

樹木の個体発生にともなった樹形形成と個葉特性の変化

－ 熱帯性山地林から針交混交林まで －

生態環境科学専攻 地域生態系学講座

博士後期課程3年 塩寺さとみ (指導教官: 甲山隆司)

1. はじめに

低緯度地帯にみられる熱帯雨林は、一年を通して比較的高温多湿で太陽からの光の放射量も大きく、多くの植物種が同所的に生育しているという点で特徴づけられる。また、熱帯雨林においては、稚樹が成木よりも大きな葉をつけることは以前からよく知られた事実である。しかし、これまでに実測された例は少ない。Thomas (1995) はこの点に着目し、稚樹と成木とで個葉の大きさの比較を行い、高木種では稚樹の方が大きな葉をつけ、低木種ではその逆であることを示したが、その変化のメカニズムや樹木個体の樹冠内における位置づけについてまでは考察していない。樹木の成長にともなって、個葉の形質は樹木の形状にどのような影響を与えているのだろうか。また、熱帯性の常緑樹と冷温帯性の落葉広葉樹とでは、一年間で樹木が葉を維持している期間が大きく異なっており、このことから、全体としてつける葉の量、光合成効率、さらにはその葉を維持するための樹木の形状にまで影響があたえられている可能性がある。そこで、本研究では閉鎖林冠下の同一の環境に生育する常緑樹を用いて、特に個葉サイズに着目し、成長にともなった樹形形成との関係について考察する。その上で、さらに落葉広葉樹との比較を行っていく。

2. 調査方法

調査は、インドネシア西ジャワ州・ハリムン山国立公園 (2004年3月) と北海道大学苫小牧研究林 (2001年8月) で行った。ハリムン山国立公園は熱帯性山地林に属し、標高1,100–1,200 m、年降水量は4,000–6,000 mm であり、雨期と乾期の差が他の地域よりも小さいことから多様な植物が生育している。優占種は、*Altingia excelsa*, *Schima wallichii* である。一方、苫小牧研究林は落葉広葉樹林に属し、優占種は *Quercus crispula*, *Acer mono*, *Acer palmatum*, *Magnolia obovata* である。各調査地において、閉鎖林冠下で生育している実生から樹高3m までの優占稚樹を、ハリムン山国立公園では19種、苫小牧研究林では7種、各30個体ずつ選定した。それぞれの調査個体について、樹高、一割直径、樹冠面積・体積などアロメトリーの測定を行い、また、数枚の葉を採取して、個葉サイズ、重さなどの分析に用い、LMA (leaf mass per area) を計算した。さらに、ハリムン山国立公園の調査個体については全個葉数をカウントし、苫小牧研究林の樹木については Takahashi *et al.* (1999) より、回帰によって個体の総葉面積を推定した。

ハリムン山の樹木種については、葉のサイズによる分類を行った。成長にともなう変化をみるために、一割直径を独立変数として回帰を行い、それぞれの分類群について、樹冠の形状、個体の総葉面積との関係をみた。さらに、苫小牧研究林で調査した樹木種との比較を行った。

3. 結果

ハリムン山の樹木について、個葉のサイズによって分類を行って比較をした結果、葉のサイズごとに様々な特徴の違いが見られた。個葉サイズと個体の総葉面積とのあいだには、個葉の大きな種は少ない葉を、大きな種はたくさんの葉をもつという明確なトレードオフの関係が見られた（図1）。さらに、個体の平均個葉サイズと総数から全葉面積の計算を行った結果、全葉面積の合計は個葉の大きさ、樹木種によらず一割直径に比例しており、同じ直径の樹木が同じだけの葉を持っていることが示された（表1）。一方で個葉の質をあらわす SLA (leaf mass per area) は、ある特定の種において、葉の大きいもので薄い葉、小さいもので厚い葉を持つ傾向が見られたが、多くの種に共通した傾向ではなく、一般的なものとはいえない。

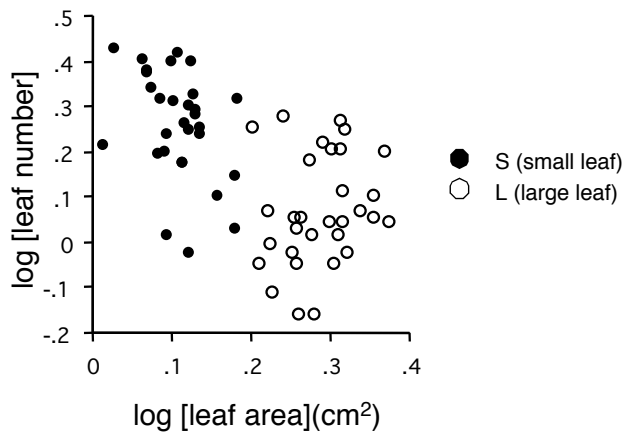


図1. 個葉サイズ個葉数との関係

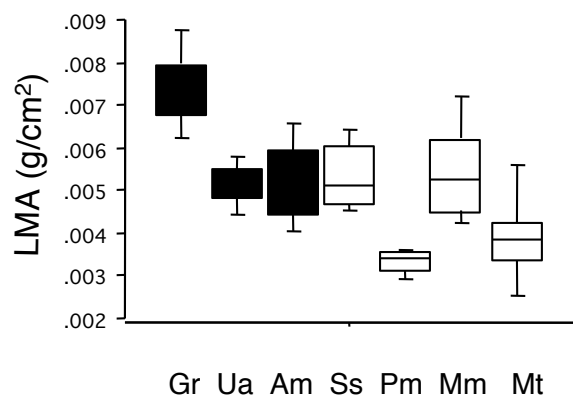


図2. LMAの比較

また、樹木の形状について比較すると、個葉の小さい種が成長の初期段階から分枝をはじめ、成長にともなってより枝数を増加させていくのに対し、個葉の大きなものは成長の初期には分枝をせずに幹に直接葉をつけ、ある程度の成長を完了した段階から分枝を始めるという傾向がみられた。一割直径にたいする樹高、樹間面積、樹間体積は、ほとんどの場合、回帰の傾きではなく切片に有為差が見られたことから、成長にともなった樹冠の大きさの増加割合には個葉の大きさによる違いはないといえるが、個葉の小さな種はサイズの小さなうちから常に個葉の大きな種よりも大きな樹冠をもち、葉をつける空間が広くとられていることが示された。また、樹冠内の葉の密度は個葉の小さな種で低いことから、これらの種では大きな樹冠内に葉をよりまばらにつける傾向があることが示唆された。

表1. 樹木の一割直径に対する個葉の性質とアロメトリーの変化 ($\log Y = a \log X + b$)

Y	X	leaf size	a	b	adjusted mean	r ²
H (cm)	D	S	1.00	2.18	2.129	0.77 Intercept***
		L	1.08	2.01	1.959	0.66
crown area (cm ²)		S	1.64	3.54	3.458	0.70 n.s.
		L	1.26	3.32	3.253	0.62
crown depth (cm)		S	0.88	1.79	1.748	0.53 Slope***
		L	1.43	1.50	1.432	0.51
crown volume (cm ³)		S	2.52	5.33	5.206	0.72 Intercept***
		L	2.68	4.81	4.865	0.65
total leaf area (cm ²)		S	1.61	3.22	3.20	0.67 n.s.
		L	1.49	3.11	3.09	0.61
leaf density of crown		S	-0.86	-2.10	-2.09	0.45 Intercept***
		L	-1.15	-1.70	-1.69	0.47

苦小牧研究林との比較においては、樹冠面積は常に苦小牧研究林の種の方が大きかったが、樹高、樹冠体積の増加割合においてはハリムン山の樹木で高いという結果が得られた。また、樹木個体の総葉面積は樹木の生育場所によらず一割直径によって厳密に規定されていることが示された (図4)。

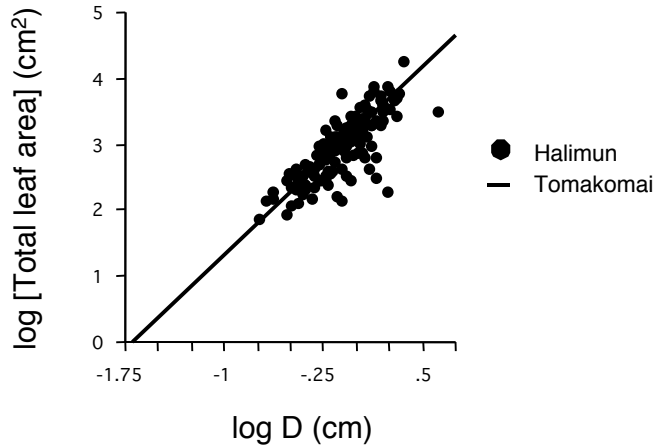


図4. ハリムン山と苦小牧研究林での樹木の個体総葉面積の比較

4 考察

以上の結果から、常緑樹、落葉広葉樹、また個葉の大きさに関係なく、樹木の一割直径によって、つけられる葉の量 (面積計算) が決定されていることが示された。このことから、個体の総葉面積が生態学的要因によるのではなく、生理学的な制限に従っていることが推察された。これは、これまでの研究結果と一致するものである。このような樹木種に共通の生理学的な限界のもとで、それぞれの種が変化させることが可能なパーツ (ここでは樹形の構造) を環境に適応させることによって生存しているということができよう。ハリムン山の樹木については、個葉の小さなものでより大きな樹冠をもつ傾向が見られた。しかし、樹冠内の葉の密度は低くおさえられていた。これらの種においては、広い空間に小さな葉を隙間なく敷き詰めることによって、より効率的に光を獲得できるようになっていると考えられる。一方で、個葉の大きな種は小さな空間を利用した密な樹冠構造をもっており、より機会的に光をとらえているのではないだろうか。ハリムン山と苦小牧研究林の樹木の比較においては、苦小牧研究林の樹木において、成長にともなってより樹冠面積を広げる傾向が見られたのに対し、ハリムン山の樹木については高さ成長へ比率が大きく、これは、熱帯雨林においては林冠内での垂直方向の光の変化が著しく、少しでも上にのびた方がより大きな光獲得の効果が得られるためだと考えられる。

	Halimun		Tomakomai
	S	L	
葉のサイズ	<		-
葉の枚数	>		-
葉の総面積合計	=		=
葉のサイズと枚数の間にtrade offあり			
樹高	>		> (増加割合)
樹冠面積	=		<
樹冠体積	>		> (増加割合)
一次枝数	>		-
樹冠内の葉の密度	<		>

参考文献

Aiba, S. and Kohyama, T. 1996. Tree species stratification in relation to allometry and demography in a warm-temperate rain forest. *Journal of Ecology* 84(2):207-218.

Thomas, S. C. and Ickes, K. 1995. Ontogenetic changes in leaf size in Malaysian rain forest trees. *Biotropica*. 27(4):427-434.

Takahashi, K. 1999. Stand biomass, net production and canopy structure in a secondary deciduous broad-leaved forest, Northern Japan. *Research bulletin of the Hokkaido university forests*. 56(1):70-85.

Simbolon, H. *et.al.* 1997. Plant Diversity in Gunung Halimun National Park, West Java Indonesia: inventorying activities. *Research and Conservation of Biodiversity in Indonesia. Biodiversity Conservation Project in Indonesia.*

2004 年度の研究発表

塩寺さとみ・甲山隆司. 冷温帯・熱帯性樹木の樹形形成と個葉特性. 拠点大学交流ワークショップ 東南アジアにおける土地管理と生物多様性 2004.

参考 調査値と調査対象種

Research site	Species	Family	Abbreviation	Tree size class
Halimun	<i>Strobilanthus cernua</i>	Acanthaceae	Sc	Shrub
	<i>Acer laurinum</i>	Aceraceae	Al	Tree
	<i>Garcinia rostrata</i>	Clusiaceae	Gr	Tree
	<i>Elaeocarpus glaber</i>	Elaeocarpaceae	Eg	Tree
	<i>Sloanea sigun</i>	Elaeocarpaceae	Ss	Tree
	<i>Antidesma montanum</i>	Euphorbiaceae	Am	Small tree
	<i>Macaranga tanarius</i>	Euphorbiaceae	Mt	Tree
	<i>Quercus argentata</i>	Fagaceae	Qa	Tree
	<i>Crptocarya</i> sp.	Lauraceae	C	Tree
	<i>Litsea</i> sp.	Lauraceae	L	Tree
	<i>Michelia montana</i>	Magnoliaceae	Mm	Tree
	<i>Clidemia hirta</i>	Melastomataceae	Ch	Shrub
	<i>Ficus vasculosa</i>	Moraceae	Fv	Tree
	<i>Ardisia zollingeri</i>	Myrsinaceae	Az	Tree
	<i>Psychotria malayana</i>	Rubiaceae	Pm	Small tree
	<i>Psychotria viridiflora</i>	Rubiaceae	Pv	Tree
	<i>Urophyllum arboreum</i>	Rubiaceae	Ua	Small tree
	<i>Urophyllum inodorus</i>	Rubiaceae	Ui	Small tree
	<i>Polyosma ilicifolia</i>	Saxifragaceae	Pi	Tree
	<i>Schima wallichii</i>	Theaceae	Sw	Tree
Tomakomai	<i>Acer mono</i>	Aceraceae	Ac	Tree
	<i>Acer palmatum</i> var. <i>amoenum</i>	Aceraceae	Ap	Tree
	<i>Carpinus cordata</i> Blume	Betulaceae	Cac	Tree
	<i>Quercus crispula</i>	Fagaceae	Qc	Tree
	<i>Sorbus alnifolia</i>	Rosaceae	Sa	Tree
	<i>Tilia japonica</i>	Tiliaceae	Tj	Tree
	<i>Ulmus davidiana</i> var. <i>japonica</i>	Ulmaceae	Ud	Tree