

落葉広葉樹林の不均質性の評価と動態予測

森林環境部 田中 浩・柴田鏡江

1. はじめに

成熟した落葉広葉樹林には、様々な種類の樹木が生育しており、それが動物、昆虫、菌類などの他の生物相を豊かにする重要な要因にもなっている。では一つの森林の中で、様々な樹種の個体群が維持され、樹木の多様性が保たれるしくみは何なのだろうか？ その要因の一つとして、森林の不均質な階層構造を作り出す台風などの自然擾乱が目立ってきた。成熟した落葉広葉樹林は、林冠を構成する高木層の下に亜高木層、低木層、草本層という複数の階層で構成されている。時折、林冠木が台風などにより倒れたり、寿命がつかたりして枯れ、林冠の高木層が欠落した場所ができる。これを林冠ギャップという。ギャップ内では太陽光が林床に直接達し、そこでの実生や稚樹の生存率は高く、成長も早い。また花や種子も多くつけることができるため、多くの樹木の更新と繁殖の場として重要になっている。時間が過ぎるとギャップ周辺の枝や稚樹が成長し、ギャップは修復されて元のような閉鎖林冠に戻る。このような大きな異なるギャップ形成や修復段階の違いで、成熟した森林には、空間的に不均質な階層構造ができている。しかし、更新や繁殖に対する自然擾乱の重要性は、各種の耐陰性や繁殖力などの生態的特性の違いや生活史段階の違いによって大きく異なると考えられる。群落生態研究室では、大規模林研究「生態秩序」のテーマの一つとして、森林の構造的不均質性をもたらすギャップ形成・修復と樹木の個体群維持機構との関係を明らかにするため、成熟した落葉広葉樹林である小川群落保護林内の調査地（6ha）において約10年間の継続調査を行ってきた。これまでの調査で、落葉広葉樹林の自然擾乱体制（ギャップのサイズ分布、面積割合、形成速度、修復速度、ギャップ形成・回復過程など）を把握する一方、この森林の主要構成樹種の生活史全体を通じての個体群動態パラメータ（個体当たり種子生産数、種子・実生・稚樹・成木の生存率と成長速度、繁殖開始サイズなど）を測定してきた。このような基礎的な情報をもとに、推移行列モデルによる個体群動態の解析を行い、擾乱の頻度や強度が構成種の個体群維持に及ぼす影響について定量的評価を試みた。

(右側上へ)

2. 推移行列モデル

モデル作成の対象種として、調査林内の代表的亜高木種で耐陰性の高いハクウンボク、ギャップ依存性の高い低木種のニフトコ、高木種としてクマシデ属4種を選定し、各樹種の生活史をいくつかの段階に分け、推移行列モデルを作成した (Abe et al.1998)。

推移行列モデルは、個体群や群集構造の構成要素の動態を行列とベクトルの計算で表現するもので、現在の個体群構造の安定性を評価することができる。樹木の生活史を種子から成木までの生活史段階に分け (図1)、各段階における生存率や死亡率、次段階に移行する成長速度、種子散布数の観測値を組み込んだ推移確率の行列を作成した。これに現在の個体群構造を表すベクトルを掛け合わせる計算を続けると、収束した個体群構造比 (安定構造) とその個体群の期間増加率 (λ) を算出できる。

今回の研究では、各樹種の個体群維持に対するギャップ依存性の評価をするために、以下の4タイプのモデルを作成し、それぞれの個体群の λ と安定構造を求めた。

①全個体群モデル:調査地内のギャップ内、閉鎖林冠下という生育条件の違いが、この森林におけるそのままの頻度で平均化されたモデル。

②閉鎖林冠モデル:全生活史を閉鎖林冠下でのみおくと仮定したモデル。閉鎖林冠下で生育している個体の成長・生存率、繁殖量パラメータを用いる。

③ギャップ内モデル:全生活史をギャップ内でのみおくと仮定したモデル。ギャップ内で生育している個体の成長・生存率、繁殖量パラメータを用いる。

④林冠交替モデル:個体群動態に林冠交代速度 (ギャップの形成・修復速度) を考慮したモデル。閉鎖林冠モデルとギャップ内モデルをこの森林で観察されたギャップと閉鎖林冠間の交替確率を表す行列と組み合わせた。

(左側下へ)



図1. 樹木の生活史サイクル

各生活史段階での死亡率や、生存してその段階に留まる確率、成長して上の生活史段階に移行する確率、種子散布数 (矢印) を観測値から推定し、推移行列の要素に組み込む。

3. 各樹種の耐陰性と個体群維持

耐陰性の高い亜高木種ハクウンボクでは、ギャップを考慮しない閉鎖林冠モデルにおいて、1より大きい λ が得られた。この結果から、ハクウンボクの生活にとってギャップは確かに好適な環境であるが、仮に生活史の全てにわたって被陰条件下におかれても個体群の維持が可能な潜在力を持つと考えられた。一方、より耐陰性が低いと考えられる低木種、ニフトコの閉鎖林冠モデルでは、 λ は1より小さい値になった。仮に生活史の全てにわたって被陰条件下におかれた場合、ニフトコ個体群は衰退してしまふことになり、ギャップ環境は成熟林におけるこの種の個体群維持には不可欠であると評価された。しかし、ニフトコの林冠交替モデルから得られた λ は1より大きい値になったことから、ニフトコ個体群は現在のギャップ形成・修復速度で維持できると予想された。また、耐陰性の低い亜高木種であるクマシデの場合、閉鎖林冠モデルのみならず、林冠交替モデルでも1より小さい値になったため、現在のギャップ形成・修復速度ではクマシデは個体群維持できないと予想された。このことから、クマシデ個体群には通常のギャップ形成よりもさらに大きい規模の擾乱 (山火事など) が必要と考えられた。

さらに、林冠高の3次元測定データをもとに、ギャップの立体構造を仮想的に組み込んだ「すり鉢型ギャップの林冠交替モデル」を作成し、様々なギャップ面積比及びギャップ閉鎖期間でのハクウンボク個体群の λ をシミュレートした。ここでのギャップ面積比とは、林床面と林冠面におけるギャップ面積の比のことを示し、ギャップ面積比が大きければ林床面でのギャップ面積が広くなり、ギャップの立体構造が円筒形になることを意味する。また、ギャップ修復期間が長いことは、ギャップが修復され閉鎖林冠に戻るまでの期間が長いことを示す。シミュレーションの結果、ギャップ面積比が大きく、ギャップの修復期間が長いほど大きな λ が得られた (図2)。このことから、ギャップがなくても個体群維持が可能だと考えられるハクウンボクにとって、ギャップの立体構造と林分のギャップ修復期間といった森林構造の不均質性をもたらすファクターが、その個体群動態に大きく影響していることが明らかとなった。

この研究では、耐陰性や到達する階層の異なる3種について、その個体群維持に対する自然擾乱体制の役割を定量的に評価することができた。今後、ブナやカエデ類などの他の樹種について同様のモデルを作成し、それらと比較することで、落葉広葉樹林に生育する様々な樹木の個体群維持機構や多様性の仕組みについての理解を深めることができるだろう。また、林冠動態及び樹木生活史全体を通じた生態的データという森林生態の基礎的データをベースにしたモデル解析研究は、森林の断片化や伐採などの人為擾乱の影響予測モデル作成、森林の継続的管理手法の開発にとっての有用なステップにもなると考えられる。

引用文献

Abe,S.,T.Nakashizuka and H.Tanaka (1998) Effects of canopy gaps on the demography of the subcanopy tree *Syrax obassia*: Journal of Vegetation Science,9, 787-796.

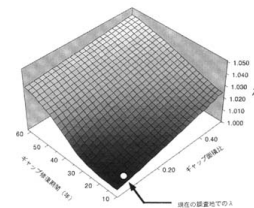


図2. ギャップの立体構造、修復期間とハクウンボク個体群の期間増加率 (λ) との関係

実際に温帯林で報告されている擾乱体制の範囲でX,Y軸の値を変化させ、ハクウンボク個体群の λ のシミュレーションをした。図中の点は現在の調査地の擾乱体制下での λ を示す。(Abe et al 1998より)