

アカマツ林内の光微環境と シラカシ稚樹の成長特性

Growth of *Quercus myrsinaefolia* Seedlings
as Influenced by Microsite Light Availability in a Red Pine Forest

宇佐美 哲之*・及川 武久**

Tetsuyuki USAMI and Takehisa OIKAWA

I はじめに

アカマツ (*Pinus densiflora* Sieb. et Zucc.) 林は日本列島の南は屋久島から北は青森県まで全国的に分布する。アカマツは典型的な陽樹で、乾燥し易く貧栄養の土地にも生育することが出来るが、山の尾根筋や崖などの乾燥地や湿原などの貧栄養な土地に成立するものを除いた大部分のアカマツ林は、人間によって自然植生が破壊された後に成立した代償植生であり、下刈りなどの管理により維持されている。

茨城県つくば市およびその周辺にも、多くのアカマツ人工林が広く見られる。近年、下刈りなどの管理が行われておらず、林内には様々な植物が侵入しており、その中には、高木層を形成しうるブナ科の常緑樹のシラカシ (*Quercus myrsinaefolia* Blume) や、落葉樹のコナラ (*Quercus serrata* Thunb.) 等の稚樹が多数含まれている。しかし、現在の林冠を形成しているアカマツの実生や稚樹は、耐陰性が弱いために全く認められない。本研究の調査地である筑波大学水理実験センター南のアカマツ林は1980年より下刈りが中止されたために、様々な植物が進入してきており、つくば地域に広く見られるアカマツ林の典型と考えられる。

アカマツ林の林床に侵入してきた植物の中でも、シラカシは耐陰性も耐寒性も強い暖温帯常緑広葉樹

の一種であり、九州から宮城県にまで分布している。屋敷林や寺社林の植生調査の結果から、シラカシ林は関東地方の洪積台地の潜在自然植生であると考えられている (宮脇, 1977)。つくば市の放置されたアカマツ林での植生調査の結果から、山下・林 (1987) はこれらのアカマツ林はシラカシ林への遷移過程にあるものと予想している。

陽樹林から陰樹林への遷移は、一般に、陰樹種子の侵入と発芽、実生の定着、稚樹の成長、林冠優占種の交代といった過程を経て進行する。陰樹種子の侵入はそれを食糧とするネズミなどの動物によって行われる。林床は植物のエネルギー源である光量が非常に少ないため、実生が定着するためには耐陰性が重要となる。また、林内は、林冠木の枯死により生じた明るい場所 (林冠ギャップ) や林内の植物に被陰された暗い場所など、森林構造に依存した林内の光微環境が存在する。特に、晴天時の林内には直達光が入射してできる木漏れ日 (陽斑) が観察され、きわめて不均一な光分布が存在し、時間的にも空間的にも複雑に変化する。このような光の不均一性は林内に自生する植物の成長や分布、さらに遷移過程にも大きな影響を与えていると考えられる (可知, 1987; Washitani and Tang, 1991)。つまり、より良い光微環境下に生育する稚樹は、より速く樹高を増して林冠に達し、その様な場所から林冠優占種の

*筑波大学第二学群生物学類 (現 筑波大学第二学群生物学類) **筑波大学生物科学系

交代が行われ、陽樹林から陰樹林への遷移が進行すると考えられる。

現在までにシラカシ実生の耐陰性に関しては、人工被陰下での研究（遠藤・及川，1985；Takenaka，1986）や林床のギャップの光環境に対する馴化（可知ら，1987）に関する研究が行われている。その結果、シラカシ稚樹が相対光量子密度の数パーセント下でもプラスの光合成生産をあげることが示された。また、滝川（1990）はアカマツ林床の微気象環境とシラカシ実生の光合成の季節変化を調査して、遷移過程にあるアカマツ林床の微気象環境は春の一時期を除いて、陰樹であるシラカシ実生にとってさえ非常に厳しいものであり、特に夏の林床は暗く気温も高いため、シラカシ実生の日積算光合成量は冬に続く負の値を示すことを報告している。これらの研究は、遷移過程の初期段階に必要な実生の定着に焦点を当て、その生理生態学的メカニズムを明らかにしたものである。しかしながら、稚樹の成長過程についての報告は少なく、林内に自生するシラカシ稚樹の成長特性の調査を、光微環境を中心とした微気象学的要因の測定と同時に行う必要がある。

本研究では、アカマツ林内の低・中木層を構成するシラカシ稚樹の成長特性をその場の微気象環境、特に光微環境との係わりで解析し、遷移の機構を考察した。そこで、アカマツ林内の光の水平分布と垂直分布の調査を行って、林内の光微環境を評価すると共に、シラカシ稚樹の樹冠直上の相対光量子密度とシラカシ稚樹の樹高成長や肥大成長、葉面積成長などの係わりを調査した。また、アカマツ林冠木の毎木調査から樹高成長速度を求め、シラカシ稚樹の樹高成長速度と比較して、アカマツ林からシラカシ林への遷移過程を考察した。

II 材料と方法

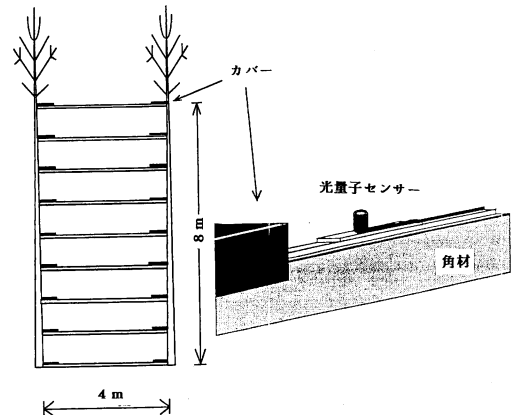
1) 調査地概要

筑波大学水理実験センター（茨城県つくば市天王台）南側のアカマツ林に調査地を設定した。この林は樹齢およそ30年の人工林で総面積は1.7haである。1992年1月の毎木調査による林分密度は66本/400m²、平均樹高は13.1m、平均胸高直径(DBH)は

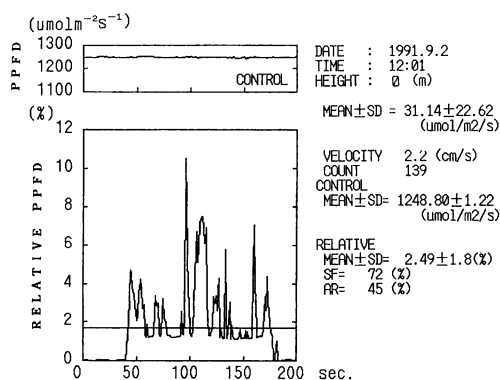
13.7cmであった。また、この林は1980年より下刈りが中止されているため、林内には様々な植物が侵入し定着している。低木層（0.6～5m）の主要な構成種はシラカシ、コナラ、ヤマウルシ、ヒサカキ、ヤマツツジであり、また草本層（0.6m以下）はアズマネザサ、チヂミザサが優占し、シラカシやコナラの実生も多く見られる（山下・林，1987）。低木層の上の地上80cmで撮影した全天写真の解析から求めた林冠の被覆率はおよそ52%であった（滝川ほか，1988）。

2) アカマツ林内の光微環境の測定

林内の光の垂直分布・水平分布を知るために、隣接する2本のアカマツの幹に地表から高さ8mまで1m間隔で、長さ4mの角材を水平に渡し、その上を光量子センサー（KIS-25，小糸工業；散乱円盤，φ1cm；90%応答速度，500us；測定波長範囲，400-700nm）を移動させて光量子密度（PPFD）を測定した（第1図）。光量子センサーは角材の端に取り付けられた黒色の覆いから出て、3m移動して再び他端の覆いに入る。センサーの移動は手動で行い、移動時間は約3分である。各高さ毎に1秒間隔で約180点PPFDを測定した。地上1mから8mまで



第1図 アカマツ林内での光微環境測定の模式図
2本のアカマツ幹に長さ4mの角材を水平に渡し、その上に乗せた光量子センサーを移動させて光合成に有効な波長域（400-700nm）の光量子密度を測定。角材の両端につけた黒いカバーは、光量子センサーの位置決め用の目印。



第2図 光の水平分布の解析例

1991年9月2日の測定例。1秒間隔で200秒間データロガーに記録した光量子密度(PPFD)をパーソナルコンピュータのディスプレイ上に再現したものの、前半約40秒と後半約15秒間の相対PPFD 0の部分か、位置決め用の黒いカバーの下にあったことを示す。上は林冠上の光量子密度。

は8個のセンサーを同時に移動させてPPFDを測定し、引続き地表での測定を行った。また、林内に設置された14mのタワー上で林冠上のPPFDも測定して対照とした。測定はいずれも快晴日の昼間に行い、1991年9月2日に3回、11月5日に5回、11月7日に6回、1992年2月9日に20回、4月4日に7回測定した。測定データはデータロガー(THERMODAC-E, 江藤電気)のメモリーに記録した。測定後、データロガーを研究室に持ち帰りRS232C通信によりマイクロコンピュータのフロッピーディスクに記録した。マイクロコンピュータの画面に各高さ毎のPPFDの分布を再現させて、その上に散乱光よりもやや強いと思われる値のラインを引くことで陽斑と散乱光とを区別して、陽斑の頻度や陽斑の平均PPFDを計算した(第2図)。

また、林内の光微環境の日変化を明らかにするために、2本のアカマツ間の中央に光量子センサーを固定して、1991年11月25日午前0時から27日午前0時にかけて連続測定した。また、12月5日の曇天時に成長特性の調査(次項参照)に用いたシラカシ稚樹59個体それぞれの樹冠直上で、約80点づつPPFDを測定して、その平均値をその稚樹の光微環境の指

標とした。

3) シラカシ稚樹の成長特性

アカマツ林床に生育するシラカシ稚樹59本(樹高25~803cm)を選び、その樹高と胸高直径(樹高130cm以下の稚樹については地上10cmの根本直径)を1991年4月中旬から11月中旬まで、1~数週間毎に25回測定した。樹高を正確に測定するために次のように行った。すなわち、1m以上の稚樹には、春に樹高よりやや短い極細のステンレス製ワイヤー(φ0.4mm)を稚樹の頂芽に結んでおもりを付けて垂直に垂らし、地面からおもりまでの距離を測定して樹高を求めた。1m以下の稚樹は1m物差しで直接樹高を測定した。胸高直径もステンレス製ワイヤー(φ0.8mm)を用いて幹の周長を測定して、幹の断面が円であると仮定して直径を求めた。頂芽については新葉の展開時期も記録した。年間の葉面積成長量を求めるために、春に予め樹高60cmから365cmまでのシラカシ稚樹11個体の全ての枝(計654本)にマーキングした。10月以降に各々の葉の長さ(LL)と幅(LW)を測定して、予め林内に自生する稚樹で得られた個葉の長さとの積と葉面積(LA)との間の回帰式から、葉面積成長量を推定した。その式を下に示す。

$$LA(\text{cm}^2) = 0.63 \cdot LL(\text{cm}) \cdot LW(\text{cm}) + 0.25$$

$$(r^2 = 0.94)$$

また、アカマツ林外に街路樹として植栽されている樹高180cmから314cmのシラカシ稚樹10個体についても、樹高と胸高直径を林内の稚樹と同様に測定して、光環境の全く異なる林内のシラカシ稚樹の成長様式と比較して、光微環境が稚樹の成長に与える影響を考察した。

4) アカマツ林冠木の毎木調査

林内に設けられた400m²(20m×20m)のコドラート内のアカマツ(66本)の樹高と胸高直径(DBH)の測定を1992年1月29日に行った。樹高の測定にはブルーメライス(BL6,CARL LEISS)を使用した。1985年10月の調査結果(山下・林, 1987)と比較して、年間の枯死率と樹高成長速度を求めた。

III 結果

1) アカマツ林内の光微環境

(1) 日変化

隣接する2本のアカマツ間の中央の高さ2 mと8 m, そして林冠上に固定した光量子センサーで1991年11月25日に測定したPPFDの日変化を第3図に示した。林冠上のPPFDはきれいなsin二乗曲線を描き、この日が快晴の一日であったことが分かる。南中時には $570\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ の最大値を示した。また、林内には林冠ギャップを通過する直達光(陽斑)が頻繁に出現した。特に、高さ8 m(第3図の□印)の正午には樹冠上のPPFDの44%に相当する直達光が記録された。このことは、林内の光微環境を把握する上で直達光の評価が重要となることを示している。また、日積算PPFDは全般的に高さが増すほど大きな値になった。

(2) 水平・垂直分布

1992年4月4日に、隣接するアカマツ間を光量子センサーを移動させてPPFDを測定し、その値から各高さ毎の相対積算PPFD(第4図a)と陽斑の頻度、それに陽斑の平均PPFD(第4図b)を求めた。地表面での相対積算PPFDは8.4%, 陽斑の頻度は33%, 陽斑の平均PPFDは $171\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ であり、地上8 mではそれぞれ、23.9%, 59.7%, 390

$\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ となった。全般的に地表から上がるほど各々の値は増加し、より強い直達光がより頻繁に出現する傾向が見られた。また、1991年11月7日と1992年2月9日に行った測定からも、同様の傾向が観察された。

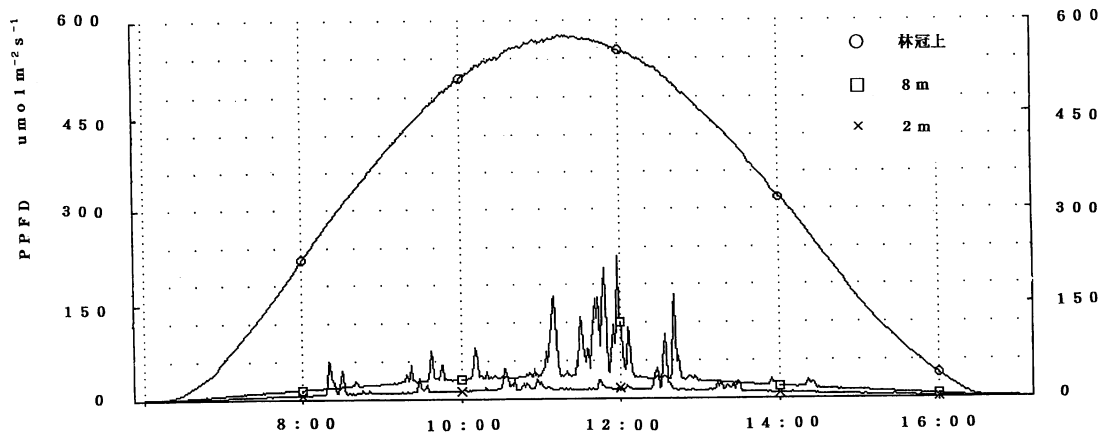
(3) 季節変化

第5図は1991年9月2日, 11月5日, 1992年2月9日, 4月4日の南中時前後約1時間に測定した各高さ毎の平均PPFDを示している。9月から11月にかけて林冠上のPPFDは $1207\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ から $557\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ に減少し, 11月から翌年の4月にかけて $1210\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ まで増加したことが分かる。そのような季節変化にともなって, 地表面の平均PPFDは9月から11月にかけて $24\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ から $14\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ に減少し, 翌年の4月には $103\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ まで増加した。また, 反対に平均相対PPFDは9月の1.9%から11月の3.1%に増加し, 翌年の4月には8.9%に達した。

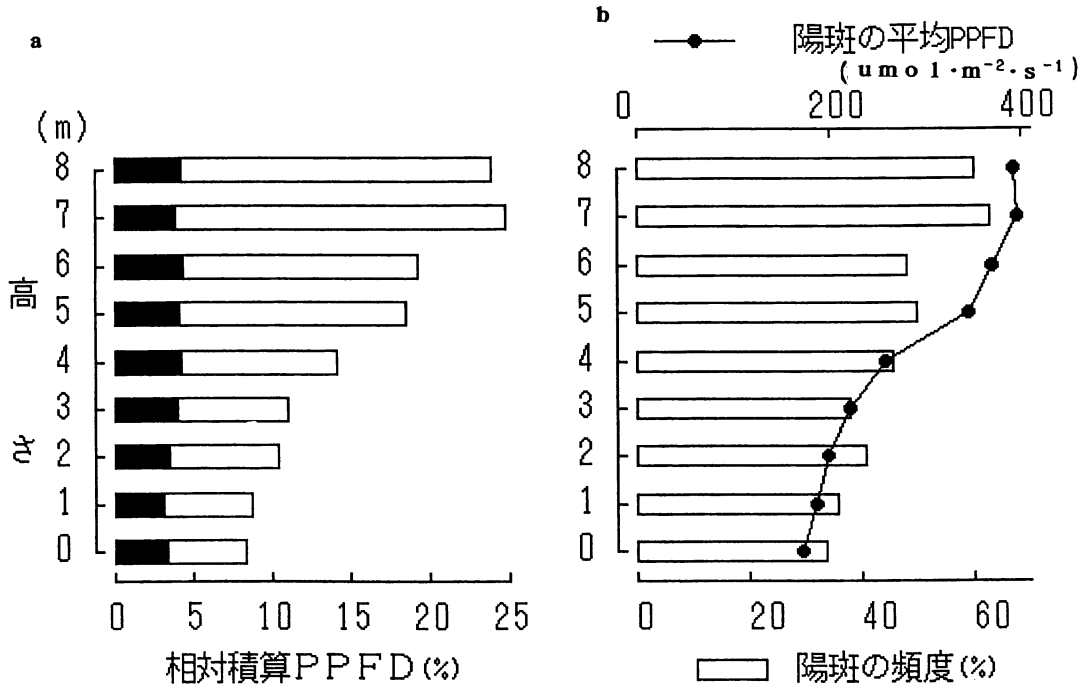
2) シラカシ稚樹の成長特性

(1) 成長パターン

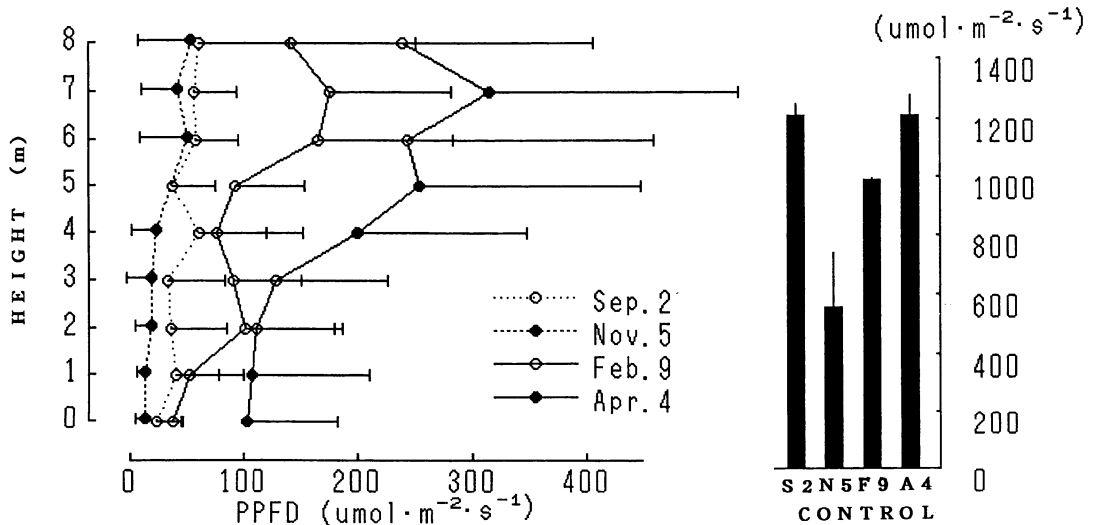
樹高成長は、第6図に示すように、全般的に5月中旬頃から始まり、10月以降には止まった。成長の良い稚樹は8月中旬に2回目の新葉展開(土用芽)を行い段階的に樹高成長した(第6図a)。肥大成長も全般的に5月上旬頃から始まり、連続的に増加



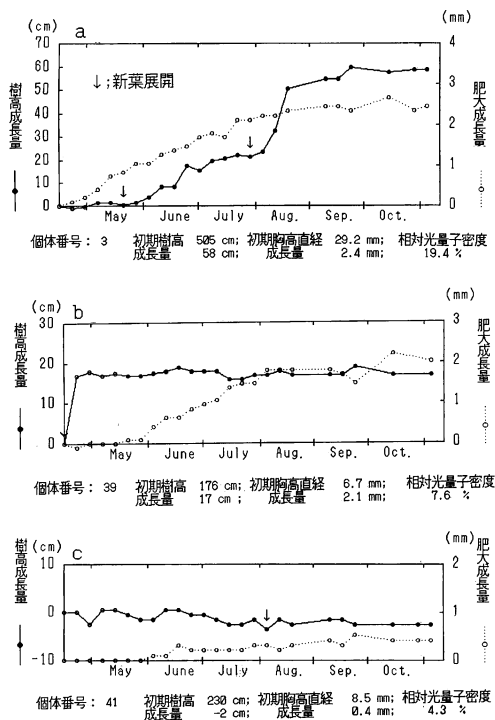
第3図 アカマツ林外と林内の光量子密度の日変化
測定日は1991年11月25日。



第4図 アカマツ林内の光量子密度の垂直分布
 測定日は1992年4月4日の南中前後約2時間。
 a) 相対積算光量子密度。白い部分は陽斑の相対積算光量子密度。
 b) 陽斑の平均光量子密度と陽斑の頻度。



第5図 アカマツ林内光微環境の季節変化
 季節別に測定されたアカマツ林内の光量子密度の垂直分布。いずれの値も晴天日の南中前後の測定値。横線は標準偏差を表す。



第6図 シラカシ稚樹の樹高成長と肥大成長の季節変化

- a) 光微環境が良好で、大きな成長を示した稚樹。新葉も5月と7月に展開。樹冠直上の相対光量子密度は19.4%。
 b) 光微環境が中程度で、中程度の成長を示した稚樹。新葉は4月に一回だけ展開。樹冠直上の相対光量子密度は7.6%。
 c) 光微環境が悪く、成長が極僅かしかかった稚樹。新葉は8月に一回だけ展開。樹冠直上の相対光量子密度は4.3%。

して10月以降には止まった。新葉の展開は速い稚樹では4月中旬頃にはすでに始まっており(第6図b)、12月に測定した稚樹の樹冠直上の相対PPFDが4.3%で非常に暗い光微環境下の稚樹(第6図c)ではかなり遅く、8月に入ってから始まった。当年枝の成長の時期、回数は個体により、また同一個体内でも芽の付いている高さにより異なることが観察された。肥大成長が樹高成長に先行する稚樹(第6図

a) や、その反対の稚樹(第6図b)もあった。調査した59個体のシラカシ稚樹では、肥大成長が樹高成長に先行する稚樹の方が多く観察され、樹高の低い稚樹ではその逆になる稚樹が多くみられた。また、林外のシラカシ稚樹は全て樹高成長が肥大成長に先行し、しかも土用芽を展開する稚樹が多く、中には3回樹高成長を行った稚樹もあった。

林内の59個体の稚樹のうちの3個体が春に、幹に侵入したキクイムシの一種の幼虫に食べられて、侵入を受けた場所から上部が枯死した。また、林外の稚樹は全て、春と秋に多くのアリマキの寄生を受け、そのうち3個体は12月頃から枝が枯れ始め、翌年には個体全体が枯死した。このアリマキの寄生は林内のシラカシ稚樹には全く見られなかった。

(2) 初期樹高と樹高成長・材積成長との関係

測定開始時(1991年4月)の樹高と年間の樹高成長量との関係を第7図aに示し、樹高と材積($DBH^2 \times$ 樹高)成長量の対数値との関係を第7図bに示した。林内のシラカシ稚樹(第7図、●印)の測定開始時の樹高が大いほど、年間の樹高成長量と材積成長量は増加する傾向が認められたが、かなり大きなばらつきも観察された。回帰式から得られたシラカシ稚樹の年間樹高成長量は初期樹高(H)の6.9%に相当した。それぞれの回帰式を下に示す。

$$\text{樹高成長量 (cm/yr)} = 0.069 \times H \text{ (cm)} + 2.0 \quad (1)$$

$$r^2 = 0.48$$

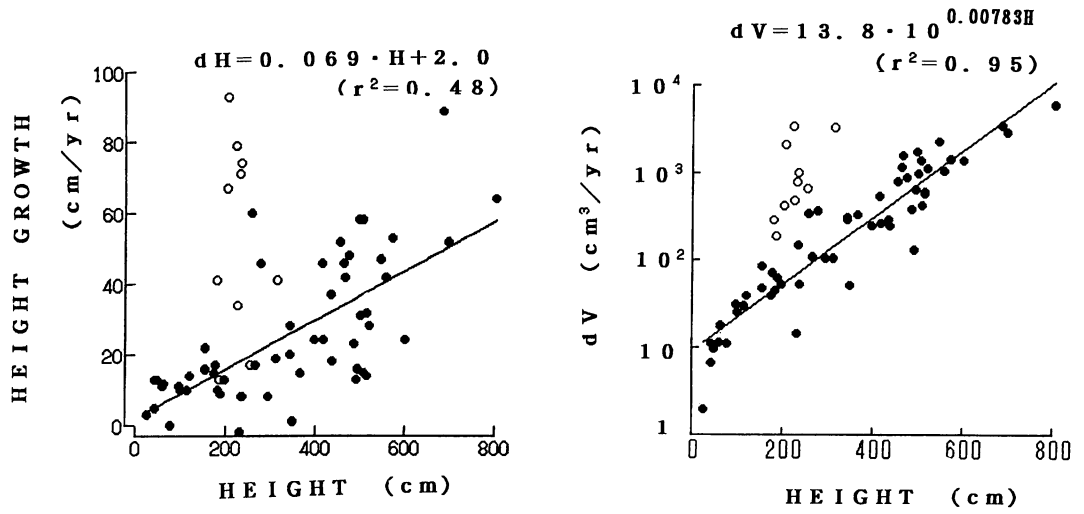
$$\text{材積成長量 (cm}^3\text{/yr)} = 13.8 \times 10^{0.00783H}$$

$$H, \text{ 樹高 (cm)} \quad r^2 = 0.95$$

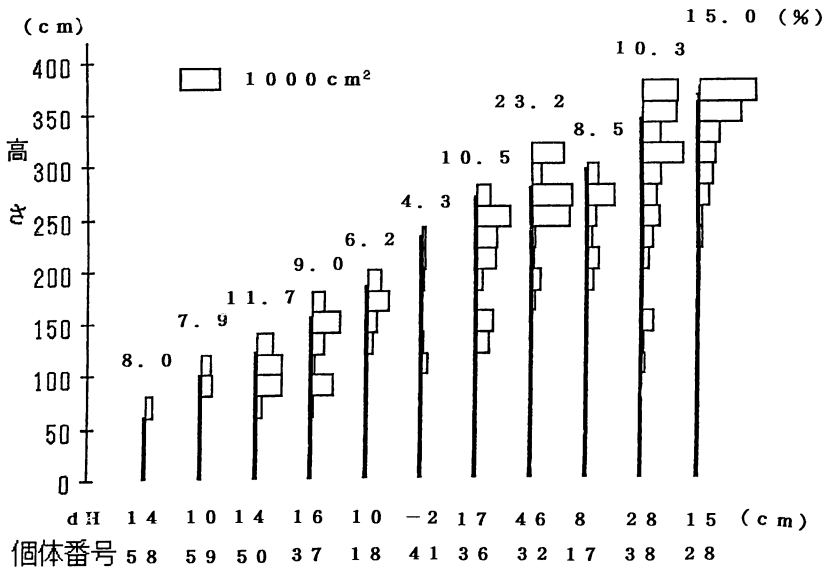
また、林外のシラカシ稚樹(第7図、○印)の年間樹高成長量や年間材積成長量は、ほぼ同一樹高の林内の稚樹よりも大きな値を示した。

(3) 光微環境とシラカシ稚樹の成長特性

春に予め枝毎にマーキングしたシラカシ稚樹11本の葉面積成長量と樹高成長量を第8図に示した。また第1表はそれをまとめたものである。葉面積の成長量は全般的に樹高の高い個体ほど大きくなる傾向が見られた。しかし、樹冠直上の相対PPFDが4.3%である初期樹高230cm(個体番号41)の稚樹では樹



第7図 シラカシ稚樹の初期樹高と年間成長量との関係
 a) 初期樹高と年間樹高成長量との関係 b) 初期樹高と年間材積成長量との関係
 図中の黒丸 ($n=59$) はアカマツ林内のシラカシ稚樹を表し、白丸 ($n=10$) は街路樹として
 植栽されたシラカシ稚樹を表す。図中の回帰直線は林内のシラカシ稚樹のみで求めた。



第8図 シラカシ稚樹の個体別の葉面積成長量の垂直分布
 垂直の黒棒は初期樹高を表し、上の数字は稚樹の樹冠直上の相対光子密度（1992年12月
 測定）を示す。

第1表 アカマツ林内のシラカシ稚樹の成長特性

個体番号	初期樹高 (cm)	初期 DBH (mm)	新葉展開数(枚), (葉面積成長量 cm ²)	相対 PPF _D (%)
58	60(9)	6.9(0.6)	12(179)	8.0
59	99(19)	7.5(1.1)	20(516)	9.0
50	121(14)	9.3(1.0)	120(1816)	7.9
37	154(16)	4.8(2.2)	119(1932)	9.0
18	183(10)	7.2(1.3)	84(1228)	6.2
41	230(-2)	8.5(0.4)	32(331)	4.2
36	267(17)	12.3(1.1)	128(2956)	10.5
32	276(46)	14.8(2.6)	298(3342)	23.2
17	294(8)	12.2(1.2)	97(1637)	8.5
38	343(28)	19.1(1.3)	246(5056)	10.3
28	365(15)	19.2(1.8)	244(4049)	15.0

括弧内は成長量を示す。樹冠直上の相対 PPF_D は 1991年12月の測定値。

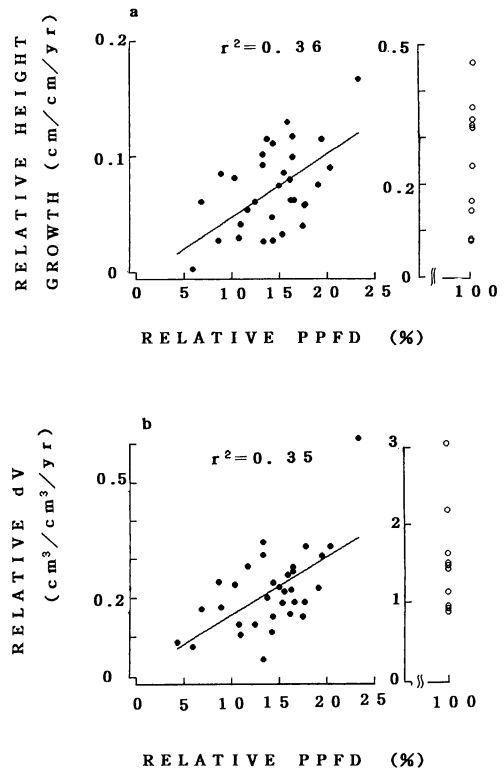
高成長が止まり、葉面積成長量は331cm²にすぎず、初期樹高60cmで相対 PPF_D8.0%の稚樹（個体番号58）について低い葉面積成長量しかささなかった。また、ほぼ同じ樹高（個体番号32と17）の稚樹でも、樹冠直上の相対 PPF_D が23.2%と8.5%というように光微環境が大きく異なると、光微環境の良い前者は後者よりも樹高成長量が5.8倍、葉面積成長量が2.0倍、当年枝数が1.4倍になるなど、シラカシ稚樹周辺の光微環境が稚樹の成長に大きく影響を与えていることが明らかになった。

そこで、樹高160cm以上のシラカシ稚樹33個体の樹冠直上の相対 PPF_D に対する相対樹高成長（第9図a）と相対材積成長（第9図b）の関係を調べたところ、いずれも正の相関が見られた。

また、林外（相対 PPF_D100%）のシラカシ稚樹の相対樹高成長や相対材積成長は第9図の右側に示したように、林内のシラカシ稚樹よりもはるかに高い値を示した。

3) アカマツ林冠木の樹高成長

アカマツ林内に設けられた400m²のコードラート内の林冠を構成していたアカマツ個体は1985年10月には110本あったが、6年後の1992年1月には66本に減少した。従って、アカマツの個体数が指数関数的に減少したとすると、



第9図 シラカシ稚樹の樹冠直上の相対光量子密度との関係
 a) 相対光量子密度と相対樹高成長速度との関係
 b) 相対光量子密度と相対材積成長速度との関係
 図の右側に、街路樹として植栽されたシラカシ稚樹の値を対照として示す。

$$66/110 = \exp(-k \cdot 6)$$

$$k = -1/6 \cdot \ln(66/110)$$

$$= 0.0851$$

となる。ここで k は年枯死率を表している。この結果からアカマツの枯死率は年8.5%となる。したがって、1985年から t 年後のコードラート内のアカマツ個体数 (N_t) は次式で表せる。

$$N_t = 110 \exp(-0.0851t) \quad (2)$$

また、平均樹高は10.5mから13.1mに増加し、平

均 DBH は11.8cm から13.7cm に増加した。年間樹高成長量は平均37cm となり、これは(1)式で表した林内に自生する樹高508cm のシラカシ稚樹の樹高成長量に相当した。また、1992年に生存していたアカマツ個体の1985年10月当時の平均樹高は10.9m であったが、1992年1月には13.1m に増加した。この6年間枯死しなかったアカマツの樹高成長量は0.85~3.60m (平均 2.17 ± 0.74 m) であり、かなり大きなばらつきを示した。しかも1985年10月当時の樹高と、この6年間の樹高成長量との間には有意な相関は見られなかった。年間樹高成長量は平均33cm となり、これは(1)式で表した林内に自生する樹高447cm のシラカシ稚樹の樹高成長量に相当した。

IV 考 察

1) アカマツ林内の光微環境とシラカシ稚樹の成長特性

アカマツ林内にはアカマツ林冠木の枯死により生じた明るい場所(林冠ギャップ)や林内の植物の樹冠に被陰された暗い場所など、森林構造に依存した非常に不均一な林内光微環境が存在した。例えば、調査に用いた59個体のシラカシ稚樹の樹冠直上の相対 PPF_D は4.3%~23.2%と、実に6倍近い開きが観察された。また、林冠ギャップ下にある樹高276cm のシラカシ稚樹の樹冠直上の相対 PPF_D は23.2%であったが、それは同じ時期の地上8m における相対 PPF_D (9.8%) の倍以上の値である。また、中木層の常緑樹の樹冠に被陰された樹高348cm の稚樹の樹冠直上の相対 PPF_D は5.9%であった。このように、シラカシ稚樹の光微環境は稚樹の生育する場所ごとに、非常に異なることが明らかになった。また、このような光微環境のばらつきはシラカシ稚樹の成長に影響を与えることが予想され(第8図、第1表)、調査した59個体のシラカシ稚樹はこの1年間にさまざまな成長パターンを示した(第6図)。そして、樹高がほぼ同一でも、樹冠直上の相対 PPF_D が大きな稚樹ほど、樹高成長や材積成長が増加する傾向が認められた(第9図)。

また、晴天時の林内には直達光が入射してできる木漏れ日(陽斑)が多く観察され、林内のきわめて

不均一な光分布の主な原因となっていた。この不均一な光分布は太陽高度の日変化や季節変化、また林内構造の季節変化などにより時間的にも空間的にも複雑に変化した。本研究では隣接する2本のアカマツ間(4m)の PPF_D の水平分布、垂直分布の測定から、アカマツ林内は地表からの高さが増すにつれ草本層、低木層の植物による被陰が減少するため、より強い直達光がより頻繁に出現し、相対積算 PPF_D も増加する傾向が観察された(第4図)。このような林内の光の垂直分布から考えて、シラカシ稚樹の樹高が高くなるにつれて、より良い光微環境の獲得につながるものと考えられる。事実、樹高の高い個体ほど年間の樹高成長量や材積成長量が増加する傾向が観察された(第7図)。また、シラカシ稚樹の年間樹高成長量は初期樹高の約7%に相当し(式1)、年毎に樹高を増す傾向を示した。

以上のことから、アカマツ林内に自生するシラカシ稚樹は年毎に樹高を増し、より高い場所に多くの新葉を展開して、より良い光微環境を獲得すると考えられる。また、光微環境の良い林冠ギャップ下に生育するシラカシ稚樹の樹高成長が大きいことから、林冠ギャップ下のシラカシ稚樹が他の場所の稚樹よりも速くアカマツの林冠に達することが予想される。そして、そのような場所から林冠優占種が入れ替わり、シラカシ林への遷移が進行すると考えられる。

2) アカマツの樹高成長とシラカシ林への遷移

次に、林冠を構成するアカマツの樹高成長速度とシラカシ稚樹の樹高成長速度とを比較した。すなわち、シラカシ稚樹の樹高成長がほぼ指数関数的(第7図a参照)であったのに対して、アカマツの樹高と樹高成長量との有意な関係は見られなかった。つまり、アカマツの年間樹高成長量を林冠の上方向への成長速度とすると、約5m以上のシラカシ稚樹の樹高成長速度は林冠の上方向の成長速度よりも大きくなることが予想された。また、コドラート内のアカマツの個体数が自然間引きにより、6年間で110個体から66個体まで減少したことを考えると、光をめぐるアカマツ間の競争が林冠の成長にも影響していることが予想される。

アカマツ林の将来の変化を予測するために、アカ

マツの年間樹高成長量を37cmと仮定して、1式と2式を用いてアカマツの樹高成長や林分密度の変化と、シラカシの樹高成長の変化を計算した。その結果、1991年の時点で樹高5mのシラカシ稚樹がアカマツの林冠に達するのは21年後の2012年で、そのときのアカマツの平均樹高は20.9mで林分密度は12本/400m²となった。しかし、この計算では、2011年におけるシラカシ稚樹の樹高成長量は140cmとなるが、実際のシラカシ稚樹の当年枝の伸張量が1m以上になることは観察上考えにくい。また、アカマツの樹高成長に伴う光微環境の変化やその他の様々な要因を考慮する必要があるため、ここで得られた値は正確な予測には程遠いが、一応の目安としてシラカシ林への遷移は20年以上かかると予想される。

3) アカマツ林内の光微環境の季節変化とシラカシ稚樹の光合成生産

滝川(1990)はアカマツ林床の微気象環境が、春の一時期を除いてシラカシ実生の生育にとって非常に厳しいものであると報告している。特に、夏の林床の暗さや気温の上昇によるシラカシ実生の呼吸の増加のため、日積算光合成量は冬に続く負の値を示すことなど、シラカシ実生の光合成の季節変化特性を明らかにした。

本研究においても林内の光微環境の季節変化が明らかになった(第5図)。すなわち、早春の林内は年間で一番明るく、地表面でさえ南中時前後の平均PPFDの値は103 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 、陽斑の頻度は66%であり、また、地上7mでの相対PPFDは26%にまで達し、それぞれ年間で一番大きな値を示した。シラカシ稚樹はこの期間に活発な光合成生産を行っていることが予想される。また、落葉樹の葉がまだ展開していないこの期間に光合成生産を行えることは、シラカシの常緑性の重要性を示すものである。

5月から6月にかけて林冠を構成するアカマツや低木層、草本層の植物が新葉を展開するためほとんどの光が遮られ、9月の地表面のPPFDは23 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ まで減少した。滝川の報告から、シラカシ実生の夏季における光合成生産の極端な低下が冬季の光合成生産の低下と共に実生の定着を制限している可能性が示されたが、本研究では、シラカシ実生が

樹高成長することで、より良い光微環境を獲得できることが示され、夏季における気温の上昇による呼吸量の増加に耐え得る可能性が示唆された。

11月に入ると、林内のコナラなどの落葉樹の落葉が始まり、さらにアカマツの林冠の葉量も減るため、林内の相対PPFDは増加する。しかし、林冠上のPPFDが減少するため、地表面のPPFDは14 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ まで低下し、年間で一番低い値を示した。このことからアカマツ林内は冬至頃に一番暗くなると予想される。滝川は秋の光合成能力の回復によりシラカシ実生の光合成生産が一時的に増加することを示したが、この光合成能力の回復が維持呼吸の大きな稚樹の光合成にどれほど影響するか定かではない。

冬至以降、林冠のアカマツの葉量がさらに減少したうえ、落葉樹の落葉も完全に終わり、さらに林冠上のPPFDが増加してくるので、2月における地表面のPPFDは37 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ まで増加して、9月よりも明るくなった。滝川は冬季には気温が低下して、シラカシ実生の光合成生産が負になると報告しているが、樹高の大きな稚樹には陽斑が多く当たることで葉温が上昇すると考えられ、冬季の光合成生産も行われるかもしれない。

いずれにせよ、林内光微環境の複雑な季節変化により、実生とは異なるシラカシ稚樹の光合成の季節変化が予想され、今後それを明らかにするために、シラカシ稚樹の光合成特性の季節変化の測定を気温やCO₂濃度などの各種微環境条件の測定と同時に行う必要がある。

文 献

- 遠藤明男・及川武久(1985):生育光条件を異にするシラカシ幼樹の冬季の光合成・蒸散特性,日本生態学会誌, 35, 123-131.
- 可知直毅(1987):照葉樹林の動態解析に対する生理生態学的アプローチ,群落研究, 4号, 1-8.
- 可知直毅・河合佐知子・古川昭雄(1987):林床の光環境に対する光合成特性の馴化,文部省科学研究費研究報告書『植物の物質生産・再生産過程の温度および光環境に対する馴化・適応の研究』, 33-46.
- 滝川英丈(1990):アカマツ林床の微気象環境とシラカシ実生の光合成の季節変化,筑波大学環境科学研究科

- 修士論文, 38p.
- 滝川英文・岡本克俊・及川武久 (1988) : 播種実験による筑波地区でのシラカシの発芽と実生の動態, 日本生態学会関東地区大会講演要旨集, p11.
- 宮脇 昭 (1977) : 『日本の植生』学習研究社, 535p.
- 山下寿之・林 一六 (1987) : 茨城県筑波におけるアカマツ林からシラカシ林への遷移過程の解析, 筑波大学農林技術センター演習林報告, 3号, 59—82.
- Takenaka, A. (1986) : Comparative ecophysiology of two representative *Quercus* species appearing in different stage of succession. *Ecol., Res.*, **6**, 29—140.
- Washitani, I. & Tang, Y. (1991) : Microsite Variation in Light Availability and Seedling Growth of *Quercus serrata* in a Temperate Pine Forest. *Ecol., Res.*, **6**, 305—316.