

カラマツ不成績造林地に侵入した 落葉広葉樹稚樹の環境応答に関する研究

学位論文内容の要旨

1. 北海道にはカラマツ人工林に不成績造林地が散見され、そこには落葉広葉樹稚樹の侵入が見られる。多様な価値を持つ広葉樹資源の育成と高い公益的機能を持つ森林への期待の高まりから、カラマツ林に侵入した落葉広葉樹稚樹の育成が求められている。カラマツのシュートと林分の構造から、林床の光環境は多種の混交した落葉広葉樹林より均質である。そこで、本研究ではカラマツ林に侵入した、落葉広葉樹稚樹の育成方法の基礎になる生理生態学的特性を解明することを目的とした。そして、現在広く採用されている冬山造材法に伴う林床環境の急激な変化が、前生稚樹の生理生態的機能に与える影響を、葉の形態と光合成機能を中心に調査し評価することで、その造材法の意義付けを試みた。これらの研究結果から、カラマツ不成績造林地に侵入した貴重な有用樹資源である落葉広葉樹稚樹の育成技術を高度化するための基礎的情報を提供した。

2. カラマツ林床に見られた主要樹種の中で葉の生物季節に特徴のある 4 樹種を研究対象にした。上層木の出葉に先駆けて開葉するシウリザクラ、上層木の落葉後に開葉し霜害で枯死するまで緑葉を保持するサワシバ、この 2 樹種に比べ開葉が遅く落葉の早いホオノキ、前述の 3 種の間期的特徴を示すミズナラである。これらの葉の生物季節の特徴は、光合成能力と正の相関を持つ窒素の利用特性にも反映されると考えた。すなわち着葉期間の短いホオノキは高い光合成速度と窒素利用効率を示し、これに対してシウリザクラとサワシバは低いと予想した。これら 4 樹種について、光飽和の光合成速度(最大光合成速度; P_{sat})と比葉面積、クロロフィル量、窒素含有量の季節変化、そして落葉時の窒素の再移動率を 1999 年から 2001 年までの 3 年間追跡した。その結果、 P_{sat} はサワシバとシウリザクラが生育期を通じてほぼ一定の低い値を維持したのに対し、ホオノキは夏期に向かい急激に上昇した後、速やかに低下した。ミズナラは夏季以降も高い値を維持した。窒素利用効率はホオノキ>ミズナラ>サワシバ>シウリザクラの順になった。窒素の再移動量はホオノキ>ミズナラ>シウリザクラ>サワシバの順であった。 P_{sat} と葉の窒素含有量には樹種ごとに正の相関が見られたが、その年次間差が大きかった。 P_{sat} に年次間差が生じた原因を気象データや比葉面積の季節変化、光・ CO_2 飽和時の光合成速度と窒素含有量の関係などから考察した。その結果、年次間での葉の構造の変化が大きく影響していることが示唆された。

3. 最大光合成速度の年次間差が生じる原因として、開葉時期の乾燥による葉の構造の変化が考えられた。そこで 13 リットル鉢に植えた、これら 4 樹種をガラス室内で降雨を遮断して栽培し、開葉時期から 2 週間に一度ポット当たり約 200ml 灌水する乾燥処理を行い、その影響を評価した。対照区は 3 日に一度約 200ml の灌水を施した。乾燥処理区では葉の比葉面積が低下し、その結果、

単位面積あたりの窒素含有量が増え $Psat$ も高かった。これらの結果から、林内での $Psat$ の年次変動を引き起こしたのは、開葉時期の乾燥により比葉面積の小さい葉が形成されたことが要因と推察された。

4. 苫小牧研究林の49年生カラマツ人工林において冬山造材を想定した伐採を行い、林内の気象環境の変化と落葉広葉樹4樹種稚樹の葉の構造と機能面の応答について2001~2003年の3年間調査した。相対光量子束密度は伐採前の林冠閉鎖時に約10%であったが、伐採後は約50%に好転した。土壌の含水率は、対照区に比べ伐採区で開葉時期には高かったが、6~7月に低下した。この原因は侵入した草本種の蒸散による持ち去りと推察された。 CO_2 濃度は日中、樹冠内で320ppm、林床では380ppm、夜間林床では560ppm付近に達したが、伐採後、特に日中の CO_2 濃度は林床付近まで約340ppmに低下した。

伐採と併せ、落葉落枝と窒素酸化物による林内への窒素流入量を想定した窒素付加実験を行い、4樹種の環境応答能を検討した。ホオノキとミズナラの2樹種で伐採後2年目に、伐採区と伐採+施肥区では、 $Psat$ の有意な増加が見られた。しかし、サワシバとシウリザクラでは伐採区で $Psat$ が増加したが、処理後1年目と2年目で有意差はなかった。葉の窒素含有量の増加はシウリザクラとサワシバの林床+施肥区を除いて、伐採後1年目には明瞭な傾向は無かった。伐採後2年目には、ホオノキとミズナラの伐採+施肥区で窒素含有量の増加が見られた。強光の利用に有効な柵状組織の伸長は、伐採後1年目からホオノキとミズナラで見られ、伐採区と伐採+施肥区で有意な伸長が見られた。シウリザクラとサワシバでは柵状組織の有意な伸長は見られなかった。これらに対して、比葉面積の低下は1年目から4樹種ともに伐採区で見られた。ホオノキとミズナラでは伐採+施肥区で1年目から柵状組織の伸長が見られ、2年目以降には葉の窒素含有量も増加した。このことから窒素付加は伐採後の環境への応答を促進する働きがあると考えられた。また、ホオノキとミズナラの高い $Psat$ は柵状組織の伸長と対応していたことから、葉の構造変化による単位面積当たりの光合成系器官の増加や、 CO_2 の拡散効率増加が $Psat$ の増加に有効であることがわかった。一方、シウリザクラやサワシバでは、個葉レベルの変化が小さく伐採後の環境に対する応答能の小さいことが示唆された。

5. 林内における高 CO_2 環境への順化を検討するため高80日間の CO_2 処理をした材料では、カルボキシレーション効率とRuBP再生産速度の低下が見られたが、その程度はホオノキとミズナラで大きくシウリザクラとサワシバで小さかった。気孔制限(stomatal limitation)は高 CO_2 に長期間順化させた材料で大きく、特に、ホオノキとミズナラで顕著であった。また、林床区と伐採区に生育する材料についても同様の測定を行なったところ、4樹種とも伐採区の材料でカルボキシレーション効率とRuBP再生産速度は高くなり、特にホオノキとミズナラで差は大きかった。また気孔制限は伐採区のサワシバで最も高くなった。高 CO_2 環境に順化した材料では光合成能力が低下する負の制御が見られた。また、サワシバでは伐採後の環境への応答能力が小さかったが、一因として大きな気孔制限が考えられる。

6. 以上の結果から、カラマツ不成績造林地に侵入した落葉広葉樹稚樹の育成を考える際には、樹種の遷移上の特徴や開葉パターンの特徴に配慮する必要があると示唆された。すなわち、ギャップに生育するホオノキやミズナラの育成には、一定以上の養分が土壌中に存在すれば、上層木の冬山造材を行なうことで、遅くとも伐採2年目以降には光合成速度が増加して成長が改善される。これに対して遷移後期種のシウリザクラやサワシバでは、上層木の開葉前と落葉後の光環境を効率よく利用していた。また、伐採後2年目でも $Psat$ の明瞭な増加は見られなかった。従って、伐

採後 1 年目から特に機能面からの順化が見られた侵入落葉広葉樹稚樹の育成を効率よく行うには、開葉前の光環境を改善できる現行の冬山造材が、積雪地では稚樹の保護にもつながることから一定の成果を期待できる方法と結論付けた。

学位論文審査の要旨

主査	教授	小池孝良
副査	教授	笹賀一郎
副査	教授	佐藤冬樹
副査	助教授	平野高司
副査	助教授	日浦勉

学位論文題名

カラマツ不成績造林地に侵入した 落葉広葉樹稚樹の環境応答に関する研究

本研究は 105 ページの和文論文で、引用文献 122 編を含み、6 章で構成されている。他に参考論文 17 編が添えられている。

北海道にはカラマツ人工林に不成績造林地が散見され、そこには落葉広葉樹稚樹の侵入が見られる。多様な価値を持つ広葉樹資源の育成と高い公益的機能を持つ森林への期待の高まりから、侵入した落葉広葉樹稚樹の育成が求められている。そこで本研究では、これらの稚樹の光と窒素利用特性を解明することを目的とした。まず、稚樹の季節的な光利用特性について評価し、ついでカラマツの伐採による林床環境の急激な変化に対する落葉広葉樹稚樹の環境応答能力を、葉の形態と光合成機能を中心に評価した。

カラマツ林床に見られた稚樹の中で葉の生物季節に特徴のある 4 樹種を研究対象とした。上層木の出葉に先駆けて開葉するシウリザクラ、上層木の落葉後、霜害で枯死するまで緑葉を保持するサワシバ、この 2 樹種に比べ開葉が遅く落葉の早いホオノキ、前述の 3 種の中間的特徴を示すミズナラである。これら 4 樹種について、光飽和の光合成速度 (P_{sat}) と比葉面積 (SLA)、クロロフィル量、窒素含有量の季節変化、そして落葉時の窒素の再移動率を 1999 年から 2001 年までの 3 年間追跡した。その結果、ホオノキは高い P_{sat} と窒素利用効率で着葉期間を補償するのに対して、シウリザクラ、サワシバの P_{sat} は低く、長い着葉期間が成長に重要であった。ミズナラはこれらの中間的な性質を示した。 P_{sat} には年次間差が見られ、その原因として開葉時の乾燥による葉の形態と窒素含量の違いが大きく影響していることが示唆された。

P_{sat} の年次間差が生じる原因について、4 樹種の鉢植え材料を用いてガラス室内で灌水量を調節し、開葉時の乾燥が葉の形態と光合成能力に与える影響を

評価した。乾燥処理を行った個体では葉の SLA が低下し、その結果、単位面積当たりの窒素含有量が増え P_{sat} も高くなった。これらの結果から、稚樹の P_{sat} の年次変動を引き起こしたのは、開葉時期の乾燥により比葉面積の小さい葉が形成されたことが主な要因と推察された。

カラマツ林に侵入した落葉広葉樹稚樹の環境応答能力を、冬山造材を想定した伐採による光環境の改変と窒素降下物を想定した施肥を組み合わせた操作実験から明らかにした。伐採+施肥区、伐採区、林床+施肥区、対照として林床区の4処理区を設け、2002から2003年の2年間調査した。伐採後1年目からホオノキを除いた3樹種で伐採の効果が見られ、伐採区、伐採+施肥区で P_{sat} が増加した。さらに、伐採後2年目には、ホオノキとミズナラの2樹種で、1年目に比べて P_{sat} の有意な増加が見られた。しかし、サワシバとシウリザクラでは、1年目と2年目で P_{sat} の有意な増加は見られなかった。 P_{sat} は葉の窒素含有量よりも SLA とよく対応していた。そこで葉の解剖特性に注目し、強光の利用に有効な柵状組織の伸長について観察した。ホオノキとミズナラにおいて伐採区で伐採後2年目に大きな伸長が見られたが、シウリザクラとサワシバは伐採区では柵状組織の有意な伸長はなかった。これらのことから、ホオノキとミズナラの高い P_{sat} は、葉の構造変化による単位面積当たりの光合成系器官の増加や、 CO_2 の拡散効率の増加が主因であることがわかった。一方、シウリザクラやサワシバでは、個葉の変化が小さく、伐採後の環境変化に対する応答能が小さいことが示唆された。

林内における CO_2 環境への順化を検討するため、林床区と伐採区に生育する材料と高 CO_2 (720ppm) に80日間順化させた材料で CO_2 濃度と光合成特性の関係を調べた。4樹種とも伐採区でカルボキシレーション効率と RuBP 再生産速度は高くなり、特にホオノキとミズナラで差が大きかった。また、気孔制限率は伐採区で最高であった。高 CO_2 環境に順化した材料では、 CO_2 ・光飽和時の光合成速度が低下する負の制御が見られた。

以上の結果から、カラマツ不成績造林地に侵入した落葉広葉樹稚樹の育成には、樹種の開葉パターンの特徴に配慮する必要があることが示唆された。すなわち、ギャップ依存種のホオノキや遷移中後期種のミズナラの育成には、冬山造材を行うことで伐採2年目以降には P_{sat} が増加し成長が改善される。これに対して、遷移後期種のシウリザクラやサワシバでは、伐採後2年目にも P_{sat} の明瞭な増加はないが、伐採に対する環境応答は小さかった。以上のことから、侵入した落葉広葉樹稚樹の開葉前から光環境を大きく改善できる現行の冬山造材は、一定の成果を期待できる方法と考えられる。

これらの成果は、不成績造林地を改良するための基礎情報を提供する内容である。よって審査員一同は、北岡 哲が博士(農学)の学位を受けるに十分な資格を有するものと認めた。