

広島県芸北町臥竜山ブナ原生林の台風被害

井田 秀行¹⁾・*・中越 信和²⁾

¹⁾ 広島大学総合科学部・²⁾ 広島大学総合科学部

Disturbance of an Old-growth Beech Forest on Mt. Garyu in Geihoku-cho by Typhoon 9119

Hideyuki IDA¹⁾・* and Nobukazu NAKAGOSHI²⁾

¹⁾ Faculty of Integrated Arts and Sciences, Hiroshima University, Higashi-Hiroshima 739 and

²⁾ Faculty of Integrated Arts and Sciences, Hiroshima University, Higashi-Hiroshima 739

Abstract: Processes and mechanisms of large-gap creation in an old-growth beech forest on Mt. Garyu in Geihoku-cho by Typhoon 9119 are discussed. In the large gap of 4,100 m², damaged trees were mostly *Fagus crenata* and the main cause of gap creation was uprooting of tall large-diameter canopy trees. Also in the other parts of the beech forest, the main cause of gap creation was uprooting of canopy trees. The large gap was created by the sequential and domino-like fall of multiple canopy trees blown down by windstorms that followed the passage of the typhoon. In the large gap, it is possible that the windstorm which attacked and moved over the slope was strengthened by topography. In addition, the risk of gap enlargement will be greater on steep slopes than on gentle slopes when the up-slope is to leeward of the wind. The large-scale disturbance caused by Typhoon 9119 as a catastrophic windstorm may influence pattern and process in beech forest regeneration.

© 1997 Geihoku-cho Board of Education. All rights reserved.

はじめに

1991年9月27日から28日にかけて日本列島を縦断した台風19号は全国各地の森林に攪乱をもたらした。この台風は非常に大きく、強い勢力を保ったまま九州・中国地方を直撃し、日本海を北東に抜けた。その際、台風を中心より南東に約100km離れた広島地方気象台では南寄りの風で、最大風速36.0 m s⁻¹、最大瞬間風速58.9 m s⁻¹を記録した。その結果中国地方では面積が小さく分布域も限られるブナ林や照葉樹林などの、わずかに残された天然林に大きな攪乱を発生させた。

一般に、天然林や成熟林では、そのモザイク構造を形成する要因として倒木などによる林冠欠所部（以下、ギャップ）の形成が森林の維持・更新において重要な役割をはたすことが認識されている（Runkle,

* 現住所：〒381 長野市北郷2054-120 長野県自然保護研究所

Present address : Nagano Nature Conservation Research Institute, 2054-120 Kitago, Nagano 381

1981, 1982; Whitmore, 1982; Brokaw, 1985). 温帯林では、台風などの強風がギャップ形成の主要な動因である (Falinski, 1978; White, 1979). また、極めて希に起こる大規模な自然攪乱も森林動態において重要な意味を持つことが明らかになりつつある (White, 1979; Bazzaz, 1983). 森林動態に関連しても、ハリケーンなどの強風による大規模な自然攪乱に関する報告は多い (Lorimer, 1977; Canham & Loucks, 1984; Foster, 1988a). しかしながら、日本の温帯林においては台風による攪乱に関する研究は数少ない (例えば、渡辺ほか, 1985). したがって日本のブナ林においても、先述のように台風などの自然攪乱によるギャップ更新様式が明らかにされた (Hara, 1983; Nakashizuka, 1984; Yamamoto, 1989, 1992a) とはいえ、ギャップ形成の機構や攪乱直後の植生動態など不明な点は数多い。また、大規模な自然攪乱が起きたという時間や場所を特定できるような事例もほとんど報告されておらず、日本のブナ林における攪乱体制 (Runkle, 1985; White & Pickett, 1985) は未だ明らかではない。このような森林において時間的・空間的に植物個体群の統計を調査・解析することは森林動態を解明する上で不可欠であり (White, 1985), 森林植生の管理に対して重要な貢献があると考えられる。

著者らは、台風による攪乱直後の森林動態および希に起こる大規模自然攪乱の生態的役割を解明するため、1991年台風19号によって攪乱を受けたブナ林において調査を開始した。この研究では主に大規模攪乱を受けた成熟林の植生動態に着目した。

なお、本稿は時間的に前後するかも知れないが、農林水産省森林総合研究所が主催した国際ワークショップ “Forest Dynamics and Its Mechanisms” (茨城, 1993年) においてポスター発表され、その後、その骨子は英文の論文 (Ida & Nakagoshi, in press) として公表されることになっている。

調査地と方法

調査地は広島県山県郡芸北町臥竜山 (国土地理院発行の地形図上では臥龍山) の成熟ブナ林である (写真1)。調査地付近はブナの成熟林が広がっており (写真2), その主な階層別構成種は以下の通りである。高木・亜高木層ではブナが優占種で、他にトチノキ, サワグルミ, イタヤカエデ, オオイタヤメイゲツなどがみられる。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、草本層では、オクノカンスゲ, コバノフユイチゴ, ヤマソテツなどがみられる。日本のブナ林の林床に普通みられるササの植被は尾根部や既存の古いギャップ内では発達しているが、閉鎖林冠下では少ない。なお、調査地の林内では古い切り株がみられる程度の人為が認められる。また、臥竜山の尾根の一部は人為の影響を受けたと考えられるブナの疎林となっている。

新しいギャップの抽出は1988年 (台風前) と1991年 (台風直後) 撮影の空中写真の比較によって行った。その結果、臥竜山のブナ林 (86.2ha) では台風19号による多くの風倒木ギャップが空中写真の判読によって確認された。空中写真の判読の際、林冠欠所パッチにおいて立木の樹冠部が周辺の林冠部と接していない場合はその立木も含めて一つのギャップとした。そのうち北西斜面の谷頭部に形成された最大級のものを大ギャップ (写真3) として調査対象とした。

調査の手順は以下の通りである。臥竜山のブナ林における台風時の風向を推定するため、倒木の方向を空中写真によって調べた。次に大ギャップ形成木および大ギャップ内の、胸高直径20cm以上の幹を持つ個体を対象に、種名、位置、生死、倒れた状態 (根返り, 主幹折れ, 側幹折れ, 生存立木) を記録した (写真4)。また、倒れたり折れたりした主幹や側幹の方向、胸高直径 (倒木の場合は根元から1.3mの位置の直径), 樹高, 幹折れの場合は幹折れ高, 折れた幹の長さを測定した。なお、複数の幹 (胸高直径20cm以上)



写真1 臥竜山山頂周辺のブナ林. 1994年7月22日撮影



写真2 臥竜山の被災を逃れたブナ林. 1995年7月11日撮影



写真3 1991年台風19号で発生した大ギャップ. 1993年11月10日撮影



写真4 大ギャップ内の根返りしたブナ高木. 1993年7月30日撮影

がある場合、胸高直径は最大のものをその個体の代表値とした。大ギャップ内の生存立木に関しては、胸高直径20cm以上の生存幹を持つ個体を対象として、それらの樹冠投影図を作成した。なお、大ギャップのサイズは、ギャップ縁における倒木群の根元位置で囲まれた多角形の面積として算出した。調査は1993年8月から12月に行った。

結 果

空中写真によって約20haのブナ林内で89本（大ギャップでの倒木を除く）の倒木が判断された。そのうち45本は根返りしていた。図1は臥竜山の山頂付近で確認できた倒木55本の倒木方向を示す。南西から北東に走る稜線上では、ほとんどが北西方向から北方向に倒れていた。このことから南東方向から南方向の風が吹いたことが推察される。また、北～北西斜面では南西から北西の風が吹いたと考えられた。臥竜山のスギ植林地や二次林では、ほとんど倒木が認められなかった。これは樹木個体群の密度が高く植生高が低いためと考えられる。

新しく形成された大ギャップの面積は4,100m²（大ギャップ内に取り残された生存立木樹冠面積を含む）であった（図2）。ギャップAとBは1988年の空中写真でみられた。大ギャップには計47個体があったが、このうち、生存立木を除く被災木は計40個体（50幹）であった（表1、表2）。種別でみるとブナが圧倒的に多いことから、ギャップ形成以前には林冠層にブナが優占していたことは明らかである。他に、サワグルミ、イタヤカエデ、オオイタヤメイゲツ、ホオノキがあった。被害木の全40個体中、根返りが30個体であった。根返り個体には、完全に倒れたもの、傾いたものがみられたが、ほとんどが完全に倒れ、マウ

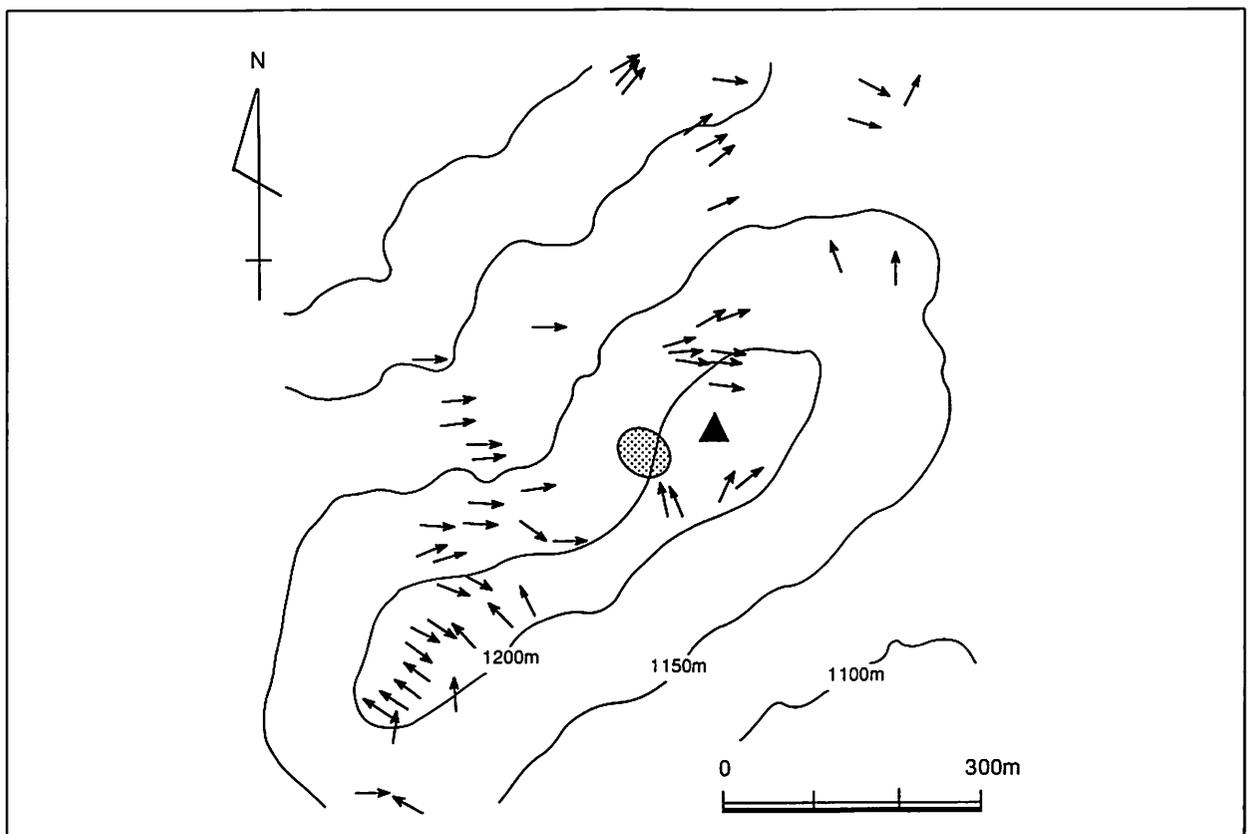


図1 臥竜山山頂周辺のブナ林における倒木方向。網掛けの部分は大ギャップを示す。(Ida & Nakagoshi, in press)

ンド、ピットを形成していた。また、主幹折れが7個体、側幹折れが3個体であった。主幹折れや側幹折れには、根際で折れたもの、途中で折れたものがあった。側幹折れのなかった生存立木はブナの7個体であったがこれら全てに多くの小枝や葉が吹き飛ばされたと考えられる被害がみられた。

新しく形成されたギャップ内では、根返り木、幹折れ木の両方共に既存のギャップAから、東方向から西南西方向に向かって倒れたものが90%弱を占めていた(図2, 図3)。標高1,210m付近の多くの根返り木は折り重なって倒れていた(図2)。標高約1,190mで既存のギャップAの南に位置する幹折れ木は完全に根返り木によって巻き込まれていた。いっぽう、5個体は北西方向から北東方向に倒れていた。このうち北北東に根返りした1個体は明らかに南東方向に倒れた個体の下敷になっていた。北北西に根返りした1個体もまた同様のことが考えられる。標高1,215m付近の個体の側幹は下側の根返り木の下敷きになった可能性がある。

1993年12月における全ギャップ形成木の生存率は50%であった。1993年秋には生存していたブナの根返

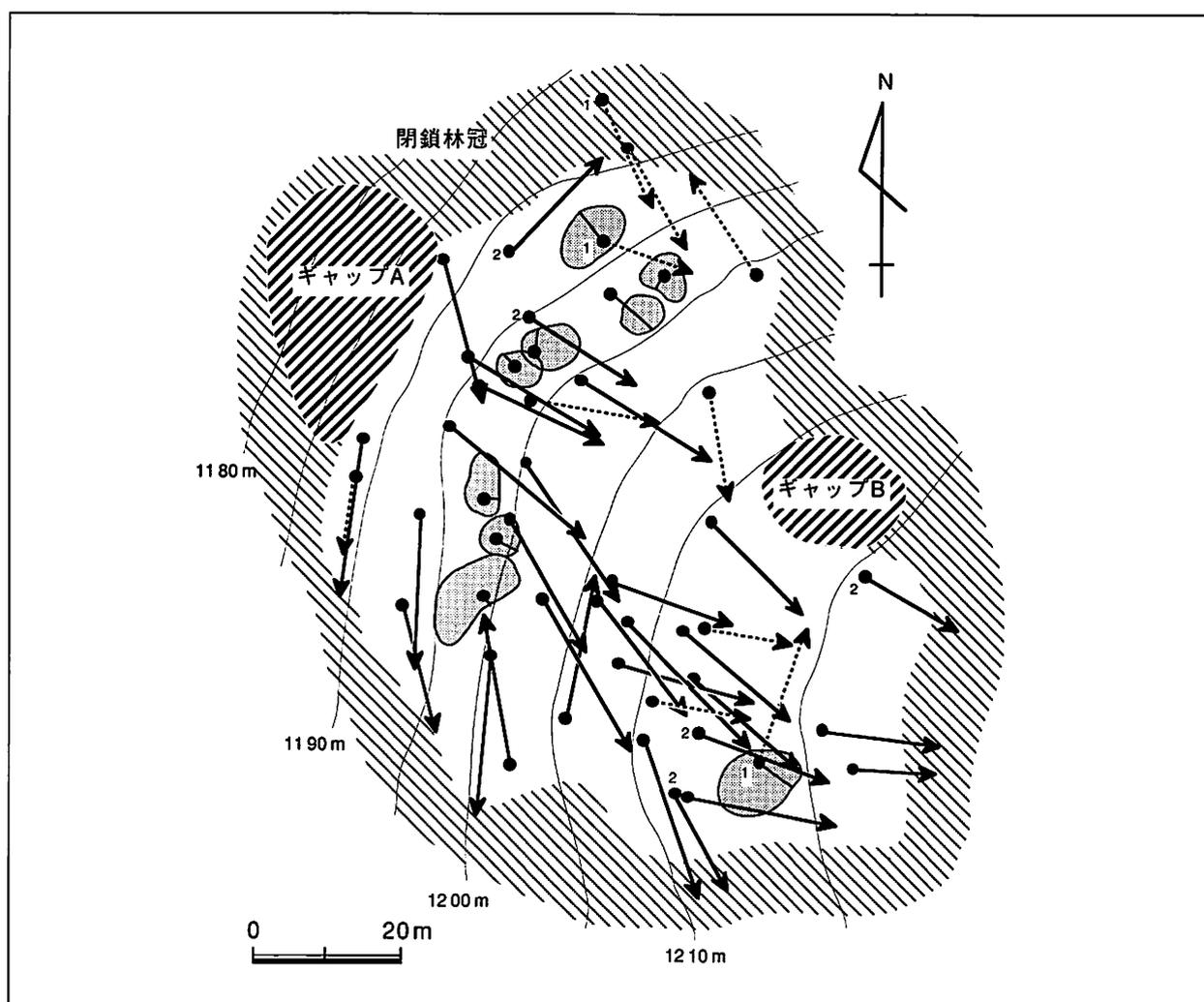


図2 大ギャップ形成木(胸高直径20cm以上)の状態。点は根元位置。矢の向きは倒れた方向。実線の長さは根返り個体の樹高を示す。点線は折れた幹を示し、その長さは幹の長さを示す。網掛けの部分は生存立木の樹冠投影を示す。1:側幹折れの個体, 2:傾き根返りの個体。古いギャップAとB及びギャップ周辺の閉鎖林冠は別々に斜線で示してある。(Ida & Nakagashi, in press を改変)

表1 大ギャップ形成木（胸高直径20cm以上）の個体別資料.

樹種	被災状態	樹高(m)	胸高直径(cm)	倒れた方位(NE)	その他の情報
サワグルミ	根返り	10.3	25.0	93	主幹先折れ
ブナ	幹折れ	11.0	22.2	8	
不明	幹折れ	13.8	26.3	350	根元から折れ
サワグルミ	傾き根返り	14.0	39.0	290	70度傾き(鉛直より)・結実
オオイタヤメイゲツ	傾き根返り	14.0	39.5	330	50度傾き
ブナ	幹折れ	15.0	38.4	328	根元から折れ
ホオノキ	根返り	15.2	37.2	278	
ブナ	幹折れ	15.8	37.9	146	根元から折れ
ブナ	傾き根返り	16.8	53.0	120	55度傾き
ブナ	生存立木	17.0	23.2		
ブナ	根返り	17.0	36.3	290	結実
ブナ	根返り	17.0	37.5	345	
ブナ	根返り	17.0	62.0	315	結実
ブナ	傾き根返り	17.4	79.5	45	55度傾き
ブナ	生存立木	18.0	32.2	85	
ブナ	生存立木	18.0	32.3		
ブナ	生存立木	18.0	35.9		
ブナ	根返り	18.0	44.0	285	
ブナ	傾き根返り	18.0	45.0	290	40度傾き
ブナ	根返り	18.0	48.0	310	
ブナ	根返り	18.0	49.0	295	
イタヤカエデ	根返り	18.0	50.0	310	
ブナ	幹折れ	18.0	83.0	100	2.5m 立木
ブナ	生存立木	18.0	88.9		
ブナ	側幹折れ	18.0	109.5		10.7m 側幹・8.2m 立木
イタヤカエデ	幹折れ	18.2	51.5	280	5.7m 立木
不明	幹折れ	18.3	67.0	280	8.3m 立木
ブナ	生存立木	18.5	27.3		
ブナ	根返り	19.0	59.2	320	
ブナ	根返り	19.0	92.0	165	
ブナ	根返り	19.5	90.6	190	
ブナ	生存立木	19.5	111.5		
ブナ	根返り	19.7	98.0	170	
ブナ	根返り	20.0	44.2	330	
ブナ	根返り	20.0	48.0	280	
ブナ	根返り	20.0	48.0	300	
ブナ	根返り	20.0	76.0	2	
ブナ	根返り	20.0	115.0	120	
ブナ	根返り	20.8	95.0	8	
ブナ	根返り	21.0	118.0	5	
ブナ	根返り	22.0	80.5	340	
ブナ	根返り	22.0	112.0	325	
ブナ	側幹折れ	22.0	138.4	20	1m 立木・結実
ブナ	根返り	23.0	46.0	315	
ブナ	根返り	23.0	76.0	330	
ブナ	根返り	23.0	100.0	310	
ブナ	側幹折れ	23.0	117.1		

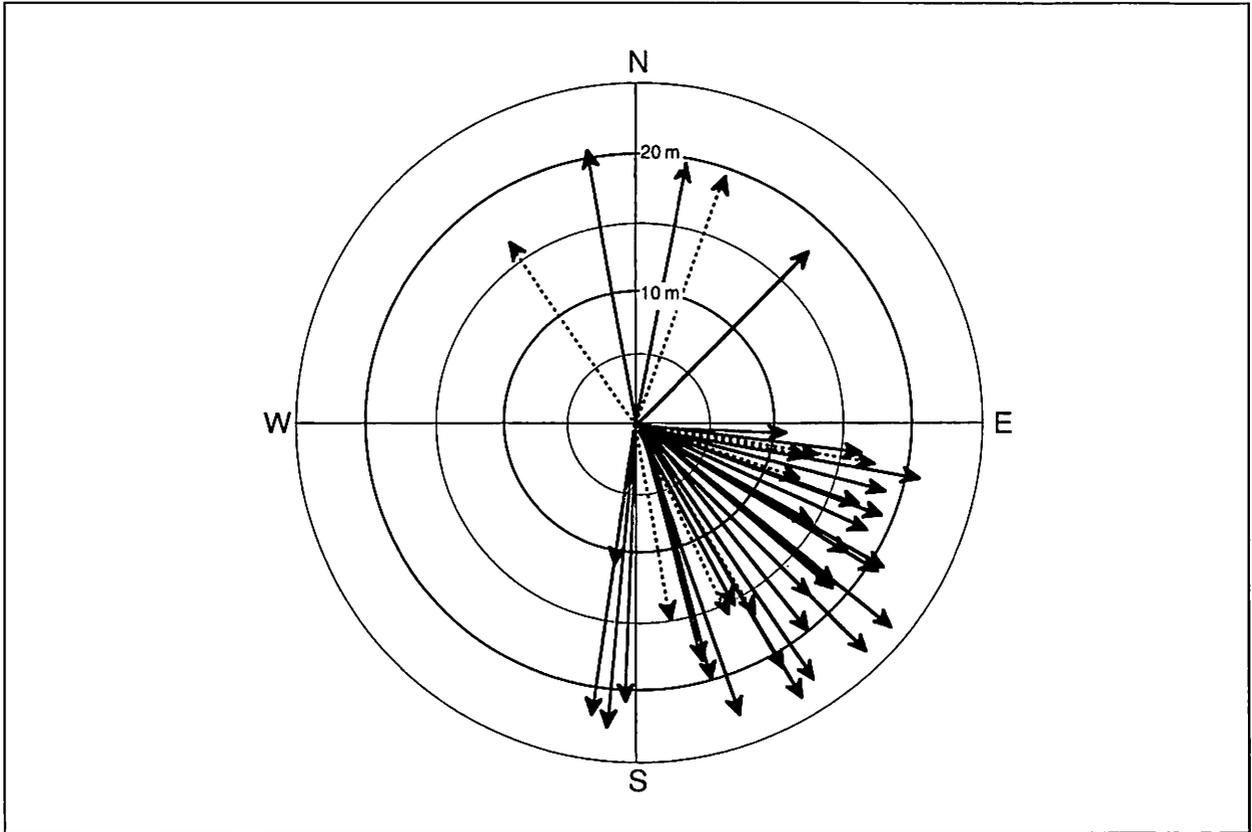


図3 大ギャップ形成木の倒木方向. 実線および点線はそれぞれ根返り木および幹折れ木, ベクトルは桿の長さを示す. (Ida & Nakagoshi, in press)

表2 大ギャップにおけるギャップ形成木 (胸高直径20cm以上) の個体数 (Ida & Nakagoshi, in press を改変).

樹種	根返り	主幹折れ	側幹折れ	生存立木	計
ブナ	25	4	3	7	39
サワグルミ	2				2
イタヤカエデ	1	1			2
オオイタヤメイゲツ	1				1
ホオノキ	1				1
不明		2			2
計	30	7	3	7	47

表3 大ギャップにおけるギャップ形成木(胸高直径20cm以上)の個体サイズ分布(Iida & Nakagoshi, in press を改変).

樹高階 (m)	胸高直径階 (cm)										計
	20-	30-	40-	50-	60-	70-	80-	90-	100-	110-	
10-	2										2
12-	1										1
14-		5									5
16-	1 ^a	2		1	1	1					6
18-	1 ^a	3 ^a	4	3	1		2 ^b	3	1 ^c	1 ^a	19
20-			3			1		1		2	7
22-			1			1	1			1	3 ^d
計	5	10	8	4	2	3	3	4	2	6	47

^a 生存立木; ^b 1個体生存立木, 1個体主幹折れ; ^c 側幹折れ個体; ^d 2個体側幹折れ, 1個体根返り; 他は全て根返りか幹折れ.

り2個体, 1個体の側幹折れ個体は周辺一帯のブナの立木と同調して結実していた個体も認められた. なかには完全に幹折れしているにもかかわらずその幹が生存していたイタヤカエデもみられた. これら被災木の生存の理由としてはマウンドの土壌が崩壊していないため根系が機能していること, 樹幹内の蓄積された栄養分や水分が利用されていることなどが考えられるが, 本研究ではその理由を明らかにすることはできなかった.

大ギャップ内個体群の胸高直径および樹高階級別の頻度を表3に示す. この表から, ギャップ形成木は胸高直径30~60cmで樹高14~22mの個体, 胸高直径90cm以上で樹高18m以上の個体が多いことがわかる. 生存立木は2個体大径木であったのを除くと全て胸高直径20~40cmで樹高16~20mの個体であった. 胸高直径階20~40cmで樹高階10m~16mに属する8個体の被災木の内訳を述べると, ブナ3個体は明らかに近くの大径木の倒木に巻き込まれて折れたものであった. 他は, サワグルミの根返りが2個体, オオイタヤメイゲツとホオノキの根返りがそれぞれ1個体, 不明種の主幹折れが1個体であった. また, 側幹折れの個体はいずれも大径の老齢木で, 折れた幹も大径であった. 大ギャップではほとんどの林冠木が倒れたため, 表3の示すサイズ構成は攪乱前の森林の構造, 特に高木層や亜高木層の構造を反映している.

考 察

ギャップサイズに関して, これまでのブナ林での報告では大きくてもせいぜい500m² (Nakashizuka & Numata, 1982; Nakashizuka, 1984; Yamamoto, 1989) であり, 最大でも728.2m² (Yamamoto, 1989) である. しかも, それらの研究では, ほとんどが緩斜面の群落での調査結果に基づくものであるだけでなく, ギャップ形成の履歴が明確なものではない. それに対して本研究は, 1991年19号台風というギャップ形成の原因が明確で急傾斜の場所であり, 4,100m²と相当大きなサイズのギャップにおいて, その形成のプロセスとメカニズムを考察したものである.

台風19号は比較的雨量の少ない風台風で, 非常に強い勢力をもって中国地方を直撃した. このため臥竜山のブナ林では, 林冠木など森林の主要な構成木の根返りや幹折れにより数多くのギャップが形成された. ブナ林や照葉樹林では普通単木による立枯れや幹折れ, あるいは枝落ちなどによってギャップが形成され,

根返りによるギャップ形成は多くない (Naka, 1982 ; Nakashizuka, 1984 ; Yamamoto, 1992b). しかし本研究で調査したギャップは、一つの台風によって多数の林冠木の根返りを生じた結果形成されたものであり、ブナ林では他に例をみないものであった。

根返り木の多くが南東方向に倒れていたのは、この斜面の下部に台風以前に形成されていたギャップAが存在したため、ここから強い北西の風が緩和されることなく入り込んだためと考えた。一般にギャップではそれに隣接する林冠木の枯死確率が大きく、ギャップがより拡大しやすいと考えられており (Whitmore, 1984 ; Brokaw, 1985 ; Runkle, 1985 ; Foster & Reiners, 1986), 北西寄りの強い風によってギャップAが拡大されたものと思われる。しかし、大ギャップの北端にある枝折れ木1個体と幹折れ木2個体は、同じようにギャップAが影響している可能性は小さい。いっぽう、緩斜面にある既存のギャップBは強風に対してギャップAと同様な反応を示さなかったものと考えられる。したがって、斜面上部が風下の場合既存のギャップが強風の入り口となるために、緩斜面よりも急斜面の方がギャップ拡大の危険性は高いと仮定できる。なぜなら、急斜面では緩斜面に比べると斜面上部のギャップ縁の樹幹や樹冠に直接強風が当たり易くなるためである (図4)。

北東から南西に走る稜線近くにある倒木の多くは、空中写真によって北西から北方向に倒れていることが認められた (図1)。さらに、1,205m付近の大ギャップ南端にある北方向に倒れた根返り木2個体は、南東方向に倒れたものよりも先に南寄りの風によって倒れたことが判断された (図2)。臥竜山の南東斜面は小・中径木のより小さなサイズの個体群が優占するブナ二次林であるため、稜線沿いの大径木の老齢ブナ個体群は、南東から南寄りの強風によって倒れ易かったものと考えられる。台風は普通、台風の目を中心にして左回りに風が吹くが、これと台風19号の進路と合わせて考慮すると、南東から南寄りの風は、中国山地への台風の接近時に吹いたものと思われる。いっぽう、北～北西斜面にある多くの倒木 (図1) は台風通過後西から北西から吹いた強い「吹き返し」によるものと思われる。したがって、古いギャップAから入り込んだ北西寄りの風もまた、同様にして吹いた強風によるものであろう。また、大ギャップの部分では、北～北西斜面に当たった強風が谷頭部で収れんして、より強い風となった可能性がある。このような、倒木の要因としての風の強度や向きに対する地形の影響については、Boose et al. (1994) によ

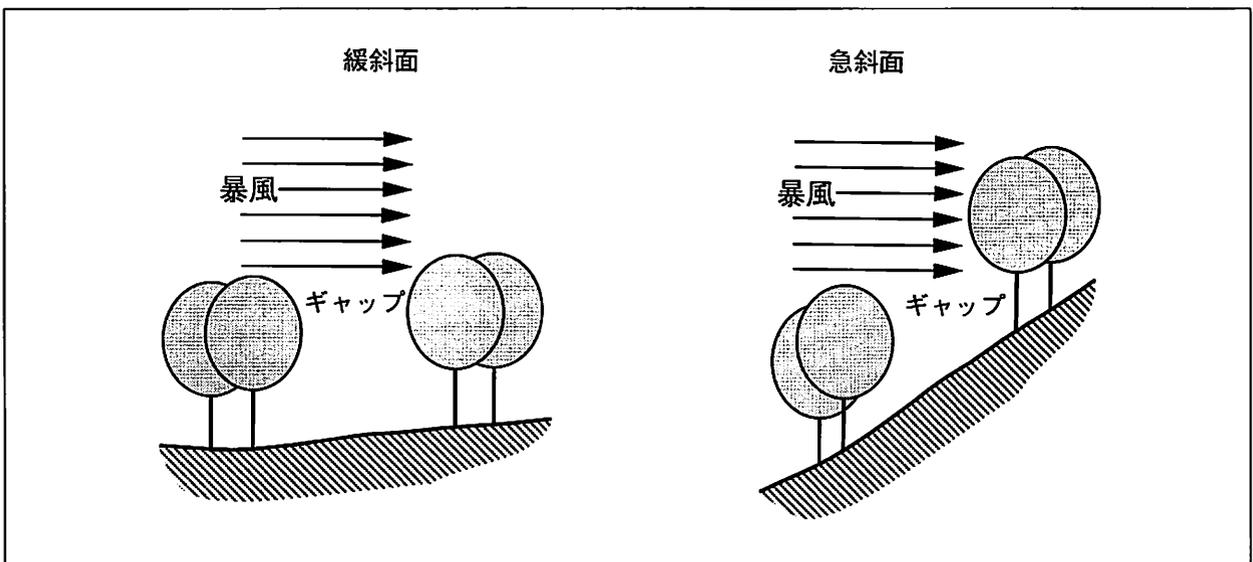


図4 斜面傾斜の違いと暴風によるギャップ形成の違いを示す模式図。(Ida & Nakagoshi, in press を改変)

る報告がある。

大ギャップ内の個体群のサイズ構成(表3)は、ギャップ形成以前の森林構造を示唆しており、他のブナ林の林冠木の構造(Nakashizuka & Numata, 1982; Hara, 1983)よりも胸高直径90cm以上の大径木の密度が高いと考えられる。これらの大きなサイズの樹木は風倒を起こし易いのであろう。また、ドミノ効果(Brewer & Merritt, 1978; Bormann & Likens, 1979; Naka, 1982)や根返りによって形成されるギャップが立ち枯れや幹折れなどで形成されるギャップよりも面積が大きくなる傾向があるといったこと(Putz, 1983; Nakashizuka, 1989)も、臥竜山の大ギャップを生じた原因といえる。

1,190mから1,205m付近の倒木は折り重なっていなかったことから、ギャップの縁の個体が連続的に、後に続く強風で倒れていったのであろう。いっぽう、1,205mから1,215mでは複数の木が折り重なって倒れ、それぞれの幹は互いの衝突によって破損していた。このことから複数の木が同時に倒れた、すなわち、ドミノ倒しの同時に倒木したものと考えられた。以上から、大ギャップ形成の過程にはこれら2つの様式(前者は“連続発生的なドミノ効果”, 後者は“同時発生的なドミノ効果”)があったものと推察された。

大ギャップでは、地表の攪乱を伴う根返りが多く生じていた。根返りによって形成されるマウンドやピットは森林の更新様式などに影響を及ぼすために重要であることが指摘されている(Falinski, 1978; Putz, 1983; Nakashizuka, 1989; Schaetzel et al., 1989; Peterson et al., 1990)。また、Liu & Hyttborn (1991)は、スウェーデンのドイツウヒの原生林で、ギャップ形成木の類型として「根返り生存木」を分類しているが、同様に本調査地の大ギャップ内でも根返りしながらも生存していたブナがみられ、中には結実していた個体も観察された。さらに、大ギャップ内にはブナ前生稚樹の個体群が生存していた。したがって、こういった大ギャップ内における倒木の種子生産や前生稚樹の存在はギャップ内での更新様式に重要な役割をはたすと考えられる。

ニュージーランドのナンキョクブナ林では希な大規模攪乱は一斉更新による同齢林分を形成し、ときに、次の更新ができなくなることがある(Stewart, 1986)。Foster (1988b)は、ハリケーンによる攪乱後の森林景観は、地形的要素、風向、もとの植生に制御されたモザイクであると報告している。また、Foster & Boose (1992)は、景観スケールでは、希な強風による大規模攪乱によって歴史的な植生の変化が起こることもあると指摘している。したがって、台風19号のような大型台風による大規模な自然攪乱は、森林の維持・回復のパターンやプロセスを大きく左右し、これは、日常的に森林内で起こっている小規模な自然攪乱(普通1,000m²以下のギャップ形成: Yamamoto, 1992a)とは明確に区別されよう。このようなことから、本研究で対象とした臥竜山の大ギャップの回復過程を長期にわたって継続研究することは、日本だけでなく世界の温帯林の更新様式を解明する上で不可欠であり、森林の攪乱体制の解明にも貢献できるであろう。

謝 辞

本研究を行うにあたり、広島大学総合科学部の根平邦人教授には終始数多くの有益なご助言を頂いた。同学部の福岡義隆教授および高橋日出男博士には、台風に関する多くのご助言を頂いた。また、同学部の根平・中越研究室の院生、学生の諸氏には野外調査の協力を頂いた。以上の方々に、この場をお借りして心から深くお礼申し上げます。そして、何よりも本研究を支援して頂いた芸北町役場および芸北町教育委員会の方々に深く感謝の意を表します。

摘 要

- 1 臥竜山において、1991年台風19号によって形成された面積4,100m²の一つの大きな林冠ギャップを調査し、その形成過程を考察した。
- 2 大ギャップ形成木のほとんどがブナであり、大径木が多かった。また、ほとんどの樹木が根返りを起こし、それに伴ってマウンドやピットが形成され大規模な土壌攪乱が発生した。
- 3 既存のギャップから吹き込んだ暴風によって林冠木の個体群がドミノ倒し状に倒れ、大ギャップが形成された。
- 4 この臥竜山に形成された大ギャップの攪乱—回復過程を解明することは、日本の温帯夏緑樹林の更新様式を知る上で非常に重要なものになると考えられた。

参 考 文 献

- Bazzaz, F.A. 1983 Characteristics of populations in relation to disturbance in natural and man-modified ecosystems. In: H. A. Mooney and M. Godron (eds.), Disturbance and ecosystems. Springer-Verlag, Berlin.
- Boose, E.R., Foster, D.R. and Fluet, M. 1994 Hurricane impacts to tropical and temperate forest landscapes. Ecol. Monogr. 64: 369-400.
- Bormann, F.H. and Likens, G.E. 1979 Pattern and process in a forested ecosystem. Springer-Verlag, New York.
- Brewer, R. and Merritt, P.G. 1978 Wind throw and tree replacement in a climax beech-maple forest. Oikos 30: 149-152.
- Brokaw, N.V.L. 1985 Treefalls, regrowth, and community structure in tropical forests. In: S.T.A. Pickett and P.S. White (eds.), The ecology of natural disturbance and patch dynamics. Academic Press, New York.
- Canham, C.D. and Loucks, O.L. 1984 Catastrophic windthrow in the presettlement forests of Wisconsin. Ecology 65: 803-809.
- Falinski, J.B. 1978 Uprooted trees, their distribution and influence in the primeval forest biotope. Vegetatio 38: 175-183.
- Foster, D.R. 1988a Disturbance history, community organization and vegetation dynamics of the old-growth Pisgah forest, south-western New Hampshire, USA. J. Ecol. 76: 105-134.
- 1988b Species and stand response to catastrophic wind in central New England. J. Ecol. 76: 135-151.
- and Boose, E.R. 1992 Patterns of forest damage resulting from catastrophic wind in central New England, USA. J. Ecol. 80: 79-98.
- Foster, J.R. and Reiners, W.A. 1986 Size distribution and expansion of canopy gaps in a northern Appalachian spruce-fir forest. Vegetatio 68: 109-114.
- Hara, M. 1983 A study of the regeneration process of a Japanese beech forest. Ecol. Rev. 20: 115-129.
- Ida, H. & Nakagoshi, N. A large gap formation in a beech forest on Mt. Garyu in southwestern Japan by Typhoon 9119. J. Sust. For. (in press)
- Liu, Q. and Hytteborn, H. 1991 Gap structure, disturbance and regeneration in a primeval *Picea abies* forest. J. Veg. Sci. 2: 391-402.
- Lorimer, C.G. 1977 The presettlement forest and natural disturbance cycle of northeastern Maine. Ecology 58: 139-148.
- Naka, K. 1982 Community dynamics of evergreen broadleaf forests in southwestern Japan. I. Wind damaged trees and canopy gaps in an evergreen oak forest. Bot. Mag. Tokyo 95: 385-399.
- Nakashizuka, T. 1984 Regeneration process of climax beech *Fagus crenata*. forests IV. Gap formation. Jpn. J. Ecol. 34: 75-85.
- 1989 Role of uprooting in composition and dynamics of an old-growth forest in Japan. Ecology 70:

1273-1278.

- and Numata, M. 1982 Regeneration process of climax beech forests I. Structure of a beech forest with the undergrowth of *Sasa*. Jpn. J. Ecol. 32: 57-67.
- Peterson, C.J., Carson, W.P., McCarthy, B.C. and Pickett, S.T.A. 1990 Microsite variation and soil dynamics within newly created treefall mounds and pits. *Oikos* 58: 39-46.
- Putz, F.E. 1983 Treefall mounds and pits, buried seeds, and the importance of soil disturbance to pioneer trees on Barro Colorado Island, Panama. *Ecology* 64: 1069-1074.
- Runkle, J.R. 1981 Gap regeneration in some old-growth forests of the eastern United States. *Ecology* 62: 1041-1051.
- 1982 Patterns of disturbance in some old-growth mesic forests of eastern North America. *Ecology* 63: 1533-1546.
- 1985 Disturbance regimes in temperate forests. In: S.T.A. Pickett and P.S. White (eds.), *The ecology of natural disturbance and patch dynamics*. Academic Press, New York.
- Schaetzl, R.J., Johnson, D.L. and Small, T.W. 1989 Tree uprooting: review of terminology, process, and environmental implications. *Can. J. For. Res.* 19: 1-11.
- Stewart, G.H. 1986 Forest dynamics and disturbance in a beech/hardwood forest, Fiordland, New Zealand. *Vegetatio* 68: 115-126.
- 渡辺隆一・中静 透・本間 暁・原 正利・依田修二 1985 カヤノ平ブナ原生林の研究II. 1982年台風10号による風倒. 信州大学志賀自然教育研究業績, 22: 15-18.
- White, J. 1985 The census of plants in vegetation. In: J. White (ed.), *The population structure of vegetation*. Dr W. Junk Publishers, Dordrecht.
- White, P.S. 1979 Pattern, process, and natural disturbance in vegetation. *Bot. Rev.* 45: 229-299.
- and Pickett, S.T.A. 1985 Natural disturbance and patch dynamics: An introduction. In: S.T.A. Pickett and P.S. White (eds.), *The ecology of natural disturbance and patch dynamics*. Academic Press, New York.
- 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.
- 1984 *Tropical rain forests of the Far East*, 2nd ed. Clarendon Press, Oxford.
- Yamamoto, S. 1989 Gap dynamics in climax *Fagus crenata* forests. *Bot. Mag. Tokyo* 102: 93-114.
- 1992a Gap characteristics and gap regeneration in primary evergreen broad-leaved forests of western Japan. *Bot. Mag. Tokyo* 105: 29-45.
- 1992b The gap theory in forest dynamics. *Bot. Mag. Tokyo* 105: 375-383.

1996年9月10日受付 ; 1997年1月10日受理