

コナラ二次林林床の光環境の季節変化

倉地 奈保子・薬師寺 芳好・宮浦 富保

1. はじめに

近年、都市と深山の中間に位置し、古くは生活資源を得るため日常的に用いられていた里山林が再評価されている。里山林と呼ばれている森林は、かつて人の手が日常的に入り、森林資源等が利用されてきたが、戦後、生活の変化とともに、人が入らなくなり放置されている森林が多い。人の手が入ることによって、ある状態に保たれていた林分は、現在どのような林分状況になっているのか、また今後どのように変化するのかは、今後の利用形態等を考える上で重要である。

天津市の龍谷大学瀬田キャンパスに隣接する、通称「龍谷の森」もかつてのようには人の手が日常的に入らなくなった状態の森林で、コナラを中心とした二次林が多く存在する。このような状態にある二次林の一部で、林分構造、炭素の動態等を評価するため、調査プロットが設定されている。本研究ではこの二次林で、森林構造と炭素収支に大きな影響を与えると考えられる光環境の基礎データを得るため、林床における相対的な光環境の二次元分布を、葉の展開時期から落葉期にわたり調査した。またこの調査区では高木層のコナラが胸高断面積合計で大きな割合を占めているので（宮浦、未発表）、光環境に影響を及ぼすと考えられるコナラ葉の成長もあわせて測定し、光環境と葉の成長の相互影響を解析した。

2. 材料と方法

2. 1 調査プロットの位置と林分概要

本研究は、滋賀県大津市瀬田大江町の龍谷大学瀬田キャンパスに隣接する、通称「龍谷の森」（図1）のコナラ（*Quercus serrata* Thumb.）二次林で行った。龍谷の森は、



図1.「龍谷の森」の地図

北緯45° 58'、東経135° 56'に位置し、標高は約140～170mである。龍谷の森は滋賀県の南部に位置し、温暖な太平洋型の気候を示しており、一般的に夏は蒸し暑く、冬は乾燥し晴天の日が続く。大津気象観測所（標高86m）によれば、夏（8月）の平均気温26.9℃、冬（2月）の平均気温4.0℃、年間降水量1576.5mm、年平均気温14.8℃であり、暖温帯・常緑広葉樹林帯に属する。龍谷大学総合運動施設整備事業に係る環境影響評価のうち現況調査結果報告書（平成11年10月）によれば、龍谷の森の地質は主に古琵琶湖層群から構成され、全般に砂礫層からなる。

「龍谷の森」内の森林観測タワー近くのコナラ二次林（図1の★の地点）に調査プロット（20m×30m）が設けてある。このコナラ二次林において、林外の光環境に対する相対値として、林床の光環境の二次元分布を測定した。またコナラの葉の成長は、森林

観測タワー付近のコナラで行った。

調査を行ったコナラ二次林のプロットはコナラが優占する落葉広葉樹林で、高木層にはコナラ以外にアカマツがわずかに見られる。胸高断面積合計ではコナラが約7割を占めている。垂高木層には、ソヨゴ、ウワミズザクラ、アラカシ、ネジキが見られる。低木層には、ヒサカキ、サカキ、コバノミツバツツジ、アセビ、タカノツメなどが見られ、常緑広葉樹が目立つ。

2. 2 光環境の測定

光環境の測定はアントラセン法 (Dore 1958、真部他1969、Hagihara et.al. 1982、萩原他 1985、Kurachi & Hagihara 1994) で行った。この方法はアントラセン ($C_{14}H_{10}$) の光化学反応を利用して受光量を測定する方法である。以下にアントラセン法の概要を説明する。

アントラセン ($C_{14}H_{10}$) は芳香族の三環式縮合環炭化水素であり、アルコールに可溶である。紫外線により、アルコールに不溶なジアントラセン ($(C_{14}H_{10})_2$) に変化する。アントラセンをエチルアルコールに溶解させ、露光させた場合、エチルアルコール中のアントラセン濃度は減少し、残ったアントラセンの濃度と受けた積算光量子 (PFD) の間には、以下の関係が成り立つ (萩原他1985)。

$$I = (\ln C_i - \ln C) / k$$

① C : アントラセン濃度 [$g \cdot l^{-1}$]

C_i : アントラセン初期濃度 [$g \cdot l^{-1}$]

I : 積算PFD [$E \cdot h$]

k : 係数 [$E^{-1} \cdot h^{-1}$]

光環境を光量子量 (以下PFDとする) として評価した場合、林外のアントラセン溶液が受けた積算PFD (I_0) に対する林内のアントラセン溶液の受けた積算PFD (I_z) の値、すなわち相対PFD、 I_R は、

$$I_R = I_z / I_0$$

② I_R : 林内の相対PFD [$E \cdot h \cdot E^{-1} \cdot h^{-1}$]

I_0 : 林外積算PFD [$E \cdot h$]

I_z : 林内積算PFD [$E \cdot h$]

とあらわされ、アントラセン法を利用した場合、①式から、林内の相対PFD、 I_R は、

$$I_R = (\ln C_i - \ln C_z) / (\ln C_i - \ln C_0) \quad ③$$

C_0 : 林外に設置したアントラセン溶液の濃度
 C_z : 林内に設置したアントラセン溶液の濃度
 C_i : 使用溶液の初期濃度(コントロールの濃度)

となる。林内、林外に設置したエチルアルコール中のアントラセンの濃度を測定することにより、相対PFDを計算することができる。ただし、 C_i はコントロール溶液のアントラセン濃度とした。

アントラセンエチルアルコール溶液の吸光度 D と溶液の濃度 C との間には、

$$D = \varepsilon C \quad ④$$

D : 吸光度
 C : 溶液濃度 [$\text{g} \cdot \text{l}^{-1}$]
 ε : 係数 [$\text{l} \cdot \text{g}^{-1}$]

のように比例関係が成立する。波長356.8nmで吸光度を測定した場合、係数 $\varepsilon = 4.407 \times 10^{-2} \text{ [l} \cdot \text{g}^{-1}]$ となる(萩原他1985)。したがって、④式を③式に代入すれば、

$$I_R = (\ln D_i - \ln D_z) / (\ln D_i - \ln D_0) \quad ⑤$$

D_z : 林内に設置したアントラセン溶液の吸光度
 D_0 : 林外に設置したアントラセン溶液の吸光度
 D_i : コントロールのアントラセン溶液の吸光度

となり、林外、林内、及びコントロールのそれぞれのアントラセン溶液の吸光度を測定することにより、相対PFDを求めることができる。

本研究では、バイエル瓶を正立状態ではなく、倒立状態に設置したため以前の研究より多くの紫外線を浴び、タワー最上段(地上高25m)(この地点を I_0 とする)の溶液中のアントラセンが全て反応し、許容範囲を超えてしまう場合があった。そこで実験開始時は林外 I_0 としてタワー最上段に設置したアントラセン溶液の濃度を計算に用いたが、6月6日以降の測定は、林冠によりある程度遮光されるタワー中段(地上高10.5m)にも測定点を設け(この地点を $\text{sub } I_0$ とする)、この地点の光環境に対する林床の光環境の相対値を計算した。そしてタワー最上段(I_0)及び、タワー中段($\text{sub } I_0$)に光量子量センサー(LI-COR, LI-190SA)を設置し、この2点の光量子量(PFD)の比率を測定した。6月以降のコナラ林床の I_0 に対する相対PFDは、アントラセン法での $\text{sub } I_0$ に対する相対値に、光量子量センサーを用いた $\text{sub } I_0$ と I_0 の比率をかけて算出した。

エタノールにアントラセンを溶かしたアントラセン溶液をバイエル瓶(日電理化硝子スクリーバイアルS-1、外径15mm、高さ45mm、ポリエチレン製中栓)に4mlす

つ入れて使用した。溶液濃度は測定時期により異なり、 $2\sim 21\text{mg}\cdot\text{l}^{-1}$ の範囲であった。林床が明るい場合は感度は低いが限界露光量の大きい薄い溶液を、林内が暗くなった夏季には感度の高い濃い溶液を用いた。測定日と使用した溶液濃度を表1に示す。

表1 測定日とアントラセン溶液の初期濃度

設置日	回収日	アントラセン溶液の 初期濃度 $[\text{mg}\cdot\text{l}^{-1}]$
2006. 4 .24	2006. 4 .25	2.13
2006. 5 .11	2006. 5 .12	2.10
2006. 6 . 6	2006. 6 . 7	2.52
2006. 7 . 3	2006. 7 . 4	14.25
2006. 7 .26	2006. 7 .27	15.18
2006. 8 .30	2006. 8 .31	18.79
2006.10.12	2006.10.13	21.06
2006.11.13	2006.11.14	6.67
2006.12.18	2006.12.19	5.08
2007. 1 .11	2007. 1 .12	5.31

コナラ林内では $2\text{m}\times 3\text{m}$ 間隔の格子点に、たて10本、横10本、合計100本の棒を立て、その先にスポンジ製の瓶固定具を差し込み、その瓶固定具にアントラセン溶液を入れた瓶をキャップを下にしてキャップ部のみを差し込んだ（図2）。バイエル瓶の地上高は約1.5 mであった。一方、林外の光環境を測定するために、タワー最上段（ I_0 ）、林冠中段（sub I_0 ）にも林内と同じ棒にアントラセン溶液の入ったバイエル瓶を同じくスポンジ製の瓶固定具を使用して10本ずつ設置した（図3）。6月以降は I_0 とsub I_0 の位置に光量子センサーを設置した（図3）。さらに林内にコントロールとして、溶液の入れたバイエル瓶を光が入らない金属製の箱にいれて置いた。



図2. コナラ林床のバイエル瓶の設置

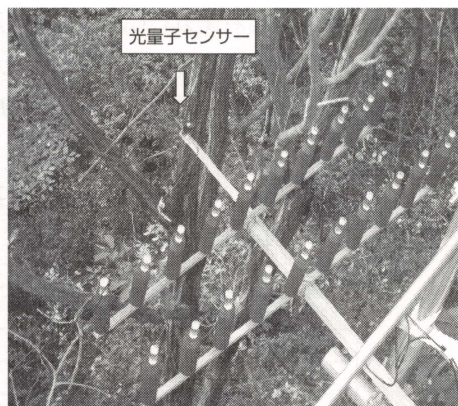


図3. 林冠途中(sub I_0)の瓶の設置

バイエル瓶は約1日林内に放置し、回収後、実験室の光の当たらない場所で約24時間以上静置し、ジアントラセンが沈殿するのを待った。その後、分光光度計（BECKMAN、DU520）を用いて溶液の吸光度を波長356.8nmで測定した。測定した吸光度から式⑤を用いて相対光子量子量（PFD）を計算した。ただし、6月以降は、林外の溶液の吸光度 D_0 の代わりにsub I_0 の溶液の吸光度 D_s を用いてsub I_0 に対する相対PFDを計算し、その値にアントラセンでの測定とほぼ同時に光子量子センサーで測定したsub I_0 位置の積算PFD/ I_0 位置の積算PFDの比をかけて、最終的に相対PFD、 I_R を計算した。

相対PFDの測定は表1に示すように、2006年の4月下旬から落葉後の2007年1月まで、約1ヶ月ごとに行った。

2. 3 コナラの葉の成長に関する測定

光環境の測定期間中、コナラの葉の成長を測定した。林冠内の比較的上部（地上高15.5m）と下部（地上高12.3m）で、定点観測用にコナラシュートにしるしをつけ、そのシュートに着生する小枝の長さ、着生している葉の大きさを非破壊的に測定した。それぞれの高所で観測したシュートは小枝3本を有し、5月時点でのシュートには28枚、下のシュートには23枚の葉が着生しており、それらの葉の葉柄をのぞいた長さ、幅

を定期的に測定した。

また、それぞれの高さの定点観測シュートの周辺で葉を採取し持ち帰った。持ち帰った葉の枚数は、落葉時期を除き、上の地点では10～20枚、下地点では7～15枚であった。持ち帰った葉は葉柄を除いた長さ、幅、および葉面積計（LI-COR、LI-3000A、LI-3050AP）を用いて葉面積を測定し、80℃、24時間以上乾燥後、乾重を測定した。

採取した葉面積と乾重から単位乾重当たりの葉面積（SLA）を計算した。また採取した葉の長さ、幅の積と葉面積の関係（穂積他 1962）から、林内観測点で非破壊的に測定した葉の長さ、幅を用いて観測シュートの葉面積を推定した。さらに上下2か所の観測シュートの近くに、光量子センサー（LI-COR、LI-190SA）をとりつけ、葉の光環境を連続測定した。

葉の成長の測定は2006年5月から12月まで行った。5月は葉の成長が著しい時期なので、2回行った。それ以外は林床の光環境の測定と合わせて行った。

3. 結果と考察

3. 1 コナラ林床の相対光量子量（PFD）

コナラ林内における相対PFDの測定点の位置を図4に示す。また4月から12月の林床の測定点における相対PFDを黒丸の大きさ（表2）で表した結果を図5に示す。

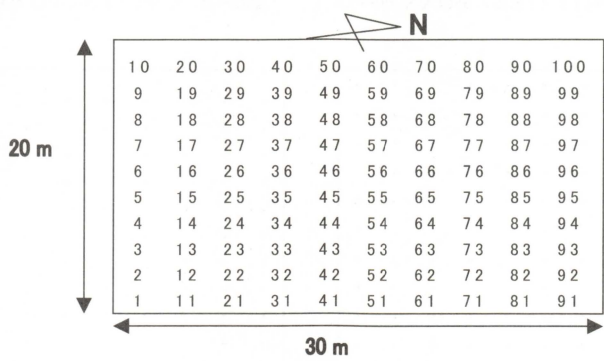


図4. コナラ林内の測定点の位置
四角は調査プロットを、四角の中の数字は測定点とその番号を示す。

表2. 黒丸の大きさと相対PFD

大きさ	相対 PFD
・	0～0.05
・	0.05～0.10
●	0.10～0.15
●	0.15～0.20
●	0.20～0.30
●	0.30～1.00

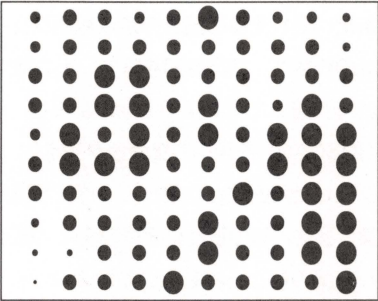


図5-1. 4月24-25日における相対PFD

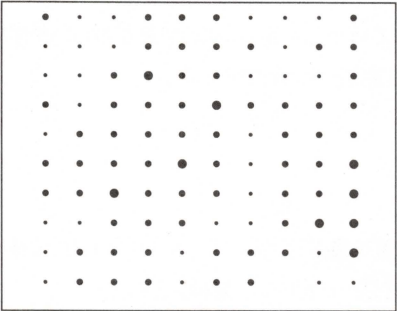


図5-2. 5月11-12日における相対PFD

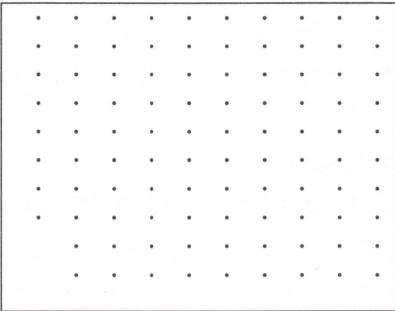


図5-3. 6月6-7日における相対PFD

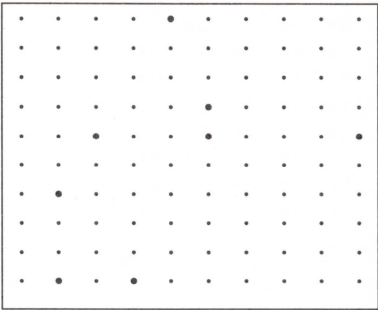


図5-4. 7月3-4日における相対PFD

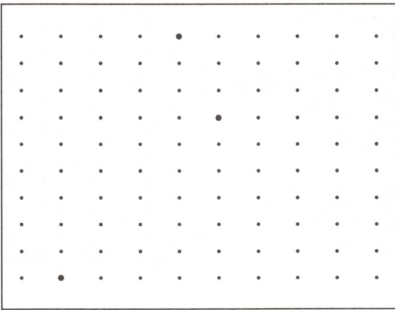


図5-5. 7月26-27日における相対PFD

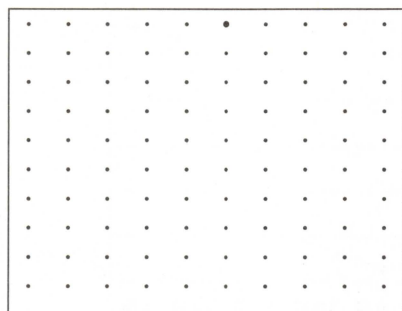


図5-6. 8月30-31日における相対PFD

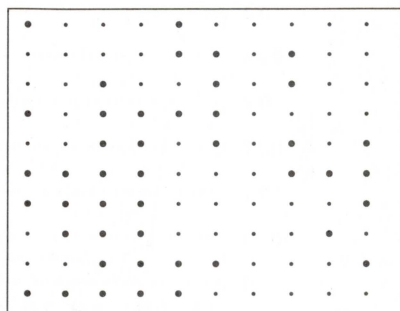


図5-7. 10月12-13日における相対PFD

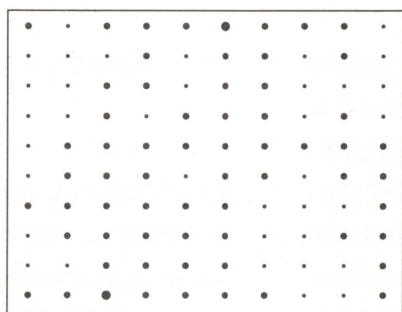


図5-8. 11月13-14日における相対PFD

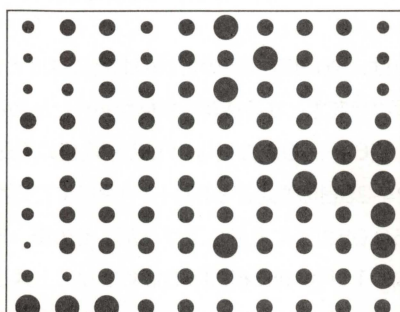


図5-9. 12月18-19日における相対PFD

図5に示すように、4月24-25日には林床では相対PFDが0.3を超える点が多くあったが、5月11-12日には林内は急激に暗くなった。6月から10月までは暗いまま安定し、大きな変化は見られなかった。11月から12月の落葉時期にかけ、再び林内は明るくなり、相対PFDが0.3を超える点があられた。また、4月24-25日と12月18-19日を比較すると、地点No.91~96は両時期とも明るく、No.99、100は両時期とも暗いなど、葉の成長前と落葉後で光環境が共通する地点がいくつか見られた。一方、地点No.1のように4月には暗かったが、12月に相対PFDが大きく上昇した地点も見られた。これは測定期間中にこの地点の南側で倒木が観察されたことから、このことが影響したと考えられる。地点No.11,21でも同じ倒木の影響を若干受けたと考えられる。また、地点No.2,3は葉の展開前から落葉後も含め、1年を通して他の場所に比べ暗かった。この付近では低木のヒサカキがみられた。No.92~95は夏季を除いて比較的明るかった。こ

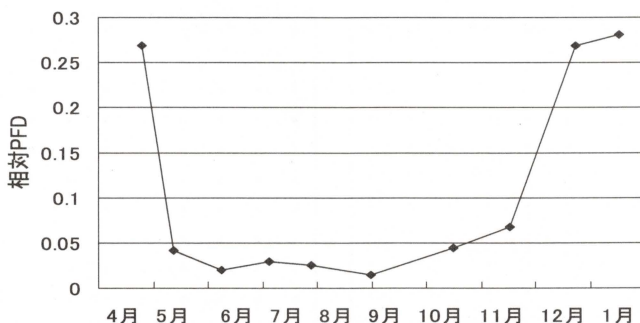


図6. 林床の100点の平均相対PFD[%]の季節変化

図中の縦線は95%信頼区間を示す。

れは、No.92～95の付近の北側にはほとんど高木がなく開けており、南側もウワミズザクラを主とする落葉広葉樹があったためと考えられる。

図6に100点の相対PFDの平均値の季節変化を示す。図5でも見られたように、4月24-25日の測定から5月11-12日までのわずか2週間で、平均相対PFDは0.25以上から0.05以下に急激に下がった。その後、8月の測定までは暗い状態で安定し、10月中旬、11月中旬に相対PFDはわずかに上昇し、12月18-19日には急激に上昇した。相対PFDが急激に上昇した時期と林内で得られたリターフォール量が増加した時期（宮浦未発表）とは一致していた。このコナラ二次林では平均相対PFDは冬季には0.25～0.3、夏季には0.02～0.03程度であることがわかった。

3.2 コナラの葉の成長

タワーの地上高15.5m地点（上）と12.3m地点（下）の、定点観測シュート付近から持ち帰ったコナラ葉サンプルにおいて、葉の（葉柄を除いた）長さ（ l ）と幅（ w ）の積と測定した葉面積（ s ）の関係は、どの時期においても図7に示し

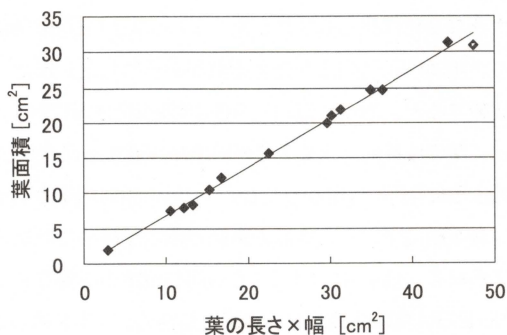


図7. 葉の長さ×幅と葉面積の関係の例（6月6日12.3m）

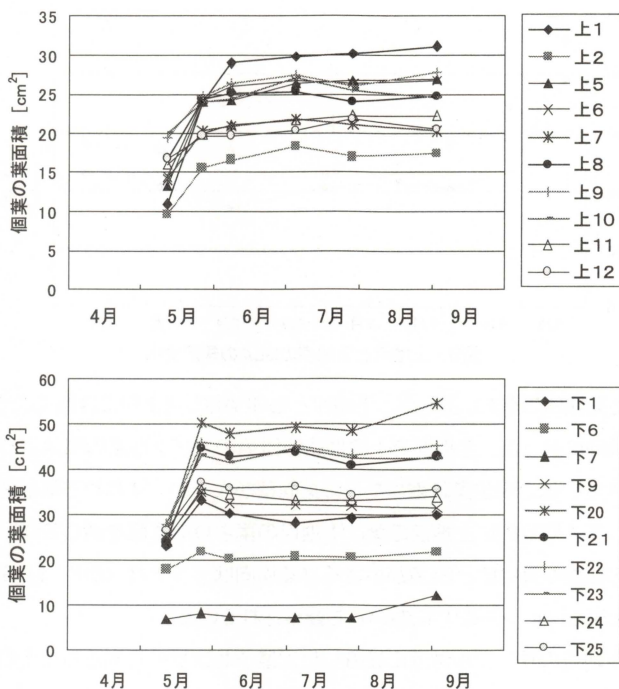


図8. コナラ個葉の成長

上の図は上地点（地上高15.5m）、下の図は下地点（地上高12.3m）のシュートの葉の葉面積を示す。

たように、

$$s = a(l \times w)$$

⑥

で回帰できた。⑥式における係数 a の値は季節、サンプル高による傾向は見られず、0.7前後の値となった。

⑥式を用いて、定点観測したコナラシュートの個々の葉の葉面積を算出した。その際 a の値は各測定時期、各場所で得られた値を用いた。図8に上地点と下地点の個葉の葉面積の変化を示す。葉面積は上、下地点とも5月は増加傾向にあった。上地点の方がよりおそくまで葉面積が増加している葉が多かった。このように高い位置の葉の成長が遅くなる傾向はカラムツにおいても見られている (Powell 1988, Kurachi et al. 1992)。

採取サンプルの葉面積と乾重から計算したSLA（単位葉乾重あたりの葉面積）の平均

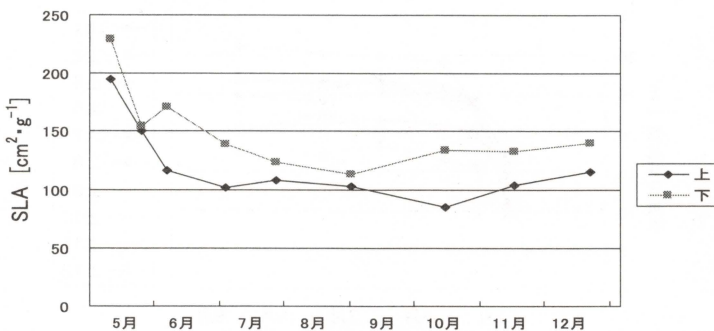


図9. 上地点と下地点のSLAの季節変化

値の季節変化を図9に示す。上地点、下地点ともSLAは5月上旬には高く、その後8月ごろまで減少傾向にあった。全期間で上の地点のSLAの方が下地点のSLAよりも小さかった。SLAは大きいほど単位葉乾重当たりの葉面積が大きい、すなわち葉が薄いことを示す。したがって、平均的に上地点の葉は下地点の葉よりも季節を通じて厚いことを示している。葉の位置が高いほどSLAが小さくなる傾向は、ブナ林 (小川 1967)、カラマツ林 (Kurachi et al. 1992) においても観察されている。

上地点と下地点のサンプル付近に設置した光量子センサーで測定したそれぞれの位置の光環境を図10に示す。欠測日が生じていたので、月ごとに計算した平均日積算PFDの値で示した。上地点と下地点の平均日PFDは、5月～8月の期間はほぼ同程度であったが、7月以降は上地点のほうが大きくなった。図8に示したように上地点では葉面積の

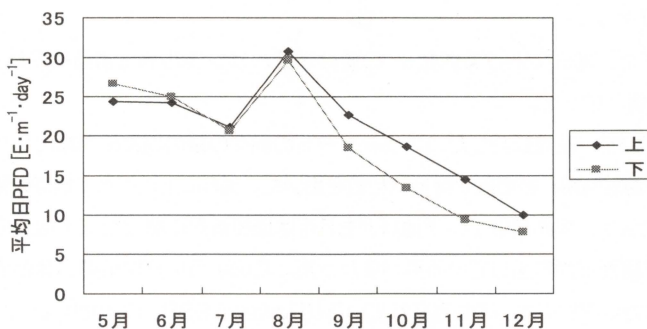


図10. 上 (15.5m) と下 (12.3m) 地点の月ごとの平均日PFD

増加が、7月まで続く葉があった。このことは葉がほぼ成熟したところに上地点の方が明るくなり、光合成生産にとって有利であると考えられる。一方、下地点の葉が上地点よりも成長が早いことは比較的明るい時期（5月～8月）の光合成生産を効率よく行うのに有利であると考えられる。

夏季において相対的に光環境が小さい下地点でSLAが大きくなる現象が見られたが、このことはヒサカキ、コジイ等の照葉樹（桐田・穂積1969）、ブナ、ダケカンバ等（Tadaki 1970）、カラムツ（Kurachi et al. 1992）で観察されている傾向と一致した。これらのことから、光合成生産に影響を与えると思われる夏季の光環境がコナラ葉の特徴に影響を及ぼしている可能性が示唆された。

3. 3 コナラ林の光環境と葉の成長の関係

光環境はコナラの葉の特徴に影響を及ぼしている可能性が示唆されたが、一方で相対PFDを測定したコナラ二次林では、コナラの胸高断面積合計が林分全体のそれに占める割合が高いので、コナラの葉の成長が林内の光環境に大きな影響を与えることが予測される。

図6で示したコナラ林床の平均相対PFDは4月下旬には高かったが、その後急激に減少し、6月上旬にはほぼ夏季と同じレベルに達した。一方、定点観測で測定した葉の長さ、幅から式⑥により計算した葉面積をシュートごとになしあわせて求めたシュート当

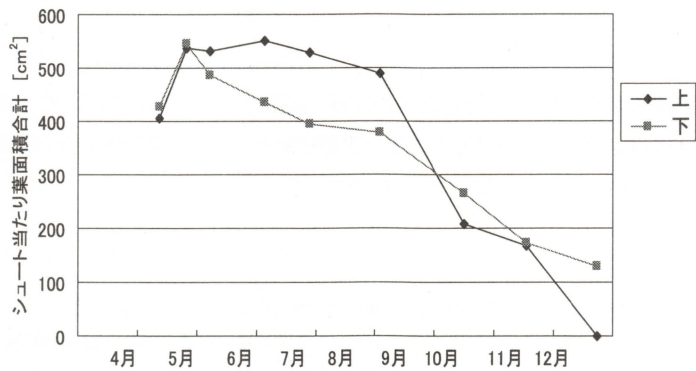


図11. シュート当たりの葉面積合計の季節変化

たりの葉面積合計値は、上地点、下地点ともに5月にほぼ最大値に達した（図11）。図11にみられる葉面積の増加の時期はコナラ林内の平均相対PFDの減少時期にほぼ一致し、光環境の低下の大きな要因はコナラ葉の成長であると考えられる。

葉面積合計はその後、上地点のシュートではしばらく安定し、一方下地点では6月以降減少した。5月の測定開始時期から昆虫等による捕食がみられ、特に下地点では捕食による葉の損傷が激しく、長さ、幅の測定困難な葉が多かった。したがって下地点における6月以降の葉面積合計の低下は必ずしも葉の脱落のみによるものではない。量的には把握できていないが、5月の測定開始時期からすでにこのような食害が見られ、虫等による食害が光環境に影響を与える要因のひとつである可能性はある。その他に、SLAは7月頃までは低下傾向にあることから（図9）、葉が厚くなることによる葉の光透過率の減少が光環境に影響していると思われる。また7月下旬頃から観察された土用芽の展開も光環境に影響を与える要因であると考えられる。

コナラ林における落葉はわずかではあるが9月頃から始まり、もっとも大量に落葉するのは11月下旬以降であった（宮浦、未発表）。この落葉のパターンは図6の平均相対PFDの増加パターンと対応している。すなわち、平均相対PFDは10月中旬頃には8月終わりに比べ、若干増加し、11月中旬から12月にかけて、もっとも大きく増加した。

以上のことから測定を行ったコナラ二次林の光環境は、春から夏にかけては葉の成長による林冠の葉面積の増加により大きな影響を受け、秋季においては落葉の影響を大きく受けていることがわかった。

4. 謝辞

本研究の遂行にあたり、横田研究室4回生新谷嘉啓氏、宮浦研究室4回生の方々に多方面にわたり御協力をいただきました。また実験補助として大沢果那氏に協力いただきました。これらの方々に厚くお礼を申し上げます。

引用文献

- Dore, W.G. (1958) A simple chemical light-meter. *Ecology* 39: 151-152.
萩原秋男・森茂太・穂積和夫 （1985）アントラセンによる光測定法の検討. 96回日林論： 333-334.

- Hagihara, A., Ninomiya, I., & Hozumi, K. (1982) Evaluation of the light climate in a *Chamaecyparis obtusa* plantation by a chemical light-meter. J. Jpn. For. Soc. 64: 220-228.
- 穂積和夫・篠崎吉郎・吉良竜夫 (1962) クサフヨウの生長に及ぼす光の強さと個体密度の影響 III. 葉量生長のロジスチック理論. 生理生態 11: 62-77.
- 桐田博充・穂積和夫 (1969) 水俣照葉樹林の光合成速度の推定—森林葉層の諸性質. 照葉樹林の生物生産に関する研究 昭和43年度 (細川隆英編) JIBP-PT-水俣特別研究地域: 16-35.
- Kurachi, N. & Hagihara, A. (1994) Measurement of light environment with a chemical radiation meter using anthracene-ethyl alcohol solution. JARQ 28: 62-69.
- Kurachi, N., Hagihara, A. & Hozumi, K. (1992) Canopy photosynthetic production in a Japanese larch stand. I. Seasonal and vertical changes of leaf characteristics along the light gradient in a canopy. Ecol. Res. 7: 255-265.
- 真部辰夫・荒木武夫・浅沼晟夫 (1969) アントラセンによる日射量の測定. 日林誌 51: 164-167.
- 宮浦富保 未発表
- 小川房人 (1967) 芦生ブナ林の立体構造と光分布. 森林の一次生産測定法の研究班中間報告昭和41年度 (吉良竜夫編) JIBP-PT-F: 45-52.
- Powell, G.R. (1988) Shoot elongation, leaf demography and bud formation in relation to branch position on *Larix laricina* saplings. Trees 2: 150-164.
- Tadaki, Y. (1970) Studies on the production structure of forest (XVII) Vertical changes of specific leaf area in forest canopy. J. Jpn. For. Soc. 70: 263-268.
- 龍谷大学総合運動施設整備事業に係る環境影響評価のうち現況調査結果報告書 (平成11年10月) (1999)