

都市林におけるシュロとトウシュロの異常繁殖

V. 林床実生個体群の生長過程と死亡要因

萩原 信介*

Rapid Multiplication of *Trachycarpus fortunei* and *T. wagnerianus* in Urban Forest

V. Analysis of Production Processes and Mortality of Seedlings Grown in the mixed Pine Forest.

Shinsuke Hagiwara*

前報(萩原, 1980 a, b)で筆者はシュロ実生の耐陰性について一定の成果を得た。しかしながらこれらの結果から、個体の光補償点については、野外の観察とはかなりのへだたりがあった。また生存率についても自然環境には適用できないいくつかの点が残った。その一つは、前回の実験が年間を通して照度が一定に保たれていることであり、林床の変動的な照度条件とは大きく異っており、これに伴う気温変化、また sun-fleck の影響等が、特に落葉樹を混生した林床下においては大きな差違となって存在すると考えられる。生存率に関しては、光条件の他に病虫害、落葉・落枝の堆積による物理的な死、A₀層の厚さ、A層の粗密などの不均一性から来る発芽率の低下・遅延、発芽時の乾燥死等が予想される。

今回は自然条件下においての光・温度環境の季節変化のもとにシュロの生長過程・乾物生産・死亡要因を明らかにするために以下の実験を行った。

材料および方法

1980年6月から1982年12月にわたって自然教育園内の70~80年生のマツを優占する二次林で行った。

第1層は12~17 mでクロマツ、アカマツが60%、第2層は7~11 mでシイ・イイギリ・エノキ・ケヤキ・シロダモ・ヤマグワ・イロハカエデ・ウワミズザクラ・エゴノキなどが80%、低木層は1.0~3.5 mで、アオキが90%を示め、シイ・ネズミモチなどがわずかに混生する、林床にはシュロ・アオキ・シイ・シロダモの実生・ビナンカズラ・ジャノヒゲなどが散在し被度は1%以下と少ない。林床から高木層にかけてナツツタ・クズが見られる。春にはクロマツ・イロハカエデ・キハダ・イイギリなどの芽生えも一時的に多数見られるが夏までにすべて消えてしまう。

L層は厚く3~7 cm、F層は1~4 cm、H層は0~1 cmであり、マツの未分解葉が年間を通じて大半を示める。A₀層全体としては6~12 cmであるが堆積の厚さは不均一である。A₁層は15~25 cmと深く団粒構造がよく発達し、A₂層に漸変し、年間を通して適潤である。動物の攪乱や樹木の腐根などで、不均一に空隙ができています。

* 国立科学博物館付属自然教育園, Institute for Nature Study, National Science Museum

材料として用いたシュロの果実は、自然教育園周辺の三ヶ所の雌株より 1979 年 12 月に採取し、1980 年 4 月下旬に未熟な種子を除き、約 1000 粒の種子を上記の林床、約 5 m×7 m の調査地にランダムに散布した。

6 月以降、第 1 葉が認められた個体数をカウントした。死亡個体の確認は、発芽が終り、幼根及び子葉鞘が出た発育段階に達した個体以上に生長した実生についてのみ行った。

乾物重の測定は、毎月、約 20 個体以上をランダムに掘り取り、展開葉、未展開葉、葉柄、子葉鞘、根、胚軸、種子の各部に分け 90°C で乾燥し測定した。葉面積は葉身を複写し、後に測定した。1982 年は年 4 回行い、40 個体以上について測定した。

林内の照度は 1980 年から 1981 年にわたり毎月快晴の日を選んで、照度計 (L.M.T., 旭光通商) で測定した。春—夏は 9 時から 17 時、秋—冬は 9 時から 15 時までの毎時とし、散光部分と陽斑部をそれぞれ 20 点以上測定し、散光については水平照度、陽斑部については水平照度と太陽高度に対して垂直照度の平均としそれぞれの時間の平均値と 1 日の平均値を求めた。毎時の測定時間は約 5 分間以内とし、全天照度は林内照度の測定の前後に行った。散光部分の測定値の中で、平均値の 3 倍の値をもつものは sunfleck と認め散光部の測定値からはずし、陽斑部の測定値に加えた。

sunflecks の調査面積に対する面積比を毎時 5 分間にわたって目算し、調査時間内の平均被度を求めた。これらの照度の測定に関しては玉井・四手井 (1972b, 1974), TAMAI (1975), 川那部他 (1977) を参考にして行った。

気温については、自然教育園のマツ林下、芝地に設置された百葉箱の測定値から月平均値、最高、最低気温を読み取った値 (菅原、未発表) を用いた。林床 0 cm の最低気温、A₀ 層内の温度については 1981 年秋からの測定値も参考にした。

地温は芝地の -5 cm, -10 cm の最低値を、自然教育園未発表資料から読みとった。

結果および考察

林内照度、気温の季節変化

林内照度の月別変化を示す前に、Fig. 1 に 1 月、5 月、7 月、10 月の快晴日と曇天日の 11 時から 12 時の測定例が示してある。調査地内 5 m×7 m をランダムに 100 回測定した値の相対値を 0.2% ごとの頻度分布図で示してある。

晴天日では、7 月と 10 月は 0.1% 以下に集中し極端な L 型分布を示す。1 月では最低値が 5% 台となり正規分布に近づき、sunflecks の割合も高くなる。5 月は両者の中間の型となるが sunflecks の割合は 1 月とあまり変わらない。

一方曇天日では、1 月と 5 月はほぼ正規分布を示し分布幅も狭くなり、7 月と 10 月では分布幅は狭いがやや L 型に近い正規分布となる。曇天日では相対照度の中央値は、快晴日の 2~3 倍高い値となるが、全天照度が示すように実測値はやや低くなる。また、実測値の平均値の両者の比較では快晴日のはるかに高い値を示すことは注目される。

測定回数の少ない平均値では、中央値付近の値が得られる可能性が極めて高く、曇天時は適当であるが、晴天時には不正確であるばかりでなく、より低い値を測定していることになる。この危険を避けるために曇天時のみに測定すると相対照度は高くなるが、実測値では低くなり、実際の植物の光環境を正確には示すことができない。

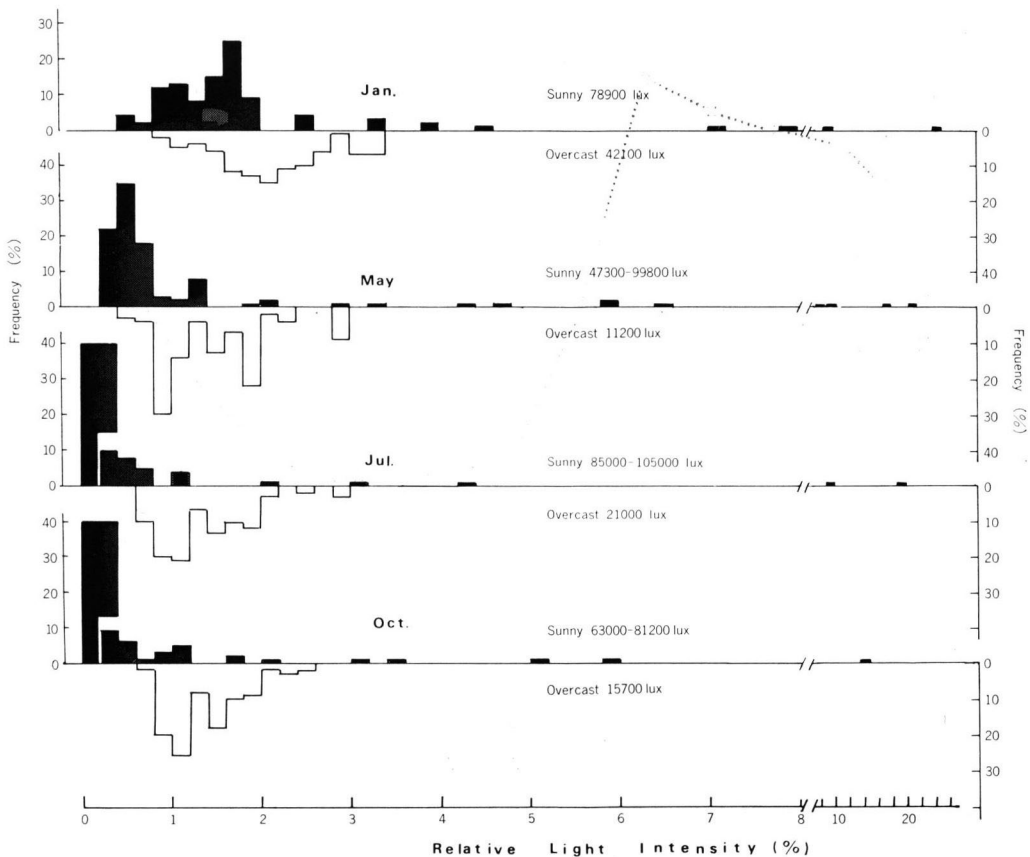


Fig. 1. The frequency distribution of relative light intensity in the mixed pine forest. Upper values show the frequency in sunny day and lower ones show that in cloudy day. The measurements are taken at more than one hundred points from 11a.m. to 12a.m.

このような事実から、Fig. 2 の林内照度の月別変化には、晴天日の非陽斑部と陽斑部を分け、さらに陽斑部面積の林床面積に対する被度を示した。

照度の季節変化を見ると、平均値では4月～5月上旬が最も高く2.3%を示すが、落葉樹・常緑樹とも開葉の終る6月までに急激に低下し7月、8月には0.2%と最低値を示す。落葉樹の落葉が始まる10月より上昇を始め、マツの落葉が終る12月には1.2%まで上る。その後は太陽高度の影響で散光が増加しつつ、相対照度は4月まで上昇をつづけることがわかった。

この結果を被陰格子実験(萩原, 1980a, b)と比較すると、相対照度0.1～0.3%付近に最少受光量(個体光補償点)の理論値があったことを正しいと考えれば、生育期の6月から9月までの光環境は、当初予想されたように生育不可能ということになる。全くの曇天日には2%付近まで相対値は上昇するが、実測値では100 lux程度で大きな差はない。

Sunflecksの被度は夏季にわずか3%強であるが、sunflecksの平均照度は最低値を示す9月でも2.4%となり夏季の生育が主にこのsunflecksによると考えざるを得ない。今仮にsunflecksが9時から17時までの間に一様に分布を移動したとすると1個体当たりわずか15分程度の受光しかできないことになる。

しかしここで問題となるのはsunflecksが太陽の動きにつれて移動する点である。小さなsunflecksで

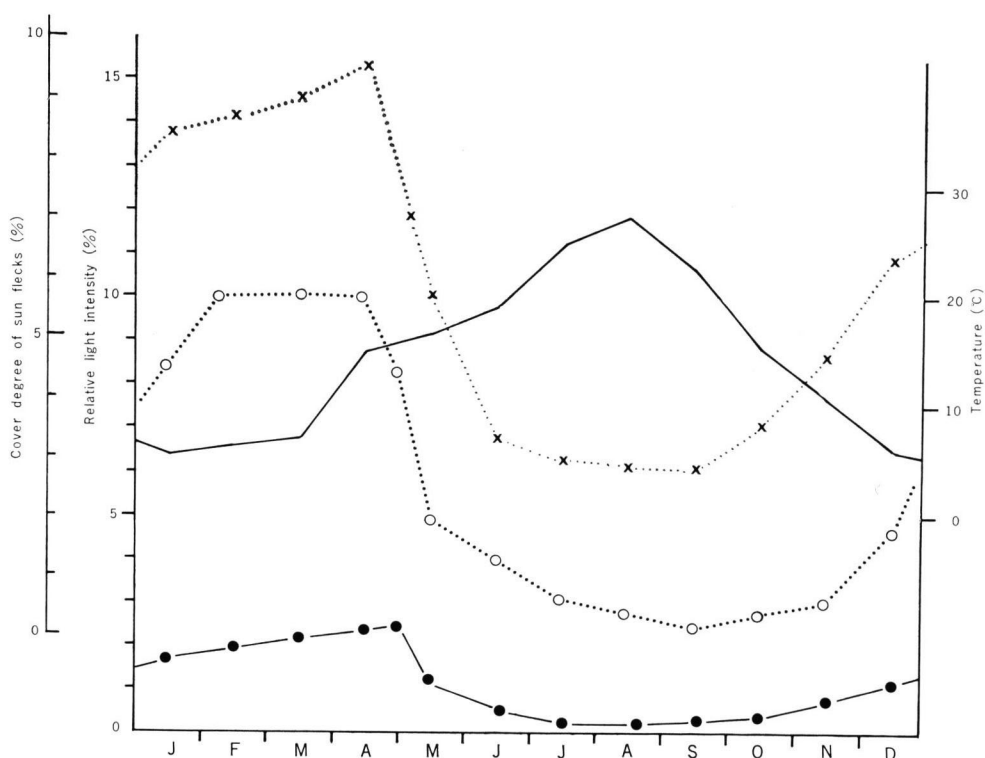


Fig. 2. Seasonal changes of light and temperature regimes in the mixed pine forest. Filled circles, mean total light; open circles, mean light of sunfleck; crosses, cover degree of sunflecks. Solid line shows monthly mean temperatures.

は1分足すの照射が15回あることになり、大きなものでも2~3分程度である。また強風日では1秒以下の照射も絶えず繰返される。

このような短時間の sunflecks の照射の繰返しの効果については多数の報告がある。HUXLEY (1969) はいくつかの作物で、連続照射、86秒、16秒、2.2秒の間欠照射によっても最終収量には大きな差のないことを報告している。また最近では GROSS (1982) が生理学的な基礎を考慮し、生態的に使う model を作って野外での検討をしているが、このような研究方向と玉井・四手井 (1972a, b) や TAMAI (1975) のように、林内照度のより詳細で解析的な測定が必要であろう。

この sunflecks の効果に関する論議もシュロのすべての個体が一律に sunflecks の恩恵を受けた場合のことであり、現実にはこのシーズンに中にほとんど sunflecks には関係なかった個体も多数あったにちがいない。しかし後に示す生存曲線からは、多数の個体が照度不足で枯死したという事実は認められない。

ここで注目されるのが生長期以外の光環境である。Fig. 2にもどり3月、4月は平均照度も2%以上になり、生長に必要な光量は十分にあると考えられる。sunflecks の平均照度も10%と高くなり、面積比も強い南風の日では15%以上になり、無風の測定日の平均値でも8%~9%と高くなり生育条件はさらによくなったと考えられるが、果して気温は10°C前後であり、また高いといってもわずか2%の相対照度では葉温の上昇はあまり期待できないが、すくなくともマイナス生長がないことは、被陰格子の結果から推測できる。この問題は後に述べる乾物生産の項で再び触れるので省略するが、少くとも、伸長生長については林

内の個体は 12 月上旬から 3 月下旬までの間は全く認められず 6 月から 9 月の平均気温 20°C 以上の期間に集中していることがわかっている(萩原, 未発表)。

生存率と死亡要因

Fig. 3 に調査期間の各月の生存個体の割合が示してある。調査は 1980 年 7 月より行ったが、図では 9 月の調査時点で、第 1 葉を出した個体数が最大に達したため仮にこの値を 100% とした。これはシュロの発芽は 6 月から 7 月にかけてピークがあるが発芽は一斉でないため、その後も個体数が増加するためである(萩原, 1977)。

9 月の時点では確認個体数はその後のぬきとり試験に用いた個体を差引くと 336 であったが、すでにこの時までに死亡した個体数は、4 月の播種粒数が約 1000 であったことを考えると、約 3 割の種子あるいは芽生えが、なんらかの原因で死亡していることになる。この間の死亡はカウントしていないが、何回かの観察で、種子の乾燥死、胚軸伸長時の乾燥死が主であったと考えられる。

1980 年 9 月から 10 月にかけての死亡は 5% であるが、前述の発芽の遅い個体の胚軸伸長時の乾燥が 1% 弱認められる。胚軸伸長後の幼根の伸長、子葉鞘の形成時はさらに乾燥に弱いようで、この発育段階まで達して枯死する個体は 4% 以上みられた。播種は A_0 層上に行ったため根が A_1 層に達するまでに A_0 層の堆積が厚い所では 1 ヶ月弱かかり、この時期の枯死が増大しているのであろう。 A_0 層がうすい所ではほとんどの個体で乾燥死は認められなかった。

10 月から 12 月上旬までは、マツをはじめイギリ・ケヤキなどの落葉・落枝が多く、林内は明かるくなり、林床には新しい litter 層ができる。林他(1980)はこの林分の litter 調査で、年間の落葉・落枝量は 900 g/dw/m^2 であり 10 月、11 月の割合は全体の約 44% に達することを報告している。

この時期のシュロ実生は長さ 10 cm 前後の第 1 葉を出しているが、葉柄はいまだ抽出していない。葉身を欠く、固い子葉鞘は、第 1 葉の基部を保護しているが、 A_0 層中にほとんど埋っていて、落葉・落枝の落下から、全く無防備の状態にある個体がほとんどである。

最も影響を受けるのが落枝であり、運が悪いと葉身は完全に地上に寝てしまい、さらにこの上に落葉があ

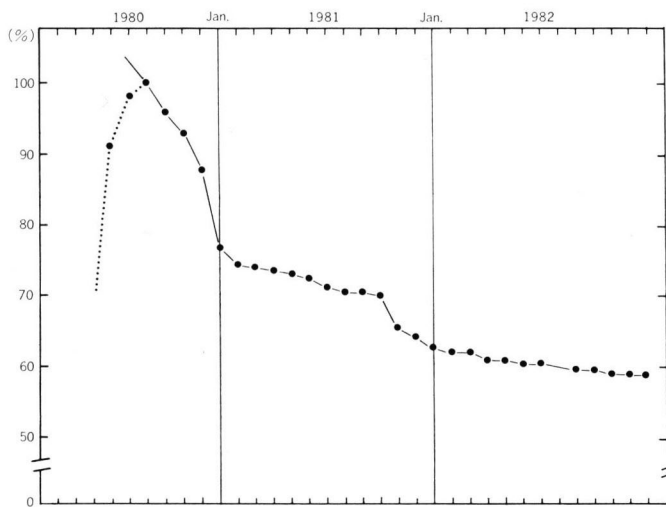


Fig. 3. Seasonal changes of survivorship percentage of seedlings of *Trachycarpus fortunei* in the mixed pine forest.

ると全く A_0 層中に埋ってしまうことになる。また調査地にはイイギリがあり、この大きな落葉が葉身を被覆すると、やはり同様の結果となる。後者の場合は、強風で移動し助かる例もわずかにあったが、そのまま被覆され翌春までに枯死するのが通常であった。

このように落葉・落枝による死亡確認は長期間かかるので判定がやや困難であったが、今回の調査では、葉身部がすべて落葉でおおわれた場合は、その時点で生存個体から省いた。この落葉・落枝による 10 月、11 月、12 月、の死亡率は 10% 弱となっており、1 年目実生の大きな死亡要因となる。他の木本類の実生も同様の原因による死亡は考えられるが、特にシュロで大きな要素となるのは、シュロ実生の茎への投資が全く行われず、葉の展開だけに向けられるためであろう。特に落葉樹を優占木にする林床の実生にとってはさらに大きな死亡率となっていることが予想される。

12 月から 2 月にかけては 15% をこす個体が死亡し調査期間中最も減少率の高い時期となった。この主な原因は 1981 年 1 月 12~14 日の寒冷によるものと考えられる。

この期間の気温を調べると、芝地の百葉箱内の最低気温は、それぞれ -6.0°C 、 -5.3°C 、 -6.0°C となっており、松林内のそれでも -3.2°C 、 -2.8°C 、 -4.0°C を示した。また芝地の -5 cm の地温も 11 日夜から 16 日昼まで氷点下になっており最低は -2.2°C となっている。すくなくとも芝地では土壤凍結があったことは明らかである。

この期間の 2~3 日後には実生のいくつかは葉が白味をおび、1 週間後には完全に萎縮してしまった。枯死個体は容易にぬきとりができ、いずれも根の発達に地上部に比して極めて悪く、 A_1 層にとどくものは少なかった。

この寒冷日にシュロの生育する地上面、 A_0 層内また A_1 層の温度がどれほどまで低下したのかは興味のあるところである。その後の常樹緑林内の地表、 A_0 層内の気温と百葉箱内の気温の比較から地表との差はほとんど見られず、また A_0 層の気温は 1.2 m の高さで -4°C を記録した日でも氷点下になることはなかった。林内で最も冷えこむのは地上 20 cm の高さであったがその差はいずれも 1°C 以内であった。

この結果から当時の地表温度を推定すると -2.8°C ~ -4.0°C であったと考えられる。また A_0 層内の温度も 0°C 以上ではなかったかと推測できるが、測定を始めてから、芝地の百葉箱内の気温が 3 日間連続して -5°C ~ -6°C の値を示したことがないので、少なくとも A_0 層内の温度が 0°C 以下にならなかったという確信は得られない。

LARCHER & WINTER (1981) はシュロ *T. fortunei* の耐凍性についてイタリア北部の標高 100 m の樹木園のものについて調べている。葉身、葉柄、成長点、根の耐凍性は 12 時間の測定では、それぞれ -11°C 、 -10°C 、 -11.5°C 、 -6.5°C で供試資料が被害を受け始め、また実生では coleoptile (子葉鞘) 期が最も耐凍性は低く、最も耐凍性の高い葉身部でも $2\sim 3^{\circ}\text{C}$ 低下することを報告している。

この値と今回の結果を比較すると葉、子葉鞘、成長点は限界温度以上であることは明かである。しかし成熟木の根では -6.5°C 付近から被害が出始めることからすると、実生の根では葉の耐凍性の低下から単純に比例計算すると $-5.5\sim -3.5^{\circ}\text{C}$ となり、根が完全に A_0 層内に埋っていないと被害が出始まる温度まで下ったことになる。しかしこの期間はすべて晴天日となっており、気温の低下は 2~3 時間程であったと考えられ、根の凍結もなかったであろうと考えられる。

ここで根の発達の悪い個体に集中したことを考えると、 A_0 層の中下部が長期間にわたって冷却され、凍結はまぬがれたとしても、極度の吸水不足が続き、日中の蒸散ができなくなったための乾燥害 (SAKAI, 1970; 酒井, 1977, 1982) ではないかと考えられる。LARCHER & WINTER (1981) は *Washingtonia filifera* の実

生の根の先端部は、根の中央部よりもさらに $1\sim 2^{\circ}\text{C}$ 耐凍性が低いことを報告しているが、吸水部は、被害のあった段階の実生では根の先端部に集中していることも、今回の被害の生理的要因となったのであろう。また一つの例として冬期のシュロ実生の移植は、根を動かすと枯死することが非常に多いことも乾燥害の可能性を示唆している。

いずれにしても、実生各部位の耐凍性ならびに、気温、地温の微細な生育環境下における測定が今後は必要であらう。

自然教育園では 1968 年の気象観測以来、芝地の百葉箱内最低気温の極値は 1970 年 1 月 17 日の -8.4°C であるが、寒い年で -6°C 前後、暖い冬で -4°C 前後であり、都心部としては異例に寒冷である（河村、1977）。おそらく 1970 年の冬も、今回と同様か、それ以上の被害が出ていたと考えられる。

前報（萩原、1979）で自然教育園内のシュロの分布を示したが、樹林下、特にアオキの被度の高い地区（矢野、1980）に実生が多く、アオキが少ない地区や常緑樹を下層にもたない落葉樹林、草地、裸地では少ないことの理由の一つに、種子の供給の多少の他に常緑樹による最低気温の緩和が今回の結果から考えられる。

Fig. 4 に芝地と下層に常緑樹をもつマツ林の日最高気温、日最低気温の月別平均値（菅原、未発表）を示すと、最低気温では、12 月から 3 月で両者の差が大きく最寒月では 2.5°C 以上の違いが認められる。さらに地表の最低気温では 4°C 前後の差があることがわかっている（萩原、未発表）。

この図から、都心部のような暖冬地域（川西、1979; 河村 1977; FUKUI 1977）ではなく、シュロの分布の北限地帯では、実生、特に 1 年目の実生の定着に常緑樹林による最低気温の緩和は大きな意味をもつものと考えられる。

2 月中旬以降 5 月までは 1% 弱の減少であるが、強い南風の時にも乾燥によると見られる死亡は全く見られなかった。これは冬期の乾燥害で根張りの悪い個体がすべて枯死してしまったためと考えられる。この時期の死亡の原因としては、落枝による被圧のみであった。

6 月～9 月にかけては 2% 弱の死亡率を示したが、一つは、密に生育した (100 cm^2 に 10 個体) 地区内の生育不良個体の枯死で、競争による極端な照度不足であったと考えられる。しかし野外では母樹の下でもこれほど密度が高いことはなく、今回の実験による人工散布のかたよりに起因することと思われる。第 2 は虫害で、第 1 葉の葉身の一部を食害し、これが原因で密生地においては競争に負けたと考えられる例である。しかし食害の例は多いが、葉身の 30% 以上を食べられた例はなく、直接的な死亡要因とはなっていない。第 3 は、この時期にも、アオキ、シイなどの落葉があり、被覆された葉身の部分が腐敗してしまう例である。

2 年目の秋の落葉・落枝による被害は 1 年目に比べて半数以下の 4% 弱になっている。この時期は第 1 葉はすべて成熟し、固い葉柄によって落葉のみによる被害はほとんど見られなくなったためである。しかしまだ一定の重量の落枝に対しては無防備の状態にある。

2 年目の冬は前年のような乾燥害は全く見られず、死亡率も 1% 以下となっている。この冬のマツ林内の最低気温が -3.1°C だった一日を除いて寒さの続く日がかなったこと、また A_1 層までほとんどの個体が根をはったこと、さらに実生自体の耐凍性の増大が考えられる。

以下 9 月までは 2% 弱の死亡率でほとんどが上記の落枝、また虫害によるものである。3 年目の秋は、すでに第 2 葉が成熟している個体が半数以上あり、落枝の被圧により葉身全体が埋まる例は半減し 2% 以内の死亡率になっている。

この調査期間中に照度不足が直接的な原因となった枯死個体は全く認められなかったことはシュロの耐陰性の強さを立証するものであろう。しかしながら、定着時の乾燥死を除くと、いずれも発育の劣った個体に

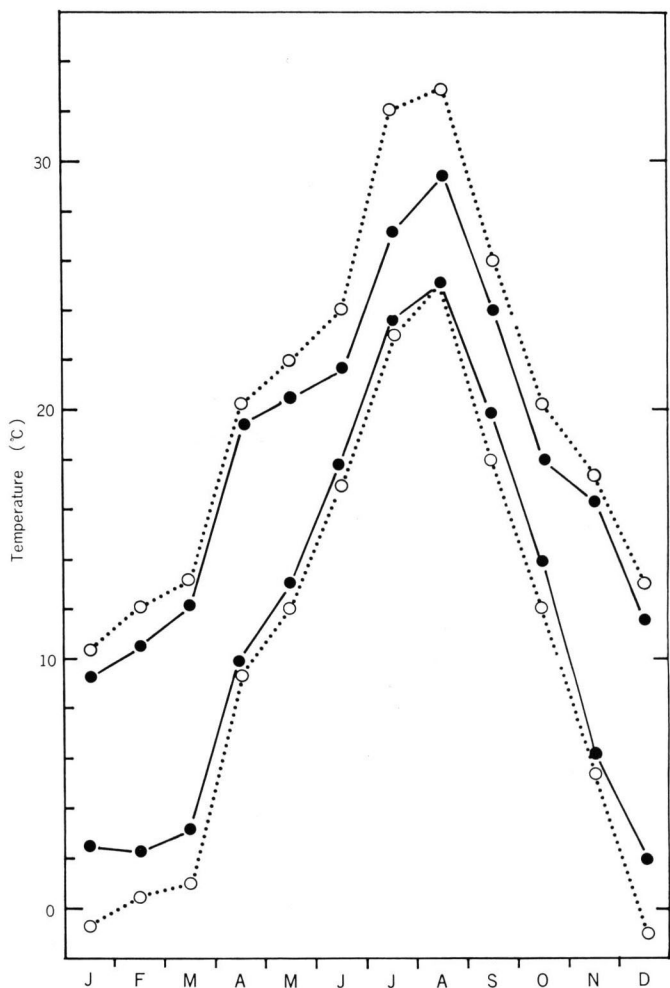


Fig. 4. Temperature regimes of maximum and minimum in the Institute for Nature Study in 1973.

Open circles, measured at the open site; filled circles, measured in the mixed pine forest (Sugawara, unpublished).

死亡が多い (赤井, 1975) ことは, 林内の照度の非一様性に端を発しているものと考えられる。

被陰格子で行われた結果と比較すると, Fig. 5 のように, 0.1% 区に比べ明らかに高い生存率を保っていることがわかる。1 年目の夏から秋の乾燥害では, 0.01% 区, 0.1% 区を除くと低い死亡率を示している。これは林内の高い湿度や A_0 層の保水性による差であると考えられる。

実生の形態と発育

実生の初期の発育段階は前報 (萩原, 1977) で示したが, 発芽から約 1 年後の標準的な実生個体の模式図を Fig. 6 に示す。

6 月上旬から 7 月にかけて種子の発芽口より胚軸が発芽し, 胚軸は短かいもので 2.5 cm, 落葉中にうまくもぐり込めないものは 4 cm 近くまで伸長し, 先端は幼根となって地中にはいるが, 同時に子葉鞘が胚軸の中央より分化し, 上部に伸長する。やがて子葉鞘の中から第 1 葉が生じてくる。この頃子葉鞘の上端部は 1.5 cm 程褐色の繊維質に変化し, 第 1 葉の保護の役目を果たすことになる。この子葉鞘は第 4 葉が成長す

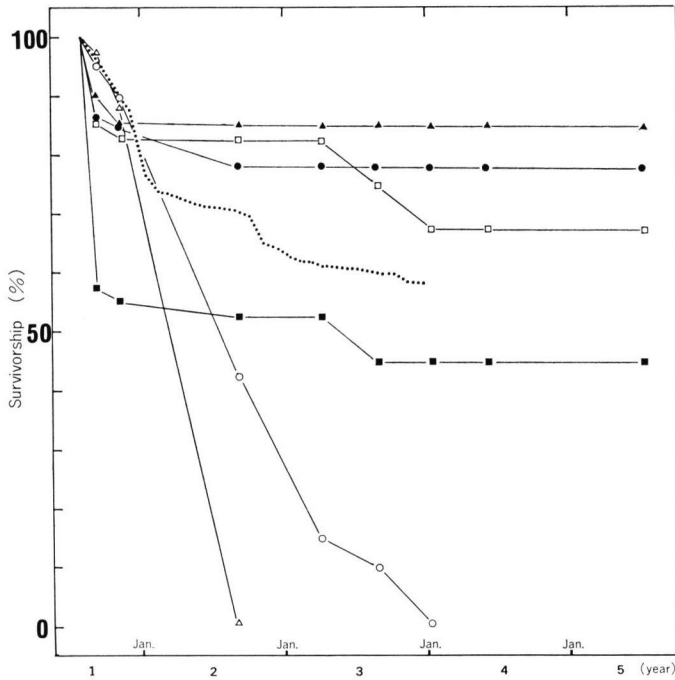


Fig. 5. The survivorship percentages of seedlings of *Trachycarpus fortunei* under the different light levels varied by means of saran screens in the nursery. Symbols indicate the different relative light intensity, filled squares 100%, filled circles 50%, filled triangles 10%, open squares 2%, open circles 0.1%, open triangles 0.01%. Dotted line shows those of seedlings on the mixed pine forest floor.

るまでは生存を続ける。

本葉の伸長とともに幼根は単細胞の根毛を密生する側根をもつ根となり、水分の吸収も十分行れるようになる。

側根が見られるようになると、胚子乳の補給の役目を果していた胚軸は枯れてしまうが、種子とともに長い時は2年間も付着しつづける。

成長点は根と子葉鞘の境にあり、数年間はその位置は上昇しない。第1葉は葉柄を伸長しはじめ、2年目の夏まで成長が見られる。

各部の乾物生長

Fig. 7, Fig. 8 に、種子、胚軸、子葉鞘、第1葉の葉身、第1葉葉身未展開部、第1葉葉柄、以下第2葉と、各部の乾重と配分率の季節変化を発芽から2年半にわたって測定した値が示されている。

種子重は 350 mg で、発芽以後種子の重量は徐々に減少し、子葉鞘ができはじめる7月頃より急激に減少し 100 mg 以下となる。こ

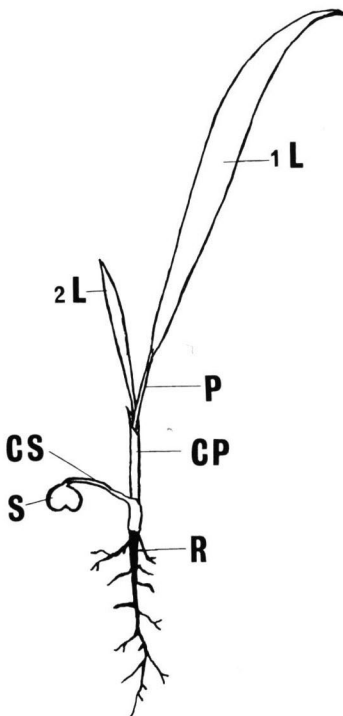


Fig. 6. One year seedling of *Trachycarpus fortunei* (Hook.) Wendl.

1L, 1st leaf; 2L, 2nd leaf; P, Petiole; CP, coleoptile; CS, cotyledon suspensor; S, seed; R, Root.

の時点で種子は種皮および果皮だけの重さとなる。

標準的な発育をした個体では 10 月までに胚軸は枯死するが、この時の種子と胚軸をのぞいた乾重は 84 mg で種子量の 24% まで減少する。

発育の遅れた個体では例外的に生きた胚軸を 12 月までつけているが、平均でも 3~4 ヶ月の長期にわたって種子から養分を補給することはヤシ科特有の性質のあらわれである。

2 年目の 3 月まではほとんど乾物生長はないが 4 月には 131 mg と増加し、5 月にかけてやや減少するが有意差はない。この減少を以後の温度上昇時に使われる同化産物の分配かどうかは明らかでない。

6 月にはいとと急激に生長をはじめ、以後直線的増加を示し 10 月にはいり安定する。翌年 2 月までわずかに増加し、8 月下旬まではやや高い増加率を示すが、9 月から 12 月にかけては再びわずかな生長を示す。

3 年目の秋までの生長を見る限りにおいては、最後の 12 月の乾物総重量は 320 mg で、いまだに種子量 350 mg を下まわり極めて生長が遅く、また夏季には生長が速いが、概してゆるやかでありまた直線的である。

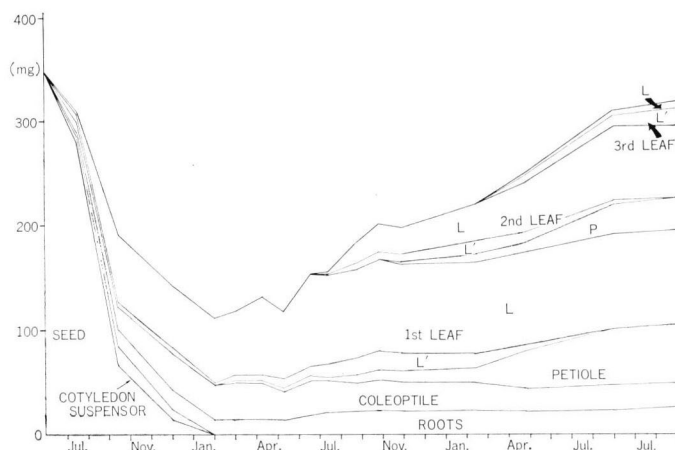


Fig. 7. Seasonal changes in dry weight of each organ. Symbols show as those in Fig. 6.

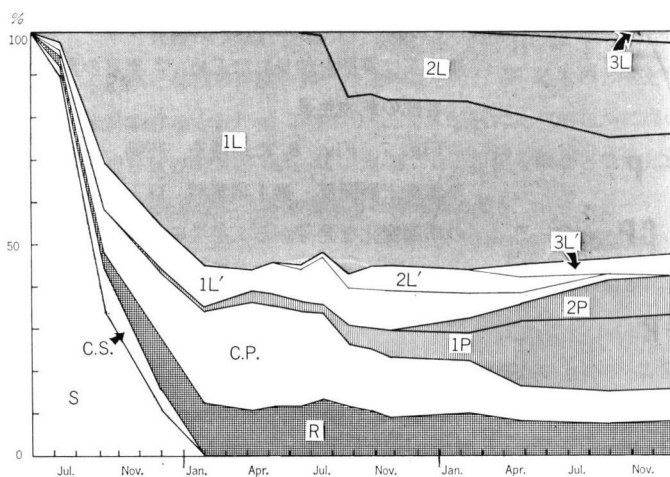


Fig. 8. Seasonal change in dry matter allocation. Symbols show as those in Fig. 6.

各部の分配比で特徴的なことの1つは、根の割合が2年目の7月に最大となるが、その後、徐々に減少し3年目の12月は10%以下となってしまう。乾物重で見ても、根の増加は2年目の秋と3年目の秋ではほとんど差が見られない。これは根という、水分や栄養塩類の吸収また植物体の支持という役目をもつ非同化器官への配分がいかに少ないかということであり、暗い林床での生活をつづけるための大きな適応能力のあらわれと見ることができる。

では同化器官の葉身ではどうかというと、これもまた2年目の秋に最大の割合を占めるが、3年目の秋にはやや減少している。また未展開葉も同様の傾向を示している。

保護あるいは支持の役目をもつ子葉鞘は、1年目に生長を終るために、全体の割合としては当然減少するが、第1葉期には、一般の実生の幹の役目もち、特に落葉の被害からは保護の働きが十分にあったことは前述した。

次に葉柄の動きについてであるが、2年目から3年目では急激な伸びを示し、ちょうど、子葉鞘の割合と入れ替っている。また根と葉の比率の減少分はすべてこの葉柄の増加のためであり、3年目の秋には30%に達している。そして葉柄の役割は、葉の支持であり、子葉鞘が前年に果した効果と同様の効果を実生の生存に果している。また葉柄の基部は筒状になっており、次の葉の無柄期の支持と成長点の保護も行う働もっている。

一般に単子葉植物の葉柄は双子葉植物によく見られるような茎や葉柄の屈光性というものは見られないが、葉柄の伸縮性という性質は一般にすぐれている。特にシュロではこの性質が顕著であるが、その理由を乾物生長の観点で見ると、生育期間が極めて長期にわたっていることと、その生長期が葉身の成熟期の後になっている点である。3年生程の実生では見られないが、5~10年生の実生の中には葉柄長が2m以上に達する個体が見られるが、これは葉が展開した後にもその後の伸長で3~4倍の長さまでなるためである。そしてこのような個体は、落葉樹林下に低木層のアオキが密生するような地区に限られ、葉身がアオキの葉層の障害を越えたところで止っている。このようにシュロの葉柄は他の植物に見られない程の大きな乾物配分を受けているが、それなりの役割を果しているといえるだろう。

桿(幹)の発達は見られないことは前述したが、生長点の乾物比は3年目の秋の値でも0.1%以下であり、測定誤差の範囲に入り図には示していない。

Fig. 9 には種子と胚軸を除いた総乾物重の月別変化と平均値の標準偏差を示してある。種子からの養分の供給が終り胚軸の枯死が9月頃であるので、その後の生長は直線的であることがわかる。

ここでは、今回の実験の一つの問題点であった。生長期以外の、光環境条件が良い秋から春にかけての乾物生長の有無を考えてみたい。

まず各月のバラツキを変動係数(c.v.)でみると、1年目では10~13%の範囲になるが2年目では6月の生長期をすぎると20%以上となり10月には26%にまで大きくなる。さらに3年目では35~40%にまで達した。

この原因は、第1に、種子重のバラツキが3年目の生長まで影響していること、第2に発芽時期のずれ、第3には定着後の照度、土壌、虫害、落葉落枝の一次的な被圧などによる環境条件の差によるものと考えられる。特に2年目の生長期以降は第3の環境条件の差が大きく影響し、変動係数までが上昇したのと考えられる。3年目からは、測定回数を減らし、サンプリング数を倍の40個体としたが結果は同じであった。

このために各月ごとの差はもちろん1ヶ月また2ヶ月おきの生長の有無の判定はすべて失敗した。しかしながら2年目3月~5月又9月~11月の生長は夏季に比較すると1/4~1/3程度であるが有意差は認められ

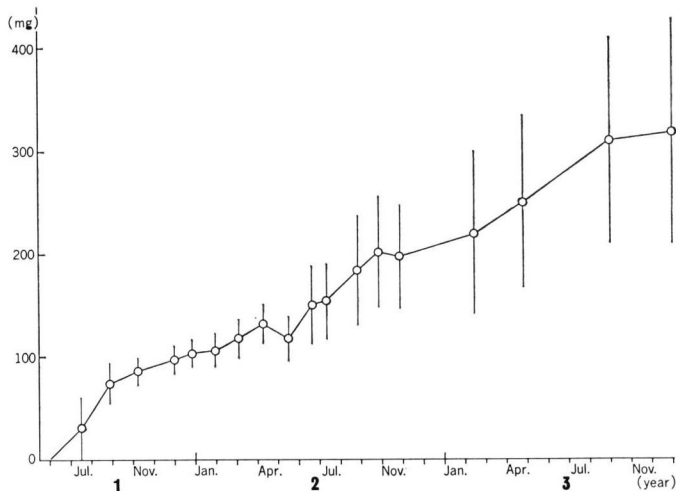


Fig. 9. The growth curve of total dry weight. The values shown here are the mean values obtained from more than 20 plants in the 1st and the 2nd years and 40 plants in the 3rd year. Vertical bars show standard deviations.

た。また 12 月, 1 月, 2 月の乾物生長についても有意差はないが, わずかな増加の可能性は考えられる。この時期の生長については, 初期重量のそろった個体で一定の条件に設定した場所での実験が必要であろう。

KIMURA et al. (1972) は, オオバジャノヒゲ *Ophiopogon planiscarpus* の集団の生長解析で 12 月から 5 月にかけての純生産量は 6 月から 11 月のその約 2 倍になっていることを報告している。また KAWANO (1975) はジャノヒゲ *O. japonicus*, コヤブラン *Liriope spicata* で年間を通して生長をしていることを報告している。また KAWANO & MASUDA (1979) はオウレン *Coptis japonica* の葉の純同化率の季節変化を調べ, 野外の相対照度の変化に極めてよく対応しており, 最大を示す 3 月から 4 月に比べ 7 月では 1/5 に減少し, 翌年 2 月には再び上昇することを明かにした。

シュロは草本ではないが, 桿ができることを除けば, 上記の植物と形態的に非常に類似しており, 実生段階では実際に桿の成長は極めて遅い。また常緑性であり, 夏季の光環境条件は同じように悪い。このような類推からすると, シュロの秋から春の生長があることは十分考えられる。ただ上記の種とシュロの異なる点は, 生育適温がシュロがより高温域にずれている点であり, 低温によって生長が押えられているだけの違いとも考えられる。光合成能力は葉にはありながら (SAEKI & NOMOTO 1958, KUSUMOTO 1957, 1961) 植物全体としては生長を休止している暖帯性常緑樹林の構成種とは対象的である。

果してシュロに生長休止期というものがなく, 温度さえあれば年間を通して均等な生長をするのかは興味ある点であるが, 少なくとも暖帯性の常緑樹のように越冬芽らしきものは作らないのではないだろうか。LARCHER & WINTER (1981) はシュロの耐凍性の季節変化を調べているがすくなくとも葉身部では全く差のないことを明らかにしたが, 生長休止期をもたないことの一つのうらづけになる可能性を示唆している。

冬期においても気温がある程度でも上昇すれば, 呼吸, その他に必要な生産をしなければならず, 冬期の光条件は, 休止期をもたない個体の維持にとっては重要である。そして現在暖帯に生育するシュロにとっては, 冬期に照度が不足することは致命的な事態となるであろう。

この季節適応は落葉樹林下ではより有効であり, 自然教育園でも, よりさかんな成長を示す地区は落葉樹林下である (萩原, 1979) が, 分布北限地域においては, 常緑樹林下の冬期の保温効果と光条件とは, 特に

実生の定着においては相反することになる。

今回の調査の目的の一つであった被陰格子内の定常光条件にあった実生との乾物生産の比較も興味のあるところである。

Fig. 10 に乾物生長および Fig. 11 に葉面積の比較を示すように 10% 照度区より明らかに生長は劣るが、2% 照度区と比較すると、乾物生長、葉面積生長ともに、最大生長5個体の平均ではほぼ同じような値となっている。

全体の平均値との比較では、いくぶんの差がみられ、特に3年目では、2% 照度区が指数関数的な成育を始めるのに比して、林内の個体はいまだ直線的である。しかし照度区の実生はすべて発芽期をそろえた個体からスタートしたことを加味すると、大きな差とはみられない。

今回の林内の照度が夏季で 0.1%~0.2%, また最大値を示した4月でも 2.5% だったことを考えると、このように差が少ないことは大変不自然である。そして前述したように、この差をうめる要因として、sunflecks の効果がシュロの生長により大きかったと考えざるを得ない。

林内の夏季の照度と同様の照度区の 0.1% 区は図示されていないが、3年目までにすべて死亡する間の (Fig. 4 参照) 乾物重は、個体数が少なくバラツキは多いが、平均値では 2% 照度区とほとんど差はなく、途中で腐敗したり、乾燥死したりしている。これは土壌条件また土壌をとりまく生物的条件の差に起因する部分も多いと考えられるが、春、秋および冬の照度の上昇、また sunflecks が全くなかったことがより直接的な原因となっているのであろう。

葉面積の比較もほぼ同じであるが、3年目では若干の差が出ていると見られる。これは林床下の個体に一部落葉・落枝で腐敗したしたり、虫害をうけた第1葉の面積減少が差となって現れているためであらう。

今回の報告を書くにあたって、日頃調査に協力をいただいている職員の方々、また気象資料の引用や、暖かい御指導をいただいた自然教育園の菅原十一氏に感謝の意を表したい。

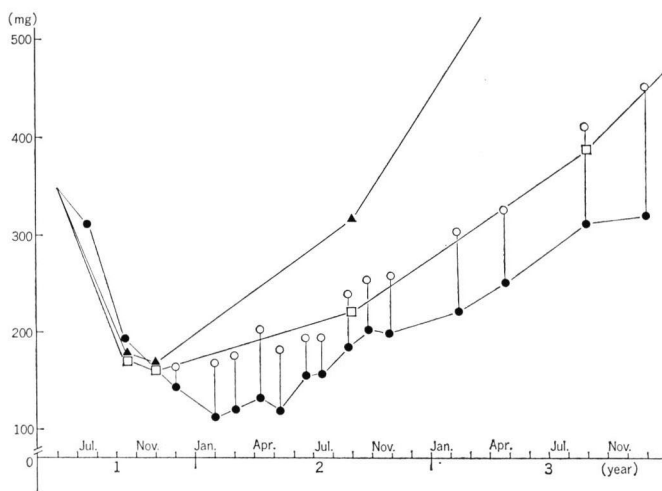


Fig. 10. Comparison of dry matter growth between seedlings in the mixed pine forest and those shaded by mean of saran screens in the nursery. Filled triangles, 10% light; open squares, 2% light; filled circles, mean values of all plants in the mixed pine forest; open circles, mean values of maximum 5 plants in the mixed pine forest.

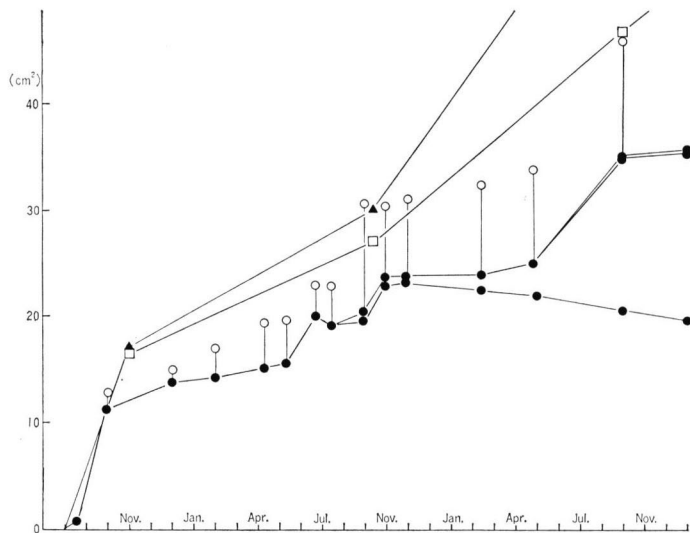


Fig. 11. Comparison of leaf area growth between the seedlings in the mixed pine forest and those shaded by saran screens in the nursery. Filled triangles, 10% light; open squares, 2% light; filled circles, mean values of all plants in the mixed pine forest; open circles, mean values of maximum five plants in the mixed pine forest.

要 旨

マツ林床下におけるシュロの実生を用いて約3年間にわたる月別乾物生長、死亡要因を調べ、同時に林内照度、sunflecks、気温の季節変化を測定しシュロの生長との対応を試みた。また前報(萩原, 1980a, b)の被陰格子内の生育との比較を行った。

以下次のことが明らかになった。

1. 林内の相対照度は夏季 0.1% と低く、4月下旬が最も高く 2.5% となった。
2. sunflecksの割合は夏季 2.3% と低く、4月下旬が最も高く 9.0% であった。
3. 林外に比較し最低気温は冬で 2.5°C 高く、最高気温は夏で 2.5°C 低かった。
4. 実生の死亡要因としては胚軸伸長期の乾燥死が5%、秋の落葉・落枝に被覆された死亡が3年間で18%、1年目の冬の乾燥死によるものが15%、虫害や競争によるものが4%であり照度不足が直接の原因と考えられる死亡は認められなかった。
5. 乾物生長はきわめて遅く3年間で 320 mg と種子重の 350 mg まで達しなかった。
6. 生長は年間を通し直線的で明瞭な生長休止期は認められなかった。
7. 被陰格子内の実生との比較では2%照度区とほぼ等しい生長をしていることが明らかとなり、sunflecksの効果と秋から春の照度の上昇が生長の促進また生活の維持に大きく寄与していると考えられた。
8. 1年目の実生の冬期の乾燥害は分布北限地域では、シュロの定着に大きな障害となっていることが予想された。

参 考 文 献

- 赤井龍男. 1975. 天然更新に関する研究 (III). 尾鷲地方におけるヒノキ林の更新. 京大演報, 47: 34—47.
 FUKUI, E. 1977. Climatic fluctuations, past and present. —Urban effects on secular climatic

- changes—. Developments in Atmospheric science; 8, Kodansha, Tokyo: 297-304.
- GROSS, L. J. 1982. Photosynthetic dynamics in varying light environments: A model and its application to whole leaf carbon gain. *Ecology*, 63: 84-93.
- 萩原信介. 1977. 都市林におけるシュロとトウジュロの異常繁殖. I. 種子の散布と定着. 自然教育園報告, 7: 19-31.
- . 1979. 都市林におけるシュロとトウジュロの異常繁殖. II. 自然教育園における分布の拡大と分布型について. 自然教育園報告, 9: 1-11.
- . 1980a. 都市林におけるシュロとトウジュロの異常繁殖. III. 相対照度及び土壌水分のいくつかのコントロール条件下でのシュロ実生個体の生育について. 自然教育園報告, 10: 37-50.
- . 1980b. 都市林におけるシュロとトウジュロの異常繁殖. IV. シュロ実生個体の NAR, LAR, RGR と相対照度との関係. 自然教育園報告, 11: 61-75.
- 林一六・西川真知子・矢野亮. 1980. 自然教育園スダジイ若令林の生態. 2. 林内への落下物量. 自然教育園報告, 11: 45-48.
- HUXLEY, P. A. 1969. The effect of fluctuating light intensity on plant growth. *J. Appl. Ecol.*, 6: 273-276.
- 河村 武. 1977. 都市気候の分布の実態. 気象研究ノート, 133: 26-47.
- 川那辺三郎・玉井重信・堤利夫. 1977. ヒノキ人工林の間伐前後の現在量と林内の光環境について. 京大演報, 47: 26-33.
- 川西 博. 1979. 大分市の気温 —(1) 日最低気温について—. 大分大学教育学部研究紀要(自然科学), 5(4): 21-27.
- KAWANO, S. 1975. The productive and reproductive biology of flowering plants. II. The concept of life history strategy in plants. *J. Coll. Lib. Arts. Toyama Univ., Nat. Sci.*, 8: 51-86.
- & MASUDA, J. 1979. The Productive and reproductive biology of flowering plants. VI. Assimilation behavior and reproductive allocation of *Coptis japonica* (Thunb.) Makino (Ranunculaceae). *J. Coll. Lib. Arts. Toyama Univ., Nat. Sci.*, 12: 49-63.
- KIMURA, M., OHYA, M. & TANAKA, E. 1972. Production processes of *Ophiopogon planiscapus* population grown in a mixed forest stand. "Photosynthesis and Utilization of Solar Energy, 1971", 76-79.
- KUSUMOTO, T. 1957. Physiological and ecological studies on plant production in plant communities 4. Ecological studies on the apparent photosynthesis curves of evergreen broad-leaved trees. *Bot. Mag. Tokyo*, 70: 299-304.
- . 1961. An ecological analysis of the distribution of broad-leaved evergreen trees, based on the dry matter production. *Jap. J. Bot.*, 17: 307-331.
- LARCHER, W. & WINTER, A. 1981. Frost susceptibility of palms: Experimental data and their interpretation. *Principes*, 25: 143-152.
- SAEKI, T. & NOMOTO, N. 1958. On the seasonal change of photosynthetic activity of some deciduous and evergreen broadleaf tree. *Bot. Mag. Tokyo*, 71: 235-241.
- SAKAI, A. 1970. Mechanisms of desiccation damage of conifers wintering in soil-frozen areas. *Ecology*, 51: 657-664.
- 酒井 昭. 1982. 植物の耐凍性と寒冷適応. 469 pp. 学会出版センター, 東京.
- 玉井重信・四手井綱英. 1972. 林内の照度 (I). 京大演報, 43: 53-62.
- ・———. 1974 b. 林内の照度 (II). 全天空写真による解析 (I). 京大演報, 44: 100-109.
- TAMAI, S. 1975. Studies on the stand structure and climate (II). Methods of investigating the sunfleck on the forest floor (1). *Bull. Kyoto Univ. Forests*, 47: 69-79.

Summary

In the urban area declining of natural vegetation is accelerated not only in its amount but also in its floristic composition and structural diversity.

On the contrary, it is very interesting that the increasing of evergreen shrubs such as *Trachycarpus* spp., *Fatsia japonica*, *Aucuba japonica* etc. which grow vigorously in the subtropical zone in Japan, have been recognized as the undergrowth of forest in the urban area, particularly in the natural parks and gardens of residential zone. In the Institute for Nature Study rapid multiplication of *Trachycarpus fortunei* has lately become remarkable.

In order to reveal the cause of the increase of *Trachycarpus* spp, some experiments have been carried out (Hagiwara, 1977, 1979, 1980a,b). In the previous paper of this series, it is assumed by the experiments about the growth rate and mortality of the seedlings in the artificially shaded nursery that one of the most reasonable factors which promotes rapid multiplication of seedlings of *Trachycarpus fortunei* is due to their tolerance for the lower relative light intensity less than 0.5%.

In this paper, comparisons about their growing process and mortality were made between the seedlings in the nursery and those in the mixed pine forest.

The dry matter production of the first year seedlings in the mixed pine forest with evergreen shrub layer was studied based on the harvesting method. Measurements of dry weight of more than twenty seedlings were made about every month from July 1980 to December 1982. Also, the measurements of relative light intensity, sunfleck and temperature were made at the same intervals.

The experimental results are as follows:

The relative light intensity in the forest floor varies seasonally, according to the unfolding and the shedding of deciduous tree and pine tree in the forest canopy, with the maximum of about 2.5% in late April and the minimum of only 0.1% in summer.

In this paper, sunfleck means the value of light intensity under the canopy which exceed three times more than that of mean light intensity.

The proportion of sunfleck area to the total examined forest floor and mean values of its light intensity varied in the same tendency of shade light, but their changes showed more drastic amplitude (Figures 1 and 2).

As the seasonal change of dry matter of various organs of seedlings is shown in Figures 7, 8 and 9, the monthly growth rate except that in the summer was very low and the total dry matter of three-year seedling did not regain to the initial weight of seed, but growth continued throughout two years.

Comparing the results of Hagiwara (1980b, artificially shaded by saran screens in the nursery where the light was unchangeable throughout the year) with the laterly experimental results, the production processes in dry matter and leaf development were most similar with those in 2% light plot of the previous experiment.

What is obvious on comparing these results was that the remarkable differences of light intensity in summer between both of them could be compensated by the sunflecks and increasing light intensity during winter and spring.

The survivourship of seedling under the forest canopy was 59% at the end of the third year, though there were some risks for seedlings. During the experimental period one of these risks was the drying death of cotyledon suspensor and juvenile roots on the thick litter layer during the establishment of seedling.

More than 10% of seedlings was buried alive with the fallen leaves and twigs in the autumn—this fact was especially evident in the first year—since the petioles of the first leaves were not fully extended.

The maximum mortality at the severe cold weather in January 1981 was based on desiccation damage: since limited part of the root in A_0 layer was kept frozen at temperatures below 0°C and the water ascent in the root was completely blocked (Sakai, 1970).

Through the experimental period any direct death of seedlings caused by the insufficiency of light could not be recognized.