

第4章 冠雪害跡地に侵入した広葉樹の生活史と生育特性

第1節 数種広葉樹の光環境とシュート伸長パターンの関係

1. はじめに

光は樹木の成長を制御する重要な要因の1つである。冠雪害が発生したスギ人工林で、光環境はギャップの面積やその内部での方位により変化することがわかった(第3章-第2節)。冠雪害跡地に侵入した広葉樹は、侵入場所によって生存や成長が制御されるものと考えられる。しかし、樹種によって光合成による光補償点や光飽和点は異なる(小池 1988, Koike 1988)ので、ギャップの創り出す光環境に対して、生存や成長様式は樹種によって異なることが予想される。

広葉樹における光環境と成長の関係についてはいくつかの報告がある。苗畑試験では、ヤマハンノキ・アキニレ・トチウ(川那辺・四手井 1965)・

ブナ(橋詰 1982)・クヌギ(橋詰 1983, 高原 1986)・ミズナラ(水井 1985, 大原・桜井 1983, 清和・菊沢 1989)・ミズメ(橋詰 1985)・コナラ(高原 1986)・アベマキ(高原 1986)・ホオノキ(箕口 1987)などで、葉の形質・伸長量・地上部重量が光環境によって異なると報告されている。林地での植栽試験では、ケヤキ(小谷・高田 1998, 小島・石塚 1998, 谷口 1999)・コナラ(小谷・矢田 1998, 1999, 小谷 1999a, 2000, 小島・石塚 1998)・クヌギ(小島・石塚 1998)・ミズナラ(小谷・矢田 1998, 1999, 小島・石塚 1998)・ブナ(小谷・矢田 1998, 1999, 小谷 1999ab, 2001b)・トチノキ(小谷・矢田 1998, 1999)で調べられ、光環境によって植栽木の伸長量が異なることが報告されている。さらに、シロダモほか10種広葉樹の天然更新稚樹(Ishida and Peters 1998)に対しても光環境と当年伸長量の関係が調べられ、樹種によって両者の関係が異なることが報告されている。これらの報告の一部で、伸長量の拡大に2次伸長の有無が関係する

表4-1 調査した5種広葉樹の概要

Table 4-1 Habitat, No. of tree, DBH (diameter at breast height), H (height), No. of shoot and RLI (relative light intensity) of 5 broad-leaved trees.

| 樹種 Species | 生育環境 Habitat | 樹木数 No. of tree | 胸高直径 DBH (cm) | 樹高 H (m) | シュート数 No. of shoot | 相対照度 RLI (%) |
|---------------|---------------------|--------------------|------------------|-------------|-----------------------|-----------------|
| | ギャップ (Gap) a | 7 | 0.7~8.1 | 2.0~6.3 | 46 | 3.8~15.4 |
| ミズキ (CcH) | ギャップ (Gap) b~c | 9 | 0.5~20.0 | 1.6~7.9 | 56 | 4.8~47.0 |
| | 林内 (Forest) | 4 | 0.6~3.0 | 2.1~4.3 | 23 | 1.8~6.4 |
| ホオノキ (Mo) | ギャップ (Gap) a | 6 | — | 0.7~3.6 | 16 | 4.8~11.7 |
| | ギャップ (Gap) b | 1 | — | 3.5 | 4 | 20.6 |
| ケヤキ (Zs) | ギャップ (Gap) a~c | 10 | 1.1~3.3 | 1.6~3.9 | 20 | 4.1~35.8 |
| | 混交林内 (Mixed forest) | 5 | — | 0.3~0.5 | 10 | 5.6~7.5 |
| ウワミズザクラ (Pg) | ギャップ (Gap) a, c | 13 | 0.9~3.3 | 1.6~4.3 | 32 | 7.1~48.3 |
| | 林内 (Forest) | 7 | — | 0.7~2.0 | 21 | 1.7~4.8 |
| ミズナラ (Qc) | ギャップ (Gap) b, c | 47 | — | 0.8~2.1 | 77 | 9.8~69.0 |
| | 林内 (Forest) | 6 | — | 0.6~1.3 | 12 | 3~7.1 |

相対照度は、ミズキの1部で4月中旬、ケヤキは年平均、他は6月上~下旬の値を示す。林内は、上空に1m²以上のギャップが存在していない場所とした。ケヤキの「混交林内」とは、スギ人工林にケヤキ母樹が混交している場所である。ギャップaは50m²以下、ギャップbは51~100m²、ギャップcは101~500m²の面積のギャップを示す。

Measured in early to late June except for some of CcH (*Cornus controversa*) which was measured in mid April. Values for Zs (*Zelkova serrata*) are annual average. "Forest" means the forest with less than 1m² gap. "Mixed forest" is the mixed forest of the *Cryptomeria japonica* and Zs. Gap a, Gap b and Gap c indicate the gap with an area of ≤ 50m², 51-100m² and 101-500m², respectively. Species name are shown in Table 2-2.

ことが示されている（ブナ：橋詰 1982, 小谷 1999b, 小谷 2001b；ケヤキ：小谷・高田 1998；クヌギ：橋詰 1983；ミズメ：橋詰 1985；ミズナラ：水井 1985, 清和・菊沢 1989）。しかし、広葉樹のシュート伸長における2次伸長の意義や、2次伸長形成に及ぼす環境条件、さらに樹種よる違いなどについては明らかにされていない。

本節では、スギ人工林で比較的ギャップに出現しやすいミズキ・ホオノキと、林内を中心に出現しやすいケヤキ・ウワミズザクラ・ミズナラについて、異なる光環境に対するシュート伸長量や葉面積などの違いを調べた。とくにシュートの2次伸長が、ギャップでの光環境による枝域の拡大様式の違いに及ぼす効果について考察した。

2. 調査地および調査方法

石川県林業試験場（標高200m）の43~52年生のスギ人工林に天然更新または人工植栽したミズキ20個体、ホオノキ7個体、ケヤキ15個体、ウワミズザクラ20個体、ミズナラ53個体を調査の対象とした（表4-1）。

調査方法は、各個体から1~5本のシュートをランダムに選択し、開葉から落葉まで2~20日間

隔で葉数を数えるとともに、2週間から1ヵ月ごとにシュート長と葉面積（ミズキとホオノキのみ）を測定した。葉面積は、葉身と幅を測定してその積値を使って比較した。

また、シュート当たりの葉の平均寿命は、Kikuzawa (1983) の方法によって以下の手法で計算した。まず、グラフの横軸に日数、縦軸にシュート当たりの葉数を取り、調査日ごとの葉数をプロットする「着葉曲線」を作成した。着葉曲線と横軸で囲まれた面積を求めることによって、シュート当たりの総着葉日数（単位：枚数×日数）を計算した。そして、総着葉日数を成長期間内の総開葉数の商から、葉1枚当たりの平均着葉日数を算出し、それを平均寿命（単位：日）とした。

光環境とシュート伸長の関係を探るため、ミズキでは4月中旬と6月下旬に、ホオノキでは6月下旬に、ウワミズザクラとミズナラでは6月上旬に、ケヤキでは4月から12月まで1ヵ月ごとに、シュートの上面で散光相対照度を測定した。

なお、早春に伸長したシュートの腋芽や休眠芽から新たに伸長したシュートを「2次シュート」と呼ぶことにする。ミズキの場合、2次シュートから新たなシュートを伸長する場合がありますので、

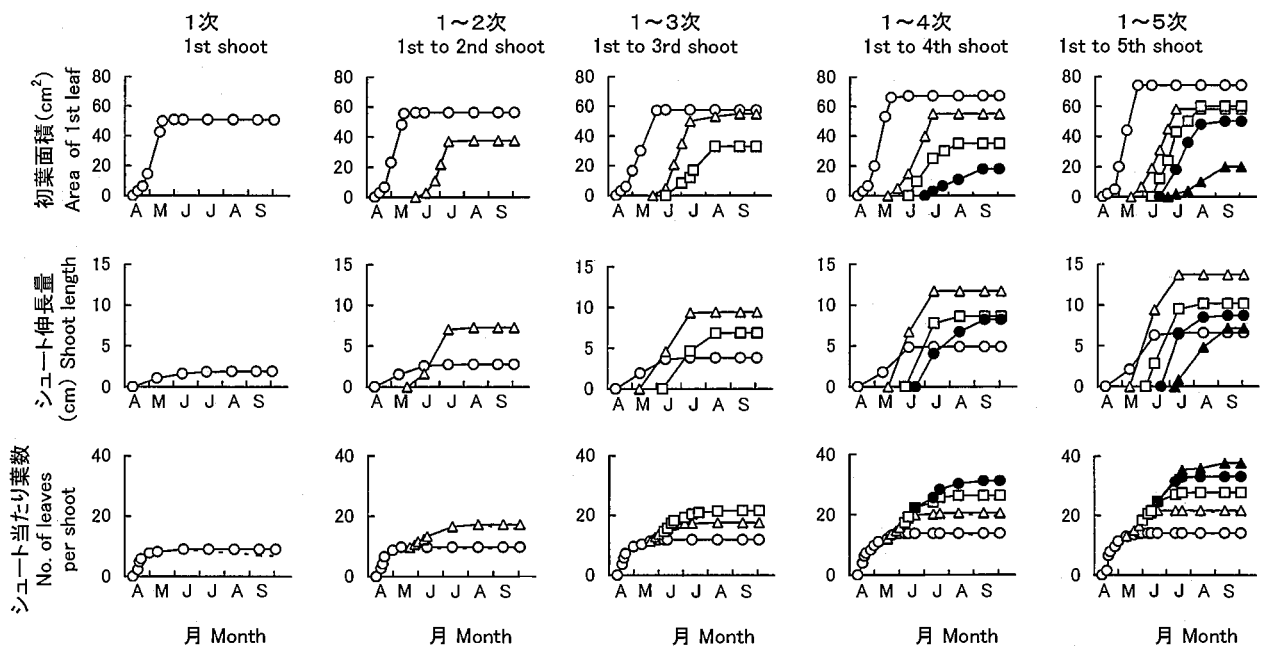


図4-1 ミズキのシュート当たりの葉数・シュート伸長量・初葉面積の季節的变化

葉面積は葉身×葉幅で算出した。葉数の波線は生存曲線をあらわす。

○：1次シュート (1st shoot), △：2次シュート (2nd shoot), □：3次シュート (3rd shoot), ●：4次シュート (4th shoot), ▲：5次シュート (5th shoot)。

Fig. 4-1 Seasonal changes in the number of the leaves and the length of the shoot and leaf area of *Cornus controversa*. Leaf area is shown by length×width of the first expanded leaf. Broken lines in the bottom figure show the number of surviving leaves.

表4-2 ミズキの1冬芽から伸長したシュート当たりの葉の平均寿命

Table 4-2 Mean leaf longevity per shoot developed from a over-wintered bud of *Cornus controversa*.

| シュート次数 Order of shoot | 葉の平均寿命 Mean leaf longevity on | | | | |
|--------------------------|----------------------------------|-------------------|-------------------|-------------------|-------------------|
| | 1次 1st | 1~2次 1st - 2nd | 1~3次 1st - 3rd | 1~4次 1st - 4th | 1~5次 1st - 5th |
| 1次 | 189.0±23.4 (24) | 200.7±17.0 (10) | 193.5±16.2 (9) | 190.2±13.3 (4) | 206.9± 0.0 (1) |
| 2次 | | 132.7±23.3 (11) | 134.1±17.5 (13) | 156.9±37.4 (7) | 150.5± 5.1 (4) |
| 3次 | | | 98.4±21.8 (15) | 131.9±15.3 (11) | 113.9±19.3 (4) |
| 4次 | | | | 105.8±18.4 (5) | 99.3± 0.0 (1) |
| 5次 | | | | | 106.5± 0.0 (1) |
| 全体 | 189.0±23.4 (24) | 168.8±13.1 (10) | 140.0±20.7 (9) | 151.0± 4.9 (4) | 134.8± 0.0 (1) |

平均±標準偏差。()内はサンプル数を示す。

Mean±SD : Numerals in parentheses are the number of samples.

これを「3次シュート」とした。以降、同様に伸長したシュートを「4次・5次シュート」とした。

3. 結果

1) ミズキ

図4-1に、ミズキのシュート当たり葉数・シュート長・初葉の面積の季節的变化を示した。ミズキは、1次シュートのみで終わる場合や、最高で5次シュートまで伸長するものがあった。1次シュートの開葉は、4月上旬から始まり、シュートの伸長は5月下旬には終了した。調査した124

個の冬芽のうち、林内の48個(38.7%)が1次シュートのみで終わった。ギャップで調べた76個(61.3%)から2次以上のシュートが伸長した。2次シュートは、5月の中旬から伸長を始め、それ以降約1ヵ月ごとに3次、4次、5次のシュートが伸長を開始した。

図4-1に示すように、1次シュートのみで終わるものは、5次シュートまで伸長するものに比べ、シュート当たりの葉数が少なく、伸長量が小さく、初葉が小さい傾向があった(ANOVA, $p < 0.05$)。また、高次のシュートほど、シュート

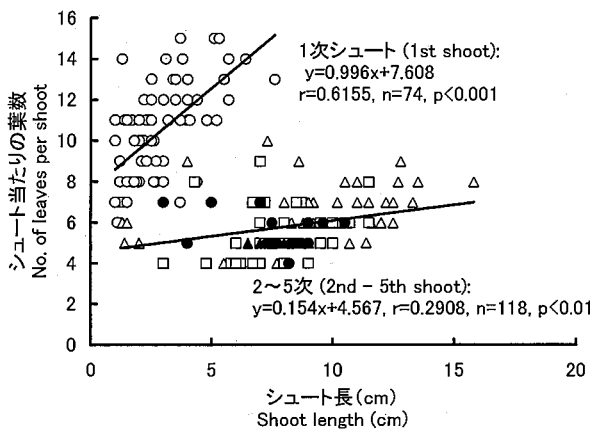


図4-2 ミズキにおけるシュート長とシュート当たりの葉数の関係

- : 1次シュート (1st shoot),
- △ : 2次シュート (2nd shoot),
- : 3次シュート (3rd shoot),
- : 4次シュート (4th shoot),
- ▲ : 5次シュート (5th shoot)

Fig. 4-2 Relationships between the length of the shoot and the number of leaves per shoot in *Cornus controversa*.

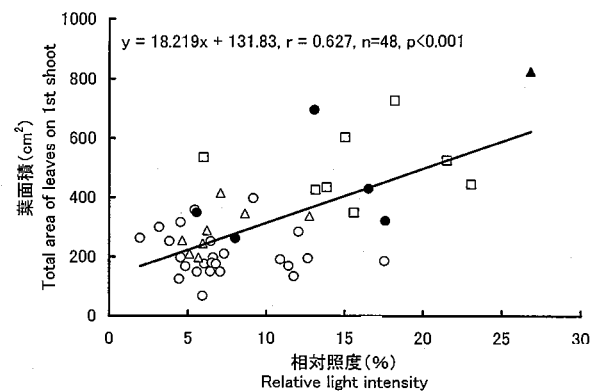


図4-3 ミズキにおける相対照度と1次シュートのトータル葉面積の関係

- : 1次シュート (1st shoot),
- △ : 1~2次シュート (1st-2nd shoot),
- : 1~3次シュート (1st-3rd shoot),
- : 1~4次シュート (1st-4th shoot),
- ▲ : 1~5次シュート (1st-5th shoot)

Fig. 4-3 Relationship between relative light intensity and total area of leaves on the 1st shoots of *Cornus controversa*.

当たり葉数が少なく（図4-1, 4-2）、寿命が短い（表4-2, ANOVA, $p < 0.05$ ）傾向があった。とくに、1次シュートは、他の次数のシュートよりも葉数が多く、葉面積も大きく、シュート当たりの葉の平均寿命も長かった。しかし、シュートの伸長量は、2次シュートが最も長くなる傾向があった（表4-2, 図4-1, 4-2）。

ミズキで、シュート長と葉数の関係をみると（図4-2）、1次シュートと2次以降のシュートではその関係が異なり、同じ長さのシュートでは2次以降のシュート当たりの葉数が少ない傾向があった（ANCOVA, $p < 0.001$ ）。

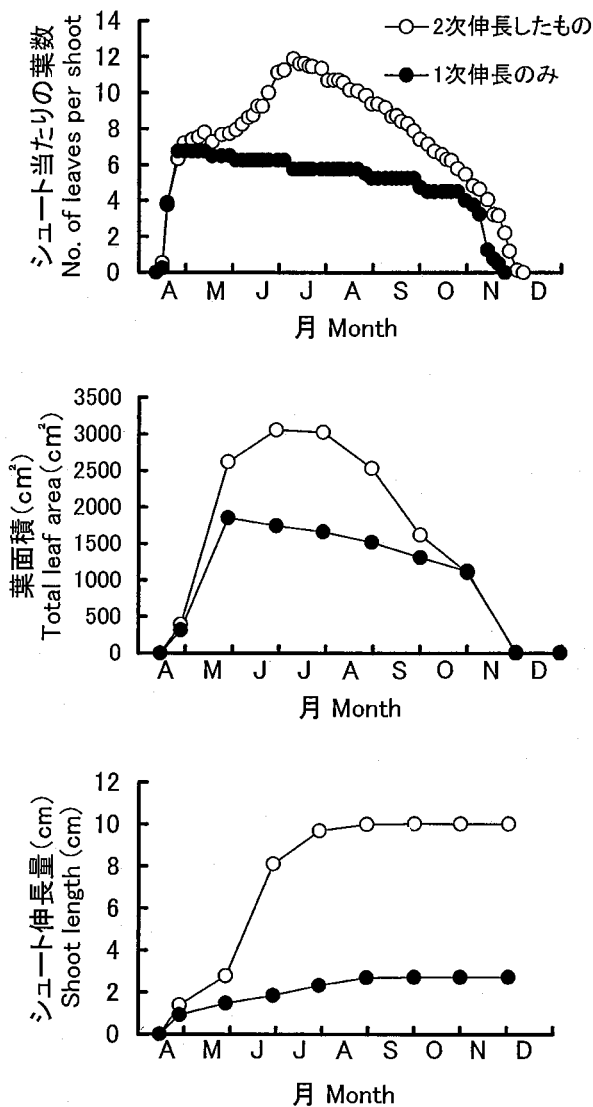


図4-4 ホオノキのシュート当たりの葉数、葉面積およびシュート伸長量の季節的変化

Fig. 4-4 Seasonal changes of the number of leaves per shoot, the total leaf area and the shoot length in *Magnolia obovata*. ○: 1st-2nd shoot, ●: 1st shoot.

相対照度と1次シュートの葉面積合計の間に、正の相関関係 ($n=48$, $p < 0.001$) がみられ（図4-3）、相対照度の高い場所にある1次シュートの葉面積が大きくなる傾向があった。また、葉面積の大きいシュートは、高次のシュートを形成する傾向があった。ただし、2次以降のシュートは相対照度10%以下でも発生した（図4-3）。

2) ホオノキ

ギャップにのみ出現したホオノキについて（表4-1）、シュート当たり葉数、葉面積およびシュート伸長の季節的変化を示した（図4-4）。シュートによって1次伸長のみの場合と2次伸長する場合に分かれた。ホオノキは、4月中旬ごろに開葉を始め、5月上旬に一斉に開葉し、1次伸長を終えた。シュートによっては、5月上旬から6月下旬にかけて順次開葉し、2次シュートを伸長するものがみられた。葉面積は、1次伸長のみでは5月下旬に、2次伸長したものは6月下旬にピークに達し、その後徐々に減少した。シュートの伸長は、1次伸長のみの場合も2次伸長した場合も8月下旬まで続いた。

2次伸長したシュートは、調査した20個のシュートのうち、16個（80.0%）であった。これらのシュート長は、1次伸長のみのシュート長の3.5倍大きかった（図4-4）。また、2次伸長したものは、1次伸長のみの場合に比べ、全体の葉数や葉面積は大きかった。しかし、これらでは7月以降の落葉が早く（図4-4）、シュート当たりの平均葉

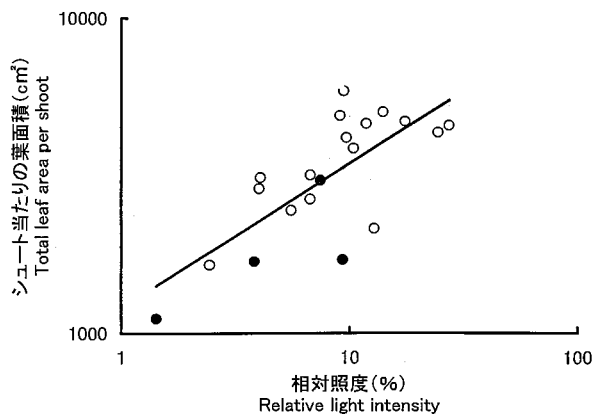


図4-5 相対照度とシュート当たりの葉面積の関係（ホオノキ）

○: 2次伸長したもの (1st-2nd shoot), ●: 1次伸長のみ (1st shoot)
 $y = 1202.9x^{0.4582}$, $r = 0.740$, $n = 20$, $p < 0.001$

Fig. 4-5 Relationship between the relative light intensity and the total leaf area per shoot of *Magnolia obovata*.

寿命は短かった（1次伸長のみ：178.8日、2次伸長したもの：124.2日、t検定、 $p < 0.01$ ）。

相対照度と葉面積の関係を調べたところ（図4-5）、相対照度の高いところのシュートほど葉面積が大きくなる傾向（ $r = 0.740$, $n = 20$, $p < 0.001$ ）があった。

10%以上の照度下においては、1次伸長のみで終わるシュートはみられなかった。しかし、2次伸長は、10%以下の暗い環境下においても起こっていた。

3) ケヤキ

図4-6は、スギ人工林内でケヤキのシュート当たり葉数の季節的変化を示している。ケヤキは、4月の中旬から開葉を始め、5月の初旬にいったんシュートの伸長を終えた。面積50 m^2 以下のギャップ（相対照度：5.1%）で伸長したシュートは、その後新たなシュートの伸長はなかった。しかし、101~500 m^2 の面積のギャップ（相対照度：23.1%）とスギ林に混交したケヤキ母樹下（相対照度：6.8%）で伸長したシュートは、6月の上旬から新たに開葉し、2次伸長を行った。2次伸

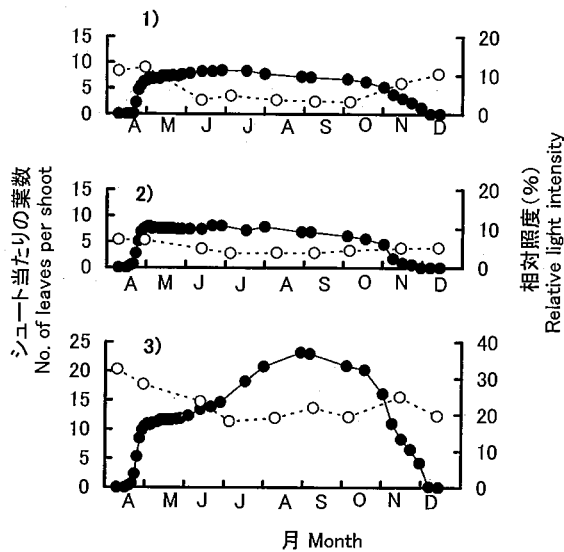


図4-6 スギ林内の異なる光環境下におけるケヤキ幼木のシュート当たりの葉数の季節的変化
1):混交林内, 2):50 m^2 以下のギャップ,
3):101~500 m^2 以下のギャップ,
●:葉数 No. of leaves,
○:相対照度 Relative light intensity

Fig. 4-6 Seasonal changes of the number of leaves per shoot of *Zelkova serrata* saplings in the different light conditions in a *Cryptomeria japonica* stand.
1):Mixed forest of the *C. japonica* and *Z. serrata*. 2):Gap ($\leq 50m^2$). 3):Gap (101-500 m^2).

長を行ったのは、調査した30個のシュートのうち、101~500 m^2 の面積のギャップで伸長した5個とスギ林に混交したケヤキ母樹下の1個の合計6個（20.0%）であった。しかし、混交林内（スギ林に混交したケヤキ母樹下）では開葉数も少なく、シュート伸長量も小さかった。101~500 m^2 の面積のギャップにおける1次伸長の葉数は、他の2箇所の葉数よりも多かった（図4-6, ANOVA, $p < 0.05$ ）。

2次伸長したシュートは、1次伸長のみで終わったシュートに比べ、シュート当たりの葉の平均寿命が短かった（1次伸長のみ：172.9日、2次伸長したもの：154.3日、t検定、 $p < 0.05$ ）。

6月上旬の相対照度とシュートの伸長量の間、正の相関関係がみられた（図4-7）。相対照度が高い環境下にあるシュートほど、2次伸長によって大きいシュートを形成した。2次シュートは、15%以上の相対照度で発生した。

1次と2次のシュート間で、シュート長とシュート当たりの葉数の関係を調べたところ（図4-8）、有意な差は認められなかった（ANCOVA, $p > 0.05$ ）。1次シュートの伸長量は、大きいもので60cm近かったのに対し、2次シュートの伸長量は30cm以下であった。

4) ウワミズザクラ

図4-9に、ウワミズザクラのシュート当たり葉数の季節的変化を示した。3月の上旬より開葉がみられ、4月の下旬にはいったんシュートの伸長を終えた。これ以降、林内（相対照度：3.1%）

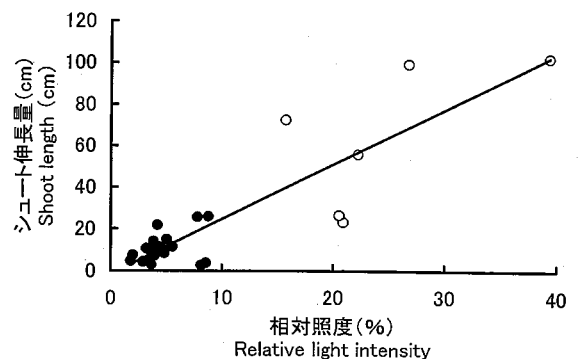


図4-7 相対照度とケヤキのシュート伸長量との関係
●:1次伸長のみ(1st shoot),
○:2次伸長したもの(1st-2nd shoot)
 $y = 2.6384x - 1.6534$, $r = 0.8812$, $n = 30$,
 $p < 0.001$

Fig. 4-7 Relationship between the relative light intensity and the shoot length in *Zelkova serrata*.

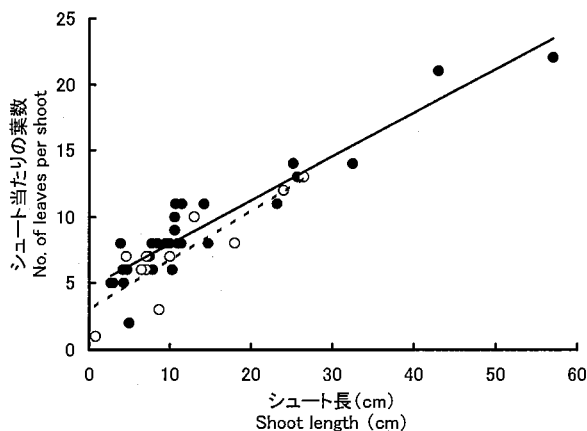


図4-8 ケヤキのシュート長とシュート当たりの葉数の関係
 ● : 1次シュート (1st shoot)
 $y=0.3300x+4.645$, $r=0.9366$, $n=29$, $p<0.001$
 ○ : 2次シュート (2nd shoot)
 $y=0.3754x+2.963$, $r=0.8664$, $n=11$, $p<0.001$

Fig. 4-8 Relationship between the shoot length and the number of leaves per shoot in *Zelkova serrata*.

や50m²以下のギャップ (相対照度: 7.8%) では、シュートは伸長を終えた。しかし、面積101~500 m²のギャップ (相対照度: 31.3%) では、シュートが6月下旬から再び成長し始め、2次伸長を行うものが存在した (53個のシュートうち7個 (13.2%))。2次伸長を行った1次シュートの葉数は、2次伸長を行わなかった1次シュートの葉数よりも多かった (図4-9, ANOVA, $p<0.05$)。

2次伸長したシュートは、1次伸長のみで終わったシュートに比べ、シュート当たりの葉の平均寿命が短かった (1次伸長のみ: 173.9日、2次伸長したもの: 151.5日、t検定, $p<0.05$)。

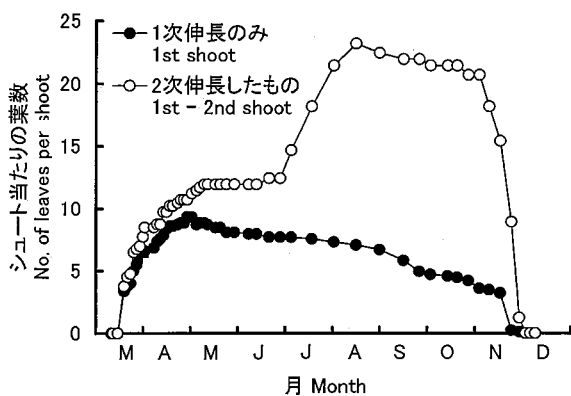


図4-9 ウワミズザクラの葉数の季節的变化

Fig. 4-9 Seasonal changes of the number of leaves per shoot in *Prunus grayana*.

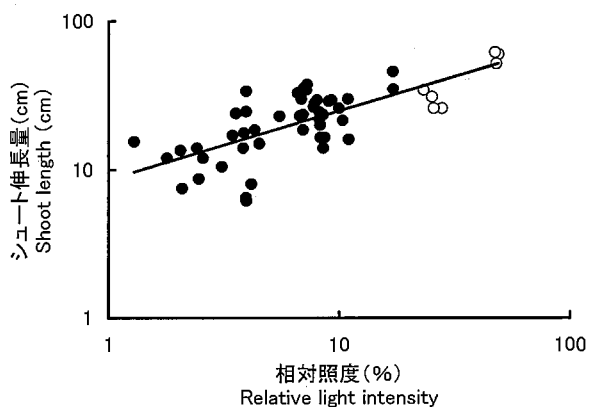


図4-10 ウワミズザクラの相対照度とシュート長との関係
 ● : 1次伸長のみ (1st shoot),
 ○ : 2次伸長したもの (1st-2nd shoot)
 $y=8.6381x^{0.4616}$, $r=0.7256$, $n=53$, $p<0.001$

Fig. 4-10 Relationship between the relative light intensity and the shoot length in *Prunus grayana*.

6月上旬の相対照度とシュート伸長量の間には、正の相関関係が認められた (図4-10)。相対照度の高い環境下にあるシュートほど、2次伸長によってより長いシュートが形成された。2次シュートは、20%以上の相対照度で発生した。

1次シュートと2次シュートで、シュート長とシュート当たりの葉数の関係を調べたところ (図4-11)、両回帰直線に有意な差は認められなかつ

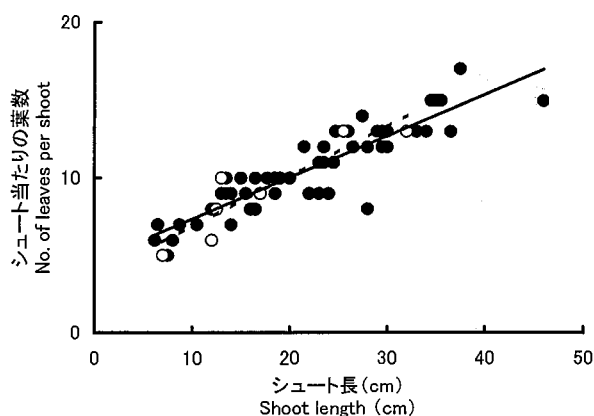


図4-11 ウワミズザクラのシュート長とシュート当たりの葉数の関係
 ● : 1次シュート (1st shoot)
 $y=0.2668x+4.7054$, $r=0.9016$, $n=53$, $p<0.001$
 ○ : 2次シュート (2nd shoot)
 $y=0.3261x+3.5998$, $r=0.9101$, $n=7$, $p<0.01$

Fig. 4-11 Relationships between the shoot length and the number of leaves per shoot in *Prunus grayana*.

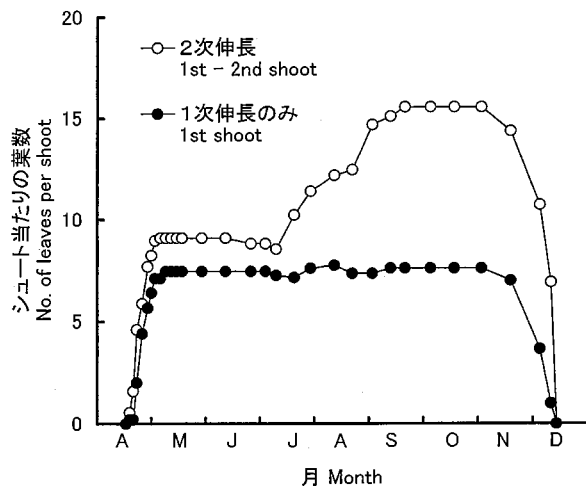


図4-12 ミズナラの葉数の季節的变化

Fig. 4-12 Seasonal changes of the number of leaves per shoot in *Quercus crispula*.

た (ANCOVA, $p > 0.05$)。1次シュートの伸長量は、大きいもので50cm近かったのに対し、2次シュートの伸長量は、30cmを越えたものは1本のみであった。

5) ミズナラ

図4-12は、ミズナラのシュート当たり葉数の季節的变化を示している。4月の下旬から約1週間以内の間で一斉に開葉し、シュートが伸長した。それ以降、林内 (相対照度: 4.7%) では、新たな伸長がみられなかった。しかし、面積101m²以上のギャップ (相対照度: 34.4%) では、シュートは7月中旬から再び開葉を始め2次伸長を行った。2次伸長を行ったのは、調査した89個のシュ

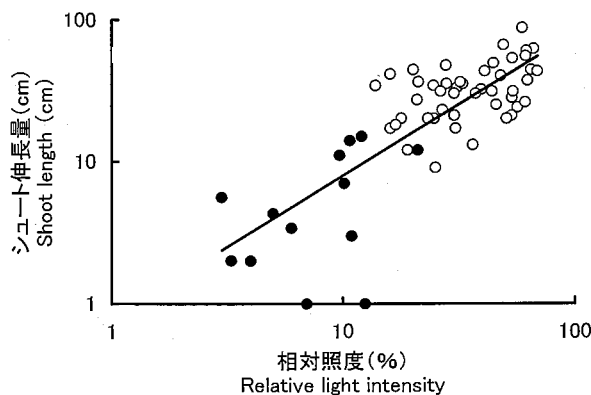


図4-13 ミズナラの相対照度とシュート伸長量の関係

$$y = 0.7945x^{0.9994}, r = 0.790, n = 60, p < 0.001$$

●: 1次伸長のみ (1st shoot)

○: 2次伸長したもの (1st-2nd shoot)

Fig. 4-13 Relationship between the relative light intensity and the shoot length in *Quercus crispula*.

トのうち51個 (57.3%) であった。2次伸長を行った1次シュートの葉数は、2次伸長を行わなかった1次シュートの葉数よりも多かった (図4-12, ANOVA, $p < 0.05$)。

2次伸長したシュートは、1次伸長のみで終わったシュートに比べ、シュート当たりの葉の平均寿命が短かった (1次伸長のみ: 197.2日、2次伸長したもの: 179.1日、t検定, $p < 0.05$)。

6月上旬の相対照度とシュート伸長量の間には正の相関関係が認められた (図4-13)。2次シュートは、15%以上の相対照度で発生した。

1次シュートと2次シュートで、シュート長とシュート当たりの葉数の関係を調べたところ (図4-14)、両回帰直線に有意な差は認められなかった (ANCOVA, $p > 0.05$)。シュート長および葉数は、1次シュートと2次シュートでほぼ等しかった。

4. 考察

対象とした落葉広葉樹5種とも、シュートの伸長量およびシュート当たり葉数は、生育場所の光環境にしたがって変化していた (図4-3, 4-5, 4-7, 4-10, 4-13)。光環境の良好な場所ほど、2次伸長によってシュート伸長量が大きく、シュート当たりの葉数も多く、シュート当

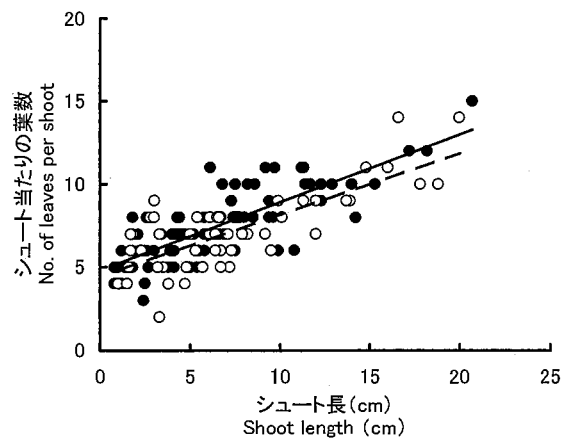


図4-14 ミズナラのシュート長とシュート当たりの葉数の関係

●: 1次シュート (1st shoot)

$$y = 0.408x + 4.822, r = 0.810, n = 89,$$

$p < 0.001$

○: 2次シュート (2nd shoot)

$$y = 0.372x + 4.414, r = 0.775, n = 51,$$

$p < 0.001$

Fig. 4-14 Relationships between the shoot length and the number of leaves per shoot in *Quercus crispula*.

たりの葉の平均寿命が短くなる傾向があった(図4-1, 4-4, 4-6, 4-9, 4-12, 表4-2)。また、2次伸長を行った1次シュートは、2次伸長を行わなかった1次シュートよりも葉数が多く、葉面積も大きくなる傾向があった(図4-1, 4-4, 4-6, 4-9, 4-12)。

これらのことより、1次シュートの置かれた光環境がその後の伸長パターンに大きな影響を与え、2次伸長を開始して枝域を拡大するためには、一定以上の明るさが確保されるギャップや林縁のような光環境が必要であることが考えられる。ただし、樹種により2次伸長に必要な相対照度に違いがみられ(図4-3, 4-5, 4-7, 4-10, 4-13)、ミズキとホオノキは相対照度10%以下でも伸長が可能であった。それに対し、ケヤキ・ウワミズザクラ・ミズナラは15~20%以上の相対照度で伸長が可能であった。また、2次伸長の発生時期も異なり、ミズキ・ホオノキの1次伸長と2次伸長は時間的にほぼ連続して生じたのに対し、ケヤキ・ウワミズザクラ・ミズナラの2次伸長は開始する時期が遅く、1次伸長と時間的に不連続であった。このことは、ミズキ・ホオノキはケヤキ・ウワミズザクラ・ミズナラに比較し、1次シュートによる光合成能力が2次シュートの伸長により深く関わっていることを示している。

ミズキの2次以上のシュートは、1次シュートに比べシュート当たりの葉の平均寿命は短く(表4-2)、単位葉数当たりのシュート伸長量が大きかった(図4-2)。1次シュートの伸長期間自体も長く、2次以上のシュートの伸長によってシュートや葉の伸長期間がさらに長くなっていた(図4-1)。ミズキの1次シュートと2次シュートの伸長量の間には正の相関関係がみられ、さらに2次シュートと3次シュートの伸長量の間にも同様な関係がみられる(小谷・富樫 1992)。また、2次以上のシュートは1次シュートに比べて窒素含有率が高く(小谷・富樫 1995)、1次シュートに比べて少ない葉で長いシュートを伸長することができる(図4-2)。このことから、ミズキの2次以上のシュートはより高い光合成活性を持ち、枝域の拡張を効率的に行うことができるものと考えられる。

ホオノキも、2次伸長は1次伸長より葉数が少なく、葉面積が小さいにもかかわらずシュート伸長量は大きかった。1次シュート自体の伸長期間

も長く、2次伸長によってさらにシュートや葉の伸長期間が長くなっていた(図4-4)。また、2次伸長によって、シュート当たりの葉の平均寿命が短くなった。両樹種とも成長拡大に2次シュートが重要な役割を果たしていることが考えられる。ホオノキの次年度伸長のために形成する冬芽内には、1次伸長分に相当する葉数しか存在しない(Kikuzawa 1986)ことや、光環境が異なっても冬芽サイズに差がみられない(箕口 1987)ことなどは、2次伸長が光環境に応じて伸長する体制をとっていることを示唆するものである。

このように、1次伸長と2次伸長のシュートで明確に性質が異なる樹種に、このほか、カバノキ属のシラカンバ (*Betula platyphylla* Sukatchev var. *japonica* (Miq.) Hara)・ウダイカンバ・ダケカンバ(Kikuzawa 1983)・ミズメ(Yagi 2000)、その他ではオオカメノキ(Kikuzawa 1984)、アカメガシワ(菊沢 1999)、アズキナシ(Yagi 2000)などが知られている。これらの樹種群は、光環境の好転に即座に対応するのに適した伸長パターンを持つと考えられる。

一方、ケヤキ・ウワミズザクラ・ミズナラは、1次シュートと2次シュートの間で、葉数とシュート伸長量の関係に大きな差が存在せず(図4-8, 4-11, 4-14)、伸長量も1次シュートと2次シュートでほぼ等しかった。ただし、シュート当たりの葉の平均寿命が2次伸長することによって短くなる傾向は、ミズキ・ホオノキと同じであった。しかし、1次シュートでのシュート当たりの葉の平均寿命は、ミズキやホオノキよりも長い傾向があった。ケヤキ・ウワミズザクラ・ミズナラは、他の2種に比べて2次伸長の時期が6月以降と遅く、相対照度が比較的高い場所(15~20%以上)でのみ2次伸長を行った(図4-7, 4-10, 4-13)。このように、2次伸長が1次シュートの発生後1ヶ月以上経てからおこる樹種は、このほかにブナ(橋詰 1982)、コナラ(小谷 1989, Tobias *et al.* 1995)、クヌギ(小谷 1989, 中野 1988, Tobias *et al.* 1995)が知られている。これらの樹種やケヤキ・ウワミズザクラ・ミズナラの2次伸長は、1次シュートを生産した後の余剰エネルギーで行われている可能性が高い。

以上のことより、5樹種は、光環境によってシュートの伸長パターンや伸長量が異なることがわかった。ミズキ・ホオノキの伸長とケヤキ・ウワミズ

ザクラ・ミズナラの伸長では、前者が幅広い光環境下で連続的に2次伸長を行うのに対し、後者は一定以上の強い光環境下で、1次シュートの余剰エネルギーによって、断続的に2次伸長を行っていた。前者は、光環境の好転時に即座に2次伸長が対応し、長期間にわたって連続的に伸長を繰り返し、枝域を拡大する性質を持つものと考えられる。これらの樹種群は、スギ人工林での冠雪害による林冠ギャップの形成にいち早く反応し、優占度を高めることができる。後者は、ギャップと林内で、1次伸長による短期間でのシュート体制を確立する。これらは、光環境の好転に即座に反応しにくい反面、林内の暗い環境に耐えられる性質を持つものと思われる。

第2節 広葉樹53種のフェノロジー特性

1. はじめに

広葉樹のシュート伸長パターンは、2次伸長の発生時期や光環境の違いから、時間的に連続または断続的なシュート伸長パターンを示すことがわかった。これまでも、広葉樹の光環境に対する反応が、生活型や樹形（藤本 1993, Küppers 1989）、シュートの伸長パターンや葉の開葉パターン（藤本ら 1995, Kikuzawa 1983, 1984, 丸山 1978, 丸山・佐藤 1990）の違いとしてあらわることが明らかにされている。

落葉広葉樹の林内では、春先の明るい光環境を有効に利用できる樹種、すなわち、シュート伸長期間の短い「一斉型」を持つ樹種ほど、光資源の獲得効率が高いとされる。また、林外開放地では、当年の光合成産物を利用して長期間にわたり伸長できる「順次型」を持つ樹種ほど、光資源の獲得効率が高いとされる。両者の中間的な光環境を有する林冠ギャップでは、中間的な伸長期間を有する「一斉+順次型」を持つ樹種ほど、その効率が高いとされている（Kikuzawa 1983, 1984）。

一方、スギ人工林のように常緑の林冠を持つ林内では、林床は年間を通じて暗い環境下に置かれる。侵入した広葉樹は高い耐陰性を持つか、または偶発的に出現した林冠ギャップをいち早く占有する性質を持つことによって、林内での生存率を高めるものと考えられる。したがって、葉の動態やシュートの伸長様式も、樹種によって侵入場所の光環境に適合したパターンをとっていることが考えられる。

本章では、林冠ギャップを有する50年生のスギ人工林に侵入した53種の広葉樹について、シュートと葉の伸長様式や期間を調べ、林内での広葉樹の生育環境との関係を議論した。

2. 調査地および調査方法

調査地は、石川県林業試験場（石川郡鶴来町）にある50年生のスギ人工林0.89haとした。標高200mの西向き斜面で、平均傾斜度は10°である。年平均気温が13.4℃、平均最深積雪深は119cmであり（石川県林業試験場：1972～2001年の観測）、冷温帯下部に位置する。スギの平均胸高直径は28cm、平均樹高は25m、立木密度650本/haであった。この林分では、1981年と1985年の冬期間の冠雪害によって林冠ギャップが発生し、総面積のうち0.39haの立木調査区で、1m²以上のギャップ面積割合が18%を占めた（小谷・高田 1999）。林内の広葉樹は、ヒメアオキの本数優占度が最も高く、クサギ・ウワミズザクラ・ムラサキシキブがそれに続いた。また、D²Hを指標にするとミズキの優占度が最も高く、ムラサキシキブ・ヒメアオキ・ニフトコがそれに続いた（小谷・高田 1999）。

1997年の3月12日から12月4日まで、2日から20日間隔で53種の広葉樹のシュート当たりの葉数をカウントした。また、ほとんどの広葉樹がシュート伸長を開始した4月1日からその伸長が終了した9月30日まで、2週間隔でシュートと葉の伸長量を測定した。開葉は、芽鱗が存在する場合は冬芽が破れて葉身が出現した時点と定義した。裸芽の場合も、芽が伸長し葉身として確認された時点を開葉とした。原則として1樹種当たり2個体をギャップまたは林内からランダムに選択し、1個体当たり5本のシュートを対象に測定を行った。ただし、1個体当たり1シュートしか持たないものや1本の幹当たり5本以下しかシュートがなかったものも存在した。最終的に調査した樹幹数は124本で、シュート数にして411本であった。

調査対象木は樹高50～200cmの範囲にあり、これらの樹冠の中部から上部のシュートを選んだ。調査対象木の中には、半常緑性（Kikuzawa 1984）の樹種（イボタノキ・トウグミ・コマユミ）が存在した。これらは、同じシュート上に1年以内に落葉する葉と越冬する葉をともに持つので、完全に落葉したシュートと越冬葉が着生したシュートの両方を調査対象に選んだ。

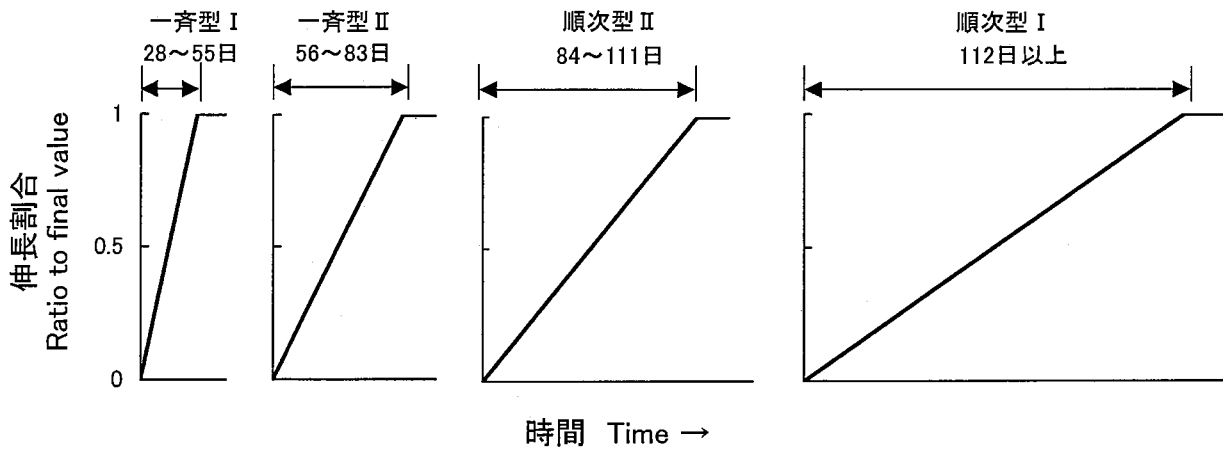


図4-15 シュートと葉の伸長パターンと期間の定義

Fig. 4-15 Elongation pattern of shoot and leaf, and definition of elongation type. Flush type I (duration of elongation, 28-55 days). Flush type II (duration of elongation, 56-83 days). Succeeding type II (duration of elongation, 84-111 days). Succeeding type I (duration of elongation, more than 112 days).

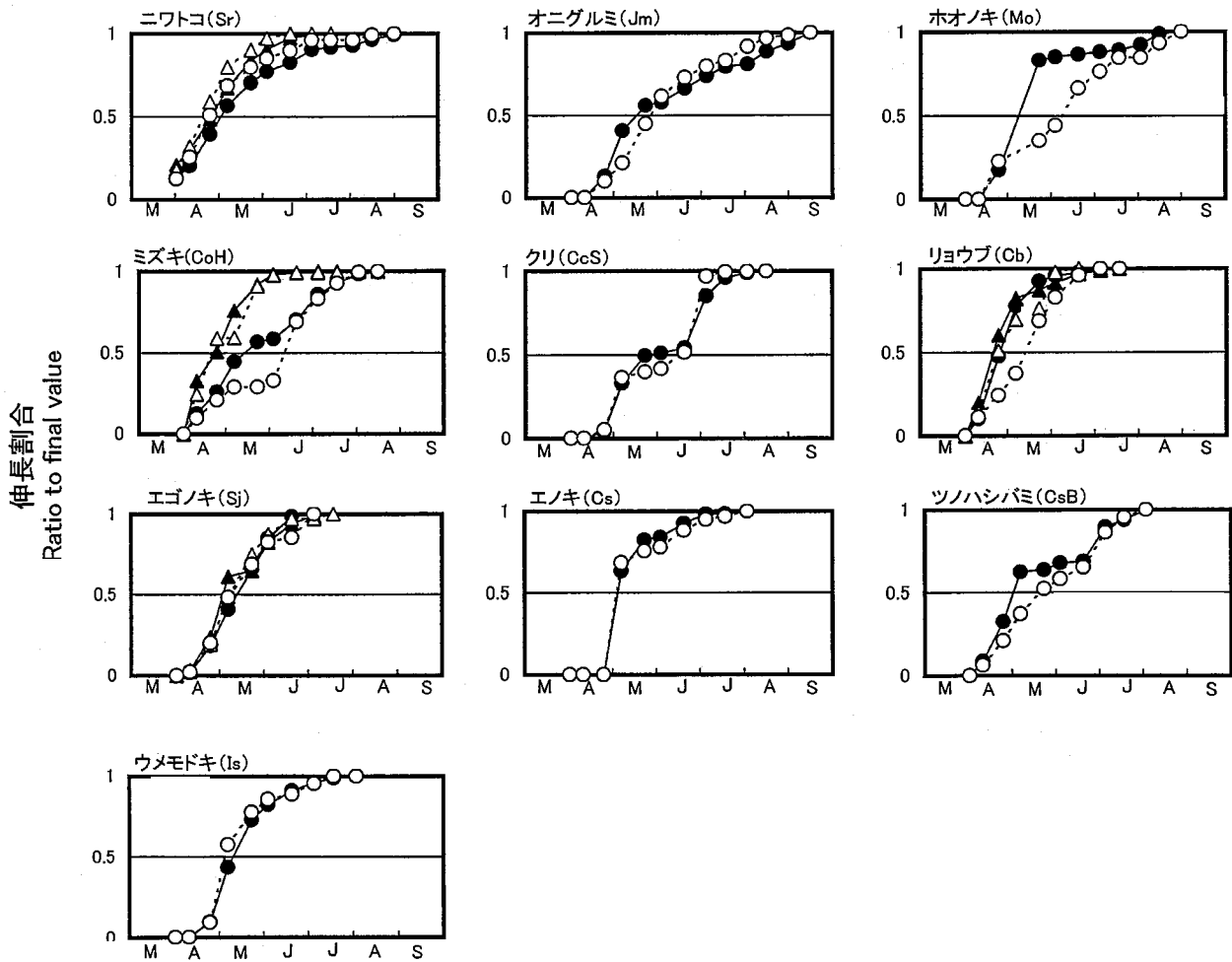


図4-16 落葉広葉樹の季節的伸長パターン (順次型 I - 112日以上伸長タイプ)

○: シュート (ギャップ), ●: 葉 (ギャップ), △: シュート (林内), ▲: 葉 (林内)

Fig. 4-16 Seasonal elongation pattern of deciduous broad-leaved trees (succeeding type I, ≥ 112 days). ○: shoot (gap), ●: leaf (gap), △: shoot (forest) and ▲: leaf (forest). Species name are shown in Table 2-2.

表 4-3 スギ人工林に出現した53種広葉樹の生活型およびシュート当たりの葉数・平均葉寿命・伸長タイプ

Table 4-3 Life form, No. of leaves and mean leaf longevity per shoot, and elongation type of 53 broad-leaved trees investigated in a *Cryptomeria japonica* plantation.

| 樹種 (略称) Species (Symbol) | 生活型 Life form | シュート数 (幹数) No. of shoot (stems) | | シュート当たりの葉数 No. of leaves per shoot | | シュート当たりの平均葉寿命(日) Mean leaf longevity per shoot (day) | | Gの相対照度 RLI (%) | 伸長タイプ Elongation type |
|-----------------------------|------------------|------------------------------------|---------|---------------------------------------|------|---|--------|-------------------|--------------------------|
| | | G | F | G | F | G | F | | |
| 1. ニワトコ (Sr) | DST | 4 (1) | 4 (1) | 10.8 | 9.0 | 179.3 | 156.0 | 11.8 | SI |
| 2. オニグルミ (Jm) | DT | 1 (1) | — | 15.0 | — | 156.1 | — | 8.5 | SI |
| 3. イボタノキ (LoS) | HS | 9 (2) | — | 11.3 | — | >149.9 | — | 9.5 | SI |
| 4. ホオノキ (Mo) | DT | 9 (2) | — | 9.9 | — | 105.6 | — | 11.8 | SI |
| 5. ミズキ (CcH) | DT | 5 (1) | 5 (1) | 24.2 | 10.8 | 184.4 | 172.6 | 11.6 | SI |
| 6. ツノハシバミ (CsB) | DS | — | 3 (1) | 6.3 | — | 167.7 | — | 7.8 | SI |
| 7. クリ (CcS) | DT | 5 (1) | — | 15.8 | — | 160.2 | — | 15.8 | SI |
| 8. リョウブ (Cb) | DST | 5 (1) | 5 (1) | 15.2 | 11.8 | 182.1 | 181.0 | 9.1 | SI |
| 9. エゴノキ (Sj) | DST | 5 (1) | 3 (1) | 8.0 | 7.7 | 170.8 | 173.6 | 11.0 | SI |
| 10. エノキ (CsP) | DT | 8 (2) | — | 7.0 | — | 150.3 | — | 11.0 | SI |
| 11. ウメドモト (Is) | DS | 5 (1) | — | 8.4 | — | 208.4 | — | 12.4 | SI |
| 12. タラノキ (Ae) | DST | 16 (16) | 12 (12) | 6.4 | 5.9 | 164.4 | 162.2 | 10.5 | SII |
| 13. ハナイカダ (Hj) | DS | 5 (1) | 4 (1) | 8.2 | 6.3 | 170.8 | 173.6 | 15.6 | SII |
| 14. ウリハダカエデ (Ar) | DT | 2 (1) | 5 (1) | 4.0 | 2.0 | 139.2 | 220.1 | 11.0 | SII |
| 15. ムラサキシキブ (Cj) | DS | 8 (2) | — | 6.0 | — | 174.7 | — | 9.1 | SII |
| 16. トウグミ (Em) | HS | 9 (2) | — | 9.0 | — | >187.7 | — | 7.8 | SII |
| 17. ヤマアジサイ (Hs) | DS | 10 (2) | — | 9.7 | — | 175.1 | — | 15.8 | SII |
| 18. ヒメコウゾ (Bk) | DS | 5 (1) | — | 7.2 | — | 150.1 | — | 9.3 | SII |
| 19. ヒメアオキ (Aj) | ES | 10 (2) | 5 (1) | 13.4 | 3.8 | >228.3 | >218.5 | 9.7 | SII |
| 20. ヤマウコギ (AsM) | DS | 4 (1) | — | 13.0 | — | 144.9 | — | 15.6 | SII |
| 21. イタヤカエデ (Am) | DT | 4 (1) | — | 10.3 | — | 211.3 | — | 15.8 | SII |
| 22. クサギ (Ct) | DS | 7 (2) | — | 14.7 | — | 161.7 | — | 13.4 | SII |
| 23. オオバクロモジ (Lu) | DS | 5 (1) | 4 (1) | 11.3 | 6.6 | 173.0 | 199.7 | 14.7 | SII |
| 24. ガマズミ (Vd) | DS | 5 (1) | — | 4.0 | — | 198.1 | — | 9.2 | SII |
| 25. マヤグワ (Ms) | DT | 10 (2) | — | 6.9 | — | 126.7 | — | 15.6 | SII |
| 26. コブシ (Mp) | DT | 2 (2) | — | 5.5 | — | 183.1 | — | 11.6 | SII |
| 27. コアジサイ (Hh) | DS | — | 5 (1) | — | 7.2 | — | 207.7 | — | SII |
| 28. ケナシヤブデマリ (Vp) | DST | 5 (1) | 4 (1) | 3.0 | 3.6 | 193.4 | 173.2 | 7.6 | SII |
| 29. ウワミズザクラ (Pg) | DT | 3 (1) | 5 (1) | 10.0 | 9.4 | 156.5 | 174.0 | 11.6 | FII |
| 30. サンショウ (Zp) | DST | — | 5 (1) | — | 8.6 | — | 215.9 | — | FII |
| 31. ヒサカキ (Ej) | EST | — | 4 (1) | — | 4.8 | — | >193.5 | — | FII |
| 32. ヤマウルシ (Rt) | DST | 5 (5) | 5 (4) | 10.4 | 8.2 | 178.6 | 176.0 | 15.8 | FII |
| 33. ハイイヌツゲ (Ic) | ES | 5 (1) | 4 (1) | 9.2 | 6.3 | >187.1 | >201.6 | 14.7 | FII |
| 34. ウスノキ (Vh) | DS | — | 5 (1) | — | 6.0 | — | 155.4 | — | FII |
| 35. モミジイチゴ (Rp) | DS | 4 (2) | — | 4.0 | — | 154.7 | — | 9.8 | FII |
| 36. ウリノキ (Ap) | DS | 4 (1) | 2 (1) | 3.8 | 4.5 | 187.5 | 159.4 | 15.6 | FII |
| 37. シロダモ (Ns) | ET | 5 (1) | 5 (1) | 8.2 | 7.4 | >222.9 | >223.2 | 10.1 | FII |
| 38. アオハダ (Im) | DT | — | 10 (2) | — | 7.3 | — | 195.2 | — | FII |
| 39. ケヤキ (Zs) | DT | — | 10 (2) | — | 8.7 | — | 184.1 | — | FII |
| 40. チャノキ (CsO) | ES | 5 (1) | 4 (1) | 3.4 | 3.3 | >211.3 | >211.6 | 10.1 | FII |
| 41. サワフタギ (Sc) | DS | 5 (1) | 5 (1) | 7.6 | 4.6 | 162.2 | 181.7 | 10.1 | FII |
| 42. ダンコウバイ (LoB) | DS | 5 (1) | — | 5.8 | — | 203.4 | — | 10.1 | FII |
| 43. コマユミ (Ea) | HST | 5 (1) | 5 (1) | 9.6 | 7.0 | >195.7 | >195.5 | 7.6 | FII |
| 44. ハクウンボク (So) | DT | — | 10 (2) | — | 4.2 | — | 190.6 | — | FII |
| 45. ツリバナ (Eo) | DS | — | 6 (2) | — | 3.7 | — | 235.1 | — | FI |
| 46. エゾユズリハ (Dm) | ES | — | 8 (2) | — | 8.1 | — | >192.8 | — | FI |
| 47. ウラジロガシ (Qsa) | ET | — | 3 (1) | — | 4.7 | — | >237.2 | — | FI |
| 48. コナラ (Qse) | DT | 5 (1) | 5 (1) | 6.0 | 4.8 | 208.3 | 219.6 | 9.7 | FI |
| 49. フジ (Wf) | DL | — | 8 (2) | — | 7.7 | — | 133.7 | — | FI |
| 50. カキノキ (Dk) | DT | 14 (3) | — | 6.7 | — | 156.1 | — | 11.0 | FI |
| 51. コシアブラ (AsF) | DT | — | 5 (1) | — | 6.4 | — | 208.6 | — | FI |
| 52. ミズナラ (Qc) | DT | — | 5 (1) | — | 5.8 | — | 214.7 | — | FI |
| 53. ヤマモミジ (Aa) | DT | — | 5 (1) | — | 2.8 | — | 206.3 | — | FI |

樹種の配列は、シュート伸長期間の長い順。

常緑および半常緑のシュート当たりの葉の平均寿命は、当年の12月4日で計算された。

DT: 落葉高木 Deciduous tall tree, DST: 落葉小高木 Deciduous small tree, DS: 落葉低木 Deciduous shrub, DL: 落葉ツル Deciduous liana, HST: 半常緑小高木 Heteroptotic small tree, HS: 半常緑低木 Heteroptotic shrub, ET: 常緑高木 Evergreen tall tree, EST: 常緑小高木 Evergreen small tree, ES: 常緑低木 Evergreen shrub.

G: ギャップ Gap, F: 林内 Forest, S: 順次型 Succeeding type, F: 一斉型 Flush type

Species were arranged in the order of the duration of shoot elongation from long to short.

Mean leaf longevity per shoot of evergreen and heteroptotic trees was calculated on December 4 of the current year. Species name are shown in Table 2-2.

葉の伸長量は、シュート内のすべての葉を対象に、葉身長およびその積算値を求めた。羽状複葉の場合は、複葉全体の葉身長を測定した。順次型でシュートが伸長途中で先に落葉したものは、落葉前の値を加算して葉身長の積算値として求めた。シュートの伸長量は、冬芽を除く枝の長さを対象とした。

解析の対象とした53種のうち、常緑樹は7種、半常緑樹は3種、落葉樹は43種であった(表4-3)。また、高木性が20種、小高木性が9種、低木性が24種を占めた(表4-3)。これらの生活

型区分は小牧(1987)による。

3. 広葉樹の伸長パターン

広葉樹の伸長-開葉パターンは、短期間に一斉に開葉する「一斉型」と長期間にわたり少しずつ開葉する「順次型」およびその中間型として「一斉+順次型」が定義されている(Kikuzawa 1983)。ここでは、図4-15に示すとおりシュートおよび葉の伸長期間(伸長が完全に終了するまでの時間)を基準として、以下のとおり区分した。最も短い伸長期間を持つ樹種の期間(28日間)を

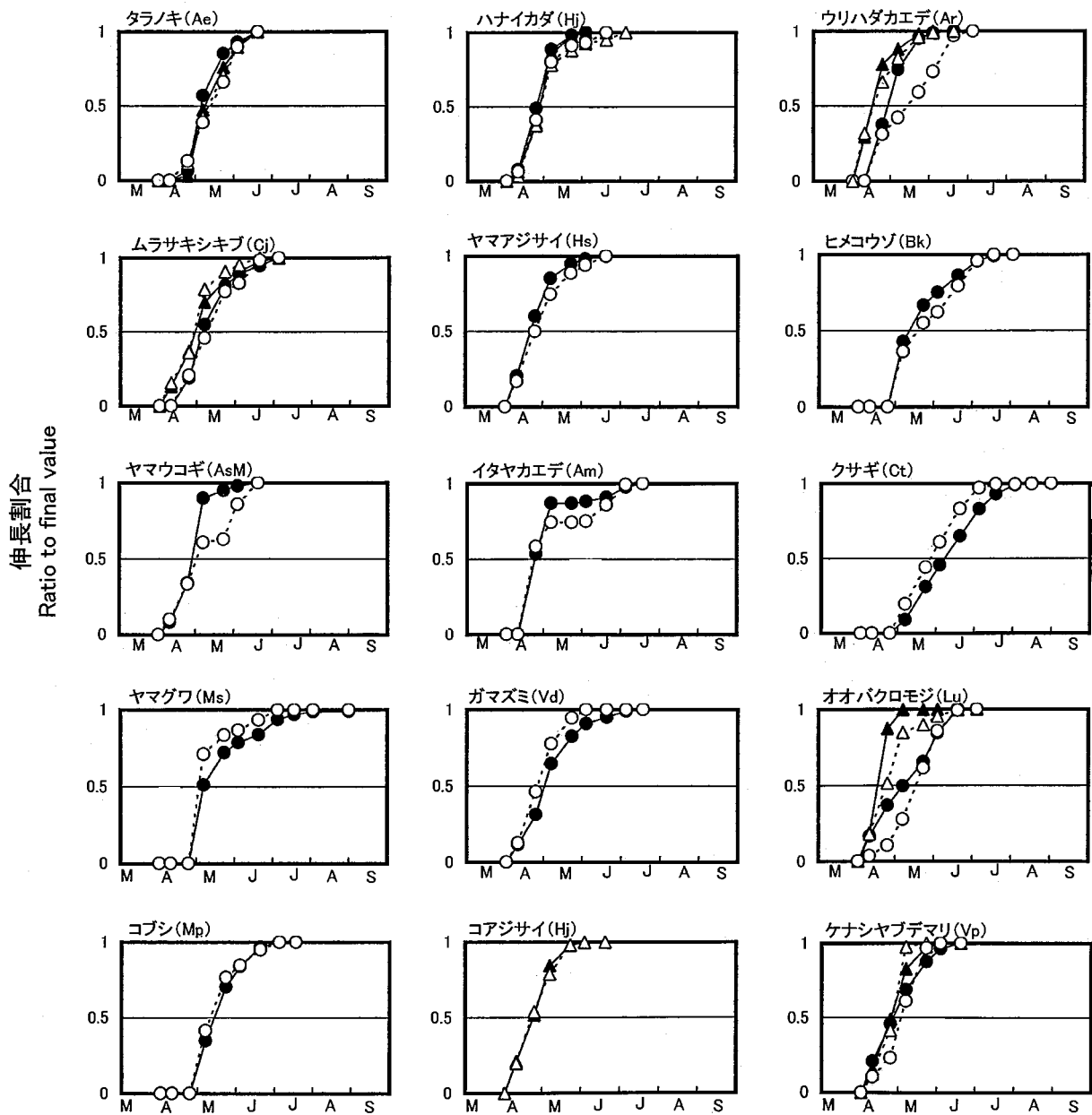


図4-17 落葉広葉樹の季節的伸長パターン(順次型Ⅱ-84~111日伸長タイプ)

○:シュート(ギャップ), ●:葉(ギャップ), △:シュート(林内), ▲:葉(林内)

Fig. 4-17 Seasonal elongation pattern of deciduous broad-leaved trees (succeeding type II, 84 - 111 days). ○: shoot (gap), ●: leaf (gap), △: shoot (forest) and ▲: leaf (forest). Species name are shown in Table 2-2.

基に、28日間の倍数ごとに4区分し、最も短い期間のものを「一斉型Ⅰ」(28~55日間)、最も長い期間のものを「順次型Ⅰ」(112日間以上)とした。また、これらの中間の伸長期間を示したもののうち、短い期間のものを「一斉型Ⅱ」(56~83日間)、長い期間のものを「順次型Ⅱ」(84~111日間)とした。なお、中間の期間となった84日は、4月1日から全樹種が伸長期間を終了した9月15日までの期間の半分に位置し、4月1日からほぼ夏至までの期間に相当する。

4. 結果

表4-3に、調査した53種について、シュート当たりの平均葉数、平均葉寿命、調査対象木のギャップでの相対照度、各樹種の伸長タイプを、シュート伸長期間の長い順に示した。また、図4-16~21に生活型別および伸長期間別に季節的伸長パターンを示した。ギャップにおけるそれぞれの樹種の

相対照度は、52年生でのギャップ面積と散光相対照度の関係式(第3章-第2節)から算出した。ギャップでの相対照度は7.6~15.8%の範囲にあり、12%未満の相対照度の場所が69%を占めていた。

53種全体に対して、ギャップに出現した「順次型」と「一斉型」の間で、シュート当たりの平均開葉数を比較したところ、「順次型」の方が有意に多かった(表4-3, t検定, $p < 0.05$)。また、ギャップと林内で、シュート当たりの平均開葉数を比較したところ、「順次型」は有意にギャップで多かった(表4-3, t検定, $p < 0.05$)。しかし、一斉型では、ギャップと林内の間でその差が認められなかった(表4-3, t検定, $p > 0.05$)。

落葉広葉樹では、ニワトコ・オニグルミ・ホオノキ・ミズキ・ツノハシバミ・クリ・リョウブ・エゴノキ・エノキ・ウメモドキが、シュート当たりの葉数が多く、伸長期間も112日以上と長いタ

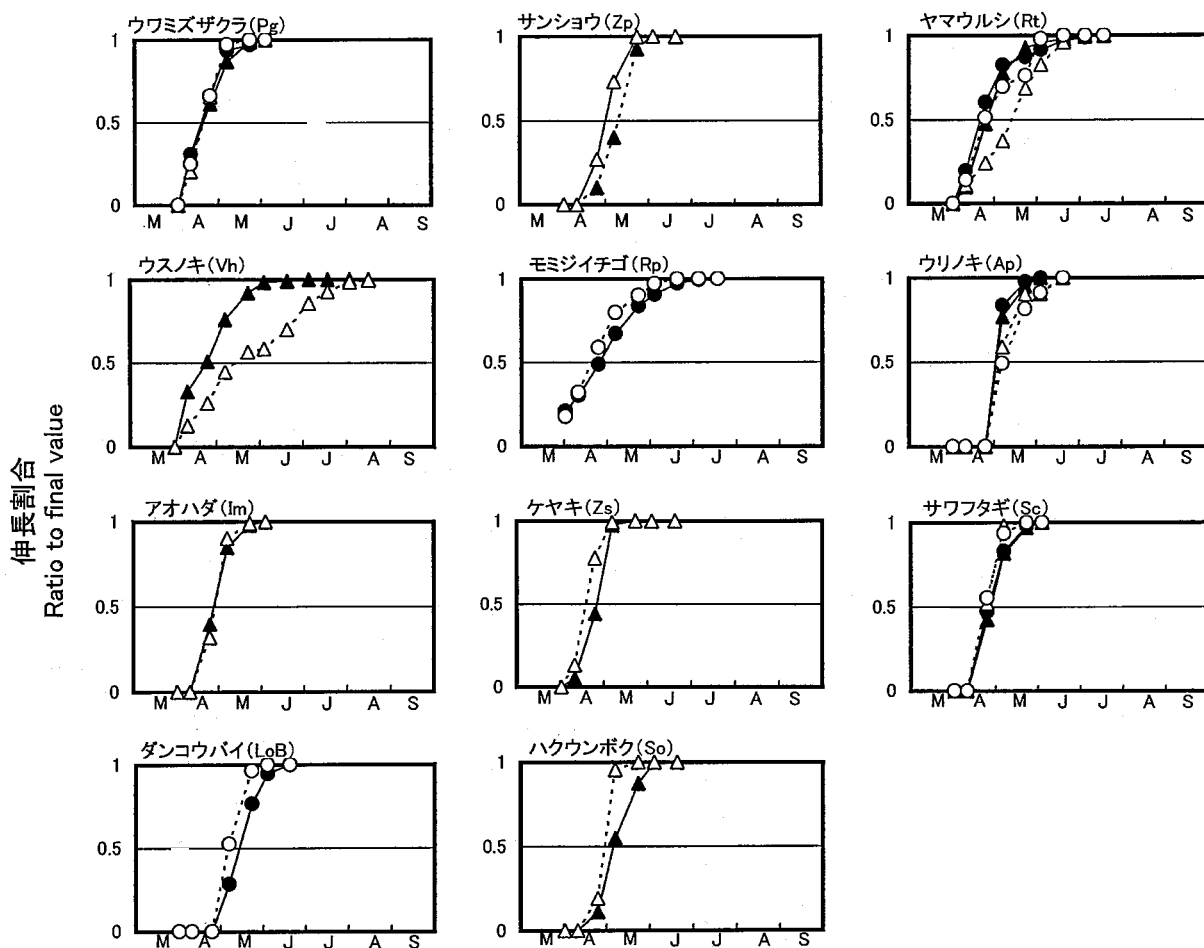


図4-18 落葉広葉樹の季節的伸長パターン(一斉型Ⅱ-56~83日伸長タイプ)

○: シュート(ギャップ), ●: 葉(ギャップ), △: シュート(林内), ▲: 葉(林内)

Fig. 4-18 Seasonal elongation pattern of deciduous broad-leaved trees (succeeding type II, 53 - 83 days). ○: shoot (gap), ●: leaf (gap), △: shoot (forest) and ▲: leaf (forest). Species name are shown in Table 2-2.

イブとなり、「順次型Ⅰ」の伸長パターンを示した(図4-16)。ただし、クリは、他樹種に比べ断続的伸長パターンを示した。シュート当たりの葉の平均寿命は、106~208日で、170日未満は71.4%を占めた。ついで、タラノキ・ハナイカダ・ウリハダカエデ・ムラサキシキブ・ヤマアジサイ・ヒメコウゾ・ヤマウコギ・イタヤカエデ・クサギ・オオバクロモジ・ガマズミ・ヤマグワ・コブシ・コアジサイ・ケナシヤブデマリは、伸長期間が84~111日で「順次型Ⅱ」の伸長パターンに分けられた(図4-17)。シュート当たりの葉の平均寿命は、127~220日で、170日未満が66.7%を占めた。

一方、ウワミズザクラ・サンショウ・ヤマウル

シ・ウスノキ・モミジイチゴ・ウリノキ・アオハダ・ケヤキ・サワフタギ・ダンコウバイ・ハクウンボクは、伸長期間が56~83日で「一斉型Ⅱ」の伸長パターンを示した(図4-18)。シュート当たりの葉の平均寿命は、155~216日で、170日以上が53.3%を占めた。また、ツリバナ・コナラ・フジ・カキノキ・コシアブラ・ミズナラ・ヤマモミジは、伸長期間が28~55日で顕著な「一斉型Ⅰ」を示した(図4-19)。シュート当たりの葉の平均寿命は、134~235日で、170日以上が75.0%を占めた。

半常緑広葉樹では、イボタノキ(伸長期間が112日以上)とトウグミ(伸長期間が84~111日)が、それぞれ「順次型Ⅰ」と「順次型Ⅱ」を示し、

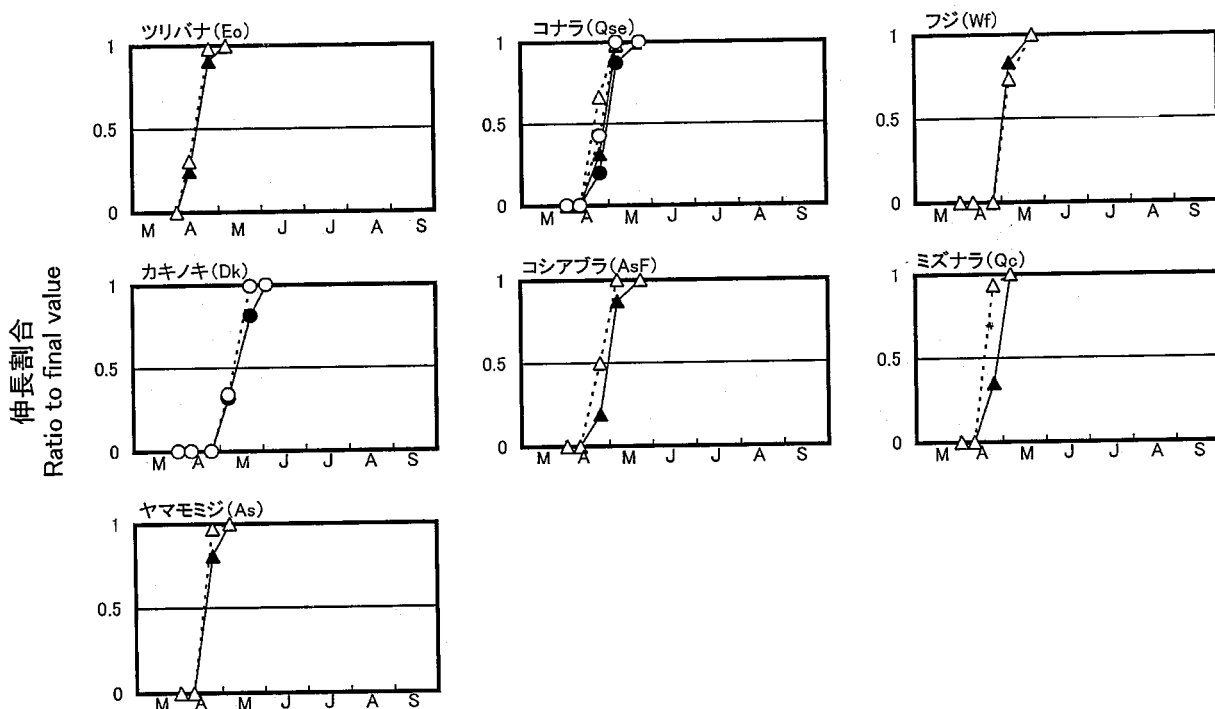


図4-19 落葉広葉樹の季節的伸長パターン(一斉型Ⅰ-28~55日伸長タイプ)

○: シュート(ギャップ), ●: 葉(ギャップ), △: シュート(林内), ▲: 葉(林内)

Fig. 4-19 Seasonal elongation pattern of deciduous broad-leaved trees (succeeding type I, 28 - 55 days). ○: shoot (gap), ●: leaf (gap), △: shoot (forest) and ▲: leaf (forest). Species name are shown in Table 2-2.

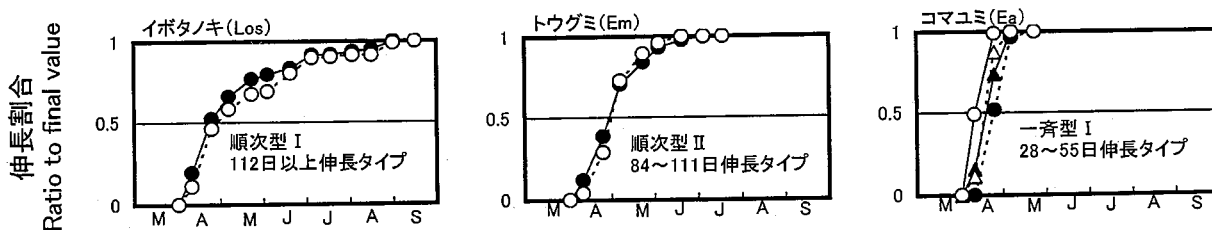


図4-20 半常緑広葉樹の季節的伸長パターン

○: シュート(ギャップ), ●: 葉(ギャップ), △: シュート(林内), ▲: 葉(林内)

Fig. 4-20 Seasonal elongation pattern of heteroptotic broad-leaved trees. Los: Succeeding type I (≥ 112 days), Em: Succeeding type II (84 - 111 days), Ea: Flush type I (28 - 55 days). ○: shoot (gap), ●: leaf (gap), △: shoot (forest) and ▲: leaf (forest). Species name are shown in Table 2-2.

コマユミ（伸長期間が28～55日）は「一斉型Ⅰ」を示した（図4-20）。シュート当たりの葉の平均寿命は、イボタノキが156日以上と長く、コマユミが196日以上と長かった。トウグミは188日以上で前2者の間であった。

常緑広葉樹では、ヒメアオキ（伸長期間が84～111日）で「順次型Ⅱ」を示し、他のヒサカキ・ハイヌツゲ・シロダモ・チャノキ（伸長期間が56～83日）で「一斉型Ⅱ」、エゾユズリハ・ウラジロガシ（伸長期間が28～55日タイプ）で、「一斉型Ⅰ」を示した（図4-21）。シュート当たりの葉の平均寿命は、187日以上～237日以上と落葉広葉樹の「一斉型」よりも長いものが多かった。

ギャップと林内の両方に出現した「順次型」樹種で伸長期間を比較すると、ミズキ・リョウブ・ウリハダカエデ・オオバクロモジの4種で伸長期間に差が認められ、ギャップでの伸長期間が長い傾向があった（t検定, $p < 0.05$ ）。また、「一斉型」でギャップと林内の両方に出現した樹種（ウリノキ・ヤマウルシ・コナラ・コマユミ・チャノキ・ハイヌツゲ・シロダモ）では、伸長期間に差が認められなかった（t検定, $p > 0.05$ ）。

シュートと葉の伸長過程を比較すると、ほとん

どの樹種でシュートの伸長速度と葉の伸長速度が同じであるか、前者が速いかであった。しかし、ホオノキ・ミズキ・ツノハシバミ・リョウブ・オオバクロモジ・ウリハダカエデの6種では、6月までにシュートに比べ葉の伸長割合が有意に高い期間があった（t検定, $p < 0.05$ ）。また、順次型の樹種のうちで、イボタノキ・ホオノキ・リョウブ・エノキ・オオバクロモジ・ヤマアジサイ・ヒメコウゾ・イタヤカエデ・ウリハダカエデ・ヤマグワ・コブシ・コアジサイは、28日間で半分以上の葉伸長を終えていた。これら12種は、生育初期における葉伸長量の大きいタイプと分類された。

図4-22, 4-23に、林内とギャップにおける常緑・半常緑・落葉別、または高木・小高木・低木別に、シュートの伸長期間と葉の伸長期間の関係を示した。53種の伸長タイプは、28種の「順次型」と25種の「一斉型」に分かれる（表4-3）。「順次型」と「一斉型」の比を期待度数として、林内およびギャップに出現した伸長タイプを調べたところ、「一斉型」は林内に、「順次型」はギャップに多いという傾向がみられた（ χ^2 検定, $p < 0.05$ ）。

また、常緑性（順次型：1種、一斉型：6種）

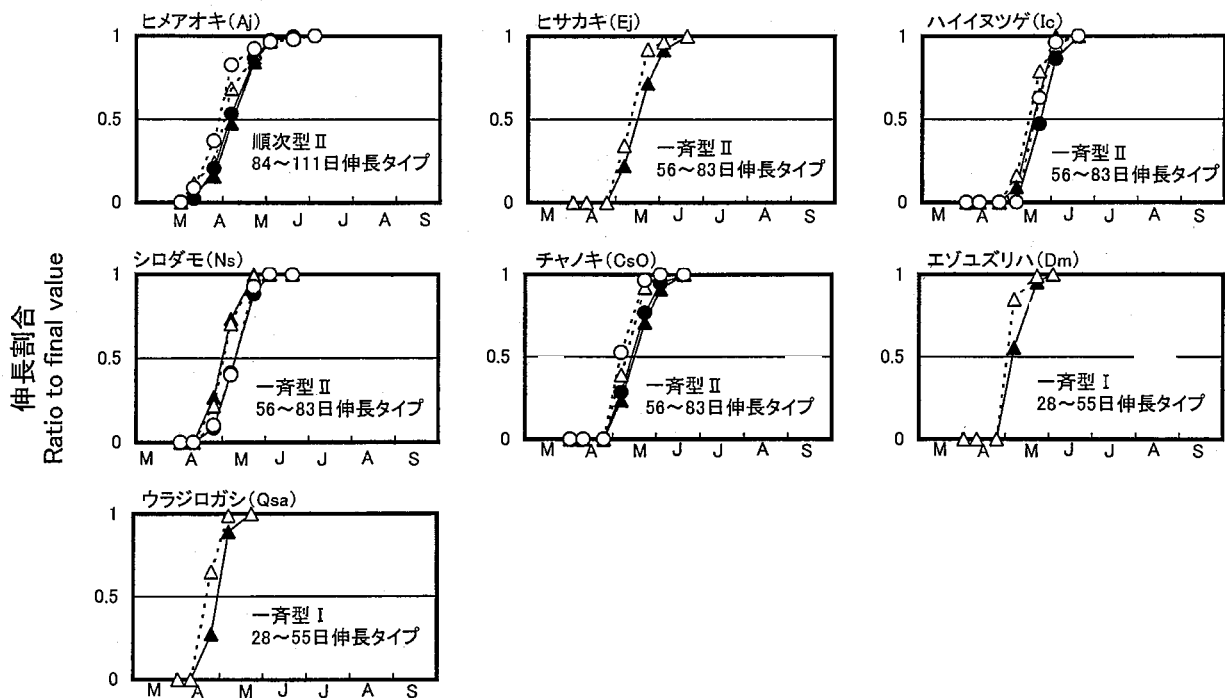


図4-21 常緑広葉樹の季節的伸長パターン

○：シュート（ギャップ），●：葉（ギャップ），△：シュート（林内），▲：葉（林内）

Fig. 4-21 Seasonal elongation pattern of deciduous broad-leaved trees. Aj: Succeeding type II (84 - 111 days), Ej, Ic, Ns and CsO: Flush type II (56 - 83 days), Dm and Qsa: Flush type I (28 - 55 days). ○: shoot (gap), ●: leaf (gap), △: shoot (forest) and ▲: leaf (forest). Species name are shown in Table 2-2.

半常緑性（順次型：2種，一斉型：1種）・落葉性（順次型：25種，一斉型：18種）別に伸長タイプを分け、その比を期待値として、林内とギャップでの伸長タイプの出現傾向を調べたところ、林内の落葉性で「一斉型」が多いという傾向（ χ^2 検定， $p < 0.05$ ）を示した。しかし、それ以外の場合には有意な生育環境の偏りは認められなかった（ χ^2 検定， $p > 0.05$ ）。同様に、高木（順次型：9種，一斉型：11種）・小高木（順次型：

5種，一斉型：4種）・低木（順次型：14種，一斉型：10種）別に伸長タイプを分け、その比を期待値として林内とギャップでの出現傾向を調べたところ、林内において高木および低木が「一斉型」に多い傾向を示した（ χ^2 検定， $p < 0.05$ ）。それ以外は、有意な生育環境の偏りは認められなかった（ χ^2 検定， $p > 0.05$ ）。

図4-24は、林内とギャップにおけるシュート長とシュート当たりの葉数の関係を示している。

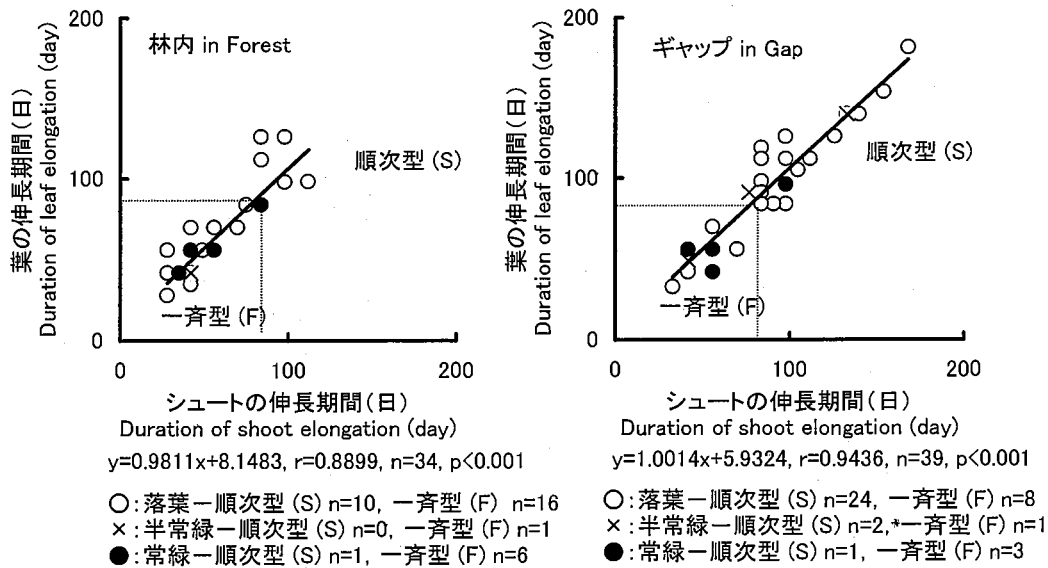


図4-22 常緑・半常緑・落葉別のシュートと葉の伸長期間の関係

Fig. 4-22 Relationship between the duration of shoot elongation and leaf elongation in evergreen, heteroptotic and deciduous broad-leaved trees. (○): deciduous. (×): heteroptotic. (●): evergreen. S: succeeding type. F: flush type.

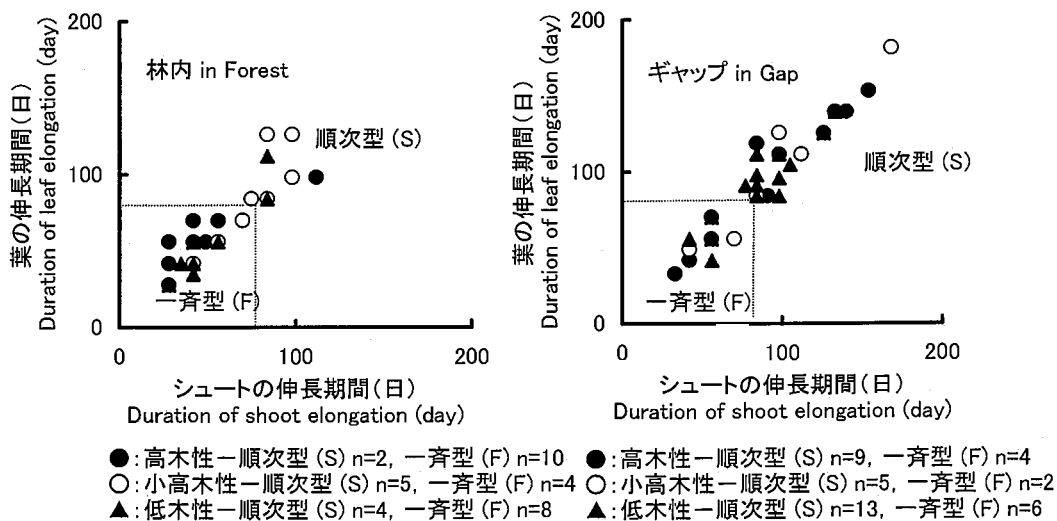


図4-23 高木・小高木・低木別のシュートと葉の伸長期間の関係

Fig. 4-23 Relationship between the duration of shoot elongation and leaf elongation in tall tree, small tree and shrub. (●): tall tree, (○): small tree, (△) shrub, S: succeeding type. F: flush type.

ギャップで、「順次型」を示す樹種群は、シュート長が長いほどシュート当たりの葉数が多い傾向 ($p < 0.05$) にあった。また、ギャップで、「一斉型」に比べ「順次型」のシュート長およびシュート当たりの葉数が大きくなる傾向 (t 検定, $p < 0.05$) があった。しかし、林内では両者のシュート長およびシュート当たりの葉数は変わらなかった (t 検定, $p > 0.05$)。

図4-25は、「順次型」と「一斉型」におけるシュート当たりの葉数とシュート当たりの葉の平均寿命の関係を示している。常緑樹および半常緑

樹では、1生育期間中の葉の平均寿命を用いた。両者の間に有意な関係はみられなかった ($p > 0.05$)。「順次型」においては、林内に比較しギャップでのシュート当たりの葉数のばらつきが大きく、シュート当たりの平均葉寿命の分布幅も大きかった。それに対し、「一斉型」では両者の関係がギャップと林内で変わらなかった。

5. 考察

調査したスギ人工林では、面積の18%をギャップが占め、ギャップ下での相対照度は7.6~15.8

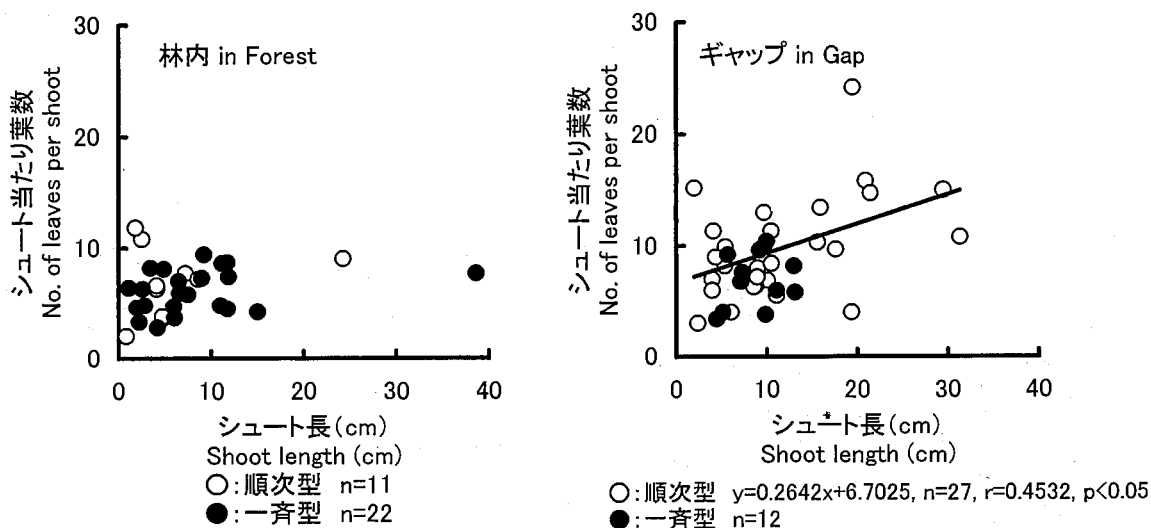


図4-24 シュート長とシュート当たり葉数の関係

Fig. 4-24 Relationships between the shoot length and the number of leaves per shoot. ○: Succeeding type, ●: Flush type.

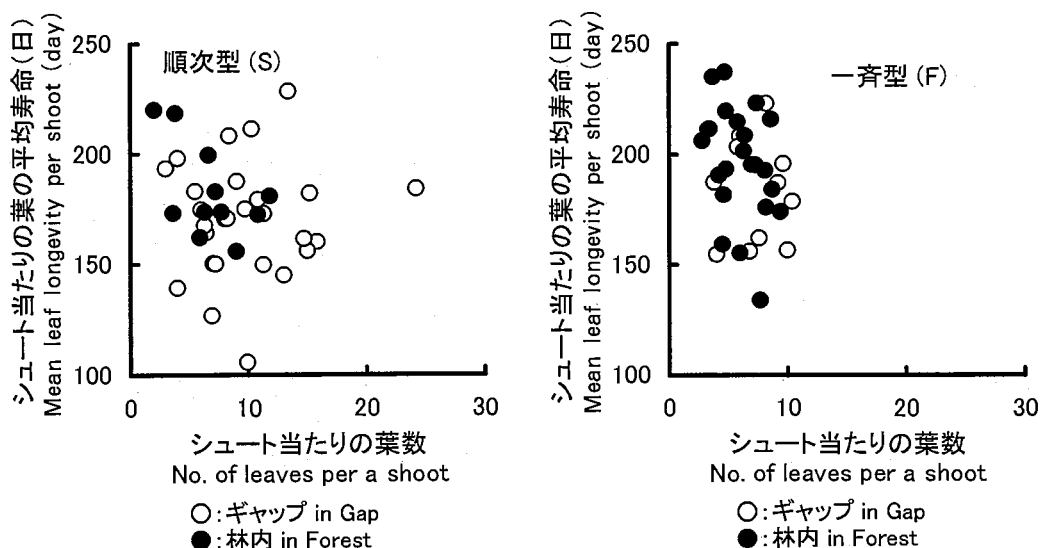


図4-25 シュート当たりの葉数と葉の平均寿命の関係

Fig. 4-25 Relationships between the number of leaves per shoot and the mean leaf longevity per shoot. S: succeeding type, F: flush type.

%の範囲にあった。第1節で対象とした4種についてみると、ミズキ・ホオノキはシュートが2次伸長したのに対し、ウワミズザクラ・ケヤキ・ミズナラでは2次伸長しなかった。後者3種にとって、スギ人工林のギャップ下は、2次伸長するには暗すぎる光環境であったことを示している(表4-3)。これら3種は、早春に短期間で伸長を終える「一斉型」の伸長タイプを示した(図4-15, 4-19)。前者2種は、2次伸長にともない「順次型」の伸長タイプを示した(図4-15, 4-19)。

出現した53樹種のシュートや葉の伸長タイプは、伸長期間を基に「順次型」28種と「一斉型」25種に大別され、その伸長期間は前者で長くなり、後者で短くなる傾向があった(表4-3, 図4-16~21)。また、シュートの伸長タイプは、落葉・半常緑・常緑別または高木・小高木・低木別といった生活型の違いとは無関係に、「順次型」はギャップに、「一斉型」は林内に多く出現する傾向があった(図4-22, 4-23)。これらのことは、シュートや葉の伸長パターンは樹種の持つ生育環境に対する適合性と関係している(Kikuzawa 1983, 1984, 小谷・高田 2000, 丸山 1978, 丸山・佐藤 1990)ことを示唆している。

「順次型」では、林内に比べギャップの方がシュート当たりの開葉数やシュート長が大きい傾向にあり、ギャップではシュート長とシュート当たりの開葉数の間に正の相関関係がみられた(表4-3, 図4-24)。また、「一斉型」の樹種に比較し、「順次型」の樹種は全体としてシュート当たりの開葉数が多く、葉の平均寿命が短い傾向にあった(表4-3, 図4-24, 4-25)。これらのことは、ギャップ面積の違いによる光環境の違いが、シュートの伸長量と開葉数に影響を及ぼし、「順次型」には、明るい光環境下ほど、夏場まで開葉を繰り返している樹種が多いことを示している。とくに、ニワトコ・オニグルミ・イボタノキ・ホオノキ・ミズキ・ツノハシバミ・クリ・リョウブ・エゴノキ・エノキ・ウメドモドキなど「順次型I」の樹種は、他よりも伸長期間が長かった(図4-16)。

ホオノキ・ミズキ・ツノハシバミ・リョウブ・オオバクロモジは、夏までの期間でシュートに比べ葉の伸長速度が速かった(図4-16, 丸山ら 1992)。これら5樹種は、調査した他の樹種に先駆けて、早春から同化体制を整えていると考えら

れる。また、これら5樹種に加えて、「順次型」には4月1日から4週間以内に葉身の成長の半分以上を終えていた樹種があった(図4-16, 4-17: イボタノキ・エノキ・ヤマアジサイ・ヒメコウゾ・イタヤカエデ・ヤマグワ・コブシ・コアジサイ)。この8樹種は、早春に一次生産が可能な伸長体制を持つと考えられる。これらのうち、ミズキ・ニワトコ・ホオノキ・オオバクロモジはスギ人工林のギャップで出現頻度が高く、D₂Hでみる優占度も高かった(小谷・高田 1999, Kodani 1999)。

以上のことから、「順次型」がギャップに多く偏った分布を示す要因として、個体の生存や枝域の拡大のためにより好適な光条件を必要とすることが考えられる。「順次型」樹種は、7.6~15.8%という低い相対照度でも2次伸長を行う。このタイプは、光量の多いギャップ内で、早春から光合成活性を高めることによって、長期間繰り返しシュートを伸長させることができ、新しく伸長したシュートによる光合成活性が、個体の維持を可能にしているのだろう。このことから、「順次型」樹種の枝域拡大にはギャップから入射する直射光が関係(第3章-第2節)することが考えられる。

一方、「一斉型」を示した樹種は、「順次型」を示した樹種に比べシュートや葉の伸長期間が短く、シュート長やシュート当たりの葉数が少なく、平均葉寿命も長い傾向があった(表4-3, 図4-22~25)。とくに、ヤマモミジ・ミズナラ・コナラ・ウラジログシ・エゾユズリハ・ツリバナなど「一斉型I」を示した樹種は、これらの傾向が顕著であった。また、「一斉型」を示した樹種では、ギャップと林内でのシュート長、シュート当たりの葉数および平均葉寿命に大きな差は認められなかった(表4-3, 図4-22~25)。相対照度が16%未満であった本調査地の光環境では、「一斉型」の樹種のシュート伸長量は顕著ではなかった。

林内の稚幼樹は同化器官よりも非同化器官に同化産物をより多く配分し、樹冠も単層化しやすい(Kohyama 1991)。また、少ない葉を短期間に伸長させ、光合成速度を抑えて、葉の寿命を長くしている(Koike 1988)。一般に、陰樹の幼木は成木に比べて耐陰性が高い(橋詰 1994)ことが知られている。これらより、葉数が少なくシュート当たりの葉の平均寿命が長い「一斉型」の樹種は、「順次型」の樹種に比べて耐陰性が高いこと

を意味している。

スギ人工林は、年間を通じて光環境が大きく変化せず、林内はいつも暗い。一斉型の樹種群は、枝域を拡大することはできず、林内での耐陰性を保ちながら、ギャップができて光環境が好転するまで林内で待機する性質を持つものと考えられる。

調査したスギ人工林には、落葉広葉樹の他に常緑広葉樹や半常緑広葉樹が混在した(表4-3)。林床の常緑広葉樹は、基本的に「一斉型」のタイプで、短い伸長期間を持つ。葉数は少なく、シュート当たりの葉の平均寿命は落葉広葉樹よりも長い。しかも、ギャップと林内の間で葉数や葉の平均寿命の差はほとんどない(表4-3, 図4-21)。これらのことから、林床の常緑広葉樹は、「一斉型」の落葉広葉樹よりもさらに耐陰性が高い性質を持つことが考えられる。ただし、例外としてヒメアオキは常緑広葉樹の中では最も伸長期間が長く「順次型」を示した。近縁種のアオキ(*Aucuba japonica* Thunb.)は、閉鎖林冠下よりもやや疎林ぎみの林内に群生しており(矢野1981)、ヒメアオキもスギ人工林内のギャップでの優占度が高い(小谷・高田1999)ことが知られている。

半常緑広葉樹では、イボタノキとトウグミが「順次型」に、コマユミが「一斉型」に分類された(図4-22)。イボタノキは「順次型Ⅰ」を示し、シュートの伸長期間も葉の伸長期間も3種の中で最も長かった。イボタノキは、強い光環境下ほど顕著な順次開葉パターンを示す(甲斐ら1991)ことが知られていることから、ギャップを好む種であることが考えられる。

以上のことより、林床における各樹種の持つシュート伸長パターンは、侵入場所の光環境と関係することがわかった。「順次型」樹種は、ギャップをいち早くまた継続的に利用するのに適したタイプで、「一斉型」樹種は耐陰性を持ち林内で暮らすのに適したタイプであることがわかった。

第5章 冠雪害跡地への広葉樹の侵入パターン

第1節 隣接する広葉樹林からの距離と侵入広葉樹の出現パターンの関係

1. はじめに

針葉樹人工林に侵入する広葉樹の種類数や本数は、種子供給源(シードソース)からの距離、過去の攪乱の程度、林齢などによって異なることが指摘されている(宇津木ら2001, 林・長池2001, 伊藤・中山2001, 長池2000)。このうち、種子供給源からの距離は、種子散布に関係する主要な要因である。広葉樹の種子散布様式は、重力散布・風散布・動物散布に大別され、いずれの散布様式でも種子供給源からの距離が近いほど散布量が多い(田川1981)。スギ人工林の場合、種子供給源として最も機能するのは、隣接する広葉樹林である。隣接する広葉樹林からの距離が近いほど、侵入する広葉樹の出現種類数や本数が増えることが予想される。

この節では、種子供給源としての広葉樹林からの距離とスギ人工林における広葉樹の種類数と多様性、本数密度の関係について考察した。

2. 調査地および調査方法

調査地は、石川県林業試験場(石川郡鶴来町)および石川県森林公園(河北郡津幡町)周辺のスギ人工林およびそれに隣接した広葉樹林である(表5-1, 標高100~450m)。スギ人工林に隣接した広葉樹林は、コナラ、ミズナラ、ウラジロガシなどの二次林のほか、低標高では珍しいブナの天然林が存在する。これらの広葉樹林の上層木本数は、300~1,400本/ha、樹高は13~25mであった。調査の対象としたスギ人工林は、林齢が34~58年で、本数は640~1,520本/ha、樹高は18~25mである。

調査方法は、図5-1に示すとおり、広葉樹林からスギ人工林内に向かって直線に一定間隔のプロットを設定して出現広葉樹の種類数と本数を把握する手法を用いた。種子源となる広葉樹林からスギ人工林に向かって10mごとに50~100mの範囲でプロットを設定した。プロットは、5m×5m(25㎡)の方形区と、その中に1m×1m(1㎡)の方形区を5箇所設定した。5m×5mの方