



HOKKAIDO UNIVERSITY

Title	倒木上のコケの高さがエゾマツ実生の生残と成長に与える影響
Author(s)	飯島, 勇; 渋谷, 正人; 斎藤, 秀之 他
Citation	日本林学会誌, 86(4), 358-364 https://doi.org/10.11519/jjfs1953.86.4_358
Issue Date	2004
Doc URL	https://hdl.handle.net/2115/67808
Type	journal article
File Information	86_358.pdf



論 文

倒木上のコケの高さがエゾマツ実生の生残と成長に与える影響

飯島 勇人^{*1}・渋谷 正人¹・斎藤 秀之¹・高橋 邦秀¹

飯島勇人・渋谷正人・斎藤秀之・高橋邦秀：倒木上のコケの高さがエゾマツ実生の生残と成長に与える影響 日林誌 86: 358~364, 2004 倒木上のコケの高さがエゾマツ実生の生残と成長に与える影響を明らかにするため、コケがない倒木 (FL_B)、コケが低い倒木 (FL_S)、コケが高い倒木 (FL_T) を対象に播種実験を行い、エゾマツ実生の発芽率と生残率、形態ならびに根の分布、各器官重を調査した。発芽率は FL_T で有意に小さく、生残率は倒木間で差がみられなかった。コケの高さや実生の生残・枯死によらず、実生の主根の大部分は腐植層や材部に分布していた。当年生実生の個体重は FL_T 上で最も小さかったが、FL_T 上の実生は他の倒木の実生より幹が長く、幹へ多くの器官量配分を行っており、高いコケによる被陰に対し形態および器官量配分による順応を行っていたと考えられた。1 年生実生の個体重は FL_S より FL_B 上の実生が小さかった。FL_B 上の 1 年生実生の根長が有意に短く、T/R が高かったことから、FL_B では 1 年生時の根の伸長が制限され、個体の成長が抑制されたと考えられた。エゾマツの発芽および定着には FL_S が適していると考えられた。

キーワード：エゾマツ実生、コケ、成長、倒木更新、発芽

Iijima, H., Shibuya, M., Saito, H., and Takahashi, K.: The Effect of Moss Height on Survival and Growth of *Picea jezoensis* Seedlings on Fallen Logs. J. Jpn. For. Soc. 86: 358~364, 2004 We surveyed the germination and survival rates, morphological characteristics, spatial pattern of root extension, and the mass distribution into each organ of current and 1-year-old *Picea jezoensis* seedlings growing on fallen logs with no moss (FL_B), short moss (FL_S), and tall moss (FL_T) in a natural coniferous forest in central Hokkaido, northern Japan, in order to estimate the influence of moss height on the establishment of *P. jezoensis* seedlings on fallen logs. The germination rate was significantly lower on FL_T than on the others. The survival rate of seedlings did not differ among the logs. Almost all parts of the tap roots of living and dead seedlings were distributed in the humus and wood layers of the logs, irrespective of moss height. Seedlings on FL_T had longer stems and greater stem masses than seedlings on the other logs, which indicated their morphologic and allometric acclimation to shading from the tall moss. The masses of individual current-year seedlings were lower on FL_T than on the others. The masses of individual 1-year-old seedlings were lower on FL_B than on FL_S. The root extension of 1-year-old seedlings on FL_B was inhibited and resulted in shorter roots and a higher T/R ratio. Consequently, the growth of 1-year-old seedlings on FL_B was inhibited. Therefore, FL_S is the most suitable for the establishment of *P. jezoensis* seedlings.

Key words: germination, growth, moss, *Picea jezoensis* seedling, regeneration on fallen logs

I. はじめに

北海道の天然林におけるエゾマツ (*Picea jezoensis* Carr.) の更新立地は、土壤中の暗色雪腐病菌や苗木枯病菌がエゾマツの種子や実生を腐敗させるため (程・五十嵐, 1986; Cheng and Igarashi, 1987; 高橋, 1991), 倒木上にほぼ限られている (Kubota *et al.*, 1994; Takahashi, 1994; Nakagawa *et al.*, 2001)。また一般に、腐朽度が異なる倒木間では針葉樹の更新密度が異なり (McCullough, 1948; Christy and Mack, 1984; Taylor, 1990; Simard *et al.*, 1998), エゾマツについても同様 (高田ら, 1973; 春木, 1982; Takahashi *et al.*, 2000; Narukawa *et al.*, 2003) である。しかし、腐朽度は倒木の表面形状や材の性質を定性的に区分したものであり (Graham and Cromack, 1982; Sollins, 1982), 更新立地としての環境条件を定量的に示すものではない。腐朽度の違う倒木間でエゾマツの更新密度が異なる原因を明らかにするためには、腐朽度として定性的に評価されてきた倒木の表面形状や材の性質を定

量的に評価し、それらの要因とエゾマツの更新との関係を検討する必要がある。特に更新初期段階は樹木の一生の中でも死亡率が高く (Hett, 1971; Hett and Loucks, 1976), その動態が個体群動態に与える影響は大きいことから (Pinero *et al.*, 1984), 北海道の天然林の主要な樹種であるエゾマツの個体群動態を明らかにする上で、更新初期動態に対する倒木の腐朽度の影響を検討することは重要であるといえる。

倒木上には腐朽の過程でコケが発生するが (Nakamura and Suga, 1995; Thomas and Pateicia, 1998), これまでもコケの高さが異なる倒木において、針葉樹類の実生の生残や成長は様々な影響を受けることが報告されている。北海道の針葉樹天然林で倒木の腐朽度別にエゾマツ実生の密度を調べた Narukawa *et al.* (2003) は、コケのない腐朽していない倒木で発生するエゾマツが少ないことを見出し、それは樹皮や材が硬く幼根の伸長が困難なためではないかと結論している。ただし、発生する実生の密度は種子散布量に影響されるため、倒木のコケの高さと実生の

* 連絡・別刷請求先 (Corresponding author) E-mail: hayato-i@for.agr.hokudai.ac.jp

¹ 北海道大学大学院農学研究科環境資源学専攻森林資源科学講座造林学分野 (060-8589 札幌市北区北 9 条西 9 丁目)

Laboratory of Silviculture, Research Group of Forest Resource Science, Division of Environmental Resources, Graduate School of Agriculture, Hokkaido University, Kita-9, Nishi-9, Kita-ku, Sapporo 060-8589, Japan.
(2004 年 5 月 12 日受付; 2004 年 9 月 22 日受理)

発生密度の関係は、播種実験による検証が必要である。一方、本州の針葉樹天然林で倒木上に自然発生した *Abies veitchii* と *Tsuga diversifolia* 実生の2年間の生残を調べた Nakamura (1992) は、コケやリター層が発達している倒木で *Tsuga diversifolia* の生残率が *Abies veitchii* よりも小さいことを報告している。Nakamura (1992) はこの原因として、*Tsuga diversifolia* の個体サイズが *Abies veitchii* より小さく、*Tsuga diversifolia* の平均幹長および平均根長がコケの高さやリター層の厚さよりも小さかったことから、*Tsuga diversifolia* 実生がコケによる被陰を受けている可能性、および根の腐植層への到達がリター層に妨げられる可能性を挙げている。しかしこの研究では、採取した実生の胚軸および根の長さ倒木上のコケの高さおよびリター層の厚さの平均値を比較していて、被陰や根の伸長阻害については具体的には調べられていない。また、リターや腐植の量を人為的に操作した倒木上に発生させた *Picea sitchensis* と *Tsuga heterophylla* の1年生実生の個体重は、リターや腐植の量が多い倒木ほど大きいことが報告されている (Harmon, 1987) が、これらの量がどのような経路で影響を与えているのかについては検討されていない。このように、コケの高さが異なる倒木においては、針葉樹類の実生の生残や成長は異なると考えられるが、それらの要因については、まだ十分には明らかになっていないといえる。また、被陰を受けている植物は伸長成長を優先し (Slade and Hutchings, 1987; Holbrook and Putz, 1989; Chen *et al.*, 1996; Gross *et al.*, 1996; Huber, 1996)、器官量配分を変化させる (Walters and Reich, 1999) ことから、実生の形態や器官量配分は生残・成長に対する環境条件の影響を判断する上で有効な指標であるといえ、倒木上においても、コケの高さの違いにより樹木の実生の形態や器官量配分が変化する可能性が考えられる。さらに、倒木の表面形状と実生の更新の関係は、実生サイズに関連した種特異性を示すことから (Nakamura, 1992)、対象とする種を用いて検討されなければいけない。

本研究では、コケの高さが異なる倒木においてエゾマツの生残率と成長量を調べ、それらが倒木間で異なるのであればどのような要因によるのかを明らかにすることを目的とし、播種実験を行い、エゾマツの発芽率、発芽実生の生残率と根の分布、形態と器官量配分を調べ、コケの高さがエゾマツの更新初期動態に与える影響について考察した。

II. 調査地と方法

1. 調査地

調査地は、森林総合研究所北海道支所が設定した北海道大雪山国立公園内の100 m×200 mの固定プロットである (43° 39' N, 143° 06' E, 海拔高 950 m)。固定プロット内の胸高直径 5 cm 以上の樹木の密度は 642 本/ha、胸高断面積合計は 53.8 m²/ha の林分であり、アカエゾマツ (*Picea glehnii* Masters)、エゾマツ、トドマツ (*Abies*

sachalinensis Masters) がそれぞれ胸高断面積の 43, 29, 28% を占め、広葉樹は 0.1% 以下である針葉樹天然林である。林冠木の樹高は 25~30 m であった。林床にはクマイザサ (*Sasa senanensis* Rehd.) が優占している。この林分は 1954 年の洞爺丸台風による被害 (玉手ら, 1977) の後、森林の動態を観察する目的で施業が行われておらず、林内に多くの倒木がみられる。調査地の 2002 年から 2003 年にかけての平均気温は 4.1°C、調査地近くの気象観測所 (上川町層雲峡に所在, 43° 45' N, 142° 55' E, 海拔高 540 m; <http://www.data.kishou.go.jp/>) における 1994 年から 2003 年にかけての年平均降水量は 1,399 mm である。調査を行った 2002 年と 2003 年における年間降水量は、1,358 mm と 1,088 mm であり、2002 年は 6 月から 7 月にかけて降水量が少なかった。また、発芽期である 7 月から 8 月の中旬にかけては、2003 年で 7 月中旬から下旬にかけて降水量が少なかった。

2. 方法

固定プロット内の倒木を、コケなし (以下 FL_B)、コケの高さが 1~20 mm (以下 FL_S)、コケの高さが 20 mm 以上 (以下 FL_T) に区分し、播種実験を行った。FL_S においてはソリハヤナギゴケ (*Campylidium squarrosulum* (Broth. & Card.) Kanda) が多くみられ、FL_T においてはイワダレゴケ (*Hylocomium splendens* (Hedw.) Schimp.) やタチハイゴケ (*Pleurozium schreberi* (Brid.) Mitt.) が優占していた。コケの高さを 20 mm で区分したのは、先行して行った予備的な播種実験で、エゾマツの発芽率がコケの高さ 20 mm 以上のときに低下する傾向があったためである。2002 年は FL_B, FL_S を 4 本ずつ、2003 年は 2002 年で使用した倒木を含め FL_B, FL_S, FL_T を 10, 10, 9 本選定し、2002 年 5 月 25 日および 2003 年 5 月 10 日に各倒木上に 225 cm² の試験区を設定し、エゾマツ種子を 100 粒播種した。播種は倒木の上約 10 cm から種子をばらまいて行った。倒木の種類はエゾマツ、アカエゾマツ、トドマツのいずれかであるが、FL_B に関しては、倒木からの種子の落下を防ぐため、樹皮が平滑でないエゾマツかアカエゾマツのみを選定した。種子は調査地から北東約 62 km のルクシ峠 (43° 57' N, 143° 44' E, 海拔高 238 m) にて 1999 年に採取し、4°C で保存したものである。2003 年 8 月上旬に山中式土壌硬度計を用いて全倒木の硬度を測定した結果、硬度は FL_B, FL_S, FL_T でそれぞれ 28.8±14.9, 5.2±2.9, 1.4±0.7 kg/cm² (平均値±標準偏差) であり、この順に硬かった。また、2003 年 8 月上旬に照度計 (T-1 H, Konica Minolta Holdings, Inc., Tokyo, Japan) を用いてコケを含めた倒木の上約 10 cm における相対照度を測定し、相対照度は FL_B, FL_S, FL_T でそれぞれ 16.1±5.5, 10.7±3.2, 10.9±3.8% (平均値±標準偏差) であった。発芽したエゾマツ実生は個体識別し、両年の発芽および生残過程を 2002 年 5 月下旬~10 月下旬および 2003 年 5 月上旬~10 月下旬まで 1 週間間隔で調査した。発芽の確認は、実生の地上部が確認で

きたものとし、発芽率は播種数に対する総発芽数の比から、生残率は総発芽数に対する2003年10月時点での生残実生数の比から算出した。

個体の成長と器官量配分を検討するため、2003年に発芽したFL_B、FL_S、FL_T上の当年生実生を94、82、48個体、2002年に発芽したFL_B、FL_S上の1年生実生を15、30個体ずつ2003年10月下旬に採取し、葉、幹、根に分け長さ、乾燥重量を測定した。根の長さは根の全部分を測定し、総根長として求めた。2002年に発芽した1年生実生に関しては、当年生部（2003年に生産された器官）と1年生部（2002年に生産された器官）に分けて測定した。

実生の生残には倒木上における根の分布が強く影響する（Nakamura, 1992）ため、2003年10月時点での生残実生とそれ以前に枯死した実生の根の分布を調査した。倒木表面を表層からコケまたは樹皮層、腐植層、材部に分類し、それぞれの層に分布している実生の主根の長さを測定した。主根は個体の最も長い根とした。調査は、実生の根に沿って倒木表面を丁寧に切開し、倒木から根圏をすべて含む形で掘り出して行った。対象としたのは、2003年10月における当年生生残実生224個体、1年生生残実生40個体、当年生枯死実生12個体、1年生枯死実生17個体である。

各測定値の比較について、倒木間における2003年の発芽率と当年生実生の生残率の差の検定はSteel-Dwass検定による多重比較で行った。倒木間における2002年の発芽率と2003年時点の1年生実生の生残率の差の検定はMann-WhitneyのU検定で行った。当年生実生の倒木間

の器官長、器官重、T/R率、葉数の違いはSteel-Dwass検定で、1年生実生についてはU検定により比較した。2003年の発芽率と当年生実生の生残率、および当年生実生の個体重に対する相対照度の影響は、単回帰分析で検討した。当年生および1年生実生の倒木間での器官量配分については、II型の回帰であるRMA（Reduced Major Axis）回帰を用いて検討した。RMA回帰以外の統計処理はSPSS version 9.0 J（SPSS, Inc., Chicago, IL）で行い、RMA回帰と回帰式の比較はフリーウェアの（S）MATR（Falster *et al.*, 2003）で行った。危険率5%未満で有意とした。

III. 結 果

表-1に発芽率と実生の生残率を示した。2003年における発芽率はFL_Tで有意に小さかった。2002年における発芽率はFL_BとFL_Sでしか調査していないが、倒木間で発芽率に有意差はみられなかった。また年度間では2002年の発芽率は2003年より小さかった。2003年における当年生実生の生残率は、倒木間で有意差はみられなかった。1年生実生の生残率は、倒木間で有意差はみられなかった。2003年の発芽率および当年生実生の生残率と相対照度の間には、倒木ごとあるいは全倒木のデータでも有意な回帰性がみられず、測定された照度の範囲では相対照度は発芽率や当年生実生の生残率に影響していなかった（図-1, $p > 0.05$ ）。

表-1に実生のサイズと器官別重量を示した。当年生実生の総根長（L_R）と葉長（L_N）は倒木間で差がみられな

表-1. 倒木別の実生の器官重、長さ、葉数

倒木 個体数	当年生実生			倒木 個体数	1年生実生	
	FL _B 94	FL _S 82	FL _T 48		FL _B 15	FL _S 30
発芽率(%)*	16.0(8.0) ^a	27.2(18.0) ^a	5.1(4.5) ^b	発芽率(%)*	6.5(5.8) ^a	8.5(7.5) ^a
生残率(%)**	70.1(19.5) ^a	86.9(9.5) ^a	77.1(36.1) ^a	生残率(%)**	42.1(31.0) ^a	38.6(32.9) ^a
L _R (cm)	2.90(1.71) ^a	2.52(1.50) ^a	2.63(1.01) ^a	L _R (cm)	4.72(2.45) ^a	7.82(3.37) ^b
L _S (cm)	1.36(0.24) ^a	1.41(0.21) ^a	2.00(0.40) ^b	L _S (cm)	1.50(0.27) ^a	1.62(0.28) ^a
L _N (cm)	0.78(0.10) ^a	0.76(0.10) ^a	0.77(0.11) ^a	L _{CS} (cm)	0.39(0.09) ^a	0.62(0.16) ^b
				L _N (cm)	0.86(0.08) ^a	0.86(0.11) ^a
				L _{CN} (cm)	0.38(0.42) ^a	0.61(0.21) ^b
W _T (mg)	3.51(0.92) ^a	2.88(0.71) ^b	2.44(0.90) ^c	W _T (mg)	6.69(1.82) ^a	10.14(3.74) ^b
W _A (mg)	2.54(0.62) ^a	2.17(0.46) ^b	1.84(0.63) ^c	W _A (mg)	5.10(1.31) ^a	7.14(2.56) ^b
W _R (mg)	0.97(0.48) ^a	0.72(0.35) ^b	0.60(0.34) ^b	W _R (mg)	1.59(0.83) ^a	3.00(1.43) ^b
W _S (mg)	1.05(0.26) ^a	0.89(0.18) ^b	0.89(0.28) ^b	W _S (mg)	1.70(0.39) ^a	1.76(0.54) ^a
W _N (mg)	1.49(0.43) ^a	1.28(0.33) ^b	0.95(0.42) ^c	W _{CS} (mg)	0.73(0.26) ^a	1.28(0.54) ^b
				W _N (mg)	1.23(0.49) ^a	1.15(0.54) ^a
				W _{CN} (mg)	1.44(0.81) ^a	2.95(1.30) ^b
T/R率	3.28(1.97) ^a	3.58(1.61) ^a	3.65(1.67) ^a	T/R率	4.01(2.22) ^a	2.69(1.06) ^b
N _N	5.1(0.8) ^a	5.2(0.8) ^a	4.8(1.1) ^a	N _N	3.1(1.4) ^a	3.7(1.5) ^a
				N _{CN}	13.4(4.4) ^a	15.6(4.0) ^a

表の値はすべて平均値（標準偏差）、異なるアルファベットは倒木間で有意差があることを示す。（当年生実生：Steel-Dwass検定、 $p < 0.05$ 、1年生実生：U検定、 $p < 0.05$ ）。* 発芽率は総発芽個体数/播種数により算出し、当年生実生は2003年、1年生実生に関しては2002年の5月から10月までの値である。** 生残率は生残実生数/総発芽個体数により算出し、当年生実生に関しては2003年の5月から同年10月、1年生実生に関しては2002年の5月から2003年の10月までの値である。L_R、総根長；L_S、幹長（1年生実生については1年生部の幹長）；L_{CS}、当年生幹長；L_N、葉長（同1年生部の葉長）；L_{CN}、当年生葉長；W_T、個体重；W_A、地上部重；W_R、地下部重；W_S、幹重；W_{CS}、当年生幹重；W_N、葉重（同1年生部の葉重）；W_{CN}、当年生葉重；N_N、葉数（同1年生部の葉数）；N_{CN}、当年生葉数。

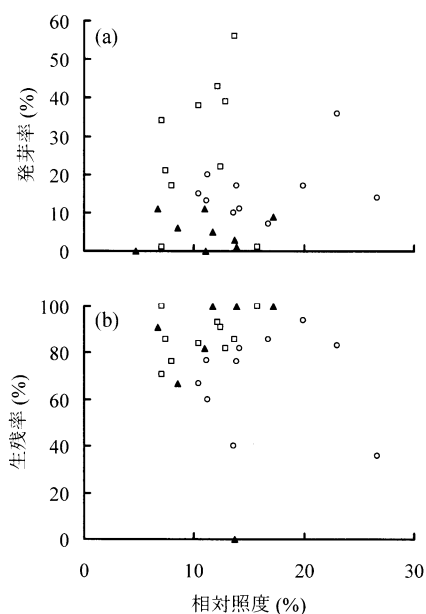


図-1. 相対照度と当年生実生の発芽率 (a) および生残率 (b) の関係

○, FL_B; □, FL_S; ▲, FL_T.

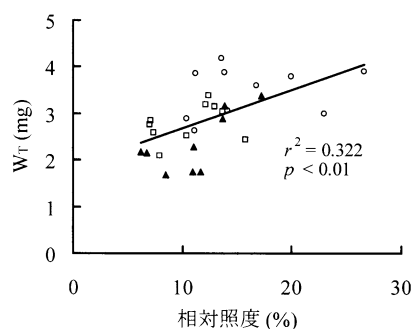


図-2. 相対照度と当年生実生の個体重の関係

$Y = 1.856 + 0.082 X$, Y は W_T , X は相対照度, ○, FL_B; □, FL_S; ▲, FL_T.

かったが、幹長 (L_S) は FL_T 上の実生が他の倒木上の実生より有意に長かった。1 年生実生の総根長、当年生部の幹長 (L_{CS}) と葉長 (L_{CN}) は FL_S 上の実生で有意に長く、1 年生部の幹長 (L_S) と葉長 (L_N) は差がみられなかった。当年生実生の個体重 (W_T)、地上部重 (W_A)、葉重 (W_N) は FL_B, FL_S, FL_T の順に大きかった。地下部重 (W_R) と幹重 (W_S) は FL_B 上の実生が他の倒木の実生より有意に大きかった。また、T/R 率と葉数 (N_N) は倒木間で差がみられなかった。相対照度が大きくなると当年生実生の個体重は増加する傾向がみられた (図-2)。RMA 回帰の差の検定によると、当年生実生の器官量配分では、個体重 (W_T)-幹重 (W_S) 関係と個体重 (W_T)-葉重 (W_N) 関係の切片に有意差があり (表-2), FL_T 上の実生は幹への配分が他の倒木上の実生より大きく、葉への配分は FL_S 上の実生より小さかった (図-3)。1 年生実生の個

表-2. 倒木間での当年生実生の器官量間の相対成長関係

$X-Y^*$	倒木	b	a	r^2	b'	a'
W_T-W_A	FL _B	0.662 ^{ns}	0.222	0.758	0.674	0.181 ^{ns}
	FL _S	0.642 ^{ns}	0.314	0.825	0.674	0.222 ^{ns}
	FL _T	0.706 ^{ns}	0.116	0.925	0.674	0.194 ^{ns}
W_T-W_R	FL _B	0.534 ^a	-0.915	0.628		
	FL _S	0.496 ^a	-0.712	0.706		
	FL _T	0.375 ^b	-0.313	0.734		
W_T-W_S	FL _B	0.292 ^{ns}	0.022	0.545	0.282	0.055 ^a
	FL _S	0.254 ^{ns}	0.159	0.568	0.282	0.076 ^a
	FL _T	0.309 ^{ns}	0.137	0.684	0.282	0.201 ^b
W_T-W_N	FL _B	0.456 ^{ns}	-0.102	0.628	0.459	-0.113 ^{ab}
	FL _S	0.457 ^{ns}	-0.042	0.737	0.459	-0.049 ^a
	FL _T	0.464 ^{ns}	-0.184	0.833	0.459	-0.172 ^b

*相対成長式: $Y = a + bX$, $Y = a' + b'X$, b' は共通の傾き。異なる添字は倒木間での有意差を示す。ns は有意差がないことを示す。検定は (S)MATR による ($p < 0.05$)。略号は表-1 と同じ。

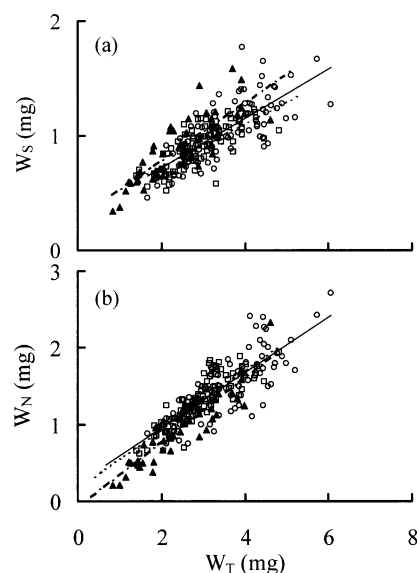


図-3. 当年生実生の個体重と幹重 (a) および葉重 (b) の関係

○, FL_B; □, FL_S; ▲, FL_T; —, FL_B の回帰直線; ·····, FL_S の回帰直線; - - - - -, FL_T の回帰直線。

体重、地上部重、地下部重、当年生幹重 (W_{CS})、当年生葉重 (W_{CN}) は FL_S で有意に大きく、1 年生部の幹重と葉重は差がみられなかった。T/R 率は FL_B 上の実生が FL_S 上の実生より有意に大きかった。当年生葉数 (N_{CN}) と1 年生葉数は FL_B と FL_S で差がみられなかった。器官量配分では W_T-W_N 関係の傾きに差があるが、他の関係では、FL_B と FL_S で差はみられなかった (表-3)。1 年生実生の総根長と個体重の間には有意な正の相関がみられた (図-4)。

当年生実生で採取以前に枯死した個体では全ての倒木で主根の 100%, 生残した個体では FL_B で主根の 85%, FL_S で 95%, FL_T で 96% が腐植層および材部に分布していた。1 年生実生では枯死個体は全ての倒木で主根の

表-3. 倒木間での1年生実生の器官量間の相対成長関係

$X-Y^*$	倒木	b	a	$r^{2\dagger}$	b'	a'
W_T-W_A	FL _B	0.721 ^{ns}	0.273	0.827	0.691	0.475 ^{ns}
	FL _S	0.685 ^{ns}	0.189	0.932	0.691	0.131 ^{ns}
W_T-W_R	FL _B	0.457 ^{ns}	-1.465	0.568	0.387	-1.062 ^{ns}
	FL _S	0.383 ^{ns}	-0.882	0.781	0.397	-1.020 ^{ns}
W_T-W_S	FL _B			ns		
	FL _S	0.114	0.300	0.590		
W_T-W_{CS}	FL _B	0.145 ^{ns}	-0.244	0.305	0.144	-0.238 ^{ns}
	FL _S	0.144 ^{ns}	-0.186	0.682	0.144	-0.188 ^{ns}
W_T-W_N	FL _B	0.270 ^a	-0.571	0.271		
	FL _S	0.143 ^b	-0.301	0.532		
W_T-W_{CN}	FL _B	0.442 ^{ns}	-1.522	0.608	0.359	-0.967 ^{ns}
	FL _S	0.349 ^{ns}	-0.588	0.880	0.359	-0.695 ^{ns}

* 相対成長式: $Y = a + bX$, $Y = a' + b'X$, b' は共通の傾き。[†]nsは回帰が有意でないことを示す。異なる添字は倒木間での有意差を示す。nsは有意差がないことを示す。検定は(S)MATRによる($p < 0.05$)。略号は表-1と同じ。

100%, 生残個体では全ての倒木で主根の92%が腐植層および材部に分布していた。

IV. 考 察

播種当年におけるエゾマツの発芽率や生残率は調査地内の光環境にはあまり影響されていなかったが(図-1), 発芽率は年度間で差がみられ, 2002年で小さかった。2002年と2003年の気象条件を比較すると, 発芽率との因果関係は不明であるが, 2002年は発芽直前の6月に降水量が少なかった。しかし両年ともFL_BとFL_S間には有意差はなく, 2003年ではコケが高いFL_Tで発芽率が有意に小さかった(表-1)。その原因の一つとして, エゾマツの発芽が光の強さにあまり影響されないことから(図-1, 猪熊・浅川, 1961; 八木ら, 1971), 高いコケが, 種子の腐植層付近への到達を阻害した可能性が考えられる。種子の発芽は水分が重要な役割を果たすが(Hegarty, 1978), 倒木上の腐植層は湿潤であり(Harmon and Franklin, 1989), 腐植層の近くで発芽することによって生残率が高くなると考えられる。一方コケの上層は, 水分の供給源がほぼ降水のみになること, および下層に比べて含水率の変動が激しく乾燥しやすいこと(林, 1972)から, 発芽場所としては適していないと考えられる。発芽は地上部が確認できたことによったが, 枯死実生も含めてほとんどが根を腐植層以下に伸長させていたことは, 腐植層近くに散布された種子が発芽し, ある期間成長した可能性が高いことを示唆している。すなわち, 発芽には, 水分を定常的に保持している腐植層付近へ種子が到達することが必要であり, FL_Tで発芽率が低下したのは, コケに捕捉された種子が多かったためと考えられる。*Picea sitchensis* 種子を用いた実験では, コケが高い倒木では, コケが低い倒木と比べ, 種子の腐植層近くへの到達が35%程度阻害されたという報告があり(Harmon and Franklin, 1989), エゾマツにおいても高いコケは種子の腐植層近くへの到達を妨げ, 発芽を阻

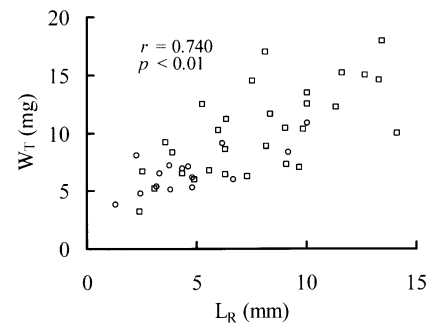


図-4. 1年生実生の根長と個体重の関係
○, FL_B; □, FL_S; r , 積率相関係数。

害すると考えられる。

当年生実生と1年生実生の生残率は, 倒木間で差がみられなかった。コケの高さの影響として, コケが腐植層との距離を大きくするために実生の根の腐植層への到達が困難になること(Cross, 1981; Harmon and Franklin, 1989; Nakamura, 1992), コケが実生を被陰してしまうこと(Harmon and Franklin, 1989; Nakamura, 1992)が考えられる。しかし本研究では, 実生の生残率について, コケの高さによる影響は明確でなかったといえる。発芽場所から腐植層への距離については, 種子が腐植層近くで発芽すると考えられるため, コケの高さに影響を受けづらいと考えられる。一方, 高いコケがあるFL_T上の当年生実生はコケに半ば埋もれるように生育していたが, 幹の長さは他の倒木上の当年生実生より有意に長かった(表-1)。これは被陰に対する順応であると考えられる。一般に被陰下では肥大成長よりも伸長成長が優先されることが知られている(Gray and Spies, 1997; Chen and Klinka, 1998; Collet *et al.*, 1998; Henry and Thomas, 2002)。これは本研究でも同様の傾向が示され, エゾマツ実生は被陰に対して形態的な順応を行っていたと考えられる。被陰に対する器官量配分の変化については, 既存の研究では, 根よりも光獲得器官である葉および幹へより多くの配分を行う(Holmgren, 2000; Sack and Grubb, 2002; Robakowski *et al.*, 2003), 葉への配分は多くなるが幹への配分は変化しない(Tani *et al.*, 2001)または減少する(Lusk, 2002), 器官量配分は明瞭な変化を示さない(Machado *et al.*, 2003)といったように, 木本植物で必ずしも一定の傾向はみられない。本研究においては, FL_T上の実生は他の倒木上の実生より幹への重量配分を大きくし, FL_S上の実生より葉への配分を小さくしていた(図-3)が, これは実生が長い幹を形成するために種子由来の資源をまず幹に配分して, その後残った資源を葉へ配分したためではないかと考えられる。すなわち, FL_T上の実生は, コケからの被陰のため, 葉よりも幹に多くの資源を配分し, 被陰に対して順応していたと考えられる。

樹皮や材が硬い倒木は, 実生が根を伸長させるのが困難である(Takahashi *et al.*, 2000; Narukawa *et al.*, 2003)

とされてきたが、FL_B上の当年生実生は、樹皮の中のわずかに腐植化した部分に根を伸長させていて、主根の分布のしかたは他の倒木とあまり差がなかった。また根重は他の倒木上の当年生実生と比較して最も大きく、総根長やT/R率は倒木間で差がみられなかった(表-1)。したがって、樹皮や材が硬いFL_Bでも、当年生実生の根の成長は特に阻害されていたとは考えられなかった。

リターや腐植層の量が多い倒木上の実生は成長量が大きいとされている(Harmon, 1987; Takahashi *et al.*, 2000)。しかし当年生実生の平均個体重は、FL_B上の実生が最も大きく、FL_T上の実生が最も小さかった(表-1)。FL_T上の実生の平均個体重が小さかった要因は、種子の大きさは倒木間で差はないと考えられることから、実生がコケによる被陰を受け、光合成が十分に行えなかったためと考えられる。また、図-2をみると、相対照度10~20%でFL_B上の実生の個体重が大きい傾向がみられる。FL_B上の実生はコケによる被陰をまったく受けていないが、その成長には倒木上のリター量や腐植層の影響は小さかったといえる。一方1年生実生に関しては、平均個体重はFL_SでFL_Bより大きく、樹皮や材の硬い倒木上の実生は成長量が小さいという結果となった。当年生時に生産された器官と1年生時に生産された器官をみると、当年生時に生産された1年生葉の重量には差がない(表-1)が、1年生時に生産された当年生幹重と当年生葉重はFL_Bで有意に小さく、総根長、当年生幹長、当年生葉長もFL_Bで有意に短かった(表-1)。すなわちFL_BではFL_Sに比べて1年生時の成長が劣っており、これがFL_BとFL_Sにおける個体重の差をもたらしたと考えられる。1年生時にFL_Bで成長が制限された原因として、両方の倒木上ともコケによる被陰の影響はあまり考えられないため、根の伸長が阻害された可能性が考えられる。FL_B上の1年生実生の総根長はFL_S上の実生よりも有意に短く、T/R率はFL_S上の実生よりも1.5倍大きかった。FL_BはFL_Sよりも硬いために、成長に必要な根の伸長が1年生時には十分にできなかったのではないかと考えられる。実生の個体重の増加は根の伸長と正の相関関係にあるため(図-4)、根の伸長阻害が個体の成長に影響したのではないかと考えられる。

根の分布が倒木上における針葉樹実生の生残に強く影響する(Nakamura, 1992)と考えられているが、今回の調査結果では、生残実生と枯死実生の根の分布に差はなかった。倒木間での生残率に差はないので、生残に対する被陰の影響も大きくないといえ、発芽当年とその翌年の生残は、根の分布のしかたや被陰以外の要因に影響されるようである。

エゾマツ実生の生残と成長動態から、腐朽が進んでいない倒木では1年生実生の根の成長が阻害されると考えられ、コケが高い倒木では発芽が阻害され、当年生実生がコケによる被陰の影響を受けると考えられる。本研究では倒木の表面形状をコケの高さによって評価したが、実生の生残と成長を考慮すると、エゾマツの定着には、FL_Sのよ

うにコケはあるが高くない倒木が適しているのではないかと考えられた。また、林内の倒木の腐朽度やその本数構成は大きな変異があるが(Takahashi *et al.*, 2000; Nakagawa *et al.*, 2001; Narukawa *et al.*, 2003)、本研究で示されたように、倒木の腐朽度がエゾマツの更新初期動態に与える影響は、エゾマツの成長段階によっても異なると考えられる。倒木という環境条件をより定量的に明らかにし、それに対するエゾマツ実生の生理的、形態的順応と生残、成長との関係について時系列的な研究が必要である。

本研究の実施にあたり、調査地の使用を快く了解してくださった森林総合研究所北海道支所の田内裕之氏(現森林総合研究所)、阿部 真氏、飯田滋生氏、宇津木玄氏にお礼申し上げます。また度重なる野外調査にご協力いただいた北海道大学大学院農学研究科造林学分野および森林資源生物学分野の学生の皆様、特に、困難なサンプリングに協力してくださった関根加奈子さん、服部美希さん、鈴木佳子さんに感謝申し上げます。

引用文献

- Chen, H.Y.H. and Klinka, K. (1998) Survival, growth, and allometry of planted *Larix occidentalis* seedlings in relation to light availability. *For. Ecol. Manag.* 106: 169-179.
- Chen, H.Y.H., Klinka, K., and Kayahara, G.J. (1996) Effects of light on growth, crown architecture, and specific leaf area for naturally established *Pinus contorta* var. *latifolia* and *Pseudotsuga menziesii* var. *glauca* saplings. *Can. J. For. Res.* 26: 1149-1157.
- 程東昇・五十嵐恒夫 (1986) エゾマツの天然更新初期段階における菌害 (I) —各種林床で越冬した種子から検出された糸状菌—. *日林論* 97: 495-496.
- Cheng, D. and Igarashi, T. (1987) Fungi associated with natural regeneration of *Picea jezoensis* Carr. in seed stage—Their distribution on forest floors and pathogenicity to the seeds—. *Res. Bull. Coll. Exp. For. Fac. Agric. Hokkaido Univ.* 44: 175-188.
- Christy, E.J. and Mack, R.N. (1984) Variation in demography of juvenile *Tsuga heterophylla* across the substratum mosaic. *J. Ecol.* 72: 75-91.
- Collet, C., Ningre, F., and Frochet, H. (1998) Modifying the microclimate around young oaks through vegetation manipulation: Effects on seedlings growth and branching. *For. Ecol. Manag.* 110: 249-262.
- Cross, J.R. (1981) The establishment of *Rhododendron ponticum* in the Killarney oakwoods, S.W. Ireland. *J. Ecol.* 69: 807-824.
- Falster, D.S., Warton, D.I., and Wright I.J. (2003) (S)MATR: Standardised major axis tests and routines. Version 1.0. <http://www.bio.mq.edu.au/ecology/SMATR>
- Graham, R.L. and Cromack, K. Jr. (1982) Mass, nutrient content and decay rate of dead boles in rain forest of Olympic National Park. *Can. J. For. Res.* 12: 511-521.
- Gray, A.M. and Spies, T.A. (1997) Microsite controls on tree seedlings establishment in conifer forest canopy gaps. *Ecol. Monogr.* 78: 2458-2473.
- Gross, K., Homlicher, A., Weinreich, A., and Wagner, E. (1996) Effect of shade on stomatal conductance, net photosynthesis, photochemical efficiency and growth of oak saplings. *Ann. For. Sci.* 53: 279-290.
- Harmon, M.E. (1987) The influence of litter and humus accumulation and canopy openness on *Picea sitchensis* (Bong.) Carr.

- and *Tsuga heterophylla* (Raf.) Sarg. seedlings on logs. Can. J. For. Res. 17: 1475-1479.
- Harmon, M.E. and Franklin, J.F. (1989) Tree seedlings on logs in *Picea-Tsuga* forests of Oregon and Washington. Ecology 70: 48-59.
- 春木雅寛 (1982) 十勝川源流部原生自然環境保全地域のエゾマツ、トドマツの倒木更新過程. (十勝川源流部原生自然環境保全地域調査報告書. 日本自然保護協会, 東京). 219-230.
- 林 敬太 (1972) トドマツ天然性稚苗の発生活長を左右する要因 (I)—種子の発生に關与する水分—. 日林講 83: 179-181.
- Hegarty, T.W. (1978) The physiology of seed hydration and dehydration, and the relation between water stress and the control of germination: A review. Plant Cell Environ. 1: 101-119.
- Henry, H.A.L. and Thomas, S.C. (2002) Interactive effects of lateral shade and wind on stem allometry, biomass allocation, and mechanical stability in *Abutilon theophrasti* (Malvaceae). Am. J. Bot. 89: 1609-1615.
- Hett, J.M. (1971) A dynamic analysis of age in sugar maple seedlings. Ecology 52: 1071-1074.
- Hett, J.M. and Loucks, O.L. (1976) Age structure models of balsam fir and eastern hemlock. J. Ecol. 64: 1029-1044.
- Holbrook, N.M. and Putz, F.E. (1989) Influence of neighbors on tree form: Effects of lateral shade and prevention of sway on the allometry of *Liquidambar styraciflua* (Sweet gum). Am. J. Bot. 76: 1740-1749.
- Holmgren, M. (2000) Combined effects of shade and drought on tulip poplar seedlings: Trade-off in tolerance or facilitation? Oikos 90: 67-78.
- Huber, H. (1996) Plasticity of internodes and petioles in prostrate and erect *Potentilla* species. Funct. Ecol. 10: 401-409.
- 猪熊友康・浅川澄彦 (1961) クロエゾマツ・アカエゾマツのタネの発芽特性. 日林誌 43: 166-168.
- Kubota, Y., Konno, Y., and Hiura, T. (1994) Stand structure and growth patterns of understorey trees in a coniferous forest, Taisetsuzan National Park, northern Japan. Ecol. Res. 9: 333-341.
- Lusk, C.H. (2002) Leaf area accumulation helps juvenile evergreen trees tolerant shade in a temperate rainforest. Oecologia 132: 188-196.
- Machado, J.L., Walter, M.B., and Reich, P.B. (2003) Below-ground resources limit seedling growth in forest understories but do not alter biomass distribution. Ann. For. Sci. 60: 319-330.
- McCullough, H.A. (1948) Plant succession on fallen logs in a virgin spruce-fir forest. Ecology 29: 508-513.
- Nakagawa, M., Kurahashi, A., Kaji, M., and Hogetsu, T. (2001) The effects of selection cutting on regeneration of *Picea jezoensis* and *Abies sachalinensis* in the sub-boreal forests of Hokkaido, northern Japan. For. Ecol. Manag. 146: 15-23.
- Nakamura, T. (1992) Effect of bryophytes on survival of conifer seedlings in subalpine forests of central Japan. Ecol. Res. 7: 155-162.
- Nakamura, T. and Suga, H. (1995) Bryophyte succession on fallen logs in coniferous forest in Yaku-shima Island, southern Japan. Proc. Bryol. Soc. Jpn. 6: 135-140.
- Narukawa, T., Iida, S., Tanouchi, H., Abe, S., and Yamamoto, S. (2003) State of fallen logs and the occurrence of conifer seedlings and saplings in boreal and subalpine old-growth forests in Japan. Ecol. Res. 18: 267-277.
- Pinero, D., Martinez-Ramos, M., and Sarukhan, J. (1984) A population model of *Astrocaryum mexicanum* and a sensitivity analysis of its finite rate of increase. J. Ecol. 72: 977-991.
- Robakowski, P., Montpied, P., and Dreyer, E. (2003) Plasticity of morphological and physiological traits in response to different levels of irradiance in seedlings of silver fir (*Abies alba* Mill). Trees 17: 431-441.
- Sack, L. and Grubb, P.J. (2002) The combined impacts of deep shade and drought on the growth and biomass allocation of shade-tolerant woody seedlings. Oecologia 131: 175-185.
- Simard, M.J., Bergeron, Y., and Sirois, L. (1998) Conifer seedlings recruitment in a southeastern Canadian boreal forest: The importance of substrate. J. Veg. Sci. 9: 575-582.
- Slade, A.J. and Hutchings, M.J. (1987) The effect of light intensity on foraging in the clonal herb *Glechoma hederacea*. J. Ecol. 75: 639-650.
- Sollins, P. (1982) Input and decay of coarse woody debris in coniferous stands in western Oregon and Washington. Can. J. For. Res. 12: 18-28.
- 高田功一・柴田 前・佐藤昭一 (1973) エゾマツ・トドマツの天然更新に関する調査 (第1報) 一倒木, 伐根上の稚苗の発生活長について—. 日林北支講 22: 45-48.
- 高橋郁雄 (1991) エゾマツの生育過程と菌類相の遷移—特に天然更新に対する菌類の役割—. 東大演報 86: 201-273.
- Takahashi, K. (1994) Effect of size structure, forest floor type and disturbance regime on tree species composition in a coniferous forest in Japan. J. Ecol. 82: 769-773.
- Takahashi, M., Sakai, Y., Ootomo, R., and Shinozaki, M. (2000) Establishment of tree seedlings and water-soluble nutrients in coarse woody debris in an old-growth *Picea-Abies* forest in Hokkaido, northern Japan. Can. J. For. Res. 30: 1148-1155.
- 玉手三稜寿・樫山徳治・笹沼たつ・高橋亀久松・松岡広雄 (1977) 洞爺丸台風による北海道の大森林風害の概要とその実況図. 林試報告 289: 43-67.
- Tani, T., Kudoh, H., and Kachi, N. (2001) Responses of photosynthesis and biomass allocation of an understory herb, *Pteridophyllum racemosum*, to gradual increase in irradiance. Ann. Bot. 88: 393-402.
- Taylor, A.H. (1990) Disturbance and persistence of sitka spruce (*Picea sitchensis* (Bong) Carr.) in coastal forests of the pacific northwest, North America. J. Biogeogr. 17: 47-58.
- Thomas, R.R. and Pateicia, S.M. (1998) Bryophyte species association with coarse woody debris and stand age in Oregon. Bryologist 101: 366-376.
- Walters, M.B. and Reich, P.B. (1999) Low-light carbon balance and shade tolerance in the seedlings of woody plants: Do winter deciduous and broad-leaved evergreen species differ? New Phytol. 143: 143-154.
- 八木喜徳朗・畑野健一・渡辺 章 (1971) クロエゾマツの種子発芽特性, 特に天然更新に關連して. 日林誌 53: 19-21.