九州大学学術情報リポジトリ
Kyushu University Institutional Repository

北海道東部の落葉広葉樹林における11年間の森林動態

中村，琢磨
九州大学農学部附属演習林北海道演習林

田代，直明
九州大学大学院環境農学部門森林環境科学講座

久保田，勝義
九州大学農学部附属演習林北海道演習林

南木，大祐
九州大学農学部附属演習林北海道演習林

他

https://doi.org/10.15017/1805816

出版情報：九州大学農学部演習林報告. 98, pp.1-12, 2017-03. 九州大学農学部附属演習林
バージョン：
権利関係：

KYUSHU UNIVERSITY

学術情報

北海道東部の落葉広葉樹林における 11 年間の森林動態

中村琢磨[1)]，田代直明[2)]，久保田勝義[1)]，南木大祐[1)]，村田秀介[1)]，井上幸子[3)]，緒方健人[4)]，長慶一郎[4)]，山内康平[4)]，馬渕哲也[1)]，壁村勇二[3)]，扇　大輔[3)]，大崎　繁[3)]，菱　拓雄[2)]，古賀信也[2)]，内海泰弘*[2)]

北海道東部に位置する九州大学北海道演習林内の３地点（拓北，美盛，花輪）の落葉広葉樹林において最長 11 年間の毎木調査を行い，直径階分布，新規加入率と死亡率，地上部現存量を比較した。拓北および美盛プロットではリタートラップにより落葉落枝・落下種子のサンプリングを行った。2015 年時点では拓北プロットに 32 樹種 481 個体が確認され，L 字型の直径階分布を示した。美盛および花輪プロットではそれぞれ 17 樹種 428 個体，20 樹種 510 個体が存在し，いずれも一山型の直径階分布を示した。花輪プロットは新規加入率と死亡率が拓北や美盛プロットに比べて高かった。2015 年の地上部現存量は拓北と美盛プロットがそれぞれ 94.9t/ha，92.8t/ha に対し花輪プロットは 49.2t/ha と少なかった。拓北および美盛プロットの落葉落枝・落下種子量には年変動があったが両プロット間での明瞭な同調性は認められなかった。
キーワード：冷温帯落葉広葉樹林，攪乱，人為インパクト，種子生産，ミズナラ

Three plots in deciduous broad-leaved forest (Takuhoku, Bisei, Hanawa) have been surveyed for long-term ecological research in the Ashoro research forest, Kyushu University. All tree trunks whose girth at breast height (1.3m height from grand level) are larger than 15cm, were identified and the diameter of breast height (DBH) were measured for tree inventory data. Also, we established 25 litter traps in each of Bisei and Takuhoku plots to assess the litter fall and seed productions. The tree inventory data at Takuhoku plot showed 32 tree species and 481 individuals in 2015. The frequency distribution at Takuhoku plot were L-shaped. On the other hands, 17 species and 428 individuals, 20 species and 510 individuals were observed in Bisei and Hanawa plots, respectively. The frequency distribution of DBH were unimodal at Bisei and Hanawa plots. The recruitment and mortality rate at Hanawa plot were apparently higher than those of Takuhoku and Bisei plots. Above ground biomass of Takuhoku and Bisei plots were 94.9t/ha, 92.8t/ha, respectively, which were much larger than that in Hanawa plot (49.2t/ha). The litter fall of Takuhoku and Bisei plots showed annual fluctuation. However, synchronization of the litter fall fluctuation between Takuhoku and Bisei plot was unclear.
Keywords: Cool-temperate deciduous forest, disturbance, human impact, seed production, *Quercus crispula*

1．はじめに

地上の植物群落は様々な時空間スケールの攪乱を受けて成立している。たとえば局地的かつ短期間の自然攪乱と人為攪乱は生物群集の定着と遷移をもたらし，気候変動のようにより大きな時空間スケールの現象は生物群集の移動や生態系の変化をもたらす（Delcourt *et al.* 1983）。なかでも長期的な時空間スケールでの攪乱による森林生態系の変化については短期間の調査や研究では把握しにくい現象が数多く含まれており（中静 2003），長期間の観測が世界的に推進されるようになってきた。1980 年代には，アメリカ合衆国において National Science Foundation の主導で LTER：Long Term Ecological Research（長期生態研究）のプロジェクトが始まった（LTER 2016）。日本においては 2006 年に JaLTER 日本長期生態学研究（Japan Long-Term Ecological Research）の名称で森林や湖沼，海洋生態系の観測ネットワークが発足した（榎木ら 2007）。また，2003 年にはモニタリングサイト 1000（環境省 2016）という日本全国の森林，草原，湖沼，海岸，海洋（沿岸域，島嶼）に約 1000 箇所のモニタリングサイトを設置し，今後 100 年以上を目標として生態系の長期観測を行うプロジェクトが環境省により開始されている。北海道内では北海道大学の苫小牧研究林および雨龍研究林，九州大学の北海道演習林がモニタリングサイト 1000 の森林の調査地に指定され長期観測を実施している。

Nakamura, T., Tashiro, N., Kubota, K., Nanki, D., Murata, S., Inoue, S., Ogata, T., Cho,K., Yamauchi, K., Mabuchi, T., Kabemura, Y., Ohgi, D., Osaki, S., Hishi, T., Koga, S., Utsumi, Y., Eleven years forest dynamics of deciduous broadleaved forest in eastern Hokkaido, Japan.
* 責任著者（corresponding author）：E-mail: utsumi@forest.kyushu-u.ac.jp　〒 811-2415　福岡県糟屋郡篠栗町津波黒 394
1）九州大学農学部附属演習林北海道演習林
Ashoro Research Forest, Faculty of Agriculture, Kyushu University
2）九州大学大学院環境農学部門森林環境科学講座
Division of Forest Environmental Science, Department of Agro-environmental Sciences, Faculty of Agriculture, Kyushu University
3）九州大学農学部附属演習林福岡演習林
Kasuya Research Forest, Faculty of Agriculture, Kyushu University
4）九州大学農学部附属演習林宮崎演習林
Shiba Research Forest, Faculty of Agriculture, Kyushu University

北海道の天然林における固定調査地を用いた長期観測事例として，針広混交林については北海道北部のトドマツ，エゾマツにミズナラやイタヤカエデ等が混生する森林の 15 年間の動態（日浦ら 1995），北海道内３ヶ所の国有林における 40 ～ 50 年間の蓄積や組成の変化（石橋ら 2011），知床半島における 10 年間の観測に基づく動態の解析（Kubota 2007），また東京大学北海道演習林（富良野市）に設置された 36ha を超える大規模長期調査区における動態観測（芝野ら 1996）などが挙げられる。落葉広葉樹林については，北海道大学苫小牧研究林に設置された 0.01 ～ 10ha 規模のおよそ 300 地点の調査区での観測（Hiura 2005），札幌市藻岩山の 12 年間の森林動態観測（Namikawa 1996）がある。さらに，2013 年から北海道西南部黒松内町歌才のブナ林に１ha の調査地が設定され，長期観測が始まっている（斎藤 2015）。このように北海道内の天然林の長期観測事例は針広混交林帯のものがほとんどであり（日浦ら 1995; 芝野ら 1996; Kubota 2007; 石橋ら 2011），低地の冷温帯落葉広葉樹林についての報告例は北海道西南部に偏っている（Namikawa 1996; Hiuira 2005）。

一方，北海道の冷温帯落葉広葉樹林のうち，ブナを欠いたサワシバ－ミズナラ群集などの潜在植生は北海道東部に位置する十勝地方の低地から丘陵地帯の標高およそ 500m までを中心として分布する（大野 1990; 宮脇 1988）。こうした十勝地方の低地帯にあった落葉広葉樹林は，明治期以降の開拓により大部分が耕作地や酪農，薪炭林として利用され大半が消失，あるいは二次林として代償植生に置き換わったため，高標高域に分布する針広混交林に比べ原植生の消失率が高いと言える（紺野 1993）。

十勝地方の低地帯に位置する九州大学農学部附属演習林北海道演習林（以下，北海道演習林）には，この地域の原植生に近い組成の森林が残存しており，また伐採後の期間が異なる二次林も存在する。これらの森林において長期観測を行うことは，観測事例がほとんどない十勝地方の低地における冷温帯落葉広葉樹林の原植生の動態，および利用による攪乱後の推移を明らかにする上で重要である。北海道演習林では 2005 年にモニタリングサイト 1000 の調査地に登録されてから最長で 11 年にわたり３つの異なる森林において樹木個体の生死や成長，リターフォールの調査を継続してきた。本研究では九州大学北海道演習林内にある林相や遷移段階の異なる落葉広葉樹林の森林動態を報告する。

2．調査地

2.1. 調査地を含む林地の概要

北海道演習林は北海道足寄郡足寄町に所在し，3,713ha におよぶ森林および付帯施設を有する。北海道演習林第７次森林管理計画書（2012）によると，北海道演習林は十勝川水系利別川の右岸に位置し，地形は海抜 114 ～ 471m の間を起伏する丘陵性の台地であり，利別川に注ぐ数本の支流（ピラポラオマナイ川，上ワシップ川，下ワシップ川など）が緩やかな勾配で流下している。地質は大部分が第三紀層であり，凝灰岩層と砂岩・頁岩のほぼ水平な互層からなっており，これらは全域にわたり火山灰（キトウシ火山由来）に覆われている。表層は黒色の腐植質を多く含んだ壌土であり，下層は褐色から淡褐色の埴壌土あるいは砂質壌土である。

AMeDAS のデータ（気象庁 2016）によると，年平均気温 5.8℃，暖かさの指数 59.1，年降水量 815.3mm である。なお，気象データはいずれも 1981 ～ 2010 年の期間の平年値である。11 月中旬より降雪がみられ 30 ～ 50cm 程度の積雪がある。厳寒期は－ 25℃前後まで冷え込む一方，夏期には 30℃以上に達することもあり，気温の年較差が大きく降水量が少ない大陸的な気候である。

北海道演習林の天然林ではミズナラ，カシワ，シラカンバ，ヤエガワカンバ，エゾイタヤ，ヤチダモ，ハルニレなど落葉広葉樹が優占する。ここでは日本の冷温帯林を代表するブナが分布せず，さらに北海道の山地にみられるトドマツ，エゾマツ，アカエゾマツなどの常緑針葉樹が出現しない。北海道演習林の面積の約３割がカラマツ人工林であり，その他にトドマツ，アカエゾマツ，ドイツトウヒ，ストローブゴヨウなど常緑針葉樹人工林も小面積ながら存在する。演習林内のモニタリングサイト 1000 の３つの調査地（拓北，美盛，花輪）は，演習林全体の林相を観察し過去の人為攪乱の軽重を考慮して選定された（図１）。すな

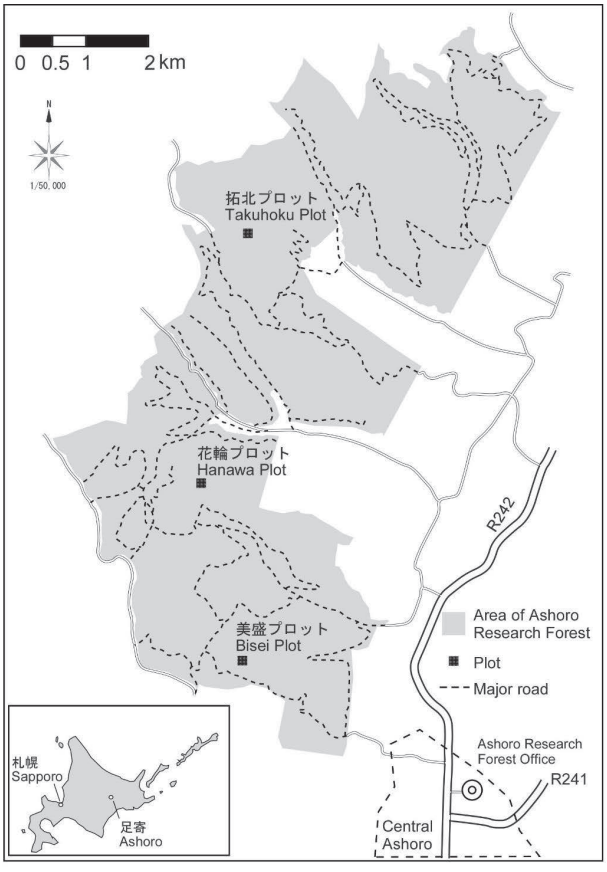

図１　北海道演習林におけるモニタリングサイト 1000 のプロット（美盛，花輪，拓北）の位置
Fig.1 Location of plots (Bisei, Hanawa and Takuhoku) of Monitoring Site 1000 Project in Ashoro Research Forest

わち，小径木の多い林分，大径木が含まれ比較的人為攪乱の少ない林分，中間的な林分の３つを選択することで，それぞれの林分における森林動態の違いを把握できると期待された。なお，モニタリングサイト 1000 の森林の調査地にはコアサイト，準コアサイトの区分がある。コアサイトとは毎木調査など定められた調査項目を毎年実施する調査地であり，準コアサイトは定められた調査を５年に１回の頻度で実施することが求められている調査地である。

2.2. 拓北プロット（AS-DB1）

拓北プロット（19 林班，北緯 43° 19′ 3″，東経 143° 30′ 33″，標高 345m）は，2006 年にモニタリングサイト 1000 の調査地として美盛プロットに代わりコアサイト（AS-DB1）として登録を受けた。拓北プロットは北向き斜面の浅い谷地形に位置し，面積は 1 ha，平均傾斜は 20 度である。オオバボダイジュ，アサダ，エゾイタヤ等の落葉広葉樹が混生する林相である。林床はミヤコザサに加えてオシダやフッキソウなど，シダ植物と草本植物が優占する。

2.3. 美盛プロット（AS-DB2）

美盛プロット（３林班，北緯 43° 15′ 48″，東経 143° 30′ 27″，標高 335m）は 2005 年に最初にモニタリングサイト 1000 のコアサイトとして設定されたが，2006 年に拓北プロットが設定されて準コアサイト（AS-DB2）に変更された。プロットはなだらかな尾根の北側直下にあり，面積 1 ha，平均傾斜は 10 度である。林冠層はミズナラが優占し，ヤエガワカンバ，ハリギリ等を中心とする落葉広葉樹林で林床はミヤコザサに覆われている。

2.4. 花輪プロット（AS-DB3）

花輪プロット（北緯 43° 17′ 18″，東経 143° 29′ 54″，標高 370m）は 2007 年に準コアサイトに登録された（AS-DB3）。なだらかな尾根の西向き斜面に設定され，面積は 0.6ha，平均傾斜は 14 度である。美盛プロットと同様にミズナラが優占するが，混生するシラカンバ，エゾイタヤが美盛プロットよりも多く，ウダイカンバも認められる。

３．調査方法

3.1. 毎木調査

毎木調査は生物多様性センター（2010）のマニュアルに従い，以下の要領で行った。胸高部位（地上高さ 1.3m）の周囲長が 15cm 以上の樹木個体を対象とし，全ての幹にステンレス釘を打ちアルミタグで標識した。全ての対象木は樹種を同定した後に樹幹位置を測定し，スチールメジャーを用いて胸高周囲長を mm 単位で測定し，目印として胸高部位に赤色のスプレーペンキを吹き付けた。２回目以降の調査では，調査の度に個体の生死と幹の胸高周囲長を記録するとともに，胸高周囲長が 15cm に達した幹を新規に計測・記録した。北海道演習林ではコアサイトの拓北プロットでは 2006 年から 2015 年まで毎年調査を行った。美盛プロットと花輪プロットは準コアサイトであるが，美盛プロットでは 2005 年と 2010 年以降の毎年，花輪プロットでは 2007 年と 2011 年以降の毎年，調査を行った。

3.2. 落葉落枝・落下種子調査

拓北および美盛プロットではリタートラップ（開口面積 0.5㎡）をそれぞれ 25 個設置し，生物多様性センター（2015a）のマニュアルに従い，４月下旬から 11 月下旬まで毎月リターを回収した。また，冬期（11 月下旬から４月下旬）は積雪に耐えられる形状のトラップに換装し，４月の無雪期用トラップ交換の際に冬期分をまとめて回収した。美盛プロットでは 2005 年の９月から毎年，拓北プロットでは 2006 年６月以降 2015 年 10 月まで継続的にリターの回収を行っている。なお，冬期のリターは拓北，美盛プロットともに 2006 年から 2015 年まで回収した。回収したリターは落葉，落枝，繁殖器官（花など），その他に分類して計量し，さらに種子は散布母植物を同定して計数，計量を行った。

3.3. データ解析

本報告における植物の学名は「植物和名－学名インデックス YList」（米倉・梶田 2003-）に準拠した。データは原則としてモニタリングサイト 1000 のウェブページよりダウンロードして分析に用いた。しかし，2013 年から 2015 年の期間の毎木調査のデータと，2010 年から 2015 年の期間の落葉落枝・落下種子調査のデータは 2016 年９月時点で公開されていないため，北海道演習林で保有しているデータを用いた。

また，森林動態を示すパラメータとして，各プロットにおける樹木幹の新規加入率と死亡率を算出した。生物多様性センター（2015b）に従い，新規加入率はある期間に対象とする幹周囲長（15.7cm）を超えて成長した幹の割合とし，死亡率とはある期間に調査区内で枯死した幹の割合とした。解析期間は３プロットともにデータのある 2011 年から 2015 年までの５年間とした。

各プロットの地上部現存量（バイオマス）を評価するため，毎木調査で得られた胸高直径を相対成長式に代入し，地上部現存量を計算した。なお，相対成長式とその定数は生物多様性センター（2015b）の報告書に準じた。美盛プロットでは 2005 年６月から，拓北プロットでは 2006 年８月から落葉落枝・落下種子調査を開始した。そのため美盛プロットの 2005 年および拓北プロットの 2006 年のリター量は１年分に満たない。落葉落枝・落下種子調査においてリター量の変動と気象条件との関連を調べるため AMeDAS（気象庁　2016）の足寄のデータを用いて検討を行った。日本農業気象学会（1997）によると，春から初夏にかけて地上 1.5m 付近で最低気温が３～４℃以下になると晩霜のリスクが高まるとされている。晩霜がミズナラ未熟堅果の割合に与える影響を検討するため 2005 ～ 2015 年の５月および６月で最低気温が４℃以下になる日数を集計し，ミズナラ堅果生産量と比較した。

4．結果

4.1. 毎木調査

4.1.1. 種組成と直径階分布

拓北プロット

表１に拓北プロットの 2015 年の毎木調査結果を示す。拓北プロットで出現した胸高周囲長 15cm 以上の樹木は 32 種と３プロットの中で最も種数が多かった。個体数は 481 個体，幹数は 596 幹であった。2006 年のプロット設置時の種組成と比べてツルアジサイが消失した以外に変化は無かった。胸高断面積合計は 29.36㎡/ha であった。樹種別にみると，胸高断面積合計はオオバボダイジュが最大で（8.58㎡/ha，111 本），アサダ（7.88㎡/ha，65 本），エゾイタヤ（3.93㎡/ha，132 本），シナノキ（1.65㎡/ha，36 本），ハリギリ（1.52㎡/ha，15 本）が続き，これら５種で林分の胸高断面積合計の８割を占めた。図２に拓北プロットにおける胸高断面積の大きい上位５種の胸高直径階の頻度分布を示す。生存する全幹では 10cm 以下をモードに持つ L 字型を示した。オオバボダイジュは 10-20cm の直径階にモードを持ち，アサダは 10-20cm と 50-60cm にピークが認められた。エゾイタヤやシナノキは 20cm 以下の個体が突出して多く，ハリギリは 20-30cm と 30-40cm の直径階の個体が最も多かった。

表１　2015 年の拓北プロットにおける胸高周囲長15cm 以上の木本の胸高断面積合計，立木密度，最大，最小，平均胸高直径

Table. 1 Basal area, number of trunks, maximum, minimum and mean diameter of Takuhoku plot in 2015

Japanese name	Latin name	Basal area (㎡/ha)	Trunk number (/ha)	DBH(cm)		
				Max	Min	Avg.
オオバボダイジュ	*Tilia maximowicziana*	8.58	111	85.1	4.8	26.1
アサダ	*Ostrya japonica*	7.88	65	71.3	5.5	34.2
エゾイタヤ	*Acer pictum* subsp. *mono*	3.93	132	52.2	4.8	15.9
シナノキ	*Tilia japonica*	1.65	36	72.6	5.2	18.6
ハリギリ	*Kalopanax septemlobus*	1.52	15	62.1	10.9	33.6
ハルニレ	*Ulmus davidiana* var. *japonica*	1.12	13	67.6	5.8	25.8
ヤチダモ	*Fraxinus mandshurica*	0.76	10	47.0	6.7	28.4
ウダイカンバ	*Betula maximowicziana*	0.62	5	55.0	9.9	36.2
カツラ	*Cercidiphyllum japonicum*	0.55	18	48.4	4.8	16.2
ミズナラ	*Quercus crispula*	0.48	1	78.4	78.4	78.4
ホオノキ	*Magnolia obovata*	0.36	18	30.2	4.8	14.3
オオモミジ	*Acer amoenum*	0.30	11	31.8	6.1	16.2
ヤマグワ	*Morus australis*	0.29	10	54.8	4.9	12.7
エゾヤマザクラ	*Cerasus sargentii*	0.28	18	36.4	6.2	11.6
アオダモ	*Fraxinus lanuginosa* f. *serrata*	0.24	39	24.0	4.8	7.9
キハダ	*Phellodendron amurense*	0.21	4	33.2	19.8	25.4
キタコブシ	*Magnolia kobus* var. *borealis*	0.14	8	31.2	5.3	12.2
ノリウツギ	*Hydrangea paniculata*	0.11	36	10.1	4.8	6.1
ケヤマハンノキ	*Alnus hirsuta* var. *hirsuta*	0.06	1	26.9	26.9	26.9
ハウチワカエデ	*Acer japonicum*	0.05	10	16.3	5.0	7.0
オヒョウ	*Ulmus laciniata*	0.05	3	18.7	8.6	13.4
チョウセンヤマナラシ	*Populus tremula* var. *davidiana*	0.04	1	23.1	23.1	23.1
ヤマウルシ	*Toxicodendron trichocarpum*	0.04	11	8.7	5.3	6.8
サルナシ	*Actinidia arguta*	0.02	5	10.1	5.7	7.3
サワシバ	*Carpinus cordata*	0.02	1	15.3	15.3	15.3
ミヤマザクラ	*Cerasus maximowiczii*	0.02	4	9.4	5.1	7.3
オオツリバナ	*Euonymus planipes*	0.01	2	9.7	9.7	9.7
アズキナシ	*Aria alnifolia*	0.01	3	7.4	5.8	6.4
ミズキ	*Cornus controversa*	0.01	1	10.6	10.6	10.6
ヤマブドウ	*Vitis coignetiae*	0.01	1	8.8	8.8	8.8
イヌエンジュ	*Maackia amurensis*	0.00	2	5.7	5.5	5.6
ネムロブシダマ	*Lonicera chrysantha*	0.00	1	5.5	5.5	5.5
Sum		29.36	596			

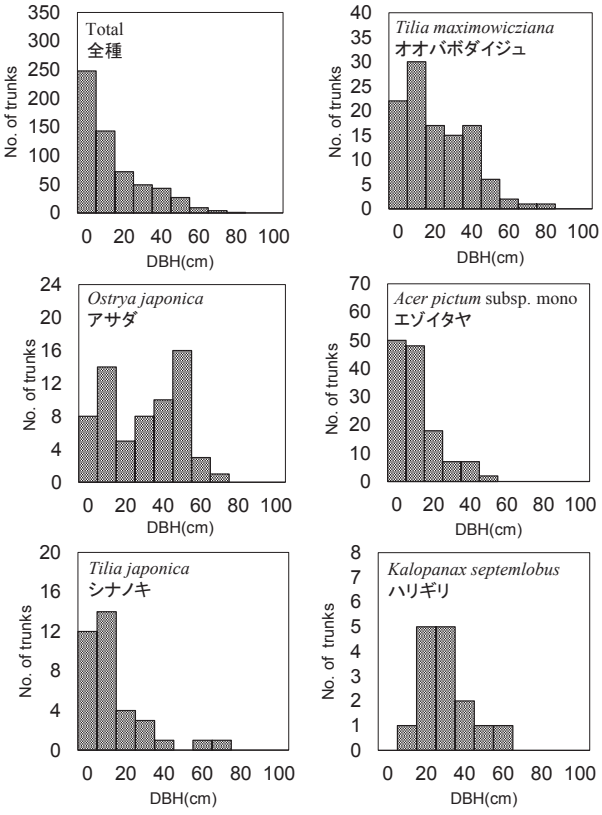

図２　拓北プロットにおける2015年の主要樹種の胸高直径（DBH）の頻度分布
Fig. 2 Frequency distributions of major tree DBH in Takuhoku plot

美盛プロット

表２に美盛プロットの 2015 年の毎木調査結果を示す。美盛プロットにおける胸高周囲長 15cm 以上の樹木は 17 種，428 個体，462 幹あり，胸高断面積合計は 29.66㎡ /ha であった。プロットを設置した 2005 年と比べ，チョウセンヤマナラシが消滅した。胸高断面積，立木密度いずれともミズナラが圧倒的に多く，ヤエガワカンバ，ハリギリ，キハダ，ケヤマハンノキがこれに続いた。図３に美盛プロットにおける胸高断面積の大きい上位５種の胸高直径階の頻度分布を示す。生存する全幹では 40cm 以下の個体が多く，特に 30-40cm の直径階にモードがある分布であった。最も優占するミズナラは 30-40cm の直径階にピークがあった。ヤエガワカンバは 30-40cm，キハダは 20-30cm の直径階の個体が多かった。ハリギリは 10-20cm の直径階の個体が多かった。一方，ケヤマハンノキは 0-10cm から 40-50cm の直径階の個体が多く，不連続に幅広い直径階分布を示した。

花輪プロット

花輪プロットでは 2015 年に 20 種の樹木，510 個体，920 幹が確認された。３つのプロットで最も個体数が多く，個体数に比して幹数が顕著に多かった。表３によると，胸高断面積合計は 13.94㎡（23.5㎡ /ha）であり，拓北および美盛プロットに比べて少なかった。花輪プロットは美盛プロットと同様にミズナラが最も優占し（10.99㎡ /ha, 703 本），これにシラカンバ（1.26㎡ /ha, 87 本），ウダイカンバ（0.50㎡ /ha, 10 本），エゾイタヤ（0.34㎡ /ha, 36 本），ヤエガワカンバ（0.20㎡ /ha, 18 本）が続いた。図４に胸高断面積の大きい上位５種の胸高直径階の頻度分布を示す。生存する

表２　2015 年の美盛プロットにおける胸高周囲長15cm 以上の木本の胸高断面積合計，立木密度，最大，最小，平均胸高直径
Table. 2 Basal area, number of trunks, maximum, minimum and mean diameter of Bisei plot in 2015

Japanese name	Latin name	Basal area (㎡/ha)	Trunk number (n/ha)	DBH(cm)		
				Max	Min	Avg.
ミズナラ	*Quercus crispula*	23.67	280	106.3	5.5	29.8
ヤエガワカンバ	*Betula davurica*	1.39	16	57.0	21.9	32.2
ハリギリ	*Kalopanax septemlobus*	1.19	23	60.2	4.8	22.0
キハダ	*Phellodendron amurense*	0.96	17	36.0	5.1	25.8
ケヤマハンノキ	*Alnus hirsuta* var. *hirsuta*	0.64	6	56.9	5.5	31.2
シラカンバ	*Betula platyphylla* var. *japonica*	0.49	4	48.5	29.5	38.7
エゾイタヤ	*Acer pictum* subsp. *mono*	0.35	28	27.1	6.5	11.6
エゾヤマザクラ	*Cerasus sargentii*	0.26	25	18.1	6.0	11.2
イヌエンジュ	*Maackia amurensis*	0.23	17	28.5	5.8	11.5
バッコヤナギ	*Salix caprea*	0.16	1	44.8	44.8	44.8
ヤチダモ	*Fraxinus mandshurica*	0.07	15	12.0	5.1	7.7
ホオノキ	*Magnolia obovata*	0.07	6	18.3	6.8	11.7
ハルニレ	*Ulmus davidiana* var. *japonica*	0.07	1	29.4	29.4	29.4
ノリウツギ	*Hydrangea paniculata*	0.07	16	11.4	5.1	7.1
ミヤマザクラ	*Cerasus maximowiczii*	0.02	2	12.3	9.3	10.8
オオバボダイジュ	*Tilia maximowicziana*	0.02	3	9.4	6.7	8.2
アズキナシ	*Aria alnifolia*	0.01	2	9.3	8.2	8.7
Sum		29.66	462			

表３　2015 年の花輪プロットにおける胸高周囲長15cm 以上の木本の胸高断面積合計，立木密度，最大，最小，平均胸高直径
Table. 3 Basal area, number of trunks, maximum, minimum and mean diameter of Hanawa plot in 2015

Japanese name	Latin name	Basal area (㎡/ha)	Trunk number (n/ha)	DBH(cm)		
				Max	Min	Avg.
ミズナラ	*Quercus crispula*	10.99	703	29.7	4.9	13.4
シラカンバ	*Betula platyphylla* var. *japonica*	1.26	87	22.4	7.1	13.1
ウダイカンバ	*Betula maximowicziana*	0.50	10	32.0	5.5	24.1
エゾイタヤ	*Acer pictum* subsp. *mono*	0.34	36	20.4	4.9	10.0
ヤエガワカンバ	*Betula davurica*	0.20	18	23.8	5.4	10.6
エゾヤマザクラ	*Cerasus sargentii*	0.11	7	21.1	10.1	13.5
ハリギリ	*Kalopanax septemlobus*	0.10	13	14.5	5.1	9.4
アサダ	*Ostrya japonica*	0.09	6	19.0	8.2	13.1
ホオノキ	*Magnolia obovata*	0.08	5	18.0	9.2	13.5
オオモミジ	*Acer amoenum*	0.08	5	19.1	10.5	13.5
バッコヤナギ	*Salix caprea*	0.04	3	17.9	10.0	12.9
キハダ	*Phellodendron amurense*	0.04	4	14.1	5.8	10.7
カシワ	*Quercus dentata*	0.04	4	11.7	9.1	10.5
ヤマウルシ	*Toxicodendron trichocarpum*	0.03	7	8.7	5.1	7.0
アオダモ	*Fraxinus lanuginosa* f. *serrata*	0.02	2	13.2	7.0	10.1
ハウチワカエデ	*Acer japonicum*	0.01	1	13.3	13.3	13.3
ノリウツギ	*Hydrangea paniculata*	0.01	5	6.0	4.7	5.3
ミズキ	*Cornus controversa*	0.01	1	10.4	10.4	10.4
アズキナシ	*Aria alnifolia*	0.01	2	8.1	5.1	6.6
イヌエンジュ	*Maackia amurensis*	0.00	1	7.9	7.9	7.9
Sum		13.94	920			

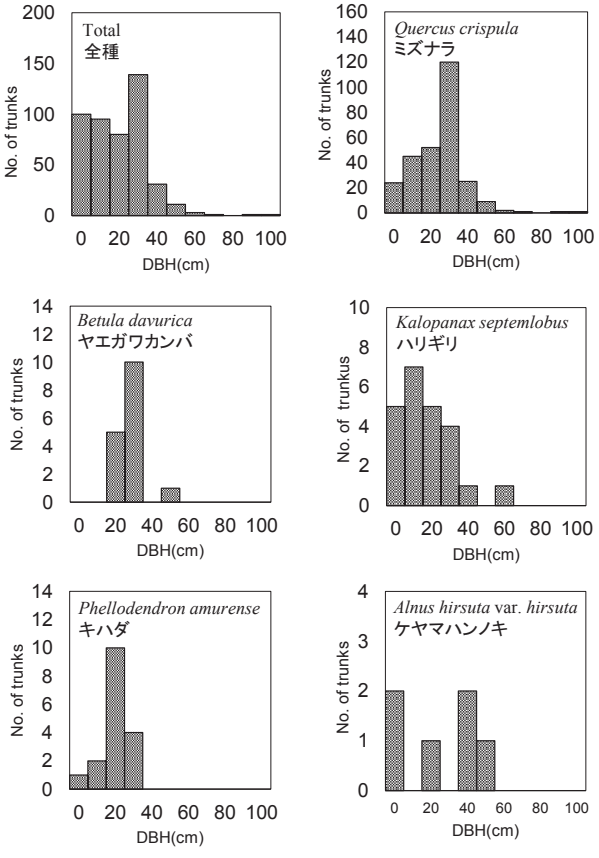

図３　美盛プロットにおける2015年の主要樹種の胸高直径（DBH）の頻度分布
Fig. 3 Frequency distributions of major tree DBH in the Bisei plot

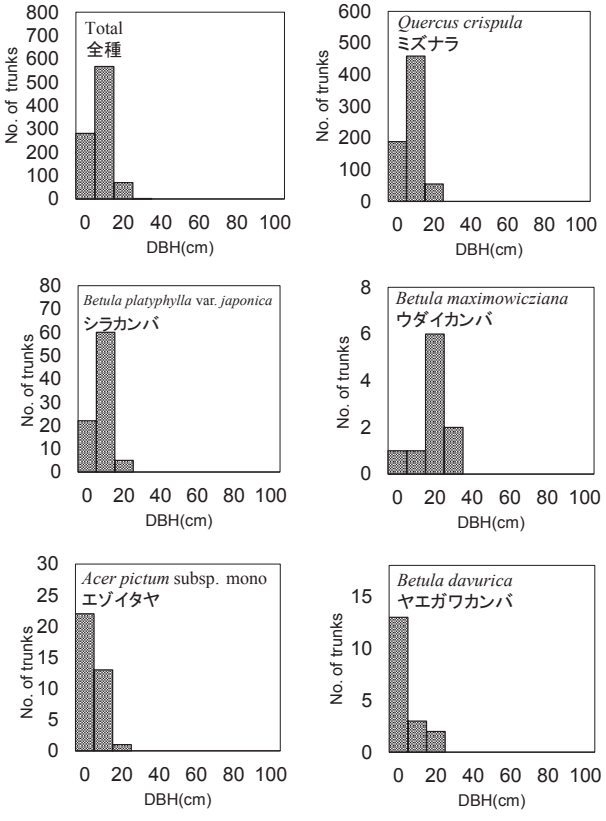

図４　花輪プロットにおける2015年の主要樹種の胸高直径（DBH）の頻度分布
Fig. 4 Frequency distributions of major tree DBH in the Hanawa plot

全幹では 10-20cm の直径階にモードがある一山型の分布を示し，拓北および美盛プロットに比べて顕著に小径木が多かった。ミズナラとシラカンバは 10-20cm の直径階にピークがあり，ウダイカンバは 20-30cm の直径階，エゾイタヤとヤエガワカンバは 10cm 以下の直径階の個体が著しく多かった。

4.1.2. 新規加入率と死亡率

表４に３プロットにおける 2011 年から 2015 年にかけての新規加入率と死亡率を示す。新規加入率は拓北および美盛プロットではそれぞれ 0.99% year^{-1}, 0.86% year^{-1} と類似しているが，花輪プロットでは 2.07% year^{-1} と高い傾向にあった。また，死亡率は拓北と美盛プロットでそれぞれ 0.38% year^{-1}, 0.55% year^{-1} であるのに対して，花輪プロットでは 1.94% year^{-1} と高い値を示した。

4.1.3. 地上部現存量

図５に３つのプロットにおける 2005 年から 2015 年までの地上部現存量の変化を炭素換算重量で示す。拓北プロットは 2006 年に 88.07t/ha の地上部現存量があり，2015 年には 94.88t/ha と緩やかに増加した。美盛プロットでは 2005 年に 91.03t/ha を記録し微増を続けていたが，2012 年に減少に転じ 2013 年には 89.45t/ha まで落ち込んだが，2015 年に 92.80t/ha に増加した。花輪プロットは拓北や美盛プロットに比べて地上部現存量が少なく 2007 年に 41.47t/ha だったが，2015 年には 49.17t/ha にまで増加した。調査期間における地上部現存量の増加量（年平均増加量）は，拓北プロットが 4.12t/ha（0.86t ha^{-1} year^{-1}）と，美盛プロット 0.91t/ha（0.18t ha^{-1} year^{-1}）が，花輪プロットが 7.70t/ha（1.54t ha^{-1} year^{-1}）であった。

表４　2011 年から 2015 年にかけての拓北，美盛，花輪のプロットにおける樹木の新規加入率と死亡率
Table. 4 Tree recruitment and mortality rate of three plots (Takuhoku, Bisei and Hanawa) during 2011 to 2015

Plot Name	Recruitment rate (% year^{-1})	Mortality rate (% year^{-1})
Takuhoku	0.99	0.38
Bisei	0.86	0.55
Hanawa	2.07	1.94

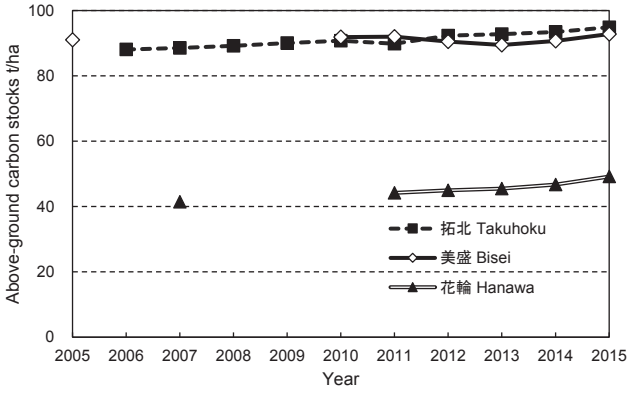

図５　各プロットにおける地上部現存量の変化
Fig.5 Above-ground carbon stocks of Takuhoku, Bisei and Hanawa plot during 2005-2015

4.1. 落葉落枝・落下種子調査

4.2.1. リター量の年変動

図６および図７にそれぞれ拓北プロット（2006 年から 2015 年），美盛プロット（2005 年から 2015 年）におけるリター量（落葉，落枝，種子および繁殖器官（花），その他の絶乾重）の年変化を示す。2008，2009，2012 年には足寄町でマイマイガ（*Lymantria dispar*）の大発生があった（図６，７の矢印）。なお，マイマイガ発生年は北海道演習林の業務日誌で演習林内だけでなく足寄市街地においても大量のマイマイガが観察された年とした。拓北プロットでは 2006 年から 2015 年までの期間にリター量は 0.66 ～ 1.01t/ha で推移した。このうち繁殖器官（花と種子）は 2011，2013，2015 年に増加し，0.30t/ha を越えて落下した。拓北プロットでは 2009 年のマイマイガ発生時に落葉量がやや減少し，その他が増加したものの，2008 年，2012 年では明瞭な変化は認められなかった。一方，美盛プロットのリター量は 2005 年から 2015 年までの期間に 0.54 ～ 1.15t/ha で推移した。2012，2014 年には繁殖器官（花と種子）が増加し，それぞれ 0.30t/ha，0.42t/ha を記録した。その他には樹皮や地衣類等が区分されるが，マイマイガが大発生した 2008，2009，2012 年にはマイマイガの糞塊が多く含まれていた。

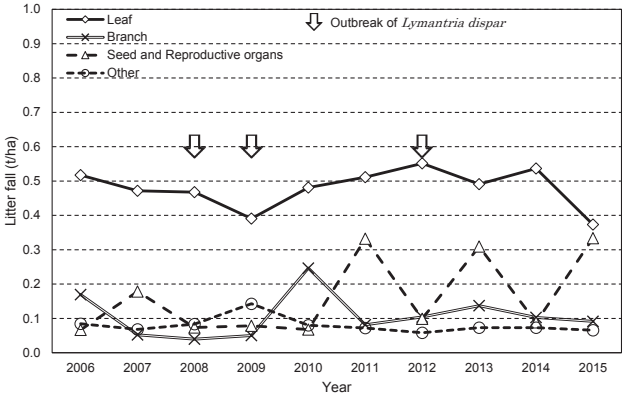

図６　拓北プロットにおけるリター量
（葉，枝，種子，繁殖器官，その他）の年変化
Fig.6 Litter fall of Takuhoku Plot during 2006-2015

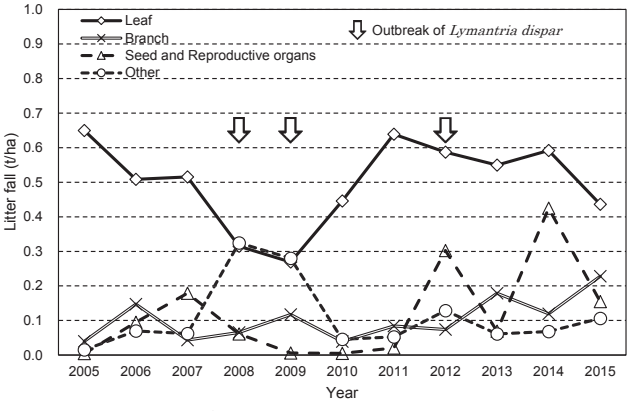

図７　美盛プロットにおけるリター量
（葉，枝，種子，繁殖器官，その他）の年変化
Fig.7 Litter fall of Bisei Plot during 2005-2015

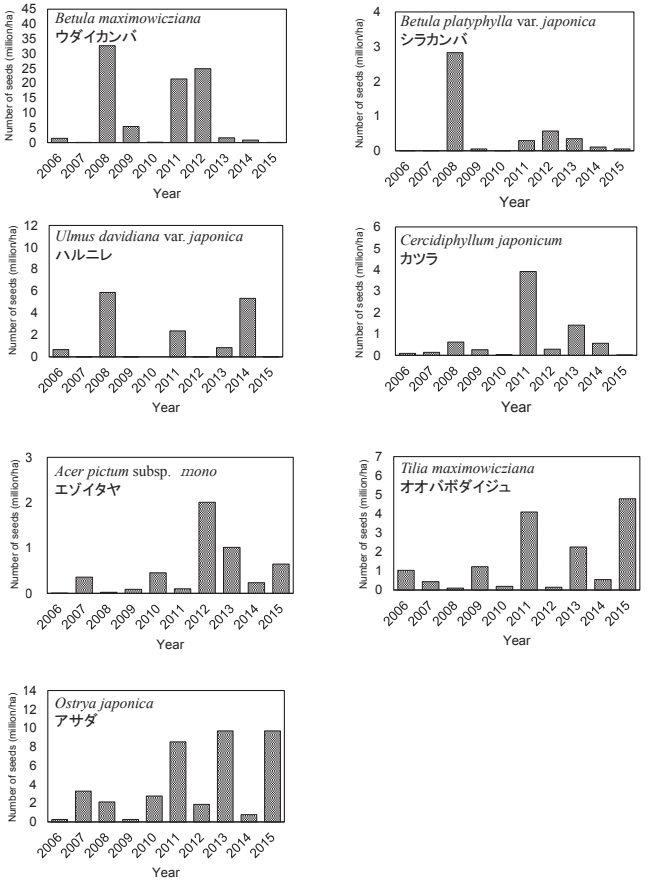

図８　拓北プロットにおける落下種子量の年変動
Fig.8 Major tree seeds fall of Takuhoku Plot during 2006-2015

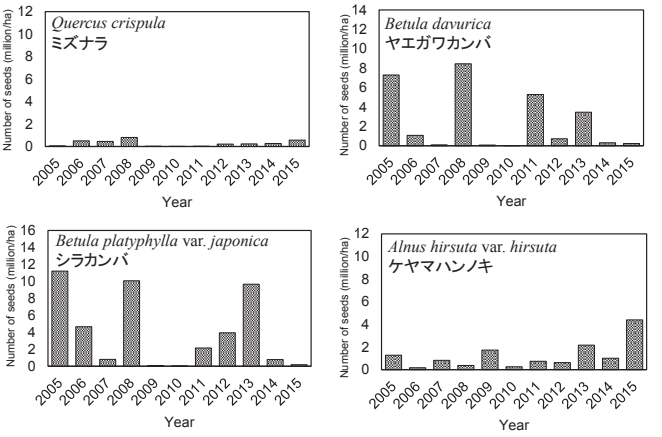

図９　美盛プロットにおける落下種子量の年変動
Fig.9 Major tree seeds fall of Bisei Plot during 2005-2015

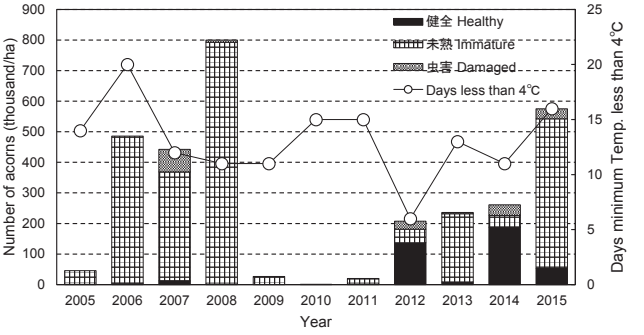

図10　美盛プロットにおけるミズナラ堅果生産量（個数）の変化
Fig. 10 Acorn production at Bisei Plot during 2005-2015

4.2.2. 落下種子量の年変化

図８および図９にそれぞれ拓北プロット（2006 年から 2015 年），美盛プロット（2005 年から 2015 年）における主な落下種子数の年変動を示す。拓北プロットでは林冠構成種のウダイカンバ，オオバボダイジュ，ハルニレ，カツラ，アサダが大半を占めていた。美盛プロットではミズナラが優占しているが，落下種子はシラカンバ，ヤエガワカンバ，ケヤマハンノキが多く，ミズナラ堅果の落下数はこれらに比べて少ない。美盛プロットのヤエガワカンバでは１，２年おきに一度豊作となる傾向が認められるものの，拓北および美盛プロットのほとんどの林冠構成種で種子生産の豊凶に明確な周期性は認められなかった。

図 10 は美盛プロットにおけるミズナラ堅果の落下数を健全堅果，未熟堅果，昆虫による食害を受けた堅果（食害堅果）に分類した 2005 年から 2015 年までの年変動を示す。なお，拓北プロットではプロット内にミズナラ母樹が１本しかないため図示しなかった。ミズナラ堅果生産は 2006 年から 2008 年の３年間と 2015 年に落下量が 40 万個 /ha を超え，2008 年には 80 万個 /ha 近い落下堅果がある一方，2010 年は 800 個 /ha と著しい年変化が認められた。また，ミズナラ堅果の状態も年によって異なり，2006 年から 2008 年の期間はほとんどの堅果が未熟なまま落下しているのに対し，2014 年には健全堅果が 188,000 個 /ha と落下堅果の 72% を占めた。2005 年から 2015 年の５～６月で４℃以下の最低気温を記録した日数は平均で 13 日である。図 10 によると，2012 年を除き全ての年で気温４℃以下の日数が 10 日を超えていた。2012 年は最低気温４℃以下の日が６日であり健全堅果の割合が多かった。しかし，2014 年は４℃以下の日が 11 日あるものの健全堅果が多く豊作であった。

5．考察

5.1. 群落分類

３つの調査地は，毎木調査による種組成に基づき美盛および花輪プロットのミズナラ優占林と拓北のエゾイタヤ・オオバボダイジュ等が優占する森林の２つに大別できた。岡野（1995）は北海道演習林の落葉広葉樹林を種組成に基づいて群落区分するとともに，標高，傾斜，斜面方位等の地形条件と群落の分布との関係を検討した結果，シラカンバ−ミズナラ群落，サワシバ−ミズナラ群集，アサダ−ミズナラ群集，サワシバ−ミズナラ群集とアサダ−ミズナラ群集の中間的な群落，ハシドイ−ヤチダモ群集を区分した。シラカンバ−ミズナラ群落は攪乱を受けた二次林であり，サワシバ−ミズナラ群集は南西斜面に出現する頻度が高く，アサダ−ミズナラ群集は北～東斜面に多く分布するとしている。本研究では被度・群度を調査していないため

岡野（1995）の結果と直接比較することはできないが，種組成と森林構造および立地環境から判断して，拓北プロットはアサダ−ミズナラ群集，美盛プロットはサワシバ−ミズナラ群集，花輪プロットはシラカンバ−ミズナラ群落に相当すると考えられる。

5.2. 森林構造と過去の人為攪乱

胸高直径階の頻度分布を比べた結果，拓北プロットではアサダとハリギリを除いて優占種はおおむね L 字型分布を示しており，実生個体の更新が継続的に行われていると考えられる。一方，美盛および花輪プロットでは林冠の優占種は一山型の直径階分布を示し，過去の伐採や風倒・森林火災などの攪乱により樹木の更新が不連続な期間があったことが示唆された。美盛プロットにおいて最も優占するミズナラは 30-40cm の直径階が突出して多かった。北海道演習林創設初期の第一次編成経営案方針書（1951）によると，４，５林班は北海道演習林が設置される前の旧軍馬補充部の頃（1909 年～ 1945 年）から林内放牧が実施され，優良大径木は択伐されるとともに低木の除去や林床の火入れ等が行われていた。３林班の美盛プロットは距離的にこれらの事業区と近く，同様の土地利用により森林構造が改変された可能性が高い。また，花輪プロットは直径階 10-20cm のミズナラが最も多く，最大でも直径 30cm を超えなかった。混生するシラカンバ，ウダイカンバ，エゾイタヤ，ヤエガワカンバはいずれもミズナラと同様に直径 20cm 以下にモードを有する。また，花輪プロットでは美盛プロットに比べて株立ちのミズナラが著しく多く，いわゆる萌芽再生林のような相観を呈した。北海道演習林第二次編成経営案中間検訂報告書（1968）によると７林班で 1967 年から５年間で，用材 2,494㎥，薪材 11,678㎥の伐採が計上されていた。この時期に花輪プロットを含む地域で伐採が行われ，現在の二次林が形成される発端となったと考えられる。

シカが草本や樹木実生の摂食や樹皮剥ぎを行うことで森林生態系に大きな影響が出ていることが各地で報告されている（湯本・松田 2006; 藤木・高柳 2008; 石田ら 2010 など）。本報告の調査地でも小さな樹木実生が少ないことや樹皮剥ぎ等のエゾシカによると考えられる事例が観察されているが，現時点では森林構造を大きく改変するほどの影響は生じていなかった。エゾシカによる食害が調査地の森林に与える影響は今後も引き続きモニタリングを続けていく必要がある。

5.3. 森林動態

図５によると，地上部現存量（炭素換算重量）は樹木サイズの大きい美盛プロットと拓北プロットでは 90t/ha を超えるが，花輪プロットは 50t/ha に満たない。また，2007 年から 2015 年までの地上部現存量の変化をみると，花輪プロットが 7.70t/ha（1.54 t ha^{-1} $year^{-1}$）と増加量が最も多い。一般的に森林の地上部現存量は林齢とともに増加し林冠の閉鎖する頃に最大となり，その後やや減少した後一定となる（Kira & Shidei 1967; 只木 1978）。花輪プロットは地上部現存量が少ないものの地上部現存量の成長が大きいことから，拓北プロットや美盛プロットに比べて大規模攪乱からの期間が短い森林であると考えられた。３つのプロットの地上部現存量を平均すると 78.95t/ha となる。北海道演習林の落葉広葉樹林は約 2,291ha の面積があり，この平均地上部現存量を適用すると北海道演習林全体では地上部現存量（炭素換算重量）は 180,989t と推定された。また，３プロットの平均地上部増加量（資料年は 2011 年から 2015 年）は 4.24t/ha（年平均地上部増加量 0.85t ha^{-1} $year^{-1}$）であった。

新規加入率と死亡率は，樹種組成の違いや攪乱イベントの頻度に関係してさまざまである。西村・真鍋（2006）は，暖温帯常緑広葉樹林で新規加入率と死亡率がそれぞれ 0.6 ～ 1.0% 年，1.0 ～ 1.2% $year^{-1}$，同様に冷温帯落葉広葉樹林でそれぞれ 2.7 ～ 2.9% $year^{-1}$，1.3 ～ 2.3% $year^{-1}$，亜高山帯針葉樹林でそれぞれ 1.0% $year^{-1}$，2.7% $year^{-1}$ と報告している。美盛，花輪，拓北プロットの新規加入率と死亡率は上記の報告の暖温帯落葉広葉樹林，冷温帯落葉広葉樹林，亜高山帯針葉樹林の数値とおおむね同じ水準であった。ただし，花輪プロットは新規加入率が 2.07% $year^{-1}$，死亡率が 1.94% $year^{-1}$ と，いずれも美盛および拓北プロットに比べて高い数値である。花輪プロットの新規加入率と死亡率が高いことは幹あるいは個体の入れ替わりが激しいことを示しており，拓北および美盛プロットに比べて大規模攪乱からの期間が短い森林であることが示唆された。

5.4. リター量

図６によると拓北プロットでは 2006 年から 2015 年の期間で落葉，落枝，種子および繁殖器官，その他のリター量は 0.66 ～ 1.01t/ha の範囲で増減した。また，図７によると，美盛プロットでは 2005 年から 2016 年の期間にリター量は 0.54 ～ 1.15t/ha の範囲で増減した。図６では拓北プロットの繁殖器官（花や種子）が 2011，2013，2015 年に増加しており，図８におけるアサダおよびオオバボダイジュの落下種子量のピークと一致している。また，図７によると美盛プロットの繁殖器官（花や種子）が 2012，2014 年に増加しており，図 10 のミズナラ健全堅果が 2012，2014 年に豊作だったことと対応した。リター量変動の要因として，気温や日照，暴風等の気候的な要因（Lin *et al*. 2003; Liu *et al*. 2004; Sato 2004; Brando *et al*. 2008; Sato *et al*. 2010 など），病虫害（Grace 1986; Cobb *et al*. 2013 など）があげられる。AMeDAS のデータ（気象庁　2016）を用いて 2005 年から 2015 年までの期間で足寄の観測地点の気温や降水量，風力等を検討したが，いずれもリター量の変化との関連は不明瞭であった。 一方，足寄町では 2008，2009 年，2012 年にマイマイガの大発生があった。マイマイガは北米，ユーラシア，北アフリカなどに分布するガの一種であり，落葉広葉樹の葉を主な餌資源とするが大発生時には針葉樹の葉も食害する（古田 1994）。マイマイガの大発生と森林への影響は日本だけでなくヨーロッパや北米の報告が多い（Campbell *et al*. 1977; Eisenbies 2007; 石濱 2011; 大橋 2016 など）。美盛プロットではマイマイガの発生年に糞塊（その

他に区分される）が多量に落下し，落葉量が減少した。これはマイマイガの食害による葉量の減少を意味している。マイマイガ発生時の演習林の業務記録によると，晩春から初夏にかけてミズナラの葉が著しい食害を受け，晩夏に新葉を作りなおしたことが観察されていた。

5.5. 落下種子量

図８および９は拓北および美盛プロットにおける 2006 年から 2015 年までの 10 年間の落下種子数の変化を示している。林冠を構成するウダイカンバやヤエガワカンバ，シラカンバは最大で 800 万～ 3,000 万個 /ha の種子を生産する一方，ミズナラは数百～ 80 万個 /ha の堅果を生産しており種子生産量には大きな差がある。美盛プロットのヤエガワカンバの種子生産は１，２年おきに豊作となるようだが，拓北および美盛の他の林冠構成種の種子生産には周期性が認められなかった。樹木の開花・種子生産の豊凶のメカニズムは資源収支モデル（たとえば Isagi *et al*. 1997）などが提案されている。種子生産の変動を理解するには引き続き長期間の観測データを蓄積していくことが必要だろう。

ミズナラ堅果生産の豊凶については佐々木（1985），小見山（1991）など多くの先行研究がある。Imada *et al*.（1990）や倉本ら（1995）はミズナラ堅果に明確な結実周期はないと報告しており，本研究でも 10 年間の観測ではミズナラ堅果生産に明瞭な法則性は見出せなかった。図 10 によると，ミズナラ堅果生産は 2006 年から 2008 年の３年間と 2015 年に落下量が 40 万個 /ha を超えているが，ほとんどが未成熟堅果であった。コナラ属樹種において未成熟な堅果が落下する原因として強風による機械的な落果のほか，Matsuda（1982）は樹木の生理環境によるものと虫害による落果を指摘している。北海道演習林を含む十勝地方では５月から６月にかけて晩霜が発生し，深刻な場合は植物組織が凍死または生理障害を引き起こす。図 10 によると最低気温４℃以下の日数が多いほど未熟堅果の割合が高い傾向が認められるが，2014 年は最低気温４℃以下の日数が 11 日と多いものの健全堅果の割合が多かった。このため，晩霜による障害と未熟堅果の割合との関係は明らかではなかった。健全堅果の生産はミズナラ林の更新に必須であるため，今後も引き続きミズナラ堅果の落下量とその状態をモニタリングしていくことで，これまで 11 年間の観測では捕捉できなかった現象の解明につながると考えられる。

謝辞

本研究の機材や各種費用はモニタリングサイト 1000 の予算により支出された。落葉落枝・落下種子調査では山田勝四郎氏，山田勝美氏，森文雄氏，新妻喜代志氏に試料の回収，分類と計量を援助していただいた。

引用文献

Brando PM, Nepstad DC, Davidson EA, Trumbore SE, Ray D, Camargo P (2008) Drought effects on litterfall, wood production and belowground carbon cycling in an Amazon forest: results of a throughfall reduction experiment. Philosophical transactions of the Royal Society B. 363: 1839-1848

Campbell RW, Sloan RJ (1977) Forest stand responses to defoliation by the Gypsy Moss. Forest Science Monograph 19 (Supplement to no.2)

Delcourt HR, Delcourt PA, Webb IIIT (1983) Dynamic plant ecology: the spectrum of vegetational change in space and time. Quaternary Science Review 1: 153-175

Euisenbies MH, Davidson C, Johonson J, Amateis R, Gottschalk K (2007) Tree mortality in mixed Pine-Hardwood stands defoliated by the European Gypsy Moss (*Lymanyria dispar* L.) . Forest Science 53 683-691

榎木　勉・柴田英昭・日浦　勉・中静　透（2007）日本における LTER の稼動：森林科学からのアプローチ．日本林学会誌 89: 311-313

藤木大介・高柳　敦（2008）京都大学芦生研究林においてニホンジカ（*Cervus nippon*）が森林生態系に及ぼしている影響の研究：その成果と課題について．森林研究 77:95-108

古田公人（1994）マイマイガ．（森林昆虫，小林富士雄・竹谷昭彦編，養賢堂，東京）．279-282

Grace JR (1986) The influence of gypsy moth on the composition and nutrient content of litter in a Pennsylvania oak forest. Forest Science 32 855-870

Hiura T (2005) Estimation of aboveground biomass and net biomass increment in a cool temperate forest on a landscape scale. Ecological Research 20: 271–277

日浦 勉・藤原滉一郎・北條 元・岡田譲一・有働裕幸・奥山 悟・守田英明・福田仁士・藤戸永志・福井富三・高畠 守・有倉清美・杉山 弘・竹田哲二（1995）北海道大学中川地方演習林における現生保存林の森林構造とその長期動態．北海道大学農学部演習林研究報告 52: 85-94

Imada M, Nakai T, Nakamura T, Mabuchi T, Takahashi Y (1990) Acorn dispersal in natural stands of Mizunara (*Quercus mongolica* var. *grosserata*) for twenty years. Journal of Japanese forestry society 72: 426-430

Isagi Y, Sugimura K, Sumida A, Ito H (1997) How does masting happen and synchronize? Journal of Theoretical Biology 187: 231-239

石橋 聰・鷹尾 元・髙橋正義・阿部 真・佐々木尚三（2011）北方針広混交林の林分構造と成長の長期推移．日本林学会誌 93: 64–72

石田弘明・黒田有寿茂・橋本佳延・澤田佳宏・江間　薫・服部　保（2010）ニホンジカが暖温帯夏緑二次林の種多様性と種組成に与える影響．保全生態学研究 15:219-229

石濱宣夫・八坂通泰・大野泰之・蓮井　聡・中川昌彦，滝谷美香（2011）東神楽町のカラマツ類新植造林地におけるマイマイガによる被害発生事例．日林北支部論

59-62
環境省（2003）モニタリングサイト 1000
ウェブページ http://www.biodic.go.jp/moni1000/index.html 2016 年 7 月 1 日参照
Kira T, Shidei T (1967) Primary production and turnover of organic matter in different forest ecosystem of the western Pacific. Japanese Journal of Ecology 17: 70-87
気象庁（2016）AMeDAS ウェブページ http://www.jma.go.jp/jp/amedas/ 2016 年 7 月 13 日参照
小見山章・和田一雄・陸 斉（1991）志賀高原横湯川流域における落下量の年次変動－ニホンザルの遊動域におけるブナ・ミズナラ・ミズキの結実．岐阜大学農学部研究報告 56: 165-174
紺野康夫（1993）生き物たち（植物）．（十勝大百科事典．十勝大百科事典刊行会編，北海道新聞社，札幌）．116-118
倉本恵生・五十嵐恒夫・門松昌彦・船越三郎（1995）ミズナラ堅果落下量の年変動－北大雨龍地方演習林における 13 年間の結果－．日本林学会北海道支部論文集 43: 146-148
九州大学農学部附属演習林北海道演習林（1951）北海道演習林第一次編成経営案方針書.
九州大学農学部附属演習林北海道演習林（1952）北海道演習林第一次編成経営案修正案説明書.
九州大学農学部附属演習林北海道演習林（1968）北海道演習林第二次編成経営案中間検定報告書.
九州大学農学部附属演習林北海道演習林（2012）北海道演習林第 7 次森林管理計画書．pp.3-4
Lin K, Hamburg SP, Tang S, Hsia Y, Lin T (2003) Typhoon effects on litterfall in a subtropical forest. Canadian Journal of Forest Research 33: 2184-2192
Liu C, Westman CJ, Berg B, Kutsch W, Wang GZ, Man R, Ilvestniemi H (2004) Variation in litterfall-climate relationships between coniferous and broadleaf forests in Eurasia. Global Ecology and Biogeography 13: 105-114
The Long term Ecological Research Network (2016) webpage https://lternet.edu/ 2016 年 5 月 27 日参照
Matsuda K (1982) Studies on the early phase of the regeneration of a konara oak (*Quercus serrata* Thunb.) secondary forest, 1: Development and premature abscissions of konara oak acorns. Japanese Journal of Ecology 32: 293-302
宮脇 昭（編）（1988）日本植生誌 9 北海道．至文堂，東京
中静 透（1991）森林動態の大面積長期継続研究について．日本生態学会誌 41: 45-53
中静 透（2003）長期生態学研究．（生態学事典，巌佐庸・松本忠夫・菊沢喜八郎・日本生態学会編，共立出版，東京）399
Namikawa K (1996) Stand dynamics during a 12year period in an old-growth, cool temperate forest in northern Japan, Ecological Research 11: 23-33
日本農業気象学会（編）（1997）新編農業気象学用語解説集－生物生産と環境の科学 . 日本農業気象学会
西村尚之・真鍋 徹（2006）森林動態パラメータから森の動きを捉える．（森林の生態学－長期大規模研究からみえるもの，種生物学会編，文一総合出版，東京）181-201
岡野哲郎（1995）立地環境による森林群落の分布と種組成の推定に関する生態学的研究．九州大学大学院農学研究科博士論文
大橋章博（2016）岐阜県におけるマイマイガの大発生とスギ・ヒノキ造林地の被害．森林防疫 65: 15-21
大野啓一（1990）北海道（北部日本）における植生域の評価，区分に関する植生生態学的研究，横浜国立大学環境科学研究センター紀要 16: 197-215
斎藤 均（2015）日本の北限のブナ林の特徴．森林立地 57: 61-68
Sato T (2004) Litterfall dynamics after a typhoon disturbance in Castanopsis cuspidate coppice, southwestern Japan. Annals of Forest Science 61: 431-438
Sato T, Kominami Y, Saito S, Niiyama K, Tanouchi H, Nagamatsu D, Nomiya H (2010) Temporal dynamics and resilience of fine litterfall in relation to typhoon disturbances over 14 years in an old-growth lucidophyllous forest in southwestern Japan. Plant Ecology 208: 187–198
芝野伸策・岡村行治・高橋康夫・渡邊定元（1996）森林の動態解明のための針広混交林帯での大面積長期継続調査地設定の手法．日本生態学会誌 46: 155-168
佐々木忠兵衛（1985）道央自生広葉樹の着花の周期．日本林学会北海道支部講演集 34:130-133
生物多様性センター（2010）モニタリングサイト 1000 森林・草原調査コアサイト設定・毎木調査マニュアル Ver.2 2010 年 10 月改訂.
ウェブページ http://www.biodic.go.jp/moni1000/manual/tree_ver2.pdf 2016 年 4 月 20 日参照
生物多様性センター（2015a）モニタリングサイト 1000 森林・草原調査落葉落枝・落下種子調査マニュアル Ver.3 2015 年 9 月改訂.
ウェブページ http://www.biodic.go.jp/moni1000/manual/litter_ver3.pdf 2016 年 4 月 20 日参照
生物多様性センター（2015b）平成 26 年度重要生態系監視地域モニタリング推進事業（森林・草原調査）調査報告書.
ウェブページ http://www.biodic.go.jp/moni1000/findings/reports/index.html 2016 年 4 月 20 日参照
只木良也（1978）森林の現存量と物質生産．（森林学，大政正隆編，共立出版，東京）63-83
Kubota Y, Kubo H, Shimatani K (2007) Spatial pattern dynamics over 10 years in a conifer/broadleaved forest, northern Japan, Plant Ecology 190: 143–157
米倉浩司・梶田 忠（2003-）「BG Plants 和名－学名インデックス」（YList）．ウェブページ http://ylist.info.

2016 年 3 月 22 日参照
湯本貴和・松田裕之（2006）世界遺産をシカが喰う シカと森の生態学．文一総合出版，東京.

（2016 年 9 月 30 日受付：2017 年 2 月 10 日受理）