

B-4 シベリア凍土地帯における温暖化フィードバックの評価に関する研究

(2) シベリアの森林における温室効果ガス発生量へのフィードバック

③環境要因が森林動態に及ぼす影響の解明

研究代表者 国立環境研究所地球環境研究グループ
温暖化現象解明研究チーム 竹中明夫

環境庁 国立環境研究所

地球環境研究グループ 温暖化現象解明研究チーム 竹中明夫・井上 元

(委託先) 茨城大学 山村靖夫

平成6-8年度合計予算額 15,470千円
(平成8年度予算額 5,167千円)

[要旨] シベリア北部の森林帯(タイガ)とツンドラ地帯との移行帯では、カラマツ属の植物が高木層の主要な構成種となっている。本研究課題では、北限の森林を構成するカラマツ林の動態をさぐる目的で、カラマツ個体の樹齢構成と空間分布パターンおよび樹高成長パターンの解析を行った。一定面積の調査地の全カラマツ個体の齢を調べたところ、個体の齢の分布は均一ではなく、数年から数10年のはばの期間に集中していた。これは、新しいカラマツ個体の定着に適した時期とそうでない時期があったことを示唆する。空間分布に関しては、数個体のカラマツが近接して数mスケールのパッチ状になって生育している例が多い。これは新個体の定着に必要なミクロな条件が空間的に不均一に分布していることを示唆するが、その条件がどのようなものかは明らかではない。

森林構造の空間的な不均一性を調べるために長さ600m足らずのベルト状調査区を設定して行った調査では、老齢木と思われる個体のみが散在して小個体がまったくない場所と、若齢と思われる個体のみが生育している場所とがモザイク状に混在する様子が明らかとなった。稚樹の年齢は10年前後がもっとも多く、最近5年以内に発生したものはなかった。年輪データの解析から成木の過去の樹高成長を再構成したところ、定着後のしばらく、および最近数十年間は成長が緩慢で、そのあいだに活発に生長する時期を挟む成長パターンを示した。

一年毎の枝の伸長量を過去に溯って計測したところ、ある地域内の個体間でほぼ同調した成長の良し悪しのパターンがあった。これは、個々の個体の置かれた条件ではなく、気温、降水などの気候要因の影響を反映したものと推定される。年ごとの環境変動に対する成長反応は、長期的な気候変動への森林の反応を予測する手がかりとなる。今後さらに解析を進める必要がある。

[キーワード] カラマツ林、森林構造、樹高成長、樹齢、伸長成長

1. 序

ユーラシア大陸の北極圏では、北緯 70 度前後まで、針葉樹を主要な構成種とする森林が成立している。ロシアのシベリア地方、すなわちウラル山脈より東側の地域では、カラマツ属 (*Larix*) の植物が北限の林を作っている。そのさらに北方には高木がまったく見られないツンドラが広がっている。なぜ環境が厳しさを増すとともに高木が姿を消すのかは必ずしも明らかになってはいないが、ぎりぎりの環境条件のなかで生きている北極圏のカラマツは、地球温暖化現象の影響を受けずにはいないと考えられる。

気候の変化が森林の動態に与える影響を予想するには、まず、北極圏の厳しい環境のなかでこれまで森林がどのように維持されてきたかを知る必要がある。しかし、樹齢が数百年を超える個体のごくあたりまえに生育している森林で、その動態を直接観察するのは困難である。そこで、1994 年の夏にはカラマツのサイズと樹齢の調査を行い、現在見られるパターンに基づいて過去の歴史を推しはかることを試みた。年輪を調べることで木々の齢が分かる。すなわち、現在森林を構成する木々がいつその場所に定着したのかを知ることができる。そのようなデータから森林の歴史を垣間見ることができるはずである。

1995 年の調査では、森林構造の空間的な不均一性を把握することを中心に調査を行った。前年の調査を通じて、近接した調査地のあいだでも森林構造の大きな違いがあることが見えてきたからである。このような場合、点の調査で全体を推定することは困難である。そこで、さまざまな地形を横断するように線に沿った調査を行い、どのようなスケールの空間的な不均一性があるのかを探った。

ところで、森林の動態は、個体の発芽・定着、成長、死亡のプロセスを基礎としている。環境条件の変化が森林の動態にどのような影響を与えるかが本課題の最終目標だが、環境の変化と森林の動態の対応を直接観察することが困難であるならば、個々のプロセスの理解に基づいたモデルを利用することが必要となる。1996 年には、個体の成長のモデル化の可能性をさぐるための調査を行った。さいわいカラマツでは冬芽の跡を手がかりにして、過去 5 年から 10 年に溯って一年ごとの枝の伸長量を測定することができる。成長量が環境要因と対応して変化している様子が把握できれば、将来のモデル化への大きな足がかりとなる。

2. 調査地および調査方法

1994 年

1994 年の 7 月から 8 月にかけて、シベリア北極圏の 2 ケ所 (図 1、調査地 1、2) のカラマツ林で調査を行なった。調査地 1 はレナ川の河口近くの都市ティクシから西方へ 100 km ほどの地点 (71° 37' N、125° 32' E)、調査地 2 はエニセイ川下流域の都市ノリリスクの北方約 100 km ほどの地点 (70° 03' N、87° 36' E) である。どちらも北緯は 70 度以上であり、夏季には終日太陽が沈まない。

レナ川下流域の調査地 1 では、ダフリアカラマツ (*Larix gmelini*) のみからなる疎な森林が広がっている。樹冠の鬱閉率は、比較的密なところでもせいぜい 30% 程度である。林床にはツツジ科の低木がまばらに分布する。南から北へ、および周囲の丘に沿って高度を増すにつれ、カラマツはますますまばらになり、高木を欠くツンドラへと移行していく。

エニセイ川下流域の調査地 2 の付近には小さな湖沼が多数みられる。高木としてはシベリ

アカラマツ (*Larix sibirica*) のみの小群落が散在している。各群落は数 10 m 程度の規模で、その内部では、カラマツは集中型の不均一な分布パターンを示す。地域全体で、カラマツ林の占める面積比率は 1 割程度にすぎない。レナ川下流の調査地と異なり、ハンノキ属、カバノキ属、ヤナギ属の 1～2 m 程度の低木の密な群落がみられる。

50 m × 10 m の調査区を、各調査地それぞれで 2 つずつ、計 4 個設定した。各調査地内のふたつの調査区は、1 km 以内の距離にある。これらの調査区内のすべてのカラマツ個体の位置を記録し、樹高を測定した。そののち、地表面近くから伐採し、材の円盤試料を採取した。これらを持ち帰り、実体顕微鏡を用いて年輪を読み取り、各個体の樹齢を求めた。また、過去の樹高成長のパターンを調べるための試料木を、各調査区内で 5 個体ずつを選んだ。これらの個体の主幹から、表面近くから先端部までほぼ等間隔で 5～8 枚程度の円盤試料を採取した。これらの試料については年輪の数とそれぞれの幅を読み取った。

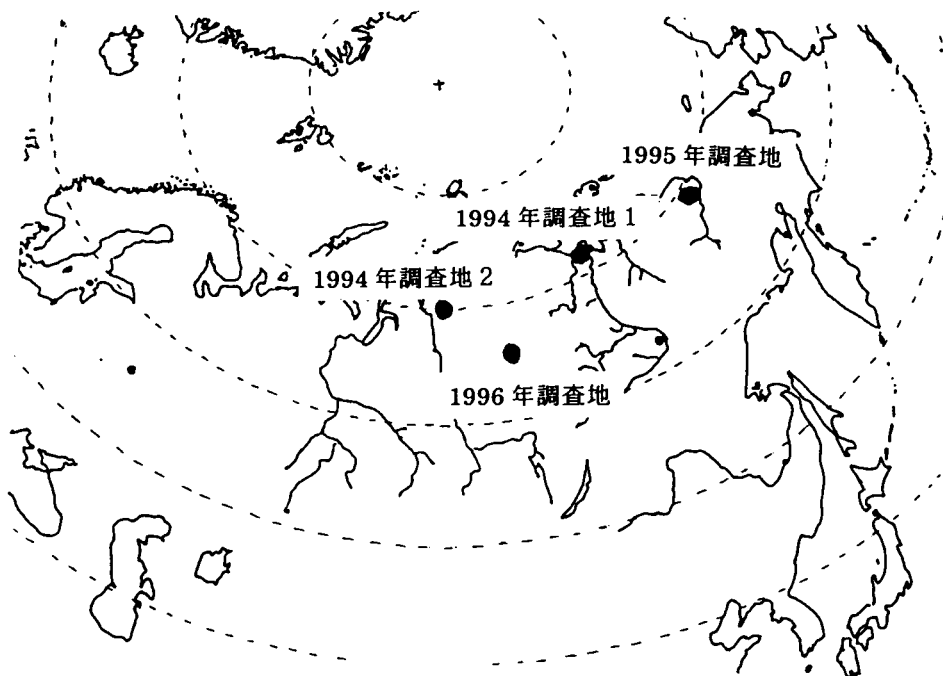


図 1 各調査地の位置。

1995 年

東シベリア、コリマ川の下流域では、北緯 69 度前後にタイガとツンドラとの移行帯がある。1995 年は、コリマ川の河口近くの都市チェルスキーの西方、スタドウヒンスカヤ水路沿いの地点 (68° 41' N、160° 16' E) を調査地とした。この地域では、カラマツ属のダフリアカラマツ (*Larix gmelini*) のみが高木層の構成種となっている。森林の林冠はきわめて疎で、樹冠の鬱閉率は 30% 程度である。低木としてはツツジ科、ヤナギ属、カバノキ属の木本が生育するが、その疎密は一定しない。

水路岸の丘の上から内陸へ向かって、幅 4 m、長さ約 600 m 足らずの調査区を設定した (図

2)。丘のうえから伸びる調査区は、斜面を下って低湿地に至り、ふたたび斜面を登って平坦な丘の上部を伸びる。最後は湖へとくだる緩い斜面となる。簡単な測量を行って、調査区に沿っての高度の変化を記録した。

調査区に出現するすべてのカラマツの位置、樹高、地際径などの測定を行った。また、低湿地、丘の上、および湖への緩斜面のそれぞれで、樹高の異なる3個体ずつを選び、主幹の地表面近くから先端部まで、ほぼ等間隔で10枚程度の円盤試料を採取した。さらに、主軸の先端付近約1 m採取した。これらの試料について年輪の読み取りを行い、過去の樹高成長のパターンを再構成した。さらに、最近の稚樹の定着の様子を調べるために調査区内に出現した高さ50 cm以下の個体をすべて採取し、年輪から樹齢を読み取った。

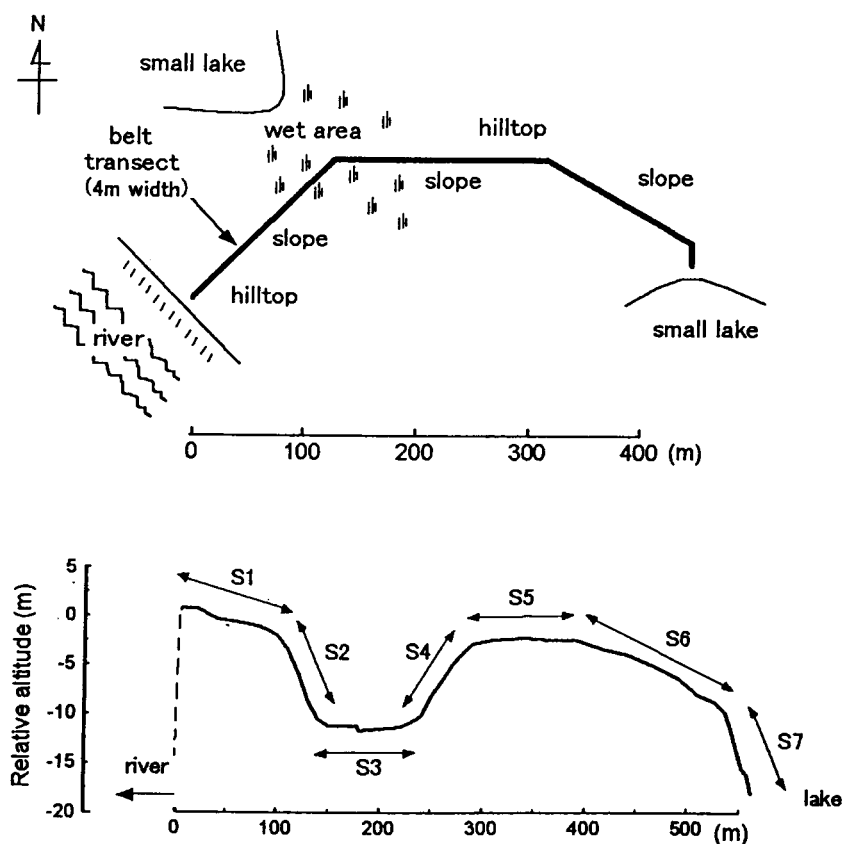


図2 コリマ川下流域に設定したベルト状調査区。下は調査区に沿っての断面図。微地形に応じて、S1からS7まで7つの小区画に分けた。

1996年

エニセイ川の中流域、エベンキ民族管区内のトゥラの町の付近に、クラスノヤルスクにあるスカチョフ森林研究所の試験地がある。同研究所の協力を得て、この試験地付近に調査地を設定した(64°19' N, 100°13' E)。調査地はほぼ南北に流れる川へのなだらかな東向き斜面上にある。ダフリアカラマツ(*L. gmelinii*)の比較的密な森林が成立している。樹高は高い個体で10 m余りである。

およそ40年ほど以前に伐採されて現在まばらにカラマツ若齢個体が生育している場所の、高さ1.5~3.5 m程度の若い5個体と、その近傍のやはり高さ1.5~3.5 m程度の5個体を試料木とし

て選定した。それぞれの個体について、一年ごとの主軸および側枝の伸長量、分枝数、分枝角度などを、過去5年から10年にわたり溯って測定した。一年間の伸長部分は、冬芽の芽鱗痕から読み取った。伸長量の測定後、これらの試料木から年輪サンプルを採取して持ち帰り、近年の年輪の幅を測定した。

4. 結果と考察

1994 年

各ベルト調査区ごとのカラマツの樹齢構成を図3に示した。調査地1では、樹齢100年以下の個体が多かったが、最大400年以上に達する幅広い範囲の樹齢の個体が見られた。隣接ふたつのベルト調査区のうち、いっぽうでは樹齢10年以下の実生個体が多数見られたが、もういっぽうではまったく見られなかった。また、調査地2のふたつの調査区では、どちらも一山型の齢分布を示したが、その分布の中心は一方では80~120年、他方では60~80年と異なっていた。どちらも、樹齢10年以下の実生個体はまったく見られなかった。

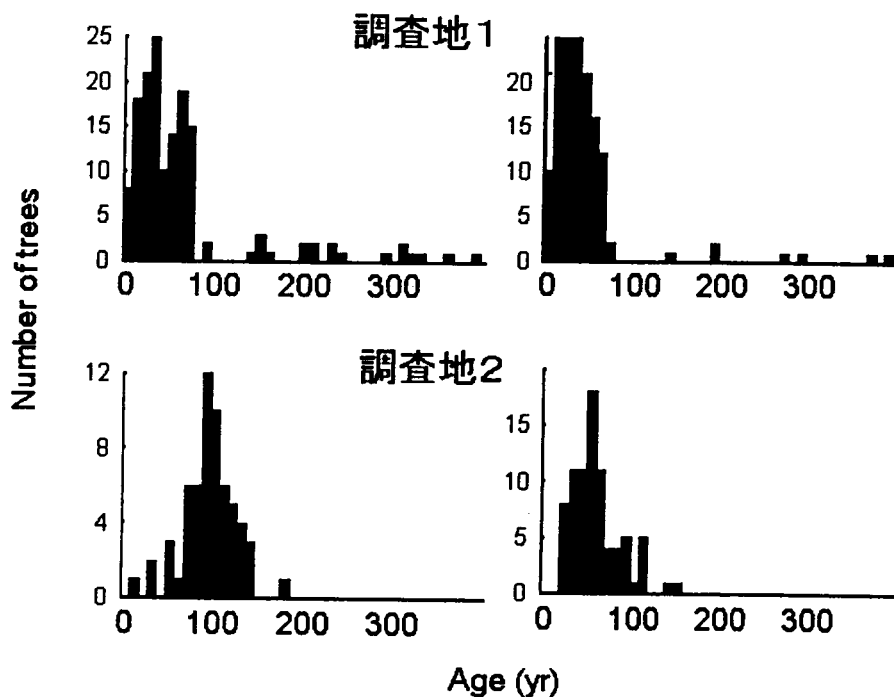


図3 調査地1、2それぞれの2つの調査区(50m x 10m)内に生育していたカラマツの樹齢分布。

図4に、各ベルト調査区での、カラマツの高さと樹齢の関係を示した。調査地1のベルト調査区Aでは樹齢80年程度で高さ4~5mに達する。樹齢は100年以上の個体も多いが、それらの高さも4、5m以下のものがほとんどである。この樹高の頭打ち現象は調査地2の各ベルトでも同様に見られた。また、各調査区とも、同じ齢の個体でも高さの変動がおおきい。温帯域の森林では、林床の暗い環境で生育している稚樹では成長が遅いために、同じ齢でも大きな樹高の違いが発生する。しかし、高木の分布が疎で、林床でもほとんど光不足が起こっていない

と思われる北限のカラマツ林では、樹高の違いは別の要因によるものと考えられる。試料個体のなかには、主幹先端部が損傷を受けている個体も多くみられ、氷雪害などによる物理的な損傷が高さの成長を阻害する重要な要因になっているものと推測される。

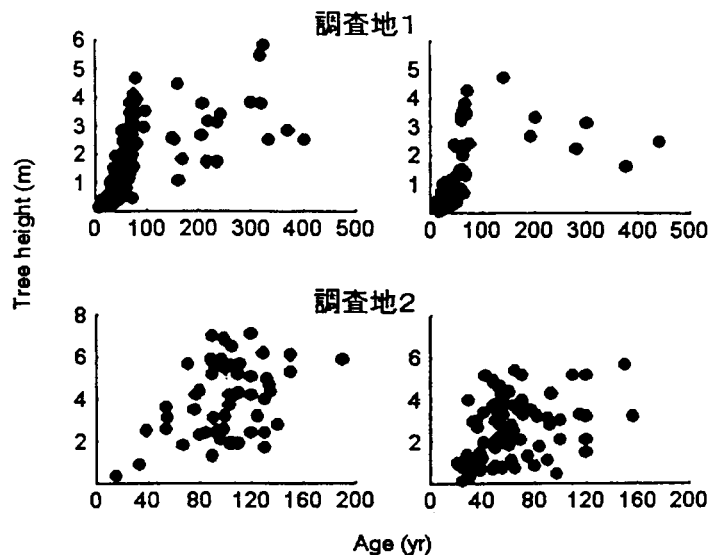


図4 調査地1、2それぞれの2つの調査区(50m x 10m)内に生育していたカラマツの樹齢と樹高の関係。

一般に、つねに新個体の定着が恒常的に起こっているような森林では、ある齢集団を構成する個体の数が時とともにしだいに減少していく。森林の構成個体の齢構成は若齢個体が多く高齢になるにつれ個体数が経るL字型の分布となる。

しかし、シベリアのカラマツ林の北限で見られた齢構成はそのようなものではなかった。得られた齢分布パターンは、過去において新しい個体の定着に好適な時期、不適な時期があったことを示唆する。具体的にどのような条件が新個体の定着をうながしたのか、あるいはどのような場合に新個体の定着が困難であったのかは不明であるが、調査地1と2とでは、齢分布のかたちが大きくことになっていることから、両地点ではそれらの条件が異なったものであった可能性が考えられる。また、調査地2のふたつのベルト調査区では齢分布のかたちは類似しているものの分布の中心がずれていることから、大きなスケールの気候の変動のみによって説明できるものでもない。

各調査地で、数本のカラマツ個体により集まったパッチ状の分布パターンがしばしば見られた。その傾向がとくに顕著だった調査地2の各ベルト調査区について個体の分布パターンと各パッチを構成する個体の齢との対応を調べたところ、各パッチ内の個体の齢は数十年の幅にわたっていた。個体の空間分布パターンを見ると、カラマツの定着が可能な地点がある時点で発生してそこにいっせいに新個体が入ったという歴史が想像されるが、実際にはそこでの定着を可能にする条件は数10年に渡って持続した、ないしは1個体の定着が後続の個体の定着を促

した、などの可能性が考えられる。

1995 年

全長 600m 足らずのベルト状調査区の中には、合計 276 個体のカラマツが生育していた。このなかには、高さが 50cm 以下の個体が 155、また 3 m 以上のものが 67 個体含まれる。成木の樹高は 10 m 前後のものが多かったが、14 m に達する個体まであった。

個体の分布は、均一ではなかった。とくに、高さ 50 cm 以下の小個体は、湿地のへりを中心にした集中分布を示した。おそらく比較的最近に乾燥してカラマツの定着が可能になった場所ではないかと想像される。それらの小個体の樹齢はおおむね 30 年以内であり、とくに 10 年前後のものが多く、5 年より若いものはなかった。このことは、新個体の定着が可能な場所においても、毎年定常的に定着しているわけではないことを示唆する。

湿地を挟むふたつの丘の上の平坦部には、いずれも高さ 10 m 程度の個体は散在するものの小個体がまったく生育していなかった。高木が存在している以上、かつてはカラマツの新個体の定着が可能であった時期があったはずである。しかし、小個体がまったく存在していないことから、定着を可能にした条件が失われて久しいものと考えられる。すなわち、見た目に森林が成立しているように見える場所でも、現在なお定常的に新個体の補充がなされているとは限らないということであり、森林動態を理解するためには成熟した森林のみを見ていても不十分であることを示している。

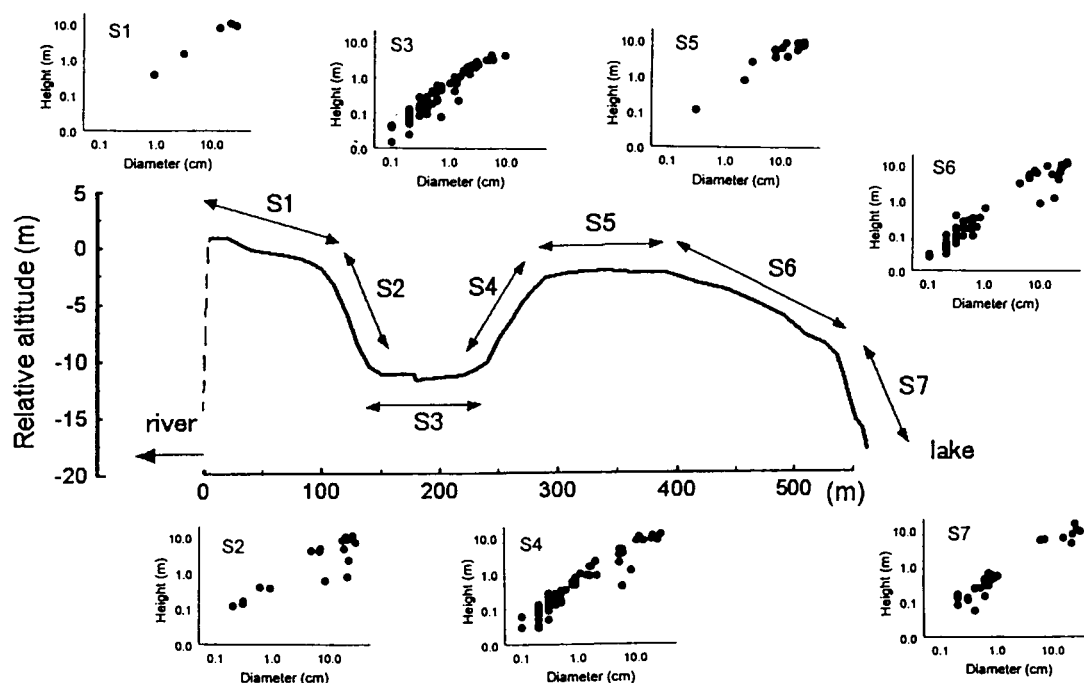


図5 調査区の各部分におけるカラマツの幹の直径と樹高の関係。

ベルト内を地形に応じて7つの小部分に分割し、それぞれの中でのカラマツの高さと径の関係を調べたところ（図5）、どの区画でも同様の高さ－径関係が得られた。ただし、S2, S4, S6の区画では、径が太い木のなかに、飛び離れて樹高が低い個体が見られる。これらは先端部の枯損した個体や一度傾いたり倒れたりしながら生き残っている個体である。後者の場合、もともとは側枝であった枝が主幹に取ってかわって上方に伸長している例も多かった。

樹高成長のパターン（図6）を見ると、湿地帯（S3）の個体がいずれも順調に成長してきている。1年あたりにして10 cm近い樹高成長をしめしている。上に述べたようにこの区画は最近数10年程度に新個体が多数定着している場所である。発芽と定着に好適な条件と、その後の伸長成長に好適な条件がかならずしも一致するとは限らないが、この場所では両者の条件が満たされているものであろう。しかし、その条件の具体的内容は不明である。

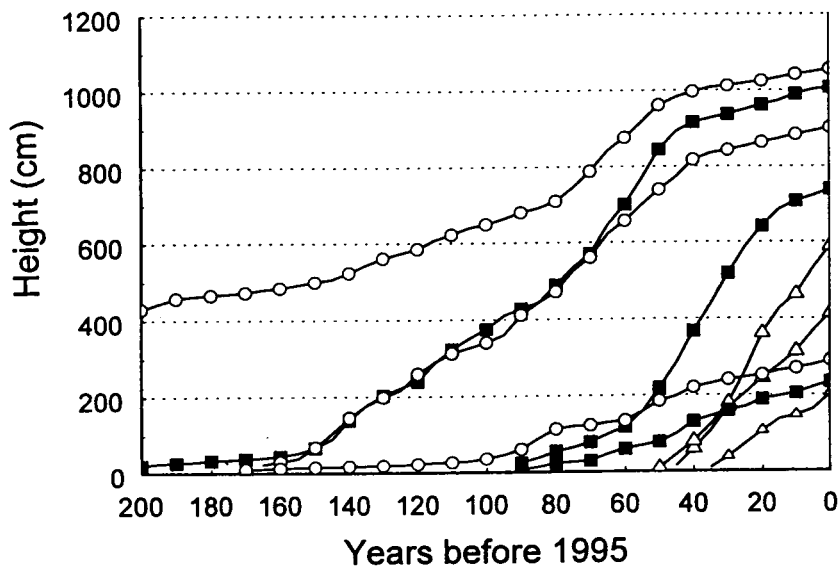


図6 年輪から読み取ったカラマツの樹高成長。○、丘の上の個体；■、湖への緩斜面の個体；△、湿地の個体。樹齢515年の個体は、最近200年の結果のみ示してある。

湿地帯以外の試料木の樹高成長パターンには、伸長が盛んな時期と、きわめて緩慢にしか成長していない時期が見出される。特に、樹高が6 mを超える4個体ではいずれも最近数十年は伸長速度が低下している。より温暖な地方の森林では、上層木による被陰の有無によって、このようなパターンが生じることが多いが、北限のカラマツの疎林では、個体間の被陰関係が成長に影響を及ぼしているとは考えにくい。土壌条件の変化や、風雪によるストレス・枯損などが樹高成長に影響しているのではないだろうか。とくに、風雪ストレスの強弱は樹高と密接に関連していると想像され、このことが高木での伸長成長の鈍化をもたらしている可能性が考えられる。これらの要因と、カラマツの成長との関係の解析は、極限の環境でのカラマツの生

活を理解するうえで欠かせないものであろう。

1996 年

伐採跡地の5個体の、主軸の年毎の伸びを比較したところ、各個体のなかで大きな年々変動があり、その変動パターンは個体間でかなり同調していた(図7)。どの個体でも、1994年の伸長成長が際立って大きく、その前後の年はその30~70%程度の成長に止まっていた。このパターンは、森林内のサンプルでははっきりしていなかったが、1994年と比べて1995年の成長が低下するパターンは5個体中4個体で見られた。伐採跡地での伸長量の年変動パターンは、主軸だけでなく側枝でも同様に見られた(図8)。

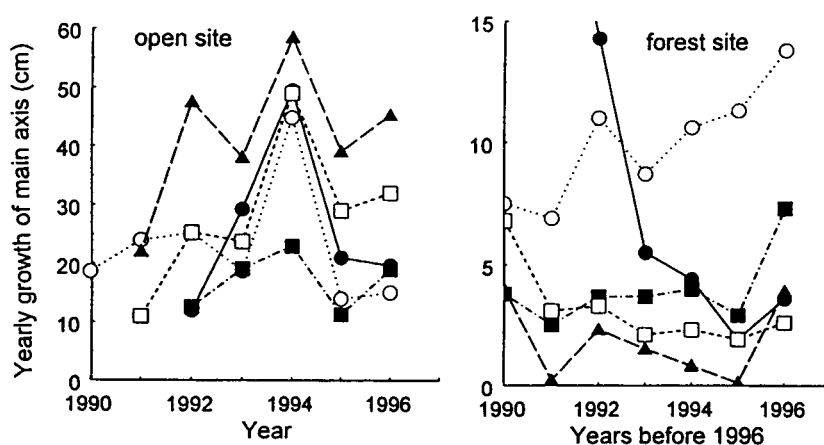


図7 カラマツの主軸の年間伸長量の年々変動パターン。異なるシンボルは、それぞれ別の個体のデータを示す。左、伐採跡地の5個体。右、森林内の5個体。

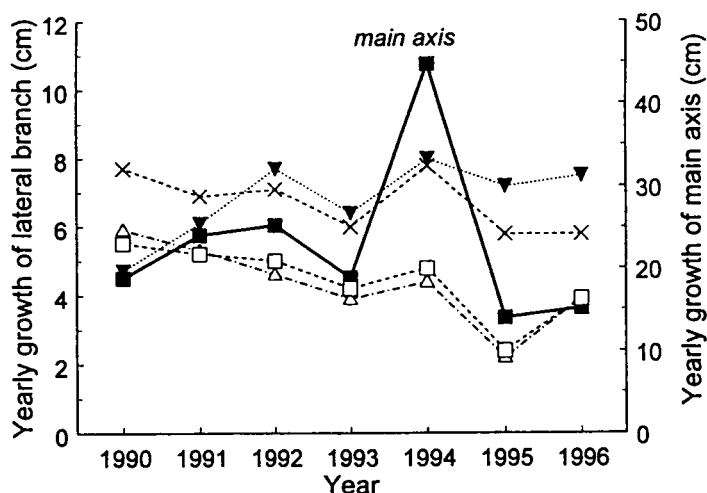


図8 伐採跡地のカラマツの主軸および一次側枝の年間伸長量の年々変動パターン。実線で結んであるのが主軸、それ以外は側枝。異なるシンボルはそれぞれ別の側枝のデータを示す。

また、伐採跡地のサンプルでは、個体ごとの主軸の伸長量と年輪のはばとには直線関係があった(図 9)。どの個体でも、主軸がよく伸びた年には年輪の幅も太くなっていた。ただし、直線は個体間で異なっていた。また、森林内の個体でもおおむね同様の傾向はあるものの、バラツキが大きく、あまり明瞭ではなかった。

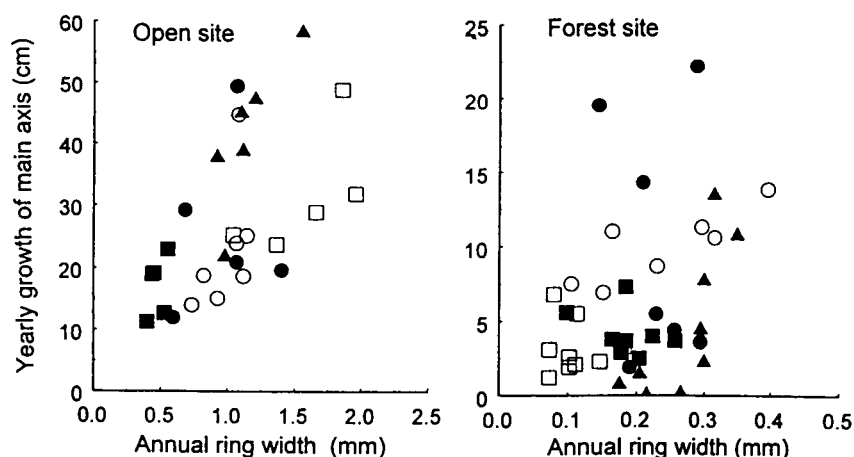


図 9 カラマツの主軸の年間伸長量と、地際での年輪幅との関係。異なるシンボルは、それぞれ別の個体を示す。左、伐採跡地の 5 個体。右、森林内の 5 個体。

伸長量の年変動パターンが伐採跡地の個体間でよく同調していたことは、成長の良し悪しが気象条件などの外部要因によりもたらされたことを示唆する。森林内で年々変動パターンがやや不明瞭なのは、光の不足が成長を制限しているためにそれ以外の要因の影響が不明瞭になるためとも考えられる。また、伐採跡地の変動パターンは、1994 年が成長に好適な年、1993 年と 1995 年は不適な年であったことを示すように見える。しかし、ロシア側カウンターパート(スカチョフ森林研究所、アバイモフ博士)によれば、1994 年は 7 月の降水量がわずか 2mm しかなく、きわめて乾燥して植物にとっては好ましくない環境であったとのことである。にもかかわらず 1994 年の伸長成長量は大きく、その翌年、1995 年の伸長量が小さいのはなぜだろうか。

ところで、高緯度地帯のカラマツでは、枝の伸長や材の肥大は、生育期間の早いうちに終了する。Tura 付近では、7 月の前半ぐらいには伸長成長が完了しているようである。このことは、ある年の伸長・肥大成長が、その年の光合成生産物のみでまかなわれるのではなく、前年に生産して貯蔵していた有機物を利用して行われている部分が大いことを示唆する。そうであれば、1995 年の伸長・肥大成長が小さかったのはその前年、乾燥した 1994 年の光合成生産が少なかったことを反映したもの、と理解することができる。

5. まとめ

森林があらたに成立するためには、新しい個体の定着と成長が必須の条件である。1994 年

の調査の結果を見るかぎり、北限のカラマツ林を構成するカラマツ個体の定着は定常的に起きているものではなく、数 10 年から 100 年以上のスケールで定着に適した時期、不適な時期があることが示唆された。また、そのような条件は広い範囲で同調するものではなく、数 10 m 程度のスケールで空間的にも変動することが 1995 年の調査結果から見てとれる。具体的にどのような条件がカラマツの定着に必要なのか、また、新しい個体が定着していない場所では、どのような理由で定着できないでいるのかを明らかにすることが、森林の動態を理解するうえで重要となる。

ロシア側カウンターパートによると、カラマツの新しい個体が定着するには火事による地表植生の焼失、とくにミズゴケ類と地衣類が焼けることが重要な条件となるようだとのことである。通常はこれらの植生の厚い層が新しいカラマツ個体の定着を妨げているという。山火事は、数十年から数 100 年と長い時間間隔で発生し、その強度は地上に存在する可燃物の量に依存する。まれな現象とはいえ、カラマツの寿命を考えればその生涯においてかなりの確率で火事に遭遇しているはずである。そのようなイベントが森林の動態に大きな影響を与えているのだとすると、時間的にも空間的にも限られた地上調査からその全体像を把握することは難しい。

このように地球温暖化現象の中でシベリアのタイガの動態と分布域の変化の予測には困難が多い。しかし、新生個体が成熟して種子を付けるようになるには少なくとも数十年の年月がかかり、またカラマツの種子は決して高い散布能力をもっていないことを考えると、温暖化現象がただちにタイガの分布域を大きく変化させるとは考え難い。むしろ、現在成立している森林の機能に与える影響のほうが大きいだろう。1996 年の調査の結果は気象条件の年々変動が、現在でもカラマツ林の光合成生産に大きく影響している可能性を示している。今後は、むしろその方向の解析を進めることが、この先数十年から 100 年程度の将来予測を行ううえで、より有効なアプローチであると考ええる。

国際共同研究等の状況

ロシア科学アカデミー・スカチヨフ森林研究所とのあいだで共同研究を行った。

研究発表の状況

印刷発表

Takenaka, A. and Yamamura, Y. (1995) Analysis of age and size structure of larch forests in the transitional zone between taiga and tundra. Proceedings of the 3rd symposium on the joint Siberian permafrost studies between Japan and Russia in 1994. pp157-161.

Yamamura, Y. and Takenaka, A. (1995) Growth pattern of *Larix gmelinii* in the transition zone between taiga and tundra. Proceedings of the 3rd symposium on the joint Siberian permafrost studies between Japan and Russia in 1994. pp162-167.

Takenaka A. and Yamamura, Y. Size distribution of larch trees and its spatial heterogeneity in the lower basin of the Kolyma river. Proceedings of the 4th symposium on the joint Siberian permafrost studies between Japan and Russia in 1995.

(in press)

Takenaka, A. (1997) Analysis of branching structure of Larix saplings for the development of growth model. Proceedings of the 5th symposium on the joint Siberian permafrost studies between Japan and Russia in 1996. pp103-108.

口頭発表

山村靖夫・竹中明夫 東シベリアのタイガ・ツンドラ移行帯のカラマツの成長様式 日本生態学会 1995 年度全国大会。