

磐梯山の 1954 年火口壁崩壊地におけるナナカマドの成長とアカマツの影響

齋藤洋平・横山 翔・辻村東國

山形大学理学部生物学科

はじめに

遷移研究においては、遷移開始時期が異なる場所の植生構造を比較することによって、遷移の軌跡を推測することが多い (Cowles 1899, Cooper 1923, Tezuka 1961, Tagawa 1964)。しかし、群落形成の過程や機序にまで立ち入って遷移現象を理解するためには、時間的に隔たった群落の構造のみから十分な知見を得ることは困難である。この遷移研究の方法的な問題は、同じ場所を継続観察することによってある程度克服できるが、長い時間を必要とする。特に、対象が一次遷移の樹林期である場合には、その変化が一層遅くなることもあり、詳細は殆ど未解明の状態にある (Walker and del Moral 2003, Bazzaz 1998)。

磐梯山は 1888 年に大噴火を起こし、噴火による堆積物上で一次遷移が進行中であったが (吉井 1939)、その後 1954 年にカルデラ壁の一部崩壊による堆積物が火口原を覆い (大矢・羽田 1955)、この場所でも一次遷移が開始された。Makita(1973)や広木(1978)は遷移開始後約 20 年の火口原の植生を報告しているが、その時点では未だ裸地率が高く、アカマツと草本が点在する初期的植生が見られるのみであった。しかし、開始後 50 年が経過する頃になると、この場所の景観は大きく変化し、アカマツを主とする樹木が樹高 10m に達するまでに成長した。

横山(2009)は、この場所が一次遷移における樹林形成の初期過程を観察するために都合の良い遷移段階にあることに注目して調査を行い、アカマツの後に侵入する高木種であるナナカマドが、アカマツの樹冠下に特に多くの個体を定着させる事実を明らかにした。しかし、この現象が、ナナカマドの種子散布がアカマツの樹冠下で特に多いことによるのか、あるいは、ナナカマドの成長にとってより良い条件をアカマツの樹冠が提供することによるのか、明らかではなかった。

そこで本研究では、横山(2009)が調査した場所を再度調査することによって、ナナカマドの成長をアカマツの樹冠下と樹冠で覆われていないギャップの間で比較し、この問題を解決するための端緒にしようと試みた。

本研究の目的は、磐梯山の 1954 年の山崩れ後約 60 年が経過した場所における、高木性の樹木の侵入と成長を、先侵入高木種の樹冠下とギャップの間で比較することである。

調査地と方法

(1) 調査地

調査地は、福島県耶麻郡北塩原村にある磐梯山北斜面、標高約 1100m の地点である。磐梯山は 1888 年 7 月に水蒸気爆発を起こし(Sekiya and Kikuchi 1890)、火山泥流が北斜面を流下した。この泥流上には、現在樹高 20m を超えるアカマツが優占する森林が広く分布している(Hiroki 1979)。一方、1954 年 4 月～5 月にかけて繰り返された火口壁の崩壊により、土石岩塊流が北方に流れ出して約 1.4km² の地域を覆った(大矢・羽田 1955)。調査地は、この土石流堆積地(以降、「1954 年崩壊地」と呼ぶ)にあり、1888 年の噴火により堆積した泥流(以降、「1888 年泥流」と呼ぶ)と北側で接している。東、南、西方向は火口壁となっている(図 1)。横山(2009)はこの場所に北西-南東方向に 2 本のラインを引き、両方において、約 200m 間隔でそれぞれ 4 ヶ所、合計 8 ヶ所の 20m×20m の調査区を設けた(図 1)。本研究ではこの調査区を用いて調査を行った。

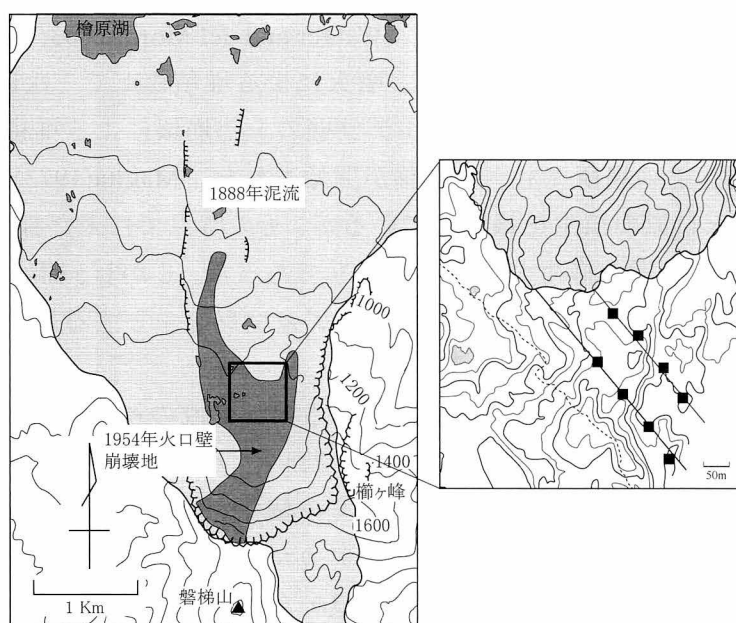


図 1 調査地図

右図の■が調査区である。

(2) 野外調査

調査地では樹高 8～10m のアカマツやウダイカンバが生育し、樹冠を広げている。これらの樹木の樹高を測定した上で、樹冠投影図を作成した。また、樹高 50cm 未満の個体を実生、樹高 50cm 以上で胸高直径(高さ 1.3m における幹の直径)が 5cm 未満の個体を若木とし、調査区に生育する高木種の実生と若木全ての胸高直径と樹高を測定し、位置を記録した。樹高が 1.3m に達しない場合には、地際直径を測定した。さらに、芽鱗痕の位置から、調査当年とその前年の樹高伸長量を記録した。これらの調査は 2011 年の 8 月に行った。

(3) データ解析

調査地には、山崩れに起因する比高 10m 程度の地面の起伏があり、これが植生に影響を与えていると考えられている (Makita 1973)。横山(2009)は、本研究が行われた調査区において、調査区内を 5m×5m の小区画に区切り、全ての小区画の四隅と中心の比高を測定した。本研究ではこのデータを用いて調査区の等高線図を描き、傾斜の変換点に基づいて調査区内の微地形を凸地形の頂部、凹地形の谷部、および両者を結ぶ斜面の 3 つのタイプに区分した (以降、それぞれ"凸地"、"凹地"、"斜面"と呼ぶ)。その後、それぞれの調査区において、小区画単位で微地形タイプの判定を行った (図 2, 表 1)。

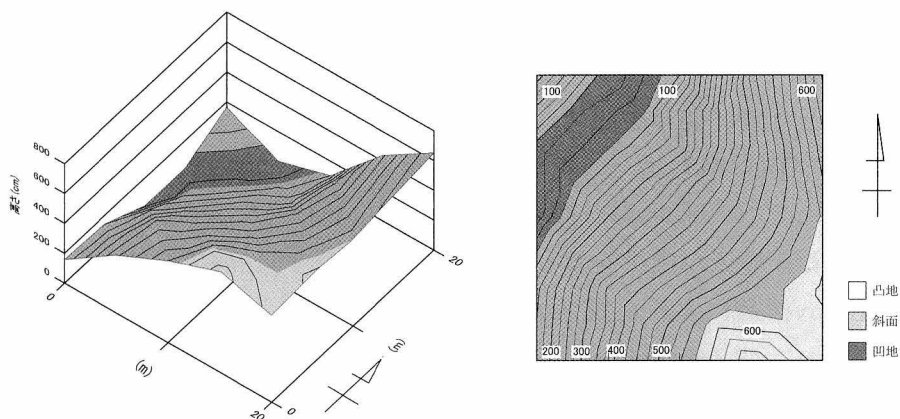


図 2 微地形タイプの区分

微地形区分された調査区の例を示している。立体グラフ (左) の高さ、および等高線図 (右) の数値は、調査区で最も低い点の高さを 0 とした場合の比高(cm)である。

また、野外調査によって、調査区内に高木の樹冠に被われていない場所、また同じように被われていても樹冠種が異なる場所があることがわかった。このことから、調査区内を、アカマツの樹冠下、ウダイカンバの樹冠下、および樹冠に被われていない場所 (以降、“ギャップ”と呼ぶ) の 3 つの樹冠タイプに分けた。その他の種の樹冠に被われている場合には、これらが小面積であったことから、以後の解析の対象から除外した (表 1)。

表 1 調査区における微地形タイプと樹冠タイプの割合

表中の数値は全調査区当たりの面積割合を示している。

面積割合 (%)	微地形タイプ			樹冠タイプ			
	凸地	斜面	凹地	ギャップ	アカマツ	ウダイカンバ	その他の種
	5.5	53.1	41.4	42.6	44.7	8.6	4.1

以上の結果に基づいて、初めに微地形タイプにより樹冠タイプの割合に違いがあるかどうか検定した。次に、野外調査で位置が定められた高木種の実生や若木について、生育場所の微地形タイプ、あるいは樹冠タイプによって、個体密度の違いがあるかどうか検定した。これらの検定においては、8ヶ所の調査区で得られたデータをプールした上で、均等に分布したと仮定して計算した期待値と観察値との間の有意な差の有無を、ボンフェローニの方法を用いて χ^2 検定した。

一方、ナナカマドの実生や若木における樹高成長に対する、微地形や樹冠タイプの影響を明らかにするために、樹高相対成長速度 ($RhGR$) を次式によって求めた。

$$RhGR = \frac{\ln h_2 - \ln h_1}{t_2 - t_1}$$

ここに、 h_2 は2011年秋季調査時の樹高、 h_1 は芽鱗痕から求めた2009年秋季の樹高である。また、 $t_2 - t_1$ は2年となる。個体ごとに計算された $RhGR$ のデータについて、微地形タイプ、樹冠タイプ、および1888年泥流との境界から各調査区までの距離を固定効果とし、調査区をランダム効果として、一般化線形混合モデル (GLMM) による解析を行い、赤池の情報量基準 (AIC) によるモデル選択を行った。なお、解析は、 $RhGR$ の値を対数変換し、Kolmogorov-Smirnov検定による正規性の確認を行った上で、R version 2.15.2のnmlcパッケージを用いて行われた(R Development Core Team 2012)。

結果

(1) 林冠木の分布と微地形の関係

調査地で樹冠を広げる主要な種であるアカマツとウダイカンバについて、微地形タイプごとの分布の仕方の違いを個体密度によって比較した (図3)。アカマツが凸地で多く凹地で少ないのに対して、ウダイカンバは反対の傾向を示した。この傾向は調査区内の微地形タイプが異なる場所での樹冠タイプの割合と関係し、凸地と凹地で主要な樹冠タイプが大きく異なることがわかった (表2)。ギャップの割合については、地形タイプによる大きな違いは見られなかった。

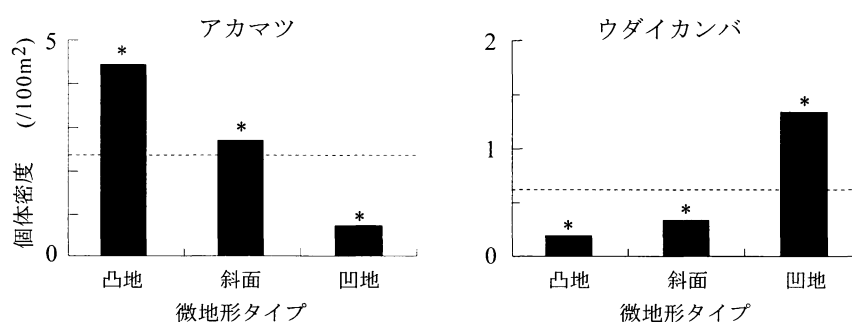


図3 林冠を形成するアカマツおよびウダイカンバの微地形タイプ別個体密度
* は観察値と期待値(破線)の間に有意な差があることを示している ($P < 0.05$)。

表 2 微地形ごとの樹冠タイプの違い

アカマツとウダイカンバ以外の樹冠タイプを持つ場所は除外している。
* は観察値と期待値の間に有意な差があることを示している($P < 0.05$)。

	微地形タイプ	樹冠タイプ		
		ギャップ	アカマツ	ウダイカンバ
観察割合 (%)	凸地	32.8 *	65.0 *	0.6 *
	斜面	42.0	50.0	5.4
	凹地	48.6 *	24.7 *	18.7 *
期待割合 (%)		42.6	44.7	8.6

(2) 高木種の実生や若木の密度と微地形、樹冠タイプの関係

初めに調査区全体で観察された高木種の実生、および若木の総個体数を表 3 に示した。

本調査区に生育する実生・若木の殆どがナナカマド、アカマツ、あるいはダケカンバであり、他の種のそれはごく少数であった。そこで、この 3 種を取り上げて、個体密度と微地形あるいは樹冠タイプとの関係を見たところ、図 4 のようになった。この結果から、ナナカマドの実生や若木は凸地に多く凹地に少ないこと、また、アカマツの樹冠下に多いことが分かった。一方、アカマツの実生や若木は斜面に多く、樹冠タイプによる違いはなかった。

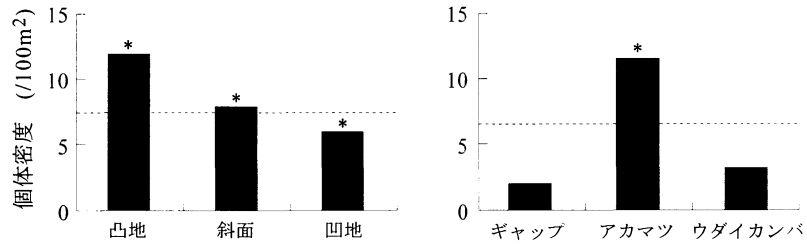
表 3 樹木の実生および若木の総個体数
8ヶ所の調査区で観察された数の合計を記している。

	個体数	
	実生	若木
ナナカマド	128	126
アカマツ	103	205
ダケカンバ	20	107
ヒメコマツ	0	13
コシアブラ	5	4
カラマツ	1	5
アオダモ	0	5
ウワミズザクラ	1	4
ヤマウルシ	0	4
ヤシヤブシ	2	2
イタヤカエデ	1	3

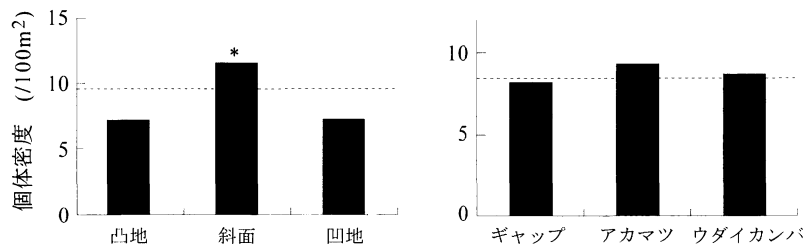
(3) 高木種の実生や若木の成長と微地形、樹冠タイプの関係

2010 年と 2011 年における樹高成長量が測定されたナナカマドについて、樹高成長速度 ($RhGR$) を計算し、微地形タイプ、樹冠タイプ、および周辺植生からの距離の影響を GLMM

A ナナカマド



B アカマツ



C ダケカンバ

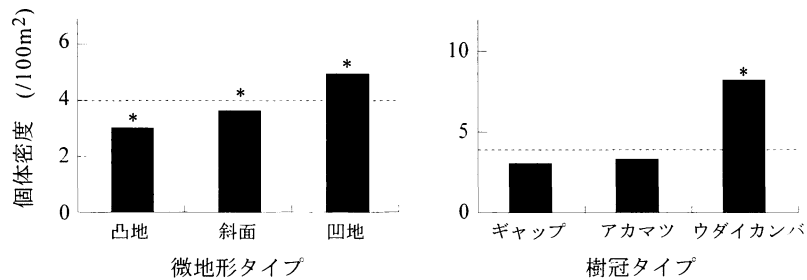


図 4 ナナカマド(A)、アカマツ(B)、およびダケカンバ(C)の実生・若木における、微地形タイプ別、および樹冠タイプ別の個体密度
* は観察値と期待値(破線)の間に有意な差があることを示している(P<0.05)。

表 4 GLMM におけるモデル選択の結果

応答変数 *RhGR* に対する固定効果(微地形タイプ、樹冠タイプ、および周辺植生からの距離)の影響が調べられた。

モデル	AIC	ΔAIC
(切片)	535.7	2.1
微地形タイプ	533.6	0.0
樹冠タイプ	539.2	5.6
距離	549.6	16.0
微地形タイプ+樹冠タイプ	537.3	3.7
微地形タイプ+距離	547.0	13.4
樹冠タイプ+距離	552.8	19.6
微地形タイプ+樹冠タイプ+距離	550.7	17.1

AIC, 赤池の情報量基準; ΔAIC, 各モデルの AIC-最適モデルの AIC

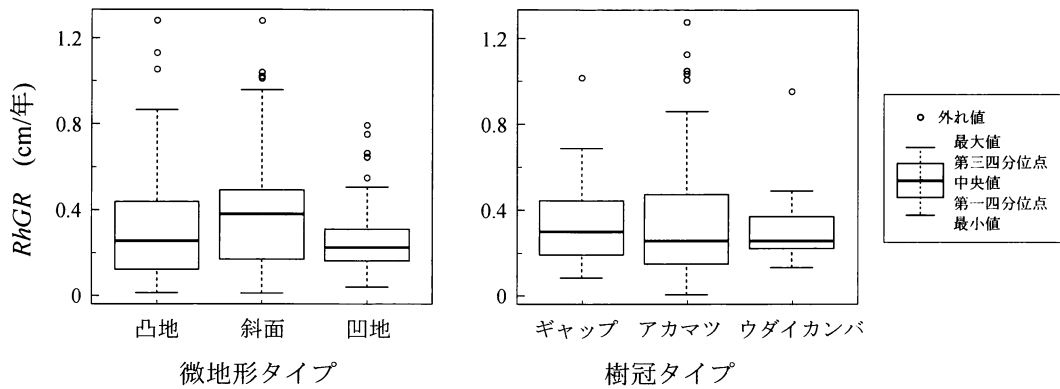


図5 ナナカマドの実生・若木における $RhGR$ と微地形、樹冠タイプの関係

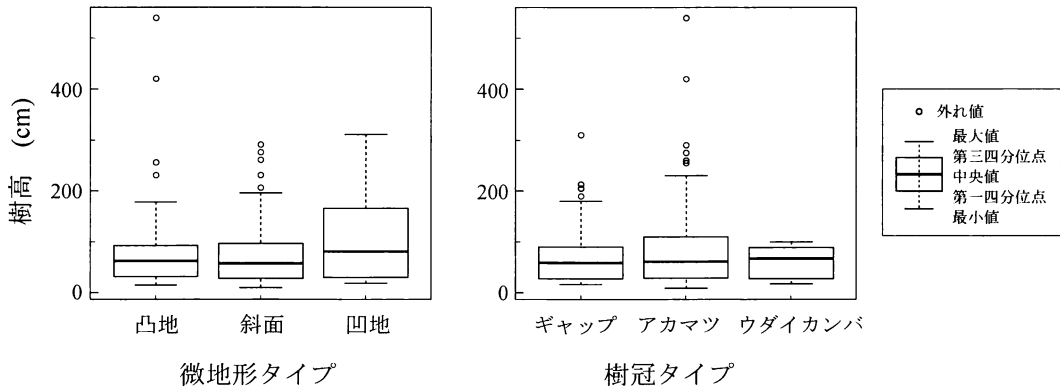


図6 ナナカマドの実生・若木における樹高と微地形、樹冠タイプの関係

により解析した(表4)。解析では、固定効果間の相互作用を含めた全ての組み合わせのモデルの検討が行われたが、表にはそのうちのAICの値がより低い8ケのモデルの結果を記した。この結果から、ナナカマドの樹高成長速度には微地形のみが影響し、樹冠タイプの影響はないことが分かった。また、微地形タイプごとに樹高成長速度を表した結果から、ナナカマドの成長は斜面でより速い樹高成長を示すことがわかった(図5)。

考察

磐梯山の1954年崩壊地と1888年泥流では物質が堆積したきっかけが異なるが、堆積物はともに磐梯山の山体を構成していた火山岩とそれらの粉碎物の混合であり(大矢・羽田1955, 丸田1968)、植物が定着するための底質として大きな違いはない。従って、1954年崩壊地における遷移は、先行する1888年泥流上の遷移と同じ軌跡をたどる可能性が高い。

1954年崩壊地では、遷移開始後比較的早くからアカマツが侵入・成長していたが、近年、

先行するアカマツやウダイカンバ以外の樹木も侵入する様子が見られ、遷移における樹林形成の初期過程を観察できるようになった。横山（2009）は、これらの樹木のうちの1種であるナナカマドの実生や若木が、特にアカマツの樹冠下に多いとし、アカマツによるナナカマドの成長に対する促進作用（Yarranton and Morrison 1974, Callaway and Walker 1997, Callaway 1998）の存在を示唆した。しかし、この現象が樹冠下にナナカマドの種子が多く散布されることによって生じた可能性を否定できなかった。

本研究では、横山の調査区を3年後に再度調査した結果、樹冠を形成する種が微地形により偏った分布をすること、それに伴って、林冠の種構成が微地形によって異なることを見いだした。また、樹冠を欠いた場所よりアカマツの樹冠下でナナカマドの個体密度が高いことを再確認した。しかし、樹冠下でのナナカマドの樹高の成長は、樹冠を欠いた場所での成長と違わなかった。このことは、ナナカマドがアカマツの樹冠下に多い原因が種子散布にあるとする考え方を支持するものである。

ナナカマドの種子は鳥によって散布され、鳥の腸を通らないと発芽できないことが実験的に確かめられている（Yagihashi et al. 1998）。また、本調査の結果から、風散布種子と考えられるアカマツの実生の密度は樹冠下とギャップで有意に異ならなかった。樹冠は鳥の止まり木の役割を果たすので、これらの点も、樹冠下にナナカマドの実生が多い原因が種子散布にあるという説の傍証となる。

冷温帯に生育し、ナナカマドと同様に遷移初期の樹林を構成するヤマウルシの種子もギャップより樹冠下に多いことが、実際に散布種子をカウントすることによって確かめられている（Nishi and Tsuyuzaki 2004）。陽樹であるヤマウルシは樹冠下よりギャップで良く成長することから、樹冠下へのより多い種子散布はそこでの実生数に必ずしも反映されないというが（Nishi and Tsuyuzaki 2004）、ナナカマドは耐陰性があるので（Koike 1988）、樹冠下への選択的な種子散布が樹冠下とギャップの間の実生数の差に影響する可能性はある。

一方で、アカマツの樹冠下にナナカマドの実生や若木が多い原因をこの選択的な種子散布のみに帰するのは正しくない。本調査で得られた結果のように、ナナカマドの生育速度がギャップと樹冠下で違わないと仮定すると、低い個体密度ながらもギャップで生育するナナカマドの実生のサイズが樹冠下のナナカマドのそれと同じでなければならない。しかし、実際にナナカマドの樹高を両者で比較すると、樹冠下のナナカマドはサイズの変動が大きく、特に樹高の最大値が高いことが分かる（図6）。

このような相容れない結果に矛盾のない説明を与えるためには、少なくとも2つの可能性について検討する必要がある。第一の可能性は個体の枯死に関する。本調査では種ごとに個体群全体の成長速度と立地の関係を解析したが、個体群のうちで生存する個体が特定の成長速度を持つ個体に偏る場合には、個体群全体の成長速度を比較しても有用な情報は得られない。この場合、対象を生存性が高い個体に絞って樹冠タイプ間の成長速度の比較を行うべきであるが、そのためには枯死のデータを得るための個体の追跡調査が必須となる。

第二の可能性は遷移進行に伴う成長速度の変化である。本調査では裸地率が約 4 割に減少した 2010～2011 年における成長速度の比較から、その値に対して樹冠タイプの影響がないとしたが、この結果が、現在アカマツの樹冠下で生育する高樹高のナナカマドが加入した頃の成長速度の違いにも当てはまる訳ではない。遷移開始後 20 年の頃は、樹冠を欠いた場所の多くで土砂と岩塊がむき出しになっていたが (Makita 1973)、近年林冠の閉鎖を間近にして、樹冠を欠いた場所でも地表に草本植物の生育がかなり見られるようになっており (斎藤 2012)、また、周囲の樹冠との距離も近くなっている。この点を考慮すると、より早期に侵入したナナカマドの場合には、その成長に対して樹冠がより促進的に作用したかもしれないが、現在ではギャップと樹冠下の間で実生の環境があまり変わらない可能性がある。Callaway et al. (2002)は、ストレスが高いほど植物間の正の相互作用が強いと述べている。

遷移的に先行する 1888 年泥流上のアカマツ林の高さは 20m を超え、林冠は閉鎖し、亜林冠層に多くの高木種が生育している。これらの亜林冠層構成種の幹の位置は種ごとに異なっているが、特にナナカマドの幹の分布はアカマツのそれと正の関係にあることが知られていた (Tsujimura and Hara, 1995)。しかし、その原因はこれまで全く不明であった。横山 (2009)と本研究の結果から、この正の関係が、樹木の加入期における現象が長期間保存されたことによること、すなわち、遷移に伴って形成される森林群落の構造が、構成樹木の加入時にある程度決定されること、また、その加入には生物間の相互作用が関わっていることが示唆された。しかし、このナナカマドの特徴的な侵入に働く要因としては、鳥による種子の特異的な散布とアカマツの樹冠による実生の保護の両方にまだ可能性が残されている。これを確かめるためには、侵入初期の状態にある場所で個体の追跡調査を行い、さらに新たな知見を加える必要がある。

引用文献

- Bazzaz, F.A. (1998) *Plants in changing environments : linking physiological, population, and community ecology*. Cambridge Univ. Press.
- Callaway, R.M. (1998) Positive interaction among plants. *Botanical Review*, 61: 306-349.
- Callaway, R.M. and Walker, L.R. (1997) Competition and facilitation: a synthetic approach to interactions in plant communities. *Ecology*, 78: 1958-1965.
- Callaway, Brooker, R.W., Choler, P., Kikvidze, Z., Christopher C.J., Lortiek, C.J., Michalet, R., Paolini, L., Pugnaireq, E.I., Newingham, B., Aschehoug, E.T., Armas, C., Kikidze, D. and Cook, B.J. (2002) Positive interactions among alpine plants increase with stress. *Nature*, 417: 844-848.
- Cowles, H.C. (1899). The ecological relations of the vegetation on the sand dunes of Lake Michigan. *Bot. Gaz.*, 27: 95-117, 167-202, 281-308, 361-391.

- 広木詔三 (1978) 裏磐梯における二次泥流上の植物群落. 吉岡邦二博士追悼植物生態論集, 346-355.
- Hiroki, S. (1979) Ecological studies of the plant communities on the Urabandai mudflows. *Ecological Review*, 19(2): 89-112.
- Koike, T. (1988) Leaf structure and photosynthetic performance as related to the forest succession of deciduous broad-leaved trees. *Pl. Sp. Biol.* 3: 77-87.
- Makita, H. (1973) Plant invasion upon newly-born surfaces: an example from the Bandai-san Meiji crater, Fukushima prefecture. *Science Report of Tohoku University. 7th Series Geography*, 24:11-24.
- 丸田英明 (1968) 裏磐梯泥流に関する若干の考察. *地理学評論*, 41 : 465-469.
- Nishi, H. and Tsuyuzaki, S. (2004) Seed dispersal and seedling establishment of *Rhus trichocarpa* promoted by a crow (*Corvus macrorhynchos*) on a volcano in Japan. *Ecography*, 27: 311-322.
- 大矢 暁・羽田 忍 (1955) 磐梯山カルデラ壁の崩壊. *地質学雑誌*, 61: 87.
- R Development Core Team (2012) R: a language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <http://www.R-project.org>
- 斎藤洋平 (2012) 遷移初期地におけるナナカマドの実生・若木の成長に与える高木種の影響. 山形大学理学部生物学科平成 23 年度卒業論文.
- Sekiya, S. and Kikuchi, Y. (1890) The eruption of Bandai-san. *The Journal of the College of Science, Imperial University, Japan*, 3: 91-172.
- Tagawa, H. (1964) A study of the volcanic vegetation in Sakurajima, south-west Japan. I. Dynamics of vegetation. *Mem. Kyushu Univ. Fac. Science, Series E*, 165-228.
- Tezuka, Y. (1961) Development of vegetation in relation to soil formation in the volcanic island of Oshima, Izu, Japan. *Jap. J. Bot.*, 17: 371-402.
- Tsujimura, A. and Hara, K. (1995) The pattern of species association in a successional forest on Mt. Bandai. *Ecological Review*, 23: 101-110.
- Walker, L. and del Moral, R. (2003) *Primary Succession and Ecosystem Rehabilitation*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Yarranton, G.A. and Morrison, R.G. (1974) Spatial dynamics of a primary succession: nucleation. *Journals of Ecology*, 62: 417-428.
- 横山 翔 (2009) 火山泥流上の先駆高木ナナカマドに対する上層木の影響と其の変化. 山形大学大学院理工学研究科生物学専攻平成 20 年度学位論文.
- 吉井義次 (1939) 火山植物群落の研究(1). *生態学研究*, 5: 204-217.