論 文

溪畔域の土壤基質に対するサワグルミ実生の根系の形態の変化 —アカシデおよびイヌシデとの比較—

井 藤 宏 香¹・竹 内 朱 美²・伊 藤 哲^{*2}・中尾登志雄²

井藤宏香・竹内朱美・伊藤 哲・中尾登志雄：溪畔域の土壤基質に対するサワグルミ実生の根系の形態の変化—アカシデおよびイヌシデとの比較— 日林誌 90: 145~150, 2008 九州の冷温帯落葉広葉樹林の溪畔域において、異なる土性（砂質土壌および礫質土壌）に生育する溪畔種サワグルミの当年生実生の根系の形態を調査し、同じ環境に生育するアカシデおよびイヌシデと比較することにより、1) 溪畔林構成種は土壤基質に順応して根系を展開しているか、2) 順応の結果は生残率に影響を及ぼすか、を検討した。樹種間および土性間で根系を比較した結果、礫質土壌におけるサワグルミの最長側根長、最長根長（根系基部から根の先端までの最長距離）および最長側根長/主根長は最も高い値を示した。このことから、サワグルミは礫質土壌において側根を最も長く伸ばせるという特徴があり、アカシデおよびイヌシデに比べて礫質土壌に順応する能力が高いと考えられた。また、サワグルミの生残率は礫質土壌において高かったことから、サワグルミの礫質土壌に対する根系の順応が溪畔域での当年生実生の定着・生残に影響していることが示唆され、根系の順応はサワグルミの重要な特徴のひとつであろうと推察された。

キーワード：溪畔林構成種、側根長、順応、当年生実生、土壤基質

H. Ito, A. Takeuchi, S. Ito, and T. Nakao : Plasticity of Root Morphology of *Pterocarya rhoifolia* Seedlings in Relation to the Soil Substrates: Comparison with *Carpinus laxiflora* and *Carpinus tschonoskii*. J. Jpn. For. Soc. 90: 145~150, 2008 We aimed to clarify 1) whether the roots of current-year seedlings of riparian component species have developed acclimation to soil substrate particularly in the riparian zone, and 2) if the acclimation affects the seedling survival rate. To address these questions, we investigated root morphology of *Pterocarya rhoifolia* seedlings and the survival rate in different edaphic habitats (sandy soil and rock substrate) in the riparian zone located in a deciduous broadleaved forest in the cool-temperate region, comparing them with those of *Carpinus laxiflora* and *C. tschonoskii* established in the same site. The longest length of lateral root, the longest root length (the longest distance from the base of root to root apex) and ratio of the longest length of lateral-root to the tap-root length of *P. rhoifolia* seedlings in the rock substrate were higher than those in the other species or in the other site. This indicated that *P. rhoifolia* seedlings have a higher ability to develop the lateral root acclimating to rock substrate than the other species. The survival rate of *P. rhoifolia* seedlings also was higher in the rock substrate, suggesting that the acclimation of root morphology to rock substrate encourages their establishment and the survival of this species in the riparian zone.

Key words: acclimation, current-year seedlings, lateral root length, riparian component species, soil substrate

I. は じ め に

溪流では、侵食や堆積による砂礫の移動や、山腹斜面の崩壊による土砂の供給など、さまざまな頻度、サイズおよび強度の攪乱現象が生じている（伊藤・中村，1994）。この影響により、溪畔域には土壤、水分、光環境等の異なる流路、砂礫堆積地、山腹斜面などの地形が複雑に分布し、独特の種構成をもつ溪畔林が成立している（崎尾，1995；崎尾ら，1995）。

これまでの研究において、溪畔林構成種の分布の違いは溪畔域特有の攪乱によって形成される堆積物や地形などの立地の違いに対応していると報告されている（崎尾ら，1995；新山，1995；金子，1995；久保ら，2000；川西ら，

2004，2005；Ito *et al.*，2006）。溪畔域では、粒子の細かい砂から巨礫までさまざまなサイズの堆積物が存在し、溪畔林構成種は、このような土壤基質の違いに適応して定着していることが予測される。樹木がこのような土壤基質に適応するためには、土壤中で地上部の支持や養・水分吸収等の働きをする地下部（根系）の適応が重要である（山田，2005）。

根系と土壤基質に関するこれまでの研究では、砂質土壌に生育する実生は泥炭湿地林土壌に生育する実生に比べて、多くのバイオマスに根に投資し、深い根を形成している（Nishimura and Suzuki，2001）ことや、砂質土壌を好む種の根は粘土質土壌を好む種の根より長い（Yamada *et al.*，2005）ことが報告されている。これらの研究は、土

* 連絡・別刷請求先（Corresponding author）E-mail: s.ito@cc.miyazaki-u.ac.jp

¹ 鹿児島大学大学院連合農学研究科（889-2192 宮崎市学園木花台西 1-1 宮崎大学農学部生物環境科学科）

The United Graduate School of Agricultural Science, Kagoshima University; Department of Biological Production and Environmental Science, Faculty of Agriculture, University of Miyazaki, 1-1 Gakuen Kibanadai Nishi, Miyazaki 889-2192, Japan.

² 宮崎大学農学部（889-2192 宮崎市学園木花台西 1-1）

Faculty of Agriculture, University of Miyazaki, 1-1 Gakuen Kibanadai Nishi, Miyazaki 889-2192, Japan.

（2007年9月26日受付；2008年1月15日受理）

性の違いによって根系の形態が異なることを示している。したがって、溪畔林構成種の実生も、溪畔域特有の土壤基質、特に土性に順応して根系を展開していることが予測される。すなわち、溪畔域の礫質土壤の立地では、河川の氾濫によって礫と礫の間にある粒径の小さな砂・シルト・粘土成分が流出しやすく、土壤水分を保持しにくいと考えられる。このような立地に特徴的に分布する溪畔林構成種は、乾燥ストレスに対する耐性の一つとして、根系を形態的に変化させて土壤の水分欠乏に順応している可能性が考えられる。

しかし、溪畔域における溪畔林構成種の根系と土壤基質との関係についての研究はきわめて少なく、特に個体群の成立において重要な過程である実生の定着段階（金子，1995），すなわち当年生実生の段階の根系と土性に対する順応に関する情報は不足している。久保ら（2000）は、溪畔林の主要構成種であるサワグルミの当年生実生が砂礫地で発生する原因として、十分な長さの根を展開できるためと推察しているが、異なる土壤基質における根長等の比較は実際に行われていない。

そこで本研究では、1) 典型的な溪畔林構成樹種であるサワグルミの当年生実生が溪畔域特有の土壤基質に順応して根系を展開しているかを検証し、2) 順応の結果が、夏季の乾燥条件下における当年生実生の生残・枯死に影響を及ぼすかを検討した。そのために、溪畔域内の異なる土性（砂質土壤、小礫質土壤および巨礫質土壤）に生育する溪畔種サワグルミ（*Plerocarya rhoifolia*）根系の形態および生残率を調査し、同じ環境に生育するアカシデ（*Carpinus laxiflora*）およびイヌシデ（*C. tschonoskii*）と比較した。なお、本稿で対象とした根系の形態の変化が、遺伝的に固定し、進化的に獲得された「適応」であるかどうかは、本稿の分析結果からは判断できない。本稿では、土壤基質に対応した根系の形態変化を表現するにあたり、環境に対して有利に生理学的・形態学的性質が変化する現象を示す「順応」を用いることとした。

II. 方 法

1. 調 査 地

調査地は、一ツ瀬川水系大藪川の源頭部流域に位置する九州大学宮崎演習林の17林班、25林班および29林班である（131°9'E, 32°24'N）。調査区は、標高1,050~1,130 mの範囲の溪畔域に8カ所（A~H）設置した。図-1に調査地と調査区の設置位置を示す。同演習林は、年平均気温13.1℃、年降水量3,473 mmの暖温帯上部から冷温帯下部にかけての移行部である。A調査区は谷壁斜面、C調査区は高位河床堆積地に位置し、侵食および堆積の撓乱の頻度は低いと考えられる。B調査区は崩壊斜面の下部に位置し、崩壊土の堆積が高頻度で発生している。DおよびE調査区は低位河床堆積地、F、GおよびH調査区は流路内の堆積地に位置しており、砂礫の侵食や堆積が高頻度で発生している。また、全調査区は台風による洪水による大規模な

図-1. 調査地と調査区的位置

表-1. 各調査区における各樹種の実生の採取サンプル数（本）

樹種	A	B	C	D	E	F	G	H
サワグルミ	—	10	9	—	9	9	8	10
アカシデ	7	—	—	9	—	—	—	11
イヌシデ	—	9	—	—	9	10	10	—

撓乱が低頻度で発生すると推察される。

2. 対象樹種および調査方法

調査の対象とした樹種はサワグルミ、アカシデおよびイヌシデの2属3種である。サワグルミは冷温帯の典型的な溪畔樹種であり、土石流の堆積地や小規模な崩壊に伴う溪畔の土砂堆積地に更新することが知られている（たとえば、金子，1995；Sakio，1997）。一方、アカシデおよびイヌシデは一般の斜面に多く生育する樹種である（たとえば Nakashizuka *et al.*, 1992；Shibata and Nakashizuka, 1995）。

A、C、D および E の 4 調査区で当年生実生の分布を調査した。まず2006年7月に、各調査区に1 m×1 mのプロットを3個ずつ設置し、各プロットに出現するサワグルミ、アカシデおよびイヌシデの個体数を記録した。2006年10月に、同調査区において個体数の再測を行った。さらに、A~Hの全8調査区で各樹種の当年生実生をそれぞれ7~11個体採取し、乾物分配の分析に供試した。なお分析用の当年生実生は、各調査区のプロット外から採取した。表-1に調査区ごとの各樹種の当年生実生サンプル数を示す。

A~Hの全8調査区において、2006年10月に立地環境の指標として、土壤環境、光環境および地形を調査した。土壤環境については、当年生実生の平均的な根系の深さまで（約10 cm）の土壤試料を、各調査区2カ所ずつ採取した。光環境については、高さ約90 cmの位置から、全天空写真を各調査区3カ所ずつ撮影した。撮影には魚眼レンズ（LC-ER1, Nikon Corporation）を装着したデジタルカメラ（Coolpix 950, Nikon Corporation）を用いた。地形については、横断測量を各調査区1カ所ずつ実施し、各調

査区の当年生実生の採取位置における水際からの比高および傾斜を算出した。測量点は、それぞれのトランセクトにおける斜面の傾斜変換点あるいは堆積物組成（巨礫、小礫または砂等のマトリックス）の変化点とした。

3. 試料分析

1) 当年生実生の乾物分配

当年生実生の重さおよび物質分配を明らかにするため、ドライオープンを用いて当年生実生を 85℃ で 48 時間乾燥させ、全乾した後に根乾重、葉乾重および全乾重を計量し、根乾重/全乾重、葉乾重/全乾重を算出した。

2) 根系長

当年生実生全体の画像をスキャナーでコンピュータに取り込み、地理情報システム (GIS) ソフトウェア (TNTmips, Microimages, USA) のラスタ画像処理機能およびベクトルデータ解析機能を用いて、当年生実生の画像から主根および最長側根の長さを計測した。一般に側根は主根の先端に近いところから分岐するとされる (荻住, 1979) ことから、最上部の側根の基部より下を根と判断して幹と根を分割した。本研究で分析した試料は、いずれの個体においても地際部に最上部の側根が確認されたことから、前述の定義による幹と根の区分は妥当と判断した。なお、ここでは最も太い根を主根と定義し、主根から分岐している根を側根と定義して、最も長い側根を最長側根とした。さらに、サワグルミの当年生実生では主根よりも長い側根が認められたため、根系の最長到達距離を評価する目的で最長根長（根系基部から根の先端までの最長距離）と定義し、以下の式 (1) により算出した。

最長根長 = 最長側根長 + 最長側根の基部までの主根の長さ (1)

また、根系の形態的な指標として、最長側根長/主根長を算出した。

3) 土壌の粒径組成

現地において、粒径 4.5 cm 以上の土壌を 2 段階のふるいにかけ、各粒径の重量を計量し、粒径 4.5 cm 未満の土壌は持ち帰った。現地から持ち帰った土壌は、採取時重量を測定した後、ドライオープンを用いて 105℃ で 24 時間乾燥させて乾燥重量を測定し、各調査区の土壌含水率を求めた。乾燥させた土壌は、0.02 mm から 2.65 cm まで 13 段階のふるいにかけ、各粒径の重量を計量した。粒径 0.02 mm から 5 cm までの計 15 段階の各乾重量から各調査区の中央粒径を算出した。

4) GLI

全天空写真の画像解析ソフト LIA32 (<http://hp.vecotr.co.jp/authors/VA008416/>) を用いて、各調査区の平均 GLI (Canham, 1988) を算出した。GLI は林冠上での総 PPFD (Photosynthetic Photon Flux Density) に対する林冠下の PPFD の比率として計算され、式 (2) から求められる (Steege, 1993)。

$$GLI = \{(difB + dirB) / (difA + dirA)\} \times 100 \quad (2)$$

ただし、*dirA* は林外の直射光、*dirB* は林内の直射光、*difA* は林外の散乱光、*difB* は林内の散乱光である。

4. 解析方法

1) 土性の分類および立地環境

粒径が 2 mm 未満の粒子を砂、2 mm 以上 5 cm 未満を小礫、5 cm 以上を巨礫とし、各調査区で採取した土壌についてそれぞれの割合を算出した。土性の分類は、以下のように行った。砂、小礫および巨礫の割合が 50% 以上を占めた調査区をそれぞれ砂質土壌、小礫質土壌および巨礫質土壌とした。

土性と立地環境の関係を調べるため、中央粒径と、含水率、GLI、水際からの比高および傾斜との相関分析を行った。

2) 当年生実生の根系と土性との関係

二元配置分散分析 (Two-way ANOVA) により、当年生実生の根系の長さの指標四つ（主根長、最長側根長、最長根長、最長側根長/主根長）と、根系の重さの指標四つ（根乾重、全乾重、根乾重/全乾重、葉乾重/全乾重）、合計八つの指標について樹種間および土性間で比較した。

3) 当年生実生の生残率と土性との関係

夏季の乾燥条件下における樹種間の当年生実生の生残・枯死の違いを評価するために、7 月から 10 月までの生育期間における生残率を樹種間で比較した。7 月と 10 月に測定された当年生実生の個体数を用いて、土性別に各樹種の生残率を式 (3) によって求めた。

$$\text{生残率}(\%) = (10 \text{ 月の個体数} / 7 \text{ 月の個体数}) \times 100 \quad (3)$$

土性別に樹種間の生残率の違いを検定するために、生残個体の割合が 3 種をプールした生残率と等しいという帰無仮説に基づき、ブートストラップ確率を計算するリサンプリング法 (Westfall and Young, 1993) を用いて検定を行った。リサンプリング回数は 1 万回である。

III. 結 果

1. 環境要因間の相互関係

各調査区の砂、小礫および巨礫の割合を図-2 に示す。この結果に基づいて各調査区の土性の分類を行った結果、A, B, C 調査区の土性は砂質土壌、D, E 調査区は小礫質土壌、F, G, H 調査区は巨礫質土壌

図-2. 各調査区の砂、小礫および巨礫の割合 (%)

土壌, F, G, H は巨礫質土壌に分類された。各調査区の立地環境の平均値を表-2 に示す。相関分析の結果, 中央粒径と含水率, 水際からの比高および傾斜との間に強い負の相関があった(表-3)。中央粒径と *GLI* との間に相関はみられなかった(表-3)。

2. 当年生実生の根系の形態

根系の八つの指標における樹種間および土性間の二元配置分散分析の結果を表-4 に示す。樹種間および土性間とともに有意な差がみられたのは, 当年生実生の根系の長さの指標である最長側根長および最長根長であった(Two-

表-2. 各調査区における立地環境パラメータの平均値

土性	調査区	土壌環境		光環境	地形	
		中央粒径 (mm)	含水率 (%)	<i>GLI</i> (%)	水際からの 比高(m)	傾斜 (°)
砂質土壌	A	2.0	17.8	10.0	24.6	1.5
	B	2.0	27.5	28.1	44.6	0.8
	C	0.8	40.4	30.6	10.0	0.9
小礫質土壌	D	9.5	9.1	26.5	10.5	0.3
	E	4.7	11.3	23.2	7.1	0.7
巨礫質土壌	F	50.0	1.6	39.5	3.9	0.4
	G	50.0	1.9	49.6	2.7	0.3
	H	50.0	1.4	64.9	6.7	0.5

表-4. 根系の八つの指標における樹種間および土性間の二元配置分散分析結果

		最長側根 (cm)	主根長 (cm)	最長根長 (cm)	最長側根長/主根長	根乾重 (g)	全乾重 (g)	根乾重/全乾重	葉乾重/全乾重
樹種間									
	<i>F</i> 値	24.43	0.07	8.42	16.71	6.71	7.57	0.43	44.07
	<i>p</i> 値	<0.001 ***	0.934	<0.001 ***	<0.001 ***	0.002 **	0.002 **	0.655	<0.001 ***
土性間									
	<i>F</i> 値	17.17	11.79	17.33	1.41	2.46	3.15	1.58	0.38
	<i>p</i> 値	<0.001 ***	<0.001 ***	<0.001 ***	0.250	0.090	0.053	0.218	0.687
樹種×土性									
	<i>F</i> 値	0.52	0.44	1.02	0.29	2.80	3.41	1.74	1.25
	<i>p</i> 値	0.724	0.779	0.399	0.886	0.030 *	0.016 *	0.158	0.304
樹種	土性								
	サワグルミ								
	砂質土壌	7.8 ^{ab}	8.6 ^a	10.2 ^a	0.95 ^{bc}	0.022 ^{ab}	0.070 ^a	0.28	0.231 ^a
アカシデ	小礫質土壌	11.0 ^{bc}	10.8 ^{ab}	15.1 ^{bc}	1.11 ^{bc}	0.029 ^{ab}	0.087 ^{ab}	0.36	0.227 ^a
	巨礫質土壌	12.5 ^c	12.6 ^b	15.5 ^c	1.06 ^c	0.035 ^b	0.134 ^b	0.34	0.220 ^a
	砂質土壌	4.6 ^a	8.0 ^{ab}	8.0 ^a	0.56 ^{abc}	0.009 ^a	0.029 ^a	0.29	0.321 ^b
イヌシデ	小礫質土壌	5.1 ^a	9.9 ^{ab}	9.9 ^{ab}	0.54 ^{ab}	0.011 ^a	0.023 ^a	0.29	0.309 ^{ab}
	巨礫質土壌	8.5 ^{ab}	13.5 ^b	13.7 ^{abc}	0.66 ^{abc}	0.024 ^{ab}	0.072 ^{ab}	0.33	0.338 ^b
	砂質土壌	3.6 ^a	8.5 ^{ab}	8.5 ^a	0.45 ^a	0.029 ^{ab}	0.100 ^{ab}	0.34	0.343 ^b
	小礫質土壌	6.1 ^{ab}	10.6 ^{ab}	10.6 ^{ab}	0.60 ^{abc}	0.032 ^{ab}	0.071 ^{ab}	0.30	0.372 ^b
	巨礫質土壌	7.4 ^{ab}	11.5 ^{ab}	11.8 ^{ab}	0.69 ^{abc}	0.022 ^{ab}	0.066 ^a	0.32	0.317 ^b

土性の数値は各指標の平均値を表す。* $p < 0.05$, ** $p < 0.01$, *** $p < 0.001$ (Two-way ANOVA)。同一アルファベットは樹種×土性間に有意な差がないことを示す (Tukey's HSD, $p > 0.05$)。

表-5. 2006 年 7 月および 2006 年 10 月における 3 種の実生稚樹密度と生残率

土性	調査区	サワグルミ				アカシデ				イヌシデ		
		密度 (/m ²)		生残率 (%)		密度 (/m ²)		生残率 (%)		密度 (/m ²)		生残率 (%)
		7 月	10 月	(%)		7 月	10 月	(%)		7 月	10 月	(%)
砂質土壌	A	0.0	0.0	43.1	—	88.0	81.0	92.0	+++	0.0	0.0	70.8
	C	36.3	15.7			0.0	0.0			8.0	5.7	NS
小礫質土壌	D	0.0	0.0	83.3	+	99.0	21.0	21.2	---	0.0	0.0	69.1
	E	27.3	11.8			0.0	0.0			6.0	4.3	+

“+”および“-”は, 各土性における 3 種をプールした生残率 (砂質土壌: 65.6% [7 月: 44.2 個体/m², 10 月: 29.0 個体/m²], 小礫質土壌: 54.0% [7 月: 74.5 個体/m², 10 月: 40.3 個体/m²]) に比べて大きい, 小さいかを表す。“+++”および“---”は有意水準が 0.001 以下, “+”および“-”は 0.05 以下, NS は有意な差がないことを示す。

Way ANOVA, $p < 0.05$)。根乾重/全乾重には, 樹種間および土性間とともに有意な差がみられなかった。樹種間でのみ有意な差がみられたのは, 最長側根長/主根長, 根乾重および葉乾重/全乾重, 土性間でのみ有意な差がみられたのは, 主根長であった (Two-Way ANOVA, $p < 0.05$)。根乾重および全乾重においては樹種と土性の交互作用が認められた。最長根長および最長側根長の平均値が砂質土壌よりも巨礫質土壌で有意に高かったのは, サワグルミのみであった (Tukey-HSD, $p < 0.05$)。また, サワグルミの最長側根長および最長根長はアカシデおよびイヌシデよりも高い傾向がみられた。最長側根長/主根長は, サワグルミの平均値がアカシデおよびイヌシデの平均値よりも高い傾向がみられた。根乾重は, サワグルミおよびイヌシデの平均根重がアカシデよりも高い傾向がみられた。

3. 当年生実生の生残率

砂質土壌および小礫質土壌における 3 種の生残率および

表-3. 中央粒径と立地環境との相関係数

	含水率 (%)	<i>GLI</i> (%)	水際からの比高 (m)	傾斜 (°)
中央粒径 (mm)	-0.925 **	0.463	-0.667 *	-0.617 *

* $p < 0.05$; ** $p < 0.01$ 。

ブートストラップ法による検定の結果を表-5に示す。土性別に樹種間で生残率の比較を行った結果、砂質土壌でサワグルミの生残率(43.1%)が最も低く、アカシデの生残率(92.0%)が最も高かった。それぞれについて、砂質土壌における3種をプールした生残率(65.6%)と比較した結果、有意な差が確認された($p<0.05$)。一方、小礫質土壌ではアカシデの生残率(21.2%)が最も低く、サワグルミの生残率(83.3%)が最も高い傾向がみられ、小礫質土壌における3種をプールした生残率(54.0%)と有意な差が認められた($p<0.05$)。

IV. 考 察

1. 土性と立地環境の関係

根系の成長に関与する最も重要な立地環境要因として、荻住(1979)は土壤水分を挙げている。また溪畔域については、中井・木佐貫(2004)は浸水時間の違いを反映する比高が重要な立地環境要因であることを指摘している。本研究では、上述した二つの要因(含水率、水際からの比高)および傾斜と中央粒径との間に有意な相関がみられた(表-3)。したがって、本稿で中央粒径の結果から分類した土性(砂質土壌、小礫質土壌および巨礫質土壌)は、本調査地の光環境以外の立地環境をある程度総合的に指標できているといえる。砂質土壌、小礫質土壌および巨礫質土壌の土壤基質には、次のような特徴があると考えられる。巨礫質土壌の土壤基質は、粒子が非常に粗いことから、根の展開が三つの土性の中で最も困難であると推察される。また、含水率が低いことから乾燥しやすい土壌であり、水際からの比高が低いことから攪乱頻度は高いと考えられ、当年生実生の生残・定着は三つの土性の中で最も困難であると推察される。砂質土壌の特性は、巨礫質土壌と逆の特性をもつことから、三つの土性の中で根の展開および当年生実生の生残・定着に最も有利な土壤基質であると推察される。小礫質土壌は、砂質土壌と巨礫質土壌の中間の土壤基質であるといえる。

2. 異なる土壤基質に対する3樹種の当年生実生の根系の順応的变化

植物の根の形態は、環境に対応した可塑的な表現をするものの、ある程度は遺伝的に決められている(Jenik, 1971, 1978)。本研究では、サワグルミ根系の形態の特徴が、アカシデおよびイヌシデとの比較により、以下のように明らかになった。サワグルミの最長根は側根であり、アカシデおよびイヌシデの最長根は主根であった。一般に、稚樹では主根が発達する(荻住, 1979)ことから、アカシデおよびイヌシデの根は一般的であり、サワグルミの根は特殊であるといえる。またサワグルミの最長根は、アカシデおよびイヌシデよりも長かった。これは久保ら(2000)の推察を支持する結果であった。

実生の主根は一般に屈地性が強いが、側根はその性質が弱く、2次側根からは屈地性を示さない(荻住, 1979)。このことから、側根を最も長く伸ばすサワグルミは、垂直

方向への伸長だけではなく、より水平方向に根を展開できると考えられる。また、本研究で分析した試料では、いずれの個体も側根は主根に比べて細かった。細い側根は、砂礫の堆積が多い溪畔林の基質において侵入できる礫と礫の隙間が増えるため、太い主根に比べて根の展開が有利であるといえる。すなわちサワグルミの実生の根系は、アカシデおよびイヌシデと比較して3次元的な根系の展開において高い可塑性をもつと考えられる。以上のことから、細い側根を長く伸ばすことが可能であるサワグルミの当年生実生は、アカシデおよびイヌシデの当年生実生よりも利用可能な資源量を多く確保できる可能性が高く、礫質土壌では有利に根を展開できると推察される。したがって、このようなサワグルミの根系の特徴は、屈地性の強い主根を展開しにくい溪畔林の砂礫地に順応していると考えてよいであろう。これに対して、アカシデおよびイヌシデは側根に比べ主根が長いことから、サワグルミと比較するとごく一般的な根系の特徴を示しており、巨礫質に対する順応はサワグルミに比べて顕著ではないといえる。

このように、サワグルミとアカシデおよびイヌシデの間には、基質に関わらず樹種特性としての根系の形態に大きな違いがみられた。同時に、いずれの樹種においても、最長根長の平均値が砂質土壌より巨礫質土壌で長かったが、アカシデおよびイヌシデについては統計的に差がなかった。したがって、サワグルミは他の2種に比べて基質の違いに対応して明瞭に根系を変化させていることが示された。この可塑的な変化は、基質の違いに対応した土壤水分の違いから説明できる。また、礫質土壌で採取したサワグルミについては、いずれの個体も、水平方向に側根が長く伸び、礫間に残存した砂質土壌に到達していることが確認された。したがって、砂質土壌に比べて土壤含水率の低い巨礫質土壌(表-2)において、当年生実生はより多くの水分を吸収するために、砂質土壌に生育する当年生実生よりも根を長く展開していると考えられる。

本研究のサワグルミ、アカシデおよびイヌシデでは、葉乾重/全乾重および根乾重/全乾重、つまり水分の吸収および蒸散器官の乾物分配が基質間で変化がみられなかった。このことから、少なくとも当年生実生の段階では、基質によって物質分配を変化させることなく、最長根長を変化させており、その傾向はサワグルミで最も顕著であるといえる。以上のことから、典型的な溪畔樹種のサワグルミは、礫質の土壌で側根を、最も長く伸ばせるという特徴があり、樹種特性として礫質土壌に順応する能力が他の2種と比べて高いと結論付けられた。

3. 根系の順応と当年生実生の生残率

サワグルミの当年生実生の生残率は小礫質土壌で高かった。本稿での解析ではサワグルミとアカシデが同所的に生育する条件での生残率が得られていないため、土性の影響を種間で厳密に比較することはできない。しかし、この結果は、サワグルミの根系の順応性の高さが小礫質土壌での生残率に影響している可能性を示唆していた。本稿で生残

率の比較を行っていない巨礫質土壌についても、サワグルミの根系形態は小礫質土壌と同等であったことから、おそらく巨礫質土壌においても小礫質土壌と同様に生残率が高くなると予想される。一方、サワグルミの当年生実生は、砂質土壌でアカシデおよびイヌシデとほぼ同様な根系の形態を示していたにも関わらず、アカシデと比較して砂質土壌（調査区C）における生残率が低かった。これは、砂質土壌では草本種を含めて小礫質土壌よりも侵入・定着可能な植物が多いことによると推察される。すなわち、調査区Cでは林冠がある程度疎開し林床の光環境が良いことから、砂質土壌に侵入した他種との競争によって耐陰性の低いサワグルミ（崎尾，1993）の生残率が低下した可能性が考えられる。

以上のことから、サワグルミの巨礫基質に対する根系の順応が、溪畔域での当年生実生の定着・生残に影響しており、この根系の順応は、溪畔林の主要構成要素であるサワグルミの重要な特徴の一つであろうと推察された。

ただし、溪畔域における当年生実生の生残・枯死には、生理的な要因だけでなく河川氾濫に伴う流出などの攪乱要因も直接的に影響する。また、生理的な枯死についても夏季の乾燥だけでなく梅雨の過湿が関与する可能性があり、これらの枯死要因は年変動が大きいと予想される。したがって、本稿で明らかとなったサワグルミの根系の順応の生態的意義を検証し、サワグルミの生活史特性の一つとして評価するためには、個体の死亡率や成長の年変動とその要因を複数年の観察によって解明する必要があるだろう。

本論文の作成にあたり、九州大学宮崎演習林の方々には調査に際して便宜を図っていただいた。ここに厚く感謝の意を表します。

引用文献

- Canham, C.D. (1988) An index for understory light levels in and around canopy gaps. *Ecology* 69: 1634-1638.
- Ito, H., Ito, S., Matsui, T., and Marutani, T. (2006) Effect of fluvial and geomorphic disturbances on habitat segregation of tree species in a sedimentation-dominated riparian forest in warm-temperate mountainous region in southern Japan. *J. For. Res.* 11: 405-417.
- 伊藤 哲・中村太士 (1994) 地表変動に伴う森林群集の攪乱様式と更新機構. *森林立地* 36: 31-40.
- Jenik, J. (1971) Root structure and underground biomass in equatorial forests. *In* Productivity of Forest Ecosystems. Duvigneaud, P. (ed.), UNESCO, Paris. 321-331.
- Jenik, J. (1978) Root and root systems in tropical trees morphologic and ecologic aspects. *In* Tropical Trees as Living Systems. Tomlinson, P.B. and Zimmermann, M.H. (eds.), Cambridge University Press, Cambridge, 323-349.
- 金子有子 (1995) 山地溪畔林の攪乱体制と樹木個体群への攪乱の影響. *日生態誌* 45: 311-316.
- 荻住 昇 (1979) 樹木根系図説. 1211 pp, 誠文堂新光社, 東京.
- 川西基博・崎尾 均・大野啓一 (2004) 奥秩父大山沢のシオジ-サワグルミ林における林床植生の成立と地表攪乱. *植生学会誌* 21: 15-26.
- 川西基博・石川慎吾・三宅 尚・大野啓一 (2005) 四国のサワグルミ林における林床植生の種組成と微地形. *植生学会誌* 22: 87-102.
- 久保満佐子・島野光司・崎尾 均・大野啓一 (2000) 溪畔域におけるカツラ実生の発生サイトと定着条件. *日林誌* 82: 349-354.
- 中井亜理紗・木佐貫博光 (2004) 宮川中流域におけるネコヤナギの当年生実生のサイズに与える水際からの比高の影響. 115 回日本林学術講: 486.
- Nakashizuka, T., Iida, S., Tanaka, H., Shibata, M., Abe, S., Masaki, T., and Niiyama, K. (1992) Community dynamics of Ogawa Forest Reserve, a species rich deciduous forest, central Japan. *Vegetatio* 103: 105-112.
- 新山 馨 (1995) ヤナギ科植物の生活史特性と河川環境. *日生態誌* 45: 301-306.
- Nishimura, T.B. and Suzuki, E. (2001) Allometric differentiation among tropical. Tree seedling in heath and peat-swamp forests. *J. Trop. Ecol.* 17: 667-681.
- 崎尾 均 (1993) シオジとサワグルミ稚樹の伸長特性. *日生態誌* 43: 163-167.
- 崎尾 均 (1995) 溪畔域の攪乱体制と樹木の生活史からみた溪畔林の動態. *日生態誌* 45: 307-310.
- Sakio, H. (1997) Effects of natural disturbance on the regeneration of riparian forests in the Chichibu Mountains, central Japan. *Plant Ecol.* 132: 181-195.
- 崎尾 均・中村太士・大島康行 (1995) 河畔林・溪畔林研究の現状と課題. *日生態誌* 45: 291-294.
- Shibata, M. and Nakashizuka, T. (1995) Seed and seedling demography of four cooccurring *Carpinus* species in a temperate deciduous forest. *Ecology* 76: 1099-1108.
- Steege, H. (1993) Patterns in tropical rain forest in Guyana. PhD thesis, Utrecht University. Tropenbos Series no 3. 251 pp, Tropenbos, Wageningen, The Netherlands.
- Westfall, P. H. and Young, S. S. (1993) Resampling-based multiple testing: Examples and methods for *p*-value adjustment. 360 pp, John Wiley & Sons Inc., New York.
- Yamada, T., Suzuki, E., Yamakura, T., and Tan, S. (2005) Top-root depth of tropical seedlings in relation to species-specific edaphic preferences. *J. Trop. Ecol.* 21: 155-160.
- 山田俊弘 (2005) 熱帯樹木の根の形態とその生態学的意義. *根の研究* 14: 91-97.