

# 北方針広混交林の林冠下における光環境と稚樹の成長と葉の形態

東京大学農学生命科学研究科附属演習林 中馬 美咲・梶 幹男

## はじめに

北海道に分布する針広混交林には、多様な樹種が生育している。このような森林の保全のため、その更新機構について多くの研究が行われている。例えば、Kubota (2) は、成木を対象にギャップ形成および更新過程の種間差を明らかにし、針広混交林の動態について考察している。また、更新の初期段階を担っている稚樹はギャップ形成後の更新に重要な役割を果たすため稚樹の光環境に対する応答に関しても研究が行われている。Takahasi et al. (5,6) は、ギャップ下と林冠下における光環境の違いによって落葉広葉樹稚樹の樹冠形態や葉の特性が異なることを明らかにした。しかし、実生や稚樹に関する既往研究は多くが森林とは異なる環境の苗畑での実験や、森林での調査でも上記のような大きく光環境の異なる場所での反応を比較したものである。実際の森林には、閉鎖した林冠下の比較的少量の少ない場所が多く、そのような林床においても様々な樹種の稚樹が生育し、稚樹バンクを形成している。このような林冠下の細かな光環境の変化に対する稚樹の構造や機能の応答こそが稚樹バンクの形成や成長を決定していると考え、更新動態を理解するためにはこれまでの研究で得られた結果では不十分である。そこで本研究では、針広混交林の林冠下の稚樹が光環境にどのように反応しているかについて知るため、実際の林床で稚樹の成長特性を種間で比較し、稚樹バンクの形成や更新の機構について検討することを目的とした。

## 調査地

調査地は、東京大学北海道演習林(北緯 43°10'~20'、東経 142°18'~40')にある前山長期観測大面積プロット(前山 LTER プロット)である。このプロットは北海道のほぼ中央部の、十勝岳山系の南端にある大麓山の西側斜面に位置し、標高 621m から 680m にかけての針広混交林に設定されている。1992 年 11 月から 1 年間プロット内で観測された気温は、平均 3.5°C、最低 -15.7°C、最高 26.1°C であった (3)。このプロットの中で傾斜が緩い場所を選び、東西方向に 100m、南北方向に 500m の範囲で以下の調査を行った。

## 調査方法

調査対象樹種は、針葉樹がトドマツ、エゾマツ、広葉樹がシナノキ、オヒヨウ、エゾイタヤ、アカイタヤ、タラノキ、ハリギリ、ヤチダモの計 9 種である。各樹種のサンプル数およびサイズを表-1 に示した。まず、調査範囲内を踏査し、樹高 20~200cm の上記 9 種の稚樹を最大 40 個体までマーキングした。マーキングした個体を対象に 2008 年 7 月中の曇天の日を選び、相対光量子束密度の測

定を行った。稚樹の真上で光量子センサー (LP471 PAR, Delta OHM, Padova, Italy) を用いて 5 秒間隔で 5 回、光合成有効放射量の測定を行った。同時に、ロガー付きの光量子センサーを林冠の開けた場所に設置し 1 秒ごとの値を記録した。稚樹の真上で測定した値を同時刻のロガーで記録した値で割って相対光量子束密度を求めた。対象とした稚樹の生育している場所の相対光量子束密度は 20% 以下であり、そのほとんどは 10% 以下であった (図-1)。

マーキングした個体のうち半数の約 20 個体については同年 8 月に広葉樹は 1 個体 5 枚、針葉樹は 1 個体 25 枚の当年葉を採取した。ただし、個体数が十分確保できなかったタラノキ、ハリギリ、ヤチダモについては葉の採取を行わなかった。採取した葉の画像をスキャナで取り込み、画像解析ソフト (LIA for Win32) を用いて葉面積の測定を行った。その後、80°C、48 時間で葉を乾燥させ乾重を測定した。葉面積と乾重から各個体の葉の SLA (葉面積/乾重) を求

表-1 測定に用いた各樹種のサンプル個体数とサイズ

樹種	遷移上の位置*	幹長RGR測定個体数	SLA測定個体数	幹長(cm)
トドマツ	L	20	20	79.9±47.7
エゾマツ	L	20	20	87.0±45.6
エゾイタヤ	L	20	20	29.8±11.7
オヒヨウ	M	20	20	35.5±11.4
シナノキ	M	20	15	80.8±64.4
ハリギリ	M	19	0	24.4±12.8
ヤチダモ	M	15	0	46.3±33.2
タラノキ	E	10	0	46.4±34.3

\*L: 遷移後期樹種 M: 中間的樹種 E: 先駆的樹種 ((1)による)

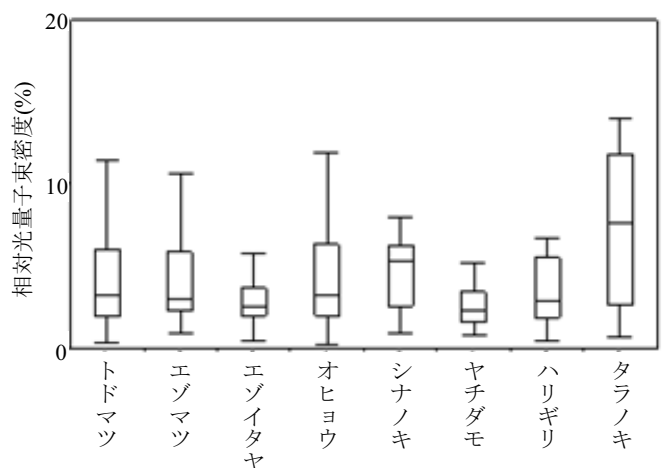


図-1 樹種ごとのサンプル個体の相対光量子束密度。箱の内部の線は中央値、箱の上下の端は 75% と 25% の分位点、それぞれの箱の上下 (ひげの両端) の線は 10% と 90% の分位点を示す。

めた。また、残り半数の約20個体については同年9月に幹長および当年枝の長さを測定した。この測定値から個体ごとの幹長相対成長速度(幹長RGR, 2008年幹長/2007年幹長)を求めた。これらの結果から、各樹種について個体ごとの相対光量子密度と、SLAおよび、幹長RGRとの関係を最小二乗法による直線回帰により求めた(JMP 7.0.1, SAS Institute Inc., Cary, USA)。なお、幹長RGRとSLAはともに個体サイズとの相関がみられなかったため今回は個体サイズを無視して解析を行った。

### 結果

相対光量子束密度と幹長RGRの関係は、トドマツ ( $p=0.0038$ , 図-2) とエゾマツ ( $p<0.001$ ) で正の相関が見られた。一方、他のシナノキ, オヒヨウ (図-2), エゾイタヤ, タラノキ, ハリギリ, ヤチダモでは両者の間に相関が見られなかった。相対光量子束密度とSLAとの関係は、シナノキ ( $p=0.0075$ , 図-3), オヒヨウ ( $p=0.0198$ , 図-3), エゾイタヤ ( $p=0.0070$ ) において負の相関がみられた。しかし、その他のトドマツ (図-3), エゾマツについては両者の間に相関がみられなかった。

### 考察

今回の研究において、林冠下の比較的暗い環境でも樹種ごとに以下のような異なる特性が見られた。まず、タラノキ, ヤチダモ, ハリギリは林冠下では生育する個体数が少なく、特にタラノキは明るい場所に多く見られた。タラノキは先駆的樹種とされており(1), 耐陰性が低い種であると考えられる。エゾイタヤ, オヒヨウ, シナノキは暗くなるにつれSLAが高くなるという結果が得られた。これは光量の減少に伴い葉が薄くなったためと考えられ、明瞭に光条件の異なる場所の個体間で比較した事例と同様の結果であった(5)。これは暗い場所で薄く広い葉をつけることによって、なるべく多くの光を獲得するための順応と考えられる(4)。一方、同様の光環境幅において幹長RGRには光条件との関係が見られなかったことから、これらの樹種では幹長成長は葉の形態ほど光条件に敏感に反応しないものと考えられる。これらの樹種は遷移後期~中間的とされ

ており(1), 従って林冠下では葉の形態を変えることによって耐陰性を高め、更新しているものと考えられる。トドマツ, エゾマツは、光環境の変化に反応して幹長RGRが大きくなった一方、SLAは変化しなかった。幹長RGRの増加は、光量の増加に伴う光合成生産量の増加が一定であるとすれば、上方への成長に資源をより多く分配した結果と考えられる。これらの樹種は遷移後期種であり(1), 弱光条件では側枝や地下部の成長に資源を分配し、また光条件が少しでも改善されると上方に成長して弱光環境を回避することにより、林冠下で生残している可能性がある。このように、稚樹は比較的暗い林冠下においても樹種ごとに成長特性の違いがみられ、わずかな明るさの変化に応じて葉の形態や成長速度を変化させていた。このような弱光条件に対する順応は、林冠下において生残し、稚樹バンクを形成する上での必要条件と考えられる。

### 引用文献

- (1) 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.
- (2) Kubota Y. (2000) Spatial dynamics of regeneration in a conifer/broad-leaved forest in northern Japan. *J. Veg. Sci.* **11**: 633-640.
- (3) 仁多見俊夫 (1994) 天然林の林況と林内気象, 日林北支論 **42**: 267-268.
- (4) Reich P. B., Tjoelker M. G., Walters M. B., Vanderklein D. W., and Buschena C. (2002) Close association of RGR, leaf and root morphology, seed mass and shade tolerance in seedlings of nine boreal tree species grown in high and low light. *Funct. Ecol.* **12**: 327-338.
- (5) Takahashi K., Seino T. and Kohyama T. (2001) Responses to canopy openings in architectural development of saplings in eight deciduous broad-leaved tree species. *Can. J. For. Res.* **31**: 1336-1347.
- (6) Takahashi K., Seino T. and Kohyama T. (2005) Plastic changes of leaf mass per area and leaf nitrogen content in response to canopy openings in saplings on eight deciduous broad-leaved tree species. *Ecol. Res.* **20**: 17-23.

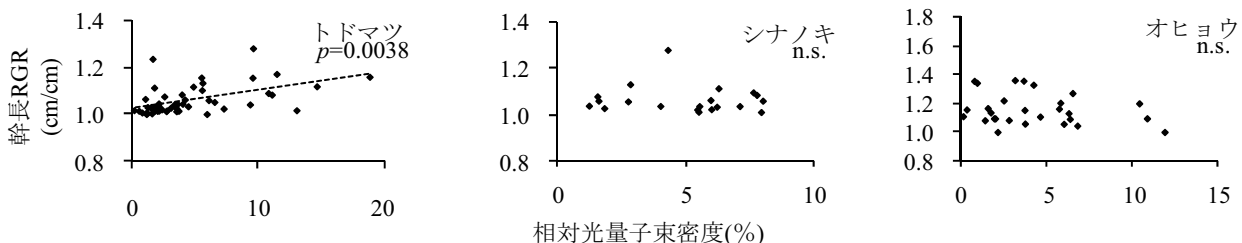


図-2 トドマツ、シナノキ、オヒヨウにおける相対光量子束密度と幹長RGRの関係

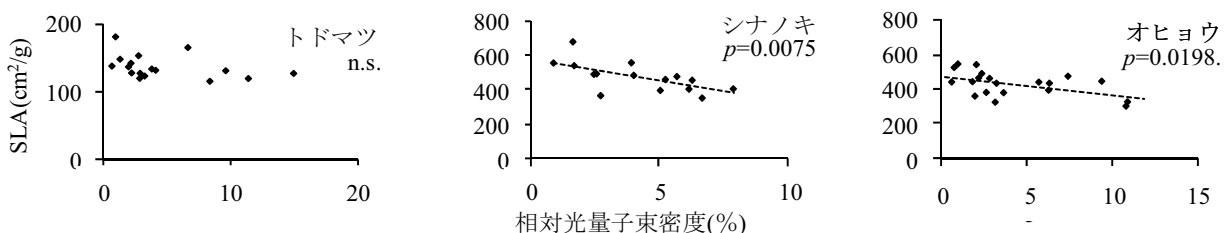


図-3 トドマツ、シナノキ、オヒヨウにおける相対光量子束密度とSLAの関係