

立山松尾峠のオオシラビソ林における 稚樹の定着マイクロサイトと12年間の動態

杉田 久志¹・中島 春樹¹・石田 仁²

Microsite traits and dynamics of *Abies mariesii* seedlings
in the subalpine coniferous forest at Matsuo Pass, Mt. Tateyama, Central Japan

Hisashi Sugita¹, Haruki Nakajima¹, Megumi Ishida²

多雪山地における亜高山帯針葉樹林の更新過程の特徴を明らかにするために、立山松尾峠のオオシラビソ林において稚樹の定着マイクロサイト（地表、マウンド、根張り、倒木）と12年間（2004–2016）の動態を解析した。林床の面積の95.6%を占める地表上で定着した10–50cmの稚樹の本数割合は14.2–15.7%にとどまり、面積で3.0%しかないマウンドに47.1–50.0%、面積0.7%の根張りに32.5–33.3%の稚樹が集中していた。この林分における積雪下地表温度の実測結果によると、地表では雪腐れ病の蔓延を回避できる氷点下の温度環境の期間が4日、回避できない0°C一定あるいはプラスの期間が220日に及んだのに対し、マウンドでは前者が42日、後者が162日であり、菌害のリスクの高い温度条件が長期に続くことが地表での定着を阻害し、回避できる温度の期間が長い非地表マイクロサイトへの依存性を高めたと考えられる。幹長10–50cmのオオシラビソ稚樹は小さいものほど数が多いL字型のサイズ分布を示し、12年間の死亡率6.1%/年、加入率7.5%/年、回転時間14.7年で、個体が激しく入れ替わりながらほぼ同じサイズ分布を維持した。このことはこれらの稚樹が稚樹バンクとして機能していることを示している。

キーワード：多雪環境・定着阻害・稚樹バンク・動態パラメータ・マウンド

1. はじめに

積雪環境は植生の成立を規定する重要な要因のひとつである（石塚 1978；梶本ら編 2002）。少雪から多雪への積雪環境傾度に沿って植生のちがいがみられること（植生背腹性）は日本の自然景観を語るうえで注目に値する特徴である。とくに中部地方の亜高山帯針葉樹林ではそのちがいが明瞭であり、少雪な太平洋側山地ではシラビソ、コメツガが優占するのに対し、多雪な日本海側山地ではオオシラビソが優勢になる（今西 1937；落合 1972；杉田 2002）。

富山県の立山は北アルプスの北部に位置し、日本海から最も近い位置にある高山で、世界的にみても最も多雪な山域のひとつである。この山域の

亜高山帯域では、針葉樹林の発達が悪く、低木林や草原が広くみられるものの、オオシラビソが優占した針葉樹林も一部にみられ、多雪環境下で成立した特異な生態系をみることができる（宮脇・藤原 1976）。

しかしながら、多雪環境下においてオオシラビソがどのように更新しているか、なぜオオシラビソは多雪環境で優勢になれるのかについて、十分には明らかにされていない。積雪下では低温、多湿、暗黒の環境が半年近くも続き、埋雪した樹木には過酷な環境であり、とりわけ実生、稚樹、幼樹といった幼齢のものは生理的に衰弱し、病原菌に感染して死亡するリスクが高い（酒井 1977）。このような多雪環境がもたらす初期のステージ

¹ 富山県農林水産総合技術センター森林研究所 〒930-1362 富山県中新川郡立山町吉峰 3 (Forest Research Institute, Toyama Prefectural Agricultural, Forestry & Fisheries Research Center, 3, Yoshimine, Tateyama Town, Toyama 930-1362, Japan)

² 岐阜大学応用生物科学部フィールド科学教育研究センター 〒501-1193 岐阜県岐阜市柳戸 1-1 (Gifu Field Science Center, Faculty of Applied Biological Sciences, Gifu University, 1-1 Yanagido, Gifu, Gifu 501-1193, Japan)

の定着阻害は更新成否を左右する重要なメカニズムであると考えられる(杉田 2002)。とくに微小な立地条件により更新阻害の程度が異なることが重要である。林床は地表、マウンド、倒木、岩などさまざまなマイクロサイトにより構成されているが、各樹種がどのマイクロサイト上で定着できるのかは、初期の更新プロセスを決定する要因のひとつである。オオシラビソを含めた亜高山帯性の針葉樹の定着マイクロサイトの調査は、早池峰(Sugita and Tani 2001)、八幡平(Sugita et al. 2019)、富士山(Sugita and Nagaike 2005)、八ヶ岳(Narukawa and Yamamoto 2002)、御嶽山(Mori et al. 2004; 杉田ら 2008)などで行われているが、詳細な議論を行うためにはさまざまな積雪環境の多数の地点で調査を行う必要がある。とくに多雪山地での報告は八幡平(Sugita et al. 2019)しかなく、調査事例を増やすことが望まれる。

オオシラビソは林床に多数の実生・稚樹がみられることが多い。定着した実生は死亡により本数を減らしながら成長して大サイズのものへと移行するとともに、種子落下後に実生が発生して補充され、一定数以上の実生・稚樹密度が維持される。このような実生バンク、稚樹バンク(Grime 1979)が森林の動態、維持機構の中で重要なはたらきをすると考えられる(Kohyama 1983)。しかしながら、稚樹個体群の動態をモニタリングした研究は少なく、北海道大雪山系のエゾマツ・アカエゾマツ・トドマツ林(西村ら 2015)や八幡平のオオシラビソ林(Sugita et al. 2019)の報告しかみられない。多雪環境は稚樹バンクの成立状況にも影響を及ぼしていると推察されるが、その検討を行うためにも稚樹個体群の動態観測をさまざまな積雪環境の地点で行う必要がある。

本研究では、多雪山地の亜高山帯針葉樹林の更新過程の特徴を明らかにするために、立山のオオシラビソ林において林分構造と動態、とくに稚樹の定着マイクロサイトと12年間の稚樹個体群の動態について解析し、多雪環境が森林動態に及ぼす影響について議論した。

2. 調査地および方法

2.1 調査地

調査地は富山県立山町、立山の松尾峠である。一帯は弥陀ヶ原火山が形成した緩斜面とそれが崩壊した地形が広がる(原山ら 2000)。調査は1998年に設置された50m×100mの固定プロット(松尾峠

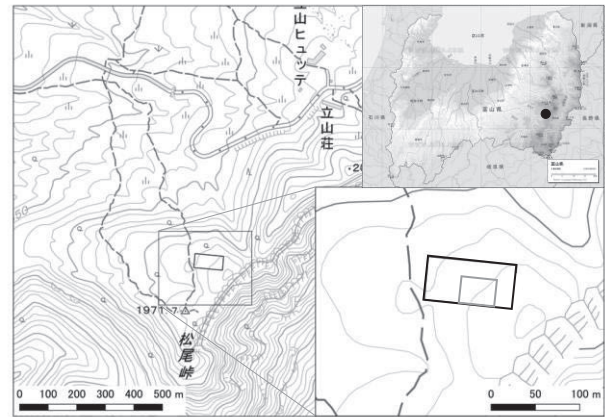


図-1 調査地

外側：50m×100m(松尾峠調査区)、内側：30m×40m
電子地形図25000(国土地理院)を加工して作成

調査区)のなかで行った(図-1)。立山カルデラ壁辺縁部の松尾峠展望台から200m北側の松尾峠溶岩の台地上に位置する。標高は1980m、傾斜15°程度の西向き緩斜面である。

現地での気象観測結果によると、年平均気温3.0°C、最寒月(1月)平均気温-10.1°C、最暖月(8月)平均気温15.8°C、平均年最深積雪深457cm(2004-2019)、最大値580cm(2006年)、最小値300cm(2016年、中島 2020a)、平均積雪日数224日(杉田ら 2021)で、世界有数の多雪山地といえる。

立山のオオシラビソ林では樹高が低く疎林状態のものが一般的である(Mori and Hasegawa 2007; Mori and Mizumachi 2009)が、大径木を含む高蓄積の林分も一部にみられる。松尾峠調査区には疎林状態の部分と林冠がほぼ閉鎖した部分のみられ、本研究では閉鎖した高蓄積の林分を調査対象とした。オオシラビソ林の林冠の高さは10-12mでダケカンバが混交し、低木層にはミネカエデ、ナナカマド、ハウチワカエデなどがみられ、林床は全面高さ2m程度の密なチシマザサに被われ、草本型、コケ型はみられない。松尾峠調査区における森林や環境に関する調査結果については小島編(2002)、石田・中島(2008)、中島(2020a,b)、杉田ら(2021)を参照されたい。

2.2 調査方法

松尾峠調査区上部の林冠がほぼ閉鎖したオオシラビソ林に30m×40mのコードラートを設置した。胸高直径(以下、DBH)10cm以上の樹木について樹種、DBHを測定し、林冠木か被陰木かを判定した。幹長10cm以上、DBH10cm未満の高木種については樹種、幹長、DBH(幹長130cm以上の場合)、根

元位置を測定し、どのマイクロサイト上に生立しているかを記録した。DBH10cm以上の調査は2005年6月に、10cm未満の調査は2004年6月に実施した。

マイクロサイトは、地表、マウンド、根張り、倒木に区分した。「地表」は地表面のうち比較的平坦な部分である。「マウンド」は根鉢をともなって発生した根返りによって形成された小凸地で、大きなものでは周囲の地表から0.7mも盛り上がっている。

「根張り」と「倒木」は木質のものであり、前者は根上がり状(タコ足状)になった根の部分や枯死木の根元部分(枯株)、後者は枯死木の幹が倒伏したものである。なお、岩が露出したところは見られなかった。それぞれのマイクロサイトの広がりスケッチした。マイクロサイトが重なっている場合は上に位置するものを描いた。

初回の調査時に生存していたすべての個体について2016年に再調査を行った。生存個体についてはDBHと幹長を再測定し、12年間の幹の伸長量を測定した。また、新たに幹長が10cm以上になったものを新規加入個体として扱い、初回と同じ測定を行った。DBH10cm以上の再調査は5月、それ以下の再測定は10月、新規加入の調査は2017年7月に実施した。

2.3 解析方法

(1) 定着マイクロサイト選好性の評価

マイクロサイトのスケッチをもとにGISソフトQGIS ver. 2.8.4を用いて各マイクロサイトの合計面積を測定し、樹木の地際断面面積を除いたコドラート面積に対する相対値を求めた。地際断面面積は、地際径を以下の式(日本リサイクル緑化協会1998)により求めて算出した。

$$\phi = DBH / 0.7877$$

ϕ : 地際径, DBH : 胸高直径

オオシラビソの稚樹が特定のマイクロサイトに偏って定着しているか判定するため、カテゴリ間で偏りがなく面積割合に応じて稚樹が定着する場合を仮定して、各カテゴリの面積割合(%)と実際の稚樹の本数割合(%)のちがいをMonte Carloシミュレーションにより、10,000回の試行をして検定した。

(2) 動態パラメータ

調査期間における死亡率 m と加入率 r (%/年)、回転時間 T (年)をそれぞれ以下の式(Sheil and May 1996; Laurance et al. 2009)で算出した。調査間隔 t は、

DBH5cm以上のクラスは11年、それ未満のクラスは12年とした。

$$m = [\ln\{N_0/(N_0 - N_d)\}] / t \times 100$$

$$r = [\ln\{(N_0 - N_d + N_r) / (N_0 - N_d)\}] / t \times 100$$

$$T = 200 / (m + r)$$

N_0 : 期首の生存幹数 N_d : 死亡幹数

N_r : 新規加入幹数 t : 調査間隔(年)

死亡率と加入率の95%信頼区間をbootstrap法(10,000回試行)により求めた。

胸高断面面積の変化(%/年)については以下の式(Miura et al. 2001)を用いてLossとGainを計算した。

$$\text{Loss of BA} = (BA_0 - BA_{s0}) / BA_0 / t \times 100$$

$$\text{Gain in BA} = (BA_{s1} - BA_{s0} + BA_r) / (BA_{s1} + BA_r) / t \times 100$$

BA_0 : 期首の胸高断面面積

BA_{s0} : 期間を通して生存した個体の期首の胸高断面面積

BA_{s1} : 期間を通して生存した個体の期末の胸高断面面積

BA_r : 新規加入木の胸高断面面積

t : 調査間隔(年) = 11

マイクロサイトによる稚樹の生残のちがいを検討するため、GLMによる解析を行った。2004年に幹長10-50cmであった稚樹を対象に、2016年における「生残」を応答変数とし、説明変数に2004年の幹長とマイクロサイトを用いるモデルを構築し、stepAIC()関数を使ってAICが小さくなるようにモデル選択を行った。「生残」には、生存していた場合に1、死亡していた場合に0を与えた。誤差分布は二項分布を仮定し、リンク関数はlogit関数を用いた。マイクロサイトによる伸長量のちがいをKruskal-Wallis検定により検討した。以上の解析は、プログラミング言語R4.1.1(R Core Team 2021)を使用した。

3. 結果

3.1 林分構造

DBH20cm以上の本数は、オオシラビソ458本/ha、ダケカンバ17本/ha、5cm以上はオオシラビ

表-1 各樹種の本数と胸高断面面積

樹種	本数*(本/ha)		胸高断面面積(m ² /ha)	
	2005	2016	2005	2016
オオシラビソ	667	642	43.76	46.45
ダケカンバ	33	33	3.52	3.63
ナナカマド	25	33	0.21	0.45
計	725	708	47.48	50.53

* オオシラビソとダケカンバはDBH5cm以上、ナナカマドは10cm以上

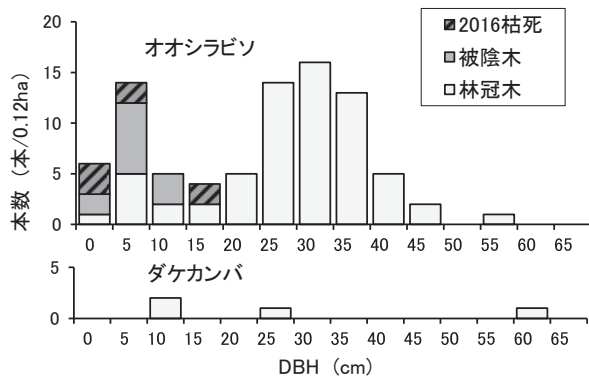


図-2 2005年のDBH階分布
斜線部分は2016年に枯死していたもの

ソ 667 本/ha, 全樹種で 725 本/ha であった (表-1)。胸高断面積は全体で約 50 m²/ha あり, オオシラビソが圧倒的に優占していた。オオシラビソの DBH の分布は, 30-35cm にモードをもつ大径の集団と 5-10cm にモードをもつ小径の集団の二山型分布を呈し (図-2), その境界は 20cm であった。前者はすべて林冠木であり, 後者は林冠木と被陰木の両方がみられ, 小径のものほど被陰木の割合が高かった。大径の集団は 30m×40m コドラートの全域にみられたが, 斜面下部の一部に小径集団

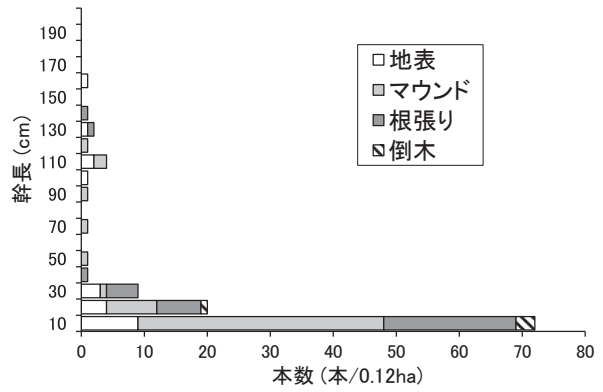


図-4 2004年における定着マイクロサイト別のオオシラビソの稚樹の幹長階分布

が集中しているところのみられた (図-3)。オオシラビソは胸高以下の小サイズにも多数の個体が見られ (図-4), とくに幹長 10-50cm のものは小さいものほど数が多い L 字型分布を呈した。幹長 50cm 以上は本数が少なかったが 120cm 付近にモードがみられた。稚樹密度は 10-50cm が 850 本/ha, 200cm までのものを加えても 958 本/ha にとどまった。ダケカンバは胸高直径 10cm 以下のものがまったくみられず, コメツガは幹長 17cm の稚樹が 1 本出現したのみだった。

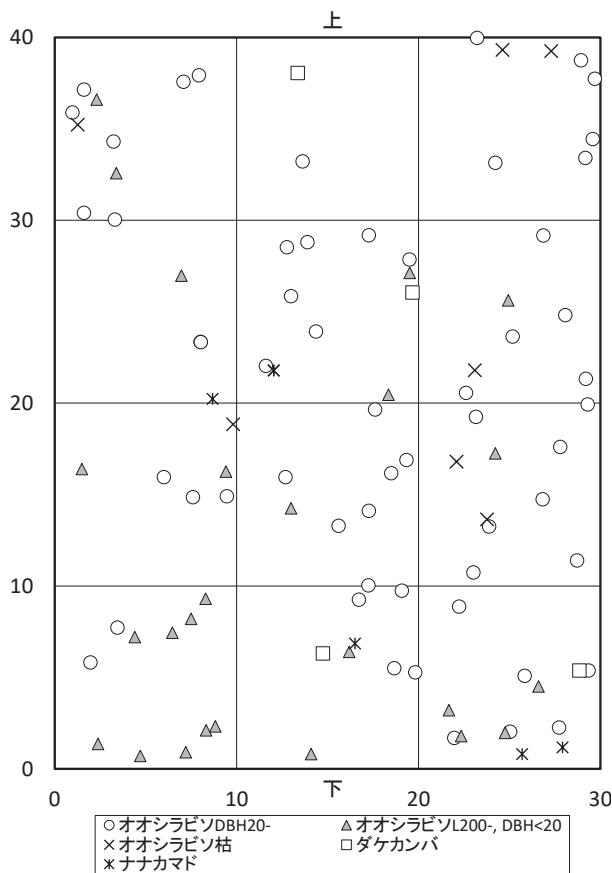


図-3 2004年のL200cm以上の樹木位置図

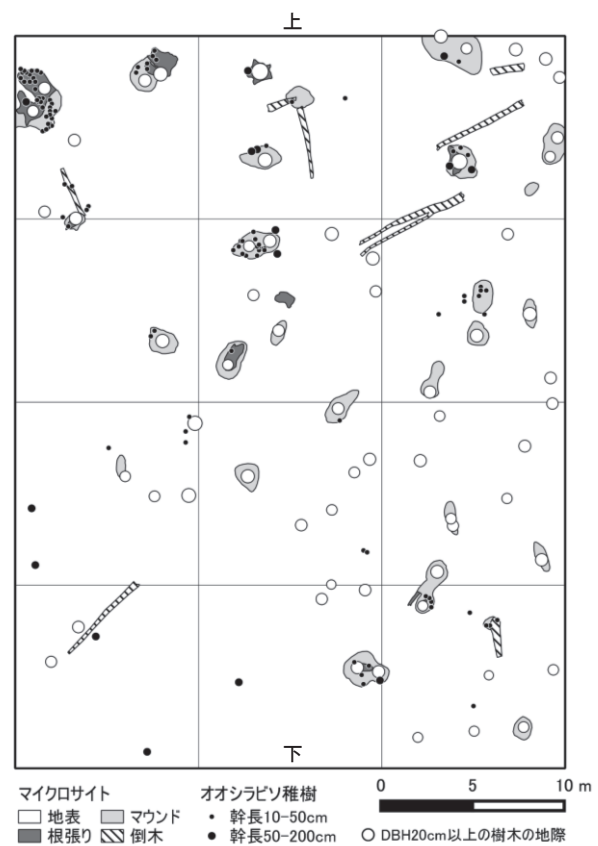


図-5 マイクロサイトおよび2004年のオオシラビソ稚樹の分布

表-2 各マイクロサイトの面積比率とオオシラビソ
稚樹本数比率

マイクロサイト	面積比率 (%)		稚樹本数比率 (%)			
			2004		2016	
	L10-50 n=102	L50-200 n=13	L10-50 n=120	L50-200 n=6		
地表	95.6	15.7 ---	38.5 ---	14.2 ---	33.3 ---	
マウンド	3.0	47.1 +++	46.2 +++	50.0 +++	50.0 +++	
根張り	0.7	33.3 +++	15.4 +++	32.5 +++	16.7 +++	
倒木	0.7	3.9 +++	0.0 ns	3.3 ++	0.0 ns	

L: 稚樹の幹長(cm), 面積比率: 樹木の地際断面面積(10.01m²)を母数から除いて算出, 面積比率と稚樹本数比率のちがいをMonte Carloシミュレーションにより検定 ns: $p > 0.05$, ++: $p < 0.01$, +++: $p < 0.001$ の水準で面積比率よりも有意に高い, ---: $p < 0.001$ の水準で面積比率よりも有意に低い。

3.2 オオシラビソの定着マイクロサイト

コドラート内のマイクロサイトの分布状況を図-5に示す。大部分が地表であり、樹木の地際断面面積(10.01 m²)を除いたコドラート面積に対する割合は95.6%に達した(表-2)。それ以外のカテゴリの面積比率は、マウンドが3.0%、根張り0.7%、倒木0.7%で、これらの非地表マイクロサイトの合計は4.4%であった。

幹長10-200cmのオオシラビソ稚樹が定着したマイクロサイトは、マウンドと根張りが多いが目立った(図4, 5)。2004年には(カッコ内は2016年の値)、面積比率3.0%のマウンドに10-50cmの稚樹本数の47.1(50.0)%, 50-200cmの稚樹本数の46.2(50.0)%が集中し、面積比率0.7%の根張りにそれぞれのサイズクラスの33.3

表-3 林分全体の11年間の動態パラメータ

樹種	本数*			胸高断面面積	
	死亡率 (%/年)	加入率 (%/年)	回転時間 (年)	Loss (%/年)	Gain (%/年)
オオシラビソ	0.47	0.12	342	0.09	0.61
ダケカンバ	0.00	0.00	—	0.00	0.28
ナナカマド	0.00	2.62	76	0.00	3.69
全樹種	0.43	0.22	310	0.09	0.61

* オオシラビソとダケカンバはDBH5cm以上, ナナカマドは10cm以上

(32.5)%, 15.4(16.7)%が集中した。一方、面積で95.6%を占める地表で定着したものはそれぞれ15.7(14.2)%, 38.5(33.3)%にすぎなかった。Monte Carloシミュレーションによる検定の結果(表-2)、10-50cmの稚樹は2004年、2016年ともにすべての非地表マイクロサイトにおいて面積割合より有意に高い本数比率を示し、地表では有意に低かった。50-200cmの稚樹もマウンドと根張りで有意に高く、地表で有意に低い値を示したが、倒木では有意でなかった。

3.3 動態パラメータ

2005-2016の11年の間に、30m×40mのコドラート内のDBH>5cmのオオシラビソ80本のうち死亡したものは4本のみで、すべて20cm以下の小径の被陰木であり(図-2)、死亡率は0.47%/年であった(表-3)。5cmを超えて加入したものが1本あり、加入率は0.12%/年、回転時間は342年と算定された。胸高断面面積はLoss(0.09%/年)よ

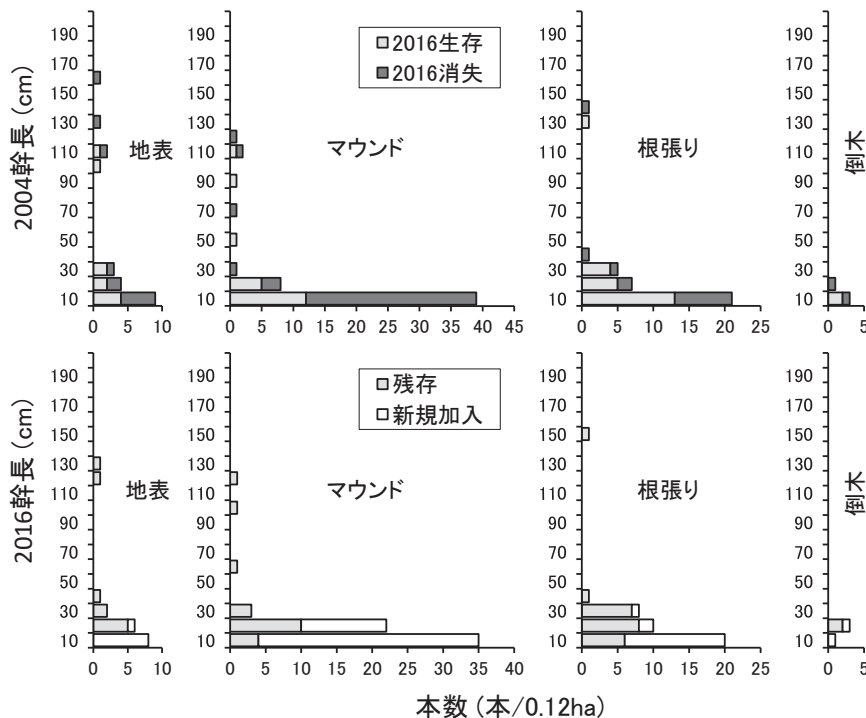


図-6 2004 および2016年のマイクロサイト別のオオシラビソ稚樹群のサイズ分布
上段: 2004 下段: 2016

表-4 オオシラビソのサイズクラス別
動態パラメータ

サイズクラス	死亡率 (%/年)	加入率 (%/年)	死亡率vs加入率	回転時間 (年)
L10-50cm	6.1 (4.6-8.0)	7.5 (6.7-8.1)	ns	14.7
L50-200	6.4 (3.1-12.2)	0.0	*	31.0
L200-, DBH<20cm	1.7 (0.3-3.2)	0.0	*	126.2
DBH20-	0.0	0.0	ns	—

観測期間: L200cm未満のクラスは12年, それ以上のクラスは11年
()内の値は95%信頼区間;
死亡率と加入率のちがいの有意性 ns: $p>0.05$, *: $p<0.05$

りも Gain (0.61%/年) のほうが高かった。ダケカンバでは死亡, 加入したものはなかった。ナナカマドでは死亡したものはなく, 10cm を超えて加入するものがみられた。

オオシラビソの稚樹では, 2004 年に存在したものの約半数が 2016 年に消失していたが, 新規にはほぼ同数の加入があり, 残存したものが成長して大サイズ側へシフトしたため, 幹長の分布型に大きな変化は生じなかった (図-6)。幹長 10-50cm のクラスの死亡率が 6.1%/年, 加入率が 7.5%/年で, 加入率のほうが高かったが, 有意なちがいはなかった (表-4)。幹長 50-200cm のクラスでは, 死亡率が 6.4%/年, 加入率が 0.0%/年で, 死亡率の値が有意に高かった。サイズの大きいクラスほど死亡率が低くなり, 回転時間が長くなる傾向がみられた。幹長 10-50cm のクラスのマイクロサイト別の値ではいずれも加入率が死亡率より高いものの, 有意なちがいはなかった (表-5)。マイクロサイト間では死亡率, 加入率ともにマウンドで高く, 根張りで低い傾向がみられた。稚樹の生残を説明する GLM では, 説明変数にマイクロサイトが採択されたが, 地表とそれぞれの非地表マイクロサイトとの間には有意なちがいがみられなかった (表-6)。稚樹の平均伸長量にはマイクロサイトによる有意な差はなかった ($p=0.300$, Kruskal-Wallis 検定, 図-7)。

4. 考察

4.1 林分構造と成立過程

オオシラビソの個体群構造では, 大径集団と小径集団がみられ (図-2), 幹長 120cm 付近と 50cm 以下の 2 つ稚樹集団 (図-4) を合わせて 4 つのグループが認識できた。大径の集団が正規型の直径分布を示すことから, 比較的大きな面積にわたる攪乱を契機に一斉更新したものである可能性がある。多数のマウンドがみられることはかつて風倒が起こったことを窺わせる。小径集団と幹長 120cm 付近の集団は, その後起こった比較的小

表-5 マイクロサイト別のオオシラビソ稚樹
の動態パラメータ

マイクロサイト	死亡率 (%/年)	加入率 (%/年)	死亡率vs加入率	回転時間 (年)
地表	5.8 (2.4-11.6)	6.3 (4.1-8.0)	ns	16.6
マウンド	8.3 (5.6-11.7)	10.2 (9.2-11.1)	ns	10.8
根張り	3.6 (2.0-6.0)	4.5 (3.1-5.6)	ns	24.8

2004年の幹長10-50cmの稚樹を対象。倒木はサンプル数が少ないので除外。()内の値は95%信頼区間
死亡率vs加入率の有意性 ns: $p>0.05$

表-6 2016 年における稚樹の生残を説明
するモデルの解析結果

説明変数	係数	p値
(切片)	9.31E-17	1.000 ns
マイクロサイト 根張り	6.06E-01	0.325 ns
マイクロサイト マウンド	-6.01E-01	0.304 ns

2004年の幹長が10-50cmの稚樹を対象。倒木はサンプル数が少ないので除外。係数は地表を基準とする ns: $p>0.05$

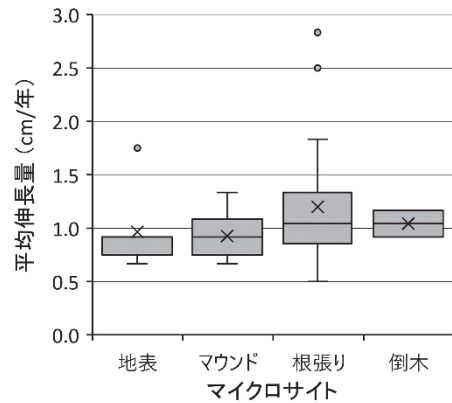


図-7 マイクロサイト別のオオシラビソ稚樹
の伸長量

2004年の幹長が10-50cmの稚樹を対象
×: 平均値

規模な攪乱によって生じたのかもしれない。過去に起こったさまざまな規模のイベントにより更新が促進されてこの林分が成立したと考えられるが, 詳細な議論を行うには年輪解析による検討が必要である。調査を行った期間には林冠木で死亡したものはなく (図-2), 胸高断面積の Gain が Loss を上回り (表-3), 現存量が増加する過程にあるといえる。

オオシラビソ林は林床に多くの稚樹がみられることが知られている (Kohyama 1983)。しかしながら調査林分では稚樹集団が L 字型のサイズ分布を示した (図-4) もの, その密度は幹長 10-50cm のもので 850 本/ha にすぎず, 50cm を超えるものは非常に少なかった。同じ多雪山地の八幡平のチシマザサ林床において 20-50cm のものが 2,838 本/ha みられ, 高さ 200cm まで連続的に分布したという報告 (Sugita et al. 2019) と比べて少ない。この稚樹の少なさには, きわめて密なチ

シマザサに被われていることや林冠の閉鎖度が高いことが関係していると考えられる。

なお、松尾峠調査区全体 (50m×100m) の胸高断面積は 23 m²/ha であり、立山の他の高蓄積のオオシラビソ林の報告事例でも弥陀ヶ原の美松調査区が 26 m²/ha 程度である (石田・中島 2008 ; 中島 2020b)。それらと比べると本研究のコドラート (30m×40m) の 50 m²/ha という値 (表-1) は立山の亜高山帯林としては異例に高いものとみられる。本コドラートは松尾峠調査区のなかでも閉鎖した部分だけを切り取ったものなので、立山の一般的な亜高山帯林を代表するものではないことに留意いただきたい。

4.2 密なササが定着場所限定に及ぼす影響

実生の定着に適した場所が特定のマイクロサイトに限られ、その特性が樹種により異なることが知られている (Harper 1977)。トウヒ属、ツガ属樹種は定着場所が倒木、根張りなどの地表以外のマイクロサイトに依存するが、モミ属樹種はその依存性が顕著でないのが一般的である (Knapp and Smith 1982; Christy and Mack 1984; Simard et al. 2003)。本州の亜高山帯針葉樹林の構成種についても、コメツガ、トウヒの定着場所がマウンドや根張り上にほとんど限られるが、シラビソ、オオシラビソはその傾向が明瞭でないことが御嶽山 (Mori et al. 2004)、北八ヶ岳 (Narukawa and Yamamoto 2002)、早池峰 (Sugita and Tani 2001) などで報告されている。しかしながらこのような定着マイクロサイト特性は、同じ樹種であっても林床植生の状況により異なることが指摘されている。富士山のコケ型林床ではコメツガ稚樹は地表でも多くみられる (Sugita and Nagaïke 2005)。一方、御嶽山や北八ヶ岳のチマキザサやミヤマクマザサが密生する林床型ではシラビソ、オオシラビソさえも地表での定着が阻害され、マウンド上に集中している (Narukawa and Yamamoto 2002; 杉田ら2008)。チシマザサ林床についてもオオシラビソの同様の傾向が尾瀬沼 (濱尾・大沢 1984) や八幡平 (Sugita et al. 2019) で報告されている。立山における本研究の事例も非常に密なチシマザサ林床であり、オオシラビソの定着場所がマウンドや根張りなどに著しく集中していることを示している (図-4, 5, 表-2)。密なササ型林床における稚樹の定着は、地表ではササによる被陰や厚いリター堆積のため著しく阻害されるが、マウンドや根張り上ではササの被度も小さくリター

も溜まりにくいいため阻害されにくく (Nakashizuka 1989)、モミ属樹種でさえもそれらの非地表マイクロサイトへの依存性が高まると考えられる。積雪環境と林床型には密接な関係があり、少雪山地では稚樹の定着に好適なコケ型がみられ、多雪山地ではササ型が多い (前田・宮川 1966)。このような積雪傾度に沿った林床植生のちがいはその傾度に沿った林冠構成種のちがいを成立させる要因となっている。

4.3 多雪環境下の地表での定着阻害とそのメカニズム

稚樹の定着場所が非地表マイクロサイトに依存している現象は、密な林床植生に被われた林分で多く報告されているとともに、多雪山地で顕著である傾向も指摘されている (Sugita and Nagaïke 2005; Sugita et al. 2019)。その原因として、密なササの影響に加えて、多雪環境そのものが幼植物に及ぼす生理的雪害の影響を重視する見解もある。杉田 (2002) は、多雪環境下では針葉樹の種子、実生、稚樹は積雪下での菌害 (雪腐れ病) にさらされ、地表ではその蔓延を回避することは困難であるが、マウンドや根張りではそれを回避できる可能性が高いと考えている。どの樹種でも多雪な山ほど地表における定着が阻害され、根張りマウンドや根張りなどの非地表マイクロサイトへの依存度が高まる傾向があるが、その傾向の顕れ方は樹種により異なっている。コメツガは積雪の少ない富士山では地表でも稚樹が多くみられる (Sugita and Nagaïke 2005) が、積雪条件が中庸の御嶽山、北八ヶ岳ではマウンドや根張り上にほとんど限られる (Narukawa and Yamamoto 2002; Mori et al. 2004)。一方、オオシラビソは、中庸の積雪条件では地表で多くの稚樹がみられる (Sugita and Tani 2001; Narukawa and Yamamoto 2002; Mori et al. 2004) が、多雪な立山では地表に定着した稚樹の本数は 15%程度であり、マウンドや根張り上に著しく集中していた (表-2, 図-5)。このことは、オオシラビソでは地表における定着阻害が他の樹種に比べてより多雪な環境になってようやく顕在化することを示している。このような地表で定着阻害されにくいというオオシラビソの特性が多雪環境下で優勢になれる一因であると推察される。

マウンドや根張り上で菌害を回避できるメカニズムとして、積雪下の温度環境および病原菌の温度活性特性が重要であることが指摘されてい

る(杉田ら 2021)。積雪深がある程度増えると積雪下の地表面温度は 0°C に近づき(小島 1972)、さらに積雪温度が融解点に達すると、地表面温度は積雪の融解潜熱のため 0°C 一定に保たれる。一方マウンド、根張りなど地表より高い位置に突出したマイクロサイトでは、気温が氷点下の場合にそれを覆う積雪層内の温度が地表面からの高さに応じて低くなる(小島 1972)ため、かなり低温の積雪層に冷却されて氷点下の温度になる期間が長く続く。雪腐れ病は 0°C 一定の温度条件では蔓延する(程 1989)が、凍結したところでは少ないことが指摘されている(遠藤・林 1973)。このような病原菌の温度活性特性により、氷点下の温度環境が出現しやすい非地表マイクロサイトで菌害回避が可能になると考えられる。

30m×40m コドラート内では積雪下の温度環境の観測が実施されている(杉田ら 2021)。2004–2019 年の平均積雪日数は 224 日で、7 ヶ月半に及ぶ。その積雪期間のうち、地表では氷点下となる期間が平均で 5 日しかなく、プラスの温度となる期間が 12 日、0°C 一定となる期間が 208 日に及んだことが報告されている(杉田ら 2021)。このことは、長い積雪期間を通して菌害のリスクを回避できる温度環境の期間がわずか 5 日しかなく、残りの 220 日は回避できない温度であったことを意味している。その状況では菌害による死亡が著しく、他の樹種に比べて定着阻害されにくいオオシラビソでさえも定着が困難になると考えられる。一方、マウンド上では積雪期間が地表より 3 週間ほど短く、氷点下となる期間が平均で 42 日、プラスとなる期間が 1 日、0°C 一定となる期間が 151 日あったことが観測され(杉田ら 2021)、菌害を回避しうる温度環境が地表より長期間出現することが示されている。このように積雪下の温度環境のちがいが菌害の発生状況を規定し、菌害を回避するのに有利な非地表マイクロサイトへの依存性を高めたと考えられる。この仮説を検証するために、さまざまな積雪環境の多数の地点で積雪環境の実測と森林調査を併せて行う必要がある。

4.4 稚樹の動態

2004–2016 年の 12 年間における幹長 10–50cm のオオシラビソ稚樹の動態パラメータは、死亡率 6.1%/年、加入率 7.5%/年で、両者に有意な差はなく(表-4)、サイズ分布の形をほとんど変えず小さ

いものほど数が多い L 字型分布を維持した(図-6)。このことは稚樹が死亡と新規加入により回転時間 14.7 年(表-4)という短い時間のうちに個体が入れ替わりながら一定密度を維持していることを示し、稚樹バンク(Grime 1979)が成立しているとみなすことができる。八幡平のオオシラビソ林で高さ 20–50cm のオオシラビソ稚樹の死亡率が 1.5–3.4%/年(Sugita et al. 2019)、大雪山のトドマツ、エゾマツ、アカエゾマツの高さ 50–200cm の稚樹について死亡率 2.8–4.0%/年、加入率 3.1–6.2%/年、回転時間 21–28 年(西村ら 2015)という値が報告されている。サイズが異なるため単純に比較することはできないが、本研究の結果はこれらの報告よりも死亡率、加入率が高く、回転時間が短くて、入れ替わりが激しいことが特徴的である。

幹長 50cm を超えて進階したものがまったくみられず、その上のサイズクラスで死亡率が加入率より有意に高かったこと(表-4)から、現在の状態が続く限り幹長 50cm 以下の個体がそれを超えて成長していくことは少ないと推察される。しかし、将来稚樹の成長を促進するイベント(林冠木枯死、ササの一斉開花枯死など)が起こる際には次世代の林冠木を輩出する予備軍として機能する(Kohyama 1983)可能性がある。

地表と非地表マイクロサイト間には動態パラメータや伸長量にちがいがみられなかった(表-5、図-7)。大雪山でも稚樹の生残や成長に及ぼすマイクロサイトの影響が小さいことが指摘されている(西村ら 2015)。このことは、幹長 10cm を超えるステージでは地表と非地表との動態のちがいが明瞭ではないことを示しており、両者の定着好適性のちがいは幹長 10cm より前の段階で形成されたと考えられる。そのちがいの成立過程を明らかにするには 10cm 以下の実生ステージの動態モニタリングが必要である。

謝辞

本研究を進めるにあたりご協力をいただいた富山森林管理署、富山県自然保護課、環境省中部山岳国立公園立山管理官事務所、富山県農林水産総合技術センター森林研究所の各位、データ解析にあたり適切なお助言をいただいた森林研究所の大宮 徹博士、解析方法についてご教示くださり草稿に対し有益なコメントをくださった群馬大学の西村尚之博士、現地調査にご協力いただい

た富山県立山カルデラ砂防博物館の白石俊明学芸員に厚くお礼申し上げます。

引用文献

程東昇 (1989) エゾマツの天然更新を阻害する暗色雪腐病菌による種子の地中腐敗病. 北大演研報 46:529–575

Christy EJ, Mack RN (1984) Variation in demography of juvenile *Tsuga heterophylla* across the substratum mosaic, *J Ecol* 72: 75–91

遠藤克昭・林 敬太 (1973) トドマツ天然生稚苗の発生消長を左右する要因 (III) 土壌の凍結と暗色雪腐病菌 *Rhacodium therryanum* THUENEN による種子の発芽阻害. 日林誌 55: 277–280

Grime JP (1979) Plant strategies and vegetation processes. John Wiley and Sons, Chichester

濱尾章二・大沢雅彦 (1984) 尾瀬におけるオオシラビソ林の更新. 森林立地 26(1): 20–24

原山 智・高橋 浩・中野 俊・荻谷愛彦・駒澤正夫 (2000) 立山地域の地質. 地域地質研究報告 (5 万分の1 地質図幅) 218pp. 地質調査所

Harper JL (1977) Population biology of plants. Academic Press, London

今西錦司 (1937) 垂直分布帯の別ち方について. 山岳 31: 269–364

石田 仁・中島春樹 (2008) 林分構造解析. 小島覚編「環境変動と立山の自然(II) —立山植生モニタリング第II期調査成果報告書—」, 126–153, 富山県

石塚和雄 (1978) 多雪山地亜高山帯の植生 (綜合抄録). 「吉岡邦二博士追悼植物生態論集」, 404–428, 仙台

梶本卓也・大丸裕武・杉田久志編 (2002) 雪山の生態学 東北の山と森から, 東海大学出版会, 東京

Knapp AK, Smith WK (1982) Factors influencing understory seedling establishment of Engelmann Spruce (*Picea engelmannii*) and Subalpine Fir (*Abies lasiocarpa*) in southeast Wyoming. *Can J Bot* 60: 2753–2761

Kohyama T (1983) Seedling stage of two subalpine *Abies* species in distinction from sapling stage: a matter-economic analysis. *Bot Mag Tokyo* 96: 49–65

小島賢治 (1972) 札幌市の平地積雪の温度: 1963–64～1968–69年の積雪断面測定資料より. 低温科学. 物理篇. 資料集 29: 15–20

小島 覚編 (2002) 環境変動と立山の自然 —立山

植生モニタリング調査成果報告書—, 148pp, 富山県

Laurance SGW, Laurance WF, Nascimento HEM, Andrade A, Feamside PM, Rebello ERG, Condit R (2009) Long-term variation in Amazon forest dynamics. *J Veg Sci* 20: 323–333

前田禎三・宮川 清 (1966) 亜高山帯の更新に関する研究 (III) —天然林における稚樹の状態—, 77回日本林学会大会講演集 522–524

Miura M, Manabe T, Nishimura N, Yamamoto SI (2001) Forest canopy and community dynamics in a temperate old-growth evergreen broad-leaved forest, south-western Japan: a 7-year study of a 4-ha plot. *J Ecol* 89: 841–849

宮脇 昭・藤原一枝 (1976) 立山周辺の植生. 中部山岳国立公園立山黒部地区学術調査報告, 107–187, 富山県

Mori A, Hasegawa SF (2007) Structural characteristics of *Abies mariesii* saplings in a snowy subalpine parkland in central Japan. *Tree Physiol* 27: 141–148

Mori AS, Mizumachi E (2009) Within-crown structural variability of dwarfed mature *Abies mariesii* in snowy subalpine parkland in central Japan. *J For Res* 14: 155–166

Mori A, Mizumachi E, Osono T, Doi Y (2004) Substrate-associated seedling recruitment and establishment of major conifer species in an old-growth subalpine forest in central Japan. *For Ecol Manage* 196: 287–297

中島春樹 (2020a) 気象観測. 石田 仁編「環境変動と立山の自然(IV) —立山植生モニタリング第IV期調査成果報告書—」, 19–26, 富山県

中島春樹 (2020b) 森林動態調査. 石田 仁編「環境変動と立山の自然(IV) —立山植生モニタリング第IV期調査成果報告書—」, 85–119, 富山県

Nakashizuka T (1989) Role of uprooting in composition and dynamics of an old-growth forest in Japan. *Ecology* 70: 1273–1278

Narukawa Y, Yamamoto S (2002) Effects of dwarf bamboo (*Sasa* sp.) and forest floor microsites on conifer seedling recruitment in a subalpine forest, Japan. *For Ecol Manage* 163: 61–70

日本リサイクル緑化協会 (1998) 根株の容積及び重量の推定について. <http://www.japan-recycle.com/japanrecycle/wp-content/uploads/2014/11/neka-bu-siryu.pdf> (参照: 2022年2月2日)

西村尚之・赤路康朗・鈴木智之・長谷川成明・小野清美・隅田明洋・原登志彦・飯田滋生・関剛・

- 倉本恵生・杉田久志・中川弥智子・松下通也・廣部宗・星野大介・稲永路子・山本進一 (2015) 北方針葉樹林におけるトウヒ属 *Picea* とモミ属 *Abies* の稚樹の動態に及ぼす林床環境の影響. 低温科学 73: 7-19
- 落合圭次 (1972) 亜高山帯の森林. 中部山岳のオモリトドマツ群団域. みどり 24(1): 36-51
- R Core Team (2021) R: A language and environment for statistical computing. <https://www.r-project.org/>
- 酒井 昭 (1977) 植物の積雪に対する適応. 低温科学. 生物篇 34: 47-76
- Sheil D, May RM (1996) Mortality and recruitment rate evaluations in heterogeneous tropical forests. J Ecol 84: 91-100
- Simard MJ, Bergeron Y, Sirois L (2003) Substrate and litterfall effects on conifer seedling survivorship in southern boreal stand of Canada. Can J For Res 33: 672-681
- 杉田久志 (2002) 亜高山帯林の背腹性とその成立機構. 梶本卓也・大丸裕武・杉田久志編「雪山の生態学 東北の山と森から」, 74-88, 東海大学出版会, 東京
- 杉田久志・岩本宏二郎・森澤 猛・齋藤智之・壁谷大介・岡本 透・酒井寿夫 (2008) 御嶽山における密なチマキザサ林床をもつ亜高山帯針葉樹林の構造と動態. 森林総研研報 7: 81-89
- Sugita H, Nagaike T (2005) Microsites for seedling establishment of subalpine conifers in a forest with moss-type undergrowth on Mt. Fuji, central Honshu, Japan. Ecol Res 20: 678-685
- 杉田久志・中島春樹・石田 仁 (2021) 多雪山地立山松尾峠のオオシラビソ林における積雪下の地表面温度環境. 富山県森林研報 13: 16-26
- Sugita H, Nishio Y, Takahashi T, Kajimoto T, Ichihara Y, Kunisaki T (2019) Regeneration process biased toward under-crown *Sasa*-lacking habitat of sparse *Abies mariesii* forest with dense undergrowth of dwarf bamboo on a snowy mountain, northern Japan. J For Res 24: 178-186
- Sugita H, Tani M (2001) Difference in microhabitat-related regeneration patterns between two subalpine conifers, *Tsuga diversifolia* and *Abies mariesii*, on Mt. Hayachine, northern Honshu, Japan. Ecol Res 16:423-433

Summary

To clarify the characteristics of regeneration process of subalpine coniferous forests on much snowy mountains, microsite traits for seedling establishment and 12-year dynamics of *Abies mariesii* forest were examined at Matsuo Pass, Mt. Tateyama, Central Japan. The size structure of the *A. mariesii* population and the seedling establishment microsites (ground, mound, buttress and fallen log) were investigated in 2004, remeasured in 2016, and demographic parameters were calculated. The relative number of *Abies* seedlings of 10-50 cm in trunk length that were established on the ground contributed to only 14-16 %, although ground occupied 96 % of the forest floor area. In contrast, 47-50 % of the seedlings were established on mounds, which occupied only 3 % in relative area, and 33 % of the seedlings were established on buttresses, which occupied only 0.7 % in relative area. These findings indicate a dependency on such non-ground microsites as the habitats for seedling establishment, where the thermal condition below freezing point under the snow cover may support seedlings escape from fungal infection. *Abies* seedlings of 10-50 cm trunk length showed an L-shaped size distribution with more individuals in smaller size classes. The mortality, recruitment rate and turnover time of *Abies* seedlings of 10-50 cm trunk length during a 12-year period were 6.1 %/yr, 7.5 %/yr, and 14.7 yr, respectively, indicating that many seedlings die and are replaced by newly recruited seedlings, playing the role of seedling bank.

Key words: demographic parameter, establishment inhibition, mound, much snowy environment, seedling bank