

# 琉球大学学術リポジトリ

## 樹冠量が異なるリュウキュウマツの木部形成と年輪構造に関する研究(林学科)

メタデータ	言語: 出版者: 琉球大学農学部 公開日: 2008-02-14 キーワード (Ja): キーワード (En): 作成者: 小田, 一幸, Oda, Kazuyuki メールアドレス: 所属:
URL	<a href="http://hdl.handle.net/20.500.12000/4012">http://hdl.handle.net/20.500.12000/4012</a>

# 樹冠量が異なるリュウキュウマツの木部 形成と年輪構造に関する研究

小田 一幸\*

Kazuyuki ODA: Wood formation and annual ring  
structure of Ryukyu pine (*Pinus luchuensis*) having  
different amount of crown

## 目 次

Summary .....	550
第1章 緒 論 .....	553
第2章 リュウキュウマツ, スギおよびヒノキの伸長生長と木部肥大生長 .....	555
第1節 はじめに .....	555
第2節 試験木と実験方法 .....	556
1 試験木 .....	556
2 伸長生長の観察 .....	556
3 木部肥大生長の観察 .....	557
第3節 結果と考察 .....	557
1 伸長生長の季節的経過 .....	557
2 木部肥大生長の季節的経過 .....	562
第4節 摘 要 .....	568
第3章 樹冠量が異なるリュウキュウマツの木部形成 .....	569
第1節 はじめに .....	569
第2節 実験方法 .....	569
1 実験Ⅰ .....	569
2 実験Ⅱ .....	570
第3節 結果と考察 .....	570
1 実験Ⅰ .....	570
2 実験Ⅱ .....	576
第4節 摘 要 .....	579
第4章 樹冠量が異なるリュウキュウマツの年輪構造 .....	580
第1節 はじめに .....	580
第2節 実験方法 .....	580
第3節 結果と考察 .....	581
1 下刈以外の保育がなされていない林分における胸高部位の年輪構造 .....	581

\* 琉球大学農学部林学科

2 枝打ちおよび除伐が年輪構造におよぼす影響	587
3 摘芽, 摘葉処理が木部形成および年輪構造におよぼす影響	591
第4節 総括	597
第5章 結論	598
謝辞	600
引用文献	600

### Summary

In this study, the effects of pruning and thinning on wood formation and annual ring structure were investigated to obtain the fundamental information for establishment of tending techniques of trees.

1. It is considered that wood formation is closely related to both shoot growth and crown amount. First, elongation growth and wood formation in Ryukyu pine (*Pinus luchuensis*), sugi (*Cryptomeria japonica*) and hinoki (*Chamaecyparis obtusa*) growing in okinawa were observed. Shoot length was measured monthly at vigorous branches in the upper crown and samples for observation of cambial activity were also taken monthly at the breast height in tree stems.

Elongation growth of the shoot and cell divisions of cambium began almost simultaneously in each species and during the period of shoot extension the cambial activity was vigorous, but in sugi and hinoki the activity declined as a shoot elongation ceased and in Ryukyu pine a new bud formation reached in the last stage (Fig.1,6,7,8,9, 12). When shoots and needle leaves actively elongated, earlywood was formed in each species. In Ryukyu pine and sugi latewood formation was initiated when most elongations of shoots and needle leaves were completed and in hinoki after the cessation of shoot elongation (Fig.1,2,6,11). Therefore, it was considered that in each species the course of wood formation seasonally corresponded to that of shoot growth, however, the seasonal course of wood formation was different each other.

2. In order to clarify the effect of crown amount on wood formation, the seasonal course of wood formations were observed at the breast height in Ryukyu pine trees having different amount of crown (Table 1) in 10-year-old stand which had undergone only weeding and brushing.

The length of the period of cambial activity was closely correlated to clear length and a parameter,  $Lw/DH$ , derived from oven-dried leaf weight/stem diameter  $\times$  height (i.e. foliage per unit of cambial area) (Table 2). In trees having shorter clear length and larger value

of  $Lw/DH$  the cell division began in late February and stopped in early February of the next year. But in trees having longer clear length and smaller value of  $Lw/DH$  the division was initiated in early April and stopped in early December (Fig.13,14,15,20). The transition time from large-diameter cells with thin wall to narrow-diameter cells with thick wall was earlier in the latter than in the former (Fig. 16, 17, 18). Latewood percentage was decreased with increase of  $Lw/DH$  (Fig. 19).

3. The effect of pruning on wood formation was investigated with samples collected at breast height and the 5th whorl from tree top in 15-year-old Ryukyu pine stand.

At the breast height in tree stems, the initiation of xylem cell formation was later and the number of xylem cells formed throughout one growing season was less in the pruned trees than in the control (unpruned) trees (Fig.22). In the pruned trees, especially the number of earlywood cells was low, and latewood percentage was increased. At the 5th whorl from the top in tree stems, however, wood formation was almost independent of pruning (Fig.23,24). Consequently, it became clear that the effect of pruning on wood formation was increased as with increase of the distance from crown in the direction of the stem base. Although the cessation of cambial activity in the control trees began at the upper stem and progressed to the lower stem, the cell division in the pruned trees stopped earlier at the lower stem (Fig.25,26).

4. The effects of crown amount on wood structure were examined in the outermost annual ring at the breast height in sample trees of Table 1.

Width of annual ring, number of cell divisions, radial diameter of xylem cells and cell wall area per radial file in a cross section were increased with increase of  $Lw/DH$ , but percentage of wall area and basic density were decreased with increase of  $Lw/DH$  (Fig.27, 28,29,33,34). Width of annual ring was almost determined by the number of cell divisions on the xylem side of cambium (Fig.30). Although there was difference in latewood percentage among the trees having different amount of crown, tangential wall thickness of earlywood cells and latewood cells was independent of values of  $Lw/DH$  (Fig.32). Tracheid length of latewood showed no variation with  $Lw/DH$ , but microfibril angle was directly correlated and decreased with decrease of  $Lw/DH$  (Fig.36,38). It has been reported that tracheid length and microfibril angle were highly negatively correlated, but in this study such a relationship was not obtained.

5. The effects of pruning and thinning on annual ring structure were investigated in 10-year-old Ryukyu pine stand of which density

was ca.8,900 trees/ha, which had undergone only weeding and brushing.

Though width of annual ring was reduced by pruning and broadened by thinning, the effect was larger at the stem beneath the live crown than in the live crown ( Fig.39,40 ). Basic density was reduced by thinning ( sample tree No.39 and 40 in Fig.41 ) and increased by pruning ( No.37 in Fig.41 ), but further severe pruning tended to decrease basic density ( No.35 in Fig.41 ). Thinning tended to decrease tracheid length and increase microfibril angle, but in this study tracheid length and microfibril angle were hardly affected by pruning ( Fig.42,43 ). The reason seemed to be that the experiment was done in the high density stand where diameter growth was slowing down. It was therefore regarded that whether tracheid length and microfibril angle were affected significantly was determined by growth condition of individual trees and intensity of pruning and thinning.

6. It has been considered that auxin synthesized in growing shoots regulates cambial activity and radial growth of cells, and amount of photosynthetic substance produced in matured leaves closely correlates with cell wall thickness. Therefore, to understand the effects of pruning and thinning, either all buds or all leaves were removed and the influence of buds and foliage on wood formation and annual ring structure were discussed. The treatments were applied to 5-year-old Ryukyu pine trees.

Cell division was more influenced by removing leaves than removing buds ( Fig.44,45 ). It could be considered that change in annual ring width by pruning or thinning came from decreased or increased foliage amount rather than bud amount.

The reason for change of basic density by pruning or thinning was considered as follow : 1) Increase by pruning is due to lowering in function of buds ( production of auxin ) rather than that of foliage ( photosynthesis ), 2) Decrease by thinning is due to increase in the function of buds rather than that of foliage, 3) Decrease by further severe pruning is due to lowering in the function of foliage rather than that of buds.

As it was regarded that amount of buds and foliage little influenced cellular elongation following cell division, change in tracheid length by pruning or thinning appeared to come from decreased or increased frequency of pseudo-transverse divisions.

Microfibril angle did not respond to defoliation but did to bud removal ( Fig.48,49. This may indicate that auxin have an effect on cell wall structure ). It became clear that change in microfibril angle by pruning or thinning was due to decreased or increased bud amount.

## 第1章 緒 論

樹木は伸長生長と肥大生長によってその大きさを増していく。その過程で樹木は遺伝や環境などの多くの因子の影響を受け、周期的に変化する生長条件に基づき生長に周期を生じる。このため樹木木部には年輪（生長輪）が形成され、年輪が順次積み重なり蓄積されたものが樹幹あるいは木材として理解されている。ところで、木材の材質の良否はその用途を意識したとき、巨視的・微視的な組織構造や物理的・化学的な性質によって決まるが、木材が年輪の集合体である以上、材質の良否は年輪構造に支配されると言っても過言ではあるまい。ところが、年輪構造は木部形成（年輪形成）の結果であって、木部細胞のディメンジョン（dimension）や性質およびその蓄積経過は木部形成の過程で決まる。したがって、年輪構造はもちろん、材質を認識するには、木部（年輪）がどのように形成されるのかその仕組みについて理解する必要がある。また、林業において、目的とする材質を有する木材を生産するため、材質の性質を変えることができるのであれば、それは選抜育種などの方法を除くと、保育の手段を用いて木部形成の過程に働きかける方法のみが可能である。このためにも周期的に繰り返される木部形成の仕組みを知る必要がある。

木部形成を理解するにはまずその生理を知らなければならない。ここに、一応これまで報告された研究成果をまとめると次のようである<sup>6, 24, 33, 41, 53</sup>。①形成層細胞の分裂、新生細胞の表面生長（寸法拡大）、二次壁の形成、細胞壁の木化、成熟細胞の蓄積などの過程から成っている木部形成は、内的・外的な多くの要因の影響を受けるが、基本的にはシュートの生長と密接な関係がある。②形成層細胞の分裂は伸長している芽の基部で始まり、枝や幹の下方へ向って進行する<sup>17</sup>。③伸長している芽と発達しつつある葉で合成されるオーキシンは形成層細胞を刺激し活性化する。しかし、これは単にオーキシンだけの作用ではなく、多くの生長促進物質のレベルと抑制物質のレベルとの間の複雑な交互作用（interaction）によるものと考えられている<sup>6</sup>。④伸長生長が始まり盛んになるにつれて、促進物質は増加し抑制物質は減少する。伸長生長の衰えとともに、促進物質は減少し抑制物質は増加する<sup>48, 49</sup>。⑤一部の樹種では成葉でもある程度のオーキシンの合成能力があることが知られている。また、環孔材広葉樹では樹皮中にオーキシンの前駆物質であるトリプトファンが貯えられていることが知られている<sup>53</sup>。⑥新生細胞の表面生長はオーキシンの季節的なレベルによって制御されていると考えられている<sup>4, 29, 30, 33</sup>。⑦細胞壁の厚さは樹冠で生産される光合成物質の量と高い相関があると考えられている<sup>33, 34</sup>が、生長期間中に葉で形成される抑制物質と関係があることも報告されている<sup>65, 66</sup>。⑧伸長生長の停止に伴い枝の先端でのオーキシン合成が急激に低下するため、形成層活動は鈍化しついには停止すると考えられている<sup>33, 53</sup>。⑨形成層活動の停止は枝から始まり幹の下方へ向って進行することから、葉でつくられる抑制物質が下方へ転流し、オーキシンやジベレリン、その他の生長因子と交互に作用し、晩材形成や肥大生長の停止をひき起こすと推定されている<sup>6</sup>。

要するに、オーキシンと他の促進物質、例えばサイトカイニンやジベレリン<sup>11</sup>との相乗効果、および促進物質と抑制物質の交互作用については、まだ詳しいことはわかっていないが、抑制物質と交互作用を行なう促進物質の季節的なレベルが、形成層の活性化、新生細胞の分化と完成、および形成層活性の停止を制御していると推定され<sup>63</sup>、促進物質のうちでも特に、伸長している芽や葉で合成されるオーキシンが形成層活動に果す制御的な役割は大きいと考えられている。

それでは、普通に生長している樹木の木部形成はどのように行なわれているのであろうか。Larson<sup>33, 34</sup>は、red pine (*Pinus resinosa*) を例にとって一生長期に1個の樹体内で起きる木部形成経過を次のように説明している。まず春の目ざめが起きると、根の生長が芽の伸長より先行するため、樹体内に貯蔵されたり成葉で生産される光合成物質は根に運ばれる。次に芽が伸長し始めると、光合成物質の輸送先は根から新しいシュート（伸長している芽や葉）へ変わり、そこでつくられたオーキシンによって形成層は活性化する。芽や葉が盛んに伸長し発達しているときには、貯蔵された栄養分や成葉での光合

成生産物はシュートの生長のために大半が消費され、幹への配分は少ない。しかし、オーキシンの濃度は高く、幹では薄壁の大径細胞(早材細胞)が形成される。やがて芽の伸長が止まり葉が成熟するにつれて、新しい葉の光合成能力が増加し自分自身の生長に必要な量をまかなえるようになり、成葉からの光合成生産物は再び根へ向って運ばれる。そのうちしだいに新葉は幹へ向って光合成物質を送り出すようになるが、オーキシンの合成量は減少する。このような段階になると、オーキシンの供給源から遠い部位ほどオーキシン合成量の低下の影響を受け、幹の基部から厚壁の小径細胞(晩材細胞)が形成され始める。しかし、幹の上部ではオーキシンのレベルはまだ十分に高く薄壁の大径細胞が形成され、早材から晩材への移行はオーキシンの濃度傾斜にしたがって幹の下部から上部へ進行する。新葉の成熟に伴ってオーキシン合成量は激減し、ついには木部形成が終るが、この結果として幹の根元では晩材の量(割合)が多く、幹の上部に向うほど晩材の量が少ない年輪が形成される。

このようにLarsonは、オーキシンが形成層活動を制御し、オーキシンと光合成物質が木部細胞のディメンジョンを制御すると考え、季節の経過につれて光合成生産量が増加する一方、オーキシン合成が減少あるいは停止するため、早材形成から晩材形成への移行が起こり、幹の上部と下部ではオーキシンの季節的な推移に差異があるため幹の上部と下部の年輪構造に違いが生じているとしている。

さて、木部細胞のディメンジョンは木材の性質と密接な関係があるので、上述のようなLarsonの考えによると、どのような性質の材がどの部位にどのくらい形成されるかは、樹冠におけるオーキシン合成量や光合成生産量、および樹幹内の部位と樹冠との隔たりによって決まると考えられる。言い換えると、樹幹内のある部位での木部形成や木部の性質は、その部位へ配分されるオーキシンや光合成物質の量の大きさに左右されると推定される。ここで、主としてオーキシンが形成層細胞の分裂や新生細胞の表面生長を制御しているという観点から、オーキシンだけを考えてみても、供給されるオーキシン量が多ければ、形成層活動は盛んで木部形成の期間も比較的長く、大径の細胞が形成され年輪幅も広くなると考えられる。逆にオーキシン量が少なければ、形成層活動は不活発で木部形成の期間も短く、小径の細胞が形成され年輪幅も狭くなると推定される。また、オーキシン濃度が高いため木部形成が促進され、その結果形成される圧縮材<sup>24)</sup>のマイクロフィブリル傾角は大きく<sup>52)</sup>、木部形成が抑制された密植木のマイクロフィブリル傾角は小さく早期から安定する<sup>22)</sup>ことと考えると、供給されるオーキシン量の大きさは木部細胞のディメンジョンのほかに細胞壁の構造にも影響し、未成熟材から成熟材への移行とも関係すると考えることができる。

このように考察してみると、オーキシンの季節的な推移はシュートの生長と密接に関連し、その量は伸長している芽や発達しつつある葉の量と相関があると思われ、シュートの生長と樹冠量が形成層活動と木部細胞のディメンジョンや細胞壁構造を支配することになる。このことは、シュートの生長や樹冠量に影響をおよぼす要因が木部形成を左右することを意味し、林業的には、樹冠量を増減させる枝打ちや除伐、間伐などの保育が肥大生長を制御し、単に完満な材や無節材、通直な材や年輪幅の均一な材を生産するばかりではないことを示唆している。すなわち、樹冠量が増減することによってオーキシン合成量や光合成生産量が変化し、この結果、木部細胞のディメンジョンや細胞壁構造が影響を受け、木部の性質まで変えることが推定されるからである。

ところで、保育、例えば枝打ちを行なう場合、木材の利用目的に沿って単木の生産量を減少させないように実施するのが望ましい。しかし、従来の林業では、必ずしも木材の用途や利用を意識して枝打ちが行なわれてきたわけではなく、外観的な形態を指標として経験に頼って実施されてきた感がある。したがって、必要以上に生長量を低下させるとともに、木部の性質や材質に与える影響に注意が払われなかったように思われる。このような事情を反映して、近年、良質の構造材生産の目的から保育についての論議が行なわれるようになり、外観的な形態を指標とする保育から脱却し、科学的な根拠に基づく保育技術の確立が望まれている。しかしながら、従来行なわれてきた研究の多くは無節材生産の視点から、枝打ちの程度と材積生長との関係の研究<sup>1~3, 14, 59, 60)</sup>が主で、木材の利用や材質的な観点から保育と木

材の性質との関係についての研究は少ない。特にオーキシンや光合成物質と木部形成の関係をふまえて、シュートの生長から木部形成、木部の性質までを結びつけ、林業的な施業との関係で論じたものは少ない。

これまでの木部形成に関する研究のうち、摘芽や環状剥皮をしたり、摘芽したのちに IAA や GA などを与えたり<sup>4, 11, 29)</sup>、光周期<sup>29, 30)</sup>や温度<sup>32)</sup>、水分<sup>31, 70)</sup>、またはこれらを組合せて変えたりする<sup>25)</sup>生理学的な研究分野では、細胞分裂や細胞のディメンジョンにおよぼす処理の影響を調べ、木部形成の仕組みを検討するのが目的であって、材質と結びつけようとして細胞の性質を明らかにする性格のものではなかった。また、林木の生長や細胞学的な研究分野では、木部形成の季節的経過<sup>18, 28, 36, 38, 44, 51)</sup>や木部細胞の分化過程<sup>19, 20, 57, 58, 64)</sup>を取り扱っており、木部細胞の性質との結びつきが乏しい。最近、保育技術の確立を旨として、密植されたスギ (*Cryptomeria japonica*)、ヒノキ (*Chamaecyparis obtusa*) の材質<sup>22)</sup>、枝打ちしたスギの葉と樹幹内のオーキシンの季節変化や木部形成経過およびその年輪構造<sup>26, 27, 54)</sup>、除伐や枝打ちあるいは部分的な摘葉を行なった *radiata pine* (*Pinus radiata*) 材の性質<sup>8, 10)</sup>などの調査研究がなされ、樹冠量の違いが木材の性質に与える影響が明らかになりつつあるが、まだ十分なものは言えない。

以上のことから、シュートの生長や樹冠量が木部形成とどのように結びつき、木部形成の結果どのような組織構造の木部が形成されるのかを明らかにし、枝打ちや除伐、間伐などの保育技術を確認するための理論的根拠を得ようというのが、この研究の目的である。このため、ここでは沖縄に生育しているリュウキュウマツ (*Pinus luchuensis*) を研究材料として用い、次のような一連の研究を計画した。

1. この研究で用いるリュウキュウマツの一般的な生長パターンを把握するとともに、Larson が red pine の幼齢木を用いて説明したような生長パターンが他樹種でも認められるかどうかを確かめる目的で、補足的にスギ、ヒノキを加え、普通に生長しているそれらの一次生長（伸長生長）と二次生長（肥大生長）の季節的経過を観察し、両者の関係を明らかにすることである。

2. 枝打ちや除伐、間伐による樹冠量コントロールが木部形成に与える影響を検討することを目的とし、樹冠量が異なるリュウキュウマツの木部肥大生長（木部形成）経過を観察し、樹冠量と木部形成の関係を明らかにすることである。

3. この研究の主眼点でもあるが、樹冠量コントロールが木部の性質におよぼす影響を検討する目的で、樹冠量が異なるリュウキュウマツの年輪構造を明らかにするとともに、樹冠量の違いや増減が年輪構造におよぼす影響を芽と葉を機能の影響に分けて考察することである。

以上の研究から、芽（オーキシン）や葉（光合成物質）と肥大生長や木部の組織構造との関係がわかり、保育のあり方に対する知見が得られるものと考えられる。すなわち、前述したように、これまでの木部形成に関する研究は森林施業との関わりが少ないし、従来の林業では樹幹の外観的な形態や材積生長に重点がおかれ、枝打ちや除伐、間伐などの保育が木材の性質におよぼす影響に注意が払われなかったように思われる。したがって、森林施業と木材の性質との関係が明らかにされているとは言えなかったが、この研究成果から、枝打ちや除伐、間伐による樹冠量コントロールが樹幹の生長や木材材質に与える影響あるいは効果が推定でき、木材利用の立場から、利用目的に合った木材を生産するための保育方法の提言が可能になり、保育技術の確立に貢献することが期待できる。

## 第2章 リュウキュウマツ、スギおよびヒノキの伸長生長と木部肥大生長

### 第1節 はじめに

樹木木部の材質を十分に理解するには木部形成について知る必要があることは改めて言うまでもない。ところが、結論でも述べたように、木部形成はシュートの生長と密接な関係があることが知られ、伸び



つつある芽や発達しつつある葉で合成されるオーキシンは形成層を活性化し、シュートが伸長しているとき早材が形成され、シュートの伸長が止まり葉が成熟するとき晩材が形成され始める。つまり、形成層細胞の分裂や新生細胞のディメンジョンはその部位へ供給されるオーキシンの量と光合成物質の量の季節的な推移に左右されるわけである。したがって、肥大生長の結果としての年輪構造や材質を理解するには、木部形成経過だけではなく、オーキシンや光合成物質の供給源であるシュートの生長についても知る必要がある。

ところで、沖縄は亜熱帯地域に属し、年平均気温(21~22°C)が高く、夏期(27~28°C)と冬期(15~16°C)の温度差が小さく、さらに日長時間(夏至13.5時間、冬至10.5時間)の変化が少ないなどの生長条件を持っている。樹種によって異なるが、このような地域に生育している針葉樹の材は、晩材率が高い、年輪界が不明瞭である、偽年輪がみられるなどの特徴を持ち、温帯産針葉樹材とはかなり異なる年輪構造を示す場合が多い。このような年輪構造を認識するには、上述のようにシュートの生長と木部形成経過を明らかにすることが必要であろう。

以上のような理由および緒論で述べたような目的から、この章では、沖縄に生育しているリュウキュウマツ、スギ、ヒノキの伸長生長と木部肥大生長の季節的な経過を調べ、両者の関係について検討を加えた。

## 第2節 試験木と実験方法

### 1 試験木

琉球大学与那演習林内の7年生および8年生リュウキュウマツ林分、15年生スギ林分、10年生ヒノキ林分、さらに千原キャンパス内の15年生リュウキュウマツ林分から、比較的生長が良好なものそれぞれ3本ずつを選び試験木とした。これらの試験木のうち、リュウキュウマツは琉球列島固有の針葉樹であるが、スギは品種および導入先が不明な母樹からさし木によって育成されたもので、ヒノキは九州産の苗木を植栽したものである。

### 2 伸長生長の観察

マツ属には一生長期に1枝階をつかって伸長する単節型の樹種と数枝階をつかって伸長する多節型の樹種があり、単節型の樹種でも樹齢が若い場合には、秋芽を形成し多節型を示す場合がある。単節型の種であるリュウキュウマツも上述のような生長パターンを持ち、幼齢時には1年間に2~3回芽を形成して伸長する多節型を示す<sup>35, 68, 69)</sup>が、樹齢が増すにつれて冬芽のみを形成して伸長する単節型になることが知られている。この研究では、幼齢木の生長ではなく、ある程度樹齢が経過した個体の生長を明らかにするのが目的であるので、リュウキュウマツでは単節型の生長を示す個体を対象にした。

マツ属は次の生長期の伸長のための芽をその前の生長期に形成するという生長パターンを持つので、リュウキュウマツでは伸長量の測定と同時に芽の形成期や伸長期を観察するための試料を採取し、スギとヒノキでは伸長量の測定のみを行なった。すなわち伸長量の測定は、各試験木の主軸のシュートあるいは樹冠上部の生長良好な枝のシュートの長さを毎月20日ごろ測るという方法で行ない、その際リュウキュウマツでは新葉の長さも測定した。また、試料採取は樹冠上部のシュートをその基部から切り取る方法で行ない、採取した試料は固定、脱水、包埋した後、横断面および半径断面切片とした。なお、このような伸長量の測定あるいは試料採取は、リュウキュウマツ7年生木では1977年2月から、8年生木では1978年2月から、15年生木では1979年2月から、またスギとヒノキでは1980年1月からそれぞれ約1年間行なった。

### 3 木部肥大生長の観察

一般に、樹木は形成層の内側に木部を、外側に師部を形成し、大きさを増していく。したがって、木部と師部の両方を含めて肥大生長を観察しなければならないが、木部が形成される量に比べて師部の量は少ない<sup>28)</sup>ことや、師部よりも木部の利用がはるかに多いことから、ここでは主として木部の肥大生長（以下木部形成という）を観察することにする。

また、肥大生長が行なわれているとき、形成層付近には二次壁を形成しつつある細胞や寸法を拡大している細胞、木部母細胞、形成層始原細胞、師部母細胞などがあり、それらの細胞を識別することは難しい。しかし、偏光顕微鏡を用いて形成層付近の細胞列を観察すると、木部側と師部側で明るく光っている細胞とその間にあって光らない細胞の3つのグループに分けられる。そこで、このことを利用して形成層付近の細胞列を、木部へ分化中の細胞の二次壁形成の開始直前と直後、および師部へ分化中の細胞の二次壁形成の開始直前と直後で区分することにした。そして、二次壁形成開始以降の細胞を木部細胞あるいは師部細胞として取り扱い、木部側の二次壁形成直前の細胞から形成層をとって師部側の二次壁形成直前の細胞までを一次壁帯細胞として取り扱った。したがって、木部細胞には二次壁肥厚帯の細胞と成熟した細胞が含まれ、一次壁帯細胞には形成層帯細胞ならびに木部と師部側の寸法拡大帯の細胞が含まれることになる。

さて、上述の試験木の伸長量測定と同時に、その胸高部位から樹皮、形成層、当年生の木部を含む長さ1 cm、幅5 mm程度の大きさの試料を採取した。その際、必要に応じて適宜、刺針法<sup>67)</sup>あるいは電氣的刺激<sup>21)</sup>によって木部にマーキングし、翌月はその部位から試料を打ち抜いた。試料は直ちにF A Aで固定し脱水した後、パラフィンとセロイジンで二重包埋した。その後、厚さ6~8 $\mu$ mの木口面切片とし、サフランインとファストグリーンで染色し永久プレパラートにした。

このようにして制作したプレパラートを用いて、木部形成の季節的経過を検討するため、試験木ごとに各月の一次壁帯細胞数と年輪界からの木部細胞数を半径方向細胞列に沿って測定した。また、晩材形成の開始時期を明らかにするため、毎月形成される木部細胞のディメンジョンを観測した。

## 第3節 結果と考察

### 1 伸長生長の季節的経過

#### 1) リュウキュウマツシュートの伸長パターン

シュートの伸長は、シュート頂の活動（新芽形成）による伸長と、形成された芽が細胞の寸法を拡大することによって伸びる伸長（節間生長）とに分けて考えなければならないが、この項では特に断わらない限り、シュートの伸長とは、両方を含めた外観的なシュートの長さの増加を意味している。さて、リュウキュウマツのシュートおよび針葉の伸長生長の代表的な測定例をFig.1とFig.2に示している。

Fig.1によると、シュートは2月下旬ごろから急激に伸長し始め、4月中旬ごろまでは盛んにその長さを増すが、それ以降は伸長速度を低下し5月には伸長を停止した。その後しばらくはシュートの長さに変化がみられないが、7月になると次の伸長のための新芽が肉眠で観察できるほどの大

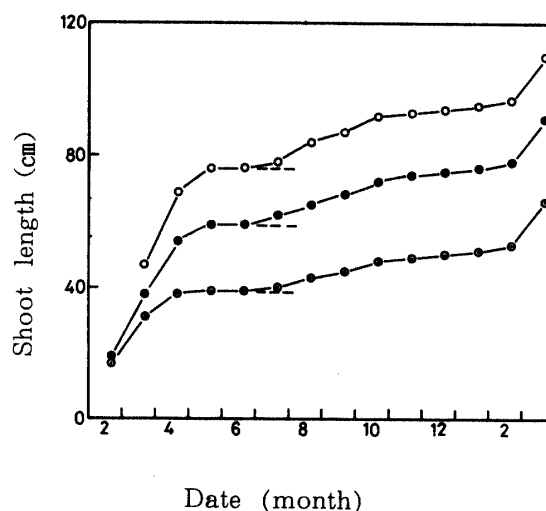


Fig.1. Elongation growth of the shoot of Ryukyu pine  
○ 7-year-old ● 8-year-old ⊙ 15-year-old

きさに生長し、10月までは比較的速くその長さを増した。11月以降は緩慢な増加になるが、翌年の2月下旬から再び急激な伸長を始めた。したがって、新芽形成は後述するように2月から始まるが、1つの節間(枝間)でのシュートの外観的な伸長は7月ごろから始まって翌年の5月ごろに終わることがわかった。また、その過程で2月から4月までと8月から10月までの間にそれぞれ伸長量のピークが認められるとともに、12月から2月の冬期にもわずかであるが、シュートの伸長が認められた。なお、2月から4月のピークにはシュートの伸長に伴って針葉が開き始めるが、8月から10月のピークには芽が伸長しキャンドル・シュート(candle shoot)<sup>39)</sup>を形成するだけで針葉は開かなかった。

針葉はシュートがある程度の大きさに達してから、つまりシュートの急激な伸長より1ヶ月ほど遅れて、シュートの下部から求頂的に開き始めた。

3月にりん片葉を破って伸長し始めた針葉はFig.2に示したように、7~8月まではほぼ直線的に伸び続けるが、その後伸長速度を低下し9月には伸長を停止した。針葉とシュートの伸長経過を比較すると、針葉はシュートの長さが最終的な長さの65~90%になる3月に伸び始め、針葉の長さはシュートの伸長が大部分終る4月下旬には最終的な長さの20~30%であるが、7月に新芽が伸び始めるときには75~90%に達した。つまり、シュートの伸長期間中には針葉の伸長はある程度抑えられているが、シュートの伸長が終りに近づくとつれて盛んになり、針葉の伸長がほぼ完了すると新芽の形成が活発に始まると言える。

## 2) リュウキュウマツの新芽形成経過

Fig.1に示したシュートの伸長パターンには、芽の形成による長さの増加と節間生長による長さの増加の両方が含まれているので、シュートの生長のしかたを理解するには、芽の形成と節間生長による伸長を分けて考える必要がある。そこで、まず芽の形成経過を調べた。

新芽形成の終了時期からみると、新芽(冬芽)の形成は、最初にえき芽をつくらないりん片葉が形成され、最後に再びえき芽を持たないりん片葉でシュート頂がおおわれて終るが、1月20日に採取した試料には、長枝の原基が認められシュート頂がりん片葉でおおわれているものもあれば、まだ長枝の原基が認められないもの(Fig.3-1)もあった。しかし、2月3日には、すべての試料に長枝の原基がみられシュート頂はえき芽を持たないりん片葉でおおわれていた(Fig.3-2)。このことから、冬芽の形成は1月に終ることがわかった。

次に、新芽形成の開始時期についてみると、2月21日の状態は、Fig.3-3に示すようにシュート頂および長枝の原基の周囲では、Fig.3-2よりいくぶんりん片葉の数が増加し、りん片葉の形成が行なわれているようである。りん片葉は3月以降も継続して形成される(Fig.3-4)ので、2月21日にはすでに芽の形成が始まっているとみることができる。このことは、1月に芽の形成が終ると、長くても数週間ほどの休止期の後、次の芽の形成が始まることを意味している。

2月から新芽形成が始まるものの、シュートや針葉の伸長期間内の芽の形成速度はかなり遅い。Fig.3-5に、芽の形成が始まって約4ヶ月を経過した6月中旬の状態を示している。側芽は頂芽とほぼ同じ大きさになるまで生長しているが、芽の長さは両方とも1cm以下で、これまでの期間内に形成されるの

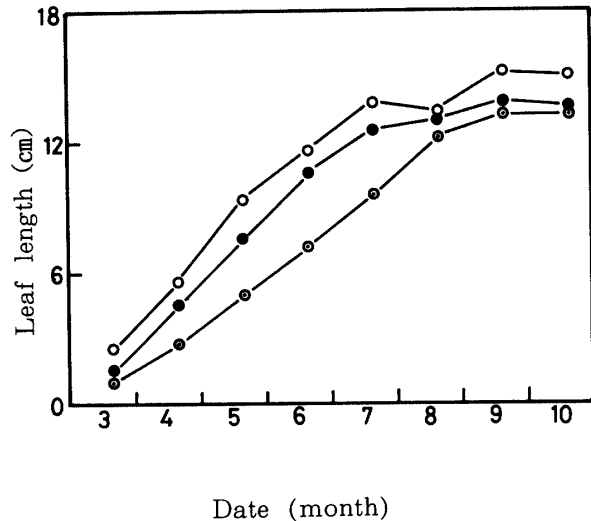


Fig.2. Elongation growth of the leaf of Ryukyu pine

○7-year-old ●8-year-old ⊙15-year-old



Fig. 3. Seasonal development of the new bud of Ryukyu pine ( 8-and 15-year-old )  
 3-1. Terminal of winter bud prior to the dormancy phase. January 20  
 3-2. Terminal of winter bud in the dormancy phase. February 3  
 3-3. Shoot tip at the beginning of the phase of new bud formation. February 21  
 3-4. Shoot apex producing cataphylls which subtend no axillary buds. March 20  
 3-5. Apical bud and lateral bud. June 19  
 3-6. Shoot tip initiating the formation of cataphylls which subtend axillary buds ( arrows ), July 20

は少数のえき芽をつくらないりん片葉だけであった。しかし、7月になると、Fig.3-6に示すように、芽の上部のりん片葉の葉えきに短枝の原基が認められ実質的な芽の形成が始まった。

短枝の原基形成は7月以降継続して行なわれ、12月下旬ないしは1月中旬ごろまで続いた。短枝の原基形成が終ると、シュート頂をおおうりん片葉のすぐ下に長枝の原基が形成される<sup>5,15)</sup>が、前述のように長枝の原基が最初に認められるのは1月20日の試料からであった。したがって、長枝の原基形成の時期は早い場合は1月上旬、遅くとも1月下旬であることがわかった。

以上のように、芽の形成は2月に始まり翌年の1月に終ることが明らかになったが、芽はシュート頂の分裂活動によって形成されるので、次にシュート頂の形状が1年間をとおしてどのように変化しているのかを調べた。シュート頂の形状はHanawa<sup>15,16)</sup>と同様に、シュートの最も若い原基の葉えきから上の高さ(H)とその葉えきの位置でのシュートの直径(D)を測定し、直径に対する高さの比(H/D)で表わすことにした。その結果をFig.4に示している。Fig.4によると、H/Dは2月からだんだんと増加し、6~7月に最大値を示した後徐々に低下し、12~1月に最小値を示している。したがって、このようなシュート頂の形状の季節変化からも、芽の形成が2月に始まって1月に終り、シュート頂の活動にほとんど休止期がないとみなせる。

### 3) リュウキュウマツの伸長期

リュウキュウマツの伸長期は春と、夏から秋にかけての2回あることがわかった。まず、春の伸長期からみてみると、シュートの節間生長は2月下旬ごろ新芽形成とほとんど同時に始まり、4月中旬ごろまではシュートは盛んに伸長し、その後伸長速度を低下するが数週間ほど伸長し続けた。5月20日に採取したシュートの上部(新芽の下)を観察すると、Fig.5-1に示すように二次木部と二次師部が認められ、節間生長はすでに終わっていた。したがって、Fig.5-1の状況およびFig.1の結果をつき合わせると、春の伸長期は2月下旬から5月上旬ごろまでと推定された。

次に、夏から秋にかけての伸長期についてみると、良好な生長をしている新芽では8月から、大半の新芽では9月からりん片葉間の間隔が広がり始めた。伸長の開始時期はシュート間にばらつきがあってはつきりしなかったが、9月下旬にはFig.5-2に示すように、新芽の基部付近ではえき芽を持たないりん片葉の部分が節間生長しているのがみられるとともに、Fig.5-3に示すように二次木部と二次師部の形成が進行していた。つまり、この時期の新芽は、シュート頂では冬芽を形成しながら、冬芽の下部では細胞の大きさを増加させることによって伸長し、キャンドル・シュートを形成していた。このようなシュートの伸長は10月ごろまで続き、短枝の原基から下のりん片葉だけの部分が伸長し、短枝の原基の部分はFig.5-4に示すように、多少節間が広がるが伸長しなかった。このことは、春の急速なシュートの伸長部位は生殖器(雄花)となる原基の下部からシュート頂の間であるという中須賀ら<sup>39)</sup>の観察結果と一致する。

以上のように、シュートの伸長期は1年間に9月から10月までと2月下旬から5月上旬までの2回存在し、9月から10月にかけてはえき芽を持たないりん片葉だけの部分が伸長し、2月下旬から5月上旬にかけては短枝の原基から上の部分が伸長することがわかった。しかし、この実験で用いた試験木は7~

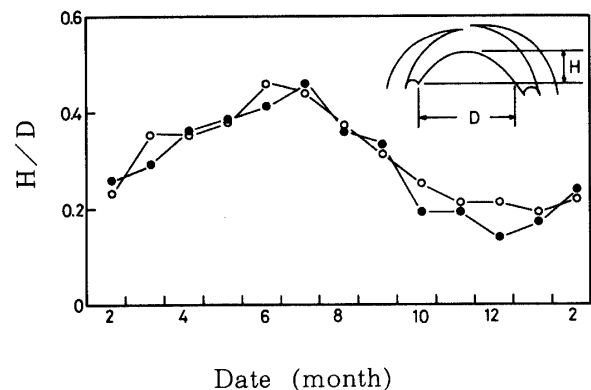


Fig.4. Seasonal variation of the ratio of height (H) to diameter (D) of the shoot apex in Ryukyu Pine  
○ 8-year-old ● 15-year-old

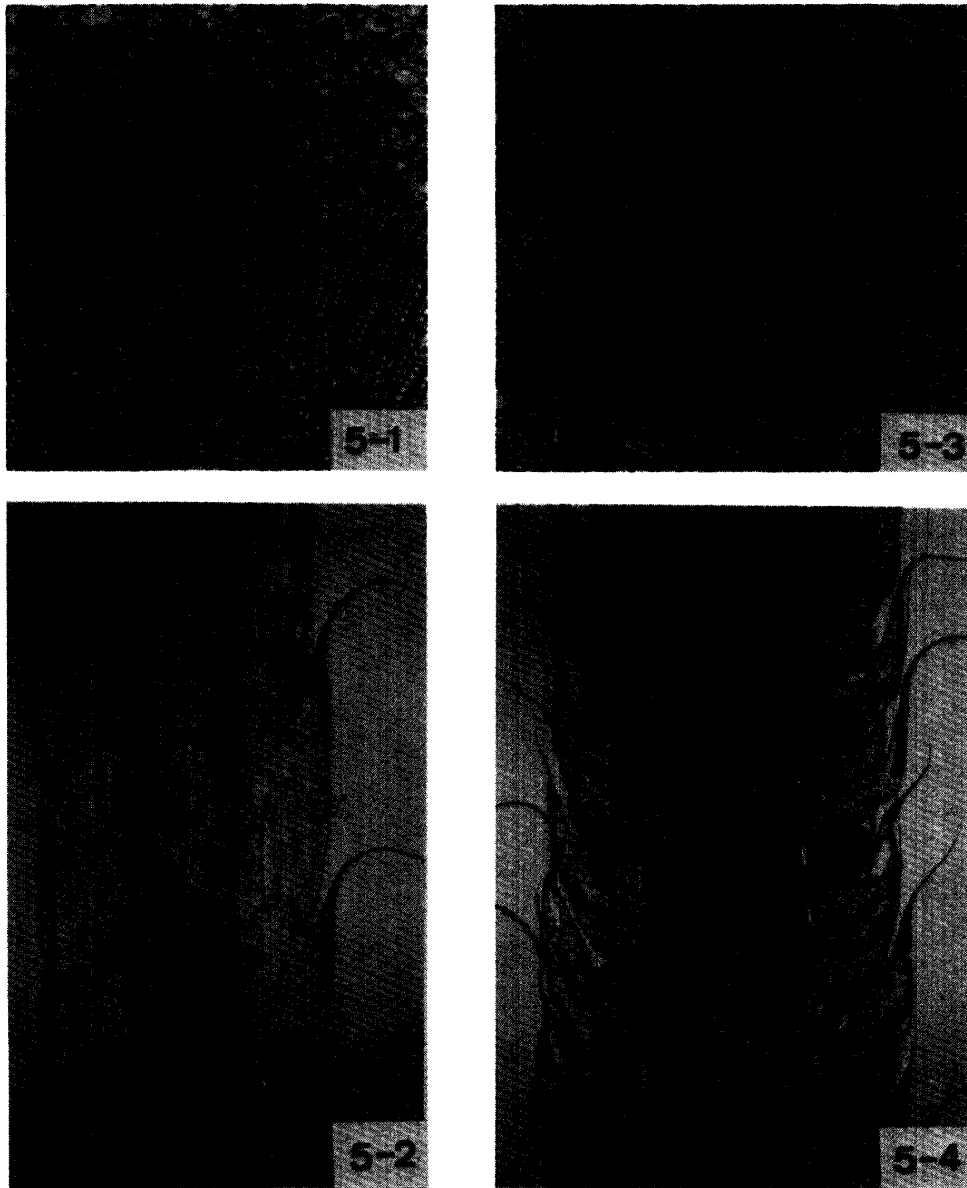


Fig.5. Internodal growth of the shoot of Ryukyu pine ( 8-and 15-year-old )

From September to October, the sterile cataphyll region of the new bud elongated and the bud developed into the candle shoot. From late February to early May, the region of cataphylls which subtended axillary buds elongated.

- 5-1. Upper region of the new shoot. Formation of secondary xylem and secondary phloem shows that internodal growth of the shoot was over in early May. May 20
- 5-2. Sterile cataphyll region of winter bud. Internodal growth has been done. September 21
- 5-3. Same bud with Fig.5-2. Secondary xylem and secondary phloem are visible at the sterile cataphyll region.
- 5-4. Middle region of winter bud. Internodal growth of the short-shoot region was not visible until the next season. October. 21

15年生木で単節型の生長をすれば、数年生の幼齢木の一部が土用芽を形成し多節型の生長を示すことと考え合せると、9月から10月にかけて冬芽の下部が節間生長するのは土用芽形成の名残りとして解釈することもでき、より詳細に伸長生長を理解するには壯齢木、老齢木についての研究を待つ必要がある。いずれにしても、シュートは新芽形成と節間生長の二つの相を交互に繰り返して伸長しているわけではなく、ほぼ1年中行なわれている新芽形成期に伸長期が重なって伸長していることが明らかになった。

#### 4) スギおよびヒノキのシュートの伸長生長

スギとヒノキの伸長生長の代表的な測定例をFig.6に示している。Fig.6によると、スギの生長が肉眼的に認められるようになるのは3月からで、3～4月の初期段階では緩慢な生長を示すが、5月から7月にかけて急激に伸長し、8月に生長速度を低下したのち9月ごろ伸長を停止した。また、ヒノキの生長が認められるようになるのは4月からで、5月から8月にかけて急激に伸長し、その後の生長速度のこう配はゆるく、10月ごろ伸長生長を停止した。スギ、ヒノキともその伸長経過はS字型の生長曲線を示し、伸長の開始時期に1ヶ月ほどのずれがあるものの、伸長期間はどちらも約7ヶ月間であった。

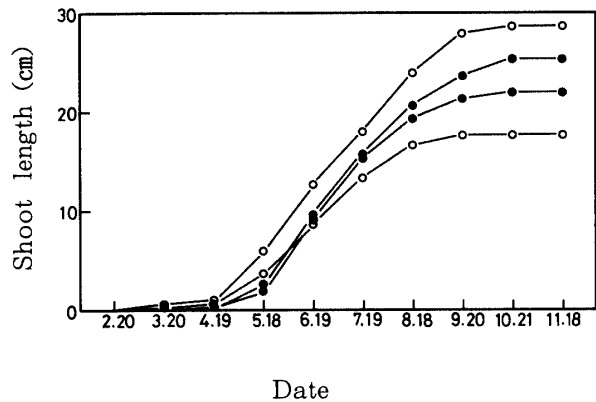


Fig.6. Elongation growth of the shoot of sugi and hinoki  
○15-year-old sugi ●10-year-old hinoki

## 2 木部肥大生長の季節的経過

### 1) 細胞分裂の開始時期

7,8年生リュウキュウマツでは、2月中旬に採取した試料の一次壁帯細胞数は各細胞列に12細胞程度認められ、すでに細胞分裂が始まっていた (Fig.8-1)。15年生リュウキュウマツでは、2月21日にはまだ晩材細胞の二次壁が形成されつつあり、一次壁帯細胞数も7～9個と少なく細胞分裂が行なわれているのかどうかわからなかった (Fig.7-1) が、3月22日には12～16細胞に増加しているとともに、木部側の新生細胞2～3個の二次壁形成が始まっていた (Fig.7-2)。これらのことから、その時の環境条件や樹冠との隔たりにもよるが、普通に生長しているリュウキュウマツでは2月中旬か下旬ごろから細胞分裂が始まると考えられた。

スギでは、2月20日 (休止期) に採取した試料の一次壁帯細胞数は5～7細胞であった (Fig.7-3) が、3月20日には13～17細胞に増加していた (Fig.7-4)。そこで形成層は2月20日から3月20日の間に活性化したことになるが、3月20日の状態は木部側では新生細胞が表面生長している段階で、まだ二次壁形成は始まっていなかった。大塚<sup>44)</sup>によると、鉄肥スギでは3月上旬に形成層細胞の膨潤が始まり、3月中旬には7～8個の新生細胞が形成される。Fig.7-4は鉄肥スギの3月中旬の状態と類似しており、沖繩産スギと鉄肥スギの新生細胞の分化時間に大差がなければ、この研究で用いたスギの細胞分裂は3月上旬ごろから始まったとみることができる。

また、ヒノキでは、3月20日 (休止期) の一次壁帯細胞数は4～6細胞であった (Fig.7-5) が、4月19日には7～12細胞に増加していた (Fig.7-6)。したがって、3月20日から4月19日の間に形成層が活性化したことになるが、4月19日の状態は細胞分裂が始まったばかりで、まだ新生細胞は表面生長の段階に入っていないようにみえるので、細胞分裂は4月中旬ごろから始まったと考えられた。なお、Fig.7-5ではわかりにくいですが、ヒノキでは前年の最後に形成された晩材細胞の数個の内こう側がファス

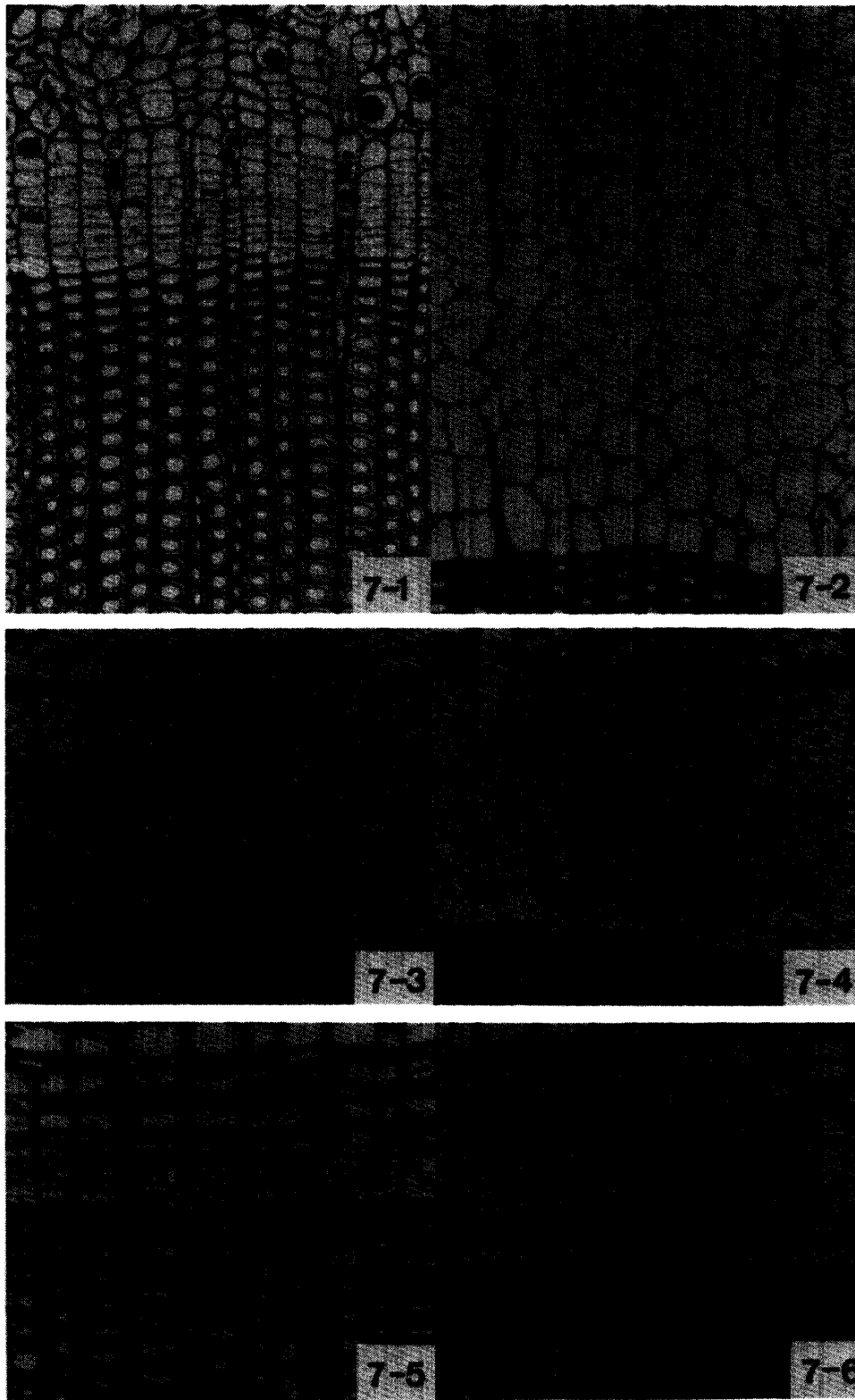


Fig. 7. Cambial zone before and after initiating of cell division at the breast height in tree stems

7-1. 15-year-old Ryukyu pine. February 21



7-2. 15-year-old Ryukyu pine. March 22

7-3. 15-year-old sugi. February 20

7-4. 15-year-old sugi. March 20

7-5. 10-year-old hinoki. March 20

7-6. 10-year-old hinoki. April 19

トグリーンに染まっている。このことは細胞が未完成のまま休止期に入り、そのまま越冬していることを示すもので、一般には細胞が完成されて休止期に入ると考えられており、このような現象はヒノキが九州から沖縄へ導入されたために生じると推定される。

Fig.1 およびFig.6 と上述の結果から、細胞分裂の開始時期とシュートの伸長生長の開始時期との関係を見ると、それぞれの樹種で細胞分裂と伸長生長はほとんど同時に始まることが明らかである。すなわち、リュウキュウマツの細胞分裂は、新芽形成が始まりシュートが急激な節間生長を開始する直前か直後の2月中旬ないしは下旬ごろ活発になり、スギやヒノキでは急激な伸長が始まる以前の、シュートの伸びが肉眠的によく認められるようになるそれぞれ3月上旬、4月中旬ごろから始まっている。つまり、形成層の活性化は芽の基部で始まり求的に伝わっていくことと考え合せると、3樹種とも形成層活動は芽が動き始めるとすぐに始まるとみることができる。

## 2) 一次壁帯細胞数の季節変化

木部形成を研究する上で、形成層帯細胞数の季節的な変化を調べることが望ましいが、前述のように形成層付近で種々の分化中の細胞の中から客観的に形成層帯細胞だけを数えるのは難しい。そこで、形成層活動を表わす指標として一次壁帯細胞数を測定し、Fig.8-1およびFig.8-2に林分ごとの平均値をプロットしている。

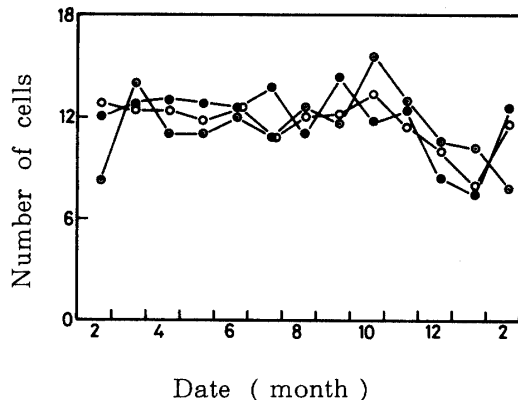


Fig. 8-1. Seasonal variation of cell numbers in the primary wall zone at the breast height in Ryukyu pine tree stems

primary wall zone consists of cambial zone and radial growth zones. ○ 7-year-old  
● 8-year-old ⊙ 15-year-old

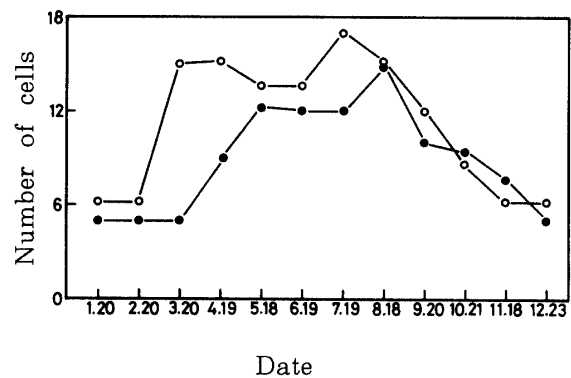


Fig. 8-2. Seasonal variation of cell numbers in the primary wall zone at the breast height in sugi and hinoki tree stems

○ 15-year-old sugi  
● 10-year-old hinoki

Fig. 8-1とFig. 8-2を全体的にみると、7,8年生リュウキュウマツでは2月から11月、15年生リュウキュウマツでは3月から11月、スギでは3月から8月、ヒノキでは5月から9月にかけての期間内の一次壁帯細胞数には、季節的な傾向がないとみなすことができる。すなわち、一次壁帯細胞数は細胞分裂の開始に伴って増加し、その後細胞数はそれぞれほぼ一定に維持されるが、7,8年生リュウキュウマ

ツでは12月から減少し1月に、15年生リュウキュウマツでは12月から減少し2月にそれぞれ最小値を示し、スギでは9月から減少し11月に、ヒノキでは10月から減少し12月にそれぞれ休止期と同じ数になっている。

一次壁帯細胞数を直ちに形成層帯細胞数とみなすことはできないが、形成層活動の指標になると考えられることから、上述のような一次壁帯細胞数の季節変化およびFig.7の結果から、形成層活動はスギでは3月上旬から始まり10月ごろに、ヒノキでは4月中旬から始まり11月ごろに停止すると推定された。しかし、リュウキュウマツでは、一次壁帯細胞数が1月か2月に最小値を示すとは言え、その期間は1ヶ月間だけで、そのときの細胞数は他樹種の休止期の数よりも多い。したがって、後述するように形成層活動が緩慢になるか一時中断することはあっても明らかな休止期はないと考えることもできた。なお、Fig.8-1では、リュウキュウマツの7,8年生木と15年生木の間季節的なずれが認められるが、この理由としては、樹齢や立地条件の違いが考えられ、特に樹齢の増加に伴って樹冠と胸高部位の隔たりが大きくなること、実験を行なった場所(林分)や生長期が異なることなどが考えられた。

Fig.1, Fig.2およびFig.6とFig.8-1, 8-2から、一次壁帯細胞数の季節変化とシュートの伸長経過との関係を見ると、シュートが伸び始めると一次壁帯細胞数は増加し、シュートや針葉が盛んに伸長しているときには、細胞数は、リュウキュウマツとヒノキでは12細胞程度に、スギでは15細胞前後に維持されている。しかし、シュートの伸長停止に伴って、スギとヒノキではそれぞれ9月、10月ごろから減少している。リュウキュウマツでは、9月から10月にかけてキャンドル・シュートが形成されることやシュート頂の活動が翌年の1月まで続くこともあって、針葉の伸長生長は9月に終るものの、一次壁帯細胞数はその後も12細胞程度に維持され、芽の形成が終りに近づく12月ごろから減少している。したがって、伸長生長のパターンの違いによって一次壁帯細胞数の季節変化に差異がみられるが、個々の樹種ではシュートの生長と一次壁帯細胞数は季節的に対応しているとみなすことができる。

### 3) 木部細胞の異積経過

二次壁形成の開始以降の分化過程にある細胞を木部細胞とみなし、毎月試験木ごとに年輪界から二次壁を形成しつつある細胞までの木部細胞数(仮道管数)を測定した。その結果を林分ごとに平均し、木部細胞の累積経過を百分率で示したのがFig.9である。なお、リュウキュウマツでは7年生木、8年生木および15年生木の累積曲線はほとんど重なるため、Fig.9には15年生木の結果を示している。

リュウキュウマツの二次壁形成は3月上旬ごろから始まり、後述するように翌年の2月下旬ごろまで行なわれた。その間の木部細胞の累積経過はFig.9のようにS字型の曲線を描き、木部形成の初めと終りではこう配がゆるいが、7月下旬から11月中旬にかけての期間には急になっている。また、スギの二次壁形成は3月下旬ごろから11月下旬ごろまで続き、木部細胞の累積は木部形成の中盤までに集中し、その後の木部細胞の生産は少ない。さらに、ヒノキでは5月上旬ごろから二次壁形成が始まり12月に終るまで、二次壁を形成したか、しつつある細胞の数はほぼ一定速度で増加している。このように、樹種によって累積経過の期間とパターンが異なり、全体の50%

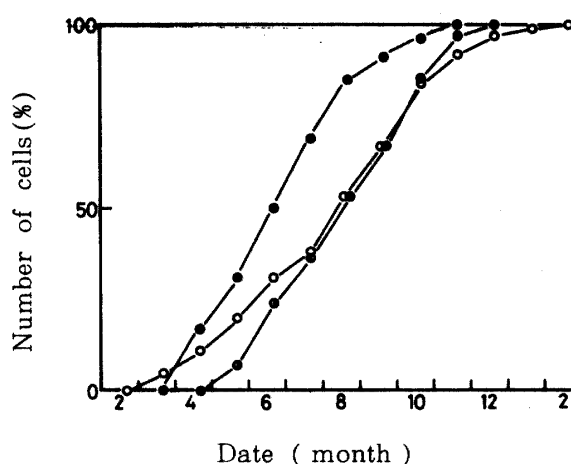


Fig. 9. Proportion of new xylem cells to total xylem cells of radial file  
○15-year-old Ryukyu pine  
●15-year-old sugi ○10-year-old hinoki

の木部細胞が誕生するのは、スギでは6月、リュウキュウマツとヒノキでは8月であった。なお、最終的に形成される木部細胞の数は、リュウキュウマツでは80~120個、スギでは80~100個、ヒノキでは60~100個であった。

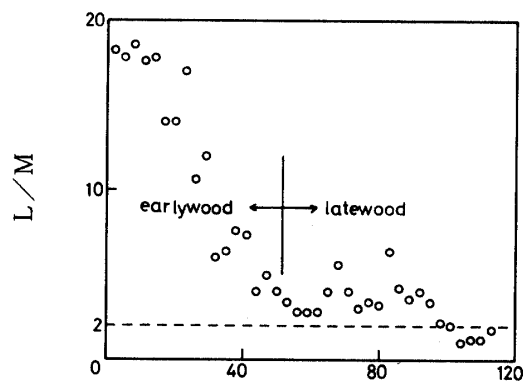
シュートの伸長停止に伴ってスギやヒノキの一次壁帯細胞数が減少することは述べたが、シュートや針葉の伸長停止の時期とFig.9の関係をみると、リュウキュウマツでは9月中旬にはまだ全体の75%しか木部細胞ができていないが、スギでは約90%、ヒノキでは10月中旬には約85%の木部細胞が形成されたか、されつつあることがわかる。また、これらの値に木部側の寸法拡大帯の細胞数の割合を加えると、シュートの伸長停止時期までに形成される新生細胞の割合はさらに高くなるのは言うまでもない。このことから、スギやヒノキではシュートの伸長生長の停止を境にして形成層活動が低下するとみなすことができる。しかし、リュウキュウマツでは前述のようにキャンドル・シュートが形成されることもあって、その後も盛んに木部細胞が形成され、針葉の伸長生長停止に伴って形成層活動が低下すると断定することはできない。

#### 4) 晩材形成の開始時期

早材と晩材を区分する方法はいろいろ考えられる<sup>23)</sup>が、ここでは、スギとヒノキについてはMorkの定義を利用し、木部細胞の接線壁の厚さ(M)と内径の半径径(L)の比(L/M)が2以下となる細胞が出現した時期を晩材形成の始まりとみなした。しかし、リュウキュウマツでは、Morkの定義を採用すると、一般にFig.10に示すように晩材の量が少ないか、場合によっては晩材のない個体も現われるので、Morkの定義を準用することにして、Fig.10のように早材で高い値を示すL/Mが季節の経過につれて低下し、ほぼ安定するところから晩材とみなすことにした。

以上のようにして早材と晩材を区分すると、切片上で晩材細胞が認められるようになる時期は、リュウキュウマツ7年生木では9月20日、8年生木では8月24日、15年生木では7月23日(Fig.11-1)、スギでは7月19日(Fig.11-2)、ヒノキでは10月21日(Fig.11-3)に採取した試料からであった。そこで、このときの木部形成の状況とFig.9の木部細胞の累積経過を総合すると、リュウキュウマツ7年生木では8月下旬ごろ、8年生木では8月中旬ごろ、15年生木とスギでは7月中旬ごろ、ヒノキでは10月中旬ごろに最初の晩材細胞が形成されるとみることができた。

ここで特徴的なのは、この結果とFig.8の一次壁帯細胞数の季節変化との関連をみると、リュウキュウマツやスギでは形成層活動をまだ活発に行なっているときに晩材形成が始まるのに対し、ヒノキでは形成層活動の終り近くになって晩材が形成されることである。また、Fig.2およびFig.6との関連をみると、リュウキュウマツは針葉がその最終的な長さの75~90%に達するころから、スギはシュートが70~80%に達するころから晩材形成を始めるが、ヒノキはシュートの伸長が停止してから晩材を形成することである。このような差異は早材と晩材の区分のしかたによって生じるものとも考えられるが、早材から晩材への移行は、一般にリュウキュウマツやスギではFig.10に示すパターンのように急激であるが、ヒノキではゆるやかであることを考慮すると、樹種によって晩材形成のしかたに違いがあると推定される。この点に関しては、今後シュートの機能の季節的な推移と関連して検討していく必要がある。



Cell number along a radial file

Fig.10. Experimental method for dividing of earlywood and latewood of Ryukyu pine wood

L: Radial diameter of cell lumen  
M: Tangential wall thickness

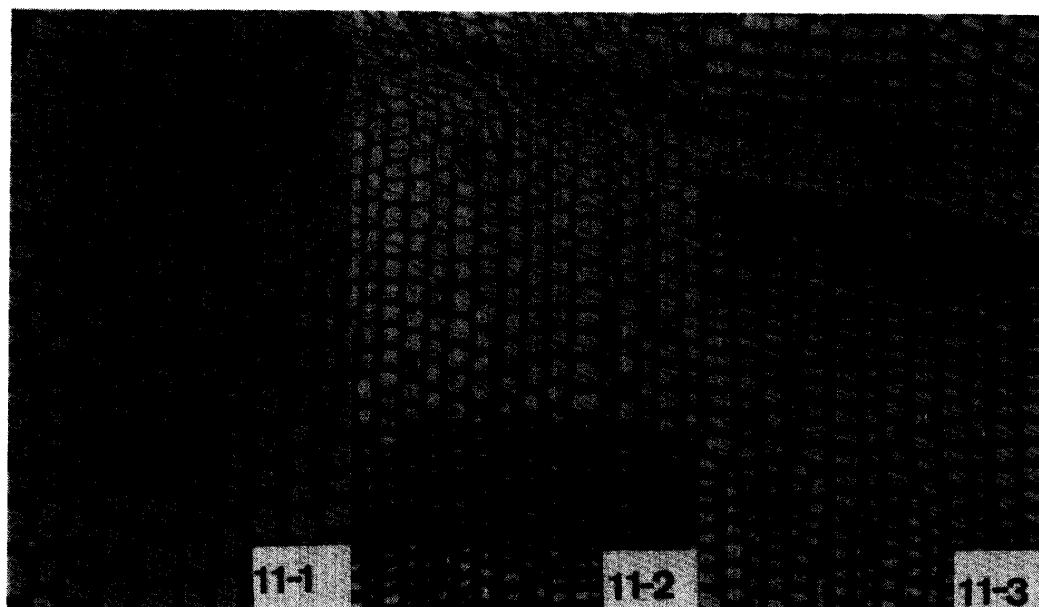


Fig.11. The initiation of latewood formation at the breast height in tree stems

11-1. 15-year-old Ryukyu pine. July 23

11-2. 15-year-old sugi. July 19

11-3. 10-year-old hinoki. October 21

Ew : Earlywood      Lw : Latewood

なお、リュウキュウマツでは樹齢が若い試験木ほど晩材形成の開始時期が遅れているが、これは若い試験木ほど樹幹の基部と樹冠との隔たりが小さく、比較的遅い時期まで高濃度のオーキシシンが維持されるためと考えられる。また、晩材形成は一生長期の木部形成が停止するまで続くので、上述の結果とFig. 9からヒノキの晩材形成期間は短い、リュウキュウマツとスギでは早材形成期間とほぼ同じ長さか、やや長いことがわかる。このことで、一般に沖縄産のリュウキュウマツやスギが高い晩材率を示すことの説明がつく。

##### 5) 細胞分裂および肥大生長の停止時期

Fig.8の一次壁帯細胞数の季節変化および毎月採取した試料の状況から、7,8年生リュウキュウマツでは1月中旬ないしは下旬、15年生リュウキュウマツでは1月下旬か2月上旬、またスギでは10月中旬、ヒノキでは11月中旬ないしは下旬ごろに、細胞分裂が停止することがわかった。しかし、7,8年生リュウキュウマツでは2月中旬には細胞分裂が始まっており(Fig.8-1)、15年生リュウキュウマツでも2月下旬には始まると考えられるので、リュウキュウマツでは形成層活動が緩慢になるか一時中断することはあっても明らかな休止期がないと考えることもできた。このように考えると、生長が良好な場合、晩材細胞と次の年輪の早材細胞が同時に形成されることもありえて(Fig.20-3)、しばしばリュウキュウマツの年輪界が不明瞭になることの説明がつく。

次に木部形成の終了時期についてみると、リュウキュウマツではFig.12-1に示すように2月中旬にはまだ二次壁形成が行なわれており、最後の新生細胞が二次壁を形成し木化して木部形成を終るには2月下旬ごろまでかかると思なせた。またスギでは、11月18日に採取した3個体の試料のうち1個体は、年輪最終部の細胞がサフラニンに染まり木化が完了していた(Fig.12-2)が、残りの2個体は2~3細胞の内こう側の細胞壁がまだファストグリーンに染まり木化が進行中であった。このことから、スギ

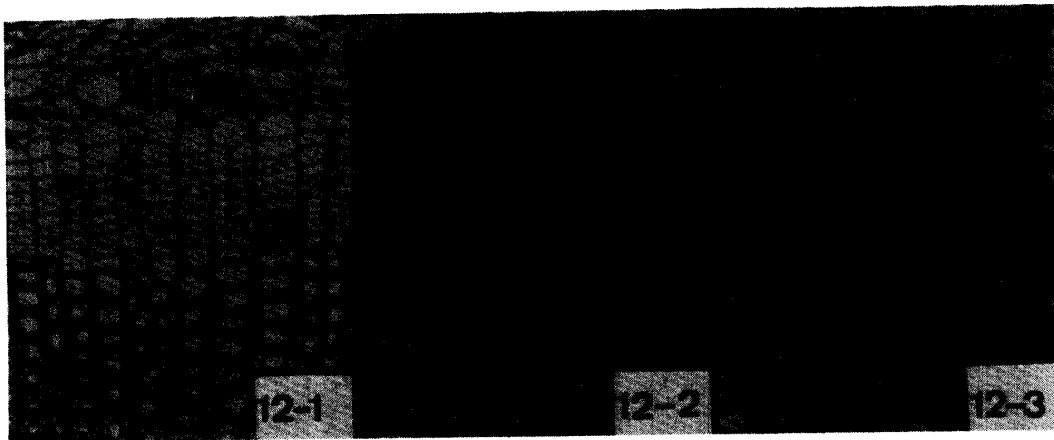


Fig.12. The cessation of cell division at the breast height in tree stems  
 12-1. 15-year-old Ryukyu pine. February 18  
 12-2. 15-year-old sugi. November 18  
 12-3. 10-year-old hinoki. December 23

の木部形成は11月下旬ごろまで続くとみることができた。ヒノキでは12月23日に採取した試料はFig.12-3に示すように、年輪最終部の3~5細胞の内こう側の細胞壁がまだファストグリーンに染まり、Fig.7-5の休止期の状態と類似していた。12月以降は試料を採取していないため、このファストグリーンに染まった細胞は、完成されて休止期に入るのか、あるいはこのまま休止期に入り翌春完成されるのか明らかにできなかった。しかし、仮に完成されて休止期に入るとすれば、切片の状況から判断して12月中には完成されると考えられ、また翌春完成されるとすれば、もっと早い時期に休止期に入っているとも考えられるので、ヒノキの木部形成は一応12月に終るとみなした。

以上のように、形成層細胞の分裂は、リュウキュウマツでは新芽形成終了とほとんど同時に止まり、スギとヒノキでは伸長生長が終った翌月に停止している。また3樹種とも、二次壁形成は細胞分裂が止まってから約1ヶ月後に終わっている。したがって、前にも述べたように、伸長生長のパターンの違いによって形成層活動の経過に差異が認められるが、個々の樹種ではシュートの生長と木部形成の経過は季節的に対応しているとみることができる。

#### 第4節 摘 要

沖縄に生育するリュウキュウマツ、スギ、ヒノキの生長サイクルおよび一次生長と二次生長の関係を検討する目的で、樹冠上部の伸長生長と胸高部位の木部肥大生長の季節経過を観察し、次のような結果を得た。

1. リュウキュウマツシュートの生長は新芽形成期と伸長期に分けられ、新芽形成期は2月から翌1月までで、シュート頂の活動に明らかな休止期は認められなかった。伸長期は2月下旬から5月上旬までと9月から10月までの2回存在し、9月から10月にかけての期間には冬芽のりん片葉だけの部分が伸長し、2月下旬から5月上旬にかけての期間にはえき芽の部分が伸長した。針葉は3月から開き始め、9月に伸長を停止した。
2. スギの伸長生長は3月から始まり9月に、ヒノキの伸長生長は4月から始まり10月に停止した。
3. 胸高部位における形成層細胞の分裂は、リュウキュウマツでは2月中旬か下旬ごろ始まり翌1月中旬から2月上旬ごろ、スギでは3月上旬ごろ始まり10月に、ヒノキでは4月中旬ごろ始まり11月に停

止した。

4. 晩材形成の開始時期は樹齢が若くなるにつれて遅れる傾向が認められ、リュウキュウマツ7年生木では8月下旬、8年生木では8月中旬、15年生木では7月中旬ごろであった。また、15年生スギでは7月中旬、10年生ヒノキでは10月中旬ごろから晩材形成が始まった。

5. 伸長生長と木部肥大生長の季節経過の関連をみると、①芽が開き始めると形成層が活性化し、シュートが盛んに伸長しているときには細胞分裂が活発である。しかし、シュートの伸長が停止するにつれ（リュウキュウマツでは新芽形成が終りに近づく）形成層活動が低下する、②シュートや針葉が急速に伸長しているときには早材が形成され、シュートや針葉の伸長が大部分完了すると（ヒノキではシュートの伸長が停止すると）晩材形成が始まる、とみなせる。したがって、伸長生長のパターンや経過の違いによって樹種間の木部形成経過に差異はあるものの、個々の樹種では、シュートの生長と木部形成の経過は密接に関連していることが明らかである。

### 第3章 樹冠量が異なるリュウキュウマツの木部形成

#### 第1節 はじめに

第2章では、生長が良好なリュウキュウマツ、スギ、ヒノキの伸長生長と木部形成の季節経過、および両者の関係について述べたが、木部形成の季節経過はシュートの生長のほかにシュートの量、すなわち樹冠量の影響を受けると考えられる。したがって、枝打ちや除伐、間伐によって樹冠量を増減したとき、木部形成の経過が変わることが推定され、この結果、肥大生長量だけではなく木部の組織構造までが樹冠量増減の影響を受けることが予想される。この章では、枝打ちや除伐、間伐による樹冠量コントロールが木材の性質や材質におよぼす影響を明らかにするには、まず樹冠量と木部形成の関係を知る必要があるという観点から、下刈以外の保育を受けていない林分と枝打ちした林分の2つのリュウキュウマツ林分を対象に、樹冠量の違いや増減が木部形成経過に与える影響について検討した。

#### 第2節 実験方法

次の2つの実験を行なった。実験Ⅰでは、枝打ちを受けていない林分で樹冠量の違いが木部形成経過におよぼす影響を調べ、実験Ⅱでは実際に枝打ちを行ない木部形成経過を観察した。なお、試料採取法や採取後の処理方法、プレパラートの観察方法および早材・晩材の区分方法は前章の場合と同じである。

##### 1 実験Ⅰ

1971年1月に与那演習林に直播によって造林され、1穴当り1本仕立てとした後は下刈以外の保育がなされていない10年生林分から、樹冠量が異なる13本の上層木を選び試験木とした。このうちの9本（Table 1のNo 1～6, 8～10）について1980年2月から胸高部位の木部形成経過を観察した。木部形成の観察が終った1981年1月下旬から2月下旬にかけて、すべての試験木を伐倒し、胸高直径（D）、樹高（H）、枝下高、および樹冠量の指標として全葉量の全乾重量（Lw）を測定するとともに、胸高部位で円板を採取し、最外年輪の構造を調べた。なお、年輪構造に関する詳細な検討は次章にゆずることにする。また、伸長しつつある芽や葉でオーキシンが合成され、成熟した葉で光合成物質が生産されるので、樹冠量が多いほどオーキシンや光合成物質の生産量は増大し、樹幹への供給量も多く木部形成は活発になると考えられる。しかし、木部形成量を樹幹材積や断面積ではなく、年輪幅で考えるとすれば、全供給量と樹幹の大きさとの相対的な関係を考慮する必要があり、形成層の接線面表面積に対する全供

給量の割合, すなわち全葉量よりも形成層の単位表面積当りの葉量の大きさが重要となろう。そこで, 試験木を円すい体とみなし, 形成層の単位表面積当りの葉量を表わす指標として,  $Lw/DH$ を算出した (Table 1)。

Table 1. Data of sample trees examined (10-year-old Ryukyu pine)

Tree number	D.B.H. D(m)	Tree height H(m)	Clear length Hb(m)	H-Hb	Oven-dry weight of leaves Lw(kg)	$Lw/DH$
				H (%)		
1	12.3	8.9	2.0	78	6.23	57
2	11.8	6.1	1.5	75	8.63	120
3	10.9	8.8	2.1	76	5.57	58
4	9.6	7.5	1.8	76	4.34	61
5	8.6	5.8	1.0	83	4.47	90
6	8.6	6.2	1.3	79	2.64	50
7	7.6	8.2	3.0	63	2.27	36
8	6.9	8.0	4.3	46	1.12	20
9	6.8	7.9	4.7	41	1.35	25
10	6.7	8.1	4.1	49	1.00	18
11	5.3	6.6	2.1	68	0.89	26
12	4.4	6.9	2.8	59	0.69	23
13	3.7	6.2	3.7	40	0.33	14

## 2 実験II

1979年2月21日に, 千原キャンパス内の15年生リュウキュウマツ林分から9本の試験木を選び, 次の処理を行なった後, 1980年2月まで1年間にわたって1ヶ月に1回, 試験木の胸高部位と樹幹上部(頂端から5番目の輪生枝間)の2ヶ所から試料を採取し, 木部形成経過を観察した。

- A区 無処理(すべての生枝を残す。樹冠率70~80%) 3本  
 B区 樹冠上部6枝階を残し, 他の枝はすべて枝打ち(樹冠率50~60%) 3本  
 C区 樹冠上部4枝階を残し, 他の枝はすべて枝打ち(樹冠率30~40%) 3本

## 第3節 結果と考察

### 1 実験I

木部形成を観察した9本の試験木を用い, 細胞分裂が早く始まる順および遅く停止する順にそれぞれ1位から9位までの順位をつけ, 試験木ごとの順位の平均値を求めた。それを形成層活動期間の長さを表わす指標とし, この指標と試験木の生育状態を示す指標 (Table 1) との相関を調べ, Table 2 に示している。Table 2 から, 形成層活動期間の長さの指標と生育状態を示す指標との関係, および生育状態を示す指標間の関係をみてわかるように, 形成層活動期間の長さの指標は枝下高や  $Lw/DH$  と相関が高いが, 全葉量とは低い。したがって, 全葉量よりも葉の着生位置(樹冠との隔たり)や形成層の単位表面積当りの葉量が木部形成経過に影響することが明らかである。そこで, 枝下高がそれぞれ1.0 m, 2.0 m, 4.3 m,  $Lw/DH$  がそれぞれ90, 57, 20のNo. 5, No. 1, No. 8の3本の試験木を例にとって, 実

Table 2. Matrix of coefficient of correlation

(1)	(2)	(3)	(4)	(5)	(6)	(7)	(8)	
Cambial activity *	D	H	Hb	$\frac{H-Hb}{H}$	Lw	$\frac{Lw}{DH}$	$\frac{Lw}{DHHb}$	
(1)	1.000	0.567	-0.731	-0.936**	0.877**	0.694	0.888**	0.953**
(2)		1.000	0.054	-0.686	0.744	0.939**	0.706	0.498
(3)			1.000	0.528	-0.379	-0.189	-0.601	-0.766
(4)				1.000	-0.985**	-0.717	-0.801	-0.820
(5)					1.000	0.728	0.744	0.744
(6)						1.000	0.888**	0.697**
(7)							1.000	0.933
(8)								1.000

\* Length of period of cambial activity at the breast height in sample tree stems

\*\* Significant at the 0.1 percent level

験結果を述べることにする。なお、便宜上、枝下高が低くLw/DHが大きい試験木を樹冠量の多い試験木、逆に枝下高が高くLw/DHが小さい試験木を樹冠量の少ない試験木と呼ぶ。

1) 細胞分裂の開始時期

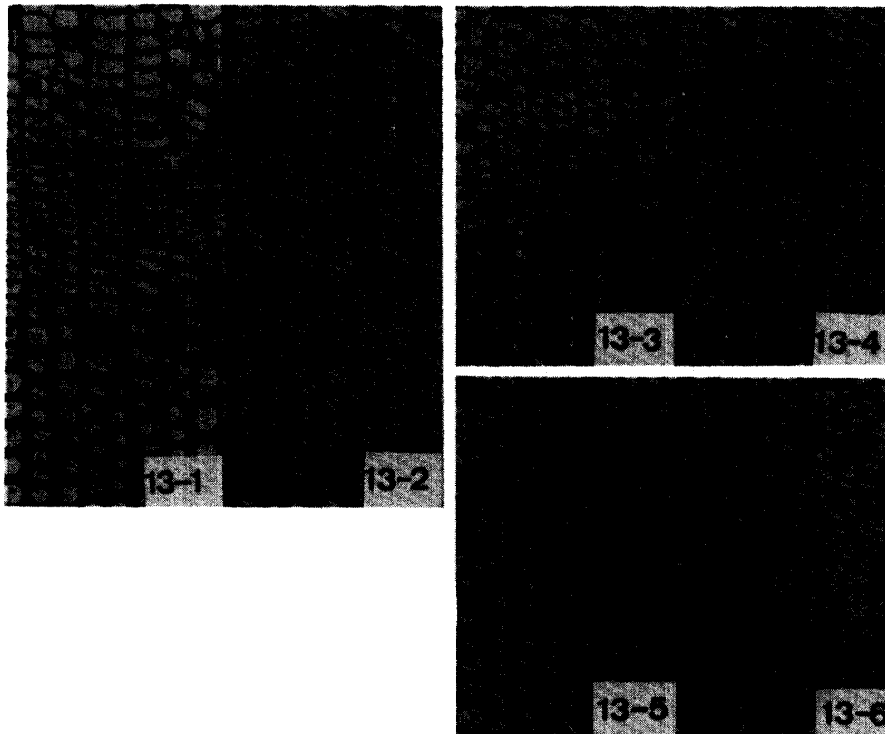


Fig. 13. Cambial zone before and after initiating of cell division at the breast



height in tree stems

13-1. No. 5. February 20 13-2. No. 5. March 20 13-3. No. 1. February 20

13-4. No. 1. March 20 13-5. No. 8. March 20 13-6. No. 8. April 23

2月から4月にかけて採取した試料の木口面の状態をFig.13に示している。No.5では、2月20日には細胞分裂が終る兆候がみられた(Fig.13-1)が、3月20日には一次壁帯細胞数が増加するとともに、早材細胞の二次壁形成が始まっていた(Fig.13-2)。したがって、2月20日から3月20日の間に細胞分裂が始まったことになるが、Fig.13-2では年輪界がやや不明瞭で、晩材細胞と早材細胞の二次壁形成が同時に行なわれているので、明らかな休止期がないまま形成層活動が活発になったと考えられた。しかし、年輪形成には周期があるので、早材細胞形成のための分裂は2月下旬ごろから始まったとみなした。またNo.1では2月20日には形成層は活動を停止し休止状態であった(Fig.13-3)が、3月20日には活動が始まっており(Fig.13-4)、分裂によって形成された新生細胞は表面生長し、図ではわかりにくい直交ニコル下で観察すると、晩材細胞側の1個は二次壁形成を始めていた。そこで、2月20日から3月20日の間に細胞分裂が始まったことになるが、No.5と比較していくぶん遅いようであるので、3月上旬ごろから細胞分裂が始まったと推定した。No.8では、3月20日にはまだ認められなかった細胞分裂(Fig.13-5)が、4月23日にはようやくみられるようになり、表面生長した新生細胞の二次壁形成が行なわれていた(Fig.13-6)。したがって、No.5やNo.1の試験木と比較すると約1ヶ月遅れて、細胞分裂は4月上旬ごろから始まっていることがわかった。以上のように、細胞分裂はNo.5、No.1、No.8の試験木の順で始まり、樹冠量が少ない試験木ほど形成層の活性化の時期が遅い傾向がみられた。

## 2) 一次壁帯細胞数の季節変化と木部細胞の累積経過

一次壁帯細胞数の季節変化をFig.14に、木部細胞の累積経過をFig.15\*に示している。Fig.14によると、一次壁帯細胞数は1年間をとおしてNo.8よりNo.1が、No.1よりもNo.5が多く、No.5の細胞数は2月

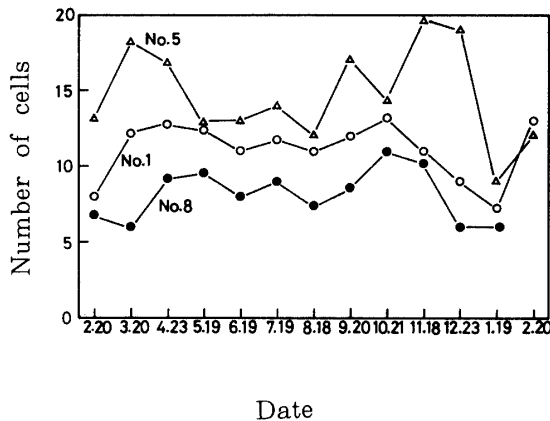


Fig.14. Seasonal variation of cell numbers in the primary wall zone at the breast height in tree stems

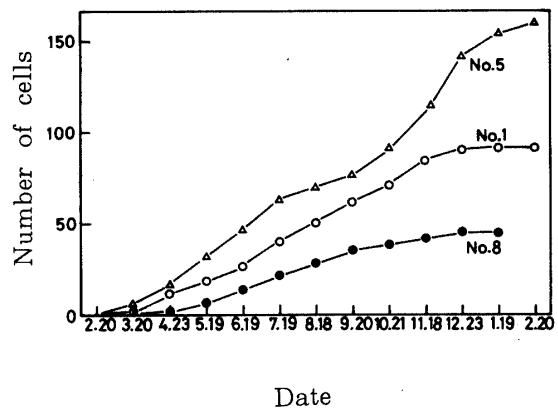


Fig.15. Xylem cell numbers of radial file at given dates at the breast height in tree stems

から増加し始め、3~4月と11~12月ピークを示した後1月に最小値になっている。一方、No.1の一次壁帯細胞数は3月に、No.8の細胞数は4月に増加し、その後両者とも11月までの期間にはあまり増減がないが、No.1では12月から減少し始め1月に、No.8では12月に、それぞれ休止期と同じ数になっている。したがって、形成層活動はNo.5、No.1、No.8の試験木の順で始まりその逆の順で終ると推定され、樹冠

\*実際のデータにはかなりのばらつきがあるので、三項移動平均法で滑らかにしている。Fig.22, 24も同様である。

量が少ない試験木では形成層活動の期間が短くなることが明らかになった。また、Fig.15では、木部細胞の増加曲線の傾きはNo.8よりNo.1が、No.1よりもNo.5が大きく、木部細胞の形成はNo.5とNo.1では3月から、No.8では4月から始まり、No.5ではほぼ1年中木部細胞が増え続けるが、No.1では1月に、No.8では12月に増加が終ることがわかる。つまり、樹冠量が多い試験木では木部細胞の形成量が多くほぼ1年中生産されるが、樹冠量が少ない試験木では木部細胞の形成量も少なくその形成期間も短い。なお、Fig.14では、No.5の一次壁帯細胞数は3～4月と11～12月の2回ピークを示し、それがFig.15の木部細胞の増加曲線に反映していると考えられるが、このような一次壁帯細胞数のパターンは、マツ属の肥大生長の季節変化を研究した大畠ら<sup>42)</sup>の結果と類似し、リュウキュウマツでは一般的でないものの、時々観察される。このようなパターン、すなわち夏の肥大生長低下と秋の肥大生長増大の原因は、それぞれ貯蔵養分の消費と新葉による光合成生産量の増加によると考えられている。

### 3) 木部細胞の半径径と接線壁厚の季節変化および晩材形成の開始時期と晩材率

毎月採取した試料を用いて、表面生長が終った直後の細胞の半径径と二次壁形成が完了した直後の細胞の接線壁の厚さを測定し、その結果をFig.16とFig.17に示している。2つの図を全体的にみると、

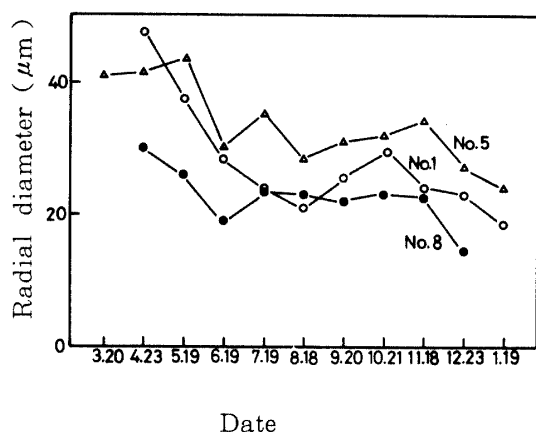


Fig.16. Radial diameter of xylem cells in the secondary wall thickening zone at the breast height in tree stems

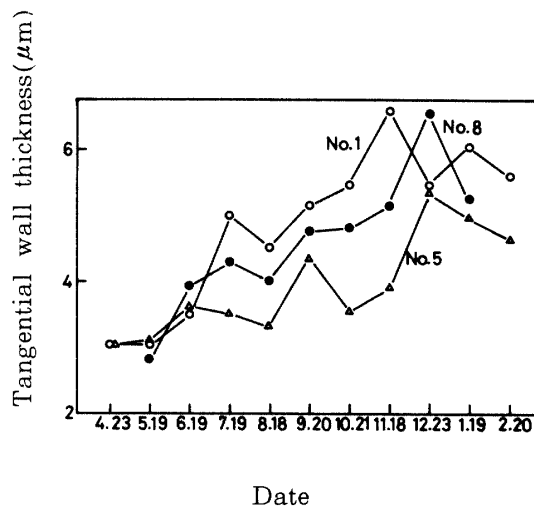


Fig.17. Tangential wall thickness of xylem cells which have finished maturing at the breast height in tree stems

樹冠量が少ない試験木 (No.8) では、木部形成の初めにつくられる細胞 (早材細胞) の半径径が小さく、比較的早い時期から半径径の減少と接線壁厚の増加が始まっている。これに対して、樹冠量が多い試験木 (No.5) では、早材細胞の半径径が大きく、比較的遅い時期から半径径の減少と壁厚の増加が始まることからわかる。

一方、No.8では6月19日、No.1では7月19日、No.5では9月20日に採取した試料から晩材細胞が認められるようになり (Fig.18)、それぞれ1ヶ月前に実施した刺針によって形成されたカルスの位置から判断して、晩材形成はNo.8では6月中旬ごろ、No.1では7月上旬ごろから、No.5では8月下旬から9月上旬にかけて始まったことがわかった。すなわち、Fig.16とFig.17からも推定できるように、樹冠量が少ない試験木では晩材形成の開始時期が早く、樹冠量が多い試験木では遅い傾向がみられた。この結果、Fig.19に示すように、晩材率は $Lw/DH$ 、つまり樹冠量の増加に伴って減少した。

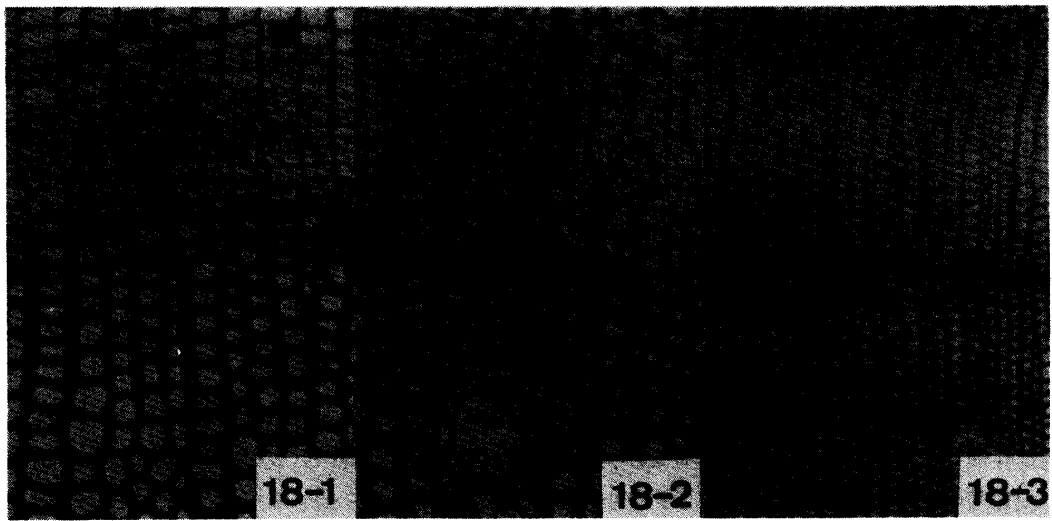


Fig. 18. The initiation of latewood formation at the breast height in tree stems  
 18-1. No.8. June 19      18-2. No.1. July 19      18-3. No.5. September 20

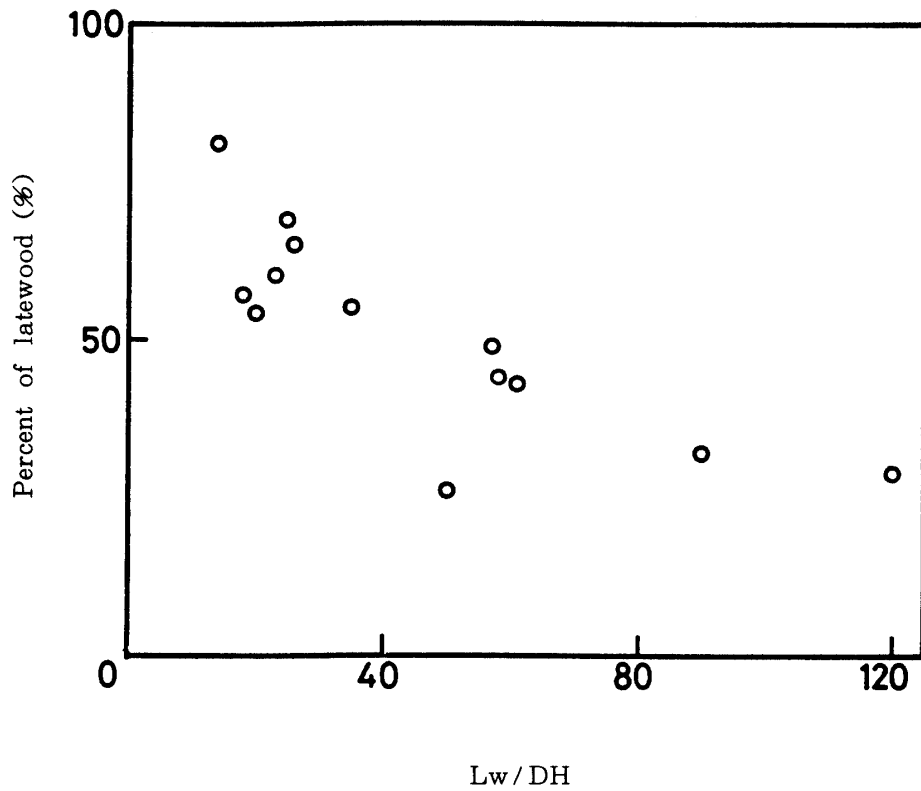


Fig. 19. Relationship between Lw/DH and percentage of latewood at the breast height in tree stems

## 4) 細胞分裂の停止時期

細胞分裂の停止が認められるようになるのは、No. 8 では12月23日に、No. 1 では1月19日に採取した試料からであった。No. 8 では12月23日にすでに分裂が止まり、年輪最終部の細胞の二次壁形成が進行していた (Fig. 20-1) ので、細胞分裂は11月下旬ないしは12月上旬ごろ停止したと推定された。しかし、

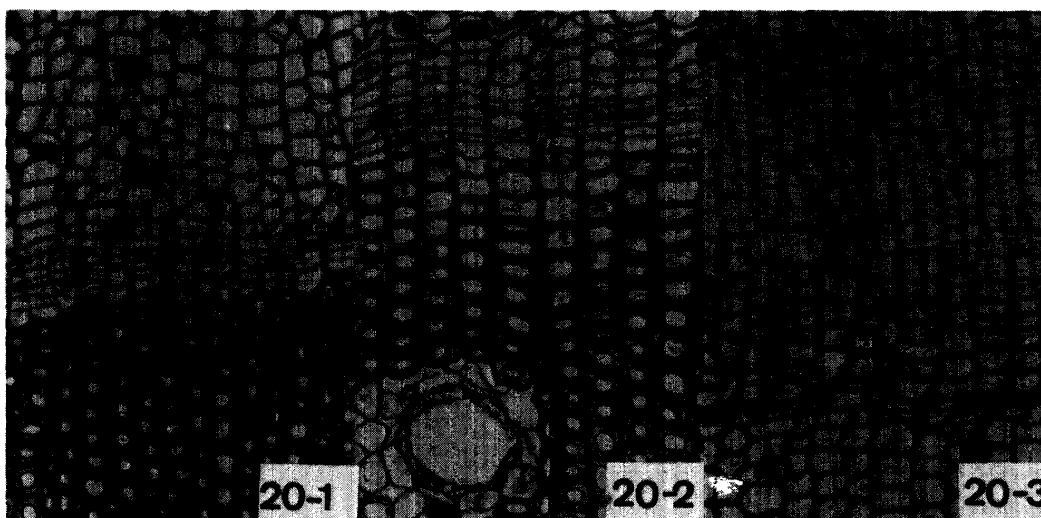


Fig. 20. The cessation of cell division at the breast height in tree stems

Cell division stopped in early December (No. 8) and in early January (No. 1) but there was no clear rest period in the cambial activity of No. 5.

20-1. No. 8. December 23                      20-2. No. 1. January 19

20-3. No. 5. February 20. Cell divisions for the next annual ring formation are visible. Crushed cells (arrows) are caused by electric stimulus applied on January 19.

年輪最終部の細胞は1月中旬にはまだファストグリーンに染まり、木化が完了し細胞が成熟するには1月下旬ごろまでかかると思なされた。また、No. 1 では1月19日には分裂が停止し表面生長した細胞の二次壁形成が始まった直後のように認められた (Fig. 20-2) ので、細胞分裂は12月下旬ないしは1月下旬ごろ停止したことがわかった。なお、年輪最終部の細胞の成熟は2月下旬ごろまでかかった。No. 5 では、2月20日にはすでに次の年輪形成のための分裂が始まり、晩材細胞と早材細胞が同時に形成されていた (Fig. 20-3)。Fig. 20-3の中央より下方のつぶれた細胞は、1月19日に電氣的刺激を与えたために生じたもので、刺激後に晩材細胞、次いで早材細胞が形成され、No. 5 では形成層活動が緩慢になる時期はあっても、ほとんど休止期がないことを示している。しかし、前にも述べたように年輪形成には周期があるので、1つの年輪形成のための形成層活動は2月上旬ごろ終ったと思なした。

このように、樹冠量が多い試験木ではほぼ1年中木部形成が行なわれるが、樹冠量が少ない試験木では木部形成の開始時期が遅れ、終止時期が早いことが明らかになった。この原因としては、樹冠からのオーキシンや光合成物質の供給量、およびそれらの季節的推移が試験木間で異なるためと考えられる。つまり、樹冠量が多い試験木では、オーキシンや光合成物質の生産量が多く、樹冠から木部形成を行なっている部位 (ここでは胸高部位) までの補給路が短いため、比較的速くオーキシンや光合成物質が供給され、オーキシンが高い濃度で長期間維持されるが、樹冠量が少ない試験木では、オーキシンや光合成物質の生産量が少ないうえ、樹冠からの補給路が長く途中で配分されるので、それらの供給に時間がかかるとともに、比較部早い時期からオーキシン濃度が低下するためと考えられる。

以上のことから、枝打ちや除伐、間伐による樹冠量の増減は木部形成の経過に影響をもたらす、Fig.16, Fig.17およびFig.19に示したように、木部細胞のディメンジョンや晩材率、すなわち木部の組織構造を変えるとみることができる。一方、上述の結果はあくまでも胸高部位でのことであって、第2章で述べたように伸長生長と木部形成の経過は密接に関連しているので、樹冠量が異なる個体間で伸長生長の季節経過に差異がなければ、芽や葉に近い部位の木部形成経過は樹冠量の影響を受けないと考えることができる。したがって、樹冠量の増減が木部形成や木部の組織構造に与える影響を明らかにするには、特定の部位だけではなく、幹軸方向についても考察する必要がある。そこで、木部の組織構造に与える影響については次章(第4章)で検討することにし、次に、実際に枝打ちを行ない、樹冠上部と胸高部位で、樹冠量の減少が木部形成経過に与える影響を調べた。

## 2 実験II

胸高部位における一次壁帯細胞数の季節変化の代表的な例をFig.21に、木部細胞の累積経過の例をFig.22に示している。Fig.21によると、枝打ち処理時(2月21日)にはすでに細胞分裂が始まり、各

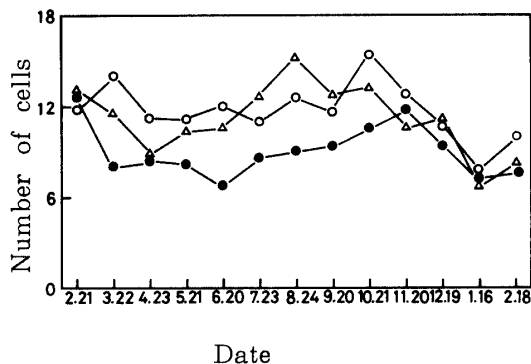


Fig.21. Effect of pruning on cell numbers in the primary wall zone at the breast height of 15-year-old Ryukyu pine

Treatments were applied on February 21.

○ A : Control (crown percentage 70-80%)

△ B : Pruning I (crown percentage 50-60%)

● C : Pruning II (crown percentage 30-40%)

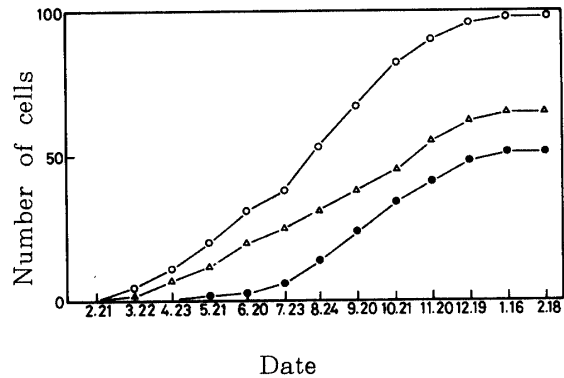


Fig.22. Effect of pruning on xylem cell numbers at the breast height of 15-year-old Ryukyu pine

○ A      △ B      ● C

処理区とも一次壁帯細胞数は12~13細胞に増加していたため、枝打ちによって、A区では細胞数は変わらないが、B区とC区ではいったん減少している。その後、B区では5月から増加し始め、6月以降はA区とほぼ同じ数になっているが、C区では7月から増え始めるものの、全般的にA区、B区よりも少ない。このことから、強度の枝打ちを受けた試験木ほど形成層活動が緩慢になることが明らかである。

また、Fig.22は、A区、B区では3月から、C区では5月から木部細胞の形成（二次壁形成）が始まり、樹冠率が小さい試験木では木部細胞の形成開始の時期が遅れることを示すとともに、各処理区間で、形成された木部細胞の数に差異があることを示している。すなわち、実験IのFig.14とFig.15から推定されたように、枝打ちによる樹冠量の減少は、木部肥大生長量と木部形成経過の両方に影響することが明らかである。なお、枝打ちの時期が木部形成が始まった直後であったことや、第2章で述べたように7月下旬には新葉の伸長が大部分完了することもあって、Fig.21とFig.22からわかるように、枝打ちの影響は特に木部形成の前期、つまり晩材形成期よりも早材形成期に現われている。このため晩材率は、A区では50～60%、B区では50～65%、C区では60～70%と、強度の枝打ちを行なった処理区ほど高い傾向が認められ、Fig.19と同様な結果が得られた。

一方、樹冠上部における一次壁帯細胞数の季節変化の例をFig.23に、木部細胞の累積経過の例をFig.24に示している。Fig.23は、2月から11月にかけての期間内の一次壁帯細胞数は各処理区とも11～15細

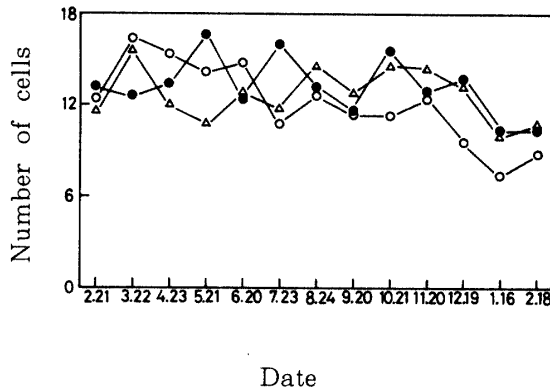


Fig.23. Effect of pruning on cell numbers in the primary wall zone at the 5th whorl from the top of 15-year-old Ryukyu pine  
○ A    △ B    ● C

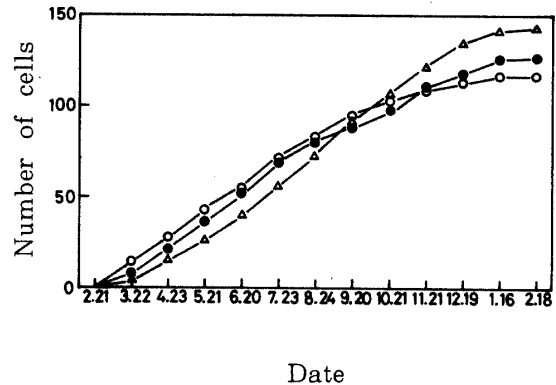


Fig.24. Effect of pruning on xylem cell numbers at the 5th whorl from the top of 15-year-old Ryukyu pine  
○ A    △ B    ● C

胞に維持され、12月以降はそれぞれ減少するものの各処理区間でその数に大差がないことを示している。また、Fig.24も、木部細胞の増加経過を示す3つの曲線がほぼ重なり、各処理区間で、形成された木部細胞の数にほとんど差異がないことを表わしている。すなわち、樹冠上部においては、胸高部位でみられたような枝打ちの影響はほとんど認められなかった。

ところで、1個の樹体内における形成層の活性化と活性停止という面から、枝打ちの影響を考察すると、形成層の活性化は、樹幹の上部から下部へ向って進行する<sup>17)</sup>とされているが、Fig.21とFig.23の2月の一次壁細胞数の比較からわかるように、枝打ち前、つまり普通に生長している状態では、樹幹上部と胸高部位ではその時期にほとんど差異がないとみなせる。しかし、Fig.22とFig.24のC区の木部細胞の累積曲線に示されるように、枝打ちを受けることによって、胸高部位における木部細胞の形成開始時期は樹幹上部よりも遅れる。このことと枝打ち直後の樹幹上部における一次壁帯細胞数および木部細胞の累積経過に各処理区間で大差がないことを総合すると、樹冠からの隔たりが大きくなるにつれて、枝打ちの影響が徐々に顕在化すると言える。一方、樹幹の上部と下部では形成層活性の停止時期に大差

が認められなかったが、Fig.25とFig.26にA区とB区の試験木各3本の1月16日の状況を示しているように、枝打ち処理区では特徴的な結果が得られた。すなわち、A区では、1月16日には樹幹上部の細胞分裂はすでに止まり、年輪最終部の木部細胞の二次壁形成はかなり進んでいる (Fig.25-1~3) が、胸高部位の状態は細胞分裂が停止する直前か停止した直後のように見える (Fig.25-4~6)。これに対して、B区では、樹幹上部においてはまだ細胞分裂が行なわれているもの (Fig.26-1~2) とすでに停止しているもの (Fig.26-3) が認められるが、胸高部位においては3個体とも細胞分裂が停止している (Fig.26-4~6)。つまり、無処理区の普通に生長している試験木では樹幹下部よりも上部で、枝打ち処理区 (C区の観察結果はB区と一致した) の試験木では逆に樹幹上部よりも下部で、形成層活性が早く停止したことがわかる。このことから、形成層の活性停止は、基本的には緒論で述べたように枝から始まり樹幹の下方へ向って進行するが、枝打ちによって樹冠率が小さく枝下が長くなった場合、活性停止の進む方向が逆転しないにしても、樹幹の下方ではその方向が変わると言える。

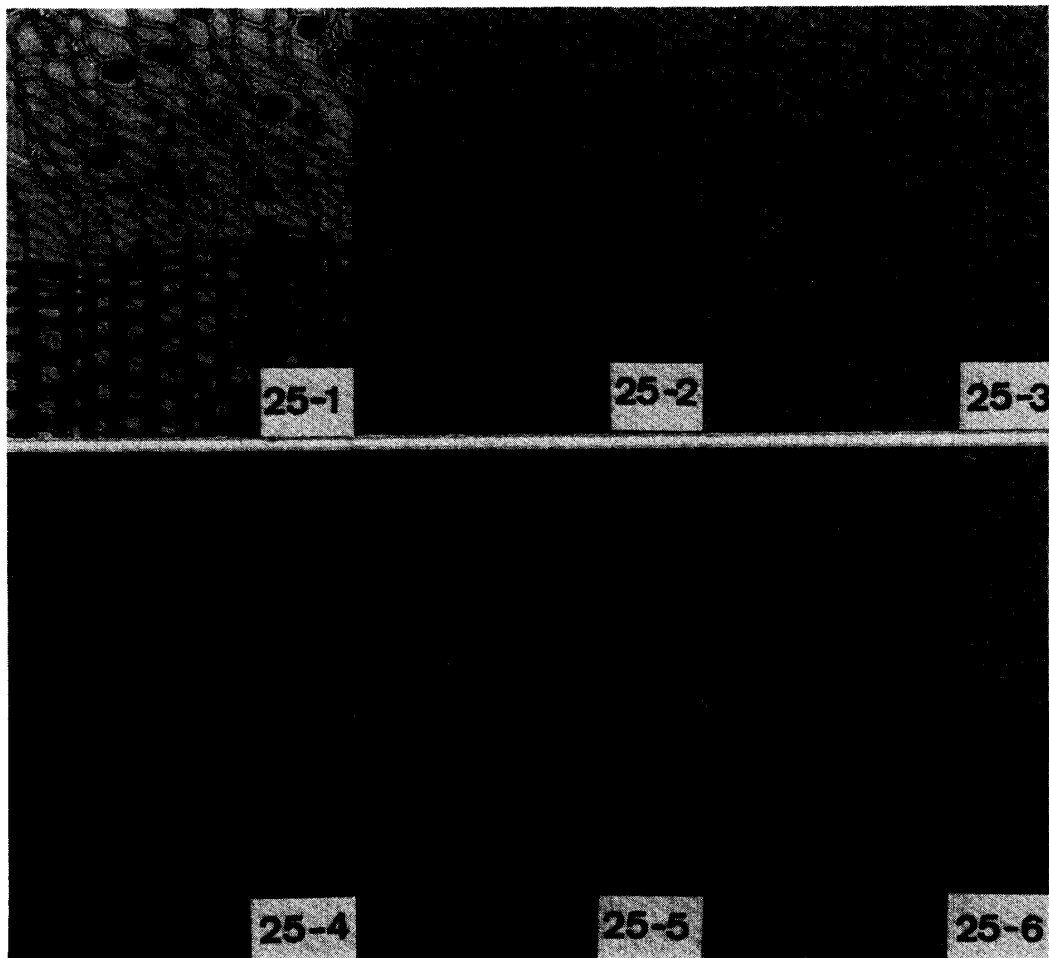


Fig.25. The cessation of cambial activity ( A, January 16 )

Cell division stopped later at the lower stem than at the upper stem in the control tree.

25-1-3. 5th whorl from the top

25-4-6. Breast height

25-1,4: A-tree

25-2,5: B-tree

25-3,6: C-tree

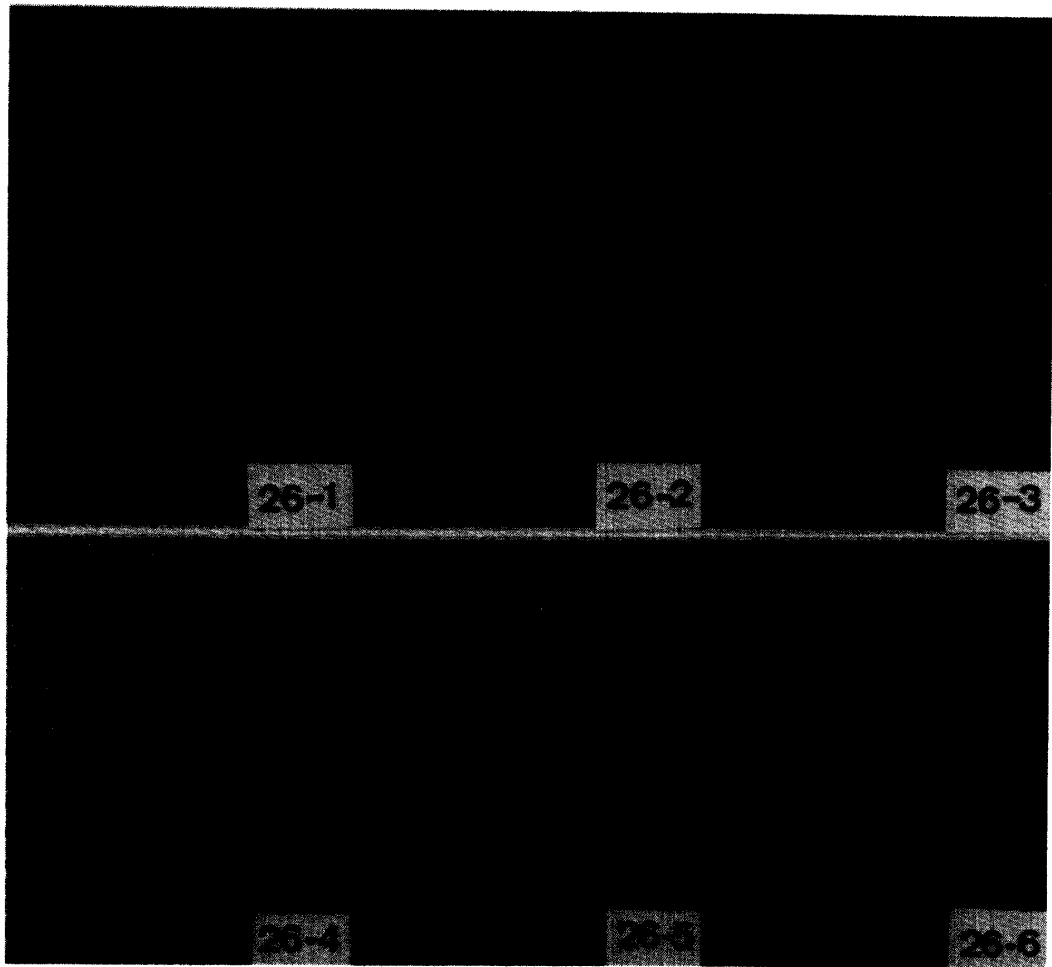


Fig.26. The cessation of cambial activity ( B, January 16 )

Cell division stopped earlier at the lower stem than at the upper stem in the pruned tree.

26-1-3. 5th whorl from the top

26-4-6. Breast height

26-1,4: D-tree

26-2,5: E-tree

26-3,6: F-tree

以上のことから、枝打ちによって下層生枝を除去したとき、その程度にもよるが、樹冠からの隔たりが大きくなる樹幹下部の部位では樹冠量減少の影響を受け、樹冠内や樹冠に近い部位ではほとんど影響を受けないことが推定できる。しかし、この実験では樹幹上部と胸高部位の2ヶ所での観察という実験精度が粗いこともあって、枝打ちの影響を受ける部位（範囲）を明確にすることができなかった。また、マツ属の場合、次の生長期のための芽を前の生長期に形成するので、枝打ちの影響は次年輪以降の木部形成経過に現われると考えられるが、この2点については次章でふれることにする。

#### 第4節 摘 要

下刈以外の保育がなされていない10年生林分において、樹冠量の違いが胸高部位の木部形成経過に与える影響を調べるとともに、15年生林分で枝打ちを行ない、樹冠量減少が木部形成経過におよぼす影響



を胸高部位と樹幹上部の2ヶ所で観察し、次の結果を得た。

1. 下刈以外の保育を受けていない林分では、枝下高や形成層の単位表面積当りの葉量を表わす指標  $Lw/DH$  と胸高部位の形成層活動期間の長さとの間に相関が認められた、すなわち、枝下高が低く  $Lw/DH$  が大きい試験木ではほぼ1年中形成層活動が行なわれるが、枝下高が高く  $Lw/DH$  が小さい試験木では形成層活性の開始時期が遅れ停止時期が早くなる傾向がみられた。

2. 枝下高が高く  $Lw/DH$  が小さい試験木では、枝下高が低く  $Lw/DH$  が大きい試験木よりも、早材細胞の半径径が小さいうえに、比較的早期から半径径の減少と接線壁厚の肥厚が始まり、晩材率が高くなる傾向が認められた。

3. 枝打ちした試験木の胸高部位では、枝打ち程度にもよるが、木部細胞の形成開始の時期が遅れ、形成される木部細胞の数も少ない。特に早材細胞数の減少割合が大きく、晩材率は高くなる傾向がみられた。

4. 樹冠上部の木部形成経過にはほとんど枝打ちの影響は認められなかった。したがって、樹冠から樹幹の基部へ向けて樹冠からの隔たりが増大するにつれて、枝打ちが木部形成経過におよぼす影響は大きくなるとみなせた。

5. 無処理の試験木では、樹幹上部から下部へ向って形成層の活性が停止していくが、枝打ちした試験木では、樹幹上部よりも下部が活性停止の時期は早い。

## 第4章 樹冠量が異なるリュウキュウマツの年輪構造

### 第1節 はじめに

森林施業の中でも、特に枝打ちや除伐、間伐は重要であるが、従来の林業では樹幹の外観的な形態を重視する方向で保育がなされてきたこともあって、枝打ちや除伐、間伐が木部の性質や材質に与える影響あるいは効果については十分に明らかにされているとは言えない。さて、第3章では、樹冠量が異なることによって樹幹下方の木部形成経過に違いがみられ、樹冠量の増減は肥大生長量ばかりではなく木部の組織構造にまで影響するとみなせた。そこで、この章では、枝打ちや除伐、間伐による樹冠量コントロールが木部の組織構造におよぼす影響を検討する目的で、次のことについて検討した。まず、下刈以外の保育がなされていない林分を対象に、樹冠量の違いは胸高部位の年輪構造にどのような影響をおよぼすのかを調べた。次に、枝打ちおよび除伐処理を行ない、処理前と処理後の年輪構造を地上高(枝階)別に調べ、枝打ちや除伐による樹冠量の増減が木部の組織構造に与える影響を検討した。ついで、樹冠内の芽と葉は木部形成に2つの機能を果していると考えられ、①伸長しつつある芽や葉で合成されるオーキシンは形成層活動や新生細胞の表面生長を制御し、②葉で生産される光合成物質は細胞壁実質の形成と相関がある、とされているので、樹冠量コントロールの影響を芽と葉の機能の影響に分けて考察した。

### 第2節 実験方法

第3章の実験Iで用いた13本の試験木の胸高部位から円板を採取し、最外年輪(髄から7年輪目)の幅と容積密度数を測定した後、その木口面切片をつくり年輪の半径方向細胞列に含まれる木部細胞数、木部細胞の半径径と接線壁厚の厚さ、1細胞列当りの細胞壁面積、および壁率を測定するとともに、仮道管長と平均マイクロフィブリル傾角<sup>7)</sup>(以下フィブリル傾角という)の年輪内変化を調べた。

また、1980年2月に、第3章の実験Iで使用した林分の一部に枝打ち(樹冠上部3枝階を残し他の下

層枝をすべて切除)と除伐(樹冠に陽光が十分直射する程度に周囲を伐倒)処理を行ない、2年後の1982年4月に各処理区から2本ずつ試験木を選び伐倒した。伐倒した試験木の生育状態を示す指標を測定した(Table 3)後、地上高0.5 m, 1.2 m, それより上部では輪生枝間ごとに枝間中央部から円板を採取し、主として処理前1年間と処理後2年間の年輪構造を調べた。

Table 3. Data of sample trees before and after treating of pruning and thinning

Tree number	Treating	D.B.H. D (cm)	Tree height H (m)	Clear length Hb(m)	H-Hb	Oven-dry weight of leaves Lw (kg)	Lw/DH
					H (%)		
35	A	8.3	7.8	—	—	2.61	40
	B	8.5	8.6	4.8	44	1.71	23
37	A	9.2	8.3	—	—	3.45	45
	B	9.8	9.2	3.9	47	2.42	27
39	C	6.1	6.2	—	—	1.10	29
	D	7.0	7.5	3.4	51	1.60	30
44	C	5.1	5.2	—	—	0.73	28
	D	6.0	6.1	2.5	58	1.19	33

A : Before pruning

B : The second year after pruning

C : Before thinning

D : The second year after thinning

さらに、1981年4月10日に摘芽(成葉を残しすべての芽を摘む)、摘葉(芽を残しすべての成葉を摘む)処理を施した千原キャンパス内の5年生木を、1982年3月に伐倒し、木部形成と木部細胞の性質におよぼす芽と葉の機能の影響を検討した。

### 第3節 結果と考察

#### 1 下刈以外の保育がなされていない林分における胸高部位の年輪構造

##### 1) 年輪幅、1細胞列当りの木部細胞数および木部細胞の半径と樹冠量の関係

第3章の実験Iで用いた13本の試験木の胸高部位における最外年輪の構造の概要をTable 4に示している。まず樹冠量の違いが年輪構造におよぼす影響を容積生長の面からみることとする。さて、年輪幅と形成層の単位表面積当りの葉量の指標Lw/DHとの関係をプロットするとFig. 27のようになる。両者の間には高い相関が認められ、年輪幅はLw/DHが大きい試験木ほど広い。したがって、年輪幅は樹冠量に左右され、樹冠量が多いほど肥大生長量が大きいたことが明らかである。しかし、Lw/DHが増加するにつれて年輪幅は直線的に広がるのではなく、年輪幅の増大を示す曲線のこう配は徐々に小さくなり、樹冠量が多い試験木間では年輪幅の差は小さい。この理由として、Lw/DHが大きい試験木では、葉が密生し陰葉部の割合が多く葉の効率が低下すること、およびLw/DHが小さい試験木よりも樹冠が広がっているため、枝の生長に養分が消費されることなどが考えられた。

年輪幅は形成層の木部側で起る細胞分裂の回数と新生細胞の大きさによって決まるため、年輪内の1細胞列に含まれる木部細胞数とLw/DHの関係をFig. 28に、木部細胞の半径とLw/DHの関係をFig. 29に示している。1細胞列当りの木部細胞数とLw/DHの関係は、Fig. 27と同様に相関が高くまた類似の傾向を示し、Lw/DHの増加につれて細胞分裂が盛んになることを表わしている。しかし、年

Table 4. Structure of the outermost annual ring at the breast height of sample trees in Table 1

Tree number	Ring width (mm)	Cell numbers <sup>1)</sup>	Radial diameter <sup>2)</sup> ( $\mu\text{m}$ )	Wall thickness <sup>3)</sup> ( $\mu\text{m}$ )	Wall area <sup>4)</sup> ( $\times 10^2 \mu\text{m}^2$ )	Wall area percentage (%)	Basic density ( $\text{kg}/\text{m}^3$ )
1	3.10	97	32.0	4.8	796	64.9	538
2	6.33	156	40.5	4.1	1,180	46.3	374
3	2.48	79	31.4	4.6	632	61.0	540
4	4.13	120	34.4	4.8	897	60.6	486
5	5.43	171	31.8	3.0	997	48.3	412
6	4.53	126	34.5	3.6	873	50.9	443
7	2.58	73	35.3	6.1	611	54.5	520
8	1.01	37	27.4	4.2	201	61.5	643
9	1.40	53	26.4	4.4	288	71.8	576
10	0.66	28	23.6	4.5	158	68.7	620
11	1.23	44	28.0	4.8	289	62.5	602
12	0.52	21	24.8	4.2	117	60.7	587
13	0.51	20	25.5	6.0	134	80.2	688

- 1) Xylem cell numbers per radial file
- 2) Mean radial diameter of xylem cells
- 3) Mean thickness of tangential wall
- 4) Cell wall area per radial file in a cross section

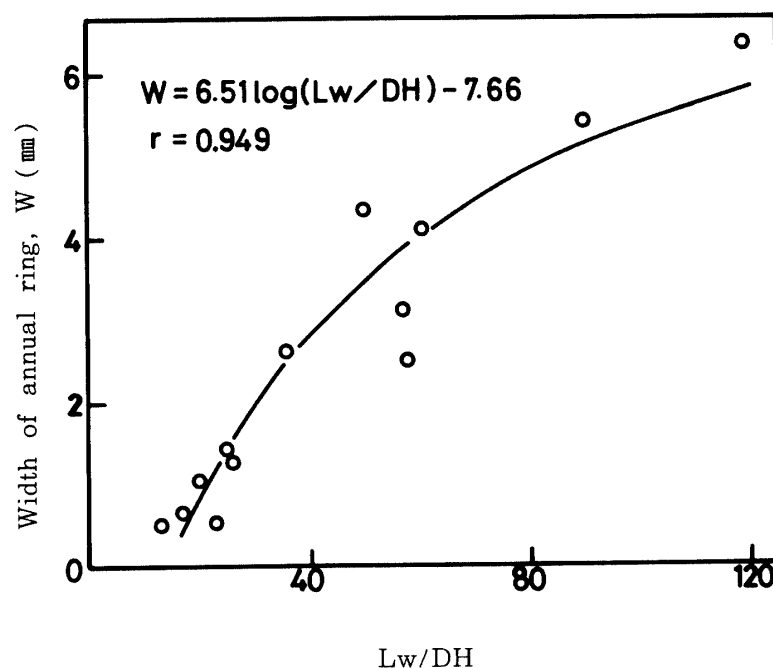


Fig. 27. Effect of Lw/DH on width of annual ring

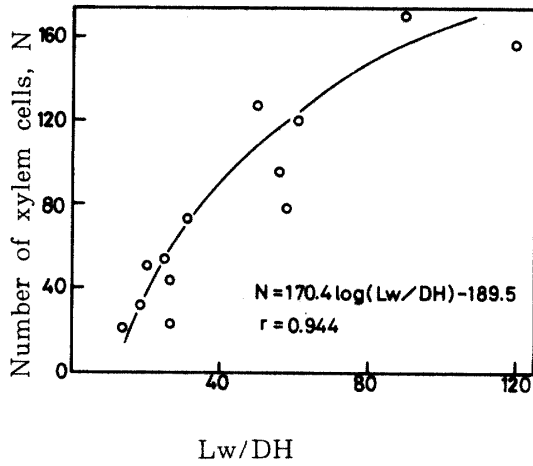


Fig. 28. Effect of Lw/DH on xylem cell numbers per radial file

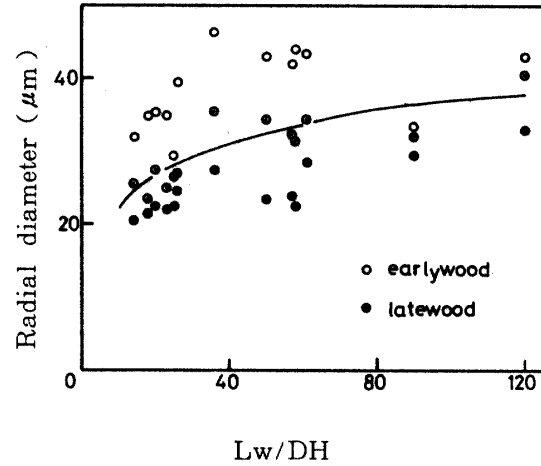


Fig. 29. Effect of Lw/DH on radial diameter of xylem cell

- ⊙ Mean value of total xylem cells per radial file
- Mean value of earlywood cells
- Mean value of latewood cells

輪幅の場合と同様にLw/DHが大きい試験木間ほど分裂回数の差は小さくなっている。一方、1細胞列全体の木部細胞の平均半径径は、Fig. 29の曲線で示されるようにLw/DHの増加につれて大きくなるが、細胞列を早材と晩材に分けてプロットすると、晩材細胞の平均半径径はLw/DHの増加に伴ってほぼ直線的に増大するものの、早材細胞の平均半径径はある程度の大きさに増大した後はほとんど変化がなくほぼ一定値を示す。つまり、ある程度以上の樹冠量では、早材細胞はリュウキュウマツ固有の大きさを示すとみることができる。したがって、細胞分裂の回数と木部細胞の大きさとでは、どちらがより年輪幅に寄与するのかを考えた場合、分裂回数の方がより大きく寄与するものと考えられる。

そこで、年輪幅と木部細胞数との関係をFig. 30に、年輪幅と半径径との関係をFig. 31に示している。

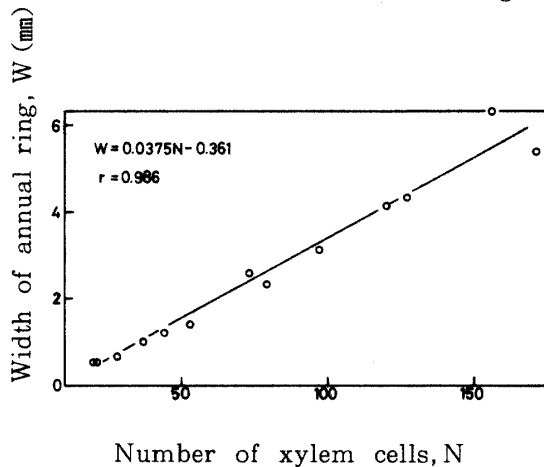


Fig. 30. Relationship between xylem cell numbers and width of annual ring

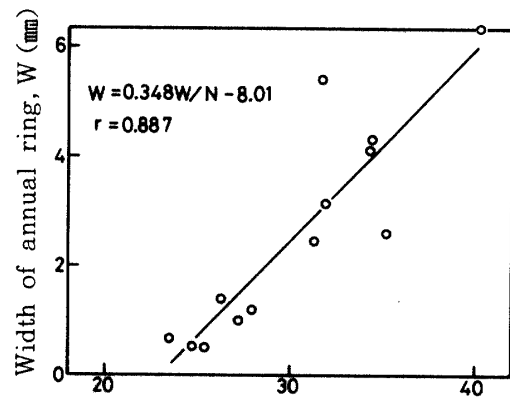


Fig. 31. Relationship between mean radial diameter of total xylem cells and width of annual ring

2つの図を比較すると、木部細胞数、半径径とも年輪幅と高い相関が認められるが、木部細胞数の方がより高い相関を示すことがわかる。また、木部細胞数(N)と1細胞列全体の木部細胞の平均半径径(W/N)との関係は、

$$W/N = 0.08 N + 24.1 \quad (r = 0.827)$$

で表わされ、一般に細胞分裂の回数が多いれば木部細胞の半径径も大きいとみなせる。以上の2点からも、年輪幅は形成層の木部側で起きる細胞分裂の回数によってほとんど決まると言える。このことは、細胞分裂を支配する要因が容積生長を左右することを意味している。

## 2) 接線壁の厚さ、壁横断面積、壁率および容積密度数と樹冠量の関係

次に、年輪構造におよぼす樹冠量の影響を細胞壁実質生長の面からみるため、接線壁の厚さとLw/DHの関係をFig.32に、壁面積とLw/DHの関係をFig.33に示している。なお、1細胞列の平均接線壁厚は、

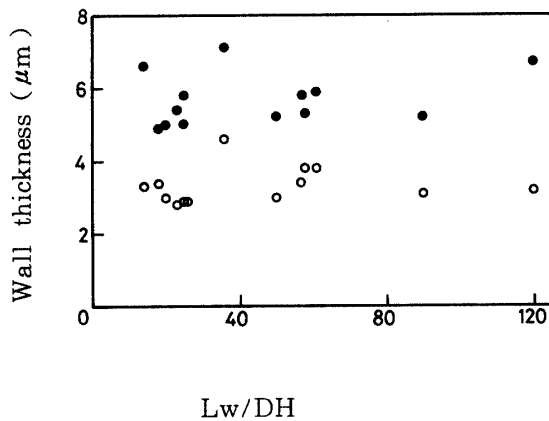


Fig.32. Relationship between Lw/DH and tangential wall thickness of xylem cell  
○ Mean value of earlywood cells  
● Mean value of latewood cells

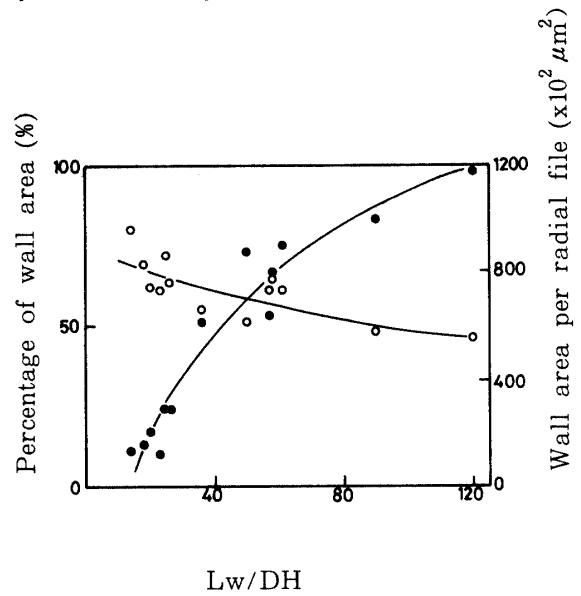


Fig.33. Effect of Lw/DH on wall area per radial file and percentage of wall area  
● Wall area (A)  
○ Percentage of wall area (P)  
 $A = 1254 \log(Lw/DH) - 1422$   
( $r = 0.966$ )  
 $P = 14315 / (194 + Lw/DH)$   
( $r = 0.819$ )

Tableからわかるように試験木間でばらつき、Lw/DHとの間に特別な傾向を認めにくいいため、Fig.32には細胞列を早材と晩材に分け、早・晩材ごとの壁厚の平均値をプロットしている。

Fig.17に示したように接線壁壁厚の季節変化は樹冠量によって差異があるため、壁厚の年輪内変化のパターンは樹冠量の影響を受けることは言うまでもない。しかし、Fig.32にみられるように、早・晩材ごとの接線壁の厚さは、Lw/DHの大きさによらず試験木間でほとんど差異がない。したがって、樹冠量は、壁壁厚の季節経過や壁厚の年輪内変化のパターンに影響しても、starved wood<sup>47)</sup>などの特殊な場合を除いて普通には、早材細胞や晩材細胞の壁厚にはほとんど影響しないと考えることができる。

また、Fig.33は、Lw/DHの増加につれて1細胞列当りの壁面積はFig.27, Fig.28と同様なパターンで増加し、樹冠量が多い試験木ほど細胞壁実質形成が大きいことを示している。一方、Lw/DHの増加につれて、Fig.32のように早・晩材ごとの接線壁厚の平均値は変わらないものの、Fig.19に示したように晩材率が減少するとともに、Fig.29の曲線のように木部細胞の平均半径径が増大するため、壁率はFig.33に示すように減少する。また、この結果、容積密度数はFig.34のようにLw/DHの増加に伴い双曲線を描いて小さくなる。すなわち、樹冠量が少ない試験木では容積密度数が高く、樹冠量が多い試験木では約400 kg/m<sup>3</sup>の容積密度数は確保されるが小さい。同様な傾向は植栽密度の異なるスギやヒノキでも認められ、植栽密度が高い林分ほど容積密度数は大きい。<sup>22)</sup>

### 3) 仮道管長およびフィブリル傾角と樹冠量の関係

樹冠量が異なる試験木3本の仮道管長の樹幹半径方向および最外年輪内の変化をFig.35に示している。Fig.35-1は、過去の生育状態(樹冠量)がわからないので、参考にしかならないが、樹幹半径方向の晩材仮道管長の増加を示す3つの曲線はほぼ重なることを表わしている。すなわち、伐倒時の樹冠量が異なる試験木間で、仮道管長の増加経過にほとんど差異がない。Fig.35-2は、Fig.35-1のような増加経過をたどった仮道管長の最外年輪内の変化を示したものである。樹冠量が少ない試験木では早・晩材の仮道管長の差がほとんどないが、樹冠量が多い試験木では早材で短く晩材で長くなり、早・晩材の仮道管長の差が大きい。また、早材仮道管長は樹冠量が多い試験木よりも少ない試験木で長く、晩材仮道管長は樹冠量が異なる試験木間でほとんど変わらない。

そこで、試験木13本の早・晩材別の仮道管長とLw/DHの関係をFig.36にプロットしている。早材仮道管長は樹冠量が多い試験木でやや短い傾向が認められるものの、晩材仮道管長は試験木間でほとんど差異がないとみることができる。ところで、仮道管の長さは形成層始原細胞の長さ、偽横分裂の頻度、分裂後の新生細胞の伸長の3つの相によって決まると考えられるので、

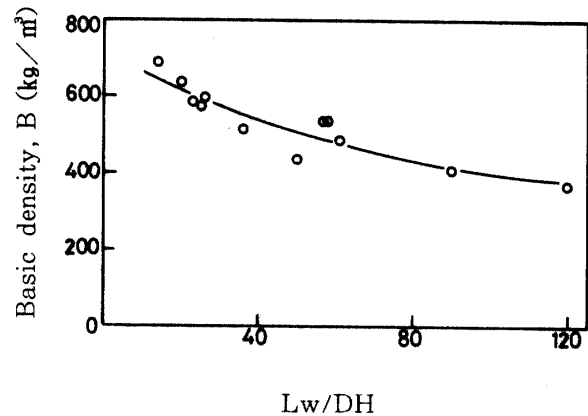


Fig.34. Effect of Lw/DH on basic density  
 $B = 93301 / (132 + Lw/DH)$  ( $r = 0.930$ )

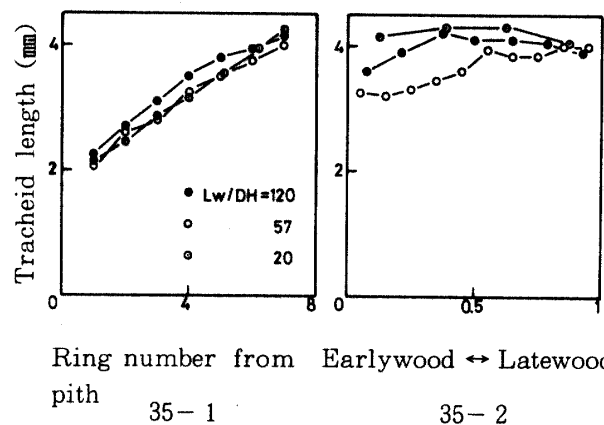


Fig.35. Variation of tracheid length in radial direction of the stem and within the outermost annual ring in three sample trees having different amount of crown  
 35-1. Variation of latewood tracheid length in the radial direction  
 35-2. Variation of tracheid length within the annual ring

樹冠量が多く比較的年輪幅が広い試験木の早材仮道管のみが短い傾向を示すのは、樹幹周囲長を増大させる偽横分裂の頻度が高いためと考えることができる。このように考えると、樹冠量は結果的には偽横分裂の頻度の大きさに仮道管長に影響するが、形成層始原細胞以降の分化過程にある細胞の長さには直接影響しないとみさせる<sup>6)</sup>。

なお、樹木の生育状態と仮道管長との関係についての研究は数多くなされ、伊東ら<sup>22)</sup>は密植されたスギ、ヒノキの仮道管長はあまり長くないうちに早期から安定するとし、大迫<sup>43)</sup>は密植されたスギで、佐伯ら<sup>47)</sup>は被圧されたアカマツでそれぞれ仮道管長の増加が抑制されることを報告している。また、塩倉ら<sup>55,56)</sup>は、被圧されたエゾマツ、トドマツでは仮道管長が安定するまでに長期間を要し、肥培によって初期生長を促進されたスギでは早期から仮道管長が長くなり未成熟材形成期間が短縮されると報告している。しかし、この研究で用いたリュウキュウマツは樹齢が若く、極端な条件下で生育しているわけではないので、上述の報告と類似するような結果は得られなかった。

Fig.37に樹幹半径方向および最外年輪内におけるフィブリル傾角の変化の例を示している。Fig.37-1は、Fig.35-1と同様に過去の生育状態がわからないので参考にしかならないが、伐倒時の樹冠量が少ない試験木では、晩材フィブリル傾角は髄からの年輪数が増加するにつれて早期から急激に減少することを示している。また、Fig.37-2は最外年輪内におけるフィブリル傾角の変化をプロットしたもので、樹冠量が少ない試験木ほど年輪内のフィブリル傾角は全体的に小さい傾向を表わしている。そこで、他の試験木についてもフィブリル傾角の年輪内変化を測定し、木部形成の始期 (Fig.37-2の左端部) および終期 (同右端部) のフィブリル傾角とLw/DHの関係をFig.38に示している。各試験木とも晩材のフィブリル傾角は早材よりも10度程度小さく、早・晩材の角度の差に樹冠量による違いは認められないが、早・晩材ともLw/DHの増加につれてフィブリル傾角は大きくなっている。すなわち、樹冠量が少ない試験木では早・晩材ともフィブリル傾角は小さく、樹冠量が多い試験木では大きい。このことから、樹冠量はフィブリル傾角に影響を与えることが明らか

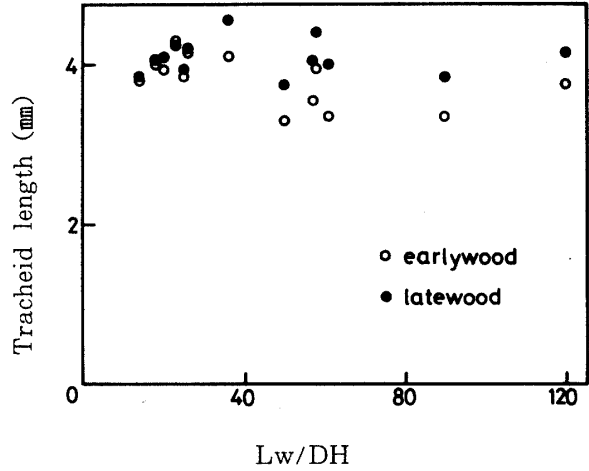


Fig.36. Effect of Lw/DH on tracheid length

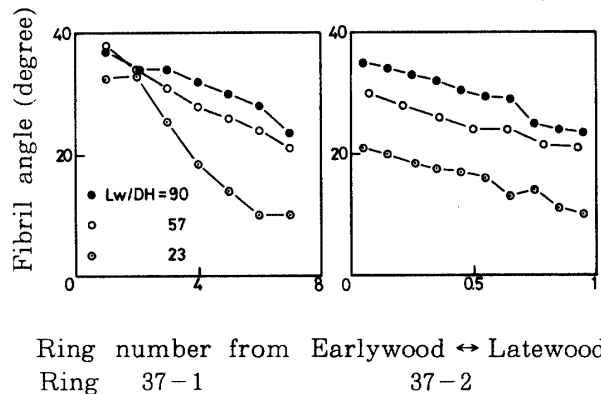


Fig.37. Variation of microfibril angle in radial direction of the stem and within the outermost annual ring in three sample trees having different amount of crown  
 37-1. Variation of latewood microfibril angle in the radial direction  
 37-2. Variation of microfibril angle within the annual ring

かである。

以上のように、樹冠量の違いが年輪構造におよぼす影響を検討した結果、樹冠量の大小は、年輪幅、晩材率、木部細胞の大きさ、容積密度数、フィブリル傾角を左右することがわかり、樹冠量は肥大生長を制御するばかりではなく木部の性質とも密接な関係があることが明らかになった。したがって、樹冠量を人為的にコントロールすることによって、年輪幅が広く容積密度数の小さい材から年輪幅が狭く容積密度数の大きな材まで、使用目的に応じた構造を持つ木材の生産が可能となることが示唆されるとともに、枝打ちや除伐、間伐によって木部の性質が変わると考えられた。

## 2 枝打ちおよび除伐が年輪構造におよぼす影響

### 1) 年輪幅

枝打ちおよび除伐した林分から選んだ試験木 2 本ずつの胸高部位における直径生長の経過を Fig.39 に示している。枝打ちおよび除伐処理した林分間で処理後の生長経過に著しい違いが認められる。すなわち、Fig.27 から当然予想されることではあるが、枝打ち処理木では急激に直径生長量が減少するのに対し、周囲が除伐された試験木では生長量が増加している。しかし、処理前 1 年間と処理後 2 年間の年輪幅を枝階別に測定すると、Fig.40 に示すように、枝打ち処理木では処理後の年輪幅は樹幹全体にわたって減少しているが、除伐処理木では必ずしも年輪幅は増加していない。つまり、除伐処理木では、全体的にみると処理後の樹冠内の年輪幅は減少し、枝下高よりも下部の年輪幅は Fig.39 に示したように増加する傾向が認められる。言い換えると、一般に髄からの年輪数が増加するにつれて年輪幅は減少することと考え合せると、樹冠内の年輪形成には除伐の影響はあまりなく、主として枝下高から下部の年輪形成に除伐の影響が現われたとみることができる。このことは枝打ち処理木にも言え、樹幹全体にわたって年輪幅が減少するものの、Fig.40 の No.35, 37 の試験木にみられるように、樹冠内と枝下とでは、枝下の方がより年輪幅が狭くなり枝打ちの影響がより大きい。しかも、この結果は第 3 章の実験 II で推定されたことと一致する。

ところで、Fig.40 からわかるように、枝打ちの影響は 1 年目、2 年目の年輪幅に現われているが、除伐の影響はそれほど著しくはない。この理由の 1 つに、マツ属では次の生長期のための芽をその前の生長期に形成することが考えられた。すなわち、除伐処理によって生長条件が良くなっても、除伐前の生

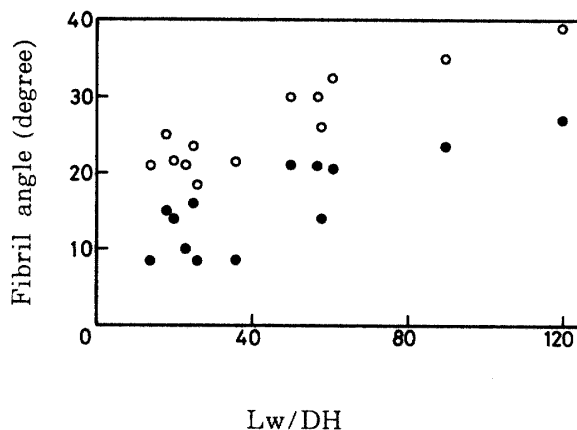


Fig.38. Effect of Lw/DH on microfibril angle  
○ Earlywood ● Latewood

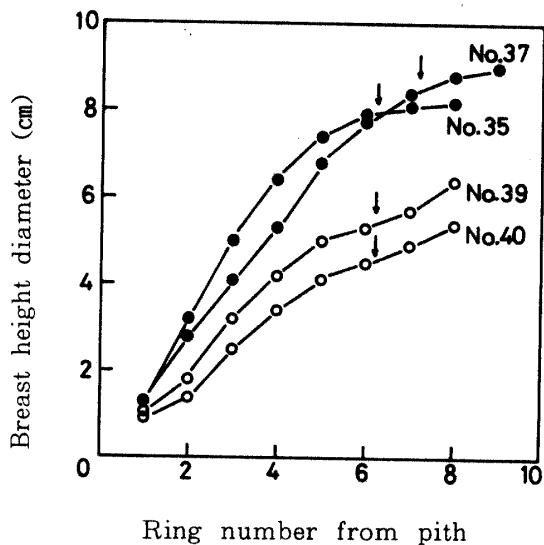


Fig.39. Effect of pruning and thinning on diameter growth of sample trees in Table 3

Arrows: Time of treating

No. 35, 37: pruned No. 39, 40: Thinned



長期に除伐1年目の芽と葉の数が決まり、さらに除伐1年目に2年目の芽と葉の数が決まるため、樹冠量が急激に増大しないからである。また、2つめの理由として、樹冠量が増大しても樹高や直径も増加し、結局Table 3のように形成層の単位表面積当りの葉量の増加割合はさほど大きくならないことが考えられた。したがって、断面積生長や容積生長の増加のしかたはともかく、除伐の影響は年輪幅に急激に現われるのではなく徐々に現われ、再び林分が閉鎖するまで続くことが推定された。一方、枝打ちの程度にもよるが、この実験ではかなり強度に下層生枝を除去したため、枝打ちが年輪幅におよぼす影響は2年目に著しい。この理由は、除伐処理の場合と同様に芽が一生長期前につくられるので、枝打ちによって樹冠量が減少した1年目に2年目の生長のための芽を十分に形成できなかったためと考えられた。なお、枝打ち程度とも関連し影響がいつまで続くのか明らかにできなかったが、試験木伐例時(枝打ち3年目の4月16日)には、すでに前生長期(枝打ち2年目)の年輪幅に近い量の早材が形成されつつあるのが認められ、枝打ち3年目に年輪幅回復の兆候がみられた。

2) 容積密度数

胸高部位における処理前後の容積密度数の変化をFig.41にプロットしている。一般に容積密度数は、リュウキュウマツ<sup>62)</sup>, radiata pine<sup>9)</sup>では樹幹半径方向に髄から樹皮側へ向って増加することが知られ、Fig.41の処理後のプロットには髄からの年輪数(あるいは距離)の増加の影響と処理の影響の両方が含まれていると考えられる。辻本<sup>62)</sup>はリュウキュウマツの全乾比重と髄からの距離の関係は直線式で表わされるとしているが、この研究では、樹齢が若い場合、髄からの距離よりも年輪数が容積密度数とより相関が高いことがわかった。そこで、Fig.41では年輪数の増加による影響と処理の影響を区別するため、処理前の容積密度数と髄からの年輪数との関係を調べ、年輪数の増加に伴う容積密度数の変化を推定し直線で示している。

直線と処理後のプロットとの関係をみると、枝打ちした試験木No.37では容積密度数が増加す

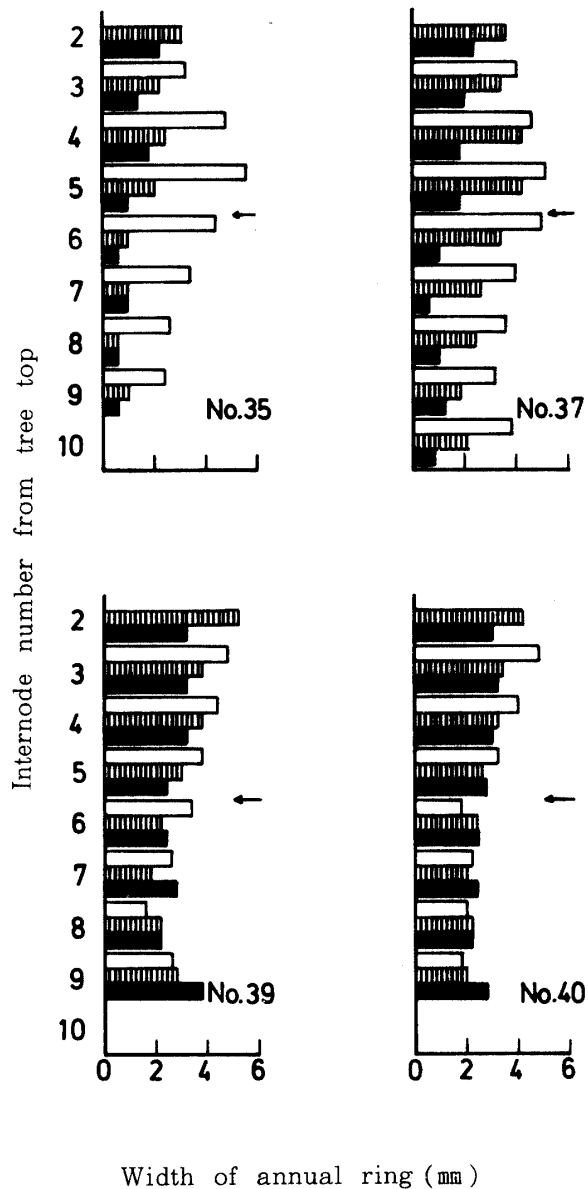


Fig.40. Effect of pruning and thinning on width of annual ring  
 Arrows: Base of live crown  
 □ Last ring prior to treating  
 ▨ First ring after treating  
 ■ Second ring after treating

るが、No.35では逆に減少していること、また、周囲が除伐された試験木No.39と40では容積密度数は処理1年目には変わらないか増加するが、2年目には減少していることがわかる。すなわち、Fig.34から推定されるように、周囲を除伐することによって樹冠量が増加した場合、容積密度数が減少することが明らかであるが、枝打ちした場合、第3章の実験Ⅱのように晩材率が増加し、容積密度数が増大することが予想されるにもかかわらず、ここでは2つの試験木間で相反する結果を得ている。

この原因を究明するため、各試験木の処理前1年間と処理後2年目の1年間の樹幹の容積生長と重量生長を調べると、No.35では容積生長よりも重量生長の減少割合が大きく、No.37では重量生長よりも容積生長の減少割合が大きかった。

ところで、竹内ら<sup>60)</sup>はスギ模型林分で枝打ちを行ない、生産物の各器官(幹、枝葉、根)への配分比は枝打ちが強くなるにしたがい枝葉に多く、幹に少なくなったと報告している。また、中野<sup>37)</sup>はアカマツで、Cown<sup>8)</sup>はradiata pineで枝打ちによって比重(容積密度数)が増加することを認めている。一方、大塚ら<sup>45)</sup>はスギを枝打ちし、枝打ち後に形成される早材部の密度は高く、晩材部の密度は低下するとし、平均密度は低下するものと推察している。さらに、久保ら<sup>26, 27)</sup>はスギの樹冠率を調整し、樹冠調整によって変異した年輪生長量のほとんどが早材細胞の増減に基づくもので、晩材細胞の増減は認められないとして、樹冠量減少が容積密度数を増加させることを暗示する報告をしている。しかし、さらに強度に下層生枝を切除すると晩材細胞も減少することを認めている。これらの報告と上述の結果を総合すると、枝打ちによって光合成生産量が減少し幹への配分比が小さくなるにつれて、樹種による違いもあるかもしれないが、通常の枝打ちの範囲内では重量生長よりも容積生長の減少が大きく、容積密度数は増加するが、極端に強度な枝打ちでは容積生長よりも重量生長の減少が大きく容積密度数は低下すると考えることができる。この理由については今後の研究を待たなければならないが、容積密

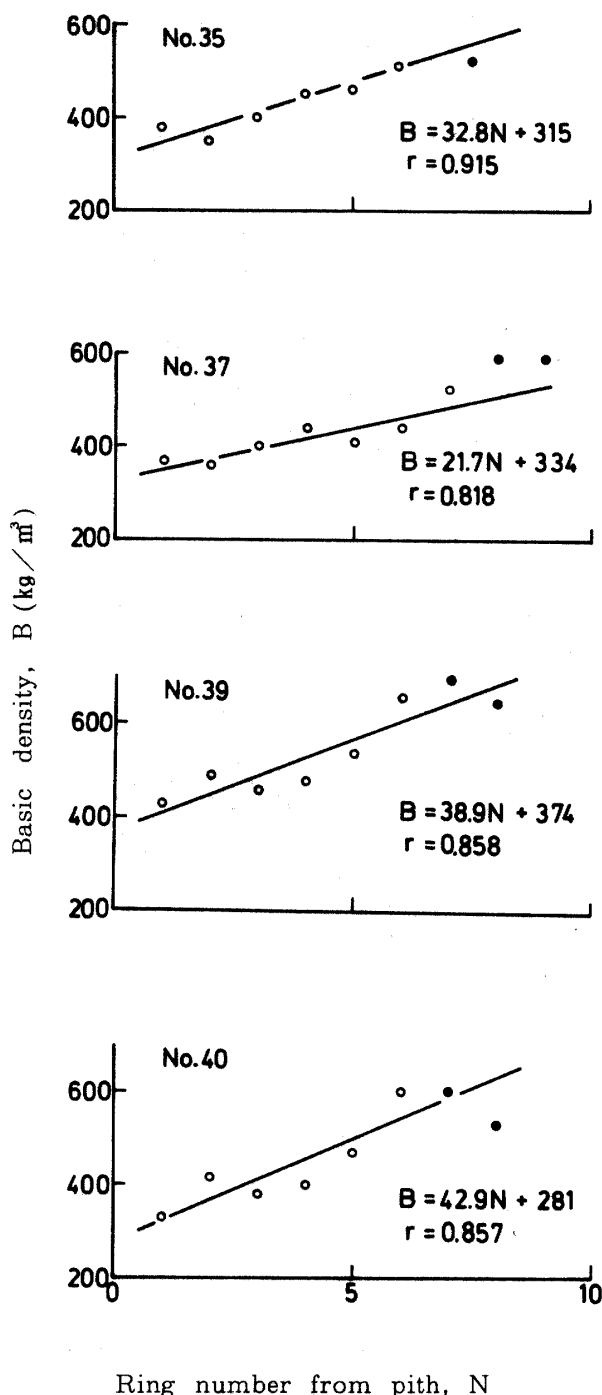


Fig.41. Effect of pruning and thinning on basic density  
 ○ Before treating ● After treating  
 Straight lines show relationship between ring number from pith and basic density before treating.

度数を変えない枝打ちの範囲があることが推定でき、従来から行なわれてきたような枝打ち程度と容積生長との関係の研究のほかに、容積密度数との関係の研究が必要になろう。

### 3) 仮道管長およびフィブリル傾角

胸高部位における処理前後の晩材仮道管長と晩材フィブリル傾角の変化をFig.42およびFig.43に示している。図中の破線は、容積密度数の場合と同様に、髄からの年輪数の増加による影響と処理による影

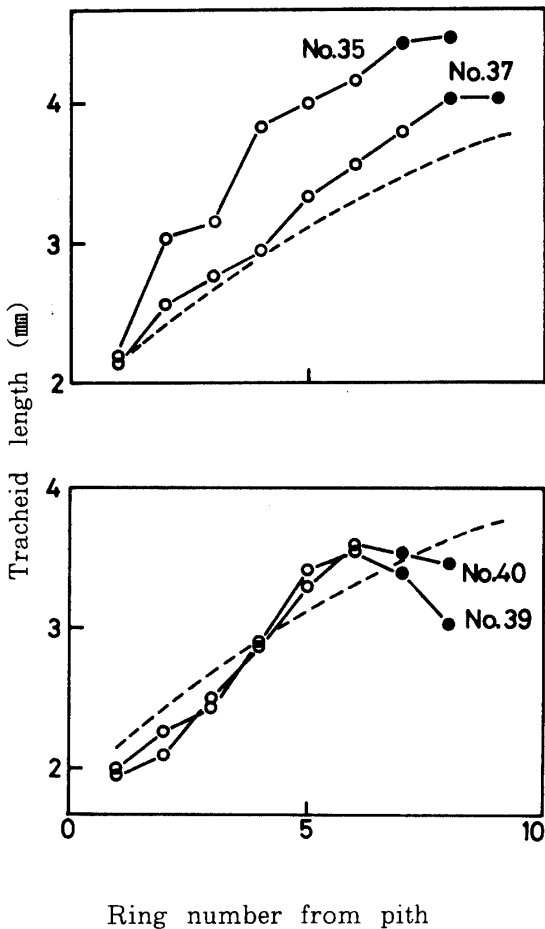


Fig.42. Effect of pruning and thinning on latewood tracheid length  
○ Before treating  
● After treating  
Dotted lines show general change of tracheid length.

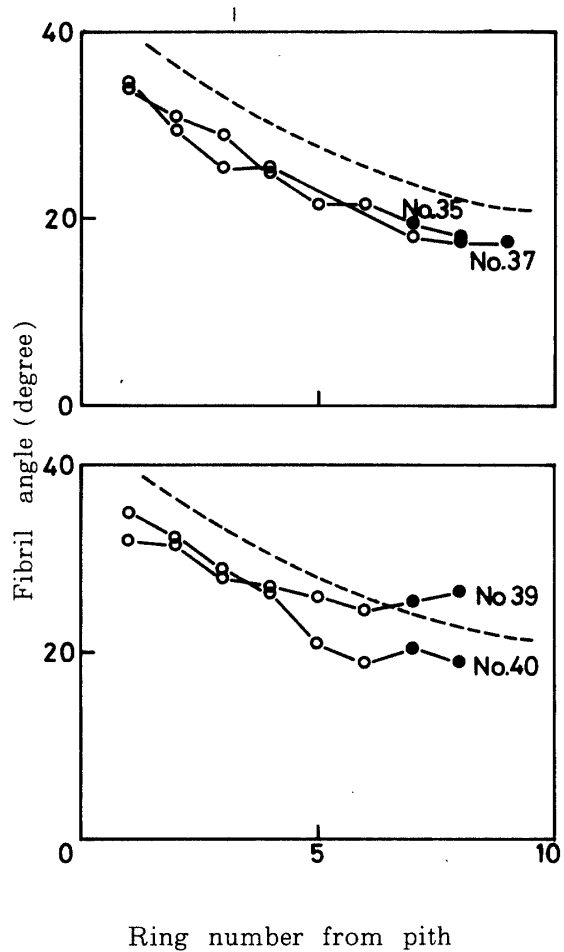


Fig.43. Effect of pruning and thinning on latewood microfibril angle  
○ Before treating  
● After treating  
Dotted lines show general change of microfibril angle.

響を区別して考察するため、これまで他の林分で測定したデータに基づいて描いた、晩材仮道管長と晩材フィブリル傾角の樹幹半径方向の一般化パターンである。

Fig.42によると、枝打ち処理木の場合は、処理前後の晩材仮道管長の増加を示す曲線と一般的な変化パターンを示す曲線はほぼ同じ傾きを示すことから、仮道管長は枝打ちの影響をほとんど受けなかったとみることができる。これに対し、除伐処理木の場合は、No.39では仮道管長が減少することは言うまでもないが、No.40でも髄からの年輪数の増加の影響を差し引くと、仮道管長も増加速度が減少するとみる

ことができる。このような結果は、枝打ちによって晩材仮道管長が短くなったとする大塚<sup>46)</sup>のスキの報告とは相反するものの、間伐は仮道管長の増加速度を減少させるが、枝打ちは仮道長に有意な影響を与えないとする Cown<sup>8)</sup>の radiata pine の幼齢木での測定結果と一致する。

一方、Fig.43によると、枝打ち処理木の場合、処理前後の晩材フィブリル傾角の減少を示す曲線と一般的な変化パターンを示す曲線はほぼ同じ傾きを示し、フィブリル傾角は枝打ちの影響をほとんど受けなかったとみなせる。しかし、除伐処理木の場合、No.39ではフィブリル傾角が増加し、No.40では増加しないものの、フィブリル傾角の減少速度が低下している。すなわち、髄からの年輪数の増加の影響を考慮すれば、除伐はフィブリル傾角が増大する方向に作用することが明らかである。この結果は施肥と間伐によって Douglas-fir の生長を促進させるとフィブリル傾角が増加したとする Erickson<sup>13)</sup>の報告と一致する。

Fig.36およびFig.38から樹冠量コントロールが仮道管長とフィブリル傾角に影響することが推定されたにもかかわらず、除伐処理の影響だけがみられ、枝打ち処理の影響がほとんど認められなかった理由として次のようなことが考えられた。すなわち、Fig.39からわかるように、この実験では、年輪幅が狭くなりつつある個体に枝打ち、除伐処理を行なっている。したがって、除伐処理木では、樹幹周囲長が増加するため偽横分裂の頻度が高く仮道管長が減少するとともに、フィブリル傾角は大きくなるが、枝打ち処理木では、樹幹周囲長の増加割合が低下しているところへ年輪幅が減少したため、偽横分裂の頻度にさほど影響がなく、仮道管長やフィブリル傾角は実験的に検出できるほどの影響を受けなかったであろう。

このように考察すると、直径生長が盛んな林分（例えば閉鎖前の林分）において枝打ちや除伐、間伐を行えば、この実験とは逆に枝打ちの影響のみがみられ、除伐や間伐の影響は短期間内ではほとんど認められなかったと考えることができる。したがって、基本的には枝打ちや除伐、間伐は仮道管長やフィブリル傾角に影響を与えるが、それらが感知できるほどの影響を受けるかどうかは、単木の生長状態と枝打ちや除伐、間伐の程度によって決まると推定される。

### 3 摘芽、摘葉処理が木部形成および年輪構造におよぼす影響

研究目的で述べたように、樹冠内の芽と葉は木部形成に2つの機能（形成層活動と表面生長の制御および細胞壁実質の形成）を果していると考えられており、これまで述べてきたような年輪構造におよぼす樹冠量の違いや増減の影響を理解するには、芽と葉の機能の影響についての考察をも必要とするであろう。ここでは、5年生木に摘芽、摘葉処理を行ない、木部形成と年輪構造におよぼす芽と葉の機能の影響を検討した。なお、以下で述べることは摘芽、摘葉処理した試験木各2本ずつの観測結果に基づいている。

#### 1) 細胞分裂と木部細胞のディメンジョンにおよぼす影響

摘芽、摘葉処理が細胞分裂と木部細胞のディメンジョンに与える影響を、Fig.44とFig.45に示している。Fig.44-1は4月10日に摘芽処理と同時に電氣的刺激を与え、6月20日に採取した地上高0.4mの試料の状況、Fig.44-2~3は伐倒後それぞれ0.9m、1.9mから採取した試料の状況、Fig.44-4はFig.44-3の一部を拡大したものである。また、Fig.45-1は摘葉処理と同時に電氣的刺激を与え、6月20日に採取した地上高0.4mの試料の状況、Fig.45-2はFig.45-1の一部を拡大したもので、Fig.45-3~4は伐倒後それぞれ地上高0.9m、1.9mから採取した試料の状況である。

Fig.44-1およびFig.45-1は、2月中旬から4月10日までの約40日間に年輪界からつぶれた細胞までが、4月10日から6月20日までの約50日間につぶれた細胞から形成層までの木部細胞が形成されたことを示している。2つの図から処理前と処理後の10日間当りの新生木部細胞数を測定すると、Fig.44-1ではそれぞれ12.8個と9.7個、Fig.45-1ではそれぞれ7個と2.8個であった。したがって、摘芽、摘葉処理は細胞分裂に影響を与え、摘芽処理木ではそれほどではないが、摘葉処理木では著しく細胞分裂

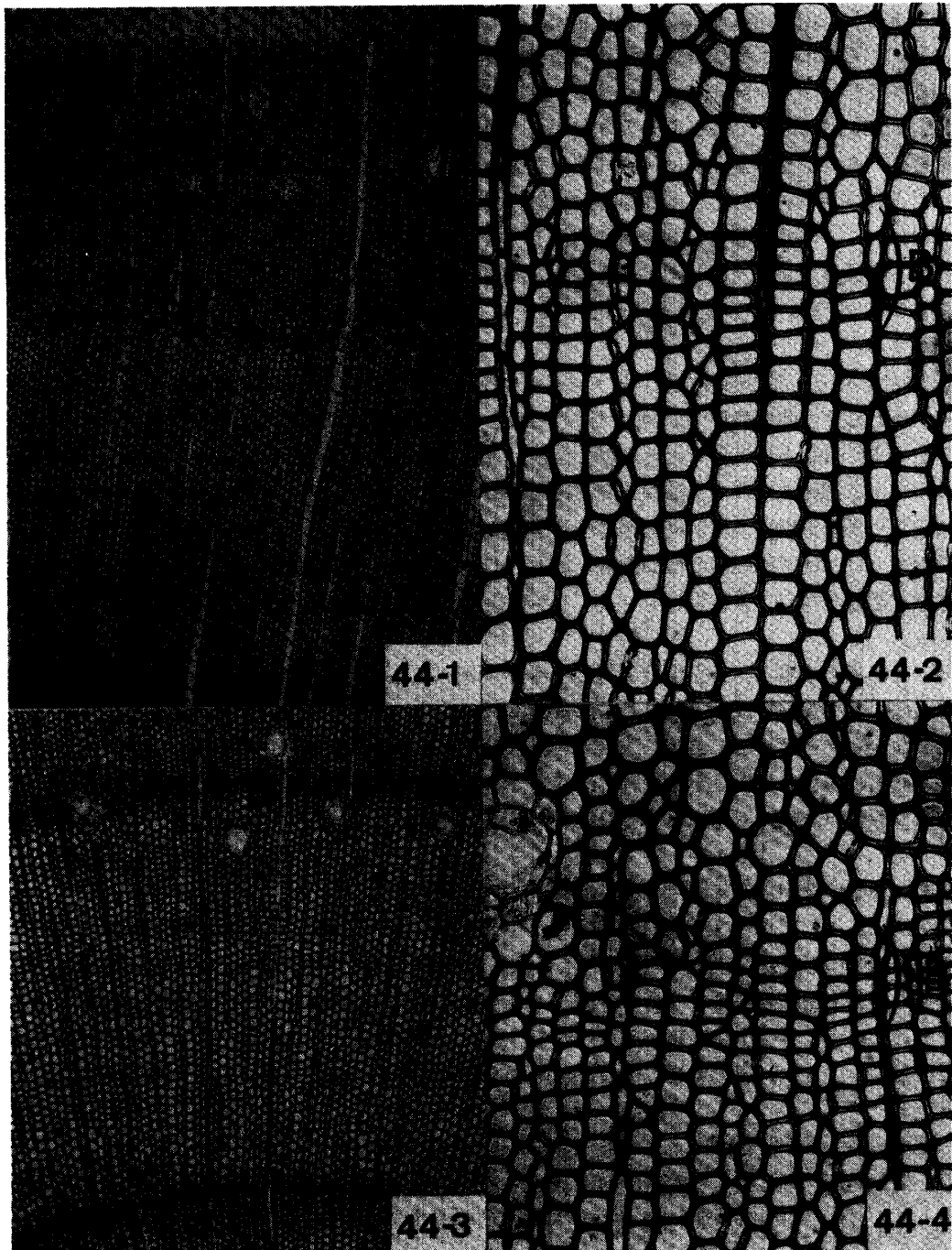


Fig.44. Effect of removing buds on wood formation

All buds were removed on April 10 and at the same time electric stimulus was applied for marking xylem growth.

44-1. Sample obtained at 0.4m above the ground on June 20

44-2. Sample obtained at 0.4m above the ground after completion of seasonal radial growth

44-3. Sample obtained at 1.9m above the ground after completion of seasonal radial growth

44-4. Enlargement of Fig.44-3

## 小田：リュウキュウマツの木部形成と年輪構造

A : Crushed cells caused by electric stimulus

B : Area affected by removal of buds

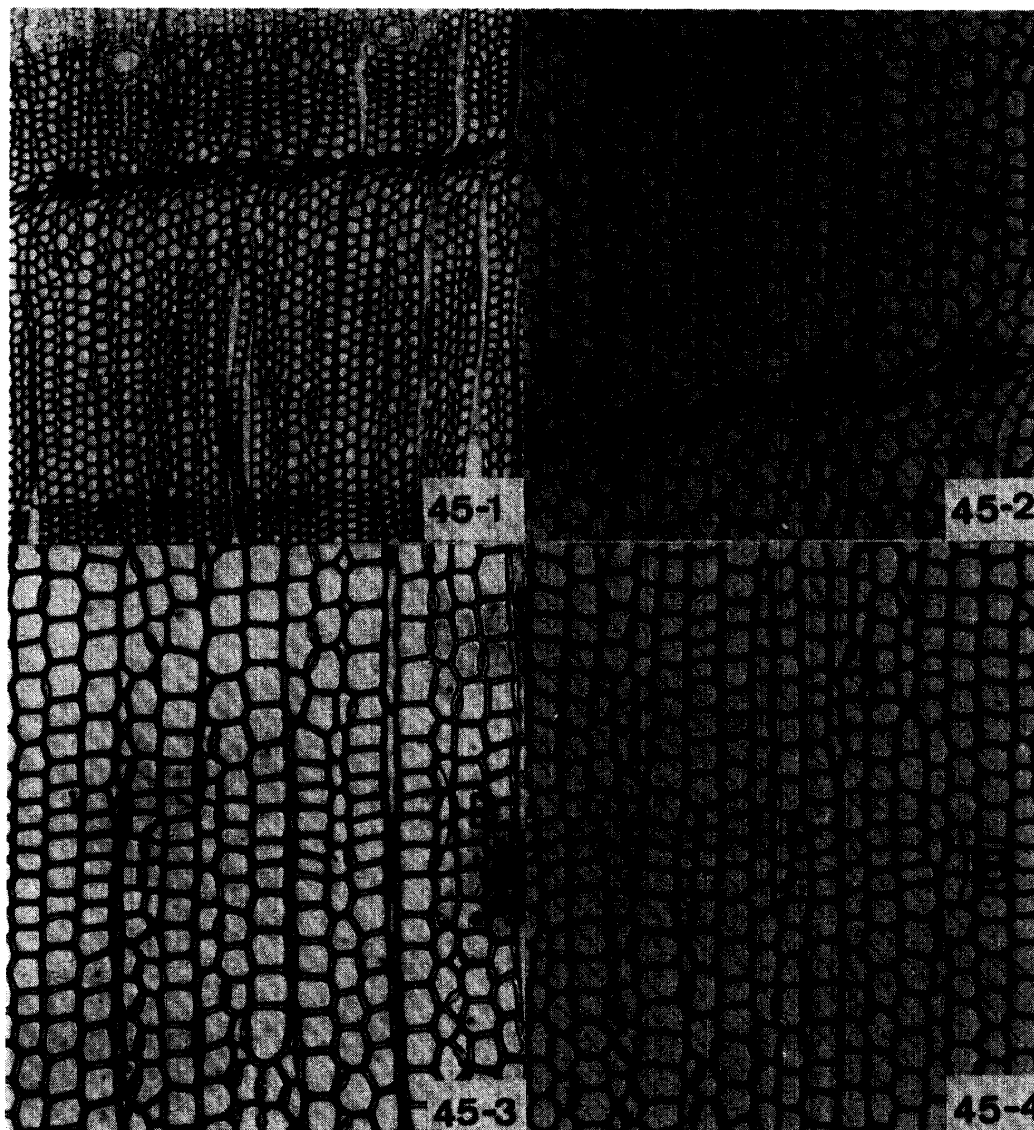


Fig.45. Effect of removing leaves on wood formation

All leaves were removed on April 10 and at the same time electric stimulus was applied for marking xylem growth.

45-1. Sample obtained at 0.4m above the ground on June 20

45-2. Enlargement of Fig.45-1

45-3. Sample obtained at 0.9m above the ground after completion of seasonal radial growth

45-4. Sample obtained at 1.9m above the ground after completion of seasonal radial growth

A : Crushed cells caused by electric stimulus

B : Area affected by removal of leaves

が抑制されたことが明らかである。

電氣的刺激によってマーキングしたのは地上高0.4mの部位だけであったため、摘芽、摘葉処理が樹幹上部の細胞分裂に与える影響の程度は明らかにできなかった。しかし、偽横分裂の頻度が低下し、すなわち木部形成が抑制されて、仮道管長が増大するものであれば、後述するように樹幹全体にわたって仮道管長におよぼす摘芽処理の影響がみられなかったことから、摘芽処理は木部形成つまり細胞分裂をさほど抑制しなかったと考えることができる。このことと上述の結果、および細胞分裂・細胞壁伸長(表面生長)の速度が大である時期に、IAAの量も多くなることはみられなかったとする小谷の報告<sup>40)</sup>を考え合せると、形成層が活性化するにはオーキシンの存在が必要であるが、いったん活性化した後はある程度の量のオーキシンが確保されれば、むしろ成熟した葉から供給される光合成物質を必要とし、細胞分裂回数(年輪幅)は芽よりも葉の量に支配されると考えることができる。

また、摘芽、摘葉処理が木部細胞のディメンジョンにおよぼす影響は、Fig.44-2~4, Fig.45-2~4に示したように、処理前は大径の早材細胞が形成されるが、処理によって数個の晩材細胞タイプの半径径の小さい細胞がつくられ、その後再び早材細胞タイプの大径細胞が形成される。すなわち、晩材細胞タイプの小径細胞は、摘芽処理木ではFig.44-3のように、傷害によって形成されたと考えられる樹脂道と同じ位置に接線方向に帯状に存在し、摘葉処理木ではFig.45-2のように、つぶれた細胞と形成層付近の二次壁を形成しつつある細胞の間に認められる。したがって、帯状に配列した小径細胞群は処理によって、しかも摘葉処理木では4月10日から6月20日にかけての期間内に形成されたことは確かで、摘芽、摘葉処理が新生細胞の表面生長を抑制したことが明らかである。しかし、図からわかるように、細胞壁の厚さにはほとんど影響が認められなかった。

Larson<sup>33)</sup>は、オーキシンと光合成物質の交互作用によって木部細胞のディメンジョンが決まると考えており、この仮説にしたがえば、摘芽処理木では葉は残されているが芽が切除されているので厚壁の小径細胞が、摘葉処理木では芽は残されているが葉が切除されているので薄壁の大径細胞が形成されることが予想された。しかし、実際には上述のように両処理とも薄壁の小径細胞が形成され、Larsonの仮説との間に差異がみられる。この原因としては、摘芽処理木では、オーキシン濃度が減少し表面生長が抑制されるものの前述のように細胞分裂があまり抑制されないためか、あるいは新たな芽の形成に光合成物質が消費されるため、小径細胞の壁が肥厚するまでにはいたらなかったのであろうと考えられた。また、摘葉処理木では、推論の域を出ないが、急に光合成物質の供給が途絶え、さらに芽(シュート)の生長に貯蔵養分が使われるため、表面生長するための細胞壁材料が不足し、木部細胞が小径化したのではないかと推定された。このような考え方はLarsonの仮説に反するが、オーキシンが十分にあって水分が不足すると木部細胞の直径に著しい影響を与えるという報告<sup>12)</sup>もあり、細胞壁材料が不足し木部細胞が小径化するという考えも可能なように思われる。

なお、Fig.44-1,2,4およびFig.45-2~4からわかるように、木部細胞の小径化は摘芽処理木では樹幹の上部ほど、摘葉処理木では樹幹の下部ほど著しい。これは、芽で合成されるオーキシンが求基的に移動している時期に処理を行なったので、摘芽処理木では芽に近い部位ほどオーキシン減少の影響を受け、摘葉処理木では上述のようにシュートを生長させるために貯蔵養分が上方へ向けて移動すると考えると、頂端から遠い部位ほど壁材料不足の影響を受けるということで説明がつく。

## 2) 仮道管長およびフィブリル傾角におよぼす影響

摘芽、摘葉処理が仮道管長におよぼす影響を検討するため、地上高別に年輪内変化を測定し、その結果をFig.46とFig.47に示している。図中の矢印は小径細胞が認められる位置を示し、また同時に無処理木の地上高1.4mの年輪内変化もプロットしている。

Fig.46からわかるように、摘芽処理木では早材から晩材に向って各地上高とも仮道管長はほぼ直線的に増加し、小径細胞が存在する位置やその前後で仮道管長に変化がみられない。このことから、摘芽処理は直接仮道管長に影響を与えないことが明らかである。しかし、無処理木の仮道管長の年輪内変化は

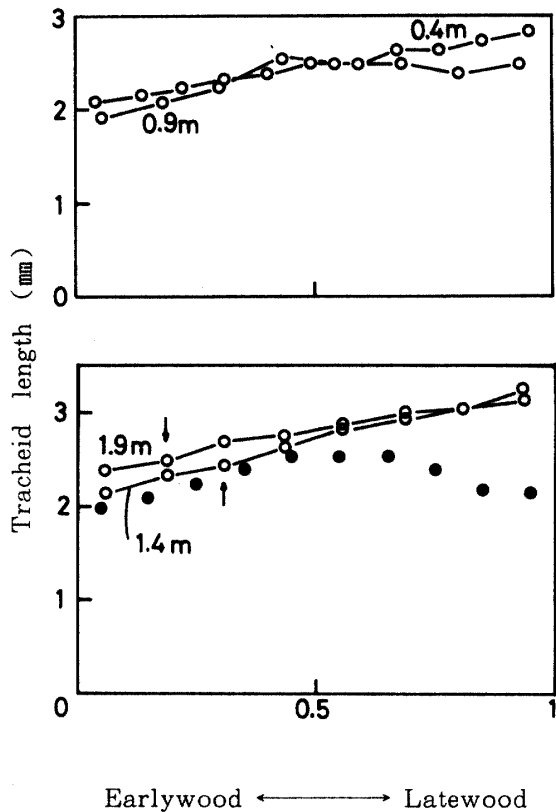


Fig.46. Effect of removing buds on tracheid length within the annual ring

Arrows: Small diameter cell zone  
 ● Tracheid length at 1.4m above the ground in the control tree

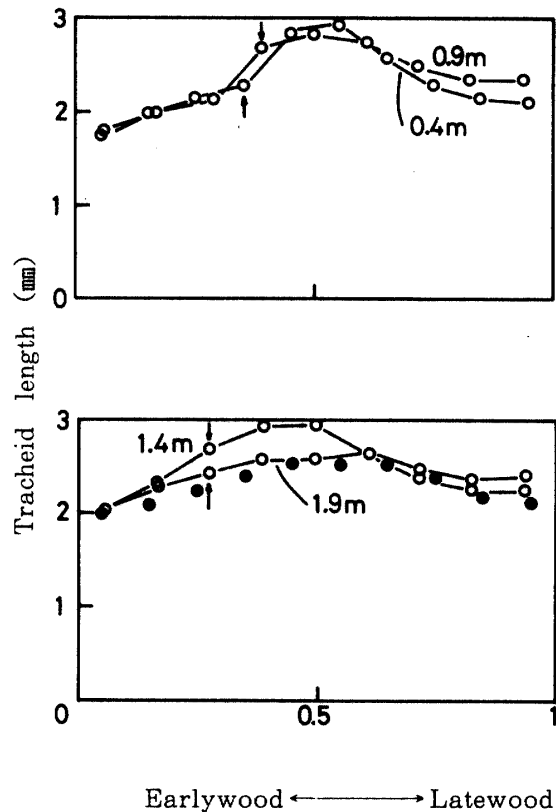


Fig.47. Effect of removing leaves on tracheid length within the annual ring

Arrows: Small diameter cell zone  
 ● Tracheid length at 1.4m above the ground in the control tree

山型を示し、晩材部では摘芽処理木と無処理木の仮道管長にかなりの差がある。これは、摘芽処理木では芽を摘んだ後に新たな芽がつくられるが、矮小なシュートしか形成されないため、摘芽の影響よりもむしろ葉量が減少するためと考えられる。つまり、摘芽処理の結果、葉量が減少し、木部形成が抑制され、偽横分裂の頻度が低下するため仮道管長に差が生じたと推定される。

一方、摘葉処理木では、仮道管長はFig.47のように無処理木と同様な山型の年輪内変化を示す。しかし、地上高が低い部位ほど小径細胞が存在する位置かその外側で急激に仮道管長が増大し、無処理木の変化パターンよりもとがった山型になる傾向がみられる。したがって、摘葉処理によって仮道管長は増加することが明らかで、それも樹幹下部で顕著であることは、前述の木部細胞の小径化が樹幹の下部ほど著しいことと傾向が一致する。摘葉処理によって仮道管長が増加する理由は、木部形成が抑制されて偽横分裂の頻度が低下するためと考えられ、また逆に、年輪内で仮道管長が最大値に達した後無処理木と同様に減少するのは、新しい葉が成熟し木部形成が盛んになり偽横分裂の頻度が高くなるためと考えられる。

次に、摘芽、摘葉処理がフィブリル傾角におよぼす影響を調べ、その結果をFig.48とFig.49に示している。Fig.46とFig.47同様に、矢印は小径細胞の位置を示し、無処理木の地上高1.4mの年輪内変化も



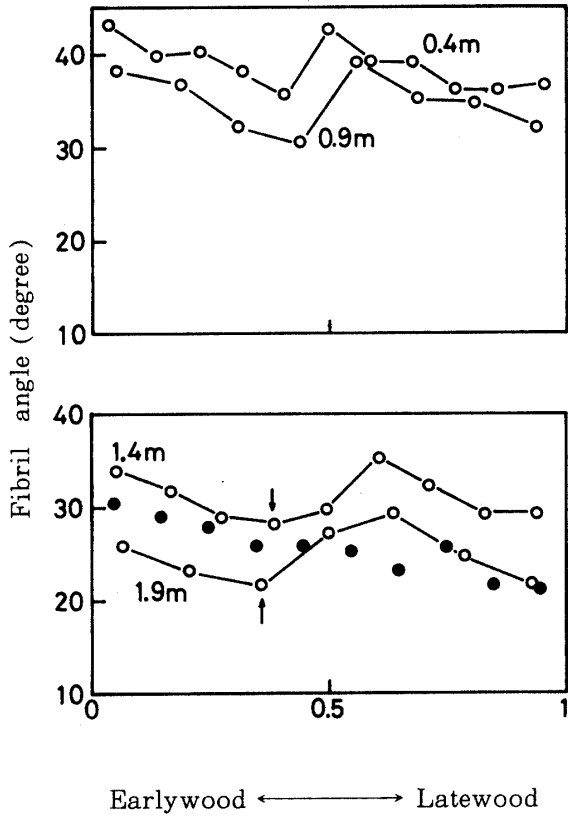


Fig.48. Effect of removing buds on microfibril angle within the annual ring  
 Arrows: Small diameter cell zone  
 ● Microfibril angle at 1.4 m above the ground in the control tree

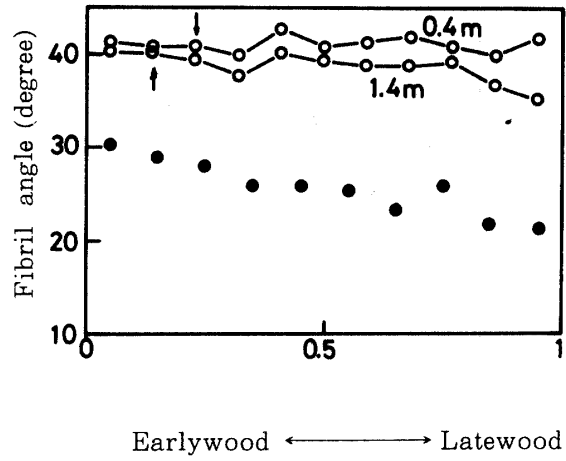


Fig.49. Effect of removing leaves on microfibril angle within the annual ring  
 Arrows: Small diameter cell zone  
 ● Microfibril angle at 1.4 m above the ground in the control tree

同時にプロットしている。

Fig.48から、摘芽処理木では、早材から晩材へ向ってフィブリル傾角が減少し、小径細胞が存在する位置で最小値を示した後増加し、再び減少することがわかる。そして、このような年輪内変化は樹冠内の芽の増減、つまり摘芽によって芽の量が減少し、新たに芽が形成されることによって芽の量が増加することと季節的に対応している。このことから、摘芽処理によってフィブリル傾角が減少し、新たな芽が形成され伸長することによってフィブリル傾角が増加することが明らかである。また地上高別にみると、樹幹上部ほど小径細胞のフィブリル傾角が小さい。このことは、前述したように摘芽処理木では木部細胞の小径化が樹幹上部ほど顕著であることと傾向が一致し、芽は新生細胞の表面生長とフィブリル傾角の両方に影響をおよぼすとみなせる。

一方、摘葉処理木では、地上高別の年輪内変化を示す曲線が重なるため、Fig.49には地上高0.4mと1.4mの部位の変化しか示していないが、これからもわかるように、フィブリル傾角は無処理木よりも全体的に大きい傾向がみられるものの、摘葉処理がフィブリル傾角におよぼす影響を認めることはできなかった。

## 第4節 総括

一般に、針葉樹の年輪幅は容積密度数や仮道管長と負の相関があり、年輪幅が変化することによって木部細胞のディメンジョンならびに細胞壁構造も変わることが予想され、枝打ちや除伐、間伐などの保育を行なう場合、年輪幅を変えないように実施することが望ましい。しかし、枝打ちの目的はできるだけ多くの無節材部を生産することであり、除伐、間伐は単木の生長を促進することにあるので、下枝の枯れ上がりを待って枝打ちすれば、まき込み年数を要し無節材部が少なく、劣勢木や被圧木のみ除伐、間伐したのでは上層木の生長にほとんど影響がなく、枝打ちや除伐、間伐の効果はどの程度あるかは疑わしい。また林業経営上、枝打ちや除伐、間伐の程度は材積生長量、材価および生産コストなどのバランスによって左右されるであろう。したがって、保育によって多少年輪幅が変化するのは容認せざるを得ないと思われる。

さて、枝打ちや除伐、間伐による樹冠量コントロールが年輪幅、木部細胞のディメンジョン、細胞壁構造におよぼす影響を年輪幅からみていくと、年輪幅は樹冠量に左右され、保育の程度にもよるが、枝打ちによって狭く除伐、間伐によって広くなることは改めて言うまでもない。樹幹枝下高よりも下方の部位の年輪幅は、個体が持つ全葉量よりも形成層の単位表面積当りの葉量に支配される (Fig.27) が、樹冠量や樹冠長によって光合成生産物の垂直配分のありかたに差異がある<sup>50)</sup>ため、樹冠量の増減が年輪幅におよぼす影響の程度は樹幹内の部位によって異なり、樹冠内よりも枝下で影響が大きいことが明らかである (Fig.40)。また、年輪幅は、新生細胞の大きさよりも形成層の木部側で起きる細胞分裂の回数によって決まると推定され (Fig.30)、細胞分裂に影響する因子が年輪幅を支配することになる。樹冠内の芽と葉の機能が細胞分裂におよぼす影響を明確に区別することは困難であるが、摘芽、摘葉試験の結果からは、芽で合成されるオーキシンがある程度以上の濃度であれば、細胞分裂の回数は樹冠内の芽よりもむしろ葉の量の影響を受けると推定される (Fig.44-1, Fig.45-1)。したがって、主として葉量が年輪幅、結局は材積生長を支配すると考えられ、枝打ちや除伐、間伐による年輪幅の変化は芽よりも葉の量の増減に起因していると思われる。

枝打ちや除伐、間伐が容積密度数におよぼす影響については、前述したような報告があり、一般には枝打ちは容積密度数を増加させ、除伐、間伐は減少させるとみなせる。この原因としては、樹冠量が増減することによって芽で合成されるオーキシンの量と葉で生産される光合成物質の量のバランスがくずれ、この結果晩材率が変化するためと考えられる。すなわち、Larson<sup>33)</sup>は、枝打ちに伴う生長の反応は一般に林分木へ向い晩材率が増加し、間伐に伴う生長の反応は一般に孤立木へ向い晩材率が減少するとしている。また、Zahnerら<sup>71)</sup>は、枝打ちと間伐がred pineとjack pine (*Pinus banksiana*) の晩材形成の開始時期におよぼす影響を観察し、間伐は新生細胞の小径化が始まる時期を遅らせると報告し、久保ら<sup>26)</sup>は、スギの樹冠率を調整し、低樹冠率木ほど晩材細胞への移行時期が早まり晩材率が高いとしている。この研究でも下刈以外の保育がなされていない林分では、樹冠量が少ない個体は比較的早期から、樹冠量が多い個体は比較的遅い時期に晩材形成を始めることが認められ (Fig.18)、樹冠量が多い個体ほど晩材率が低く、木部細胞の半径径が大きく、容積密度数が減少する傾向がみられる (Fig.19, Fig.29, Fig.34)。

ところで、緒論で述べたように、樹幹の上部と下部で晩材率に違いが生じるのは、樹幹の上部と下部のオーキシンの季節的な推移に差異があるためであれば、晩材率はオーキシン合成量、すなわち芽の機能に左右されることになる。また実際に、摘芽試験の結果から芽の機能が新生細胞の表面生長を制御することが明らかであるので、第2章の7,8年生リュウキュウマツ試験木や第3章実験Iの樹冠量が多い試験木において、比較的遅い時期まで大径細胞が形成され晩材率が低くなるのは、芽の機能が晩材率制御に果たす役割が大きいと考えられる。したがって、枝打ちによって容積密度数が増加するのは葉よりも芽の機能が低下することに起因し、除伐、間伐によって容積密度数が減少するのは葉より

も芽の機能が增加することに起因すると考えられる。しかしながら、年輪幅がある限界より狭い範囲では容積密度数が減少することが知られており<sup>61)</sup>、Fig.41のNo.35のように強度な枝打ちによって容積密度数が減少するのは、晩材率が小さく晩材細胞の壁厚が薄いため、芽よりも葉の機能の低下によるものとみさせる。

前にも述べたように、仮道管長は形成層始原細胞の長さ、偽横分裂の頻度、新生細胞の伸長の3つの相によって決まると考えられるが、摘芽試験では仮道管長に変化が認められず(Fig.46)、摘葉試験では仮道管長が長くなる傾向が認められる(Fig.47)ものの、二次壁が沈積する以前に木部細胞の長さが決まるので、葉量、すなわち光合成生産量が直接仮道管長に影響するとは考えにくい。したがって、芽や葉の量(樹冠量)は分裂後の新生細胞の伸長には影響しないと推定され、樹冠量が多い個体や除伐処理木で仮道管長が短い(Fig.36, Fig.42)のは、生長速度の影響と考えられる。つまり、葉量が多く肥大生長が盛んになるにつれ樹幹周囲長の増加が必要になり、偽横分裂の頻度が高くなるため、仮道管長が短くなるとみることができ、樹冠量の変化は偽横分裂の頻度を増減させ仮道管長に影響すると言える。

一方、フィブリル傾角は摘芽処理では減少するが摘葉処理では変化しないことから、芽の機能がフィブリル傾角に影響することが明らかである。したがって、樹冠量が多い個体や除伐処理木でフィブリル傾角が大きい(Fig.38, Fig.43)のは、形成層の単位表面積当りの芽の量が多いため、枝打ちや除伐、間伐がフィブリル傾角におよぼす影響は樹冠内の芽の量の増減に起因しているともみさせる。

以上のことから、枝打ちならびに除伐、間伐による樹冠量コントロールは年輪幅や年輪構造に互いに反対の影響をおよぼし、例えば枝打ちによって年輪幅が狭く、容積密度数や仮道管長が増加し、フィブリル傾角が小さくなることが理解できる。しかし、前にも述べたように、生長速度が速く年輪幅が広い林分での間伐や生長速度が遅く年輪幅が狭い林分での枝打ちが木部細胞の性質に与える影響は小さく、逆に、生長が良好な林分での枝打ちや生長が良好でない林分での間伐が木部細胞の性質に与える影響は大きいと考えられ、木部の組織構造が大きく変わるほどの影響を受けるかどうかは、保育時の単木の生長状態と枝打ちや間伐の程度によって決まると推定される。今後、保育の時期や程度と年輪構造との関係の研究が必要であろう。

## 第5章 結 論

この研究では、保育技術を確立するための理論的根拠を得ることを目的とし、枝打ちや除伐、間伐が木部の組織構造におよぼす影響を木部形成との関連で検討した。

木部形成はシュートの生長や樹冠量と密接な関係があると考えられるので、まず、この研究の実験材料であるリュウキュウマツの一般的な生長パターンを明らかにするため、補足的にスギ、ヒノキを加え、樹冠上部における伸長生長経過と胸高部位における木部形成経過を観察し、次の結果を得た。

(1) 芽が開き始めるのとほとんど同時に形成層は活性化し、シュートが盛んに伸長しているときには形成層活動は活発である。しかし、シュートの伸長生長が停止すると(リュウキュウマツでは冬芽形成が終りに近づく)と、形成層活性は低下する。

(2) シュートや針葉が急速に伸長しているときには早材が形成され、それらの伸長が大部分完了すると(ヒノキでは伸長が止まった後)晩材形成が始まる。

したがって、伸長生長の様式の違いによって木部形成経過に差異が認められるが、個々の樹種ではシュートの生長と木部形成経過は季節的に対応しているとみることができ。

次に、樹冠量と木部形成との関係を検討するため、下刈以外の保育がなされていないリュウキュウマツ林分を対象に、樹冠量の違いが胸高部位の木部形成経過におよぼす影響を調べた。

(1) 枝下高や形成層の単位表面積当りの葉量の指標 $Lw/DH$ と形成層活動期間の長さとの間に相関が

みられ、枝下高が低くLw/DHが大きい個体ではほぼ1年中形成層活動が行なわれるが、枝下高が高くLw/DHが小さい個体では形成層活性の開始時期が遅れるとともに停止時期が早くなる傾向が認められる。

(2) 枝下高が高くLw/DHが小さい個体では、枝下高が低くLw/DHが大きい個体よりも、早材細胞の半径径が小さいうえ、比較的早期から半径径の減少と接線壁厚の肥厚が始まり、晩材率が高くなる傾向がみられる。

また、別のリュウキュウマツ林分で枝打ちを行ない、樹冠量減少が木部形成経過におよぼす影響を胸高部位と樹幹上部（頂端から5番目の枝間）の2ヶ所で観察した。

(1) 強度の枝打ちを行なった個体の胸高部位では、木部細胞の形成開始時期が遅れ、一生長期をとおして形成される木部細胞数も少ない。特に早材細胞数の減少割合が大きく、晩材率は高くなる。

(2) 樹幹上部の木部形成経過にはほとんど枝打ちの影響が認められない。したがって、枝打ちが木部形成経過におよぼす影響は、樹冠から樹幹の基部へ向って樹冠からの隔たりが大きくなるにつれて、増大すると考えられる。

(3) 無処理の個体では、樹幹上部から下部へ向けて形成層の活性が停止していくが、枝打ちした個体では、樹幹上部よりも下部の方が活性停止の時期が早い。

以上のことから、シュートの生長や樹冠量と木部形成との関わり合いが明らかになり、枝打ちや除伐、間伐による樹冠量コントロールは木部肥大生長だけではなく、木部の性質まで変えるとみなされた。そこで、次に、上述の下刈以外の保育を受けていない林分で、樹冠量と胸高部位の最外年輪の構造との関係を調べ、次の結果を得た。

(1) Lw/DHが増大するにつれて、年輪幅や形成層細胞の分裂回数、新生細胞の半径径、および年輪の半径方向1細胞列当りの木口面壁面積は増加するが、壁率および容積密度数は減少する。

(2) 年輪幅は形成層の木部側で起きる細胞分裂の回数によってほとんど決まる。

(3) 接線壁厚の年輪内変化パターンはLw/DHの大きさによって差異があるが、早・晩材別の接線壁厚はLw/DHの大きさと関係なく各個体間で大きな違いは認められない。

(4) Lw/DHが大きい個体では早材仮道管長が短い、個体間で晩材仮道管長の差異がほとんどみられない。しかし、早・晩材別フィブリル傾角ともLw/DHが小さい個体では小さくなる傾向が認められる。

また、同林分の一部で枝打ち、除伐試験を実施し、主として実施前1年間と実施後2年間の年輪構造を調べ、次の結果を得た。

(1) 年輪幅は枝打ちによって減少し除伐によって増加するが、枝打ちや除伐が年輪幅におよぼす影響は樹冠内よりも枝下で大きい。

(2) 除伐は容積密度数を減少させ、枝打ちは増加させる。しかし、さらに強い枝打ちでは容積密度数は減少する傾向がみられる。この点については、今後の研究が必要である。

(3) 除伐によって仮道管長は減少し、フィブリル傾角は大きくなる。しかし、この研究では枝打ちが仮道管長、フィブリル傾角におよぼす影響をほとんど認めることができなかった。この原因としては、単木の直径生長が低下しつつある高密度の林分で実験を行なったためと考えられ、仮道管長やフィブリル傾角が大きく影響を受けるかどうかは、単木の生長状態と枝打ちや除伐の程度によって決まると推定される。

以上の結果から、保育の程度にもよるが、枝打ちや除伐、間伐は年輪幅、晩材率、容積密度数、仮道管長、フィブリル傾角に影響を与え、木部の性質を変えることが明らかである。最後に、樹冠量コントロールが年輪幅や年輪構造におよぼす影響を理解するため、摘芽、摘葉試験を行ない、芽と葉の機能の影響を枝討した。

(1) 芽で合成されるオーキシンがある程度以上の濃度であれば、細胞分裂の回数は樹冠内の芽よりも

むしろ葉の量の影響を受けると推定され、枝打ちや除伐、間伐による年輪幅の変化は芽よりも葉の量の増減に起因しているともみることができる。

(2) 枝打ちによって容積密度数が増加するのは、葉よりも芽の機能(光合成生産量よりもオーキシシン合成量)が減少し、除伐・間伐によって容積密度数が低下するのは、葉よりも芽の機能が增加するためと考えられる。しかし、強度な枝打ちによって容積密度数が低下するのは、芽よりも葉の機能の低下によると推定される。

(3) 芽と葉の機能は分裂後の新生細胞の伸長には影響しないとみなされ、樹冠量コントロールによる仮道管長の変化は偽横分裂の頻度の増減によって生じると考えられる。

(4) 芽の機能はフィブリル傾角に影響し、樹冠量コントロールがフィブリル傾角におよぼす影響は樹冠内の芽の量の増減に起因している。

## 謝 辞

この研究をまとめるにあたり、終始ご懇切なる指導を賜った九州大学松本勲名誉教授、宮島寛教授、堤壽一教授に対し、衷心より感謝の意を表します。また、研究遂行上の種々の面でお世話になった琉球大学仲宗根平男名誉教授、屋我嗣良教授、中須賀常雄助教授に深甚の謝意を表しますとともに、快よく試験地を提供していただいた琉球大学農学部附属演習林(林長山盛直教授)に深く感謝いたします。

## 文 献

1. 浅井達弘ほか 1979 アカエゾマツの枝打ちに関する研究(I) 枝階別の枝葉量とその推定方法, 日林北支講, 28:39~41
2. ————— 1980 アカエゾマツの枝打ちに関する研究(II) 枝打ち後2年間の生長, 日林北支講, 29:38~40
3. ————— 1980 カラマツの枝打ちに関する研究(II) 枝打ち後の生長と萌芽, 日林論, 91:245~246
4. Balatinecz, J.J. and Kennedy, R.W. 1969 Mechanism of earlywood-latewood differentiation in *Larix decidua*, TAPPI, 51(9):7-14
5. Bollmann, M.P. and Sweet, G.B. 1967 Bud morphogenesis of *Pinus radiata* in New Zealand 1. The initiation and extension of the leading shoot of clone at two sites, New Zealand Journal of Forestry Science, 6(3):376-392
6. Brown, C.L. 1970 Physiology of wood formation in conifers, Wood Science, 3(1):8-22
7. Cousins, W.J. 1972 Measurement of mean microfibril angles of wood tracheids, Wood Science and Technology, 6:58
8. Cown, D.J. 1973 Effects of severe thinning and pruning treatments on the intrinsic wood properties of young radiata pine, New Zealand Journal of Forestry Science, 3(3):379-389
9. ————— 1974 Wood density of radiata pine: its variation and manipulation, New Zealand Journal of Forestry Science, 19(1):84-92
10. ————— 1977 Partial defoliation and wood properties of 5-year-old *Pinus*

- radiata*, New Zealand Journal of Forestry Science, 7(2):192-198
11. Digby, J. and Wareing, P.F. 1966 The effect of applied growth hormones on cambial division and the differentiation of the cambial derivatives, Annals of Botany, n.s. 30:539-548
  12. Doley, D. and Leyton, L. 1968 Effects of growth regulating substances and water potential on the development of secondary xylem in *Fraxinus*, New Phytologist, 67:579-594
  13. Erickson, H.D. and Arima, T. 1974 Douglas-fir wood quality studies part II: Effects of age and stimulated growth on fibril angle and chemical constituents, Wood Science and Technology, 8:255-265
  14. 福地稔ほか 1981 トドマツの枝打ちに関する研究 (I) 枝打ち程度と2生育期間の生長, 日林北支講, 30:36~38
  15. Hanawa, J. 1966 Growth and development in the shoot apex of *Pinus densiflora* I. Growth periodicity and structure of the terminal vegetative shoot apex, Botanical Magazine. Tokyo, 79:736-746
  16. ————— 1967 Growth and development in the shoot apex of *Pinus densiflora* II. Ontogeny of the dwarf shoot and the lateral branch, Botanical Magazine. Tokyo, 80:248-256
  17. Hartig, T. 1853 Uber die Entwicklung des Jahrringes der Holzpflanzen, In: Physiology of wood formation in conifers, Brown, C.L., Wood Science, 3(1):8-22, 1970
  18. 今川一志, 石田茂雄 1970 樹木の木部形成に関する研究 I. カラマツ (*Larix leptolepis* Gordon) におけるその季節的経過, 北大農演報, 27(2):373~396
  19. —————, ————— 1972 樹木の木部形成に関する研究 II. ハリギリ (*Kalopanax pictus*) の春材道管の発達, 北大農演報, 29(1):54~76
  20. —————ほか 1976 カラマツ仮道管の木化経過に関する研究, 北大農演報, 33(1):127~138
  21. Imagawa, H. and Ishida, S. 1981 New marking method by electrical stimulation for studying xylem formation, Research Bulletins of the College Experiment Forests, Hokkaido University, 38(2):241-248
  22. 伊藤隆夫ほか 1980 ヒノキおよびスギの材質におよぼす植栽密度の影響, 木材研究・資料, 15:45~60
  23. 加納孟 1973 林木の材質, p 39~44, 東京, 日本林業技術協会
  24. Kozlowski, T.T. 1971 Growth and development of trees, Vol. II, Academic Press, New York and London
  25. 久保隆文, 蕪木自輔 1975 異なった温度, 土壤水分, 日射量で育生したスギ苗木の生長層内における仮道管径の変異, 木材誌, 21(10):572~576
  26. —————ほか 1979 樹冠量の異なったスギの年輪構造およびその形成 (第1報), 東農工大農演報, 15:81~87
  27. —————ほか 1982 樹冠量の異なったスギの年輪構造およびその形成 (第3報) 年輪形成と内生の生長促進性植物ホルモン濃度との関連性, 東農工大農演報, 18:73~77
  28. Kutschka, N.P. et al 1975 Certain seasonal changes in balsam fir cambium and its derivatives, Wood Science and Technology, 9:175-188
  29. Larson, P.R. 1960 A physiological consideration of the springwood-summerwood

- transition in red pine, *Forest Science*, 6(2):110-122
30. ————— 1962 The indirect effect of photoperiod on tracheid diameter in red pine, *American Journal of Botany*, 49:132-137
  31. ————— 1963 The indirect effect of drought in tracheid diameter in red pine, *Forest Science*, 9(1):52-62
  32. ————— 1967 Effect of temperature on the growth and wood formation of ten *Pinus resinosa* sources, *Silvae Genetica*, 16(2):58-65
  33. ————— 1969 Wood formation and the concept of wood quality, Yale University: School of Forestry, Bulletin No.74
  34. ————— and Gordon, J.C. 1969 Photosynthesis and wood yield, *Agricultural Science Review*, 7(1):7-14
  35. 諸見里秀幸 1970 リュウキュウマツの生長 沖繩農業, 9(2):28~32
  36. Murmanis, L. and Sachs, I.B. 1969 Seasonal development of secondary xylem in *Pinus strobus* L., *Wood Science and Technology*, 3:177-193
  37. 中野達夫 1979 アカマツ材形成に及ぼす枝打ちの影響, 29回木材学会発表要旨, p61
  38. 仲宗根平男 1975 沖繩産スギ材の材質(第3報) 1年輪内の晩材形成における季節変化, 琉大農学報, 22:703~708
  39. 中須賀常雄, 馬場繁幸 1981 リュウキュウマツの生長に関する研究(V) シュートの伸長生長パターン, 亜熱帯林, 3:66~83
  40. Odani, K. 1974 Seasonal change in endogenous indoleacetic acid level and cambial activity in *Pinus densiflora* Sieb. et Zucc., *Mokuzai Gakkaishi*, 20(10):507-511
  41. 小谷圭司 1975 木部形成の内的調節, 材料, 24(264):816~821
  42. 大畠誠一ほか 1977 マツ属の肥大生長の季節変化, 京大農演報, 49:20~29
  43. 大迫靖雄 1979 密植されたスギの材質, 29回木材学会発表要旨, p63
  44. 大塚誠 1971 オビスギの材質特性 木部形成の季節的経過について, 日林九支研論集, 25:249~251
  45. —————ほか 1980 枝打ちの材質に及ぼす影響(II), 日林九支研論集, 33:335~336
  46. —————ほか 1981 枝打ちの材質に及ぼす影響(III), 日林九支研論集, 34:287~288
  47. Saiki, H. and Kawage, M. 1980 Structure of starved wood in Akamatsu (*Pinus densiflora* Sieb. et Zucc.), *Mokuzai Gakkaishi*, 26(11):707-713
  48. 斉藤雄一, 紫草良悦 1963 カラマツの生長と生長物質に関する研究(第II報) カラマツの伸長生長, 肥大生長とその当年生枝, 1年生枝および葉の生長物質の季節変化, 日林講, 74:201~203
  49. —————ほか 1964 カラマツ樹体内の生長調整物質の季節的消長, 日林講, 75:241~243
  50. 斉藤秀樹ほか 1968 樹幹形についての考察 2, 3の幹形の表し方および幹における同化物質の垂直配分についての考え方, 京大農演報, 40:93~110
  51. Shimaji, K. and Nagatsuka, T. 1971 Pursuit of the time sequence of annual ring formation in Japanese fir (*Abies firma* Sieb. et Zucc.), *Mokuzai Gakkaishi*, 17(3):122-128
  52. 島地謙ほか 1976 木材の組織, p 216~223, 東京, 森北出版
  53. ————— 1979 樹木の形成層活動, 木材研究・資料, 13:35~46
  54. 塩原豊ほか 1980 樹冠量が異なったスギの年輪構造及びその形成(第2報) 葉及び樹幹における内生生長促進性植物ホルモンの季節的变化, 東農工大農演報, 17:19~23

55. 塩倉高義, 渡辺治人 1971 未成熟材に関する研究(第4報) エゾマツとトドマツの樹幹半径方向における平均仮道管長の変動に及ぼす初期の生長抑制の影響, 東農大農学集報, 16(2):99~104
56. ———, ——— 1973 未成熟材に関する研究(第5報) スギ樹幹の半径方向における平均仮道管長の変動に及ぼす初期の生長促進の影響, 東農大農学集報, 18(2):139~144
57. Skene, D.S. 1969 The period of time taken by cambial derivatives to grow and differentiate into tracheids in *Pinus radiata*, Annals of Botany, 33:253-262
58. ——— 1972 The kinetics of tracheid development in *Tsuga canadensis* Carr. and its relation to tree vigour, Annals of Botany, 36:179-187
59. 鈴木誠ほか 1980 ヒノキ枝打ちがその後の生長及び材質に及ぼす影響, 日林論, 91:243~244
60. 竹内郁雄, 蜂屋欣二 1977 枝打ちが生長におよぼす影響(1) スギ模型林分での枝打ち試験, 日林誌, 59(9):313~320
61. Trendelenburk, R. 1939 Das Holz als Rohstoff, p273-286, München/Berlin, J.F. Lehmanns Verlag
62. 辻本克己 1963 リュウキュウマツの重量生長に関する研究, 鹿大農学報, 13:1~88
63. 渡辺治人 1978 木材理学総論, p20~23, 東京, 農林出版
64. Whimore, F.W. and Zahner, R. 1966 Development of the xylem ring in stems of young pine trees, Forest Science, 12:198-210
65. Wodzicki, T. 1964 Photoperiodic control of natural growth substances and wood formation in larch, In: Physiology of wood formation in conifers, Brown, C.L., Wood Science, 3(1):8-22
66. ——— 1965 Annual ring of wood formation and seasonal change of natural growth inhibitors in larch, In: Physiology of wood formation in conifers, Brown, C.L., Wood Science, 3(1):8-22
67. Wolter, K.E. 1968 A new method for marking xylem growth, Forest Science, 14(1):102-103
68. 山盛直, 大山保表 1975 リュウキュウマツの造林法研究Ⅲ 異なる地形におけるリュウキュウマツ幼令林の生長, 琉大農学報, 22:761~769
69. ——— 1979 リュウキュウマツ林の水分特性と乾燥害回避に関する研究, 琉大農学報, 26:573~716
70. Zahner, R. 1962 Terminal growth and wood formation by juvenile loblolly pine under the two soil moisture regimes, Forest Science, 8(4):345-352
71. ——— and Oliver, W.W. 1962 The influence of thinning and pruning on the date of summerwood initiation in red and jack pine, Forest Science, 8(1):51-63