



Title	自己間引き林分におけるダケカンパ個体の成長パターン
Author(s)	高橋, 耕一; 原, 登志彦
Citation	低温科学, 0073, 105-113
Issue Date	2015-03-31
DOI	https://doi.org/10.14943/lowtemsci.73.105
Doc URL	https://hdl.handle.net/2115/59091
Type	departmental bulletin paper
File Information	109-118.pdf



自己間引き林分における ダケカンバ個体の成長パターン

高橋 耕一^{1),2)}, 原 登志彦³⁾

2014 年 12 月 6 日受付, 2015 年 1 月 28 日受理

自己間引きを生じている林分において, 1998 年にダケカンバ 74 個体の過去から現在にかけての成長パターンの変化を年輪から調べた. 樹齢は 25 年にピークをもつ山型であった. ほとんどの個体の年輪幅は新規加入時に比べて, 年々, 減少していく傾向が認められたが, 若齢個体ほど, この傾向は顕著であった. 幹直径が大きいほど, 最近 5 ヵ年の年輪幅は高い傾向が見られた. 年輪幅に対して, 生育期間中の気象条件 (月平均気温, 月降水量) は, ほとんど影響していなかった. したがって, この高密度林分においては, 個体間競争が高いために, 気象条件の影響はほとんどなく, そして, より早くにリクルートした個体ほど現在でも成長が高いことが分かった.

Growth patterns of *Betula ermanii* in a self-thinning stand

Koichi Takahashi^{1,2}, Toshihiko Hara³

We analyzed the tree-ring widths of 74 trees of *Betula ermanii* in a self-thinning stand. The frequency distribution of tree age was a bell-shaped pattern with a peak at 25-years old. For most trees, the tree-ring width tended to decrease annually, and this trend was more conspicuous for younger trees. The tree-ring width in the most recent five years tended to be greater for larger trees. Climatic factors (monthly mean temperature and precipitation) during the growing season hardly affected the tree-ring widths of most trees. These results showed that the growth rate was faster for the trees that recruited earlier because of strong competition among trees in this self-thinning stand, and that climatic factors hardly affected tree growth.

キーワード: 気象条件, 個体間競争, ダケカンバ, 年輪年代学, 年輪幅

Betula ermanii, climatic factors, competition, dendrochronology, tree-ring width

1. はじめに

ダケカンバは北方林の代表的な落葉広葉樹である. 耐陰性が低いために, 日本の亜高山帯針葉樹林ではギャップ形成後に実生が定着して更新する (Yamamoto,

1995). 標高が高いほど, 高い風速や多雪環境のため, 攪乱が増加し, 針葉樹は幹折れ, 根返り等によって死亡しやすい (Takahashi et al., 2012). ダケカンバは針葉樹よりも材密度が高く, 幹折れや根返りがしにくく, 攪乱に対して抵抗性があるため, 亜高山帯針葉樹林の上部でダケカンバ帯を形成する (Tatewaki, 1958; 沖津, 1987). また, ダケカンバの種子は軽く, 散布距離が長いため, かき起こしや山火事などの大規模な攪乱のあとに, しばしば一斉林を形成する (松田・滝川, 1985; Kikuzawa, 1988; Takaoka, 1993). そして, 自己間引きしながら, 林分が発達していくことが知られている (Kikuzawa, 1988). ダケカンバの個体間競争は, 個体サイズの大きな個体が小さな個体を被圧する一方向的な競争である (Hara et al., 1991; Kikuzawa and Umeki, 1996). そのため, 高密度の二次林の発達過程において, 被圧された小さな個体が間引かれ, 個体の空間構造もランダム分布から一様分布へと変化する (Kikuzawa, 1988).

連絡先

高橋 耕一

信州大学理学部生物科学科・信州大学 山岳科学研究所

Tel. 0263-37-2533

e-mail: koichit@shinshu-u.ac.jp

1) 信州大学 理学部 生物科学科

Department of Biology, Faculty of Science, Shinshu University

2) 信州大学 山岳科学研究所

Institute of Mountain Science, Shinshu University

3) 北海道大学低温科学研究所

Institute of Low Temperature Science, Hokkaido University

高緯度、高標高の寒冷地域では低い気温によって樹木の成長が抑制されていることが、年輪年代学的な研究から、しばしば報告されている (Buckley et al., 1997; Hopton and Pederson, 2005; Savva et al., 2006; Takahashi et al., 2011). 生育期間中の気温が低いと光合成や細胞分裂の速度が低下し (DeLucia and Smith, 1987; Gindl et al., 2001), 結果的に成長も減少する. また, 生育期間開始の頃に気温が高いと, 早くから成長を開始することができるため, その年の成長が増加する (Gostev et al., 1996; Helama et al., 2002; Kirdyanov et al., 2003). ダケカンバの場合, その年輪幅は生育期間中の気温と正の相関があることが報告されている (Takahashi et al., 2003a, 2005). ダケカンバは春葉と夏葉の2種類の葉をもっている順次開葉型の樹木である (Kikuzawa, 1982, 1983). 生育期間開始直後に前年に形成された冬芽から, 2~3枚の春葉を展開する. その後, シュート伸長とともに夏葉を展開する. そのため, 順次開葉型の樹木はその年に生産された同化産物を使って成長していると考えられている (Kikuzawa, 1983). したがって, 順次開葉型のダケカンバの成長は当年夏の気象条件が影響していると考えられる.

北方林の代表的な樹種であるダケカンバの二次林の発達過程において, ダケカンバ個体の成長には個体間競争と気象条件が影響していると考えられる. しかし, 今までのダケカンバの成長に対する気象条件の影響を調べた研究は, 発達した森林での研究であり (Takahashi et al., 2003a, 2005), 自己間引きを生じている高個体密度の二次林における研究はない. 二次林において成長-気象の関係を調べることは, 二次林における個体間競争と気象条件の相対的な重要性を明らかにすることができる. そこで, この研究では, 北海道北部のダケカンバ二次林において, 年輪試料から, 過去から現在にかけての

ダケカンバ個体の成長パターンと, 年輪幅に対する気象条件の影響を調べた.

2. 調査地

調査は, 1998年に北海道雨竜郡幌加内町字母子里にある北海道大学雨龍研究林 (北緯 44°20', 東経 142°15', 図1)で行なった. 1932年から1984年の間の年平均気温は 3.14°Cで, 最暖月の8月と最寒月の1月の月平均気温は, それぞれ 18.12°Cと-11.83°Cである. 年平均降水量は 1652 mmである. このあたりの森林は針葉樹であるトドマツや落葉広葉樹のミズナラ, イタヤカエデ, ヤマモミジ, ダケカンバ, ホウノキ, シナノキ, オオカメノキなどが優占している (Takahashi et al., 2003b). 林床ではクマイザサやチシマザサが優占している.

調査地は神社山 (標高 580 m) である. このあたりはダケカンバの高密度の二次林であり, 林床ではチシマザサが被っている (Takahashi et al., 2003c). ダケカンバの樹高は 5~13 m, そしてチシマザサの群落高はおおよそ 2.5 m である. このダケカンバ二次林に4箇所のプロットが設定され, 対数変換した個体の平均材積 (Y 軸) と個体密度 (X 軸) の関係は傾き-3/2の直線であった (Takahashi et al., 2003a). 自己間引きを生じている植物個体群では, 平均個体サイズと個体密度の関係は-3/2であるため (Yoda et al., 1963; Kikuzawa, 1988), この研究で調べた林分では, 自己間引きを生じていると考えられる.

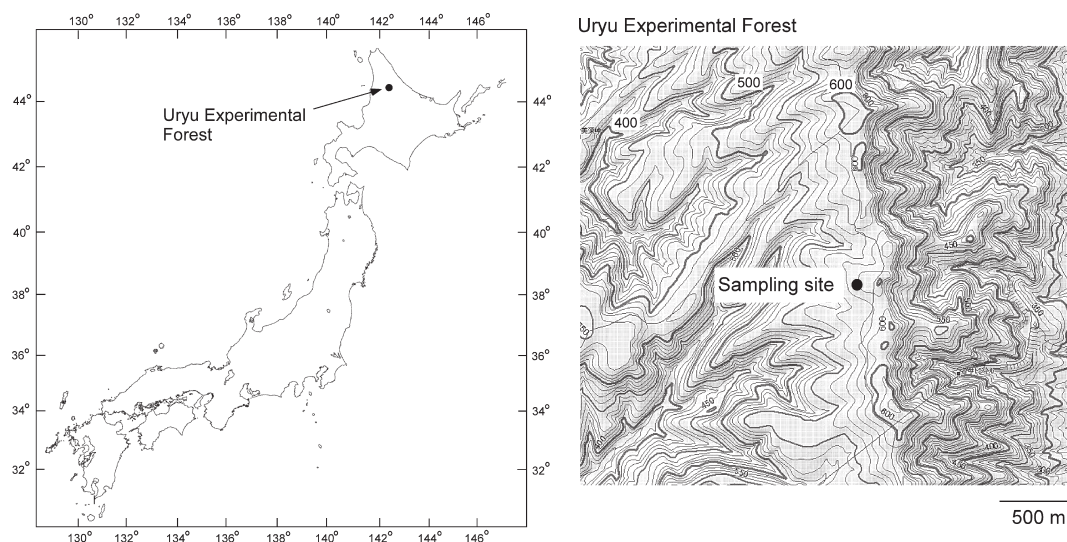


図1: 北海道大学雨龍研究林におけるサンプリングを行った場所の位置図.

Fig. 1: Location of the sampling site in Uryu Experimental Forest, Hokkaido University.

3. 調査方法

3.1 年輪コアの採取

1998年10月下旬に、74個体のダケカンバをランダムに選び、その幹から高さ40 cmで年輪コアを採取した。年輪コアを採取した個体の高さ40 cmおよび胸高部位での幹の周囲長を測定した。74個体のダケカンバの個体サイズは、高さ40 cmでの幹直径は3.3 cmから14.3 cmの範囲であった。幹直径が小さいため、全ての個体で髓まで抜くことができた。年輪コアは研究室に持ち帰ったあと、ホルダーにマウントし、紙ヤスリで表面を磨いた。そして、デジタルノギス付きの実体顕微鏡で、0.01 mm精度で年輪幅を測定した。

3.2 年輪の時系列データの標準化、気象データとの相関分析

年輪幅の時系列変動には個体間競争、大気汚染といった外的要因や、遺伝的、生理的要素といった内的要因が含まれている。そのため、年輪幅の時系列変動から直接的に気象による影響を抽出することはできない。個体間での比較を行うために、年輪幅変動の標準化によって外的・内的要因を除去し気象に関する成分のみを抽出する必要がある。標準化された年輪幅指数とは、年輪幅の時系列変動に近似線をあわせ、各年での実測値と近似値との比を求めるものである (Fritts, 1976)。

本研究での多くの年輪試料は25年程度と短かったため、標準化の方法として直線回帰を用いた。各年輪試料の時系列データを直線回帰し、各年の年輪幅を直線回帰式から予測される値で割ることで、年輪幅指数を求めた。そして、各年で全個体の年輪幅指数の平均値をとり、気象データとの相関分析に用いた。この研究では、

個体は樹齢によって4クラスに分けた。そして、樹齢クラスごとに年輪幅指数の時系列データを作成した。

作成した時系列データは、気象データ（月平均気温、降水量）と相関分析を行なった。相関分析は1977年から1998年とした、気象データは調査地からもっとも近い名寄の気象測候所（北緯44°22.2′，東経142°27.4′，標高89 m）のデータを用いた。ダケカンバの成長には当年の気象条件が関係している (Takahashi et al., 2003a, 2005)。そのため、ダケカンバの年輪幅指数と当年の成長期間の気象データ（月平均気温、降水量）との相関分析を行なった。植物の成長期間は月平均気温が5°C以上の月とした (吉良, 1948)。名寄の月平均気温と標準的な気温減率（ $-0.6^{\circ}\text{C}/+100\text{ m}$ ）から、神社山での植物の生育期間を調べたところ、5月から9月まで

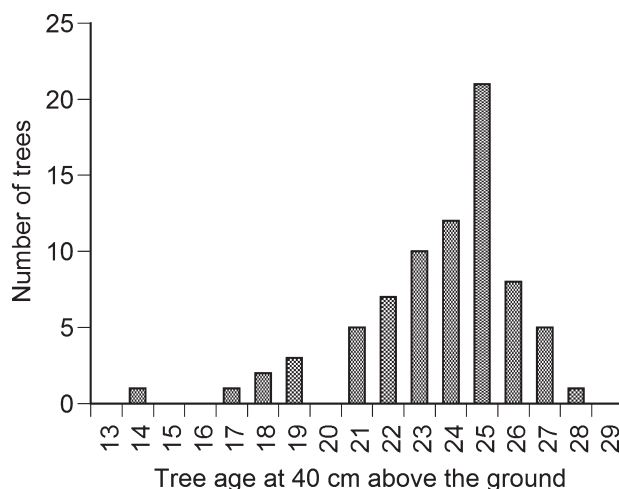


図3：高さ40 cmでのダケカンバ74個体の樹齢の頻度分布図。

Fig. 3: Frequency distribution of tree age at 40 cm above the ground for 74 trees of *Betula ermanii*.

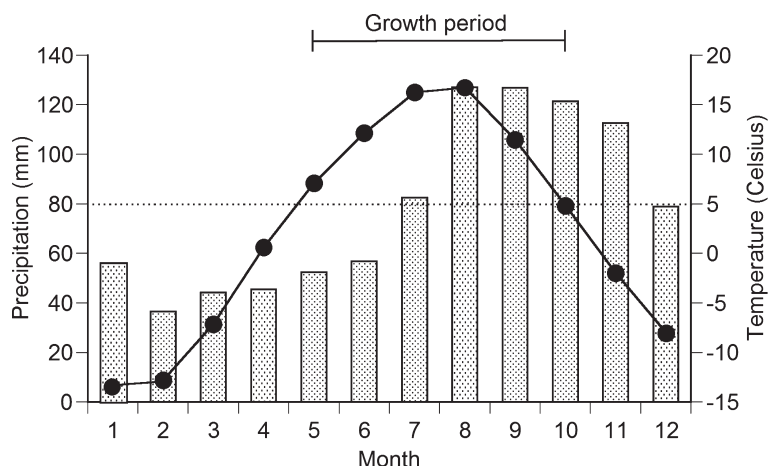


図2：サンプリングを行った場所の月平均気温と名寄の気象測候所における降水量（1977年から1998年の平均）。サンプリングを行った場所の気温は、一般的な気温減率（ $-0.6^{\circ}\text{C}/+100\text{ m}$ ）を用いて、名寄の気温から推定した。植物の成長期間は月平均気温が5°C以上の期間である5月から9月までとした。

Fig. 2: Monthly mean air-temperature at the sampling site and monthly sum of precipitation at Nayoro Meteorological Station during 1977 to 1998. Air-temperature at the sampling site was estimated from that at Nayoro Meteorological Station using the standard lapse rate ($-0.6^{\circ}\text{C}/+100\text{ m}$). Growth period for plants is defined as May to September with monthly mean temperature $>5^{\circ}\text{C}$.

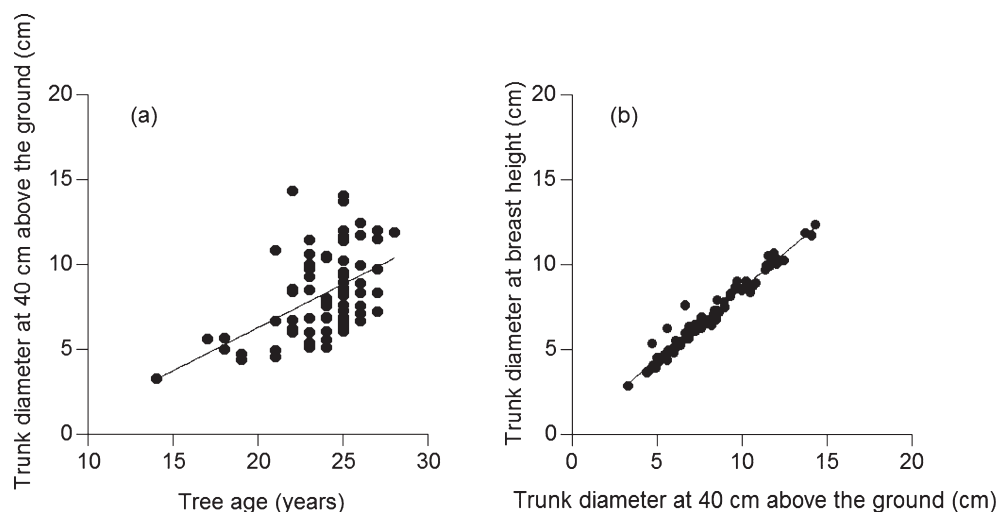


図4：(a)高さ40 cmでのダケカンバの幹直径と樹齢の関係と(b)胸高直径と高さ40 cmでの幹直径の関係。回帰式は、(a) $Y = 0.051 X^{1.59}$ (adjusted $R^2 = 0.365$, $F_{1,72} = 41.4$, $P < 0.001$, $n = 74$)、および(b) $Y = 0.832 X + 0.275$ (adjusted $R^2 = 0.961$, $F_{1,72} = 1784$, $P < 0.001$, $n = 74$)である。

Fig. 4 : (a) Relationships between trunk diameter at 40 cm above the ground and tree age and (b) between trunk diameter at breast height and trunk diameter at 40 cm above the ground for *Betula ermanii*. Regression equations are (a) $Y = 0.051 X^{1.59}$ (adjusted $R^2 = 0.365$, $F_{1,72} = 41.4$, $P < 0.001$, $n = 74$), and (b) $Y = 0.832 X + 0.275$ (adjusted $R^2 = 0.961$, $F_{1,72} = 1784$, $P < 0.001$, $n = 74$).

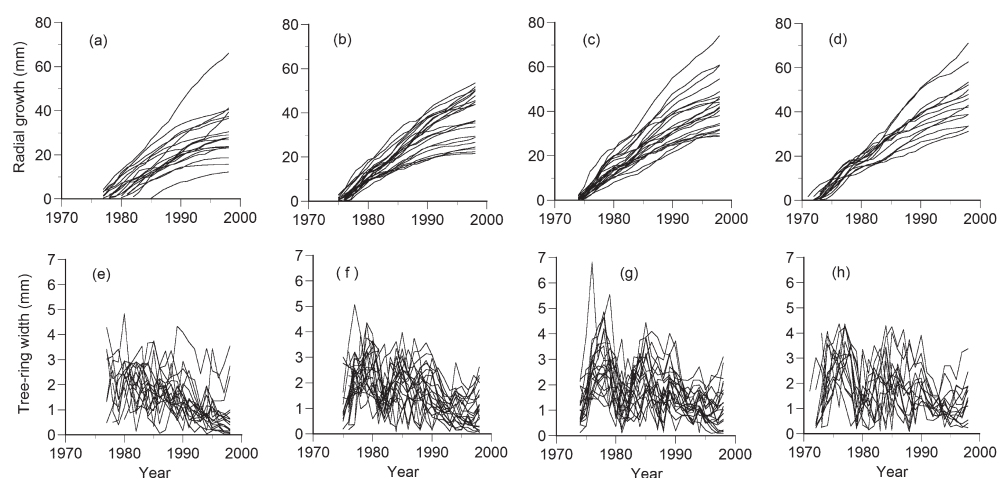


図5：ダケカンバの幹の肥大成長 (a, b, c, d) と年輪幅の時系列情報 (e, f, g, h)。樹齢クラスは (a, e) 22 年以下, (b, f) 23 年と 24 年, (c, g) 25 年, そして (d, h) 26 年以上である。

Fig. 5 : Trajectories of radial growth (a, b, c, d) and tree-ring width chronologies (e, f, g, h) of *Betula ermanii*. Tree age classes are (a, e) under 22 year-old, (b, f) 23 and 24 year-old, (c, g) 25 year-old and (d, h) over 26 year-old.

であった (図2)。統計解析は R 2.9.0 (R development core team, 2009) を用いて行なった。

4. 結果

年輪コアを採取した 74 個体のダケカンバの高さ 40 cm での樹齢は 25 年にピークをもつ一山型であった (図3)。しかし、正規分布というよりも、左側に尾を引いた分布形であり、1998 年の調査時の 25 年前に多くの個体が新規加入した後も、その後、約 10 年間は新規加入が少なからず生じていたことを示している。樹齢と高さ 40 cm 部位での幹直径の関係は、線形モデル ($R^2 = 0.258$, $P < 0.001$) よりも累乗モデル ($R^2 = 0.365$, $P < 0.001$) のほうが適合度が高かった (図4a)。また、

高さ 40 cm 部位での幹直径は胸高直径とも高い正の相関が見られた ($R^2 = 0.961$, $P < 0.001$, 図4b)。したがって、より早くに新規加入した個体はより大きく成長していたことを示している。

年輪コアを採取した 74 個体を樹齢に応じて、樹齢を 4 クラスに分けた (クラス 1 : 樹齢 22 年以下, クラス 2 : 樹齢 23~24 年, クラス 3 : 樹齢 25 年, クラス 4 : 樹齢 26 年以上)。どの樹齢クラスでも年輪幅は新規加入時に比べて、年々、減少していく傾向が認められた (図5)。年輪幅の時系列を、全ての個体について、直線回帰した (表1)。時間 (西暦) に対する年輪幅の変化は、回帰式の傾きであるが、若齢個体ほど、この傾きが急であり、有意であった回帰式の割合が高かった (表1)。

高さ 40 cm 部位での幹直径が大きいほど、最近 5 年

表 1：サンプリングされた個体の地上 40 cm での幹直径 (D_{40}) と樹齢・年輪幅と年 (西暦) の関係の直線回帰式も示してある。回帰式の観測数は樹齢と同じである。個体は樹齢に応じて、4 クラスに分けてある；クラス 1 (22 年以下)、クラス 2 (23 年と 24 年)、クラス 3 (25 年)、そしてクラス 4 (26 年以上)。

Table 1: Trunk diameter (D_{40}) and tree age at 40 cm above the ground for sampled trees. Results of the linear regression for the relationship between tree-ring width (RW) and year (A.D.) are shown. The number of samples of regression analysis is same as tree age for each tree. Trees are classified into four age classes; class 1 (under 22 year-old), class 2 (23 and 24 year-old), class 3 (25 year-old) and class 4 (over 26 year-old).

Age class	Tree ID	D_{40} (cm)	Tree age (years)	RW = a year + b			
				a	b	R	P
1	6	4.7	19	-0.075	151.1	0.636	0.003
1	7	6.7	21	-0.045	90.8	0.491	0.024
1	8	10.8	21	0.076	-148.3	0.513	0.017
1	11	3.3	14	-0.083	166.1	0.621	0.018
1	15	5.7	18	-0.103	207.4	0.784	<0.001
1	17	8.5	22	-0.033	66.4	0.256	0.250
1	20	6.0	22	-0.124	248.0	0.864	<0.001
1	22	4.7	19	-0.154	306.9	0.876	<0.001
1	31	6.2	22	-0.126	251.9	0.913	<0.001
1	37	6.7	22	-0.104	207.7	0.674	0.001
1	39	5.0	18	-0.119	238.1	0.845	<0.001
1	47	6.2	22	-0.089	177.3	0.616	0.002
1	48	4.6	21	-0.060	119.5	0.372	0.096
1	51	5.6	17	-0.155	309.3	0.723	0.001
1	52	8.4	22	-0.047	96.0	0.431	0.045
1	59	14.3	22	-0.021	45.2	0.185	0.410
1	65	4.4	19	-0.100	199.2	0.810	<0.001
1	75	4.9	21	-0.078	156.4	0.664	<0.001
2	1	11.4	23	-0.010	22.5	0.101	0.646
2	2	5.6	24	-0.057	113.8	0.715	<0.001
2	12	7.6	24	-0.048	96.6	0.535	0.007
2	14	8.5	23	-0.057	116.1	0.443	0.034
2	19	6.8	23	-0.085	171.2	0.675	<0.001
2	23	10.5	24	-0.051	102.7	0.452	0.027
2	24	6.0	24	-0.053	106.9	0.567	0.004
2	25	7.8	24	-0.124	247.8	0.730	<0.001
2	26	9.7	23	-0.060	120.5	0.416	0.048
2	32	6.9	24	-0.043	86.5	0.372	0.073
2	33	10.0	23	-0.009	19.9	0.068	0.757
2	38	5.1	23	-0.091	181.7	0.867	<0.001
2	42	9.3	23	-0.037	76.0	0.383	0.071
2	43	6.0	23	-0.106	211.5	0.602	0.002
2	54	10.6	23	-0.040	82.0	0.420	0.046
2	55	10.4	24	-0.097	194.2	0.725	<0.001
2	57	5.1	24	-0.057	113.8	0.644	0.001
2	61	8.0	24	-0.056	113.1	0.498	0.013
2	63	5.4	23	-0.060	119.3	0.541	0.008
2	64	7.6	24	-0.029	59.0	0.207	0.332
2	74	6.8	24	-0.084	167.8	0.747	<0.001
3	3	9.0	25	-0.004	10.1	0.074	0.726
3	4	6.6	25	0.005	-8.4	0.061	0.771
3	5	12.0	25	0.011	-19.4	0.123	0.560
3	9	13.7	25	-0.021	45.6	0.134	0.524
3	10	9.6	25	-0.025	51.9	0.284	0.169
3	13	10.2	25	-0.034	69.8	0.295	0.152
3	16	8.2	25	-0.133	265.1	0.677	<0.001
3	30	6.1	25	-0.072	145.0	0.712	<0.001
3	34	6.4	25	-0.079	157.2	0.677	<0.001
3	35	7.3	25	-0.024	49.8	0.242	0.244
3	40	11.4	25	-0.048	97.9	0.341	0.096
3	41	6.2	25	-0.063	126.0	0.596	0.002
3	44	11.7	25	-0.064	128.9	0.548	0.005
3	53	8.5	25	-0.063	126.7	0.467	0.019
3	56	7.6	25	-0.017	36.2	0.190	0.364
3	58	8.6	25	-0.047	95.1	0.537	0.006
3	62	9.3	25	-0.036	73.9	0.298	0.148
3	67	6.9	25	-0.087	174.4	0.569	0.003
3	68	8.2	25	-0.063	126.9	0.455	0.022
3	69	14.1	25	-0.033	68.9	0.326	0.112
3	70	7.6	25	-0.052	104.2	0.384	0.058
4	18	7.1	26	-0.046	92.2	0.461	0.018
4	21	12.4	26	0.009	-14.5	0.067	0.745

4	27	10.0	26	-0.075	151.5	0.548	0.004
4	29	12.0	27	-0.033	68.1	0.272	0.169
4	36	7.6	26	-0.098	195.7	0.669	<0.001
4	45	7.2	27	0.006	-10.9	0.070	0.727
4	46	8.3	26	-0.044	89.0	0.411	0.037
4	49	11.7	26	-0.024	49.8	0.172	0.402
4	50	6.7	26	-0.053	106.8	0.442	0.024
4	60	8.9	26	-0.084	167.7	0.651	<0.001
4	66	9.7	27	-0.061	122.8	0.420	0.029
4	71	8.3	27	-0.040	80.8	0.382	0.049
4	72	11.9	28	-0.021	43.0	0.170	0.387
4	73	11.5	27	-0.017	36.1	0.154	0.444

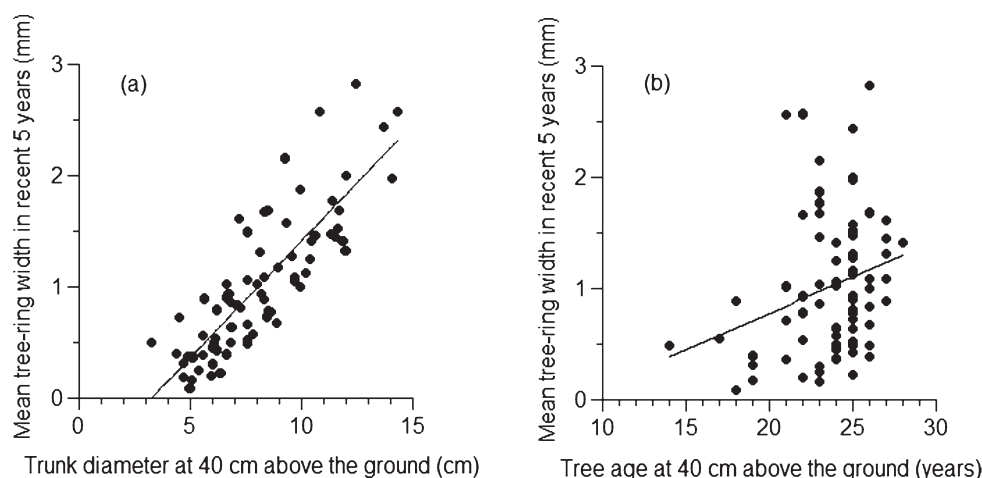


図6：ダケカンバの最近5年の年輪幅の平均値と(a)高さ40 cmでの幹直径、および(b)高さ40 cmでの樹齢の関係。回帰式は、(a) $Y=0.210X-0.691$ (adjusted $R^2=0.692$, $F_{1,72}=164.8$, $P<0.001$, $n=74$), および(b) $Y=0.00081X^{2.19}$ (adjusted $R^2=0.151$, $F_{1,72}=10.9$, $P<0.01$, $n=74$)。

Fig. 6: Relationships of mean tree-ring width in recent 5 years with (a) trunk diameter at 40 cm above the ground and with (b) tree age at 40 cm above the ground for *Betula ermanii*. Regression equations are (a) $Y=0.210X-0.691$ (adjusted $R^2=0.692$, $F_{1,72}=164.8$, $P<0.001$, $n=74$), and (b) $Y=0.00081X^{2.19}$ (adjusted $R^2=0.131$, $F_{1,72}=10.9$, $P<0.01$, $n=74$).

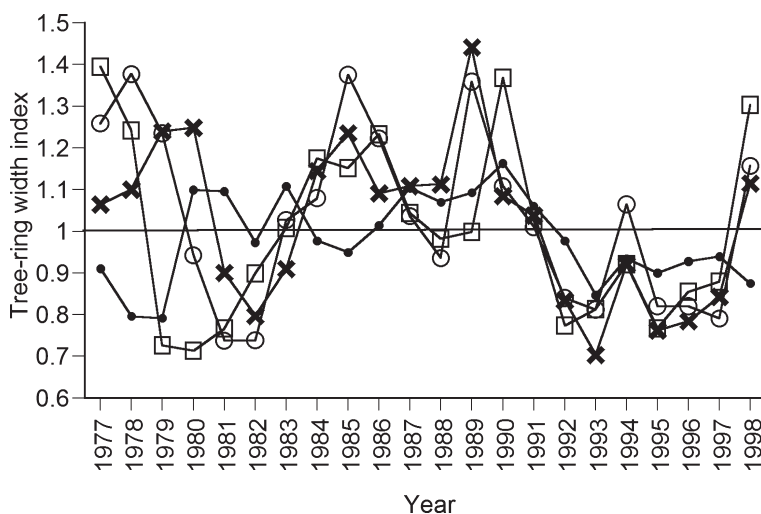


図7：ダケカンバの4サイズクラスでの年輪幅指数；クラス1（22年以下，●），クラス2（23年と24年，×），クラス3（25年，○），そしてクラス4（26年以上，□）。

Fig. 7: Tree-ring width indices of *Betula ermanii* for four tree age classes; class 1 (under 22 year-old, ●), class 2 (23 and 24 year-old, ×), class 3 (25 year-old, ○) and class 4 (over 26 year-old, □).

間の平均年輪幅は高かった ($R^2=0.692$, $P<0.001$, 図6a)。また、樹齢と最近5年間の平均年輪幅の関係は線形モデル ($R^2=0.058$, $P<0.05$) よりも、累乗モデル ($R^2=0.131$, $P<0.01$) の方が適合度が高かった

(図6b)。したがって、より早くに新規加入した個体ほど現在でも成長が高いことを示している。ただし、最近5年間の年輪幅は樹齢よりも個体サイズと高い相関を示していることから、樹齢だけでは成長は決まらないこと

表2：各樹齢クラスの年輪幅指数と気象要因（月平均気温、降水量）との間の相関係数。個体は樹齢に応じて、4クラスに分けてある；クラス1（22年以下）、クラス2（23年と24年）、クラス3（25年）、そしてクラス4（26年以上）。

Table 2: Correlation coefficients between monthly climatic factors (temperature and precipitation) and tree-ring width index for each age class. Trees are classified into four age classes; class 1 (under 22 year-old), class 2 (23 and 24 year-old), class 3 (25 year-old) and class 4 (over 26 year-old).

Age class	Temperature					Precipitation				
	May	June	July	Aug	Sept	May	June	July	Aug	Sept
1	0.02	-0.08	-0.14	-0.04	0.17	-0.05	0.03	-0.07	0.16	0.04
2	0.00	0.28	0.11	0.25	0.07	-0.08	0.10	-0.31	-0.21	-0.20
3	0.07	0.08	0.26	0.41†	0.14	0.05	-0.14	-0.19	-0.27	-0.11
4	0.25	0.10	0.32	0.27	0.29	0.06	-0.33	-0.09	-0.09	-0.18
mean	0.13	0.15	0.24	0.35	0.23	0.00	-0.14	-0.23	-0.18	-0.18

†: Marginally significant ($P=0.06$)

を示している。

標準化した年輪幅指数の時系列を図7に示した。標準化に用いた直線回帰式は表1に示したものと同一である。1981年以前は樹齢クラス間で一致したパターンは見られないが、1982年から1998年までは全ての樹齢クラスで似たようなパターンを示した。1980年代は成長が増加しており、一方、1990年代は成長が減少している傾向が見られた（図7）。個々の樹齢クラスと全樹齢クラスの平均の年輪幅指数に対して、当年5月から9月までの月平均気温と降水量と相関分析を行なったところ、有意な相関はまったく見られなかった。樹齢クラス3だけが8月の月平均気温と緩い有意な相関が見られた（表2、 $P=0.06$ ）。

5. 考察

この研究で調べたダケカンバの樹齢は25年が最も多く、約10年の間にほとんどの個体が含まれていた。この調査地では、どのような原因でダケカンバ林が成立したのか、その理由については分からないが、何からの攪乱が生じたのだろう。Takaoka (1993) は北海道大学の天塩研究林における山火事後に成立したダケカンバの樹齢はほとんど数年以内に含まれていたことを報告している。したがって、ダケカンバは攪乱後のある一時期に集中して新規加入するのだろう。

この調査地では、より若い個体ほど、過去から現在にかけての成長率の減少率が大きく、最近5年間の成長率も低かった。この調査地は自己間引きを生じている高密度個体群のため、わずかな新規加入の遅れが、その後の個体間競争で不利になるのだろう。すなわち、初期の個体差がわずかでも、光を巡る競争のため、より大きな個体が小さな個体を被圧し、次第に個体サイズの個体差が大きくなっていくのだろう。年輪コアを採取した1998年には、この調査地ではダケカンバ個体の胸高直径は1~14 cmまでと個体差が大きく、死亡する個体は小さい個体サイズに集中していた（Takahashi et al., 2003c）。この調査地で多くの個体が約10年の間に新規加入して

も、新規加入の時期のわずかな違いがその後の成長や生存に大きく影響していることを示唆している。しかし、最近の成長率には個体の樹齢よりもサイズの方が強く相関していたため、単純に樹齢というよりも、個体の空間分布などを介して、ローカルな個体間競争も個体の成長に大きく影響していることを意味している（Takahashi, 1996）。

この調査地において、個体の成長に対して、気象条件はほとんど影響していなかった。発達した森林において、ダケカンバの年輪幅には当年の生育期間の月平均気温と正の相関があることが、いくつか報告されている（Takahashi et al., 2003a, 2005; Doležal et al., 2010）。そのため、ダケカンバの成長には気象条件が影響していても不思議ではない。この研究において気象条件がほとんど影響していなかった理由は2つ考えられる。第一に、この研究での年輪幅のクロノロジーが短かったことである。発達した森林で行われた先行研究では、ダケカンバの年輪幅のクロノロジーは少なくとも数十年はあるのに対して、この研究ではわずか22年である。同じ相関係数ならば、観測数が多いほうが統計的に有意になりやすい。第二に、個体間競争の影響が強すぎたことである。この研究では、個体間競争の影響などを除去するために、年輪幅の時系列データを標準化した。しかし、気象の影響が検出できなかったことは、成長に対する個体間競争の影響のほうが圧倒的に高く、気象の影響はわずかであることを示唆している。Takahashi et al. (2003c) は、この調査地において、林床で優占するササが上層木であるダケカンバの成長に対する二方向的な競争の影響を調べた。その結果、大きな個体ではササによる競争効果は検出されたが、被圧された小さな個体では、ササの効果は検出されなかった。これはササの存在に関係なく、小さな個体は大きな個体から強く被圧されているために、成長が低かったためである。

以上のことから、この研究では、(1) この自己間引きが生じている林分において、若くて小さな個体ほど、過去から現在にかけての成長率の減少が大きく、最近の成長率も低かった、(2) そして、成長に対する気象の効果

はほとんどなかったことが示唆された。したがって、この高個体密度の林分においては、個体間競争が高いために、気象条件の影響はほとんどなく、そして、より早くに新規加入した個体ほど現在でも成長が高いことが分かった。

謝辞

年輪試料の測定をしていただいた光石大介君に感謝いたします。

参考文献

- Buckley, B. M., E. R. Cook, M. J. Peterson and M. Barbetti (1997) A changing temperature response with elevation for *Lagarostrobos franklinii* in Tasmania, Australia. *Climatic Change*, **36**, 477-498.
- DeLucia, E. H. and W. K. Smith (1987) Air and soil temperature limitations on photosynthesis in Engelmann spruce during summer. *Can. J. For. Res.*, **17**, 527-533.
- Doležal, J., H. Ishii, T. Kyncl, K. Takahashi, V. P. Vetrova, K. Homma, A. Sumida and H. Hara (2010) Climatic factors affecting radial growth of *Betula ermanii* and *Betula platyphylla* in Kamchatka. *Can. J. For. Res.*, **40**, 273-285.
- Fritts, H. C. (1976) *Tree rings and climate*. The Blackburn Press, New Jersey.
- Gindl, W., M. Grabner and R. Wimmer (2001) Effects of altitude on tracheid differentiation and lignification of Norway spruce. *Can. J. Bot.*, **79**, 815-821.
- Gostev, M., G. Wiles, R. D'Arrigo, G. Jacoby and P. Khomentovsky (1996) Early summer temperatures since 1670 A.D. for Central Kamchatka reconstructed based on a Siberian larch tree-ring width chronology. *Can. J. Bot.*, **26**, 2048-2052.
- Hara, T., M. Kimura and K. Kikuzawa (1991) Growth patterns of tree height and stem diameter in populations of *Abies veitchii*, *A. mariesii* and *Betula ermanii*. *J. Ecol.*, **79**, 1085-1098.
- Helama, S., M. Lindholm, M. Timonen, J. Merilainen and M. Eronen (2002) The supra-long Scots pine tree-ring record for Finnish Lapland: Part 2, interannual to centennial variability in summer temperatures for 7500 years. *Holocene*, **12**, 681-687.
- Hopton, H. M. and N. Pederson (2005) Climate sensitivity of Atlantic white cedar at its northern range limit. Atlantic white cedar: ecology, restoration and management. *Proc. Arlington Echo Symp.*, 22-30, USDA Forest Service, 22-30, Millersville.
- Kikuzawa, K. (1982) Leaf survival and evolution in Betulaceae. *Ann. Bot.*, **50**, 345-353.
- Kikuzawa, K. (1983) Leaf survival of woody plants in deciduous broad-leaved forests. 1. Tall trees. *Can. J. Bot.*, **61**, 2133-2139.
- Kikuzawa, K. (1988) Intraspecific competition in a natural stand of *Betula ermanii*. *Ann. Bot.*, **61**, 727-734.
- Kikuzawa, K. and K. Umeki (1996) Effect of canopy structure on degree of asymmetry of competition in two forest stands in northern Japan. *Ann. Bot.*, **77**, 565-571.
- Kirdyanov, A., M. Hughes, E. Yaganov, F. Schweingruber and P. Silkin (2003) The importance of early summer temperature and date of snow melt for tree growth in the Siberian Subarctic. *Trees*, **17**, 61-69.
- 松田 彊, 滝川 貞夫 (1985) ササ地の天然更新補助作業に関する実証的研究. 北海道大学農学部演習林研究報告, **42**, 909-940.
- 沖津 進 (1987) ダケカンバ帯. 北海道の植生 (伊藤 浩司 編): 168-199, 北海道大学図書刊行会, 札幌.
- R development core team (2009) *R: A language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <http://www.R-project.org>.
- Savva, Y., J. Oleksyn, P. B. Reich, M. G. Tjoelker, E. A. Vaganov and J. Modrzynski (2006) Interannual growth response of Norway spruce to climate along an altitudinal gradient in the Tatra Mountains, Poland. *Trees*, **20**, 735-746.
- Takahashi, K. (1996) Plastic response of crown architecture to crowding in understorey trees of two co-dominating conifers. *Ann. Bot.*, **77**, 159-164.
- Takahashi, K., H. Azuma and K. Yasue (2003a) Effects of climate on the radial growth of tree species in the upper and lower distribution limits of an altitudinal ecotone on Mount Norikura, central Japan. *Ecol. Res.*, **18**, 549-558.
- Takahashi, K., T. Hirokawa and R. Morishima (2012) How the timberline formed: altitudinal changes in stand structure and dynamics around the timberline in central Japan. *Ann. Bot.*, **109**, 1165-1174.
- Takahashi, K., Y. Tokumitsu and K. Yasue (2005) Climatic factors affecting the tree-ring width of *Betula ermanii* at the timberline on Mount Norikura, central Japan. *Ecol. Res.*, **20**, 445-451.
- Takahashi, K., I. Okuhara, Y. Tokumitsu and K. Yasue (2011) Responses to climate by tree-ring widths and maximum latewood densities of two *Abies* species at upper and lower altitudinal distribution limits in central Japan. *Trees*, **25**, 745-753.
- Takahashi, K., S. Uemura, J. Suzuki and T. Hara (2003c) Effects of understory dwarf bamboo on soil water and growth of overstory trees in a dense secondary *Betula ermanii* forest, northern Japan. *Ecol. Res.*, **18**, 767-774.
- Takahashi, K., D. Mitsuishi, S. Uemura, J. Suzuki and T. Hara (2003b) Stand structure and dynamics during a 16-year period in a sub-boreal conifer-hardwood mixed forest, northern Japan. *For. Ecol. Manag.*, **174**, 39-50.
- Takaoka, S. (1993) The effect of missing rings on stand-age estimation of even-aged forests in northern Hokkaido, Japan. *Ecol. Res.*, **8**, 341-347.
- Tatewaki, M. (1958) Forest ecology of the islands of the North Pacific Ocean. *J. Fac. Agr., Hokkaido Univ.*, **50**, 371-486.

- Yamamoto, S. (1995) Gap characteristics and gap regeneration in subalpine old-growth coniferous forests, central Japan. *Ecol. Res.*, **10**, 31-39.
- Yoda, K., T. Kira, F. Ogawa and K. Hozumi (1963) Self-thinning in overcrowded pure stands under cultivated and natural conditions (Intraspecific competition among higher plants. XI). *J. Inst. Polytech., Osaka City Univ. Ser. D*, **14**, 107-129.

