

## 落葉広葉樹二次林の混交複層林化に関する研究(I)

～ 樹下植栽された4種広葉樹のフェノロジー ～

小 谷 二 郎 ・ 矢 田 豊

**要旨:** 落葉広葉樹二次林下に樹下植栽された6年生の4種広葉樹(ブナ、ミズナラ、トチノキ、コナラ)の葉とシュート<sup>※1)</sup>のフェノロジー<sup>※2)</sup>を上層木の開葉と関連させながら調べた。4種とも開葉パターンは同じで、上層木が閉鎖する前に一斉に開葉した。開葉時期・シュートの伸長時期・葉の伸長時期に若干違いがみられ、ブナはシュートの伸長時期や葉の伸長時期が最も早く、コナラが最も遅かった。また、シュートと葉の伸長バランスを比較したところ、ブナは両伸長時期はほぼ同じであったのに対し、他の3種はシュートの伸長時期が葉の伸長時期に先行していた。4種は、上層木の開葉による閉鎖を避けるように、春先シュートを完成させ、同化システムを整えていることが伺われたが、とりわけブナと同化システム完成速度の早さが顕著であった。以上のことは、樹下植栽木と上層木間での樹種による光獲得戦略の違いを示し、コナラ・ミズナラ林下におけるブナの有利性を示唆するものである。

### I はじめに

昭和30年代のエネルギー革命以降放置された落葉広葉樹二次林は、有用広葉樹の高付加価値化などに注目が集まり、筆者らも放置状態のコナラ二次林の有効利用に関する研究を進めてきた(小谷1991,1992)。また、近年森林施業の低コスト化の推進や森林の持つ多種多様な機能に対する国民の要望の高まりなどから、複層林化や混交林化も重要視されるようになった。こうしたことから、筆者らは落葉広葉樹二次林そのものの有効利用に加え、林分の空間を有効に利用するという観点から、間伐した二次林内に針葉樹や広葉樹を植栽して生育状況を観察している。

落葉広葉樹林下に生育する幼齢樹木は、早春の上木の林冠閉鎖前に初回の葉を展開する性質があり(田淵ほか1991)、この時期における同化産物の割合の高さが指摘されている(Harrington *et*

*al.* 1989)。上層木に先だって開葉する性質は、林床における樹木の適応性の一つと考えられる。

ブナ・トチノキ・ミズナラ・コナラの4種は、その開葉様式が一斉型として知られている(Kikuzawa 1983、青木・橋本1995)。また、冷温帯のブナ林においては低木層・高木層いずれにおいてもブナの開葉が最も早く、ミズナラ・トチノキはこれらに次いで早いことが報告されている(丸山1978,1990)。これらのことは、一斉開葉型は、順次開葉型に比べ早期に同化システムを作り上げ、閉鎖した林冠下において耐性的な性質を持ち(菊沢1986)、最終的に上層林冠への進出をなし得る戦略を有しているものと思われる。

そこで、本研究ではコナラ・ミズナラ二次林において、樹下植栽され6成長期を経たブナ・トチノキ・ミズナラ・コナラのシュートのフェノロジーを調べ、4種が上層木の葉の動態にどのような反応を示し、また4種間でのフェノロジーの違いが生存戦略上どのような意味を持つかについて検討した。さらに、樹下植栽による混交複層林化のための考え方について若干考察した。

### II 材料と方法

試験地は、石川県林業試験場(石川郡鶴来町)場有林で標高350m、西向き傾斜35°の斜面である。この標高域は、石川県では冷温帯の下部に位

Studies on changing a secondary deciduous broad-leaved stand into a mixed and multi-storied forest (I)  
Phenology study of four deciduous broad-leaved trees planted in a stand

本研究の一部は第108回日本林学会大会で口頭発表した。  
なお、この研究は平成6~10年度林業試験研究情報調査(交付金)「森林施業の高度化に関する総合調査」の成果の一部である。

※1) 新条(当年枝)を示す。

※2) 生物季節(季節的変化を示す)。

置する（古池 1983）。なお、この林分の林分構造はすでに小谷・矢田（1992）によって報告されている。1988年秋に45年生のコナラ・ミズナラの二次林の約0.1haを対象に材積にして約50%の間伐を行った。その1年後の1989年の秋に、林床にスギ・アテ・ヒノキの針葉樹3種をそれぞれ50本ずつ、ブナ・トチノキ・ミズナラ・コナラの落葉広葉樹4種をそれぞれ30本植栽した。針葉樹3種は県内産のものを用い落葉広葉樹4種は、同林業試験場苗畑で養成した苗木でブナは5年生で、トチノキ・ミズナラ・コナラはそれぞれ2年生のものを用いた。

調査は、植栽後6生育期間を経た1996年の3～12月まで行った。植栽木のフェノロジーは、シュート当たりの葉数とシュートの伸長量およびシュートの基部に最も近い葉の伸長量の季節的变化を調べた。葉数は2～30日間隔で、シュートおよび葉伸長は10～20日間隔で調べた。調査サンプル数はそれぞれ20本ずつである（10個体ずつで1個体当たり2本のシュートを選択）。また、上木の開葉と落葉の季節的变化を調べるため、林内と林外に光量子センサーを設置し、林外に対する相対値の変化で表した。光量子センサーは、コーナシステムのKADEC-UVを用い、林内に6個、林外に2個設置した。センサーの測定間隔は10分間隔とし、相対光量子束密度の計算には光条件の安定した曇天日の54日を選択し、10時～14時の測定値を用いた。

### Ⅲ 結 果

#### 1 4樹種の6生育期間の樹高成長

図-1は、4樹種の植栽後6年間の樹高成長経過を示している。ブナは、5年生であることから、他の3樹種に比べ植栽当時の苗高が高かったせいもあるが、現在でも生育が良好であった。それに

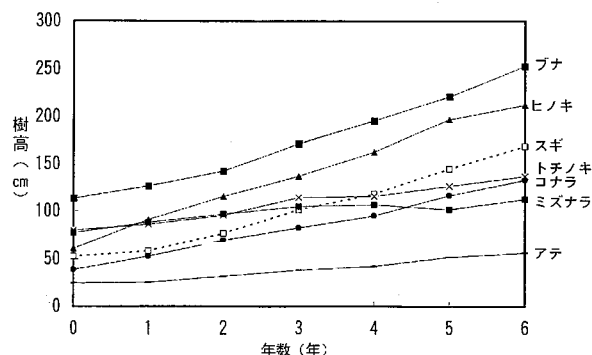


図-1 7樹種の6年間の樹高成長変化

対し、コナラ・ミズナラは成長が遅く、ミズナラは一時枝先の枯れによって樹高が下がった時期があった。

#### 2 4樹種の葉数の季節的变化と葉の寿命

相対光量子束密度の変化に対応させて、樹下植栽された4種のシュート当たりの葉数の季節的变化を図-2に示した。4種とも一斉開葉型（Kikuzawa 1983）であることから、開葉パターンは同じであった。

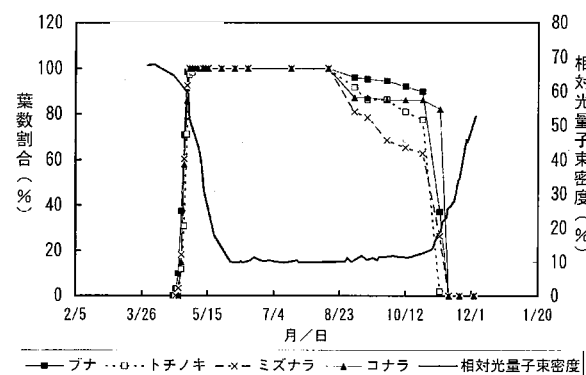


図-2 葉数の季節变化

4種が開葉を終えた時期はほぼ同じであった。この時点の林内の相対光量子束密度は、約60%で、上木の開葉前に対し約10%の減少期であった（図-2）。

落葉パターンは、4種でばらつきがあり、ミズナラ・トチノキが8月下旬頃からだんだんと落葉したのに対し、コナラは11月中旬まで他の樹種よりも生存率が高かった（ $P > 0.05$ ：統計的に5%の危険率で有意であったことを示す。以下同じ意味で用いる。）。4種が95%以上落葉したのは、11月下旬で相対光量子束密度が約30%の時点で、上木の開葉前の時点に対し約65%の閉鎖時期であった（図-2）。

表-1 4種の葉の平均寿命・開葉日数・落葉日数

樹種	供試数 (シュート)	平均寿命 日	開葉日数 日	落葉日数 日
ブナ	9	186.3	3.7	17.9
	(18)	(14.1)	(3.1)	(16.1)
ミズナラ	10	171.5	3.6	24.6
	(20)	(16.2)	(1.0)	(22.4)
トチノキ	6	176.0	5.8	21.0
	(13)	(13.7)	(2.2)	(17.2)
コナラ	10	192.6	3.2	19.4
	(19)	(24.0)	(1.8)	(18.1)

平均寿命・開葉日数・落葉日数の ( ) 内は標準偏差

表-1に、調査したシュートの長さ、葉のシュート当たりの葉数、単位葉数当たりのシュート長およびシュート当たりの葉の平均寿命を示した。葉1枚当たりのシュート長は、ブナが最も長く、コナラが最も短かった ( $P > 0.05$ )。

葉の平均寿命は、コナラ > ブナ > ミズナラ > トチノキの順で長かった ( $P > 0.05$ )。

### 3 4種のシュート伸長および葉伸長変化

図-3は、4種の広葉樹のシュート伸長の季節的变化である。4種とも上木が70%程度閉鎖した

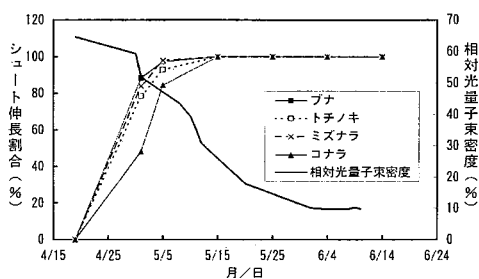


図-3 シュート伸長の季節変化

5月中旬に伸長を終えた。ブナ・トチノキ・ミズナラはほぼ同様な伸長パターンを示したのに対し、コナラは伸長速度が遅く、上木が30%程度閉鎖した5月初旬においても他の3種よりも伸長率が低かった ( $P > 0.05$ )。

図-4は、4種広葉樹の葉伸長の季節変化である。4種とも上木が90%程度閉鎖した5月下旬に伸長を終えた。この中で、ブナの伸長速度が最も早く、上木が30%程度閉鎖した5月初旬に既に95%伸長を完了していた ( $P > 0.05$ )。それに対し、同時期にコナラは45%程度しか伸長しておらず、最も伸長が遅かった。この傾向は上木が70%程度閉鎖した5月中旬においても同様で、コナラの葉の伸長の遅さが目立った ( $P > 0.05$ )。ミズナラ・トチノキはブナとコナラの間接的な伸長パターンであった。

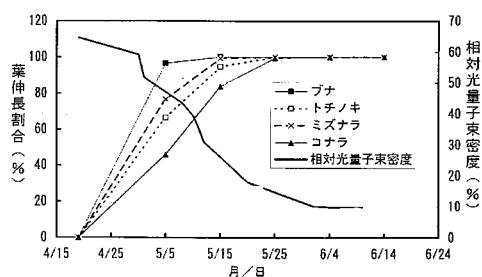


図-4 葉伸長の季節変化

図-5は、葉の伸長割合に対するシュートの伸長割合の比の季節的变化である。1であれば両者

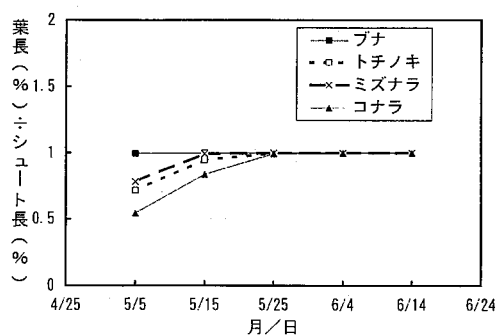


図-5 葉伸長に対するシュート伸長の変化

の伸長が同時進行であり、2に近いほど葉の伸長速度が早く、逆に0に近いほどシュートの伸長速度が早いことを示す。これによると、4種とも5月初旬より1以下で推移した。その中で、ブナはほぼ1で推移したのに対し、コナラは最も遅くに1に達した。つまり、ブナはシュートと葉の形成パターンがほぼ同時であったのに対し、後の3種は葉よりもシュートの形成が早かったことを示した。

## IV 考 察

今回の調査において開葉時期や開葉パターンは4種間でほとんど差が無かったが、シュートの伸長や葉の伸長時期が種によって異なった(図-2、3、4、5)。ブナは、明らかに早くから同化システムを作り上げているのに対し、コナラは上木の林冠の閉鎖経過に近く、最も遅く同化システムを整えた。本調査地域のブナとコナラの成木においても、ブナはコナラに比べ春先のシュート伸長時期の早いことが報告されている(中野 1988)。4樹種を光条件の異なる環境下で光合成速度や成長量の違いを調べた事例はないが、関連文献から以下いくつかの推測が可能である。

一般に樹木の葉の光合成は夏を中心とした気温の高い時期に同化速度が高く、若齢葉や老齢葉よりも成熟葉で光合成速度が高い(根岸 1978)ことが知られ、ブナでも同様な結果が得られている(角張 1991)。林内においても、ミズナラの光合成速度はおおむね夏がもっとも高いことが報告されている(橋本ほか 1993)。しかし、樹木の葉は30~60%のサイズになった時、シンク(貯蔵養分を消費する器官)からソース(貯蔵養分を供給する器官)に変化することが知られ(Turgeo 1989)、初期は前年の貯蔵養分を使って開葉するが、30~60%開葉した時点で同化器官としての役割が大きくなり、他の器官へ養分を供給する機能

が発達するといわれている。さらに、炭酸同化は葉がフルサイズになるまで増加し、その後減少することも知られている (Kriedemann *et al.* 1970)。Harrington *et al.* (1989) は、林内に生育する樹木の上層の開葉期における同化産物の割合の高さを指摘している。これらのことは、1シーズンに1回しか開葉しなかったこれら4種にとっては、葉がシンクからソースに変わるのは5月上旬までと考えられ、この時期の上層の明るい間になるべく稼ぎを多くすることは重要と考えられる。また、上層が開鎖する6月上旬までに葉が成熟すれば光合成がより効率的に行われると考えられる。その意味で、他の樹種に比べて同化システムを早く形成するブナには有利であることが裏付けられる。早春における開葉の早さは、晩霜害を受ける危険性が指摘されているが (渡辺 1988)、このことがなければ、林床の樹木にとっては、この時期の光合成による稼ぎは重要である。

落葉パターンは種により異なり (図-2)、コナラの晩秋での着葉率の高さが何われ、このことが寿命の長さに反映しているものと思われる (表-1)。しかし、上木が約35%落葉した時点で4種の落葉はほぼ終了していることから、晩秋での光合成による稼ぎはほとんど期待できないと考えられる。

開葉・落葉の時期やパターンといった光の獲得戦略の問題とは別に、林床に生育する植物にとっては、耐陰性という問題が関係すると考えられる。この点に関して、コナラとミズナラではコナラの方がすぐれた耐陰性を持つことや (橋本 1995)、林内に生育するミズナラ稚樹では、林内閉鎖に先だって光-光合成曲線が陰葉的性質を整えていることを報告している (田淵ほか 1991)。一般に、陰葉は陽葉に比べ光補償点や光飽和点が低く、ブナでもミズナラでもその傾向が示されている (Larcher 1969)。しかし、ブナ・ミズナラ・コナラの3種で異なる光環境での成長経過を調べ、ミズナラ・コナラはブナに比較し低照度下における成長の減退が著しく、ブナに比べて耐陰性が劣ることが報告されている (丸山 1991)。これらのことは、林内ではブナに限らず樹木は陰葉的な性質に変わり、ある程度の耐陰性を有すると思われるが、ブナの耐陰性の高さが示されている。しかし、葉の平均寿命は、コナラが最も長くミズナラ・トチノキはほぼ同様に短かった (表-1)。葉の

寿命は、林内型の種は林外の種に比べてシュート当たりの個葉の平均寿命が長くなることが知られている (菊沢 1986)。このことからすると、コナラの林内への適応努力も感じられるが、成長面からみてもブナの方が林内では有利なようである (図-1)。

以上のことから、コナラ・ミズナラを主とする落葉広葉樹林下における4種広葉樹は、耐陰性の違いの問題に加え、上木に先だって開葉を始めることによる光の獲得戦略も成長に大きく影響していると考えられ、その結果がブナの良好な成長の一部につながっていることが示唆された。4種とも一斉開葉型で、基本的には春先の稼ぎに依存している面が伺われたが、樹種によって葉やシュートの形成プロセスが異なることが明らかとなった。林冠を構成する高木種と林床におけるその稚幼樹の開葉や葉伸長などの時期がほぼ同時である (青木・橋本 1995) とすると、上下間での樹種の組み合わせの違いが下木の成長に影響を与えることを示唆するものである。

また、同じブナでも産地によって開葉時期が異なることが報告されており、北方産はそれより気温の高い場所で植栽された場合、開葉が早くなることが報告されている (中田・中山 1995、橋詰ほか 1996) ことから、今後の落葉広葉樹を使った混交複層林造成においては、こうした性質を利用した複層林化もおもしろいと思われる。

## V 引用文献

- 青木亨宏・橋本良二 (1995) 冷温帯コナラ二次林における構成樹種の葉のフェノロジー. 岩手大演報 26: 29-41.
- Harrington R. A., Brown B. J. and Reich P. B. (1989) Ecophysiology of exotic and native shrubs in Southern Wisconsin I. Relationship of leaf characteristics, resource availability, and phenology to seasonal of carbon gain. *Oecologia* 80: 356-367.
- 橋本良二・高橋宏輔・白旗 学 (1993) ミズナラ-ヒバ林下に生育する両樹種の光合成および呼吸特性. 104回日林論: 549-550.
- 橋本良二・青木亨宏 (1995) 林床に生育する2種のコナラ属 (*Quercus*) 稚樹の環境生理特性-光合成光反応曲線のパラメータ値の比較-. 生

- 物環境調節 33 : 175-183.
- 橋詰隼人・李 廷鎬・山本福壽 (1996) ブナの開芽期の産地および家系による差異. 日林誌 78 : 363-368.
- 古池 博 (1983) 石川県の植生と植物相. 石川県植物誌. 橋本確文堂, 金沢. 14-33.
- 角張嘉孝 (1991) ブナの光合成・呼吸・蒸散. ブナ林の自然環境と保全 : 64-70. ソフトサイエンス社. 東京.
- Kikuzawa K. (1983) Leaf survivals of woody plants in deciduous broadleaved forest 1. Tall trees. Can. J. Bot. 61 : 2133-2139.
- 菊沢喜八郎 (1986) 葉の生存戦略 森林樹木を中心として. 日生態誌 36 : 189-203.
- 小谷二郎 (1991) コナラ二次林の有効利用に関する研究(I) - 直径階別本数分布から見た施業方法の考え方 -. 石川県林試研報 22 : 5-12.
- 小谷二郎 (1992) コナラ二次林の有効利用に関する研究(II) - 混交樹種の優占度および用途から見た施業方法の考え方 -. 石川県林試研報 23 : 1-13.
- 小谷二郎・矢田 豊 (1992) 多雪地帯におけるコナラ・ミズナラ混交二次林の構造と成長. 40回日林中枝論 : 67-68.
- Kriedemann P. E., Kliever W. M., and Harris J. M. (1970) Leaf age and photosynthesis in *Vitis vinifera* L. *Vitis* 9 : 97-104.
- Larcher W. (1969) The effect of environmental and Physiological variables on the carbon dioxide gas exchange of trees. *Photosynthetica* 3 : 167-198.
- 丸山幸平 (1978) ブナ天然林 - とくに低木層および林床 - を構成する主要木本植物の伸長パターンと生物季節について. 新潟大演報 11 : 1-30.
- 丸山幸平・佐藤智子 (1990) ブナ林の生態学的研究 (38) - ぬくみ平の夏緑林構成樹種の年生活様式について (予報) -. 新潟大演報 23 : 49-84.
- 丸山幸平 (1991) ブナの生理・生態的性質. ブナ林の自然環境と保全 : 70-83. ソフトサイエンス社. 東京.
- 根岸賢一郎 (1978) 物質の動き. 樹木 - 形態と機能 - : 113-142. 文永堂. 東京.
- 中田 誠・中山 昇 (1995) 産地の異なるブナの生育状況とフェノロジーと形質の比較 28 : 17-28.
- 中野敏夫 (1988) 広葉樹 6 種の年生長周期について - 枝条の伸長生長と肥大成長 -. 99回日林論 : 349-350.
- 田淵隆一・高橋邦秀・小池孝良・斉藤武史 (1991) 落葉広葉樹林内の稚幼樹の葉群動態と光合成. 102回日林論 : 485-486.
- Turgeon R. (1989) The sink-source transition in leaves. *Ann. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.* 40 : 119-138.
- 渡辺隆一 (1988) フェノロジー研究への招待. 日本の生物 2 : 45-48.