

## 冷温帯上部に植栽されたカラマツ人工林林床における 落葉広葉樹12種の展葉パターンの違い

田中ゆり子<sup>1,2</sup>・城田徹央<sup>1</sup>・木村 誇<sup>1,3</sup>・岡野哲郎<sup>1</sup>

<sup>1</sup> 信州大学農学部

<sup>2</sup> 棚倉森林管理署, 福島県東白川郡

<sup>3</sup> 北海道大学農学院, 北海道札幌市

### 要 約

長野県の冷温帯上部に位置するカラマツ人工林の林床において, 光環境の季節変化と広葉樹12種の稚樹の展葉過程を調査し, その光利用様式について検討した。葉数によって展葉様式を評価した結果, 一斉開葉型5種と一斉+順次開葉型7種に区分された。葉数の展葉完了日と葉面積の展葉完了日の差は14~38日と, 種によって異なっていた。展葉完了日はフェノロジカル・ウインドウの利用率と負の相関を示し, 展葉の完了が早い種ほど早春の光を利用していることが明らかにされた。一方で, 積算受光量はシュート葉面積とは正の相関を示したものの, 展葉完了日とは無相関であった。

**キーワード:** 展葉フェノロジー, 広葉樹稚樹, フェノロジカル・ウインドウ, カラマツ人工林

### はじめに

近年, 生物多様性をはじめとする森林の多面的機能の発揮を促す観点から, 森林整備の一つの手法として, 人工林を広葉樹林へと導くことが注目されている<sup>22)</sup>。人工林内への広葉樹の導入あるいは侵入に関しては, 間伐の効果<sup>3)16)21)28)</sup>や, ササによる阻害<sup>3)36)</sup>が報告されるように, 下層に生育する他の種の発生や生存にとって林内の光環境が重要であることが広く知られている。しかし一方, 人工林内に成立した様々な広葉樹が林内の光環境に対してどのように適応するかという点に関する知見<sup>15)</sup>は少ない。

長野県には, 戦後の拡大造林期以降に植栽された, カラマツ (*Larix kaempferi*) の人工林が多く残されている。カラマツは落葉樹であり, その林冠下の光環境は季節的に大きく変化するため<sup>13)14)31)</sup>, 春先の明るい環境は特にフェノロジカル・ウインドウと呼ばれている<sup>17)</sup>。

一般に, 森林内では下層の植物は上層の植物により一方的に光を制限されるが<sup>29)</sup>, 上層を落葉樹が占める森林内において上層木よりも下層木の展葉が早い場合, その違いは下層木の生残を可能にし, その後成立する森林の構造に影響を及ぼす<sup>35)</sup>。落葉広葉樹林内では, 下層の植物は, 春期に特に多くの一

次生産量を獲得することが知られる<sup>4)23)</sup>。また, サイズが小さな個体では同種の成木よりも展葉の時期が早くなることがある<sup>2)7)24)25)</sup>。このため, カラマツ人工林を他樹種にとっての生育場と捉えた場合, 下層の稚樹の開葉のタイミングを把握し, フェノロジカル・ウインドウの価値を評価することは, 侵入した広葉樹の今後の動態を検討する上で重要である。

田中ら<sup>33)</sup>は, カラマツ林床の広葉樹2種の展葉完了時期が, 林冠の閉鎖と比べて特段に早くなかったことから, フェノロジカル・ウインドウの存在がこの2種にとっては有効ではなかったと結論した。しかしながら, 樹木の展葉時期は種によって異なるため<sup>17)8)10)11)23)</sup>, カラマツ人工林林床においてもフェノロジカル・ウインドウを利用するかしないかは, 樹種ごとに異なる可能性が高い。

樹木の開葉については, 葉数を対象とする葉の出現パターンによる開葉様式のタイプ分けが広く知られている<sup>8)9)10)12)</sup>。一方で, 植物の光利用の観点からは, 光合成量のポテンシャルとも呼ばれる葉面積<sup>26)</sup>の把握が重要になる。特定の少数の樹種を対象に葉サイズの拡大を計測した例<sup>6)19)</sup>は見られるが, 多様な樹種を比較して, 葉サイズの拡大パターンの違いを検討した例<sup>7)</sup>は少なく, そのうち葉数と葉サイズをそれぞれ扱ったもの<sup>1)</sup>はさらに限られる。また, これらの報告では, 葉サイズの評価を, 葉長<sup>1)</sup>や葉長と目視の併用<sup>7)</sup>により行っているが, 個葉の発生

受付日 2011年1月12日

受理日 2011年2月10日

期間において葉長と葉幅の比は一定ではなく、葉の形状は変化する<sup>26)</sup>。さらに、葉サイズの変化を光環境の季節変化と対応させて把握したものは見られない。このため、既存の葉数増加パターンによるタイプ分けが、葉面積についても適用しうるかどうか、また、葉数と葉面積から把握した展葉様式がそれぞれ植物の受光様式とどのような関係を持っているのかについては不明な部分が多い。

以上の観点から本研究では、カラマツ人工林林床における光環境の季節変化と、そこに成立している広葉樹12種の稚樹の展葉フェノロジーを観測し、1) 葉数における展葉パターンと葉長及び葉幅から近似的に求める葉面積における展葉パターンの違い、2) フェノロジカル・ウインドウの利用様式における樹種間差の有無とその程度、3) 葉数や葉面積の増加パターンと最終的なシュートサイズや受光様式との関係を検討した。

### 調査地と方法

#### 1. 調査地の概況

調査地は長野県南部の中央アルプス将基頭山の東側山麓に位置する46~49年生(調査時)のカラマツ人工林である(図-1、北緯35度49分、東経137度

50分、標高約1550~1600m)。地質は黒雲母粘板岩帯に属し<sup>18)</sup>、付近の土壌型は乾性褐色森林土のB<sub>B</sub>型である<sup>20)</sup>。調査地から約1km東方にある桂小場観測所(標高約1280m)における年平均気温は7.1度、年平均降水量は1843mmである(観測年は2000年11月~2003年10月)。温量指数はWIが62.4、CIが-28.5であること、隣接する伊那市財産区有林の天然性針広混交林では、ブナ(*Fagus crenata*)やミズナラ(*Quercus crispula*)などの落葉広葉樹が優占することから、植生帯区分の上では山地帯の上限域に該当すると考えられる<sup>32)</sup>。周辺の林床はクマイザサ(*Sasa senanensis*)を主とするササ類により覆われているが、場所によって疎密が見られ、疎なところでは広葉樹の更新が認められる<sup>34)</sup>。カラマツ人工林は1959年から1962年の間に3000本/haの密度で植栽され、約30年生時に密度800本/haにする強度間伐が行われた<sup>27)</sup>。

カラマツ人工林の中で比較的ササが疎な区域に20m×40mの調査区を設定した。調査区では明瞭な階層構造が認められ、林冠層は立木密度675個体/ha、平均樹高17.9(±2.3 s.d.)mのカラマツによって、下層は樹高7m未満の落葉広葉樹(立木密度975個体/ha)によって、それぞれ構成されている。林床

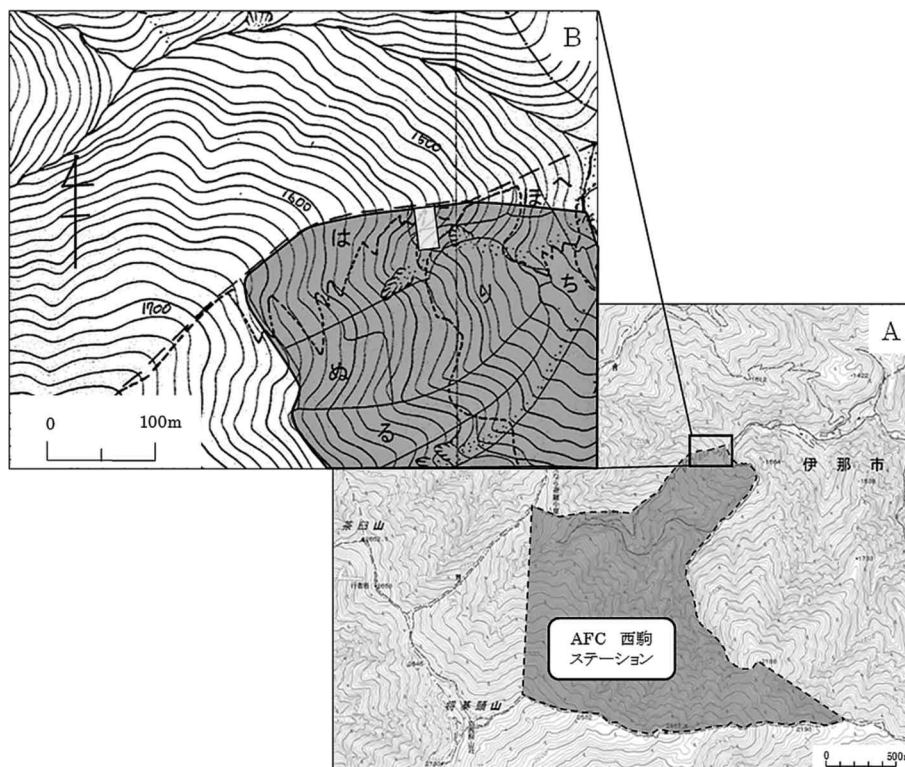


図-1 調査地

A, 広域(網掛けはAFC西駒ステーション); B, 詳細(網掛けはカラマツ人工林, 白抜きは調査プロット)。

のクマイザサの稈密度は6 稈/m<sup>2</sup>、稈高は44cmと、周辺林分(稈密度が34稈/m<sup>2</sup>、稈高は99cm)に比べて疎である<sup>34)</sup>。

## 2. 林床の光環境

林床の光環境の季節変化を評価するため、魚眼レンズ(LC-ER1, NIKON)を装着したカメラ(COOLPIX950, NIKON)をササ層よりも低い高さ約30cmの位置に設置し、全天写真の撮影を行った。撮影は2008年5~9月に4日から2週間程度の間隔(最終計測日を除く)で計11回(表-1)行った。撮影の反復は8地点である。竹中<sup>30)</sup>によれば、全天写真の撮影はなるべく曇天日が良いとされるが、この標高域の気象の条件上、曇天日には周囲の尾根に霧がかかり、空と区別がつかなくなる。そのため、本研究では直接太陽が写らない晴天日の日没後に撮影を行った。撮影した写真は全天解析ソフトCanopOn2<sup>30)</sup>を使用し、空全体から均一に散乱光が来ると仮定する光源モデルによる光透過率の値: UOC (%)を求めた。また、林冠閉鎖の時期を特定するために、各計測日のUOC値を、最小のUOC値と比較した( $t$ -検定,  $p=0.05$ )

## 3. 稚樹の展葉フェノロジーの観測

調査区内に生育している落葉広葉樹稚樹のうち、ササ群落下に生育する12種45個体(苗高は最大19cm)にラベルを付けて個体識別し、全天写真撮影時に各個体の葉数:  $N$ とすべての葉のサイズを計測した。葉サイズの計測は葉の背腹性が認められるようになった計測日から行った。1個体につき1つのシュートを選択し、シュート上の全ての葉の葉長と葉幅をコンベックスによりmm単位で計測した。シュート上の全ての葉の個葉面積を楕円近似によって求め、その合計値をシュートの葉面積:  $As$  (cm<sup>2</sup>)

として算出した。観測期間中の被食が原因で葉数や葉長、葉幅が減少すると、本来のその種のもつ展葉フェノロジーが正しく把握できない。そこで葉数、葉長、葉幅のいずれかに減少があった計測日については、減少前の計測日の値を持ち越した。その後、計測値が再び増加に転じた場合には、減少した計測日の値からの増加分を、減少前の値に積算した。

展葉完了時期を葉数、シュート葉面積の変化から判断した。葉数の最大値を  $N_{max}$ 、任意の観測時:  $t$  における葉数を  $N(t)$  とするとき、 $N(t)$  が  $N_{max}$  の95%になったときを、葉数の展葉完了日と定義した。同様に、シュート葉面積の最大値を  $As_{max}$  (cm<sup>2</sup>)、任意の観測時:  $t$  におけるシュート葉面積を  $As(t)$  (cm<sup>2</sup>) とするとき、 $As(t)$  が  $As_{max}$  の95%に達したときを、シュート葉面積の展葉完了日と定義した。

一般に樹木の展葉フェノロジーは葉数の変化に基づいて議論され、一斉開葉型(Flush type)、中間型(Intermediate type)、順次開葉型(Succeeding type)の3タイプに大別され、中間型がさらに異型葉型(Heterophyllous subtype)、連軸型(Cornus subtype)、一斉+順次開葉型(Flush and succeeding subtype)の3タイプに細分類される<sup>8)10)</sup>。本研究でも先行研究<sup>8)10)</sup>に従い、葉数増加パターンからタイプ分けを行った。

## 4. 受光量の計算

2008年5月1日から9月9日までの林床の光合成有効放射:  $PAR_{in}$  (mol m<sup>-2</sup> day<sup>-1</sup>)を、UOC値(%)と林外の光合成有効放射:  $PAR_{out}$  (mol m<sup>-2</sup> day<sup>-1</sup>)の積として、日単位:  $t$  (day)で算出した。

$$PAR_{in}(t) = UOC(t) \cdot PAR_{out}(t),$$

表-1 調査対象とした稚樹のサイズと生活形及び展葉タイプ

Species	Life form*1	Leaf emergence type*2	n	Height*3 (cm)	Leaf number*4	Maximum leaf size (cm <sup>2</sup> )	Leaf area*4 (cm <sup>2</sup> )	Shoot area*4 (cm <sup>2</sup> )	
ブナ	<i>Fagus crenata</i> (Fc)	T	F	1	3.5	2	9.8	8.6	17.2
ハウチワカエデ	<i>Acer japonicum</i> (Aj)	T	F	1	13.8	4	28.6	23.3	93.3
ツリバナ	<i>Euonymus oxiphyllus</i> (Eo)	S	F	2	15.4±3.7	2±0.00	14.6	10.5±2.4	21.1±4.8
コハウチワカエデ	<i>Acer sieboldianum</i> (As)	T	F	2	7.8±1.3	6±0.00	26.0	11.1±1.6	66.8±9.6
オオカメノキ	<i>Viburnum furcatum</i> (Vf)	TS	F	6	9.6±4.3	2±0.00	136.5	76.2±12.7	152.5±25.5
ナナカマド	<i>Sorbus commixta</i> (Sc)	T	FS	4	8.8±3.2	4±0.22	44.5	22.0±0.4	93.6±4.8
ウリハダカエデ	<i>Acer rufinerve</i> (Ar)	T	FS	7	6.7±3.6	4±0.57	162.6	43.4±8.0	159.5±38.7
コミネカエデ	<i>Acer micranthum</i> (Am)	TS	FS	2	6.0±2.8	5±2.12	27.1	7.8±2.6	50.2±29.7
ノリウツギ	<i>Hydrangea paniculata</i> (Hp)	TS	FS	5	8.8±3.4	7±0.44	57.0	18.3±4.5	127.8±33.1
リョウブ	<i>Clethra barbinervis</i> (Cb)	TS	FS	3	8.0±3.0	7±0.82	26.4	8.1±1.5	60.7±15.6
クロモジ	<i>Lindera umbellata</i> (Lu)	S	FS	5	6.8±2.7	5±0.33	9.0	3.0±0.6	15.1±3.6
ミヤマガマズミ	<i>Viburnum wrightii</i> (Vw)	S	FS	7	6.8±1.6	4±0.63	20.7	8.9±1.2	30.4±5.1

\*1: T, TS, Sは、それぞれ高木種、小高木種、低木種を示す。 \*2: F, FSは、それぞれ一斉開葉型、一斉+順次開葉型を示す。

\*3: ±は標準偏差を表わす。 \*4: ±は標準誤差を表わす。

ここで林外の光合成有効放射:  $PAR_{out}$  は, LIA32<sup>37)</sup>を用いて, 緯度, 経度, 標高から日単位で求めたものであり, 気象条件としては晴天を仮定している。また, UOC 値は日単位では計測されていないので, 計測日間の変化を線形的に補完した。葉面積と林内の光合成有効放射を日受光量:  $LC$  ( $mol\ day^{-1}$ ), 日受光量を2008年5月1日から時間:  $t$  まで積算したものを積算受光量:  $CLC$  ( $mol$ ) とした。

$$LC(t) = As(t) \cdot PAR_{in}(t)$$

$$CLC(t) = \int LC(t) dt$$

したがって, 本研究では葉の重なりによる受光量の低下は仮定していない。次に, 2008年9月9日を  $T$  とし, その時点での受光効率:  $ELC$  ( $mol\ m^{-2}$ ) を次式で定義した。

$$ELC = CLC(T) / As(T)$$

すなわち, この値は葉面積あたりの積算受光量を表わしている。また, フェノロジカル・ウインドウの利用率:  $U_{PW}$  (%) を次式で定義した。

$$U_{PW} = CLC(t^*) / CLC(T) \cdot 100,$$

ここで  $t^*$  は林冠閉鎖時を表わす。すなわち, この値は9月9日 ( $t=T$ ) までの積算受光量に対して, 林冠閉鎖時 ( $t=t^*$ ) までの積算受光量が占める割合を表わしている。

## 5. 相関関係の解析

展葉フェノロジーのパラメータとシュート構造, および受光に関するパラメータとの相関を種レベルで解析した。このとき各種の平均値を用い, スピアマンの順位相関分析を行った ( $n=12$ ,  $p=0.05$ 水準)。以下, 順位相関係数を  $\rho$  で表記する。

## 結 果

### 1. 林床の光環境

調査地での目視による上層展葉開始時期は5月1日であった。UOC 値が最も低い値を示したのは9月9日であり, この UOC 値の最小値と有意な差が認められなくなったのは6月15日が最初であった。したがって6月15日を林冠閉鎖時 ( $t=t^*$ ) とした。林冠閉鎖以前の UOC 値の低下率は一定ではなく, 5月23日までは急速に低下し (23日間,  $-0.74\ day^{-1}$ ), 6月15日まではそれまでよりも緩やかな低下 (23日間,  $-0.13\ day^{-1}$ ) を示した後, 9月9日までほぼ一定値 (86日間,  $-0.02\ day^{-1}$ ) をとっていた (図-2)。林外の光合成有効放射 ( $PAR_{out}$ ) は5月1日から上昇を続け, 6月15日から6月23日までほぼピーク値 (66.47-66.57) を保った後, 9

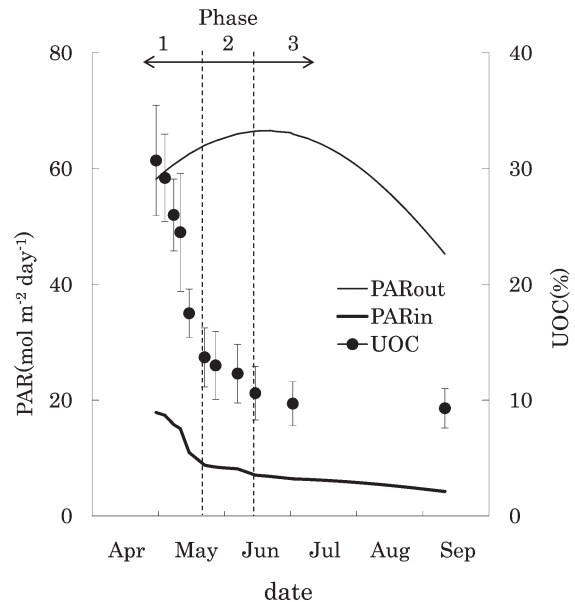


図-2 UOC 及び林内と林外における PAR の季節変化  
エラーバーは標準誤差を表わす。

月9日まで低下を続けていた。一方で, 林床の光合成有効放射 ( $PAR_{in}$ ) は, UOC 値の変化パターンを反映し, 5月23日まで急速に低下 ( $-0.40\ day^{-1}$ ) した後, 6月15日までは緩やかに低下し ( $-0.07\ day^{-1}$ ), その後の低下はさらに緩やか ( $-0.03\ day^{-1}$ ) になった (図-2)。以上のような林床の光環境の変化パターンを考慮して, 5月1日から5月23日までを Phase1, 5月24日から6月15日までを Phase2, 6月16日から9月9日までを Phase3として区分した。Phase間での UOC 値ならびに  $PAR_{in}$  値には, それぞれ有意な差が認められた (1 要因分散分析; UOC,  $F=246.07$ ,  $p<0.001$ ;  $PAR_{in}$ ,  $F=262.00$ ,  $p<0.001$ )。

### 2. 展葉様式

図-3 に葉数の展葉過程を, 図-4 にシュート葉面積の展葉過程を, それぞれ示した。稚樹の種としての展葉開始日はコハウチワカエデの5月16日を除く11種で4月29日から5月6日の8日間に集中しており, 展葉の開始時期に明瞭な種間差はなかった。

葉数の展葉パターンから12種は一斉開葉型の5種 (ブナ, ハウチワカエデ, ツリバナ, コハウチワカエデ, オオカメノキ) と一斉+順次開葉型の7種 (ナナカマド, ウリハダカエデ, コミネカエデ, ノリウツギ, リョウブ, クロモジ, ミヤマガマズミ) に分けられた。林床の光合成有効放射の変化との対応を見ると, 一斉開葉型の全ての種が Phase1に展葉完了しているのに対し, 一斉+順次開葉型は

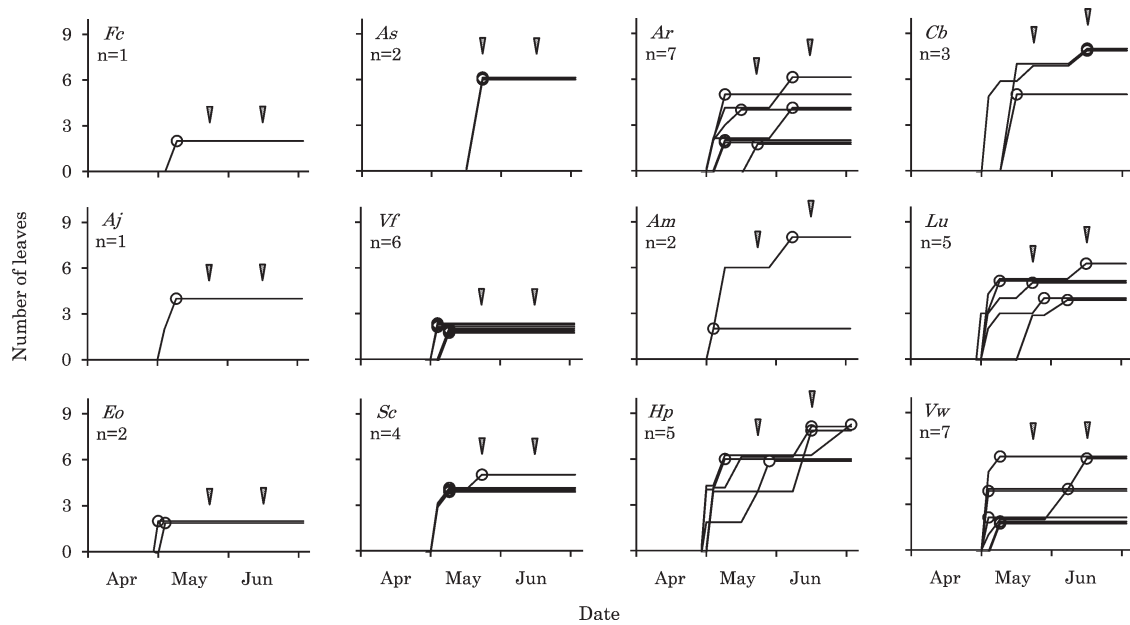


図-3 シュート葉数の季節変化

○は拡大完了日で各個体のシュート葉数が最終日の95%を超えた日を表わす。矢印は光環境に関するPhase1または2の終了日を示す。樹種の略号は表-1を参照。

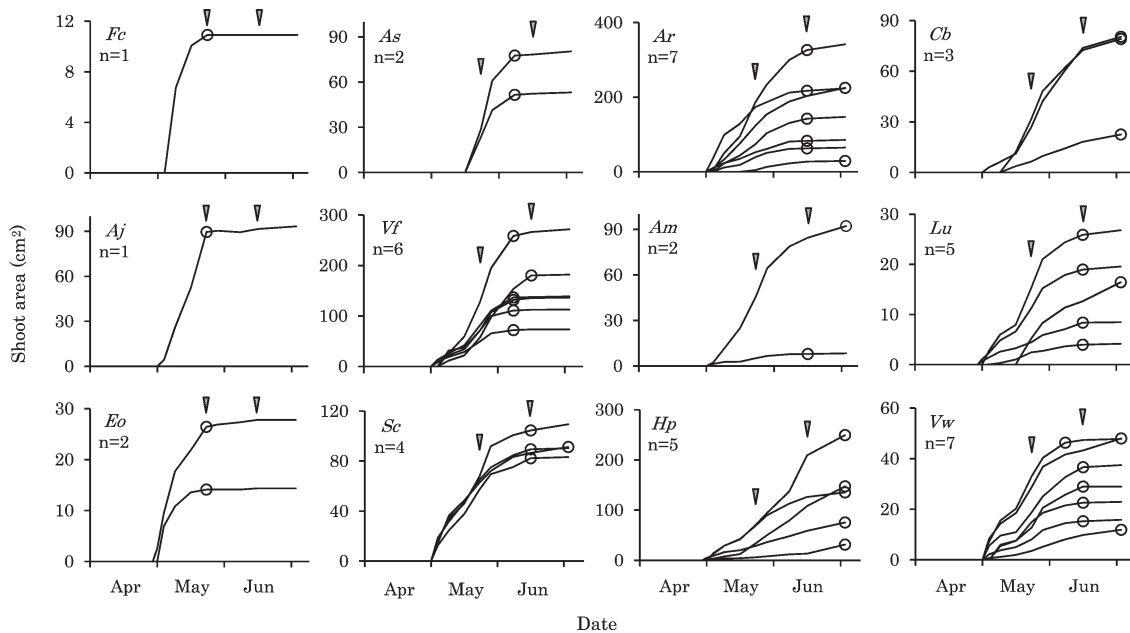


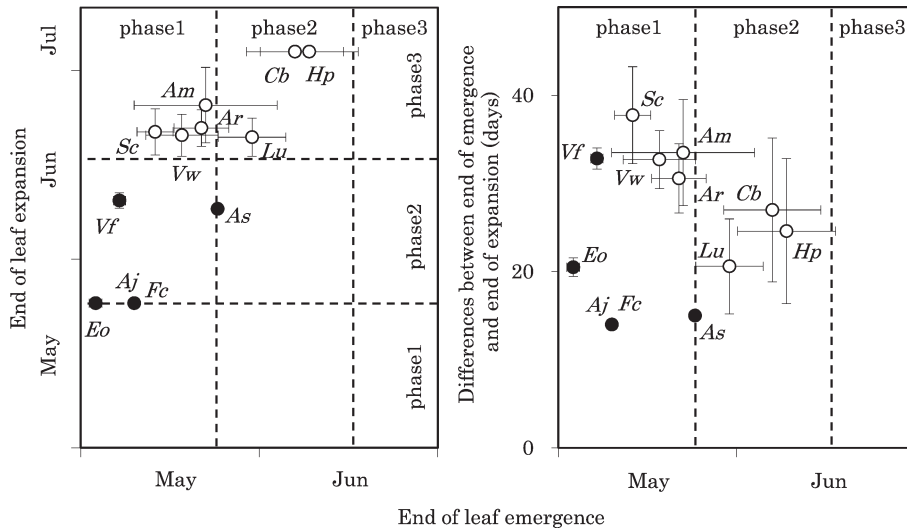
図-4 シュート葉面積の季節変化

各グラフの縦軸が異なることに注意。○は拡大完了日で各個体のシュート葉面積が最終日の95%を超えた日を表わす。矢印は光環境に関するPhase1または2の終了日を示す。樹種の略号は表-1を参照。

Phase2の終わりまで展葉を継続した種が複数見られた。

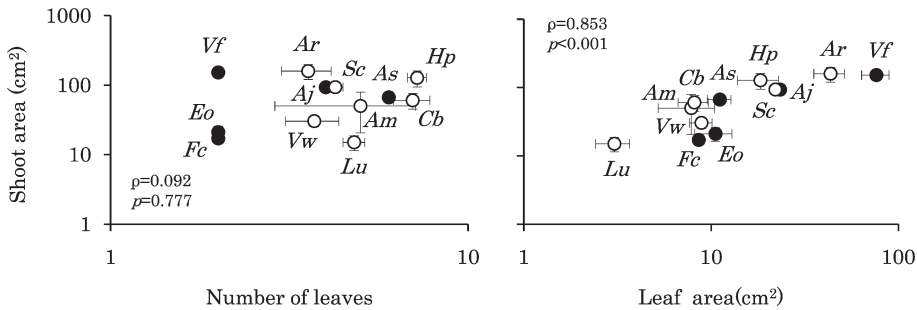
シュート葉面積の展葉パターンを葉数の展葉パターンと比較すると、必ずしも一致するものではなかった。例えば、一斉開葉型のうち、ブナ、ハウチワカエデ、ツリバナの3種はPhase1の終わりにシュート葉面積の展葉が完了したのに対し、同じく一斉開葉型のコハウチワカエデ、オオカメノキの2

種はPhase2の途中までシュート葉面積の展葉を継続した。全ての種について、葉数の展葉完了日とシュート葉面積の展葉完了日の関係、葉数の展葉完了日と両完了日の格差の関係を図-5に示した。前者の関係には相関が認められたが ( $\rho=0.7385$ ,  $p=0.006$ ), 後者の関係には相関が認められなかった ( $\rho=0.081$ ,  $p=0.803$ )。両完了日の格差の平均値±標準偏差を開葉型間で比較すると、一斉開葉型



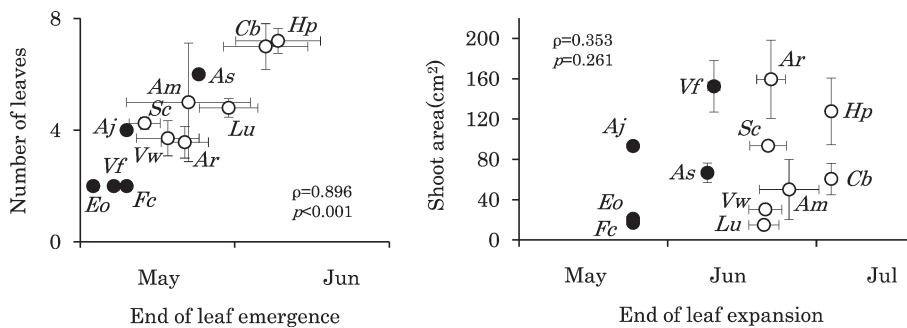
図一五 葉数展葉完了日と葉面積展葉完了日の関係

Phase1-3は光環境における Phase を表す。●は一斉開葉型を，○は一斉+順次開葉型を示す。エラーバーは標準誤差を表す。樹種の略号は表一を参照。



図一六 葉数，葉面積とシュート葉面積の関係

軸が対数表示であることに注意。●は一斉開葉型を，○は一斉+順次開葉型を示す。エラーバーは標準誤差を示す。ρはスピアマンの順位相関係数を示す。樹種の略号は表一を参照。



図一七 葉数展葉完了日とシュート葉数および葉面積展葉完了日とシュート葉面積の関係

エラーバーは標準誤差を示す。●は一斉開葉型を，○は一斉+順次開葉型を示す。ρはスピアマンの順位相関係数を示す。樹種の略号は表一を参照。

で $19.2 \pm 8.1$ ，一斉+順次開葉型で $29.5 \pm 5.8$ と後者で大きかった (マン・ホイットニーのU検定,  $p = 0.042$ )。しかし，そのレンジは一斉開葉型では14日～33日，一斉+順次開葉型では21～38日と，いずれの開葉型においても種による変動が大きかった。

### 3. 展葉様式とシュート構造

計測終了時における葉数とシュート葉面積，及び個葉面積とシュート葉面積の関係を図一六に示した。シュート葉面積は葉数とは有意な相関関係を示さず，個葉面積と高い正の相関関係を示した。

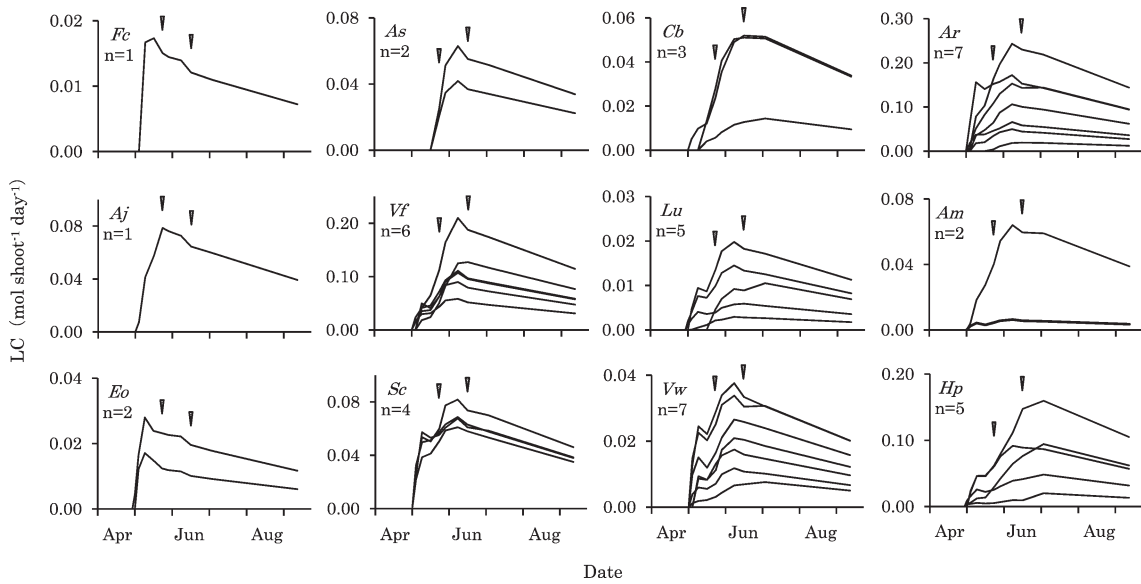


図-8 日受光量の季節変化の関係

矢印は光環境における Phase1または2の終了日を示す。各グラフの縦軸が異なることに注意。樹種の略号は表-1を参照。

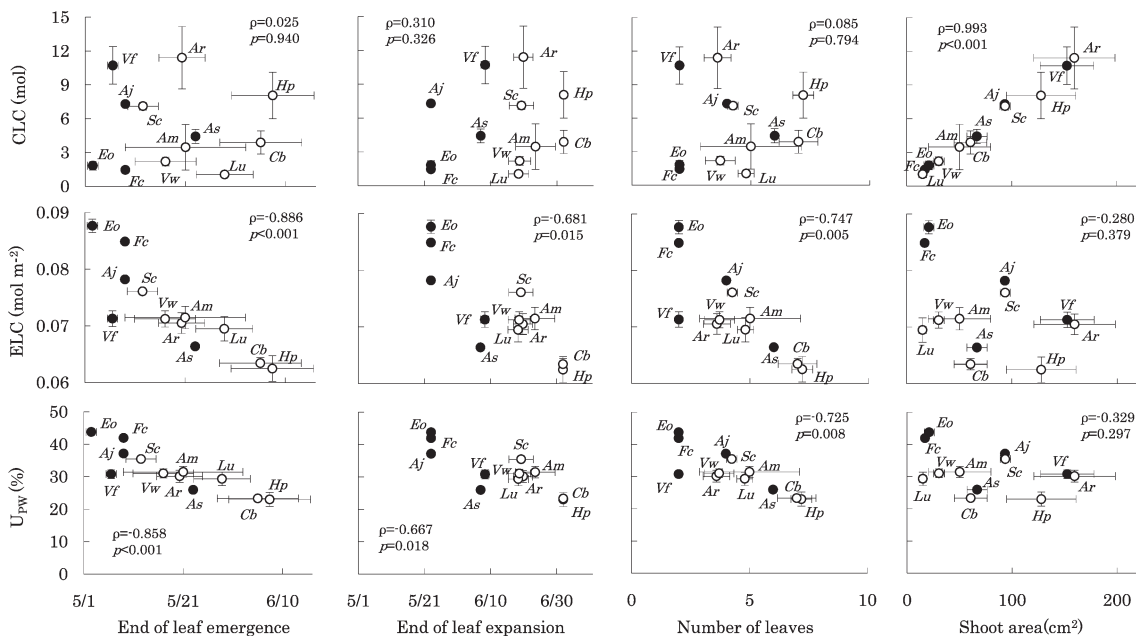


図-9 受光特性と展葉特性、シュート構造の関係

CLC, ELC, UPW は、それぞれ5月1日から9月9日までの積算受光量, 受光効率, フェノロジカル・ウインドウの利用効率を示す。●は一斉開葉型を, ○は一斉+順次開葉型を示す。エラーバーは標準誤差を示す。ρはスピアマンの順位相関係数を示す。樹種の略号は表-1を参照。

図-7に葉数の展葉完了日に対する葉数の関係, シュート葉面積の展葉完了日に対するシュート葉面積の関係を示した。前者の関係は有意な正の相関を示したが, 後者の関係は有意な相関を示さなかった。

#### 4. 受光様式

図-8に種ごとの日受光量の変化を示した。いずれの種も展葉期間中に日受光量のピークを持つ変化パターンを示した。ピーク前における日受光量の増

加は, 展葉期間中のシュート葉面積の増加に起因しており, ピーク後の減少は林床の光合成有効放射の減衰に起因している。ピーク到達時期は種によって異なり, シュート葉面積の展葉の完了が遅いものほどピークへの到達が遅れていた。

図-9にシュート葉数の展葉完了日, 葉面積の展葉完了日, 葉数およびシュート葉面積に対する積算受光量, 受光効率およびフェノロジカル・ウインド

ウの利用率の関係を示した。積算受光量はシュート葉面積と高い正の相関を示したが、二つの展葉完了日および葉数とは無相関であった。一方、受光効率は二つの展葉完了日および葉数と負の相関を示したが、シュート葉面積とは無相関であった。同様に、フェノロジカル・ウインドウの利用率は二つの展葉完了日および葉数と負の相関を示したが、シュート葉面積とは無相関であった。すなわち、展葉完了日と積算受光量は無関係であるが、展葉完了日が早い種ほど受光効率とフェノロジカル・ウインドウの利用率が高くなると言える。

## 考 察

### 1. 林床の光環境の季節変化

HUTCHISON & MATT<sup>5)</sup>は落葉広葉樹林の林床において日射量を計測し、年間で日射が最も高くなるのは、太陽高度が高くなり、かつ上層が展葉する前の早春であることを示している。本研究では林床の光合成有効放射は春先の早い時期に最も高く、展葉に伴い急速に光が減衰すると推定されたが、この推定は実測に基づく変化様式<sup>5)</sup>と矛盾していない。

一方、本研究では林冠が閉鎖するまでに、UOCの急速な低下が認められる Phase1と、緩やかな低下が認められる Phase2が存在していた。田中ら<sup>31)</sup>によると、北海道のカラマツ人工林では、短枝が展葉する早春において LAI が急速に増加し、その後、長枝が伸長、展葉するに伴って LAI が緩やかに増加した。これとは別に、広葉樹のフェノロジーに関する既存の研究からは、上層構成個体と下層構成個体に分けて比較した場合、下層の低木種で他より展葉が早い例<sup>7)</sup>や、同種であっても下層個体がより早く展葉する例<sup>11)27)</sup>が知られている。本研究でみられた Phase1における急速な光の低下は、このようにカラマツの展葉が早期に集中することや、下層個体の展葉が早期に行われることの相乗効果によるものと考えられる。

### 2. 稚樹の展葉フェノロジーの種間差

林床の広葉樹を取り扱った本研究では、一斉開葉型5種と一斉+順次開葉型7種がそれぞれ認められた。本研究で一斉開葉型となったブナ、ハウチワカエデ、ツリバナは既存の報告でも一斉開葉型に位置づけられている<sup>8)10)</sup>。また、本研究で一斉+順次開葉型と位置づけられたナナカマドとノリウツギは、既存の報告でも一斉+順次開葉型と位置づけられている<sup>8)10)</sup>。一方、オオカメノキは本研究で一斉開葉型と判断されたが、既存の報告では異型葉型とされ

ている<sup>10)</sup>。展葉フェノロジーは、同種であっても個体サイズによって変わることがある<sup>7)24)25)</sup>。また、特にサイズの小さな個体では光環境によっても大きく変わる<sup>24)</sup>。異型葉型は春葉と夏葉の区別の有無により判断するが<sup>8)10)</sup>、本調査では稚樹の生育環境が暗いため夏葉に該当する葉が出現しなかった可能性がある。すなわち、本研究では林床の稚樹のみを対象としたため、既存の報告との違いが生じていたことが考えられる。

一方で、葉数の展葉完了日と葉面積の展葉完了日は正の相関を示したが、両者の差は14~38日あり、完全に対応しなかった(図-5)。両者の差は単葉レベルでの葉面積の拡大の速度を反映していると考えられることから、この値が一斉開葉型よりも一斉+順次開葉型で大きいことは、後者の葉面積拡大速度が緩慢であることを意味している。これは後者が光強度の低い時期に展葉を行っていることと関連している可能性がある。

### 3. 稚樹のシュート構造と光利用特性

田中ら<sup>33)</sup>は林床に生育するカエデ属の2種の展葉完了時期を林冠の閉鎖時期と比較し、両者に明確な差がないことから、フェノロジカル・ウインドウの利用を否定した。しかしながら、対象を12種の広葉樹に拡大した本研究では、種によってフェノロジカル・ウインドウの利用率は異なっており、それは展葉フェノロジーと密接にかかわっていた。すなわち、受光効率やフェノロジカル・ウインドウの利用率は展葉完了が遅くなるほど低下しており、葉数、シュート葉面積ともに早期に展葉を完了する種群で高く、遅くに完了する種群で低かった(図-9)。これは展葉が遅くなると林床の光強度が低下し、強い光を受光する期間が短くなる(図-2)ためと考えられる。

一方で、積算受光量はシュートの葉面積と正の相関を示したが、シュートの葉面積の展葉完了日とは無相関であった。またシュートの葉面積は葉数ではなく個葉の葉面積によって決定されていた。このことから、種による個葉の葉面積そのものが積算受光量に大きな影響を与えており、展葉のタイミングの影響は相対的に低いと考えられる。

展葉完了期とシュート葉面積は無相関なので、それぞれを個別に評価する必要があるだろう。すなわち、個葉のサイズが同じ種であれば、展葉を早期に完了させるほうがより大きな受光量を見込めることになる。同様に、展葉完了時期が同じ種であれば、シュート葉面積が大きな種、すなわち個葉面積が大



きな種のほうが、大きな受光量を見込めることになる。

## 謝 辞

本研究に記載した気象データは、信州大学治山研究室の小野裕 助教よりいただきました。また、現地調査に当たっては、現信州大学造林学研究室の丸山一樹氏に御協力をいただきました。ここに深く感謝の意を表します。

## 引用文献

- 1) 青木亨宏・橋本良二 (1995) 冷温帯コナラ二次林における構成樹種の葉のフェノロジー. 岩手大学農学部演習林報告26: 29-41.
- 2) AUGSPURGER, C. K. and BARTLETT, E. A. (2003) Differences in leaf phenology between juvenile and adult trees in a temperate deciduous forest. *Tree Physiol.* 23: 517-525.
- 3) 花田尚子・渋谷正人・斎藤秀之・高橋邦秀 (2006) カラマツ人工林内における広葉樹の更新過程. 日本森林学会誌88: 1-7.
- 4) HARRINGTON R. A., BROWN B. J., and REICH P. B. (1989) Ecophysiology of exotic and native shrubs in Southern Wisconsin. I. Relationship of leaf characteristics, resource availability and phenology to seasonal patterns of carbon gain. *Oecologia* 80: 356-367
- 5) HUTCHISON, B. A. and MATT, D. R. (1977) The distribution of solar radiation within a deciduous forest. *Ecol. Mono.* 47: 185-207.
- 6) ISHII, H., ASANO, S. (2010) The role of crown architecture, leaf phenology and photosynthetic activity in promoting complementary use of light among coexisting species in temperate forests. *Ecol. Res.* 25: 715-722
- 7) 加藤正吾・山本美香・小見山章 (1999) 落葉広葉樹林の上層と下層での葉フェノロジー—1997年の荘川村六厩における解析—. 森林立地41: 39-44.
- 8) KIKUZAWA, K. (1983) Leaf survival of woody plants in deciduous broad-leaved forests. 1. Tall trees. *Can. J. Bot.* 61: 2133-2139.
- 9) 菊沢喜八郎 (1983) 北海道の広葉樹林. 152pp, 北海道造林振興協会, 札幌.
- 10) KIKUZAWA, K. (1984) Leaf survival of woody plants in deciduous broad-leaved forests. 2. Small trees and shrubs. *Can. J. Bot.* 62: 2551-2556.
- 11) KIKUZAWA, K. (2003) Phenological and morphological adaptations to the light environment in two woody and two herbaceous plant species. *Funct. Ecol.* 17: 29-38.
- 12) 菊沢喜八郎 (2005) 葉の寿命の生態学—個葉から生態系へ—. 212pp, 共立出版, 東京.
- 13) KITAOKA, S. and KOIKE, T. (2004) Invasion of broad-leaf tree species into a larch plantation: seasonal light environment, photosynthesis and nitrogen allocation. *Physiol. Plant.* 121: 604-611.
- 14) KITAOKA, S. and KOIKE, T. (2005) Seasonal and year-to-year variation in light use and nitrogen use of four deciduous broad-leaved tree seedling invading larch plantations. *Tree physiol.* 25: 467-475
- 15) 小谷二郎・高田兼太 (2000) 冷温帯のスギ人工林の下層での広葉樹のフェノロジー. 森林立地42: 9-15.
- 16) 今博計・渡辺一郎・八坂通泰 (2007) トドマツ人工林における間伐が広葉樹の天然下種更新に及ぼす影響. 日本森林学会誌89: 395-400.
- 17) 小山浩正 (2002) 近自然型森林造成方法の提案—(I) 人工レフュージアとしてのカラマツ林の価値—. 北方林業54: 193-197.
- 18) 村山正郎・片田正人 (1957) 5万分の1地質図幅説明書 赤穂. 地質調査所(現:独立行政法人産業技術総合研究所 地質調査総合センター, 茨城).
- 19) MIYAZAWA, Y. & KIKUZAWA, K. (2004) Phenology and photosynthetic traits of short shoots and long shoots in *Betula grossa*. *Tree physiol.* 24: 631-637.
- 20) 中村健・高橋成直・村上浩二 (1968) 信州大学西駒演習林土壌調査報告. 信州大学農学部演習林報告 5: 45-73.
- 21) 野々田秀一・渋谷正人・斎藤秀之・石橋聡・高橋正義 (2008) トドマツ人工林への広葉樹の侵入および成長過程と間伐の影響. 日本森林学会誌90: 103-110.
- 22) 林野庁編 (2009) 森林・林業白書. 253pp, 社団法人日本林業協会, 東京.
- 23) SEIWA, K., (1998) Advantages of early germination for growth and survival of seedlings of *Acer mono* under different overstorey phenologies in deciduous broad-leaved forests. *J. Ecol.* 86: 219-228.
- 24) SEIWA, K., (1999a) Changes in leaf phenology are dependent on tree height in *Acer mono* a deciduous broad-leaved tree. *Ann. Bot.* 83: 355-361.
- 25) SEIWA, K., (1999b) Ontogenetic changes in leaf phenology of *Ulmus davidiana* var. *japonica*, a deciduous broad-leaved tree. *Tree physiol.* 19: 793-797.
- 26) SESTAK, Z. (1985) Photosynthesis during leaf

- development. 396pp, DR W. JUNK PUBLISHERS, Dordrecht.
- 27) 杉本真由美・川崎圭造 (2005) カラマツ人工林化にともなう土壌化学性の変化—隣接する広葉樹林土壌との比較—. 森林立地47: 29-37.
- 28) 杉田久志・猪内次郎・百目木忠之・田口春孝・岩根好伸・大石康彦・昆建児 (2003) 天然更新によるカラマツ人工林の広葉樹林への誘導—小岩井農場山林における事例—. 東北森林科学会誌8: 1-9.
- 29) 隅田明洋 (1996) 広葉樹群落の空間構造—個体レベルからのアプローチ—. 日本生態学会誌46: 31-44.
- 30) 竹中明夫 (2009) 全天写真解析プログラム CanopOn2, <http://takenaka-akio.cool.ne.jp/etc/canopon2/>
- 31) 田中博春・小熊宏之・鳥山敦・山形与志樹・藤沼康実・三枝信子・王輝民 (2004) 定点撮影カメラによる森林のフェノロジー判定と植生指標・葉面積指数の季節変化. 日本地理学会発表要旨集65: 235
- 32) 田中ゆり子 (2007) 中央アルプス将基頭山における森林植生の垂直変化. 信州大学農学部森林科学科平成18年度専攻研究論文. 55pp.
- 33) 田中ゆり子・岡野哲郎 (2008) 落葉広葉樹林に隣接するカラマツ人工林内における広葉樹種の更新—種子散布から更新樹成立過程における種組成の変化と更新環境—中部森林研究57: 39-42.
- 34) 田中ゆり子・城田徹央・木村諤・岡野哲郎 (2011) 冷温帯上部に植栽されたカラマツ人工林の広葉樹レフュージアとしての機能の検討. 信州大学農学部 AFC 報告9: 11-19.
- 35) TOMITA, M. and SEIWA, K. (2004) Influence of canopy tree phenology on understorey populations of *Fagus crenata*. J. Veg. Sci. 15: 379-388.
- 36) 和田覚・金子智紀・八木橋勉・杉田久志 (2009) 多雪環境下におけるスギ人工林の成林と混交林化に影響を及ぼす要因. 日本森林学会誌91: 79-85.
- 37) 山本一清 (2003) LIA for Win32 (LIA32) ver. 0.376β1 ユーザーズマニュアル, <http://www.agr.nagoya-u.ac.jp/~shinkan/LIA32/LIAMan.htm>.

## Leaf phenology of saplings in 12 broad leaf species growing on a larch stand planted at the upper edge of the cool temperature zone

Yuriko TANAKA<sup>1,2</sup>, Tetsuoh SHIROTA<sup>1</sup>, Takashi KIMURA<sup>1,3</sup> and Tetsuo OKANO<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Faculty of Agriculture, Shinshu University,

<sup>2</sup>Tanagura District Forest Office, Higashi-Shirakawa, Fukushima

<sup>3</sup>Graduate School of Agriculture, Hokkaido University, Sapporo, Hokkaido

### Summary

Leaf phenology and light utilization of sapling of 12 broad leaved species were surveyed on a forest floor in a larch stand placed at the upper edge of the cool temperature zone, Nagano prefecture, in central Japan. Based on observation of leaf phenology, 5 species were categorized to the flush type, while 7 species were categorized to the flush and succeeding type. The differences between end of leaf emergence and expansion were varied widely among species. The date of leaf emergent completion represented positive correlation with the utilization of phenological window.

**Key words :** leaf phenology, saplings of broad leaved species, phenological window, artificial larch forest