

イチイシュートの二列互生はいつ形成されるのか？

岩崎千鶴, 飯島健史, 西野実樹, 城田徹央, 岡野哲郎

信州大学農学部

When dose the shaded shoot change from spirally phyllotaxis into distichous one within *Taxus cuspidate* crown ?

Chizuru Iwasaki, Takeshi Iijima, Miki Nishino,
Tetsuoh SHIROTA & Tetsuo OKANO

Faculty of Agriculture, Shinshu University

要旨: 被圧されたイチイのシュートでは、葉の配置をらせん状の互生から二列互生に変化させる。この針葉のレイアウトの変化には、葉面積あたりのシュート投影面積の向上を通じて受光効率を向上させる。しかしながら発生時のイチイの針葉はらせん状に配置されている。本研究では、らせん状に配置されたイチイの針葉がどのように二列互生に変化するのか、シュートの受光効率：EI（シュート投影面積／シュート重量）、葉の重複性：R（シュート投影面積／葉面積）、シュート比葉面積：SLA（葉面積／シュート重量）の値を追跡した。その結果、いずれも樹冠上部より樹冠下部で大きな値を示した。また受光効率のピークを持つ変化を飽和型のRと漸減型のSLAの変化から解釈することが可能であった。樹冠上部と樹冠下部を比較した場合、Rについて初期値は同じだが飽和する値と時期が異なり、SLAについて初期値が異なり漸減するパターンはほぼ同じであった。

キーワード：イチイ, 二列互生, 当年枝の可塑性, 葉の重複性, 受光効率

Keywords: *Taxus cuspidate* Sieb. et Zucc., distichous phyllotaxis, shoot plasticity, self-shading within shoot, Intercept efficiency of light

1. はじめに

一般に針葉樹の下部に着生する葉は自己被陰により弱光下に置かれるため、受光効率を高めるためにしばしばシュートや葉のデザインを変える。この変化は受光効率を向上させていると考えられる(Sprugel *et al.* 1996)。シュートの受光効率は、葉の受光効率と葉のレイアウトに分けられる(Sprugel *et al.* 1996, Ishii *et al.* 2007)。葉の受光効率は葉の重さ当たりの面積である SLA やその逆数である LMA によって表現される。一方で葉のレイアウトはシュートの葉面積あたりのシュートの投影面積：R で表現される。この値は STAR[0°] (Oker-Blom and Smolander 1988) に等しい。針葉樹 12 種を対象にした調査では、R の最大値は葉面積指数：LAI については林分の生産性と相関を示

しており、シュート形態が針葉のパッキング能力と二酸化炭素固定能力に対して積算的に寄与していることが示唆されている(Leverenz and Hinckley 1990)。すなわちシュートの生産性を論じるうえで、そのシュートや葉の形態的特性は葉の生産性と同等に重要であるといえる(Niinemets 2007)。

林冠内または樹冠内において SLA や R の値はその光環境に対して敏感に反応することから、光の有効利用に関与していると考えられている。すなわちより光資源の乏しい樹冠下部では SLA を大きくしたり、R を大きくしたりすることによって、全体の受光効率を高めている (Leverenz and Hinckley 1990, Cescatti and Zorer 2003, Ishii *et al.* 2007)。SLA の可塑性については葉身の形態形成が関与



図-1 イチイのシュート形態

A: 立体的な樹冠上部の1年生シュート, B: 平面的な樹冠下部の1年生シュート, C: 開葉したばかりの樹冠下部の当年生シュート. 当年生シュートはらせん葉序を示しているが, 奥の1年生シュートの葉序は二列互生となっているため, シュート全体が平面的な形態を示す。

しているが, R の可塑性については葉の配置そのものが関与する。しかしながら発生学的な観点からは, 葉がもともと水平的に配置されているわけではない。一般に上向きに成長する枝において葉はらせん状に配置されるが, 水平方向に成長する枝においては元々らせん状に配置された葉でも水平面に並ぶように二列状に葉柄やシュートの軸がねじ曲がる(甲山 1995, Hatta *et al.*1999, 福原 2015)。

SLA や R について樹冠内光環境との関係から, その可塑性を適応的意義と関連付けて論じた例は数多い。しかしながら, このようなシュートの形成過程について議論されたことはほとんどない。甲山(1995)らが示すように, 葉が水平に配置されるシュートであっても, もともとはらせん状に葉がレイアウトされているはずである。これらがどのように水平にレイアウトされていくのか, 言い換えると R はどのように低い値から高い値へと変化するのか, またそれはいつ頃決まるのか, 樹冠の位置によって同調性があるのか, それとも時間のずれが生じるのかという疑問には現在のところ答えることができない。そこで本研究では, イチイ(*Taxus cuspidate* Sieb. et Zucc.)を観察対象として R の変化を追跡し, 時間による R の変化量の大きさ, 樹冠に位置による R の変化パターンの違い, 樹冠位置による最終的な R の決定時期の違いを明らかにすることを目的とした。

2. 供試個体と方法

イチイは常緑の高木でありよく分岐する。葉は線形から線上被針型で, らせん状に互生, まれに十字対生し, ときに側枝では葉基がねじれ, 左右に並ぶようになる(佐竹 1989)。実際に観察したところ, 1年生シュートでは葉基のねじれによるシュートの平面性の形成は樹冠の上部よりも下部で顕著であり(図-1AB), また開葉したばかりの樹冠下部の当年生シュートではらせん状に葉が配置されていることから(図-1C), 佐竹(1989)が指摘するように, 後生的に葉のねじれによって平面性が形成されていくと考えられる。

供試個体を信州大学農学部伊那キャンパス駐輪場東側に位置するイチイ並木から得た(図-2)。これらのイチイ



図-2 供試個体

樹冠下部のシュートは樹冠の上部からだけでなく側方の自転車置き場の屋根からも被圧されている。

の樹冠上部と樹冠下部のシュートを約 4 週間、追跡サンプリングしながら、その形態を調査した。シュートサンプルはイチイ並木の 3 個体から採取した。これらの樹高と胸高直径は、3.3m と 5.8cm, 3.9m と 5.8cm および 4.3m と 4.9cm であった。測定日は 2015 年 5 月 1 日, 同 13 日, 同 20 日, 同 27 日である。樹冠上部(3m 以上), 樹冠下部(0.8~1.2m)ともに当年生シュートをそれぞれ 12 個ずつ 1 回分としてランダムに採取した。

採取したサンプルについてシュート長: L , シュートの投影面積: As を計測した後, 軸から葉を外して葉面積: AI を計測した。イチイの葉軸は葉緑素を含むため AI に含めて評価した。 As および AI の計測には CCD 方式のスキヤナー(GT-X820, EPSON)と LED ライトボックス(LED ビューアプロ HR-2, 富士フィルム株式会社)を用いた(大山ら 2015)。また針葉数: N も同時に測定した。その後, ドライオープンを用いて 65°C の条件で 48 時間乾燥させたのち, シュート重量: Ws を計測した。 As, AI および N の計測には画像解析ソフト LIA32 (ver0.378, 山本 2008)を用いた。

これらの 5 つの基本データを使用してシュート長あたりの投影面積($=As/L$), シュート長あたりの葉面積(AI/L), シュート長あたりのシュート重量($=Ws/L$)およびシュート長あたり針葉数(N/L)を算出した。さらに葉の重複性: $R(=As/AI)$, 比葉面積: $SLA(=AI/Ws)$, 受光効率: $EI(=As/Ws)$ を算出した。これらの値について測定日と葉の着生位置を要因とする二要因分散分析および多重比較を行った。全ての統計解析は解析ソフト STATISTICA ver.10.0(statsoft)によって行った。

3. 結果

図-3 に計測データおよびシュート長で基準化した計測データを示した。計測データに関する分散分析の結果から, 投影面積を除くすべての項目で樹冠位置と交互作用の影響が検出された(表-1)。多くの項目について樹冠上部で大きな値を示しており, また 5 月 20 日の樹冠下部のシュートが小型であったために交互作用が顕著になってしまったものと考えられた。そこでシュート長によって基準化したところ, シュート長あたりの投影面積は飽和型の増加傾向にあり, また樹冠位置の影響はなかったが交互作用が検出された(表-1)。この交互作用は観測終了時の 5 月 27 日において樹冠上部と下部で差が検出されたことによる(図-3, 表-1)。シュート長あたりの葉面積は増加傾向にあり, 樹冠上部が下部よりも大きかった(図-3, 表-1)。シュート長あたりのシュート重量は増加傾向にあり, 樹

冠上部が下部より大きく(表-1), また観測初期のみ有意差が検出されていないことから(図-3), 交互作用が検出された(表-1)。一方でシュート長あたりの針葉数は減少傾向にあり, 樹冠上部が下部よりも大きかった(図-3, 表-1)。

図-4 に受光効率とその構成要因の推移を, 表-1 にその分散分析表を示した。分散分析の結果, 葉の重複性: R , シュートの比葉面積: SLA および受光効率: EI はいずれも計測日, 樹冠位置, 交互作用が有意となり, 樹冠上部よりも下部で大きな値を示すこと, 不均質な挙動を示すことが明らかとなった。まず葉の重複性: R は樹冠上部, 下部ともに飽和型の増加を示した。両者は観測開始当初, いずれも約 0.25 と同じ値を示したが, 観測終了時の R の値は樹冠上部で 0.49, 樹冠下部で 0.63 と異なっていた。また樹冠上部では 5 月 13 日に最大値に達したのに対し, 樹冠下部では 1 週間遅れた 5 月 20 日に最大値に達した。

次にシュートの比葉面積: SLA は樹冠の位置に関わらず漸減した。また観測開始当初から樹冠上部より樹冠下部で大きく, 5 月 13 日を除いて, 観測終了まで樹冠位置による差が検出された。最後に受光効率: EI はピークを持つ変化を示した。観測開始時の値は樹冠上下で異なっていなかったが, 観測終了時には樹冠下部のほうが樹冠上部の約 2 倍の値を示した。またピークの時期は樹冠の位置によって異なっており, 樹冠上部では 5 月 13 日, 樹冠下部では 5 月 20 日と葉の重複性: R が飽和した日と一致していた。

4. 考察

(1) 葉の重複性: R の変化パターン

多くの針葉樹では樹冠上部よりも樹冠下部のシュートの方が平面的に葉を配置する(Niinements and Kull 1995, Sprugel *et al.* 1996, Ishii *et al.* 2007)。観測終了時のイチイのシュートの R の値は樹冠上部で 0.49, 樹冠下部で 0.63 であり, その差は 0.14 であった(図-4)。すなわち従来の報告と同様に本研究でも樹冠上部よりも樹冠下部において相対的に効率的な光の捕捉を実現する葉の配置を行っているといえる。今回のサンプルが比較的明るい場所で生育していた事実を考慮すると, より暗い場所で生育するイチイの R の値はより高くなる可能性がある。

一方, 時間軸上での変化をみると, 樹冠上部では 0.25 から 0.49 へと 0.24 の増加, 樹冠下部では 0.25 から 0.63 へと 0.38 の増加が認められた。すなわち観測開始時には樹冠の上下で違いがなかったものが, 最終的には約 1.58 倍の違いに達している。なお, Leverenz and Hinckley

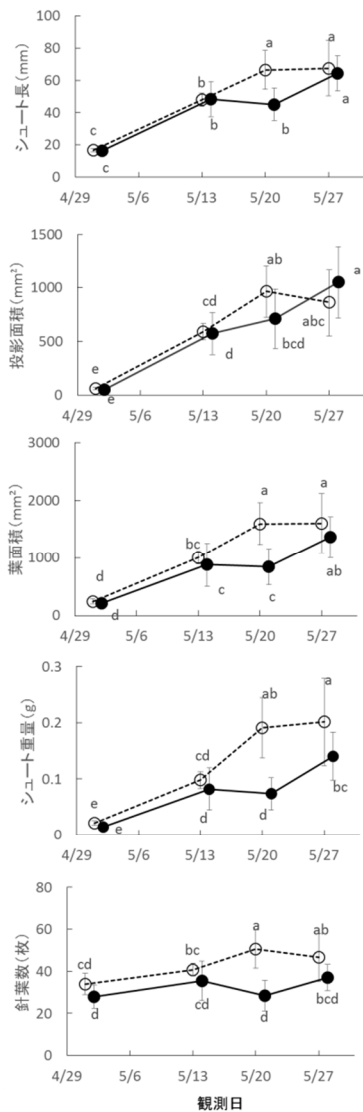


図-3 シュートサイズおよびシュート長により基準化されたシュートサイズの推移

白丸 (○) および黒丸 (●) はそれぞれ樹冠上部および樹冠下部を示す。同じアルファベットが付された値は有意に異なる (Tukey の方法による多重比較, 5%水準)。

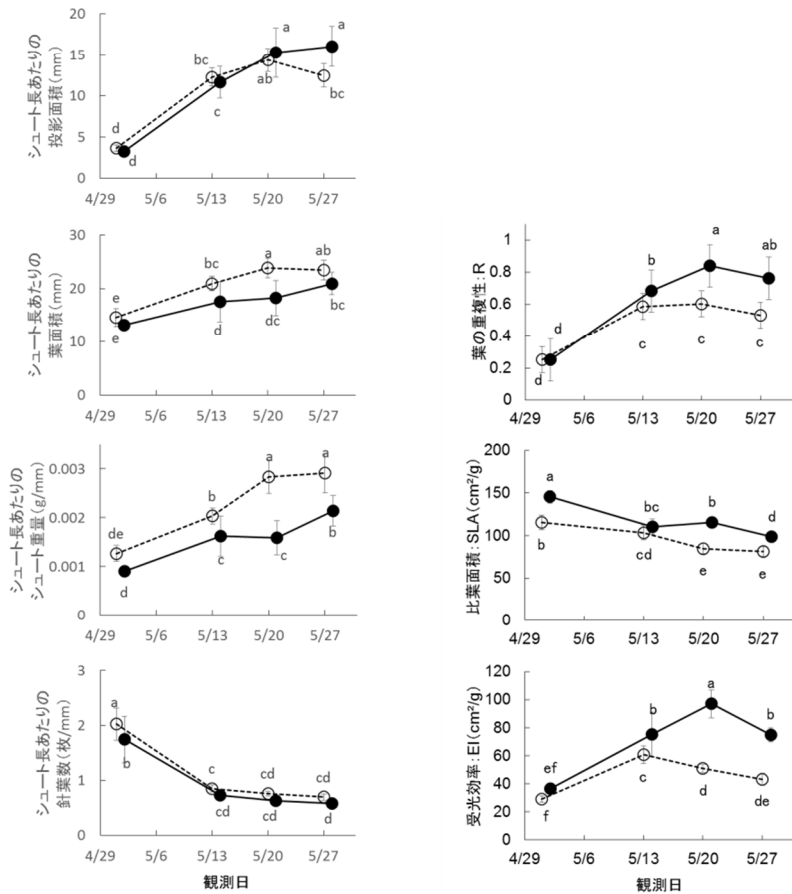


図-4 受光効率とその構成要因の推移

白丸 (○) および黒丸 (●) はそれぞれ樹冠上部および樹冠下部を示す。同じアルファベットが付された値は有意に異なる (Tukey の方法による多重比較, 5%水準)。

表-1 シュート特性値の分散分析

変数	記号	測定日		位置		測定日 × 位置	
		F-値	p-値	F-値	p-値	F-値	p-値
シュート長	L	108.20	<0.001	9.30	<0.001	6.20	<0.001
投影面積	As	78.38	<0.001	0.26	0.615	4.04	0.010
葉面積	Al	71.33	<0.001	20.29	<0.001	6.33	<0.001
シュート重量	Ws	62.15	<0.001	36.70	<0.001	9.39	<0.001
針葉数	N	93.39	<0.001	48.74	<0.001	6.34	<0.001
シュート長あたりの投影面積	As/L	219.70	<0.001	5.88	0.017	7.32	<0.001
シュート長あたりの葉面積	Al/L	63.34	<0.001	48.61	<0.001	3.71	0.014
シュート長あたりのシュート重量	Ws/L	102.56	<0.001	129.02	<0.001	11.02	<0.001
シュート長あたりの針葉数	N/L	238.10	<0.001	18.29	<0.001	1.07	0.365
葉の重複性	R (As/Al)	270.02	<0.001	120.34	<0.001	20.05	<0.001
シュートの比葉面積	SLA (Al/WI)	122.07	<0.001	178.24	<0.001	14.73	<0.001
受光効率	EI (As/WI)	82.91	<0.001	188.38	<0.001	18.09	<0.001

(1990)は12種の針葉樹のRの最大値(陰樹冠のシュートのR)を樹種間で比較し、*Pinus contorta*の0.50から*Sequoia sempervirens*の0.98まで大きく変動していることを報告した。今回、イチイの樹冠下部で見出された観測期間におけるRの変化量(0.38)は、この樹種間差(0.48)に近いものであり無視できない。

Rの変化は飽和型であり、多重比較に基づけば、樹冠上部では5月13日に、樹冠下部では5月20日に一定の値に達していた。それぞれの初期値が同じであり、樹冠上部の飽和値が低かったことによって、樹冠上部の飽和時期がより早かったのではないかと考えられる。言い換えると、樹冠下部では、より最適なRの値を実現するために、より長い時間をかけているといえる。

(2)比葉面積：SLAの変化パターン

SLAはRと異なり、観測初期から樹冠上部より下部で大きく、両者ともに緩やかに減少しながら観測終了時においても樹冠上部より下部で大きな値を示した。SLAが樹冠上部より樹冠下部で高いこと、あるいはその逆数であるLMRが樹冠上部より下部で小さいことが多くの針葉樹で報告されている(Tadaki 1970, 田中ら 1994, 城田ら 1995, Sprugel *et al.* 1996, Cescatti and Zorer 2003, Ishii *et al.* 2007)。イチイについても同様に暗い光環境において針葉レベルの受光効率を高めていると考えられる。

一方でSLAの低下は針葉の形態形成過程およびシュート軸の肥大成長の影響を受けていると考えられる。一般に葉の形態形成過程において、最初、細胞分裂と細胞の伸長が完結し、その後、細胞壁の厚化、クチクラ層の発達、葉内組織の形成、細胞間隙の形成が行われ、同時に維管束系の発達が進行する(Kozlowski 1971)。本研究の過程では、シュート長あたりの葉面積が増加傾向にあることから針葉の細胞の伸長過程も含んでいることが考えられるが、観察時に当初柔らかな針葉が次第に硬化する過程が見て取れたことから面積が確定した後の変化も重要であると考えられる。特に細胞壁の厚化や維管束系の発達は面積当たりの重量増加に寄与する。このようなSLAの低下はカラマツなど他の針葉樹でも観察されており(荒木 1971)、針葉内部の組織的な発達に伴う一般的現象と考えられる。さらに本研究のSLAは針葉単体ではなくシュートの軸を含むため、その肥大成長の影響を受ける。時間の経過に伴うシュートレベルのSLAの漸減に対する軸の重量増加の影響も考量しなくてはならない。

(3)受光効率の変化パターン

受光効率はRとSLAの積である。最終段階では受光効率の構成要因であるRとSLAの両値は観測開始時から樹冠下部が樹冠上部を上回っており(図4)、その結果、樹冠

下部の受光効率が高まったと考えられる。Sprugel *et al.*(1996)は*Abies amabilis*の、Cescatti and Zorer (2003)は*Abies alba*の、Ishii *et al.*(2007)は*Picea glehnii*と*P. jezoensis*のシュートの受光効率が暗いところで高くなることを指摘した。また先述したように、多くの針葉樹でRやSLAは樹冠上部よりも樹冠下部で高い値を示すことから、受光効率が樹冠下部で高いという現象は針葉樹種に普遍的なものであると考えられる。したがって、本研究で認められたイチイのシュートの受光効率の樹冠位置による違いも、従来の研究結果を支持するものであるといえる。

次に受光効率の時間変化をRおよびSLAのそれと比較検討する。Rが飽和的に増加し、SLAが漸的に減少しているため、これらの積である受光効率は小さなピークを持つ曲線となる。そのピークの時期については、樹冠の上部の方が早かったが、これはSLAが単純減少曲線であることを考慮すると、Rの飽和する時期が樹冠上部で1週間早かったことを反映していると考えられる。

(4)樹冠位置によって変化パターンが異なる利点

受光効率のピークを持つ変化を飽和型のRと漸減型のSLAの変化から解釈することが可能であった。樹冠上部と樹冠下部を比較した場合、Rについて初期値は同じだが飽和する値と時期が異なり、SLAについて初期値が異なり漸減するパターンはほぼ同じであった。仮に葉の重複性：Rの変化が樹冠位置によって異なるのであれば、樹冠下部は速やかに暗い環境に適応していると評価できるかもしれない。しかしながら、その場合には別の問題も生じるだろう。すなわち樹冠下部におかれたシュートにとって、どの程度の光環境におかれるのかを事前に、あるいは極めて迅速に認識する必要が求められる。樹冠下部の光環境は、より上部のシュートの積算量およびその形態によって決定される。したがって、本研究で観察された樹冠上部のシュート形態が決定された後に樹冠下部のシュートの形態が決定されるという時間的遅れは、フィードバックプロセスを通じた最適化の結果として解釈できる可能性がある。この点は、今後、下部シュート形成過程における被陰など操作実験によって検証可能である。

謝辞

平成27年度信州大学農学部森林科学科3年生 Cheung Kwai On および齋藤智寛の両氏にはフィールド調査ならびに室内計測において多大なご協力をいただいた。また平成27年度信州大学農学部造林学研究室卒業生の皆さまには卒業論文に取り組み傍ら本研究の遂行にあたりご指導、ご支援をいただいた。ここに記して厚く御礼申し上げます。

げる次第である。なお本研究の一部は科学研究費助成事業（研究課題番号：26304026 ならびに 15K14752）によって行われた。

【引用文献】

1. 荒木真之(1971) 林木の葉の SLA に関する研究(I) カラマツの葉の SLA と季節・密度・施肥の影響. 日本林学会誌 53:359-367.
2. Cescatti, A. and Zorer, R. (2003) Structural acclimation and radiation regime of silver fir (*Abies alba* Mill.) shoots along a light gradient. *Plant Cell Environ.* 26:429-442.
3. 福原達人(2015) 葉の空間配置, 植物形態学, https://ww1.fukuoka-edu.ac.jp/~fukuhara/keitai/ha_kukan_haichi.html (閲覧日:2016年3月10日)
4. Hatta, H., Honda, H., Fisher, J.B. (1999) Branching principles governing the architecture of *Cornus kousa* (Cornaceae). *Ann.Bot.* 84:183-193.
5. Ishii,H., Kitaoka,S., Fujisaki,T., Maruyama,Y., Koike,T. (2007) Plasticity of shoot and needle morphology and photosynthesis of two *Picea* species with different site preferences in northern Japan. *Tree Physiol.* 27:1595-1605.
6. 甲山隆司(1995) 樹形はどのようにしてできあがるのか. 週刊朝日百科・植物の世界. 7:126-128.
7. Kozłowski,T.T.(1971) Leaf growth and development. In *Growth and Development of Trees, Volume I* . Academic Press, New York. pp.164-206.
8. Leverenz,J.W. and Hinckley,T.M. (1990) Shoot structure, leaf area index and productivity of evergreen conifer stands. *Tree Physiol.* 6:135-149
9. Niinemets, U. (2007) Photosynthesis and resource distribution through plant canopies. *Plant Cell Environ.* 30:1052-1071.
10. Niinemets,Ü. and Kull,O. (1995) Effects of light availability and tree size on the architecture of assimilative surface in the canopy of *Picea abies*: variation in shoot structure. *Tree Physiol.* 15: 791-798.
11. 大山可將, 城田徹央, 安江恒, 岡野哲郎(2015) 枝の表面積計測を目的としたスキャナーと LED ライトボックスを用いた小型円筒体の表面積測定の正確性の検討. 信州大学農学部 AFC 報告 13:53-58.
12. Oker-Blom P, Smolander H (1988) The ratio of shoot silhouette area to total needle area in Scots pine. *For. Sci.* 34:894-906.
13. 佐竹義輔(1989) イチイ科. 佐竹義輔(編)日本の野生植物, 木本 I . 平凡社. 東京. p.24.
14. 城田徹央, 玉泉幸一郎, 齋藤明 (1995) スギ林分の葉面積推定に関する基礎的研究:シュート長あたりの針葉面積に及ぼす樹冠内光環境の影響. 九州大学演習林報告. 72:63-71.
15. Sprugel, D.G., Brooks, J.R., Hinckley, T.M. (1996) Effects of light on shoot geometry and needle morphology in *Abies amabilis*. *Tree Physiol.* 16: 91-98.
16. Tadaki,Y.(1970) Studies on the production structure of forest (XVII) : Vertical change of specific leaf area in forest canopy. *Jpn.J.For.Sci.* 52:263-268.
17. 田中格, 松本陽介, 重永英年, 上村章(1994) 複層林下木ヒノキの当年生葉における比葉面積, 光合成能力, およびクロロフィル a・b 比. 森林立地学会誌 36:22-30.
18. 山本一清(2008) LIA32, <http://www.agr.nagoya-u.ac.jp/~shinkan/LIA32/>(閲覧日:2016年3月10日)
(原稿受付 2016. 3. 15)