

研究論文 Original Article

国立公園における森林管理に関する基礎的研究 —国立公園大山のブナ林における攪乱体制と森林動態—

萩原幹花¹・佐野淳之^{1,2}

Fundamental studies on the forest management of national park —Forest dynamics and disturbance regime of *Fagus crenata* forests in the Daisen national park area—

Tomika Hagiwara¹ and Junji Sano^{1,2}

¹ 鳥取大学農学部森林生態系管理学分野 (〒680-8553 鳥取市湖山町南 4-101)

Forest Ecology and Ecosystem Management Laboratory, Faculty of Agriculture, Tottori University, Tottori 680-8553, Japan

² Corresponding author: jsano@muses.tottori-u.ac.jp

要 旨

森林がどのように成立し、現在の林分の発達に影響したのかが公園管理をする上で重要である。調査地を攪乱のスケールによって景観レベルと林分レベルの二つに分け、本研究では林分レベルで攪乱体制と森林動態を明らかにすることを目的とした。標高 600~1100m の地域に 15 プロットを設置し、DBH 3 cm 以上の全樹種を毎木調査し、コア採取して年輪解析をした。全プロットで 29 種が出現し、ブナの BA 優占度に基づき発達段階ごとにプロットを分類した。DBH 階別本数頻度分布は、発達段階によって違いがあったが、相関係数、D-H 拡張相対成長式のパラメータは発達段階による違いはなく、種数、均等度、多様性も発達段階による違いはみられなかった。個体の肥大成長量、DBH 階別本数頻度分布、樹幹部萌芽率から、攪乱体制を明らかにした結果、プロットごとに頻度、強度、時期の異なる伐採が行われたと推定された。景観レベルで人為的攪乱が及んでいないと思われた林分も、林分レベルで見るとその多くは様々な規模、強度、時期の攪乱を受けていた。それによってブナ-ミズナラ群落、クリ-ミズナラ群落などの代償植生に置き換わっており、人為的攪乱によって景観レベルでもブナ林の再生複合体として異なる phase を形成していると考えられる。国立公園の森林植生を管理するためには、森林を動的なものと認識し、森林の攪乱パターンを明らかにすることで、様々なスケールでより長期的にモニタリングすることが必要である。

キーワード：発達段階、景観レベルと林分レベル、年輪解析、再生複合体、種多様性

Summary

The purpose of this study is to clarify the forest dynamics and disturbance history at two levels (the landscape level and the forest level). This study focused on the forest level how human-related processes had an influence on the forest dynamics that are important to environmental management in the Daisen national park area. For the forest level analysis, we set 15 plots at the areas where natural vegetation was beech forest (600 to 1100 m above sea level). Within the fifteen plots, total 0.45 ha, twenty-nine species (DBH \geq 3 cm) were found. We analyzed the tree-ring widths and classified the plots as Early, Middle and Late stages of forest development by BA dominance of *Fagus crenata*. The DBH frequency distribution by the number of trees was different from each stages of forest development. The DBH–height relationship was not fitted to the hyperbolic equation ($1/H = 1/AD^h + 1/H^*$) by each stages of forest development. There were not clearly correlation about number of species, homogeneity factor and species diversity (H') which were calculated on the basal area of each species, by each stages of forest development. It is estimated from the percentage of growth change (%GC) that forest cut down with different frequency, intensity, and times had been carried out in every plots. Many forests were thought that there was no influence of human disturbances at landscape level. However, they were affected by human disturbances with different frequency, intensity and time at forest level. Natural vegetation is Lindetum umbellatae-Fagetum crenatae in the Daisen national park area. It was changed into Fagetum crenatae-Quercetum crispulae, Castaneo-Quercetum crispulae. Actual vegetation is the different phases of the regeneration complex in natural beech forests at landscape level. We should recognize the forest to be dynamic to manage the forest vegetation in the national park, and it is important that we clarify the disturbance patterns in the forest ecosystems. It is necessary to manage the processes in the regeneration complex of forests in various scales, and to monitor them in a long-term.

Keywords: Annual ring analysis, Developmental stage, Forest level and Landscape level, Regeneration complex, Species diversity

I. 序 論

国立公園は、原生的な自然の保護、保全を目的として制定され、国立公園内の植生は自然公園法の保全計画に基づき、できるだけ人為的な影響を排除する事により保全されてきた。しかしながら、多くの森林植生は、何らかの自然、人為的影響を受けており、原生的な植生が残っている地域は少ない（鎌田・中越 1990）。

攪乱の時間的、空間的スケールは、当然ながら対象とする生態系によって異なり、時間的には $1 \sim 10^3$ 年、空間的には $10^{-4} \sim 10^6 \text{ m}^2$ という幅を

持っていると考えられる（White and Pickett 1985）。攪乱の階層的理解を得るためには、様々な空間スケールで攪乱の作用を検討することが必要であろう（高岡 1993）。

森林に対する様々な攪乱の影響を考える上で、攪乱の規模や頻度は重要な意味を持つ（Oliver 1981; White and Pickett 1985）。人為的攪乱については、その地域社会や文化と密接に結びついた長い歴史があることから、その生態的な特徴は地域の自然や社会環境に適応した独自の利用、管理手法の影響を強く受けられていると考えられる（深町

ら 1999)。本調査地である国立公園大山は、ブナ林を主とする落葉性広葉樹林が広がっている。これまで、ブナ極相林の維持機構に関してはいくつか論じられてきた（山本 1981; Nakashizuka, 1984; 中静・山本 1987）。しかし、これらの一連の研究は、いずれも安定した立地条件の下に成立している森林を対象としており（井田・中越 1994）、ブナの極相林の維持機構がおおむね明らかにされた今日、解明されるべき重要な課題は、人為的撓乱によっていったん破壊された林分が、今後どのように再生していくかである（井田・中越 1994）。このような観点からの研究には、人為的撓乱の程度の違いがその再生過程に与える影響を論じたもの（紙谷 1987; 田中ら 1989）や、樹齢構成から森林のうけた人為的撓乱の履歴を明らかにし再生過程について論じたもの（小見山 1989; 橋詰 1991）などがみられるが、極相林的な森林に関するデータの蓄積比較すると、少ないといえる（井田・中越, 1994）。したがってその構造や動態、生態的特性を明らかにし、管理や保全に関する技術の確立が今後の課題であり、Pickett and Thompson (1978) は自然保護区の設定に撓乱体制を考慮する必要性を指摘している。

そこで、撓乱の時間的、空間的スケールを景観レベル、林分レベルの2つに分け、時間的スケールはともに $10^1 \sim 10^2$ 年、空間的スケールはそれぞれ 10^6 m^2 、 10^2 m^2 とした。このうち、景観レベルでは長澤・萩原・佐野 (2001) にて明らかにしている。本研究では、林分レベルで過去の撓乱がどのように林分の発達に影響し、そしてそれぞれの林分がどのように成立してきたのかを明らかにし、撓乱体制と森林動態を明らかにすることを目的とする。

II. 調査地と方法

1. 調査地

(1) 国立公園大山の歴史的背景

本論文では、大山隠岐国立公園の大山ー蒜山地

区を国立公園大山とし、国立公園区域図を図 1 に示す。大山国立公園は昭和 11 年に国立公園として指定され、昭和 38 年には隠岐島・島根半島・三瓶山・蒜山地域の拡張に伴い大山隠岐国立公園となった。区域は鳥取・岡山・島根の3県にわたり、中国山地の最高峰大山 (1,729m) から蒜山までの火山を中心とした山岳・高原景観からなる一帯、トロイデ火山と牧野景観からなる三瓶山一帯、隆起・沈降海岸景観の島根半島の海岸部および海食が著しい外海多島海景観の島前・島後の隠岐島の4つの地域からなる公園である。

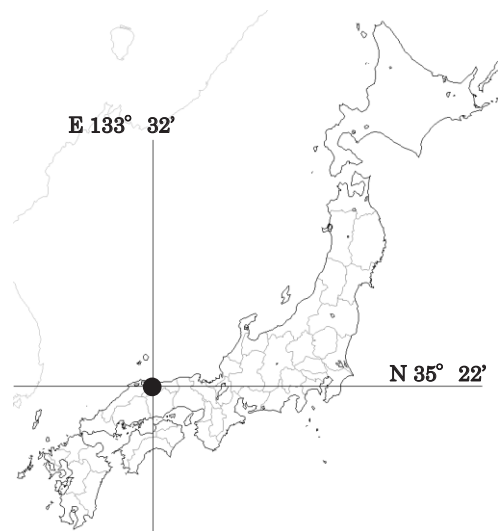


図 1 調査地 大山（鳥取県西部）

国立公園大山周辺における歴史のにおいては、大山地方は妻木晩田遺跡などが存在する古代から栄えていた地域で、大山はその美しい山容から、古代以来さまざまな信仰の対象となった。信仰の中心をなす地蔵信仰は、鳥取県のほかに岡山県や島根県にも広く分布し、地蔵菩薩が牛馬の神であったことから、各地から「大山詣り」する参詣客と 1627 年に始まった牛馬市でにぎわっていた（矢守 1977; 石川ら 1994）。

大山には大山寺を中心とする寺領制度があり、中世には百を超える僧坊があったといわれ、寺領三千石の範囲は西伯郡大山町、岸本町と日野郡溝口町の3町にまたがっていた。寺領制度は樹木の

伐採にも厳しく、日常使う薪などは枯れ木の枝を拾うよう定められていた。しかし一方で大山寺領内の者の伐採が許可されている地域も存在した（石川ら 1994）。古くからこの地域で樹木の伐採に関わる存在であったのが木地師とたたら製鉄である。木地師もたたらも、いつ頃からこの地方に存在しているのかは定かではない。しかし、江戸時代にはすでに多くの木地師集落、たたら集落が存在し、下蚊屋への木地師の来住は古くは室町時代へもさかのぼるといわれている（江府町史編纂委員会 1975）。

江府町史編纂委員会（1975）によると、木材はトチノキ、ブナ、ミズナラ、ホオノキ、サワグルミ、ナラ類など特にトチノキ、ブナが好まれ利用され、木地師が樹木を求めて入り込む山の多くは天領、藩領、寺領であったが、交渉により法度のもと許可されていたとされる。また、木地の材料であるナラ、トチノキ、ホオノキの分布の下限がほぼ 400 m であり、ブナの下限が 800 m であることから、大山の木地師集落は 400 m 以上 800 m 以下のところに存在していたとされる。木地師集落は、「氏子狩帳」などに記されているほかにも多く存在する。これは、木地師は良質の原材料を求めて深山を渡り歩き、絶えず素材の有無によって移動していたため、その位置が不明確だからである。

このような生活を営んでいた木地師は江戸時代中期には各地に存在していたが、明治初期になると農民化するものが増え、衰退した。

一方たたら製鉄も、藩などの許可を受け樹木を伐採していたと考えられるが、寺領内での鉄山経営の状態を明らかにする史料はほとんどない。しかし、大量の木炭を必要とするため、木地師よりも木材を利用していたようである。江戸時代後期には日野郡だけで 170 の鉄山を持ち 2,000 トンもの鉄を産出していた。原料となる砂鉄と木炭は同程度必要なため、鉄山経営者は、木炭用の広大な山林を所有するようになった（江府町史編纂委員

会, 1975)。木炭の材としては、マツ、クリ、マキ、ブナが特に良いとされ（矢守 1977）、伐採周期を 30 年として、萌芽させて輪伐し、森林の荒廃を防いでいた（藤島 2000）。しかし、1920 年から 1923 年頃、第一次世界大戦後の恐慌期に消滅していった。その後の第二次世界大戦後の復興のため、薪炭林利用が盛んになり、全国的な拡大造林もこの地域で行われたと推測される。

明治以降軍馬育成所が開設され、そのため大面積にわたって軍馬の牧草地が広がり、1919 年には大山から蒜山にかけての 8,000 ha は軍馬補充部の放牧場で、600 頭の軍馬が飼われていた（山陽新聞社 1992）。大山周辺では、寺領制度により樹木の伐採が規制されていたが（山陽新聞社 1992）、明治初期に廃止されることによって伐採が進んだと思われる。

以上のように、国立公園大山周辺では、古くから木地師、たたら製鉄などの木材利用されていた。さらに明治以降は、薪炭林利用や、軍馬育成所による牧草地造成のため、多くの林分で伐採が行われていたと考えられる。

（2）調査地の植生

本調査地に設置した調査プロットの位置を図 2 に示す。設置したプロットの個数は 15 個、標高は 600~800m の範囲内にある。中国地方の西部の山地では、標高約 600m 付近からヤブツバキクラスの常緑カシ林にかわって、イヌブナ林やブナ林へ移行している（宮脇 1989）。大山山系の北に位置する船上山では海拔 600m 付近まで十分発達したブナ林が認められる。しかし、一般に大山山麓の海拔 800m より下部は人為的な破壊が及んでいるため自然生のブナ林をみることはできない。一方、大山は独立峯でありまた日本海側の気候の影響に支配されやすい。したがって気候的極相状態でのブナ林の帯状発達を考えた場合、ブナの生育する下限が北に低く、南に高い帯状配列をとる可能性がある。このようなことから、ブナの下限の海拔高度に 200m の差が生じたと考えたい。

一般に大山山系のいわゆるブナ帯の成立する海拔は600mから1350mの間にあると考えられる。このような森林群落の下降現象は独立峯的形態をなしていた大山の山型に起因すると考えられる(宮脇ら 1973)。したがって、本調査地は海拔600~1100mの範囲内にあることから、ブナクラス域内に存在し、ブナおよびブナ代償植生である。

2. 調査方法

(1) 調査方法

国立公園大山内の標高600~1100mの地域において、潜在植生がブナ林と思われる林分を対象にプロットを設定した。プロットは20 m×20 mまたは10 m×10 mとした。それぞれのプロット内に出現したDBH 3 cm以上の全個体について、樹種を同定し、DBHと、樹高を測定した。また、樹齢構造と成長パターンを推定するために、各プロットの樹木のDBHが大きいものから5個体を対象に地上高約50 cmの位置で成長錐によりコアを採取した。

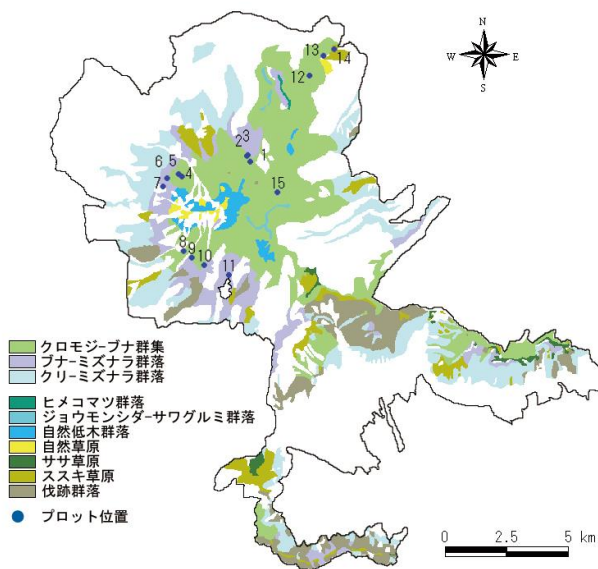


図2 プロット位置とブナクラス域の自然植生及び代償植生の分布(1982年県自然環境保全調査「現存植生図」より編集)

(2) 解析方法

1) 優占度

本調査地に出現した樹種の相対優占度は、胸高断面面積合計に対する相対優占度を用い、以下優占度と記す。

全樹種の優占度に基づき各プロットの類型化を行った。その際、組成的距離にはユークリッド距離を用い、ウォード法によりまとめた。

2) 年輪解析

採取したコアの年輪数を数え、年輪幅を測定した。年輪幅については、0.01 mmの精度で判読して肥大成長量を推定した。コアの読み取りが完全に不可能であった個体に関しては、DBHが次に大きいもので代用した。また、髄周辺の年輪幅の読み取りが不可能であったものに関しては、髄までの読み取りが可能であったコアの年輪数と年輪幅から算出した平均初期肥大成長量から推定した。

個体間の成長の良否に左右されずに肥大成長量の比較をするために、各個体の肥大成長量の時系列に定数項を含まない指数関数を当てはめ、ある年の推定肥大成長量を求めた。この推定肥大成長量で実測肥大成長量を除したものを肥大成長量指数(Ring Width Index)とした(Fritts and Swetnam 1989)。次に、Lorimer and Frelich (1989)の定義を用いて、先15年間の平均肥大成長量が、過去15年間の平均肥大成長量の100%以上増加した年をMajor sustained releaseが発生した年とした。また、先10年間の平均肥大成長量が、過去10年間の平均肥大成長量の50~100%増加した年をModerate temporary releaseが発生した年とした。以下、それぞれMajor release、Moderate releaseとする。肥大成長量変化率(%GC)を求めて、成長量の変化を比較した。%GCは過去10年間の平均肥大成長量と先10年間の平均肥大成長量で、次式で求められる。

$$\%GC = \{(M2 - M1) / M1\} \times 100 (\%)$$

(Nowacki and Abrams 1997)

一時的に起こる急激な気候変動に反応した肥大成長変化は約 10 年程度であるといわれている。Moderate release および %GC は 10 年間以上の平均肥大成長量変化を対象としているため、気候変動による肥大成長量変化は除外されていると考えられる (Lorimer and Frelich 1989)。

III. 結果と考察

1. 林分概況

林分概況を表 1 に示す。プロットにより、林冠を形成している樹種は異なり、主にブナ (*Fagus crenata*)、ミズナラ (*Quercus mongolica* var. *grosseserrata*) であった。各プロットに出現した DBH 3 cm 以上の個体の BA 優占度を解析した。すべてのプロットでは 29 種出現し、1 プロットあたり 3~17 種出現した。ブナは 10 プロット、ミズナラは 13 プロットで出現しており、ブナはプロット 1、15 で 90 % 以上、ミズナラはプロット 13、14 で 80 % 以上の優占度を示した。また、ブナとミズナラの 2 種で BA 優占度が 90 % 以上のプロットは 7 プロット、イヌシデの BA 優占度が 50 % 以上のプロット 12 もあった。

各プロットのブナの BA 優占度に基づき、林分の発達段階の類型化を行った (表 2)。

表 2 発達段階型の分類

発達段階	plot 番号
初期	2 3 6 7 13 14
中期	4 5 8 9 10 11 12
後期	1 15
初期, ~30(m ² /ha); 中期, 30~90(m ² /ha); 後期, 90~(m ² /ha)	

BA 優占度 30 % 以下を発達段階初期型、30~80 % を発達段階中期型、90 % 以上を発達段階後期型とした。その結果、発達段階初期型は主にミズナラが優占するプロット、発達段階中期型はブナとミズナラが混交するプロット、発達段階後期型はブナが優占するプロットに区分された。

各発達段階型の BA は発達段階が進むにつれ増大し、発達段階初期型で 47.83 ha、発達段階中期型で 48.72 m²/ha、発達段階後期型で 66.41 m²/ha であった。発達段階後期型はブナ極相林に近い値 (浅野 1983) を示していた。また、各発達段階型の種数は発達段階が進むにつれ増大していた。

表 1 林分概況

Plot number	Plot name	Plot size (ha)	DBH (cm) Average ± Sd	Height (m) Average ± Sd	Max DBH (cm)	Max Height (m)	Canopy component species	Elevation (m)
1	ohyasumi①	0.04	13.4 ± 22.7	7.1 ± 9.4	92.0	25.8	Fc An	972
2	ohyasumi②	0.01	8.5 ± 6.3	6.5 ± 3.7	33.5	16.8	Qm Pg Cb	929
3	ohyasumi③	0.01	10.4 ± 5.9	9.4 ± 4.6	20.9	15.4	Qm Af	888
4	natuyama③	0.04	13.6 ± 17.8	7.9 ± 8.8	57.5	27.8	Fc Qm	1005
5	natuyama②	0.04	20.4 ± 7.2	17.7 ± 5.1	36.8	25.2	Fc Qm	975
6	heitanasan	0.04	16.3 ± 16.8	8.0 ± 4.1	68.5	17.1	Qm Ct Fl	876
7	yokotemiti	0.01	10.3 ± 7.2	7.0 ± 3.9	27.0	13.6	Sa Qm	928
8	1nosawa	0.04	36.5 ± 16.3	17.1 ± 6.3	57.5	23.6	Fc Qm Am	1051
9	2nosawa	0.04	22.3 ± 16.8	12.8 ± 7.7	50.0	24.8	Fc Qm	967
10	2.5sawa	0.04	26.6 ± 10	17.3 ± 4.0	47.8	24.0	Fc Qm	1000
11	naruppara	0.04	15.0 ± 7.7	14.9 ± 6.5	32.8	25.4	Fc Qm Al	935
12	senjyou①	0.04	28.3 ± 20.5	13.6 ± 6.1	87.2	24.2	Ct Fc Qm	717
13	senjyou②	0.01	14.2 ± 8.4	8.9 ± 3.4	29.7	15.1	Qm Am Cm	628
14	senjyou③	0.01	11.1 ± 6.5	7.8 ± 3.6	23.5	14.8	Qm Ct	613
15	kabuto	0.04	16.2 ± 25.2	6.7 ± 7.5	87.2	29.8	Fc	1089

An: *Acer nipponicum* Cm: *Cornus macrophylla* Fc: *Fagus crenata* Qm: *Quercus mongolica*
 Am: *Acer mono* Ct: *Carpinus tschonoskii* Fl: *Fraxinus longicuspis* Sa: *Sorbus alnifolia*
 Af: *Acer rfenerve* Cb: *Clethra bervinervis* Pg: *Prunus grayana*

2. サイズ構造

(1) サイズの頻度分布

各発達段階型における DBH3 cm 以上の個体の DBH および樹高の頻度分布図を図 3 に示す。

発達段階初期型では、DBH 階 10 cm の小径木の頻度が圧倒的に高い L 字型分布を示した。ミズナラは、DBH 階 20 cm にモードを持つ一山型分布を示した。また、垂直的にも連続的に出現し樹高階 15 cm にモードを持つ一山型分布を示した。各樹高階に多くの樹種が出現し、下層にも後継樹と考えられる高木性樹種が出現した。

発達段階中期型では、DBH 階 20~30 cm のブナの頻度が高い一山型分布を示した。ブナとミズナラは DBH 階 20~40 cm、樹高階 10~30 cm に存在し、ほぼ同時に更新してきたか、小規模ギャップでミズナラが更新してきたと考えられる。

発達段階後期型では、DBH 階 40~100 cm のブナの大径木の頻度が高く、垂直的にも樹高階 25 cm 以上の頻度が高かった。DBH 階、樹高階ともに小径木の個体数が多い L 字型分布を示した。

攪乱後に一斉に更新したミズナラの DBH 頻度分布は一山型を示すことが知られている（小見山 1989; 肥後・寺本 1989; 玉井ら 1991; 橋詰 1991）。本調査地においては発達段階初期型で一山型分布を示しており、過去に攪乱が発生したことが示唆された。また、リョウブなどの先駆種は光条件の良いときに一斉に更新する性質を持っているので（菊沢 1983）、大規模な攪乱が発生したことが考えられる。

以上のことから、DBH、樹高階別本数頻度分布は各発達段階型ごとに明らかな違いがみられたといえる。

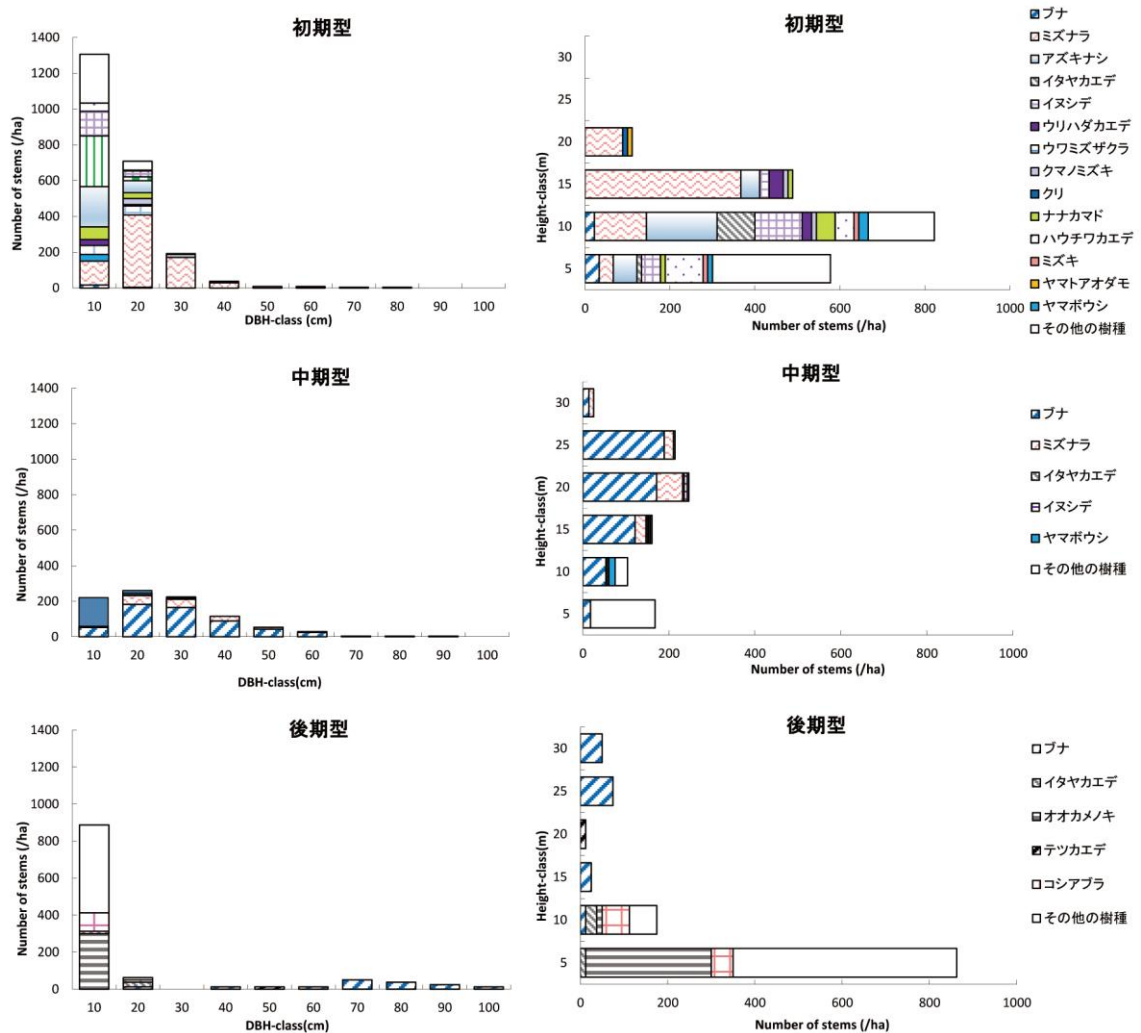


図 3 各発達段階型における胸高直径と樹高の頻度分布

(2) 林分の発達段階

全出現樹種の優占度により各プロットの相関係数を求めた。プロット 1、15 の発達段階後期型は、4、5、8、9、10、11 の発達段階中期型の全てのプロットと高い正の相関を示し、高い類似性があったが、2、3、6、7、13、14 の発達段階初期型の全てのプロットと負の相関を示した。発達段階中期型のプロット 12 は、どのプロットとも高い正の相関はみられず、初期型の 2、3、7 とは負の相関を示した。この結果、発達段階後期型と中期型は明らかな相違はみられず、プロット 12 は全プロット間で特異的なプロットであることがわかった。

次に、各プロットにおける個体の DBH と樹高の関係を拡張相対成長式 (Ogawa et al. 1965) で表す。拡張相対成長式は次式で表される。

$$1/H = 1/AD^h + 1/H^*$$

ここで、Dは DBH、Hは樹高で、A、h、H* はそれぞれの林分に固有の係数である。AはD = 1 のときのHに近似されることから、構成樹種の耐陰性を表すといわれ (荻野 1975; 小見山 1977)、hは樹高に頭打ちがみられる以前の曲線の傾きに相当する。各プロットの係数の値を表 3 に示す。

表 3 各プロットにおける D-H 拡張相対成長式のパラメータ

Plot No.	A	h	H*	R ²
1	0.86	0.99	36.88	0.97
2	0.47	1.57	16.67	0.75
3	0.62	1.48	21.65	0.85
4	0.59	1.26	33.61	0.89
5	0.05	2.53	23.63	0.67
6	1.48	0.88	21.67	0.85
7	0.65	1.27	20.74	0.89
8	1.12	0.96	37.46	0.83
9	1.10	1.04	33.84	0.94
10	0.62	1.42	25.48	0.84
11	0.38	1.75	27.33	0.87
12	0.71	1.15	28.41	0.68
13	2.27	0.70	28.29	0.71
14	1.31	1.05	17.83	0.72
15	1.06	0.72	-	0.96

発達段階後期型のプロット 1、15 と中期型のプロット 8、9 は、A、h ともに 1 に近似した値となった。h は若い林分ほど値が高く、安定した極相林では 1 に近似される (小川 1969; 荻野 1975) ため、1、15 は安定した林分であると推測される。しかし、それ以外の発達段階中期型、初期型には顕著な傾向は見られず、発達段階型による傾向はないことが明らかになった。

以上のことから、プロット間の類似性からみた相関係数および D-H 拡張相対成長式のパラメータは発達段階による違いはなく、同じ発達段階でもばらつきが大きかったといえる。

3. 森林の成立過程

(1) 種多様性

各プロットのブナの優占度が他樹種に与える影響を明らかにするため、ブナが優占するプロットにおいて、種多様性を表す Shannon 関数 (H') を求めた。

H' は次式で求められる。

$$H' = - \sum P_i \log P_i \quad (\text{Shannon and Weaver 1949})$$

ここで、 P_i は胸高断面積に基づく各樹種の優占度を示し、対数の底は 2 (bit) である。その結果を図 4 に示す。数字はプロット位置を示す。

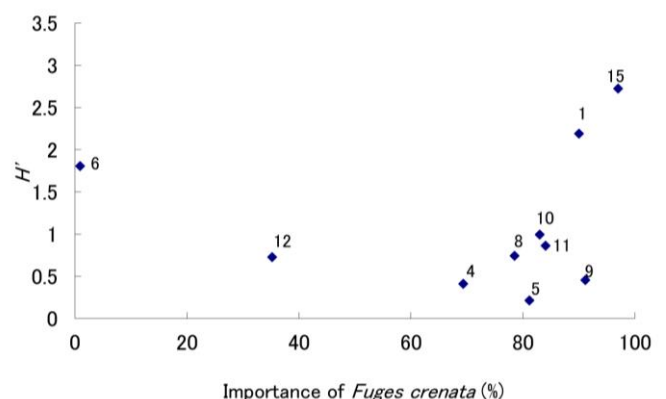


図 4 ブナの優占度とブナ以外の樹種の Shannon 関数 (H') の関係

H' とブナの優占度には明らかな相関は見られず ($p > 0.05$)、ブナの優占度は種の多様性と無

関係であった。これは、Hiura(1995)の遷移後期種の優占度が高まるにつれ種多様性は低下するという研究とは異なっていた。また、本調査林分の発達段階後期型のプロット 1、15 は、発達段階中期型および初期型のプロットよりもブナ以外の樹種の種多様性は高くなる傾向が見られ、発達段階が進むにつれ種多様性が高くなっていた。

同様に、ミズナラの優占度と他樹種との関係を図 5 に示す。 H' とミズナラも明らかな相関は見られず ($p > 0.05$) ミズナラの優占度は種の多様性と無関係であることが明らかになった。また、ブナの優占度が高い発達段階中期型は、ミズナラの優占度も低く、多様性も低くなる傾向があった。

このことから、ミズナラは他樹種との共存を可能とする特性を持ち (佐野 1988)、発達段階の高いプロットでは、ブナが他樹種との共存を可能にしていた。

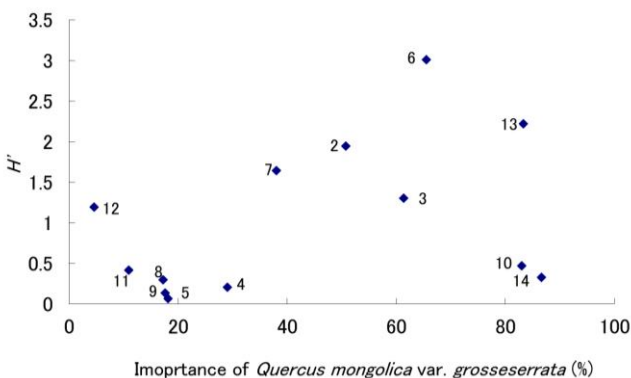


図 5 ミズナラの優占度とミズナラ以外の樹種の Shannon 関数(H')の関係

ブナも含めた全樹種の優占度(H)と均等度(J)、出現樹種数を表 4 に示す。

優占度の配分の均等度を示す指標として、次の J を用いた。

$$J = H / \log S \quad (\text{Pielou 1969})$$

ここで、 S は種数で、 $\log S$ は与えられた種数での多様度の最大値を表す。対数の底は 2 (bit) である。

発達段階ごとでみると、発達段階後期型の 1、15 は、多様性も均等度も他のプロットに比べかなり低い値を示し、種数は同じ 10 種であった。しかし発達段階中期、初期型には、明らかな相違はみられず、発達段階中期と初期型では、発達段階と多様性、均等度、種数は無関係であることが明らかになった。プロットごとにみると、1、15 はブナの優占度がそれぞれ 90 %、97 % と非常に高いため、ブナも含めた多様性はブナ以外の樹種の多様性よりもかなり低い値を示したと思われる。ミズナラの優占度が 86 % であるプロット 14 もまた、多様性、均等度ともに低くなっていた。

葭矢ら (1997) によると、ブナの優占度が高くなるほどブナ以外の樹種の多様性が低くなるとされている。この林分は、薪炭利用されてから 40 年後の林分であり林冠の閉鎖度が高い状態にある。したがって、何らかの攪乱により小ギャップが形成された場合、ギャップに隣接している林冠構成木が、枝葉を側方に成長させることによって林冠が速やかに閉鎖されるため、林床の光環境の改善は望めない (山本 1981) と予測される。

しかし、本研究での発達段階後期の林分ではブナの優占度が高くてもブナ以外の樹種の多様性は高かった (図 4)。これは、本林分が成立してから約 200 年経過しているため、各個体も大径木となっているため、単木的なギャップが生じたとしても、葭矢 (1997) の林分よりも大きなギャップが形成されたことによる違いと考えられる。すなわち、大きなギャップでは、ブナ以外の樹種も更新できる可能性があり、結果的に多様性が高くなったと推察される。Watt (1934) によると、極

表 4 各プロットにおける種数 (S) と Shannon 関数(H')及び均等度 (J')

	Plot														
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15
Number of speices	10	9	6	8	3	17	6	5	7	3	9	6	9	4	10
H' (bit)	0.09	1.96	1.47	1.01	0.74	1.87	2.06	0.91	0.78	0.83	0.87	1.41	1.02	0.61	0.28
J'	0.03	0.62	0.57	0.34	0.47	0.46	0.80	0.39	0.28	0.52	0.27	0.54	0.32	0.31	0.08

相林内では様々な大きさのギャップが形成され、大きなギャップ内では好適な光条件下で成長の速い陽性の樹種が、小さなギャップ内では耐陰性の高い樹種がその場所の次の優占者になるというメカニズムによって陽樹と陰樹が共存できる。Plot1 と 15 は共に陽樹が下層に存在し、上層は陰樹のブナが優占していたこと（表 1）から、Watt（1934）のいう様々なサイズのギャップ下で、陽樹と陰樹の共存が可能となり、多様性が高くなったと推測される。

（2）攪乱履歴

攪乱によって上層が疎開すると、林内の光環境は好転し、更新が集中的に行われることから、個体の定着には何らかの攪乱が関与していると考えられる。

そこで、大山ブナクラス域内の植生の伐採時期を推定するために、個体の肥大成長量を判読した。II. 2・3 で述べてきたように、各発達段階型間には有意な類似性はなかった。これは、各プロット位置が離れていること、また林分レベルで攪乱が相違していることが考えられる。そこで攪乱を推定するため以下、各プロットごとに検討する。本調査地で樹齢を判読した個体の中で最も最高齢であったのは、plot15 の個体で 1763 年に定着した 237 年生のブナであった。

攪乱後の林分の成立を推定するため、Lorimer and Frelich(1989)の定義にしたがって個体の肥大成長量の変化を基に Major release と Moderate release の発生時期を求めた。また、個体の肥大成長量指数（Ring Width Index RWI）と肥大成長量変化率（Percentage Growth Change, %GC）を求めた。RWI は個体の連年肥大成長量の変化を表す。%GC は、個体の肥大成長量に変化がない場合、0 を示す。個体が順調な肥大成長量を示す光環境の良い上層疎開地においては、%GC の変動は小さいと考えられる。これらの林分平均値の変化によって、林分レベルの現象を推察することができる（Abrams and

Owing 1995）。

プロットにおけるリリースの発生頻度分布と RWI および %GC を図 6（例としてプロット 1 のみ）に示す。プロット 1 の Major release と Moderate release は 1850 年～1970 年にかけてほぼ連続的に発生した。RWI は 1870 年に平均値の 2.5 倍の値を示し、1980 年ごろまで変動を繰り返している。%GC の大きな変動は 20～30 年間隔で繰り返され、DBH 階別本数頻度分布が L 字型分布を示していたことから定着後、断続的な伐採が行われ、個体の競争、上層参入が断続的に生じたと推定される。

プロット 2、3 は、ともに個体の定着時期直後の 1960 年ごろに RWI が平均値の 2.5 倍の値を示し、%GC も急激に上昇していた。DBH 階別本数頻度分布が小径木に偏った分布 L 字型分布を示していたことから、個体の定着に関わる攪乱が、断続的なものではなく大規模な伐採が行われたと推測される。

プロット 4 は Moderate release が 20～30 年間隔に、%GC が 10～30 年間隔で繰り返されていたことから、1890 年以降断続的な伐採が行われ、それにより DBH 階別本数頻度分布が L 字型を示し個体の競争、上層参入が断続して生じたと推測される。

プロット 5 は、RWI は 1950 年を境に平均値以下の値、%GC は 1920 年～1940 年までプラス、1940 年以降マイナスの値を示した。また、Moderate release が 1960 年に発生していたことから、1920 年頃に伐採が行われ、その後定着した個体が成長するにつれ競争が激化し 1950 年ごろピークを迎え、個体のサイズ、もしくは成長量において競争に不利であった個体は被圧され成長が押さえられたと推測される。

プロット 6 は、1830 年ごろ定着し、%GC が 1940 年頃までほぼマイナスを示し、Moderate release も 1940 年に発生していたことから、1940 年頃まで断続的な伐採が行われ、攪乱を契機に更

新たな個体が競争後上層に参入して示したものだと考えられる。DBH 階別本数頻度分布をみると、ミズナラは大径木が多く、小径木になるほど少なくなり、それに代わるようにブナが小径木に存在した。今後は、耐陰性の高いブナが徐々に優占していくと推測される。

プロット 7 は、1950 年頃に RWI が平均値の 1.5 倍に、%GC が急激な上昇、Moderate release も 1950 年～1960 年に発生し DBH 階別本数頻度分布が小径木に偏った L 字型分布を示したことから、1950 年頃に発生した攪乱の程度が大きかったことが推測される。

プロット 8 は、RWI が 1920 年から 1950 年まで 2 倍に値を示し、%GC も 1900 年から 1940 年まで変動を繰り返し、その後マイナスの値になっていたことから、1940 年ごろまで断続的な伐採が行われ、その後、1980 年に RWI が平均値に、Moderate release も 1980 年に発生していたことから、攪乱後更新してきた個体が、競争後上層に参入して示したものだと推測される。

プロット 9 は、%GC が 10 年～20 年ごとに大きく変動していること、Moderate release が 1880 年～1990 年まで断続的に発生していたことから、1880 年以降にも断続的な伐採が行われ、個体の競争、上層参入が断続的に生じたことが推測される。また、冬季伐採の跡と思われる樹幹部萌芽率示す。ブナの樹幹部萌芽率は 16 % で、中静(2000)のいう「あがりこ」ほど高い位置ではないが、最高 1 m 付近から萌芽していた。この付近は樹木の搬出効率を上げるため、冬季に伐採が行われていたこと(地元住民からの聞き取り調査による)から、この樹幹部萌芽は、冬季伐採を裏づけるものだと考えられる。

プロット 10 は、1880 年から 1920 年ごろまで %GC が変動していたことから 1920 年ごろまで断続的な伐採があり、その後 %GC が上昇、Moderate release も発生していたことから林分レベルの光環境が良好になり、順調に成長したも

のと考えられる。また、樹幹部萌芽率はミズナラで 50% も占めていることから、冬季伐採が Plot9 よりも盛んであったと考えられる。

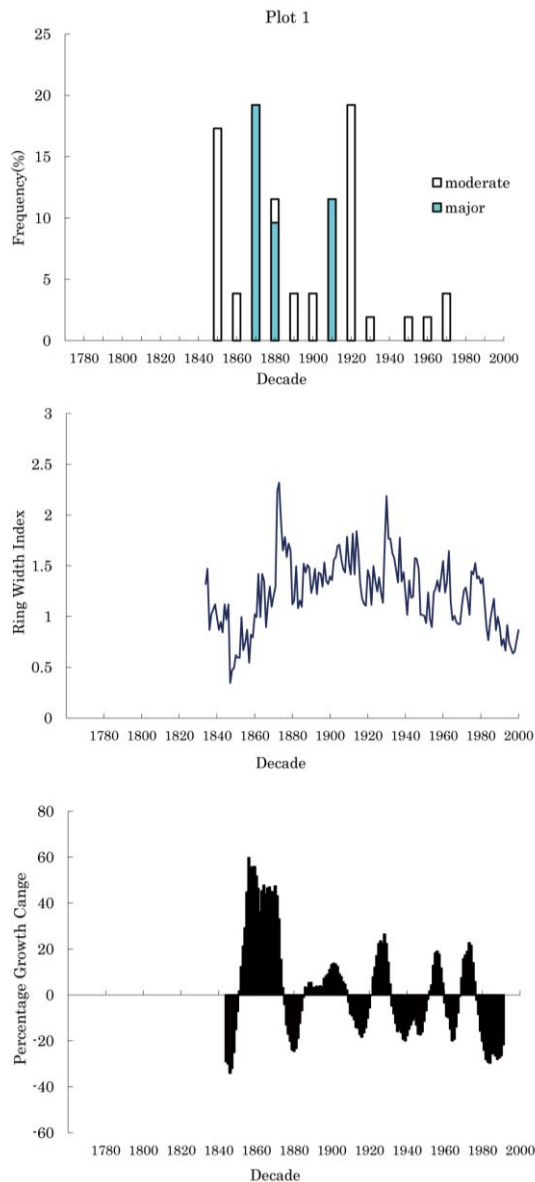
プロット 11 は、1940 年代まで自家用製炭が行われていたが、これらに用いる材の伐採の規模や強度は明らかではない。しかし、少なくとも 1971 年以降は伐採されていない。個体の肥大成長量は 1930 年頃に RWI が平均値の 2.5 倍に急激に上昇していたことから、1940 年頃まで伐採され、その後個体が定着してきた林分であると考えられる。よってこの林分は履歴と一致していると考えられる。

プロット 12 は、%GC が 10～30 年ごとに大きく変動し、断続的な伐採が行われていたと推測される。また、RWI が 1870 年頃と 1970 年頃に急激な V 字型を、%GC も 1870 年頃と 1970 年頃に急激に上昇していったため、シデの定着から上層に参入するまで約 100 年間かかっていると推測される。この林分の周辺はブナの大径木が成立している林分が多く、DBH 階別本数頻度分布から、シデは稚樹が定着していないが、ブナは一山型分布をし既に上層に達して入ることから、ブナ林になっていくであろうと推測される。

プロット 13、14 はそれぞれ 1940 年、1950 年頃定着し、RWI は定着後 20 年で上昇、%GC は定着後 20 年でマイナスになっている。これは、個体の定着に関わる攪乱の程度が大きく、その後一斉に定着した個体が 20 年で上層に達し、個体間で競争が起こったためと考えられる。また、Moderate release が連続的に起こっていたことから、上層に達した個体間の競争、上層参入が連続的生じたと推測される。これはこの二つのプロットが、火入れ地に隣接しており、個体が定着した後も火入れの影響を受けていたと考えられる。DBH 階別本数頻度分布から、ミズナラがプロット 13 では 30 cm に、プロット 14 では 20 cm にモードをもった分布を示し、ミズナラが一斉に更新し優占していた。したがって、Abrams(1992)

の「*Quercus* の優占は 火事に依存する」という仮説を実証する一つの事例でありこの2つの林分は火入れという攪乱を受け、火入れは伐採よりもより強度の攪乱と考えられる (William and Jeremy 2001)。

プロット 15 は%GC は 20~30 年間隔で変動を繰り返し、特に 1920 年~1940 年間の変化が激しい。それと同時に 1940 年から Major release と Moderate release が起こっていたことから、断続的に伐採もあったと思われるが、1920 年~1940 年頃の攪乱の程度が大きく断続的に更新してきたと推測される。



以上のことから、各プロットにおいて、同じブナクラス域であっても攪乱の強度、頻度、時期の違いがあり、発達段階が後期、中期、初期に関わらず、それぞれ異なる攪乱を受けていることが明らかとなった。

4. 国立公園内の森林動態

(1) 森林動態

図2にブナクラス域の自然植生および代償植生の分布図を示す。これは1982年の環境庁自然環境保全調査「現存植生図」より編集したものである。また、表5にブナクラス域内の植生分類と攪乱体制を示す。本研究対象であるブナクラス域では、クロモジブナ群集 37.3 %、ブナーミズナラ群落 11.7 %、クレーミズナラ群落 25.9 %となり、自然植生は少なく代償植生の割合が高くなっており、主に西側斜面に多く分布していた。

景観レベルで変化の大きかった西側斜面には、代償植生であるブナーミズナラ群落、クレーミズナラ群落が多く、高海拔はブナーミズナラ群落、低海拔になるほどクレーミズナラ群落になるという成層構造になっていた。これは、薪炭林利用などが集落周辺で頻度が高く、高海拔になればなるほど頻度が低くなるという歴史的背景によるものと推測される (長澤ら 2001)。

表5 ブナクラス域内の植生分類と攪乱体制

Plot	定着年	群落名	DBH階別本数頻度分布	伐採履歴
1	1810	クロモジ・ブナ群集	L字型	断続的伐採
4	1871	クロモジ・ブナ群集	L字型	断続的伐採
5	1911	クロモジ・ブナ群集	ブナ・山型	1920年に一斉的に更新
8	1885	クロモジ・ブナ群集	ブナ・山型	1940年頃まで断続的伐採
9	1862	クロモジ・ブナ群集	ブナ・山型	断続的伐採
10	1883	クロモジ・ブナ群集	ブナ・山型	1920年頃まで断続的伐採
12	1843	クロモジ・ブナ群集	ブナ・山型	断続的伐採
15	1763	クロモジ・ブナ群集	L字型	断続的伐採/断続的更新
6	1828	ミズナラ・ブナ群落	ミズナラ・山型・ブナL字型	1830年頃個体が定着し1940年頃まで断続的な伐採
11	1923	ミズナラ・ブナ群落	ミズナラ・山型・ブナ山字型	1940年頃まで伐採
2	1950	クリーミズナラ群落	L字型・ミズナラ・山型	1960年頃に大規模な伐採
3	1960	クリーミズナラ群落	L字型・ミズナラ・山型	1960年頃に大規模な伐採
7	1936	クリーミズナラ群落	ミズナラ・山型	1950年頃に大規模な伐採
13	1926	クリーミズナラ群落	ミズナラ・山型	1940年頃まで火入れによる攪乱
14	1946	クリーミズナラ群落	ミズナラ・山型	1950年頃まで火入れによる攪乱

様々なタイプの森林が、発達段階の異なる小林分のモザイクで成り立っており（Whitmore 1982）、このことが森林構造の不均一性を作り出し、更新や維持に大きな影響を与えている。Watt(1947)は、ブナ林が部分的な破壊によるギャップの形成とそこで繰り返されるモザイク状の再生パターンからなり、ギャップに由来する遷移段階の異なる相（phase）が空間的に不規則に配列されていることを示した。これらの相は、それぞれが独立しているのではなく、全体としてブナ林維持の為の複合体とみなせるので、再生複合体（regeneration complex）と呼ばれる（山本 1981）。大きなギャップ内では好適な光条件下で成長の速い陽性の樹種が、小さなギャップ内では耐陰性の高い樹種がその場所で次の優占者になるというメカニズムによって陽樹と陰樹が共存できる（Watt 1934）。また Fujita and Sano (2000)によると、ミズナラ・他樹種型は大規模な伐採後、ミズナラ型は連続的な伐採後、ブナ・ミズナラ型は断続的な伐採後に成立した林分であり、過去の伐採の時期と程度は、林分の再生過程と現在の林分構造に影響しているとしている。したがって、伐採という人為的な攪乱であっても、それによって形成された大小のギャップによって、視覚的にも異なる phase が生じ結果的に再生複合体となると考えられる。

本研究対象であるブナクラス域のなかでもクロモジ・ブナ群集、その代償植生であるブナ・ミズナラ群落、クリーミズナラ群落は、ブナ林の再

生複合体としての景観レベルで異なる phase を形成していると考えられる。この異なる phase の形成に起因しているものは、人為的攪乱であり、クリーミズナラ群落は大規模な攪乱、ブナ・ミズナラ群落は 1940 年頃までの断続的な伐採、クロモジ・ブナ群集は主に 1940 年以前まで行われた断続的な伐採により形成されてきたと考えられる。

以上のことから、国立公園大山内の植生は、景観レベルで人為的攪乱が及んでいないと思われた林分も、林分レベルで見ると、その多くは様々な規模と強度の攪乱を受けており、これによってブナ・ミズナラ群落、クリーミズナラ群落などの代償植生に置き換わっていた。そして、景観レベルでも、人為的攪乱によってブナ林の再生複合体として異なる phase を形成していると考えられ、特に西側斜面にかけては海拔高度による成層構造的に異なる phase が生じていた。

（2）植生管理

国立公園はわが国の風景を代表するに足る傑出した自然の風景地であり、「風景」として自然景観を維持することが、自然風景地における保全の主目的とされる（田中 1981）。しかし、近年の遺伝資源や生物的多様性に対する関心の高まりに伴い、自然風景地には、自然景観のレクリエーション利用のみならず生物資源保護や自然環境保全など、多様な役割が求められるようになってきた（堀ら 1992; 日置 1993; 堀 1995）。したがって、管理における重点が収穫維持から生態系

維持へとシフトしたことにより、複雑な生態系機能の空間的・時間的分析が必要になった。また、賢明な管理決定には、より大きな空間的・時間的規模においては、一見定常的にみえる状態や線的にみえるプロセスが、実は変異に富んでいるという認識が重要であり (Mladenoff and Host 1994)、森林生態系の最新の状態に関する適切な情報が要求される。

景観構造の把握は、保全地域の設定やゾーニング計画に反映され、また動態の把握は、具体的な植生管理計画の基礎資料として活用される (大黒 1999)。国立公園大山において、景観レベルと林分レベルで森林動態を把握したところ、種組成、種多様性に影響していたのは、個々の林分における景観レベルでの歴史的背景と、林分レベルによって明らかになった伐採の時期、頻度、強度などの攪乱の違いであった (表 5)。攪乱のパターンは、種の分布、生物群集の構造、景観パターンを左右し (Cleland et al. 1994)、景観レベルで異なる phase を形成すること (Foster 1992) から、森林に影響を与える攪乱のパターンを把握することが、今後の国立公園の森林管理にとって重要である。

IV. 結論

国立公園大山における森林動態から、景観レベルで人為的攪乱が及んでいないと思われた林分の多くは、林分レベルでみると様々な規模、強度、時期の異なる攪乱の影響を受けていた。それは、発達段階間に類似性はなく、景観レベルでの歴史的背景による伐採の時期、頻度、強度に起因し、種組成、種多様性に影響を及ぼしていた。

したがって、国立公園の森林植生を管理するためには、森林を動的なものと認識し、森林の攪乱パターンを明らかにすることで、様々なスケールでより長期的にモニタリングすることが必要である。

謝辞

本研究をすすめるにあたり、野外調査にご協力いただいた鳥取大学農学部森林生態系管理学研究室の大学院生と学生の皆様、さらに景観生態学研究室長澤良太教授に深く感謝いたします。

引用文献

- Abrams, M.D.(1992) Fire and the development of oak forests. *BioScience* 42:346-353.
- Abrams, M.D. and Owing, D.A. (1995) Structure, radical growth dynamics and recent climatic variation of a 320-year-old *Pinus rigida* rock outcrop community. *Oecologia* 101: 353-360.
- 浅野透 (1983) ブナ林の再生過程. 大阪市立大学博士論文.
- Connel, J. H. (1978) Diversity in tropical rain forests and coralreefs. *Science* 199: 1302-1310.
- Cleland, D.T., Crow, T.R., Hart, H.B., and Padley, P.A. (1994) Perspective on resource management. Remote sensing and GIS in ecosystem management. Edited by V. Alaric Sample, Island Press.
- 深町加津江・奥敬一・下村彰男・熊谷洋一・横張真 (1999) 京都府上世屋・五十河地区における里山ブナ林の管理手法と生態的特性. *ランドスケープ研究* 62: 687-692.
- 藤島弘純 (2000) 日野川の自然—日野川のたたら—. 265pp. 富士書店. 鳥取.
- Fujita, K. and Sano, J. (2000) Structure and development process of a *Quercus mongolica* var. *grosseserrata* forest in the *Fagetea crenatae* region in Japan. *Canadian Journal of Forest Research*. 30: 1877-1885.
- Foster, D .R. (1992) Land-Use history (1730-1990) and vegetation dynamics in central New England , USA. *Journal of*

- Ecology 80: 753-772.
- 橋詰隼人 (1991) 二次林の再生過程に関する研究
(Ⅱ) 鳥取大学蒜山演習林の落葉広葉樹二次林の林分構成と樹齢構成について. 広葉樹研究 6: 17-30.
- Hiura, T. (1995) Gap formation and species diversity in Japanese beech forests: a test of the intermediate disturbance hypothesis on a geographic scale. *Oecologia* 104: 265-271.
- 日置佳之 (1993) 自然保護区の計画 緑地生態学 井出久登・亀山章編, 18-41. 朝倉書店.
- 日本林学会誌 82: 171-178.
- 肥後睦輝・寺本勉 (1989) ミズナラを優占種とする冷温帯広葉樹の構造と動態. 岐阜大学農学部研究報告 54: 51-58.
- 堀 繁 (1995) わが国の国立公園の計画管理の実態とその変遷に関する研究. 日本造園学会誌 59: 85-92.
- 堀 繁・鋸迫ますみ (1992) 特別保護区にみる国立公園計画の思想とその変遷. 造園雑誌 55: 241-246.
- 石川松太郎・稲垣史生・加藤秀俊・吉田豊 (1994) 江戸時代人づくり風土記 31-ふるさとの人と知恵-鳥取-. 379 pp. 農山漁村文化協会, 東京.
- 井田秀行・中越信和 (1994) ササ草原における温帯夏緑樹林の更新-ブナ林-ミズナラ林-ササ草原の帯状分布の形成過程. 日本生態学会誌 44: 271-281.
- 江府町史編纂委員会 (1975) 江府町史. 1026 pp. 紙谷智彦 (1987) 薪炭林としての伐採周期の違いがブナ-ミズナラ二次林の再生後の樹種構成に及ぼす影響. 日本林学会誌 69: 29-32.
- 鎌田磨人・中越信和 (1990) 農村周辺の 1960 年代以降における二次植生の分布構造とその変遷. 日本生態学会誌 40: 137-150.
- 亀山章・高橋理喜男 (1987) 緑の景観と植生管理.
- 菊沢喜八郎 (1983) 北海道の広葉樹. 北海道造林振興協会. 札幌.
- 小見山章 (1989) 落葉性広葉樹二次林の樹齢構成とその再生過程. 日本林学会誌 71: 374-379.
- 小見山章 (1977) 森林の構造と D-H 関係. 日本林学会論文集 88: 249-250.
- Lorimer, C. G. and Frelich, L. E. (1989) A methodology for estimating canopy disturbance frequency and intensity in dense temperate forest. *Canadian Journal of Forest Research* 19: 651-663.
- Mladenoff, D.J. and Host G.E. (1994) Ecological perspectives. Remote sensing and GIS in ecosystem management. Edited by V. Alaric Sample, Island Press.
- 宮脇昭 (1989) 日本植生誌-中国-. 至文堂, 東京.
- 宮脇昭 (1997) 日本の植生. 535pp. 学研, 東京.
- 宮脇昭・大野啓一・奥田重俊 (1973) 大山の植生-大山隠岐国立公園大山地区学術調査報告. 日本自然保護協会, 東京.
- 長澤良太・萩原幹花・佐野淳之 (2001) GIS を用いた国立公園大山における景観構造の解析. GIS-理論と応用. 9 (2): 91-97.
- Nakashizuka, T. (1984) Regeneration process of climax beech (*Fagus crenata* Blume) forests. IV. Gap formation. *Japanese Journal of Ecology*. 34: 75-85.
- 中静透・井崎淳平・松井淳・長池卓男 (2000) 「あがりこ」ブナ林の成因について.
- 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.
- Nowacki and Abrams (1997) Radial-growth averaging criteria for reconstructing disturbance histories from presentment-origin oaks. *Ecological Monographs*. 67(2):225-249.
- Ogawa, H., Yoda, K., Ogino, K. and Kira, T.

- (1965) Comparative ecological studies on three main types of forest vegetation in Thailand II. Plant biomass. Nature and Life in Southeast Asia 4: 49-80.
- Oliver, C.D. (1981) Forest development in North America following major disturbances. Forest Ecology and Management 3: 153-168.
- 大黒俊哉 (1999) 自然風景地の景観保全と植生管理. ランドスケープエコロジー. 造園学会編. pp83-94. 東京.
- 小川房人 (1969) 樹高・胸高直径関係における林型区分の試み. JIBP-PT-F: 3-17.
- 荻野和彦 (1975) 下北半島のヒバ林に見られる D-H 関係. 日本林学会論文集 86: 210-211.
- Pickett, S.T.A. and Thompson, J.N. (1978) Patch dynamics and the design of nature reserves. Biological Conservation. : 27-37.
- Pielou, E. C. An introduction to Mathematical Ecology. Wiley Interscience, New York. 286pp.
- 佐野淳之 (1988) 群落構造の解析による天然生ミズナラ林の更新様式に関する研究. 北海道大学農学部演習林報告 45: 221-266.
- Shannon, C. E. and Weaver, W. (1949) The mathematical Theory of Communication. University of Illinois Press, Urbana.
- 山陽新聞社 (1992) 大山ーその自然と歴史ー. 175 pp. 山陽新聞社. 岡山.
- 高岡貞夫 (1993) 宗谷丘陵北部における二次植生の形成過程 日本生態学会誌 43: 69-82.
- 田中修・紙谷智彦・丸山幸平 (1989) ミズナラ二次林の堅果生産能力と薪炭林の伐採周期からみた実生更新の可能性. 日本林学会誌. 71: 26-30.
- 田中正太 (1981) 日本の自然公園ー自然保護と風景保護ー. 284 pp. 相模書房.
- 玉井重信・植田弘一・橋詰隼人 (1991) 大山ブナ林の林分構造. 広葉樹研究 6: 91-98.
- 矢守一彦 (1977) 江戸時代回誌 第 19 巻 山陰道. 筑摩書房, 東京.
- 葭矢崇司・佐野淳之・小笠原隆三 (1997) 広葉樹二次林施業に関する基礎的研究ー薪炭材採取後の落葉性広葉樹二次林の再生様式ー. 森林応用研究 6: 21-24.
- 山本進一 (1981) 極相林の維持機構. 生物科学 33: 8-16.
- Watt, A.S. (1934) The vegetation of the Chiltern Hills with special reference to the beechwoods and their seral relationship. Part I. Journal. Of Ecology. 22: 230-270.
- Watt, A.S. (1947) Pattern and process in the plant community. Journal Of Ecology. 35: 1-22.
- White, P.S. and Pickett, S.T.A. (1985) Natural disturbance and patch dynamics. Academic Press, New York.
- Whitmore, T.C. (1982) On pattern and process in forests. (The plant community as working mechanism, ed by E.J.Newman) pp.45-57. Blackwell, Oxford.
- William, J.B. and Jeremy, J.M. (2001) Ecology of sprouting in woody plants: the persistence niche. Trends in Ecology & Evolution 16: 45-51.