アシウスギ-ブナ混合林における樹木の枯死形態と枯死要因

誌名	日本林學會誌 = Journal of the Japanese Forestry Society
ISSN	0021485X
著者名	山中,典和 高谷,加寿子 川那辺,三郎
発行元	日本林學會
巻/号	79巻1号
掲載ページ	p. 14-21
発行年月	1997年2月

農林水産省 農林水産技術会議事務局筑波産学連携支援センター
Tsukuba Business-Academia Cooperation Support Center, Agriculture, Forestry and Fisheries Research Council Secretariat

AgriKnowledge

論　文

アシウスギ-ブナ混交林における樹木の枯死形態と枯死要因

山中典和*,**・高谷加寿子***・川那辺三郎*

山中典和・高谷加寿子・川那辺三郎：アシウスギ-ブナ混交林における樹木の枯死形態と枯死要因　日林誌 79：14～21, 1997　京都大学芦生演習林モンドリ谷集水域（35°20′N，135°44′E，標高 688.7～836.5 m）に設定されている 16 ha の天然林調査区内で，胸高直径 10 cm 以上の枯死木につき枯死形態の調査を行い枯死要因を推定した。直径 10 cm 以上の枯死木は 16 ha 内で 2,472 本，同定できた樹種は 25 種であった。本数割合ではアシウスギが最も多く，全体本数の 71％を占め，ブナ，ミズナラが次いで多く見られた。枯死木の直径分布は樹種によって異なり，アシウスギは小径木の多い L 字型分布を示し，ブナ，ミズナラでは中，大径木でピークを持つ一山型分布を示した。アシウスギの枯死形態は根返りと立ち枯れが多く見られた。ブナでは立ち枯れ，ミズナラでは根返りが多かった。アシウスギの枯死要因としては風，雪等の気象害が最も重要と思われるが，ツキノワグマによる剝皮害（クマハギ）も重要であると考えられた。ブナの立ち枯れは菌害が関与しており，ミズナラの根返りは風，雪等の気象害に因るものと考えられた。
キーワード：アシウスギ，枯死形態，枯死要因，ブナ，ミズナラ

Yamanaka, N., Takaya, K., and Kawanabe, S.: **Dead forms and mortality factors of woody plants in a mixed forest of *Cryptomeria japonica* var. *radicans* Nakai and *Fagus crenata* Blume. J. Jpn. For. Soc. 79：14～21, 1997**
Dead forms and mortality factors of woody plants were studied in a 16 ha study plot established in a natural forest of the Mondori Dani Watershed (35°20′N, 135°44′E, 688.7～836.5 m elevation), Kyoto University Forest in Ashiu. We investigated 2,472 dead trees over 10 cm in DBH in the plot and 25 species were identified. *Cryptomeria japonica* var. *radicans* was most dominant and made up 71% of dead trees. *Fagus crenata* and *Quercus crispula* followed. Diameter distribution of dead trees varied among species. *C. japonica* var. *radicans* showed L-shaped DBH distribution but *F. crenata* and *Q. crispula* showed unimodal distributions. Dominant dead forms of *C. japonica* var. *radicans* were uprooting and standing dead. Wind and snow damages were estimated to be major mortality factors but damage by Japanese black bear (*Selenarctos thibetanus japonica*) was also supposed to be an important causes of death for *C. japonica* var. *radicans*. Standing dead was most frequent in *F. crenata* and the infection of fungi supposed to play an important role to death. *Q. crispula* was more likely to be uprooted by wind or snow.
Key words: *Cryptomeria japonica* var. *radicans*, dead form, *Fagus crenata*, mortality factor, *Quercus crispula*

I. はじめに

森林生態系において枯死木は大きな養分供給源となるほか，倒木更新のような植物の発芽床や野生鳥獣，昆虫の重要な生育場所にもなっている（Franklin *et al.*, 1987）。

また山地渓流域において枯死木は，倒流木として複雑な河川生態系を形成する上で重要な役割を果たしていることも知られている（Harmon *et al.*, 1986）。

森林の更新に果たす役割として，林冠木の枯死は光条件，水分条件，温度条件，土壌条件などといった林内の環境に変化をもたらし，その後の森林の更新に大きな影響を与える（Franklin *et al.*, 1987；Schaetzl *et al.*, 1989）。しかし，その影響の内容は，枯死形態に因って大きく異なり，根返りを伴う枯死が，通常林床の攪乱を伴いミネラル層が露出するのに対し，立ち枯れや幹折れによる枯死では林床の攪乱は少なく，その後の更新においても前生稚樹の果たす役割が大きくなることが知られている（Putz *et al.*, 1983；山本, 1984；Schaetzl *et al.*, 1989）。また樹木の枯死形態は，死亡要因を反映していると考えられることから，極相林における自然攪乱体制を推定するため，主に林冠木の枯死形態についてのデータが日本各地の森林で蓄積されつつある（小見山ら，1981；Nakashizuka, 1984；Kanzaki and Yoda, 1986；Yamamoto, 1989, 1992, 1995）。わが国においては一般的に，林冠木の枯死に対する台風を主とする気象災害の重要性が指摘されている（山本，1984；中静・山本，1987）が，ブナに多く見られる立ち枯れ現象（Nakashizuka, 1984）等のように気象害以外による樹木の枯死の重要性を示唆する報告もあり，種特異的な枯死要因の存在も視野に入れた研究をより多くの地域，樹種で進めて行く必要がある。気象害以外の枯死要因として，今回調査を行った芦生地域では古くよりツキノワグマがアシウスギの樹幹を剝皮することによって生じる枯死，成長不良，異常結実などの被害（クマハギ害）が多く発生している（渡辺ら，1970，1973；渡辺・小見山，1976；山中ら，1991，1993；山中・川那辺，1991）。このためツキノワグマによるクマハギ害は，極相林を構成するアシウスギの重要な枯死要因の一つとなっていることが予想されるが，他の枯死要因との関係も含め，不明な点が多く残されている。

また天然林を構成する樹木の生活史を研究する観点からは，各生育段階における死亡率や死亡要因を明らかにすることが必要となるが，これには林冠木だけではなく，より

* 京都大学演習林　Kyoto Univ. Forest, Kyoto Univ., Kyoto 606
** 現勤務先：鳥取大学乾燥地研究センター　Arid Land Res. Ctr., Tottori Univ., Tottori 680
*** 京都大学農学部　Fac. of Agric., Kyoto Univ., Kyoto 606

小径木の段階も含めた枯死木の調査が必要である。さらに，枯死木の形態は枯死後の年数によって変化することが考えられ，森林内に存在する枯死木の形態から樹木の枯死要因を推定するためには腐朽段階を考慮した議論も必要である。

天然林を構成する各樹種について，より精度の高い枯死要因の推定や枯死速度の研究には大面積で長期間の継続調査を行う必要性が指摘されている（中静，1991)。今回調査を行った京都東北部にある芦生演習林内モンドリ谷集水域でも，尾根部から沢部にかけての全域16 haを対象に，直径10 cm以上の樹木の個体識別を行った調査区が設定されており，長期間の継続調査を通じた森林の動態研究が進められている（山中ら，1993)。

本報告はその一つの段階として，調査区内に現存する直径10 cm以上の枯死木に焦点を当て，天然林における枯死木の存在状態を把握し，枯死木の形態から優占樹種であるアシウスギ，ブナ，ミズナラについて枯死要因の推定を試みたものである。

Ⅱ．調査地の概要

調査は京都府北桑田郡美山町所在の京都大学芦生演習林第18林班内のモンドリ谷集水域（35°20′N，135°44′E）で行った（図-1)。モンドリ谷集水域には1992年春に，集水域全体を25 m×25 m（水平距離）のサブプロット256個（計16 ha）に分割した調査区が設定されており（山中ら，1993)，今回の調査も同調査区内で行った。

当地域の気候は，冬期降水量の多い日本海型気候を示す。調査地は標高688.7～836.5 mの範囲に位置しており，植生帯はブナの優占する温帯落葉広葉樹林帯に属する（「天然林の生態」研究グループ，1972；山中ら，1993)。調査地から約2 km離れた長治谷作業所（標高640 m）での観測では，年平均気温が10～11°C，年降水量は2,895 mm，積雪深は2～3 mとなり12月から3月にかけて根雪に閉ざされる（京都大学農学部附属芦生演習林，1992)。

地質は中・古生層に属し，主に砂岩・頁岩・チャートから成る。土壌は褐色森林土が多く大部分はB_D型に属するが，一部高海抜地の稜線や小尾根の乾燥地にはB_{D-d}型土壌が見られる。沢沿いには一部B_E型，B_F型の土壌も認められる（京都大学農学部附属芦生演習林，1992)。調査地付近の地形は穏やかな準平原状になり，平坦な谷が開けている。

16 haの調査地内には，胸高直径10 cm以上の樹木が51種8,241本生育しており，胸高断面積合計は43.35 m²/haである。優占樹種はアシウスギ（*Cryptomeria japonica* (L. fil.) D. Don var. *radicans* Nakai)，ブナ（*Fagus crenata* Blume)，ミズナラ（*Quercus crispula* Blume）で

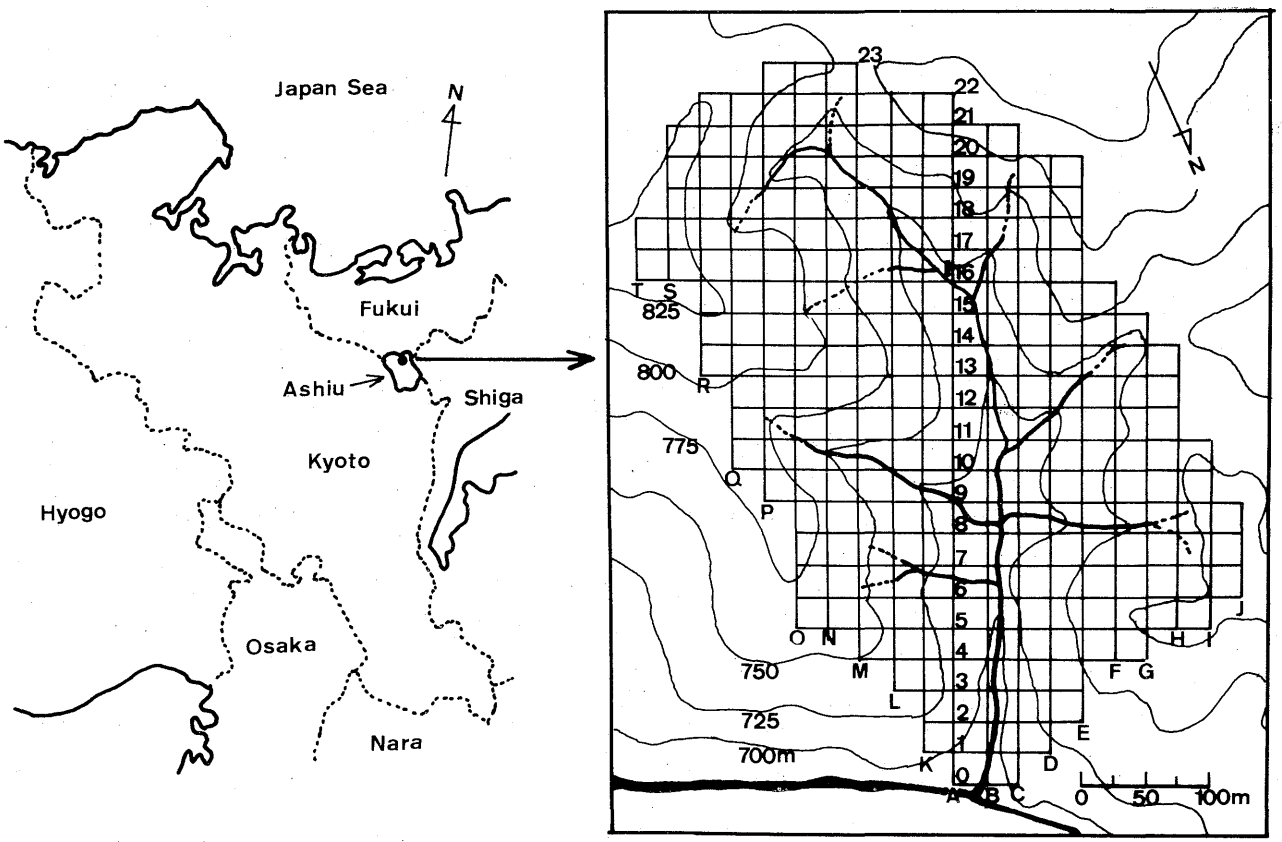

図-1．モンドリ谷集水域の位置と地形
Location and topography of Mondori Dani Watershed.

あるが，地形により優占する樹種は異なる。沢筋にはトチノキ（*Aesculus turbinata* Blume），サワグルミ（*Pterocarya rhoifolia* Sieb. et Zucc.）が優占し，斜面中部以上になるとトチノキ，サワグルミは姿を消し，斜面上部までブナ，ミズナラの優占する林分が続く。また斜面を上がるにつれアシウスギの占める割合が増加し，尾根部では純林に近い状態も見られる（山中ら，1993）。林分の履歴は，1924年に演習林が設置されてからは，伐採その他の人為の影響は受けていない。また演習林設置以前も大きな攪乱は受けていないものと思われ，極相状態にあるものと考えられている。

Ⅲ. 調 査 方 法

調査は1992年7月から12月にかけて，モンドリ谷集水域調査区全域を対象とし，調査区内に存在する胸高直径10 cm以上のすべての枯死木についてナンバリングを行い，樹種，枯死形態，胸高直径，腐朽段階を記録した。

樹種は残存している樹皮，材の特徴，周囲の状況（例えば株を形成している場合など）から同定した。

枯死形態は，根返り（完全に倒伏していないものも含む），立ち枯れ，根元折れ，幹折れ，の四つに区分した。根元折れと幹折れの区別は，地上から1.5 m以下で折れているものを根元折れ，それより高いところで折れているものを幹折れとした。これは芦生演習林ではツキノワグマによる樹幹剝皮（クマハギ）が原因で根元部分に腐朽が入り，根元部分で折れているアシウスギが多く観察されることを考慮したためである。アシウスギについてはクマハギの有無も合わせて調査を行った。

胸高直径は直径巻尺を用いて測定し，胸高以下の部分でのみ存在するものについてはその最上部を測定した。

腐朽段階は外観から判断して以下の4段階に区別した。Stage 1，葉や小枝が残っているもの；Stage 2，樹皮と大枝が残っているもの；Stage 3，樹皮は落ちているが，材の腐朽は表層に留まり，心材部には及んでいないもの；Stage 4，樹皮が落ち，材の腐朽は心材部にまで進んでいるもの。

なお，今回の調査結果の解析において，今回の調査と同時期に，同じ調査区内で調べられた，胸高直径10 cm以上の生立木のデータ（山中ら，1993）を使用して，枯死木のデータと比較検討を行った。この際に直径階別の枯死傾向を解析するため，各直径階における枯死率を以下の式に従って算出した。

$$\text{枯死率} = \text{枯死本数}/(\text{枯死本数} + \text{生立木数})$$

また，本論文中で使用した学名は佐竹ら（1989 a, b）に従った。

Ⅳ. 調 査 結 果

1. 枯死形態と腐朽段階の関係

今回の調査で見られた直径10 cm以上の枯死木の総本数は2,472本，樹種不明木は95本（3.8%）であった。同定できた種は25種で，本数割合ではアシウスギが最も多く，全体の約7割を占め，ついでブナ，ミズナラの順に優占していた。枯死木の樹種構成の詳細についてはAppendixに示した。

枯死木中の優占種であるアシウスギ，ブナ，ミズナラについて，腐朽段階ごとに枯死形態別本数分布を示したものが表-1である。

アシウスギについてみると，腐朽段階で枯死後の経過時間が比較的短いStage 1と2の段階では，各枯死形態は均等ではなく，根返りと立ち枯れが多く，以下根元折れ，幹折れの順であった（Stage 1，χ^2-test，$p < 0.05$；Stage 2，χ^2-test，$p<0.01$）。腐朽段階の進んだStage 3や4では，根元折れが最も多く見られ，以下根返り，立ち枯れ，幹折れの順となった（Stage 3，4ともに，χ^2-test，

表-1. 優占種における枯死形態と腐朽段階の関係
Relationships between dead forms and decaying stages for dominant species.

Spp.	Decaying stage	Dead form				
		Uprooted No./16 ha(%)	Standing dead No./16 ha(%)	Broken at base No./16 ha(%)	Stem broken No./16 ha(%)	Total No./16 ha(%)
Cryptomeria japonica var. *radicans*	Stage 1	26(29.9)	27(31.1)	25(28.7)	9(10.3)	87(100.0)
	Stage 2	84(49.7)	38(22.5)	33(19.5)	14(8.3)	169(100.0)
	Stage 3	195(27.6)	196(27.7)	258(36.5)	58(8.2)	707(100.0)
	Stage 4	179(22.4)	47(5.9)	536(66.9)	38(4.8)	800(100.0)
	Total	484(27.5)	308(17.4)	852(48.3)	119(6.8)	1763(100.0)
Fagus crenata	Stage 1	8(20.0)	16(40.0)	4(10.0)	12(30.0)	40(100.0)
	Stage 2	10(13.7)	32(43.8)	11(15.1)	20(27.4)	73(100.0)
	Stage 3	20(40.9)	5(10.2)	18(36.7)	6(12.2)	49(100.0)
	Stage 4	42(44.6)	4(4.3)	36(38.3)	12(12.8)	94(100.0)
	Total	80(31.2)	57(22.3)	69(27.0)	50(19.5)	256(100.0)
Quercus crispula	Stage 1	1(33.3)	2(66.7)	0(0.0)	0(0.0)	3(100.0)
	Stage 2	4(44.4)	1(11.2)	0(0.0)	4(44.4)	9(100.0)
	Stage 3	57(76.0)	6(8.0)	11(14.7)	1(1.3)	75(100.0)
	Stage 4	121(85.3)	5(3.5)	5(3.5)	11(7.7)	74(100.0)
	Total	183(79.9)	14(6.1)	16(7.0)	16(7.0)	229(100.0)

$p<0.01$)。またアシウスギでは，腐朽段階が進むほど本数が多くなり，Stage 4 に分類された枯死木の総数は Stage 1 の約 10 倍に上った。

ブナの枯死形態は，Stage 1 や 2 の段階では立ち枯れが最も多く見られ，次いで幹折れ，根返り，根元折れの順となった（Stage 1, χ^2-test, $p<0.05$；Stage 2, χ^2-test, $p<0.01$)。しかし，Stage 3 や 4 の段階になると，根返りや根元折れの割合が多く見られた（Stage 3, 4 ともに, χ^2-test, $p<0.01$)。またブナでは，腐朽段階の進行に伴う枯死木数の変化はアシウスギほど顕著ではなく，Stage 4 に分類された本数は Stage 1 の 2 倍程度に留まった。

ミズナラでは Stage 1 と 2 に分類される枯死木の数は少なく，枯死木の大多数が Stage 3 と 4 に分類された。枯死形態は各腐朽段階を通じて，根返りの形態を示す枯死木が多く見られ，根元折れや幹折れの枯死形態を示したものは少数であった。この傾向は Stage 1 と 2 については有意性が認められなかったが（Stage 1, 2 ともに, χ^2-test, $p>0.05$)，Stage 3 と 4 については有意性が認められた（Stage 3, 4 ともに, χ^2-test, $p<0.01$)。

2. 枯死木の直径階別本数分布

主要樹種について，枯死木の直径階別本数分布を腐朽段階別に示したものが図-2 である。アシウスギでは枯死木の直径階別本数分布は，Stage 1 から 4 のどの腐朽段階においても L 型のサイズ分布が見られた。腐朽段階間の違いは，Stage 1 と 2 の間で有意差は認められなかったものの（Kolmogorov-Smirnov test, $p>0.05$)，その他の腐朽段階間では有意差が認められた（Kolmogorov-Smirnov test, Stage 1 と 4 の間では $p<0.05$, その他はすべて $p<0.01$)。

ブナの直径階別本数分布は各腐朽段階とも一山型のサイズ分布を示し，Stage 2 と 4 の間で有意差が認められたものの（Kolmogorov-Smirnov test, $p<0.05$)，他の腐朽段階間ではいずれも有意差は認められなかった（Kolmogorov-Smirnov test, $p>0.05$)。ミズナラの直径階別本数分布も一山型の分布を示し，Stage 3 と 4 の間で有意差が認められたが（Kolmogorov-Smirnov test, $p<0.01$)，その他の腐朽段階間ではいずれも有意差は認められなかった（Kolmogorov-Smirnov test, $p>0.05$)。

このように，アシウスギ，ブナ，ミズナラのいずれにおいても，枯死後の年数が短いと考えられる Stage 1 と 2 の間では直径階別本数分布に差は認められないことから，この 3 種について Stage 1 と 2 をあわせた直径階別本数分布を作成し，同時期に同じ調査区内で得られた生立木のデータ（山中ら，1993）との比較を行った（図-3)。

アシウスギは生立木，枯死木ともに小径木の多い L 型のサイズ分布を示したが，分布の形には有意差が認められ

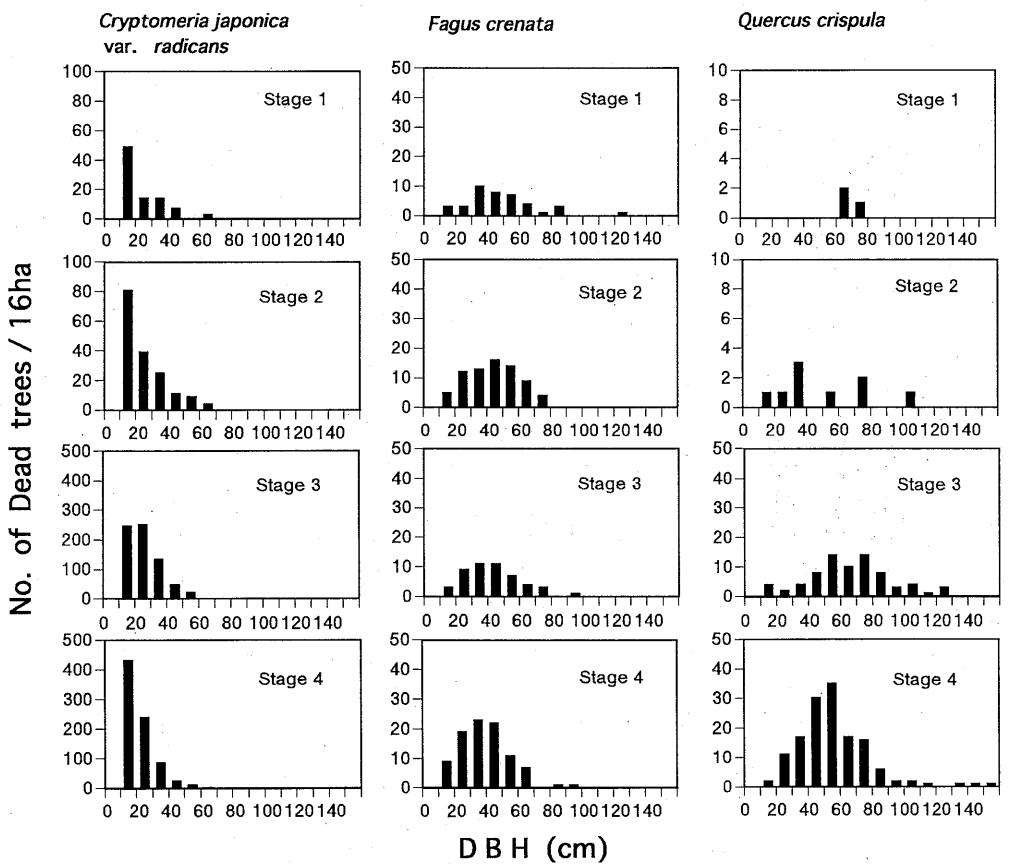

図-2. 枯死木の腐朽段階別の直径分布

Diameter distributions in each decaying class for dominant species.

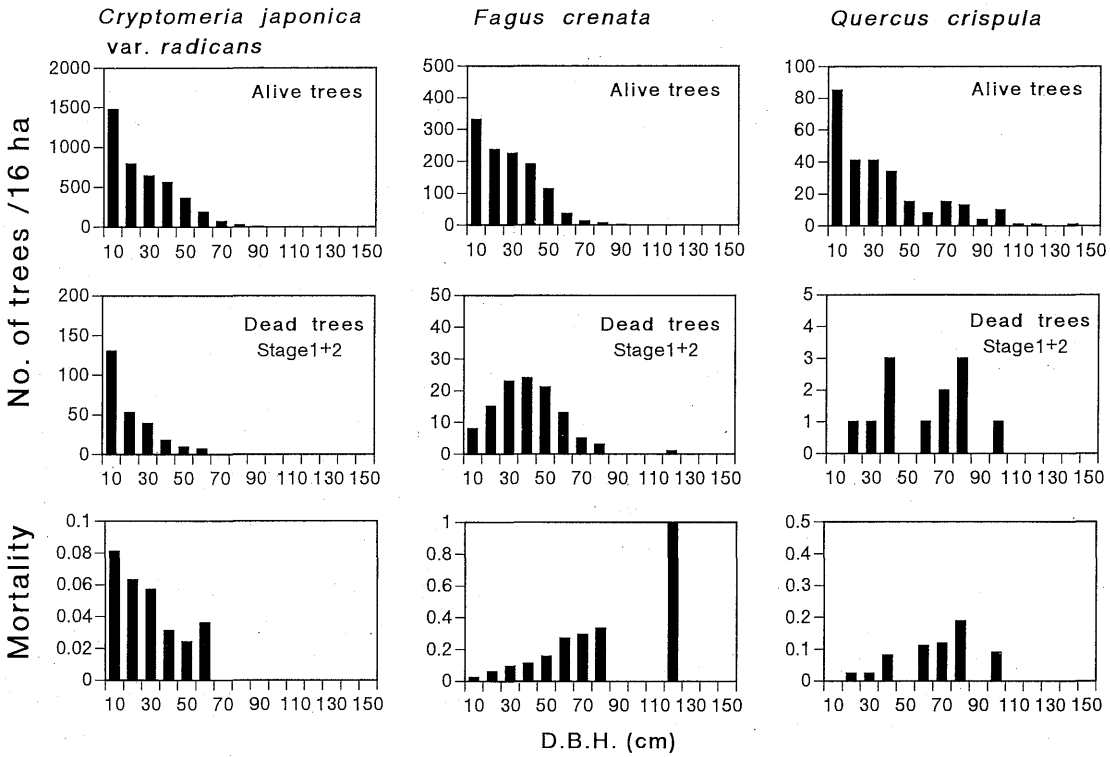

図-3. 生立木と枯死木の直径分布と枯死率

Diameter distributions of alive and dead (decaying stage 1+2) trees and mortalities in each diameter class.
Mortality=No. of dead trees/(No. of alive+dead trees).

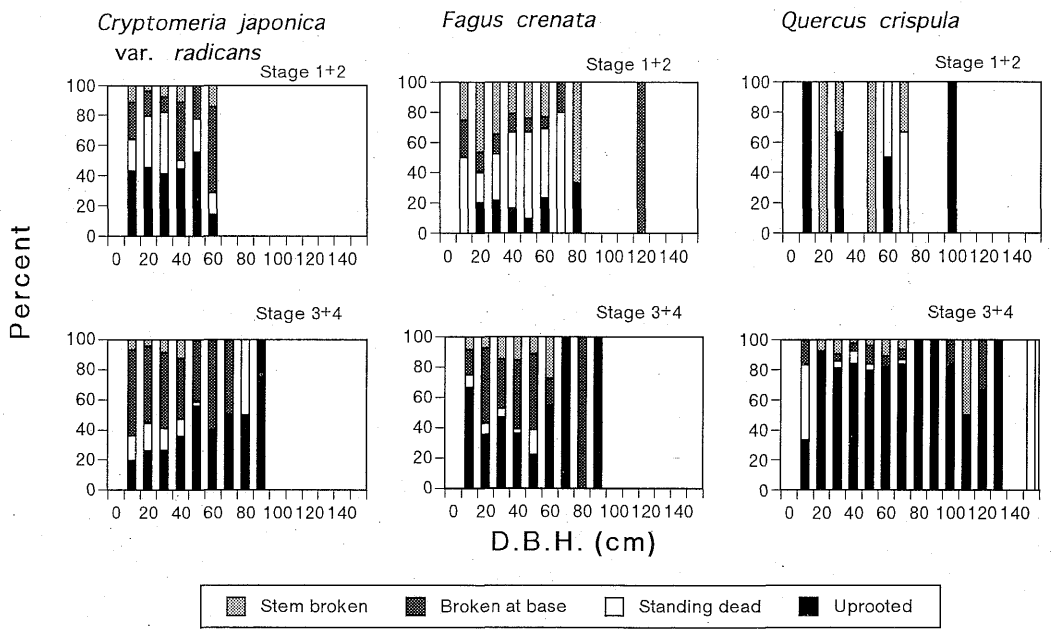

図-4. 胸高直径階別の枯死形態割合

The compositions of dead forms in each diameter class.

た (Kolmogorov-Smirnov test, $p<0.01$)。ブナでは生立木がL型の分布を示しているのに対し，枯死木では直径40 cmのクラスにモードを持つ一山型の分布を示し，有意な違いが認められた (Kolmogorov-Smirnov test, $p<0.01$)。ミズナラについても生立木と枯死木の分布型には有意差が認められた (Kolmogorov-Smirnov test, $p<0.05$)。生立木と枯死本数の合計値に対する枯死本数の割合で示した枯死率の値を見ると，アシウスギの枯死率は，

小径のものほど高い傾向が見られるのに対し，ブナでは逆に小径のものほど枯死率が低くなる傾向が見られた。ミズナラもブナと同様に大径木ほど枯死率が高くなる傾向を示した。

枯死木の直径と枯死形態の関係を図-4に示した。アシウスギで腐朽段階でStage 1と2のものについて見ると，直径60 cm以下のものではどの直径階でも根返りが半数近い割合を占めた。また立ち枯れは比較的小径のものに多く見られた。Stage 3と4の段階では根返りと幹折れが多く見られるが，直径が大きくなるほど根返りが多くなる傾向が見られた。

ブナではアシウスギとは異なり，Stage 1や2の段階で，大径木にも多くの立ち枯れ木が見られた。ミズナラでは，はっきりした傾向は見られないが，Stage 3と4の段階では，どの直径においても根返り木が多く見られた。

V. 考　　察

樹木が枯死した後の時間経過に伴う枯死形態の変化としては，今回の結果より立ち枯れの割合の減少と根元折れの増加が顕著に認められた（表-1)。これより立ち枯れ状態で長く存在することは稀であり，多くは芯腐れや外傷部からの腐朽が進行することにより折れてしまうと考えられる。

ブナやミズナラでは腐朽段階が進むに従い根返りの割合が増加した（表-1)。また，少数ながら，腐朽の度合いは激しいが根返り跡は新しいというケースも調査中に観察されており，立ち枯れ後に根返りを起こすケースもあると考えられる。

これらのことより，枯死形態から枯死要因を推定するには，できるだけ枯死後の経過年数が短いものを用いる必要が認められる。

そこで，ここでは比較的枯死後の年数が短いと考えられる腐朽段階でStage 1と2の枯死形態をもとに優占樹種であるアシウスギ，ミズナラ，ブナの枯死要因について推定を試みる。

アシウスギでは腐朽段階でStage 1と2の枯死形態としては，根返り木と立ち枯れ木が多く見られ，以下根元折れ，幹折れの順になっている（表-1)。

アシウスギについて枯死形態から枯死要因を推定する際に考慮すべき要因として，クマハギの影響があげられる。枯死要因としてのクマハギの役割は，大きく直接要因と間接要因に分けられると考えられる。直接要因としては，樹幹周囲の大部分を剝皮されてしまうことによる枯死があげられ，枯死形態としては，クマハギが樹幹周囲の大部分に及んでいる立ち枯れと，クマハギによる立ち枯れ木が後に折れたと考えられる根・幹折れ，根返りが考えられる。間接要因としては，クマハギによる剝皮部分が小さく，クマハギによって直接枯死することはないが，クマハギの被害部位から腐朽が広がり，やがて風や雪等によって，クマハギ部位で根元折れを起こすケースがあげられる。

クマハギ以外の主要な枯死要因としては，被圧による枯死と気象害による枯死が考えられる。被圧枯死と考えられる枯死形態としては，閉鎖林冠下に存在する生育不良の枯死木で，クマハギ痕のないものであり，気象害による枯死を示す枯死形態としては，クマハギ痕の見られない幹折れ木，根元折れ木，根返り木が考えられる。

これらのことを考慮して，腐朽段階がStage 1と2のものについて，枯死形態とクマハギ被害の有無からアシウスギの枯死要因を推定したのが表-2であり，直径階別に枯死要因の割合を示したものが図-5である。これより，直径10 cm以上のアシウスギにおいて，最も重要な枯死要因は気象害であり，枯死要因全体の半分を占めた。また気象害による枯死は，直径60 cmのクラスを除き，どの直径階においても枯死要因の約半数を占めている。芦生地域では，戦後1945年から1984年までの間に建物等に被害をもたらした気象災害は，主要なものだけで26回を数える（安藤ら，1989)。その大部分は台風等の風を伴った大雨，豪雨であり，尾根筋を中心に分布するアシウスギ（山中ら，1993）の枯死にも大きな影響を与えていると考えられる。また芦生地域は最大積雪深が2〜3 mに達し（京都大学農学部附属芦生演習林，1992)，常緑性のスギでは冠雪

表-2. アシウスギにおける枯死形態と枯死要因の関係(腐朽段階 Stage 1, 2)

Relationship between dead form and mortality factor for *Cryptomeria japonica* var. *radicans*. (Decaying Stage 1, 2).

Dead form	Mortality factor			
	Bear damage	Suppression	Climatic damage	Unknown
Uprooted	0	0	110	0
Standing dead	47	18	0	3
Broken at base	39	9	11	0
Stem broken	9	3	7	0
Total	95	30	128	3

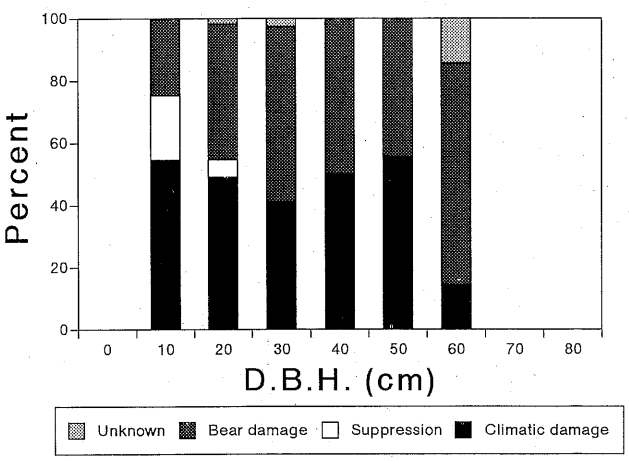

図-5. アシウスギにおける胸高直径階別の枯死要因割合

The composition of mortality factors in each diameter class for *Cryptomeria japonica* var. *radicans*.

害も少なくないものと思われる。

アシウスギで被圧枯死と考えられたものは30本（11.7％）見られた（表-2）。ミズナラでは小径木に立ち枯れは見られず，ブナでは菌害か被圧による枯死かの区別はできなかったが，被圧を受ける可能性のある小径（DBH＜30 cm）の立ち枯れ木が全体に占める割合は6.2％であった。したがって，アシウスギで見られる被圧枯死の割合はブナ，ミズナラ等に比べて大きいものと思われるが，これは，天然林の中・下層に伏条稚樹を多く持つアシウスギの更新特性（荻野ら，1977，1978，1979；田淵ら，1981；山中・川那辺，1991）を反映しているものと考えられる。

表-2では，枯死要因としてのクマハギ被害には，直接要因と間接要因に因るものを合わせて示したが，256本中クマハギの関与による枯死が95本（37.1％）に達している。根返りについてはその全てが強風・積雪あるいは他の樹木が倒れるときに巻き込まれるというような外力による枯死と考えられたが，根返り以外の形態についてみると立ち枯れ・根元折れの大半がクマハギの関与する枯死と考えられるものであり，スギの枯死には気象害についでクマハギが大きな影響を与えていることが伺える。また直径階別の枯死要因割合（図-5）でも，クマハギが関与する枯死の割合は直径20 cm以下では約2割であるが，それ以上の直径では5割からそれ以上を占めている。これは当地において，アシウスギの生立木に対するクマハギ害が直径10～20 cmの範囲では少なく，30 cm以上になると50％以上の被害率を示すようになること（山中ら，1993）と対応しているものと考えられ，中・大径木の枯死に果たすクマハギの関与は大きいものと思われる。

このようにアシウスギの個体群動態においてツキノワグマは大きな影響を与えており，極相林における大型動物による攪乱が，森林の動態にどの程度関わっているのかを知るうえで興味深い事例と思われる。

アシウスギで主要な枯死要因の一つとして考えられた，ツキノワグマによるクマハギ被害はブナでは見られない。ミズナラでは記録はあるものの，珍しく，枯死することはない（渡辺ら，1970）。したがって，ブナ，ミズナラの枯死要因としてはクマハギ被害を除外することができる。枯死直後の形態では，幹折れ，根元折れ，根返りは気象害に因るものであり，立ち枯れは被圧か，クマハギ以外の生物害によるものと推定できる。

ブナでは立ち枯れによる枯死が多く見られたが（表-1），この傾向はNakashizuka（1984）やYamamoto（1989）でも報告されており，ブナの一般的な特徴と考えられる。ブナ材は耐朽性が低く（林業試験場，1958），また生立木についても材質腐朽菌に侵されやすく，樹齢100年生代は比較的腐朽が少ないが200年生以降は腐朽が多くなることが知られている。このため，ブナが比較的短命である原因は腐朽菌害を受けやすいためと考えられている（佐藤，1991）。今回の結果でも直径が大きくなるほど枯死率が高まり（図-3），枯死形態の中で立ち枯れ木の占める割合が増加する傾向が見られている（図-4）。今回の調査ではブナの枯死木に見られる菌類の調査は行っていないが，立ち枯れ木にも白色腐朽が多く見られたほか，樹勢が弱まり立ち枯れ寸前のブナについても材腐朽が観察された。また大部分の枯死木は中大径木であり，林冠下に存在するような小径木の枯死木は少ないことから被圧による立ち枯れは少ないと考えられる。これらのことから，ブナでは腐朽菌害による枯死が重要な枯死要因と考えられ，これによる枯死の危険性も直径が大きくなるほど高まるものと考えられる。

ミズナラはブナに比べ立ち枯れが少ないが，これはミズナラがブナよりも耐朽性が高く（林業試験場，1958），材腐朽による枯死が少ないためであると考えられる。また枯死形態の大部分が根返りであり（表-1），風や雪等の気象害が重要な枯死要因と考えられる。直径が大きくなるほど枯死率も高まる傾向が見られているが（図-3），直径が大きくなるほど樹冠も大きくなり，台風などの強風や積雪の影響を受けて根返りを起こし，枯死しやすくなるものと思われる。

今回の調査では芦生地域の天然林に生育する優占種の枯死要因を枯死木の状態から推定することができた。しかし，天然林を構成する樹木の枯死パターンを明らかにし，種の生活史特性を考えてゆくには，単位時間当りの枯死速度や，今回推定された枯死要因の相対的な重要性が今後とも変わらずに維持されるのかという点に関する情報が必要であり，今回調査を行った大面積調査区を継続的に調査し，データを蓄積してゆくことが重要であると考える。またこのような枯死木に関して蓄積された情報は，樹木の枯死要因や森林の動態に関する知見を増やすのみならず，樹木の枯死による生態系への養分還元量やその速度等も推定することができ，集水域生態系の養分動態など他の分野にも重要な情報を提供できるものと考えられる。

本研究を実施するにあたり，京都大学農学部の岩坪五郎博士ならびに京都大学演習林の大畠誠一博士には貴重な助言とご助力をいただいた。また野外調査において多大な援助を頂いた登尾久嗣氏，大牧治夫氏をはじめとする京都大学芦生演習林の皆様，ならびに大嶋有子氏，松本淳氏をはじめとする京都大学農学部森林生態学研究室の皆様に心より感謝致します。

引用文献

安藤　信・登尾久嗣・窪田順平・川那辺三郎（1989）芦生演習林の気象観測資料の解析(1)―事務所構内と長治谷の観測所の比較解析を中心に―. 京大演報 61：25-45.

Franklin, J. F., Shugart, H. H., and Harmon, M. E. (1987) Tree death as an ecological process. BioSci. 37：550-556.

Harmon, M. E., Anderson, N. H., Franklin, J. F., Cline, S. P., Swanson, F. J., Aumen, N. G., Sollins, P., Sedell, J. R., Gregory, S. V., Lienkaemper, G. W., Lattin, J. D., Cromack, K., Jr., and Cummins, K. W. (1986) Ecology of coarse woody debris in temperate ecosystems. Adv. Ecol. Res. 15：133-302.

Kanzaki, M. and Yoda, K. (1986) Regeneration in subalpine coniferous forests II. Mortality and the pattern of death of

canopy trees. Bot. Mag. Tokyo 99: 37-51
小見山章・安藤辰夫・小野 章 (1981) 御岳山亜高山帯天然林の動態. 上層木の枯死状況. 岐阜大農研報 45: 307-321.
京都大学農学部附属芦生演習林 (1992) 芦生演習林. 14 pp. 京都大学農学部附属演習林, 京都.
Nakashizuka, T. (1984) Regeneration process of climax beech forests IV. Gap formation. Jpn. J. Ecol. 34: 75-85.
中静 透 (1991) 森林動態の大面積長期継続研究について. 日生態会誌 41: 45-53.
中静 透・山本進一 (1987) 自然攪乱と森林群集の安定性. 日生態会誌 37: 19-30.
荻野和彦・小見山章・堤 利夫 (1977) 芦生演習林の天然生スギ林の植生. 京大演報 49: 53-63.
荻野和彦・守屋 均・堤 利夫 (1978) 芦生演習林のスギ伏条稚樹. 京大演報 50: 58-68.
荻野和彦・小見山章・大住克博・堤 利夫 (1979) 芦生演習林の伏条性スギ稚樹の生長過程. 京大演報 51: 71-83.
Putz, F. E., Coley, P. D., Lu, K., Montalvo, A., and Aiello, A. (1983) Uprooting and snapping of trees: structural determinants and ecological consequences. Can. J. For. Res. 13: 1011-1020.
林業試験場編 (1958) 木材工業ハンドブック. 1077 pp, 丸善, 東京.
佐竹義輔・原 寛・亘理俊次・富成忠夫編 (1989 a) 日本の野生植物木本 I. 321 pp, 平凡社, 東京.
佐竹義輔・原 寛・亘理俊次・富成忠夫編 (1989 b) 日本の野生植物木本 II. 305 pp, 平凡社, 東京.
佐藤邦彦 (1991) ブナ林の菌類と病害. 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). 121-132, ソフトサイエンス社, 東京.
Schaetzl, R. J., Burns, S. F., Johnson, D. L., and Small, T. W. (1989) Tree uprooting: review of impacts on forest ecology. Vegetatio 79: 165-176.
田淵隆一・荻野和彦・堤 利夫 (1981) スギ伏条稚樹の光環境と光合成. 日林誌 63: 287-293.
「天然林の生態」研究グループ (1972) 京都大学芦生演習林における天然生林の植生について. 京大演報 43: 33-52.
渡辺弘之・小見山章 (1976) ツキノワグマの保護と森林への被害防除(II). 京大演報 48: 1-8.
渡辺弘之・谷口直文・四手井綱英 (1973) ツキノワグマの保護と森林への被害防除(I). 京大演報 45: 1-8.
渡辺弘之・登尾二朗・二村一男・和田茂彦 (1970) 芦生演習林のツキノワグマとくにスギに与える被害について. 京大演報 41: 1-25.
山本進一 (1984) 森林の更新—そのパターンとプロセス—. 遺伝 38: 43-50.
Yamamoto, S. (1989) Gap dynamics in climax *Fagus crenata* forests. Bot. Mag. Tokyo 102: 93-114.
Yamamoto, S. (1992) Gap characteristics and gap regeneration in primary evergreen broad-leaved forests of western Japan. Bot. Mag. Tokyo 105: 29-45.
Yamamoto, S. (1995) Gap characteristics and gap regeneration in subalpine old-growth coniferous forests, central Japan. Ecol. Res. 10: 31-39.
山中典和・登尾久嗣・川那辺三郎 (1991) クマハギ防除に関する研究(III)—芦生演習林内におけるスギ立ち枯れ木の分布—. 京大演報 63: 11-22.
山中典和・川那辺三郎 (1991) 京都大学芦生演習林におけるスギ・落葉広葉樹天然林の林分構造の発達に及ぼすクマハギの影響について. 日林論 102: 547-548.
山中典和・松本 淳・大島有子・川那辺三郎 (1993) 京都大学芦生演習林モンドリ谷集水域の林分構造. 京大演報 65: 63-76.

(1996年3月13日受付, 1996年11月20日受理)

Appendix. 京都大学芦生演習林モンドリ谷集水域における枯死木(DBH≧10 cm)の種構成
Species composition of dead trees (DBH≧10 cm) in the Mondori Dani Watershed Kyoto University Forest in Ashiu.

Spp.	No. of trees /16 ha (%)	DBH(cm) Mean	DBH(cm) Max.	B. A. m²/16 ha (%)
Cryptomeria japonica var. *radicans*	1763 (71.33)	23.9	98.0	95.11 (41.830)
Fagus crenata	256 (10.36)	42.5	127.0	42.43 (18.661)
Quercus crispula	229 (9.27)	58.7	152.7	72.04 (31.684)
Clethra barvinervis	28 (1.13)	13.6	18.5	0.39 (0.172)
Betula grossa	12 (0.49)	45.9	93.5	2.76 (1.214)
Ilex macropoda	11 (0.45)	26.5	36.0	0.43 (0.189)
Hamameris japonica var. *obtusata*	9 (0.36)	13.0	17.8	0.12 (0.053)
Fraxinus lanuginosa	6 (0.24)	26.5	36.0	0.43 (0.189)
Fagus japonica	6 (0.24)	22.2	30.4	0.26 (0.114)
Acer sieboldianum	5 (0.20)	27.9	37.3	0.32 (0.141)
Acer mono var. *marmoratum*	5 (0.20)	50.2	96.0	1.23 (0.541)
Acanthopanax sciadophylloides	4 (0.16)	19.4	26.5	0.13 (0.057)
Styrax japonica	4 (0.16)	15.1	18.5	0.07 (0.031)
Pterocarya rhoifolia	3 (0.12)	18.7	29.4	0.10 (0.044)
Prunus grayana	3 (0.12)	25.2	29.1	0.09 (0.039)
Acer micranthus	3 (0.12)	18.8	22.5	0.09 (0.039)
Acer nipponicum	3 (0.12)	32.4	47.1	0.20 (0.088)
Magnolia salicifolia	2 (0.08)	12.4	14.6	0.02 (0.009)
Sorbus alnifolia	1 (0.04)	36.1	36.1	0.10 (0.044)
Swida controversa	1 (0.04)	23.5	23.5	0.04 (0.018)
Acer rufinerve	1 (0.04)	19.0	19.0	0.28 (0.012)
Lyonia ovalifolia	1 (0.04)	23.7	23.7	0.04 (0.018)
Kalopanax pictus	1 (0.04)	56.0	56.0	0.25 (0.110)
Sorbus commixta	1 (0.04)	11.4	11.4	0.01 (0.004)
Pieris japonica	1 (0.04)	15.6	15.6	0.02 (0.009)
Acer spp.	18 (0.73)	29.3	60.8	1.44 (0.633)
Unknown	95 (3.84)	30.2	107.0	9.21 (4.051)
Total	2472 (100.0)			227.37 (100.0)