

閉鎖林冠下に生育するヒノキとサワラ後継樹の樹冠形

川谷尚平¹・小林 元²・清野達之³

¹ 信州大学大学院農学研究科

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

要 約

閉鎖林冠下に生育するヒノキとサワラの後継樹を対象に、主に枝下高と樹冠半径に着目し、伏条更新を行わないヒノキは受光効率を高めるように、伏条更新を行うサワラは伏条更新の機会を高めるように樹形をデザインしているという仮説を検証した。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していた。一方、サワラ後継樹は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、枝が地面に接する機会を高めていた。これらより、伏条更新を行わないヒノキは受光効率を高めるように、伏条更新を行うサワラは伏条更新の機会を高めるように樹形をデザインするという本研究の仮説が支持された。実生更新が困難な暗い環境において、伏条更新の機会を高めるサワラの樹形形成様式は、その生活史戦略を理解する上で重要である。

キーワード：天然更新，光環境，伏条更新，伏条枝

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³⁾⁵⁾。ヒノキ (*Chamaecyparis obtusa* (Sieb. et Zucc.) Endl.) とサワラ (*Chamaecyparis pisifera* (Sieb. et Zucc.) Endl.) は同じヒノキ属に属する近縁種であるが、その更新様式は異なる。ヒノキは実生でのみ更新が可能であるが、サワラは実生以外でも伏条枝による栄養繁殖が可能で⁷⁾、林床に伏条稚樹群を形成することが知られている¹⁾。YAMAMOTO and MORIYAMA⁶⁾は、サワラ後継樹はヒノキ後継樹と比べて生枝下高が低く、特に閉鎖林冠下では枝の角度を下げて伏条更新に適した樹冠形を示すことを天然林において明らかにした。伏条更新を成功させるには枝が地面に接する機会が重要である。そのためには枝の角度が持ち上がっていないこと⁸⁾のほかに、樹冠半径が生枝下高を上回る必要がある。しかしながら、生枝下高を低くすることは、閉鎖林冠下において暗い環境に同化器官を配置することになるので、受光効率を高める上では不利になると考えられる²⁾。

本研究では、暗い閉鎖林冠下に生育するヒノキと

サワラの後継樹を対象に、主に枝下高と樹冠半径に着目し、伏条更新を行わないヒノキは受光効率を高めるように、伏条更新を行うサワラは伏条更新の機会を高めるように樹形をデザインしているという仮説を検証した。

調査地と方法

本研究は、信州大学農学部附属構内演習林で行った。調査地は、標高770mに位置するほぼ水平な平地林である。2011年8月に、樹高1m以上4m以下のヒノキ後継樹167本とサワラ後継樹63本を、62~67年生のヒノキとサワラの混植された人工林と、これと隣接するスギおよびカラマツ人工林の林縁部から選定した。ヒノキとサワラの混植された人工林は過去に数回の間伐を受けており、最後の間伐から十数年を経過して林冠は閉鎖している。

後継樹の樹高、生枝下高、地際直径、樹冠直径および枝角度を測定した。樹冠の幅が最大になる方向と、その方向と直交する方向の樹冠直径を計測し、これらの平均値を樹冠直径とした。樹冠半径(樹冠直径の1/2の値)から生枝下高を差し引いた値が0cm以上の個体は枝を地面に接することが可能だが、0cm未満の個体は枝を地面に接することが不可能である。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

受付日 2012年1月6日

受理日 2012年2月9日

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。

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。

樹冠パラメータ、相対光量子束密度および樹冠半径から生枝下高を差し引いた値の種間差の検定を、マン・ホイットニーの U 検定によって行った。また、樹冠パラメータについては相対光量子束密度の対数値、および樹高と生枝下高をそれぞれ独立変数として回帰した。回帰式が有意であった場合は、共分散分析 (ANCOVA) によって、回帰式の傾きと切片の種間差を検定した。枝の接地が可能な個体と、不可能な個体の割合の種間差の検定を、 χ^2 検定によって行った。

結 果

表1に、ヒノキとサワラ後継樹の樹冠パラメータを示した。樹高と生枝下高はヒノキがサワラより有意に大きかったが、地際直径と樹冠直径には両後継樹で有意差は認められなかった。枝角度はサワラがヒノキより有意に大きく、天然林での報告⁶⁾と逆の結果となった。樹冠の形状比は、サワラがヒノキより有意に大きく、サワラはヒノキより水平方向の広がり大きい樹冠形を示した。樹冠長率は、サワラがヒノキより有意に大きかった。

図1に、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。相対光量子束密度の平均値と標準偏差はヒノキとサワラで、それぞれ $3.52 \pm 2.06\%$ と $3.58 \pm 2.39\%$ で有意差は認められなかった ($p=0.785$)。ヒノキ、サワラの個体数は相対光量子束密度の低い個体ほど多く、両後継樹のヒストグラムの分布型に違いは見られなかった。

表1の各パラメータを相対光量子束密度と回帰して、ヒノキとサワラ後継樹の光環境に対する応答を調べた。図2に、相対光量子束密度と樹高との関係

を示した。樹高はヒノキ、サワラともに相対光量子束密度と傾きが正の回帰式で近似され、両後継樹とも明るくなるにしたがって樹高が大きくなった。ANCOVAの結果、ヒノキとサワラの回帰式の傾きに有意差は認められず ($p=0.245$)、切片にのみ有意差が認められた ($p<0.001$)。図3に、相対光量子束密度と樹冠の形状比との関係を示した。樹冠の形状比はヒノキ、サワラとも相対光量子束密度と傾きが負の回帰式で近似され、両後継樹とも暗くなるにしたがって樹冠の幅が水平方向に広がる傾向を示した。ANCOVAの結果、ヒノキとサワラの回帰式の傾きに有意差は認められず ($p=0.568$)、切片にのみ有意差が認められた ($p<0.001$)。相対光量子束密度と他の樹冠パラメータの間には、有意な相関は認められなかった。

次いで、生枝下高および樹冠直径を樹高と回帰し、樹高が大きくなるにしたがってヒノキとサワラ後継樹の樹冠形がどのように変化するか調べた。図4に、樹高と生枝下高との関係を示した。生枝下高はヒノキ、サワラともに樹高と正の相関を示し、両後継樹とも樹高が大きくなるにしたがって生枝下高が高くなる傾向を示した。ANCOVAの結果、サワラの直線式の傾きがヒノキより有意に小さく ($p<0.001$)、サワラはヒノキと比べて下枝の枯上がり小さい傾向を示した。図5に、樹高と樹冠直径との関係を示した。樹冠直径はヒノキ、サワラとも樹高と正の相関を示し、両後継樹とも樹高が大きくなるにしたがって樹冠の水平方向の広がりが大きくなる傾向を示した。ANCOVAの結果、サワラの直線式の傾きがヒノキより有意に大きく ($p<0.05$)、サワラはヒノキと比べてより大きく樹冠が水平方向に広がる傾向を示した。

図6に、生枝下高と樹冠半径との関係を示した。樹冠半径はヒノキ、サワラともに生枝下高と正の相関を示し、両後継樹とも生枝下高が高くなるにしたがって樹冠半径が大きくなる傾向を示した。ANCOVAの結果、ヒノキとサワラの回帰式の傾きに有意差は認められず ($p=0.734$)、切片にのみ有意

表1 ヒノキとサワラの後継樹の樹冠パラメータ

	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 (%)
ヒノキ	215.7±80.3	74.7±43.3	26.9±11.4	162.6±51.6	96.3±11	0.79±0.19	66.4±12.7
サワラ	171.4±64.9	40.3±24.0	24.5±12.2	155.0±52.5	108.1±9.9	0.93±0.21	76.3±12.3
U 検定	$p<0.001$	$p<0.001$	$p=0.086$	$p=0.231$	$p<0.001$	$p<0.001$	$p<0.001$

表中の数値は平均値と標準偏差を表わす。ヒノキ： $n=167$ 、サワラ： $n=63$ 。

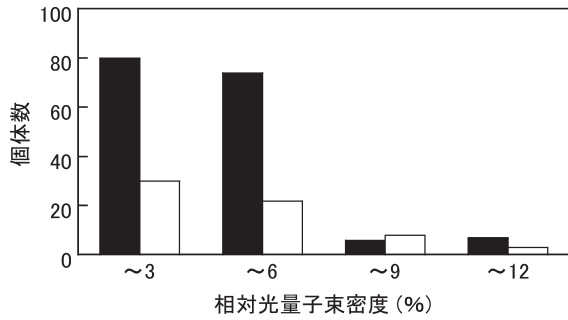


図1 主幹頂端における相対光量子束密度のヒストグラム

黒棒と白棒は、それぞれヒノキとサワラを表わす。ヒノキ： $n=167$ ，サワラ： $n=63$ 。

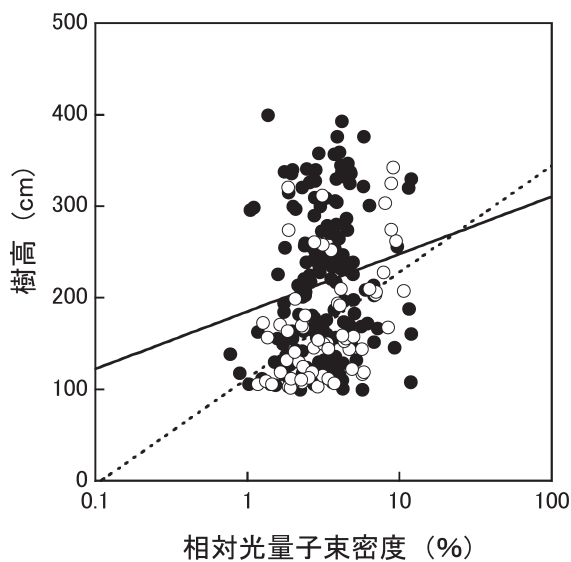


図2 相対光量子束密度と樹高との関係

黒丸と白丸は、それぞれヒノキとサワラを表わす。実線と破線は、それぞれヒノキとサワラの回帰式を表わす。ヒノキ： $y=310+27.2\ln(x)$ ， $r=0.171$ ， $p<0.05$ 。サワラ： $y=344+50.4\ln(x)$ ， $r=0.447$ ， $p<0.001$ 。

差が認められた ($p<0.05$)。図6において、1:1の線より上側に分布する個体は枝を地面に接地させることが可能である。図7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。図7において、0 cm以上の階級に分布する個体は枝を地面に接地させることが可能である。平均値と標準偏差はヒノキとサワラで、それぞれ $6.6\pm 35.9\text{cm}$ と $37.1\pm 28.8\text{cm}$ でサワラがヒノキより有意に大きく ($p<0.001$)、サワラは枝の接地に十分な長さを持っていた。サワラでは枝の接地が不可能な個体は-30cmの階級までしか分布していなかったが、ヒノキでは-120cmの階級まで連続して分布していた。ヒノキは全167個体の中、104個体 (62.3%) が枝の接

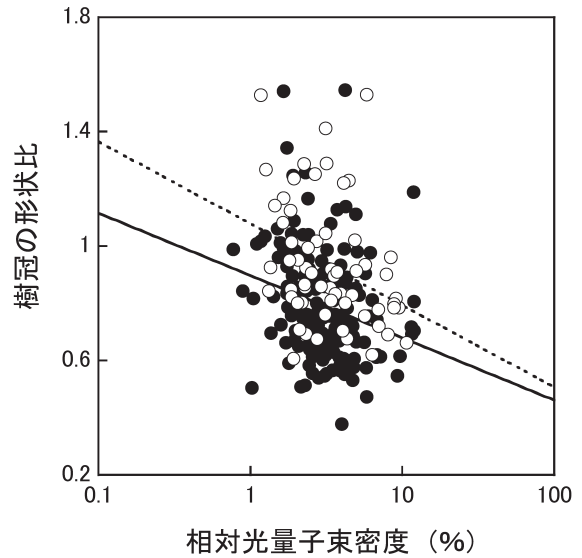


図3 相対光量子束密度と樹冠の形状比との関係

黒丸と白丸は、それぞれヒノキとサワラを表わす。実線と破線は、それぞれヒノキとサワラの回帰式を表わす。ヒノキ： $y=0.46-0.095\ln(x)$ ， $r=0.249$ ， $p<0.01$ 。サワラ： $y=0.50-0.124\ln(x)$ ， $r=0.333$ ， $p<0.01$ 。

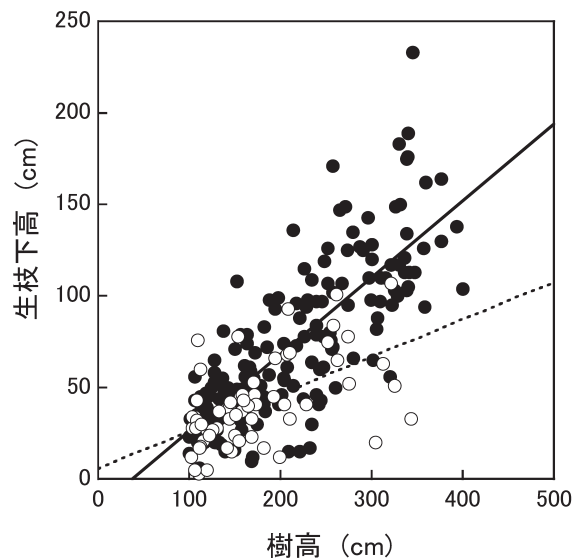


図4 樹高と生枝下高との関係

黒丸と白丸は、それぞれヒノキとサワラを表わす。実線と破線は、それぞれヒノキとサワラの回帰式を表わす。ヒノキ： $y=-15.6+0.419x$ ， $r=0.777$ ， $p<0.001$ 。サワラ： $y=5.44+0.206x$ ， $r=0.551$ ， $p<0.001$ 。

地が可能で、サワラは全63個体の中、57個体 (90.5%) が接地可能であった。 χ^2 検定の結果、サワラはヒノキより枝の接地可能な個体の割合が有意に大きかった ($p<0.001$)。

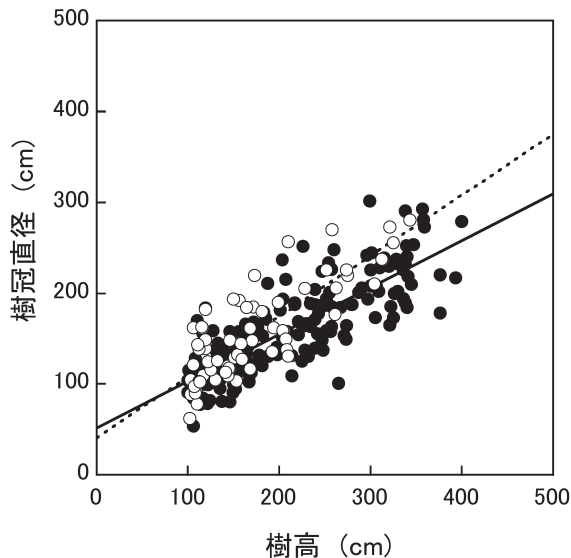


図5 樹高と樹冠直径との関係

黒丸と白丸は、それぞれヒノキとサワラを表わす。実線と破線は、それぞれヒノキとサワラの回帰式を表わす。
 ヒノキ： $y=51.4+0.516x$, $r=0.804$, $p<0.001$.
 サワラ： $y=40.4+0.668x$, $r=0.826$, $p<0.001$.

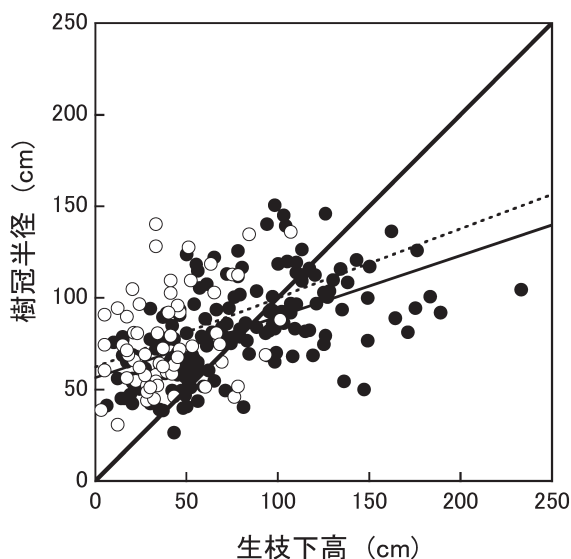


図6 生枝下高と樹冠半径との関係

黒丸と白丸は、それぞれヒノキとサワラを表わす。実線と破線は、それぞれヒノキとサワラの回帰式を表わす。
 ヒノキ： $y=56.4+0.334x$, $r=0.561$, $p<0.001$.
 サワラ： $y=62.3+0.377x$, $r=0.344$, $p<0.01$. 太線は1:1の関係を示す。太線より上側に分布する個体は枝を地面に接地させることが可能である。

考 察

本研究において、ヒノキはサワラよりも樹高と生枝下高が大きかった。一般に、樹冠下層の暗い光環境下で下枝を枯らさず保持し続けることは、受光効

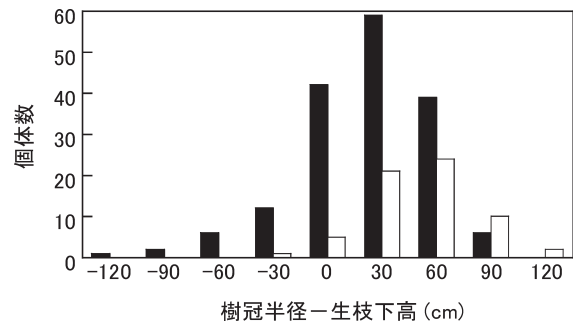


図7 樹冠半径から生枝下高を差し引いた値のヒストグラム

黒棒と白棒は、それぞれヒノキとサワラを表わす。ヒノキ： $n=167$, サワラ： $n=63$ 。0 cm以上の階級に分布する個体は枝を地面に接地させることが可能である。

率を考えると不利である²⁾。伏条枝による栄養繁殖を行わないヒノキ後継樹においては、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していた。

一方で、サワラ後継樹は樹高が大きくなっても下枝の枯上がりが進まず。樹冠下層に枝を残存させていた(図4)。サワラ後継樹の生枝下高がヒノキ後継樹より低いという本研究の結果は、天然林における報告⁶⁾と一致している。このように樹冠下層に古い大きな枝を残すことによって、樹高の増加に対する樹冠直径の増加はサワラがヒノキより大きくなり(図5)、サワラ樹冠の形状比はヒノキより大きくなったといえる(表1)。樹高と生枝下高が低いという観点から、サワラはヒノキよりも受光効率が低いと考えられるものの、一方で、樹冠の形状比を大きくすることで自己被陰を回避する戦略を採用している可能性は否定できない。

このように樹冠の低い位置に枝を残すサワラの樹形(表1)は、実生更新が困難な暗い閉鎖林冠下においては伏条枝による栄養繁殖の機会を高める上で有利な戦略として評価されており⁶⁾、本研究の結果はこれを裏付けていると考えられる。さらに、本研究ではサワラがヒノキよりも水平方向に大きく広がる樹冠形を持ち(表1)、サワラの約9割の個体において、その広がりが生枝下高を上回ることが明らかにされた(図6, 図7)。すなわち、閉鎖林冠下におけるサワラの樹形は枝が地面に接地可能なデザインを示しており、伏条萌芽による更新に適していると考えられる。

本研究の後継樹の光環境は、相対光量子束密度6%以下のものが多く(図1)、平均値はヒノキ、

サワラともに3.5%程度と低かった。ヒノキ種子は、相対照度5%以下の暗い環境では発芽が困難であり⁴⁾、本調査地のような光環境では実生による更新が困難であると考えられる。サワラ種子の発芽特性については、不明な点が多いが、発芽に適した光環境がヒノキと同程度であると仮定すると、本調査地のような暗い閉鎖林冠下においては、実生による更新を期待することは困難である。

一方で、本研究によってサワラ後継樹の大半の個体が、YAMAMOTO and MORIYAMA⁶⁾が指摘した低い枝下高だけでなく、広がりのある樹冠をデザインすることによって、伏条枝による更新を可能にしていることが明らかにされた。このことは、伏条更新を行わないヒノキは受光効率を高めるように、伏条更新を行うサワラは伏条更新の機会を高めるように樹形をデザインするという本研究の仮説を支持するものであった。実生更新が困難な暗い環境において、伏条更新の機会を高めるサワラの樹形形成様式は、その生活史戦略を理解する上で重要であると結論される。

引用文献

- 1) 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.
- 2) SAEKI, T. (1960) Interrelationships between leaf amount, light distribution and total photosynthesis in a plant community. Bot. Mag. 73 : 55-63.
- 3) 杉田久志・金指達郎・正木隆 (2006) ブナ皆伐母樹保残法施業試験地における33年後、54年後の更新状況：東北地方の落葉低木型林床ブナ林における事例. 日森誌88 : 456-464.
- 4) 田中貞雄・竹岡政治 (1975) ヒノキ天然更新の基礎試験 I : 稚樹の発生および消失. 京都府大学術報農 27 : 59-66.
- 5) 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.
- 6) 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.
- 7) 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.

Crown architecture of *Chamaecyparis obtusa* and *C. pisifera* saplings growing on a closed forest floor.

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

* Graduate School of Agriculture, Shinshu University

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

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

Summary

We tested the hypothesis that saplings of *Chamaecyparis obtusa*, which regenerates only by seedlings, designs its crown to enhance light-utilization efficiency, while saplings of *C. pisifera*, which can also regenerate by creeping sprouts, designs its crown to enhance regeneration by creeping sprouts, for a closed forest floor. The tree height, height of lowest live branches, and crown radius of the two species were compared. Saplings of *C. obtusa* grew taller to receive more light, and avoided self-shading by shedding branches at the lower portion of the crown. In contrast, saplings of *C. pisifera* kept their branches in the lower portion of the crown and spread their crowns horizontally, enabling its branches to creep on the surface of the ground. These results supported the hypothesis that *C. obtusa* designs its crown to enhance light-utilization efficiency, while *C. pisifera* designs its crown to enhance regeneration by creeping sprouts. The crown architecture of *C. pisifera* saplings is important in terms of regeneration in a dark environment, where regeneration by seedlings is difficult.

Key word : light environment, lowest branch, natural regeneration, regeneration by creeping sprout