

草稿

アラスカ内陸部の植生発達に対する強度森林火災の効果 (2006年2月 中間報告)

写

露崎史朗, 北海道大学大学院地球環境科学研究院

(〒0600-810 札幌市北区北10条西5丁目)

成田憲二, 秋田大学教育文化学部

(〒010-8502 秋田市手形学園町1-1)

摘要: クロトウヒ(*Picea mariana*)林の植生回復に対する強度の森林火災の影響を検出するために、合州国、アラスカ州、フェアバンクス近郊に位置するポーカークラットにおいて16個の10 m × 10 mの調査区を2005年春に設置した。調査区内では、森林火災により、樹木密度は9%-100%減少し、林冠開空度は増加していた。主にミズゴケで構成される地表面植被は、火事により消失したが、パッチ状に残存している部分もあった。調査区内の地表面植被焼失面積は3%から100%であった。生存樹木個体の樹高と成長錘により測定した齢の関係は、直線的に正の相関があった。樹木本数の頻度分布は、樹高の増加につれ徐々に減少した。これらの結果は、これまで、樹木の加入が徐々に起こっていたことを示唆している。我々は、各調査区中に6個の1 m × 1 mの方形区を設定し、各方形区中で各出現種の被度を記録し、かつ全ての実生をマークした。維管束植物では、地表面が燃え残った部分で、ナナカンバ(*Betula nana*)とイソツツジ(*Ledum groenlandicum*)のような小低木と、スゲ類(*Carex* spp.)が、栄養繁殖により回復し、普通に見られたが、燃焼した地表面では、ヤナギラン(*Epilobium angustifolium*)が普通に見られた。さらに、燃焼した地表面でさえ、例えば、ナナカンバやイソツツジなどの低木類と *Carex bigelowii* のような多年生のスゲ類が、低被度ながら栄養繁殖で森林火災中も生存できていた。我々は、樹木の種間で実生発生のセーフサイトが大きく異なることを見出した。クロトウヒは、ミズゴケマット上で発芽し、*Betula papyrifera* と *Populus tremuloides* は、森林火災により完全に地表面植被と有機物層が除去された裸地に発生していた。今後、これらの植生回復パターンとそれに関与する環境要因の関係を追跡調査する予定である。

キーワード: 森林火災、クロトウヒ(*Picea mariana*)林、植被、実生発生、ミズゴケ(*Sphagnum*)

はじめに

異なる周期、強度、規模で起こる天然性の森林火災は、地上部と地下部環境、即ち、光と土壌栄養の状態を大きく改変するので、様々な地域の植物群集の構造と機能に作用している(Johnson 1992; Kenae et al. 2004)。例えば、シベリアやアラスカなどの、タイガ帯では、特に落雷により頻繁に火災が発生している(van Cleve et al. 1986; Engelmark 1999)。これらの地域では、永久凍土分布パターンが、概ね生態系分布パターンと一致している。クロトウヒ(*Picea mariana*)は、湿生かつ貧栄養土壌の生息地に定着することに適応しているため、山地北斜面により多く分布している(van Cleve et al. 1986)。

森林更新において、その初期段階は、森林更新パターンと動態を決定する上で重要である。アラスカの通常の森林火災は、林冠火災という火災形態に区分される(Bonan & Shugart 1989)。それは、地表面の植物面積(植被)を大きく減少させるわけではないことを意味する。不連続凍土帯で、北斜面で永久凍土が存在し、南斜面で永久凍土を欠くことに多少なりとも起因した、遷移のシナリオは、北斜面と南斜面で大きくことなる(van Cleve et al. 1986)。土壌特性もまた、アラスカ内陸部では、北斜面と南斜面で異なる(Ping et al. 2005)。概して、クロトウヒ(*Picea mariana*)林は、北斜面により発達し、一方、シロトウヒを交えた森林が南斜面に定着する。

火災の頻度、強度、規模は、地球温暖化により変化

すると予測されている(Dale et al. 2001; Hinzman et al. 2005)。さらに、昨世紀には冷温帯泥炭地で凍土の融解が加速されている(Camill 2005)。それ故、我々は、北斜面における大規模火災がクロウヒ林の更新に与える影響に注目した。本研究の主な目的は: 1) 大規模天然火災後の植物群集の回復の特徴の検出、2) 不連続凍土帯における自然火災後の遷移と群集回復を含めた植物群集動態の特徴付け、そして 3) 最終目標として、他地域との比較参照により、それらのパターンの一般化を図る、ことである。本中間報告は、大規模火災後の森林群集動態に関する包含的研究(福田正巳、北海道大学低温科学研究所)の中に位置したものである。全ての調査は継続中であるが、本プロジェクトの進展のために、2005 年の研究成果をここにまとめた。

調査地と方法

調査地

合州国、アラスカ内陸部のフェアバンクスから北に約 50 km 離れた、ポーカーフラットを、大規模かつ強い強度の火災が発生したこと、北斜面であること、交通の便と便宜性の理由から、調査地として選定した。なお、その森林火災は、2004年夏季に発生した。

本地域では、クロウヒ(*Picea mariana*), *Picea glauca*,

表 1. ポーカーフラット北斜面における 2004 年火災前後の森林構造。火災前の森林構造は、生存木および死亡木の合計値より推定し、そして火災後のものは、生存木のみより求めた。それぞれの値は、調査区あたりの平均と標準誤差を示す。幅(最小値-最大値)は、括弧内に示す。

	火災前	火災後
クロウヒ(<i>Picea mariana</i>)		
木本密度	24.3 ± 3.9 (5-54)	5.3 ± 2.7 (0-30)
胸高直径断面積合計 (cm ²)	439 ± 74 (95-1090)	112 ± 58 (0-665)
材積合計(m ³)	9.2 ± 2.0 (1.0-28.0)	2.3 ± 1.4 (0.0-16.9)
その他		
木本密度	0.8 ± 0.6 (0-7)	0.2 ± 0.2 (0-2)
胸高直径断面積合計 (cm ²)	7 ± 6 (0-77)	2 ± 3 (0-32)
材積合計(m ³)	0.0 ± 0.1 (0.0-0.6)	0.1 ± 0.1 (0.0-1.4)

and *Betula-Populus* の3種類の(緯度上の)上部タイガ林が認められる(Kielland 1998)。これらの森林型の中で、クロウヒ林は、貧栄養土壌となる生息地におけるクロウヒの超優占によって特徴付けられる(Bonan & Shugart 1989)。

ポーカーフラット北斜面は、クロウヒが単一で優占していた。この森林は、連続凍土帯と不連続凍土帯の境界よりも(緯度上で)上にあり、アラスカ冷温帯林の北部に位置する。維管束植物を除くと林床は、ミズゴケ(*Sphagnum* spp.)、フェザーモス(*Thuidium abietinum*)、地衣類(*Cladina* spp.)が、普通に見られる。

野外調査

ポーカーフラット北斜面において、16 個の 10 m × 10 m 調査区を 2005 年春に設定した。それぞれの調査区の緯度、傾度、標高を簡易 GPS 受信機(ポケナビミニ、エンペックス、東京)を用いて記録した。斜面方位と傾斜は、光波測量レベル(トータルステーション ET2、トブコン、東京)で、各々の調査区に対して測定した。

各調査区で、樹高 1.3 m 以上の樹木に対して樹高および胸高(高さ 1.3 m)直径を測定した。直径は、巻尺あるいはノギスにより測定した。この調査は、火災前の森林構造を再構築するために、生存木および死亡木全てに対して行った。樹高 1.3 m 以上の倒木も測定に含めた。胸高における断面積は、胸高直径をもとに計算した。材積は、円錐状の幹を仮定し計算した。

地表面の焼失面積を、各々の調査区で目視により評価した。さらに、種子移入パターンを明らかにするために、2005 年夏に各々の調査区に 2 個ずつプラスチック製種子トラップを設置した。種子トラップのデザインは、Chapin, T (UAF)の研究室のもとで作成された。

各調査区内に、6 個の 1 m × 1 m の方形区を設置した。6 方形区のうち、5 個は、非破壊的追跡調査に使用され、残りの 1 個は、破壊的方法による地下部特性の測定に使用される予定である。それらの 5 個の追跡調査用方形区では、毎回の調査で、植被の回復度を評価するために、その植被面積を測定した。ついで、各種の被度を燃焼部分と非燃焼部分に分けて、各々の調査区で記録した。ダフ(コケ-有機物層)の厚さは、鉄

製の杭を用いて測定した。杭が、母岩あるいは凍土層に当たった時点で、ダフ中に陥入した杭の長さを記録した。これは、各方形区で、非燃焼域、燃焼域、それぞれについて3回ずつ測定した。

林冠開空度を見積もるために、曇天の日に、各々の方形区内で2枚の写真を魚眼レンズを用いて撮影した。カメラの位置は、高さ1.3 mに調整した。開空度は、フリーソフトウェアのGap Light Analyzer (ver. 2.0)を用いて、それらの写真から計算した(Frazer et al. 1999)。

木本種の当年生実生が方形区内で観察された時には、各実生を番号つき旗で標識し、その高さ、林冠直径および位置を記録した。



写真1. 長期観測のために設定された10 m × 10 m 調査区の一例。この調査区では、地表面はパッチ状に燃焼し、全てのクロトウヒは死亡したが、コケ植被はパッチ状に残っている。この調査区は、中規模被害域に区分される。

調査区の外で、22本の年輪コアを地表面から10-30 cmの高さで、成長錘あるいは剪定鋏を用いて採取した。年輪幅は、実体双眼鏡を用いて0.01 mm 間隔で測定した。

統計解析

被説明変数(例えば、樹高)と説明変数(例えば、胸高直径)との関係は、予備的に直線回帰を行って調べた(Zar 1999)。非燃焼域と燃焼域間の実生密度の差は、 χ^2 -検定で比較した。最終的には、より頑強性の高い解析を行う予定である。

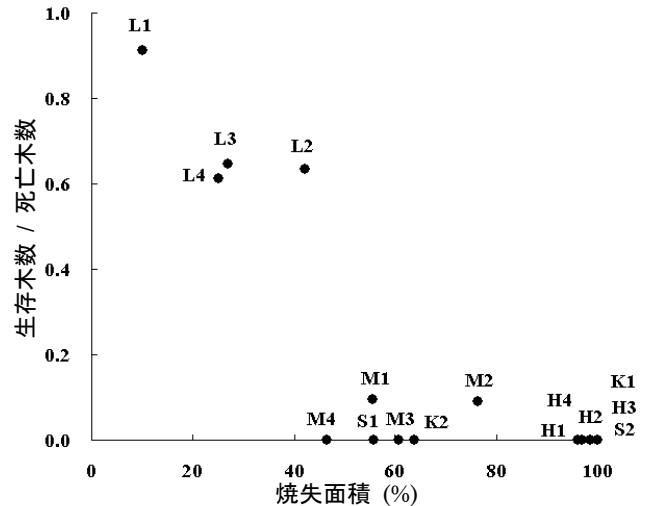


図1. 16調査区内の焼失面積と樹木生存率の関係。調査区コードは、火災強度あるいはその他の事項によりつけている。H = 激害、M = 中害、L = 微害、K = 児玉、S = 澤田。

結果

環境と火災強度

調査区の標高は、244 m から 437 m の間にあった。それらの調査区内の斜面は、北から西に向けて 7.0° から 43.5° の範囲にあった。斜面傾斜は、 4.8° から 19.0° の範囲にあった。凍土層は、夏季の調査において、斜面下部の2つの調査区で認められたが、それ以外の調査区では明確には確認できなかった。

クロトウヒの幹は、2004年の火災により死亡したものでさえ、火災は幹の表面から数センチメートルの深さまでしか燃やしていないため、多くの個体は、直立している。一方、他の種では数本の幹は火災により消失している可能性はある。よって、森林火災前の森林構造を良く復元できていると考えている。

クロトウヒは、森林火災前に、全調査区で、密度と材積は大きく異なりながらも、優占していた(表1)。即ち、調査区内の樹高1.3 m以上のクロトウヒの個体数は、5から54個体であり、平均で約2400個体/haに相当する。クロトウヒの胸高直径断面積合計は、 $439 \pm 74 \text{ cm}^2$ (平均 \pm 標準誤差)であり、材積合計は、 $9.2 \pm 2.0 \text{ m}^3$ であった。他に3種(*Alnus crispa*, *Betula papyrifera*¹と *Salix*

¹ 本同定は誤りかもしれないが、*Betula neoalaskana* Sarg.の可能性がある。*B. neoalaskana*は*Betula papyrifera*に似るが、樹高はより低い(13 m程度)*B. neoalaskana*の小枝は、蜜腺に密に覆われる。

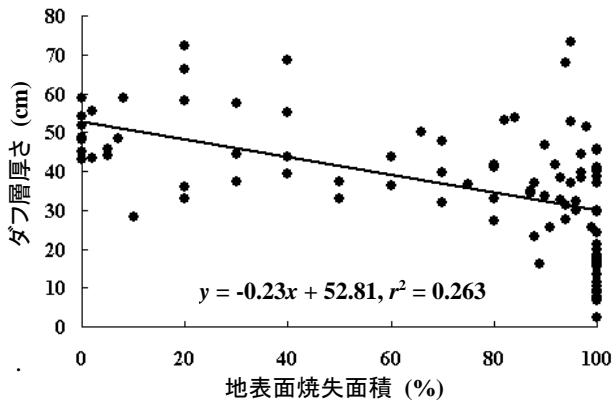


図 2. 80 個の 1 m × 1 m 方形区内での、焼失面積と平均ダフ層深の関係。

sp.)が低い出現頻度ながら記録された。樹高 1.3 m 以上のクロトウヒの生存個体数と死亡個体数の合計は、389 であり、その他の木本植物の個体数は 13 にすぎなかった。よって、火災前の 96.8% の樹木は、クロトウヒといえる。その最大樹高は、クロトウヒで記録された 13.0 m であった。

火災により、クロトウヒの 81.3% が死亡し、材積は、約 77.9% 減少した。地表面は、ほとんどミズゴケで覆われていた。火災により、特にミズゴケに代表される、林床の植被の減少は、0% から 100% と様々であった(図 1)。この結果は、林床は様々な空間スケールでパッチ状に焼失していることを示している。ダフ層の厚さは、2.6 cm から 73.3 cm の範囲にあり、焼失面積と負の相関があった(図 2)。直線回帰の結果は、統計上は有意であるが、そのダフ層の厚さの変動あるいは幅は様々であった。

今後の研究のために、火災により被った森林被害を、地表面焼失面積と樹木生存率をもとに 3 つの強度(微害、中害、激害)に区分した(図 3)。微害区(L)は、地表面の高い残存ミズゴケ植被と樹木生存により特徴づけられる(図 1)。中害区(M)は、微害区と激害区の間、即ち、殆どの樹木は死亡(図 1)したが、その地表面の植被は幾分残っている状態である(図 3)。調査区の焼失面積は、各調査区内の方形区あたりの平均焼失面積と直線的な相関があった。しかし、方形区内の平均焼失面積の偏差は、特に、中害区で大きく変動する。激害区(H)は、火災により完全に焼失したところで、即ち、全ての樹木は死亡し、地表面の 80% 以上の面積が焼失した。これらの観察から、我々は、調査区 L1, L2, L3,



写真 2. 植被と実生定着の時間的変化を追跡するために設けられた 1 m × 1 m 方形区の一例。膨大な球果をつけたクロトウヒの幹が方形区中に倒れている。イソツツジ (*Ledum groenlandicum*) が、焼失面上で栄養繁殖により回復している。

L4 を微害区(L)に、M1, M2, M3, M4, S1, K2 を中害区(M)に、そして H1, H2, H3, H4, K1, S2 を激害区(H)に割り当てることとした。

80 方形区上の開空度は、57% から 95% の範囲であった。樹高が調査された火災地域に類似し、2004 年に火災を被らなかつた対照区では、開空度が 54% 未満であった。微害区でさえ、林床の植被は 40% まで減少し(図 3)、そして 5-40% の立木が死亡している(図 1)。これらの結果は、調査された区域では、もっとも被害を受けてない区域でさえも、開空度は増加し、幾分は火災被害を被っていることを示している。よって、太陽放射の効果の変化は、火災強度勾配に沿って調査することができるものと思われる。

樹齢とサイズ

採取された 22 本の年輪コアの中で、最大樹齢は、樹高 9.1 m のもので 174 年であった。樹高(m, 説明変数 y) と 齢(yr, 被説明変数 x) の関係は直線回帰でよく説明された ($y = +0.049x + 0.050$, $r^2 = 0.78$, significant at $P < 0.01$)。クロトウヒの樹高は、胸高直径と直線的に相関があった(図 4)。さらに、森林中では、様々なサイズの樹木が観察された(図 1)。大きな個体ばかりでなく、小さな個体さえも、この最近の火災によって、ランダムに死亡したといえる。これらは、2004 年火災以前の森林更新は一斉ではないか、そしてあるいは、以前の森林

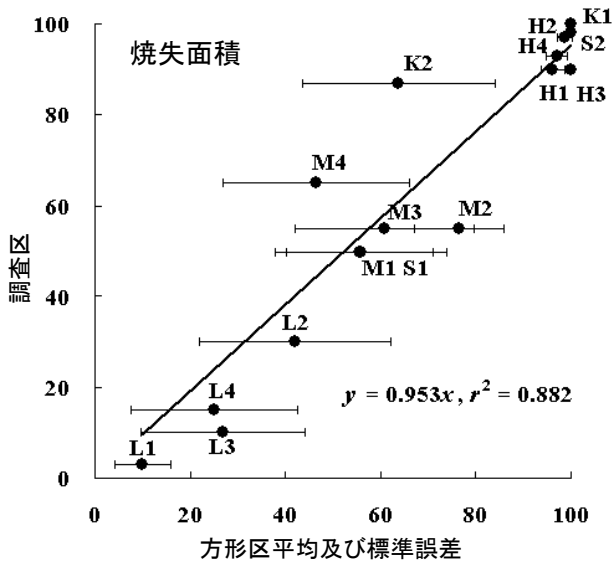


図 3. 各調査区内の 6 個の方形区の焼失面積の平均値と、それらの設定された 10 m × 10 m 調査区全体の焼失面積との関係。横棒は、標準誤差を示す。調査区コードは、図 1 を参照せよ。

火災は定着していた樹木をランダムに死亡させていることを示している。

数本の幹で、幹直径成長は 2005 年から 40-60 年以前にピークがあり(図 5)、火災のような劇的な事象が今日から 60 年前にあったことが示唆された。

草本層の植物群集

破壊的調査に使用される予定の方形区がまだ使用されていないので、2005 年の春と夏に 96 個の方形区全てからデータを採取した。その野外の観察と測定により、例えばナナカンバやイソツツジなどの低木種の数種が、燃焼域においてさえ最近の火災の間も生存していたことを確認した²。データは、植物群集構造に関する主要環境要因抽出と、植生回復パターンの予測のために、序列化やその他の方法で解析される予定である。全証拠標本は、北海道大学総合博物館(SAP)に保管する予定である。

実生定着パターン

2005 年の春に調査された方形区内で 109 個体の実生に印をつけた。殆どの実生は、ヤナギラン(*Epilobium*

表 2. 非燃焼域および燃焼域において記録された実生数。密度 (m^2) は、括弧内に示した。非燃焼域および燃焼域の密度の有意差は、クロトウヒ(*Picea mariana*) に対してのみ χ^2 検定で検査した。その他の種に対しては、検定は行っていない。

生息地	非燃焼域	燃焼域
<i>Picea mariana</i>	353 (13.7)	105 (1.9)
<i>Betula papyrifera</i>	0	20 (0.4)
<i>Populus tremuloides</i>	0	96 (1.8)
<i>Salix</i> sp.	0	1 (0.0)
総計	353 (13.7)	222 (4.1)

angustifolium) であった。その他の少数種は、*Populus tremuloides* と *Calamagrostis canadensis* であった。実生生存率は、夏までで 40% であったが、その一方、実生起源の 1 個体のヤナギランが夏には開花していた。

夏には、方形区内の 575 個体の木本植物実生個体に印をつけた(表 2)。最優占種は、クロトウヒであった。本種の実生は、燃焼した地表でも燃焼していない地表でも認められたが、その密度は燃焼していない地表面で有意に高かった。逆に、*Populus tremuloides* と *Betula papyrifera* の実生は、樹高 1.3 m 以上の個体は *Betula papyrifera* では 0 個体、*Populus tremuloides* で 1 個体しか調査された調査区内で見られなかったにも関わらず、燃焼した地表面のみ出現していた。これらの微地形と実生発生の関係は、澤田 JJ によって撮影されている高解像度写真によって検討する(本レポート、澤田 JJ 報告参照)。

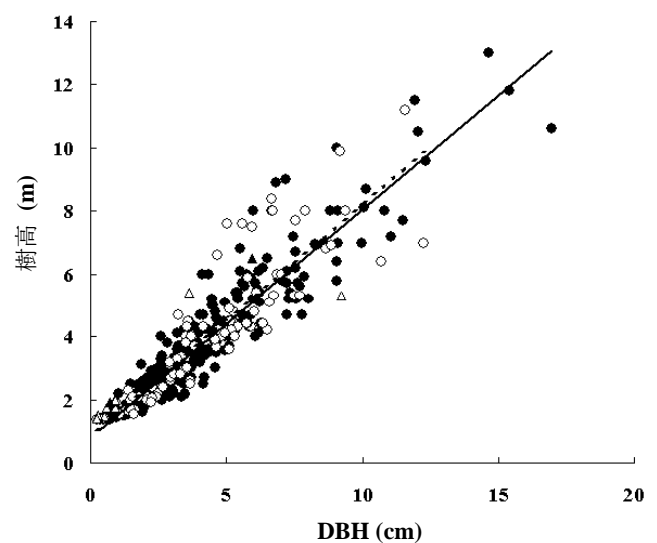


図 4. 胸高直径(DBH)と樹高の関係。黒丸、白丸は、それぞれ、クロトウヒの生存木と死亡木を表す。黒三角と白三角は、それぞれ、クロトウヒ以外の樹木の生存木および死亡木を表す。実線と破線は、それぞれ、クロトウヒの生存木と死亡木の回帰直線を示す。回帰は、クロトウヒのみに対して行った。

² 注記: 本種の同種異名に、*Ledum palustre* L. var. *groenlandicum* (Oeder.) Hulthen. がある。

考察

火災パターンと森林構造

調べた調査区内で、森林火災強度は、軽度から強度まで多様であった。年平均バイオマス増加は、カナダ、マニトバにおけるクロウヒ林の発達段階に応じた調査からは、乾いた調査地では湿った調査地よりも大きかったが、コケ、林冠下、および林床の炭素蓄積は湿った調査地に比べ乾いた調査地で、ほとんど見られなかった(Wang et al. 2003)。クロウヒ林では、地表面は、地上部バイオマスの 80%から 90%を説明すると推定されるミズゴケに代表されるコケ類で覆われている(Bonan & Shugart 1989)。特に、アラスカ内陸部の北向斜面における森林火災は、通常、林冠火災として発生するため、コケのマットは不完全に除去される(Bonan & Shugart 1989)。コケのマットが地表面に残っていると、土壌温度は低く保たれる。しかし、コケのマットの完全な除去は、土壌温度の増加、そしてあるいは、永久凍土の融解を促進する(Yoshikawa et al. 2002)。永久凍土のない地域で、土壌表面で水分浸透が制限されないため乾燥する(Hinzman et al. 2005)。これらは、地表面植被の火災による除去と回復のパターンが、実生の定着と成長の運命を予測するのに必要不可欠であることを示唆する。

地球温暖化は、土壌中の凍土層を含む気候とそれに関連した要因を改変するので(Dale et al. 2001; Camill 2005)、火災はより大規模かつより強い強度となるかもしれない。火災後初期の本種構成は、西部カ

ナダ針葉樹林の低木層種構成に殆ど影響を与えないが、強度の土壌火災は低木層種の時間的な変化に影響する(Lecomte et al. 2005)。これらは、大規模火災後の森林更新パターンは、これまでの通常発生していた火災と異なることを示唆する。

年輪成長は、火災が、最新である 2004 年火災の約 60 年前に、ポーカーフラットで発生していたことを示唆していた。以前の火災に関連した年輪成長変化を検出できる可能性がある。さらに、年輪成長の年変動パターンをもとに、可能であれば、森林レベルでの火災強度の推定を行なう。開空度は、林床の草本層の分布パターンと生産力に影響する(Reich et al. 2001; Whigham 2004)。そこで、開空度と、葉面積指数や直射量など、それに関連する要因を継続調査する。

種子発芽のセーフサイトは、クロウヒと落葉広葉樹で異なった。クロウヒの実生加入は、火災後の最初の 5 年間にもっとも高いが、さらなる定着は 10 年以上経過すると観察されていない(Johnstone et al. 2004)。クロウヒは、(半)林冠種子貯蔵性の球果を生産するものとしてよく知られるが(Bonan & Shugart 1989)、その一方で、カンバ類、ドロノキ類、ヤナギ類などの、殆ど全ての落葉広葉樹種は、多くの年に大量の長距離風散布種子を生産する。それ故、実生発生の年変動は、これらの木本樹種に対し追跡調査を確実に行なう。

クロウヒの齢構造は、調査された地域では均一ではなかった。森林発達の決定要因を明らかにするために、実生定着と様々な環境要因の間関係を追跡調査する計画を立てている。土壌温度、アルベド、微地形、微気象、土壌断面などの、植物群集回復に関与する可

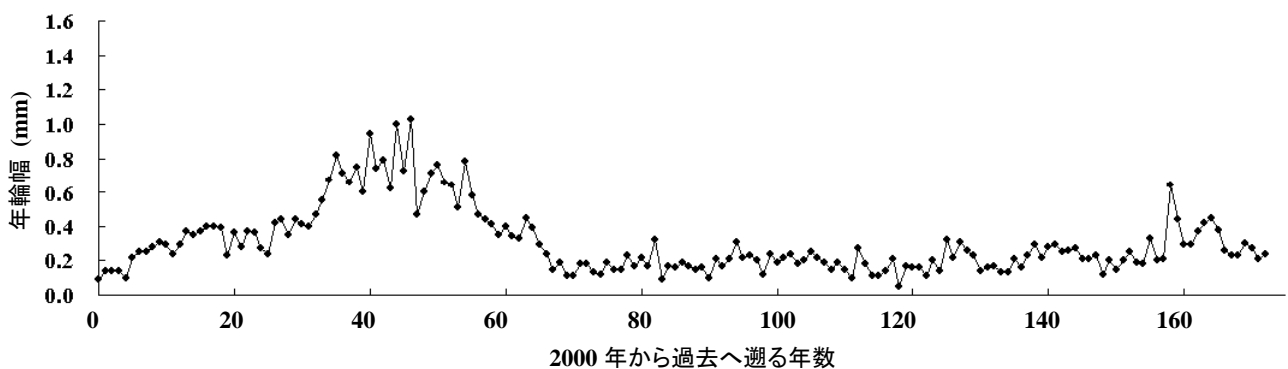


図 5. クロウヒの年輪成長の一例。年輪コアは、樹高 8 m、胸高直径 10.1 cm のものから採取した。2005 年より 40-60 年前に成長のピーク観察される。

能性のある環境要因のほとんどは、このプロジェクトのメンバーにより測定されている。直射、アルベド、積雪期間などの、これらの環境要因は、植物群集と相互作用している(Liu et al. 2005)。

将来計画

これまでの結果をもとに、2006年と2007年に、以下の5点を追跡調査する計画である。1) 調査区および方形区内の植物群集構造、2) 実生定着セーフサイト、3) 実生・稚樹の成長に対するミズゴケマットの効果、4) 魚眼レンズ写真による林冠発達、5) 種子移入と実生定着の時間的变化。上記以外の測定は、必要に応じて行なう。

これらの調査研究が、冷温帯林ばかりでなく、攪乱後の様々な生態系での、時間・空間的なマイクロからマクロスケールまでの植物群集-気候間の相互作用を明らかにできると信じる。

謝辞

本プロジェクト関係者各位、アラスカ大学 IARC 関係者各位には様々な援助を頂いた。Chapin Terry とその研究室の方々には有益な示唆を、西山周子さんには、多くの親切を頂いた。記して深謝する。

参考文献

- Bonan, G.B. & Shugart, H.H. 1989. Environmental factors and ecological processes in boreal forests. *Annual Review of Ecology and Systematics* 20: 1-28.
- Camill, P. 2005. Permafrost thaw accelerates in boreal peatlands during late-20th century climate warming. *Climatic Change* 68: 135-152.
- Dale, V.H., Joyce, L.A., McNulty, S., Neilson, R.P., Ayres, M.P., Flannigan, M.D., Hanson, P.J., Irland, L.C., Lugo, A.E., Peterson, C.J., Simberloff, D., Swanson, F.J., Stocks, B.J. & Wotton, B.M. 2001. Climate change and forest disturbances. *BioScience* 51: 723-734.
- Engelmark, O. 1999. Boreal forest disturbances. *In*: Walker, L.R. (ed.). *Ecosystems of the world 16: Ecosystems of disturbed ground*. Elsevier, Amsterdam. pp. 161-186.
- Frazer, G.W., Canham, C.D. & Lertzman, K.P. 1999. Gap Light Analyzer (GLA), version 2.0: Imaging software to extract canopy structure and gap light transmission from true-colour fisheye photographs, users manual and program documentation. Simon Fraser University, Burnaby, British Columbia, and the Institute of Ecosystem Studies, Millbrook, New York.
- Hinzman, L.D., Bettez, N.D., Bolton, W.R., Chapin, F.S., Dyurgerov, M.B. Fastie, C.L., Griffith, B., Hollister, R.D., Hope, A., Huntington, H.P., Jensen, A.M., Jia, G.J., Jorgenson, T., Kane, D.L., Klein, D.R., Kofinas, G., Lynch, A.H., Lloyd, A.H., McGuire, A.D., Nelson, F.E., Oechel, W.C., Osterkamp, T.E., Racine, C.H., Romanovsky, V.E., Stone, R.S., Stow, D.A., Sturum, M., Tweedie, C.E., Vourlitis, G.L., Walker, M.D., Walker, D.A., Webber, P.J., Welker, J.M., Winker, K.S. & Yoshikawa, K. 2005. Evidence and implications of recent climate change in northern Alaska and other arctic regions. *Climatic Change* 72: 251-298.
- Johnson, E.A. 1992. *Fire and vegetation dynamics: Studies from the North American boreal forest*. Cambridge University Press, New York.
- Johnstone, J.F., Chapin III, F.S., Foote, J., Kemmett, S., Price, K. & Viereck, L. 2004. Decadal observations of tree regeneration following fire in boreal forest. *Canadian Journal of Forest Research* 34: 267-273.
- Kielland, K., Barnett, B. & Schell, D. 1998. Intraseasonal variation in the ¹⁵N signature of taiga trees and shrubs. *Canadian Journal of Forest Research* 28: 485-488.
- Keane, R.E., Gary, G.J., Davies, I.D., Flannigan, M.D., Gardner, R.H., Lavorel, S.L., Lenihan, J.M., Li, C. & Rupp, T.S. 2004. A classification of landscape fire succession models: spatial simulations of fire and vegetation dynamics. *Ecological Modelling* 179: 3-27.
- Kushida, K., Kim Y., Tanaka, N. & Fukuda, M. 2004. Remote sensing of net ecosystem productivity based on component spectrum and soil respiration observation in a boreal forest, interior Alaska. *Journal of Geographical Research D* 109: doi 10.1029/2003JD 003858.
- Lecomte, N., Simard, M., Bergeron, Y., Larouche, A., Asnong, H. & Richard, P.J.H. 2005. Effects of fire severity and initial tree composition on understory vegetation dynamics in a boreal landscape inferred from chronosequence and paleoecological data. *Journal of Vegetation Science* 16: 665-674.
- Liu, H., Randerson, J.T., Lindfors, J. & Chapin III, F.S. 2005. Changes in the surface energy budget after fire in boreal ecosystems of interior Alaska: An annual perspective. *Journal of Geophysical Research* 110: doi 10.1029/2004JD005158.

- Ping, C.L., Michaelson, G.J., Packee, E.C., Stiles, C.A., Swanson, D.K. & Yoshikawa, K. 2005. Soil catena sequences and fire ecology in the boreal forest of Alaska. *Soil Science Society of America Journal* 69: 1761-1772.
- Reich, P.B., Peterson, W., Wedin, D.A. & Wrage, K. 2001. Fire and vegetation effects on productivity and nitrogen cycling across a forest-grassland continuum. *Ecology* 82: 1703-1719.
- van Cleve, K., Chapin III, F.S., Flanagan, P.W., Viereck, L.A. & Dyrness, C.T. 1986. *Forest ecosystems in the Alaskan taiga*. Springer-Verlag, New York.
- Wang, C., Bond-Lamberty, B. & Gower, S.T. 2003. Carbon distribution of a well-and poorly-drained black spruce fire chronosequence. *Global Change Biology* 9: 1066-1079.
- Whigham, D.F. 2004. Ecology of woodland herbs in temperate deciduous forests. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics* 35: 583-621.
- Yoshikawa, K., Bolton, W.R., Romanovsky, V.E., Fukuda, M. & Hinzman, L.D. 2002. Impacts of wildfire on the permafrost in the boreal forests of Interior Alaska. *Journal of Geophysical Research* 107, 8148, doi:10.1029/2001JD000438.
- Zar, J.H. 1999. *Biostatistical analysis* (4th ed.). Prentice-Hall, Englewood Cliffs, NJ.