

京都大学芦生演習林のブナ天然林に おける低木の伸長生長について

山中 典和・玉井 重信

On the shoot elongation characteristics of shrubs in a natural
beech forest of Kyoto University forest in Ashiu

Norikazu YAMANAKA and Shigenobu TAMAI

要 旨

京都大学芦生演習林のブナ天然林で、閉鎖林冠下における低木種の伸長生長量と伸長生長パターンについて調査を行い、伸長生長様式と栄養繁殖様式との関係及び、株内における個々の地上茎の役割について考察を行った。結果の概要は次のとおりである。

1) 年間伸長生長量の地上茎間変異が大きな種と小さな種が認められ、それらは、それぞれ萌芽更新、伏条更新という種の栄養繁殖様式と密接な関係があるものと考えられた。

2) 萌芽更新により株を維持している種については、地上茎の地際直径の増加に伴い、地上茎の年間伸長生長量の最大値が減少し、萌芽地上茎の老齢化に伴う親株への養分依存量の減少が示唆された。

3) 萌芽更新により株を維持しているツノハシバミ、マルバマンサク、クロモジでは、年間伸長生長量の大きな地上茎と小さな地上茎で伸長生長のパターンに差が認められ、年間伸長生長量の大きな地上茎では伸長期間が長かった。これは株内地上茎間での親株の養分への依存度の違いを反映しているものと考えられた。

またコアジサイ、ヤマアジサイでは年間伸長生長量の大きな地上茎と小さな地上茎の伸長生長パターンの差は小さかった。

主として伏条更新により株を維持しているイヌツゲ、スギでは地上茎間の伸長パターンの変異は小さかった。

はじめに

樹木の伸長生長に関しては古くから多くの研究が行われており、伸長生長のパターンは樹体の他の器官の生長に比して環境変動の影響をうけにくく、その生長の年次変動も少ないといわれている¹⁾。また伸長生長のパターンの種間比較も広く行われており、伸長生長のパターンによりいくつかのグループに種がタイプ分けされている²⁾⁻⁶⁾

種内の変異については Kozlowski and Ward が Massachusetts の苗畑で行った研究¹⁾の結果、伸長生長量、伸長生長のパターンともに個体間で大きな変異を示す種と変異の小さな種があ

ることが示されている。このように樹木の伸長生長には種による違いが著しいが、その他樹齢⁷⁾⁸⁾、活力度、個体間の遺伝的な差なども伸長生長に影響を与えていると考えられる。

さらに同一樹体内でも部位により伸長生長量、伸長パターンが異なることも知られている¹⁾。

一方、これら一連の研究とは観点が異なり、樹木の伸長生長を種的生活史戦略の1つの側面としてとらえた研究が近年なされつつある。⁹⁾⁻¹¹⁾

我国においては齋藤・菊沢(1976)¹²⁾や丸山(1978)¹³⁾が多くの樹種について伸長生長のタイプ分けを行っている。また丸山(1978)¹³⁾は個々のタイプの生活史戦略について言及している。

しかし、主として栄養繁殖により更新を行っている種について、栄養繁殖により生産された地上茎の伸長生長過程を調べた例はみられない。

裏日本型の気候下にある京都大学芦生演習林のブナ天然林では、低木種を中心として、大部分の地上茎が萌芽または伏条により生産されており¹⁴⁾、このような栄養繁殖起源の地上茎の伸長生長特性を知ることは種の個体群維持機構を考える上でも重要であると思われる。

本研究は、閉鎖したブナ天然林内に存在する低木種を中心として、その伸長生長を種の栄養繁殖様式との関連においてとらえ、株内における個々の地上茎の役割を明らかにすることを目的として行った。

なお本研究を進めるにあたり御指導いただきました堤利夫教授に厚く感謝の意を表します。また終始有益な助言をいただき、調査に際しても多大な協力をいただきました京都大学農学部森林生態学研究室の皆様、ならびに京都大学芦生演習林の皆様深く感謝いたします。

調査地及び方法

調査は、滋賀、福井の両県に接する京都府北桑田郡美山町、京都大学芦生演習林の第4林班で行った。この第4林班内の東西に走る支尾根の北向き斜面中腹のブナ天然林内に20m×30mの固定プロットを設けた。

調査地の標高は760m、地質は秩父古生層のB_b型ないしB_{d-d}型である。斜面の平均傾斜は35度である。調査地周辺の気象は、調査地から約4km離れた京都大学芦生演習林事務所(標高360m)における過去56年間の資料¹⁵⁾によると、年平均気温は18℃であり、年平均降水量は2495mmである。また温雨図(図-1)にみられるように、当地は冬期降水量の多い裏日本型の気候を示す。調査年の1981年・1982年は過去56年間の平均値に比べると一年を通じて月平均気温は低く、また冬期の降水量も少ない傾向を示している。

調査地の植生は、上層にブナ(*Fagus crenata* Sieb. et. Zucc.)が優占し、中・下層は、コアジサイ(*Hydrangea hirta* (Thunb.) Sieb.)、リョウブ(*Clethra barbiniervis* Sieb. et. Zucc.)、イヌツゲ(*Ilex crenata* Thunb.)、クロモジ(*Lindera umbellata* Thunb.)等が優占する。林床にササは存在しない。

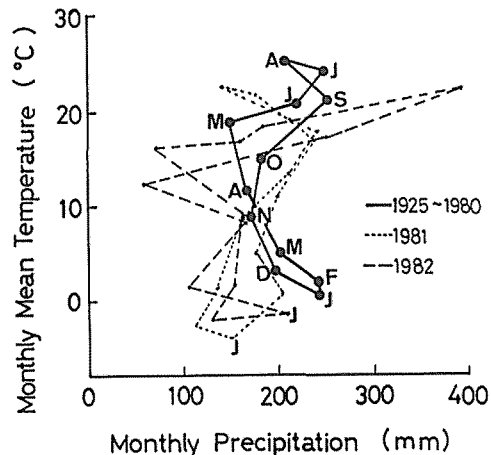


図-1 京都大学芦生演習林における温雨図
Fig. 1 Hythergraph at the Kyoto university forest in Ashiu.

また本林分は林冠が閉鎖しており、ブナの大径木がみられることなどから長期にわたり大きな攪乱がなかった林分と考えられる¹⁴⁾。

調査は、芦生において、萌芽または伏条などの栄養繁殖により株を維持している低木種のコアジサイ、ヤマアジサイ (*Hydrangea macrophylla* var. *acuminata* (Sieb. et. Zucc.) Makino), クロモジ, マルバマンサク (*Hamamelis japonica* var. *obtusata* Matsum.), ツノハシバミ (*Corylus sieboldiana* Blume), イヌツゲの6種と、高木種ではあるが芦生において伏条更新を行っているスギ (*Cryptomeria japonica* (L. f.) D. Don) の伏条稚樹集団についてプロット内からそれぞれ数株ずつ選び、当年生の地上茎を除き株内の地上茎すべてにマーキングを行った。各々の地上茎について主軸の新梢部分の伸びを1981年と1982年の2年間、4月下旬から7月下旬までは、毎週一回、それ以降は、ほぼ2週間おきに9月下旬まで延べ17回測定を行った。

また1982年の生育期の終りにプロット内に10m×20mのサブプロットを設け、サブプロット内に存在するすべての木本植物(つる植物を除く)について1つ1つの株を区別し、個々の地上茎について主軸の年間伸長生長量と地際直径を測定した。

調査地の光環境を M. C. Anderson (1964)¹⁵⁾ の方法により、1981年7月30日にプロット内で30点、全天空写真を撮影し、林内の相対照度を求めた結果、 $10.28 \pm 3.6\%$ (平均±標準偏差) という値を示し、林内下層木はかなり強い被陰下で生育しているものと考えられる。

結果と考察

1) 年間伸長生長量

調査プロットに存在する主要19種の木本植物について主軸の年間伸長生長量を示した(表1)。

平均年間伸長生長量が最も大きかったのはクロモジで、以下マルバマンサク、ウワミズザクラ (*Prunus grayana* Maxim.), ムラサキシキブ (*Callicarpa japonica* Thunb.) などで大きな値が示された。

逆に平均年間伸長量が小さい種は、ハイイヌガヤ (*Cephalotaxus harringtonia* var. *nana* (Nakai) Rehder), ガマズミ (*Viburnum dilatatum* Thunb.), イヌツゲ, イボタノキ (*Ligstrum obtusifolium* Sieb. et. Zucc.), スギ等があげられる。

次に地上茎間での年間伸長生長量の変異を変動係数(C.V.)の値で見ると、ムラサキシキブで年間伸長生長量の地上茎間変異が最も大きく、以下、ツノハシバミ, リョウブ, ウワミズザクラ, ヤマボウシ (*Cornus kousa* Buerger ex Hance), コアジサイ等で大きな値が示された。

これらの種では、年間伸長生長量の最大値も大きく、ムラサキシキブ137.6cm, ツノハシバミで34.8cm, リョウブで87.2cm, ウワミズザクラで90.6cmの年間伸長生長量を示す地上茎がみられる。

これら大きな年間伸長生長量を示した地上茎は、いずれも当年生の萌芽地上茎であった。また、調査を行った地上茎は閉鎖林分下のほぼ同一の環境条件下に生育し、かつ当地における地上茎個体群の大部分は栄養繁殖起源の地上茎と思われること¹⁴⁾などから、地上茎間の年間伸長生長量の大きな変異は、環境や遺伝的要素よりも株内での個々の地上茎の栄養状態の違い、すなわち親株の養分への依存状態の違いを反映しているものと思われる。また、この傾向は、主として萌芽により株を維持している種に顕著にみられる。

一方、本調査地では、同じ栄養繁殖ながら、主として伏条により株が維持されていると考えられるスギ, ガマズミ, ツルシキミ (*Skimmia japonica* f. *repens* (Nakai) Hara) などでは、地上茎間の年間伸長生長量の変異が小さく、また年間伸長生長量の最大値も小さい。

表-1 年間伸長生長量の地上茎間変異
Table 1 Inter-stem variation in annual height increment.

種名 Species	地上茎数 No. of Stems	年間伸長量 Annual height increment mean \pm S. D. (cm)	最大値 Max. (cm)	最小値 Min. (cm)	変動係数 C. V.
スギ <i>Criptomeria japonica</i>	10	4.86 \pm 1.55	7.4	2.8	31.87
ガマズミ <i>Viburnum dilatatum</i>	15	3.16 \pm 1.24	5.7	1.3	39.31
ツルシキミ <i>Skimmia japonica f. repens</i>	29	6.15 \pm 2.84	16.3	2.3	46.23
ヤマアジサイ <i>Hydrangea macrophylla var. acuminata</i>	149	9.41 \pm 6.57	36.5	0.7	69.79
イボタノキ <i>Ligstrum obtusifolium</i>	16	3.63 \pm 2.56	11.3	0.3	70.38
ハイイヌガヤ <i>Cephalotaxus harringtonia var. nana</i>	51	2.84 \pm 2.55	7.6	0.1	79.37
マルバマンサク <i>Hamamelis japonica var. obtusata</i>	46	15.93 \pm 14.86	67.0	0.4	93.25
タンナサワフタギ <i>Symplocos coreana</i>	64	6.03 \pm 5.92	29.1	0.6	98.20
クロモジ <i>Lindera umbellata</i>	147	20.72 \pm 21.55	81.2	0.6	103.94
イヌツゲ <i>Ilex crenata</i>	269	3.67 \pm 3.84	21.9	0.4	104.61
エゴノキ <i>Styrax japonica</i>	40	6.47 \pm 7.19	30.7	0.3	111.23
ウスギヨウラク <i>Menziesia ciliicalyx</i>	21	4.17 \pm 4.79	10.4	0.4	114.89
コミネカエデ <i>Acer micranthum</i>	31	7.74 \pm 9.04	32.1	0.3	116.66
コアジサイ <i>Hydrangea hirta</i>	973	9.94 \pm 12.13	74.8	0.3	121.97
ヤマボウシ <i>Cornus kousa</i>	45	6.13 \pm 7.51	32.1	0.2	122.50
ウワミズザクラ <i>Prunus grayana</i>	14	15.28 \pm 22.29	90.6	3.1	145.88
リョウブ <i>Clethra barbinervis</i>	583	11.50 \pm 17.55	87.2	0.4	152.68
ツノハシバミ <i>Corylus sieboldiana</i>	17	5.21 \pm 8.41	34.8	0.5	161.66
ムラサキシキブ <i>Callicarpa japonica</i>	19	14.43 \pm 31.44	137.6	0.3	217.94

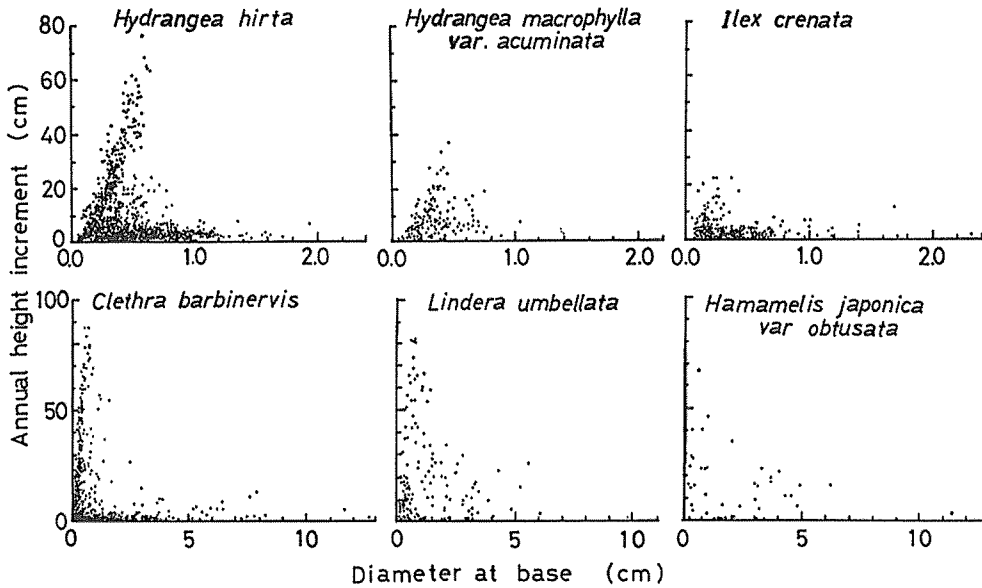


図-2 地際直径と年間伸長生長量の関係

Fig. 2 The relationships between diameter at base and annual height increment.

伏条起源の地上茎は、樹体の一部の枝が地面に圧着し発根したものである。したがって、たとえ親株とつながっている状態でも萌芽のように大きな養分の移動がなく、樹体の一部の枝と同様な生長しか示さないために、地上茎間の変異が小さいものと思われる。

コアジサイ、ヤマアジサイ、イヌツゲ、クロモジ、リョウブ、マルバマンサクの6種について主軸の年間伸長生長量と地際直径との関係を示したのが図-2である。

コアジサイでは、地際直径が約0.8cm以下の地上茎で、0.3cmから74.8cmまでの年間伸長生長量の中がみられる。大きな伸長生長量を示す地上茎は、すべて当年生またはここ数年間に発生した若齢の萌芽である。このような大きな伸長生長を示す若齢萌芽は地際直径の生長もよく、当年生の萌芽でも生育期の終りには、地際直径が0.5cm以上に達することもある。また伸長生長量が小さな地上茎の中には、生長の悪い若齢萌芽を含めた大きな齢巾が存在しているものと思われる。

しかし、地際直径がほぼ0.8cm以上になると閉鎖林冠下で10cmを越える年間伸長生長量を示す地上茎は存在しなくなる。

若齢で親株の養分に依存して大きな伸長生長を示した地上茎も、地際直径でほぼ0.8cm以上になると親株の養分に依存する割合が減少し、かつ光が制限された閉鎖林冠下であるため年間伸長生長量が小さくなるものと思われる。

ヤマアジサイにおける年間伸長生長量と地際直径の関係もコアジサイとほぼ同様のパターンを示すと考えられるが、コアジサイに比してヤマアジサイの地上茎の寿命が短い¹⁷⁾ためか地際直径で1.0cm以上の地上茎はほとんど存在しない。

イヌツゲの年間伸長生長量は、コアジサイやヤマアジサイに比して小さい。地際直径が約0.4cmまでは20cm程度の年間伸長生長量を示す地上茎も存在するが、大部分の地上茎は10cm以下の伸長量を示した。

中層に達し得る樹種で、リョウブの場合、地際直径が2cm以下の地上茎では、年間伸長生長量が最大90cm近くに達する生長の非常によい地上茎から、年間伸長生長量が2cm前後の生長の悪い

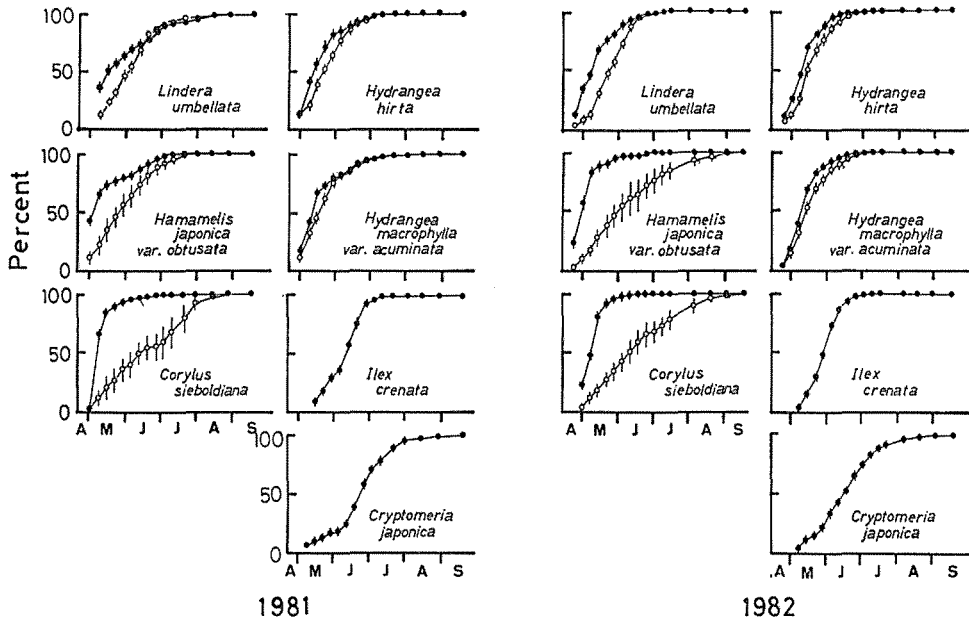


図-3 地上茎の伸長生長パターン（年間伸長生長量に対する百分率で示す）

- ……年間伸長生長量が10cm以下の地上茎
 - ……年間伸長生長量が10cm以上の地上茎
- 縦線は標準誤差を示す

Fig. 3 The course of seasonal height growth. (Height growth represented as percent of annual height increment at each census.)

- ……stems with small annual height increment (<10cm)
 - ……stems with large annual height increment (>10cm)
- Vertical bars indicate ± 1 S.E.

地上茎まで大きな変異がみられる。しかし、地際直径が2cm以上になると閉鎖林冠下では10cmを越える年間伸長生長量を示す地上茎はなくなり、ほとんどすべての地上茎が親株の養分に依存した生長を行っていないものと思われる。

クロモジ、マルバマンサクについても、ほぼ同様の傾向がみられた。

2) 伸長生長パターンの地上茎間変異

図-3に調査を行った7種（クロモジ、マルバマンサク、ツノハシバミ、コアジサイ、ヤマアジサイ、イヌツゲ、スギ）について、地上茎の主軸の伸長生長パターン（伸長生長完了時の長さに対する百分率で表わしている。）を示した。

萌芽更新により株の維持を行っており、地上茎間での年間伸長生長量の変異が比較的大きなクロモジ、マルバマンサク、ツノハシバミ、コアジサイ、それにヤマアジサイ（伏条も頻繁にみられるが調査を行った株ではみられなかった。）の6種については株内での地上茎間で栄養状態に差がみられる。親株の養分に依存して大きな伸長生長量を示す地上茎と親株の養分に依存する割合の少ない、伸長生長量の小さな地上茎では伸長生長過程も異なると思われるので、ここでは便宜的に、年間伸長生長量が10cm以上の地上茎と10cm以下の地上茎に分けて主軸の伸長生長パターンを示した。

図から明らかなように、マルバマンサク、ツノハシバミ、クロモジでは、年間伸長生長量が

大きな地上茎と小さな地上茎で伸長生長パターンが異っている。その差は特にツノハシバミ、マルバマンサクで著しい。ツノハシバミでは、1981年、1982年の両年ともに、年間伸長生長量の小さな地上茎が6月上旬には、ほぼ伸長生長を完了しているのに対して、年間伸長量の大きな地上茎は、伸長期間が長く、8月下旬に至るまで伸長生長が続いている。マルバマンサクにおいても1982年には同様の傾向が示されている。

これらの種に対して、コアジサイ、ヤマアジサイでは年間伸長生長量の大きな地上茎と小さな地上茎との間で伸長生長パターンの差は少ない。

今回測定を行った年間伸長生長量が大きな地上茎は、ほとんどすべて過去数年内に発生した萌芽地上茎である。また光条件が制限されている閉鎖林分内の株について調査を行っているので、ツノハシバミ、マルバマンサクに顕著にみられる年間伸長生長量の大きな地上茎と小さな地上茎の伸長パターンの差は、株内地上茎間での親株に対する養分依存度の差としてとらえることができる。

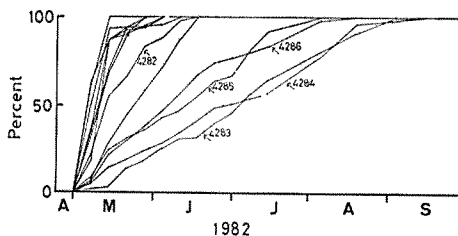


図-4 ツノハシバミの株内地上茎間での伸長生長パターンの変異 (株番号32)

地上茎番号 4282, 4283, 4284, は 2 年生萌芽
地上茎番号 4285, 4286 は 1 年生萌芽

Fig. 4 Variation in the course of seasonal height growth among stems in a stool of *Corylus sieboldiana*. (stool No. 32)

Stem No. 4282, 4283, 4284……2 year-old sprouts.

Stem No. 4285, 4286……1 year-old sprouts.

1つの株内での地上茎の伸長生長パターンの変異を1982年に調査したツノハシバミの例で示した(図-4)。この株ではNo.4282, 4283, 4284の3つの地上茎が2年生萌芽で、No.4285, 4286の地上茎が1年生の萌芽である。これら若齢の萌芽地上茎はNo.4282の地上茎を除きいずれも10cm以上の年間伸長生長量を示し、長期間にわたって伸長生長を続けているが、その他の地上茎では年間伸長生長量も小さく伸長期間も短い。

このようにツノハシバミでは、親株の養分に依存して大きな年間伸長量を達成する若い萌芽地上茎は、年間伸長生長量が小さな地上茎の伸長生長パターンとは異なり、長い伸長期間をもっている。またこの傾向はマルバマンサク、クロモジでも認められる。

る。

しかし、このような親株依存型の伸長パターンをもつ地上茎も齢を重ねるにつれて、年伸長量が小さく伸長期間も短い親株の養分に依存する割合の少ない独立採算型の地上茎の伸長パターンに移行してゆくものと思われる。コアジサイ、ヤマアジサイの若い萌芽地上茎では、親株への依存期間は比較的短いものと考えられる。

イヌツゲとスギでは、地上茎間での伸長パターンの変異は小さくなり同調した生長を行っている。これは今回測定した地上茎では萌芽状の大きな伸長量を示すものがなく、すべて伏条起源の地上茎であったことが影響しているものと思われる。

引用文献

- 1) KOZLOWSKI, T. T. and WARD, R. C.: Shoot elongation characteristics of forest trees. For. Sci. 7: 357-368, 1961
- 2) KIENHOLZ, R.: Seasonal course of height growth in some hardwoods in Connecticut. Ecology

- 22: 249-258, 1941
- 3) KOZLOWSKI, T. T. and Ward, R. C.: Seasonal height growth of conifers. For. Sci. 3: 61-66, 1957
 - 4) KOZLOWSKI, T. T. and WARD, R. C.: Seasonal height growth of deciduous trees. For. Sci. 3: 168-174, 1957
 - 5) KOZLOWSKI, T. T. and CLAUSEN, J. J.: Shoot growth characteristics of heterophyllous woody plants. Can. J. Bot. 44: 827-843, 1966
 - 6) KOZLOWSKI, T. T.: Growth and development of trees vol. 1 Academic press N. Y. & London. 1971
 - 7) BORCHERT, R.: The concept of juvenility in woody plants. Acta Hort. 56: 21-36, 1976
 - 8) BORCHERT, R.: Differences in shoot growth patterns between juvenile and adult trees and their interpretation based on systems analysis of trees. Acta Hort. 56: 123-130, 1976
 - 9) MARKS, P. L.: On the relation between extension growth and successional status of deciduous trees of the northeastern United States. Bull. Torrey Bot. Club. 102: 172-177, 1975
 - 10) BORMANN F. H. and G. E. LIKENS: Pattern and Process in a forested ecosystem. Springer-Verlag. 1979
 - 11) BOOJH, R. and P. S. RAMAKRISHNAN: Growth strategy of trees related to successional Status. I. Architecture and extension growth. Forest Ecol. Manage. 4: 359-374, 1982
 - 12) 齋藤新一郎・菊沢喜八郎: 頂芽タイプと新条の伸長. 北方林業. 28: 242-244, 1976
 - 13) 丸山幸平: 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—ブナ林の生態学的研究(32)—. 新大演報. 11: 1~30, 1978
 - 14) 山中典和・玉井重信: 京都大学芦生演習林のブナ天然林における低木の 個体群構造について. 京大演報. 57. 26~36, 1986
 - 15) 京大農演習林: 演習林気象報告. 9. 1981
 - 16) ANDERSON, M. C.: Studies of woodland light climate I. the photographic computation of light condition. J. Ecology 52: 27~41, 1964
 - 17) 天保好博: 芦生演習林における成熟林分の動態 京大農修論. 1983

Résumé

Studies on the annual height increment and the course of seasonal height growth of shrubs under closed canopy were made in a natural beech forest of Kyoto university forest in Ashiu. Relationships between shoot elongation characteristics and reproductive mode, and the role of each stems in a stool were discussed. The results are summarized as follows.

- 1) There were two types in annual height increment of shoot, one was species with large variation in the increment and another one was with small variation. Each type was mostly dependent upon the regeneration by sprouting or the regeneration by layering.
- 2) Maximum value of annual height increment decreased with increase of diameter at base for species regenerated by sprouting. This suggests that the degree of dependence of young sprout for resources upon parent stool changes with age.
- 3) Seasonal height growth pattern of stems with large annual height increment was different from those with small increment and the growing period of stems with large annual height increment was longer than those with small increment for *Corylus sieboldiana*, *Hamamelis japonica* var. *obtusata* and *Lindera umbellata*. These tendencies were also found among stems in a stool. This suggests that variation in the degree of dependence for resources upon parent stool among stems in a stool affects on the differences of the seasonal height growth pattern among stems. Little difference of seasonal height growth

pattern was found between stems with large annual height increment and those with small increment for *Hydrangea hirta* and *Hydrangea macrophylla* var. *acuminata*. Variations in the course of seasonal height growth and in the annual height increment among stems were small for *Criptomeria japonica* and *Ilex crenata*.