



Title	常緑針葉樹3種の稚幼樹期における被圧対応様式：樹体形成と物質生産に関する予備的解析
Author(s)	藤本, 征司; FUJIMOTO, Seishi; 嶋田, 理 他
Citation	北海道大學農學部 演習林研究報告, 48(2), 271-292
Issue Date	1991-09
Doc URL	https://hdl.handle.net/2115/21341
Type	departmental bulletin paper
File Information	48(2)_P271-292.pdf



常緑針葉樹3種の稚幼樹期における被圧対応様式

— 樹体形成と物質生産に関する予備的解析 —

藤 本 征 司* 鳴 田 理*

Response Patterns to Shade Stress in the Saplings of Three Evergreen Coniferous Species

— A Preliminary Analysis of Tree Construction and Matter Production —

By

Seishi FUJIMOTO and Osamu SHIMADA

要 旨

トドマツ、エゾマツ、アカエゾマツの稚幼樹期における被圧対応様式を解析した。

3種とも被陰下でも主軸の成長量の低下に連動して枝の総伸長量も低下し、高い分岐比を示すといった、被陰下でも頂部支配を顕著に保ち、樹体全体の成長を抑制させる耐忍 (Tolerance) 的な樹体形成様式を示していた。3種とも、それほど顕著な被陰下での LWR の経時的低下は示していなかった。また成長解析の結果、トドマツは被圧初期に自律的に成長 (NAR や RGR) を抑える対応を示していると推察された。

当年生枝の C/F 比はトドマツが他の2種に比べて有意に高い値を示した。そのため、トドマツは他の2種より、被陰下で生産効率の良い枝条形成を行なっていると考えられた。葉の寿命はアカエゾマツが他の2種に比べて長く、被陰下で最も高い既存の生産構造維持能力を持つと考えられた。以上のことから、葉や枝条形成のレベルでは、トドマツが回避 (Avoidance) 的、アカエゾマツが耐忍的、エゾマツはその中間的な被圧対応様式を取っていると推察した。

最後に、以上のような被圧対応様式の違いと各樹種の生育立地との関係について考察した。

キーワード： 常緑針葉樹，被圧対応様式，頂部支配，被圧耐忍的，被圧回避的

目 次

I 緒 言	272
-------	-----

1991年3月30日受理 Received March 30, 1991.

* 北海道大学農学部林学科造林学講座

Laboratory of Silviculture, Faculty of Agriculture, Hokkaido University.

II	調査地・解析対象および方法	273
	1) 調査地	273
	2) 解析対象と方法	275
III	結果と考察	278
	1) 樹体形成様式	278
	a. 主軸と枝の成長	278
	b. 分岐比	280
	2) 物質生産様式	280
	a. 成長解析	280
	b. 当年生枝のC/F比	283
	c. 葉の寿命	284
IV	総合考察	284
	摘要	289
	引用文献	290
	Summary	291

I. 緒 言

森林と人間との関わりについて考える場合、究極的には森林自体の全体像が問題となってくると考えられる。しかしその前提としての生態学的研究には様々なレベルからのアプローチが可能である。そのなかでも森林を構成する個々の種に着目して研究を進めることは、森林の構造や成立過程といった全体像を理解する上で極めて重要である。そこで本研究では北海道の天然林における代表的な構成樹種であるトドマツ (*Abies sachalinensis*), エゾマツ (*Picea jezoensis*), アカエゾマツ (*Picea glehnii*) を対象として、これらの種の生育特性の検討を行うことにした。

上記3種の生育・立地特性については、これまでも、様々な解釈がなされてきた。まず、これらが属すモミ属、トウヒ属がおもに北半球の高緯度地域に広く分布している (FLORIN, 1963; 伊藤, 1987) ことから、これら3種は北方系の樹種とされ、一方、これらはいずれも高い耐陰性を示す樹種と考えられている。またこれら3種の生育立地の違いについては、渡辺 (1985) がトドマツは他樹種と混交していることが多く、温帯系の広葉樹が優占する群落内にも多数生育しているのに対して、エゾマツは比較的適応の幅が狭く、またアカエゾマツは土地的选择が特定されていることから競争種の侵入できない特殊な環境に適応できる種としての生態的地位を獲得しているであろうことを指摘した。

しかし、以上のような常緑針葉樹の生育・立地特性に関わる類似点や相違点については未解決な事項が少なくないことも確かである。たとえば、常緑針葉樹の耐陰性 (耐陰力) を何で評価するかについても問題点が残されている。通常、ストレスに対する個体レベルでの対応は、Avoidance (回避) と Tolerance (耐忍) に区分されており (LEVITT, 1972; JONES *et al.*, 1988 など)、この区分は被陰ストレスに対しても有効といえる。すなわち、被陰ストレスによって生

じる主体側の「ひずみ (Strain)」を成長が抑制されることに求めると、被陰ストレスに対する対応様式は被陰下でもある程度まで成長を続ける被圧回避 (Stress avoidance) 的な対応と、ひずみが生じ、成長が極度に抑制されても、このような状態に耐える被圧耐忍 (Stress tolerance) 的な対応に区分されることになる。ところが、常緑針葉樹の耐陰力をそのどちらと見るかについては、研究者によって見解が必ずしも一致していない。すなわち、KOHYAMA (1980) や中村・小幡 (1982) らは、どちらかという、それを被圧回避に求めているが、藤本 (1984, 1988) や佐藤 (1990) は、針葉樹の示す個体レベルでの被圧対応様式を耐忍的なものとしており、そのどちらを取るかによって耐陰力の評価が異なってくる。トドマツとエゾマツの耐陰性 (陰樹・陽樹性) をめぐる植村 (1932 - a, b) と中村 (1932 - a, b) の古い論争の中にも、このような問題と関わった未解決な問題が残されている。また、これらの常緑針葉樹が互いに混交して (渡辺, 1985) 同様の生育の場を確保する場合も少なくなく、常緑針葉樹の生育立地特性の共通面についても、必ずしも明確化されているとはいえない。すなわち、上述のような問題点を解決するためには、被陰下での樹体形成様式のより詳細な樹種間での比較検討や、その物質経済的観点からのアプローチなどが重要になると考えられる。

そこで本研究ではトドマツなど3種の被圧対応様式の類似点や相違点を明らかにすることを目的として、稚幼樹期における被陰下での樹体形成、物質生産様式の解析を行なった。そして3種間の被陰対応様式の相違と深く関連していると考えられる、被陰以外のストレスに対する順応性、適応性の検討などを通して、上述したような3種間の生育立地の差異の説明を試みた。

本研究の遂行にあたって、北海道大学農学部造林学講座の五十嵐恒夫教授からは懇切な御指導、御助言をいただいた。北海道営林局開発調整部の皆様、特に同部の小林文男氏 (現指導普及課)、札幌営林署簾舞担当区の皆様には実際の調査にあたって多大な便宜をはかっていただいた。著者らが所属する造林学講座の諸氏からは日頃の論議を通して多くの示唆を与えられた。また林学科の大学院生、研究生、学部生の方々からは外業、内業、図表作製等にあたって多大な協力を得た。ここに心から深謝する。

なお、本研究の骨子は鳴田 (1991) によって北大農学部卒業論文として取りまとめられており、また内容の一部については口頭発表を行なっている (鳴田・藤本, 1990)。

II. 調査地・解析対象および方法

1) 調査地

空沼岳の森林植生は山麓から順に下部針広混交林帯、針葉樹林帯、ダケカンバ・エゾマツ帯、ダケカンバ帯、ハイマツ帯と続く垂直分布を示す (伊藤ほか, 1979)。調査はその下部針広混交林帯に位置する札幌営林署管内簾舞の 1125・1126 および 1129 林班でおこなった。調査地の位置を Fig. 1 に示す。調査地は、いずれも空沼施業実験林内に位置し、このうち A 調査区は

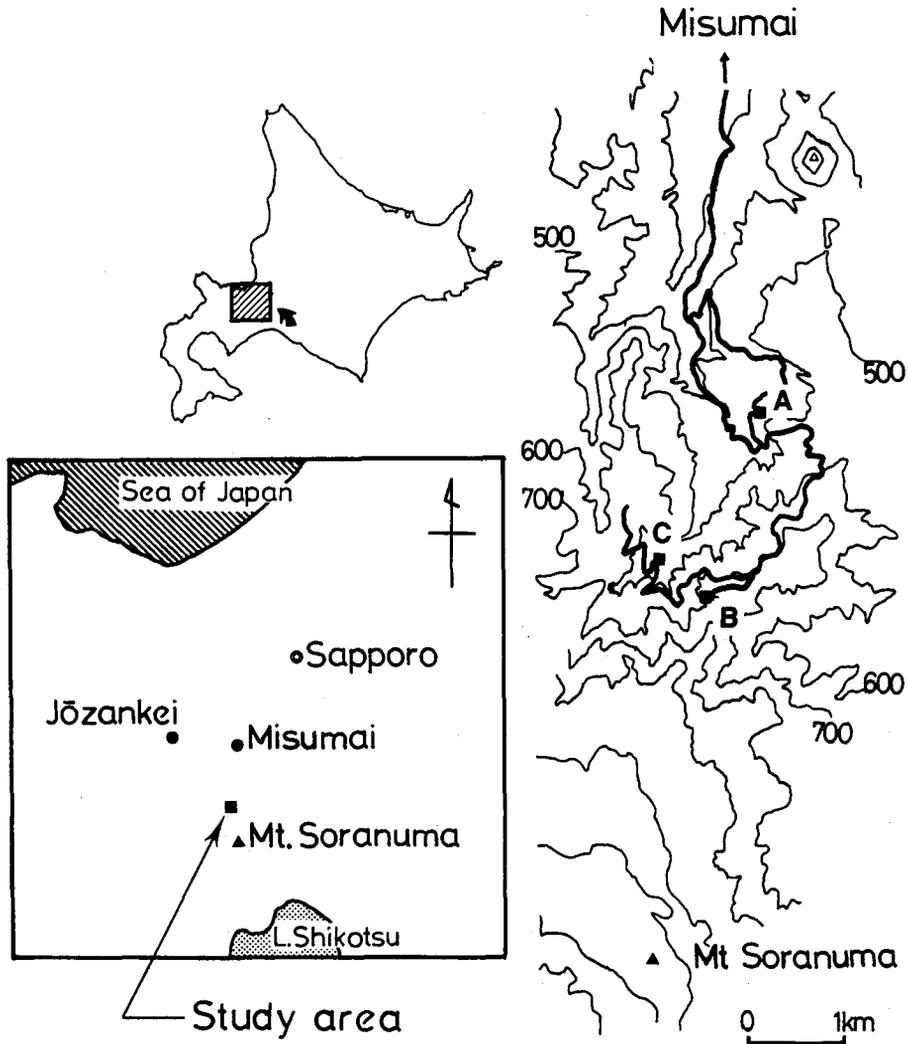


Fig. 1. Study area.

A, B and C indicate investigated sites.

昭和43年に設定された初期実験林内に位置するエゾマツ人工林である。B, C調査区は昭和50年に拡大された実験林に含まれ、いずれもトドマツ、エゾマツ、ミズナラ等が優占する林分で、下層にはイタヤカエデ、ナナカマドなどが多く、アカエゾマツの大径木も少数生育する、択伐作業が行なわれている針広混交林である。調査地に近い定山溪における年平均気温は $+7.0^{\circ}\text{C}$ 、年降水量は1547mmである。また空沼岳山麓に広がる実験林一帯は比較的新しい第三紀、第四紀時代の火山活動によって形成された火山岩地域であり、安山岩類を主な岩種とし緩傾斜地には砂岩、凝灰岩が分布している。土壌A層は理化学性が良好であるが、B層より下層は比較的堅密な土壌となっている（北海道営林局、1988）。

2) 解析対象と方法

調査および解析材料の採取は1990年8月初旬から10月初旬にかけておこなった。

まず、B、C両調査区に生育する天然生の稚幼樹66個体と、A調査区のエゾマツ植栽木(昭和46年植栽)、C調査区内に列状に植栽されていたトドマツ植栽木(昭和50年植栽)とアカエゾマツ植栽木(昭和54年植栽)、計45個体、合計111個体を対象として、その樹高、生枝下高、根元直径、生枝下直径、梢端の相対照度等を測定した。これら野外での調査対象となった個体の概要をTable 1に示す。また、上記の天然生稚幼樹のうち、被陰下に生育する40個体の分岐

Table 1. Sample trees for analyses on tree construction indicated in Fig. 3 to Fig. 6.

Speies	Sample size	Tree height (m) Mean (Max-Min)	Basal diameter (cm) Mean (Max-Min)
<i>Abies sachalinensis</i> (NR)	24	0.58 (1.04-0.26)	1.27 (2.43-0.43)
(P)	10	1.55 (3.70-0.86)	2.79 (5.45-1.91)
<i>Picea jezoensis</i> (NR)	21	0.54 (0.91-0.24)	1.45 (3.10-0.68)
(P)	22	2.22 (3.64-1.04)	3.92 (5.84-1.92)
<i>Picea glehnii</i> (NR)	21	0.55 (1.21-0.25)	1.17 (3.38-0.26)
(P)	13	1.55 (2.86-0.98)	3.23 (4.65-2.22)

Notes: NR and P indicate natural regenerated saplings and planted ones, respectively.

比を求めた。本研究では、樹高が0.2~1.0 m、樹齢5~60年を稚幼樹とみなし、また原田(1954)の「20%以上ならば大概の樹種の更新が継続される」とする見解に従い、相対照度20%未満の個体を被圧個体とみなした。また分岐比はOOHATA and SHIDEI (1971)に従い、次式を用いて推定した。

$$Rb = (\Sigma N - N_{\max}) / (\Sigma N - N_1)$$

ここで N_1 は樹体の端末を構成する末端枝の数、 ΣN は $N_1 + N_2 + \dots + N_{\max}$ であり、任意のHortonの次数(徳永, 1981) k における分岐本数 N_k は N_{k-1} を取り除いた場合に末端部となる枝本数である。今回調査した稚幼樹はすべてHortonの最大次数が3以上であった。そのため、枝形成の面からみると、本研究でいう稚幼樹とは、Hortonの最大次数が3以上になる程度にまで分岐が盛んとなった個体を指していることになる。

またB、C両調査区の天然生被圧個体の稚幼樹のうちトドマツ9個体、エゾマツ7個体、アカエゾマツ7個体を根元から採取し、実験室に持ち帰った。その概要をTable 2に示す。これらのサンプル個体を、枝の齢級別(当年部、2-5年部、6-10年部、以下5年ごと)、Hortonの次数別に同化器官と非同化器官に分け、95°Cで48時間乾燥した後、それぞれの重量を秤量した。主軸については平刃の彫刻刀により根元部位と生枝下部位の横断切片を作成し、サフランとファーストグリーンFCFによって染色した後、年輪数と過去5年間の直径成長量を光学顕微鏡を用いて読み取った。

Table 2. Suppressed¹⁾ sample saplings²⁾ for analyses on matter production patterns indicated in Fig. 7, 8, 9 and 11.

Species	Sample size	Tree age (yr) Mean (Max-Min)	Tree height (m) Mean (Max-Min)	Aboveground dry weight (g) Mean (Max-Min)
<i>Abies sachalinensis</i>	9	31.6 (61-12)	0.57 (0.82-0.26)	92.0 (198-18.0)
<i>Picea jezoensis</i>	7	17.9 (33- 9)	0.38 (0.49-0.30)	26.6 (44.1-14.7)
<i>Picea glehnii</i>	7	15.6 (48- 6)	0.47 (0.85-0.25)	57.2 (207-4.17)

Notes: 1) Relative light intensities are below 20%. 2) Tree height, 0.2 to 1.0 m; age, approximately 5 to 60 years old.

さらに以上の重量測定と樹幹解析の結果を用いてイギリス流(佐伯, 1965)を参考にした成長解析を試みた。植物の成長の過程を複利的なものともみた場合の利率に相当するものがRGR (Relative Growth Rate; 相対成長率)であり, 次式で表される。

$$RGR = (1/W) \cdot (dW/dt) \dots\dots\dots(1)$$

ここでWは個体重である。RGRはサイズの異なった個体相互間の成長量の比較に有効な成長係数といえる。一方生産器官は植物体全部ではなく葉だけであると仮定し, 葉量(F)あたりの個体重増加速度を求めたのがNAR (Net Assimilation Rate; 純同化率)であり, 次式で表される。

$$NAR = (1/F) \cdot (dW/dt) \dots\dots\dots(2)$$

ここでFは葉重である。NARは, みかけの光合成速度に近いものであり, 物質生産の機能的側面を表す。

また物質生産の構造的側面を表すLWR (Leaf weight Ratio; 葉重比)を,

$$LWR = F/W \dots\dots\dots(3)$$

によって定義すると, (1)~(3)より次式が成立する。

$$RGR = NAR \cdot LWR \dots\dots\dots(4)$$

この関係式(4)を用いた物質生産様式の検討がイギリス流成長解析の基本であるが, 一般に1年生草本を対象として, 短期間の変化量から, RGRなどの成長係数が求められることが多く, 一般に以下の式により推定される。

$$RGR = (\ln W_2 - \ln W_1) / (t_2 - t_1)$$

$$NAR = \{(W_2 - W_1) \cdot (\ln F_2 - \ln F_1)\} / \{(t_2 - t_1) \cdot (F_2 - F_1)\}$$

ただし, W_1 は t_1 における総乾重, W_2 は t_2 における総乾重, F_1 は t_1 における葉乾重, F_2 は t_2 における葉乾重。

樹木のような多年生植物の場合も, 以上の推定式を使って生育期における最大RGRなどが求められている (GRIME *et al.*, 1988)。しかし樹木の年輪解析で得られるような長期間の変化量から, 上記の2つの式よりRGRなどを求めると, (4)式が成立しない(小野寺, 1989)とい

った不都合が生じ、(4)に従った検討が無意味なものとなる。そのため、おおまかには RGR は $\Delta W/W$ によって表すことができ (HOGETSU *et al.*, 1960), また前年の同化器官量が当年の付加量をもたらすと仮定しても、それほど不都合ではないので、以下の式により RGR などを推定する方が適切と考えられ、この方式によると上記の(4)が成立する。よって本論文では以下の推定式を用いることにした。

$$\text{RGR} = (W_2 - W_1)/W_1$$

$$\text{NAR} = (W_2 - W_1)/F_1$$

$$\text{LWR} = F_1/W_1$$

ただし、ここでは W_1 は前年の総乾重、 W_2 は当年の総乾重、 F_1 は前年の葉乾重、 F_2 は当年の葉乾重をさす。

また本論文では、地上部のみを解析対象とした。

また上述の成長解析に用いた全個体のすべての当年生枝の C/F 比 (ここでは F は葉乾重) を求めた。さらに、KIMURA (1963) や KOHYAMA (1980) が用いた方式に従い、これらの個体から齢毎に枝条をランダムサンプリングし、その着生する葉の枚数と葉痕数から齢別の葉の生存率を算出した。

本研究で用いた樹体各部位の用語の概略を Fig. 2 に示した。なお種名は必要に応じて以下の略号を用いた。

As, トドマツ (*Abies sachalinensis*)

Pj, エゾマツ (*Picea jezoensis*)

Pg, アカエゾマツ (*Picea glehnii*)

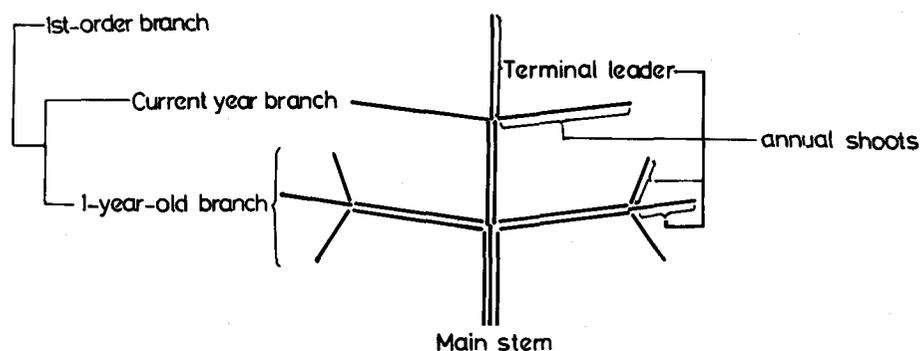


Fig. 2. Terminology

1st-order branch, 1次枝; current year branch, 当年生枝, 1-year-old branch, 一年生枝; annual shoot, 当年生枝条; Terminal leader, 主軸当年部; main stem, 主軸

III. 結果と考察

1) 樹体形成様式

a. 主軸と枝の成長

全調査木の照度と最近5年間の樹高成長量の関係を Fig. 3 に示した。低照度下の個体ほど樹高成長量が小さかった。一般に常緑針葉樹は、以上のような被陰下での樹高成長の低下に伴って、いわゆる傘型樹形を示すようになる(武藤・信岡, 1975; KOHYAMA, 1980; 藤本, 1984, 1985 など)が、次にこのような樹体形成が持つ被圧対応上の意味について検討するため、上方成長と側方成長との相対成長関係を調べた。

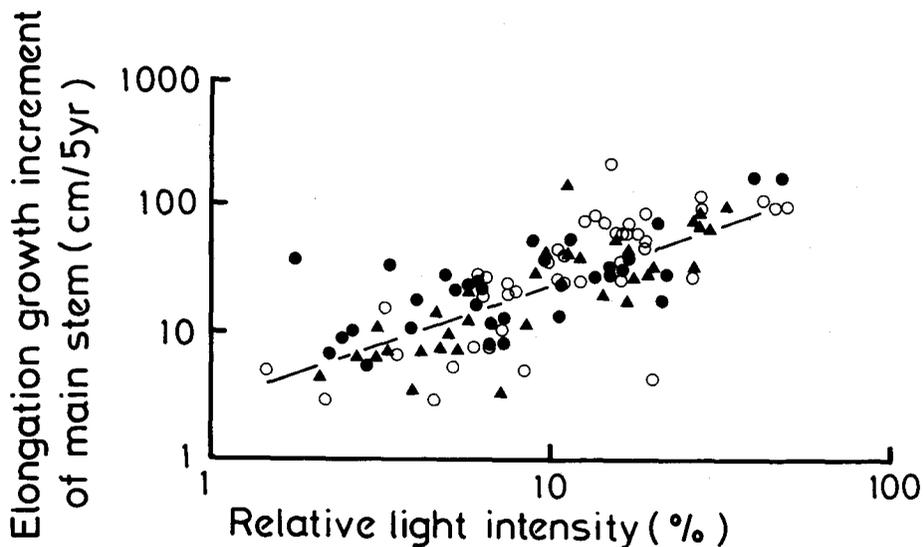


Fig. 3. Relative light intensity and elongation growth increment of main stem during 5 years. Solid circles, *Abies sachalinensis*; open circles, *Picea jezoensis*; solid triangles, *Picea glehnii*.

Fig. 4 に主軸の当年伸長量と相対伸長量比との関係を示した。ここで相対伸長量比とは主軸の当年伸長量に対する当年生一次枝の平均伸長量比をいう。いずれの樹種でも当年生一次枝1本当りの相対伸長量比は主軸の伸長量が大きいかほどその値が小さかった。このことは樹高成長の悪い個体では側方への成長が見かけ上は相対的に良くなることを意味しており、被陰下で傘型樹形化することに対応した事項と言える。しかし、相対伸長量比を主軸当年部に対する当年生一次枝の総伸長量比でみると、Fig. 5 の通り、個体によるばらつきはあるものの主軸の伸びが小さいものでも相対総伸長量比は1本当りで比べた場合ほど大きな値は示していなかった。主軸伸長量が1 cm 未満といった、極度に小さいものを除いて考えると、Fig. 4 に示されたよう

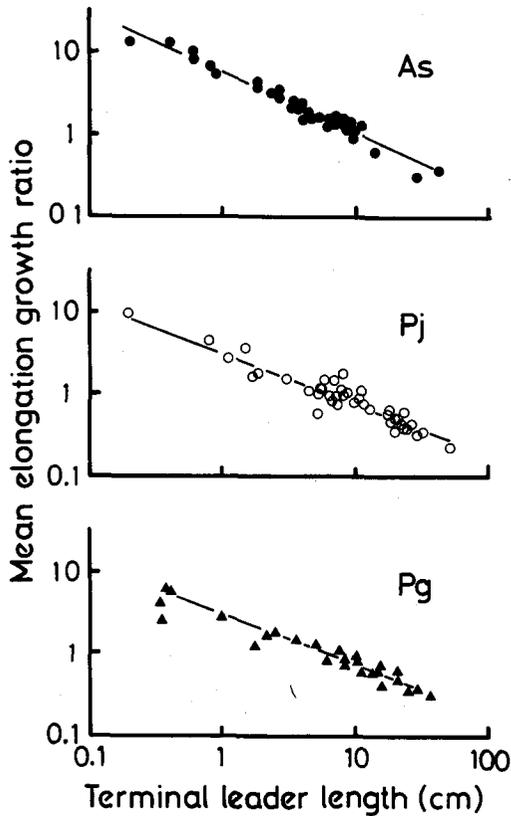


Fig. 4. Terminal leader length and mean elongation growth ratio. Mean elongation growth ratio = (Mean elongation growth increment of 1-order current year branch) / (Terminal leader length).

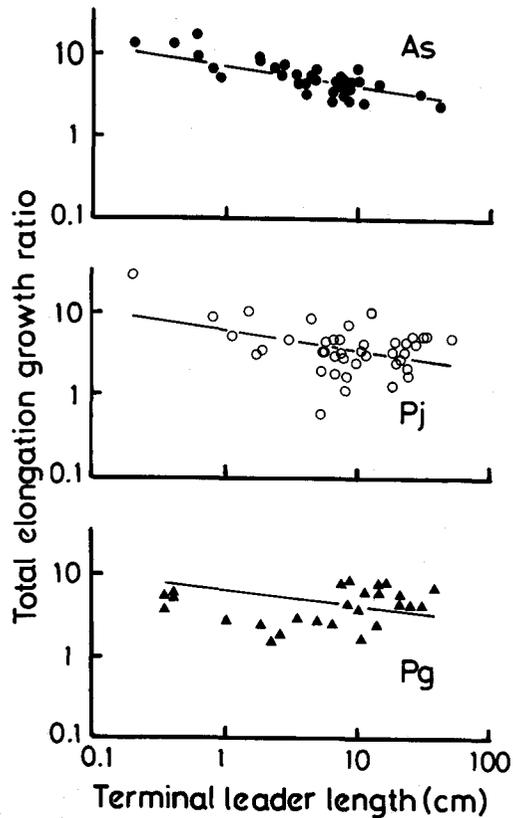


Fig. 5. Terminal leader length and total elongation growth ratio. Total shoot elongation growth ratio = (Total extension growth increment of 1-order current year branch) / (Terminal leader length).

な傾向は不明瞭となり、エゾマツでは主軸の伸びに関わらずほぼ一定、アカエゾマツでは逆に小さくなる傾向が認められる。Fig. 6は1年生一次枝の当年部総伸長量とそれよりも上部に位置する主軸に着生する当年部総伸長量の相対成長関係を示したものである。いずれの樹種でも主軸の当年部の伸長量とは無関係に、ほぼ一定の値を示していた。以上のような事実は、被圧下におかれても、一次枝1本当りでは側方への成長量が相対的に大きくなるが、同時に当年生一次枝の本数が減少するため側方への成長全般が活発化するわけではない可能性を示唆している。言い換えると、これら常緑針葉樹の傘型樹形化は上方への成長が抑制されて側方への成長が活発になる現象というよりも、トドマツについて藤本(1984)が指摘しているように、被陰下でも頂部支配 (apical control; BROWN *et al.*, 1967) が顕著な傾向が保たれ、むしろ主軸の成長低下に連動して側枝全体の成長も低下するといった、樹体全体の当年枝の成長が抑制される現象と考えられる。

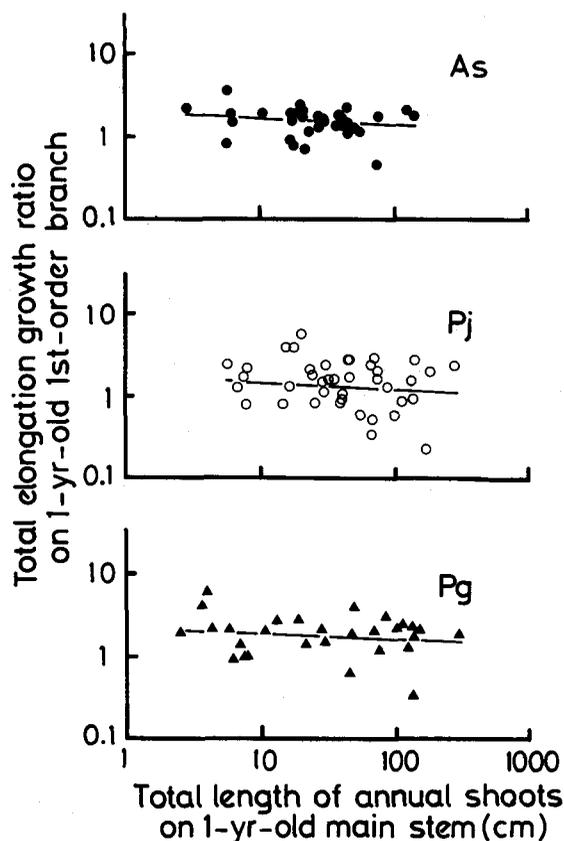


Fig. 6. Total length of annual shoots on 1-yr-old main stem and total elongation growth ratio on 1-yr-old 1st-order branch. Total elongation growth ratio on 1-yr-old 1st-order branch = (Total length of all the annual shoots on 1-yr-old 1st-order branch) / (Total length of annual shoots on 1-yr-old main stem).

b. 分岐比

Table 3 に被陰下に生育していた天然生稚幼樹の分岐比を樹種毎にまとめた。藤本 (1988) は常緑針葉樹の分岐比が被陰下でも依然高く他の広葉樹類と比較しても高い値を示すとしているが、Table 3 に示された3種の分岐比の平均値は、いずれも藤本 (1988) が報告したミズナラ、イタヤカエデ、シナノキなどの被圧木の値に比べて有意に高い値であった。このように被陰下でも高い分岐比を示すことはこれら常緑針葉樹に一般的な対応様式といえる。一般に高い分岐比は樹体の上部ほど枝の分岐速度が大きいこと、すなわち頂部支配が顕著であることを意味する (藤本, 1985)。そのため常緑針葉樹3種の被圧木の以上のような高い分岐比の値もまた、被陰下でも頂部支配が顕著な状態が保たれ、上述したように樹体全体の成長が抑制される対応を示している可能性が高いことを示唆している。

Table 3. Bifurcation ratio (Rb) of suppressed saplings

Species	Sample size	Bifurcation ratio Mean \pm SD
<i>Abies sachalinensis</i>	16	4.46 \pm 0.69
<i>Picea jezoensis</i>	13	5.34 \pm 0.70
<i>Picea glehnii</i>	11	4.40 \pm 0.60

2) 物質生産様式

a. 成長解析

まず成長解析の前提となる前年の葉量、非同化器官量の推定を行った。パイプモデル説に

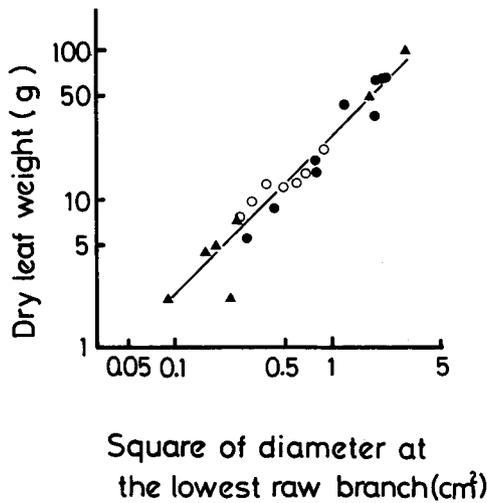


Fig. 7. Square of diameter at the lowest raw branch and dry weight of leaves. Solid circles, *Abies sachalinensis*; open circles, *Picea jezoensis*; solid triangles, *Picea glehnii*. Regression equation, $\log(F) = 1.427 + 1.089 \cdot \log(Dr^2)$; $r = 0.971$

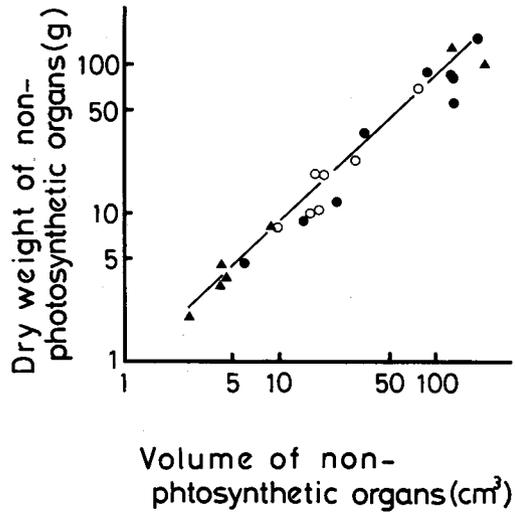


Fig. 8. Relation between volume and dry weight of non-photosynthetic organs. Solid circles, *Abies sachalinensis*; open circles, *Picea jezoensis*; solid triangles, *Picea glehnii*. Regression equation, $\log(C) = -0.033 + 0.937 \cdot \log(V)$; $r = 0.984$

よると単木の葉量 (F) は生枝下直径 (Dr) の自乗に比例し (吉良, 1965; 佐野ら, 1982), また地上部の非同化器官容積 (V) は地上部非同化器官重量 (C) と比例関係にあり (依田, 1971), ロート型の体積モデルで近似できる (宮川, 1990)。各サンプル個体の Dr^2 と F の関係, V と C の関係は Fig. 7, 8 のようになり, いずれも相関係数 (r) が高く, 傾きが 1 に近い直線関係が求められた。そのためこの回帰直線の傾きを用いて前年の葉重量, 地上部非同化器官重量を推定し, その結果を用いて各サンプル個体の RGR, NAR, LWR を求めた。

Fig. 9 に樹齢とこれらの成長係数との関係を示した。トドマツでは樹齢が 61 年の個体でも LWR は約 0.3 と, 依然と高い値を示していた。エゾマツ, アカエゾマツに関してもトドマツと同様の傾向が認められた。藤本・茂田井 (1981) による被圧木の調査における, 61 年生トドマツと同程度以上の地上部重量を持つイタヤカエデ, シナノキ, ミズナラなどの広葉樹の LWR は, ほとんど 0.1 未満であり, 0.3 は極めて高い値といえる。従って, これら 3 種はいずれも被陰下で LWR の低下を抑制させる対応を示していると考えられる。

Fig. 10 は被陰下での RGR, NAR, LWR の経時的変化を示した概念図である。被陰ストレスに対して特別な耐性を示さない場合は A のような推移を示すと考えられる。この場合はまず, 被陰下では, LWR が経時的に急速に低下するため, 単位葉量が支えなければならない非同化器官量が経時的に増加する。そのため成長への配分が減り NAR が経時的に低下し, 両者の積

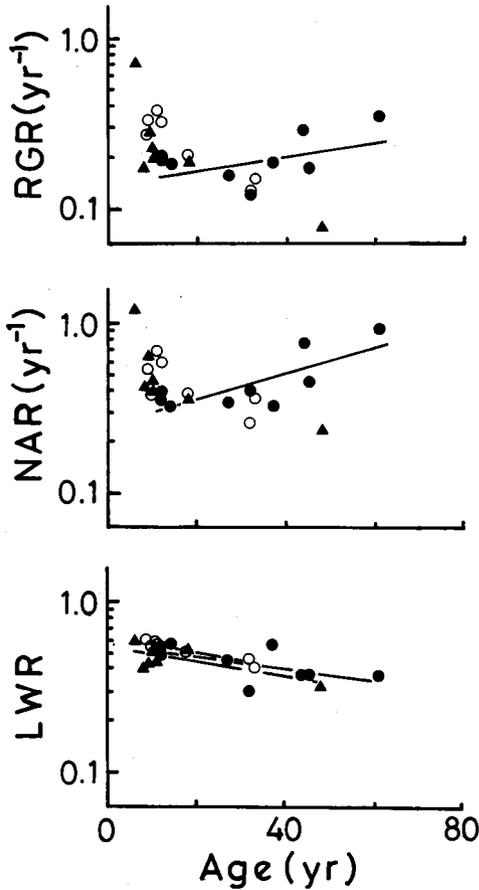


Fig. 9. Age and 3 growth indices (NAR, RGR and LWR). Solid circles, *Abies sachalinensis*; open circles, *Picea jezoensis*; solid triangles, *Picea glehnii*. Regression lines on RGR and NAR are for *Abies sachalinensis*.

せたり、地上部の生産構造を維持する上で重要な意味を持つ根系の発達などに、余分に利用することが可能となるため、被圧耐性上極めて有利となると推察される。以上のような考え方に従って結果の分析を進めると、トドマツではRGR, NARが齢とともに下がる傾向は認められず、むしろいくぶん上がり気味であったことがわかる。このことは、トドマツの場合は、成長の初期に自律的にNARを抑制させるという、Fig. 10のBに示したような生育様式を示していたことを意味する。論理的には、逆に高齢個体の方が自律的に高いNARを示していたと考えることもできるが、前節で触れたような、地上部の成長全般が抑制される対応を高齢個体もまた示していると考えられることから、このような考え方には無理がある。またNARやRGRの分

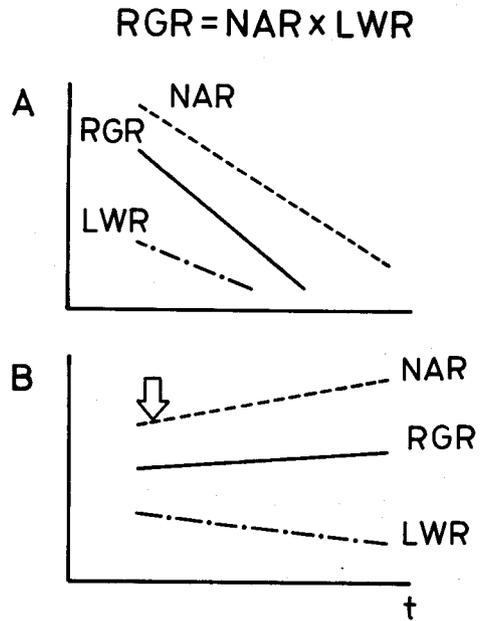


Fig. 10. Schemes for NAR, RGR and LWR changes with time under suppressed condition. A, a scheme which indicates normal responses. B, a scheme which indicates responses with autonomic decrease of NAR.

であるRGRも時間とともに急激に低下していくことになる。これに対して、Bのように、被圧初期においてNARを自律的 (autonomic) に低く抑えることができれば、非同化器官の増加を抑え、その同化産物の余剰分をすでに展開した葉の維持に回し、LWRの低下を極力抑制さ

子である ΔW は, HOGETSU *et al.* (1960) に従い, また ΔW に根の増加量 (ΔW_r) が含まれていないことに留意すると,

$$\Delta W = F_1 \cdot a - F_1 \cdot r_f - C_1 \cdot r_c - D - \Delta W_r$$

となる。ここで F_1 は前年の葉量, a と r_f はそれぞれ単位葉量当りの光合成量と呼吸量, C_1 は前年は前年の非同化器官量, r_c はその単位重量当りの呼吸量, D は一年間の枯死・脱落量を表すが, これまでの論議では D を考慮にいれていない。すなわち, D/W_1 や D/F_1 が齢の若いものほど極度に大きければ, 以上のような推論は成り立たなくなる。 D 量を実測し, このような可能性を実証的に否定する必要があるが, 若い個体ほど若い葉や枝の相対量が多く, また常緑針葉樹の場合には, 若齢の枝が枯損脱落する傾向は認められないので, このような可能性はないといえる。

次にエゾマツ, アカエゾマツの場合について考えると, トドマツのような傾向は認められず, 若い個体に相対的に高い NAR, RGR の値を示すものが認められた。このことから, この2種の場合は, トドマツのような成長初期に自律的に NAR を抑制する対応を示す特性を持っているとしても, その傾向はトドマツほど顕著なものとは言えず, むしろ Fig. 10 の A に近いパターンを示しているとも考えられる。少なくとも NAR や RGR の値の変動パターンに違いが認められることは, 樹種間の被圧対応に何らかの違いがあることを示唆しており, データ数を増やした再検討が不可欠である。

b. 当年枝の C/F 比

結果を Table 4 に示した。C/F 比は物質生産系の構造を記述する指標のひとつであるが,

Table 4. C/F ratio for annual shoots of suppressed saplings

Species	Sample size	Geometric mean of C/F ratio
<i>Abies sachalinensis</i>	161	0.210 ^{a,b}
<i>Picea jezoensis</i>	122	0.293 ^a
<i>Picea glehnii</i>	127	0.312 ^b

Notes: Values by the same letters a and b are significantly different ($p < 0.001$).

光合成系の変化に対して, LWR よりはるかに敏感に対応して変化することから, 構造的特徴を記述するうえでは, LWR 以上に重要な指標と考えられている (野本・横井, 1981)。

Fig. 9 に示したように, 個体レベルでは3種間の LWR に明瞭な差は認められなかったが, 当年生枝条の C/F 比では, トドマツがエゾマツ, アカエゾマツより有意に低い値を示していた。このことから, トドマツは, 少なくとも枝先のレベルでは, 他の2種より効率のよい生産物の配分様式 (生産効率のよい生産構造) を示していることになる。以上のような枝条形成レベルでの生産構造の違いから考えて, トドマツは強度の被陰下でも同化器官への配分を多くするこ

とで、光合成能力をある程度以上に保つ、被陰を回避する対応を枝先レベルで示していると考えられる。それに対して、エゾマツ、アカエゾマツは非同化器官への配分を多くすることにより、既存の生産構造を維持する耐忍的な対応を枝先レベルでも示していると推察される。

c. 葉の寿命

Fig. 11 に、樹種毎の葉の齢別の生存率を示した。葉の生存率が10%をきるのはトドマツ、エゾマツで約10年、アカエゾマツでは約13年であった。物質生産の観点からみた、弱光条件下での常緑葉（高齢葉）の利点は、一定量の光合成器官の保持が容易なことにあり (Monsi, 1960)、極度の被陰下では、葉の回転率を高めるよりも、それまでに展開した葉を維持することによって生産構造を安定的に保つことのほうが、被陰下での耐性強化につながると考えられている (菊沢, 1986)。このような考え方に従うと、最も葉の寿命が長いと考えられるアカエゾマツが、被陰下で既存の生産構造を安定的に保つ耐忍的な対応を最も顕著に示していることになる。しかし、常緑葉はその齢によって光合成能力に差があり、老齢化とともにその能力が低下する (畑野・佐々木, 1987) ことを重視すると、被陰下でも若い葉の割合が多いトドマツの方が、良好とはいえない光条件下でも比較的高い生産能力を示すことができるということも重要な事項である。

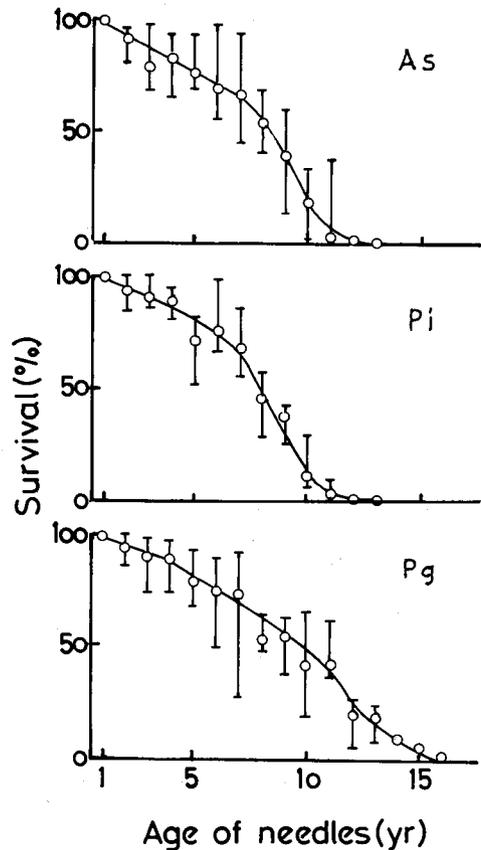


Fig. 11. Survival curves of needles.

IV. 総合考察

今回の解析結果を前提にして、トドマツ、エゾマツ、アカエゾマツの稚幼樹期における被陰下での生育様式の類似点や相違点、さらにそれらのもつ生態的意味、特に3種間に認められる、立地要求上の共通点、相違点との関連について、総合的考察を加える。

まず共通面について考察する。樹体形成様式の解析から、これら3種はいずれも被陰下でも頂部支配を顕著に保ちながら樹体全体の成長を抑制させる、被圧耐忍 (Shade tolerance) 的な対応を個体レベルで示していることがわかった。同様のことは既に、藤本 (1984, 1985) が主にトドマツについて、佐藤 (1990) がトドマツとエゾマツについて指摘しており、このよう

な対応がアカエゾマツも含めた北方系常緑針葉樹に共通した被圧対応様式と考えられる。葉重比 (LWR) には3種間に明瞭な違いはなく、高齢の被圧木でも比較的高い値を示していた。このような対応も、新たな生産構造を付加することによるのではなく、高齢葉の維持・存続に基づくものであるという意味で、被陰ストレスに対する耐忍的な対応と解釈できる。

以上のように、北方系針葉樹の被陰に対する対応が被圧回避的なものではなく、被圧耐忍的なものであることは、単にこれらの針葉樹が示す、いっけん被陰下で枝形成を活発化させているように見える傘型樹形が、むしろ逆に極度に成長が抑制された結果作られる樹形であるといった形態的事実をのみ意味しているわけではない。被陰から開放されない限りは上層木化し得ない非競争的 (Noncompetitive; 藤本, 1985) な対応であることを意味し、Grime (1977) の用語に従って考えると、競争的戦略 (Competitive strategy) ではなく、ストレス耐忍的戦略 (Stress tolerant strategy) を取っていることを意味している。言換えると、常緑針葉樹の耐陰性の問題は、被陰下にありながらどれだけ上層木化できるのかと言った競合や攪乱に対する潜在的な耐性が論議の対象となる問題ではない。直接的には、どの程度の被陰にどれだけ長時間耐えられるのかという問題であり、被陰ストレスに対する耐性が他のストレスに対する耐性に繋がっていることを考えあわせると、他のストレスに対する潜在的な耐性が論議の対象となる問題といえる。実際にも、地上部成長への同化産物の分配を極力押さえ、既存の生産構造の維持を計る対応は、温度、水分、土壌条件などが劣悪であるといった他のストレスに対しても、ある程度まで有効に機能し得るものと推察される。藤本 (1985) は、被圧耐忍的な対応の前提条件と考えられる頂部支配が顕著な樹形 (Excurrent tree form, 突出型樹形) の解析により、このような樹形形成様式を示すものがストレス全般に対して耐性的な特性を持つことを指摘した。すなわち、常緑針葉樹の生態的共通面は単に高い耐陰性を示すことのみあるのではなく、他のストレスに対し高い耐性を潜在的に示し得ることにも求められる。

次に相違点について検討を加える。成長解析の結果、トドマツの場合は被陰下で自律的に初期の成長を抑制させる対応を顕著に示しており、そのため、被圧をうけ始めた成長初期において高い耐性を示し得ると考えられた。このことはトドマツが、少なくとも被陰初期においては、被陰に伴う生産構造のひずみ (主に LWR の低下) を回避する対応を示していることを意味する。LEVITT (1972) が指摘しているように、自発的、自律的に成長を完全に停止させる「休眠」はストレス回避の典型例といえるが、以上のような自律的に成長を極力押さえる対応様式も、休眠に似たストレス回避の典型例とみなせる。また、トドマツはアカエゾマツやエゾマツに比べてその当年枝の C/F 比が有意に小さく、またアカエゾマツより葉の回転率が高く、若齢葉の割合が比較的大きいと考えられたことは、この樹種が葉や枝条形成レベルでも回避的な対応を示しており、この点でもトドマツの被圧初期における耐陰力はかなり高いと考えられる。

それに対して、アカエゾマツの高い当年枝の C/F 比や高齢葉性は、この樹種が3種を通して認められるような、個体レベルで被陰に対して耐忍的に対応するパターンを枝条形成や葉の

レベルでも踏襲し、高い耐陰性を示していることを示唆している。

以上のような被圧回避的な対応と被圧耐忍的な対応は葉の形態とも関連しており、トドマツの背腹性の明瞭な偏平葉（線形葉）は前者の対応と、アカエゾマツの背腹性の不明瞭な厚い葉（針形葉）は後者の対応と関連している。この観点からみるとエゾマツは偏平な葉形を示すのでトドマツと似ており、当年枝のC/F比や葉の寿命なども考慮に入れると、この樹種はトドマツとアカエゾマツの中間に位置付けられる。

以上のように、針葉樹3種間での被圧対応様式の違いは、個体未満の様々なレベルでの対応が被圧回避的であるか、被圧耐忍的であるかに帰着すると考えられる。そしてこのような観点に立って、それぞれのレベルでの二つの対応様式の持つ機能的意味を比較することで、3種相互間の「耐陰性」や「耐陰力」の相違が理解可能となる。まず、すでに触れた通りトドマツが示していた個体レベル未満での被圧回避的な対応は枝先の光合成効率を高めることを通して、このような対応を示さないものより、被圧初期において、より強度な被陰に耐えることが出来ると推察される。当年枝のC/F比の小さな値は、本研究では解析の対象外としたが、側枝形成がなされていないような稚苗段階での個体レベルのC/F比の小ささを示唆しており、このような段階における強度な被陰に対する耐性も極めて高いと推察される。しかしこのような対応様式は、より多くの同化産物の配分が必要であるにもかかわらず、加齢するに従って、単位葉量当りの非同化器官の維持に振り向けなければならない同化産物量が増加してくるため、それ以外への同化産物の配分量が減ることになる。その結果、既存の生産構造の維持や根の活動に振り向ける配分量が、新たな生産構造の付加への配分量、もしくはその両者が減ることになるので、トドマツの場合は耐陰力が経時的に急速に低下し易い特性を持っているものと考えられる。被圧初期に自律的に成長を抑制させる対応様式を取ることは、同時に経時的にこのような対応を取り難くなることを意味するので、トドマツに顕著に認められた「自律的な対応」もまた、上述したような急速に耐陰力が変化する特性と密接にかかわった事項といえる。

言換えれば、このことは、葉や枝条レベルでも耐忍的対応を明瞭に示しているアカエゾマツの方がトドマツよりさらに長期間の被陰に耐えられることを意味していると考えられる。エゾマツについては、その葉や枝条形成レベルでの対応が丁度中間的なものであったため、耐陰性や耐陰力に関してもトドマツとアカエゾマツの中間的位置が与えられるものと思われるが、今回得られたデータだけでは断定できない。特に、葉の寿命がトドマツと殆ど変らなかったことの意味は小さくなく、今後樹齢や更新立地に伴う葉の寿命の変化なども検討した上で結論付ける必要がある。

上述したようなトドマツが被陰初期の耐陰力は極めて高いが、加齢されるに従い急速に耐陰力を低下させる特性を持っていることは、古く本多(1919)や植村(1932-a, b)によってすでに指摘されている事項であるが、本解析により、物質経済的にもトドマツがこのような特性を示すことが、ある程度まで裏付けられたことになる。植村(1932-a, b)と中村(1932-a, b)

によるトドマツとエゾマツの陰陽に関する論争の焦点のひとつは、樹木が加齢されるに従い、その耐陰力が低下するとしても、トドマツのそれが、本多(1919)が陽樹となると指摘したほど急激に低下するものかどうかという点にあったと言える。この点に関しては、中村が指摘しているように、いくら耐陰性が低下してもトドマツが陰樹であることに変わりはないとしても、基本的には植村の見解の方が正しかったといえる。

以上のような3種間、特にトドマツとアカエゾマツ相互間の被圧対応様式の違いは、それぞれの立地要求と密接に関わっていると考えられる。まずトドマツが主として混交林帯に分布している(渡辺, 1985)のは、落葉広葉樹の葉の光透過性が針葉樹のそれに比べて大きく(畑野・佐々木, 1987)、落葉広葉樹林(結果的にトドマツが混交するので針広混交林)のほうが針葉樹林よりも明るいために、トドマツの枝条レベルでの被圧回避的対応様式が生育にとって有効に作用するからと考えられる。それに対して、アカエゾマツの葉や枝条形成レベルに至るまで徹底して耐忍的な対応を示すパターンは、成長の阻害要因になる被陰以外のストレスに対して、特に有効に働くと考えられる。たとえば相対的に高いC/F比や葉が厚い針形葉性を示すことは強固な枝葉を形成することを意味しており、風ストレスに対して高い耐性を示すと考えら

Table 5. Comparison of response patterns to stress, especially shade stress, in 3 coniferous species

	<i>A. sachalinensis</i>	<i>P. jezoensis</i>	<i>P. glehnii</i>
Basic response patterns			
Overall tree growth inhibition	Recognized ^t	Recognized ^t	Recognized ^t
Bifurcation ratio (apical control)	High ^t	High ^t	High ^t
LWR of old suppressed saplings	High ^t	High ^t	High ^t
Response to shade stress at the stem level	Tolerance	Tolerance	Tolerance
Autonomic response with decreases in NAR and RGR	Clear ^a	Not clear	Not clear
C/F ratio of annual shoots	Relatively low ^a	High ^t	High ^t
Leaf longevity	Relatively short ^a	Relatively short ^a	Long ^t
Leaf form	Linear (Fasciate) ^a	Linear (Fasciate) ^a	Acicular ^t
Response to shade stress at leaf or shoot levels	Avoidance to some extent	Intermediate (?)	Tolerance
Ability of shade tolerance			
Potential at early sapling stage	High	Relatively low	Relatively low
Duration	Relatively short	Intermediate (?)	Long
Habitat requirements			
Sedentary to mixed forests	Relatively high	Intermediate (?)	Relatively low
Tolerance to nonshade stresses	Relatively low	Intermediate (?)	High

Notes: t, tolerancelike characteristics; a, avoidancelike characteristics. In this paper, it is the growth inhibition that is regarded as 'strain' caused by shade stress.

れる。葉が厚い針形葉性を示すことは比葉面積が小さいことを意味しているが、一般に強光条件下では比葉面積が小さいほど有利と考えられている(野本・横井, 1981)。そのため、アカエゾマツは他のストレスが高くとも光条件さえ良い場であれば、そのような場においてトドマツやエゾマツより有利となると推察される。そのため、この樹種が湿地、岩れき地、蛇紋岩地帯などといった特殊な立地に群落を形成している理由として、しばしばこのような場が他樹種との競争が激しくない場であることが挙げられる(成田, 1969; 渡辺, 1985)が、むしろ以上のような潜在的に持つストレス全般に対して高い耐性を示しうる特性が、このようなストレスの高い立地に更新していく上での重要な前提条件となっている可能性が高いと考えられる。つまり、その立地要求は、他種との競合による選択の結果というよりも、潜在的に持っていた許容範囲の広い耐性能力に基づく適応もしくは順応現象と推察される。

本研究から導かれた結論を Table 5 にまとめた。同じ北方系の常緑針葉樹である 3 種は、個体レベルでは被陰ストレスに対して被圧耐忍的な対応を示すことでは一致しているが、葉や枝条レベルでは、トドマツは被圧回避的な対応をより顕著に示し、アカエゾマツは、3 種に共通する被圧耐忍的な対応をより顕著に示しており、エゾマツがその中間的な対応を示しているものと考えられる。そして、これらの性質の差異化がこれら 3 種の立地要求にも反映していると推察される。

本研究ではトドマツとアカエゾマツの差異の一端は明確となったものの、エゾマツについては最も高い分岐比の値を示したことや倒木上更新が多くみられるという更新立地の特性を持つこと、3 種の中で最も高緯度・高海拔域まで分布することなどを考慮に入れると、単にトドマツとアカエゾマツの中間的な性質をもつと規定するだけでは不十分である。トドマツは落葉広葉樹林(冷温帯域)に対して、またアカエゾマツは特異な立地に多分に順応性、適応性を示すことから、ある程度までそれらの分布域や立地に対する定着性を示し、それに応じた生態的性質の特殊化が進んでいると推察される。それに対してエゾマツは、しばしば針広混交林における更新の場が倒木上に限定されていることなどから、適応の幅の狭い樹種とされることがあるが(渡辺, 1985)、むしろ針広混交林帯であっても、火山性の未熟土壌上やコケ型林床を呈する場などでは、しばしば良好な更新が認められ、また上述したように、3 種の中では最も高緯度、高海拔域まで分布することなど、その分布域や立地はかなり多様と考えられる。そしてエゾマツの場合はその多様な立地や分布域に対する対応が必ずしも適応によるものとはいえず、そのひとつとして第 1 の要因を菌害の回避に求める方が妥当と思われるデータが蓄積されていること(CHENG and IGARASHI, 1987; 程, 1989 など)は極めて重要な意味を持っている。このことは、エゾマツの立地や分布域に対する定着性が希薄であることを示唆しており、極めて興味深い事項といえる。すなわちこのような事項は、トドマツやアカエゾマツより生態的の特殊化が進んでいないが故に中間的とみなされるエゾマツが、他の 2 種より突出型樹形を示す樹種の本来的な戦略と考えられる非定着的な戦略(藤本, 1988)を最も顕著に示していることを

示唆しているものとも考えられる。

エゾマツの位置付けの問題も含め、稚幼樹の成長パターンの3種間の差異をより明確に把握するためには物質経済・樹体形成について、より包括的かつ詳細な検討が必要である。具体的には分岐様式のより詳細な解析や地下部も含めた物質経済的解析、葉の齢・形態に着目した光合成機能の定量的把握などが挙げられる。また本研究における被陰以外の他のストレスに対する耐性、他樹種との競合関係とそれに関係する更新立地上の特徴などについての検討は示唆的内容に終わった。しかし今後、それぞれの樹種が持つ形態・生態的特性を、光以外の環境要因との関連をも念頭に入れて詳細に検討することで、このような問題についても十分な理解が得られるようになると推察される。常緑針葉樹の共通面についても解析不十分な点が少なくなく、この問題については広葉樹との詳細で広範な比較研究が不可欠といえる。

摘 要

トドマツ、エゾマツ、アカエゾマツ稚幼樹の被圧下での成長様式を、特に分岐様式、樹体形成、物質生産の観点から検討した。

1) 3種とも、より低い相対照度下の個体ほど樹高成長量が小さかった。また、主軸の当年伸長量に対する当年生一次枝1本の相対平均伸長量比については、主軸伸長量の小さいものほど、その値が大きかったが、相対総伸長量の関係ではそのような傾向が不明瞭であった。更に、1年生一次枝の当年部総伸長量の相対総伸長量比については、主軸のそれとは無関係にほぼ一定であった。以上のことから、これら3種は、いずれも被陰下で樹体全体の成長を抑制させる対応を示すと考えられた。

2) 被陰下に生育する稚幼樹の分岐比については、3種とも高い値を示していた。このような高い分岐比の値は、樹体の下部の成長の抑制に起因すると考えられるため、上述のような樹体全体の成長低下の結果であると考えられる。

3) 一般に被圧下ではNARとRGRは齢とともに低下すると考えられるが、トドマツでは、高齢個体ほど逆に高いNAR、RGRの値を示していた。このことは、若齢個体が自律的にNAR、RGRを抑制させ、余った光合成産物を既存の生産構造の維持に回していることを意味するものといえる。

4) 当年枝のC/F比については、トドマツが他の2種に比べて有意に高い値を示していた。そのため、トドマツは被陰下で光合成に有利な、被陰ストレスを回避する対応を、枝先レベルでは示していると考えられる。

5) 枝の齢毎の、そこに着生する葉の生存率の解析から、アカエゾマツが他の2種より、葉の寿命が長いと判断された。このことは、アカエゾマツが常緑針葉樹に共通する耐忍的な対応様式を、葉や枝のレベルでも特に顕著に示していることを示唆している。

6) 最後に、被陰対応様式の3種間での類似点と相違点の持つ生態的意味を、ストレス全

般に対する対応様式や立地要求との関連で論議した。

引用文献

- 程 東昇(1989): エゾマツの天然更新を阻害する暗色雪腐病菌による種子の地中腐敗病. 北大演研報, 46, 529-575
- CHENG, G. and T. IGARASHI (1987): Fungi associated with natural regeneration of *Picea jezoensis* Carr. in seed stage. Res. Bull. Exp. For. Hokkaido Univ., 44, 175-188.
- FLORIN, R. (1963): Distribution of conifers and taxad genera in time and space. Acta. Hort. Berg., 20, 122-312.
- 藤本征司(1984): トドマツの生育更新様式について(予報). 天然林における樹群構造と更新の解析(第4報), 157-168, 北海道営林局.
- 藤本征司(1985): 樹形の生態学的意味について. 北大演研報, 42, 733-768.
- 藤本征司(1988): 高木類の分岐比とその生態的意味について(予報). 日林北支論, 36, 93-95.
- 藤本征司・茂田井勉(1981): 天然林内の稚幼樹の樹体形成と樹形に関する一解析. 天然林における樹群構造と更新の解析(第2報), 123-141, 北海道営林局.
- GRIME, J. P. (1977): Evidence for the existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory. Amer. Natur., 111, 1169-1194.
- GRIME, J. P., J. G. HODGSON and R. HUNT (1988): Comparative Plant Ecology. 742pp, Urwin Hyman, London.
- 原田 泰(1954): 森林と環境—森林立地論—. 159 pp, 北海道造林振興協会.
- 畑野健一・佐々木恵彦(1987): 樹木の成長と環境. 383 pp, 養賢堂.
- HOGETSU, K., Y. OSHIMA, B. MIDORIKAWA, Y. TEZUKA, M. SAKAMOTO, I. MOMOTANI and M. KIMURA (1960): Growth analytical studies on the artificial communities of *Helianthus tuberosus* with different densities. Jap. Journ. Bot., 17, 278-305.
- 北海道営林局(1988): 技術開発調査報告書. 109 pp, 北海道営林局.
- 本多静六(1919): 造林学各論・針葉林木編(改版増訂版). 698 pp, 三浦書店.
- 伊藤浩司(1987): 北海道の植生. 378 pp, 北海道大学図書刊行会.
- 伊藤浩司・リュン・タン・トゥック・武居 猛・渋谷哲之助(1979): 札幌近郊空沼岳の森林植生. 空沼天然林施業実験林報(V), 北海道営林局, 1-156.
- JONES, H. G., T. J. FLOWERS and M. B. JONES (1988): Plants under Stress. 257pp, Cambridge Univ. Press.
- 菊沢喜八郎(1986): 北の国の雑木林. 220 pp, 蒼樹書房.
- KIMURA, M. (1963): Dynamics of vegetation in relation to soil development in northern Yatugatake Mountains. Jap. J. Bot. 18, 255-287.
- 吉良龍夫(1965): 樹形のパイプモデル. 北方林業, 1, 65-74.
- KOHYAMA, T. (1980): Growth pattern of *Abies mariesii* saplings under conditions of open-growth and suppression. Bot. Mag. Tokyo, 93, 13-24.
- LEVITT, J. (1972): Responses of Plants to Environmental Stresses. 607pp. Academic Press.
- 宮川 真(1990): 森林限界におけるダケカンバ稚幼樹の樹体形成パターン. 北海道大学農学部卒業論文(未発表).
- MONSI, M. (1960): Dry-matter reproduction in plants. I. Schemata of dry-matter reproduction. Bot. Mag. Tokyo, 73, 81-90.
- 武藤憲由・信岡山治(1975): 上木の疎開とトドマツ被圧木の生長. 北方林業, 27, 12-14.
- 中村賢太郎(1932-a): 「邦領樺太北部原生林に於けるエゾマツ・トドマツの更新及び根系に関する研究」を讀

- みて (トドマツの陰陽に関する一考察). 林学会雑誌, 14, 449-451.
- 中村賢太郎 (1932-b): 稚樹の陰陽と更新の型式に就て. 林学会雑誌, 14, 831-835.
- 中村俊彦・小幡和男 (1982): シラベ・コメツガの生態的特性に関する研究 (I). 東大演研報, 72, 121-138.
- 成田孝一 (1969): アカエゾマツの造林と土壌. 造林樹種の特性 アカエゾマツ編 (122 pp), 19-38, 北方林業会.
- 野本宣夫・横井洋太 (1981): 植物の物質生産. 191 pp, 東海大学出版会.
- OOHATA, S. and T. SHIDEI (1971): Studies on the branching structure of trees (I). Jap. J. Ecol. 21, 7-14.
- 小野寺 敏 (1989): カツラの実生起源及び萌芽個体の生育特性. 北海道大学農学部卒業論文 (未発表).
- 佐伯敏郎 (1965): 植物の生長解析. 植物学雑誌, 78, 111-119.
- 佐野淳之・藤本征司・畑 欣明・中田 誠 (1982): 稚幼樹の葉量推定法について. 日林北支講, 30, 105-107.
- 佐藤俊彦 (1990): トドマツ・エゾマツ稚樹の被圧対応様式. 日林北支論, 38, 17-19
- 嶋田 理 (1991): 常緑針葉樹3種の稚幼樹期における被圧対応様式. 北海道大学農学部卒業論文 (未発表).
- 嶋田 理・藤本征司 (1990): トドマツ・エゾマツ・アカエゾマツ稚幼樹の樹体形成様式の比較. 1990年度日生態会道地区大会講演要旨集, 3.
- 徳永英二 (1981): 河川の分岐と流域構成について. 数理科学, 221, 45-50.
- 植村恒三郎 (1932-a): 邦領樺太北部原生林に於けるエゾマツ・トドマツの更新及び根系に関する研究. 九大演研報, 2, 1-84.
- 植村恒三郎 (1932-b): エゾマツ・トドマツの耐陰性に対する中村博士の所見に就て. 林学会雑誌, 14, 74-77.
- 渡辺定元 (1985): 北海道天然生林の樹木社会学的研究. 196 pp, 北海道営林局.
- 依田恭二 (1971): 森林の生態学. 331 pp, 築地書館.

Summary

Investigations of shaded sapling growth patterns were carried out on 3 boreal evergreen conifers (*Abies sachalinensis*, *Picea jezoensis* and *P. glehnii*), especially, on tree construction and matter production. The summary is as follows.

(1) Similar growth patterns were recognized in the 3 species. The elongation growth increments of the main stems declined with decreases in the relative light intensity (Fig. 3). The mean elongation growth ratio of current-year 1st-order branches to terminal leaders increased with decreases in terminal leader length (Fig. 4). However, such a tendency diminished in relation to the ratio of total elongation growth of 1st-order branches to terminal leader length (Fig. 5). Moreover, the total elongation growth ratio for all the annual shoots on 1-year-old 1st-order branches was approximately equal independently of total growth of the main stem (Fig. 6). These findings suggest that the 3 species possess similar branching patterns and tree architecture, characterized by overall growth inhibition under strong apical control. Such a response pattern is interpreted as an indicator of 'stress tolerance' at the stem level.

(2) The shaded saplings of the 3 species showed high Rb (bifurcation ratio) values (Table 3). Since high Rb values result from branching growth inhibition at more proximal regions, such high values perhaps reflect the overall growth inhibition mentioned above.

(3) In general, NAR and RGR decrease with age under suppressed conditions (Fig. 10-A). But the older shade-suppressed *A. sachalinensis* saplings showed higher values of NAR and RGR (Fig. 9). This suggests that younger shade-suppressed saplings inhibit NAR and RGR autonomically to some extent and then consume the remaining products of assimilation in the maintenance and reconstruction of their productive structures. Such a response may be accommodative to severe shade stress at the early sapling period.

(4) The C/F ratio for terminal shoots of *A. sachalinensis* was significantly lower than for those of the two *Picea* species (Table 4). This finding suggests that *Abies sachalinensis* possesses a shoot structure effective for assimilation in shade and can therefore avoid shade stress at the shoot level to some extent.

(5) It was demonstrated that leaf longevity in *P. glehnii* was higher than both in *A. sachalinensis* and *P. jezoensis* from an examination of the number of intact needles and of scars of the fallen ones on the different aged branches (Fig. 11). This suggests that *P. glehnii* exhibits plainly stress tolerant response pattern which may be the common response pattern at the stem level in boreal evergreen conifers.

(6) Finally, similarities and differences in response patterns to shade stress in the 3 coniferous species are discussed and summarized, with special attention to the relation between response patterns and habitat requirements (Table 5).