

内陸アラスカにおける植生回復に対する森林火災の影響



草稿

露崎史朗¹・成田憲二²

¹ 北海道大学大学院地球環境科学絵研究院,² 秋田大学教育文化学部

1. はじめに

タイガでは落雷による森林火災がしばしば発生し(Engelmark 1999)、森林火災後の植生の初期状態は、森林動態を大きく規定する。アラスカでは、通常の森林火災は、タイガ更新を促進する林冠火災というものであり(Bonan & Shugart 1989)、「林冠火災」とは、地表面の植被を不完全に焼失させるものを指す。

クロトウヒ(*Picea mariana*)は、林冠種子貯蔵を発達させるため、火災直後により多くの種子を散布する。さらに、クロトウヒは、北側斜面に広く分布している湿生かつ貧栄養な生息地において定着に適している(van Cleve et al. 1986)。不連続凍土域では、遷移のシナリオは、主に北側斜面に永久凍土が存在し南側斜面でそれが欠如すること、北側斜面と南側斜面で異なる。森林火災は、現在より大規模かつ大強度となると予測されることもある(Dale et al. 2001)。そこで、森林更新に対する大規模火災の影響を予測するために、以下の点を調査した。1) 異なる強度の火災被害を受けた所での植物群集回復パターンの検出すること、および2) 特に、木本植物について森林火災後の更新動態を特徴づけること。

2. 調査地と方法

更新を追跡調査するために、大規模かつ大強度の森林火災が発生し、北向き斜面で、かつアクセスの容易さから、合州国アラスカ州フェアバンクスから約 50 km 離れたポーカフラット北向き斜面において典型的なクロトウヒ林を選んだ。大規模火災は、2004 年夏季にこの地域を襲っている。

野外調査は、2005 年から 2007 年にかけて毎年、5 月(春)と 7-8 月(夏)に行った。センサス回数は、合計 6 回となる。

最初のセンサスで、16 個の 10 m × 10 m の調査区を設定した。火災強度をもとに、各調査区を微害(L)、中害(M)、そして激害(H)区に区分した。L は、立木とコケの生存率が高いことで特徴づけられる。M は、L と H の中間、即ち、ほとんどの樹木が死亡したが林床の植被が焼失せずに幾分か残っている部分、に位置する。H は、完璧に焼失、即ち、全樹木が死亡し地表面の 80% 以上が消滅した、部分である。火災前の森林構造を復元

するために、各々の調査区で、樹高 1.3 m 以上の樹木に対し樹高と胸高直径(DBH)を測定した。この測定には倒木も含めている。2005 年夏に、調査区の外側で 22 個体から成長錘あるいは剪定鋏を用いて年輪コアを採取した。

2005 年夏に各調査区に 2 個の種子トラップ(表面積は 52 cm × 26 cm)を設置した。種子はセンサス毎に回収した。種子発芽実験は、インキュベータ内で、温度を 15°C/25°C (12 hr/12 hr サイクル)とし、連続光あるいは 12 時間光のもとで実施した。

各調査区で 6 個の 1 m × 1 m 方形区をランダムに設置した。林冠開空度は、2005 年夏に各方形区で地表面から高さ 1.3 m の位置で魚眼レンズを用い写真を撮り測定した(Frazer et al. 1999)。アルベドは、各方形区で測定し(水文班レポート参照)、ダフの厚さは、鉄製棒を使用し測定した。センサス毎に、植物被度を各方形区で測定した。各植物種の被度測定は、夏に行い、地表の焼失面(以降 BS)および非焼失面(US)に分け記録した。方形区内で実生が観察された時には、実生を番号旗で標識し、樹高、林冠面積、および位置を記録した。2007 年夏に、クロトウヒ、アメリカヤマナラシ(*Populus tremuloides*)、アラスカカミカンバ(*Betula neoalaskana*)の各種について、樹高とバイオマス間の相対成長関係を得るために、それぞれ実生 20 個体以上を掘り取った。

樹高のような被説明変数と生息地と幹直径のような説明変数間の関係は、一般化線形モデルにより検出した。樹高と林冠面積の相違は、生息地間および種間で、反復測定 ANOVA を用いて比較した(Zar 1999)。発芽種子数は、3 生息地間および季節間でターキー検定を用いて比較した。アルベドの決定要因は、入射、林冠開空度、焼失面積および植被を用いた後向き重回帰分析により試験した。相対成長関係は、生息地間と種間で ANCOVA を用いて比較した。

3. 結果

3.1 環境と火災強度

16 調査区は、標高が 244 m から 437 m、斜面方位が北から西に向かい 7.0°-43.5°、傾斜が 4.8°-19.0° の範囲内に設置された。森林火災前は、全樹木の 97% に相当する調査区あたり 5-54 本の樹高 1.3 m 以上のクロトウヒが存在し、その 81% が火災により死亡した。最大樹高は 13 m であった。ミヤマハンノキ

(*Alnus crispa*)、アラスカカミカンバ、およびヤナギ類 (*Salix* spp.)が低い頻度で定着していた。林床は、生存できた植物は、0%から 100%の被度の範囲にあり、林床はパッチ状に様々な規模で焼失しており、本調査の目的に適している。

最大樹齢は 174 であり、樹齢と樹高は線形の相関関係で説明できた。幹直径成長は、火災のような劇的な出来事が、現在から 60 年および 130-140 年前に起こっていたことを示唆した。2004 年以前の森林更新は、一斉的ではなく、そして以前の火災は林冠火災に属するものと思われる。

80 方形区内の林冠開空度は、57%から 95%の範囲であった。森林火災を受けた森林の樹高を持つが 2004 年火災で焼失しなかった森林は、54%未満の林冠開空度であった。L でさえ火災により林床の植物植被は 40%まで減少した部分があり、調査地は多かれ少なかれ火災の被害を受けていることが示された。ダフの厚さは、3 cm から 73 cm の範囲にあり、焼失面積と負の相関があった。アルベドは総植物植被のみでよく説明され、アルベドは植被が放射を反射するのに十分な量まで高くなるまで火災前の状態に戻ることはないと思われる。

3.2 木本植物種の種子移入

種子トラップは、総計 1069 種子のクロトウヒ種子を 2007 年の夏まで恒常的に捕獲した(図 1)。アラスカカミカンバは、トラップ中に 2 番目に優占する種で、756 種子が捕獲された。他の種子は、広葉草本やイネ・スゲ類などの草本類からのものであった。クロトウヒは、2007 年夏に極端に低い発芽率であったのを除くと、21%の種子発芽率を示した。クロトウヒ種子は、H でさえ移入しており、種子移入は調査地においては制限されていないことが示された。

3.3 草本層における植物群集

96 方形区から 3 年間で、31 種の維管束植物(木本 4 種、低木 12 種、草本 12 種、シダ 2 種)を含む 43 分類群が確認された。期待通り、ミズゴケ類は、US

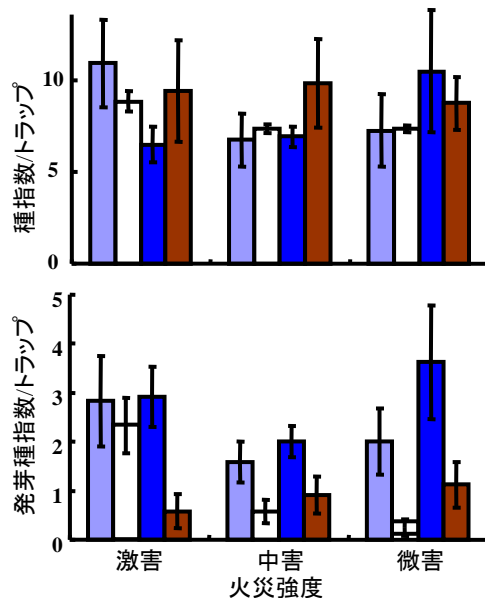


図 1. 種子トラップに採取されたクロトウヒ種子数、および実験室での発芽種子数。平均と標準偏差を示す。期間: ■ = 2005 年夏-2006 年春, □ = 2006 年春-夏, ■ = 2006 年夏-2007 年春, ■ = 2007 年春-夏。採取された種子数は 3 火災強度間で有意に異なる(Tukey's test)。発芽した種子数は採取期間間で異なるが、火災強度間では有意には異なる。

で超優占していた。植物植被は、US 上の木本植物、草本植物とコケ類でほとんど変動しなかったが、一方で、低木被度は US と BS の両方で有意に増加した。野外観察から、エゾイソツツジ、コケモモ、クロマメノキ等の低木は最近の火災を免れた残存植物からのものであることが確認された。低木実生はほとんど見られなかったため、栄養繁殖が低木更新にはもつとも重要といえる。木本植物は、広葉植物実生により BS で被度をわずかに増加させていた。2 種類の草本植物、ヤナギランとカナダノガリヤス、および 1 種類のコケ植物、ヤノウエノアカゴケ、は BS で被度を有意に増加させていた。

3.4 実生発生、生存、成長

総計で、592, 509、79 の実生が、2005 年、2006

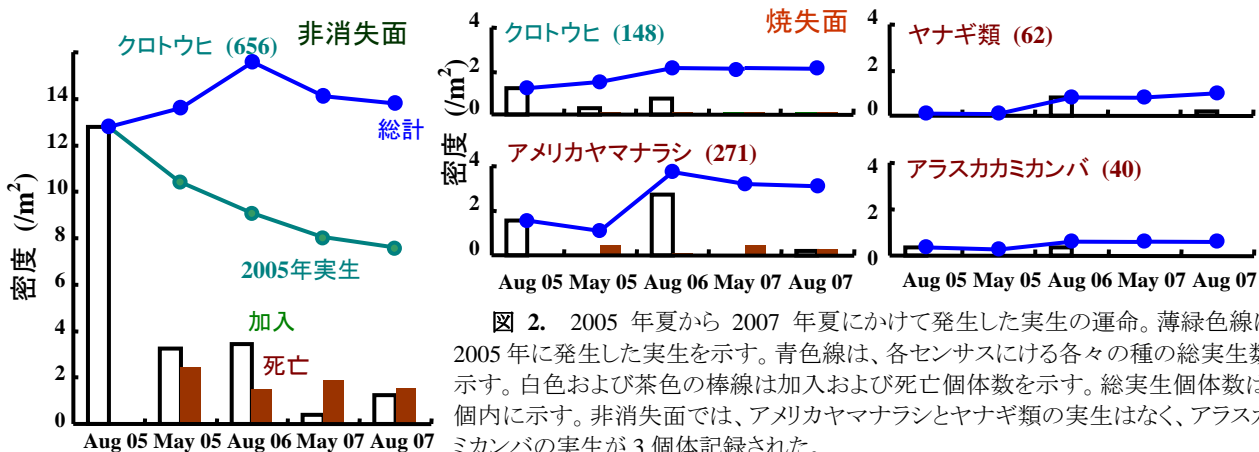


図 2. 2005 年夏から 2007 年夏にかけて発生した実生の運命。薄緑色線は、2005 年に発生した実生を示す。青色線は、各センサスにおける各々の種の総実生数を示す。白色および茶色の棒線は加入および死亡個体数を示す。総実生個体数は各個内に示す。非消失面では、アメリカヤマナラシとヤナギ類の実生はなく、アラスカカミカンバの実生が 3 個体記録された。

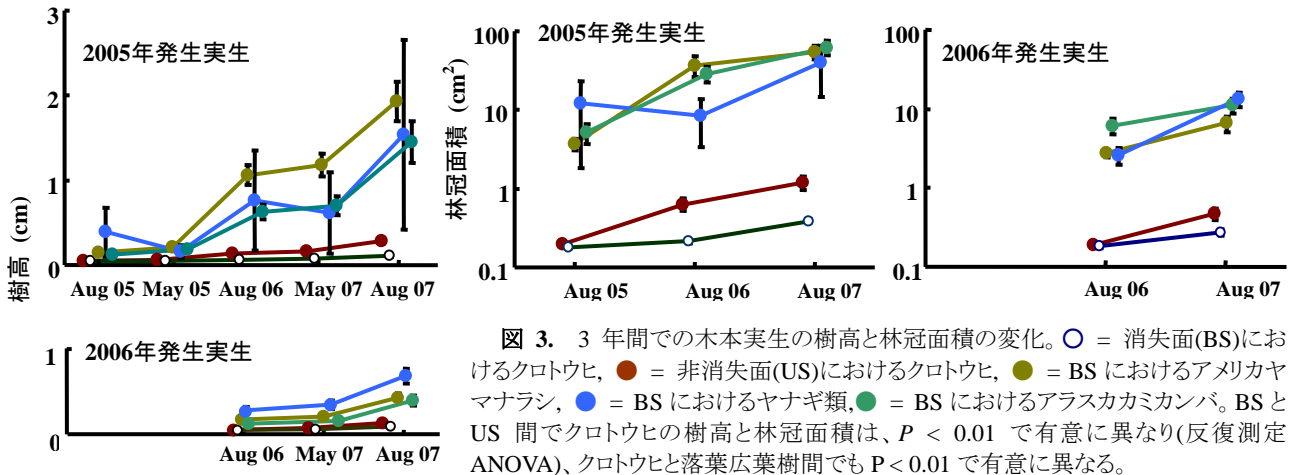


図 3. 3 年間での木本実生の樹高と林冠面積の変化。○ = 消失面(BS)におけるクロウヒ, ● = 非消失面(US)におけるクロウヒ, ● = BS におけるアメリカヤマナラシ, ● = BS におけるヤマギ類, ● = BS におけるアラスカカミカンバ。BS と US 間でクロウヒの樹高と林冠面積は、 $P < 0.01$ で有意に異なり(反復測定 ANOVA)、クロウヒと落葉広葉樹間でも $P < 0.01$ で有意に異なる。

年、2007 年の各々の年に新規加入していた(図 2)。クロウヒは、実生全体の 68%であり、最も優占した。クロウヒ実生は、US 上により多く、US 上での 82%を占めた。

アメリカヤマナラシ、アラスカカミカンバ、ヤマギ類の落葉広葉樹から、376 個体の実生が記録された。アラスカカミカンバ 3 個体を除くと、全個体が US に定着していた。DBH より大きな幹は、調査区内にほとんど見られず、これらの種子は外部からの移入によるものと考えられる。

2005 年に発生したクロウヒ実生については、BS では 58%が US では 82%が生存しており(図 2), US の方で生存率は高かった。いずれにしても、生存率は、全種が、それほど低い値とはならなかった。

樹高および林冠面積で評価した幹成長は、クロウヒより 3 種の落葉広葉樹の方が有意に高かった(図 3)。さらに、クロウヒにおいて、幹成長は BS よりも US の方が低かった。

BS 上の相対成長関係において種間の勾配は有意に異なり、クロウヒと落葉広葉樹間で資源分配様式が異なることを示している(図 4)。落葉広葉樹は、地上部よりも地下部に、そして、葉よりも幹により多くの分配を行っている。その上、落葉広葉樹は、クロウヒよりもより多く地上部バイオマスを樹高成長に資源分

配する。これらの結果は、落葉広葉樹は、クロウヒよりもより効率的に光資源を獲得していることを示している。一つの原因として、クロウヒは、2 生息地間で資源分配があまり変化しないことに見られる、低い資源分配の可塑性にあるように思われる。結論として、落葉広葉樹の定着は、地表面が完璧に焼失した場合には、進行するといえる。

4. 考察

4.1 種子移入と実生定着

クロウヒ種子は、2005 年以降、十分な量の種子がトラップに捕獲されており、実生発生も良好であった。クロウヒは、半遅延種子散布(林冠種子貯蔵)種子を生産することで、火災後の数年間は種子を供給する(Bonan & Shugart 1989)。2007 年には生存種子数が減ったが、種子移入は、森林火災直後にはクロウヒ更新の制限要因となるようには思えない。生存種子の減少は、より多くの種子が、林冠貯蔵種子から来ていることを示唆している。ユウコン川とブリティッシュコロンビアの間では、クロウヒの実生加入は、火災後の最初の 5 年間で最も多い一方で、火災から 10 年が経過すると定着はほとんど観察されなくなる(Johnstone et al. 2004)。ポーカークラットでは、実生加入数は、火災後 3 年目の 2007 年には減少した。

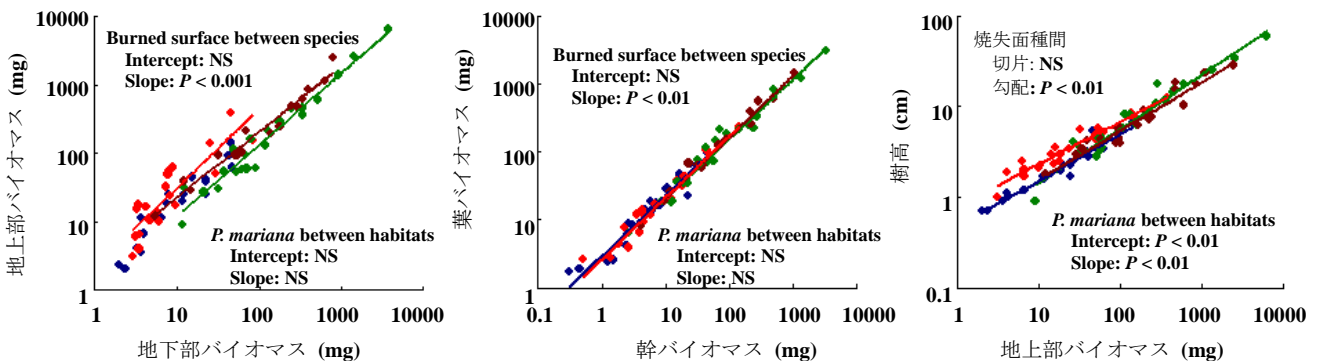


図 4. 地下部-地上部バイオマス、幹-葉バイオマス、地上部バイオマス-樹高間の相対成長関係。● = 焼失面のクロウヒ実生, ● = 非焼失面のクロウヒ, ● = 焼失面のアメリカヤマナラシ, ● = 焼失面のアラスカカミカンバ。ANCOVA により検定。

クロトウヒの更新パターンは、火災直後の数年間で決定されるようである。

ポーカークラットにおける全ての落葉広葉樹は、長距離風散布種子を生産する。成熟個体は攪乱を受けた調査区域に全く見当たらず、落葉広葉樹のほとんどの種子は、外部環境からの移入である。これらは、落葉広葉樹の種子供給は、永続するだろうことを意味している。加えて、ダフ層を除去する強度の大きな火災は、落葉広葉樹の実生定着を促進している。

4.2 環境変化

火災後にミズゴケが構成種の大部分であるコケ類のマットが残れば、土壌温度は低く保たれる。しかし、コケ類のマットの完全な除去は、土壌温度の上昇、そしてあるいは永久凍土の融解を促進することになる(Yoshikawa et al. 2002)。ポーカークラットにおいては、アルベドは、火災により減少し、地表面の植物被度により規定されていた。特に、林床部分の火災強度は、更新を予測する上で着目する必要がある。クロトウヒ林の地表面温度は、林冠開空度の上昇とアルベドの減少により、火災後に上昇する(Chambers et al. 2005)。加えて、ミズゴケ植被は、永久凍土の分布に影響するように思われる(水文チームレポート参照)。環境変化の引き金は、ミズゴケ層にあると考えられる。

クロトウヒ林において地表面は、しばしば地上部バイオマスの 80-90%を説明する量に達するミズゴケが優占している(Bonan & Shugart 1989)。更新パターンと同様に炭素収支を予測するためには、より詳細にミズゴケ層について調べねばならない。内陸アラスカ北向き斜面におけるキーストーン種は、ミズゴケのように思われる。

4.3 更新パターン

実生生存は、クロトウヒと落葉広葉樹では大きな相違はないが、成長は落葉広葉樹の方が極端に高い。カナダ、マニトバ州のクロトウヒ林におけるクロノシーケンス(時間系列)に沿った調査では、年平均バイオマス増加は、湿った場所より乾いた場所で大きいが、コケ類、林冠下および林床植物の炭素プールは乾いたサイトには殆ど存在しなかった(Wang et al. 2003)。クロトウヒは、相対成長関係からは落葉広葉樹よりも資源分配可塑性が低いことが示され、故に、成長は焼失地表面において制限されていた。

ポーカークラットにおいて、地表面からの植被除去は、木本植物の集合様式を規定している。低木および草本の種数の回復も、ミズゴケマットの有無により規定されている。林冠開空度は、林床の草本植物の分布様式と生産力に影響している(Whigham 2004)。しかしながら、カナダ東部の針葉樹林において火災後の初期木本植物組成は、林床植物組成に

影響せず、その一方で、土壌に対する火災強度は、林床構成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は、林冠火災を含めた弱い火災後の更新とは異なることを示唆している。火災強度は、クロトウヒ林の遷移系列を、針広混交林あるいは落葉広葉樹林へ向かうように変化させる可能性がある。

微視的および巨視的レベルでの時空間的な植物群集-気候間相互作用変化を理解するために、1)長期間にわたる植物群集構造の変化、2) ミズゴケ回復に関連する実生の生存と成長、3)ミズゴケ回復の決定因子、について、さらなる研究が必要である。

引用文献

- Bonan GB, Shugart HH. 1989. Environmental factors and ecological processes in boreal forests. *Ann.Rev.Ecol.Syst.* **20**, 1-28
- Chambers SD, Beringer J, Randerson JT, Chapin III FS. 2005. Fire effects on net radiation and energy partitioning: contrasting responses of tundra and boreal forest ecosystems. *J.Geophys.Res.* **110**, doi: 10.1029/2004JD005299
- Dale VH, Joyce LA, McNulty S, Neilson RP, Ayres MP, Flannigan MD, Hanson PJ, Irland LC, Lugo AE, Peterson CJ, Simberloff D, Swanson FJ, Stocks BJ, Wotton BM. 2001. Climate change and forest disturbances. *BioScience* **51**, 723-734
- Engelmark O. 1999. Boreal forest disturbances. In: Walker LR (ed.). *Ecosystems of the world 16: Ecosystems of disturbed ground*. Elsevier, Amsterdam. pp. 161-186
- Frazer GW, Canham CD, Lertzman KP. 1999. Gap Light Analyzer (GLA), ver. 2.0. Simon Fraser Univ, Burnaby, BC/Inst Ecosyst Studies, Millbrook, NY
- Johnstone JF, Chapin III FS, Foote J, Kemmett S, Price K, Viereck L. 2004. Decadal observations of tree regeneration following fire in boreal forest. *Can.J.For.Res.* **34**, 267-273
- Lecomte N, Simard M, Bergeron Y, Larouche A, Asnong H, Richard PJH. 2005. Effects of fire severity and initial tree composition on understorey vegetation dynamics in a boreal landscape inferred from chronosequence and paleoecological data. *J.Veg.Sci.* **16**, 665-674
- van Cleve K, Chapin III FS, Flanagan PW, Viereck LA, Dyrness CT. 1986. *Forest ecosystems in the Alaskan taiga*. Springer-Verlag, NY
- Wang C, Bond-Lamberty B, Gower ST. 2003. Carbon distribution of a well-and poorly-drained black spruce fire chronosequence. *Global Change Biol.* **9**, 1066-1079
- Whigham DF. 2004. Ecology of woodland herbs in temperate deciduous forests. *Ann.Rev.Ecol.Evol.Syst.* **35**, 583-621
- Yoshikawa K, Bolton WR, Romanovsky VE, Fukuda M, Hinzman LD. 2002. Impacts of wildfire on the permafrost in the boreal forests of Interior Alaska. *J.Geophys.Res.* **107**, 8148, doi:10.1029/2001JD000438
- Zar JH. 1999. *Biostatistical analysis* (4th ed). Prentice-Hall, Englewood Cliffs, NJ

発表論文

- Tsuyuzaki, S., Sawada, Y., Kushida, K. & Fukuda, M. A preliminary report on the vegetation zonation of palsas in the Arctic National Wildlife Refuge, northern Alaska, USA. *Ecological Research*. DOI: 10.1007/s11284-007-0437-1