

庇陰処理による苗木の生長様式に現れた耐陰性の樹種間差

徐 国 林*・二 宮 生 夫**・荻 野 和 彦**

Species characteristics of shade tolerance of young trees appeared in their growth patterns with different light conditions

Guolin XU, Ikuo NINOMIYA and Kazuhiko OGINO

Summary: In order to study species characteristics of shade tolerance, 1-year old saplings of *Zelkova serrata* Mak., *Quercus acutissima* Carr. and *Lithocarpus edulis* Rehd. were planted in different light conditions. The relationship between growth pattern and light condition was analyzed. The experiment was done in Ehime University Forest Nursery in Higashino, Matsuyama, Ehime Prefecture. The relative light intensities were 100%, 50%, 25%, 12.5% and 5% respectively.

1. The height growth of a sapling was promoted most under 25% relative light intensity, but growth of basal diameter was best for a sapling growing under 100% daylight. In *Z. serrata* there was little difference in growth of sapling size (D^2H) among 25% to 100% light relative intensity, but below 12.5% relative light intensity the growth of D^2H declined, so the difference of sapling size growth between below 12.5% and above 25% light intensity was large. In *L. edulis* the growth of D^2H showed the same pattern as in *Z. serrata*, but the difference was not as big as in *Z. serrata*. In *Q. acutissima* the growth of D^2H was best in 100% daylight and decreased as relative light intensity declined.
2. In *Z. serrata* the mean longevity of leaves tends to be long as relative light intensity declines. In *Q. acutissima* the longevity of leaves tends to be short as light intensity decreases, but in 5% it was longest. The production mean area \times mean longevity \times total number of leaves was largest in *Z. serrata* and *L. edulis* at 25% relative light intensity, but in *Q. acutissima* largest was at 100% daylight.
3. The original gradient of the gross light-photosynthesis curve rose at the relative light intensity below 12.5% in all three species. There was little difference in the rate of photosynthesis at their saturation point above 25% relative light intensity in *Z. serrata* and *L. edulis*, but in *Q. acutissima* both the original gradient and rate of photosynthesis at their light saturation point declined as the light condition changed from 100% to 25% relative light intensity.

* 連合農学研究科 生物資源生産学専攻 植物生産学講座 Plant Resource Production, Bioresource Production Science, United Graduate School, Ehime University

** 森林生態学・造林学研究室 Laboratory of Ecology and Silviculture

4. In *Z. serrata* the relationship between increment in individual size (D^2H) and net leaf production (P_s) was linear in logarithm scale. In *L. edulis* and *Q. acutissima* above 25% relative light intensity it was the same as in *Z. serrata*, but below 12.5% relative light intensity, as net leaf production increased, it did not rise in sapling size in *Q. acutissima*. In *L. edulis* the relationship between D^2H and P_s below 12.5% relative light intensity was linear, too, in logarithm scale but its gradient was different compared with those of above 25% relative light intensity.

要 旨 樹種の耐陰性を明かにするために、ケヤキ、クヌギとマテバシイの1年生苗木に対して庇陰処理を行い、苗木の生長様式と光環境との関係を解析した。実験は愛媛大学農学部附属演習林東野試験地で行われ、100%、50%、25%、12.5%及び5%の5段階の庇陰処理を行った。解析した結果は次の通りである。

1. 光環境の変化に対して3樹種とも苗木の伸長生長は25%区で、肥大生長は100%区で最大となった。個体サイズ D^2H はケヤキでは25%以上の区では差が小さく、12.5%以下の区では著しく低下し、高照度区と低照度区の差が大きかった。マテバシイでは D^2H はケヤキと同じ変化パターンを示したが、高照度区と低照度区の差はケヤキより小さかった。クヌギでは D^2H は100%区で最大となり、相対照度の低下に伴って低下した。
2. 葉の平均寿命はケヤキでは低照度区ほど長く、クヌギでは12.5%以上の区では高照度区ほど長い。5%区でも長くなった。平均葉面積×平均寿命×積算開葉数はケヤキとマテバシイでは25%区で最大であり、クヌギでは100%区で最大であった。
3. 光—光合成曲線の初期勾配は12.5%以下の区では3樹種とも上がった。光合成速度の飽和値は25%以上の区ではケヤキとマテバシイでは明かな傾向を示さなかったが、クヌギでは相対照度の低下に伴って低下した。
4. ケヤキでは個体サイズ (D^2H) の増加量は葉の剰余生産量 (P_s) と両対数軸で直線関係となった。クヌギとマテバシイでは25%以上の区でケヤキと同じ関係を示したが、12.5%以下の区では異なった関係を示した。クヌギでは12.5%以下の区では剰余生産の増加にもかかわらず個体サイズは殆ど増加しなかった。マテバシイでは12.5%以下の区では ΔD^2H と P_s とは両対数軸で直線関係になるが、直線の勾配は25%以上の区のそれと異なった。

I は じ め に

樹木の耐陰性は森林の更新、保育などの林業技術を考える上で重要である。従来、耐陰性の弱い樹種が陽樹、耐陰性の強い樹種が陰樹と言われているが、それは単に樹木がどのような光環境でよく育つかという意味で使われてきた。現在までに樹木の生育と光環境との関係についての研究が数多くなされている^{1),2)}。しかし、樹木の耐陰性を理解するには単に生長と光環境との関係で論ずるのは不十分であり、樹木の光合成を踏まえて検討する必要がある。光環境の変化に応じて葉量と葉の光合成能率はどのように変わるか、また種によってその変化のしかたがどう違うかが樹木の耐陰性を理解する上で重要な意味を持っている。本報ではケヤキ、クヌギ、マテバシイの3樹種の苗木に対して庇陰処理を行い、苗木の生長様式、葉の光合成能率及び形態の変化を調べ、光環境との関係を解析し、それぞれの種の耐陰性を検討した。

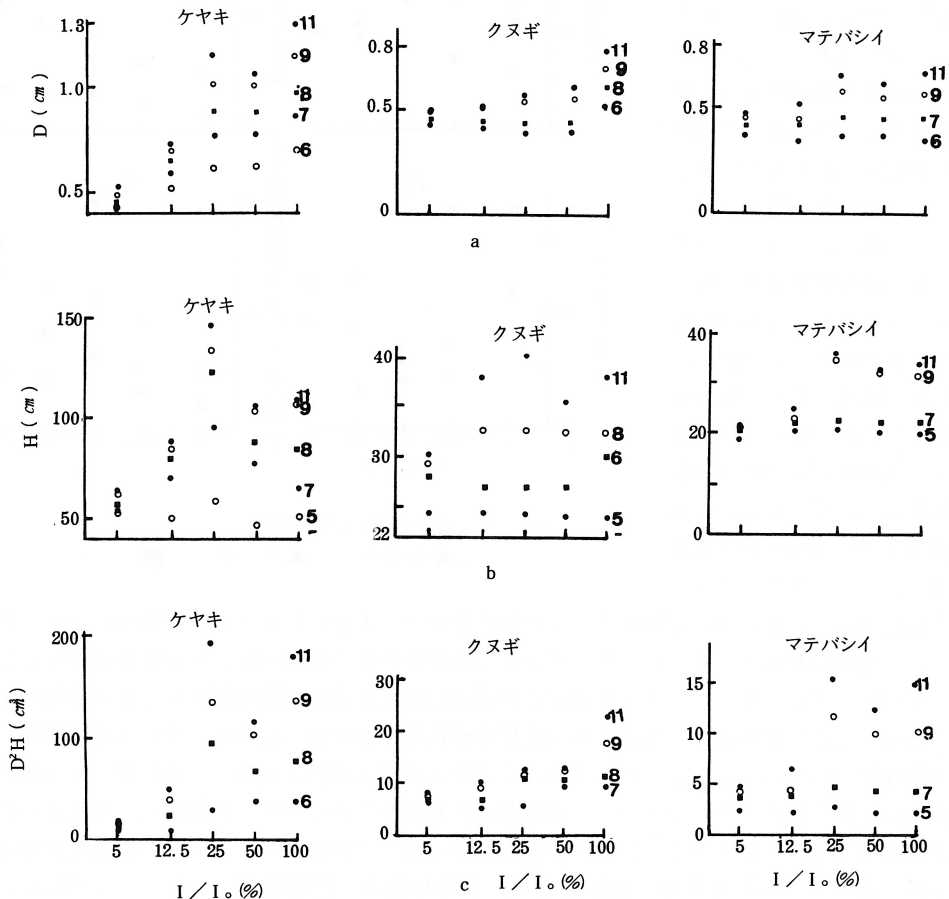
実験を行うにあたり御協力頂いた愛媛大学農学部附属演習林の山本正男技官ならびに森林生態学・造林学研究室の各位に厚くお礼を申し上げる。

II 材料と方法

実験は愛媛大学農学部附属演習林東野試験地で行った。クヌギ、ケヤキ、マテバシイの3樹種を研究対象に、180×140×120cmの黒い寒冷紗を用いた庇陰格子によって、相対照度5%、12.5%、25%、50%及び100%となるようにした。鉢植えの苗木を処理区分ごとに、各樹種5本ずつ置き生育させた。1987年3月24日の植え付けから同年の12月24日まで、2週間ごとに苗高、根元直径、単葉の面積を測定し、積算展開葉数及び現存着葉数を調べた。また試料木を実験室に運び、単葉の光合成速度を測定した。光合成の測定には日立一堀場赤外線ガス分析器を用い、開放系の同化箱を用いて、通気法により測定した。測定時の葉温を 25 ± 0.5 (°C)に保った。光源は東芝陽ランプD400を4本用い、最大照度は90 K lux に達した。照度の調節は黒い遮光格子を使った。

III 結果と考察

1. 苗木の生長と光環境

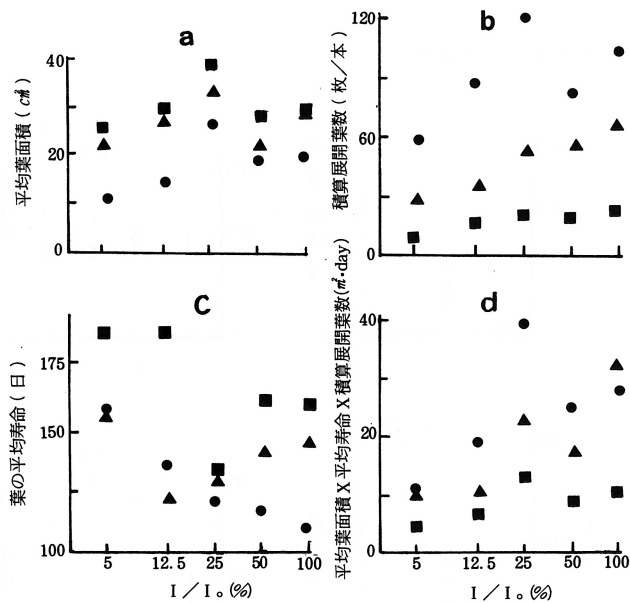


図—1 苗木の生長と光環境
5, 6, …, 11は各月を示す。

苗木の生長と光環境との関係を図—1に示す。根元直径（図—1(a)）はケヤキ、クヌギ、マテバシイの3樹種とも100%区で最大値を示し、暗くなるにつれて小さくなった。ケヤキでは25%以上の区と12.5%以下の区との差が大きく、クヌギでは100%区とそれ以下の区との差が大きかった。マテバシイでは処理区間の差は最も小さかった。苗高（図—1(b)）はどの樹種も25%区で最大値を示し、これより暗くなるにつれて低下し、また明るくなっても低下した。この傾向はケヤキで最も顕著であった。これらの結果は光環境が苗高生長に対して両性要因として作用し、根元直径生長には線形要因として作用している。苗木のサイズを D^2H [cm³] で表し、相対照度との関係でプロットした（図—1(c)）。 D^2H はケヤキでは25%区で大きい値を示し、12.5%以下の区で減少した。これは25%区で伸長生長が大きく、このことが大きく影響して D^2H が最大になった。クヌギでは D^2H が100%区で最大になっており、暗くなるにつれて減少していく。マテバシイでは12.5%以下の区では D^2H が小さくなったが、25%~100%区では差が殆どなく、ケヤキとクヌギの中間パターンとなった。

2. 葉の生長と葉群動態

単葉の平均面積、平均寿命及び積算展開葉数を調べ、光環境との関係でプロットした（図—2）。図—2 a は単葉の平均面積と相対照度との関係を見たものである。3樹種とも25%区で最も大きい値を示した。それより明るい区と暗い区に移るにつれて小さくなった。積算展開葉数（図—2 b）はケヤキでは相対照度が大きくなるにつれて増加し、25%区で最大となる山型の変化を示したが、他の2種ではいずれも100%区で最多展開葉数を示し、暗くなるにつれて減少した。葉の平均寿命（図—2 c）はケヤキは5%区で最長を示し、相対照度が明るくなると短くなった。すなわちケヤキでは明るい区ほど落葉が早く、平均寿命が短くなった。クヌギは12.5%以上の区では暗い区ほど平均寿命が短くなったが、5%区では長くなった。クヌギは明るい区ほど伸長生長の開始時期が早く葉の展開も早いためである。しかし最も暗い5%区では二度目の伸長生長がなかったため、早い時期に展開した葉だけが残り平均寿命は長くなった。このようにクヌギでは最初に展開した葉に限っては葉の寿命が明るい区ほど短かった。マテバシイは落葉したものがなかったが、展開後12月24日までの平均着葉期間は5%区で最も長く、25%区で最も短かった。これもクヌギと同じく開葉時期の差によるものであった。平均葉面積×総展開葉数×平均寿命は一定期間内に存在した同化器官の総量 [m²·day/tree] を表すものと考えられる。この値と相対照度との関係を示すと図—2 d のようになった。平均葉面積×総展開葉数×平均寿命は構成要素の平均葉面積、積算展開葉数、平均寿命の光に対する変化の組合せでケヤキでは明るくなるにつれて増加し、25%区で最大に達した。



図—2 葉の生長と光環境

●ケヤキ ▲クヌギ ■マテバシイ

区で最長を示し、相対照度が明るくなると短くなった。すなわちケヤキでは明るい区ほど落葉が早く、平均寿命が短くなった。クヌギは12.5%以上の区では暗い区ほど平均寿命が短くなったが、5%区では長くなった。クヌギは明るい区ほど伸長生長の開始時期が早く葉の展開も早いためである。しかし最も暗い5%区では二度目の伸長生長がなかったため、早い時期に展開した葉だけが残り平均寿命は長くなった。このようにクヌギでは最初に展開した葉に限っては葉の寿命が明るい区ほど短かった。マテバシイは落葉したものがなかったが、展開後12月24日までの平均着葉期間は5%区で最も長く、25%区で最も短かった。これもクヌギと同じく開葉時期の差によるものであった。平均葉面積×総展開葉数×平均寿命は一定期間内に存在した同化器官の総量 [m²·day/tree] を表すものと考えられる。この値と相対照度との関係を示すと図—2 d のようになった。平均葉面積×総展開葉数×平均寿命は構成要素の平均葉面積、積算展開葉数、平均寿命の光に対する変化の組合せでケヤキでは明るくなるにつれて増加し、25%区で最大に達した。

クヌギでは100%区で最大を示し、暗くなるにつれて減少した。マテバシイは12.5%以下区では同化器官の総量が小さくなったが、25%—100%区では差が殆どなく、ケヤキとクヌギの中間パターンとなった。

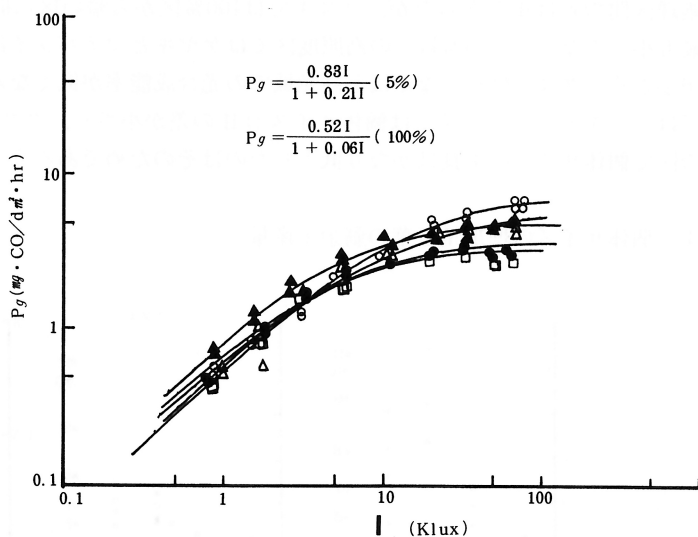
3. 光—光合成曲線と光環境

光—光合成曲線の逆数近似式⁴⁾を用いて光合成を解析し、光—光合成曲線と光環境との関係を解析した。

$$P = b I / (1 + a I)$$

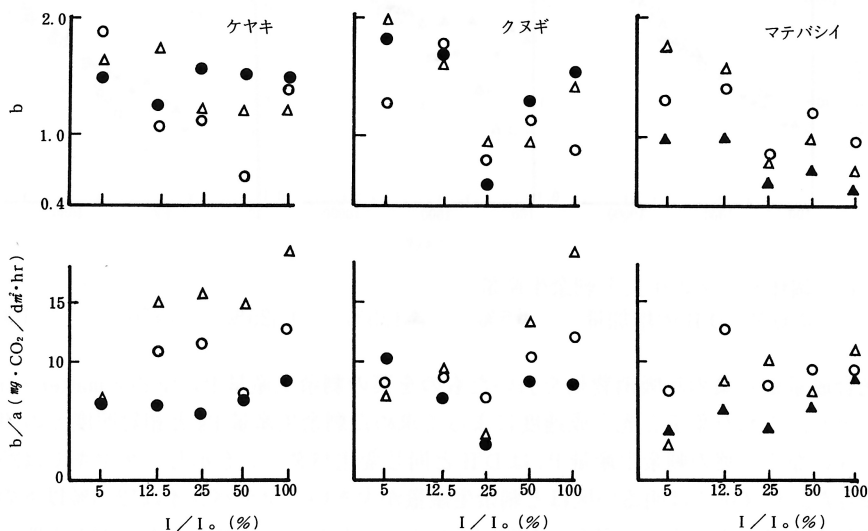
式中ではPとIはそれぞれ光合成速度と照度を表し、bとaは係数である。bは光—光合成曲線の初期勾配を意味し、b/aは光飽和点の光合成速度を意味する³⁾。bが大きいほど低光域での光合成能率が大きく、b/aが大きいほど高光域での光合成能率が大きい。

図—3はマテバシイの光—光合成曲線の一例であるが、光—



図—3 マテバシイの光—光合成曲線
(1988年4月22~23日測定)

● 5% ▲ 12.5% □ 25% △ 50% ○ 100%

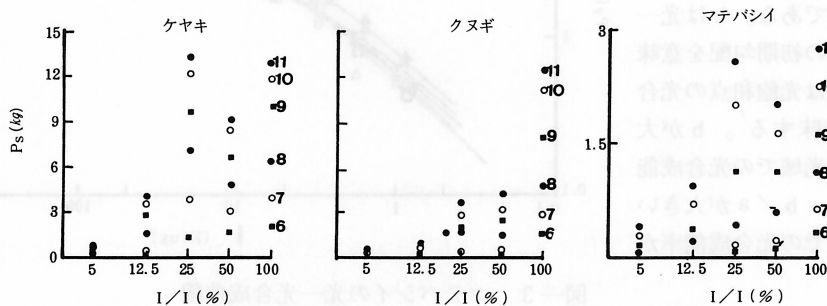


図—4 b/a, bと相対照度

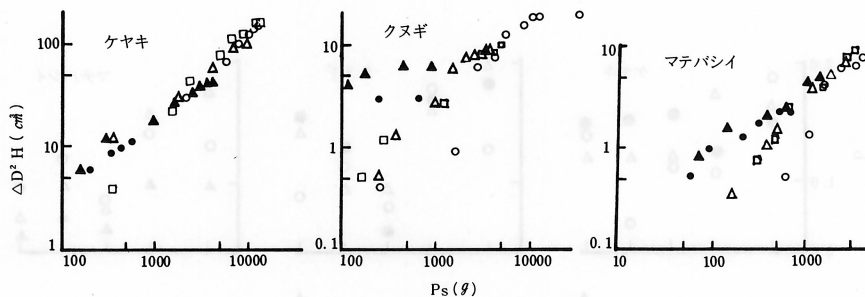
測定年月：△87.9 ○87.11 ▲88.4 ●88.5

光合成曲線は生育の光環境によって異なった。重み付き最小自乗法によりそれぞれの a と b を求め、 b 及び b/a と処理区の相対照度との関係を図—4 に示す。 b は25%以下の区では3樹種とも暗くなるにつれて大きくなり、暗くなるにつれて低光域での光合成能率が上がる傾向を示した。光飽和点の光合成速度 b/a は25%以上の区ではケヤキとマテバシイでは明かな傾向を示さず、処理区間の差は小さかったが、クヌギでは100%区から暗い区に向かって小さくなり、25%区で最も小さくなった。25%以上の高照度区ではケヤキとマテバシイは高光域での光合成能率の変化が小さく、クヌギは暗くなるほど高光域での光合成能率が低くなる傾向を示した。25%以上の区ではケヤキとマテバシイでは個体サイズ D^2H の差が小さく、クヌギでは100%区と比べ50%以下の区で個体サイズの生長はかなり低下したのはそのためであろう。

4. 個体サイズの増加量と葉の剰余生産量



図—5 葉の剰余生産量と相対照度
6, ..., 11は各月を示す。



図—6 個体サイズの生長と剰余生産量
△ D^2H : D^2H の増加量 ●5% ▲12.5% □25% △50% ○100%

葉の光合成量から葉の呼吸消費量を引いたものを葉の剰余生産量 P_s [g dry matter/tree・着葉期間] とし、これを葉量と光合成速度によって求めた剰余生産量 P_s と相対照度との関係で示すと図—5 になる。葉の剰余生産量 P_s は D^2H と同じ変化パターンを示し、ケヤキでは25%区で最大となった。クヌギでは明るい区ほど剰余生産量が大きい。マテバシイは12.5%以下の区では剰余生産量が小さくなったが、25%—100%区では差が小さく、ケヤキとクヌギの中間パターンとなった。個体サイズの増加量 ΔD^2H と P_s との関係を図—6 に示した。ケヤキとクヌギの25%以上の区では ΔD^2H と P_s とは両対数軸で直線関係を示し、両者には高い相関があった。しかし、クヌギでは12.5%以下の区で同じ剰余生産量で ΔD^2H が25%以上の区のそれより大きい。クヌギ

は12.5%以下の区で7月末までは葉の剰余生産量がマイナスであるにもかかわらず伸長生長が起こったためである。8月以降になってはじめて12.5%以下の区でも剰余生産量がプラスになったが、個体サイズの増加には寄与しなかった。7月末までの伸長は樹体内の貯蔵物質と根からの養分吸収によるものであると考えられる。8月以降の剰余生産は個体の生長には利用されず、貯蔵物質の補充にまわされたと考えることができる。橋詰¹⁾の研究によるとクヌギ苗木の葉の全糖の含有率が低照度区で増加し、個体の補償点を生存率からみると相対照度は5%と15%の間であった。本研究では12.5%以下の区では剰余生産があるにもかかわらず個体サイズは殆ど増加しなかったのは個体物質収支の補償点に近い状態にあったためとも考えられる。マテバシイではクヌギと同じ7月末まで12.5%以下の区では当年生の葉にプラスの剰余生産が殆どなかったが、1年生の葉の光合成による剰余生産があったため ΔD^2H と P_s との関係はケヤキとクヌギの中間パターンになっている。

5. 耐陰性の樹種間差

光環境の変化に対して3樹種とも伸長生長は25%で最大となり、肥大生長は100%区で最大となった。しかし、個体サイズ D^2H はそれぞれ異なる変化パターンを示した。ケヤキでは伸長生長が大きく影響して、 D^2H は25%区で最大となった。クヌギの苗木の生育については、橋詰¹⁾の研究によるとクヌギの苗木の伸長生長は25%区で最もよく、苗重は1年生苗では50%区で、2年生苗では100%区で最も重く、相対照度の低下に伴って減少した。本研究でのクヌギの苗木の伸長生長は25%区で最もよく、個体サイズの生長は100%区で最も良かった。他の2種と比べてクヌギは最も明るい環境を好む樹種であると考えられる。

IV お わ り に

物質生産に影響する要因は同化器官の総量、葉の光合成能率などがあげられる。これらの要因が光環境の変化にどのように適応するかは樹種の耐陰性の裏付けとなる。本研究において、同化器官の総量は12.5%以下の区では3樹種とも低下したが、25%以上の区ではケヤキ、マテバシイは25%で最大となるのに対してクヌギでは同化器官の総量は100%区で最大となり、100%区と比べて25%区での同化器官の総量がかなり減った。また最大光合成速度も25%以上の区ではケヤキとマテバシイでは殆ど変わらなかったのに対して、クヌギでは相対照度の低下に伴って低下した。よってクヌギでは50%以下の区で個体サイズの生長が低下した。橋詰¹⁾の研究によるとクヌギの個体の補償点は生存率からみると相対照度5%と15%の間にある。本研究では12.5%以下の区でもクヌギの苗は全部生存しているが、剰余生産があったにもかかわらず個体サイズは殆ど増加しなかったのは個体の補償点に近い状態にあったことも考えられる。葉の剰余生産と個体サイズの増加量との関係のみでみるとクヌギは他の2種より個体の補償点が高いと言える。以上の結果を総合してクヌギが3種の中で最も耐陰性の弱い樹種であると考えられる。

引 用 文 献

- 1) 橋詰隼人：クヌギ苗の生育と陽光量との関係 広葉樹研究, 2: 1~12, 1983
- 2) 橋詰隼人・岡亜喜彦：クヌギ苗の生長と養分の季節変動 広葉樹研究, 2: 13~25, 1983
- 3) Hozumi, K. and Kirita, H., Bot. mag. Tokyo 83: 144~151, 1970
- 4) Monsi, M. and Saeki, T., Jap. J. Bot. 14: 22, 1953

(1988年8月1日受理)