

台風攪乱を受けた落葉広葉樹林におけるササの反応と根返り木の生残率

森林総合研究所北海道支所 飛田 博順・宇都木 玄・北村 兼三・上村 章・北尾 光俊
北岡 哲・飯田 滋生・丸山 温

はじめに

大気中のCO₂濃度の上昇など、地球規模の環境変動に対して、森林生態系におけるCO₂収支のより精度高い把握が要求されている。森林はさまざまな規模の攪乱を受けるため、攪乱を受けた後の森林のCO₂収支についての把握も必要となる。日本では、台風が主要な森林攪乱の原因の一つである。台風による林冠攪乱後の森林におけるCO₂収支を評価するためには、生残立木の成長・動態に加えて、林床植生の攪乱後の生理的反応や動態や倒木の枯死・分解速度を把握する必要がある。

2004年9月の台風により、森林のCO₂収支の研究を進めていた落葉広葉樹二次林(10)で、大規模なギャップが形成された(4)。ギャップ形成に伴う光環境の変化に対する林床植生の反応として、クマイザサがミズナラやイタヤカエデより光障害感受性が低いこと(8)、攪乱時に存在していたクマイザサの葉の光合成能力は翌年にも上昇しないが、攪乱翌年に生産された葉の光合成能力が上昇すること(9)を明らかにした。以上のようなギャップ形成に対するクマイザサの光合成特性の反応から、攪乱翌年の光合成生産量が大幅に増加し、攪乱後2年目に稈密度が急増することが予想される。

台風攪乱により生じた倒木は、枯死した後、微生物による分解過程に伴いCO₂の放出源となる。倒木の分解に伴うCO₂放出量を推定する場合、攪乱が生じた時点からの年数で評価する機会が多い(12)。幹折れの場合、すぐに枯死が進むため、この仮定で問題がないだろう。しかし、根返り個体の場合は、必ずしも枯死を意味しない(6)。さらに、根返り個体の生残年数には、主に、萌芽能力の違いのため、樹種間に違いがある(11)。台風により生じた根返り個体の枯死開始は、攪乱後すぐではなく、遅延時間があることが予想される。

そこで、本研究では、台風による林冠攪乱後4年間の、①主要な林床植物のクマイザサとチシマザサの稈密度と葉数の変化、②主要構成樹種のシラカンバ、ハリギリ、ミズナラの根返り個体の生残率を明らかにすることを目的とした。台風による攪乱を受けた森林におけるCO₂収支の把握、また、樹木稚樹の更新を促進するための施策の指針に資することも目的とした。

材料と方法

調査は、森林総合研究所北海道支所実験林内の、シラカンバを主とする落葉広葉樹二次林(2003年時に約91年生)で行った(北緯42°59′, 東経141°23′, 海拔180m)。傾斜は平均6.5°(北西向き)、土壌型は黒色土、年間降水

量は957mm、年平均気温は7.1°C(1981-2000年)である。この場所では観測タワー(メインタワーとサブタワーの2本)を設置し、2000年からCO₂の収支を経年観測している(4)。

2004年8月下旬から9月上旬(台風攪乱前)に、2本のタワー間(150m)に1m×3mの調査プロットを15m間隔で9カ所設定し、チシマザサとクマイザサの稈数と葉数を測定した。地際から出現している稈を1本と数えた。プロット近辺で両種の稈を数えずつサンプリングし、葉数と葉面積を測定し、平均個葉面積を求め、攪乱前の葉面積指数(LAI)を推定した。2004年9月8日の台風後、追跡可能な6プロットを再現し、攪乱後1年目から4年目まで稈の枯死数と生残数、新規加入の当年稈数、齢別の葉数を追跡測定した。当年葉の開葉が終了する9月以降に測定した。2008年9月に調査プロット内の全ての稈を刈り取り、葉面積を測定し、LAIを算出した。林冠木の開葉が終了する7月下旬から9月上旬に、林床の光環境を測定した(LI-1400)。チシマザサ葉群の上(約2.5m)とクマイザサ葉群の上(約1m)で測定し、開放地の値と比較して相対光合成有効量子束密度(相対PPFD)を求めた。

同実験林内の50m×50mの森林動態固定試験地(1)において、2004年9月の台風で発生した根返り個体の生残を追跡調査した。主要構成樹種3種、シラカンバ(23個体)、ハリギリ(4個体)、ミズナラ(20個体)を対象とした。樹冠の一部または萌芽でも開葉が確認されれば生残とした。地際1.3mの位置で直径を測定した。

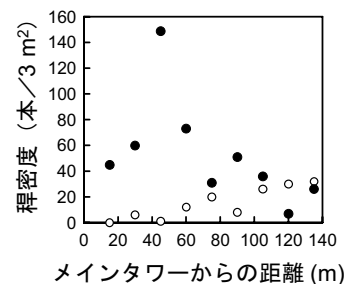


図-1 チシマザサとクマイザサの台風攪乱前の稈密度。
○チシマザサ ●クマイザサ

結果

台風前の両種の稈密度は場所による変動を示した(図-1)。平均個葉面積は、チシマザサが50.3cm²、クマイザサが94.1cm²だった。推定LAIはチシマザサが0から1.95(平均0.94)、クマイザサが0.18から2.47(平均0.87)、合計0.94から2.51(平均1.81)だった。台風攪乱後の相

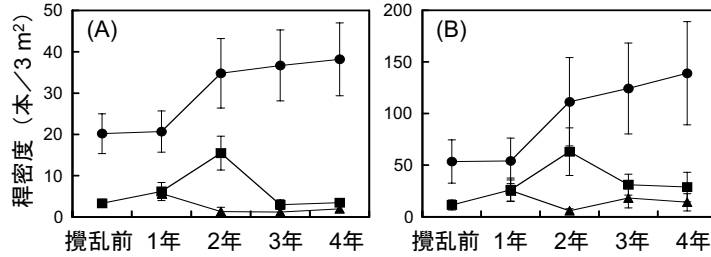


図-2 チシマザサ(A)とクマイザサ(B)の稈密度の変化。棒は標準誤差 (n=6)。●生残稈数 ■当年稈数 ▲枯死稈数

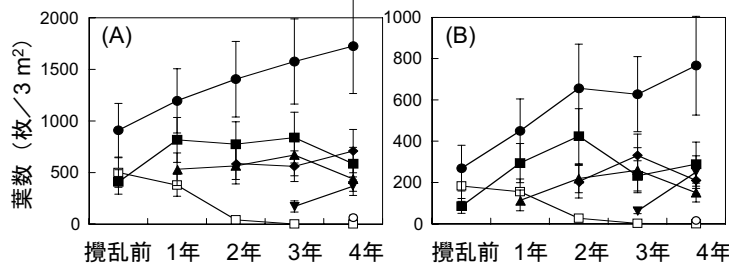


図-3 チシマザサ(A)とクマイザサ(B)の葉数の変化。棒は標準誤差 (n=6)。●生残葉数 ■当年葉数 ▲枯死葉数 ◆1年葉数 ▼2年葉数 ○3年葉数 □旧葉数 (攪乱前に1年生以上だった葉)

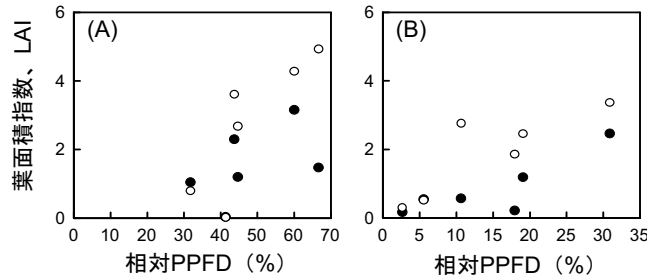


図-4 チシマザサ(A)とクマイザサ(B)の攪乱後4年目の相対光合成有効量子束密度 (相対PPFD) と葉面積指数 (LAI) の関係。比較のために攪乱前の各プロットの推定LAIも示した。●攪乱前の推定値 ○攪乱後4年目の実測値

対PPFDは、チシマザサ葉群上では33.0から60.9% (平均45.4%) だった。クマイザサ葉群上の相対PPFDは、5.2から33.5% (平均14.4%) で、チシマザサによる庇陰で変動した。

台風攪乱前のプロット間稈密度の変動が大きかったが、攪乱後の経年変化を示すために6プロットの平均値を用いた (図-2, 3)。両種とも攪乱後1年目に当年稈数が増加したが、攪乱による枯死稈が当年稈数とほとんど同数生じたため、生残稈数は変化しなかった (図-2)。攪乱後2年目には、当年稈数が大幅に増加し、さらに枯死稈数が減少したため、生残稈数が急増した。攪乱後3年目以降は、当年稈数が減少し、生残稈数の顕著な増加はなかった。攪乱から4年後には攪乱前の稈密度に対して、チシマザサでは1.0から2.2倍 (平均1.8倍)、クマイザサでは1.5から4.1倍 (平均2.6倍)、両種の合計では1.6から3.1倍 (平均2.3倍) に増加した。

葉数は、稈数と異なり攪乱後1年目に当年葉数と生残葉数が増加した (図-3)。攪乱後2年目以降も、両種とも当年葉数が攪乱前より多く、生残葉数が漸増した。

攪乱前に存在していた葉は、攪乱後2年目までにほとんど脱落した (図-3の旧葉数)。攪乱後1年目に生産された葉は、3年間でほとんど脱落した。葉の回転速度 (ある年の生残葉量に対する翌年までの枯死葉数の比)、は、

チシマザサでは1.7から2.6年、クマイザサでは2.1から2.8年だったが、攪乱後4年目には、チシマザサでは3.6年、クマイザサでは4.2年に増加した。

台風攪乱後4年目の葉面積指数 (LAI) は、チシマザサで0.6から3.3倍 (平均1.6倍)、クマイザサで1.0から8.4倍 (平均3.2倍)、両種の合計で1.4から4.0倍 (平均2.1倍) に増加した (図-4)。両種とも攪乱後のLAIは、攪乱後の各葉群上の相対PPFDと正の相関を示した (チシマザサ: $R^2=0.702$; クマイザサ: $R^2=0.721$)。クマイザサのLAIは、チシマザサ葉群上の相対PPFDとは相関がなかった ($R^2=0.200$)。両種合計のLAIもチシマザサ葉群上の相対PPFDと正の相関を示した ($R^2=0.662$) が、ばらつきが大きかった。両種とも、攪乱前後のLAI間で正の相関を示した (チシマザサ: $R^2=0.589$; クマイザサ: $R^2=0.516$) が、両種合計のLAIでは同様の関係を示さなかった ($R^2=0.263$)。

台風攪乱後4年間の根返り個体の生残率は、シラカンバ35%、ハリギリ50%、ミズナラ75%であった (図-5)。ハリギリとミズナラでは、攪乱後2年間の枯死発生が主であったのに対し、シラカンバでは、年々枯死が進行した。幹萌芽 (不定枝) は、ミズナラで顕著であったが、ハリギリでは見られなかった。シラカンバは、地際が明るい場合のみ、地際からの株萌芽が確認された。攪

乱後4年目までの生残個体の平均直径成長量(標準誤差)は、シラカンバ0.14(0.13)mm, ハリギリ2.3(0.78)mm, ミズナラ2.5(0.10)mmであり、枯死個体ではシラカンバ0.10(0.10)mm, ハリギリ-1.8(0.2)mm, ミズナラ-0.82(0.14)mmだった。

考 察

台風による林冠攪乱後の稈密度の経年変化は、クマイザサでもチシマザサでも同様であった(図-2)。台風攪乱後1年目は当年稈数が攪乱前の約2倍に増加したが、攪乱により同程度の量が枯死したため、稈密度の増加はなかった。これらの結果は、台風攪乱直後はクマイザサの密度が一時減少し、その後増加したこと(3)や、ササの1種の *Arundinaria gigantea* の当年稈数が攪乱の翌年に2倍に増加したこと(2)と矛盾しない。ただし、生残葉量が攪乱後1年目から増加したこと(図-3)から、稈あたりの葉数の増加が生じたことが示唆された。

攪乱後2年目に当年稈数が攪乱前の約6倍に増加し、稈密度が急増した(図-2)理由は、攪乱後1年目の葉数の増加に加えて、個葉の光合成能力が上昇したためと考えられる。攪乱時に存在していた葉は強光に対するストレス感受性が低かったが、光合成能力の上昇は翌年にも見られなかった(8,9)。一方、攪乱の翌年に強光下で形成された当年葉の光合成能力は庇陰下の葉に比べて上昇した(9)。攪乱後1年目には、光環境の改善に加えて、当年生葉の量の増加と光合成能力の上昇により、稈あたりの光合成生産物量が増加し、その結果、2年目の当年稈の生産量が急に増加したことが示唆される。

台風攪乱後2年目から新規に生産される稈が急増したことから、樹木更新補助作業としてササ処理を行う場合、攪乱翌年のササの当年葉が開葉する前に実施することが望まれる。理由は、翌年の当年葉開葉後に施業を行った場合、ササの地下部に光合成産物の蓄えが生じ、地上部刈り払い後も翌年の当年稈生産量に大きな減少が生じない可能性が考えられるためである。

攪乱後3年目以降は、稈密度増加のため新稈生産が抑制されたと考えられる。台風攪乱4年後の稈密度は、両種の合計で28から114本/m²(平均59本/m²)であった(図-2)。イブキザサでは最大時に150から400本/m²(5)、チマキザサでは開放地で200本/m²、庇陰下で80本/m²(7)という、これらの報告例に比べると低い稈密度であった。台風攪乱後には、稈数と葉数のみではなく、LAIも増加し、光環境とLAIの関係が示された(図-4)。今後、攪乱後の光環境と稈・葉・根のバイオマス量の関係を明らかにする必要がある。

根返り個体の生残年数は樹種により大きく異なり、樹種間の萌芽能力の違いを反映していた。攪乱発生後4年間を経ても、休眠芽由来の萌芽能力の高いミズナラでは高い生残率を示すことが明らかになった。粗大有機物の分解速度を評価する際に、攪乱発生時からの年数で考える場合が多い(12)が、実際の枯死までには攪乱発生からの遅延時間があり、攪乱後の炭素循環モデルで考慮すべき点であることが示唆された。

引用文献

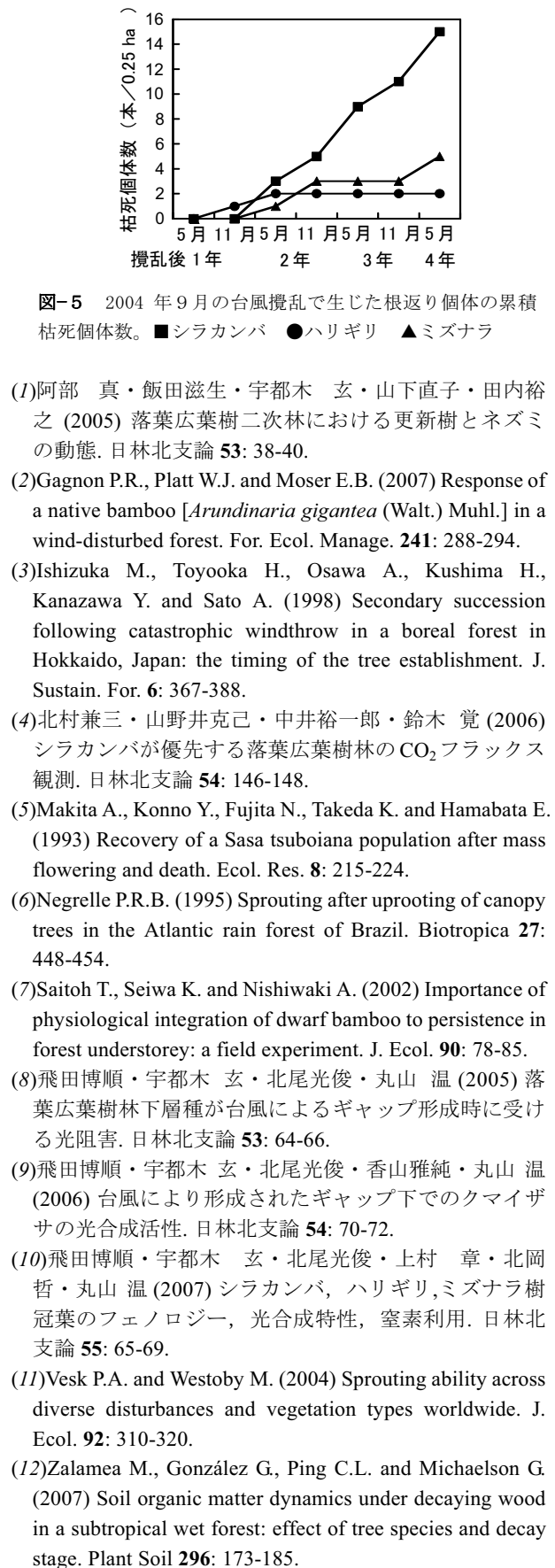


図-5 2004年9月の台風攪乱で生じた根返り個体の累積枯死個体数。■シラカンバ ●ハリギリ ▲ミズナラ

(1)阿部 真・飯田滋生・宇都木 玄・山下直子・田内裕之 (2005) 落葉広葉樹二次林における更新樹とネズミの動態. 日林北支論 53: 38-40.

(2)Gagnon P.R., Platt W.J. and Moser E.B. (2007) Response of a native bamboo [*Arundinaria gigantea* (Walt.) Muhl.] in a wind-disturbed forest. For. Ecol. Manage. 241: 288-294.

(3)Ishizuka M., Toyooka H., Osawa A., Kushima H., Kanazawa Y. and Sato A. (1998) Secondary succession following catastrophic windthrow in a boreal forest in Hokkaido, Japan: the timing of the tree establishment. J. Sustain. For. 6: 367-388.

(4)北村兼三・山野井克己・中井裕一郎・鈴木 覚 (2006) シラカンバが優先する落葉広葉樹林のCO₂フラックス観測. 日林北支論 54: 146-148.

(5)Makita A., Konno Y., Fujita N., Takeda K. and Hamabata E. (1993) Recovery of a *Sasa tsuboiana* population after mass flowering and death. Ecol. Res. 8: 215-224.

(6)Negrelle P.R.B. (1995) Sprouting after uprooting of canopy trees in the Atlantic rain forest of Brazil. Biotropica 27: 448-454.

(7)Saitoh T., Seiwa K. and Nishiwaki A. (2002) Importance of physiological integration of dwarf bamboo to persistence in forest understorey: a field experiment. J. Ecol. 90: 78-85.

(8)飛田博順・宇都木 玄・北尾光俊・丸山 温 (2005) 落葉広葉樹林下層種が台風によるギャップ形成時に受ける光阻害. 日林北支論 53: 64-66.

(9)飛田博順・宇都木 玄・北尾光俊・香山雅純・丸山 温 (2006) 台風により形成されたギャップ下でのクマイザサの光合成活性. 日林北支論 54: 70-72.

(10)飛田博順・宇都木 玄・北尾光俊・上村 章・北岡哲・丸山 温 (2007) シラカンバ, ハリギリ, ミズナラ樹冠葉のフェノロジー, 光合成特性, 窒素利用. 日林北支論 55: 65-69.

(11)Vesk P.A. and Westoby M. (2004) Sprouting ability across diverse disturbances and vegetation types worldwide. J. Ecol. 92: 310-320.

(12)Zalamea M., González G., Ping C.L. and Michaelson G. (2007) Soil organic matter dynamics under decaying wood in a subtropical wet forest: effect of tree species and decay stage. Plant Soil 296: 173-185.