

## 若杉ブナ天然林調査地の林分構造

水永博己, 大川智史<sup>\*1</sup>, 藤井順一郎<sup>\*2</sup>, 中島嘉彦, 丹原哲夫

The stand structure of Wakasugi Forest Reserve,  
an old growth beech forest.

MIZUNAGA Hiromi, OHKAWA Satoshi, FUJII Jun-ichiro,  
NAKASHIMA Yoshihiko and TANBARA Tetsuo

要旨：若杉ブナ天然林内に1.2haの固定調査地を設定して、本天然林の動態や成立要因及び樹種別の更新様式の解明を目的として、毎木調査を行った。この調査地はホオノキやミズメの優占度が高い特徴が見られた。このような林分構造は過去の人為的な森林管理によってもたらされたものと考えられた。ブナの後継樹が不足する現象がみられ、林床のチシマザサによる更新阻害が考えられた。そのため、本天然林の将来像として林冠ギャップが拡大し、ササ原へ移行する可能性も考えられる。そこで、ササの一斉開花枯死現象と林冠構成樹種の更新との関連を視野におきながら長期に観測をしていく必要がある。また林分を無管理で放置する地域と林床管理によるブナ更新作業をおこなう地域にゾーニングすることを検討しても良い。

キーワード

若杉ブナ天然林, ササによる更新阻害, ブナ, ホオノキ

### I. はじめに

ブナ林は日本の冷温帯地域における成熟した天然林の典型としてとらえられている。岡山県内のブナ天然林は中国山地の高標高地域に分布している。しかし、現状では、その多くは小面積で孤立化している。岡山県西粟倉村の若杉ブナ天然林（通称、若杉原生林）はこのような岡山県の数少ないブナ林の一つとして貴重な植物群落と考えられている。

岩村<sup>(4)</sup>は本天然林の標準地調査を行い、1960年当時の岡山県のブナ林が急速に失われつつあることを指摘して、本天然林を保存すべきであることを強調した。その後、西粟倉村役場の努力により、本天然林はその植物群落を大きく損なうことなく現在まで維持されている。

Yamamoto and Nishimura<sup>(5)</sup>は本天然林の林冠のギャップとギャップ内の更新状況について調査を行った。この結果、本天然林ではギャップ内でもブナの後継樹が少なく、ブナの更新がササによって妨げられていることを報告した。そして、本天然林の将来は数十年に一度のササの開花一斉枯死時にブナが更新しながらブナ林が維持されていくか、あるいは本天然林はこのままササ原に変化するのか二つの未来像が考えられると考察した。彼らはこの将来予測を結論づけるために、本天然林の長期継続的な調査が必要であることを指摘した。

天然林の長期の継続調査は、天然林の動態を調べるための有効な手段であり<sup>(6)</sup>、また森林内のある植

\*1 京都大学理学部 \*2 岡山地方振興局 元島根大学理学部

物個体が種子から発芽して枯死するまでの過程を種ごとに立地環境ごとに把握できる。このため、天然林の育成方法、維持管理方法を考えるうえで重要な情報をもたらすと期待できる。ブナ天然林において既にこのような目的での大面積の長期継続調査地が設定されており<sup>(12, 20)</sup>、ブナ天然林の動態と自然攪乱体制の関係についての理解が進んでいる。

岡山県にはこのような天然林の動態解析を目的とした長期の固定継続調査地がなかった。このため岡山県林業試験場では西粟倉村の御理解を得て、次の4点を目的として1992年に若杉ブナ天然林に1.2haの固定の継続調査地を設定し、本県におけるブナ天然林の動態をモニターする場とした。

(1) Yamamoto and Nishimura<sup>(20)</sup>が指摘した本天然林の未来像を検証する必要がある。本天然林を無管理で放置した場合にササ原へ変化するとすれば、林として維持するために人為的な管理が必要とされるであろう。片岡<sup>(9)</sup>はブナ林の保護のためには積極的な人為的な管理が必要であり、無管理はブナ天然林の衰退を招くことを力説している。一方自然状態で（主にササの開花一斉枯死と結実豊作年と台風による林冠層の攪乱の時期の一致により）、ブナ林が維持されるならば無管理で放置するほうが望ましい。このように本天然林の維持管理方法を決定するうえで、本天然林の動態を継続して記録しておくことは必要である。

(2) 本調査地は後述するようにホオノキの占有率が高いブナ林である。このような林の成立原因は明かではなく、動態についても調べられていない。そこで、ホオノキの占有率が今後どのように変化するか、ホオノキはブナ天然林内でどのようなメカニズムで種を維持しているのかを明らかにしたい。

(3) 本天然林には林業経営上有用な樹種を含んでいる。このため調査地に出現する樹種の更新特性を明らかにすることによって、樹種ごとの育成技術の基礎資料を得たい。

(4) 最近になって全国で原因不明のブナ林衰退が見られ、大気汚染物質との関係が調べられている<sup>(6)</sup>。こうした衰退が本天然林において生じているかどうかを明らかにするためには、長期の継続調査が必要である。

今後継続して行う予定の調査結果との比較を可能にするため、調査地設定時の林分構造の記録を本報告によってとどめておきたい。林分構造は調査地の種の構成、直径頻度分布、樹種別の空間分布、林冠の構造によって示した。また、Yamamoto and Nishimura<sup>(20)</sup>が指摘したような、後継樹が不足する現象が調査地内において調査地設定時にみられたかどうか検証した。

なお、この報告では本調査地が岡山県林業試験場が行う以外の調査研究活動や教育活動の場として利用される可能性を念頭に置いて、できるだけ生の数字を表示することにした。

この調査は単県試験研究課題、「広葉樹林更新作業の低コスト化の研究」の一環として行ったものである。

## II 調査地の紹介

### 1. 位置

若杉ブナ天然林は岡山県英田郡西粟倉村大茅にあり、岡山県と鳥取県の県境付近に位置する(図-1)。調査地は天然林の北東端にあり、北緯35° 14'，東経134° 23'，標高は1000~1050mにある。調査地の北端から20m北側に若杉峠がある。

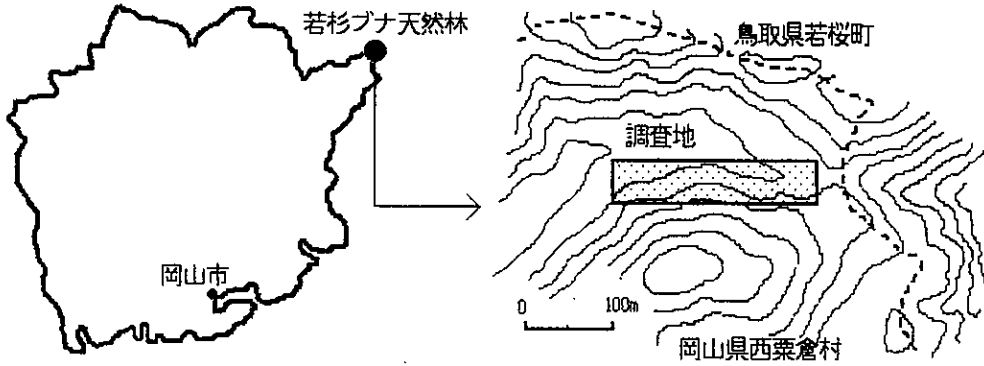


図-1 調査地の位置

2. 地形

調査地は、北斜面の下部に位置する。斜面にほぼ平行に240m、ほぼ直角に50mの調査区画を設定した。調査地内の斜面の傾斜は10~30度で、調査地の下部の一部を溪流が流れる(図-2)。

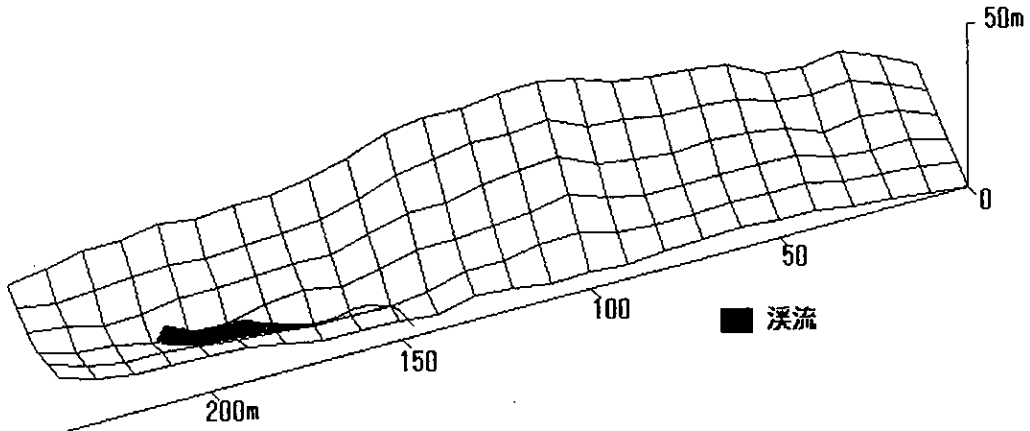


図-2 調査地の地形

3. 地質

花崗岩

4. 土壌

調査地内の土壌は褐色森林土で、B<sub>b</sub>型土壌が主体で一部にB<sub>b</sub>(d)型土壌が分布する。

5. 気象条件

年平均気温：8.2, 暖かさの指数：67, 年降水量：2485mm(表-1参照)。

積雪深：150cm(110~180cm) 1995年3月20日に調査地内で測定した値の平均。

表-1 月別平均気温と降水量(岡山県メッシュ気候図(岡山県, 1988)による)

	1月	2月	3月	4月	5月	6月	7月	8月	9月	10月	11月	12月
平均気温(°C)	-4	-3.3	0.4	7.4	11.8	15.6	20.1	20.4	16.2	10	4.5	-0.5
降水量(mm)	241	182	171	180	173	263	332	217	263	147	135	181

## 6. 植生の概要（若杉ブナ天然林に関する既往の文献より）

難波<sup>(2)</sup>は高木層はブナが優占し、ミズナラ、ホオノキ、ナナカマド、コハウチワカエデ、スギなど、亜高木層にブナ、ミズナラ、オオカメノキ、ホオノキ、ナナカマド、ヒノウチワカエデ、コミネカエデなど、下層にチシマザサ、イヌツゲ、クロモジ、ヒメモチ、エゴノキ、ハウチワカエデ、ヤマアジサイ、イタヤカエデ、フウリンウメモドキ、コハクウンボク、ノリウツギ、リョウブ、シラネウラボ、オシダ、シノブカグマ、ツタウルシ、ツルシキミ、コバノフユイチゴなどが生育すると報告している。

岩村<sup>(4)</sup>は羊歯以上のもので75科、138属、199種の植物を確認した。本天然林の平均林分材積は $181 \text{ m}^3 \cdot \text{ha}^{-1}$ で、地位の良好な場所での林分材積は $320 \sim 380 \text{ m}^3 \cdot \text{ha}^{-1}$ であると報告している。

Yamamoto and Nishimura<sup>(6)</sup>の調査によると、林冠木の胸高断面積が $43 \text{ m}^2 \cdot \text{ha}^{-1}$ で、このうちブナの胸高断面積比は58%を占め、続いてミズナラ、スギが続く。

なお、岡山県北の広い地域において1960年代後半にチシマザサの一斉開花枯死がおこったことが記録に残っている。西粟倉村の地域の方への聞き取り調査では、当時本天然林においてもササの枯死があったという回答が得られた。そのササ枯れの規模や分布状態など詳細について特定することができないので、調査地においてササ枯れがあったという明確な証拠はないが、少なくとも天然林内において、現在から約30年前にササ枯れが生じていたことに、注意する必要がある。

## 7. 過去の林の取り扱い

岩村<sup>(4)</sup>は1930~1940年に本天然林からスギの伐採が行われたことを確認し、ミズナラについても薪炭材として抜き切りがあったことを推定している。本調査地に隣接して炭焼き跡がみられ、本調査地を通る溪流添いの歩道は西粟倉村と鳥取県を結ぶルートとして日常使用されていたことから、人為的な攪乱が頻繁に行われていた林であると考えられる。しかし、岩村の調査時点以来伐採等の攪乱は制限されているため、最近約30年間の人為的影響は小さいものと考えられる。

## III 調査方法

1992年に次の3点について調査を行った。

### 1. 胸高直径4 cm以上の個体の毎木調査

調査地内の胸高直径が4 cm以上の全幹を対象に、樹種名、胸高直径、階層、根元位置、ぼう芽本数を測定記録した。階層は次のように区分した。1層木：林冠を形成する個体、2層木：林冠に達するが、1層木に被圧されている個体、3層木：樹高が8 m以上で林冠層に達しない個体、4層木：樹高が8 m以下の個体。なお、階層の区分は目視によった。このうち1層木と2層木を合わせて、林冠木と呼んだ。同一の株から複数の幹が出ている場合、これを一個体として扱った。この場合の胸高直径は複数の幹の値をまとめて一個体当たりに換算した。また、胸高部位より下で幹あるいは根から枝がでている場合、これをぼう芽枝として扱った。複数の幹が出ている場合、主幹をのぞいてぼう芽枝の数に含めた。個体の根元位置は、調査地の長辺（等高線にはほぼ平行な線）をX軸とし短辺（等高線にはほぼ垂直な線）をY軸とする二次元座標値を記録した。

### 2. 林冠構造調査

調査地を2.5 m四方のメッシュに区切り、そのメッシュの中央の鉛直上方の林冠を占有する個体について個体番号を記録した。メッシュの上方を占める樹冠が無い場合には、林冠のギャップとした。メッ

シュの上方を占める樹冠が調査地の外の個体で占められる場合、“調査地外個体”と記録した。

3. 胸高直径4 cm未満の個体の測定

調査地を10m四方のメッシュに区切り、そのメッシュのほぼ中央位置に2 m四方のコドラートを設定し、コドラート内に出現する樹高20cm以上で胸高直径が4 cm未満のチシマザサ以外の木本個体について樹高と種名を記録した。

IV 調査結果

1. 樹種構成

調査地内の胸高直径4 cm以上の樹木の総樹種数は35種で、本数密度は約480本・ha<sup>-1</sup>、総胸高断面積は33m<sup>2</sup>・ha<sup>-1</sup>であった(表-2)。このうち、林冠木は190本・ha<sup>-1</sup>、胸高断面積合計は30m<sup>2</sup>・ha<sup>-1</sup>であった。これらの値はこのブナ天然林における調査結果<sup>(6, 28)</sup>や大山のブナ林(同じ中国山地に属し、本調査地から約80km離れている)における調査結果<sup>(29)</sup>とほぼ一致した。

表-2 構成樹種の立木密度と胸高断面積(胸高直径4 cm以上の個体について)

樹種(和名)	樹種(学名)	胸高断面積 (m <sup>2</sup> ・ha <sup>-1</sup> )	本数密度 (本・ha <sup>-1</sup> )	高木性
ブナ	<i>Fagus crenata</i> Blume	13.61	160.83	H
ホオノキ	<i>Magnolia obovata</i> Thunb.	9.71	65.83	H
ミズメ	<i>Betula grossa</i> Sieb. et Zucc.	4.18	24.17	H
ミズナラ	<i>Quercus mongolica</i> Fisch. var. <i>grosserrata</i> R.W.	1.15	5.83	H
ハリギリ	<i>Kalopanax septemlobus</i> Koidz.	0.63	3.33	H
オオイタヤメイゲツ	<i>Acer Shirasawanum</i> Koidz.	0.53	15.83	H
サワグルミ	<i>Pterocarya rhoifolia</i> Sieb. et Zucc.	0.51	3.33	H
オオカメノキ	<i>Viburnum frucatum</i> Blume	0.38	97.5	
ハウチワカエデ	<i>Acer japonica</i> Thunb.	0.2	10	
イタヤカエデ	<i>Acer Mono</i> Maxim. subsp. <i>marmoratum</i> Kitamura	0.2	0.83	H
コハウチワカエデ	<i>Acer Sieboldianum</i> Miq.	0.18	1.67	H
アズキナシ	<i>Sorbus alnifolia</i> C. Koch	0.17	4.17	
ナツツバキ	<i>Stewartia pseudo-camellia</i> Maxim.	0.16	3.33	
タムシバ	<i>Magnolia salicifolia</i> Maxim.	0.14	2.5	
コシアブラ	<i>Acanthopanax sciadophylloides</i> Fr. et Sav.	0.13	5.83	H
ケアオダモ	<i>Fraxinus lanuginosa</i> Koidz. f. <i>Sieboldiana</i> var. <i>pubesums</i> Koidz.	0.13	11.67	
コミネカエデ	<i>Acer micranthum</i> Sieb. et Zucc.	0.13	10.83	
ナナカマド	<i>Sorbus commixta</i> Hedl.	0.11	3.33	
スギ	<i>Cryptomeria japonica</i> D. Don	0.1	4.17	H
リョウブ	<i>Clethra barbinervis</i> Sieb. et Zucc.	0.09	4.17	
ツルアジサイ	<i>Hydrangea petiolaris</i> Sieb. et Zucc.	0.08	13.33	
ウリハダカエデ	<i>Acer rufinerve</i> Sieb. et Zucc.	0.04	1.67	
ツタウルシ	<i>Rhus ambigua</i> Lav.	0.03	5.83	
ツリバナ	<i>Euonymus oxyphyllus</i> Miq.	0.02	3.33	
アサノハカエデ	<i>Acer argutum</i> Maxim.	0.01	1.67	
タンナサワフタギ	<i>Symplocos chinensis</i> Druce var. <i>leucocarpa</i> Ohwi	0.01	1.67	
コハクウンボク	<i>Styrax Shirasawana</i> Makino	0.01	3.33	
クマノミズキ	<i>Cornus macrophylla</i> Wallich	0.01	0.83	
ハクウンボク	<i>Styrax Obassia</i> Sieb. et Zucc.	0	1.67	
ミヤマガマズミ	<i>Viburnum wrightii</i> Miq.	0	0.83	
ミズキ	<i>Cornus controversa</i> Hemsl.	0	0.83	H
ヤマウルシ	<i>Rhus tricocapa</i> Miq.	0	0.83	
アオハダ	<i>Ilex. marcropoda</i> Miq.	0	0.83	
第1層木		26.8	145	
第2層木		2.5	45	
第3層木		1.8	76.7	
第4層木		1.1	215	
合計		32.65	481.7	

注) 高木性は樹高30m以上に達すると考えられる樹種をHと分類した(9, 10, 25)。

ブナは胸高断面積比（以下、BA比と呼ぶ）で約40%を占め本調査地の優占種である（表-2）。次にホオノキがBA比で約30%を占める。続いてBA比の順にミズメ、ミズナラ、ハリギリ、オオイトヤマメイツ、サワグルミが出現する。

本数比でみると、ブナ（35%）、オオカメノキ（20%）、ホオノキ（13%）、ミズメ（5%）と続き、ホオノキの混交割合は本数比でも大きかった。

Yamamoto and Nishimura<sup>(28)</sup>や岩村<sup>(4)</sup>の報告では、ブナ、ミズナラ、スギのBA比あるいは材積比が大きく、ホオノキやミズメは小さかった。これらの結果は本調査結果と異なった。このことは本調査地の種組成が本天然林の平均的な種組成とは異なることを示している。

本調査地のホオノキの占有率は他のブナ天然林の報告例に比べても大きかった。<sup>(12,14,18,19,27,29)</sup> Kikuzawa<sup>(8)</sup>はホオノキは全立木数の5%以下である場合が多いことを示した。この点で、本調査地はホオノキの優占度が高い林と考えて良いだろう。

X軸に50m間隔で作成したY軸方向の群落断面図（図-3）からも、ブナ、ホオノキ、ミズメが林冠を優占していることをイメージとしてとらえることができる。

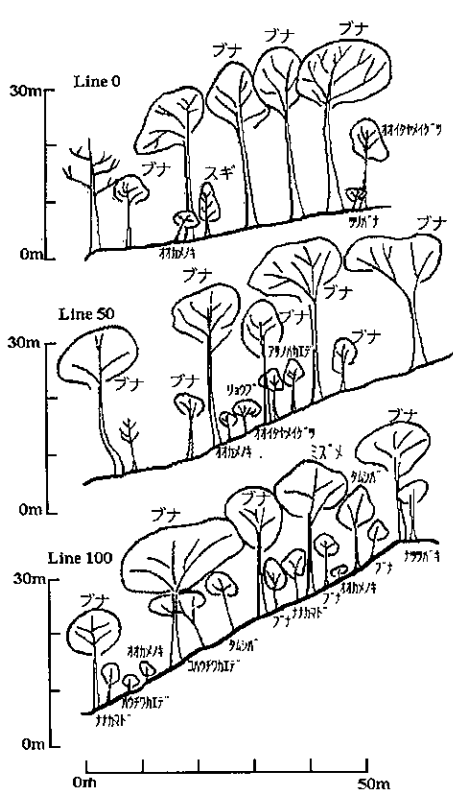


図-3 A 植生断面図

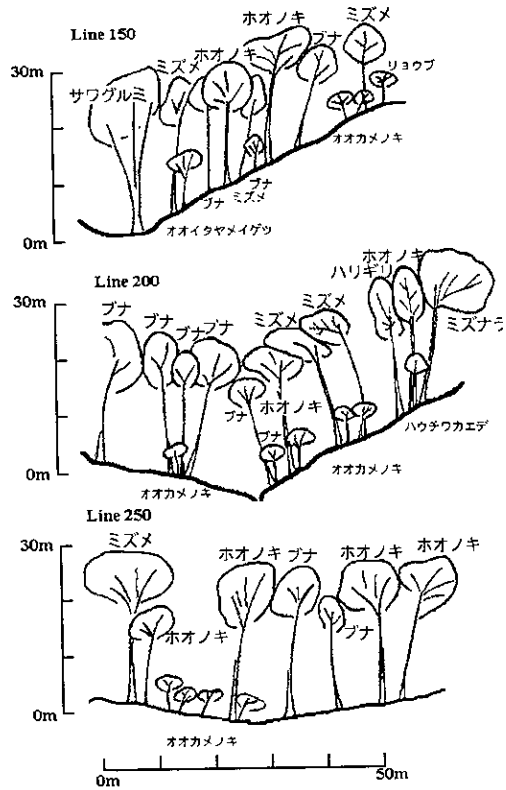


図-3 B 植生断面図

## 2. 階層別出現本数

2層木の出現個体は他の層に比べて少なかった（表-3）。このことは他の個体によって被圧されながら生存する林冠個体が著しく少ないことを示し、林冠層と3層木の間の層位の違いが比較的明瞭であ

ることを示す。

ブナとホオノキは全ての層で出現したが、その出現様式は異なった。ブナは各層とも30~40%の出現率を示すのに対して、ホオノキは1層から順に36%, 18%, 6.5%, 0.4%と出現率が低下して、4層木を確認できたのは1個体だけであった。

イタヤカエデ, サワグルミ, ハリギリは1層にしかなかった。

ミズナラ, ミズメは1層から3層にかけて出現したが、特に1層に多く出現した。

1層木を持つ樹種のうち、4層木を持つ樹種はブナ(76個体)とホオノキ(1個体)だけで、ブナ以外の林冠構成木の4層木は非常に少なかった。

3, 4層にしか出現しない樹種は、オオカメノキ, スギ, リョウブ, コハクウンボク, ツリバナ, ナナカマドなど16種類あり、調査地の出現種の約半数に相当した。すなわち、林冠層に達した種数と達しない種数とほぼ同じであった。3, 4層にしか出現しない樹種の中で、樹高が30mに達しようと考えられ

表-4 主な樹種の最大胸高直径

樹種(和名)	最大直径(cm)
アズキナシ	31.7
イタヤカエデ	55.3
オオイタヤメイゲツ	35
オオカメノキ	11.5
クマノミズキ	7.4
アオダモ	20.9
コシアブラ	40.6
コハウチワカエデ	30.5
コナクウンボク	4.9
コミネカエデ	15.8
サワグルミ	53.6
スギ	27.7
タムシバ	28.2
ツリバナ	11.2
ナツツバキ	31
ナナカマド	29
ハウチワカエデ	21.2
ハクウンボク	5.1
ハリギリ	61.8
ブナ	96.6
ホオノキ	73.9
ミズキ	5.3
ミズナラ	90.3
ミズメ	61.5
リョウブ	15.8

る樹種はスギとミズキだけであった。4

層木の内、オ

オカメノキは約45%を占めた。

### 3. 胸高直径分布

樹種ごとの胸高直径分布型は、その樹種の耐陰性やギャップ依存性を示すといわれ<sup>(1,12,17)</sup>、胸高直径がL型分布をする樹種は耐陰性が強く、ギャップ依存性が小さいが、ベル型分布を示す樹種は耐陰性が弱く、ギャップ依存性が大きいとされている。そこで樹種別のこうした性質を明らかにするために、胸高直径分布を調べた。

ブナの最大の胸高直径は96.6cmで、これは本調査地の最大胸高直径であった(表-4)。直径分布型はL型分布から逆J字型分布で、歪み度は0(注:分布が正規分布する場合の歪み度は0である)より有意に(P<0.01)大きかった(図-4A)。すなわちブナは胸高直径が小さい個体が多いことを示している。

一方ホオノキはベル型分布をしており、分布の歪み度と0の違いは見られなかった(P>0.05)。このことは、ホオノキの出現

表-3 階層別出現本数

樹種(和名)	第1層	第2層	第3層	第4層
アオハダ	0	0	0	1
アサノハカエデ	0	0	0	2
アズキナシ	0	3	1	1
イタヤカエデ	1	0	0	0
ウリハダカエデ	0	0	2	0
オオイタヤメイゲツ	0	1	11	7
オオカメノキ	0	0	2	114
クマノミズキ	0	0	1	2
ケアオダモ	0	3	2	8
コシアブラ	0	1	1	5
コハウチワカエデ	1	0	1	0
コハクウンボク	0	0	0	4
コミネカエデ	0	0	5	8
サワグルミ	4	0	0	0
スギ	0	0	2	3
タムシバ	0	3	0	0
タンナサワフタギ	0	0	0	2
ツタウルシ	0	2	5	0
ツリバナ	0	0	0	4
ツルアジサイ	3	7	4	0
ナツツバキ	0	2	1	1
ナナカマド	0	0	2	2
ハウチワカエデ	0	1	5	6
ハクウンボク	0	0	0	1
ハリギリ	4	0	0	0
ブナ	67	15	35	76
ホオノキ	62	9	6	1
ミズキ	0	0	0	1
ミズナラ	4	1	1	0
ミズメ	25	1	3	0
ミヤマガマズミ	0	0	0	1
ヤマウルシ	0	0	0	1
リョウブ	0	0	2	3
合計	171	49	92	254

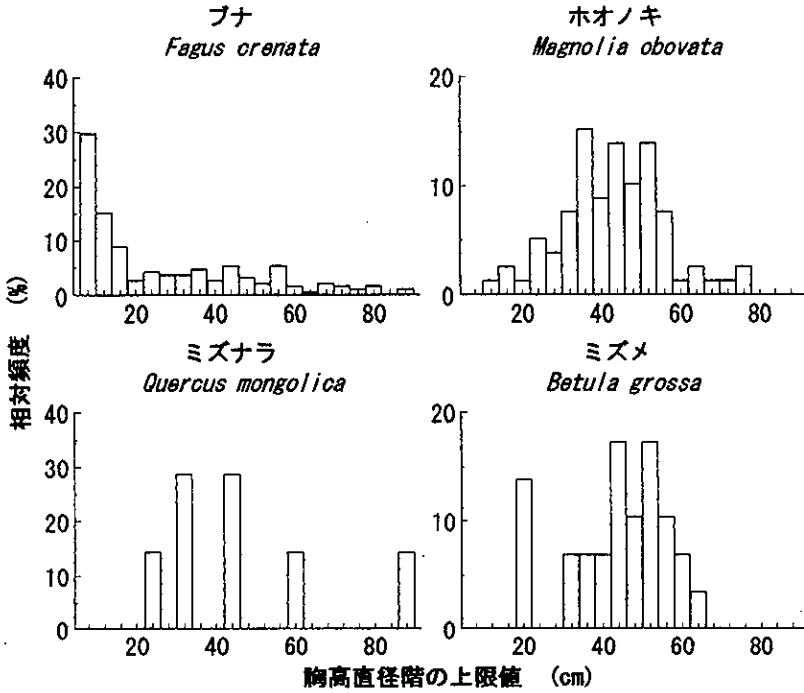


図-4 A 胸高直径階別頻度分布

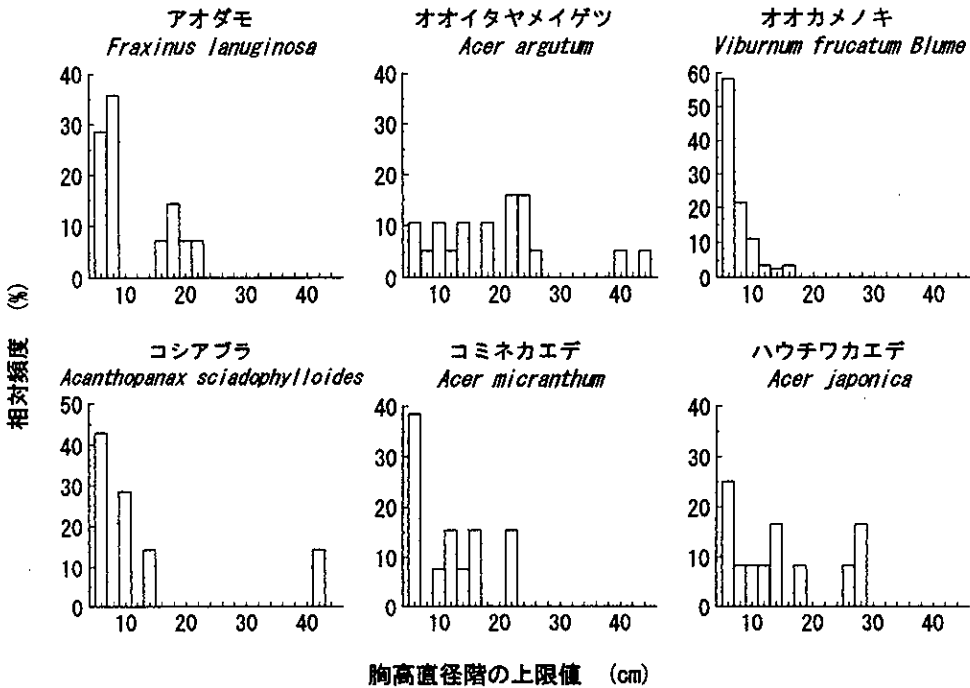


図-4 B 胸高直径階別頻度分布



時期がほぼ同時期であったことを示唆するものであると考える。著者ら<sup>(14)</sup>はホオノキが林冠が強い攪乱を受けた後に一斉に出現し、ベル型分布を示すことを報告した。本調査地の結果はこれに一致した。

ブナ林においてホオノキがL型分布をする場合<sup>(20)</sup>と、ベル型分布をする場合とがある<sup>(1,10)</sup>。L型分布をした林分では、ホオノキは林冠に達した個体数が少なく、個体の発生位置はギャップの分布と関係がない<sup>(20)</sup>点で、ベル型分布をする林と異なっている。小池<sup>(11)</sup>はホオノキの光合成特性から耐陰性を調べ、中間種であることを報告している。このこととホオノキが二種類の胸高直径分布パターンを示すこととは関係があるかもしれない。

ミズメ及びミズナラはベル型分布をしており、分布と歪み度と0と違いは見られなかった( $P>0.05$ )。ミズメやミズナラは比較的遷移の初期に出現しやすい樹種であることが知られており、このためこれらの種は本天然林内では後継樹を欠くと考えられる。これらの樹種の後継樹の不足はブナ林内では他の調査地でも認められている<sup>(21,22)</sup>。

オオカメノキ、コシアブラはL型分布をしており歪み型は正規型分布より有意に大きかった(オオカメノキ  $P<0.01$ , コシアブラ  $P<0.05$ ) (図-4B)。一方、オオイタヤメイゲツ、コミネカエデ、ハウチワカエデは一様分布を示した。

#### 4. ぼう芽枝の数

個体のぼう芽能力は樹木の更新に重要な意味を持つ。ここで胸高部位よりも低い位置で枝分かれをしている数をぼう芽枝と仮に考えた。

ブナ、ミズメ、ミズナラ、ハリギリの場合、ほとんどの個体でぼう芽枝がなかった(図-5)。一方、サワグルミでは出現個体の全てが4本以上のぼう芽枝を持った( $n=4$ )。ホオノキは全体の30%以上がぼう芽枝を持ち、4本以上のぼう芽枝を持つ個体は全体の15%以上を占めた( $n=78$ )。ホオノキの1層木と2層木について、胸高直径4cm以上の幹が複数ある場合は12.6%あった( $n=71$ )。複数の幹の個体は株ぼう芽由来の個体であると考えられ、胸高部位より下の位置で障害を受けた履歴を持つと個体がホオノキの林冠木の10%以上あることを示す。

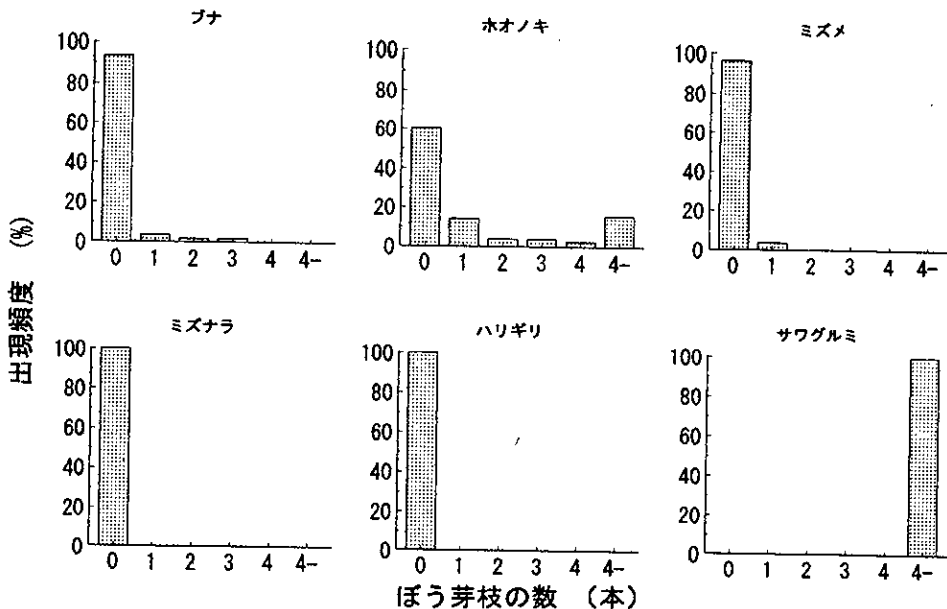


図-5 ぼう芽枝数別頻度分布

5. 空間分布

樹種ごとの分布図を示す(図-6)。樹種別の個体の空間分布を調べる場合、 $m^*-m$ 法<sup>(9)</sup>が用いられることが多い<sup>(18,19,20)</sup>。そこで、本調査地に10個体以上出現する樹種について $m^*-m$ 法により分布様式を解析した。また、各階層別、樹種別に分けたとき10個体以上出現するものについても同様に分布様式を調べた。

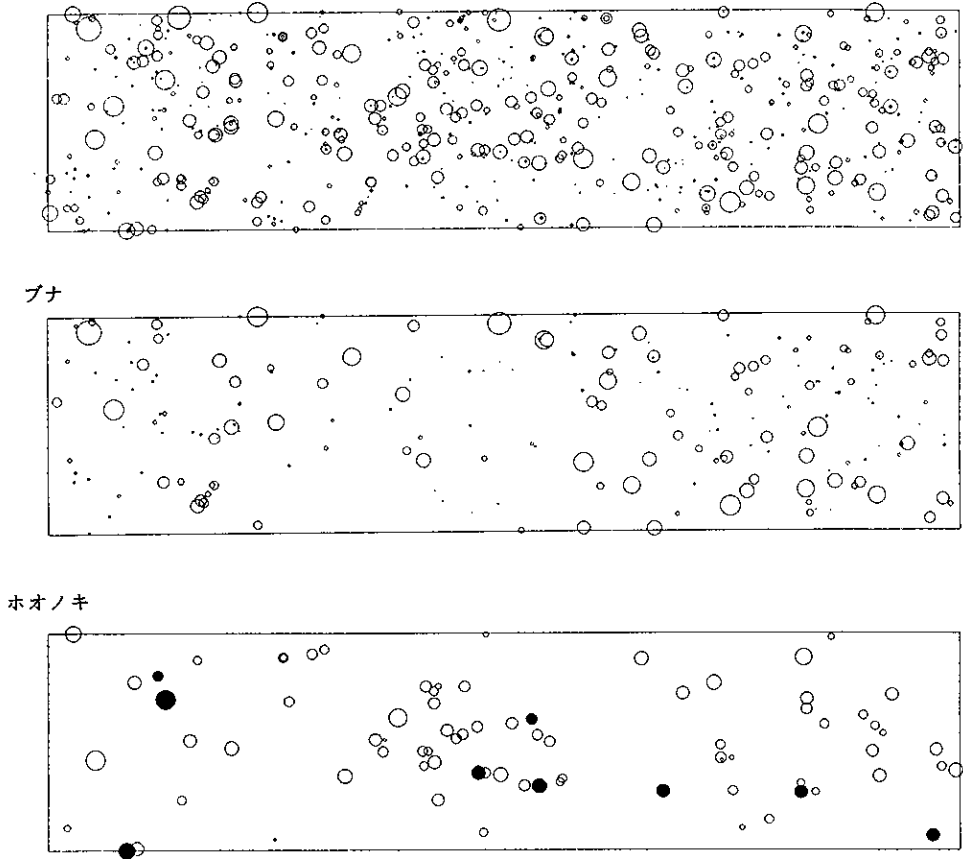
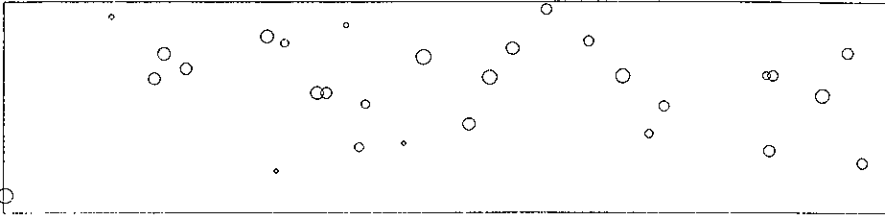


図-6 A 個体位置図

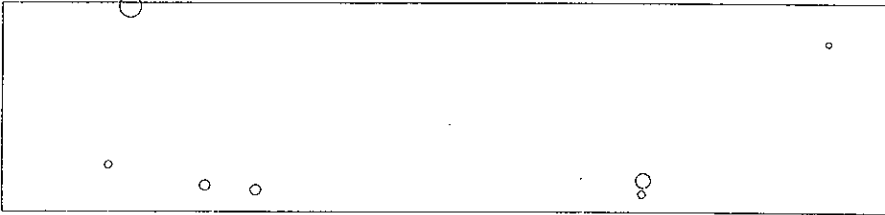
注：ホオノキの個体位置図で、黒丸は複数幹個体を示す。

解析した樹種のうちオオイタヤメイゲツ以外の全ての樹種で50㎡以上の大きさの集中班を持つ集中分布を示した(表-5)。ブナは各階層をこみにすると、50㎡の集中班を持つ弱い集中分布であったが、階層ごとにその分布パターンは異なった。すなわち1層木はランダム分布、2~4層木は100~200㎡の集中班を持つ強い集中分布を示した。Nakashizuka and Numata<sup>(18,19)</sup>は、こうした階層ごとのブナの集中分布を指摘した。また彼は階層間で負の分布相関を示すことから、生育過程ごとにモザイク状に更新する過程を明らかにした。本調査地における分布図でも小径木の分布が大径木の分布と異なっていることがわかる(図-6)。

ミズメ



ミズナラ



オオイタヤメイゲツ

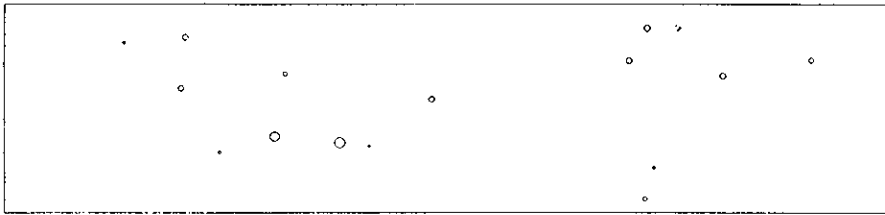
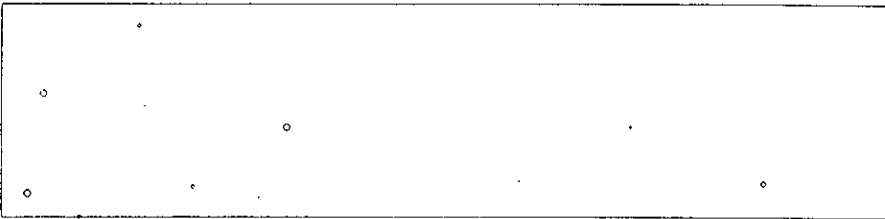
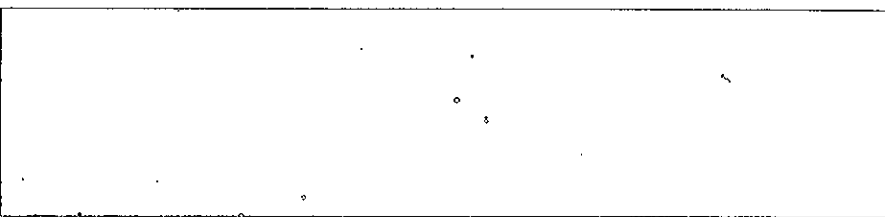


図-6B 個体位置図

ハウチワカエデ



コミネカエデ



オオカメノキ

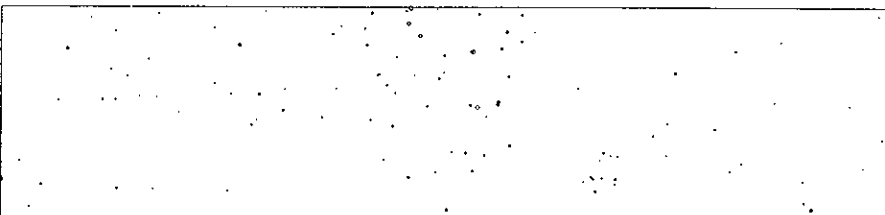


図-6C 個体位置図

著者ら<sup>(3)</sup>はホオノキの占有率が高い林分でのホオノキや伐採跡地に出現するホオノキの稚樹集団が成木の樹冠サイズ相当の集中班を持つことを報告し、樹冠下に落下した埋土種子由来の苗がこのような集中班の形成に寄与していると推定した。本調査種のホオノキの集中班も50㎡, 200㎡であり、成木の樹冠サイズに相当した(表-5)。

なお、4でホオノキの林冠木は複数の幹を持つ場合が10%以上あることを述べたが、そうした個体は調査地内に広く分布し、分布の偏りは見られなかった(図-6)。

表-5 樹種別の分布様式

樹種	階層	基本単位	基本単位の分布様式	基本単位の集中班面積 (㎡)	二次の集中班面積 (㎡)
ブナ	全体	l.c.	RND.	50	—
	1層	l.	RND.		
	2層	l.c.	RND.	200	
	3層	l.c.	RND.	100	2,000
	4層	l.c.	RND.	100	
ホオノキ	全体	l.c.	RND.	50	—
	1層	l.c.	RND.	50	200
ミズメ		l.c.	REG.	50	—
ハウチワカエデ	全体	l.c.	RND.	200	1,000
コミネカエデ	全体	l.c.	REG.	200	—
オオイタヤメイゲツ	全体	c.c.	RND.	—	—
	3層	l.c.	RND.	2,000	
ケアオダモ	全体	l.c.	REG.	100	—
オオカメノキ	全体	l.c.	RND.	100	—
	4層	l.c.	RND.	100	

### 6. 個体の樹冠面積

2.5mメッシュで区切った林冠の占有個体を樹種別に色分けし、メッシュ占有個体ごとにメッシュをグループ分けした(図-7)。このメッシュグループを占有個体の林冠表面上にあらわれた陽樹冠の広がり等に等しいと考えた。以下、図-7のメッシュを1つ以上占有することができた個体を林冠表面個体と呼び、その個体が林冠を占有するメッシュのグループをMSC (Meshes of Sunny Crown) と呼ぶことにする。すなわち、MSCは個体の陽樹冠投影図形に相当するものと考えて良い。MSCの最大面積はブナの218.8㎡であった。MSCの面積の平均値は、ミズナラ: 86.3㎡, ブナ: 62㎡, ミズメ: 60㎡, ホオノキ: 43.1㎡で、ホオノキのMSCの面積は他の林冠構成木に比較して小さく、特に50㎡以下の個体が多かった(図-8)。

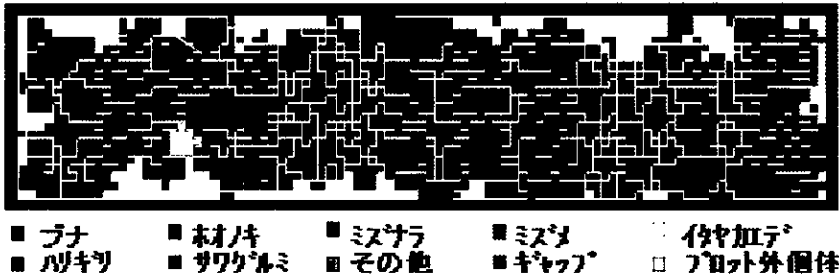


図-7 調査地の林冠の状況

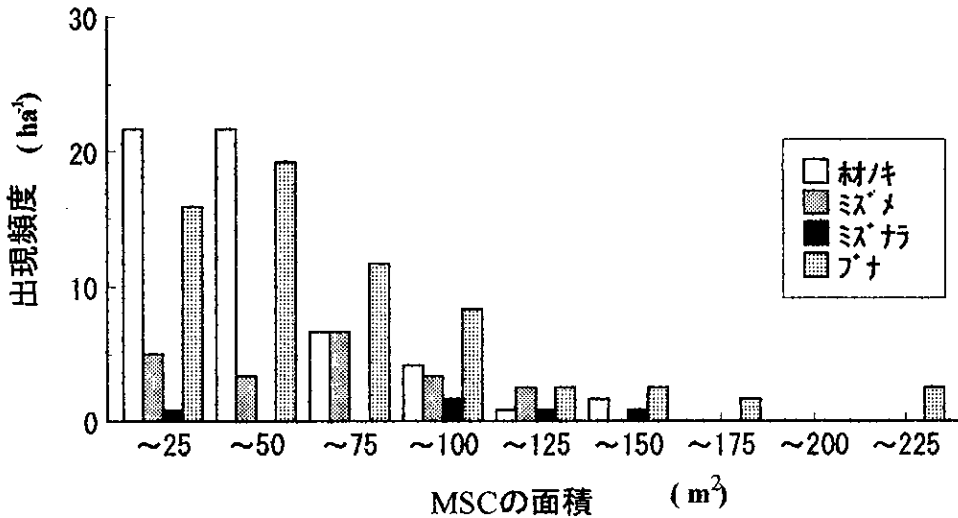


図-8 MSC面積別頻度分布

注: MSC (Meshes of sunny crown) は、ある個体が林冠表面を占領するメッシュのグループのことで、陽樹冠の投影図形面に等しいと考えられる。したがって、本図は陽樹冠投影面積別頻度分布と読みかえることができる。

個体のMSCの面積は胸高直径が大きいほど大きく、べき乗関係が得られた(図-9)。この関係は林分の本数密度と胸高直径の関係を平均値レベルで考えるのに有効である。例えば図-9について樹種をこみにして考えると、林冠木の本数密度が200本 $ha^{-1}$ のとき(個体の平均占有面積が50 $m^2$ のとき)に胸高直径30~50cmであることが読みとれる。本調査地の林冠木数190本 $ha^{-1}$ のときに平均胸高直径44cmであり、図-9の結果と一致した。

MSCの面積と胸高直径の関係には樹種別に違いが見られた。ブナの場合、図-9の直線の傾きは急であったが、ホオノキの場合直線の傾きは緩やかで、特に小さいMSC面積で胸高直径が大きかった。こうした傾向は本天然林内の調査地外(調査地から約600m離れた場所)で樹冠面積と胸高直径を測定した結果(図-10)においても観察された。このことについて次の点が仮説として考えられた。

仮説-1 ホオノキが林冠層を形成するためには(林冠層に達するような樹高になるためには)、胸高直径が大きいことが必要である。すなわち林冠表面個体になるための胸高直径の境界サイズが大きい場合、結果として林冠表面の樹冠面積が小さいとき(0 $m^2$ に近い場合)の胸高直径が大きい。

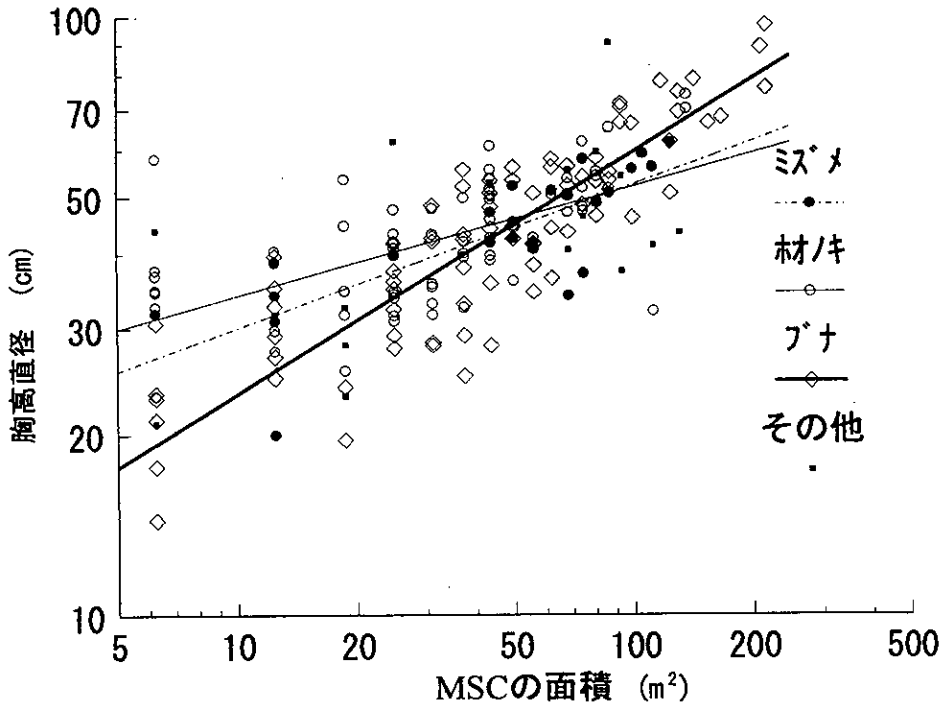


図-9 MSCの面積と胸高直径の関係

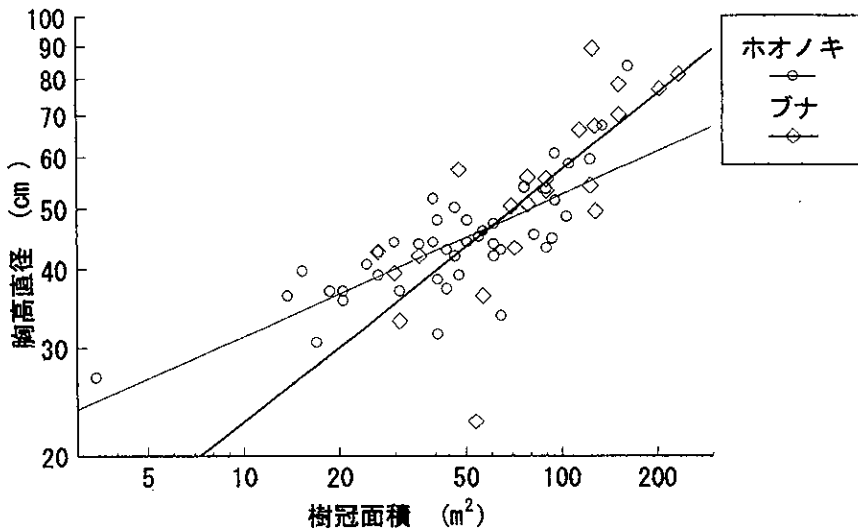


図-10 樹冠面積と胸高直径の関係

調査地外の個体について、調べた結果。

仮説-2 ホオノキの胸高直径の最大限界値はブナより小さい。すなわち胸高直径が飽和状態に近づいているため、林冠表面にあらわれた樹冠面積に対する胸高直径の増加量が小さい。

仮説-1 は天然林内における樹高と胸高直径の関係を調べることで検証される必要がある。仮説-2

はホオノキが胸高直径3mを越える場合がある<sup>(23)</sup>ので否定されるかもしれない。しかしホオノキの最大胸高直径はその林の最大胸高直径になることが少ない<sup>(24)</sup>ので、ブナ天然林内でのホオノキの胸高直径の最大限界値について調べる必要がある。

7. 樹冠下の高木生樹種個体の出現頻度

樹冠下の高木生樹種の存在は、上木が倒れてギャップが生じた場合、前生稚樹として後継樹が準備されているかどうかの目安となる。そこで、林冠表面個体ごとに、樹冠下に出現する高木生樹種の出現程度を以下の手順で調べた。なお、この方法で解析した樹冠下の高木生樹種個体を後継樹とよぶことにする。

- 1) ある林冠表面個体のMSC (占有するメッシュのグループ) を求めた。
- 2) MSCの範囲内に根元位置がある個体をリストアップした。
- 3) 2) にリストアップされた個体のうち、林冠表面個体でないもので、高木生樹種と考えられる個体(表-1)を再抽出した。
- 4) 3) で選ばれた個体を胸高直径の順に、第1位木、第2位木、第3位木と順位づけた。

以上の過程で第1位木と順位づけられた個体は、その林冠表面個体の樹冠下に分布する最も大きな後継樹とすることができ、もし林冠表面個体が枯れて林冠ギャップが生じた場合には、最も後継の機会に恵まれた個体と考えることができるであろう。第2位木は、ギャップが生じた後、第1位木も枯れた場合か、第1位木の成長を追い抜くことができた場合に後継樹として考えられる。また、第1位木と共存してギャップを埋める可能性もある。しかし、後継のチャンスは第1位木より低いと考えて良いだろう。

全ての林冠表面個体について考えると、55%は後継樹を欠いた(図-11)。すなわち、もし林冠木が倒れ林冠ギャップが生じると、その新しいギャップの55%は胸高直径4cm以上の個体は存在しないことになる。また、後継樹が2本以上ある場合は20%以下であった。このように、樹冠下の胸高直径4cm以上の後継樹は不足している現状が確認された。林冠表面個体の樹種別にはミズメの樹冠下に最も多く後継樹が分布した。

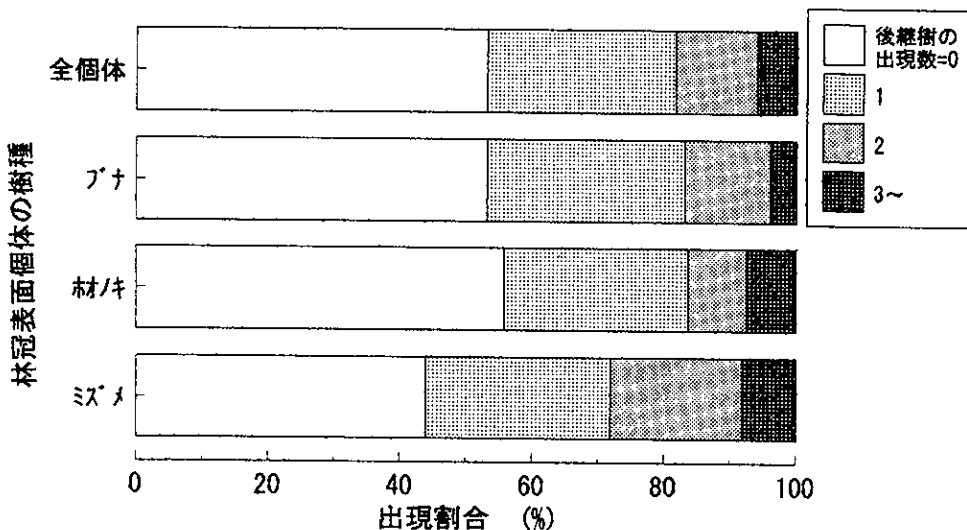


図-11 後継樹の出現頻度

後継樹樹種構成についてみると、第1位木はブナ、オオイタヤメイゲツ、ホオノキの順に多く、全林冠表面個体の約30%にブナが出現した(表-6)。ホオノキ後継樹は林冠表面個体がホオノキのときに多く出現した。これはホオノキが樹冠相当サイズで集中班を持つことと関係があると考えた。第2位木、第3位木はほとんどブナであった。

表-6 樹冠下に出現した高木性樹種別の林冠表面体数

林冠表面個体の樹種	全 体		ブ ナ		ホオノキ		ミズメ		
	個体数	割合	個体数	割合	個体数	割合	個体数	割合	
第1位木の樹種	ブナ	54	(29.0)	23	(29.9)	18	(26.5)	10	(40)
	ホオノキ	10	(5.4)	3	(3.9)	5	(7.4)	1	(4)
	ミズメ	3	(1.6)	1	(1.3)	1	(1.5)	0	(0)
	ミズナラ	1	(0.5)	1	(1.3)	0	(0.0)	0	(0)
	オオイタヤメイゲツ	12	(6.5)	4	(5.2)	3	(4.4)	3	(12)
	コハウチワカエデ	1	(0.5)	0	(0.0)	1	(1.5)	0	(0)
	コシアブラ	3	(1.6)	3	(3.9)	0	(0.0)	0	(0)
	スギ	2	(1.1)	1	(1.3)	1	(1.5)	0	(0)
	アズキナシ	1	(0.5)	0	(0.0)	1	(1.5)	0	(0)
第2位木の樹種	ブナ	29	(15.6)	10	(13.0)	10	(14.7)	6	(24)
	コシアブラ	2	(1.1)	2	(2.6)	0	(0.0)	0	(0)
	スギ	2	(1.1)	1	(1.3)	0	(0.0)	1	(4)
	ミズキ	1	(0.5)	0	(0.0)	1	(1.5)	0	(0)
第3位木の樹種	ブナ	8	(4.3)	2	(2.6)	4	(5.9)	1	(4)
	ホオノキ	1	(0.5)	0	(0.0)	0	(0.0)	1	(4)
	スギ	1	(0.5)	1	(1.3)	0	(0.0)	0	(0)
	アズキナシ	1	(0.5)	0	(0.0)	1	(1.5)	0	(0)

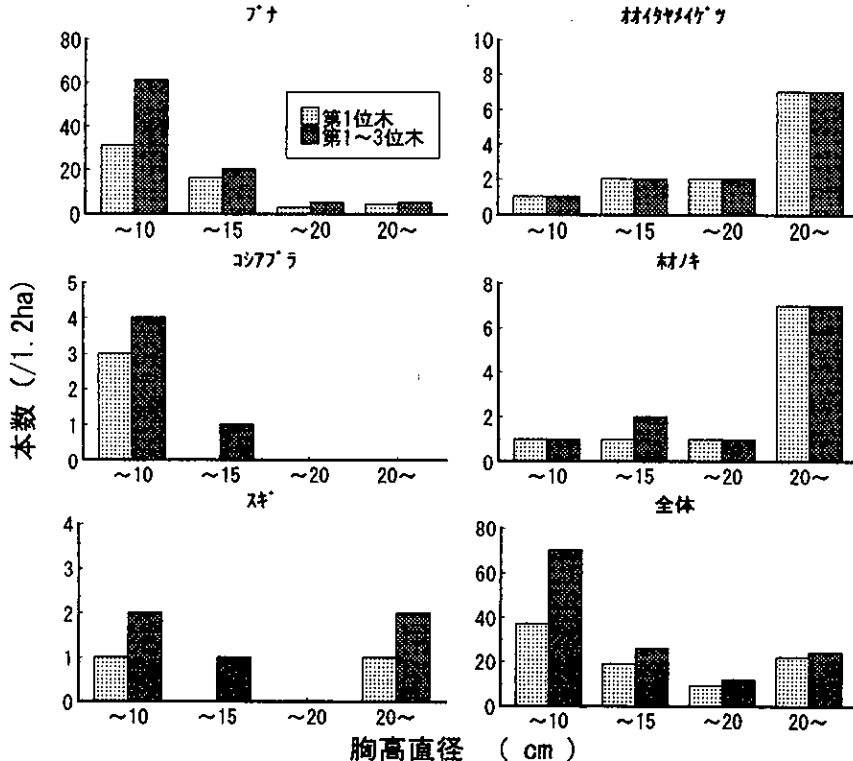


図-12 後継樹の胸高直径頻度分布



オオイタヤマゲツとホオノキ後継樹は胸高直径20cm以上にモードを持った(図-12)。著者らは本天然林内の調査地で胸高直径が20cmのホオノキと60cm以上のホオノキの年齢がほぼ同じであることを確認しており<sup>(19)</sup>、胸高直径20cm以上のホオノキ後継樹は林冠表面個体と発生時期は同じであり、成長の過程で被圧された個体であるといえる。また、ホオノキ後継樹で胸高直径20cm以上の個体が多かったことは、6)で述べた林冠表面個体の境界サイズが大きいという仮説-1を支持するかもしれない。

一方ブナとコシアブラの後継樹は第1位木でも胸高直径が10cm以下の個体が多かった。

樹冠下に高木生樹種が出現しない割合を樹冠面積ごとに求めると75㎡より小さな樹冠面積の個体の樹冠下には約60%が後継樹を欠いた(図-13)。

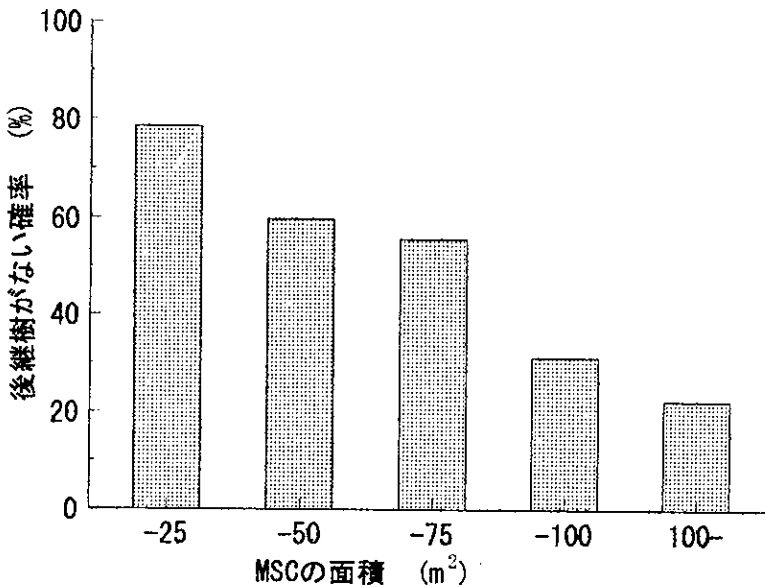


図-13 MSC面積ごとの後継樹がない確率

### 8. 林冠ギャップ

上空が林冠に覆われていないメッシュは全体の9.1%あった。このうち、メッシュ2個以上が連続して林冠に覆われていない場合をギャップと定義したところ、林冠のギャップは調査地内に20個ha<sup>-1</sup>あり、平均面積は44.3㎡であった。ギャップ面積率や平均ギャップ面積は他の調査地に比べて小さいほうに位置した<sup>(3,14,27,28)</sup>。ギャップの面積は50㎡以下の場合が全体のギャップの75%出現し、小さいギャップが多かった(図-14)。この傾向は過去のブナ林の報告と一致した<sup>(3,14,27,28)</sup>。調査地のギャップの最大面積は112.5㎡で樹冠面積の最大値より小さいことから、本調査値のギャップはシングルギャップとみなしてよいと考えた。

ギャップの中央位置を座標値としてm<sup>\*</sup>-mにより分布様式を解析したところ、ギャップはランダムに分布した(図-15)。

### 9. 林冠ギャップ内の高木性樹種個体の出現頻度

8.で定義した林冠ギャップ内で、66.7%は高木生樹種の個体が存在しなかった(表-7)。ギャップ内の高木性樹種の個体数はギャップ面積に伴って変化し、50㎡を越えるギャップの83.3%は高木性樹

種の個体が分布した。しかし、50㎡以下の林冠ギャップの83.3%はギャップ内に高木生樹種個体が存在しなかった。またギャップ内に分布する高木生樹種が1ギャップあたり3個体より多くなることはなかった。

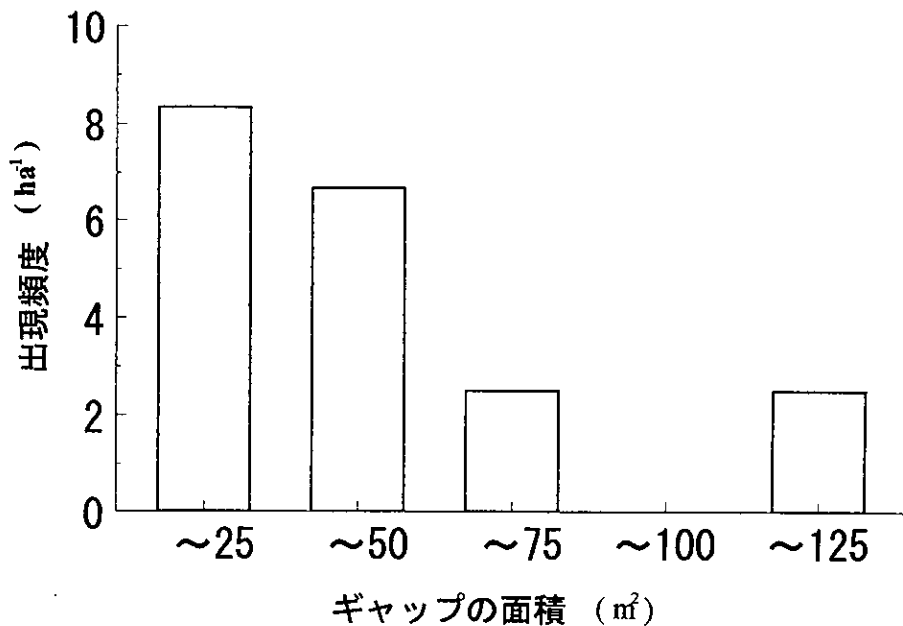


図-14 ギャップ面積別頻度分布

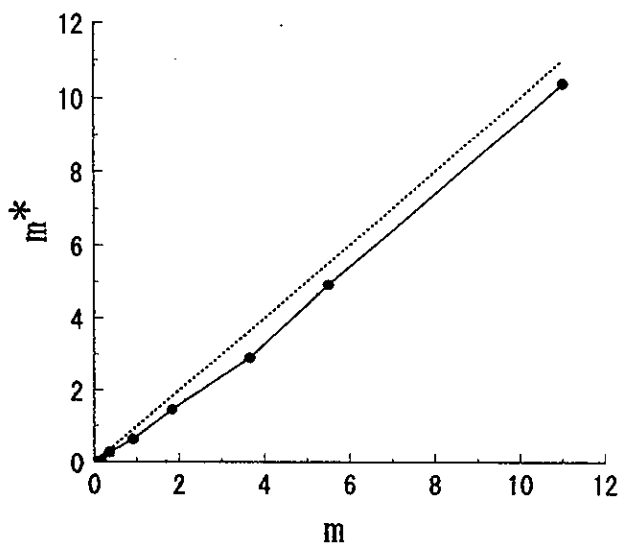


図-15 ギャップの位置による m\* - m 曲線

表-7 ギャップ内の高木生樹種組成別のギャップ数

第1位木	第2位木	第3位木	ギャップの面積 (㎡)			
			~25	~50	~75	75~
—	—	—	9 (90%)	6 (75%)	0	1 (33%)
ブナ	—	—	0	0	2 (67%)	1 (33%)
ミズナラ	—	—	1 (10%)	0	0	0
ブナ	ブナ	—	0	2 (25%)	0	1 (33%)
ブナ	ブナ	コシアブラ	0	0	1 (33%)	0
合 計			10	8	3	3

10. 胸高直径4cm未満の個体の出現頻度

胸高直径4cm未満の個体測定用の2m×2mのコドラードのうちで高密度で分布するものは、ハイヌツゲ、ツルシキミ、ヒメモチ、ハイヌガヤ、クロモジなどであった。他に低木性の樹種として、ツノハンバミ、オオカメノキ、ムラサキマユミ、リョウブ、ミヤマシグレ、ツリバナ、ミヤマガマズミ、コハクウンボク、タンナサワフタギ、ミヤマイボタ、フウリンウメモドキ、カンボクなどが出現した。低木性樹種以外では、ブナが最も多く出現した(500本・ha<sup>-1</sup>、表-8)。このうち、樹高が150cmより大きい苗木は約300本・ha<sup>-1</sup>であった(図-16)。これらの苗木はササによる被圧を受けにくいと考えられ、上木が攪乱を受けた場合の後継樹として考えることができる。コドラート内にブナ全苗木と樹高150cm以上のブナ苗木(以下、後継苗木とよぶ)が1

表-8 樹種別の出現苗木本数

樹 種	本・ha <sup>-1</sup>
ブナ	500
ウリハダカエデ	411.76
アサノハカエデ	205.88
コミネカエデ	176.47
ハウチワカエデ	117.65
ケアオダモ	117.65
コシアブラ	58.82
クマノミズキ	58.82
ミズナラ	58.82
オオイタヤメイゲツ	29.41
イタヤカエデ	29.41

個体以上出現する確率はそれぞれ、14%、10%で(図-17)、コドラードごとの後継苗木数別の出現頻度はポアソン分布をせず、負の二項分布をした。こうした現象は片岡<sup>9)</sup>も指摘している。

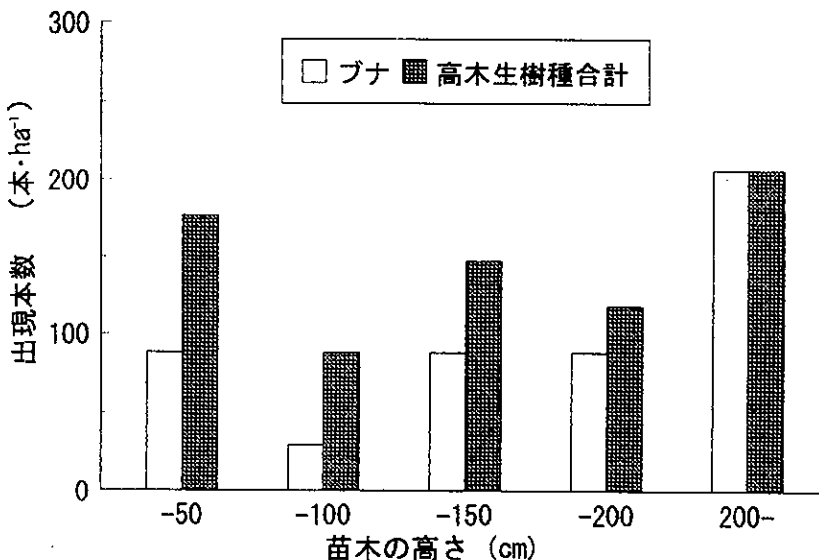


図-16 苗木の高さ別出現本数

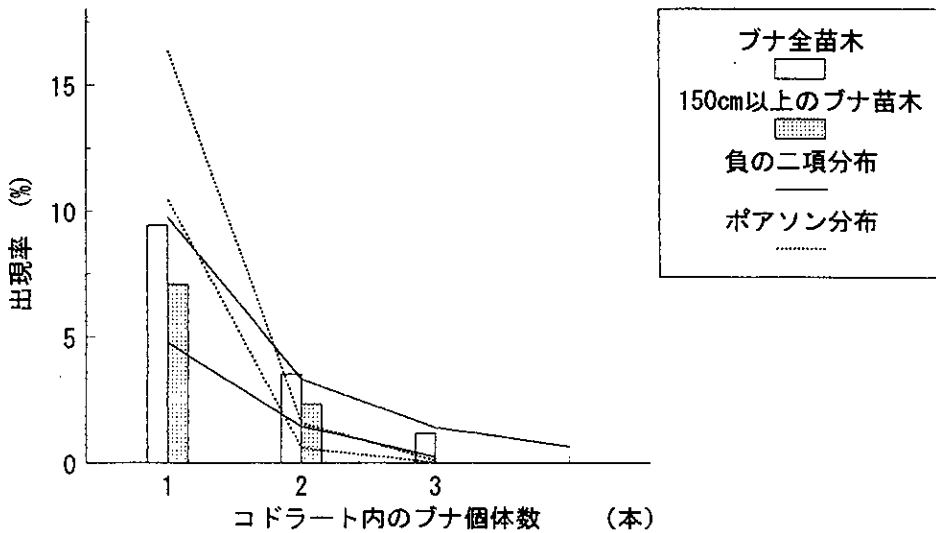


図-17 ブナ苗木の出現個体数別の頻度分布

## V 考察

### 1. 種の多様性

森林の種の多様性は生態学上の重要な問題であるばかりではなく、持続可能な森林経営を実現するための重要な指標とされている<sup>(26)</sup>。Hiura<sup>(25)</sup>は種の多様性は暖かさの指数と攪乱頻度により決定されることを示し、中でも暖かさの指数は重要な因子になりうることを示した。本調査地において彼と同じ計算方法で計算した多様度指数 $H'$ は2.25bitで、比較的多様度が高い林であるといつてよい。

Hiura<sup>(25)</sup>は $H'$ が大きい林では遷移初期から中期に出現する種のBA比が大きかったことを示した。本調査地でもホオノキやミズメ、ミズナラなどの遷移初期から中期に出現する種のBA比が大きい。成熟した天然林において、遷移初期に出現する種が現れることは一般的といえる<sup>(9)</sup>。こうした種の存在がブナ林の多様性を維持しているといえる。このことは種の多様性に及ぼす攪乱体制の影響を否定できないと考える。

### 2. ホオノキの優占度が高い理由

ホオノキは通常林分内で単木状に出現する樹種で、その林を優占することは少ない<sup>(6)</sup>。しかし、本調査地でみられるようなホオノキの優占する林分があり、こうした林分の成立過程を知ることはホオノキ林を管理する上で重要である。

著者らはホオノキが大きなパッチを形成するためには、母樹の樹冠下に落下した埋土種子由来の個体とぼう芽個体が重要な役割を果す必要があることを示した<sup>(13)</sup>。そして、こうした個体は攪乱後に同時に発生し、同じ場所での攪乱の繰り返しがパッチを形成するために必要であると推定した。

本調査地のホオノキのBA比は約30%と高く、ホオノキの胸高直径頻度分布はベル型で、ホオノキの出現時期の同時性を示していると考えられる。ホオノキは成木の樹冠面積相当の疎な集中班を持ち、集中班は調査地内にランダムに分布した。これらの観察結果は既報<sup>(13)</sup>と一致するものであった。1.2haという比較的大きな調査地においてもホオノキ個体が同時に発生し、しかも調査地内に疎な集中班がランダ

ムに分布することから、本調査地も調査地の面積規模以上での攪乱の繰り返しがあったのではないかと考えた。またホオノキの林冠木の10%が胸高直径4 cm以上の幹を複数持つ株であった。このような個体が調査地内に広く分布していたことは、この調査地に攪乱があったことの傍証となるだろう。さらに遷移の初期段階に出現するミズメの林冠木が調査地内に高い優占度で分布しており、このことも本調査地の攪乱があったことを示している。

本天然林は人為的な攪乱の歴史があったことが知られている。木地師や炭焼きなどの人間活動がホオノキの優占度高い林の成立に関与していることは十分考えられる。

### 3. 更新はスムーズか? -人為的管理の必要性-

林床のササがブナの更新の大きな阻害要因であることはよく知られている<sup>(7,15,18,20)</sup>。Nakashizuka<sup>(6)</sup>は、ブナの更新はササの一斉開花枯死後に生じたいことを指摘している。

Peters<sup>(20)</sup>は、ブナの林冠木への加入速度が以前に比べて減少していることを指摘し、その原因としてササによる更新阻害に求めた。また、Nakashizuka<sup>(6)</sup>はササによる更新阻害によってギャップがひろがることを予想した。本天然林においてもササによってブナの更新が妨げられ、後継樹が不足する現象が報告されている<sup>(20)</sup>。

本調査地においても、樹冠下とギャップ内に胸高直径4 cm以上の後継樹の両方がない確率は55%、67%で、ササにより更新が阻害されていること考えて良いだろう。Yamamoto and Nishimura<sup>(20)</sup>は、「もし、彼(Nakashizuka)の指摘が正しければ、ブナやその他の種の更新は将来、ササの枯死が生じた後に生じるだろう。もしNakashizukaの指摘が間違っているか、現在の林床のササの優占が続くのであれば、この天然林のブナ林はササ原へと変化するだろう。」と述べている。このような、ブナ林からササ原への変化の可能性は今回の調査からも否定できなかった。

ブナ林は間欠的にブナの更新が行われて維持されているが、この原因について中静<sup>(16)</sup>は4つの可能性を指摘した。①大規模で稀な自然攪乱。②ササの一斉枯死。ササの一斉開花枯死は70~80年に一度生じる現象であるが、ブナの一生から考えれば決して稀な現象ではないとしている。③人為的攪乱。木地師や炭焼きなどの人間活動は現在では考えられないほど奥山まで及んでいたことが知られている。④大型草食動物との関係。

本調査地においても、人為的な攪乱が繰り返された歴史があり、その人間活動の結果が本調査地の現在の林分構造に大きく影響を与えているらしいことを前節で指摘した。ササの枯死とともに人間活動が本調査地のブナの更新に影響を及ぼしている可能性を否定できない。

片岡<sup>(7)</sup>はブナ林に積極的な人為的管理がない場合、天然林が衰退する可能性があることを指摘しており、人為的管理が必要であることを述べた。

また、現存するブナ林がササの一斉枯死時の更新によって維持されてきたと仮定しても、現在のように小面積で孤立化したブナ林の更新環境は大面積で連続していたと考えられる過去のブナ林の更新環境と同じであるという保証はない。このためササの開花枯死などの70~80年に一度の更新チャンスだけで現在の島状化したブナ林を維持できるかどうかという問題がある。また、約30年前にササの一斉開花枯死が本天然林に生じていたとすれば、前回の更新チャンスにおいても後継樹の不足は大きく解消されていないことになる。

孤立化したブナ林の維持のためには、単に人手を加えない消極的なブナ林保護だけでなく、更新を

重視して林床の人為的管理を行う地域とササ原になる可能性が残されていても全く人為的管理を行わない地域とをゾーニングすることも検討する必要があるかもしれない。このような人為的管理の必要性を論じるためにも、本調査地の長期的な観測によって森林の動態を解明する必要があるだろう。

## VI おわりに

調査地設定時の毎木調査の結果から本調査地の林分構造が人間活動の影響を受けていることが示唆された。以前おこなわれていた木地師や炭焼きの人間活動は結果として天然林を大きく損なうことなく、むしろ本天然林の林分構造の形成に寄与していた可能性すらある。しかし、約30年前から現在まで草木の採取などの人間活動が制限されており、こうした人為的管理からの解放が林分構造にどのように変化するかを知る必要がある。このためにも本調査地のような固定調査地で、ブナ林の変化を今後長期的に観察することは有用である。そして、こうした観察から本県にわずかに残存するブナ天然林の「持続可能な森林経営」のために必要な情報を得ることができると考える。

なお、著者らは本調査地において生態系に関する多角的な調査研究や教育活動が展開できればと考える。本調査地の設定に御協力を頂いた、西粟倉村役場、岡山県勝英地方振興局森林課に心から感謝申し上げます。

- (1) Abe, S., Masaki, T., and Nakashizuka, T. (1995) Factors influencing sapling composition in canopy gaps of a temperate deciduous forest. *Vegetatio* 220:21-32
- (2) Botkin, D.B., Janak, J.F., and Wallis J.R. (1972) Some ecological consequences of computer model of forest growth. *J. Ecol.* 60:849-872
- (3) Hiura, H. (1995) Gap formation and species diversity in Japanese beech forests: a test of the intermediate disturbance hypothesis on a geographic scale. *Oecologia* 104:265-271
- (4) 岩村通正 (1960) 若杉天然林調査報告 林相および植物調査. 49pp 若杉天然林調査会, 岡山
- (5) Iwao, S. (1972) Application of the  $m^*n$  method to the analysis of spatial patterns by changing the quadrat size. *Res. Popul. Ecol.* 14:97-128
- (6) 角張嘉孝 (1991) 森林の衰退問題. (ブナ林の自然環境と保全. 村井宏・山谷孝一・片岡寛純・由井正敏編 pp.399ソフトサイエンス社, 東京). 351-394
- (7) 片岡寛純 (1991) 望ましいブナ林の取り扱い方法. (ブナ林の自然環境と保全. 村井宏・山谷孝一・片岡寛純・由井正敏編 pp.399 ソフトサイエンス社, 東京). 351-394
- (8) Kikuzawa, K. (1987) Development and survival of leaves in *Magnolia obovata* in a deciduous broad-leaved forest in Hokkaido, northern Japan. *Can. J. Bot.* 65:412-417
- (9) 北村四郎・村田源 (1971) 原色日本植物図鑑木本編 (I) pp.453保育社, 東京
- (10) 北村四郎・村田源 (1971) 原色日本植物図鑑木本編 (II) pp.545保育社, 東京
- (11) 小池 (1988) 落葉広葉樹の生存に必要な明るさとその生長に伴う変化 林木の育種 148:19-23
- (12) Masaki, T., Suzuki, W., Niiyama, K., Iida, S., Tanaka H. & Nakashizuka T. (1992) Community structure of a species-rich temperate forest, Ogawa Forest Reserve, central Japan, *Vegetatio* 98:97-111
- (13) Mizunaga H. (印刷中) Effects of disturbance on large patch formation of *Magnolia obovata*, a deciduous broad-leaved tree-field investigation and simulation-, Special Issue of *Journal of sustainable forestry*, New York.
- (14) Nakashizuka, T. (1984) Regeneration process of climax beech (*Fagus crenata* Blume) Forests IV. Gap formation. *Jap. J. Ecol.* 34:75-85
- (15) Nakashizuka, T. (1988) Regeneration of beech (*Fagus crenata*) after the simultaneous death of undergrowing dwarf bamboo (*Sasa kurilensis*). *Ecol. Res.* 3:21-35
- (16) 中静透 (1991) ブナ林の動態と林冠ギャップ (ブナ林の自然環境と保全, 村井宏・山谷孝一・片岡寛純・由井正敏編 pp.399 ソフトサイエンス社, 東京). 92-95
- (17) 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.
- (18) Nakashizuka, T. and Numata M. (1982a) Regeneration process of climax beech (*Fagus crenata* Blume) Forests I Structure of a beech forest with the undergrowth of *Sasa*. *Jap. J. Ecol.* 32:57-67

- ⑭ Nakashizuka, T. and Numata M. (1982a) Regeneration process of climax beech (*Fagus crenata* Blume) Forests II Structure of a beech forest with the undergrowth of Sasa. Jap. J. Ecol. 32:57-67
- ⑮ 中静透・山本進一 (1987) 自然攪乱と森林群集の安定性. 日生態学会誌, 37, 19-30
- ⑯ 難波早苗 (1979) 若杉のブナ林. (日本の重要な植物群落, 環境庁編)
- ⑰ 岡山県(1988)岡山県メッシュ気候図 資料編. pp.345, 岡山県, 岡山
- ⑱ 岡山県緑化推進委員会(1972)岡山の巨樹老樹名木. pp.191, 岡山県緑化推進委員会, 岡山
- ⑲ Peters, R., Nakashizuka, T. and Ohkubo, T. (1992) Regeneration and development in beech-dwarf bamboo forest in Japan. Forest Ecology and Management 55:35-50
- ⑳ 林業科学技術振興所(1985)有用広葉樹の知識, 育て方と使い方. pp.514, 林業科学技術振興所, 東京
- ㉑ 林野庁(1995)モニタリングプロセス, 温帯林等の保全と持続可能な経営の基準・指標 pp.24, 林野庁, 東京
- ㉒ Yamamoto, S. (1984) Gap dynamics in climax *Fagus crenata* Forest. Bot. Mag. Tokyo 102:93-114
- ㉓ Yamamoto, S. and Nishimura N. (1995) A survey on the canopy gaps phase replacement in an old-growth beech-dwarf-bamboo forest, Wakasugi Forest Reserve, southwestern Japan. 37:94-99
- ㉔ Yamamoto S., Nishimura N., and Matsui K. (1995) Natural disturbance and tree species coexistence in an old-growth beech-dwarf bamboo forest, southwestern Japan. Journal of Vegetation Science 6:875-886