北海道大学天塩地方演習林に生育するアカエゾマツの年輪気候学的解析

安江　恒*・船田　良*・野田　真人**・深沢　和三*

Dendroclimatological Study of *Picea glehnii* Growing in the Teshio Experimental Forest of Hokkaido University

by

Koh YASUE*, Ryo FUNADA*, Masato NODA** and Kazumi FUKAZAWA*

要　旨

北海道大学天塩地方演習林に生育するアカエゾマツ天然木を対象とし，年輪形成に及ぼす環境要因の影響の評価を目的として研究を行った。統計解析の前段階として，定期的な形成層活動の観察による年輪形成過程の把握，年輪情報の標準化手法の検討を行った。レスポンスファンクション解析により軟X線デンシトメトリーによる年輪情報と気象因子の関係を統計的に解析したところ，以下の結果が得られた。1）気象によって説明される変動割合は，早材幅より晩材幅，幅より容積密度に関与する年輪情報において大きかった。2）季節別の気象因子の関与として，前年秋（10～12月）の気温が容積密度に負に関与すること，成長期（5～8月）の降水量が負に，気温が正に，晩材形成に関与すること，成長終了直前（9月）の降水量が年輪最外部の容積密度に正に関与すること，などが明らかにされた。

キーワード：年輪解析，年輪形成過程，標準化，レスポンスファンクション解析，*Picea glehnii*

目　次

1994年3月31日受理　Received March 31, 1994

*北海道大学農学部森林科学科木材生物学講座
Laboratory of Wood Biology, Department of Forest Science, Faculty of Agriculture, Hokkaido University, Sapporo 060
**北海道大学農学部雨龍地方演習林
Uryu Experimental Forest, Faculty of Agriculture, Hokkaido University, Nayoro 096

1．緒　　言

樹木の成長と生育環境との関係を明らかにするうえで，樹木の年輪情報を用いることは，多数の個体について長期にわたって情報が得られる利点を持ち，有効な方法であると考えられる。これらの研究は，年輪生態学 (dendroecology)，年輪気候学 (dendroclimatology)，として認識されている。例えば，FRITTS[1] は樹木の生理機能と気候との関係について細かく検討し，年輪幅と気象因子との関係を統計的に分析する方法をまとめている。さらに，COOK ら[2] は統計的な手法について詳しく検討を行い，紹介している。

従来の研究は，年輪情報として主に年輪幅を用いて行われていたが，年輪内の密度変化を解析する方法として軟X線デンシトメトリーが POLGE[3] によって紹介されている。SCHWEINGRUBER[4] は軟X線デンシトメトリーを用いて，年輪情報と気候因子との関係を解析し，ヨーロッパの針葉樹について，年輪幅よりも容積密度値が気象の再現に適することを報告している。

近年，日本においても年輪気候学的研究が行われており，年輪情報と気象因子の関係が報告されている。年輪幅を指標とした研究には武市[5,6]，野田[7]，岸ら[8] などがあり，古川ら[9] は，クロマツの年輪幅変動に対する気象因子（気温，降水）の寄与について報告している。軟X線

デンシトメトリーによる年輪情報を用いた研究としては，小林ら[10),11)]，藤原ら[12)]の研究があり，野堀ら[13)]，野堀[14),15)]はアカエゾマツの年輪情報と気象因子との間で重回帰分析を行い，気象因子との関与を報告している。しかし，これらの研究には解析手法上いくつかの問題点が挙げられる。

第一は，年輪形成の過程や期間が詳しく把握されないまま検討が行われている点である。通常，統計解析の結果は，各年輪情報と気象因子との相関係数が各月ごとに表される。係数の持つ意味を評価するに当たって年輪の形成過程を把握しておく事が必要となるが，スギ，ヒノキ，アカマツなど解剖学的に詳しく研究されている一部の樹種を除いて，知見が欠けている。

第二に標準化の問題がある。標準化とは，年輪情報の実測値と傾向曲線との比をとることにより，気象因子による変動を抽出するための重要な処理過程であるが，最適な傾向曲線を当てはめる必要がある。この傾向曲線について検討を加えた報告はほとんど無い。年輪気候学的研究を行うに当たって，まず，これらの基礎的な検討を行う必要があると考える。

本研究は，天塩地方演習林に生育するアカエゾマツを対象とし，軟Ｘ線デンシトメトリーによって得られた年輪情報と気象因子との関係を統計的に解析することにより，年輪形成に及ぼす環境要因の影響を評価することに目的をおいた。統計解析手法として，年輪気候学的研究において近年一般的に用いられているレスポンスファンクション（response function）解析を用いた。

本研究を行うに当たって前述のように問題点が二つ挙げられた。そこで，アカエゾマツの年輪形成過程の観察，標準化法の検討を行ったうえで，レスポンスファンクション解析を行い，得られた年輪情報と気象因子の関係を求めた。

2．年輪形成過程

軟Ｘ線デンシトメトリーによって得られる年輪内の容積密度曲線は細胞壁率の変化と同一的な意味を持ち，年輪幅は形成された細胞数と細胞の放射径に依存し，容積密度は細胞の放射径と細胞壁厚に依存する。つまり，得られた年輪情報は年輪構造を間接的に表していると言える。

年輪を構成する仮道管は，細胞の分裂，拡大，細胞壁の肥厚の過程を経て形成され，この形成過程に環境要因が作用することにより結果的に年輪構造の変動として記録される。従って，解析を行う場合には，年輪の形成過程を把握したうえで，年輪構造及び形成される季節との対応を考慮して考察を行うことが必要だと考えられる。

北海道産の針葉樹について，カラマツの年輪形成に関する報告はある[16),17)]が，アカエゾマツについて年輪形成過程を観察した報告は無い。そこで，一成長期についての年輪形成過程の把握を目的として実験を行った。

年輪の形成過程を経時的に観察する方法については，デンドロメーター[18)]，刺針法[19)]，電

気刺激法[20),21)]，打ち抜き法[17)]などが紹介されているが，本研究においては，細胞数のみでなく細胞の拡大，細胞壁の肥厚，形成層細胞の活動状態などが詳細に観察できる方法として，打ち抜き法を用いた。今川と石田[17)]の方法に従って，ブロックを採取し，分裂・拡大・壁肥厚の各過程にある細胞数を測定した。

2.1　方法

2.1.1　供試木

供試木として，北海道大学天塩地方演習林河西18林班よりアカエゾマツ（*Picea glehnii* Masters）造林木を1個体設定した。樹齢は27年，胸高直径は25 cm，樹高は14 mであった。

2.1.2　試料の作製

1992年の一成長期について，約2週間おきに形成層帯を含むブロックを採取した。採取日は，4月24日，5月8日，5月21日，6月9日，6月22日，7月7日，7月24日，8月6日，8月21日，9月10日，9月25日，10月21日の計12回である。ブロックの採取は供試木の胸高部からポンチ（ϕ 20 mm）を用いて行い，直ちにFAA（ホルマリン，酢酸，アルコール）溶液により2～3日間固定した。採取後の傷害の影響を避けるために，採取部位は互いに10～15 cmの間隔をあけ，特に垂直方向に重なることがないようにした。

固定したブロックは流水にて2日間水洗し，師部，形成層帯を含む約5×5×5 mmの小ブロックにした。小ブロックはアルコールシリーズにて脱水後，常法に従いエポキシ樹脂にて包埋した。

スライディングミクロトームを用いて，包埋した小ブロックより約15 μm厚の木口面切片を切り出した。切片はサフラニンで染色，水洗した後，スライドガラスに張り付け，オーブン（45℃）を用いて約1時間乾燥させ，ビオライトで封入した。

2.1.3　計測

作製した永久プレパラートより，(a)採取時までに形成された仮道管数，(b)分裂及び拡大中の細胞数，(c)細胞壁肥厚中の細胞数，(d)早・晩材境界を測定した（Fig. 1）。以下の計測は，各試料を採取した時点までに形成された仮道管について，10の放射列について数え，その平均を求めた。

(a)　仮道管数の測定

作製したプレパラートを光学顕微鏡写真撮影し，計測は写真上で行った。

分裂中は，形成層帯の細胞と木部の細胞の区別がつかないので，形成層帯の細胞も含んで測定した。形成層帯と師部の区別については，分裂後，明らかに拡大を始めたと考えられる（形成層帯の扁平な細胞より放射径の大きい）細胞より外側を師部として区別した。

(b)　分裂及び拡大中の細胞数の測定

作製したプレパラートの同一部位を光学顕微鏡及び偏光顕微鏡で写真撮影した。

偏光顕微鏡で撮影した場合，二次壁S1層の堆積があると複屈折がみられる。この性質を利

用して，複屈折が見られない細胞帯を分裂または拡大中の細胞（一次壁帯）とみなしてその細胞数を測定した。

(c)　**細胞壁肥厚中の細胞数の測定**

細胞内に原形質が残っている細胞は採取時には生きており，活動をしていたと考えられる。

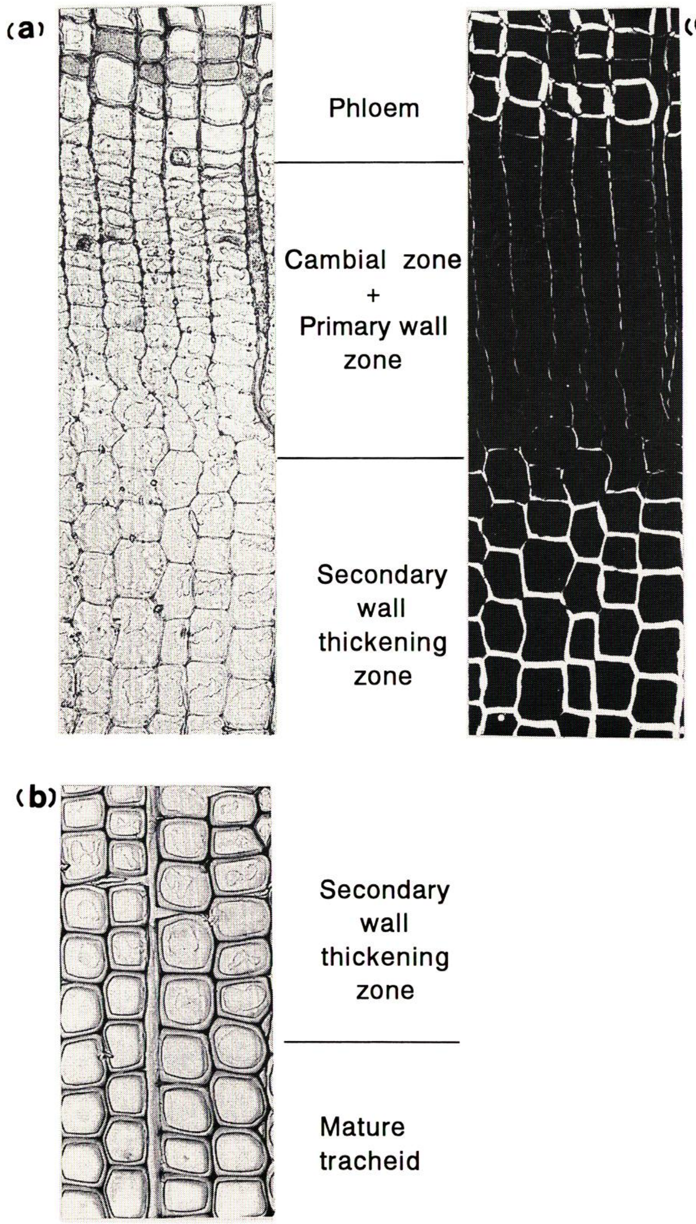


Fig. 1. Transverse views of xylem formation.
Notes : (a),(b) : Light micrographs. (c) : Polarized micrograph.

そこで，原形質が残っており，且つ偏光顕微鏡下で複屈折の見られる細胞を細胞壁肥厚中の細胞として測定した。

(d)　早・晩材境界の測定

あらかじめ年輪形成が終了していることが確かめられた試料（9月25日，10月21日に採取）について行った。測定はグラフィックデジタイザーを用いて，写真上で行い，仮道管の接線壁厚 (double wall) と放射径を測定した。

早・晩材境界は MORK の定義[22]に従って決定した。測定された境界を，細胞数の測定より求めた年輪形成曲線に代入し，早・晩材の移行時期を推定した。

2.2　結果と考察

分裂の開始は，形成層の細胞に新たな薄壁の細胞壁が見られた時点とし，5月8日に初めて確認された。分裂の終了は形成層の細胞に新たな分裂がみられなくなった時点（薄壁の細胞壁がみられなくなった時点）とし，8月21日に確認された。壁肥厚の終了は，年輪最外部の細胞に原形質がみられなくなった時点とし，9月25日に確認された。

測定された細胞数の変化と，分裂開始，分裂終了，肥厚終了時期の判定の結果とあわせ，年輪形成曲線として Fig. 2 に示す。

今回の測定結果が，異なる個体，生育地に適用できるか考察を行った。山口[23]は，ヒノキ

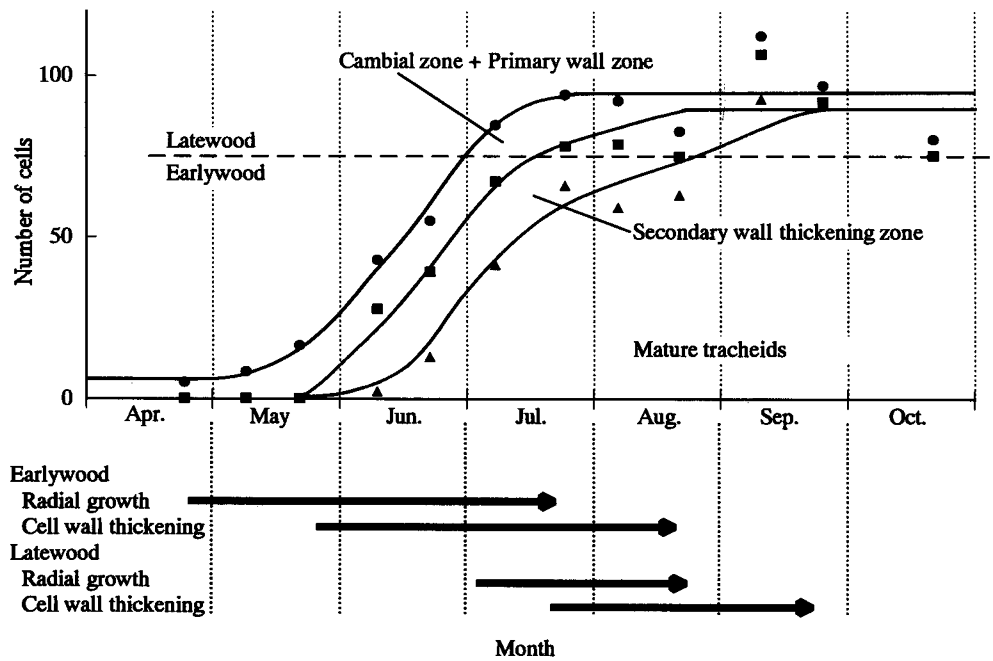


Fig. 2. Smoothing growth curves resulting from plotting of numbers of cells in the various tissue zones of *Picea glehnii*.
Legend : ▲ : Mature tracheids. ■ : Mature tracheids and secondary wall thickening tracheids. ● : Newly formed tracheids.

の肥大成長パターンは，クローン間差以上に年毎の変動が大きく，気象条件によってそれぞれの年に特徴的な肥大成長パターンを示すことを報告している。一方，久保[24]，Funada ら[25]は，樹冠量の調整程度によって細胞の形成速度が異なり，また，樹冠量が小さいことによる晩材細胞の早期形成と細胞生産の早期停止を報告している。同様の結果が苫小牧地方に生育するヨーロッパトウヒについても報告されており，人為的に樹冠量を制御していない供試木についても，樹冠活性が異なる優勢木と劣勢木では細胞生産の停止時期に一カ月程度の差が見られた[26]。

以上の報告より，クローン間差は少ないものの，個体の樹冠量の差によって，特に細胞生産の停止時期には少なくとも一カ月程度のずれが生じる可能性が示唆された。

年輪情報と気象因子との関係を検討する場合，年輪形成時期にずれが生じることを考慮にいれながら，解析を行う必要があると考えられる。

3．年輪情報の標準化法の検討

年輪情報の系列には年輪形成時の様々な環境因子の影響が複合して含まれている。一般に，年輪生態学(dendroecology)において，年輪情報系列は式(1)のようないくつかの系列で表された線形集合とみなされている[27]。

$$R_t = A_t + C_t + D1_t + D2_t + E_t \qquad \cdots\cdots\cdots(1)$$

R_t：年輪情報系列

A_t：加齢に伴う変動（age trend）

C_t：気象因子による変動

$D1_t$：樹間競争や攪乱など，局所的，内因的な変動

$D2_t$：風害，生物害などの地域性を持つ外因的な変動

E_t：上記以外の変動

さらに，年輪情報と気象因子との関係解析にあたり，非気候因子による変動を成長傾向曲線：G_t として定義して，気候因子による変動と区別して用いている。

$$G_t = f(A_t, D1_t, D2_t) \qquad \cdots\cdots\cdots(2)$$

G_t：成長傾向曲線

年輪情報系列からのG_t の除去の手順は標準化（standardization）と呼ばれ，一般に標準化値：I_tは年輪情報系列：R_t の傾向曲線：G_tに対する比として算出する方法（ratio method）によって求められる。

$$I_t=\frac{R_t}{G_t} \qquad \cdots\cdots\cdots (3)$$

I_t：標準化値

標準化の目的は2つある。1つは，非気候因子による変動を取り除くことであり，もう1つは年輪情報を実測値の大きさに左右されない相対値とすることである[1)]。

算出された標準化値は後述のように採用する傾向曲線によって異なり，本研究の場合，標準化値は気候による変動のみを含んでいることが望ましい。

標準化に用いられる傾向曲線として，指数関数，多項式モデル，直線モデル，等加重移動平均，Low-pass filter，スプライン関数[28)]，など，様々なモデルが紹介されている[1)]。指数関数は，加齢による年輪幅の減少(age trend)を除くのに適しており，成長傾向がシンプルなもの，例えば開放林分で強いage trendを持つ状況では最も良い方法であるが，これは非常に希な例である。温帯に分布する森林のように成長傾向が複雑な場合には，中，短期の変動成分を取り除くために，多項式，等加重移動平均，Low-pass filter，スプライン関数などが用いられてきた。特に，Low-pass filter，スプライン関数は，複雑な成長傾向パターンにも対応でき，また，取り除かれる成分の周期特性が好ましい[1)]とされる。

日本においては，5年移動平均値[10),11),13),14),29)]，多項式[5),6)]が今まで主に用いられてきた。しかし，これらは必ずしも明確な根拠の基に用いられているわけではない。

本研究において対象としたのはアカエゾマツの天然林であり，採取された試料には，複雑な成長傾向が見られた。松田[30)]によると，アカエゾマツは極相林内においては，大径木の盛り上がった根株上に小群状で連続的な更新を行う根株上更新と呼ばれる更新様式を持ち，樹齢と樹高に順位性を持って生立しており，これらは上層木の破壊によって順送りに上層へ進む成長様式を持つ，とされており，本研究における供試木についても複雑な成長傾向はこのような成長の過程を反映していると考えられる。従って，成長傾向を取り除くためには，より有効な傾向曲線を選択することが重要であり，本研究では，多項式，5年移動平均，Low-pass filterの三者を比較した。

3.1 方法

3.1.1 供試木と採取地

天塩演習林河東18林班のアカエゾマツ純林にプロットを設定した(Fig. 3)。土壌は蛇紋岩質である。供試木は，幹折れ等の大きな傷害が無く，胸高直径が20 cm以上の個体をランダムに選択した。供試木の概要をTable 1に示す。

3.1.2 試料の採取と調製

供試木の胸高部より生長錐（ϕ 5 mm）を用いて各供試木につき1本のコアサンプルを採取した。採取したコアサンプルは気乾状態まで乾燥させ，おさえ木でサンドイッチ状に接着し

Table 1. Outline of sampled plot (Compartment No. 19)

Parent material of soils	Stand	Altitude (m)	No. of sampled trees	No. of rings (average)	Average DBH (cm)
Surpentinite	Pure natural forest	300	30	95-470 (224)	46

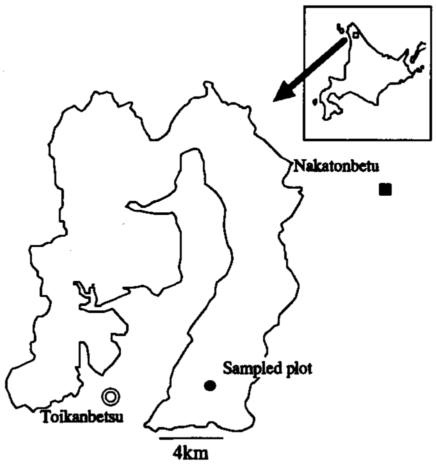


Fig. 3. Sampled plot in the Teshio Experimental Forest.
Legend : ● : Sampled plot. ■ : Weather station.

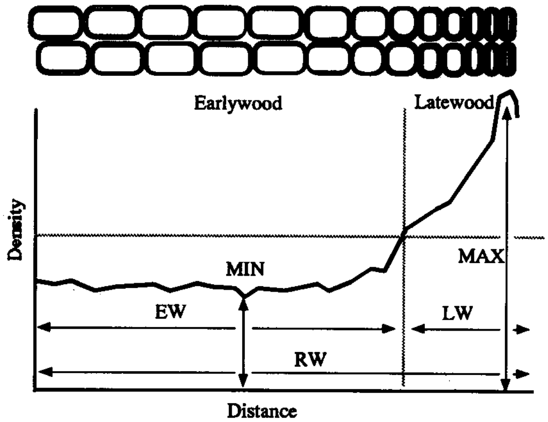


Fig. 4. Tree-ring variables analyzed by soft X-ray densitometry.
Notes : EW : Earlywood width. LW : Latewood width. RW : Ring width. MIN : Minimum density. MAX : Maximum density.

た後，ツインソー（高千穂精機社製）で2 mm厚に製材し，試料とした。

3.1.4 軟X線デンシトメトリー

試料は50℃で約24時間，105℃で約24時間乾燥し，デシケーター（シリカゲル入り）内で約24時間保存した。光学クサビとともに軟X線撮影装置（Softex IE型）によって撮影した。撮影したフィルム（Fuji X-RAY Film FR/Industrial）は自動現像機（Sakura KX-40）により現像された。

軟X線写真の濃度はデンシトメーター（コニカメディカル2111型改）によって読み込まれ，年輪解析プログラム[31]によって処理され，以下の8つの年輪情報を得た。年輪幅，早材幅，晩材幅，一年輪容積密度，早材容積密度，晩材容積密度，最大容積密度，最小容積密度，である（Fig. 4）。なお，早・晩材境界はMORKの定義[22]に基づいて深沢[32]が算出した密度値0.55 g/cm^{3}とした。

3.1.5 傾向曲線の当てはめ

軟X線デンシトメトリーによって得られた年輪情報について，以下の3つの曲線モデルを傾向曲線とした。

(a) **多項式曲線**

多項式は式(4)で表される。

$$G_t = ax^p + bx^{p-1} + cx^{p-2} + \cdots\cdots + mx + n \qquad \cdots\cdots\cdots(4)$$

多項式は次数 p によって元の年輪系列との当てはまりの度合いが左右される。次数 p の選択基準は，次数を1から順に増やしていき，決定係数の改善が5％以下になったときの次数より1つ低い次数を p として選択した[1)]。

(b) **5年移動平均**

移動平均 (moving average) による傾向曲線は，前後いくつかの値について等しいウェイトを掛けることにより算出され，初期の年輪年代学的研究に使われた[1)]。5年移動平均法による傾向曲線は式(5)で表される。

$$G_t = \frac{R_{t-2} + R_{t-1} + R_t + R_{t+1} + R_{t+2}}{5} \qquad \cdots\cdots\cdots(5)$$

(c) **Low-pass filter**

Low-pass filter はスムーズな系列を得るため，奇数組の左右対象なフィルターウェイトをもつ移動平均であり，ウェイトはガウス分布になる。この原理は HOLLOWAY[33)] により詳しく解説されている。傾向曲線は式(6)で表される。

$$G_t = \sum_{k=-n}^{n} w_k R_{t+k} \qquad \cdots\cdots\cdots(6)$$

w_n：ウェイト

Low-pass filter 及び5年移動平均により抽出される変動の周波数特性は Fig. 5 に示されるような frequency-response function によって表される[1)]。縦軸は振幅の減衰される程度を，横軸は周期成分を表す。ここで，振幅 (response) が50％減衰されている周期成分を代表的にカットオフポイント (cut-off point) とし，横軸の0からカットオフポイントまでをフィルター長 (filter length)：(Tc) としてスムージングの程度を表す指標として定義される[2)]。

Low-pass filter の性質はフィルター長：Tc によって決められる。今回は Tc＝5，10, 15, 20, 25, 30年の場合について傾向曲線を求めた。各フィルター長に対応するウェイトを Table 2に示す。

以上に挙げられた3種類，8つの傾向曲線を，それぞれ全ての個体の年輪幅系列に当てはめ，標準化値を求めた。標準化の方法を Fig. 6 に示す。また，年輪幅系列に当てはめられた傾向曲線と，算出された標準化値の例を Fig. 7 に示す。対象とする期間は過去100年間とし，100年間連続した系列が得られる30個体を用いた。

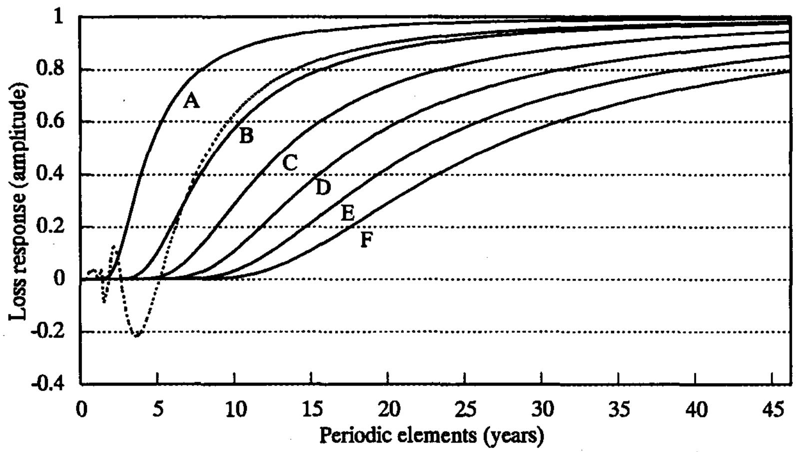


Fig. 5. Characteristic frequensy-response functions of low-pass filters (solid curves) and the five-year moving average (dotted curve). (Modified from Fritts, 1976, and Holliway,1958.)

Notes : Filter Lengths : A : 5years, B : 10years, C : 15years, D : 20years, E : 25years, F : 30years.

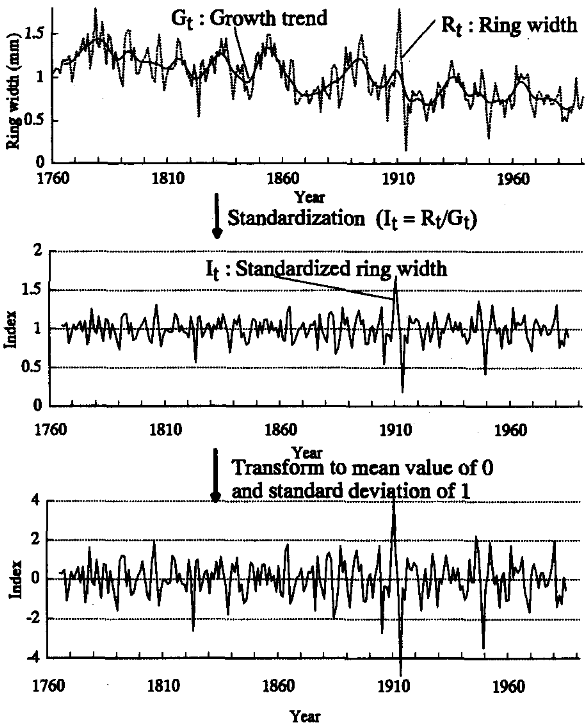


Fig. 6. Process of standardization.

Table 2. Weights of Low-pass filters and the five-year moving average

Weight number[a]	Low-pass filter: Filter length (years) 5	10	15	20	25	30	Five-year moving average
−8						0.0222	
−7					0.0233	0.0359	
−6				0.0237	0.0394	0.0447	
−5			0.0216	0.0434	0.0521	0.0543	
−4			0.0473	0.0628	0.0659	0.0638	
−3		0.0474	0.0806	0.0844	0.0794	0.0726	
−2	0.0269	0.1231	0.1189	0.1045	0.0908	0.0796	0.2000
−1	0.2335	0.2065	0.1503	0.1190	0.0985	0.0841	0.2000
0[b]	0.4792	0.2460	0.1626	0.1243	0.1012	0.0857	0.2000
1	0.2335	0.2065	0.1503	0.1190	0.0985	0.0841	0.2000
2	0.0269	0.1231	0.1189	0.1045	0.0908	0.0796	0.2000
3		0.0474	0.0806	0.0844	0.0794	0.0726	
4			0.0473	0.0628	0.0659	0.0638	
5			0.0216	0.0434	0.0521	0.0543	
6				0.0237	0.0394	0.0447	
7					0.0233	0.0359	
8						0.0222	

Notes ; [a]Weight number expressed as position relative to central values of the data.
[b]Central weight.

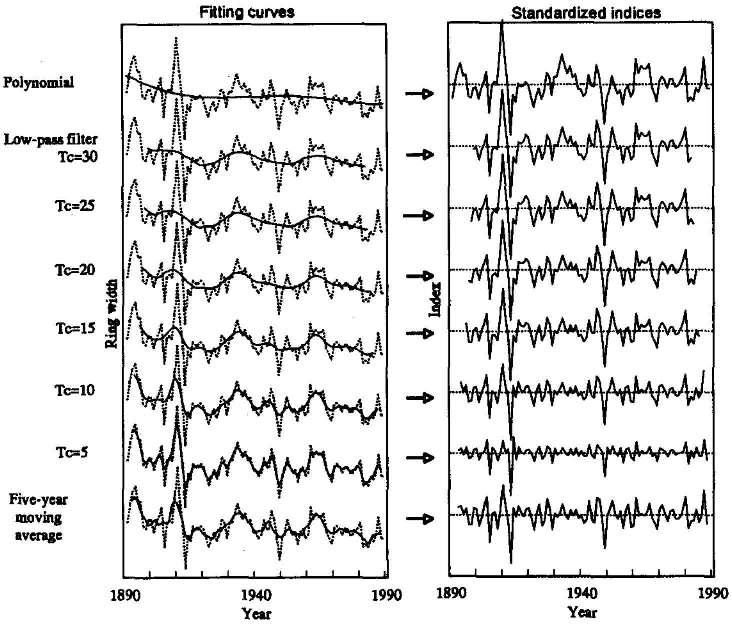


Fig. 7. Examples of fitting curves and standardized indices. Dotted lines are original series.

3.1.6 傾向曲線の選択

3種類，8つの傾向曲線のうち，どれが標準化に適しているか検討を行った。選択基準として，各個体の年輪情報系列に含まれる共通変動成分(signal)の度合いを基準とする方法〔SNR (Signal-to-noise ratio) 法〕，実際に気象因子との相関を求めたうえで最も気象が忠実に再現できるものを選択する方法，系列を周期成分に分解して気象データと対応させる方法，などがCOOKら[2]によって紹介されている。本研究の対象地では，気象データが50年ほどしか得られないため，年輪情報系列のみから検討できるSNR法を用いて選択を行った。

前述したように，年輪情報の変動はいくつかの要因による影響を受けているが，この中で，気象因子はプロット内の全ての個体に対して共通に影響していると仮定できる。従って，標準化によって抽出された短周期の変動（気象因子によると仮定される変動）は，プロット内の個体間において一致度が高くなると予想される。そこで，変動の一致度を，プロット内の全ての個体の組み合わせについて算出したcross correlation（供試木間の相関計算）による相関係数によって表し，その平均値の最も高い標準化年輪幅系列を得られた傾向曲線が，共通変動成分を抽出するのに適する傾向曲線として選択できる。

算出された相関係数の評価に当たって，5年移動平均，Low-pass filterにおいてはその性格上，系列の前後が欠損し，自由度が異なるため，相関係数から自由度を補正したt値に変換した。傾向曲線ごとに平均t値を求め，傾向曲線選択の基準とした。

3.2 結果と考察

それぞれの傾向曲線を当てはめ，標準化値を算出した。算出された標準化値は，各傾向曲線についてcross correlationによる相関係数を算出した。実測値では，年輪幅変動の個体間の相関は低いが，標準化を行うことによってほとんどの個体での変動が一致し，標準化により，気候による変動成分が抽出されている事が示された（Fig. 8)。

算出された相関係数はt値に換算し，用いた傾向曲線ごとに平均t値を算出した。結果をTable 3に示す。ただし，30個体のうち，いずれの標準化法においても他の供試木との相関を示さなかった供試木No. 16, 30は以下の検討から除いた。

Table 3. Average t-value for cross correlation

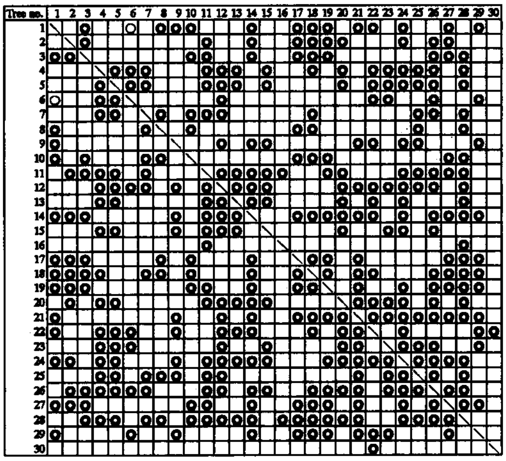
Fitting curves		Average t-value
Original series		2.54
Polynomial		2.56
Five-year movig average		3.86
Low-pass filter	Tc= 5	3.71
	Tc=10	3.88
	Tc=15	3.94[a)]
	Tc=20	3.92
	Tc=25	3.03
	Tc=30	3.54
Number of trees		28

Notes : Tc indicates the filter length of the low-pass filter.
[a)]Suitable fitting curve for standardization.

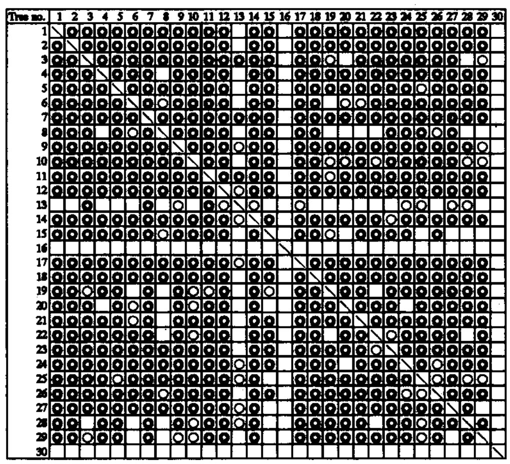
(a) 多項式

多項式を用いた場合，標準化値は実測値に比べて，相関の改善はみられなかった。また，その他の問題として，1）次数の大きさによって実測値との当てはまりが違い，その次数の選

(a) Original series



(b) Five-year moving average



(c) Low-pass filter (Filter length ; 15years)

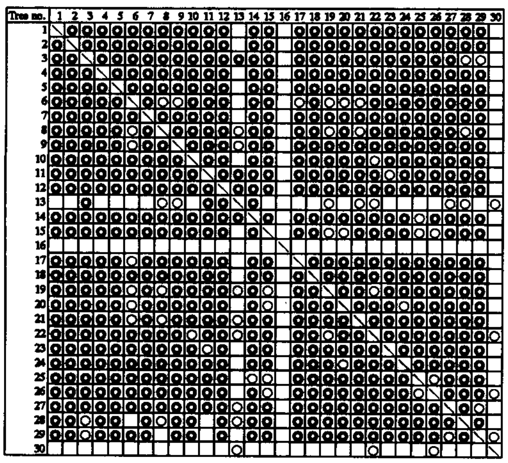


Fig. 8. Examples of cross correlation for standardized ring width indices calculated by fitting various growth curves.
Legend : ◎ : Significant at 1% level. ○ : Significant at 5% level.

択基準がはっきりしていないこと，２）系列の始まりと終わり付近で実測値との当てはまり（end fitting）が悪くなることがあること，などが挙げられている[34]。従って，多項式は傾向曲線として用いるには不適当であると判断した。

(b)　５年移動平均

５年移動平均を用いて求めた標準化値は高いｔ値を示した。しかし，実測値と標準化値でピークの位置がずれる不自然な変動がみられた。これは，５年移動平均の周期成分特性は，５年以下の周期成分を増幅するなどの性質を持つため（Fig. 5）と考えられた。COOKら[34]も同様に，その周期成分特性より，これらの等加重移動平均は奨められないと述べており，５年移動平均は不適当であると考えられた。

(c)　**Low-pass filter**

Low-pass filter を用いて求めた標準化値は，どのフィルター長においても実測値に比べて

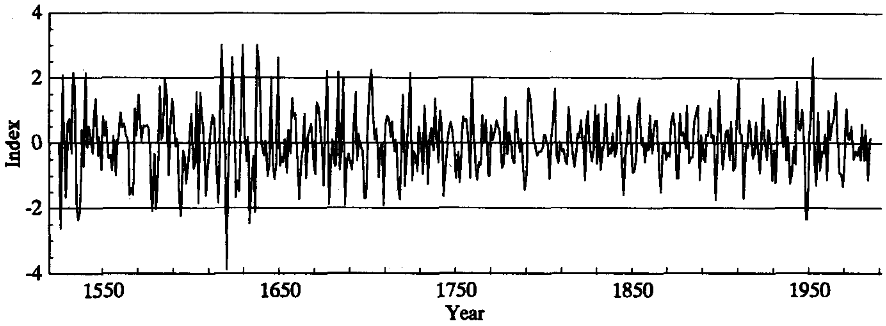


Fig. 9. Standardized ring width chronology for sampled plot calculated by fitting growth trend curves.

高い t 値を示した。抽出された周期成分にも大きな問題はなく，他の 2 つの方法に比べ，適当であると考えられた。本プロットではフィルター長：Tc＝15 年において平均 t 値が最も高くなり，個体間に共通する変動を最も抽出していると判断できる。

フィルター長 15 年の Low-pass filter により求めた天塩地方演習林試験地における標準化年輪幅系列（chronology）を Fig. 9 に示す。この系列は供試木 28 本を平均したものであり，この地区の暦年標準パターン[29]と見ることができる。

4. 年輪情報と気象因子との相関

これまでに，年輪情報と気象因子の相関関係より，樹木の反応性を検討した報告が数多くある。例えば，FRITTS ら[35]は，半乾燥地域において，降水による樹木の年輪幅と気象因子との相関関係を解析し，生育条件が厳しくなるにつれ，立木密度，年輪幅が減少するが，年輪幅系列の個体間の一致性，気象要因に対する反応性が高くなることを報告している。また，最近，FRITTS ら[36]は，気象との関係を年輪幅のみでなく，分裂細胞数，細胞径，細胞壁肥厚などについて統計的に解析し，気象因子による年輪構造の変動をモデル化するに至っている。

このような年輪情報と気象因子との相関関係の解析を行う場合，現在は，主にレスポンスファンクション解析[37]が用いられており，その統計的な有効性が報告されている[38]。

本研究においても，レスポンスファンクション解析を用い，アカエゾマツの年輪形成に対する気象因子の影響を検討した。

4.1 方法

4.1.1 気象データ

プロットに対応する気象観測点として，中頓別を選択した（Fig. 3）。

2. において，アカエゾマツの年輪形成期間は，5 月から 9 月であることが確かめられている。従って，前年の肥大成長がほぼ終了する前年 9 月から，肥大成長がほぼ終了する当年 9 月までの 13 カ月間の月平均気温・月降水量を独立変数（計 26 変数）として用いた。

4.1.2　レスポンスファンクション解析

レスポンスファンクション解析は基本的には重回帰分析であるが，気象因子（独立変数）をあらかじめ主成分分析により主成分に変換することにより特徴づけられる。気候因子を主成分に変換することで，独立変数は互いに直行なベクトルとして重回帰分析に取り入れられ，年輪情報に関与する全ての気象因子との間に回帰係数が算出される。また，重回帰分析に導入する独立変数として，元の気象データの90%または95%を説明する主成分を用いるため，独立変数の数は元の気象データに比べて少なくなり，重回帰分析の精度が増す[1)]。これらの利点により，通常の単回帰分析，重回帰分析に比べて有効な方法とされる。

本研究における計算の手順は以下の通りである。

1）3．での結果を基に8つの年輪情報について標準化年輪情報系列を算出し，正規化(平均：0，標準偏差：1とする）し，従属変数とした。

2) 気象データは，1951-85 (n=35) の期間を対象とした。正規化した後，主成分分析を行い，主成分得点を独立変数とした。重回帰分析に導入する独立変数は元の気象データの95%までを説明するものとし，第18主成分までが選択された。

3）1）により求めたそれぞれの従属変数と，2）により求めた独立変数について，ステップワイズ (stepwise) 法による重回帰分析を行った。このときの変数選択の基準となるF値は1とした。

4）重回帰分析によって得られた偏回帰係数を，元の気象データに対応する回帰係数（レスポンスファンクション）に変換した。計算の過程をFig. 10に図示する。

レスポンスファンクション解析の結果は式(7)の回帰式として表される。

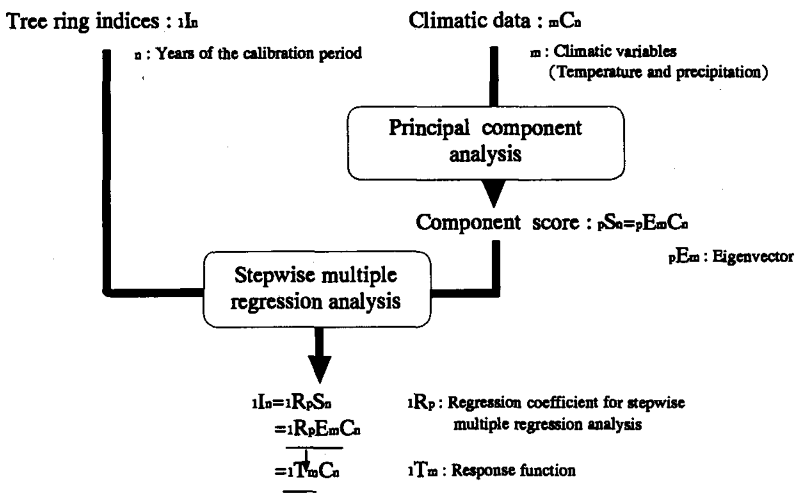


Fig. 10. Flow chart for calculating response function.

$$r_i = a_1x_{1i} + a_2x_{2i} + \cdots\cdots\cdots + a_mx_{mi} \qquad \cdots\cdots\cdots(7)$$

i：年

r_i：i年の年輪情報

m：気象因子

a_m：レスポンスファンクション

x_{mi}：i年の気象データ

この回帰式を元に，以下の2つの視点から検討を行った。

1）回帰式に実際の気象データを代入することにより，気象因子のみによって説明される年輪情報系列の予測値が求められる（Fig. 11)。求めた予測値と実測値との決定係数（r^2)，つまり気象によって説明される変動の割合を求めた。

2)レスポンスファンクション：a_mをグラフに図示し，月別の気象因子の関与を検討した。

4.2　結果と考察

4.2.1　気象因子によって説明される変動の割合

気象因子によって説明される変動の割合を Fig. 12 に示す。

採用した全ての気象因子による予測値について，早材幅より晩材幅で，幅に関する指標より容積密度に関する指標において決定係数（r^2）は大きかった。つまり，形成される細胞数に比べ，細胞壁率を左右する，細胞の放射径，細胞壁厚が，気象因子による影響を敏感に反映している事が示唆された。同様な結果として，ヨーロッパの針葉樹において，年輪幅に比べ最大容積密度が敏感に気象因子に反応することが報告されている[39]。

気温のみ，降水量のみによって予測された予測値を用いて，気温と降水量の寄与を比較した。年輪幅，早材幅，晩材幅，一年輪容積密度において降水量の寄与が気温の寄与より大きく，早材容積密度，晩材容積密度，最小容積密度，最大容積密度他において気温の寄与が降水の寄

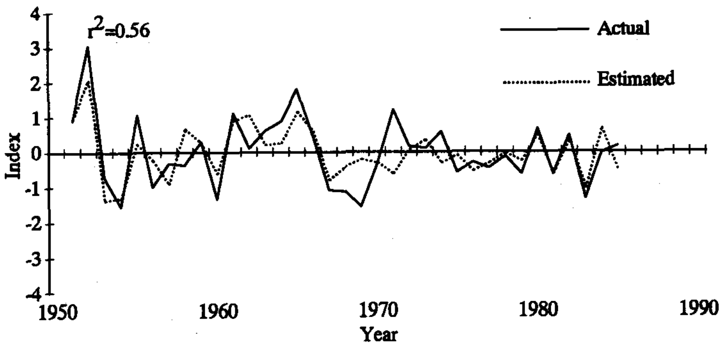


Fig. 11. Example of actual and estimated series for ring width.
Note ; r^2 : Coefficient of determination for actual and estimated series.

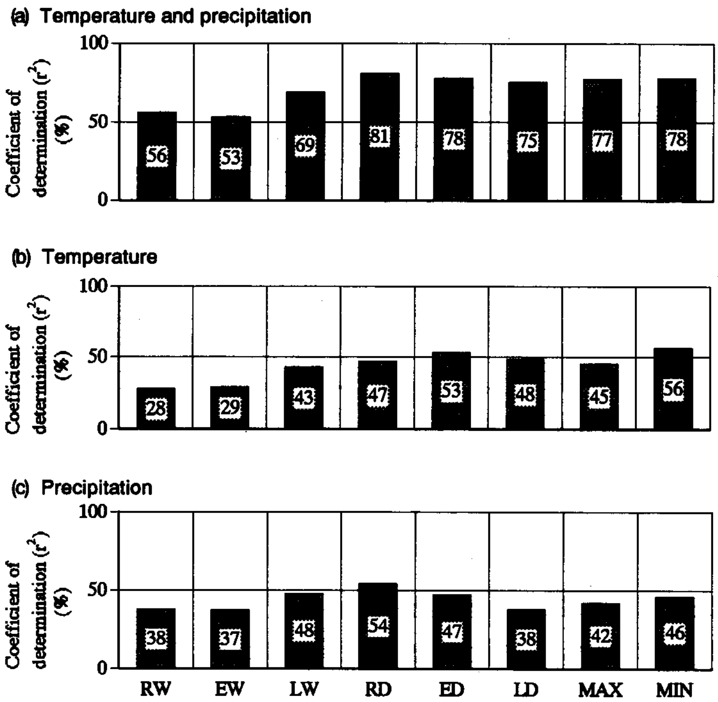


Fig. 12. Coefficients of determination (r^2) for actual and estimated series.
Notes : (a) : Estimated by temperature and precipitation. (b) : Estimated by temperature. (c) : Estimated by precipitation.
RW : Ring width. EW : Earlywood width. LW : Latewood width. RD : Ring density. ED : Earlywood density. LD : Latewood density. MAX : Maximum density. MIN : Minimum density.

与より大きかったが，顕著な差ではなかった。

4.2.2　月別の気象因子の関与

レスポンスファンクション解析によって得られた月別の回帰係数を Fig. 13 に表した。正の係数は気象因子が年輪情報に対して正に関与することを，負の係数は負に関与することを，0 は相関が無いことを表す。この結果，以下の関係が認められた（Fig. 14）。季節別に示す。

（前年秋）　晩材幅に対して 10 月の気温が，早材容積密度に対して 11 月の気温が，一年輪容積密度，晩材容積密度，最大容積密度，最小容積密度に対して 11-12 月の気温が負に関与していた。分裂を停止してから休眠に入るまでの期間に，気温が高いことにより呼吸が促進され，貯蔵物質が消費された結果と考えられた。同様に，前年秋の気温と年輪幅の間に負の相関があることが報告されている[8),40)]。

（冬季）　晩材に関する指標（晩材幅，一年輪容積密度，晩材容積密度，最大容積密度）に対して 1 月の気温が正に，2 月の降水が負に関与していた。

（分裂開始直前）　4 月の降水量が幅に関する指標（年輪幅，早材幅，晩材幅）に対して正

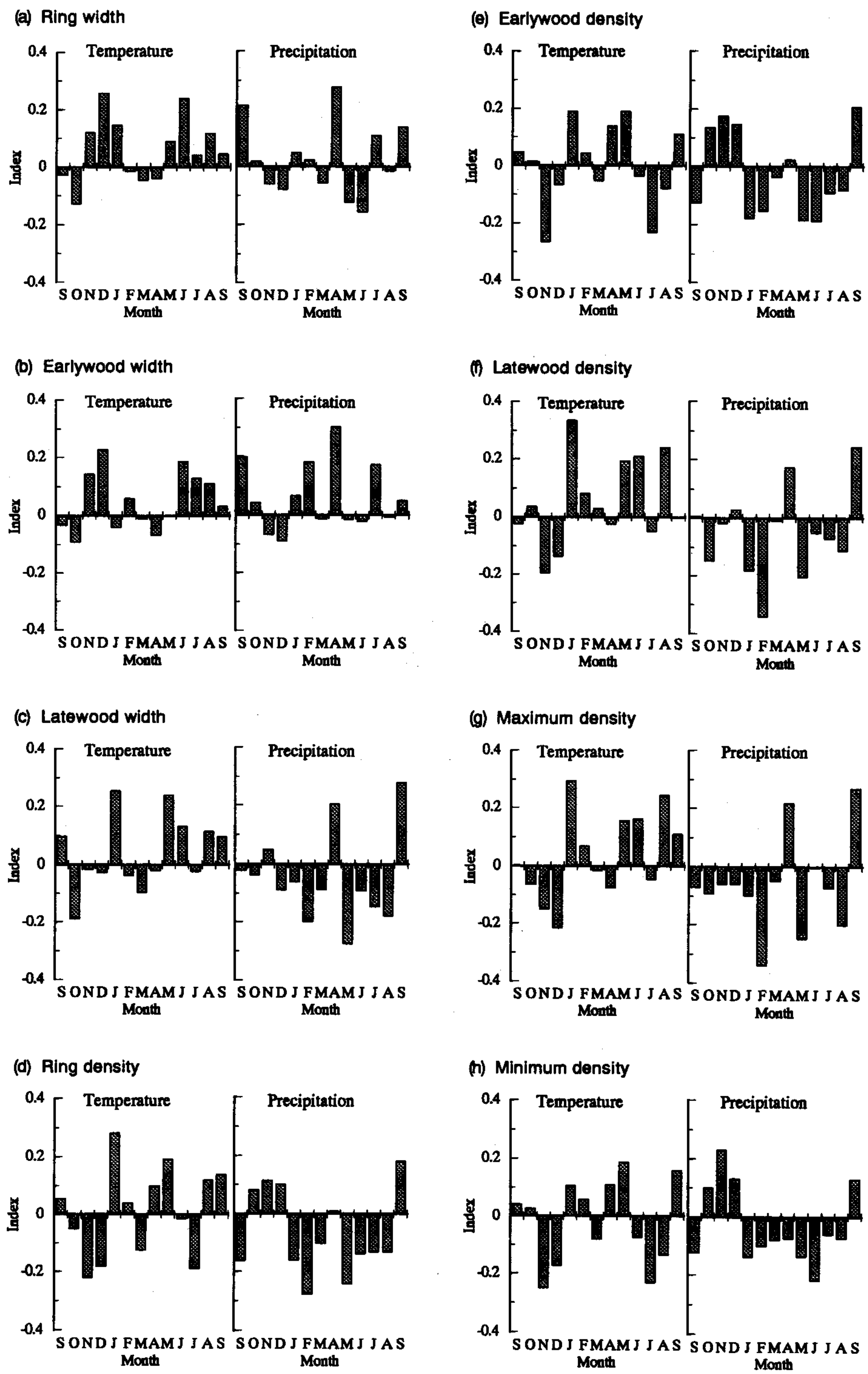


Fig. 13. Response functions classified by month for each tree-ring variale.

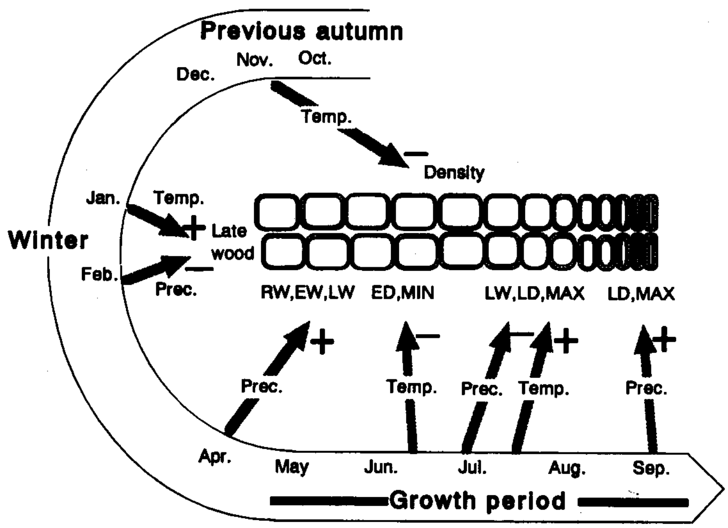


Fig. 14. Relationships between tree-ring variables and climatic factors.
Notes : Temp. : Temperature. Prec. : Precipitation. "+" indicates positive correlation. "−" indicates negative correlation.
RW : Ring width. EW : Earlywood width. LW : Latewood width. RD : Ring density. ED : Earlywood density. LD : Latewood density. MAX : Maximum density. MIN : Minimum density.

に関与していた。この原因は明解ではない。

（成長期） 気温は早材容積密度，最小容積密度に対して負の関与をしていたが，そのほかの指標には正の関与をしていた。晩材に関する指標（晩材幅，一年輪容積密度，最大容積密度）に対して成長期の降水量が明瞭な負の関与をしていた。蛇紋岩を母材とする土壌では，排水不良土壌が発達しやすい事が言われており，このような土壌条件のために過度な水が晩材形成に対してストレスとなっている可能性が示唆された。

（9月） 最大容積密度，晩材容積密度に対して降水量が正の関与をしていた。9月は年輪形成の終了直前であることが，年輪形成過程の観察より明らかになっている。この時期に，最大容積密度，晩材容積密度に対して降水量が正の関与をしていた。この原因として，降水量の増加により，9月以前に分化した細胞の壁肥厚が促進された，または，新たに細胞が分裂したものの非常に放射径の小さな細胞が形成され，結果として最大容積密度，晩材容積密度が増加した二つの可能性が考えられる。降水量と細胞壁肥厚との関係は，生理学的に見ても重要な問題であり，年輪構造の詳細な観察などにより，さらに知見を得る必要があると考える。

5．結　　言

本研究の目的は，アカエゾマツの年輪形成に及ぼす環境要因の影響を評価することにあり，レスポンスファンクション解析を適用して軟X線デンシトメトリーによる年輪情報と気象因子の関係解析を行った。

あらかじめ行った年輪形成過程の観察により，年輪の形成段階が明らかになり，気象因子が年輪形成のどの段階に関与しているかを検討する上で有用な知見が得られた。

次に，統計解析の前処理として年輪情報の標準化手法の検討を行った。その結果，標準化時の傾向曲線にフィルター長15年のLow-pass filterを用いることにより，従来用いられていた多項式，5年移動平均に比べ，有効に気象因子による変動が抽出できることが明らかになった。

レスポンスファンクション解析の結果，形成される細胞数に比べ，細胞壁率を左右する，細胞の放射径，細胞壁厚が，気象因子による影響を敏感に反映している事が示唆された。また，各月の気温，降水量と年輪情報の間に相関関係が認められ，年輪形成に影響する気象因子，環境因子が推察された。

以下では，本研究の結果と既往の報告との比較を行い，今後の解析上の問題点について述べる。

アカエゾマツの年輪情報と気象因子との関係に関しては野堀らの研究があり，雨竜演習林の天然木については成長期の降水量と容積密度の間に負の相関が見られ[13]，苫小牧地方の造林木については成長期の気温が年輪幅・容積密度に正に関与すること，越冬期間の気温・日照が年輪幅・容積密度に負に関与することが報告されている[14),15]。これらの報告と，本研究における結果との間には，共通点も相違点も認められた。相違点として，前年秋の気温との相関，冬季の気象との関係，などが認められ，原因として，1）対象としたプロットの環境条件が異なる事，2）統計的手法が異なる事が可能性として挙げられる。

環境条件の違いは両者の関係を考慮する上で大きく影響すると考えられ，同一樹種であっても生育地によって制限因子が異なることがレスポンスファンクション解析によって示されている例もある[1]。特にアカエゾマツは他樹種が生育しにくい環境に純林を形成することが知られており，その生育環境によって制限因子が異なることが予想される。今後は，多くの生育地を対象として同様の解析を行うことで，より多くの知見が得られると考えられる。

統計的手法においては，野堀らは，気象因子（独立変数）を前年10月から当年9月までを3カ月ごとに4つの期間に区分して年輪情報との間で重回帰分析を行っている。しかし，2．で述べた年輪形成過程の結果より，このような気象因子の区分が樹木の生理的なサイクルに対応している事には疑問が感じられる。また，本研究でみられたような，肥大成長の開始直前，終了直前のような短期間での関係も解析できない。一方で，レスポンスファンクション解析，重

回帰分析時には，独立変数が多すぎると結果の信頼性が悪くなる事が言われている[41]。特に，北海道の場合には気象データの観測期間が限られており，気象因子はなるべく少ない変数にまとめることが必要とされる。従って，今後は，樹木の生理的なサイクルに準じ，かつ少ない変数になるように，気象因子の扱いを検討する必要がある。

謝　　辞

本研究を行うにあたり，木材生物学講座の大谷諄助教授，佐野雄三助手，農学研究科大学院生の小林修氏から多くの助言を得た。また，試料採取に当たっては，天塩地方演習林の笹賀一郎助教授，佐藤冬樹助手をはじめとする演習林職員のみなさんの御助力を頂いた。記して感謝の意を表します。

参 考 文 献

1) FRITTS, H.C. (1976) : Tree rings and climate, 246-311, Academic Press Inc..

2) COOK, E.R. and L.A. Kairiukstis (1990) : Methods of dendrochronology, 97-115, 240-251, Kluwer Academic Publisher.

3) POLGE, H. (1970) : The use of X-ray densitometric methods in dendrochronology, Tree-Ring Bull., 30, 1-10.

4) SCHWEINGRUBER, F.H. (1988) : Tree rings, 6-11, 40-72, D. Reidel Publishing.

5) 武市伸幸 (1983)：気象要素の変動に対する樹木の反応の解析手法について，日本林学会誌，65 (5)，179-182.

6) 武市伸幸 (1987)：年輪気候学の手法について，第1回樹木年輪研究会報告，22-31.

7) 野田真人 (1990)：年輪を用いた気候変動の復元に関する研究，第1回樹木年輪研究会報告，32-36.

8) 岸　泰之，福岡義隆 (1993)：都市内外の環境変化に関する年輪気候学的研究，樹木年輪，6，35-43.

9) 古川郁夫，土井靖雄，安田武史 (1993)：本邦産数樹種の年輪気候学的特性，樹木年輪，6，12-17.

10) 小林　修，深沢和三 (1992)：環境変動とヨーロッパトウヒの年輪情報，樹木年輪，5，4-11.

11) 小林　修，深沢和三 (1993)：林地の環境変遷と樹木の年輪情報 (第3報) —ヨーロッパトウヒの年輪情報と気象災害—，樹木年輪，6，44-51.

12) 藤原　健，太田貞明 (1992)：日光白根山に生育した樹木の年輪構造，樹木年輪，5，42-47.

13) 野堀嘉裕，藤原滉一郎，松田　彊 (1988)：容積密度からみたアカエゾマツの年輪変動，第2回樹木年輪研究会報告，6-11.

14) 野堀嘉裕 (1991)：軟X線写真による造林木の容積密度解析 (III)，第102回日林論，527-528.

15) 野堀嘉裕 (1994)：軟X線デンシトメトリーによる苫小牧地方アカエゾマツ造林木194個体における年輪情報と気象情報の関係解析，日本林学会誌，76 (1)，89-94.

16) 今川一志 (1985)：樹木の木部形成，特にその季節的経過に関する研究，北海道大学農学部演習林研究報告，42，149-178.

17) 今川一志，石田茂雄 (1970)：樹木の木部形成に関する研究　I．カラマツにおけるその季節的経過，北海道大学農学部演習林研究報告，27 (2)，373-396.

18) HALL, R.C. (1944) : A vernier tree-growth band, J. For., 42, 742-743.

19) WOLTER, K.E. (1968) : A new method for marking xylem growth, For. Sci., 14, 102-104.

20) IMAGAWA, H. and S. ISHIDA (1981) : New marking method by electrical stimulation for studying

xylem formation (I), Res. Bull. Hokkaido Univ. For., 38, 241-248.
21) IMAGAWA,H. and S. ISHIDA (1983) : New marking method by electrical stimulation for studying xylem formation (II), Res. Bull. Hokkaido Univ. For., 40, 387-395.
22) MORK, E. (1928) : Die quälitat des fichtenholzes unter besonderer rücksichtnahme auf schleif und papierholz, Papier-Fabrik, 26, 741-747.
23) 山口和穂（1993）：スギ及びヒノキの肥大成長の季節変化と年変化について，樹木年輪，6，65-72.
24) 久保隆文(1985)：針葉樹の年輪構造とその形成に関する基礎的研究，東京農工大演習林報告，21，1-70.
25) FUNADA, R., T. KUDO and M. FUSHITANI (1990) : Early- and latewood formation in *Pinus densiflora* trees with different amounts of crown, IAWA Bull. n. s., 11(3), 281-288.
26) 堀田らん司，船田　良，小林　修，安江　恒，深沢和三（1993）：樹冠活性の異なるヨーロッパトウヒにおける年輪構造及びその形成，第43回日本木材学会大会要旨集，p 509.
27) COOK, E.R. (1985) : A time series analysis approach to tree ring standardization, Ph.D. Dissertation, University of Arizona, 23-36.
28) BLASING, T.J. and D.N. DUVICK (1983) : Filtering the effects of competition from ring-width series, Tree-Ring Bull., 43, 19-30.
29) 光谷拓実（1987）：わが国における年輪年代学の確立とその応用，木材学会誌，33（3），175-181.
30) 松田　彊（1989）：アカエゾマツ天然林の更新と成長に関する研究，北海道大学農学部演習林研究報告，46（3），595-717.
31) 野堀嘉裕（1989）：新年輪解析プログラム（Ver. 2.1 改），王子製紙林木育種研究所.
32) 深沢和三編（1990）：樹木の年輪が持つ情報，北大農学部科学研究費・研究成果報告書，26-43.
33) HOLLOWAY, J.L. (1958) : Smoothing and filtering of time series and space fields, Advances in Geophysics, IV, 351-389.
34) COOK, E.R. and K. PETERS (1981) : The smoothing spline : A new approach to standardizing forest interior tree-ring width series for dendroclimatic studies, Tree-Ring Bull., 41, 45-53.
35) FRITTS, H.C., D.G. SMITH, J.W. CARDIS and C.A. BUDELSKY (1965) : Tree-ring characteristics along a vegetation gradient in Northern Arizona, Ecology, 46, 393-401.
36) FRITTS, H.C., E.A. VAGANOV, I.V. SVIDERSKAYA and A.V. SHASHKIN (1991) : Climatic variation and tree-ring structure in conifers : Empirical and mechanistic model of tree-ring width, number of cells, cell size, cell-wall thickness and wood density, Clim. Res., 1, 97-116.
37) FRITTS, H.C., T.J. BLASING, B.P. HAYDEN and J.E. KUTZBACH (1971) : Multivariate techniques for tree-growth and climate relationships and for reconstructing anomalies in paleoclimate, J. Appl. Meteor., 10(5), 845-864.
38) GRAY, B.M., T.M.L. WIGLEY and J.R. PILCHER (1981) : Statistical significance and reproducibility of tree ring response functions, Tree-Ring Bull., 41, 21-35.
39) SCHWEINGRUBER, F.H., H.C. FRITTS, O.U. BRAKER, L.G. DREW and E. SCHAR (1978) : The X-ray technique as applied to dendroclimatology, Tree-Ring Bull., 38, 61-91.
40) Gutierrez, E. (1989) : Dendroclimatological study of *Pinus sylvestris* L. in Southern Catalonia (Spain), Tree-Ring Bull., 49, 1-9.
41) 有馬　哲，石村貞夫（1991）：多変量解析のはなし，61-63，東京図書.

Summary

The relationship between tree-ring variables and climatic factors was statistically investigated using response function analysis. The trees of *Picea glehnii* growing naturally in the Teshio Experimental Forest were used. The tree-ring variables (width and density of annual ring, earlywood and latewood) were obtained by soft X-ray densitometry. The average temperature and the total precipitation in each month were used as the climatic factors. Prior to examining statistical relationships, the seasonal process of tree-ring formation of *Picea glehnii* was examined and the standardization methods of tree-ring variables were chosen.

The results are as follows : 1) the period of radial growth for *Picea glehnii* is almost five months from the beginning of May to the end of September ; 2) 15-year low-pass filtering shows an optimal standardization ; 3) the climatic factors influence the variables of density more than those of width, and latewood width more than earlywood width ; 4) ring width and density are negatively correlated with temperature during the previous autumn ; 5) latewood width, latewood density and maximum density are positively correlated with temperature and negatively correlated with precipitation during the growing season (May to August)and 6) latewood density and maximum density are positively correlated with precipitation at the end of the growing season (September).