HOKKAIDO UNIVERSITY

Title	風害後40年間の落葉広葉樹林の林分回復過程と主要樹種の幹数動態
Author(s)	渋谷, 正人; 矢島, 崇; 川合, 由香 他
Citation	日本林学会誌, 79(4), 195-201 https://doi.org/10.11519/jjfs1953.79.4_195
Issue Date	1997
Doc URL	https://hdl.handle.net/2115/67811
Type	journal article
File Information	79_195.pdf

Hokkaido University Collection of Scholarly and Academic Papers : HUSCAP

論　文

風害後40年間の落葉広葉樹林の林分回復過程と主要樹種の幹数動態

渋谷正人*・矢島　崇*・川合由香*・渡辺訓男**・西川　功***

渋谷正人・矢島　崇・川合由香・渡辺訓男・西川　功：**風害後40年間の落葉広葉樹林の林分回復過程と主要樹種の幹数動態　日林誌 79：195～201, 1997**　1954年の15号台風により大規模な攪乱を受けた林分に設定された固定調査区（0.25 ha）において，風害後40年間の林分の回復過程と，主要樹種の幹数動態について検討した。胸高断面積合計値は風害前の推定値の86％となり，林分レベルでの量的な回復は風害後40年間で進んでいるが，樹種構成やサイズ分布などの質的な面での回復にはまだ長期間が必要と考えられた。風害後に樹種数は増加したが，現在幹数が多い樹種は風害以前と類似していて，林分の回復は風害以前に分布していた樹種が中心となっていた。おもな樹種の風害前後および風害後の幹数動態は樹種によって異なる傾向があり，3タイプに区分された。しかし，それぞれのタイプには，種子による更新特性や耐陰性が異なる樹種が含まれ，このことは大規模攪乱の場合の特徴と考えられた。さらに本調査地では，樹種による萌芽性の違いが幹数動態に影響していると推察され，種子更新以外の更新特性も考慮する必要性が指摘された。
キーワード：幹数動態，固定調査区，大規模攪乱，落葉広葉樹林，林分回復過程

Shibuya, M., Yajima, T., Kawai, Y., Watanabe, N., and Nishikawa, K.: **Recovering process and dynamics of the number of stems of major tree species in a deciduous broadleaved forest in 40 years after a large-scale disturbance by a typhoon. J. Jpn. For. Soc. 79: 195～201, 1997**　Stand recovering process and dynamics of the number of stems of major tree species in 40 years after a large-scale disturbance by a typhoon in 1954 were monitored in a permanent plot (0.25 ha) in a deciduous broadleaved stand. The basal area in 1994 was restored to up to 86 % of the estimated basal area before the disturbance, but tree species composition and DBH distribution in 1994 differed from those before the disturbance. Forty years is not considered to be sufficient to reconstruct stand structure and species composition. The number of tree species increased after the disturbance, however, the predominant tree species in 1994 were similar to those before the disturbance and they contributed significantly to stand recovery. Major tree species in 1994 were classified into 3 types, depending on their dynamics of the number of stems through and after the disturbance. It seemed to be a characteristic of stand recovery after a large-scale disturbance that tree species with various behaviors of seed germination and shade tolerance were put together in a given species group in the classification. Since vegetative regeneration, such as sprouting, is assumed to be important in this stand's recovery from the disturbance, regeneration behaviors other than seeding need to be taken into account as regeneration sources of tree species.
Key words: deciduous broadleaved stand, large-scale disturbance, permanent plot, stand recovering process, stem-density dynamics

I．はじめに

森林は異なった構造をもつ小さなパッチの集合体であり（Bormann and Likens, 1979；Martínez-Ramos *et al.*, 1989），森林の構造や更新に影響する要因として，攪乱と林冠におけるギャップ形成が重要であることが指摘されている（山本，1981；中静・山本，1987）。攪乱による森林群集への影響は，攪乱の時間的・空間的スケールによって異なり，攪乱によるギャップ形成後の森林の再生様式も異なる（頭山・中越，1992；Yamamoto, 1992）。

大規模攪乱を受けていない林分における平均林冠ギャップ面積は，温帯林で30～140 m²，熱帯林で90～250 m²であり（Yamamoto, 1992），比較的小さい。またブナ林の例でも小面積ギャップ（<200 m²）の頻度が高く，400 m²以上のものはまれである（Yamamoto, 1989；Yamamoto and Nishimura, 1995）。大面積ギャップの発生頻度が低い（Lorimer, 1989）こともあり，森林のギャップダイナミクスに関する研究は小面積ギャップを対象としたものが多い（Runkle, 1982；Midgley *et al.*, 1995）。しかし大規模攪乱は，その影響が数百年という長期間にわたり（Henry and Swan, 1974），景観あるいは地域スケールでの森林動態に影響する（Yamamoto, 1992）。このため大規模攪乱後の森林の再生過程に関する研究は重要であるが，火山活動や地表変動によって生じる裸地における例を除くと，国内の落葉広葉樹林に関する研究例は限られている（肥後ら，1987；小見山，1989）。

また群集レベルでの森林動態とそのメカニズムを理解するには，個々の種の個体群動態を明らかにすることが重要である（Nakashizuka *et al.*, 1992）。森林においては，種構成，胸高断面積合計，蓄積などの林分レベルの値の変動が小さくても，個体群動態は樹種ごとに異なり，本数が大きく変動することが指摘されている（McCune and Cottam, 1985；Franklin and DeBell, 1988）。北海道の落葉広葉樹林でも，風害によるギャップの形成後12年間の胸高断面積合計の変化は小さかったが，幼樹（樹高2～15 m）密度が2倍以上となり，また個体数の動態は樹種に

* 北海道大学農学部森林科学科　Dept. of For. Sci., Fac. of Agric., Hokkaido Univ., Sapporo 060
** 北海道宗谷支庁　Soya Subpref. Office, Hokkaido Pref. Gov., Wakkanai 097
*** 日本製紙旭川工場　Asahikawa Plant, Nippon Paper Industries, Asahikawa 070

よって異なった例が示されている（Namikawa, 1996）。このような樹種ごとの個体群動態の違いは，とくにギャップサイズと関連した樹種の更新および成長・生残特性に起因するものと考えられる（Whitmore, 1989）。

Swaine and Whitmore（1988）は，ギャップ内外での種子による更新のしかたと稚樹の成長・生残能力の違いによってpioneer種とnon-pioneer（あるいはclimax）種の二つの生態的樹種群を区分している。一方，おもに出現する森林遷移系列上の位置による類型区分もあり，通常early successional種，mid successional（またはintermediate）種，late successional種の3タイプに区分されている（Marks, 1975；Koike, 1989）。後者の類型については，個体成長量，成長期間の長さ，葉のフェノロジー，葉の構造，（地下部/地上部）重比などの関係が検討されている（Marks, 1975；Kikuzawa, 1983；Koike, 1989）。いずれの類型区分においても樹種ごとに出現環境が異なることが示されていて，形成されるギャップの大きさによって樹種の反応が異なることが予測されている。

攪乱によるギャップ形成後の森林の回復過程は，樹種構成，密度，蓄積などの林分としての変化を把握するとともに，樹種ごとの個体群動態あるいは樹種特性と個体群動態の関係を明らかにすることによって，林分動態のメカニズムを理解でき，動態予測が可能となる。

北海道苫小牧地方では，1954年の15号台風により大規模な風害を生じた。本研究の調査地である北海道大学苫小牧地方演習林でも，場所による差はあるが，本数率にして30～45％の林木が，根返り，傾斜，幹折れなどの被害を受けている（三島ら，1958）。本研究では，この15号台風による大規模攪乱後の落葉広葉樹林の回復過程を報告するとともに，これまでおもに小面積のギャップに対する反応が論議されてきた樹種の生態的類型区分と，今回みられた樹種ごとの幹数動態との関係を検討し，大規模攪乱に対する樹木の反応の特徴を論議した。

なお，この研究の一部の結果は，肥後ら（1987）によってすでに報告されている。

Ⅱ．調査地と方法

北海道大学苫小牧演習林は，北緯42°40′，東経141°36′に位置し，総面積は2,740 haである。標高は5～90 mで，地形はおおむね平坦な丘陵状をなし，地質は支笏・樽前火山群の火山放出物に由来した軽石や火山灰から成り，表土の厚さは5～10 cmときわめて薄い。気象は夏季が冷涼で，年平均気温が6.5 ℃，年降水量は1,450 mmである。暖かさの示数は59.9 ℃・月で，冷温帯に属する。現在はミズナラ，ハルニレ，シナノキ，イタヤカエデなどの落葉広葉樹が優占する林分となっている。

1954年の15号台風後の森林の回復過程を明らかにするために，強い風害を受けた林分に1958年に固定調査区を設定した。面積は0.25 haで，台風被害により胸高断面積合計がおよそ20％に減少したと推定される林分である（表-1）。標高40 mで，台地上の南東斜面にありほぼ平坦である。台風被害後は，風倒木の搬出などは行われず放置されている。

表-1．林況の変化
Changes of stand condition.

Stand characteristics	1958	1977	1984	1989	1994
Density(/ha)	388	1736	1944	2008	1856
Stand stock(m^3/ha)	29.8	53.4	66.5	87.0	112.6
Basal area*(m^2/ha)	4.96	12.42	14.87	18.23	21.36
Mean DBH**(cm)	10.3	8.7	9.0	9.8	10.9
Mean height(m)	8.6	7.2	7.8	8.5	9.4
Mean volume(dm^3)	77	31	34	43	61
The number of tree*** species	14	23	23	24	23
Change of stem*** number					
Survivors(/ha)	—	1548	1812	1820	
Dead stems(/ha)	—	188	132	188	
Ingrowth(/ha)	—	396	196	36	
Growth rate of stand stock					
Gross growth rate(m^3/ha・yr)	—	3.13	4.68	5.88	
Net growth rate(m^3/ha・yr)	—	1.87	4.10	5.12	
Ingrowth rate(m^3/ha・yr)	—	0.61	0.39	0.07	

* The number of stems and basal area before a disturbance in 1954 are estimated as 756/ha and 24.76 m^2/ha, respectively, from an investigation in 1958. ** Diameter at breast height. *** Trees or stems of DBH≧5 cm.

調査区の設定以来，1958年，1972年，1977年，1982年，1984年，1989年，1994年に調査を行っている。胸高直径5 cm以上の幹（以下，調査幹とする）を対象に，個体識別しながら，1958年以来毎木調査を行っている。進界幹は調査のつど新たに個体識別を行っている。調査項目は，樹種，樹高（0.1 m単位），胸高直径（0.1 cm単位），枝下高（0.1 m単位），幹位置である。1982年を除いて，1977年以降は同じ調査方法がとられていて，解析にはそれらの調査結果を使用した。風害後の1958年の調査では，胸高直径は2 cm括約で測定されているので，林分レベルでの全体量と平均値を算出したが，次の期間（1977年）までの進界幹数や成長量は求めなかった。また風害前の樹種別の本数と胸高断面積合計が，1958年の調査時に枯死木や風倒木を含めて調査し推定されている。幹材積は材積表（林野庁計画課，1970）によって求めた。

Ⅲ．結　　果

1．林分動態

風害後の林分動態について，調査幹についての結果を表-1に示した。風害後の密度は388本/haで，1989年の2,008本/haまで増加したが，1994年には1,856本/haとやや減少した。1977～1994年の枯死幹数には一定の傾向はみられないが，進界幹数は明瞭な減少傾向にあり，1989～1994年の年平均進界幹数は，1977～1984年に比べておよそ1/8になっている。このことが1994年の密度減少の大きな原因となっている。出現した樹種数は，1958年の14種から1977年の23種へと増加し，風害後およそ

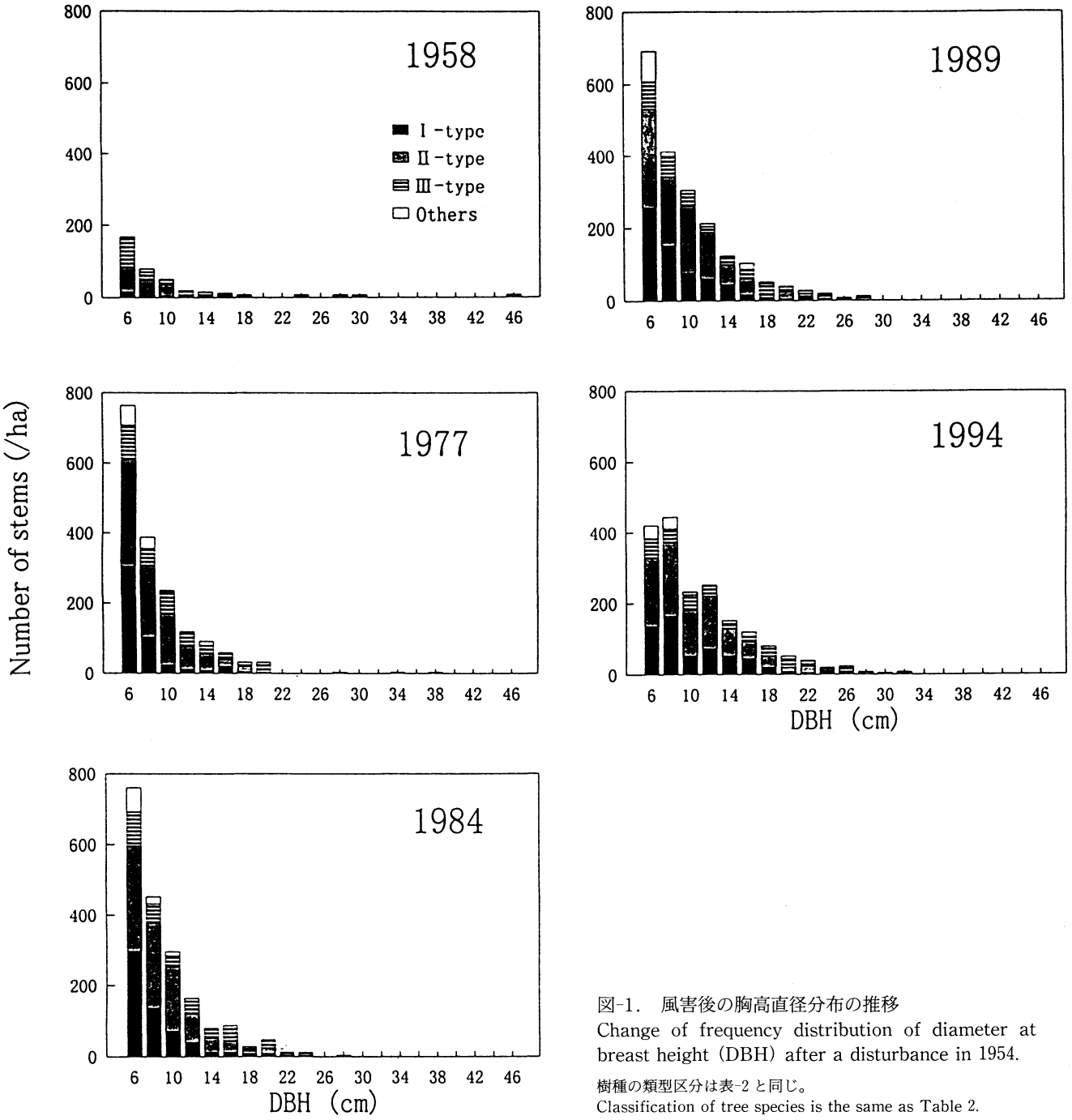

図-1. 風害後の胸高直径分布の推移
Change of frequency distribution of diameter at breast height (DBH) after a disturbance in 1954.
樹種の類型区分は表-2と同じ。
Classification of tree species is the same as Table 2.

20年の間に新たな種の侵入があったが，その後はほとんど変化していない。1958～1994年の調査期間に胸高断面積合計は4.3倍になり，風害前の推定値（24.76 m²/ha）の86％まで回復している。

蓄積は増加し続け1958年の29.8 m³/haから1994年の112.6 m³/haへ増大したが，平均材積は1977年までに1958年の1/2以下に減少し，1994年でも1958年よりも小さい。これは風害後小径木が増大したことにもよるが，図-1に示した胸高直径分布からもわかるように，風害後生残した胸高直径30 cmをこえる個体が1984年までに次々と枯死したことも影響している。平均胸高直径や平均樹高の推移過程も，平均材積の推移と同じ傾向であった。

期間別の年平均成長量は，粗成長量と純成長量ともに増加し続けている。とくに純成長量は，1977～1984年の1.87 m³/ha•yrから1989～1994年の5.12 m³/ha•yrへ増加し，2.7倍となっている。粗成長量が増加し続けている影響も大きいが，枯死量の減少が顕著であり，枯死幹数との関係を考えると，枯死幹がより小さな個体に集中してきているようである。また1989～1994年の平均粗成長量は，北海道の落葉広葉樹林としては大きい（菊沢，1983）。

図-1に風害後の胸高直径分布の推移を示した。すでに述べたように，風害直後に残存した大きな調査幹

(DBH＞30 cm) は1984年までに枯死し，1958年には断続的であった直径分布が，その後連続した分布へと変化している。分布型は，1989年までは小径木ほど個体数が多い逆J字型であったが，1994年には8 cm階がモードとなり，10 cm階以下の小径木数は減少する傾向がみられた。

2. おもな樹種の幹数動態と類型区分

1958年の調査結果から推定された1954年の幹数も含めて，幹数動態を表-2に樹種別に示した。1994年に本数の多かった順に，おもな12種について示した。サクラ属とカエデ属については，1958年の調査では種が区別されていなかったので，属でまとめた。まず指摘できることとして，樹種によって幹数動態が異なっていた。例えば，全体の幹数が増加しているにもかかわらず，カエデ属やアサダは風害前に比べて減少している。また風害以前にはみられなかったエゾノバッコヤナギとケヤマハンノキが，1977年から出現している。風害以前より幹数を増やした樹種間でも，顕著に幹数が増加した樹種（ホオノキ，アズキナシ，シナノキ，アオダモ，エゾノバッコヤナギ），風害以前および1994年にも幹数が多い樹種（ミズナラ，サクラ属，サワシバ），風害以前とあまり変化のない樹種（コシアブラ）が認められる。風害の前後では全幹数はおよそ1/2になったが，アズキナシ，シナノキ，サワシバ，アサダなどは3割程度以下の減少率であったのに対し，ミズナラ，サクラ属，カエデ属はおよそ1/3～1/5の幹数へ減少している。

風害による被害の受け方と風害前後の幹数動態にもとづいて，樹種の類型区分を行った。類型はI～IIIタイプの3区分とした。Iタイプは，風害によって幹数が著しく減少したが，その後回復した樹種，IIタイプは，風害後に侵入あるいは著しく増加した樹種，IIIタイプは，相対頻度が風害後に減少し回復していない樹種，あるいは風害後早期に侵入したがその後減少した樹種とした。Iタイプにはミズナラとサクラ属が，IIタイプにはホオノキ，サワシバ，アズキナシ，シナノキ，アオダモ，エゾノバッコヤナギが分類された。カエデ属，コシアブラ，アサダ，ケヤマハンノキがIIIタイプとして区分された（表-3)。また，これまで北海道に分布する落葉広葉樹類について分類された生態的な樹種類型との関係も同じ表に示した。樹種類型には，おもに展葉パタンと光合成特性にもとづくKikuzawa (1983) とKoike (1989) による区分と，苫小牧演習林内における閉鎖林冠下とギャップへの出現パタンによって類型化した肥後 (1994) による区分とを用いた。KikuzawaとKoikeによる類型では，Iタイプのミズナラ，サクラ

表-2. 樹種別の幹数動態

Dynamics of the number*1 of stems of each species (/0.25 ha).

Species	1954*2	1958	1977	1984	1989	1994
Quercus mongolica var. *grosseserrata*	23	4	55	69	79	77
Prunus spp.*3	16	5	64	78	80	66
Carpinus cordata	30	21	59	64	66	64
Magnolia obovata	4	0	45	51	51	48
Sorbus alnifolia	11	10	37	39	40	40
Acer spp.*4	42	17	28	33	37	37
Tilia japonica	6	5	25	28	28	26
Fraxinus lanuginosa	2	2	11	20	23	23
Acanthopanax sciadophylloides	16	10	21	22	21	19
Salix hultenii var. *angustifolia*	0	0	21	23	22	18
Ostrya japonica	29	20	30	24	18	17
Alnus hirsuta	0	0	10	4	3	2
Others	10	3	28	31	34	27
Total	189	97	434	486	502	464

*1 The number of stems of DBH≧5 cm. *2 The number of stems observed in 1958, including dead, snapped and uprooted stems. *3 *Prunus sargentii* and *P. maximowiczii*. *4 *Acer mono* and *A. japonicum*.

表-3. 幹数動態にもとづく樹種タイプ区分

Classification of tree species based on dynamics of their stem number in 40 years after the disturbance.

Type	Tree species	Successional status*1	Higo's classification*2	Sprouting ability*3
I*4	*Quercus mongolica* var. *grosseserrata*	late successional	B-type	+++
	Prunus spp.	late successional	B-type	+++
II*5	*Magnolia obovata*	mid successional	B-type	++
	Carpinus cordata	late successional	A-type	+
	Sorbus alnifolia	late successional	A-type	+
	Tilia japonica	late successional	A-type	++
	Fraxinus lanuginosa	?	A-type	+++
	Salix hultenii var. *angustifolia*	early successional	C-type	+++
III*6	*Acer* spp.	late successional	A-type	++
	Acanthopanax sciadophylloides	mid successional	B-type	+
	Ostrya japonica	mid successional	?	+
	Alnus hirsuta	early successional	C-type	?

*1 After Kikuzawa (1983) and Koike (1989). *2 After Higo (1994) : A-type, species with many advance regenerations and high sapling density under a closed canopy ; C-type, species with few advance regenerations and low sapling density under a closed canopy ; B-type, species intermediate between A- and C-type. *3 Sprouting ability (+++, high ; ++, intermediate ; +, low) is judged from Matsui (1951), Shinohara (1960) and Kanno (1962). *4 Species decreased by the disturbance in 1954, but increased after it and had high density in 1994. *5 Species established or apparently increased after the disturbance. *6 Species decreased after the disturbance comparing with its relative frequency before it, or established after the disturbance but decreased remarkably thereafter. ?, Not discussed in literatures.

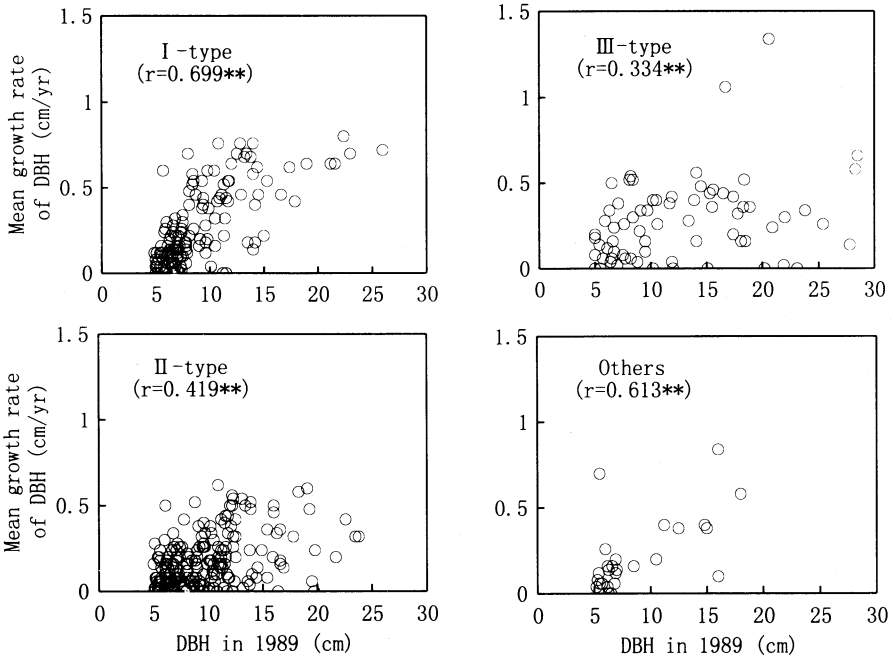

図-2. 平均胸高直径成長速度と期首胸高直径の関係（1989～1994年）
Relationships between mean growth rate of DBH and initial DBH during 1989～1994.
樹種の類型区分は表-2と同じ。**1％水準で有意。
Classification of tree species is the same as Table 2. ** Significant at 1% level.

属はともにlate successional種であり，IIタイプではサワシバ，アズキナシ，シナノキがlate successional種，ホオノキはmid successional種，エゾノバッコヤナギはearly successional種であった。アオダモはこの類型では論議されていない。IIIタイプのうち，カエデ属はlate successional種であり，その他ではコシアブラとアサダがmid successional種，ケヤマハンノキはearly successional種であった。肥後による区分は，ミズナラとサクラ属を除くと，A-typeがlate successional種に対応し，同様にB-typeはmid successional種に，C-typeはearly successional種に対応した。アサダは論議されていない。またミズナラとサクラ属（ミヤマザクラ，エゾヤマザクラ）はB-typeの中でもA-typeに近いB1-typeに再分類されていて，KikuzawaとKoikeの類型とほぼ同じ類型となっているといえる。

これらのタイプ別の胸高直径分布は図-1に示してあり，また1989～1994年までの個体の胸高直径成長速度と期首胸高直径の関係を，タイプ別に図-2に示した。非常にばらつきは大きいが，すべてのタイプで正の相関が認められた。タイプ別の平均胸高直径成長速度は，I～IIIタイプでそれぞれ0.277±0.225,0.171±0.152,0.269±0.239 cm/yr（平均±標準偏差）であった。これらには有意差が認められ（Kruskal-Wallis検定，$p<0.001$），IおよびIIIタイプとIIタイプ間で異なっていた（Tukeyの多重比較，$p<0.05$）。

IV. 考　　察

1994年における胸高断面積合計値は風害前の推定値の86％となり，風害後40年で林分レベルでの量的な回復は進んでいるといえる。また風害後に新たに侵入した樹種では，1994年に幹数が多いのはエゾノバッコヤナギ（18本/0.25 ha）で，それ以外の樹種はほとんどが5本以下であり，風害後の林分の回復は風害以前に分布していた樹種が中心となっているといえる。しかし蓄積成長量が増大し続けていることや調査幹の平均サイズが小さいこと（表-1），風害後に幹数を増やしたIIタイプの樹種が上木のうちのおよそ50％を占める（表-2）ことなどから，林分のサイズ構造や樹種構成といった質的な面での回復はまだ十分ではないと考えられる。1989～1994年には進界幹数が著しく減少していて，林冠閉鎖が進み個体間競争が激化してきたのではないかと考えられ，それ以前とは異なる林分の成長段階に移ったのではないかと思われるが，林冠が大きく疎開するような攪乱を受けた落葉広葉樹林の回復には，まだ長期間が必要なのであろう。

風害による幹数の減少率は樹種によって異なっていた（表-2）。三島ら（1958）によれば，風害の発生のしかたはサイズ依存的で，大径木ほど高い傾向があった。本調査区におけるおもな樹種のうち，風害による減少率がもっとも高かったミズナラは，風害前の胸高断面積合計の推定値では全体の57％を占め最優占種であった。おそらく林冠層でも最優占樹種だったと思われるが，そのためにもっとも

強く風害の影響を受けた可能性が考えられる。風害の受け方は林分構造にも影響されるだろうが，各樹種がどの階層を中心に分布するのかによって異なってくると考えられる。

風害後残存した大きな調査幹では，長期間にわたり枯死幹が発生した。風倒や幹折れにより風害時に大きな被害が発生するが，樹冠の損傷や孤立化のために，林冠木は長期間にわたり枯死する危険性が高い状況にあるのではないかと考えられる。このような林冠木の枯死によって再びギャップが形成されるので，その影響は無視できない。

風害後の幹数動態にもとづく樹種類型（表-3）は，必ずしも遷移系列上の類型区分と一致していなかった。林冠疎開が大きい場合，今回の結果でみられたように，ある類型の樹種だけが優占的であることはなく，またある類型の複数の樹種が同じ幹数動態を示すともかぎらない。このことは大規模攪乱に対する樹木の反応の特徴であると考えられる。

また風害後に幹数を増加させたIおよびIIタイプには，萌芽性の高い樹種が多く含まれている。種子で更新する典型的な陽樹であるカンバ類の幹数が少なく（1994年で2本/0.25 ha），風害後に幹数を増加させた樹種のほとんどが風害以前から分布していた樹種であることを考えると，風害後の幹数の増加には萌芽性が寄与している可能性が高いと考えられる。IIタイプとしたサワシバとアズキナシは萌芽性は弱いが，苫小牧演習林では閉鎖下の稚樹密度が高い樹種であり（肥後，1994），これらは前生樹によって幹数を増加させたのではないかと考えられる。

IIIタイプの樹種は風害以前に比べ相対頻度が減少し，風害によって衰退した樹種といえる。コシアブラとアサダは，北海道に分布する広葉樹の中でももっとも萌芽力が弱い樹種と考えられ（表-3），これが相対頻度を減少させた原因の一つではないかと推測される。カエデ属は萌芽性は中庸であるが，Namikawa（1996）によると，ギャップが発生した林内においてもイタヤカエデは継続的に実生更新があり，萌芽枝をあまり形成しない。カエデ属は前生樹密度は高い種群であるが，被陰から解放された直後の成長速度はもっとも小さい（肥後，1994）。このため風害後に前生稚樹が進界する確率が低かったのではないかと考えられる。

タイプ別の平均成長量ではIタイプとIIIタイプが大きかった。しかし良好な成長を示しているといえる平均成長量が0.5 cm/yr以上の幹数はIタイプで多く，今後はこのタイプの樹種が優占種となっていくと考えられる。また図-2の胸高直径と成長速度の回帰係数もIタイプが大きく（Iタイプ：0.039，IIタイプ：0.017，IIIタイプ：0.012），Iタイプのうちでもサイズの大きい個体が多いのはミズナラなので，全体としては風害以前の林相へと回復していく傾向があるだろう。

表-3に示した幹数動態から，大規模攪乱後の樹木の更新には，Swaine and Whitmore（1988）の生態的樹種区分で重視された種子による定着パタンや被陰下での成長・生残能力だけでなく，萌芽性などの散布種子以外による更新特性についても考慮する必要があることが指摘できる。IタイプとIIタイプの一部の樹種でみられたように，林冠層を形成する樹種であるかどうかによって，風害を受けた場合の幹数動態が異なることもある。本調査地においては，前生樹密度が高くかつ萌芽性の高い樹種が，幹数を増やし現在の林分を特徴づけている。小面積なギャップの形成に伴う林分への影響に比べると，大規模攪乱では林分構造や樹種構成の変化などの大きなスケールでの影響が顕著であると結論できる。

北海道大学農学部森林科学科高橋邦秀教授には，原稿を校閲いただいた。本調査地は，北海道大学農学部森林科学科造林学講座の試験地として維持されてきたものである。試験地の維持および継続されてきた調査には，講座のスタッフおよび多くの学生の皆さんの多大な努力があった。また北海道大学苫小牧演習林の皆様にも，試験地の維持・管理にはご努力いただいた。関係された方々のご努力に敬意を表するとともに，深く感謝いたします。

引用文献

Bormann, F. H. and Likens, G. E. (1979) Pattern and process in a forested ecosystem. 253 pp, Springer-Verlag, New York.

Franklin, J. F. and DeBell, D. S. (1988) Thirty-six years of tree population change in an old-growth *Pseudotsuga-Tsuga* forest. Can. J. For. Res. 18: 633-639.

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.

肥後睦輝（1994）風害跡地二次林を構成する樹種の再生様式－前生樹割合，成長速度，閉鎖林冠部での稚樹密度にもとづいて－．日林誌 76: 531-539.

肥後睦輝・藤本征司・柴草良悦・五十嵐恒夫・船越三朗（1987）昭和29年15号台風による風害跡落葉性広葉樹林の推移（I）—30年後までの結果の予備的解析—．北大演研報 44: 123-138.

菅野高穂（1962）萌芽についての基礎試験（I）．北方林業 14: 104-109.

Kikuzawa, K. (1983) Leaf survival of woody plants in deciduous broad-leaved forest. 1. Tall trees. Can. J. For. Res. 61: 2133-2139.

菊沢喜八郎（1983）北海道の広葉樹林．152 pp, 北海道造林振興協会，札幌．

Koike, T. (1989) Leaf structure and photosynthetic performance as related to the forest succession of deciduous broad-leaved trees. Plant Species Biol. 3: 77-87.

小見山章（1989）落葉広葉樹二次林の樹齢構成とその再生過程．日林誌 71: 374-379.

Lorimer, C. G. (1989) Relative effects of small and large disturbances on temperate hardwood forest structure. Ecology 70: 565-567.

Marks, P. L. (1975) On the relation between extension growth and successional status of deciduous trees of the northeastern United States. Bull. Torrey Bot. Club 102: 172-177.

Martínez-Ramos, M., Alvarez-Buylla, E., and Sarukhán, J. (1989) Tree demography and gap dynamics in a tropical rain forest. Ecology 70: 555-558.

松井善喜（1951）温帯北部地方の廣葉樹の萌芽性について（二次林施業試験第3報）．北海道林業試験集報 69: 132-151.

McCune, B. and Cottam, G. (1985) The successional status of a southern Wisconsin oak woods. Ecology 66: 1270-1278.
Midgley, J. J., Cameron, M. C., and Bond, W. J. (1995) Gap charateristics and replacement patterns in the Knysna Forest, South Africa. J. Veg. Sci. 6: 29-36.
三島 懋・谷口信一・谷口三佐男・菱沼勇之助 (1958) 苫小牧演習林における風害状態(II) (天然林について). 北大演研報 19: 1-39+6 Plates.
中静 透・山本進一 (1987) 自然撹乱と森林群集の安定性. 日生態会誌 37: 19-30.
Nakashizuka, T., Iida, S., Tanaka, H., Shibata, M., Abe, S., Masaki, T., and Niiyama, K. (1992) Community dynamics of Ogawa Forest Reserve, a species rich deciduous forest, central Japan. Vegetatio 103: 105-112.
Namikawa, K. (1996) Stand dynamics during a 12 year period in an old-growth, cool temperate forest in northern Japan. Ecol. Res. 11: 23-33.
林野庁計画課 (1970) 立木幹材積表 (東日本編). 333 pp, 日本林業調査会, 東京.
Runkle, J. R. (1982) Pattern of disturbance in some old-growth mesic forests of eastern north America. Ecology 63: 1533-1546.
篠原久夫 (1960) 萌芽林の施業試験 (第1報) 広葉樹の萌芽について(1). 林業試験場北海道支場年報 (1959): 69-76.
Swaine, M. D. and Whitmore, T. C. (1988) On the definition of ecological species groups in tropical rain forests. Vegetatio 75: 81-86.
頭山昌郁・中越信和 (1992) 森林撹乱の生態学的考察. 生物科学 44: 113-127.
Whitmore, T. C. (1989) Canopy gaps and the two major groups of forest trees. Ecology 70: 536-538.
山本進一 (1981) 極相林の維持機構—ギャップダイナミクスの視点から—. 生物科学 33: 8-16.
Yamamoto, S. (1989) Gap dynamics in climax *Fagus crenata* forests. Bot. Mag. Tokyo 102: 93-114.
Yamamoto, S. (1992) The gap theory in forest dynamics. Bot. Mag. Tokyo 105: 375-383.
Yamamoto, S. and Nishimura, N. (1995) A survey on the canopy gaps and gap phase replacement in an old-growth beech-dwarf bamboo forest, Wakasugi Forest Reserve, southwestern Japan. Jpn. J. For. Environ. 37: 94-99.

(1997年3月27日受付, 1997年7月9日受理)