

学 位 論 文 題 名

Mechanisms of boundary formation  
in boreal forest communities

（北方林における群集境界の形成機構）

学位論文内容の要旨

自然植生には、植生タイプ間の明瞭な境界がしばしば観察されるが、その成因はまだ充分には解明されていない。同じような植生であっても、個々の群集内で森林構造は不均一であり、群集パッチの分布構造とともに空間パターンを精査する必要がある。Whittaker (1953)により、環境の著しい変化が認められる場所以外での、群集境界の自然的形成が否定されて以来、環境傾度に大きな変化がない状況下で、群集間に明瞭な境界が生じる現象を説明できる一般理論は提出されていない。動的で不均一な群集境界部の森林構造を定量的に把握するのは困難であることが多いので、十分な研究がなされてこなかったという背景がある。知床半島遠音別岳（1331 m）の北西斜面には、アカエゾマツとトドマツからなる亜高山帯林が原生状態のまま維持されている。ここでは、アカエゾマツ純林とアカエゾマツ-トドマツ混交林の間に幅約10 mの明瞭な境界が形成されていた。標高500-600 mの範囲の亜高山帯では、起伏に富んだ複雑な地形が地滑りによって作り出されている。不均一な地形や土壤環境は、構成種の更新特性に影響を与えるので、群集境界の形成に関与している可能性がある。競争的な種間相互関係が、群集パッチを形成することも考えられる。しかし、アカエゾマツ林と混交林の間の境界は、土壤や地形要因によってもたらされたものではなかった。また、アカエゾマツとトドマツ両種の間に、他種の排除や置換といった種特異的な相互作用の存在を示唆する空間パターンも認められなかった。

アカエゾマツ林から混交林へ移り変わる境界部の森林構造を多くの線状調査区で調べた結果、林冠構成木、特にアカエゾマツの密度が低くなっていることが判った。このことから群集境界の形成に風や雪による攪乱が介在しているものと考えた。冬に積雪のある亜高山帯林においては、森林群集に与える風の影響がより顕著になるという報告が多数なされている。これらを検討するために、個体の成長に伴う樹形の変化と、動的に変化する風や雪による荷重とを考慮した樹木の力学的安定性モデルを開発し解析した。アカエゾマツとトドマツの風や雪による限界荷重を計算したところ、比較的弱い荷重でもトドマツは幹折れを起こした。一方、アカエゾマツは材密度とヤング率が高いにもかかわらず、樹冠に雪の積もった状態で風荷重を加えると、幹折れの発生率が荷重に伴い、トドマツ以上に増加した。これは、アカエゾマツが成長に伴い投影面積の広い樹冠を幹の上部に保持するようになるためであり、森林の発達に伴ってアカエゾマツが林冠上部を占有し、一斉林的構造を示すようになることと関連している。荷重に伴いアカエゾマツの幹折れ発生率が急激に増大するという結果は、強い攪乱によりアカエゾマツの優占する林冠が一斉崩壊を起こし易いことを示唆している。調査地域におけるアカエゾマツの最大樹高は、トドマツよりも約5 mも高いために、一層アカエゾマツは風や雪の影響を受けやすいと考えた。

アカエゾマツとトドマツはともに常緑針葉樹であるが、北海道において同じ場所に成育していることが多い。針葉樹と広葉樹からなる森林の維持機構については、北半球で広く研究されているが、数種の針葉樹からなる森林の維持機構については十分に解明されていない。生活史特性、特に最大到達サイズ、加入や成長速度の違いが種の共存に寄与していることが多い。しかし、アカエゾマツの加入や初期成長速度は

非常に遅いので、アカエゾマツはトドマツにより容易に置き換わってしまう。3年間の定期観測より得られた個体の成長、死亡及び加入より、森林構造の推移を予測する動態モデルを構築した。アカエゾマツ、トドマツ兩種に毎年一定の死亡が発生すると想定した場合、サイズ構造動態はアカエゾマツからトドマツへと置き換わる傾向が認められ、これは実際の植生の変化とよく一致した。しかし、一度に林冠構成木の5%程度に幹折れが発生するような、比較的強度の低い攪乱を一定の頻度で加えると、アカエゾマツからトドマツへの置き換わりは阻害された。これは、頻繁な攪乱が優勢なトドマツを群集から取り除くためであった。アカエゾマツ林は弱い攪乱の効果により維持されており、森林群集において種組成を決定しているのは、攪乱の強度よりむしろ頻度であると結論した。林冠構成木の45%程度に幹折れが発生するような強い攪乱の効果は森林の構造により異なっていた。下層でアカエゾマツの優占度が低くなっている森林では、一回の強い攪乱でアカエゾマツからトドマツへの速やかな置き換わりが起きた。一方、下層でもアカエゾマツの優占度の高い森林は、あまり影響を受けなかった。構成種の組成とサイズ構造は、個体群および個々の樹木の動態にとって決定的な役割を果たしていた。また攪乱の強度は、森林構造の置き換わる速さを決定しているものと考えた。以上の結果は、強い攪乱による林冠構成種の速やかな置き換わりが、群集境界という森林構造の不連続な空間パターンを産み出す要因であることを示している。

アカエゾマツとトドマツは、成長速度、耐陰性、寿命などを決定する生活史特性が大きく異なっている。寿命の永い先駆的な種であるアカエゾマツは地滑りといった大規模攪乱後一斉に更新することができる。それに対し、寿命の短い遷移後期的な種であるトドマツは、アカエゾマツ林の中に徐々に加入してくる。その過程のなかで、種組成やサイズ構造の異なる様々な森林が形成されていた。不均一な森林に様々な強度の攪乱が様々な頻度で発生すると、アカエゾマツとトドマツで攪乱に対する応答が異なっているために、明瞭な動的境界を持つモザイク状の植生が形成されるものと結論した。空間的には狭い攪乱であっても、強度が高ければ、寿命が永く林冠上部を優占しているアカエゾマツが選択的に群集から取り除かれるので、林冠構成種の置き換わりがわずかに数10年のうちに起こる。その結果、環境が一様な場所でも明瞭な群集境界が形成されることを示した。

# 学位論文審査の要旨

主 査 教 授 甲 山 隆 司

副 査 教 授 小 野 有 五

副 査 助 教 授 隅 田 明 洋

副 査 助 教 授 露 崎 史 朗

## 学 位 論 文 題 名

### Mechanisms of boundary formation in boreal forest communities

(北方林における群集境界の形成機構)

Whittaker (1953) により群集境界の自律形成が否定されて以来，環境傾度に大きな変化がない状況下で，植物群集間に明瞭な境界が生じる現象を説明できる一般理論は提出されていない．しかし，自然植生には，群集間の明瞭な境界がしばしば観察される．知床半島遠音別岳北西斜面の標高 500-600 m の範囲には，地滑りによって作り出された起伏に富んだ複雑な地形面上に，アカエゾマツとトドマツからなる亜高山帯林が原生状態のまま維持されている．森林はアカエゾマツ純林とアカエゾマツ-トドマツ混交林がパッチモザイク状をなし，両者の間には，幅約 10 m の明瞭な境界が形成されている．本研究は，この境界に注目して行われた．

不均一な地形・土壤環境や競争的な種間相互関係によって，群集境界が形成されている可能性がある．しかし，アカエゾマツ林と混交林の間の境界は土壤や地形要因では説明できず，またアカエゾマツとトドマツの間に，他種の排除や置換といった種特異的な相互作用の存在を示唆する空間パターンも認められなかった．アカエゾマツ林から混交林へ移り変わる境界部の森林構造を多くの線状調査区で調べた結果，林冠構成木，特にアカエゾマツの密度が低くなっていた．以上から，群集境界の形成に風や雪による攪乱が介在していると考え，個体の成長に伴う樹形の変化と，風や雪による荷重とを考慮した樹木の力学的安定性モデルを開発し解析した．アカエゾマツとトドマツの風や雪による限界荷重を計算したところ，トドマツは比較的弱い荷重でも幹折れを起こした．一方，アカエゾマツは材密度とヤング率が高いにもかかわらず，樹冠に雪の積もった状態で風荷重を加えると，幹折れの発生率が荷重に伴い，トドマツ以上に増加した．これは，アカエゾマツが成長に伴い投影面積の広い樹冠を幹の上部に保持するようになるためであった．モデル解析の結果は，強い攪乱によりアカエゾマツの優占する林冠が一斉崩壊を起こし易いことを示唆している．調査地域におけるアカエゾマツの最大樹高は，トドマツ

よりも5 m ほど高いために、一層アカエゾマツは風や雪の影響を受けやすいと考えた。

アカエゾマツとトドマツの共存と排除には、生活史特性、特に最大到達サイズ・加入や成長速度の違いが寄与しているので、両種の生活史特性に基づいた動態シミュレーションを行った。固定調査区の3年間の定期観測より得られた個体の成長・死亡及び加入より、森林構造の推移を予測する動態モデルを構築した。アカエゾマツ・トドマツ両種に毎年一定の死亡が発生すると想定した場合、アカエゾマツからトドマツへと置き換わる傾向が認められ、これは実際の植生の変化とよく一致した。一度に林冠構成木の5%程度に幹折れが発生するような、比較的強度の低い攪乱を一定の頻度で加えると、アカエゾマツからトドマツへの置き換わりは阻害された。これは、頻繁な攪乱が優勢なトドマツを群集から取り除くためであった。アカエゾマツ林は弱い攪乱の効果により維持されており、森林群集において種組成を決定しているのは、攪乱の強度よりむしろ頻度であると結論した。林冠構成木の45%程度に幹折れが発生するような強い攪乱の効果は森林の構造により異なっていた。下層でアカエゾマツの優占度が低くなっている森林では、一回の強い攪乱でアカエゾマツからトドマツへの速やかな置き換わりが起きた。一方、下層でもアカエゾマツの優占度の高い森林は、あまり影響を受けなかった。構成種の組成と個体サイズ構造は、個体群および個々の樹木の動態にとって決定的な役割を果たしていた。また攪乱の強度は、森林構造の置き換わる速さを決定していた。以上の結果は、強い攪乱による林冠構成種の速やかな置き換わりが、群集境界という森林構造の不連続な空間パターンを産み出す要因であることを示唆した。

アカエゾマツは地滑りといった大規模攪乱後一斉に更新する遷移初期種である。遷移後期的な種であるトドマツは、土壌発達に伴い、アカエゾマツ林の中に侵入してくる。本研究は、その過程のなかで、不均一な森林に様々な強度の攪乱が様々な頻度で発生すると、両種の攪乱に対する応答が異なっているために、環境が一様な場所でも明瞭な境界を持つモザイク状の植生が形成されることを、野外調査とモデル解析により示すことに成功した。従来の遷移理論と種分布の個別説によって、その理解が妨げられてきた動的な群集境界形成の機構に取り組み、一般化も可能な仮説を提示した点は高く評価できる。

申請者の精力的な野外調査とデータ分析、モデルを用いた仮説検証と、生態科学の幅広い範囲での研究努力は高く評価できる。また、申請者は、本申請論文の研究以外にインドネシアの熱帯林研究にも携わって成果を発表しつつあり、今後、独立した研究者として能力を発揮していくことが期待できる。以上から、審査員一同は申請者が博士（地球環境科学）の学位に相当する、十分な資格を有するものと判定した。