

東京大学大学院新領域創成科学研究科
環境学研究系自然環境学専攻
生物圏機能学分野

2008 年度
修士論文

樹形構造、シュート伸長様式、葉の展開戦略に着目した
ネズミモチ・イボタノキの共存メカニズム

The coexistence mechanism of *Ligustrum japonicum* and *Ligustrum obtusifolium* based on tree structure, shoot elongation style, and leaf emergence strategy

2009年2月27日提出
2008年度3月修了

指導教員 大澤雅彦 教授

76707 内田悟

目 次

1	序論.....	2
1.1	研究の背景	2
1.2	研究の目的	3
2	材料と方法.....	4
2.1	研究対象.....	4
2.1.1	研究対象地.....	4
2.1.2	研究対象種.....	4
2.2	観察・調査方法	4
2.2.1	LAI・SLA の測定.....	4
2.2.2	シュートにおける光環境の測定.....	7
2.2.3	冬芽の観察.....	9
2.2.4	開芽率と開芽する冬芽の高さの測定.....	9
2.2.5	シュートの角度と高さの測定	10
2.2.6	シュート伸長量の解析	11
2.2.7	シュート伸長量に影響を与える要因の解析	12
3	結果.....	13
3.1	LAI・SLA.....	13
3.2	シュートが受けている日射量.....	14
3.3	冬芽内に用意している葉原基数と 2008 年に伸長したシュートにおける葉数の関係	15
3.4	冬芽内に用意している葉原基数と冬芽の高さの関係	16
3.5	開芽率と開芽する冬芽の高さの関係	19
3.6	シュートの角度と高さの関係.....	20
3.7	シュート伸長量の解析	21
3.8	シュート伸長量に影響を与える要因	22
4	考察.....	26
4.1	葉の量・厚さから見たネズミモチ・イボタノキの生存戦略と共存メカニズム.....	26
4.2	ネズミモチ・イボタノキの光獲得戦略の違い.....	26
4.2.1	樹形レベルでの違い.....	26
4.2.2	シュートレベルでの違い	29
4.2.3	光獲得戦略の違いをもたらす要因	31
5	結論.....	33
6	謝辞.....	34
7	引用文献	35

1 序論

1.1 研究の背景

日本の森林はたくさんの樹種が共存して成り立っている。しかし、森林の下層では常緑広葉樹が大半を占めている。この森林下層は弱光環境であり、光が不足するため、植物の成長を強く制限している。つまり、常緑広葉樹の耐陰性の高さがうかがえるが、常緑低木以外にも落葉低木が同じ森林下層に共存していることがよく見受けられる。

どういった植物が弱光下で生存できるのかといった研究は数多くなされてきた。Poorter (1999)、Lusk (2002) は葉面積指数の一つである LAR (Leaf Area Ratio、個体の葉面積／個体重比) が種間で違い、弱光下では LAR の大きい個体で成長速度が高く、死亡率が低いことを明らかにした。また弱光下で生育する樹種の多くが高い LAR をもつことも示されている。同じ量の葉をもっている葉の厚さによって面積は変わってくるため、LAR は葉の厚さの指標 SLA (Specific Leaf Area、葉面積／葉重) によっても左右される。つまり、LAR は以下の式で表すことができる。

$$\text{LAR} = (\text{葉面積} / \text{個体重}) = (\text{葉重} / \text{個体重}) \times (\text{葉面積} / \text{葉重} : \text{SLA})$$

この式によると、SLA が高い (葉の薄い) 植物で LAR が大きくなるといえる (Kitajima et al. 1994, Poorter 1999)。しかし、SLA と葉寿命とは負の相関があるため (Reich et al. 1992 ; 1997)、上式における (葉重／個体重) が高 SLA 種よりも低 SLA 種のほうが高くなり、SLA の違いを相殺することになる。つまり、葉の厚さの指標 SLA が低い (葉が厚い) 植物の方が葉の寿命が長いため多くの葉をつけており、葉の寿命が短く SLA が高い (葉が薄い) 植物よりも LAR が大きいと報告されている (Lusk 2002)。

これらの研究結果から考えると、常緑樹は LAR が大きいので林床でも生育できるといえるが、葉の薄い落葉低木は葉の寿命が短いため LAR が小さいはずだが、常緑樹と同じ林床で生育できていることになる。なぜ同じ森林内で共存することができるのだろうか。

以上に示したように、これまでの弱光環境での植物生育に関する研究では、展開する葉の量やその厚さに注目されてきた。しかし、これらの視点からだけでは、落葉樹が常緑樹と共存できていることの説明はできない。また、葉をたくさんつける (高い LAR をもつ) ことが高い受光量を持つことと同義ではないという指摘もある (Percy et al. 2004)。その一方で、樹形構造やシュートの伸長パターンに着目している研究は少ない。

植物は資源獲得においてその 3 次元的な構造が果たす役割がとても大きい。エネルギー源である光を獲得するには地上部の空間構造も重要な役割を果たしているといえる。また、菊沢 (2005) は、葉をどのように空間的に配列し光を獲得するかという葉の空間的配列と、葉をどの程度の期間つけておくかという葉の時間的配列とは密接にかかわっていることを指摘している。つまり常緑広葉樹と落葉広葉樹とでは、葉の寿命が異なる以上、樹形構造

やシュート伸長パターンなどの形態的戦略は異なっているはずだといえる。落葉樹が常緑樹と同じ林内で共存できているのは適したシュート伸長と葉の展開戦略を持っているからではないのだろうか。

森林林床での樹木形態に関する研究では、Halle et al. (1978) が熱帯樹木の樹形を枝の分枝様式や枝の成長方向などから分類し、23 の樹形モデルに体系化している。しかし、それら樹形の意義までは言及していない。また、Kohyama (1987) は森林林床における稚樹の樹形成長を、高さ方向の成長を優先させるタイプと側方成長を優先させるタイプに分類し、種によって形態的戦略が異なっていることを明らかにした。さらに、Kohyama (1980) はオオシラビソを用いて、明るいところでは円錐形の樹形に、薄暗いところでは傘型の樹形になるという、形態的可塑性を持っている種もあることを明らかにしている。しかし、Kohyama による報告はどちらもマクロな視点から樹形をとらえたもので、シュート伸長様式のようなミクロな視点は考慮されていない。樹木は一般に、シュートというモジュールを積み重ねることによって成長し、樹形を形成していく (Wilson 1989, 1991 ; Umeki 1995)。弱光環境での、より本質的な形態の意義を知るためにはシュートレベルでの理解も必要である。

1.2 研究の目的

以上の背景を踏まえて、本研究では、常緑広葉樹のネズミモチと落葉広葉樹のイボタノキを用いて、LAR だけでは説明ができない常緑樹と落葉樹の共存メカニズムを、それぞれの種の樹形構造、シュート伸長様式、葉の展開戦略に着目することで明らかにすることを目的とした。具体的には、1) それぞれの種のシュートにおける光環境はどの程度違いがあるのか、2) 光環境の違いをもたらしていると考えられる樹形構造、シュート伸長様式、葉の展開戦略は両種でどのように異なっているのかを明らかにする。

2 材料と方法

2.1 研究対象

2.1.1 研究対象地

対象地は千葉県北部に位置する柏市内の東京大学柏キャンパス内、環境棟裏の二次林とした。年間平均気温 16℃、年間降雨量約 1400mm と比較的温暖で湿潤な気候である。傾斜はほとんどなく、水分条件も同様だといえる。この二次林の林冠構成種はクスギ・コナラ・クリ・シラカシなどである。中・低木種としてはミズキ・コブシ・サンショウ・ユズリハ・イヌツゲ・モチノキ・ヒサカキ・ムラサキシキブ・ネズミモチ・イボタノキなどが自生している。

2.1.2 研究対象種

対象種は林内でも共存していることがよくあるネズミモチとイボタノキとした。

ネズミモチ *Ligustrum japonicum* Thunb.

モクセイ科イボタノキ属。中部地方以南の本州・四国・九州の、主に太平洋岸に生育する常緑低木。樹高 5m 程度まで成長する。葉は対生で長さ 4-8cm、全縁。楕円形であるが、日光を強く受ける葉はより丸くなる傾向があり、若い個体やシュートでは細長く先端が尖る傾向がある。5月の終わり頃から6月いっぱい、枝の先に円錐状の花序を付け、白い花を咲かせる。

イボタノキ *Ligustrum obtusifolium* Siebold et Zucc.

モクセイ科イボタノキ属。北海道から九州、朝鮮半島にも分布する落葉低木。樹高は 4m 程度にまで成長する。谷沿いの明るい森林や林縁に生育する。葉は対生で長さ 2-5cm。卵状長楕円形から両端が尖り気味の菱形に近いものもある。日当たりの良い場所に生育するものでは、葉が小さくて丸く、裏面にそる形となることもある。5月から6月にかけて、枝先に花穂を付ける。

2.2 観察・調査方法

2.2.1 LAI・SLA の測定

ネズミモチとイボタノキは同じ林内で共存していることがよく見受けられるが、この2種の共存は、既往研究のように、葉の量や葉の厚さで説明することができないのかを確かめるために、葉面積指数 LAI と比葉面積 SLA を測定した。また、Lusk(2002 ; 2004)は LAR を大きくする上で、常緑樹種にとっては旧年葉を多く保持すること、落葉樹種にとっ

ては当年枝の LAR を大きくすることが重要であると述べている。ネズミモチとイボタノキではこのような戦略がなされているのかを確認するために、旧年葉と当年葉（イボタノキでは短枝葉と長枝葉）の割合を調査した。ここでは LAI（Leaf Area Index）とは、樹冠面積に対しての葉の総面積の比率のことと定義する。これは葉の多少の度合いを示す指標の一つである。

2007 年 10 月に、光環境の良い個体、悪い個体、その中間の個体を 1 個体ずつ選んだ。各個体の光環境を表 1 に示す。

表 1. LAI 測定対象個体の光環境。値は全天日射に対する相対日射量（%）

	明	中	暗
ネズミモチ	8.04	2.63	1.48
イボタノキ	15.35	8.50	5.73

樹冠面積の測定には Young and Hubbell (1991) の方法を用いた。樹冠投影図内に基準点を無作為に置き、そこから八方位へ直線を引いた。その線と樹冠投影図の輪郭との交点を結び八角形の近似図を作成し、その面積を樹冠面積とした（図 1）。

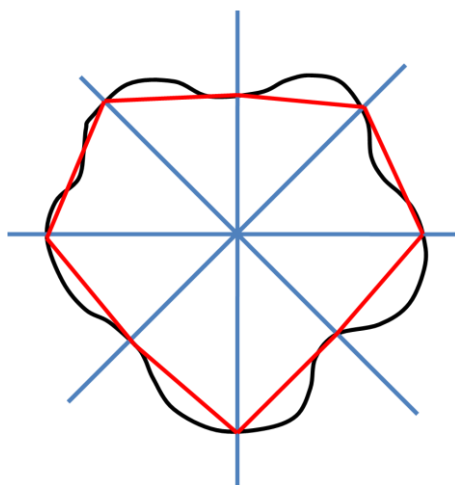


図 1. 樹冠面積の測定方法。黒線：樹冠投影図、赤線：樹冠投影図の近似図

葉面積の測定については、すべての葉の面積を測定するのは煩雑なため、まずは葉面積と乾重量の関係式を求めた。それぞれの種から葉のサンプルを 100 枚ずつ採取し、その面積と乾重量を求めた。面積の測定には、フリーソフト「LIA32」を用いた。葉の乾燥は 100℃、48 時間で行った。それぞれの種における葉面積と乾重量の関係を図 2・図 3 で示す。このサンプルを用いて SLA を算出した。

LAI 測定対象個体のすべての葉を旧年葉と当年葉（イボタノキでは短枝葉と長枝葉）に

分けて採取し、その葉の乾重量を測定した。そして、得られた関係式を用いて葉面積の合計値を推定した。

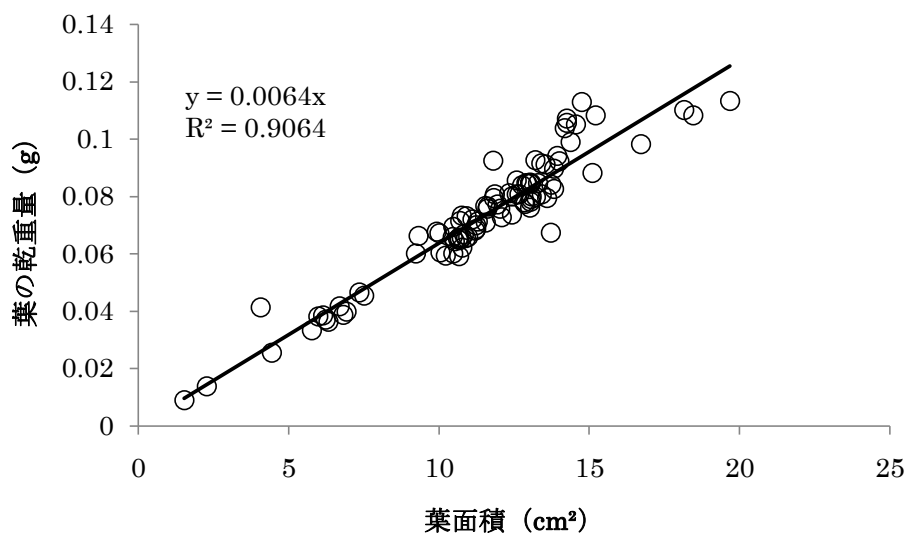


図 2. ネズミモチにおける葉面積と乾重量の関係

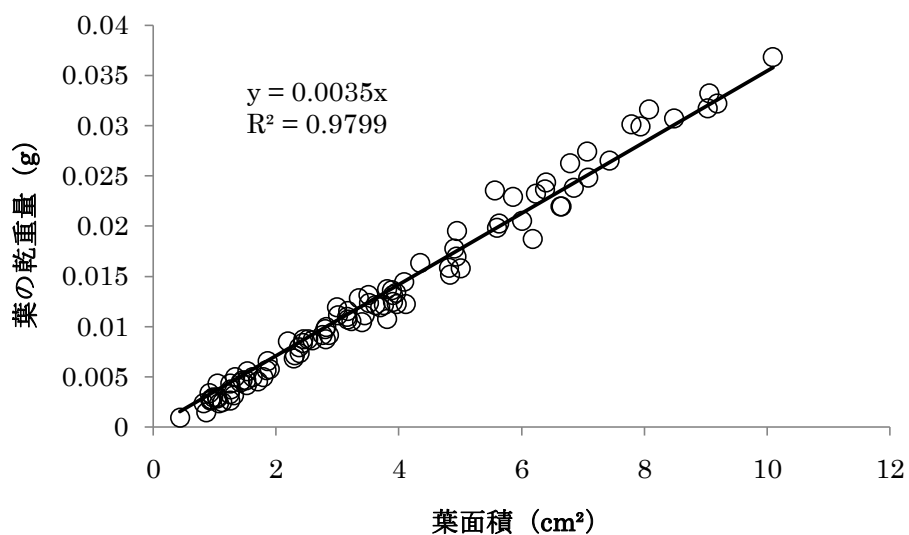


図 3. イボタノキにおける葉面積と乾重量の関係

2.2.2 シュートにおける光環境の測定

それぞれの種ではシュートにどれだけの光が当たっているのかを知るために、シュートにおける光環境の測定を行った。測定には E&L 社のオプトリーフシステムを用いた。オプトリーフシステムは、アゾ色素を浸透させて着色したフィルムで、これが光を受けて退色する度合いから積算日射量が計算できる。オプトリーフシステムには、同時に多地点での測定ができる、安価で測定方法も簡単である、などの特徴がある。

それぞれの種で樹高 3m 前後までの個体を 13 個体ずつ選定した。選定した個体から、2007 年に伸長したシュートを選定した。対象としたシュートは高さや方位に偏りがないよう無作為に選定した。ネズミモチでは 181 本、イボタノキでは 195 本のシュートを測定対象とした。

シュートにおける最先端部の葉にフィルムを設置し、日射量を測定した。最先端部の葉が落葉している場合は、同一シュート内の最も近い位置にある葉にフィルムを設置した(図 4)。測定は 2007 年 10 月 11 日～10 月 31 日の期間でおこなった。オプトリーフシステムによる測定には、Kawamura *et al.*(2005)の換算式を用いて、光合成有効光量子束密度 (PPFD) の積算値に換算した。Kawamura *et al.* (2005) の換算式を以下に示す。

$$PPFD_{total} = (100 - F) / (1.085 + 0.051T)$$

この式において、F はオプトリーフの退色率、T は測定期間中の日最高平均気温である。日最高平均気温は東京大学柏キャンパス環境棟屋上に自然環境評価学研究室が設置しているデータロガーのデータを用いた。

全天日射のうち、何%がシュートまで届いているのかを知るために、シュートで測定している期間と同じ期間、東京大学柏キャンパス環境棟の屋上に光量子センサーを設置した。光量子センサーは小糸工業株式会社の光量子センサ IKS-27/101 形を用いた。また、光量子センサーのデータがオプトリーフで得られるデータとどのような関係にあるかを明らかにするため、光量子センサーの隣にオプトリーフを設置した。光量子センサーとオプトリーフは、日陰にならない場所に設置した。オプトリーフは退色しきってしまうと、それ以上の期間の測定は不可能なため、短い期間での測定を 6 回行い (10 月 11 日 11 時 30 分～10 月 15 日 14 時 00 分、10 月 15 日 14 時 30 分～10 月 18 日 14 時 10 分、10 月 18 日 14 時 10 分～10 月 25 日 12 時 10 分、10 月 25 日 12 時 40 分～10 月 29 日 12 時 00 分、10 月 29 日 13 時 00 分～10 月 30 日 16 時 40 分、10 月 29 日 13 時 00 分～10 月 31 日 17 時 00 分)、オプトリーフのデータと光量子センサーのデータの関係式を求めた (図 5)。以下にその関係式を示す。

$$y = 125.16x$$

上記の関係式を用いて、光量子センサーのデータから、被陰されない状況下のオプトリーフでの測定値を推定し、シュート上で測定したオプトリーフシステムでの測定値を相対化した。

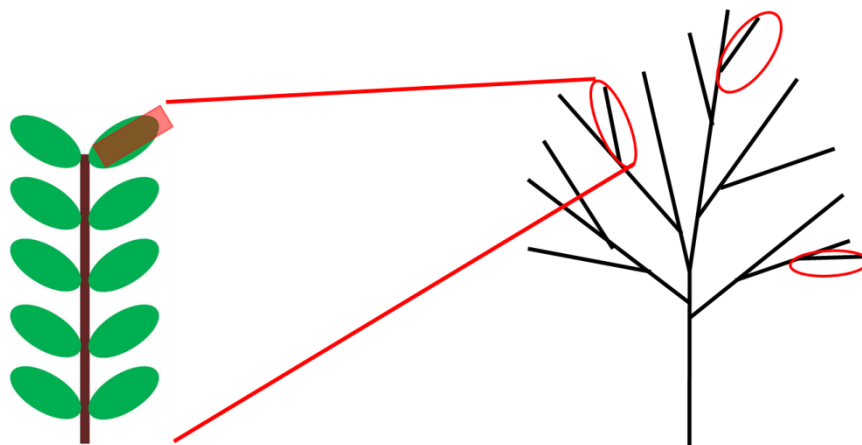


図 4. シュートにおける光環境測定の概要。赤丸：選定したシュート、赤色の長方形：貼り付けたオプトリーフ

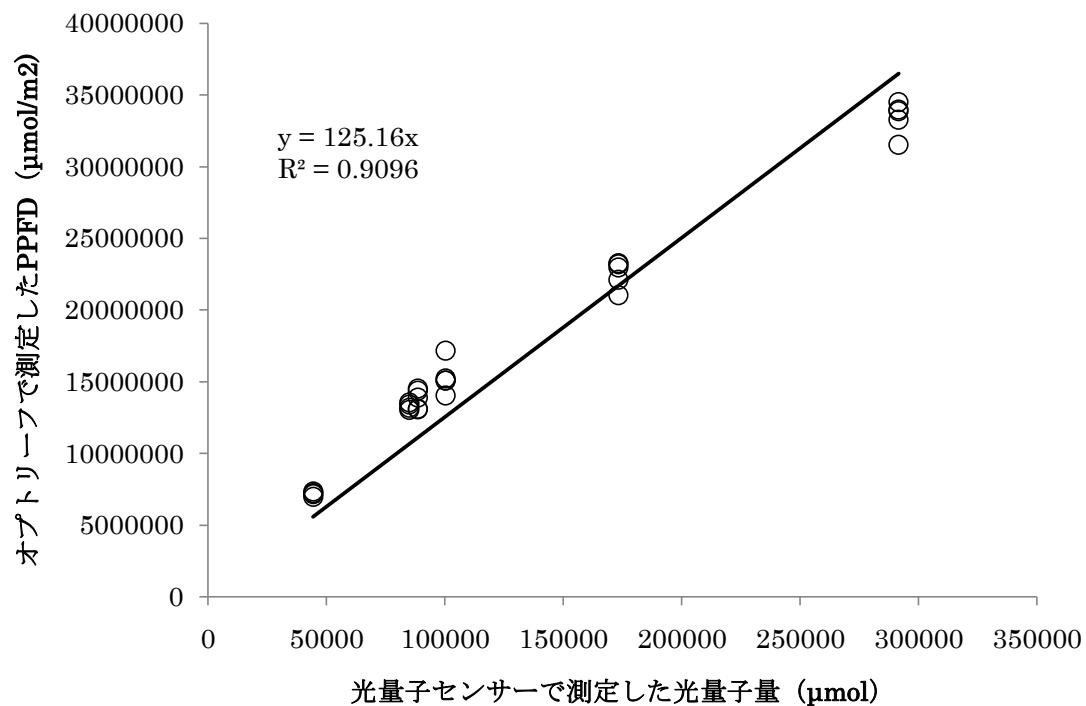


図 5. オプトリーフで測定したデータと光量子センサーで測定した光量子量の関係

2.2.3 冬芽の観察

カエデ科の樹木には、翌年に展開する葉を冬芽の中にすべて用意しておく種と一部の葉だけを用意しておく種があることが知られている。冬芽の中に一部の葉だけを用意しておくのは光環境の変化に素早く対応するためで、冬芽の中にすべての葉を用意しておくのは素早い展開によって光合成期間を長くするためだと考えられている（Sakai 1990）。

このように、冬芽に用意しておく葉の数は葉の展開戦略に大きく影響している可能性がある。そこで、展開する葉は前年のうちに決まっているのか、決まっているのであればどの位置にどれだけ用意しているのかを知るために、冬芽を分解し葉原基の数を数えた。

それぞれの種で樹高 3m 前後までの個体を 5 個体ずつ選定した。選定した個体から、2007 年に伸長したシュートを選定し、そのシュートの頂芽および側芽を観察対象とした。対象としたシュートは高さや方位に偏りが無いよう無作為に選定した。観察した冬芽の数を表 2 に示す。

表 2. 観察した冬芽の数

	ネズミモチ	イボタノキ
頂芽	30	49
側芽 1	60	39
側芽 2	60	81
側芽 3	60	78
側芽 4	36	60
側芽 5		47
側芽 6		34

観察は 2008 年 2 月に行った。冬芽の芽鱗と葉原基を剥ぎ取りその枚数を数えた。芽鱗と葉原基は区別することができなかつたので、すべて同じものとみなした。

冬芽の分解観察と同時に、その冬芽の地面からの高さや個体の高さ（樹高）も測定した。

2.2.4 開芽率と開芽する冬芽の高さの測定

それぞれの種は新しい空間を獲得するためにどの高さでシュートを出すのかを知るために、開芽率と開芽する冬芽の高さの関係を調べた。調査対象は光環境の測定を行ったものと同じシュートとした。2007 年の冬に、調査対象のシュートについている冬芽の数を数え、そのうちのいくつの冬芽が開芽したかを観察して、開芽率を算出した。ただし、イボタノキにおける短枝には新しい空間を獲得する能力が無いと考え、短枝になったものは開芽とみなさなかつた（図 6）。また、調査対象シュートの地面からの高さや個体の高さを測定し、

そのシュートは個体の中でどの高さにあるのかという相対的な高さを算出した。そして、開芽率とシュートの個体における相対的な高さの関係を調べた。

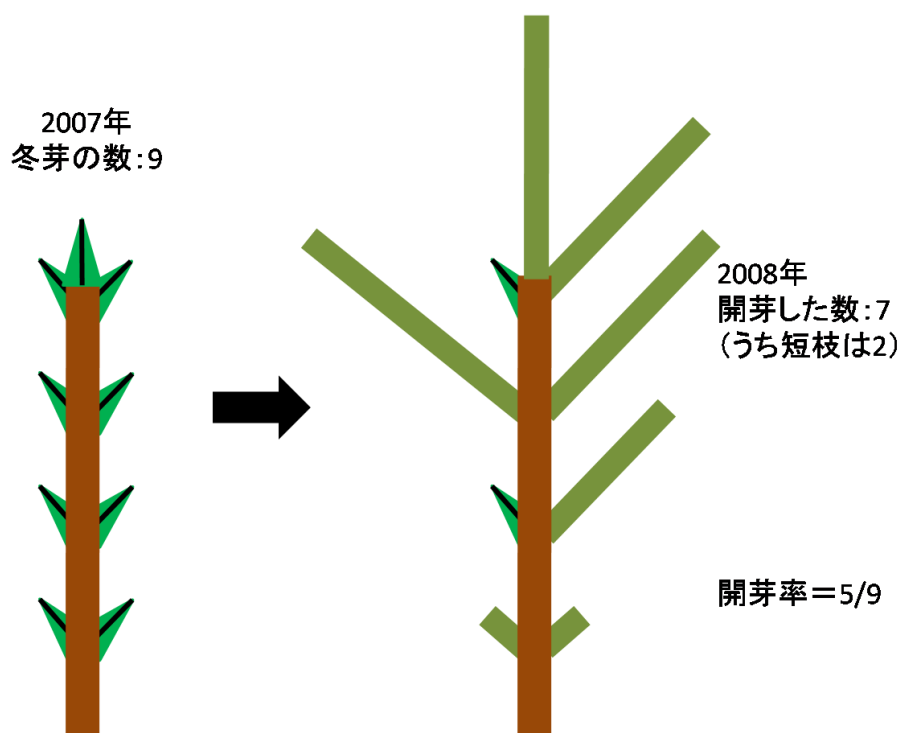


図 6. 開芽率算出の概要。この図の例では、9 個の芽のうち 7 個が開芽しているが、うち 2 個は短枝になっているので、開芽率は 5/9。

2.2.5 シュートの角度と高さの測定

それぞれの種はどのような樹形を形成していくのかを知るために、シュートの角度とそのシュートの高さの関係を調べた。測定対象シュートは光環境の測定を行ったものと同じシュートとした。角度の測定には GSI 株式会社のデジタルクリノメータ GeoClino を用いた。測定はシュートの根元から先端に向かっての、水平からの角度を記録した (図 7)。シュートの高さについては、開芽率の測定の際に記録した結果を用いた。

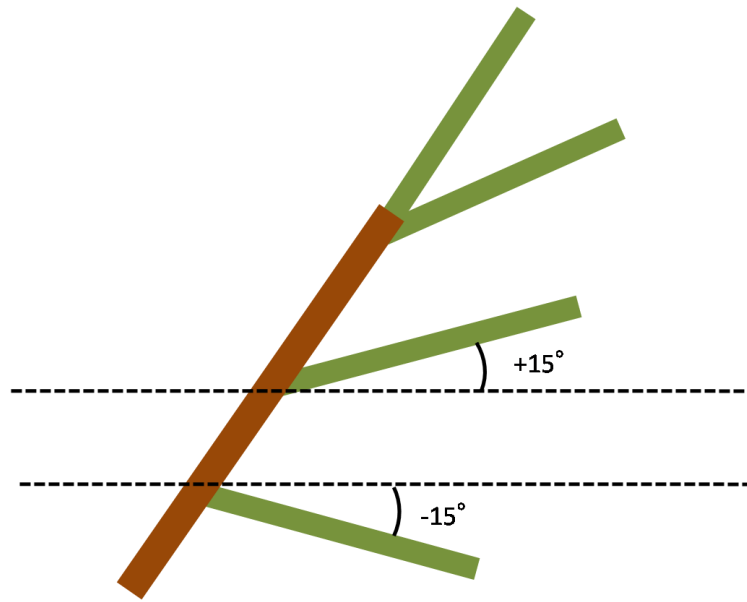


図 7. シュートの角度測定の概要。シュートの根元から先端に向かっての、水平からの角度を測定した。上向きシュートは $0 \sim +90^\circ$ で、下向きシュートは $0 \sim -90^\circ$ で記録した。

2.2.6 シュート伸長量の解析

それぞれの種はどの位置から芽を伸ばし、どのような分枝伸長様式をしているのかを知るために、シュートの伸長量を解析した。調査対象シュートは光環境の測定を行ったものと同じシュートと、そのシュートから伸び出したシュートとした。伸長量の測定は 2007 年 8 月と 2008 年 6 月に行った。

解析は、2007 年に伸長したシュートについて、そのシュートが着けている当年のシュートのうち、一番長いシュートの長さに対する比に直した (図 8)。

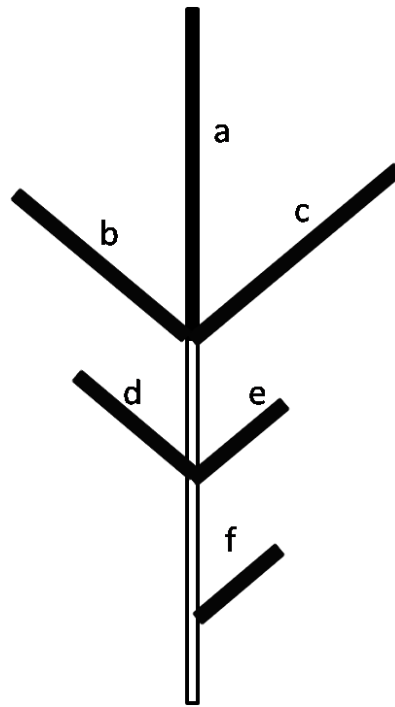


図 8. シュート伸長量の解析方法。■：2008 年に伸長したシュート、□：2007 年に伸長したシュート。各枝の長さを、同じ前年枝に着いている当年の枝のうち、一番長いものに対する相対的な長さで表した。この図の場合、a が一番長いので、 a/a 、 b/a 、 c/a 、 d/a 、 e/a 、 f/a が各枝の相対的な長さである。

2.2.7 シュート伸長量に影響を与える要因の解析

シュートの伸長量にはどういった要因が影響しているのかを明らかにするために、相関分析および重回帰分析をおこなった。調査対象シュートは光環境の測定を行ったものと同じシュートと、そのシュートから 2008 年に伸び出したシュートとした。

2008 年に伸び出したシュートの伸長量と、親シュートの伸長量・シュートの地面からの高さ・樹高・シュートにおける光環境・個体全体の光環境・シュートの角度・親シュートの角度の関係を相関分析によって解析した。そして、統計的に有意な相関があるものを説明変数に、2008 年のシュート伸長量を目的変数に用いて、重回帰分析を行った。重回帰分析は説明変数を標準化し、標準偏回帰係数からそれぞれの変数の寄与率を比較した。なお、多重共線性を避けるために、説明変数間の相関係数と VIF (Variance Inflation Factor, 分散拡大要因) を算出し、値の高い説明変数は変数選択および変数変換を行った。

3 結果

3.1 LAI・SLA

表 3 に、調査対象個体の LAI と SLA の測定結果を示す。LAI はイボタノキよりもネズミモチのほうが大きい値となった。つまり、ネズミモチのほうが葉を多く展開しているということである。また、SLA はネズミモチよりもイボタノキのほうが大きい値となった。これは、ネズミモチに比べてイボタノキは葉が薄いということを示している。

表 3. 各個体の LAI と SLA

	ネズミモチ			イボタノキ		
	個体 A	個体 B	個体 C	個体 D	個体 E	個体 F
個体の光環境（全天日射における 相対日射量；％）	8.04	2.63	1.48	15.35	8.50	5.73
LAI（葉面積合計/樹冠面積； cm^2/cm^2 ）	2.38	1.86	1.19	0.54	0.54	0.31
SLA（葉面積/葉重； cm^2/g ）	158.33			311.22		

また、図 9 に、ネズミモチの各個体における当年葉と旧年葉の割合を、図 10 に、イボタノキの各個体における長枝葉と短枝葉の割合を示す。ネズミモチでは、当年葉の割合は 10～20％であった。一方、イボタノキでは長枝葉の割合は 35％前後であった。

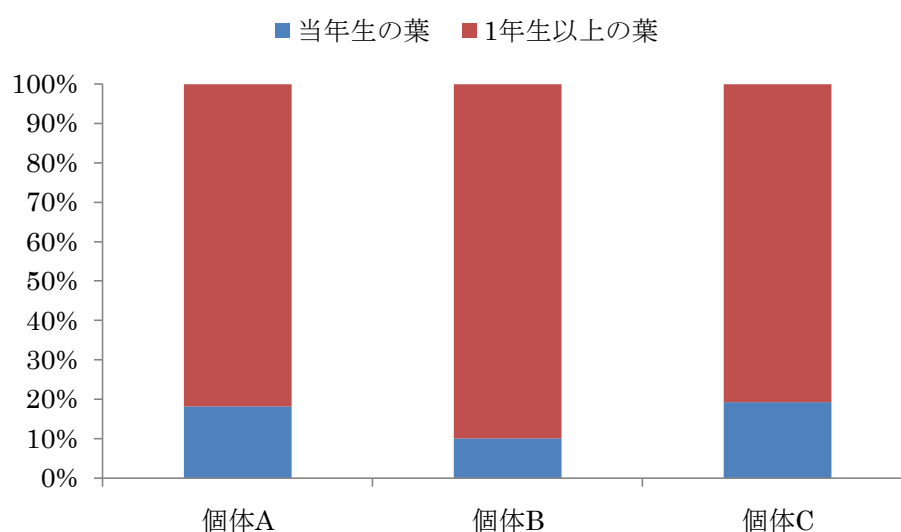


図 9. ネズミモチにおける当年葉と旧年葉の割合

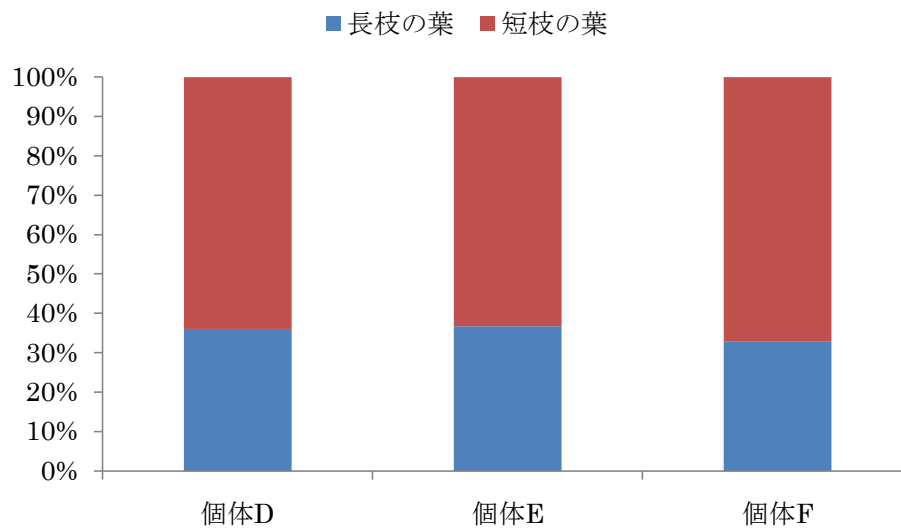


図 10. イボタノキにおける長枝葉と短枝葉の割合

3.2 シュートが受けている日射量

図 11 に、2007 年 10 月 11 日～10 月 31 日の期間に、ネズミモチ・イボタノキのシュートが受けた日射量を示す。両者の平均値の違いについて t 検定を行った結果、有意な差が認められた ($t=6.23$, $df=159$, $p<0.001$)。つまり、ネズミモチよりもイボタノキの方が明るい環境でシュートを展開しているということである。

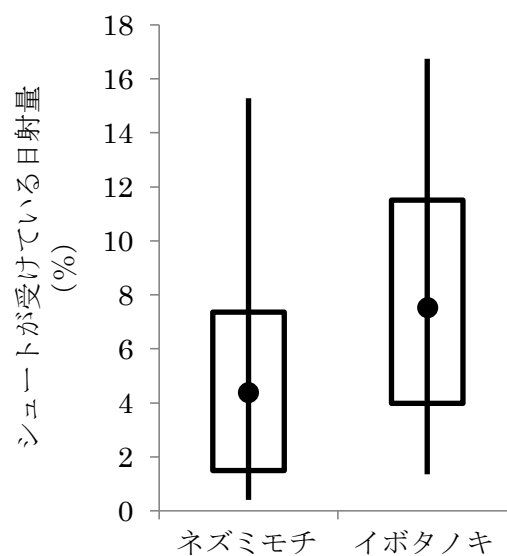


図 11. ネズミモチ・イボタノキのシュートが受けた日射量。黒丸：平均値、長方形：±標準偏差、実線：日射量の分布範囲

3.3 冬芽内に用意している葉原基数と 2008 年に伸長したシュートにおける葉数の関係

図 12 に、それぞれの種における、冬芽の中に用意していた葉原基数の数と 2008 年に伸長したシュートにおける葉数の関係を示す。また、表 4 にそれらの平均値と標準偏差を示す。ネズミモチ・イボタノキともに、冬芽内に用意している葉原基数のグラフと 2008 年に伸長したシュートの葉数のグラフは同形をしていた。しかし、2008 年に伸長したシュートの葉数の平均値よりも冬芽内に用意している葉原基数の平均値の方が大きい。よって、冬芽内の葉原基数のグラフは 2008 年に伸長したシュートの葉数のグラフを右に平行移動したような形になっている。このずれは、冬芽の観察の際に、芽鱗を葉原基として数えたことに起因すると考えられる。

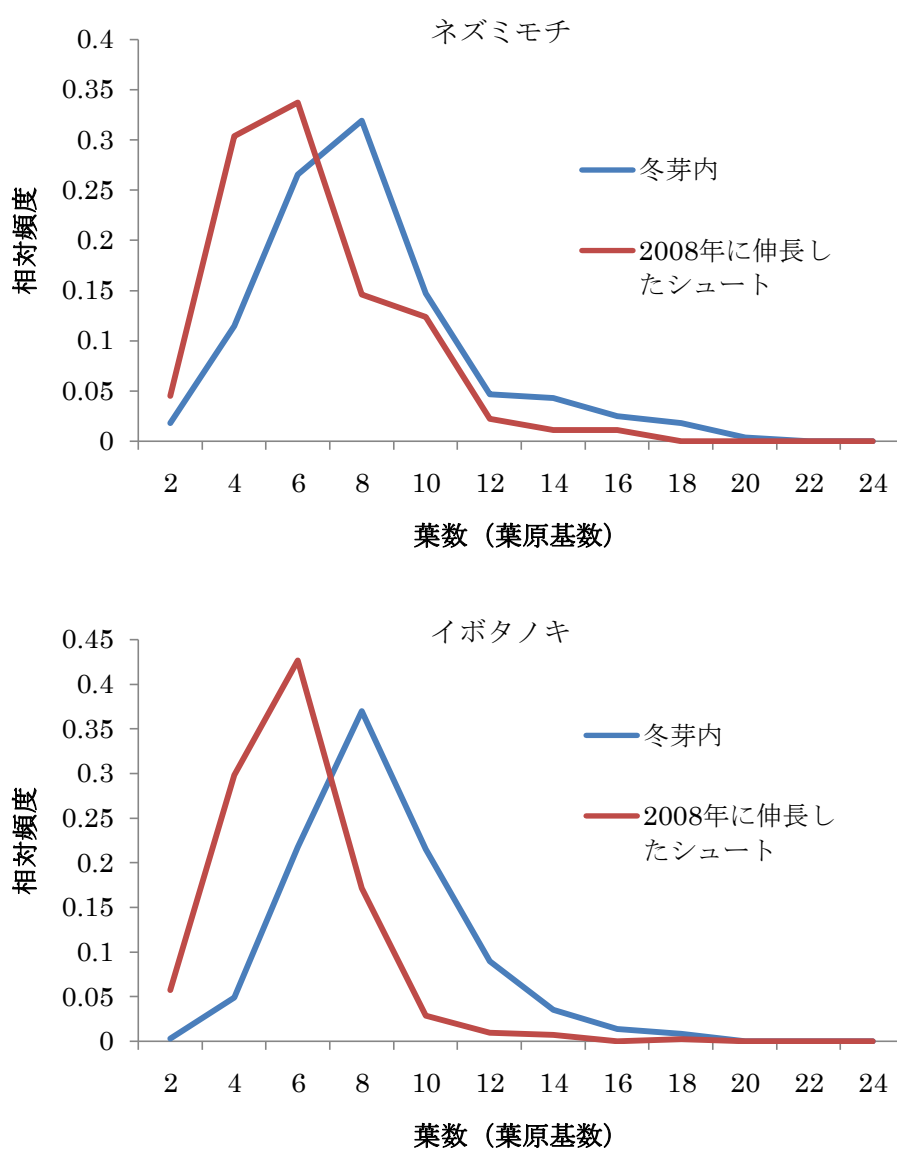


図 12. 冬芽の中に用意していた葉原基数の数と 2008 年に伸長したシュートにおける葉数の頻度分布。上：ネズミモチ、下：イボタノキ

表 4. 冬芽の中に用意していた葉原基の数と 2008 年に伸長したシュートにおける葉数の平均値・標準偏差

	ネズミモチ		イボタノキ	
	冬芽内の 葉原基数	2008 年に伸長 したシュートの 葉数	冬芽内の 葉原基数	2008 年に伸長 したシュートの 葉数
平均値	8.065	6.337	8.543	5.776
標準偏差	3.220	2.667	2.593	2.086

3.4 冬芽内に用意している葉原基数と冬芽の高さの関係

図 13・図 14 に、それぞれの種における、冬芽の中に用意していた葉原基の数と個体における相対的な高さの関係を示す。ネズミモチでは個体の中で高い位置にある芽ほど、用意している葉の枚数が多い傾向がある。一方、イボタノキではネズミモチのような傾向は見られず、高さによる違いは無かった。

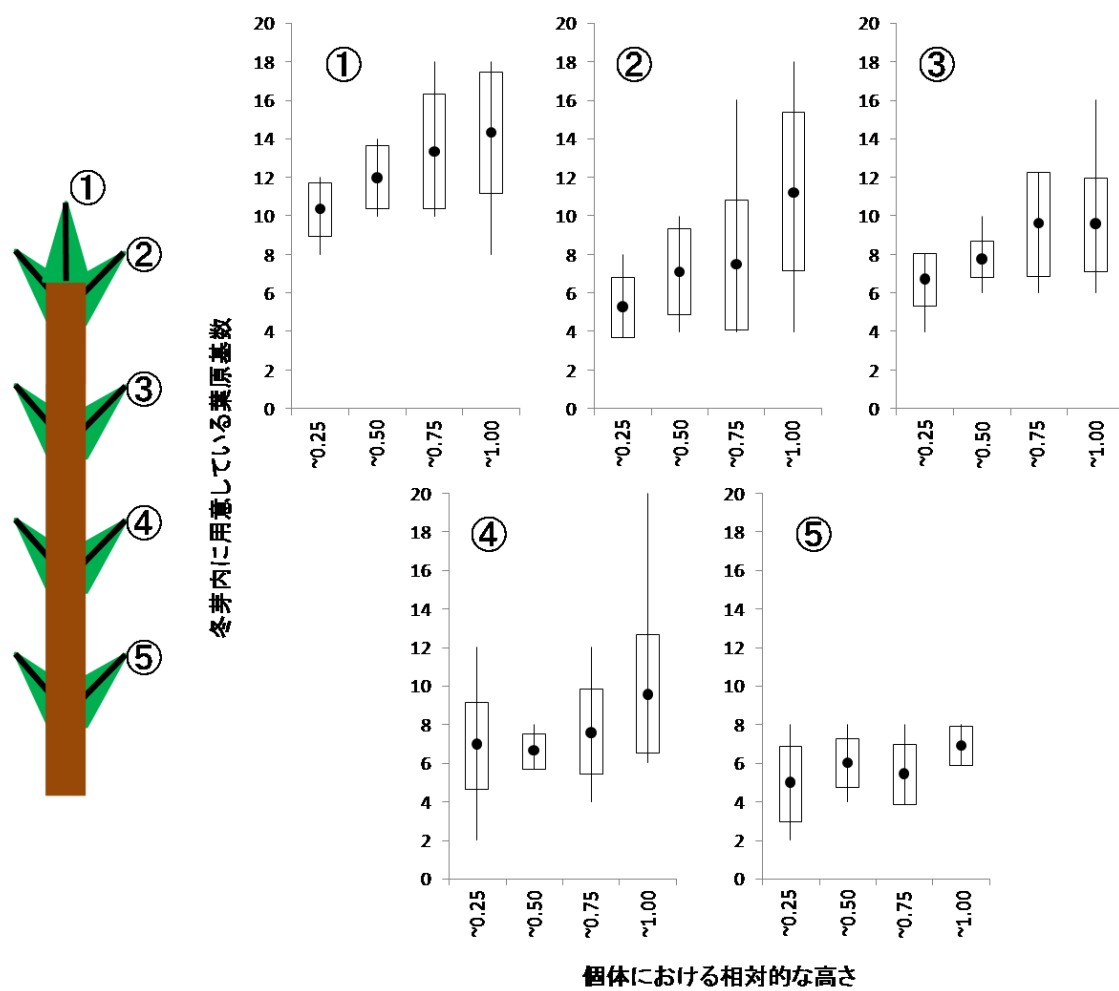


図 13. 冬芽内に用意している葉原基数と個体における相対的な高さの関係（ネズミモチ）。実線：データの分布範囲、長方形：±標準偏差、黒丸：データの平均値。

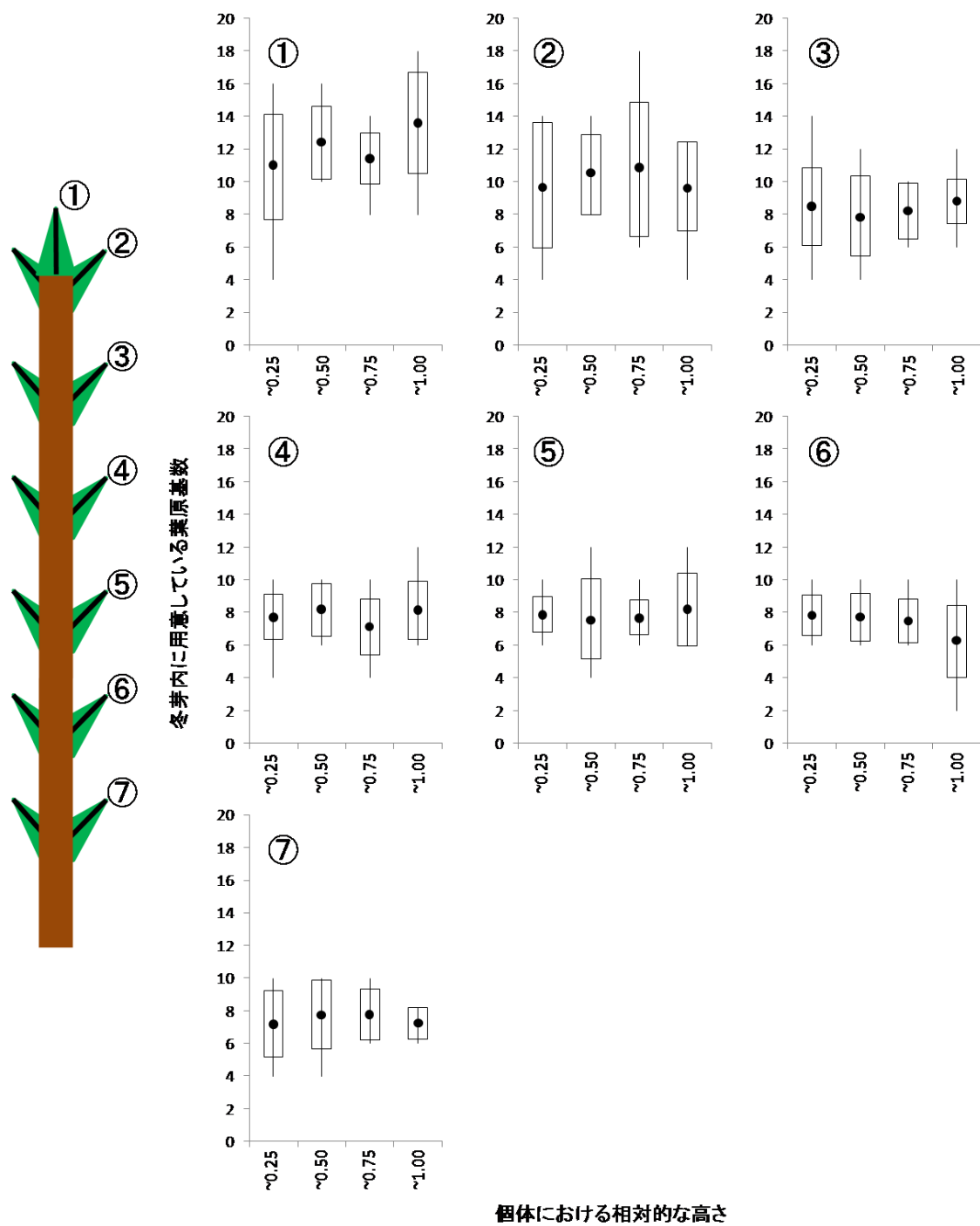


図 14. 冬芽内に用意している葉原基数と個体における相対的な高さの関係（イボタノキ）。実線：データの分布範囲、長方形：±標準偏差、黒丸：データの平均値。

3.5 開芽率と開芽する冬芽の高さの関係

図 15 に、それぞれの種における開芽率と冬芽の高さの関係を示す。ネズミモチでは、個体の中の高い位置で開芽率が高いシュートが見られ、個体の中の低い位置では開芽率は低かった。イボタノキの開芽率は、高さによる違いが見られなかった。

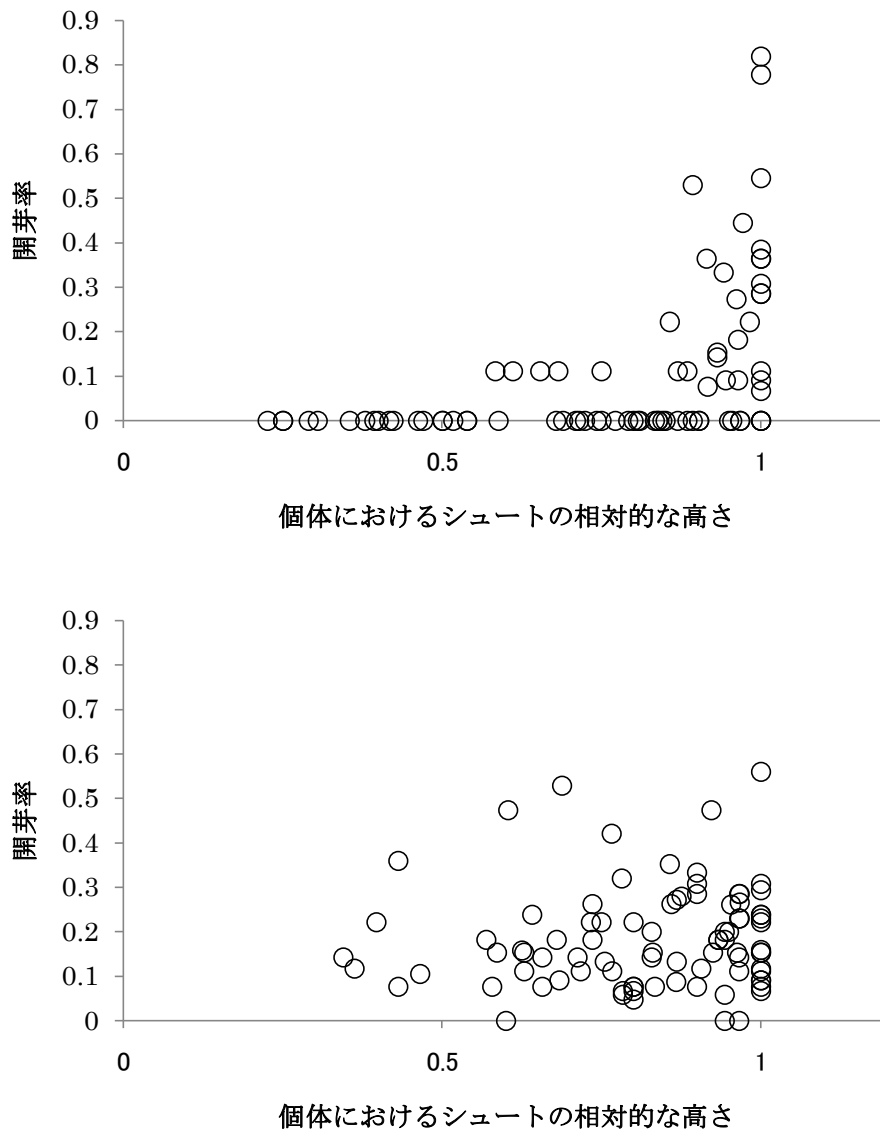


図 15. 開芽率と個体におけるシュートの相対的な高さの関係。上：ネズミモチ、下：イボタノキ

3.6 シュートの角度と高さの関係

図 16 に、シュートの角度とそのシュートの個体の中での相対的な高さの関係を示す。ネズミモチでは、両者に有意な正の相関関係があった（相関係数=0.621、 $p<0.001$ ）。イボタノキでは、両者に相関がみられなかった（相関係数=0.075）。つまり、ネズミモチでは、個体の中での高い位置のシュートは上向きに、低い位置のシュートは横向き、もしくは下向きに伸びているといえる。一方イボタノキは、シュートの高さに関係なく、さまざまな角度でシュートを伸ばしているといえる。

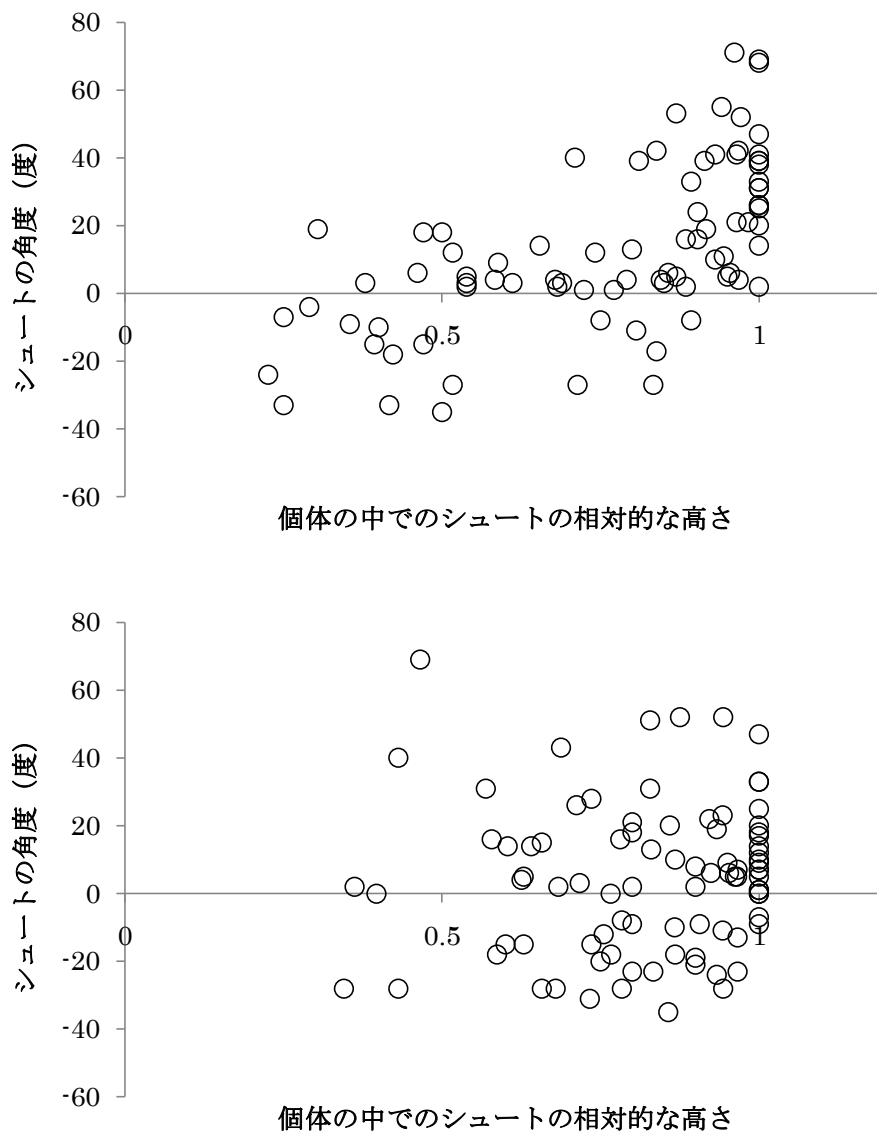


図 16. ネズミモチ・イボタノキにおける、シュートの角度とそのシュートの個体の中でのシュートの相対的な高さの関係。上：ネズミモチ、下：イボタノキ

3.7 シュート伸長量の解析

図 17 に、シュート伸長量の解析結果を示す。それぞれのグラフは、相対値化した枝の長さの頻度分布を表わす。枝の長さの頻度分布が右に偏っているほど、その部位の枝は相対的に長く、左に偏っているほど相対的に短い。ネズミモチでは極端に長いシュートや短いシュートを作ったりはせず、伸長するシュートの長さは芽の位置にかかわらず均等になっている傾向が見られた。一方、イボタノキでは頂芽由来のシュートと先端部の側芽由来のシュートだけが長く伸び、側芽由来のシュートはとても短いといえる。

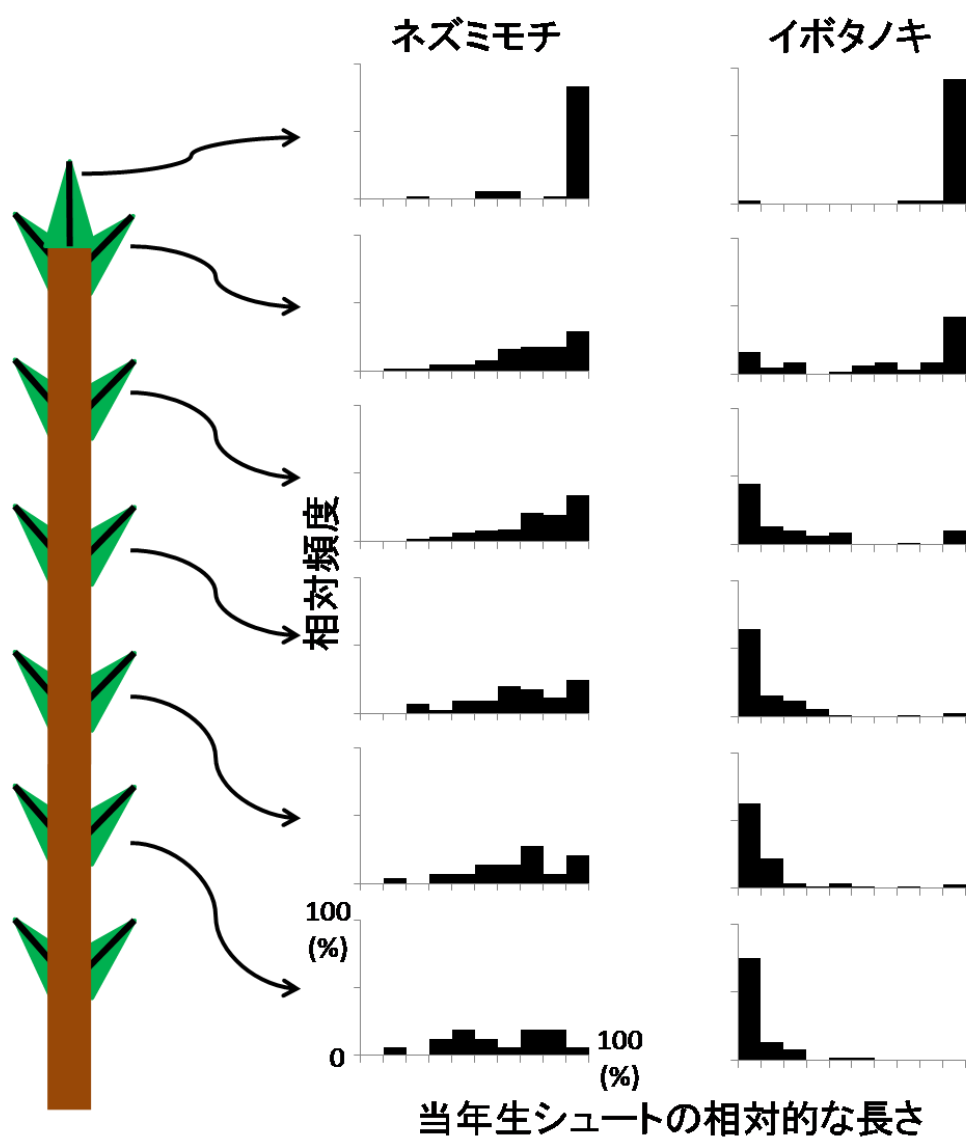


図 17. 2008 年に伸長したシュートの相対的な長さの頻度分布

3.8 シュート伸長量に影響を与える要因

図 18・図 19 に、それぞれの種における 2008 年のシュート伸長量と、それぞれの要因（親シュートの伸長量・シュートの地面からの高さ・樹高・シュートにおける光環境・個体全体の光環境・シュートの角度・親シュートの角度）の関係を示す。ネズミモチでは、これらの中で統計的に有意な相関関係が見られたのは、シュートの地面からの高さ・樹高・シュートにおける光環境・個体全体の光環境の 4 つだった。シュートの高さおよびシュートの光環境がシュートの伸長量に影響していると言える。イボタノキでは、相関関係が見られた要因はなかった。

次に、ネズミモチにおける 2008 年のシュート伸長量と相関が見られた要因どうしの相関係数および VIF を表 5・表 6 に示す。それぞれの要因には、強い相関関係が見られた。したがって、このまま重回帰分析を行うと多重共線性が生じてしまう。そこで、光環境とシュートの高さの影響を区別するために、重回帰分析の説明変数には、シュートにおける光環境と個体の中でのシュートの相対的な高さを用いた。重回帰分析の結果を表 7 に示す。重回帰分析全体で説明できた 2008 年のシュート伸長量の分散は 51.6%であった。2 個の説明変数は両者とも有意な効果を持っていた。また、標準偏回帰係数の比較から、シュートにおける相対日射量のほうがシュートの伸長量に大きな影響を与えているといえる。

表 5. ネズミモチにおける 2008 年のシュート伸長量に影響を与えていた要因間の相関係数

	地面からの高さ	樹高	シュートにおける 相対日射量	個体の光環境
地面からの高さ	1			
樹高	0.983	1		
シュートにおける 相対日射量	0.889	0.901	1	
個体の光環境	0.907	0.937	0.967	1

表 6. ネズミモチにおける 2008 年のシュート伸長量に影響を与えていた要因間の VIF

	地面からの高さ	樹高	シュートにおける 相対日射量	個体の光環境
地面からの高さ				
樹高	57.64			
シュートにおける 相対日射量	9.025	10.07		
個体の光環境	10.77	15.86	30.41	

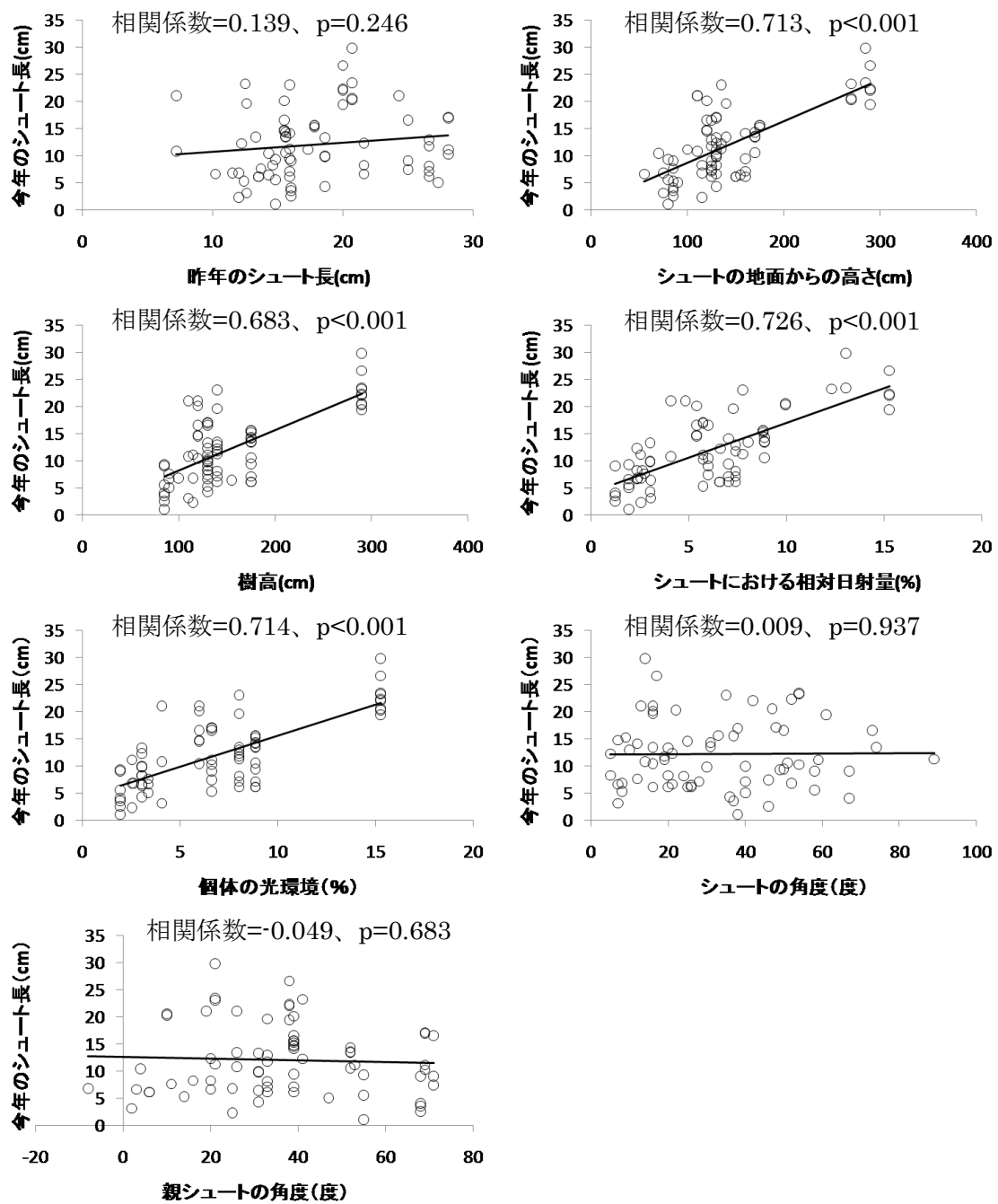


図 18. 今年のシュート伸長量と昨年のシュート伸長量・シュートの地面からの高さ・樹高・シュートにおける相対日射量・個体の光環境・シュートの角度・親シュートの角度の関係 (ネズミモチ)

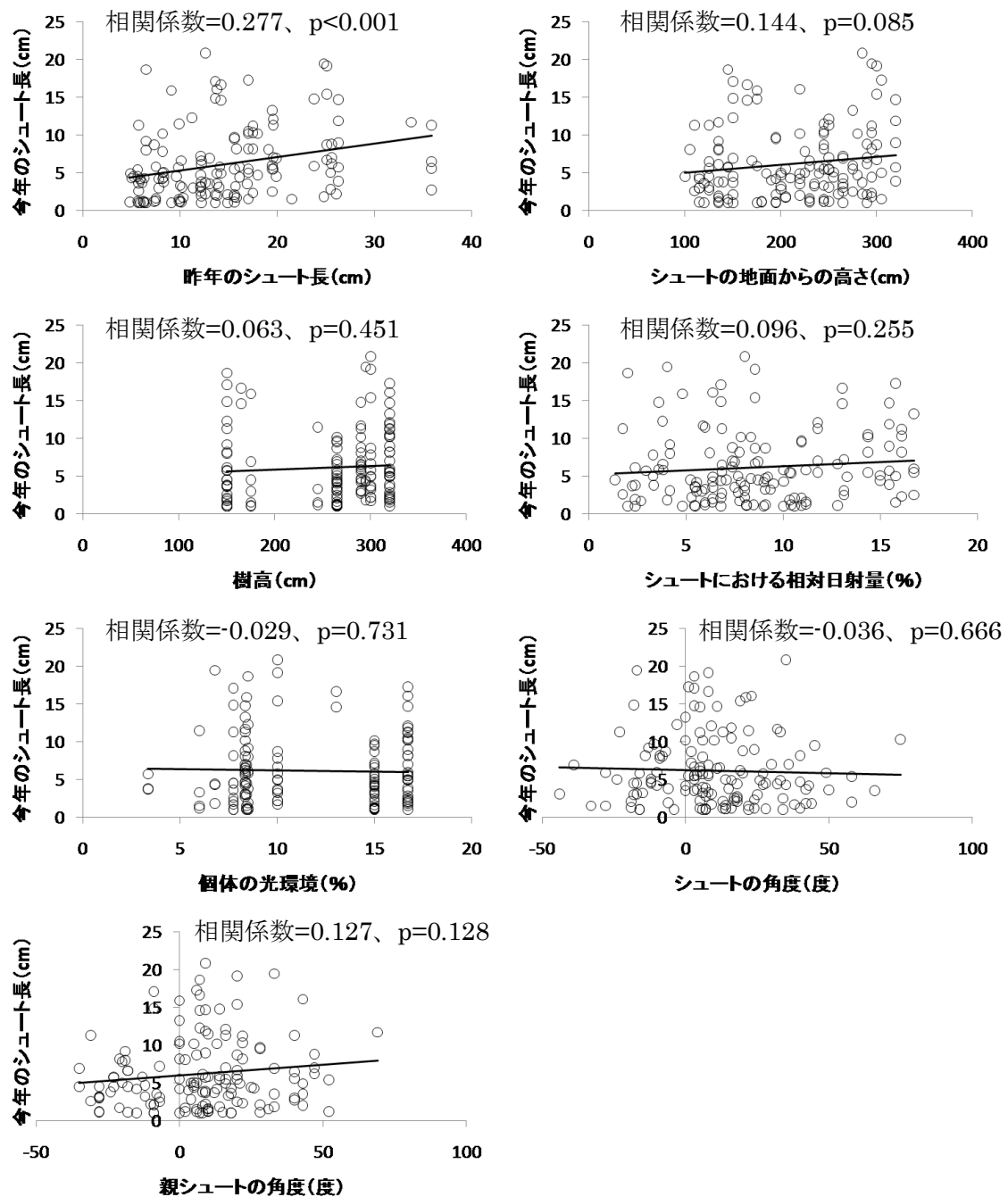


図 19. 今年のシュート伸長量と昨年のシュート伸長量・シュートの地面からの高さ・樹高・シュートにおける相対日射量・個体の光環境・シュートの角度・親シュートの角度の関係（イボタノキ）

表 7. シュートにおける相対日射量・個体の中でのシュートの相対的な高さを説明変数にした 2008 年のシュート伸長量の重回帰分析の結果（ネズミモチ）

自由度調整済み決定係数	0.55	
F 検定に基づく P 値	<0.001	
	標準偏回帰係数	P 値
シュートにおける相対日射量	0.701	<0.001
個体の中でのシュートの相対的な高さ	0.203	0.013

4 考察

4.1 葉の量・厚さから見たネズミモチ・イボタノキの生存戦略と共存メカニズム

本研究の結果から、ネズミモチとイボタノキはそれぞれどのような葉をどのくらい展開するかという点で、弱光環境で生育するための工夫をしていることが示唆された。しかし、この2種の共存は、葉の量や葉の厚さという観点からだけでは説明することができず、他の要素が関連していると考えられた。

ネズミモチは展開している葉のうち、80~90%は1年生以上の旧年葉で、残りの10~20%が当年葉だった(図9)。一方のイボタノキは展開している葉のうち35%前後が長枝の葉で、残りが短枝の葉、つまり旧年枝で展開している葉であった(図10)。Lusk (2002 ; 2004) はLARを大きくする上で、常緑樹種にとっては旧年葉を多く保持すること、落葉樹種にとっては当年枝のLARを大きくすることが重要であると述べているが、本研究で得られた結果はLusk (2002 ; 2004) の主張を支持し、ネズミモチとイボタノキは両種とも弱光環境で生育するための葉の付けかたをしていると考えられる。

展開している葉の量に関しては、LAIの値がイボタノキよりもネズミモチのほうが圧倒的に高く、常緑樹であるネズミモチのほうが葉の量が多いといえる(表3)。葉の厚さに関しては、SLAの値からネズミモチは葉が厚く、イボタノキは葉が薄いという結果が得られた(表3)。Lusk (2002) は葉が厚く葉の量が多い種でLARが高く、弱光環境下で生育できると述べている。イボタノキとネズミモチは同じ林内で共存できているため、Lusk (2002) の主張だけでは説明がつかず、葉の量や厚さ以外の要素が影響して共存が成り立っていることが示唆された。

4.2 ネズミモチ・イボタノキの光獲得戦略の違い

4.2.1 樹形レベルでの違い

本研究の結果から、ネズミモチとイボタノキでは樹形レベルで光獲得戦略が異なっていると考えることができる。

ネズミモチでは、図20のように、光を獲得することが期待できる上方へ向かって伸びていく樹形をしていると考えることができる。以下に、その論拠を述べる。

開芽率と冬芽の高さの関係では、個体の中の高い位置で開芽率が高いシュートが見られ、個体の中の低い位置では開芽率は低かった(図15)。また、個体の中での高い位置のシュートは上向きに、低い位置のシュートは横向き、もしくは下向きに伸びている(図16)。このことは、伸長する方向は上方に集中させ、個体の中の低い位置には資源を分配せず、葉の重なりを抑える工夫のみをしている可能性を示している。

一方、冬芽の観察からも上方へ向かって伸びていく樹形が形成されるという結果が得られた。冬芽の中に用意していた葉原基の数と2008年に伸長したシュートにおける葉数の

関係から、伸長を始める直前の冬までに、伸長する量を決めていることがわかる（図 12）。また、個体の中の高い位置ほど、伸長するために用意されている葉原基数が多かった（図 13）。

シュート伸長量に影響を与える要因の結果の節において、シュートの地面からの高さとシュートにおける相対日射量の間には強い正の相関関係があった（表 5・図 22）ことから、上方へ向かって伸びることで、より多くの光を獲得できていることが示唆される。

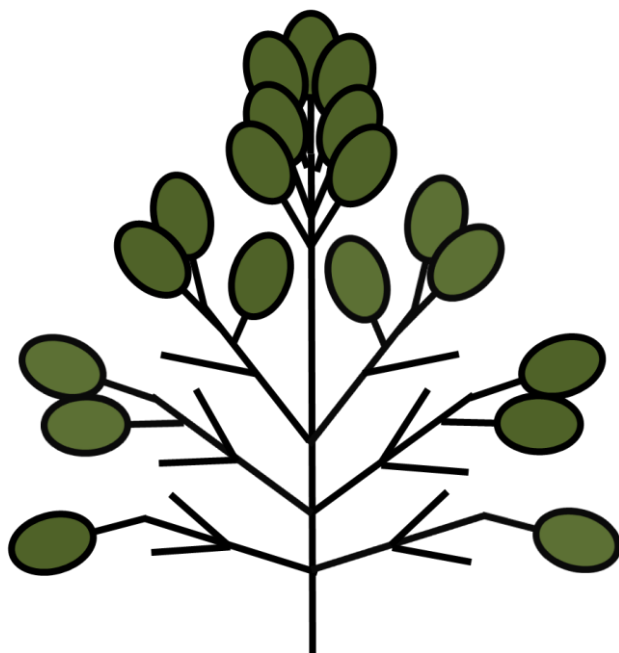


図 20. ネズミモチにおける樹形の概要。緑丸は新しく伸長した部分。個体の中の高い位置ほど新しいシュートを出し、それらのシュートは上向きになっている。個体の中の低い位置になるにつれ、新たに展開するシュートの数が減り、角度も横向きもしくは下向きになっている。

イボタノキでは、図 21 のように、上方へだけでなく、低い位置であっても様々な方向へ向かって枝を伸ばしていく戦略をとっていると考えられる。以下にその論拠を示す。

開芽率と冬芽の高さの関係では、イボタノキの開芽率は、個体の中での高さによる違いが見られなかった（図 15）。また、シュートを伸ばす際の方向は、シュートの高さに関係なく、さまざまな角度でシュートを伸ばしている（図 16）。このことは、伸長する方向は上方のみとはせず、個体の中の低い位置であっても新しいシュートを伸長させ、光を獲得しようとしている可能性を示している。

一方、冬芽の観察からも上方へだけではなく様々な方向へ向かって伸びていく樹形が形成されるという結果が得られた。冬芽の中に用意していた葉原基の数と 2008 年に伸長したシュートにおける葉数の関係では、ネズミモチと同様に伸長を始める直前の冬までに、

伸長する量を決めていると推察される（図 12）。しかし、ネズミモチと異なり、個体の中での高さに関係なく、用意している葉の数は同じだった（図 14）。

シュートの地面からの高さとシュートにおける相対日射量の関係（図 22）はイボタノキでは、ネズミモチに比べて相関関係が弱く、高い位置と低い位置での受ける日射量の差が小さい。このことから、個体の中の低い位置でも新たなシュートを展開することで、光をうまく獲得できていることが示唆される。

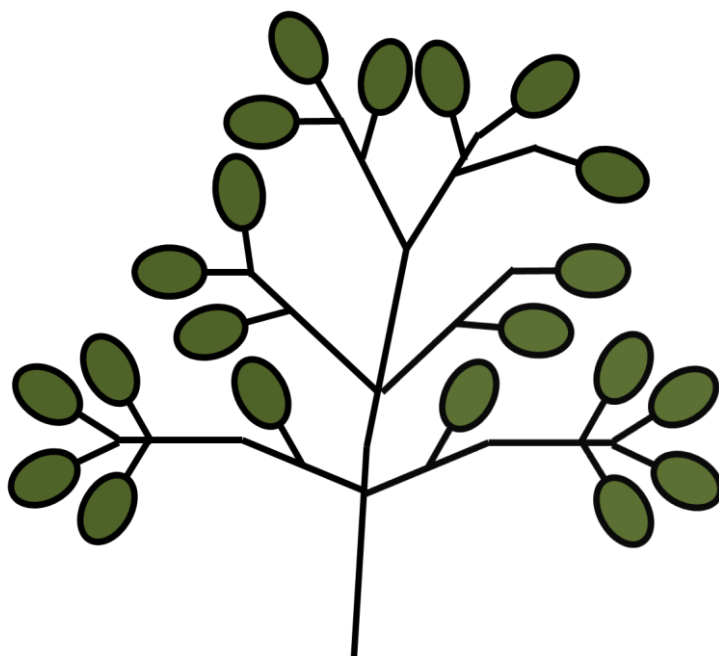


図 21. イボタノキにおける樹形の概要。緑丸は新しく伸長した部分。個体の中の低い位置であっても新しくシュートを展開していて、その角度も様々である。

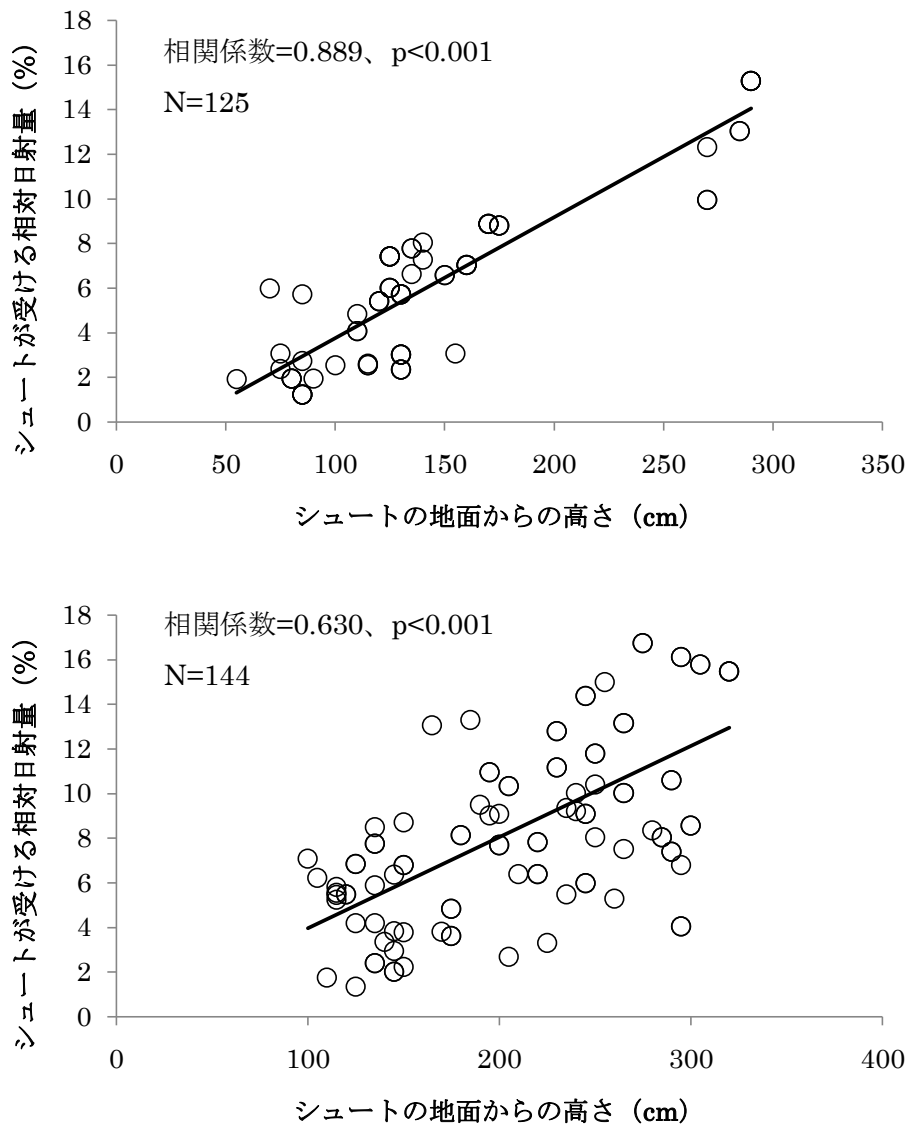


図 22. シュートの地面からの高さ and シュートが受ける相対日射量の関係。上：ネズミモチ、下：イボタノキ

4.2.2 シュートレベルでの違い

本研究の結果から、ネズミモチとイボタノキではシュートレベルでも光獲得戦略が異なっていると考えられる。

ネズミモチでは、図 23 のように、短枝は作らず、支持器官である枝も、光合成器官である葉も多くつけることで、光合成生産を高めていると考えられる。以下にその論拠を示す。

シュートが受けている日射量の結果から、ネズミモチは比較的暗い環境でシュートを展

開していることがわかる（図 11）。分枝伸長様式に関しては、極端に長いシュートや短いシュートを作ったりはせず、伸長するシュートの長さは芽の位置にかかわらずほぼ均等になっている（図 17）。これらのことから、暗い環境での生育に強く、暗い環境での少ない資源を効率的に利用するために、葉を面的に広げていると考えられる。

シュート伸長量に影響を与える要因からも、少ない資源を効率的に利用するための工夫が見られた。シュート伸長量には、シュートの高さやシュートが受けている日射量が影響していた（図 18）。つまり、シュートの高さが高いほど、シュートが明るい環境にあるほどシュート伸長量は大きくなる。また、シュートが受ける日射量の方がシュートの高さよりも大きく影響していた（表 7）。以上のことから、より明るい環境の高い位置のシュートに多くの資源を投資し、枝葉を大きく広げていることが示唆された。

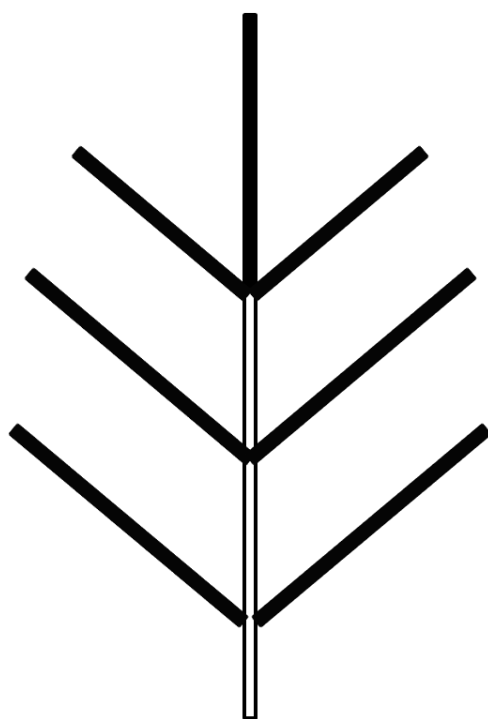


図 23. ネズミモチにおけるシュート伸長様式の概要。□：前年に伸長したシュート、■：当年に伸長したシュート

イボタノキでは、図 24 のように、空間獲得のための長枝とその場での光獲得を優先する短枝とを組み合わせることで、より少ない支持器官で効率よく光を受ける分枝伸長様式をしていると考えられる。以下にその論拠を示す。

シュートが受けている日射量の結果から、イボタノキは比較的明るい環境で長枝を展開しているといえる（図 11）。分枝伸長様式に関しては、頂芽由来のシュートと先端部の側

芽由来のシュートだけが長枝となり、側芽由来のシュートは短枝になる（図 17）。これらのことから、短枝を作ることによって支持器官を少なくし、その短枝が葉を展開し十分に光合成をおこなえるように、光をより多く獲得できる空間へ長枝を伸ばしていると考えられる。

しかし、シュート伸長量に影響を与える要因は、本研究からは明らかにならなかった。明るい方向へ枝を伸ばしているのであれば、明るい環境のシュートほど翌年の伸長量が大きくなるという結果が予想されるが、本研究の解析結果では有意な影響は見られなかった（図 19）。この理由として、11 月以降の光環境が伸長量決定に影響している可能性が挙げられる。冬芽の発達や伸長量の決定がなされる時期は種によって異なっているという研究報告がなされている（丸山 1978、Nitta and Ohsawa 1998）。光環境の測定は 10 月に行った。光環境の劇的な変化はいつでも起こりうるし、微細な変化は常に起こっている。10 月の光環境測定以降の光環境が影響しているために、本研究では光環境の影響が見られなかったのかもしれない。これを明らかにするためには、今後詳細な光環境測定や操作実験などが必要である。

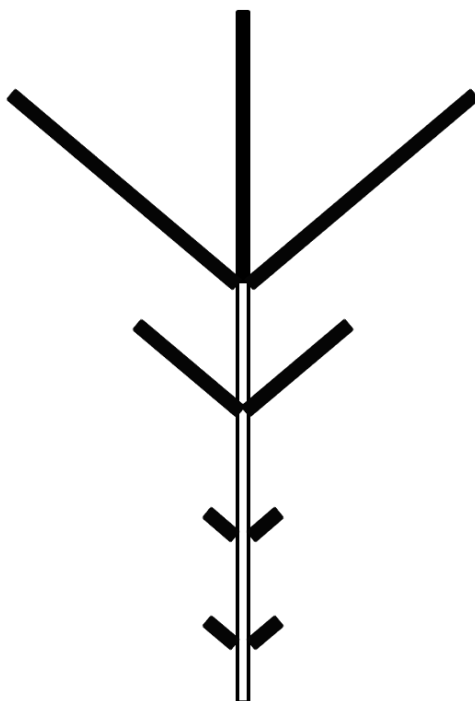


図 24. イボタノキにおけるシュート伸長様式の概要。□：前年に伸長したシュート、■：当年に伸長したシュート

4.2.3 光獲得戦略の違いをもたらす要因

上記したような光獲得戦略の違いは、葉の寿命に起因すると考えることができる。ネズミモチは葉の寿命が長いので、葉を展開してから葉を落とすまでにシュートの光環境が大

大きく変わり得る。そのため、シュートを展開するのは、確実に光を獲得することができる
と期待される個体上部とし、シュート伸長様式に関しても葉を一部の偏った部分に配置し
ないようにしていると考えられる。一方のイボタノキは、葉の寿命が短いため、葉を展開
してから葉を落とすまでのシュートにおける光環境の変化はあまり大きくない。そのため、
個体の中の低い位置であつても光環境が良ければその場所へ向かって枝を伸ばしていくこ
とができ、シュート伸長も枝の先端にのみ長枝を作り、効率的に明るい方向へ伸ばすこと
ができると考えられる。

5 結論

本研究から、イボタノキがネズミモチと共存できている理由の一つは、樹形構造、シュート伸長様式、葉の展開戦略が異なっていることにあるといえる。本研究の成果は、他種でも当てはまる戦略である可能性は高い。私の研究対象地を含め、関東近辺の森林林床にはイボタノキ以外に、ムラサキシキブ、サンショウ、ウグイスカズラ、ガマズミなどの落葉低木が常緑低木種と共存している。また、それらの中にはイボタノキと異なり、短枝を作らない種も多数存在する。こういった種も LAR の高い常緑低木との競争に負けないためのシュート伸長戦略、樹形構造戦略を持っている可能性がある。今後は、他種における構造的な面からの生存戦略を明らかにし、樹木の生態理解を深めていく必要がある。

6 謝辞

本研究を進めるにあたって、指導教官である東京大学大学院新領域創成科学研究科自然環境学専攻 大澤雅彦教授には様々な局面でご指導していただきました。研究テーマを独断で決定したにもかかわらず温かく見守ってくださり、的確なアドバイスをしていただきました。論文作成に当たっても多くの助言をしていただきました。この場を借りて厚く御礼申し上げます。

また、東京大学大学院新領域創成科学研究科自然環境学専攻 福田健二教授には大変お世話になりました。ゼミにおける的確なご指摘は研究を進める上で大変参考になりました。さらに、ご自身の研究室だけでもたくさんの学生を指導しているにもかかわらず、専攻長として私たちの研究室を支えていただいたことにも深く感謝しております。

千葉大学大学院園芸学研究科 梅木清准教授にも厚く御礼申し上げます。大学院に進学してからも様々なご相談に乗っていただき、時には調査用具を貸していただきました。梅木清准教授の支えがなければこの研究はできませんでした。

そして、生物圏機能学分野の皆様、合同ゼミを行ってきた自然環境評価学分野の皆様に心から感謝申し上げます。皆様と様々な議論をしながら学校生活を送れたことを誇りに思います。

最後に、2年間の大学院生活を経済的にも精神的にも支えてくれた家族に感謝します。

7 引用文献

- Halle, F., Oldeman, R. A. A. and Tomlinson, P. B. (1978): Tropical trees and forest: an architectural analysis. Springer.
- Kawamura, K., Cho, M. and Takeda, H. (2005): The applicability of a color acetate film for estimating photosynthetic photon flux density in a forest understory. *Journal of Forest Research* 10: 247-249.
- 菊沢喜八郎 (2005): 葉の寿命の生態学—個葉から生態系へ. 共立出版.
- Kitajima, K. (1994): Relative importance of photosynthetic traits and allocation patterns as correlates of seedling shade tolerance of 13 tropical trees. *Oecologia* 98: 419-428.
- Kohyama, T. (1980): Growth pattern of *Abies mariessi* sapling under conditions of open-growth and suppression. *Botanical Magazine* 93: 13-24.
- Kohyama, T. (1987): Significance of architecture and allometry in saplings. *Functional Ecology* 1: 399-404.
- Lusk, C. H. (2002): Leaf area accumulation helps juvenile evergreen trees tolerate shade in a temperate rainforest. *Oecologia* 132: 188-196.
- Lusk, C. H. (2004): Leaf area and growth of juvenile temperate evergreens in low light: species of contrasting shade tolerance change rank during ontogeny. *Functional Ecology* 18: 820-828.
- 丸山幸平 (1978): 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. *新潟大学農学部演習林報告* 11: 1-30.
- Nitta, I. and Ohsawa, M. (1998): Bud structure and shoot architecture of canopy and understorey evergreen broad-leaved trees at their northern limit in East Asia. *Annals of Botany* 81: 115-129.
- Pearcy, R. W., Valladares, F., Wright, S. J. and Paulis, E. L. (2004): A functional analysis of the crown architecture of tropical forest *Psychotria* species: do species vary in light capture efficiency and consequently in carbon gain and growth? *Oecologia* 139: 163-177.
- Poorter, L. (1999): Growth responses of 15 rain-forest tree species to a light gradient: the relative importance of morphological and physiological traits. *Functional Ecology* 13: 396-410.
- Reich, P. B., Walters, M. B. and Ellsworth, D. S. (1992): Leaf life-span in relation to leaf, plant and stand characteristics among diverse ecosystems. *Ecological Monograph* 62: 365-392.
- Reich, P. B., Walters, M. B. and Ellsworth, D. S. (1997): From tropics to tundra: global

- convergence in plant functioning. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 94: 13730–13734.
- Sakai, S. (1990): Sympodial and monopodial branching in *Acer*: implications for tree architecture and adaptive significance. *Canadian Journal of Botany* 68, 1549-1553.
- Umeki, K. (1995): Importance of crown position and morphological plasticity in competitive interaction in a population of *Xanthium canadense*. *Annals of Botany* 75: 259-265.
- Wilson, B. F. (1989): Tree branches as populations of twigs. *Canadian Journal of Botany* 67: 434-442.
- Wilson, B. F. (1991): Shoot-length frequencies in black birch (*Betula lenta*). *Canadian Journal of Forest Research* 21: 1475-1480.
- Young, T. P. and Hubbell, S. P. (1991): Crown asymmetry, treefalls, and repeat disturbance of broad-leaved forest gaps. *Ecology* 72: 1464-1471.