



Title	台風攪乱が北方森林の生理・生態および生態系炭素動態へ及ぼす影響：北海道北部の森林で行われた台風模倣実験からえた知見
Author(s)	戸田，求；福澤，加里部；中村，誠宏 他
Citation	低温科学, 0073, 21-29
Issue Date	2015-03-31
DOI	https://doi.org/10.14943/lowtemsci.73.21
Doc URL	https://hdl.handle.net/2115/59061
Type	departmental bulletin paper
File Information	25-34.pdf



台風攪乱が北方森林の生理・生態および 生態系炭素動態へ及ぼす影響

—— 北海道北部の森林で行われた台風模倣実験からえた知見 ——

戸田 求¹⁾, 福澤加里部²⁾, 中村 誠宏²⁾, 田中 幹展²⁾, 吉田 俊也²⁾,
柴田 英昭²⁾, 王 新¹⁾, 石田 祐宣³⁾, 宮田 理恵⁴⁾

2014 年 11 月 10 日受付, 2015 年 1 月 28 日受理

北海道北部の森林生態系が台風による攪乱をうけた状況を想定し, 攪乱以後の生態系および炭素動態の回復過程を定量的に評価することを目的とした攪乱操作実験が実施された. 本実験に際し, 遷移初期段階にあるダケカンバ二次林を対象に葉群の完全切除が実施された. 攪乱処理の結果, 葉群は攪乱以前の状態への回復の兆候を示すものの, 攪乱から 3 年経過した段階においても未だに完全な回復に至っていない. 一方で, 同一光条件下での個葉レベルの最大光合成速度は攪乱以前と比べて高まる傾向を示した. また, 攪乱による林冠構造の変化は林床の微気象環境を変化させ, 林床植生であるササの被度を高めた. 本結果から, 葉群攪乱による生態系炭素動態への影響として, 短期的には樹木の光合成機能が高まることで直後にみられる生産性の低下が補償されるが, 一方で長期的にはササの被度を増加させ遷移の進行を妨げることで炭素動態を大きく変化させる可能性のあることが考えられる. したがって, 今後の気候変化に伴い同域に強い勢力の台風が到来する頻度が高まると, 長期的にはササの優占度がさらに高まることで, 従来とは異なる植生状態やそれに伴う生態系炭素動態へ移行する可能性が示唆される.

Transitional features of the ecosystem state and carbon dynamics after an episodic typhoon disturbance in a northern forest in Japan

Motomu Toda¹, Karibu Fukuzawa², Masahiro Nakamura², Motonobu Tanaka², Toshiya Yoshida²,
Hideaki Shibata², Xin Wang¹, Sachinobu Ishida³, Rie Miyata⁴

To assess the effects of typhoon-induced disturbance on vegetation state, foliage, and ecosystem carbon dynamics, we conducted a manipulation experiment to simulate typhoon disturbance in a northern forest in Japan. The experiment simulated a less intensive disturbance than one that would cause stand replacement, forcing the vegetation to form an alternative stable state. We ripped away most of the foliage from the overstory trees in an established plot. Three years after this disturbance, the foliage had recovered to one-third of its original state before the disturbance occurred, whereas the photosynthetic rate was markedly higher than that before the disturbance. The structural changes in the foliage of the overstory trees after the disturbance resulted in a brighter light environment at the forest floor, which favored the growth of understory vegetation. These results suggest that from a long-term viewpoint, widespread understory *Sasa* vegetation may disturb the regeneration of tree seedlings, creating an alternative stable state in which *Sasa* dominates in the next generation of the forested area.

連絡先

戸田 求

広島大学大学院生物圏科学研究所

Tel. 082-424-6432

e-mail: todam@hiroshima-u.ac.jp

1) 広島大学大学院生物圏科学研究所

Graduate school of Biosphere Science, Hiroshima university, Higashi-Hiroshima, 739-0046, Japan

2) 北海道大学北方生物圏フィールド科学センター

Forest Research Station, Field Science center for Northern biosphere, Hokkaido University, Sapporo (Nayoro, Moshiri), 096-0071, Japan

3) 弘前大学大学院理工学研究科

Department of earth and environmental science, Hirosaki university, Hirosaki, 036-3621, Japan

4) 神戸女学院中学部・高等学部

Kobe college junior and senior high school, Kobe, 662-8505, Japan

キーワード：台風攪乱, 先駆種ダケカンバ, 個葉光合成, ササ, レジリエンス

Typhoon, Pioneer species *Betula ermanii* species, Photosynthesis at a leaf scale, *Sasa* dwarf bamboo, Resilience

1. はじめに

以前より花粉や樹木年輪を用いる科学分析法から過去の気候変動を復元する試みがなされているが、同時にこの方法から過去の気候変動に伴う植生の変遷を知ることができる (高原, 2012)。これまでの研究から、過去の気候変動は数百年から数千年単位の長い時間スケールで起こっていることが示され、植生はこの気候変動下で移動・分散を繰り返すことで環境に適応してきた、と考えられている (甲山, 2012)。

一方で、近年みられる気候変動は従来と異なりより短時間スケールでの急激な変化を伴う場合が多く、突発的な気象現象の頻度が高まっていることが指摘されている (Lloret et al., 2012; Wei et al., 2014; IPCC, 2013)。この突発現象の規模や頻度の事前予測は難しく、それゆえ生態系への気候変化の影響を定量的に予測できる段階には至っていない (甲山, 2012)。したがって、今後予想される気候変化や突発的な自然現象が陸域生態系に及ぼす影響の正確な評価と予測を行うためには、様々な状況を想定した生態系レベルでの実験的研究を行い、生態系応答のメカニズムを把握することが有効なアプローチの一つと考えられる (e.g., Foster et al., 2004)。

北海道に目を向けると、これまでは夏に南の熱帯海上で発達した台風が北海道に上陸する頻度は高くなく、また本州上空に発達する梅雨前線に伴う降雨 (豪雨) や強風などが大きな災害を招く要因として働くことは少なかった (例えば, 日浦, 2005)。しかし、近年では過去の気象統計に基づく平年値では説明できない現象が道内各地でも確認されており、これらが北海道の陸域生態系へ様々な側面から短期・長期的時間スケール下で影響を及ぼすことは十分に考えられる。

2004 年 9 月初秋、北海道に 50 年に一度といわれる大型台風が上陸し、道内各地の森林で大規模な被害が生じた。台風の上陸以前から、道内の複数地域の森林では生態系のエネルギー・炭素循環の解明を目的としたタワーフラックス観測が実施されていたが、幾つかの調査地はこの大型台風の影響で計測機器の大量破損や調査対象の森林が壊滅的被害を受ける等の事態となった。北海道北部の北海道大学北方生物圏フィールド科学センター (以下, 北大 FSC)・雨龍研究林内においても同時期に 2 つのタワーフラックス観測調査区が設けられていた。これらの調査区では計測機器や林分破壊は幸いにして免れ、台風前後の気象・フラックスデータを連続計測することができた。Toda et al. (2011) は、2004 年から 2008 年まで同調査区の一つであるダケカンバ若齢林分で取得さ

れたフラックスデータ解析を行い、台風到達直後にダケカンバの葉群が多量に吹き飛ばされる被害が生じ、その後数年にわたって生態系の炭素動態がこの攪乱の影響を受けたことを報告した。攪乱後、生態系の総一次生産量 (Gross primary production, GPP) は時間経過とともに増加し、この GPP の増加に伴って正味生態系生産量 (Net ecosystem exchange, NEP) も増加したというものであった (Toda et al., 2011)。しかしながら、この一連の観測研究においては、林分の優占種であるダケカンバの個葉光合成計測や土壌呼吸速度の計測が充分に行われず、そのため NEP の年々変化を引き起こした生態系応答の要因の解明には至らなかった (福澤, 2014)。そこで、筆者らはタワーフラックス観測が行われていた雨龍研究林内のサイトと同様な植生構造を持つダケカンバ林を対象に、2004 年と同程度の台風強度を想定した攪乱模倣実験調査区を新たに設け、攪乱前後の植生動態 (特に葉群構造の変化に着目)、個葉レベルの光合成、土壌炭素フラックスの攪乱影響を定量的に評価することを目的とした台風模倣実験を実施してきた。本論では攪乱実験で得られた幾つかの知見を示し、今後必要とされる課題について記載した。

2. 調査方法

2.1 観測サイト周辺の気候および植生の特徴

日本の国土の北に位置する北海道は周辺を海に囲まれていることから海洋性気候の色合いが濃い。夏季にはオホーツク海上空に停滞する高気圧からの冷たく乾燥した空気が道内へ吹き出すことから冷涼となり、冬季にはシベリアからの厳しい寒気団が到来することにより、特に日本海側は一年の約半分の期間が積雪に覆われる多雪地帯となる。そのため、道内の多くの地域ではおよそ 11 月から 5 月にかけて地表は積雪に覆われ、この影響により植生の生育期間は本州の平地に比べて短い。

今回の台風模倣実験が行われた北海道北部の年平均気温はおおよそ 0.5~5℃、年降水量は 1000~1800 mm の範囲にある (図 1)。特に、内陸部では気温の低下が著しく調査区周辺 (幌加内町母子里) は日本の冬期最低気温を記録した場所である (-41.2℃, 1978 年 2 月 17 日雨龍研究林による観測)。

同地域にみられる陸域植生の極相系は針葉樹と広葉樹が混在した汎針広混交林である (小島, 1987)。また、冷涼な気候のため湿地域も広範囲に広がっている。低標高地には北アジア太平洋要素と呼ばれる落葉高木の代表的樹種であるカンバ類 (カバノキ科カバノキ属) が広く

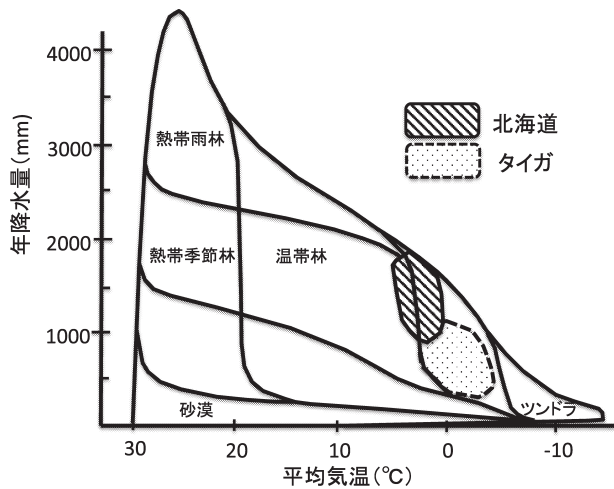


図1：温度および降水量との関係から区分された世界の代表的な自然植生 (Whittaker, 1970). 同図には、小島 (1997) により明記された北海道およびタイガの位置を含む。

Figure 1: Diagram of the global biomes classified in relation to temperature and annual precipitation. The Hokkaido region is represented by the shape filled with backward slashes, and the taiga region by the shape filled with dots.

優占している。一般にカンバ類は冷涼な気候を好み、本州では標高の高い亜高山帯に分布するが、北上するほど低地に出現するようになる。北海道では低地からおよそ標高 1000 m 程度の森林限界付近まで広範囲に分布する (渡邊, 1995; 沖津, 2002)。カンバ類は北方陸域植生の先駆種であり低地には主にシラカンバ、寒冷で標高が高くなるほどダケカンバが増加する傾向にあり土地が攪乱されるとこれらの種がすばやく定着して二次林を形成す

る。また、北海道北部の森林地帯では林床植生としてクマイザサやチシマザサが密生していることも特徴として挙げられる (Noguchi and Yoshida, 2005)。密生したササは天然林の更新動態に影響するばかりでなく、土壤炭素・窒素循環にも重要な役割を果たしている (Fukuza-wa et al., 2006)。この地域では、ササによる樹木の更新阻害を解消するため、1970 年代以降、重機を用いてササを表土ごとにはぎ取る作業 (掻き起こし) が行われており (Yoshida et al., 2005)、その結果、ダケカンバ二次林が広く優占している。

2.2 台風攪乱模倣実験

調査地は、雨龍研究林内泥川流域の上流部 (44°N 25' 58", 142°E 12' 43", 470 m a.s.l) に位置する林齢 19 年生 (2011 年現在) のダケカンバ群落である (図 2)。攪乱実施前年の冬季 (2010 年 11 月)、林分に攪乱を与えない 10 m×10 m のプロット (以下、対照区 Control とする) と、台風による風害を想定し葉枝芽の強制奪取を行う攪乱調査区 (以下、処理区 Treatment とする) が設けられ、各調査区中心では地中温度、土壤水分等を測定するセンサーが埋設された (2 深度, 0.05 m, 0.30 m)。翌年夏 (2011 年 8 月) には各調査区で毎木調査が行われた。この時点で、処理区および対照区における樹木個体数はそれぞれ 198 本/100 m², 144 本/100 m², 胸高断面積合計は 0.18 m²/100 m², 0.21 m²/100 m², 平均胸高直径は 3.5 (1.9) cm, 3.2 (1.7) cm (括弧内は標準偏差) であった。ダケカンバは本数、胸高断面積合計で 92% を占めており、群落高はおよそ 7-8

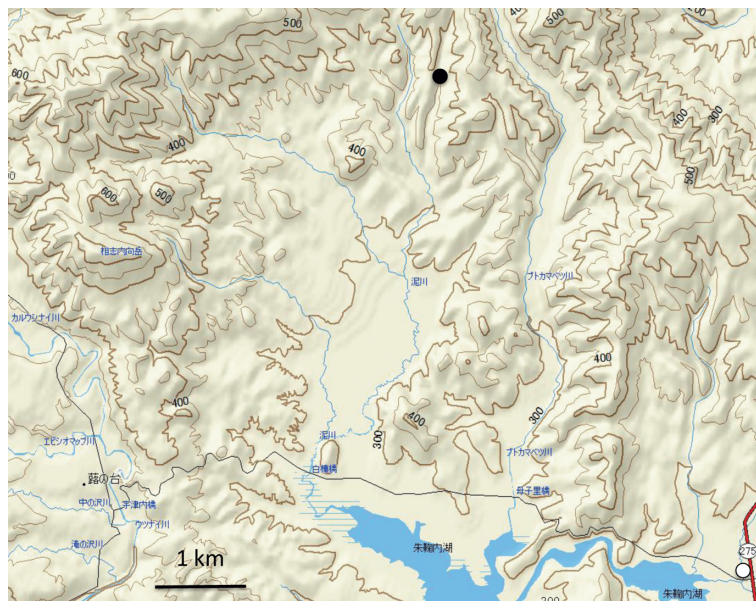


図2：本観測調査地 (黒丸) の位置情報 (北海道幌加内市母子里, 北海道大学北方生物圏フィールド科学センター雨龍研究林内)。白丸は雨龍研究林庁舎を表す。

Figure 2: Overview of the Uryu experimental forest of Hokkaido University in northern Japan. Closed and open circles indicate the observation point and main station in the Uryu experimental forest, respectively (44°25'58" N, 142°12'43" E, 470 m a.s.l).



写真1: (a) 攪乱操作（上層木ダケカンバ *Betula ermanii* を摘葉）実験の作業風景, (b) 攪乱操作直後の処理区土壌面の状況, 林床は取り除かれた葉で覆われている. (c) 攪乱操作直後の処理区における林床風景（a から c は 2011 年 9 月 1 日, 15 日撮影）, (d) 攪乱操作から 3 年後の処理区における林床風景（2014 年 8 月 18 日撮影）

Photo 1: Overview of the disturbance-manipulated plot. (a) Technical staff and students defoliating the overstory trees, *Betula ermanii*. (b) After the treatment, removed foliage covered the forest floor. (c) and (d) show the forest floor just before manipulation and three years later, respectively. Photos (a) to (c) were taken on September 1st or 15th, 2011 while (d) was taken on August 18th, 2014.

m であった。

2011 年 6 月, 隣接した調査区間に高さ 8 m の観測タワーが設置され, 2011 年早秋, 2004 年の大型台風が到来した日（9 月 8 日）とほぼ同時期に, 処理区で摘葉（芽を含む）が 2 回に分けて実施された（9 月 1 日, 9 月 15 日）（写真 1 (a)）。攪乱処理直後, 林床には緑色を帯びたダケカンバ葉が地面を覆い（写真 1 (b), 2011 年 9 月 15 日撮影）, 摘葉作業の影響で林床部のササが一時的に少なくなった（写真 1 (c), 2011 年 9 月 15 日撮影）。しかし, 攪乱処理から 3 年経過した 2014 年では処理区におけるササが再び回復し, 地面を広く覆いはじめた（写真 1 (d), 2014 年 8 月 18 日撮影）。

2.3 データ収録

2.3.1 気象データ・土壌呼吸速度の計測

処理区と対照区の間には設けた昇降式の観測タワーには 2011 年 7 月に気象センサー, 植生動態モニタ用カメラ, データ収録機器等が取り付けられた。年間を通じて計測されている一般気象要素は放射収支計（CPE-NR4, Kipp&Zonen, The Netherlands）, 光合成有効放射（PAR）計（CEK-ML020P, EKO）, 温度湿度計（HMP155, Vaisala, Finland）, 放射温度計（SI-111, Campbell, USA）などで, また, 各調査区の中心に埋設された地温計（C-PTG, Climatec, Japan）と土壌水分計（CS616, Campbell, USA）で得られるデータと併

せて 10 分間隔でデータロガー（CR-1000, Campbell, USA）に記録される。融雪後（6 月）から着雪前（10 月後半）の無積雪期間には, タワー上部に設置された転倒升式雨量計（CTKF-1, Climatec, Japan）で雨量が計測され, また, 処理区, 対照区の各中心部には林床から高度 2 m に三杯風速計（Model010C, Met One Int., USA）と PAR 計（ML-020, EKO）が設置されている。高度 2 m は林床植生であるササの背丈高を上回っている。これらの全気象データは記録後, 一日一回正午にデータサーバに転送されている。

林外と林内における光環境を同時に計測することで, 上層木の光吸収量を計算できる。ここでは, 林内, 林外に設置された PAR センサーから次式により葉群による光吸収量（Absorbed PAR）を算出した。

$$APAR = PAR_{top\downarrow} - PAR_{top\uparrow} - PAR_{2m\downarrow} \quad (1)$$

ここで, $PAR_{top\downarrow}$ と $PAR_{top\uparrow}$ は, タワー上部で計測された下向き（大気から地面方向）, 上向き（地面から大気方向へ）の PAR ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) である。 $PAR_{2m\downarrow}$ は, 処理区, 対照区の各中心点で計測された下向きの PAR（計測高度は 2 m）である。

また, 土壌呼吸速度計測用の自動開閉チャンバー（北大低温科学研究所制作）が各調査区に一つ設置され, 土壌呼吸速度（F）($\text{mg CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{s}^{-1}$) が評価される。4 時間毎に 10 分間チャンバー蓋が閉じ, チャンバー内の CO_2 濃度を CO_2 濃度計測プローブ（GMP343, Vaisala,

Finland) を用いて自動計測する。F は次式から算出される (阪田, 1999)。

$$F = \rho \times \frac{V}{A} \times \frac{\Delta c}{\Delta t} \times \frac{273}{(273 + T_s)} \quad (2)$$

ここで、 ρ は CO_2 密度 ($\text{kg m}^{-2} \text{s}^{-1}$)、 V はチャンバーの体積 (m^3)、 A はチャンバー底面積 (m^2)、 Δc は CO_2 濃度差 ($\text{m}^3 \text{m}^{-3}$ 換算値)、 Δt は対象時間間隔である。また (2) において、表層地温 T_{soil} が用いられた。

2.3.2 植生構造動態およびフェノロジー計測

林分の主要高木であるダケカンバの攪乱に伴う植生構造の変化、特に葉群動態の評価を非破壊的に定量化するためには、光学的原理に基づいた方法や画像内に含まれている色情報に基づいて画像処理する方法が有効である。本研究では、対象調査区内に設定された複数の地点で年に数回程度、葉量の最大値を迎える季節 (主に 6 月下旬から 8 月後半) に林床から林冠方向へむけてデジタルカメラにより写真撮影が行われた。その際、撮影高度はササ高を考慮して 2 m 以上とした。

攪乱に伴う葉群動態を評価する上では複数の指標値を用いる必要があるが、ここでは葉面積指数 (Leaf area index, LAI) を取り扱い、次式から算出した。

$$AI = \frac{-cc \times \log(CP)}{k}, \quad (3)$$

ここで、 k は吸光係数、 CC は林冠被度 (Crown cover)、 CP は林冠空隙指数 (Crown porosity) を表す。本研究で用いる画像はデジタルカメラ (Coolpix 5400, Nikon, JAPAN) で撮影されたもの (カバー画像) を用い、撮影では広角レンズを最大焦点距離 ($f 5.8 \text{ mm}$, 35 mm カメラ換算で 28 mm に相当) に設定した。また、葉群を検出する方法として Blue channel detection method が用いられた (例: 写真 2, Mac-

farlane et al., 2007; Macfarlane et al., 2011; Ryu et al., 2012)。ただし、2011 年は魚眼画像から LAI を算出した。その際、同じデジタルカメラに Nikon 純正コンバータ (Fisheye converter UR-E10, Nikon, JAPAN) を取り付け、画像解析ソフト DHP-TRAC-Win を用いて解析処理した (Leblanc et al., 2005)。その際、カバー画像と魚眼画像の両者の画像範囲が同一になるよう対応づける必要があり、天頂角 32° の画角範囲が利用された。

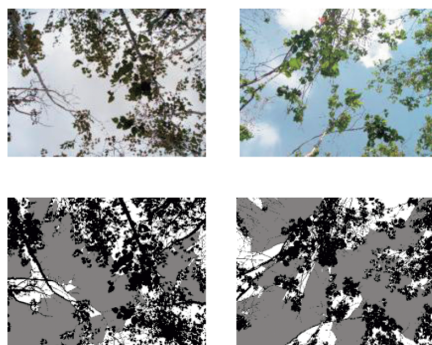
2.3.4 上層木の光合成活性

個葉光合成速度の計測は携帯型光合成測定器 (LI6400, LICOR, Lincoln, NE, USA) を用いて行われた。この調査の目的は攪乱前後でダケカンバ個葉光合成機能の変化をとらえることであり、本論では処理区、対照区における葉の光強度-光合成関係についてのみ述べることにした。計測実施期間は攪乱処理 (2011 年 9 月 1 日) より前の 2011 年 8 月 9~11 日と攪乱処理から 3 年後の 2014 年 8 月 17~18 日である。

2011 年では各調査区で 5 回 (枚)、林冠上層の葉を選択して行われた。その際、計測葉の選択基準として、1) 葉が十分に発達していること、2) 可能な限り他の枝葉による被陰を受けていないこと、が考慮され、選択された大半の葉は当年枝の上から二、三番目の葉が用いられた。一方、2014 年では、各調査区で 3 回実施された。その際、計測前に葉緑素指数 (スパッド値) (ポータブル葉緑素計 (SPAD-502Plus, コニカミノルタオプティクス) が測定され、スパッド値が 30 以上の葉が計測対象とされた。光強度-光合成関係の計測では、計測前に葉温、チャンバー内湿度・ CO_2 濃度を一定状態に保ち (チャンバー内 CO_2 濃度 $400 \mu\text{mol mol}^{-1}$, 相対湿度 70%, 葉温 25°C , 大気飽差 (VPD) $< 1 \text{ kPa}$)、また、

Disturbance-manipulated plot

(a) 処理区 (T)



Intact plot

(b) 対照区 (C)

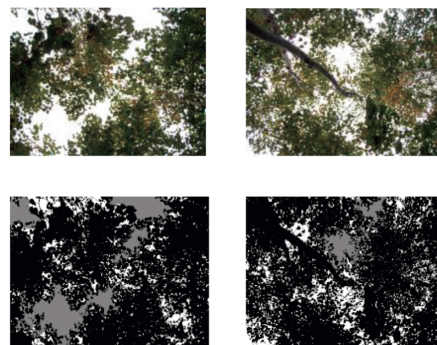


写真 2: 画像処理に用いた (a) 処理区、(b) 対照区の林冠写真 (ここで用いた画像は 2012 年に撮影されたスナップショットを示す)。写真下段は、上段の写真を処理したもので、黒色、灰色、白色はそれぞれ、葉群、ギャップ大、葉群で囲まれた中にあるギャップ (小) を表す。ここで、ギャップ (大) とは全イメージの 1.3% 以上に相当する面積部とする。

Photo 2: Detection of foliage cover in the forest canopy using color-manipulated images taken directly upward from the forest floor in the disturbance-manipulated (T) and intact (C) plots. We used the blue channel detection method to extract foliage.

サンプル葉の気孔コンダクタンスが安定していることを確認し, 光強度 (photosynthetic photon flux density, PPFD) を $PPFD = 0 \sim 2000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ の範囲で変化させた.

3. 結果

3.1 林内気象と土壌呼吸速度の特徴

2011 年から 2014 年までの生育期間中, 対象調査区でえられた平均気温は 15°C , 最高気温は 23°C , 最低気温は 1.0°C であり, 気温の季節変化は大きいが年々変動は小さかった. また, 生育期間における積算降水量の年平均はおおよそ 500 mm 程度であるが, 2012 年は 1000 mm 以上で他年と比べて多降水年であった.

林内の気象変数および土壌呼吸速度は攪乱処理の次年度以降, 2 年間にわたり両区間で大きな差異が見られた. 2011 年における表層地温は処理区と対照区の間で大きな差異は見られず, 操作実験後も同様の傾向が続いた (図 3a). その後, 2012 年, 2013 年では処理区における表層地温が生長初期から 10 月下旬まで一貫して高い傾向を示した. 2014 年になるとそれ以前と比べて調査区間の差は小さくなった. 表層土壌水分 (swc) は, 2011 年について攪乱処理後に処理区の swc の値が高くなったが, その後の 2012 から 2014 年で処理区の方が幾分小さい傾向にあった (図 3b). APAR について,

2012 年から 2014 年の期間を通じて処理区の方が小さい傾向にあった (図 3c). 土壌呼吸速度について, 2011 年の攪乱前では処理区および対照区の差はわずかであるが, 2011 年の 2 回目の攪乱処理 (2011 年 9 月 15 日) 後に処理区でやや大きな増加がみられた (図 3d). しかし, その後は双方ともに小さくなった. 2012 年, 2013 年では一貫して処理区の方が大きくなり, その後, 2014 年では処理区および対照区の間で土壌呼吸速度に大きな差が見られなくなった (図 3d).

3.2 葉面積指数 (LAI)

攪乱直後 (2011) と攪乱後 1 年目, 3 年目 (2012 年, 2014 年) において, 処理区と対照区における葉面積指数の違いを調べた. その結果, 対照区における LAI は攪乱処理を行っていないため 2011 年から ($LAI = 3.5 \text{ m}^2 \text{ m}^{-2}$) 2014 年 ($LAI = 3.6 \text{ m}^2 \text{ m}^{-2}$) までほぼ同じ値であった (図 4). それに対し, 処理区の LAI は処理からの年数を経るにつれて値が増加した (2011 年で $LAI = 0.5 \text{ m}^2 \text{ m}^{-2}$, 2012 年で $LAI = 1.7 \text{ m}^2 \text{ m}^{-2}$, 2014 年で $LAI = 2.7 \text{ m}^2 \text{ m}^{-2}$).

3.3 個葉光合成

各調査区でえられた光-光合成曲線について, 2011 年の攪乱処理前に処理区, 対照区のそれぞれで計測された光合成速度の値に有意な差は認められなかった. 一方,

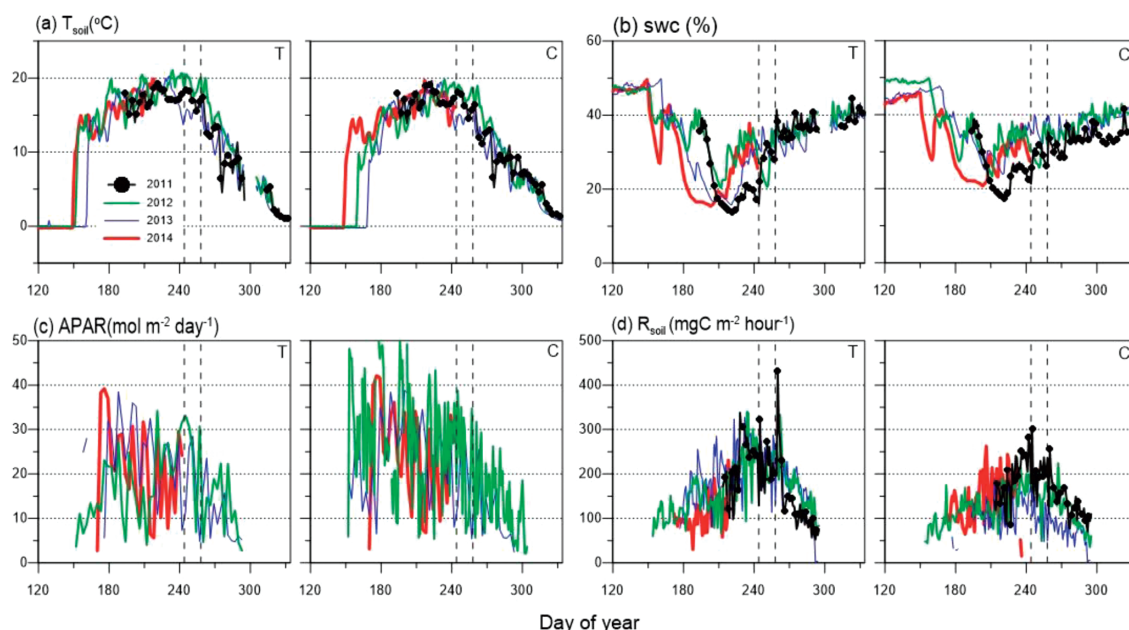


図 3: 観測サイトで取得された気象・土壌炭素フラックスデータ (2011-2014); (a) 地温 (T_{soil}), (b) 土壌水分 (swc; note that swc data in 2011 are not included), (c) 生態系に吸収された光合成有効放射量 (APAR) (ここでは 2011 年のデータを含まない), (d) 土壌呼吸速度 (R_{soil}). 図中の T は処理区, C は対照区を表す. 各図中の点線は攪乱実験場所で葉群切除が実施された日を表す (2011 年 9 月 1 日および 9 月 15 日に相当)

Figure 3: Seasonal and annual variations in meteorological variables and soil carbon fluxes from 2011 to 2014. Daily averages of (a) soil temperature (T_{soil}), (b) soil water content (swc; note that swc data in 2011 are not included), (c) absorbed photosynthetically active radiation (APAR) and (d) soil carbon flux (R_{soil}) are depicted. Dotted lines in Figure 3(a) to (d) present dates when foliage of the overstory trees was ripped away (1st and 15th September, 2011 which are equal to DOY 244 and 258, respectively).

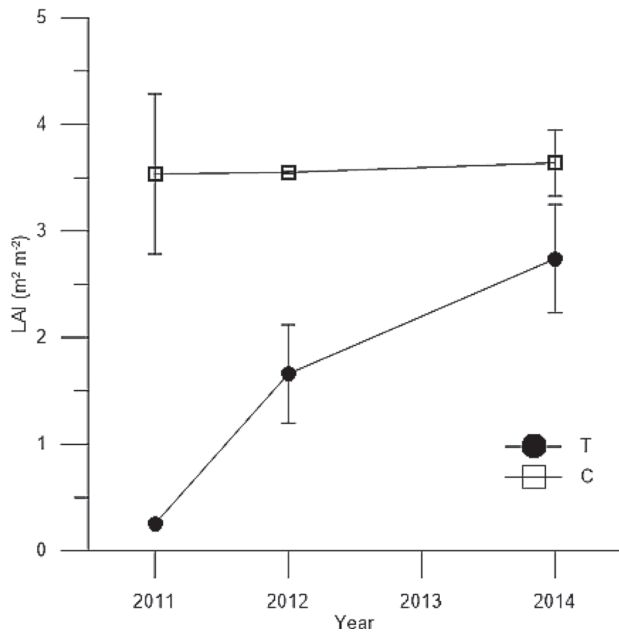


図4：葉面積指数 (LAI) の年変化 (2011, 2012, 2014). 図中のTは処理区, Cは対照区を表す. 記号と誤差棒は各調査区の指定された複数点で撮影された写真の画像処理からえられた LAI の平均値と標準偏差を表す.

Figure 4: Annual variation in leaf area index (LAI) from 2011 to 2014 measured in the disturbance-manipulated (T) and intact (C) plots. The LAI values were detected from photos taken at four points in each experimental plot. Symbols (closed circles for T and open for C) and error bars indicate average LAI values and standard deviations, respectively.

2014 年では処理区での光合成速度が対照区に比べて大きくなった (図5).

4. 考察と今後の課題

4.1 生態系生産量の評価

本調査区ではフラックス観測が実施されなかったこと

から, 生態系レベルでの生産量評価を行うためには, 個葉レベルの光合成速度の計測データに基づいて GPP を推定し (千葉, 2011), 土壌呼吸速度のデータと併せて NEP を評価する手順をとることになる. その際, 葉群動態の情報が必要であり, 図4で示された葉群の時間変化を考慮して GPP の算出を行うことになる.

本論では, NEP 評価以前に光合成速度および土壌呼吸速度の変化傾向について調べ, 処理区での光合成速度は対照区に比べて大きく増加したことがわかった (図5). この現象を引き起こした要因は幾つか挙げられ, その一つには, 攪乱処理時に一斉切除された緑葉が地面に落とされたことで土壌中の物質循環が変化し, 植物の光合成機能に影響を及ぼしたという見方が挙げられる. 攪乱により低い C/N 比の葉が土壌に供給されると窒素の無機化が高まるため土壌の無機態窒素量が増加し, これが樹木によって利用されて生産量が高まるという仮説である (福澤, 2014). その他の要因としては, 葉群を搾取し上層空間が開放状態になったことが, 残存する個体葉の一枚当たりの光利用効率に影響を及ぼし光合成機能を高めたという見方が挙げられる. これらの仮説を検証するために落葉および土壌中の物質循環の調査, および葉内の窒素動態が調査されている (福澤, 2014). 今後はこれらの結果と併せて処理区における光合成機能増加の原因を解明することとなる.

土壌呼吸速度の経時変化から, 処理区では攪乱処理の次年時以降, 対照区に比べて大きくなった (図3d). このような土壌呼吸量の増加傾向はこれまでに行われた風害攪乱による研究結果 (Barr et al., 2012; Vargas, 2012) でも示されており, 攪乱に伴う強制落葉の地面供給が土壌呼吸速度の増加に大きく影響したと考えられる. 一方で, この結果は, 本調査地周辺で行われた攪乱研究 (Toda et al., 2011) の中で示された結果とは異なった. その原因には攪乱強度の違いが挙げられるが,

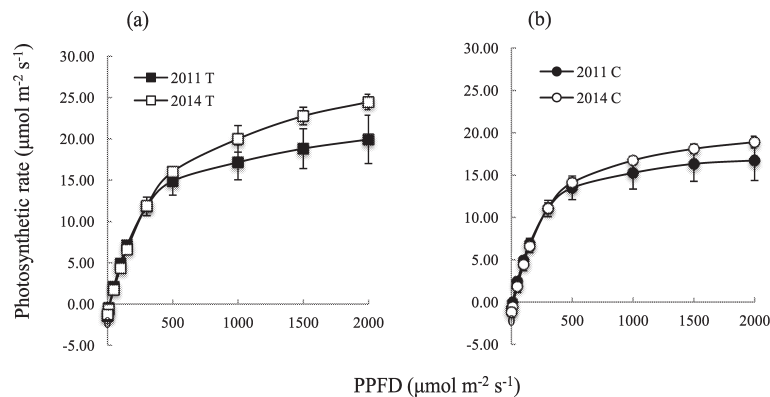


図5：処理区, 対照区の個葉を用いて計測された光強度-光合成の関係 (2011, 2014). (a) は処理区 (T), (b) は対照区 (C) を表す.

Figure 5: The relationship between photosynthetic photon flux density (PPFD) and plant photosynthetic rate in 2011 and 2014 measured in (a) the disturbance-manipulated plot (T) and (b) the intact plot (C). Ten and nine leaves were sampled from the upper part of the canopy in the T and C plots, respectively. Symbols and error bars indicate means and standard deviations, respectively.

実際に今回の操作実験の攪乱強度は Toda et al. (2011) で観測対象となった森林が被ったものと全く同じではない。本実験との比較から、攪乱後における葉群回復過程や林床植生の様相に加え、林内の光、熱、水環境も大きく異なっていると考えられる (図 3, 写真 1d)。生態系への攪乱影響の解明に向けて、今後さらに実験的見地から個葉光合成の挙動や微気象、土壌呼吸速度の変化を対照区の変化と対比させることで追跡していく必要がある。

4.2 攪乱と生態系の回復可能性

Scheffer and Carpenter (2003) は、生態系へ影響を及ぼす要因と生態系の状態変化とを関係づける概念図を示した。この中で、一定範囲以下の強度に相当する要因が関わっている場合であれば、生態系の破壊または代替状態への移行は回避され、生態系自体が元来持つ回復 (復元) 力によって、時間の経過とともに攪乱前の状態へ戻ることが記されている。この生態系の回復 (復元) 力はレジリエンスととらえることができ、一方で、レジリエンスを超える強度の要因が生態系に加わった場合、生態系はそれまでとは異なる状態 (alternative stable state) へ転ずる可能性についても記されている (Scheffer and Carpenter, 2003)。

今回の攪乱操作実験は、生態系回復が可能な範囲の攪乱を想定して行われたが、2.2 でも触れたように、現在は系内でのササの被度の増加が続いている。今後、この状態が継続すると林床に生育する樹木稚樹の成長や更新に負の影響が出ることが予想され、とりわけ遷移後期樹種の個体数の減少を招いた場合には、今後、植生遷移が進行しないことにつながる恐れがある。つまり、より長期の時間軸でみれば、葉屑攪乱が生態系を代替状態へと移行させる可能性が示唆される。

ササは物質循環の観点からみると、過度な攪乱により樹木個体群が損失した場合でも、系外への物質の流亡を食い止める下流域の物質循環の急変を緩和する効果を備えている (Fukuzawa et al., 2006)。一方で、無性繁殖能力を有することで林冠層の攪乱後に樹木よりも先に林床の空間を占有しその増加がさらなる樹木の更新阻害を引き起こす (Noguchi and Yoshida, 2004)。高山帯の生態系においても環境変化に伴うササの被度増加傾向が認められており、北海道大雪山系における 20 年以上の調査結果によると、かつては高山植物が生い茂っていた南斜面の山岳地域では近年の温暖化に伴い積雪が減少し、それに伴う乾燥化によって、ササが優占する状況が報告されている (川合・工藤, 2014)。このように、北海道の陸域生態系の変化に及ぼすササの影響は無視できないであろう。

気象変化や自然攪乱が生態系へ及ぼす影響は、攪乱の強度や頻度、対象とする生態系の安定性、そして代替状

態の存在など、複雑な相互関係の中で決定される (Peters et al., 2013)。それゆえ、今後の生態系への攪乱影響に関する研究を進める上では、様々な段階を設けた攪乱実験を実施することが攪乱影響の総合評価に繋がると思われる。

さらに、攪乱は生態系への直接的な損害をもたらすだけでなく、被害をより深刻化させる影響力の大きい外的要因を付帯する場合も予想される。特に、北方林では火災等の攪乱によって植生の環境に対する耐性が低下した場合等、食害が発生しやすくなり生態系は二次的損害を被ることが報告されている (Schulze et al., 2009)。ゆえに、北方林を対象とした攪乱による生態系影響評価の研究を進める上では、食害をもたらす外的要因に対する生態系応答評価も加味したアプローチが重要である (中村・田中, 2014)。これらのアプローチを含め、攪乱と生態系の回復可能性について調べることで、環境変化に対する北方林生態系応答の包括的理解がより深まり、確度の高い将来予測研究へと発展させることができる。

謝辞

個葉光合成計測の実施に際し、甲山隆司氏 (北大院・地球環境科学院教授) および中坪孝之氏 (広島大院・生物圏科学研究科教授) には計測機器使用のご協力を頂いた。画像処理解析に際しては、Dr. Youngryel Ryu 氏 (ソウル国際大学)、Dr. Craig Macfarlane 氏 (CSIRO Ecosystem Sciences) および Dr. Sylvian Leblanc 氏 (Natural Resources Canada/Canada Centre for Remote Sensing) から適切な助言を頂いた。本観測で利用されている気象観測タワーの管理・維持に際しては、北大・雨龍研究林の技術職員・林業技能補佐員に多大なご協力を頂き、また攪乱模倣実験区の設定に際しては北大 FSC 所属の学生・院生・教職員にご協力を頂いた。本研究は、文部科学省・科学研究費基盤研究 (研究課題番号 24510029) (代表・戸田求) による成果の一部である。最後に、同野外観測を進める上では、北大院・環境科学院/農学院環境資源学専攻で進めるグローバル COE プログラム「統合フィールド環境科学的教育研究拠点形成」(平成 20~24 年度、代表：山中康裕氏 (北大院・地球環境科学院教授) からも予算支援を頂いた。ここに記して感謝する。

参考文献

- Barr, J. G., V. Engel, T. J. Smith and J. D. Fuentes (2012) Hurricane disturbance and recovery of energy balance, CO₂ fluxes and canopy structure in a mangrove forest of the Florida Everglades, *Agric. For. Meteorol.*, **153**, 54–66.
- 千葉幸弘 (2012) 森林の物質生産, 森林生態学 (正木隆・相

- 場慎一郎編), 共立出版.
- Foster, D., S. Cooper-Ellis, A. B. Plotkin, G. Garlton, R. Bowden, A. McGill and J. Aber (2000) *Simulating a catastrophic hurricane, Forests in Time* (Ed. by Foster, J. and Aber, J.), Yale university press, 477 pp.
- Fukuzawa, K., H. Shibata, K. Takagi, M. Nomura, N. Kurima, T. Fukazawa, F. Satoh and K. Sasa (2006) Effects of clear-cutting on nitrogen leaching and fine root dynamics in a cool-temperate forested watershed in northern Japan, *For. Ecol. Man.*, **225**, 257-261.
- 福澤加里部 (2014) 台風模倣実験が土壌の窒素動態に及ぼす影響, 2013 年度生態学会広島大会企画集会要旨, 日本生態学会.
- 日浦勉 (2005) 攪乱と生物多様性, 森林の科学——森林生態系科学入門——(中村太士・小池孝良編), 朝倉書店, 218 pp.
- IPCC (2013) Climate change 2013: *The physical science basis. Working group I contribution to the fifth assessment report of the intergovernmental panel on climate change* (www.ipcc/ch/report/ar5/wg1/).
- 川合由加, 工藤岳 (2014) 大雪山国立公園における高山植生変化の現状と生物多様性への影響, 地球環境, **19**, 23-32.
- 甲山隆司 (2012) 東アジアの陸域生態系の特性と環境応答, 地球環境と生態系 (竹田博清・占部城太郎編), 共立出版, 282 pp.
- 小島覚 (1987) 北海道の植生 (伊藤浩司編集), 北大図書刊行会.
- Leblanc, S. G., J. M. Chen, R. Fernandes, D. W. Deering and A. Conley (2005) Methodology comparison for canopy structure parameters extraction from digital hemispherical photography in boreal forests, *Agric. For. Meteorol.*, **129**, 187-207.
- Lloret, F., A. Escudero, J. M. Iriondo, J. Martinez-Vilalta and F. Valladares, (2012) Extreme climatic events and vegetation: the role of stabilizing processes, *Global Change Biol.*, doi: 10.1111/j.1365-2486.2011.02624.x
- Macfarlane, C., M. Hoffman, D. Eamus, N. Kerp, S. Higginson, R. McMurtrie, M. Adams (2007) Estimation of leaf area index in eucalypt forest using digital photography, *Agric. For. Meteorol.*, **143**, 176-188.
- Macfarlane, C. (2011) Classification method of mixed pixels does not affect canopy metrics from digital images of forest overstory, *Agric. For. Meteorol.*, **151**, 833-840.
- 中村誠宏, 田中幹展 (2014) 台風攪乱が葉形質の変化を介して被食に与える影響, 2013 年度生態学会広島大会企画集会要旨, 日本生態学会.
- Noguchi, M. and T. Yoshida (2004) Tree regeneration in partially cut conifer-hardwood mixed forests in northern Japan: roles of establishment substrate and dwarf bamboo. *For. Ecol. Man.*, **190**, 335-344.
- Noguchi, M. and T. Yoshida (2005) Factors influencing the distribution of two co-occurring dwarf bamboo species (*Sasa kurilensis* and *Sasa senanensis*) in a conifer-broadleaved mixed stand in northern Hokkaido. *Ecol. Res.*, **20**, 25-30.
- 沖津進 (2002) 北方植生の生態学, 古今書院, 212 pp.
- Peters E. B., K. R. Wythers, J. B. Bradford and P. B. Reich (2013) Influence of disturbance on temperate forest productivity, *Ecosystems*, **16**, 95-110.
- Ryu, Y., J. Verfaillie, C. Macfarlane, H. Kobayashi, O. Sonnentag, R. Vargas, S. Ma, and D. D. Baldocchi (2012) Continuous observation of tree leaf area index at ecosystem scale using upward-pointing digital cameras, *Remote Sen. Env.*, **126**, 116-125.
- 阪田匡司 (1999) 地表面のガスフラックス, 森林立地調査法 (森林立地調査法編集委員会編), 博友社, 284 pp.
- Scheffer, M. and S. R. Carpenter (2003) Catastrophic regime shifts in ecosystems: linking theory to observation, *TRENDS Ecol. Evol.*, **18**, 648-656.
- Schulze, E.-D., D. Hessenmoeller, A. Knohl, S. Luyssaert, A. Boerner and J. Grace (2009) *Temperate and boreal old-growth forests: How do their growth dynamics and biodiversity differ from young stands and managed forests?*, *Old-Growth forests* (ed. by C. Wirth, G. Gleixner, M. Heimann), Ecological Studies 207, Springer, 512 pp.
- 高原光 (2012) 花粉分析による植生変動の復元, 地球環境変動の生態学 (日本生態学会編), 共立出版, 278 pp.
- Toda, M., P. Kolari, T. Nakai, Y. Kodama, H. Shibata, T. Yoshida, S. Uemura, A. Sumida, K. Kato, K. Ono and T. Hara (2011) Photosynthetic recovery of foliage after wind disturbance activates ecosystem CO₂ uptake in cool temperate forests of northern Japan, *J. Geophys. Res.*, **116**, doi: 10.1029/2010JG001611.
- Vargas, R. (2012) How a hurricane disturbance influences extreme CO₂ fluxes and variance in a tropical forest, *Environ. Res. Lett.*, **7**, 035704, doi: 10.1088/1748-9326/7/3/035704.
- 渡邊定元 (1995) 植物の世界 (週刊朝日百科 88 号), 朝日新聞社.
- Wei, S., C. Yi, G. Hendrey, T. Eaton, G. Rustic, S. Wang, H. Liu, N.Y. Krakauer, W. Wang, A. R. Desai, L. Montagnani, K. T. Pau U, M. Falk, A. Black, C. Bernhofer, T. Grünwald, T. Laurila, A. Cescatti, E. Moors, R. Bracho and R. Valentini (2014) Data-based perfect-deficit approach to understanding climate extremes and forest carbon assimilation capacity, *Environ. Res. Lett.*, **9**, doi: 10.1088/1748-9326/9/6/065002.
- Whittaker (1970) *Communities and Ecosystems*, Macmillan, New York.
- Yoshida, T., Y. Iga, M. Ozawa, M. Noguchi and H. Shibata (2005) Factors influencing early vegetation establishment following soil scarification in a mixed forest in northern Japan. *Canadian J. For. Res.*, **35**, 175-188.

