

カナダの *Pinus banksiana* 天然生若齢林での倒木と林分構造との関係京都大学農学部（現所属：北海道大学大学院農学院） 川口 光倫
京都大学農学研究科 大澤 晃

はじめに

北方林が広がる地域では降水量が少なく森林面積が多いことが多く、森林火災は頻発し大規模な影響を与える事象である(4)。大量の温室効果ガスを大気中に放出する一方、森林火災は攪乱として、植物種子の発芽を阻害する腐植層や光を遮る地上部の植物個体を取り除き、新たな植生遷移を開始させるため、北方林動態の重要な要素であるといえる。

Pinus banksiana Lamb. (jack pine/バンクスマツ)は北米に分布するマツ属の樹木で、更新の際に火災が不可欠な特徴を持つ。球果を30年近くも枝から落とすことがなく、そのため大木では大量の球果を枝に蓄えている。森林火災後に、熱により球果を閉じていた樹脂が溶けることで球果が樹上で開き、やがて中の種子が散布される。大量の球果から種子が散布されることで、後に過密状態の実生個体群が形成される。そのため *P. banksiana* の林分発達は個体群密度の影響を非常に強く受ける。また、北米では樹冠火(crown fire)と呼ばれるような強度の火災が多く、森林火災後に樹木は全て枯死することが一般であり、その後の遷移初期段階において大量の立ち枯れ木が林立する(図-1)。その後数年から数十年の間に、殆どの立ち枯れ木は更新した実生個体群の上に倒れていく。

本研究では、*P. banksiana* の林内において局所的な分布範囲を比較した際に、立ち枯れ木による倒木の影響を受けた範囲で倒木の直撃を免れた個体は、周囲の個体が倒木攪乱の直撃で枯死し競争が緩和されることでその成長が改善される一方、倒木攪乱を受けていない範囲では高密度状態が続くことによって、生えている個体の成長が抑制されることを予想した。

従来の倒木攪乱に関する研究では、成熟した森林におけるマイクロサイト上の倒木更新や被圧木の成長改善が扱われてきたが、若齢の森林における倒木攪乱や、木が倒れる際の樹木個体群への直接的な影響を考慮した研究例はほとんどない。しかし *P. banksiana* 林の個体群統計を扱った研究においては、倒木攪乱による若齢段階での枯死現象への影響が示唆されている(8)。

本研究では、まず立ち枯れ木の倒木が倒木攪乱として機能しているのかを検証するため、以下のような仮説を設定した。それはすなわち、倒木攪乱の影響がある範囲はない範囲より個体群密度が小さく、局所的な林分構造を比較した際に何らかの差異がある、というものである。

調査地の概要

2010年9月上旬から中旬にかけて、カナダ北西準州フォートスミスから70km離れたウッドバファロー国立公

園内で野外調査を行った。調査地は1981年の大規模火災後に更新した *P. banksiana* の単純同齢林1林分であり、本研究では1982年に全ての実生が更新したと仮定した。*P. banksiana* の平均的な個体サイズは、樹高が約3m、地上20cmでの幹直径が約2cmであり、個体群密度は約15本/haであった。火災後数年間は数多く存在していた立ち枯れ木は、調査時にはほとんど倒れていた。倒木は樹皮のないものが多かったが腐朽の程度は小さく、そのサイズについては長さがおよそ14から19m、根元から1.3mの位置での直径がおよそ16から31cmであった。簡易測定装置での分析により調査地の土壌は砂質であることが示され、土壌含水率は場所に関わらず一様であった。調査地の地形は平坦で、永久凍土は分布していなかった。フォートスミスにおける年平均気温はおよそ-2.3℃、年間降水量は約360mmであった。



図-1 調査地周辺の火災後10年未満の *P. banksiana* 林。

調査方法

林分内に倒木の影響がある倒木区と倒木区の周囲で倒木の影響がない対照区を8ペア、計16区域設定した。1つの区域には20個体が含まれ、各区域は明確な面積を持たない。これは区域の設定時に個体群密度の簡易推定法である Wandering Quarter Method: WQM(I)を用い、各区域に含まれる個体をランダムに決定したためである。倒木区では1本の倒木の樹冠の中心を始点とし、倒木と垂直方向に進行方向を決め、始点から進行方向に向かい、左右45°以内に存在する始点と最も近い個体を1番目の個体、その個体から既定の進行方向と平行な方向に向かい左右45°以内の最近接個体を2番目の個体とし、同様の作業を繰り返した(図-2)。前述のように1方向に10個体をランダムにサンプリングした後、始点に戻り先ほどとは反対

Korin KAWAGUCHI (Faculty of Agriculture, Kyoto Univ. Kyoto 606-8502, Present address: Graduate School of Agriculture, Hokkaido Univ. Sapporo 060-8589), Akira OSAWA (Graduate School of Agriculture, Kyoto Univ. Kyoto 606-8502)

Relationships between fallen logs and stand structure in a naturally established young *Pinus banksiana* stand in Canada.

方向に10個体をサンプリングし、1区域に含まれる20個体を決定した。対照区では倒木から離れた範囲に区域の中心を設定し、倒木の影響がない1方向とその反対方向にWQMを行い、20個体を決定した。WQMによるサンプリングと同時に、全てのWQM該当個体のサイズと隣接個体間の距離を測定した。サイズ測定は地上20cmにおける幹の直径、生枝下直径、樹高、生枝下高について行った。隣接個体間の距離の測定により各区域の個体群密度を推定した(I)。実際に、ある区域における個体間の平均距離がd(m)の場合、個体群密度は $1/d^2$ (個体/m²)として求めた。

より局所的な影響を調査するため、各区域の中心に50cm四方のコドラートを2つ隣接する形で設置し、その中に含まれる個体数を生存個体と枯死個体に分けてカウントした。2つのコドラートの合計値を1区域の値として解析に用いた。

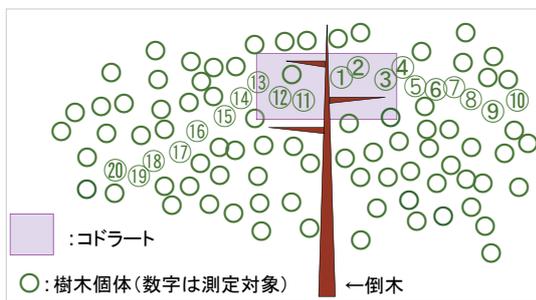


図-2 倒木区の概略図。数字はWQMによる測定の順番を表す。

結果と考察

1区域の平均的な長さ、つまりWQMによる10番目と20番目の個体間の距離は4.4mとなった。倒木区では樹木個体と倒木との距離をそのつど測定しておらず、4.4mを20個体で割った22cmという距離を用いれば、倒木と各樹木個体、あるいは樹木個体間の距離の目安を便宜的に知ることができる。倒木区では対象とした倒木とは別の倒木が、対照区では倒木が区域内に入ってしまうことがあった。WQMによる個体群密度の推定値の平均とその標準偏差は倒木区が 10.2 ± 1.5 、対照区が 16.0 ± 6.4 (本/m²)であった。コドラート内における生存個体の個体群密度の推定値の平均とその標準偏差は倒木区が 10.0 ± 3.7 、対照区が 12.9 ± 9.7 (本/m²)であった。また、コドラート内の生存個体と枯死個体の合計数を過去の個体群密度として計算したところ、平均値とその標準偏差は倒木区が 50.5 ± 30.7 、対照区が 61.5 ± 35.9 (本/m²)であった。過去の個体群密度と枯死個体数の関係を見ると、倒木区と対照区の間には明確な差異は見られず、倒木攪乱から一定の時間が経過していることがうかがえた(図-3)。コドラートにより推定した個体群密度には区域間の有意差はなかったものの、WQMによる個体群密度の値を対応のあるt検定で解析したところ、倒木区の値が対照区より低い傾向にあった(p=0.051)。以上のことから、倒木攪乱による個体群密度の減少が示唆された。

倒木区と対照区の間では直径や樹高に有意な差異は観察されなかったが、頻度分布やサイズパラメータ間の関

係に差異がみられた(図-4, 5)。区域の平均値を用いた散布図では、生枝下直径と生枝下高、生枝下直径と樹高の間に回帰直線の異なる傾きが見られた(回帰直線の傾きのt検定, p<0.05)。また樹高を地上20cmでの直径で割った値を形状比として解析したところ、倒木区で形状比の値が有意に小さかった(t検定, p<0.01)。以上から、倒木攪乱により個体サイズに変化が生じていることが示された。

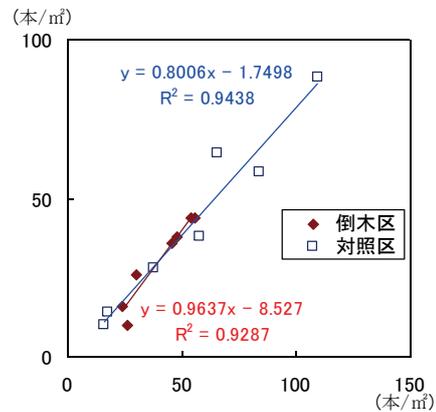


図-3 各区域におけるコドラート内の生存・枯死個体数の合計(X軸)と枯死個体数(Y軸)の関係。

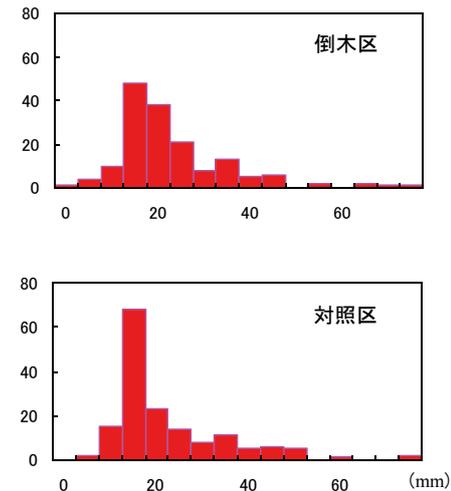


図-4 各区域における地上20cmでの直径の頻度分布。

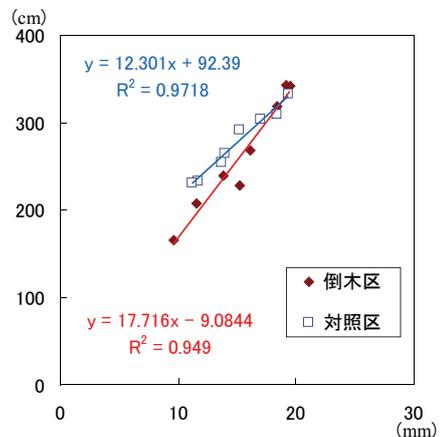


図-5 各区域における生枝下直径(X軸)と樹高(Y軸)の関係。

コドラートの個体群密度の値と、その区域の WQM でサイズ測定を行った全個体のサイズパラメータとの間の関係を解析したところ、倒木区と対照区との間に差異はなかったものの、WQM で1から4, 11から14番目にサンプルした、区域の中心に最も近い8個体の平均樹高とコドラートの生存・枯死個体数の合計との間、つまりコドラート周囲の個体の平均樹高とコドラート内の過去の密度との間に負の相関がみられた(図-6)。一般に直径は立木密度の影響を受けるとされ、そのことは本研究でも確かめられたが、一方で樹高は立木密度の影響を受けないことが普通である(3)。この結果より、過密林分において、個体群密度が直径成長と同様に樹高成長にも影響を与えることが示された。アメリカで行われた植林実験では、マツ属 *Pinus resinosa* の人工林で立木密度の増加に伴い平均樹高が減少しており、砂質の貧栄養土壌を原因とする地下部での競争の影響が示唆された(6)。本研究においても、調査地は砂質で降水量も少ないことから、樹木個体の間引きが起ると養分や水をめぐり地下部の競争が緩和され、生存個体の樹高や直径の増加が起るプロセスが考えられた。また、WQM による1区域20個体の測定から求められた個体群密度と個体サイズの間に関連はみられず、より局所的な範囲での密度と樹高の関係が示された。

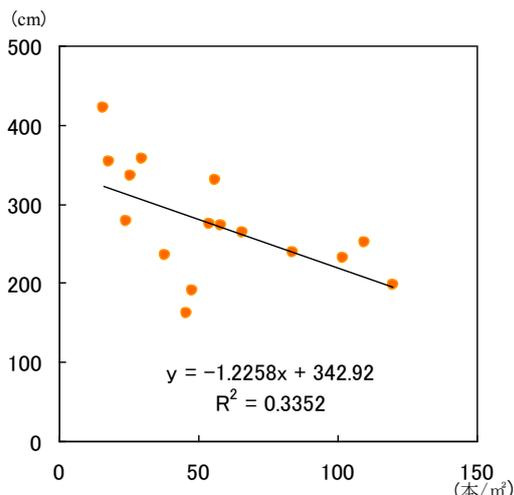


図-6 コドラート内の生存・枯死個体数の合計(X軸)と周囲8個体の平均樹高(Y軸)の関係。

WQMによるサンプリングでは、1方向のWQMによって区域の中心から1から10までの相対距離が区域内の各個体に与えられる。この特性を生かし、倒木との相対距離に応じて倒木攪乱の影響がどこまで及ぶのかをトランセクト状に分析した。WQMの各方向において、1から10の各相対位置に存在する個体のサイズパラメータと、その方向に存在する全10個体の平均値との比を計算した。その後、2つのWQMの方向と8つの区域をプールする形で平均値を算出した。値を用いる個体を各方向の樹高の高い上位5個体に限定したところ、倒木区では倒木の存在する区域の中心でサイズパラメータの変動が大きかった(図-7)。特に倒木に最も近い相対距離1番、つまり各区域のWQMで1番目と11番目に測定した個体ではパラメータが比較的大

きく、相対距離2番、つまりWQMで2と12番目に測定した個体でパラメータが小さくなっていった。結果より、本研究では定性的にサイズパラメータの変動は相対距離が3から4番までの個体に表れると結論づけたが、倒木区では多くの倒木の枝先が相対距離4の個体よりも遠く伸びていなかったことからその結論は妥当だと思われた。倒木区の倒木周囲でのパラメータの変動は対照区のものより大きく、直径よりも樹高や樹冠長が倒木の影響をより適切に表していると考えられた。

しかしこのデータだけでは倒木周囲でのサイズパラメータの変動が確率的に起こったとも考えられたため、ジニ係数(7)を用いて局所的なサイズ分布の偏りが区域内でどう変動するかを確かめた。WQMでサンプルされた各区域のトランセクト状に連続する20個体に対し、連続する10個体を抽出してジニ係数を算出し、抽出個体をずらして再びジニ係数を算出することを繰り返していく手法をとった。すなわち、WQMで1番目から10番目の個体、11番目から9番目の個体、12番目から8番目の個体というように、20番目から11番目の個体まで11の異なる母集団を抽出し、倒木区の8区域と対照区の8区域の値をプールした後、それぞれについてジニ係数を計算した。樹高と地上20cmでの直径に関しては、倒木区で区域内の位置の違いによるジニ係数の差異が大きく、倒木の影響が明確となった一方、対照区ではジニ係数はあまり変動しなかった(図-8)。以上より、倒木攪乱が倒木周辺に分布する局所的な個体群のサイズパラメータの偏りを変化させていることが示された。

以上の結果のように、林分構造の局所的な差異が倒木攪乱により生じたことが確認された。*P. banksiana*の個体群動態では、時間経過と共にサイズの小さい個体から枯死していくことや、初期の個体サイズの差が長期間にわたり個体の生残に影響する可能性が指摘されており(2)、本研究で得られた局所的な差異の検出という結果は一時的なものにとどまらないかもしれない。

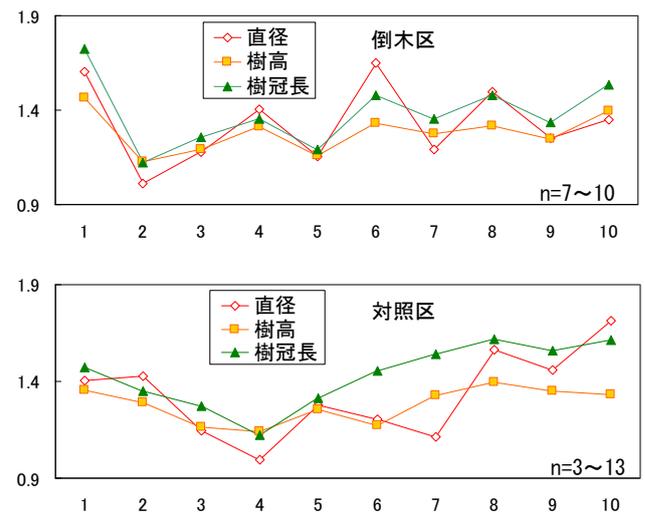
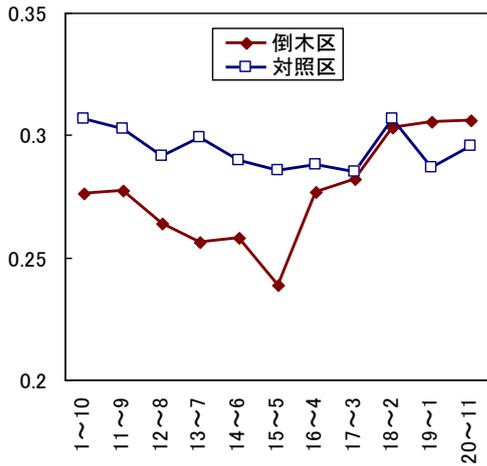


図-7 各区域における中心からの相対距離(X軸)とサイズパラメータの平均値との比(Y軸)との関係。X軸の数字は図-2のようにWQM番号の1の位を表し、小さいほど区域の中心に近づく。倒木区ではX軸が1の個体が一番倒木に近い。



図一8 各区域における区域内の異なる母集団(X軸)とその母集団のデータにより算出した地上 20cm での直径のジニ係数(Y軸)との関係。X軸は連続する10個体のWQM番号。

おわりに

本研究では、火災後の *P. banksiana* の林分で、火災由来の立ち枯れ木による倒木が攪乱として局所的に機能していることが明らかになり、仮説が支持された。倒木攪乱は、個体群密度やサイズ分布などの変化を通して林分構造に不均一性をもたらしていた。この結論により、*P. banksiana* の個体群動態における倒木攪乱の重要性(8)を確認できた。また、これまで *P. banksiana* の林分発達に伴う樹木個体の空間分布の変化に倒木が与える影響が考慮されてこなか

った(5)が、本研究によりその重要性が明らかになったと考えられる。森林火災頻度の変化と共に、火災により生み出される立ち枯れ木のサイズや更新する実生の密度、倒木攪乱の起こる時期も変化すると考えられ、森林火災頻度の異なる多様な林分での調査、そして長期的に個体群動態を観察する調査が求められる。

引用文献

- (1) Catana AJ Jr. (1963) The wandering quarter method of estimating population density. *Ecology*. **44** : 349-360.
- (2) Kenkel NC., Hendrie ML. and Bella IE. (1997) A long-term study of *Pinus banksiana* population dynamics. *J. Veg. Sci.* **8** : 241-254.
- (3) Lanner RM. (1985) On the insensitivity of height growth to spacing. *For. Ecol. Manage.* **13** : 143-148.
- (4) Larsen CPS. (1997) Spatial and temporal variations in boreal forest fire frequency in northern Alberta. *J. Biogeography*. **24** : 663-673.
- (5) Metsaranta JM. and Lieffers VJ. (2008) A fifty-year reconstruction of annual changes in the spatial distribution of *Pinus banksiana* stands: does pattern fit competition theory? *Plant Ecol.* **199** : 137-152.
- (6) Ralston RA. (1954) Some effects of stand density on the height growth of red pine on poor sites in northern lower Michigan. *Pap. Mich. Acad. Sci. Arts Lett.* **39** : 159-165.
- (7) Weiner J. and Solbrig OT. (1984) The meaning and measurement of size hierarchies in plant populations. *Oecologia*. **61** : 334-336.
- (8) Yarranton M. and Yarranton GA. (1975) Demography of a jack pine stand. *Can. J. Bot.* **53** : 310-314.