

異なった光環境下で生育するモミ稚樹の形態と 光合成能力の変化

田中 憲蔵* · 米田 令仁* · 二宮 生夫*

Changes in morphology and photosynthetic ability of *Abies firma* seedlings
under different light condition

Kenzo TANAKA*, Reiji YONEDA* and Ikuo NINOMIYA*

Summary : The changes of morphology and photosynthetic ability on seedlings of *Abies firma* growing under different light conditions were examined in Ehime University Forest (Matsuyama, Ehime). We selected six seedlings of *A. firma* from six sites of different light condition. The relative light intensity (RLI) of the sites were 92, 84, 33, 16, 5 and 0.5% in August, 1998, respectively. The photosynthetic ability was evaluated by the initial gradient and photosynthetic rate at light saturation of the light-photosynthesis curve. The seedlings under dark condition indicated higher initial gradient, lower saturation rate, lower dark respiration rate, thinner leaf, and shorter crown length. While the seedlings under strong and medium light conditions showed higher saturation rates, thicker leaves, and longer crown lengths. Greater changes of morphology, and photosynthetic abilities had occurred between 10 and 20% RLI. The results suggest leaf morphology was highly correlated with photosynthetic ability. It was proved that the seedlings resposed to different light condition through changing morphology and photosynthetic ability.

要 旨 愛媛大学農学部附属演習林（愛媛県松山市）のモミ・ツガ林において、光環境の異なるモミ（*Abies firma*）稚樹の光合成能力と形態の変化について調べた。測定対象とした稚樹は、8月の相対照度92, 84, 33, 16, 5, 0.5%に生育する6本を選んだ。光合成能力は、光-光合成曲線の初期勾配と飽和光合成速度を用いて比較した。低照度側のモミは、飽和光合成速度と暗呼吸速度の低下に加えて、初期勾配の増加傾向が見られた。また、葉厚の低下が見られ、樹冠は傘型になった。高照度側のモミは、飽和光合成速度の増加が見られ、同時に葉厚と樹冠長が大きくなった。稚樹の葉や樹冠

* 森林資源生物研究室 Laboratory of forest resource biology

の形態と、飽和光合成能力が変化する境界は、相対照度でおよそ10～20%であった。モミは光合成能力と形態を変えることによって、光環境の変化に反応していることがわかった。

1. はじめに

光は植物にとって光合成をおこなう上で必須であり、その生存に深く関わる。森林を構成する植物は光環境に対して様々な適応を示す。同一の種でさえ、生育段階や生育環境の違いによって光に対する反応を変える（二宮，1995）。中でも、極相を構成する林冠樹種の、稚樹段階における光環境に対する特性の解明は、造林をはじめとした森林の更新技術に不可欠であるばかりか、森林の成り立ちや動態を解明する上で重要である。本研究では、西南日本の暖温帯上部から冷温帯下部にかけてしばしば優占した森林を形成し、これらの地域の林分構成上重要なモミを取り上げた。

光環境に対する稚樹の反応は、光合成能力や葉などの形態から様々な研究がなされている（たとえば、徐ら，1992，橋本ら，1995，吉田ら，1997）。モミ稚樹については、徐ら（1992）がポット苗を用いて、特に光合成能力の面から詳しく解析している。しかし、それらの研究はポット苗や切り枝を用い、実験室内や苗畑のような制御された環境下で行われたものが多く、それらの結果から様々な因子が複雑に絡み合う林内での稚樹の反応を理解するには無理がある。また、モミの形態と機能の相互関係についての報告は少ない。

本研究では、モミ稚樹が異なった光環境の下でどのように対応しているのかについて、葉や樹形を中心とした形態と、光合成能力を主とする機能との両面から考察し、*in situ* におけるモミ稚樹の生存戦略を明らかにすることを目的とした。

2. 材料と方法

2-1. 調査地

本研究は、愛媛大学農学部附属演習林でおこなった。当演習林は、愛媛県松山市大井野町の海拔515～1,216mの範囲にある。基岩のほとんどが花崗岩で、土壌は主に褐色森林土で構成される。平均気温は12.3度、最高気温（極）38.0度、最低気温（極）は-12.3度、年降水量1,863mmである。演習林は、暖温帯上部から冷温帯中部の間に広がっており、森林帯もこれに対応する樹種、群落から構成される（愛媛大学農学部附属演習林の概要，1997）。

調査地は、米野々演習林の2林班（標高約700m）にあり、周辺の植生は、暖温帯落葉広葉樹林帯に属する。林冠層は、落葉広葉樹のコナラ、シデ、カラスザンショウ、常緑針葉樹のモミ、ツガで構成され、その下層にリョウブ、シキミ、シラキ、ダンコウバイ、ヒサカキ、ヤブツバキなどの小高木、低木が見られる。また、林床はササに覆われており、林道沿いにはアカメガシワ、ヌルデが多く出現する。

2-2. 調査木

光環境の違いにより、モミ（*Abies firma*）稚樹を、相対照度（RLI）70%以上の高照度環境、20%前後の中程度の光環境、10%以下の低照度環境の3段階に分けて選定した。この基準は、選定時の8月の相対照度に基づいている。照度には季節変化がみられ、特に着葉期と落葉期で大きな差がある。稚樹は、各段階から2本ずつ計6本を選び調査に用いた。高照度環境の稚樹は2本とも林道沿いに生

えており、相対照度はそれぞれ92%と84%であった。また中程度の光環境の稚樹は林道近くに生え、同じく33%と16%、低照度環境の稚樹は林内にあり、それぞれ5%と0.5%に生育していた。

2-3. 方法

(1) 光合成速度、暗呼吸速度の測定と光-光合成曲線の作成、解析

各稚樹で光合成速度と暗呼吸速度を測定した。測定は当年枝葉を用い、高、中照度の稚樹で各一箇所ずつ、低照度では各二箇所ずつ測定した。測定は10月におこない、携帯式光合成蒸散測定装置（島津製、SPB-H4）を用いた。光合成速度は、寒冷紗とハロゲンランプを用いて光強度を調節し、各光強度でのCO₂同化速度を測定した。暗呼吸速度はチャンバーをアルミホイルで覆って呼吸速度が安定するまでしばらく放置後測定した。

上記で測定された値をもとに光-光合成曲線を作成した。光-光合成曲線は、測定した純光合成速度(P_n)に暗呼吸速度(r)を加えた総光合成速度(P_g)の値を用いた。総光合成速度 P_g [μmol CO₂ m⁻²s⁻¹]と光強度 I [μmol photonm⁻²s⁻¹]の関係は、2つの係数 a, b によって決められる直角双曲線で近似され (Monji and Saeki, 1953), 光-光合成曲線として表される。

$$P_g = \frac{bI}{1 + aI}$$

P_g: 総光合成速度 [μmol CO₂ m⁻²s⁻¹]

I: 光強度 I [μmol photonm⁻²s⁻¹]

a: 係数 [1(μmol photonm⁻²s⁻¹)⁻¹]

b: 係数 [μmol CO₂ m⁻²s⁻¹]

また、2つの係数 a, b は光-光合成曲線の特性値として、光合成能力の解析、比較に用いることができる (Hozumi and Kirita, 1970)。特に、b/a 値は光飽和時における光合成速度を表し、b 値は初期勾配を表す。b/a 値が大きいほど、強光域での光合成速度が高く、高照度下での生産性が良いことを示す。また b 値が大きいほど、光-光合成曲線の初期勾配が大きくなり、弱光域での光合成速度が高いことを示している。これらの値によって、異なった光環境下に生育する稚樹の光合成能力を比較した。

(2) 形態観察

植物は、生育する環境の傾度に沿って、その形態を変化させることは良く知られている。本研究では、光環境の変化に最も影響を受けると考えられる葉群層と葉の形態に焦点を当て、樹形と葉の変化を調べた。

樹形の計測には、巻き尺とノギスを用いた。計測項目は、樹高(H)、生枝下高(H_b)、頂端鉛直方向シュート長(H_s)、頂端水平方向シュート長(L_s)、最長樹冠幅(Cw₁)と、それに直角方向の樹冠幅(Cw₂)である。計測は成長がほぼ止まったと考えられる1月におこなった。

測定した樹高(H)と生枝下高(H_b)の差から樹冠長(H_c)、樹冠長に対する最長樹冠幅(Cw₁)と樹冠幅(Cw₂)平均の比、そして、樹冠長を樹高で除した樹冠長比(H_c/H値)を求めた。また、頂端鉛直方向シュート長(H_s)の頂端水平方向シュート長(L_s)に対する比(H_s/L_s)も求め、どちらの方向により成長しているのかを調べた。樹形と共に、葉面積指数(Leaf area index, LAI)の測定も行った。LAIは、単位面積当たりの葉面積の比で表され、その測定には様々な方法がある。今回の測定では、ポイントコドラート法 (Ogawa, 1987) を用い、個体の上部より、先におもりをつけた釣り糸を下ろし、糸に接触している葉の枚数を数えて LAI とした。また、簡易的な生産構造図を作成するために地面から

の接触高も測定した。測定ポイントは1個体10点以上とし、10cmごとに区切られたコドラートから無作為に選んだ。これらの値によって、同化器官である葉群層の形態と質、量を知ることができる。

葉の形態は、光学顕微鏡とマイクロメーターを用い、光合成能力と密接に関係している葉厚と柵状組織厚の割合、層数を観察、測定した。また、葉の形態の指数である比葉面積(specific leaf area, SLA)の測定もおこなった。SLA [cm²/g] は単位重量あたりの葉面積をあらわし、SLAが大きくなるほど葉が薄くなることを示す。葉が薄くなると葉内のCO₂拡散抵抗が小さくなり、光合成能力に影響している。一般的に、低照度下で比葉面積は増加することが知られている。葉面積は、葉面積計(日立製, Area Meter MK2, DELTA DEVICES LTD)を用いて測定した。

葉内空隙率はCO₂拡散速度に影響し、光合成速度と関係がある。各種樹の葉内空隙率を次式(Koike et al., 1998a)で求めた。

$$Va = Vf - \frac{Wf - Wd}{pw} - \frac{Wd}{pd}$$

ここで、Va:葉の空隙[ml], Vf:生葉体積[ml], Wf:生葉重[g], Wd:乾重[g], pw:単位体積当りの重量減(主に水のため1とした), pd:乾物密度(1.45とした)とした。生葉体積は葉面積[cm²]に葉厚[cm]をかけて近似した。

3. 結 果

光合成能力、樹形、葉の形態の測定結果を生育場所の光環境と比較するために、光環境の指標の一つとして8月の相対照度を用いた。以下相対照度とは8月の相対照度を示す。

3-1. 光合成能力の変化

図1(a)は各種樹における飽和光合成速度(b/a値)の変化を示す。b/a値は、高・中照度域の稚樹で増加する傾向がはっきり見られ、相対照度10~20%を境に急増した。初期勾配(b値)の変化を図1(b)に示す。b値は、低照度域で増加する傾向が見られた。暗呼吸速度の変化を図1(c)に示す。暗呼吸速度は高照度域で増加する傾向が見られた。以上の結果は、高・中照度域のモミ稚樹では飽和光合成速度の増加、低照度域のモミ稚樹では初期勾配の増加と呼吸速度の低下がおこったことを示す。

3-2. 樹形の変化

表1に樹形の計測値を示した。相対照度と樹形の関係について図2に示した。樹冠長比(Hc/H)は、高・中照度域では約1で、樹冠がほぼ稚樹の全樹高を占め、相対的に長い樹冠を持つことがわかった

表1 各種樹の相対照度と大きさ

稚樹No.	相対照度 RLI[%]8月	樹高 H[cm]	生枝下高 Hb[cm]	樹冠長 Hc[cm]	鉛直シュート長 Hs[cm]	水平シュート長 Ls[cm]	樹冠幅1 Cw1[cm]	樹冠幅2 Cw2[cm]
No.1	92.32	128.5	8.5	120.0	24.0	15.9	104.5	96.0
No.2	84.28	33.0	4.5	28.5	1.5	25.9	30.5	18.2
No.3	32.61	130.2	6.5	123.7	33.4	22.6	152.0	102.0
No.4	15.80	108.5	9.2	99.3	18.6	15.8	131.0	100.0
No.5-1	5.20	89.5	51.0	38.5	4.5	10.4	114.0	102.0
No.5-2	4.35							
No.6-1	0.50	176.5	139.9	36.6	0.3	6.1	125.2	111.0
No.6-2	0.50							

(図 2 (a))。一方、低照度域では0.2~0.4と小さく、相対的に短い樹冠を持っていた。樹冠長比の変化は、相対照度10~20%付近で顕著であった。

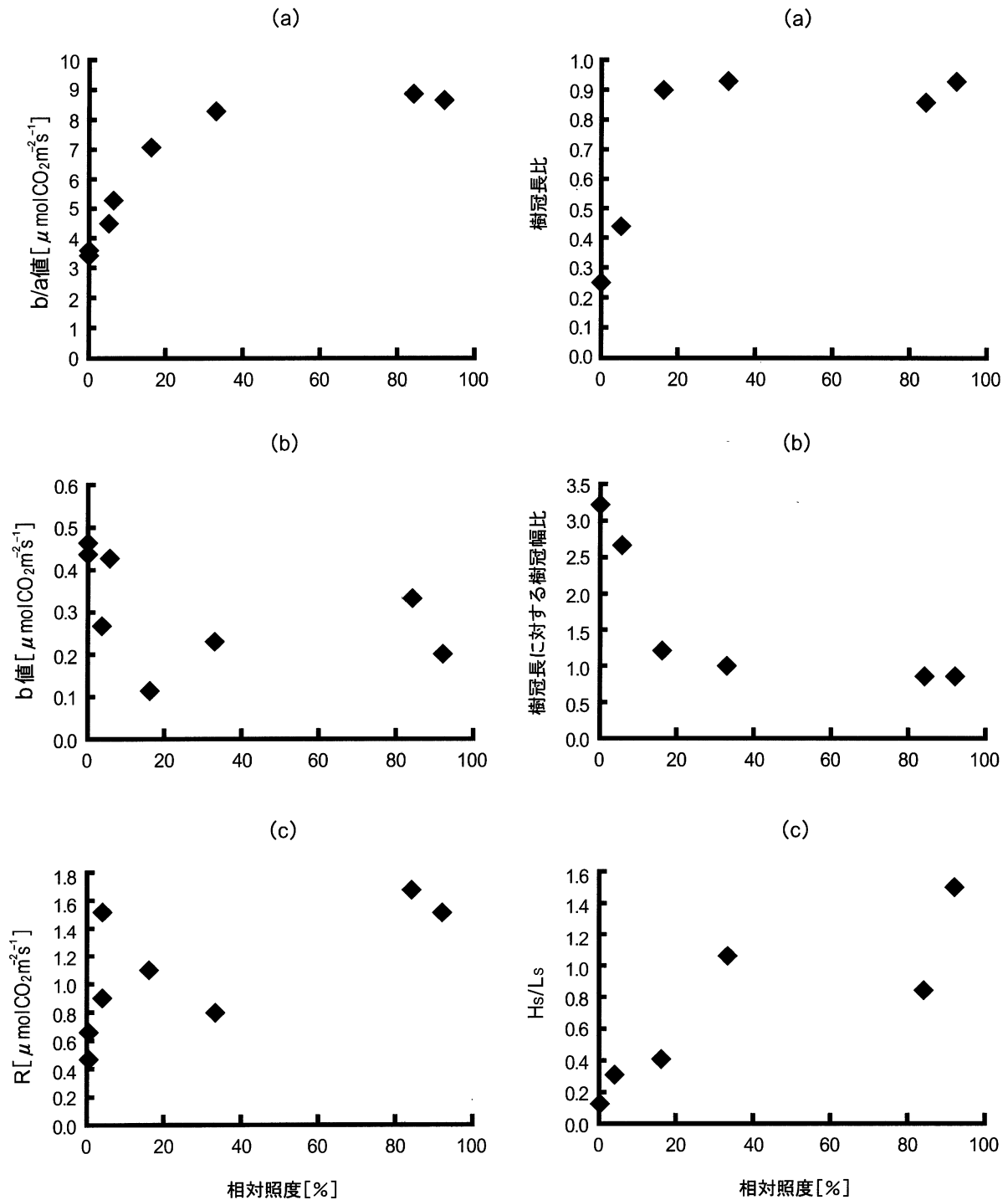


図 1 相対照度と光合成能力との関係
 (a) 相対照度と飽和光合成速度 b/a 値
 (b) 相対照度と初期勾配 b 値
 (c) 相対照度と暗呼吸速度

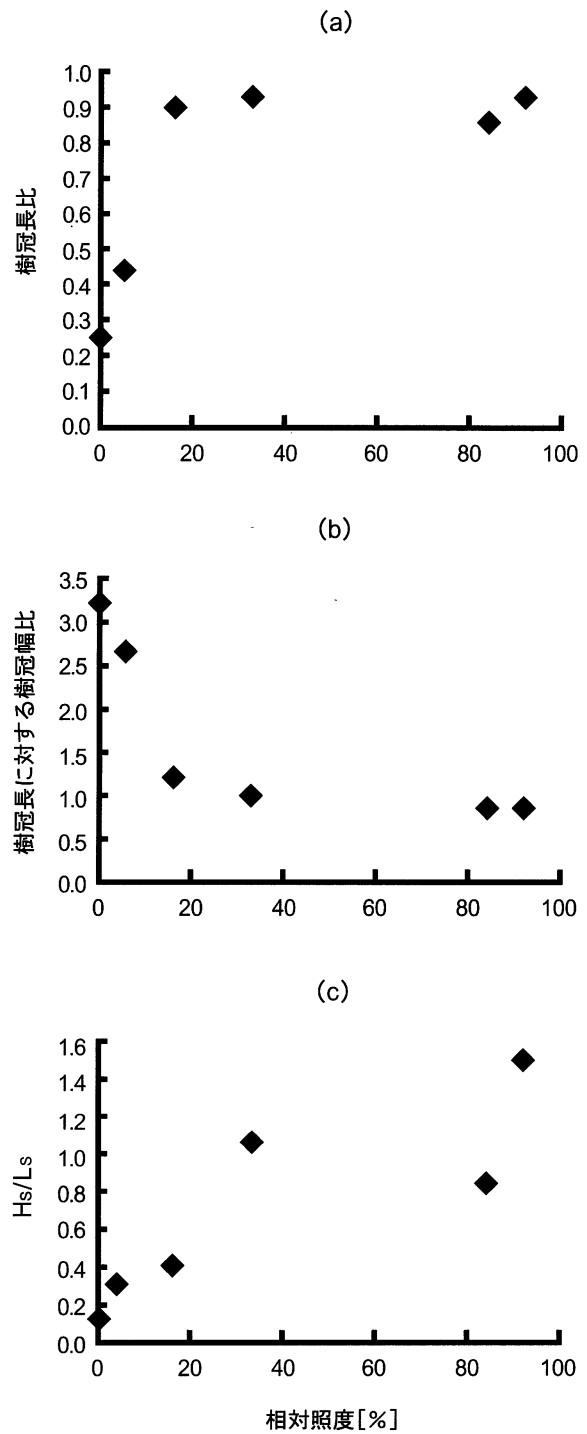


図 2 相対照度と樹形との関係
 (a) 相対照度と樹冠長比 (Hc/H)
 (b) 相対照度と樹冠長に対する樹冠幅比 $((Cw1+Cw2)/2)/H$
 (c) 相対照度と頂端鉛直方向シュート長に対する水平方向シュート長の比 (Hs/Ls)

樹冠長に対する平均樹冠幅 (Cw1とCw2の平均値) の比には明瞭な差が現れた (図2 (b))。高・中照度域では1前後の値を取り、樹冠長と樹冠幅がほぼ同じ長さであった。対して、低照度域の稚樹では3前後の値を取り、樹冠の形が、薄く広い傘形になっているのがわかった。また、相対照度10~20%付近で大きく変化した。

稚樹間で、頂端鉛直方向シュート長(Hs)の頂端水平方向シュート長(Ls)に対する比(Hs/Ls)に差が見られた (図2 (c))。Hs/Lsは、高照度域の稚樹でより大きくなり、上方への成長量が相対的に大きいことを示した。

相対照度と葉面積指数との関係を図3に示す。葉面積指数と相対照度との間には正の相関が見られた (図3 (a))。しかし、この値は稚樹間の大きさや樹形の違いを考慮していないため、葉面積指数を樹冠長で割った、単位樹冠長あたりの葉面積指数を用い比較した (図3 (b))。この単位樹冠長あたりの葉面積指数も、高照度域の稚樹で比較的大きな値を示した。

図4は測定したモミ稚樹の生産構造図を示す。各稚樹で生産構造図は異なった型を示したが、ほぼ樹冠の形状と一致し、二つのタイプに分けることができた。タイプ1は、高・中照度域の稚樹 (No.1,2,3,4)に見られ、葉群が末広がりのおいゆるイネ科型、タイプ2は、低照度域 (No.5,6)に見られ、葉が樹高の60%以上にしか分布していない極端な広葉型であった。

3-3. 葉形態の変化と、葉形態と機能との関連

各稚樹の比葉面積(SLA)は高照度域で減少し、相対照度10~20%付近でもっとも変化した (図5)。この結果は、高照度域で葉が相対的に厚くなったことを示している。また、SLAの増加とともに、飽和光合成速度 (b/a値) と暗呼吸速度は減少し (図6 (a),(c))、初期勾配 (b値) は増加した (図6 (b))。同様に、葉厚は、相対照度とともに増加する傾向が見られた (図7)。

葉厚に占める柵状組織の割合は、高照度域で増加し (図8)、その層数は、高照度域の稚樹ではっきりした2層、中照度域で2層、低照度域ではほぼ1層だった。柵状組織の割合が増加すると飽和光合成速度 (b/a値) は増加し (図9 (a))、初期勾配 (b値) は減少した (図9 (b))。

葉内空隙率は、高照度と低照度域の稚樹で大きく、中照度域で小さくなる傾向が見られた (図10)。初期勾配 (b値) は空隙が大きくなるに従い増加した (図11)。

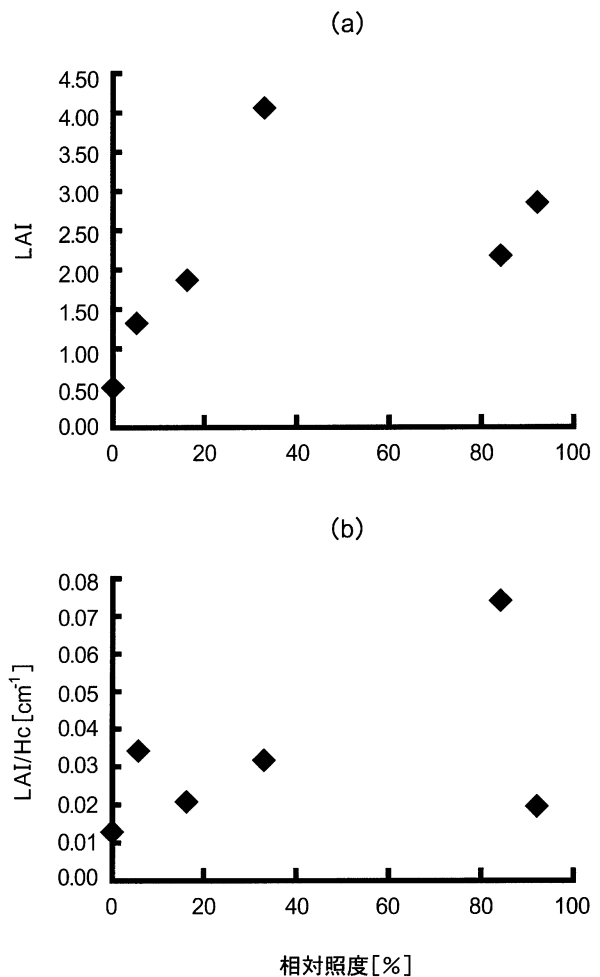


図3 相対照度と葉面積指数(LAI)との関係
(a) 相対照度とLAI
(b) 相対照度と樹冠長当たりのLAI

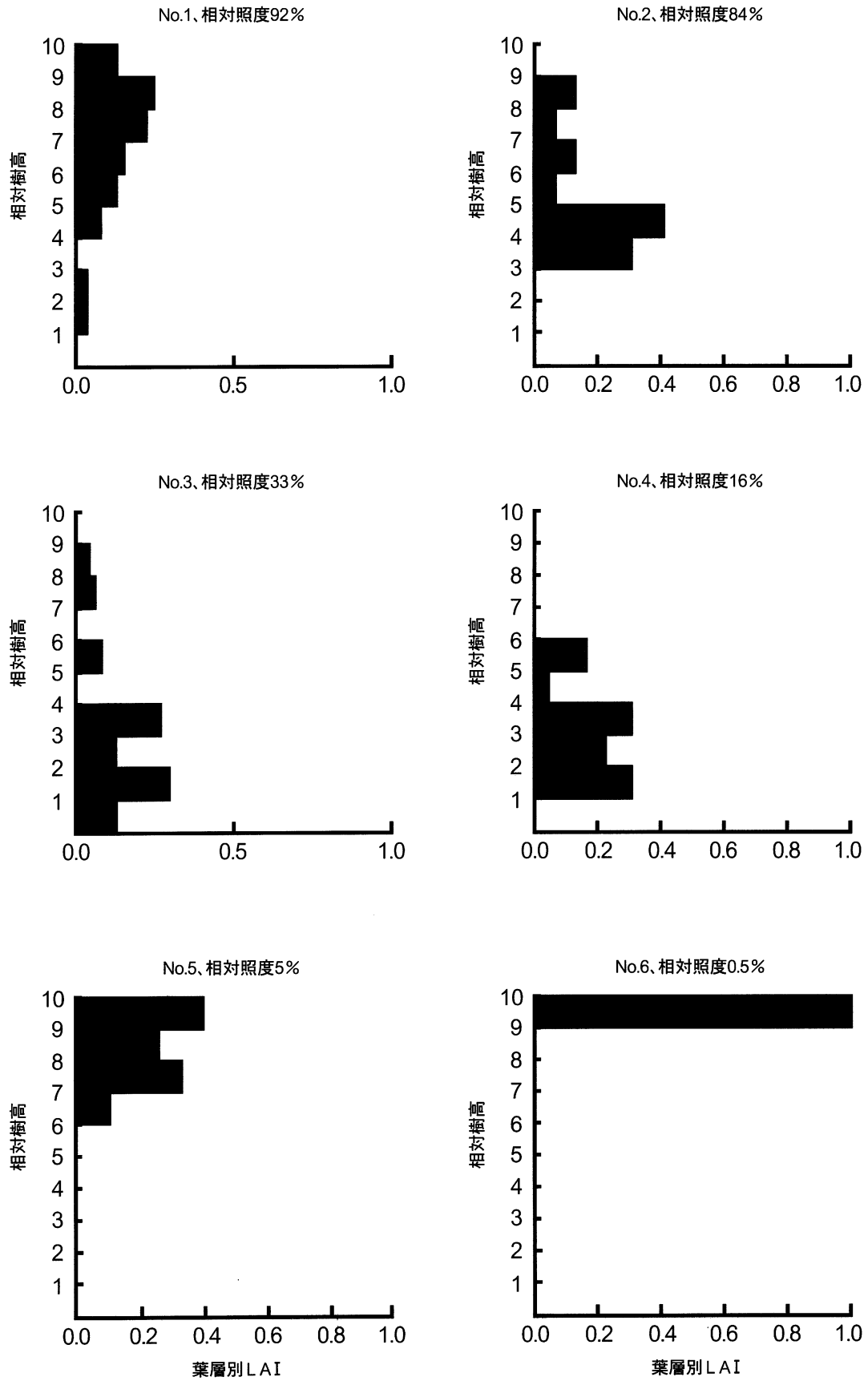


図4 各種樹の生産構造図
縦軸は相対高，横軸は葉層別 LAI を表す。

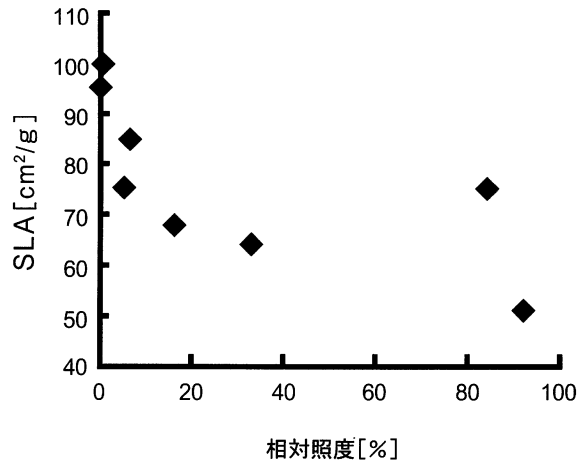
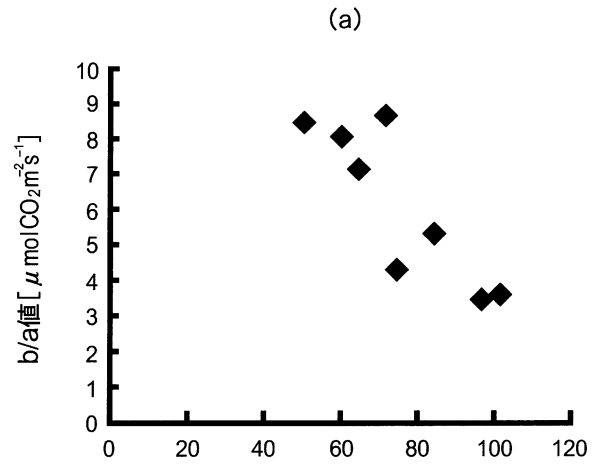


図5 相対照度と比葉面積との関係



(a)

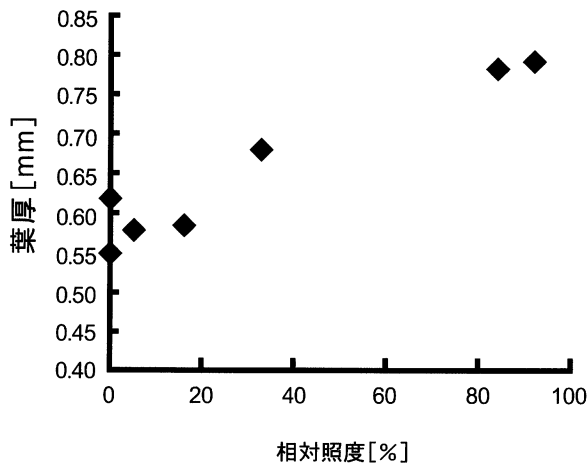
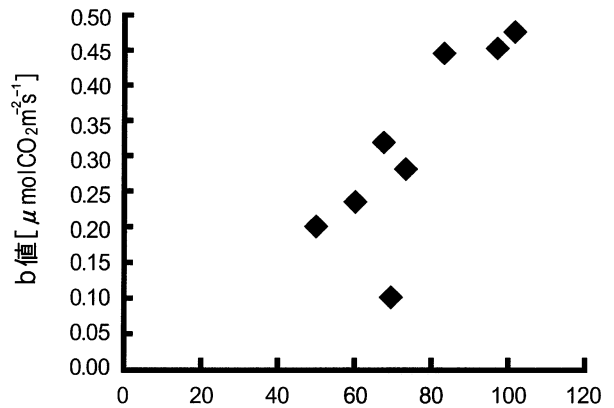


図7 相対照度と葉厚との関係



(b)

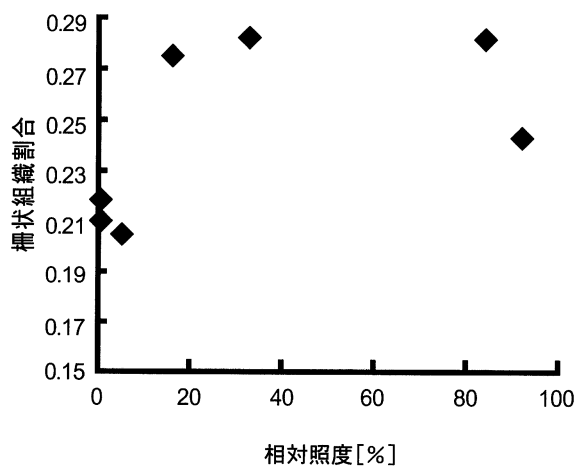
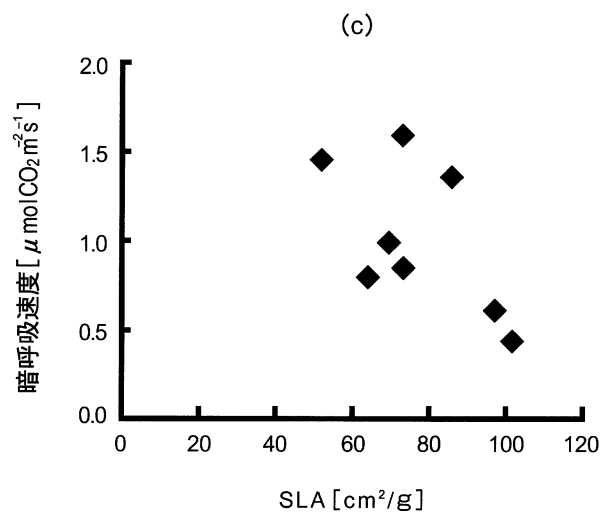


図8 相対照度と柵状組織割合との関係



(c)

図6 比葉面積 (SLA) と光合成能力との関係

(a) 比葉面積と b/a値

(b) 比葉面積と b 値

(c) 比葉面積と暗呼吸速度

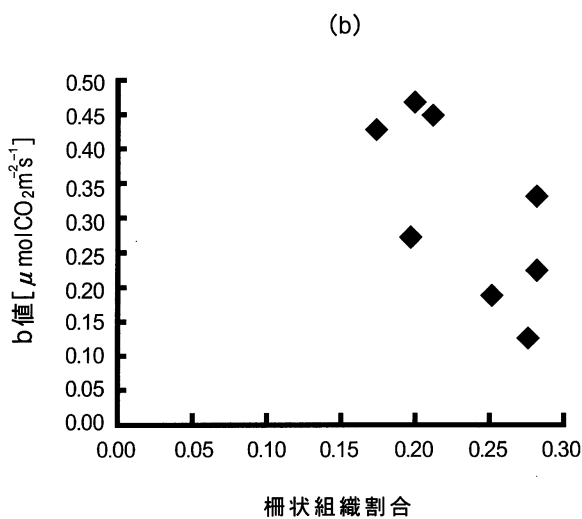
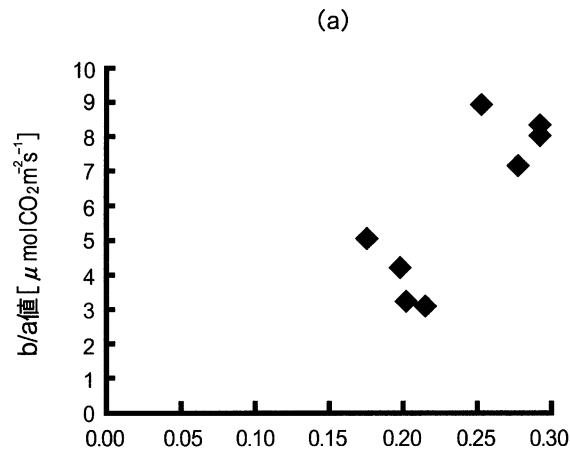


図9 柵状組織割合と光合成能力との関係
 (a) 柵状組織割合と b/a値
 (b) 柵状組織割合と b 値

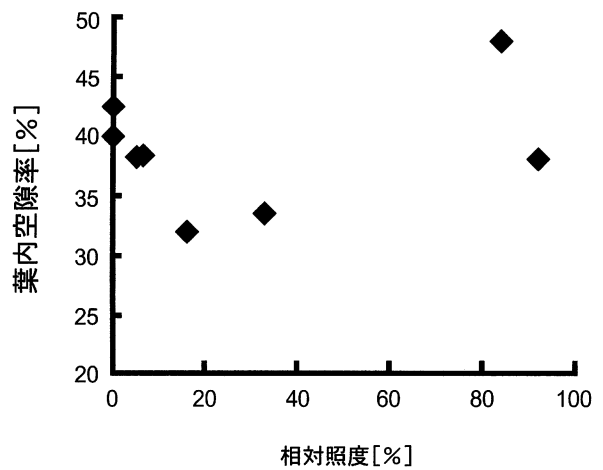


図10 相対照度と葉内空隙率との関係

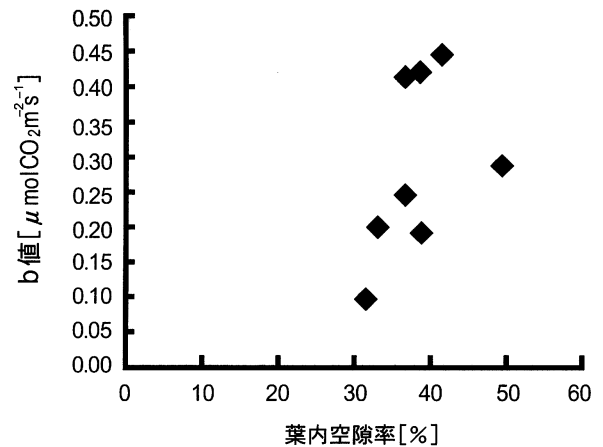


図11 葉内空隙率と初期勾配との関係

4. 考 察

4-1. 光合成能力の変化について

光-光合成曲線の飽和光合成速度を示す係数 b/a 値が大きいことは、強光域での光合成速度が大きいことを意味し、高照度下で有利である。初期勾配を表わす係数 b 値が大きいことは、光補償点を下げ、弱光下で効率よく光合成をおこなうことができる (二宮, 1995)。また暗呼吸速度の低下は光補償点の低下につながり、弱光下の生存に有利となる。

飽和光合成速度は相対照度10~20%付近で大きな増加を示し (図1(a)), 高・中照度域のモミ稚樹が飽和光合成速度を上げて強光に順応していると考えられる。この変化は、形態が変化する照度とほぼ対応していた (図5, 7)。低照度域の稚樹は初期勾配 (b値) が増加し (図1(b)), 暗呼吸速度が低下する傾向が見られた (図1(c))。低照度域のモミ稚樹は、初期勾配の増加と呼吸速度の抑制によって暗い環境に順応していると考えられる。

4-2. 樹形の変化について

樹形は、低照度型と高・中照度型の2タイプに分けることができた(図2,4)。低照度型では、頂端鉛直方向シュートの伸長が悪く、傘型の樹冠を形成した(図4, No.5,6)。低照度の光環境下では生産力が低下し、シュート生長に投資するエネルギー総量が少ない。このような条件下では、光合成による生産を横方向に優先的に投資し、弱光を有効に受け止め利用しながら、林冠にギャップが出来るまで粘り強く生き残る生存戦略をとっていることが考えられる。これはイスノキやサザンカ、ヒサカキ稚樹等で観察される、いわゆる悲観的な樹形(甲山, 1995)である。

低照度域のモミ稚樹は傘型の悲観的な樹冠を形成しているが、単位樹冠長当りの葉面積指数が小さいことから(図3(b))、樹冠内の葉群の密度が低いことがわかる。つまり、低照度域のモミ稚樹は、広く、薄く、疎な樹冠を形成することで葉同士の重なりを減らし、葉量を減らすことで呼吸速度を抑え、弱光下に適応しているのであろう。

高・中照度型の生産構造図はいわゆるイネ科型で(図4, No.1-4)、厚い樹冠を持ち、樹冠内の葉群の密度も高めている(図3)。このような樹冠の形態を持つことで、強光を有効に捕らえることができると考えられる。

4-3. 葉形態の変化と、葉形態と機能との関連について

葉は、高照度域ほど、厚みが増し、柵状組織の層数、割合も増加した(図7,8)。葉厚の変化は、比葉面積(SLA)の低下にも現れている(図5)。高照度域での葉厚の増加は、飽和光合成速度との関係で説明できる。葉厚と飽和光合成速度(b/a 値)の間には正の相関があることが知られており(Koike *et al.*, 1997, 1998b)、本研究においても、SLAと b/a 値の間には負の相関があることが示された(図6(a))。モミは葉を厚くすることで、同化を活発におこなう柵状組織量を増やし、強光下での光合成速度を増加させ、生産性を高めているものと考えられる。低照度域の稚樹では、葉を薄くし、維持呼吸速度を低下させることにより、呼吸消費を抑制しているものと考えられる(図6(c))。

葉内空隙率は低照度域と高照度域で大きくなった(図10)。空隙率は、 CO_2 拡散抵抗に大きく影響する。また CO_2 拡散量は拡散距離に反比例する(寺島, 1997)。葉の厚い高照度域の稚樹では、空隙率が増加することによりガス交換が円滑におこると考えられる。低照度域の稚樹は、葉を薄くし、拡散距離を短くすると共に空隙率も大きくし、効率よくガス交換を行っていると考えられる。すなわち空隙率が大きいことは、高照度域の稚樹では高い光合成速度を維持するのに役立ち、低照度域の稚樹では弱い光をより効率よく利用し、初期勾配(b 値)を上げるのに役立っているものと考えられる(図11)。これらから、光合成能力は主に、葉の厚さや葉内空隙率に依存しており、形態との密接な関係がうかがえる。

4-4. 総合考察

形態面と機能面から、モミ稚樹は、大きく高・中照度型と低照度型の2タイプに分けることができる。低照度型の稚樹は、光-光合成曲線の初期勾配の増加と暗呼吸速度の抑制によって低照度に順応しているものと考えられる。また、低照度型稚樹の樹冠と葉の形態には、薄く、平たく、疎になって、同化器官を上層に薄く広げるという共通点がある。この形態は、個葉としても個体としても呼吸量を抑え、みずからの影を作りにくくすることで、弱い光を有効に利用できる。こうして長期間の庇陰に耐え、上層木が何らかの攪乱を受け、ギャップが開くのを粘り強く待っているものと考えられる。

高・中照度型の稚樹は、飽和光合成速度を増大させて、強光下での生産性を上げている。形態的にも、樹冠と葉を相対的に、小さく、厚く、密にすることで共通し、個葉としても個体としても、高い

光合成能力を持ち、強光を効率よく利用している。そして、頂端鉛直方向シュートを勢いよく伸ばし、林冠に達するものと考えられる。

形態と機能の変化から、モミ稚樹のタイプを分けるのは照度で、その境界となるのは、8月の相対照度でおよそ10~20%であると考えられる。モミは、2つのタイプを持つことで林冠構成種と成り得ているものと思われる。

謝 辞

本研究をおこなうにあたって、さまざまな方のお世話になった。調査の便宜をはかっていただいた愛媛大学農学部附属演習林の教官、技官各位に、また現地調査を手伝っていただいた、同森林資源生物研究室の広見徹、畦地崇敬、櫻村精一、岸大助、上月良介、小西伴尚、七目木修一、同森林資源論研究室の中村善隆の諸氏に心からお礼申し上げる。

引 用 文 献

- 愛媛大学農学部附属演習林 (1997) 愛媛大学農学部附属演習林の概要
- 橋本良二・青木亨宏 (1995) 林床に生育する2種のコナラ属 (*Quercus*) 稚樹の環境生理特性 — 光合成光反応曲線のパラメーター値の比較 — 生物環境調節 33(3) : 175-183
- Hozumi, K. and Kirita, H. (1970) Estimation of the rate of total photosynthesis in forest canopies. *Bot. Mag. Tokyo* 83 : 144-151
- 徐国林・二宮生夫・荻野和彦 (1992) 異なった光環境のもとで生育した数種の樹木の光合成 — 光—光合成曲線の解析— 日本緑化工学会誌 第17巻2号 : 94-101
- Koike, T., Miyashita, N. and Toda, H. (1997) Effects of shading on leaf structural characteristics in successional deciduous broadleaved tree seedling and silvicultural meaning. *Forest resources environ.* 35 : 9-25
- Koike, T. and Maruyama, Y. (1998b) Comparative ecophysiology of the leaf photosynthetic traits in Japanese beech grown in provenances facing the Pacific Ocean and the Sea of Japan. *J. Phytogeogr. & Taxon.* 46 : 23-28
- Koike, T., Tabuchi, R., Takahashi, K., Mori, S. and Lei, T. T. (1998a) Characteristics of the Light Response in Seedlings and Saplings of Two Mid-Successional Species, Ash and Kalopanax, During the Early Stage of Regeneration in a Mature Forest. *Journal of Sustainable Forestry* Vol. 6(1/2) : 73-84
- 甲山隆司 (1996) 植物の世界59 照葉樹林と硬葉樹林 朝日新聞社 pp140-143
- Monji, S. and Saeki, S. (1953) Über den Lichtfaktor in den Pflanzengesellschaften und seine Bedeutung für die Stoffproduktion. *Jap. J. Bot.* 14 : 22-52
- 二宮生夫 (1995) サラワク熱帯雨林における林冠構成樹種の光合成 *TROPICS*. Vol 4 (4) : 297-305
- Ogawa, K. (1987) Analysis of leaf arrangement and light penetration in a Japanese cypress seedling population by the point quadrat method. 名古屋大学農学部演習林報告 第9号 : 37-43
- 寺島一郎 (1997) 植物の世界144 植物のからだづくり 朝日新聞社 pp377-378
- 吉田豊・前田雅量 (1997) 人工庇陰下におけるカヤ苗木の成長 森林応用研究 6 : 67-70