

アカマツ林におけるヒノキ若木の鱗片葉の挙動

嵯元 道德・武田 博清

Phenological behavior of scale leaf shoots of *Chamaecyparis obtusa* sapling
in a natural pine forest

Michinori SAKIMOTO and Hiroshi TAKEDA

要 旨

アカマツ林下に生育しているヒノキ若木の鱗片葉の形態と挙動（鱗片葉端の活性、伸長、葉端生産率）を調べた。鱗片葉は、頂生葉端の方が側生葉端より明かに長かった。また、葉面積と葉端数の間には直線関係が成立した。回帰直線の傾きは側生シュートの方が大きく、葉端数が多くなるにつれて側生シュートの面積が頂生シュートのそれより大きくなる傾向が見られた。こうした結果は頂生シュートと側生シュートの空間の利用効率の違いを反映していた。

葉端は、4月中旬に伸長を開始し、8月下旬から9月上旬にかけて停止した。また、伸長開始は側生シュートの方が頂生シュートより早く、1週間から10日のずれが見られた。伸長期間は、4~5ヶ月と長期に渡った。葉端の動態は樹冠内において異なり、樹冠上部で活性、伸長量、そして葉端生産率ともに大きく、樹冠下部でいずれも小さかった。伸長量は、いずれの層位でも頂生シュートの方が側生シュートより大きかった。ヒノキの鱗片葉の形態や挙動の違いが見られたが、樹冠内で一般的に見られる光分布に対応したものであり、鱗片葉シュートレベルにおける物質収支を維持しようとする振舞いであることが推察された。

ヒノキの鱗片葉の形態や動態における特徴を他の針葉樹と比較し、その利点について検討した。

は じ め に

針葉樹のシュートの伸長開始期や伸長期間に関する研究は数多くなされてきている（Fowells 1941, Mitchell 1965, Cannell 1970, Zobel 1983, Harry 1987）。しかしながら、その殆どはマツ科（*Pinaceae*）を対象としており、ヒノキ科（*Cupressaceae*）について調べたものは数としては多くない（Harry 1987）。また、ヒノキ属（*Chamaecyparis*）に至っては極めて少ない（Mitchell 1965, Zobel 1983）。これまでのこうした研究によって、マツ科とヒノキ科における伸長期間の長さの違いが大きな特徴として指摘されている（Mitchell 1965）が、その殆どはフェノロジーに及ぼす環境要因との関連から、樹高成長に重点を置いた伸長様式とその量、さらには伸長様式の樹種間比較に主眼が置かれたものとなっている。ヒノキ科と他の針葉樹との違いは、多くのマツ科で見られるように他の針葉樹が前形成シュートの成長を前年の成長期の環境に依存している（Kozlowski 1971）のに対して、ヒノキ科は次年のシュートを全く前形成せず芽鱗を欠く（De Laubenfels 1953）という点である。このように針葉樹の形態や樹冠構造については比較的数多く詳細に調べられてきているが、ヒノキ科の場合、芽鱗を欠くという特徴もあり、樹高成長などの成長様式についても殆ど調べられていない。

そこで、本論文では、アカマツ林下に生育するヒノキ若木の樹冠の異なる層位や部位における鱗片葉の形態と伸長様式を含む動態（活動、休眠、死亡）を個体群生態学的手法で調べ、形態や動態の違い、そして、それらの度合を明かにし、その役割を比較検討することを目的とした。

川那辺三郎教授には、御批判と助言を賜った。ここに記して、感謝の意を表する。

調査地と方法

本調査は、1988年12月から1989年11月にかけて京都大学農学部附属上賀茂試験地にある天然生アカマツ林において行った。調査地の林冠層（DBH $\geq$ 10cm）の胸高断面積は35.8m²/haであった。地上3.5 mでの相対照度は19.1%であり、林床へ向けて徐々に低下していた。調査木は斜面上部の閉鎖林下に生育している個体の中から、樹高約2.5 mのヒノキ若木を5本選んだ。選んだヒノキ個体の樹冠を樹冠上部から20cm間隔に層別化し、各層位において側枝を3本以上選んだ。1988年12月に側枝の先端に位置する鱗片葉端6本に水性ペンキでマークし、先端部の1を頂生（Terminal）、2～6を側生（Lateral）とした（Fig-1）。鱗片葉端は、選んだ5本の個体から各層位で合計60本以上になるようにした。鱗片葉端の伸長様式は、1週間から約1ヶ月おきに調べた。その際、各6本の鱗片葉端を単位としたものを方眼紙の上に押し付け、接写用レンズを付けたカメラで撮影し、現像の後、実験室でそれぞれの鱗片葉端の伸長量を葉端の背後に見える方眼紙の目盛りをもとにして測った。つぎに、鱗片葉端生産数を含む鱗片葉端の挙動（活動、休眠、枯死）は伸長活動が停止した11月に、前年にマークした葉端を再度チェックする方法で調べた。葉面積は、自動面積計（林電工）を用いて測定した。

葉群の垂直分布は、樹高2.5 m程度の個体5本の平均によって表した。

ヒノキの鱗片葉の形態と特徴

明瞭な冬芽を欠くという特徴をもつヒノキは、鱗片葉の先端に微小な鱗片葉を単に付け足すだけという特徴的な伸長様式によって展葉する。また、ヒノキの鱗片葉は同化部分と非同化部分の区別が不明瞭であるがゆえに、伸長成長が即座に新葉の展開につながるといふ展葉効率の高さも特徴となっている。葉端は、ふつう、茶褐色化した枝を1次として数えると5次まで分岐していることが観察された（Fig-1）。

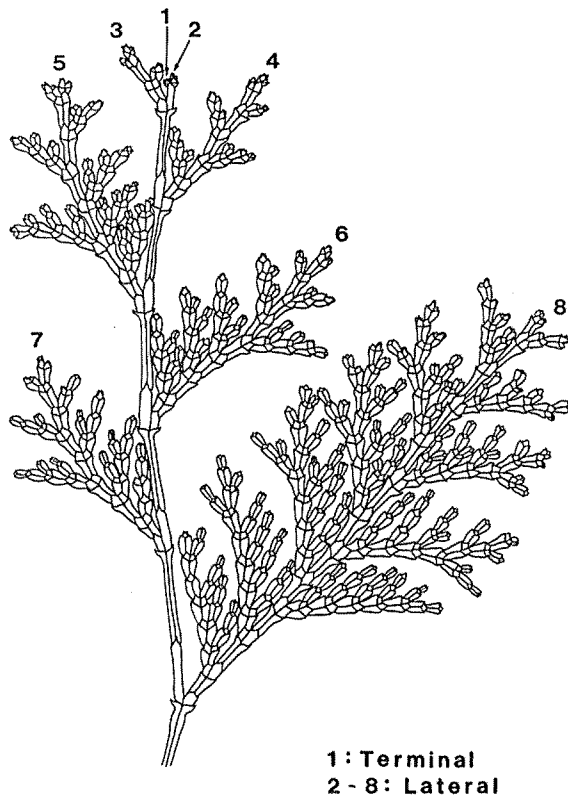


Fig-1 A typical shoot collected from upper crown.
1: Terminal, 2~8: Lateral

結果と考察

1. 葉群の垂直分布

Fig-2 は、葉群の垂直分布を示したものである。樹冠深は140cm、乾燥葉重量は88 gであった。また、ワイブル関数がうまく当てはまり、形と尺度のパラメーターは2.23と0.7であった。以上の結果から、アカマツ林下のヒノキ若木の葉群は複層的分布になっていることがうかがえる。

2. 鱗片葉の形態

Table 1 は、頂生シュートと側生シュートの主軸を構成する鱗片葉の長さをそれぞれ示したものである。鱗片葉の長さは、頂生シュートが 11.7 ± 4.1 mm、側生シュートが 4.8 ± 0.8 mmとなり、頂生シュートの方が明らかに長かった ($P < 0.01$)。

Fig-3 は、葉面積と葉端数との関係を頂生シュートと側生シュートに分けて示したものである。頂生シュート、側生シュートともに、葉面積は葉端数の増加にともない直線的に増加した ($P < 0.01$)。回帰直線の傾きは、側生シュートの方が頂生シュートより大きく、葉端数が100を越えるシュートで、側生シュート

Table 1 Length of scale leaf

Position	Length (mm)
Terminal	11.7 ± 4.1
Lateral	4.8 ± 0.8

Mean with standard deviation

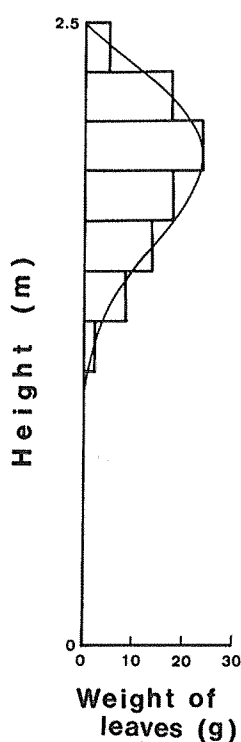


Fig-2 Vertical distribution of foliages. Distribution of foliages were fitted with the Weibull function. Shape and scale parameters are 2.23 and 0.7, respectively.

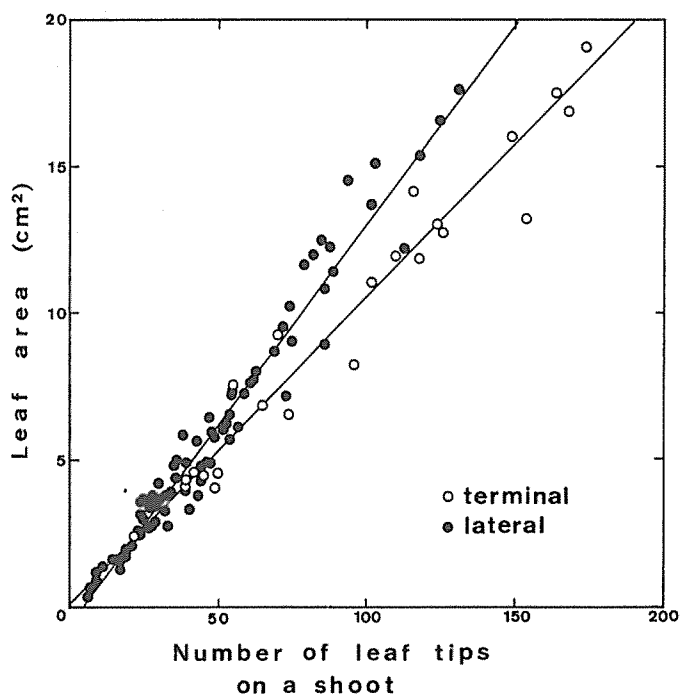


Fig-3 Relationships between leaf area and the number of leaf-tips for terminal and lateral shoots. The number of leaf-tips on a shoot and its leaf area were measured.

の葉面積が頂生シュートのそれよりも大きくなる傾向が見られた。葉端数は同じであるにも拘らず、頂生のシュートと側生のシュートとの間に葉面積の差が見られた。ヒノキは、鱗片葉と鱗片葉の間の節から分岐して新たな鱗片葉を伸ばすという特徴を持っているが、頂生シュートの鱗片葉が側生シュートのそれより長かったことから分かるように、頂生シュートの節間間隔は大きい。こうしたことから、側生シュートに較べ頂生シュートは疎に葉群を展開していることになり、頂生シュート葉の空間利用効率は側生シュートより悪くなっていることが推察される。

頂生シュートの鱗片葉は、側生シュートのそれより長く、伸長量も側生シュートより大きかった。こうした頂生シュートと側生シュートとの形態の違いは、頂生シュートが“伸び”を優先するのに対して、側生シュートが“面積確保”を優先するといった機能分化によって引き起こされたということを推測させる。頂生シュートと側生シュートにおける空間利用効率の違いが見られることを先に指摘したが、この空間利用効率の違いが頂生シュートと側生シュートにおける機能分化の存在を裏付けている。

3. 鱗片葉の季節的動態

Fig-4 は、前年の冬にマークした葉端を一成長期を経過した11月に再確認し、葉端の挙動を層位別に示したものである。樹冠の最上層から第三層までの鱗片葉端は全て伸長し新たな葉端を形成した。ところが、第四層になると新たな葉端を形成することなく一シーズン前の古い葉端のまま留まる、いわゆる“休眠”状態にある葉端が見られるようになり、その比率は8%であった。さらに層位が下がると、休眠率は第五層が15%、第六層が65%、そして第七層が45%となり、樹冠下部の方に向けて概して大きくなる傾向を示した。そして、第七層においては枯死する葉端まで見られるようになり、その比率は10%を占めた。北海道の落葉広葉樹について活動芽の比率（芽の活性）を調べた研究によると、3割以下という低い値の結果が報告されている（峯元・木村 1993）。一方では、トドマツの芽の活性は8割以上という高い値も報告されている（峯元他 1992）。こうした研究結果は、針葉樹で活性が高く、広葉樹で低いという傾向が存在するということを推測させるが、データ数が不十分であり、明言はできない。しかし、ヒノキの葉端の活性は、全般的に、かなり高いということだけは言える。

Fig-5 は、成長した葉端のみについて、層位と部位に分けて季

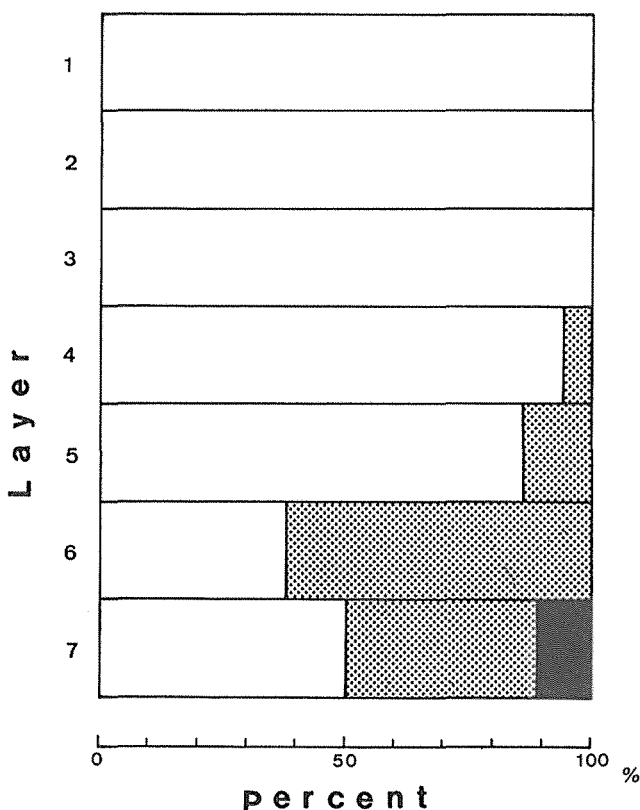


Fig-4 Dynamics of leaf-tips at different layers.

□ : Active, ▨ : Dormant, ■ : Dead

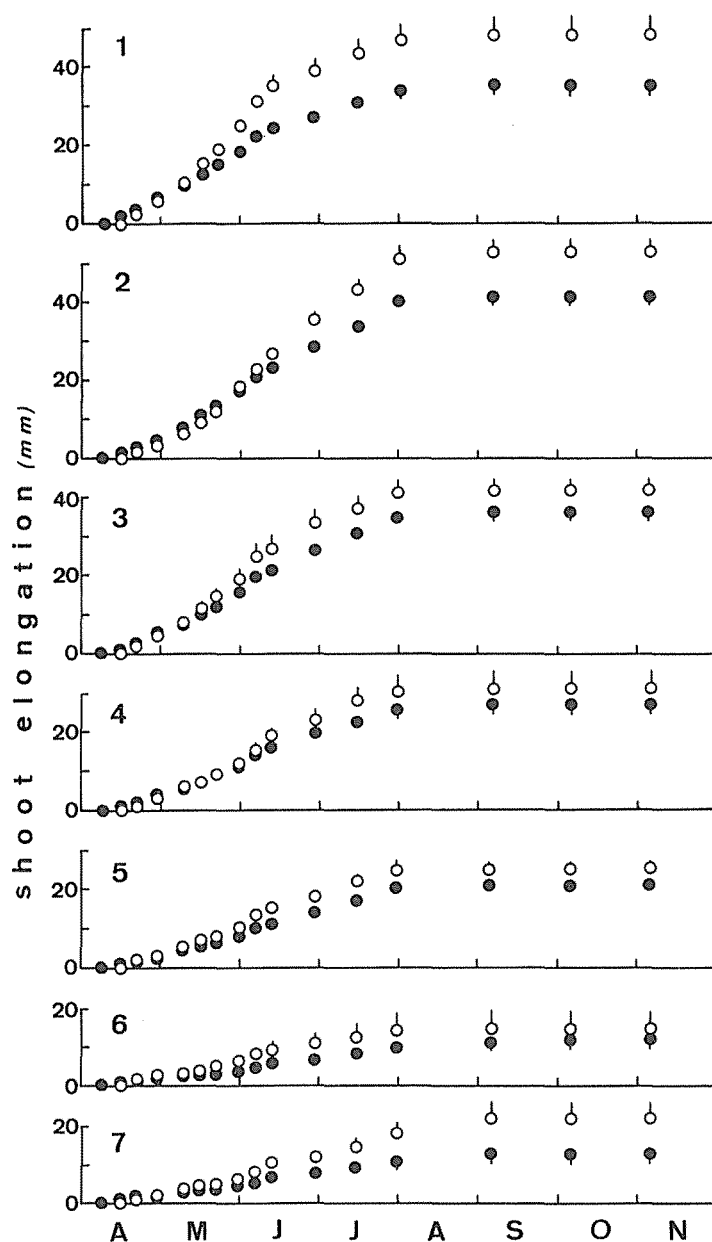


Fig-5 Seasonal course of shoot elongation at different layers.

○ : Terminal shoot, ● : Lateral shoot

Error bars are 1 SE of the mean.

節的な伸長様式を示したものである。側生シュートは、4月の中旬に伸長を開始したが、頂生シュートはそれより1週間から10日ほど遅く伸長を開始した。そして、いずれも8月下旬から9月上旬にかけて停止した。こうした傾向は、いずれの層位においても見られた。伸長期間は、いずれも4~5ヶ月とかなり長かった。成長停止後に測った年伸長量は、頂生シュートが第一層から順に38mm, 43mm, 36mm, 24mm, 20mm, 5mm, そして最下層の第七層が8mmとなった。また、側生シュートの年伸長量は、第一層から順に、35mm, 41mm, 36mm, 27mm, 21mm, 12mm, そして第七層

で12.5mmとなった。年伸長量は、頂生シュート、側生シュートともに樹冠上部から下部に向けて、概して、小さくなる傾向を示した。年伸長量は、いずれの層位においても、側生シュートより頂生シュートの方が大きく、各層位における頂生シュートの伸長量に対する側生シュートの伸長量の割合に変化が見られなかった。この結果は、各層位における頂生シュートと側生シュートが位置する地点の光環境は等率に変わることを反映しており、下方へ光環境が悪化するのに伴い、共に伸長量が小さくなることを示している。

Table 2 は、伸長した葉端のみを対象に、葉端当りの葉端生産数（葉端生産率）を層位別に示したものである。葉端生産率は、第一層と第二層のように層位によっては逆転しているところもあったが、概して、樹冠上部から下部に向けて低下する傾向が見られた。

ここまで、ヒノキの鱗片葉の挙動を、動態（活動、休眠、枯死）、葉端生産率、そして伸長量から見てきた。ふつう、樹冠の上部から下部へ向けて光勾配が形成されている（松本 1984）が、樹冠内における活性、伸長量そして葉端生産率が樹冠の上部から下部へ形成されているとされる光勾配に対応して異なっていたことは、葉端の鱗片葉レベルにおける物質収支を維持しようとする自律性が多少なりとも存在することを示唆している。すなわち、ヒノキの葉群の拡大は、先ず葉端の活性によって調節し、つぎに伸長量によって調節するという二段階の過程を経て実現される。その際、鱗片葉を“伸び”優先型である頂生型にするか、“面積確保”優先型である側生型にするかの調節過程を経て形態的な分化がもたらされたことを示唆している。ヒノキの場合、極めて小さい鱗片葉一枚が基本単位と考えられることから、葉群拡大に際して、極めて微妙に調整できることが推察される。樹冠上部で活性、伸長量、葉端生産率ともに大きかったが、下部ではいずれも小さかった。このことは、樹冠上部の葉量の増加率は著しいが、下部のその増加率は小さいことを反映しており、樹冠内における葉量増加率が異なることを示している。

4. 針葉樹における葉の形態及び季節的動態の比較検討

De Laubenfels (1953) は、葉の形態をもとに針葉樹を4つのタイプに分け、ヒノキ科に見られる鱗片状の葉をもつグループを一つのタイプにまとめている。ヒノキ科を除くマツ科に代表される他の針葉樹の葉の展開は不連続である。これに対して、本研究のヒノキで見られたようにヒノキ科の葉の展開は連続的である。また、冬芽の発達が見られず、葉端の成長点は様々な発達段階の葉原基で包まれている（Owens and Pharis 1974）ために、前形成がなくシュート組織の発生と伸長が成長期に同時に起こる。したがって、冬芽を欠き微小で偏平な鱗片葉を単純に次々と追加するという連続的な伸長様式と伸長が新葉の展開につながるという高い展葉効率をもつヒノキの特徴的な展葉様式は、わずかな環境の好転も見逃すことなく、即座に伸長・停止を微妙に切り替えることを可能にすることが推察される。Harry (1987) は、ヒノキ科の *Calocedrus decurrens* が乾燥ストレスに対して伸長生長を停止する点に注目し、苗木に定期的に水をやり続けた場合と、そうでない場合を比較した。定期的に水をやり続けた方は秋まで伸長し続けたのに対して、水をあまりやらなかった方は、早めに伸長を停止したが、水をやると即座に伸長成長を再開することから、冬芽を欠く *C. decurrens* の成長は現時点の環境に大きく影響されていることを示した。そして、シュートの伸長はテンポの変化によって特徴づけられる連続的な過程と結

Table 2 Production rates of leaf-tips at different layers in a crown

Layer	No. of produced tips per tip
1	20.9±13.1
2	29.6±18.4
3	22.0±14.1
4	15.7±11.9
5	10.8± 8.3
6	4.2± 5.9
7	5.8± 5.1

Mean with standard deviation

論づけている。この *C. decurrens* の伸長様式は、冬芽を欠くヒノキ科の特徴をうまく反映している。ヒノキの鱗片葉の伸長は、4～5ヶ月と長期間に及んだ。伸長期間の長期化は、生産活動の機会を増やすという点で植物にとって有利になると考えられる。ヒノキの長い伸長期間は、特徴的な葉の形態、展葉様式、さらには展葉効率の高さが備わることによって、その利点が最大限に発揮されるものと推察される。

本研究のヒノキの葉端の活性と葉端生産率を掛け合わせると、いずれの層位においてもプラスとなり、葉端数は増加傾向にあることが伺える。また、伸長量も大きく、複層的な葉群分布であったことから、アカマツ林下に生育しているヒノキ若木の樹冠は拡大しつつあり、順調に成長していることが伺える。京都市近郊にはアカマツ林が見られるが、耐陰性の高いヒノキによってアカマツが置き換えられ遷移が進行すると言われている。高いとされるヒノキの耐陰性の原因は、扁平な鱗片葉が水平に連続的に展開し、鱗片葉が小型であるがために微調整が利く、そして高い成長点密度によって空間利用効率が高められるといった特徴に加えて、非常に長い伸長期間によってそれぞれの特徴が効率よく無駄なく発揮されているところにあるのかもしれない。

引用文献

- 1) CANNELL, M. G. R., THOMPSON, N., and LINES, R. (1976) An analysis of inherent differences in shoot growth within some north temperate conifers. In *Tree physiology and yield improvement*. M. G. R. CANNELL and F. T. LAST (eds.) Academic Press, New York. pp. 173-205
- 2) DE LAUBENFELS, D. J. (1953) The external morphology of coniferous leaves. *Phytomorphology* 3. 1-20
- 3) FOWELLS, H. A. (1941) The period of seasonal growth of ponderosa pine and associated species. *J. Forestry* 39. 601-608
- 4) HARRY, D. E. (1987) Shoot elongation and growth plasticity in incense-cedar. *Can. J. For. Res.* 17. 484-489
- 5) KOZLOWSKII, T. T. (1971) *Growth and development of trees*. Vol. I. Academic Press, New York
- 6) 松本陽介 (1984) シラベ前生稚樹の光環境と光合成生産(I). 東京大学演習林報告 73. 199-228
- 7) MITCHELL, A. F. (1965) The growth in early life of the leading shoot of some conifers. *Forestry* 38. 121-136
- 8) OWENS, J.N. and M. MOLDER (1974) Cone initiation and development before dormancy in yellow cedar (*Chamaecyparis nootkatensis*). *Can. J. Bot.* 52. 2075-2084
- 9) 畠元道徳・木村庄治 (1993) 北方落葉広葉樹林における林冠木種の若木の樹冠の動態と維持. 京都大学演習林報告 65. 85-93
- 10) 畠元道徳・佐藤修一・渡辺康弘 (1992) 北方針広混交林におけるトドマツ若木の樹冠の構造と動態. 103回日林論. 395-396
- 11) ZOBEL, D. B. (1983) Twig elongation patterns of *Chamaecyparis lawsoniana*. *Bot. Gaz.* 144. 92-103

SUMMARY

Morphology and dynamics (activities, elongation, reproduction rate) of shoots of *Chamaecyparis obtusa* were studied in a pine forest. Length of scale leaf was longer in terminal than in lateral shoots. Leaf area of shoot increased linearly with the number of leaf-tips on a shoot in both terminal and lateral shoots and increasing rate was larger in lateral. Differences in morphology and behavior of scale leaves reflected the difference in spatial use between terminal and lateral shoots.

Shoot elongation started in middle April and continued into early fall. Elongation of lateral shoot

started earlier than terminal by 7 to 10 days. Period of shoot elongation was ca. 130 days. Activities, elongation, and reproduction rate of shoots were higher in upper crown and decreased toward base. Elongation was longer in terminal than in lateral shoots. Plasticity in morphology and dynamics of scale leaf shoots of *C. obtusa* was considered to be behavior basing on economics at each shoot level responding to heterogeneous light conditions in a crown.

Morphology and dynamics of scale leaf shoots of *C. obtusa* were compared with other coniferous trees.