

クスノキ実生の葉面積成長と
Blackmanの方法による耐陰性解析

末広喜代一

〒760-8522 高松市幸町1-1 香川大学教育学部生物学教室

**Leaf Area Growth of *Cinnamomum camphora* Seedlings
and Shade Tolerance Analysis by the Blackman's Method**

Kiyokazu SUEHIRO

*Laboratory of Biology, Faculty of Education, Kagawa University
Saiwai-cho 1-1, Takamatsu 760-8522, Japan*

Abstract

Seedlings of *Cinnamomum camphora* L. were experimentally grown under different levels of light intensity including lower intensity below the compensation point, and their growth were pursued with time. The relationship between mean leaf area (u) and relative illuminance (f) was shown by the similar equation to the relationship between mean plant weight (w) and relative illuminance (f). The response curves of relative growth rate (RGR), net assimilation rate (NAR) and leaf area ratio (LAR) to common logarithm of relative illuminance were derived from the equations for $u-f$ relation and $w-f$ relation. The obtained curves approximately showed the change of experimental values of RGR, NAR and LAR to common logarithm of relative illuminance. The results are different from that of BLACKMAN & WILSON (1951b). The response of NAR or LAR to common logarithm of relative illuminance was not shown by a linear line. Until the sixth harvesting, the curve of NAR to common logarithm of relative illuminance showed a sigmoid curve, and LAR showed an optimum curve with a maximum value of LAR.

未広喜代一

Key words : *Cinnamomum camphora*, leaf area ratio(LAR), light compensation point, net assimilation rate(NAR), relative growth rate(RGR)

はじめに

発芽した樹木の実生がどれだけ弱い光のもとで成長できるかという問題は、植物群落の遷移や森林の更新の問題を考えるとときに最も重要であると考えられる。そのときに問題になるのは、光の強さと植物の成長の関係である。光の強さと植物の成長の関係についての研究としては、Blackmanらによる一連の古典的な研究 (BLACKMAN & WILSON 1951a, 1951b; BLACKMAN & BLACK, 1959) がよく知られている。BLACKMAN & WILLSON (1951b) は、ヒマワリ *Helianthus annuus* をはじめとする数種の草本植物を材料に色々な光の強さのもとで栽培実験を行い、NAR, LARおよびRGRと光の強さの間の関係について定式化を行っている。彼らはそれをもとに、RGRが最大になる光の強さ、RGRおよびNARがゼロになる光の強さ、LARがゼロになる光の強さ、NARおよびLARの相対照度の対数値に対する勾配を比較することによって、植物のあいだの耐陰性の違いについて検討している。さらに、BLACKMAN & BLACK (1959) はそれまでの研究より弱い光条件を含めた実験を行い、それまでの結果の再検討を行っている。その結果、NAR, LARおよびRGRと光の強さの間の関係はBLACKMAN & WILLSON (1951b) によって定式化した関係によって必ずしも表せないことを見いだしている。しかしながら、それに代わる一般的な定式化は行っていない。

BLACKMAN & WILLSON (1951b) の定式化は、NAR, LARおよびRGRと光の強さの間の関係から直接もとめたものであるが、篠崎・穂積 (1960) は光の強さと平均個体重および光の強さと葉面積の関係がいずれも線形要因の逆数式で表せることをもとに、NAR, LARおよびRGRと光の強さの間の関係を導いている。その結果、BLACKMAN & WILLSON (1951b) が定式化した関係は、中程度の光の強さの範囲の大まかな近似にすぎないとしている。

植物の耐陰性についての種間の比較研究は最近でも多くの研究者によって行われている (LEISHMAN & WESTOBY 1994; GRUBB et al. 1996; SAVERIMUTTU & WESTOBY 1996; HIROKI & ICHINO 1998; WALTERS & REICH 2000a, 2000b)。しかしながら、幅広い光強度条件のもとで芽生えの成長を追跡することによって耐陰性の解析を行っている例はほとんどない。また、植物の成長解析において、BLACKMANらが用いたRGR, NARおよびLARの値を求めることは現在でも一般的である (LAMBERS et al. 1998) が、これらの値と種々の生長要因との間にどのような関数関係があるかを研究した例は、ほとんどない。

SUEHIRO (2007) は、クスノキ *Cinnamomum camphora* を材料に光補償点以下の弱い光の強さを含めた庇陰実験を行い、光の強さと平均個体重の関係について、これまでとは異なった関係式が成り立つことを明らかにした。また、その関係をもとに、光の強さとRGRの関係を導き、そこから、個体全体の光補償点の推定を行っている。

さらに、光の強さと葉面積の間の関係も同様に定式化できれば、それらの式から、NARおよびLARと光の強さの間の関係として、これまでとは違った関係が導かれる可能性がある。とくに、BLACKMAN & WILLSON (1951b) の実験および篠崎・穂積 (1960) が依拠した穂積ら (1958) のク

クスノキ実生の葉面積成長と Blackman の方法による耐陰性解析

サフヨウ *Hibiscus Moscheutos* をもちいた実験は、相対照度10%を越える光の強さのもとでしか実験を行っておらず、さらに弱い光のもとでの関係がどのように表されるか興味のもたれるところである。

今回、光の強さと葉面積を定式化し、すでに報告した光の強さと平均個体重の関係 (SUEHIRO 2007) と組み合わせて、BLACKMAN & WILSON (1951b) の方法にならった耐陰性の解析を行い、彼らの結果との比較検討を行った。本論文の内容の主要部分は1999年の第46回日本生態学会大会 (松本) で口頭発表した (末広, 1999)。

材料と方法

常緑広葉樹のクスノキ *Cinnamomum camphora* L. (クスノキ科) を実験に用いた。材料のクスノキの種子は香川県高松市幸町の香川大学経済学部構内に植栽されたクスノキから1995年11月16日に採集した。実験は香川県高松市西宝町の香川大学教育学部生物研究実習圃場 (北緯34°20.3', 東経134°01.7', 標高30 m) で行った。間口3 m, 奥行き1.5 m, 高さ1.5 mのビニール被覆した鉄パイプ製の格子を組み、それに遮光率の違う2種類の黒色の寒冷紗を組み合わせ覆い、7段階の光処理区 (P 1 ~ P 7) を用意した。直径30 cm, 深さ24 cm, 容量10リットルの素焼き植木鉢の底に一定量の大粒の日向土をいれ、さらに微塵をふるい落としした小粒の鹿沼土と赤玉土を1 : 1に混合し、30 gの遅効性化学肥料 (MagAmp K) を加えて混合した用土をいれたものを栽培のために用意した。播種は1995年12月13日から15日にかけて行った。植木鉢の7箇所に等間隔にクスノキの種子を3粒ずつ蒔き、発芽後、1箇所1本に間引いた。1995年12月16日および12月20日に、クスノキの種子を播種した224鉢の植木鉢を、32鉢ずつ7つの光処理区内にランダムに配置した。1996年4月30日、6月27日、8月30日、10月30日の4回、それぞれの光処理区内で、32地点の相対照度を測定し、32地点の相対照度を幾何平均することによって、各測定日での光処理区ごとの相対照度の平均値をもとめた。4回の測定値を平均すると、それぞれの光処理区の相対照度の平均は、100% (P 1), $55.3 \pm 3.6\%$ (P 2), $17.9 \pm 2.1\%$ (P 3), $9.21 \pm 0.95\%$ (P 4), $2.94 \pm 0.69\%$ (P 5), $2.12 \pm 0.40\%$ (P 6), $0.59 \pm 0.04\%$ (P 7) であった。収穫は1996年には6月15日より4週間間隔で6回 (6月15日, 7月13日, 8月10日, 9月7日, 10月5日, 11月2日), 1997年には4月12日より4週間間隔で3回 (4月12日, 5月10日, 6月7日) 行った。それぞれの収穫日ごとに植木鉢3鉢分 (未発芽による欠株・死亡がなければ21個体) のサンプルを収穫した。植物をていねいに土から掘り出し、根の土をよく洗ったのち、個別別に、根際直径、葉の枚数、葉面積を測定したのち、根・茎・葉、地下に残った子葉にわけ、80°Cで乾燥し、それぞれの乾燥重量を測定した。収穫中に脱落した根・葉は植木鉢ごとにまとめて乾燥重量を測定し、既知の重さに応じて個別別の根・葉重に比例配分した。

末広喜代一

結 果

平均個体葉面積の時間的变化

光処理区ごとのクスノキの平均個体葉面積の時間的变化をFig. 1に片対数グラフでしめした。平均個体葉面積の計算にあたっては生残個体の個体葉面積の平均値に収穫時の生残率を掛け合わせた。枯れ葉は含めなかった。葉面積の単位は dm^2 である。P 6 と P 7 については生残個体のみの個体葉面積の平均値も破線でしめした (P 6' および P 7')。発芽 1 年目には相対照度 0.59% の P 7 のみで死亡が見られ、1 回目 (1996年 6 月 15 日) から 6 回目 (1996年 11 月 2 日) までの収穫時の生残率は、それぞれ、100%, 99.5%, 78.9%, 55.7%, 45.4%, 26.5% であった。6 回目と 7 回目 (1997年 4 月 12 日) のあいだの 1997年 2 月 18 日に P 7 ではすべての個体が死亡した。発芽 2 年目には P 6 でも死亡が見られ、7 回目から 9 回目 (1997年 6 月 7 日) までの収穫時の生残率は、それぞれ、75.3%, 65.0%, 48.8% であった。

相対照度 0.59% の P 7 の平均個体葉面積は 1 回目から 2 回目 (1996年 7 月 13 日) の収穫日のあいだで増加し、3 回目 (1996年 8 月 10 日) でやや減少し、4 回目 (1996年 9 月 7 日) でやや増加したが、その後減少した。P 7 では P 7 の生残個体の葉面積は 4 回目まで増加する傾向が見られたが、その後ゆるやかに減少した。

それより明るい P 1 ~ P 6 では、4 回目までは平均個体葉面積は、ほぼ指数関数的に増加したが、5 回目 (1996年 10 月 5 日) には増加が緩やかとなり、6 回目はいずれの光処理区でもわずかに減少した。

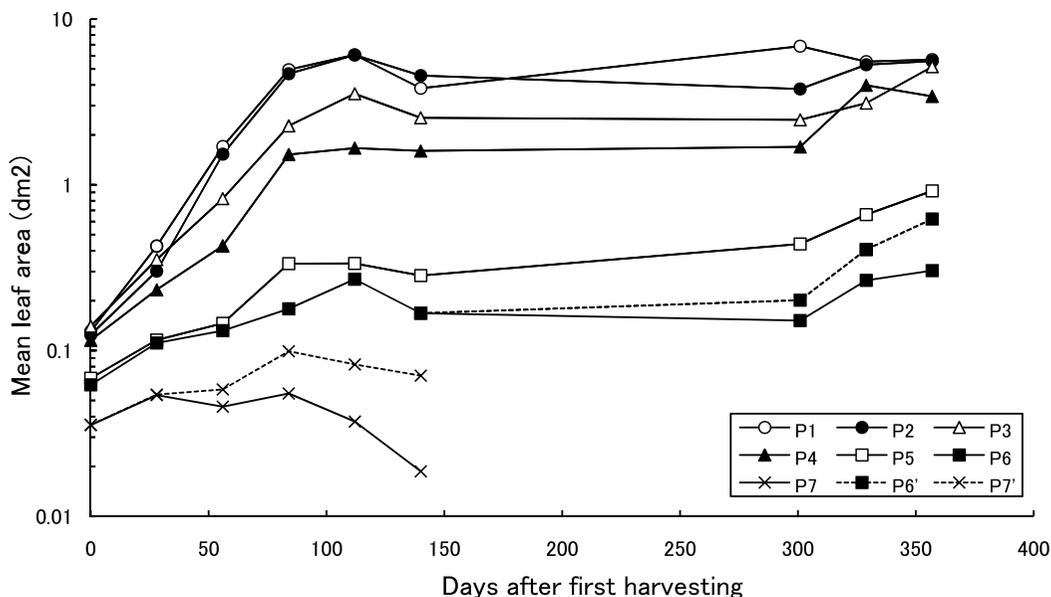


Fig. 1. Time trends of mean leaf area for each level of relative illuminance (P1-P7). Broken lines indicate mean leaf area of survivors in P6 and P7.

クスノキ実生の葉面積成長と Blackman の方法による耐陰性解析

発芽後2年目の最初となる7回目の収穫日までには約75%の個体で新葉の展開が見られた。P 6では冬季中の死亡のため6回目より平均個体葉面積が減少し、P 2でも減少したが、それ以外の光処理区では増加した。P 1では7回目の平均葉面積は6.86 dm²と最大であったが、8回目(1997年5月10日)、9回目と減少した。この間のP 1では、新葉展開による葉面積増加量より旧葉の落葉による減少量が多かった。P 4では8回目で特に平均個体葉面積の増加が多く、9回目ではやや減少した。それ以外では8回目、9回目と増加した。

相対照度と平均個体葉面積の関係

相対照度と平均個体葉面積の関係のうち、発芽1年目(1996年)の1回目から6回目までの収穫日の結果をFig. 2の(a)に両対数グラフでしめした。同じく、発芽2年目(1997年)の7回目から9回目までの結果をFig. 2の(b)にしめした。相対照度は直射光(daylight)を1とした相対値で表し、葉面積はdm²で表した。収穫日ごとの個体あたりの平均葉面積(u)と相対照度(f)の関係にたいして、SUEHIRO(2007)でしめされている相対照度と平均個体重の関係と同じような次式の関係をあてはめることができた。

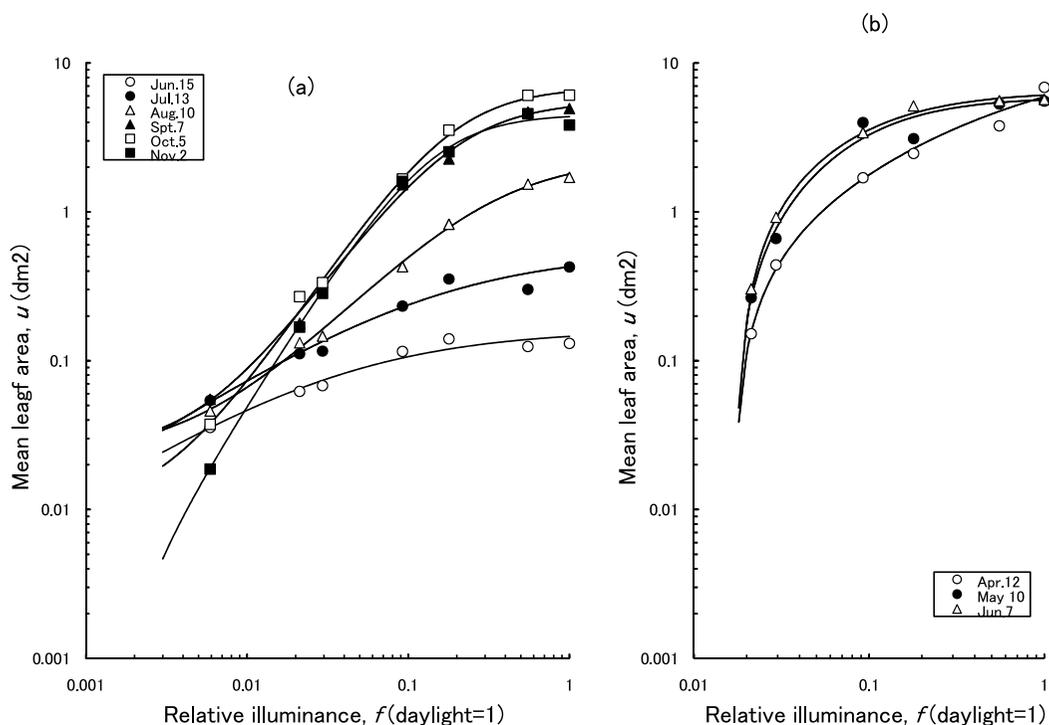


Fig. 2. Relationships between mean leaf area (u) and relative illuminance (f , full daylight=1) for each harvesting in 1996(a) and 1997(b). The curves represent the relationships calculated by fitting Equation(1).

未広喜代一

$$\frac{1}{u - C_u} = \frac{A_u}{f^{h_u}} + B_u \quad (1)$$

ここで、 A_u 、 B_u 、 C_u 、 h_u は収穫日ごとに異なる定数である。(1)式の係数値は、 u の実測値を u_{obs} 、(1)式による計算値を u_{cal} としたときに、 $(u_{obs} - u_{cal}) / u_{cal}$ の自乗和が最小になるように、すなわち相対誤差が最小になるように、非線形最小自乗法(刀根, 1981)によって有効数字3桁までもとめた。収穫日ごとにあてはめた(1)式の関係はFig. 2のなかで曲線でしめした。

実験結果からえられた(1)式の係数値および決定係数(R^2)の値はTable 1にしめした。決定係数は管(1990)によって計算した。いずれの場合も有意な回帰が見られた($P < 0.01$)。また、係数値 A_u 、 B_u 、 C_u および h_u の時間的変化をFig. 3にしめした。7回目の収穫日の A_u の値が不規則に大きくなるのを除けば、 A_u および B_u の値はほぼ時間とともに減少した。4回目までの減少は急激で、それ以後の減少は緩やかであった。 C_u の値は6回目まではゼロに近い値を示すが、7回目以降はゼロよりかなり小さいマイナスの値になった。6回目までの変化は小さく、1回目、2回目、6回目はわずかにマイナス、3回目から5回目まではわずかにプラスの値となった。 h_u の値は1回目、2回目にはいずれも1より小さく、3回目から6回目まで1より大きく、時間とともに徐々に大きくなった。P7の個体がすべて枯死した7回目には1より小さくなったが、8回目、9回目では再び1より大きくなった。これらの係数値の時間的変化の傾向は、7回目の不規則な値が除けば、平均個体重についての係数値の時間的変化(SUEHIRO, 2007)と同じような傾向を示した。

Table 1. The obtained values of coefficients in Equation (1) and the coefficients of determinant (R^2). The units of u and f in Equation (1) were used dm^2 and relative illuminance to full daylight (=1), respectively.

Harvesting date	A_u	B_u	C_u	h_u	R^2
1 Jun.15,1996	0.667	6.18	-0.000290	0.679	0.8774
2 Jul.13,1996	0.470	1.87	-0.000120	0.700	0.8803
3 Aug.10,1996	0.125	0.439	0.0231	1.13	0.9944
4 Spt.7,1996	0.0170	0.182	0.0247	1.48	0.9932
5 Oct.5,1996	0.0103	0.146	0.0102	1.59	0.9933
6 Nov.2,1996	0.00810	0.221	-0.00204	1.69	0.9688
7 Apr.12,1997	0.0663	0.0735	-1.22	0.594	0.9268
8 May 15,1997	0.00470	0.143	-1.12	1.25	0.8891
9 Jun.7,1997	0.00531	0.118	-2.03	1.06	0.9782

クスノキ実生の葉面積成長と Blackman の方法による耐陰性解析

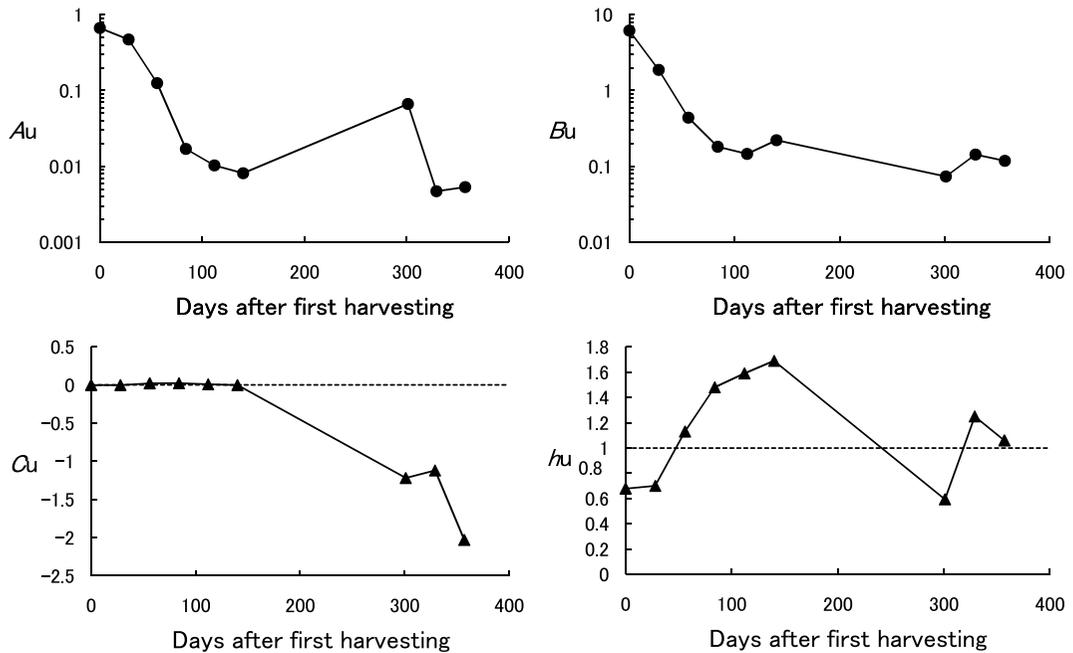


Fig. 3. Time trends of A_u , B_u , C_u and h_u in Equation(1). Broken lines are $C_u=0$ for C_u and $h_u=1$ for h_u .

RGR, NARおよびLARと光の強さとの関係

時刻 t_1 から t_2 までのあいだの相対成長速度 (RGR : relative growth rate), 純同化速度 (NAR : net assimilation rate) および葉面積比 (LAR : leaf area ratio) は次式によってもとめることができる (BLACKMAN & WILLSON 1961a, 1961b)。

$$RGR = \frac{1}{w} \cdot \frac{dw}{dt} \doteq \frac{\log w_2 - \log w_1}{t_1 - t_2} \quad (2)$$

$$NAR = \frac{1}{u} \cdot \frac{dw}{dt} \doteq \frac{\log u_2 - \log u_1}{u_1 - u_2} \times \frac{w_2 - w_1}{t_1 - t_2} \quad (3)$$

$$LAR = \frac{u}{w} \doteq \frac{\log w_2 - \log w_1}{w_2 - w_1} \times \frac{u_2 - u_1}{\log u_2 - \log u_1} \quad (4)$$

ここで w_1 および u_1 は時刻 t_1 の, w_2 および u_2 は時刻 t_2 における平均個体重と平均葉面積を表す。対数は自然対数である。WILLIAMS (1946) によれば, (3) 式によって NAR を計算するためには時刻 t_1 から時刻 t_2 までの期間に葉面積 (u) は個体重 (w) に比例して増加しなければ, 大

未広喜代一

きな誤差を生じる。平均個体重と平均葉面積の関係を Fig. 4 にしめた。最も低照度の P 7 をのぞいて、5 回目の収穫日までは平均葉面積は平均個体重にほぼ比例して増加していることがわかる。6 回目以降はこの関係はいずれの光処理区でも乱れる。相対照度 0.59 % の P 7 では平均個体重と平均葉面積の比例関係は 4 回目まで維持された。

SUEHIRO (2007) で報告されたように収穫日ごとの平均個体重 (w) と相対照度 (f) の関係は次式で表すことが出来る。

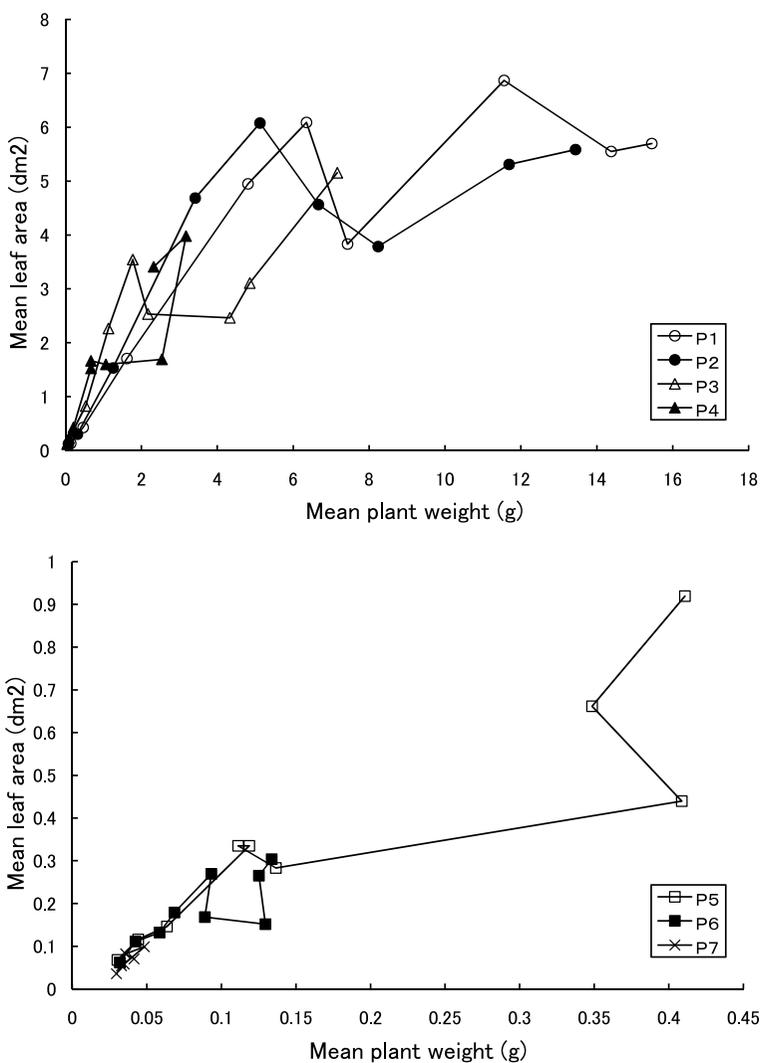


Fig. 4. Relationships between mean plant weight and mean leaf area for each level of relative illuminance (P1-P7).

クスノキ実生の葉面積成長と Blackman の方法による耐陰性解析

$$\frac{1}{w - C} = \frac{A}{f^h} + B \quad (5)$$

収穫日ごとの (5) 式と (1) 式の関係 (2) ~ (4) 式に代入することによって、RGR, NAR および LAR と f の関係を数値計算により導くことが出来る。今回の実験結果よりえられた (5) 式と (1) 式の関係より数値計算した RGR, NAR および LAR と f の対数値との関係を、平均葉面積と平均個体重の実測値より直接 (2) ~ (4) 式によって計算した RGR, NAR および LAR と f の対数値との関係とともにしめたのが、Fig. 5 である。RGR と f の対数値の関係は、すでに SUEHIRO (2007) によってしめされたものと同じである。白丸は RGR, 三角は NAR, 黒丸は LAR の実測値による値を、曲線は (5) 式と (1) 式の関係より数値計算した関係を示す。RGR および NAR は 4 週間あたりの値でしめた。平均個体重の単位は g で、平均葉面積の単位は dm^2 で、時間間隔は 4 週間間隔で、RGR, NAR および LAR を計算した。また、Fig. 5 では、BLACKMAN & WILLSON (1961b) にならって、横軸の目盛りの相対照度は daylight を 100 として、その常用対数値

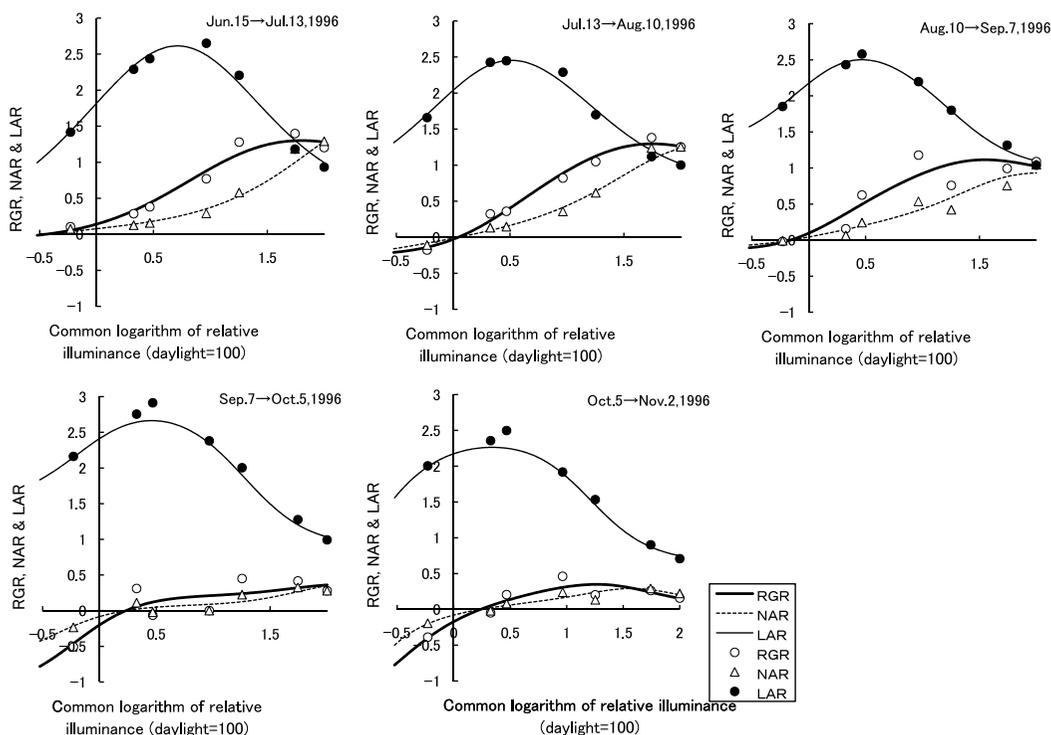


Fig. 5a. Responses of RGR ($\text{g/g} \cdot 4\text{weeks}$), NAR ($\text{g}/\text{dm}^2 \cdot 4\text{weeks}$) and LAR (dm^2/g) to common logarithm of relative illuminance (daylight=100) in 1996. The marks represent the observed values directly. The curves represent the calculated curves obtained from Equations (1) and (5).

末広喜代一

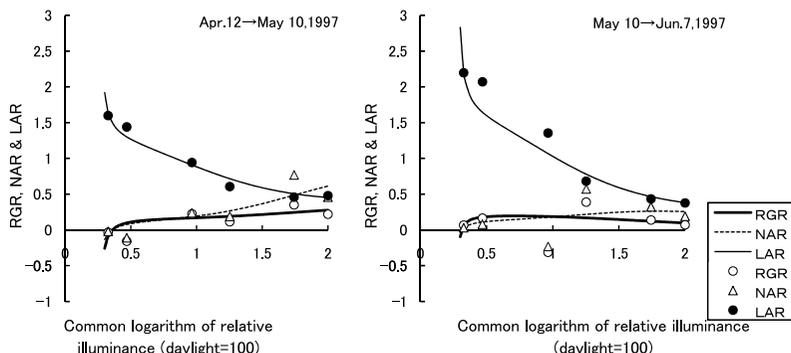


Fig. 5b. Responses of RGR ($\text{g/g}\cdot 4\text{weeks}$), NAR ($\text{g}/\text{dm}^2\cdot 4\text{weeks}$) and LAR (dm^2/g) to common logarithm of relative illuminance (daylight=100) in 1997. The marks represent the observed values directly. The curves represent the calculated curves obtained from Equations (1) and (5).

をとった。Fig. 4の結果に関わらず、9回目の収穫日までのすべての関係をしめした。Fig. 5aには1回目から6回目の収穫日までの関係を、Fig. 5bには7回目から9回目までの関係をしめした。

計算によってえられた曲線に対する実測値のあてはまりぐあいを菅(1990)によってしめされた方法で検定するために計算した決定係数の値(R^2)はTable 2にしめした。決定係数の数値の右上に*がついている場合は回帰が有意でない場合をしめした。4回目から5回目、7回目から9回目までのRGRと、8回目から9回目にかけてのNARでは計算によってえられた曲線に対する実測値のあてはまりは良くないが、それ以外では全般的に良く一致していると考えられる。いずれの場合もNARとLARは f の対数値に対して直線的にはならなかった。

BLACKMAN & WILLSON (1961b)の結果との大きな違いはLARの変化である。6回目の収穫日までの結果では、相対照度がある程度以上のところまでは、相対照度が低下するとともにLARは

Table 2. The coefficients of determinant (R^2) for the response curve of RGR, NAR and LAR to common logarithm of relative illuminance.
* : no significant.

Harvesting period	RGR	NAR	LAR
Jun.15 - Jul.13,1996	0.9620	0.9725	0.9765
Jul.13 - Aug.10,1996	0.9854	0.9820	0.9832
Aug.10 - Sep.7,1996	0.8123	0.9046	0.9904
Sep.7 - Oct.5,1996	0.7087*	0.8346	0.9692
Oct.5 - Nov.2,1996	0.8594	0.8807	0.9721
Apr.12 - May 15,1997	0.4692*	0.7137	0.9692
May 15 - Jun.7,1997	-0.1544*	0.1922*	0.9172

クスノキ実生の葉面積成長と Blackman の方法による耐陰性解析

増加するが、ある程度以下の低照度になると LAR は減少した。すなわち LAR を最大にする相対照度が存在した。発芽 2 年目の 7 回目以降では、そのような現象は見られず、LAR は相対照度の低下とともに増加した。

RGR および NAR は 4 回目の収穫日までは相対照度の高いところで全体に大きな値をとるが、それ以降は相対照度の高いところでも小さな値となった。実測値によって計算した RGR は P 2 (相対照度 55.3 %) から P 4 (9.21 %) までの範囲で最大値をとったが、式による計算値では、4 回目から 5 回目と 7 回目から 8 回目では、RGR の最大値は見られなかった。

光の強さにたいする成長の特性値

BLACKMAN & WILLSON (1951b) は光の強さにたいする植物の成長の特性をあらわす値を色々な種についてもとめている。ここでは、(a) RGR を最大にする相対照度 (%), (b) LAR を最大にする相対照度 (%), (c) RGR がゼロになる相対照度 (%) (個体全体の光補償点), (d) RGR の最大値 ($\text{g/g}\cdot 4\text{weeks}$), (e) LAR の最大値 (dm^2/g) を Table 3 および Fig. 6 にしめた。LAR についての 2 年目の (b) および (e) の値はえられなかったので Fig. 6 では省略した。Fig. 6 の横軸は 1 回目のサンプリング日からそれぞれのサンプリングの中間日までの日数で表した。いずれの値も (1) 式および (5) 式の関係と (2) 式および (4) 式をもちいた数値計算によって有効数字 3 桁までもとめた。BLACKMAN & WILLSON (1951b) は LAR が強光のためゼロになると仮定される相対照度 (そのとき RGR もゼロとなる) を extinction point としてもとめているが、今回の実験結果からはそのような値はえられなかった。

RGR の最大値が見られなかった期間を無視すると、RGR を最大にする相対照度も、LAR を最大にする相対照度も 1 回目から 2 回目の間で最大となり、時間がたつにつれて減少した。RGR がゼロになる光補償点は、不規則な変化をするものの、時間とともに上昇する傾向が見られた。RGR の最大値は時間とともに減少した。LAR の最大値は比較的变化が少なかった。

Table 3. The values of (a) optimum relative illuminance for maximum RGR, (b) optimum relative illuminance for maximum LAR, (c) light compensation point obtained from RGR - relative illuminance relationship, (d) maximum RGR and (e) maximum LAR obtained in this experiment.

Harvesting period	(a)	(b)	(c)	(d)	(e)
Dimension	(%)	(%)	(%)	($\text{g/g}\cdot 4\text{weeks}$)	(dm^2/g)
Jun.15 - Jul.13,1996	63.6	5.13	0.35	1.30	2.61
Jul.13 - Aug.10,1996	56.2	3.24	1.11	1.30	2.45
Aug.10 - Sep.7,1996	35.5	2.94	0.69	1.11	2.50
Sep.7 - Oct.5,1996	-	2.88	1.71	-	2.66
Oct.5 - Nov.2,1996	18.3	2.20	1.74	0.349	2.26
Apr.12 - May 15,1997	-	-	2.29	-	-
May 15 - Jun.7,1997	5.05	-	2.06	0.195	-

末広喜代一

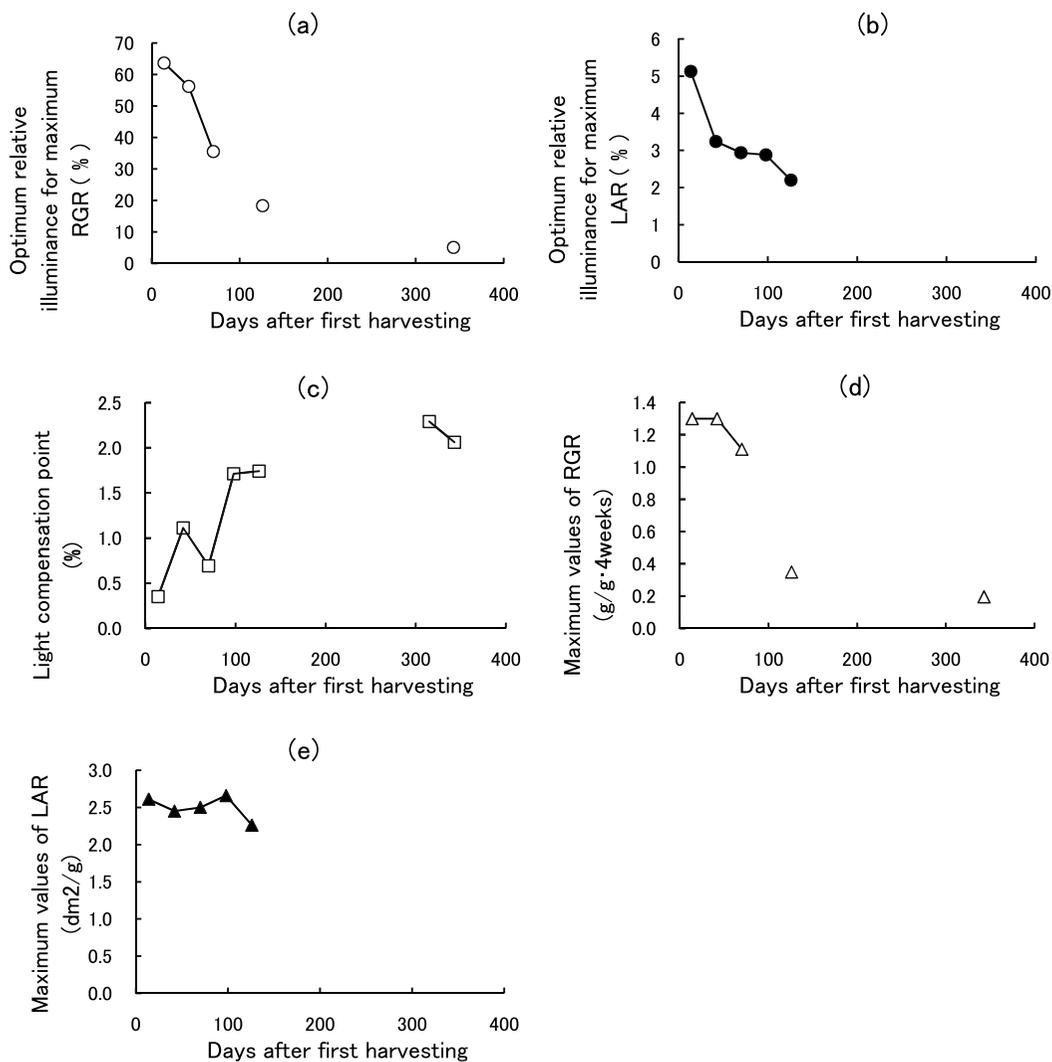


Fig. 6. Time trends of (a) optimum relative illuminance(%) for maximum RGR, (b) optimum relative illuminance (%) for maximum LAR, (c) light compensation point (%) obtained from RGR - relative illuminance relationship, (d) maximum RGR (g/g·4weeks) and (e) maximum LAR (dm²/g).

考 察

BLACKMAN & WILSON (1951b) は、ヒマワリ *Helianthus annuus* をはじめとする数種の草本植物を材料に色々な光の強さのもとで栽培実験を行っている。その結果、NAR および LAR と相対照度 (f) のあいだに次式のような関係が一般的に成り立つとしている。

クスノキ実生の葉面積成長と Blackman の方法による耐陰性解析

$$\text{NAR} = a \log_{10} f + b \quad (8)$$

$$\text{LAR} = c - d \log_{10} f \quad (9)$$

$a \sim d$ はいずれも実験結果から求められる正の定数である。RGR = NAR × LARであるから、RGR と相対照度の関係は、(8)、(9) 式の関係より次式のように表すことが出来る。

$$\text{RGR} = -ad(\log_{10} f)^2 + (ac - bd)(\log_{10} f) + bc \quad (10)$$

すなわち、RGR は相対照度の対数値に対して上に凸の放物線で表されることができ、RGR を最大にする相対照度が存在することになる。今回の実験結果においては、相対照度の対数値と NAR あるいは LAR の関係は、すでに篠崎・穂積(1960)によって指摘されているのと同じく、(8) 式あるいは (9) 式で表されるような直線関係とはならなかった。葉面積が個体重に比例して増加し、ほぼ指数関数的な成長が維持されている4回目の収穫日までに関してもいえば、NAR は相対照度の対数値にたいして、S字型の曲線を描くように見えるし、LAR は左右対称の好適曲線を描く。そのような違いにも関わらず、相対照度の対数値と RGR の間には RGR を最大にする相対照度が存在するが、両者の関係は上に凸の放物線で表されるとは言えない。

今回の実験結果において最も特徴的なことは、6回目の収穫日までの結果において、ほぼ2%から5%の相対照度の範囲でLARが最大になったことである。これより相対照度が低下すれば、LARも低下する。LARが低照度で低下することはすでにBLACKMAN & BLACK (1959)においても指摘されている。LARはspecific leaf area (SLA) とleaf mass ratio (LMR) の積で表すことが出来る(LAMBERS et al. 1998)。低照度でのLARの低下の原因を検討するために、相対照度とSLAの関係、および相対照度とLMRの関係をFig. 7に示した。SLAおよびLMAの計算はLARの計算についての(4)式にならって、各収穫日のあいだの平均的な値を計算した。SLAは1回目から2回目をのぞけば、相対照度の低下とともに大きくなる傾向が見られる。すなわち、光が弱くなると葉が薄くなることを表している。それにたいして、LMRはある程度の相対照度までは相対照度の低下とともに緩やかに増加するが、それ以下の相対照度では逆に減少する。つまり、極端な低照度では葉そのものの割合が少なくなることを表しており、そのことが、LARが減少する原因であるといえる。

7回目の収穫までに、最も暗いP7(相対照度0.59%)で生育するLARの小さい個体がすべて枯死した。7回目以降でも、P5よりP6でLMRが小さかったが、SLAが大きくなるため、低照度区でのLARの低下は見られなかった。LARを最大にする相対照度は1回目から2回目のあいだで5.13%であったが、時間がたつにつれて減少し、5回目から6回目のあいだで2.20%と最小になった(Fig. 6)。P6の相対照度が2.12%であることから判断すると、LARを最大にする相対照度より低い照度条件ではクスノキの芽生えは長期間生残することはできないものと思われる。

LARを最大にする相対照度は、特に1回目と2回目の間で大きく低下する。1回目と2回目の

末広喜代一

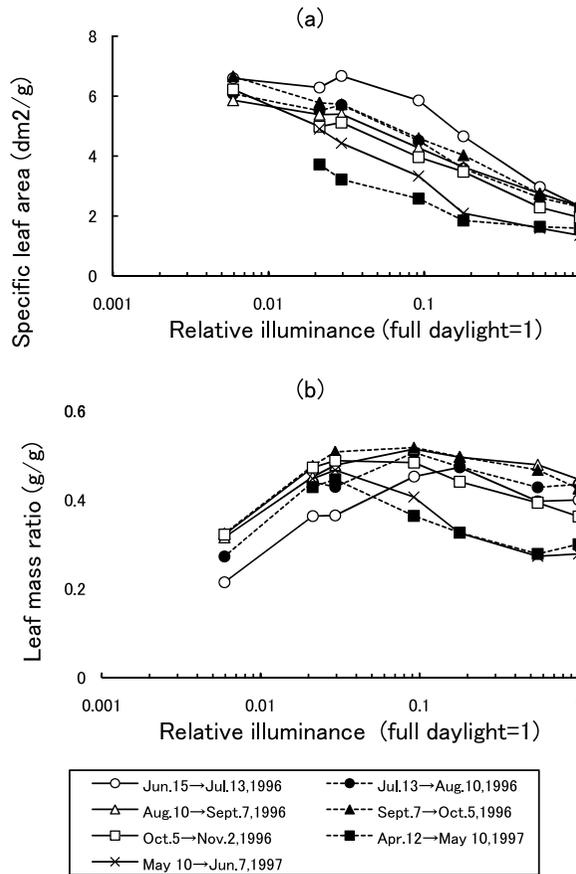


Fig. 7. Relationship between (a) SLA (specific leaf area) and relative illuminance, and (b) LMR (leaf mass ratio) and relative illuminance for each harvesting.

間では、SLA においても低照度区での低下が見られるし、LMR は他の時期にくらべるとかなり高い相対照度区から低下する。この原因として考えられるのは、SUEHIRO (2007) で報告したように、低照度区ほど発芽が遅れる傾向にあることによるものと考えられる。特に第 1 回目は発芽したばかりで、低照度区では充分葉が展開していない芽生えを取獲したためであると考えられる。

RGR を最大にする相対照度は時間とともに低下する。これはクスノキの芽生えがしだいに低照度に適応していつていることを表しているものと考えられる。しかしながら、4 回目の収穫以降の RGR は相対照度による変化は少なく、全体に小さな値になっており、RGR を最大にする相対照度にそれほど大きな意味があるようには思えない。4 回目以前の RGR を最大にする相対照度についても同じである。1 回目から 2 回目にかけての RGR の最大値として 1.3 g/g・4weeks, そのときの相対照度は 63.6 %がえられた (Table 2) が、最大値より RGR がわずかに 1 %減少する相対照度は、45 %と 92 %と計算される。およそ 2 倍の相対照度の範囲である。RGR の実測値のバラ

クスノキ実生の葉面積成長と Blackman の方法による耐陰性解析

ツキを考えれば、RGR を最大にする相対照度の値そのものはおおよその目安以上の意味を持たないものと考えられる。しかしながら、高い RGR が実現する相対照度の範囲が広いことは、ある程度以上の明るさならば、旺盛な成長が可能であることを表しているといえる。

重要なのは光補償点である。RGR を最大にする相対照度とは反対に RGR がゼロとなる相対照度（光補償点）は、不規則な変化をするものの、時間とともに高くなる傾向が見られる。この原因としては成長初期には種子からの栄養分に依存して成長しているため、プラスの光合成が行えないような低照度でも実生はプラスの成長をするが、種子の栄養分を消費したのちには実生自身がプラスの光合成が行えるような照度でないとプラスの成長を行えないためである（SUEHIRO 2007）と考えられる。

BLACKMAN & WILSON (1951b) は LAR が強光のためゼロになると仮定される相対照度（そのとき RGR もゼロとなる）を extinction point としてもとめているが、今回の実験結果からはそのような値はえられなかった。LAR および RGR の計算値と相対照度の関係は、(1) 式および (5) 式の関係から求めている。(1) 式および (5) 式の関係は、いずれも相対照度の増加に対して、平均個体葉面積あるいは平均個体重は一定の上限値に近づくことを表している。そのため、(1) 式および (5) 式の関係から計算した LAR および RGR も相対照度の増加に対して一定の値に近づき、ゼロにはならない。今回のクスノキの実験結果では、平均個体葉面積および平均個体重と相対照度の関係は (1) 式および (5) 式の関係が成り立ったが、穂積 (1961) がホウセンカ *Impatiens balsamina* において見いだしているように、より高い相対照度で平均個体葉面積および平均個体重が減少する関係になるならば、高い相対照度で BLACKMAN & WILSON (1951b) のいう extinction point があらわれるかもしれない。

この実験では、クスノキの実生を直径 30cm、深さ 24cm、容量 10リットルの素焼き植木鉢に 7 本のクスノキを、1995年12月13日の播種から、1997年6月7日の最終サンプリングまで、長いものでは約1年半栽培している。最も明るい P 1 のサンプルでは、クスノキ実生は発芽 1 年目でかなり大きくなる。1996年9月7日（4 回目）には高さ 30cm を超え、10月5日には発芽 1 年目で最も葉面積が多かった。それにたいして、2 年目には、それほど葉面積は増加しなかった。個体重成長においても、RGR の最大値は 4 回目のサンプリング以降急激に減少し、発芽 2 年目でも、低い水準であったことは、成長のさかんな明るい実験区では実験に用いた大きさの植木鉢では発芽 1 年目の後半にはクスノキ実生には小さく、成長の抑制が occurring ことをしめしている。クスノキは本来は大木になる樹木であり、植木鉢植えてでなければ、冬季を除いて、このような RGR の低下は見られないだろう。

そのように考えると高い RGR の見られる 4 回目のサンプリングまでの関係が、クスノキ実生の RGR、LAR および NAR と相対照度の関係として一般性を持った結果であると考えられる。

要 約

1. クスノキの実生を光補償点以下の弱い光の強さをふくむさまざまな光の強さのもとで栽培し、その時間的成長を追跡した。

末広喜代一

2. 光の強さと平均個体葉面積の関係は、すでにえられている光の強さと平均個体重の関係と同様の関係式で定式化された。

3. えられた光の強さと平均個体葉面積の関係式と、すでにえられている光の強さと平均個体重の関係式を組み合わせることによって、RGR, NAR および LAR と光の強さの関係を数値計算によってもとめた。えられた関係は、多少のバラツキはあるものの、RGR, NAR および LAR の実測値と光の強さの関係をよくあらわしていた。

4. えられた結果は BLACKMAN らの結果とは異なっていた。NAR および LAR と相対照度の対数値の関係は直線とはならず、葉面積が個体重に比例して増加し、ほぼ指数関数的な成長が維持されている4回目の収穫日までは、NARは相対照度の対数値にたいして、S字型の曲線を描き、LAR は左右対称の好適曲線を描いた。

引用文献

- BLACKMAN G. E. & BLACK J. N. (1959) Physiological and ecological studies in the analysis of plant environment. XI. A further assessment of the influence of shading on the growth of different species in the vegetative phase. *Ann. Bot. N.S.* **23**: 51-63.
- BLACKMAN G. E. & WILSON G. L. (1951a) Physiological and ecological studies in the analysis of plant environment. VI. The constancy for different species of a logarithmic relationship between net assimilation rate and light intensity and its ecological significance. *Ann. Bot. N.S.* **15**: 63-94.
- BLACKMAN G. E. & WILSON G. L. (1951b) Physiological and ecological studies in the analysis of plant environment. VII. An analysis of the different effects of light intensity on the net assimilation rate, leaf-area ratio, and relative growth rate of different species. *Ann. Bot. N.S.* **15**: 373-408.
- GRUBB P. J., LEE W. G., KOLLMANN J. & WILSON J. B. (1996) Interaction of irradiance and soil nutrient supply on growth of seedlings of ten European tall-shrub species and *Fagus sylvatica*. *J. Ecol.* **84**: 827-840.
- HIROKI S. & ICHINO K. (1998) Comparison of growth habits under various light conditions between two climax species, *Castanopsis sieboldii* and *Castanopsis cuspidata*, with special reference to their shade tolerance. *Ecological Research* **13**: 65-72.
- 穂積和夫 (1961) 高等植物の生長と2, 3の生長要因間の定量的関係に関する実験生態学的研究. 理学博士学位論文 (京都大学).
- 穂積和夫・吉良竜夫・篠崎吉郎 (1958) クサフヨウの生長におよぼす光の強さと個体密度の影響 - ふたつの線型生長要因間の相互作用を中心とした解析 -. 生理生態 **8**: 36-49.
- 菅 民郎 (1990) 入門パソコン統計処理下. 技術評論社, 東京.
- LAMBERS H., CHAPIN III F. S. & PONS T. J. (1998) *Plant Physiological Ecology*. Springer-Verlag, New York.
- LEISHMAN M.R. & WESTOBY M. (1994) The role of large seed size in shaded conditions: experimental evidence. *Functional Ecology* **8**, 205-214.

クスノキ実生の葉面積成長と Blackman の方法による耐陰性解析

- SAVERIMUTTU T. & WESTOBY M. (1996) Seedling longevity under deep shade in relation to seed size. *J. Ecol.* **84**, 681–689.
- 篠崎吉郎・穂積和夫 (1960) ロジスチック理論による生長解析. In: 植物生態学 [2] (吉良竜夫編), 305-322. 古今書院, 東京.
- 末広喜代一 (1999) 庇陰条件下でのクスノキの成長 II. 葉面積成長, NAR, LAR および RGR. 第46回 日本生態学会大会講演要旨集 (松本) : 100.
- SUEHIRO K. (2007) Dry weight growth of *Cinnamomum camphora* seedlings under artificially shaded condition. *Mem. Fac. Educ., Kagawa Univ. II*, **57** : 39–58.
- 刀根勲 (1981) BASIC. 培風館, 東京.
- WALTERS M.B. & REICH P.B. (2000a) Trade-offs in low-light CO₂ exchange: a component of variation in shade tolerance among cold temperate tree seedlings. *Functional Ecology* **14** : 155–165.
- WALTERS M.B. & REICH P.B. (2000b) Seed size, nitrogen supply, and growth rate affect tree seedling survival in deep shade. *Ecology* **81** (7) : 1887–1901.
- WILLIAMS R.F. (1946) The physiology of plant growth with special reference to the concept of net assimilation rate. *Ann. Bot. N. S.* **10** : 41–72.