4 m 以下と 1 m 付近で集中的に分布するように変化した, ササ除去区では距離およそ 0.5 m 以下で集中的に分布するように変化した (表 2). 両調査区において集中的な分布をする距離範囲が狭くなってきたことについては, 樹木個体間の競争に伴って劣勢な個体の排除が行われ, 集中斑が小さくなってきたと考えられる (Cannell et al., 1984). このような時間の経過に伴う空間分布の集中度合の減少は森林樹木で広く見られている (Hubbel, 1979; Sterner et al., 1986; Barot et al., 1999; Souza and Martins, 2002) が, ササ区で距離 0.4 m 以下, ササ除去区で距離 0.5 m 以下の集中分布については同様の変化が生じたものと考えられる.

一方で, ササ区においてのみ 1 m 付近での集中的な分布が見られる (表 2) という結果は, 初期には距離 1 m 以下の範囲で集中分布していた (図 5a) ことと合わせて考えると, ササ区ではササ除去区に比べて樹木間の競争による影響の範囲が狭く, 排除が 1 m よりも小さい距離域でしか行われなかったために 1 m 程度の集中斑が保持されたと考えられる. 樹木の競争による影響は相対的なサイズ関係や樹種の違いなどさまざまな要因が影響する (Canham et al., 2004). また, 種間の競争において養分環境 (Austin and Austin, 1980; Gurevitch et al., 1990), ストレスや攪乱頻度 (Wilson and Keddy, 1986) などが競争力に影響を与えていることが示されている. ササが上層の樹木の利用する窒素などの土壌養分を奪っていること (Tripathi et al., 2005) および水分を奪い成長を減じさせていること (Ishii et al., 2008) から考えると, ササ区ではササが上層木が利用可能な土壌養分を減少させることで上層の樹木の競争力が低下し, 上層個体間の影響が及ぶ範囲が狭かった可能性が考えられる. このことは, 調査開始から時間の経過した 2008

年頃にササ区, ササ除去区の両調査区においてみられる排他的な空間分布がササ区では距離 2 m 程度であるのに対し, ササ除去区では距離 3 m 程度 (表 2) と長距離であることとも対応している. 従って, ササとの競争関係があるササ区では空間分布に与える影響が近距離に限定されており, そのことが樹木の空間分布の変化に影響していると考えられた.

4.2 2010 年以降

2010 年にササ除去区においてナナカマド・トドマツなどの樹種の新規加入が見られた (表 1). この結果, 2010 年と 2011 年のササ除去区においては空間分布に変化が見られ, 距離 1 m 以下の集中分布へと再び集中分布の範囲が広がり, また距離 3-3.5 m 程度で見られた排他的な分布が再び見られなくなった (図 6d). この結果は新規加入が既存の樹木の近傍で行われたことを示し, 定着初期に似た空間分布に戻っているものと考えられる.

一方で, ササ区においては顕著な新規加入が見られない (表 1). そのため 2010 年以降も空間分布に特に大きな変化は見られていない (図 5c, 表 2). この理由として, 林床を覆い尽くしたササによる被陰の結果, 林冠木実生の新規加入が排除されていることが影響していると考えられる (Nakashizuka, 1988; Kudoh et al., 1999; Noguchi and Yoshida, 2004; Kobayashi et al., 2004). ササ区では今後, 1998 年~2009 年に見られたのと同様の, 近距離における集中分布が緩和され, 逆に 2 m 程度での排他的な分布の傾向が進んで行くものと推察される.

4.3 下層のササが上層の樹木の空間分布に与える影響

本稿では森林の下層に生育するササが, 上層の樹木の空間分布に与える影響について 13 年間の実験によって明らかにした. その結果, 1) ササは水分あるいは土壌養分を減少させることで上層の樹木の競争力を弱めて空間分布に影響する距離を減じさせていること, 2) 樹木実生の新規加入を抑制して分布パターンの大きな変化を防ぐことが示された. これらの結果は, 森林の垂直構造の中で下層に存在する植物が上層に存在する植物に対して土壌養分あるいは水分を介して影響を与える可能性を示唆しており, 一方向的な競争関係ではないことを示している.

樹木の空間分布は樹木個体間の競争関係を規定する一方で, 個体間の競争は樹木の空間分布を変化させる (Nanami et al., 2011). 更に本稿で示されたように, 下層に生育するササがそれらに対して影響を与えることで, より複雑な関係が存在している. これらの関係性を踏まえた上で北方の森林動態について, 更なる長期観測に基づく研究が望まれる.

謝辞

野外調査および解析にあたり北海道大学低温科学研究
所寒冷域植物生理生態学研究室の原登志彦教授、隅田明
洋准教授、小野清美助教、田畑あずさ博士をはじめと
する皆様に多大なるご助力を頂いた。また調査地の利用及
び野外調査にあたり北海道大学北方生物圏フィールド科
学センター森林圏ステーションの植村滋准教授をはじめ
とする皆様にご助力頂いた。本稿の改訂に当たり有益な
助言を査読者より頂いた。ここに深く感謝の意を表した
い。

参考文献

- Austin, M. P. and B. O. Austin (1980) Behaviour of experi-
mental plant communities along a nutrient gradient. *J. Ecol.*, **68**, 891-918.
- Baddeley, A. and R. Turner (2005) Spatstat: an R package
for analyzing spatial point patterns. *J. Statistic. Soft.*, **12**,
1-42.
- Barot, S., J. Gignoux and J.-C. Menaut (1999) Demography
of a savanna palm tree: Predictions from comprehensive
spatial pattern analyses. *Ecol.*, **80**, 1987-2005.
- Canham, C. D., P. T. LePage and K. D. Coates (2004) A
neighborhood analysis of canopy tree competition:
effects of shading versus crowding. *Can. J. For. Res.*, **34**,
778-787.
- Cannell, M. G. R., P. Rothery and E. D. Ford (1984) Competi-
tion within stands of *Picea sitchensis* and *Pinus contorta*.
Ann. Bot., **53**, 349-362.
- Gurevitch, J., P. Wilson, J. L. Stone, P. Teese and R. J.
Stoutenburgh (1990) Competition among old-field peren-
nials at different levels of soil fertility and available
space. *J. Ecol.*, **78**, 727-744.
- Hallé, F., R. A. A. Oldeman and P. B. Tomlinson (1978)
Tropical trees and forests - An architectural analysis.
Springer-Verlag, Berlin.
- Harper, J. L. (1977) *Population Biology of Plants*. Aca-
demic Press, London, UK.
- Hubbell, S. P. (1979) Tree dispersion, abundance, and
diversity in a tropical dry forest. *Science*, **203**, 1299-1309.
- Ishii, H. T., T. Kobayashi, S. Uemura, K. Takahashi, Y. T.
Hanba, A. Sumida and T. Hara (2008) Removal of
understory dwarf bamboo (*Sasa kurilensis*) induces
changes in water-relations characteristics of overstory
Betula ermanii trees. *J. For. Res.*, **13**, 101-109.
- 石井弘明 (2011) 森林の垂直構造 — 樹木の光利用と林冠構
造の発達 —. 森林生態学 (正木隆・相場慎一郎 編):
111-121, 共立出版, 東京.
- Ishii, H., W. Azuma and E. Nabeshima (2013) The need for
a canopy perspective to understand the importance of
phenotypic plasticity for promoting species coexistence
and light-use complementarity in forest ecosystems.
Ecol. Res., **28**, 191-198.
- Kenkel, N. C. (1988) Pattern of Self-Thinning in Jack Pine:
Testing the Random Mortality Hypothesis. *Ecology*, **69**,
1017-1024.
- Kenkel, N. C., M. L. Hendrie and I. E. Bella (1997) A long-
term study of *Pinus banksiana* population dynamics. *J. Veg. Sci.*, **8**, 241-254.
- Kudoh, H., M. Kadomatsu, M. Noda, Y. Akibayashi, S.
Natsume and K. Kaneko (1999) Long-term observation
on the growth of *Sasa kurilensis* regenerated after mass
flowering and associated plants in Northern Japan: a 31
year observation. *Res. Bull. Hokk. Univ. For.*, **56**, 30-40.
- Kobayashi, T., K. Shimono and H. Muraoka (2004) Effect
of light availability on the carbon gain of beech (*Fagus
crenata*) seedlings with reference to the density of dwarf
bamboo (*Sasa kurilensis*) in an understory of Japan Sea
type beech forest. *Plant Sp. Biol.*, **19**, 33-46.
- Kohyama, T. (1993) Size-structured tree populations in
gap-dynamic forest - The forest architecture hypothesis
for the stable coexistence of species. *J. Ecol.*, **81**, 131-143.
- 甲山隆司 (2004) 種の共存と種多様性. 植物生態学 —
Plant Ecology — (寺島一郎ら 編): 262-294, 朝倉書
店, 東京.
- 甲山隆司・可知直毅 (2004) 密度効果と個体間相互作用. 植
物生態学 — Plant Ecology — (寺島一郎ら 編): 234-
261, 朝倉書店, 東京.
- 正木隆・相場慎一郎 (2011) 森林生態学. (シリーズ現代の
生態学), 共立出版, 東京.
- 森章 (2010) 攪乱生態学が繙く森林生態系の非平衡性. *日
生誌*, **60**, 19-39.
- Nanami, S., H. Kawaguchi and T. Yamakura (1999)
Dioecy-induced spatial patterns of two codominant tree
species, *Podocarpus nagi* and *Neolitsea aciculata*. *J. Ecol.*,
87, 678-687.
- Nanami, S., H. Kawaguchi and T. Yamakura (2011) Spa-
tial pattern formation and relative importance of intra
and interspecific competition in codominant tree species,
Podocarpus nagi and *Neolitsea aciculata*. *Ecol. Res.*, **26**, 37
-46.
- Nakashizuka, T. (1988) Regeneration of beech (*Fagus
crenata*) after the simultaneous death of under growing
dwarf bamboo (*Sasa kurilensis*). *Ecol. Res.*, **3**, 21-35.
- Noguchi, M. and T. Yoshida (2004) Tree regeneration in
partially cut conifer-hardwood mixed forests in northern
Japan: roles of establishment substrate and dwarf bam-
boo. *For. Ecol. Man.*, **190**, 335-344.
- Ozawa, M., H. Shibata, F. Sato and K. Sasa (2001) Effect
of surface soil removal on dynamics of dissolve in-
organic nitrogen in snow dominated forest soil. *Sci.
World J.*, **1**, 527-533.
- R Development Core Team (2011) *R: A language and
environment for statistical computing*. R Foundation for
Statistical Computing, Vienna, Austria. URL [http://
www.R-project.org/](http://www.R-project.org/).
- Ripley, D. (1976) The second-order analysis of stationary
point process. *J. Appl. Probab.*, **13**, 255-266.
- 島谷健一郎 (2001) 点過程における樹木分布地図の解析とモ
デリング. *日生誌*, **51**, 87-106.

- Souza, A. F. and F. R. Martins (2002) Spatial distribution of an undergrowth palm in fragments of the Brazilian Atlantic Fores. *Plant Ecol.*, **164**, 141-155.
- Sterner, R. W., C. A. Ribic and G. E. Schatz (1986) Testing for life historical changes in spatial patterns of four tropical tree species. *J. Ecol.*, **74**, 621-633.
- Takahashi, K. (1997) Regeneration and coexistence of two subalpine conifer species in relation to dwarf bamboo in the understorey. *J. Veg. Sci.*, **8**, 529-536.
- Takahashi, K., S. Uemura, J. Suzuki and T. Hara (2003) Effects of understory dwarf bamboo on soil water and growth of overstory trees in a dense secondary *Betula ermanii* forest, northern Japan. *Ecol. Res.*, **18**, 767-774.
- 武田博清 (1992) 森林生態系の機能や構造はどのように生物群集の多様性に関連しているのだろうか. 地球共生系とはなにか (東正彦・安部琢哉編): 101-123, 平凡社, 東京.
- Tripathi, S. K., A. Sumida, H. Shibata, S. Uemura, K. Ono and T. Hara (2005) Growth and substrate quality of fine root and soil nitrogen availability in a young *Betula ermanii* forest of Northern Japan: Effects of the removal of understory dwarf bamboo (*Sasa kurilensis*). *For. Ecol. Man.*, **212**, 278-290.
- Westoby, M. (1984) The self-thinning rule. *Adv. Ecol. Res.*, **14**, 167-225.
- Wilson, S. D. and A. Keddy (1986) Species competitive ability and position along a natural stress/disturbance gradient. *Ecol.*, **67**, 1236-1242.
- Yamakura, T. (1987) An empirical approach to the analysis of forest stratification I. Proposed graphical method derived by using an empirical distribution function. *Bot. Mag., Tokyo.*, **100**, 109-128.
- Yoda, K., T. Kira and H. Ogawa (1963) Self-thinning in overcrowded pure stands under cultivated and natural conditions (Intraspecific competition among higher plants XI). *J. Biol., Osaka City University*, **14**, 107-129.