

(3) 湿潤温帯林における温暖化で引き起こされる森林の動態に関する研究

② 大面積長期観測林を用いた温暖化が森林の自律機能に及ぼす影響に関する研究

研究代表者 森林総合研究所森林環境部環境生理研究室 松本陽介

農林水産省林野庁森林総合研究所

森林環境部 環境生理研究室

松本陽介・石田 厚・上村 章・

重永英年（現：養分動態研究室）

群落生態研究室

斉藤昌宏（現：北海道支所）・田中 浩・

野宮治人・柴田銃江

（委託先） 大阪大学理学部

寺島一郎・宮澤真一・

半場祐子（現：岡山大学）

木村恭子・曾根恒星（筑波大学大学院）

京大大学生態学研究センター

中静 透

九州大学理学部

巖佐 庸・久保拓弥（現：北海道大学）

平成8－10年度合計予算額 26,673千円

（平成10年度予算額 8,714千円）

[要旨]

本研究は地球圏-生物圏国際共同研究計画(IGBP)の一部を推進するために、我が国の湿潤温帯林を代表するブナ天然林（小川試験地）において、環境と樹木の生産に関する生態生理研究を推進し、長期観測により群落動態のメカニズムを解明し、森林群落動態モデルを作成することを目的とする。

長期間・大面積調査地の観測データに基づいて森林動態電算機シミュレーター(以下、シミュレーターと略記)を構築し、その挙動を解析した。1987年から6年間にわたる小川群落保護林の6ha毎木調査地の動態データによって各樹木個体を構成する幹の成長・消失・新規加入といった挙動を樹種ごとの形質を数理モデルによって評価し、シミュレーターによって統合した。1987年から400年間にわたるシミュレーションの結果、小川群落保護林の樹種の構成比率に大きな変動が予測された。現在の林冠木である樹種群がより新規加入速度の大きな樹種群に取って代われ、その帰結として森林全体の合計胸高断面積の予測値が減少した。環境変動によって成長量が増大するという想定下の400年間シミュレーションにおいても上と同様の樹種交代は生じるものの、森林の合計胸高断面積の予測値はむしろ増大した。

[キーワード] 大面積長期観測林, 生態生理特性, 群落動態, 群落動態モデル, 長期予測

1. 序

現在の大气中のCO₂濃度の上昇とそれに伴う気候変化は、森林生態系機能に急激な変化をもたらしている。森林生態系は、高い生産力だけでなく地球全生物量の90%を占める大きな生物現存量のストックで特徴づけられ、地球上の物質循環のうえで重要な役割を担っている。森林生態系は安定した3

次元構造を維持する自律機能により地球上の炭素フラックスのバッファーとしての役割を持っており、その機能の解明は、地球環境変化が進行するなかで極めて重要な問題である。

本研究は、生理生態解明、群落動態解明、群落動態モデル開発の3つのグループ（分野）において、前述の背景のもとで行われている国際共同研究「地球圏－生物圏国際共同研究計画(IGBP)」のコアリサーチのひとつである「モンスーンアジア陸域生態系における地球変化のインパクト(TEMA)」に参加するものである。

2. 研究目的

(1) 生理生態

本研究では、樹木の生産が地球環境変化に応じてどのように変化するかをメカニステックに予測することを最終目的とし、次の基礎的な研究を行った。すなわち、①樹木葉の光合成機能獲得に注目した機能的な発生学、②樹木葉の光合成の律速要因としてのCO₂拡散過程、③イヌブナ成木の枝および葉の性質におよぼす当年および前年の光環境の影響、および④ハウチワカエデ、イタヤカエデを用いた樹形形成の機能的モデルの開発、である。

(2) 群落動態

森林動態モデルに組み込む繁殖・更新サブモデルの要素に必要なパラメータの推定可能性の検討のため、小川リサーチサイトにおいて、主要構成樹種の継続観測と、これまでに得られたデータの整理を行い、特に、①繁殖開始サイズと成長の関係、②種子散布の空間的パターン、③繁殖の年変動について重点的に解析すること。

(3) 群落動態モデル

小川群落保護林のシミュレーターを構築し、それにあたっては基盤となる調査データの構造と特質に適合した手法を新たに開発する。シミュレーターの挙動を解析することで「統計学的だけでなく生態学的に有意な」パラメーターおよび動態構成要素を抽出する。また、完成したシミュレーターを用いて、（現在観測されているものとは異なるかもしれない）変動した環境を想定した森林動態のシミュレーションも実施する。

3. 研究方法

(1) 生理生態

①樹木葉の光合成機能獲得に注目した機能的な発生学

葉の光合成機能の環境応答能力は生育環境に対して馴化する。たとえば、陽葉から陰葉への分化は、その良い例である。葉面積あたりの光飽和レベルの最大光合成速度(Pmax)、暗呼吸速度(Rd)、面積当たりの乾燥質量(LMA)、葉面積当たりの葉の窒素含量(LN)の葉の発生にともなう変化を数種の樹木葉と比較した。一年生草本植物であるインゲンを対照に用いた。

②樹木葉の光合成の律速要因としてのCO₂拡散過程

樹木の葉は、一般の生理学的な実験に用いられる一年生草本植物（多くは作物）に比べて葉肉細胞の細胞壁が厚い傾向がある。このような葉における光合成の律速要因としてのCO₂拡散過程を検討し、

一年生草本植物および常緑広葉樹と比較した。

葉の光合成のCO₂濃度への応答を調べるために、葉の光合成を細胞間隙のCO₂濃度に対してプロットする事が一般的に行われる。そのCO₂濃度依存性を規定する要因は種々考えられるが、このような研究の対象として良く用いられる一年生の作物の葉に比べて、寿命が長い樹木の葉は、葉肉細胞の細胞壁が厚く、CO₂の拡散が光合成をかなり律速している可能性がある。したがって葉の光合成CO₂応答を検討するためには、拡散に対する抵抗の定量的評価が必須である。また、高CO₂環境では細胞壁が厚くなる傾向も認められる場合がある。

小川学術参考林に生育する落葉樹および暖温帯の照葉樹林を構成する常緑広葉樹を用いて、葉の内部のCO₂拡散抵抗を測定した。測定には、安定同位体法を用いた。Calvin-BensonサイクルのCO₂固定酵素であるリビュロース二リン酸カルボキシラーゼ (RubisCO) は¹²CO₂と¹³CO₂をどちらも固定するが、¹²CO₂のほうを好む。したがって、葉緑体までの拡散抵抗が大きいと、RubisCOのまわりには¹³CO₂が濃縮されてしまい、結果的にかなりの¹³CO₂を固定することになる。この原理を利用して、通常のコリス交換測定装置の同化箱に入る空気と出てくる空気中のCO₂の¹³C/¹²Cを測定すれば、葉緑体内部のCO₂濃度および内部の拡散抵抗を知ることができる。

③イヌブナ成木の枝および葉の性質におよぼす当年および前年の光環境の影響

樹木葉の光合成能力は光環境に応じて異なり、陰葉から陽葉への連続的あるいは府連続的な分化を示す。また、樹木には、短枝と長枝の分化が顕著なものが多く、短枝は主として光合成による光エネルギー獲得のための葉面積の増加、長枝は、樹木構造の枠組みを構築の役割を果たしていると指摘されている。イヌブナは短枝と長枝の分化が二分的に明確なわけではないが、枝機能の分化の傾向は節間長を比較することで容易に把握する事が出来る。

枝（シュート）の外部形態および葉の光合成の性質がどのように決定されるのかを、小川学術参考林の主要樹種であり、一斉開葉型のフェノロジーをもつイヌブナを用いて調べた。とくに、光環境に注目して研究を行った。対象とした樹木個体は樹高が14 mの個体であり、タワーを利用して、異なる高さの葉層毎に測定調査を行った。

当年の光環境と前年の光環境の影響を分離するため、樹木の最上部を操作的に被陰する実験を行った。さらに、芽生えを用いて、光環境を年度毎に変更する操作実験も行った。

④落葉樹を用いた樹形形成の機能的モデルの開発

枝の自律性を基礎に樹形形成モデルが作られ、そのシミュレーションの結果は、実際の樹形とよく一致することが指摘されている。しかし、枝の自律性を考慮する際には、光合成器官と非光合成器官との比率に注意しなければならない。このことは、モデルを用いている研究者にも認識はされているが、それを組み込んだモデルはまだ作られていない。一方、わが国で発展した樹形のモデルに篠崎のパイプモデルがある。このモデルは、「地面からの高さ z から $z+\Delta z$ に含まれる非光合成器官の量は、 z より上に存在する葉の乾燥質量の総和とよい比例関係にある。」と主張する。しかし、この理論は多分に概念的要素が強く、生理学的な基盤が十分とは言えない。特に、光合成生産と蒸散とを強く支配する光環境の要素の考慮が欠如している。

そこで、この点を考慮するために、まず、葉のパラメータとして、従来用いられてきた葉の乾燥質量、葉の面積に加えて、葉の受光量を測定した。また、葉と枝、幹との生理的連絡を考慮して、ある枝とそこから先につい

ている葉との関係を調べた。

茨城県小川学術参考林のイタヤカエデと京都府京都大学農学部附属芦生演習林のウリハダカエデを材料とした。それぞれの個体でシュート毎の葉の乾燥質量 (LM)、葉面積 (LA)、受光量 (LL:LA に当該シュート直上の相対光量子束密度をかけた値) を測定し、さらに各枝、幹の断面積 (BA)、当年肥大面積 (DBA) を測定して、これらの関係を詳細に検討した。

(2) 群落動態

① 開花結実の観察

小川リサーチサイトに生育しているブナ、イヌブナ、ミズナラ、コナラ、カエデ類、シデ類等の主要構成樹種16種のサンプル木について、1987年からの6年間、毎年各個体の開花結実状況を観測をした。また、1987年と1993年には樹木サイズ (DBH) を測定し、この期間内の相対成長速度を算出し、樹木が繁殖を開始する個体サイズと成長速度との関係をもとめた。

② 種子生産、散布の計測

リサーチサイト中心部 (1.2ha) に格子状に設置された、種子トラップと実生観察枠のセット (最多で263個) により、1987年から現在にいたるまで、毎年トラップに落下した種子を計数し、観察枠に発生した実生の生存過程を追跡している。

(3) 群落動態モデル

従来の主要な森林動態解析法の再検討し、次に対象となる調査地の実情に則したモデリング手法を策定していった。

① 従来のモデリング手法の再検討

これまで森林動態のモデリングにおいて、動態の単位は樹木個体ではなく、あるサイズにおける密度であった (Kohyama & Takada 1998 など)。この“密度”という統計量の時間変化は推移行列や偏微分方程式で計算するのが一般的である。

密度だけを森林動態から分離して取り扱った場合、モデルが単純になり計算コストが極小化される利点がある。しかし、その一方でこのアプローチは明らかに森林動態の一側面にだけ着目し過度な単純化を行っているために、実際には観測されているさまざまなパターン (森林の空間構造など) について、モデルによる検証が不可能であるばかりでなく (Pacala et al. 1996 の指摘など)、個体を構成する幹間の競争効果について系統的な偏差を含んだまま計算が進められてしまうといった問題点が知られている (Kubo & Ida 1998 の指摘など)。

これらの問題点を回避するために個体を動態の単位とするようなモデリング手法が考案され長年にわたり改良されている (Botkin et al. 1972, Shugart 1984, Pacala et al. 1993, Pacala et al. 1996, Kubo & Ida 1998 など)。これら一群の動態モデルは個体ベースモデルとよばれ、森林動態の基本単位である個々の樹木の挙動が積み重なって全体の変動を表現している。個体ベースモデルは調査地の地形要素を反映させられるだけでなく、水平的にも垂直的にも不均質な空間構造に強く依存している局所的な個体間相互作用を正確に取り扱うことができる。

②個体ベースモデルの採用と対象樹種の選択

今回のモデリングの基盤となるデータは、1987年から1993年にわたって2年ごとに小川群落保護林内の6ha調査地で実施された毎木調査の結果である。これは胸高直径5cm以上の全個体の幹の消長が追跡され、かつ200m、300m調査地内のさまざまな地形要素における標本から成り立っている(Masaki et al. 1992 など)。

この毎木調査データに含まれる情報量を十分に活用するために、本研究では密度モデルではなく個体ベースモデルにより森林動態のモデリングを実施すると決定した。

なお小川群落保護林の動態に関しては先行研究(Nakashizuka et al. 1992 など)が多数発表されており、今回のモデリングに際してそれらを参考にした。これら既発表の動態モデルはすべて推移行列に基づいている。それに対して本研究では個体ベースモデルの採用によって、いままで試みられなかった空間構造を反映した樹種ごとのパラメーター推定を実施した。

なお、今回の研究ではすべての樹種をモデリングの対象としたわけではない。小川群落保護林は構成樹種数が50をこえるきわめて種多様性の高い森林である。その中から、調査地内の個体数が多い23種を選択し(別表参照)、これらについては樹種ごとにパラメーターを推定した。このように選択された樹種は6ha調査地内の樹幹の本数のおよそ9割を占めていた。

③個体ベースモデル：全体の構造

この個体ベースモデルは電算機内の仮想地形上に樹木個体を配置し、個体を構成している幹の一本一本の成長速度および生残確率を別々に決定している。仮想地形は60×40個の5m方形区から構築されており、その標高は実際の地形測量データに依拠するようにした。各方形区内での個体を構成する幹の位置はランダムに決まるとした。

このモデルは近傍幹間の一方向的競争(ある幹はより樹高の低い幹に影響を与えるが、より樹高の高い幹には影響しないという競争様式)による相互作用の強さをあらわす指数を導入した。この指数は、被陰される幹から被陰する幹を見上げたときの「見かけの大きさ」を近似的した量の和となるような関数型を採用している。幹と幹の各組み合わせにおいて、相互作用の強さは幹の頂点間の距離の自乗に反比例し、被陰する幹の胸高直径に比例、また地平線方向の被陰者は重みが小さく、天頂方向は大きくなるように定義した。後述するように、この指数は各幹の期待成長速度と枯れによる消失確率に影響を与えるとした。

その他のモデリング全般に関する事項は以下の通りである：地形の効果は、上述の被陰強度の計算における樹高の補正と、後述する新規加入のサブモデルにおける新たな幹が発生可能な位置の決定に影響を与える。空間の境界条件を決めるために、6ha調査地の辺縁から10mはシミュレーションの対象外の場所として指定した。この面積約1haの領域に存在する樹木個体は計算中まったく変動せず、またシミュレーション結果の評価にも含めなかった。このモデルは離散時間モデルであり、その単位は毎木調査の間隔に合致するように2年とした。したがって、以下の確率論的サブモデルに関する記述では2年あたりの確率について言及している。

④幹の成長サブモデル

樹木個体の幹の直径成長量は各幹および各時刻での独立を仮定した。ただし、幹の直径成長量の期待値は近傍かつ樹高のより高い幹からの影響(競争によって成長が悪くなる影響)を受けるとし

た。基本的に幹の直径成長量の期待値はGompertz型の関数型で表現され、さらに近傍幹間の一方向的競争の強度の指数によって指数関数的に減衰するように修飾した。すなわち「初期成長速度」、「サイズ依存性」、「幹間競争依存性」の3パラメーターによって各樹種の成長特性が表現されている。さらに各樹種によって最大到達可能な胸高直径が存在すると仮定した。ここでは調査期間内に観測されたなかで各樹種の最大サイズをもってこのパラメーターの推定量とした。

毎木調査では幹の成長量に大きな変異が観察されたので、シミュレーションにおける各幹の直径成長量は確率論的に与え、その確率変数は直径成長量の期待値によって決定される指数分布に従っていると仮定した。

つぎにこの確率論的成長モデルを利用して、調査データから最尤推定法を用いてパラメーターの値を選んだ。尤度方程式の数値計算にはNewton-Raphson法を用いた。これは後述する幹消失のサブモデルにおいても同様である。

樹木の高さの変化(高さ成長)は幹の直径成長に完全に従属すると仮定した。胸高直径・樹高のアロメトリーに関する小川の拡張相対成長式を適用することで樹高を決定した。拡張相対成長式のパラメーターは樹種ごとに非線型適合法によって推定された。

⑤幹の消失サブモデル

小川群落保護林の動態に関する記載とモデリング(Nakashizuka et al. 1992)で報告されているように、この調査地内の樹木個体を構成する幹の消失様式には幹のサイズに依存した特徴がある。それは比較的小さいサイズの幹の多くは枯死しているのに対して、幹が太くなるにつれ「幹折れ」によって消失する比率が高まる傾向である。

この結果をうけて、このモデルにおいても幹消失の様式は幹折れと枯死のふたつに分離された。幹折れサブモデルではサイズに依存して幹折れによる消失確率が高くなる定式化を行った。もう一方の枯死サブモデルでは(成長モデルと同様に)幹間競争によって高くなる被陰強度に依存する消失確率が高くなると仮定した(それに定数項であるランダムな消失が追加された)。これら確率論的モデルのそれぞれのパラメーターの推定量を最尤推定法を用いて計算した。

なおサンプルされた消失幹の数がのべ400に満たなかった(樹種によっては消失幹の存在が確認されなかった)、幹消失のサブモデルにおいては樹種ごとにパラメーターの推定値を計算しないで、全樹種が共通のパラメーターをもつと仮定した。ただし最大化対数尤度の比較検討により、幹折れ確率は幹の胸高直径よりむしろ胸高直径・最大到達胸高直径比に依存するという結果が得られた。すなわち、樹種によってパラメーターの値は異なっている(シミュレーションでは最大到達胸高直径が大きな樹種の幹ほど消失までの平均待ち時間が長くなる)。

⑥幹の新規加入サブモデル

従来型の新規加入モデルでは、ある時刻の毎木調査では発見されなかったけれどその次の調査で新たに発見された幹を新規加入幹として同定する。なお、毎木調査では特定のサイズ(小川群落保護林の場合は胸高直径5cm)以上の幹だけを標本している。つまり上でいう新規加入幹とは、毎木調査の対象となる幹として新しく発生したものをさす。

しかしながら1987年から1993年までの小川群落保護林の毎木調査データに対して、このような従来型のモデルを適用すると新規加入サブモデルにおいても樹種ごとに個別的にパラメーターの

値を推定するために必要な標本数が足りないことがわかった。今回のパラメーター推定の対象として選択された23樹種のうち、5樹種において新しく発生した幹の数がゼロ、そのほかいくつかの樹種においても1~2本程度の加入しか認められなかったためである。

この問題を解決するために甲山・高田法(Kohyama & Takada 1998)に基づいた新規加入速度の推定方法を開発した。甲山・高田法はサイズを変数とする密度関数に関する手法であり、そのままでは利用できない。

そこで上の推定手法を個体ベイスモデルにも適合できるように改変を加えた：樹種ごとに1985年から1991年に加入したと推定されるすべての幹を「新規加入速度推定用標本セット」として指定した。その標本数が20未満の場合は標本数が20になるまで幹の胸高直径の小さい順に推定用標本セットに加えていった。すでにパラメーターの値が推定されている成長モデルを推定用標本セットに属する各幹にそれぞれ適用し、これらを「過去に成長」させてその胸高直径5cmを突破した時刻を推定した。なお、消失の影響を考慮したインフレイション項を用いて幹数の重みづけを行った。このように小径木の幹のサイズ分布を新規加入推定時刻分布に変換し、後者から2年ごとの平均加入幹数を計算した。

新規加入に関してもうひとつ重要なのは「どの場所にどの樹種が加入しうるか」という空間構造の問題である。群落構成のパターンに関する論文(Masaki et al. 1992)に示されているように、調査地内の微地形に特異的に対応した樹木の分布が観測されている。しかしながら、胸高直径5cm以上の毎木調査データだけではその傾向を数理モデルとして定式化しパラメーターの値を推定するのは困難であった。したがって、今回のモデリングではある樹種が1987年から1993年までの調査期間内に存在していた5m方形区をその樹種が存在できる場所として指定した。シミュレーションではその「存在可能な(つまり新規加入可能な)方形区」が時間変化しないという想定で計算を進めた。

4. 結果・考察

(1) 生理生態

①樹木葉の光合成機能獲得に注目した機能的な発生学

インゲンでは、 P_{max} 、 R_d ともに葉面積展開終了時にほぼ最大に達したが、常緑樹では面積展開終了後も P_{max} 、 R_d の増加が1か月にわたって続いた。落葉広葉樹のコナラは、これらのほぼ中間であった。面積展開終了後光合成が最大に達するまでの期間を面積当たりの乾燥質量に対してプロットすると、よい直線関係がえられた。葉の発生において葉が光合成によって獲得する物質を細胞壁などの構造部分へ分配する量が多い常緑樹では、窒素同化に割り当てる物質やエネルギーが不足し、そのために光合成速度が最大に達するまでに長時間を要することが示唆された。これは、葉の光環境への馴化を検討する際にも、エネルギーおよび物質の分配の観点から研究するうえできわめて有用な知見である。

②樹木葉の光合成の律速要因としての CO_2 拡散過程

落葉広葉樹の内部抵抗は、一年生の作物などと常緑広葉樹の中間の値を取ることが明らかになった。また、葉を厚くし葉肉細胞表面積を拡げることによって、内部抵抗は小さくなることが示された。葉が厚くなることで細胞間隙の気相中の拡散距離は長くなり、 CO_2 濃度は低下するが、この効果の内部抵抗に対する寄与は小さいことも明らかになった。

③イヌブナ成木の枝および葉の性質におよぼす当年および前年の光環境の影響

当年シュート当たりの葉数 (LN), 当年シュート当たりの葉の総面積 (TLA), とシュート長 (SL) は, 樹木の各層における相対光合成有効光量子密度束 (R-PPFD) にともなって増加した。葉の厚さ, 葉面積当たりの乾燥質量, 葉面積あたりの窒素含量は増加した。一方, 窒素当たりのクロロフィルは R-PPFD の増加にともなって減少した。

LN, TLA, SL はほぼ前年の光環境によって決定されていた。ただし, 極端に長くて太いシュートの成長には当年の光環境が幾分影響を与えていた。それに対して, 葉の性質は, 当年の光環境のみを受けていた。

イヌブナの近縁種のブナでは, 葉の性質も前年の光環境の影響をうける。ブナの陽葉と陰葉の柵状組織の細胞層の数は, 冬芽の中の葉原基の段階ですで異なっている。このことは, イヌブナの方が葉の性質の環境馴化の速度は早い事を意味している。しかし, ブナに比べて可塑性のダイナミックレンジは小さい。すなわち, 馴化の速度とダイナミックレンジの間にトレードオフの関係にあることが示唆された。また, 成木に比較して, 芽生えは暗い環境でも葉を維持していた。光合成器官が維持する非光合成器官の量を考えればこのことは自明である。したがって, このことは, シュートの自律性の議論には, 非光合成器官の量が極めて重要であることを意味している。

④落葉樹を用いた樹形形成の機能的モデルの開発

以下のことが明らかになった。

ア. それぞれの個体では, ある枝から先についている葉の総受光量 (CLL), 総乾燥質量 (CLW), 総面積 (CLA) とその枝の断面積 (BA) との間に, BA がそれほど大きい値とならない範囲で直線関係が認められた。その傾きは CLW と CLA とでは個体が異なっても一致し, CLL では個体間に差が認められた。すなわち, 全体として相対光量子束密度 (R-PPFD) が小さな個体は, それが大きな個体に比べて直線部分の傾きが小さかった。

イ. 個体の総葉量, 総受光量と生枝下部分の幹の断面積との間には相関が認められた。また, 生枝下部分の幹の当年肥大面積との関係では, 葉乾燥質量と受光量との間に強い相関が認められた。

ウ. CLW, CLA, CLL と BA との間には直線関係は見られず分布は大枝別に分かれた。

以上の結果から, 個体レベルでの材の当年肥大面積は, 葉乾燥質量, 葉面積よりも受光量との関係が強いことが示唆された。また, 前年の葉量及び受光量の影響も受けていることもア. より明らかである。前年に比べて明るく, より多くの葉を持った枝は, 当年の肥大面積の増加率を拡大し, 前年に比べて暗く, あまり葉を持たなかった枝は当年の肥大面積の増加率を縮小する傾向があると考えられる。すなわち, 光合成産物の非同化器官への転流は, 前年の光環境に対する当年の光環境の比に強く影響されている可能性が高い。

(2) 群落動態

①繁殖開始サイズと成長の関係

樹木の繁殖スケジュールとして重要な開花・結実の臨界条件を検討した結果, 1) 個体の相対成長速度が速いほど開花・結実を開始サイズが小さくなる, 2) 最大個体サイズが小さい樹種ほど, 繁殖開始サイズも小さくなり, 各樹種とも到達できる最大個体サイズの 4 割程度の個体サイズになれば, 成長速度に関わらず開花結実できる, ことが明らかになった (Nakashizuka et al. 1998, Shibata and

Nakashizuka 1998)。このことから、最大個体サイズの関数として各樹種の繁殖開始サイズ表現することが可能であるが、個体ベースモデルに繁殖開始サイズを組み込む場合、各個体の成長速度を考慮することが重要だと考えられた。

②種子散布の空間的パターン

Greene-Jonson型散布モデルを用いて、種子散布の空間的な拡散を説明できるかどうか検討した。この散布モデルでは、種子落下数、樹高、種子の落下速度、平均風速などをパラメータとしている。解析の結果、小川に生育する風散布樹種の種子散布について、Greene-Jonson型散布モデルで概ね説明できることがわかった（図1, Tanaka et al. 1998）。このことから、種子散布を表現するサブモデルとして、このGreene-Jonson型散布モデルを応用することが有効だと考えられた。

③繁殖の年変動（種子生産の豊凶性）

8年間の各樹種の種子生産数データをまとめた結果、種子生産の年変動性の指標であるCVが1.5以上の値を示す樹種が16種中11種認められ、この森林ではかなり大きい種子生産の年変動があることがわかった（図2, 柴田 1999）。このうちブナでは8年間に1回の大量結実がみられ、種子生産年変動がもっとも大きかった。その一方でコナラはほとんど毎年のように種子を生産した。各樹種の年別種子生産数を変数とする主成分分析をおこなった結果、同属の樹種の種子生産はよく同調して変動していることがわかった。

また、種子生産の年変動につながる要因の検討も試みたところ、散布前に種子食昆虫の捕食をうける13種すべてにおいて、当年種子生産数が多い年ほど虫害率が低く、12種において当年前年の結実比が高いほど虫害率が低いことがわかった。この結果から、開花結実の年変動に、捕食者飽食のメカニズムが働いている可能性が高いことが示唆された。

このような各樹種の豊凶性についての特性を、種子生産を表現するサブモデルに組み込む必要があると考えられた。

(3) 群落動態モデル

得られた結果は大きくふたつに分けられる。ひとつは調査データから推定された生活史を特徴づける動態パラメーターである。もうひとつは、得られたパラメーターを用いたシミュレーターの挙動の解析である。後者は「現在の環境が今後も続いた場合」と「環境変化によって動態パラメーターが変化した場合」の両想定のもとで計算結果が得られた。

①パラメーターの推定結果

樹種ごとに推定されたパラメーターの値は別表に掲載している。また、幹折れの確率は胸高直径・最大到達胸高直径比の $1.40 \cdot 10^{-2}$ に比例、ランダムな消失確率は $4.50 \cdot 10^{-3}$ 、枯れによる消失は被陰強度の $1.79 \cdot 10^{-2}$ に比例することがわかった。

②シミュレーターの挙動

1987年の状態を毎木調査結果を初期状態として400年間にわたって森林動態をシミュレートした。（辺縁から10mを除いた面積にして約5haの）調査地内の合計胸高断面積は、シミュレーション開始に

において32. 2m²/haであったのに対して、400年の間に26. 6m²/haまで減少する予測が得られた。これは現在の小川群落保護林の林冠木(すなわち大径木)であるコナラやクリなどは推定された新規加入速度が小さい(別表参照)のために今後は衰退する一方で、新規加入速度が大きいと推定されたオオモミジ・サワシバ・ハクウンボクといった樹種の予測密度が大幅に上昇したためである。後者の樹種群では最大到達胸高直径が前者の現林冠木ほどには大きくないので林内の合計胸高断面積の予測値は減少する結果になった。

③環境変動を想定したシミュレーション

環境が不安定である場合、現在の森林から推定されたパラメーターの値が将来にわたって不変であるという保証はあり得ない。そこで、変動した環境に対応して樹木の動態パラメーターも変化した場合を想定し(かつパラメーター変動に対するシミュレーターの感受性と頑健性を検証するために)、期待成長量を現在推定された値より全樹種一律に10%上昇した場合についてシミュレーションを行ってみた。樹種組成の変動予測ではパラメーターが不変と想定した上の事例と同様の傾向が見られたにも関わらず、合計胸高断面積に関しては逆に400年間に35. 9m²/haまで上昇する予測となった。このような計算結果が得られた原因は、全樹種で一律に成長量を上昇させた帰結として、オオモミジ・サワシバ・ハクウンボクといった将来高密度になる樹種の胸高直径の平均値も増大したためであった。

5. 本研究により得られた成果

生理生態研究によって、一斉展開タイプの落葉樹では、当年枝の茎部分の性質は前年の光環境によっていることが示唆された。一方、葉の性質に対する光環境の影響は種によって異なる事が示唆された。また、前年度の光環境と成長によって、今年度の成長が部分的に規定されることが示された。これらの結果は、1つの時間断面における機能と環境の相関関係をもたらすメカニズムを追求する場合、前年と当年の光環境を考慮し、いわば、微分的な解析を行うことが極めて有効であることを示している。これは、年毎の効果をはっきり把握できる落葉樹を材料とした操作実験の有効性を示すものである。樹木の環境応答をメカニスティックに理解するにはほど遠く、今後、さらに努力が続けられなければならないが、本研究によって、いくつかの基本的な突破口が開かれた。

群落動態モデルの開発研究によって、モデルを構成するサブモデルの基礎的データとして不可欠な、落葉広葉樹の光合成生産、水消費の樹種ごとの特性、および落葉広葉樹林の20年間の林冠動態などが明らかになった。また、将来予測の際には温度のみならず空気乾燥の要因が不可欠であることがわかり、より適合度の高いモデル開発の指針が提供された。そして、野外観測データから、正確なサブモデルのパラメータ推定をすることや、森林特有の空間構造を考慮した群落モデルの検討に成功した。

これらのデータ集積およびモデル化手法の詳細な検討結果により群落動態モデルを完成させる準備が整った。

6. 参考文献

Botkin, D.B., Janak, J.F. & Walis, J.R. (1972) Rationale, limitations and assumptions of a northeastern forest growth simulator. *IBM J. Res. Dev.* 16: 101-116.

Kohyama, T. and Takada, T. (1998) Recruitment rates in forest plots: Gf estimates using growth rates and size

distributions. *J. Ecol.* 86: 633-639.

Kubo, T. and Ida, H. (1998) Sustainability of an isolated beech dwarf bamboo stand: analysis of forest dynamics with individual based model. *Ecological Modelling* 111: 223-235.

Masaki, T., Suzuki, W., Niiyama, K., Iida, S., Tanaka, H. & Nakashizuka, T. (1992) Community structure of a species rich temperate forest, Ogawa Forest Reserve, central Japan. *Vegetatio* 98: 97-111.

Nakashizuka, T., Iida, S., Tanaka, H., Shibata, M., Abe, S., Masaki, T., & Niiyama, K. (1992) Community dynamics of Ogawa Forest Reserve, a species rich deciduous forest, central Japan. *Vegetatio* 103: 105-112.

Nakashizuka, T., H. Tanaka, M. Shibata, S. Iida, S. Abe, T. Masaki, K. Niiyama (1998) Tree community analyzed by the demographic parameters of component species in a temperate deciduous forest, VII International Congress of Ecology, Abstracts 306P.

Pacala, S.W., Canham, C.D., Silander, J.A.J. (1993) Forest models defined by field measurements: the design of a north eastern forest simulator *Can. J. For. Res.* 23: 1980-1988.

Pacala, S. W. C. D. Canham, J. Saponara, J. A. Silander Jr., R. K. Kobe, and E. Ribbens. (1996) Forest models defined by field measurements: estimation, error, analysis and dynamics. *Ecological Monographs*. 66 (1): 1-43.

Shibata, M. and T. Nakashizuka (1998) Reproductive schedule of seven co-occurring Betulaceae species, VII International Congress of Ecology, Abstracts 387P.

柴田銃江 (1999) 樹木の一年開花結実はなぜおこるのか マスティングの実態と適応的意義, 科学 5月号, 69:458-466.

Shugart, H.H. (1984) *A theory of forest dynamics*. Springer Verlag, New York.

Tanaka, H., M. Shibata and T. Nakashizuka (1998) A mechanistic approach for evaluating the role of wind dispersal in tree population dynamics. *Journal of Sustainable Forestry*, 6 (1/2): 155-174.

7. 国際共同研究等の状況

本研究は、国際学術連合(ICSU)で立案された「地球圏-生物圏国際共同研究計画(IGBP)」のコアプロジェクトである「地球変化と陸域生態系(GCTE)」のなかの、日本学術会議が提案したコアリサーチ「モンスーンアジア陸域生態系における地球変化のインパクト(TEMA)」に位置づけられている。

8. 研究成果の発表状況

(1) 口頭発表

- ① 久保拓弥, 井田秀行, S.W.Pacala : 第45回日本生態学会大会(1998)
「サイズ構造のある森林動態モデルを正しく計算する」
- ② 久保拓弥, 柴田銃江, 田中浩, 中静透 : 第46回日本生態学会大会(1999)
「小川群落保護林の個体ベース動態モデル」
- ③ 中静透, 長池卓男, 紙谷智彦 : 第109回日本林学会大会(1998)
「植生タイプの地域フロラに対する貢献度の評価に関する試み」
- ④ 重永英年, 上村章, 石田厚, 松本陽介 : 第108回日本林学会大会(1997)
「異なるリン施肥条件下で高CO₂濃度がシラカンバ苗木の成長におよぼす影響」
- ⑤ 柴田銃江, 飯田滋生, 新山馨, 中静透 : 第45回日本生態学会大会(1998)

「群衆レベルのマスティングー小川の主要構成種11種の種子生産の年次変動ー」

- ⑥ 田中 格, 松本陽介: 第108回日本林学会大会 (1997)
「異なる光環境に成育する落葉広葉樹の葉の形態と光合成能力」
- ⑦ 田中 格, 松本陽介: 第45回日本生態学会大会(1998)
「異なる光環境に成育する落葉広葉樹の葉の形態」
- ⑧ 田中 格, 松本陽介: 第109回日本林学会大会 (1998)
「異なる光環境に成育する落葉広葉樹の光合成特性」
- ⑨ 上村 章, 石田 厚, 中野隆志, 重永英年, 松本陽介: 第44回日本生態学会大会(1997)
「ブナ・イヌブナの林冠被陰実験による葉の特性に対する光強度の効果」
- ⑩ 上村 章, 石田 厚, 小池信哉, 松本陽介: 第46回日本生態学会大会(1999)
「ブナ・イヌブナの葉の特性に対する光強度の履歴効果」

ほか多数。

(2) 論文発表

- ① Hanba, Y., Miyazawa, S., and Terashima, I.: Proceedeings of XI International Photosynthesis Congress, Budapest (in press)
" The influence of leaf thickness onthe CO₂ transfer conductance andleaf d¹³C for some evergreen tree species."
- ② Hanba, Y., Miyazawa, S., and Terashima, I.: Functional Ecology, (in press)
" Influences of leaf thickness on internal resistance to CO₂ diffusion and d¹³C in leaf dry matter."
- ③ Hikosaka, K., Hanba, Y., Hirose, T. and Terashima, I.: Functional Ecology 12, 896-905 (1998) "
Photosynthetic nitrogen-use efficiency in leaves of woody and herbaceous species."
- ④ 巖佐 庸: 数理生態学, 共立出版, 196pp, 1-16 (1997)
「数理生態学への招待ー生命の物理学的理解をめざして」
- ⑤ Katori, M., S. Kizaki, Y. Terui and T. Kubo: Fractals, 6, 81-86 (1998)
" Forest dynamics with canopy gap expansion and stochasticising model "
- ⑥ Kimura, K., A. Ishida, A. Uemura, Y. Matsumoto, and I. Terashima: Tree Physiology, 18, 459-466(1998)
" Effects of current-year and previous-year PPFs on shoot gross morphology and leaf properties in *Fagus japonica* "
- ⑦ 久保拓弥: 数理生態学, 共立出版, 196pp, 17-31 (1997)
「森林動態の格子モデル」
- ⑧ Kubo, T., and H. Ida: Ecological Modelling, 111, 223-235 (1998)
" Sustainability of an isolated beech dwarf bamboo stand: analysis of forest dynamics with individual based model. "
- ⑨ 正木 隆, 柴田鏡江, 小南陽亮: 個体群生態学会報54:13-17(1997)
「樹木のデモグラフィー研究ー3つの大面積プロットにおける試みー」
- ⑩ Masaki, T., H. Tanaka, M. Shibata and T. Nakashizuka: Seed science research, 8, 53-63 (1998)
" The seed bank dynamics of *Cornus controversa* and their role in regeneration."

- 11 松本陽介：森林科学，18，48（1996） 「樹木の光合成量」
- 12 松本陽介，田中 格，小菅進吉，丹原哲夫，上村 章，重永英年，丸山 温：森林立地（投稿中）「広葉樹42樹種の当年生葉におけるガス交換特性」
- 13 Miyazawa, S., Satomi, S. and Terashima, I. : *Annals of Botany* 82: 859-869. (1998)
" Slow leaf development of evergreen broad-leaved tree species in Japanese warm temperate forests. "
- 14 Miyazawa, S. and Terashima, I. : *Proceedings of XI International Photosynthesis Congress, Budapest.* (in press)
" Slow leaf development of evergreen trees. "
- 15 Nakashizuka, T., & Matsumoto, Y. (Edits) : Springer, Tokyo, ca 300pp (in press)
"Diversity and interaction in a temperate forest community, Ogawa Forest Reserve"
- 16 Nakashizuka, T., H. Tanaka, M. Shibata, S. Iida, S. Abe, T. Masaki, K. Niiyama : VII International Congress of Ecology, Abstracts 306P (1998)
" Tree community analyzed by the demographic parameters of component species in a temperate deciduous forest "
- 17 齋藤隆実，田中 格，中野隆志，田辺裕美，奥田史郎，松本陽介：第110回日林学術講，560-561 (1999) 「落葉広葉樹 8 樹種の水分特性」
- 18 柴田銃江：科学 5月号，69:458-466. (1999)
「樹木の一斉開花結実はなぜおこるのか。マスティングの実態と適応的意義」
- 19 Shibata, M., H. Tanaka and T. Nakashizuka: *Ecology*, 79, 1, 54-64 (1998)
" Causes and consequences of mast seed production of four co-occurring *Carpinus* species in a temperate forest, Japan "
- 20 Shibata, M and T. Nakashizuka : VII International Congress of Ecology (1998)
" Reproductive schedule of seven co-occurring *Betulaceae* species "
- 21 柴田銃江：個体群生態学会報，54:19-23 (1997)
「樹木のマスティング研究における大面積長期観測試験地の有効性—小川でのクマシデ属の種子生産の年変動観測—」
- 22 Takada, T., and T. Nakashizuka : *Vegetatio*, 124:211-221. (1996)
" Density-dependent demography in a Japanese broad-leaved forest. "
- 23 Tanaka, H. and T. Nakashizuka : *Ecology*, 78, 2, 612-620 (1997)
" Fifteen years of canopy dynamics analyzed by aerial photographs in a temperate deciduous forest, Japan "
- 24 Tanaka, H., M. Shibata and T. Nakashizuka : *Jour. of Sustainable Forestry* 6, 1, 155-174 (1998)
" A mechanistic approach for evaluating the role of wind dispersal in tree population dynamics "
- 25 Tanaka, H. : *Supp. to Bull. of Ecol. Soc. of America*. 77 (3) :435. (1996)
" Demography of three co-occurring maples in a Japanese temperate forest. "
- 26 田中 格，齋藤隆実，中野隆志，田辺裕美，奥田史郎，松本陽介：第110回日林学術講，558-559 (1999) 「落葉広葉樹 8 樹種のガス交換特性」

(3) 出願特許，受賞等：なし。

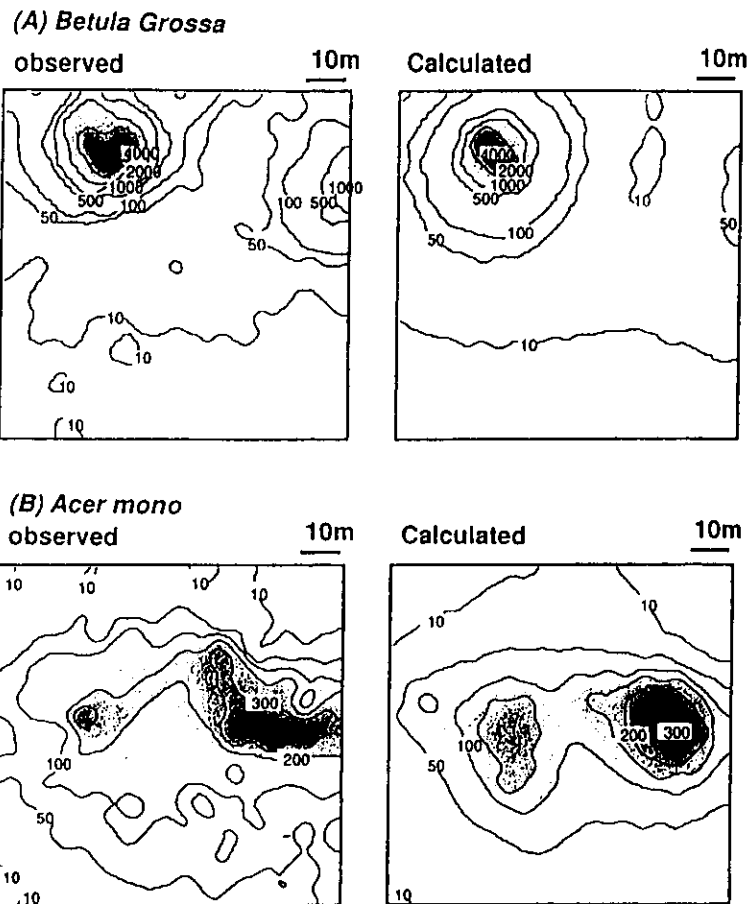


図-1 小川群落保護林における *Betula grossa*(A)および *Acer mono*(B)の種子落下分布図
 観測結果(左)と Greene-Johnson modelによる計算結果(右)

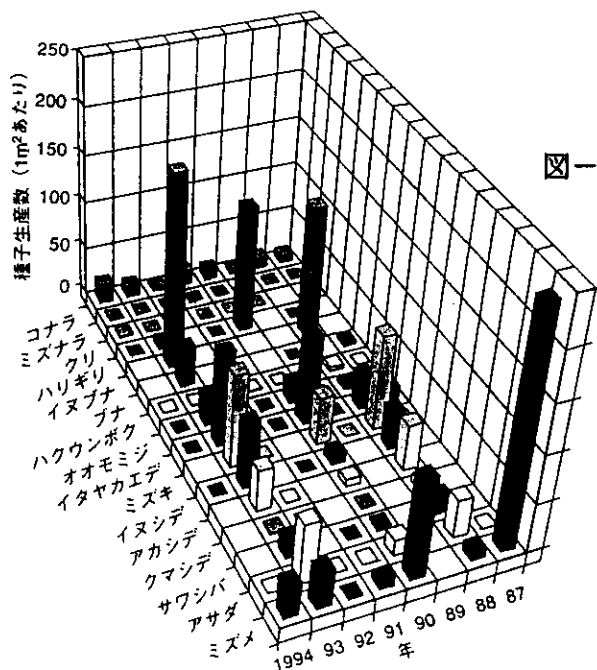


図-2 小川群落保護林に成育する樹種の種子生産の年変動
 主要な16樹種について、種子トラップを用いて1m²あたりの充実種子数を調べた。

表：推定されたパラメーターの一覧

樹種	G_0	g_1	$g_2 \times 0.01$	D_{\max}	a	h	H_{\max}	r_0
イタヤカエデ	0.04	0.22	0.00	76.6	1.82	0.82	50.1	4.03
オオモミジ	0.17	0.72	0.50	62.1	0.88	1.29	23.4	28.17
ウリハダカエデ	0.07	0.15	1.50	30.6	0.55	1.60	21.5	1.14
コハウチワカエデ	0.10	0.79	0.02	27.8	1.04	1.17	27.2	3.37
ヒナウチワカエデ	0.46	1.15	1.29	29.3	0.80	1.22	22.9	8.72
ミズメ	0.42	1.00	1.44	90.4	1.06	1.34	26.5	0.34
リョウブ	0.22	0.91	1.98	15.4	1.76	0.88	28.2	12.09
ミズキ	0.24	0.69	1.26	50.9	1.57	1.08	31.9	2.53
ヤマボウシ	0.13	0.87	0.89	32.7	0.96	1.44	11.6	3.69
サワシバ	0.14	0.57	0.46	33.7	3.35	0.59	25.5	39.92
クマシデ	0.19	1.00	0.00	41.5	0.62	1.60	15.0	0.70
アカシデ	0.09	0.55	0.64	53.9	1.81	1.23	16.8	14.78
イヌシデ	0.10	0.52	1.50	50.9	0.93	1.17	29.9	2.03
クリ	0.02	0.14	0.00	82.4	1.00	1.46	22.1	0.15
ブナ	0.11	0.55	0.50	102.0	1.75	0.89	35.8	5.37
イヌブナ	0.12	0.70	0.00	92.8	1.40	0.96	36.7	12.74
アオダモ	0.07	0.15	2.67	20.4	2.07	1.04	21.1	3.70
アワブキ	0.44	1.18	1.71	23.2	1.11	1.28	14.8	11.75
アサダ	0.11	0.60	1.41	75.7	1.58	1.01	33.9	0.40
カスミザクラ	0.03	0.01	0.83	64.8	0.49	1.55	25.7	0.94
ミズナラ	0.07	0.47	0.89	100.9	0.76	1.31	25.9	0.24
コナラ	0.35	0.81	1.88	112.5	1.94	0.90	34.0	0.56
ハクウンボク	0.18	0.78	1.11	27.4	1.40	1.17	21.2	19.80
その他の樹種	0.32	0.80	2.38	121.2	2.12	0.75	61.1	44.96

$G_0(\equiv \exp(-g_0))$ は樹木の幹の直径成長の初期速度, g_1 は直径成長速度のサイズ依存性, g_2 は直径成長速度の幹間競争依存性, D_{\max} は幹の最大到達胸高直径, a と h は (小川の拡張相対成長式で定義される) 胸高直径・樹高アロメトリーを決めるパラメーター, H_{\max} は最大到達樹高, r_0 はその樹種の2年あたりの平均的な加入幹数である。