異なる光環境に生育するコバノミツバツツジの開花のメカニズム

Flowering Mechanism of *Rhododendron reticulatum* in Different Light Environment

森本淳子* 丸山 宏* 柴田昌三**
Junko MORIMOTO Hiroshi MARUYAMA Syozo SHIBATA

摘要：美しい花を咲かせる木本植物の観賞を目的とした二次林管理として、光環境の調整による花芽率のコントロールが提唱されている。しかし、花芽率の予測には、植物の生態学的特性を考慮した評価が必要である。そこで、関西地方の二次林に多く自生するコバノミツバツツジの開花のメカニズムを解明することを目的に、連続的に日射量を測定し、花芽率・当年枝の構成・枝の動態を調べた。その結果、5月～8月の日射量が $41.0\text{MJ}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{month}^{-1}$ 以下の生育場所では花芽分化は確認されず、明るいほど当年枝にしめる繁殖枝の割合が高くなること、繁殖枝の腋芽から伸長する栄養枝の数は光環境の影響を受けにくいことなどが明らかになった。

1. はじめに

今日、二次林のレクリエーション利用が重視されている¹⁾²⁾。利用形態は多岐にわたるが³⁾、とりわけ美しい花を咲かせる木本植物の観賞を目的とした場合、花が数多く咲き人々を魅了するような景観が好ましいだろう。これまで、このような二次林の景観形成に貢献する木本植物について生育地の生態学的調査や野外実験が行われてきた⁴⁾⁵⁾。いずれも夏の一時期の相対照度と花芽率の関係から、達成すべき相対照度を二次林の管理手法として提示している。しかし、花芽率を予測するには植物の生態学的特性を考慮したより精密な評価が必要であらう。夏の一時期の相対照度では植物の光合成や花芽分化に必要な光環境を評価するには不十分であり、また、花芽率だけでは花芽生産を支える同化器官との相対的な関係が無視されており、生態学的な裏付けに乏しいと考えられる。

そこで、より合理的な二次林管理を導くための基礎として、関西地方の山林に多く自生するコバノミツバツツジ (*Rhododendron reticulatum*) を材料に、開花のメカニズムの解明を試みた。生育場所の日射量を連続的に測定し、光環境の指標とした。また、個体当たりの栄養枝(葉の枝)と繁殖枝(ここでは花の枝)の枝数比を明らかにし、光合成同化物の配分比を枝数で評価した。さらに、枝数比の維持機構を枝の動態から明らかにしようと試みた。

表－1 調査木のサイズ

生育場所	個体No. ¹⁾	地上茎 ²⁾		樹高 (cm)		1/10地際直径 (cm)	
		(本)	平均 (標準偏差)	平均 (標準偏差)	平均 (標準偏差)	平均 (標準偏差)	平均 (標準偏差)
林縁	1	4	226.3	(14.7)	2.2	(0.3)	
	2	3	205.0	(7.1)	2.2	(0.2)	
	3	4	298.0	(46.3)	2.5	(0.3)	
	4	5	179.0	(37.9)	2.2	(0.4)	
	5	4	240.5	(18.7)	2.0	(0.3)	
	6	2	241.0	(4.0)	2.3	(0.2)	
ギャップ	7	2	326.5	(6.5)	3.0	(0.3)	
	8	3	301.7	(27.2)	2.7	(0.5)	
	9	3	269.0	(20.0)	2.1	(0.5)	
	10	1	307.0	(0.0)	3.0	(0.0)	
林内	11	2	263.5	(3.5)	2.1	(0.2)	
	12	1	290.0	(0.0)	2.0	(0.0)	
	13	1	282.0	(0.0)	1.8	(0.0)	
	14	3	269.0	(18.5)	1.9	(0.1)	
	15	1	289.0	(0.0)	1.6	(0.0)	

1) 1996年5月～8月の日射量の平均値が高い個体から昇順に番号をふった
2) 株を構成している地上茎の数

2. 調査地の概要と調査方法

京都市近郊の京都大学附属演習林上賀茂試験地の林道沿い(以下、林縁)、林内にできたギャップ(以下、ギャップ)、ヒノキ林内(以下、林内)に自生するコバノミツバツツジの成木15個体(表－1)を調査の対象とした。株立ちになっている場合は、株を構成する全ての地上茎を1個体として扱った。

(1) 光環境

1995年5月から1年間、予備調査として3個体の樹冠上に光量子センサー(LI-COR社)を設置して光量子量の測定をおこなった。1996年4月下旬から全個体の樹冠上に簡易積算日射計(大成化工)を設置し、ほぼ欠測無く連続的に日射量を測定した。簡易積算日射計の校正を行うために、さきの3個体については、引き続き光量子量を測定した。光量子量から換算した日射量と簡易積算日射計から得られた日射量には高い相関が認められ($R^2=0.98$)、簡易積算日射計の信頼性が確認された。また、過去の研究結果と比較するために1996年8月の曇天日に全個体の樹冠上の相対照度をデジタル照度計T-1H(ミノルタ)で測定した。

1996年5月、6月、7月、8月の日射量の平均値の高い個体から順に1～15まで番号をつけた(図－1)。個体No.1～No.6までは林縁に、No.7～No.10まではギャップに、No.11～No.15までは林内に生育する個体であった。1996年5月～8月の日射量は、林縁では $117.2\sim180.9\text{MJ}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{month}^{-1}$ 、ギャップでは $67.8\sim101.9\text{MJ}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{month}^{-1}$ 、林内では $28.5\sim41.0\text{MJ}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{month}^{-1}$ であり、生育場所の違いが日射量の違いとして明確にあらわれていた。林縁では、5月以降に調査個体の上層木のネジキやクリが繁茂してきたため、5月より7月・8月の日射量が少なくなった。一方、林内の個体は月間の日射量の差が比較的小さかった。上層木がヒノキだったために比較的遮光の程度が安定していたと考えられる。

(2) 花芽率

1996年3月に全個体について、花芽を区別して全ての芽の数を数えた。落葉してから3月下旬までは1個あるいはそれ以上の芽が芽鱗に包まれているため、正確な芽の数は分からない。そこで枝先に形成されている芽の塊を1個の芽として数えた。また、コバノミツバツツジは混芽(1個の芽の中に葉芽と花芽を両方もつ)を形成する⁶⁾ため、葉芽と花芽の区別がつきにくい、3月初旬に赤く膨らみを帯びた芽を花芽として数えた。(花芽数)／

*京都大学大学院農学研究科 **京都大学附属演習林

(全芽数)を花芽率と定義して個体当たりの花芽率を計算した。

(3) 枝の動態

全個体を対象として、枝の動態の解析を行った。各個体を地際から40cm階層に区切り、1996年3月に各階層から芽を50個以上ランダムに選んだ。個体当たりの樹冠の深さが4層～8層あった林縁では460±58個(6個体の平均±標準偏差)、3層～7層あったギャップでは440±129個(4個体)、1層～3層あった林内では220±44個(5個体)の芽が選ばれた。これらの芽から伸長した枝のタイプ(後述)と数を3月、6月、7月、10月に記録した。また、選んだ芽から3年前までの年枝を含む分枝形態をスケッチした。このデータを元に各個体の枝の動態を解析した。個体No.3, No.9, No.13はそれぞれ林縁、ギャップ、林内の特徴をよく表しており、また、1995年にも光環境を測定していたため、これら3個体を各光環境の代表として、結果を報告する。

図-1 調査個体樹冠上の日射量と花芽率

■1996年5月、◇1996年6月、△1996年7月、●1996年8月の日射量
ただし、カッコ内は1995年の日射量 ×花芽率

3. 結果と考察

(1) 光環境と花芽率

各個体の1996年3月の花芽率を図-1中に示した。ツツジ類の花芽分化は6月頃から始まり、晩夏には終了する^{4),7),8)}。この期間に十分な光環境が保たれなければ花芽分化が進まず、翌年に開花しないことは経験的に確かめられている⁴⁾。個体No.3, No.9, No.13では、1995年5月～8月の日射量は1996年の同時期の日射量と同程度であった(図-1参照)。他の個体でも周辺で大きな攪乱はなかったため少なくとも1995年と1996年の5月～8月はほぼ同様の光環境であったと考えられる。

個体No.1～No.10(林縁・ギャップ)では花芽が形成されたが、No.11～No.15(林内)では、全く花芽は形成されなかった。

図-2 コパノミツバツツジの分枝形態

すなわち、花芽分化は5月～8月の日射量が41.0 MJ·m⁻²·month⁻¹(No.11の日射量)以下の生育場所では確認されなかった。今回調べた個体の中で、最も低い日射量で花芽を形成した個体No.10の8月の相対照度は19.5%であった。重松ら(1985)の調査では8月の相対照度が約12%以上の光環境下で花芽の形成が確認されており、本研究の結果はこれに背反するものではなかった。5月～8月の日射量と花芽率には正の相関があったが、5%水準で有意性は認められなかった(R = 0.52)。これより、花芽分化にはある一定以上の日射量が必要とされるが、その閾値以上における花芽率は日射量だけでは決定されないことが分かった。単純な光環境の調整だけでは花芽率の正確なコントロールは困難であることが示唆された。

(2) 個体当たりの当年枝の構成

図-2にコパノミツバツツジの分枝形態と枝のタイプを示す。Kozlovski(1971)の分類と著者の観察により、枝を4つのタイプに分類した。頂芽からは栄養枝・繁殖枝のどちらかが伸長する。頂芽から伸長した栄養枝をT枝(Terminal shoot)、繁殖枝をF枝(Flower shoot)と定義した。また、それぞれの腋芽からは栄養枝が伸長する。T枝の腋芽から伸長した栄養枝をS枝(Sylleptic shoot)、F枝の腋芽から伸長した栄養枝をFS枝(Flower sylleptic shoot)と定義した。F枝は3月下旬に伸長し、4月上旬まで花を咲かせた。Ardhana(1988)によると、T枝は4月上旬から6週間ほどで展葉するが、同時に伸長し始めたS枝やFS枝は13週間程度かけて晩夏に葉の展開を完了する。

No.3(林縁), No.9(ギャップ), No.13(林内)で記録した当年枝の構成を図-3に示す。栄養枝(F枝を除く全ての枝)の年次増加率(r)はNo.3(林縁)では1.25(r95:1995年の栄養枝数/1994年の栄養枝数)と1.14(r96:1996年の栄養枝数/1995年の栄養枝数)、No.9(ギャップ)では1.31(r95)と0.88(r96), No.13(林内)では1.18(r95)と1.07(r96)であり、どの年もNo.3(林縁)の栄養枝の年次増加率はNo.13(林内)より高かった。No.9(ギャップ)ではr95がNo.3(林縁)より高く、r96がNo.13(林内)より低くなるなど、一定した傾向が見られなかった。当年枝数に示める各枝タイプの構成をみると、F枝とFS枝の割合は明るいほど高い傾向があった。各階層別にみても樹冠の上部から下部にかけて同様の傾向が認められた。このように、光環境が明るいほどF枝とFS枝に対する光合成同化物の配分比が高くなることが示唆された。また、No.9(ギャップ)では、1994年のF枝やFS枝の割合が1995年・1996年より高く、当年枝の構成がNo.3(林縁)と類似していた。このことから、1994年の光環境が1995年・1996年よりも明るかったと推察される。ギャップ下に生育する個体では光環境の変動に応じ

図-3 個体あたりの当年枝の構成

▨T枝 ■S枝 □FS枝 ■F枝

て、年々当年枝の構成を変容させていることが示唆された。つぎに、このような当年枝構成の維持機構を枝の動態から解析した。

(3) 枝の動態

コバノミツバツツジの枝が生産される過程をフローチャートに整理した(図-4)。前年の枝のタイプ(F枝上には芽が形成されないでT枝・S枝・FS枝の3タイプ)で芽を区別し、各段階への移行率を計算した。冬芽をもつシュート(G1)が冬の間枯死・脱落しないで翌春新たに枝を伸長したシュート(G1')の割合を冬の生存率(Survival rate of shoot in winter: Rs.w), G1'から伸長するシュート数(G2p)を生産率(Production rate of shoot: Rp), G2pのうち、夏の間枯死・脱離しないで冬芽を形成したシュート(G2)の割合を夏の生存率(Survival rate of shoot in summer: Rs.s)と定義し、次式で求めた。

$$Rs.w = G1' / G1$$
$$Rp = G2p / G1'$$
$$Rs.s = G2 / G2p$$

図-4 コバノミツバツツジの枝の動態

(i) 生産率

① 光環境とF枝生産率

花芽が形成されたNo.3(林縁)とNo.9(ギャップ)のF枝生産率を図-5に示す。No.3(林縁)では 0.58 ± 0.07 (1994年, 1995年, 1996年の平均±標準偏差), No.9(ギャップ)では 0.28 ± 0.14 であり、明るいほどF枝生産率は高かった。枝タイプ別にF枝生産率を求めた(図-6)ところ、No.3(林縁)ではいずれの年もFS枝からのF枝生産率が、S枝・T枝からのF枝生産率より高かった。No.9(ギャップ)では、1994年はFS枝・

図-5 F枝生産率

図-6 枝タイプとF枝生産率

T枝のF枝生産率がNo.3(林縁)と同程度高く、S枝のF枝生産率がNo.3(林縁)より低かった。しかし、1995年と1996年にはどのタイプの枝でもF枝生産率は減少し、最も減少の程度が大きかったのはFS枝であった。その結果、T枝のF枝生産率が最も高く、ついでFS枝、S枝の順になった。1994年は、1995年・1996年より比較的明るかったために、よりNo.3(林縁)と類似した傾向が見られたと考えられる。

この結果から、5月～8月の日射量が $169.5 \text{ MJ} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{month}^{-1}$ のNo.3(林縁)では、FS枝に花が咲く傾向が高いことが明らかになった。また、 $72.9 \text{ MJ} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{month}^{-1}$ のNo.9(ギャップ)ではF枝生産率がS枝で最も大きく抑制され、ついでFS枝、T枝の順にF枝生産率が大きく抑制されることが明らかになった。

② 開花が枝の伸長に与える影響

F枝生産が腋芽からの栄養枝(FS枝)の伸長に与える影響を検討した。F枝生産率に対するFS枝生産率の比(FS/F比)とT枝生産率に対するS枝生産率の比(S/T比)を枝の伸展率として求めた(図-7)。FS/F比はF枝の腋芽から伸長したFS枝の数(F枝1本当たり)を、S/T比はT枝の腋芽から伸長したS枝の数(T枝1本当たり)を表すことから、値が大きいくほど多くの腋芽から栄養枝が生産され、枝の伸展が旺盛であることを示す。S/T比は光環境が明るいほど高い傾向があったが、FS/F比はNo.3(林縁)とNo.9(ギャップ)で大きな差は認められなかった。すなわち、頂芽からT枝が伸長した場合は、光環境が明るいほど腋芽から伸長するS枝の数は増加したが、頂芽からF枝が伸長した場合は、光環境が明るくなくても、腋芽から伸長するFS枝の数は大きく変化しなかった。これより、花芽分化がおこらない範囲の光環境では明るいほど枝の伸展は旺盛だが、花芽分化に必要な光環境が整っていれば、それ以上の光の強弱に枝の伸展は影響を受けないことが分かった。

前年の枝のタイプ別にFS/F比を求めた(図-8)。No.3(林縁)ではS枝のFS/F比が最も高かった。No.9(ギャップ)では、1994年にはT枝・S枝・FS枝ともにNo.3(林縁)と同様の値を示し、S枝のFS/F比が最も高かった。しかし、

図-7 枝の伸展率

図-8 枝タイプとFS/F比

1995年にFS / F比はT枝で最も高くなり、ついでS枝、FS枝の順にFS / F比は高くなった。1996年にはどの枝タイプのFS / F比も大きく減少した。1994年は、1995年・1996年よりも光環境が明るかったために、よりNo.3(林縁)のFS / F比と類似した傾向が見られたと考えられる。

この結果から、5月～8月の日射量が $169.5 \text{ MJ} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{month}^{-1}$ のNo.3(林縁)では、前年S枝だった枝でF枝の腋芽からの枝の伸張が旺盛であることが分かった。さらに、 $72.9 \text{ MJ} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{month}^{-1}$ のNo.9(ギャップ)では、前年T枝だった枝ではF枝の腋芽から旺盛な枝の伸張が望まれるが、前年S枝やFS枝だった枝ではF枝の腋芽から旺盛な枝の伸張は望まれず、開花した位置で枝の伸張が止まる可能性の高いことが明らかになった。光環境に対するF枝生産率の特徴にみられたのと同様に、5月～8月の日射量が $72.9 \text{ MJ} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{month}^{-1}$ のNo.9(ギャップ)では、F枝の腋芽からの枝の伸張率もS枝で最も大きく抑制され、FS枝、T枝の順に枝の伸張率が抑制されることが明らかとなった。したがって、光合成同化物が減少するとS枝とFS枝への資源配分が、T枝より大きく減少すると考えられた。

(ii) 生存率

冬の生存率は、1994年・1995年の芽の痕跡が不明瞭であったため、1996年について求めた。夏の生存率は、枝の痕跡から判断して1994年・1995年・1996年について求めた。1996年の冬の生存率はNo.3(林縁)で0.96、No.9(ギャップ)で0.97、No.13(林内)で0.97となり、光環境による差はなく、高い値を示した。このように、形成された冬芽のほとんどが枝を伸長することが確認された。コバノミツバツツジは早春に開花・展葉し、

上層木との光の競合を避ける生活型であるためと考えられる。夏の生存率はNo.3(林縁)で 0.98 ± 0.02 (1994年, 1995年, 1996年の平均±標準偏差), No.9(ギャップ)で 0.98 ± 0.02 , No.13(林内)で 0.99 ± 0.01 であった。No.3(林縁)では虫害, No.9(ギャップ)やNo.13(林内)では枯れ上がりによる栄養枝の損傷が目立ち、光環境による死亡原因の相違が観察された。

4. まとめ

コバノミツバツツジが生育する光環境(5月～8月の日射量)を連続的に測定し、花芽率、当年枝の構成、枝の動態を調べることによって、つぎの8点が明らかになった。1) $41.0 \text{ MJ} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{month}^{-1}$ 以下の生育場所では花芽分化は確認されなかった。2) 5月～8月の日射量と花芽率に有意な正の相関はなかった。3) 光環境が明るいほど栄養枝の年次増加率が高く、当年枝にしめるF枝とFS枝の割合が高くなる傾向があった。4) $169.5 \text{ MJ} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{month}^{-1}$ の個体ではF枝生産率が0.6程度、 $72.9 \text{ MJ} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{month}^{-1}$ の個体では0.3程度であった。5) $169.5 \text{ MJ} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{month}^{-1}$ の個体では、FS枝に開花する傾向が高く、FS枝の伸長は前年S枝だった枝で最も旺盛であった。6) $72.9 \text{ MJ} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{month}^{-1}$ になると、F枝生産率およびFS枝の伸長は前年S枝だった枝で最も大きく抑制され、ついでFS枝、T枝の順に大きく抑制された。7) 花芽分化がおこらない範囲の光環境では、明るいほど枝の伸張は旺盛だったが、花芽分化に必要な光環境が整っていれば、枝の伸張は光環境の影響を受けなかった。8) 枝の生存率はどの光環境でも高く、枝の生存に関わる要因が光環境によって異なることが観察された。

引用文献

- 1) 亀山章(1996): 雑木林の植生管理: ソフトサイエンス社, 303pp.
- 2) 石井実・上田邦彦・重松敏則(1993): 里山の自然を守る: 築地書館, 171pp.
- 3) 木平勇吉(1994): 森林科学論: 朝倉書店, 170pp.
- 4) 重松敏則・高橋理喜男・鈴木 尚(1985): 二次林林床における光条件の改良が野生のツツジ類の着花に及ぼす効果: 造園雑誌 48(5), 151-156
- 5) 重松敏則(1988): 刈り取りがコバノミツバツツジの着花に及ぼす影響と施肥の効果: 造園雑誌 51(5), 198-203
- 6) 山崎 敬(1989): 日本のツツジ属: プランタ 5月(3), 6-14
- 7) 安部定夫・岡田正順(1979): 花卉園芸学: 朝倉書店, 241pp.
- 8) 小杉 清・近藤彦三郎(1954): 花木類の花芽分化に関する研究(第5報) ボケ, ツツジの花芽分化期並びに花芽の発育経過について: 園芸学会雑誌 23(4), 264-268
- 9) Kozlovski, T. T. (1971): Growth and development of trees I - Seed germination, ontogeny, and shoot growth: Academic Press, N.Y. and London, 443pp.
- 10) Ardhana, I. G. (1988): Dynamics and maintenances of crown structure of understory species in a coniferous forest: 京都大学学位論文, 130pp.

Summary: Flowering mechanism of *Rhododendron reticulatum* is analyzed through flower bud ratio, shoot composition, and shoot dynamics. Solar radiation was measured continuously in 1996. In results, 1) Differentiation of flower bud was not occurred in the light environment less than $41.0 \text{ MJ} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{month}^{-1}$. 2) There was not significant correlation between solar radiation and flower bud ratio. 3) The annual growth rate of vegetative shoots tended to be higher in more intensive light environment. The ratio of flower shoot (F-shoot) and flower sylleptic shoot (FS-shoot) were also higher in more intensive light environment. 4) Production rate of F-shoot was 0.6 in $169.5 \text{ MJ} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{month}^{-1}$, and 0.3 in $72.9 \text{ MJ} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{month}^{-1}$. 5) Flowers tended to bloom on FS-shoots, and elongation of FS-shoots was the most active on sylleptic shoots (S-shoots) in $169.5 \text{ MJ} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{month}^{-1}$. 6) In $72.9 \text{ MJ} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{month}^{-1}$, production rate of F-shoots and elongation of FS-shoots were the most suppressed on S-shoots. 7) Under the light environment which cause the differentiation of flower bud, extension of shoots was not influenced by light intensity. 8) Rate of survived shoots under each light condition approximated to 1.00, though the cause of shoot abortion seemed to be different among three cases.