

遮光処理がてん菜品種の葉部および根部の生育糖分蓄積に およぼす影響

誌名	日本作物學會紀事
ISSN	00111848
著者	宮浦, 邦晃 細川, 定治
巻/号	42巻1号
掲載ページ	p. 72-78
発行年月	1973年3月

遮光処理がてん菜品種の葉部および根部の生育、 糖分蓄積におよぼす影響*

宮浦 邦晃・細川 定治

(北海道大学農学部)

緒 言

日射量あるいは日照時間の程度は作物の収量に大きな影響を与えるが、特に北海道においては水稲、豆類等の収量および品質の向上のための制限要因の1つとなつている。一方てん菜は、不順な気象条件下においても比較的安定な畑作物として、北海道ではバレイショと並んでその重要性を増している。しかしてん菜においても夏季に著しく日照時間が少ない冷害年では、根重や糖分含有率が低下することが認められ、また平年においても日照時間の少ない北海道東部および北部では、他の地域より収量が低いことも知られている。これらの収量の低下は単に日照時間ばかりでなく、日照量の低下に伴う気温の低下、降水量等、その他の気象要因との関連を無視することはできないであろう。しかし、本実験では日射量に問題を限定してそれについてのみ考察することとし、日射量がてん菜の生育とどのように関連するかを、寒冷紗による遮光処理実験によつて検討した。てん菜における光合成と光の強さとの関係に関する研究は、伊藤²⁾、大島³⁾等の詳細な報告がある。しかし、光の強さが、てん菜の形態学的形質あるいは収量形質等におよぼす影響に関して生育段階毎に行なつた研究はほとんどない。そこでこれらの遮光実験による光合成と物質生産に関する研究の知見を基礎として、生育段階毎に行なわれた遮光処理が、てん菜の葉部および根部の生育、糖分の蓄積に与える影響を明らかにする目的で本実験を行なつた。

材料および方法

草型、形態的形質および糖分等に特徴のある6品種(第2表)を供試し、北大附属農場において5畦からなるプロットを2回反復の分割試験区法によつて配置し、標準栽培した。

遮光処理には、35%遮光の寒冷紗を用い、生育段階毎に第1図のように処理を行なつた。即ち、6月2日から7月21日までの生育前期の遮光を第I処理、7月

26日から9月6日までの生育中期の遮光を第II処理、9月10日から10月20日までの生育後期の遮光を第III処理とした。調査は、各遮光処理が終了した日に行なつたが、遮光処理後の影響を検討するため、第II処理終了時には第I処理区を、第III処理終了時には第I、第II処理区についても同時に調査を行なつた。第1表に示された10形質について、各品種約30個体を任意に抜き取り、個体調査した。なお、葉長、葉身長、葉巾および葉柄長は枯葉を除いた最大葉について測定し、根径は最大径であらわし、根長はタッピング面(胚軸部の肥大したところ)から根端部の肥大を認め得る箇所までの長さで示した。また糖分含有率はブリックス屈折計によつて測定した。また第2表に示された葉柄着生角度については、7月中旬に圃場に生育中の無処理区および第I処理区の個体を、角度計によつて測定した。

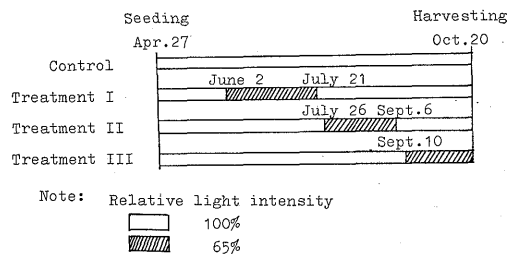


Fig. 1 Schematic diagram of the shading treatment

結 果

各測定形質に関して品種を一括した時の処理平均値および、各測定時期毎に行なつた分散分析の結果から得られた処理間差の有意性の検定結果を第1表に示した。根部に関する形質の処理間差は、すべての測定時期で5%水準以下で有意になつたが、葉部に関する形質では、葉身長や葉巾のように統計的に有意と認められない形質が、各測定時期ごとに認められた。葉重および根重を除くその他の葉部および根部に関する形態的形質についての遮光処理の効果の程度を、第1表の

* 昭和47年8月12日受理

Table 1 Mean values of shading treatments at different growing stages

growing stage		Leaf weight (g)	Leaf number	Leaf length (cm)	Petiole length (cm)	Blade length (cm)	Blade width (cm)	Root weight (g)	Root length (cm)	Root diameter (cm)	Sugar content (%)
July	Cont.	426.1	18.0	54.2	28.9	25.3	15.9	78.6	9.3	4.81	8.44
	Treat. I	303.2	16.1	52.7	28.5	24.3	15.2	44.2	7.4	3.83	7.47
	S. ^{a)}	***	***	ns	ns	*	ns	***	***	***	***
Sept.	Cont.	691.1	26.0	63.3	36.0	27.3	15.3	293.6	12.8	7.85	14.51
	Treat. I	673.4	25.8	64.1	35.9	28.2	14.4	232.9	11.1	7.13	13.46
	Treat. II	754.8	26.5	68.7	39.8	28.8	14.2	196.6	10.3	6.91	12.98
	S.	*	ns	***	***	ns	***	***	***	***	***
Oct.	Cont.	754.3	30.5	60.9	33.9	27.0	14.0	406.0	13.1	8.69	16.72
	Treat. I	667.2	27.5	61.0	33.8	27.2	14.1	364.0	13.4	8.27	17.23
	Treat. II	707.7	29.6	65.6	38.9	26.7	13.6	293.0	12.1	7.77	16.53
	Treat. III	653.9	28.8	60.4	34.2	26.2	13.8	359.5	12.8	8.36	16.24
	S.	*	***	***	***	ns	ns	***	*	***	***

^{a)} significance (among treatments) ***, **, * significant at 0.1%, 1%, 5% level ns non-significant

処理平均値によって検討した。

1. 葉部形質について

葉数は、7月および10月において遮光処理区の出葉が抑制される傾向がみられたが、無処理区との差は、次に示される葉部の形態的形質に比較してそれ程顕著ではなかった。9月の調査時期において、葉長および葉柄長は、第I、第II処理区で著しい増加がみられた。特に第II処理区の葉長と葉柄長は、10月においても無処理区および他の処理区に比較して、著しく大きかった。一方、葉巾は9月の調査時期において、第I、第II処理区の方が無処理区より小さな値を示した。

第2図は、葉身長と葉柄長の相対的關係を処理平均値によって、測定時期毎に図示したものである。第I処理区は、遮光処理終了後において葉身の伸長が著しく、9月では無処理区を上まわつた。一方、第II処理区では、遮光処理期間中において葉身と葉柄の伸長が著しく、共に無処理区および第I処理区を上まわつたが、なかでも葉柄の伸長が著しかった。また10月においても、無処理区および第I処理区の葉柄長が、葉身長に比較して著しく減少したのに対し、第II処理区は、むしろ葉身長が減少が顕著であつた。

2. 根部形質について

第1表に示したように、根長および根径は、いずれの測定時期においても遮光処理によって抑制された。

第3図は、各処理区の根長、根径の生育を相対的に図示したものである。てん菜の根部の生育様式は、播種後直ちに根部の伸長が始まり、その後の生育期間の大部分を通じて根部の肥大が認められるが、根部の肥大様式を下部肥大と上部肥大に単純化すると、前者は根

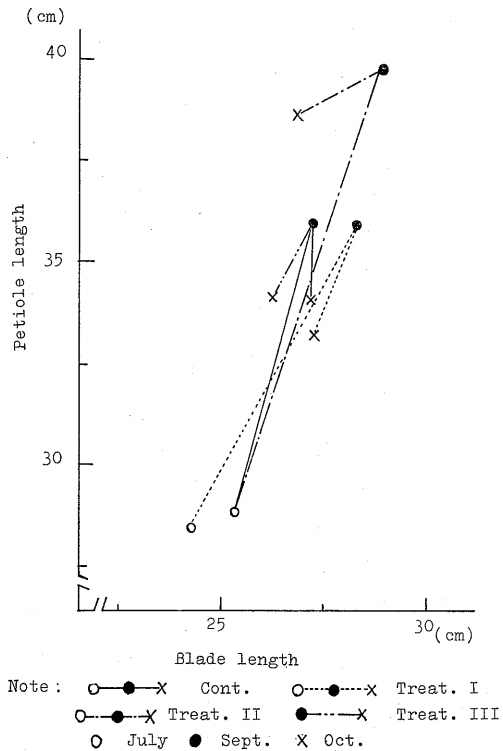


Fig. 2 Relationship between Blade length and Petiole length

長、後者は根径がそれぞれ肥大程度の指標となるものと考えられる。第3図において無処理区は、7月までは下部肥大（根長の増加）、7月から9月までは上部

肥大(根径の増加)がそれぞれ旺盛であり、9月以降は肥大がほぼ停止することが示されている。これに対して、第I処理区は7月までは上部肥大に比較して下部肥大の方が抑制程度が大きく、7月から9月までの間では無処理区と同様の肥大様式を示した。また第II処理区は、7月から9月の遮光によつて、その間では著しく下部肥大が抑制された。また9月以降では、無処理区および第III処理区の根肥大が停止したのに対し、第Iおよび第II処理区ではともになお根部の肥大が認められ、特に下部肥大の程度が著しかった。このように生育前期および中期の遮光処理では、ともに処理期間中の下部肥大は抑制されるが、生育後期においては、逆に下部肥大の促進がみられ、結局は無処理区

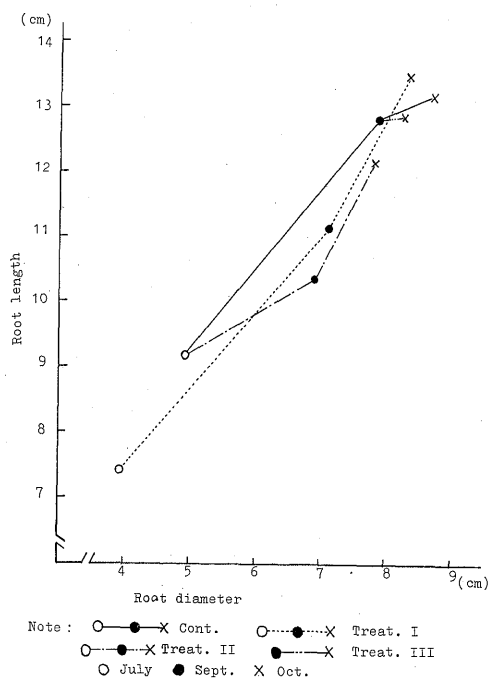


Fig. 3 Relationship between Root diameter and Root length

Table 2 Means(\bar{X}) and standard errors(s_x) of Petiole angle (degree)

Variety	Cont. $\bar{X} \pm s_x$	Treat. I $\bar{X} \pm s_x$
Hilleshög st. kl.	54.5 ± 1.42	48.7 ± 1.04
KWS-E	52.0 ± 0.93	44.0 ± 1.32
Dobrovicka A	47.7 ± 1.03	42.8 ± 1.04
Hon-Iku No. 401	46.2 ± 0.73	39.9 ± 0.97
Tsukisappu	43.0 ± 0.91	38.7 ± 1.09
AJ 4	41.8 ± 1.10	38.7 ± 0.97

と同様な根部の形態を維持したことになり、てん菜の根形に関する生育前期または中期における遮光処理の効果は、結果的にはそれ程大きいものではなかつた。

3. 各品種における葉部および根部の生育について

次に、葉部および根部の生育に遮光処理がおよぼす影響を、各品種毎に葉重と根重の相対的關係によつて検討した。なお、遮光処理の効果が受光態勢とどのように関連しているかを同時に検討するため、第2表に示した葉柄着生角度の大小によつて、6品種をそれぞれ開平型、直立型および中間型の3品種群に類別した。第2表は、葉柄着生角度が遮光処理によつて小さくなることを示している。この傾向は、密植条件によつても認められたところである⁶⁾。このような現象は、遮光処理と過度の相互遮蔽に共通する環境要因、即ち日射量の低下に対するてん菜品種の反応性を示すものとして興味深い。第4図には、各測定時期毎に各品種の葉重と根重の処理平均を図示した。一般にてん菜では、開平型品種のT/R比が小さいことが知られているが、本報においても、第4図a, b)において開平型品種である Hilleshög st. kl. と KWS-E の葉重は、直立型品種である AJ 4, つきさつぶより著しく小さいことが認められた。宮浦ら⁵⁾は、葉柄着生角度と葉部の生育量に関する形質との間に、有意な負の品種間相関があることを報告したが、この場合極端な開平型品種を除外した場合には統計的には有意とはならなかつた。このことは、葉柄着生角度と葉部生育との負の關係が、極端な開平型品種においてのみ認められることを示している。なお、7月以降において、無処理区における開平型と直立型品種の根重と葉重の増加がほぼ平行的であることから、両型品種の葉部生育の差異は生育前期に決定されるものと思われる。

第4図a, b)に示したように、生育前期に遮光した第I処理区において、遮光直後では各品種とも葉重ならびに根重が無処理区より劣っているが、9月になると葉重の増加が著しく、つきさつぶのように無処理区を上まわる品種もみられた。しかも、この傾向は直立型品種(AJ 4, つきさつぶ)においてやや顕著で、その結果無処理区とは異なり、第I処理区では遮光後の両型品種間における葉重の差が一層大きくなった。一方、生育中期に遮光した第II処理区において、遮光処理期間中では根部より葉部の生育が著しく良好で、すべての品種の葉重は、無処理区を上まわつた。この傾向は草姿によつて大きい差は認められなかつた。さらに、生育後期に遮光した第III処理区では、葉重および

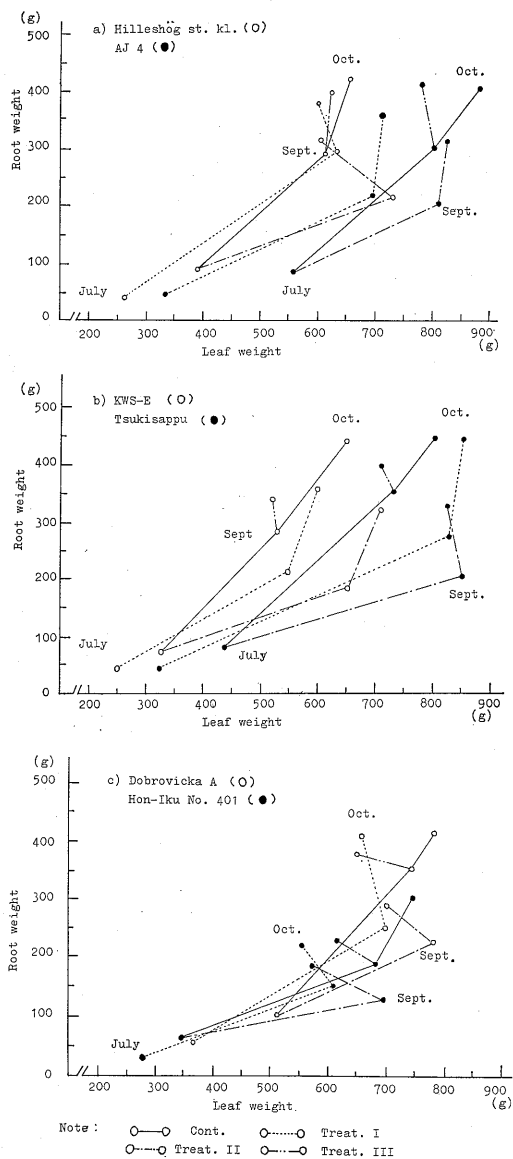


Fig. 4 Relationship between Leaf weight and Root weight

根重の低下が認められるが、その程度は3つの処理区の中でも最も小さいものであった。第4図c)に草姿が中間型に属する Dobrovicka A と本育401号の葉重と根重の傾向を示した。Dobrovicka A は、葉部および根部の生育様式が、各処理区いずれも直立型や開平型品種と類似したが、本育401号は、これらとは全く異り根部の生育が著しく劣った。本育401号において、第I処理区では、遮光後の7月から9月の間においても葉部と根部の生育様式は無処理区と差がなく、他の品種で認められたような遮光後の葉部の生育促進

の傾向はみられなかった。

なお、すべての品種を通じて、無処理区に比較して第I、第II処理区では、9月から10月の間における葉部生育は、停滞もしくは減退した。このことは葉のもつ生理的機能より考えて、てん菜の生育後期における糖分蓄積や根部の生育回復と無関係とは思われない。そこで葉部および根部の生育と、糖分蓄積との関連性について検討した。

4. 葉部および根部の生育と糖分蓄積との関連性について

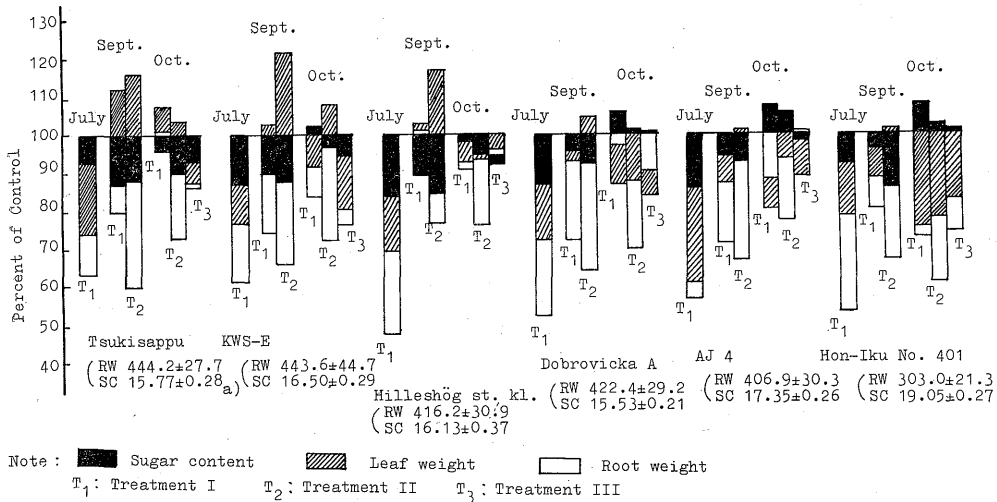
第5図は、品種別に各遮光処理区の各測定時期における根重、葉重および糖分含有率に関する無処理区に対する比率（百分率）を示している。

一般に糖分含有率は、根重、葉重等の生育量に関する形質との間に負の相関関係が認められるが、遮光処理によって生育中期までは根重、葉重の減少とともに糖分の低下が認められた。第I処理区においては、7月から9月までの間でみられる根重の回復程度に比較して、糖分含有率の回復の程度は大きくなく、とくに葉重の増加が著しい品種では、糖分含有率の回復が劣った。同様に第II処理区においても、遮光によって著しい葉重の増加を示した品種では糖分含有率は低く、生育後期においても無処理区より低かった。第5図は品種の配置を9月の葉部生育量の大きい順序によって示した。また10月における無処理区の根重と糖分含有率の品種平均値をも附記した。つきさつぶの第I、第II処理区は、生育中期、後期においてもなお無処理区より大きい葉重を示すが、糖分含有率は生育後期において無処理区より低い値を示した。この傾向は Hilleleshög st. kl., KWS-E においても認められた。

一方、本育401号の第I、第II処理区の生育中期の葉重は、無処理区と同程度あるいはそれ以下であり、生育後期には著しい葉重の低下が認められたが、糖分含有率は、生育後期においていずれも無処理区を上まわった。この傾向は AJ 4, Dobrovicka A においても認められた。特に本育401号、AJ 4は高糖性品種に属するが、第I、第II処理区では遮光処理後の糖分含有率に著しい回復がみられ、さらに第III処理区では糖分含有率の低下が小さく、これらの品種の糖分蓄積に関する遺伝的支配の強さを示し、つきさつぶ等の多収性品種とは対照的であった。

考 察

本実験では、生育前期および中期の遮光によって葉部の生育が促進されたが、この現象はいろいろな作物



a) Varietal mean and standard error of root weight (RW, g) and sugar content (SC, %) in Control at the time of harvesting

Fig. 5 Influences of shading treatments on sugar accumulation and growth of root and leaf

の遮光試験ではよくみられるところであり、てん菜では大島⁸⁾が、生育前期(6月24日~7月10日)において遮光試験を行ない、無処理区を上まわる葉面積指数(L.A.I.)を得ている。遮光による葉部生育の促進は葉部の伸長、特に葉柄の著しい伸長によつて示されたように、ジベレリン等の植物生長ホルモンの葉柄への集積による従長現象と理解される。

遮光による葉部の生育促進は、根部の肥大を妨げると共に、根部の肥大様式をも変化させることが示された。即ち、生育前期および中期の遮光によつて下部肥大(根長の増加)は妨げられたが、処理の後には著しい根部の肥大の回復がみられ、生育後期においてはむしろ下部肥大が促がされたことは、根部の形態形成に興味深い現象といえる。このような生育後期における根部の肥大回復は、生育後期の糖分蓄積に悪影響を及ぼすであろうが、同時に第I、第II処理区でみられる生育中期および後期の葉部生育の促進は、生育後期の糖分蓄積にさらに大きい影響を与えることが示された。しかもこの傾向は、多収性品種であるつきさつぶから高糖性品種である本育401号までほぼ連続的に示された。このことは、高糖性品種の糖分蓄積が遺伝的に安定性が高いために、光合成産物の葉部生育のための分配を制限することを示すと同時に、多収性品種の葉部生育の環境による変異性が高いことを示すものと思われる。このような葉部生育、根部生育、ならびに糖分蓄積の相互の関連性は、受光態勢によつても影響

されるものと思われる。本実験では葉柄着生角度の大きさによつて草姿を開平型、直立型、ならびに中間型に分類して検討した。その結果、生育前期に遮光した第I処理終了後における葉部生育の促進は、直立型品種の方が著しく、その結果開平型品種との葉重の差が生育中期で拡がる傾向がみられた。しかし、この傾向は、生育中期に遮光した第II処理区では認められなかった。さらに無処理区において開平型品種の葉部生育は生育前期においてすでに直立型品種より著しく劣るが、生育中期以後には両型品種の間に葉部の生育差がみられなかった。これらのことから両型草姿の葉部生育への遮光の効果は、生育前期の遮光においてのみ異なるものと思われる。

作物の光合成能力は、多くの要因によつて影響を受けるが、炭酸ガス濃度の変動が少なく、水分や養分の供給が円滑であれば、光の強さに最も大きく影響される。大島⁸⁾は、てん菜の遮光処理実験を行ない、遮光の程度が強くなる程、正味の同化割合(N.A.R.)、相対生長率(R.G.R)が小さくなることを示した。またBURNSIDE および BÖHNING¹⁾は、陽性植物においても長期間日陰におかれると陰葉化することを遮光処理実験によつて示した。陰葉化現象は、自然条件下でも葉位あるいは相互遮蔽による光合成速度の差として特に群落中でみることができ²⁾。秋村⁹⁾は、ダイズの葉の遮光処理を行ない、葉の強光下での光合成能力が低くなること、遮光開始の時期が早いほど光合成速度が

低下すること、葉が最終の大きさに達した後に遮光を停止した場合は、より早く遮光を停止した場合に比して光合成能力の低下がはなはだしいことを認めている。このことは遮光処理期間中に展開した新葉が、処理後更新されるまでの間は、陰葉化による光合成能力の低下が持続することを示す。本報においては、第Ⅰ処理は6月2日から7月21日までを遮光したが、増田⁴⁾によればこの時期のてん菜の葉寿命は比較的短かく、第Ⅰ処理終了時の成葉の葉寿命は約20日間で、その多くが7月中に枯死することを報告している。第Ⅱ処理は、7月26日から9月6日までを遮光したが、同様に増田の報告では、第Ⅱ処理終了時における成葉の葉寿命は全生育期間を通じ最もながく、40日を経過しても枯死せず、なお生育後期の光合成の中心葉になりうるが示されている。各生育時期の葉寿命は、品種や年次、あるいは遮光処理等の環境条件によつて変動するであろうが、増田の報告からも生育前期より中期の葉寿命がながいことは明白であり、陰葉化の影響は葉部の更新の遅い第Ⅱ処理区で最も受けやすいものと考えられる。

遮光による影響は処理期間中の光合成能力の低下、葉部の生育促進にとどまらず、処理後なお陰葉化による光合成能力の低下や葉部の生育促進を継続せしめることになり、これらの現象によつて根部の生育が長期にわたつて阻害されることが推察される。特に7月から9月の生育中期に遮光した第Ⅱ処理における処理後の効果は著しく、収穫期における根重と糖分含有率の低下を導く。即ち生育最盛期の日射量の低下が著しくてん菜の収量を低下せしめることを明白に示している。

本報の如く寒冷紗を用いた遮光処理実験によつて生ずる光合成能力の低下は、光の強さのみに関連するのではなく、寒冷紗被覆内の炭酸ガス濃度の低下、葉の厚さが薄くなること、蒸散作用の低下および葉温の低下等によつても、光合成能力が低下することが推察され、このような光合成能力の低下がてん菜の収量に及ぼす影響を無視することはできないが、日射量の低下による葉部の生育促進は、光合成産物の根部への転流を阻害することから、てん菜生産上最も重大な影響を与えるものと思われる。このことは生育中期の日照時間が少ない冷害年や、道東、道北地方ではT/R比が大きく、根部収量及び糖分含有率が低下することと関連して、日射量と葉部生育に関する作物学的研究をさらに進める必要があるものと考えられる。

摘 要

日照量の低下がてん菜品種の葉部および根部形質の発育にどのように影響し、その結果として収量形質である根重、糖分含有率にどのように反映するかを検討するため遮光処理実験を行なつた。6品種を供試し、遮光処理を生育前期、中期、および後期に35%遮光の寒冷紗を用いて行なつた。

(1) 生育前期、中期の遮光によつて、葉長、葉身長、および葉柄長の増加が促進されたのに対し、葉巾は逆に抑制され葉部の徒長現象がみられた。

(2) 生育前期、中期の遮光によつて根長の生育が抑制されたが、処理後の生育後期において著しい根長の回復がみられ、結果的には無処理区と処理区の根部の形態の差は縮小された。

(3) 葉柄角度によつて草姿を開平型、直立型、および中間型に分類し、根重、葉重の相対的關係への遮光の影響が草姿によつてどのように異なるかを検討した。生育前期の遮光は葉重および根重の生育を抑制するが、遮光後の生育中期では葉重の増加が著しく、この傾向は直立型品種で顕著であつた。さらに生育中期の遮光によつて遮光期間中に著しい葉重の増加がみられたが、その程度は草姿によつて特に大きな差異は認められなかつた。

(4) 生育前期および中期の遮光によつて著しい葉重の増加をみた品種では、生育後期の糖分蓄積が抑制され、特に多収性品種にこの傾向が著しかつた。

(5) 生育後期になると葉部および根部の生育が停止するが、糖分の蓄積が継続するため、生育後期の遮光は糖分の蓄積に最も強く影響する。しかし、高糖性品種に対してその効果は小さかつた。

(6) 遮光処理期間中の遮光による直接的な影響とともに、遮光後の葉部生育の促進、陰葉化による光合成能力の低下等の遮光後に残存する間接的な影響の存在が、てん菜の収量への影響に関連して指摘された。

本実験は、昭和46年度北海道科学研究費補助金により昭和46年に行なつたものである。本研究を行なうにあつて、終始貴重な助言をいただいた北大農学部、津用周弥博士、島本義也博士ならびに供試材料を快く提供下さつたてん菜振興会てん菜研究所に厚く感謝の意を表す。なお、本報の計算の一部は北大電子計算機センターに於いて行なつた。

引用文献

1. BURNSIDE, C. A. and R. H. BÖHNING 1957. The

- effect of prolonged shading on the light saturation curves of apparent photosynthesis in sun plants. *Plant Physiol.* **32**: 60—65.
2. 伊藤浩司 1965. 甜菜の光合成に関する研究. 第2報 葉位別光合成能力ならびに単葉の特性. *日作紀* **33**: 487—491.
 3. 玖村敦彦 1968. 大豆の物質生産に関する研究. 第4報 葉の発育時における光条件がその光合成特性に及ぼす影響. *日作紀* **37**: 570—588.
 4. 増田昭芳 1964. てん菜の生育解析に関する研究. *日甜農事研究報告* 第1号.
 5. 宮浦邦晃, 島本義也, 細川定治 1968. てん菜品種の生理学的, 形態学的諸特性に関する統計学的解析. 第1報 てん菜品種における形質相関. *てん菜研究報告 補巻* **10**: 73—78.
 6. _____, _____, _____ 1970. _____
_____ 第3報 異なる栽植密度における “SIZE” の生育様式. *てん菜研究報告 補巻* **12**: 74—79.
 7. _____, _____, _____, 加藤勝信 1972. _____ (諸形質間の関連性の分析への主成分分析応用に関する基礎的研究.) *北大農学部邦文紀要* **8**: 110—117.
 8. 大島栄司 1962. 受光条件を中心としたてん菜の光合成に関する研究. *北海道農試報告* 第59号.

Influence of shading treatment on the growth of leaf and root, and sugar accumulation in sugar beet varieties

Kuniaki MIYAJIMA and Sadaji HOSOKAWA

(*Faculty of Agriculture, Hokkaido University, Sapporo*)

Summary

In order to evaluate the influence of light intensity on the growth of leaf and root in sugar beet varieties, six varieties grown in the field were subjected to shading treatment by cheesecloth at three growing stages (early, middle, and late) as shown in Fig. 1. The results obtained were as follows:

1) The shading at early and middle growing stages brought about the increase in length of leaf, blade and petiole, but the decrease in blade width. These facts suggested that the shading caused the elongation of leaf, which was quite similar to the phenomenon as was often the case with the dense planting.

2) Since root length expressed the length of the noticeable thickened part of the tap root, the larger root length was regarded as the prosperous thickening growth of the lower part of root. The root diameter in individual beet representing the largest diameter of a root will be the yardstick of the thickening growth of the upper part of root. The shading treatments at early and middle growing stages suppressed the thickening growth of the whole root, and the influences of shading were more conspicuous at the lower part of root. However, the interruption of the treatments promoted the thickening growth of this part, and consequently at the end of season the root shape of the treated plant did not show any marked difference as compared with the control.

3) The shading treatment at the early growing stage caused the suppression of the increase in weight of root and leaf, and especially root weight decreased remarkably. After the interruption of the shading, leaf weight was promptly recovered at middle growing stage and it became larger than that of control. These inclinations were marked in varieties such as AJ 4 and Tsukisappu (erect plant type). The shading at middle growing stage caused the increase in leaf weight, but the differences of the increase due to the plant types were not observed.

4) The yield type varieties in which leaf weight showed the marked increase by the shading treatment had the lower sugar content at the end of season than that of control.

5) The shading at the late growing stage caused the decrease in sugar content. But the influences on the sugar type varieties (Hon-Iku No. 401 and AJ 4) were not so conspicuous.

6) It was pointed out that the residual effects of the shading such as over-luxuriant growth of leaf and the decline in photosynthetic capacity in shade leaf produced by shading hindered the growth of root.