

秩父山地イヌブナ–ブナ林の齡構造と更新特性

澤田晴雄^{*1, *5}・梶幹男^{*2, *5}・大村和也^{*3, *5}・大久保達弘^{*4}

Age structure and regeneration characteristic in a natural beech (*Fagus japonica* Maxim. and *F. crenata* Blume) forest in the Chichibu mountains, central Japan

Haruo SAWADA^{*1, *5}, Mikio KAJI^{*2, *5}, Kazuya OOMURA^{*3, *5}
and Tatsuhiro OHKUBO^{*4}

1. は じ め に

ブナ林は発達段階の異なるパッチがモザイク状に分布し林分全体として安定し (NAKASHIZUKA 1983, YAMAMOTO 1989), ギャップサイズが小さい場合にはブナなど耐陰性の高い樹種が, 大きい場合には光要求性の高い樹種が有利に更新する (中静 2004)。イヌブナ林はギャップサイズが小さい場合には株内の萌芽幹が更新して安定した林分を維持し, 大きい場合にはギャップのサイズと堅果豊作のタイミングによりイヌブナや他の高木性樹種との組み合わせにより更新し, ギャップを修復するものと考えられている (大久保 2002, 菊地 2005)。

秩父山地の山地帯にはイヌブナとブナが混生する林分が広く見られ (前田・吉岡 1952), イヌブナとブナが主体となり破壊と再生を繰り返しながら両種が優占する太平洋型ブナ林分を維持していると考えられている (遠山 1965, TANAKA 1985, 藤田 1986, 藤田 1987, OHKUBO *et al.* 1988, 島野・沖津 1993, 島野・沖津 1994, URYU 1997, 大久保 2002, 菊地 2005, 澤田 2005)。これまでの太平洋型ブナ林の更新に関する研究事例では, イヌブナとブナの更新様式を種別に示したものが多く (遠山 1965, TANAKA 1985, OHKUBO *et al.* 1988, 島野・沖津 1993, URYU 1997, 大久保 2002, 菊地 2005) が, 実際には両種の更新特性が複雑に影響しあっているものと想定される。したがって混生する両種が相互の更新に与える影響を明らかにしたうえで, イヌブナ–ブナ林の更新様式を解明する必要がある。

そこで, 秩父山地の標高 1,160m 地点にあるイヌブナ–ブナ林の更新様式を探る目的で, 1990 年 (以下, 現在とする) に毎木調査と年輪解析を行い, 林分構造と齡構造を明らかにした。また

^{*1} 東京大学大学院農学生命科学研究科附属演習林 愛知演習林 (489-0031 愛知県瀬戸市五位塚町 11-44)

^{*1} University Forest in Aichi, Graduate School of Agricultural and Life Sciences, The University of Tokyo, 11-44 Goizukamachi, Seto, Aichi 489-0031, Japan

^{*2} 東京大学大学院農学生命科学研究科附属演習林 北海道演習林

^{*2} University Forest in Hokkaido, Graduate School of Agricultural and Life Sciences, The University of Tokyo, 2-1 Yamabe, Furano, Hokkaido 079-1561, Japan

^{*3} 東京大学大学院農学生命科学研究科附属演習林 演習林研究部

^{*3} Research Division of University Forest, Graduate School of Agricultural and Life Sciences, The University of Tokyo, 1-1-1 Yayoi, Bunkyo, Tokyo, 113-8657, Japan

^{*4} 宇都宮大学農学部森林科学科

^{*4} Dept. of Forest Science, Utsunomiya University, Utsunomiya 321-8505, Japan

^{*5} 前・東京大学大学院農学生命科学研究科附属演習林 秩父演習林

^{*5} Formerly University Forest in Chichibu, Graduate School of Agricultural and Life Sciences, The University of Tokyo, 1-1-49 Hinodamachi, Chichibu, Saitama 368-0034, Japan

現在ある林冠ギャップ（以下、ギャップと呼ぶ）のうち、面積が48 m²と252 m²のギャップ2ヶ所について、発生年代と修復状況を明らかにした。さらに現在林冠を構成している樹種により区分した樹冠群ごとに、樹冠を構成している樹木の更新状況を林分構造、齢構造、成長経過から明らかにした。これらのことからイヌブナ・ブナ林の更新特性について検討した。

2. 調査区の概況

調査区は埼玉県秩父市大滝の東京大学秩父演習林栃本作業所管内の第28林班ろ₁小班に設置した。調査区は白泰山（標高1,793.9m）から南に派生する尾根の中間斜面上にあり、地況は標高が1,160m、方位が東向き、傾斜が28.6°、斜面形状はやや凸型である。土壌は石礫の混じらないB_D(d)型、土性は埴質壤土である。林床にはスズタケを欠き、クロモジ、カエデ類、オクモミジハグマなどが見られるが、その数は少ない。なお調査を行った1990年当時、ニホンジカによる下層植生への影響はごく軽微なものであった。

本調査区から西南西に約250m離れた地点で1993～2005年に観測された気象データによると、年平均気温は8.8℃、暖かさの指数（吉良1949）は67.4度・月で温量的には山地帯中央部に位置している。年平均降水量は1,461mmであり、冬季の降水量は少なく、積雪は冬季に20～30cm程度である。また、本調査区は東向きの日当りの良い斜面にあるため、近年はほとんど根雪になっていない。

3. 調査区の設定と調査方法

調査は1984年8月に50m×70m（面積0.35ha）の方形区を設置した。さらに方形区を10×10mの小区画に区切り、図-1に示すようにA1～E7の小区画番号を付けた。また同時に立木位置図と樹冠投影図を作成した。毎木調査は1990年10月に行い、年輪解析のための円板は1990年12月に採取した。

毎木調査の方法は、生きている個体で地際から80cmまでの高さで分枝している幹で樹高1.3m以上のものを対象木とし、それら全ての樹種を記録し胸高直径（地際から1.3m部の直径）を測定した。胸高直径は輪尺により2方向測定して、その平均値を胸高直径とした。樹高は15mまでは測高竿を用いて測定し、15m以上は目測により推定した。なお秩父演習林の栃本管内では1989年2月25～26日に雨水による被害が発生し、本調査区でも幹折れなどの被害が発生している（梶ら1991a, 梶ら1991b）。しかし、本報では雨水による被害が1989～1990年の直径および樹高の成長に与えた影響は無視し、胸高直径はそのまま、樹高も雨水により折れなかったものはそのまま、雨水により幹が折れたものは折れた部位の長さを測り、それを加えたものを樹高とした。

枯死木は胸高直径5 cm以上で、立ったまま枯死している木（以下、立枯木）、幹の途中から折れて枯死している木（以下、幹折木）、根ごと倒れて枯死している木（以下、根倒木）を対象に、樹種を記録し、胸高直径を測定した。なお、幹折木は地際から0.8m～1.2mの部位で幹が折れているものが4本あったので、それら4本も枯死木に加えて調査した。ただし、それらの幹は胸高直径が測定できなかったため、残っている幹の最も高い部分の直径を測定し、その値を胸高直径とした。

年輪解析に用いた円板は可能な限り地際に近い場所から採取した。ただしイヌブナは株を形成しているため、株立ち位置が地際より高いものも数多くあったので、それらは株立ち位置の円板

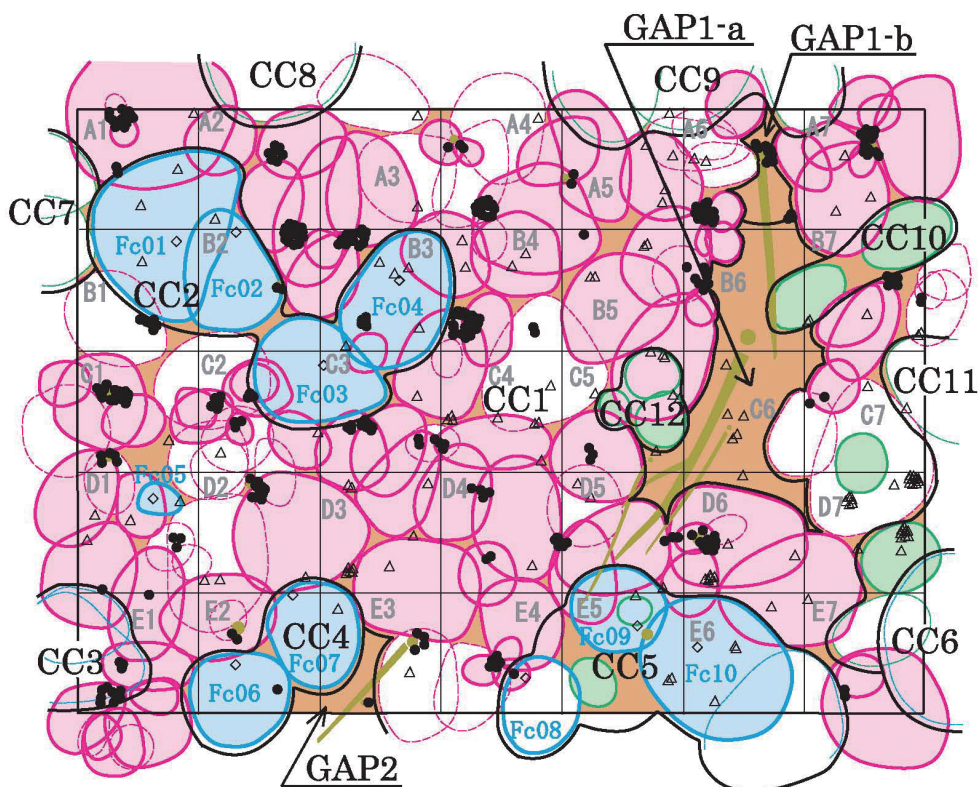


図-1 調査地の樹冠投影図(樹高12m以上)とギャップおよび樹種別樹冠群の区分

Fig. 1. Crown projection diagram of canopy trees (tree height $\geq 12\text{m}$) in the study plot and repartition of gap and crown cluster.

- Position of a stump of *Fagus japonica* from which disk was sampled
- ◇ Position of a stump of *Fagus crenata* from which disk was sampled
- △ Position of a stump of other tree species from which disk was sampled

○ Crown tree from which disk was sampled

○ Crown tree from which disk was not sampled

Purple: *Fagus japonica*, Blue: *Fagus crenata*, Green: Other tree species

○ Gap

● Stump of dead trees (DBH $\leq 30\text{cm}$)

— Stem of dead trees (DBH $\leq 30\text{cm}$)

A1 ~ E7 Quadrat number

CC1 ~ CC12 Crown cluster number

GAP1-a, GAP1-b, GAP2 Gap number

Fc01 ~ Fc10 *Fagus crenata* number

を採取した。したがって実際の円板採取高は地際から 0 ～ 0.8m の部位であった。円板は調査区内の位置 (図-1), 各直径階 (表-2), 各樹高階 (表-4) から偏りなく, 全体の 45% にあたる 445 本を採取した。年輪解析の方法は, まず年輪数を数え, 山側一方向の年輪を外側から 5 年ごとに印し, 芯から 5 年毎の年輪幅をそれぞれ測定した。なお直径成長曲線は, 測定した円板の 1990 年の年輪までの距離と同年に測定した胸高直径との比により芯から各年輪までの幅を修正して作成した。

年輪解析を行った現在の林冠木の年輪幅から, 5 年毎の成長比を “任意の年から 5 年後までの成長量 ÷ 任意の年から 5 年前までの成長量” により求めた。全ての林冠木の 5 年毎の成長比は, 平均値が 1.12 倍, その標準偏差が ± 0.58 であった。そこで, 成長比が 1.70 倍以上の期間を “成長量増大”, それが 0.52 倍以下の期間を “成長量減少” と定義した。

4. 結 果

4.1. 林分構造と直径階分布

調査区の 1990 年の樹種構成を表-1 に示す。出現した樹種数は 26 種で, 本数密度は 2,800 本/ha, 胸高断面積合計は 33.2 m²/ha であった。優占樹種はイヌブナとブナで, それぞれの相対優占度 (RD) は 78.8% と 15.8% で他の樹種は 1.6% 以下であった。本数割合はイヌブナが 72.0%, ブナが 1.0%, そのほか本数割合が 1.0% 以上であった樹種はハウチワカエデ 8.1%, コハウチワカエデ 4.8%, ヒナウチワカエデ 4.5%, ヒトツバカエデ 1.2% のカエデ属 4 種とムラサキシキブ 3.6% で, 他の樹種は 0.6% 以下であった。

直径階分布を見ると (表-2), 0 - 5cm の階級が 716 本で最も多く, 階級が大きくなるほど本数が減る L 字型分布を示していた。また, イヌブナと本数割合が 1.0% 以上であったカエデ属 4 種も L 字型分布を示していた。一方, ブナは 35 - 60cm の階級にピークを持つ一山型を示し, 0 - 15cm の階級には 1 本もなかった。

4.2. 枯死木

調査区内で 1990 年の調査時に胸高直径を測定できた立枯木や幹折木等の枯死木は全部で樹種数が 6 種, 枯死木の本数密度が 189 本/ha, 胸高断面積合計が 9.3 m²/ha であった (表-3)。樹種別ではイヌブナが本数の 89.4%, RD の 60.9% を, ブナが本数の 3.0%, RD の 37.2% をそれぞれ占めていた。枯死木の直径階分布を見ると (表-3), 最大のものはブナの立枯木 106cm, 二番目に太いものがブナの根倒木 65cm で, ブナの枯死木はこれら 2 本であった。イヌブナの枯死木で最大のものは根倒木 48cm で, イヌブナの根倒木は他に 39cm のものが一本あるだけであった。他のイヌブナ枯死木は立枯木あるいは幹折木であった。その他の樹種で最大のものはコハウチワカエデの根倒木 22.5cm, 二番目に太いものがオオイタヤメイゲツの根倒木 12.0cm で, これら 2 本はブナ根倒木 65cm の下敷きとなり枯死したものであった (図-1)。

4.3. 階層構造と樹齢構成

全体の樹高階分布は, 2 - 4m の階層が 420 本で最も本数が多い L 字型の分布を示していた (表-4)。しかし 10 - 12m の階層は 6 本と少なく, 12 - 22m の各階層が 14 ~ 34 本とやや多かった。そこで樹高 12m 以上を林冠木として 1984 年に作成された樹幹投影図 (大久保 2002) を元に樹冠

表-1 調査区の樹種構成
Table 1. Floristic composition of trees and shrubs in a study plot

Tree species	樹種	本数	本/ha	N(%)	株数	株/ha	株%	N/S	最大胸高	最大樹高	胸高断面積	胸高断面積/ha	相対優占度
		N	N(no./ha)	N(%)	S	S(no./ha)	S(%)	N/S	Dmax(cm)	Hmax(m)	BA(m ²)	BA(m ² /ha)	RD(%)
<i>Fagus japonica</i>	イヌブナ	706	2,017	72.0	46	131	20.0	15.3	55.10	22.8	9.1539	26.1541	78.8
<i>Fagus crenata</i>	ブナ	10	29	1.0	10	29	4.3	1.0	74.20	26.4	1.8327	5.2364	15.8
<i>Acer japonicum</i>	ハウチワカエデ	79	226	8.1	47	134	20.4	1.7	16.10	13.2	0.1880	0.5373	1.6
<i>Acer tenuifolium</i>	ヒナウチワカエデ	44	126	4.5	34	97	14.8	1.3	30.60	16.8	0.1518	0.4338	1.3
<i>Acer sieboldianum</i>	コハウチワカエデ	47	134	4.8	44	126	19.1	1.1	18.00	14.4	0.0796	0.2275	0.7
<i>Betula grossa</i>	ミズメ	1	3	0.1	1	3	0.4	1.0	24.90	19.2	0.0487	0.1391	0.4
<i>Acer mono var. comitens</i>	ウラゲエンコウカエデ	4	11	0.4	3	9	1.3	1.3	24.20	12.0	0.0468	0.1337	0.4
<i>Acer dispylum</i>	ヒトツバカエデ	12	34	1.2	2	6	0.9	6.0	19.70	14.4	0.0366	0.1045	0.3
<i>Ilex macropoda</i>	アオハダ	6	17	0.6	1	3	0.4	6.0	18.45	9.6	0.0290	0.0827	0.2
<i>Fraxinus lanuginosa</i>	アラゲアオダモ	4	11	0.4	2	6	0.9	2.0	8.45	4.8	0.0080	0.0229	0.1
<i>Stewartia pseudo-camellia</i>	ナツツバキ	2	6	0.2	2	6	0.9	1.0	9.70	12.0	0.0074	0.0212	0.1
<i>Aesculus turbinata</i>	トチノキ	2	6	0.2	2	6	0.9	1.0	8.70	7.2	0.0065	0.0185	0.1
<i>Acer micranthum</i>	コミネカエデ	4	11	0.4	4	11	1.7	1.0	6.40	7.2	0.0062	0.0177	0.1
<i>Abies homolepis</i>	ウラジロモミ	3	9	0.3	3	9	1.3	1.0	6.40	4.8	0.0039	0.0112	+
<i>Callicarpa mollis</i>	ムラサキシキブ	35	100	3.6	11	31	4.8	3.2	2.40	3.0	0.0031	0.0090	+
<i>Clethra barbinervis</i>	リョウブ	3	9	0.3	1	3	0.4	3.0	4.20	6.0	0.0031	0.0088	+
<i>Acer palmatum var. amoenum</i>	オオモミジ	1	3	0.1	1	3	0.4	1.0	5.60	5.4	0.0025	0.0070	+
<i>Schizophragma hydrangeoides</i>	イワガラミ	3	9	0.3	3	9	1.3	1.0	3.80	15.6	0.0022	0.0063	+
<i>Acanthopanax sciadophylloides</i>	コシアブラ	2	6	0.2	2	6	0.9	1.0	3.80	4.2	0.0017	0.0050	+
<i>Tsuga sieboldii</i>	ツガ	3	9	0.3	3	9	1.3	1.0	3.40	2.4	0.0014	0.0039	+
<i>Acer palmatum</i>	イロハカエデ	3	9	0.3	3	9	1.3	1.0	2.45	2.4	0.0013	0.0036	+
<i>Hydrangea petolaris</i>	ツルアジサイ	1	3	0.1	1	3	0.4	1.0	3.30	14.4	0.0009	0.0024	+
<i>Enkianthus cernuus f. rubens</i>	チチブドウダン	2	6	0.2	1	3	0.4	2.0	2.20	3.0	0.0005	0.0013	+
<i>Pterostyx hispidia</i>	オオバヤサガラ	1	3	0.1	1	3	0.4	1.0	1.10	2.4	0.0001	0.0003	+
<i>Pterocarya rhoifolia</i>	サワグルミ	1	3	0.1	1	3	0.4	1.0	1.00	1.9	0.0001	0.0002	+
<i>Tilia japonica</i>	シナノキ	1	3	0.1	1	3	0.4	1.0	0.95	2.4	0.0001	0.0002	+
Total		980	2,800	100.0	230	657	100.0	4.3			11.6160	33.1887	100.0

N.B. All the trees with height(H) larger than 1.3m were surveyed in Oct. and Nov. 1990, plot area:0.35ha, N: number of stems,

S: number of stools, Dmax: maximum DBH, Hmax: maximum height, BA: basal area and RD: relative dominance.

表-2 調査区の直径階分布
Table 2. DBH class (cm) distribution of trees in a study plot

Tree species	0-5	5-10	10-15	15-20	20-25	25-30	30-35	35-40	40-45	45-50	50-55	55-60	60-65	65-70	70-75	Total
<i>Fagus crenata</i>	0	0	0	1 (1)	0	0	0	2 (2)	1 (1)	3 (3)	1 (1)	1 (1)	0	0	1 (1)	10 (10)
<i>Fagus japonica</i>	504 (162)	74 (51)	29 (21)	28 (18)	10 (6)	8 (6)	16 (15)	11 (5)	16 (7)	6 (3)	2 (1)	2 (1)				706 (296)
<i>Acer tenuifolium</i>	36 (26)	5 (5)	1 (1)	1 (1)	0	0	1 (1)									44 (34)
<i>Acer mono</i> var. <i>convivens</i>	3 (2)	0	0	0	1 (1)											4 (3)
<i>Betula grossa</i>	0	0	0	0	1 (1)											1 (1)
<i>Acer japonicum</i>	56 (27)	16 (13)	6 (5)	1 (1)												79 (46)
<i>Acer sieboldianum</i>	38 (24)	8 (3)	0	1 (1)												47 (28)
<i>Acer distylum</i>	10 (6)	1 (1)	0	1 (1)												12 (8)
<i>Ilex macropoda</i>	5 (5)	0	0	1 (1)												6 (6)
<i>Fraxinus lamuginosa</i>	2	2														4
<i>Acer micranthum</i>	3 (1)	1 (1)														4 (2)
<i>Abies homolepis</i>	2 (2)	1 (1)														3 (3)
<i>Aesculus turbinata</i>	1	1														2
<i>Acer palmatum</i> var. <i>amoenum</i>	0	1 (1)														1 (1)
<i>Stewartia pseudo-camellia</i>	1	1 (1)														2 (1)
<i>Callicarpa mollis</i>	35															35
<i>Clethra barbinervis</i>	3 (3)															3 (3)
<i>Schizophragma hydrangeoides</i>	3 (1)															3 (1)
<i>Acer palmatum</i>	3															3
<i>Acanthopanax sciadophylloides</i>	2 (1)															2 (1)
<i>Tsuga sieboldii</i>	3 (1)															3 (1)
<i>Enkianthus cernuus</i> f. <i>rubens</i>	2															2
<i>Hydrangea petiolaris</i>	1															1
<i>Pterosityax hispida</i>	1															1
<i>Pterocarya rhoifolia</i>	1															1
<i>Tilia japonica</i>	1															1
計	716 (261)	111 (77)	36 (27)	34 (24)	12 (8)	8 (6)	17 (16)	13 (7)	17 (8)	9 (6)	3 (2)	3 (2)	0	0	1 (1)	980 (445)

In parentheses: sampled number of trees for annual ring analysis.

表-3 調査区における枯死木の樹種構成と胸高直径

Table 3. Floristic composition and DBH distribution of dead trees in a study plot

Tree species	樹種	Species composition										DBH class (cm)										計		
		本数	本 /ha	本 %	胸高 断面積 BA(m ²)	胸高 断面積 /ha	相対 優占度 RD(%)	5	10	20	30	40	50	60	70	80	90	100	110	120	130	140	150	計
		N	N(no./ha)	N(%)	BA(m ²)	BA(m ² /ha)	RD(%)	10	20	30	40	50	60	70	80	90	100	110	120	130	140	150		
<i>Fagus japonica</i>	イヌブナ	59	169	89.4	1.988	5.680	60.9	22	19	7	7	4												59
<i>Fagus crenata</i>	ブナ	2	6	3.0	1.214	3.469	37.2	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1						2
<i>Acer steboldianum</i>	コハウチワカエデ	1	3	1.5	0.040	0.114	1.2	0	0	1														1
<i>Acer shirasawanum</i>	オオイタヤメイゲツ	1	3	1.5	0.011	0.032	0.3	0	1															1
<i>Acer tenuifolium</i>	ヒナウチワカエデ	2	6	3.0	0.009	0.025	0.3	2																2
<i>Acer japonicum</i>	ハナウチワカエデ	1	3	1.5	0.003	0.010	0.1	1																1
Total		66	189	100.0	3.266	9.330	100.0	25	20	8	7	4	0	1	0	0	0	1						66

N.B. All the trees with DBH larger than 5.0cm were surveyed in Oct. and Nov. 1990, plot area:0.35ha,

N: number of stems, BA: basal area and RD: relative dominance.

投影図を改変した（図-1）。

樹種別に樹高階分布を見ると（表-4），イヌブナは2-4mにピークを持つL字型を示し，10-12mの階層は4本と少なく，12-22mの各階層が13-33本とやや多かった。イヌブナは1.3-24mの各階層で全樹種の61-97%を占め，さらに林冠木以外（樹高12m未満）の本数が599本（本数密度は1,711本/ha）と豊富であった。ブナは20-26mの階層にピークを持つ一山型を示し，20m未満のものは1本だけであった。カエデ属4種はいずれも2-4mの階層にピークを持つ一山型の分布を示していた。

年輪解析の結果，解析木全体の齢構成は10-19年生が最も多いL字型の分布であった（表-5）。イヌブナは，10-19年生が最も多いL字型の分布であった。なおイヌブナは全個体の41.9%しか年輪解析を行っていないが，同種は樹齢と胸高直径および樹高の間に1%水準を満たす正の相関が認められること（OHKUBO *et al.* 1998），直径階分布（表-2）と樹高階分布（表-4）がともにL字型の分布を示していることから，同種全体の樹齢階分布もL字型の分布を示すものと推察した。

ブナは樹齢階50-59年が1本のみで，他の7本は樹齢階210-249に含まれ，同樹齢階級にピークをもつ一山型であった。

カエデ属4種を見ると，ハウチワカエデは樹齢階10-19，20-29，50-59にそれぞれ10本ずつある二山型を，コハウチワカエデは樹齢階20-29が最も多い一山型を，ヒナウチワカエデは樹齢階10-19が最も多い一山型を，ヒトツバカエデは樹齢階10-19が最も多い一山型の分布をそれぞれ示していた。

4.4. 林冠木の分布状況

調査区に占める林冠木の樹冠面積の割合は87.2%で，樹種別割合はイヌブナが65.7%，ブナが17.2%，他の広葉樹類が4.3%で，イヌブナが調査区内を広く占めていた（図-1）。林冠欠如部の占める割合は12.8%で，最大面積は252㎡，二番目が48㎡，三番目が37㎡，その他は15㎡未満の小さいものであった。そこで，林冠欠如部のうち面積が15㎡未満のものを“小規模ギャップ”と呼ぶことにする。なおギャップの内部に更新した個体が生育することや，ギャップの周囲にある個体や株が樹冠を拡大することによって，樹冠欠如部が埋まり15㎡未満となったギャップを“修復状態のギャップ”とした。

ところで，イヌブナは100㎡程度以上の大きなギャップが生じた場合には，ギャップの周囲にある萌芽幹だけでは，その空間を修復しきれないと言われている（OHKUBO *et al.* 1988，大久保2002，菊地2005）。また，日本各地で調べたブナ林のギャップサイズ（YAMAMOTO 1989）は，その約3/4が100㎡未満であった。これらのことから，本報では面積が15㎡以上100㎡未満のものを“中規模ギャップ”，100㎡以上のものを“大規模ギャップ”と呼ぶことにした。

林冠木の樹幹投影図から調査区全体を12の樹冠群（イヌブナ，ブナ，他の落葉広葉樹類がそれぞれ優占している樹種別の樹冠のまとまり）に区分した。樹冠群は図-1に示すようにイヌブナの樹冠群が1個（CC 1），ブナの樹冠群が5個（CC 2～CC 6），他の広葉樹類の樹冠群が6個（CC 7～12）の計12個に分けた。

イヌブナとブナの林冠木について胸高直径と樹冠面積の相関関係を示すと（図-2），イヌブナは1%水準で有意な正の相関が，ブナは5%水準で有意な正の相関がそれぞれ見られ，両樹種とも胸高直径が大きいものほど樹冠面積が大きくなっていた。

表-4 調査区の樹高階分布
Table 4. Height class(m) distribution of trees in a study plot

Tree species	1.3-2	2-4	4-6	6-8	8-10	10-12	12-14	14-16	16-18	18-20	20-22	22-24	24-26	Total
<i>Fagus crenata</i>	0	0	0	0	0	0	1 (1)	0	0	0	3 (3)	2 (2)	4 (4)	10 (10)
<i>Fagus japonica</i>	132 (2)	295 (117)	108 (63)	36 (22)	24 (20)	4 (2)	18 (12)	18 (10)	14 (10)	34 (21)	17 (12)	6 (5)		706 (296)
<i>Betula grossa</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1 (1)				1 (1)
<i>Acer tenuifolium</i>	2	26 (18)	11 (11)	1 (1)	2 (2)	0	0	1 (1)	1 (1)					44 (34)
<i>Acer sieboldianum</i>	5 (1)	19 (11)	15 (13)	6 (2)	1	0	0	1 (1)						47 (28)
<i>Acer disylum</i>	0	8 (4)	1 (1)	2 (2)	0	0	0	1 (1)						12 (8)
<i>Schizophragma hydrangeoides</i>	0	0	1	0	0	0	1	1 (1)						3 (1)
<i>Hydrangea petiolaris</i>	0	0	0	0	0	0	0							1
<i>Stewartia pseudo-camellia</i>	1	0	0	0	0	0	1 (1)							2 (1)
<i>Acer mono var. conivens</i>	1	2 (2)	0	0	0	0	1 (1)							4 (3)
<i>Acer japonicum</i>	10 (3)	32 (14)	17 (13)	11 (7)	7 (7)	2 (2)								79 (46)
<i>Ilex macropoda</i>	0	5 (5)	0	0	1 (1)									6 (6)
<i>Acer micranthum</i>	0	1	2 (1)	1 (1)										4 (2)
<i>Clethra barbinervis</i>	0	1 (1)	1 (1)	1 (1)										3 (3)
<i>Aesculus turbinata</i>	0	1	0	1										2
<i>Fraxinus lanuginosa</i>	1	2	1											4
<i>Acanthopanax sciadophylloides</i>	0	1 (1)	1											2 (1)
<i>Abies homolepis</i>	2 (2)	0	1 (1)											3 (3)
<i>Acer palmatum var. amoenum</i>	0	0	1 (1)											1 (1)
<i>Callicarpa mollis</i>	17	18												35
<i>Acer palmatum</i>	0	3												3
<i>Tsuga sieboldii</i>	1 (1)	2												3 (1)
<i>Enkianthus cernuus f. rubens</i>	0	2												2
<i>Pterosytax hispida</i>	0	1												1
<i>Tilia japonica</i>	0	1												1
<i>Pterocarya rhoifolia</i>	1													1
Total	173 (9)	420 (173)	160 (105)	59 (36)	35 (30)	6 (4)	22 (15)	23 (14)	15 (11)	35 (22)	20 (15)	8 (7)	4 (4)	980 (445)

In parentheses: sampled number of trees for annual ring analysis.

表-5 調査区における年輪解析木の樹齢階分布
Table 5. Age class distribution of trees in the study plot

Tree species	0	10	20	30	40	50	60	70	80	90	99	100	109	119	120	129	130	139	140	149	150	160	170	180	189	190	199	200	210	220	230	240	Total
<i>Fagus crenata</i>	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	4	1	1	10
<i>Fagus japonica</i>	18	87	61	22	19	12	8	7	9	7	7	7	8	8	4	7	5	3	3	1													296
<i>Acer tenuifolium</i>	0	13	6	7	4	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1												34
<i>Acer japonicum</i>	3	10	10	2	4	10	3	0	1	0	0	0	0	0	1	1	1																46
<i>Acer sieboldianum</i>	1	5	8	5	4	3	1	0	0	0	0	0	1																				28
<i>Ilex macropoda</i>	3	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1																			6
<i>Abies homolepis</i>	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	1																					3
<i>Acer mono</i> var. <i>connivens</i>	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	1																						3
<i>Stewartia pseudo-camellia</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1																							1
<i>Acer distylum</i>	2	4	1	0	0	0	0	1																									8
<i>Betula grossa</i>	0	0	0	0	0	0	0	1																									1
<i>Acer palmatum</i> var. <i>amoenum</i>	0	0	0	0	0	1																											1
<i>Acer micranthum</i>	0	0	1	0	1																												2
<i>Acanthopanax sciadophylloides</i>	0	0	0	1																													1
<i>Tsuga sieboldii</i>	0	0	0	1																													1
<i>Clethra barbinervis</i>	0	3																															3
<i>Schizophragma hydrangeoides</i>	0	1																															1
Total	27	127	88	39	32	28	13	9	11	8	11	8	8	10	9	5	8	6	3	3	2	0	0	3	4	1	1	445					

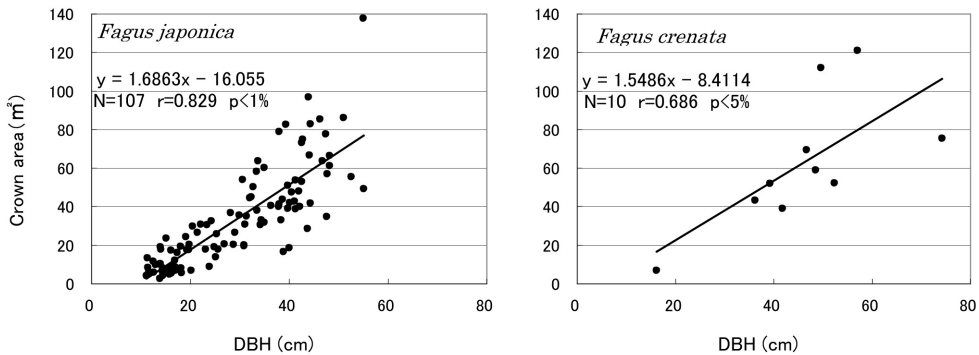


図-2 イヌブナおよびブナの胸高直径と樹冠面積との関係
Fig. 2. Relationship between DBH and crown area of *Fagus japonica* and *Fagus crenata*.

4.5. 大規模および中規模ギャップの区分とその発生年代

現在調査区内に大規模および中規模ギャップは3ヶ所あったが(図-1)、E5にある現在の面積が37㎡のギャップは1987年にブナが立枯れて形成されたもので、ギャップの形成から3年しか経過していない。そこで今回はギャップとは扱わず、このブナが生きているものとして樹冠の占めていた範囲をブナが優占する樹冠群であるCC5に含むことにした。他2ヶ所のギャップ面積とギャップ形成木は、それぞれGAP 1が252㎡で直径65cmのブナ根倒木(GAP 1-a)と直径39cmのイヌブナ根倒木(GAP 1-b)、GAP 2が48㎡で直径48cmのイヌブナ根倒木であった(図-1)。

GAP 1の大部分は直径成長経過(図-3・GAP 1-a, GAP 1-b)と枯死木の位置(図-1)から、胸高直径65cmのブナ枯死木とそれが1955年頃に倒れた際に下敷きとなったカエデ属2本(DBHが23cmと12cm)によって形成されたギャップであると考えられた。さらに胸高直径48cmのイヌブナ根倒木の属する株から萌芽していた幹の成長経過(図-3・GAP 1-b)を検討したところ、GAP 1-bは胸高直径48cmのイヌブナが1975年頃に根倒れした際にギャップが拡大して形成されたものと推定された。そこでGAP 1-bの範囲を以下のように区分した。まずギャップ形成木であるイヌブナ根倒木の直径48cmに相当する樹冠面積を図-2に示した回帰式より求めた。次に樹冠が円形であったと仮定してイヌブナ根倒木の根株の位置を中心とする樹冠円を図-1中に描いた。最後にその円に含まれる範囲をGAP 1-b、それ以外の範囲をGAP 1-aとして区分した(図-1)。

GAP 1-aは胸高直径65cmのブナが倒れて生じたギャップで、同ギャップに樹冠の接するイヌブナ林冠木のうち8本が1955年に成長量を増大させていることから(図-3)、1955年頃に生じたギャップであると考えられた。なお、ギャップが形成されてから35年経過した時点でも、ギャップは大きく疎開したままであった(図-1)。GAP 1-a内部の樹種構成を見ると(表-6)、ハウチワカエデとヒナウチワカエデなどのカエデ属が主体であり、ブナ類2種の更新木はなかった。したがって、GAP 1-aは今後、ギャップの周辺部は樹冠が接しているイヌブナ林冠木が、その内部はカエデ属が主体となりギャップを修復していくものと考えられた。

GAP 1-bは胸高直径48cmのイヌブナが倒れて生じたギャップで、同ギャップに樹冠の接する

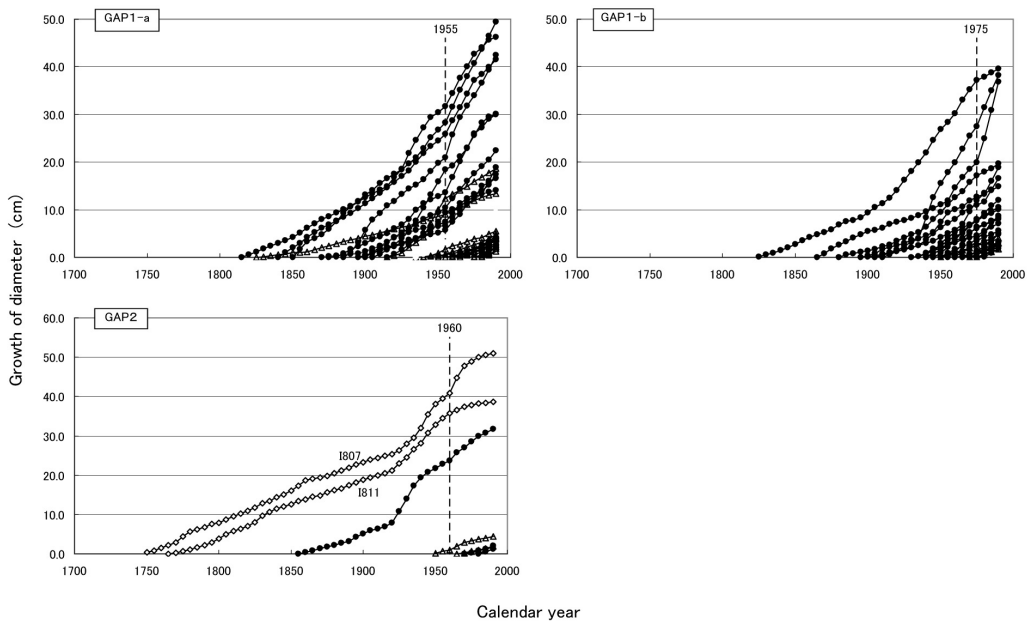


図-3 GAP 1 -a, GAP 1 -b, GAP 2 の内部あるいは樹冠がそれに接する位置にある個体の直径成長
Fig. 3. Diameter growth curve of trees on the circumference or inside the gaps GAP 1 -a, , GAP 1 -b and GAP 2 .

● *Fagus japonica*, ◇ *Fagus crenata*, △ Other tree species
Broken line: period of gap formation.

イヌブナ林冠木 2 本（1990 年の胸高直径が 38.2cm と 36.8cm）が 1975 年に成長量を増大させていたことから（図-3），1975 年頃に生じたギャップであると考えられた。GAP 1 -b は今後これら 2 本のイヌブナ林冠木が主体となりギャップを修復していくものと考えられた。

GAP2 は胸高直径 34cm のイヌブナが倒れ，その下敷きとなり幹折れしたイヌブナ 1 本（胸高直径が 18cm）とともに生じたギャップであった（現在の面積は 48 m²）。同ギャップでは 1960 年にイヌブナとブナ（Fc06）の林冠木各 1 本が成長量を増大させていたことから（図-6）1960 年頃に生じたギャップであると推定した。ブナ（Fc07）は 1960 年に成長量を減少させており，ギャップ形成時に樹冠の一部が欠損したなどのことも考えられるが，今回は成長量の減少とギャップ形成との関連については明らかにすることができなかった。なお，同ギャップの周辺部では樹冠の接するブナ類 2 種が，ギャップ内部ではイヌブナ（胸高直径 34cm）の下敷きとなり幹折れしたイヌブナ株から萌芽した幹 2 本とカエデ属の 2 本が，ギャップを修復していくものと考えられた。

4.6. 成長量が増大していた主要年の林冠木の樹冠分布状況

現在林冠木となっている個体の成長量が増大していた年の経年頻度分布（図-4）を見ると，10 本以上が成長量を増大させていた年が 1920 年，1930 年，1935 年，1955 年，1960 年の 5 回（以下，主要年とする）あった。成長量が増大していた主要年の林冠木の樹冠分布状況を図-5 に示

す。1955年に成長量を増大していた林冠木のうち8本がGAP1-aに樹冠が接する位置に、1960年に成長量を増大させていた林冠木のうち2本がGAP-2に樹冠の接する位置にあった。さらに林冠木のうち11本がA2からA7にかけて分布しており、それらは1934年に調査区の斜面上側で行われた皆伐施業の影響により1935年に成長量を増大させたと推察された。これらのことから成長量が増大した林冠木は、過去に生じたギャップに樹冠が接していたものが多いと考えられた。

なお1930年に成長量を増大させていた林冠木のうち、C1とD1に位置するものが7本あり、それらのうち5本は現在の面積が14㎡のギャップに樹冠を接していた。これらのことから、このギャップはC1・D1を中心に1930年頃に生じたものと推察した。

4.7. イヌブナ樹冠群の更新特性

CC1は林冠木がイヌブナである樹冠群で、イヌブナはCC1の内部に46株あった。それらは全35小区画のうち28小区画にあり(表-7)調査区内に広く分布していた。一方、イヌブナ株のうち直径30cm以上の幹(林冠木の平均直径は29.2cm)を含む株が30株、樹高12m以上の幹(林冠木)を含む株が37株、樹齢が120年以上の幹(林冠木の平均樹齢は114年)を含む株が22株あり(表-7)、比較的大きなサイズや樹齢を持つ幹を含むイヌブナ株が調査区全体に広く分布していた。

表-6 GAP1-aの樹種構成

Table 6. Floristic composition of trees in a crown gap GAP1-a

Tree species	本数	本/ha	本%	株数	株/ha	株%	本/株	最大直径	最大樹高	胸高断面積	胸高断面積/ha	相対優占度
	N	N (no./ha)	N(%)	S	S (no./ha)	S(%)	N/S	Dmax (cm)	Hmax (m)	BA(m ²)	BA (m ² /ha)	RD(%)
<i>Acer japonicum</i>	8	364	26.7	3	136	15.8	2.7	13.9	8.4	0.0191	0.8686	59.5
<i>Acer tenuifolium</i>	7	318	23.3	5	227	26.3	1.4	4.6	4.4	0.0065	0.2951	20.2
<i>Acer palmatum</i> var. <i>amoenum</i>	1	45	3.3	1	45	5.3	1.0	5.6	5.4	0.0025	0.1120	7.7
<i>Acer sieboldianum</i>	2	91	6.7	2	91	10.5	1.0	4.9	4.8	0.0020	0.0917	6.3
<i>Acer micranthum</i>	1	45	3.3	1	45	5.3	1.0	3.3	4.8	0.0009	0.0389	2.7
<i>Acer mono</i> var. <i>connivens</i>	2	91	6.7	1	45	5.3	2.0	2.3	3.0	0.0004	0.0198	1.4
<i>Acer palmatum</i>	1	45	3.3	1	45	5.3	1.0	2.1	3.0	0.0003	0.0157	1.1
<i>Callicarpa mollis</i>	5	227	16.7	2	91	10.5	2.5	0.8	2.4	0.0001	0.0057	0.4
<i>Pterostyx hispidus</i>	1	45	3.3	1	45	5.3	1.0	1.1	2.4	0.0001	0.0043	0.3
<i>Pterocarya rhoifolia</i>	1	45	3.3	1	45	5.3	1.0	1.0	1.9	0.0001	0.0036	0.2
<i>Tilia japonica</i>	1	45	3.3	1	45	5.3	1.0	1.0	2.4	0.0001	0.0032	0.2
	30	1,364	100.0	19	864	100.0	1.6			0.0321	1.4586	100.0

N.B. All the trees with height(H) larger than 1.3m were surveyed in Oct. and Nov. 1990, plot area:0.0223ha, N: number of stems, S: number of stools, Dmax: maximum DBH, Hmax: maximum height, BA: basal area and RD: relative dominance.

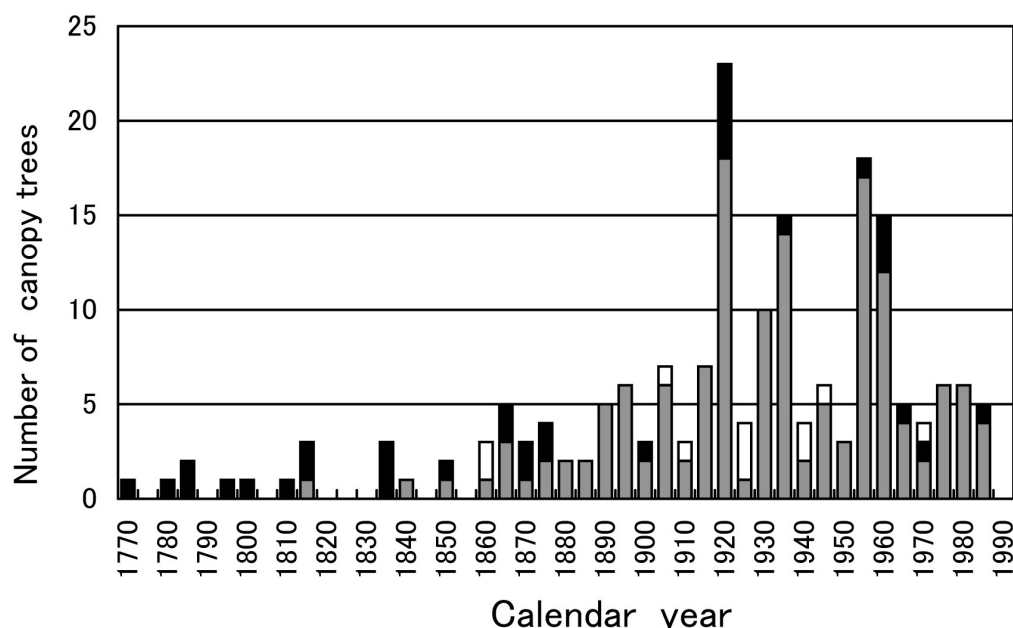


図-4 5年毎の成長比率が1.7倍以上であった林冠木本数の経年変化
 Fig. 4. Change of the number of canopy trees in which diameter growth rate in every five years was over 1.7.

■ *Fagus japonica*, ■ *Fagus crenata*, □ Other tree species

イヌブナは大きな林冠破壊が長期間ない場合、林冠を構成するイヌブナ幹が数本単位で欠損して林冠が小面積に破壊され、その空間を萌芽幹が更新することにより個体（株）を維持し続けるという更新特性があり（大久保2002）、そうして発達したイヌブナの株構造は、ひとつの株に幅広いサイズや樹齢の幹を持っている（大久保2002）。本調査区のイヌブナ株もそのような構造を持つことから（表-7）、CC 1 も多くの株が一斉に更新した林分ではなく、イヌブナ株内の幹が枯死することにより起こる小面積の林冠破壊と、そうして生じたギャップの内部あるいは樹冠が接する幹の更新による修復を繰り返していることが示唆された。

4.8. ブナ樹冠群の発年代と直径成長経過

CC2～CC6はブナからなる樹冠群で（図-1）、そのうち年輪解析から樹冠群の形成年代が推定できたのはCC2, CC4, CC5であった。なお、CC3とCC6は樹冠群を構成するブナの根株が調査地外にあり年輪解析を行なわなかったので形成年代を推定できなかった。

形成年代を推定できた樹冠群の現在の面積はCC2が291 m²、CC4が124 m²、CC5が328 m²で（発生当時のギャップ面積は不明）、ブナの本数と樹齢はCC2が4本で217～230年生、CC4が2本で224年生と244年生、CC5が3本で215～225年生であった。なおブナ樹冠群の内部あるいは樹冠がそれに接する位置にある幹の直径成長経過は図-6に示すとおりであった。

ブナ各個体の樹齢（Fc05を除く）は215～244年生と比較的近かったが、同じ樹冠群にあるブナであっても成長量が増大した年や回数が個体によって異なっていた（図-5）。その一方でブナ各個体が成長量を増大させた年には、そのブナと現在樹冠を接している個体における成長量の増



図-5 1920年, 1930年, 1935年, 1955年, 1960年における5年毎の成長比率が1.7倍以上であった林冠木の現在の樹冠分布状況

Fig. 5. Crown projection diagram of canopy trees in 1990 in which diameter growth rate in every five years in 1920, 1930, 1935, 1955, 1960 was over 1.7.

A black thick line shows a canopy tree in 1990 in which diameter growth rate in every five years was over 1.7.

The other introductory notes are the same as figure 1.

表-7 調査区内におけるイヌブナ株別の直径階分布、樹高階分布、樹齡階分布
Table 7. Class distribution of DBH, height and age of stems ($H \geq 1.3m$) in each stool of *Fagus japonica* in a study plot

SN QN		DBH class (cm)												Height class (m)												Age class (yr.)*												Total											
		5	10	15	20	25	30	35	40	45	50	55	Total	2	4	6	8	10	12	14	16	18	20	22	Total	0	10	20	30	40	50	60	70	80	90	100	110		120	130	140	150	160	170	180	Total			
1	A1	19	6	2	1	0	0	0	0	0	1	29	8	11	4	2	1	0	2	0	0	1	29	1	5	4	2	2	2	1	2	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	21			
2	A1	3										3	0	3									3	1	0	1																			2				
12	A2	8	2	0	1	0	0	1				12	3	5	2	0	0	0	0	0	2			12	1	3	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1							7			
20	A4	7	1	0	2	0	0	0	0	1	1	12	4		3	0	1	0	0	1	3			12	0	3	0	1	0	1	1															3			
21	A4	33	8	2	2	0	0	1	3			49	17	11	8	3	4	0	1	1	0	3	1	49	0	2	5	1	2	2	0	0	0	1	0	0	0	0	1							15			
22	A4	1										1	0	1									1																					0					
25	A5	5	1	0	1	0	1					8	1	4	1	0	0	0	0	0	2			8	0	0	1	0	0	0	0	1	0	1											3				
40	A6	8	4	3	2	1	0	1	1			20	0	7	3	3	2	0	3	0	1	1		20	0	0	1	3	2	0	0	2	0	2	0	0	0	0	0	0	1					12			
45	A6	14	3	0	2	0	2	1	1			23	0	14	2	1	0	0	3	0	1	1		23	0	2	2	1	0	0	0	1	0	1												7			
46	A6	1	1	0	1							3	0	1	0	1							3	0	0	1	0	1	0	0	1													3					
51	A7	13	1	2	2	0	0	1	0	1		20	0	8	4	2	0	2	1	1	0	2		20	0	1	4	0	2	1	0	0	1	0	0	1										11			
102	B1	18	1	0	0	0	0	1				20	6	10	3	0	0	0	0	0	1			20	1	4	1																		6				
11	B2	31	3	1	0	0	2					37	18	11	4	0	2	0	0	0	0	1	1	37	3	8	0	1	1	1	0	0	1	0	0	1	0	1								17			
93	B2	1										2	0	1	1								2	0	1	0	1																	2					
13	B3	9	4	0	1	0	1	0	0	1		16	2	5	3	3	0	0	1	0	0	1	1	16	0	4	3	1	3	0	0	0	0	1	1	0	1								14				
83	B3	2										2	0	2									2																					0					
90	B3	4	0	1								5	0	3	1	0	0	0	1				5	0	2	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1									4					
78	B4	4	1	2				1				8	0	3	2	1	1	0	0	1			8	0	0	0	0	2																2					
79	B4	24	3	0	0	0	1					31	0	19	6	2	1	0	0	1	1			31	2	7	3	0	0	1																17			
74	B5	0	1									1	0	0	0	1							1	0	0	0	0	0	1															1					
69	B6	27	1	0	3	0	0	0	1	1		33	7	15	6	0	0	2	1	0	1	1		33	0	4	2	0	0	0	1	0	0	1												8			
58	B7	14	1	1	0	0	2					18	2	9	4	0	1	0	0	0	2			18	0	3	3	0	0	0	0	3														9			
105	C1	21	3	2	0	0	2	1				29	0	11	10	3	0	1	0	1	1	2		29	1	9	5	2	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1			20		
106	C1	22	0	1	0	1	0	0	1			25	4	14	3	2	0	0	1	0	1			25	0	5	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1			8	
108	C2	31	7	1	2	2	0	0	1	1		46	9	12	12	3	2	1	1	2	3			46	0	3	4	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1			12
115	C3	12	2	0	1	1						16	3	6	4	1	0	0	0	1	1			16	0	3	4	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1			10	
116	C3	14	2	1	0	0	1	2				20	4	7	4	2	0	0	0	0	0	3		20	2	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1			7	
127	C5	7	1	0	1	0	1					10	2	5	0	1	0	0	1	0	1			10	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1			3	
147	C7	2	2	0	1	0	0	1				9	0	1	3	1	1	0	0	0	1	2		9	0	1	0	0	0	0	1															2			
193	D1	13	0	2	0	0	1					16	5	7	1	0	0	1	0	1			16	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1			2	
198	D1	0	0	0	1							1	0	0	0	0	0	0	1				1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1			1		
187	D2	35	2	2	0	0	0	1	0	1		41	6	23	7	1	1	0	0	1	1	1		41	2	2	6	1																		11			
170	D4	9	2	0	0	0	1					12	3	6	1	1	0	0	0	0	0	1		12	0	2	0	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1			6
173	D4	2	0	0	1							3	1	1	0	0	0	0	0	0	1			3	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1			2	
174	D4	15	1	0	0	0	1					17	3	12	0	1	0	0	0	0	0	1		17	0	1	3	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1			6
164	D5	14	0	0	0	0	0	1				15	6	7	1	0	0	0	0	0	0	1		15	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1			3
163	D6	9	1	0	1	0	2	0	0	1	1	15	0	7	2	0	1	1	0	0	2	1	1	15	1	3	2	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1			10
200	E1	4	1	0	1							6	1	3	0	1	0	0	1				6	0	3	0	0	0	1																	4			
201	E1	15	1	2	2	0	1	0	1			22	5	9	1	0	1	0	3	1	1	0	1	22	1	2	1	0	1	0	1	1	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1			10	
202	E1	1										2	0	1	0	0	1						2	0	1																				1		1		
204	E2	3	1	0	1	0	0	0	1			6	2	1	0	1	0	0	1	0	0	1		6	0	0	1																			1		1	
208	E2	1										1	0	1									1	1																					1		1		
215	E3	1										1	0	1																																			

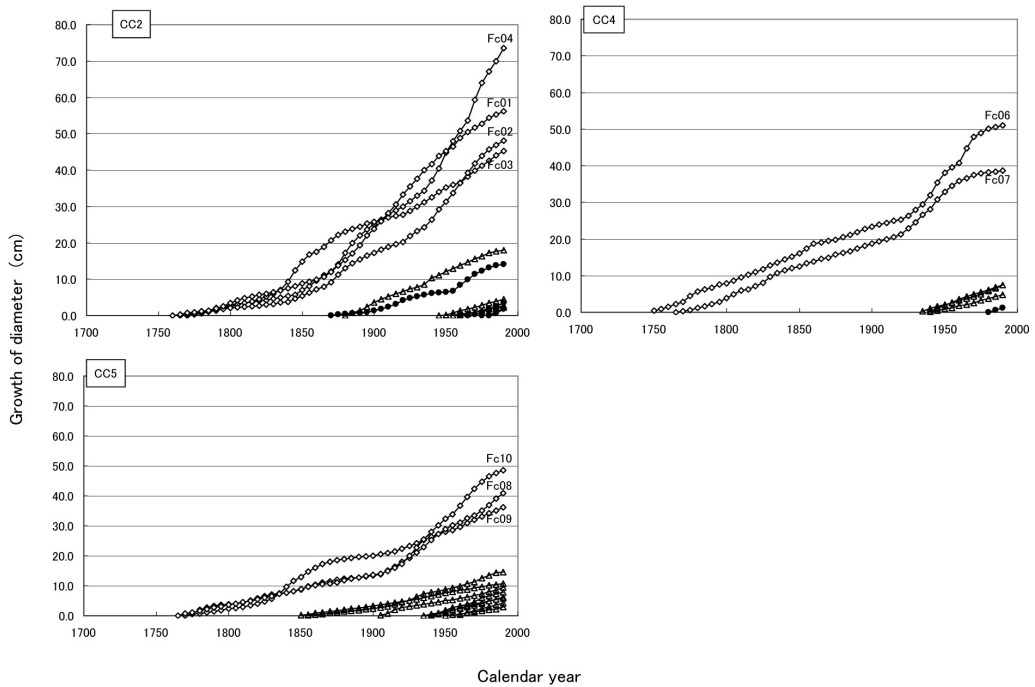


図-6 樹冠群CC2, CC4, CC5の内部あるいは樹冠がそれに接する位置にある個体の直径成長
Fig. 6. Diameter growth curve of trees on the circumference or inside the crown clusters CC2, CC4 and CC5.

● *Fagus japonica*, ◇ *Fagus crenata*, △ Other tree species
Fc01 ~ Fc10 *Fagus crenata* number

大した年と一致したものが数本見られた。1920年以降についてそれらの本数をあげると(図-5), Fc01は1960年にイヌブナ3本, Fc2とFc3は1920年にイヌブナ3本, Fc3とFc4はイヌブナ3本, Fc06とFc07は1920年にイヌブナ4本, Fc10は1955年にイヌブナ4本であった。これらブナおよびイヌブナ4~6本が同時に成長量を増大させた年には、現在それらの樹冠が接している付近でギャップが生じていたものと推察された。

Fc05は年輪数が56で、樹冠がC1・D1にある現在の面積が14㎡の小規模ギャップに接していた。この小規模ギャップは、樹冠の接する林冠木5本が成長量を増大させた年から(図-5), 1930年頃に生じたと推定された。これらのことからFc05は1930年頃に生じたギャップを契機に更新したものと考えられた。

4.9. 他の広葉樹類の樹冠群の発生年代

CC7~CC12はブナ類2種以外の落葉広葉樹類が林冠木である樹冠群で、それらのうち樹冠群の発生年代を推定できたCC8, CC9, CC10, CC12の内部あるいは樹冠がそれに接する位置にある個体の直径成長経過を図-7に示す。なお、CC7とCC11は樹冠群を構成する個体の根株が調査地外にあり年輪解析を行なわなかったため、その形成年代を推定できなかった。

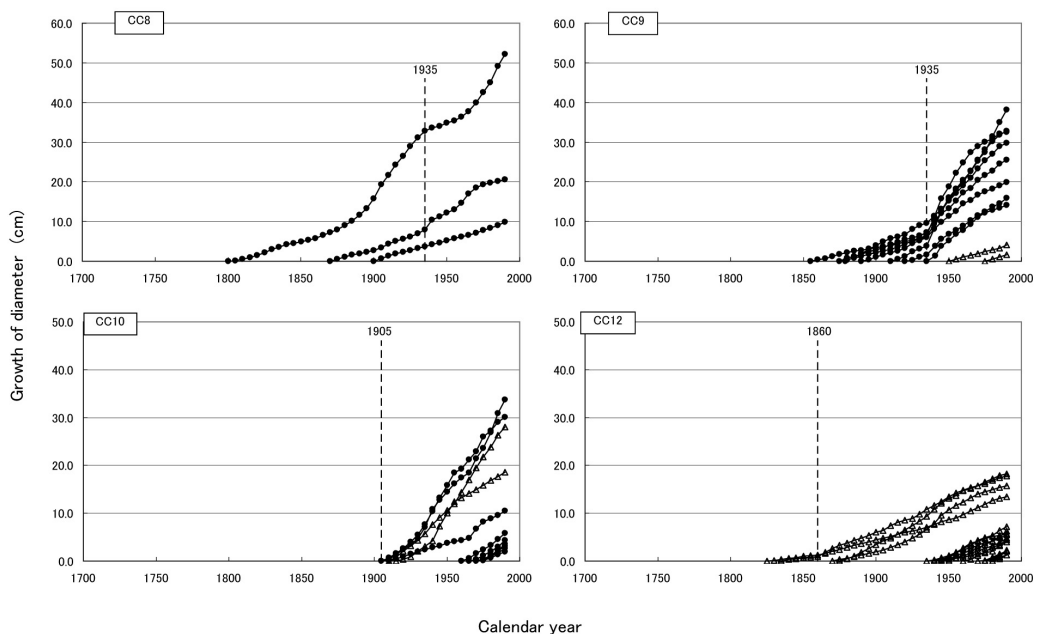


図-7 CC8, CC9, CC10, CC12の内部あるいは樹冠がそれに接する位置にある個体の直径成長
Fig. 7. Diameter growth curve of trees on the circumference or inside the crown clusters CC8, CC9, CC10 and CC12.

● *Fagus japonica*, ◇ *Fagus crenata*, △ Other tree species
Broken line: period of gap formation.

CC8とCC9を含む調査区の斜面上側の天然生林50.17haは1934年に伐採されている（東京大学秩父演習林2000）。伐採から72年経過した2005年の優占種はイヌブナ、ウダイカンバ、ミズキ、ウリハダカエデなどの落葉広葉樹類であった（菊地2007）。CC8とCC9の直径成長経過を見ると（図-7）、CC8に樹冠を接していたイヌブナのうち1935年に成長量を増大させたものが1本、減少させたものが1本、CC9に樹冠を接していたイヌブナのうち1935年に成長量を増大させたものが7本あった。さらに、1935年に成長量を増大させた林冠木がA2からA7にかけて11本あった（図-3）。このことからCC8とCC9は1934年の伐採跡地の一部で、伐採後にウダイカンバ、ミズキ、ウリハダカエデなどの落葉広葉樹類が更新した樹冠群であった。

CC10は1905年頃形成された樹冠群で（図-7）、現在はヒナウチワカエデ、ヒトツバカエデが林冠木となっていた。

CC12は1860年頃形成された樹冠群で（図-7）、構成樹種はハウチワカエデ、コハウチワカエデ、ヒナウチワカエデを主体にカエデ属5種からなり、現在の面積は37㎡であった。

5. 考 察

イヌブナ樹冠群であるCC1は、直径30cm以上、樹高12m以上、樹齢120年以上の幹を含む株が全体に広く分布してした。さらに大久保（2002）が示したのと同様に、各株の構造からも同樹冠群は全体が一斉に更新した林分ではなく、イヌブナ株が枯死と萌芽により株内の幹を交代させながら徐々に更新してきたものと推察された。

GAP 1 -a の内部にはイヌブナならびにブナの実生由来と思われる更新木は存在していなかった。その理由として、GAP 1 -a が形成されたその前年は調査区のブナ類2種とも豊作でなかったことが考えられる。本調査区では1988年にイヌブナのみが豊作（梶ら2001）となり、その翌年に雨水により林冠の21.4%が疎開し（梶ら1991a）、さらに1990年に調査区全体が皆伐された。菊地（2005）は、本調査区において皆伐から14年経過した2004年に調査を行い1,431本/haもの実生由来のイヌブナ稚樹があることを確認している。また、大久保（2002）はイヌブナ林でイヌブナの実生更新が成功する条件として、豊作と大規模なギャップ形成のタイミングが一致することをあげている。以上のことから、本調査区においてもイヌブナ豊作年と大規模ギャップの形成のタイミングが合えば、イヌブナの実生更新は可能であると考えた。

林冠木がブナである樹冠群の現在の面積はCC2が291 m²、CC4が118 m²、CC5が328 m²でいずれも100 m²より大きく、それらは1740～1770年という近い年代に発生した個体により林冠が構成されていた。なおブナの樹齢（Fc05を除く）は215～244年生と比較的だったが、同じ樹冠群にあるブナであってもその後の直径成長経過が個体によって異なっていた。その理由のひとつとして、成長の良好な時期のある個体は成長量を増大させた年に、そのブナと樹冠が接していた場所にギャップが生じ、光条件が好転したことが考えられる。秩父山地（OHKUBO *et al.* 1988）や奥鬼怒（OHKUBO *et al.* 1996）のイヌブナ林では林冠形成木の単木倒壊によって形成されたギャップが、ギャップ付近やギャップ中のイヌブナ株からの萌芽幹の樹冠が拡大することで、ギャップの修復に寄与することが指摘されている。本調査区の場合でも、ブナと樹冠が接していた場所にギャップが生じて光条件が好転した場所で、ギャップに樹冠が接していたブナおよびイヌブナが樹冠を拡大させたことによって、成長量が増大したものと推察した。

本調査区内の胸高直径が5 cm以上のブナは、樹齢が215～244年のブナ9本と、直径16.2cmで年輪数が56のブナ（Fc05）しか見られなかった。なおFc05は1930年頃に生じたギャップの内部で更新していた。その一方で、本調査区に近接する面積6.875haの大面積長期森林動態プロット（澤田ら2005）におけるブナの直径階分布は5-10cmの階級で最も本数（同階級のブナはヘクタール当たり13.8本）の多いL字型の分布を示し（澤田ら2005）、イヌブナ-ブナ林の更新を数ヘクタールの面積でみると、決して直径が5-10cmのブナが少ない状態ではなかった。イヌブナと同様にブナについても堅果の豊作年と大規模なギャップ形成のタイミングが合うなどの条件が揃えば、実生更新が可能であると考えられる。そのことを検証するためにも、大面積長期森林動態プロットの定期的な毎木調査（澤田ら2005）と、同プロット内に設置したシードトラップによるイヌブナとブナの堅果落下量調査（梶ら2001）を継続していく必要があると考える。

CC8とCC9は天然生林50.17haが1934年に伐採された跡地の一部に相当し、ウダイカンバ、ミズメ、ウリハダカエデなどの落葉広葉樹主体の樹冠群であったが、伐採されたイヌブナ株からの萌芽幹が所々に見られ、次第にイヌブナの優占度が増していくものと考えられる。先述のように本調査区の全域は1990年12月に皆伐されたが、それから14年経過した2004年に再生状況を明らかにする目的で菊地（2005）が毎木調査を行っている。その結果、ウダイカンバ、ミズメ、ウリハダカエデ、ミズギが7m以上の階層で優占し、イヌブナは1～5mの階層に多く見られた。したがって本調査区においても、先駆性の高い落葉広葉樹類が林冠を一時的に占有するが、次第にイヌブナの優占度が増していくものと予測された（菊地2005）。以上のように、1934年に伐採された林分と、本調査区の伐採後17年目の調査結果（菊地2005）では、次第にイヌブナの優占度が増していくと予測される点で一致しており、大規模なギャップが発生した場合には、イヌブナが

速やかにギャップを埋めるのではなく (OHKUBO *et al.* 1988, 大久保 2002, 菊地 2005), 一旦, 先駆性の高い落葉広葉樹類からなる優占林分となり, 長い年月を経て次第にイヌブナの優占度が増していくと予測された。

現在の面積が 223 m²である GAP1-a では, ギャップが形成されてから 35 年経過していたにも関わらず, ギャップ周辺にあったブナ類 2 種だけではギャップを修復しきれていなかった。そうした場合, ギャップ内にブナ類 2 種の前生樹がある場合にはそれらが更新してギャップを埋めるが, ブナ類 2 種の前生樹がギャップ内にはない場合には, 他の広葉樹類がギャップを修復するものと考えられた。ただし, GAP1-a ではハウチワカエデ, コハウチワカエデ, ヒナウチワカエデなどのカエデ属が主体となって更新していたのに対し, 本調査区に隣接して 1934 年に 50.17ha が伐採された林分や, 1990 年に 0.35ha が伐採された本調査区の 14 年後の林分では, 伐根からの萌芽により更新したイヌブナと, ウダイカンバ, ミズメ, ウリハダカエデ, ミズキなどの先駆性の高い落葉広葉樹類が優占していた。これらの結果から, ギャップの更新や修復に関わる樹種は攪乱の種類やギャップの大きさによって異なることが示唆された。

要 旨

秩父山地の標高 1,160m 地点にあるイヌブナ-ブナ林の更新様式を探る目的で, 1990 年に毎木調査と年輪解析を行い, 林分構造と齢構造を明らかにした。また現在の面積が 48 m²と 252 m²の林冠ギャップ 2ヶ所について発生年代と修復状況を明らかにした。さらに現在林冠を構成している樹種により区分した樹冠群ごとに, 樹冠を構成している樹木の更新状況を林分構造, 齢構造, 成長経過から明らかにした。これらのことからイヌブナ-ブナ林の更新特性について検討した。

調査区で 1990 年に出現していた樹種数は 26 種で, 本数密度は 2,800 本/ha, 胸高断面積合計は 33.2 m³/ha であった。林冠は主にイヌブナとブナで構成され, イヌブナが本数の 72.0%, 相対優占度(RD)の 78.8%を占め優占していた。ブナは本数の 1.0%, RDの 15.8%を占めていた。立枯木や幹折木等の枯死木は樹種数が 6 種で, 枯死木の本数密度は 189 本/ha, 胸高断面積合計は 9.3 m³/ha であった。そのうちイヌブナが本数の 89.4%, RDの 60.9%を, ブナが本数の 3.0%, RDの 37.2%をそれぞれ占めていた。調査区に占める林冠木の樹冠投影面積の割合は 87.2%で, 樹種別割合はイヌブナが 65.7%, ブナが 17.2%, 他の広葉樹類が 4.3% であった。ギャップの占める割合は 12.8%で, 最大面積は 252 m², 二番目が 48 m², 三番目が 37 m², その他は 15 m²未満であった。

イヌブナが優占する樹冠群では直径 30cm 以上, 樹高 12m 以上の幅広いサイズや樹齢 120 年以上の幹を持ったイヌブナ株が樹冠群全体に広く分布していたことから, イヌブナ樹冠群は全体が一斉に更新したのではなく, イヌブナが株内の幹を交代させながら徐々に更新してきたものと推察された。

ブナが優占する樹冠群は現在の面積が 118 m²~328 m²で, 1740~1770 年に発生した個体により林冠が構成されていることから, ほぼ同年代に更新したものと考えられた。しかし, その後のブナの直径成長経過は個体により異なっていた。その理由のひとつとして, 成長の良好な時期のある個体は成長量を増大させた年に, そのブナと樹冠が接していた場所に林冠ギャップが生じ, 光条件が好転したことがあげられた。

1955 年に胸高直径 65cm のブナが倒れた際に生じた林冠ギャップは, 現在の面積が 223 m²で, 林冠ギャップ形成から 35 年経過した 1990 年の時点でも大きく疎開したままであった。同林冠

ギャップではハウチワカエデ、コハウチワカエデ、ヒナウチワカエデなどのカエデ属が主体となって更新していた。一方、本調査区に隣接して1934年に50.17haが伐採された林分や、1990年に0.35haが伐採された本調査区の14年後の林分では、伐根からの萌芽により更新したイヌブナと、ウダイカンバ、ミズメ、ウリハダカエデ、ミズキなどの先駆性の高い落葉広葉樹類が優占していた。これらのことから、林冠ギャップの更新や修復に関わる樹種は、攪乱の種類や林冠ギャップの大きさによって異なることが示唆された。

キーワード： イヌブナ・ギャップ・更新特性・秩父山地・ブナ・齢構成

引用文献

- 藤田昇（1986）日本海型ブナ林と太平洋型ブナ林の構造と組成．種生物学研究 **10**：1-12.
- 藤田昇（1987）ブナ林構成樹種の太平洋型分布と日本海型分布．植物分類・地理 **38**：311-329.
- 梶幹男・大久保達弘・沢田晴雄・佐々木潔州・大村和也・大畑茂・今堀悟郎（1991a）秩父地方山地帯天然林の更新に関する基礎的研究．昭和63年度～平成2年度 文部省科学研究費補助金（一般研究 C63560145）研究成果報告書．pp83.
- 梶幹男・澤田晴雄・五十嵐勇治・蒲谷肇・仁多見俊夫（2001）秩父山地のイヌブナ・ブナ林における17年間のブナ類堅果落下状況．東大演報 **106**：1-16.
- 梶 幹男・沢田晴雄・斉藤俊浩・斉藤 登・中山勇・赤岩朋敏・伊藤幸也（1991b）1989年2月下旬秩父演習林で発生した人工造林地雨水害の要因解析．東大演報 **85**：49-66.
- 菊地陽太（2005）林冠攪乱の規模の異なるイヌブナ天然林の再生過程－秩父山地での20年間の動態－．宇都宮大学農学部卒業論文．pp45.
- 菊地陽太（2007）天然林伐採後のイヌブナ（*Fagus japonica* Maxim.）二次林の更新過程とイヌブナの萌芽再生機構．宇都宮大学大学院農学研究科森林科学専攻修士論文．pp71.
- 吉良龍夫（1949）日本の森林帯．林業解説シリーズ **17**，42pp. 日林協，東京．
- 前田禎三・吉岡二郎（1952）秩父山岳林植生の研究（第2報）山地帯群落について．東大演報 **42**：129-150.
- NAKASHIZUKA, T. (1983) Structure and development process of sapling population in different aged gaps. Jpn.J.Ecol., **33**：409-418.
- 中静透（2004）林冠ギャップ．日本の森林／多様性の生物学シリーズ－① 森のスケッチ，東海大学出版会，28-39.
- 島野光司・沖津進（1993）東京郊外奥多摩，三頭山に分布するブナ・イヌブナ林の更新．日本生態学会誌 **43**：13-19.
- 島野光司・沖津進（1994）関東周辺におけるブナ林の更新．日本生態学会誌 **44**：283-291.
- OHKUBO, T., KAJI, M. & HAMAYA, T. (1988) Structure of primary Japanese beech (*Fagus japonica* Maxim.) forest in the Chichibu mountains, central Japan, with special reference to regeneration process. Ecol.Res. **3**：101-116.
- OHKUBO, T., TANIMOTO, T. and PETERS, R. (1996) : Response of Japanese beech (*Fagus japonica* Maxim.) sprouts to canopy gaps. Vegetatio **124**：1-8.
- OHKUBO, T. TANIMOTO, T. PETERS, R. SAWADA, H. & KAJI, M. (1998) Growth dynamics during canopy recruitment of sprout-origin stems in Japanese beech (*Fagus japonica* MAXIM.) stools in old growth forests of central Japan. J. Sustainable Forestry **6**：143-154.
- 大久保達弘（2002）イヌブナの萌芽特性及びイヌブナ天然林の更新に関する研究．宇都宮大学農学部演習林報告 **3**：81-86.
- 澤田晴雄・大久保達弘・梶幹男・大村和也（2005）秩父山地山地帯天然林における植生型および樹種個体群の空間分布と地形依存性．日林誌 **87**：293-303.
- TANAKA, N. (1985) Patchy structure of a temperate mixed forest and topography in the Chichibu Mountains, Japan. Jpn. J. Ecol. **35**：153-167
- 東京大学秩父演習林（2000）秩父演習林第九期森林調査簿．東京大学秩父演習林．112pp.

- 遠山三樹夫 (1965) 大室山のイヌブナ林 - 富士山の森林植生 第II報 - . 日本生態学会誌 **15** : 139-142.
- URYU, T. A. (1997) Gap characteristics and gap regeneration process in a climax beech forest, Chichibu Mountains - central Japan. Master's thesis of Department of Forest Science, Faculty of Agriculture, the University of Tokyo. 45pp.
- YAMAMOTO, S. (1989) Gap dynamics in climax *Fagus crenata* forests. Bot.Mag.Tokyo, **102** : 93-114.
(2007年10月31日受付)
(2008年5月12日受理)

Summary

In order to explore the regeneration pattern in a natural beech forest (*Fagus japonica* Maxim. and *F. crenata* Blume), a research plot with an area of 0.35 ha was established at an altitude of 1,160 m in the Chichibu mountains, central Japan.

The diameter at breast height (DBH) and height (H) of all trees taller than 1.3 m were measured. Stem analysis had been carried out in the study plot in 1990 on 45% of the trees in order to clarify and categorize the age structure. Using the tree species that constituted the measured canopy in 1990, crown cluster and gaps were measured and classified into separate groups. The regeneration characteristics in the natural beech forest were analyzed on the basis of the relationship between annual ring analysis and crown dynamics.

Twenty-six species were recorded in the study plot. The total number of trees and basal area (BA) were 2,800/ha and 33.2 m²/ha, respectively. The study stand was dominated by *F. japonica*, which occupied 72.0% in terms of number of trees and 78.8% in relative dominance (RD). The number of trees and RD of *F. crenata* were 1.0% and 15.8%, respectively. Six species were recorded as dead trees (DBH ≥ 5cm) in the study plot. The total number and basal area of dead trees were 189/ha and 9.3 m²/ha, respectively. The ratio of the number and RD of dead trees of *F. japonica* against all dead trees were 89.4% and 60.9% and those of *F. crenata* were 3.0% and 37.2%, respectively. Total crown cover was 87.2% of which 65.7% was occupied by *F. japonica*, 17.2% by *F. crenata* and the remaining 4.3% was occupied by other deciduous tree species. The total gap area in the canopy was 12.8%. The largest gap was 252 m², followed by 48 m² and 37 m². Other gaps were less than 15 m².

In the crown cluster group dominated by *F. japonica*, specimens of *F. japonica* that had stools from which stems with a DBH greater than 30cm, height larger than 12m and age more than 120 years were widely distributed. Therefore, the whole crown cluster dominated by *F. japonica* did not seem to have regenerated simultaneously but was regenerated gradually by stem replacement from stools.

The area of the crown cluster dominated by *F. crenata* in 1990 was 118 - 328 m². *F. crenata* trees were considered to have regenerated at almost the same time between 1740 and 1770. However, the diameter growth progression differed individually in the case of *F. crenata*. One reason for the increase in diameter growth of the crown trees of *F. crenata* was improved light conditions caused by the formation of small-scale gaps adjacent to the crown of dominant *F. crenata* trees.

A large-scale gap with an area of 223 m² still existed in 1990 even after it was formed 35 years ago when a specimen of *F. crenata* of 65cm DBH fell in 1955. In this gap, species such as *Acer*

japonicum, *A. sieboldianum*, and *A. tenuifolium*, have mainly regenerated.

To estimate the recovery process of disturbed stands, we observed two secondary stands, one was cut by 50.17 ha in 1934 near the study plot and the other was this study stand which was cut by 0.35ha accidentally in 1990, 14 years after its establishment. Both of these clear-cut areas were dominated by pioneer deciduous broad-leaved trees such as *Betula maximowicziana*, *B. grossa*, *Acer rufinerve*, and *Swida controversa*. From these results, it was suggested that the species that regenerate in gaps or fill gaps differs greatly according to the magnitude of disturbance and size of gap.

Key words: Age structure, Chichibu mountains, *Fagus japonica*, *Fagus crenata*, Gap, Regeneration characteristics of tree species

