

科学研究費助成事業（科学研究費補助金）研究成果報告書

平成25年 5月20日現在

機関番号：12301

研究種目：基盤研究（C）

研究期間：2009～2012

課題番号：21570027

研究課題名（和文） 亜寒帯針葉樹林における攪乱体制と樹種共存メカニズムの解明

研究課題名（英文） Study on understanding of disturbance regime and mechanisms of tree species coexistence for sub-boreal and sub-alpine evergreen coniferous forests.

研究代表者

西村 尚之（NISHIMURA NAOPYUKI）

群馬大学・社会情報学部・教授

研究者番号：10387904

研究成果の概要（和文）：

亜寒帯林の樹種共存パターンを解明するために、詳細な林床光環境と樹木成長特性を比較できる調査解析手法を確立した。3つの各調査区内で撮影した全天写真解析データを用いた局所重み付け回帰法により各個体位置での林内入射光を推定し、個体成長速度に関して回帰分析を行った結果、亜高山帯林に比べて北方林樹種では散乱入射光に伴う成長速度の増加は緩やかで、北方林の樹種共存の促進には光環境要因は亜高山帯林に比べて重要でないことが示された。

研究成果の概要（英文）：

To understand species coexistence in sub-boreal and sub-alpine forests, the new methods quantifying light condition of each individual tree were developed by a locally weighted regression smoothing method with the data set of the sky factors, which were estimated using hemispherical photographs. The growth rates of the stem diameter for the two *Abies* spp. increased with the indirect sky factor in the sub-alpine forests. On the other hand, the effect of the light conditions on the stem growth patterns of the understory in a sub-boreal forest was smaller than those for the species in the sub-alpine forests.

交付決定額

（金額単位：円）

	直接経費	間接経費	合計
2009年度	1,100,000	330,000	1,430,000
2010年度	700,000	210,000	910,000
2011年度	1,000,000	300,000	1,300,000
2012年度	800,000	240,000	1,040,000
年度			
総計	3,600,000	1,080,000	4,680,000

研究分野：森林生態学

科研費の分科・細目：基礎生物学・生態環境

キーワード：亜寒帯林，北方針葉樹林，亜高山帯針葉樹林，大面積調査区，成長動態，全天写真，局所重み付け回帰

1. 研究開始当初の背景

（1）森林の維持機構を解明するためには長期動態研究が不可欠であり、これまでに様々な研究成果が報告されてきた。その中には森林の更新現象を制御すると考えられる自然

攪乱，あるいは、複数の樹種が資源をめぐって競争しながら森林構造を維持する仕組みなどについての説明が試みられてきた。ところが、このような森林の維持機構に関係する自然攪乱や樹木間競争の役割の定量的な評

価をするための研究手法は十分に確立されていない。当該研究代表者はこれまで日本の代表的な森林タイプの大面積長期動態モニタリング研究を行ってきた結果、亜寒帯林のように林冠から下層において優占樹種の構成がほぼ同じである森林の種共存メカニズムの解明が我が国の森林維持機構を把握するために極めて重要であり、さらに、亜寒帯林は、他の森林タイプに比べて主要構成樹種数が限られているので最も攪乱と競争のモデル化の試みが行いやすいと考えた。

(2) 将来の気候変動予測シナリオによると、寒冷な地域にある森林生態系ほどその影響を受けやすいと指摘され、近年の気候変化と亜寒帯林の維持機構との関連性を明らかにする試みは重要である。さらに、わが国の亜寒帯林には北方針葉樹林と亜高山帯針葉樹林の異なるタイプの森林があり、それらの構造的な特徴は類似しているものの、樹種共存メカニズムは異なる可能性がある現象を研究代表者らは発見し、亜高山帯林では林冠ギャップが樹種共存に重要な役割を、北方林では特定の樹種のギャップ更新は存在せず、ニッチ分化が樹種共存の重要なメカニズムであるという洞察が本研究の背景である。

2. 研究の目的

我が国の亜寒帯原生林では一般にどの垂直的階層でも常緑針葉樹が優占し、その樹冠の形状から林冠木は比較的光資源を獲得しやすいと考えられる。そのため、林冠木間においての一方向的な競争効果は特定の樹種間のみで検出され、最大サイズが大きなトウヒ属からモミ属への一方向的競争様式が特徴的である。一方、亜寒帯常緑針葉樹林の下層においては、ギャップなどの林冠状態に関わらず、主要構成樹種のトウヒ属とモミ属の各1～2樹種が共存を維持する樹木群集構造を成している。また、下層樹木には林冠樹木からの一方向的な競争の影響が発生する場合があるが、下層樹木間での種間競争の関係は林冠樹木間での関係とは異なった様式である。特に、北方林と亜高山帯林での競争様式は異なることが明らかとなっている。

(1) そこで下層木の受ける光資源量をできる限り定量的に測定する方法が必要であり、特に、本研究では林内に入射する積算の太陽放射量を推定できる全天写真解析法を用いて各個体位置での光環境を定量的に把握する手法を開発することを目的とした。

(2) 北海道東大雪の北方常緑針葉樹林と本州中部山岳域の亜高山帯常緑針葉樹林では、出現優占樹種は異なるものの、林分構造などが非常に類似している。林分構造を決定する樹木成長パターンや競争様式の相違を明らかにするために、各林分に設置した面積1ha調査区の樹高1.3m以上のすべての個体の期

間成長を、樹高や垂直的階層の指標を用いて、統計学的に把握することを目的とした。

(3) 林内に生育する稚樹段階（下層にある樹高 ≥ 1.3 mの樹幹）の樹木成長に及ぼす要因としては様々なものが考えられるが、本研究では光環境条件と競争効果のみをモデル化することを目的とした。なお、この競争効果には、光以外の要因も含まれており、もし、成長への光環境の影響に比べて対称的な競争の効果が必要となった場合には、共存のメカニズムに光以外の環境要因が寄与していると結論されると考えられる。

3. 研究の方法

(1) 調査は北海道上川町の北方常緑針葉樹林（主要構成樹種：エゾマツ、トドマツ、アカエゾマツ、ダケカンバ）に設置した原生林分1ha調査区1カ所、および、岐阜県御嶽および長野県北八ヶ岳の亜高山帯常緑針葉樹林（主要構成樹種：トウヒ、シラビソ、オオシラビソ、コメツガ、ダケカンバ）に設置した原生林分1ha調査区2カ所で行った。これらの森林タイプは、出現密度ではモミ属が優占しているのに対し、林冠層の優占度はトウヒ属あるいはツガ属でより高く、また、林冠層から下層までの樹種構成は類似しているという亜寒帯林の特徴があり、数種類の針葉樹種が共存した林分構造であることが明らかになっている。

(2) 当該研究では太陽放射の影響を常に受ける林冠木、および、閉鎖林内とギャップという異なる光環境下にある下層木（樹高 ≥ 1.3 m）の動態を把握する必要があるために、林冠木か下層木かを区別して毎木調査を行った。2009年度には岐阜県御嶽において対象サイズ以上の樹幹について調査を行い、次年度から順次他の森林においても毎木調査を実施した。なお、北八ヶ岳と大雪では本研究課題を開始する前に下層樹木の毎木調査が行われており、それらのデータを使用して解析を行った。また、毎木調査の際には、調査区内の5m \times 5mのメッシュにおける林冠状態（ギャップまたは閉鎖林冠）を記録した。

(3) 稚樹以上の樹幹において、発達段階に伴う生長パターンの違いを定量的に明らかにするために、各調査区内において6～7月（一部8～9月）に5m \times 5m格子の交点441カ所において全天写真の撮影を行い、測定地点の光成分を散乱光と直達光に分けて林内入射割合の等値線を作成して、樹木の空間構造との関連性を検討した。また、ノンパラメトリック回帰法のひとつである局所重み付け回帰法により、各個体位置での光成分の林内入射割合の推定を行った。これら各個体位置での光環境条件と成長速度との関係を一般化線型モデルにより定量化し、樹種共存に関する仮説の説明を試みた。

4. 研究成果

(1) 従来、林内での全天写真の撮影は、カメラの設置方法により、短時間で撮影できる測定カ所は限られ、高密度(5 m×5 m以上に1点以上)かつ1ha以上の大面積の場所での撮影は不可能であった。しかし、本研究では、短時間内に多点で全天写真を撮影できる方法を開発し、良い気象条件なら面積1ha内の441点の撮影を3時間以内に終わらせることに成功した。

次に撮影した全天写真をデジタル解析し、直達光と散乱光の入射光成分に区別して、地上2m地点における林内入射フラックスを推定した。その結果、全天空放射に対する林内の直達光、散乱光、全光の入射割合の平均と標準偏差は、御岳ではそれぞれ11.1±6.4%、9.6±3.7%、10.9±5.9%、北八ヶ岳ではそれぞれ7.4±5.2%、6.9±2.9%、7.4±4.8%、大雪ではそれぞれ11.0±6.2%、12.3±5.0%、11.1±5.7%であった。ここから北八ヶ岳の下層が全体的にもっとも暗い光環境にあることがわかった。さらに、亜高山帯林では散乱光より直達光の林内放射の割合が高いが、北方林では直達光より散乱光の林内入射割合の方が高い傾向にあることが明らかとなった(図1)。

各調査区における林冠状態の調査からギャップと閉鎖林冠に区別して、林内の光環境条件との相関を解析した。その結果、全天空放射に対する林内の直達光、散乱光、全光の割合は、林冠状態と強く関連しており、特に、散乱光入射割合と相関が高かった。また、直達光と散乱光の空間パターンを比較すると、亜高山帯林ではそれらの空間パターンが類似している傾向があったが、北方林ではやや異なっていることがわかった。

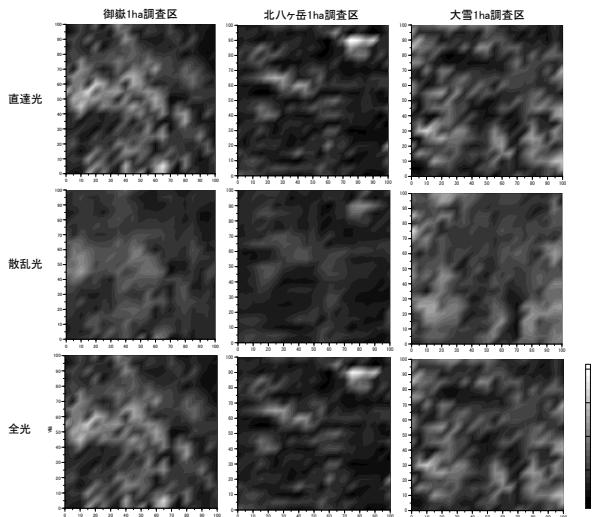


図1 各調査区内における林内への入射割合(%)の等値線図

(2) 各調査区における下層木の成長を比較

するために、樹種ごとに年あたりの成長速度の中央値を示した四分位数のグラフをみると、北八ヶ岳と大雪ではどの樹種の成長速度も、御岳に出現する樹種より低い傾向があった(図2)。また、林床がもっとも明るい環境にある大雪では、どの樹種も他の調査区に比べて成長速度が低い傾向にあった。なお、この原因については本研究では明らかにすることはできず、例えば、3つの調査区とも気温観測データから推定した暖かさの指数を比較しても大差はなかった。

各調査区別にみると、亜高山帯林ではコマツガが他樹種より成長速度が低い傾向にあり、トウヒ属の成長速度はモミ属より高いことがわかった。ただし、北八ヶ岳ではトウヒは1本しか出現せず、調査区全体が暗い環境にあることがトウヒの稚樹段階での生育を困難にしている理由であると推測された。一方、北方林ではモミ属の成長速度はトウヒ属に比べて高い傾向にあった。さらに、トウヒ属でもアカエゾマツは他の樹種に比べて成長が極めて悪いことが明らかとなった。

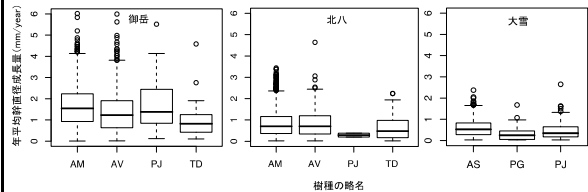


図2 各調査区内の下層における樹種ごとの成長速度の比較
樹種の略号は、御岳および北八ヶ岳では AM:オオシラビソ, AV:シラビソ, PJ:トウヒ, TD:コマツガで、大雪では AS:トドマツ, PG:アカエゾマツ, PJ:エゾマツである。

(3) 下層樹木の成長速度の空間パターンは、光環境条件だけでなく、個体の混み合い度や地表状態などとも関連すると考えられ、各調査区における成長速度の空間分布パターンについて検討した。亜高山帯における2カ所の調査区(御岳と北八ヶ岳)では、成長速度の空間パターンは散乱光入射割合の分布との関連性が推測されたが、大雪ではこの関係ははっきりしなかった(図3)。

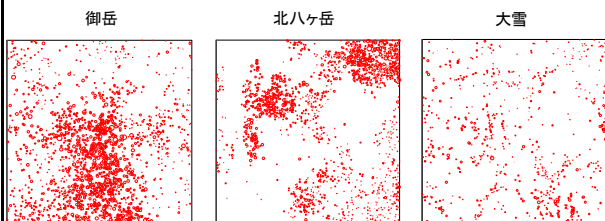


図3 各調査区内の下層における成長速度の空間分布パターン。調査区サイズは100×100mで樹木個体の位置を示す場所で、シンボルのサイズが成長速度の大きさを表す。

(4) 各調査区における各樹種の成長速度を応答変数として、直達光入射割合、散乱光入射割合、混み合い度を説明変数として一般化

線型モデルを構築したところ、いくつかの場合において、混み合い度は成長速度に影響を与えないという結果が得られた。個体の混み合い度が成長速度に強く影響する結果が得られた北八ヶ岳のオオシラビソでは、他の調査区と比較して、オオシラビソ稚樹個体の空間分布の集中度が極めて高いことが原因であると考えられた。また、御岳におけるトウヒは、光環境よりも個体の混み合い程度に感受性が高い樹種と考えられた。一方、大雪のアカエゾマツは、混み合い程度だけでなく、全光入射割合の影響も検出された。さらに、どの調査区においても、モミ属の成長速度は散乱光の入射割合との関連性が示された。

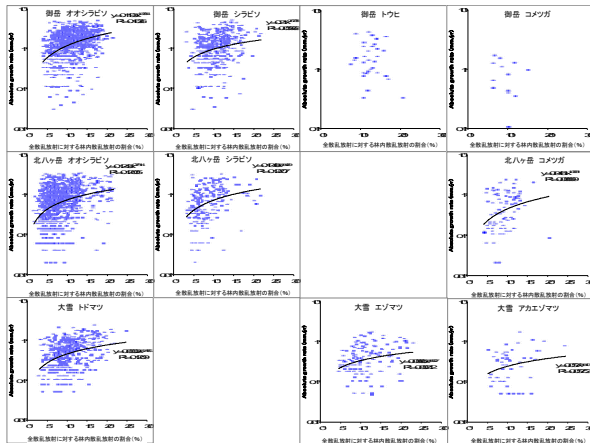


図4 各調査区内の下層における各樹種の成長速度と光環境条件との関係

ここで、林内の散乱光の入射割合と成長速度との関係を樹種別に考察すると、亜高山帯林に比べて北方林樹種では林内の散乱光の入射割合に対する成長速度の増加は緩やかで、さらに樹種間の違いは明確ではなかった(図4)。この結果、北方林の樹種共存の促進には光環境要因は亜高山帯林に比べて重要ではなく、地表状態や地下部の競争の影響などの要因が、共存のメカニズムに寄与しているのではないかと推測された。

以上から本研究における研究成果をまとめると、林冠の攪乱に起因する林内の光環境の違いが、樹種の成長パターンの違いに影響を及ぼし、光資源をめぐる競争にも自然攪乱が関係しているため、林冠攪乱と個体成長特性が関係した競争様式が、亜高山帯林での樹種共存のメカニズムに寄与していると考えられる。一方、北方林では光環境条件の違いが樹種の成長の違いや競争様式を決定する重要な要因ではない可能性が示されたことから、林冠攪乱の重要性は亜高山帯林に比べて低いという結論が得られると思われる。

5. 主な発表論文等

(研究代表者、研究分担者及び連携研究者に

は下線)

[雑誌論文] (計11件)

- (1) Bontempo e Silva, E. A., Hasegawa, F. S., Ono, K., Sumida, A., Uemura, S. & Hara, T.: Differential photosynthetic characteristics between seedlings and saplings of *Abies sachalinensis* and *Picea glehnii*, in the field. *Ecological Research*, 査読有, 27:933-943, 2012.
- (2) Torimaru, T., Itaya, A. & Yamamoto, S.: Quantification of repeated gap formation events and their spatial patterns in three types of old-growth forests: Analysis of long-term canopy dynamics using aerial photographs and digital surface models. *Forest Ecology and Management*, 査読有, 284:1-11, 2012.
- (3) Wang, N., Katoh, M., Yamamoto, S., Nishimura, N. & Hoshino, D.: Development of tree growth prediction with gray model in an old-growth *Chamaecyparis obtusa* stand, in the Akazawa Forest Reserve. *International Research Journal of Plant Science*, 査読有, 3:164-173, 2012.
- (4) 岡田充弘・小山泰弘・西村尚之・平岡裕一郎・山本進一: 北八ヶ岳地域の亜高山性針葉樹林におけるシカによる樹幹剥皮. *中部森林研究*, 査読有, 60:137-138, 2012.
- (5) Yamamoto, S., Nishimura, N., Torimaru, T., Manabe, T., Itaya, A. & Bece, K.: A comparison of different survey methods for assessing gap parameters in old-growth forests. *Forest Ecology and Management*, 査読有, 262:886-893, 2011.
- (6) Toda, M., Takata, K., Nishimura, N., Yamada, M., Miki, N., Nakai, T., Kodama, Y., Uemura, S., Watanabe, T., Sumida, A. & Hara, T.: Simulating seasonal and inter-annual variations in energy and carbon exchanges and forest dynamics using a process-based atmosphere-vegetation dynamics model. *Ecological Research*, 査読有, 26:105-121, 2011.
- (7) Bae, J.-J., Choo, Y.-S., Ono, K., Sumida, A. & Hara, T.: Photoprotective mechanisms in cold-acclimated and nonacclimated needles of *Picea glehnii*. *Photosynthetica*, 査読有, 48:110-116, 2010.
- (8) Nishimura, N., Kato, K., Sumida, A., Ono, K., Tanouchi, H., Iida, S., Hoshino, D., Yamamoto, S. & Hara, T.: Effects of life history strategies

and tree competition on species co-existence in a sub-boreal coniferous forest of Japan. *Plant Ecology*, 査読有, 206:29-40, 2010.

- (9) Matsushita, M., Tomaru, N., Hoshino, D., Nishimura, N. & Yamamoto, S.: Factors affecting the production, growth, and survival of sprouting stems in the multi-stemmed understory shrub *Lindera triloba*. *Botany*, 査読有, 88:174-184, 2010.
- (10) 西村尚之: 短期的かつ地域的な気候変化が常緑針葉樹林の樹木成長動態に及ぼす影響. 名古屋産業大学環境経営研究所年報, 査読無, 9:14-18, 2010.
- (11) 王 楠・加藤正人・山本進一・西村尚之・星野大介: 赤沢自然休養林の樹木成長予測モデルの開発. 中部森林研究, 査読有, 58:139-140, 2010.

[学会発表] (計6件)

- (1) 鈴木智之・西村尚之・鈴木準一郎: 空中写真による北八ヶ岳の伊勢湾台風風倒跡地の抽出と現在の森林構造. 日本地球惑星科学連合 2013 年大会, 2013 年 5 月 22 日, 千葉幕張メッセ.
- (2) 岡田充弘・小山泰弘・田尻研介・西村尚之: ニホンジカは歩きやすい箇所では樹皮剥皮する. 第 123 回日本森林学会大会, 2012 年 3 月 28 日, 宇都宮大学.
- (3) 岡田充弘・小山泰弘・西村尚之・平岡裕一郎・山本進一: 北八ヶ岳地域の亜高山性針葉樹林におけるシカによる樹幹剥皮, 第 61 回中部森林学会, 2011 年 10 月 22 日, 石川県地場産業振興センター.
- (4) 西村尚之・星野大介・清野達之・杉田久志・鳥丸 猛: 御岳亜高山帯常緑針葉樹林における主要 3 樹種の稚樹の出現パターンと更新環境の不均一性, 第 58 回日本生態学会 2011 年 3 月 9 日, 札幌コンベンションセンター.
- (5) 西村尚之: 北海道大雪・本州中部山岳域における亜寒帯常緑針葉樹林の動態, 第 121 回日本森林学会, 2010 年 4 月 3 日, 筑波大学.
- (6) 王 楠・加藤正人・山本進一・西村尚之・星野大介: 赤沢自然休養林の樹木成長予測モデルの開発. 第 58 回中部森林学会 2009 年 10 月 10 日. 名古屋大学.

[図書] (計2件)

- (1) 西村尚之・板谷明美: 異なる気候に成立する森林の動態と自然攪乱, 「シリーズ現代の生態学 第2巻 地球環境変動の生態学」(4章), 共立出版, 印刷中.
- (2) 西村尚之・原登志彦: 樹木の個体間競争と種の共存, 「シリーズ現代の生態学 第

8巻 森林生態学」(11章), 共立出版, 2011, 173-188.

6. 研究組織

(1) 研究代表者

西村 尚之 (NISHIMURA NAOYUKI)
群馬大学・社会情報学部・教授
研究者番号: 10387904

(2) 研究分担者

なし

(3) 連携研究者

原 登志彦 (HARA TOSHIHIKO)
北海道大学・低温科学研究所・教授
研究者番号: 80183094

鳥丸 猛 (TORIMARU TAKESHI)
弘前大学・農学生命科学部・助教
研究者番号: 10546427

(4) 研究協力者

松下 通也 (MATSUSHITA MICHINARI)
秋田県立大学・生物資源科学部・助教
研究者番号: 70624899

鈴木 智之 (SUZUKI SATOSHI)
東京大学大学院・農学生命科学研究科・助教
研究者番号: 20633001

星野 大介 (HOSHINO DAISUKE)
森林総合研究所・東北支所・研究員
研究者番号: 60391182

清野 達之 (SEINO TATSUYUKI)
筑波大学大学院・生命環境科学研究科・講師
研究者番号: 40362420

板谷 明美 (ITAYA AKEMI)
三重大学大学院・生物資源学研究科・准教授
研究者番号: 70447861

小山 泰弘 (KOYAMA YASUHIRO)
長野県林業総合センター・育林部

岡田 充弘 (OKADA MITSUHIRO)
長野県林業総合センター・育林部