

東シベリアにおけるカラマツ林のサイズ構造と地上部現存量の推移

北海道大学大学院農学研究院
北海道大学名誉教授
ロシア連邦 永久凍土域生物問題研究所

城田 徹央・斎藤 秀之・渋谷 正人
高橋 邦秀
T.C. マキシモフ

はじめに

東シベリアのカラマツ (*Larix cajanderi*) は永久凍土の連続的な分布域に生育する(10)。この地域は典型的な大陸性気候を示し、極度の乾燥と大きな気温較差によって特徴付けられる。さらに降水量の少ない年に多発する火災が、カラマツ林に対する大きな攪乱要因となっている(8,13)。これまでに火災と関連した森林動態の基本パターンが示されてきた(8,13)。まず火災が森林に与える影響として、森林火災の平均的な間隔が15年(13)から30年(5)であること、直径の小さな個体が枯死しやすいこと(8)、火災の強度によって森林のダメージが大きく異なること(8,13)などが明らかにされてきた。一方、火災後の森林の挙動については、火災直後の実生更新の実態解明(8,12)だけでなく、クロノシークエンスに基づいた長期動態の推測(7, 9)、個木の年輪データに基づく林分の成立過程の推測(5)が行われてきた。しかしながら、これらの研究だけでは、火災がない期間における個体の新規加入や枯死といった動態がわからないため、林分の個体群動態の全体像は明確さを欠いている。例えば、火災を生じていない期間において新規加入と枯死の個体がどの程度生じており、またどの程度現存量の増減に寄与しているのか、さらに個体の枯死にはサイズ依存性が認められるのか否かという基本情報が、いずれも明らかにされていない。

個体群動態の実態を明確にするためには、長期モニタリング調査が必要不可欠である。さらに火災の影響を取り除いた個体群動態を調べるには、長期モニタリング調査地が火災の受けていないことが条件として加わる。東シベリアにおいてこのような調査地は稀少である。一方、1952年、ヤクーツク近郊に設置されたスパスカヤパッド研究林では人為的に火災を防いでおり、1936年以降、火災の影響を受けていない(3, 4)。本研究では、このスパスカヤパッド研究林に1954年に設置された2つのカラマツ林の固定プロットの基礎データを用いて、カラマツの地上部現存量の変化、サイズ動態の様式、さらに枯死のサイズ依存性を解析した。これらの結果に基づき火災がない状態における林分動態を検討し、さらに火災の与える影響を議論する。

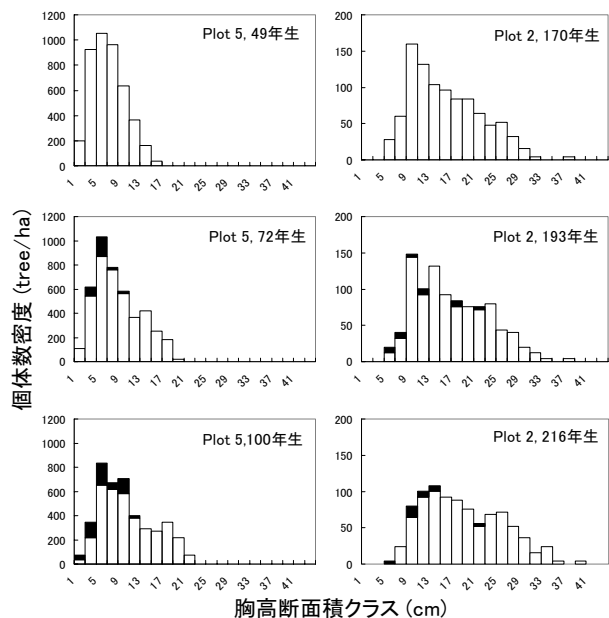
データと解析方法

スパスカヤパッド研究林の固定プロット2 (50m×50m) と固定プロット5 (19m×29m) のデータを用いた(4)。両固定プロット間の距離はおおよそ300mであった(4)。両者とも1954年に設置

され、DBHの毎木調査が行われた。前者については1977年と2000年、後者については1977年と2005年に再測が行われた。設置時の林齢は、前者が170年生、後者が49年生であった。なお、前者の樹齢については当初130年生と見積もられていたが(4)、2004年、プロット周囲で発生した倒木の年輪解析の結果に基づいて170年生と修正した。この火傷痕解析によると、この研究林では1824年、1859年、1889年、1922年、および1936年に火災が生じていた(5)。したがって林分の成立から調査開始まで、前者では5回以上の、後者では2回の火災による攪乱があった。

固定プロット2の林冠高は19.4mから22.1mに、固定プロット5のそれは12.9mから18.2mに発達した。一方、前者の林冠閉鎖率が61%から約70%と微増したのに対し、後者のそれは65%から約90%に大きく増加していた。2005年の段階で、前者の林床はコケモモに覆われ、シラカンバやヤナギ類など、広葉樹の稚樹が認められた。一方、後者の林床は暗く、コケモモ等はほとんどなく、一部はコケに覆われていた。また後者には広葉樹の稚樹はほとんど存在しなかった。

両プロットのDBH分布の推移を検討した。このときDBHを



図一 胸高直径の頻度分布の推移

左側が固定プロット5、右側が固定プロット2。白抜きは生残個体、黒塗りは枯死個体の個体数密度を表す。

Tetsuoh SHIROTA, Hideyuki SAITO, Masato SHIBUYA, Kunihide TAKAHASHI (Research Faculty of Agriculture, Hokkaido University, Sapporo 0608589), Trofim C. Maximov (Institute of Biological Problems of Cryolithozone, SD-RAS, Yakutsk, Russia, 677980)
Long term changes in size structure and in aboveground biomass of *Larix cajanderi* forests in eastern Siberia

2cm 間隔で区切り、縦軸を個体数密度 (tree/ha)に換算した。2 回の再測までの枯死個体数密度も算出した。枯死に関して期首 DBH を独立変数としたロジスティック回帰を行い、サイズ依存性があるかどうかを検定した。

さらにアロメトリー式を用いて DBH から幹重量(W_s)、枝重量(W_b)および葉重量 (W_l) を推定、合計し、個体現存量を求めた。これをプロットで合計し、地上部現存量を計算した。

$$W_s = 0.139 \text{ DBH}^2 \cdot 2.87 \quad (R^2 = 0.982, n = 26),$$

$$W_b = 0.034 \text{ DBH}^1 \cdot 1.850 \quad (R^2 = 0.928, n = 26),$$

$$W_l = 0.023 \text{ DBH}^1 \cdot 1.488 \quad (R^2 = 0.945, n = 26).$$

また全測定期間における枯死個体についても、その現存量を推定した。測定期間における現存量の増加量を測定期間で除したものを成長速度、枯死量を測定期間で除したものを枯死速度、成長速度と枯死速度を足し合わせたものを純生産速度とした。

結果

図-1 に固定プロット 5 および固定プロット 2 の DBH 分布を示した。いずれの固定プロットにおいても、新規加入個体はなかった。若い固定プロット 5 においては、初回測定時の 49 年生時には一山型の正規的な分布を示したが、72 年生時には二山型への移行が始まり、さらに 100 年生時にはより強い二山型に移行した。枯死個体は DBH が 10cm 未満であり、いずれの再測時も強い負のサイズ依存性が検出された(ロジスティック回帰分析, $p < 0.0001$)。

一方、固定プロット 2 では、いずれの測定時においても DBH の固定プロット 2 におけるレンジ (最小値, 最大値) は、いずれの測定時においても 5cm から 39cm までだった。初回測定時の 170 年生時には約 10cm のところにピークが認められたが、年数を重ねるにつれてピークの低下と右側へのシフトがおきた。枯死個体の多くは 5cm から 15cm の小さな個体であったが、17cm や 20cm の大きな個体も枯死していた。ロジスティック回帰分析の結果、枯死に負のサイズ依存性があったが、固定プロット 5 よりも弱かった (1 回目再測時 $p = 0.0131$, 2 回目再測時 $p = 0.00326$)。

図-2 に推定された地上部現存量と林齢の関係を、これまでに報告された値(2, 6, 7, 9)とともに示した。いずれの固定プロットでもほぼ直線的な現存量の増加を示した。またこれらの値はこれまでに報告されている値の範囲に収まっていた。観測期間中の成長速度は固定プロット 5 では 1.953 (ton/ha/year)、固定プロット 2 では 0.624 (ton/ha/year)であり、後者は前者の 32%であった。枯死速度は固定プロット 5 では 0.051(ton/ha/year)と純生産速度の 2.5%に過ぎなかったが、固定プロット 2 では 0.136 (ton/ha/year)と純生産速度の 17.8%を占めた。

図-3 に個体数密度と平均個体現存量の関係を、これまでに報告された値(2, 7, 9)とともに示した。図中の直線は自己間引き線の傾きを持つ直線 ($y = 10000 x^{-1.5}$) である。いずれの値もこれまでに報告されている値の範囲に収まっていた。観測期間中の両対数軸上での傾きを算出すると、固定プロット 5 で -6.47, 固定プロット 2 で -3.61 となった。

考察

若い固定プロット 5 の平均個体現存量と個体数密度の関係は、観測期間中、-3/2 よりも強い負の傾きが認められた。また小さな個体ほど枯死しやすいため、枯死の現存量減少への寄与は小さかった。このことから、この固定プロット 5 では小さな個体が排除されるように自己間引きが始まったばかりの段階にあると考えられる。さらに固定プロット 5 では、一山型から二山型への移行が認められた。これらの枯死を含むサイズ動態の推移は、一斉に成立した天然林や人工林において一般的に認められる様式と一致する(1)。すなわちこの林は、比較的強く火災攪乱を受けた後、一斉に成立した若い個体群を主体に構成されていると考えられる。

一方、固定プロット 2 の現存量は、固定プロットの 100 年生時の現存量を常に下回った。すなわち林齢に対する現存量の増加パターンについては、固定プロット 2 は固定プロット 5 の延長上にはなかった。同様に固定プロット 5 の密度-平均個体現存量関係の延長上に、固定プロット 2 のそれは位置づけられな

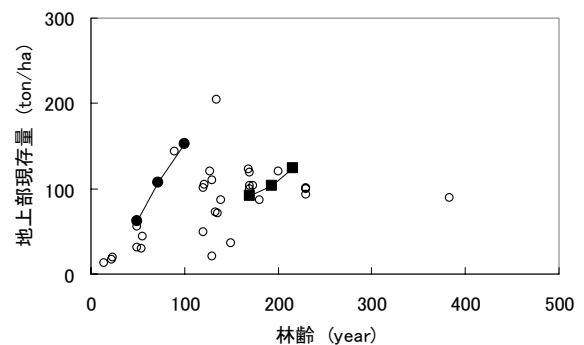


図-2 林齢と地上部現存量の関係

■ : プロット 2, ● : プロット 5, ○ : 文献データ(2,6,7,9)

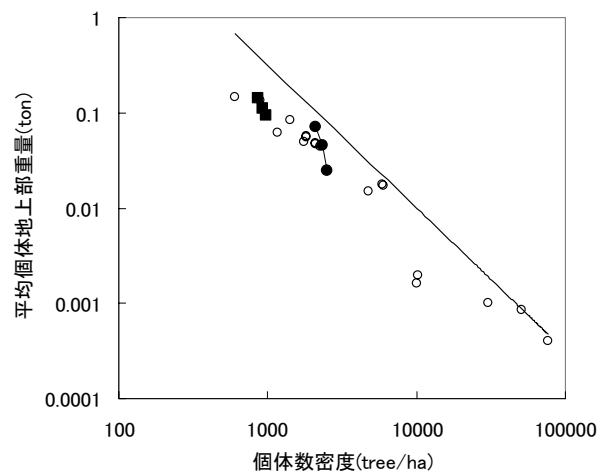


図-3 個体数密度と平均個体地上部現存量の関係

■ : プロット 2, ● : プロット 5, ○ : 文献データ(2,6,9), 直線は自己間引き線の傾き(=-3/2)を示す。

った。これらの事実は、火災がない状態において、固定プロット5の林分状態から固定プロット2の林分状態に推移する可能性を否定している。すなわち固定プロット2は調査開始時点で5回以上の火災を受けていた結果として、もともと相対的に現存量が小さかったと考えられる。

また固定プロット2の成長速度は固定プロット5の約30%であった。これは元々固定プロット2の立地特性として固定プロット5よりも生産性が相対的に低い可能性がある。しかしながら、一方で、Shibuyaら(2004)は23年生と121年生のカラマツ林の成長速度が3.28(ton/ha/year)と2.93(ton/ha/year)であるのに対し、173年生のカラマツ林では約1/3の1.15(ton/ha/year)になることを報告した(9)。東シベリアでは土壌中の利用可能な窒素が少なく、木部現存量の増加に伴って窒素制限を強く受ける(7,9)。さらに林分が発達すると、比較的サイズの大きな個体の枯死により成長速度が抑制される(図-1)。すなわち、固定プロット2の成長速度が相対的に低いという結果は、単に立地の違いというだけでなく、林分が発達に伴う生産性の低下によるものとも考えられる。

固定プロット2の枯死様式については、この地域の林分構造や枯死パタンの観察から二つのことが推測される。まず比較的サイズの大きな個体の場合、強風によって根元から倒れたケースが多かった。一方、固定プロット2のように様々なサイズの個体から構成されるカラマツ林では、小さな個体が集中して分布している(11)。この個体が密集したパッチでは小さな個体が枯死していることがしばしば観察された。すなわちパッチ内の強い競争によって小さな個体の枯死が生じていると考えられる。

固定プロット2の平均個体現存量と個体数密度の関係では、負の傾きが固定プロット5よりも小さくなっていったが、-3/2よりも大きかった。すなわち火災がない状態においても、個体現存量の増加は個体間競争による抑制をまだ強くは受けていないと考えられる。現存量もほぼ直線的に増加しておりであり、飽和型の関数では表現できない。これらのデータに基づけば、100年生を超える成熟したカラマツ林であっても、火災がなければ蓄積量が緩慢に増加していくと考えられる。一方、これまでの文献データをみると、極端な外れ値を除けば、地上部現存量は75から125ton/haの範囲にあった。図2をクロノシークエンスとして解釈した研究(7,9)では、この地域のカラマツ林の現存量は100年生以降、飽和した状態にあると推察している。したがって、火災による現存量の損失と火災がない時期のカラマツ林の現存量の増加の均衡によって、みかみ上の飽和状態(7,9)が保たれていると推察される。すなわち100年生以上のカラマツ林であっても0.624(ton/ha/year)の成長速度を保持しており、森林火災の頻度や強度が低下すれば、カラマツ林の炭素蓄積能力は向上すると予測される。

引用文献

(1) Hutchings M.J.(1997) The structure of plant populations. *In* Plant Ecology second edition, Ed. by M.J.Crawley. 325-358.

- (2) Kanazawa Y, Osawa A, Ivanov B.I. and Maximov T.C. (1994) Biomass of a *Larix gmelinii*(Rupr.)Litv. Stand in Spaskayapaid, Yakutsk.. Proceedings of the second symposium on the joint Siberian permafrost studies between Japan and Russia in 1993. 153-158.
- (3) Maximov T.C.(2004) Spasskaya Pad: brief review of the past and present investigations. Extended Abstract for International Semi-open Workshop "C/H₂O/energy balance and climate over boreal regions with special emphasis on eastern Siberia., 11-13.
- (4)Osawa A.(1993) Field reconnaissance of Skasptayapait forest site. Proceedings of the first symposium on the joint Siberian permafrost studies between Japan and Russia in 1992. 51-54.
- (5) Osawa A, Maximov T.C. and Ivanov B.I.(1994) Forest fire history and tree growth patterns in east Siberia. Proceedings of the second symposium on the joint Siberian permafrost studies between Japan and Russia in 1993. 159-164.
- (6)Pozdnyakov L, Protopopov V.V. and Gorbatenko V.M. (1969) Biological productivity of forests in middle Siberia and Yakutia, Krasnoyarsk. Institute for Forest. Research. 155 p. [in Russian].
- (7) Schulze E.D., Schulze W., Kelliher F.M., Vygodskaya N.N., Ziegler W., Kobak L.I., Koch H., Ameth A., Kusnetsova W.A., Sogatchev A., Issajev A., Bauer G and Hollinger D.Y.(1995) Aboveground biomass and nitrogen nutrition in a chronosequence of pristine Daurian *Larix* stands in eastern Siberia. *Can.J.For.Res.*25: 943-949.
- (8) シェルバコフ(1979) ヤクーチアにおける山火事とその森林生態への影響。ナウカ。(川合由香 訳)
- (9) Shibuya M, Saito H, Sawamoto T, Hatano R, Yajima T, Takahashi K, Cha J.Y., Isaev A.P. and Maximov T.C. (2004) Time trend in aboveground biomass, net primary production, and carbon storage of natural *Larix gmelinii* stands in Eastern Siberia. *Eurasian J.For.Res.*7: 67-74.
- (10) 城田徹央・斎藤秀之・飯村佳代・渋谷正人・高橋邦秀(2005) 東シベリアに生育するカラマツ「*Larix gmelinii*」と「*L. cajanderi*」について。北海道の林木育種48: 9-12.
- (11) Shirota T, Saito H, Maximov T.C. and Takahashi K. (2005) Analysis of spatial-size-age structure and fire history of matured larch forest in eastern Siberia. *In*: Proceedings of the Sixth International Conference on Global Change: Connection to the Arctic (GCCA6), 204-206.
- (12) Shirota T, Saito H, Maximov T.C, Isaev A.P. and Takahashi K. (2006) Safe sites of larch seedlings in the lightly burnt forest in Eastern Siberia. Symptom of Environmental Change in Siberian Permafrost Region, Eds. Hatano R and Guggenberger G, Hokkaido University Press, Sapporo, 159-162.
- (13) Takahashi K. (2006) Future perspectives of forest management in a Siberian permafrost area. Symptom of Environmental Change in Siberian Permafrost Region, Eds. Hatano R and Guggenberger G, Hokkaido University Press, Sapporo,163-170.