

# 暖温帯に生育する常緑広葉樹10種における陽樹冠，陰樹冠での シュートごとの落葉率\*1

井上純大\*2 · 大庭 健\*3 · 作田耕太郎\*4

キーワード：常緑広葉樹種，陽樹冠，陰樹冠，落葉率，シュートモジュール

## I. はじめに

植物は葉と枝からなるモジュールの集合体であり，分枝の繰り返しによって成長する（例えば Room, *et al.* 1994; Crawley, 1997）。モジュールは植物が物質生産を行うために必要な機能，例えば葉群維持，空間拡張などを有する（例えば Sorrensen, *et al.* 1993）。

落葉広葉樹種は単年度で葉が落葉するのに対し，常緑広葉樹種では葉寿命に種間差があり（Chabot, & Hicks, 1982; 菊沢, 1986; Kudo, 1992; Reich, *et al.* 1992），その違いは種間での物質生産の違いに反映する可能性がある。しかし，落葉広葉樹種に比べ，常緑広葉樹種の葉寿命やシュートごとの落葉率について，立地や光環境等の影響を調べた研究例は少ない。本研究では暖温帯林に生育する常緑広葉樹種10種を対象として，陽樹冠，陰樹冠毎に当年生及び二年生シュートの落葉率を調査したので報告する。なお，暖温帯林に生育する常緑広葉樹種は年に幾度もフラッシュするものが多いため，ここでは当年生，及び二年生シュートのモジュール単位での落葉率を計算した。

## II. 材料と方法

### 1. 材 料

サンプル採取地は熊本県上益城郡甲佐町の熊本県林業研究指導所舞の原試験林，及び九州大学農学部構内貝塚圃場である。調査樹種はブナ科コナラ属のアラカシ (*Quercus glauca*)，イチイガシ (*Quercus gilva*)，ウバメガシ (*Quercus phylliraeoides*)，ウラジロガシ (*Quercus salicina*)，シラカシ (*Quercus myrsinaefolia*)，ブナ科マテバシイ属のシリブカガシ (*Pasania glabra*)，マテバシイ (*Pasania edulis*)，ブナ科シイ属のコジイ (*Castanopsis cuspidata*)，スタジイ (*Castanopsis cuspidata* var. *sieboldii*) 及びクスノキ科タブノキ属の (*Machilus thunbergii*) の計10樹種である。舞の原試験林においてブナ科9樹種の枝を，九州大学構内貝塚圃場においてタブノキの枝を採取した。舞の原

試験林においては，各樹種は2 m間隔で北東から南西方向に一列ずつ植栽されており，林冠はうっ閉した状態にあった。タブノキについては，南北方向に列状に植栽された試験林の林縁部にあった。

10樹種それぞれについて，1本の供試木を選定した。供試木の樹高と胸高直径を測定した後，陽樹冠及び陰樹冠の大枝をそれぞれ2～5本程度採取し，切断面をすぐにポリバケツ中の水につけて水切りを行い，葉が萎れないように留意しながら測定した。枝は芽鱗痕によってシュートモジュールに分割した際に，年輪から枝齢を確認した。その後，シュートモジュールごとの着葉枚数と葉痕数を計測した。また，陰樹冠の枝を採取した地点の相対光強度 (*RLI*: Relative light intensity) をデジタルカメラ (COOLPIX 950, Nikon) とフィッシュアイコンバータ (FC-E8, Nikon) によって撮影したデジタル全天画像より推定した。各樹種の陽樹冠，陰樹冠それぞれの，測定をおこなったシュートモジュール数を表-1に示した。

### 2. 解析方法

落葉率はシュートモジュールごとに以下の式で計算を行った。

$$\text{落葉率}(\%) = \frac{\text{着葉枚数}}{(\text{着葉枚数} + \text{葉痕数})} \times 100$$

計算した落葉率について樹種ごとに枝齢，及び陽樹冠，陰樹冠別に平均値を比較した。また同様に，樹種間でも比較を行った。平均値の有意差検定にはパソコン統計ソフト STATISTICA 2000 (StatSoft, Inc.) を使用し，ノンパラメトリック検定 (クラスカル・ウォリスの分散分析とチューキーの多重比較) で行った。

## III. 結果と考察

測定を行った10樹種における個体の樹高，胸高直径 (*DBH*)，陰樹冠の相対光強度 (*RLI*)，及び最大着葉年数を表-2に示した。10樹種における樹高は，最大でタブノキの13.7m，最小でシ

\*1 Inoue, S., Ooba, T. and Sakuta, K. : Leaves fallen rate within shoots on sun and shade crown of 10 evergreen broad-leaved tree species grown in the warm temperate region

\*2 九州大学大学院生物資源環境科学府 Grad. Sch. Biores. Bioenvir. Sci., Kyushu Univ., Fukuoka 812-8581

\*3 九州大学農学部 Fac. Agric., Kyushu Univ., Fukuoka 812-8581

\*4 九州大学大学院農学研究院 Fac. Agric., Kyushu Univ., Fukuoka 812-8581

表-1. 常緑広葉樹10種における当年生, 及び二年生シュートモジュールのサンプル数

樹種	当年生		二年生	
	陽樹冠	陰樹冠	陽樹冠	陰樹冠
アラカシ	79	54	20	48
イチイガシ	55	67	14	32
ウバメガシ	140	26	36	74
ウラジログシ	47	30	21	112
シラカシ	86	68	25	50
シリブカガシ	74	28	41	75
マテバシイ	63	73	21	41
コジイ	112	96	8	54
スタジイ	105	26	56	38
タブノキ	52	41	29	56
計	813	509	217	580

シリブカガシの6.0mだった。DBHは、最大でスタジイの20.4cm, 最小でシリブカガシの7.6cmだった。RLIはどの樹種においても20%前後であり, 最大はスタジイの26.1%, 最小はタブノキの14.1%だった。最大着葉年数は陽樹冠で2及び3年, 陰樹冠では2~4年であり, マテバシイの陰樹冠シュートが4年と最も着葉年数が長かった。

表-3に10樹種の陽樹冠, 陰樹冠における当年生及び二年生シュートモジュールの落葉率の平均値を示した。当年生シュートモジュールにおける10樹種の落葉率は陽樹冠では24~43%, 陰樹冠では28~55%だった。当年生シュートモジュールについて陽樹冠, 陰樹冠での落葉率を同種内で比較すると, イチイガシ, シラカシ, マテバシイ, スタジイ, タブノキでは当年生シュートモジュールの落葉率に陽樹冠, 陰樹冠での有意差はなかった ( $p > 0.05$ )。アラカシ, ウバメガシ, ウラジログシ, シリブカガシでは当年生シュートモジュールの落葉率は陽樹冠と比較し陰樹冠で高く, 有意な差が認められた ( $p < 0.05$ )。これとは反対にコジイのみが当年生モジュールにおいて陽樹冠の落葉率が高かった ( $p < 0.05$ )。

二年生シュートモジュールにおける10樹種の落葉率は陽樹冠では33~95%, 陰樹冠では44~84%だった。二年生シュートモジュールについて陽樹冠, 陰樹冠での落葉率を比較すると, イチイガシ, スタジイが陽樹冠での落葉率が陰樹冠に比べ有意に高かった ( $p < 0.05$ )。反対にタブノキだけが陽樹冠に比べ陰樹冠で落葉率が高かった ( $p < 0.05$ )。その他の樹種は陽樹冠, 陰樹冠で落葉率に有意な差はなかった ( $p > 0.05$ )。

以上をまとめると当年生シュートモジュールでは陰樹冠で落葉率が高い種が多く, 二年生シュートモジュールでは光環境ごとの落葉率の差はなくなるか, もしくは陽樹冠での落葉率が高くなる傾向にあった。

次に陽樹冠, 陰樹冠別に枝の加齢による落葉率への影響を同種内で比較すると, 陽樹冠ではどの種も二年生シュートモジュールが当年生モジュールよりも落葉率が有意に高かった ( $p < 0.05$ )。これに対し, 陰樹冠ではウバメガシ, ウラジログシ, シリブカガシの3種が当年生及び二年生シュートモジュールの落葉率に有意な差はなかった ( $p > 0.05$ )。その他7種における陰樹冠での落葉率は二年生シュートモジュールが当年生シュートモジュールよ

表-2. 供試木の樹高, 胸高直径 (DBH), 陰樹冠の相対光強度 (RLI), 及び最大着葉年数

樹種	樹高(m)	DBH <sup>1)</sup> (cm)	RLI <sup>2)</sup> (%)	最大着葉年数	
				陽樹冠	陰樹冠
アラカシ	7.7	7.9	22.4	3	2
イチイガシ	11.1	14.7	21.3	2	2
ウバメガシ	6.6	7.6 7.5	22.1	3	2
ウラジログシ	8.2	11.4	19.1	2	2
コジイ	8.8	13.6 9.1	23.2	2	2
シラカシ	9.7	14.1	22.9	2	2
シリブカガシ	6.0	7.6	20.8	3	3
スタジイ	8.0	20.4	26.1	2	2
タブノキ	13.7	10.8	14.1	2	2
マテバシイ	7.1	12.9	20.8	3	4

1) DBHの値が二つのものは幹が二股のものを示す。

2) RLIは陰樹冠の相対光強度を示す。

り有意に高かった ( $p < 0.05$ )。以上をまとめると枝の加齢による落葉率の影響は陽樹冠で高く, 二年生シュートモジュールで落葉しやすかった。このことから, 陽樹冠での葉の回転率は当年, 二年シュートモジュール全体で陰樹冠よりも高いと考えられる。反対に陰樹冠では当年生及び二年生シュートモジュールで落葉率に変化が小さい種が多く, 葉の回転率は低いと考えられる。一般に, 陽樹冠では低いコストの葉をつけて短期間でコストを回収し落葉させ, 陰樹冠では高いコストの葉をつけ長く葉寿命を保つことが知られており (Williams, *et al.* 1989; Kikuzawa, 1991; Osada, *et al.* 2001), 本研究でもその傾向が認められた。また陰樹冠で加齢による落葉率への影響が小さかったのは, 陽樹冠と比べて当年生シュートモジュールとの光環境の差違が小さかったこと, および陽樹冠シュートに比べ葉への物理的ストレス (主に風害) や光合成に伴う生理学的ダメージ (強光障害, 蒸散による水分欠乏など) が少なかったこと (例えば Foyer, *et al.* 1994; Casano, *et al.* 1999) が挙げられる。しかし陽樹冠では強光障害からの回避策として葉内の酵素が発達し還元反応を促進する (例えば Noctor, *et al.* 1997)。また陽樹冠ではSLAが増加し, クチクラ層が発達するなどの組織構造の変化が見られる (根岸・佐々木 1991)。陽樹冠では葉のダメージとこのような防御機構が相まって陰樹冠との差は縮まっていると考える。

今回の測定において当年生モジュールの落葉率は陽樹冠のほうが低かった。一つのシュートモジュールに詰め込まれた葉の枚数は光環境で変わらなかったが, 陰樹冠では陽樹冠に比べ未成熟葉が多く観察されたことから, 陰樹冠では展葉時に未成熟葉の落葉が起こったのかもしれない。

図-1に常緑広葉樹10種における落葉率の種間比較を示した。陽樹冠における当年生モジュール及び二年生シュートモジュールの種間比較 (図-1 a, b) ではマテバシイ, タブノキなどが他種よりも落葉率が低い傾向があった。また陰樹冠における当年生及び二年生シュートモジュールの種間比較 (図-1 c, d) でも同様にマテバシイが他種よりも落葉率が低い傾向があったが, 当年生シュートモジュールではコジイ, スタジイ, タブノキが, 二年生シュートモジュールではスタジイの落葉率が低かった。

Kikuzawa (1991) は葉寿命の長さは葉の作成コストと比例関係にあることを示した。このことから, マテバシイの落葉率が全体

表-3. 常緑広葉樹10種における当年生, 二年生シュートモジュールの落葉率の平均値 (単位: %)

樹種	当年生		二年生	
	陽樹冠	陰樹冠	陽樹冠	陰樹冠
アラカシ	34.2 <sup>a</sup> (±15.7)	50.5 <sup>b</sup> (±13.3)	85.7 <sup>c</sup> (±18.1)	80.6 <sup>c</sup> (±20.4)
イチイガシ	38.8 <sup>a</sup> (±16.0)	43.7 <sup>a</sup> (±17.0)	93.5 <sup>d</sup> (±15.1)	69.4 <sup>c</sup> (±23.8)
ウバメガシ	35.8 <sup>a</sup> (±15.4)	54.9 <sup>b</sup> (±11.0)	69.8 <sup>c</sup> (±29.2)	66.0 <sup>b</sup> (±20.8)
ウラジロガシ	42.0 <sup>a</sup> (±20.7)	55.3 <sup>b</sup> (±14.3)	85.6 <sup>c</sup> (±13.0)	79.7 <sup>b</sup> (±21.9)
シラカシ	43.5 <sup>a</sup> (±9.2)	44.7 <sup>a</sup> (±17.8)	91.5 <sup>d</sup> (±15.9)	84.0 <sup>b</sup> (±22.4)
シリブカガシ	35.6 <sup>a</sup> (±13.4)	62.2 <sup>b</sup> (±20.1)	67.0 <sup>c</sup> (±22.7)	65.0 <sup>b</sup> (±22.2)
マテバシイ	24.8 <sup>a</sup> (±10.2)	27.6 <sup>a</sup> (±15.9)	33.7 <sup>b</sup> (±13.3)	44.6 <sup>c</sup> (±22.7)
コジイ	36.7 <sup>b</sup> (±21.5)	28.2 <sup>a</sup> (±14.4)	95.3 <sup>d</sup> (±10.0)	75.9 <sup>c</sup> (±29.6)
スタジイ	36.0 <sup>a</sup> (±16.9)	41.2 <sup>a</sup> (±17.1)	89.3 <sup>d</sup> (±16.0)	55.6 <sup>b</sup> (±23.6)
タブノキ	30.3 <sup>a</sup> (±22.6)	46.6 <sup>b</sup> (±25.5)	69.2 <sup>c</sup> (±32.8)	82.8 <sup>d</sup> (±26.2)

・それぞれの数値は落葉率の平均値, ()内は標準偏差を示す.  
 ・落葉率(%)は着葉枚数/着葉数×100, で表される値である.  
 ・同樹種の当年生, 二年生, 及び陽樹冠, 陰樹冠に関してクラスカル・ウォリスの分散分析とテューキーの多重比較を行った. 数字の右肩のアルファベットが異なるものは危険率5%で有意であるものを示す.

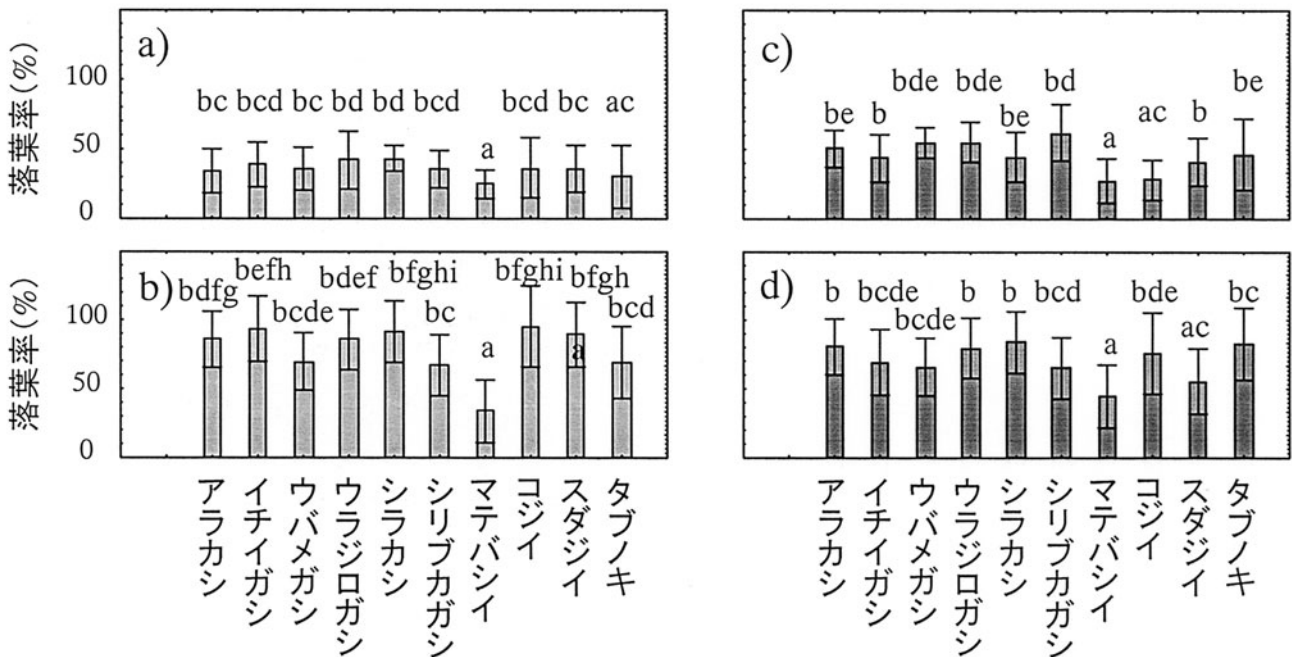


図-1. 常緑広葉樹10種における落葉率の種間比較  
 a) 陽樹冠の当年生シュートモジュール, b) 陽樹冠の二年生シュートモジュール,  
 c) 陰樹冠の当年生シュートモジュール, d) 陰樹冠の二年生シュートモジュール,  
 それぞれの処理においてクラスカル・ウォリスの分散分布とテューキーの多重比較を  
 行った. 図中のアルファベットが異なるものは多重比較において危険率5%で有意で  
 あるものを示す.

的に低かったのは, 10樹種の中で葉のサイズが最も大きかったことと関係していると考えられる。すなわちモジュールあたりの, 葉に対する養分の分配率が他種と比較し大きかったためか, 養分の分配率は変わらないが個体あたりの物質生産量が他種と比べ大きかったためか, あるいはモジュールそのものの作成コストが大きいことなどによって, 葉に対して比較的大きなコストをかけることが実現されていた結果と思われる。

本研究では, 光環境及び加齢が及ぼす落葉率への影響を, 種内及び種間比較から検討を行ったが, 葉寿命及び落葉率は種毎に光環境や立地に依存すると考えられる。本研究における供試木は,

タブノキを除いて同じ立地に生育し, また枝を採取した陰樹冠の RLIは10樹種ともほぼ20%前後だった。しかしながら, より詳細に葉の寿命に関する特性を明らかにするには, 生育立地や光環境などを数段階に設定した調査を行うことが必要と考える。

### 謝 辞

本研究を進めるにあたり, 試料提供等の多大なる協力を頂いた熊本県林業研究指導所の宮島淳二氏, 横尾謙一郎氏に心より御礼を申し上げます。

## 引用文献

- Casano, L. M. *et al.* (1999) *Plant Science* 149 : 13-22.
- Chabot, B. F. & Hicks, D. J. (1982) *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 13 : 229-259.
- Crawley, M. J. (1997) *Plant Ecology* 2nd ed., 73-131, Blackwell Science, Oxford.
- Foyer, C.H. *et al.* (1994) *Physiol. Plant.* 92 : 696-717.
- 菊沢喜八郎 (1986) *日生誌* 36 : 189-203.
- Kikuzawa, K. (1991) *Am. Nat.* 138 : 1250-1263.
- Kudo, G. (1992) *Can. J. Bot.* 70 : 1684-1688.
- Noctor, G. *et al.* (1997) *Physiol. Plant.* 100 : 255-263.
- 根岸賢一郎・佐々木恵彦 (1991) *樹木の成長と環境*, 253pp, 養賢堂, 東京.
- Osada, N. *et al.* (2001) *J. Ecology* 89 : 774-782.
- Reich, P. B. *et al.* (1992) *Ecol. Monogr.* 62 : 365-392.
- Room, P. B. *et al.* (1994) *Adv. Ecol. Res.* 25 : 105-157.
- Sorrensen, K. A. *et al.* (1993) *Ecol. Monogr.* 63 : 277-304.
- Williams, K. *et al.* (1989) *Am. Nat.* 133 : 198-211.
- (2003年10月31日 受付; 2003年12月2日 受理)