

アカマツ・ヒノキ天然林の異なる光環境下における ヒサカキとコバノミツバツツジの樹冠の構造

寄元 道德・武田 博清

Crown structure of two shrubs (*Eurya japonica*, *Rhododendron reticulatum*) in contrasting light environments of a natural *Pinus densiflora* - *Chamaecyparis obtusa* forest

Michinori SAKIMOTO and Hiroshi TAKEDA

要 旨

林冠下に異なる光環境を形成しているアカマツ林とヒノキ林に生育しているヒサカキとコバノミツバツツジの樹冠の構造を調べた。葉群の垂直分布は、いずれの樹種もアカマツ林下では樹冠の中程にモードをもつ複層的な分布であったのに対して、ヒノキ林下では樹冠上部に偏った分布となり、近似したワイブル関数のパラメーターにも樹冠形の違いが反映されていた。

当年生シュートの長さは、いずれの樹種も樹冠上部から下部にかけて有意に小さくなる傾向を示した。樹冠の上下で見られたシュート長の違いは、樹冠内における不均一な光分布によって引き起こされたものと推察された。さらに、光環境の厳しいヒノキ林下の個体の当年生シュート長が、アカマツ林下のものより短かくなっていたことから、光環境に対応してシュート長が変わるとした推察は支持される。

当年生シュートレベルについて同化部分重（葉：F）と非同化部分重（シュート：C）の比（C/F）とシュート長の間に直線関係が見られた。短枝に代表されるシュートの小型化は光資源の限られた環境下において効率的な物質生産や収支を保つ上で有利な体制であると考えられることから、シュート長の小型化は、被陰に対する維持調節機構と考えられた。

当年生シュートレベルにおける利己的とも言える振舞いが、樹冠内におけるシュートのサイズや数の不均一分布を引き起こすのであり、結果的に、個体レベルにおいて有利な葉群配置（樹冠形）をもたらしていることが推察された。

は じ め に

樹木における樹冠は、生産を行う器官として最も重要であることから、幹や根と区別され、生産構造図に示されるような葉群の分布や葉面積指数といった構造的側面についての数多くの研究がなされてきている（只木 1976）。しかしながら、個々の葉や枝のサイズといった質的な側面にはあまり触れられていない。また、異なった光環境において同一樹種の樹冠構造を比較した研究も少ない。

樹冠は、芽、葉、シュートといった基本単位の集合体と見なすことができ、基本単位の出生と死亡の上に成長する。したがって、樹木は、環境の変化に対して、基本単位のサイズや数を変えることによって生育していると考えられる。そこで、本研究では、異なる光環境が森林下層に形成されているアカマツ林とヒノキ林（崙元・武田 1992）において優占的な灌木であるヒサカキとコバノミツバツツジを対象に、樹冠を構成する当年シュートのレベルから樹冠レベルまでの解析を通じて樹冠の構造や形態的な可塑性の発達を明かにすることを目的とした。

川那辺三郎教授には御批判と助言を賜わった。ここに記して感謝の意を表する。

調査地と方法

本研究は、京都市の北郊にある京都大学農学部附属演習林上賀茂試験地の天然生のアカマツ・ヒノキ林においておこなわれた。土壌は、古生層に属するチャートを主体とする堆積岩の風化物からなる。この森林の林冠層は、アカマツとヒノキから構成され、これらがモザイク状に分布している。いずれの樹種の立木密度も斜面上部から下部に向けて低くなる。調査プロットは、いずれも斜面上部に設置された。

調査木は、アカマツ・ヒノキ林の下層において優占的な灌木であるヒサカキ (*Eurya japonica*) とコバノミツバツツジ (*Rhododendron reticulatum*) とし、同じ樹高 (2.8 m 前後) の個体をアカマツ純林下とヒノキ純林下から各 5 本ずつ選んだ。1988 年の晩夏に、調査木の全ての当年生のシュートについて、シュートの長さとしシュート当りの葉数を調べた。その際、いずれの個体も樹冠上部から 20 cm 間隔に層別化し、測定した。また、各個体の樹冠から当年生のシュートをランダムに採集した。そして、非同化器官 (シュート: C) と同化器官 (葉: F) に分け、80°C で 40 時間乾燥の後、秤で各部の重さを量り、C/F 比を求めた。その際、各シュートの長さも測った。

葉群の垂直分布には、以下のワイブル関数を当てはめた (Bailey and Dell 1973, Mori and Hagihara 1992)。

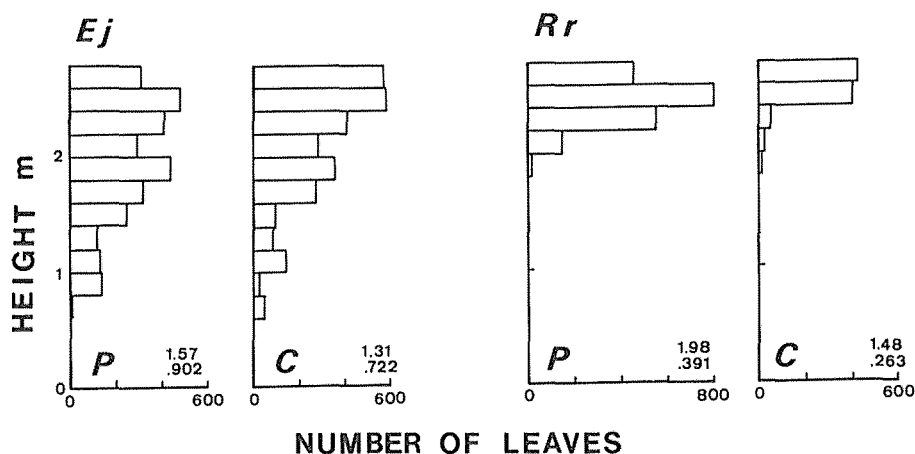


Fig 1 Vertical distributions of leaves per tree.
Small values in figure are shape and scale parameters of the Weibull equation
Ej: *Eurya japonica*, Rr: *Rhododendron reticulatum*
P: *Pinus densiflora* stand, C: *Chamaecyparis obtusa* stand

$$f(x) = (c/b) (x/b)^{c-1} \exp \{-(x/c)^c\}, x \geq 0, b > 0, c > 0$$

$c < 1$ のとき逆J型分布, $1 < c < 3.6$ のとき正に歪曲した分布, $c = 3.6$ のときはほぼ正規分布, $c > 3.6$ のとき負に歪曲した分布となる。

結 果

1. 単木当りの着葉数, 葉の垂直分布そして単葉面積

図-1は, アカマツ林下とヒノキ林下におけるヒサカキとコバノミツバツツジの葉数の垂直分布を示したものである。アカマツ林下においては, いずれの種も樹冠の中程にモードをもつ正規分布的な葉群配置様式を示したのに対して, ヒノキ林下においては, 樹冠上部に偏った葉群配置様式を示した。また, ワイブル関数によって近似した結果, ヒサカキのアカマツ林下とヒノキ林下における「形」を表すパラメーターの値は1.57と1.31, コバノミツバツツジのそれは1.98と1.48となり, いずれの種も

ヒノキ林下において小さくなった。また, 「尺度」を表すパラメーターは, ヒサカキがアカマツ林下, ヒノキ林下において0.902と0.722, コバノミツバツツジが0.391と0.263となり, いずれの種もヒノキ林において小さくなった。これらの結果は, いずれの樹種もヒノキ林において葉群が樹冠上部に偏る傾向にあり, さらに樹冠深が浅くなる傾向にあることを示した。

表-1は, 個体当りの着葉数と単葉面積をアカマツ林とヒノキ林それぞれについて示したものである。常緑性のヒサカキの着葉数は, アカマツ林下の個体が 2849 ± 862 枚, ヒノキ林下のものが 2972 ± 685 枚となり, 二林分間において差が見られなかった ($p > 0.05$)。一方, 落葉性のコバノミツバツツジの着葉数は, アカマツ林下のものが 2031 ± 334 枚, ヒノキ林下のものが 947 ± 357 枚となり, ヒノキ林下において著しく少なかった ($p < 0.001$)。ヒサカキの単葉面積は, アカマ

Table 1 Number of leaves per tree and single leaf area

Species	Stand	No. of leaves per tree	Leaf area (cm ²)
<i>E. japonica</i>	P	2849 ± 865	6.91 ± 4.13
	C	2972 ± 685^{ns}	6.65 ± 4.53^{ns}
<i>R. reticulatum</i>	P	2031 ± 334	5.16 ± 2.27
	C	$947 \pm 357^{***}$	5.01 ± 2.06^{ns}

P: *Pinus* stand, C: *Chamaecyparis* stand

Mean with standard deviation

Significance level: *** $p < 0.001$, ^{ns} nonsignificant

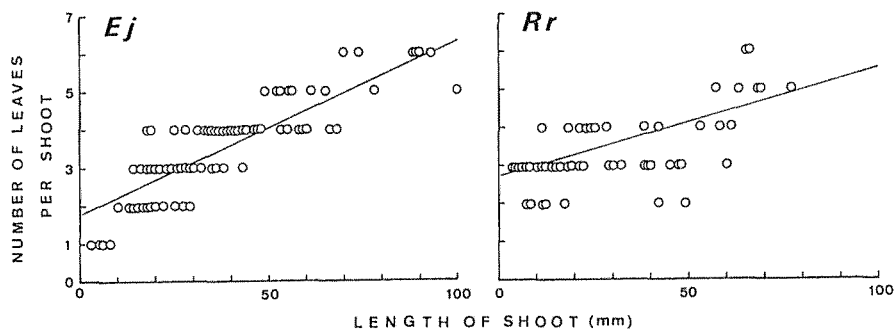


Fig. 2 Relationships between number of leaves per shoot and length of shoot. Abbreviations of plant names are same as in Fig. 1

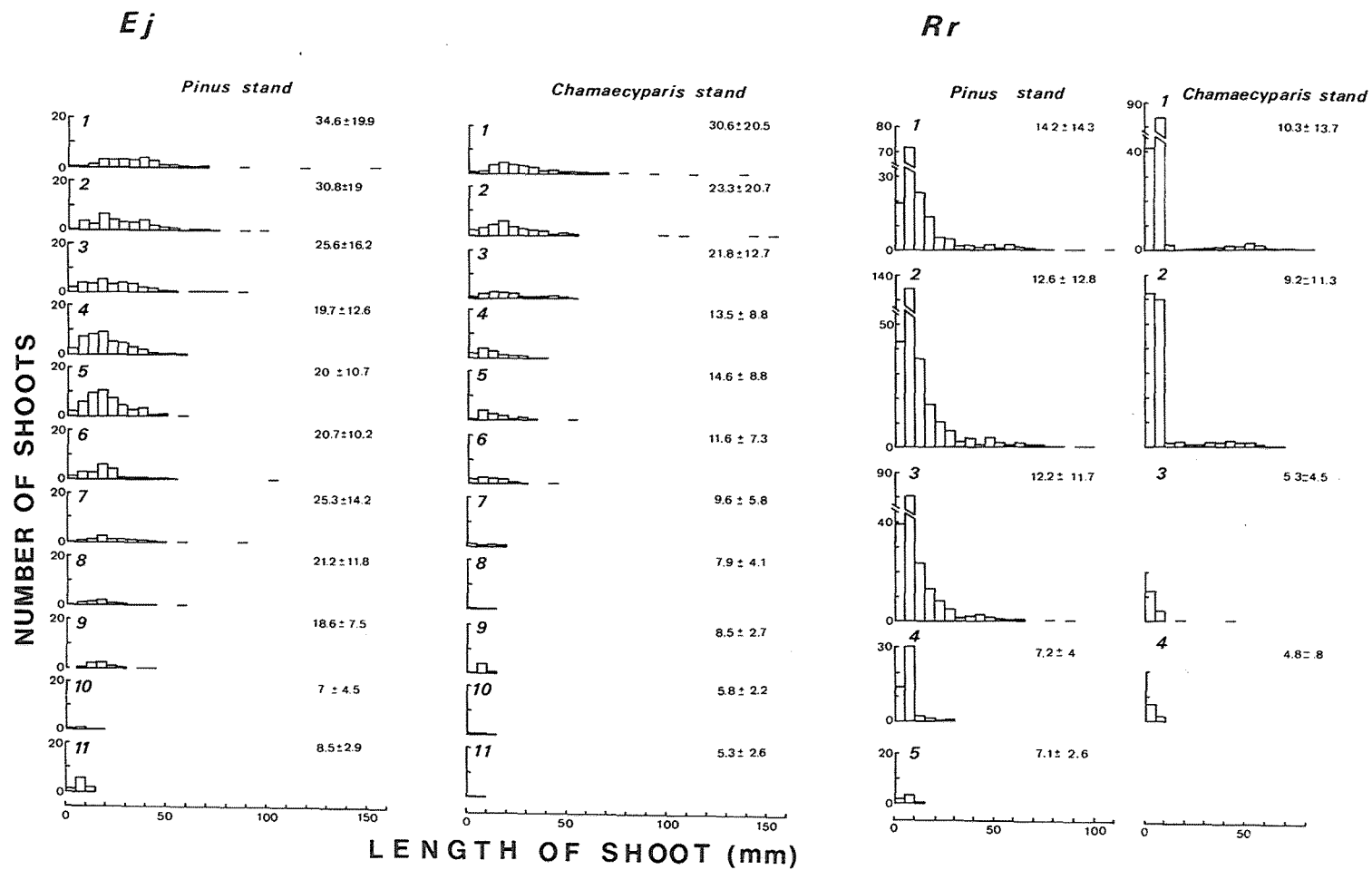


Fig 3 Length of current shoot at different positions in a crown.

ツ林下が $6.91 \pm 4.13 \text{ cm}^2$, ヒノキ林下が $6.65 \pm 4.53 \text{ cm}^2$ となり, 差が見られなかった ($p > 0.05$)。また, コバノミツバツツジは, アカマツ林下が $5.16 \pm 2.27 \text{ cm}^2$, ヒノキ林下が $5.01 \pm 2.06 \text{ cm}^2$ となり, 差が見られなかった ($p > 0.05$)。

2. 樹冠内における当年生シュートの構造

図-2は, 当年シュートにつく葉数と当年シュート長との関係を示したものである。ヒサカキ, コバノミツバツツジともに, 直線関係が成立した ($p < 0.01$)。

図-3は, アカマツ林下とヒノキ林下における当年シュートの長さの頻度分布を層位別に示したものである。ヒサカキのシュート長分布は, いずれの層位においてもモードの位置が明瞭でない分布を示した。これに対して, コバノミツバツツジのそれは, いずれの層位においても10mm程度にモードをもつ頻度分布を示し, シュートの多くは短枝から構成されていた。いずれの樹種も樹冠上部においては長いシュートが見られたのに対して, 樹冠下部では長いシュートは見られず短枝あるいは短いシュートのみから構成され, 当年シュート長の平均値は, 樹冠上部から下部に向けて有意に短くなる傾向を示した ($P < 0.05$)。また, シュート数は, いずれの樹種も樹冠上部で多く, 下部で少なくなっていた。アカマツ林下とヒノキ林下において比較すると, いずれの種も, ヒノキ林下においてシュートは小型化し, シュート数も少なかった。

3. 当年生シュートレベルにおける乾物配分

図-4は, 当年シュートレベルにおける同化器官重(葉:F)に対する非同化器官重(シュート:C)の比(C/F)とシュート長との関係を示したものである。いずれの樹種についても, C/F

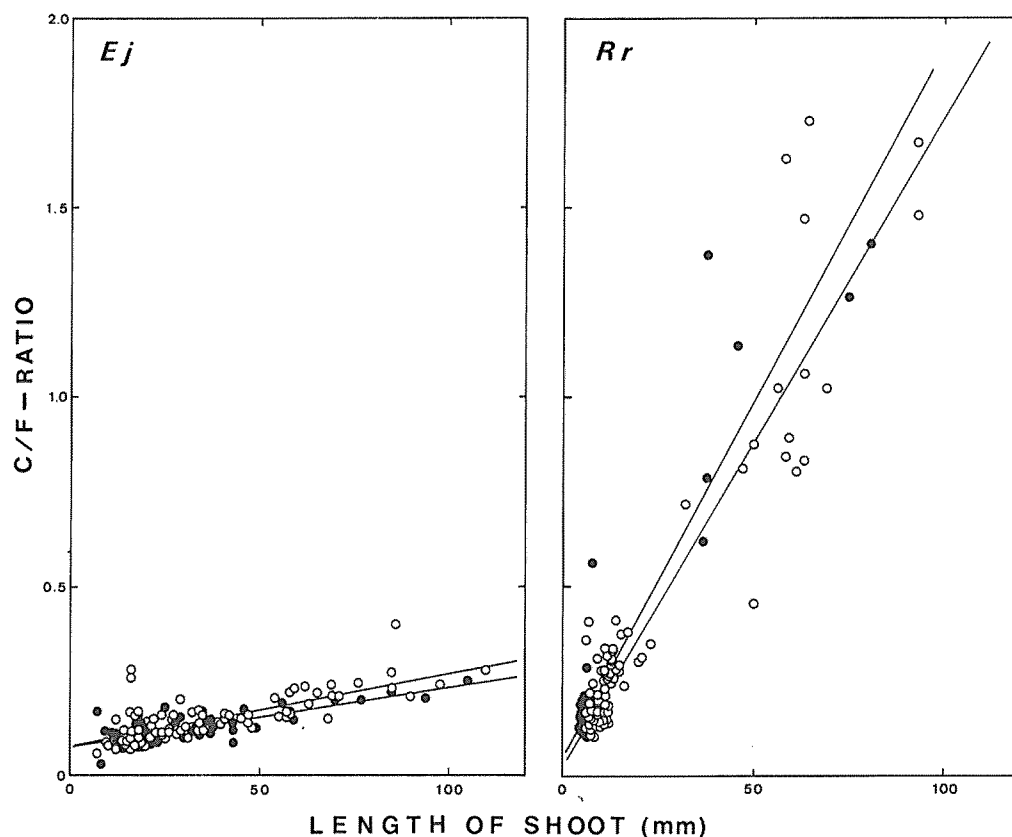


Fig 4 Relationships between C/F ratio and length of current shoot.
C: weight of current shoot, F: weight of leaves on a shoot

F比とシュート長の間には直線関係が見られた ($p < 0.01$)。また、この傾向はアカマツ林下とヒノキ林下において大きな違いは見られなかった。

考 察

ヒサカキとコバノミツバツツジの樹冠形を表す葉群の垂直分布様式はアカマツ林下とヒノキ林下で異なり、光環境の厳しいヒノキ林下において樹冠上部に偏り、かつ薄くなっており、ワイプ関数の「形」と「尺度」を表すパラメーターにもその差が反映されていた。同一樹種内において見られる樹冠形の違いを扱った研究としては、森林下層に存在するオオシラビソ (Kohyama 1980)、ヒノキ (畠元・武田 1989)、そしてトドマツ (畠元他 1992) といった若木において報告されてきており、林冠層の有無や林冠構成種の違いにもとづく光条件の差がこうした樹冠形の違いをもたらしていることを指摘している。また、Horn (1970) は、北米の森林において多種の樹冠形を調べ、光ストレスの厳しい環境下においては単層的な葉群配置が効率的な生産を可能とし有利であるのに対して、開放下あるいはストレスの弱い環境下においては複層的な葉群配置が有利となることを光資源利用の観点から指摘している。アカマツ林とヒノキ林の下層の光環境は異なっており、相対照度はアカマツ林下 (19.1%) よりヒノキ林下 (5.7%) においてかなり低くなっていた (畠元・武田 1992)。したがって、本研究のヒサカキとコバノミツバツツジにおいて見られた樹冠形の違いは、林冠木の違いにもとづく光環境の差によって引き起こされたものと考えられる。ヒサカキの個体当りの着葉数はアカマツ林とヒノキ林で差がなかったが、コバノミツバツツジの着葉量はヒノキ林において少なくなっていた。これは、葉数が減少したコバノミツバツツジがヒサカキより耐陰性が低いことを反映している。

当年生シュートの長さは、いずれの樹種も樹冠上部から下部に向けて短くなる傾向を示した。植物の生育は、光条件に応じて変わることはよく知られている。樹冠内の光環境は、ふつう、樹冠上部で明るく下部で暗くなっており (松本 1984)、不均一となっている。こうしたことから、樹冠内における当年生シュートの長さの不均一性は樹冠内の不均一な光分布によってもたらされたものと推察できる。また、当年生シュートの長さは、光環境の厳しいヒノキ林下において、概して、小さくなる傾向が見られた。これも、樹冠内の不均一な光環境に対応して、シュート長が変わるとした先の推察を支持している。

当年生シュートレベルにおけるC/F比とシュート長の間には直線関係が成立した。これは、C/F比が小さくなれば、単位重量当りの葉が維持しなければならない非同化器官重量が少なくなり、同化器官と非同化器官のバランスを崩す可能性が低くなることを意味する。当年生シュートの長さは、樹冠上部から下部へ向けて徐々に小さくなっていた。光環境は樹冠下部へ向けて悪くなるのであるから、同化生産量は樹冠下部へ向けて少なくなると考えられる。こうしたことから、光環境の悪いところでは単位当りの葉が維持しなければならない非同化器官量が小さいシュート形態が有利になるために、樹冠下部へ向けてシュートが小型化したものと推察される。光環境の厳しいヒノキ林下において、ヒサカキとコバノミツバツツジのシュート長は短くなっていた。一つの樹冠内において樹冠下方へ向け小型化したことと併せて、シュートの小型化は被陰に対する維持調節機構と考えることができよう。また、シュート長に対するC/F比の増加率は、コバノミツバツツジよりもヒサカキの方が著しく小さかった。コバノミツバツツジにおいてC/F < 0.5となっている部分のシュートは、最も効率的な再生様式とされる短枝に相当する。ヒサカキの場合、シュート長が100mm程度になってもC/F比は、コバノミツバツツジにおける短枝に相当する長さの値 (0.5以下) となっており、長枝でもコバノミツバツツジの短枝に相当する程度のC/F

比にしかないヒサカキのシュートレベルにおける性質がヒサカキの耐陰性を高めている理由かもしれない。

前述のように考えると、小型化すれば全てのシュートは生き残れることにもなるが、あるサイズ以下のシュートは殆ど見られなかった（ヒサカキ：約5 mm，コバノミツバツツジ：約3 mm）。したがって、小型化にも限度があり臨界サイズまで小型化したシュートは、さらに光環境が悪化すると、物質収支のバランスを崩し枯れる。このために、樹冠内におけるシュート数の不均一分布が引き起こされたものと考えられる。シュート当りの着葉数とシュート長の間には、直線関係が見られたことから、落葉種の場合、葉群の垂直分布は単に当年生シュートの垂直分布に対応していることになる。したがって、当年シュートレベルにおける物質収支を維持しようとする振舞いが、当年生シュートのサイズや数の空間分布を決定するのであり、結果的に、効率的な物質生産や個体維持に有利な葉群配置をもたらしている過程が推察される。一方、常緑種の場合、葉齢を考慮しなければならないが、当年生シュートに関しては落葉種と同様であることから、同じ解釈ができればよい。

以上、アカマツ・ヒノキ林の下層において優占的なヒサカキとコバノミツバツツジについて、樹冠の形態や構造を比較してきた。上層木であるアカマツとヒノキが下層に形成している光勾配に対して一定の個体群密度を保つという類似した反応を示す2種である（崙元・武田 1992）が、樹冠および基本単位といったレベルにおいては随分と異なっており、光環境変化に対する形態的变化の小さかったヒサカキの方が耐陰性は高いということが明かとなった。こうした結果は、光ストレスに対する形態の可塑的な調節は樹種によってかなり異なっていることを示唆しており、興味深いところである。

引用文献

- 1) 只木良也 (1976) 森林の現存量. 日林誌. 58. 416~423
- 2) 崙元道徳・武田博清 (1992) アカマツ・ヒノキ天然林における下層樹木の種構成と多様性. 京大演習林報告. 64. 27~41
- 3) Mori, S., Hagihara, A. (1992) Crown profile of foliage area characterized with the Weibull distribution in a hinoki (*Chamaecyparis obtusa*) stand. *Trees* 5. 149~152
- 4) Bailey, R. L., Dell, T. R. (1973) Quantifying diameter distributions with the Weibull function. *For. Sci.* 19. 97~104
- 5) Kohyama, T. (1980) Growth pattern of *Abies mariesii* saplings under conditions of open-growth and suppression. *Bot. Mag., Tokyo* 93. 13~24
- 6) 崙元道徳・武田博清 (1989) 天然生アカマツ・ヒノキ林におけるヒノキ下層木の樹冠形態の可塑性とその更新. 100回日林論. 345~346
- 7) 崙元道徳・佐藤修一・渡辺康弘 (1992) 針広混交林の異なった光環境下におけるトドマツ若木の樹冠の構造と動態. 103回日林論. 395~396
- 8) Horn, H. S. (1970) The adaptive geometry of trees. Princeton Univ. Press, pp 144
- 9) 崙元道徳・木村庄治 (1993) 北方落葉広葉樹林における林冠木種の若木の樹冠の動態と維持. 京大演習林報告. 65. 85~93
- 10) 松本陽介 (1984) シラベ前生稚樹の光環境と光合成生産(I). 東大演習林報告. 73. 199~228

Summary

Crown structure of two shrubs (*Eurya japonica*, *Rhododendron reticulatum*) were studied in *Pinus densiflora* and *Chamaecyparis obtusa* stands where form different light conditions in the understories. Vertical distributions of foliages, which were reflected in the parameters of

the Weibull equation, were normal in *P. densiflora* and upward biased in *C. obtusa* stands.

Length of current shoots (LCS) decreased significantly from top to base in a crown. LCS may correspond to heterogeneity in light conditions within a crown. LCS was smaller in *C. obtusa* than in *P. densiflora* stands.

C/F (C:weight of current shoot, F:weight of leaves on a shoot) ratios increased linearly with LCS. Since miniaturization in shoot is profitable morphology in efficient production under limited light conditions, miniaturization in LCS is considered to be a kind of adaptation to shading. Different responses of LCS to heterogeneous light conditions within a crown imply that current shoot behave to some extent independently.

A kind of selfish behavior of current shoot results in heterogeneity in length and numbers within a crown and leads to profitable architecture in maintaining individual.