スダジイとタブノキの実生の低照度下における生存期間の差異

広　木　詔　三

キイ・ワード：暗呼吸量、室内実験、スダジイ、タブノキ、実生の生残

要　　旨：タブノキの種子とスダジイの堅果を採集し、実験室のプランターで発芽させ、低照度下（暗黒条件と40lx）での実生の生存期間の比較を行った。暗黒条件下と40lxともに、スダジイの方がタブノキよりも長く生存した。暗呼吸量を測るために、スダジイとタブノキの種子あるいは堅果の乾燥重量と子葉乾燥重量の関係式を求め、根、茎、葉および子葉残滓の乾燥重量の合計と推定子葉乾燥重量との差から子葉養分の消費量を求めた結果、タブノキの方がスダジイよりも時間あたりの暗呼吸量の大きい値を示した。この暗呼吸量の違いが両種の生存期間の差異を生じさせていると結論した。このような両種の生理的特性が三宅島におけるタブノキ林からスダジイ林へと遷移が進むことの主な要因であると結論づけた。

はじめに

タブノキ（*Machilus thunberjii* Sieb. et Zucc.）とスダジイ（*Castanopsis sieboldii*（Makino）Hatushima）は、ともに日本列島の照葉樹林における主要な構成種である。タブノキはより沿岸域を中心に分布し、そしてスダジイは沿岸部から内陸部にかけて分布することが知られている（服部 1992）。

タブノキは撹乱依存的で、タブノキとスダジイが共存する地域では、撹乱を受けて成立したタブノキ林からスダジイ林へと遷移することが指摘されている（小南陽亨 2009, 上條隆志 2009）。

伊豆諸島の三宅島では、オオバヤシャブシがパイオニア林を形成した後に、タブノキが侵入し、さらに遅れてスダジイが侵入することが示されている（Hiroki and Ichino 1993）。三宅島の1874年の溶岩上では、2000年の爆発前には、発達したタブノキ林の林床にスダジイの稚樹が比較的多く存在し、スダジイ林へと遷移する傾向を示していた（Hiroki and Ichino 1993）。伊豆諸島の八丈島では、成立年代の古い三原山の溶岩上にはスダジイ林が成立しており、比較的成立の新しい八丈富士ではタブノキ林が成立していることが報告されており、古い溶岩上ではタブノキ林からスダジイ林へと遷移したものと推測されている（上条・奥富1993）。

上述したようなタブノキ林からスダジイ林へと遷移する大きな要因の一つとして、一般的に、両種の耐陰性の違いが考えられている。Kusumoto（1957）は、スダジイとタブノキの陰葉における呼吸量と光補償点を求め、そ

のどちらの値もスダジイの方がタブノキよりも小さいことを示している。光補償点の値は耐陰性のおおまかな目安であって、実際にタブノキ林からスダジイ林へと遷移するかどうかを論じる上で不十分である。実際に、彼はタブノキからスダジイへの遷移には言及していない。

本研究はタブノキ林からスダジイ林へと遷移する際に、両種の耐陰性がどのように関わっているかを、低照度下における両種の生存期間を比較することによって明らかにしようとしたものである。

方法

１．子葉乾重量の推定

生残実験に使用する果実や子葉の乾燥重量を直接測定することは出来ない。そこで、実験に使用する果実とは別に、果実の生重量と子葉の乾燥重量との関係をあらかじめ測定しておいて、実験に使用する果実から子葉の重量を推定するという方法を採用した。

子葉の乾燥重量を推定するために、名古屋大学東山キャンパス内に植栽されているスダジイから落下した果実を100個以上採集した。これらの果実の湿重量を１個ずつ分析天秤（島津製作所製）で量った後に、80℃に設定した乾燥器で48時間乾燥させ、１個ごとの果実から果皮と種皮を取り除いた子葉の乾燥重量を測定した。これらのスダジイ果実１個ごとの湿重量と乾燥後の子葉乾燥重量をグラフ用紙にプロットし、それらのあいだの相関を求めた。生残実験に用いた果実については、上記の相関の式を用いて、１個ごとに、果実の湿重量から子葉の乾燥重量の推定を行った。

タブノキについても同様の方法で子葉の乾燥重量を推定した。タブノキの果実は名古屋市港区にある荒子川ガーデンに植栽されている２個体の母樹についている果実を採取し、実験室に持ち帰り、スダジイと同様の方法で子葉の乾燥重量の推定を行った。

スダジイの果実は2003年９月に採集し、タブノキの果実の採集は2003年７月に行った。

２．実生の生残実験

実験装置と実験条件の設定

名古屋大学情報科学研究科棟の516号室に、下記のグロースチャンバーを設置した。

大型の実験机の上に縦2.9m、横1.7mおよび高さ1.8mの金属製アングルを使用してグロースチャンバーを設置した。内側をアルミ蒸着フイルムで覆った。光源としてインバーター形式3波長白色蛍光灯ランプ（36W）をアングルの天井に９台取り付けた。

プランターはすべて長さ50cm、幅20cmおよび高さ20cmのサイズのものを使用した。播種あるいは栽培用の土は、赤玉土とバーミキュライトを２対１の割合で混合したものを使用した。一つのプランターを発芽用の苗床に用い、発根した直後のスダジイやタブノキ堅果を用意しておいたそれぞれの実験条件下のプランターに移植した。暗黒条件下と40lxの条件下においては、実生が枯死した時点で掘り取り、実生の根、茎、葉の乾燥重量を測定した。また、暗黒条件下で育てたスダジイとタブノキの実生については、枯死した時点で、養分を使い果した２つの子葉残滓をそれぞれの個体から切り離し、それらの乾燥重量を測定した。80lxの条件下では生存期間のみをチェックした。

実生の生残実験用のプランターの上部に太めの針金と遮光ネットを使用して、その覆う枚数を調節して、暗黒、40lx、80lxの明るさの苗床を設置した。照度はミノルタ製デジタル照度計を用いて測定した。暗黒用の苗床は実験室内の床に置いたが、40lxと80lxの明るさの苗床はグロスチェンバー内に設置した。

蛍光灯の照射時間は明期16時間（4：00－20：00）および暗期８時間（20：00－4：00）に設定した。実験期間中に短時間の停電が３

回あった。室内の温度は25.0±1.0℃に設定した。冬から春にかけて、また、夏から秋にかけて設定した温度条件の範囲を超えることがあったが、詳細な温度変化のデータは得られていない。この影響はスダジイとツブラジイの両方に影響を及ぼしたと考えられる。

スダジイの果実は2003年９月に名古屋大学東山キャンパスに植栽されている母樹（子葉の乾燥重量の推定に利用したものと同じ個体）から落下したものを拾い集め、採集後に発芽用プランターに播種した。タブノキは2003年７月に子葉の推定用に子葉したものと同じ個体の枝から採取し、実験室内に持ち帰り、果肉を除去するために１ヶ月ほどポリエチレンの袋に入れて室温保存して完熟させた後、果皮を除いた種子を発芽用プランターに播種した。

３．暗呼吸量の推定

暗黒条件下において枯死した実生についている子葉の残滓の乾燥重量を測定した。実生１個体ごとに、推定した子葉乾燥重量から根・茎・葉および子葉残滓の乾燥重量の合計を差し引き、消費した子葉の養分量を求めた。

暗呼吸量は、消費した養分量を生存した日数で割り、さらに時間あたりの消費量を求め、実生１gあたりに換算してもとめた。

それぞれ推定に使用した実生の個体数はスダジイ実生13個体、タブノキ19個体であった。

結果

スダジイの果実を用いて得られた果実湿重量と子葉乾燥重量との関係を図１に示す。測定に使用した果実の数は95個であった。それらの関係式はY=0.496X－0.011で、相関係数はr^2=0.987であった。また、タブノキの果実湿重量と子葉乾燥重量との関係は図には示していないが、その関係式はY=0.598X－0.036であり、相関係数はr^2=0.818であった。タブノキの方がスダジイよりも果実の湿重量と子葉の相関は低かった。

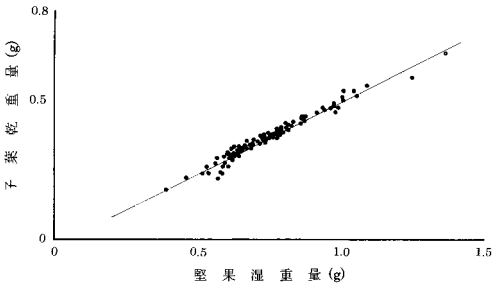


図１．スダジイの堅果の湿重量と子葉の乾燥重量の関係

暗黒条件下で、タブノキとスダジイの生存日数は、前者で約231日、後者で約314日であり、スダジイの方が有意に長く生存した（表１）。照度40ルクスではスダジイは暗黒条件下の２倍弱に生存日数が伸びたのに対して、タブノキの照度40ルクスでの生存日数は暗黒

表1．スダジイとタブノキの果実の湿重量および子葉乾重量（推定方法については本文参照）と低照度下における両種の実生乾重量および生存日数．使用した果実はスダジイが18個でタブノキは20個である．

	照度(lx)	果実湿重量(g)	子葉乾重量(g)	実生乾重量(g)	生存日数
スダジイ	0	0.955±0.239	0.484±0.110	0.204±0.054	314.4±57.8*
	40	1.009±0.213	0.492±0.096	0.20±0.036	576.7±192.8
タブノキ	0	0.956±0.106	0.554±0.084	0.178±0.038	231.6±57.2**
	40	0.917±0.068	0.523±0.054	0.180±0.032	248.3±64.6

＊印はMann－WhitneyのU検定にもとづく．

表２．低照度下におけるスダジイとタブノキの実生の根、茎および葉の各器官の乾重量と暗黒条件下における子葉の残滓．測定は実生が枯死した時点で行い、測定に使用した実生の個体数はスダジイが18個体で、タブノキは20個体である．子葉残滓を測定した個体数は表の中のカッコ内に示してある．根、茎および葉の乾重量の合計は表１に示してある実生乾重量の値と同じである．

	照度(lx)	根(g)	茎(g)	葉(g)	子葉残滓(g)
スダジイ	0	0.084 ± 0.024	0.102 ± 0.037	0.018 ± 0.028	0.047 ± 0.039
	40	0.072 ± 0.019	0.06 ± 0.024	0.069 ± 0.024	(n=13)
タブノキ	0	0.03 ± 0.008	0.127 ± 0.034	0.021 ± 0.019	0.112 ± 0.012
	40	0.028 ± 0.003	0.066 ± 0.011	0.086 ± 0.024	(n=19)

条件下の生存日数とほとんど変わらなかった。

表２に、スダジイとタブノキの暗黒条件下と40ルクスのもとで枯死した時点で測定した根、茎、葉の乾燥重量の値を示す。根、茎および葉を合計した実生乾燥重量の値は表１の中に示してある。どちらの種においても、暗黒条件下よりも40ルクスの方が、根よりも葉に多くの養分を配分している。表２には暗黒条件下のみのスダジイとタブノキの子葉の養分を消費しつくした後に残った子葉を子葉残滓として、その乾燥重量を測定した値を示してある。養分を消費したのちに子葉が脱落して腐敗が進行したものは測定の対象からはずした。

タブノキの暗呼吸量の値はスダジイのそれよりも時間あたり約1.4倍高かった（表３）。

表３．スダジイとタブノキの暗呼吸量

	暗呼吸量(mg/g/h)
スダジイ(n=13)	0.175 ± 0.087
タブノキ(n=19)	0.237 ± 0.077

80ルクス条件下では、タブノキ15個体の生存日数は494 ± 236日であり、スダジイは10個体のうち３年以内に枯死したものは３個体のみであった。

考察

本研究における実験結果は、低照度下において、スダジイ実生の方がタブノキ実生よりもかなり長く生存しうることを示した。このことから少なくとも実生の段階では、スダジイはタブノキと比べて耐陰性がかなり高いと結論しうる。

同じ暗黒条件のもとで、スダジイがタブノキよりもより長期に生存しえたのは、スダジイはタブノキよりも養分の消費量が単位時間あたり少ないことによるものと解釈しうる。それはスダジイの暗呼吸量がタブノキのそれよりもかなり小さい値を示したからである。Loach（1967）は、耐陰性の高い種は低い種よりも単位面積あたりの呼吸消費量が少ないことを指摘している。

従来の研究では葉の光合成と呼吸の測定によって耐陰性の比較を行っているが、本研究では実生1個体あたりの養分消費量による比較を行っている。Grime（1965）は、耐陰性が高いとされているサトウカエデ（*Acer saccharum*）とより低いコナラ属の１種（*Quercus rubra*）の暗呼吸量を示している。サトウカエデで0.99mg/g/h、そして*Q. rubra*では0.99mg/g/hである。本研究の２種と比較すると、サトウカエデの暗呼吸量の値はスダジイの0.175mg/g/hの約5.7倍であり、ま

た、*Q. rubra*の暗呼吸量の値はタブノキの0.237mg/g/hの約７倍となっている。このように本研究で扱った２種とGrimeの扱った２種とで暗呼吸量に大きな差異が出たのは、本研究では葉のみの呼吸量だけではなく、根、茎、葉のトータルの呼吸量を測っているのに対して、Grimの場合は一度成長させた後に切り取った葉の呼吸量を測定しているという違いが関わっている可能性が高い。成長した葉ではそれなりに組織が発達し、呼吸の消費もそれなりに大きくなることは当然である。また本研究では、養分の消費を実生が枯死するまでの時間で測定しているので、実生の成長初期には呼吸量は高く、次第に低くなると考えられ、本研究における呼吸量は実生の一生のあいだの平均の量を測っていることになる。Kusumoto（1957）は大隈半島の照葉樹林に生育するスダジイとタブノキの陰葉の呼吸量を測り、スダジイで0.292g、そしてタブノキで0.350gという値を出している。彼の論文には単位の基準が記載されていないが、やはりスダジイの方がタブノキよりも呼吸量の値が小さいことには変わりがない。

本実験では両種の初期の実生期のみの比較を行ったが、当然のことながら、スダジイもタブノキもそれなりの光の当たるもとで成長すれば、それぞれの呼吸量も増大すると考えられる。その場合でもスダジイとタブノキの呼吸特性の違いは維持されると考えるのは妥当であろう。

以上のように、タブノキとスダジイの実生期において、耐陰性の大きな差異の存在が示された。この両種の耐陰性の違いは、三宅島におけるタブノキ林からスダジイ林へと遷移する主要な要因であると言える。1974年溶岩上にはタブノキ林が発達しており、その林床にはタブノキよりもスダジイの稚幼樹が多い（Hiroki and Ichino 1993）。このことは両種の実生の生存率の差を示唆している。実際に1874年の溶岩上において、タブノキの実生がきわめて多いのに対して、稚幼樹はきわめて少ない（広木、未発表）。また、筆者は、三宅島の椎取神社の社叢林内で、夏場にタブノキの実生が急速に枯死しつつあるのを観察している。

Kamijyo et al.（2002）は、スダジイはタブノキよりも寿命がかなり長く、タブノキ林からスダジイ林への遷移にはこの寿命の違いが関わっており、耐陰性は関係ないと述べている。しかしながら、このようなスダジイの寿命が長いという特性はスダジイが優占することに一役買っているとしても、タブノキ林からスダジイ林へと遷移することの直接的な説明にはなっていない。タブノキ林からスダジイ林への遷移には、考察の前半で明らかにしたように、スダジイの耐陰性がタブノキよりも高いことが主要因として関与していると見るべきである。

倉内（1953）による塩田跡地での遷移の研究における、クロマツ林からタブノキ林を経てスダジイ林に遷移するとした古典的でよく引用される論文中には、タブノキ林からスダジイ林へと推移する過程を支持するデータは示されていない。したがって、伊豆諸島以外の本州でタブノキ林からスダジイ林へと移り変わる過程はいまだ確認された事柄とは言えない。三宅島において、タブノキ林からスダジイ林への遷移が認められるのは、カシ類を欠くことと併せて、面積が限られた島であるという条件が大きく関わっている可能性が高い。タブノキ林からスダジイ林へと遷移するということがどれだけ一般的であるかについては両種の分布と共存のあり方を含めて再検討が必要である。

文献

Grime, J. P. 1965. Shade tolerance in flowering plants. Nature 5006: 161-163.

服部 1992. タブノキ型林の群落生態学的研究Ⅰ. タブノキ林の地理的分布と環境. 日本生態学会誌

42: 215-230.

Hiroki, S. and Ichino, K. 1993. Difference of invasion behaveor between two climax species, *Castanopsis cuspidata* var. *sieboldii* and *Machilus thumbergii*, on lava flow on Miyakejima, Japan. Ecological Research 8: 167-172.

上条隆志 1997. 伊豆諸島三宅島におけるスダジイ・タブノキ林の更新過程. 日本生態学会誌 47: 1-10.

上条隆志 2009. スダジイ―コジイに言及しつつ―. 『日本樹木誌　一』（日本樹木誌編集委員会編）pp.433-458, 日本林業調査会、東京.

上条隆志・奥富清 1993. 八丈島におけるスダジイ林とタブノキ林の分布とその成因. 日本生態学会誌 43: 169-179.

Kamijyo, T., Kitayama, K., Sugawara, A. Urushimichi, S. & Sasai, K. 2002. Primary succession on the warm-temperate broad-leaved forest on a volcanic island, Miyake-jima, Japan. Folia Geobotanica 37: 71-91.

小南陽亨 2009. タブノキ.『日本樹木誌　一』（日本樹木誌編集委員会編）pp.459-477, 日本林業調査会、東京.

Kusumoto, T. 1957. Physiological and ecological studies on the plant production in plant communityes 4. Ecological studies on the apparent photosynthesis curves of evergreen broad-leaved trees. The Botanical Magazine of Tokyo 70: 299-304.

Loach, K. 1967. Shde tolerance in tree seedlings I. Leaf photosynthesis and respiration in plants raised under artificial shade. New Phytology 66: 607-621.