

平成 30 年 6 月 13 日現在

機関番号：12701

研究種目：基盤研究(C) (一般)

研究期間：2015～2017

課題番号：15K01160

研究課題名(和文) 安定した立地における森林動態を考慮した地形 - 植生関係の実証的解明

研究課題名(英文) The relationships between vegetation and topography on relatively stable land-surface considering tree regeneration and forest dynamics

研究代表者

吉田 圭一郎 (Yoshida, Keiichiro)

横浜国立大学・教育学部・教授

研究者番号：60377083

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 3,500,000円

研究成果の概要(和文)：地形 - 植生関係の解明は植生地理学や地生態学での主要な研究テーマである。本研究では、植生帯境界域における地形と対応した植生分布を明らかにするため、優占種の更新動態様式や森林動態について調査した。利尻島では表層物質の差異が森林動態に影響しており、仙台・鉤取山国有林では更新動態様式が異なることで林冠層に多種が共存することを示した。また、函南原生林では標高に沿った優占種の生長特性の変化が植生帯境界の形成に重要な役割を果たしていることが示唆された。これらのように、地形を背景とした立地条件は優占種の維持更新様式に影響しており、地形 - 植生関係の解明のためには植生の成立過程を考慮する必要があると考えられた。

研究成果の概要(英文)：In this study, to determine the relationship between vegetation and topography at the forest ecotone, we examined the regeneration patterns of tree species and forest dynamics on the relatively stable sites. Two type forests were found on the distinct ancient lava flows in Rishiri Is., because of the forest dynamics differentiated by surface substrates. The species coexistence in Abies-Fagus forest of Kagitoriyama national forest was considered to be caused by the different regeneration patterns of dominant tree species. We also concluded that the altitudinal variation in stem growth of dominant tree species at Kannami old-growth forest may play an important role in the formation of evergreen-deciduous forest ecotone. These results show that, even on stable sites, environmental conditions induced by topography should control the regeneration processes of tree species, which can significantly influence the relationship between vegetation and topography at the forest ecotone.

研究分野：自然地理学, 植生地理学

キーワード：地形 - 植生関係 植生分布 植生帯境界 森林動態 維持更新様式 エゾマツ - トドマツ林 モミ - イヌブナ林 アカガシ林

## 1. 研究開始当初の背景

地形と植生との空間的な対応関係は野外で容易に観察され、地形-植生関係の解明は植生地理学や地生態学での主要な研究テーマとなってきた。地域の植生分布を検討するためには、単純な対応関係からだけでなく、遷移や構成種の更新様式など森林動態を踏まえた成因論的な検討が必要とされる (Yoshida 2008)。これまで攪乱が生じる不安定な立地で検討されてきた一方で、尾根上などの安定した立地においては、森林動態を考慮した植生分布の成立過程はほとんど明らかにされていない。

これまで、植生帯境界域における植生分布を明らかにする目的で、利尻島、仙台・鉤取山国有林、箱根・函南原生林において調査を行ってきた。その中で、以下のような、地形を背景とした立地条件が森林動態に作用し、植生分布が規定されている可能性のある事例がみられた。

利尻島には自然度の高い植生が分布しており、エゾマツやトドマツといった常緑針葉樹やミズナラやダケカンバなどの落葉広葉樹により構成された森林が分布する (吉田 2014)。地表面の安定した斜面上では、標高に沿って亜寒帯針葉樹林から森林限界に至る明瞭な森林植生の垂直分布がみられる。しかし、常緑広葉樹林が成立する標高にも関わらず、約 4 万年前の同時期に噴出した別の溶岩上では、異なる森林植生が成立する。このことは、地質および表層物質の差異が優占種の更新様式 (一斉更新またはギャップ更新) に作用していることを示唆している。

仙台・鉤取山国有林が位置する宮城県から岩手県南部にかけての東北地方太平洋側は常緑広葉樹林帯 (暖温帯) と落葉広葉樹林帯 (冷温帯) の植生境界にあたり、常緑針葉樹と落葉広葉樹とが混交して共存するモミーイヌブナ林が分布する。モミーイヌブナ林では微地形区分と対応して植生構造が異なっており、構成種の更新様式との関連が指摘されている。また、モミーイヌブナ林では、モミとイヌブナを含む林冠落葉広葉樹は断続的に更新しており、それぞれの優占度を変化させながら群落を維持している。したがって、モミーイヌブナ林における林冠構成種の空間分布を明らかにするためには、林冠構成種の維持更新や多種共存のメカニズムについて検討する必要がある。

箱根・函南原生林は常緑広葉樹林帯と落葉広葉樹林帯 (ブナ林) との植生帯境界にあたり、標高に沿って常緑広葉樹林帯から落葉広葉樹林帯へ推移している。これまでの研究から、尾根上において標高に沿った常緑広葉樹林のアカガシ林からブナ林へ推移が明瞭にみられる。また、分布上限でアカガシの光合成活性が低下しており、常緑広葉樹の実生の定着率は標高傾度に沿った変化がみられない一方で、常緑広葉樹の個体サイズが低下することが明らかにされている (Sawada et al.

2010)。これらのことは、立地の安定した尾根上では、標高傾度に沿った気候条件の変化 (気温傾度) が優占種の更新様式や生長量に作用して、常緑広葉樹林帯から落葉広葉樹林帯へ推移することを示唆している。

上述した地域のいずれも、植生構造や種組成の違いが、地形を背景とした立地条件の違いに影響を受けた森林動態に起因している可能性が示唆される。安定した立地において、こうした森林動態を考慮した植生分布の成立過程を明らかにすることで、これまで課題とされてきた地形-植生関係の解明につながるものと考えられる。

## 2. 研究の目的

本研究では、まず、植生帯境界域において地形と植生分布との対応関係を明らかにする。次に、得られた植生データから森林の更新動態を推察し、地形を背景とした立地条件との関連性を検討する。そして、安定した立地における地形と植生分布との関連性について、森林動態を踏まえた考察を行う。この目的のため、植生帯境界域に位置する東日本の 3 か所 (利尻島、仙台・鉤取山国有林、箱根・函南原生林) において次のような目的で調査研究を実施した。

### (1) 利尻島における植生の垂直分布と地形との対応

利尻島では、亜高山帯針葉樹林から森林限界にかけての植生帯境界域を対象に、地形に影響を受けた植生分布について明らかにすることを目的とした。そのために、まず、利尻岳西向き斜面の安定した地形面上における森林植生の垂直分布を把握するとともに、約 4 万年前に噴出した二つの溶岩と植生分布との対応関係について明らかにした。また、地形と対応した優占種の更新様式を推察するため、地表面攪乱に伴い頻繁に優占種が更新している火山山麓扇状地において、地形と対応した植生分布について検討した。これらに基づいて、優占種の更新様式を推察し、標高あるいは溶岩の差異と対応した植生の成立過程について検討した。

### (2) モミーイヌブナ林における林冠構成種の更新様式と共存

仙台・鉤取山国有林では、モミーイヌブナ林を対象に、林冠構成種の長期的な更新様式を明らかにし、微地形区分との関連性について再検討を加えつつ、森林の維持更新機構から多樹種が共存するメカニズムについて検討することを目的とした。そのために、1961年に設置した永久調査区におけるデータを解析し、50年間におよびモミーイヌブナ林の動態を明らかにした。また、空間的な共存関係を明らかにするため、林冠層におけるモミの空間分布と地形との対応関係を検討する

とともに、更新動態を踏まえた時間的な共存関係を明らかにするため、永久調査区のデータを用いて、モミと落葉広葉樹の個体群動態を推察した。

### (3) 植生帯境界域における林分構造の変化と林冠構成種の生長特性

箱根・函南原生林では、標高傾度（気温傾度）に沿った森林動態や林冠構成種の生長特性の変化を明らかにすることを目的とした。まず、植生帯境界域における森林動態を検討するため、2004年に函南原生林内に設置した大面積調査区（合計4ha）で取得したデータを解析し、過去10年間の林分構造の変化を明らかにした。植生帯境界の形成には、分布上限における常緑広葉樹の生長抑制が関わることが予想されることから、常緑広葉樹林の優占種であるアカガシを対象に、年輪気候学の手法を用いてアカガシの生長と気候条件との関連性を検討した。これらに基づき、安定した立地上における常緑広葉樹林と落葉広葉樹林との植生帯境界の決定機構について推察する。

## 3. 研究の方法

本研究では、関東以北の利尻島（常緑針葉樹林－ダケカンバ林）、仙台・鉤取山国有林（モミ林－イヌブナ林）、箱根・函南原生林（常緑広葉樹林－落葉広葉樹林）の植生帯境界域を対象に、以下のような調査を実施した。

### (1) 利尻島（常緑針葉樹林－ダケカンバ林）

利尻島では、中央にそびえる利尻岳の西向き斜面に位置する沓形コース登山道周辺において調査を実施した。利尻岳西向き斜面は、利尻火山から約4万年前に噴出した沓形溶岩および種富溶岩に覆われ、南北に隣接する火山山麓扇状地とは異なり、安定した地表面上に成熟した森林が成立する。

利尻岳西向き斜面における植生分布を明らかにするため、オルソ補正を施した国土地理院撮影の空中写真による植生判読を行った。次に、標高に沿った森林植生の垂直分布を明らかにするため、沓形溶岩上に成立する森林内の標高150～450mの範囲内に、20×20m（0.04ha）の方形区を標高50m間隔で計14カ所設置した。また、溶岩の差異と対応した植生構造や種組成について検討するため、沓形溶岩と隣接する種富溶岩上に成立する森林内の標高250～350mに、同様の方形区を標高50m間隔で計6カ所設置した。方形区では、胸高直径が1cm以上となる樹木を対象に毎木調査を行い、樹種、胸高周囲長、樹高(>5m)、層位（林冠木、亜高木、低木）を記載した。

火山山麓扇状地における地形と対応した植生分布を明らかにするために、利尻岳南西山麓に位置する大空沢を対象に、地形測量と植生分布の調査を実施した。調査は、標高250

～450mに長さ150m程度のライントランセクトを4本設置し、ハンドレベルによる地形測量と、優占種で区分したエゾマツトドマツ林（常緑針葉樹林）、ダケカンバ林（落葉広葉樹林）、およびササ草原の分布を記載した。

### (2) 仙台・鉤取山国有林（モミ－イヌブナ林）

仙台・鉤取山国有林（佐保山保護林）は、仙台平野西縁の青葉山丘陵に位置する。鉤取山国有林は約100年前より学術的に重要な森林として保護され、モミ、イヌブナ、イヌシデ、アサダなどにより構成される自然度の高い成熟したモミ－イヌブナ林がみられる。

本研究では、鉤取山国有林内に設置した永久調査区のデータを用いて、モミ－イヌブナ林の長期的な動態を明らかにした。永久調査区（20m×150m、0.3ha）は1961年に設置され、南向き斜面の頂部斜面、上部谷壁斜面、および谷頭凹地を含んでいる。1961年には調査区内に出現する高さ2m以上の樹木を対象に毎木調査を実施し、樹種、樹高、および胸高直径を記載するとともに、立木位置を記録した。1981年と2011年には1961年の立木位置に基づき生存個体の胸高直径を再測定し、加えて新規加入個体については毎木調査と同様の記載を行い、立木位置を記録した。

モミ－イヌブナ林における植生分布と地形との対応関係を明らかにするため、1961～2006年に撮影された空中写真の判読と現地踏査により林冠層を構成するモミ（以下「モミ林冠木」）の個体分布を把握し、5mメッシュの基盤地図情報（数値標高モデル）より算出した地形指標（標高、傾斜角、傾斜方向、TWI、およびTPI）との空間的な関連性について解析した。また、永久調査区における50年間（1961～2011年）の変化に基づいて直径階の推移行列を作成し、モミと落葉広葉樹の林冠構成種についてそれぞれの個体群動態を予測した。そして、モミ－イヌブナ林の将来の林分構造の変化を推察し、モミと落葉広葉樹が林冠層で共存できるメカニズムについて考察した。

### (3) 箱根・函南原生林（常緑広葉樹林－落葉広葉樹林）

調査地は、箱根外輪山の鞍掛山南西斜面（標高550m～850m）に位置する函南原生林である。函南原生林は「不伐の森」として200年以上前より保護されており、自然状態を保持している。函南原生林には、アカガシが優占する常緑広葉樹林と、ブナやイヌシデなどが林冠構成種となる落葉広葉樹林がみられ、これらの植生帯の境界域を成している。

函南原生林では、まず森林内に設置した大面積調査区のデータを用いて、植生帯境界域における森林の更新動態を明らかにし、その標高傾度に沿った変化を検討した。大面積調

査区は、2004年に函南原生林内の標高600m(2ha)、700m(1ha)、および800m(1ha)に設置したもので、調査区内に出現する胸高直径5cm以上の樹木を対象に毎木調査を実施し、樹種と胸高直径を記載した。また、全ての幹(萌芽幹を含む)に取り付けたアルミプレートの識別番号をもとに、2010年までは毎年、その後は2014年に生存個体の胸高直径を再測し、加えて新規加入個体については毎木調査と同様の記載を行った。

次に、常緑広葉樹の林冠優占種であるアカガシの年輪データを用いて、年輪気候学的手法により樹木の生長と気候条件との関連性について解析し、標高傾度に沿った生長特性の変化を推察した。生長錘を用いて、600m、700m、800mの各標高で、林冠層を構成するアカガシ15個体から各2本の年輪コアを採取した。その後、実験室に持ち帰り、台木への固定やヤスリがけなどの処理を行ったのち、年輪幅を0.001mmの精度で読み取った。取得した年輪幅データと三島の気象観測データと合わせて、年輪気候学的手法による解析を行った。

#### 4. 研究成果

##### (1) 利尻島における植生の垂直分布と地形との対応

利尻岳西向き斜面の沓形溶岩上では明瞭な森林植生の垂直分布がみられた(図1)。標高150~350mではエゾマツとトドマツが胸高断面積合計の約9割を占める常緑針葉樹林が分布し、その種組成や森林構造から、北海道の山岳域やサハリン南部の低地に分布する森林植生と同じエゾマツ・トドマツ林であると考えられた。標高に沿って、標高350~400mを境に急激に常緑針葉樹の優占度が低下し、標高400m以上ではダケカンバが優占する落葉広葉樹林に移行した。標高450m付近から上部では、ダケカンバ林は断片的に分布するようになり、森林限界を形成していた。種富溶岩上では標高350m以下であるにもかかわらず、ダケカンバが優占する落葉広葉樹林が成立していた。同様の標高で沓形溶岩上に成立する常緑針葉樹林との境界は非常に明瞭で、地質図で示された二つの溶岩の境界と極めてよく一致した。

種富溶岩上に成立するダケカンバ優占林では、林冠層(>15m)を構成するダケカンバの直径階分布は一山型であり、また亜高木層(10~15m)は常緑針葉樹(エゾマツ・トドマツ)が占めていた。このことは、種富溶岩上のダケカンバ優占林が一斉更新型の成立過程を経ていることを示す。一方で、沓形溶岩上に成立した常緑針葉樹林では、優占種のトドマツの直径階分布は逆J型であり、各層位で出現することから、断続的に林冠構成種が更新していると考えられた。上述した通り、ダケカンバ優占林の分布範囲は種富溶岩

上に限られており、比較的安定した立地においても、地質や表層物質の差異と対応した更新動態様式が存在すると推察される。

優占種の更新動態様式が表層物質の差異と対応することは、地形形成に伴う攪乱の頻度が高い火山山麓扇状地での調査からも示唆された。火山山麓扇状地の大空沢では、ササ草原、ダケカンバ優占林、エゾマツとトドマツが優占する常緑針葉樹林が混生した。常緑針葉樹林は火山山麓扇状地の縦断方向に線状に配列しており、ダケカンバ優占林とササ草原はその周辺にモザイク状に分布していた。こうした植生分布は地形条件と対応しており、常緑針葉樹林は小規模な流路沿いの岩礫が堆積する場所に、ササ草原やダケカンバ林は流路から離れたマウンド上に成立していた。これらの結果は、土石流の発生に伴う岩礫の堆積が常緑針葉樹林の成立に関わっており、表層物質の差異が森林の更新動態に影響することを示している。

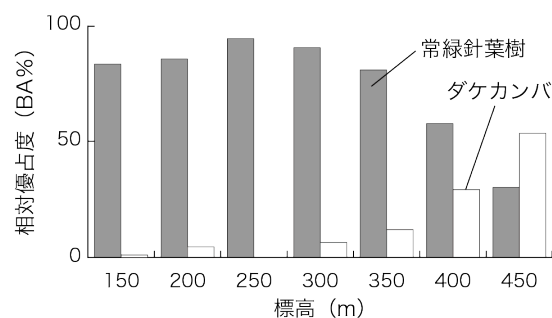


図1 利尻島の沓形溶岩上での標高に沿った相対優占度(BA%)の変化

##### (2) モミ・イヌブナ林における林冠構成種の更新様式と共存

過去50年間で、鉤取山国有林のモミ・イヌブナ林の主要な林冠構成種の組成や相対優占度には変化が見られなかった。その一方で、種毎に個体数の推移は異なり、モミなどの常緑針葉樹の個体数は増加したが、主要な落葉広葉樹は新規加入率が死亡率を下回って、個体数は減少した。モミの直径階分布は逆J型が長期間維持され、プロット内において集中分布を示していた。これらのことは、耐陰性の高いモミは断続的に加入し、林冠下に多数の更新個体を待機させることで、小規模な林冠ギャップに対応して更新してきたことを示唆している。一方、主要な落葉広葉樹の直径階分布は50年間で逆J字型から一山型に変化し、分布型も集中型からランダム型に変化した。このことから、モミ・イヌブナ林を構成する落葉広葉樹が過去の大規模攪乱により一斉更新したものと推察された。

モミ林冠木の空間分布にはTPI(Topographic Position Index)やTWI(Topographic Wetness Index)との対応関



係がみられ、尾根上に偏って分布する傾向があった(図2)。しかし、地形指標ではモミ林冠木の空間分布を十分に説明することができず、モミーイヌブナ林における植生と地形との対応関係は不明瞭であった。

直径階分布の推移行列から推測された個体群動態では、100年が経過した後、モミと落葉広葉樹の比率は安定し、モミが占める割合は大きなモミ優占林が成立すると予測された。林冠層(DBH>40cm)に着目すると、100年が経過してから300年までの期間には落葉広葉樹の個体数がモミの個体数を上回り、モミと落葉広葉樹の混交した状態が持続した(図3)。しかし、その後はモミの個体数が増加し、林冠層においてもモミが優占した。

永久調査区での調査結果から、鉤取山国有林ではモミーイヌブナ林が50年間維持され、モミと落葉広葉樹が共存してきたことが明らかになった。個体群動態の推移から、このモミーイヌブナ林はしばらく維持されるものの、次第にモミ優占林に置き換わっていくことが予測された。したがって、モミーイヌブナ林が今後も維持更新していくためには、落葉広葉樹の新規加入を促すイベントが必要であり、また、更新プロセスが異なることで、モミと落葉広葉樹が共存できていると考察できた。

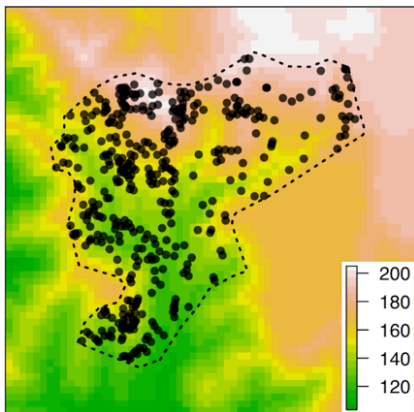


図2 鉤取山国有林におけるモミ林冠木の空間分布と地形

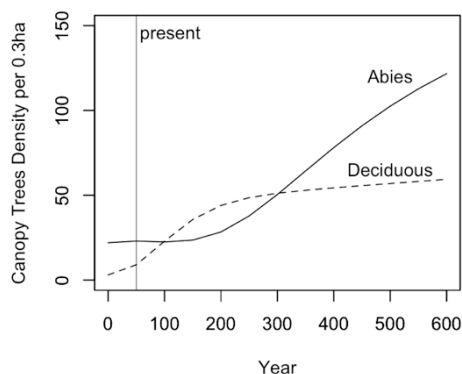


図3 林冠層(DBH>40cm)におけるモミと落葉広葉樹の個体密度の動態予測

### (3) 植生帯境界域における林分構造の変化と林冠構成種の生長特性

函南原生林の大面積調査区のデータを用いた解析から、調査地全体では過去10年間で、ギャップ形成などによる大幅な立木密度および相対優占度の変化はみられなかった。樹種別では変化がみられ、常緑広葉樹のアカガシとイヌガシは、立木密度と相対優占度が上昇した一方で、ブナ、ヒメシャラ、イヌシデなどの落葉広葉樹は立木密度が低下していた(図4)。標高600mの調査区では、尾根部においてアカガシとイヌガシによる集中的な立木密度の増加が認められた。標高700mの調査区では、尾根と斜面の境界においてアカガシの集中的な立木密度の増加がみられ、イヌガシについては、立木密度も増加していたものの、空間的な集積性は認められなかった。また、同調査区では、斜面部でオオモミジの立木密度が増加していた。標高800mの調査区では、尾根部においてアカガシとシキミの立木密度が増加した。

大面積調査区のデータを用いた解析結果では、過去10年間で全ての標高の調査区で種組成は変化していなかった。ただし、地形別でみると、安定した立地の尾根上では常緑広葉樹の立木密度は増加しており、それに伴い立木密度の空間的な不均一性が增大していたことが明らかとなった。

年輪幅を用いて樹木の生長と気象条件との関連性を解析した結果、アカガシの幹生長と気候条件とは良い対応関係がみられた。しかし、その一方で、気候条件に対する生長の応答は標高毎に異なっていた。標高600mでは7月と8月の気温と正の相関関係がみられ、標高700mでは生長期間において気温と明瞭な正の相関関係が認められた。標高800mでは、生長期間初期(5月・6月)の気温との対応関係がより顕著になった(図5)。これらのことは、アカガシの生長量は生長期間の気温と応答しており、特に常緑広葉樹の分布上限では生長期間初期の気温が年間の生長量に強く影響することを示している。

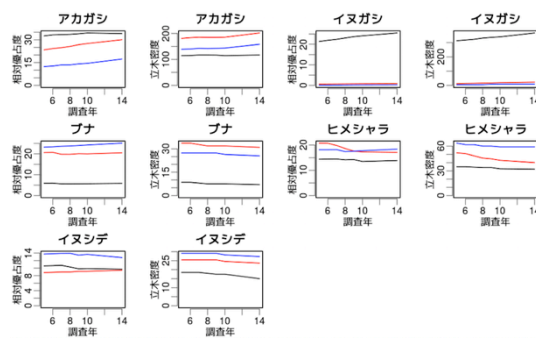


図4 林冠構成種5種の相対優占度(BA%)と立木密度(ha<sup>-1</sup>)  
黒-600m, 赤-700m, 青-800m

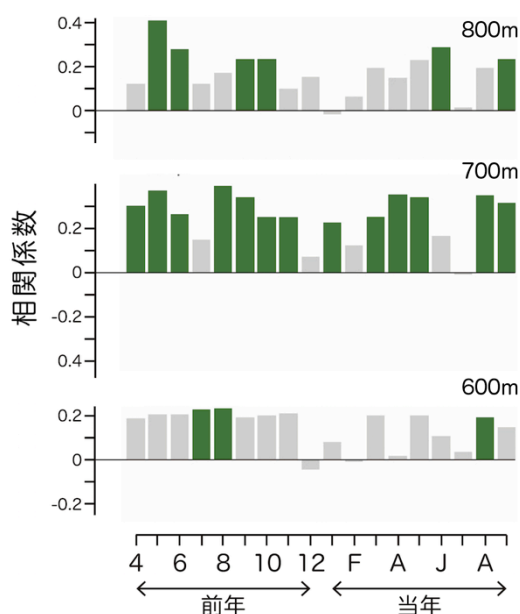


図5 標高別にみたアカガシの年輪幅指数と月平均気温（三島）との対応関係  
緑色の縦棒は  $p < 0.05$  の月を示す。

年輪解析の結果から、分布上限では気温の低下にともない常緑広葉樹の生長は抑制され、それにより標高傾度に沿って個体サイズが低下して、常緑広葉樹林と落葉広葉樹林との植生帯境界域が形成されると考えられた。特に常緑広葉樹の生長期間初期の気温が植生帯境界の形成に重要な役割を果たしていることが推察された。

以上のように、いずれの調査地域においても、地形を背景とした立地条件が優占種の維持更新様式や森林動態に影響することが示された。したがって、不安定な立地だけでなく、安定した立地においても、地形-植生関係を解明するためには植生分布の成立過程を考慮する必要性が強く示唆される。

不安定な立地において、その地形形成プロセスが森林の更新動態に作用することは既に多くの研究で示されており、それらの蓄積に本研究の成果を組み合わせることで、植生の成立過程を考慮した地形-植生関係の包括的な検討につながると考える。加えて、植生帯境界域における地形を背景とした植生の成立過程が整理できたことにより、今後予想される気候変動による植生分布への影響について、単純な対応関係ではなく、植生動態プロセスを踏まえた具体的な予測ができるとも期待される。こうした研究については、本研究の成果の位置付けについてさらに検討した上で、今後の課題としたい。

#### <引用文献>

Yoshida, K., A Recent Review of Vegetation Science in Japanese Geography, Geographical Review of Japan, 81, 2008, 375-383

吉田圭一郎、利尻岳における森林植生の垂直分布、植生史研究、22巻、2014、45-46  
Sawada, Y., Takyu, M., Yoshida, K., Nakamura, Y., and Isogai, T., Changes in the number of emerged and established seedlings of dominant canopy species along altitude at the boundary between warm-temperate evergreen broad-leaved forest and cool-temperate deciduous broad-leaved forest in the Kannami primary forest, Eco-Habit, 17, 2010, 45-57

#### 5. 主な発表論文等

〔雑誌論文〕(計1件)

- ①若松伸彦、石田祐子、深町篤子、比嘉基紀、吉田圭一郎、菊池多賀夫、モミ-イヌブナ林の50年間の林分構造の変化、植生学会誌、34巻、2017、39-53、査読有

〔学会発表〕(計6件)

- ①吉田圭一郎、比嘉基紀、石田祐子、深町篤子、若松伸彦、モミ-イヌブナ林におけるモミ林冠木の分布と落葉広葉樹との共存、植生学会第22回大会、2017
- ②吉田圭一郎、比嘉基紀、モミ-イヌブナ林における林冠優占種の分布と共存、日本地理学会2017年秋季学術大会、2017
- ③比嘉基紀、吉田圭一郎、武生雅明、磯谷達宏函南原生林における10年間の林分構造の変化、日本生態学会第64回全国大会、2017
- ④吉田圭一郎、植生帯境界域におけるアカガシとブナの肥大成長の気候応答とその標高変化、日本生態学会第63回全国大会、仙台国際センター、2016
- ⑤吉田圭一郎、利尻岳における森林植生の垂直分布と地形との対応、植生学会第20回大会、2015
- ⑥吉田圭一郎、函南原生林の植生帯境界域における樹木の生長と気候条件との関係、日本地理学会2015年秋季学術大会、2015

〔図書〕(計0件)

#### 6. 研究組織

##### (1) 研究代表者

吉田圭一郎 (YOSHIDA, Keiichiro)  
横浜国立大学・教育学部・教授  
研究者番号：60377083

##### (2) 研究分担者

比嘉基紀 (HIGA, Motoki)  
高知大学教育研究部自然科学系理工学部  
門・講師  
研究者番号：60709385

##### (4) 研究協力者

若松伸彦 (Wakamatsu, Nobuhiko)