

## 科学研究費助成事業 研究成果報告書

平成 30 年 5 月 24 日現在

機関番号：15301

研究種目：基盤研究(C) (一般)

研究期間：2015～2017

課題番号：15K07828

研究課題名(和文)ブナ林の重要な景観要素として捉えるササ群落の光環境順応メカニズム

研究課題名(英文)Acclimating mechanisms of dwarf bamboos dominating understory layers in a beech forest

研究代表者

坂本 圭児 (Sakamoto, Keiji)

岡山大学・環境生命科学研究所・教授

研究者番号：90205766

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 3,800,000円

研究成果の概要(和文)：ブナ林下層を優占するチシマザサを対象とし、異なる樹種の林冠木あるいは林冠ギャップによる異なる光環境に対する順応性を明らかにした。稈の密度とバイオマスでは、ギャップで最も大きく、ブナ林冠下で最も小さく、ホオノキとミズメの林冠下ではその中間であった。そこで、チシマザサの葉面積、葉数、および個葉の光合成速度から稈1本当たりの最大光合成速度を推定したところ、ブナ林冠下で最も小さく、ホオノキ林冠下とギャップ下で差がなかった。こうして異なる光条件に応答し、それが稈の密度とバイオマスの違いを導いていることが示唆された。

研究成果の概要(英文)：We have demonstrated the acclimating mechanisms of dwarf bamboo, *Sasa kurilensis*, to the different light conditions in the understory of a beech forest. Density and biomass of *S. kurilensis* were significantly largest under the gap, and smallest under the canopy trees of *Fagus crenata*. Maximum photosynthetic rate per a culm was estimated from the photosynthetic rate per a unit leaf area, leaf areas, and leaf numbers of a culm. The values were lowest under the canopy trees of *F. crenata*, and significant differences were not detected between the values under the gap and the canopy trees of *Magnolia obovata*. *S. kurlensis* dominates the understory in a beech forest by the acclimatization in the different light conditions caused by different canopy types.

研究分野：緑地生態学

キーワード：矮性タケ類 ブナ林 フェノロジカルギャップ 光合成速度 稈密度 林冠構造

## 1. 研究開始当初の背景

ブナ林は冷温帯の代表的な落葉広葉樹林であり、その気候帯の重要な景観要素である。日本海型のブナ林の下層では、チシマザサやチマキザサをはじめとするササ群落の優占している場合が多く、そのことが日本海型ブナ林の特徴の一つにもなっている。そのササ群落被覆と樹木の定着との関係では、ササ群落の優占は樹木の更新を阻害する要因として取り上げられ (Nakashizuka 1998, Abe et al. 2001, 2002, 2005, Taylor et al. 2004), そのフィルター効果が明らかにされている (Ito and Hino 2007, 2008)。しかし、一方でこれらのササ群落がブナ林を特徴づける重要な景観要素であることも事実であり、負の評価だけでなく重要な景観要素として捉えていく必要がある。申請者は、これまでに暖温帯の落葉広葉樹林において、このような視点から下層に優占するケネザサを研究対象として、光環境が異なる林冠下でケネザサの順応的な生育特性を明らかにし、稈、枝、および葉の寿命と生産特性のトレードオフ関係や個葉の光応答反応から、なぜ様々な光環境のもとに生育可能であるかを明らかにした (阿拉ら 2009a, 2009b, 2009c)。今回、こうした研究成果を踏まえて、ブナ林に重要な景観要素としてササ群落を捉え、ブナ林の種多様性から生じる様々な光環境に対する順応性を明らかにすることとした。

ブナ林では林冠ギャップによる空間的な光環境の異質性が下層樹種の更新に影響を与えるだけでなく、林冠構成樹種による開葉フェノロジーの違いによって下層に季節的な林冠ギャップが生じるフェノロジカルギャップが下層樹種の更新に影響を与えることが明らかになっている (Kikuzawa 1983, Lechowicz 1984, Seiwa 1998; Komiyama et al. 2001, Tomita and Seiwa 2004, 小山 2007)。当然のことながら、フェノロジカルギャップは下層のササ群落の生育にも影響を与えられられる。しかしながら、このような影響に関して、今のところ樹木の更新に関心が寄せられており、ササ群落そのものの生育を生理生態的観点から詳細に研究したものは見当たらない。

## 2. 研究の目的

本研究はこのようなフェノロジカルギャップが生じ時間的にも異質性のある林冠層に対してササ群落の生理生態的な応答を解明し、ササ群落の順応性を明らかにすることを目的とした。そのために、岡山県西粟倉村のブナ保護林の下層を優占するチシマザサを対象として、いくつかの樹種による林冠下、および林冠ギャップ下におけるチシマザサの群落構造および生理生態的特性と光環境を中心とした環境条件との関係を明らかにすることを目的とした。具体的には下記の点を明らかにすることを目的とした。

1) 異なった樹種による林冠木を対象として、異なった樹種による林冠下、および林冠ギャップ下で、光強度の季節変化をモニタリングし、林冠のタイプが異なることによる光環境の季節変化の違いを明らかにする。光条件以外にもチシマザサの生理生態的特性に影響を与える環境条件を考慮しておく必要があり、そうした環境条件として、それぞれの林冠下の土壌水分と養分条件も明らかにする必要がある、その指標として地形要因を検討する。

2) それぞれの林冠タイプ下におけるチシマザサを対象として、稈の密度、稈のサイズ、葉のサイズの違いを明らかにするとともに、葉の光合成速度を調べることによって、異なる光環境に応じたチシマザサの生理生態的特性を明らかにすることとする。

1) と 2) から、林冠ギャップや林冠樹種が異なることによって生じる空間的あるいは季節的な光環境の異質性に対するチシマザサの順応性を明らかにすることを目的とした。

## 3. 研究の方法

### (1) 調査地の概要と調査区の設定

調査地を岡山県西粟倉村ブナ保護林とした。そのブナ林は氷ノ山後山那岐山国定公園内に位置し、西日本のブナ林としては比較的大面積のブナ林である。本ブナ林では、2011年から 50m × 240m の調査区で毎木調査を実施し、下層のブナ実生とブナ稚樹の追跡調査を継続している。林冠層には、ブナ、ホオノキ、ミズメ、およびミズナラが優占して出現し、ブナおよびホオノキの優占度が極めて高い。また、林冠ギャップがあることが確かめられている。下層では樹木の優占度は低く、チシマザサが繁茂し優占している。本研究は、この調査地でこれまで着手していなかったチシマザサ群落を対象とした。

本調査地は国定公園内に位置し保安林に指定されているので、調査の実施と試料の採取については、岡山県と西粟倉村に対して特別保護地区内木竹の採取・損傷許可証申請書と保安林内作業許可証申請書を毎年提出し許可を得たうえで調査を実施した。

既設の調査区内に今回の調査研究のため 10m × 130m のベルトトランセクトを設置した。環境条件の測定およびチシマザサ群落構造の解析のため、その内部を 5m × 5m のグリッドに区分した。

### (2) 環境要因の評価

地形条件として、5m × 5m のグリッドの 4 隅のレベル測定を行うと同時に、トランセクト調査区から 5m 外側にある外枠の 5m ほどの格子点でレベル測定した。グリッドの傾斜角は 4 隅の格子点の高低差から算出した。グリッドの起伏度はグリッド 4 隅の格子点の比高平均 A とそのグリッドを囲む 15m × 15m 内の格子点の比高平均 B から、A と B の差として求めた。

グリッドの光環境の指標として、グリッド上部の林冠木種を識別した。グリッド中央から鉛直上方向にある樹冠の樹種を識別し、そのグリッドの林冠木種とした。林冠が欠損している林冠ギャップの場合にはギャップとした。

光環境の評価として、ブナ林冠下、ホオノキ林冠下、およびギャップにおいてチシマザサの群落高より高い高さで全天空写真を撮影した。撮影は、ブナ林冠木が開葉しホオノキ林冠木が開葉していない5月、両樹種が開葉を終えている8月に行った。それぞれの林冠下、あるいは林冠ギャップで撮影の繰り返し点を3点とした。全天空写真からは開空率を算出した。

### (3) チシマザサ群落の構造

5m×5mのグリッドごとに、稈の長さ50cm以上のチシマザサの稈を対象として、稈にナンバーテープを付して稈を識別したうえで、地際直径を測定した。この調査を2015年と2017年に行った。

(4) チシマザサの葉面積と稈当たりの葉数  
ブナ林冠下、ホオノキ林冠下、およびギャップでそれぞれチシマザサの稈をランダムに12本ずつ選び、葉面積を推定するとともに、葉数を数えた。葉面積の推定のために、調査区外でチシマザサの葉を採取し、葉の長さ×幅の積と実際の葉面積との相対成長関係式を構築した。調査区内で選ばれた稈では、葉の長さ×幅を測定することによって、その相対成長式から葉面積を推定した。

### (5) 最大光合成速度の推定

最大光合成速度については、葉の窒素含有量から推定することとした。まず、調査区外のブナ林冠下、ホオノキ林冠下、およびギャップでそれぞれ12本、5本、13本のチシマザサの稈を選び、稈ごとに1枚の葉で最大光合成速度を測定した。その時の光強度は $1500 (\mu \cdot m^{-2} \cdot s^{-1})$ とした。その後測定した葉を採取して実験室に持ち帰り、乾燥粉碎後に葉の窒素含有量を分析した。最大光合成速度と窒素含有率との関係式を求め、葉の窒素含有率から最大光合成速度を推定できるようにした。

その後、ベルトトランセクト調査区内でブナ林冠下、ホオノキ林冠下、およびギャップにおいてチシマザサの稈を9本選び、それぞれの稈から被陰されていない葉を3枚選んで採取した。採取後実験室に持ち帰り、乾燥粉碎後に窒素含有量を分析した。その窒素含有率から最大光合成速度を推定した。

以上の光合成速度の測定と葉のサンプリングを9月に行った。

## 4. 研究成果

(1) チシマザサ群落の動態とそれに影響を与える要因

調査区全体の稈密度を年次で比較したところ、2015年の稈密度が2014年と2017年の稈密度に比べて有意に低く、年変動があるこ

とがわかった。そこで、稈が減少した期間と増加した期間の枯死率と新規加入率を比較した。その結果、枯死率には年次間で差がなかったが、新規加入率は稈が減少した期間に著しく低下していた。したがって、稈密度の低下は稈の新規加入の減少によることがわかった。多くのタケ類には稈の新規加入が多い出番年と少ない非番年が交互に現れる特性があり、それがチシマザサでもみられたものと考えられる。

こうして稈密度が変動する各年で稈密度がどのような環境要因に規定されるのかを検討した。そのため、プロットの稈密度を応答変数、プロットの林冠樹種、斜度、および起伏度を説明変数として一般化線形モデルGLMによって、稈密度に林冠樹種や地形が与える影響を検討した。モデルでは、林冠樹種に関してブナ林冠木に対するホオノキ林冠下とギャップの影響をみられるように設定した。その結果、いずれの年でも林冠樹種が稈密度に影響を与える変数として選ばれ、地形要因変数は選ばれなかった。稈密度はホオノキ林冠下、ギャップでブナ林冠下よりも高いと考えられた。

一方、稈密度と異なり調査区全体の地際直径の平均値に有意な年変動はみられなかった。幹密度と同様に、稈の直径がどのような環境要因に規定されるのかを検討した。そのため、地際直径を応答変数、林冠樹種、斜度、および起伏度を説明変数としてGLMによって稈の直径に林冠樹種や地形が与える影響を検討した。モデルでは、林冠樹種に関してブナ林冠木に対するホオノキ林冠下とギャップの影響をみられるように設定した。その結果、いずれの年でも起伏度が直径に影響を与える変数として選ばれ、凸地形で地際直径が大きくなると考えられた。凹地形は谷にあたり土壌が移動しやすいため、地下茎に負の影響を与え稈の直径成長が制限されると考えられる。

以上から、稈密度は林冠タイプによって異なり地際直径は林冠タイプによって異なることから、チシマザサ群落のバイオマスは林冠タイプの影響を受け、ホオノキ林冠下とギャップでブナ林冠下よりバイオマスが大きいと考えられる。そこで、稈の相対成長関係から稈のバイオマスを推定し、稈のバイオマスを応答変数とし、林冠樹種、斜度、および起伏度を説明変数としてGLMで解析した。モデルでは、これまでと同様に林冠樹種に関してブナ林冠木に対するホオノキ林冠下とギャップの影響をみられるように設定した。その結果、チシマザサ群落のバイオマスは地形の影響を受けておらず、林冠タイプの影響を受け、ホオノキ林冠下とギャップでブナ林冠下よりバイオマスが大きかった。その原因の一つが光環境の違いであり、ギャップだけでなくホオノキ林冠下とブナ林冠下で違いがあるのは、ブナはホオノキなどの他樹種に比べ展葉時期が早く落葉時期が遅いため、他

樹種の林冠下では春先及び秋にブナ林冠下よりも光環境がよくなるフェノロジカルギャップが生じることが一因であると考えられる。そのため、5月に全天空写真を撮影し開空率を比較したところ、ホオノキ林冠下のほうがブナ林冠下よりも開空率が高い傾向があった。8月には、ホオノキ林冠下とブナ林冠下の開空率には違いがみられなかった。

これまでチシマザサに対する環境要因の影響は地形と光環境でそれぞれ個別に検討されてきたが、今回これらの影響を同時に統合的に解析したうえで、それぞれの影響を抽出することができた。また、フェノロジカルギャップの影響についても検討されてきたが、今回のように何年かにかけて検討され、またサイズやバイオマスに対する影響は検討されてこなかった。以上の点で、チシマザサ群落の動態とそれに影響を与える環境要因として、新たな知見を提供することができたものと考えられる。ただ、林冠タイプの違いは光環境のみならず、リターなどを通じて土壌条件や温度条件にも影響を及ぼしているものと考えられる。今回土壌条件については地形で代表させたが、光環境以外の他の要因についても今後の検討課題としたい。

## (2) 林冠タイプによる生産特性の違い

(1)で明らかになったように、稈密度と稈バイオマスに対しては、林冠タイプによる光環境の違いが影響を与えており、それらの値はギャップで最も大きく、ブナ林冠下で最も小さく、ホオノキとミズメの林冠下ではその中間であった。そこで、ブナ林冠下、ホオノキ林冠下、およびギャップでチシマザサの生産特性の違いを明らかにするため、葉の形態、葉数、および個葉の光合成速度の違いを検討した。光合成に関しては、調査区が急峻であり光合成速度の機器測定が困難であることと、サンプル数を増やすために、測定しやすい地形で最大光合成速度と葉内の窒素含有量との関係を求め、調査区内では葉を採取してその窒素含有量から最大光合成速度を推定した。

光合成速度の推定は9月に行った。最大光合成速度と葉内窒素量との間には、直線関係で高い正の相関が得られたので、その関係式を用いて葉内窒素含有量から最大光合成速度を推定した。その結果、面積当たりの最大光合成速度はギャップ下で有意に最も大きく、ブナ林冠下とホオノキ林冠下では有意差がなかった。

一方、葉面積はホオノキ林冠下で有意に最も大きく、ブナ林冠下で有意に最も小さかった。しかし、そうした葉面積の違いが生じる理由を明らかにすることはできなかった。ギャップではSLAも小さく、光条件に応答した形態を示していたが、ホオノキ林冠下とブナ林冠下ではSLAの違いがなかった。同様に閉鎖林冠下でありながら、フェノロジカルギャップの影響でホオノキ林冠下の生産量

がやや大きく、そのためホオノキ林冠下のほうが葉面積を大きくできるのかもしれない。この面積当たりの最大光合成速度と葉面積の関係から、個葉1枚当たりの最大光合成速度では、ブナ林冠下で最も小さく、ホオノキ林冠下とギャップ下で有意差がなかった。

稈1本あたりの葉数では、3つの林冠タイプ下で有意差はなかった。したがって、稈1本当たりの最大光合成速度はブナ林冠下で最も小さかった。ホオノキ林冠下とギャップ下で差がなかった。したがって、この稈1本当たりの最大光合成速度の差が、(1)で明らかにした異なる林冠下でのバイオマスの違いを導いているのではないかと考えられる。

今回の生産特性は9月という季節を対象にした結果である。ギャップと閉鎖林冠下の相違が生じるメカニズムは、今回の結果からも説明が可能であるが、今回の結果は閉鎖林冠下のブナ林冠下とホオノキ林冠下の相違を生じるメカニズムを説明するには不十分である。実際に、フェノロジカルギャップが生じる季節の生産特性を検討する必要がある。本研究では、測定の困難さとタイミングの難しさのため、その検討ができなかったが、最終年度より本年にかけて測定を行い検討している。この検討や林冠タイプの違いによる土壌条件など光以外の要因の影響の検討に関して調査を継続し、論文等で公表していく予定である。

## 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 1件)

呉崇洋・藤好 恭平・服部 一華・赤路 康朗・三木 直子・廣部 宗・坂本 圭児：ブナ林下層の異なる光環境下で生育するチシマザサの葉群における光順応性について。第127回日本森林学会、藤沢。(2015年、3月)。

〔図書〕(計 0件)

〔産業財産権〕

出願状況(計 0件)

名称：  
発明者：  
権利者：  
種類：  
番号：  
出願年月日：  
国内外の別：

取得状況(計 0件)

名称：

発明者：  
権利者：  
種類：  
番号：  
取得年月日：  
国内外の別：

〔その他〕  
ホームページ等

## 6. 研究組織

### (1) 研究代表者

坂本 圭児 (Sakamoto Keiji)  
岡山大学・環境生命科学研究科・教授  
研究者番号：90205766

### (2) 研究分担者

廣部 宗 (Hirobe Muneto)  
岡山大学・環境生命科学研究科・教授  
研究者番号：20363575

### (3) 連携研究者

( )

研究者番号：

### (4) 研究協力者

( )