

ハイマツ群落の葉層構造, 特にその表面構成について

荒木 眞之

Some analyses on foliage architecture of Japanese stone
pine (*Pinus pumila* REGEL) community, especially
surface structure of them

Masayuki ARAKI

目 次

I. はじめに	217
II. 調査地・方法	218
1. 調査地	218
2. 方法	218
1) A・B型シュートの形態的相違	219
2) シュート型と年枝長パターン間の同調性程度	220
3) A・B型シュートの分布様式	221
III. 結果および考察	221
1. A・B型シュートの形態的相違	221
2. シュート型A・Bの同調性からの分別	227
3. シュート型と年枝長パターンの同種軸間の有意率	230
4. A・B型シュートの分布様式	230
IV. 総合考察	234
Summary	235

I. はじめに

ハイマツ (*Pinus pumila* REGEL) の地上幹は, 地表を匍匐するか地上20cm 程度の高さを極めて緩い角度で斜上する匍匐幹, 及びその上部の急角度で斜上または直立する立上り幹に分けられる(梶本, 1995; 荒木ら, 1993)。匍匐幹の下部はいずれ地中に埋没し地下幹となる。地上幹の下～中部には幹の分岐がみられ, 中～上部から1次枝が分枝する。1次枝からは2次枝が, 2次枝からは3次枝が分枝する。どの枝も, 分岐部附近は緩い角度で斜上するが, 先端部分は概ね平行的に

直立するか急角度で斜上する（荒木ら,1993）。斜上する部分には葉が束生している。この部分を葉付シュートと呼ぶ。

ハイマツ群落の葉層は、葉付シュートの集合体から構成されるため、葉層内に水平方向に走る枝がないことが特徴である。したがって、通常の群落では幹が垂直であるため下層の枝は上～中層の枝群による系統的・累積的遮光を受けるのに対し、ハイマツ群落では枝相互の遮光が少ないと考えられる。

ハイマツ群落に関する報文は、現存量（四手井, 1963：沖津, 1981：梶本, 1995）・繁殖動態（Tani *et al.* 1996・1998：荒木, 1998）などに関するものがある。しかし、群落構造に関する報文は、各器官・部分の量的関係（荒木ら, 1993）、葉層の吸光係数（Kajimoto, 1989）、に関するものなどがあるが、未だ不十分である。したがって、ハイマツ群落の葉の現存量が多いことの原因の1つは、上記の枝相互の遮光性が低いことにありと推察出来るが、直接的説明は充分ではない。

ハイマツ群落の表面は概ね平坦であり、随所に主幹の葉付シュート（主軸）が突出している（荒木ら, 1993）。これら主軸の各年次の年枝長（主軸では樹高成長量に相当）の時系列データ（年枝長パターン）は、主軸間で有意な相関係数を示す（同調性があると称する）場合が多い（沖津, 1988）が、群落内で同調性が認められる程度（有意率＝{同調性を示す主軸の組合せ数}/{群落中の主軸の総組合せ数}）は地形条件などに影響される群落の繁殖動態の相違に応じて差がある（荒木, 1998）。

群落表面を詳細に見ると、突出した主軸を除いても、葉層を構成する葉付シュート（以下、シュート）には2種類あり、その2種のシュートがほぼ交互に並んでいると観察された。1つは群落表面を形成するシュート（以下、A型シュート）で年枝長と葉長が長いもので、他は先端が表面に到達せず数 cm 以上低い高さにあるシュート（B型シュート）で年枝長と葉長が短いものである。そこで、本報ではこの2種のシュートについて、形態・成長などの相違ならびに分布の水平間隔・垂直的位置の差などを明らかにし、両シュートにおける相互遮光の発生程度を考察する。

II. 調査地・方法

1. 調査地

調査対象群落は、御岳山塊では三の池周辺と摩利支天山・継子岳の各山頂周辺、奥秩父連峯では金峰山・朝日岳の各山頂周辺、及び乗鞍岳山塊では五の池・位が原の各附近と里見岳・剣が峰の各山頂周辺に生育するものである。調査・測定対象が個別主幹の場合も上記の各群落から選定した。主な調査は1994年に行われたが、それ以外の年に調査を行った例もある。目的に応じて測定法が異なるため、表-1には群落及び群落中から選定した主幹（No.を付した）の所在と概要を示すと共に、引用番号（Ref. No.）を与えた。そして、次の方法の項では引用番号と共に測定法を示した。

2. 方法

記述の便のため，その解析に供試したデータ群を示した項もある。

1) A・B型シュートの形態的相違

(1) シュート頂の高さ

ハイマツ群落の表面は，地表の細かい凹凸には左右されず，ほぼ斜面に平行な平面を形成するため，シュート頂の高さを個々の地上高ではなく以下の方法で把握した。すなわち，摩利支天と金峰山において群落の表面が一様な場所（表—1，Ref—1）に2～3本の幅20cm・長さ数m（後述）のベルトを設け，その長軸の中心で群落の表面に平行に糸を張った。そして，枝の分岐次数を問わず区内の全シュート（主軸は除外）について，冬芽未完成のため各シュートの昨年のシュート頂（当年の成長開始部）と糸の間の垂直距離を1 cm単位で測った。糸よりシュート頂が高い場合（正值），低い場合（負値）があったが，生データの最小値を0と置換してシュート頂の高さとした。

(2) 累加年枝長

記述の便のため，測定部位の名称を述べる（図—1）。シュート上に測定年の春に形成された最上位の芽鱗痕（MBS₁）と前年の芽鱗痕（MBS₂）の間を節位1とし，その長さ（年枝長）をYS₁と称する，以下同様。芽鱗痕は毎年1つ形成されるので，節位とYSの添字は軸のその部分の年齢に等しい。また，年枝長は，主軸においては樹高成長量を指し，枝においては枝長の連年成長量を意味する。

御岳山の各地点の群落から主幹 No. 1・2・4（表—1，Ref—2）をランダムに選定し，5年生以上の全1次枝の葉付シュート（1次枝軸）について，シュート型A・Bを区分し各年次の年

Table-1 Outline of sampled community

Location of community				Stem and stems		Ref. No.
Mountains	Sub-name	Altitude (m)	Aspect	Diameter (cm)	Length (cm)	
Ontake-san	Marishiten	2,870	N	2.3～3.5	88～115	1, 4, 9
	"			(No. 1) 3.5	91	2
	Sannoike	2,720	N-E	2.9～8.5	83～156	4
	"			9.8～11.4	286～454	9
	"			(No. 2) 8.5	156	2, 3, 8
	"			(No. 3) 5.9	147	10
	Mamakodake	2,810	E	2.3～8.1	105～292	4
	"			4.0～6.0	140～196	9
	"			(No. 4) 8.1	292	2, 3, 7, 8
	"			(No. 5) 5.1	144	7
Okuchichibu	"			(No. 6) 3.5	120	8
	"			(No. 7) 3.7	144	10
	Kinpusan	2,560	plane	1.8～4.9	43～138	1
	Asahidake	2,510	N-E	3.4～6.5	151～203	5
Norikura	"	"	"	(No. 8) 3.4	151	5, 7, 8
	Satomidake	2,590	W	0.7～2.3	34～67	6
	Gonoike	2,800	W	1.6～2.9	41～100	6
	Kengamine	2,970	N-E	2.8～7.5	108～267	6
	Kuraigahara	2,550	E	6.4～12.3	288～411	6

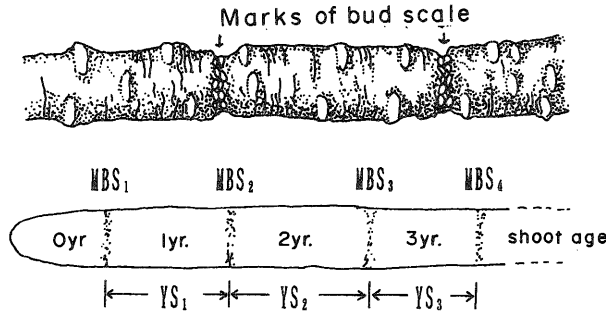


Fig.- 1 Illustration for annual growth of shoot

枝長 ($YS_1 \sim YS_5$) を 0.1mm 単位で測定した。シュート型の区分は、視覚的に群落表面を形成するものを A 型、5 cm 以上低いものを B 型とした。また、各主幹から 2 次枝をサンプリングし、その葉付シュート (2 次枝軸) 及びその枝から分岐する枝の全ての葉付シュートについても、同様のシュート型区分と年枝長の測定を行った。但し、2 次以上の分岐次数判別は行わなかったため、これらを 2 次以上枝軸と称する。さらに、これらの主幹では主軸の年枝長測定も行った。測定には、引張固定法 (Araki *et al.*, 1995) とノギスを用いた。なお、調査時期には冬芽が未完成であったため、以下も含めた全ての調査において YS_0 は対象としなかった。

(3) 針葉長

a 主幹 No. 2・4

御岳山で年枝長を測定した主幹 No. 2・4 (表-1, Ref-3) から各 1 本の 1 次枝をランダムに選定し、その枝の 2 次以上枝軸から各 5 本の A・B 型シュートをランダムに選定した。さらに、各軸の節位 1 に着生している 4 葉束と各葉束中の 1 針葉とをそれぞれランダムに選定した。選定された針葉 80 本の長さを 1 mm 単位で測った。

b その他の主幹

主幹 No. 1・2・4 に隣接する 8 主幹をランダムに追加選定し (表-1, Ref-4), その各主幹から枝の分岐次数に関わりなく、ランダムに A・B 型シュート各 1 本選定した。選定した 16 本のシュートにおいて、節位 1~5 に着生している全ての針葉の長さを年次毎・葉束毎に 1mm 単位で測った。

(4) 枝の分岐次数と年枝長

朝日岳の群落からランダムに主幹 No. 8 (表-1, Ref-5) を選定し、主軸・全 1 次枝の軸・最下枝階の 1 次枝から分岐する全 2 次枝の軸について、年次別の年枝長 ($YS_1 \sim YS_5$) を 2-1)-(2) と同じ方法で測定した。隣接する 9 主幹の主軸年枝長も同様に測定した。

(5) 主幹サイズと年枝長の関係

乗鞍岳の各地点の群落から相互に隣接する 10 主幹 (表-1, Ref-6) を選定し、主軸の年次別年枝長 ($YS_1 \sim YS_5$) を 2-1)-(2) と同じ方法で測定した。

2) シュート型と年枝長パターン間の同調性程度

(1) 主軸と 1 次枝軸間の同調性

継子岳の群落から主幹 No. 5（表—1，Ref—7）を追加選定し，主軸と全1次枝軸について各年次の年枝長（ $YS_1 \sim YS_5$ ）を2—1—(2)と同じ方法で測定した。この主幹と主幹 No. 4・8の測定資料を供試した。

(2) シュート型 A・B における同調性

御岳山の主幹 No. 1・2・4 の測定資料を供試した。

(3) 1次枝軸間の同調性

継子岳の群落から主幹 No. 6（表—1，Ref—8）を追加選定し，全1次枝軸について各年次の年枝長（ $YS_1 \sim YS_5$ ）を2—1—(2)と同じ方法で測定した。この主幹と主幹 No. 2・4・8の測定資料を供試した。

3) A・B型シュートの分布様式

(1) シュートの相互間隔

シュートの相互間隔に関する直接的な測定資料を得るため，御岳山の3群落（表—1，Ref—9）に各々一辺2.5～3.3m程度の4辺型の区を設定し，区内のA型シュートの分布位置を平板測量法によって測定した。但し，近距離の測量に通常のアリゲードを用いると，描画線と視準線が離れているため誤差が大きい。そこで，描画線と視準線が一致するようにアリゲードを改造し，縮尺1/10の作図を行った。なお，表—1の4行目に測定主幹群のサイズが地際直径9.8～11.4cm・地上幹長286～454cmとあるが，この場合は2主幹を測っており，直径9.8cmを示す主幹の幹長が454cmと値が逆転している。

(2) シュートの長さ

御岳山の2群落（表—1，Ref—10）に辺長30～60cmの4辺型の小区を設定し，両区内の全シュートについて最上の芽鱗痕（ MBS_1 ）から最下位置の生葉が着生している節位の下端の芽鱗痕までの長さを1mm単位で測定した。

III. 結果および考察

1. A・B型シュートの形態的相違

ここでは，A型シュートとB型シュートの形態的相違を調べた。

1) シュート頂の高さ

各ベルトの長さや面積，ベルトを代表する主幹のサイズ，ベルト内のシュート数などを表—2に示した。各シュートの高さの相対頻度分布は，図—2に例示するように各ベルトとも2山型の傾向を示した。2山型分布に関する検定は困難なので，頻度分布の尖度と歪度に関するt検定を行った。その結果，ベルト2の歪度以外には全て有意差が認められなかった（表—2）ので，これらの分布型が正規分布でないことは明らかである。

そこで，図—2の右側の高い階級に属する軸グループがA型シュートに対応し，左側のグループがB型シュートに対応するとみなして，全シュートを両型に対応する2つのグループに分けた。両シュート型におけるシュート頂の高さの平均値と両型の差を求めるためである。全シュートの

Table-2 Differences in shoot top height in A and B type shoot

Belt			Stem size		Distribution		A type shoot			B type shoot			Difference		
No.	Location	Length (cm)	Area (cm ²)	Dia. (cm)	Len. (cm)	Skew.	Kurt.	Nos. (-)	Height (cm)	C.L. (cm)	Nos. (-)	Height (cm)	C.L. (cm)	Height (cm)	t-value
1	Kinpusan	137	2,740	4.2	115	0.534	0.862	39	21.1	1.4	42	9.9	1.2	11.2	3.007**
2	"	250	5,000	4.9	138	2.623*	0.295	82	18.0	0.7	100	9.8	0.4	8.2	3.832***
3	"	250	5,000	1.8	65	1.198	1.017	36	15.9	0.7	98	8.1	0.5	7.8	3.646**
4	Marishiten	200	4,000	3.5	91	1.686	0.094	30	9.6	1.1	59	1.0	0.7	8.6	6.093***
5	"	125	2,500	3.5	91	1.036	0.784	17	10.6	1.1	31	1.1	1.3	9.5	4.410***

Notes: Abbreviation Dia., Len., Skew., Kurt. and C.L. indicate Diameter, Length, Skewness, Kurtosis and confidence limit at 5% level of height, respectively. *, ** and *** indicate significant level at 2.5%, 0.5% and 0.1%. Shoot type A and B were selected from whole shoot having each ramification order.

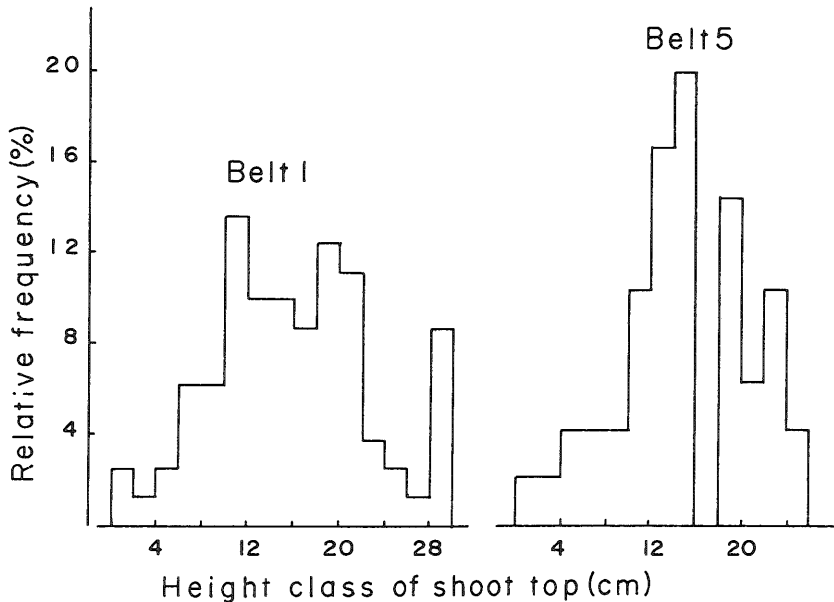


Fig.-2 Relative frequency distribution for height of shoot top

Notes: Height of shoot top means vertical distance between base line and top MBS of shoot

測定値を仮の境界値で2グループに分け(例えば, 高さ10cm以上の階級に属するものと以下の階級に属するもの), その2グループ間の平均値の差の検定(t検定)を行った。この際, 境界値を連続的に変化させて検定を繰返した。そして, 両グループそれぞれの最多頻度階級で挟まれた階級(境界値)のうち最小のt値を示した仮の境界値を境界値とした。このように分けたA・B型シュートの本数・平均高・信頼限界(P=0.05)及び両シュート型間の高さの差・有意差を表-2に併記した。

A型シュートのシュート頂の高さはB型のそれより8~11cm高いこと, 及びシュート頂の高さの変動程度を示す信頼限界がA・B型共, A・B間差より充分に小さいことが判った。言換えれ

ば, 測定時に視覚的に A・B の型区分を行っても, 区分を間違えるシュートは少ないことが確かめられた。但し, 両型の境界値を求めた方法は相対頻度が正規分布など 1 山型の傾向を示すデータ群に使えないことは当然である。また, この方法では両型の分離が完全であっても, A (B) 型シュートの測定値の一部が境界値を越えて B (A) 型の域に存在することが評価出来ない。したがって, 求めた両シュート頂の高さの差はやや過大評価されている。

2) 累加年枝長

表-3 に, 主幹 No. 2 の各枝において 5 年間の年枝長 ($YS_1 \sim YS_5$) を合計して求めた枝の分岐次数毎・シュート型毎の累加年枝長を示す。累加年枝長を用いた理由は年次変動が少ない結果を得るためである。2 次以上枝の A・B 型シュート間には有意差が認められたが, 偶然この主幹では全てが A 型シュートであった 1 次枝軸と 2 次以上枝の A 型シュート間には有意差が認められなかった。原因は, 1 次枝の累加年枝長は 2 次以上枝の A 型シュートのそれより長い例が多いものの短い例もあるなど, 両者の累加年枝長値の存在範囲が重複するからである (表-3)。このことは, 主幹 No. 1・4 でも全く同様であったため, この 2 主幹では枝次数を無視しシュート型 A・B に区分した。2 主幹とも, A 型シュートの累加年枝長最小値は B 型の最大値より小さいものの, 両型間に有意差が認められた。また, 主幹 No. 1・2・4 を一括した累加年枝長には個別の場合より有意性が高い A・B 型間差が認められた。

したがって, 個々に見ると分離が不完全な場合もあるが, 一般に A 型シュートは B 型より累加年枝長が長く成長が良いと云える。

一方, 次の解析から枝の次数のみに着目すれば, 年枝長は主軸 > 1 次枝軸 > 2 次枝軸の順に長いと考えられた。主幹 No. 8 の主軸, その最下枝階の 1 次枝の軸, その 1 次枝から分枝する 2 次枝の軸の各々における各節位の年枝長を表-4 に示す。測定数が主軸・1 次枝軸は各 1 本で 2 次

Table-3 Differences in cumulative shoot growth ($YS_1 \sim YS_5$) with type of shoot

Stem	Shoot type	Max. (mm)	Min. (mm)	Mean (mm)	S. D. (mm)	N
No. 2	1st	235.7	95.3	163.7	47.7	10
	2+A	172.7	119.7	145.6	17.9	10 ***
	2+B	140.4	66.0	106.1	20.8	10
No. 4	A	110.1	51.3	71.7	14.3	31 **
	B	63.4	27.6	44.9	9.0	38
No. 1	A	98.1	40.5	65.2	16.8	11 *
	B	55.5	24.3	38.4	9.1	32
Total	A	235.7	40.5	97.3	45.4	62 ***
	B	140.4	24.3	49.9	24.2	80

Notes: Abbreviations in the column shoot type are as follows:
1st means shoot of 1st branch ramified directly from stem.
2+A (2+B) indicates A (B) type shoot of branch having more than 2nd ramification order. A (B) is A (B) type shoot of whole branches. Total shows pooled data for main stem No. 1, 2 and 4. *, ** and *** indicate significance between A and B at 20%, 10% and 0.1% level. S.D. is standard deviation.

枝軸は8本と異なるため、2次枝は平均値を用いて年枝長に関する分散分析を行うと、軸の種類間に $P=0.001$ ・節位（年次）間に $P=0.050$ の有意差が認められた。一方、主幹 No. 8 の他の23本の1次枝及び主幹 No. 8 に隣接する他の9主幹の主軸を含めて求めた各次数の軸における累加年枝長 ($YS_1 \sim YS_5$) は表一5の通りである。これらについて、主軸（10主幹）と1次枝軸（1主幹から分枝）・1次枝軸と2次枝軸（1本の1次枝から分枝）・主軸と2次枝軸、の各組合せ間で平均値の差の検定を行った。その結果、いずれの組合せにおいても有意差 ($P=0.20$) が認められた。以上のことから、1次枝軸の多くはA型シュートとなるがA型とは限らず、2次以上枝軸の多くはB型であるがB型とは限らないことが判った。

なお、累加年枝長平均値（表一3）は両シュート型とも主幹による変動が激しい。原因は、主幹のサイズ ($D_0^2 \cdot L$: 地際直径の2乗と地上幹長の積) と主軸の累加年枝長間の回帰関係（図一3）のように、年枝長は主幹サイズに依存する傾向があるからである。また、図一3中の回帰式は以下の通りである。

$$\text{累加年枝長}(YS_1 \sim YS_5) (\text{mm}) = 42.3740 \cdot \log D_0^2 \cdot L - 38.9181 \quad \cdots(1)$$

$$(F=47.52, P=0.001, N=47)$$

3) 針葉長

(1) 主幹 No. 2・4

Table- 4 Differences in shoot growth with node order and ramification order of branch

Node order	Main shoot	1st shoot	Shoot of 2nd branch			
			Max.	Min.	Mean	S. D.
1	32.1	29.3	17.2	24.1	5.1	6.0 (mm)
2	30.1	26.2	14.6	19.9	4.0	5.0
3	37.1	31.1	15.5	22.2	3.8	6.7
4	34.7	29.8	15.5	21.9	4.1	6.2
5	31.7	24.7	13.1	20.1	5.2	5.4

Notes: 1st shoot and S. D. mean shoot of 1st branch and standard deviation. In the case of main stem No. 8, 2nd branches were measured separately from others.

Table- 5 Differences in cumulative shoot growth ($YS_1 \sim YS_5$) with ramification order of branch

Oder	Max. (mm)	Min. (mm)	Mean (mm)	S. D. (mm)	N (-)
Main shoot	268.5	112.8	186.7	52.9	10
1st-shoot	159.8	29.5	103.9	34.1	24
2nd-shoot	106.3	22.2	75.8	27.9	8

Notes: 1st-shoot is shoot of 1st branch. 2nd-shoot is shoot of more than 2nd shoot. Main stem No. 8.

主幹 No. 2・4 の 2 次以上枝軸における針葉長の測定数は, 主幹が 2 本・測定節位が 1 つ・測定線返が 4 葉と少ない。それにも拘らず, シュート型間と主幹間に有意差が認められた(表-6)。

(2) その他の主幹

8 主幹 (No.11~18) の 2 次以上枝軸における針葉長測定値から, 主幹・シュート型・節位毎に葉長の区間推定値 ($P=0.10$) を求めた。但し, 個葉の変異を除くため葉束中の 5 葉の合計値 (合計葉長) を用いた。各節位における葉束数は 7~40, 平均 18 であった。節位 5 ($MBS_5 \sim MBS_6$) の値を欠く軸があったため 4 節位の値 (図-4) を示すが, 主幹 No.11 の節位 4 の逆転を除き, A 型シュートの方が合計葉長が長いこと, 過半数の例で両シュートが完全に分離することが判った。但し, 図-4 には主幹 No.18 及び全 4 つの逆転例中の 3 例が集中した No.17 を省略した。合計葉長平均値について分散分析を行った結果 (表-7), シュート型間 ($P=0.005$) および主幹間

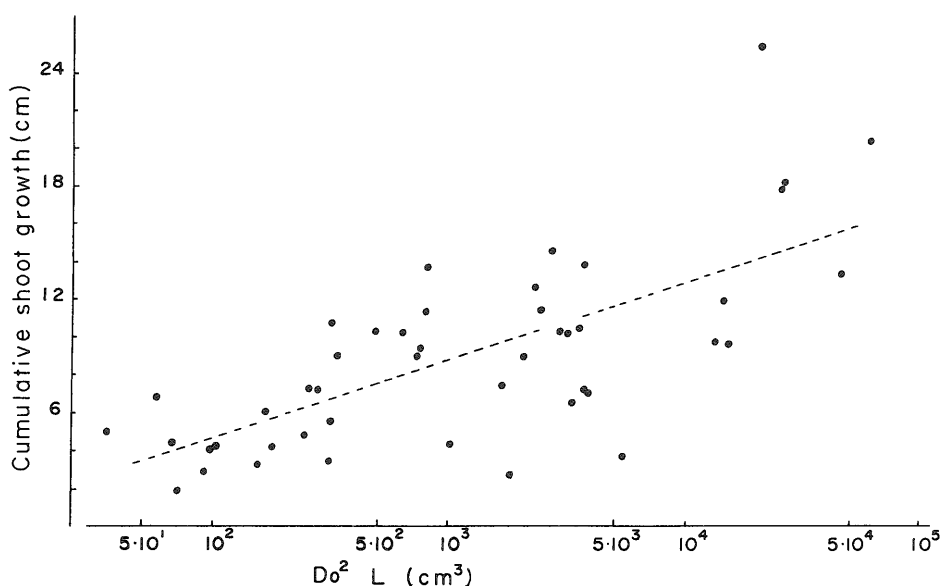


Fig. - 3 Regression between stem size ($D_0^2 \cdot L$) and cumulative growth ($YS_1 \sim YS_5$) of main shoot

Table- 6 Analysis of variance for needle length

Source	Variance	D. F.	U. V.	Ratio
shoot type	2,173.610	1	2,173.610	136.350 ***
main stem	973.016	1	973.016	64.037 ***
interaction	21.016	1	21.016	1.138
error	1,211.550	76	15.941	
total	4,379.190	79		

Notes: Abbreviation D.F. and U.V. indicate degree of freedom and unbiased variance. *** shows sig. at 0.1% level. Shoot types are A and B type of 2+ shoots (see notes in Table-3).

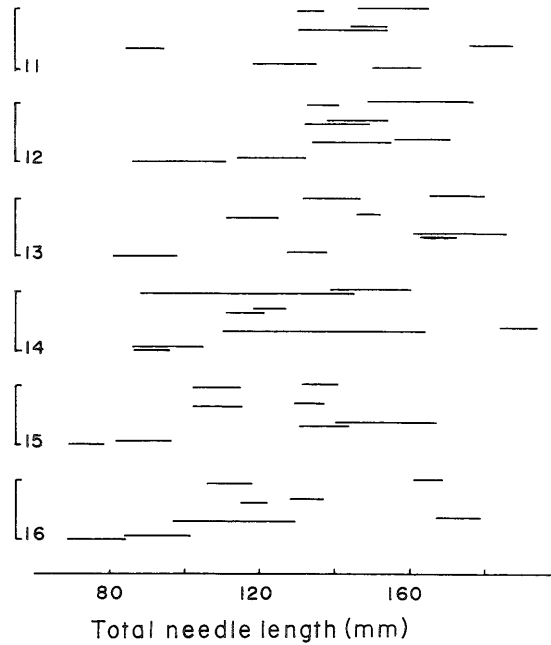


Fig.-4 Variation of total needle length with shoot type of more than 2nd branch, node order and stem

Notes : Numerals in the figure indicate number of stem. Horizontal axis is generalized total needle length by interval estimation ($P=0.1$). Row value of total needle length is total of five needles per needle bundle. Range of needle length in younger node is shown upper in every stem with pair of shoot type, upper (A) and lower (B).

Table-7 Analysis of variance for total needle length

Source	Variance	D. F.	U. V.	Ratio
shoot type	7,089.63	1	7,089.63	9.945 **
main stem	9,704.87	7	1,386.41	1.945 *
interaction	1,886.37	7	269.48	0.378
error	34,218.70	48	712.89	
total	52,899.60	63		

Notes: Shoot types are A and B type of 2+ shoots. * and ** are sig. level at 10% and 0.5%.

($P=0.10$) に有意差が認められた。

また、年枝長と同様に概ねどの主幹においても同一節位で合計葉長が長く（短く）なること、合計葉長に主幹差が大きいことが判った。したがって、絶対値では示し難いものの、各主幹とも A 型シュートに着生する針葉の方が B 型のものより長いと云えよう。

4) まとめ

以上のことから，群落表面を形成しているA型シュートはB型よりシュート頂が8～11cm高いことが確かめられた。その原因に関して，各主幹ともA型シュートはB型より年枝長と針葉長が長いことが確かめられた。また，例外が多いものの，A型シュートは1次枝軸にB型シュートは2次以上枝軸に由来すると考えられた。但し，両シュートを区分する年枝長及び針葉長の一般値は，両者ともかなりの程度の主幹差があるため示し難い。

2. シュート型A・Bの同調性からの分別

主幹 No. 4・5・8 を供試し，以下の方法で解析を行った。YS₁～YS₅の時系列データ（年枝長パターン）について，主軸とその主幹の1次枝軸間で相関係数を求める。得られた係数が有意(P=0.1)の時その1次枝は主軸と同調性があるとし，その主幹における全1次枝の平均的な同調性程度を1次枝数に対する同調性がある1次枝の数の率（有意率）で表した。

1) 1次枝の枝階毎の主軸に対する同調性

図－5に，主軸の年枝長パターンとその主幹の1次枝軸の年枝長パターン間における相関係数の枝階に応ずる変化を示す。枝階は，最も地際に近い枝階を1とし主幹の先端に向かって数えた。主幹 No. 8では，主幹の先端側の上位枝階において相関係数の明瞭な交互的变化が認められ，下

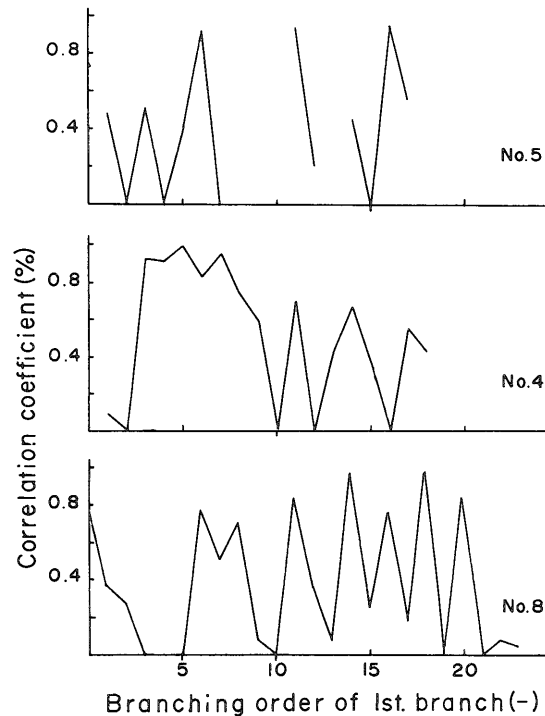


Fig.-5 Variation of correlation coefficients of YS pattern between main shoot and shoot of 1st branch with branching order of 1st branch

Notes: YS pattern means time series of YS₁ to YS₅.

位枝階でもほぼ同様な変化が認められた。有意率は16.7%であった。主幹 No. 4 の上位枝階ではほぼ交互的な変化が認められたが、下位枝階では係数値が連続的に高かった。有意率は27.8%であった。主幹 No. 5 では、枯死した1次枝のため線の途切れが多いが、係数値が高・低と変化する傾向がうかがえる。有意率は17.4%であった。但し、3例とも4～6個出現した相関係数の負値(荒木, 1998)は0で置換した。

以上のことから、年枝長パターンにおいて主軸と同調性がある軸を持つ1次枝、あるいは主軸と $P < 0.1$ ではあるものの比較的高い相関係数を示す軸を有する1次枝(係数値が比較的高い枝と略称)は、連続した枝階に出現する場合もあるが、多くは連続しないでほぼ交互の枝階に出現すると考えられた。但し、各1次枝からは2次枝・3次枝等が分枝しており、1次枝のみが連続的に並んでいるわけではない。

2) 1次枝の累加年枝長と同調性

図-6に、主幹 No. 8 における1次枝の累加年枝長($YS_1 \sim YS_5$)を枝階毎に示す。概ね下位枝階の枝軸ほど累加年枝長が長いこと、累加年枝長が長い枝と短い枝が交互的に出現すること、および極めて短い累加年枝長を示す枝があることが判る。また、主軸との同調性が認められた4本の1次枝軸のうち2本は、その枝階附近で最も長い累加年枝長(以下、極大年枝長)を示す枝であった。しかし、同調性を示した他の2本の枝は極大年枝長を示す枝より枝階が1つずれていた。

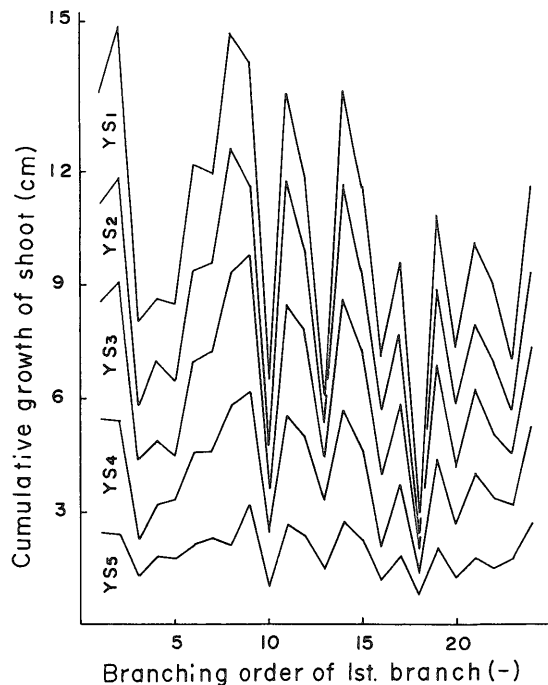


Fig.-6 Variation of cumulative shoot growth ($YS_1 \sim YS_5$) with branching order of 1st branch

同様に，係数値が比較的高い枝は3例とも極大年枝長を示す枝と枝階がずれていた。一方，主幹 No. 4 において，同調性が認められた3～7枝階の各枝の累加年枝長は，累加年枝長の上位から3位を除く1～6位と長い。しかし，係数値が比較的高い枝は3例とも極大年枝長の枝より枝階が1つずれていた。これらのことは，主幹 No. 5 においてもほぼ同様であった。

すなわち，主軸と年枝長パターンの同調性を示す1次枝および係数値が比較的高い1次枝は，極大年枝長を示す1次枝或はその近傍の1次枝と云えよう。逆に，累加年枝長が特に短い1次枝では相関係数が特に小さい。

3) 累加年枝長における1次枝の分離

極大年枝長を示す枝或はその近傍の枝において相関係数が高い傾向が認められたので，相関係数と累加年枝長の関係を調べた。主軸と1次枝軸の年枝長パターン間の相関係数が高いとする限界をデータを増やすため0.6に下げ，主幹毎に0.6以上の相関係数を示す1次枝の軸をC型シュート，0.6未満の軸をD型シュートと名付けた。各主幹の1次枝をC・D型シュートに区分し，累加年枝長の平均値の差の検定を行うと有意差は認められなかった。しかし，区間推定 ($P=0.1$) の結果(図-7)，C型シュートの方がD型シュートより累加年枝長が長いこと，完全ではないものの両型が分離することが判った。

4) まとめ

主軸と1次枝軸における年枝長パターン間の相関係数値は，累加年枝長がその枝階附近で極大年枝長を示す1次枝或はその近傍で高いこと，逆に累加年枝長が特に短い1次枝では低いことが判った。この長さを絶対値から区分することは，累加年枝長の1次枝間変動や下位枝階ほど累加年枝長が長い例があるため困難であるが，区間推定の結果からC型シュートはA型シュートに，D型はB型に相当すると考えられる。

A型シュートの光環境はB型のそれより良いと推測出来る。さらに，年枝長パターンの主軸と1次枝間の相関係数値が枝階により脈動的变化を起こす原因は，個々の1次枝のシュート型の差ひいては光環境差に起因するシュート成長量の差と考えられた。なお，有意率は16～28%程度で，主軸間のそれ（荒木，1998）よりやや低い。

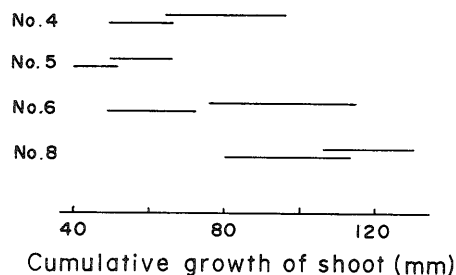


Fig.-7 Separation of 1st branch to two types by cumulative growth of shoot

Notes: Numerals in the figure are No. of main stems. Upper (lower) bar indicates range of growth in C (D) type shoot.

3. シュート型と年枝長パターンの同種軸相互間の有意率

ここでは、枝次数およびシュート型が同一な軸の相互間における、年枝長パターン(YS₁~YS₅)の同調性程度(有意率)を検討した。有意率は、軸相互間の総当たり組合せ数に対する同調性が認められた組合せ数の比から求めた。その理由は、特定の1本の軸の年枝長パターンを基準にすると、軸により有意率が変化するからである。

1) A・B型シュートにおける相互間の同調性

前述の通り、主幹 No. 1・2・4 においては、1次枝軸と2次以上枝軸を一括しシュート型A・Bを区分した。それらの軸について主幹別・シュート型別に年枝長パターンの軸相互間の有意率を求めた。例えば、主幹 No. 2 のA型軸は20本のため総組合せ数は190通りとなり、その内51組合せで相関係数が有意であったので有意率は26.7%となる(表-8)。3主幹ともA型シュートにおける有意率はB型のそれより著しく高いことが判った。

2) 1次枝軸相互間の同調性

主幹 No. 2・4・6・8 について、1次枝軸の年枝長パターンに関する相互間の相関係数を求めた。組合せ数は上記の主幹順に45・120・153・276であり、有意率は28.9・1.7・13.7・6.2 (%)であった。

4. A・B型シュートの分布様式

ここでは、A・B型シュート各々の相互間隔と垂直的位置関係を調べた。

1) シュートの相互間隔

(1) 直接的測定

継子岳におけるA型シュートの分布位置の測定結果を図-8に示す。この区は、辺長が2.66~3.22 m、面積が8.53m²区内に地際を持つ幹数が17本で、A型シュートの測定数は260本であった。振動法(荒木ら, 1993)による調査の結果、17幹は2主幹とその地中分岐幹に由来する幹であることが判った。この2主幹の1次枝軸・2次以上枝軸のうちのA型シュートで区内にあるもの、及び区内に侵入している他の主幹のA型シュートを一括して測定対象とした。但し、2本の主幹はA

Table- 8 Difference of R. S. C. with shoot type

Shoot type		Main stem		
		No. 1	No. 2	No. 4
A	R. S. C. (%)	21.8	26.8	15.1
	T. N. C. (-)	55	190	465
B	R. S. C. (%)	6.7	2.2	9.4
	T. N. C. (-)	496	45	703

Notes: R. S. C. means rate of significant combination, that is (number of combination showing significant correlation coefficient)/(T. N. C. = total number of combination), in the calculation of correlation coefficient for YS pattern among same type shoot.

型シュートに含めた。この場合, A型シュート1本の占有面積を区的面積をシュート数(249本)で除して求めると 342.66cm^2 となるが, A型シュートの配置間隔は区画内の全域で均等ではない(図-8)。そこで, 各260本のA型シュートが示す最短の相互間隔を, ある1本のA型シュートと他の全てのA型シュート間の相互間隔の計算と最小値の選出を繰返し, 求めた。なお, 相互に接近しているが他とは離れた2軸においては同じ間隔値を2回求めている。A型シュートの最短相互間隔の相対頻度分布は図-9の通り4~5 cm 階級にモードを持つが右に裾を引いた傾向を示すこと, 最短相互間隔の平均値は6.0cm であることが判った。三の池・摩利支天においても同様に平均間隔を求めた(表-9)。なお, 最短相互間隔の全体の平均値を平均間隔とした理由は, 図-7の右方にある間隔が広い値を与えたシュートは区内外縁に位置した可能性があるが, 確定出来ないからである。つまり, 区内外縁に位置するシュートの場合, 区外の近距離に他のシュートがあっても計算できず広い間隔値を与えるため, そのデータを除くべきとも考えられる。

(2) シュート間隔の推定とA・B型シュートの構成比

表-10に, 前出の表-2の資料から求めたシュートの相互間隔, 群落におけるA・B型シュー

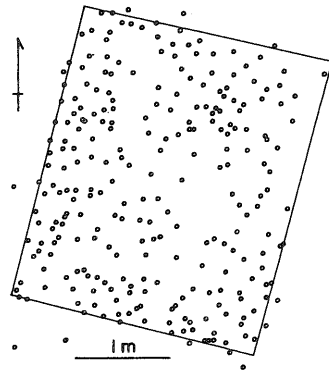


Fig.-8 Location map of A type shoot (directly measured)

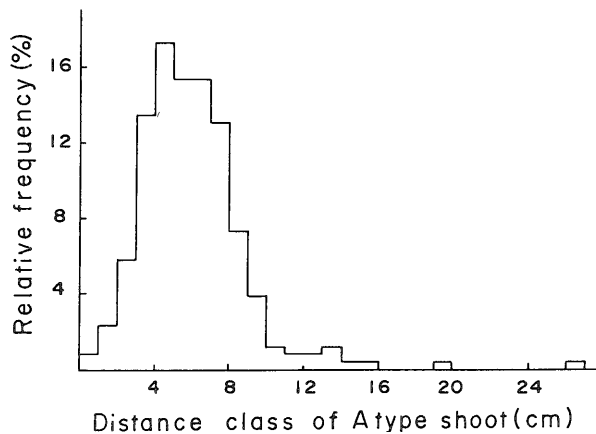


Fig.-9 Relative frequency distribution for mutual distance among A type shoot

Table-9 Mutual distance among A type shoot

Location	Area (m ²)	Nos. of stem (-)	Nos. of A shoot (-)	Distance (cm)
Sannoike	8.39	11	288	5.0
Marishiten	7.94	35	217	5.3
Mamakodake	8.53	17	260	6.0

Notes: Vales were measured directly by
plane-table surveying.

Table-10 Mutual distance among shoots

Source	Location	Area (cm ²)	A type shoot			S.C.Rate (%)	B type shoot			Size of stem		
			N (-)	O.Area (cm ²)	Distance (cm)		N (-)	O.Area (cm ²)	Distance (cm)	Diameter (cm)	Length (cm)	D ₀ ² ・L (cm ³)
Belt 1	Kinpusan	2,740	39	70.3	8.4	48.1	42	65.2	8.1	4.2	115	2,029
" 2	"	5,000	82	61.0	7.8	45.1	100	50.0	7.1	4.9	138	3,314
" 3	"	5,000	36	138.9	11.8	26.9	98	51.0	7.1	1.8	65	211
" 4	Marishiten	4,000	30	133.3	11.5	33.7	59	67.8	8.2	3.5	91	1,115
" 5	"	2,500	17	147.1	12.1	35.1	31	80.6	9.0	"	"	"
Stem No.1					25.6					3.5	91	1,115
" 2					66.7					8.5	156	11,271
" 4					44.9					8.1	292	19,158

Notes: O.Area means occupied area per shoot.

トの数の構成比(シュート構成比: $A/(A+B)$), 代表主幹のサイズなどを示す。また, 主幹 No. 1・2・4 の主幹サイズとシュート構成比を併記する。

ベルト 1 は, 面積が 2,740cm² で A 型シュートの数が 39 本であったので, A 型シュート 1 本が占有する面積は平均的に 70.3cm² となる。そして, 占有空間の底面を正方形と仮定すれば, A 型シュートの相互間隔は 70.3 の平方根の $1/2$ の 2 倍の 8.4cm と考えられる。同様に求めた各ベルトにおける A 型シュートの相互間隔を表-10 に示す。前項の直接的推定の例も加えると, この間隔は 5.0~12.1cm の変異を示す。試みに, そのベルト等を代表する主幹のサイズ指標値 $D_0^2 \cdot L$ と相互間隔との関係を見ると (図-10) 主幹サイズが大きい群落の方が A 型シュートの相互間隔が狭いようである。但し, 間隔の直接的測定を行った 3 区の中の 2 つの区では主幹のサイズ差が大きかったので作図には加えず, 三の池区は 2 主幹の $D_0^2 \cdot L$ の差 (36,200 : 43,600cm³) が少なかったため, その平均を代表値として加えている。ちなみに, 図-10 の回帰式は以下の通りである。

$$\begin{aligned} \text{A 型シュートの平均間隔 (cm)} &= -3.4180 \cdot \log D_0^2 \cdot L + 20.7398 \quad \dots\dots(2) \\ (F=17.76, P=0.01, r=0.901, N=8) \end{aligned}$$

A 型シュートの相互間隔における群落差の発生条件を探るため, 各群落のシュート構成比 (表-10 に併記) と主幹サイズ ($D_0^2 \cdot L$) の関係を求めると (図-11・式(3)), サイズの増加に伴う構成比の増加が認められた。すなわち, 主幹サイズの増加に伴い A 型シュートの割合が高くなることが判った。 $D_0^2 \cdot L$ に大きな影響を持つ地際直径と平均年枝長の間には有意な右上りの直線関係 (荒木, 1998) があり, $D_0^2 \cdot L$ と主軸年枝長間 (図-3) にも有意な右上りの直線関係がある。

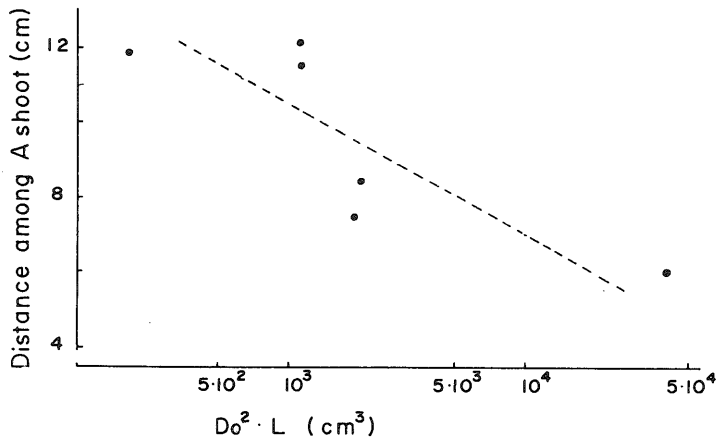


Fig.-10 Regression between stem size ($D_0^2 \cdot L$) and mutual distance among A type shoot

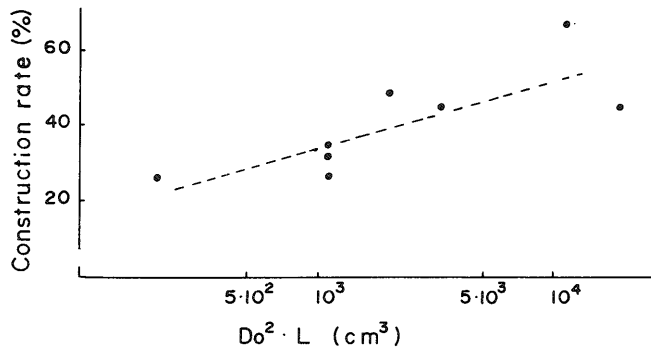


Fig.-11 Regression between stem size ($D_0^2 \cdot L$) and construction rate of A type shoot

Notes: Construction rate indicates a rate of A to total shoot.

したがって、大きなサイズの主幹はシュートの成長が良いためA型シュートの構成比が高くなり、それに伴って相互間隔が狭くなるものと考えられた。但し、相互間隔には上限値があることが予想される。次に、B型シュートについてもA型と同様の手順で平均間隔を求めた(表-10に併記)。B型シュートはA型より数が多いため相互間隔は狭く計算された。

$$\begin{aligned} \text{シュート構成比 (\%)} &= 16.6231 \cdot \log D_0^2 \cdot L - 14.5672 & \dots\dots(3) \\ (F=8.73, P=0.05, r=0.770, N=10) \end{aligned}$$

2) A・B型シュートの長さ

Plot 1・2中にある全シュート数は各130・152本で、これらシュートの葉付長の平均値は14.4・5.8cmであった。両区間における平均値の差の発生原因は、主幹サイズの差やシュートの相互間隔の差などにあると思われるが、データの限りでは不明であった。この調査ではシュート型A・Bの区分を行わなかったため、両区とも相対頻度分布に2山型傾向が伺えたことを利用し、試み

に葉付シュート長の長・短の2グループに分けた。すると、グループ平均値は $25.5 \cdot 9.1$ cm (Plot 1) および $10.4 \cdot 3.7$ cm (Plot 2) と計算された。このことから、葉付シュート長が長い(短い)グループがA型(B型)シュートに相当するとすれば、シュート頂部の高さには8~11cmの差があっても生存葉の最下部の高さ、すなわち葉層の底部の高さにはシュート毎の差が減少している可能性が示唆された。

IV. 総合考察

ハイマツにおいては栄養繁殖、すなわち匍匐幹下部の地中埋没と幹の分岐部の腐朽を経由するクローン幹の発生が起こる(Tani *et al.*, 1996・1998: 荒木, 1998)が、その発生頻度は群落の立地や成長状態の影響を受ける(荒木, 1998)。したがって、主軸相互間(主幹間)の有意率は極めて高い場合もあるが、一般に25~35%程度(荒木, 1998)と考えられる。一方、前述したように、A型シュート相互間の有意率は $15.1 \cdot 21.8 \cdot 26.7\%$ 程度、主軸と1次枝間では $16.7 \cdot 17.4 \cdot 27.8\%$ 程度、1次枝相互間では $1.7 \cdot 6.2 \cdot 13.7 \cdot 28.9\%$ 程度、B型シュート相互間では $2.2 \cdot 6.7 \cdot 9.4\%$ 程度と考えられた。

当然、主軸の年枝長パターンは各々異なった主幹から測定された。一般に、主幹毎に遺伝的性質が異なると考えられるが、主軸相互間において有意率が最も高い。その理由は、主軸は群落表面から突出しているため、受ける光条件が最も良く・斉一であるためと考えられた。有意率2位はA型シュート相互間であり、理由はA型シュートが群落表面を形成するためと考えられた。すなわち、A型シュートは極く少数が主軸の遮光下にあり、 $5.0 \sim 12.1$ cm離れた位置にある同型シュートによる相互遮光があるものの、相対的に光条件が良好だからである。B型シュート相互間の有意率が最も低く4位であるが、その理由はシュート頂部がA型シュートのそれより8~11cm低いいため主軸とA型シュートに遮光されるためである。また、同じB型による相互遮光についても、A型より短い相互間隔を示すため、その程度はA型の場合より激しいと考えられた。すなわち、これらの複合的影響により光条件が最も悪く斉一性に欠けるためであろう。主軸と1次枝軸間の有意率が3位である理由は、主軸の光条件は最も良いものの、それに対比する1次枝軸にはA型シュートだけでなくB型シュートも含まれるからであろう。

年枝長・葉長・シュートの相互間隔・シュートの構成比のいずれにも主幹サイズによる変化が確認あるいは類推できた。したがって、シュート頂の高さ・葉付シュート長の測定を主幹サイズが異なる各群落においてシュート型区分を行いつつ繰返すことが望まれる。

要旨

ハイマツ群落の葉層は、相互に平行的に斜立するシュートから構成されている。そして、シュートには群落表面を形成するシュート(以下、A型シュート)と表面には達しないシュート(以下、B型シュート)があると観察される。本報では、主に1994年に行った御岳山塊・乗鞍岳山塊・

奥地秩父連山の各地点に成育する群落の調査から, 以下のようなA・B型シュートの相違を明らかにした。主幹毎に見ればA型シュートの方がB型より年枝長が長く, 針葉長も長い。但し主幹サイズが大きいかほど年枝長が長いので, 一般的な区分値は示し難い。B型シュートの頂部はA型の頂部が形成する群落表面より8~11cm下方に位置する。A型シュートは, 5.0~11.8cm程度の相互間隔と25~67%程度の構成率(全シュートに対する数の率)を示すが, 群落により値が異なる原因は両者とも主幹サイズの差と考えられた。

引用文献

- 荒木真之・谷 尚樹・荒木眞岳・森川道子 (1993) ハイマツ群落の構造と成育形態. 日林誌 75 : 463-468
- Araki, M., Tani, N. and Araki, M. (1995) Comparison of mensuration methods for annual shoot elongation with adjacent bud scale marks on shoot of Siberian dwarf pine (*Pinus pumila* REGEL). Bull. Tsukuba Univ. For. 11 : 71-85
- 荒木真之 (1998) ハイマツの繁殖様式に関する主軸シュート伸長量同調性からの解析. 森林立地 40 : 9-16
- Kajimoto, T. (1989) Aboveground biomass and litter fall of *Pinus pumila* scrubs growing on the Kiso mountain range in central Japan. Ecol. Res. 4 : 55-69
- 梶本卓也 (1995) ハイマツの生態. 日生誌 45 : 57-72
- 沖津 進 (1981) ハイマツ低木林の現存量. 日林北支講 30 : 149-151
- 沖津 進 (1988) ハイマツ年枝生長の地理変化. 日生誌 38 : 177-183
- 四手井綱英 (1963) 立山附近に成育するハイマツの物質生産について. 日林誌 45 : 169-176
- Tani, N., Tomaru, N., Araki, M. & Ohba, K. (1996) Genetic diversity and differentiation in populations of Japanese stone pine (*Pinus pumila*) in Japan. Can. J. For. Res. 26 : 1454-1462
- Tani, N., Tomaru, N., Tsumura, Y., Araki, M. & Ohba, K. (1998) Genetic structure within a Japanese stone pine (*Pinus pumila*) population on Mt. Aino-Dake in central honshu Japan. J. Plant Res. 111 : 7-15

Summary

Foliage of Japanese stone pine (*Pinus pumila* REGEL) community is constructed of electing shoots standing parallel to each other. The fact is observed in foliage that there are two types in shoots, reaching top of shoot to the surface of community (A-type) and the other (B-type). In this paper, some differences between A-type and B-type of shoot are clarified by data collected from many communities in Mts. Ontakesan and so on in the year 1994 as

follows. Length of annual shoot growth and needle length are longer in A-type than in B-type shoot, in each main shoot. However, it is difficult to show general values dividing A- and B-type for the two lengths by reason that shoot growth is affected by size of main stem. Shoot top of A-type is higher 8~11cm than B-type. Mutual distance among A-type shoot shows 5.0~11.8cm variance, and construction rates of A-type shoots to whole shoots show 25~67% variance, among communities by difference in size of main stems.