

香川生物 (Kagawa Seibutsu) (15・16) : 59-66, 1989.

クスノキの葉の寿命と光環境

溝 淵 隆 弘

〒760 高松市桜町2-2 桜町中学校

Leaf Life Span of *Cinnamomum comphora* and Light EnvironmentsTakahiro MIZOBUCHI, *Sakuramachi Junior High-school, Sakuramachi, Takamatsu, Kagawa 760, Japan*

はじめに

光合成器官としての葉の動態を、個葉一枚ずつに着目して追跡する試みは、比較的最近になってよく行われるようになった(齊藤・四手井 1968, 宮地・田川 1973, 菊沢 1986)。しかしながら、それらの研究の多くは落葉樹を対象としたものであり、常緑樹を研究の対象としたものは少ない。その原因は開葉後1年以内ですべての葉が落葉してしまう落葉樹と違って、常緑樹の葉の寿命は数年に及ぶためである。だが、常緑樹の枝に残された越冬芽のあとに注目して、既についている葉を年令別に区別し追跡するならば、常緑樹といえども1年間の調査でその寿命を予想することができるものと考えられる。

葉の寿命は、個葉のついている光環境によって異なっている。落葉広葉樹のシナノキ (*Tilia japonica*) では光のよく当たる上層の葉は寿命が長い、あまり光の当たらない下層の葉は寿命が短いことが知られている(宮地・田川 1973)。しかしながら、林床植物のイチゴの1種 (*Fragaria virginiana*) では逆に強光下の葉では寿命が短い、弱光下の葉では寿命が長いことが知られている(Chabot & Hicks, 1982)。また、常緑広葉樹であるカカオノキ (*Theobroma cacao*) でも同じような傾向があることが知られている(宮地 1986)。

本研究では、常緑広葉樹であるクスノキ (*Cinnamomum comphora* L.) を材料にして、葉の寿命と光環境のあいだにどのような関係があるかを知るために、次のような3つの調査を行った。(1)日当りの良い場所と日当りの悪い場所

で、個々の葉を年令別にマークし、1年間追跡調査した。(2)日当りの良い南側の枝と日当りの悪い北側の枝で、展開して1年未満の新葉と旧葉の割合を調査した。葉の寿命が光条件によって異なっているならば、このような新葉と旧葉の占める割合が異なっているはずである。(3)参考のため、リタートラップを設置して、落葉量の季節変化を調査し、マークした葉の落葉時期との関係を調べた。

なお、今回の調査・研究をすすめるにあたり、終始有益な御助言・御指導をいただき、論文校閲の労をとられた香川大学教育学部末広喜代一助教授に対し心より感謝の意を表する。

材料と方法

1) 個葉のマーキングによる追跡調査

クスノキの個葉の追跡調査は香川大学教育学部構内の自然科学棟周辺にあるクスノキを用いて行った(図1)。クスノキは越冬芽の痕跡を枝に残すので、それによって枝とそれにつく葉の年令を推定することができる。そこで、クスノキの葉柄にビニールテープとホッチキスで、葉令ごとに色分けし葉を傷つけないようにマーキングを行った。マーキングは、作業および観察がしやすいように、地上2~3m前後の所に8ヶ所262枚について1986年1月28日に行った。それ以降に出てきた新葉についてはマーキングせず、マーキングなしのものを1986年春の新葉とした。マーキングした葉のうちわけは表1の通りである。なお、枝自体の年令が分かりやすいため、マーキングが仮にとれても新葉と間違えることはなかった。調査期間は1986年2月1日

から1987年2月28日まで、ほぼ1週間ごとに落葉の有無を調査した。また、新葉の展開についても調査した。

2) 新葉と旧葉の分布調査

新葉(1986年4月以降に展開した葉)と旧葉(1986年3月以前に展開した葉)の分布調査を新葉展開後の葉量が安定していると思われる1986年8月2日に行った。調査は香川大学教育学部構内の自然科学棟周辺にあるクスノキ11本を用いて行った(図1)。調査手順は、1本のクスノキについて地上から約2m, 4m, 6mの高さの所で幹を中心としてよく日の当たる南側とあまり日の当たらない北側にある葉のついた枝を切りとり、採集した全ての葉に占める新

葉と旧葉の割合を求めた。葉は、1地点で数ヶ所の枝を切りとることで総計が100枚程度になるようにした。

また、光の強さが葉の寿命決定に何らかの作用を及ぼすと思われる(宮地 1973, 1986)ので、分布調査で採集した地点に直射日光が当たる時間を1986年9月1日に調べた。調べ方は、1時間ごとにその地点で日光が当たっているかどうかを調べ、それによって1日ののべ日光直射時間を求めた。

3) 落葉量の季節変化

落葉量の調査は塩化ビニールパイプと寒冷紗ネットを用い、面積が1㎡の円形リタートラップを作成して、香川大学教育学部自然科学棟東側のクスノキを含む植え込みの下、3ヶ所に設置した(図1)。この植え込みには、クスノキを中心にアラカン、クワ、イチョウ、ヤナギがあり、ヤマウルシやツバキなどの低木も見られる。トラップ内にはこれらの葉が混じり合って落ちるので、それぞれの種類の葉・花・実・枝に分けてそれぞれの乾重を測定した。

トラップ内のサンプルはほぼ1週間ごとに回収し、80℃で24時間以上乾燥して重量を測定し

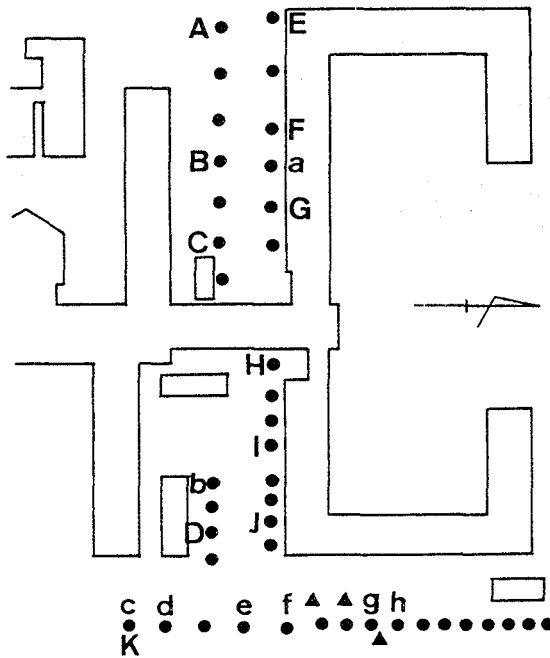


図1. 実験に用いた香川大学教育学部構内(香川県高松市幸町1-1)におけるクスノキの配置図。クスノキは黒丸、リタートラップ設置地点は黒三角で示した。A~Kは新葉・旧葉の分布調査、a~hは落葉追跡調査に用いたクスノキである。

表1. クスノキの葉の追跡調査のために1986年1月28日にマーキングをした個体(a~h)と葉の枚数の内訳。個体の位置は図1を参照のこと。1986年の春に新たに展開した葉を0年度(新葉)とする。

なお、e・fはマーキングした枝が、新葉展開後にせん定された。

	日		向		日陰		総計		
	b	c	d	g	h	a		e	f
0年葉	29	53	29	21	74	30	45	30	311
1年葉	25	51	28	20	28	26	43	28	249
2年葉	8	2	5	0	5	7	11	8	46

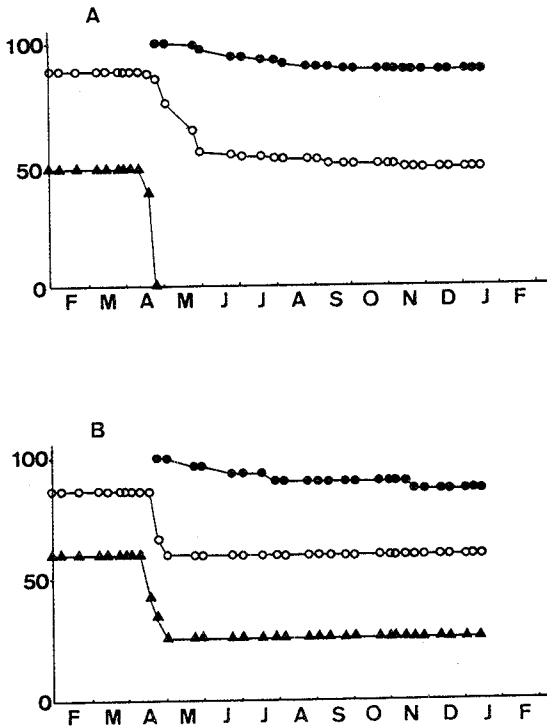


図2. 香川大学教育学部構内におけるクスノキの葉の生存曲線。縦軸は生存率、横軸は調べた月日である。黒丸は0年葉、白丸は1年葉、黒三角は2年葉を示している。Aは日なたの所、Bは北側の日かげの所の値をもとにした。

た。調査は1986年2月1日から1987年2月28日まで行った。

結 果

1) クスノキの葉の生存曲線

光条件の異なる場所での葉の生存曲線を示したものが図2である。調査結果は、南側の明るい所と北側の比較的暗い所に分けてまとめた。グラフは1986年春に展開した葉の枚数を100%として、その後の減少を百分率であらわした。当初、新葉展開期に311枚の葉が展開したのであるが、e・fのクスノキはマーキングした枝がせん定されたため集計から除外した。また、hのクスノキは春の新葉展開期以外に秋にも新葉が展開して葉量が極端に増加したので結果からは除いた。したがって、南側は新葉132枚、北側は新葉30枚を100%とした。そして、1987年2月上旬と1986年2月上旬の葉の生存率はほぼ同じであると仮定し、1986年2月から1987年2月までの約1年間のデータ、334枚(新葉162枚、旧葉172枚)の追跡調査から生存曲線を推定した。

まず、明るい方は新葉展開後次年の春の落葉前期までに約10%が落ち、さらに落葉期に約40%落ちて、2年目の落葉期には全て落ちてしまった。そして、落葉期以外にも少しずつではあ

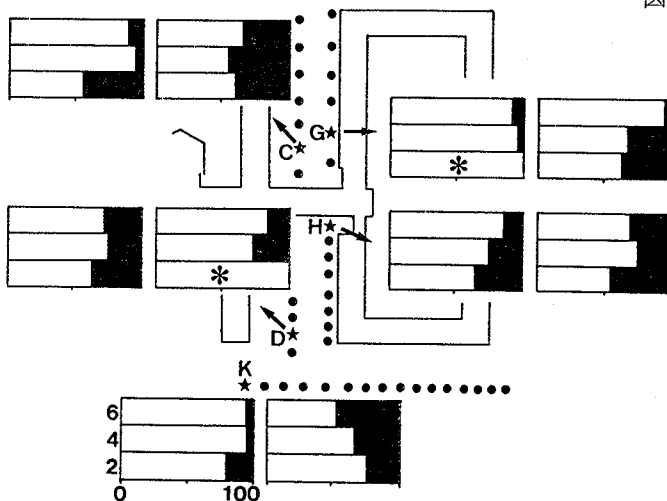


図3 香川大学構内のクスノキの新葉と旧葉の割合を求めたもの。新葉を白、旧葉を黒で示し、横軸は百分率で示している。また、たて軸の2, 4, 6はそれぞれ地上からの高さをmで示したものである。並んでいる図のうち、左側の図は木の南側、右側の図は木の北側の割合を示している。なお、*印の所は枝がないために測定不能を示す。

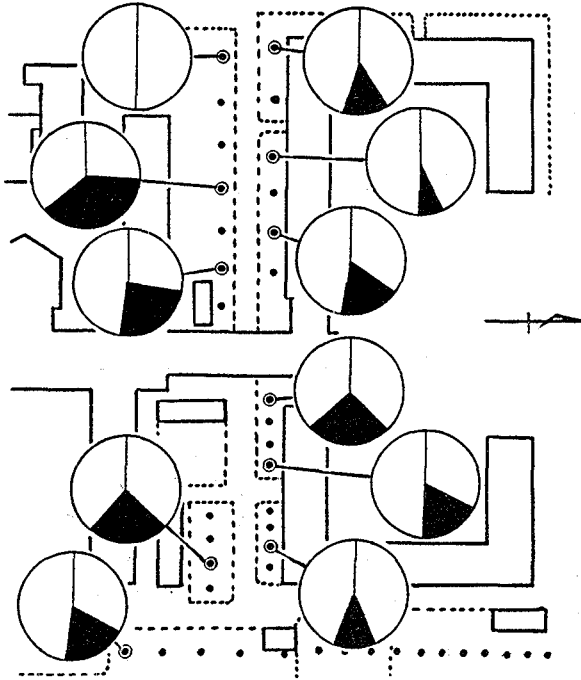


図4 図3で用いた値のうち、高さ4mの所の新葉と旧葉の割合を示したもの。
半円を百分率の100%とし、白色が新葉、黒色が旧葉である。半円の左側は南、右側は北の割合を示している。

るが連続的に落ちた。一方、暗い方は新葉展開後次年の春の落葉期前までは同じように10%程度落ちたが、落葉期には約25%落ち、2年目の落葉期には約30%落ちた。しかし、それでも全部落ちずに約25%、つまり当初の約4分の1は残っていることになる。そして、残った葉の落葉は3年目の落葉期以降になる。また、落葉期以外には、1年目の落葉期前までにはやや落ちるものの落葉期以後はほとんど落ちなかった。

今回の追跡調査は、地上2m前後の所の葉を観察したものであるが、さらに樹高の高い所や光の強さの異なる所の観察を細かく行うことにより、光の強さと落葉のよりはっきりした関係がわかるものと思われる。

2) 新葉と旧葉の分布

新葉と旧葉の分布調査結果を図3に示し、そのうち高さ4m付近の値をとり出して追加調査した結果を図4に示した。

個々の樹木については、新葉の割合がそれぞれ異なっているものの、全体的に見ると南側で

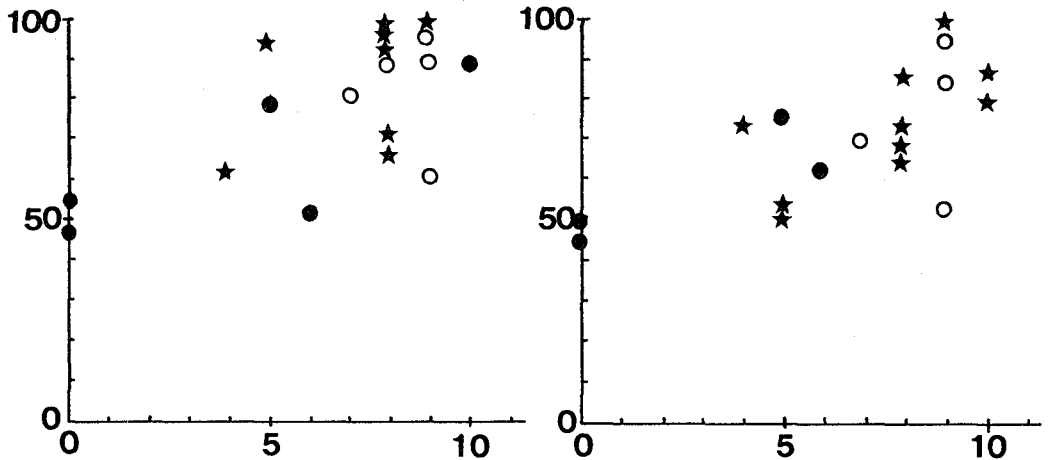


図5 新葉の占める割合と、その地点における日光の直射時間との関係。

たて軸は新葉の占める割合(百分率)で、横軸は直射時間(時間)である。日光直射時間は1986年9月1日、新葉と旧葉の割合は1986年8月2日のデータである。日光の直射時間が長いほど新葉の占める割合は高い傾向が見られる。白丸は地上6m、黒星は地上4m、黒丸は地上2mよりえられた関係をしめす。

新葉の割合が高く、北側では比較的低かった。また、ほとんどの樹木で高さによる新葉・旧葉の割合の変化が認められ、地上6m付近の方がそれより下の場所よりも新葉の割合が高い傾向が見られた。つまり、地面から高くなるほど新葉の割合が高くなる傾向が見られ、この傾向と明らかに異なっているのはKのクスノキだけである。これは、他のクスノキが東西に並木が形成されているのに対し、Kのクスノキ周辺は南北の並木であり、Kの幹の中心から北側では上の方で隣の木の葉とかぶさりあうようになっている、その周辺が暗くなっていたのを観察している。したがって、これらのことから日光の照射のちがいによる明るさのちがいが新葉・旧葉の分布に関与していると思われる。

分布調査と日光の直射時間との関係を図5で表した。これを見ると、日光の直射時間が長いほど新葉の割合が高くなる傾向が認められる。また、西日のあたりやすい西側のクスノキA・Eが旧葉の割合が低いこと(図4)からも日光のあたり方と葉の寿命との関係がうかがえる。

3) 落葉量の季節変化

香川大学教育学部構内のトラップでのクスノキの落葉量を図6Aに、アラカシ(*Quercus glauca* T.)の落葉量を図6Bに、落葉広葉樹のアオギリ(*Firmiana simplex* L.)、クワ(*Morus bombycis* K.)の落葉量を図6C、図6Dに示した。各グラフとも3つのトラップで得られた量の平均値である。横軸は調査年月日であり、たて軸は1日あたり1m²あたりの量を示した。

まず、クスノキの落葉には2つのピークが見られる。落葉の大部分は3月中旬から5月上旬までの新葉展開期前後に起こるが、8月中にも小さなピークが見られる。春期の落葉には新芽の発育がある程度関与する可能性があるが、夏期の落葉には春期のように外面的な変化は見られない。したがって、夏期の乾燥または高温が落葉の原因だと思われる。しかし、ある個体の観察結果によると、春期の新葉展開が完了してその年の夏期から秋期にかけて再び新葉展開を

するものがあるので、そのことと夏期の落葉に関連性があることも否定できない。また、常緑広葉樹は年間を通してわずかずつ落葉していた。

落葉広葉樹のアオギリ、クワについては調査地の周辺に1本ずつあるため、全体的なサンプルの量は少なかった。それでも、アオギリについては、8月下旬から9月上旬のピークと11月のピークが、クワについては11月下旬から12月中旬までのピークが観察された。その他の時期には常緑広葉樹と異なり全然落下していなかった。

考 察

今回の研究によって1年間の調査でも常緑広葉樹の葉の寿命をある程度推定することができた。それによって、日当りの良い環境のもとでのクスノキの葉の寿命は短く、日当りの悪い環境のもとでの葉の寿命は長いことがわかった。そのような結果は、Chabot & Hicks (1982) によるイチゴの1種、宮地ら(1988)によるカカオノキによる調査結果と一致した。そのような性質は1本の樹木の日当りの良い南側と悪い北側についている葉の割合を調べるだけでも容易に推測することができた。しかしながら、より正確な意味での葉の寿命を調べるには、さらに数年間継続して追跡調査を行う必要があるものと考えられる。それとともに、単に日当りが良い悪いといった程度に区別していた光環境による葉の寿命の違いを、より詳しく明らかにするためには、光の強さを数段階変えた条件で栽培実験を行うことによって、葉の寿命の光強度条件による違いを詳しく調べる必要があるものと考えられる。

クスノキにおける春の落葉は、新葉展開にもなう旧葉から新葉への物質転流と密接に関連して起こっているものと考えられる。図2の葉の生存曲線を見ると、2年葉のほうが1年葉よりも約1週間早く落ちることがわかる。4月前半には2年葉が落ち、そのあと1週間ほど遅れて1年葉が落ちている。この現象は、春の新葉展開期にはより古い葉から先に物質の転流が起こり、新葉の形成に利用されていることを予想

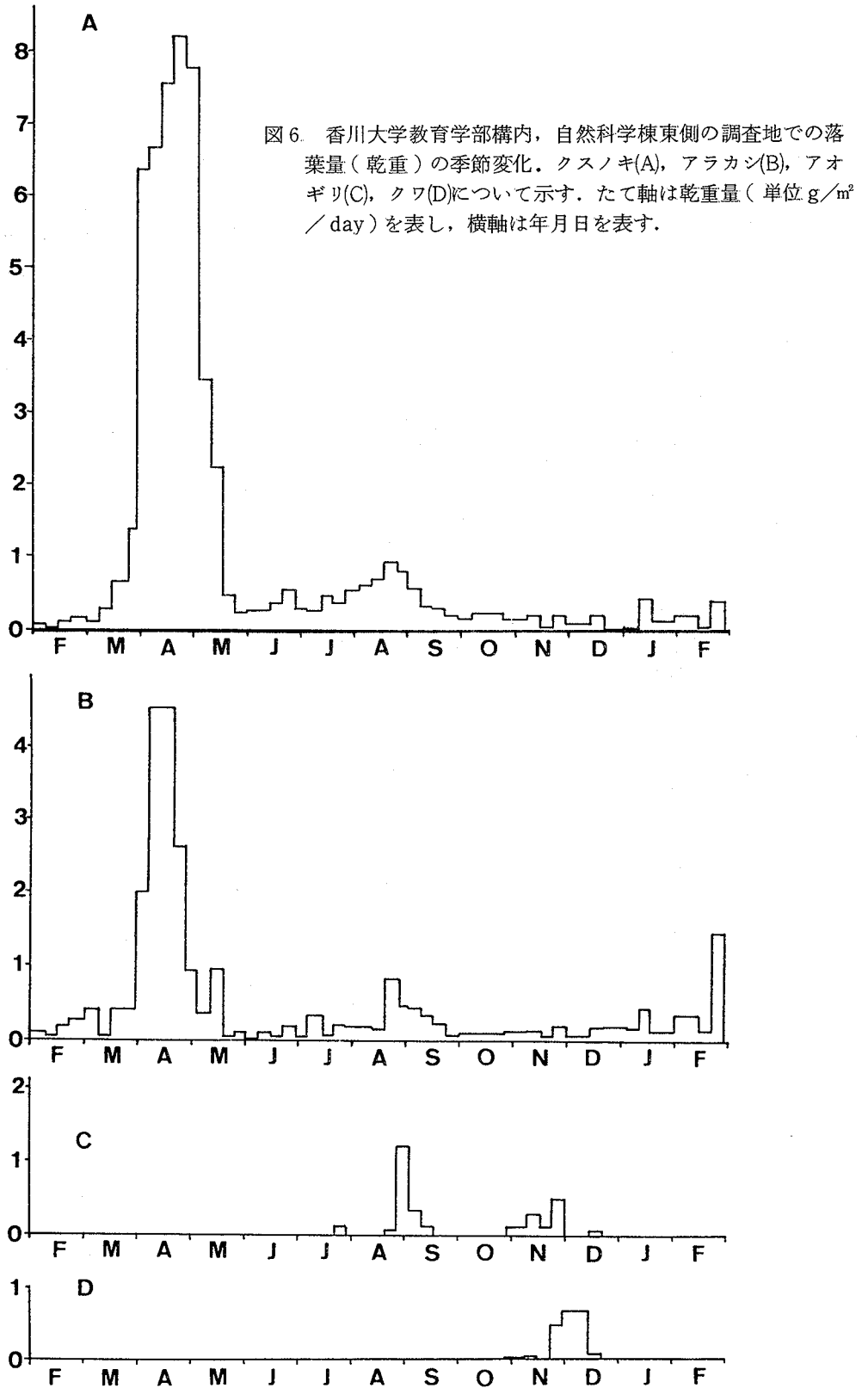


図6. 香川大学教育学部構内, 自然科学棟東側の調査地での落葉量(乾重)の季節変化. クスノキ(A), アラカシ(B), アオギリ(C), クワ(D)について示す. たて軸は乾重量(単位 $g/m^2/day$)を表し, 横軸は年月日を表す.

させる。

夏の落葉はおもに新葉と日当りの良い1年葉で見られる。図6から分かるように、クスノキだけでなくアラカシや落葉広葉樹のアオギリにも夏の落葉のピークが見られる。この原因としては、高松では夏に降水量が少ないためかなり乾燥し、その一方で日当りの良い葉では蒸散がさかんになることによるものと考えられる。日当りの悪い葉や、新しい葉の陰になる古い葉ではそれほど蒸散しないため、夏の落葉はほとんど見られない。

今回の研究で明らかになったような、日当りの良い葉の寿命が短く、日当りの悪い葉の寿命が長いという現象が起こる原因として、新葉展開に要するコストとそれによる同化量の増加とのバランスによるという考え方がある (Saeki & Nomoto, 1958; Chabot & Hicks, 1982; 菊沢, 1986)。日当りの良い葉では葉の寿命が短いとすると落葉がひんぱんに起こり、そのたびに新葉を展開しなければならない。そのため新葉形成のための多くのコストがかかるが、日陰によるストレスがないので光を充分利用して光合成をすることができる。したがって、少々コストが高くなってもそれ以上に同化産物が得られるために、光合成能力の衰えた古い葉を落とし、新葉を展開したほうが有利である。それに対して、日当りの悪い葉では光不足のストレスがあり、仮に新葉を展開しても新葉の持つ光合成能力を十分に発揮できないと考えられる。そのため、コストのかかる新葉展開をたびたび行うよりも葉の生存期間をのばす方が有利であるというのが、その考え方の要点である。

このような問題を考えるためには、さらに落葉にとまらぬ旧葉から新葉への物質転流についても考慮する必要があるものと考えられる。一般に、陽葉は陰葉に比べて葉重が重いことが知られている。そうすると、日当りの良い葉の方が、旧葉から新葉へより多くの物質を転流させることができる。このことは、日当りの良い葉において新葉形成に要するコストを下げることになるものと考えられる。

このような考え方を検証するためには、単に

葉の寿命を追跡調査するだけでなく、葉の光合成能力の光強度条件や葉令による違いを明らかにし、それによって葉の物質収支関係を具体的に詳しく推定する必要があるものと考えられる。そこでは、葉の年令と葉のおかれた光強度条件の違いにとまらぬ純光合成量の違いや、新葉の展開に要するコストのみならず、落葉期の旧葉から新葉への物質転流量なども明らかにする必要がある、いずれも今後の課題として残されている。

摘 要

1986年2月から1987年2月まで、香川大学教育学部構内のクスノキを用いて、光環境と葉の寿命との関係を調べた。得られた結果は次の通りである。

1. 個々の葉の追跡調査によって、日当りの良い場所の葉は2年目の4月下旬までには全ての葉が落ちてしまうが、日当りの悪い場所の葉は2年目の4月下旬でも新葉展開時の4分の1の葉は残っており、日かげの葉の方が寿命が長いことが明らかになった。

2. 新葉と旧葉の割合は、個体によってある程度の違いはあるものの、南側の日当りの良い方は新葉の割合が高く、北側の日当りの悪い方は新葉の割合が比較的低かった。

3. 落葉量の季節変化は、4月の落葉期と8月にピークが見られたが、4月に落ちる量の方が圧倒的に多かった。

文 献

- Chabot, B. F. and D. J. Hicks. 1982. The ecology of leaf life spans. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 13; 229-259.
- 菊沢喜八郎. 1986. 葉の生存戦略—森林樹木を中心として. *日本生態学会誌* 36; 189-203.
- 宮地謙一・田川日出夫. 1973. シナノキ (*Tilia japonica* Simonkai) の葉の生命表. *えびの高原野外生物実験室研究業績* 1; 98-108.
- 宮地謙一, W. S. Silva and P. T. Alvim. 1986. ブラジル国熱帯雨林気候下でのカカオ (*Theo-*

- broma cacao* L.)の葉の寿命と生産力. I, 野外条件下における葉の寿命と光合成能. 第33回日本生態学会大会講演要旨集. 日本生態学会. 京都.
- Saeki, T. and N. Nomoto. 1958. On the seasonal change of photosynthetic activity of some deciduous and ever-green broad leaf trees. *Bot. Mag.* Tokyo 71; 841-842.
- 齊藤秀樹・四手井綱英. 1968. カレンボクの小型林分の葉令に関する2, 3の考察. 日生態誌 18; 230-234.