



Title	北方針葉樹林におけるトウヒ属Piceaとモミ属Abiesの稚樹の動態に及ぼす林床環境の影響
Author(s)	西村, 尚之; 赤路, 康朗; 鈴木, 智之 他
Citation	低温科学, 0073, 7-19
Issue Date	2015-03-31
DOI	https://doi.org/10.14943/lowtemsci.73.7
Doc URL	https://hdl.handle.net/2115/59060
Type	departmental bulletin paper
File Information	11-24.pdf



北方針葉樹林におけるトウヒ属 *Picea* とモミ属 *Abies* の稚樹の動態に及ぼす林床環境の影響

西村 尚之¹⁾, 赤路 康朗²⁾, 鈴木 智之³⁾, 長谷川成明⁴⁾, 小野 清美⁴⁾
隅田 明洋⁴⁾, 原 登志彦⁴⁾, 飯田 滋生⁵⁾, 関 剛⁵⁾, 倉本 恵生⁵⁾
杉田 久志⁶⁾, 中川弥智子⁷⁾, 松下 通也⁸⁾, 廣部 宗²⁾, 星野 大介⁹⁾
稲永 路子⁷⁾, 山本 進一¹⁰⁾

2014 年 12 月 1 日受付, 2015 年 1 月 27 日受理

北方針葉樹林における樹種共存機構を理解するために, 本研究では稚樹段階における林床生育環境に対する生態的応答の種間差について検討した. エゾマツ, アカエゾマツ, トドマツの共存する北海道東大雪にある原生状態の常緑針葉樹林に設置した 100 m×100 m の調査区内において, 樹高が 50 cm 以上かつ 200 cm 以下の稚樹個体を対象に 2008 年と 2013 年に毎木調査を行い, 2012 年に林内 441 か所で全天写真を撮影し, 個体群動態や成長速度と林床環境との関係を解析した. どの樹種も稚樹の生残や成長にマイクロサイトの影響は小さく, 散乱光または直達光の入射割合の影響が大きかった. エゾマツとトドマツの生残や成長は散乱光の入射割合に, アカエゾマツでは直達光の入射割合に強く影響されており, 北方針葉樹林の樹種共存には稚樹期の光環境の違いが重要であることが結論された.

Effect of the site conditions on sapling dynamics of *Picea* and *Abies* species in a sub-boreal forest

Naoyuki Nishimura¹, Yasuaki Akaji², Satoshi Suzuki³, Shigeaki F. Hasegawa⁴, Kiyomi Ono⁴,
Akihiro Sumida⁴, Toshihiko Hara⁴, Shigeo Iida⁵, Takeshi Seki⁵, Shigeo Kuramoto⁵,
Hisashi Sugita⁶, Michiko Nakagawa⁷, Michinari Matsushita⁸, Muneto Hirobe², Daisuke Hoshino⁹,
Michiko Inanaga⁷, Shin-Ichi Yamamoto¹⁰

To understand the mechanisms of species coexistence in sub-boreal forests, we examined the differences in responses of three evergreen coniferous species to environmental conditions at the forest floor. In 2008 and 2013,

連絡先

西村 尚之

群馬大学社会情報学部

Tel. 027-220-7433 (ダイヤルイン)

Fax. 027-220-7433

e-mail: nishinao@si.gunma-u.ac.jp

1) 群馬大学社会情報学部

Faculty of Social and Information Studies, Gunma University, Gunma, Japan

2) 岡山大学大学院環境生命科学研究科

Graduate School of Environmental and Life Science, Okayama University, Okayama, Japan

3) 東京大学大学院農学生命科学研究科

Graduate School of Agricultural and Life Science, the University of Tokyo, Tokyo, Japan

4) 北海道大学低温科学研究所

Institute of Low Temperature Science, Hokkaido University, Hokkaido, Japan

5) 森林総合研究所北海道支所

Hokkaido Research Center, Forestry and Forest Products Research Institute, Hokkaido, Japan

6) 森林総合研究所四国支所

Shikoku Research Center, Forestry and Forest Products Research Institute, Kochi, Japan

7) 名古屋大学大学院生命農学研究科

Graduate School of Bioagricultural Sciences, Nagoya University, Aichi, Japan

8) 秋田県立大学生物資源科学部

Department of Biological Environment, Akita Prefectural University, Akita, Japan

9) 国際農林水産業研究センター

Japan International Research Center for Agricultural Sciences, Ibaraki, Japan

10) 岡山大学

Okayama University, Okayama, Japan

all saplings with stem height ≥ 50 cm and ≤ 200 cm were censused in a 100 m $\times$ 100 m plot established in the Taisetsu Mountains, Hokkaido. We took hemispherical photographs at 441 sites within the plot, and direct and indirect site factors were calculated for each photograph. The direct and indirect site factors for each individual stem were estimated using a locally weighted regression smoothing method. We calculated demographic parameters and the height growth rate for saplings of three species, and then explored the relationships between site conditions (light, microsite, and stem crowding) and population dynamics or height growth using generalized linear models. The survival and the height growth rates of *Abies sachalinensis* and *Picea jezoensis* saplings increased with the indirect site factor, and those in *Picea glehnii* increased with the direct site factor. The microsite conditions did not affect the survival and height growth of saplings of all three coniferous species. These results suggested that the differentiation of the responses of the saplings of each species to the light conditions at the forest floor has significant implications for the mechanisms of species coexistence of *Abies* and *Picea* in a sub-boreal old-growth evergreen coniferous forest.

キーワード：個体群動態，一般化線形モデル，樹高成長，全天写真，樹種共存

demographic dynamics, generalized liner model, height growth, hemispherical photograph, species coexistence

1. はじめに

地球上に存在する様々な生態系のうち，森林生態系は全世界の現存量の約90%を占めている．年間を通して降水量が少ない乾燥帯と寒帯を除くと，熱帯・温帯・亜寒帯では降水量と温度条件にそった森林帯という植生が分布する．そのなかで北半球の中高緯度地域の北緯50～70°の範囲にあり，ユーラシア大陸・北アメリカ大陸の東西の帯状に分布する針葉樹林帯（Archibold, 1995）は，亜寒帯気候に成立する主要な森林生態系であり，北方林（boreal forestあるいはsub-boreal forest）と呼ばれている．北方林は総面積約1200万km²に達すると推定されており，熱帯林に次いで世界に広く分布する森林である（Whittaker, 1975）．従って，北方林生態系の健全な維持に関わる研究は，将来の持続的な資源利用や地球規模での環境保全に必要不可欠である．さらに，このような北方地域に成立している森林生態系に対して，近い将来の気候環境の急激な変化，特に，急激な温暖化などの影響が強く懸念されている（小島, 1994 a, b；田中, 2010；松井ほか, 2011；西村・板谷, 2014）．

寒冷な気候に適応した針葉樹の優占する森林は一般に亜寒帯針葉樹林とも呼ばれ，日本における主要な森林植生のひとつである（Shidei, 1974；安田ほか, 2012）．広義としては低緯度域の山岳地帯に成立する亜高山帯針葉樹林も亜寒帯針葉樹林に含まれる（逢沢・木佐貫, 2014）．日本では北方林と亜高山帯林とは区別する場合もあるが，ともにトウヒ属 *Picea* とモミ属 *Abies* が林冠の主要構成種であることは共通している．北海道東部に分布する北方針葉樹林ではエゾマツ (*Picea jezoensis* Carr.)，アカエゾマツ (*Picea glehnii* Masters)，トドマツ (*Abies sachalinensis* Masters) が，本州の亜高山帯針葉樹林ではトウヒ (*Picea jezoensis* Carr. var. *hondoensis* Rehder)，オオシラビソ (*Abies mariesii* Mas-

ters)，シラビソ (*Abies veitchii* Lindl.) が主要構成樹種である．また，このようなトウヒ属とモミ属が共存した林分構造は，世界各地の亜寒帯針葉樹林でみられ，優占樹種のトウヒ属とモミ属の類似した生活形から，亜寒帯針葉樹林の階層構造は下層から林冠層までほぼ同じ数種の樹種で構成された単純な特徴を示すとされる（西村・板谷, 2014）．つまり，これらの森林では，林冠層から下層までの垂直的な階層においてトウヒ属とモミ属の互いの生育域が空間的に重なり合うような構造的特徴を呈するが，そこには様々な資源をめぐる種間の競争も存在すると考えられる．ひとつの生態系内における生活形の類似した種の競争と共存を明確に説明することは，生態学においてもっとも関心のあるテーマのひとつであり，トウヒ属とモミ属が共存する北方針葉樹林の更新維持機構を解明するための重要な課題でもある．

亜寒帯針葉樹林における樹種共存パターンを説明する仮説として，幹の寿命や成長速度，繁殖特性（種子生産）などの生存能力に関わる生活史特性（Veblen, 1986），林冠攪乱による環境傾度（更新ニッチなど）に対する応答（Miyadokoro et al., 2004；Taylor et al., 2006），実生の定着に関わるマイクロサイトの特質（Simard et al., 1998；Narukawa et al., 2003；Mori et al., 2004），他個体との競争（Mori and Takeda, 2003；Nishimura et al., 2005）などに関する報告がある．同様に，日本の北方針葉樹林における樹種共存を促進する要因として，更新過程の違い，林床環境への応答特性，樹木間競争などの重要性が示されている（例えば，Kubota et al., 1994；Kubota and Hara, 1995；Hiura et al., 1996；Takahashi, 1997；Nishimura et al., 2010）．しかしながら，日本の北方針葉樹林で行われてきたこれらの研究では，地上から約2 m程度の高さに相当する，草本層から低木層へ達する稚樹の動態に及ぼす林床光環境やマイクロサイト（定着基質），樹木間競争の影響について同時に解析した研究例はほとんどなく（Iijima et

al., 2007), 北方針葉樹林の樹種共存に影響を及ぼす稚樹期における環境応答の種間差については十分に理解されていない。Nishimura et al. (2010) は、東大雪北方針葉樹林における胸高直径が 1 cm 以上の個体を対象とした各樹種の個体群動態と競争関係の解析から、エゾマツ、アカエゾマツ、およびトドマツの 3 樹種の共存には、下層での個体群動態の違いと異なる成長段階間での競争優位性の逆転が重要な役割を果たしていることを示した。同時に、これらの種間競争様式の結果は、種間の空間分布特性と密接に関連することを示唆しており、稚樹期の光をめぐる競争が森林の水平構造を決定する重要な要因であると考えられる。一方で、低木層以上に達した樹木において競争関係にない種間では、稚樹期における更新ニッチの違いや競争による生育場所の分化が、その後の成長段階における空間構造を決定する要因となることが推測される。つまり、稚樹期における林内環境に対する応答の違いが樹種の共存に重要な役割を果たしていると考えられる。

そこで、本研究では北海道東大雪北方針葉樹林に生育するエゾマツ、アカエゾマツ、およびトドマツの稚樹期における個体群動態と、それに及ぼす林床環境の影響について明らかにすることを目的とした。特に、各稚樹の光環境状態を定量的に把握する方法として全天写真から推定された林内光入射量を用いて、光環境に対する稚樹期の応答の種間差に着目し、これらの結果に先行研究である Nishimura et al. (2010) を加えた議論から、日本の北方針葉樹林における樹種共存のメカニズムについてより詳しく理解するための考察を行った。

2. 調査方法

2.1 調査地

本研究は北海道上川町層雲峡の大雪湖の近くに位置する通称東大雪北方常緑針葉樹原生林（北緯 43°40′，東経 143°06′，標高約 1000 m）において行われた。本調査地は大雪山国立公園第 1 種特別地区内、および大雪国有林内に位置し、植物群落保護林として伐採などの人為攪乱を受けていないわが国では希少な亜寒帯に成立する森林植生のひとつである。本林分内には胸高直径 1 m 以上樹高 30 m 以上の樹幹が多数存在し、平均的な林冠高は 25 m 以上に達していることから原生状態 (old-growth) にある森林と考えられる。調査地から北西に約 30 km の距離にある標高 324 m の上川町の観測所では、年平均気温は約 5°C、月最高気温は 8 月の約 19°C、月最低気温は 1 月の約 -9°C である (Nishimura et al., 2010)。また、調査地から北西に約 14 km の距離にある層雲峡のアメダス観測地点における年降水量は約 1100 ~ 1200 mm である。調査地のある標高約 1000 m における気温を推定（温度低減率 100 m あたり 0.55°C）する

と年平均気温は約 1.5°C となり、また、暖かさの指数は 31.3°C・月であることから、本調査地付近は亜寒帯針葉樹林の成立する気候条件（堤, 1989）であることがわかる。本調査地では 11 月～翌 5 月の約 7 カ月間近く林内に積雪がみられ、最大積雪深は 1 m 以上になる。本調査林分の土壌はポドゾル化が進行した褐色森林土壌である。また、林内の平均傾斜角は 10° 以下と、地形は比較的緩やかな場所である。

本調査地に成立している北方常緑針葉樹林における優占樹種は、トドマツ (*Abies sachalinensis*)、エゾマツ (*Picea jezoensis*) とアカエゾマツ (*Picea glehnii*) の常緑針葉樹である。また、調査林分内には、高木性の落葉広葉樹のダケカンバ (*Betula ermanii* Cham.)、小高木性のオガラバナ (*Acer ukurunduense* Trautv. et Mey.)、ナナカマド (*Sorbus commixta* Hedl.)、エゾノバッコヤナギ (*Salix hultenii* Floderus var. *angustifolia* Kimura)、林床では高さ 50 cm 以下の低木種のオオバスノキ (*Vaccinium smallii* A. Gray)、ウスノキ (*Vaccinium hirtum* Thunb.)、ヒロハツリバナ (*Euonymus macropterus* Rupr.)、エゾヒョウタンボク (*Lonicera alpigena* Linn. var. *glehnii* Nakai) などが出現し、大雪山地域で広くみられるクマイザサ (*Sasa senanensis* Rehder) が密生している。なお、本論文中の学名は大井・北川 (1983) による。

2.2 現地調査

調査地内の原生状態にある北方針葉樹林に 1999 年に面積 2 ha (200 m×100 m) の調査区を設定した。なお、本林分は 1954 年 9 月に北海道に上陸した台風 15 号（通称洞爺丸台風）により大きな攪乱を受けていない場所で、その他人為攪乱などの痕跡はほとんどみられない。ただし、この洞爺丸台風の攪乱以降に枯死木を伐採したと思われる根株がいくつかみられるため、本調査区はできるだけそのような場所を避けて設定を行った。調査区内に出現した胸高直径 5 cm 以上の樹木を対象に、1999 年には 2 ha 調査区内の 1.5 ha を、2000 年には 0.5 ha において毎木調査を行った。さらに、2000 年には 2 ha 調査区内で樹高 50 cm 以上、胸高直径 5 cm 未満の下層木について毎木調査を行った。毎木調査は、樹種、根元位置、階層（林冠層および下層）を記録し、胸高周囲、樹高（地面から高さ 3 m までの幹のみ）の測定を行った。胸高直径 5 cm 未満の下層木については定着マイクロサイトを木質基質上（根株、倒木、生存幹の地上根張り部）か土壌に区別して記録した。2004 年 9 月、2008 年 9 月、2013 年 8 月の計 3 回、前回の調査時に生存していたすべての個体について再調査を行った。それぞれ再調査時に死亡していた個体については死亡状態を記録し、生存幹については、前回調査と同様の方法で胸高周囲と樹高を再測定した。また、新たに樹高が 50 cm 以

上になった個体を新規加入個体として扱い, 調査開始時と同様に, 樹種, 根元位置, 定着マイクロサイトを記録して, 樹高を測定した。

毎木調査の際には 2 ha 調査区内の 5 m × 5 m の区画における林冠状態 (ギャップまたは閉鎖林冠) を記録した。本研究では各区画の地上から高さ 15 m 以上の位置における林冠被度が目視により約 30% 未満であるときにギャップと定義した (Nishimura et al., 2010)。なお, 本研究での林冠の基準は樹高測定データから推測した本林分の林冠高 (平均的には 15~25 m) に基づいて決定した。また, 林床光環境を定量的に把握するために, 2012 年 6 月 (9 月に数か所取り直しを行った) に 2 ha 調査区内の中央部分 100 m × 100 m 区内において, 5 m × 5 m 格子の交点 441 か所で全天写真の撮影を行った。撮影は地上から高さ約 2 m で行い, できるだけ曇天時に撮影を行った。全天写真撮影は NIKON 社製デジタルカメラ COOLPIX4500 に同社製 FISHEYE コンバート FC-E8 魚眼レンズを装着したものをを用いて, 林冠開空程度により露出が過剰にならない, かつ, 葉枝の動きによる画像のぶれがないように, 絞り値 5.3 とシャッター速度 1/2000 秒の組み合わせに設定して, できるだけ同一日の 2~3 時間以内に行った。なお, 撮影後, 現地または研究室において撮影した写真を PC モニターで確認を行い, 露出が過多または過少, あるいは不鮮明であった場合には再度撮影を行った。

2.3 解析方法

2.3.1 林冠動態

本研究では, 2 ha 調査区内を 5 m × 5 m に分割した 800 個の全区画のうちギャップに判別された区画数から, 次式によりギャップ面積割合を算出した。

$$\text{ギャップ面積割合 (\%)} = \frac{\text{ギャップ区画数}}{\text{全区画数}} \times 100 \quad (1)$$

また, 1 年間にギャップが形成される速度をギャップ形成率, 逆に, ギャップが閉鎖する速度を林冠閉鎖率として, これらの値を, それぞれ次式により推定した (西村・真鍋, 2006)。

$$\text{ギャップ形成率 (\%/年)} = \left(\frac{\text{ある調査期間内に閉鎖林冠からギャップに変化した区画数}}{\text{全区画数}} \right) \times \left(\frac{1}{\text{調査期間}} \right) \times 100 \quad (2)$$

$$\text{林冠閉鎖率 (\%/年)} = \left(\frac{\text{ある調査期間内にギャップから閉鎖林冠に変化した区画数}}{\text{全区画数}} \right) \times \left(\frac{1}{\text{調査期間}} \right) \times 100 \quad (3)$$

2.3.2 樹木個体群動態

本研究では, まず, 調査林分の樹高 50 cm 以上の樹木群集構造を把握するために, 面積 2 ha 調査区内の 2008 年における各出現樹種の階層別幹数 (林冠木と下層木) および相対幹密度を算出し, 樹高 1.3 m 以上の

すべての幹の胸高周囲長から樹種ごとに胸高幹断面積合計 (BA) を算出した。一方, 全天写真撮影は 2 ha 調査区内の中央部分 100 m × 100 m (面積 1 ha 区) について行ったため, 稚樹の個体群動態やそれに及ぼす環境要因の解析については, 100 m × 100 m 区内の毎木調査データのみを使用した。また, 稚樹の個体群動態の解析には 2008 年時点で樹高が 50 cm 以上かつ 200 cm 以下の稚樹を対象として, 2008~2013 年の期間における年あたりの死亡率, 新規加入率, および個体群平均回転率を, それぞれ以下の式で算出した (Sheil and May, 1996; Laurance et al., 2009)。ここで, N_i , N_e , および N_s は, それぞれ, 調査期間の初めに生存していた本数, t 年後に生存していた本数, および t 年間生残した本数である。

$$\text{死亡率 (\%/年)} = \ln\left(\frac{N_i}{N_s}\right) \times 1/t \times 100 \quad (4)$$

$$\text{新規加入率 (\%/年)} = \ln\left(\frac{N_e}{N_s}\right) \times 1/t \times 100 \quad (5)$$

$$\text{個体群平均回転率 (\%/年)} = \left(\frac{\text{死亡率} + \text{新規加入率}}{2} \right) \quad (6)$$

2.3.3 林床相対光量の算出

100 m × 100 m 区の林内 441 か所で撮影された全天写真のデジタル画像から地上高 2 m 付近の林内光環境を定量化するために, フリーソフトである植生画像解析プログラム LIA for Win32 の太陽光入射シミュレーション機能を用いて, 林冠の開空度や, 林冠上における全天日射光量に対する撮影地点に到達する林内の光量子束密度の透過割合を表す値である, DSF (direct site factor), ISF (indirect site factor), TSF (total site factor) の推定を行った (Whitmore et al., 1993)。なお, 本研究では, DSF, ISF, TSF を, それぞれを直達光, 散乱光, 全光の林内入射割合と定義した。全天日射光量と DSF, ISF, TSF の推定期間は, 東大雪地域における樹木成長の開始や終了時期を考慮して 6~9 月とした。また, 撮影地点における散乱光, 直達光, および全光の林内入射割合 (%) の等値線図を作成した。さらに, 各樹木個体の根元位置に対応する調査区内の x 座標と y 座標の各光成分の入射割合を推定するために, ノンパラメトリック回帰のひとつである局所重み付け回帰平滑化法を平面に応用した手法 (Roff, 2006) をもちいた。

2.3.4 稚樹の個体群動態や樹高成長と林床環境との関係

稚樹の新規加入に影響を及ぼす重要な要因を推定するため, 2013 年に新たに樹高 50 cm 以上となった個体を対象に, 直達光林内入射割合, 散乱光林内入射割合, マイクロサイト (木質基質と土壌), 林冠状態の影響についての検討を行った。100 m × 100 m 区を 5 m × 5 m に

区切り，各方形区における各樹種の稚樹の新規加入個体数を目的変数，直達光林内入射割合および散乱光林内入射割合を説明変数として，ポアソン分布を仮定した一般化線形モデル（GLM）により林床光環境の影響を検証した．林冠状態とマイクロサイトが新規加入に与える影響については，二項検定により検証した．なお，解析対象とした 100 m×100 m 区内の根株・倒木の木質マイクロサイトの面積割合は 5.3%（安藤ほか，未発表データ）で，本報告では生存幹の根張り部の出現面積割合はほとんどないものとして，この木質マイクロサイト面積割合を基準として二項検定をおこなった．

稚樹の生残や成長については，2008～2013 年の 5 年間ににおける生残割合および年平均樹高成長速度（cm/yr）を目的変数とし，期間初めの樹高サイズ，直達光林内入射割合，散乱光林内入射割合，定着マイクロサイト（木質基質と土壌），および，混み合い度の 5 つの指標を説明変数にする一般化線形モデル（GLM）を構築した．各樹幹の 5 年間の樹高成長量は 2013 年に測定された樹高から 2008 年の樹高を差し引いて算出したが，本解析では，これらの値がマイナスになった場合でも，マイナス成長データとして解析に使用した．ただし，2013 年時点で本研究の対象範囲である樹高 50 cm よりも樹高が小さくなった個体については解析から除外した．また，ある対象個体の混み合い度は，以下の式で算出した（Prévosto et al., 2000）．ここでは他個体は，対象個体の半径 150 cm 以内に位置する対象個体よりも樹高が高い個体と定義した．個体間距離は 2 個体間の根元位置から算出し，この値が 1 cm 未満の場合は 1 cm として計算を行った．

$$\text{混み合い度} = \sum \tan^{-1} \left[\frac{(\text{他個体の樹高} - \text{対象個体の樹高})}{\text{個体間距離}} \right] \quad (7)$$

なお，生残と成長のモデルでは，それぞれベルヌーイ分布と正規分布を仮定して解析をおこなった．本研究における全ての GLM の解析では，説明変数の係数が有意な変数を稚樹の動態に影響する要因として決定した．また，説明変数間における相関分析を行い，強い相関がないことを事前に確認した．

3. 結果と考察

3.1 林分構造

2008 年における面積 2 ha 調査区内の樹高が 50 cm 以上の幹数は 4925 本で，調査区に出現した 7 樹種のうち，トドマツの出現幹数が最も多かった（表 1）．次いでエゾマツ，アカエゾマツの順で出現幹数が多く，これら 3 樹種で林分の全幹数の 93.6% を占めていた．階層別の幹数については，林冠層ではエゾマツとトドマツの幹数の割合が高く，それぞれ林冠木の 38.7% と 35.1% を占めており，下層ではトドマツが 56.5% を占めて，最も

出現割合が高かった．アカエゾマツの出現割合は，林冠層・下層ともに他の針葉樹に比べて最も低かった．これら 3 樹種の林冠木の胸高直径の平均値（±標準誤差）は，トドマツ 38.2（±0.9）cm，エゾマツ 53.8（±1.5）cm，アカエゾマツ 53.2（±2.4）cm で，さらに，最大胸高直径はそれぞれ 71.6 cm，109.1 cm，107.4 cm であったことから，全体的にトウヒ属 2 種の幹サイズはモミ属のトドマツに比べて大きい傾向があった．調査区内の全胸高断面面積合計は 45.7 m² ha⁻¹ で，エゾマツはそのうちの 47.4% を占め，針葉樹 3 樹種の中で胸高断面面積の優占割合が最も高い樹種であった．このように，亜寒帯針葉樹林においてモミ属に比べてトウヒ属の最大個体サイズが大きいことは世界的によく知られた現象である（Veblen, 1986；Taylor et al., 1996；Kubota, 1997；Antos and Parish, 2002a, b）．また，日本の亜高山帯林では，トウヒの寿命はモミ属のオオシラビソやシラビソに比べて長く（Miyadokoro et al., 2003；Mori and Takeda, 2004），同様に北海道の北方針葉樹林においてもトドマツに比べてエゾマツやアカエゾマツの寿命が長いことが報告されている（Suzuki et al., 1987）．従って，本調査林分では，エゾマツとアカエゾマツの寿命の長さから，これら 2 樹種はトドマツに比べてより長く林冠層に留まると考えられ，これら 3 樹種の林冠層での動態の違いは下層木の更新を左右する重要な現象であると推測される．

3.2 調査区内の林冠状態とその 5 年間の変化

2008 年における 2 ha 調査区内のギャップ面積割合は 33.0% で，2013 年には 34.0% とわずかに増加した．2008～2013 年の 5 年間ににおけるギャップ形成速度は 0.5% yr⁻¹，林冠閉鎖速度は 0.3% yr⁻¹ と推定され，これらの値から推定された林冠の平均回転時間（西村・真鍋，2006）は 267 年と計算された．この結果は，ドイツの北方針葉樹林（Kathke and Bruehlheide, 2010）や日本の亜高山帯針葉樹林（Henbo et al., 2006）における

表 1：東大雪北方針葉樹林の 200 m×100 m 調査区における出現樹種と 2008 年の林冠と下層における各樹種の出現幹数（樹高 ≥ 50 cm）．

Table 1：The number of stems (height ≥ 50cm) for species in canopy and understory layers in 2008 in a 200m×100m study plot which was established in a sub-boreal evergreen coniferous forest of Higashi Taisetsu.

樹種名	2008 年における出現幹数（2 ha ⁻¹ ）		
	林冠	下層	合計
トドマツ	147	2546	2693
エゾマツ	162	1342	1504
アカエゾマツ	75	338	413
ダケカンバ	35	169	204
他樹種 ¹⁾	—	111	111
全樹種	419	4506	4925

¹⁾オガラバナ，ナナカマド，エゾノバッコヤナギ

表2：東大雪北方針葉樹林における100 m×100 m 区内の林内441点における全天写真から推定した林冠上の太陽放射光量に対する林内入射光量の割合の平均値（括弧内は範囲）。

Table 2: Means and standard deviations of the site factors estimated from hemispherical photos, which were taken at 441 points in a 100m×100m area in a sub-boreal evergreen coniferous forest of Higashi Taisetsu (Values in parentheses are the range of the site factors).

林内入射割合の平均値±標準偏差（%）		
直達光	散乱光	全光
11.0±6.2 (0.5–33.1)	12.3±5.0 (2.8–36.9)	11.2±5.7 (2.0–31.6)

近年の林冠の回転時間の推定値と類似しており、一方で、温帯に成立する落葉広葉樹林や照葉樹林に比べて非常にゆっくりした林冠動態である（真鍋，2011）ことが推測された。

3.3 林床光環境

面積2 ha 調査区内中央部分100 m×100 m 区内の5 m×5 m 格子の交点441か所で撮影した全天写真の解析の結果から、地上2 mの高さにおける平均開空度は

6.7%と計算され、ギャップ面積割合から推測される林冠の開空程度に比べて、稚樹上部の開空程度は、下層木の存在により、かなり小さくなることが示された。また、林床の直達光、散乱光、全光の入射割合の平均値±標準偏差は、それぞれ、11.0±6.2%、12.3±5.0%、11.2±5.7%であった（表2）。さらに、各光成分における観測値の頻度分布は平均値よりやや小さい方に偏る傾向があり（図1）、直達光入射割合の中央値は9.6%で、5～10%の値を観測した地点が多く、一方、散乱光入射割合の中央値は11.2%で、7.5～12.5%の値を観測した地点が多かった。一般に、観測場所の緯度により太陽高度が低くなるほど、林床の直達光に対する散乱光の割合は大きくなる傾向があり、本調査区内の林床においても、散乱光の入射する割合は相対的に直達光の入射割合に比べて高い地点が多いことがわかった。

林内に入射する全光に対する散乱光や直達光の割合を空間的に把握することは重要である。そこで、直達光と散乱光の空間分布の違いを明らかにするために、各光成分の林内入射割合の等値線図（図2）を示すと、本林分の林床では直達光と散乱光の空間的な相関が高い状態で

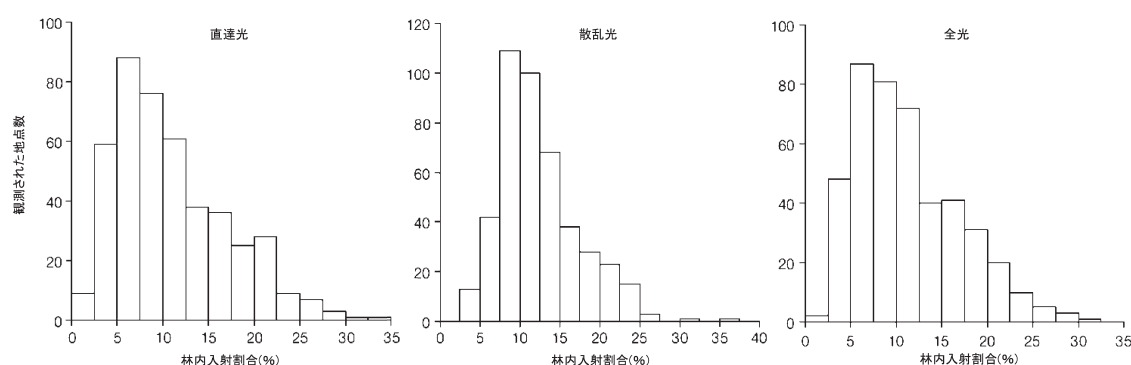


図1：東大雪北方針葉樹林における100 m×100 m 区内の林内441点の全天写真から推定した林冠上の太陽放射光量に対する林内入射光量の割合のヒストグラム。

Fig. 1: Frequency distributions of the site factors estimated from hemispherical photos, which were taken at 441 points in a 100m×100m area in a sub-boreal evergreen coniferous forest of Higashi Taisetsu.

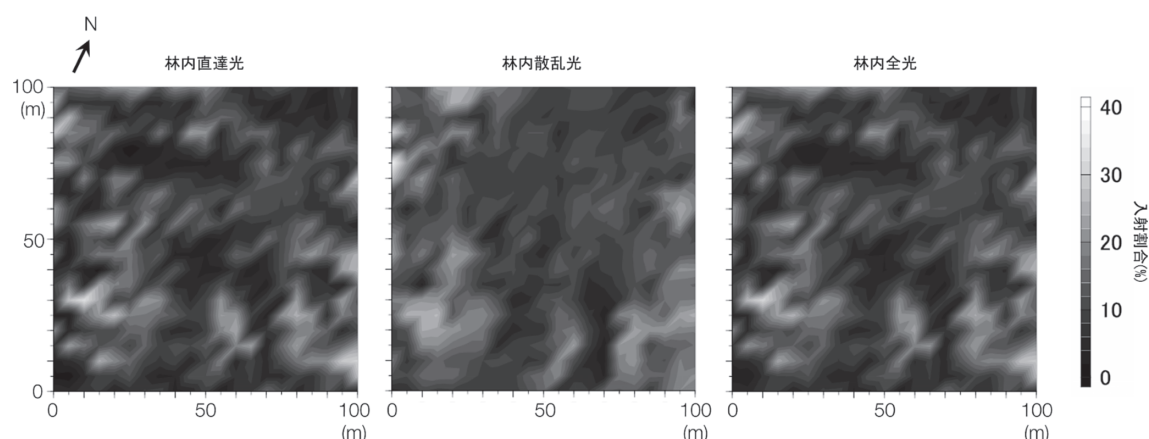


図2：東大雪北方針葉樹林における100 m×100 m 区内の林内441点の全天写真から推定した林冠上の太陽放射光量に対する林内入射光量の割合の等値線図。

Fig. 2: Isopleth maps in a 100m×100m area for the site factors estimated from hemispherical photos, which were taken at 441 points in the area in a sub-boreal evergreen coniferous forest of Higashi Taisetsu.

はないことがわかった。つまり、この結果は、本林分の林床光環境が必ずしも直上の林冠状態に決定されているわけではないことを示唆している。また、林床に入射する直達光と散乱光の特性は、調査地が位置する緯度などに影響されることが知られており (Whitmore et al., 1993), 中緯度にある本調査林分では林冠状態と林床への散乱光や直達光の入射割合が一致しないと考えると、林分の林冠状態だけでなく、直達光や散乱光の入射特性が反映された微細な林床光環境の違いが、各樹種の稚樹の動態特性に影響する一因であると推測される。

3.4 各樹種の稚樹のサイズ構造と出現特性

本研究の対象とする 2 ha 調査区内の中央部分の 100 m×100 m 区内における、樹高が 50 cm 以上で 200 cm 以下の稚樹の出現幹数は、トドマツ 774 本、エゾマツ 573 本、アカエゾマツ 84 本で、トドマツ稚樹の出現幹数がもっとも多く、アカエゾマツに比べて約 9 倍の出現幹数であった。また、各樹種における樹高が 50 cm 以上、かつ、200 cm 以下である各サイズ階級の幹数は、

樹高が大きくなるとともに、少なくなる傾向があり、特に、エゾマツではその傾向が顕著であった (図 3)。一方、アカエゾマツは最小サイズと中間サイズにピークがあるサイズ構造を示し、樹高 200 cm 付近の幹はほとんどみられなかった。さらに、2013 年の死亡幹はどの樹種も小サイズで多くみられ、樹高が大きくなるにつれて死亡幹数は減少した (図 3)。

100 m×100 m 区内の稚樹の空間分布について比較すると、トドマツとエゾマツは調査区内の大部分の場所に分布していたが、アカエゾマツは、他樹種に比べてまばらな分布であり、一部稚樹の出現していない場所がみられた (図 4)。また、どの樹種も強く集中して分布する傾向があり、直線的な空間分布を示す場所は倒木上での定着に関係していると推測された。さらに、各稚樹の定着したマイクロサイトを木質と土壌・岩で分類して出現割合を算出すると、木質上に出現した稚樹の割合はトドマツ 79%, エゾマツ 95%, アカエゾマツ 86%と、どの樹種でも稚樹の定着している場所は倒木や根株などの空間的に偏ったマイクロサイトであり (二項検定、いずれ

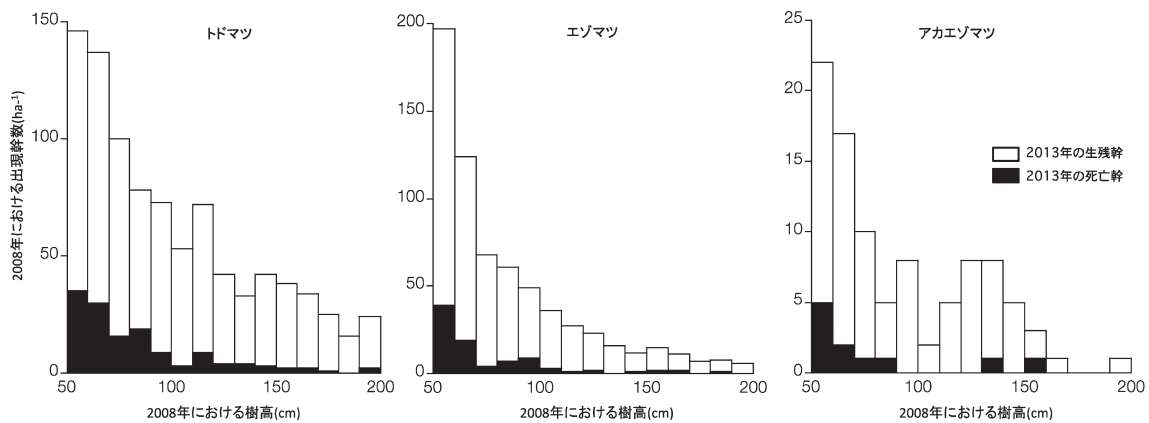


図 3：東大雪北方針葉樹林の 100 m×100 m 区において 2008 年に生存していた針葉樹 3 樹種稚樹 (樹高 ≥ 50 cm かつ ≤ 200 cm) の樹高ヒストグラム。

Fig. 3: Stem height class distributions of living saplings of three evergreen coniferous species (height ≥ 50cm, and ≤ 200cm) in 2008 in a 100m×100m area in a sub-boreal evergreen coniferous forest of Higashi Taisetsu.

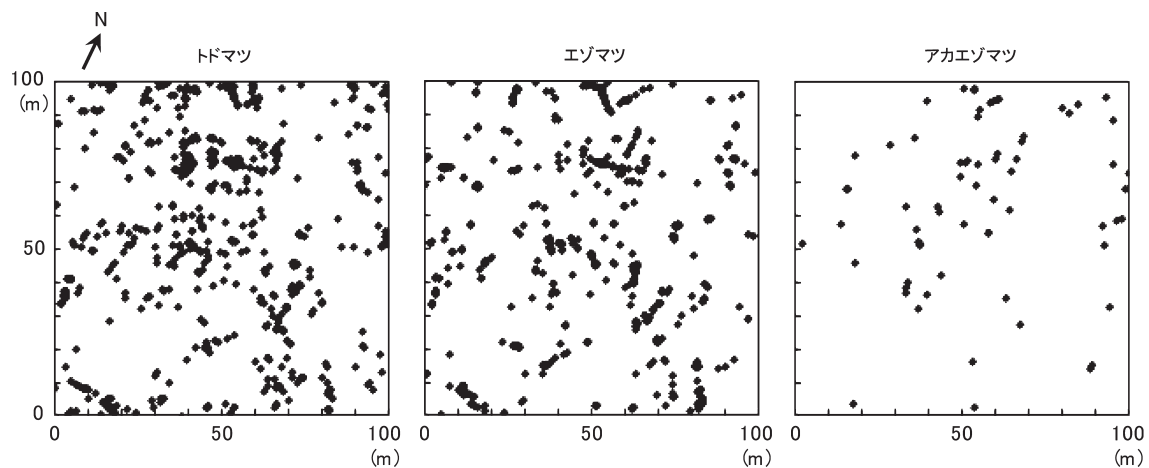


図 4：東大雪北方針葉樹林の 100 m×100 m 区における針葉樹 3 樹種稚樹 (樹高 ≥ 50 cm かつ ≤ 200 cm) の空間分布。

Fig. 4: Spatial distributions of saplings of three evergreen coniferous species (height ≥ 50cm, and ≤ 200cm) in a 100m×100m area in a sub-boreal evergreen coniferous forest of Higashi Taisetsu.

も $p < 0.001$ で有意), トウヒ属 2 樹種の結果についてはこれまでの報告と類似していたが, 本調査区内におけるトドマツの木質マイクロサイトでの出現割合はやや低い値であることがわかった (Kubota et al., 1994; Hiura et al., 1996; Narukawa et al., 2003)。

2008 年における 100 m×100 m 区内のギャップの面積割合は 34.5%と, 2 ha 調査区全体とほぼ同じ値であった。また, 2008 年における各樹種の稚樹の出現に及ぼす林冠状態の影響を明らかにするために, 2008 年以前の林冠動態を解析した結果, 100 m×100 m 区内において 1999~2008 年の 9 年間に常にギャップであった面積割合は 21.8%で, 一方, 常に閉鎖林冠状態であった割合は 65.8%であった。これらの 9 年間における林冠動態の履歴に基づく閉鎖林冠下とギャップ内での各樹種の出現割合を比較すると, エゾマツの稚樹の出現は, 1999~2008 年の 9 年間常にギャップ内であった場所に多く (二項検定, $p = 0.048$ で有意), アカエゾマツでは常に閉鎖林冠下であった場所に多かった (二項検定, $p = 0.028$ で有意)。一方, トドマツの稚樹の出現は閉鎖林冠下またはギャップ内に偏る傾向はなかった (二項検定)。この結果は, 林冠状態に対する稚樹期の更新特性が樹種より異なっていることを示唆している。ところが, 北方針葉樹林における稚樹の生残や成長が必ずしもギャップ内で有利であるとは限らないという報告がある (Nishimura et al., 2010; Duchesne and Prévost, 2013)。また, 温帯林や熱帯林での樹種の多様性の維持に果たすギャップダイナミクスの役割は相対的に重要ではないことが議論されている (Brokaw and Busing, 2000)。さらに, ギャップ内ではこれらの樹種の下層木の更新や低木性樹種の成長により必ずしも林床光環境がよいとは限らないので, 林床へ到達するより微細な光条件を考慮すると, 直達光や散乱光の入射特性が稚樹の動態に影響していると推測される。

3.5 各樹種の稚樹個体群の動態特性

2008~2013 年の 5 年間における各樹種の稚樹の年平均死亡率は, $2.81 \sim 3.96\% \text{ yr}^{-1}$ の範囲にあり (表 3), トドマツの死亡率が最も高く, アカエゾマツでは最も低い傾向にあったが, 樹種による有意な死亡率の違いはなかった。なお, 胸高直径 1 cm 以上の下層木においてもエゾマツやアカエゾマツに比べてトドマツの死亡率は, 高い傾向にあった (Nishimura et al., 2010)。一方, エゾマツの年平均新規加入率は $6.21\% \text{ yr}^{-1}$ で, 新規加入率が $3.14\% \text{ yr}^{-1}$ と最も低いトドマツに比べて有意に高かった。この結果, 3 樹種における稚樹の個体群平均回転率は $3.55 \sim 4.82\% \text{ yr}^{-1}$ となった。胸高直径 1 cm 以上の個体群の回転率と比較して (Nishimura et al., 2010), エゾマツやアカエゾマツの稚樹期の個体群回転率は非常に高く, これらの樹種では成長にともない個体群回転率が小さくなる傾向があると推測された。一方, トドマツでは成長にともない個体群の回転率が大きく変化しない個体群動態の特徴を持っていることがわかった。

3.6 各樹種の稚樹の樹高成長特性

2008~2013 年の 5 年間生残した稚樹の樹高成長を推定するために, 各個体の 2013 年の樹高から 2008 年の樹高を差し引いたところ, 幹の傾きや根返りなどにより, 2008 年の樹高より小さくなる場合が観察された。特に, 2013 年の樹高が解析対象の 50 cm より小さくなる幹が 69 本あり, これらの個体は以下の解析から除外した。どの樹種も 2013 年の樹高が 2008 年の樹高より小さくなる個体が存在し, 全体の約 25% の 291 個体が樹高成長としてはマイナスの値を示した。なお, 本研究では 2008~2013 年の 5 年間の樹高の差を成長量と定義したため, この値が 0 未満であってもマイナス成長として計算したところ, 樹高の年成長速度の頻度分布は, どの樹種も $0 \sim 2 \text{ cm yr}^{-1}$ の階級を中心とした正規分布に近い形状を示した (図 5)。さらに, トドマツにおける稚樹

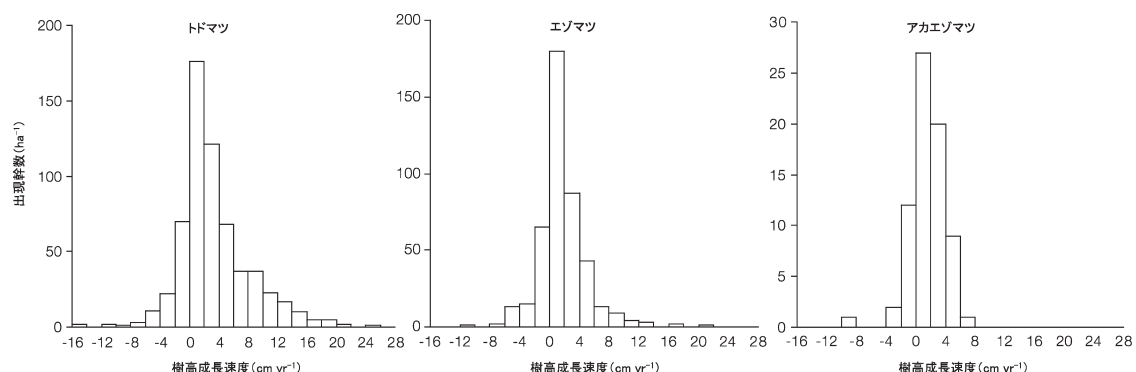


図 5: 東大雪北方針葉樹林の 100 m×100 m 区における針葉樹 3 樹種稚樹 (樹高 ≥ 50 cm かつ ≤ 200 cm) の 5 年間の樹高成長速度のヒストグラム。

Fig. 5: Frequency distributions of annual height growth of saplings of three evergreen coniferous species (height ≥ 50 cm, and ≤ 200 cm) during five years in a 100m×100m area in a sub-boreal evergreen coniferous forest of Higashi Taisetsu.

表3：東大雪北方針葉樹林の100 m×100 m 区における針葉樹3樹種稚樹（樹高≥50 cm かつ≤200 cm）の5年間の個体群動態および樹高成長速度。

なお、括弧内の数値はブートストラップ確率分布による95%信頼区間を示す。

Table 3: Population dynamics and annual height growth of the saplings of three evergreen coniferous species (height ≥ 50cm, and ≤ 200cm) during five years in a 100m×100m area in a sub-boreal evergreen coniferous forest of Higashi Taisetsu. Values in parentheses show 95% bootstrap confidence interval.

樹種名	2008年における 出現幹数 (ha ⁻¹)	平均樹高±標準 偏差 (cm)	年死亡率 (% yr ⁻¹)	年新規加入率 (% yr ⁻¹)	個体群回転率 (% yr ⁻¹)	平均樹高成長 速度 (cm yr ⁻¹)
トドマツ	774	102.2±40.6	3.96 (3.31–4.63)	3.14 (2.56–3.75)	3.55 (3.14–4.00)	3.2 (2.8–3.6)
エゾマツ	573	85.1±35.3	3.42 (2.73–4.09)	6.21 (5.32–7.15)	4.82 (4.23–5.38)	1.6 (1.3–1.9)
アカエゾマツ	84	92.5±35.2	2.81 (1.23–4.52)	4.84 (3.01–7.16)	3.83 (2.51–5.30)	1.4 (0.9–1.9)

表4：東大雪北方針葉樹林の100 m×100 m 区における各稚樹の5年間の生残に関して林床環境から説明するモデルの解析結果。

なお、括弧内の数値は標準誤差を示す。また、太字の切片と回帰係数は $p < 0.05$ で有意であることを示す。

Table 4: Estimated parameters of GLM models for the effects of forest floor environments on the survival of three evergreen coniferous species during five years in a 100m×100m area in a sub-boreal evergreen coniferous forest of Higashi Taisetsu. Values in parentheses show standard error, and intercepts or parameters marked in bold are significant at $p < 0.05$.

樹種名	切片	回帰係数				
		樹高	直達光	散乱光	混み合い度	マイクロサイト
トドマツ	0.076(0.538)	0.011(0.003)	0.010(0.029)	0.093(0.038)	−0.376(0.064)	−0.268(0.280)
エゾマツ	0.523(0.821)	0.006(0.005)	0.009(0.040)	0.066(0.040)	−0.380(0.061)	0.560(0.533)
アカエゾマツ	−3.858(2.469)	0.014(0.014)	0.158(0.120)	0.262(0.168)	−0.252(0.216)	1.075(1.024)

の樹高成長速度の平均値は、トウヒ属の2樹種に比べて有意に大きく、トウヒ属の約2倍の3.2 cm yr⁻¹であった（表3）。一方、トウヒ属の稚樹の年成長速度の平均値には大きな違いはなく、アカエゾマツの樹高成長速度がやや小さい傾向にあった。以上から、モミ属のトドマツは、稚樹期の生残や新規加入においてトウヒ属2種に比べて劣勢であるが、樹高成長速度では優勢であることが示された。また、アカエゾマツの出現幹数は稚樹期だけでなく下層や林冠層でもエゾマツに比べて少なく、稚樹の成長速度に違いがないこれら2種の出現幹数の違いは、実生定着過程や稚樹期の新規加入特性に関係していると推測される（Kubota, 1997）。

3.7 稚樹の動態に及ぼす環境要因の検出

各樹種の生残・死亡や樹高成長に及ぼす影響として様々な環境要因が考えられるが、本研究ではマイクロサイト（定着基質）、林冠状態（閉鎖林冠とギャップ）、林床入射光量、稚樹混み合い度、個体サイズについて検討を行った。しかしながら、ここでの解析では、モミ属とトウヒ属の稚樹や下層木の動態の違いに関係する要因として知られている林冠状態（Takahashi, 1997；Miyadokoro et al., 2004）が、本林分での稚樹の生残や樹高成長に影響を及ぼすという明確な傾向はどの樹種においても示されなかった。

そこで、稚樹の生残と成長の解析については、林床入

射光量（直達光と散乱光）、稚樹混み合い度、個体サイズ、マイクロサイトを説明変数とした各樹種の生残や成長に及ぼす要因を検出する一般化線形モデル GLM による解析を行った。まず、稚樹の生残・死亡についての解析の結果をまとめると、トドマツの稚樹は、サイズが大きいほど生残しやすく、自個体より樹高の高い稚樹が混み合うほど死亡率が高くなり、散乱光の入射割合が高い場所ほど生残する可能性が高いことが示された（表4）。一方、エゾマツは隣接する稚樹の混み合い度が高いほど死亡する割合が高い傾向があった。なお、アカエゾマツの生残・死亡に影響する明確な環境要因は検出されず、これはアカエゾマツの死亡数が少なかったことが一因であると推測された。

次に、稚樹の樹高成長の解析の結果をみると、樹高サイズと混み合い度の影響については生残に関する傾向と同様であったが、一方、林内光入射割合の影響については、どの樹種もプラスの効果として検出され、トドマツとエゾマツでは散乱光の入射割合が、アカエゾマツでは直達光入射割合が大きいほど、稚樹の成長速度が大きいことが示された（表5）。

本林分における稚樹の新規加入に及ぼす環境要因の傾向についてまとめると、5 m×5 m 区画における新規加入数に及ぼす林内光入射割合の影響についての解析から、直達光の入射割合が高い場所ではトドマツとエゾマツの新規加入数が少なく、散乱光の入射割合が高い場所

表 5：東大雪北方針葉樹林の 100 m×100 m 区における各種樹の 5 年間の樹高成長に関して林床環境から説明するモデルの解析結果。

なお、括弧内の数値は標準誤差を示す。また、太字の切片と回帰係数は $p < 0.05$ で有意であることを示す。

Table 5：Estimated parameters of GLM models for the effects of forest floor environments on the height growth of three evergreen coniferous species during five years in a 100m×100m area in a sub-boreal evergreen coniferous forest of Higashi Taisetsu. Values in parentheses show standard error, and intercepts or parameters marked in bold are significant at $p < 0.05$.

樹種名	切片	回帰係数				
		樹高	直達光	散乱光	混み合い度	マイクロサイト
トドマツ	-2.026(0.946)	0.023(0.005)	0.038(0.049)	0.220(0.062)	-0.466(0.203)	0.311(0.458)
エゾマツ	-2.503(0.918)	-0.001(0.004)	0.029(0.044)	0.294(0.043)	-0.315(0.104)	0.931(0.669)
アカエゾマツ	-1.580(1.667)	0.003(0.010)	0.152(0.073)	0.119(0.083)	-0.117(0.230)	-0.026(0.820)

表 6：東大雪北方針葉樹林の 100 m×100 m 区における各種樹の 5 年間の新規加入に関して林内光入射割合から説明するモデルの解析結果。

なお、括弧内の数値は標準誤差を示す。また、太字の切片と回帰係数は $p < 0.05$ で有意であることを示す。

Table 6：Estimated parameters of GLM models for the effects of the site factors on the recruitment of three evergreen coniferous species during five years in a 100m×100m area in a sub-boreal evergreen coniferous forest of Higashi Taisetsu. Values in parentheses show standard error, and intercepts or parameters marked in bold are significant at $p < 0.05$.

樹種名	切片	回帰係数	
		直達光	散乱光
トドマツ	-0.714(0.338)	-0.156(0.031)	0.079(0.029)
エゾマツ	-2.155(0.266)	-0.060(0.021)	0.152(0.019)
アカエゾマツ	-2.364(0.810)	-0.022(0.068)	-0.033(0.076)

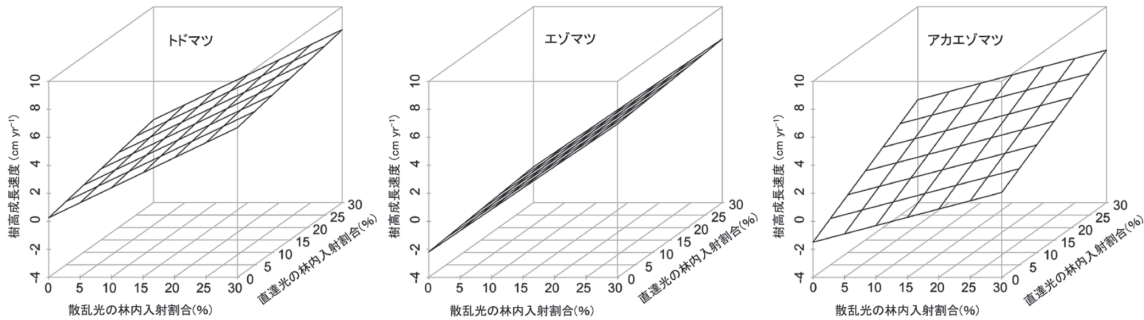


図 6：東大雪北方針葉樹林の 100 m×100 m 区における直達光と散乱光の林内入射割合に対する針葉樹 3 樹種稚樹（樹高 ≥ 50 cm かつ ≤ 200 cm）の樹高成長速度の応答パターン。

Fig. 6：Responses of the height growth of saplings of three evergreen coniferous species (height ≥ 50 cm, and ≤ 200 cm) to the direct and indirect site factors in a 100m×100m area in a sub-boreal evergreen coniferous forest of Higashi Taisetsu.

ほど多くなることがわかった（表 6）。一方、アカエゾマツでは散乱光も直達光も新規加入に対して有意な要因ではなかった。また、林冠状態と新規加入との関係について解析したところ、エゾマツとトドマツでは 2008～2013 年の 5 年間、常にギャップであった場所に有意に新規加入が偏っていることが示された（二項検定、それぞれ $p < 0.001$ と $p = 0.002$ で有意）。さらに、新規加入した稚樹の出現場所は、どの樹種でも木質上のマイクロサイトに強く偏ることが示され（二項検定、いずれも $p < 0.001$ で有意）、2008 年の稚樹生存個体の出現場所の傾向と同様に、モミ属のトドマツよりトウヒ属の 2 種において新規加入が木質マイクロサイトに偏る傾向が顕著であり、特に、二項検定による信頼区間の比較から、

エゾマツとトドマツの新規加入個体の木質マイクロサイトへの依存程度（出現割合はそれぞれ 96.6%と 77.8%）に有意な違いが検出された（木質マイクロサイト出現割合の信頼区間、それぞれ 93～99%と 69～85%）。

3.8 稚樹の樹高成長と林床光環境との関係

3 樹種の稚樹の樹高成長と林内光環境との関係が散乱光と直達光により異なることから、樹高成長の応答を、散乱光と直達光に対するパターンとして示した（図 6）。ここでは、説明変数を直達光入射割合と散乱光入射割合に絞って GLM による解析を行い、推定された各パラメータをもとに予測モデルを作成した。トドマツとエゾマツの樹高成長は、散乱光入射割合が大きくなるにつれ

て増加するが、直達光入射割合が大きくなってもほとんど増加しないパターンを示した。また、散乱光入射割合が小さい時のトドマツの樹高成長はエゾマツに比べて大きく、散乱光入射割合が大きくなるにともないエゾマツの樹高成長の増加量がトドマツに比べて大きくなることが示された。一方、アカエゾマツの樹高成長速度は、散乱光入射割合に比べて直達光入射割合が増加すると顕著に高くなる傾向があり、林床に入射する直達光と散乱光の特性の違いが3樹種の稚樹の樹高成長パターンを決定する重要な要因であることが明らかとなった。しかしながら、本結果は、一見するとギャップでの稚樹の出現や新規加入における樹種による違いと矛盾する点もあるが、これは、本調査地の緯度に影響される太陽光入射角度から推測して、直達光と散乱光の林床入射割合が林冠状態と一致しないことが一因であると考えられる。

4. まとめ

本研究は北半球の中高緯度地域にある、ユーラシア大陸・北アメリカ大陸の東西にそって帯状に分布する北方針葉樹林の維持機構と環境変動に対する森林樹木群集の応答を明らかにすることを目的として行われたものである。日本では、北方針葉樹林の分布は北海道中部以北・以東に限られ、特に、明治時代以降の人為攪乱などの影響により、現在、原生状態の北方針葉樹林の分布は限られており、その大部分は大雪山周辺地域にみられるだけとなっている。一般に北方針葉樹林の構成樹種は少なく (Antos and Parish, 2002a, b; Taylor et al., 2006)、本調査林分の林冠構成樹種としては、アカエゾマツ・エゾマツ・トドマツの常緑針葉樹3種と落葉広葉樹のダケカンバの計4樹種のみであった。これらの主要な常緑針葉樹3樹種はトウヒ属 *Picea* spp.とモミ属 *Abies* sp.であり、亜高山帯常緑針葉樹林の樹種出現パターン (Miyadokoro et al., 2003, Mori and Takeda, 2004) と類似した数樹種が共存する林分構造である。また、これらの森林における生活形の類似するトウヒ属とモミ属の共存の維持には、自然攪乱や下層における光環境、実生の定着マイクロサイト、競争関係、生活史特性などの役割が知られている (Hiura et al., 1996; Antos and Parish, 2002a; Mori et al., 2007; Mori and Komiyama, 2008)。亜寒帯林でのトウヒ属の実生の定着はモミ属に比べてマイクロサイトの影響を受けやすく (Simard et al., 1998; Takahashi et al., 2000; Narukawa et al., 2003; Mori and Takeda, 2004; Mori et al., 2004; Iijima et al., 2009)、また、閉鎖林冠下のような暗い林床ではモミ属の稚樹の成長速度はトウヒ属に比べて大きい (Mori and Takeda, 2003) が、林冠層でのトウヒ属の個体サイズはモミ属に比べて大きく、その寿命も長い (Antos and Parish, 2002a, b) とされている。北海道の

北方針葉樹林においても同様に、トドマツの実生や稚樹はエゾマツやアカエゾマツに比べて耐陰性が高く、より暗い林床での成長や生残に有利であることが知られている (Iijima et al., 2009; Bontempo e Silva et al., 2012)。

先行研究である Nishimura et al. (2010) は、東大雪北方針葉樹林において胸高直径 1 cm 以上の樹木の個体群動態や空間分布、種間の競争関係を解析したところ、異なる成長段階による3樹種の競争関係が各樹種の生活史特性のトレードオフや空間分布の特徴とも関連していることを示した。トドマツはトウヒ属2種に比べて死亡率が高く、寿命が短い、個体群の新規加入速度において有利である。一方、トドマツに比べて林冠層での死亡率が低いトウヒ属2種は、寿命と個体サイズという生活史特性において競争的に優位にある。そのため、林冠層において空間分布が重なり合うトドマツとアカエゾマツの間には一方向的な競争関係が存在するが、空間分布が重ならないトドマツとエゾマツの間には一方向的な競争関係は存在しない。さらに、トドマツの下層での出現個体数はトウヒ属に比べて多く、下層木の空間分布が重なるエゾマツまたはアカエゾマツとの間において競争関係が存在する。ところが、アカエゾマツとエゾマツの下層木と林冠木の間では互いに空間分布が重ならず、一方向的な競争関係は存在しない。ただし、両樹種の下層木間および林冠木間の出現はどちらもランダムな空間分布関係にあり、競争関係は存在しない。同様に、日本の北方針葉樹林ではアカエゾマツとエゾマツが常に競争関係にないという結果が示されている (Kubota and Hara, 1995)。

上記のような樹種間の競争関係と空間分布相関を本研究結果から考察すると、下層木間ではランダムな分布相関を示すエゾマツとアカエゾマツは、倒木などの微細なサイト上での直達光と散乱光に対する稚樹成長の応答の違いにより更新の優劣が決定される。従って、稚樹期における林床光環境のような更新ニッチ (Grubb, 1977) が異なることがこれら2樹種の共存を促進していると推測される。ただし、本研究で示した2樹種の更新ニッチの違いは、林床光環境という林冠状態にも関連した要因に左右されている (Canham, 1989) が、樹種の多様性の維持に果たすギャップダイナミクス (ギャップ分割説) の役割は重要ではないという議論もある (Brokaw and Busing, 2000)。

一方、下層で同所的に出現するトドマツとエゾマツは、類似した散乱光依存性により互いに一方向的な競争関係にあり、下層から上層への成長段階においての光をめぐる競争と耐陰性の違いが林冠層での異所的な出現パターンをもたらす、これがこれら2樹種の共存を促進する現象として考えられる。さらに、トドマツとアカエゾマツの林冠層と下層での競争関係の逆転は、下層におけ

る直達光に依存したアカエゾマツの成長特性と耐陰性によるトドマツの成長優位性, 林冠層におけるこれらの2種の寿命と個体サイズの違いにより説明することができ, このような生活史特性と強く関連した競争様式がこれら2樹種の共存を維持していると考えられる。

以上, 本研究の結果から下層での各樹種の動態には微細なスケールでの光環境条件が関連していることが明らかとなった。さらに, 先行研究 (Nishimura et al., 2010) を加えて考察することにより, 稚樹期における林床の光環境に対する樹種間の応答の違いは, 各樹種の更新過程や競争様式とも関連しており, 北方針葉樹林の共存のメカニズムに重要な役割を果たしている結論された。

謝辞

本研究の一部は日本学術振興会科学研究補助金による研究課題 (21570027 および 25440233) として実施された。また, 本研究の現地調査にあたり, 北海道大学低温科学研究所による 2008~2013 年度の共同研究費, および, 環境省による 2008 年度と 2013 年度のモニタリングサイト 1000 補助金の支援を受けた。さらに, 現地での毎木調査や全天写真撮影に関して多大なご協力をいただいた, 森林総合研究所 田中信行博士, 名古屋大学大学院生命農学研究科 戸丸信弘博士, 三重大学大学院生物資源学研究科 鳥丸 猛博士, ならびに, 各調査時における当時の名古屋大学大学院生命農学研究科・北海道大学低温科学研究所・岡山大学大学院環境生命科学研究科の学生諸氏に感謝の意を表する。

引用文献

- 逢沢峰昭・木佐貫博光 (2014) バイオーームと森林—森にはどのような種類があるか—。教養としての森林学 (井出雄二 ほか 編): 59-73, 文永堂出版, 東京。
- Antos, J. A. and R. Parish (2002a) Dynamics of an old-growth, fire-initiated, subalpine forest in southern interior British Columbia: tree size, age, and spatial structure. *Can. J. For. Res.*, **32**, 1935-1946.
- Antos, J. A. and R. Parish (2002b) Structure and dynamics of a nearly steady-state subalpine forest in south-central British Columbia, Canada. *Oecologia*, **130**, 126-135.
- Archibald, O. W. (1995) *Ecology of world vegetation*. Chapman and Hall, London.
- Bontempo e Silva, E. A., Hasegawa, S. F., Ono, K., Sumida A., Uemura, S. and Hara, T. (2012) Differential photosynthetic characteristics between seedlings and saplings of *Abies sachalinensis* and *Picea glehnii*, in the field. *Ecol. Res.*, **27**, 933-943.
- Brokaw, N. and R. T. Busing (2000) Niche versus chance and tree diversity in forest gaps. *Trends Ecol. Evol.*, **15**, 183-188.
- Canham, C. D. (1989) Different responses to gaps among shade-tolerant tree species. *Ecology*, **70**, 548-550.
- Duchesne, L. and M. Prévost (2013) Canopy disturbance and intertree competition: implications for tree growth and recruitment in two yellow birch-conifer stands in Quebec, Canada. *J. For. Res.*, **18**, 168-178.
- Grubb, P. J. (1977) The maintenance of species-richness in plant communities: the importance of the regeneration niche. *Biol. Rev.*, **52**, 107-145.
- Henbo, Y., A. Itaya, N. Nishimura and S. Yamamoto (2006) Long-term canopy dynamics analyzed by aerial photographs and digital elevation data in a subalpine old-growth coniferous forest. *Ecoscience*, **13**, 451-458.
- Hiura, T., J. Sano and Y. Konno (1996) Age structure and response to fine-scale disturbances of *Abies sachalinensis*, *Picea jezoensis*, *Picea glehnii*, and *Betula ermanii* growing under the influence of a dwarf bamboo understory in northern Japan. *Can. J. For. Res.*, **26**, 289-297.
- Iijima, H., M. Shibuya and H. Saito (2007) Effects of surface and light conditions of fallen logs on the emergence and survival of coniferous seedlings and saplings. *J. For. Res.*, **12**, 262-269.
- Iijima, H., M. Shibuya and H. Saito (2009) Examination of the coexistence mechanism of two major conifers in Hokkaido, northern Japan, based on differences in suitable germination conditions and shade tolerance. *Ecoscience*, **16**, 352-360.
- Kathke, S. and H. Bruelheide (2010) Gap dynamics in a near-natural spruce forest at Mt. Brocken, Germany. *For. Ecol. Manage.*, **259**, 624-632.
- 小島 寛 (1994a) 北方域の生態系と環境変動—序論—。日本生態学会誌, **44**, 81-92.
- 小島 寛 (1994b) 北方林生態系と気候温暖化。日本生態学会誌, **44**, 105-113.
- Kubota, Y., Y. Konno and T. Hiura (1994) Stand structure and growth patterns of understorey trees in a coniferous forest, Taisetsuzan National Park, northern Japan. *Ecol. Res.*, **9**, 333-341.
- Kubota, Y. and T. Hara (1995) Tree competition and species coexistence in a sub-boreal forest, northern Japan. *Ann. Bot.*, **76**, 503-512.
- Kubota, Y. (1997) Demographic traits of understory trees and population dynamics of a *Picea-Abies* forest in Taisetsuzan National Park, northern Japan. *Ecol. Res.*, **12**, 1-9.
- Laurance, S. G. W., Laurance, W. F., Nascimento, H. E. M., Andrade, A., Fearnside, P. M., Rebello, E. R. G. and Condit, R. (2009) Long-term variation in Amazon forest dynamics. *J. Veg. Sci.*, **20**, 323-333.
- 真鍋 徹 (2011) 森林のギャップダイナミクス。森林生態学 (日本生態学会 編): 122-135, 共立出版, 東京。
- 松井哲哉・北村系子・志知幸治 (2011) 森林の分布と気候変動。森林生態学 (日本生態学会 編): 21-37, 共立出版, 東京。
- Miyadokoro, T., N. Nishimura and S. Yamamoto (2003) Population structure and spatial patterns of major trees

- in a subalpine old-growth coniferous forest, central Japan. *For. Ecol. Manag.*, **182**, 259–272.
- Miyadokoro, T., N. Nishimura, D. Hoshino and S. Yamamoto (2004) Dynamics of forest canopy and major tree populations over nine years in a subalpine old-growth coniferous forest, central Japan. *Ecoscience*, **11**, 130–136.
- Mori, A. and H. Takeda (2003) Light-related competitive effects of overstory trees on the understory conifer saplings in a subalpine forest. *J. For. Res.*, **8**, 163–168.
- Mori, A., E. Mizumachi, T. Osono and Y. Doi (2004) Substrate-associated seedling recruitment and establishment of major conifer species in an old-growth subalpine forest in central Japan. *For. Ecol. Manag.*, **196**, 287–297.
- Mori, A. and H. Takeda (2004) Effects of undisturbed canopy structure on population structure and species coexistence in an old-growth subalpine forest in central Japan. *For. Ecol. Manag.*, **200**, 89–100.
- Mori, A. S., E. Mizumachi and A. Komiyama (2007) Roles of disturbance and demographic non-equilibrium in species coexistence, inferred from 25-year dynamics of a late-successional old-growth subalpine forest. *For. Ecol. Manag.*, **241**, 74–83.
- Mori, A. S. and A. Komiyama (2008) Differential survival among life stages contributes to co-dominance of *Abies mariesii* and *Abies veitchii* in a sub-alpine old-growth forest. *J. Veg. Sci.*, **19**, 239–244.
- Narukawa, Y., S. Iida, H. Tanouchi, S. Abe and S. Yamamoto (2003) State of fallen logs and the occurrence of conifer seedlings and saplings in boreal and subalpine old-growth forests in Japan. *Ecol. Res.*, **18**, 267–277.
- Nishimura, N., T. Hara, M. Kawatani, D. Hoshino and S. Yamamoto (2005) Promotion of species co-existence in old-growth coniferous forest through interplay of life-history strategy and tree competition. *J. Veg. Sci.*, **16**, 549–558.
- Nishimura, N., K. Kato, A. Sumida, K. Ono, H. Tanouchi, S. Iida, D. Hoshino, S. Yamamoto and T. Hara (2010) Effects of life history strategies and tree competition on species coexistence in a sub-boreal coniferous forest of Japan. *Plant Ecol.*, **206**, 29–40.
- 西村尚之・真鍋 徹 (2006) 森林動態パラメータから森の動きを捉える. 森林の生態学 長期大規模研究からみえるもの (種生物学会 編): 181–201, 文一総合出版, 東京.
- 西村尚之・板谷明美 (2014) 異なる気候に成立する森林の動態と自然攪乱. 地球環境変動の生態学 (日本生態学会 編): 61–79. 共立出版, 東京.
- 大井次三郎・北川政夫 (1983) 新日本植物誌顕花篇 改訂版, 至文堂, 東京.
- Prévosto, B., T. Curt, J. Gueugnot and P. Coquillard (2000) Modeling mid-elevation Scots pine growth on a volcanic substrate. *For. Ecol. Manag.*, **131**, 223–237.
- Roff, D. A. (2006) *Introduction to computer-intensive methods of data analysis in biology* (生物学のための計算統計学—最尤法, ブートストラップ, 無作為化法—, 野間口眞太郎 訳, 2011, 共立出版), Cambridge University Press, Cambridge.
- Sheil, D. and R. M. May (1996) Mortality and recruitment rate evaluations in heterogeneous tropical forests. *J. Ecol.*, **84**, 91–100.
- Shidei, T. (1974) Forest vegetation zones. *The Flora and vegetation of Japan* (ed. Numata, M.): 87–124, Kodansha, Tokyo.
- Simard, M. J., Y. Bergeron and L. Sirois (1998) Conifer seedling recruitment in a southeastern Canadian boreal forest: the importance of substrate. *J. Veg. Sci.*, **9**, 575–582.
- Suzuki, E., K. Ota, T. Igarashi and K. Fujiwara (1987) Regeneration process of coniferous forests in northern Hokkaido. I. *Abies sachalinensis* forest and *Picea glehnii* forest. *Ecol. Res.*, **2**, 61–75.
- Takahashi, K. (1997) Regeneration and coexistence of two subalpine conifer species in relation to dwarf bamboo in the understorey. *J. Veg. Sci.*, **8**, 529–536.
- Takahashi, M., Y. Sakai, R. Ootomo and M. Shiozaki (2000) Establishment of tree seedlings and water-soluble nutrients in coarse woody debris in an old-growth *Picea–Abies* forest in Hokkaido, northern Japan. *Can. J. For. Res.*, **30**, 1148–1155.
- 田中信行 (2010) 地球温暖化と森林生態系. 森林学への招待 (中村 徹 編著): 87–102, 筑波大学出版会, つくば.
- Taylor, A. H., Z. Qin and J. Liu (1996) Structure and dynamics of subalpine forests in the Wang Lang Natural Reserve, Sichuan, China. *Vegetatio*, **124**, 25–38.
- Taylor, A. H., S. W. Jang, L. J. Zhao, C. P. Liang, C. J. Miao and J. Huang (2006) Regeneration patterns and tree species coexistence in old-growth *Abies–Picea* forests in southwestern China. *For. Ecol. Manag.*, **223**, 303–317.
- 堤 利夫 (1989) 森林と環境. 森林生態学 (堤 利夫 編): 1–18, 朝倉書店, 東京.
- Veblen, T. T. (1986) Treefalls and the coexistence of conifers in subalpine forests of the central Rockies. *Ecology*, **67**, 644–649.
- Whitmore, T. C., N. D. Brown, M. D. Swaine, D. Kennedy, C. I. Goodwin-Bailey and W.-K. Gong (1993) Use of hemispherical photographs in forest ecology: measurement of gap size and radiation totals in a Bornean tropical rain forest. *J. Trop. Ecol.*, **9**, 131–151.
- Whittaker, R. H. (1975) *Communities and ecosystems 2nd ed.* (ホイッタカー生態学概説 生物群集と生態系 第2版, 宝月欣二 訳, 1979, 培風館), Macmillan Publishing Co., New York.
- 安田弘法・野田隆史・八木橋 勉・梶本卓也 (2012) 生物群集とその分布. 生態学入門 第2版 (日本生態学会 編): 178–209, 東京化学同人, 東京.

