

## DEM を用いた秩父天然林における小地形の抽出と ブナとイヌブナの分布特性

石塚 航\*<sup>1</sup>・梶 幹男\*<sup>2</sup>

### Extraction of topographical features in a natural forest in Chichibu using DEM and distributional properties of *Fagus crenata* and *F. japonica* within a local scale

Wataru ISHIZUKA \*<sup>1</sup>, Mikio KAJI \*<sup>2</sup>

#### はじめに

樹木の分布や成長のパターンについては古くから地形との関連性が指摘されており（菊池, 2001）, 地形と樹木の分布やサイズに着目した解析が多く行われてきた（Tanaka, 1985; 杉田ら, 1995; Yamakura *et al.*, 1995; Yamada *et al.*, 1997; Suzuki *et al.*, 2002; 澤田ら, 2005a; Masaki *et al.*, 2005; Noguchi *et al.*, 2007）。近年, GIS (= Geographic Information System) が普及し, これによってより精度の高い地形解析を行うことが可能になってきた。とくに DEM (= Digital Elevation Model) はそのメッシュ解像度の再配列, すなわち 1 方形枠の大きさを調節することによって, たとえば樹木実生の発芽・定着に影響を与えるようなマイクロな地形の起伏凹凸から, ある山腹斜面内における起伏といった小地形スケールの変化, また尾根-谷といった山地特性を識別できるような大スケール（景観スケール）の地形, さらにはもっと大きく, 地理的スケールの地形までを広く扱うことができ, それぞれで地表面の状態を 2 次元的に表現することが可能である。最近では, 例えば小笠原における外来木本種アカギについて, DEM を用いることで分布に有効な地形因子を抽出し（Fukasawa *et al.*, 2009）, これによって得た分布情報を今後の順応的管理に応用する例もみられ（田中ら, 2009）, 非常に有用なツールとなっている。

東京大学大学院農学生命科学研究科附属秩父演習林（以下, 秩父演習林）ではブナ (*Fagus crenata*) - イヌブナ (*Fagus japonica*) - ツガ (*Tsuga sieboldii*) を優占種とした天然林が保存されており, 1994 年に同林分 (6.875ha) を用いて, 太平洋側の山地帯天然林の動態の解明および森林生態系の保全のための基礎資料を得ることを目的とした大面積長期生態系調査プロット (Long-Term Ecological Research site; 以降, LTER-site) が設定された（梶ら, 1997）。以降, 毎木調査を基本とした大規模かつ継続的な調査と定期的な取りまとめが行われている（梶ら, 1997; 澤田ら, 2005a; 澤田ら, 2005b; 澤田ら, 2008）。LTER-site は 25 × 25m のコドラート 110 区画からなり, その設定時に各コドラートの端点の測量が行われ, 格子状の測点からな

\*<sup>1</sup> 東京大学大学院農学生命科学研究科  
Graduate School of Agricultural and Life Sciences, the University of Tokyo

\*<sup>2</sup> 東京大学大学院農学生命科学研究科北海道演習林  
University Forest in Hokkaido, Graduate School of Agricultural and Life Sciences, the University of Tokyo

る地形データも報告されている(梶ら, 1997)。澤田ら(2005a)はこの地形データを用い、樹種別 BA(胸高断面積合計)との関連性を解析しているが、より細かな単木レベルでの分布解析や、さらに新規加入してくる実生の多寡や定着条件を解析するためには、25m メッシュの地形データでは対応に限界がある。この点、高いメッシュ解像度の DEM を整備すれば、必要なスケールの地形データを必要な時に抽出できるため、より汎用性が高まることが予想される。

本研究では、秩父 LTER-site の林分を代表する樹種であり、かつ同属の 2 種、ブナとイヌブナを取り上げ、DEM の適用による分布パターンの解析を試みた。この 2 種については、地理的スケールで見た場合にその分布域が異なり、ブナが主に日本海側に、イヌブナが太平洋側山地に偏って分布していることが知られる(倉田, 1971; 山本ら, 2004; 福島・岩瀬, 2005)。また、ブナが単幹なのに対してイヌブナは多数の萌芽からなる株構造を有し(Ohkubo *et al.*, 1988)、萌芽による個体維持(Ohkubo, 1992)を行うため、生活史特性にも差異がある(澤田ら, 2008)ことが報告されている。両種が同所的に生育する山地帯林において行われた既往研究からは、これら 2 種はマクロスケール(前田・吉岡, 1952; 高杉, 1986; 野嵜・奥富, 1990)、局所スケール(Yoshida and Ohsawa, 1996)のそれぞれで地形に関連した分布特性を示すことが報告され、とくにイヌブナが地形的に限られたところに優占することが指摘された。一方、LTER-site の 25 m コドラート単位において樹木の生育量を用いて行った既往研究からは、必ずしも上述の傾向が明瞭ではないことも示されている(澤田ら, 2005a)。2 種が同一林分に混生するメカニズムを解明するためには、2 種がどのような分布特性をもち、どのような因子に規定されて生育しているのかをより詳細に解析していく必要がある。

そこで本研究では、LTER-site の東側部分を対象として、局所スケールの測量を行うことで新たに DEM を作成し、広範囲にわたるより詳細な地形データを抽出した。そして、これらのデータから、他樹種の影響(たとえば Weiner, 1984)を加味した上で、ブナおよびイヌブナの分布と生育量のそれぞれについて地形がどのような影響を及ぼしているのか検証した。

## 調査方法と解析

### 調査地

埼玉県西部に位置する東京大学附属演習林秩父演習林内のブナ-イヌブナ天然林に設置された LTER-site を対象調査地とした。調査地の林分は荒川支流である入川流域にあり、白泰山(山頂標高, 1794m)から南に派生する尾根の南西側山腹斜面に位置する。調査地は北緯 35° 56', 東経 138° 48' で、調査地の標高は約 1200m ~ 1310m、地形は概して急峻である。調査地斜面下の気象観測所(標高 1160m 地点)における 1993 年 ~ 1999 年の平均気温は 8.9°C で、最寒月(1 月)の平均気温は -3.4°C、最暖月(8 月)のそれは 22.0°C であった。上記 7 年間の月平均気温から求めた暖かさの指数は 67.8°C・月、寒さの指数は -18.9°C・月となり、温量的にみて山地帯中部に位置している。また、年平均降水量は 1416mm、月降水量は 7 月 ~ 9 月に最も多く、冬季には 20 ~ 30cm の積雪をみるが根雪にはならず、冬季に乾燥する典型的な太平洋型の気候域に属している(梶ら, 2001)。林分は概ね閉鎖しており、近年大規模な攪乱は発生していない。LTER-site で優占するのはブナとイヌブナ、およびツガであり、相対優占度(RD)はそれぞれ 25.1%, 27.9%, 17.1% で、これらの 3 樹種で RD 全体の 70.1% を占めている(澤田ら, 2005a)。

本研究で調査したのは、LTER-site (6.88 ha) のうち東側部分、LTER-site のコドラート区割り番号(番号付与の仕方は梶ら(1997)参照)、0199, 0198, 0298, 0299, 0200, 0399, 0300,



### 測点の設置と測量

調査地の測点の設置と測量は2007年12月12～13日、2009年8月27日に、またそれに関連して調査地東側に位置する防鹿柵で囲われた範囲(図-1)の測量を2008年5月27日に行った。測量には、レーザー測距機器(Laser Ace 300)とその固定のための三脚(Slick Pro 200 DX)、専用反射板(PFR-240)と一定高固定のための測高ポールを使用した。測量における基準点は調査地内各コドラートの4隅の杭とし、複数の基準点が設けられた。これら4隅の杭は1994年の大面積長期生態系プロット設定時に測量・設置された(梶ら, 1997)もので、コドラートの東北隅にある杭にそのコドラートと同じ番号が付与されている。測点はそれぞれの基準点から見通せる空間内に無作為に設置され、調査地内および調査地外側のバッファゾーンを網羅するよう、1基準点におおよそ10～20点ほどの測点が設置された。各測点に反射板を据え、レーザー測距機器によって基準点との間の水平距離( $D_{\text{hori}}$ )と垂直距離( $D_{\text{vert}}$ )、方位角( $\theta$ )を測量し、記録した。単位は水平距離、および垂直距離がmで、方位角が北を0とした方位角(degree)である。また、見通しの悪い場所においてはオフセット測量、すなわち、視準可能な測点を經由する測量を行った。

### DEMの生成

測量後、得られた測点データは、次式(1)をもとに東西方向(x)、南北方向(y)、垂直方向(z)の3成分に変換された

$$x = D_{\text{hori}} \times \sin \theta \quad , \quad y = D_{\text{hori}} \times \cos \theta \quad , \quad z = D_{\text{vert}} \quad \dots (1),$$

単位はすべてmである。次に、平面直行座標系で定義された基準点の座標(梶ら, 1997)を用いて、各測点の2次元成分(x, y)を一平面座標の成分(x', y')に変換した。この座標系の基準点(x' = 0, y' = 0)はコドラート0199南西隅の杭(0000)(図-1参照)となる。したがって、基準点とした各杭の座標は、杭(0000)を基準に東西方向および南北方向に水平距離25m間隔で並ぶ。また、垂直方向成分(z)については、過去の調査によって杭(0000)の標高が1218.8mと測定されているため(大場・斎藤, 2006)、この標高値を基準として標高座標(z')を算出した。

また、測定時には不可避の誤差が生じる。測定上の不具合で明らかに座標にエラーがあった点に関してはデータより除外した。今回、1つの基準点からの測点に周囲の基準点も含むように測量しているので、杭の既知座標(2次元成分)、閉合箇所(垂直方向成分)をもとに補正し、補正後の座標を(x'', y'', z'')として定義した。

次に、GIS(TNT mips 7.2, Microlmages, Inc.)上にて、直交座標Cartesian 2D: x, y (meters)、測地系をLocal engineeringとした座標系を定義し、三次元座標(x'', y'', z'')を取り込んだ(以下、地理データの作成と算出にはTNT mips 7.2を用いているが、一部においてArc GIS 9.3(ESRI, Inc.)を使用した)。DEMは各測点のz成分を空間補間(地表面近似)し、任意のサイズのメッシュからなる標高ラスタを生成することで得られる。本研究においては、樹木分布解析に用いるため、LTER-siteの各コドラートが9つ(3×3)の方形メッシュに分割されるよう、コドラート各辺を3等分する8.33m解像度のDEMを生成した。以降、25mコドラートを9分割するこのメッシュを小コドラートと定義する。解析の対象として得られた小コドラートは合計で243区画になる。

また、空間補間はいくつかの手法があるが、今回は測量点間の標高値の高低差を浮き彫りにできるように、生成ラスタに最近接の測点の値から最も大きい影響を受ける算出方法である逆距離法 (TNT mips 7.2) を用いた。このときのパラメータは検索距離 2 セル、距離重みづけ 2 乗とした。

### 地形変量

作成した DEM より地形変量 (Topographic Variables; Yamakura *et al.*, 1995) を抽出した。地形変量には標高のほか、傾斜角度、斜面方位、凹凸度、集水面積等があるが、本調査地が同一山腹斜面であることから、後の解析では傾斜角度と凹凸度の 2 変量のみを使用することとした。抽出には TNT mips のプログラムである、地表面特性解析を用いた。検索セルについては該当コードラートの周囲 8 コードラートとした。なお、凹凸度は、断面曲率 (Profile) と表現される変量で、その値は正值のみでなく負値もとりうる。あるメッシュが正值だった場合は、その地点が周囲と比較して盛り上がった凸地形であることを示し、負値の場合は凹地形を示す。また 0 の場合は平坦な地形、または平行斜面であることを示す。

### 立木位置とサイズ

調査範囲内に生育する優占種、ブナ、イヌブナならびにツガの位置、サイズのデータを新たに整備した。LTER-site 内においては、DBH が 5.0cm を超える幹を対象として毎木調査が行われている (澤田ら, 2005b)。また、その設定時に 0.1m 精度でとられた毎木位置図がある (秩父演習林)。まず、これらのデータを用いて個体情報を抽出した。個体情報については、公表されている最近年 (2005 年) の毎木資料をもとにした。立木位置については、秩父演習林提供資料を GIS 上で数値変換して座標を得た。これらをもとに現地調査を行い、新たな枯死幹、枯死個体の確認と、必要に応じて再測量をした。同時に、LTER-site 外に生育するブナ、イヌブナおよびツガについて新たに測量、測定を行った。現地調査は 2007 年 7~9 月、2009 年 8 月に行った。同時に、個体情報を用いて BA ( $\text{m}^2/\text{ha}$ ), V ( $\text{m}^3/\text{ha}$ ) を算出した。V は幹材積で、林分形数法によって算出した ( $V = 0.5 \times BA \times H$ ; 田中, 1998)。なお、株構造を有する個体、とくにイヌブナについては 1 株を 1 個体とし、個体の属性データは株内幹数と最大 DBH, 最大 H, ならびに各幹の BA 合計, V 合計とした。したがって、ブナ、イヌブナ、ツガのそれぞれにおいて、個体番号、位置情報に、DBH (および株内最大 DBH) や BA (および株内幹 BA 合計) などといった個体の属性データが GIS 内で新たに整備された。このデータを用いて、調査地内の 27 コードラートのそれぞれに生育するブナおよびイヌブナの BA ( $\text{m}^2/\text{ha}$ ), V ( $\text{m}^3/\text{ha}$ ) および個体数 N (/ha) を集計し、2 樹種間で比較した。

### 地形と樹木分布およびサイズ構造

243 区画の小コードラートごとに、地形変量を算出し、小コードラート内における樹木の在/不在および個体の BA 合計を集計した。集計は GIS を使い、位置情報にもとづいて、ブナおよびイヌブナの樹種別に行った。これによって、小コードラート単位で地形変量と樹種別個体変量 (在/不在, BA 合計) とが対応づけられた。2 種の BA 合計については、以下の集計を行い、樹種間比較を行った。まず、各地形変量を階級区分し、それぞれの階級に含まれる小コードラートの BA 合計の総和を算出し、これを樹種・地形変量階級の BA スコア値として定義した。したがって、もし両樹種の間で地形に起因する空間的な分布構造の違いや生育量の違いが存在すれば、両種の

BA スコア値の分布型は一致せず、その偏りに応じた逸脱が検出されるものと考えられる。この検証のため、地形変量ごとに両種の BA スコア値の分布を比較した。さらに、以下で他の優占種の影響を考慮するために、他の優占種ツガについても同様に個体変量を算出した。

### 一般化線形モデルによる統計解析

地形と個体変量を対応づけたのち、分布と地形との関連性について統計解析を行った。まず、各小コドラート内におけるブナ、もしくはイヌブナの在／不在に対して、そのコドラートのもつ地形変量、すなわち傾斜や斜面凹凸が影響を与えているか解析した（在／不在モデル）。続いて、小コドラート内に分布するブナ、イヌブナの生育量（BA 合計）にコドラートの地形変量が影響を与えているか解析した（生育量モデル）。統計解析は、算出した小コドラート別の地形変量と個体変量をデータセットとし、一般化線形モデル（以下、GLM）を用いた。1つ目の在／不在モデルについては、従属変数を在または不在の2値（1/0）データとし、モデルの分布型は2項分布、リンク関数はlogit関数とした。2つ目の生育量モデルの従属変数は、コドラート内に生育する個体のBA合計とし、モデルの分布型はガンマ分布、リンク関数は対数とした。これらはブナとイヌブナの樹種別にモデルを構築した。モデルの独立変数はすべてのモデルにおいて共通で、傾斜角度、凹凸度とその2乗項（凹凸度<sup>2</sup>）、また他の優占種の影響を加味するため、ブナもしくはイヌブナ（他方の樹種）、およびツガの個体変量とした。この優占3種によって林分BAの7割（澤田ら、2005a）を説明することができ、林分を代表しうると判断した。なお、凹凸度に関しては、負値から正值、すなわち凹－平行斜面－凸への変化が与える影響はおそらく線形ではないため、2次曲線を表現できる2乗項を組み入れて対処した。これら、すべての独立変数を組み込んだモデル（フルモデル）の推定をした後、従属変数を最も良く説明できる変数を選択するために、AIC（赤池情報量基準）を用いたモデルの変数選択を行った。変数選択によって、最もAICが低くなったモデルを最適モデルとして採択した。以上の統計解析はすべてR 2.8.1 (R Development Core Team 2008) によって行った。

## 結果と考察

### 調査地の地形

測量によって測定した測点は計835点になった（重複点を含む）。調査地内の測点の空間分布を図-2に示す。図には、これをもとに作成した2.5m等高線を合わせて示す（以降の図においても同じ）。等高線作成には細かな地形を表現できるように、測点データをもとに別に生成した1m解像度のDEMが用いられている。この測点をもとに8.33m解像度のDEMを生成し、そこから地形変量を算出した（表-1）。調査地内の傾斜角度の空間分布を図-3に、凹凸度の空間分布を図-4に示す。これらより、調査地は平均傾斜角度が $33.4 \pm 5.6$ 度の急峻な地形であるとともに、角度の急な個所や凹凸の大きな場所がまばらに存在する、変化の比較的多い地形であることがうかがわれる。とくに、傾斜角度が40度を超えるようなきわめて急な箇所も存在する（図-3）。なお、各地形変量間の相関を調べると、標高と傾斜角度が相関係数 $r = 0.074$  ( $p = 0.253$ )、標高と凹凸度が相関係数 $r = 0.281$  ( $p < 0.001$ )、傾斜角度と凹凸度が相関係数 $r = 0.127$  ( $p = 0.048$ )となった。標高と凹凸度の間に有意な相関関係がみられ、このことから、調査対象地では斜面の上部ほど尾根部分の占める割合が多くなり（図-2）、凸型地形の要素が強くなる傾向にあった。また、傾斜角度と凹凸度の間にも弱い相関関係がみられた。ただし、傾斜角度－凹凸度

間の相関係数は低いいため、以降の解析には2変量をそのまま用いている。

表-1. 小コドラートの地形変量の要約統計  
Table 1. Basic statistics of topographic variables for each small quadrat.

| 地形変量<br>Topographic Variables | 標本数<br>N | 平均<br>Mean | 標準偏差<br>Standard Deviation | 最大値<br>Maximum | 最小値<br>Minimum |
|-------------------------------|----------|------------|----------------------------|----------------|----------------|
| 標高<br>Altitude                | 243      | 1254.2     | 17.33                      | 1292.1         | 1220.4         |
| 傾斜角度<br>Inclination           | 243      | 33.4       | 5.58                       | 48.0           | 17.0           |
| 凹凸度<br>Convexity              | 243      | -0.18      | 1.48                       | 4.15           | -7.04          |

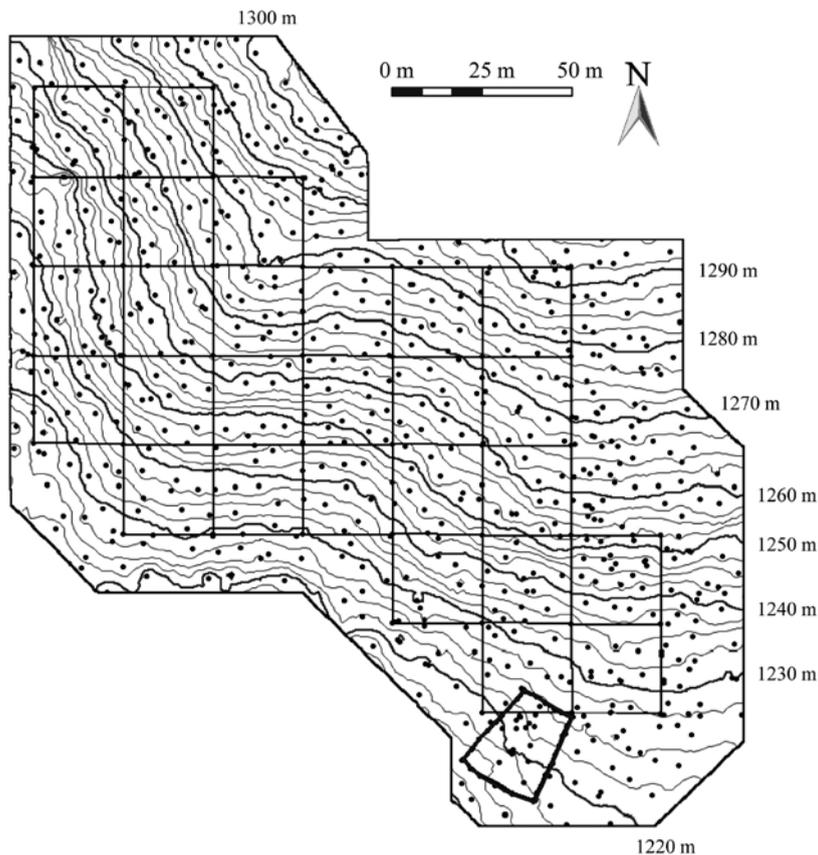


図-2 調査地と測点

図中の枠は調査コドラート。この測点をもとに発生させたDEMより得た2.5m間隔の等高線を重ねる。

Fig. 2. Measurement points within the study site. The grid lines delineate the quadrat used in the present study, and the contour lines refer to altitudinal intervals of 2.5 m based on a 1 m-resolution DEM derived from all measurement points.

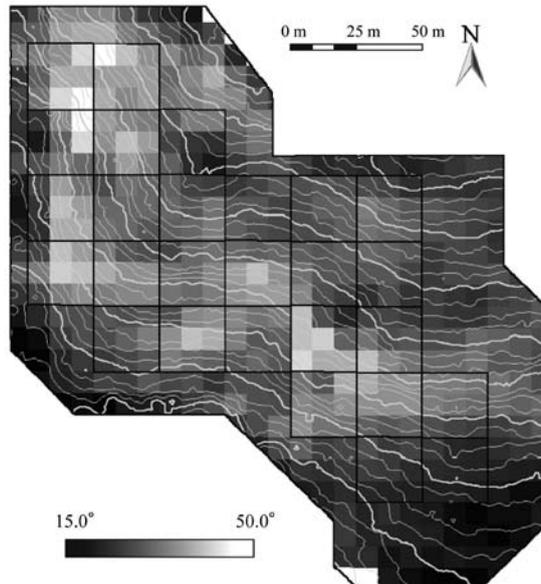


図-3 調査地内の傾斜角度の分布

図の黒枠は調査コードラート。コードラートを9等分する小コードラート毎に傾斜角度の値を算出し、色の濃度で可視化した。

Fig. 3. The spatial distribution of slope inclination at the study site. Inclination was profiled in each small quadrat and is presented as a gradation from black to white.

### ブナおよびイヌブナの分布と個体群構造

調査地内におけるブナ、イヌブナ個体の空間分布は図-5の通りである。図-3には同時にツガの空間分布も示している。ブナ、イヌブナ両樹種のDBH 5.0cm以上の全幹（ブナ、146本；イヌブナ、510本）についての胸高直径階分布（図-6）はともにL字型になり、中・大径木よりも小径木のほうが多い林分構造が読み取れる。ブナはDBHが80cmを超えるサイズの個体が存在するため、分布の裾が長く（図-6a）、イヌブナはブナと比較してとくに小径の幹が多かった（図-6b）。また、コードラート単位で個体データを集計した表-2からは、イヌブナの株内幹数が3.3本と、明瞭な多幹構造をとることが読み取れる。イヌブナは萌芽する特性をもつことから（Ohkubo, 1992）、小径の幹が多く、多幹構造であるのはこの特性をよく表していると考えられた。また、コードラート単位で2樹種のBA ( $\text{m}^2/\text{ha}$ )、V ( $\text{m}^3/\text{ha}$ ) および個体数N (/ha)を集計し比較したところ、イヌブナのほうがやや個体数が多く、また平均BAと最大BAがともにブナよりも高かった（表-2）。一方で、平均Vと最大Vはともにブナのほうが高いことが明らかになった（表-2）。BAの結果については、イヌブナのほうがブナよりも立木密度が高いこと、また個体が多幹であることが寄与したものとみられた。ところが同時に、萌芽幹をもつイヌブナの空間構造は水平方向に大きく広がることも知られており（Ohkubo, 1992）、逆にブナは単幹で樹高の高いものが多い（毎木調査資料（澤田ら, 2005b）参照）。BAとは異なるVの結果というのは、この違いが寄与しているものと推察された。このように、DBH階分布やVの結果には両樹種の生活史特性の違いが反映されているものと考えられた。

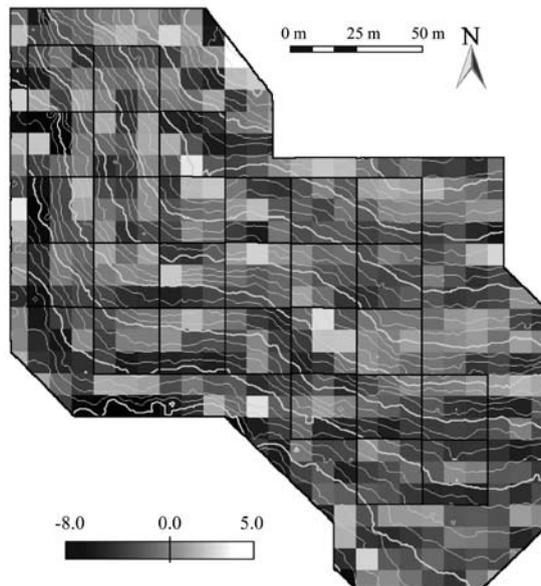


図-4 調査地内の凹凸度の分布

図の黒枠は調査コードラート。コードラートを9等分する小コードラート毎に凹凸度の値を算出し、色の濃度で可視化した。

Fig. 4. The spatial distribution of slope convexity at the study site. Convexity was profiled in each small quadrat and is presented as a gradation from black to white.

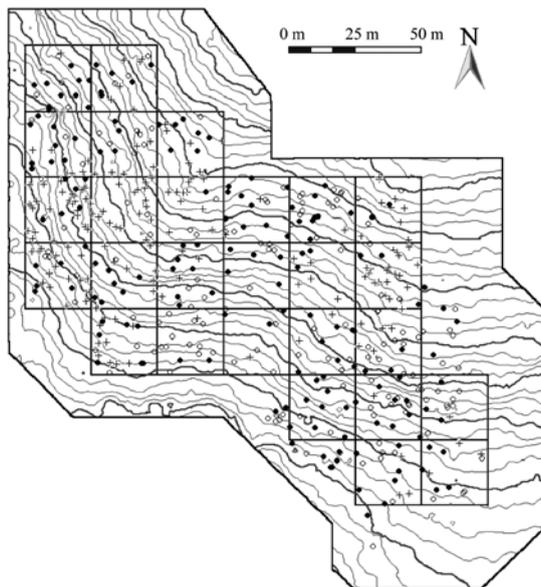


図-5 調査地におけるブナとイヌブナ、ツガの立木位置図

図の黒枠は調査コードラート。○はブナ、●はイヌブナ、+はツガの各個体位置を示す。

Fig. 5. The distribution of individuals of the two beech species and southern Japanese hemlock at the study site. ○, *Fagus crenata*; ●, *F. japonica*; +, *Tsuga sieboldii*.

表-2. ブナおよびイヌブナのBA, 材積, および株密度の要約統計

Table 2. Basic statistics of basal area, volume, and number of stems per hectare of *Fagus crenata* and *F. japonica*.

| 変数<br>Variables                          | 樹種<br>Species | 平均<br>Mean | 標準偏差<br>Standard Deviation | 最大値<br>Maximum | 幹数 / 株<br>Number of Trunks per Stool |
|--|---------------|------------|----------------------------|----------------|--------------------------------------|
| BA (m <sup>2</sup> /ha)                  | Fc            | 11.2       | 7.51                       | 29.3           |                                      |
|  | Fj            | 12.2       | 7.55                       | 34.7           |                                      |
| V (m <sup>3</sup> /ha)                   | Fc            | 127.2      | 91.26                      | 345.9          |                                      |
|  | Fj            | 108.8      | 71.07                      | 320.5          |                                      |
| 株数 (/ha)<br>Number of Stools per hectare | Fc            | 85         | 57.86                      | 224            | 1.0                                  |
|  | Fj            | 91         | 47.38                      | 160            | 3.3                                  |

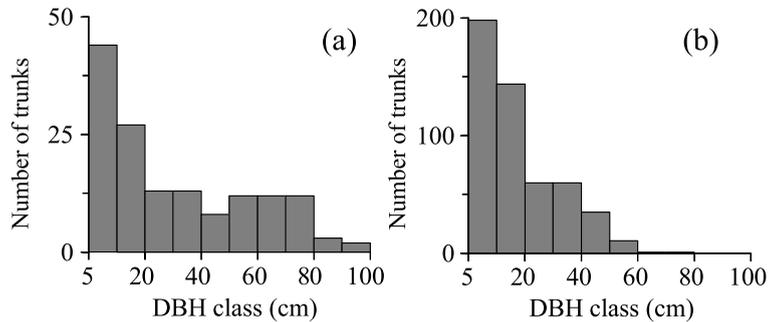
Fc: ブナ (*Fagus crenata*), Fj: イヌブナ (*Fagus japonica*)

図-6 調査地におけるブナとイヌブナの胸高直径階分布

a はブナ, b はイヌブナで、胸高直径 5.0cm 以上の幹を対象とした。

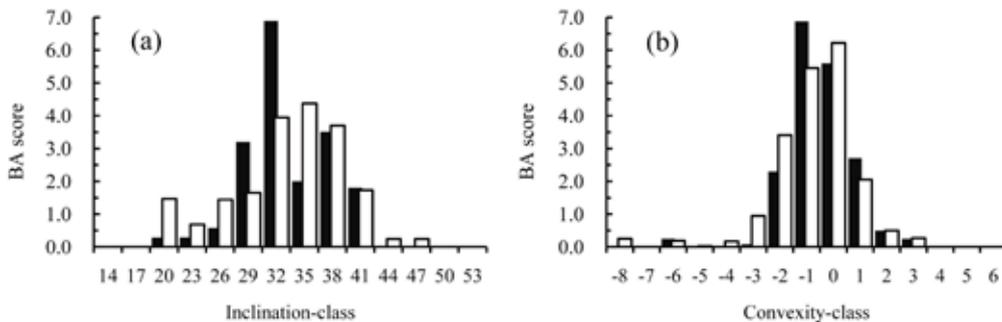
Fig. 6. DBH class distribution of the two beech species at the study site. a, *Fagus crenata*; b, *F. japonica*. All stems with DBH > 5.0 cm are shown.

図-7 地形 2 変量の階級別 BA スコア値

傾斜角度 (a), 凹凸度 (b) について、階級内に属する小コドラートの樹種別 BA をもとに算出した (BA スコアの定義は本文参照)。黒棒がブナのスコア値を示し、白棒がイヌブナのスコア値を示す。

Fig. 7. Basal area (BA) score of the two beech species in each class of topographic variables. a: inclination, b: convexity (see the definition of BA score in the text).

### ブナとイヌブナの分布およびサイズと地形特性

得られたブナおよびイヌブナのBA合計を、地形変量をもとに集計し、樹種・地形変量階別のBAスコア値を得た（傾斜角度，図-7a；凹凸度，図-7b）。なお，BAスコア値の分布は各階級に含まれる小コドラートの数に大きく規定されるため，あらかじめ小コドラートの頻度分布を算出したところ，頻度分布は2地形変量ともに明瞭な一山形となり，傾斜角度は平均値（33.4度，表-1）の含まれる階級よりも1つ高い35～38度の階級に，凹凸度についても平均値（-0.18，表-1）の含まれる階級よりも1つ高い0～1の階級にピークがあった。BAスコアについて樹種間で比較すると，両樹種とも一山形の構造をとっていたものの，そのモードがブナとイヌブナで一致していなかった（図-7）。また傾斜角度については，イヌブナがブナよりもやや分布の裾が広く，ブナが生育していない急勾配の階級（44～50度）にも分布していた。BAスコアのモードや分布型の差異は，2種間の生育立地の差異を示すと考えられる。したがって，ブナとイヌブナの間にも，若干の生育立地の差異が存在し，異なる地形特性を反映している可能性があると推察された。ただし，これらは明瞭な違いではなかった。

### 両種の分布と地形との関連性

次に，両樹種の分布と地形変量との関連をGLMによって解析した結果を表-3に示す。まず，在／不在モデルの解析の結果，ブナはどの地形変量も有意な影響を与えておらず，ブナの分布は地形には規定されていなかった。一方，イヌブナについては凹凸度の2乗項が有意な正の影響（0.088， $p = 0.037$ ）を，また有意にはならないものの，傾斜角度が正の影響を与えていた（0.042， $p = 0.095$ ）。モデル選択を行った結果も同様に，ブナについてはどの地形変量も選択されず，イヌブナについては傾斜角度と凹凸度の2乗項が，最もよくイヌブナの在／不在を説明する変数として選択された。これらのことは，イヌブナが傾斜角度の大きいところや凹凸変化の大きいところ，すなわち平行斜面以外に多く生育する傾向を意味する。また，他優占樹種の存在が及ぼす影響をみると（表-3），ブナ，イヌブナの存在はもう一方の樹種の存在に影響を与えなかったが（イヌブナ， $p = 0.887$ ；ブナ， $p = 0.807$ ），ツガの存在がブナおよびイヌブナの存在に負の影響を与えていた（それぞれ， $-0.511$ ， $p = 0.067$ ； $-0.817$ ， $p = 0.003$ ）。この傾向はモデル選択でも同様の結果だった。このことより，ブナとイヌブナの分布には，両樹種間の相互の影響はないとみられた。

ブナとイヌブナの分布と地形との関連性については，同じ秩父山地を扱った既往研究においても指摘されている。マクロスケールで網羅的に植生を論じた前田・吉岡（1952）は，ブナが適潤の山腹に広く分布し，一方イヌブナは土壌要求度が低い急傾斜地ないし湿潤地に優占することを報告した。同様にマクロスケールで論じた高杉（1986）はイヌブナがブナよりも尾根・谷の地形分化によってみられる乾湿勾配の，湿性側にモードをもつことを報告した。局所スケールでも尾根地形とその側面の凹型斜面の影響が論じられ（Tanaka, 1985, Yoshida and Ohsawa, 1996），ブナとイヌブナの優占する標高1250m付近の林分内においては，ブナはどちらの地形にも分布するが，イヌブナは凹型斜面に偏った集中的な分布パターンをもつことが示された（Yoshida and Ohsawa, 1996）。一方，ブナの分布量が少ない標高900m付近の林分内では，イヌブナが尾根側面から凹型斜面にかけて優占し，ブナがそのイヌブナのパッチ構造の中にわずかに点在する分布が示された（Tanaka, 1985）。上記の研究は，共に調査対象面積と解析スケールに大きな差異がないことから，ブナの分布は標高の影響が大きいものの，イヌブナの分布には小面

積ながら地形的な要因が関連することがうかがえる。ちなみに、ブナに関しては、太平洋側冷温帯に属する他地域でも、局所スケールによる解析が広域で行われており、同様に地形に依存しない分布パターンが示されている (Suzuki *et al.*, 2002; Masaki *et al.*, 2005)。広範囲を扱った本研究でも、ブナの分布パターンは局所スケールの地形因子に影響を受けていなかったことから、秩父や他の冷温帯において共通して示されたように、ブナはマクロスケールで勾配がある温度や水分環境等によって分布域が制限されるものの、分布域内の局所スケールの地形因子には分布が規定されにくい特性をもつものと推察される。逆に、イヌブナについては、マクロスケール、局所スケール共に地形因子に関連した分布パターンがあったことが示唆された。本研究では、小地形における急傾斜地、また地形変化のある場所にイヌブナが分布することが示されたが (表-3)、これはイヌブナの地形選好性を表しているものと考えられた。以上、2種の分布に関しては、両樹種間相互の影響はなく、イヌブナにおいて斜面地形が影響を与えていたとまとめられた。

表-3. GLMによって推定されたフルモデルと最適モデルの推定値  
Table 3. Results of two type of GLMs; the parameter of full models and best-fit models.  
Significance level: \*\*\*  $p < 0.001$ , \*\*  $p < 0.01$ , \*  $p < 0.05$ , (\*)  $0.05 < p < 0.1$ , n.s.  $p > 0.1$ .

| モデル                                   | 切片        | 傾斜角度                     | 凹凸度                     | (凹凸度) <sup>2</sup>       | 他優占樹種効果<br>Effect of presence of<br>other dominant tree species |                           | AIC                      |         |
|---------------------------------------|-----------|--------------------------|-------------------------|--------------------------|---|---------------------------|--------------------------|---------|
|                                       |           |                          |                         |                          | ブナ/イヌブナ<br>Fc / Fj  | ツガ<br><i>T. sieboldii</i> |                          |         |
| Model (Full model,<br>Best-fit model) | Intercept | Inclination              | Convexity               | (Convexity) <sup>2</sup> |   |                           |                          |         |
| 在/不在 (presence / absence)             |           |                          |                         |                          |   |                           |                          |         |
| ブナ (Fc)                               | Full      | -0.810 ± 0.862<br>(n.s.) | 0.017 ± 0.025<br>(n.s.) | 0.044 ± 0.099<br>(n.s.)  | 0.009 ± 0.030<br>(n.s.)   | 0.039 ± 0.273<br>(n.s.)   | -0.511 ± 0.279<br>(*)    | 334.34  |
|                                       | Best-fit  | -0.198 ± 0.169<br>(n.s.) | -                       | -                        | -   | -                         | -0.525 ± 0.271<br>(*)    | 327.10  |
| イヌブナ (Fj)                             | Full      | -1.300 ± 0.878<br>(n.s.) | 0.042 ± 0.025<br>(*)    | -0.076 ± 0.101<br>(n.s.) | 0.088 ± 0.042<br>*  | 0.067 ± 0.274<br>(n.s.)   | -0.817 ± 0.277<br>**     | 331.24  |
|                                       | Best-fit  | -1.234 ± 0.868<br>(n.s.) | 0.041 ± 0.025<br>(*)    | -                        | 0.093 ± 0.040<br>*  | -                         | -0.833 ± 0.276<br>**     | 327.85  |
| BA 合計 (total of Basal Area)           |           |                          |                         |                          |   |                           |                          |         |
| ブナ (Fc)                               | Full      | -2.108 ± 0.765<br>**     | 0.022 ± 0.022<br>(n.s.) | -0.035 ± 0.089<br>(n.s.) | -0.021 ± 0.022<br>(n.s.)  | -3.508 ± 1.022<br>***     | -0.519 ± 0.601<br>(n.s.) | -137.63 |
|                                       | Best-fit  | -1.466 ± 0.127<br>***    | -                       | -                        | -   | -3.064 ± 0.935<br>**      | -                        | -143.73 |
| イヌブナ (Fj)                             | Full      | -1.770 ± 0.465<br>***    | 0.003 ± 0.013<br>(n.s.) | -0.068 ± 0.055<br>(n.s.) | -0.017 ± 0.014<br>(n.s.)  | -1.637 ± 0.455<br>***     | -0.218 ± 0.561<br>(n.s.) | -189.44 |
|                                       | Best-fit  | -1.724 ± 0.079<br>***    | -                       | -                        | -   | -1.529 ± 0.450<br>***     | -                        | -195.96 |

推定値の下の記号は、\*\*\*  $p < 0.001$ , \*\*  $p < 0.01$ , \*  $p < 0.05$ , (\*)  $0.05 < p < 0.1$ , n.s.  $p > 0.1$

### 両種の生育量と地形との関連性

続いて、両樹種の生育量モデルの解析とモデル選択を行った (表-3)。フルモデルの結果からは、ブナ、イヌブナともに地形変量 (傾斜角度, 凹凸度, 凹凸度<sup>2</sup>) からは有意な影響を受けておらず、それぞれの偏回帰係数の符号も両樹種で一致しており、差異がないことがわかった。モデル選択を行った結果も同様に、両樹種ともすべての地形変量が選択されなかった。また、他の優占樹種の BA の影響を見ると (表-3)、在/不在モデルとは逆の結果、すなわち、ツガはブナおよびイ

ヌブナの生育量に有意な影響を与えず（それぞれ、 $p = 0.390$ ;  $p = 0.698$ ）、ブナはイヌブナから有意に負の影響を（ $-3.508, p < 0.001$ ）、イヌブナはブナから有意に負の影響を（ $-1.637, p < 0.001$ ）受けていた。モデル選択を行うと、ツガの影響は選択されず、ブナもしくはイヌブナの影響のみが選択された。

対象個体の成長に及ぼす周囲に生育する個体の負の影響（Inoue *et al.*, 2006; Takahashi *et al.*, 2008）として、近隣の干渉効果（neighbor interference; Weiner, 1984）が知られている。本研究の結果は、干渉効果として示されるように、同所的に生育するブナとイヌブナがお互いの成長に負の影響を及ぼし合っていたものと解釈された。ただし、もう1つの優占樹種であるツガについては、この効果は認められず、すべての樹種でこの干渉がはたらいていたわけではないと考察された。同属の2種間に干渉効果があったことは、比較的似通った種間でこの干渉がはたらきやすいのかもしれない。以上より、小コドラートに生育するブナおよびイヌブナのサイズは、地形によって促進も制限もされないが、周囲のブナもしくはイヌブナの干渉があることで制限される、とまとめられた。

本調査地である LTER-site において、25m コドラート単位で生育量（BA 合計）を指標とした解析を行った澤田ら（2005a）は、ブナ、イヌブナの生育量は尾根から谷への大きな地形傾度に沿った差があるものの、傾斜角度や凹凸という表面地形変化に強く規定されないことを示した。これは前述したような分布パターン（前田・吉岡, 1952; Yoshida and Ohsawa, 1996）とは一致していなかった。生育量には分布パターンと異なり、表面地形の変化による影響はないのかもしれないが、解析スケールの問題で地形依存性がマスクされている可能性も指摘できる。なぜなら 25m コドラートの中で角度や凹凸は一樣ではなく（図-3, 4）個体周囲の地形条件を適当に表現できていない可能性があるからだ。しかし、局所スケールを扱った本研究の結果も同様に、小地形因子の生育量への影響はなかった（表-3）。したがって、少なくとも 25m スケール以下における生育量には、地形因子の影響はなかったのだろうとみられた。かわりに、近隣他個体の負の干渉効果（Weiner, 1984）がブナ・イヌブナ間にみられ、地形因子よりもブナもしくはイヌブナの量的な分布が大きく影響すると示唆された。とくに、イヌブナの在／不在に影響を与えていた地形因子が生育量モデルでは影響を与えていなかったことより、ブナ・イヌブナ間相互の影響が成長段階において十分に効いてくるものと推察された。このように局所スケールでみることによって、個体の周囲の影響まで評価でき、地形因子のふるまいも澤田ら（2005a）に矛盾なく説明できると考えられた。さらに、より広域を対象とすることによって大きな地形傾度に沿う量的分布がみえるものと考察された。

## 2 樹種の同所的な生育

前述の通り、小地形スケールにおける DEM を用いた在／不在モデルと生育量モデルの結果より、イヌブナの在／不在のみが斜面地形に依存した傾向を示すことがわかり、ブナとイヌブナの2種間における地形依存性の差異は分布パターンにおいてのみ存在し、量的な分布にはみられないことがわかった。ただし、ブナの分布パターンが地形に依存しないことは、両種の分布がある程度重なることを意味するため、明瞭な差異ではないと考えられた。また、他の優占樹種の影響を加味すると、ブナとイヌブナは、分布の有無においてツガが制限要因に、成長においてブナとイヌブナ間の相互干渉が制限要因になっていたことがわかった。ただし、ツガは尾根（前田・吉岡, 1952; Tanaka, 1985）、ないし痩せ尾根（福島・岩瀬, 2005）に生育することが多く、ブナ

やイヌブナとは異なる立地要求があるとみられる。したがって、分布に関しては、今回のスケールや因子で表現できなかった何らかの立地条件がツガとブナ属2種の分布を規定し、制限となっていたのだろう。また、おそらくツガとブナ属2種との間で生活史特性が大きく異なるために、いったん同所に分布してしまえば、成長に関するツガの影響はブナ属2種間でみられた負の影響よりも小さかったものと考えられた。

ブナとイヌブナは同一林分内に混生し、共に優占種として生育するが、前述したとおり、両種の分布に関してマクロスケールでの分布規定要因はあるものの局所スケールでの地形選好性は明瞭な差異はなく、また局所スケールの量的な分布に関しても地形に依存せず、相互の干渉が存在する。したがって、この2種の同所的な生育というのは、局所的なすみわけによって実現しているわけではないことが考察される。混生する2樹種の生育特性 (Ohkubo, 1992) や個体群構造 (図-6, 表-2) には明瞭な差異があるにも関わらず、分布特性に明瞭な差異がなかったという本研究の結果は注目に値する。同所的な生育が成立しているのは、おそらく、生育特性や更新戦略の差異 (澤田ら, 2008), もしくは更新に関わる機会的なイベントに依存しているのかもしれない。したがって、今後は、まだ知見の少ないイヌブナにおける実生更新動態を解明し、ブナのそれとの詳細な比較を行う必要があると考えられる。

## 総 括

本研究では、詳細な地形測量を行うことによって、汎用性の高いDEMを作成し、ブナとイヌブナの分布特性に地形が及ぼす影響を明らかにした。DEMの解像度を個体の分布に関連すると考えられる局所スケールにて解析した結果、イヌブナの在/不在に関して斜面地形に関連したパターンが検出された。ブナ、イヌブナのふるまいには、解析スケールが異なる既往研究と共通する点もあり、それぞれの特性を表現できていると考えられた。今後、本調査地において得られたDEMデータから最適なメッシュサイズを選択し、これに樹木の空間情報や個体情報、ならびに時系列的な情報を対応させることによって、地形と樹木の分布パターンや成長パターンの関連性をより詳細に解析していくことができる。また高い解像度のDEMは個体サイズの小さな新規加入実生の密度や定着条件の解析にも活用できると考えられる。今後、秩父 LTER-site の地形データを用いた研究をより深く進展させていくことが強く望まれる。

## 謝 辞

今回、調査および解析を行うにあたって、東京大学秩父演習林より毎木調査資料と樹木位置資料を提供していただいた。また、演習林技術職員の澤田晴雄氏、大村和也氏には調査地に関する様々な情報をいただき、齋藤俊浩氏、算用子麻未氏、原口竜成氏には現地調査にご協力いただいた。また同研究室のトリフコビッチ・スタンコ博士、松岡健二郎氏、岡田桃子氏、また新領域創成科学研究科自然環境学専攻の今村直広氏にも調査やデータ作成、解析に際しご協力をいただいた。また、解析と論文の執筆に当たっては演習林の後藤晋准教授に適切にご指導をいただいた。ここに感謝の意を述べさせていただきます。

## 要 旨

樹木の分布特性と地形との関連性をより詳細に検討するため、秩父天然林に設定された LTER-site の東側部分 (1.69ha) において測量を行い、DEMを作成した。DEMの解像度を既

存の25m コドラートを9等分する8.33mメッシュの小コドラートに合わせ、これを用いて小コドラートの傾斜角度、凹凸度を抽出した。ブナ、イヌブナそれぞれの分布(在/不在)と生育量(BA合計; 胸高断面積合計)にこれらの地形変量が影響を与えているか否かを、林分の優占種であるブナ、イヌブナ、ツガの他個体の影響を考慮したモデルで解析した。在/不在モデルからは、ブナにおいて地形に非依存的な分布特性が示された。一方、イヌブナにおいては傾斜角度や凹凸といった斜面地形が関与する分布特性が認められた。生育量モデルからは、両種ともに傾斜や凹凸から有意な影響を受けておらず、ブナないしイヌブナの他方樹種のBA合計のみが有意に負の影響を与えたことが示された。以上より、本調査地では2種の分布のみに地形選好性の差異がみられるが、これによって両種の分布パターンが明瞭に分割されるわけではないこと、量的な分布には地形よりも近隣の同属他個体の生育による負の影響のほうが大きいことが明らかになった。

キーワード：DEM, 地形変量, 分布特性, ブナ, イヌブナ

## 引用文献

- Inoue, S., Shirota, T., Mitsuda, Y., Ishii, H., Gyokusen, K. (2008) Effects of individual size, local competition and canopy closure on the stem volume growth in a monoclonal Japanese cedar (*Cryptomeria japonica* D. Don) plantation. *Ecol. Res.* 23:953-964.
- Fukasawa, K., Koike, F., Tanaka, N., Otsu, K. (2009) Predicting future invasion of an invasive alien tree in a Japanese oceanic island by process-based statistical models using recent distribution maps. *Ecol. Res.* 24:965-975.
- 福島司・岩瀬徹 (2005) 図説 日本の植生. 153pp., 朝倉書店, 東京.
- 梶幹男・大久保達弘・芝野博文・蒲谷肇・石田健・宮下直・大村和也・澤田晴雄・芝野伸策・五十嵐哲也・瓜生アリセ孝子 (1997) 大面積プロットによる秩父地方山地帯天然林生態系の解明. 平成6年~平成8年度科学研究費補助金(基盤(B)(2))研究成果報告書. 127pp., 東京大学大学院農学生命科学研究科, 東京.
- 梶幹男・澤田晴雄・五十嵐勇治・蒲谷肇・仁多見俊夫 (2001) 秩父山地のイヌブナ-ブナ林における17年間のブナ類堅果落下状況. *東大演報* 106:1-16.
- 菊池多賀夫 (2001) 地形植生誌. 219pp., 東京大学出版会, 東京.
- 倉田悟 (1971) 原色日本林業樹木図鑑 第1巻. 219pp., 地球出版, 東京.
- 前田禎三・吉岡二郎 (1952) 秩父山岳林植生の研究(第2報) 山地帯群落について. *東大演報* 42:129-150.
- Masaki, T., Osumi, K., Takahashi, K., Hoshizaki, K. (2005) Seedling dynamics of *Acer mono* and *Fagus crenata*: an environmental filter limiting their adult distributions. *Plant Ecol.* 177:189-199.
- Noguchi, H., Itoh, A., Mizuno, T., Sri-Ngernyuang, K., Kanzaki, M., Teejuntuk, S., Sungpalee, W., Hara, M., Ohkubo, T., Sahunalu, P., Dhanmanonda, P., Yamakura, T. (2007) Habitat divergence in sympatric Fagaceae tree species of a tropical montane forest in northern Thailand. *J. Trop. Ecol.* 23:549-558.
- 野崎玲児・奥富清 (1990) 東日本における中間温帯性自然林の地理的分布とその森林帯的位置づけ. *日生態誌* 40:57-69.
- 大場有希子・斎藤肇 (2006) 山地帯天然林毎木データによる林内景観シミュレーションとその応用に関する研究. 東京大学大学院新領域創成科学研究科修士論文. 43pp.
- Ohkubo, T. (1992) Structure and dynamics of Japanese beech (*Fagus japonica* Maxim.) stools and sprouts in the regeneration of the natural forests. *Vegetatio* 101:65-80.
- Ohkubo, T., Kaji, M., Hamaya, T. (1988) Structure of primary Japanese beech (*Fagus japonica* Maxim.) forests in the Chichibu Mountains, central Japan, with special reference to regeneration processes. *Ecol. Res.* 3:101-116.
- R Development Core Team (2008). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria., URL <http://www.R-project.org>.

- 澤田晴雄・大久保達弘・梶幹男・大村和也 (2005a) 秩父山地山地帯天然林における植生型および樹種個体群の空間分布と地形依存性. 日林誌 87: 209-303.
- 澤田晴雄・大村和也・芝野伸策・藤原章雄・梶幹男 (2005b) 秩父演習林大面積長期生態系プロットにおける毎木調査資料 (1994-2005年). 演習林 45:71-218.
- 澤田晴雄・梶幹男・大村和也・大久保達弘 (2008) 秩父山地イヌブナ-ブナ林の齡構造と更新特性. 東大演報 119:1-23.
- 杉田久志・下平晴夫・成松眞樹 (1995) 岩手大学御明神演習林大沢滝沢試験地における樹種の空間分布とサイズ構成. 岩大演報 26:115-130.
- Suzuki, W., Osumi, K., Masaki, T., Takahashi, K., Daimaru, H., Hoshizaki, K. (2002) Disturbance regimes and community structures of a riparian and an adjacent terrace stand in the Kanumazawa Riparian Research Forest, northern Japan. *For. Ecol. Manage.* 157:285-301.
- Takahashi, K., Yogo, M., Ishibashi, S. (2006) Stand development and regeneration during a 33-year period in a seral *Picea glehnii* forest, northern Japan. *Ecol. Res.* 21:35-42.
- 高杉欣一 (1986) モミ・ウラジロモミの滲透交雑と両種個体群の分布の成立について. 種生物学研究 10:46-55.
- 田中和博 (1998) 数字で森林を表す. (森を調べる 50 の方法. 日本林業技術協会, 東京). 70-73.
- Tanaka, N. (1985) Patchy structure of a temperature mixed forest and topography in the Chichibu Mountains, Japan. *Jap. J. Ecol.* 35:153-168.
- 田中信行・深澤圭太・大津佳代・野口絵美・小池文人 (2009) 小笠原におけるアカギの根絶と在来林の再生. 地球環境 14:73-84.
- Weiner, J. (1984) Neighborhood interference amongst *Pinus rigida* individuals. *J. Ecol.* 72:183-195.
- Yamada, T., Yamakura, T., Kanzaki, M., Ito, A., Ohkubo, T., Ogino, K., Chai, E. O. K., Lee, H. S., Ashton, P. S. (1997) Topography-dependent Spatial Pattern and Habitat Segregation of Sympatric *Scaphium* Species in a Tropical Rain Forest a Lambir, Sarawak. *Tropics* 7:57-66.
- Yamakura, T., Kanzaki, M., Ito, A., Ohkubo, T., Ogino, K., Chai, E. O. K., Lee, H. S., Ashton, P. S. (1995) Topography of a large-scale research plot established within a tropical rain forest at Lambir, Sarawak. *Tropics* 5:41-56.
- 山本好一郎・新村義昭・寺田和雄・尾崎嘉信・葛西絵里香・山下多聞 (2004) 島根大学三瓶演習林におけるブナとイヌブナの分布について. 島根大学生物資源科学部研究報告 9:51-56.
- Yoshida, N., Ohsawa, M. (1996) Differentiation and maintenance of topo-community patterns with reference to regeneration dynamics in mixed cool temperate forests in the Chichibu Mountains, central Japan. *Ecol. Res.* 11:351-362.

(2009年11月5日受付)

(2010年3月12日受理)

## Summary

The relationship between topographical features and the distributional properties of tree species was examined using “topographic variables” profiled from fine-resolution digital elevation models (DEM) and distributional properties of two beech species, *Fagus crenata* and *F. japonica*, both of which are dominant species in the natural forests of Chichibu. In and around the study area, a DEM with a resolution of 8.33 m was created by dividing 25 × 25 m quadrats into nine equal-sized small quadrats to profile the inclination and convexity of the study area and also to evaluate the distribution and abundance of the two *Fagus* species. Two spatial analysis models were created, both of which had independent variables of topography (inclination and convexity) and the effects of other dominant canopy trees nearby. The dependent variables in the first model were the presence/absence of each of the beech species. This model showed that the distribution

pattern of *F. crenata* was independent of topography. The distribution pattern of *F. japonica* was related to both inclination and convexity. The dependent variables in the second model were the total basal area of DBH (BA) of each beech species. Although the effects of topographic variables were insignificant for both species, a significant negative relationship was found between total BA of focal beech species and that of the other beech species in the neighborhood. This was an interference effect. Two main conclusions were drawn: topographical features related to the distribution pattern of only *F. japonica*, and the co-dominance of the two beech species in this forest might not be established using this small-scale topography.

**Keywords** : DEM, Topographic variables, Distributional properties, *Fagus crenata*, *Fagus japonica*