

短期的かつ地域的な気候変化が常緑針葉樹林の樹木成長動態に及ぼす影響

Effect of short-term and local climate change on tree growth dynamics in evergreen coniferous forests of Japan

西村尚之

NISHIMURA Naoyuki

Abstract: Short-term dynamics of tree community were examined in permanent plots of five old-growth evergreen coniferous forests in Japan. We discussed the effect of local climate change on tree growth dynamics in these evergreen coniferous forests. The analyses were conducted using the databases of several tree censuses at 2-17 year intervals. In each census, all woody stems ≥ 5 cm in dbh (diameter of breast height) were investigated in the plots. The mortality and recruitment rates did not significantly differ between the first and second periods. The mean relative growth rates (RGR) of dbh during second period were significantly higher than those during first period in all study sites. The relationship between RGR and annual sunshine in hour was detected from the short-term datasets of each site. This result suggests that local climate change affects tree growth dynamics in old-growth forests.

Keywords: climate change, evergreen coniferous forest, mortality, recruitment, mean relative growth rate

I はじめに

世界の森林面積の33%が針葉樹林であり、その資源を持続的に維持することは極めて重要な課題である。バイオマス量すなわち炭素量としての固定的な蓄積という観点からも針葉樹林は重要な役割を果たしている。一方、日本の森林植生は南北に細長い国土や急峻な地形、3,000m級の山脈、季節風による降水量の違いなどから多様な特徴を持っている。これらの森林のうち、暖かさの指数(WI、有効積算温度としての指標) 15~45°C・月の亜寒帯に属する高緯度地域(北方林)や標高1500m以上の地域(亜高山帯林)には常緑針葉樹林が成立している(石塚 2003)。針葉樹林の成立起源は氷河期以前に遡り、その後の環境変動によりその分布域は現在北上し、一部地域に隔離分布した遺存的固有樹種も多い(堀田 1974)。針葉樹は広葉樹に比べて耐寒性や耐貧養性に優れ、悪条件下での成長可能な特性と、良質な建材価値などから、産業用丸太の約70%を占め(Alexander 1994)、わが国ではスギ・ヒノキが有用材とされているが、世界的にはマツ科樹種が多く利用されている。

一方、地球規模での環境変動により近い将来の気候変化が植生に及ぼす影響が危惧されている。例えば、1980~1999年と比較して21世紀末の世界平均気温は最大約4.0°C上昇すると予測されている(気象庁 2008)。しかし、大気流動や温室効果ガス変動、海洋流動などの地域的なばらつきがあり、その予測

精度には不確実性も指摘されている(気象庁 2008)。一般的には高緯度地域や南米などで高い温度上昇が予測されており(気象庁 2008)、日本の亜高山帯林や北方林のように森林限界または以北を海に阻まれた森林では分布域の縮小や林分構造の変化が懸念されている(Alexander 1994)。これまで気候変化が植生や樹木の地理的分布に及ぼす影響に関する研究(Matsu et al. 2004ab、田中ら 2006、田中ら 2009)や気温変化に関連した樹木群集動態に関する研究(Laurance et al. 2009)は十分に行われているとは言えず、特に、温帯林・寒帯林における気候変化と森林の動態との関連性を長期間におけるデータから解析した研究はほとんどない。

このような観点から、本研究はわが国の重要な天然資源である常緑針葉樹原生林の保全のための基礎的情報となる近年の気候変化が森林の構造や動態に及ぼす影響を明らかにするために、樹木群集動態のパターンの把握と、樹木群集動態と気候変化との関連性に関する解析を行い、これらの森林の樹木群集動態と近年の気候変化との関連性についての考察を行った。

II 材料と方法

1. 調査地及び現地調査

日本の常緑針葉樹原生林は亜寒帯や亜高山帯(WI:15~45)だけでなく、冷温帯(WI:45~85)や暖温帯(WI:85~180)にも局所的に分布しており(石塚

2003)、本研究ではそれらから代表的な5つの調査地(表-1)、亜寒帯からは北海道東大雪北方原生林、岐阜県御嶽亜高山帯林、長野県北八ヶ岳亜高山帯林、さらに、気候帯の異なる冷温帯林と暖温帯林からはそれぞれ長野県赤沢ヒノキ原生林と奈良県三之公トガサワラ原生林を選定し、各調査地に設定された調査区(東大雪北方林:面積2ha、御嶽亜高山帯林:2ha、北八ヶ岳亜高山帯林:1ha、赤沢ヒノキ林:1.2ha、三之公トガサワラ林:0.42ha)において、胸高直径(DBH)≥5cmの生存幹を対象に、周囲長(cm)の測定と階層(林冠層と下層)を記録した。なお、各調査区は1985年から2000年までに設定され、過去約10~20年間の樹木群集動態データベース(Asai et al. 2003, Kato and Yamamoto 2000, Miyadokoro et al. 2004, Nakamori et al. 2009, Nishimura et al. 2010, Nishimura et al. unpublished data)を利用して解析を行った。

2. 解析方法

各調査区において樹木群集構造を把握するために、樹種別および生活型別に全樹木に対する相対幹密度と相対胸高断面積合計(相対BA)を算出した。また、樹木群集動態については調査期間を前後2期間に分け、各期間の年間死亡率および年間加入率を以下の式で算出した(Sheil and May 1996)。ここで N_i 、 N_0 及び N_t はそれぞれ初めの本数、 t 年後の本数、 t 年間生存した本数である。

- ・各期間の年間死亡率(%/年) $=\log(N_i/N_0)/t \times 100$
- ・各期間の年間加入率(%/年) $=\log(N_t/N_0)/t \times 100$

樹木群集構造が不均質な複数の種個体群から形成さ

れている場合には、調査間隔が長くなると死亡率や加入率、回転率などの個体群動態パラメータの推定値は低下することが指摘されている(Sheil and May 1996)。各期間の年間死亡率と新規加入率はLewis et al.(2004)に従って補正を行った。さらに、1000回のブートストラップ・リサンプリングによる95%信頼区間を計算して、前期間と後期間の死亡率と加入率の違いを比較した。

次に各期間におけるBAの年増加量とDBHの年平均相対成長速度(RGR)を以下の式で算出した。ここで BA_1 、 DBH_1 及び BA_2 、 DBH_2 はそれぞれ初めのBA、DBH、 t 年後のBA、DBHである。

- ・各期間の年BA増加量(m^2 /年) $=\{BA_2-BA_1\}/t$
- ・各期間のRGR(年) $=\{\log(DBH_2)-\log(DBH_1)\}/t$

前期間と後期間のRGRの違いをWilcoxonの順位和検定により解析した。

植物成長に影響を及ぼす主要な環境要因としてWI(温度)と年間降水量(水分)、年間日照時間(光)が考えられ(彦坂 2005)、樹木群集構造や動態とこのような気候要素との関係を明らかにするために、これら気候因子の各調査年における5年間移動平均値や期間ごとの平均値を算出した。その後、樹木群集構造についてはBAと各気候因子の5年間移動平均値との関係について、樹木群集動態については年BA増加量および平均RGRの前期間に対する後期間の変化割合と前期間に対する後期間の気候因子(平均WI、平均降水量、平均日照時間)の変化割合との関係について、スピアマンの順位相関係数を用いて解析を行った。

表-1. 調査地および調査林分の概要

	調査地および森林タイプ				
	東大雪北方林	御嶽 亜高山帯林	北八ヶ岳 亜高山帯林	赤沢ヒノキ林	三之公 トガサワラ林
位置(北緯、東経)	43° 39'N, 143° 06'E	35° 55'N, 137° 27'E	36° 02'N, 138° 22'E	35° 42'N, 137° 35'E	34° 16'N, 136° 04'E
標高(m)	990	1900	2150	1100	300
年平均気温(°C) ¹	1.2	2.8	2.0	9.7	12.9
年降水量(mm) ²	1164	2087	1299	1884	2719
年間日照時間(時間) ²	1432	1686	2102	1756	1483
暖かさの指数(WI) ³	31.3	32.8	28.1	78.2	100.2
調査面積(ha)	2	2	1	1.2	0.42
調査期間(年)	2000-2008	1991-2009	1997-2007	1989-2008	1985-2007
主要樹種	トマツ、エゾマツ	オオシラビソ、トウヒ	オオシラビソ、コメツガ	ヒノキ、アスナロ	ツガ、トガサワラ

1:年平均気温は25年間平均値から標高による温度減率により算出した値(100m上昇につき0.6°C減少)

2:年降水量、年間日照時間は25年間平均値

3:暖かさの指数は温度減率から補正した25年間平均値から算出

III 結果と考察

1. 各調査区における樹木群集構造の特徴

東大雪北方林と御嶽亜高山帯林、北八ヶ岳亜高山帯林では、出現種数は10種前後であり、単純な階層構造など、よく似た林分構造であった。一方、赤沢ヒノキ林と三之公トガサワラ林では、亜寒帯林に比べて、冷温帯と暖温帯に出現する広葉樹の混交割合が高かった。赤沢ヒノキ林ではヒノキやアスナロに混じりミズナラなど、三之公トガサワラ林ではツガやトガサワラに加え、アセビやサカキなどの広葉樹が優占していた。

各調査区の各調査年における樹木群集構造とWIの5年移動平均値との間には正の相関が見られた。特に、WIが大きくなると林分のBAが増加するという関係がみられた。

2. 各調査区における樹木群集の動態

各調査区における前期と後期の年間死亡率と年間新規加入率には大きな変化は見られなかった。また、各調査区における調査期間内の年BA増加量は近年の方が大きい傾向があった(表-2)。さらに、全生存木の平均RGRは、赤沢ヒノキ林を除き、有意に近年の方が高い傾向があった(Wilcoxon 順位和検定、 $P < 0.05$) (表-3)。平均RGRの変化について生活型別にみると針葉樹が御嶽と北八ヶ岳の亜高山帯林と赤沢ヒノキ林で、広葉樹が三之公トガサワラ林で近年の方が有意に高く(Wilcoxon 順位和検定、 $P < 0.05$)、階層別では、林冠木が北八ヶ岳亜高山帯林と赤沢ヒノキ林と三之公トガサワラ林で、下層木が東大雪北方林と御嶽亜高山帯林と三之公トガサワラ林で近年の方が有意に高かった(Wilcoxon 順位和検定、 $P < 0.05$)。これは相対幹密度 $\geq 10\%$ かつ相対BA $\geq 10\%$ の主要優占樹種において解析した結果と同様の傾向があった。

表-2. 各期間における胸高断面積合計(BA)の増加量とその変化比(前期間/後期間)

調査地	BA増加量(m ² /ha/年)		BA増加比 (後期間/前期間)
	前期間	後期間	
東大雪北方林	0.478	0.538	1.128
御嶽亜高山帯林	0.698	1.524	2.183
北八ヶ岳亜高山帯林	0.566	0.125	0.221
赤沢ヒノキ林	0.316	0.394	1.247
三之公トガサワラ林	0.420	0.581	1.383

3. 樹木群集動態と気候変化との関連性

各調査区の前期と後期のBA増加量の変化割合とWIの変化割合との間には正の相関が見られ、林冠木と林冠層針葉樹にも同様の傾向がみられた(図-1)。一方、BA増加量の変化割合と年間降水量および年間日照時間の変化割合との間には有意な関係はなかった。また、各調査区の前期と後期の平均RGRの変化割合は年間日照時間の変化割合との間に正の相関があり、下層木と林冠層広葉樹に同様の傾向がみられた(図-2)。一方、平均RGRの変化割合とWIおよび年間降水量の変化割合との間には有意な関係はなかった。

表-3. 各期間における平均相対成長速度(RGR)とその変化比(前期間/後期間)

調査地	平均RGR/(年×100)		P値 ¹⁾	平均RGRの変化比 (後期間/前期間)
	前期間	後期間		
東大雪北方林	1.175	1.239	0.016	1.054
御嶽亜高山帯林	0.712	0.908	<0.001	1.272
北八ヶ岳亜高山帯林	0.547	0.827	<0.001	1.147
赤沢ヒノキ林	0.620	0.595	0.040	0.950
三之公トガサワラ林	0.436	0.619	<0.001	1.420

1:平均RGRの差に関するWilcoxonの順位和検定による有意確率

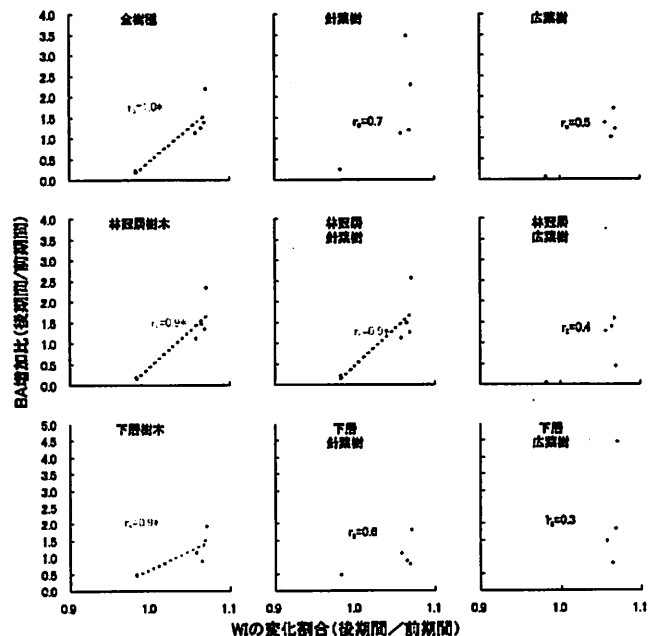


図-1. 前期間に対する後期間の暖かさの指数(WI)の変化割合と胸高断面積合計(BA)の増加量の比の関係、 r_s はスピアマンの順位相関係数(*は $P < 0.05$ で有意に相関有)

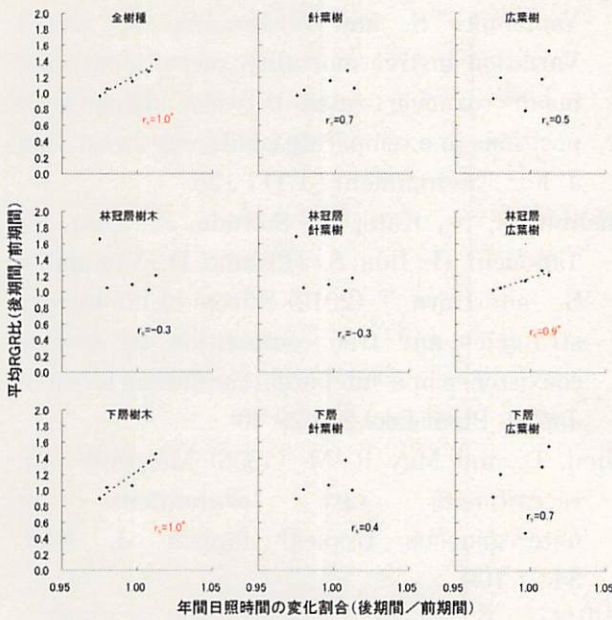


図-2. 前期間に対する後期間の年間日照時間の変化割合と平均相対成長速度の比の関係、 r_s はスピアマンの順位相関係数 (*は $P < 0.05$ で有意に相関有)

IV おわりに

原生状態の常緑針葉樹林の構造については調査期間内において著しい変化はなく、時間的に安定した極相状態と言える。また、一般的に指摘されるように純一次生産は WI と関連があることが知られており (吉良 1976)、本研究においては、比較的地理的に近く、森林植生タイプが類似していることから、WI と胸高断面積合計の関連性は純一次生産と WI との関係が密接に影響しているものと推測される。さらに、これら常緑針葉樹林の BA 増加量や平均 RGR が近年大きくなる傾向が明らかとなった。本結果で示された BA 増加量の変化と WI との正の相関と平均 RGR の変化と年間日照時間との正の相関は気候変化と樹木群集動態との関連を示唆している。また、本結果のような常緑針葉樹の成長は気温と相関があることが報告されている (日浦 2006)。一般的に常緑針葉樹林における BA の増加には林冠層に達した大径木 (針葉樹) の成長 (光合成速度) が、一方、平均 RGR の増加には、個々の樹幹の成長 (特に本数の多い下層木の光合成速度) が寄与していると考えられる。また、林冠木は光飽和状態にあり、成長に対する限定要因は光以外の要因 (ここでは温度) で、一方、下層木では光飽和に達しておらず、成長に対する限定要因は光であると推測される。従って、温度条件は林冠木の成長に影響を及ぼし、一

方、日照条件は多数の下層樹木の成長に影響するとうように解釈することができる。さらに、林冠層広葉樹は主に陽樹 (光飽和になっていない状態) であり、下層広葉樹は陰樹 (光飽和状態) であることから、日照条件に対する反応の違いが生じたものと考えられる。このように生物学的に矛盾のない説明は本研究の結果が重要な情報を提供できるということを示唆しており、本研究は短期的かつ小規模ではあるが、環境変動と森林の変化に関する予測研究へのアプローチとなる重要な研究であると結論できる。

引用文献

- Alexander, S.M.(1994) 世界の森林資源(熊崎 実訳)、築地書館、東京。
- Asai, T., Hoshino, D., Nishimura, N. and Yamamoto, S. (2003) Effects of disturbance history on the structure and dynamics of an old-growth *Chamaecyparis - Thujopsis* forest in central Japan. *Nagoya Univ. For. Sci.* 22:1-12.
- 彦坂幸毅(2005)光合成過程の生態学 (植物生態学、甲山隆司他著)、p42-80、朝倉書店、東京。
- 日浦 勉(2006)森林の構造と生産の応答 (陸域生態系—地球環境と生態系の科学、武田 博清・占部 城太郎編)、p63、共立出版、東京。
- 堀田 満(1974)植物の進化生物学Ⅲ 植物の分布と分化、三省堂、東京。
- 石塚和雄(2003)大気候と植物の分布 (植物生態学講座 1 群落の分布と環境、石塚和雄編)、p7-26、朝倉書店、東京。
- Kato, K. and Yamamoto, S. (2000) Effects of canopy on the sapling composition and structure in a subalpine old-growth forest, central Japan. *Ecoscience* 7:237-242.
- 気象庁(2008)地球温暖化予測情報 第 7 巻 IPCC 温室効果ガス排出シナリオ A1B および B1 による日本の気候変化予測、気象庁、東京。
- 吉良龍夫 (1976) 陸上生態系概論—生態学講座 2、共立出版、東京。
- Laurance, S.G.W., Laurance, W.F., Nascimento, H. E.M., Andrade, A., Fearnside, P.M., Rebello, E. R.G. & Condit, R. (2009) Long-term variation in Amazon forest dynamics. *J. Veg. Sci.* 20:323-333.
- Lewis, S.L., Phillips, O.L., Sheil, D., Vinceti, B., Baker, T.R., Brown, S., Graham, A.W., Higuchi, N., Hilbert, D.W., Laurance, W.F., Lejoly, J., Malhi, Y., Monteagudo, A., Vargas,

- P.N., Sonke, B., Supardi, N., Terborgh, J.W. and Martinez, R.V. (2004) Tropical forest tree mortality, recruitment and turnover rates: calculation, interpretation and comparison when census intervals vary. *J. Ecol.* 92: 929-944.
- Matsui, T., T. Yagihashi, T. Nakaya, H. Taoda and N. Tanaka (2004a) Climatic controls on distribution of *Fagus crenata* forests in Japan. *J. Veg. Sci.* 15:57-66.
- Matsui, T., T. Yagihashi, T. Nakaya, H. Taoda S. Yoshinaga, H. Daimaru and N. Tanaka (2004b) Probability distributions, vulnerability and sensitivity in *Fagus crenata* forests following predicted climate changes in Japan. *J. Veg. Sci.* 15:605-614.
- Miyadokoro, T., Nishimura, N., Hoshino, D. and Yamamoto, S. (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.
- Nakamori, Y., Torimaru, T., Hoshino, D., Yamamoto S. and Nishimura, N. (2009) Variation in tree mortality, recruitment, and mean turnover rates between topographic positions in a temperate coniferous forest. *Jpn. J. For. Environment* 51:117-125.
- Nishimura, N., Kato, K., Sumida, A., Ono, K., Tanouchi, H., Iida, S., Hoshino, D., Yamamoto, S. and Hara, T. (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.
- Sheil, D. and May R. M. (1996) Mortality and recruitment rate evaluations in heterogeneous tropical forests. *J. Ecol.* 84:91-100.
- 田中信行・松井哲哉・八木橋 勉・埴田 宏 (2006) 天然林の分布を規定する気候要因と温暖化の影響予測—とくにブナ林について. *地球環境* 11:11-20.
- 田中信行・中園悦子・津山幾太郎・松井哲哉 (2009) 温暖化の日本産針葉樹 10 種の潜在生育域への影響予測. *地球環境* 14:153-164.