

# 光制限環境下におけるトドマツの樹幹形成機構に関する研究

安田, 悠子

<https://hdl.handle.net/2324/1959167>

---

出版情報 : Kyushu University, 2018, 博士 (農学), 課程博士  
バージョン :  
権利関係 :

光制限環境下におけるトドマツの  
樹幹形成機構に関する研究

安田 悠子

2018

## 目次

第1章 緒言	… 1
1.1. はじめに	… 1
1.2. これまでの研究と問題点	… 1
1.3. 本論文の目的	… 6
第2章 トドマツにおける長期間の被陰により生じる伸長成長の停止と形成層の部分的な死	… 8
2.1. 背景	… 8
2.2. 材料と方法	… 10
2.2.1. 試験地と供試木	… 11
2.2.2. 供試木の生育環境	… 12
2.2.3. 供試木の樹形	… 15
2.2.4. 肥大成長と伸長成長の解剖学的解析	… 18
2.3. 結果	… 20
2.3.1. 被陰下における各個体の相対光強度ならびに水分通導度	… 20
2.3.2. 被陰下における樹形とバイオマス	… 20
2.3.3. 被陰下における伸長成長	… 22
2.3.4. 被陰下における肥大成長	… 27
2.3.5. 被陰下における伸長成長と肥大成長との関係性	… 30
2.4. 考察	… 30
2.4.1. 被陰下における樹木個体の相対光強度と水分通導度	… 30

2.4.2. 被陰による1年以上にわたる伸長成長の停止	… 35
2.4.3. 被陰による年輪欠損の発生および形成層の垂直分布のばらつき	… 36
2.4.4. 被陰による伸長成長および肥大成長抑制の独立的発生	… 37
2.4.5. 小括	… 38
第3章. トドマツにおける短期間の強度の被陰による幹シュート頂の頂芽の頂端分裂組織の枯死	… 39
3.1. 背景	… 39
3.2. 材料と方法	… 41
3.2.1. 試験地と供試木	… 41
3.2.2. 被陰処理	… 41
3.2.3. 伸長成長および肥大成長量の測定	… 42
3.2.4. 伸長成長および肥大成長の解剖学的解析	… 42
3.2.5. 統計解析	… 45
3.3. 結果	… 45
3.3.1. 被陰処理下における伸長成長量と肥大成長量	… 45
3.3.2. 被陰処理下における幹頂枝の頂芽と側芽の組織構造の変化	… 45
3.3.3. 被陰処理下における形成層帯と近傍の二次木部および二次師部の構造の変化	… 51
3.3.4. 被陰処理下における頂端分裂組織と形成層の反応	… 51
3.4. 考察	… 54

3. 4. 1. 被陰による伸長成長と肥大成長の抑制	… 54
3. 4. 2. 被陰による頂芽の枯死	… 54
3. 4. 3. 被陰による形成層の細胞分裂の休眠の加速	… 55
3. 4. 4. 被陰下における伸長成長のバックアップとしての側芽の役割	… 56
3. 4. 5. 小括	… 56
第 4 章 総合考察	… 58
4. 1. 節間欠損の生理生態学的意義	… 58
4. 2. 年輪欠損の樹軸方向での不均一な発生の生理学的意義	… 59
4. 3. 被陰による分裂組織の死が長期的な樹形形成に与える影響の生理学的解 積	… 61
4. 4. 被陰により個体が死に至る生理学的過程	… 67
4. 5. 被陰以外の環境ストレスと木部形成との関係性における包括的解明の必 要性	… 68
4. 6. 本研究の知見を基にした森林管理への展望	… 69
謝辞	… 71
引用文献	… 72

## 第1章 緒言

### 1.1. はじめに

植物の成長にとって光は不可欠の資源であり，光量の減少は植物の成長を抑制する (Bormann 1965; Chazdon 1988). 樹木は伸長成長に加えて二次肥大成長(以降, 肥大成長と記す)を行うため，被陰による光の制限(以降, 被陰と記す)下では樹幹の伸長成長のみならず肥大成長の抑制も引き起こすことが知られている (Beaudet and Messier 1998; Duchesneau et al. 2001; Schoonmaker et al. 2010; Dong et al. 2015). 被陰は樹木個体の成長抑制に加えて，天然林内の種内および種間競争(Franklin 2002)や人工林における木材生産効率(Albaugh et al. 2014)にも大きな影響を及ぼすことが知られている．被陰に対する樹木の成長応答について細胞，組織レベルでの生理学的応答を明らかにすることは，人工林および天然林で生じる樹木の個体間競争や木材の生産効率を評価する上で重要であると考えられる．しかし，これまで被陰下における樹木の生理応答と樹冠の可塑性に解剖学的特徴との関係性の詳細は明らかにされていない．

### 1.2. これまでの研究と問題点

樹木はシュートの先端にある頂端分裂組織と根の先端にある根端分裂組織により樹軸方向への成長を行うだけでなく，形成層により放射方向にも成長する特徴をもつ植物である(Kozlowski and Pallardy 1997). 亜寒帯から暖温帯に生育する樹木ではこの形成層細胞の分裂活動に1年ごとの季節性が認められる(Kramer and Kozlowski 1979; 福島ら 2011). これらの地域に生息する樹木の幹の頂端分裂組織は樹軸方向にシュートを毎年

形成し，形成層は放射方向に年輪を毎年形成すると考えられている(Kramer and Kozlowski 1979; 福島ら 2011). 樹木における伸長成長量および肥大成長量は樹冠内の総葉面積(O' Connell and Kelty 1994)と光量(Duchesneau et al. 2001; Coonen and Sillett 2015)に強く依存する. 他の樹木の樹冠下のような光量が制限される環境において，個葉の光合成速度は低下し(Naidu and Delucia 1998; Evans and Poorter 2001; Wieser et al. 2003; Niinemets 2010), 伸長成長量と肥大成長量は低下する(Naidu and Delucia 1998; Dlugos et al. 2015). 伸長成長が抑制された針葉樹は低い樹高(Bormann 1965; Sellin 1993; Takaoka 1993; Lorimer et al. 1999; Schoonmaker et al. 2010)や短い節間長(King 1997)を有することが知られており，広葉樹でも健全木に対して樹高が低くなることが報告されている(Beaudet and Messier 1998; Nicolini et al. 2001). 肥大成長が抑制された針葉樹の樹幹では小さい樹幹直径(Duchesneau et al. 2001; Petritan et al. 2009), 幅の狭い年輪(Duchesneau et al. 2001; Claveau et al. 2002; Rigling et al. 2002), 放射方向の内腔径の小さい仮道管(Kupper et al. 2006; Schoonmaker et al. 2010; Gebauer et al. 2012)を有するようになる. 同様に肥大成長が抑制された広葉樹の樹幹では小さい樹幹直径(Wright et al. 2000; Nicolini et al. 2001), 幅の狭い年輪(Lorimer et al. 1999; Wright et al. 2000), 内腔径の小さい道管要素(Yoshimura 2011)を有するようになる.

極度に低い光強度下では，樹木は幹全体に渡って連続した年輪を形成せず(Turberville and Hough 1939; Bormann 1965; Kramer and Kozlowski 1979; Lorimer et al. 1999; Waring and O' Hara 2006), 1年以上にわたる肥大成長の停止，いわゆる年輪欠損(もしくは欠損輪と呼ばれる) (absent rings もしくは missing rings)を生ずることがある(Fritts 1976;

Schweingruber et al. 2006; StGeorge et al. 2013). この年輪欠損の発生は針葉樹と広葉樹い  
ずれにおいても報告されている(Takaoka 1993; Lorimer et al. 1999). 年輪欠損の発生数は  
火災などによる森林生態系の攪乱(Takaoka 1993), あるいは水や栄養不足, 虫害などの  
個体の成長抑制の履歴(Cherubini et al. 2002; Rigling et al. 2002)を示すものとして認識  
されており, 光にまつわるものとしては, 林冠を構成する上層木の攪乱の履歴や樹木個  
体における強い被陰下での放射方向への木部細胞形成抑制の履歴であるとも考えられ  
ている(Takaoka 1993; Lorimer et al. 1999). しかし, 年輪欠損を生じるような被陰下に生  
育する樹木の形成層および木部組織構造の変化過程の詳細は未だ明らかではない. 加  
えて従来の研究では, 年輪欠損が生じた個体における欠損輪数の地上高別の変動につい  
て組織レベルでの解析は行われていない.

このように既往の多くの研究で発生が確認されている年輪欠損とは対照的に, 被陰  
下において 1 年以上にわたる伸長成長の停止が起きるか否かについてはいまだに明ら  
かにされていない. その理由として, 亜寒帯から暖温帯に生育する多くの樹種では, 樹  
幹のシュートが 1 つの生育期間中に複数回の伸長を伴って形成されるため, 1 年間の成  
長量を連続的に計測しない限り, 成長停止の有無を把握することは不可能であり, 数年  
にわたって正確に年次の頂芽の成長を特定することはさらに現実的ではない(Dlugos  
et al. 2015)ことが挙げられる. このような芽の形成型ならびにシュートの伸長型は広葉  
樹(Heuret et al. 2003)と針葉樹(Sabatier and Barthelemy 1999)の多くの樹種で認められる.  
一方で, オオシラビソ(*Abies mariesii* Mast.) やウツクシモミ(*Abies amabilis* Dougl. ex J.  
Forbes)といったモミ(*Abies*) 属の種(Kohyama 1980; Tucker et al. 1987; King 1997) , スト



ローブマツ(*Pinus strobus* L.) (Bormann 1965; O' Connell and Kelty 1994), ドイツトウヒ(*Picea abies* Karst.) (Niklasson 2002)などの針葉樹では幹シュート頂端部では頂芽に対して垂直方向, 地面に対して平行方向を向く頂生側芽が形成される. 頂生側芽から新生した頂生側枝は各成長期の初めに頂芽の周囲に集まって形成され 1 つの明瞭な節を形成することが知られている. これらの樹種では成長期の最初期に形成された節は樹皮上において明確に輪生する頂生側枝または頂生側枝痕を有し, 他の成長期間の途中で形成された側枝ないし節と区別することができる(Bormann 1965; Kohyama 1980; O' Connell and Kelty 1994; King 1997). 当年に形成された頂生側枝を有する節と前年に形成された頂生側枝を有する節の間に存在する樹幹は「節間」と呼ばれ, 1年に1つ形成されるため, これまでの研究でも節間の数が樹齢推定に用いられてきた(Bormann 1965; Sellin 1993; O' Connell and Kelty 1994; King 1997; Eklund et al. 1998; Niklasson 2002; Schulte 2012). 既往の多くの研究では, 明瞭な節を有する樹種の樹幹の節間数とその個体の実際の樹齢と等しいと仮定し, 樹幹の節間の数と樹幹基部の年輪数とを比較することで欠損輪の数を算定している(Bormann 1965; Niklasson 2002). しかし, Kohyama (1980) は被陰下のオオシラビソにおいて節間形成が大きく抑制される可能性を示唆している. また, ほかのモミ属, マツ属, トウヒ属の種においても被陰による節間形成の抑制の可能性について示唆されてきた(Tucker et al. 1987; O' Connell and Kelty 1994; Häslér et al. 2008). しかし, 年輪欠損とは異なり, 被陰下における伸長成長の抑制が1年以上の長期間起こるか否かを検証した事例はこれまでに報告されていない. 仮に年輪欠損のように被陰下で毎年の樹幹頂端部の伸長成長が1年以上にわたり停止することがあれば, その現象は年

輪欠損と同様に樹木における長期的な伸長成長の抑制機構を理解する上での重要な知見となるだろう。

上述した通り、既往の多くの研究から個体レベルでの被陰による伸長成長および肥大成長の抑制が起こることが明らかになっている(Bormann 1965; Givnish 1988; Klinka et al. 1992; O'Connell and Kelty 1994; Parent et al. 2002)。多くの針葉樹では被陰環境で伸長成長と肥大成長の抑制が長期に渡り継続すると、開放環境で一般的な円錐型樹冠ではなく樹冠の総葉面積の減少、樹冠長(または樹冠深さ)の減衰と側枝の伸長にほる扁平な傘型樹冠が形成される (Horn 1971; Tucker et al. 1987; Kohyama 1980; O'Connell and Kelty 1994)。この樹冠形は被陰下においては円錐型樹冠に比べて光の補足効率が上がるとされており(Niinemets 2010)、とくにモミ属やトウヒ属のような遷移後期種において見られる (O'Connell and Kelty 1994)。

被陰下における肥大成長の組織、細胞レベルでの生理学的な変化についてもまたいくつかの研究がなされている。被陰された樹木の樹幹においては被陰処理後の年輪幅が処理前と比較して狭くなり(Wright et al. 2000; Rathgeber et al. 2011)、放射方向の形成層細胞数が減少することが報告されている(Rathgeber et al. 2011)。しかし、被陰下で生育した個体における樹幹の頂端分裂組織を含む頂端シュートの組織レベルでの生理学的解析は行われておらず、その必要性が言及されている(Klinka et al. 1992)。被陰下における樹木のシュート展開戦略を生理学的基盤に基づき理解するためには、頂端分裂組織の被陰下での組織生理学的な応答について明らかすることが重要である。さらに、これまで伸長成長と肥大成長の同時性が想定されてきたが (Kienholz 1934; Bormann 1965;

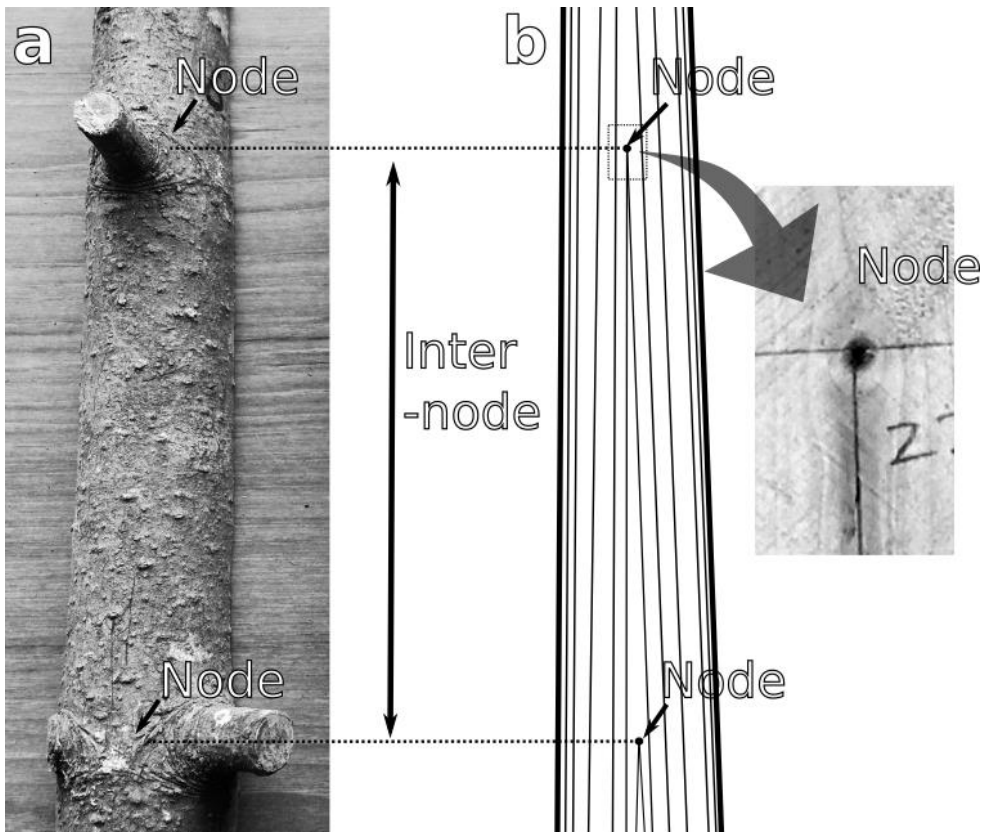
Schulte 2012), その厳密な検証はこれまでなされていない.

### 1.3. 本論文の目的

上記の検討を踏まえて第2章では, 毎年明瞭な節間を形成する樹種の1つであるモミ属のトドマツ(*Abies sachalinensis* Mast.)樹幹を用いて, 被陰下における樹幹基部から樹幹上部までの樹幹内の欠損輪発生の垂直分布を組織レベルで解剖学的に解析するとともに, 伸長成長の1年以上にわたる成長の停止の有無を形態学および解剖学的分析により評価することを目的とした.

第3章では被陰下におけるトドマツ苗木の頂端シュートの頂端分裂組織と樹幹基部の形成層の経時的変化と両分裂組織の対応関係を細胞レベルで明らかにすることを目的とした.

第4章では, 第2および3章の結果を踏まえて, 総合的に考察を行い, 本論文の結論を述べた.



**Fig. 1** The diagram of terminally lateral nodes. (a) Terminally lateral nodes and internode on the stem surface. (b) Terminally lateral node on the longitudinal section.

## 第 2 章 トドマツにおける長期間の被陰により生じる伸長成長の欠損と形成層の部分的な死

### 2. 1. 背景

極度に低い光強度下では、樹木は樹幹全体に渡って連続した年輪を形成せず (Turberville and Hough 1939; Bormann 1965; Kramer and Kozlowski 1979; Lorimer et al. 1999), 欠損輪[an “absent ring” or a “missing ring”]を生ずることがある (Fritts 1976; Schweingruber et al. 2006; StGeorge et al. 2013). この欠損輪の発生は針葉樹と広葉樹いずれにおいても発生し (Takaoka 1993, Lorimer et al 1999), 開放環境よりも被陰環境, とくに強度の被陰環境で成長する樹木においてより頻繁に発生することが示唆されている (Bormann 1965; Lorimer ら, 1999; Waring and O'Hara 2006). 欠損輪の数は林冠を構成する上層木の攪乱の履歴や樹木個体における強い被陰下での肥大成長における細胞形成抑制の履歴の指標になると考えられている (Takaoka 1993, Lorimer et al 1999). しかし、欠損輪を生じるような環境に生育する樹木における形成層および木部組織構造の変化過程の詳細は研究されていない. さらに、年輪欠損が生じた個体における欠損輪数が地上高別に変化するか否か、また変動があった場合の形成層始原細胞の生理学的変化については組織レベルで評価されてこなかった.

一方で、存在自体については多くの既往の報告のある欠損輪とは対照的に、低い光強度下において 1 年以上にわたる伸長成長の停止が起きるか否かについてはいまだに明らかにされていない. 多くの樹種では、樹幹のシュートが 1 つの生育期間中、1 年のう

ちにいくつかの節を伴って形成されるため、数年にわたって正確に年次的な頂芽の成長を特定することは非常に困難とされている(Dlugos ら, 2015)ことが一つの要因であろう。このような芽の形成型ならびにシュートの伸長型は木本植物、すなわち広葉樹(Heuret et al. 2003)や針葉樹(Sabatier and Barthelemy 1999)において広く認められる。一方でモミ属(*Abies*)やマツ属(*Pinus*), トウヒ属(*Picea*)などの針葉樹では成長期の最初期に形成された節は樹幹上において明確に輪生する頂生側枝または頂生側枝痕を有し、他の成長期間の途中で形成された節と区別することができる。当年に形成された頂生側枝を有する節と前年に形成された頂生側枝を有する節の間に存在する樹幹は「節間」と呼ばれ、1年に1つだけ形成されるため、このことを利用して既往の研究では節間の数が樹齢推定に用いられてきた(Bormann 1965; Sellin 1993; O'Connell and Kelty 1994; King 1997; Eklund et al. 1998; Niklasson 2002; Schulte 2012)。これらの研究では、明瞭な節を有する樹種の樹幹の節間数とその個体の実際の樹齢と等しい仮定し、樹幹の節間の数と樹幹基部の年輪数とを比較することで欠損輪の数を算定している(Bormann 1965; Niklasson 2002)。しかし、Kohyama (1980) は被陰下のオオシラビソ(*Abies mariesii* Mast.)において節間形成が大きく抑制されることを示唆している。ヨーロッパ地域東部の林業の現場でも間伐の遅れた林分において、強い被陰下にさらされた個体で樹幹シュート形成の抑制が起こることが経験的に知られている。節間形成の抑制、樹幹の総葉面積の減少、樹冠長の減衰が起こることで、モミ属、マツ属、トウヒ属において扁平な傘型樹冠を形成することが報告されている(Tucker et al. 1987; O'Connell and Kelty 1994; Häslér et al. 2008)。仮に強い被陰下で毎年の樹幹頂端部の伸長成長が欠損輪のように1年以上

停止することが起きていれば、その現象は樹木における長期的な伸長成長の抑制を把握する上での重要な指標となるだろう。しかし、年輪欠損とは異なり、被陰下における長期間の伸長成長抑制現象を厳密に解析した研究例はこれまでに報告されていない。

また、樹木個体内では樹幹から枝先までの水分通導度や水ポテンシャルの勾配によって個体全体への水輸送が行われる(Tyree and Ewers 1991; Becker et al. 1999; Kupper et al. 2006; Tyree and Zimmermann 2007; Schoonmaker et al. 2010)。ゆえに、受光量の低下による樹幹の肥大成長すなわち放射方向への二次木部形成の抑制は、樹木個体の通水機能の抑制を引き起こす可能性が考えられ、この仮定に基づいた検証研究が数多くなされている。例えば Sellin (1993)は開放環境と被圧環境で生育したオウシュウトウヒ (*Picea abies* Karst.) を用いて、被陰個体の樹幹の通水抵抗  $R$  が開放環境で生育した個体に比べて 300 倍大きくなることを報告している。また、小倉(2012)は染料注入法を用いて、針葉樹 13 種の樹幹における水分通道様式を組織学的に検証した。その結果、同林分内で光量の異なるトドマツにおいて、被陰下における成長が抑制された個体において染料の分布する年輪数が少ないことを明らかにした。

本章では、明瞭な節を有する樹種のもみ属の種であるトドマツを用いて、被陰下における樹幹基部から樹幹上部までの樹幹内の欠損輪発生の垂直分布、伸長成長の 1 年以上にわたる成長の停止の有無を形態学および解剖学的分析を用いて評価することを目的とした。

## 2.2. 材料と方法

### 2.2.1. 試験地と供試木

本実験において、41年生の8本のトドマツを供試木として用いた。また九州大学農学部附属演習林宮崎演習林造林実行簿(1973-1986)より植栽時から試料採取時までの供試木の樹齢と試験地の作業履歴について確認した。1974年に2年生のトドマツ苗木を九州大学農学部附属宮崎演習林内の標高1107mのモミ(*Abies firma* Siebold et Zucc.)とツガ(*Tsuga sieboldii* Carrière)の2樹種が優占する針広混交林(32°24' N, 131°10' E)の林床に上層木を除去せずに植栽した。トドマツの苗木はすべて同年に様々な光条件を有する二次林の下に樹下植栽されたため、伸長成長および肥大成長の欠損年数の正確な計測を行うことが可能である。

なお本試験地はトドマツの本来の分布域から外れている。自生地外の環境がトドマツの成長に与える影響の有無を検討するため、北海道に自生するトドマツ個体の既往の研究データ(Suzuki et al. 1987; Hiura et al. 1996)と本研究で用いた個体のサイズデータを比較したところ、本実験で採取した供試木の中で最も明るい地点(相対光量33.4%)に生育していた個体の樹高は41年生で8.01mあり、この値は北海道の天然林において生育した同樹種の同齢に相当する個体群の樹高の下限值よりも高かった。従って本試験地の環境条件はトドマツの生育に大きな負の影響を与えなかったと仮定し実験を行った。

植栽から2013年の供試木の採取時まで上層木ならびに供試木の間伐処理は行われなかった。林床の下刈りはおもにスズタケ(*Sasa borealis* (Hack.) Makino et Shibata)を対象として、1977年を除く1974年から1986年の間に各年1回、計12回実施された。上層木の樹冠分布が不均一であったため植栽木は39年間様々な光環境下で生育した。試験



地から 2.3km 離れた地点にある宮崎演習林気象観測ステーション(32°22'N, 131°08'E, 600m above sea level(a. s. l.))のデータによると, 2004 年から 2014 年までの年平均気温は 10.8 °C, 年平均雨量は 3208 mm であった.

### 2.2.2. 供試木の生育環境

採取時点での各供試木における被陰の程度を評価するために樹冠頂端部で受ける相対光強度を測定した. 相対光強度(L)は開放環境の光量に対する試験地の任意の計測地点における光量(光合成光量子束密度[PPFD,  $\mu\text{mol s}^{-1} \text{m}^{-2}$ ])の比とした(Duchesneau et al. 2001; 種生物学会, 2003). 曇天下に光合成光量子束密度センサー (Li-190SA, Li-COR, NE) とデータロガー (Li-1400, Li-COR, NE) の 1 セットを試験地から 500 m 離れた開放地に設置し, 1 分間隔で光合成光量子束密度を測定し開放環境下における光量とした. 同時に各供試木の頂芽の 0.1 m 上部地点における光合成光量子束密度を 1 分間隔で測定し, 開放環境に対する頂芽上部の光量の比を算出した.

採取時点での各個体の通水機能についても評価した. 採取時点での各供試木における水ストレスの評価をするために樹冠の葉の水ポテンシャルを測定した. 水ポテンシャル( $\Psi$ ) は採取日の日の出前に測定した. 各供試木の樹冠表層にある 3 枚の葉を剃刀で採取し, プレッシャーチャンバー(Model C, Soilmoisture Equipment, CA)を用いて,  $\Psi$  を測定した.

各個体の樹幹部における水の移動量ならびに分布域について評価するために通水部位と通水速度を測定した. 採取する円板の正確な方位を把握するためにコンパスによっ

て方位を特定し，北側の樹幹の樹皮に木材チョークを用いて記を付けた．地上高 100cm 部位を樹幹切断基部とし，地上高 90cm 部位にプラスチック製の防水漏斗を巻き付け，地上高約 110cm 部位以上の樹幹が蒸留水に浸漬するまで，蒸留水を漏斗内に注入した．その後，樹幹の南側から樹幹中心部以上まで水面下で鋸を用いて切れ込みを入れた．漏斗内の蒸留水をメンブレンフィルター(0.22 $\mu\text{m}$  GV, MILLIPORE 社, MA)でろ過した 1.0% 酸性フクシン水溶液と置換し，1 時間染料を樹幹に注入させ，通水部位を染色した．染料注入 1 時間後に直ちに伐採し，染料注入部から 10cm 上部より約 1cm 厚の円板を採取し，さらにその位置から 10cm 間隔で円板を順次採取した．各円盤の横断面を肉眼で観察し，染料が確認できた最上部の円板の高さを記録し，樹液流上昇速度( $\text{cm h}^{-1}$ )とした．採取した円板は直ちに液体窒素中で凍結させ，液体窒素に入れたまま実験室に持ち帰り，凍結乾燥機 EYELA FDU-2200(東京理科器械株式会社, Japan)を用いて凍結乾燥を行った．凍結乾燥の具体的な手順として，試料をステージ上にはすぐに設置せず，最初に電源をつけた後，乾燥機の温度表示が氷点下になるまで待った(本実験時は 1 時間程度)．これは減圧の作業を同時に始めると，水が蒸発することになり，本来は昇華した気体の水がステージ下の排気口を通して外部に排出されるが，排気口の中に液体の水が入り機器の故障の原因となる為である．さらに，今回の場合には染料を樹幹内に含んだ状態の試料を乾燥させるため，試料を常温下に置けば染料がにじみ出る危険性があり，回避するために行った．ゆえに，ステージ上が氷点下になってから，円板試料を設置し，減圧作業に移行した．凍結乾燥中の機内は処理終了まで約-85.6 $^{\circ}\text{C}$ ，8.2Pa を維持した．凍結乾燥完了後，染色部位が明瞭に撮影できるよう円板表面をカッターで平滑にし，フラットへ

ッドスキャナー(EPSON, GT-X820, Japan)によりスキャン画像(解像度 350dpi)を取得して染料が分布している年輪数を測定した。

次に側枝シュートの比透水係数を計測した。計測を行う前に透水係数測定時の木部において蒸留水の通水による菌の繁殖を防ぐため、測定に用いる蒸留水の殺菌処理を行った。調整した 0.1%希塩酸水溶液(以下、処理蒸留水)をマルチエアーポンプ(LMP-100, WELCH, Japan)を用いて完全に脱気させ、メンブレンフィルター(0.22 $\mu$ m, GSWP, MILLIPORE 社)で濾過した。処理蒸留水の調整の際、pH 試験紙を用いて pH1.4-2.2 の範囲に収まっていることを確認した。立木染料注入試験を行った供試木から 1 個体につきそれぞれ 1 本の枝(長さ 1m)を採取した。採取した枝を水面下で剪定鋏により切断し、断面の直径 10mm、長さ 10cm の試料を得た。水面下で試料の両端から約 1.5cm の樹皮を剥離し、樹皮を剥離した試料両端を計測装置の処理蒸留水で満たされているゴム管に気泡が入らないよう留意してつないだ。接続部から処理蒸留水が漏れないようにスナックパークリップで固定した試料を用いて、その横断面における時間あたりの処理蒸留水の通水量を測定した(CPA2245, Sartorius mechatronics, Boutersem)。その後、4.97-5.58kPa の圧力で計測試料に処理蒸留水を注入し(以下、フラッシング)、試料内の気泡を除去した。フラッシング後、試料の木部を通過する水の時間あたりの流量を再測定し、採取直後の比透水係数とフラッシング後の比透水係数  $K$  ( $\text{kg s}^{-1} \text{m}^{-2} \text{MPa}^{-1}$ )を以下の式を用いて求めた。

$$\text{比透水係数 } K = q/\Delta P \cdot A_s$$

ここで、 $q$  は時間あたりの流量( $\text{kg s}^{-1}$ )、 $\Delta P$  は圧力勾配( $\text{MPa}^{-1}$ )、 $A_s$  は木部面積( $\text{m}^2$ )であ

る.

さらに、比透水係数の損失率(%)を以下の式を用いて求めた.

$$\text{損失率} = (K_A - K_B) / K_A \cdot 100$$

ここで、 $K_A$ は採取直後の比透水係数、 $K_B$ はフラッシング後の比透水係数である.

### 2.2.3. 供試木の樹形

樹冠長は生存している樹冠の垂直方向の長さを表すものであり、樹高と樹冠の中で葉のついた最も低い位置にある枝の高さとの差分である。樹冠長は被陰期間に伴って減少するため (Bormann 1965; Kohyama 1980; O'Connell and Kelty 1994; King 1997; Sprugel 2002), 本実験では樹冠長を長期的な被陰の指標として用いた。2013年の8月20日に異なる樹冠長を有する個体を8本採取した(表1)。胸高部位ならびに地際の樹幹周囲長をスチールメジャーで測定し、胸高直径(DBH)ならびに地際直径(DGH)を算出した。樹高と葉のついた側枝の地上からの高さは測尺とスチールメジャーを使って測定した。さらに、樹冠の中で最も長い側枝の先端から樹幹を通過して反対側の側枝の先端までの長さを樹冠直径(長径)とし、長径に対して90度回転した位置にある樹冠直径(短径)をメジャーで測定した。測定した樹冠直径の値から、楕円近似により樹冠投影面積を算出した。各個体から全側枝を採取し、1次枝の乾燥重量、2次枝以降の側枝(以降、2次枝と総称する)の乾燥重量、全ての側枝についている葉の面積と乾燥重量を測定した。個体の全ての側枝を剪定し、側枝の基部に番号を記載してビニール袋に入れた。個体採取から1週間以内に葉面積測定に用いる葉を確保するため、全ての側枝から葉を40から50枚採

取した。採取した葉の乾燥を避けるため、ジッパー付きのビニール製の保存袋に入れ冷凍庫で保存した。保存袋には個体番号、樹幹基部から数えた生枝の番号を記載した。葉面積を計測するために、保存袋に入った葉の中から任意で最大 30 枚取り出しフラットヘッドスキャナー(EPSON, GT-X820, Japan)上に並べ、解像度 200dpi, グレースケール(白黒印刷), 用紙サイズA4, 保存様式TIFFまたはJPEGでスキャンを実行した。なお、各葉は重なったり横になったりしないように設置し、平坦にならない場合はハサミで分割した。スキャンが終わった葉は、「サンプル番号-枝番号」を書いた紙袋に入れ、紙袋ごと乾燥機にかけた。乾燥条件は部位ごとに予備試験を行い、重量が一定になる温度と時間を設定条件として採用した。乾燥条件は乾燥送風機で 60°C, 72 時間とし、乾燥後に乾燥重量を測定した。最初に紙袋ごと葉の乾重量を量り、次いで紙袋の重量を測定して、葉の乾燥重量を算出した。葉面積測定に用いなかった葉および側枝は、ビニールに入れてそのまま自然乾燥させた。腐敗しないよう、定期的にビニール袋内の換気をした。換気時に、枝から葉が落ちるか否か確認し容易に落ちたサンプルでは針葉を枝から取り除き紙袋に入れ、葉面積計測用の葉サンプルと同様の方法で乾燥重量を測定した。側枝は 1 次枝と 2 次枝に切り分けて、それぞれ乾燥重量を測定した。枝および樹幹の乾燥条件は、送風乾燥機にて 80°Cで 72 時間とし、乾燥後に乾燥重量を測定した。測定した葉の面積および乾燥重量から比葉面積(SCLA,  $\text{cm}^2 \text{g}^{-1}$ ), 各供試木の樹冠投影面積に対する葉面積および葉乾燥重量の割合を葉面積指数(LAI,  $\text{cm}^2 \text{cm}^{-2}$ )および葉重指数(LMI,  $\text{g cm}^{-2}$ )として算出した。得られたこれらのデータの関係性についてはスピアマンの順位相関(Spearman's rank correlation)により統計解析した。

**Table 1** Crown depth (m), diameter at breast height (DBH, cm), diameter at ground height (DGH, cm), tree height (H, m), and live crown ratio (LCR) for each sample tree. Mean (standard deviation) values shows in the lowest line.

ID	Crown depth	DBH	DGH	H	LCR
No.	m	cm	cm	m	%
1	0.77	4.2	5.1	2.79	27.4
2	0.82	3.5	5.7	2.16	38.8
3	0.85	4.9	6.1	3.87	22.1
4	1.26	6.6	7.3	4.07	29.2
5	2.36	7.5	8.8	6.12	38.2
6	2.93	6.6	8.1	4.79	60.9
7	2.96	7.9	8.9	5.96	49.5
8	4.56	8.4	9.4	8.01	55.9
Mean (SD= $\sigma$ )	2.06 (1.37)	6.2 (1.8)	7.4 (1.6)	4.72 (1.92)	40.2 (14.0)

#### 2.2.4. 肥大成長と伸長成長の解剖学的解析

年輪幅と形成層細胞の形状変化を光学顕微鏡(ECLIPSE E600, Nikon, 日本)と実体顕微鏡(SMZ 800, Nikon, 日本)により解析した。各供試木において、地際 0.05 m から樹幹頂端部まで 0.5 m 間隔で 2 枚の円板(厚さ 1cm)を採取した。8 本の供試木から総計 154 枚の円板を採取した。採取した円板のうち 77 枚の円板に対して、年輪数の測定および年輪幅解析を行った。頂端部のサンプルは節や側枝を避けるため、樹幹の頂端シュートの先端より 7 から 51 cm 下の部位で円板を採取した。各高さから採取した円板の横断面をベルトサンダー(粒度: 60, 120, 240; Makita, Japan)を用いて順次研磨した。年輪数は髄から樹皮に向かって 4 方向で計測し、4 方向のうちの最大の年輪数を各円盤の年輪数とした。年輪欠損の数は樹幹基部の年輪数と供試木の樹齢の差分によって評価した。さらに樹幹基部の円板では年輪数の測定時と同様の手順に従って 4 方向で年輪幅も測定し、各供試木の平均年輪幅を算出した。残りの 77 枚の円板は形成層の観察に用いた。これらの円板を 1 cm 幅で髄を通過して南北方向に割断して試料片を切り出し、50% エタノール水溶液で固定した(Koske and Gemma 1989)。各試料片の両端から形成層および隣接する師部と木部を含む 10×10×10 mm の試料をそれぞれ 1 個ずつ剃刀で切り出し包埋処理を行った。試料の PEG による包埋は Barbosa et al. (2010)ならびに Ferreira et al. (2014)に準拠した。各試料を濃度 10%から 100%までの各 PEG1500 水溶液(50 ~ 60°C)に最大 1 日ずつ入れて順次置換した。100%PEG 溶液まで置換し終えたら、直方体の枠を作成し、溶液内に浸漬している試料片を先に枠の中に静置し、100%PEG 溶液を枠内に流し込み、包埋ブロックを作成した。PEG1500 は水溶性のため、高温多湿となる場所での保管は試

料を劣化させる可能性があったため、低温少湿の室内に保存し、さらにシリカゲルなどの乾燥材を保管ケース内に同包した。形成層などの柔らかい細胞を含んだ薄切片を作成する場合、細胞の形状変化を防ぐための追加処理として、発泡スチロールをブチルアセテート（酢酸ブチル）に飽和状態まで溶解させた溶液（スチレンブチルアセテート、つまり接着剤）を試料ブロック表面に塗布した。包埋後、滑走式マイクローム(REM-7000, Yamato, Japan)を用いて厚さ 30  $\mu\text{m}$  の横断面切片を放射組織に対して 45 ~ 75°の角度で切削した。切り出した切片は、蒸留水で洗浄したのち、0.05% クマシーブリリアントブルー(CBB)水溶液を用いて染色した(Stockfors and Linder 1998)。CBB 水溶液は師部および木部の細胞、形成層内のタンパク質および柔細胞内の細胞核を染める染色液である。染色完了後、エタノールシリーズ(10 ~ 100%水溶液)で脱水後、ブチルアセテートで樹脂や接着剤を溶解し、ビオライトで封入した。なお切片作成時に用いた接着剤の量が多いとブチルアセテート処理時に完全に除去できない場合があるため、最小限の量になるよう留意した。プレパラート完成後、光学顕微鏡 (Eclipse E600, Nikon, Japan)で切片を観察した。

2枚の円板を採取した部位を除く樹幹は節間の解析に用いた。成長期間中に枯れ落ちた側枝の跡は長期的な肥大成長に伴い二次木部内に埋没してしまうため、植栽初期に形成された節は樹幹表面からでは判別できない。一方で、髓に接している節の痕跡が樹幹中心部には認められる。そこで樹幹を髓に沿って手鋸または丸鋸で垂直に切断し、年輪解析時に円板の横断面処理と同様に切断した樹幹の縦断面に研磨処理を行った。頂生側枝を有する節の存在をルーペもしくは実体顕微鏡を用いて髓に沿って確認した(図 1b)。



頂生側枝を有する節の数と節間(1つの節と隣り合う1つの節の間)の長さを、樹幹の基部から樹幹のシュート頂までスチールメジャーを用いて測定し、各供試木の節間長の平均値を算出した。節間欠損は供試木の節間数と植栽年から求めた供試木の樹齢の差分と定義した。

### 2.3. 結果

#### 2.3.1. 被陰下における各個体の相対光強度ならびに水分通導度

表2に個体ごとの相対光強度 $L$ 、葉の水ポテンシャル $\Psi$ 、側枝の透水係数 $K$ 、樹幹の染料上昇速度およびそれらの平均値をまとめた。 $L$ は樹冠長に伴って増加した( $r = 0.786, p = 0.029$ )。  $L$ は供試木#8において最も高く、#3において最も低かった。水ポテンシャル $\Psi$ と樹冠長の間には明瞭な相関関係は認められなかった( $r = -0.095, p = 0.840$ )。  $\Psi$ は供試木#6において最も高く、#8において最も低かった。透水係数 $K$ と樹冠長の間には明瞭な関係は認められなかった( $r = -0.143, p = 0.752$ )。  $K$ は供試木#2において最も高く、#5において最も低かった。統計的に有意ではなかったものの、染料上速度は樹冠長に伴って増加した( $r = 0.643, p = 0.096$ )。染料上昇速度は供試木#5において最も高く、#1において最も低かった。染料の樹幹内の分布数を表3にまとめた。供試木#8を除いた7個体において、樹幹の高さの上昇に伴い、染料が分布する年輪数が減少した。

#### 2.3.2. 被陰下における樹形とバイオマス

表1に供試木の寸法データ、表4に樹幹、1次枝、2次枝、非同化部全体、葉の各バ

**Table 2** Relative light amount over the top of the crown (symbol: L, unit: %), the predawn xylem pressure potential ( $\Psi$ , -MPa), relative hydraulic conductivity (K,  $\text{kg s}^{-1}\text{m}^{-2}\text{MPa}^{-1}$ ) and dye flow rate at the stem ( $\text{cm h}^{-1}$ ) for each sample tree. Mean (standard deviation) values shows in the lowest line.

ID	L	$\Psi$	K	Dye flow rate
No.	%	-MPa	$\text{kg s}^{-1}\text{m}^{-2}\text{MPa}^{-1}$	$\text{cm h}^{-1}$
1	4.14	0.19	0.235	12.5
2	3.83	0.25	0.760	29.4
3	2.98	0.12	0.204	15.2
4	7.86	0.15	0.179	19.9
5	9.63	0.23	0.100	41.1
6	6.89	0.07	0.250	18.0
7	8.81	0.08	0.113	35.1
8	34.00	0.37	0.739	40.0
Mean (SD= $\sigma$ )	9.77 (10.09)	0.18 (0.10)	0.322 (0.269)	26.4 (11.4)

イオマス樹冠形, 表 5 に葉重量と葉面積に関するデータ, 表 6 に主軸伸長量を示す. 樹冠長はDBH ( $r = 0.952, p = 0.0011$ ), DGH ( $r = 0.976, p = 0.0004$ ), 樹高 ( $r = 0.924, p = 0.0072$ ) とともに増加した. 樹冠投影面積および樹冠体積は樹冠長とともに増加した(樹冠投影面積 :  $r = 0.755, p = 0.030$  ; 樹冠体積 :  $r = 0.833, p = 0.0154$ ). また, 非同化部(樹幹+枝)の総乾燥重量と同化部(葉)の総乾燥重量は樹冠長とともに増加した(非同化部 :  $r = 0.952, p = 0.0011$  ; 同化部 :  $r = 0.881, p = 0.0072$ ). 当年の主軸伸長量(TSE\_0)は供試木#8 が 13.3 cm と最も大きく, #4 が 0.6 cm と最も小さかった. 供試木#2 は頂芽が枯れていたため, 主軸伸長量を 0.0 cm とした. 葉面積指数(総葉面積/ 樹冠投影面積)は供試木#4 が  $4.23 \text{ cm}^2 \text{ cm}^{-2}$  と最も高く, #3 が  $0.41 \text{ cm}^2 \text{ cm}^{-2}$  と最も低かった. 葉重量比(葉の総乾燥重量/樹冠投影面積)も同様に供試木#4 が  $0.042 \text{ g cm}^{-2}$  と最も高く, #3 が  $0.005 \text{ g cm}^{-2}$  と最も低かった. 葉面積比(総葉面積/ 葉の総乾燥重量)は供試木#5 が  $126.43 \text{ cm}^2 \text{ g}^{-1}$  と最も高く, 供試木#1 が  $88.90 \text{ cm}^2 \text{ g}^{-1}$  と最も低かった.

### 2.3.3. 被陰下における伸長成長

供試木#1, #2, #3, #4, #6, #7 の 6 個体(8 個体中)において, 節間数と実際の樹齡(41)が異なった(表 7). 供試木 #2 は樹齡と節間数の差が 6 年分と 6 個体中の最大値を示した. 供試木#1, 3, 6, 7 の樹齡と節間数の差は 3 年分であった. 供試木#4 の樹齡と節間数の差は 2 年分と 6 個体中の最小値を示した. 一方で供試木#5 と#8 の 2 個体(8 個体中)は 41 個の節間を有していた. 供試木#8 の節間長の平均値は 19.5cm と供試木中の最大値を示し, 供試木#2 は 6.2cm と供試木中の最小値を示した(表 7). 供試木#4 の地上高 2.0

**Table 3** Maximum number of tree rings corresponded with dye distribution of each stem height at 110cm, 120cm, 130cm, and 140cm from the ground height. Asterisk represent the occurrence of dye distribution at tree ring away from the bark. Mean (standard deviation) values shows in the lowest line.

ID No.	Maximum number of stained tree rings			
	110cm	120cm	130cm	140cm
1	10	2*	0	0
2	9	8	6	0
3	8	0	0	0
4	15	1*	0	0
5	14	10	9*	4*
6	11	8*	0	0
7	10	7	5*	0
8	17	12*	8*	12*
Mean (SD= $\sigma$ )	11.8 (3.2)	6.0 (4.4)	3.5 (3.9)	2.0 (4.3)

**Table 4** Net dry weight of stems (Stem\_dw\_net, g), net dry weight of 1<sup>st</sup> branches

(1st\_branch\_dw\_net, g), net dry weight of 2<sup>nd</sup> and subsequent branches (2nd\_branch\_dw\_net,

g), net dry weight of total carbon parts (C-total\_dw\_net, g), net dry weight of total leaves

(L-total\_dw\_net, g) of each sample tree. Mean (standard deviation) values shows in the lowest

line.

ID	Stem_dw_net	1st_branch_dw_net	2nd_branch_dw_net	C-total_dw_net	L-total_dw_net
No.	g	g	g	g	g
1	1282.3	166.8	69.0	1518.1	212.4
2	1042.8	293.2	105.5	1441.5	235.0
3	2004.9	130.2	56.6	2191.7	130.7
4	3774.8	447.5	164.2	4386.5	369.8
5	6642.5	796.2	289.0	7727.7	700.5
6	3905.1	811.4	400.3	5116.8	697.0
7	6592.5	1323.9	570.7	8487.1	1250.5
8	8513.6	1311.2	401.7	10226.5	1217.6
Mean	4219.8	660.1	257.1	5137.0	601.7
(SD= $\sigma$ )	(2773.9)	(479.6)	(188.2)	(3377.0)	(444.1)

**Table 5** Canopy projected area ( $m^2$ ), total leaf area ( $cm^2$ ), leaf area index ( $cm^2 cm^{-2}$ , LAI), leaf mass index ( $g cm^{-2}$ , LMI), specific crown leaf area ( $cm^2 g^{-1}$ , SCLA), crown volume ( $m^3$ , CV).

Mean (standard deviation) values shows in the lowest line.

ID	canopy					
	projected area	Total leaf area	LAI	LMI	SCLA	CV
No.	$m^2$	$cm^2$	$cm^2 cm^{-2}$	$g cm^{-2}$	$cm^2 g^{-1}$	$m^3$
1	1.99	18881.8	0.95	0.011	88.90	0.50
2	4.15	21481.5	0.52	0.006	91.41	1.12
3	2.83	11731.2	0.41	0.005	89.76	0.79
4	0.88	37202.2	4.23	0.042	100.60	0.36
5	4.55	88561.3	1.95	0.015	126.43	3.52
6	7.03	76360.6	1.09	0.010	109.56	6.68
7	7.03	142378.6	2.02	0.018	113.86	6.82
8	6.81	131778.8	1.93	0.018	108.23	10.06
Mean (SD= $\sigma$ )	4.41 (2.40)	66047.0 (51759.5)	1.64 (1.23)	0.015 (0.012)	103.59 (13.36)	3.73 (3.70)

**Table 6** Top stem elongation in the current year (cm, TSE\_0), in the one previous year (cm, TSE\_1), in the two previous year (cm, TSE\_2) defined by characteristic of shoot elongation of monopodial species (cf. Kohyama 1980). Mean (standard deviation) values shows in the lowest line.

ID	TSE_0	TSE_1	TSE_2
No.	cm	Cm	Cm
1	1.1	1.2	1.7
2	0.0	1.4	1.9
3	2.8	1.4	1.5
4	0.6	1.0	4.0
5	5.5	6.6	9.0
6	5.6	5.5	8.7
7	3.5	7.3	10.9
8	13.3	15.5	20.2
Mean (SD= $\sigma$ )	4.1 (4.3)	5.0 (5.0)	7.2 (6.4)

および 2.5 m 地点において採取した 2 つの円板(図 2a, 破線)は 1 つの節(図 2, 矢印)を挟んだ上部と下部から採取した円板で, いずれも 23 と同じ年輪数を示した. 樹幹基部から樹幹シュート頂までの節間長は各供試木でばらついた(図 2b).

#### 2.3.4.被陰下における肥大成長

一方で供試木#4 において節間欠損の数は樹幹基部の年輪欠損の数よりも 1 年分多かった(表 7). 供試木#5 および#8 の 2 個体には節間欠損と年輪欠損は認められなかった(表 7).

供試木#1, 2, 3, 4, 7 の 5 個体の樹幹基部では年輪欠損が認められた. 年輪欠損の数は供試木#2 で 5 年分, 供試木#4 は 3 年分, 供試木#3 は 2 年分, 供試木#1 および#7 は 1 年分であった(表 7). 樹幹基部の年輪数と樹齢は供試木#5, 6, 8 の 3 個体において一致していた. 供試木#5 および#8 の 2 個体には節間欠損と年輪欠損は認められなかった(表 7).

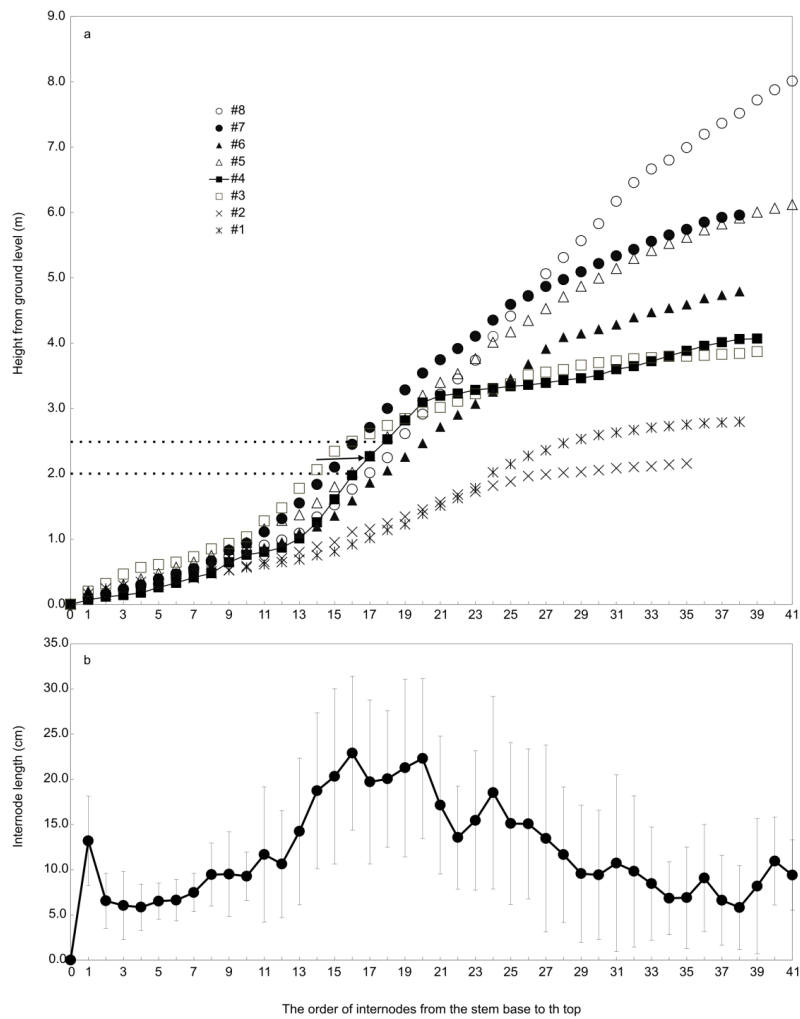
樹幹部の髓から樹皮までの年輪幅は, 節間長と同様に各供試木でばらついた(図 3). 供試木#8 の平均年輪幅は供試木中最大の 0.99 mm, 供試木#1 の平均年輪幅は供試木中最小の 0.54 mm であった(表 7).

樹冠頂端部と樹幹基部における形成層帯における細胞分裂活動は個体間で異なった. 供試木#5 と#8 では形成層帯において形成層細胞の楕円形の細胞と明瞭な細胞核を有する放射柔細胞が樹冠頂端部(図 4a)と樹幹基部(図 4b)それぞれの 2 試料で認められた. 供試木#2, #3, #4, #6, #7 では樹冠頂端部において形成層帯近傍の二次木部および二次



**Table 7** Number of absent ring at the stem base and absent internode for each sample tree. The average and standard deviation of the ring width for each sample tree. The average and standard deviation of the internode length for each sample tree.

ID	Mean ring width ( $\pm$ SD)	Number of absent ring	Mean internode length ( $\pm$ SD)	Number of absent internode
No.	Mm		cm	
1	0.54 (0.29)	1	7.4 (5.1)	3
2	0.64 (0.32)	5	6.2 (3.5)	6
3	0.65 (0.39)	2	9.9 (7.8)	3
4	0.82 (0.45)	3	10.4 (9.7)	2
5	0.85 (0.32)	0	14.9 (7.1)	0
6	0.88 (0.41)	0	12.6 (7.3)	3
7	0.95 (0.42)	1	15.7 (8.0)	3
8	0.99 (0.42)	0	19.5 (9.5)	0
Mean (SD= $\sigma$ )	0.80 (0.41)	1.5 (1.8)	12.2 (8.7)	2.5 (1.9)



**Fig. 2** Internode length variation from the stem base to the top. (a) Number of the internodes and the internode lengths for each sample tree. Dashed line indicates the height positions with the same number of the annual ring of the tree #4 (Fig. 3). Arrow indicates the position with one node between two positions which had the same number of annual ring in the tree #4. (b) Average internode length in all of the samples. Error bars represent the standard deviation of each average value.

師部の放射柔細胞は明瞭な核を有していた(図 4c)が、供試木#3 と#6 の樹幹基部の 2 試料と供試木#2, #4, および#7 の樹幹基部の 1 試料では形成層帯近傍の二次木部および二次師部放射柔細胞は崩壊し、細胞壁が褐変していた(図 4d). 供試木#1 では樹幹頂端部(図 4e)および樹幹の基部(図 4f)の全試料に褐変した細胞壁をもつ壊れた形成層細胞と不明瞭な原形質をもつ放射柔細胞が確認された.

### 2.3.5. 被陰下における伸長成長と肥大成長との関係性

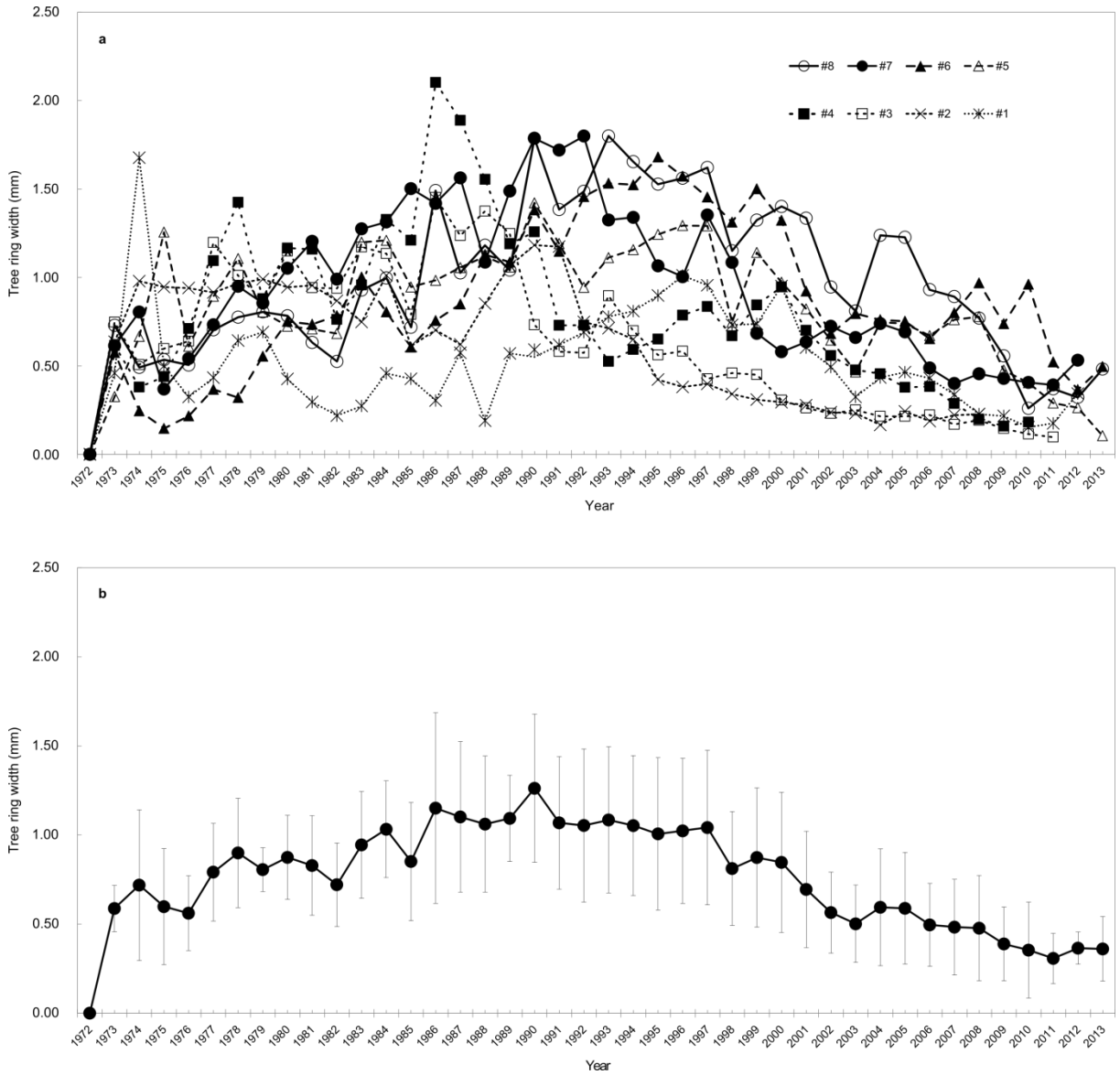
供試木#1, #2, #3, #6, #7 の 5 個体は 樹幹基部の年輪欠損の数よりも節間欠損の数が少なかった(表 7). 節間欠損の数と年輪欠損の数の差は供試木#6 において 3 年分, 供試木#1 および#7 において 2 年分, 供試木#2 と#3 において 1 年分であった. 一方で供試木#4 において節間欠損の数は樹幹基部の年輪欠損の数よりも 1 年分多かった(表 7). 供試木#5 および#8 の 2 個体には節間欠損と年輪欠損は認められなかった (表 7).

供試木#4 を除いた 7 個体では樹幹の採取位置の高さの上昇に伴って年輪数は減少した. 供試木#4 は 200cm および 250cm の高さにある樹幹部から採取した円板で同じ 23 個の年輪数を有していたが(図 5b, 破線, それらの円板の間にある樹幹部の縦断面から 1 つの節(図 5a, 矢印)が認められた. この現象は供試木#4 にのみに認められた.

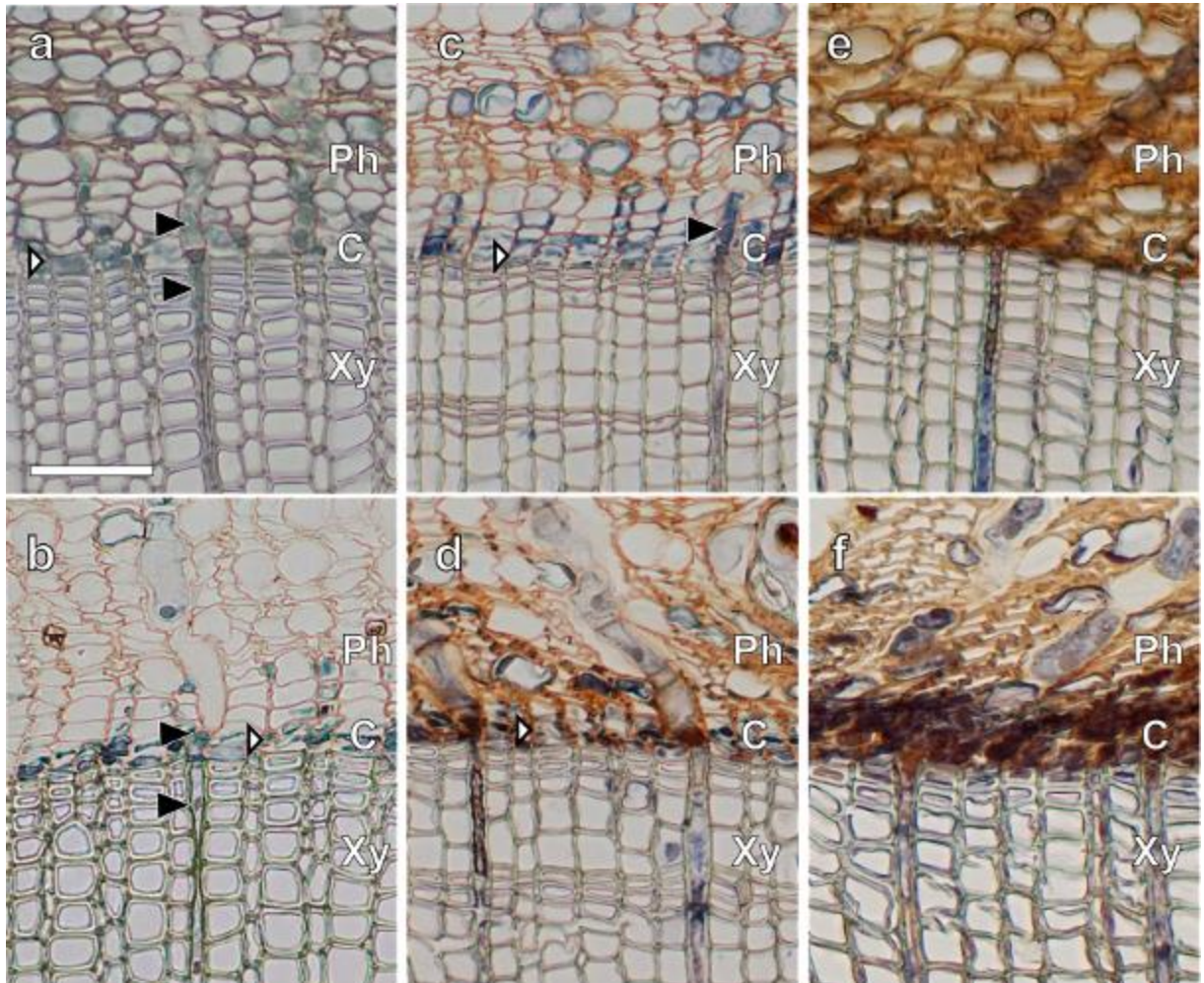
## 2.4. 考察

### 2.4.1. 被陰下における樹木個体の相対光強度と葉の水分通導度

相対光強度  $L$  は樹冠長とともに増加した. 樹冠長は樹冠の葉量と比例関係にあり



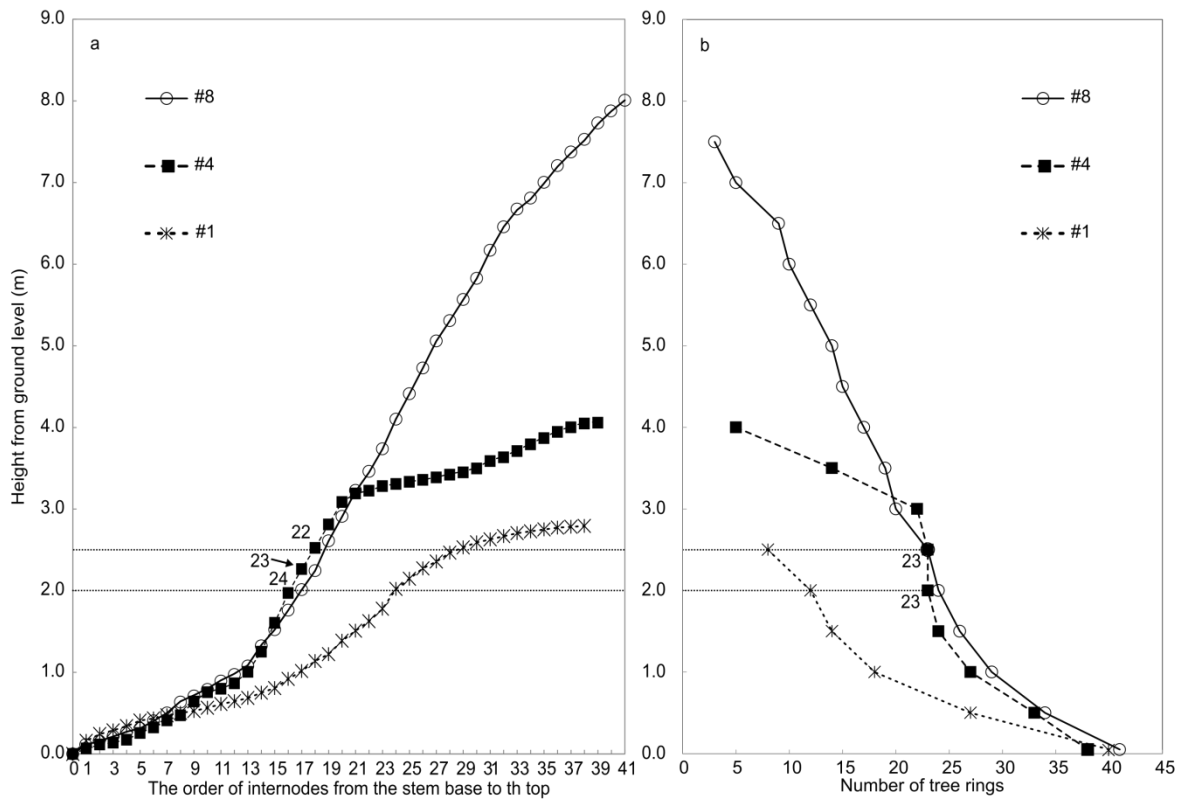
**Fig. 3** Ring width variation at the stem base. (a) Ring width for each sample tree. (b) Average tree ring widths of all of the sample trees. Error bars represent the standard deviation of each average value.



**Fig. 4** Cells in the cambium, including adjacent xylem and phloem. Figures show cells at (a) the stem top and (b) the base in trees #5, (c) the stem top and (d) the base in trees #3, and (e) the stem top and (f) the base in trees #1. Symbols have the following meanings: Ph: phloem cells layer, C: cambium layer, Xy: xylem cell layer, black arrow: ray parenchyma cells with distinct nuclei, and white arrow: elliptical cells in cambial zone. Scale bar is 50  $\mu\text{m}$ .

(Maguire and Bennett 1996; Takahashi and Obata 2014), 被陰期間が長いほど減少する(Bormann 1965; Kohyama, 1980; O'Connell and Kelty 1994; King 1997). L は採取時における瞬間的な相対光強度であるにもかかわらず, 供試木個体の被陰の履歴を部分的に表していることが示唆された. L に対して, 葉の水ポテンシャル  $\Psi$  は樹冠長とは対応していなかった. 強度の水ストレスは樹木の伸長成長量や肥大成長量を減少させることが知られている (Sellin 1993; Mencuccini 2002; Eilmann et al. 2011)が, 本研究で採取した供試木の日の出前の  $\Psi$  の値は-0.08 から-0.37 MPa の範囲であった(表 2). この値は既往の報告において木部形成を抑制するとされる値(Abe and Nakai 1999; Abe et al. 2003; Rossi et al. 2009; Schoonmaker et al. 2010)よりも大きく, 恒常的に水ストレスにより木部形成が阻害されていなかったと考えられる.

統計的に有意ではなかったものの, 樹幹の染料上昇速度は樹冠長に伴って増加した(表 2). 樹幹の染料上昇速度は実際の生きている樹木が樹液を根から樹冠へと上昇させる速度の推定値であり, 今回の実験の結果は被陰下において成長が抑制されると, 樹幹の樹液上昇速度が低下することを示唆している. この結果は既往の報告の傾向と合致している. また, 供試木#2 は比透水係数が最も高かった. 同個体は樹幹の染料上昇速度や葉の水ポテンシャル  $\Psi$  も比較的高い値を示していた. これは樹幹内の晩材率(年輪内の晩材の割合)もしくは樹幹横断面積に対する辺材面積の割合が影響していると考えられる. 小倉(2012)はトドマツにおける年輪内の主な通水部位は早材であることを明らか



**Fig. 5** Partial growth at upper stem on the tree #4. (a) Number of the internodes and the internode lengths for each sample tree # 8, #4, and #1. Arrow indicates the position with one node between two positions which had same number of the annual ring at stem base on the tree #4. (b) Number of the annual rings at each height from the ground level in the sample trees #8, #4, and #1. Dashed line indicates the height positions with the same number of annual rings at different height of 2.0 m and 2.5 m on the tree #4.

にしており、年輪内の早材の割合が多くなれば(すなわち、晩材率が低くなれば)、木部の水分通導度は高くなると考えられる。

#### 2.4.2. 被陰による1年以上にわたる伸長成長の停止

実際の樹齢よりも少ない節間数を有する6つの供試木が存在したことから1年以上にわたる伸長成長の停止が起こることが明らかとなった(表 7)。これまでの報告では節間数の測定は年輪数を数えるよりも正確に樹齢を推定することができることとされてきた(Bormann 1965; Niklasson 2002)。それは、1年以上にわたる伸長成長の停止は起こらないと考えられてきたことを意味するが、本章の実験を通して明瞭な節を有する樹種であるトドマツにおいて1年以上にわたる伸長成長の停止すなわち“節間欠損[absent internodes]”の存在を組織レベルで初めて明らかにした。モミ属の種はしばしば被陰下において、成長抑制の結果として短い樹冠長と短い節間長を有することが明らかになってきた(Kohyama 1980; O’Connell and Kelty 1994; King 1997)。本実験においても樹冠長は樹高の低さに伴って減少したことが確認された。節間欠損は強度の被陰によって樹冠長と節間長の減少による伸長成長の長期的な成長抑制の極致として起こると考えられる。Kohyama (1980)および Duchesneau et al (2001)は被陰されたモミ属の個体において傘型樹冠を獲得していく過程で側芽の伸長が優勢になることを明らかにした。樹幹シュートの伸長成長の停止はモミ属の種が被陰下においてより効率的に光を獲得するための形態学的適応の結果であるといえるだろう。



#### 2.4.3. 被陰による年輪欠損の発生および形成層の垂直分布のばらつき

年輪欠損もまた 5 本の供試木の樹幹基部において認められた(表 7). 年輪欠損に関する既往の研究は樹齢の異なる個体で構成された天然林や林齢の異なる林分間で行われていたため(Bormann 1965; Takaoka 1993; Lorimer et al. 1999; Lorimer et al. 2001), 採取した供試木の樹齢を厳密に明らかにすることは困難であった. 人工林において数十年にわたる被陰と欠損輪の関係を定量的に検証した研究はこれまでになかった. 本実験の苗木は植栽された時点で 2 年生であったこと, 39 年間被陰下で生育されたことが確認できたことから, 制御された条件下の同齢林内において光環境が異なることにより年輪欠損の数が異なることを初めて明らかにした.

樹幹基部から樹幹頂端部までの欠損輪発生の垂直分布について光学顕微鏡による観察によって評価した. 供試木#4 は地上高 2.0 および 2.5 m において同じ年輪数を有しており(図 5b, 破線), この 2 地点の間に 1 つの節を有していた(図 5a, 矢印). もし肥大成長がこの節の上部と下部で同時的に起こるならば, 2.0 m 地点の円板の年輪数は 2.5 m 地点の年輪数よりも 1 年分多く作られているはずであった. 供試木#4 の地上高 2.5m 地点で肥大成長が継続して起こっている間に, 地上高 2.0m 地点の肥大成長は停止していたことが推察される. Waring and O'Hara (2006) および Kerhoulas and Kane (2012)は樹幹基部の年輪欠損の数は樹幹上部よりも多くなる傾向があることを示唆していた. 本研究においては樹幹上部の年輪欠損の数を測定および解析するには至っていないものの, 既往の研究と同様に樹幹の上部においても基部においても年輪欠損が発生していることを確認した.

供試木#1において、樹幹上部の形成層および放射柔細胞(図 4f)は樹幹基部のものと同様に死んでいた(図 4e)。この個体は最も小さい樹冠長と基部直径を有していた(表 1)。さらに、平均年輪幅は最も狭く(表 7)、各年輪幅は3番目の年輪を除いて継続して1.00mm以下の値を示していた(図 3b)。Takaoka(1993)は形成層の細胞分裂活動の1年以上にわたる停止は木部形成量の継続的な減少ののちに起こると示唆している。樹幹基部の形成層帯の細胞の枯死は、葉が着いたままにもにもかかわらず、木部形成の継続的な抑制によって樹幹上部にまで至ったのかもしれない。一方で、肥大成長を停止させていた形成層は樹冠で受ける光環境が改善したのち復活し、活動を再開する可能性もある。トドマツと同じモミ属の種においてギャップ形成後、急激な伸長成長および肥大成長が起こったことがウツクシモミを用いた研究で報告されている(Tucker et al. 1987)。このことから、形成層細胞が復活に至るプロセスには光環境の改善が必須であると考えられる。

#### 2.4.4. 被陰による節間欠損および年輪欠損の独立的発生

本実験において、節間欠損の数と樹幹基部における年輪欠損の数は8個体中6個体において一致しなかった(表 7)。一般的に、伸長成長と肥大成長は同調して起こると考えられてきたが(Kienholz 1934, Bormann 1965, Schulte 2012)、本実験において供試木#1, #2, #3, #6 および#7 で樹幹基部の年輪欠損の数が節間欠損の数よりも少なかった(表 7)。これらの供試木は伸長成長が停止するとき樹幹の木部および師部柔細胞内に貯蔵した同化産物を用いて肥大成長を継続しているのかもしれない(Oribe et al. 2003)。根部においても同様の報告がある(Naidu and Delucia 1997)。対して、供試木#4において樹幹基部にお

ける年輪欠損の数は節間欠損の数よりも多かった(表 7). この供試木では樹冠の葉からの供給が制限されたことで樹幹基部での肥大成長が止まってしまったのかもしれない. 生細胞を有する辺材は一般的に樹幹の基部に向かうほど辺材幅が狭くなる(Thomas 2000). 樹幹上部の生きている細胞において光合成産物が消費されることによって樹幹基部における肥大成長の抑制がより顕著になるのかもしれない. Niklasson (2002)はドイツウヒの被陰木において年輪数が節間の数よりも少なくなる傾向があることを示した. これらの既往研究の結果は伸長成長および肥大成長の欠損は被陰下において同調的に起こらず, 独立的に起こることを支持するものと考えられる.

#### 2.4.5. 小括

被陰環境下で生育した明瞭な節を有する型の樹種のトドマツにおいて肥大成長のみならず伸長成長が停止することを明らかにした. この1年以上にわたる伸長成長の停止を本実験において”節間欠損”と定義した. 節間欠損および年輪欠損の数は同一林分内の同齢個体において1から6まで数がばらついた. 成長が抑制された個体においては節間欠損の数と樹幹基部の年輪欠損の数が一致しなかった. 被陰下におかれたトドマツにおいて伸長成長及び肥大成長の停止は同調的に起こらず, 独立して起こった. 形成層において崩壊し褐変した細胞が, 本実験で最も狭い年輪幅をもつ個体の樹幹の頂端部と基部において認められた. 樹木個体における継続的な被陰は樹幹の基部から頂端部にかけて形成層を機能不全にし, 最終的にこのプロセスは個体の死へと至るものと推察される.

## 第3章 被陰処理下のトドマツにおける頂端シュートの頂端分裂組織の枯死のプロセス

### 3.1. 背景

被陰下において、樹木は相対光強度に伴って伸長成長および肥大成長量が減少する (Shirley 1943; Denne 1974; Klinka et al. 1992; Yasuda et al. 2018). 相対光量 15-20% 以上の弱度の被陰下、たとえば落葉樹林の林床のような環境下において、林冠木の開葉期に限って短期的に伸長成長と肥大成長が抑制される (Shirley 1943; Denne 1974; Klinka et al. 1992; Duchesneau et al. 2001). 弱度の被陰が常緑樹林下のような環境で数年にわたって続くと、被陰下で生育した樹木の伸長成長と肥大成長は大きく抑制されるが、樹木個体は生存することが可能である (Tucker et al. 1987; Duchesneau et al. 2001; Zhao et al. 2015).

このような弱度の被陰に対して、数年にわたる相対光強度 5-15% 下の強度被陰は伸長成長と肥大成長の停止だけでなく (Klinka et al. 1992; Parent et al. 2002)、個体の枯死も引き起こす (Shirley 1943; Kawanabe and Shidei 1968; Franklin et al. 1987; Peet and Christensen 1987; Pedersen 1998; Wright et al. 2000). 被陰木の枯死率は光強度の減少に伴って増加する (Shirley 1943; Kawanabe and Shidei 1968; Klinka et al. 1992; Canham et al. 1994; Wright et al. 2000). 相対光強度 5% 以下の極度の被陰下において成長速度は減少し、1 成長期間内で樹木個体の枯死が発生する (Shirley 1943; Canham et al. 1994; Wright et al. 2000).

上述した通り、既往の多くの研究から個体レベルでの被陰による伸長成長および肥大成長の抑制が起こることが明らかになっている (Bormann 1965; Givnish 1988; Klinka et al. 1992; O'Connell and Kelty 1994; Parent et al. 2002). 針葉樹において伸長成長と肥大成長の

抑制が長期に渡り継続すると、開放環境では一般的な円錐型樹冠ではなく傘型樹冠が形成される(Horn 1971; Kohyama 1980; Tucker et al. 1987; O'Connell and Kelty 1994). この樹冠形は被陰下においては多層樹冠に比べて光の補足効率を上げるとされており(Niinemets 2010), とくにモミ属やトウヒ属の種のような遷移後期種において見られる(O'Connell and Kelty 1994).

被陰下における肥大成長の解剖学的ならびに生理学的な変化についてもまたいくつかの研究がなされている. 被陰された樹木の樹幹においては被陰処理後の年輪幅が処理前と比較して狭くなり(Wright et al. 2000; Rathgeber et al. 2011), 放射方向の形成層細胞数が減少することが報告されている (Rathgeber et al. 2011). 2章で示したように(Yasuda et al (2018)), 長期的な被陰下に置かれたトドマツを用いた実験において, 樹木の枯死に至る以前に形成層の機能不全が樹幹基部から樹幹頂端部へ向けて徐々に進行していくことを示唆している. しかし, 被陰下で生育した個体における樹幹の頂端分裂組織に関する解剖学的および生理学的解析は行われていないことが既往の研究でも示唆されている(Klinka et al. 1992). 被陰下における樹木個体のシュートの成長様式を包括的に理解するために, 頂端分裂組織の生理学的な変化について研究することが重要である. さらに, これまで伸長成長と肥大成長は同時的に起こると考えられてきたが (Kienholz 1934; Bormann 1965; Schulte 2012), Yasuda et al. (2018)では被陰下においては伸長成長と肥大成長は独立して抑制される可能性が高いことを示唆している(2章). 本章では伸長成長と肥大成長の抑制過程を, トドマツ苗木の頂端シュートの頂端分裂組織と樹幹基部の形成層における分裂組織の被陰に伴う経時的変化と両組織変化の対応関係から明らかにす

ることを目的とした。

### 3.2. 材料と方法

#### 3.2.1. 試験地と供試木

2015 年の 5 月 21 日に 42 本のトドマツ苗木を九州大学農学部附属北海道演習林苗畑 (43°17'N, 143°34'E, 120 m a. s. l.) に植栽した。苗畑から 5.0 km 離れた北海道演習林気象観測ステーション(369 m a. s. l.)における 2015 年の 5 月 21 日から 10 月 10 日までの平均気温, 平均日射量, 総日射量, 平均降水量, 総降水量はそれぞれ 14.1°C, 0.18 kW/m<sup>2</sup>, 4762.03 kW/m<sup>2</sup>, 0.02 mm, 449.5 mm であった。

#### 3.2.2. 被陰処理

2015 年の 8 月 1 日から 70 日間に 21 本の苗木に対して相対光強度 5 %の被陰処理をポリビニル製の被陰シート(Kuremona #600, Teijin, Japan)を用いて行った。被陰木ならびに対照木のシュート頂上 5 cm 地点で波長域 400-700nm の光合成有効放射 (photosynthetically active radiation ; PAR) を PAR センサー (S-LIA-M003, Onset Computer Corporation, EU) を用いて測定し, 被陰木が受ける相対的な光強度が 5%となるよう被陰シートの枚数を調整した。なお相対光強度 5%という被陰条件で針葉樹の苗木が枯死に至ることがこれまでに報告されている (Shirley 1943; Canham 1988; Wright et al. 2000)。なお被陰処理を 8 月 1 日から開始したのはトドマツの自生地である針広混交林において落葉広葉樹の展葉が完了する成長期間の途中からの被陰の影響を模倣するためである。

残りの 21 本の苗木は相対光量 100%の状態の対照区に試験期間の終わりまで生育させた。土壌水分の状態は被陰区と対照区に差が出ないように土壌水分計(S-SMx-M005, Onset corporation, MA)で確認した。週に 1 度散水し、畝表面が乾いてきたら追加で適宜散水を行った。

### 3.2.3. 伸長成長および肥大成長量の測定

2015 年 7 月 31 日にすべての供試木の樹高と樹幹基部直径を測定した。その後、樹高と樹幹基部直径を 8 月 1 日から 10 月 10 日まで 2 週間間隔で計 5 回測定した。開放区および被陰処理区それぞれから樹幹の組織解析のために 2 週間ごとに 3 本ずつ供試木を採取したため、開放処理および被陰処理木の計測数は 2 週間ごとにそれぞれ 21, 18, 15, 12, 9 に減少した。

### 3.2.4. 伸長成長および肥大成長の解剖学的解析

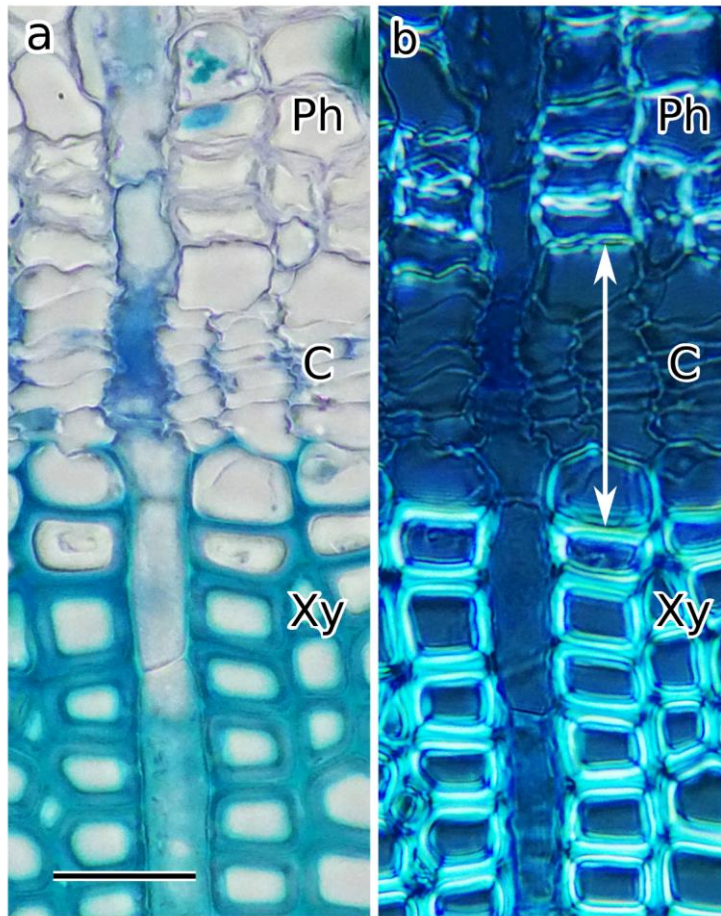
3.2.3 節で記述したように、被陰処理開始時から 2 週間毎に対照木および被陰木からそれぞれ 3 本、計 30 本の苗木を採取した。樹幹の頂端シュートおよび樹幹基部の 5cm 長の試料を各個体から採取し、速やかに Karnovsky 固定液で固定した。Karnovsky 固定液は 2%パラホルムアルデヒド水溶液と 2.5%グルタルアルデヒド水溶液を 0.1M リン酸バッファーにより調整した(Kuo 2014)。

頂芽と側芽を含む樹幹頂端シュートの頂端部、そして樹幹基部の試料片を固定したサンプルから剃刀で観察部位を切り出し PEG1500 で包埋した (Barbosa et al. 2010)。包埋

ブロックからスライディングマイクロトームで組織構造観察のために 15-20 $\mu\text{m}$  厚, 細胞核の観察のために 20~30 $\mu\text{m}$ (細胞核の大きさがおよそ 30 $\mu\text{m}$ )厚, デンプン粒の分布の観察のためには 24~30 $\mu\text{m}$  厚の縦断面および横断面切片をそれぞれ作成した. 頂端分裂組織の試料から切片を作成する際, 頂端分裂組織の範囲を目視で特定することは困難であるが, 樹幹シュートの髓が含まれるように縦断面を切り出すと頂端分裂組織を有する芽の切片を得やすい. さらに, 髓の中心から最初に切削しようとせず, 髓の中心から半径 1mm の範囲で切片を徐々に切り出すと頂端分裂組織を含む切片を作成することができる. 得られた切片は組織構造と細胞質の解析のため 0.5 % トルイジンブルー(Junghans et al. 2004; Abdul Khalil et al. 2010)で染色した. さらに細胞核の観察のため 1%酢酸カーミン水溶液(Nakaba et al. 2013)で染色した. 加えて, 頂端シュートにおけるデンプン粒分布を解析するため, 2%よう素ヨウ化カリウム水溶液で染色を行った(Johansen 1940). 本実験において, 葉原基の間に挟まれた凸状の細胞群をシュート頂端分裂組織と定義した.

樹幹基部の切片を偏光顕微鏡(POS, OLYMPUS, 日本)で観察し, 細胞分裂活動を定量的に評価するために照射光の複屈折の少ない細胞壁をもつ形成中の木部細胞と師部細胞を含む形成層帯の放射幅(図 6b, double arrowhead)を測定した(Antonova and Stasova 1993; Schweingruber 2007; Thibeault-Martel et al. 2008). 各円板の両端から 1 つずつ, 計 2 つの切片を切り出し, 各切片で髓から樹皮側への放射方向の 3 つの細胞列で形成層帯の放射方向幅を測定した(Rossi et al. 2006).





**Fig. 6** Image of radial width of cambial zone including expanding xylem and phloem of *Abies sachalinensis*. (a) Light microscope image; Xy: secondary xylem, Ph: secondary phloem, C: cambial zone. (b) Polarized light microscope image. Double-headed arrow indicates the measurement range of the radial width of cambial zone including expanding xylem and phloem. Bar = 30  $\mu\text{m}$ .

### 3.2.5. 統計解析

被陰処理開始後の対照木と被陰木間で伸長成長と肥大成長量の定量的比較をマンホイットニーU検定(Mann-Whitney *U*-test)で行った。

## 3.3. 結果

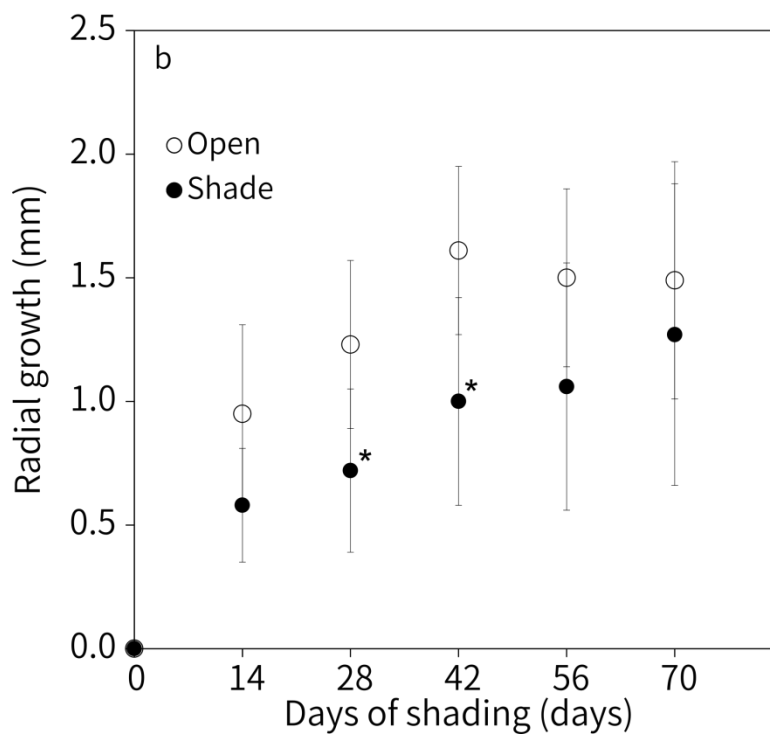
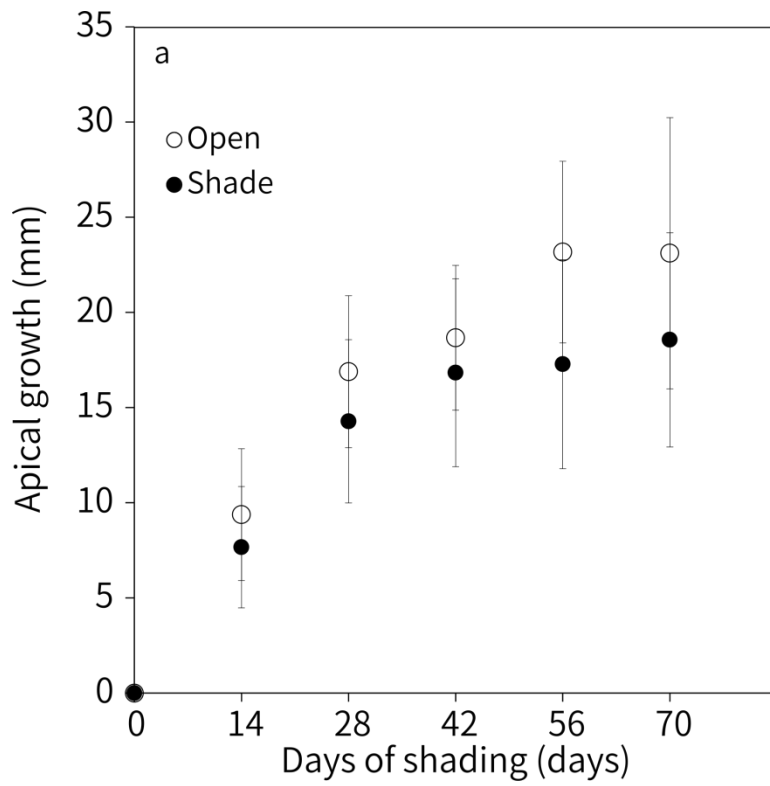
### 3.3.1. 被陰処理下における伸長成長量と肥大成長量

被陰処理開始時点での平均樹高は対照木において  $325 \text{ mm} \pm 8 \text{ mm SE}$ , 被陰木において  $337 \text{ mm} \pm 8 \text{ mm SE}$  であった。平均基部直径は対照木において  $8.9 \pm 0.3 \text{ mm SE}$ , 被陰木において  $9.6 \pm 0.4 \text{ mm SE}$  であった。

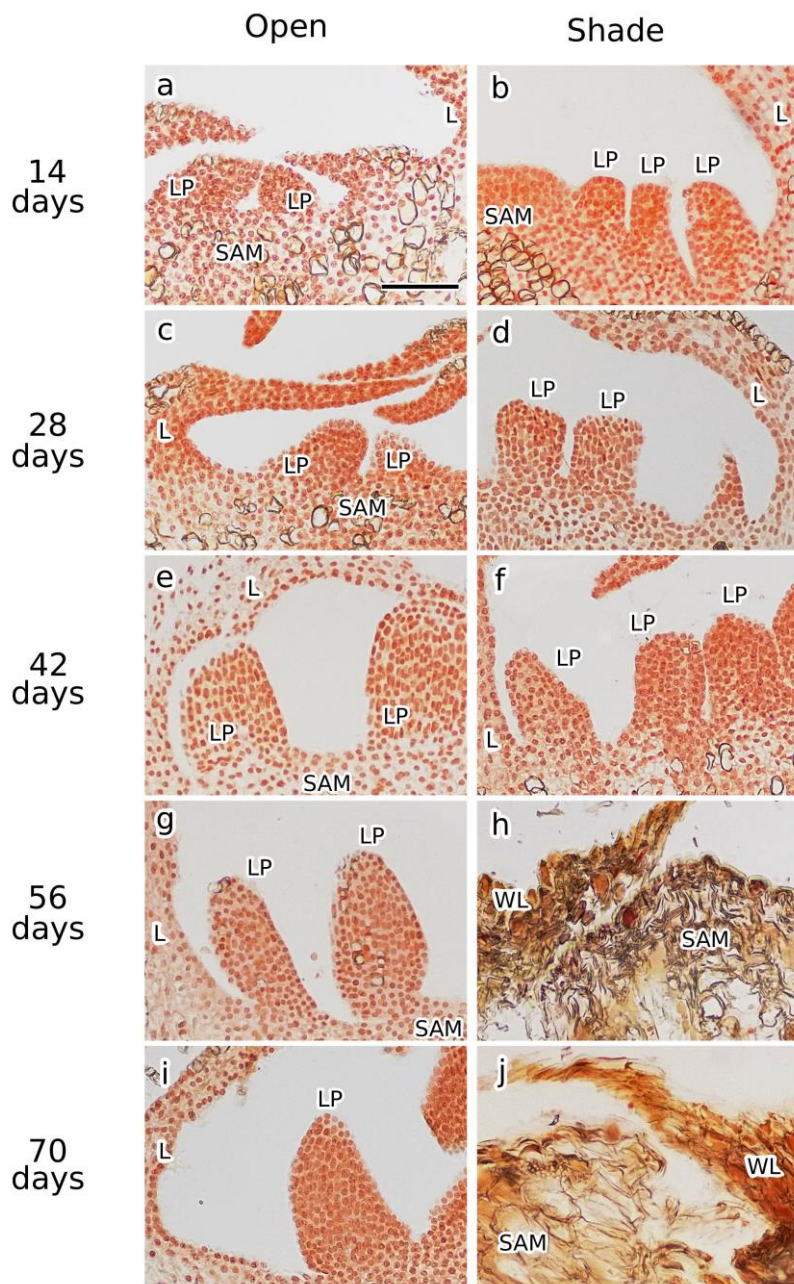
被陰開始から実験終了に至るいずれの計測時においても, 被陰木の伸長成長量(図 7a) および肥大成長量 (図 7b)は対照木よりも低かった。肥大成長量は 28 日後( $n = 36$ )と 42 日後( $n = 30$ )の肥大成長量において, 被陰木と対照木で有意な差が認められた(図 7b,  $P < 0.05$ )。

### 3.3.2. 被陰処理下における樹幹頂枝の頂芽と側芽の組織構造の変化

被陰処理開始から 14 日後(図 8a, b)ならびに 28 日後(図 8c, d)において被陰木と対照木の頂芽の頂端分裂組織間に違いは認められなかった。被陰処理開始から 42 日後において, 対照木の頂芽の頂端分裂組織は細胞質が保持されていた(図 8e)が, 被陰木においてはすべての頂芽の頂端分裂組織が褐変した細胞を有していた(図 8f)。56 日後において, 3



**Fig. 7** Comparison of tree growth between open-grown and shade-grown trees

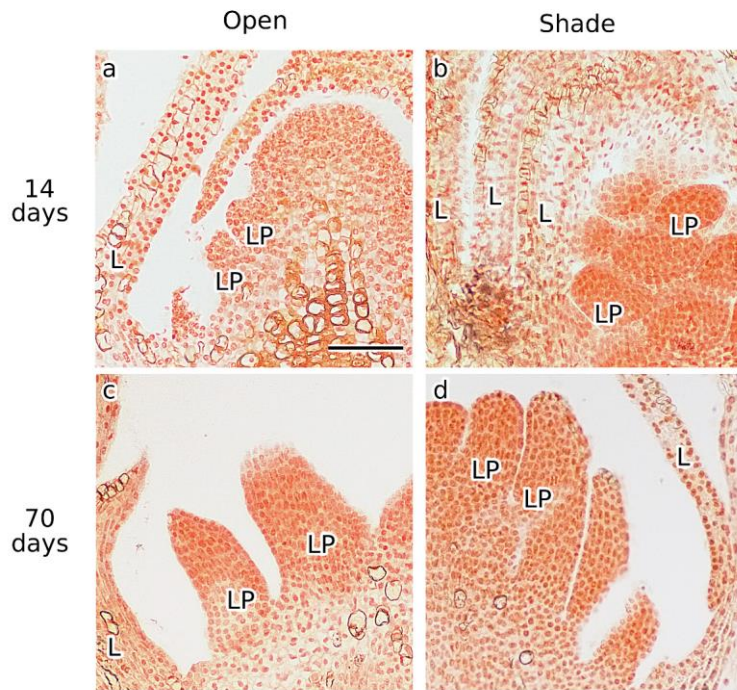


**Fig. 8** Cells in the apical meristem of the apical bud. (a)–(j) Cell structure of the apical meristem in the apical bud. The sections were stained with toluidine blue solution. Scale bar is 200  $\mu\text{m}$ . (k)–(t) Cell nuclei of the apical meristem in the apical bud. The sections were stained with acetic acid carmine solution. Scale bar is 50  $\mu\text{m}$ . SAM: shoot apical meristem, LP: leaf primordium

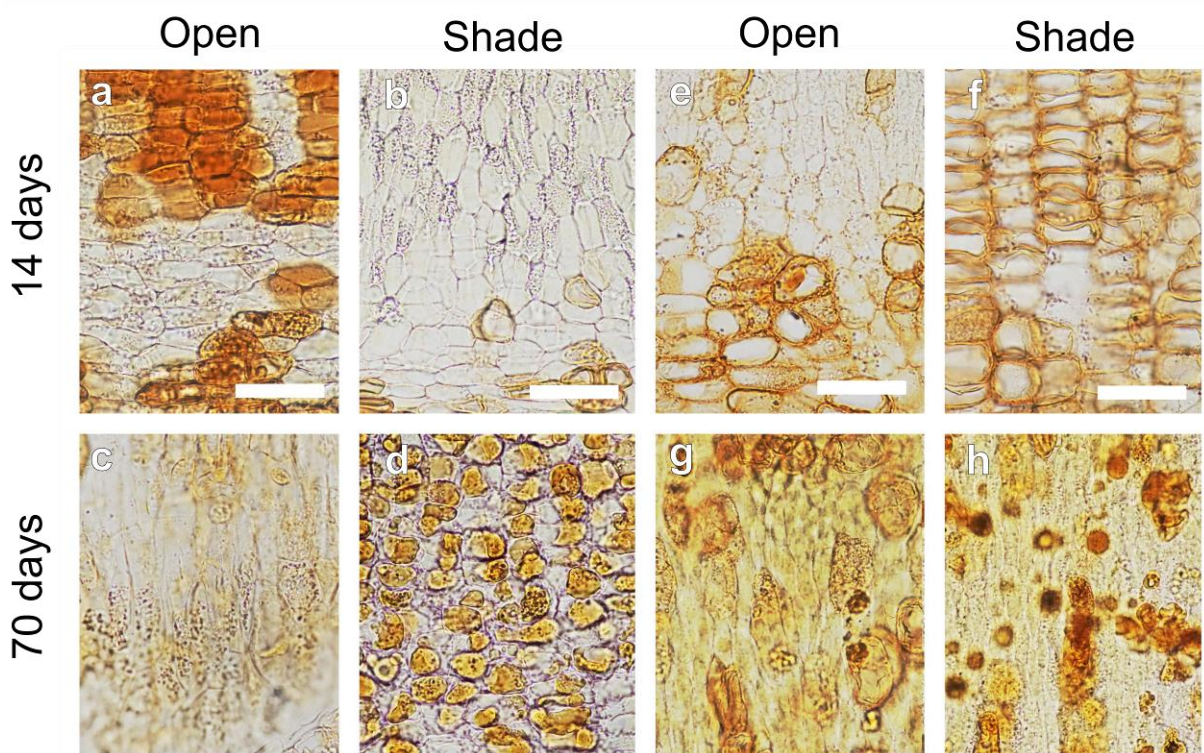
つの対照木すべての頂芽において、頂端分裂組織が認められた(図 8g)。けれども、56 日後および 70 日後の被陰木各 1 個体において頂芽における頂端分裂組織は枯れていることが認められた(図 8h, j)。被陰開始から 56 日後および 70 日後の残りの各 2 個体の被陰木の頂芽は生存していた。実験開始 70 日後において、対照木すべての頂端分裂組織は細胞質が保持された状態で確認された(図 8i)。

頂生側芽の頂端分裂組織および葉原基において、対照木および被陰木の両方において実験期間の初めから最後まで細胞核が認められた(図 9a - d)。

被陰開始から 14 日後および 28 日後において、対照木(図 10a)ならびに被陰木(図 10b)の頂芽でのデンプン粒の分布密度は低かった。被陰木の頂芽において被陰開始 42 日後以降、対照木(図 10c)と比べて高いデンプン粒分布が認められた(図 10d)。被陰処理開始 70 日後の対照木の頂芽において、1 個体においてデンプン粒の高い分布が認められたが、残りの 2 つの個体においてデンプン粒はほとんど認められなかった。被陰開始から 14 日後および 28 日後において被陰木の側芽ではデンプン粒がほとんど認められなかった(図 10e)。被陰開始から 42 日後以降の被陰木の側芽では、高い密度のデンプン粒の分布が認められた(図 10f)。被陰開始から 56 日後の時点で対照木の側芽ではデンプン粒の分布がほとんど認められなかった(図 10g)。被陰開始から 70 日後において、対照木の 2 つの個体においてデンプン粒の分布はほとんど認められなかったが、1 つの個体において高い密度のデンプン粒の分布が認められた(図 10h)。



**Fig. 9** Cells in the apical meristems of lateral buds. (a)–(d) Cell nuclei of the apical meristems in lateral buds. All sections were stained with acetic acid carmine. Scale bar is 100  $\mu\text{m}$ . SAM: shoot apical meristem, LP: leaf primordium



**Fig. 10** Starch granule distribution in apical meristem. (a)-(d): Starch granule distribution in apical meristem of the apical buds; (e)-(h): Starch granule distribution in apical meristem of the lateral buds.

The grain which exhibited purple dyeing is starch one. Scale bar is 50  $\mu\text{m}$ .

### 3.3.3. 被陰処理下における形成層帯と近傍の二次木部および二次師部の組織構造の変化

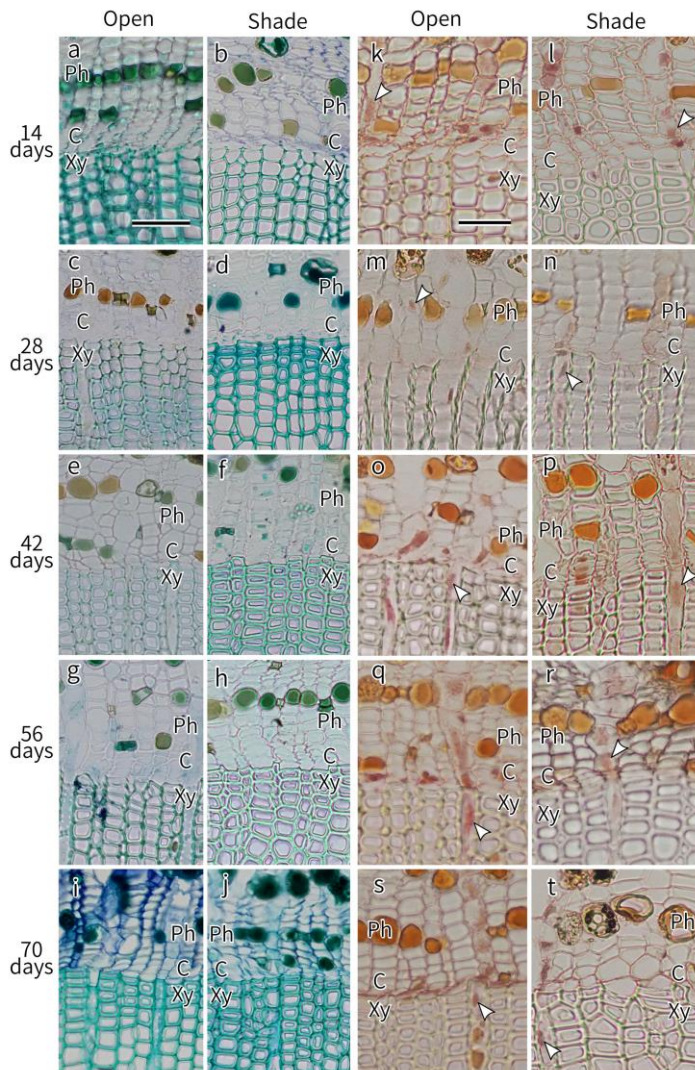
樹幹基部の形成層及び二次師部の細胞の形に、本実験の初めから終わりまで対照木と被陰木において違いは認められなかった(図 11a-j). 実験期間の最初から最後まで、対照木および被陰木において、形成層に隣接する木部と師部の放射柔細胞で細胞核の染色が認められた(after 14-70 days, 図 11k-t). 被陰開始後から、形成層の放射幅は対照木に比べて被陰木でより小さく(図 12), 被陰実施期間を通じて対照木と被陰木の形成層の放射幅に有意な差が認められた(Mann-Whitney *U*-test,  $P < 0.05$ ).

### 3.3.4. 被陰処理下における頂端分裂組織と形成層の対応

対照木の頂芽(図 8a, c, e, g, i)と側芽の頂端分裂組織(図 9a, c)および形成層近傍の放射柔細胞(図 11k, m, o, q, s)では実験期間中を通して細胞核の染色が認められた.

被陰処理開始から 14, 28, 42 日後では、被陰木の頂芽(図 8b, d, f)の頂端分裂組織および葉原基において細胞核が認められたが、被陰開始から 56, 70 日後では被陰木の頂芽の頂端分裂組織および葉原基の細胞核は認められなかった(56, 70 日後の各 2 個体を除いて)(図 8h, j). 側芽の頂端分裂組織では被陰開始から 70 日後に至るまで、すべての被陰木において細胞核の染色が認められた(図 9b, d). 形成層帯に隣接する二次木部および二次師部の放射柔細胞では被陰開始から 70 日後に至るまで、すべての被陰木において細胞核の染色が認められた(図 11 l, n, p, r, t).





**Fig. 11** Cells in the cambium, including adjacent xylem and phloem. (a)–(i) Cell structure of the cambial zone with adjacent xylem and phloem. The sections were stained with toluidine blue solution. The black arrow indicates a cell with a thick cell wall and a narrow lumen diameter. Scale bar is 50  $\mu\text{m}$ . (k)–(t) Cell nuclei of the ray parenchyma adjacent to the cambium. The sections were stained with acetic acid carmine solution. The white arrow indicates a cell nucleus in a ray parenchyma cell. Scale bar is 50  $\mu\text{m}$ . Ph: phloem cell layer, C: cambium layer, Xy: xylem cell layer.

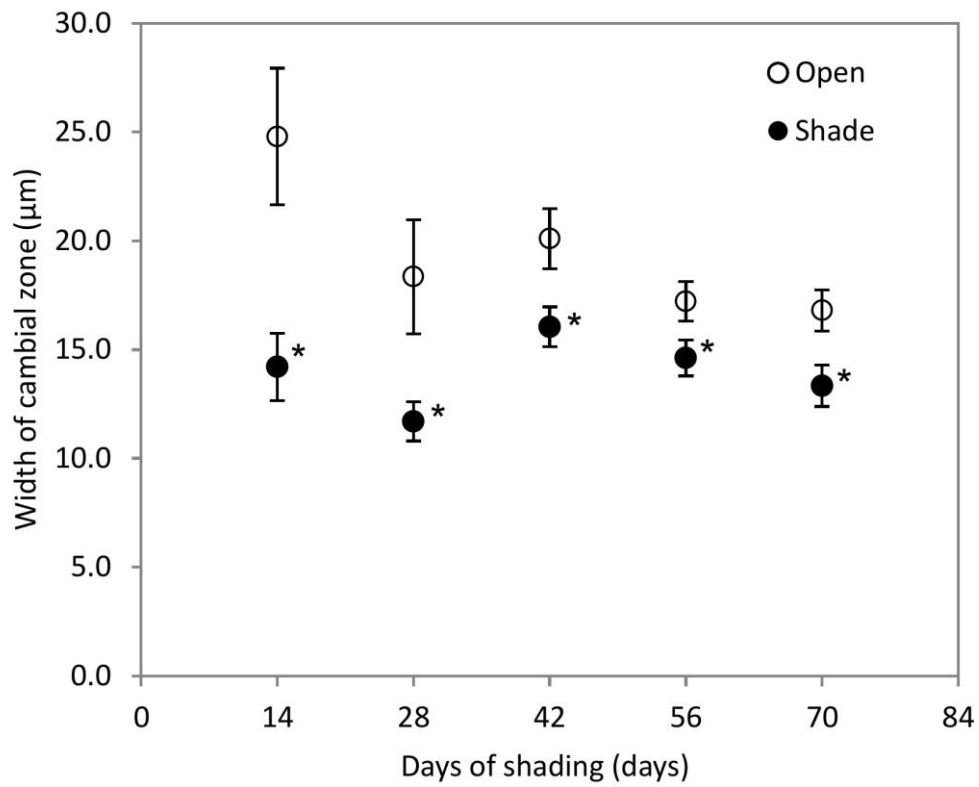


Fig. 12. Radial width of cambial zone in the open-grown and the shade-grown trees of *Abies sachalinensis*. Y-axis represents the radial width of cambial zone including expanding xylem and phloem cells measured on each sampling day. Values are mean  $\pm$  SE. The asterisk indicates a significant difference in 95% confidence interval by Mann-Whitney *U*-test. White circles represent the open-grown trees and black circles represent the shade-grown trees.

### 3.4. 考察

#### 3.4.1. 被陰による伸長成長と肥大成長の抑制

当年の伸長成長および肥大成長は被陰処理開始後すぐに抑制された (図 7). 既往の研究において被陰下で長期的に生育する個体において伸長成長と肥大成長が抑制されることが報告されていた(Klinka et al. 1992; Wright et al. 2000; Duchesneau et al. 2001). さらに最近の研究において人工的に樹冠の横半分を被陰した針葉樹において, 被陰開始直後に伸長成長と肥大成長の抑制が起こることが報告されていた(Dong et al. 2015). 被陰木において樹冠の葉における光合成速度が低下し(Dong et al. 2015), 頂端分裂組織や形成層において新しく形成される 1 次および 2 次木部細胞の形成量が減少した (Denne 1974) と考えられる. 光合成産物の供給量の制限によっておこる頂端分裂組織および形成層の細胞分裂活動の低下によって被陰処理後の速やかな伸長成長および肥大成長の抑制を引き起こすと考えられる.

#### 3.4.2. 被陰による頂芽の枯死

被陰開始から 56 日後および 70 日後において, 被陰木各 1 個体の頂芽の頂端分裂組織では細胞核が消失していた(図 8h, j)一方で, すべての対照木は頂芽の頂端分裂組織が生存していた(図 8g, i). 既往の研究では被陰による茎頂分裂組織の変化についての報告はない. 本実験において被陰下において伸長成長が止まるとき, 頂芽の頂端分裂組織が死に至ることがはじめて明らかとなった. 被陰処理開始 70 日後の被陰木の頂芽(図 10b,d)におけるデンプン粒分布の密度は側芽(図 10f, h)よりも高かった. 頂芽の頂端分裂

組織は越ししていたため光合成産物は消費されずデンプン粒として頂芽の頂端分裂組織化に蓄積された一方で、側芽の頂端分裂組織は生存していたため光合成産物が生きている組織を維持するために使われたことで、側芽の頂端分裂組織下でデンプン粒が少なかったと考えられる。光が不足する条件下では頂端分裂組織の両側にある葉原基や樹冠のほかの部位にある葉からの光合成産物の供給が減少する。光合成産物量が頂端分裂組織の細胞を維持するための閾値よりも低くなる時、頂端分裂組織の細胞は死に至ると考えられる。

#### 3.4.3. 被陰による形成層の細胞分裂の休眠の加速

被陰処理は本実験期間中において形成層ならびに近傍の放射柔細胞の枯死を引き起こすには至っていなかった(図 11 t). 2 章で示したように数十年の間長期的な被陰にさらされて生育したトドマツは樹幹の基部の形成層において枯死が起こっていた (Yasuda et al. 2018). 一方で本実験における相対光量 5% という値は既往の研究において個体が枯死に至るのに十分な被陰強度(Shirley 1943; Canham 1988; Wright et al. 2000)として報告されているにもかかわらず個体が生存していた理由として、本実験の供試木は成長期間の後半において被陰処理が行われたために、被陰期間ないし被陰開始時期は形成層が細胞死に至るほどではなかったのかもしれない。

実験期間を通して形成層帯の放射幅は対照木に比べて被陰木において小さかった(図 12). 肥大成長は被陰木においてかなり小さくなることが知られている(Duchesneau et al. 2001; Kozlowski and Peterson 1962; Petritan et al. 2009). 本実験における被陰処理が形成層

の細胞分裂活動を抑制し、被陰された樹冠の葉からの光合成産物の供給が制限されることで細胞分裂のより速い休眠を促進されたと考えられる。

#### 3.4.4. 被陰下における伸長成長のバックアップとしての側芽の役割

被陰は頂芽の頂端分裂組織の枯死を引き起こした(図 8)。しかし、側芽の頂端分裂組織の細胞核は被陰処理後も生存していた(図 8)。本実験での被陰処理期間の最後まで、形成層細胞もまた細胞分裂活動を維持し、形成層に隣接する放射柔細胞において細胞核が認められた(図 10)。針葉樹の中でもモミ属やトウヒ属、マツ属の種は被陰下において傘型樹冠を形成する(Kohyama 1980; Greis and Kellomaki 1981; Tucker et al. 1987; O'Connell and Kelty 1994; King 1997; Duchesneau et al. 2001)。本実験の結果から傘型樹冠形成のプロセスを組織学的に説明できる。頂芽の頂端分裂組織の細胞死により伸長成長が数年にわたって止まり被陰環境が継続した場合は、側芽の頂端分裂組織は細胞分裂活動を続け、側枝を伸長させる。それに伴って、樹冠は樹幹頂端部の頂生側枝よりも頂枝が優先して伸びる円錐形から頂枝よりも側枝が優先して伸びる傘型へと変化すると考えられる。一方で、頂芽の頂端分裂組織の枯死後に光条件が改善すると、死んだ頂芽の隣の側芽が頂芽の代替とんって垂直に伸長成長を開始し(Häsler et al. 2008)、再度円錐形に類似した樹冠を形成するのかもしれない。頂芽と側芽間での耐陰性の違いは長期的な樹冠形成の調整をすることにつながると推察される。

#### 3.4.5. 小括

トドマツの苗木を人工的に相対光強度5%の条件で2015年8月1日から70日間被陰し、樹幹シュート頂の頂端分裂組織と樹幹基部の形成層の組織構造の変化について2週間間隔で採取ならびに解析を行った。被陰木においては被陰処理開始56日後以降に頂芽の頂端分裂組織の細胞死が起きていたが、対照木の頂芽の頂端分裂組織は実験期間中生存し続けた。側芽の頂端分裂組織は対照木および被陰木のいずれにおいても細胞核が生存し続けた。形成層細胞は実験期間中のいずれの時期においても被陰木と対照木において組織構造の変化は認められなかったが、被陰木は対照木よりも被陰開始直後から形成層帯の幅が小さかった。短期的な強度の被陰は、頂芽における細胞形成と細胞の生存を抑制したが、側芽と形成層の生存への抑制には至らなかった。側芽や形成層に先立つ頂芽の死が長期的には被陰下における傘型樹冠形成につながることを示唆された。

## 第4章 総合考察

### 4.1. 節間欠損の生理生態学的意義

2章において、長期的に様々な光環境で生育した8個体のトドマツ成木のうち実際の樹齢よりも少ない節間数を有する6つの供試木が存在したことから、被陰環境に生育したトドマツにおいて伸長成長の1年以上にわたる停止が起こることを組織レベルで初めて明らかにし、これを“節間欠損[absent internodes]”と定義した(表7). 従来の研究では、おもに天然林から供試木を採取しており、人工林から採取した試料であっても植栽時の苗木の樹齢が明確でないことから、樹齢を厳密に明らかにすることができなかったため、伸長成長の1年以上にわたる停止は想定されてこなかった(Bormann 1965; Niklasson 2002). 一方で、モミ属の種はしばしば被陰下において短い樹冠長および節間長を有する樹冠形を形成することが知られてきた(Kohyama 1980; O’Connell and Kelty 1994; King 1997). 2章で示されたような節間欠損は、強度の被陰下において樹冠長と節間長の減少の極限として生じたと考えられる. 節間欠損の発生は、特に強い耐陰性をもつ樹種にとって1つの重要な生理的反応であると考えられる. トドマツの分布域である北海道において、アカエゾマツ(*Picea glehnii* (F.Schmidt) Mast.)などの先駆種が先んじて林地に定着し、先駆種群落の衰退ののちに遷移後期種であるトドマツの群落が成立する遷移パターンがあることが既往の研究で報告されている(渡邊 1985; Hiura et al. 1996). 天然林に生育するアカエゾマツはトドマツに比べて平均樹齢が高く、アカエゾマツが優先する森林群落の林床でトドマツが生育すると長期間(80年程度)の成長抑制下に置かれることが多い(アカエゾマツ 240~300年, トドマツ 90~140年, 渡邊 1985). しかし、得られる光が少

ない環境における樹冠形の可塑性(被陰下における頂枝の伸長抑制や側枝の伸長速度)はアカエゾマツと比べてトドマツにおいて高いことが報告されている(Bontempo e Silva et al 2012). このことから、林床のようなより光の少ない環境は樹冠可塑性の低いアカエゾマツにとって個体の枯死に直結する事態であるのに対し、樹冠可塑性の高いトドマツにとって個体の枯死に直結する事態ではなく成長様式の変化点となっていると考えられる。つまり、光の多い上方に成長し成長に優位な位置を獲得する生き方から、光環境が改善し生殖が可能となるサイズになれるまでの間、上方に伸びる成長を抑えて、個体が生存することを優先させる生き方に変えていくと考えられる。このようなことから、節間欠損という現象は被陰下における耐陰性が強いとされる樹種の生理生態学的な生存戦略であるのかもしれない。

#### 4.2. 年輪欠損の樹軸方向での不均一な発生の生理学的意義

2章において、トドマツ成木の樹幹基部から樹幹頂端部までの年輪欠損の垂直分布を組織学的解析によって評価したところ、トドマツ成木#4(表 1)は地上高 2.0 および 2.5 m において同じ年輪数を有しており(図 5b, 破線)、この 2 地上高の間に 1 つの節を有していた(図 5a, 矢印)。一般的に樹木は樹幹全体にわたって肥大成長すると想定されているが(Schulte 2012)、セコイア(*Sequoia sempervirens* (D.Don) Endl.)の二次林から供試木を採取し、不連続輪(部分的な肥大成長の 1 年以上にわたる停止)発生の樹幹軸方向でのばらつきを検証した研究(Waring and O'Hara 2006)によると、被陰木において樹幹の上部でも不連続輪が生じるものの、樹幹基部での発生が最も多いことを明らかにした。これらの



ことから、通常であれば同調的に形成されるはずの年輪の成長が樹幹上下方向の位置において異なったタイミングで抑制されることにより、樹幹基部をはじめ樹幹上部においても肥大成長の1年以上にわたる停止が起こりうること、その発生頻度は樹幹基部において高くなる傾向にあることが示唆された。2章のトドマツ成木#4において、もし肥大成長がこの節の上部と下部で止まることなく起こっていたならば、地上高2.0 mの円板の年輪数は2.5 mの年輪数よりも1年分多く作られているはずである。供試木#4では地上高2.5 mで肥大成長が継続して起こっていた一方で、地上高2.0 mでの肥大成長は任意の1年間に停止していたことが推察される。つまり、既往の研究でも示唆されていたように、本研究でもトドマツ樹幹下部において先行して年輪欠損が生じていたことが明らかとなった。

どのような生理学的過程を経て年輪欠損は樹幹下部で先行して起こるのだろうか？ Funada et al. (1989)はアカマツ(*Pinus densiflora* Sieb. Et Zucc)の樹冠長率を調整した個体を用いて年輪構造の樹幹軸方向での垂直分布を観察した。その結果、樹冠部に近い樹幹上部に比べ、樹冠部からより離れた樹幹下部において年輪幅と晩材幅が減少しており、樹冠長率60%の個体に比べて、樹冠長率20%の個体では細胞形成期間が短いため木部の形成量が少なかったと報告している。また、Takaoka (1993)はダケカンバ(*Betula ermanii* Cham.)を用いた実験で成長錘の年輪解析を行い、樹齢と山火事などの生育環境に影響を与えるイベントの発生時期の推定精度の検証実験を行った結果、漸進的な年輪幅の減少が生じた後に年輪欠損が生じることを明らかにし、形成層の細胞分裂活動の1年以上にわたる停止は木部形成量の継続的な減少ののちに起こると考察している。これらの既

往の研究からは樹幹下部は樹幹上部と比べて木部の形成が抑制されやすく、長期的な木部形成の抑制が年輪欠損を引き起こすと考えられる。本研究においては供試木#4 の樹冠長率は 29.2%,と比較的小さかった(供試木の LCR は最大で 60.9%, 最小で 22.1%, 表 1)。また、年輪幅の結果において、#4 は最大年輪数(39)を記録した時点の 3 年ほど前から 0.15mm よりも小さい状態が継続していたことが確認された(図 3a)。このことは、既往の研究において得られた結果と併せて考えると、年輪欠損の発生の垂直方向でのばらつきは樹冠長率が低いことによって樹冠よりも下にある木部形成が抑制され、木部形成量の年々の減少によって、樹冠より 30cm ほど下に位置した樹幹の 2.5 m 地点においては細胞形成が連続的に毎年発生していたのに対し、樹冠より 80cm ほど下に位置した樹幹の 2.0m 地点では木部の形成が 1 年分起こらなかったという結果に至ったと考察する。

#### 4.3. 被陰による分裂組織の死が長期的な樹形形成に与える影響の生理学的解釈

本研究では、被陰下において樹幹の形成を担う分裂組織死に至る 2 つの過程を明らかにした。1 つ目は長期的な被陰下における形成層の死であり、2 つ目は短期的な被陰下における樹幹頂芽の死である。これらの 2 つの分裂組織の死は長期的な樹形形成にどのような影響を与えるのだろうか？

形成層の死は、樹幹の基部だけで起こる場合と、樹幹の上部においても起こる場合があった。さらに、形成層の死が円板の 2 方向において起こっていた場合と、円板の 1 方向でのみ起こっていた場合とがあった。2 章で用いたトドマツ成木において、1 年以上にわたる成長の停止が起こっていた個体が 8 個体中 6 個体認められ、そのうち 5 個体で

は樹幹基部において形成層の褐変が確認され、残りの1個体の供試木#1(表1)では樹幹下部だけでなく樹幹上部の形成層および放射柔細胞(図4f)も同様に死んでいた(図4e). この個体は最も小さい樹冠長と基部直径を有しており(表1), 平均年輪幅は最も狭く(表7), 各年輪幅は3番目の年輪を除いて40年近く継続して1.00mm以下の値を示していた(図3a). Takaoka (1993)はダケカンバ(*Betula ermanii* Cham.)を用いた実験で成長錘の年輪解析を行い, 樹齢と山火事などの生育環境に影響を与えるイベントの発生時期の推定精度の検証実験を行った結果, 漸進的な年輪幅の減少が生じた後に年輪欠損が生じることを確認した. その結果から, の1年以上にわたる肥大成長の停止は木部形成量の継続的な減少ののちに形成層の細胞分裂活動の休止として起こると考察している. また, Funada et al. (1989)はアカマツ(*Pinus densiflora* Sieb. Et Zucc)の樹冠長率を調整した個体の年輪構造の樹幹垂直分布を観察したところ, 樹冠長率60%の個体に比べて, 樹冠長率20%の個体では細胞形成期間が短いため木部の形成量が少なかったと報告している. これらの既往の報告を踏まえると, 年輪欠損は形成層の死とは同義ではなく, 多くの場合, 年輪欠損が生じるような成長抑制が起こっても形成層は生存すると考えられる. 一方で樹冠からの光合成産物の転流量が著しく減少するか転流量の減少が長期間継続すると, まず樹冠からの距離が最も遠い樹幹基部において徐々に非同化部への光合成産物の供給量が不足し, 最終的に形成層が死に至るのであろう. この光合成産物の供給不足が樹幹の上部にまで及ぶと, 樹幹上部でも形成層が死ぬと考えられる. 2章の供試木#1において, 樹冠の側枝に生葉が着いたまいる状態で樹冠内に位置する樹幹部の形成層で細胞死が起きた. その原因として, 樹木の成長に伴い時間とともに, 同化部(葉)に対する非

同化部(枝や幹, 根)の割合が多くなることで, 光合成産物の需要に対する供給の収支が負になったことが考えられる.

また, 形成層の観察は各円板の2方向から試料片において行ったが, 樹幹基部の形成層では2方向とも褐変が起こっていた供試木と1方向のみで褐変が起こっていた供試木が確認された. なぜ水平方向で局部的に形成層の死が発生するのかについて明らかにした研究はこれまで報告されてこなかった. 褐変が起こっていた方向の樹冠において葉量が少なかったことで, その下に位置する形成層の褐変が起こる可能性が考えられる. 一方で, 尾中(1950)はアカマツの樹幹の年輪幅および年輪面積を放射方向と樹幹軸方向で3次元的に解析し, 樹冠構造の違いが木部の成長量分布に与える影響について検証を行った. その中で, 樹幹を軸にした樹冠横半分を枝ごと剪定し, その後の年輪形成に与えた影響を観察したところ, 年輪幅の減少は認められるものの, 樹冠を選定した部位直下にある樹幹の年輪幅と反対側の年輪幅の減少量の間には明瞭な違いはなかったことを明らかにしている. 既往の研究を踏まえると, 樹冠の構造によって異なることは樹幹の形成層の局部的な褐変現象に関係する要因について現時点では明らかになっていない. また, 形成層の死が樹幹の基部に限定されている場合は樹冠で受ける光環境が改善したのち復活し, 死んだ形成層の周囲の形成層が木部の形成活動を続け, 活動を再開するかもしれない. 被陰により極端に成長を抑制された個体においてギャップ形成後に樹幹上部の光環境が改善した際, 急激な伸長成長および肥大成長が起こったことがウツクシモミを用いた研究で報告されている(Tucker et al. 1987). このことから, 形成層細胞が分裂活動を再開するためには光環境の改善が必須であると考えられる. しかし, 光環境が改

善したのちの樹幹形成の復活過程について、生理学的な観点から検証が行われた研究は今のところ見受けられない。今後の研究において、被陰環境下に置いて頂芽の枯死が予想される個体を用いて、木部形成における光環境の閾値や光環境改善後の成長再開の樹幹全体における解剖学的プロセスについて明らかにする必要があるだろう。

もう一つの被陰による分裂細胞の死として、3章の実験において、短期的かつ強度の被陰下においてトドマツ苗木の樹幹頂芽が枯死に至ることを解剖学的レベルで初めて明らかにした(図 8)。一方で、頂生側芽は被陰処理後も生存した(図 9)。被陰処理開始 70 日後の被陰木の頂芽の頂端分裂組織下部(図 10b, d)におけるデンプン粒分布の密度は側芽の頂端分裂組織下部(図 10f, h)よりも高かった。頂芽の頂端分裂組織に供給された光合成産物は頂端分裂組織の死により消費されることなくデンプン粒として蓄積された一方で、側芽の頂端分裂組織に供給された光合成産物は生存している分裂組織の維持のために消費されたことでデンプン粒の分布が比較的少なかったと考えられる。光量が不足する条件下では頂端分裂組織の両側にある葉原基や樹冠のほかの部位にある葉からの光合成産物の供給が減少する。光合成産物量が頂端分裂組織の細胞を維持するための閾値よりも低くなる時、頂端分裂組織の細胞は死に至ると考えられる。また、頂端分裂組織はその下部にデンプンが存在していても利用することができないために死んだと考えられる。頂端分裂組織を維持する光合成産物は頂端分裂組織を含む頂芽の細胞の光合成活性に依存する可能性が考えられる。

モミヤトウヒ、マツといった針葉樹は被陰下において傘型樹冠を形成する (Kohyama 1980; Greis and Kellomaki 1981; Tucker et al. 1987; O'Connell and Kelty 1994; King 1997;

Duchesneau et al. 2001). Kohyama (1980), King (1997)および Duchesneau et al (2001)は被陰されたモミ属の種が傘型樹冠を獲得していく過程で樹幹頂芽よりもその脇に存在する頂生側芽の伸長が優勢になることを示唆している。頂芽の枯死により伸長成長が数年にわたって止まったときでも、頂生側芽が細胞分裂活動を続け、伸長して側枝シュートを伸長させる。それに伴って、樹冠は円錐形から傘型へと変化する。反対に、頂芽の枯死後に光条件が改善するとき、死んだ頂芽に隣接する頂生側芽が樹軸方向に伸長し (Häsler et al., 2008), 再度円錐形の樹冠を形成するのかもしれない。頂芽と頂生側芽間での耐陰性の違いは長期的に樹冠形成の調整をすることにつながると考えられる。樹幹の頂芽の頂端分裂組織が細胞死に至り、側芽の頂端分裂組織が生存していたことは今後傘型樹形をとるための初期段階として起こる過程であると考えられ、3章の結果は、既往の研究で考えられてきた傘型樹冠形成の過程を組織学的に証明している。

2章において、トドマツ成木の節間欠損の数と樹幹基部における年輪欠損の数は8個体中6個体において一致しなかった(表7)。一方で、既往の研究では伸長成長と肥大成長は同調して起こると考えられてきた(Kienholz 1934, Bormann 1965, Schulte 2012)。既往の研究結果と2章の結果を照らし合わせると、被陰下において伸長成長と肥大成長の同調性は一般的ではなく、被陰下で成長が抑制される状態においては伸長成長と肥大成長が独立して起こることが示唆された。具体的に見ていくと、供試木#1, #2, #3, #6, #7の5個体では樹幹基部の年輪欠損の数が節間欠損の数よりも少なかった(表7)。既往の研究で、幹や根の木部および師部柔細胞内において光合成産物を貯蔵し、そこから周辺の形成層活動に利用されることが知られている(Naidu and Delucia 1997; Oribe et al. 2003)。

2章の実験の供試木が伸長成長を停止するほどの成長抑制に至ったとき、樹幹基部においては、木部および師部柔細胞内に貯蔵した同化産物を用いて肥大成長を継続していたのかもしれない。これに対して、供試木#4の1個体において樹幹基部における年輪欠損の数は節間欠損の数よりも多かった(表7)。この供試木では樹冠の葉からの光合成産物の供給が制限されたことで樹幹基部での肥大成長が伸長成長よりも先に止まってしまったのかもしれない。生きている細胞を有する辺材の幅は一般的に樹幹の基部に向かうほど幅が狭くなることが知られている(Thomas 2000)。樹幹上部の生きている細胞において光合成産物が消費されることによって、樹幹基部で得られる光合成産物の量が減少し樹幹上部と比べて肥大成長の抑制がより顕著になるのかもしれない。また、Niklasson (2002)は樹齢推定の精度の高い手法を確立するため年輪数を測定する方法と根の節を数えるという方法の比較を行ったところ、オウシュウトウヒ(*Picea abies* Karst)の被陰木において年輪数が節の数よりも少ないことがあることを報告している。この結果は年輪欠損が多く発生した事例である。年輪欠損が多くなる場合と伸長欠損が多くなる場合では細胞形成の抑制機構が大きく異なる可能性がある。例えば、節間欠損の方が多く発生するときに放射柔細胞内の貯蓄が使われるとして、年輪欠損が多く発生する場合に、放射方向の木部形成に足りない光合成産物の補填として放射柔細胞内の貯蓄は使われていないのだろうか? 今後、被陰による組織構造の変化だけでなく、師部内の養分の転流過程や木部および師部柔細胞内の貯蔵過程、その貯蔵物質が使われる時期を解析し、上述したような仮説を明らかにすることで節間欠損と年輪欠損の発生機構についてより理解が深まると考える。

#### 4.4. 被陰により個体が死に至る生理学的過程

3章の実験で用いた相対光量5%の被陰処理は既往の研究において個体が枯死に至るのに十分な被陰強度(Shirley 1943; Canham 1988; Wright et al. 2000)であるが、5年生苗木トドマツの形成層と近傍の放射柔細胞の枯死を引き起こすには至らなかった(図11 t)。

一方で、39年間の長期的な被陰下にさらされて生育したトドマツでは樹幹の基部の形成層において枯死が起こっていた(2章, Yasuda et al. 2018)。3章の供試木は成長期間の後半において被陰がなされたため、成長期前半の光合成による養分の蓄積により形成層の細胞死を免れることができたのかもしれない。一方で2章の供試木のような非同化部の割合の大きい成木の木部では生細胞である形成層や柔細胞の割合も多くなり、特に樹幹下部の形成層が死にやすいのかもしれない。Kawanabe and Shidei (1968)は満1年生の実生苗を用いて実験開始年の4月から被陰処理を開始し翌々年の3月まで行う処理を実施した。この実験から相対光強度が低下するほど伸長成長量が低下し、枯損率が増加することを明らかにした。試験中最も強度の被陰処理であった相対光強度10-12%下にかかれたアカマツ(*Pinus densiflora* Sieb. et Zucc.)とクロマツ(*Pinus thunbergii* Parl)で枯損率がそれぞれ30%と23%であった。このとき、アカマツとクロマツの個体全体の乾燥重量(葉+幹+根)に対する葉の乾燥重量割合はおよそ33.8%と42.5%であった。種による違いの影響を除去できていないものの、実生の段階において葉の重量が少ないことは枯損率の高さに関与していることが考えられる。苗木や成木へと個体サイズが大きくなるにつれて、維持するべき非同化部内の生細胞の割合も増加する。これを支えていくための



葉量や光合成速度や呼吸速度などの生理機能の均衡を維持できなくなることが個体の枯死に影響を与えている可能性がある。

#### 4. 5. 被陰以外の環境ストレスと木部形成との関係性における包括的解明の必要性

相対光強度  $L$  は樹冠長とともに増加した。樹冠長は樹冠の葉量と比例関係にあり (Maguire and Benett, 1996; Takahashi and Obata, 2014), 被陰期間が長いほど減少する (Bormann 1965; Kohyama 1980; O'Connell and Kelty 1994; King 1997).  $L$  は採取時における瞬間的な相対光強度であるにもかかわらず, 供試木個体の被陰の履歴を部分的に表していることが示唆された(表 2).  $L$  に対して, 葉の水ポテンシャル  $\Psi$  は樹冠長とは対応していなかった(表 2). 強度の水ストレスは樹木の伸長成長量や肥大成長量を減少させることが知られている(Sellin, 1993; Mencuccini, 2002; Eilmann et al., 2011)が, 第 2 章で測定した  $\Psi$  の値は $-0.08$  から $-0.37$  MPa の範囲であった(表 2). この値は既往の報告において木部形成を抑制するとされる値(Abe and Nakai 1999; Abe et al. 2003; Rossi et al. 2009; Schoonmaker et al., 2010)よりも大きかった。第 2 章の試験で用いた供試木には水ストレスによる木部形成阻害が恒常的には生じなかったと考えられる。既往の研究によると降水量の減少などによる乾燥ストレスによって欠損輪が発生することが知られていたが, 当試験においては乾燥よりも被陰が木部形成に対する制限要因になったと考えられる。

統計的に有意ではなかったものの, 樹幹の染料上昇速度は樹冠長に伴って増加した(表 2). 樹幹の染料上昇速度は実際の生きている樹木が樹液を根から樹冠へと上昇させる速度の推定値であり, 今回の実験の結果は被陰下において, 樹木は樹液上昇速度が低

下することを示唆している。この結果は既往の報告と合致している。比透水係数が最も高かった供試木#2 では樹幹の染料上昇速度や葉の水ポテンシャルも比較的高い値を示していた。その理由として樹幹内の晩材率(年輪内の晩材の割合)もしくは樹幹横断面に対する通水部位の割合が影響する可能性がある。小倉(2012)はトドマツにおける年輪内の主な通水部位は早材であることを報告しており、年輪内の早材の割合が多くなる、すなわち晩材率が低くなることで、木部の水分通導度が高くなると考えられる。

#### 4. 6. 被陰下における樹幹形成過程に関する知見を基にした森林管理への展望

下層に生育する樹木の樹幹形成過程を生理学的な観点からの理解は、天然林の管理や再造林や複層林、天然更新技術を用いた針広混交林造成などの施業方法の改善に寄与する可能性がある。

複層林施業などの非皆伐施業が林地保全や下刈りなどの省力化の面から注目されており、施業型の1つとして確立するための応用研究が行われているが(丹原 1995; 杉田ら 2014; 林野庁 2017)、非皆伐施業に伴う低光強度条件下では、樹木は成長の低下を生じ、最悪の場合枯損に至る。そのためこのような非皆伐施業において、造林木が枯損せず継続的に成長できるような光強度の制御が必要になる。林内光強度の制御を行うためには、個体が枯死に至る短期的及び長期的な林内光強度の閾値を知る必要がある。このような林内光強度の閾値だけでなく、低光強度条件下において枯死に直面するようになるときに樹木の体の中で光合成転流や水分通導などの生理機能にどのような変化が起こっているのか、その機能の閾値について非破壊的に推察できるようにすることは、長期に

わたくし育成された樹木の材質を無暗に落とすことなく、その生育状況を把握できるようにする上で必要事項であると考えます。それぞれの閾値に至る予兆を認知することは、造林木を生かし、安定した成長量を確保できる施業方法の確立につながると考えます。

光制限環境下における樹木個体の樹幹や樹冠形成の可塑性は樹木個体の生存戦略であり、これらのメカニズムを理解することは、国有林野事業として推進されている針広混交林化や複層林施業などの多様な森林整備において(林野庁 2017)、次世代となる森林下層の管理をより生理学的な観点を基盤として実施することにつながることを期待される。

## 謝辞

本研究の遂行と論文の作成に終始ご指導ご鞭撻を賜りました九州大学大学院農学研究  
院准教授 内海泰弘先生に深甚なる感謝の意を表します。また、本論文の作成にあたり  
貴重なご意見とご助言を賜りました同教授 大槻恭一先生、同教授 松村順司先生、  
同准教授 古賀信也先生、同助教 田代直明先生、東京大学大学院新領域創成科学研究  
科教授 福田健二先生に深く感謝の意を表します。

また、本研究の遂行にあたり多大なご協力を賜りました九州大学附属演習林技術職専  
門員 久保田勝義氏、同技術職員 南木大祐氏、中村琢磨氏、村田秀介氏、同大学大学  
院生物資源環境科学府森林生産制御学研究室 談爛芳氏、相衍氏に厚く感謝の意を表  
します。

また本研究の遂行にあたりたくさんの貴重なご意見を頂きました九州大学大学院生  
物資源環境科学府森林生産制御学研究室のみなさまに感謝の意を表します。

最後に、これまでの生活を支え、励まし続けて頂いた家族に心から感謝します。

## 引用文献

- Abdul Khalil HPS, Yusra AFI, Bhat AH, Jawaid M (2010) Cell wall ultrastructure, anatomy, lignin distribution, and chemical composition of Malaysian cultivated kenaf fiber. *Ind Crops Prod* 31:113–121. doi: 10.1016/j.indcrop.2009.09.008
- Abe H, Nakai T (1999) Effect of the water status within a tree on tracheid morphogenesis in *Cryptomeria japonica* D. Don. *Trees* 14:124–129.
- Abe H, Nakai T, Utsumi Y, Kagawa A (2003) Temporal water deficit and wood formation in *Cryptomeria japonica*. *Tree Physiol* 23:859–863. doi: 10.1093/treephys/23.12.859
- Albaugh JM, Albaugh TJ, Heiderman RR, et al (2014) Evaluating changes in switchgrass physiology, biomass, and light-use efficiency under artificial shade to estimate yields if intercropped with *Pinus taeda* L. *Agrofor Syst* 88:489–503. doi: 10.1007/s10457-014-9708-3
- Antonova G, Stasova V (1993) Effects of environmental factors on wood formation in Scots pine stems. *Trees* 7:214–219. doi: 10.1007/BF00202076
- Barbosa ACF, Pace MR, Witovisk L, Angyalossy V (2010) A new method to obtain good anatomical slides of heterogeneous plant parts. *IAWA J* 31:373–383.
- Beaudet M, Messier C (1998) Growth and morphological responses of yellow birch, sugar maple, and beech seedlings growing under a natural light gradient. *Can J For Res* 28:1007–1015. doi: 10.1139/x98-077
- Becker P, Tyree MT, Tsuda M (1999) Hydraulic conductances of angiosperms versus conifers:

similar transport sufficiency at the whole-plant level. *Tree Physiol* 19:445–452. doi: 10.1093/treephys/19.7.445

Bontempo e Silva EA, Hasegawa SF, Ono K, Sumida A, Uemura S, Hara T (2012) Differential photosynthetic characteristics between seedlings and saplings of *Abies sachalinensis* and *Picea glehnii*, in the field. *Ecol Res* 27:933–943. doi: 10.1007/s11284-012-0973-1

Bormann FH (1965) Changes in the growth pattern of white pine trees undergoing suppression. *Ecology* 46:269–277.

Canham CD (1988) Growth and canopy architecture of shade-tolerant trees: response to canopy gaps. *Ecology* 69:786–795. doi: 10.2307/1941027

Canham CD, Finzi AC, Pacala SW, Burbank DH (1994) Causes and consequences of resource heterogeneity in forests: interspecific variation in light transmission by canopy trees. *Can J For Res* 24:337–349.

Chazdon RL (1988) Sunflecks and their importance to forest understorey plants. *Adv Ecol Res* 18:1–63. doi: 10.1016/S0065-2504(08)60179-8

Cherubini P, Fontana G, Rigling D, Dobbertin M, Brang P, Innes JL (2002) Tree-life history prior to death : two fungal root pathogens affect tree-ring growth differently. *J Ecol* 90:839–850.

Claveau Y, Messier C, Comeau PG, Coates KD (2002) Growth and crown morphological responses of boreal conifer seedlings and saplings with contrasting shade tolerance to a gradient of light and height. *Can J For Res* 32:458–468. doi: 10.1139/x01-220

- Coonen EJ, Sillett SC (2015) Separating effects of crown structure and competition for light on trunk growth of *Sequoia sempervirens*. For Ecol Manage 358:26–40. doi: 10.1016/j.foreco.2015.08.035
- Denne MP (1974) Effects of light intensity on tracheid dimensions in *Picea sitchensis*. Ann Bot 38:337–345.
- Dlugos DM, Collins H, Bartelme EM, Drenovsky RE (2015) The non-native plant *Rosa multiflora* expresses shade avoidance traits under low light availability. Am J Bot 102:1323–1331. doi: 10.3732/ajb.1500115
- Dong T, Li J, Zhang Y, et al (2015) Partial shading of lateral branches affects growth, and foliage nitrogen-and water-use efficiencies in the conifer *Cunninghamia lanceolata* growing in a warm monsoon climate. Tree Physiol 35:632–643. doi: 10.1093/treephys/tpv036
- Duchesneau R, Lesage I, Messier C, Morin H (2001) Effects of light and intraspecific competition on growth and crown morphology of two size classes of understory balsam fir saplings. For Ecol Manage 140:215–225. doi: 10.1016/S0378-1127(00)00281-4
- Eilmann B, Zweifel R, Buchmann N, et al (2011) Drought alters timing, quantity, and quality of wood formation in Scots pine. J Exp Bot 62:2763–2771. doi: 10.1093/jxb/erq443
- Eklund L, Little CHA, Riding RT (1998) Concentrations of oxygen and indole-3-acetic acid in the cambial region during latewood formation and dormancy development in *Picea abies* stems. J Exp Bot 49:205–211.

- Evans JR, Poorter H (2001) Photosynthetic acclimation of plants to growth irradiance: The relative importance of specific leaf area and nitrogen partitioning in maximizing carbon gain. *Plant, Cell Environ* 24:755–767. doi: 10.1046/j.1365-3040.2001.00724.x
- Ferreira BG, Teixeira CT, Isaias RMS (2014) Efficiency of the polyethylene-glycol ( PEG ) embedding medium for plant histochemistry. *J Histochemistry Cytochemistry* 62:1–7. doi: 10.1369/0022155414538265
- Franklin J (2002) Disturbances and structural development of natural forest ecosystems with silvicultural implications, using douglas-fir forests as an example. *For Ecol Manage* 155:399–423. doi: 10.1016/S0378-1127(01)00575-8
- Franklin JF, Shugart HH, Harmon ME (1987) Tree death as an ecological process. *Bioscience* 37:550–556. doi: 10.2307/1310665
- Fritts HC (1976) *Tree Ring and Climate*, 2nd edn. The Blackburn Press
- 福島和彦, 船田良, 杉山淳司, 高部圭司, 梅沢俊明, 山本浩之編集 (2011) *木質の形成 バイオマス科学への招待* 第2版. 海青社, 593pp. ISBN: 978-4-86099-252-1
- Gebauer R, Volařík D, Urban J, Børja I, Nagy NE, Eldhuset TD, Krokene P (2012) Effects of different light conditions on the xylem structure of Norway spruce needles. *Trees* 26:1079–1089. doi: 10.1007/s00468-012-0684-9
- Givnish TJ (1988) Adaptation to sun and shade : A whole-plant perspective. *Aust J Plant Physiol* 15:63–92. doi: 10.1071/PP9880063
- Greis I, Kellomaki S (1981) Crown structure and stem growth of Norway spruce undergrowth



- under varying shading. *Silva Fenn.* 15:306–322.
- Häsler H, Senn J, Edwards PJ (2008) Light-dependent growth responses of young *Abies alba* to simulated ungulate browsing. *Funct Ecol* 22:48–57. doi: 10.1111/j.1365-2435.2007.0
- Heuret P, Guédon Y, Guérard N, Barthélémy D (2003) Analysing branching pattern in plantations of young red oak trees (*Quercus rubra* L., Fagaceae). *Ann Bot* 91:479–492. doi: 10.1093/aob/mcg046
- Hiura T, Sano J, Konno Y (1996) Age structure and response to fine-scale disturbances of *Abies sachalinensis*, *Picea jezoensis*, *Picea glehnii*, and *Betula ermanii* growing under the influence of a dwarf bamboo understory in northern Japan. *Can J For Res* 26:289–297.
- Horn HS (1971) *The adaptive geometry of trees*. Princeton University Press, Princeton
- Johansen DA (1940) *Plant Microtechnique, First*. The McGraw – Hillbook Company, Inc., New York
- Junghans U, Langenfeld-Heyser R, Polle A, Teichmann T (2004) Effect of auxin transport inhibitors and ethylene on the wood anatomy of poplar. *Plant Biol* 6:22–29. doi: 10.1055/s-2003-44712
- Kawanabe S, Shidei T (1968) Ecological studies on the influence of light intensity upon the growth and development of forest trees (III): Effects of shading on the growth of some coniferous seedlings. *Bull Kyoto Univ For* 40:111–121.
- Kerhoulas LP, Kane JM (2012) Sensitivity of ring growth and carbon allocation to climatic variation vary within Ponderosa pine trees. *Tree Physiol* 32:14–23. doi:

10.1093/treephys/tpr112

Kienholz R (1934) Leader, needle, cambial, and root growth of certain conifers and their interrelations. *Bot Gaz* 96:73–92.

King DA (1997) Branch growth and biomass allocation in *Abies amabilis* saplings in contrasting light environments. *Tree Physiol* 17:251–258.

Klinka K, Wang Q, Kayahara GJ, Carter RE, Blackwell BA (1992) Light-growth response relationships in pacific silver fir (*Abies amabilis*) and sub-alpine fir (*Abies lasiocarpa*). *Can J Bot* 70:1919–1930. doi: 10.1139/b92-239

Kohyama T (1980) Growth pattern of *Abies mariesii* saplings under conditions of open-growth and suppression. *Bot Mag Tokyo* 93:13–24. doi: 10.1007/BF02489483

Koske RE, Gemma JN (1989) A modified procedure for staining roots to detect VA mycorrhizas. *Mycol Res* 92:486–488. doi: 10.1016/S0953-7562(89)80195-9

Kozlowski TT, Pallardy SG (1997) *Physiology of Woody Plants, Second*. Academic Press, San Diego

Kozlowski TT, Peterson TA (1962) Seasonal growth of dominant, intermediate, and suppressed red pine trees. *Bot Gaz* 124:146–154.

Kramer PJ, Kozlowski TT (1979) *Physiology of Woody Plants*. Academic Press, New York

Kuo J (ed) (2014) *Electron microscopy methods and protocols, 3rd edn*. Humana Press

Kupper P, Sellin A, Tenhunen J, et al (2006) Effects of branch position on water relations and gas exchange of European larch trees in an alpine community. *Trees* 20:265–272. doi:

10.1007/s00468-005-0033-3

Lorimer CG, Dahir SE, Nordheim E V (2001) Tree mortality rates and longevity in mature and old-growth hemlock-hardwood forests. *J Ecol* 89:960–971.

Lorimer CG, Dahir SE, Singer MT (1999) Frequency of partial and missing rings in *Acer saccharum* in relation to canopy position and growth rate. *Plant Ecol* 143:189–202. doi: 10.1023/A:1009847819158

Maguire DA, Benett WS (1996) Patterns in vertical distribution of foliage in young coastal Douglas-fir. *Can J For Res* 26:1991–2005.

Mencuccini M (2002) Hydraulic constraints in the functional scaling of trees. *Tree Physiol* 22:553–565.

Naidu SL, Delucia EH (1998) Physiological and morphological acclimation of shade-grown tree seedlings to late-season canopy gap formation. *Plant Ecol* 138:27–40.

Naidu SL, Delucia EH (1997) Growth, allocation and water relations of shade-grown *Quercus rubra* L. saplings exposed to a late-season canopy gap. *Ann Bot* 80:335–344.

Nakaba S, Funada R, Sano Y (2013) Disappearance of microtubules, nuclei and starch during cell death of ray parenchyma in *Abies sachalinensis*. *IAWA J* 34:135–146. doi: 10.1163/22941932-00000012

Nicolini E, Chanson B, Bonne F (2001) Stem growth and epicormic branch formation in understory beech trees (*Fagus sylvatica* L.). *Ann Bot* 87:737–750. doi: 10.1006/anbo.2001.1398

- Niinemets Ü (2010) A review of light interception in plant stands from leaf to canopy in different plant functional types and in species with varying shade tolerance. *Ecol Res* 25:693–714. doi: 10.1007/s11284-010-0712-4
- Niklasson M (2002) A comparison of three age determination methods for suppressed Norway spruce : implications for age structure analysis. *For Ecol Manage* 161:279–288.
- O’Connell BM, Kilty MJ (1994) Crown architecture of understory and open-grown white pine (*Pinus strobus* L.) saplings. *Tree Physiol* 14:89–102. doi: 10.1093/treephys/14.1.89
- 小倉美穂 (2012) 日本産針葉樹 13 種における通道様式の多様性. 九州大学大学院 生物資源環境科学府 森林環境科講座 修士論文.
- Oribe Y, Funada R, Kubo T (2003) Relationships between cambial activity , cell differentiation and the localization of starch in storage tissues around the cambium in locally heated stems of *Abies sachalinensis* ( Schmidt ) Masters. *Trees* 17:185–192. doi: 10.1007/s00468-002-0231-1
- Parent S, Morin H, Messier C (2002) Missing growth rings at the trunk base in suppressed balsam fir saplings. *Can J For Res* 32:1776–1783. doi: 10.1139/x02-102
- Pedersen BS (1998) The role of stress in the mortality of midwestern oaks as indicated by growth prior to death. *Ecology* 79:79–93. doi: 10.1890/0012-9658(1998)079[0079:TROSIT]2.0.CO;2
- Peet RK, Christensen NL (1987) Competition and tree death. *Bioscience* 37:586–595.
- Petritan AM, von Lüpke B, Petritan IC (2009) Influence of light availability on growth, leaf

morphology and plant architecture of beech (*Fagus sylvatica* L.), maple (*Acer pseudoplatanus* L.) and ash (*Fraxinus excelsior* L.) saplings. Eur J For Res 128:61–74.

doi: 10.1007/s10342-008-0239-1

Rathgeber CBK, Rossi S, Bontemps JD (2011) Cambial activity related to tree size in a mature silver-fir plantation. Ann Bot 108:429–438. doi: 10.1093/aob/mcr168

Rigling A, Bräker O, Schneiter G, Schweingruber F (2002) Intra-annual tree-ring parameters indicating differences in drought stress of *Pinus sylvestris* forests within the Erico-Pinion in the Valais (Switzerland). Plant Ecol 163:105–121. doi: 10.1023/A:1020355407821

林野庁 (平成 29 年 5 月 26 日公表)平成 28 年度 森林・林業白書. 第II章 森林の整備・保全:

p.35-85.<http://www.rinya.maff.go.jp/j/kikaku/hakusyo/28hakusyo/attach/pdf/zenbun-22.pdf>  
f(2017(平成 29)年 12 月 7 日時点)

Rossi S, Deslauriers A, Anfodillo T (2006) Assessment of cambial activity and xylogenesis by microsampling tree species: An example at the alpine timberline. IAWA J 27:383–394. doi: 10.1163/22941932-90000161

Rossi S, Simard S, Rathgeber CBK, et al (2009) Effects of a 20-day-long dry period on cambial and apical meristem growth in *Abies balsamea* seedlings. Trees 23:85–93. doi: 10.1007/s00468-008-0257-0

Sabatier S, Barthelemy D (1999) Growth dynamics and morphology of annual shoots, according to their architectural position, in young *Cedrus atlantica* (Endl.) Manetti ex Carriere

- (Pinaceae). *Ann Bot* 84:387–392. doi: 10.1006/anbo.1999.0939
- Schoonmaker AL, Hacke UG, Landhäusser SM, et al (2010) Hydraulic acclimation to shading in boreal conifers of varying shade tolerance. *Plant, Cell Environ* 33:382–393. doi: 10.1111/j.1365-3040.2009.02088.x
- Schulte PJ (2012) Vertical and radial profiles in tracheid characteristics along the trunk of douglas-fir trees with implications for water transport. *Trees* 26:421–433. doi: 10.1007/s00468-011-0603-5
- Schweingruber FH, Börner A, Schulze E-D (2006) *Atlas of Woody Plant Stems: Evolution, Structure, and Environmental Modifications*. Springer
- Schweingruber FH (2007) *Wood Structure and Environment*. Springer Science & Business Media
- Sellin A (1993) Resistance to water flow in xylem of *Picea abies* (L.) Karst. trees grown under contrasting light conditions. *Trees* 7:220–226. doi: 10.1007/BF00202077
- Shirley HL (1943) Is tolerance the capacity to endure shade? *J For* 41:339–345.
- 種生物学会 (2003) *光と水と植物のかたち—植物生理生態学入門*. 文一総合出版. 319pp. ISBN-10: 4829921765
- Sprugel DG (2002) When branch autonomy fails: Milton's Law of resource availability and allocation. *Tree Physiol* 22:1119–1124. doi: 10.1093/treephys/22.15-16.1119
- StGeorge S, Ault TR, Torbenson MCA (2013) The rarity of absent growth rings in Northern Hemisphere forests outside the American Southwest. *Geophys Res Lett* 40:3727–3731.

doi: 10.1002/grl.50743

Stockfors J, Linder S (1998) Effect of nitrogen on the seasonal course of growth and

maintenance respiration in stems of Norway spruce trees. *Tree Physiol* 18:155–166.

杉田久志, 高橋利彦, 齋藤誠, 濱道寿幸, 藤田泰崇 (2014) スギ-スギ複層林で発生した

下木の冠雪害被害に対する形状比および上木樹冠との位置関係の影響. *日林誌*

96:6-11.

Suzuki E, Ota K, Igarashi T, Fujiwara K (1987) Regeneration process of coniferous forests in

northern Hokkaido I. *Abies sachalinensis* forest and *Picea glehnii* forest. *Ecol Res* 2:61–75.

doi: 10.1007/BF02348620

Takahashi K, Obata Y (2014) Growth, allometry and shade tolerance of understory saplings of

four subalpine conifers in central Japan. *J Plant Res* 127:329–338. doi:

10.1007/s10265-013-0610-2

Takaoka S (1993) The effect of missing rings on stand-age estimation of even-aged forests in

northern Hokkaido, Japan. *Ecol Res* 8:341–347. doi: 10.1007/BF02347193

丹原哲夫(1995) 人工被陰施設によるスギ・ヒノキ精鋭樹などの耐陰性検定. *岡林試研報*

12:1-20.

Thomas PA (2000) *Trees: Their natural history*. Cambridge University Press, Cambridge

Thibeault-Martel M, Krause C, Morin H, Rossi S (2008) Cambial activity and intra-annual

xylem formation in roots and stems of *Abies balsamea* and *Picea mariana*. *Ann Bot*

102:667–674. doi: 10.1093/aob/mcn146

- Tucker GF, Hinckley TM, Leverenz J, Jiang S (1987) Adjustments of foliar morphology in the acclimation of understory pacific silver fir following clearcutting. For Ecol Manage 21:249–268. doi: 10.1016/0378-1127(87)90047-8
- Turberville HW, Hough AF (1939) Errors in age counts of suppressed trees. J For 37:417–418.
- Tyree M, Ewers F (1991) The hydraulic architecture of trees and other woody plants. New Phytol 119:345–360. doi: 10.1111/j.1469-8137.1991.tb00035.x
- Waring KM, O’Hara KL (2006) Estimating relative error in growth ring analyses of second-growth coast redwood ( *Sequoia sempervirens* ). Can J For Res 36:2216–2222.
- 渡邊定元 (1985) 北海道天然生林の樹木社会学的研究. 北海道営林局. 157pp.
- Wieser G, Hecke K, Tausz M, et al (2003) The influence of microclimate and tree age on the defense capacity of European beech (*Fagus sylvatica* L. ) against oxidative stress. Ann For Sci 60:131–135. doi: 10.1051/forest
- Wright EF, Canham CD, Coates KD (2000) Effects of suppression and release on sapling growth for 11 tree species of northern, interior British Columbia. Can J For Res 30:1571–1580. doi: 10.1139/x00-089
- Yasuda Y, Utsumi Y, Tashiro N, Koga S, Fukuda K (2018) Cessation of annual apical growth and partial death of cambium in stem of *Abies sachalinensis* under intensive shading. J Plant Res. 131:261–269. doi:10.1007/s10265-017-0984-7
- Yoshimura K (2011) Hydraulic function contributes to the variation in shoot morphology within the crown in *Quercus crispula*. Tree Physiol 31:774–781. doi: 10.1093/treephys/tpr060



Zhao Q, Pang X, Bao W, He Q (2015) Effects of gap-model thinning intensity on the radial growth of gap-edge trees with distinct crown classes in a spruce plantation. *Trees* 29:1861–1870. doi: 10.1007/s00468-015-1267-3