

北方針広混交林におけるトドマツ若木の アーキテクチャーの可塑性発達と相対生長関係

嵯元 道德

Architecture plasticity and allometry of
Abies sachalinensis saplings in a
northern conifer-hardwood forest, Hokkaido

Michinori SAKIMOTO

要 旨

北海道の針広混交林の下層に異なった光環境を形成している広葉樹林と針葉樹林に生育している樹高1~10mのトドマツ若木の各部分間の相対生長関係を調べた。地上部バイオマス重と樹高の関係は、傾き（生長率）、切片（初期値）ともにプロット間で差が見られず、ある樹高サイズの若木を構築するには光環境の変化にかかわらず等量のエネルギー投資を要することを示唆していた。しかし、生産器官である樹冠部重と樹高および幹重と樹高の関係にはプロット間で差が見られ、明るい広葉樹林下の若木では樹冠部への配分が大きく、逆に暗い針葉樹林下の若木では支持器官である幹への配分が大きくなっていった。根元直径と樹高の関係は切片値に差が見られ、切片値の大きい針葉樹林下の若木の幹の形状は広葉樹林下のものに較べて“ずんぐり”していた。幹重と幹体積指数との関係も切片値に差が見られ、切片値の大きい針葉樹林下の若木の材比重は広葉樹林下のものより大きくなっていった。小さいながらも幹の上部に集中的に樹冠を発達させる針葉樹林下の若木は安定性の低下を招くことが推察され、幹の形状と比重の変化は針葉樹林下における幹の強度を増し安定性を確保するための投資と考えられた。こうしたトドマツ若木における幹への投資と樹冠部発達のための投資はトレードオフ関係にもとづいていた。トドマツ若木の個体レベルにおける葉による幹の負荷は、広葉樹林下に較べ暗い針葉樹林下で非常に大きく、樹冠レベルにおける葉による枝の負荷も、針葉樹林下において大きかった。トドマツの負荷は可塑的にかなり大きく変わることを示していた。

広葉樹林下と針葉樹林下のトドマツ若木は、主に各部分間の相対生長式の切片値に違いが見られ、可塑性の発達を示していた。アーキテクチャーの可塑性が発達しているからこそ、トドマツは不均一な光環境となっている森林下層に普遍的に分布しうるものと考えられた。

は じ め に

林冠木種にとって、森林の下層段階で耐忍したり、その段階をうまく潜り抜け林冠層に達することができるかどうかは、更新維持の上で非常に重要な問題である。北海道の針広混交林の代表種で陰樹とされるトドマツ (*Abies sachalinensis*) は、密度の多寡をとめないながらも森林の下層において普遍的に分布しているが、光合成器官である樹冠形が個体間で異なっている場合が多

く、異なった環境下に生育している稚樹の対応様式や成長様式の違いが調べられてきている^{1,7,8,9)}。こうした樹木の“かたち”の違いが個体の生長や生残に影響していることは間違いない。しかしながら、樹木が見せる“かたち”の違いが更新維持に果たす役割について調べた研究は決して多くない³⁾。最近、樹木のアーキテクチャーの量的性質を表す相対生長式の解析をもとに多様なアーキテクチャーの発達とその適応的な意義についての研究が熱帯雨林^{2,5)}や暖温帯林⁴⁾で行われてきている。一方、北海道のトドマツを含む針葉樹については、現存量の把握¹¹⁾やパイプモデルの妥当性¹⁰⁾を示すことを目的に相対成長式を用いた研究は行われてきている。しかしながら、環境変化や生長にともなうトドマツの現存量や各器官へのバイオマス配分の変化といった動的な観点からの研究はほとんど行われてきていない。

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広葉樹林と針葉樹林に生育している樹高1~10mのトドマツ若木を対象に、若木の各部分間の相対生長関係の解析をもとに森林下層における個体維持機構を明らかにすることを目的として動的・静的双方の観点から研究を行った。

本研究を進めるに際して、北海道演習林の酒井徹朗林長をはじめ技官諸氏には多大な御協力を頂いた。また、武田博清助教授には御批判と助言を頂いた。ここに記して、厚く御礼申し上げる。

調査地と方法

1. 植生と環境

本調査は、北海道白糠郡白糠町にある京都大学北海道演習林の針広混交林において行われた。調査地の林冠層は、常緑針葉樹であるトドマツ (*Abies sachalinensis*) と、落葉広葉樹であるダケカンバ (*Betula ermanii*)、ミズナラ (*Quercus mongolica* var. *grossoserrata*)、アサダ (*Ostrya japonica*) などから構成されていた。調査プロットは、尾根部に広がる広葉樹優占林 (以下、広葉樹林という) とトドマツ優占林 (以下、針葉樹林という) に50×20m (水平距離) のプロットをそれぞれ設けた。本研究では、林冠木の生枝下高をもとに、上層木 (樹高16m以上) と下層木 (樹高16m未満) に分けた。各プロットにおける上層木の胸高断面積と立木密度は、広葉樹林が28.3m²/haと480本/ha、針葉樹林が46.1m²/haと420本/haであり、各プロットにおけるトドマツの混交率 (胸高断面積比) は、それぞれ0.07と0.7であった。さらに、各プロットの下層 (地上4mで測定) における光合成光量子密度の相対値 (%PPFD) は、広葉樹林下が8.9±5.4%、針葉樹林下が2.7±0.5%であった。

2. 地上部の乾物重の測定

下層に存在するトドマツ若木 (樹高1~10m) の各器官の乾重を求めるために、広葉樹林下と針葉樹林下からそれぞれ40本と36本ずつ伐採した。なお、伐採木を選ぶに当たっては、プロット内だけでなく周囲からも一部選んだ。伐採した若木は、根本直径、樹高、樹高生長量を測った後、20cm間隔に層別化し、葉、枝、幹に分け袋詰めした。資料は実験室に持ち帰り、乾燥機に入れ80℃で十分に乾燥した後、各部の器官重を測定した (Appendix 1)。また、伐採木の根元部分の円盤は、心材部が腐朽していないものだけであったが、乾燥に先立ち年輪数も数えた。

3. 相対生長式の当てはめ

トドマツ若木のアーキテクチャーの違いを表す方法として、相対生長式を用いた。二つの相対生長式を比較する場合、つぎの

- a. 二つの直線が平行な場合と,
- b. 二つの直線が交差する場合

の二つが考えられる。すなわち、aの場合は、傾き（生長率）はともに等しいが切片（初期値）が異なる場合に成立する。これに対して、bの場合は、生長率が異なる場合に成立する。

結 果

1. 地際直径と樹高の相対生長関係

図-1は、広葉樹林下と針葉樹林下におけるトドマツ若木の地際直径と樹高の関係を両対数表示で示したものである。いずれのプロットにおいても、直線関係が成立した ($p < 0.01$)。回帰直線の生長率は広葉樹林下の方が大きく ($p < 0.05$)、初期値は逆に針葉樹林下の方が大きかった ($p < 0.01$)。広葉樹林下の若木の幹の形状は、針葉樹林下のものよりスレンダーである（逆に言うと、針葉樹林下の若木は広葉樹林下のものより“ずんぐり”している）が、樹高サイズが増加するにつれてプロット間の差が小さくなり似てくることを示唆している。

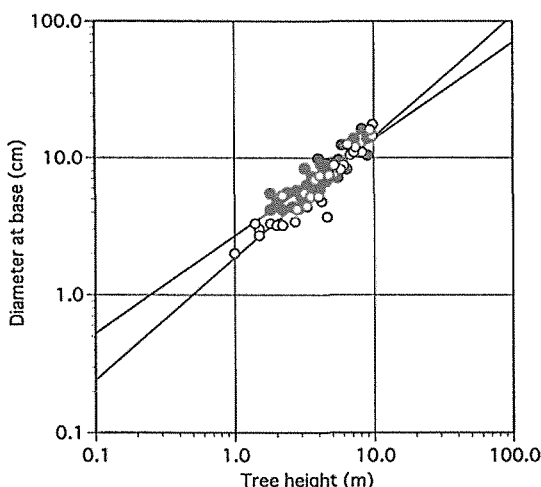


図1 Relationship between trunk diameter at base and tree height for *Abies sachalinensis* saplings.

○ Hardwood stand, ● Conifer stand

2. 地上部バイオマス重、樹冠部重、そして幹重と樹高の相対生長関係

図-2は、広葉樹林下と針葉樹林下における地上部バイオマス重、あるいは各器官重と樹高との相対生長関係を示したものである。いずれの場合においても、直線関係が成立した ($p < 0.01$)。地上部バイオマス重は、生長率、初期値ともにプロット間で有意差が認められず ($p > 0.1$)、ほぼ等しくなっていた。樹冠部（葉+枝）重は生長率には差がなかった ($p > 0.1$) が、広葉樹林下の初期値が大きい傾向が見られた ($p < 0.05$)。幹重については、初期値は針葉樹林下の方が大きく ($p < 0.001$)、生長率は広葉樹林下の方が大きい ($p < 0.001$) 傾向が見られた。これらの結果は、ある樹高サイズのトドマツ若木を構築するには生育地の光環境に関わりなく等量の投資が必要であるけれども、各器官への分配比は変わっていることを示している。

3. 幹重と D^2H の相対生長関係

図-3は、広葉樹林下と針葉樹林下における若木の幹重と D^2H との関係を示したものである。生長率はプロット間で差が見られなかった ($p > 0.05$) が、初期値は針葉樹林下の方が有意に大きくなっていた ($p < 0.05$)。この結果は、針葉樹林下の若木の材比重は広葉樹林下のものより大きくなっていることを示している。

4. 幹重と葉重、および枝重と葉重の相対生長関係

図-4は、広葉樹林下と針葉樹林下における若木の幹重と葉重および枝重と葉重の相対生長関

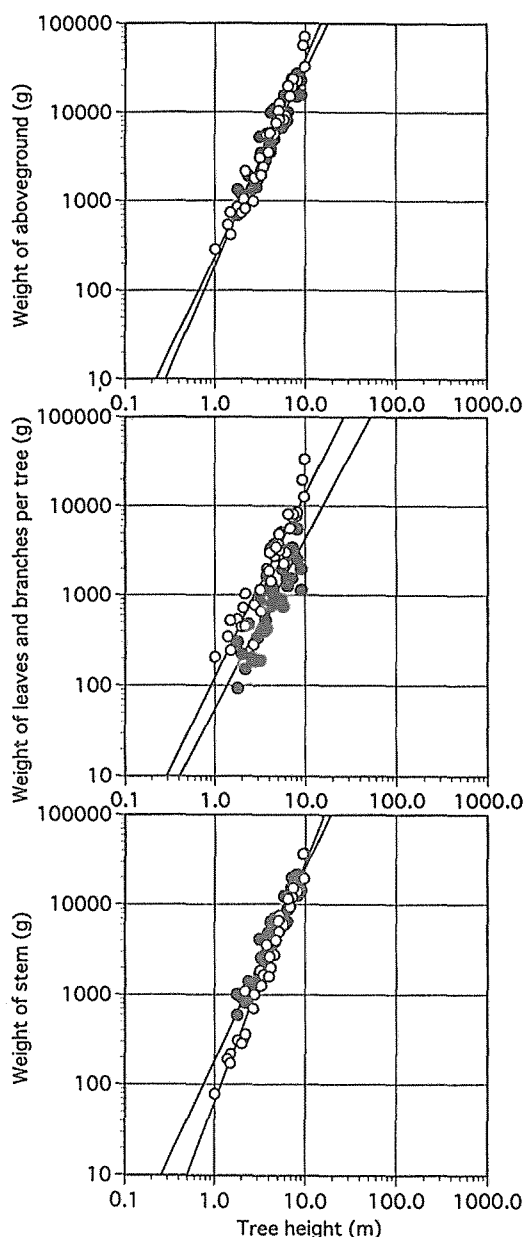


図2 Relationships between weight of aboveground biomass, weight of leaves and branches, and weight of stems and tree height.

○ Hardwood stand, ● Conifer stand

における研究から指摘されてきている^{2, 4, 5)}。異なる光環境が形成されている森林下層に生育しているトドマツ若木の部分間に見られた相対成長関係の違いもこのトレードオフ関係を反映しているのかもしれない。

樹冠部重と樹高の相対生長関係は切片値だけに差が見られ、幹重と樹高の相対生長関係は傾き、

係をそれぞれ示したものである。幹重と葉重の関係について、生長率は広葉樹林下が大きく ($p < 0.005$)、逆に初期値は針葉樹林下の方が大きくなっていた ($p < 0.005$)。この結果は、若木の単位葉量当たりの支持器官である幹の維持量(負荷)は針葉樹林下の方が大きいことを示している。一方、枝重と葉重の関係については、生長率はプロット間で差が見られず、初期値だけが針葉樹林において大きくなっていた ($p < 0.05$)。この結果は、樹冠内レベルにおいても葉に対する負荷は暗い針葉樹林下の方で大きくなっていることを示している。

考 察

北海道の針広混交林の下層に異なった光環境を形成している広葉樹林下と針葉樹林下に生育している樹高1~10mのトドマツ若木の各部分間の相対生長関係の生長率(傾き)にはプロット間で差が見られる場合は少数であったが、初期値(切片)は殆どの場合についてプロット間で差が見られた(Appendix 2)。

樹高に対する若木の地上部バイオマス重はプロット間で差が見られなかったにもかかわらず、光合成を行う樹冠部(葉+枝)とその支持器官である幹への分配率はプロット間で異なっていた(図-2)。こうした結果は、ある樹高サイズのトドマツ若木を構築するには生育地の光環境にかかわらず等量のエネルギー投資を要するが、生産器官である樹冠部や支持器官である幹へのバイオマス分配は可塑的に変わることを示唆している。森林下層に存在する林冠種の若木が示す多様なアーキテクチャーは、将来、光資源に恵まれた状況に到達する機会を開拓するための樹高成長に投資するか、現状サイズのままで効率的な光合成生産を実現するための側方成長に投資するか、といったトレードオフ関係に基づいていることが、照葉樹林や熱帯雨林に

切片値ともに差が見られた。照葉樹林⁴⁾と熱帯雨林⁵⁾の下層に生育している陰樹的な林冠種の若木が示す多様なアーキテクチャーの違いは、相対生長式の切片値にだけ反映されることが報告されている。トドマツ若木の樹高増加に対する樹冠部重は明るい広葉樹林下で大きく、幹重は逆に暗い針葉樹林下で大きくなっていた。ふつう、シュートレベルの樹高生長と側方生長の間にトレードオフ関係が成立するが、こうした結果は、トドマツ若木の樹冠部と幹への投資との間にもトレードオフ関係が成立していることを示している。

トドマツ若木の幹の形状も針葉樹林下の方が“ずんぐり”しており、また、幹の材比重も暗い針葉樹林下の方が大きくなっていた(図-1, 3)。暗い針葉樹林下のトドマツ若木は樹高生長量が小さいこともあり、樹冠上部に横長で密な枝を発達させる傾向が見られる。幹に万遍なく枝を発達させる広葉樹林下の若木に比べ、樹冠上部に集中的に枝を発達させる針葉樹林下の若木の力学的安定性は著しく低下することが考えられる。したがって、針葉樹林下の若木の樹冠部重は、小さいながらも幹の上端部に集中的に枝葉を着けることから個体を安定維持するための幹への強度投資が必要になる。これに対して、広葉樹林下の樹冠部重が大きいトドマツ若木は幹上に万遍なく枝と葉を着けることから、幹に偏った荷重がかかることがなく幹強度を増す投資が必要ないのかもしれない。先に、広葉樹林下と針葉樹林下のトドマツ若木には、幹と樹冠部との間にトレードオフ関係が成立するとしたが、幹への投資は強度を増し安定性を確保するためのものと推察される。熱帯雨林の下層において、平べったい樹冠を形成している低木種の形状は同じサイズの高木種よりも幹が“ずんぐり”していることが報告されている²⁾。

Kohyama⁴⁾は、照葉樹林の下層に存在している陰樹的な林冠種の若木の相対生長関係の解析を行い、下層で樹高生長を示す種群は枝重が小さく、逆に下層で待機する種群は枝重が大きいことを報告している。また、King²⁾も、熱帯雨林の下層に存在する類似した樹高サイズの高木種と低木種の相対生長関係を調べ、低木種は高木種よりも樹冠部への分配量が大きいことを報告している。し

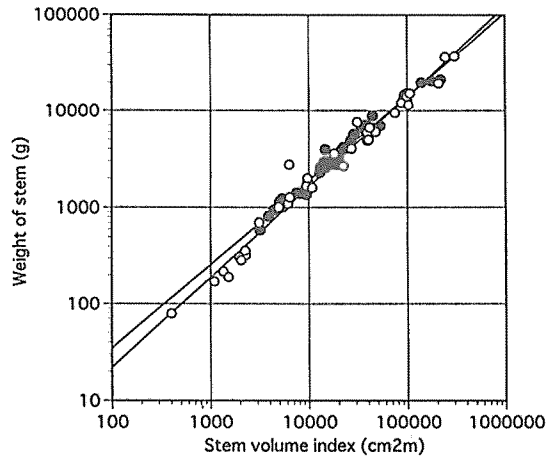


図3 Relationship between weight of stems and stem volume index.
○ Hardwood stand, ● Conifer stand

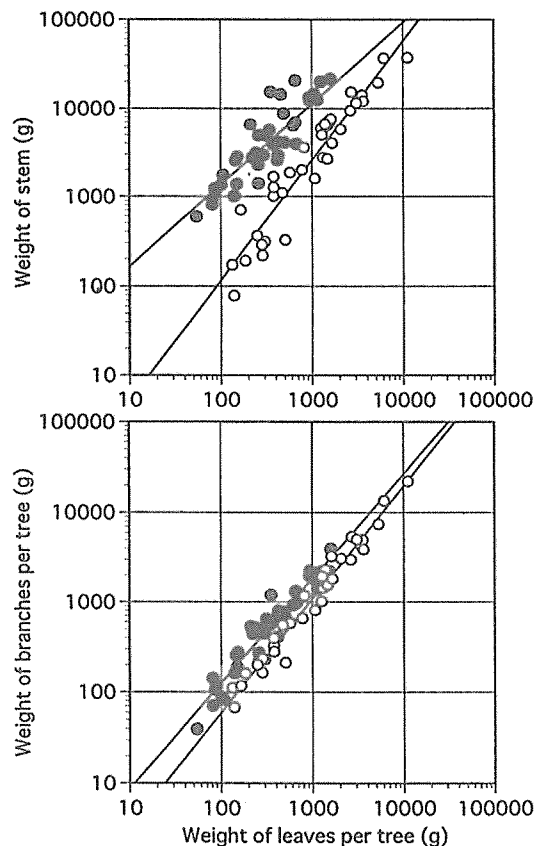


図4 Relationships between weight of stems per tree and weight of leaves per tree, and between weight of branches per tree and weight of leaves per tree.
○ Hardwood stand, ● Conifer stand

かし、暗い針葉樹林下においてトドマツ若木は低木種が示す樹冠と類似した平べったい樹冠を発達させるが、針葉樹林下のトドマツ若木の樹冠部重は明るい広葉樹林下の若木のそれよりも小さかった。こうした違いは、陰樹的な林冠木種であるトドマツが待機を余儀なくされる暗い森林下層において、側方への投資を極力抑え傘型のコンパクトな樹冠によって林冠層への到達のチャンスを狙う特徴を備えていることによるものと考えられる。

広葉樹林下と針葉樹林下における若木の各部分間の相対生長式の違いは主に切片値だけに見られたが、幹に関する部分間については傾きにも違いが見られた (Appendix 2)。こうした結果は、トドマツ若木が生長にともない幹に何らかの変化が引き起こされていることを示唆する。今後、解明していく必要がある。

トドマツ若木の葉に対する負荷は、個体レベルだけでなく、樹冠内レベルにおいても暗い針葉樹林下において大きくなっていた (図-4)。光環境の変化に対してトドマツ若木の地上部バイオマス重は差がなかったにもかかわらず、葉重は針葉樹林において減少したのであるから、個体レベルの負荷が針葉樹林下で大きくなったのは当然である。こうした反応は、京都市近郊の二次林に生育している陰樹のヒノキにおいても見られる⁶⁾。また、葉に対する負荷は、個体レベルほどではないが、樹冠内レベルにおいても見られた点は興味深い。暗い針葉樹林下において、トドマツ若木は水平方向に枝を長く伸ばし葉群の重複を少なくするように展開していることを反映したものと推察される。また、葉の負荷を表す相対生長関係の生長率は、いずれも針葉樹林下において小さくなっていた。傾きが小さいということは、葉量増加にともなう非同化器官の増加が小さいことを示しており、被圧下においてトドマツが非同化器官の増加を極力抑えようとした維持機構の一つと考えられる。いずれにしても、こうした結果は、トドマツが葉への負荷を大きく変えることができることを示しており、時間的・空間的に光環境が変わる森林下層における普遍的分布に有利に働くにちがいない。

トドマツ若木の各部分間の相対生長式は、樹冠部に関わる部分間の切片値を主にプロット間で異なっている場合が多く、アーキテクチャーの可塑性の発達を示していた。このようなトドマツに見られた可塑性の発達は陰樹的な樹種の若木が森林下層で生残するための維持機構の一つと考えられ、こうした機構が発達しているからこそ不均一な森林下層に普遍的に分布し存続できるものと推察される。森林下層における普遍的分布は、下層の光環境の改善をもたらし林冠ギャップに遭遇する機会を高めることから、更新維持の上で大いに役立つであろう。

引用文献

- 1) 藤本征司 (1985) 樹形の生態学的意味について. 北大演研報 42: 733-768
- 2) King, D.A. (1990) Allometry of saplings and understory trees of panamanian forest. *Functional Ecology* 4: 27-32
- 3) Kohyama, T. (1980) Growth pattern of *Abies mariesii* saplings under conditions of open growth and suppression. *Bot. Mag., Tokyo* 93: 13-24
- 4) Kohyama, T. (1987) Significance of architecture and allometry in saplings. *Functional Ecology* 1: 399-404
- 5) Kohyama, T. and M. Hotta (1990) Significance of allometry in tropical saplings. *Functional Ecology* 4: 515-521
- 6) 寄元道徳・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) 寄元道徳・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) 佐藤俊彦 (1990) トドマツ, エゾマツ稚樹の被圧対応様式. 日林北支論 38 : 17-19
- 9) 佐藤俊彦 (1992) 枝レベルでみたトドマツ, エゾマツ稚樹の生長様式の違い. 日林北支論 40 : 86-88
- 10) Shinozaki, K., K. Hozumi, and T. Kira (1964) A quantitative analysis of plant form
- The pipe model theory. II. Japanese J. Ecology 14 : 133-139
- 11) 四大学 (北大, 東大, 京大, 大阪市大) 合同調査班 (1960) 森林の生産力に関する研究. 第1報 北海道主要針葉樹林について 国策パルプ工業株式会社 100pp.

Summary

Aboveground biomass allocation patterns of *Abies sachalinensis* saplings ($1 \leq \text{Height} \leq 10\text{m}$) were examined by using allometric function under hardwood and conifer stands, where form different light conditions in the understories. Relationships between weight of aboveground biomass and tree height were similar between stands, suggesting *A. sachalinensis* saplings need same costs for construction regardless of light conditions. However, biomass allocation to crown part (branch and leaves) is higher under hardwood stand and to stem is, inversely, higher under conifer stand. Stem of saplings under hardwood stand is lighter and slenderer than that of conifer stand. The differences in stem taper and wood density between stands are due to difference in constructing cost for stability. Weight of stem maintained by unit weight of leaves under conifer stand was higher than that of hardwood stand. Moreover, weight of branches maintained by unit weight of leaves was slightly higher than that of hardwood stand.

Difference in allometry of *A. sachalinensis* saplings between stands reflected architecture plasticity. Architecture plasticity permit existence and growth of *A. sachalinensis* saplings in heterogeneous light environments of the forest understories.

Appendix 1 Biomass allocation of *Abies sachalinensis* saplings under hardwood and conifer stands

Height class(m)	Hardwood stand			Conifer stand		
	Stem	Branch	Leaves	Stem	Branch	Leaves
1.5-2.5	396± 317	245± 144	319± 130	964± 302	128± 73	123± 82
2.5-3.5	1305± 475	343± 170	375± 145	1593± 545	168±128	158±129
3.5-4.5	2466± 754	1207± 486	1181± 423	3578±1275	653±484	423±382
4.5-5.5	5310±1765	2325± 731	1560± 293	5433±1365	1031±823	643±596
5.5-6.5	7855±3239	2608±2177	1894±1013	8312±2544	1178±685	586±267

Unit : gram

Mean with standard deviation

Appendix 2 Allometric relationships ($\log Y = a + b \log X$) between selected pairs of measures of *Abies sachalinensis* saplings under hardwood (HS) and conifer (CS) stands

Variables		r^2 #		a		b	
X	Y	HS	CS	HS	CS	HS	CS
H	W_T	0.953	0.897	2.276	2.377	2.331	2.105
H	W_L	0.892	0.595	1.912	1.511**	1.795	1.609
H	W_B	0.883	0.692	1.653	1.393	2.28	2.095
H	W_B+W_L	0.89	0.671	2.09	1.741*	2.041	1.895
H	W_s	0.970	0.923	1.81	2.266****	2.65	2.14****
H	D	0.892	0.78	0.268	0.429**	0.886	0.71*
H	D^2H	0.953	0.912	2.535	2.858**	2.771	2.42*
D^2H	W_s	0.977	0.980	-0.532	-0.199*	0.936	0.87
D^2H	W_T	0.975	0.965	0.187	-0.071	0.831	0.861
W_T	W_L	0.959	0.802	0.126	-0.590**	0.779	0.841
W_T	W_B	0.975	0.888	-0.665	-1.245*	1.003	1.069
W_L	W_B	0.968	0.923	-0.735	-0.217**	1.256	1.161
W_L	W_s	0.905	0.738	-0.627	1.299**	1.347	0.918**
W_L	W_B+W_s	0.934	0.77	-0.351	1.316***	1.308	0.934***

Coefficient of determination

Significance level * $p < 0.05$, ** $p < 0.01$, *** $p < 0.005$, **** $p < 0.001$

D: diameter at base (cm), H: tree height (m), W_L : weight of leaves (g),

W_s : weight of stems (g), W_B : weight of branches (g), W_T : weight of aboveground (g)