

1998年に西興部で発生した山火事後の森林の再生動態

真坂一彦*・山田健四*・大野泰之*

Stand dynamics after a fire at Nishiokoppe in 1998

Kazuhiko MASAKA* and Kenji YAMADA* and Yasuyuki OHNO*

はじめに

山火事後の森林の再生過程に関する研究の多くは、ステップや地中海性気候の地域、北方林など、自然状態において山火事発生の頻度が高く、樹木が山火事に適応した特性を獲得し、景観が山火事によって維持されているような生態系 fire prone ecosystem を対象に行なわれている (e.g. Gill and Ashton, 1968; 飯泉, 1991; Lloret *et al.*, 1999; López-Sori *et al.*, 1992; Moritz and Odion, 2005; Trabaud and Lepart, 1980; 津田, 1995; Uemura *et al.*, 1990)。しかし、冷温帯や熱帯降雨林など、湿潤と考えられる地域においても山火事は多く発生し、森林に多大な影響を与えている (e.g. 飯泉, 1991; Kauffman, 1991; 中静, 2004)。これらの地域における山火事の発生原因の多くは人為的なものである。

たとえば、1998年4月21日、網走支庁管内西興部村で山火事が発生し、約45haの森林が焼失した。この山火事の発生原因は、野外におけるゴミ焼きからの飛び火だった (北海道水産林務部, 1999)。山火事発生の当日、西興部ではフェーン現象によって乾燥した西よりの強風が吹き、気温が27.9℃まで上がっていた。近隣の雄武でも気温が28.1℃、最大瞬間風速が25.3m/秒、紋別では気温が30.3℃、最大瞬間風速が20.3m/秒という高温・強風の気象条件だった。このように、湿潤な地域であっても、まれに極度の乾燥状態になることがあり、このようなときに人為的に山火事が発生しやすい。山火事後、被災地は自然の推移に任されることもあり、北海道の場合、山火事跡地はミズナラ林やウダイカンバ林などになることもあるが、森林が回復せず、ササ原になってしまうことも多い (Takaoka and Sasa, 1996)。このような遷移の方向性の違いは、山火事の規模や山火事後の樹木の被災状況だけでなく、実生更新や萌芽更新の状況など、森林再生過程の初期段階に大きく影響を受けると推察される (e.g. Viereck, 1973)。しかし、山火事の非常習地域における山火事後の森林再生過程の初期段階に関する調査・研究はほとんどない。

そこで本研究では、西興部村で1998年に発生した山火事跡地において、山火事後の森林再生過程に関する基礎的資料を得ることを目的に、林冠木の生残状態の推移と萌芽枝発生状況、萌芽枝数の推移、そしてササの回復状況に関する調査を行なった。なお、この研究の一部は、すでにMasaka *et al.* (2000, 2004) において公表されているが、ここでは未公表のデータも加え、山火事発生年の1998年から8生育期間を経た2005年までの森林再生過程を概観する。

調査地と調査方法

調査は、西興部村内のミズナラ *Quercus mongolica* var. *grosseserrata* (Blume) Rehd. *et* Wilson とシラカンバ *Betula platyphylla* var. *japonica* (Miq.) Hara が優占する広葉樹二次林で行なった。山火事前のこの林分には、他にハリギリ *Kalopanax pictus* Nakai, ホオノキ *Magnolia obovata* Thunb., ハウチワカエデ *Acer japonicum* Thunb., エゾヤマザクラ *Prunus sargentii* Rehd. がわずかに混交していた。

* 北海道立林業試験場 Hokkaido Forestry Research Institute, Bibai, Hokkaido 079-0198

[北海道林業試験場研究報告 第43号 平成18年3月, Bulletin of the Hokkaido Forestry Research Institute, No.43, March, 2006]

この二次林は、1998年4月21日に発生した山火事に罹災した。網走管内では、春季に南から西よりのフェーン型の強風が吹くことが多く（大川，1992），これがこの地域における山火事発生の一因になっている。

1998年7月，地表火によって林床植生の地上部が全て焼失した丘陵尾根の平坦地に80m×10mの調査区を設定し，調査区内に出現したすべての樹木個体にナンバー・テープを付けて識別し，胸高直径と位置，地際からの萌芽枝root collar sproutの発生本数を測定した。発生した萌芽枝は，成長とともに大きくなり，枝としてではなく個体として振舞うようになる（cf. Silvertown, 1980）。それゆえ，以後，萌芽枝は娘ラメットsister ramet，その娘ラメットを発生させた親木という意味で用いるとき，親木を母ラメットmother rametと呼ぶことにする（補記参照）。

山火事によると考えられる樹冠の枯損の程度は，個体によって大きく異なっていた。そこで，出現数の多かったミズナラとシラカンバについて，樹冠に占める残存葉量の程度（残存度survival score; S_{1998} ）を0～4までの5段階に分類して記録した。このとき，0は樹冠に葉群がなく枯死したものとみなせる状態，1は樹冠全体の25%未満まで葉群が減少している状態，2は部分的に葉群が減少し，樹冠の25%～75%が残っている状態，3は被災したものの，75%以上の葉群が残っている状態，そして4は無傷に見えるもの，とした。3生育期間を経た2000年9月，再び残存度（ S_{2000} ）を記録し，樹高1.3m以上の娘ラメットの樹高を測定した。樹高1.3m以上の娘ラメットを対象としたのは，その樹高以下の娘ラメットがほとんど認められないうえ，林床のクマイザサ群落の稈高が1m以上に回復したため，被陰によって樹高成長がほとんど期待できないことによる。また，8生育期間を経た2005年10月，林冠木の生残を記録し，娘ラメットの樹高を測定した。

調査区の近傍にはヤマナラシ*Populus sieboldii* Miquelの林冠木が3本生育していた。山火事直後，調査区内には，ヤマナラシの稚樹が多数発生しているのが観察された（写真-1，図-1）。ヤマ



写真-1

山火事後に発生したヤマナラシの娘ラメット
(1998年6月撮影)

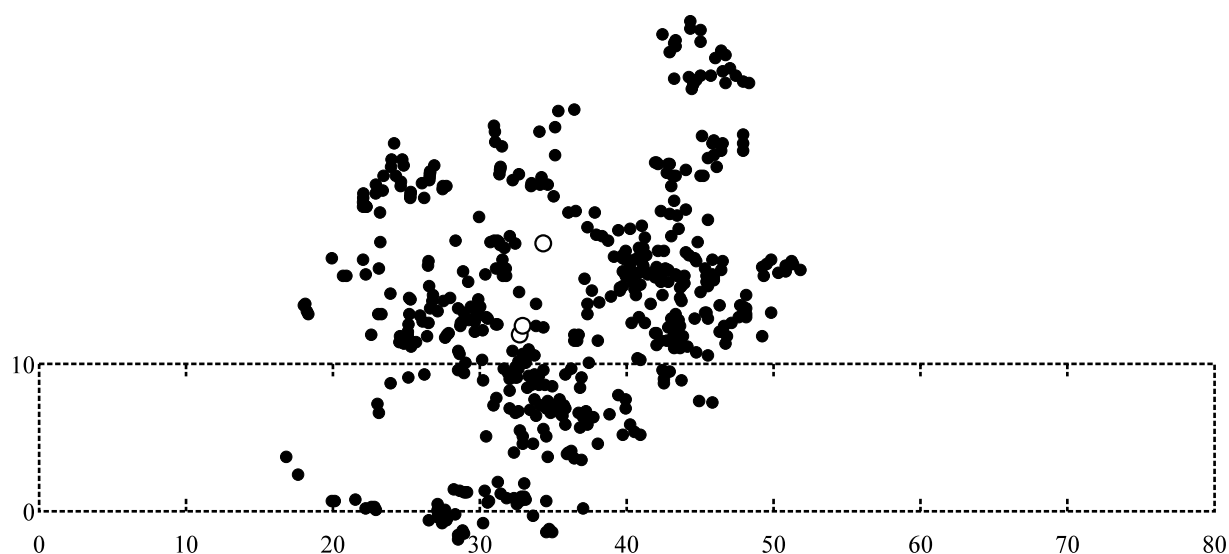


図-1 山火事直後（1998年7月）におけるヤマナラシの娘ラメットの発生位置

●，娘ラメットの発生位置；○，母ラメットの位置。破線枠は調査区（80m×10m）を表す。

ナラシの種子は5月～6月に成熟するが(森, 1991), 現地では6月の時点で樹高がすでに30cmに達するものが多数あり, また風散布種子であるにもかかわらず, 稚樹の発生位置がヤマナラシ林冠木から20m以内の範囲でしかなかったため(最長距離は18.1m), これらの稚樹はヤマナラシの林冠木の根萌芽root suckeringによる娘ラメットである可能性が高い。それゆえ, 以後, 調査地に出現したヤマナラシの稚樹は根萌芽による娘ラメットとして扱うこととした。ただし, 3本の林冠木が, 互いに同一ジェネットgenetであるかどうかは不明である。1998年7月, ヤマナラシの娘ラメットの発生位置と発生本数を記録した。2000年9月には樹高が2mを超えた娘ラメットについて, 樹高と位置を測定し, ナンバー・テープを付けて特定した。8生育期間を経た2005年10月にも樹高が2mを超えたものについて樹高を測定し, ナンバー・テープを付けた。このとき, 2000年の調査時に付けたナンバー・テープが2005年調査時に残っているものについては, 併せてナンバーを記録した。

クマイザサ*Sasa senanensis* (Fr. et Sav.) Rehd.の回復過程については, 調査区の長辺において10m間隔で1m×1mの方形区を設定し(8ヵ所), 方形区内の稈数と稈高上位10位までの稈高を測定した。測定は1998年7月, 1999年8月, 2000年9月, 2005年10月の4回であるが, 一回目の調査に先立って6月に現地を踏査した際, ササの発生がほとんどなかったことを観察している。

結果と考察

1) 林冠木の動態

山火事により, 小径階の個体が多く焼失したが, 樹種によっても被害の状況が大きく異なる様子が観察された。たとえばシラカンバは57個体中, 山火事により16個体がただちに枯死したが, ミズナラでは36個体中, 4個体が枯死しただけだった(図-2)。シラカンバでは, 火に炙られたとみられる樹幹から樹液が噴出した跡などが観察された(写真-2)。

山火事後のミズナラの個体数は, 2000年時には19個体まで減少し, 2005年時には16個体になっていた(図-2)。2000年時におけるミズナラの枯死は, 山火事直後の樹冠の残存度が $S_{1998} = 2$ 以下のものに集



写真-2

樹幹から樹液が吹き出したシラカンバ
(1998年6月撮影)

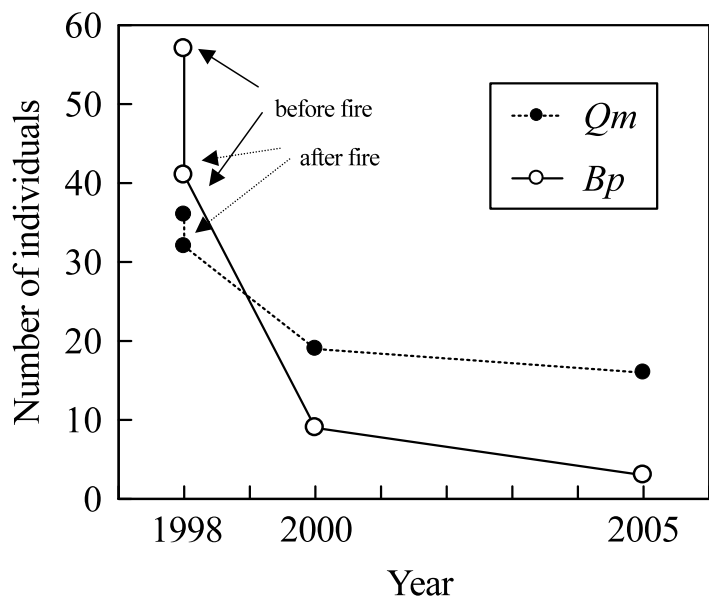


図-2 シラカンバ・ミズナラ林冠木の8年間の幹数動態

中していた (Masaka *et al.*, 2004)。ミズナラでは、個体サイズが小さいものほど山火事の被害を受けやすい傾向が認められた (図-3)。個体サイズが小さいものは樹皮厚が薄いため (佐藤, 1985), このようなサイズ関連性には樹皮厚が関与していると考えられる。なお, Pausas (1997) によると, コルクガシ *Quercus suber* では同じ直径サイズでも, 樹皮が厚い個体の方が山火事の傷から回復しやすいという。一般に, コナラ属樹種は他の樹種よりも樹皮が厚く, 萌芽能力が高いため, 山火事に対する耐性が高いと考えられている (Lorimer, 1985)。ただし, 2000年調査時に生残していたミズナラ樹幹には, ヒラタケやカイガラタケ, ニカワタケなどの子実体の発生がみられた (Masaka *et al.*, 2004)。ミズナラはシラカンバに比べて比較的多数の個体が生残していたが, 山火事直後, 及び3生育期間を経た時点での樹冠の残存度が高かった個体 ($S_{2000} = 4, 3$) でも, 上述のような菌類の子実体が観察された。このような菌類による腐朽が, 山火事後のミズナラの生残に大きな影響を与えている可能性がある。山火事が発生した直後に感染して, 翌々年に子実体が出てきたとは考え難いので, 山火事前から感染していた菌が, 山火事による衰退を契機に子実体を形成させたのではないかと推察される。山火事 (または焚き火) に関連した腐朽菌の発生については, 日本のクロマツ海岸林やシベリアのタイガでも報告されている (佐藤 他, 1974; Zabelin, 1979)。

一方, シラカンバの場合, 個体サイズと山火事の影響はミズナラほど顕著ではない (図-3), 山火事直後に樹冠の残存度が高かった個体 ($S_{1998} = 4$ や 3) でも, ほどなく枯死する個体が続出した (Masaka *et al.*, 2004)。当初57個体あったシラカンバ林冠木は, ミズナラ以上に急激に個体数を減少させ, 2000年時には9個体, 2005年時には3個体まで減少した (図-2)。シラカンバなどのカバノキ属は火災に弱いと考えられ, 山火事直後に樹冠が健全であったとされた個体も, しばらくすると枯死することが報告されている (Kramer and Kozlowski, 1979; 笹 他, 1992)。また本調査区では, 枯死木にツリガネタケの子実体が多数発生しているのが観察された (Masaka *et al.*, 2004)。

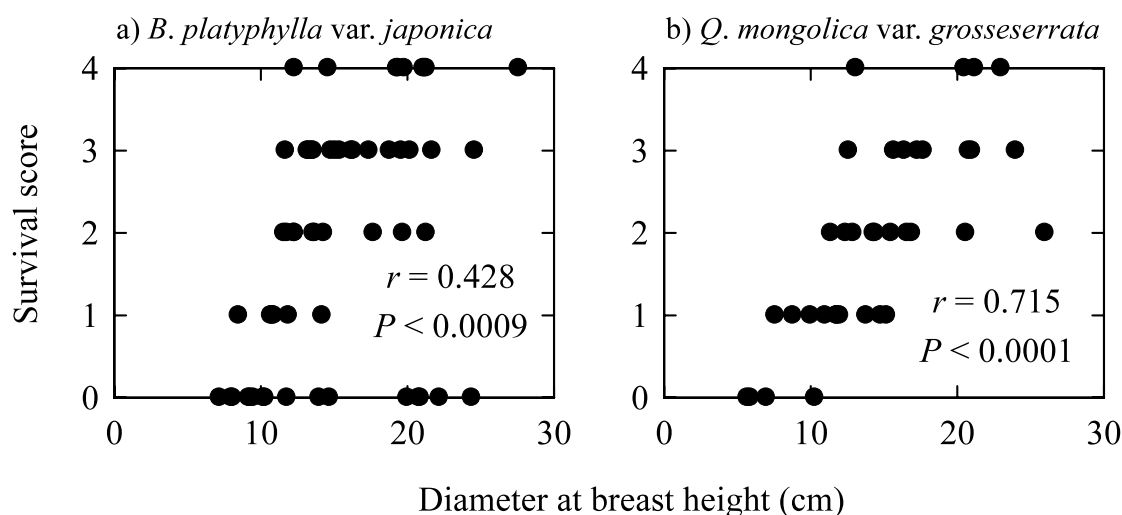


図-3 山火事直後における個体サイズと残存度 S_{1998} の関係

2) 娘ラメットの動態

2-1 山火事直後の娘ラメットの発生状況

山火事直後, 林冠構成木の地際からは多数の娘ラメット (萌芽枝) が発生しているのが観察された (写真-3)。多数の娘ラメットが発生した要因の一つには, 山火事の発生時期が大きく関与していると考えられる。すなわち, 今回の山火事は道北地域における落葉広葉樹の開葉前に発生したため, 地上部が山火

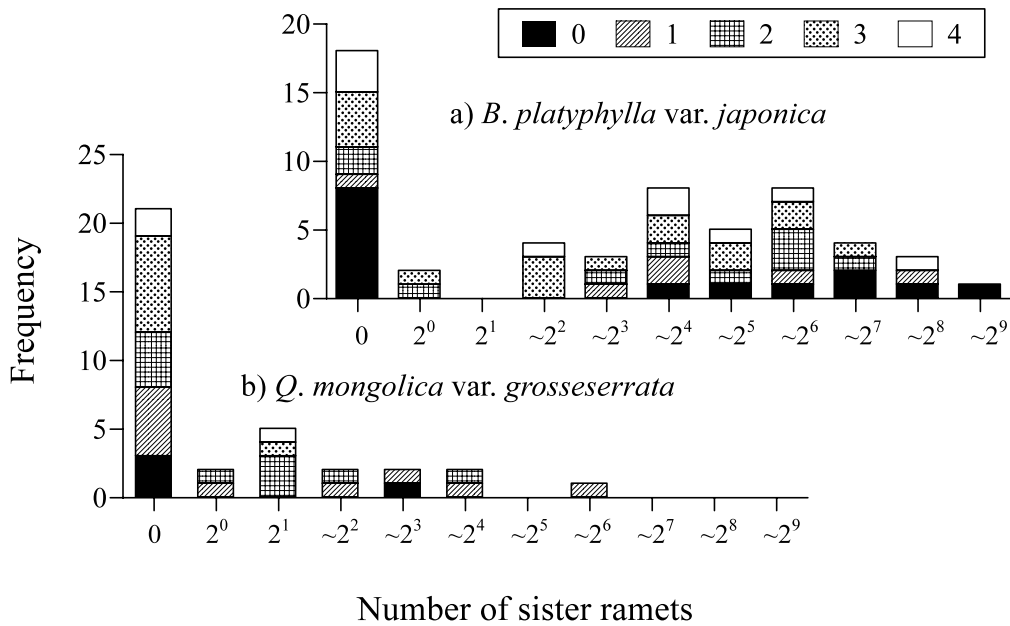


図-4 山火事直後（1998年7月）における残存度 S_{1998} ごとの娘ラメット発生本数ヒストグラム
残存度は本文参照. Masaka *et al.* (2000)より改図.

事によって焼失しても、娘ラメットを発生させるだけの資源を根系部に多量に蓄積していたと考えられるのである (cf. Clark and Liming, 1953; Malanson and Trabaud, 1988)。このような萌芽能力の季節的变化は、もちろん山火事によるものだけでなく、伐採時期の違いでも報告されている (e.g. Babeux and Mauffette, 1994; Johansson, 1992a, b)。

シラカンバの場合、各母ラメットからの娘ラメットの発生数の頻度分布が、0、もしくは多数発生するというような二山型を呈し (図-4)、最多



写真-3

山火事後に発生したミズナラの娘ラメット (1998年6月撮影)

で296本の娘ラメットが発生していた。多数の娘ラメットの発生には、地際付近におけるbud clusterの発達 (Kauppi *et al.*, 1987, 1988; Paukkonen and Kauppi, 1998; Rinne and Kauppi, 1987) が寄与していると考えられる。Bud clusterとは、子葉や微小葉などの葉腋に形成された腋芽が、開芽することなく幹の肥大成長に合わせて樹皮付近に留まるように伸長成長し、その途中に多くの芽に分化して形成された芽の集合体のことをいう。長谷川 (1984) は、カシワ *Quercus dentata*において同様な芽の集合体の形成過程を解剖学的に観察し、その集合体を芽域と呼んだ。今回対象としたシラカンバにおいて娘ラメットの発生数が二山型になったのは、bud clusterの発達の有無が関与していると予想される。母ラメットの胸高直径が大きいほど、そして樹冠の残存度が低いほど娘ラメットの発生数が多い傾向が認められた (Masaka *et al.*, 2000)。母ラメットのサイズと娘ラメットの発生数の間の正の相関関係については、他の樹種でも報告がある (Jones and Raynal, 1987; Giovannini *et al.* 1992)。ただし、サイズがあまりに大きくなると、地上部の娘ラメットが大きな根系の維持呼吸等を賄うことができなくなるため、萌芽能

力が却って低下することもある (Peterson and Pickett, 1991)。本調査区内に出現した母ラメットの胸高直径は最大で27.6cmだったので、それ以上のサイズ階にあるシラカンバがどのように振舞うかは現時点では不明である。一方、樹冠の残存度と娘ラメットの発生数の関係については、熱帯降雨林においても、山火事の影響をもっとも強く受けた母ラメットほど娘ラメットの発生が多かったという報告がある (Kauffman, 1991)。なお、今回の山火事の場合、発生時期が4月中旬であったため、残存度と娘ラメットの発生数の関係には開葉フェノロジーの個体間差が関与している可能性が指摘される。つまり、残存度が高い母ラメットにおいて娘ラメットの発生数が少なかったのは、山火事発生までに、開葉のために樹冠に資源の多くを移動させており、逆に、残存度が低い母ラメットで娘ラメットの発生数が多かったのは、開葉のための資源がまだ根系に多く残っていた可能性がある。

ミズナラの娘ラメットの発生数には、シラカンバで認められたような規則性はとくに認められなかった (Masaka *et al.*, 2000)。これは、シラカンバなどに比べて、樹体が著しく損傷を受けた個体が少なかったためではないかと考えられる。また、樹幹から多数の後生枝が発生しているのが確認されたため、今回の山火事では、ミズナラは萌芽更新よりも樹冠の回復に資源を配分していることが示唆される (Masaka *et al.*, 2004)。

他の種については、サンプル数が少ないためにシラカンバやミズナラのような検討はできないが、ハリギリの場合、山火事直後の娘ラメット発生は観察されず、翌年の1999年に初めて観察された。

2-2 娘ラメットの生残・成長に対する母ラメットの影響

3生育期間を経た2000年9月に調査した際、シラカンバとミズナラの娘ラメットの最大樹高は、シラカンバが2.44m、ミズナラが1.80mだった。シラカンバの娘ラメットの生残数、ならびに成長量に影響を与えた効果を重回帰分析によって評価したところ、山火事直後の残存度と3生育期間における残存度の回復方向への変化の程度が正の効果を、山火事直後に発生した娘ラメット数と母ラメットのサイズの指標である胸高直径が負の効果を与えていることが示唆された (Masaka *et al.*, 2004: 補注; 山火事直後に発生した娘ラメット数については対数変換をしており、重回帰分析の結果、係数が1未満になった)。この結果は、当初に樹冠が影響を受けなかった母ラメットや、被災から回復できた母ラメットにおける娘ラメットの生残率が上がり、成長が促されたことを示唆している。一方、大きなサイズの母ラメットほど娘ラメットが根系を支持できず (Peterson and Pickett, 1991)、また発生数が多かった母ラメットほど娘ラメット間での資源配分競争が厳しくなった (Vilá and Terradas, 1995) ために、娘ラメットの生残率が下がり、成長が抑制されたものと推察される。母ラメットの生育状態が娘ラメットの生残や成長に影響することについては、アメリカブナ *Fagus grandifolia* でも報告されている (Jones and Raynal, 1987)。ミズナラの場合、娘ラメットを持っている母ラメットが3個体しかなかったため、統計的な傾向は解析できなかった (Masaka *et al.*, 2004)。

2-3 山火事から8生育期間後における娘ラメットの生残状況

2005年に調査した際、調査区内には6樹種の娘ラメットが生残していた。そのうち、ヤマナラシは根萌芽によるものであり、15本観察された。他の樹種は、ミズナラの場合、母ラメット11個体に生残しており、同様にシラカンバが18個体、ハウチワカエデが1個体、ハリギリが5個体、ホオノキが1個体に娘ラメットが生残していた。ただし、娘ラメットを発生させた母ラメットが2005年時に生残していたのは、ミズナラが5個体、シラカンバが2個体に過ぎず、他の3樹種については全て枯死していた。それゆえ、ほとんどの娘ラメットは、2005年時には母ラメットからの資源の転流を受けることがない完全に独立した状態になっているといえる。また、ミズナラの場合、山火事直後に15個体の母ラメットから娘ラメットが発生していたが、そのうち4個体の母ラメットから発生した娘ラメットは全て枯死した。シラカンバの場合はさらに生残率が低く、山火事直後に37個体の母ラメットから娘ラメットの発生が認められたが、そのうち19個体の母ラメットにおいて全ての娘ラメットが枯死した。

2005年時における娘ラメットの最多生残数は、ミズナラが6本、シラカンバが4本、そしてハリギリが

3本だった。とくにシラカンバの場合、山火事直後には最多で296本も娘ラメットが発生していたにもかかわらず、そのほとんどは枯死してしまった。

2005年時の娘ラメットの樹高階別出現頻度分布を図-5に示す。全体的に、もともと調査区内にはなかったヤマナラシが、頻度分布図上での上層を占めていた。ミズナラは1.5m~2.0m階に集中し、シラカンバはミズナラよりは広い範囲に分布していた。各樹種における娘ラメットの最大樹高は、ミズナラが2.77m、シラカンバが3.64m、ハウチワカエデが1.81m、ハリギリが2.15m、ホオノキが3.89m、そしてヤマナラシが4.40mだった。ミズナラの場合、伐採など地上部を除去した後に発生する娘ラメットは、通常、8生育期間も経れば樹高2m以上にはなる。本調査区において、樹高が2mに達していなかった娘ラメットが多かったのは、生残している母ラメットとのあいだにおける資源配分競争の影響ではないかと推察される。

3) ヤマナラシの娘ラメットの動態

3-1 ハコヤナギ属樹種の山火事への応答

ヤマナラシが生育する森林内において、山火事後にヤマナラシが根萌芽することは、古くは小平(1937)や油津・田端(1964)による報告がある。ハコヤナギ属樹種の根萌芽に関する研究については、北米でもっとも多く行なわれている(e.g. Brodie *et al.*, 1995; Cumming *et al.*, 2000; Greene and Johnson, 1999; Kemperman and Barnes, 1976; Lavertu *et al.*, 1994; Zahner and DeByle, 1965)。北米では、山火事によって針葉樹がなくなるとハコヤナギ属樹種が純林を形成しやすい。航空写真によってハコヤナギ属樹種のクローン林の面積を判読したKemperman and Barnes (1976)によると、ある1クローンの占有面積は43ha(ラメット数は約47000本)に達したという。Kemperman and Barnes (1976)は他に、ミシガン州での例として、*Populus tremuloides*と*P. grandidentata*の平均的な占有面積がそれぞれ0.02~0.03haと0.00034~2.1ha、ミネソタ州での例として、*P. tremuloides*と*P. grandidentata*の平均クローン面積がそれぞれ1.64haと1.15haで、最大では14.4haだったことを紹介している。もちろん、山火事直後に数十haもの範囲で一斉に娘ラメットが発生したとは考え難いので、最初の小さな一斉林から徐々に拡大したのだろう(e.g. Brodie *et al.*, 1995)。ただし、Kemperman and Barnes (1976)で扱われている林分は、林分を構成するラメットについて同一ジェネット判別が行なわれていないため、実際のところ本当に単一のクローン(創始者が1個体)であるのかどうかは不明である。ハコヤナギ属の根萌芽について根系を掘り取って確認した例は、小平(1937)や油津・田端(1964)、Zahner and DeByle (1965)、Barnes (1966)など、わずかしなない。これらのうち、小平(1937)は、発生位置の母ラメットからの最長距離が17.5mだったことを報告している。西興部村で行った本研究では、1998年の娘ラメットの発生時から発生位置を特定して2005年まで追跡したが、各調査時における娘ラメットの発生範囲は、1998年の発生範囲を超えることはなかった。本調査区でのヤマナラシの占有面積を単純計算すると、約0.1ha($\approx 18.1^2 \times \pi$)ということになる。

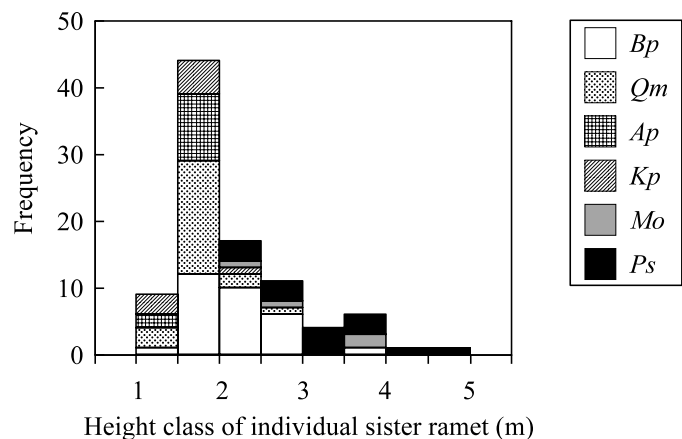


図-5 2005年時の調査区内における各樹種から発生した娘ラメットの樹高階別本数ヒストグラム

ヤマナラシは樹高2m以上を対象にし、その他の樹種は樹高1.3m以上を対象にした。樹種略記号：Bp, シラカンバ；Qm, ミズナラ；Ap, ハウチワカエデ；Kp, ハリギリ；Mo, ホオノキ；Ps, ヤマナラシ。

3-2 娘ラメットの木数動態と樹高成長

本調査地（調査区とその近傍）における山火事直後のヤマナラシの娘ラメット発生数は942本だった（図-1参照）。北米におけるハコヤナギ属樹種の娘ラメットの発生数は、地表のリター量と関係があり、リター層が厚ければ発生量が少なくなるという（Lavertu *et al.*, 1994）。そのため、山火事後にヤマナラシの根萌芽が旺盛に観られたのは、母ラメットが攪乱を受けたことに加え、地表火によってリター層が焼失したことに影響を受けた可能性も考えられる。

山火事直後に発生した娘ラメットの多くはやがて消失した。山火事後に多数発生した娘ラメットの急速な減少は、カナダ西部における北方林の *Populus tremuloides* でも報告されている（Greene and Johnson, 1999）。西興部の調査区では全数調査ではないが、2005年時に樹高2mを超えていた娘ラメットは146個体だった。2005年時の調査で2000年時のナンバーを確認できた娘ラメット28個体のうち、7個体が枯死し、2個体が倒木の巻き添えとなって倒伏していた。山火事後の森林再生過程では、このような立枯れ木の倒伏が娘ラメットの動態に大きな影響を与えている可能性がある。2000年時と2005年時の調査では、クマイザサの稈高より低い娘ラメットはほとんど確認できなかったため、根萌芽による新規加入はほぼ終了していると考えられる。なお、ヤマナラシの母ラメットは、2000年調査時には生残していたが、2005年調査時にはすべて枯死していた。

娘ラメットの樹高成長は、2000年時での最大樹高が3.32mに達し、急速な成長が観られたが、2005年時での最大樹高は5.50mであり、成長速度が大きく鈍化していた（図-6）。*Populus grandidentata*の根切り試験を行なったZahner and DeByle (1965)によると、*P. grandidentata*の娘ラメットの成長は、少なくとも25年生までは母ラメットに強く依存しているという。それゆえ、母ラメットからの資源配分が途絶えたことがヤマナラシ娘ラメットの樹高成長の鈍化に強く関与したと予想される。ただし、それでもヤマナラシの娘ラメットの最大樹高は、いずれの調査年においても他樹種の娘ラメットの最大樹高よりも高かった。なお、2000年時の娘ラメットの樹高は、発生位置が母ラメットから遠いほど高い傾向が認められたが ($r=0.427$, $p<0.002$)、この傾向にどのような背景があるのかは不明である。

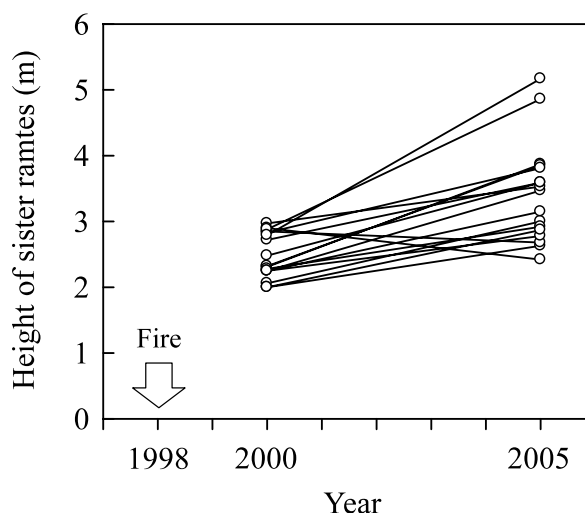


図-6 山火事直後（1998年7月）におけるヤマナラシ娘ラメットの樹高成長曲線

4) ササの回復状況

山火事では林床植生の地上部のほとんどすべてが焼失したが、調査区設定時の1998年7月にはクマイザサの新稈が発生し始めていた（図-7）。人為的に火入れを行なったチマキザサ群落では、火入れ中、地表上11~14cmの気温が700°Cに達したにも関わらず、地表下5cm深における地温には変化がなかったという（内藤ら, 1968）。樹木が萌芽枝を発生させられる程度の損傷しか受けなかった山火事であれば、地表下のササの地下茎は大きな損傷を受けなかったものと考えられる。

山火事前の稈密度と稈高は不明であるが、1999年には、それ以降の調査で得られた値とほぼ同じ程度であったため、山火事後の翌年には、ササ林床はほぼ回復したとみなせる状況になったといえるだろう（図-7）。笹ら（1992）も、道北地方において地上部が焼失したクマイザサ群落の回復過程を調査した結果、

焼失から1ヵ月経過した時点で新稈の発生を認め、山火事の翌年には、稈密度はほぼ回復したことを報告している。東北地方におけるチマキザサ群落における野火跡地においても、急速な稈密度の回復が認められている（内藤ら，1968）。

稈高は調査区内の位置によって大きく異なり、林冠木が多数枯死した40m～80mの区画における稈高（平均1.23m±標準偏差0.22m）が、林冠木が比較的多く残った0m～40mの区画の稈高よりも高い傾向にあった（平均0.87m±標準偏差0.03m）。区画間でのこのような差異は、林冠木の生残状況に関連した光環境の違いを反映していると推察される。

ただし稈密度には、そのような傾向は認められなかった。稈高の違いは種子更新にも影響を与えると予想され、稈高がもっとも低い場所付近ではミズナラの実生がいくつか認められた。

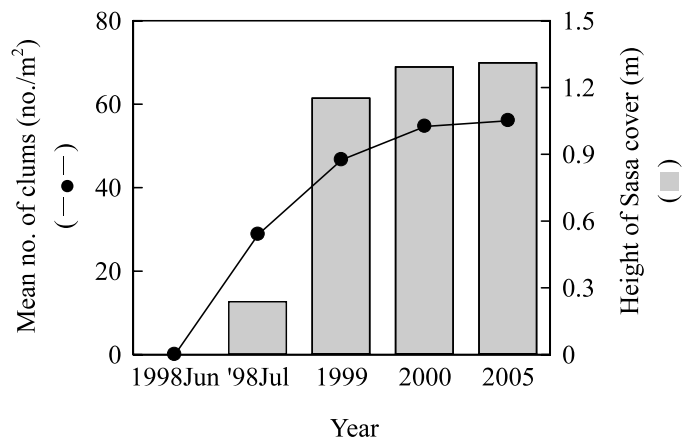


図-7 山火事後のササの稈密度と稈高の8年間の推移

おわりに

西興部村で発生した山火事は、山火事直後だけでなく、その後の8生育期間にわたり、森林の再生動態に大きな負の影響を与えていた。たとえばシラカンバやミズナラは、山火事の発生時に枯死しただけでなく、山火事後も枯死する個体が多数あった（図-2）。また、地際から多数の萌芽枝を出したものの、母幹だけでなく萌芽枝も全て枯死した個体も多数あった。一度、衰退が始まった樹木の回復が非常に困難であることは、Pederson (1998, 1999) によるモデルでも示されている。

今回の調査は、西興部村で1998年に発生した山火事を受けた林分を対象にしたものであり、森林構成種がおもにシラカンバやミズナラといった樹種で、林床はクマイザサが密生しているような林分である。それゆえ、冷温帯林における山火事後の森林の再生動態を把握・予測するためには、今後の追跡調査だけでなく、他地域における調査事例も増やす必要がある（cf. Viereck, 1973）。また、山火事後、生残木の幹に腐朽菌の子実体の発生が多数観察された（Masaka *et al.*, 2004）ことは、山火事後の森林の再生動態に、菌類が大きく関わっている可能性があることを予想させる。それゆえ、山火事等のストレスを誘因とした腐朽菌と樹木個体の関係についても併せて評価する必要があるだろう。

謝 辞

本研究の一連の調査では、梅木清、江川友和、川合由香、故佐藤俊彦、高橋儀昭、本田雅幸の各位に御協力をいただいた（五十音順、敬称略）。(有)北海緑化には調査地提供の便宜を図っていただいた。また、川合由香にはロシア語文献を翻訳していただいた。以上の方々に深謝いたします。

引用文献

- Babeux P, Mauffette Y (1994) The effects of early and late spring cuts on the sprouting success of red maple (*Acer rubrum*) in northwestern Quebec. *Canadian Journal of Forest Research* **24**: 785-791.
- Barnes BV (1966) The clonal growth habit of american aspen. *Ecology* **47**: 439-447.

- Brodie C, Houle G, Fortin M-J (1995) Development of a *Populus balsamifera* clone in subarctic Quebec reconstructed from spatial analyses. *Journal of Ecology* **83**: 309-320.
- Clark FB, Liming FG (1953) Sprouting of blackjack oak in the Missouri Ozarks. US Forest Service, Northeastern Forest Experimental Station Pap. 137.
- Cumming SG, Schmiegelow FKA, Burton PJ (2000) Gap dynamics in boreal aspen stands: Is the forest older than we think? *Ecological Applications* **10**: 744-759.
- Gill AM, Ashton DH (1968) The role of bark type in relative tolerance to fire of three central Victorian eucalyptus. *Australian Journal of Botany* **16**: 491-498.
- Giovannini G, Perulli D, Piussi P, Salbitano F (1992) Ecology of vegetative regeneration after coppicing in *macchia* stands in central Italy. *Vegetatio* **99-100**: 331-343.
- Greene DF, Johnson EA (1999) Modelling recruitment of *Populus tremuloides*, *Pinus banksiana*, and *Picea mariana* following fire in the mixedwood boreal forest. *Canadian Journal of Forest Research* **29**: 462-473.
- 長谷川 榮 (1984) 北海道における天然生海岸林の保全に関する基礎的研究—石狩海岸林におけるカシワ林の構造と更新—. 北海道大学農学部演習林研究報告**41**: 313-428.
- 北海道水産林務部 (1990) 平成10年度 北海道林業の動向. 北海道水産林務部.
- 飯泉 茂 編 (1991) 火の生態学. 東海大学出版会, 東京.
- Johansson T (1992a) Sprouting of 2-to 5-year-old birches (*Betula pubescens* Ehrh. and *Betula pendula* Roth) in relation to stump height and felling time. *Forest Ecology and Management* **53**: 263-281.
- Johansson T (1992b) Sprouting of 10-to 50-year-old *Betula pubescens* in relation to felling time. *Forest Ecology and Management* **53**: 283-296.
- Jones RH, Raynal DJ (1987) Root sprouting in American beech: production, survival, and the effect of parent tree vigor. *Canadian Journal of Forest Research* **17**: 539-544.
- Kauffman JB (1991) Survival by sprouting following fire in tropical forests of the eastern Amazon. *Biotropica* **23**: 219-224.
- Kauppi A, Rinne P, Ferm A (1987) Initiation, structure and sprouting of dormant basal buds in *Betula pubescens*. *Flora* **179**: 55-83.
- Kauppi A, Rinne P, Ferm A (1988) Sprouting ability and significance for coppicing of dormant buds on *Betula pubescens* Ehrh. stumps. *Scandinavian Journal of Forest Research* **3**: 343-354.
- Kemperman JA, Barnes BV (1976) Clone size in American aspen. *Canadian Journal of Botany* **54**: 2603-2607.
- 小平元次 (1937) ヤマナラシの分蘖更新について. 日本林学会誌 **19**: 473-482.
- Kramer PJ, Kozlowski TT (1979) Physiology of woody plants. Academic Press, New York.
- Lavertu D, Mauffette Y, Bergeron Y (1994) Effects of stand age and litter removal on the regeneration of *Populus tremuloides*. *Journal of Vegetation Science* **5**: 561-568.
- Lloret F, Verdu M, Flores-Hernández N, Valiente-Banunet A (1999) Fire and resprouting in Mediterranean ecosystems: Insight from an external biogeographical region, the mexical shrubland. *American Journal of Botany* **86**: 1655-1661.
- López-Soria L, Castell C (1992) Comparative genet survival after fire in woody Mediterranean

- species. *Oecologia* **14**: 267-278.
- Lorimer CG. (1985) The role of fire in the perpetuation of oak forests. In: Johnson JE, ed. *Challenges in oak management and utilization*. University of Wisconsin, Madison: Cooperative Extension Service, 8-25.
- Malanson GP, Trabaud L (1988) Vigour of post-fire resprouting by *Quercus coccifera* L. *Journal of Ecology* **76**: 351-365.
- Masaka K, Ohno Y, Yamada K (2000) Fire tolerance and the fire-related sprouting characteristics of two cool-temperate broad-leaved tree species. *Annals of Botany* **85**: 137-142.
- Masaka K, Ohno Y, Yamada K (2004) Succession of canopy trees, and growth of sprouts subject to change of the parental tree condition after fire. *Journal of Forest Research* **9**: 271-275.
- 森 徳典 (1991) 北方落葉広葉樹のタネ—取扱いと造林特性—. 北方林業会, 札幌.
- Moritz MA, Odion DC (2005) Examining the strength and possible causes of the relationship between fire history and Sudden Oak Death. *Oecologia* **144**: 106-114.
- 内藤俊彦・岩波悠紀・飯泉 茂 (1968) 野火がチマキザサの再生にあたる影響. 日本生態学会誌**18**: 79-82.
- 中静 透 (2004) 森のスケッチ. 日本の森林／多様性の生物学シリーズ①, 東海大学出版会.
- 大川 隆 (1992) 北海道の動気候. 北海道大学出版会, 札幌.
- Paukkonen K, Kauppi A (1998) Effect of coppicing on root system morphology and its significance for subsequent shoot regeneration of birches. *Canadian Journal of Forest Research* **82**: 1870-1878.
- Pausas JG (1997) Resprouting of *Quercus suber* in NE Spain after fire. *Journal of Vegetation Science* **8**: 703-706.
- Pederson BS (1998) Modeling tree mortality in response to short- and long-term environmental stresses. *Ecological Modelling* **105**: 347-351.
- Pederson BS (1999) The role of stress in the mortality of midwestern oaks as indicated by growth prior to death. *Ecology* **79**: 79-93.
- Peterson CJ, Pickett STA (1991) Treefall and resprouting following catastrophic windthrow in an old-growth hemlock-hardwoods forest. *Forest Ecology and Management* **42**: 205-217.
- Rinne P, Kauppi A (1987) Induction of adventitious buds and sprouts on birch seedlings (*Betula pendula* Roth and *B. pubescens* Ehrh.). *Canadian Journal of Forest Research* **17**: 545-555.
- Sakai A, Sakai S (1998) A test for the resource remobilization hypothesis: Tree sprouting using carbohydrates from above-ground parts. *Annals of Botany* **82**: 213-216.
- 笹賀一郎・佐藤冬樹・藤原滉一郎・山田健四・高岡貞夫 (1992) クマイザサ群落の焼失後3年間の推移. 日本林学会北海道支部論文集 **40**: 50-52.
- 佐藤 明 (1985) 樹皮の厚さと通水特性からみたヤチダモの皮焼け害. 北方林業 **37**: 268-270.
- 佐藤邦彦・横沢良憲・庄司次男 (1974) マツ類の群状枯死を起こす「つちくらげ」病に関する研究. 林業試験場研究報告 **268**: 13-48.
- Sivertown JW (1980) Introduction to plant population ecology. 2nd edit. 「植物の個体群生態学 第2版」河野昭一・高田壯則・大原 雅 共訳, 東海大学出版会.
- Takaoka S, Sasa K (1996) Landform effects on fire behavior and post-fire regeneration in the

- mixed forests of northern Japan. *Ecological Research* **11**: 339-349.
- Trabaud L, Lepart J (1980) Diversity and stability in garrigue ecosystems after fire. *Vegetatio* **43**: 49-57.
- 津田 智 (1995) 火の生態学—植物群落の再生を中心として—。日本生態学会誌 **45**: 145-159.
- Uemura S, Tsuda S, Hasegawa S (1990) Effects of fire on the vegetation of Siberian taiga predominated by *Larix dahurica*. *Canadian Journal of Forest Research* **20**: 547-553
- Viereck LA (1973) Wildfire in the taiga of Alaska. *Quaternary Research* **3**: 465-495
- Vilá M, Terradas J (1995) Sprout recruitment and self-thinning of *Erica multiflora* after clipping. *Oecologia* **102**: 64-69.
- 油津雄夫・田端英雄 (1964) 北見経営区におけるヤマナラシ天然更新 (I)。第75回日本林学会大会講演集: 358-360.
- Zabelin OF (1979) Dynamics of larch stands after fire. In: Scherbakov IP (ed.) Forest fire in Yakutia and its effects to forest ecosystems. Nauka, Novosibirsk, pp87-115 (in Russian).
- Zahner R, DeByle NV (1965) Effect of pruning the parent root on growth of aspen suckers. *Ecology* **46**: 373-375.

補 記

ここではラメット ramet という用語を使用する背景を説明する。萌芽によって発生するシュート，すなわち萌芽枝とは，英語では sprout に相当する。ランダムハウス英和辞典によると，sprout には若い枝という意味がある（たとえば食品のスプラウトは，本葉を出していない子葉のみの実生である）。今回の調査では，山火事後に発生した萌芽枝のその後の動態を追跡した。このとき，萌芽枝が若い枝を意味する以上，生育期間を8年も経て樹高が5 mにも達したようなものを萌芽枝と呼び続けるのは不相当であると考えられる。実際，萌芽更新によって出現した林分を，萌芽再生林とは呼んでも萌芽枝林とはいわない。なお，ニセアカシアの萌芽枝は1年で4 m以上に達する場合があるが，「若い枝」という意味においては「萌芽枝」と呼ぶことに齟齬はない。

実生更新においては，稚樹 seedling が萌芽枝に相当する生育ステージと考えられるが，稚樹は成長して幼木 sapling という生育ステージに進階する。ただし，どのような生育ステージにあったとしても，これらは個体発生学上，個体 individual として取り扱うことができる。一方，萌芽更新においては，実生更新の幼木に相当する生育ステージの呼び習わしはなく，ある程度大きくなってから萌芽幹と呼ぶことが多い。加えて，個体発生学上の個体に相当する用語は日本語にはない。英語では，個体発生学上の個体に相当する用語としてラメットというのがある。したがって，本研究では，発生した萌芽枝のその後の動態を追跡するという意味において，萌芽枝をラメットと呼ぶことにする。なお，この定義は，発生した直後のシュートを萌芽枝と呼ぶことを禁じるものではない。ラメットと呼ぶことは生態学的な表現上，非常に意味のあることで，たとえば本研究の2-2のタイトル「娘ラメットの生残・成長に対する母ラメットの影響」を「萌芽枝の生残・成長に対する生残木の影響」に変更すると，Janzen-Connelモデルにおける萌芽枝と上層木の関係を扱ったものかという誤解を招く可能性が高くなる。しかし，ラメットという用語を用いることにより，萌芽枝とそれを発生させた上層木の関係を対象としていることが明確になり，さらにはその関係が資源を介したものであるという予想が a priori になされる。