

モンゴル北部のカラマツ成熟林における劣勢木のアロメトリー特性

田邊智子¹・城田徹央²・齋藤 大³・安江 恒²・Baatarbileg Nachin⁴

¹信州大学農学部

²信州大学学術研究院農学系

³信州大学農学研究科

⁴School of Biology and Biothechnology, National University of Mongoloia

要 旨

モンゴル北部の森林ステップを構成するシベリアカラマツ (*Larix sibirica*) について、健全木と劣勢木の枝のアロメトリー特性を比較した。健全木と劣勢木において1次枝の直径と長さの関係に差がなかった一方で、同じ直径に対するシュート数は劣勢木で少なく、特に長枝において減少が顕著であった。これらのことから、劣勢木は長枝を用いたフレームワークの形成よりも、短枝による同化器官の配置を進める傾向にあると考えられる。また直径に対するシュート数が劣勢木において小さいことから、劣勢木では健全木より通導面積に対する蒸散面積を小さくしていると考えられる。また当年性長枝数と萌芽長枝数の関係には、健全木と劣勢木で違いが認められなかったことから、劣勢木においてフレームワーク形成の推進が重要でないことが示された。

キーワード：樹勢衰退，1次枝，シュートの機能分化，萌芽長枝

はじめに

モンゴルはユーラシア大陸地東部の内陸国であり、その北部は永久凍土が分布する地域の南限に位置する。モンゴル北部の多くの地域は森林ステップとなっており、北向き斜面には永久凍土上に成立した森林が、南向き斜面には草原が広がっている。森林と永久凍土は共存関係にあり、永久凍土が存在することで森林の維持に必要な水分供給が行われ、森林が日射を遮蔽することなどによって永久凍土が維持されている^{5,6)}。

一方で、森林伐採や人為由来の森林火災の増加により森林面積が減少している^{11,18)}。同時に、人為由来の地球温暖化の影響として、モンゴルにおいても気温上昇と降水量低下が観測されており⁵⁾、永久凍土の融解や水循環プロセス⁹⁾、炭素循環プロセス⁸⁾に変化をもたらすことが予測される。さらに、これらの地球温暖化の影響は、樹木の成長速度および更新速度を低下させ、森林生態系の衰退を加速化させる²⁾。したがって、カラマツ個体の衰退の兆候を早期に検出し、生態系レベルへとスケールアップする体制を整えることは、今後、モンゴルの景観保全を行う上で重要になると考えられる。

一般に、老齢個体などの樹勢衰退の兆候は、葉量の減少によって可視的に捉えられる¹⁰⁾。カラマツ属の樹冠は長枝と短枝から構成されており、前者は光を獲得するフレームワークの形成を、後者は光の効率的な補足を分担する^{1,3,4,12,15,17,20,21,22)}。カラマツでは長枝が短枝になったり、短枝が長枝になったりすることが、しばしば生じており¹⁴⁾、特に後者は萌芽長枝と呼ばれ、一般の樹木の萌芽と同様にフレームワークの再構築や維持を果たしている^{4,15)}。このようにカラマツ属の樹冠構成を短枝と長枝に区分しながらアロメトリー解析など量的方法に基づいて把握することは、その形態的適応を論じる上で有効な手法である。そこで本研究ではモンゴルのシベリアカラマツの劣勢木を対象に、健全木と比較してどのようなアロメトリー特性の違いが生じているのかを明らかにすることを目的とした。

調査地と方法

1. 調査地

本調査は2014年8月、モンゴルの首都ウランバートルから北へ50km程にあるモンゴル国立大学(MNU)のUdleg演習林で行った。この地は永久凍土のある北方林の南限であり、北向き斜面を中心に森林が分布している。成熟林の主な構成樹種はシベリアカラマツで、先駆種として落葉広葉樹のシラ

受付日 2015年1月9日

受理日 2015年2月2日

表1 供試1次枝の概要

個体	枝下高 (m)	根本直径 (mm)	枝長 (m)	短枝数	長枝数	萌芽長枝数
健全木	19.7	48.4	2.1	4,231	81	42
	17.9	42.4	2.5	8,273	241	88
	17.8	39.5	2.8	5,428	244	97
	16.5	32.8	2.3	5,648	182	83
	14.4	49.4	3.3	7,192	300	170
	8.8	38.6	2.3	4,800	204	75
劣勢木	19.2	37.9	2.2	4,552	98	31
	16.5	42.4	3.5	3,502	65	36
	12.3	29.7	1.8	7,414	116	9
	18.2	39.0	3.2	2,981	91	25

表2 共分散分析の結果

従属変数	共変量	n		個体		共変量		交互作用	
		健全木	劣勢木	F値	P値	F値	P値	F値	P値
枝長	断面直径	33	23	3.43	0.069 n.s.	234.1	<0.001 ***	2.642	0.110 n.s.
短枝数	枝長	33	23	15.73	<0.001 ***	207.8	<0.001 ***	0.821	0.369 n.s.
長枝数	枝長	33	23	—	—	—	—	4.071	0.049 *
萌芽長枝数	枝長	23	16	29.38	<0.001 ***	58.5	<0.001 ***	0.767	0.387 n.s.
短枝数	断面直径	33	23	5.05	0.029 *	219.0	<0.001 ***	0.582	0.449 n.s.
長枝数	断面直径	33	23	34.14	<0.001 ***	148.2	<0.001 ***	0.745	0.392 n.s.
萌芽長枝数	断面直径	23	16	27.68	<0.001 ***	159.2	<0.001 ***	1.282	0.265 n.s.
短枝数	長枝数	33	23	10.23	0.002 **	223.0	<0.001 ***	0.554	0.460 n.s.
萌芽長枝数	長枝数	23	16	2.87	0.099 n.s.	205.4	<0.001 ***	3.562	0.067 n.s.

n.s.: $p > 0.05$, *: $p < 0.05$, **: $p < 0.01$, ***: $p < 0.001$

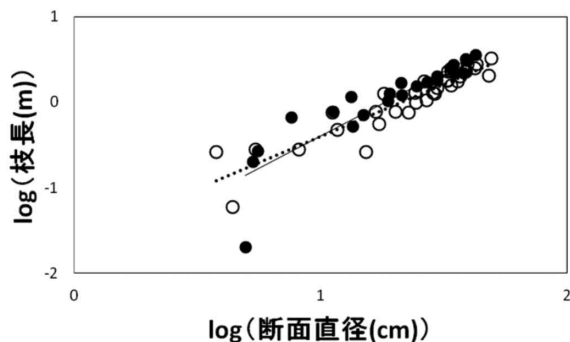


図1 断面直径と枝長の関係

黒丸と白丸はそれぞれ劣勢木と健全木を示す。実線と点線はそれぞれ劣勢木と健全木の回帰直線を示す。

カンバ (*Betula platyphyla*), ヨーロッパヤマナラシ (*Populus tremula*), また稀にヨーロッパアカマツ (*Pinus sylvestris*) も含まれる^{9,11)}。

Udleg 演習林のなかで林冠の閉鎖していないカラマツの純林が形成されており, かつ個体の樹勢に優劣がある場所を調査地とした。この林分では間伐実習が行われていたので, MNU から健全木と劣勢木をそれぞれ1個体ずつ提供いただいた。間伐実習時の切り株から林齢を推定したところ, 約70年生の一斉に更新した林分であった。

2. 測定方法

本研究において健全木とは標準的な大きさおよび樹冠形態をしている個体であり, 劣勢木とは健全木に比べて枝ぶりが弱く, 葉量の少ない個体である。健全木と劣勢木の樹高はそれぞれ21.5mと19.3m, 枝下高はそれぞれ16.2mと16.5m, 胸高直径はそれぞれ35.7cmと29.0cmであった。供試木を伐採後, 健全木から1次枝を6本, 劣勢木から4本, それぞれサンプリングし, 枝下高, 枝長と幹際直径を測定した(表1)。

1次枝を幹側から0.5m間隔で切断し, 各切断面の直径(以下, 断面直径), 切断面間の1次枝に着生する短枝, 長枝から伸長もしくは分岐した長枝(以下, 長枝)および短枝から変化した長枝(以下, 萌芽長枝)の数を計測した。各切断面までの枝先端からの距離, 枝先端からの各シュート数の積算値を枝ごとに求めた。

3. 解析方法

1次枝先端からの各断面までの枝長と断面直径の関係, 1次枝先端からの各断面までの枝長と各シュート数の関係, 断面直径と積算された各シュート数の関係, 長枝数と短枝数の関係, 長枝数と萌芽長枝数の関係について, それぞれの相対成長関係を次のように解析した。まず計測した数値を常用対数

表3 回帰分析の結果

従属変数	独立変数	Tree	切片	(95%信頼区間)	傾き	(95%信頼区間)	相関係数	n	p 値
枝長	断面直径	劣勢木	-1.901	(-2.354, -1.448)	1.508	(1.163, 1.852)	0.888	23	<0.001
		健全木	-1.623	(-1.881, -1.366)	1.223	(1.037, 1.408)	0.921	33	<0.001
短枝数	枝長	劣勢木	2.994	(2.901, 3.087)	1.326	(1.135, 1.516)	0.952	23	<0.001
		健全木	3.293	(3.172, 3.414)	1.507	(1.134, 1.880)	0.828	32	<0.001
長枝数	枝長	劣勢木	1.422	(1.285, 1.558)	0.672	(0.394, 0.951)	0.725	23	<0.001
		健全木	1.908	(1.804, 2.012)	1.051	(0.780, 1.322)	0.811	33	<0.001
萌芽長枝数	枝長	劣勢木	0.987	(0.915, 1.060)	1.305	(1.090, 1.520)	0.956	16	<0.001
		健全木	1.501	(1.323, 1.679)	1.036	(0.459, 1.613)	0.631	23	0.001
短枝数	断面直径	劣勢木	0.298	(-0.281, 0.876)	2.136	(1.696, 2.576)	0.907	23	<0.001
		健全木	0.750	(0.231, 1.270)	1.926	(1.555, 2.296)	0.885	32	<0.001
長枝数	断面直径	劣勢木	-0.203	(-0.706, 0.301)	1.283	(0.901, 1.666)	0.828	23	<0.001
		健全木	-0.070	(-0.490, 0.351)	1.485	(1.182, 1.789)	0.869	33	<0.001
萌芽長枝数	断面直径	劣勢木	-1.133	(-1.504, -0.761)	1.708	(1.440, 1.977)	0.959	16	<0.001
		健全木	-1.279	(-2.092, -0.467)	2.042	(1.481, 2.603)	0.861	23	<0.001
短枝数	長枝数	劣勢木	1.176	(0.612, 1.739)	1.290	(0.917, 1.663)	0.836	23	<0.001
		健全木	1.103	(0.833, 1.372)	1.166	(1.033, 1.299)	0.955	32	<0.001
萌芽長枝数	長枝数	劣勢木	-0.147	(-0.565, 0.272)	0.900	(0.630, 1.171)	0.870	16	<0.001
		健全木	-0.726	(-1.027, -0.425)	1.163	(1.018, 1.308)	0.967	23	<0.001

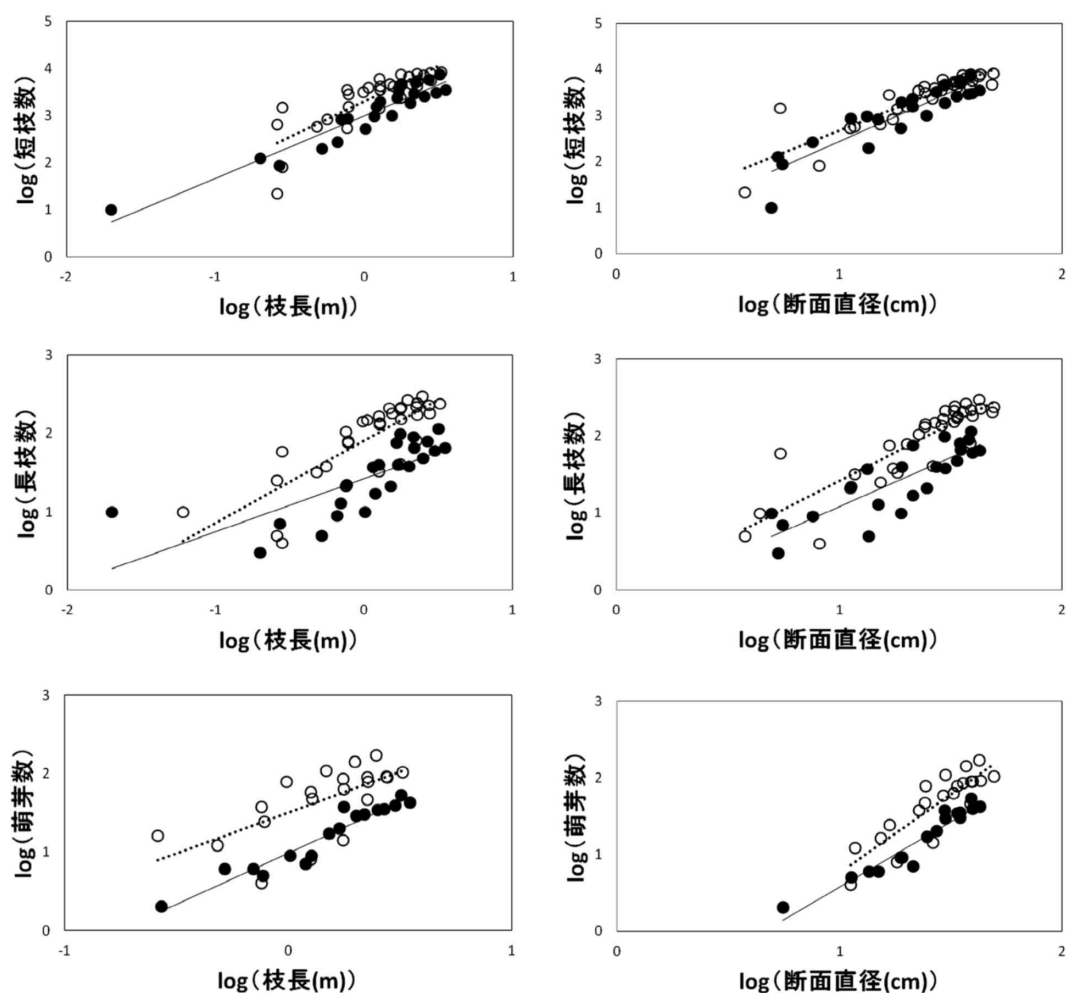


図2 1次枝の枝長・断面直径に対する各シュート数

黒丸と白丸はそれぞれ劣勢木と健全木を示す。実線と点線はそれぞれ劣勢木と健全木の回帰直線を示す。

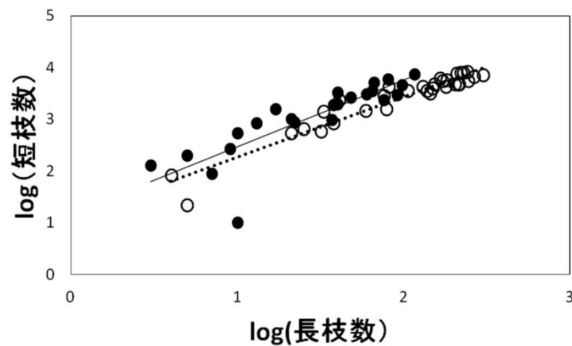


図3 長枝数と短枝数の関係

黒丸と白丸はそれぞれ劣勢木と健全木を示す。実線と点線はそれぞれ劣勢木と健全木の回帰直線を示す。

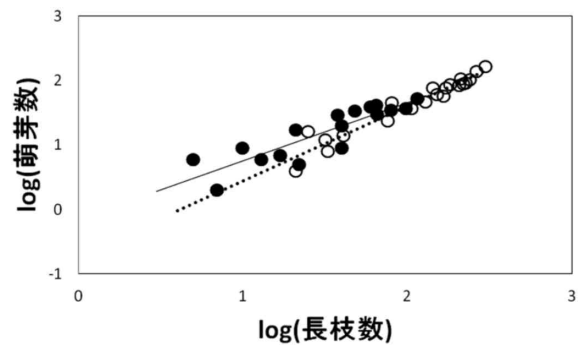


図4 長枝数と萌芽数の関係

黒丸と白丸はそれぞれ劣勢木と健全木を示す。実線と点線はそれぞれ劣勢木と健全木の回帰直線を示す。

に変換し、共分散分析を用いて個体間差の有無を検定した。次に回帰分析を用いて切片、傾きおよび相関係数を求めた。このとき、傾きと切片については95%信頼区間を求めた。これらの解析は統計解析ソフト EZR⁷⁾を用いて行った。

結 果

図1に1次枝の断面直径と枝長の関係について示した。共分散分析の結果、健全木と劣勢木とで断面直径と長さの関係に差はみられなかった(表2)。図2に1次枝の枝長と各シュート数、1次枝の断面直径と各シュート数の関係を示した。また、これらの共分散分析の結果を表2に、回帰分析の結果を表3に示した。まず短枝数に関する枝長および断面直径の関係はともに傾きに有意差がなく、劣勢個体で小さな値を示した(表2)。この断面直径に対する短枝数の傾きは、いずれの個体でも2.000と有意な差が認められず(表3)、短枝数は枝の断面積に比例するといえる。次に長枝数に関する枝長の関係では、傾きが異なるという交互作用が検出されたので共分散分析を適用できなかったが、図2から劣勢個体で長枝数が少なく、かつその差は枝長が大きくなるにつれて拡張した。一方、断面直径に対する長枝数は劣勢個体が有意に小さかった(図2、表2)。最後に萌芽長枝数の枝長、断面直径に対する関係は、いずれも劣勢個体で小さかった(図2、表2)。すなわち全ての関係において、同じ断面直径または枝長であれば、シュート数は劣勢木で少なかった。このことから劣勢木は、健全木と同様に1次枝によって樹冠を拡張したとしても、その後に葉を配置・展葉していく過程で健全木に劣っていることが分かった。

図3に長枝数と短枝数の関係を示した。共分散分析の結果、健全木と劣勢木の切片に有意差がみられ、

長枝数が同じと仮定した場合、同じ空間内に着生する短枝の数は、健全木よりも劣勢木で有意に多かった(表2)。これらから劣勢木は、全シュートに占める短枝の割合が高く、全体像としては、まばらに分岐した枝の中に葉を充填する傾向を示すといえる。なお、いずれの個体においても短枝の割合は95%以上であった(表1)。

図4に、長枝数と萌芽長枝数の関係を示した。長枝数に対する萌芽長枝数に有意な関係がみられたが(表3)、両者の関係には健全木と劣勢木で有意差は認められなかった(表2)。

考 察

本研究では永久凍土地帯に生息するシベリアカラマツの健全木と劣勢木のアロメトリーを比較した。その結果、長さ太さの関係には違いが認められなかったが(図1、表2、表3)劣勢木のほうがより少ない長枝や短枝の数を示した。その傾向は特に長枝で傾きが有意に異なり、健全木との差が強く認められた(図2、表2)。

多くの研究で示されるように¹⁶⁾本研究でも短枝の数が長枝の数を大きく上回っており(表1)、短枝の数を葉の指標として考えることができる。パイプモデルによると葉量は、それを支える木部断面積と比例する¹³⁾。本研究において、断面直径に対する短枝数のべき数は2.000と有意に異なることから(表3)、パイプモデルを支持する結果であると考えられる。それぞれの個体のシュート数は木部断面積に比例するが(表2)、健全木と劣勢木では比例係数が異なっていた。この比例係数は、短枝数が葉量の指標となると仮定すれば、単位枝基部断面積あたりの葉乾重の比であり、水分通導に関連した値である Huver value¹⁹⁾を表現していることになる。本研究において同じ木部直径に対する短枝数は劣勢木

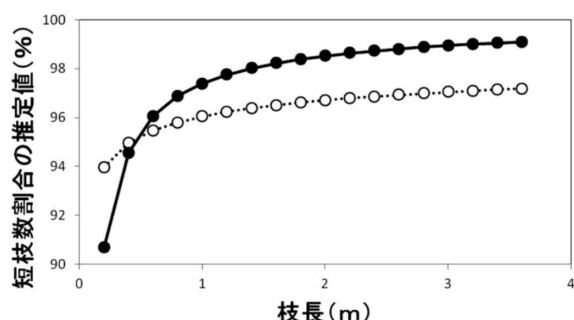


図5 枝長と短枝数割合の推定値の関係

黒丸と白丸はそれぞれ劣勢木と健全木を示す。短枝数の全シュート数に対する割合を表3のパラメータから推定した。

において少ないことから (図2, 表2), Huber value は健全木よりも劣勢木で大きくなる。一般に, 健全でない樹木は枝の伸長量および枝に対する葉量が少なく¹⁰⁾, 本研究の結果もこれと一致するといえる。すなわち乾燥した環境においてシベリアカラマツの劣勢木は木部に対する葉への配分を小さくしており, 通導面積に対する蒸散面積をより小さくするという観点から, 水分生理学的に合理的な配分戦略を取っていると考えられる。

一方, 長枝は枝のフレームワークの形成に, 短枝は形成されたフレームワークへの葉の充填に, それぞれ機能分化していると考えられている^{1,3,4,12,15,17,20,21,22)}。本研究の劣勢木においては, 長枝および短枝の両方が減少していたが, 両者の関係 (図3) から長枝の方がより減少していると考えられる。これを検証するため表3の推定式に基づき, 枝長に対する長枝数および短枝数を計算し, 短枝数の割合を推定した。その結果, 長さ2mの枝の場合, 優勢木では96%であるのに対し, 劣勢木では98%と後者でより大きくなった (図5)。シュートの機能分化の考え方に従えば, シベリアカラマツの劣勢木はフレームワークの形成よりも葉の充填を優先していると考えられる。さらに, フレームワーク形成を通じて枝分かれの修復と維持を行う萌芽長枝の数が, 特に劣勢木で多くも少なくもなかったことは (図4), フレームワーク形成自体の優先度が重要でなかったこと (図3) との関連を示唆しているのかもしれない。ただし, この点については衰退の程度によって異なっている可能性もあり, カラマツ萌芽長枝の特性と合わせて今後も検討が必要であると考えられる。

謝 辞

森林総合研究所の松浦陽二郎 氏に, グローバル

な視点からモンゴルの永久凍土ならびに森林ステップの重要性を御教示いただいた。京都大学地球環境学堂の檀浦正子 氏, 森林総合研究所の志知幸治氏には現地にて計測を手伝っていただいた。またMNUの教職員と学生の皆様には調査地を利用する上で大変お世話になった。心から御礼申し上げます。

引用文献

- 1) Crawley M.J. (1997) Life history and environment. *In* Plant Ecology, 2nd edition. Blackwell Science, Oxford. pp.73-131
- 2) Dulamsuren, C., Hauck, M., Khishigjargal, M., Leuschner, H.H. and Leuschner, C. (2010) Diverging climate trends in Mongolia taiga forests influence growth and regeneration of *Larix sibirica*. *Oecologia* 163, 1091-1102
- 3) 原襄. 植物形態学 (1994), 朝倉書店, 東京. 180 pp.
- 4) Halle, F., Oldeman, R.A.A., Tomlinson, P.B. (1978) Tropical Trees and Forests. Springer-Verlag, New York. 441pp.
- 5) 飯島慈裕・石川守・ジャンバルジャフ, ヤムキン (2012) モンゴル森林-草原斜面における凍土環境と水循環. 日本水文科学会誌42pp.119-130
- 6) Ishikawa, M., Sharkhuu, N., Zhang, Y., Kadota, T. and Ohata, T. (2005) Ground Thermal and Moisture Conditions at the Southern Boundary of Discontinuous Permafrost, Mongolia. *Permafrost and Periglacial Processes* 16, 209-216
- 7) Kanda, Y. (2013) Investigation of the freely available easy-to-use software 'EZ' for medical statistics. *Bone Marrow Transplantation* 48, 452-458
- 8) Lu, Y., Zhuang, Q., Zhou, G., Sirin, A., Melillo, J. and Kicklighter, D. (2009) Possible decline of the carbon sink in the Mongolian Plateau during the 21 st century. *Environmental Research Letters*. 4, 045023
- 9) Miyazaki, S., Ishikawa, M., Baatarbileg, N., Damdinsuren, S., Ariuntuya, N. and Jambaljav, Y. (2014) Interannual and seasonal variations in energy and carbon exchanges over the larch forests on the permafrost in northeastern Mongolia. *Polar Science* 8, 166-182
- 10) 大橋一弘 (1999) 衰退度測定法, 森林立地調査法編集委員会 (編)「森林立地調査法」, 博友社, 東京, pp.74-75
- 11) Otda, T., Sakamoto, K., Hirobe, M., Undarmaa, J., Yoshikawa, K. (2013) Influence of anth-

- ropogenic disturbances on the dynamics of white birch (*Betula platyphylla*) forest at the southern boundary of the Mongolian forest-steppe. Journal of Forest Research 18 : 82-92
- 12) Silvertown, J.W. (1993) Introduction to Plant Population Biology. Blackwell Science, Oxford, 360pp.
- 13) Shinozaki, K., Yoda, K., Hozumi, K., Kira, T. (1964) A quantitative analysis of plant form - the pipe model theory: II Further evidence of the theory and its application in forest ecology. Journal of Ecological Society of Japan 14, 133-139
- 14) 城田徹央 (2011) 樹形づくりを観察する. 信州大学農学部森林科学研究会 (編)「森林サイエンス」, 川辺書林, 長野市, pp.26-27
- 15) 城田徹央・岡野哲郎 (2010) アカマツ林床に生育するツツジ科低木のシュートデザイン. 信州大学農学部 AFC 報告 8 : 1-8
- 16) 城田徹央・齋藤秀之・高橋邦秀・Maximov, C.T. (2008) *Larix cajanderi* 林冠におけるシュート数動態. 日本森林学会大会発表データベース 119(0), 540-540
- 17) Takenaka, A. (1997) Structural variation in current-year shoot of broad leaved evergreen tree saplings under forest canopies in warm temperature Japan. Tree Physiology 17 : 205-210
- 18) ツォグトバートル, J. (2013) モンゴルにおける森林破壊と劣化した森林の再生. 藤田昇・加藤聡史・草野栄一・幸田良介・桧山爲次郎 (編)「モンゴル: 草原生態系ネットワークの崩壊と再生」, 京都大学出版会, 京都市, pp.186-201
- 19) Tyree, M.T., Zimmermann, M.H. (1987) 植物の木部構造と水移動様式. 内海泰弘・古賀信也・梅林利弘 (訳, 2007), シュプリンガー・ジャパン株式会社, 東京, pp.143-147
- 20) 八木貴信 (2000) 広葉樹種におけるモジュールの機能分化. 日本生態学会誌 50 : 235-250
- 21) Yagi, T., Kikuzawa, K. (1999) Patterns in Size-Related Variations in Current-Year Shoot Structure in Eight Deciduous Tree Species. Journal of plant research 112 : 343-352
- 22) White, J. (1979) The plant as a metapopulation. Annual Review of Ecology and Systematics 10 : 109-145

Branching properties of declining *Larix sibirica* trees in northern Mongolian Boreal Forest

Tomoko TANABE¹, Tetsuoh SHIROTA², Dai SAITO³, Koh YASUE² and Baatarbileg Nachin⁴

¹Faculty of Agriculture, Shinshu University

²Institute of Mountain Science, Shinshu University

³Graduate School of Agriculture, Shinshu University

⁴School of Biology and Biothechnology, National University of Mongolia.

Summary

We compared in allometry of branches between healthy and declining trees of *Larix sibirica* growing in the forest-steppe ecotone of northern Mongolia. Between them, there was no difference in the ratio of primary-branch length to the diameter. By contrast, compared with healthy trees, declining trees showed the smaller ratio of the number of shoots, particularly long shoots, to the primary-branch diameter. These findings indicate that declining trees have a smaller Huber value (*i.e.* xylem cross-sectional area per unit leaf area) and give a higher priority to the production of short shoots as an assimilation organ over architectural development by long shoots. In addition, there was no difference in the relation of the number of short-shoot-derived long shoots to the number of current-year long shoots, suggesting that declining trees don't place importance on developing their architecture.

Key words : declining tree vigor, primary branch, functional shoot differentiation, shoot reversion