

光環境に伴うモミ (*Abies firma*) 稚樹の伸長フェノロジーと樹形

田中憲蔵 (森林総研)・米田令仁 (国際農研)・二宮生夫 (愛媛大農)

要旨: モミ (*Abies firma*) は暖温帯上部から冷温帯下部にかけてモミ・ツガ林を形成し、林分構成上重要な樹種である。樹冠形態は光獲得に密接に関係するため、樹木は樹冠形を変えることで様々な光環境に順応する。モミ稚樹も樹冠の形状が変化するが、光環境との関係や樹冠形成に不可欠なシュートの伸長成長についての知見は少ない。本研究では、様々な光環境に生育するモミ稚樹を対象に、光環境と樹冠形、葉面積指数 (LAI)、シュートの伸長フェノロジーの関係を調べた。伸長フェノロジーは4月から10月まで主軸と輪生枝の当年生シュート長と基部直径を測定した。シュート伸長期間は、弱光環境下で低下した。特に主軸の伸長期間は輪生枝に比べて短く、伸長量も少なかった。しかし、相対照度が20%を超える個体では輪生枝に比べ、主軸の伸長量が大きく、伸長期間も長かった。シュートの伸長期間と伸長量にも正の相関が見られた。明環境の稚樹はLAIの大きい円錐樹冠を持つが、相対照度10%以下の個体は、傘型樹冠に変化し、LAIも2以下と自己被陰を回避していた。モミ稚樹は光環境に応じた樹冠形と葉群の配置を行うことで、幅広い光環境に順応することが明らかになった。

キーワード: モミ・ツガ林, 伸長フェノロジー, 樹冠形, 葉面積指数, 耐陰性

Abstract: Changes on crown morphology and shoot growth phenology on saplings of *Abies firma* growing under different light conditions were examined in Ehime, Japan. We selected six seedlings of *A. firma* for the monitoring of the phenology that conducted from April to late October. The relative light intensity (RLI) of the saplings were 92, 84, 33, 16, 5 and 0.5% in August, respectively. We also selected 49 saplings to measure leaf area index (LAI), sapling height, crown width and depth, apical and lateral shoots length. The saplings under shade condition (e.g. less than 10% of RLI) had shorter apical shoot growth period than lateral one. Crown of the shade saplings showed wide but shorter crown depth. While the saplings under the strong and medium light conditions showed thick conical crown with large LAI such as more than $2 \text{ m}^2 \text{ m}^{-2}$. Apical shoots also showed longer growth period and length than lateral one. These crown shapes usually changed between 5 to 15% of RLI. These results suggest that saplings of *A. firma* adapted to different light condition through changing of leaf orientation by different crown shape and shoot growth period between apical and lateral shoots.

Keywords: fir-hemlock forest, Japanese fir, phenology, crown morphology, LAI, shade tolerance

I はじめに

モミ (*Abies firma*) は日本の暖温帯上部から冷温帯下部にかけて分布し、ツガと共にモミ・ツガ帯を形成する林冠樹種である (1, 9)。九州や四国など西南日本では、しばしば優占した森林を形成し、林分構成上重要な樹種となる (1, 9, 10, 16)。モミ稚樹は、林縁やギャップから閉鎖林冠下まで様々な光環境下で発芽し定着する (1, 3, 9)。そのため、モミ稚樹は様々な光環境に適応する能力があると考えられ、実際、葉の形態や光合成能力など生理生態的機能も大きく変化することが知られている (9, 14)。このような、光環境に対する林冠樹種の稚樹の応答は、樹種の耐陰性や森林更新過程の解明、造林技術の開発にとって重要である (2, 6, 8, 10)。

樹木は、光環境に対応して葉の機能的性質だけでなく、同化器官である葉を最適に配置するため、樹冠形もしばしば変化する (6, 13, 17)。モミ稚樹も樹冠の形状が大きく変化するが (1, 9, 14)、光環境との関係や樹冠形成にとって重要なシュートの伸長フェノロジーについての知見は少ない。本研究では、愛媛県の標高 700m 付近に生

育するモミ稚樹を対象に、光環境と樹冠形、葉面積指数、シュートの伸長フェノロジーの関係を調べた。

II 材料と方法

調査は愛媛県松山市の米野々地区の標高 600m から 700m で行った。基岩のほとんどが花崗岩で、土壌は主に褐色森林土で構成される (3, 14)。年平均気温は 12.3 度、年降水量 1,863mm である。調査地の林冠層は、落葉広葉樹のコナラ、アカシデ、イヌシデ、カラスザンショウ、常緑針葉樹のモミ、ツガで構成され、その下層にリョウブ、シキミ、シラキ、ダンコウバイ、ヒサカキ、ヤブツバキなどの小高木、低木が見られる。また、林床にはササも見られ、林道沿いにはアカメガシワ、ヌルデが多く出現する (14)。かつては薪炭林として主にコナラなどの広葉樹の伐採が行われてきたが、1960 年代以降は薪炭利用がほとんどなくなり、樹高 15m から 20m ほどの二次林になっている (14)。

稚樹の生育光環境を調べるために、照度計を用いて3カ月ごとに相対照度を測定した。照度は曇天日の正午前

後に、稚樹の樹冠直上で3度繰り返し測定した。またアントラセン法を用いて、日積算照度を推定し、照度計で得られた値と比較した。両者には有意な正の相関が得られ ($r^2=0.82, P<0.001$), 照度計で得られた瞬間値でも十分生育光環境を推定できることを確認した。

光環境と樹冠形の関係解析のため、異なる光環境に生育する稚樹49個体の樹高(H), 地際直径(D0) 生枝下高(Hb), 当年主軸長(Hs), 当年輪生枝長(Ls), 最長樹冠幅(Cw1)と、それに直角方向の樹冠幅(Cw2)を測定した。輪生枝は各個体から3本選んだ。計測は成長がほぼ止まったと考えられる1月におこなった。測定した樹高と生枝下高の差から樹冠長(Hc), 樹冠長に対する最長樹冠幅(Cw1)と樹冠幅(Cw2)の平均(Cwave)の比(Cwave/Hc), そして、樹冠長を樹高で除した樹冠長比(Hc/H)を求めた。また、主軸長と輪生枝長の比(Hs/Ls)と主軸長と地際直径の比(Hs/D0)も求めた。

測定個体については、葉面積指数(Leaf area index, LAI)の計測も行った。LAIは、単位面積当たりの葉面積の比で表され、ポイントコードラト法(12)を用い測定した。樹冠上部より、おもりをつけた釣り糸を地面まで垂直に下ろし、糸に接触している葉の枚数を数えてLAIとした。測定ポイントは1個体10点以上とした。

次に稚樹のシュートの伸長フェノロジーを調べた。伸長フェノロジーは、異なる光環境に生育する樹高1m前後の6個体を選び、展葉開始前の4月から10月下旬まで主軸と2から3本の輪生枝の当年生シュート長とシュート基部の直径を測定した。測定間隔は展葉が起こっている4月から5月には週数回測定し、その後は1から2週間ごとに測定した。

III 結果と考察

1. 光環境と樹冠形態 モミ稚樹の樹冠は、相対照度5から10%以下の低照度環境では、LAIが1前後の薄く広がった傘型樹冠を形成し、弱光を効率よく受け止める形態を持っていた。対して、高照度環境では、LAIが高く、分厚い円錐型樹冠を形成し、強光を漏らさず受け止めていることが分かった。樹冠長比は、相対照度が20%以上では約1になり、樹冠長が樹高等しく、ほとんど枯れ上がりが見られなかった(図1A)。対して、低照度域では樹冠長比が0.2から0.4と小さく、相対的に薄い樹冠を持つことがわかった。またこの値は、RLIが10%付近で大きく変化した。

樹冠長に対する樹冠幅の比にも明瞭な差が現れた(図1B)。相対照度が10から20%以上では1前後の値を取り、樹冠長と樹冠幅がほぼ同じ長さであった。対して、

相対照度が10%以下の低照度域の稚樹では2以上の値を取り、樹冠の形が、薄く広い傘形に変化した。また、当年主軸長と当年輪生枝長の比(Hs/Ls)は、高照度域の稚樹でより大きくなり、主軸への資源配分が相対的に大きいことがわかった(図1C)。さらに、主軸長/地際直径比も相対照度10%以上で高くなることから(図1D)、モミ稚樹は明環境で、肥大成長より主軸伸長を相対的に優先させる資源配分を行っていると考えられた。

また、樹冠内での葉の配置も光環境で変化した(図1)、相対照度が10%以下の暗い環境ではできるだけ自己被陰を回避するために、水平方向に輪生枝を伸長させ葉を配置し、傘型樹冠を形成すると考えられた。一方、高照度域では、長い樹冠長を持つため、LAIも2以上に高くなり、強光をもらさず受け止めることが出来る樹冠を形成していると考えられた。

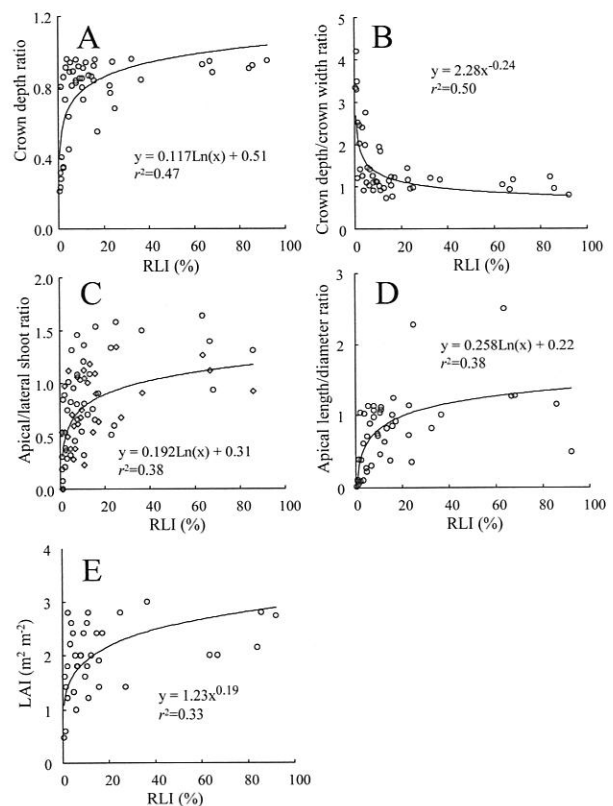


図 - 1. 生育光環境に伴うモミ稚樹の樹冠形の変化 (A) 樹冠長/樹高比, (B) 樹冠幅/樹冠長比, (C) 主軸/輪生枝長比, (D) 主軸長/地際直径比, (E) 葉面積指数

Fig - 1. Changes in indexes of crown shape with growth light condition. (A) crown depth ratio, (B) crown depth/crown width ratio, (C) apical/lateral shoots ratio, (D) apical length/diameter ratio and LAI (E).

2. 光環境とシュートの伸長フェノロジー モミ稚樹の樹冠形成にとって重要なシュートの伸長フェノロジーも生育光環境で変化することがわかった(図2)。主軸の伸長期間は生育光環境と共に増加したが、輪生枝の伸長期間は光環境による変化が少なかった(図3)。これらの違いは樹冠が変化する要因になっていると考えられた。相対照度16%以上の個体の主軸の伸長は、4月中旬から5月中旬に始まり、7月中旬から8月中旬に終了した。相対照度5%以下の2個体の伸長開始は5月下旬から6月下旬と他の個体より1カ月以上遅く始まったが、伸長終了は他の個体とほぼ同じ7月中旬であり、伸長期間が短かった(図2 E,F)。最も暗い環境の個体(相対照度0.5%)の主軸のシュートの伸長期間は25日間で伸長量もわずか0.5cmであったのに対して、相対照度92%の個体は100日以上伸長し、伸長量も39cmと大きかった。

一方、輪生枝の伸長期間は、相対照度5%以下の低照度環境の個体で60日前後と主軸に比べ長く(図3)、伸長量も6から7cmと大きかった(図2 E,F)。相対照度16%以上の個体も伸長期間は60から80日程度と比較的差が小さく(図3)、伸長量も20cm程度で主軸より短かった(図2 A-D)。シュートの伸長期間と伸長量には有意な正の相関が見られ($r^2=0.51, P<0.05$)、光環境に伴うシュートの伸長量の差は主に伸長期間によると考えられた。同じモミ属のシラビンでも、暗い環境では主軸の伸長期間が輪生枝に比べ相対的に短くなるという報告があり(7)、モミ属では伸長期間を調節することでシュート伸長量を制御していると考えられた。ただし、シラビンの場合、暗環境でもシュートの伸長開始時期は明環境に比べほとんど変わらず、シュートの伸長停止時期が早まっておりますと異なっていた(7)。

次に、主軸の肥大成長量を調べたところ、シュートの伸長とほぼ同じ傾向を示し、成長期間が光環境に従って増加した(図3)。また、肥大成長期間は相対照度0.5%の個体を除き、シュートの伸長生長期より長かった。

3. まとめ モミ稚樹は生育する光を効率よく利用出来るように、生育光環境に応じて樹冠形態が変化し、樹形を形成するための伸長フェノロジーも変化した。モミ稚樹の樹冠形は、相対照度がおよそ10%を境に高照度域の円錐型樹冠と、低照度域の傘型樹冠に分けることができた。高照度域では、輪生枝より主軸の成長量や伸長期間を延ばすことで、円錐樹冠を形成し、LAIも高い強光利用型に変化した。林内の低照度域のモミ稚樹は、輪生枝により資源を配分し、傘型樹冠を形成することで葉同士の間を減らし、自己被陰を回避することで弱光下

に適応していると考えられた(4,6)。このような樹冠の変化はモミ以外でも、オオシラビン、シラビン、トドマツなど他のモミ属樹種や、マツ属、トウヒ属、トガサワラ属などでも見られ、マツ科針葉樹の一般的な光環境への順応反応と考えられる(2,4,5,8,11,15)。一方、同所的に分布するモミ属でも、より耐陰性の高いオオシラビンの方が、シラビンに比べ主軸成長が劣り、樹冠形態も異なることが報告されている(4)。また、ダグラスファーとロジポールパインの比較から、樹形と被陰環境での成長特性に関係があることも分かっている(15)。今後、他の針葉樹の光環境に伴う樹冠形変化との比較を通して、モミの耐陰性や被陰環境への順応過程を評価することができると考えられた。

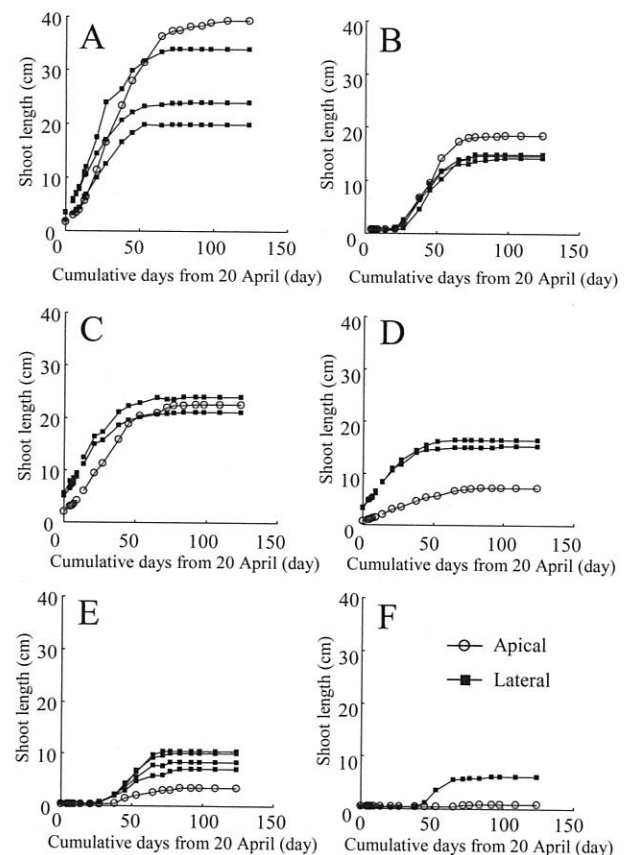


図-2. モミ稚樹の主軸と輪生枝長の伸長フェノロジー 各個体の相対照度は (A) 92%, (B) 86%, (C) 33%, (D) 16%, (E) 5%, (E) 0.5%

Fig - 2. Apical and lateral shoots phenology. RLI of each individuals are (A) 92%, (B) 86%, (C) 33%, (D) 16%, (E) 5% and (F) 0.5%.

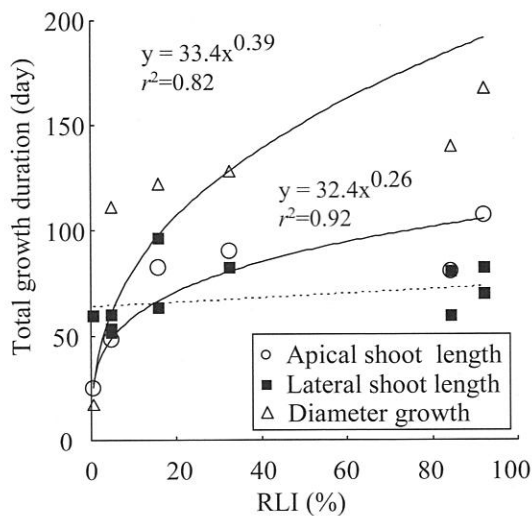


図 - 3. モミ稚樹の主軸と輪生枝長の伸長日数, 主軸直径の肥大日数

Fig - 3. Growth duration of apical and lateral shoots length and apical shoot diameter.

引用文献

- (1) 荒上和利 (1987) 九州中部山岳地帯におけるモミ・ツガ天然林の成立過程に関する研究. 九大演習林報 : **57**, pp.17-108
- (2) 藤本征司 (1984) トドマツの生育・更新様式について. 天然林における樹群構造と更新の解析 (4 報). 北海道営林局, pp.155-168
- (3) 市河三英・荻野和彦 (1986) 米野々演習林のモミ・ツガ天然生二次林における当年生稚樹の消長. 愛媛大演習林報 : **24**, pp. 85-96
- (4) KATO, K. and YAMAMOTO, S-I. (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**,pp. 98-105
- (5) KOHYAMA, T. (1980) Growth pattern of *Abies mariesii* saplings under conditions of open-growth and suppression. *Bot. Mag.* :**93**, pp. 13-24
- (6) KOHYAMA, T. (1987) Significance of architecture and allometry in saplings. *Funct. Ecol.* : **1**, pp.399-404
- (7) 松本陽介 (1983) シラベ前生稚樹の光環境と光合成生産 (I) 季節的生長, 樹冠の発達および純生産. 東大演習林報 : **73**, pp. 199-228
- (8) 宮川清・前田禎三 (1966) 亜高山帯の更新に関する研究 (VI) 稚樹の地上部の形と形質について. 日本森林学会大会講演集 : **77**, pp.535-538
- (9) 中尾登志雄 (1985) 九州におけるモミ, ツガ林の生態学的研究. 宮崎大演習林報 : **11**, pp.1-165
- (10) 西園朋広, 神菌博明, 吉田茂二郎, 今田盛生 (2001) 霧島山系におけるモミ・ツガ天然林の施業に関する研究 (IV) 択伐林内の光環境の変化とモミ・ツガ稚樹の伸長成長. 九大大学院農学研究院学芸雑誌 : **55**, pp.149-159
- (11) O'CONNELL, B. M. and KELTY, M. J. (1994) Crown architecture of understory and open-grown white pine (*Pinus strobes* L.) sapling. *Tree Physiol.*: **14**, pp.89-102
- (12) OGAWA, K. (1987) Analysis of leaf arrangement and light penetration in a Japanese cypress seedling population by the point quadrat method. *Bull. Nagoya Univ. For.* :**9**, pp. 37-43
- (13) TAKENAKA, A. (1994) A simulation model of tree architecture development based on growth response to local light environment. *J. Plant Res.* :**107**, pp.321-330
- (14) 田中憲蔵・米田令仁・二宮生夫 (2000) 異なった光環境下で生育するモミ稚樹の形態と光合成能力の変化. 愛媛大演習林報 : **38**, pp.11-28
- (15) WILLIAMS, H., MESSIER, C. and KNEESHAW, D. D. (1999) Effects of light availability and sapling size on the growth and crown morphology of understory Douglas-fir and lodgepole pine. *Canadian J. For. Res.*: **29**, pp.222-231
- (16) 汰木達郎・荒上和利 (1973) モミ, ツガの天然更新に関する研究 (I). 九大演習林報 : **47**, pp.77-124
- (17) ZIPPERLEN, S.W. and PRESS M.C. (1996) Photosynthesis in relation to growth and seedling ecology of two dipterocarp rain forest tree species. *J. Ecol.* :**84**, pp. 863-876