

論 文

母樹保残法更新面における微気象環境および小形掘削機による地床処理が
コナラ当年生稚樹のガス交換特性に与える影響阿部 信之^{*1}・橋本 良二²

阿部信之・橋本良二：母樹保残法更新面における微気象環境および小形掘削機による地床処理がコナラ当年生稚樹のガス交換特性に与える影響 日林誌 82：7~14, 2000 母樹保残法更新面のコナラ当年生稚樹のガス交換特性について、閉鎖林冠下の当年生や3年生稚樹および林縁の若木と比較した。また、小形掘削機による地床処理にともなう土壌の圧密化が、当年生稚樹の成長にどう影響するかを調べた。当年生稚樹では、光合成の強光阻害は、稚樹の発生場所にかかわらず、認められなかった。更新面の当年生稚樹の光飽和光合成速度 (P_{max}) は、林冠下の稚樹の3~4倍あり、生育日射量にともない大きく変化した。更新面の当年生稚樹で気孔コンダクタンス (g_s) の日中低下がみられたが、それほど顕著ではなかった。地床処理により、土壌表層の容積重は、20~40%増大した。地床処理区では、当年生稚樹の葉は厚く、 P_{max} は低かった。しかし、当年生稚樹の日中の g_s は、地床処理区で高く保たれ、無処理区との間で成長量にちがいはなかった。以上により、コナラ当年生稚樹は、更新面の強光および乾燥環境によく順応し、土壌圧密化に対しても耐性をもつと考えた。

キーワード：気孔コンダクタンス、光合成、コナラ稚樹、土壌圧密化、母樹保残法

Abe, N. and Hashimoto, R.: Effects of micro-meteorological condition and ground treatment by a small sized-excavator on gas-exchange capacity of current-year seedlings of *Quercus serrata* germinated on a natural reproduction site by the mother tree method. J. Jpn. For. Soc. 82: 7~14, 2000 Photosynthetic and transpiratory performance of current-year seedlings of *Q. serrata* germinated on a natural regeneration site by the mother tree method were examined in relation to meteorological condition and ground treatment by a small sized-excavator. The photoinhibition of photosynthesis was not observed for the current-year seedlings irrespective of their growth sites. Light saturated photosynthesis rates (P_{max}) of the current-year seedlings on the reproduction site were three or four times larger than those under the canopy. Decreased stomatal conductance (g_s) was observed during daytime for the current-year seedlings on the regeneration site, but the degree of decreasing was not so remarkable. The ground treatment increased bulk densities of surface soil about 20 to 40%. The current-year seedlings of treatment plot had larger leaf mass per area and smaller P_{max} than those of non-treatment plot. However the daytime g_s level was kept higher for the current-year seedlings of treatment plot. Therefore, there were no significant differences in seedling growth between treatment and non-treatment plots. These results demonstrate that the current-year seedlings of *Q. serrata* acclimate themselves well to high light and drought conditions and have certain tolerance to the soil compaction.

Key words: mother tree method, photosynthesis, *Quercus* seedling, soil compaction, stomatal conductance

I. はじめに

東北地方の低山、丘陵地や山地帯下部には、コナラ (*Quercus serrata*) を主体とした落葉広葉樹の二次林が各所に成立している (石塚, 1973; 中西ら, 1983)。これらの森林では、古くから薪炭生産などで伐採が繰り返され、その都度伐根から発生する萌芽枝によって、更新がなされてきた (鎌田・中越, 1990)。伐採の繰り返しは、萌芽力を低下させ、幹形質の劣化や成長量の減退をもたらすとされている。したがって、コナラ二次林の施業に関しては、天然下種更新法の検討が必要である (甲斐, 1984; 西村ら, 1990; 韓・橋詰, 1992; 橋本・青木, 1996)。

コナラの天然下種更新法として、更新期間が短く実行の容易な母樹保残法の採用が考えられる (橋詰, 1994)。母樹保残法では、傘伐法や択伐法と異なり、林冠を1回の伐採で大きく疎開し、稚樹の発生と成長を促す。そのため、母樹保残法更新面に発生した稚樹は、発生直後から強い直

射光にさらされ高温・低湿度の気象環境下におかれる。アカマツやカンバ類などの典型的な母樹では、林冠を大きく疎開した更新面で稚樹がよく定着し更新するが (四手井, 1963; 青柳, 1983)、耐陰性の面でやや陽樹的から中間的の位置にあるコナラが (藤島, 1950)、そのような更新面で十分定着できるかについては、ほとんど調べられていない (Takenaka, 1986)。母樹保残法更新面では、とくに発生して間もない稚樹は、個体の構造や生理機能の未発達が原因で、光合成の強光阻害や水収支の悪化など、強い生理ストレスをうける可能性がある。したがって、コナラの天然下種更新で母樹保残法を採用するにあたっては、更新面に発生した当年生稚樹が更新面の気象環境にうまく順応できるかについて、よく検討しておく必要がある。

母樹保残法では、種子の供給不足や種子の動物害、乾燥害などが懸念されるが、最終的には雑草木による稚樹の被圧が更新の成否を左右する (前田, 1989; 酒井ら, 1994)。そこでは、伐採前から入り込んでいる草本・ササ類や低木

* 連絡・別刷請求先 (Corresponding author) E-mail: abe@sawara.agr.iwate-u.ac.jp

¹ 岩手大学大学院連合農学研究科 (020-8550 盛岡市上田三丁目18の8)

The United Graduate School of Agricultural Sciences, Iwate University, 3-18-8 Ueda, Morioka 020-8550, Japan.

² 岩手大学農学部 Fac. of Agric., Iwate Univ., Morioka 020-8550

類などの雑草木の繁茂が、稚樹の成長を大きく妨げる。このことから、種子落下前に、掘削機を使って、雑草木の根系を掘り起こし除去する処理（地床処理と呼ぶ）が、雑草木の再生繁茂を抑えるうえで有効と考えられる（片岡, 1991; 前田, 1989）。しかし、林地への掘削機の導入は、土壌構造を破壊し圧密化し、孔隙量の減少をもたらす（Greacen and Sands, 1980; Woodward, 1996）。このような土壌圧密化は、樹木芽生えの成長に大きく影響するとされている（Kozlowski *et al.*, 1991）。したがって、更新面において掘削機による地表処理を実施するにあたっては、更新面に発生する当年生稚樹の成長への影響を光合成や水分生理の面でよく理解しておく必要がある。

本研究の目的は、母樹保残法がコナラの天然下種更新に適するかどうか、適するとしたら掘削機を導入した地床処理がコナラの天然下種更新補助作業として有効かどうかについて、更新面に発生する当年生稚樹のガス交換特性と関連づけて検討する点にある。岩手山南東麓の丘陵地のコナラ林に母樹保残法更新面をつくり、一部区画において小形掘削機を導入し地床処理を行った。まず、更新面に発生した当年生稚樹の葉の気孔コンダクタンスの日中変化と光合成反応曲線について調べ、林冠下の稚樹や立木のそれらと比較し、更新面の気象環境への順応性について考察した。次に、地床処理による雑草木の再生抑制効果をみるとともに、地床処理にともなう土壌圧密化が当年生稚樹の気孔コンダクタンスや光合成能力にどう影響するかを調べ、成長量への関与について考察した。

II. 試験および測定方法

1. 試験地および試験区

1) 試験地

試験地は、盛岡の北約 10 km、岩手山南東麓に位置し、標高は 190 m、斜面方位と傾斜角はそれぞれ南南東、5° 以下であった。コナラ二次林が成立し、土壌型は Bl_p、A 層の厚さは 40~60 cm であった。試験地は、岩手大学農学部附属演習林の所管となっており、演習林庁舎前の気象観測（1987~1997 年）によると、年平均気温 9.4°C、年平均降水量 1,130 mm であった。

林分の上層木はコナラ、クリ、ホオノキ、ミズキなどであり、上層木の樹高は 20~25 m、樹齢は 60 年前後であった。樹高 4 m 以上の立木の密度は 1,400 本 ha⁻¹、胸高断面面積合計（BA）は 31 m² ha⁻¹ であり、コナラの占める割合は BA で 65% であった。

2) 試験区の設定

1996 年 4 月、母樹保残法による天然下種更新を行うため、約 0.7 ha の伐採を行った。母樹の密度は、80 本 ha⁻¹ とした。母樹は、大中径木から選び、できるだけ一様分布になるよう配置した。母樹の胸高直径は、25~50 cm（平均 41 cm）であった。

1996 年 9 月、種子豊作年であることを確認した後、更新面全体を刈り払い、二つの方形の更新試験区（試験区

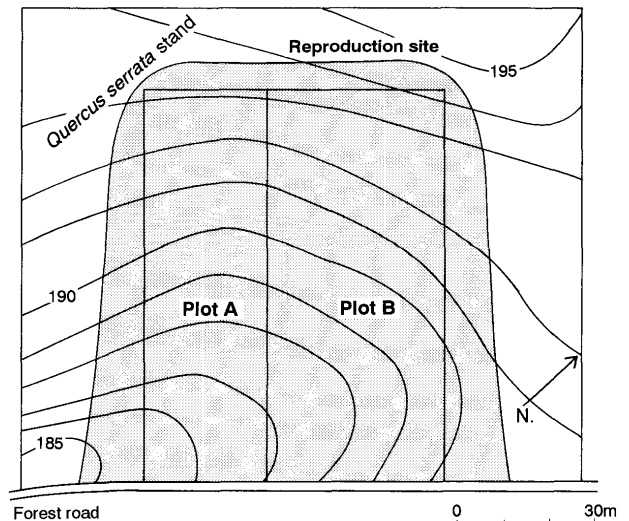


図-1. 更新面における試験区 A, B
Plots A and B in the reproduction site.

The ground treatment was made in Plot A but not in Plot B.

A, B) を設定した（図-1）。試験区 A（25×90 m）では、小形掘削機（イワフジ、ミニバックハウ CT-25 HR、東京）を導入し、バケットや排土板で草本・ササ類や低木類の地下部を掘り起こし除去した。試験区 B（40×90 m）では、刈り払いのみで、地床処理は行わなかった。

2. 試験区の調査と測定

1) 稚樹の発生および生残状況

更新面の試験区 A, B では、1997 年 4 月下旬から 5 月中旬にかけて、母樹の樹冠直下およびその周縁部で、平均 10 本 m⁻² 前後の稚樹が発生した。発生当年の成長期を通じ、枯死する稚樹は、観察されなかった。一部の稚樹で昆虫による葉の食害が認められたが、稚樹全体では被害の程度は軽微であった。

2) 環境計測

1997 年の梅雨明け後、晴天日の続く 7 月下旬から 8 月中旬にかけて、更新面の試験区 A, B で日射量、気温、相対湿度、地温および土壌水分を測定した。更新面近くの閉鎖林冠下（以下単に林冠下と呼ぶ）でも、同様に気温と相対湿度を測定した。日射量（光合成有効光量子束密度、PFD）は光量子センサ（IKS-25、小糸、東京）、地温は測温抵抗体を用い、10 秒間隔で測定し、10 分間の平均値をデータロガー（1200 series, Grant, Cambridge, UK）に集録した。光量子センサは地上 80 cm の高さ、地温センサは地表下 10 cm の深さに置いた。気温と相対湿度は、地表に百葉箱を置き、温湿度測定装置（TR-72, T and D, 松本）を入れて、10 分間隔で測定した。土壌水分の測定は、各試験区 3 点で行い、多孔質カップを地表下 10 cm の深さに埋め（テンシオメータ法）、1 日 1 回夕方、pF 値を読み取った。

3) 土壌および雑草木植生

更新面の試験区 A, B において、母樹からの種子落下、

落葉が終了した後、土壌の A_0 層量と A 層上部の容積重を調べた。 A_0 層量は、各試験区 8 地点で調査枠内 (0.25×0.25 m) の堆積有機物を採取し、乾重を測定した。土壌容積重の調査は、各試験区 10 地点で行い、 A_0 層の下 5, 10, 15 cm の各深さから、100 ml の採土円筒で試料を採取し、容積重 (乾重) を測定した。

1997 年 (伐採翌年) の 7 月、試験区 A, B の雑草木について植生調査を行った。各試験区 5 地点で、調査枠内 (1×1 m) に出現するすべての雑草木種について、それぞれの被度 (%) を調べた。

4) 稚樹成長量

1997 年 11 月、更新面の試験区 A, B と林冠下の当年生稚樹から、それぞれ 52, 41, 45 個体を任意に選び、地際直径、高さ、器官重 (乾重) を測定した。更新面の試験区 A, B の稚樹では、シュート伸長が周期的に起こり、一次、二次伸長に続いて、三次伸長までするものがかなりみられたが、三次伸長量は一次、二次伸長量に比べわずかであった。林冠下の稚樹では、一次伸長のみであった。

3. 気孔コンダクタンスと光合成の測定

1) 気孔コンダクタンス

更新面の試験区 A, B と林冠下の当年生稚樹から、それぞれ 16, 16, 8 個体を選び、気孔コンダクタンスを測定した。測定は、携帯用ポロメータ (LI-1600, LI-COR, Lincoln, USA) を用い、1997 年の 7 月下旬から 8 月上旬の晴天日の日中に行った。この測定では、葉温のほか、気温、相対湿度、日射量などの気象データが同時に得られる (McDermitt, 1990)。

2) 光合成

1997 年 8 月中旬、更新面の試験区 A, B の当年生稚樹および林冠下の当年生と 3 年生稚樹からそれぞれ 5 個体を選び、葉の光合成を測定した。稚樹は、掘り出した後、地下部を水の入った容器に入れ、実験室に持ち帰った。また、更新面近くの林縁でよく光を受けているコナラ立木を 3 本 (樹高 5~8 m) 選び、それぞれの樹冠上部から枝を切り落とし、直ぐに水切りし、実験室に持ち帰った。これは、外見しておおよそ成熟しているとみられる葉の光合成と更新面の当年生稚樹の葉の光合成とを比較するためである。試料を採取した後は、12 時間以内に測定を終えるようにした。

光合成の測定は、個体ごとに行った。更新面の試験区 A, B の稚樹では、一次伸長葉と二次伸長葉に分けた。林縁の若木では、二次伸長までみられたが、二次伸長量は一次伸長量に比べわずかであったので、一次伸長葉について測定を行った。測定試料として、葉身 1~3 枚を同化箱 (MC-A 3-W, 小糸, 東京) に入れ、温度 (葉温) 25°C 、相対湿度 50~65%、 CO_2 分圧 35~36 Pa に制御し、照射光強度 (光合成有効光量子束密度, PFD) 約 $100 \mu\text{mol q. m}^{-2} \text{s}^{-1}$ の下で 30~50 分間の前処理をした後、まず暗呼吸速度を測定し、続いて光の強さを段階的に上げて純光合成速度を測定した (橋本・青木, 1996)。

葉面における照射光強度 (I , $\mu\text{mol q. m}^{-2} \text{s}^{-1}$) と総光合成速度 (P , $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{s}^{-1}$) との関係 (総光合成光反応曲線) は、次式の非直角双曲線で回帰した (Ögren and Evans, 1993)。

$$\theta P^2 - (\phi I + P_{\max})P + \phi I P_{\max} = 0$$

ここで、 ϕ は、 $I=0$ のときの P の微分係数であり、光反応曲線の初期勾配を表す。 P_{\max} は、 $I \rightarrow \infty$ のときの P の極限值である。 θ は、曲線の曲率を表し、上記の式は $\theta=0$ のときには直角双曲線式、 $\theta=1$ のときには Blackman 制限式を与える。本研究では、反復法による非線形回帰でこれらのパラメータを推定した。

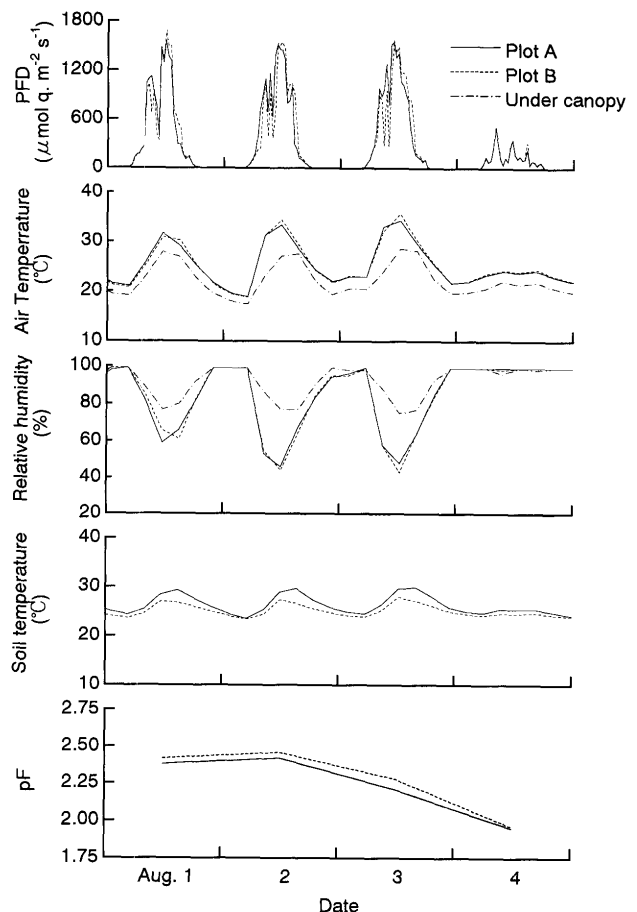


図-2. 更新面の試験区 A, B における日射量 (光合成有効光量子束密度, PFD)、気温、相対湿度および地温と土壌水分の経時変化の一例

An example of time courses of photosynthetically available photon flux density (PFD), air temperature, relative humidity, soil temperature and soil water condition in Plots A and B of the reproduction site.

Measurements of air temperature and relative humidity were made also under the canopy.

III. 結 果

1. 更新面の環境

1) 気象環境

更新面の試験区 A, B の日射量, 気温, 相対湿度および地温と土壌水分の日変化を図-2 に示す。試験区 A, B では, よく晴れた 8 月 3 日の日射量の変化が示すように, 更新面に到達する直射光が母樹保残木に遮ぎられる時間は, きわめて限られており, 光環境はほぼ開地に近かった。試験区 A, B の気温は, 林冠下と比べると, 終日高く, 晴天日の日中では 5°C 以上も高かった。相対湿度については, 試験区 A, B と林冠下との差は, 夜間では差は小さいが, 晴天日の日中では試験区 A, B で 20 あるいは 30% 以上も低かった。

試験区 A, B 間には, 気温, 相対湿度ともちがいはなかった。しかし, 地温は, 試験区 A で高く, 晴天日の日中には 3°C 以上高くなった。pF 値は, 測定期間中の最乾燥時 (7 月 30 日~8 月 2 日) に 2.5 付近まで下がった。試験区 A では, 試験区 B に比べ, 地表面は乾燥しているように観察されたが, 測定した深さ (地表下 10 cm) では pF 値に明らかなちがいはなかった。

2) 地床処理の影響

更新面の試験区 A, B の土壌の A₀ 層量と容積重の平均値を表-1 に示す。試験区 A の A₀ 層量は, 試験区 B の約半分であった。土壌容積重は, 試験区 A で大きく, 試験区 B と比べると, 深さ 0~5 cm で約 40%, 深さ 5~10

表-1. 更新面の試験区 A, B における土壌の A₀ 層量と容積重

A₀ layer mass and bulk densities of soils of Plots A and B in the reproduction site.

	A ₀ layer mass (g m ⁻²)		Bulk density (Mg m ⁻³)			
	n	n	Depth			
			0~5 cm	5~10 cm	10~15 cm	
Plot A	5	532**	10	0.435**	0.530**	0.552**
B	5	988	10	0.312	0.430	0.454

**Significant at $p < 0.01$.

表-2. 更新面の試験区 A, B に出現した主な雑草木種の被度階級

Cover class for main species of weeds and shrubs which occurred in Plots A and B of the reproduction site.

Plot A Species		Class	Plot B Species		Class
<i>Sasaella ramosa</i>	アズマザサ	+	<i>Rubus crataegifolius</i>	クマイチゴ	II
<i>Viola grypoceras</i>	タチツボスミレ	+	<i>Sasaella ramosa</i>	アズマザサ	II
<i>Acer palmatum</i>	オオモミジ	+	<i>Kerria japonica</i>	ヤマブキ	II
<i>Aralia elata</i>	タラノキ	+	<i>Morus australis</i>	ヤマグワ	+
<i>Rubus crataegifolius</i>	クマイチゴ	+	<i>Zanthoxylum piperitum</i>	サンショウ	+
<i>Zanthoxylum piperitum</i>	サンショウ	+	<i>Helwingia japonica</i>	ハナイカダ	+
<i>Stephanandra incisa</i>	コゴメウツギ	+	<i>Viola grypoceras</i>	タチツボスミレ	+
Others (32 species)		+	Others (38 species)		+

Data were obtained from eight quadrats (1×1 m). Symbol + and Roman numerals I and II show cover classes, less than 5%, 5 to 10% and 10 to 25%, respectively.

cm, 10~15 cm で 20~25% 大きかった。

試験区 A, B に出現した主な雑草木種の被度階級を表-2 に示す。出現種数は, 試験区 A, B でそれぞれ 39, 45 種であり, 試験区 A でやや少なかった。各出現種の被度は, 試験区 A ではすべてが被度階級+であったが, 試験区 B では被度階級 II のものが 3 種あり, 植被程度は明らかに試験区 A で小さかった。しかし, 両試験区とも, 稚樹発生当年については, 雑草木の繁茂は抑えられており, 稚樹の成長に与える影響は小さいとみられた。

2. 気孔コンダクタンスと光合成

1) 気孔コンダクタンス

図-3 は, 更新面の試験区 A, B と林冠下の当年生稚樹の晴天日における気孔コンダクタンス (g_s) の日中変化である。試験区 A, B の稚樹では, g_s は一次伸長葉, 二次伸長葉とも, 午前中早くに高い値を示し, その後は日没に向かって低下した。 g_s は, 一次伸長葉と二次葉伸長葉で異なり, 午前中の値で比べると, 二次伸長葉で 40% 前後高かった。林冠下の稚樹では, g_s は午前中は低下せず, 午後になって低下した。林冠下の稚樹と比べると, 試験区 A, B の稚樹の g_s は, つねに高く, 2~3 倍の値を示した。

図-4 は, 更新面の試験区 A, B の稚樹について, 日中に測定された g_s に関する測定値別頻度分布をみたものである。大気飽差 (VPD) < 2 kPa の下では, 頻度分布は, 一次伸長葉では試験区 A, B でほぼ同じであったが, 二次伸長葉では試験区 A でいくぶん高いほうに偏っていた。試験区 A, B の g_s の平均値は, 一次伸長葉でそれぞれ 228, 219 mmol m⁻² s⁻¹ であり, 差はなかったが, 二次伸長葉では 316, 302 mmol m⁻² s⁻¹ であり, 試験区 A で高かった ($t < 0.05$)。 $VPD \geq 2$ kPa の下では, 一次伸長葉, 二次伸長葉とも, 頻度分布は試験区 A で高いほうに偏っていた。試験区 A, B の g_s の平均値は, 一次伸長葉でそれぞれ 230, 180, 二次伸長葉で 295, 223 mmol m⁻² s⁻¹ であり, ともに試験区 A で高かった ($t < 0.01$)。

2) 光合成

更新面の試験区 A, B の稚樹 (当年生) と林冠下の稚樹 (当年生, 3 年生) および林縁の若木の葉の総光合成光反応曲線を図-5 に示す。光合成速度がほぼ光飽和に達す

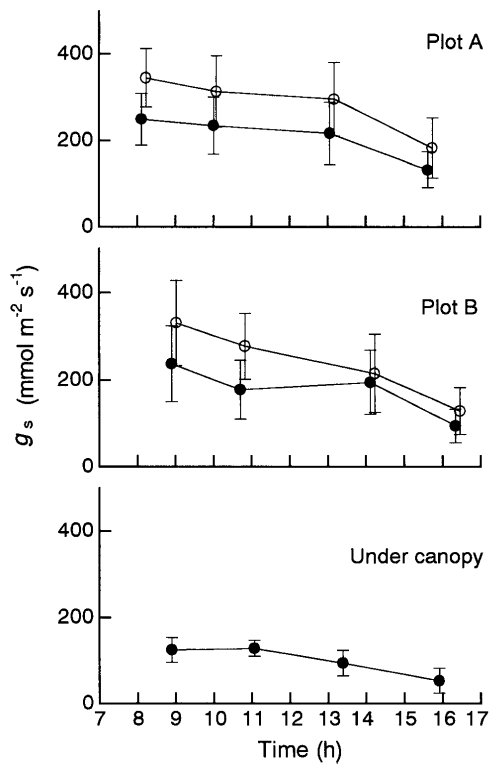


図-3. 更新面の試験区 A, B と林冠下の当年生稚樹の気孔コンダクタンス (g_s) の日中変化
Diurnal changes in stomatal conductance (g_s) for current-year seedlings of Plots A and B in the reproduction site and under the canopy.

Measurements were made on sunny days. Closed and open circles show the 1st and 2nd flash leaves, respectively.

るのは、試験区 A, B の稚樹では PFD が $400 \mu\text{mol q. m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 付近であった。これに対し、林冠下の稚樹では PFD が 100, 林縁の若木では $700 \mu\text{mol q. m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 付近であった。林冠下の 3 年生稚樹では、PFD が $400 \mu\text{mol q. m}^{-2} \text{s}^{-1}$ を超えると、光合成速度は著しく低下した。このような光合成の強光阻害は、試験区 A, B や林冠下の当年生稚樹、林縁の若木ではみられなかった。

更新面の試験区 A, B の稚樹と林冠下の当年生稚樹および林縁の若木について、葉の総光合成反応曲線式の三つのパラメータ (ϕ , P_{max} および θ)、暗呼吸速度 (R)、葉の面積あたり乾重 (LMA, g m^{-2}) の平均値を表-3 に示す。三つのパラメータのうち、稚樹間や稚樹と若木との間で有意に異なっていたのは、 P_{max} のみであり、 ϕ と θ には有意な差はなかった。更新面の試験区 A, B の稚樹の P_{max} は、林冠下の 3~4 倍あり、高いものでは、林縁の若木と比べても、20%ほど低くだけであった。試験区 A, B の稚樹では、 P_{max} は一次伸長葉と二次伸長葉で異なり、二次伸長葉が一次伸長葉より 20~30%高かった。 R と LMA は、稚樹間や稚樹と若木との間で異なり、 P_{max} と正の相関があった。試験区 A, B の稚樹の R は、林冠下の稚樹の 1.5 倍以上あり、林縁の若木の約 70%であった。LMA では、林冠下の稚樹の 2 倍あり、林縁の若木の約

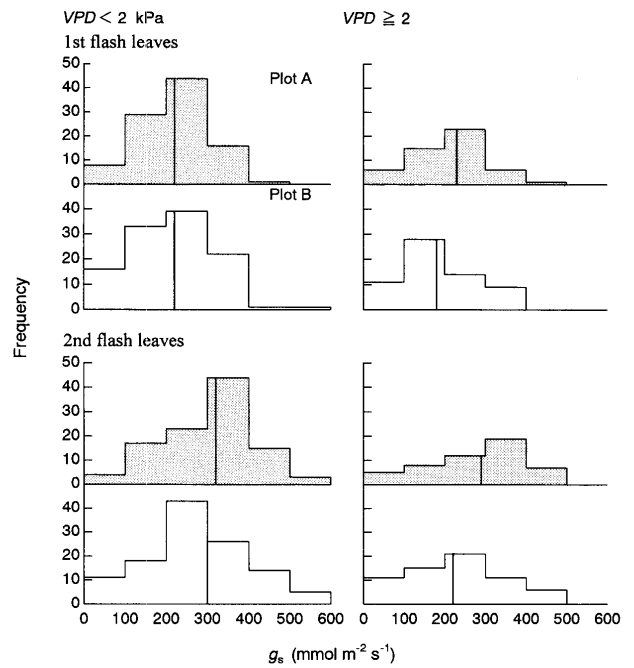


図-4. 更新面の試験区 A, B の当年生稚樹で測定された気孔コンダクタンス (g_s) に関するヒストグラム

Histograms of stomatal conductance (g_s) measured for current-year seedlings of Plots A and B in the reproduction site.

Data measured at PFD ≥ 200 were used. Vertical bars show means.

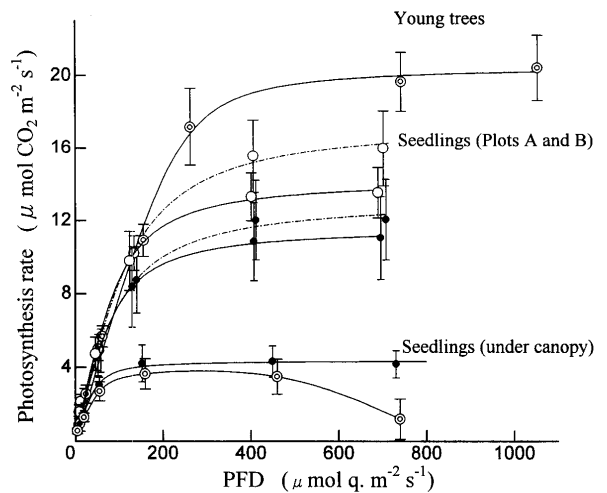


図-5. 更新面の試験区 A, B と林冠下の稚樹および林縁の若木の葉の総光合成反応曲線

Photosynthetic light response curves for leaves of seedlings of Plots A and B in the reproduction site and under the canopy and young trees in the stand edge.

Current-year seedlings of Plots A and B were shown by solid and chain lines, respectively; closed and open circles were for the 1st and 2nd flash leaves, respectively. Current-year and 3-year-old seedlings under the canopy were shown by closed and double open circles, respectively. The 2nd flash did not occur under the canopy, and was negligible for young trees in the stand edge.

表-3. 更新面の試験区 A, B と林冠下の稚樹および林縁の若木の葉の光合成光反応曲線のパラメータと LMA

Parameters of photosynthetic light-response curve, respiration rate of leaves and leaf mass per area for the seedlings of Plots A and B in the reproduction site and under the canopy and young trees in the stand edge.

Materials	<i>n</i>	ϕ ($\mu\text{mol CO}_2/\mu\text{mol q.}$)	P_{max} ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)	θ	R ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)	LMA (g m^{-2})	
Seedlings							
Reproduction site							
Plot A	1st	5	0.099 ^a	11.7 ^c	0.743 ^a	1.61 ^b	78.4 ^b
	2nd	5	0.096 ^a	14.1 ^{bc}	0.841 ^a	1.52 ^b	77.2 ^b
Plot B	1st	5	0.109 ^a	13.2 ^c	0.638 ^a	1.44 ^b	67.7 ^b
	2nd	5	0.098 ^a	17.3 ^{ab}	0.785 ^a	1.50 ^b	72.7 ^b
Under canopy		5	0.095 ^a	4.4 ^d	0.688 ^a	0.94 ^c	37.0 ^c
Young trees		5	0.105 ^a	21.6 ^a	0.717 ^a	2.19 ^a	117.5 ^a

1st and 2nd of Plots A and B denote the first and second flash leaves, respectively. The Scheffé's multiple comparison was made; means followed by different alphabetical letters were significantly different at $p < 0.05$.

表-4. 更新面の試験区 A, B と林冠下の当年生稚樹の地際直径, 高さおよび器官重 (乾重)

Diameter at the ground, height and organ mass (dry weight) of the current-year seedlings of Plots A and B in the reproduction site and under the canopy.

	<i>n</i>	Diameter (cm)	Hight (cm)	Stem (g)	Organ mass	
					Root (g)	<i>T/R</i> ratio
Plot A	52	0.26 ^a	18.9 ^a	0.29 ^a	1.54 ^a	0.20 ^a
B	41	0.27 ^a	15.1 ^{ab}	0.26 ^a	1.55 ^a	0.17 ^a
Under canopy	45	0.18 ^b	13.4 ^b	0.09 ^b	0.17 ^b	0.55 ^b

Measurements were made at the end of the growing season. The Scheffé's multiple comparison was made at $p < 0.05$.

70%であった。

試験区 A, B の稚樹間では, P_{max} は試験区 A の稚樹で低く, とくに二次葉では 20% 近く低かった ($t < 0.1$)。 R については, 試験区 A, B 間のちがいは小さかった。 LMA は, 試験区 A の稚樹で大きく, とくに一次葉では試験区 B の稚樹より 20% 近く大きかった ($t < 0.1$)。

3. 稚樹の成長量

更新面の試験区 A, B と林冠下の当年生稚樹の成長期末の地際直径, 高さ, 器官重の平均値を表-4 に示す。試験区 A, B の稚樹は, 林冠下のものに比べ, 直径で 50% 大きく, 器官重では幹で林冠下の約 3 倍, 根で約 9 倍あった。この結果, 試験区 A, B の稚樹の T/R 比は, 林冠下の 1/3 であった。高さについては, 試験区 A では林冠下に比べ約 40%, 試験区 B では 10~15% 高かった。試験区 A, B の稚樹間では, 直径, 高さ, 器官重とも, ちがいはなかった。

IV. 考 察

1. 更新面の気象環境への順応性

林冠下に生育する植物で光合成の強光阻害が起こることは, 多くの種で知られている (Powles, 1984; Percy, 1990)。コナラも, 同様で, 林冠下の 3 年生稚樹で光合成の強光阻害が認められた (図-5)。しかし, コナラの当年生稚樹では, 林冠下のものでも, 更新面のものでも, 強光

阻害はみられなかった。他樹種の当年生稚樹の強光阻害については, 不明であるが, 少なくともコナラでは, 発芽後, 上胚軸の伸長にともなって展開する葉は, 発生場所にかかわらず, 強光利用可能な光合成系をもっている。

総光合成光反応曲線の初期勾配が生育日射量の低下にともない大きくなることは, 多くの植物種で報告されている (Boardman, 1977; Koike, 1986)。しかし, コナラでは, 更新面と林冠下の稚樹で, 光反応曲線のパラメータ ϕ にちがいはなかった (表-3)。Turnbull (1991) は, 生育日射量の低下にとまなう初期勾配の増大は, 遷移後期に出現する種あるいは陰生種で起こるとしている。コナラでは, 光反応曲線のパラメータのうち, 生育日射量により大きく変化したのは, P_{max} であった。更新面の試験区 A, B の稚樹の P_{max} は, 林冠下の稚樹の 3~4 倍あり, 試験区 B の稚樹の二次伸長葉では, 林縁の若木と比べても, 20% ほど低いだけであった。生育日射量の変化にとまなう, コナラのこのような P_{max} の変化は, 他樹種と比べも, 明らかに大きいほうである (Bazzaz, 1979; Bazzaz and Carlson, 1982; Koike, 1986)。生育日射量による P_{max} の変化は, 遷移初期に出現する種あるいは陽生種で大きいとされている (Bazzaz, 1996)。

図-6 は, 更新面の試験区 A, B と林冠下の稚樹および林縁の若木の P_{max} を LMA との関係でプロットしたものである。この関係は, 植物成長における葉への物質配分において, 葉への物質の“投資”に対し, 葉が光合成能力の面で効率よく“利益”を得ているかどうかを表す (Fichtner *et al.*, 1994)。更新面と林冠下の稚樹および林縁の若木を通して, 両者の間に良好な直線関係が成立する。このことから, コナラ稚樹では, 当年生の段階で, 生育日射量に見合った LMA をもち, 効率よく光合成能力を高めていると理解される。しかし, 図-6 のような直線関係は, 遷移後期種では明瞭にみられない場合があるとされている (Turnbull, 1991)。

更新面のコナラ当年生稚樹では, 夏の晴天日の日中の気孔コンダクタンス (g_s) は, 午前中早くに最大値に達し, その後は緩やかに低下するパターンを示した (図-3)。こ

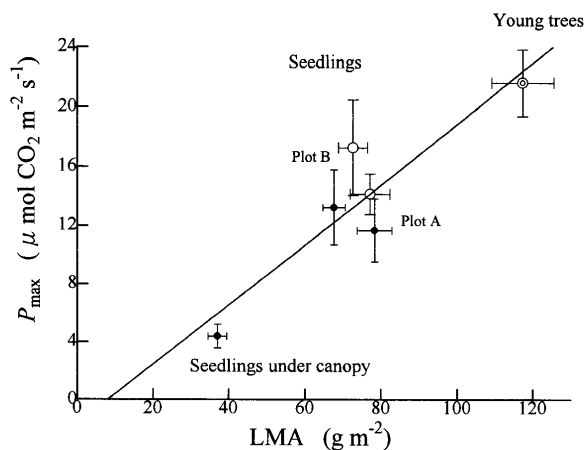


図-6. 更新面の試験区 A, B と林冠下の当年生稚樹および林縁の若木の葉についての P_{\max} -LMA 関係

Relationship between P_{\max} and leaf mass per area (LMA) for leaves of current-year seedlings of Plots A and B in the reproduction site and young trees in the stand edge.

Vertical and horizontal bars express standard errors. The 1st and 2nd flash leaves of current-year seedlings of Plots A and B were shown by closed and open circles, respectively. Linear regression was made.

のような g_s の日中低下は、多くの稚樹や立木で報告されており、葉からの蒸散と根からの吸水とのアンバランスがもたらす葉の水ポテンシャルの低下が、主因と考えられている (Kramer and Boyer, 1995)。更新面のコナラ当年生稚樹で起こった日中低下は、例えばブナ稚樹 (Liang and Maruyama, 1994) などでもみられたものと、ほぼ同程度であった。しかし、それらブナ稚樹は 4 年生であり、十分な灌水下にあった点を考慮すると、更新面のコナラ稚樹については、早い成長段階から乾燥環境によく対応していると推察される。更新面のコナラ稚樹は、すでに当年生の段階で主根を地下 1 m 近くまで伸長させており (図-7)、このような根系の発達水分ストレスを受けにくくしている可能性がある。

2. 地床処理にともなう土壌圧密化の影響

更新面で地床処理を行った試験区 A では、それを行わなかった試験区 B と比べ、雑草木の被度は明らかに小さかった (表-2)。したがって、地床処理は、雑草木の繁茂を抑えるのに、きわめて効果的である。このような地床処理効果は、処理後数年は続くと考えられる (片岡, 1991)。

小形掘削機で地床処理を行った試験区 A では、土壌表層の容積重は試験区 B に比べ、20~40%増大した (表-1)。試験区 A, B の土壌 pF 値 (測定点の深さは 10 cm) に差は認められなかったが、土壌の圧密化は透水性を減じることから、測定点より下方の pF 値は試験区 A で高かった可能性がある。また、土壌の圧密化は、土壌孔隙における酸素濃度の低下をもたらす、このことが細根表面の通水抵抗を高めるようである (Kozłowski *et al.*, 1991)。

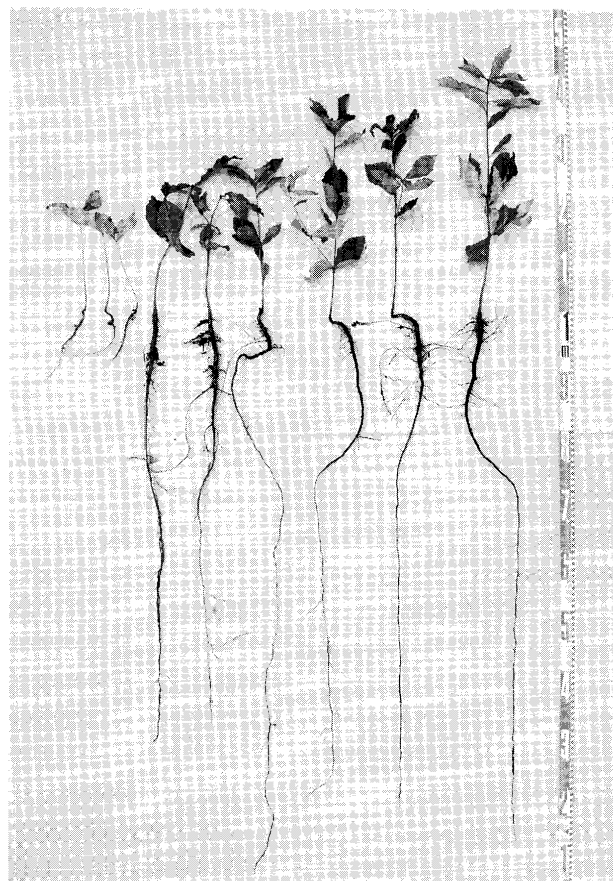


図-7. 更新面の当年生稚樹のよく発達した根系 (1997年11月1日)

Well-developed root system of current-year seedlings of the reproduction site (Nov. 1, 1997).

Numerals (1, 2, 3, etc.) on the measure are 10 cm intervals. The three individuals from the left were from under the canopy and the others from Plot A. No differences were seen in development of the root system between Plots A and B.

したがって、試験区 A の稚樹では、試験区 B に比べ、より強い水ストレスを受けていたとみられ、試験区 A の稚樹の葉の LMA が大きかったのは (表-3)、このためと考えられる。一般に、乾燥条件下では、葉の形や大きさの変化、気孔密度の増加などとともに、葉の厚みが増すとされている (Fitter and Hay, 1981)。

乾燥条件下で生育する植物個体では、葉の細胞に浸透圧調整が働き、溶質濃度の上昇により、水ポテンシャルの低下に対し気孔閉鎖が起りにくくなる (Kramer and Boyer, 1995)。更新面の試験区 A の稚樹で、晴天日の日中の気孔コンダクタンス (g_s) が高く維持されていたのは (図-4)、このような葉の水分生理上の性質が乾燥条件に順応したことが、関係していると考えられる。しかし、乾燥条件への順応は、一方で、光合成能力の低下をもたらすようである (Ackerson and Hebert, 1981; 表-3)。一般に、 P_{\max} と日中の g_s のレベルは、それぞれ稚樹の成長と正の相関をもつと期待される。より乾燥する条件の下で生育す

る試験区 A の稚樹が、成長量の面で、試験区 B の稚樹と変わらなかったのは (表-4)、一つには、低い P_{max} のマイナス影響を高い g_s レベルが補ったためと考えられる。

これまでの報告によれば (Sands and Bowen, 1978; Heilman, 1981)、稚樹は土壌の圧密化にきわめて敏感に反応し、圧密化は主根の鉛直方向への伸長を妨げ、根系の発達だけでなく地上部のシュート成長をも抑制するとされている。しかし、コナラでは、試験区 A, B 間で、シュートや根系の成長にちがいはなかった (表-4)。これは、コナラの当年生稚樹が土壌圧密化に対し耐性をもつことを示唆する。

以上、本研究では、母樹保残法更新面の微気象環境および小形掘削機による地床処理が、コナラ当年生稚樹のガス交換特性にどう影響するかについて検討した。コナラ当年生稚樹は、発生場所の生育日射量にかかわらず、もともと強光を利用できる光合成系をそなえており、強光環境に対し、 P_{max} を大きく増大させ、よく順応する。また、乾燥環境下でも、おそらく根系の発達により、水収支の悪化をうまく回避できるようである。掘削機による地床処理は、雑草木の再生を抑制するのに効果的であり、小形掘削機の導入により土壌の圧密化が起こったが、コナラ当年生稚樹は葉の水分特性の面でよく順応し、成長量への影響は認められなかった。これらのことから、母樹保残法はコナラの天然下種更新に適しており、そこでは小形掘削機による地床処理は更新を円滑に進めるうえで有効と考えた。

引用文献

- Ackerson, R. C. and Hebert, R. R. (1981) Osmoregulation in cotton in response to water stress. I. Alternations in photosynthesis, leaf conductance, translocation, and ultrastructure. *Plant Physiol.* 67: 484-488.
- 青柳正英 (1983) 道有林の「かき起こし」の実態. *北方林業* 35: 49-53.
- Bazzaz, F. A. (1979) The physiological ecology of plant succession. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 10: 351-371.
- Bazzaz, F. A. (1996) *Plants in changing environments.* 320 pp, Cambridge University Press, Cambridge.
- Bazzaz, F. A. and Carlson, R. W. (1982) Photosynthetic acclimation to variability in the light environment of early and late successional plants. *Oecologia* 54: 313-316.
- Boardman, N. K. (1977) Comparative photosynthesis of sun and shade plants. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 28: 355-377.
- Fichtner, K., Koch, G. W., and Mooney, H. A. (1994) Photosynthesis, storage, and allocation. *In Ecophysiology of photosynthesis.* Schluzer, E.-D. and Caldwell M. M. (eds.), 576 pp, Springer-Verlag, Berlin Heidelberg, 133-146.
- Fitter, A. H. and Hay, R. K. M. (1981) *Environmental physiology of plants.* 323 pp, Academic Press, Inc., London.
- 藤島信太郎 (1950) *造林学講義.* 383 pp, 養賢堂, 東京.
- Greacen, E. L. and Sands, R. (1980) Compaction of forest soils; A review. *Aust. J. Soil Res.* 18: 163-189.
- 韓 海栄・橋詰隼人 (1992) コナラ二次林における前生稚樹の生育形と前生稚樹による更新の研究. *日緑工誌* 18: 83-94.
- 橋本良二・青木享宏 (1996) 冷温帯コナラ二次林の林冠下で枯死する同種稚樹の炭素収支. *日緑工誌* 21: 164-176.
- 橋詰隼人 (1994) 主要広葉樹林の育成. (造林学. 堤 利夫編, 253 pp, 文永堂出版, 東京). 103-179.
- Heilman, P. (1981) Root penetration of Douglas-fir seedlings into compacted soil. *For. Sci.* 27: 660-666.
- 石塚和雄 (1973) 岩手県におけるコナラ二次林とミズナラ二次林の分布、および北上山地の残存自然林の分布について. (自然環境保全調査 (基礎調査) 報告書. 岩手県自然環境保全調査会編, 238 pp, 岩手県, 盛岡). 153-163.
- 甲斐重貴 (1984) 暖帯性落葉広葉樹林の特性と施業に関する研究. *宮大演報* 10: 1-124.
- 鎌田磨人・中越信和 (1990) 農村周辺の 1960 年代以降における二次植生の分布構造とその変遷. *日生態誌* 40: 137-150.
- 片岡寛純 (1991) 望ましいブナ林の取扱い方法. (ブナ林の自然環境と保全. 村井 宏・山谷孝一・片岡寛純・由井正敏編, 399 pp, ソフトサイエンス社, 東京). 351-394.
- Koike, T. (1986) Photosynthetic responses to light intensity of deciduous broad-leaved tree seedlings raised under various artificial shade. *Environ. Control in Biol.* 24: 51-58.
- Kozlowski, T. T., Kramer, P. J., and Pallardy, S. G. (1991) *The physiological ecology of woody plants.* 657pp, Academic Press, Inc., San Diego.
- Kramer, P. J. and Boyer, J. S. (1995) *Water relations and Soils.* 495 pp, Academic Press, Inc., San Diego.
- Liang, N. and Maruyama, K. (1994) Comparison of diurnal patterns of leaf conductance and photosynthetic capacity in the leaves of seedlings of three species. *Photosynthetica* 30: 25-34.
- 前田禎三 (1989) ブナの更新特性と天然更新技術に関する研究. *宇都宮大農学部学術報告特輯* 46: 1-79.
- McDermitt, D. K. (1990) Sources of error in the estimation of stomatal conductance and transpiration from porometer data. *HortScience* 25: 1538-1548.
- 中西 哲・大場達之・武田義明・服部 保 (1983) *日本の植生図鑑.* 208 pp, 保育社, 大阪.
- 西村尚之・山本進一・千葉喬三 (1990) 都市近郊コナラ林の構造と動態 (I) 林分構造とコナラの個体群特性. *日緑工誌* 16: 8-17.
- Ögren, E. and Evans, J. R. (1993) Photosynthetic light-response curves I. The influence of CO₂ partial pressure and leaf inversion. *Planta* 189: 182-190.
- Pearcy, R. W. (1990) Sunflecks and photosynthesis in plant canopies. *Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.* 41: 421-453.
- Powles, S. B. (1984) Photoinhibition of photosynthesis induced by visible light. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 35: 15-44.
- 酒井 敦・桜井尚武・飯田滋生・齊藤昌宏・中静 透・柴田銃江 (1994) 苗場山におけるブナの天然更新の状況—母樹除去区と母樹保残区との比較—. *日林論* 105: 377-378.
- Sands, R. and Bowen, G. D. (1978) Compaction of sandy soils in radiata pine forests. II. Effects of compaction on root configuration and growth of radiata pine seedlings. *Aust. For. Res.* 8: 163-170.
- 四手井綱英 (1963) *アカマツ林の造成—基礎と実際—.* 300 pp, 地球出版, 東京.
- Takenaka, A. (1986) Comparative ecophysiology of two representative *Quercus* species appearing in different stages of succession. *Ecol. Res.* 1: 129-140.
- Turnbull, M. H. (1991) The effect of light quantity and quality during development on the photosynthetic characteristics of six Australian rainforest tree species. *Oecologia* 87: 110-117.
- Woodward, C. L. (1996) Soil compaction and topsoil removal effects on soil properties and seedling growth in Amazonian Ecuador. *For. Ecol. Manage.* 82: 197-209.

(1999年5月26日受付, 1999年9月28日受理)