



報告番号 甲 第 2792 号

①

二次林における階層構造の解析

名古屋大学農学部造林学研究室

隅田 明洋

1993年

二次林における階層構造の解析 目次

序章

0-1. 研究目的	1
- 1. 二次林における階層構造の研究の意義	1
- 2. 本研究における階層構造調査の背景	3
- 3. 本研究論文の目的と構成	6
0-2. 調査地	7
- 1. 調査地の概要	7
- 2. プロット内の樹木の概要	9
(i). 樹高および胸高断面積の頻度分布	9
(ii). 胸高直径と樹高との関係	10
- 3. 地上部現存量および葉面積指数のおおまかな推定	10

第1章 葉のリターフォール速度に関連した階層構造

1-1. 緒言	13
1-2. 材料と方法	13
- 1. 調査地および調査方法	13
- 2. リターフォールの測定	14
1-3. 結果	15
- 1. 種の平均樹高による階層化	15
- 2. 個体サイズと個体の胸高断面積成長率	16
- 3. サブプロットにおけるリターフォール	17
- 4. 種の平均個体サイズ ba_m と葉のリターフォール速度	17
- 5. 種の胸高断面積成長率 RGR_{ba_m} と葉のリターフォール速度	18
1-4. 考察	18
- 1. 同一階層内の胸高断面積成長率の種間差	18
- 2. 二次遷移の進行に伴う陽樹の衰退	20

第2章 新しい方法 (The probe cylinder method) による森林の葉層構造の解析

2-1. 緒言	22
2-2. 調査地および調査方法	23
- 1. 調査地	23
- 2. 毎木測定	23

2-2-3. P C Mによる階層構造の解析	23
- 4. 葉層の定義	24
- 5. 野外におけるP C Mの実施	25
- 6. データの解析	25
(i) 樹冠体積	25
(ii) 樹冠による空間占有率	26
(iii) 葉層別の解析	26
(iv) 樹種別の解析	27
2-3. 結果	28
- 1. 森林の葉層の縦断面図	28
- 2. 葉層の深度	29
- 3. サンプル樹冠内部における各樹種の樹冠深度	30
- 4. サンプル樹冠の種組成	31
- 5. 各樹種の樹冠による空間占有率の垂直変化	31
- 6. 各葉層に属する樹冠による空間占有率の垂直変化	32
- 7. 種の樹冠の出現率と種の樹冠体積	32
2-4. 考察	33
- 1. P C Mによる森林の階層化と生産構造図	33
- 2. 森林の葉層構造と、各樹種の樹冠による空間の占有について	35
- 3. 森林構造の調査方法としてのP C M	37

第3章 樹冠の光環境と種の生育との関係

3-1. 緒言	39
3-2. 調査方法	40
- 1. 調査地、毎木調査および成長速度の計算	40
- 2. 相対照度の測定	41
- 3. サンプル樹冠内部の相対照度の分布	42
- 4. 相対照度階級当たりの樹冠体積	42
3-3. 結果	43
- 1. 相対照度の空間分布	43
- 2. 葉層の上下端の位置の相対照度	44
- 3. 相対照度階級当たりの樹冠体積	45
- 4. 種の胸高断面積合計およびその成長速度と樹冠体積	46
- 5. 単位胸高断面積あたりの樹冠体積（樹冠体積比）と、胸高断面積合計の成長率との関係	48
3-4. 考察	48
- 1. 樹冠の光環境と胸高断面積の成長速度	48
- 2. 胸高断面積合計の成長率	49

3-4-3. 種の生育場所の分離	51
- 4. 種の樹冠体積と樹冠投影面積	53

第4章 異なる2, 3の方法による 階層構造の比較

4-1. 緒言	56
4-2. 調査方法	56
- 1. $H-H_B$ 図 および $M-w$ 図	56
4-3. 結果	58
- 1. $H-H_B$ 図による階層	58
- 2. $M-w$ 図による階層	59
4-4. 考察	60
- 1. $H-H_B$ 図による階層とPCMによる葉層との対応関係	60
- 2. $M-w$ 図による層とPCMによる葉層との対応関係	60
- 3. $H-H_B$ 図による階層と $M-w$ 図による階層との対応関係	61
- 4. $M-w$ 図による階層化の特徴	63
- 5. 階層化における留意点	64

第5章 葉層を構成する主要樹種の 葉の生存様式

5-1. 緒言	65
5-2. 材料と調査方法	66
- 1. 測定材料	66
- 2. 当年生葉の葉面積の季節変化の調査	67
- 3. 第1葉層のハゼノキの葉数調査	68
- 4. 第1葉層のモチノキ, コジイの, 切り枝による葉齢別葉数調査	68
- 5. 第2・第3葉層の枝の葉数調査	68
- 6. 葉の生存曲線, 測定期間内死亡数, 葉の平均寿命等の計算方法	69
- 7. 林内相対照度の測定	72
- 8. 葉のリターフォール量	72
5-3. 結果	72
- 1. 落葉広葉樹の葉の生存様式	72
- (i). 第1葉層におけるハゼノキの小葉の生存様式と平均寿命	72
- (ii). 下層における, 落葉広葉樹の葉面積の季節変化	74
- (iii). 下層における, 落葉広葉樹の葉の生存様式と平均寿命	75
- 2. 常緑広葉樹	77
- (i). 第1葉層におけるコジイおよびモチノキの葉の交替	77

5-3-2-(ii). 下層における常緑広葉樹の当年生葉面積の季節変化	78
-(iii). 下層における常緑広葉樹の葉の生存様式と平均寿命	78
5-3. 葉の展開, 脱落と林内の相対照度の季節変化	79
5-4. 考察	80
- 1. 葉層と葉の平均寿命	80
- (i). 常緑広葉樹	80
- (ii). 落葉広葉樹	82
- (iii). 森林全体	82
- 2. 葉の平均寿命と種の生育	83
- 3. ハゼノキとコナラ	85
- 4. 常緑広葉樹の葉の交替モデル	87

第6章 総合考察

6-1. 葉層の生物学的意味	89
6-1-1. 葉層の生物学的意味	89
- 2. 垂直構造としての森林の階層化	91
- 3. 光環境に沿った森林の樹冠の階層化	92
6-2. PCMを応用した新しい森林調査法の可能性	93
- 1. PCMと生産構造図との理論的接点	93
- 2. サンプル樹冠内の平均葉量密度 L'	96
6-3. 結び	97

摘要	99
----	----

謝辞	102
----	-----

引用文献 (欧文)	103
(邦文)	109

図表	112
----	-----

(序章)	113
------	-----

(第1章)	123
-------	-----

(第2章)	131
-------	-----

(第3章)	143
-------	-----

(第4章)	157
-------	-----

(第5章)	160
-------	-----

(第6章)	183
-------	-----

写真	184
----	-----

序章

0-1. 研究目的

0-1-1. 二次林における階層構造の研究の意義

日本国内においては、都市近郊に現存する森林の大部分は人為的な影響によって二次林として存在している（宮脇，1977）。人間の影響が大きいという意味では、二次林は我々にとって最も身近な森林である。旧来多くの二次林は、薪炭などの生産物を採取する目的で保続されてきた（沼田，1977）。この目的は近年急速に衰えつつあるが、その一方で環境問題への関心が徐々に高まりつつある。特に、都市近郊の二次林は、都市生態系の一部としてのその重要性を環境保全という観点から指摘されるようになった（沼田，1974，1987，蜂屋ほか，1982）。国内の二次林に関しては、これまでに植物社会学的見地から多くの研究がなされ、宮脇（1985）らによってまとめられている。しかしながら、二次林に生育する個々の樹種の生態を、物理的生育環境、特に光環境との関連で捉えた研究はまだ少ない。

二次林群落を構成する個々の樹種は、いかなる樹冠構造によって資源としての光を獲得しているのでしょうか？ その構造は、成長のような樹木の機能量にどのように関連しているのでしょうか？ また、資源としての光をめぐる、群落を構成するさまざまな樹種間に、どのような競争や共存のシステムが構築されているのでしょうか？ このような基本的な疑問点を明らかにしていくことは、単に二次林の樹木の生態に関する理解を深めるばかりでなく、二次林の維持や管理といった応用的見地からも重要な研究課題であると考えられる。また、二次林の時間的な到達点、すなわち遷移の終点である極相林には、通常いくつかの異なった遷移段階にある小群落がパッチ状に散在していることから（沼田，1977，Crawley，1986），極相へ至る遷

移の途中相としての二次林の樹木の生態を探ることは、極相林の樹木の生態を知るうえでも重要であると考えられる。

広葉樹が優占する森林、特にいわゆる照葉樹林においては、林冠表面を構成する個々の樹冠はモザイク状に隙間なく連続する。そのため、外観から個々の樹冠を識別することが難しい場合が多く、このことが森林の相観を決定する重要な要素となっている（写真0-1）。このような連続した樹冠面を形成する特徴はまた、群落表面に限って観察されるわけではない。広葉樹林の内部において、高木層の樹冠よりも低い位置から見下ろした時、さらに低い層を構成する樹木の樹冠が隙間無く連続し、全体として連続したなめらかな表面を持つ層構造を呈する場合がある（写真0-2）。林冠木および低木の樹冠がつくるこの層構造は、森林の階層構造として古くから知られている（e. g. Braun-Branquet, 1928, Richards, 1952, Ogawa et al., 1965, Smith, 1973, Yoda, 1974, 田川, 1977）。

日本の常緑広葉樹林帯における二次林の中には、その遷移途中相に落葉広葉樹と常緑広葉樹とを同時に含むステージを持つものがある。この遷移ステージでは、光に対する特性の異なる樹種—より先駆種的・陽樹的な性質を持つ種と、より極相種的・陰樹的な性質を持つ種—が同時に生育しているのが普通である（Odum, 1971, Hallé et al., 1978, Kimmins, 1987）。そのような二次林においては、通常陽樹的な性格の強い落葉広葉樹が林冠表層を優占し、階層構造が発達する（宮脇, 1977, 1985）。階層構造は、森林内の微細環境、特に光環境と大きな関わりを持ち、またこの構造は、階層を構成する種の生存や成長に関連した何らかの生物学的な意味を持つ、と考えられる（Smith, 1973）。階層を構成する種間の相互作用を明らかにし、これらの樹種の生存戦略を理解しようとするとき、階層の構造についての研究は一つの重要な鍵となるであろう。

0-1-2. 本研究における階層構造調査の背景

階層については、これまでにさまざまな観点から定義がなされ (Smith, 1973), また, さまざまな方法によって研究がなされてきた。そのなかでも, 層別刈取り法 (Monsi & Saeki, 1953) の森林群落への適用は, 階層を具体的かつ客観的な方法で量的に捉え, さらに階層と樹冠内部の光環境との関連まで推定することが可能となったという点で, 階層構造の研究の歴史に一石を投じたと言える。階層の存在は森林内の葉量密度 (Shinozaki et al., 1964a, b) の垂直分布のピーク値の存在として表され, これと森林内部の光環境とを関連づけた研究がなされた (e.g. Kira et al., 1969, Hozumi et al., 1969)。このような研究方法は生産生態学的な観点に立っており, 単に層構造の記述にとどまらず, 葉の光合成速度の測定結果を踏まえて, 各階層の樹冠の生産力に関しても言及した点ですぐれている。

層別刈取りによる森林の階層の調査は, 通常一定の土地面積上の林木を何本か伐倒することによって行われる。森林内に複数の樹種が同時に生育する場合には, 空間的な不均質さの度合いが大きいと考えられるので, 可能な限り大面積で調査することが望ましい。しかし, 比較的大面積にわたって各樹種ごとに伐倒, 葉量の垂直分布, 樹冠の光環境等を調査するには莫大な労力を必要とする。また, 現在わが国の常緑広葉樹林帯における天然 (天然生) 広葉樹林の多くは, 社寺林あるいは公園として残存するケースが多く, 破壊的な調査そのものが許されないことも少なくない。このような流れから, Ogawa et al. (1965) は, 樹冠深度図 (the crown depth diagram) による階層構造の解析方法を開発した。この方法は, 森林の層構造を, 林木個体の樹高と生枝下高の調査結果だけから非破壊的に推定する方法である。この方法では検出された階層が存在する地上高がわかっても, 葉量を実際に調査するわけではないので, 階層間で葉量を比較することはできない。また, 葉量に関する定量的な情報の欠如のため, 多数の低木によって構成される下層が強調されやすく,

少数の高木によって構成される上層が過小評価されやすいという欠点がある。しかしながら、調査したい森林の種の豊富さや調査面積のレベルを考慮したうえで測定を簡略化したために、多数の種が生育する比較的大面積の森林に対して適用できるという大きな利点があり、森林内の広い範囲にわたる全体的な垂直構造の存在の予測を可能にした。

以上の一連の流れとは別に、森林に生息する動物個体群のハビタットとの関連からも森林の階層構造の解析方法が考案された。MacArthur & MacArthur (1961)は林床からの観察データを元にして葉の垂直方向の分布確率を地上高レベルごとに求め、動物個体群の密度と森林の階層構造との関係について解析した。さらにこの方法を基礎として、葉の垂直分布の調査に写真を利用する方法が考案され(MacArthur & Horn, 1969)、これを応用したいくつかの階層構造の調査方法も考案されている(e.g. Aber, 1979, McIntyre et al., 1990)。

ところで、MacArthur & Horn (1969) に紹介された地上高レベル別の葉量の分布確率の推定式は指数関数を基礎としている。この式はMonsi & Saeki (1953)が葉量密度の垂直分布と光の強さとの関係を導いた際に適用したLambert-Beerの式において、吸光係数を1とした場合、すなわち、葉の傾きが水平であるとした場合に一致する。この意味では MacArthur & Horn (1969) の方法の理論的基礎となる部分はMonsi & Saeki (1953)と同じ流れを汲むと言えよう。両者の方法は独立に考案されたものであり、互いにオリジナルな点、異なる点も多いが、前者は後者の方法の単純化と見なすことができる。

以上に紹介した研究は、階層の存在を、葉量の垂直分布におけるピーク値の存在として捉える方法であって、葉量の垂直方向の分布のみが問題とされた。これに対して、森林内では、特定の地上高の同一水平面内での葉量の分布は必ずしも均質ではなく、このことが森林内の光の分布に大きな影響を与えるとの指摘がなされて

いる (Shinozaki & Kira, 1977)。このような指摘を踏まえて、最近の生産生態学的な研究分野では、葉量分布を3次元的に把握する試みがなされている。3次元的な葉量分布と光環境との関係を捉えるため、樹冠をさいの目状に刈取る方法 (篠崎, 1961, Kurachi et al., 1986) や、人体等の断面を調べるCTスキャナーの原理とポイントコドラート法 (Warren Wilson, 1959a, b, 1965) 等とを併用して森林の縦断面における葉量の2次元的な分布を推定する方法 (Koike, 1985, 1986) なども提唱されている。葉群の集まりとして階層を捉えるのであれば、階層を単なる垂直構造としてでなく、2次元、あるいは3次元的な構造としてより詳細に捉えて行こうとするのは当然の流れであろう。しかし、これらの方法は、労力などの点を考慮すると、比較的大面積の森林を取り扱う階層構造の調査方法としては通常の層別刈り取り以上に実行が難しいと考えられる。

ここで、葉量の垂直分布として捉えられてきた階層構造の研究の流れを大きく二つの方向にまとめてみる。

一つの方法は、より詳細に葉量の分布を把握するために、3次元的に葉量の分布を測定しようとする方向である。葉量分布を細かく捉えようとするほど多くの労力が必要となり、大面積にわたる調査は困難となることが予想される。もう一つの方法は、Ogawa et al. (1965) に代表される、階層構造をより大面積の森林にわたって調査しようとする方向である。これを実現するためには、ある程度の詳細な測定を犠牲にすることを覚悟しなければならないだろう。この二つの方向の違いは、研究対象として取り扱う森林のレベル (土地面積、群落高、種の豊富さなど) の違いと言い換えることができよう。

本研究は、この二つの方向の中間的なものとして位置付けることができる。種を基礎とした研究のためには、ある程度以上の種を含んだ土地面積のプロットを設定することが必要であった。その意味では、本研究は上述の二つの方向のうち、後

者の流れを汲む。しかし、その調査の過程では、階層構造をより詳細に捉えるため、3次元的に構造の調査・解析を行うことを試みるものである。

0-1-3. 本研究論文の目的と構成

本研究の最も主要な目的は、二次林の階層構造、特に樹冠が成す3次元的な構造についての知見を得、その結果をもとに、階層を構成する樹木の生態を種を基礎として把握することにある。この目的を達成するための前提として、階層構造という漠然とした概念を、具体的かつ客観的な形に定義しておく必要がある。階層が固有に持つ生物的、非生物的属性を見いだすことができれば、階層そのものの成因も推定できるかもしれない。また、具体的なものとして定義された階層についても、階層の内部をブラックボックスとして取り扱うのではなく、階層を構成する葉群に何が起きているのかを知ることも必要であると考えられる。このような視点から、この論文を以下の内容を含む章によって構成した。

序章、 研究目的、および、調査を行った二次林の概要。

第1章、種の平均個体サイズに基づく二次林の階層化と、階層を構成する樹木の成長率に対する、葉のリターフォール速度に関連した解析。

第2章、3次元的な階層構造の新しい調査方法、および、その方法による二次林の階層構造。

第3章、第2章の方法による階層構造と階層の光環境との関係、および階層構造と階層を構成する種の成長との関係。

第4章、従来の研究方法による階層と本研究におけるものとの比較。

第5章、階層を構成する葉の展開・脱落や平均寿命など、階層内部の葉の生存様式。

第6章、本研究で得られた知見に関する総合的な考察と今後の研究方向。

0 - 2 . 調査地

0 - 2 - 1 . 調査地の概要

調査を行った森林は名古屋市緑区の南部（東経 136° 53'，北緯 35° 3'）に位置する氷上姉子（ひかみあねご）神社の境内林である（図 0 - 1）。林分面積は約 7 ha，標高はおよそ 10~30 m にあり，周辺を民家や田畑に囲まれている（写真 0 - 3）。年平均気温は 14~15°C，年平均降水量は 1500 mm 前後，また，暖かさの指数は 110~120°C month，寒さの指数は -5°C month 前後と推定される。

名古屋市は照葉樹林帯に属しており（宮脇，1985），市内に現存する森林の大部分が二次林として存在する（南川，1974）。調査を行った森林は，第二次大戦後に薪炭採取のためほぼ皆伐状態になり，その後放置された天然生二次林である。コアサンプルによる年輪調査から，林齢は 1990 年時点で 45 年程度と推定された（隅田，1987b）。写真 0 - 1，0 - 3 に示されるように，林冠は閉鎖していた。

森林全体としては，林冠表面は落葉広葉樹が優占しており（写真 0 - 4），ハゼノキ（*Rhus succedanea*）や *Quercus* 属の落葉広葉樹であるコナラ（*Q. serrata*），クヌギ（*Q. acutissima*），アベマキ（*Q. variabilis*）などが優占する。これらとともに常緑広葉樹であるクロガネモチ（*Ilex rotunda*），アラカシ（*Q. glauca*），ヤブニッケイ（*Cinnamomum japonicum*）なども少数ながら林冠層を構成している。アカマツ（*Pinus densiflora*）やクロマツ（*P. thunbergii*）も 1985 年の時点では林冠層の構成樹種として残っていたが，それ以後枯死によって個体数が激減し，1990 年の時点では林縁にわずかに残る程度となった。

これらの林冠構成種よりもやや樹高の低い樹種グループとして，常緑広葉樹であるモチノキ（*Ilex integra*），カクレミノ（*Dendropanax trifidus*）や，落葉広葉樹

であるリョウブ (*Clethra barbinervis*), タカノツメ (*Evodiopanax innovans*) などが顕著であった。また, 低木類のほとんどは常緑広葉樹によって構成され, そのなかでもヒサカキ (*Eurya japonica*), ネズミモチ (*Ligustrum japonicum*), サカキ (*Cleyera japonica*) の3樹種の優占度が高かった (隅田, 1987a, b)。

この森林のほぼ中央 (写真0-3, 図0-1) に長さ約 40 m, 幅約 16 m のメインプロット (679 m²) を1987年に設定した。平均傾斜はおおよそ 10°で, 北西に面していた。1987年9月の時点でメインプロット内に出現した樹種名と, 平均樹高, 平均胸高直径 (地上高 1.3 m), 出現個体数等を表0-1および表0-2に, また, 樹木の分布図を図0-2に示す。メインプロットもおおむね上述の樹種によって構成されていた。また, この内部では少数の *Dryopteris* 属のシダのほかは下層植生はほとんど見られなかった。

このメインプロットの北東部に一部が重なる 335 m² のサブプロットで, 1985年から1986年にかけて土壌呼吸速度 (隅田, 1987b, 1989a) およびリターフォール速度 (第1章) の測定を行った。年平均総土壌呼吸速度は 11.4 ton Carbon ha⁻¹yr⁻¹, 年平均リターフォール速度は 8.72 ton d. w. ha⁻¹yr⁻¹, 葉の年平均リターフォール速度は 4.67 ton d. w. ha⁻¹yr⁻¹であった (第1章)。これらの値を日本国内の常緑広葉樹林帯の他の森林のデータ (e. g. 桐田, 1971, Saito, 1977, Nishioka & Kirita, 1978, 斎藤, 1981) と比較すると, 国内の平均値と同等またはやや高めの値である。したがって, 炭素循環の点では他の成熟林と比較して劣るものではないものと考えられる (隅田, 1989a)。

なお, 以下では断りのないかぎり『プロット』とはメインプロット (第2~第5章) のことを指し示し, 『サブプロット』とはリターフォールを測定したサブプロット (第1章) のことを指す。

0-2-2. プロット内の樹木の概要

(i). 樹高および胸高断面積の頻度分布

1987年9月の毎木調査の結果を用いてプロットの概要を紹介する。

1987年9月の毎木調査では、樹高 1.3 m以上の樹木の出現数はプロット(=679 m²)あたり 577, 胸高断面積合計は 38.96 m²ha⁻¹であった(表0-2)。プロットの全個体の樹高の頻度分布を図0-3に破線で示す。個体数の多かったヒサカキなどの低木類の影響が大きいため、地上高 6~7 m に頻度分布のモードがある。しかし、各樹高階級あたりの胸高断面積合計、すなわち、高さ 1 mおきの樹高の各階級($h \sim h+1$ m; $h=0, 1, 2, \dots$)に属する個体の胸高断面積合計(図0-3, 実線)では、樹高14~15 m, 10~11 m, および 7~8 m にそれぞれピークがある。特に、樹高 9~12 mの樹木の胸高断面積が最も大きかった。

図0-3を樹種別に示したのが図0-4, 5である。図0-4は 1 m間隔の樹高階級に属する樹木の胸高断面積の合計を樹種別に示す。分布を示す実線と縦軸とで囲まれた部分の面積は種ごとの胸高断面積合計(m²ha⁻¹; 表0-2)に等しい。胸高断面積合計の大きさから判断するとハゼノキ(*Rsu*)がプロット内で最も優占していたと言える。図0-3(実線)の樹高14~15 mのピークはコナラ(*Qse*)に、10~11 mのピークはハゼノキ(*Rsu*)、モチノキ(*Lin*)、カクレミノ(*Dtr*)などに、7~8 mのピークはヒサカキ(*Eja*)、ネズミモチ(*Lja*)、サカキ(*Clj*)などの常緑広葉樹によるものであったことがわかる。落葉広葉樹の樹高の分布域は常緑広葉樹よりも狭い傾向にあり、樹高 4 m以下の落葉広葉樹は存在しなかった。

図0-5は樹種別の樹高の頻度分布を示す。下層の常緑広葉樹ヒサカキ(*Eja*)、ネズミモチ(*Lja*)、サカキ(*Clj*)の個体数は非常に多かった。ヤブニッケイ(*Cij*)、アラカシ(*Qgl*)、カクレミノ(*Dtr*)などのように、広い範囲の樹高階級にわたって出現する樹種でも、種の胸高断面積合計の大部分は樹高の高い個体に集中していた

(図0-4)。

図0-6は個体の胸高断面積 (ba , cm^2)の頻度分布を樹種別に表す。横軸は対数軸に取ってある。図0-5と図0-6とを比較すると、それぞれの樹種の頻度分布は、どちらの図でも似たようなパターンを示しており、樹高の高い個体の出現頻度が多い樹種は、胸高断面積の大きな個体の出現頻度も多かった。

(ii). 胸高直径と樹高との関係

全個体の胸高直径(d , cm)と樹高(h , m)との関係を図0-7に示す。両者の関係は、小川(1969)が提案した拡張相対生長関係

$$\frac{1}{h} = \frac{1}{A d^k} + \frac{1}{h^*} \quad (0-1)$$

で近似された。ここで、 $A=2.29 \text{ m cm}^{-1}$, $h^*=16.7 \text{ m}$, $k=1$ であった。 A の値は森林の植物体量の密度に関係しており、また、 h^* は樹高の上限を表すことから森林の占有空間の大きさを示すと考えられている(小川, 1969)。また、 k の値は十分に閉鎖した極相あるいはそれに近い天然林などで1に近い値を取ることが知られている(Ogawa & Kira, 1977)。次の節で紹介するように、本プロットの A の値は、プロットと同じ気候帯の他の照葉樹林や常緑混交林(齋藤ほか, 1965, 小川, 1969)の値($A=1.85\sim 2.73$)と同等の値であった。

図0-7では、常緑広葉樹と落葉広葉樹とは異なる記号でプロットしてある。落葉広葉樹は常緑広葉樹に比べて樹高の高いところに分布していたことがわかる。

0-2-3. 地上部現存量および葉面積指数のおおまかな推定

本研究では伐倒等による現存量等の調査は行っていないが、プロットと同じ地方にある他の森林の調査データを用いて、ごくおおまかな地上部現存量の推定を試みる。

齋藤ほか(1965)は、本研究プロットと同じ植生帯にある常緑広葉樹林(伊勢神宮備林)において、樹高(h , m)と胸高直径(d , cm)との間に

$$\frac{1}{h} = \frac{1}{2.73 d} + \frac{1}{16.4} \quad (0-2)$$

の関係を得た。そして、この曲線上に、林齢や種組成の異なるいくつかの森林で得られた個体のデータが重なることを報告した。それらの森林の胸高断面積合計(BA_t , $m^2 ha^{-1}$)と地上部現存量(Y_t , $ton d. w. ha^{-1}$)との関係をプロットしてみると、図0-8に示すような直線関係が得られた(決定係数 $r^2=0.943$)。

$$Y_t = 3.52 BA_t + 45.16 \quad (0-3)$$

ところで、0-2式の2つの係数は、本研究プロットで得られた係数(0-1式)と極めてよく似た値である。そこで、本研究プロットにおける胸高断面積合計と地上部現存量との関係が0-3式で近似できるものと仮定して、本研究プロットの現存量を推定してみよう。0-3式に、本研究プロットにおける胸高断面積合計(表0-2, $38.96 m^2 ha^{-1}$)を代入すると、本プロットにおける地上部現存量はおよそ $180 ton d. w. ha^{-1}$ 前後と推定される。

また、小川(1969)は、森林の胸高直径と樹高との関係を示す0-1式の係数 A , h^* を用いた地上部の総現存量 Y_t の推定式として次式を提案した。

$$Y_t = \beta h^* A^\alpha \quad (0-4)$$

ただし、 $\alpha=2.0$, $\beta=2.0 ton d. w. ha^{-1} m^{-1} (m cm^{-1})^{-2.0}$ である。この値をそのまま本研究プロットに適用すると、0-1式の係数 $A=2.29 m cm^{-1}$, $h^*=16.7 m$ より、

$$Y_t = 175 ton d. w. ha^{-1}$$

と計算される。この推定値が、0-3式による推定値とほぼ一致することからも、プロットの地上部現存量が $180 ton d. w. ha^{-1}$ 前後である確率が高い。

プロットの葉面積指数は、林床の相対照度の測定値によっておおまかに推定できる。森林の葉面積指数(F , $m^2 m^{-2}$)と相対照度(I'/I_0)との関係を示す Lambert-

Beer の法則 (Monsi & Saeki, 1953)

$$I'/I_0 = \exp(-K F) \quad (0-5)$$

の見かけの吸光係数 K の値は、日本の冷温帯のブナ林および常緑広葉樹林帯のコジイ林で、それぞれ 0.65 および 0.50 (m^{-2}m^2) であったとの報告がある (Kira et al., 1969)。第 5 章 (図 5-14) で示すように、本実験プロットの林床の相対照度は夏期においては 0.01 (1%) を下回る。1988 年 6~8 月の相対照度の幾何平均値は 0.004 から 0.006 の範囲にあった。この相対照度の値と上述のみかけの吸光係数を 0-5 式に単純に当てはめて葉面積指数を推定すると、当森林における葉面積指数はおよそ 8 から 11 m^2m^{-2} の範囲にあると推定される。

この推定値は、日本国内の常緑広葉樹林における調査結果とほぼ同等の値である (Tadaki, 1977)。サブプロットにおける葉の年間リターフォール量 (第 1 章, 表 1-2) が合わせて 4.67 $\text{ton d. w. ha}^{-1}\text{yr}^{-1}$ あり、やはり国内の常緑広葉樹林帯の森林で報告された範囲内の値であった (e. g. Saito, 1977) ことを考慮すると、本研究プロットは多くの落葉広葉樹を含んではいたが、その葉量はこれまでに報告された国内の常緑広葉樹林の範囲内にあると考えられる。

第 1 章

〈 葉のリターフォール速度に関連した階層構造 〉

1 - 1 . 緒言

序章では、プロットの林分構造の概要を把握するため、個体の樹高や胸高断面積などを基礎とした解析を行った。単純林における研究報告 (Miyaura & Hozumi, 1985, 1988, 1989) によれば、このような樹木の個体サイズは、個体の葉のリターフォール速度との間に強いべき乗関係を成立させる。個体の葉のリターフォール速度は、葉の年間生産量の最も簡単な指標である (Bray & Gorham, 1964) と同時に、胸高断面積の成長速度や成長率などとともに最も簡単に測定できる樹木の機能量のひとつとなりうる。

この章では、各樹種の平均個体サイズを基礎として森林の階層化を行い、種の平均個体サイズと種の葉のリターフォール速度との定量的関係の調査結果を通して、樹種の個体の機能量がその樹種の属する階層にどのように関連しているかということについての解析を試みる。

1 - 2 . 材料と方法

1 - 2 - 1 . 調査地および調査方法

リターフォールに関連したこの章での解析内容は、サブプロット (0 - 2 - 1) に関するものである。サブプロットは 1985 年 8 月に設定した。面積は 335 m^2 (約 $16 \text{ m} \times 21 \text{ m}$) , 平均傾斜は約 10° で、北西に面しており、メインプロットの北東部に

一部が重なっている。リターフォール速度を測定中の1985年9月から1986年8月までの年平均気温は14℃であった。また、林床の平均相対照度は、1986年8月に0.9%であったが、その年の12月には落葉広葉樹の落葉によって6.5%まで上昇した。

サブプロット内で胸高周囲長の調査を1985年および1986年12月に行い、それぞれの時期における個体の胸高断面積 (ba_{85} および ba_{86} , m^2) を計算した。これらの樹種別合計値が種の胸高断面積合計 (BA_{85} , BA_{86} , $m^2 ha^{-1}$) である。各樹種の出現個体数 (N_{85} , ha^{-1}) は1985年12月の調査結果に基づく。各樹種の個体平均胸高断面積 (ba_m , m^2) は、

$$ba_m = BA_{85} / N_{85} \quad (1-1)$$

で計算した。胸高(1.3 m)以上の個体の樹高 (h_{85} , m) は1985年12月のみ測定を行い、樹種別に平均値 (h_m , m) を計算した。サブプロットに出現した樹種は15種で、アカマツ (*Pinus densiflora* Sieb. et Zucc.) 以外はすべてメインプロットに出現した樹種 (表0-1) であった。サブプロットにおける樹種別の胸高断面積合計および出現個体数を表1-1に示す。

各個体の胸高断面積成長率 (RGR_{ba} , yr^{-1}) は次式で計算した。

$$RGR_{ba} = \frac{1}{ba} \frac{dba}{dt} \approx \frac{\ln(ba_{86}) - \ln(ba_{85})}{1986 - 1985} \quad (1-2)$$

樹種別の個体の胸高断面積成長率の平均値 (RGR_{bam} , yr^{-1}) は次式で計算した。

$$RGR_{bam} = \frac{\sum_{i=1}^k (RGR_{ba})_i}{k} \quad (1-3)$$

ただし k は1985年12月における各樹種のプロット当たりの出現個体数を示す。

1-2-2. リターフォールの測定

1985年8月22日に20個のリタートラップをサブプロット内に一様に配置した。リタートラップはプラスチックネット製 (0.5 mmメッシュ) で、開口部は円形 (開

口部面積 1 m^2)である。したがってサブプロットの林床の水平面積の約6%をトラップで覆ったことになる。開口部は地上高 1 m の高さに設定した。

リターフォールは1985年9月25日から1986年9月26日まで毎月1回収集した。実験室に持ち帰っていったん乾燥機で乾燥させた後、葉、種子・果実、木部組織(枝、幹、樹皮など)、動物遺体、およびその他に分類した。葉と種子・果実はさらに樹種ごとに分類した。分類後再度 85°C で24時間乾燥させ、重量を測定した。各樹種の葉の年間リターフォール速度(L , $\text{ton d. w. ha}^{-1}\text{yr}^{-1}$)およびその他のリターフォール速度は、1985年9月26日から1986年9月26日までに20個のトラップに捉えられたリターフォール量の平均値とする。

各樹種の1個体あたりの葉のリターフォール速度(l_m , ton d. w. yr^{-1})は、

$$l_m = L/N_{85} \quad (1-4)$$

で計算した(N_{85} :各樹種の出現個体数, ha^{-1})。

1-3. 結果

1-3-1. 種の平均樹高による階層化

図1-1はサブプロット内の個体の樹高(h_{85})および胸高断面積(ba_{85})の頻度分布を樹種別に示す。個体の樹高および胸高断面積は、樹種ごとに、ある範囲に集中する傾向が見られる。したがって、実質的には種の個体サイズは平均樹高や平均胸高断面積で代表されると仮定して解析を進める。図1-1には各樹種の平均樹高(h_m , m)および平均胸高断面積(ba_m , m^2)が矢印で示されている。平均樹高が大きい樹種ほど平均胸高断面積も大きい傾向にあったことが分かる。平均樹高と平均胸高断面積との関係は、

$$h_m = 25.5ba_m^{0.228} \quad (1-5)$$

で近似できた($r^2=0.858$, $p<0.01$)。

図1-2に、種の出現個体数(N_{85})と胸高断面積合計(BA_{85})とをプロットした。この図には h_m の等値線が引かれているが、この等値線を示す直線式は次のようにして計算した。1-5式は1-1式を用いて、

$$BA_{85} = (h_m/25.5)^{4.39} N_{85} \quad (1-6)$$

と書き換えられる。この式の h_m に 6 m, 8 m, 10 m, ...を代入すると、それぞれの h_m レベルに関する、 N_{85} と BA_{85} との間の比例式が得られる。図1-2は、 h_m のレベルが同等の樹種間では胸高断面積合計(BA_{85})が個体数(N_{85})にほぼ比例していたことを示している。

アカマツ(*Pde*)、コナラ(*Qse*)、クロガネモチ(*Iro*)、ハゼノキ(*Rsu*)、モチノキ(*lin*)およびアカメガシワ(*Mja*)の6樹種は平均樹高が9 m以上であり、残りの樹種は平均樹高が8 m以下であった。便宜的に、前者をサブプロットにおける高木、後者を低木と定義する。高木および低木の個体平均胸高断面積 ba_m は、それぞれ、

$$ba_m > 0.009 \text{ m}^2 \text{ (高木)} ; \quad 0.004 \text{ m}^2 > ba_m \text{ (低木)}$$

であった(図1-1, 3)。

種の胸高断面積合計は被度としての種の優占度を示す(奥富・伊藤, 1967, 隅田, 1987a)。したがって、図1-2の結果から明らかなように、樹高レベルが同等の樹種間では、種の個体数(N_{85})が大きい樹種ほど、胸高断面積合計(BA_{85})で表される優占度が高い。

1-3-2. 個体サイズと個体の胸高断面積成長率

個体の胸高断面積の成長率(RGR_{ba})と個体サイズ(ba_{85})と間の関係を種内で調査したところ、ヒサカキに関して RGR_{ba} と $\log_{10}(ba_{85})$ との間に弱い正の相関

($r^2=0.05$, 個体数59, $p<0.01$) が, また, ソヨゴに関して強い正の相関 ($r^2=0.86$, 個体数4, $p<0.05$) が得られた。しかし, これら以外の樹種に関しては, 有意な相関は得られなかった ($p>0.1$)。また, サブプロット内の全個体 (304個体) に関しても, RGR_{ba} と $\log_{10}(ba_{85})$ との間に有意な相関は得られなかった ($r^2=0.003$, $p>0.1$)。

RGR_{ba} の樹種別の平均値である RGR_{bam} は各樹種の $\log_{10}(ba_m)$ との間に弱い正の相関を示した (図1-3)。両者の関係は,

$$RGR_{bam} = 0.0216 \log_{10}(ba_m) + 0.0663 \quad (1-7)$$

で近似された ($r^2=0.278$, データ数(種数)15, $p<0.05$)。あまり強い相関ではなく, 高木 (ba_m が 0.009 m^2 以上の6樹種) と低木との間の RGR_{bam} の差は図1-3では明瞭ではない。すなわち, 高木にも低木にも RGR_{bam} の高い樹種と低い樹種の両方が含まれていた。

1-3-3. サブプロットにおけるリターフォール

サブプロットでの年間リターフォール量は $8.72 \text{ ton d.w. ha}^{-1} \text{ yr}^{-1}$ で, そのうちの54%が葉のリターフォールだった (表1-2)。個々の樹種の葉および種子・果実の年間リターフォール速度は表1-3に示した。サブプロットの総リターフォール速度および葉のリターフォール速度は, 日本国内の暖温帯で過去に報告された値 (e.g. Saito, 1977, Nishioka & Kirita, 1978) の範囲に含まれていた。

1-3-4. 種の平均個体サイズ ba_m と葉のリターフォール速度

図1-4に示すとおり, 種の平均個体サイズを示す ba_m の値と葉のリターフォール速度の個体平均値 l_m との間には正の相関があった。両者の関係は,

$$l_m = 0.307 ba_m^{1.21} \quad (1-8)$$

で回帰された ($r^2=0.904$, データ数 (種数) 14, $p<0.001$)。ただし, アオハダ (lma) は個体サイズが小さく, また個体数も少なく, 20個のリタートラップでは十分に葉のリターを捕捉できなかったと考えられたため, これを回帰計算から除外した。1-8式の関係は, 1個体あたりの葉のリターフォール速度が, 樹種に関係無く種の平均個体サイズに依存적であったことを示唆している。

1-3-5. 種の胸高断面積成長率 RGR_{bam} と葉のリターフォール速度

図1-5は, RGR_{bam} の値と, 種の葉のリターフォール速度を種の胸高断面積合計で割った値 (L/BA_{85} , $\text{ton d.w. m}^{-2}\text{yr}^{-1}$) との関係を示す。両者の関係は,

$$RGR_{bam} = 0.2874 (L/BA_{85}) - 0.0181 \quad (1-9)$$

で回帰された ($r^2=0.635$, データ数 (種数) 14, $p<0.01$)。ただし, アオハダ (lma) のデータは回帰計算から除外した。図1-5の結果は, 種の胸高断面積の成長率と単位胸高断面積当たりの葉のリターフォール速度との間に正の相関があったことを示している。

1-4. 考察

1-4-1. 同一階層内の胸高断面積成長率の種間差

種の平均個体サイズを示す bam は, 種が属する階層 (高木か低木か) の指標であった (図1-2)。そればかりでなく, 種の平均個体サイズは, その樹種の1個体当たりの葉のリターフォール速度の重要な指標でもあった (1-8式, 図1-4)。これに対して, 種の平均個体サイズは必ずしも種の胸高断面積成長率の指標とはならなかった (図1-3)。このことは, 複数の種が同じ階層に属していても, それ

ぞれの種の胸高断面積成長率は必ずしも同等の値を示すわけではなく、 RGR_{bam} に関して成長の良い樹種と悪い樹種とが高木樹種、低木樹種の両方に含まれていたことを意味する。例えば、高木樹種に関しては、アカマツ (*Pde*)、クロガネモチ (*Iro*) およびコナラ (*Qse*) の胸高断面積成長率は他の高木の値よりも高く (図1-5)、その意味ではこれらは高木樹種の中で成長が良かった樹種と言えよう。これに対して、同じ高木であるハゼノキ (*Rsu*) の胸高断面積成長率は高木の中で最も低く、いくつかの低木の値よりも低かった。このような同一階層における成長率の種間差は、どのような要因によって説明されるだろうか。

まず考えられるのは、樹冠の光環境である。高木樹種に関しては、アカマツ、クロガネモチおよびコナラは、ハゼノキなど他の高木樹種より平均樹高がやや高く (図1-2)、樹冠の光環境の点では優位な位置を占めたことが前者の成長率の高さの一因となったのかも知れない。しかし、サブプロットにおける観察によれば、ハゼノキの樹冠は他の樹種の樹冠に覆われることはほとんど無かった。したがって、ハゼノキの樹冠は、高木の樹冠に覆われてより暗い光環境下にあったと推定される低木層のサカキやアズキナシなどよりは、樹冠の光環境の点では優位な位置にあったと考えられる。したがって、ハゼノキの成長率がこれらの低木樹種よりも低い値を示したことは、樹冠の光環境だけでは説明できない。

また、同一階層内の成長率の種間差は、種の樹齢の違いに起因するとも考えられない。これは、高木樹種間、あるいは低木樹種間では、樹齢の種間差は顕著でないと推定されることによる。成長錐による1985年のサンプリング (隅田, 1987b) の結果では、高木のコナラの樹齢は31~44年、ハゼノキは28~37年、アカマツは40年、モチノキは30~42年であり、高木樹種間では樹齢の範囲にはかなりの重なりがあり、樹齢に関する種間差は明確なものではなかった。また、低木ではヒサカキが18~28年、ネズミモチが18年であり、低木樹種に関しても樹齢に関する種間差は明確では

なかった。

ここで、図1-5に示された、 L/BA_{85} と胸高断面積成長率との間の正の相関の意味について考察してみよう。各樹種の葉の年間リターフォール量 (L)が、各樹種によって1年間に生産された葉量 ($\Delta W_{f\text{NEW}}$) に等しいと仮定する。このとき、 L/BA_{85} は、単位胸高断面積あたりの葉の年間生産量に対応する。

$$L/BA_{85} \approx \Delta W_{f\text{NEW}}/BA_{85} \quad (1-10)$$

1-10式より、1-9式 (1-3-5) は、種の胸高断面積成長率と単位胸高断面積あたりの葉の年間生産量との間に正の相関があることを示唆している。さらに、葉の回転が1年間の生育期間中に1回であるような落葉広葉樹に関しては、 L/BA_{85} の値は近似的に単位胸高断面積あたりの葉量 (W_f/BA_{85}) と見なされる。

$$L/BA_{85} \approx W_f/BA_{85} \quad (1-11)$$

1-11式より、1-9式は、落葉広葉樹のみに関しては、種の胸高断面積成長率が、単位胸高断面積あたりの葉量と正の相関があったことを示唆している。落葉広葉樹のみに関しては、単位胸高断面積あたりの葉量の種間差が同一階層内における成長率の種間差を生み出した一因となったことは十分有り得べきことと考えられる。

1-4-2. 二次遷移の進行に伴う陽樹の衰退

図1-5に関連した結果から導かれた推論 (1-4-1) は、ハゼノキのように資源としての光の豊富な林冠表面に葉を有していても、そのことが必ずしもその種の成長率の高さを保証するものではないことを示している。ハゼノキはいわゆる陽樹として知られ(鈴木, 1985), 強光が生育に必要な樹種である(中島, 1985)。サブプロット内の高木の中で最も被度の高かったハゼノキの成長率が低かったことは、陽樹であるハゼノキの二次遷移の進行に伴う衰退を示す現象として注目される。ハゼノキの衰退は、ハゼノキの L/BA_{85} の低さ、すなわち、単位胸高断面積あたりに割

り当てられる葉量が少なかったことによると解釈される(1-4-1)。おそらくハゼノキは、林冠の閉鎖を伴う二次遷移の経過につれて、他の高木樹種と同程度の胸高断面積成長率を維持するために十分な量の樹冠を広げることができなかったのではないかと考えられる。

また、低木の中では、ヒサカキ(*Eja*)の成長率や L/BA_{85} の値が他の低木樹種よりも低かった。サブプロットにおいては、ヒサカキも、サカキ(*Clj*)やカクレミノ(*Dtr*)などの常緑の低木に比べて成長率という観点からは衰えつつある樹種と考えられる。ハゼノキは高木層で、ヒサカキは低木層でそれぞれ最も被度の高い樹種であった(図1-2)が、それらの成長率が共に低かった。このことは、胸高断面積合計で表される被度が種の胸高断面積成長率の大きさに必ずしも対応していないことを示している。

第 2 章

<< 新しい方法 (The probe cylinder method) による森林の葉層構造の解析 >>

2 - 1 . 緒言

第1章においては、サブプロットにおける種の平均個体サイズを指標として樹種を階層に分類し、そのような階層と種の成長との関連について解析した。しかしながら、複数の樹種の間で平均樹高が同等であっても、樹冠の光環境が同等である保証はない。樹冠の光環境は樹冠の相互被陰に密接に関係していると考えられる。したがって、階層を構成する樹冠の光環境が考慮されるように階層化を行うには、階層化は平均樹高でなく、樹冠の空間構造に基づいて行われることがより望ましいと考えられる。

第1章と異なり、この章では従来行われてきたような林木個体を基礎とした階層化ではなく、森林全体の樹冠の空間的な配置を基礎とした階層化を試みる。二次林内に設けたメインプロットの3次元的な層構造を非破壊的な方法によって調べるために、the probe cylinder method (以下、PCM) を考案した。この方法は毎木測定による調査方法とは異なり、広葉樹林に特有な、連続した樹冠が成す層構造(0-1-1)を3次元的に調査する方法である。この章ではまず、PCMによる、群落レベルでの葉層の空間構造の解析方法についての説明を行い、その結果を紹介する。これを基に、森林群落の層構造がいかなるものであるのか、また、この層構造をそれぞれの種の樹冠がどのように構成していたかについて解析する。

2-2. 調査地および調査方法

2-2-1. 調査地

P C Mによる階層構造の調査は、序章で紹介した氷上姉子神社の境内林のメインプロット(=679 m^2)で行った。図2-1に示すように、プロットの林床を1辺2 m の格子に区切り、X軸とY軸とを設定した。格子の交点(以下、格子点)の数は、177個であった。

2-2-2. 毎木測定

プロット内で、樹高1.3 m 以上のすべての生きた個体について、1987年9月に樹高(h , m)および葉下高(幹の基底部から最も低い生葉までの鉛直距離; h_L , m)の測定を行った(0-2-2)。これをもとに樹種別に平均樹高と平均葉下高を計算した。各樹種の平均樹冠長は、平均樹高と平均葉下高との差として定義した。測定結果は表0-2に示した。

2-2-3. P C Mによる階層構造の解析

この章と次の章(第3章)では、『樹冠』という用語を、『葉を含んだ空間』という意味で用いる。P C Mによって、『樹冠』の位置およびその単位土地面積当たりの体積(樹冠体積)が測定される。実際の測定方法については後述する。

P C Mによる測定原理は、図2-2 a, bに示される。図2-1に示した林床の177個の格子点上の円筒型の空間(図2-2 a)を想像してみよう。それぞれの円筒型の空間は同じ半径と高さを持ち、この高さは最大群落高に等しいと仮定する。図2-2 bは、図2-2 aの樹木の樹冠が、各格子点上の円筒型の空間の一部としてサンプルされている様子を示している。サンプルされた円筒型の樹冠のことを、

以後、『サンプル樹冠』と呼ぶことにする。このようなサンプリングは、ちょうど土壌のコアサンプルを取るように、あるいは、年輪のコアサンプルを取るように、森林空間の垂直方向のコアサンプルを各格子点上で取るようなもので、これによって樹冠の空間分布を森林全体にわたって知ることができる。PCMは個々の葉の空間分布を測定するわけではないが、格子点上の円筒型空間の内部においては、葉はサンプル樹冠の内部のみに存在することは確かである。その意味では、サンプル樹冠の3次元的な分布は、森林全体の葉の空間分布の最も簡単な指標と見なされる。

格子点上のサンプル樹冠の上下端の地上高を客観的に測定するために、サンプル樹冠の認識に必要な基準を以下のように定義した。

『一つのサンプル樹冠の内部では、隣合う2枚の葉の垂直方向の距離は1 m以下でなければならない。この距離が1 mを越えた場合、これらの葉はそれぞれ、同じ格子点上で垂直方向に離れた二つのサンプル樹冠に属する。』

図2-3 aに示すように、サンプル樹冠内の一番高い位置および一番低い位置の葉の地上高が、そのサンプル樹冠の上端と下端の地上高を表す。また、この2つの地上高の差はサンプル樹冠の深度を表す(図2-3 a)。格子点上の円筒型空間の底面の直径は0.2 m(底面積 $0.1^2\pi \text{ m}^2$)と定めた。円筒の底面積が一定なので、サンプル樹冠の体積はサンプル樹冠の深度に比例する。葉の垂直方向の距離や円筒の底面の直径は理論的根拠に基づいた値でなく、測定上便宜的に定めたものである。

2-2-4. 葉層の定義

プロット内の各格子点上には、最低1つ、最高3つのサンプル樹冠の存在が認められた。ここで、これらのサンプル樹冠が属する層についての定義をしておく。一つの格子点上のサンプル樹冠は、最も高いところにあるものから順に、第1葉層、第2葉層および第3葉層に属する、と定義した。すなわち、葉層(leaf-layer)とは、

樹冠最上面から林床方向への出現順位が同じサンプル樹冠が集まって構成する層を指し示し、サンプル樹冠の出現した地上高に関係なく決定される。例えば、第1葉層とは、それぞれの格子点上で最も高い位置にあるサンプル樹冠によって構成される層である。

2-2-5. 野外におけるPCMの実施

各格子点上のサンプル樹冠の上下端の地上高は、測高棒を用いて測定した。図2-3aに示すように、測高棒の先端に長さ20cmのフレキシブルなプラスチック棒を測高棒と垂直に取り付けた。このプラスチック棒は円筒の直径の指標となる。

サンプル樹冠の位置の測定の概要が図2-3bに描かれている。各格子点における測定の際、サンプル樹冠の位置の確認のため、1人ないし2人の見張りを測定する格子点の回りの高木上に待機させた。格子点上で垂直に測高棒を立て、その先端を林冠よりも高い位置までいったん伸ばした後、先端部をゆっくり下げながら、サンプル樹冠の上端・下端の地上高を見張りの合図で記録した。地上高は0.1m単位で記録した。同時に、そのサンプル樹冠を構成する樹種名を、上側(林冠表面側)からの各樹種の出現順に記録した。また、サンプル樹冠の上端・下端の位置の相対照度も測定した(第3章)。これらの測定は、1989年5月下旬から6月上旬にかけて、曇天の日を選んで行った。測定には1日あたり4人ないし5人を必要とし、のべ6日を費やした。

2-2-6. データの解析

(i) 樹冠体積

PCMによって得られたデータから、単位土地面積当たりの平均的な樹冠体積(m^3m^{-2} または m^3ha^{-1})が計算できる。樹冠体積は177個の円筒型空間内に出現した

サンプル樹冠の体積の総和 (m^3) を 177 個の円筒型空間の底面積の総和 (m^2 または ha^{-1}) で除することによって求められる。

(ii) 樹冠による空間占有率

各地上高における、樹冠による空間占有率は次のようにして計算される。プロットの全空間が、1 m の深さの水平な層に分割されていると仮定する。群落高は 16 m と仮定する。プロット内には 177 個の円筒型の空間があると仮定しているので、図 2-2 c に示すような任意の $i \sim i+1$ m ($i=0, 1, 2, 3, \dots, 15$) の 1 m の深さの層には、1 m の長さの円筒型空間のセグメントが 177 個含まれている。これらの円筒型セグメントの中には、サンプル樹冠の一部を含むものもあれば、全くサンプル樹冠を含まないものもあるだろう。この水平な層の中で、樹冠による空間占有率 ($\text{m}^3 \text{m}^{-3}$) の平均値は、177 個のセグメントに含まれるサンプル樹冠の体積の総和 (m^3) と、177 個のセグメントの体積の総和 (m^3) との比の値として計算される。この比の値は 0 から 1 までの値をとり、各地上高レベルごとに計算される。図 2-2 d は、森林内の樹冠 (図 2-2 a) の存在確率の垂直変化が、樹冠による空間占有率の垂直変化として示されている様子を模式的に表している。

(iii) 葉層別の解析

樹冠の空間占有率は、各葉層ごとに計算することも可能である。例えば、第 2 葉層の空間占有率は、第 2 葉層に属するサンプル樹冠のみを対象として空間占有率を計算すればよい。ある地上高レベルにおける、群落内の全樹冠による空間占有率の値は、その地上高レベルにおける、第 1・第 2 および第 3 葉層の空間占有率の和に等しい。

(iv) 樹種別の解析

1つのサンプル樹冠が複数の樹種の葉によって構成されていた場合、樹種ごとに樹冠の地上高を測定していない。そこで、そのようなサンプル樹冠を構成する樹種ごとに樹冠の位置と樹冠体積を定めるために、次のような仮定を設けた。図2-4 aに示すように、サンプル樹冠の内部において、上側から順にA、BおよびCの3樹種が出現した場合を例として取り上げる。このサンプル樹冠の深度を l (m) とすると、この値は、単位土地面積当たりのサンプル樹冠の体積 (l , m^3m^{-2}) と同値である ($\because 0.1^2\pi l \text{ m}^3 / 0.1^2\pi \text{ m}^2 = l \text{ m}^3\text{m}^{-2}$)。このサンプル樹冠の場合、図2-4 bに示すように、サンプル樹冠を3つ (=出現種数) の小さな円筒部分に分割する。それぞれの小円筒は深度が同じであり ($l/3$ m), したがって、単位土地面積当たりの体積も同じである ($l/3 \text{ m}^3\text{m}^{-2}$)。これらの3つの小部分を、それぞれ、種の上側からの出現順にA、B、Cに割り当てる。

このような樹冠の位置に関する仮定を設けることによって、単位土地面積当たりの樹冠の平均体積 (V_c , m^3m^{-2} または m^3ha^{-1}), および地上高別の樹冠の空間占有率 (R_c , m^3m^{-3}) を樹種ごとに計算することができる。ちなみに、群落最上面 (地上高16 m) からの深さを z (m) とすると、 z の変化に伴う R_c の垂直変化は $R_c(z)$ と書き表され、このとき、 V_c (m^3m^{-2}) と R_c (m^3m^{-3}) との間に次のような関係が成立する。

$$V_c = \int_0^{z_{\max}} R_c(z) dz, \quad (2-1)$$

ここで、 z_{\max} は最大群落高 (m) に等しい。

2-3. 結果

2-3-1. 森林の葉層の縦断面図

プロットの縦断面図を図2-5 a~i に示す。a~i はそれぞれ図2-1の斜面上から下までに対応している。図中の線分（縦線）が個々のサンプル樹冠の位置を示している。177 個の格子点上における、第1、第2および第3葉層に属するサンプル樹冠の総数 (N_1 , N_2 , N_3) はそれぞれ 177, 149, 17 (合計 343) だった。この結果はこのプロットがおおむね第1および第2葉層の二つの葉層によって構成されていたことを意味する。第1葉層と第2葉層との間は葉の無い空間によって隔てられており、その空間の深さは平均 2.8 m だった（標準偏差 1.2 m, データ数 149）。葉の無い空間の地上高は一定でなく、場所によって変動していた。

図2-5 では、サンプル樹冠の主な構成樹種を、サンプル樹冠を示す線分上に記号で記してある。1本の線分上の記号の数は、そのサンプル樹冠を構成する種数を表す。プロット内では一つのサンプル樹冠内部に 1~6 樹種が出現した。第1葉層には主に落葉広葉樹ハゼノキ (Δ) およびコナラ (\bigcirc) の樹冠が多かった。コナラの樹冠は隣接するハゼノキの樹冠よりも高い位置にある傾向が見られた（例えば図2-5 a, b の $X=32\sim36$ における第1葉層）。常緑広葉樹であるコジイ (\blacktriangle) やヤブニッケイ (\bullet) の樹冠も同様に、隣接するハゼノキの樹冠の位置よりも高い傾向にあった（例えば図2-5 f および g の $X=4\sim8$, i の $X=20\sim26$ における第1葉層）。しかしながら、コナラ、コジイ、ヤブニッケイなどの樹冠とハゼノキの樹冠とは、第1葉層の中で空間的に隙間なく連結しているのが観察された。このように、全体として凸凹しながらも連続した林冠が、森林の相観を造りあげていた。

第2葉層もまた落葉広葉樹の葉を含んでいたが、その種構成は第1葉層の落葉広葉樹とは異なっていた。第2葉層では、リョウブがもっとも出現数の多い落葉広

葉樹だった（例えば、図2-5 bの $X=36\sim38$ 、および cの $X=34\sim36$ における第2葉層）。しかし、第2葉層における落葉広葉樹の出現数は常緑広葉樹に比べると少なく、ヒサカキ、ネズミモチ、サカキ、カクレミノ、モチノキなどの常緑広葉樹が、第2葉層の主な構成樹種だった。

第3葉層はすべてヒサカキ、ネズミモチ、カクレミノなどの常緑広葉樹の樹冠が構成していた。第3葉層は、第2葉層が落葉広葉樹の樹冠によって構成されている場合（図2-5 a, $X=28, 32, 36$ の第3葉層）や、第1葉層と第2葉層のサンプル樹冠の深度の積算値が比較的小さい場合（図2-5 d, $X=40$ の第3葉層）などに出現した。

2-3-2. 葉層の深度

第1、第2および第3葉層のそれぞれの葉層に属するサンプル樹冠の深度（図2-3 a）の平均値を平均葉層深度（m）と呼ぶ。この値は、各葉層に属するサンプル樹冠の出現数（ $N_1=177$, $N_2=149$, $N_3=17$ ）に関する平均値である。

図2-6 a～cに、3つの葉層それぞれに属するサンプル樹冠の深度の相対頻度分布を示す。複数の樹種を含むサンプル樹冠の頻度が、影付きの部分で表してある。サンプル樹冠深度が大きくなるほど、出現頻度のうち複数の樹種を含むものの割合が増えることがわかる。3つの葉層の平均葉層深度はそれぞれ1.97 m, 1.95 m, 1.06 mで、これらの値は図中に矢印で示してある。第1葉層（a）と第2葉層（b）とを比較すると、両者の間で種組成や構成樹種の平均樹高（表0-2）が異なっているにもかかわらず、2つの葉層の平均深度はほぼ同じ値を示している。ただし、第1葉層は第2葉層よりも深さ1 m以下のものの相対頻度がやや高い傾向にあった。

図2-6 dは、それぞれの格子点上における、第1～第3葉層のすべてのサンプル樹冠の積算深度の相対頻度分布を示す。この分布は正規分布であった（ χ^2 検定、

$p > 0.01$)が、図2-6 a~cの分布は正規分布とは有意に異なっていた($p < 0.1$)。積算深度の平均値は $3.71 \text{ m} \pm 0.19 \text{ m}$ (95%信頼範囲)、標準偏差は 1.32 m だった。このことは、1つの格子点上に平均して 3.71 m の深さの樹冠が存在していたことを意味する。

図2-7は、各格子点上における、第1葉層のサンプル樹冠深度(l_1)と、第2葉層と第3葉層のサンプル樹冠深度の合計値(l_{2+3})との関係を示す。ほとんどの点は $l_1 + l_{2+3} = 6$ を示す直線よりも下側にあることがわかる。このことは、一つの格子点上の葉層の積算深度には一定の限度(約 6 m)があり、図2-7の二つの変数は互いに補完的であったことを示している。この図にはまた、第1葉層の深度が約 4 m 以下でなければ第2葉層および第3葉層が出現しなかったことが示されている。

2-3-3. サンプル樹冠内部における各樹種の樹冠深度

表2-1(a)に、サンプル樹冠内部における、各樹種の樹冠の平均深度を示した。この計算の際、サンプル樹冠が複数の種を含む場合は、図2-4で説明した仮定(2-2-6)に基づいて各構成樹種の樹冠深度を決定した。各樹種の樹冠の平均深度(l_m)は 0.6 m から 2.0 m までの範囲にあったが、ほとんどの樹種の場合、 1.0 m から 2.0 m の範囲にあった。 1.0 m 以下の樹種は3樹種にすぎず、それらの樹種を含むサンプル樹冠の出現数(表2-1, n_s)も少なかった。

高木のコナラ、コジイ、ヤブニッケイなどに関しては、サンプル樹冠の平均深度は、平均樹高と平均葉下高との差である平均樹冠長(表0-2)の値よりも小さかった。このことは、サンプル樹冠の深度が必ずしも平均樹冠長を表現しないことを示している。

2-3-4. サンプル樹冠の種組成

プロットでは、177 個の格子点上にのべ 343個のサンプル樹冠が出現した。これらのサンプル樹冠のうち、67% (229個)が単一の樹種のみで構成されていた(表 2-1, b)。一方、残りの33% (114個)のサンプル樹冠にはのべ 264種が出現した(同表, c)ので、後者に関しては、1つのサンプル樹冠当たりの種の平均出現数は2.32となる($=264/114$)。これら複数の樹種を含むサンプル樹冠を対象に、サンプル樹冠内部における特定の樹種の樹冠深度を算出し(表 2-1, cの l_m)、単一の樹種のみで構成されるサンプル樹冠の深度と比較してみた(表 2-1, bの l_m)。その結果、表に示されるように、ほとんどの樹種の場合2つの値の平均値間に有意差はなかった(危険率 0.05)。すなわち、種の樹冠の平均深度は、サンプル樹冠が複数の樹種を含むか、単一の樹種のみを含むかにかかわらず、ほとんど変わりがなかった。この結果はまた、サンプル樹冠が複数の樹種を含む場合にサンプル樹冠の深度が大きくなる傾向を示した、図 2-6 a~cの結果と対応している。

2-3-5. 各樹種の樹冠による空間占有率の垂直変化

図 2-8はプロット内の各樹種の樹冠による空間占有率($m^3 m^{-3}$; 2-1式の $R_c(z)$)の垂直変化を示す。各樹種の空間占有率の垂直分布を示すヒストグラムの面積は、その樹種の単位土地面積あたりの樹冠体積(V_c , $m^3 m^{-2}$)に等しい(2-1式)。この図の上半分には、 V_c の値が最も大きい10種が描かれている。それらの樹冠体積の合計は、プロット内に出現した19樹種の樹冠体積の総和($3.71 m^3 m^{-2}$)の94.5%を占めた。

各地上高における樹冠の空間占有率は、第1葉層(白い部分)、第2葉層(影のついた部分)および第3葉層(黒い部分)に属する樹冠体積の割合に応じて色分けしてある。おもしろいことに、ほとんどの樹種の場合、樹冠体積の約 2/3以上が

第1葉層か第2葉層かのどちらかに属していた。このことは、樹冠の約 2/3以上が属する葉層が樹種ごとにほぼ決まっていたことを示している（3-3-3で詳述）。例えば図2-8では、地上高 8 mから 9 mの空間ではハゼノキ(*Rsu*)の樹冠の大部分が第1葉層に属していたが、同じ地上高でもモチノキ(*lin*)やカクレミノ(*Dtr*)などの場合、第2葉層に属する樹冠の方が多かったことが示されている。

2-3-6. 各葉層に属する樹冠による空間占有率の垂直変化

図2-9は、第1～第3葉層のそれぞれに属するサンプル樹冠による空間占有率の垂直変化を示す。各葉層の樹冠の空間占有率の垂直分布はどれも釣鐘型の分布形を呈しているが、分布のモードが現れる地上高は葉層によって違っている。地上高10 m以下では葉層間で分布が重なっているが、この分布の重なりは、地上高が同じでありながらもあるところでは第1葉層が出現し、別の所では第2、あるいは第3葉層が出現したことを意味する。

各地上高レベルでは、3つの葉層の空間占有率の和が、最も外側の実線で表してある。すなわち、第1葉層から第3葉層までを合わせた、群落内の全樹冠による空間占有率の垂直変化を表している。その分布は異なる二つの地上高にモードをもち、三つの葉層が存在する地上高 6~7 mで最も高い値($0.61 \text{ m}^3 \text{ m}^{-3}$)を示している。この値は、この地上高における 1 m^3 の空間の約2/3が樹冠によって占有されていたことを意味する。

2-3-7. 種の樹冠の出現率と種の樹冠体積

1つの格子点上における各樹種の樹冠の平均出現率(r_o)を、プロット内の全サンプル樹冠(総数 343; 2-3-1)内部におけるその種の出現数(表2-1, n_s)を格子点数(=177)で割った値として計算した。各樹種の出現率 r_o と樹冠体積

($V_c, \text{m}^3 \text{m}^{-2}$)との関係を図2-10に図示してある。両者の関係は、

$$V_c = 1.33 r_o \quad (2-2)$$

によって近似した。この係数 1.33 ($\text{m}^3 \text{m}^{-2}$)の値は、プロット内の全サンプル樹冠体積の総和 ($656.6 \text{ m}^3 \text{m}^{-2}$)を、種ののべ出現数(493, 表2-1, a)で割った値であり、言い換えれば、サンプル樹冠内の1樹種当たりの平均樹冠体積である。図中の左下の3樹種 (*Ipe*, *Sal*, *Fsi*)はこの直線からやや外れているが、これらの種の樹冠の出現数はプロット内では少なかった(表2-1)。この3樹種を除けば2-2式の直線はデータによく合致しているので、種の樹冠体積の値はその種の樹冠の出現率の値を約1.33倍した値でほぼ近似できたことになる。

2-4. 考察

2-4-1. PCMによる森林の階層化と生産構造図

Smith(1973)やRichards(1983)が指摘したように、森林の階層構造は異なる研究者によって、異なる方法や定義によって研究されてきた(0-1-2)。したがって、さまざまな方法間で階層の比較を行う場合、混乱を招かぬためにも、それぞれの方法における『階層』というものが具体的かつ客観的なものとして定義され、測定された階層が何を意味するのかが明らかでなければならない。Monsi & Saeki(1953)の生産構造図による森林の階層化の生態学的重要性は序章(0-1-2)で指摘したとおりであるが、本研究で定義した葉層は、生産構造図による葉層とどのような関連があるのだろうか。

生産構造図においては、森林の階層の存在は、特定の地上高における葉量密度の局所的なピーク値の存在として定義される(Kira et al., 1969)。すなわち、葉

量密度が周りより高い値を示す地上高に、森林全体にわたる階層が存在すると見なされる。しかしながら、森林群落においては、生産構造図における葉量密度のピーク値の数は必ずしも樹冠の重なりを表してはいない。このことは、たとえば次のようなケースを考えればすぐに理解できる。人工林において、大小2種類の樹木が交互に植栽されている場合を想定しよう。1種は地上高10 mから15 mに樹冠を持ち、他の1種は地上高5 mから9 mに樹冠を持っていたとする。これら2種の樹冠は垂直的に重なっていないとしても、この人工林で層別刈取りを行ったとすると、葉量密度は地上高10~15 mと5~9 mの2つの地上高でピークを持つことになるであろう。これは極端な例であるが、このような現象が実際に起こり得ることは、本研究プロットにおける各樹種の樹冠による空間占有率の垂直分布(図2-8)からも推察される。例えば、樹冠の分布する地上高はアカメガシワ(*Mja*)のほうがアラカシ(*Qgl*)よりも高かった(図2-8)が、どちらも第1葉層のみに出現した樹種であって、これらの2樹種の樹冠は垂直的に重なる関係にはない。

層別刈取りによる熱帯林の調査結果によれば、生産構造図上で葉量密度の局所的なピーク値が4~5つ存在したことが報告されている(Yamakura et al., 1986a)。しかし、このことが垂直的に重なった4~5つの層の存在を表しているかどうかは確認されていない。生産構造図は本来、水平的に葉量の分布が均質であると見なせるような、狭い土地面積上の草本群落に適用された方法である(Monsi & Saeki, 1953)。しかし、大面積にわたって層別刈取りが行われる森林群落においては、水平的な不均質さが大きい(Shinozaki & Kira, 1977, Yamakura et al., 1986b)ため、上で述べたような、生産構造図上の階層の数と実際の葉層の重なり数が一致しない可能性は今のところ否定できない。

一方、PCMで定義された葉層は、樹冠最上面からの樹冠の重なりを表す概念を含んでいる。図2-9は、各地上高の樹冠の空間占有率を、プロットの土地面積

全体の平均値として表した点で生産構造図によく似ている。しかし、ある葉層がどの地上高に出現する頻度が高いかということは、葉層の概念上はそれほど重要なことではない。葉層構造の解析において重要なことは、その葉層の上にいくつの葉層があるか、あるいは、どれだけの深さの葉層が存在するか、ということである。同じ葉層でも場所によって出現する地上高が変動するので、仮に一つの葉層（たとえば第1葉層）が2か所の地上高によく出現するような場合には、その樹冠の空間占有率の垂直分布は二つの地上高にピーク値を持つ二山型の分布形を持つことになる。その場合、ピークが二つあるという情報とともに、その二つのピークを構成している樹冠は同じ葉層のものであり、それらの樹冠上に幾つの樹冠が重なっているかという点ではそれらの樹冠は同じ条件下にあるということが、PCMで定義された葉層において重要な情報である。このように、樹冠の重なりを重視する葉層は、光環境により密着した階層の解析方法であると考えられる（第3章）。

生産構造図以外の方法による階層とPCMの葉層との比較については、第4章で詳しい解析を行う。

2-4-2. 森林の葉層構造と、各樹種の樹冠による空間の占有について

サンプル樹冠の積算深度（2-3-2：図2-6 d, 図2-7）に一定の上限があったように、第1～第3のそれぞれの葉層のサンプル樹冠の深度にも上限（約4 m）が見受けられた（図2-6 a～c, 図2-7）。葉層の下部ほど相対照度が低くなる（第3章）ことを考慮すると、このような樹冠深度の上限の存在は、一定の相対照度以下の空間に樹木が葉を付けようとしなかったことが一因となっていると推察される。すなわち、葉層の深度は葉層を構成する樹冠の光環境と深くかかわっているものと考えられる。このことが関連してか、第1葉層および第2葉層の深度は、葉層の構成樹種等の違いにもかかわらず、どちらも平均約2 mであった（2-

3-2)。プロットの葉層構造を単純に言い表すとすれば、似たような平均深度を持つ2つの葉層が、場所によって深さや地上高を変えながら、森林全体として層構造を形成していた、と言えよう。

各樹種の樹冠は、このような葉層内部でどのように空間を占有していたのであろうか。種の樹冠の出現率 r 。(図2-10)は、全格子点上での種の樹冠の出現頻度に比例するので、被度と同様の意味を持つ。したがって、図2-10の関係は、種の平均樹冠体積と被度とが、ほぼ比例関係にあったことを示している。このことは、群落レベルでは樹冠体積が樹冠の鉛直方向の広がり(深度)ではなく水平方向の広がり(被度)に依存的事であることを示唆している。実際、樹冠体積 V_c の値に最大200倍程度の種間差があった(図2-10)にもかかわらず、サンプル樹冠の種別平均深度は大部分が1~2 mの範囲にあり、その種間差はせいぜい2~3倍程度にすぎなかった(表2-1, a)。この結果はまた、鉛直方向(光の減衰方向)の空間の占有に対してはどの樹種も同程度のレベルを保っていたのに対し、水平方向の空間の占有に対しては、樹種間で激しい競争が起っていたことを暗示している。

ところで、プロット内に出現した種数は19であったが(表2-1)、これらが1つの格子点上の空間に同時に出現したわけではない。プロット全体では177の格子点上の空間に、のべ493種が出現した(表2-1, a)ので、1つの格子点上での出現種数の平均値は2.79(=493/177)となる。また、第1葉層を例に挙げて説明すると、第1葉層のサンプル樹冠数は177(2-3-1)で、それらの内部に出現したのべ種数は240であった。したがって、第1葉層のサンプル樹冠1つ当たりには出現する平均種数は1.36(=240/177)となる。Hallé et al. (1978)は、ギアナ(French Guiana)の熱帯林の樹冠投影図から、各個体の樹冠の平均的な重なり回数(CAI: crown area index)を計測し、その値が3.0であったことを報告した。仮にその森林の樹木の樹冠がすべて異なる樹種のものであったとしても、林床

の一点上で出現する平均種数はたかだか3種程度だったことになる（この点については、光環境の測定結果とともに第3章でさらに考察を加える）。この種数が本林分での格子点上の平均出現種数と同程度であった点は興味深い。熱帯林においては種の多様度が温帯林などと比べて非常に高いことが一般的に知られている（e. g. Whitmore, 1975）が、林床の一点上で出現する種数は熱帯林においても必ずしも多くないのかも知れない。

2-4-3. 森林構造の調査方法としてのPCM

PCMのもっとも大きな特徴は、樹冠の空間構造を森林全体にわたって非破壊的に推定できる点にある。林床の1地点上（格子点上）の樹冠の位置や深さに関する情報（図2-5, 6）は、通常行われる樹高や葉下高の調査方法からは得ることができない。その意味では、PCMによる測定は、森林の樹冠構造に関してこれまでの調査方法とは異なった側面からの情報をもたらしたと言える。

ここで、PCMに関して、多少の吟味を行っておく。図2-5に示されるとおり、プロットの葉層は構造的に不均質である。格子点における測定は、不均質なもののからの規則的なサンプリングを意味する。調査を行ったメインプロットでは、林床の2 m×2 mに測定点（格子点）を一つ取ることによって、かなり小さな個体の樹冠までサンプリングできることが経験的に分かっていた。格子点を林床の4 m²おきに設定したのはこのような理由による。円筒型空間の底面積は $0.1^2\pi \text{ m}^2$ と定めたので、土地面積に関するサンプリングの比率は0.79% ($0.1^2\pi \text{ m}^2 / 4 \text{ m}^2$)となる。葉層の積算深度（図2-6 d）の頻度分布は正規分布とみなされ、その平均値（3.71 m）の95%信頼範囲は平均値±0.19 mと比較的小さかった（2-3-2）。したがって、上述のサンプリングの比率は、この平均値に対しては十分な大きさであったと言える。

また、サンプル樹冠内の個葉間の垂直方向の距離 (1 m) を定めるに当たっては、本研究で採用した 1 m の基準 (2-2-3) 以外に、より詳細な測定を期してこの基準を 0.2 m に設定し、実際に測定を行ってみた。その結果、各葉層の主要構成樹種や、森林全体の葉層の数や空間構造は 1 m の場合と較べて大きな差異の無いことがわかった。1 m を基準とした場合のサンプル樹冠は 0.2 m とした場合よりも、より大きな樹冠の部分の平均を表すサンプルであるという違いはあるが、測定の手間まで考えると、1 m の判断基準を採用したほうが実用的であった。この基準は、樹冠の空間的構造を群落レベルで調べるという本研究の目的にも十分適したものであったと考えられる。

仮に他の森林で PCM を行う場合、サンプル樹冠内の個葉間の垂直方向の距離、円筒型空間の底面積、格子点間の距離などの値は、測定する森林の特徴や目的に応じて適切に定めていくほうがよいと思われる。その場合、判断基準としてどのような値を採用したかを記録しておくことが重要であろう。

第3章

＜＜ 樹冠の光環境と種の生育との関係 ＞＞

3-1. 緒言

生産構造図上では森林の階層は葉量の垂直分布のピーク値の存在として定義される (Kira et al., 1969)。ある階層の光合成生産力は、その階層の上側に存在する階層の数が増えるほど低くなる (Hozumi et al., 1969, Kira et al., 1969)。より下側の階層になるほど光合成に利用可能な光エネルギー量が減少するためである。このことから類推して、第2章で定義した葉層を構成する樹木の成長は、その樹木の樹冠が属する葉層の相対照度と何らかの関係がある可能性がある。一方、樹木の成長はその樹木の樹冠の光環境のみで説明可能であるとは考えられない。樹冠のサイズもまた樹木の成長速度の指標となることが知られている (Stubblefield & Oliver, 1978, Hix & Lorimer, 1990)。これらのことから類推して、同一森林内の各樹種の樹木の土地面積あたりの成長速度を説明するためには、少なくとも各樹種の樹冠の総量 (樹冠体積) と樹冠の光環境 (相対照度) との両方を考慮したアプローチが有効であると考えられる。

葉層の空間構造は、葉層内部の相対照度の分布と密接に結び付いていると考えられる (Smith, 1973, Hallé et al., 1978, Richards, 1983)。この章ではまず、葉層の光環境を構造との関連で明らかにするとともに、葉層を構成する個々の樹種の光環境についても推定を試みる。また、各樹種の胸高断面積合計の成長速度、樹冠体積、および樹冠の光環境の相互関係について解析する。

3-2. 調査方法

3-2-1. 調査地、毎木調査および成長速度の計算

第2章で葉層構造を調査したプロット内(図2-1)で、胸高(地上高 1.3 m)以上の樹高を持つすべての生きた個体について、1987年(0-2-2, 2-2-2)および1989年9月に胸高直径を測定した。1987年および1989年の種別の胸高断面積合計はそれぞれ BA_{87} , BA ($m^2 ha^{-1}$)と表す。ただし1987年の胸高断面積合計(BA_{87})には、1987年から1989年の間に枯死した個体の胸高断面積は含まない。1987年における個体の胸高直径(d)と樹高(h)の値を用いて、個体毎に $d^2 h$ の値を計算した。 $d^2 h$ の値の種ごとの総和は、 $\Sigma d^2 h$ ($m^3 ha^{-1}$)によって表す。ただし、1987年から1989年の間に枯死した個体のデータは除いた。樹種別の樹冠体積(V_c , $m^3 ha^{-1}$)の算出方法は第2章に示した(2-2-6)。

この章では、種の成長を表すパラメーターとして種の胸高断面積合計の成長速度(ΔBA , $m^2 ha^{-1} yr^{-1}$)と胸高断面積合計の成長率(RGR_{BA} , yr^{-1})との両方を用いて解析を行う。これらはそれぞれ異なった尺度によって成長を表すため、その意義を明確に区別する必要がある。胸高断面積合計の成長速度は、単位土地面積当たりの胸高断面積合計の増加量の絶対量として表される。これに対して、胸高断面積合計の成長率は、胸高断面積合計が単位時間内に何割増加するかという、相対的な成長量を表し、成長のポテンシャルを表すパラメーターの一種と見なすことができる。したがって、 ΔBA の値が大きい樹種でも ΔBA の値と BA の値とのバランスによっては RGR_{BA} の値は小さい場合がある。各樹種の、1987年から1989年までの2年間の平均胸高断面積成長速度(ΔBA , $m^2 ha^{-1} yr^{-1}$)は次式で計算した。

$$\Delta BA = (BA - BA_{87}) / (1989 - 1987) \quad (3-1)$$

また、種の胸高断面積合計の成長率(RGR_{BA} , yr^{-1})は次式で計算した。

$$RGR_{BA} = (1/BA)(dBA/dt)$$

$$\approx (\ln(BA) - \ln(BA_{87})) / (1989 - 1987). \quad (3-2)$$

3-2-2. 相対照度の測定

測光センサー (photometric sensor, LI-188B, LI-COR社) を測高棒 (図 2-3 a) の先端に取り付けておき、サンプル樹冠の上・下端の位置の測定 (2-2-5) の際、それらの位置における照度も測定した。また、同様の他の測高棒をプロットのほぼ中央に立て、地上高約 18 m の位置の照度を同時に測定し、これらの値からサンプル樹冠の上端・下端の位置の相対照度を計算した。測定の際、センサーの受光面に葉が接する場合には、その葉から 10~20 cm 下側の位置の照度を測定した。照度測定は 1989 年 5 月下旬から 6 月上旬にかけて曇天下で行った。ちなみに、この時期は、森林内のほとんどの樹種の葉の展開がほぼ終了する時期である (第 5 章, 図 5-3, -6, -10)。

同年 7 月中旬に、これらと同じ測定器具を用いて別の方法で相対照度を測定した。177 個の格子点の中から 89 点を選び (図 2-1), それらの場所で地上高 2 m から 14 m (場合によっては 15 m) まで 1 m 間隔に相対照度の調査を行った。この測定も曇天を選んで行った。1 日当たり 3 人を必要とし、のべ 4 日を費やした。

さらに、サンプル樹冠内での相対照度の減衰に関する仮定 (後述) の有効性を確かめるために、プロットの北 12 km に位置する名古屋大学構内の森林内で、クスノキ (*Cinnamomum camphora* (L.) Sier.) およびアラカシ (*Q. glauca*) の樹冠内の相対照度の垂直変化を調査した。前述の測定器具を用い、樹冠内で鉛直方向の一定間隔おきに相対照度を調べた。この測定は 1990 年 5 月中旬に曇天を利用して行った。

3-2-3. サンプル樹冠内部の相対照度の分布

サンプル樹冠の上下の位置の相対照度のデータを基にして、サンプル樹冠内部の相対照度の分布を以下のようにして推定した。

深さ l_m のサンプル樹冠を例として取り上げる (図 3-1 a)。2-2-6 で説明したとおり、この値は単位土地面積当たりのサンプル樹冠の体積 ($l \text{ m}^3 \text{ m}^{-2}$) と同値である。よって、このサンプル樹冠の上端から深さ l' m までの部分の体積は、 $l' \text{ m}^3 \text{ m}^{-2}$ となる。サンプル樹冠の上端、深さ l' m、および深さ l_m の位置における水平面相対照度をそれぞれ RLI_u , RLI' , RLI_L で表す。サンプル樹冠内部の相対照度が上端からの深さに関して指数関数的に減衰すると仮定すると次式が成立する。

$$RLI' = RLI_u \exp(-C l') \quad (3-3)$$

ここで、 $C \text{ (m}^2 \text{ m}^{-3})$ は、

$$C = \{\ln(RLI_u/RLI_L)\} / l \quad (3-4)$$

で表される係数で、 RLI_u , RLI_L および l の実測値をもとにサンプル樹冠ごとに定められる。

クスノキおよびアラカシの樹冠内の相対照度の測定の結果、図 3-2 に示されるように、サンプル樹冠内の相対照度はサンプル樹冠の上端からの深さ増加につれて指数関数的に減少しており、3-3 式が近似的に成立することが確かめられた。得られた回帰直線の切片 (RLI_o) と回帰係数 (C') (それぞれ、3-3 式の RLI_u , C に対応) を表 3-1 に示した。

3-2-4. 相対照度階級当たりの樹冠体積

3-3 式を変形すると、次式を得る。

$$l' = \{\ln(RLI_u/RLI')\} / C \quad (3-5)$$

この式の RLI' に任意の相対照度の値を与えることによって、その相対照度を示すサ

サンプル樹冠内の位置(l')が計算できる。この計算方法をもとにして、任意に与えられた相対照度の特定の範囲($RLI_1 \leq RLI' \leq RLI_2$)の環境下にあるサンプル樹冠の体積が次のようにして推定できる。

図3-1bのサンプル樹冠内部で、相対照度 RLI_1 、および RLI_2 を示す深さをそれぞれ l_1 m, l_2 m ($0 \leq l_2 \leq l_1 \leq l$) とする。 l_1 および l_2 は3-5式から求められる。サンプル樹冠の上端から l_1 , l_2 の深さまでの部分の単位土地面積当たりの樹冠の体積はそれぞれ $l_1 \text{ m}^3 \text{ m}^{-2}$, $l_2 \text{ m}^3 \text{ m}^{-2}$ となる(3-2-3)。したがって、深さ l_1 と l_2 との間の部分の体積($l_{1-2} \text{ m}^3 \text{ m}^{-2}$)は次式で求められる。

$$l_{1-2} = l_1 - l_2 = \{ \ln(RLI_2/RLI_1) \} / C. \quad (3-6)$$

このような手法で、すべてのサンプル樹冠について、 $RLI_1 \sim RLI_2$ のような特定の相対照度階級に属する樹冠の体積を種ごとに計算した。相対照度の階級幅は対数軸上ではほぼ等間隔になるように、各階級の境界値を 2.0, 1.0, 0.5, 0.2, 0.1, 0.05, ……のように取った。このようにして得られたデータから、単位土地面積当たり、各相対照度階級当たりの各樹種の樹冠体積を、177 の格子点上における測定値の平均値として算出した。

3-3. 結果

3-3-1. 相対照度の空間分布

プロットにおける相対照度の空間分布を図3-3に示す。図3-3のa~iのそれぞれがプロットの縦断面を示す図2-5a~iに対応しており、垂直な線分はサンプル樹冠の位置を示している。1 m 間隔の地上高で調査した相対照度のデータ(3-2-2)をもとにして、相対照度の等値線を任意に引いた。閉じた等値線(楕

円) は、その内部の相対照度が部分的にその周囲よりも低いことを示す。また、影の部分は相対照度 0.05 から 0.1 までの空間を表している。図 3-3 a, b には相対照度の測定点を黒い点で示してあるが、c 以下ではこれらは省略してある。

等値線が密になっているところ (例えば、図 3-3 a の $X=0\sim 12$ 上、地上高約 9~12 m) は、その位置で相対照度が急激に減衰していたことを表す。サンプル樹冠の存在する位置に沿って等値線が密になっているのがわかる。一方、第 1 葉層と第 2 葉層との間の葉の無い空間では相対照度はそれほど減衰していなかった。各葉層の地上高の場所による変動に伴って、相対照度の等値線の地上高も変動する傾向が見られた。

樹冠の無い空間において相対照度が減衰していたところも見られる。これはおそらく照度の測定点の周囲に存在した樹冠の影響であろう。例えば、図 3-3 b の $X=34$ の地上高 15~16 m において、葉の無い空間で相対照度が急に減衰しているが、これは図 3-3 a, $X=34$ の、地上高約 15 m にあった樹冠の影響を受けたものと考えられる。

図 3-3 の影のついた部分は、おおよそ第 1 葉層とその下側の葉層との間に存在している。この結果は、相対照度約 0.1~0.05 が第 1 葉層とその下側の葉層との境界であったことを示している。

3-3-2. 葉層の上下端の位置の相対照度

図 3-4 は第 1~第 3 葉層の上側および下側の位置の相対照度の相対頻度分布を示す。矢印は幾何平均値を示す。第 1 葉層の下側の位置の平均相対照度 (0.068) は、第 2 葉層の上側の位置の平均相対照度 (0.084) との有意差はなかった (t -検定、危険率 0.05)。すなわち、図 3-3 の結果と同様、第 1 葉層と第 2 葉層との境界が大まかに相対照度 0.1 前後に対応していたことを表している。第 3 葉層上側の相対

照度は第2葉層の下側の相対照度よりやや高いほうに値が偏る傾向が見られるが、相対照度の幾何平均値（第3葉層上側，0.016；第2葉層下側，0.0083）に有意な差はなかった（危険率 0.05）。

3-3-3. 相対照度階級当たりの樹冠体積

図3-5に、単位土地面積当たり、各相対照度階級当たりの各樹種の樹冠体積を示した。この図の下半分の9樹種については、横軸のスケールを上半分のその10倍に取ってある。影付きの部分は、相対照度 0.1以下の範囲であることを示す。すべての樹種は、樹冠の属する相対照度の階級によって、大きく2つのグループに分類できる。1つは、樹冠の大部分が相対照度 0.1以上の領域に属し、分布のモードが相対照度 0.2以上の領域に現れる樹種グループである。このグループに属する樹種は、コナラ(*Qse*)，ヤブニッケイ(*Cij*)，コジイ(*Ccu*)，ハゼノキ(*Rsu*)，クロガネモチ(*Iro*)，アカメガシワ(*Mja*)，アラカシ(*Qgl*)，イソノキ(*Rhc*)の8樹種である。他のグループは、樹冠の大部分が相対照度 0.1以下の領域に属し、分布のモードが相対照度 0.05以下の領域に現れる樹種グループで、残りの11種がこれに該当する。注目すべきことに、相対照度 0.05から0.2の間に分布のモードが現れる樹種は無く、このことは、種の生育場所が樹冠の相対照度によって上述の二つにはっきりと区別できることを示している。

相対照度 0.1以上の光環境下にある樹冠の体積 ($V_{RLI>0.1}$ ， m^3m^{-2} ；図3-5の白い部分)を種別に計算した。この値と、各樹種の樹冠のうち第1葉層に属する樹冠の体積 (V_1 ， m^3m^{-2} ；図2-8の白い部分)との関係を図3-6に示す。ただしこれら二つの変数は、種の樹冠体積 (V_c ；2-2-6)に対する百分率

$$x(\%) = (V_{RLI>0.1}/V_c) \times 100 \quad ; \quad y(\%) = (V_1/V_c) \times 100 \quad (3-7)$$

に変換して表した。図3-6に示すように、図の右上または左下に種が集中する傾

向が見られ、中間付近に位置する樹種は見られなかった。右上に集中しているのは、図3-5において樹冠の体積が相対照度0.2以上の領域にモードを持つ8樹種である。これら8樹種のほとんどが、相対照度0.1以上の領域に属する樹冠体積の割合(x)が約70%以上であり、第1葉層に属する樹冠体積の割合(y)もまた約70%以上であった。一方、残りの11樹種については、相対照度0.1以上の領域に属する樹冠体積の割合(x)は約30%以下で、このことは逆に樹冠体積の約70%以上が相対照度0.1以下の光環境下に属していたことを意味する。また、この11樹種の第1葉層に属する樹冠の割合(y)は、リョウブ(*Cba*)を除けば約40%以下であり、言い換えれば樹冠が第2、第3葉層に属する割合は約60%以上を占めることを意味している。

図3-6では、 x と y の関係は次式で回帰された。

$$y = 0.984x - 8.80 \quad (3-8)$$

r^2 (決定係数) の値は 0.940 であった。

以下では便宜的に、相対照度0.1以上の領域に属する樹冠体積の割合(x)が約7割以上であった8樹種を陽樹冠種 (the sunlit species), 残りの11樹種を陰樹冠種 (the shaded species) と称する。この分類は、プロット内の樹種を実際の樹冠の光環境によって区別したものであり、種が遺伝的に持つ性質を表現したものではないことを断っておく。

3-3-4. 種の胸高断面積合計およびその成長速度と樹冠体積

図3-7は両対数グラフ上における種の樹冠体積 (V_c , $m^3 ha^{-1}$) と種の胸高断面積合計 (BA , $m^2 ha^{-1}$) との関係を示す。両者の間の関係はべき乗式で回帰できた。このべき乗式は陽樹冠種と陰樹冠種との間で分離する傾向が見られ、それぞれ次式で表された。

$$BA = 7.96 \times 10^{-3} V_c^{0.766}, \quad (3-9)$$

(陽樹冠種; $r^2=0.876$, $p<0.001$)

$$BA = 4.61 \times 10^{-4} V_c^{1.06}, \quad (3-10)$$

(陰樹冠種; $r^2=0.922$, $p<0.001$)

で表された。図3-7では、樹冠体積がほぼ同じ値を示す樹種どうしで比較すると、陽樹冠種の胸高断面積合計の方が陰樹冠種よりも大きい傾向にあった。

同様な関係は、種の樹冠体積と Σd^2h の間でも見られた(図3-8)。回帰式は、

$$\Sigma d^2h = 8.29 \times 10^{-2} V_c^{0.803}, \quad (3-11)$$

(陽樹冠種; $r^2=0.886$, $p<0.001$)

$$\Sigma d^2h = 3.41 \times 10^{-3} V_c^{1.08}, \quad (3-12)$$

(陰樹冠種; $r^2=0.922$, $p<0.001$)

であった。

図3-9は、種の樹冠体積(V_c , m^3ha^{-1})と胸高断面積合計の成長速度(ΔBA , $\text{m}^2\text{ha}^{-1}\text{yr}^{-1}$)との関係を示す。上の場合と同様に、両者の間のべき乗回帰式は、陽樹冠種と陰樹冠種との間で分離する傾向が見られた。回帰式はそれぞれ、

$$\Delta BA = 8.40 \times 10^{-5} V_c^{0.910}, \quad (3-13)$$

(陽樹冠種; $r^2=0.700$, $p<0.05$)

$$\Delta BA = 6.60 \times 10^{-7} V_c^{1.40}, \quad (3-14)$$

(陰樹冠種; $r^2=0.912$, $p<0.001$)

であった。ただし、陽樹冠種の回帰においては、 ΔBA の値が負であったアカメガシワを回帰計算から除外した。図3-7の場合と同様に、種の樹冠体積がほぼ同じ値を示す樹種どうしで胸高断面積の成長速度を比較すると、陽樹冠種の方が陰樹冠種よりも成長速度が大きい傾向にあった。

図3-7~9のそれぞれにおいて、陽樹冠種と陰樹冠種の回帰直線の回帰係数(傾き)には有意な差がなかった(危険率 0.05)のに対し、回帰直線の切片には有意な差があった(危険率 0.05)。このことは、陽樹冠種と陰樹冠種の回帰直線の分離が統計学的にも有意であることを意味する(奥野, 1989)。

3-3-5. 単位胸高断面積あたりの樹冠体積(樹冠体積比)と、胸高断面積合計の成長率との関係

樹冠体積が樹冠の水平的な広がりに対応していたこと(2-4-2)を踏まえると、ある樹種の樹冠体積とその胸高断面積合計との比の値(V_c/BA)は、単位胸高断面積あたりの樹冠の広がりに対応する。その意味では、この比の値は、種の平均的な樹冠形を示すパラメーターとみなすことができる。以後この比を樹冠体積比と称する。樹冠体積比と、単位胸高断面積あたりの断面積成長速度にあたる胸高断面積合計の成長率との関係を図3-10に示す。

陽樹冠種と陰樹冠種とは図上での分布が分離する傾向が見られたものの、陽樹冠種に関しても、陰樹冠種に関しても、2変数の間に有意な相関は得られなかった($p>0.1$)。しかし、樹冠体積比は、陽樹冠種よりも陰樹冠種のほうが大きい傾向にあり、後者の平均値($1756.6 \text{ m}^3\text{m}^{-2}$)は前者の平均値($677.9 \text{ m}^3\text{m}^{-2}$)より有意に大きかった(t -検定, 危険率 0.05)。

3-4. 考察

3-4-1. 樹冠の光環境と胸高断面積の成長速度

図3-9の結果は、樹冠の光環境が各樹種の胸高断面積合計の成長に及ぼす重

要性を示唆している。種の樹冠体積の値の大きさ (V_c) は樹冠の水平方向の広がりに対応していた (2-4-2)。したがって、図3-9の正の相関は、陽樹冠種または陰樹冠種どうしでは (すなわち同一の光環境下にある樹種間では) 胸高断面積合計の成長速度が樹冠の水平方向の広がり依存性であったことを示している。一方この図はまた、一定の樹冠体積に対しては陰樹冠種よりも陽樹冠種の方が、すなわち、樹冠の光環境が明るいほうが胸高断面積合計の成長速度が大きかったことを示している。明るい光環境下に多くの樹冠を広げることが光合成生産に有利に働き、その結果として胸高断面積合計の成長速度も大きくなったものと推察される。この章の冒頭に述べたように、同一森林内の樹木の成長にかかわる要因としては、樹冠サイズばかりではなく樹冠の光環境も考慮すべきであろう (Whitmore, 1975)。

森林群落には一般に多くの樹種が共存しており、それぞれの樹種は固有のさまざまな性質をもつものと考えられる。例えば、一般に常緑広葉樹に比べて、落葉広葉樹は葉の寿命が短く、光合成生産物の葉への投資量は少なく、個葉の最大光合成速度は大きい (Chabot & Hicks, 1982, 菊沢, 1986)。このような樹種間の性質の差異にもかかわらず、樹冠体積と胸高断面積合計の成長速度との関係 (図3-9) においては、同一の光環境下にある樹種どうしを同一のカテゴリーとして (すなわち、陽樹冠種または陰樹冠種として) 取り扱うことができた。このことは、その種が落葉であるか常緑であるかといった種固有の内的要因以上に、外的な要因である樹冠の光環境が、胸高断面積合計の成長速度に影響を与える要因として重要であったことを示唆している。

3-4-2. 胸高断面積合計の成長率

樹形のパラメーターとしての樹冠体積比の値 (V_c/BA) は、陰樹冠種のほうが陽樹冠種よりも大きい傾向にあった (図3-10)。すなわち、陰樹冠種は陽樹冠種に

比べて、樹冠がより水平に広がった樹形を持つ傾向にあったことを意味する。このような傾向は、陰樹冠種が暗い光環境下で可能な限り多くの光エネルギーを吸収し、成長率を一定のレベル以上に保つための、樹形に関する一種の適応であると考えられる。

常緑広葉樹の光合成生産力は、落葉広葉樹が葉を落とす冬期においても無視できないほど大きいと言われており (Saeki & Nomoto, 1958), 春期において常緑樹は、落葉樹の葉の展開が完了する5月以前 (第5章) においても十分に光合成が可能である。このように、常緑樹は光合成の可能な期間が落葉樹よりも長いと推定されることから、常緑樹の成長率は落葉樹よりも高い傾向にあると予想される。事実、以下に述べるように、プロットの陽樹冠種の間では葉の寿命が1年以下である落葉樹よりも葉の寿命の長い常緑樹のほうが成長率が高い傾向が見られた。図3-10において、陽樹冠種に関しては常緑樹 (Qse, Rhc, Rsu, Mja) および落葉樹 (Qse, Rhc, Rsu, Mja) のそれぞれに分けて回帰を行うと、次のような回帰式が得られた。

$$RGR_{BA} = 1.03 \times 10^{-4} (V_c/BA) - 0.00891 \quad (3-15)$$

(常緑樹 (実線) ; $r^2 = 0.418$)

$$RGR_{BA} = 7.73 \times 10^{-5} (V_c/BA) - 0.0334 \quad (3-16)$$

(落葉樹 (破線) ; $r^2 = 0.749$)

データ数が少ないせいもあって、これらの回帰は有意ではなかった ($p > 0.1$) が、決定係数はそれほど小さくはない。図3-10に示されるように、常緑樹の回帰直線のほうが落葉樹のものよりも上側に位置しており、樹冠体積比が同等の陽樹冠種間では常緑樹のほうが落葉樹よりも成長率が高い傾向にある。この点は、回帰を行う際、陽樹冠種または陰樹冠種内で常緑樹と落葉樹との区別が見られなかった胸高断面面積合計の成長速度の場合 (図3-9) と異なる。成長率に影響を及ぼす要因としては、樹冠体積比のほかに葉の生育期間の長さがかなり関与していることを暗示し

ている。しかしながら、これらの回帰が有意でなかったことを考慮すると、たとえ落葉樹と常緑樹の葉の生育期間の差異がそれらの成長率に影響を及ぼしているとしても、その差異は図3-7~9で見られたような陽樹冠種と陰樹冠種との差異ほど顕著なものではないと考えられる。

図3-10において陽樹冠種に見られた相関(3-15, 16式)は、落葉広葉樹間、あるいは常緑広葉樹間では、樹冠体積比で表される樹形が成長率に密接に関連していることを示唆している。例えば、ハゼノキ(Rsu)はプロットの中で2番目に胸高断面積合計の成長速度(ΔBA)の大きい樹種であったが(図3-9)、その成長率はプロット内の樹種の中ではむしろ低いほうであった(図3-10)。このハゼノキの樹冠体積比($542.3 \text{ m}^3 \text{ m}^{-2}$)はコナラ(Qse ; $1054.3 \text{ m}^3 \text{ m}^{-2}$)の2分の1程度でしかなかった(図3-10)ことを考慮すると、ハゼノキは陽樹冠種の落葉広葉樹のなかでは樹冠の狭い樹形をもつ樹種であったために、コナラなどの陽樹冠種と比べて成長率が低かったものと推測される。同様のことを、サブプロットにおけるリターフォールの研究結果からも指摘した(第1章, 1-4-2)。

3-4-3. 種の生育場所の分離

前章(第2章)およびこの章において紹介したPCMによる解析結果から、森林内の種の生態に関するさまざまな側面が明らかとなる。そのひとつとして、例えば、種の生育場所の分離の問題を挙げることができる。

種を陽樹冠種と陰樹冠種とに区別できたことは、群落内における種の生育場所の分離の問題として捉えることもできる。陽樹冠種および陰樹冠種はそれぞれ、第1葉層および第2葉層の主要な構成樹種であり(図3-6)、また、これらの葉層は、各葉層に固有の光環境下にあった(図3-4)。すなわち、陽樹冠種と陰樹冠種とは、空間的にも光環境の上でも生育場所を違えていたことになる。図3-6は、

樹冠の光環境によって種を陽樹冠種か陰樹冠種かに分類したこと（3-3-3）が、樹冠の属する葉層によって種を分類することとほとんど同じ意味を持っていたことを示している。

群落発達のいかなる過程を経てこのように生育場所が分離したのかは、本研究の結果からは明らかではない。ただ、少なくとも明確なことは、プロット内で測定された各樹種の樹冠の光環境は、それらの樹種が生育できる唯一の光環境とは限らない、ということである。例えば、プロット内の陽樹冠種の中には、この地方の極相林の構成種であり（中西ほか、1983）比較的耐陰性の高い（小林、1985）ヤブニッケイも含まれていた。陽樹冠種として出現したヤブニッケイは、陰樹冠種の生育する暗い光環境下にあっても十分生存することができる樹種である。このことから類推すると、同一の種内でも、ある個体が陽樹冠種または陰樹冠種のどちらに属するかは、その個体の生育環境や生育段階などの諸条件の違いによってある程度可変なものである可能性がある。相対照度による種の生育場所の分離がどの程度まで他の二次遷移系列にある森林群落で観察されるかについて明らかにすることは、今後の課題のひとつである。

ところで、プロットには19種が出現したが、これらの種の樹冠が空間的に分布する際、その分布の仕方に葉層の光環境はどのように関わっているのだろうか。第2章（2-4-2）で述べたとおり、第1葉層のサンプル樹冠一つ当たりに平均して出現する種数は、1.36であった。このことは、一つの格子点上において、第1葉層のおおよその光環境である相対照度 0.1以上の明るさの空間に出現した種数が平均 1.4種程度であったことを意味する。また、一つの格子点上での出現種数は平均 2.79 であった（2-4-2）。このことは、林冠表面の1点から林床方向へと光が減衰して行く過程では、その光を利用する種数は平均してわずか3種程度であったことを意味する。一つの格子点上の空間で光が減衰していく過程において出現で

きる種数はこのようにわずかでありながらも、プロット内に19種が出現できたのは、異なる格子点上で別の種が出現することにより可能となったものと理解される。

陽樹冠種あるいは陰樹冠種が各々の樹冠を広げる際、より暗い空間、あるいは樹冠の自己被陰がおこるような空間に樹冠を広げていったとすると、樹冠全体の光環境は改善されない。そうならないためには、樹冠を垂直的（光の減衰方向）に広げるのではなく、同じ光環境、つまり、同じ葉層内で水平的に樹冠を広げる必要がある。葉層の深度が一定の深さ以上にならなかったこと（図2-6, 7）も、樹冠の相互被陰に関係していると考えられる。種の樹冠が森林内で空間を獲得する際、可能な限り多くの格子点上に樹冠を出現させること、すなわち、被度を高めることの重要性が、このことから理解される。

3-4-4. 種の樹冠体積と樹冠投影面積

森林構造の調査においては、樹冠投影図がしばしば用いられる。種の樹冠体積の大きさが樹冠の水平方向の広がりによって由来しているのであれば、図3-7, -9と同様な関係が、種の総樹冠投影面積と、種の胸高断面積合計やその成長速度との間に見られるはずである。この章の最後に、樹冠投影図が樹冠体積と同様のパラメーターとなる可能性について言及しておきたい。

同森林内で1985年から1986年にかけてリター量を測定したサブプロット（第1章）は、種組成や階層構造に関してPCMの測定を行ったメインプロットと類似点が多かった。このサブプロットで作成した樹冠投影図のデータ（隅田, 1987a, b）を用い、樹種別に樹冠投影面積の総和（ CA , $m^2 ha^{-1}$ ）を求めた。また、サブプロットにおける1986年の胸高断面積合計（ BA_{86} , $m^2 ha^{-1}$; 1-2-1）と1985年の胸高断面積合計（ BA_{85} , $m^2 ha^{-1}$ ）との差から、種の胸高断面積合計の成長速度（ ΔBA_{85} , $m^2 ha^{-1} yr^{-1}$ ）を求めた。 CA と BA_{85} との関係を図3-11に、 ΔBA_{85} との関係を図3-

12に示す。ただし、サブプロットでは陽樹冠種、陰樹冠種の分類を行っていないので、PCMの測定を行ったメインプロットでのアラカシ以外の陽樹冠種は、このサブプロットにおいても陽樹冠種であると仮定した。メインプロットで陽樹冠種であったアラカシは、サブプロットでは樹高 5.7m の被圧木が1個体存在したのみだったので、陰樹冠種に分類した。また、サブプロットのみに出現したアカマツ (*Pinus densiflora*, Pde) は林冠表層を構成していたので、陽樹冠種に含めた。

図3-11に示されるように、PCMでの測定結果と同様、陽樹冠種と陰樹冠種との間でべき乗回帰式の分離が観察された。

$$BA_{85} = 1.03 \times 10^{-2} CA^{0.804}, \quad (3-17)$$

(陽樹冠種; $r^2 = 0.986$, $p < 0.001$)

$$BA_{85} = 9.78 \times 10^{-4} CA^{0.966} \quad (3-18)$$

(陰樹冠種; $r^2 = 0.954$, $p < 0.001$)

図3-11にはまた、名古屋大学構内の二次林で測定されたデータ (真城, 1991) もプロットしてある。林冠表面を覆っていたアベマキ (*Quercus variabilis*, Qua), コナラ (Qse), アカメガシワ (Mja) を陽樹冠種、それ以外を陰樹冠種と仮定した。3-17, 18式の回帰の際には真城 (1991) のデータを含めなかったが、そのデータは図3-11の回帰直線によく一致している。

サブプロットにおいては、陽樹冠種のうちハゼノキの CA, BA_{85} の値がもっとも大きかった。しかしながら、ハゼノキの胸高断面積合計の成長率は極端に小さく (1-4-2), ΔBA_{85} の値もまた極端に小さかった (図3-12)。ハゼノキを除けば、陽樹冠種に対しては、

$$\Delta BA_{85} = 7.04 \times 10^{-4} CA^{0.763} \quad (r^2 = 0.814, p < 0.1) \quad (3-19)$$

で回帰された。また、胸高断面積合計の成長速度が0以下だったアラカシ、リョウブを除く陰樹冠種に対しては、

$$\Delta BA_{85} = 1.59 \times 10^{-4} CA^{0.630} \quad (r^2 = 0.608, p < 0.02) \quad (3-20)$$

で回帰された。図3-11, 12の結果は図3-7, 9の結果に類似しており、種の総樹冠投影面積が種の樹冠体積と同等のパラメーターであることを示唆している。

これまでに、樹冠投影面積と胸高断面積との関係は調査されてきたが、多くの場合、各個体の樹冠投影面積と胸高断面積との関係がプロットされている（隅田, 1987a, b, 真城, 1991）。このような解析の際、個体ごとに陽樹冠種か陰樹冠種かをチェックされていないが、これらを区別して回帰を行うことにより、さらに詳しく森林構造の解析を行える可能性がある。

第4章

＜＜ 異なる2, 3の方法による階層構造の比較 ＞＞

4-1. 緒言

第1章においては、種の平均個体サイズを基礎としてサブプロットにおける階層化を行った。このように、従来行われてきた森林の階層構造の非破壊的な調査法の多くは、樹高、胸高直径など個体別に記録されたパラメータを解析の基礎としている。このような方法で認識される階層は、森林の葉群の3次元的な構造をどの程度まで表現し得るのだろうか。また、それらの階層はPCMで測定された葉層とどのように関連しているのだろうか。この章では、非破壊的な階層構造の研究手法として序章(0-1-2)で紹介した Ogawa et al. (1965) の $H-H_B$ 図 (the $H-H_B$ diagram), および Hozumi (1971, 1975) の $M-w$ 図 (the $M-w$ diagram) による解析方法を取りあげ、これらの方法をメインプロット内の樹木に関して適用した結果について報告する。また、これらの方法による階層構造とPCMによる葉層構造との関係について比較検討する。

4-2. 調査方法

4-2-1. $H-H_B$ 図 および $M-w$ 図

PCMの測定を行ったプロットでの1987年の毎木測定データ(2-2-2)を用いて、各個体の樹高(h , m)を縦軸に、葉下高(h_L , m)を横軸にプロットした図を作成した。このグラフを便宜上、Ogawa et al. (1965)の原著にならって $H-H_B$

図と称する。 $H-H_B$ 図に関する説明は結果 (4-3-1) とともに示す。

$M-w$ 図については、ここで多少の説明を加えておく。

まず、同一森林内の樹木を個体重 w の大きな順に並び変える。個体重の最も大きな個体から i 番目 ($i=1, 2, 3, \dots$) に大きな個体までの平均個体重を M とする。両対数グラフの縦軸に M を、横軸に w を取り、各個体の M と w の値をプロットすると、この2つの変数の関係は

$$M = A w + B \quad (4-1)$$

を示す C-D 曲線 (Shinozaki & Kira, 1961) で近似される場合が多いことが知られている (Hozumi, 1971, 1975)。両対数グラフ上での C-D 曲線の位置を決定する係数 A, B は、林木の個体重の頻度分布を近似する密度関数の係数と対応している。森林によっては M と w との関係を複数の C-D 曲線で近似できる場合があり、それぞれの曲線は森林の階層に対応していると言われている (Hozumi, 1975)。すなわち、 $M-w$ 図による階層構造の解析は、階層ごとに個体重の頻度分布曲線のパラメータが異なるという経験的事実に基づいている。

本研究では、個体重 w の代わりに、1987年の毎木測定 (2-2-2) による各個体の d^2h (胸高直径の2乗×樹高) を用いた。

なお、PCMにおいては、その定義より、葉層の地上高は場所によって変動する (2-2-4)。しかし、この章におけるPCMの各葉層の地上高とは、プロット全体にわたる、各葉層のサンプル樹冠が出現した地上高の範囲を指し示す。

4-3. 結果

4-3-1. $H-H_b$ 図による階層

図4-1は、出現した577個体の樹高 h と葉下高 h_b を樹種別に記号を変えてプロットした $H-H_b$ 図である。プロットされた各個体の点から $h=h_b$ を示す直線までの鉛直方向の距離が、その個体の樹冠長（樹高と葉下高との差： $h-h_b$ ）を表している。 $H-H_b$ 図によって森林の階層分けを行う場合には、樹高とともに葉下高も、個体の属する層を決定する要因となる。図に示してあるように、プロットされた点が階段状に集団をなしている部分をまとめあげることによって、特定の樹種または樹種グループの樹冠が存在する地上高を層として検出することができる。

$H-H_b$ 図から二つの層が検出された。第1の層（I層）は、コジイ、ヤブニッケイ、コナラ、クロガネモチの樹冠が存在する地上高約6~15 mの層である。第2の層（II層）は、常緑のモチノキやカクレミノなどの樹高が最大地上高となる、地上高約1~11 mの層である。これら二つの層のうち、I層のなかでは、ハゼノキの樹冠が存在する地上高約7~13 mの層（I'）の存在が顕著であった。また、II層のなかでは、ヒサカキ、ネズミモチ、サカキなど常緑広葉樹の樹冠が存在する地上高約2~8 mの層（II'）の存在が、ハゼノキの層（I'）との重なりが少ない層として顕著だった。I層とII層との地上高の重なりが比較的大きい（地上高約6~11 m）ため、 $H-H_b$ 図における階層の分化は不明瞭である。

モチノキ・カクレミノなどのうちの大型の個体とハゼノキとは樹高の差が比較的小さかったため、これらの樹高の多くが上に述べたI層の地上高とII層の地上高との重複部分（約6~11 m）に含まれていた（図4-1）。しかし、葉下高が異なる範囲に属するという点で、ハゼノキの属する層（I）とモチノキ・カクレミノ等の属する層（II）とは区別される。モチノキ・カクレミノの個体の葉下高は、むし

ろヒサカキなどのⅡ'層の低木類と同程度（地上高約 7 m以下）であった。このことは、モチノキ等はハゼノキよりも樹冠長が長い傾向にあった（表 0-2）ことに対応している。これに対して、ハゼノキの葉下高は、コジイ、ヤブニッケイ、コナラなどと同程度（地上高約 7 m以上）であった。

4-3-2. M-w 図による階層

M-w 図を図 4-2 b に示した。出現した 577 個体の $d^2h (=w)$ が横軸に取っている。プロットしたデータは三つの C-D 曲線で近似できた。すなわち、三つの階層が存在したことを表している。

第 1 層 ($j = 1$) は 10 前後の個体によって構成されていた。最も d^2h の大きかった個体から 6 番目のものまではコナラ、ヤブニッケイ、コジイ、クロガネモチの個体で、これ以下にハゼノキが続いた。第 2 層 ($j = 2$) はハゼノキ、モチノキ、カクレミノなどのほか、リョウブ、アズキナシ、タカノツメなどの落葉広葉樹、サカキ、ヒサカキ、ネズミモチなどの常緑広葉樹のうち大型の個体などが構成していた。一方、第 3 層 ($j = 3$) のほとんどはサカキ、ヒサカキ、ネズミモチなどの常緑広葉樹が構成していた。

図 4-2 a には、個体の樹高(h)、葉下高(h_L)および樹冠長($h-h_L$)を、M-w 図(2 b)の横軸の各個体の d^2h の位置に対応させて図示してある。各々の線分（縦線）の上端の位置が樹高を、下端の位置が葉下高を、縦線の長さが樹冠長を示している。これにより、M-w 図によって検出された層($j=1\sim3$)と、これらの層を構成する樹木の樹冠が存在した地上高とを対応させることができる。M-w 図の第 1～第 3 層 ($j=1\sim3$) を構成する個体の樹冠が、それぞれ地上高約 6～15 m, 2～13 m, 1～9 m に存在していたことが示されている。

4-4. 考察

4-4-1. $H-H_b$ 図による階層とPCMによる葉層との対応関係

PCMによる第1葉層の構成樹種は、コナラ、ヤブニッケイ、コジイ、ハゼノキなどであった(図2-8)。これらは $H-H_b$ 図のI層の構成樹種と一致する。一方、PCMの第2、第3葉層の主要構成樹種はモチノキ、カクレミノ、ヒサカキ、ネズミモチなどで(図2-8)、これらは $H-H_b$ 図における、II層の構成樹種に対応している。二つの方法による層の地上高の対応関係を図4-3a, cに示した。 $H-H_b$ 図のI層およびII層の地上高(約6~15 mおよび1~11 m)は、図2-9における、第1葉層および第2・第3葉層が存在した地上高(約4~16 mおよび1~11 m)にはほぼ一致している。すなわち、構成樹種、層の存在した地上高とも、 $H-H_b$ 図のI層は第1葉層に、II層は第2・第3葉層にはほぼ一致している。

$H-H_b$ 図の層は、各樹種の樹冠が存在する樹高から葉下高までの地上高を表している。したがって、樹冠の相対照度が樹種ごとに特定の範囲に限られる傾向にあったこと(図3-5)を考慮すると、 $H-H_b$ 図の層もPCMの葉層と同様、特定の光環境に対応するものと推察される。個体の葉下高に関連しては、Hallé et al. (1978)が、森林のなかで高木の最も低い大枝の基部(≒生枝下高≒葉下高)どうしを連結してできる森林空間内の曲面(the morphological inversion surface)が、近似的に森林内の光環境の変化を示す境界面となるだろう点を指摘している。

4-4-2. $M-w$ 図による層とPCMによる葉層との対応関係

$M-w$ 図の第1層を構成していたコナラ、ヤブニッケイ、コジイ、クロガネモチおよびハゼノキは、PCMの第1葉層に属する陽樹冠種(図2-8, 図3-5)であった。また、 $M-w$ 図の第3層を構成していた樹種は主として、PCMの第2、第3

葉層に属する陰樹冠種（図2-8，図3-5）のうち，ヒサカキ，サカキ，ネズミモチなど比較的小型の常緑広葉樹であった。このように，*M-w* 図の第1層および第3層の主要構成樹種はそれぞれ，PCMの第1葉層を構成する主要陽樹冠種および第2・第3葉層を構成する主要陰樹冠種に一致していた。

M-w 図の第1層および第3層に関しては，層の地上高についてもPCMの葉層との一致が見られる（図4-3b，c）。*M-w* 図の第1層の地上高（約6~15 m）はPCMによる第1葉層が出現した地上高（約4~16 m）に含まれており，また，*M-w* 図の第3層の地上高（約1~9 m）は，第2，第3葉層の樹種のうちのヒサカキ，サカキ，ネズミモチなどの樹冠が出現した地上高（約3~9 m；図2-8）にはほぼ対応していた。

これに対して，以下の点では2つの方法間での一致が見られなかった。*M-w* 図の第2層の主要構成樹種には，PCMの第1葉層を構成する陽樹冠種と第2，第3葉層を構成する陰樹冠種（図3-6）の両方が含まれていた。陽樹冠種のなかではハゼノキが，陰樹冠種のなかではモチノキやカクレミノなどが*M-w* 図の第2層に多かった。これと対応するように，*M-w* 図の第2層の地上高（約2~13 m）は，PCMの第1葉層を構成するハゼノキの樹冠が出現した地上高（約8~13 m；図2-8）と第2葉層を構成するモチノキ・カクレミノの樹冠とが出現した地上高（約3~11 m）とを合わせた地上高（約3~13 m）にはほぼ対応していた。

M-w 図の第2層の主要構成樹種に，陽樹冠種と陰樹冠種の両方が含まれていたことから，*M-w* 図の層は必ずしも層を構成する樹冠の光環境に対応しないと推察される。すなわち，*M-w* 図の層とPCMの葉層とは必ずしも一致しなかったと言える。

4-4-3. *H-H₀* 図による階層と *M-w* 図による階層との対応関係

H-H₀ 図と *M-w* 図とのそれぞれによって検出された層の地上高の対応関係を図

4-3 a, bで比較してみよう。 $M-w$ 図の第1層の地上高(約 6~15 m)は、 $H-H_b$ 図上でコナラ、ヤブニッケイ、コジイなどで構成されるI層の地上高(約 6~15 m)に一致している。また、 $M-w$ 図の第3層の地上高(約 1~9 m)も、ヒサカキなどの常緑広葉樹の低木で構成される $H-H_b$ 図上のII'層の地上高の範囲(約 2~8 m)を含んでいる。一方、二つの図で地上高が一致しない階層もある。 $H-H_b$ 図では、ハゼノキとモチノキ・カクレミノとが異なる層(それぞれ、I (I') およびII)に属していたのに対して、 $M-w$ 図の第2層はこれらを共に含んでいた(4-4-2)。この結果、 $M-w$ 図の第2層の地上高は $H-H_b$ 図のI'層(約 7~13 m)とII層(約 1~11 m)とを含む地上高約 2~13 mという広い範囲にわたっていた。

$H-H_b$ 図においても、 $M-w$ 図においても、特定の樹種または樹種グループの樹冠の存在が階層化の基準の一つとなる点では共通している。しかし、ハゼノキ、モチノキ、カクレミノなどのいくつかの樹種に対しては、二つの方法間で層区分のしかたが違っていた。方法によって属する層が異なったこれらの樹種は、群落表面から林床までの地上高のうち、ちょうど中間的な位置に樹高や葉下高を持つ樹種である(図4-1)。このような樹種をどの層に分類するかは、それぞれの方法がどのような要因を重視して階層化を行うかによって異なる。 $H-H_b$ 図によって森林の階層化を行う場合には、ある個体の葉下高がその個体の属する層を決定する要因となる(4-3-1)。したがって $H-H_b$ 図では、ヒサカキなどの低木類と葉下高が同程度であったモチノキやカクレミノと、コナラなどの高木類と葉下高が同程度だったハゼノキとは、それぞれ異なる層に分類される。これに対して、 $M-w$ 図による階層化においては、特定の範囲の樹高をもつ樹木どうしをひとつの層としてまとめあげる傾向が認められる。たとえば、モチノキ・カクレミノのうち大型の個体は、樹高の範囲が比較的近いハゼノキとともに $M-w$ 図の第2層に属していた。このように、葉下高を重視するか、樹高を重視するかの差異が、 $H-H_b$ 図と $M-w$ 図の二つの方法

による階層区分の違いを生み出したと言えよう。

4-4-4. *M-w* 図による階層化の特徴

以上の比較から明らかなように、*H-H_B* 図の層の地上高や構成樹種が *PCM* の葉層のそれとほぼ一致していたのに対して、*M-w* 図の階層は必ずしもこれら2つの方法による層と一致しなかった。前節でも指摘したように、*M-w* 図による階層はむしろ同一の樹高階の樹種同士をまとめた層に対応している。*M-w* 図と図0-3および図0-4（序章）とを比較すると、このことはよく理解される。

図0-3に示す樹高階級あたりの胸高断面積（実線）は、胸高断面積で重みづけした樹高の頻度分布と見なされる。その垂直分布には三つのピークの存在が認められた。これらのピークのうち、最も樹高の高い所にあるピーク（樹高13~16 m）はヤブニッケイ (*Cij*)、コナラ (*Qse*)、クロガネモチ (*Iro*)、コジイ (*Ccu*) などが構成していた（図0-4）。これらの樹種は *M-w* 図の第1層の構成樹種と一致する（4-3-2）。また、図0-3において第2のピーク（樹高 9~12 m）を構成するハゼノキ (*Rsu*)、モチノキ (*lin*)、カクレミノ (*Dtr*) など（図0-4）は *M-w* 図の第2層の構成樹種に対応している（4-3-2）。また、図0-3の第3のピークを構成するヒサカキ (*Eja*)、ネズミモチ (*Lja*)、サカキ (*Clj*) など（図0-4）も、*M-w* 図の第3層の構成樹種と一致する（4-3-2）。*M-w* 図で検出される層は、胸高断面積で重みづけした樹高の頻度分布のピークにはほぼ一致していたことになる。以上の比較は、*M-w* 図が樹高階級を重視した階層化であること（4-4-3）を裏付けている。

M-w 図の層は必ずしも層を構成する樹冠の光環境に対応しないと推察されたが（4-4-2）、個体の樹高を階層化の基準とする Yamakura (1987) の階層構造調査法も *M-w* 図の場合と同じく、必ずしも樹冠の光環境に対応しないことが予想される。

4-4-5. 階層化における留意点

以上の説明で明らかなように、階層構造の解析においては、方法によって“階層”の意味合いが変わってくる。4-4-3でも述べたとおり、 $H-H_b$ 図と $M-w$ 図の2つの方法による階層の違いとは、葉下高を重視するか、樹高を重視するかの違いと言えるが、このことを樹冠の光環境をという観点から換言すれば、葉の生存のために最低限必要な光環境を示す地上高（葉下高）を重視するか、最も高い位置にあって十分な光を受ける葉の地上高（樹高）を重視するか、の違いであると言える。

樹高の測定数と個体数のみから森林の階層構造を解析する試みもある(e. g. 佐野, 1988)。しかしながら、0-2-2で指摘したように、個体数そのものは必ずしも森林樹木の樹冠が作る階層の量的な指標にはならない。樹高と個体数のみによって階層構造を解析する場合にはこの点への注意が必要である(Kira et al., 1969, 佐野, 1982)。また、森林の階層化を、平均樹高の測定値のみを基礎として行うことがある(Smith, 1973)。この方法によれば、プロット内ではモチノキ、アカメガシワ、イソノキの平均樹高はほぼ同じであったので(表0-2)、これら3樹種は同一の階層に属すると見なすことができる。しかしながら、アカメガシワやイソノキの樹冠が主に相対照度 0.1以上の光環境下にあったのに対し、モチノキの樹冠は主に相対照度 0.1以下の光環境下にあった(図3-6)。すなわち、平均樹高を判断基準とした階層も、必ずしも同一の光環境の集合体とはならない。

階層構造の解析の際にはそれぞれの方法による階層の意味を十分理解したうえで解析を行う必要がある。ひとつだけの方法によらず、いくつかの方法を同時に行い、総合的に階層を分析していくことが必要であると考えられる。

第5章

＜＜ 葉層を構成する主要樹種の葉の生存様式 ＞＞

5-1. 緒言

森林を構成する各樹種の葉の属性、例えば、個葉の光合成速度、呼吸速度などの機能的な属性や、SLA (specific leaf area)、個葉の葉面積などの形態的な属性などは、葉が生育する場所の光環境の影響を受けることが知られている (e. g. Kusumoto, 1957, Hozumi & Kirita, 1970, Hozumi et al., 1972, Nishioka et al., 1978, Crawley, 1986, 隅田, 成瀬, 1990)。本研究においては、各葉層の内部の相対照度の値が、葉層に固有な一定の範囲に限定される傾向にあった(第3章)。したがって、ひとつの葉層を構成する葉群は種の違いにかかわらず、その光環境に適応することによる何らかの共通した属性を持つことが期待される。

環境に対する種の適応様式を知るうえでは、このような機能的、形態的な葉の属性とともに、葉の生存期間(葉の寿命)が重要であることが指摘されている (Chabot & Hicks, 1982, 菊沢, 1978)。葉の最大光合成速度と葉の寿命とはトレードオフの関係にあり、葉の光合成速度が高い樹種ほど葉の寿命は短くなるというのが一般的な傾向のようである (Chabot & Hicks, 1982, 菊沢, 1986, 小池, 1987)。調査プロットでは、比較的相対照度の高い第1葉層には落葉樹が多く、相対照度の低い第2葉層以下には常緑樹が多かった。このことは、第1葉層を構成する葉の寿命の方が第2葉層以下よりも短い傾向にあることを示唆している。この章ではこのことを確かめるとともに、常緑広葉樹どうし、あるいは落葉広葉樹どうしで、第1葉層を構成する葉と第2, 第3葉層を構成する葉の寿命を比較した場合、同様な傾向が見られるかどうかについても明らかにする。

生葉（0年生葉）を識別することができる。しかし、1年生以上の葉（旧葉）の年齢を外見から判断することは難しい。そこで、シュートの伸長は毎年1回であると仮定して、当年生以外のシュートの年齢を当年生シュートから逆上って決定した（図5-1）。ここで言うシュートとは同年齢の節間を意味する。すなわち、同一シュートに着く葉はすべて同年齢である。また、最老の葉を着けたシュートを含む、それより先端の各年齢のシュート全体を『1枝』と定義する（図5-1）。常緑広葉樹のシュートのサンプルは、すべて1枝単位で選定した。以下で使用する『サンプル枝』の用語は、すべて『1枝』単位で選定した枝のことを指す。原則として落葉広葉樹では3~10、常緑広葉樹では5~20の『1枝』をサンプル枝として設定した。表5-1に、設定したサンプル枝の概要を示す。

5-2-2. 当年生葉の葉面積の季節変化の調査

個葉の葉身の長さ(a)と幅(b)との積(ab)と個葉の葉面積との間には正比例に近い関係のあることが知られている（穂積ほか, 1962, 古川, 1981）。図5-2に示すように、プロット内のコジイについてもこの関係は成立した。

他の樹種でも同様の関係が成り立つと仮定して、新葉が開芽を始めてから葉の展開が終了するまでの間、定期的に、サンプル枝の当年生のシュートに展開した個々の葉の葉身の長さ a と幅 b とを測定した。それらの積 ab の値を個葉の葉面積の代用とした。種ごとの葉面積は次のようにして表した。まず、各測定時期ごとに、すべてのサンプル枝の当年性シュートに展開した葉の ab の値の総和を求め、この値を全測定期間を通じての最大値に対する百分率で表した。この測定はすべて、第2、第3葉層の葉を対象とし、1988年4月から12月まで測定した（表5-1）。

第1葉層の樹種についてはハゼノキのみを対象としたが、これについてはサンプル枝を定めての継続測定は行わず、樹冠最上部の枝を定期的に切断、採取するこ

とによって調査を行った（表5-1）。この測定は1988年の4月から展葉がほぼ終了する6月まで行った。ハゼノキの葉は奇数羽状複葉なので、サンプル枝の複葉中の小葉1枚1枚について葉身の長さ(a)と幅(b)とを記録した。各測定時期ごとに、すべての切断採取した枝に展開した新葉の ab の値の総和を求め、1枝当たりの値に換算した。そして、この値を、全測定期間の最大値に対する百分率で表した。

5-2-3. 第1葉層のハゼノキの葉数調査

ハゼノキについては小葉の数を計測した（表5-1）。ハゼノキの葉面積の場合（5-2-2）と異なり、定められたサンプル枝による継続測定を行った。すべてのサンプル枝の総小葉数を各測定時期ごとに計算し、全測定期間内の最大値に対する百分率で表した。小葉数の調査は、1989年4月から始め、すべてのサンプル枝の小葉が脱落してしまうまで継続した。

5-2-4. 第1葉層のモチノキ、コジイの、切り枝による葉齢別葉数調査

第1葉層のモチノキおよびコジイの葉数については、特定のサンプル枝による継続測定は行わなかった（表5-1）。プロット内のモチノキおよびコジイから1個体ずつサンプル木を選定した。このサンプル木は、第2・第3葉層のモチノキおよびコジイの葉数等の調査のサンプル枝を定めた個体と同一の個体である。1988年4月から12月まで不定期に、樹冠最上部の枝を1枝を単位としていくつか切断、採取し、葉齢ごとに葉数を計測した。コジイについては、1989年5月にも同様の調査を行った。

5-2-5. 第2・第3葉層の枝の葉数調査

第2・第3葉層の樹種のそれぞれについては、測定時期ごとに全サンプル枝の

各年齢のシュートの着葉数を数え、その測定時期における1シュート当たりの平均着葉数を計算した。このうち、落葉広葉樹については、1988年に葉面積の測定を行ったサンプル枝について、1988年および1989年の4月から落葉の終了時期まで葉数調査を行った(表5-1)。また、常緑広葉樹については、1988年に葉面積の測定を行ったサンプル枝について、翌年(1989年)の春の開葉時期以前から1年間葉数調査を行った。第2・第3葉層の常緑広葉樹に関する1989年の葉数調査においては、前年からの観察によって、どの葉が当年生および1年生であるかは確定できていたことになる。

5-2-6. 葉の生存曲線、測定期間内死亡数、葉の平均寿命等の計算方法

各樹種の葉数の経時変化の調査結果をもとに、生命表を作成した。生命表はふつう、次の項目を持つ(伊藤・村井, 1977)。

x : 時間(年齢階級)。個体数の測定は $x \sim x+1$ の年齢ごとに行われ、年齢階級の中央値 ($x_m = (x + (x+1))/2$) をその階級の代表値とする。

l_x : 年齢階級 $x \sim x+1$ の期間初め(x)における生存数。初期生存数(=出生数) l_0 を1000として表す。すなわち、

$$l_0 = 1000 \quad (5-1)$$

d_x : 年齢階級 $x \sim x+1$ の期間内の死亡数。初期生存数 l_0 を1000としたときの各測定期間内の死亡数で表す。次式が成立する。

$$l_x = l_{x-1} - d_{x-1} \quad (5-2)$$

q_x : 年齢階級 $x \sim x+1$ の期間内における死亡数 d_x の、年齢当初(x)の生存数(l_x)に対する比。ふつう、この比を1000倍した値で表す(5-3式)。

$$q_x = 1000 \times d_x / l_x \quad (5-3)$$

e_x : 年齢階級 $x \sim x+1$ まで生き伸びた個体の年齢階級当初(x)における平均余命。

平均余命 (\dot{e}_x) の計算方法については表 5-2 に示した。なお、本論文では、季節ごとの葉の死亡率を計算するために、各年齢階級 ($x \sim x+1$) をさらに細かい区間に区切ってこれらの計算を行った。

平均寿命は出生時点での 1000 個体の平均余命 (\dot{e}_0) に等しい。平均寿命は伊藤・村井 (1977) にしたがって、生命表および次式から計算される。

$$\text{平均寿命} = (\sum (x \cdot d_x)) / l_0 \quad (5-4)$$

本研究においては葉数を測定した時間間隔が一定ではないので、測定期間内死亡数 (d_x) のほかに、単位時間あたりの死亡速度 (v_d) を新たに定義しておく。葉の死亡速度 v_d は、任意の測定期間 Δx 内の死亡数 (d_x) を Δx で割った値で計算する。すなわち、

$$v_d = d_x / \Delta x \quad (5-5)$$

v_d は時間の逆数の次元 (e. g. day^{-1} , yr^{-1}) を持つ。ついでながら、死亡率 (q_x) は速度の概念ではなく、期間当初生存数 (l_x) の何割がその期間内に死亡するかを表す。これを v_d と混同せぬよう注意が必要である。

生存葉数 (l_x) の経時変化を表すカーブ ($x-l_x$ 曲線) は生存曲線と呼ばれる。図形的には、平均寿命は、生存曲線と横軸 (時間軸, x) とで囲まれた部分の面積を初期生存数 1000 で割った値に一致する (Southwood, 1978)。ある時期に出生した個体群の生存曲線を描くには、出生後のどの時期にどれだけの個体が死亡したかを調べる必要がある。

落葉広葉樹の葉の生存曲線を描く場合 1 年以内の継続調査で結果が得られるが、常緑広葉樹の場合葉の寿命が長いので調査に数年を要する。本研究では、1 年間の測定で常緑広葉樹の葉の生存曲線を描くために、次のような仮定を設けた。

仮定) ある年齢の任意の生育期間 (例えば 1 年生葉の 7 月 16 日から 7 月 25 日までの生育期間) における葉の死亡率 (q_x) は、葉の出生年に関係なく毎年同じ

で、測定年の違いによって変動しない。

この仮定のもとに、次のような原理で常緑広葉樹の葉の生命表を作成した；特定の年齢のシュートの着葉数を1年間にわたって継続調査することにより、その年齢当初の葉群がどのような経過をたどりながら1年間にどれだけ死亡するかを知ることができる。すなわち、その年齢の葉群について、死亡率(q_x)の季節変化を1年のうちの各測定期間に対して計算できる。このような測定をすべての年齢のシュートの葉について同時に行えば、上述の仮定より、出生から死滅までのすべての生育期間についての q_x の値を1年間の測定のみによって把握できる。 q_x の値が定まれば、初期出生数 l_0 (=1000) の値と5-1~3式の関係を用いて、全生育期間についての生命表を作成することができる。この方法の利点は、毎年新生する葉量が一定でない場合でも1年間の継続調査によって生命表を作成できることである。

実際の生命表の計算例としてコナラの生命表を表5-2に示す。生命表を作成する際、1年間に何回かシュートを展開させた樹種についてはコーホート(cohort: 同一葉齢集団)ごと、すなわち、開葉時期の同じ葉の集団ごとに計算を行った。

本論文では、計算の都合上、開葉時期の遅かったハゼノキおよび常緑広葉樹については毎年5月1日、ハゼノキ以外の落葉広葉樹については毎年4月1日を葉の誕生日として葉の平均寿命を計算した。ただし、いわゆる土用芽のような二次的に伸長したシュートに関しては、それらの出生を確認した測定日を葉の誕生日として計算した。また、常緑広葉樹の場合二次的に伸長したシュートについては生命表の計算から除外した。

なお、これ以降は、『葉の生存期間』とは、それぞれの樹種の同齢の葉群が一斉に出生してから、それらのすべてが死滅するまでの期間を指し表すことにする。これに対して『着葉期間』とは、落葉広葉樹の葉が春に展開を初めてから秋に最後の葉が落ちるまでの、葉が観察される期間を示す。

5-2-7. 林内相対照度の測定

林内相対照度の測定には、第3章で紹介した葉層サンプル上下の相対照度測定用の装置を用いた。プロット内の林床(図2-1)を格子状(2 m×1 m)に区切り、格子の交点上で相対照度を測定した。落葉広葉樹の葉が存在する1988年の4月から1989年3月末まで、毎月1回地上高2 m(毎回の測定数336点)と、第2葉層の上側(毎回177点)の相対照度を測定した。毎回の第2葉層上側の平均地上高は7.3または7.4 mだった。

5-2-8. 葉のリターフォール量

葉数調査等のサンプル枝数は個々の樹種に関しては必ずしも十分な数ではないかもしれない。しかし、全林的な葉の枯死速度の指標となる葉のリターフォール速度の測定結果と、葉数調査に供したサンプル枝の葉の枯死速度とを比較することによって、サンプル枝の葉の死亡の季節変化のパターンが代表的なものであったかをチェックすることができる。リターフォールのデータはサブプロットにおけるデータ(第1章)を利用した。

5-3. 結果

5-3-1. 落葉広葉樹の葉の生存様式

5-3-1-(i). 第1葉層におけるハゼノキの小葉の生存様式と平均寿命

1988年に測定した、切り枝によるハゼノキの1枝あたりの小葉面積の時間変化の様子を図5-3に破線で示した。総小葉面積の最大値を100として表してある。

ハゼノキの開芽の時期は、後述する他の落葉広葉樹と比べると10日ほど遅く、4月の中旬であった。総小葉面積は6月上旬に最大となった。この時期には早くも紅葉、落葉する葉が観察された。

図5-3の実線は、1989年のハゼノキの測定サンプルの全小葉数の季節変化を示す。全小葉数が最大となった6月上旬の全小葉数を100として表してある。開芽は葉の生存期間中3回観察された。すなわち、葉群は三つのコーホート(cohort: 同一年齢集団)によって構成されていた。4月から5月始めにいっせいに展開した小葉(図5-3, 第Iコーホート: 5月1日を出生日と仮定)は、5月下旬にはすでに脱落を始め、以後11月上旬まで少しずつ小葉の脱落が起こった。その一方で、6月上旬に2度目の開葉が観察された(第IIコーホート)。この時期に開葉した小葉数は、5月初めの第Iコーホートの開葉数の9.4%で、年間に開葉した全小葉数の7.6%だった。これら2度目に開芽した小葉数も、8月下旬には6月の開葉当初の約4分の1に減少していた。8月下旬には3度目の開葉が観察された(第IIIコーホート)。この時期に開葉した小葉数は、5月初めの第Iコーホートの開葉数の15.0%で、年間に開葉した全小葉数の12.0%だった。第IIIコーホートの開葉の1か月後である9月下旬には第IIコーホートの葉はすべて落葉していた。つまり、6月に開葉した葉は9月下旬には完全に新しい葉に入れ替わっていたことになる。11月中旬には、すべての小葉が落葉した。

観察によれば、複葉であるハゼノキの葉の中肋は、11月の下旬に脱落したものが多かった。また、中肋上の特定の位置の小葉が早く脱落するといったような、小葉の中肋上での着葉位置による落葉時期の違いは特に観察されなかった。同様に、サンプル枝上の特定の位置の複葉中の小葉が早く脱落するといったような、枝上の複葉の着葉位置による落葉時期の違いも特に観察されなかった。

図5-3のI~IIIのそれぞれのコーホートについて、開芽時の小葉数を1000と

したときの、各測定期間内における小葉の死亡速度 (v_d) を図 5-4 に示した。 v_d の値と横軸とで囲まれる面積の総和が 1000 (= 出生数) となるように描かれている。 l_x は各測定時期における小葉の生存数、すなわち生存曲線を表している。図 5-4 に示されるように、 v_d の値は着葉期間中ほぼ一定以上の値を示しており、小葉の死亡 (脱落) が着葉期間の初期から起こっていたことを表している。

図 5-5 でわかるように、1985 年から 86 年にかけて測定した葉のリターフォール量のデータもまた、ハゼノキの落葉が葉の展開終了後即座に起こり、着葉期間中一定量以上の落葉速度を保っていたことを示している。7 月から 9 月にかけて一時的な落葉量のピークが存在しているが、これは、図 5-4 に示した第 I コーホートの小葉 (1989 年) の 8 月から 9 月にかけての落葉、および第 II コーホートの落葉の時期に対応している。

表 5-3 に落葉広葉樹の葉の平均寿命等を示す。ハゼノキの小葉のうち寿命が最も長かったのは開葉の最も早い第 I コーホートの小葉であった。(195 日 = 6.4 か月)。しかし、着葉期間初期に脱落する小葉も多いため、それらの小葉の平均寿命は最大寿命の 7 割程度 (134 日 = 4.4 か月) にすぎなかった。また、着葉期間の途中に開葉した葉の寿命は極端に短く、第 II および第 III コーホートの小葉の平均寿命はそれぞれ 50 日前後と、第 I コーホートの平均寿命の 2 分の 1 以下だった (表 5-3)。第 I ~ 第 III コーホートの小葉を合わせて計算すると葉の平均寿命は 117 日 (= 3.9 か月 = 0.32 年) となった。したがって、単純に計算すると着葉期間中 (= 195 日) に葉は平均して 1.7 回転 (= 195/117) したことになる。

5-3-1-(ii). 下層における、落葉広葉樹の葉面積の季節変化

第 2 葉層 (以下、第 3 葉層を含めて下層と称する) に属する落葉広葉樹の葉の、1988 年に測定した全シュートの総葉面積の季節変化を図 5-6 に示す。

アズキナシ、リョウブ、コナラはいずれも 4 月に開葉を始め、5 月の中旬までには葉面積が安定した。コナラではさらに 7 月と 8 月にシュートの展開が観察され、5 月に比べて 25% ほど葉面積が増加した。どの樹種も全体として夏期の葉の脱落は少なく、葉面積は安定しており、アズキナシ、リョウブでは 10 月後半以降、コナラでは、12 月以降一斉に落葉した。同森林内で 1985 年から 86 年にかけて測定した葉のリターフォール量のデータ（図 5-5）もまた、これらの樹種の落葉が着葉期間の終期に集中していたことを示している。第 1 葉層のハゼノキの場合と違って、これらの 3 樹種の夏期における落葉量は少なく、夏期の葉面積の減少はほとんど観察されなかった。

5-3-1-(iii). 下層における、落葉広葉樹の葉の生存様式と平均寿命

図 5-7 は、1988 年および 89 年における、下層の落葉広葉樹の総葉数の経時変化を示す。それぞれ、4 月 1 日を葉の誕生日と仮定し、総葉数の最大値に対する百分率で表した。図 5-8 は、それらの葉の生存数 (l_x) および死亡速度 (v_d) の経時変化をコーホート別に示す。

1988 年におけるコナラの葉は、開葉後 30 日以内に 2 割程度死亡（落葉）した（図 5-7 左上）が、全葉面積はこの時期にはまだ増加しつつあった（図 5-6）。その後は葉数は安定し、12 月ごろ一斉に死亡した。7 月および 9 月に新たな開葉が観察された（第 II、第 III コーホート）が、それらの葉もまた 12 月頃まで安定して生存した（図 5-7, 8 a）。1989 年（図 5-7 右上）は開葉直後の葉の脱落は観察されず、1988 年と同様 12 月頃まで葉数は安定していた。また、夏期における新たな開葉も観察されなかった。図 5-8 a に示されるように、コナラの葉の死亡（落葉）は 11 月から 12 月に集中していた。1985 年から 86 年にかけて測定したコナラの葉のリターフォールのデータも同様の傾向を示した（図 5-5）。

コナラの樹冠体積の97%が第1葉層に属していた(図2-8, 図3-6)ことから、コナラの葉の多くは第1葉層に属していたと考えられる。したがってリターとして捕らえられたコナラの葉の大部分は第1葉層のものであったと考えられる。また、目視による観察によれば、第1葉層のコナラの開葉時期は第2葉層のそれとほとんど差がなかった。したがって、4月に展葉した第1葉層の葉の着葉期間は第2葉層の葉とほぼ同じ270日前後(表5-3)であったと推定される。葉が第1葉層にあるか下層にあるかにかかわらず、着葉期間の初期から終期まで葉を保持し続け、最後に一斉に葉を落とすのが、コナラの葉の一般的な生存様式と言えよう。

表5-3に示されるとおり、1989年のコナラの葉の平均寿命が249日だったのに対し、1988年の第Iコーホートの葉の平均寿命は202日しかなかった。1988年のほうが47日も平均寿命が短かったのは、主として1988年の開葉直後の葉の死亡に起因する。

リョウブについては、葉数の経時変化(図5-7中段)が示すように、1988年においても1989年においても第Iコーホートの展葉の後、2度目の開芽が観察された(第IIコーホート)。また、第Iコーホートの葉が短枝上に束生していたのに対し、第IIコーホートの葉は、当年生の長枝を伸長させながら展開するものが多かった。

リョウブの葉のコーホート別生存曲線(図5-8b)によれば、1988年の第Iコーホートの葉は4月に開葉し、8月中旬から葉の死亡(脱落)が始まった。しかし、死亡速度(v_d)のモードは10月から11月にあった。この年の5月に開葉した第IIコーホートの葉数は、第Iコーホートの開葉数の約2割に相当した(図5-7中段)。第Iコーホートと同様に第IIコーホートの葉の死亡も着葉期間終期に一斉に起こった(図5-7, 8b)。葉のリターフォールの季節変化のパターン(図5-5)もこの結果に一致する。

一方1989年では、5月ごろから死亡する葉が観察された（図5-8b）ものの、死亡速度のモードはやはり10月から11月にあった（図5-8b）。1989年の8月に展葉した第Ⅱコーホート（図5-7右中）の葉数は、同年の第Ⅰコーホートの開葉数の約6割に相当した。

1988年および89年におけるアズキナシの葉数の経時変化は図5-7下段に、また、葉の生存数（ l_x ）および死亡速度（ v_d ）の経時変化は図5-8cに示される。1988年、89年ともに5月の開葉後に多少の葉数の減少が見られた（図5-7下段）が、比較的葉数は安定しており、葉の死亡はリョウブと同様10月から11月に集中していた（図5-8c）。葉のリターフォールの季節変化のパターン（図5-5）もこの結果に一致する。アズキナシについては着葉期間途中での新たな葉の展開は観察されなかった。リョウブおよびアズキナシの第Ⅰコーホートの葉の平均寿命はともに200日前後であった（表5-3）。

5-3-2. 常緑広葉樹

5-3-2-(i). 第1葉層におけるコジイおよびモチノキの葉の交替

1988年に採取したコジイおよびモチノキの切り枝サンプルについての、各年齢の葉数の全葉数に対する構成比の季節変化を、図5-9に示す。モチノキでは、5月において葉の5割以上が当年生葉によって占められ、コジイでは、6月において9割以上を当年生葉が占めていた（写真5-1）。コジイについては、1989年の5月下旬に行った切り枝による葉数測定でも同様の結果が得られ、コジイの樹冠の5か所から採取した3971枚の葉のうち79.0%が当年生、20.7%が1年生、0.3%が2年生の葉だった。

以上の結果のみから葉の平均寿命を推定するには無理があるが、少なくとも、常緑広葉樹であるコジイおよびモチノキの樹冠最上部に展開した葉は、翌年の4月

から 6 月の間に 6~8 割程度入れ替わること、また、樹冠最上部の葉の寿命は最高でも満 3 年未満であったことがわかる。

5-3-2-(ii). 下層における常緑広葉樹の当年生葉面積の季節変化

図 5-10 は下層 (第 2・第 3 葉層) に属する常緑広葉樹の全当年生シュートの総葉面積の季節変化を示す (1988 年測定)。開芽および葉の展開が最も早かったのはアラカシ、次いでコジイで、5 月中にはこれらの当年生シュートの葉面積が最大値に達した。アラカシでは最大に達した後、葉の脱落によって 3 割程度葉面積が減少し、6 月に葉面積が安定した。

それ以外の常緑広葉樹では、当年性シュートの葉面積が最大となったのはいずれも 6 月中旬で、落葉広葉樹と比べると約 1 か月遅かった。ネズミモチやヒサカキについては 7~8 月に葉の脱落による当年生葉面積の減少が観察されたが、ヒサカキではその一方で新たにシュートが展開したため、当年生葉の葉面積は 10 月までに 6 月とほぼ同じレベルまで回復した。

5-3-2-(iii). 下層における常緑広葉樹の葉の生存様式と平均寿命

1988 年 12 月から 1990 年 2 月にかけて行った葉数調査の結果をもとにして、下層の常緑広葉樹の葉の生存数 (l_x) および死亡速度 (v_d) の経時変化をそれぞれ図 5-11, 12 に描いた。図 5-12 では、落葉広葉樹の場合 (図 5-8) と同様、 $x-v_d$ 曲線と横軸 (x) とで囲まれる面積の総和が 1000 となるように描かれている。影の部分は、死亡速度 (v_d , day^{-1}) の 1 年ごとの平均値を取ったもので、ある年の $x-v_d$ 曲線と横軸とで囲まれる部分の面積はその年の影の部分の面積 (= 死亡速度の年平均値; yr^{-1}) に等しくなるように描いてある。

これらの図が示すとおり、モチノキ、サカキ、カクレミノの場合、出生後 1 年

間の葉の死亡速度 (v_d) はきわめて小さく、葉の死亡は葉の生存期間 (= 葉の出生から最大寿命を持つ葉が死亡するまでの期間) の終期に最も多かった。これらの樹種の当年生葉の葉面積も開葉後は安定していた(図5-10)。これに対して、アラカシ、ネズミモチ、コジイでは出生後半年以内に死亡する葉が比較的多かった。また、ヒサカキの場合、2年生葉の死亡速度が生存期間中最も高かった。

多くの樹種の葉の死亡はどの年齢に関しても5月から8月の測定期間に最も多かった。葉のリター量の季節変化のパターン(図5-13)もこの結果を裏付けている。葉のリターフォール量を測定したサブプロットでは常緑広葉樹の葉の年間リターフォール量は $1.51 \text{ ton d. w. ha}^{-1} \text{ yr}^{-1}$ (第1章) で、図5-14aに示されるように、そのうちの65%が4~6月に集中していた。これらの結果を当年生葉面積の増加の測定結果(図5-10)と対比させると、森林全体では常緑広葉樹の当年生葉の展開と旧葉の脱落とはほぼ同時に進行していたことがわかる。

常緑広葉樹の葉の平均寿命を表5-4に示す。モチノキ、カクレミノ、サカキの葉の平均寿命はそれぞれの樹種の最高葉齢の7~8割程度の長さであった。これらの樹種に比べて、アラカシ、ネズミモチ、コジイおよびヒサカキの葉の平均寿命は、それぞれの樹種の最高葉齢の2分の1から4分の1程度でしかなかった。これは、生存期間初期から中期に死亡した葉が全体の平均寿命を大きく引き下げたためである。

5-3-3. 葉の展開、脱落と林内の相対照度の季節変化

図5-14bが示すように、第2葉層上部および林床(地上高2 m)での相対照度の幾何平均は、落葉広葉樹の葉面積の増加と葉の脱落(図5-3, 5, 6, 14a)に依存的に季節変化していた。これに対して、第2葉層上部の相対照度の幾何平均に対する地上高2 mの幾何平均値の比は、年間を通じてそれほど変化しなかった。

これは、第2葉層を主に構成する常緑広葉樹の新葉葉面積の増加（図5-10）と旧葉の脱落（図5-13, 14a）とがほぼ同時に進行したためであろう。常緑広葉樹の葉によって構成される第2葉層の上側の相対照度の幾何平均値は、落葉広葉樹の葉が落ちる冬期においては、約0.5近くにまで上昇した。

5-4. 考察

5-4-1. 葉層と葉の平均寿命

5-4-1-(i). 常緑広葉樹

モチノキの場合、樹冠最上部（第1葉層）の葉の最高葉齢が満3年未満であった（図5-9）のに対して下層の葉の最高葉齢が5.8年、平均寿命が4.3年であった（図5-11, 表5-4）。この結果は、第1葉層の樹冠最上部の葉の平均寿命のほうが下層よりも短かったことを示している。

一方、コジイの場合、1988年における下層の当年生葉の葉面積の調査では開葉直後の葉の脱落は認められなかった（図5-10）が、1989年の葉数調査においては下層の当年生葉が開葉後まもなく脱落した（図5-11）。このため、1989年の調査結果をもとにした下層の葉の平均寿命は1.1年と短かった（表5-4）。これらの調査結果のみをもとにすれば、下層のコジイの平均寿命は、少なくとも8割ほどの葉が1年あまりで交替する樹冠最上部の葉の平均寿命とそれほど大きな差はないことになる。しかし、下層のコジイのサンプル葉のいくつかについては、開葉時期にアブラムシ科(Aphididae)の昆虫による葉からの吸汁が観察され、これが早期落葉の原因となった可能性がある。コジイの最高葉齢を葉層間で比較すると、下層の葉では4.3年であった（図5-11, 表5-4）のに対し、樹冠最上部では3年未満だ

った(図5-9, 5-3-2-(i))。この結果から、コジイについても、下層の葉のほうが潜在的に平均寿命が長い傾向にあったと推察される。

常緑広葉樹の樹冠最上層の葉の寿命が下層の葉よりも短い傾向にあることは、古くから経験的に知られており、樹冠最上層の典型的なコジイの陽葉の場合、葉の寿命は1年であるという(依田, 1971)。樹冠最上部では、葉の光合成能力が低下せぬうちに積極的に葉を入れ替えることによって高い生産速度を保ち(菊沢, 1986)、逆に、弱い光しか得られない下層の葉は、葉の寿命を延ばすことによって光合成生産を補うと考えられている(Chabot & Hicks, 1982)。常緑広葉樹であるコジイやモチノキについてもこの傾向が当てはまるものと思われる。また、本実験林のように、樹冠最上層が落葉樹によって優占される森林では、その下層の常緑樹種の生存にとって上層落葉樹の落葉による林内相対照度の上昇(図5-14b)は重要であろう。落葉樹の落葉期間(冬期)における下層の常緑樹の葉の光合成能力は比較的高く、条件によっては冬期の方が夏期の樹冠に被われる期間よりも最大光合成速度が高い場合のあることが報告されている(Saeki & Nomoto, 1958, Chabot & Hicks, 1982)。

ところで、葉の死亡の原因となる主な外的要因としては、前述のような病害虫の影響のほか、光や温度などの物理的環境の悪化、強風下における物理的奪葉などが考えられる。下層のアラカシ、ネズミモチ、コジイは当年生葉の一部が開葉直後に落葉した(図5-11)が、これらのうちアラカシ、ネズミモチについては1988年の測定においても、当年生葉の早期落葉による葉面積の減少が観察された(図5-10)。残念ながらこれがどのような理由で起こったのか、また、このような現象が毎年同じように起こっているのかは本研究では明らかではない。興味深いことに、アラカシ、ネズミモチ、コジイについて、早期落葉した葉を除いて葉の平均寿命を計算すると、それぞれ2.4年、2.5年、2.4年となり、ヒサカキ(2.4年)とほとんど

同じ値となった。当年生葉の早期落葉がなければ、これらの樹種の下層の葉の平均寿命は2年半程度であろうと考えられる。ちなみに、佐々・佐藤(1972)は、下層常緑樹の葉の平均寿命は2~3年程度であると報告している。

5-4-1-(ii). 落葉広葉樹

落葉広葉樹の場合、第1葉層で最も優占するハゼノキの葉の平均寿命は、下層のコナラ、リョウブ、アズキナシと比べて極端に短かった(表5-3)。この結果によれば、第1葉層のほうが下層よりも葉の寿命が短い傾向にあったと言える。しかし、5-3-1-(iii)で指摘したように、コナラの葉は第1葉層においても比較的平均寿命が長いと考えられる。したがって、第1葉層のコナラの葉の寿命は下層のリョウブ、アズキナシと比べて必ずしも短いとは言えない。落葉広葉樹について異種間で葉の寿命を比較した場合、必ずしも第1葉層に生育する種の葉の寿命の方が短いとは言えないようである。第1葉層と第2・第3葉層との違いが光環境の違いに対応している(第3章)としても、光環境のみで葉の平均寿命がすべて説明されるわけではなく、遺伝的要因を含めた葉の生理的性質、あるいは光その他の環境要因など、さまざまな要因の相互作用の結果として葉の寿命が決定される、ということであろう。

5-4-1-(iii). 森林全体

第1葉層から第3葉層までの常緑樹および落葉樹を含めた森林全体としては、

- 1) 第1葉層の全樹冠体積($=1.97 \text{ m}^3 \text{ m}^{-2}$)の58%が、葉の寿命が1年以下である落葉広葉樹の葉によって構成されており、第1葉層の全樹冠体積の39%を占めるハゼノキの葉の平均寿命は0.32年(5-3-1-(i)), 13%を占めるコナラでは長くとも0.74年($=270$ 日)前後であった(表5-3)こと、

2) 常緑広葉樹の場合も、第1葉層の葉の寿命は下層より短い傾向にあり、特にコジイなどでは少なくとも8割程度の葉が1年で入れ替わっていたこと、

3) 第2・第3葉層では、葉の平均寿命が2~4年(表5-4)の常緑広葉樹が優占しており、最も優占していたヒサカキの葉の平均寿命は2.4年だったこと、などの点を総合すると、第2・第3葉層の葉の平均寿命のほうが第1葉層のそれよりも数倍長い傾向にあることは間違いない。

5-4-2. 葉の平均寿命と種の生育

本論文では測定期間内死亡数(d_x)を死亡速度(v_d)によって表現した。図5-12のような年齢(x)—死亡速度(v_d)曲線は一般の生命表解析における年齢—死亡数(d_x)曲線と同等のものである。この年齢—死亡速度曲線は、出生した1000個体が、いつ、どれだけ死亡するかを表すことから、出生した全個葉の寿命の頻度分布を示す曲線とみなされる。さまざまな樹種の葉の生存様式に関するデータは、まだ十分蓄積されているとは言えず、特に、葉の平均寿命に関するこれまでの研究では、葉の寿命の頻度分布にまではあまり注意が払われて来なかった。しかし、次に述べるように、葉の平均寿命が同じでも、葉の寿命の頻度分布(年齢—死亡速度曲線)の形状によっては、平均寿命の持つ意味合いが微妙に変わってくる。

生物の寿命には生理的寿命と生態的寿命がある(伊藤・村井, 1977)。生理的寿命は、生物が好適条件下で老衰死までにどれだけ生きられるかを示す値で、個体群の最大寿命に対応すると考えられる。これに対して生態的寿命とは野外で実際に生物がどれだけ生きるかを示す値であり(伊藤・村井, 1977)、個体群の平均寿命に対応すると考えられる。生理的寿命、生態的寿命を本研究における葉の最大寿命と平均寿命とに置き換えて葉の寿命の測定結果を見直してみよう。

下層のモチノキ、カクレミノ、サカキの葉の死亡速度(v_d)は葉の生存期間の

初期に低く、終期に高かった(5-3-2-(iii), 図5-11, 12)。これらの葉の平均寿命はそれぞれの樹種の最大寿命(最高葉齢)の7~8割程度の長さであり(表5-4), 生理的寿命と生態的寿命とは比較的近かったと言える。これに対してヒサカキ, ネズミモチ, アラカシ, およびコジイの葉は, 生存期間の初期または中期に死亡するものが比較的多かったために, 葉の平均寿命はそれぞれの樹種の最大寿命の2分の1から4分の1程度でしかなく, 生理的寿命に対して生態的寿命は短かったといえる。平均寿命の最大寿命に対する比を樹種ごとにとり, さらに, それぞれの種の胸高断面積合計の成長率(RGR_{BA} , % yr^{-1} ; 第3章)との関係を調べてみた(表5-5)。

下層で葉の寿命を測定した常緑広葉樹のうち, 樹冠の大部分が第1葉層にあったコジイおよびアラカシ(図2-8, 図3-6)を除けば, 葉の生存期間の初期および中期に葉の死亡数が多かったヒサカキ, ネズミモチではこの比の値は低く, これと対応するように, ヒサカキ, ネズミモチの成長率も低かった。一方, 葉の死亡数が葉の生存期間の中期から後期に多かったカクレミノ, モチノキ, サカキでは, 比の値も成長率も比較的高かった。

前節(5-4-1(i))で述べたとおり, 弱い光しか得られない下層の葉は, 葉の寿命を延ばすことによって光合成生産を補うと考えられている(Chabot & Hicks, 1982)。したがって, 開葉後早い時期における落葉は, 下層のみに葉を保有する種にとっては, 生育上の大きな打撃となるはずである。Saeki & Nomoto(1958)の推定によれば, コジイおよびトベラ(*Pittosporum tobira* (Thunb.) Ait.)の成熟した葉によって夏期の良好な条件下で光合成が行われたとすると, 葉が自重と同量の光合成生産物を同化するためには, およそ30日を必要とするという。また, Hozumi & Kurachi (1991)によれば, カラマツ(*Larix kaempferi* (Lamb.) Carr)の葉から樹体への養分の相対転流速度が負の値から正の値に変わるのは, 葉が展開を

始めてから約60日後であった。これらの報告を考慮すると、本研究におけるアラカシ、コジイ、ネズミモチに観察された開葉後の早期落葉は、新葉の生産にかけたコストをまだ十分取り戻していないか、あるいはやっと取り戻した程度の時期に起こっていたと考えられる。ヒサカキでは、早期落葉した葉面積を補うように夏期に新葉の新たな展開が観察された（図5-10）が、このことは葉の寿命を延ばすことによって光合成生産を補う必要のある下層において、葉の生産のためにさらに余分なコストが投じられたことを意味する。

以上の議論から類推されるように、新葉が生理的に予定された寿命（生理的寿命）を全うする以前に落葉するために十分な光合成生産物が得られず、このことが、種の胸高断面積合計の成長率が低くなる一因となっていたことは十分に考えられる。遷移系列上の特定のステージで、同一の光環境下に生育する種の葉が、与えられた生理的寿命を全うして落ちることのほうが多いのか、それとも何らかの原因で“不慮の死”を遂げることのほうが多いのか、という問題は、葉の生存と環境圧の強さとの問題であると言える。このような観点からも、葉の生存様式の解析は今後より重要となってくるであろう。

5-4-3. ハゼノキとコナラ

ハゼノキとコナラはともに第1葉層に優占する落葉広葉樹でありながら（図2-8, 図3-6）、コナラの胸高断面積合計の成長率ほうがハゼノキよりも高かった（表5-5）。ハゼノキのように陽樹的な性質が強く葉の平均寿命の短い樹種は、純生産量のうち葉に配分される割合が高いことが知られている（大畠, 1986）。このような陽樹的な樹種は光合成産物をより多く枝や葉に投資するばかりでなく、裸地においてより多くの被覆を獲得するために、横方向に分枝させる性質が強い（写真5-2）。しかし、本研究プロットのように既に林冠が閉鎖した状態では、横方

向に分枝させるハゼノキの性質は生かされない。むしろ、ハゼノキの葉の展開の始まりをコナラと比較するとコナラのほうが10日程早く（図5-3, 6）、葉の平均寿命や最大寿命もコナラのほうがかなり長かった（表5-3）。ハゼノキとコナラの成長率の差は、単位胸高断面積あたりの葉量や単位胸高断面積あたりの樹冠体積の差異の存在によって説明されたが（第1章、第3章）、これ以外に、葉の生存期間の差が葉積（leaf area duration；穂積，篠崎，1960）の差を引き起こし、これが両者の成長率の差を引き起こす一因となったとも考えられる。

ところで、ハゼノキの開葉が8月頃まで観察されたこと、落葉量の季節変化のパターンが二山型になっていたこと、葉の平均寿命が他の落葉樹よりも短かったことなどは、パイオニア種として知られるハンノキ属(*Alnus*属)によく見られる現象である（Kikuzawa, 1978, 1983, 1984a, 1984b, 菊沢, 1980）。ハゼノキのリター量を測定した年（1985～86年）と、葉数を測定した年（1989年）とが異なるにもかかわらず落葉量（死亡数）の季節変化のパターンは同じであったことなどから、このような二山型の落葉パターンは、プロット内のハゼノキに毎年観察される現象であると推測される。しかしながら、

- 1) ハンノキ属の夏期の落葉は、葉が展開した順に落葉していくために起こる現象である（菊沢, 1980）のに対して、ハゼノキの場合、三つのそれぞれのコーホートに属する小葉は展開した順序に無関係に落葉した（5-3-1-(i)）,
- 2) ハンノキ属の場合と異なり、ハゼノキの場合、最初に開葉した第Ⅰコーホートの葉の平均寿命が最も長く、第Ⅱ、第Ⅲコーホートの平均寿命は極端に短かった（表5-3）,

などの理由から、ハゼノキの落葉パターンは、ハンノキ属の場合とは異なった機構によって引き起こされていると考えられる。このことに関連して、Kikuzawa(1978)は、葉の寿命は種の特性によって決まると考えられるが、樹齢や密度その他の環境

要因によっても影響される可能性のあることを指摘している。

5-4-4. 常緑広葉樹の葉の交替モデル

葉の寿命が長い常緑広葉樹は、毎年一定量の葉を入れ替えており、これを示す現象のひとつが図5-13に示す葉のリターフォールである。只木、香川(1968)、只木、蜂屋(1968)はこのような常緑広葉樹の葉の交替現象をモデルによって説明した。このモデルによれば、葉の生存曲線は葉の寿命が来た時点ではほぼ一斉に落葉するパターンとなっている。したがってこのモデルでは葉のリターのほとんどは同じ寿命の葉であることが仮定されている。本研究の結果(図5-11)によれば、モチノキやサカキなど、このようなパターンを示した樹種もあったが、中にはネズミモチ、コジイ、ヒサカキのように葉の展開直後から少しずつ落葉していく樹種もあった。このような樹種では、葉のリターフォールはさまざまな年齢の葉によって構成されていると推定される。この章の最後に、葉の交替様式についての理解をより深めるために、このような落葉のパターンを想定して、只木、香川(1968)のモデルの若干の改変を試みる。

図5-15は、プロットのサカキ、ヒサカキ、ネズミモチおよびコジイの林分葉量の季節変化と葉齢構成の模式図を示す。それぞれの樹種は図5-11に示した葉の生存曲線の変化パターンを持つと仮定して描いた。どの樹種においても、春に生産される葉量を1と仮定し、縦軸に葉量の蓄積を表した。サカキの場合、林分葉量が約2.5から3.5までを示しており、3年分程度の葉の蓄積があることを示している。葉量の蓄積と毎年生産される葉量との比が葉の平均寿命と一致するので、サカキの葉の平均寿命は3年程度であることがわかる。サカキの葉の生存曲線は葉の生存期間終期に一斉に死亡(落葉)するパターンを示した(図5-11)ことから、生存曲線の縦の厚み(生存数; 図5-15では、ある年に生産された葉量の時間変化を示す帯

の厚み)は葉の生存期間中一定に近く、只木、香川(1968)のモデルと同じパターンを示している。これに対して、ヒサカキ、ネズミモチ、コジイの葉の生存曲線は、時間の経過にしたがって少しずつ縦の厚みが細っていくパターンを示した(図5-11)。したがって、図5-15においてある時点での葉齢構成を調べると最大で4~5年の年齢の葉があるにもかかわらず、林分葉量の蓄積はヒサカキで2~3年分、ネズミモチで1.5~2.5年分であり、またコジイではわずか1年前後分でしかない。このことはまた、枝の最大葉齢を調べただけでは葉の平均寿命を決定できないことを如実に表している。

図5-16は、ネズミモチのようないわば順次落葉型の樹種の葉の交替とリターフォール量との関連をモデルで表したものである。このモデルは森林経理学における、いわゆる“広義の法正状態”(鈴木, 1979)のモデルと同じで、各年齢の葉の死亡率が毎年一定であると仮定しており、葉量は定常状態に保たれる。このとき、毎年の葉のリターフォールはさまざまな年齢の葉から構成されることになる。

葉の生存曲線のパターンは、種の葉量に直接関係した要因である。したがって、種の生育を論ずるうえで、より多くの葉の生存曲線のパターンについての研究が望まれる。

第 6 章

<< 総合考察 >>

6-1. 葉層の生物学的意味

6-1-1. 葉層の生物学的意味

この論文では、二次林に生育する樹種の生態を探るため、葉層構造の解析を軸としたアプローチを行ってきた。本研究を行った二次林の葉層とはどのようなものであったのかについて、ここで簡単にまとめてみよう。

調査を行った二次林では、葉層間で次のような属性が異なっていた。

(i) 葉層が存在する地上高 (第 2・第 4 章)。

(ii) 葉層内の光環境 (相対照度の階級値) (第 3 章)。

(iii) 葉層を構成する樹種 (第 2・第 3 章)。

(iv) 種の胸高断面積合計やその成長速度と樹冠体積との関係式 (第 3 章)。

(v) 種の樹冠体積比 (単位胸高断面積当たりの樹冠体積) として表される樹形 (第 3 章)。

(vi) 葉層を構成する葉の平均寿命 (葉の回転率) (第 5 章)。

また、サブプロットにおける調査によれば、第 1 葉層を主に構成する落葉広葉樹の樹齢が最大 40 年以上だったのに対し、第 2、第 3 葉層を主に構成するヒサカキ、ネズミモチの樹齢は最大 30 年程度であった (隅田, 1987b, 1-4-1)。このことは、この二次林で第 1 葉層を構成した陽樹冠種のプロットへの侵入時期と、下層を構成した陰樹冠種のそれとの間に若干のずれがあることを示唆している。すなわち、葉層間で

(vii) 葉層を構成する樹木の年齢、

が異なっていた可能性が高い。さらに, Kusumoto(1957), Hozumi et. al. (1972) などの研究結果からも類推されるように, 葉層の違いは

(vii)葉層の生産力,

の違いにも対応していると考えられる。

ここに挙げた, 葉層間で異なると考えられる属性の中で, 二次林であることを最も特徴づけているのは葉層を構成する樹種(iii)である。プロット内では, 特に第1葉層において, いわゆる陽樹であるハゼノキの樹冠が最も優占し, また, 二次林の代表的な種の1つ(中西他, 1983)であるコナラの樹冠の占める割合も高かった(図2-5, 図2-8)。しかし, 他の属性に関しては, 特に二次林に特有のものであるとは考え難い。例えば, 葉層間の種の生育の違いを説明するうえで最も重要であると考えられる(3-3-4)葉層の光環境(ii)という属性は, 葉層の空間構造に依存的であった(図3-3)。葉層を構成する葉がどのような樹種のものであろうと, 葉層構造が存在すれば, 光環境が葉層間で異なるという現象は十分起こり得ることであり, この現象が二次林に特有のものとは考えられない。これに関連して田川(1977)は, 一般論として, 『階層構造は植物の生産のための構造であるから, 階層の問題は光と生産の問題に還元できるであろう』との見解を示している。

このような葉層構造はいかなる経過を経て形成されたのであろうか。階層の成因については, Smith (1973)が8つの仮説を立てているが, それを実証するには森林構造の時間変化を根気強く追跡した研究成果を待たねばならない。本研究においても群落構造成立の経過は明らかではないが, 上に挙げた葉層の性質からある程度までは推し量ることができる。本研究を行った二次林は, ほぼ皆伐状態になった後に放置された二次林であった(0-2-1)。したがって, 第1葉層を構成する陽樹冠種の方がやや樹齢が高いと考えられる点(vii)を考慮すれば, 陽樹冠種と陰樹冠種のプロットへの侵入時期の違いが直接的な葉層形成の引き金となったであろう

ことは容易に想像できる。先駆性のより高い陽樹冠種が皆伐状態のプロットに侵入した後、遅れて侵入した陰樹冠種は暗い光環境下でそのままゆっくりと成長を続けて第2、第3葉層を形成したのであろう。このことは真新しい話ではなく、種の侵入時期の違いが階層の成因となることは Smithの仮説の中でも第1に挙げられている。しかし、たとえそうであったとしても、遷移の進行につれて極相種が今後どのようにして現在第1葉層を占める落葉広葉樹に置き換わっていくのか、その過程で葉層構造にどのような変化が起こるのか、など、遷移の進行に伴う二次林の未来像を予測することは、現段階の情報からは困難である。また、前述の8つの属性の葉層間の差異が、遷移段階や植生型の異なる他の森林においてどの程度まで一般性を持ったものなのかについても明らかではない。これらの問題もまた今後の研究課題である。

6-1-2. 垂直構造としての森林の階層化

階層化とは、離散的な個々の要素を集めていくつかの集団に分ける作業である。その意味では、階層化は人為的な作業である。序章で述べたように、森林の階層にはさまざまな観点からの定義が与えられてきた。言うまでもなく階層構造とは森林における垂直的な層構造のことを指す概念であるが、階層構造の解析の際に重要なことは、人為的に定義された階層が生物的にどのような意味をもつのか、あるいは、何を意図した階層化なのか、を認識することであろう。Smith (1973)は、種々の方法による階層の概念を次の三つの異なった事象に分類した。

- ①葉群の階層：特定の地上高における葉量密度の集中。
- ②個体の階層：特定の地上高における個体の樹高の集中。
- ③種の階層：特定の地上高における各樹種の成木の平均樹高の集中。

生産構造図上で葉量の垂直分布のピーク値の存在として表現される階層は葉群の階

層(①)であり、第4章で紹介した $M-w$ 図は個体の階層(②)である。個体ごとの測定値を基礎とした点では $H-H_b$ 図も個体の階層であるが、 $H-H_b$ 図における階層化では種構成も問題となるので、これを種の階層(③)と切り離して考えることはできない。このように、上の三つの分類は互いに密接に関連しており、必ずしも切り離して捉えることはできない (Smith, 1973)。

P C Mによる葉層は $M-w$ 図などとは違い、個体という概念から離れて生み出されたものである。したがって、直接的には②の個体の階層の概念は含まない。葉層の地上高別の出現確率を示す図2-8や図2-9は葉群の垂直的な存在位置を近似的に表しているという意味で、葉群の階層(①)に分類される。しかし、葉層による階層構造調査法の最も重要な意義は、これまでの階層化のように森林の空間全体を水平な層に切り分けて分類することではなく、林床の各地点(格子点)ごとに独立にその真上の空間を“階層化”するところにあった。森林全体を水平な層に分けることは、結果的に水平な層内の不均質さを平均化することになり (Smith, 1973)、このことがこれまでの階層構造の解析法に限界を与えてしまったように思える。その意味では、より詳細な垂直構造の調査法としてのP C Mは、意義あるものと考えられる。

6-1-3. 光環境に沿った森林の樹冠の階層化

P C Mによる葉層構造解析法の大きな特徴のひとつに、新しい観点からの森林の階層化としての可能性を葉層が秘めている点が挙げられる。森林内の葉群をいくつかの部分に分割(階層化)する際、光環境(具体的には本研究では相対照度)を手掛かりとして階層化を行う手法が考えられる(図3-5)。言い換えれば、同一の光環境下にある樹冠を、同一の光エネルギーを得ている集団として一つにまとめるという意味での階層化である。第3章で示したように、それぞれの葉層は固有の

相対照度環境に対応しており（図3-3, 4）, どの葉層に属するかによって樹冠を分類することは, 樹冠をその光環境によって分類することと結果的にほぼ同義であった（図3-6）。したがって, 葉層によって森林を階層化することが, 光という環境傾度に沿って樹冠を階層化することに通じる可能性がある。この可能性を確かなものとするには, 他のさまざまな森林においても一般的に葉層の違いが樹冠の光環境の違いに対応するかどうかを調べる必要がある。

森林のように, 植物にとって光が制限的な資源となる生態系（Crawley, 1986）においては, 資源としての光を利用する立場からの階層化は, より植物の側に即した階層化であると言える。このような階層化は, 植物の生態を理解するうえで, より意味のあるものと考えられる。

6-2. PCMを応用した新しい森林調査法の可能性

6-2-1. PCMと生産構造図との理論的接点

PCMの長所の一つは, 樹冠の分布を3次元的に求めることが可能な点である。ただし, PCMで定義された『樹冠』とは葉を含んだ空間（サンプル樹冠）のことであり（第2章）, 『樹冠』の3次元的な分布と実際の葉量の3次元的な分布との対応関係は現段階では明らかではない。しかし, 後述するように, サンプル樹冠内部の葉量を調査すれば, 一定の仮定のもとで変数の変換を行うことにより, PCMで得られた樹冠の3次元的な分布から葉量の3次元的な分布状況を推定することができる。これに対して, 層別刈取り（Monsi & Saeki, 1953）により得られる生産構造図では, 葉量の垂直分布は明らかになるが, 葉量の3次元的な分布は全く明らか

にならない。この点では、PCMは層別刈取りよりも優れている。PCMを応用して森林における葉量の3次元的な分布状況を推定すれば、その結果を利用して生産構造図を描くことも可能である。その意味では、PCMを応用したこの推定結果は生産構造図の概念を包含している。ここでは、PCMと生産構造図との理論的な接点を明らかにしておく。

群落表面からの深さを z (m) とする。林分全体にわたって層別刈取りを行うことにより、群落表面から z の深さまでの林分平均積算葉量密度 ($F(z)$, m^2m^{-2})、および z における林分平均葉量密度 ($\Gamma(z)$, m^2m^{-3}) が得られたとする。両者の間には次式が成立する (Shinozaki et al., 1964a)。

$$F(z) = \int_0^z \Gamma(z) dz \quad (6-1)$$

一方、PCMによって、各地上高における樹冠の空間占有率 ($R_c(z)$, m^3m^{-3} ; 2-2-6) が得られたと仮定する。群落表面から z の深さまでの $R_c(z)$ の積算値を樹冠の積算空間占有率と定義し、 $V_c(z)$ で表すと、両者の間には次式が成立する。

$$V_c(z) = \int_0^z R_c(z) dz \quad (6-2)$$

ただし、 $V_c(z)$ は m^3m^{-2} の単位を持つ。また、林床における z を $z=z_{\max}$ とすると $V_c(z_{\max})$ は単位土地面積当たりの平均樹冠体積 (V_c , m^3m^{-2} ; 2-2-6, 2-1式) に一致する。

ここで、林分平均葉量密度 $\Gamma(z)$ と樹冠の空間占有率 $R_c(z)$ との関係を考えてみよう。森林内のすべてのサンプル樹冠(図2-2, 図2-3)の内部の葉を刈取ることにより、任意の z におけるサンプル樹冠内部の平均葉量密度 ($\Gamma'(z)$, m^2m^{-3}) が得られる。 $\Gamma(z)$ と $\Gamma'(z)$ とは同じ次元を持つが、指し示す内容は異なる。前者は葉を含む空間(サンプル樹冠)と葉を含まない空間とを込みにした、森林全体にわたる葉量密度の平均値を示す。一方、後者は葉を含む空間(サンプル樹冠)の

みを選択的に取り出した場合の、その内部の平均葉量密度を表している。樹冠の空間占有率 $R_c(z)$ は、そのようなサンプル樹冠が水平面 z の中にどれだけの割合で存在するかを表すので、次式が成立する。

$$\Gamma(z) = \Gamma'(z) R_c(z) \quad (6-3)$$

この式の意味は、 z における、森林全体にわたる平均葉量密度が、サンプル樹冠の内部の平均葉量密度とサンプル樹冠の出現確率との積で表されるということである。

6-1 式の $\Gamma(z)$ に 6-3 式を代入すると、次式を得る。

$$F(z) = \int_0^z \Gamma(z) dz = \int_0^z \Gamma'(z) R_c(z) dz \quad (6-4)$$

仮に、 $\Gamma'(z) = \text{const.} \equiv \Gamma' \text{ (m}^2\text{m}^{-3}\text{)}$ と仮定すると、6-4 式は 6-2 式より、

$$F(z) = \int_0^z \Gamma'(z) R_c(z) dz = \Gamma' \int_0^z R_c(z) dz = \Gamma' V_c(z) \quad (6-5)$$

となる。特に、 $z=z_{\max}$ の場合には次式が成立する。

$$F(z_{\max}) = \text{LAI} = \Gamma' V_c, \quad (6-6)$$

この式は、林分平均葉面積指数 (LAI, m^2m^{-2}) が、サンプル樹冠内部の平均葉量密度と平均樹冠体積との積として得られることを意味する。

これらの関係は、森林の葉面積指数を求めるための新しい調査方法の基礎となる。すなわち、樹木を伐倒する代わりに、PCMによって平均樹冠体積 (V_c) を求めてやる。一方で、いくつかのサンプル樹冠内部の葉を刈取ってやり、サンプル樹冠内部の平均葉量密度 (Γ') を求めておく。葉面積指数はこの2つの値の積として求められる。

また、樹種別に V_c と Γ' を調べてやることにより、複数の種が存在する森林群落において樹種別に葉面積指数を推定できる。この方法は、サンプル樹冠の内部の葉を刈取らねばならないので、全くの非破壊的方法とは言えないが、葉量密度の垂直分布を求めるために複数の樹種を伐倒して層別刈取りすることに比べると、破壊を

最小限にした方法であると言えよう。PCMを用いた方法は大きな破壊を伴わないことから、複数の樹種が生育する森林において遷移に伴う群落の生産構造の経時変化を追跡するような場合への応用も期待できる。

6-2-2. サンプル樹冠内の平均葉量密度 Γ'

この論文で定義したサンプル樹冠とは、いわば森林の空間の中で葉が詰まった部分を取り出したものである(2-2-3)。この内部の葉量の空間密度は一体どれくらいなのだろうか。また、サンプル樹冠内部の平均葉量密度(Γ')を測定する際、その信頼範囲はどの程度であろうか。後者の疑問は、6-6式で林分平均葉面積指数を求める際の測定精度にかかわる問題である。ここでは、上述の葉面積指数推定法の可能性を確かめる意味で名古屋大学構内に生育するクスノキ樹冠を対象として行った予備的な調査(1990年5月下旬)の結果を簡単に紹介する。

林分状態にあるクスノキの個体(樹高10.2 m, 生枝下高 1.1 m, 胸高直径 28 cm, 生枝下高直径 29.9 cm, 樹齢14年)から大きな枝を選び、枝の伸長方向の角度や枝の地上高などを記録した。その後、その枝を切り下ろして地上で元の状態に再現し、直径 20 cmの円形の土地の葉を、地上高 20 cmおきに刈り取った。この作業は、図2-3に示すサンプル樹冠内部の葉を、深さ 20 cmおきに刈り取ることを想定したものである。

葉の刈取りを行ったサンプル樹冠の数は4本で、各サンプル樹冠内部の葉面積指数(表6-1)の平均値は $6.4 \text{ m}^2 \text{ m}^{-2}$ だった。また、四つのサンプル樹冠による平均樹冠体積(V_c)は $1.4 \text{ m}^3 \text{ m}^{-2}$ だった。各サンプル樹冠に関する平均葉量密度は表6-1に示した。また、葉を刈取った深さ 20 cmの小円筒のサンプル数は28で、これら28サンプルに関する葉量密度の平均値(Γ')は $4.60 \pm 1.71 \text{ m}^2 \text{ m}^{-3}$ (95%信頼区間) だった。 V_c の値が正しいとして、 Γ' およびその信頼範囲から平均葉面積

指数とその信頼範囲を推定する(6-6式)と、 $6.44 \pm 2.39 \text{ m}^2\text{m}^{-2}$ となる。

仮にクスノキ供試木の生枝下高から樹高までの 9.1 m の範囲に平均葉面積指数 $6.4 \text{ m}^2\text{m}^{-2}$ が均一に分布していたとすると平均葉量密度は $0.703 \text{ m}^2\text{m}^{-3}$ ($=6.4/9.1$) となるので、これと比べると $4.60 \text{ m}^2\text{m}^{-3}$ の値はかなり大きい。これは、四つのサンプル樹冠の深さは 1~1.6 m しかなく(表 6-1)、その中に葉が集中していたことに起因する。個体全体としては葉が分布する地上高の範囲は大きいですが、直径 20 cm の円形の土地の空間では、非常に狭い範囲の地上高に葉が集中していたことになる。

この調査に関する限り、第2章で定義したサンプル樹冠とは、かなり葉が集中した空間を取り出したものであることがわかる。同一水平面内では葉量密度は決して一様に分布しておらず(Kurachi et al., 1986)、葉量密度にかなりのばらつきがあることを示している。したがって、ここで示した方法で葉量密度の空間的なばらつきを調査することによって、生産生態学の分野に新たな知見がもたらされることが期待される。

6-3. 結び

本研究では二次林に生育する樹種の生態を捉えるために、階層構造を軸としたアプローチを行った。複数の樹種が成す葉層の空間構造を調査するためにPCMが考案され、これによって樹種の生態と光環境との関連を群落レベルで取り扱う糸口が見つかった。このことは、この研究を始めた頃の全く未知であった状態から比べれば大きな進歩と言えるかもしれない。しかしながら、より詳細な解析を行うためには、それに応じて理論的、技術的問題を提起し、それらを解決して行かねばなら

ない。例えば、本研究で胸高断面積合計や樹冠体積に関連して得られた結果（3-3-4）を非同化部現存量や葉量へと置き換え、より生産との関連を押さえた仕事へと発展させていくことは、今後の重要な研究課題のひとつである。6-2で紹介した内容は、これを実現する方法の1つであろう。また、PCMをいかに他の森林へ応用していくかという問題もある。PCMは森林調査法としての可能性を含んでいるが、それとして確立するためには、より調査・解析の方法を洗練していく必要がある。また、この研究では種を1つの単位として取扱ってきたが、6-1-3で触れたように、光などの資源の利用レベルを同じくする樹種や個体を単位とする取扱い方も考えられ、研究技術や理論を洗練するとともに、発想そのものの転換もある程度必要であろう。今後に残された研究課題は多い。しかしながら、我々がまだ知り得ない隠れた事実や法則を明らかにすることは、自然科学の発展の原動力であると考え。その意味では、最も身近な森林としての二次林の生態を知りたいという単純な動機で始めたこの研究は、まだ緒についたばかりであり、今後の研究の発展が楽しみである。

最後に、この論文を結ぶに当たり、一言付け加えておきたい。森林を研究対象とする人々の精力的な活動や、森林生態系に対する社会的関心の高まりをよそに、世界的な規模で森林そのものが減少しつつある。この現状は、人工林、二次林、天然林など、いかなるタイプの森林を愛する人々にとっても憂慮すべきことであろう。森林生態系、とりわけ二次林に関する研究分野が今後ますます発展することを願うとともに、森林を残そうとする動きが広く社会に浸透することを希望する。