

異なる光環境下に生育するサワラ後継樹の樹冠形

川谷尚平¹・小林 元²・清野達之³・城田徹央⁴

¹長野県森林組合連合会

²信州大学農学部附属アルプス圏フィールド科学教育研究センター

³筑波大学生命環境系

⁴信州大学農学部森林科学科

要 旨

サワラ後継樹の樹冠形を閉鎖林冠下と開放林冠下で比較して、樹冠形と更新様式との関連について検討した。開放林冠下に生育するサワラ後継樹の生枝下高は閉鎖林冠下より低く、樹冠も閉鎖林冠下と同程度の大きさで水平方向に広がっており、地面に接地するための十分な長さの下枝を持っていた。このようにサワラ後継樹は伏条枝による萌芽更新に適した形に樹形をデザインしているにも関わらず、開放林冠下では伏条更新に由来する後継樹は後継樹全体の5.5%と少なかった。その原因として、林齢が若く疎な開放林冠下に生育するサワラ後継樹は、倒木や上層木の落葉落枝等のリターによって枝が地表面に押さえつけられて伏条する機会が高齢で鬱閉した閉鎖林冠下と比べて相対的に少ないこと。光環境の明るい開放林冠下に生育するサワラ後継樹は、枝の長さを直径で除した形状比の小さい丈夫な曲がりにくい枝を持つことから、下枝の伏条は潜在的に起こりにくくなっている可能性が示唆された。サワラ後継樹の伏条更新は林分の発達段階や構造と密接に関連していると考えられた。

キーワード：枝の形状比，伏条枝，萌芽更新，林分構造，林分発達

はじめに

個体の新規加入を自然状態での発芽や萌芽に依存する天然更新施業において、個々の樹種の更新特性を解明することは新規個体の更新を確保する上で重要な課題である¹⁰。サワラ (*Chamaecyparis pisifera* (Sieb. et Zucc.) Endl.) は、実生以外でも伏条枝による栄養繁殖が可能な高木性の常緑針葉樹である¹¹。筆者らはこれまでの研究でサワラの更新様式は光環境によって異なり、暗い閉鎖林冠下では主に伏条枝によって萌芽更新し、逆に明るい開放林冠下では実生によって更新することを明らかにした³。さらに、閉鎖林冠下に生育するサワラ後継樹は下枝の枯れ上がりが少なく生枝下高を低く保持することと、樹冠を水平方向に大きく広げることによって枝を地表面に接地しやすくして伏条更新に適した樹冠形を示すことを明らかにした^{4,12}。このように、樹木の樹冠形はその種的生活史や遷移的な位置づけと密接に関連している²。一方で、樹冠形は個体の置かれた環境に応じて可塑的に変化する^{5,9}。このこと

から光環境の明るい開放林冠下では、サワラ後継樹は暗い閉鎖林冠下と異なる樹冠形を示す可能性がある。

本研究では、筆者ら⁴が先に報告した閉鎖林冠下のサワラ後継の樹冠形を開放林冠下と比較して、樹冠形と更新様式との関連について検討した。後継樹の樹冠形を更新様式との関連から明らかにすることは、天然更新を進める上で重要な知見になると考えられる。

調査地と方法

1. 調査地

本研究は2011年に、長野県南箕輪村の信州大学農学部附属 AFC 構内ステーション 5 林班 (南箕輪試験地) と、長野県南佐久郡川上村の筑波大学農林技術センター川上演習林 3 林班および 2 林班い小班 (川上試験地) で行った。南箕輪試験地と川上試験地の2011年の年平均気温と年間降水量は、それぞれ 11.7°Cと1,393mm, 7.1°Cと1,664mmであった。南箕輪試験地は標高770mに位置するほぼ水平な平地林で、天然のアカマツと広葉樹の混じる、62~67年生のサワラとヒノキが混植された人工林である。最後

受付日 2013年11月27日

受理日 2014年1月15日

の間伐からは十数年が経過しており、林冠は閉鎖して暗い。サワラ後継樹の本数密度は4,564本/haで、99%の個体が伏条更新に由来していた³⁾。川上試験地は標高1,430mに位置する緩やかな北向き斜面で、36~37年生のカラマツ人工林内の沢沿いに天然サワラ個体群が孤立的に残されている林分である。沢沿いのため林床は湿潤で、一部滞水している場所がある。最後の間伐から7年が経過した林冠の開けた明るい林分で、一部にはオオバボダイジュ、サワグルミ、シラカンバ等の広葉樹が侵入している。サワラ後継樹の本数密度は5,178本/haで、5.5%の個体が伏条更新に由来していた³⁾。

2. 方法

2011年に両試験地から樹高1 m以上、4 m以下のサワラ後継樹を63個体ずつ選木した(写真1)。選木した後継樹は樹高、生枝下高、地際直径、樹冠直径、枝長と枝直径および枝角度を測定した。樹冠の幅が最大方向となる方向と、これと直行する方向の樹冠直径を測定し、これらの平均値を樹冠直径とした。樹冠直径の1/2の値を樹冠半径とした。樹冠半径から生枝下高を差し引いた値が0 cm以上の個体は枝を地面に接地することが出来るが、0 cm未満の個体は枝を地面に接地させることが出来ない。樹冠直径を樹高で除して樹冠の形状比を求めた。樹高から生枝下高を差し引いた値を樹高で除して樹冠長率を求めた。枝の基部から先端を結ぶ直線の主幹根元からの角度を枝角度とし、樹冠最下部に位置する3本

の枝の平均値を求めた。角度を測定した枝は長さとも基部直径も測定した。枝長を枝直径で除して枝の形状比を求めた。主幹頂端の光量子束密度を、光量子センサー(LI-190, ライカー社)を用いて測定した。同時に林外の開けた場所で全天の光量子束密度を測定し、相対光量子束密度を求めた。光量子束密度の測定は8月の曇天日に行った。

3. 統計解析

相対光量子束密度と樹冠パラメータの試験地間差の検定を、マン・ホイットニーのU検定で行った。樹冠パラメータは樹高を独立変数として一次回帰した。枝長は枝直径を独立変数として両対数式で回帰した。回帰式が有意であった場合、共分散分析(ANCOVA)によって、回帰式の傾きと切片の試験地間差を検定した。対数値は対数変換した後、共分散分析に供した。

結 果

図1にサワラ後継樹の主幹頂端における相対光量子束密度のヒストグラムを示した。南箕輪試験地の相対光量子束密度は5%から15%の階級に分布しており、明るい階級ほど個体数が減少する逆J字型の分布型を示した。一方、川上試験地では25%の階級まで分布しており、15%の階級にモードを持つ正規分布型を示した。相対光量子束密度の平均値と標準偏差は南箕輪試験地と川上試験地で、それぞれ $3.9 \pm 2.4\%$ と $10.2 \pm 4.8\%$ であり、川上試験地が南



写真1 南箕輪試験地(左)と川上試験地(右)におけるサワラ後継樹

表-1 サワラ後継樹の樹冠パラメータ

調査地		樹高 (cm)	生枝下高 (cm)	地際直径 (mm)	樹冠直径 (cm)	枝角度 (°)	樹冠の 形状比	樹冠長率 (%)	枝の 形状比	樹冠半径- 生枝下高 (cm)
南箕輪	平均値	171.4	40.33	24.5	155.0	108.1	0.933	76.3	138.6	37.15
	標準偏差	64.4	23.8	12.1	52.1	9.85	0.21	12.2	24.3	28.6
川上	平均値	225.2	36.95	41.75	181.2	110.8	0.827	83.2	99.2	53.65
	標準偏差	75.0	20.2	16.6	54.4	7.44	0.14	9.5	17.7	27.9
U検定	p値	<0.001	0.627	<0.001	<0.01	0.103	<0.01	<0.001	<0.001	<0.01

樹高1 m以上, 4 m以下の個体を対象とした。南箕輪: $n=63$, 川上: $n=63$ 。

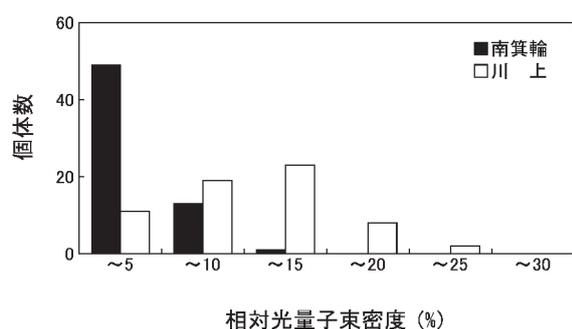


図1 サワラ後継樹の主幹頂端における
相対量子束密度のヒストグラム

南箕輪: $n=63$, 川上: $n=63$ 。

箕輪試験地より有意に明るかった (U 検定, $p < 0.001$)。

表1にサワラ後継樹の樹冠パラメータを示した。樹高と地際直径, および樹冠直径は川上試験地が南箕輪試験地より有意に大きかった。生枝下高は川上試験地が南箕輪試験地より低かったが, 有意差は認められなかった。枝角度は両試験地とも 90° 以上で, 水平より上向きに持ち上がっていた。Yamamoto and Moriyama¹²⁾は, 暗い閉鎖林冠下に生育するサワラ後継樹の枝角度は明るいギャップ下に生育する個体より小さいことを示したが, 本研究においては試験地間に有意差は認められなかった。樹冠の形状比は南箕輪試験地が有意に大きく, 暗い閉鎖林冠下に生育する南箕輪試験地のサワラ後継樹は, 川上試験地より水平方向への広がり大きい樹冠形を示した。樹冠長率は川上試験地が南箕輪試験地より有意に大きかった。枝の形状比は南箕輪試験地が有意に大きく, 南箕輪試験地のサワラ後継樹は川上試験地より同じ枝長に対して枝直径の小さい細い枝を持っていた。

樹冠パラメータを樹高および枝直径と回帰して, 個体サイズが大きくなるにしたがって後継樹の樹冠形がどのように変化するか調べた。図2に樹高と生

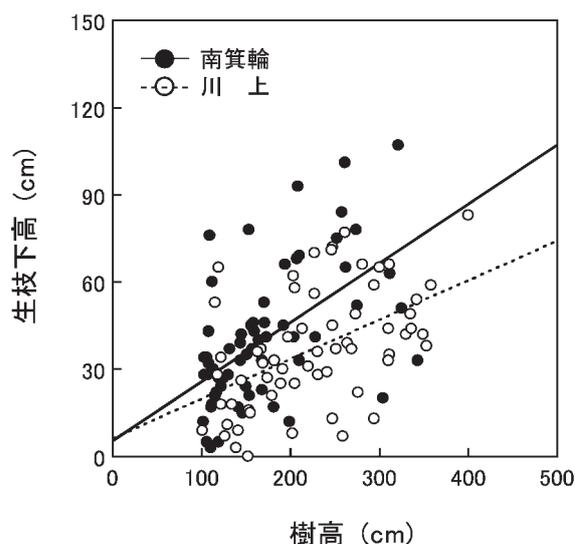


図2 サワラ後継樹の樹高と生枝下高との関係

南箕輪: $y=5.435+0.204x$, $r=0.551$, $p < 0.001$.
川上: $y=6.405+0.136x$, $r=0.504$, $p < 0.001$.

枝下高との関係を示した。生枝下高は両試験地ともに樹高と正の相関を示し, 樹高が大きくなるにしたがって下枝の枯れ上がりが高くなる傾向を示した。川上試験地の回帰式の傾きは南箕輪試験地より小さい値を示し, 樹高成長に伴う下枝の枯れ上がりは光環境の明るい川上試験地が南箕輪試験地より低い傾向を示したが, 有意差は認められなかった (ANCOVA, $p=0.168$)。川上試験地の枯れ上がりが低いのは, 光環境の明るい川上試験地では樹冠下層の枝も光合成に必要な光量を充分獲得出来るためと考えられる。図3に樹高と樹冠直径との関係を示した。樹冠直径は両試験地ともに樹高と正の相関を示し, 樹高が大きくなるにしたがって樹冠の水平方向への広がりが大きくなる傾向を示した。ANCOVAの結果, 両試験地の回帰式の傾き, 切片ともに有意差は認められなかった (傾き: $p=0.597$, 切片: $p=0.127$)。図において, 原点と回帰直線を結ぶ線の傾きは樹冠の形状比を表す。直線式の y -切片が正

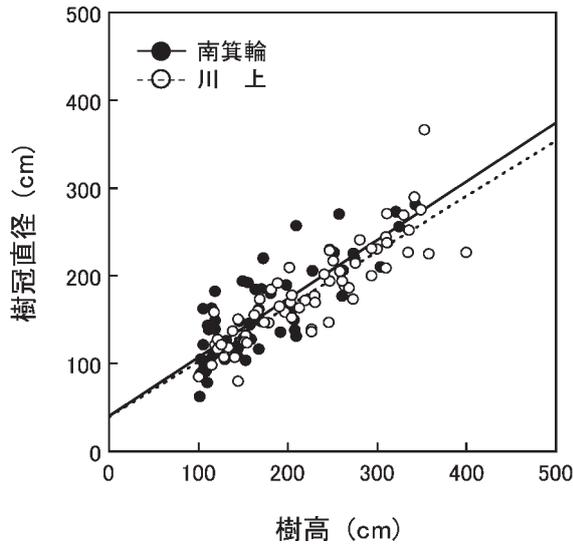


図3 サワラ後継樹の樹高と樹冠直径との関係

南箕輪： $y = 40.44 + 0.668x$, $r = 0.826$, $p < 0.001$.
川上： $y = 39.65 + 0.629x$, $r = 0.866$, $p < 0.001$.

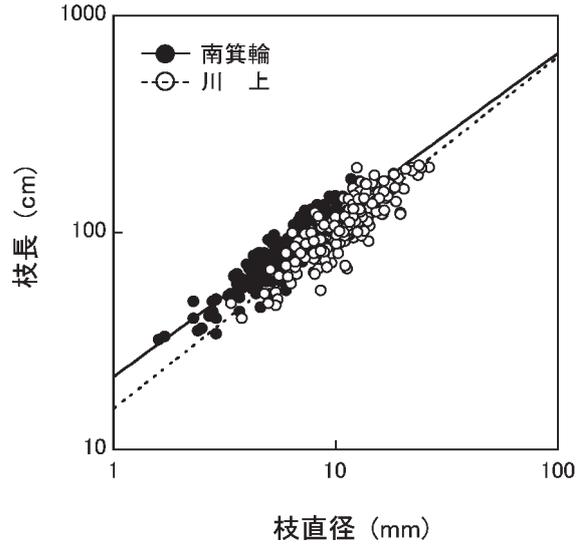


図4 サワラ後継樹の枝直径と枝長との関係

南箕輪： $y = 21.59x^{0.746}$, $r = 0.906$, $p < 0.001$.
川上： $y = 15.39x^{0.811}$, $r = 0.876$, $p < 0.001$.

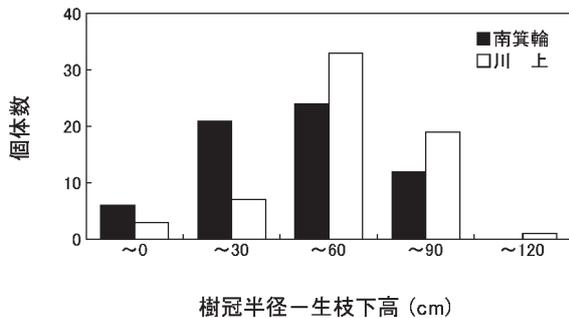


図5 樹冠半径から生枝下高を差し引いた値のヒストグラム

南箕輪： $n = 63$, 川上： $n = 63$.

の場合、樹高が大きくなるにしたがって樹冠の形状比は小さくなる。このことから、表1において南箕輪試験地の樹冠形状比が川上試験地より大きいのは、樹高が小さいためといえる。図4にサワラ後継樹の枝直径と枝長との関係を示した。枝長の対数値は両試験地ともに枝直径の対数値と正の相関を示した。ANCOVAの結果、両試験地の回帰式の傾きに有意差は認められず ($p = 0.114$)、切片にのみ有意差が認められた ($p < 0.001$)。このことは枝長が等しい場合、南箕輪試験地の枝直径は川上試験地より小さいことを意味する。

図5に樹冠半径から生枝下高を差し引いた値のヒストグラムを示した。樹冠半径から生枝下高を差し引いた値は、両試験地とも60cmの階級にモードを持つ一山型の分布型を示した。図において、0cm以上の階級に分布する個体は枝を地面に接地することが出来る。南箕輪試験地と川上試験地の平均値と標準

偏差は、それぞれ 37.15 ± 28.6 cmと 53.65 ± 27.9 cmで、両試験地とも接地に十分な長さの枝を持っており、川上試験地が南箕輪試験地より有意に大きかった (U 検定, $p < 0.01$)。

考 察

筆者らは先の研究で、閉鎖林冠下に生育するサワラ後継樹とヒノキ後継樹の樹冠形を比較した⁴⁾。その結果、閉鎖林冠下に生育するサワラ後継樹は下枝の枯れ上がりを低く抑えて生枝下高を低く保持し、伏条更新に適した形に樹形をデザインすることを示した。一方、伏条枝による栄養繁殖を行わないヒノキ後継樹は樹高成長によって明るい光環境に葉を配置し、樹冠下層の枝をより高い位置まで枯らして暗い光環境への葉の配置を回避する戦略を採用する事を示した。樹冠下層の暗い光環境下で枝葉を枯らさず保持し続けることは、受光効率を高める上では不利になると考えられる⁷⁾。このことから、実生による更新が旺盛な明るい川上試験地では、サワラ後継樹は受光効率を高めるように樹形をデザインしていることが予想された。しかしながら川上試験地の生枝下高は南箕輪試験地よりもむしろ低く (表1, 図2)、また、樹冠も同程度の大きさで水平方向に広がっており (図3)、地面に接地するための十分な枝長を持っていた (図5)。このように伏条更新に適した形に樹形をデザインしているにも関わらず、川上試験地では伏条に由来する後継樹は後継樹全体の5.5%と少なかった³⁾。それでは、どのような原因

で川上試験地では伏条更新による後継樹個体が少なかったのだろうか？

伏条枝による萌芽更新を行うためには、下枝が地面に接地して伏条する必要がある。本研究においては、枝角度は両試験地とも 90° を越えており、水平より上向きに持ち上がっていた(表1)。したがって、上向きに持ち上がった枝を地表面に伏条させるためには、何らかの圧力によって枝を下向きに押し戻す必要がある。枝を下方に押し戻す圧力として、倒木や落葉落枝等のリター、雪等による重力が考えられる。標高の高い川上試験地は南箕輪試験地より降雪が多いことから、着雪による接地の機会は南箕輪試験地よりむしろ川上試験地が多い。一方、南箕輪試験地ではアカマツやヒノキ、サワラ等の常緑針葉樹の落葉落枝によってサワラ後継樹の枝

が地表面に押し戻されている光景がしばしば観察された(写真2)。このことから、上層木の林分構造がサワラ後継樹の伏条更新に影響をおよぼしている可能性が示唆される。すなわち、上層木に大径の常緑針葉樹を配置する閉鎖した高齢林分では、倒木や落葉落枝のリター等によって、サワラ後継樹が地表面に押し戻られる機会が多くなることが予想される。一方、上層木が閉鎖する以前の若齢な林分や落葉樹林では、倒木や重いリターに押し戻られる機会は相対的に少ないものと予想される。川上試験地において伏条更新個体の少なかった外的要因の一つとして、上層木の林齢が若い疎なカラマツ林である可能性が挙げられる。

内的要因としては枝の形状比が考えられる。暗い閉鎖林冠下の南箕輪試験地では、枝直径の小さい形



写真2 上層木の落枝(矢印)によって地面に押し戻られているサワラ後継樹(南箕輪試験地)

状比の大きい枝を持つことで、曲がりやすい柔軟な枝を形作っていた(表1, 図4)。これによって、リターや雪等のわずかな重力によっても枝が地表面に押さえつけられ、下枝が伏条することによる萌芽更新の機会を高めていると考えられる。逆に川上試験地では、枝直径の大きい形状比の小さい曲がりにくい丈夫な枝を持つことによって、下枝の伏条は潜在的に起こりにくくなっている可能性がある。パイプモデル理論によれば、枝の断面積は葉量と比例関係にある⁸⁾。樹冠下層でも光合成に必要な光量を十分に獲得出来る光環境の明るい川上試験地では、樹冠の下部に着生する枝の葉量も多く、枝の直径も大きくなる(写真1)。一方、樹冠下層では光合成に必要な光量を十分に確保出来ない光環境の暗い南箕輪試験地では樹冠内側の葉を枯らすため葉量が少なくなり、枝直径の小さい形状比の大きい枝が形作られる。

このように、サワラ後継樹の伏条更新は林分の発達段階や構造と密接に関連していると考えられる。すなわち、林分が発達して光環境が暗くなるとサワラ後継樹は樹冠の内側から葉を枯らして行くため枝の形状比は大きくなり、下枝は外部からの圧力によって曲がりやすくなる。十分に発達した林分では倒木や落葉落枝のリター等が頻繁に発生し、下枝を地表面に押さえつけて伏条させ、萌芽更新の機会を与える。特に落葉の重量の大きい常緑針葉樹林では、より大きな重力で枝が下向きに押さえつけられることとなり、伏条更新の機会は一層高まることが予想される。

謝 辞

筑波大学八ヶ岳・川上演習林の門脇正史林長、ならびに職員の皆様には調査地を利用する上で大変な便宜を図っていただいた。信州大学森林科学科の学生諸氏には野外調査を手伝っていただいた。ここに厚く御礼申し上げます。

引用文献

- 1) HAYAKAWA, T. TOMARU, N. and YAMAMOTO, S. (2004) Stem distribution and clonal structure of

Chamaecyparis pisifera growing in an old-growth beech-conifer forest. Ecol. Res. 19: 411-420.

- 2) HORN, H. S. (1971) The adaptive geometry of trees. 144 pp, Princeton University Press, Princeton.
- 3) 川谷尚平・森田元気・小林 元・清野達之 (2011) 光環境の異なる林床におけるサワラの天然更新. 日本森林学会大会発表データベース 122: Pa1-100.
- 4) 川谷尚平・小林 元・清野達之 (2012) 閉鎖林冠下に生育するヒノキとサワラ後継樹の樹冠形. 信大 AFC 報告 10: 85-90.
- 5) KOHYAMA, T. (1980) Growth pattern of *Abies mariessi* salping under conditions of open-growth and suppression. Bot. Mag. Tokyo 93: 13-24.
- 6) MORIYAMA, Y. and YAMAMOTO, S. (1994) Occurrence pattern and size structure of clonal patches of *Chamaecyparis pisifera* under a closed canopy and a canopy gap in an old-growth *C. pisifera* forest. J. Jpn. For. Soc. 76: 426-432.
- 7) SAEKI, T. (1960) Interrelationships between leaf amount, light distribution and total photosynthesis in a plant community. Bot. Mag. 73: 55-63.
- 8) SHINOZAKI, K. YODA, K., HOZUMI, K. and KIRA, T. (1964) A quantitative analysis of plant form - the pipe model theory I. Basic analysis. Jpn. J. Ecol. 14: 97-105.
- 9) TAKAHASHI, K., SEINO, T. and KOHYAMA, T. (2001) Responses to canopy openings in architectural development of saplings in eight deciduous broad-leaved tree species. Can. J. For. Res. 31: 1336-1347.
- 10) 渡邊定元 (2003) 天然林施業技術の評価と課題: 天然林施業が定着できず森林劣化が起こった技術的問題点の総括. 日林誌 85: 273-281.
- 11) YAMAMOTO, S. MORIYAMA, Y. and KOBAYASHI, M. (1994) Two types of vegetative reproduction of *Chamaecyparis pisifera* (Sieb. et Zucc.) Endl. Jpn. J. For. Env. 36: 57-59.
- 12) YAMAMOTO, S. and MORIYAMA, Y. (1995) A comparative analysis of sapling architecture of *Chamaecyparis obtusa* and *C. pisifera* under closed canopies and in canopy gaps. J. Jpn. For. Soc. 77: 275-278.

Crown architecture of *Chamaecyparis pisifera* saplings growing in contrasting light environments

Shohei KAWATANI*, Hajime KOBAYASHI**, Tatsuyuki SEINO*** and Tetsuo SHIROTA****

*Nagano Prefectural Federation of Forest Owners' Co-operative Association

**Education and Research Center of Alpine Field Science, Faculty of Agriculture, Shinshu University

***Graduate School of Life and Environmental Sciences, Tsukuba University

****Department of Forest Science, Faculty of Agriculture, Shinshu University

Summary

We compared the crown architecture of *Chamaecyparis pisifera* saplings growing under open and closed canopies and discussed the linkage between crown architecture and regeneration pattern. The lowest live branch of saplings growing under an open canopy was lower than that of saplings growing under a closed canopy. Furthermore, crowns growing under the open canopy spread horizontally to the same extent as under a closed canopy, enabling its branches to creep on the surface of the ground. However, despite these suitable traits for regeneration by creeping sprouts, only 5.5% of the total saplings originated from creeping sprouts; most of the saplings originated from seedlings in the open canopy. This may have several causes. First, there are fewer opportunities for saplings growing in a young open stand to be pressed to the ground by fallen trees and branches compared with the saplings growing in an old closed stand. Second, branches with a low length/diameter ratio under an open canopy are robust and therefore, hard to bend. This might lead to difficulty in pressing the branches to the ground. Regeneration by creeping sprouts seems closely associated with development stage and the structure of the stand in *C. pisifera* saplings.

Key word : creeping sprout, development stage of a stand, length/diameter ratio of a branch, regeneration by sprout, stand structure