

論文

林冠部の違いに対する生育形の異なる低木3種（クロモジ、タンナサワフタギ、ツリガネツツジ）の地上部形態の応答

森下和路*・寄元道德**

Plastic responses of aboveground morphology to canopy conditions in the three shrubs (*Lindera umbellata*, *Symplocos coreana*, *Menziesia cilicalyx*) in a cool-temperate conifer-hardwood forest

Kazumichi MORISHITA* and Michinori SAKIMOTO**

冷温帯林下層に優占し生育形の異なる落葉性低木3種（クロモジ、タンナサワフタギ、ツリガネツツジ）の地上部形態（樹冠、当年枝、葉、生育形）を、スギ林冠下、ブナ林冠下、林冠ギャップ下で比較した。樹冠は、いずれの種もスギ林冠下とブナ林冠下で、ギャップ下よりも樹冠深が浅い傘形を示す傾向がみられ、特にタンナサワフタギで顕著であったが、ツリガネツツジでは有意でなかった。当年枝長は、クロモジとタンナサワフタギともに、スギ林冠下とブナ林冠下でギャップ下よりも有意に短かったが、ツリガネツツジでは差が認められなかった。比葉面積は3種とも共通した傾向が認められ、スギ林冠下、ブナ林冠下、林冠ギャップ下の順に大きかった。以上より、クロモジとタンナサワフタギは樹冠部の各レベルで可塑性を示したが、ツリガネツツジは葉レベル以外での可塑性発達が認められなかった。生育形を表す株当たり地上幹数は、ツリガネツツジ（約8-13本）、クロモジ（2-4本）、タンナサワフタギ（1-3本）の順に多かった。種間でみられた樹冠部の可塑性発達の違いは、株立ちという低木種に特有の生育形の違いによってもたらされている可能性が示唆された。

キーワード：低木種、形態的可塑性、林冠層の不均一性、複幹、樹冠

Crown, current shoot, leaf morphology and growth form of three dominant deciduous shrubs (*Lindera umbellata*, *Symplocos coreana*, and *Menziesia cilicalyx*) with various growth forms were investigated under cedar and beech canopies and in canopy gaps in a cool-temperate forest. Crowns of *S. coreana* and *L. umbellata* under cedar and beech canopies were wider and umbrella-shaped compared to those in canopy gaps. Current shoots of *L. umbellata* and *S. coreana* under cedar and beech canopies were significantly shorter than those in canopy gaps, while those of *M. cilicalyx* were similar irrespective of canopy conditions. Specific leaf area of the three shrubs were largest under cedar canopy and smallest in canopy gaps. Morphological plasticity of crown components of *L. umbellata* and *S. coreana* was observed in all levels investigated, while *M. cilicalyx* responded in leaf level only. Stem density per stool, which was used as an index of growth form in this study, was significantly different between species; highest in *M. cilicalyx* (8 to 13), followed by *L. umbellata* (2 to 4) and *S. coreana* (1 to 3). From this study, it is implied that difference in morphological plasticity of crown components of the three shrubs may associate with the difference of their growth forms.

Key words: shrub, morphological plasticity, canopy type, multi-stem growth form, crown shape

1. はじめに

樹木は、当年枝などのモジュールの繰り返し構造によって形成されている。従って、樹木の構造には、当年枝、樹冠、地上幹というようないくつかの段階が認められ、各部分の半自律的な挙動の結果として、個体全体としてのふるまいが決定される。特定の環境に対する個体の順

応的なふるまいとして、一般に樹木は形態を可塑的に変化させる能力をもつが、このような形態的可塑性は、各部分のモジュールが環境に対して示す反応によって実現される（VUORISALO and MUTIKAINEN, 1999）。そのため、異なる環境への樹木の対応様式の理解には、各段階における形態的可塑性の評価が有効である（STERCK, 1999）。森林下層においては、一般的に、林冠ギャップの形成

* 京都大学大学院農学研究科 森林科学専攻

** 京都大学フィールド科学教育研究センター 森林生物圏部門

* Division of Forest and Biomaterials Science, Graduate School of Agriculture, Kyoto University

** Division of Forest Biosphere, Field science education and research center, Kyoto University

や林冠構成樹種の違いによって、光環境に時間的・空間的不均一性が生じている (WHITMORE, 1978)。高木種はふつう、実生や稚樹の段階において、被陰下における維持と好適な光環境下における上方への伸長を繰り返し経験しながら成長するため、光環境の違いに対する可塑性の発達は極めて重要である。そのため、高木種の稚樹や実生について、樹冠 (KOHYAMA, 1980; CANHAM, 1988)、当年枝 (CANHAM, 1988; TAKYU, 1998)、葉 (POPMA and BONGERS, 1988; SMITH, 1991) といった各レベルにおける形態的可塑性の発達が報告されてきている。これらの各レベルにおける形態的可塑性の発達が総合的に、それぞれの樹種の森林下層での成長戦略や耐陰性に影響すると考えられる (TAKYU, 1998; KATO and YAMAMOTO, 2002)。

森林下層に生育する低木種は、生涯を通じて光環境の不均一性にさらされるため、その地上幹内の各レベルにおいて、高木種の稚樹と同様の形態的可塑性の発達がいくつかに報告されている (PICKETT and KEMPF, 1980; VERES and PICKETT, 1982; DENSLOW et al., 1990; KAWAMURA and TAKEDA, 2002)。一方で、低木種は一般に栄養繁殖を盛んに行い、株内に複数の地上幹を恒常的に有する複幹型の生育形をもつものが多い (山中・玉井 1986; WILSON, 1995)。このようなクローン植物の場合、個々の地上幹 (ラメット) もまた、株を構成する一つのモジュールとみなすことができる (VUORISALO and MUTIKAINEN, 1999)。複幹をもつ株内では、生理的なつながりを保ちつつ形態的には独立した地上幹が非常に近接した状態で存在しており、その間に様々な相互作用の存在が予想される。さらに、株当たり地上幹数などで表される株の生育形は種によって異なるため、株内の地上幹間の関係性も様々であると考えられる (WILSON, 1995)。しかし、低木種の地上幹における形態的可塑性発達と、その結果としての光環境に対する対応様式を、低木種に特有の株立ちという生育形との関連から検討した研究はみられない。

クロモジ、タンナサワフタギ、ツリガネツツジの3種は、京都大学芦生研究林内の冷温帯林下層に優占的な低木種であり、特に尾根地形周辺において、閉鎖林冠下から林冠ギャップ下に至るまで、同所的に高い密度で存在している。しかし、3種の生育形には、株当たり地上幹数などに顕著な違いが認められる。観察されるこれらのような生育形の違いは、3種の地上幹における光環境に対する形態的可塑性発達に影響を及ぼし、森林下層における維持戦略に違いをもたらしているかもしれない。

そこで本研究では、クロモジ、タンナサワフタギ、ツリガネツツジについて、林冠層の状態 (構成樹種及び林

冠ギャップの存在) の違いに対する、葉、当年枝、樹冠の各レベルでの形態的可塑性を比較することを目的とした。同時に3種の生育形についても比較し、株立ちという低木種に特有の生育形と可塑性発達との関連について考察を加えた。

2. 調査地と方法

本研究は、京都府北桑田郡美山町にある京都大学芦生研究林の原生的なスギ・落葉広葉樹林の尾根部周辺で行われた。一帯の主な林冠構成樹種は、常緑針葉樹であるスギと、ブナを中心とする落葉広葉樹であった (HIRAYAMA and SAKIMOTO, 2003)。また、低木層では、クロモジ、タンナサワフタギ、ツリガネツツジが優占していた。

尾根部周辺の比較的平坦な地形上のスギ林冠下、ブナ林冠下、及び林冠ギャップ下より、クロモジ、タンナサワフタギ、ツリガネツツジをそれぞれ5株ずつ選び出した。なお、これらの低木種はいずれも根萌芽を形成し、株内に複数の地上幹をもっている。従って、生育形の違いを表す指標として株当たりの地上幹数を用いた。そして、株内で最大の地上幹を対象とし、樹冠部を調べた。なお、対象とした地上幹は、幹長がいずれも2.5m前後のものを選び、種間及び上層の違いによる差が無いようにした ($p > 0.05$, two-way ANOVA)。

選び出した地上幹について、樹冠レベルの調査として、樹冠深及び樹冠幅を測定した。樹冠深は垂直方向に最大の部分で測定した。樹冠幅は、最大の幅を示す方向と、それに直交する方向の2方向で測定し、その平均値とした。これらの値から、樹冠形状比 (樹冠深/樹冠幅) を求めた。また、当年枝レベルの調査として、全ての当年枝の数を数え、長さを測定した。当年枝長は、最大値と平均値を求め、地上幹当たりの合計 (総当年枝長) を算出した。さらに、別個体から採取した当年枝 (サンプルサイズ: 50本以上) を用いて、3つの光環境下における3種の当年枝長と着葉枚数または着葉面積の関係を累乗式で回帰し、これにすべての当年枝長を代入することによって、地上幹当たりの着葉枚数及び着葉面積を推定した。なお、回帰に用いた当年枝は、葉と枝に分けて乾重を測定し、当年枝当たりのC/F比 (枝乾重/葉乾重) も求めた。

葉レベルの調査のために、スギ林冠下、ブナ林冠下及び林冠ギャップ下から3種を新たに10株程度ずつ選び出し、葉をランダムに採取した (サンプルサイズ: 100枚以上)。これらについて、それぞれの単葉面積を測定したのち、80℃で重さが一定になるまで乾燥し、乾重を測

定した。これらの値から、比葉面積 (SLA=葉面積/葉乾重) を算出した。

なお、クロモジでは、当年枝上の腋芽がその年度内に伸長して二次的な当年枝を形成する場合がある。このような二次軸をもつ当年枝については、当年枝長と着葉面積の関係式を求める際、当年枝長は一次軸の長さとし、着葉面積には二次軸上の葉の面積も加えて算出した。ただし、この二次軸上の葉は、通常の葉とは形態的に異なり、面積も著しく小さいため、単葉面積の測定のためのサンプルとしては用いなかった。

これらの調査はすべて、8月以降の当年枝の伸長及び開葉終了後に行った。また、夏期の曇天時に、調査に用いた個体の樹冠直上と林冠面上における光合成光量子束密度を同時に測定し、相対光合成光量子束密度 (rPPFD) を算出した。スギ林冠下、ブナ林冠下、林冠ギャップ下におけるrPPFD (平均値±標準偏差) は、それぞれ5.1±0.8%, 5.6±2.9%, 21.4±11.1%であった。

3. 結果と考察

3. 1. 生育形

Fig. 1に、クロモジ、タンナサワフタギ、ツリガネツツジの地上部形態の概略図を示した。クロモジ、タンナサワフタギ、ツリガネツツジの株当たり地上幹数の平均は、それぞれ2.4~4.2本、1.0~2.8本、8.0~13.0本であった (Table 1)。タンナサワフタギは、ブナ林冠下及び林冠ギャップ下においては複数の地上幹をもつ株も存在したが、スギ林冠下では地上幹を1本しかもたない顕著な単幹型の生育形を示した。二元配置分散分析により、種

と上層の違いが株当たり地上幹数に及ぼす影響を検討したところ、上層の違い及び種と上層の交互作用による有意な影響は認められなかった ($p>0.05$, two-way ANOVA) (Table 2)。しかし、種間では差が認められ、ツリガネツツジが他の2種と比べて有意に株当たり地上幹数が多かった ($p<0.001$, two-way ANOVA and TUKEY's test)。

表1 スギ林冠下、ブナ林冠下、ギャップ下におけるクロモジ、タンナサワフタギ、ツリガネツツジの株当たり地上幹数

Table 1 Number of stems* per stool of *Lindera umbellata*, *Symplocos coreana* and *Menziesia ciliolix* under cedar and beech canopies and in canopy gaps.

Species	Cedar	Beech	Gap
<i>Lindera</i>	4.2 ± 0.8	2.4 ± 1.1	2.4 ± 1.9
<i>Symplocos</i>	1.0 ± 0.0	2.0 ± 1.4	2.8 ± 1.8
<i>Menziesia</i>	11.2 ± 3.3	8.0 ± 4.5	13.0 ± 6.6

幹長50cm以上の地上幹の本数を示す。値は平均値±標準偏差を表す。

* Stem length ≥ 50cm. Mean with SD is shown.

表2 株当たり地上幹数に対する種及び上層の状態の効果 (二元配置分散分析表)

Table 2 2-way ANOVA table for number of stems per stool of three shrubs.

Source	SS	df	MS	F	p-value
Species	691.9	2	346.0	36.5	0.0000
Canopy condition	29.4	2	14.7	1.6	0.2257
Species X Canopy	53.7	4	13.4	1.4	0.2478
Error	340.8	36	9.5		
Total	1115.8	44			

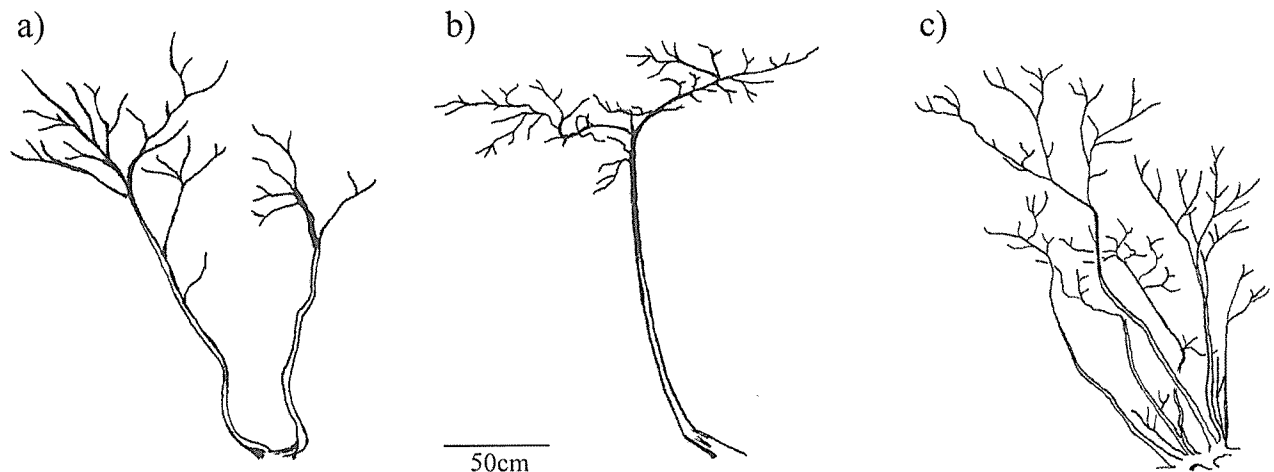


図1 スギ林冠下における低木3種の株の形態

a) クロモジ b) タンナサワフタギ c) ツリガネツツジ。

Fig. 1 Typical aboveground morphology of stools of three shrubs under cedar canopy.

a) *Lindera umbellata* b) *Symplocos coreana* c) *Menziesia ciliolix*

3. 2. 樹冠形態

樹冠深は、3種とも林冠ギャップ下で最も大きな値を示し、ついでブナ林冠下、スギ林冠下という順であった (Fig. 2)。クロモジとタンナサワフタギでは、スギ林冠下及びブナ林冠下の樹冠深は、林冠ギャップ下よりも有意に小さかった ($p < 0.01$, ANOVA and TUKEY's test) が、ツリガネツツジでは、上層の違いによる影響が有意でなかった ($p > 0.05$, ANOVA)。クロモジとタンナサワフタギの樹冠幅は、スギ林冠下あるいはブナ林冠下において、林冠ギャップ下よりも有意に大きくなる傾向が認められた ($p < 0.05$, ANOVA and TUKEY's test) が、ツリガネツツジでは、上層の違いによる有意な影響が認められなかった ($p > 0.05$, ANOVA) (Fig. 2)。クロモジの樹冠形状比 (樹冠深/樹冠幅) は、林冠ギャップ下で 1.4 ± 0.3 であったのに対し、ブナ林冠下及びスギ林冠下では有意に小さく ($p < 0.01$, ANOVA and TUKEY's test)、それぞれ 0.6 ± 0.2 , 0.5 ± 0.1 であった。タンナサワフタギの樹冠形状比も同様に、林冠ギャップ下で 1.4 ± 0.8 であったのに対し、ブナ林冠下及びスギ林冠下では有意に小さく ($p < 0.01$, ANOVA and TUKEY's test)、それぞれ 0.5 ± 0.1 , 0.3 ± 0.1 であった。一方で、ツリガネツツジの林冠ギャップ下、ブナ林冠下、スギ林冠下における樹冠形状比は、それぞれ 1.0 ± 0.3 , 0.6 ± 0.2 , 0.6 ± 0.2 であり、有意差が認められなかった ($p > 0.05$, ANOVA) (Fig. 2)。また、樹冠形態を種間で比較すると、樹冠深及び樹冠幅では差がみられた (Table 3)。樹冠深はタンナサワフタギとツリガネツツジが、クロモジと比べて有意に小さく ($p < 0.05$, two-way ANOVA and TUKEY's test)、樹冠幅はツリガネツツジが、クロモジ及びタンナサワフタギと比べて有意に小さかった ($p < 0.01$, two-way ANOVA and TUKEY's test)。一方、樹冠形状比については、種間の違いが認められなかった ($p = 0.649$, two-way ANOVA)。

被陰下において、好適な光環境よりも樹冠形態が傘形化することは、森林下層に生育する樹木に広く知られている (e.g. KOHYAMA, 1980; NINEMETS, 1996; STERCK, 1999; KATO and YAMAMOYO, 2002)。傘形の樹冠は、円錐形の樹冠と比べて、葉の重なりが少ないので、受光効率が高く、被陰下における維持に適した形態として理解されている (HORN, 1971)。クロモジとタンナサワフタギは、ともに林冠ギャップ下においては樹冠深よりも樹冠幅が小さく (樹冠形状比 $= 1.4$)、円錐形の樹冠であったが、スギ林冠下及びブナ林冠下においては、より樹冠深が小さく、樹冠幅が大きくなり、傘形の樹冠を持つことによって被陰に対応していることが示された。特にタンナサワフタギは、スギ林冠下の樹冠形状比が 0.3 とな

り、傘形化が顕著であった。

一方、ツリガネツツジは、樹冠深、樹冠幅、樹冠形状比のいずれも上層の違いに対して有意な変化を示さなかった。ツリガネツツジの樹冠形状比は $0.6 \sim 1.0$ であり、

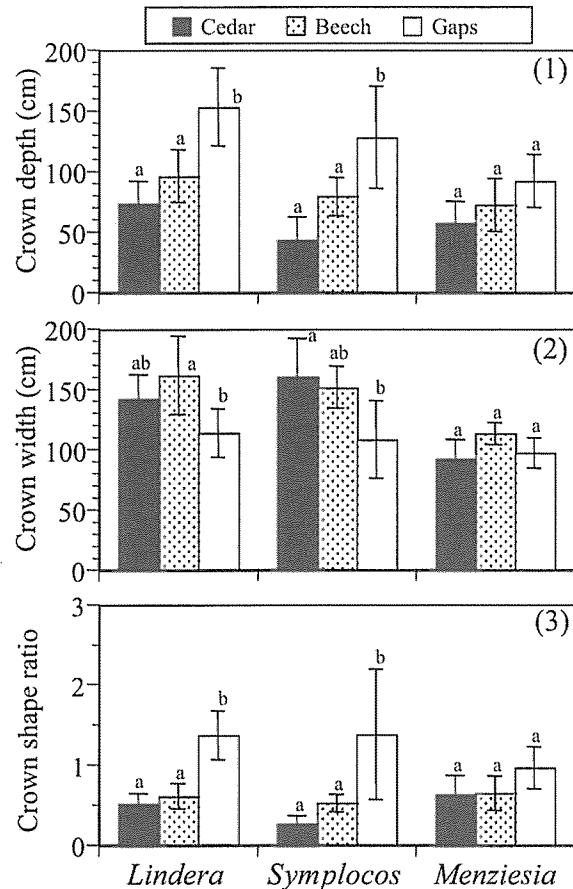


図2 スギ林冠下、ブナ林冠下、ギャップ下におけるクロモジ、タンナサワフタギ、ツリガネツツジの樹冠形態 (1)樹冠深 (2)樹冠幅 (3)樹冠形状比 (樹冠深/樹冠幅) 異なる記号は、上層の違いによる有意な差を示す (一元配置分散分析及びテューキーの多重比較)。

Fig. 2 Crown shape of *Lindera umbellata*, *Symplocos coreana*, *Menziesia cilicalyx* under cedar and beech canopies and in canopy gaps. (1)Crown depth; (2)crown width; (3)crown ratio (crown depth / crown width). The different letters indicate significant differences among canopy conditions (one-way ANOVA and Tukey's test).

表3 樹冠形態に対する種及び上層の状態の効果 (二元配置分散分析表)

Table 3 Summary of 2-way ANOVA tables for the crown shape traits of three shrubs.

Source	df	Crown depth		Crown width		CSR*	
		F	p-value	F	p-value	F	p-value
Species	2	7.3	0.002	14.6	0.000	0.4	0.649
Canopy condition	2	27.7	0.000	9.9	0.000	23.0	0.000
Species X Canopy	4	1.7	0.173	2.3	0.078	2.0	0.121

* Crown shape ratio: crown depth / crown width.

特に傘形や円錐形ではない中間的な形態の樹冠をもつと言える。また、クロモジ及びタンナサワフタギと比較して、樹冠深・樹冠幅ともに小さかった。これらのことから、ツリガネツツジは、上層の違いに対して、樹冠形態の可塑的变化による対応能力が小さく、常に小型の樹冠をもっていることが示された。

3. 3. 当年枝

クロモジとツリガネツツジの当年枝数は、上層の違いによる有意差が認められなかったのに対して、タンナサワフタギの当年枝数は、林冠ギャップ下よりもスギ林冠下及びブナ林冠下で有意に多くなっていた ($p < 0.01$, ANOVA and TUKEY's test) (Table 4)。3種の当年枝長の頻度分布は、上層の違いに関わらず、短い当年枝が多いL字形であった。しかし、3種の当年枝長の最大値や平均値は、上層の違いによって異なった (Table 4)。クロモジとタンナサワフタギの当年枝長の最大値は、林冠ギャップ下で最も大きく、次いでブナ林冠下、スギ林冠下となっており、いずれもスギ林冠下と林冠ギャップ下の間でのみ有意差が認められた ($p < 0.05$, ANOVA and TUKEY's test)。クロモジとタンナサワフタギの当年枝長は、上層の違いのすべての組み合わせ間で有意差が認められ ($p < 0.01$, KRUSKAL-WALLIS and SCHEFFE's test)、その平均値はいずれも林冠ギャップ下で最も大きく、次いでブナ林冠下、スギ林冠下という順であった。一方、ツリガネツツジの当年枝長及びその最大値には、上層の違いによる有意な影響が認められなかった

($p > 0.05$, KRUSKAL-WALLIS test or ANOVA)。

被陰下において、主軸伸長量や全体の当年枝長が小さくなることは広く知られており (e.g. CANHAM, 1988; TAKYU, 1998; KATO and YAMAMOTO, 2002)、その理由はC/F比で表される当年枝の物質収支との関連から説明できる (崙元・武田, 1994; 崙元・平山, 2002)。クロモジ、タンナサワフタギ、ツリガネツツジの当年枝を採取して、当年枝当たりのC/F比を求めたところ、当年枝長: x (cm) とC/F比: y (g/g) との間にはそれぞれ直線関係が成立し ($p < 0.001$)、その回帰式はそれぞれ $y = 0.02x + 0.01$ ($r = 0.95$)、 $y = 0.03x + 0.03$ ($r = 0.88$)、 $y = 0.10x + 0.05$ ($r = 0.89$) であった。このことは、いずれの種においても、長い当年枝ほどC/F比が大きくなり、物質収支が悪化することを示している。従って、クロモジとタンナサワフタギでみられた当年枝長の変化は、被陰下における物質収支の悪化を回避し、維持をはかるための対応であると考えられる。しかし、ツリガネツツジは、上層の違いによる当年枝長の変化が認められず、その平均値は0.7~1.0cmと、いずれも比較的短かった。

3. 4. 葉

3種の単葉面積及び比葉面積は、概して上層の違いにより変化していた (Fig. 3)。単葉面積は、スギ林冠下及びブナ林冠下において林冠ギャップ下よりもわずかながら大きい傾向がみられ、クロモジとツリガネツツジについてはその差が有意であった ($p < 0.05$, ANOVA and SCHEFFE's test)。また、3種の比葉面積は、スギ林冠下

表4 スギ林冠下、ブナ林冠下、ギャップ下におけるクロモジ、タンナサワフタギ、ツリガネツツジの当年枝数及び当年枝長

Table 4 Number and length of current shoots of *Lindera umbellata*, *Symplocos coreana* and *Menziesia ciliolix* under cedar and beech canopies and in canopy gaps.

Species	Variables	Cedar canopy	Beech canopy	Gap
<i>Lindera</i>	No. of shoots / stem	243 $\pm$ 102 ^a	217 $\pm$ 66 ^a	253 $\pm$ 73 ^a
	Maximum shoot length (cm)	9.6 $\pm$ 6.2 ^a	12.0 $\pm$ 15.9 ^a	31.6 $\pm$ 9.5 ^b
	Mean shoot length (cm)	0.9 ^a	1.1 ^b	3.4 ^c
<i>Symplocos</i>	No. of shoots / stem	425 $\pm$ 156 ^a	471 $\pm$ 132 ^a	242 $\pm$ 33 ^b
	Maximum shoot length (cm)	7.9 $\pm$ 0.9 ^a	11.5 $\pm$ 4.3 ^{ab}	19.1 $\pm$ 7.8 ^b
	Mean shoot length (cm)	1.1 ^a	1.6 ^b	2.3 ^c
<i>Menziesia</i>	No. of shoots / stem	287 $\pm$ 41 ^a	339 $\pm$ 107 ^a	283 $\pm$ 44 ^a
	Maximum shoot length (cm)	6.7 $\pm$ 2.8	12.5 $\pm$ 9.0	11.5 $\pm$ 9.9
	Mean shoot length (cm)	0.7 ^a	1.0 ^a	0.8 ^a

平均値と標準偏差または平均値のみを示す。異なる文字は上層の違いによる有意な差を表す (当年枝数及び最大当年枝長については一元配置分散分析とテューキーの多重比較、平均当年枝長についてはクラスカル・ウォリスの検定とシェッフエの多重比較)。

Mean with SD or mean only is shown. The different letters indicate significant differences among canopy conditions (one-way ANOVA and Tukey's test for number of shoots and maximum shoot length, Kruskal-Wallis and Scheffe's test for mean shoot length).

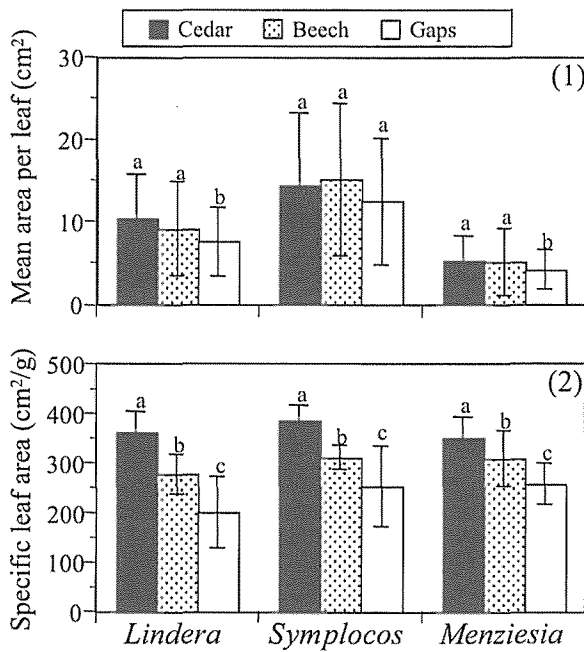


図3 スギ林冠下、ブナ林冠下、ギャップ下におけるクロモジ、タンナサワフタギ、ツリガネツツジの葉の形態 (1)単葉面積 (2)比葉面積。

異なる記号は、上層の違いによる有意な差を示す (一元配置分散分析及びシェッフェの多重比較)。

Fig. 3 Leaf morphological traits of *Lindera umbellata*, *Symplocos coreana* and *Menziesia ciliocalyx* under cedar and beech canopies and in canopy gaps. (1)Mean area per leaf ; (2)specific leaf area. The different letters indicate significant differences among canopy conditions (one-way ANOVA and Scheffé's test).

で最も大きく、次いでブナ林冠下、林冠ギャップ下という順になっており、その差はいずれも有意であった (p<0.01, ANOVA and SCHEFFÉ's test)。

被陰下における比葉面積の増加 (あるいは比葉重量の減少) は、森林下層の樹木に広く共通してみられる現象であり (e.g. POPMA and BONGERS, 1988 ; SMITH, 1991 ; STERCK, 1999), 少ないコストで大きな葉面積を確保できるため、被陰下で効率的な形態であるとされる。クロモジ、タンナサワフタギ、ツリガネツツジの3種は、いずれも林冠ギャップ下と閉鎖林冠下のみならず、上層の樹種の違いにも敏感に反応して、比葉面積を変化させて対応していた。また、クロモジとツリガネツツジについては、単葉面積も林冠ギャップ下よりスギ林冠下及びブナ林冠下で大きい傾向が認められた。被陰下において単葉面積が増加する傾向は必ずしも一般的なものではないが、いくつか報告されており (MESSIER et al., 1989 ; POORTER, 1999), 葉面積の確保に貢献すると考えられる。一方で、タンナサワフタギの単葉面積は、上層の違いに関わらず3種中で最も大きかったが、被陰に対して増加する傾向はみられなかった。3種の葉序はいずれも互生

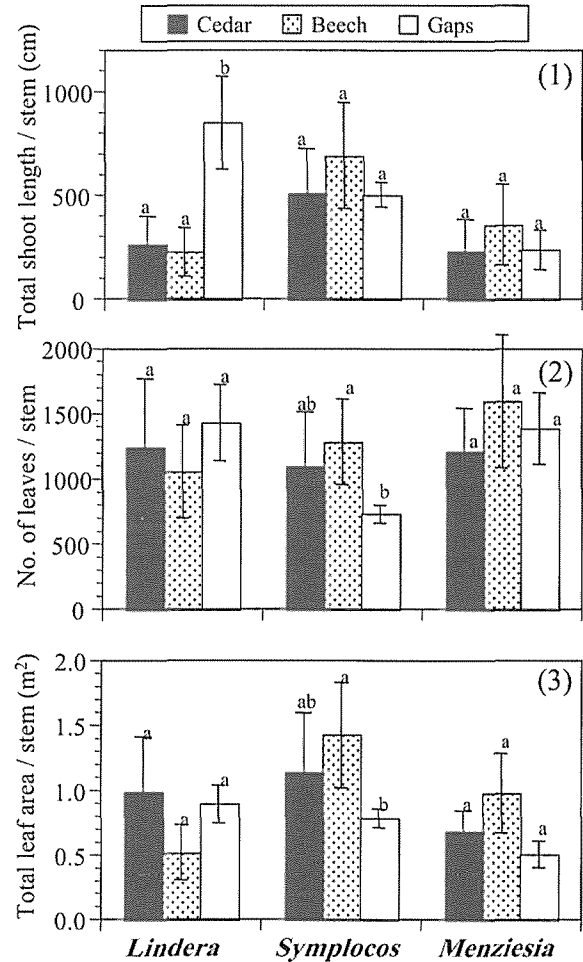


図4 スギ林冠下、ブナ林冠下、ギャップ下におけるクロモジ、タンナサワフタギ、ツリガネツツジの総当年枝長、総葉枚数及び総葉面積

異なる記号は、上層の違いによる有意な差を示す (一元配置分散分析及びチューキーの多重比較)。

Fig. 4 (1)Total current shoot length, (2)total number and (3)area of leaves per stem of *Lindera umbellata*, *Symplocos coreana* and *Menziesia ciliocalyx* under cedar and beech canopies and in canopy gaps. The different letters indicate significant differences among canopy conditions (one-way ANOVA and Tukey's test).

であるが、クロモジとツリガネツツジでは一見輪生状に葉が配置される部分があるのに対し、タンナサワフタギは典型的な互生であるため、短い当年枝において、葉の重なりが増すことによる自己被陰が生じやすいと考えられる。この違いが、タンナサワフタギの被陰下における単葉面積の増加を妨げる一因となっているのかもしれない。

3. 5. 地上幹当たりの総当年枝長、着葉枚数及び着葉面積

クロモジの林冠ギャップ下における総当年枝長は、スギ林冠下及びブナ林冠下の3倍以上に達しており、その

差は有意であった ($p < 0.01$, ANOVA and TUKEY's test) (Fig. 4). 一方, タンナサワフタギ及びツリガネツツジの総当年枝長は, 上層の違いによる有意な変化が認められなかった ($p > 0.05$, ANOVA) (Fig. 4). 地上幹当たりの着葉枚数及び着葉面積の推定値は, タンナサワフタギでのみ上層の違いによる影響が認められ, ブナ林冠下で林冠ギャップ下よりも有意に大きく, スギ林冠下では中間的な値となった ($p < 0.05$, ANOVA and TUKEY's test). クロモジとツリガネツツジの地上幹当たりの着葉枚数及び着葉面積には, 上層の違いによる有意な影響が認められなかった ($p > 0.05$, ANOVA).

クロモジとタンナサワフタギは, スギ林冠下及びブナ林冠下において個々の当年枝長が短かった (Table 4) にも関わらず, 地上幹全体としては林冠ギャップ下と変わらない (あるいはそれ以上の) 着葉面積を保持していた. クロモジは, 当年枝長 2 cm 付近を境として, 輪生状に効率よく葉を着ける短枝と, より節間の長い長枝との機能分化が認められる (守屋・荻野, 1982). 従って, クロモジはスギ林冠下及びブナ林冠下において, より展葉効率の高い短い当年枝を増加させることと, 単葉面積の増加 (Fig. 3) により, 当年枝長の減少分を補償し, 林冠ギャップ下と変わらない地上幹当たり着葉面積を実現していたと推察される. タンナサワフタギは, スギ林冠下及びブナ林冠下で, 林冠ギャップ下と比較して単葉面積は変化しなかったが, 当年枝数が有意に多くなっており (Table 4), その結果大きな地上幹当たり着葉面積を保つことが可能になったと考えられる. 被陰下において好適な光環境下よりも地上幹当たり着葉面積が減少する例がしばしば報告される (VERES and PICKETT, 1982; O'CONNELL and KELTY, 1994; STERCK, 1999) が, クロモジとタンナサワフタギについては, 当年枝数の変化や

展葉効率の調整によって, 地上幹当たり着葉面積を確保していたものと考えられる. 一方, ツリガネツツジもスギ林冠下及びブナ林冠下において, 林冠ギャップ下と同程度の地上幹当たり着葉面積が維持されていた. しかし, ツリガネツツジは個々の当年枝長や当年枝数についても上層の違いに対して変化していなかった (Table 4) ことから, 地上幹当たり着葉面積の維持が被陰への対応の結果であるとは考えにくい. さらに, ツリガネツツジの地上幹当たり着葉面積は他の 2 種と比較して大きいとは言えず, 上層の違いに関わらず比較的小さい葉面積を保持しているに過ぎない. 従って, ツリガネツツジは, 上層の違いに対して当年枝や樹冠形態が反応を示さなかった結果, 地上幹当たり着葉面積にも違いが生じなかったものと考えられる.

3. 6. 樹冠の内・外要素の可塑性発達と生育形の関わり

スギ林冠下, ブナ林冠下, 林冠ギャップ下におけるクロモジ, タンナサワフタギ, ツリガネツツジの樹冠の各レベルでの可塑性の度合いを比較するために, ブナ林冠下またはスギ林冠下における各測定項目の値を, 林冠ギャップ下における値で割った比を可塑性の指標としてまとめて示した (Table 5). 葉レベルでは, クロモジ, タンナサワフタギ, ツリガネツツジはいずれも高い可塑性を示し, 被陰下において葉が陰葉化する傾向が認められた. しかし, 当年枝レベル及び樹冠レベルでは, 可塑性の度合いは種間で大きく異なった. 当年枝レベルでは, クロモジとタンナサワフタギが大きな変化を示し, 特に当年枝長についてはクロモジが最も可塑性の度合いが大きかった. しかし, ツリガネツツジは, いずれの項目についても概ね 1 に近い値をとり, 可塑性の発達が認められなかった. 樹冠レベルでは, 多くの項目でタンナサワ

表 5 形態的可塑性の度合い: ブナ林冠下及びスギ林冠下における値のギャップ下における値に対する比
Table 5 Degree of morphological plasticity: The mean ratio of trait values under beech or cedar canopies to those in canopy gaps.

Variables		Under beech canopies			Under cedar canopies		
		<i>Lindera</i>	<i>Symplocos</i>	<i>Menziesia</i>	<i>Lindera</i>	<i>Symplocos</i>	<i>Menziesia</i>
Crown level	Crown depth	0.63	0.62	0.78	0.48	0.34	0.62
	Crown width	1.42	1.40	1.16	1.25	1.49	0.95
	Cd/Cw	0.45	0.38	0.67	0.38	0.19	0.66
Current shoot level	Number of shoots per stem	1.11	1.94	1.20	0.95	1.75	0.91
	Mean shoot length	0.32	0.70	1.25	0.26	0.48	0.88
	Maximum shoot length	0.38	0.60	1.08	0.30	0.41	0.59
Leaf level	Individual leaf area	1.06	0.93	1.21	1.20	0.93	1.21
	Specific leaf area	1.61	1.19	1.23	2.07	1.52	1.42

網掛けは種間で最大の変化を, 下線は有意な変化を示す.

Shadow indicates the greatest change among species. Underline indicates significant change.

フタギが最も高い可塑性を示し、クロモジがそれに続いたが、ツリガネツツジでは変化が小さく、可塑性が認められなかった。以上より、クロモジとタンナサワフタギは、先行研究にみられる高木種の稚樹 (e.g. Canham 1988 ; Sterck 1999) と同様に、森林下層における光環境の違いに対して、樹冠、当年枝、葉の各レベルで高い形態的可塑性を発達させていた。しかし、ツリガネツツジは、葉レベルを除いて、光環境の違いに対する形態的可塑性の発達がほとんど認められなかった。

ツリガネツツジの当年枝は、本来互生の葉序であるが、長短に関わらず、先端部に集中して輪生状に葉を配置するという形態的特徴をもっている。そのため、長い当年枝では、当年枝長の増加に伴う着葉量の増加が制限され、C/F比の急激な増加を招くことになる (3-4節参照)。また、このような輪生状の葉序では、腋芽が密接した状態で形成されているため、当年枝を極端に短くすると、近隣の当年枝による被陰が大きくなることが予想される。従って、モジュールの形態的特徴による制約が、ツリガネツツジの当年枝長における可塑性発達を妨げていたと考えられる。このことが、光環境の変化に対するツリガネツツジの樹冠部のふるまいを制限し、上層の違いに関わらずコンパクトな樹冠形成をもたらしたと考えられる。一方で、ツリガネツツジは、株当たり地上幹数の平均が8.0~13.0本であり、クロモジやタンナサワフタギと比較して顕著な多幹型の生育形を示した (Table 1)。KAWAMURA and TAKEDA (2002) は、森林下層に生育する低木種ウスノキについて、光環境に対する可塑性をもたない低コストの地上幹を栄養繁殖によって次々と生産し、「使い捨てる」ことで、光ストレス環境下での株の維持をはかっていると論じた。ツリガネツツジは、幹長が3mを超えることは稀であり、クロモジとタンナサワフタギの幹長がしばしば5~6mに達するのと比較して地上幹の最大サイズが小さい。このように小サイズで、可塑性の小さいコンパクトな樹冠を形成する地上幹を、株内に多数持つというツリガネツツジの生育形は、ウスノキと同様に、比較的低コストの地上幹を株内で繰り返し生産し回転させることで株の維持をはかる戦略であることを示唆する。また、栄養繁殖による多幹型の生育形は、地上幹における非同化部分の増加を抑えつつ (山中, 1997)、株全体として大きな同化部分を確保することにつながり、被陰下における株の維持に有利であると考えられる。一方で、極めて近接して他の地上幹が存在する株の中では、それぞれの樹冠の間で空間獲得をめぐるせめぎあいが生じることが予想される。その結果、個々の樹冠における空間的な広がり制限されたことも、ツリガネツツジにおける樹冠形態の可塑性発達を妨

げる一因となっているのかもしれない。逆に、株当たり地上幹数の少ないクロモジとタンナサワフタギは、樹冠形態に高い可塑性を発達させていた。特にタンナサワフタギは、スギ林冠下においては、地上幹を1本しか持たない単幹型の生育形をもち、被陰に対応して顕著な傘形樹冠を実現していた。タンナサワフタギやクロモジのように株当たり地上幹数が比較的少ない低木種では、個々の地上幹の維持が株の維持に直接つながるため、樹冠部の可塑性を高度に発達させ、幹の維持をはかっていたと考えられる。低木種に特有の株立ちという生育形の種間差は、それぞれの耐ストレス戦略や個体の維持様式を反映したものであり (WILSON, 1995)、個々の地上幹における可塑性発達と密接に関連していることが示唆された。

4. 謝辞

本研究を進めるにあたり、調査の際の便宜をはかっていた京都大学芦生研究林の皆様と、多大なご協力やご指導をいただいた京都大学農学研究科森林育成学研究室の皆様をはじめとする多くの方々にお礼申し上げます。

引用文献

- 1) CANHAM, C. D. (1988) Growth and canopy architecture of shade-tolerant trees: response to canopy gaps. *Ecology*. 69(3): 786-795.
- 2) Denslow, J. S., Schultz, J. C., Vitousek, P. M. and Strain, B. R. (1990) Growth responses of tropical shrubs to treefall gap environments. *Ecology*. 71(1): 165-179.
- 3) HIRAYAMA, K. and SAKIMOTO, M. (2003) Regeneration of *Cryptomeria japonica* on a sloping topography in a cool-temperate mixed forest in the snowy region of Japan. *Can. J. For. Res.* 33: 543-551.
- 4) HORN, H. S. (1971) *The Adaptive Geometry of Trees*. 144pp. Princeton University Press. Princeton, NJ.
- 5) KATO, K. and YAMAMOTO, S. (2002) Branch growth and allocation patterns of saplings of two *Abies* species under different canopy conditions in a subalpine old-growth forest in central Japan. *Ecoscience*. 9(1): 98-105.
- 6) KAWAMURA, K. and TAKEDA, H. (2002) Light environment and crown architecture of two temperate *Vaccinium* species: inherent growth rules versus degree of plasticity in light response. *Can. J. Bot.* 80: 1063-1077.
- 7) KOHYAMA, T. (1980) Growth pattern of *Abies mariesii* saplings under conditions of open-growth and suppression. *Bot. Mag. Tokyo*. 93:13-24.
- 8) MESSIER, C., Honer, T. W. and KIMMINS, J. P. (1989) Photosynthetic photon flux density, red:far-red ratio, and minimum light requirement for survival of *Gaultheria*

- shallon* in western red cedar - western hemlock stands in coastal British Columbia. Can. J. For. Res. 19: 1470-1477.
- 9) 守屋均・荻野和彦 (1982) 芦生演習林の天然生スギ林を構成するいくつかの樹種の季節相 (I) 林床のクロモジについて. 京大演報. 54: 42-52.
 - 10) NIINEMETS, U. (1996) Changes in foliage distribution with relative irradiance and tree size: Differences between the saplings of *Acer platanoides* and *Quercus robur*. Ecol. Res. 11: 269-281.
 - 11) O'CONNELL, B. M. and KELTY, M. J. (1994) Crown architecture of understory and open-grown white pine (*Pinus strobus* L.) saplings. Tree Physiol. 14: 89-102.
 - 12) PICKETT, S. T. A. and KEMPE, J. S. (1980) Branching patterns in forest shrubs and understory trees in relation to habitat. New Phytol. 86: 219-228.
 - 13) POPMA, J. and BONGERS, F. (1988) The effect of canopy gaps on growth and morphology of seedlings of rain forest species. Oecologia. 75: 625-632.
 - 14) POORTER, L. (1999) Growth responses of 15 rain-forest tree species to a light gradient: the relative importance of morphological and physiological traits. Funct. Ecol. 13: 396-410.
 - 15) 壽元道徳・平山貴美子 (2002) スギ若木のモジュールの形態, 構造及び動態 - 林冠ギャップ下と閉鎖林冠下の比較 -. 森林研究. 74: 53-58.
 - 16) 壽元道徳・武田博清 (1994) 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. 京大演報. 65: 77-84.
 - 17) SMITH, N. J. (1991) Sun and shade leaves: clues to how salal (*Gaultheria shallon*) responds to overstory stand density. Can. J. For. Res. 21: 300-305.
 - 18) STERCK, F. J. (1999) Crown development in tropical rain forest trees in gaps and understorey. Plant ecology. 143: 89-98.
 - 19) TAKYU, M. (1998) Shoot growth and tree architecture of saplings of the major canopy dominants in a warm-temperate rainforest. Ecol. Res. 13: 55-64.
 - 20) VERES, J. S. and PICKETT, S. T. A. (1982) Branching patterns of *Lindera benzoin* beneath gaps and closed canopies. New Phytol. 91: 767-772.
 - 21) VUORISALO, T. and MUTIKAINEN, P. (1999) Modularity and plant life histories. In Life history evolution in plants. VUORISALO, T. O. and MUTIKAINEN, P. K. (eds.) Kluwer Academic Publishers, Boston. 1-25.
 - 22) WILSON, B. F. (1995) Shrub Stems: Form and Function. In Plant stems : physiology and functional morphology. Gartner, B. L. (ed.), 440pp. Academic Press, San Diego, CA. 91-102.
 - 23) Whitmore, T. C. (1971) Gap in the forest canopy. In Tropical trees as living systems. Tomlinson, P. B. and Zimmermann, M. H. (eds.) Cambridge University Press. New York. 639-655.
 - 24) 山中典和 (1997) 低木の生活史戦略における萌芽の役割. 種生物学研究. 21: 61-70.
 - 25) 山中典和・玉井重信 (1986) 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.