

## 科学研究費助成事業 研究成果報告書

平成 29 年 6 月 7 日現在

機関番号：82105

研究種目：基盤研究(C) (一般)

研究期間：2014～2016

課題番号：26450212

研究課題名(和文) 下層植生が繁茂する強度間伐地での正の植物間相互作用を介した広葉樹更新メカニズム

研究課題名(英文) Natural regeneration of broad-leaved tall tree species and positive plant-plant interactions in dense understory vegetation beneath canopy gaps created by heavy thinning

研究代表者

八木 貴信 (Yagi, Takanobu)

国立研究開発法人森林総合研究所・九州支所・主任研究員

研究者番号：90353888

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 3,900,000円

研究成果の概要(和文)：林冠ギャップによる林冠階層構造不均一性が森林下層での植物間相互作用に与える影響を明らかにするため、列状間伐された壮齢カラマツ人工林の伐列で、ウダイカンバの天然更新稚樹と繁茂する下層植生との競合を、その上空の林冠疎開状況と関連づけて調査し、ウダイカンバ稚樹の樹形発達を3年間追跡した。その「地上幹長-幹基部直径関係」の3年間の推移から、ウダイカンバ稚樹は下層植生を完全に脱出した個体でしか地上幹長が増加しないこと、肥大より伸長を優先させた成長パターンを示すことがわかった。今後、このような成長パターンを、上空の林冠状況と関連づけ、ウダイカンバ稚樹の成長に最適なギャップ特性について解析を進めていく。

研究成果の概要(英文)：The competition between naturally regenerated saplings of monarch birch, a deciduous tall tree species, and the dense understory vegetation beneath canopy gaps created by line thinning was investigated in a Japanese larch plantation and related to the canopy condition above each sapling. Architectural development of the saplings was tracked for 3 years, and the pattern was analyzed allometrically. The analysis of the relationship between plant length and the trunk basal diameter of the saplings revealed that in monarch birch saplings, the growth in plant length is observed only in the saplings that have completely outgrown the neighboring understory vegetation. The analysis also revealed that the architectural development of the saplings is more oriented to extension growth than to cambial growth. These results will be related to the canopy condition of each sapling in my future analysis, which will explore the optimum conditions of canopy gap for the growth of monarch birch saplings.

研究分野：森林生態学

キーワード：植物間相互作用 樹形発達 高木性広葉樹 林冠ギャップ 下層植生 混交林化 天然更新施業 列状間伐

### 1. 研究開始当初の背景

林冠ギャップは後継木の更新が生じる森林動態上の重要な場だが、実生がギャップ形成で好転した光環境を享受できるチャンスは実は小さい。ギャップでは光環境の好転で下層植生が急速に繁茂し、地表付近の光環境は急速に悪化する。それゆえ、繁茂する下層植生との競争に打ち勝ち、好転した光環境を享受できるのは、ギャップ形成前から林床に待機していた陰樹の前生実生と、ギャップ形成直後に侵入した成長の速い陽樹の後生実生だけだと考えられている (Royo and Carson 2006)。

しかしこのような従来のスキームには抜け落ちた視点がある。植物間には正の相互作用 (助け合いの関係) もあるにも関わらず、従来のスキームでは負の相互作用 (競争) しか考慮されていない。例えば、近年注目されつつある正の相互作用の一種、間接促進 (indirect facilitation、図1) は、上層木あるいは中層木による庇圧が、後継木侵入の第一の阻害要因である下層植生の繁茂を抑え、後継木の实生定着を促進する現象である (Callaway 2007)。間接促進が働けば、後継木の侵入は、ギャップ形成直後に終了するのではなく、その後もしばらく継続するはずで、ギャップへの後継樹侵入のチャンスは大きく拡がることになる。

私たちは、林冠ギャップにおける後継木更新の方法は多様で、ギャップ形成後に後継樹が侵入するチャンスは従来考えられているよりも大きいはずだと考えている。そして、この多様性の全貌理解には、植物間の負の相互作用である競争だけでなく、従来見落とされてきた正の相互作用にも注目する必要があると考えている。本研究では、正の相互作用の一種である間接促進に注目し、ギャップにおける後継樹更新の方法の多様性を示し、ギャップ更新における負だけでなく正の植物間相互作用の役割を明らかにすることを目指す。

Callaway, R.M. 2007. Positive interactions and interdependence in plant communities. Springer, Dordrecht.

Royo, A.A. and Carson, W.P. 2006. On the formation of dense understory layers in forests worldwide: consequences and implications for forest dynamics, biodiversity, and succession. *Canadian Journal of Forest Research* 36: 1345-1362.

### 2. 研究の目的

本研究は、強度間伐による人工林冠ギャップでの高木性広葉樹の更新過程を調査し、ギャップ更新での植物間相互作用の役割を、負の相互作用である競争だけでなく、正の相互作用である間接促進にも注目して明らかに

することを目的とする。

間接促進 (図1) では、ギャップ縁の上層木またはギャップ内の中層木による庇圧がギャップ内での下層植生の繁茂を抑制し、下層植生が繁茂していたら阻害されていたであろう侵入広葉樹の实生定着および稚樹成長を促進する。それゆえ、本研究では、ギャップ縁の上層木およびギャップ内の中層木が作り出す林冠階層構造不均一性が、下層での植物間相互作用に影響を与えることで、侵入広葉樹に更新セーフサイトをもたらすか否かを検討する。これは、稚樹成長に最適なギャップ特性を下層植生との競争を踏まえて明らかにすることでもあり、針広混交林誘導への最適間伐パターン発見にもつながる。

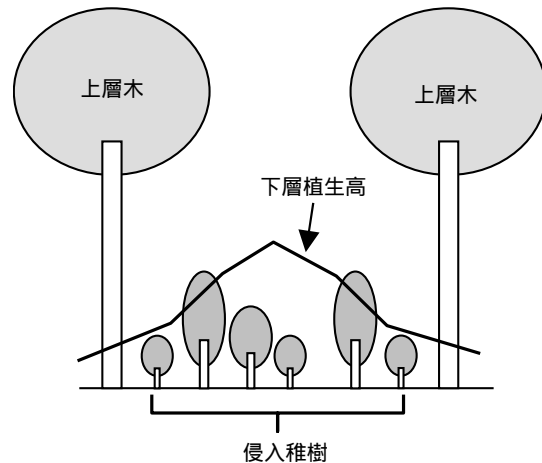


図1 間接促進  
林冠ギャップ下では上層木の庇圧が下層植生の繁茂を抑えることで侵入稚樹の定着が促進される。

この目的のために、本研究では3つのサブ目的を設定する。(1) 侵入稚樹の成長特性の評価、(2) 侵入稚樹周囲の下層植生状況の評価、(3) 侵入稚樹上空の林冠状況の評価、である。すなわち、(1) ギャップ縁の上層木またはギャップ内の中層木樹冠から距離の異なる地点に生育する広葉樹稚樹を対象に、その樹形成長を追跡する。その上で、(2) そこに見られたパターンを、各稚樹周囲の下層植生状況と総合し、稚樹と下層植生の競合状態を把握する。最後に、(3) 「稚樹とその周囲下層植生との競合状態」を稚樹上空の林冠状況と総合し、林冠状況の変異と下層での植物間相互作用との関係について検討する。

### 3. 研究の方法

本研究の調査は、奥羽山脈、岩手県北部の安比岳国有林内、列状間伐されたほぼ50年生の壮齡カラマツ人工林の伐採列で2014年から2016年の3年間に行った。調査地の標高は約860mで冬期には2mに達する積雪がみられる。列状間伐は調査開始5年前の2009年に実施された。調査開始当時、伐採列には、タラノキやクマイザサを主とする下層植生の繁茂がみられた。他方、伐採列に稚樹がもっとも多く出現した高木樹種はウダイ

カンバだった。有用高木樹種でもあるウダイカンバを標的樹種として選択した。

#### (1) 侵入稚樹の成長特性の評価

2014年夏に、樹形発達の見跡対象として、伐列に生育する樹高 50 cm 以上 250 cm 以下のウダイカンバ稚樹から無作為に 66 個体を選び出した。2014 年の成長がほぼ終了した晩夏以降、これらの稚樹の樹形特性として、樹高、地上幹長、幹基部直径、樹冠幅、樹冠厚、樹冠長を測定した(図 2)。加えて、稚樹の樹冠拡張特性として、稚樹の主幹先端部の伸長・分枝特性を測定した。2015 年、2016 年についても、成長がほぼ終了した晩夏以降、これらの成長特性を測定した。倒伏や病虫害による枯損や基部萌芽の発生時にはこれらについても記録を行った。

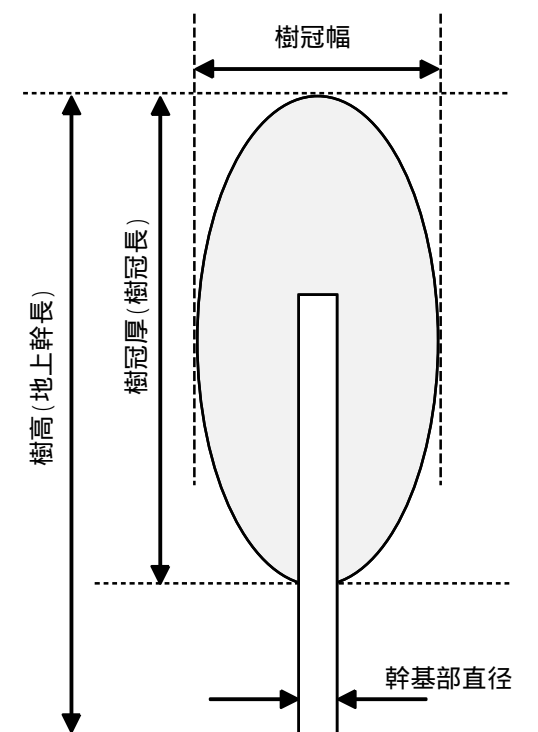


図 2 樹形特性に関する測定項目

#### (2) 稚樹の周囲下層植生の評価

2015 年と 2016 年の夏に、追跡個体の周囲下層植生について、被度、平均植生高、最大植生高、それを示した植物が木本であった場合にはその主軸伸長量などを記録した。また追跡個体の周囲下層植生との競合状態(周囲下層植生を脱出、ほぼ脱出、下層最上層を構成、被圧)についても記録した。

#### (3) 稚樹上空の林冠状況の評価

追跡個体上空の林冠状況を把握するため、2015 年の夏に、追跡個体の樹冠直上で全天空写真を撮影した。すなわち、全天空写真の撮影により、光環境だけでなく、上空の林冠ギャップサイズや追跡個体のギャップ内での位置についても記録した。個体が周囲下層植生を脱出していない場合には、追跡個体の

樹高に加え、下層植生を抜けた高さでの写真も撮影した。

以上に加え、列状間伐時の重機踏圧の影響把握のため、2016 年に追跡個体地際での土壌表面の硬度も測定した。

#### 4. 研究成果

上述の 3 年間の調査によって本研究の目的達成に必要なデータの取得を完了した。これらのデータは現在も解析の途中にあるが、これまでの解析で、(1) ウダイカンバ稚樹の樹形の基本特性を把握し、(2) その 3 年間の樹形発達パターンを周囲下層植生との競合状態と関連付けた。

##### (1) ウダイカンバ稚樹の樹形の基本特性

林冠ギャップの形成は下層光環境を改善し下層植生の繁茂をもたらす。それゆえギャップ下は競争をはじめとする激しい植物間相互作用の場になる。この相互作用には植物の形質が深く関わっているので(形質媒介相互作用)、植物の形質可塑性への理解は植物間相互作用の理解深化に不可欠である。下層植生の繁茂は光環境の垂直方向の不均一性を増加するので、植物個体の高さサイズに応じた形質可塑性のパターンが特に重要である。

ギャップ下に生育するウダイカンバ稚樹の樹形の基本特性を把握するため、調査 1 年目のデータを用いて稚樹の樹形変異を解析した。樹高に応じた樹形可塑性のパターンを明らかにするため、樹高に対する、幹基部直径、樹冠厚、樹冠幅のアロメトリー関係を回帰分析した。耐被陰態勢をとる能力など、陽樹と陰樹の形質可塑性のパターンは異なるはずであり、ウダイカンバは陽樹なので、ここで得られたウダイカンバ稚樹での結果を、SMATR プログラム(Warton et al. 2012)を用い、同じく冷温帯高木樹種だが陰樹のブナ稚樹の樹形アロメトリー(Yagi 2009)と比較した。

ウダイカンバ稚樹の樹形アロメトリーをブナ稚樹の樹形アロメトリーと比較することで、ウダイカンバ稚樹の樹形に見られる陽樹的特性を定量化できた(図 3)。ウダイカンバでは、ブナに比べて、幹直径:樹高の比、樹冠厚:樹冠幅の比のような樹形特性の樹高に応じた変異が小さく、ブナ稚樹に見られた「樹高増加にともなう耐被陰から被陰回避への樹形変化」が不明瞭だった。また特に樹高の低い個体同士で比較した時、ウダイカンバはブナに比べて、幹直径と樹冠幅が小さく、樹冠厚が大きいことがわかった。これは樹高の小さい被圧個体で、ウダイカンバはブナに比べて、肥大成長や樹冠の水平拡張より樹高成長を志向すると同時に、複層的葉群分布によって葉量を確保する傾向があることを示す。ウダイカンバ稚樹は、樹高の大小にかかわらず「常に被陰回避を志向する樹形変異」を示し、ここには早く下層を脱出しようとす

るウダイカンバの陽樹的性格が表れていると考えられる。

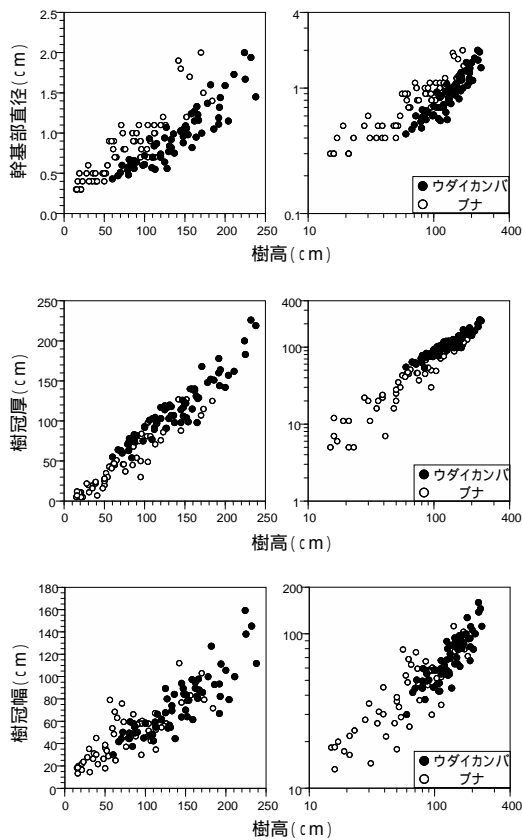


図3 ウダイカンバとブナの稚樹の樹形アロメトリーの比較

(2) ウダイカンバ稚樹の3年間の樹形発達に対する周囲下層植生との競合の影響

林冠ギャップ形成後、そこに更新してきた高木樹種やその他の植物の間には厳しい競合が生じ、樹木は樹形を変化させることでこの競合を生き抜いていると考えられる。競合の中での樹形戦略を明らかにするためには、競合状態の違いが樹形発達パターンに与える影響を明らかにする必要がある。

ウダイカンバ稚樹の競合下での樹形戦略を明らかにするため、ウダイカンバ稚樹の樹形発達を3年間追跡し、それに対する周囲下層植生との競争状況の影響を検討した。競争状況については、調査期間2年目の時点で、下層植生層を完全に脱出した個体を「脱出」、下層植生の最上層を抜け出しつつある個体を「準脱出」、下層植生の最上層を構成している個体を「最上層構成」、それ以外の個体を「被圧」として区別した。その上で、「地上幹長-幹基部直径のアロメトリー関係」が示す3年間の変化を競争状況の異なる個体間で SMATR プログラム (Warton et al. 2012) によって比較した。

各年度内のパターンについては、地上幹長と幹基部直径は競争状況にかかわらず正に相関した(図4)。他方、(地上幹長)/(幹

基部直径)の比は、「脱出」と「準脱出」個体では幹長が大きな個体ほど小さくなり、「最上層構成」個体では幹長とは無関係となり、「被圧」個体では幹長が大きな個体ほど大きくなった。すなわち、周囲下層植生に対して競争的に優位な個体では、幹長の大きな個体ほどズングリした幹形状を示した。他方、競争的に対等な個体では、幹形状は幹長と無関係になり、競争的に劣位な個体では、幹長の大きな個体ほどスリムな幹形状を示した。競争的に優位個体では、幹長が大きい個体ほど幹の肥大成長(物理強度や通導能力)への投資を高めているのに対し、競争的に劣位個体では、幹長が大きい個体ほど幹の伸長成長(被圧回避能力)への投資を高めていることが示された。

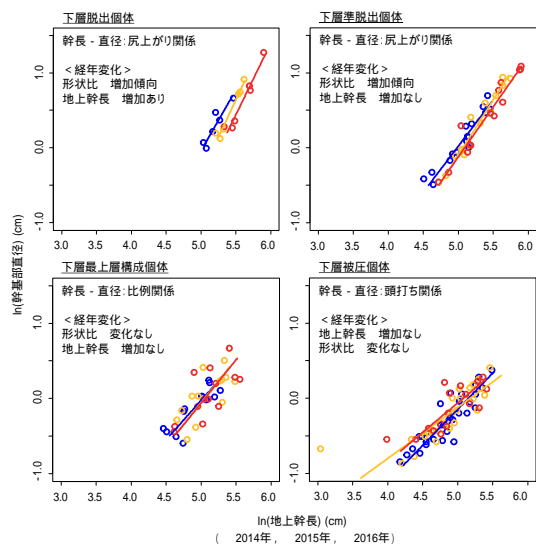


図4 ウダイカンバ稚樹の3年間の樹形発達に対する下層競合状態の影響

他方、年度間の変異については、「脱出」個体で年々、地上幹長が増加したのに対し、それ以外の個体では地上幹長に変化が見られなかった(図4)。また「脱出」と「準脱出」個体では、年々、(地上幹長)/(幹基部直径)の比が増加したのに対し、「最上層構成」と「被圧」個体ではこの比の変化が見られなかった。すなわち、下層植生層を抜け出せず、競争的に優位に立っていない個体(「最上層構成」と「被圧」個体)では、樹形の動きは大きく抑制されていた。また優位に立っている「脱出」個体であっても、幹形状は年々スリム化の傾向にあり、肥大より伸長志向の樹形成長を示していた。ウダイカンバ稚樹の樹形発達パターンは、下層の競争状況に大きく影響を受けており、生存能力よりも競争能力への投資を優先する陽樹の特徴を強く持つことが示された。

今後の展開については、稚樹上空の林冠状況の解析を進め、これまでの解析で明らかになった「ウダイカンバ稚樹とその周囲下層植生との競合状態の関係」と関連づけ、林冠ギャップによる林冠階層構造不均一性が下層

での植物間相互作用に与える影響、稚樹成長に最適なギャップ特性について検討を進める。このような間接促進に関わる研究は現状では植生的視点からのものが主であり、相互作用のプレーヤーの形質に注目した研究はまだ稀なことから、本研究の今後の解析結果には先駆的な価値が期待できる。

Warton, D. I., Duursma, R. A., Falster, D. S. and Taskinen, S. 2012. smatr 3– an R package for estimation and inference about allometric lines. *Methods in Ecology and Evolution* 3: 257–259.

Yagi, T. 2009. Ontogenetic strategy shift in sapling architecture of *Fagus crenata* in the dense understorey vegetation of canopy gaps created by selective cutting. *Canadian Journal of Forest Research* 39: 1186–1196.

## 5. 主な発表論文等

(研究代表者、研究分担者及び連携研究者には下線)

〔雑誌論文〕(計0件)

〔学会発表〕(計2件)

八木貴信、ギャップ下に更新したウダイカンバ稚樹の3年間の樹形成長、日本生態学会第64回大会、2017年3月14日～3月18日、早稲田大学早稲田キャンパス(東京都新宿区)

八木貴信、人工林冠ギャップ下におけるウダイカンバ稚樹の樹形アロメトリ、日本生態学会第62回大会、2015年3月18日～3月22日、鹿児島大学郡元キャンパス(鹿児島県鹿児島市)

〔図書〕(計1件)

八木貴信、北隆館、いろいろな冬芽の使い分け 芽構造の個体内変異とシユート伸長の可塑性 (冬芽と環境成長の多様な設計図、八田洋章編) 2014、110-133(340)

〔産業財産権〕

出願状況(計0件)

取得状況(計0件)

## 6. 研究組織

### (1) 研究代表者

八木 貴信 (YAGI, Takanobu)  
国立研究開発法人森林総合研究所  
九州支所・主任研究員  
研究者番号： 90353888

### (2) 研究分担者

清和 研二 (SEIWA, Kenji)

東北大学・農学研究科・教授

研究者番号： 40261474