

落葉広葉樹の幹肥大成長の開始・休止時期と着葉期間の相互関係,およびそれらに関する環境要因

誌名	日本林學會誌 = Journal of the Japanese Forestry Society
ISSN	0021485X
著者名	小見山,章
発行元	日本林學會
巻/号	73巻6号
巻号補足	
掲載ページ	p. 409-418
発行年月	1991年11月

農林水産省 農林水産技術会議事務局筑波産学連携支援センター

Tsukuba Business-Academia Cooperation Support Center, Agriculture, Forestry and Fisheries Research Council
Secretariat



論 文

落葉広葉樹の幹肥大成長の開始・休止時期と着葉期間の
相互関係、およびそれらに關係する環境要因*

小見山 章**

小見山章：落葉広葉樹の幹肥大成長の開始・休止時期と着葉期間の相互關係，およびそれらに關係する環境要因 日林誌 73：409~418, 1991 落葉広葉樹 19 種について，1984 年から 1990 年にかけて幹の肥大成長，および開葉と落葉の季節パターンを調べた。各樹種とも肥大成長の開始と休止の時期に，7 年間で 10 日から 20 日間程度の年次変動が認められた。開葉および落葉時期を 3 年間調べたところ，開葉時期に関しては各樹種とも 10 日間程度の年次変動を示したが，落葉時期に関しては数日間程度の年次変動しかみられない場合が多かった。これら肥大成長時期および開葉時期の年による遅速をみると，多少の入れ替わりはあるものの，毎年ほぼ一定した樹種の順序が保たれていた。また，肥大成長の開始時期が開葉に先行する環孔材樹種と，肥大成長の開始時期が比較的遅くて，開葉してから一定の期間後に肥大成長を開始する散孔材樹種の違いが明確であった。肥大成長の休止は，各樹種とも落葉に先行していた。成長の開始と休止時期を強く支配する環境要因をもとめたところ，肥大成長の開始時期に関して，環孔材樹種では最低気温が，散孔材樹種では開葉してから肥大開始までの日数が検出された。肥大成長の休止時期に関しては，環孔材樹種では最高気温が，散孔材樹種では日長が検出された。いずれの樹種にも，開葉の時期には平均気温 5℃以上の積算日数と降水量が，落葉の時期には日長が關係していた。

KOMIYAMA, Akira: Relationships between stem-diameter growth periods and leaf growth periods of deciduous broadleaved tree species with reference to environmental factors J.Jpn.For.Soc. 73 : 409~418, 1991 Seasonal growth patterns of 19 deciduous broadleaved tree species were studied from 1984 through 1990. With the timings of diameter growths, each tree species had 10~20 day annual fluctuations over seven years. With the timings of leaf-flushes, there were 10 day annual fluctuations over three years. The annual variations of the timings of leaf-falls were only a few days in most species. Both in the stem diameters and leaf growths, the sequences of growth initiations or cessations of these species were kept in fairly constant orders. As for the relationships between stem-diameter growth and leaf growth, a clear difference was observed with the wood types. The ring-porous species, such as *Quercus* species, had earlier initiations of stem-diameter growths in a season, and the initiations preceded the leaf-flushes. On the contrary, the diffuse-porous species, such as *Acer* species, had later initiations in stem-diameter growths, and the leaf-flushes preceded the initiations of diameter growths. From results of an analysis of variance, the initiations of diameter growths of ring-porous species were related to minimum temperatures, and that of diffuse-porous species to the periods between leaf-flushes and initiations of diameter growths. The cessations of diameter growths of ring-porous species were related to maximum temperatures, and that of diffuse-porous species to day-lengths. The leaf-flushes were related to the cumulative days of > 5°C mean temperatures and the precipitations. The leaf-falls were related to day-lengths.

I. は じ め に

樹木の成長の季節パターンを綿密に調べることによって，各樹種の成長特性と生活史の一部を明らかにすることができると考えられる。これまでに，種々のデンドロメータ(黒岩, 1957; LIMING, 1957; REINEKE,

1932 など)を利用して，樹木の幹の肥大成長の季節パターン (BORMANN and KOZLOWSKI, 1962; FRITTS, 1958, 1959; GREEN, 1969; KOZLOWSKI and PETERSEN, 1962; 二宮ら, 1987 など)，およびそれらに關係する環境要因(DAUBENMIRE, 1949; FRASER, 1956; 黒岩, 1958; 丸山ら, 1985, 1986 など)が研究

* 本研究の一部を第 100 回日本林学会大会および第 38 回日本林学会中部支部大会で発表した。

** 岐阜大学農学部 Fac. of Agric., Gifu Univ., Gifu 501-11

されてきた。また、樹木の枝葉の成長の季節パターンに関係して、いくつかの樹種の特徴が調べられてきた(KIKUZAWA, 1978; KOZLOWSKI and CLAUSEN, 1966; 丸山, 1978; 斉藤・菊沢, 1976 など)。しかし、多くの樹種の成長の季節パターンを長期間にわたって観察して、幹の肥大成長と枝または葉の成長を同時に調べた研究例はほとんどみられない。

前報(小見山ら, 1987)で著者らは、落葉広葉樹の幹肥大成長の季節パターンが単純ロジスティック式によく適合し、その開始と休止の時期が同式のパラメータから決定できることを示した。また、落葉広葉樹でも、環孔材樹種など成長期間が長く緩慢な成長を示す樹種群と、散孔材樹種など成長期間が短く急成長を示す樹種群が存在することを指摘した。

岐阜県北部の天然生林に分布する落葉広葉樹 19 種について、幹の肥大成長過程を 7 年間、同じ時期に葉の成長過程を 3 年間追跡した。本論文では、幹の肥大と葉の成長の開始と休止の時期について、年次変動の状態と両過程の相互関係、およびそれらを支配すると考えられる環境要因について考察を行う。

II. 調査地と方法

1983 年 7 月に 100×100 m²の面積の調査区を、岐阜県荘川村六蔵地区(標高 1,000 m)の落葉広葉樹林に設置した。胸高直径 8 cm 以上の立木は密度 578 本/ha で、それらの胸高断面積合計は 23.65 m²/ha、樹種数は合計 33 種であった。ミズナラ、ヤマモミジ、イタヤカエデ、クリ、シナノキ、ウワミズザクラなど(学名は表-1を参照、北村・村田, 1979 による)の本数密度が高く、最高樹高はケアオダモの 23.5 m、最大直径はシナノキの 86.8 cm であった。伐根の年輪数を調べたところ、この林分は約 90 年生の天然生林であった(小見山, 1989)。

調査地の年平均気温は 6.2~7.4°C、年降水量は 1,872~2,932 mm であった。最高気温と最低気温および降水量の季節変化を、旬別にまとめて図-1 に示した。いずれの年でも、最高・最低気温は 4 月から 7 月下旬まで上昇し、8 月上旬から 9 月上旬まで緩やかなピークを示し、その後下降した。最高・最低気温ともに、年によって 3~5°C 前後の差が生じていた。降水量の分布には年による差が顕著にみられたが、6 月中旬から 7 月中旬までの梅雨期と 8 月中旬から 9 月下旬までの期間にとくに多量の降水がみられるほか、春先の 5 月中旬ごろに比較的降水量が多いこと、7 月下旬

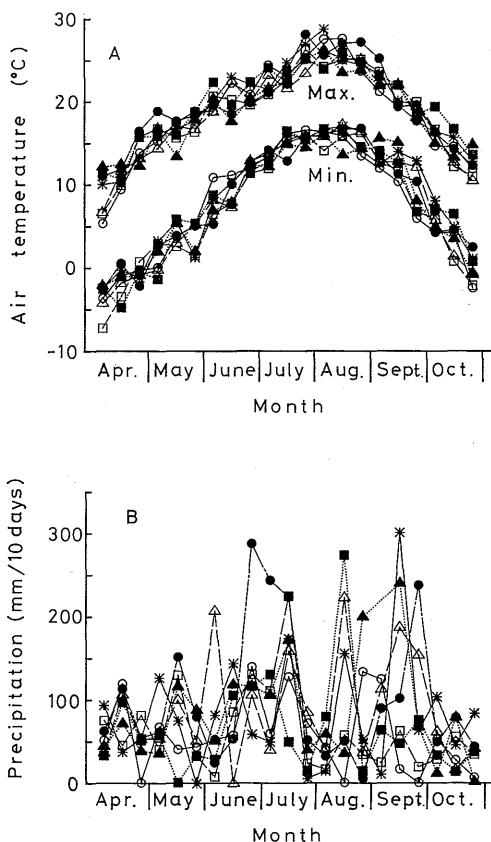


図-1. 調査期間における気象要因の季節変化
Seasonal changes of maximum-minimum temperatures (A) and 10 day precipitation (B) in study period

A, 最高~最低気温; B, 旬別降水量。

A, Maximum-minimum temperatures; B, 10 day precipitation.
○, 1984; ●, 1985; □, 1986; ■, 1987; △, 1988; ▲, 1989; *, 1990.

から 8 月上旬に降水量が少ない傾向などがみられた。なお、気象に関するデータはすべて、調査地から 7 km 離れた気象庁六蔵観測所の観測結果(日本気象協会, 1984~1990)に基づいた。

本論文で扱ったのは 19 樹種 192 本の立木で(表-1)、優勢で樹幹形が整ったものを主として調査木に選んだ。1983 年 5 月に、これらの幹の胸高部位にデンドロメータ(LIMING, 1957)を装着した。幹にデンドロメータが密着するのを待って、1984 年 3 月 29 日から肥大成長量の測定(精度 0.1 mm)を開始した。毎年、3 月下旬から 11 月中旬まで 1~2 週間隔で測定し、1990

表-1. デンドロメータ装着木の樹種と単純ロジスティック曲線のパラメータ値

Species of sample trees and values of simple logistic parameters

樹種 Species	略号 Symbols	デンドロメータ装着数 Number of dendrometers	単純ロジスティック曲線のパラメータ値 Values of simple logistic parameters							
				1984	1985	1986	1987	1988	1989	1990
ケアオダモ*	Fl	3	S_{max}	35.45	12.14	26.57	39.58	43.38	39.85	44.74
			λ	0.055	0.052	0.056	0.058	0.052	0.050	0.047
			a	4.9	4.6	5.4	5.8	4.0	4.2	4.6
クリ*	Ccr	26	S_{max}	504.64	521.77	522.55	487.89	544.33	418.04	434.36
			λ	0.044	0.040	0.040	0.043	0.044	0.042	0.042
			a	4.4	4.1	4.6	4.7	4.3	4.0	4.9
ミズナラ*	Qm	36	S_{max}	557.15	631.13	320.30	559.24	541.34	487.57	645.92
			λ	0.047	0.043	0.032	0.044	0.044	0.045	0.048
			a	4.8	4.4	3.8	5.4	4.2	5.0	5.7
コナラ*	Qs	5	S_{max}	164.83	80.62	148.32	205.72	182.46	140.06	345.45
			λ	0.042	0.039	0.037	0.044	0.042	0.041	0.043
			a	4.4	4.1	4.5	5.5	4.2	4.4	5.1
ハリギリ*	Kp	8	S_{max}	25.45	49.05	21.20	29.38	24.60	24.77	21.82
			λ	0.046	0.052	0.044	0.044	0.047	0.043	0.045
			a	4.0	4.3	3.9	4.4	3.5	4.1	4.4
キハダ*	Pam	1	S_{max}	7.99	5.80	5.51	6.86	5.27	6.98	7.72
			λ	0.042	0.038	0.040	0.039	0.043	0.044	0.040
			a	3.3	2.7	3.5	3.8	3.2	4.0	4.1
ハルニレ*	Uj	3	S_{max}	41.04	55.65	34.77	31.75	27.40	22.29	25.69
			λ	0.055	0.042	0.051	0.048	0.061	0.049	0.051
			a	5.4	3.9	5.5	5.0	4.8	4.3	5.2
チョウジザクラ	Pap	1	S_{max}	13.02	14.49	14.46	9.99	11.04	9.87	16.77
			λ	0.056	0.053	0.051	0.049	0.057	0.057	0.052
			a	5.9	5.5	5.5	6.0	5.6	6.3	6.6
ウワミズザクラ	Pg	8	S_{max}	31.51	48.50	45.21	53.95	57.21	43.03	30.68
			λ	0.053	0.056	0.054	0.061	0.062	0.058	0.050
			a	5.6	5.7	6.3	7.0	6.1	6.1	6.0
オオウラジロノキ	Mt	2	S_{max}	9.25	12.29	15.35	15.03	13.50	14.59	15.34
			λ	0.041	0.044	0.045	0.048	0.053	0.053	0.054
			a	4.6	4.8	5.7	5.6	5.3	5.8	6.5
ヤマナラシ	Ps	8	S_{max}	86.64	76.80	89.66	92.18	81.16	109.53	60.16
			λ	0.060	0.064	0.059	0.058	0.066	0.063	0.060
			a	6.4	6.4	7.0	6.6	6.3	6.5	7.0
シラカンバ	Bp	4	S_{max}	44.84	44.23	61.74	51.22	33.57	39.88	45.18
			λ	0.050	0.055	0.052	0.057	0.068	0.060	0.060
			a	4.6	5.1	5.8	6.5	6.1	6.0	6.5
トチノキ	At	1	S_{max}	3.06	4.26	1.41	4.17	4.45	4.13	4.10
			λ	0.057	0.064	0.047	0.066	0.069	0.067	0.061
			a	6.2	6.9	5.4	7.8	6.8	7.1	7.9
ホオノキ	Mo	12	S_{max}	129.16	160.94	51.18	107.33	130.90	132.53	129.51
			λ	0.066	0.063	0.048	0.061	0.072	0.078	0.073
			a	7.1	6.7	5.9	7.7	7.4	8.8	9.0
ミズキ	Cco	8	S_{max}	28.33	23.34	46.79	31.80	36.34	28.93	37.82
			λ	0.048	0.047	0.057	0.051	0.051	0.048	0.049
			a	5.0	5.2	6.7	6.1	5.1	5.5	6.1
シナノキ	Tj	19	S_{max}	162.34	179.19	119.15	154.25	193.69	173.10	230.64
			λ	0.068	0.065	0.044	0.063	0.071	0.069	0.077
			a	7.3	6.6	5.5	8.1	7.6	8.0	9.7

表-1. つづき (Continued)

樹種 Species	略号 Symbols	デンドロメータ装着数 Number of dendrometers	単純ロジスティック曲線のパラメータ値 Values of simple logistic parameters							
				1984	1985	1986	1987	1988	1989	1990
ヤマモミジ	Ap	21	S_{max}	48.75	94.91	59.19	65.55	49.75	51.88	50.29
			λ	0.057	0.055	0.055	0.059	0.065	0.065	0.068
			a	5.2	5.7	6.4	6.8	6.2	7.2	7.9
イタヤカエデ	Am	24	S_{max}	151.84	143.61	112.61	157.05	117.29	108.06	160.18
			λ	0.057	0.059	0.048	0.058	0.069	0.059	0.071
			a	6.2	5.6	5.9	7.1	6.9	6.7	8.7
ミズメ	Bg	2	S_{max}	17.14	18.25	21.96	14.41	19.12	18.72	17.18
			λ	0.056	0.061	0.059	0.057	0.079	0.066	0.074
			a	6.2	6.4	6.7	6.7	8.0	7.6	9.3

* 環孔材樹種, 他は散孔材樹種。

* Ring-porous spp., Others: Diffuse-porous spp.

学名: F1, *Fraxinus lanuginosa* KOIDZ.; Ccr, *Castanea crenata* S. et Z.; Qm, *Quercus mongolica* TURCZ. var. *grosseserrata* REHD. and WILS.; Qs, *Quercus serrata* THUNB.; Kp, *Kalopanax pictus* (THUNB.) NAKAI; Pam, *Phellodendron amurense* RUPR.; Uj, *Ulmus davidiana* PLANCH. var. *japonica* NAKAI; Pap, *Prunus apetala* FR. et SAV.; Pg, *Prunus grayana* MAXIM.; Mt, *Malus tschonoskii* SCHNEID.; Ps, *Populus sieboldii* MIQ.; Bp, *Betula platyphylla* SUKAT. var. *japonica* HARA; At, *Aesculus turbinata* BL.; Mo, *Magnolia obovata* THUNB.; Cco, *Cornus controversa* HEMS.; Tj, *Tilia japonica* SIMK.; Ap, *Acer palmatum* THUNB. subsp. *matsumurae* KOIDZ.; Am, *Acer mono* MAXIM.; Bg, *Betula grossa* S. et Z.

年に調査を終了するまでに総計 138 回の測定を行った。

各年における季節的肥大成長過程を, 前報 (小見山ら, 1987) の方法にしたがって解析し, それぞれの年における肥大成長の開始と休止の時期を決定した。年初の成長休止期を起点として, 測定時 t ごとに各樹種の断面積合計成長量 S_t をもとめた。前報では 1985 年における 19 樹種の S_t-t 関係に単純ロジスティック曲線が良好に適合することを示したが, 1984 年から 1990 年に至る期間でもその適合性は良好であった。

単純ロジスティック曲線は次の式で与えられる。

$$S_t = S_{max} / (1 + e^{a-\lambda t}) \quad (1)$$

(1) 式の S_{max} は S_t の上限値を示す係数, λ は成長の緩急の程度を示す成長係数, a は積分定数である。肥大成長の開始時期 t_1 と休止時期 t_2 は, それぞれ (2), (3) 式で与えられる。ただし, c と c' は成長開始と休止の条件を与える係数である (前報参照)。

$$t_1 = -(1/\lambda) \ln\{(1 + e^a - c)/ce^a\} \quad (2)$$

$$t_2 = -(1/\lambda) \ln\{(1 - c')/c'e^a\} \quad (3)$$

1988 年から 1990 年の期間に, 各個体の開葉から落葉に至る過程を観察によって調べた。ただし, 初生葉の先端が出た時点を各冬芽の開葉とみなし, 樹冠内の 50% 以上の冬芽が開葉した時点を, その個体の開葉時期とみなした。また, 樹冠内の 50% 以上の葉が, 脱落するか変色した時点を落葉とした。

III. 調査結果

1. 幹の肥大成長の開始と休止の時期にみられる年次変動

表-1 に年次別・樹種別にもとめた (1) 式の係数 S_{max} , λ , および a の値を示した。これらの値と式 (2), (3) に基づいて肥大成長の開始と休止の時期を決定した。

図-2 A に, 19 樹種の幹肥大成長の開始時期にみられた 7 年間の年次変動を示した。肥大成長の開始時期を年次別に比較すると, いずれの樹種でも 7 年間で 10 日から 20 日間程度の変動が認められた。

図中に白丸等で示したケアオダモ, クリ, ミズナラ, コナラ, ハリギリ, キハダ, ハルニレの環孔材を持つ 7 樹種 (環孔材樹種と呼ぶ) では, 1984 年にはほぼすべての樹種が 1985 年よりやや遅い開始時期を示した。1985 年から 1987 年にかけて, その開始時期に大きな変動はみられなかった。しかし, 1988 年にはその開始時期が各樹種ともに 10 日間程度遅くなり, つづく 1989 年から 1990 年にかけては, それが徐々に早くなっていた。これらの環孔材樹種では, 各年の肥大成長の開始時期の順序が, 樹種間でほぼ一定に保たれているようにみえる。

図-2 A に黒丸等で示したミズメ, シナノキ, カエデ類など散孔材 12 樹種でも, 1984 年と 1988 年で開始時期が遅く, それらの年次変動は環孔材樹種とほぼ同じ傾向を示した。しかし, 開始時期が近接する樹種では,

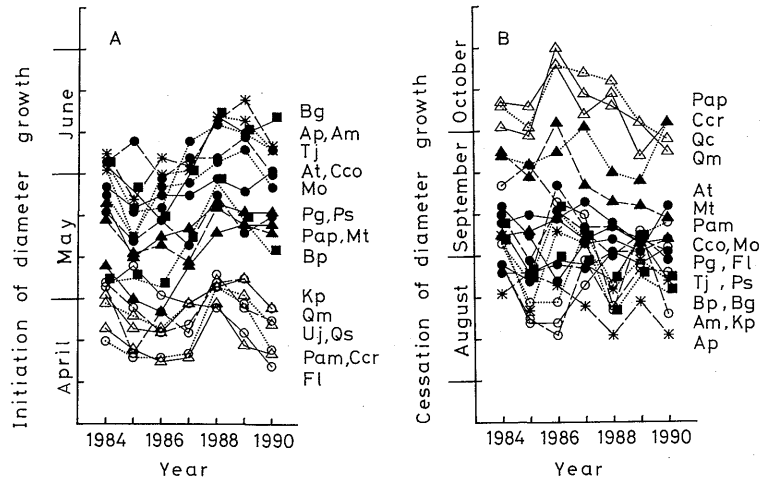


図-2. 各樹種の肥大成長に関する年次変動

Annual fluctuations of initiations (A) and cessations (B) of diameter growths of each tree species

A, 開始時期; B, 休止時期。

A, Annual fluctuations of initiations; B, Annual fluctuations of cessations.

△, ブナ科; ○, 他の環孔材樹種; ▲, カエデ科; ■, カバノキ科; *, バラ科; ●, 他の散孔材樹種。

△, Fagaceae; ○, Ring-porous spp.; ▲, Aceraceae; ■, Betulaceae; *, Rosaceae; ●, Diffuse-porous spp.

その順序が年によって、いくぶん変動する場合も認められた。

樹種ごとの肥大成長の開始時期は、4月中下旬から6月中旬にかけて生じていた。環孔材樹種では、5月上旬までの比較的早い時期に肥大成長の開始が集中していた。これに対して、散孔材樹種の開始時期はいずれも遅く、5月上旬から6月中旬にみられた。散孔材樹種の中では、チョウジザクラ、ウワミズザクラ、オオウラジロノキなどバラ科3樹種の開始時期が比較的早く、ミズメ、シナノキの2樹種、およびヤマモミジとイタヤカエデのカエデ科2樹種の開始時期は遅かった。

図-2 Bに、19樹種の幹肥大成長の休止時期の7年間の年次変動を示した。年次別に比較すると、肥大成長の休止時期に関しても、10日から20日間の変動がほぼすべての樹種で認められた。

幹肥大成長の休止はその開始に比べて樹種間で差が大きく、8月上旬から10月下旬までのやや長い期間にわたって生じていた。環孔材樹種のうちクリ、コナラ、ミズナラのブナ科3樹種は、おもに10月の遅い時期に肥大成長が休止した。しかし、キハダなどそれ以外の環孔材4樹種は、ほぼ散孔材樹種と同様に比較的早い

時期に肥大成長を休止した。散孔材樹種の肥大成長の休止時期は、8月中旬から9月上旬までの期間にみられた。これらの中でシラカンバとミズメのカバノキ科2樹種、ヤマモミジとイタヤカエデのカエデ科2樹種などは比較的早い休止時期を示した。チョウジザクラ、オオウラジロノキの2樹種だけは、9月中下旬から10月上旬までの比較的遅い休止時期を示した。前述の肥大成長の開始時期と比較するとややばらつきの程度は大きい、肥大成長の休止時期の樹種の順序にとくに大きな変化はみられなかった。また、とくにブナ科でみられたように、系統的に近縁な樹種群内で肥大成長時期が近接する場合がみられた。

2. 開葉と落葉の時期にみられる年次変動

図-3 Aに、3年間にみられた19樹種の開葉時期の年次変動を示した。年次別に開葉時期を比較すると、とくに1988年に開葉時期が遅い傾向が、すべての樹種に共通にみられた。1989年と1990年の開葉時期を比較すると、各樹種ともにほぼ同じか1990年でいくぶん早かった。3年間でみると、開葉時期に各樹種とも10日間程度の変動があった。

つぎに、樹種ごとの開葉の時期をみると、それは4月下旬から6月中旬までの期間に生じていた。環孔材

樹種では、ハルニレの開葉時期がいずれの年でも早く、また、1990年にコナラ、ミズナラ、ハリギリが5月中旬に開葉していた。他の環孔材樹種は5月下旬以降の

比較的遅い時期に開葉していた。これに対して、散孔材樹種の開葉はより早い傾向が認められ、とくにオオウラジロノキ、ウワミズザクラ、シラカンバのそれは4月下旬から5月中旬にかけてであった。また、ホオノキ、ヤマナラシ、シナノキなどの開葉は、5月中旬から6月上旬にかけてであった。このように、開葉の時期に関しても、年ごとに樹種の順序がほぼ一定に保たれていた。

図-3 B に、3年間にみられた19樹種の落葉時期の年次変動を示したが、すべての樹種の落葉時期が10月中下旬の15日間程度の期間に集中していた。3年間で比較すると、1989年の落葉時期がわずかに早い傾向が認められたが、その年次変動の幅は数日間程度の場合が多かった。

3. 幹の肥大成長期間と着葉期間の相互関係

図-4に、各樹種の幹の肥大成長期間と着葉期間の関係を、観察した3年間について示した。肥大成長の開始時期と開葉時期の関係についてみると、前者が後者に先行する樹種群と、その逆の関係を示す樹種群に分かれた。いずれの年でも環孔材7樹種では、幹の肥大成長開始が開葉に1カ月ほど先行していた。散孔材樹

図-3. 各樹種の葉の成長に関する年次変動
Annual fluctuations of leaf-flushes (A) and leaf-falls (B) of each tree species

A, 開葉; B, 落葉。

A, Leaf-flushes; B, Leaf-falls.

Species symbols see Table 1. Legend see Fig. 2.

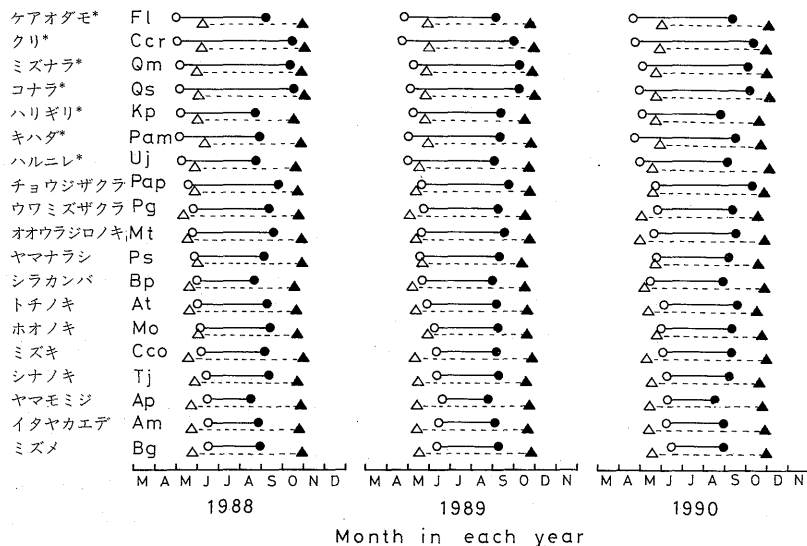


図-4. 各樹種の幹の肥大成長期間と葉の成長期間の関係

Relationships between growth periods of stem diameter and leaf growth periods of each tree species

○—● Period, Initiations to cessations of diameter growths; △-----▲ Period, leaf-flushes to leaf-falls.

Species symbols see Table 1. * Ring-porous.

種の中で、チョウジザクラ、ヤマナラシ、ホオノキの3樹種では、肥大成長の開始時期と開葉時期が近接する場合が多かったが、他の9樹種では開葉が肥大成長の開始に7日間以上先行していた。

肥大成長の休止時期と落葉時期の関係をみると、樹種および年次の違いにかかわらず、肥大成長の休止時期が落葉に先行していた。しかし、肥大成長の休止から落葉に至る期間の長さに樹種間で差が認められ、環孔材樹種のクリ、ミズナラ、コナラのブナ科3樹種では、肥大成長の休止時期から落葉に至る期間が他樹種と比べて短かった。

4. 幹の肥大成長の開始と休止、および開葉と落葉の時期を決定すると考えられる環境要因

各年における成長の開始と休止時期に対応する気象要因の値をもとめた(日本気象協会, 1984~1990)。最高・最低気温、降水量、および日射に対応する日照時間には、それぞれ成長の開始または休止時期の前10日間の平均値を用いた。積算気温の算出には平均気温を用い、それが5℃以上に達した日の年間積算値で示した。積算日数としたのは、春先に平均気温が5℃を超えてから各成長の開始または休止時期まで経過した日数である。

成長の開始と休止時期を決める支配要因を、次の手順で検出した。まず、環孔材7樹種、散孔材12樹種の別に、1984年から1990年における年次因子の効果を一元配置によって調べた。落葉広葉樹が特定の温度、日長、降水量などに反応して成長を開始または休止するという仮定のもとに、分散比から判断して年次差が認められない要因を支配要因の候補とした。さらに、これらの候補のうち、年による要因値の変動幅が小さいものを、最終的に支配要因とした。

上述の変動幅の目安を、春期と秋期における各要因の上昇、下降速度に置いた。デンドロメータの測定は前述のように1~2週間で行ったが、この期間中に変化する各要因の変動幅は、最高・最低気温で±1℃、積算気温で±25℃(春期)と±50℃(秋期)、日長で±0.15h(春期)と±0.20h(秋期)、降水量で±40mm、日射時間で±6hの範囲であった(1984~1990年)。このように各要因は測定間隔に基づく誤差範囲を持つと考えられる。これらの誤差範囲内に実測値が含まれる場合の数をもとめ、その割合がとくに高いものを支配要因として採用した。

幹の肥大成長の開始時期について、支配要因の候補として、環孔材樹種では最低気温が、散孔材樹種では

積算気温、および開葉してから肥大成長が開始するまでの日数があげられた(表-2, $p < 0.05$)。変動幅をみると、環孔材樹種の最低気温が51%(表-2, 括弧内の数字)の割合で、前述の範囲内に入っていた。散孔材樹種では、開葉から肥大成長開始までの日数との関係が89%という高い割合を示した。

幹の肥大成長の休止時期について、支配要因の候補として、環孔材樹種の最高気温と散孔材樹種の日長があげられた(表-2, $p < 0.05$)。前述の範囲の中に実測値が入る割合は、それぞれ51%, 69%であった。

開葉の時期について、支配要因の候補として、環孔材樹種では最低気温、積算気温と日長を除く5要因が、散孔材樹種では日照時間と日長を除く6要因があげられた(表-2, $p < 0.05$)。これらのうち積算日数は、環孔材樹種、散孔材樹種ともに、すべての実測値が前述の範囲内に含まれ、強い支配要因であることが考えられた。また、両樹種ともに降水量が高い割合を示し(71%, 89%), かなり強い支配要因にあげられた。

落葉の時期について、支配要因の候補として、環孔材樹種の最高気温、最低気温、気温較差、日照時間、および日長が、散孔材樹種の気温較差、日照時間、日長、および葉の成長期間があげられた(表-2, $p < 0.05$)。これらのうち日長要因は、環孔材樹種、散孔材樹種ともに、それぞれ95%, 94%という高い割合で、前述の範囲の中に入っていた。

IV. 考 察

幹の肥大成長の季節パターンに関しては、その開始と休止の時期に、すべての樹種で10日から20日間程度の年次変動が生じていた。肥大成長時期の年次変動の特徴として、毎年ほとんどの樹種の開始と休止の順序が大きく変化することはなかった(図-2)。このことは、幹の成長時期を決定する環境要因の種類が、個々の樹種で極端に異なるものではないことを示している。

開葉時期に関しては、各樹種ともに10日間程度の年次変動が認められた(図-3)。やはり、年ごとに各樹種の開葉順序は毎年ほぼ一定に保たれていた。落葉時期に関しては、年次変動の幅が数日間と非常に狭い場合が多かった。また、樹種間でも、落葉時期に各年とも15日間程度の差しか生じていなかった。

本研究の結果で、落葉広葉樹の成長の季節パターンが、環孔材と散孔材という材の性質の違いによって顕著に異なった点が注目される。環孔材樹種と散孔材樹

表-2. 各要因の年次差に関する分散分析結果

Results of analysis of variance of annual fluctuations of each environmental factor

要因 Factors	肥大成長開始 Diameter growth initiations		肥大成長休止 Diameter growth cessations		開葉 Leaf-flushes		落葉 Leaf-falls	
	環孔材 Rp	散孔材 Dp	環孔材 Rp	散孔材 Dp	環孔材 Rp	散孔材 Dp	環孔材 Rp	散孔材 Dp
最高気温 Maximum temperatures	3.25*	2.27*	0.39 (51 %)	3.19**	0.60 (67 %)	1.82 (53 %)	3.46 (76 %)	48.1**
最低気温 Minimum temperatures	1.29 (51 %)	3.84**	0.85 (37 %)	3.77**	6.23**	0.29 (75 %)	1.91 (38 %)	16.6**
気温較差 Range of temperatures	6.16**	2.64*	2.63*	5.20**	0.50 (71 %)	0.65 (50 %)	0.50 (67 %)	2.94 (53 %)
積算気温(>5°C) Cumulative temperatures	3.17*	1.99 (55 %)	0.62 (45 %)	2.72*	4.80*	1.81 (83 %)	20.4**	496.0**
積算日数(>5°C) Cumulative days	16.5**	13.8**	0.78 (35 %)	6.69**	0.11 (100 %)	0.43 (100 %)	9.07**	22.5**
降水量 Precipitations	5.51**	2.69*	2.42*	24.5**	3.51 (71 %)	1.96 (89 %)	3.75*	7.40**
日照時間 Durations of sunshine	13.7**	6.67**	5.29**	14.2**	2.73 (29 %)	7.33**	0.66 (57 %)	1.55 (75 %)
日長 Day lengths	3.29**	3.09**	0.12 (45 %)	0.89 (69 %)	10.8**	7.69**	0.50 (95 %)	2.99 (94 %)
開葉～幹肥大間の日数 Periods between LF and DI	—	1.39 (89 %)	—	—	—	—	—	—

* 5 %有意差 ; ** 1 %有意差。

Rp, Ring-porous ; Dp, Diffuse-porous ; LF, Leaf-flushes ; DI, Initiations of diameter growths. 括弧内の数字は、春、秋 10 日間あたりに各要因が上昇/下降する値の範囲内に入った実測点数の%を示す (本文参照)。

* Significant at 5% level ; ** Significant at 1% level.

Notes : Figure in parentheses is percentages of observed samples included within the range of natural increases/decreases of each factor value per 10 days in spring/autumn. Larger percentage indicates good predictability.

種で肥大成長の開始時期が異なることは、比較的古くから WAREING(1951)や DIGBY and WAREING(1966)の研究によって知られている。これらによると、散孔材樹種では、春先に展開した葉で作られた成長ホルモンが幹に伝えられてから、肥大成長を開始する内的条件が整う。これに対して、環孔材樹種では、前年に形成された成長ホルモンの前駆物質が春先にすでに幹に存在しており、成長ホルモンに関する内的条件は前年にほぼ整っていると考えられる。

当調査林分の散孔材樹種は、いずれの年にも開葉後に肥大成長が開始していた(図-4)。この結果は、上述の WAREINGらの見解と一致する。一方、環孔材樹種は肥大成長の開始が、いずれの年でも開葉に先行して、早い時期に生じていた。環孔材で水分通導機能を持つのは、材の最外側の狭い部分とされ (KOZLOWSKI, 1961), 形成後 1～2 年たつとそれら導管は閉塞して機能を失うという (森川・佐藤, 1978)。これに対して、散孔材の導管の寿命はより長い。環孔材は散孔材と比

較して数倍大きい導管を持つが(池田, 1988), 環孔材の導管が早く機能を失うのは冬期における導管内の水切れ(cavitation)が主因であると考えられている。これらの見解にしたがうと、環孔材樹種は春先の早い時期に肥大成長を開始し、導管形成を始める必要性を持っている。その逆に、散孔材樹種は、肥大成長を開始するために、まず葉を展開させる必要がある。多くの散孔材樹種の開葉が、環孔材樹種のそれに比べて早くに生じているのは、このようなことによると考えられる。

幹の肥大成長の休止時期と落葉時期の関係では、すべての樹種で前者が後者に先行していた。しかし、両時期の間の日数にいくぶん樹種間で差が認められた。環孔材樹種の中でクリ、コナラ、ミズナラでは、肥大成長の休止時期が遅く、そのために落葉までの期間が短かった。今川・石田(1972)と今川(1985)によると、ミズナラなどの環孔材樹種は、秋期に木部側に越冬細胞を形成して、翌春に行う肥大成長の準備をして

いるという。いくつかの環孔材樹種で、肥大成長の休止時期が遅かったのは、このような性質によるのかもしれない。

つぎに、成長の開始と休止を支配する要因について考えてみよう。本研究の結果から、環孔材樹種は、早春の最低気温の上昇によって、幹の肥大成長を開始することが考えられた。散孔材樹種の肥大開始については、開葉してから肥大開始までの日数が支配要因にあげられ、散孔材樹種では開葉と肥大成長の開始が密接に関係するという前述の見解を支持する結果を得た。また、環孔材樹種の肥大休止は、晩秋の最高気温の低下による。これに対して、散孔材樹種は気温変化が緩慢な晩夏(図-1)に休止し、支配要因として日長がそれを制御していた。

このように、幹の肥大成長の開始と休止を支配する要因が、環孔材樹種と散孔材樹種で異なることがわかった。FRITTS (1959) はナラ類で、幹の肥大成長が最高気温や最低気温と密接な関係を持つとしている。FRASER (1956) は、カンパ類の秋期の肥大成長に日長が関係することを報告している。また、カンパ類などの肥大成長の開始が、開葉後一定の期間に生じることを、三島 (1938) が報告している。これらと本研究の結果はほぼ対応するとみてよい。しかし、DAUBENMIRE (1949) のように肥大成長の開始に日長が強く影響するとする見解や、ユーカリの肥大成長に降水量が関係すること (GREEN, 1969)、キリ、ヤマナラシの幹径の日変動に飽差、土壌水分などが関係すること (丸山ら, 1985, 1986) も報告されている。

開葉時期を強く支配する要因には、環孔材、散孔材樹種による違いはみられず、共通して積算日数が検出された。平均気温が5℃以上に達した時期をみると、1988年の4月12日は、他の年の4月3日、3月30日に比べて遅かった。前述の1988年における各樹種のとくに遅い開葉はこれと対応する。一定以上の温度に達すると芽の成長点が活性化して、その後に開葉が生じることが考えられた。これは、冬芽の休眠打破が主として温度条件によるとする見解 (池本, 1978) と一致する。また、開葉時期は比較的多雨な時期に一致し、降水量が比較強い支配要因として検出された。樹木の開葉に、適当な水分量が必要なためであろう。

落葉時期を強く支配する要因にも、環孔材、散孔材樹種による違いはみられず、ともに日長が検出された。このことは、前述のように各樹種の落葉が秋の比較的小さい期間に集中し、ほぼ数日間の年次変動しか示さな

かったことに対応する。これは、秋期の枝条の休眠に日長が関係するとする見解 (池本, 1978) と一致する。

結論として、落葉広葉樹の幹の肥大成長の季節パターンには、環孔材、散孔材樹種の違いが明確にあらわれた。開葉以前に幹肥大を始める環孔材樹種は、最低気温により肥大成長の開始を、最高気温によりその休止を制御している。一方、散孔材樹種の肥大成長の開始は開葉から一定期間後に生じ、その休止は日長によって制御されていた。開葉と落葉を支配する要因には、環孔材、散孔材樹種による違いが認められず、開葉は春先の5℃以上の積算日数、落葉は日長によって制御されていた。これらの支配要因のうち日長は、年次差が本来存在しない要因である。一方、気温などの気象要因には年次差がかなり大きく生じる。今後は、これら成長の季節パターンの違いが、各樹種の年間成長量にどのように影響するかを調べる必要があろう。

最後に、本研究に対して数々の有益な御助言を終始いただいた愛媛大学農学部荻野和彦先生に御礼申し上げる。また、岐阜県荘川村林務課と岐阜県寒冷地林業試験場には、調査地設定の便宜を計っていただいた。岐阜大学農学部山地開発研究施設の皆様には本稿に対する種々の御意見をいただいた。とくに同学部卒業生の井上昭二氏、生田賢英氏、小嶋義規氏には、現地調査および解析の一部を手伝ってもらった。ここに御礼申し上げる。

引用文献

- BORMANN, F.H. and KOZLOWSKI, T.T.: Measurements of tree growth with dial gage dendrometers and vernier tree ring bands. *Ecology* **43**: 289~294, 1962
- DAUBENMIRE, R.F.: Relation of temperature and day length to the inception of tree growth in spring. *Bot. Gaz.* **110**: 464~475, 1949
- DIGBY, J. and WAREING, P.F.: The relationship between endogenous hormone levels in the plant and seasonal aspects of cambial activity. *Ann. Bot.* **30**: 607~622, 1966
- FRASER, D.A.: Ecological studies of forest trees at Chalk River Ontario, Canada. II. Ecological conditions and radial increment. *Ecology* **37**: 777~789, 1956
- FRITTS, H.C.: An analysis of radial growth of beech in a central Ohio forest during 1954-1955. *Ecology* **39**: 705~720, 1958
- : The relation of radial growth to maximum and minimum temperatures in three tree species. *Ecology* **40**: 261~265, 1959
- GREEN, J.W.: Continuous measurements of radial variation in *Eucalyptus pauciflora* SIEB. ex SPRENG. *Aust. J.*

- Bot. 17: 191~198, 1969
- 池本彰夫：樹木. IV. 樹木の調節. 192~220, 文永堂, 東京, 1978
- 池田武文：樹木木部の構造と水分通導性について. 林木の成長機構 2: 13~18, 1988
- 今川一志：樹木の木部形成, 特にその季節的経過に関する研究. 北大演報 42: 149~178, 1985
- ・石田茂雄：樹木の木部形成に関する研究III. 数種環孔材樹種における越冬細胞の存在. 北大演報 29: 207~221, 1972
- KIKUZAWA, K.: Emergence, defoliation and longevity of alder (*Alnus hirsta* TURCZ.) leaves in a deciduous hardwood forest stand. Jpn. J. Ecol. 28: 299~306, 1978
- 北村四郎・村田 源：原色日本植物図鑑木本編 I, II. 998 pp, 保育社, 東京, 1979
- 小見山章：落葉広葉樹二次林の樹齡構成とその再生過程. 日林誌 71: 374~379, 1989
- ・井上昭二・石川達芳：落葉広葉樹 25 種の肥大成長の季節性に関する樹種特性. 日林誌 69: 379~385, 1987
- KOZŁOWSKI, T.T.: The movement of water in trees. For. Sci. 7: 177~192, 1961
- and CLAUSEN, J. J.: Shoot growth characteristics of heterophyllous woody plants. Can. J. Bot. 44: 827~843, 1966
- and PETERSEN, T. A.: Seasonal growth of dominant, intermediate and suppressed red pine trees. Bot. Gaz. 124: 146~154, 1962
- 黒岩菊郎：キリの日肥大成長曲線 (I) 鏡成長計について. 日林誌 39: 89~91, 1957
- ：同上 (II) 成長期間中の変化. 日林誌 40: 139~145, 1958
- LIMING, F.G.: Homemade dendrometers. J. For. 55: 575~577, 1957
- 丸山幸平：ブナ天然林—とくに低木層および林床を構成する主要木本植物の伸長パターンと生物季節について. ブナ林の生態学的研究 (32). 新潟大演報 11: 1~30, 1978
- ・福本安正・紙谷智彦：二, 三の落葉広葉樹の幹径の日変動量とそれを左右する環境要因. 日林誌 67: 148~152, 1985
- ・紙谷智彦・福本安正：二, 三の落葉広葉樹の日肥大生長量および日伸縮量とそれらを左右する環境要因. 日林誌 68: 244~248, 1986
- 三島 懋：樺太産二, 三樹種の肥大成長に就いて (I) 測樹学的測定方法に依る肥大成長調査. 日林誌 20: 1~10, 1938
- 森川 靖・佐藤大七郎：樹木. III. 水. 145~165, 文永堂, 東京, 1978
- 日本気象協会編：岐阜県気象月報：1984~1990
- 二宮生夫・二宮雄一・荻野和彦：モミ・ツガ天然生林における林木の直径成長—デンドロメータによる解析. 98 回日林論：395~396, 1987
- REINEKE, L.H.: A precision dendrometer. J. For. 30: 692~699, 1932
- 斉藤新一郎・菊沢喜八郎：頂芽タイプと新条の伸長. 北方林業 28: 242~244, 1976
- WAREING, P.F.: Growth studies in woody species. IV. The initiation of cambial activity in ring-porous species. Physiol. Plant. 4: 546~562, 1951

(1991 年 4 月 22 日受理)