

スギ林分の葉面積推定に関する基礎的研究：シュート長あたりの針葉面積に及ぼす樹冠内光環境の影響

城田，徹央
九州大学農学部林学科

玉泉，幸一郎
九州大学農学部林学科

齋藤，明
九州大学農学部林学科

<https://doi.org/10.15017/10901>

出版情報：九州大学農学部演習林報告. 72, pp.63-71, 1995-03-30. 九州大学農学部附属演習林
バージョン：
権利関係：

スギ林分の葉面積推定に関する基礎的研究* シュート長あたりの針葉面積に及ぼす樹冠内光環境の影響

城 田 徹 央**・玉 泉 幸一郎**・齋 藤 明**

抄 録

8年生のシャカインスギ林分から採取された当年生シュートについて、シュート長あたりの針葉数、針葉重量および針葉面積を樹冠内光環境との関係から調べた。その結果、シュート長あたりの針葉数は相対照度に対してほぼ一定の値を示した。これに対しシュート長あたりの針葉重量および針葉面積は、相対照度の変化に対して負の相関を示した。これらの負の相関は個々の針葉のサイズが相対照度の低下に対して次第に大きくなることに起因していた。

これらの解析の結果から、シュート長あたりの針葉面積を用いて、枝、個体または林分の針葉面積を推定する場合、シュート形成時の光環境を考慮する必要があると考えられた。さらにシュート長あたりの針葉面積を一定であると仮定して、葉面積を推定した場合、過大評価をする可能性が指摘された。

キーワード：スギ、当年シュート、シュート長あたりの針葉面積、樹冠内光環境

1. はじめに

スギ林分における物質生産量を推定するうえで、Monsi and Saeki (1953) の群落生産モデルは有効な手法である。このモデルでは群落内における葉面積指数 (*LAI*: Leaf area index) の垂直分布が最も重要な要因として挙げられており、スギ林分についてこのモデルを適用するためには葉面積指数を把握する必要がある。

最も一般的な葉面積分布の推定方法として、層別刈取法によって求めた葉重量の垂直分布に、サンプリングによって得られた各層の比葉面積 (*SLA*: Specific leaf area) を乗じる方法がある (Monsi and Saeki, 1953)。この推定方法を用いる場合、葉重量と *SLA* の垂直分布を正確に求める必要がある。ところがスギのシュートは木部組織を針葉が覆うかたちで構成されているため、これらを分離して針葉の重量を測定するには非常に多くの労力が必要とされる。そのため一般には針葉と木部組織とが分離されずに測定されており (Tadaki, 1970)、針葉重量が正確に求められているとは言い難い。さらに針葉の形態が複雑であるため、その面積を測定し *SLA* を求めることも困難である。汰木 (1964) はシュートを一定方向に振ると平面となる性質を利用して *SLA* を求め、スギ林の葉面積指数を推定した。ところがこの方法は肥大成長が進んだ太いシュートには適用できない、またシュー

* SHIROTA, T., GYOKUSEN, K. and SAITO, A.: Study for Estimation of Needle Area of Sugi Stand: The Relationship between Needle Area per Shoot Length and Light Conditions within the Canopy.

** 九州大学農学部林学科

Department of Forestry, Faculty of Agriculture, Kyushu University, Fukuoka 812

トを振るために破壊的な測定となり継続調査には適さないなどの欠点がある。

一方, Katsuno and Hozumi (1988) はスギの 5 cm のシュート断片について, シュート長あたりの針葉重量や針葉面積をシュート断片のサイズ (基部直径) との関係から解析した。その結果, シュート長あたりの葉面積がシュート断片のサイズに依存しないことから, この値を一定値 ($1.2 [\text{cm}^2 \cdot \text{cm}^{-1}]$) とみなせると指摘している。この報告に見られるようにシュート長あたりの針葉面積が一定であれば, シュート長を測定することによって比較的容易に針葉面積を推定することが可能である。さらにシュート長は非破壊的に測定できることから, この方法は継続的な調査にも用いることができる。

ところがシュート長あたりの針葉面積が一定であるという Katsuno and Hozumi (1988) の報告では, シュートの形態形成に大きな影響を及ぼすと考えられる光環境の影響について議論されていない。そこで本研究ではシャカインスギ当年シュートを材料にシュート長あたり針葉量 (数, 重量および面積) と樹冠内光環境との関係を調べた。

2. 材料と方法

2.1. 材料

1994 年 3 月, 熊本県林業研究指導所構内苗畑に植栽された 8 年生スギ林分から任意の 1 個体を選び供試個体とした (樹高: 4.3m)。供試個体から前年中に成長の見られた 45 本の枝を任意に選び, さらにこれらの枝の 1 次枝当年成長部から分岐したシュートで 2 次枝および 3 次枝によって構成されるものを供試シュートとした。原則として供試シュートは 2 次枝の長さが 15~20cm のものを各枝から 1 本ずつ選んだが, 特に樹冠下部では 2 次枝の長さが 15cm に満たないものが多かったため複数のシュートを対象とした。

2.2. 樹冠内照度の測定方法

1994 年 3 月の曇天日に, 各供試シュートの着生位置における照度を照度計 (ミノルタデジタル照度計 T-1H) を用いて測定した。同時に開放下の照度を測定し, 相対照度 (*RLI*: Relative light intensity) を算出した。

2.3. 供試シュートの測定方法

照度測定の終了後, 供試シュートを採取し実験室に持ち帰った。

供試シュートの 2 次枝および 3 次枝の各先端部分では個々の針葉の発達が未熟であり形態的にも異質であったため, 全ての 2 次枝および 3 次枝の先端から 1 cm の部分を除去した。この先端を除去されたシュートについて, その全長を測定しシュート長 (*SL*; cm) とした。

次に針葉を木部および師部から分離した。このとき個々の針葉を破損しないよう注意した。分離された針葉をコピー機を用いて紙面に投影し, その投影画像から針葉数 (*N_n*) を数えた。次に紙面に投影された画像を OHP シートに複写した。同シートの投影画像面積を葉面積計 (Li-cor 社, LI-3000A) を用いて計測し針葉面積 (*A_n*; cm^2) とした。したがって本研究での針葉面積は針葉の表面積ではなく, その投影面積を表している。最後に針葉を 85 °C で 48 時間乾燥させ, その重量 (*W_n*; g) を求めた。

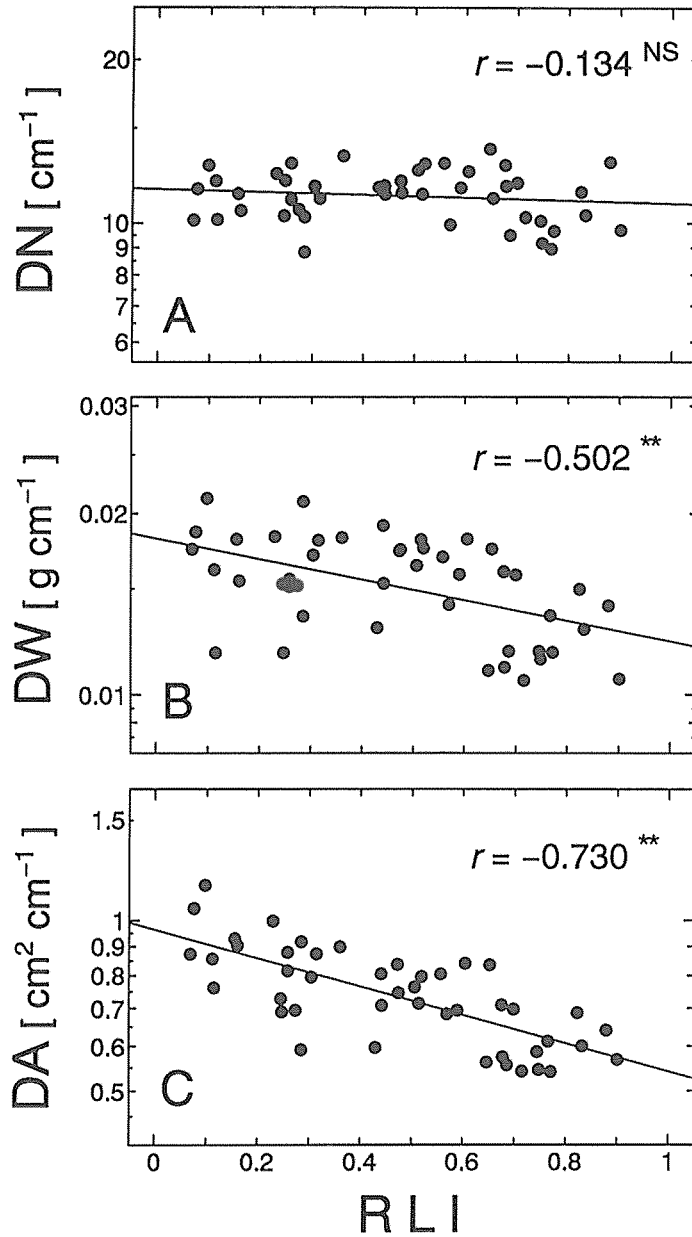


Fig. 1 Relationships between relative light intensity (*RLI*) and needle number per shoot length (*DN*, panel A), weight per shoot length (*DW*, panel B) and area per shoot length (*DA*, panel C) in log scale. Each regression line is expressed by equation 1, 2, and 3, respectively. r : correlation coefficient. ^{NS}: not statically significant at 5% level. ^{**}: statically significant at 1% level.

図1 針葉数密度 (*DN*) 針葉重量密度 (*DW*) および針葉面積密度 (*DA*) と相対照度 (*RLI*) との関係

各シュートについてシュート長あたりの針葉数 (Nn/SL), 針葉重量 (Wn/SL) および針葉面積 (An/SL) を算出し, それぞれ針葉数密度 ($DN; \text{cm}^{-1}$), 針葉重量密度 ($DW; \text{g} \cdot \text{cm}^{-1}$) および針葉面積密度 ($DA; \text{cm}^2 \cdot \text{cm}^{-1}$) と定義した. また各シュートについて針葉数あたりの針葉重量 (Wn/Nn) および針葉面積 (An/Nn) を算出し, 平均針葉重量 ($MW; \text{g}$) および平均針葉面積 ($MA; \text{cm}^2$) と定義した. さらに各シュートについて針葉重量あたりの針葉面積 (An/Wn) を算出し, 比針葉面積 ($SNA: \text{Specific Needle Area}; \text{cm}^2 \cdot \text{g}^{-1}$) と定義した.

3. 結 果

3.1. 相対照度と各針葉密度との関係

図1に針葉数密度 (DN), 針葉重量密度 (DW) および針葉面積密度 (DA) と相対照度 (RLI) との関係を示した. 相対照度の増加に対して針葉数密度はほぼ一定の値を示したが, 針葉重量密度および面積密度は減少した. それぞれの関係に最小二乗法を用いて次に示される指数関数をあてはめた.

$$DN = a_1 \exp(b_1 RLI) \quad (1).$$

$$DW = a_2 \exp(b_2 RLI) \quad (2).$$

$$DA = a_3 \exp(b_3 RLI) \quad (3).$$

このとき回帰定数である $a_1 [\text{cm}^{-1}]$, $a_2 [\text{g} \cdot \text{cm}^{-1}]$ および $a_3 [\text{cm}^2 \cdot \text{cm}^{-1}]$ はそれぞれの $RLI=0$ のときの値を表している. また b_1, b_2 および b_3 は相対照度に対する変化率を表現しており, 重量や面積の単位に依存しない無次元の値である. 各式の回帰定数, 変化率および相関係数を表1に示した. 相関係数は針葉数密度については5%水準で有意ではなかったが, 針葉重量および針葉面積密度については1%水準で有意であった.

表1 各式における回帰定数 (a), 回帰係数 (b) および相関係数 (r)
Table 1 Regression constants (a), regression coefficients (b) and correlation coefficients (r) of equations found in the text; $f = a \exp(b RLI)$.

equation number ; i	f_i	a_i	b_i	r_i
1	DN	11.535	-0.0612	-0.134 ^{NS}
2	DW	0.0182	-0.3907	-0.502**
3	DA	0.9625	-0.5763	-0.730**
4	MW	0.0015	-0.3294	-0.461**
5	MA	0.0834	-0.5152	-0.724**
6	SNA	52.931	-0.1857	-0.456**

^{NS} : not statistically significant at 5% level.

** : statistically significant at 1% level.

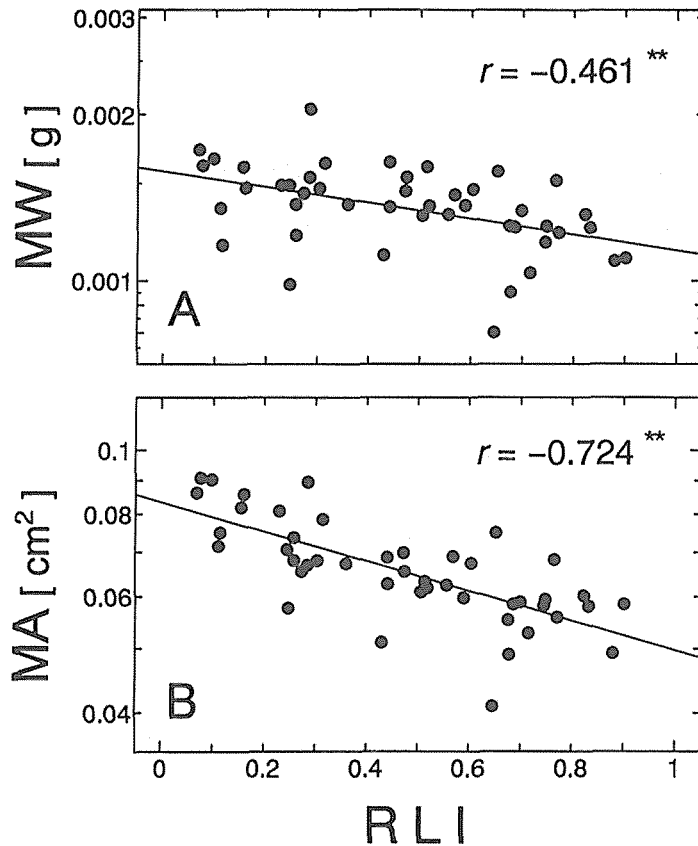


Fig. 2 Relationships between relative light intensity (*RLI*) and mean needle weight (*MW*, panel A) and area (*MA*, panel B) in log scale. Each regression line is expressed by equation 4 and 5 respectively.

r : correlation coefficient. ****** : statically significant at 1% level.

図2 平均針葉重量 (*MW*) および平均針葉面積 (*MA*) と相対照度 (*RLI*) との関係

3.2. 相対照度と平均針葉重量および平均針葉面積との関係

図2に相対照度と平均針葉重量および平均針葉面積との関係を示した。相対照度の増加に対していずれの値とも減少した。それぞれの関係に次の指数関数をあてはめた。

$$MW = a_4 \exp(b_4 RLI) \quad (4).$$

$$MA = a_5 \exp(b_5 RLI) \quad (5).$$

両式の回帰定数、変化率および相関係数を表1に示した。相関係数は平均針葉重量、平均針葉面積のいずれについても1%水準で有意であった。

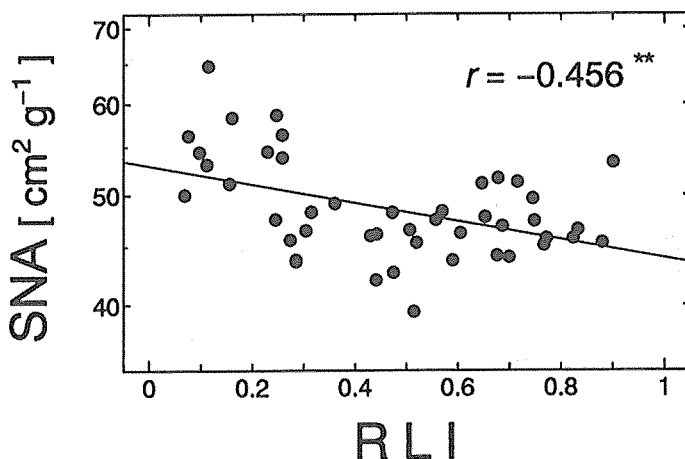


Fig. 3 Relationship between relative light intensity (*RLI*) and specific needle area (*SNA*). Regression line is expressed by equation 6.

r: correlation coefficient. **: statically significant at 1% level.

図3 比針葉面積 (*SNA*) と相対照度 (*RLI*) との関係

3.3. 相対照度と比針葉面積との関係

図3に比針葉面積と相対照度との関係を示した。比針葉面積は相対照度の増加に対して減少した。この関係に次の指数関数を当てはめた。

$$SNA = a_6 \exp(b_6 RLI) \quad (6).$$

回帰定数、変化率および相関係数を表1に示した。相関係数は1%水準で有意であった。

4. 考 察

4.1. 針葉重量密度および針葉面積密度

本研究において針葉数密度 (*DN*) は相対照度に対してほぼ一定の値を示した (図1A)。この値はシュートの伸長速度と針葉の分化速度とによって決定される。スギのシュートは伸長と同時に針葉が分化する成長様式を示し、ここでは針葉数密度が一定であることから両速度の比はほぼ一定に保たれていると考えられる。

一方、針葉重量密度 (*DW*) および針葉面積密度 (*DA*) は相対照度に対して有意な負の相関を示した (図1B, C)。すなわち相対照度が大きいほど、単位シュート長の針葉重量や針葉面積が小さくなるといえる。

ここで針葉重量密度および針葉面積密度について、それぞれ次式が成立する。

$$DW = DN \times MW \quad (7).$$

$$DA = DN \times MA \quad (8).$$

すなわち針葉重量密度は針葉数密度と平均針葉重量との積で、針葉面積密度は針葉数密度と平均針葉面積との積で表される。(1), (2), (4) および(7)式から、相対照度に対する針葉重量密度の変化率 (b2) について次式が成立する。

$$b2 = b1 + b4 \quad (9).$$

同様に(1), (3), (5) および(8)式から、相対照度に対する針葉面積密度の変化率; b3 について次式が成立する。

$$b3 = b1 + b5 \quad (10).$$

すなわち針葉重量密度または針葉面積密度の相対照度に対する変化率は、針葉数密度の変化率と平均針葉重量または平均針葉面積の変化率との和で表される。針葉重量密度の変化率 (b2) および針葉面積密度の変化率 (b3) に対して針葉数密度の変化率 (b1) は十分に小さいことから(表1), 針葉重量密度の変化率 (b2) は平均針葉重量の変化率 (b4) によって、また針葉面積密度の変化率 (b3) は平均針葉面積の変化率 (b5) によってほぼ決定されているといえる。すなわち針葉重量密度および針葉面積密度の相対照度に対する変化は個々の針葉のサイズの変化に起因していることを示している。

次に針葉面積密度の変動に着目すると 0.5 から 1.2 [$\text{cm}^2 \cdot \text{cm}^{-1}$]の範囲で変化していた。Katsuno and Hozumi (1988) は針葉面積密度が 0.7 から 1.8 [$\text{cm}^2 \cdot \text{cm}^{-1}$]の範囲で変動することを報告しているが、彼らの報告と比較して本研究で得られた値は最大、最小値とも小さく、変動の範囲も小さかった。この違いについては次の二つの理由が挙げられる。まず、彼らの示した針葉面積は針葉の表面積の半分と定義されているのに対し、本研究では投影面積を用いている。その分だけ本研究の針葉面積が過小に評価された可能性がある。次に両研究で用いられた材料の間に遺伝的な相違があった可能性がある。いくつかのスギ針葉の形態的特性について品種間で違いが認められているが(塚原, 1964; 宮島, 1989), 針葉面積密度もこのような遺伝的変異を伴う値である可能性がある。

4.2. 比針葉面積の相対照度に対する変化

一般に広葉樹では葉重量あたりの葉面積すなわち比葉面積 (SLA; Specific leaf area) は陰葉よりも陽葉で小さいことが知られており(桐田・穂積; 1969, Tadaki; 1970), 図3から判断されるように針葉樹のスギでも同様の傾向を示しているといえる。徐ら(1990)は広葉樹苗木を用いた被陰実験によって相対照度に対する当年葉の SLA の変化を調べ、その変化量が落葉樹と常緑樹で明らかに異なっていることを報告している。例えば相対照度 5% 区での SLA は 100% 区での SLA に対して、ケヤキでは約 4 倍、クヌギでは約 3 倍であるが、これに対しマテバシイやアラカシでは約 1.5 倍と小さい。本研究では相対照度の変化の範囲は約 90% から 5% であったが、これに対するスギ針葉の SNA の変化は 45 から 65 [$\text{cm}^2 \cdot \text{g}^{-1}$]と約 1.4 倍であり常緑広葉樹と類似していた。このことから SLA または SNA の相対照度に対する変化は、針葉樹と広葉樹との違いよりも、常緑樹と落葉樹との違いの方が大きいと考えられる。

4.3. 針葉面積の推定

Katsuno and Hozumi (1988) はスギの 5 cm のシュート断片について、その基部直径と針葉面積密度との間には相関が認められないことから針葉面積密度が一定であると結論した。しかし個々の針葉が形成から枯死までにその面積を変化させないとすると、シュート長あたりの針葉面積すなわち針葉面積密度も、その後のシュートの肥大成長に関わらず一定の値を保持すると考えられる。つまりシュートの直径とは無関係に針葉面積密度は形成時に決定された値を示すと考えられ、シュート直径は針葉面積密度を決定する要因ではないと考えられる。よって Katsuno and Hozumi (1988) の解析は単に針葉面積密度が肥大成長と関係ないことを確認しただけであり、針葉面積密度が環境によって変化せず常に一定になることを証明したわけではない。つまり Katsuno and Hozumi (1988) の報告と、針葉面積密度が光環境によって制御されるという本研究の結論とはなんら矛盾するものではない。

Katsuno and Hozumi (1990) は針葉面積密度を一定とみなし、その平均値 ($1.2 [\text{cm}^2 \cdot \text{cm}^{-1}]$) を用いて 25 年生スギ林分の LAI を $17.5 [\text{ha} \cdot \text{ha}^{-1}]$ と推定した。しかし本研究で示されたように、針葉面積密度は明らかに相対照度と負の相関関係にあった (図 1C)。したがって針葉面積密度の平均値を用いてシュートの針葉面積を推定した場合、高い相対照度下で発生したシュートについては過大評価を、低い相対照度下で発生したシュートについては過小評価を行うことになる。一般に高照度下では低照度下と比較して、より多くのシュートが形成されると考えられる。したがって Katsuno and Hozumi (1990) のように平均値を用いて林分の針葉面積を推定した場合、過大評価する可能性が高いと考えられる。

したがって針葉面積密度を用いて針葉面積をより正確に推定する場合、シュート形成時の光環境を知ることが重要となる。ところが樹冠内光環境は樹冠の発達とともに変化するため、シュート形成時すなわち過去の光環境を直接測定することは困難である。しかしながら杉林ら (未発表) は 1 次枝の当年伸長量が樹冠内光環境と密接な関係にあることを指摘しており、過去の年間伸長量から過去の光環境を類推することは比較的容易であると予想される。過去の光環境が明らかにされれば本研究で得られた関係式を用いて葉面積を推定することが可能となり、より精度の高い値が得られることになる。今後は実際に林分の針葉面積を実測すると同時に、これらの推定方法の有効性について議論したいと考えている。

謝 辞

本研究の遂行にあたって九州大学造林学教室の 杉林 稔之 氏には多大な協力をいただいた。また九州大学農学部演習林の 汰木 達郎 教授には葉面積計の使用を許可いただいた。同演習林の 岡野 哲郎 氏には同機の使用方法について丁寧な御指導をいただいた。ここに感謝する次第である。

引用文献

- 徐国林・二宮生夫・荻野和彦 (1990) : 数種の苗木の光環境による葉の形態変化. 日林論 101 : 361-362
- KATSUNO, M. and HOZUMI, K. (1988) : Relationship between specific leaf area of a *Cryptomeria japonica* foliage shoot segment and its diameter. Ecol. Res. 3 : 279-289
- KATSUNO, M. and HOZUMI, K. (1990) : Estimation of leaf area at the level of branch, tree and stand in *Cryptomeria japonica*. Ecol. Res. 5 : 93-109
- 桐田博充・穂積和夫 (1969) : 水俣照葉樹林の光合成速度の推定 I : 森林葉層の諸性質. JIBP-PT-水俣 43 : 16-35
- 宮島寛 (1989) : 九州のスギとヒノキ. 九州大学出版会, 福岡, pp.29-183
- MONSI, M. and SAEKI, T. (1953) : Über den Lichtfaktor in den Pflanzengesellschaften und seine Bedeutung für die Stoffproduktion. Jpn. J. Bot. 14 : 22-52
- TADAKI, Y. (1970) : Studies on the production structure of forest (XVIII) : Vertical change of specific leaf area in forest canopy. J. Jpn. For. Res. 52 : 263-268
- 只木良也・尾方信夫・長友安男 (1967) : 森林の生産構造に関する研究 X I : サシキスギと実生スギの 28 年生造林地の物質生産力. 林試報告 199 : 17 - 65
- 塚原初男 (1964) : スギの栄養系ニンジンバに関する造林学的研究. 九大演報 37 : 1-84
- 汰木達郎 (1964) : 林木の成長を支配する要因に関する解析的研究. 九大演報 37 : 85-178

(1994 年 11 月 7 日受付 ; 1994 年 12 月 19 日受理)

Summary

Needle number, weight and area per shoot length of current sugi (*Cryptomeria japonica* D. don) shoots were studied in association with the light conditions within the canopy.

Needle number per shoot length had little correlation ($r = -0.134$) with relative light intensity (RLI). On the other hand, needle weight and area per shoot length had strong negative correlation with RLI. These negative correlations were due to a decrease in mean needle weight and area as RLI increased, a phenomenon in many broad-leaf species.

Thus, the estimation of needle area of sugi tree and the stand is possible by measuring shoot length and by considering the change in needle area per shoot length with the change in light conditions.

Key words : *Cryptomeria japonica* D. don ; Current shoot ; Needle area per shoot length ; Light conditions within the canopy.