



Title	樹冠活性の異なるヨーロッパトウヒの年輪構造及び年輪形成
Author(s)	船田, 良; FUNADA, Ryo; 堀田, らん司 他
Citation	北海道大学農学部 演習林研究報告, 52(1), 1-11
Issue Date	1995-03
Doc URL	https://hdl.handle.net/2115/21384
Type	departmental bulletin paper
File Information	52(1)_P1-11.pdf



樹冠活性の異なるヨーロッパトウヒの 年輪構造及び年輪形成

船田 良*・堀田らん司*・小林 修*
安江 恒*・深沢 和三*

Annual Ring Characteristics and Its Formation of *Picea abies*
Trees with Different Crown Vitality

by

Ryo FUNADA*, Ranji HOTTA*, Osamu KOBAYASHI*,
Koh YASUE* and Kazumi FUKAZAWA*

要 旨

異なる樹冠活性をもつヨーロッパトウヒの年輪構造解析及び年輪形成過程の追跡を行った。樹冠活性を外観から優勢と判断した供試木では、活発な肥大成長が続いていることが観察され、一方劣勢と判断した供試木では、近年肥大成長が抑制されていることが確認された。ただし、外観からは樹冠活性がそれほど劣っているとは判断しなかった供試木でも、肥大成長が著しく劣っていることが観察された。このことは、樹冠活性を外観から判断し肥大成長の状態を予測する上で、樹冠着生量や着生位置等に加え針葉個々の活性状態も考慮した基準の必要性を示唆している。

各供試木間で、肥大成長量の違いが認められたが、これは年輪形成過程、すなわち木部細胞の分裂頻度及び木部細胞の形成期間の違いによるものといえる。肥大成長量が抑制された林木では、細胞分裂頻度が低く、また細胞分裂も早く停止していた。

また各供試木間で、形成された木部細胞の形態にも違いが認められ、木部細胞の形成が著しく抑制されると、細胞直径が小さく、細胞壁厚が薄い細胞が形成されることが明らかである。

キーワード：年輪構造、年輪形成過程、樹冠活性、ヨーロッパトウヒ

1994年9月30日受理 Received September 30, 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

1. 結 言

樹木は、樹幹の形成層細胞が長期間にわたって細胞分裂を継続し、肥大成長により二次木部、いわゆる木材を内部に蓄積する。この肥大成長の状態は、樹木全体の活性状態により変動する。特に樹冠の活性状態は、樹冠が樹木の肥大成長に不可欠な物質を生成する場所であるため、肥大成長を直接制御する。この樹冠の活性状態の変化の原因としては、樹木が本来もつ寿命とともに、樹木が生育する林地の環境要因の変化が考えられる^{1,2)}。

近年日本各地で、葉量の減少、枝の先枯れ、葉の変色など樹冠の活力が著しく急激に衰退し、更には立ち枯れまで起こす現象が現地調査等により多く報告されている。この原因として、大気汚染や酸性雨など環境要因との関係が論じられているが依然明確とはいえない³⁾。一方、このような樹木の外見上の変化については現在報告されつつあるが、この変化が樹木の肥大成長や年輪構造にどのような影響を与えているかについては情報が不足している。外国においても、ヨーロッパを中心にして、大気汚染や酸性雨に起因すると思われる樹木の衰退や枯死現象が報告されており、緊急な研究課題としてそのような衰退木の組織構造や材質等が調査され始めてはいるが、情報は完全とはいえない⁴⁾。

そこで本研究では、北海道大学農学部苫小牧地方演習林に植栽されたヨーロッパトウヒをモデルとして用い、樹冠活性の異なる樹木の年輪幅変動を解析した。また、一成長期間の年輪形成過程を追跡し、樹冠の活性により樹木の肥大成長量が異なる原因を明らかにしようと試みた。同時に、形成された木部細胞の形態変化についても若干の観察を行った。これらの研究結果を通し、外観から判断した樹冠活性の違いが樹木の内部状態に与える影響について基礎的知見を得た。

2. 実験方法

2.1 供試木

研究試験林として、北海道大学農学部付属苫小牧演習林第312林班を選定した。供試木は、同林班に植栽された約60年生のヨーロッパトウヒ (*Picea abies* Karst.) 9本 (供試木 No. 1-9) を用いた。

各供試木の樹形、枝の張り具合、枝やシュートの枯れ上がり状態、樹冠の着生量・着生位置など、樹冠の活性状態を肉眼や写真等で比較検討して、樹冠状態が良いものを優勢木 (供試木 No. 1-3)、悪いものを劣勢木 (供試木 No. 7-9)、優勢木とも劣勢木とも判断しづらいものを便宜上中庸木 (供試木 No. 4-6) とした。優勢木と劣勢木の概要例を Fig. 1 (供試木 No. 3 と 7) に写真で示す。

2.2 年輪幅の測定

年輪幅の測定は、軟X線デンシトメトリーにより行った。この方法は、木材の木口面を



Fig. 1. Appearance of experimental trees (arrows).

Notes: left: vital tree (sample No. 3); right: non-vital tree (sample No. 7).

軟 X 線により撮影し、そのネガフィルムを得、それをデンスitomーターで走査し、得られた曲線をコンピュータ処理することにより年輪からの情報を得る方法である^{5,6)}。以下に手順を簡単に説明する。

まず、各供試木の北側胸高部位より直径 5 mm の成長錐を用いてコアを採取した。このコアを調湿後、特殊ツインソー (高千穂精機社製) により厚さ 2 mm の長小片とした。乾燥後、長小片と光学クサビを軟 X 線撮影装置 (大日本ソフテック社製 IE 型) により写真撮影した。得られたネガフィルムの濃淡をマイクロ・デンスitomーター (コニカメディカル社製 2111 改型) により走査し、年輪解析プログラム (野堀嘉裕: 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) によりデータを算出した。デンスitomーターのスリット幅は 10 μm 、スリット高さは 100 μm 、試料移動速度は 1.0 mm/秒を採用した。このデータをさらに表計算ソフト (Microsoft Excel Ver. 3. 1) によりグラフ化した。なお本研究では、早材と晩材の境界は比重 0.55 g/cm^3 とした。

2. 3 年輪形成過程の追跡

年輪形成過程は、打ち抜き法^{7,8)}により追跡した。用いた供試木は 6 本 (供試木 No. 1, 2, 5, 6, 7, 9) である。

各供試木の南側胸高部位から直径 15 mm のポンチを用いて小試料片を採取した。採取後、試料は直ちに FAA (ホルマリン・酢酸・エタノール) 溶液に入れ 3 日間以上固定した。固

定終了後、水洗・脱水を行い、常法に従い軟性のエポキシ樹脂で包埋した。包埋後、試料からミクロトームにより約15 μm 厚の木口面切片を切り出し、サフラニン溶液で染色後、永久プレパラートを作製した。採取は、1992年の5月11日から10月21日までの間に計8回行い、打ち抜きによる障害の影響を最小限にするために、試料の採取位置は5—10 cmの間隔をあげた。

観察は光学顕微鏡下で行い、各試料の採取時まで新しく形成された木部細胞の個数を放射方向に10列数え、平均値を求めた。尚、細胞分裂中は、形成層細胞と木部に分化した細胞の区別が困難なため形成層細胞も含んで数え、その値から分裂停止時に数えた形成層細胞数の平均値を引くことにより、打ち抜き時まで形成された木部細胞数を求めた。また、細胞の分裂状態や細胞壁の肥厚状態を調べるために各プレパラートの顕微鏡写真も撮影した。

求めた細胞数は、試料採取日時に対してプロットし、グラフを作成した。このグラフの傾きや顕微鏡写真を詳細に検討し、細胞の分裂停止時期を推定した。

2.4 細胞形態の測定

1992年に形成された年輪内の細胞直径及び細胞壁厚の変動を測定した。

各供試木（供試木 No. 1, 2, 5, 6, 7, 9）から10月21日に得た打ち抜き試料の永久プレパラートを写真撮影し、同じ倍率で引き伸ばした。この写真上を、グラフィックデジタイザー（フォトロン社製）で走査し、細胞の放射直径と接線壁厚の変動を求め表計算ソフトによりグラフ化した。測定は細胞直径と細胞壁厚を一組として行い、放射列にそって10列測定し平均値を求めた。尚、細胞壁厚はダブルウォール（double wall）の値が測定されるため、表計算ソフト上で2で割りシングルウォール（single wall）厚とした。早材と晩材の境界はMORKの定義〔隣接する細胞間の半径方向壁厚（ダブルウォール）の2倍が半径方向の内こう径以上になるところを境界とする〕⁹⁾を用いた。

3. 結果及び考察

3.1 年輪幅の変動

1949年から1991年まで、過去約40年間の年輪幅（肥大成長量）の変化を各樹冠活性別に示した（Fig. 2）。

年輪幅は、各年毎に変動があるものの全体的な傾向には共通点が認められる。すなわち、どの供試木も1965年前後から年輪幅は減少傾向にある。特に劣勢木と判断した林木では、落ち込みが急である。また、1971年や1985年前後における年輪幅の落ち込みは各供試木ほぼ共通に認められる現象であり、この原因としてその年の気象が特異的であった可能性が考えられる。小林ら¹⁰⁾は、苫小牧地方演習林に生育するヨーロッパトウヒの年輪解析を行い、本研究と同様に1985年前後で年輪幅が減少することを認めており、さらにその減少傾向と降水量の変化との関連性について言及している。しかしながら、肥大成長の変動には複数の要因が複合

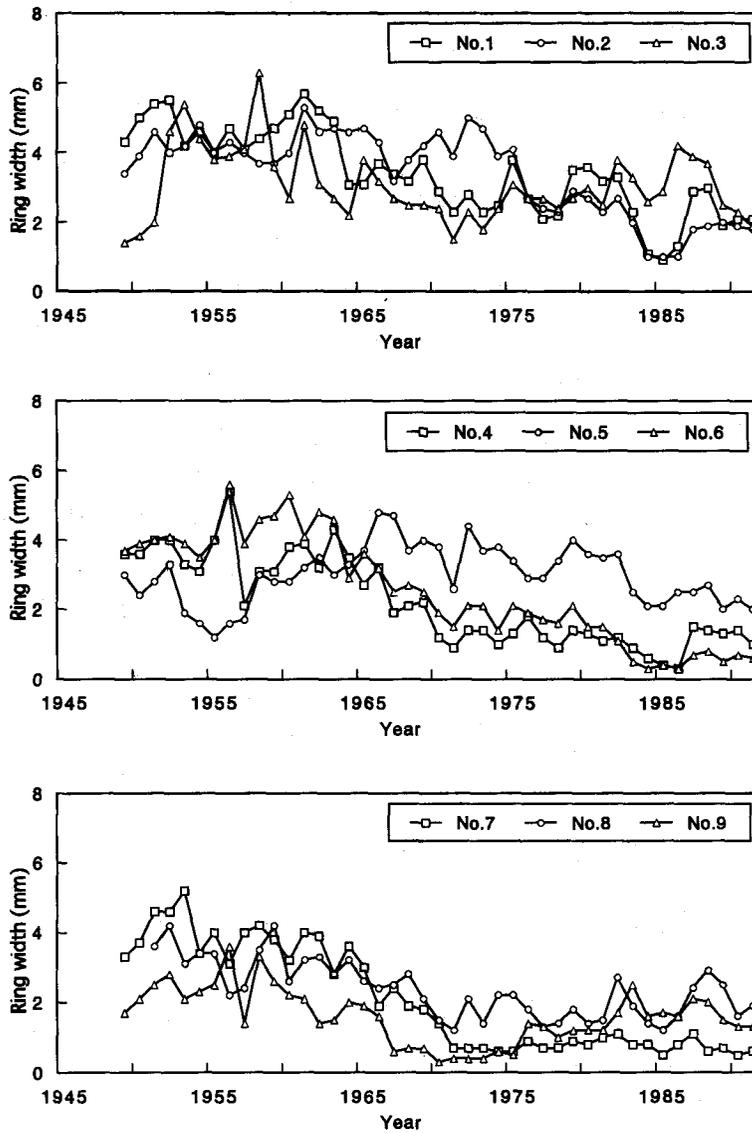


Fig. 2. Variations of annual ring widths of 9 investigated trees with different crown vitality.
 Notes: upper: vital trees (sample No. 1-3); middle: less vital trees (sample No. 4-6); lower: non-vital trees (sample No. 7-9).

的に関連している可能性があり、降水量のみが制御因子とは断定できない。現在、各種統計的手法を用いた解析をさらに実行中である。

次に年輪幅の変動を、外観から判断した樹冠活性の違いにより比較した。特にここでは、最近の約10年間の変動に注目した。

まず優勢木と判断した供試木では、劣勢木と判断した供試木に比べ広い年輪を形成していることがわかる。例えば、優勢木では1991年において約2mmの年輪幅を形成しているのに対し、劣勢木では約0.5mmにまで減少している供試木も認められる。先に述べた様に、1985年前後にどの供試木も年輪幅が急激に減少しているが、優勢木ではその後すぐに回復していた。それに対し劣勢木では、回復度は低い。一方、中庸木と判断した供試木では、肥大成長の状態が良好なものから悪いものまでバラツキが認められた。

以上の結果から、外観から判断した樹冠活性の違いと、肥大成長量の違いがほぼ一致していることが明らかである。優勢木と判断した供試木は、どれも肥大成長が活発であった。樹冠は、肥大成長に必要な物質を生成する場所であり、その樹冠の活性状態が肥大成長の状態を直接制御しているといえる。しかしながら、中庸木と劣勢木では、肥大成長量が逆転している場合も認められる。例えば、中庸木のNo.6は外観から判断する限り樹冠活性はそれほど劣ってはいないが、近年肥大成長は抑制されており、劣勢木と判断した供試木No.8より年輪幅は狭い。de KORT¹¹⁾はDouglas firにおいて、針葉の損失率等外観から判断した樹冠活性の違いと年輪幅の変動パターンは良く一致するものの、完全ではないことを指摘している。これらの結果は、肥大成長量の変動を予測し林木を等級分けする上で、樹冠の着生量や着生位置の状態等を基に判断した樹冠活性の違いが有効な判断基準であることを示しているが、さらに正確な等級分けを行うためには針葉個々の活力等も考慮した基準が必要であることも示唆している。

これらの結果から、各供試木間での肥大成長量の違いが明確であるが、この違いは年輪の形成状態の違いに起因しているものと考えられる。そこで、各供試木の年輪形成過程を追跡した。

3.2 年輪形成過程

打ち抜き法により得られた、木部細胞の形成曲線をFig.3に示す。横軸には試料採取日を取り、そのときまでに形成された木部細胞数をプロットした。細胞形成曲線は、理論的にはなめらかな曲線になると考えられるが、打ち抜き試料を採取した樹幹位置が各々少し離れているため、変動に若干のバラツキが生じた。

Fig.3から明らかな様に、一年間で形成された木部細胞数には大きな違いが認められた。そこで、その違いに至る経過を以下に述べる。

試料採取開始時の5月11日では、既に木部細胞への分裂はどの供試木でも始まっているが、まだ分裂は活発ではなく供試木間の差はほとんど認められない。5月25日では、活発な分裂が始まっており、供試木間で若干の差が見られ、供試木No.6とNo.7では木部細胞の形

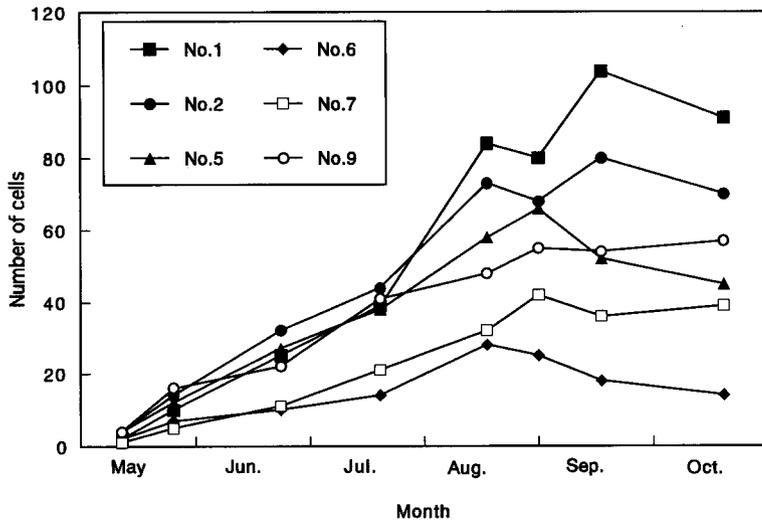


Fig. 3. Cell production curves of 6 investigated trees with different crown vitality.

成速度が遅い。6月23日では、この2本の供試木と他の4本の差がより顕著になった。一方7月21日までは、供試木 No. 1, 2, 5, 9 の年輪形成状態はほぼ類似していたが、その後8月18日にかけて4本の供試木間で差が認められ始め、最終的に供試木 No. 1 と2においてより多くの木部細胞が形成された。

このグラフでの勾配の違いは、木部細胞への分裂頻度の違いを表しており、樹冠活性が優勢と判断した供試木 No. 1, 2 は劣勢と判断した No. 7, 9 に比べ分裂頻度が高いといえる。一方グラフの傾きから、木部細胞の形成停止時期にも供試木による違いが認められた。そこで、試料採取時における光学顕微鏡写真を詳細に調べ各供試木の細胞形成停止時期を比較した。先に述べた様に、春の細胞形成開始時期には差が顕著には認められないことから、停止時期の違いは木部細胞の形成期間の違いを意味する。

9月1日ではどの供試木でも細胞分裂を続けていたが、9月18日においては供試木 No. 6, 7, 9 は既に分裂を停止しており、形成層帯に隣接した晩材部の細胞壁が十分に肥厚していた。一方、供試木 No. 1, 2, 5 では、形成層帯の幅も広く、細胞分裂も続いている様子が観察された。Fig. 4 に、9月18日における優勢木 (No. 1) と劣勢木 (No. 7) の形成層帯の状態を示す。最後に試料を採取した10月21日には、どの供試木も細胞分裂が停止していた。これらの結果から、優勢木 No. 1, 2 と中庸木 No. 5 の木部細胞の形成停止時期は9月18日から10月21日の間、劣勢木 No. 7, 9 と中庸木 No. 6 の停止時期は9月1日と9月18日の間と考えられる。従って優勢木では、劣勢木に比べ木部細胞の形成期間が少なくとも約半月以上長いといえる。今川・石田⁷⁾は、苫小牧地方演習林に生育するカラマツ (平均年輪幅 2.5 mm) では木部細胞の分裂が10月上旬に終了することを報告しており、本研究における優勢木の結果と類似

している。

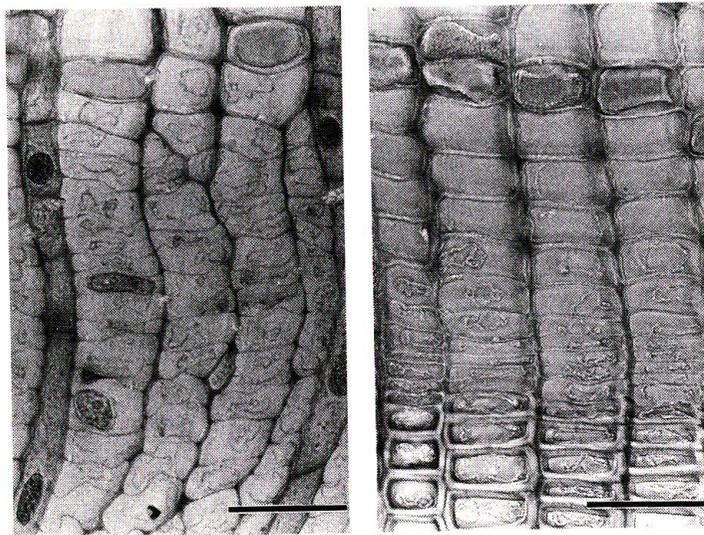


Fig. 4. Comparison of cambial activity between vital tree (left, sample No. 1) and non-vital tree (right, sample No. 7) on September 18. Scale bar=50 μ m.

以上の結果から、樹冠活性の異なる供試木間で木部細胞の分裂頻度及び形成期間が異なることが明らかであり、この違いが肥大成長量の違いを生じさせたといえる。これまで、樹木全体の活性状態が劣っている林木では、樹幹の直径成長が早期に停止することが観察されており^{12,13)}、また樹冠量を人為的に縮減させた林木でも、細胞生産が早く停止することが報告されている¹⁴⁻¹⁶⁾。本研究においても、樹冠活性の外観の違いから判断した優勢木と劣勢木間で同様の傾向を示した。

3.3 細胞形態の変化

各供試木間で、肥大成長の程度が異なることが明らかとなった。従って、形成された木部細胞数の違いと共に形成された木部細胞の形態も異なることが予想される。そこで、1992年に形成された年輪内の細胞直径と細胞壁厚の変動例(供試木 No. 2 と 6)を Fig. 5 に示し、年輪構造の概要を Table 1 (供試木 No. 1, 2, 5, 6, 7, 9) にまとめた。

優勢木である No. 1, 2 では、他に比べ細胞の直径は大きく、また十分に肥厚した細胞を形成した。それに対して、劣勢木や中庸木において木部細胞の形成が抑制されると、細胞直径や細胞壁厚は減少傾向を示した。特に、著しく抑制された供試木 No. 6 では、年輪形成初期段階の細胞直径が小さく、また年輪後半部の細胞壁も著しく薄い細胞が形成された。このような細胞の形態は、スターブドウッド (starved wood) と呼ばれる年輪幅の著しく狭い材の構造¹⁷⁾ に類似しており、同様な構造は、樹冠量を調整し肥大成長を極度に抑制した林木^{18,19)} や大気汚

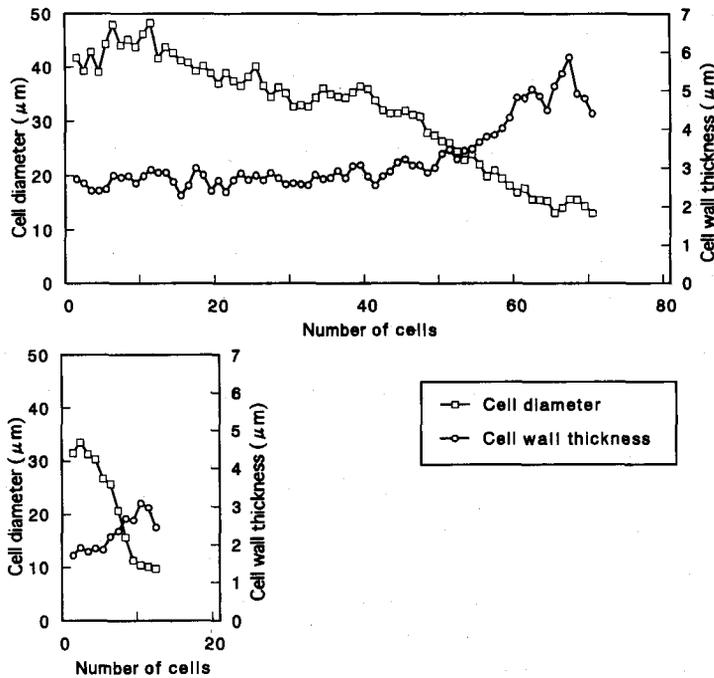


Fig. 5. Variations of cell dimensions (cell diameter and cell wall thickness) across one annual ring formed in 1992.
Notes: upper: vital tree (sample No. 2); lower: less vital tree (sample No. 6).

Table 1 Average values of annual ring characteristics formed in 1992.

Tree number	Ring width(mm)	Width(mm)		Diameter(μ m)		Thickness (μ m)	
		Ew	Lw	Ew	Lw	Ew	Lw
1	3.00	2.11	0.89	39.7	24.8	3.4	5.6
2	2.23	1.99	0.24	36.1	16.4	2.8	4.7
5	1.12	1.01	0.11	29.0	18.0	2.4	3.8
6	0.26	0.20	0.06	28.5	11.4	2.0	2.8
7	0.81	0.49	0.32	30.8	17.5	2.2	4.4
9	1.38	1.07	0.31	29.0	17.0	3.1	4.4

Ew=Earlywood, Lw=Latewood

染等の影響による衰退木²⁰⁻²²⁾でも報告されている。これらの林木では、年輪後半部における細胞壁の肥厚が十分ではないため、晩材の基準 (MORK の定義) に達するためには細胞直径の著しい減少が必要であり、従って細胞直径減少依存型の晩材¹⁸⁾が形成されることになる。

謝 辞

本研究の試料採取にあたり、苫小牧地方演習林長石城謙吉教授をはじめとする演習林職員の皆様の御助力を戴いた。また、森林科学科木材生物学講座大谷諄助教授から多くの助言を得た。記して感謝の意を表します。本研究の一部は、財団法人栗林育英学術財団研究助成金及び

北海道科学研究費補助金によったもので、ここに謝意を表する。

参 考 文 献

- 1) LARSON, P. R. (1969) Wood formation and the concept of wood quality. *Yale Univ. Sch. For. Bull.* **74**: 1-54.
- 2) DENNE, M. P. and R. S. DODD (1981) The environmental control of xylem differentiation. *In* Xylem cell development (Barnett, J. R. ed.). 236-255. Castle House Publications.
- 3) 例えば、藤井久雄 (1994) 樹木衰退の原因は? *森林科学*. **11**: 50-57.
- 4) BAAS, P. and J. BAUCH (1986) The effects of environmental pollution on wood structure and quality. *IAWA Bull. n. s.* **7**: 267-415.
- 5) POLGE, H. (1970) The use of X-ray densitometric methods in dendrochronology. *Tree-Ring Bull.* **30**: 1-10.
- 6) 太田貞明 (1970) 軟 X 線・デンストメーターによる木材密度の測定. *木材工業*. **25**: 131-133.
- 7) 今川一志・石田茂雄 (1970) 樹木の木部形成に関する研究 1. 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.
- 8) 安江 恒・船田 良・野田真人・深沢和三 (1994) 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候学的解析. *北海道大学農学部演習林研究報告*. **51(2)**: 243-266.
- 9) MORK, E. (1928) Die Qualität des Fichtenholzes unter besonderer Rücksichtnahme auf Schleif- und Papierholz. *Der Papier-Fabrikant* **26**: 741-747.
- 10) 小林 修・深沢和三・中島 淳 (1992) 林地の環境変遷と樹木の年輪情報 (第1報) — 苫小牧地方演習林におけるヨーロッパトウヒの衰退 —. *北海道大学農学部演習林研究報告*. **49(1)**: 37-57.
- 11) de KORT, I. (1986) Wood structure and growth ring width of vital and non-vital Douglas fir (*Pseudotsuga menziesii*) from a single stand in the Netherlands. *IAWA Bull. n. s.* **7**: 309-318.
- 12) SKENE, D. S. (1972) The kinetics of tracheid development in *Tsuga canadensis* Carr and its relation to tree vigour. *Ann. Bot.* **36**: 179-187.
- 13) DENNE, M. P. (1979) Wood structure and production within the trunk and branches of *Picea sitchensis* in relation to canopy formation. *Can. J. For. Res.* **9**: 406-427.
- 14) 久保隆文・塩原 豊・燕木自輔 (1983) 樹冠量の異なったスギの年輪構造及びその形成 (第4報) — 木部形成活動の季節変化 —. *東京農工大学農学部演習林報告*. **19**: 21-26.
- 15) 船田 良・久保隆文・伏谷賢美 (1987) スギ樹幹内の晩材出現様式と内生オーキシンの濃度との関連性. *木材学会誌*. **33**: 253-260.
- 16) FUNADA, R., T. KUBO and M. FUSHITANI (1990) Early- and latewood formation in *Pinus densiflora* trees with different amounts of crown. *IAWA Bull. n. s.* **11**: 281-288.
- 17) SAIKI, H. and M. KAWAKE (1980) Structure of starved wood in akamatsu (*Pinus densiflora* Sieb. et Zucc.). *Mokuzai Gakkaishi* **26**: 707-713.
- 18) 久保隆文 (1983) 樹冠量の異なったスギの年輪構造及びその形成 (第5報) — 構造的特徴 —. *木材学会誌*. **29**: 725-730.
- 19) 船田 良・久保隆文・伏谷賢美 (1986) 異なった地上高部位におけるスギの晩材幅, 晩材仮道管形態. *東京農工大学農学部演習林報告*. **22**: 9-15.
- 20) 太田貞明 (1978) ソフト X 線による樹木の年輪構造解析 (第1報) — 汚染大気下で生育した樹木の年輪構造 —. *木材学会誌*. **24**: 429-434.
- 21) BAUCH, J., H. GÖTTSCHE-KÜHN und P. RADEMACHER (1986) Anatomische Untersuchungen am Holz von gesunden und kranken Bäumen aus Waldschadensgebieten. *Holzforschung* **40**: 281-288.

- 22) de KORT, I., V. LOEFFEN and P. BAAS (1991) Ring width, density and wood anatomy of Douglas fir with different crown vitality. IAWA Bull. n. s. 12: 453-465.

Summary

The pattern of annual ring width, seasonal process of annual ring formation, and changes in wood structure were investigated in *Picea abies* Karst. trees growing in the Tomakomai Experimental Forest of Hokkaido University. The experimental trees were classified into three types (vital, less vital, and non-vital) based on the crown vitality. The vitality was subjectively judged by external appearance of the crown such as the amount and position of the crown.

Ring width pattern agrees closely with crown vitality classes, suggesting that crown appearance affected wood formation, but not perfectly. The vital trees formed wide growth rings and non-vital trees showed growth reduction in recent two decades, whereas less vital trees showed variation in ring widths among trees.

There were obvious differences in the process of annual ring formation among trees with different crown vitality classes. The rate of cell production decreased in suppressed trees. The non-vital trees had a short growing season, because they stopped cell production earlier than vital trees.

Cell dimensions appeared to be altered depending on the growth increment. Cells with narrow radial diameter and thin wall thickness were formed in very suppressed trees with less or non-crown vitality. In these trees, the extreme decrease in radial cell diameter was needed to achieve latewood status according to Mork's definition.