

## 被陰条件下におけるホオノキ稚樹の葉の展開パターンと成長パターン\*

水 永 博 己\*\*

### 抄 録

ホオノキ稚樹の葉の展開パターンと伸長パターンに及ぼす光環境の影響を調べた。ホオノキ2年生稚樹を1990年春に相対照度10, 20, 40%の被陰区と対照区(相対照度100%)に植栽した。1991年4月下旬から9月中旬にかけてほぼ1, 2週間おきに苗高, 地上5cmの位置の幹直径及び展開した正常葉の数と長さを測定した。ホオノキ稚樹の葉の展開及び伸長成長は次の4つのステージに分けられた。1期:伸長成長が小さく大型葉を展開することでシュート基部周囲の水平面を確保する時期, 2期:葉面積の拡大を抑制して伸長成長に物質を投資し垂直的な空間利用が行われる時期, 3期:伸長成長が低下して, 再び葉面積が拡大される時期, 4期:葉の展開終了時期で伸長成長はほぼ停止し葉面積も小さい時期である。また2期の急激な伸長成長は新しく展開する葉による自己被陰を防ぐ働きもあると考えられる。光環境は5月下旬から6月上旬の伸長開始時期の苗高の成長や葉の展開パターンには影響せず, その後の伸長や葉の展開に影響を及ぼした。このことから伸長開始時期の伸長や葉の形成は過去に蓄積された物質によるものであり, その後の明るい場所に生育する個体の伸長や葉の形成は当年の光合成産物を利用すると考えられる。

キーワード:ホオノキ稚樹, 被陰処理, 成長パターン, 葉の展開パターン

### はじめに

ホオノキは暖温帯から冷温帯にかけて広く分布する落葉広葉樹で, 材の加工性に優れ従来から様々な用途に用いられてきた有用な樹種である(緒方1981)。しかし, その分布様式は点在的であり, ホオノキが優占する林分は少ないことが知られている(Kikuzawa 1987, 谷本1990)。このように点在的分布を示すホオノキの資源量を増大させるためには, 更新に関わる生態的特性を明らかにする必要がある。

Yamamotoら(YamamotoとNishimura 1995, Yamamotoら 1995)はホオノキ稚樹がブナ林内でギャップの存在に関係なく分布することを観察し, 耐陰性が大きい極相種として位置づけている。また石田ら(1991)はホオノキが数年間閉鎖林冠下で生存できることを報告した。一方, 高橋ら(1995)はホオノキ実生稚樹の出現がギャップの発生と密接な関係にあることを指摘し, Abeら(1995)はホオノキ稚樹の分布がギャップの存在に依存していることを報告した。また著者は(Mizunaga 印刷中), ホオノキが集団で出現する場合, 稚樹がギャップの発生とはほぼ同時に一斉に出現し, 閉鎖林冠下の稚樹はきわめて少

ないことを報告した。以上のようにホオノキ稚樹の出現・分布の林冠ギャップへの依存性について, 対照的な二つのパターンが報告されている。

この対照的な二つのパターンの原因を理解するためには, ホオノキ稚樹の生存, 成長に及ぼす光環境の影響を明らかにする必要がある。小池(1988)はホオノキ稚樹の個葉の光合成特性は比較的大きい耐陰性を示すことを指摘した。耐陰性を個体レベルで評価する場合, 個葉の光合成特性だけではなく光環境が季節的な成長パターンに及ぼす影響を知ることが重要である。しかし, ホオノキの成長パターンについて光環境の影響を調べた例はない。本論文では, 光環境の変化がホオノキ稚樹の成長パターンや葉の展開パターンに及ぼす影響を調べることを目的とした。

### 材料と方法

岡山県林業試験場構内の圃場で被陰試験を行った。遮光率90%, 80%, 60%の遮光ネットを用いて3段階の被陰処理区を設定した。各処理区の相対照度は, それぞれ7~11%, 11~23%, 28~45%(1990年の7~10月の5回の測定値)であった。以下, それぞれ10%区, 20%

\* MIZUNAGA, H.: **The shading effects on the leaf emergence and seasonal growth pattern of *Magnolia obovata* seedling.**

\*\* 鹿児島大学農学部生物環境学科

Department of Environmental Sciences and Technology, Faculty of Agriculture, Kagoshima University, Kagoshima 890

区、40%区と呼ぶ。また被陰をおこなわない対照区（以下、100%区）を設定した。

各処理区に同試験場構内で育成したホオノキ2年生稚樹を10個体ずつ1990年3月に移植した。移植が成長に及ぼす影響を考慮して、移植後1年間は測定を行わず1991年4月20日から測定を開始した。

地上5 cmの位置の幹の直径、苗高を全ての個体について1～2週間おきに記録した。さらに、各処理区から4個体づつを選び、主軸の葉の展開パターンを次の方法で測定した。すなわち、葉身がシュートの軸を離れたことを確認したときに葉が展開したと考慮して、葉の展開順に番号をつけた。ホオノキの場合、開芽時に黄褐色の未熟な小型の葉が展開し落下することが知られている（Kikuzawa 1986）。本研究ではこうした葉は除外して正常な大きさに発達する葉（以下正常葉と呼ぶ）のみを調査の対象とした。正常葉の成長過程を知るために、調査時に展開していた全ての正常葉の長さを記録した。

なお、移植時には個体サイズが各処理区でほぼ等しくなるように植栽したが、測定開始前には処理区によって苗高及び苗径に差が見られた（Table. 1）。ここでは、期間ごとの成長の程度を処理区間で比較する場合には相対成長速度を用いた。本論文では被陰処理が成長量に及ぼす影響を知ることは主要な目的ではなく、成長や葉の展開の季節的パターンに及ぼす影響を議論したい。調査開始前の個体サイズの違いは成長量には大きな影響を及ぼすと考えられるが、成長パターンを論じる場合には重要ではないと考えた。

Table 1 The height (H) and diameter at 5 cm above the ground (D) of seedlings in each experimental plot before the study.

RLI(%)	100		40		20		10	
	Mean	S.D.	Mean	S.D.	Mean	S.D.	Mean	S.D.
H(cm)	20.5	9.7	43.4	5.1	31.3	10.7	33.0	10.1
D(mm)	10.0	3.8	12.7	4.4	11.0	2.6	13.2	5.7

## 結 果

### 葉の展開

正常葉は4月中旬～5月上旬に展開を開始した（Fig. 1）。展開の終了は7～8月中旬で、個体によって大きく異なった。4月中旬～6月中旬までの正常葉の展開数の変化には各処理区で違いが見られなかった。6月中旬までに展開した正常葉数は11～14枚であり、春先の冬芽内に含まれる葉身の数（平均12枚；Kikuzawa 1986）

とほぼ一致した。すなわちこの時期までに展開した正常葉の多くは春先の冬芽内に含まれていた葉と考えることができる。7月上旬以後では処理区間で違いが見られた。10%区の個体の正常葉は7月上旬～中旬に展開が終了した。一方、100%区では多くの個体の正常葉が8月中旬まで展開を続け、相対照度が小さい区ほど正常葉の展開の終了は早かった。すなわち、被陰は期間を通じて葉の展開を抑制するのではなく、葉の展開の終了時期に影響することが認められた。

正常葉は展開後急速に大きくなり、ほぼ2週間で一定の大きさとなった（Fig. 2）。こうした成長パターンには各処理区で差が見られず、被陰処理は葉の成長過程に影響を及ぼさなかった。

正常葉が一定の大きさになったときの長さを展開順に比較した（Fig. 3）。いずれの個体も大きい正常葉と小さい正常葉の期間を交互に繰り返した。すなわち、2～4番目に展開した正常葉は大きいですが、その後6～8番目に展開した正常葉から小さくなり始め、数枚続いて小さい正常葉が展開した。その後、正常葉の大きさは展開開始直後の大きさ近くに回復し、展開終了時頃再び小さくなった。全ての処理区で展開中期と展開終了時に葉が小型化するパターンは共通に見られたが、展開中期に出現した小型の正常葉の枚数は処理区によって異なった。すなわち、展開中期の小型化は100%区で14～16番目まで見られたが、他の処理区では10～13番目までであった。またこの期間は、100%区で5月中下旬～7月上旬、他の処理区で5月中下旬～6月上中旬であった。

### 苗高の成長

苗高の成長は5月下旬まではほとんど見られず、各処理区とも5月下旬～6月上旬に急激な伸長を開始した（Fig. 4）。この急激な伸長成長の開始は葉の展開開始の約1ヶ月後であった。苗高成長の停止時期は被陰処理による違いがみられ、被陰強度が強くなるほど早まった（Fig. 4）。各処理区とも苗高成長の停止時期は葉の展開終了時期よりほぼ2週間早かった。伸長期間は葉の展開より約1ヶ月半短かった。

100%区を除く処理区で苗高の相対成長速度の平均値は5月下旬から6月上旬に最大となり（Fig. 5）、その後急速に低下し、7月上旬には $0.005\text{day}^{-1}$ 以下となった。100%区では6月上旬に $0.02\text{day}^{-1}$ と大きい値を示し、その後緩やかに増加して7月上旬に最大となった。その後急速に低下したが、他の処理と異なり8月下旬までは $0.005\text{day}^{-1}$ 以上であった。相対成長速度に処理区間で有意差が見られたのは6月下旬～7月中旬で（6月18日～26日； $P < 0.01$ 、6月26日～7月2日； $P < 0.01$ 、

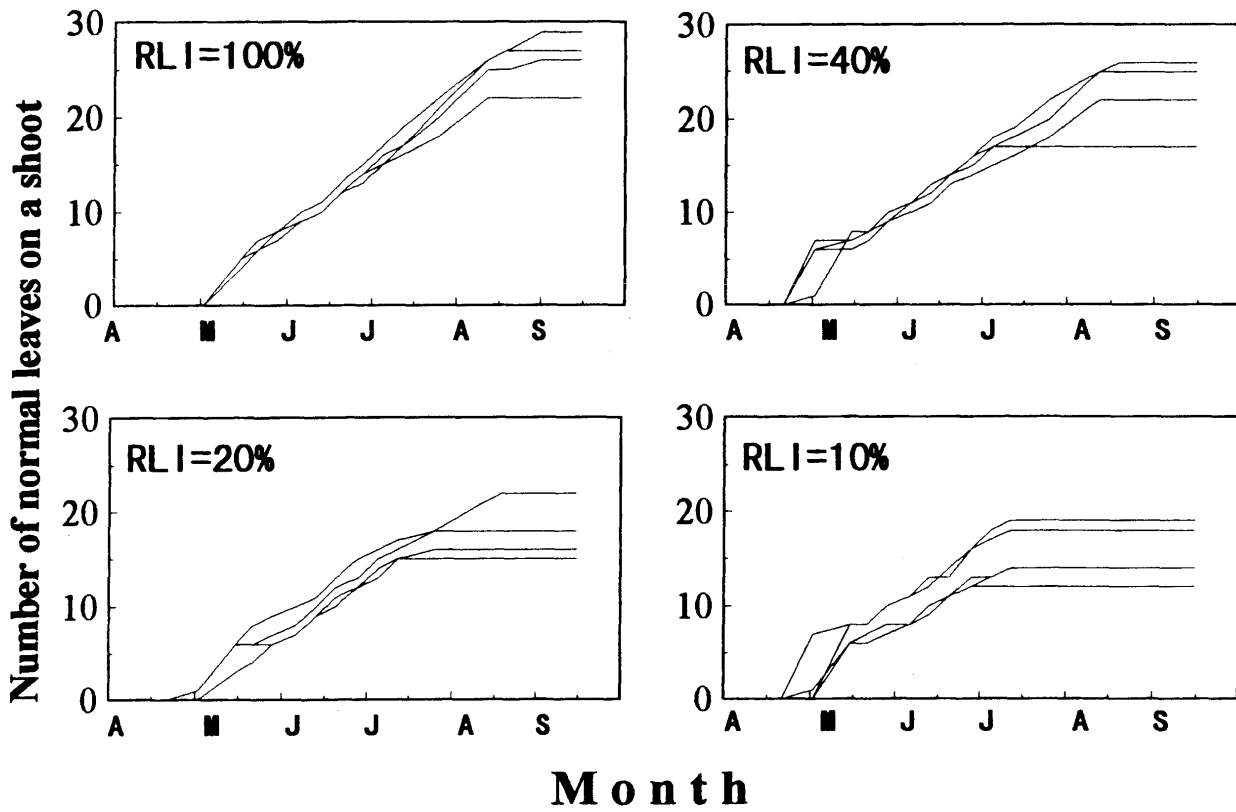


Fig. 1 Seasonal changes of number of normal leaves on a terminal shoot.

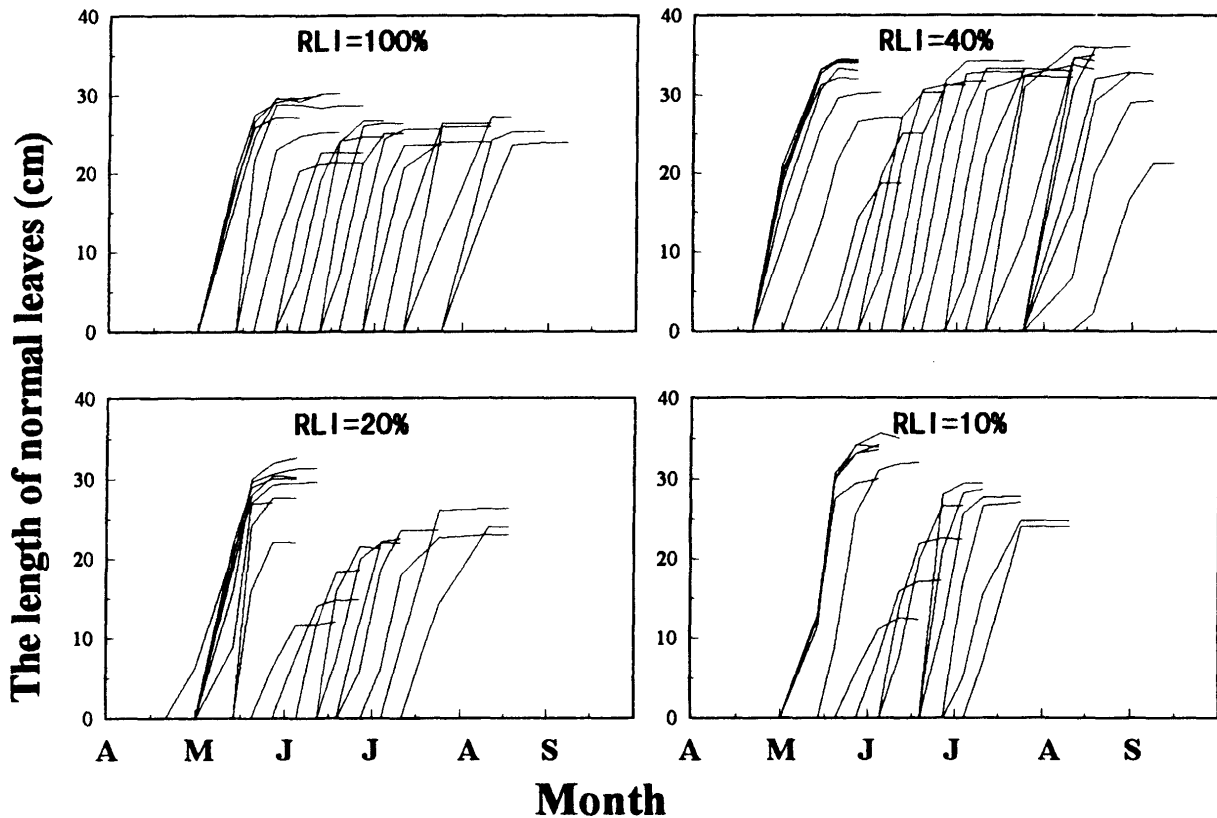


Fig. 2 The length of normal leaves at each observation day.

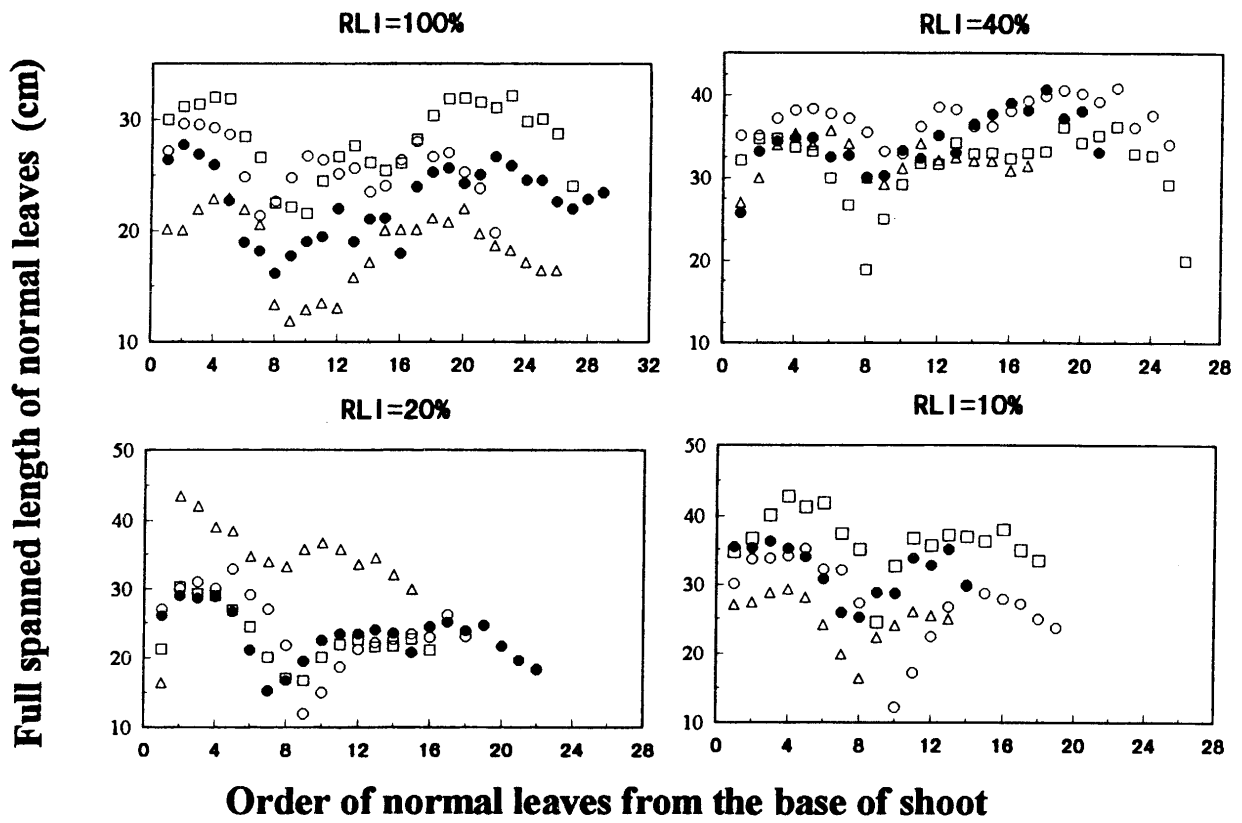


Fig. 3 Full spanned length of normal leaves of each order from the base of shoot.

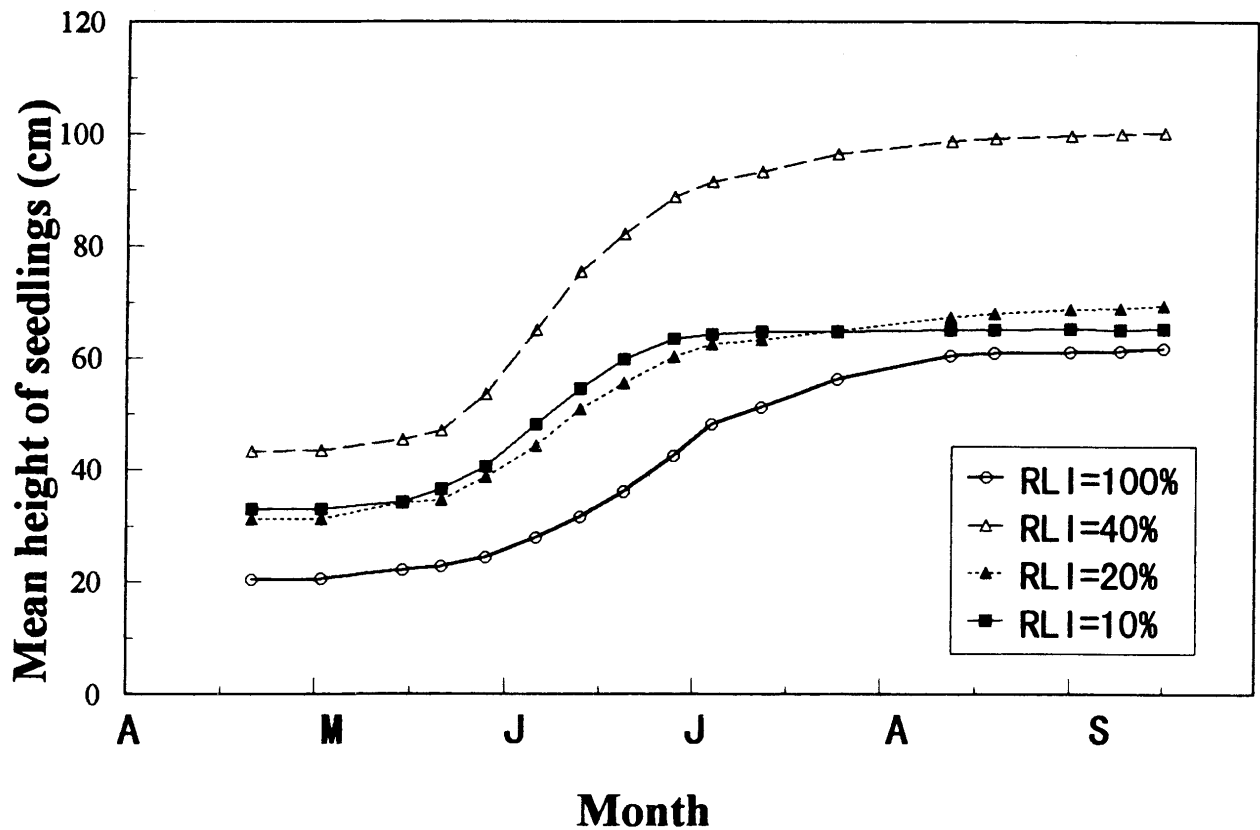


Fig. 4 The course of seasonal height growth.

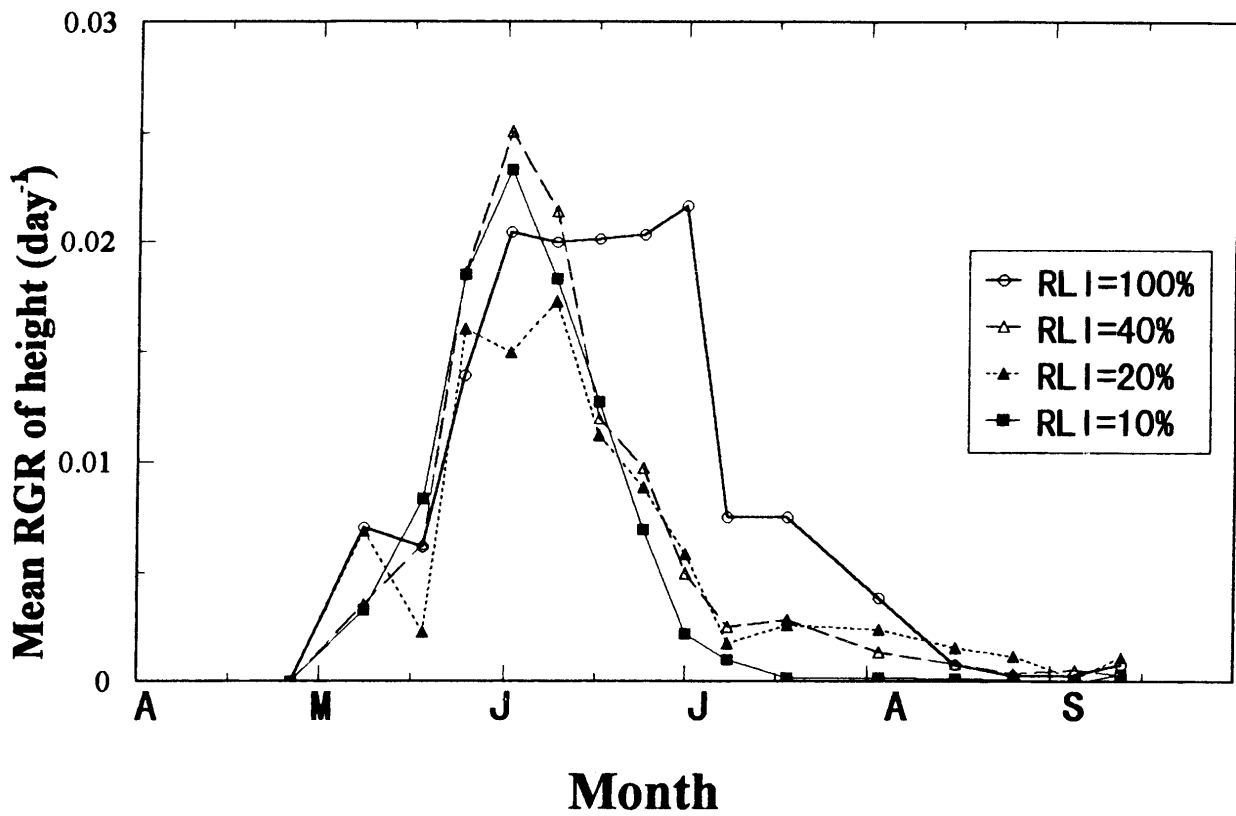


Fig. 5 Seasonal changes of mean RGR of height.

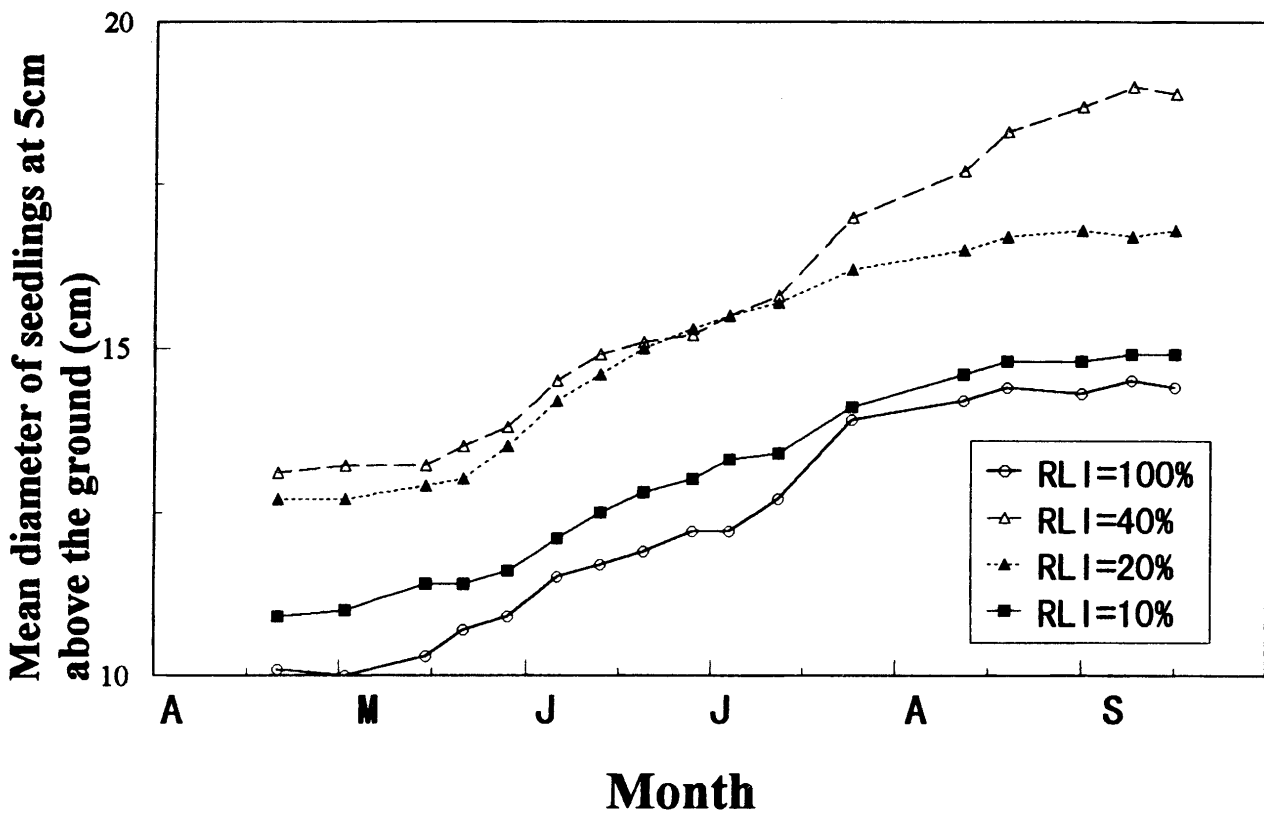


Fig. 6 The course of seasonal stem diameter growth.

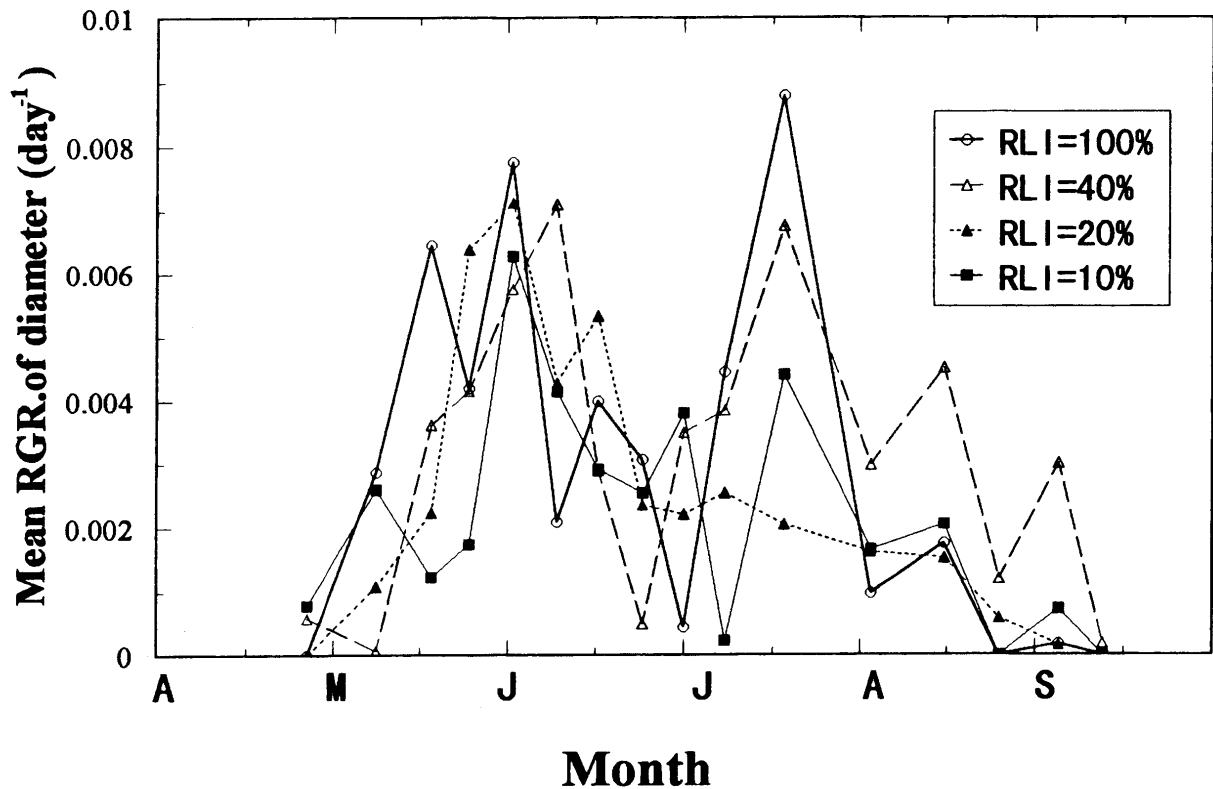


Fig. 7 Seasonal changes of mean RGR of stem diameter

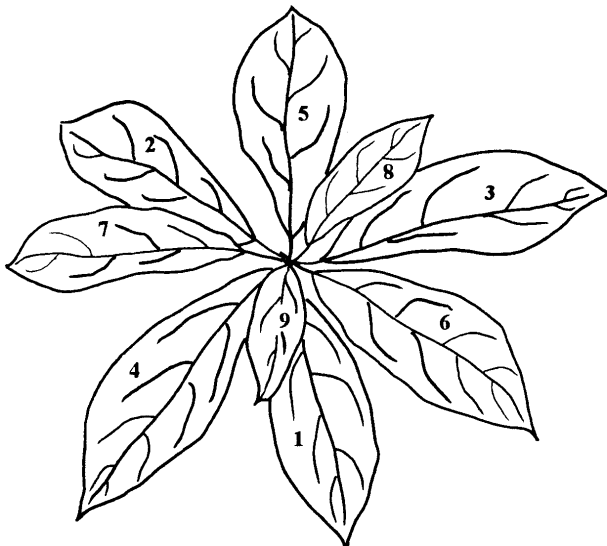


Fig. 8 A sketch of emerged normal leaves on a terminal shoot.  
Figures in a sketch indicate the order from the base of shoot.

7月2日~10日;  $P < 0.05$ , 7月10日~23日;  $P < 0.05$ , Kruskal-Wallis の検定), その他の期間では有意差は見られなかった。特に, 急激な伸長成長が始まった5月下旬~6月上旬に処理区間で有意差が見られず, この時期の

伸長成長は光環境の影響を受けなかった。

#### 幹の直径成長

幹の直径の成長は5月上旬~中旬に開始し, 伸長成長の開始時期より2~4週間早かった (Fig. 6)。その後肥大成長は8月中旬まで続き, 40%区では9月下旬まで続いた。成長開始期および成長停止期と被陰強度のあいだに明確な関係は認められなかった。

20%区を除く処理区で直径の相対成長速度の平均値は6月上旬と7月中旬の2回の大きなピークが見られた (Fig. 7)。20%区では7月中旬のピークは見られず, 6月上旬から徐々に減少した。5月上旬に処理区間に有意差が見られた (5月1日~14日;  $P < 0.05$ ) が, その他の期間には有意な差は見られなかった。

#### 考 察

ホオノキ稚樹の急激な伸長の開始は5月下旬から6月上旬で (Fig. 4), 葉の展開開始の1ヶ月後であった。この急激な伸長開始時には, いずれの個体も正常葉を7~10枚展開していた (Fig. 1)。ここで, 正常葉の展開数と急激な伸長開始の関係について考察する。ホオノキの正常葉は葉間の角度が約130度でらせん状に着生し, 7~10枚目の正常葉が展開する前に, シュートの周囲の

水平面はほぼ覆われた状態にある (Fig. 8)。急激な伸長の開始時期がシュート周囲の水平面のうっ閉時期と一致したことは、ホオノキ稚樹の正常葉の空間利用形態が平面的利用から垂直的利用に移行したことを示唆する。すなわち、正常葉の展開と伸長が同時に進行するのではなく、まず正常葉の展開でシュート周囲の水平面を確保した後にシュートの伸長が始まった。伸長前に大型の正常葉を一度に展開してシュート周囲の水平面を確保することは、他の植物との空間争奪の点から意味のあることと考える。またその後の急激な伸長は、より高い地点に到達する役割の他に、その後に展開する正常葉による自己被陰を防ぐ役割も果たしていると考えられる。

このような急激な伸長成長を示す時期に展開した正常葉の大きさは小さかった (Fig. 3)。苗高の相対伸長成長率が比較的高い時期 (100%区では5月中下旬～7月上旬、その他の処理区では5月中下旬～6月中旬) に正常葉は小型化し、この時期に前後する相対伸長成長率が低い時期では展開終了時期を除いて正常葉は大きかった。すなわち、展開終了時期を除けば正常葉のサイズと伸長成長の間にトレードオフの関係がなりたち、展開中期の正常葉の小型化は葉面積の拡大を抑制して伸長成長へ生産物質を投資した結果と考えられた。展開終了時期には伸長成長がほとんど停止し、正常葉は小型化した。水永 (1987) はヒノキ苗木について、本調査と同様に展開終了時の鱗片葉の小型化を認めた。展開終了時期の正常葉小型化の原因は特定できなかったが、この時期には翌年の成長を担うため生産物質が蓄積されると考えられ、このため葉の形成コストが抑制される可能性が考えられる。

上述した伸長成長と葉のサイズの変化の過程を整理すると、1期：伸長成長を抑制して大型葉が展開しシュートの周囲の水平面を確保する時期、2期：葉面積の拡大を抑制して伸長成長に物質を投資して空間の垂直的利用が行われる時期、3期：伸長成長が低下し、再び葉面積が拡大される時期、4期：葉の展開終了時期で伸長成長は停止し葉面積も小さい時期の4つのステージに分けられた。

丸山 (1978) はホオノキの伸長パターンを *Lindera* 型と位置づけた。*Lindera* 型は *Fagus* 型と *Populus* 型の間際性格を持ち、伸長期間は20～60日で、伸長ピーク時は6月上中旬と特徴づけている。本研究では10%区の伸長期間は約45日で伸長ピークは6月上旬、100%区の伸長期間は約70日で、伸長ピークは7月上旬で丸山の報告にほぼ一致するものの、処理区による違いが見られた。すなわち、照度が明るい処理区ほど *Populus* 型の特性に近づいた。種の伸長パターンとその種が出現する遷移ス

テージと関係が深いことが知られ、*Populus* 型に属する種は遷移初期の pioneer 種が多く、*Fagus* 型に属する種は遷移後期に出現する種が多い (丸山1978)。ホオノキの伸長パターンは固定されたものではなく、明るい場所に生育する個体は遷移初期の種に近いパターンを、暗い場所に生育する個体は遷移後期の種に近いパターンを示したと言える。

箕口 (1987) はホオノキは光環境に関係なくほぼ一定の大きさの冬芽を形成することを報告し、冬芽に翌年の成長に関わるある程度の情報を盛り込んでおり、翌年の成長の残りの部分を冬芽展開後の光環境にゆだねていると考察している。

本研究において、伸長成長開始時期 (5月下旬～6月上旬) の相対成長速度が光環境の影響を受けなかった (Fig. 5) ことから、伸長開始時の伸長成長は冬芽形成時に盛り込まれていた情報によるものと考えられる。このことは6月中旬の正常葉の展開数が春先の冬芽内に含まれる葉数にほぼ一致することからも支持される。また本研究の場合、調査前年も被陰処理を行っていたにも関わらず一定の相対成長速度を示したことは箕口 (1987) の冬芽の観察結果を支持するものである。7月以降の樹高成長と葉の展開は光環境の影響を受け、特に強い被陰は樹高成長及び葉の展開の停止時期を早めた。これは年間の伸長成長および葉の形成のうち6月中旬までは前年の物質生産によるもので、その後の伸長成長及び葉の形成は当年の光合成に依存していることを示す。

ここで被陰下においても5月下旬～6月上旬の伸長開始時に一定の成長が確保できれば、ホオノキは閉鎖林冠下で生存可能であると予想される。しかし、著者は被陰状態が長く続いた場合、ホオノキの冬芽は小さくなり、正常葉も小型化することを観察している。またブナ林の閉鎖林冠下で発芽したホオノキの実生稚樹が発芽2年目に小さい冬芽を開芽せず枯損することを観察している。本研究や箕口 (1987) の報告では被陰1～2年目の状態の測定で、過去に生産し蓄積した物質を利用することで伸長開始時の一定の成長が確保されたものと考えられる。一方被陰状態が長く続いた場合や発芽時から強度の被陰条件下にある場合には、十分な物質の蓄積ができないため、一定の成長は確保できないであろう。

こうしたホオノキの被陰条件下での成長パターンはホオノキの生育場所や更新特性と深く結びついている。すなわち、短期間であれば被陰条件下でも5月下旬～6月上旬に一定の伸長成長を示すことができるため、石田ら (1991) の報告に見られるように閉鎖林冠下でも短期間のホオノキ稚樹の生存は可能であろう。一方稚樹の分布

がギャップの存在に依存した例 (Abe ら1995, Mizunaga 印刷中) は伸長パターンよりもむしろホオノキの発芽特性 (高橋ら1995) の影響を主に受けたと考えられる。しかし長期間被陰状態にある場合には一定の成長量の確保が困難であることや, *Fagus* 型の種に比較すると耐陰性は小さいと予想されることも稚樹の分布とギャップの関係に影響を及ぼしていると考えられる。

## 謝 辞

本研究に協力頂いた岡山県林業試験場の職員の方々に心から感謝します。

## 引用文献

- 1) Abe, S., Masaki, T., and Nakashizuka, T.: Factors influencing sapling composition in canopy gaps of a temperate deciduous forest. *Vegitatio* **120**, 21-32 (1995)
- 2) 石田 仁・菊沢喜八郎・浅井達弘・水井憲雄・清和研二: ギャップと閉鎖林内における高木性各種稚樹の分布と伸長成長—北海道日高地方の針広混交林—. *日林誌* **73**, 145-150 (1991)
- 3) Kikuzawa, K.: Development and survival of leaves in *Magnolia obovata* in a deciduous broad-leaved forest in Hokkaido, northern Japan. *Can J. Bot.* **65**, 412-417 (1987)
- 4) 小池孝良: 落葉広葉樹の生存に必要な明るさとその成長に伴う変化. *林木の育種* **148**, 19-23 (1988)
- 5) 丸山幸平: ブナ天然林—とくに低木層および林床—を構成する主要木本植物の伸長パターンと生物季節について—ブナ林の生態学的研究(32)—. *新大演報* **11**, 1-30 (1978)
- 6) 箕口秀夫: ホオノキ (*Magnolia obovata* THUNB.) 苗木の生育に対する被陰の影響. *新潟林試研報* **29**, 67-75 (1987)
- 7) 水永博己: ヒノキ苗木の枝の鱗片葉の生長. *日林関西支講* **37**, 171-174 (1987)
- 8) Mizunaga, H.: Effects of disturbances on large patch formation of *Magnolia obovata*, a deciduous broad-leaved tree. — field investigation and simulation —. *Journal of sustainable forestry* **6**, (in press)
- 9) 緒方 健: 広葉樹材の利用 (広葉樹林とその施業, 林野庁研究普及課監修, **262pp.**, 地球社, 東京). 17-58 (1981)
- 10) 高橋和規・中静 透・鈴木和次郎: ホオノキ種子発芽におけるギャップ探索メカニズム—実生の発芽時期が遅いのは何故か? 42回日本生態学会講演要旨集 **36pp.**, (1995)
- 11) 谷本丈夫: 広葉樹施業の生態学. **245pp.**, 創文, 東京. (1990)
- 12) Yamamoto, S. and Nishimura, N.: A survey on the canopy gaps and gap phase replacement in an old-growth beech-dwarf bamboo forest, Wakasugi Forest Reserve, southwestern Japan. *Jpn. J. For. Environment* **37**, 94-99, (1995)
- 13) Yamamoto, S., Nishimura, N. and Matsui, K.: Natural disturbance and tree species coexistence in an old-growth beech-dwarf bamboo forest, southwestern Japan, *Journal of Vegetation Science* **6**: 875-886, (1995)

## Summary

This study examines the effects of shading on the patterns of growth and the patterns of leaf emergence in *Magnolia obovata* seedlings. In the spring of 1990, two-year-old *Magnolia obovata* seedlings were planted and raised in three separate shaded groups, in areas with relative photon flux density of 10, 20, and 40%, and in an unshaded control group, in an area of relative photon flux density of 100%. From late April until the middle of September 1991, the seedlings were observed nearly every week or every other week, and the height of the seedlings, the stem diameter at 5cm above the ground, and the number of normal leaves and their lengths were recorded. Leaf emergence and shoot elongation in the *Magnolia obovata* seedlings are divided into the following four stages: in the first stage, large leaves emerge horizontally around the base of shoots with little elongation of shoots. In the second stage, vertical space is utilized as the plant provides more substances for the elongation of shoots, as the expanding of leaf area is curbed. In the third stage, the elongation of shoots again drops off, and leaf area again expands. In the fourth stage, leaf emergence comes to an end, shoot elongation nearly comes to a halt, and the leaf area is small. It should be pointed out that the vigorous growth of shoots during the second stage is part of a process whereby the plant prevents newly developing leaves from shading leaves beneath them. From late May until early June, during the beginning of the plant's period of shoot elongation, the light environment seemed to have little effect on the growth of the seedlings or on the pattern of leaf emergence. But shortly after this, shading was found to have an effect on both the plant's growth and leaf emergence. This makes clear that growth and leaf formation at the beginning of the period of shoot elongation are facilitated by previously stored substances in the plant, and that after this period, individual growth and leaf formation which occurs in a well-lit area depends on the by-products of photosynthesis that occurs during the current year.

**Key Words**: *Magnolia obovata* seedlings, shading, seasonal growth pattern, leaf emergence pattern