

## 広島県芸北町臥竜山ブナ林の大ギャップにおける樹木の更新

大財 順子<sup>1)</sup>・中越 信和<sup>1)</sup>・根平 邦人<sup>1)</sup>・井田 秀行<sup>2)</sup>

<sup>1)</sup> 広島大学総合科学部・<sup>2)</sup> 長野県自然保護研究所

### Regeneration of Woody Plants in the Large Gap in Beech Forest on Mt. Garyu, Hiroshima Prefecture

Yoriko OTAKARA<sup>1)</sup>, Nobukazu NAKAGOSHI<sup>1)</sup>, Kunito NEHIRA<sup>1)</sup> and Hideyuki IDA<sup>2)</sup>

<sup>1)</sup> Faculty of Integrated Arts and Sciences, Hiroshima University, Higashi-Hiroshima 739-8521  
and <sup>2)</sup> Nagano Nature Conservation Research Institute, Kitago, Nagano 381-0075

**Abstract:** The impact of typhoon 19 of 1991 created a large gap in the beech forest on Mt. Garyu in Geihoku-cho. Seven years have passed since the disturbance, and the current stand structure in the large gap has now been studied. Every newly established individual tree which had a DBH of 2 cm or more was listed and its location recorded, but all the newly established beeches were recorded regardless of size. As a result, *Acer shirasawanum* and *Fagus crenata* were found to be the most abundant. The spatial distribution of these 2 species showed that they tended not to coexist. The rate of establishment of other tall tree species was low; thus in the near future a forest canopy will be formed by *Acer shirasawaum* and *Fagus crenata*.

© 1999 Geihoku-cho Board of Education. All rights reserved.

#### はじめに

一般に、極相林や成熟林は、林冠ギャップ（林冠の疎開した部分）の形成による部分的な枯死と再生を繰り返すモザイク状の再生複合体を構成することによって維持されている（Watt, 1947; Brokaw, 1985）。このような森林の維持機構として、林冠ギャップの形成などの自然攪乱が重要な役割を果たしていることが認識されている（White, 1979; 山本 1981; 中静・山本 1987）。日本のブナ林においても更新様式に関する研究が数多くなされ、その維持機構が明らかにされつつある。これまでの日本のブナ林における研究では、1～数本の倒木により形成される面積50～200m<sup>2</sup>程度のギャップについてのものがほとんどで、500m<sup>2</sup>を超えるギャップについての研究は少ない（山本 1984）。しかし、急傾斜地の多い日本では、そのような小規模な攪乱ばかりではなく、稀に襲来する猛烈に強い台風によって強度の攪乱が生じることも少なくない（Ida & Nakagoshi, 1998）。このような自然攪乱は、森林の更新動態において重要な意味をもつとされているものの

(中静 1995), その直後から更新過程が観察された例はほとんどない。

本研究では、稀にみる強い台風(1991年台風19号)によってブナ林に形成された大ギャップを対象とした(写真1)。この大ギャップは、面積4,100m<sup>2</sup>とこれまでに国内のブナ林で報告されているギャップの中でも最大級のものである。その形成過程はすでに Ida & Nakagoshi (1998) によって明らかにされており、隣接する古いギャップから入り込んだ暴風がひきがねとなって、多数の大径木で構成される集団がドミノ倒し状に倒れたことが大ギャップ形成の原因であると推察された。

本稿では、台風による攪乱から7年経過した大ギャップ内に存在する樹木の個体群の構造を把握し、大ギャップ形成後の再生過程について考察することを目的とした。

### 調査地と方法

調査地は広島県山県郡芸北町臥竜山(標高1,223.4m)の成熟したブナ林である。臥竜山のブナ林は、植物社会学的には、ブナ・クロモジ群集にトチノキ・ジュウモンジシダ群集を交えた湿生ブナ林として区分される(堀川・佐々木 1959)。高木層・亜高木層ではブナが優占しており、他にトチノキ、サワグルミ、オオイタヤメイゲツなどが、低木層では、クロモジ、オオカメノキ、タンナサワフタギなどが、草本層では、オクノカンスゲ、コバノフユイチゴ、ヤマアジサイなどがみられる。

調査は、1991年の台風19号によって山頂付近の北西斜面に形成された大ギャップで行った(図1)。大ギャップではブナをはじめ40本の大径木が被災しており、そのうち30個体が根返りであった(Ida & Nakagoshi, 1998)(写真2)。

1997年の春季から概査し、続いて1998年8月から10月にかけて、大ギャップ全域(4,100m<sup>2</sup>)を対象に、胸高直径2cm以上20cm未満の生存立木の全種全幹について、種名、胸高直径(cm)、樹高(m)ならびに個体位置を記録した。この際、根元からの萌芽は、それぞれを独立した幹として扱った。なお、大ギャップ内に存在する胸高直径20cm以上の生存幹は22本で、そのうちわけは、ブナ15本、トチノキ2本、オオイタヤメイゲツ4本、ホオノキ1本である。

### 結 果

大ギャップ内における胸高直径2cm以上20cm未満の胸高断面積合計と立木密度を表1に示す。出現種数は23種、大ギャップ全体の立木数は471本であった。胸高断面積合計では、ブナが最も優占し、次いでオオイタヤメイゲツ、アオダモ、トチノキの順であった。立木密度ではオオイタヤメイゲツが最も高く、次いでブナ、アオダモ、オオカメノキの順であった。これらはいずれも臥竜山ブナ林の鬱閉林分内でも比較的よくみられる種であった。先駆性の樹種であるタラノキは鬱閉林分では殆どみられないが、大ギャップ内では根返りによって土壌が攪乱された場所に多くみられた。クロモジは大ギャップ内で小さい個体が密生しているが、胸高直径2cm以上の幹も比較的多くみられた。

大ギャップにおける出現個体の胸高直径階分布を図2に示す。大ギャップでの出現個体の分布



写真1 臥竜山ブナ林の大ギャップ内. 1997年6月11日撮影



写真2 大ギャップ内の根返り木のマウンド. 1997年6月11日撮影

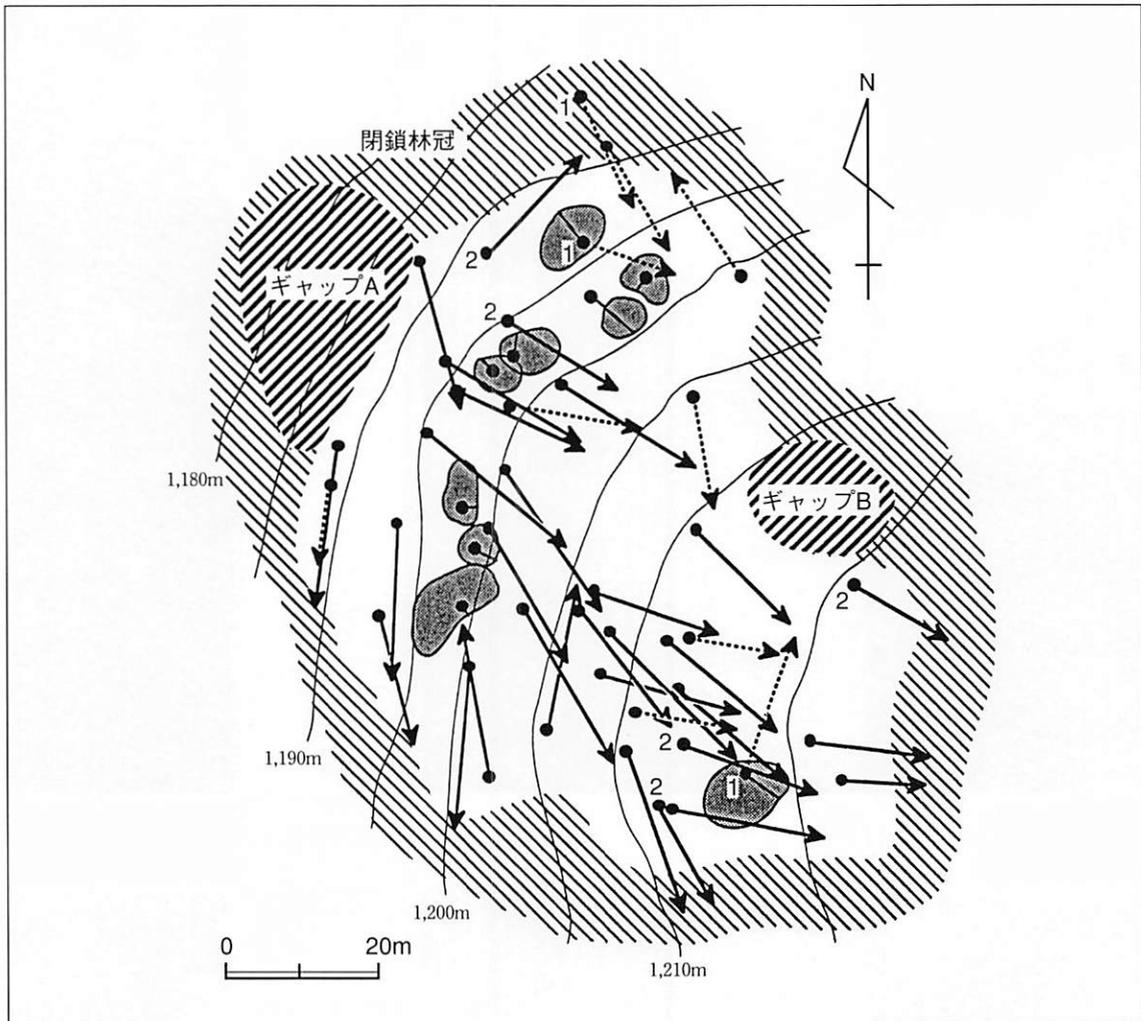


図1 大ギャップ形成木(胸高直径20cm以上)の状態. 点は根元位置. 矢の向きは倒れた方向. 実践の長さは根返り個体の樹高を示す. 点線は折れた幹を示し, その長さは幹の長さを示す. 網掛けの部分は生存立木の樹冠投影図を示す. 1: 幹折れ個体. 2: 傾き根返り個体. 古いギャップAとBおよび周辺の閉鎖林冠は別々の斜線で示してある. Ida & Nakagoshi (1998) から引用

は逆J字型を示し, 胸高直径6cm未満の階級に多くみられた. そのほとんどがブナ以外の木本種で占められていた. 胸高直径10cm以上の階級においてはブナが大半を占めていた. ブナは全体の15.5%を占め, どの階級にもほぼ一様に分布していた.

高木性の樹種のうち胸高断面積合計における上位4種(ブナ, オオイタヤメイゲツ, アオダモ, トチノキ)と低木性樹種のうち上位4種(オオカメノキ, タラノキ, タンナサワフタギ, ツノハシバミ)について, 胸高直径および樹高階別の幹数を表2に示す. 高木性の樹種について(a), トチノキ以外はいずれの種も胸高直径2~5cm, 樹高2~4mの階級で幹数が多かった. トチノキの幹数は3本と少ないがいずれも大きいサイズであるため, 胸高断面積が大きくなる結果となった. アオダモは樹高8m以上の幹は確認されなかった. ブナ, オオイタヤメイゲツは胸高直径, 樹高ともにどの階級にも一応に分布し, 樹高6m以上の個体も出現した. 次に低木性樹種について(b), いずれの種も胸高直径2~5cm, 樹高2~4mの階級で幹数が最も多かった. い

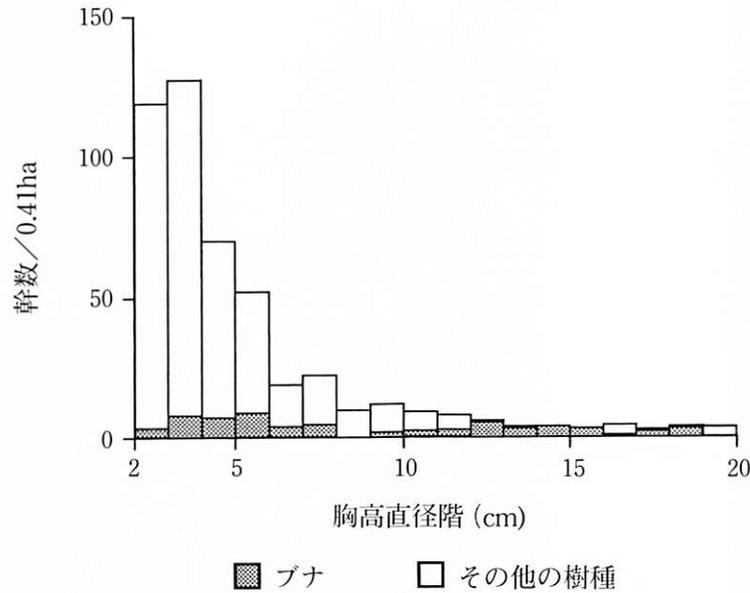


図2 大ギャップ内における全出現個体（胸高直径2 cm以上20cm未満）の胸高直径階分布

表1 大ギャップ内における出現種（胸高直径2 cm以上20cm未満）の胸高断面積合計および立木密度

種名	胸高断面積合計		立木密度		生活形*
	cm <sup>2</sup> /0.41ha	相対 (%)	幹数/0.41ha	相対 (%)	
ブナ	6,420.7	34.56	62	13.16	T
オオイタヤメイゲツ	6,412.2	34.51	130	27.60	T
アオダモ	1,223.4	6.58	47	9.98	T
トチノキ	805.1	4.33	3	0.64	T
オオカメノキ	659.4	3.55	45	9.55	S
ウリハダカエデ	589.7	3.17	23	4.88	T
タラノキ	391.5	2.11	26	5.52	S
ナツツバキ	338.6	1.82	19	4.03	T
タンナサワフタギ	334.4	1.80	30	6.37	T
イタヤカエデ	320.9	1.73	9	1.91	T
ホオノキ	236.6	1.27	6	1.27	T
コシアブラ	175.4	0.94	8	1.70	T
ミズキ	142.9	0.77	11	2.34	T
ツノハシバミ	125.1	0.67	14	2.97	S
クマシデ	123.5	0.66	3	0.64	T
クロモジ	112.1	0.60	19	4.03	S
サワフタギ	67.7	0.36	7	1.49	S
ミヤマガマズミ	33.6	0.18	1	0.21	S
ヤブデマリ	22.1	0.12	3	0.64	S
リョウブ	13.1	0.07	2	0.42	T
カマツカ	12.3	0.07	1	0.21	S
キハダ	12.3	0.07	1	0.21	T
ナナカマド	8.4	0.05	1	0.21	T
総計	18,580.8	100.00	471	100.00	

\* T: 高木性樹種 S: 低木性樹種 (大井・北川 1990)

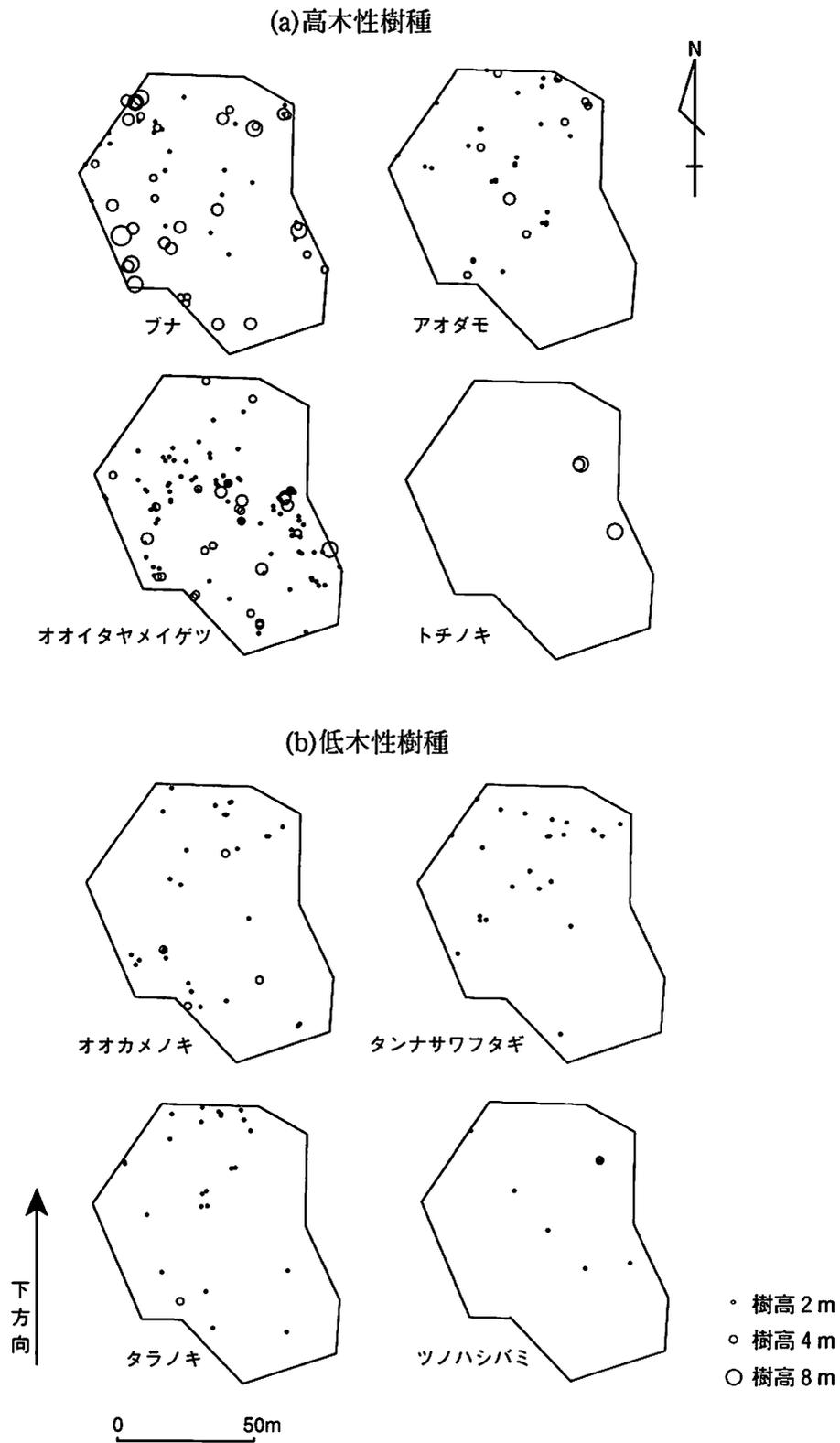


図3 大ギャップ内における各木本種（胸高直径 2 cm 以上 20 cm 未満）の空間分布

表2 大ギャップ内における各木本種（胸高直径2 cm以上20cm未満）の個体サイズ分布

(a) 高木性樹種

種名	樹高階 (m)	胸高直径階(cm)						計	
		2-5-	5-7.5-	7.5-10-	10-12.5-	12.5-15-	15-17.5-		
ブナ	0-	2	1	1				4	
	2-	12	7	1		1		21	
	4-	3	6	2	3		1	15	
	6-			1	4	6	3	2	16
	8-				1	2	1	1	5
	10-							1	1
	計	17	14	5	8	9	5	4	62
オオイヤメイツ	0-							0	
	2-	64	28	5	2			99	
	4-	1	5	9	5		1	2	23
	6-			2		2	2	1	7
	8-					1			1
	10-								0
	計	65	33	16	7	3	3	3	130
アオダモ	0-							0	
	2-	31	5	3				39	
	4-		6	1				7	
	6-			1				1	
	8-							0	
	10-							0	
	計	31	11	5	0	0	0	0	47
トチノキ	0-							0	
	2-							0	
	4-				1			1	
	6-							0	
	8-						1	1	2
	10-								0
	計	0	0	0	1	0	1	1	3

(b) 低木性樹種

種名	樹高階 (m)	胸高直径階(cm)						計
		2-5-	5-7.5-	7.5-10-	10-12.5-	12.5-15-	15-17.5-	
オオカメノキ	0-	1						1
	2-	34	5					39
	4-	4	1					5
	6-							0
	8-							0
	10-							0
	計	39	6	0	0	0	0	0
タラノキ	0-							0
	2-	23	1					24
	4-		2					2
	6-							0
	8-							0
	10-							0
	計	23	3	0	0	0	0	0
タンナサワフタギ	0-	2						2
	2-	27	1					28
	4-							0
	6-							0
	8-							0
	10-							0
	計	29	1	0	0	0	0	0
ツノハシバミ	0-	1						1
	2-	13						13
	4-							0
	6-							0
	8-							0
	10-							0
	計	14	0	0	0	0	0	0

ずれの種も樹高6 m以上の幹は出現しなかった。

上記の8種について、大ギャップ内における空間分布を図3に示す。円の大きさは各幹の樹高サイズに比例する。ブナはギャップ中央から下部（北側）に多くみられ、ギャップ上部（南側）にはほとんどみられなかった。特に小さな幹についてはこのような傾向が明瞭であった。他の樹種についても同様の傾向がみられた。ギャップ上部には被災木が集中しており、マウンド（根返りによって生じた地表の盛り上がり）やピット（同じく窪地）、さらに倒木が多く存在していた。このようなところではタラノキやクマイチゴ、ホオノキなど先駆的性質を持つ樹種が定着しており、特に胸高直径2 cm未満の小さな個体が多く確認された。オオイヤメイツについては、逆にギャップ上部に比較的多く分布しており、ギャップ下部では少なかった。

## 考 察

ブナが優占する林分への再生を考えた場合、まず現段階でブナが大ギャップ内でどのような位置づけにあるかを明確にする必要がある。胸高直径2 cm以上20cm未満の木本種についてみると、胸高断面積合計ではブナが最も優占していた。また立木密度については、オオイタヤメイゲツに次いでブナが2番目に高かった。その他の上位の種には、高木性の樹種も含まれるが、小さいサイズの幹がほとんどであった。ブナの小さい個体はこれらとほぼ重なって分布しており(図3)、被陰されて成長が阻害される可能性が考えられる。しかし、ブナは比較的大きい個体も多く存在していた。これらは樹高では既に他種を上回っており、また空間分布においても他種との重なりはほとんどみられない。以上のことから、ブナは林冠木として有力であると考えられ、今後大ギャップで優占していく可能性が示唆された。

ただし、大ギャップ内にはブナ以外の木本種も多く、それらは立木密度にして86.8%を占めていた。その中でもオオイタヤメイゲツの立木密度が最も高く、特に胸高直径10cm未満の個体が著しく多かった(表2)。オオイタヤメイゲツは高木性樹種とされ(大井・北川 1983)、臥竜山のブナ林においては林冠に達している個体もみられる。オオイタヤメイゲツは、大ギャップ内において、他の樹種が存在しないところにも多く分布しており、そのような場所で林冠を形成していくものと考えられた。オオイタヤメイゲツはカエデ属の中でも耐陰性の高い種であることが報告されており(Sakai, 1987)、本調査地の閉鎖林冠下でも稚樹バンクを形成しているのがみられた。また同じカエデ属のウリハダカエデも、実生バンクを形成し、ギャップ形成などの攪乱に備え待機している種とされる(Nakagoshi & Wada, 1990)。これらの種にとって大ギャップの形成が有効に働いていることが考えられる。このほかの大ギャップでの特徴として、先駆樹種であるタラノキの密度が比較的高かったことがあげられる。この種は、永久埋土種子を形成する種(Nakagoshi, 1992)であり、大規模な土壌攪乱によって先駆樹種が定着可能な立地条件が形成されたことが示唆された。Denslow (1980)や Goldblum (1997)は、ギャップのサイズによって種構成や種特性に違いがみられることを指摘している。しかし、これまで日本のブナ林で報告されたギャップは、ほとんどが500m<sup>2</sup>以下のものであり、最大でも728.2m<sup>2</sup>(Yamamoto, 1989)である。Hara (1985)は、このような小さいサイズのギャップでは、先駆種などの侵入により種構成が変化することはないことを指摘し、Whitmore (1982)は、先駆樹種が普通に出現する林分の形成には約1,000m<sup>2</sup>以上のギャップが必要であるとしている。ギャップの面積が大きくなるほど、潜在的に異質な要素を含むことになり、攪乱によって更に多様な立地環境が形成される。大ギャップには様々な種の定着、成長に有利な環境が存在することが伺えた。

なお、胸高直径2 cm未満のブナについては大ギャップ内で46個体が確認されている(未発表)。芽鱗痕での推定により、この中にはここ数年の間に定着したのも確認された。しかし、一般にブナ林の林床には1 haあたり数万の実生が存在するとされる(橋詰 1991)。またギャップにおけるブナ実生・稚樹については、Nakashizuka (1983)の林冠ギャップでの研究で、1 m<sup>2</sup>あたり7~18個体が確認されたことを報告している。これらと比較すると、臥竜山の大ギャップでのブナの実生・稚樹密度は著しく低い。この原因としては、第一にギャップのサイズが大きすぎるために、周辺からの種子の供給が小ギャップよりも少ないことが考えられる。特にブナの種子は重力

散布であり、ギャップ周辺から中央にまで到達するのは、ギャップサイズが大きいほど困難である。ギャップ内には、被災を免れたブナの成木が数本存在し、結実しているのが確認され、それらからの供給が重要となるであろう。しかし、種子の供給があったとしても、本調査地のような大きいサイズのギャップでは、何らかの原因で定着を阻害されている可能性が考えられる。例えば、針葉樹林での研究において、Gray & Spies (1996) は、実生の定着は閉鎖林冠下よりもギャップ内の方が良いが、光環境の良すぎる大きなギャップでは、かえって定着が阻害されるとしている。一方、ギャップでは草本層や低木層の植生が繁茂するため、地表に達する光量は林冠下よりもかえって少なくなり、実生の死亡率を高くするという報告もある (Nakashizuka & Numata, 1982)。今回調査した大ギャップでは、林床の状態が多様であるため、上記どちらのケースも考えられる。さらに、Ida & Nakagoshi (1996) は、同じ西中国山地に位置する十方山のブナ林での研究で、野ネズミによる実生の被害について報告している。本調査地においても、ブナの当年生実生の植栽実験で、閉鎖林冠下でよりも大ギャップで多くの被害が確認された (未発表)。これらのことが原因となって、大ギャップでのブナ実生の定着は困難であることが考えられる。

今回の調査から、ブナは大ギャップで優占していく可能性が示唆された。しかし、現段階では種子の供給やセーフサイトが少ないことから、ブナの新規加入は困難であり、大ギャップの形成がブナにとって不利に働いている側面もみられた。その一方で、他の樹種の定着・成長にとって好適な立地条件は十分にあった。今後大ギャップ内では多種による多様な更新が予想される。

## 謝 辞

本研究を行うにあたり、広島大学総合科学部根平・中越研究室の学生諸氏には、野外調査に協力していただきました。この場をお借りして、心からお礼を申し上げます。そして、本研究を支援していただいた芸北町役場および芸北町教育委員会の方々、ならびに本稿をまとめるにあたり議論に加わって頂いた広島大学総合科学部の頭山昌郁博士および財団法人広島県環境保健協会の和田秀次博士に深く感謝の意を表します。

## 摘 要

- 1 臥龍山ブナ林において、1991年の台風19号によって形成された4,100m<sup>2</sup>の大ギャップにおける樹木の個体群構造について考察した。
- 2 胸高直径2 cm以上20cm未満のブナは、胸高断面積合計で最も大きく、立木密度では2番目に高かった。大ギャップ内で密度が高い樹種のほとんどは低木・亜高木性樹種であり、他の高木性樹種の密度は低いため、今後大ギャップでブナが優占していく可能性が示唆された。
- 3 胸高直径2 cm未満のブナについては、個体密度が低く、大ギャップ内ではブナの新たな定着が困難であることが示唆された。
- 4 大ギャップでは、オオイタヤメイゲツの密度が非常に高かった。また、マウンドやピットなど土壌の攪乱をうけたところで先駆性の樹種であるタラノキなどがみられ、大ギャップにはこれら木本種の定着・成長に好適な立地条件が存在した。

## 参 考 文 献

- Brokaw, N.V.L. 1985 Treefalls, regrowth, and community structure in tropical forest. In: S.T.A. Pickett and P.S. White (eds.), The ecology of natural disturbance and patch dynamics. 53-69 Academic Press, New York.
- Denslow, J. S. 1980 Gap partitioning among tropical rain forest tree. *Biotropica* 12 : 47-55
- 堀川芳雄・佐々木好之 1959 芸北町の植生研究 三段峡と八幡高原総合学術研究報告 : 86-107 広島県教育委員会
- Goldblum, D. 1997 The effects of treefall gaps on understory vegetation in New York State. *J. Veget. Sci.* 8 : 125-132
- Gray, A.N. & Spies, T.A. 1996 Gap size, within-gap position and canopy structure effects on conifer seedling establishment. *J. Ecol.* 84 : 635-645
- Hara, M. 1985 Forest response to gap formation in a climax beech forest. *Jpn. J. Ecol.* 35 : 337-343
- 橋詰隼人 1991 ブナ林の生理・生態 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) : 61-63 ソフトサイエンス社
- Ida, H. & Nakagoshi, N. 1996 Gnawing damage by rodents to seedlings of *Fagus crenata* and *Quercus mongolica* var. *grosseserrata* in a temperate *Sasa* grassland-deciduous forest series in southwestern Japan. *Ecol. Res.* 11 : 97-103
- & ————— 1998 A large gap formation in a beech forest on Mt. Garyu in southwestern Japan by Typhoon 9119. *J. Sust. For.* 6 : 237-250
- Nakagoshi, N. 1992 Seed banks in climax forest of Japan. *Braun-Blanquetia* 8 : 141-148
- & Wada, S. 1990 Population structure and succession in temperate forests of southwestern Japan. *Vegetatio* 87 : 73-84
- Nakashizuka, T. 1983 Regeneration process of climax beech forests III. Structure and development processes of sapling populations in different ages gaps. *Jpn. J. Ecol.* 33 : 409-418
- 中静 透 1995 森林群集と自然攪乱 現代生態学とその周辺 (沼田 眞編) : 96-104 東海大学出版会
- Nakashizuka, T. & Numata, M. 1982 Regeneration process of climax beech forests I. Structure of a beech forest with the undergrowth. *Jpn. J. Ecol.* 32 : 57-67
- 中静 透・山本進一 1987 自然攪乱と森林群集の安定性 日本生態学会誌 37 : 19-30
- 大井次三郎・北川政夫 1983 新日本植物誌 顕花編 1716pp. 至文堂
- Sakai, S. 1987 Patterns of branching and extension growth of vigorous saplings of Japanese *Acer* species in relation to their regeneration strategies. *Can. J. Bot.* 65 : 1578-1585
- Watt, A.S. 1947 Pattern and process in the plant community. *J. Ecol.* 35 : 1-22
- White, P.S. 1979 Pattern, process, and natural disturbance in vegetation. *Bot. Rev.* 45 : 229-299
- Whitmore, T.C. 1982 On pattern and process in forests. In: E.I. Newman (ed.), The plant community as a working mechanism. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- 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
- 1984 森林の更新—そのパターンとプロセス— 遺伝 38 (4) : 43-50
- Yamamoto, S. 1989 Gap dynamics in climax *Fagus crenata* forests. *Bot. Mag. Tokyo* 102 : 93-114

1998年 8月31日受付 ; 1998年12月11日受理