

アカマツ苗木における新梢、針葉および 根の生長の経時変化とその相互関係

——温度条件の違いを中心とした考察——

佐々 朋 幸⁽¹⁾

Tomoyuki SASSA : Weekly Variation of Shoot Extension, Needle Development,
Root Elongation and Root Ramification, and the Correlations among
them, in Japanese Red Pine Seedlings (*Pinus densiflora*).
—A consideration from physiological aspect, under different
thermal conditions—

要旨：枯死・脱落した林木の根は林地へ多量な有機物を供給するだけでなく、各種養分の供給にも大きな役割を果しているものと考えられる。しかし、この分野の研究は多くの困難を伴うため、これまでのところ報告もほとんどみられない。

そこで、問題解決の第一歩として、林業試験場苗畠の自然温度条件下および人工気象室内での二とおりの人工温度条件下（昼間 20°C, 夜間 15°C と昼間 25°C, 夜間 20°C の二とおり、いずれも自然光）で、アカマツ苗木の地上、地下部における生長の経時変化を調べた。

その結果、以下のことが明らかになった。

1. 自然温度条件下では地上、地下部の伸長生長量のピークはほぼ一致する。また、両者の旺盛な生長期間も一致する。
2. 新芽の活動と新生根の発生の間に、かなり密接かつ複雑な関係があるらしい。
3. 気温の変化に対する地上部生育活動の変化の度合は、地温の変化に対する地下部生育活動の変化の度合に比べて小さい。また、地上部が活動を停止している場合でも、地温次第で根は独自の生育活動ができる。
4. 新生発生根数の約 80% が 1~2 週間以内に褐色化し、枯死あるいは菌根として存在するようになる。

I はじめに

林木の生長についてはすでに多くの生理・生態学的事実が立証されており、その結果をもとに林業への実際の応用も着々と進行しつつある。しかしこうした中で林木根系の発達に関する研究は調査・測定等に多大な困難を伴うため、これまで一般に敬遠されがちであった。したがって現在に至るまでほとんどの部分が未知であるといつても差し支えない。

枯死・脱落した林木の根は林地へ多量な有機物を供給するのみならず、各種養分の供給にもかなり大きな役割を果しているものと考えられる。したがって、枯死・脱落に関する研究の重要さについては多くの生態学・土壤学研究者の指摘するところである。にもかかわらず、さきに述べたような困難さゆえにいまだその方法論すら確立されていない。事実、これまでに観察等を通じて根の枯死を論じた報告は二、三みられるが、その機構の解明にまで及んだ報告はみられない。

以上の問題を解く第一のステップとして、筆者は苗木の地上、地下部における生長様式を経時的に追跡

しつつ、林木の根の生長および枯死に関する基礎実験を行った。ここでは、地上部の生長については言うまでもなく、地下部の生長をも隨時、克明に観察することが可能で、かつ繰り返し実験も簡単にできる簡易小型根箱を植栽床として用い、異なった温度条件下でアカマツ苗木を育成し、その結果を主に生理学的観点から解析した。

II 試験方法

当試験では植栽床として Fig. 1 で示されるような簡易小型根箱を用いた³⁵⁾³⁶⁾。

林業試験場苗畠（茨城県稻敷郡基崎町）でまきつけし、1生育期を過した10本のアカマツ苗木（苗高10cm、根元径5mm程度のもの）について、昭和55年2月上旬に根切り処理を行った後ピートモスを培地とする10個の根箱へ移植した。苗木が植栽された根箱は約1か月間苗畠に埋設された後、同年3月3日、これらのうち3個ずつが以下に示す人工温度条件下へ移動された。なお、移動前半月間の平均最高気温は12.3°C、同平均最低気温は-4.6°Cであった。

——人工温度条件-1（以後 AC-1 とする）

地上、地下部とも昼間 20°C、夜間 15°C

自然光

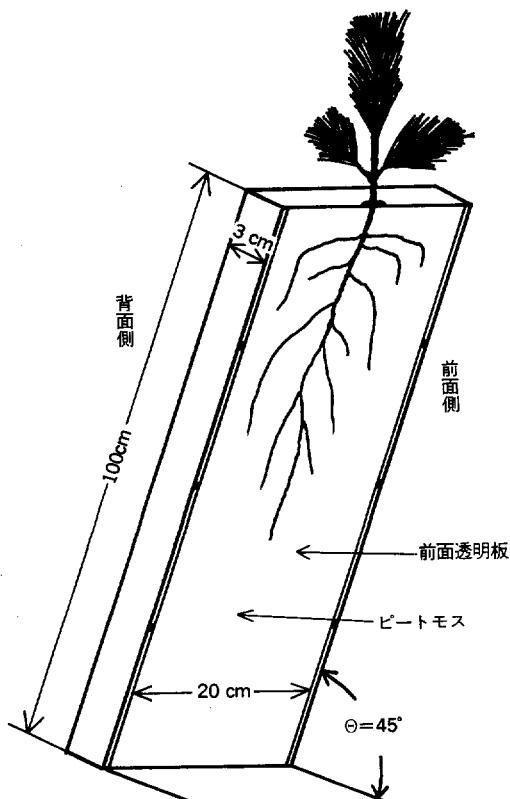


Fig. 1. 簡易小型根箱模式図
Schema of small root box.

——人工温度条件-2（以後 AC-2 とする）

地上、地下部とも昼間 25°C、夜間 20°C

自然光

残りの 4 個の根箱は引き続き地中に埋設されたまま、苗畑の自然温度条件下における観察試料として試験に供された。

人工温度条件下では週に 1 回定期的な灌水が行われ、自然温度条件下のものについても降雨のない時期については灌水がなされた。ピートモスの性格上、灌水後間もなくして水分は安定し、試験期間中はほぼ最大容水量の 60~70% であった。

測定は昭和 55 年 3 月より翌 56 年 5 月まで毎週 1 回定期的に行われた。

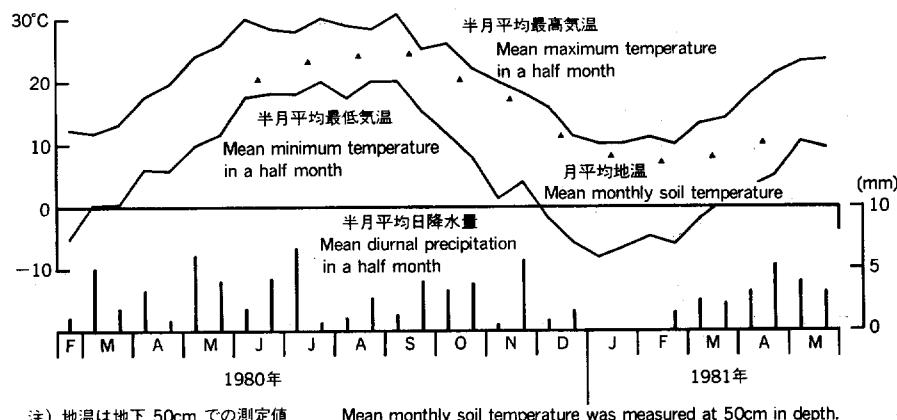
測定項目は頂芽、側芽の数とそれらの 1 週間ごとの伸長量、腋芽の数、1 週間以内に発生する新生根数とその伸長量、前回の測定以来根端が褐色化せずに伸長を続いている根の数およびその伸長量である。なお、報告中での新梢の伸長は頂芽の伸長量で表され、また針葉の伸長は頂芽から出た針葉の伸長量で表される。結果については凡例図で示されるように図示することとした。

III 試験結果

(1) 自然温度条件下における地上、地下部の生長の経時変化

当試験を行った期間中の気温、地温等の変化を Fig. 2 に示す。こうした温度条件下で育成されたアカマツ苗木の地上、地下部における生長の経時変化を個体ごとに Fig. 3 で示す。

新梢の伸長開始時期は全体として 3 月 20 日頃であり、個体により若干異なるが、その後約 9 週間にわたりて伸長が続く。新梢伸長量は 4 月末から 5 月初頭にかけて最大値となる。新梢伸長量がピークに達する 2、3 週間前に針葉の伸長が始まり、6 月初頭に至って針葉伸長量はピークに達する。しかし針葉伸長量の変化の様子は新梢伸長量の変化の様子に比べて変動が少ない。針葉の伸長生長は約 10 週間継続した後、8 月に至り終了する。



注) 地温は地下 50cm での測定値

Mean monthly soil temperature was measured at 50cm in depth.

Fig. 2. 林業試験場本場苗畑における気温、地温ならびに降水量（実験林室ならびに気象研究室資料による）

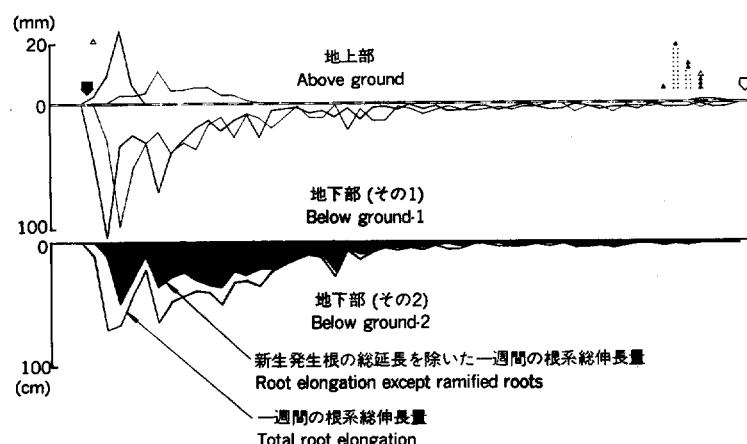
Temperature and precipitation in the nursery of Forestry and Forest Products Research Institute.

次に、根の生長については、第 4 号苗木では新生根の発生がやや早かったようであるが、全体として新生根の発生は新梢の伸長開始とほぼ同時期に始まると言える。その後新生根発生数は増加し、4月末から5月初頭にかけて第1のピークとなる。新生根発生数がこのピークに達する時期はさきに述べた新梢伸長量のピークに達する時期とほぼ一致する。第1のピークを経過するとその後しばらくの間発生数は減少するが、第1のピークより1か月半から2か月遅れて第2のピークが出現する。第3号苗木では必ずしも上記の傾向と一致するものではなかったが、いずれにせよこの第2のピークが出現する時期は針葉伸長量のピークの時期とほぼ一致するようであった。一方、地上部における伸長、すなわち新梢に続く針葉の伸長が停止するとその後間もなくして新生根の発生数も急激に減少する。このことは地上部において生長の旺盛な時期は同時に新生根の発生も旺盛であることを意味しているのであろう。地上部における伸長生長が停止した後も新生根の発生は完全に停止することはないが、その数は著しく減少する。なお、冬季間にあってもわずかに新生根の発生が認められたが、これは主に根箱の底辺部においてであった。

根系伸長量のうち新生根の総伸長量の変化が新生根発生数の変化と同じ傾向を示すことは当然のことであろう。一方、前回の測定時に存在した根が引き続き伸長する伸長量の変化の様子は新生根発生数の変化

凡例図

Legend of growth diagrams



地上部 太線：新梢の一週間の伸長量

細線：針葉の一週間の伸長量

△印：頂芽の伸長開始時期

▲印：側芽の数および伸長開始時期

●印：生長していることが確認された副芽および腋芽の数

地下部(その1) 太線：一週間の新生根発生数

細線：前回の測定時に伸長が確認され、次回にはその伸長が停止、褐色となり枯死あるいは菌根化した根の数

Above ground fine line : needle development thick line : shoot growth

△ Terminal shoot

▲ Lateral shoot

● Interfascicular or axillary bud

Below ground-1 fine line : number of roots ceasing growth

thick line : number of ramified roots

注) 黒く塗りつぶされた矢印は昭和 55 年 3 月 3 日を、白ぬきの矢印は昭和 56 年 3 月 2 日を示す。また横軸上の交互の白黒はそれぞれ一週間を示す。

Remarks : Thick black arrow means the date of "March 3, 1980" and white one, "March 2, 1981".

Alternate white-and-black marks on the axis of abscissa mean one week respectively.

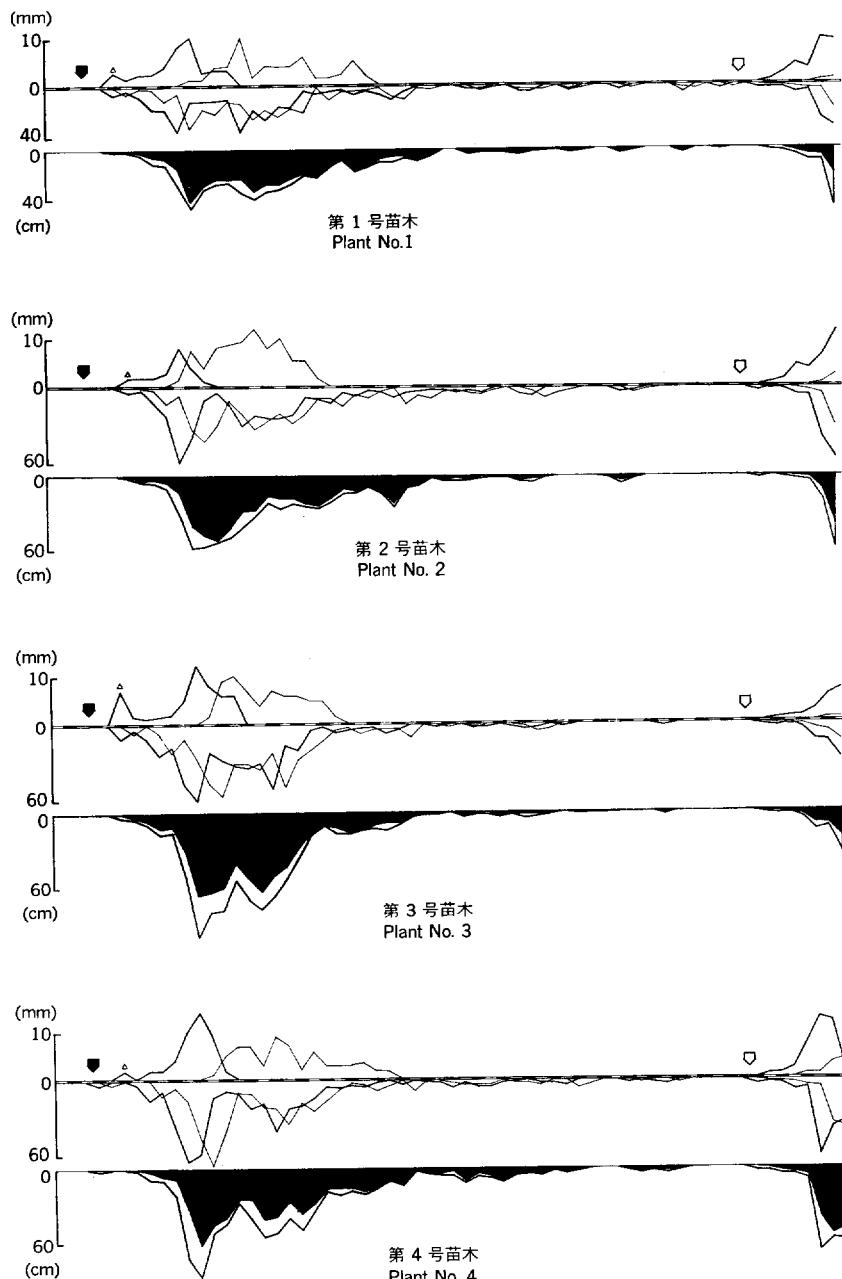


Fig. 3. 自然温度条件下での生長の経時変化
Growth diagram under natural thermal condition.

の様子と比較した場合、全体として約1週間程度遅れていることが図より明らかである。したがって、根系の旺盛な伸長生長の時期も新梢あるいは針葉の伸長生长期にはほぼ対応していると言うことができる。

前回の測定時に白根として存在しながら、次回の測定時には枯死あるいは菌根として存在する根端数の週変化は新生根発生数の週変化に比べると、ここでも全体として約1週間程度遅れていることが認められ

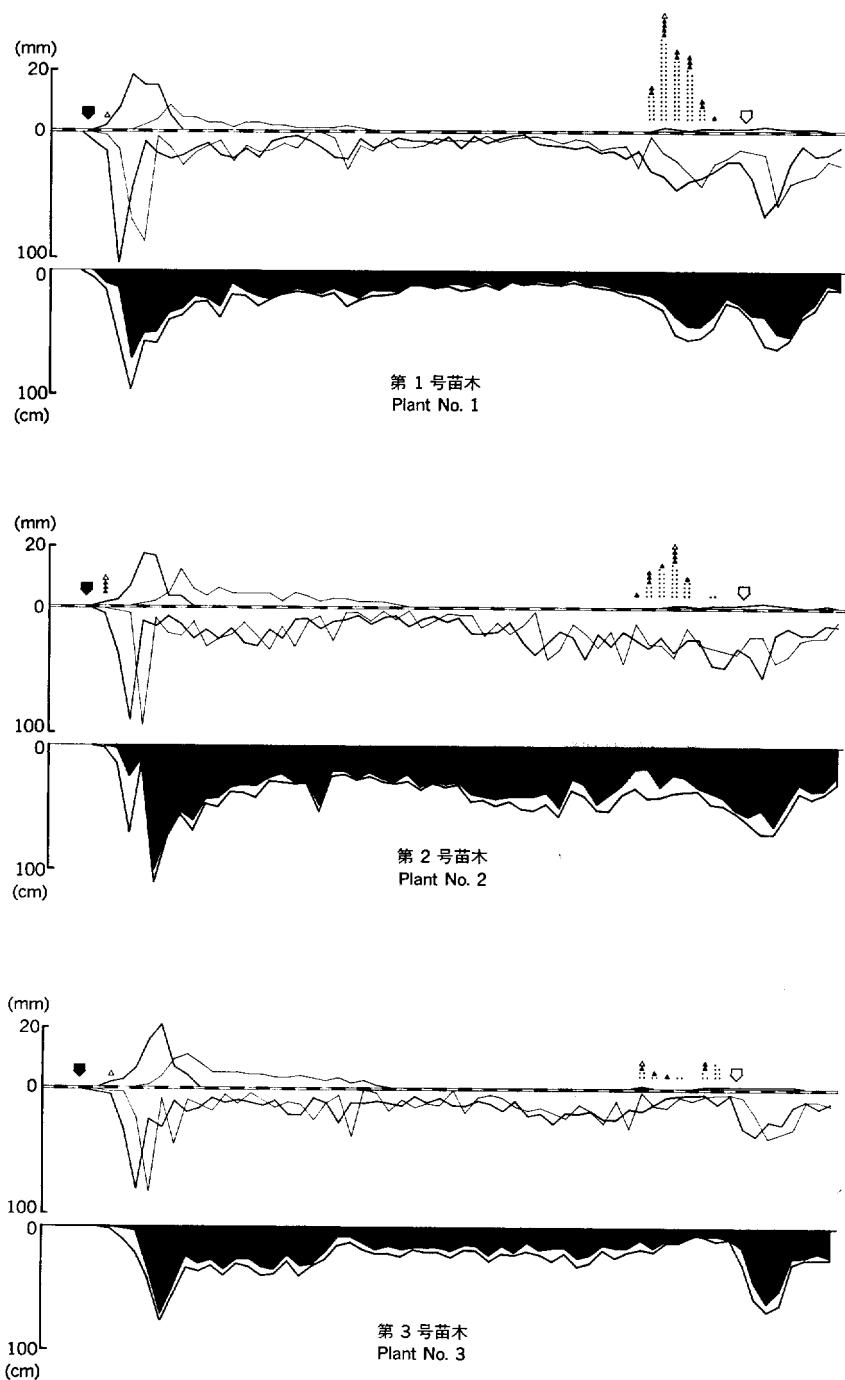


Fig. 4. 人工温度条件一その 1 下での生長の経時変化
Growth diagram under artificial thermal condition No. 1 (AC-1).

る。そしていつの場合も発生した新生根のうち約 80% が次週には枯死あるいは菌根として存在し、残りの 20% にあたる部分が次週まで伸長することが認められた。なお、菌根は *Laccaria* sp. によるものが大部分であり、毎回の枯死根数、菌根数の割合については明確な数値が得られなかった。

(2) 人工温度条件下における地上、地下部の生長の経時変化

a) AC-1 の場合

AC-1 下で育成されたアカマツ苗木の地上、地下部の生長の経時変化を Fig. 4 に示す。図より明らかのように新梢の伸長は当条件下へ移されて約 10 日後から始まった。これは自然温度条件下での場合と比較して約 1 週間伸長開始時期が早まったことを意味している。その後、新梢伸長量は増加し、伸長開始から 3 ~ 4 週間を経てピークに達する。伸長生長は 7 週間継続し、自然温度条件下で育ったものと比べた場合伸長期間が 2 週間程度短くなっている。一方針葉の伸長は自然温度条件下の場合と同様、新梢伸長量がピークに達するわずか前に始まり、その伸長量は新梢の伸長が停止する頃ピークに達する。針葉伸長量の変化については、ピークが現れた後はほぼ安定した割合で伸長を続け、その停止時期は自然温度条件の場合より遅れる。すなわち、当条件下では新梢の伸長開始時期が早められ、伸長期間が短縮される一方針葉の伸長期間が延長されることが明らかである。さらにこの条件下における特徴として翌年の頂芽の伸長開始が極端に早められ、1月末から2月初頭にわずかではあるが伸長を開始することが観察された。しかし、こうした伸長生長は順調には進行せず、やがて頂芽は枯死に至る。こうした頂芽の発育異常により、アカマツの伸長生長における頂芽優先性がくずれ、前年（55 年中）伸長した部分から側芽や腋芽が多数発生した。しかしこれらも順調な生育をすることができず枯死に至ることが認められた。一方昭和 54 年に伸長した部分からも腋芽の発生がところどころみられた。温度条件が通年一定であり、新梢の順調な伸長生長をもたらす春化処理がなされていないにもかかわらず、こうした腋芽の発生をみた理由としては次のことが推察される。すなわち、腋芽発生部分は人工気象条件下へ移動される前、つまり昭和 54~55 年にかけての冬季を経ており、それによる植物体内の内在リズム (endogenous rhythm) が働いたものと考えられる。

新生根の発生は人工気象条件下へ移されて間もなく始まり、その発生数は発生開始後 4 週間程でピークに達する。これは自然温度条件下で生育しているものに比較して約 4 週間早く発生数がピークに達したことになる。なお、自然温度条件下では新生根発生数の第 1 のピークが新梢伸長量のピークにはほぼ一致したが、当条件下では前者が後者より早く出現し、これら 2 者の間に時間的差異が認められた。新生根の発生数はピークを経た後はほぼ一定となる。しかし自然温度条件下での場合と同じように針葉伸長量のピーク時には新生根の発生数も増加するようであった。第 1 号苗木で明らかなように、翌年 1~2 月に新芽が活動し始める時期になって新生根の発生数が急激に増加し、また 3 月中旬のわずかな頂芽伸長期にも発生数が増加した。

根系伸長量の変化の様子および枯死あるいは菌根として存在する根端の数の変化については、自然温度条件下での場合と同様に新生発生根数の変化と比べ全体として約 1 週間程度遅れている。この場合も新生発生根のうち約 80% が 1 週間後に枯死あるいは菌根と化していた。

b) AC-2 の場合

AC-2 下で育成されたアカマツ苗木の地上、地下部の生長の経時変化を Fig. 5 に示す。図より、新梢の伸長は人工気象条件下へ移されるとただちに始まることがわかる。その後 3~4 週間を経て伸長量はピ

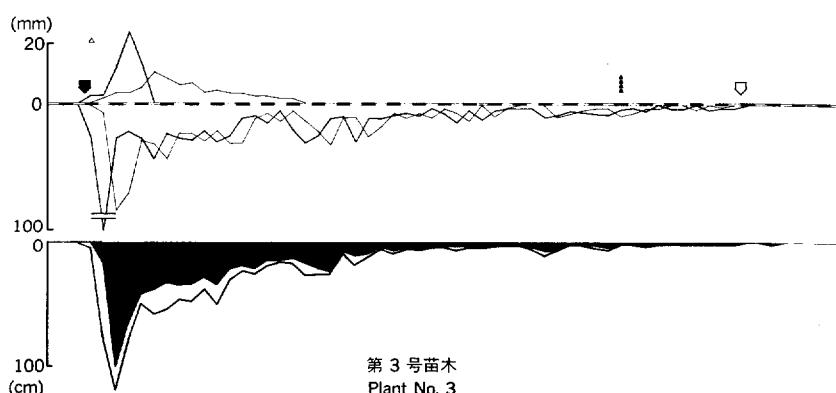
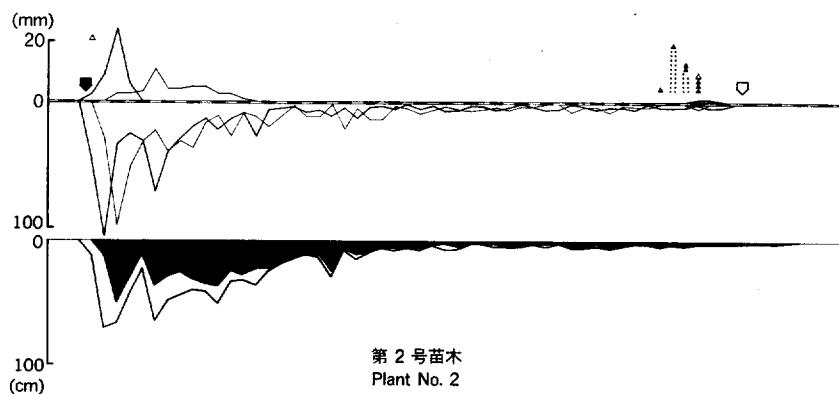
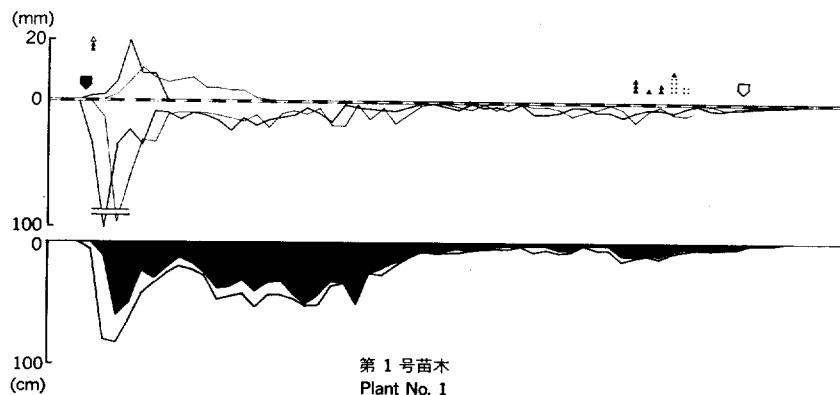


Fig. 5. 人工温度条件一その2 下での生長の経時変化
Growth diagram under artificial thermal condition No. 2 (AC-2).

ークに達し、伸長開始後 4~5 週間で伸長生長は停止する。すなわち、こうした条件下における新梢伸長期間は自然温度条件下での場合と比べ約半分に、AC-1 の場合と比べ約 2 週間短縮されたことになる。一方針葉の伸長も人工気象条件下へ移されて約 2 週間後に始まり、伸長開始後約 4 週間を経てピークとなる。しかし伸長期間は全体として約十数週間で、これは自然温度条件下での場合にほぼ匹敵する。56 年に入って、第 2 号苗木でわずかに頂芽伸長のきざしが認められたが、第 1 号、第 3 号苗木では頂芽はすべて枯死し、伸長することはなかった。また AC-1 と比較した場合、かなり少なかったが、3 本の苗木とも腋芽の発生が認められた。しかしこの人工気象条件は AC-1 の場合と比較して當時より高温下にあるため、腋芽だけがかすかに動きをみせる程度に終り、やがて枯死に至った。

新生根の発生もやはり人工気象条件下へ移されて間もなく始まった。そして翌週には新生根発生数の第 1 のピークを迎える。その後約 4 週間を経て第 2 のピークが現れるが、間もなくして発生数は減少する。新生根発生数の第 1 のピークは AC-1 と比較しても新梢伸長量のピークよりかなり早く出現する。しかし、第 2 のピークは針葉伸長量のピークとほぼ一致するものであった。根系伸長量の週変化および枯死あるいは菌根化した根端の数の週変化については自然温度条件下、AC-1 下同様に新生根発生数の週変化より約 1 週間遅れており、この場合もまた新生発生根の約 80% が 1 週間後の測定時に枯死あるいは菌根化していた。

IV 議論

(1) わが国で永年作物を用い地上、地下部における生長の相互関係を調べたものとしては、伊東ら¹⁰⁾、内川ら⁴⁴⁾の報告がみられる。しかしこれらは自然の気象条件下における試験であるにもかかわらず、対象とした柔の産業的目的から、摘葉処理に対する根の発育を調べており、植物のありのままの生長経時変化を取り扱った報告とは言い難い。林木については、金子ら^{11~15)}が数種の国内産樹種を通じて吸水力との関係で地上、地下部間の生長論を展開している。しかしそれらもまた人工的に温度規制が施されたガラス室内での根箱実験に基づいた報告であり、自然条件下での生長様式を調べたものではない。ただ、当試験における AC-1 とかなり似た条件下で、アカマツ苗木の根の生長が 1 月の中・下旬に最小値を示すこと、しかしこの時期でも生長が完全に停止しないこと、さらに根の旺盛な生育が 3~4 月、6~7 月、10~11 月に存在すること等、今回筆者の行った試験結果とかなり類似する点も多くみられる。

欧米では自然条件下でこの種の調査結果が多く報告されている。HOFFMANN⁹⁾ は *Pinus sylvestris* を通じて、また STAHEL³⁰⁾ は *Picea sitchensis* を通じて新梢と根について伸長の経時変化およびそれらの相互関係を調べ、地上、地下部の生長を同化生産物の配分という観点から論じている。すなわち、彼らはその中で、地上、地下部間には同化生産物に対する体内での二次配分の問題が生じ、春になって生長活動が始まると同化生産物は初期に新梢へ、新梢が十分に生長した後には根へ配分されるのだと説明している。RESA²⁵⁾ も地上、地下部間で生長パターンに相反関係とも言える傾向を見出している。この他、議論を同化生産物の二次配分問題にまでは発展させないにせよ、上記のものと同様な結果を報告しているものとして ARBEZ¹⁾ の *Pinus nigra*, PALASHEV et al.²⁴⁾ の *Pinus pinaster*, *Pinus maritima*, *Pinus nigra*, RICHARDSON²⁷⁾ の *Pinus ponderosa*, STEVENS⁴⁰⁾ の *Pinus strobus*, KRUEGER et al.¹⁹⁾ の *Pseudotsuga menziesii*, LADEFOGED²⁶⁾ の *Picea abies*, MICHELOT²²⁾, RIEDACKER³¹⁾ らの *Cedrus atlantica* 等の例がある。

地上、地下部間での生長様式に相反関係が存在するという考え方に対し、反対の立場にいるのが WIELER⁴⁶⁾ や BÜSGEN²⁾ である。彼らは多くの林木や草本植物を調べた結果、地上、地下部とも生長は常に同時併行的に進行しているのだとしている。すでに紹介した HOFFMANN も *Populus trichocarpa*, *Robinia pseudoacacia*, *Betula verrucosa*, *Larix leptolepis*, *Quercus robur*, *Fagus sylvatica* における新梢および根の伸長量の経時変化を調べ、落葉樹については WIELER や BÜSGEN と同様な報告をしている。この他 RICHARDSON²⁸⁾ は *Acer saccharinum*, RIEDACKER²⁸⁾²⁹⁾ は *Eucalyptus camaldulensis* について調べ、やはり地上、地下部の生長が同時併行的に進行していると報告している。

RIEDACKER³⁰⁾ は以上の結果を踏まえて、新梢と根の伸長生長を基に林木の生育形式を大きく二つに類型化している。すなわち、彼は新梢および根の伸長生長がほぼ同時に始まり、終了するものを SA 型 (SA_1 , SA_2 , SA'_1 , SA'_2)、一方それらに大きなズレのあるものを A 型 (A_1 , A_2 , A'_1 , A'_2) として分別し林木の生長を論じている。

筆者は RIEDACKER の提案に対し異なった意見をもっている。それは SA 型に属する樹種はいずれも落葉性の樹種である点についてである。すなわち、落葉性樹種では新梢の伸長に伴って新葉が次々と展開してゆくため、常緑性針葉樹にみられるような新梢が十分伸長した後に新葉が展開するというような生長形式をとらない。言い換れば新梢の伸長と新葉の展開は常に同時進行するものと考えられる。

只木ら⁴¹⁾ はアキニレ、河原ら¹⁶⁾ はカシレンボクの調査を通じて我が国における落葉広葉樹では 9 月の時点で新葉が完全な展開を終了しうると報告している。RIEDACKER が扱った温帶の落葉性樹種についても、調査が行われた場所に若干の地理的違い、気候的差異があるにせよ、9~10 月頃には新梢、新葉とも伸長生長あるいは展開を終了しているものと考えられる。事実、彼の扱ったデータをみても“地上部の伸長生長”は 9~10 月に終了しており、この頃同時に根の伸長生長も停止しているのである。

一方、A 型に属するものはいずれも常緑性針葉樹である。今回の筆者の調査からも明らかのように、常緑性針葉樹では新梢の伸長量が減退する頃から新葉の伸長が始まり、新梢の伸長停止後も約 2か月間新葉は伸長を続け、8~9 月に至ってようやく停止する。RIEDACKER が引用している多くの常緑性針葉樹でも根の伸長生長は 8~9 月に停止している。すなわち、当試験における自然温度条件下での結果からも明らかのように、新葉の伸長を地上部における伸長生長の一部とみなせば、地上部の伸長生长期は地下部の伸長生长期とほぼ一致することになる。こうした考え方に対しては、RIEDACKER の言う A 型、SA 型とも同一のものとみなすことができるるのである。

以上のことから、一般に自然条件下で生育する林木では、地上部の伸長生長と根の伸長生長はほぼ同時に進行しているものと言っても差し支えない。

(2) (1)の中すでに地上部、地下部の伸長生長の同時性について述べた。次に地上部に対する各種処理が地下部の生長に与える影響について考察する。

RICHARDSON²⁷⁾ は *Acer saccharinum* を通じて頂芽の活動と根系発達の関連性を報告している。その中で彼は落葉現象が根の伸長生長を停止に導くことがあっても、新生根の発生には何ら影響を及ぼさないとしている。一方、頂芽分裂組織の削除が新生根の発生を停止させるにもかかわらず、根の伸長生長に対しては何ら影響を及ぼすことはないとしている。

ELIASSON⁸⁾ は *Populus tremula* について調査し、摘葉が行われた場合、腋芽発生のため一時的に根の生長が停止し、葉の展開とともに再び根の生長が回復するとしており、内川ら⁴⁴⁾ も柔で夏切り処理を行っ

た場合、一時的に根の伸長は衰えるがやがて回復するとしている。

これらの報告はいずれも根の伸長生長が主として葉により生産された同化生産物に依存していること、一方新生根の発生が頂芽の状態と密接に関連をもっていることを示唆している。当試験にあっても AC-1 の第 3 号苗木の頂芽が、わずかに活動を始めて間もなく枯死したため新生根発生数が急激に低下したこと、AC-2 の第 3 号苗木のように、頂芽が当初から完全に損傷を受け、側芽や腋芽も順調に生育できないものなどでは、根の発育はもとより苗木自体も急激に枯死へ向うことが明らかである。一方、AC-1 の第 1 号、第 2 号苗木の場合頂芽はごくわずかしか伸長していないが、側芽や腋芽が相当数活動しているために新生根は発生、伸長する。なお、AC-1 の第 3 号苗木は頂芽が枯死したが、側芽のうち一つが頂芽に代り、したがってその後の根の伸長量が高まったのであろう。しかし、AC-2 の第 2 号苗木では頂芽、側芽、腋芽とも生長を始めたかにみえたが、根には特別な変化もなくやがて枯死している。

KRUGER et al.⁹⁾ は *Pseudotsuga menziesii* における新生根の発生は、新梢の伸長時に極端に少なくなると報告しているが、当試験においては、いかなる条件下でもそうした傾向は認められなかった。

(3) 植物が地上、地下部間で一定の相互関係に基づき生育活動にあたっていることを実証する試験結果をいくつか述べてきた。ここでは環境条件のうちで温度の問題に焦点を合わせ考察することとする。

根の発育に必要な最低地温を調べた報告はかなり多い。LYR et al.²¹⁾ はそれらのうち代表的な文献をとりまとめているが、その結果によると針葉樹の根の発育可能最低地温はマツ類で 5~6°C、モミ、トウヒ類で 3~4°C となっている。当試験における自然温度条件下での結果をみると、冬季の大気温度が 0°C 以下と低く地上部が活動を停止したにもかかわらず、根箱の底部で根の伸長が測定されたのは地中の温度がこの期間中 7°C (地下 50 cm) 前後であったことによっている。

HOFFMANN⁹⁾ は冬期に *Robinia pseudoacacia* を用いて次のような実験を行った。すなわち、気温は自然のままでし、地温だけを人为的に高めて根の伸長量を測定した。その結果、根の代謝増進により、地上部が全く活動しない時期であっても根の伸長は十分に可能であったとしている。ただし、上記のような条件下で栽培したもののは次年度新梢部伸長量は通常の条件下で育ったものと比べ約 15% 減少したという。こうした報告から判断して、根は地上部の生長と無関係にある一定限度まで生育可能なことが明らかである。同様なことは WILCOX⁴⁷⁾ も *Abies procera* を通じて調べ、地下部が地上部と別行動をとり得ると報告している。

当試験にあっても自然温度条件下と比べて人工温度条件下では新生根の発生時期が急激に早められ、さらに根系周辺温度の高いことが新生根発生数を増加させる事実を確認している。もちろん、人工温度条件下にあって地上部の生長も促進されたが、根の生長量に比べると促進された度合が小さかった。こうした促進度合の違いは地上、地下部の周辺温度に対する反応速度の差として現れたのであろう。このような地上、地下部における生長行動の独自性を考える場合、当試験の中でその典型的な例となるのが AC-1 下での根の生長に関してであろう。

AC-1 にあっては、根の伸長量、新生根発生数は地上部が伸長生長を停止した後も依然として高く、停止することがない。しかしこの間地上部でも生長が旺盛であったということが想像される。それは佐々³³⁾ がモミ、ツガで、木村ら¹⁷⁾ がシラベ、オオシラビソで、VIRO⁴⁵⁾ が *Pinus sylvestris*, *Picea abies* を調べて指摘しているように、針葉の完熟生長は針葉の伸長が停止した後も持続することがわかっており、この間の地上部の生長が針葉の完熟生長さらには幹の肥大生長に向かられた可能性があるからである。もしそ

うであれば AC-1 下で育成されたものは、他の条件下で育成されたものに比べて単位長あたりの葉肉量あるいは幹量に違いがみられるはずである。そこで試験終了後それぞれの条件下における針葉の単位長当たりの絶乾重量および苗木根元における試験開始時の断面積に対する試験終了時の断面積比を調べた。その結果、自然温度条件下、AC-1, AC-2 の場合それぞれ $0.18 \sim 0.23 \text{ g}/10 \text{ cm}$, $0.18 \sim 0.21 \text{ g}/10 \text{ cm}$, $0.19 \sim 0.23 \text{ g}/10 \text{ cm}$, $2.41 \sim 2.85$, $2.48 \sim 2.77$, $2.36 \sim 2.95$ であり AC-1 における葉および幹の肥大生長が特に旺盛でなかったことがわかる。

寺田⁴²⁾⁴³⁾は地上、地中温度の異なる各種条件下でアカマツ苗木を育成し、それぞれの条件下における地上部重、地下部重、根の伸長量を調べている。その結果、地上温度 23°C 、地中温度 30°C 前後の場合それらが最大であったと報告している。また、HELLMERS⁷⁾は *Sequoia sempervirens* について実験を行い、地上、地下部におけるそれぞれの温度条件が植物体全体に与える影響はきわめて複雑で、根系周辺地温が新梢周辺気温に対して相対的に低いことが新梢の生長には好ましく、その逆の条件が根の生長に好ましいとしている。さらに、地上、地下部間の温度の微妙な差こそが植物の生育に大きく影響を及ぼす要因だとしている。当試験は地上、地下部ともほぼ同じ温度条件下で行われたものであり、同じアカマツ苗木を用いたとしても、寺田が報告した適温とはやや異なった結果が得られたものと考えられる。

(4) 白根の先端が褐色化し枯死あるいは菌根を形成するに至る経過を調べた報告は数少ない。SHALYT et al.³⁸⁾によれば、小灌木類の根の枯死は植物体内での規則的現象であり、そこには地上部での脱落現象も密接に関係しているという。LYR et al.²¹⁾, RICHARDSON²⁶⁾, ROMBERGER³²⁾らは林木を、CHANDLER³⁾は各種の果樹を、NUTTMANN²³⁾はコーヒーを通じて地上、地下部の関係を調べたところ、落葉、落枝、頂芽欠損、結実等が根系の枯死・脱落を促進していたと報告している。

HEAD⁶⁾はリンゴ、モモ等数種の果樹の白根部分が褐色化するまでに要する時間を調べている。その結果、春早く、根の伸長が始まる時期のものでは 5~6 週間、その後の所要時間は次第に短くなり、伸長量最盛期の根で 2 週間前後、また伸長速度が低下するにつれて再びその所要時間は増え、秋季から冬季にかけては 10~12 週間が普通だとしている。しかし彼の報告では白根の木化に伴う褐色化と枯死あるいは菌根へ移行する際の褐色化の問題とが分離されていないため、ここでの論議の対象としては直接取り上げることはできない。

筆者³⁷⁾はすでにアカマツ苗木で新生発生根のうち多くのものが 1~2 週間以内に褐色化し、枯死あるいは菌根を形成してゆくことを見い出している。当試験結果からも温度条件のいかんにかかわらず、年間を通じておよそ 1 週間後には新生発生根のうち約 80% が褐色化し枯死あるいは菌根化することが確認されている。

WILCOX⁴⁸⁾は *Pinus resinosa* で一次根、二次根、三次根の順に伸長生長速度が高く、逆に三次根、二次根、一次根の順に伸長生長が停止するまで短時間であったとし、さらにそのうちの三次根は発生後 2~3 週間以内に生長が止まったと報告している。当報告で意味する褐色化とは白根の先端が褐色になり、それ以上の生長ができなくなり枯死に至る、あるいは別のケースとして菌根化するものであり、その対象となったものは主に次数の高い部分の根であったことから、得られた結果もほぼ WILCOX の説に一致するものであった。

細根の寿命について KIMMANN¹⁸⁾は数種の果樹で観察した結果、数日であったとし、CHILDERS et al.⁴⁾はリンゴでの結果数週間であったと報告している。また HEIKURAINEN⁶⁾は *Pinus sylvestris* で太さ 1

mm 以下, 1~2 mm, 2~5 mm の根についてそれぞれ 3 年, 5 年, 10 年であると報告している。当試験にあっては白根部分で伸長の停止する割合が約 80% であった。しかし、菌根として生きるものはもとより、細根先端の白根部が枯死したにせよ、こうしたことが原因となって周辺の側部から新根の発生してくる例が多く、すでに木質化した細根部の寿命についてはわからなかった。

当試験を通じて取り扱った枯死現象は根の生理的側面からだけのものであり、実際の苗畠や林地ではこうした生理的枯死以外に、土層中での各種物理的転換による枯死、土壤中養水分・その他多くの物質による質的・量的不適正さがもたらす枯死、さらには根圈における密度的競合の結果もたらされる枯死などが考えられる。しかしこうした各種原因による根の枯死現象も常に植物体全体の生長現象と裏表の関係にあることは言うまでもない。したがって今後は根による養水分吸収に始まり、それらが植物体内でいかに利用されるか、さらにその過程で根の生育がどのように促進されるかなど一連の植物体内代謝作用を解明しつつ根の枯死問題を扱うことが肝要と考える。

V 結 論

- (1) 自然温度条件下では地上、地下部の伸長生長量のピークはほぼ一致する。また両者の旺盛な生长期間もほぼ一致する。なおこの際、地上部の伸長生長として針葉樹では新梢部のみならず、新葉の生長も考えなくてはならない。
- (2) 頂芽、側芽、腋芽等新芽の動きと新生根の発生の間にはかなり密接かつ複雑な関係があるらしい。
- (3) 気温の変化に対する地上部生育活動の変化の度合は、地温の変化に対する地下部生育活動の変化の度合に比べて小さい。また、地上部が活動を停止している場合でも、地温次第で根は独自の生育活動ができる。
- (4) 新生発生根数の約 80% が 1~2 週間以内に褐色化し、枯死あるいは菌根として存在するようになる。

謝 辞

当報告を発表するにあたり、ご校閲と有益な助言を賜った林業試験場土じょう部長・原田洸博士、同土じょう肥料科長・脇孝介博士、同土じょう肥料研究室長・藤田桂治氏、同造林部・造林科長・佐々木恵彦博士、さらに前土じょう部長・吉本衛氏に深く感謝の意を表する。

引 用 文 献

- 1) ARBEZ, M. : Croissance des racines du pin laricio de Corse (*Pinus nigra* ARN., ssp. *Laricio*), au stade juvénile. Ann. Sci. For. 28, 259~288, (1971)
- 2) BüSGEN, M. : Einiges über Gestalt und Wachstumsweise der Baumwurzeln. Allg. Forst- u. Jagdztg. 77, 273~278, (1901)
- 3) CHANDLER, W. H. : Results of some experiments in pruning fruit trees. Bull. Cornell Agric. Expt. Sta. 415, (1923)
- 4) CHILDERS, N. F. and D. G. WHITE : Influences of submersion of the root on transpiration, apparent photosynthesis, and respiration of young apple trees. Plant Physiol. 17, 603~618, (1942)

- 5) HEAD, G. C. : Effects on seasonal changes in shoot growth on the amount of un-suberized root on apple and plum trees. *J. Hort. Sci.* 42, 169~180, (1967)
- 6) HEIKURAINEN, L. : Über Veränderungen in dem Wurzelverhältnissen der Kiefern bestände auf Moorboden im Laufe des Jahres. *Acta. For. Fenn.* 65, 1~70, (1955)
- 7) HELLMERS, H. : Effects of soil and air temperatures on growth of redwood seedlings. *Bot. Gaz.* 124, 172~177, (1963)
- 8) ELIASSON, L. : Adverse effect of shoot growth on root growth in root cuttings of Aspen. *Plant Physiol.* 25, 268~272, (1971)
- 9) HOFFMANN, G. : Beeinflussung des Wurzel und Sprosswachstums der Robinie (*Robinia pseudoacacia*) durch Bodenbeheizung. *Arch. Forstwes.* 17, 431~453, (1968)
- 10) 伊東正夫・松田典子：根箱法による桑園施肥の研究. 日蚕誌 34, 311~319 (1965)
- 11) 金子 章・辻田昭夫：造林作業の適期に関する研究（第2報），アカマツ幼令木の吸水量と上長生長および伸長生長の年変化について. 70回日林論, 247~250, (1960)
- 12) _____ · _____ · 阿部明士：同上（第3報），スギ幼令木の吸水量と上長生長および根の伸長生長の年変化について. 日林関西支講 10, 45~48, (1960)
- 13) _____ · _____ : 同上（第4報），ヒノキ幼令木の吸水量と上長生長および根の伸長の年変化について. 71回日林講, 164~166, (1961)
- 14) _____ · _____ : 同上（第9報），クロマツ，イヌマキ幼令木の吸水量と上長生長および根の伸長量の年変化. 78回日林講, 90~93, (1967)
- 15) _____ · _____ : 同上（第10報），クヌギ，ウバメガシの吸水量と上長生長，根の伸長生長の年変化. 79回日林論, 102~105 (1968)
- 16) 河原輝彦・岩坪五郎・西村武二・堤 利夫：カシレンボク模型林における物質の動き. 日林誌 50, 125~134, (1968)
- 17) KIMURA, M., I. MOTOTANI, and K. HOGETSU : Ecological and physiological studies on the vegetation of Mt. Shimagare, No. 6—Growth and dry matter production of young *Abies* stand—. *Bot. Mag.* 81, 287~296, (1968)
- 18) KIMMANN, C. F. : A preliminary report on root growth studies with some orchard trees. *Proc. Amer. Soc. Hort. Sci.* 29, 220~224, (1932)
- 19) KRUGER, K. W. and J. M. TRAPPE : Food reserves and seasonal growth of Douglas fir seedlings. *For. Sci.* 13, 192~200, (1967)
- 20) LADEFORGED, K. : Untersuchungen über die Periodizität im Ausbruch und Längenwachstum der Wurzeln bei einigen unserer gewöhnlichsten Waldbaume. *Forstl. Forschgsv. Danm.* 16, 1~256, (1939)
- 21) LYR, H. and G. HOFFMANN : Growth rates and growth periodicity of tree roots. In; *Intern. Rev. Forestry Research* (ed. ROMBERGER, J. A. and P. MIKOLA) Vol. 2, 181~235, Academic Press, New York & London, (1969)
- 22) MICHELOT, P. : Etude expérimental de l'influence de quelques traitements appliqués au système aérien sur la croissance racinaire du cèdre de l'atlas. Mémoire de 3ème année, CNRF, 67pp, Nancy, France, (1979)
- 23) NUTMANN, F. J. : The root system of *Coffea arabica*, Part 2—The effect of some soil conditions in modifying the “normal” root system—. *Emp. J. Expt. Agric.* 1, 285~296, (1933)
- 24) PALASHEV, I. and I. MANOLOVA : Periodicity and intensity of root growth of the tree of *Pinus maritima* POIR and *Pinus nigra* ARN. in S. E. Bulgaria. In; 2nd Intern. Symp. Potsdam, 1971, *Ecology and Physiology of root growth*, 309~313, Academie Verlag, Berlin,

(1974)

- 25) RESA, F. : Ueber die Periode der Wurzelbildung. 37pp, Inaugural Dissertation, Carthaus, Bonn, (1877)
- 26) RICHARDSON, S. D. : Studies of root growth in *Acer saccharinum* L. (1) The relation between root growth and photosynthesis. (2) Factors affecting root growth when photosynthesis is curtailed. Proc. Kon. Ned. Akad. Wetenschap. C 56, 185~193, 343~346, (1953)
- 27) _____ : Bud dormancy and root development in *Acer saccharinum*. In; The physiology of forest trees (ed. THIMANN, K. V.), 409~425, The Ronald Press Comp., New York, (1957)
- 28) RIEDACKER, A. : Influence du traitement en taillis sur la croissance et la morphogenese aériennes et souterraines d'*Eucalyptus camaldulensis* DEHN.. Thèse Doct. Ing. Faculte des Science, Clermont-Ferrand, (1973)
- 29) _____ : Wurzel und Sprosswachstum von *Eucalyptus camaldulensis* DEHN. im Mittelmeergebiet, In; 2nd Intern. Symp. Potsdam, 1971, Ecology and physiology of root growth, 283~296, Academie Verlag, Berlin, (1974)
- 30) _____ : Rythmes de croissance et de régénération des racines des végétaux ligneux. Ann. Sci. For. 33, 109~138, (1976)
- 31) _____ : Rythmes de croissance et de ramification des systèmes racinaires de jeunes cedres in situ et en chambre climatisée. In; Comptes-Rendus, IUFRO-Symp., Nancy, 1978, Physiologie des racines et symbioses (ed. RIEDACKER, A. et J. G. MICHARD), 71~85, (1979)
- 32) ROMBERGER, J. A. : Meristems, growth and development in woody plant. Tech. Bull. U.S. For. Serv. No. 1293, (1963)
- 33) 佐々朋幸：天然生モミ、ツガ林における年間林分生長量および脱落量の地上、地下部の平衡に関する研究。東京大学博士論文, (1973)
- 34) _____ · RIEDACKER, A. and J. PARDÉ : 根系の生長およびそのリズムに関する 2, 3 の考察
——*Cedrus atlantica* の場合——. 91 回日林論, 267~268, (1980)
- 35) _____ : 各種汚泥堆肥の施用がアカマツ苗木の生長に与える影響——根系の生長を中心として
——. 93 回日林論, 167~170, (1982)
- 36) _____ : アカマツ苗木の新梢部、根系の生長——アラムシが根系生長に及ぼす影響——. 35 回日林関東支論, 105~108, (1983)
- 37) SASSA, T. : Rhythm of root growth and formation of mycorrhizae in Japanese red pine (*Pinus densiflora*) seedlings. Proc. 17th World Cong. IUFRO, Kyoto, 79~82, (1981)
- 38) SHALYT, M. S. and L. F. ZHIVOTENKO : Overground and underground part of certain grass and dwarf semishrub phytocoenoses of the Crimian Jaille (Mountain pasture) and the techniques of their formation. In; Intern. Symp. USSR, 1968, Methods of productivity studies in root systems and rhizosphere organisms, 204~208, NAUKA, Leningrad, (1968)
- 39) STAHEL, J. B. : The effect of daylength on root growth of Sitka spruce. For. Sci. 18, 27~31, (1972)
- 40) STEVENS, C. L. : Root growth of white pine (*Pinus strobus* L.). Bull. Yale Univ. Sch. For. 32, 1~62, (1931)
- 41) 只木良也・四手井綱英：森林の生産構造に関する研究——アキニレ稚樹林における時期的変化とその乾物生産——. 日林誌 42, 427~434, (1960)

- 42) 寺田正男：稚苗の根系生長と温度条件（I）。90回日林論, 287~288, (1979)
- 43) _____ : 同上 (II). 91回日林論, 281~283, (1980)
- 44) 内川長弥・木下玉平：下層土の相違による桑の根の生長について。蚕糸研究, 77, 20~32, (1970)
- 45) VIRO, P. J. : Investigation on forest litter. Commun. Inst. For. Fenn. 45, 1~65, (1956)
- 46) WIELER, A. : Über die Periodizität in der Wurzelbildung der Pflanzen. Forstwiss. Cbl. 16, 333~349, (1894)
- 47) WILCOX, H. : Regeneration of injured root systems in noble fir. Bot. Gaz. 116, 221~234, (1955)
- 48) _____ : Xylem in roots of *Pinus resinosa* in relation to heterorhizy and growth activity. In; The formation of wood in forest trees (ed. ZIMMERMAN M. H.), 459~478, Academic Press, New York, (1957)

**Weekly Variation of Shoot Extension, Needle Development, Root Elongation
and Root Ramification, and the Correlations among them, in Japanese Red
Pine Seedlings.—A consideration from physiological aspects, under
different thermal conditions—**

Tomoyuki SASSA⁽¹⁾

Summary

It is believed that lost parts of tree roots can not only supply much organic matter, but also many kinds of nutrition to the soil. But, the available reports are few in this field, because the methods for examining this problem are very difficult. The author has studied growth in above and below-ground parts of Japanese red pine seedlings, as the first step to working out that problem.

Method and materials

This experiment was carried out under natural and 2 different thermal conditions. One-year-old seedlings grown in the nursery of our institute were used. The seedlings which had their root tips cut off at the beginning of February 1980 were transplanted into a small root box (minirhizotron) with peatmoss. After they were left in the soil for about a month, one third of them were removed into growth chamber A (20°C in daytime, 15°C at night, sun light), one third into growth chamber B (25°C in daytime, 20°C at night, sun light) and the rest were left in the soil. Measurements were made every monday for a period of a year or so.

Received August 24, 1984

(1) Forest Soil Division

Results and discussion

Under natural conditions, shoots begin to grow early in spring (middle of March), and shoot growth reaches its peak at the beginning of May. Needles begin to develop at the time when shoot growth reaches its peak, and continue to develop slowly until the end of summer. Roots begin to ramify and to elongate their rootlets just before shoot development begins. The process of root ramification and elongation closely corresponds with the process of shoot growth and needle development; that is to say, the first peak in the wave for root ramification and elongation corresponds with that for shoot growth, and the second peak, with that of needle development. However, root ramification and elongation continue for a short time after needle development has arrested.

For the seedlings in growth chamber A, shoot growth and needle development peaked about one month earlier than for the seedlings in soil, for those in growth chamber B, about one and half month earlier. Root ramification and elongation peaked even more rapidly. For the seedlings grown in growth chamber A, root ramification and elongation continued through-out the term of this experiment, but for those in growth chamber B, the growth fell off soon after.

For the seedlings in growth chamber B, the burst of buds of the terminal and lateral shoots did not progress well in the following spring because of the lack of dormancy, but some interfascicular and axillary buds and a part of root system started to grow slightly. In any case, both growth of the above and below-ground parts did not progress normally; consequently the plants died shortly after. In growth chamber A, the terminal and lateral shoots began to grow little by little and the burst of interfascicular and axillary buds, remarkably, was at the beginning of February, 1981 in spite of the lack of dormancy. New roots also ramified and elongated, but the plants died soon after. Under natural conditions, the plants begin to grow normally in nearly the same pattern as the previous year.

The author made the following 4 conclusions.

1. Under natural conditions, the growth pattern for above-ground parts nearly agrees with that for below-ground parts.
2. It is suggested that some complicated physiological relationship exists between budding and root ramification.
3. Roots are more sensitive than shoots or needles to thermal conditions. Under favorable soil temperatures, roots can ramify and elongate even if shoots or needles do not grow or develop.
4. About 80% of newly ramified white roots become brown in one or two weeks, and die or change into mycorrhizae.