

スギ若木のモジュールの形態,構造及び動態

林冠ギャップ下と閉鎖林冠下の比較

誌名	森林研究
ISSN	13444174
著者名	寄元, 道德 平山, 貴美子
発行元	京都大学大学院農学研究科附属演習林
巻/号	74号
巻号補足	
掲載ページ	p. 53-58
発行年月	2002年12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

スギ若木のモジュールの形態、構造及び動態
—林冠ギャップ下と閉鎖林冠下の比較—

寄元道德*・平山貴美子*

Morphology, structure and dynamics of modules of *Cryptomeria japonica* saplings
in canopy gaps and in closed canopy

Michinori SAKIMOTO* and Kimiko HIRAYAMA*

スギ・落葉広葉樹林の林冠ギャップ下と閉鎖林冠下におけるスギ若木の当年枝（モジュール）の長さ分布、当年枝当たりの成長点数、葉の形態、当年枝の伸長様式、葉齢を調べた。閉鎖林冠下における当年枝の長さ分布は正規分布であったが、林冠ギャップ下では長い当年枝が見られ正に歪んだ分布となっていた。当年枝当たりの成長点は閉鎖林冠下（1.4個）よりも林冠ギャップ下（3.0個）で有意に多かった。当年枝の単位長さ当たりの針葉数と当年枝の単位長さ当たりの重さは閉鎖林冠下の方が有意に小さかったが、軸に対する針葉の開度は林冠ギャップ下の方が有意に小さかった。当年枝の伸長期間は3ヶ月前後と長期に及び、林冠ギャップ下は閉鎖林冠下の1.6倍となっていた。これらの結果から、光資源が乏しい閉鎖林冠下のスギ若木は針葉の重複回避によって効率的な同化生産のための調整を行う一方で、比較的短い伸長期間にともなう成長点が少ない短くて軽い当年枝を伸ばすことによって樹冠の増加を抑えていることが明らかになった。また葉齢は閉鎖林冠下で有意に高かったが、これは被陰への対応に伴う若木の着葉量減少を葉の長寿命化によって補おうとした行動と推察された。

キーワード：天然生スギ、当年枝個体群、形態、フェノロジー、可塑性

Morphology, structure and dynamics of current-year shoots (modules) of *Cryptomeria japonica* saplings were studied in canopy gaps and in closed canopy of a natural conifer-hardwood forest. Shoot length distribution was normal in closed canopy while the distribution skewed positively in canopy gaps. The number of growing points per shoot in closed canopy (1.4) was significantly lower than that in canopy gaps (3.0). The number of needles per shoot length and the shoot weight per shoot length were significantly lower in closed canopy although the open angle of needle along shoot was significantly lower in canopy gaps. The periods of shoot elongation (> 3 months) in canopy gaps was 1.6 times longer than that in closed canopy. These results clarified that *C. japonica* saplings adjust needle morphology to achieve efficient photosynthesis through avoiding mutual shading among needles and reduce the increment of crown by producing shorter and lighter shoots with lower number of growing points in the light limited condition of closed canopy. In addition, needle longevity was significantly higher in closed canopy, suggesting that *C. japonica* saplings compensate the reduced amount of needles by prolonging needle longevity in closed canopy.

Key words: Natural growing sugi-cedar, Current-year shoot population, Morphology, Phenology, Plasticity

1. はじめに

樹木の樹冠は、毎年、成長と休止を繰り返す当年枝のような基本単位（モジュールという）の集合体となっている（HARPER 1977）。それゆえ、樹冠は、出生、死亡、休眠を示すモジュールの個体群ととらえることができる。樹木に見られるモジュールの形態は多種多様であることから、樹冠部の解析は、樹木の特徴を知る上で有用な情報を提供してくれる。また、樹木は一般に固着性という特徴を有するが、この固着性は環境変化の際などに制約となる。こうしたことから、樹木は、様々な環境に

おいて個体を維持するために、ふつう、可塑性という対処法を発達させている。この可塑性は、モジュールの数、配置、サイズ、形態などを変化させることによって実現される。したがって、樹冠部を構成するモジュールの可塑性を明らかにすることは、個々の樹種の詳細な特徴の把握にとどまらず、成長・維持様式などの理解にも繋がることになる。

一方、森林の林冠層は大小のギャップがモザイク状をなしており、それが森林下層における光環境の空間的不均一性、種多様性の維持、さらには植物の更新・維持などに重要な役割を演じていることは広く知られてきてい

* 京都大学大学院農学研究科森林科学専攻

* Laboratory of Silviculture, Graduate School of Agriculture, Kyoto University

る。したがって、林冠ギャップに注目して樹木の諸性質を解析することは、対象とする樹木だけではなくその樹木を取りまく森林の理解にも繋がることになる。

常緑性針葉樹であるスギは、日本海側の多雪地帯に分布するスギ・落葉広葉樹林において優占的な樹種の一つである。スギについては、これまで、スギ・落葉広葉樹天然林を中心に、実生の消長過程（室山・玉井1986、富沢・丸山1993）、光合成（TABUCHI et al. 1986）、齡構造（玉井・天保1990）、伏条更新の形態（平1994）、更新システムと遺伝的構造の関わり（TAIRA et al. 1995、MORIGUCHI et al. 2001）などについての研究がなされてきている。また、樹冠部については、人工林を中心に、生産生態学的観点から葉量などの量的把握が数多くなされてきており（佐藤1973）、林齡にともなう樹冠の形態や構造の変化も調べられてきている（HASHIMOTO 1991、橋本・玉泉1995）。しかしながら、スギの樹冠部を当年枝（モジュール）の個体群とみなし、モジュールの形態、構造、動態を同時に調べたものは、スギの天然分布が比較的多く見られる日本海側といった地域を越えて、全く見あたらない。

そこで、本研究では、光環境の違いに対するスギの反応を把握するために、スギ・落葉広葉樹林の林冠ギャップ下と閉鎖林冠下それぞれに生育しているスギ若木の樹冠を構成するモジュールの形態、構造、動態を比較・解析した。そして、スギの若木段階における樹冠部の可塑性発達とそのユニークさを明らかにすることを目的とした。

2. 調査地と方法

本調査は、京都府北部にある京都大学芦生演習林の原生的なスギ・落葉広葉樹林（標高約800 m）において行われた。調査地一帯は、スギをはじめとして、ブナ、ミズナラ、コハウチワカエデなどが優占していた。

スギの当年枝の形態的特徴： 常緑針葉樹であるスギの針葉は縦に長い菱形をした横断面をもち、個々の針葉が枝軸に密着して螺旋状に配置されることから、針葉と枝軸の境が不明瞭であり、冬芽は短くなった針葉が集合した裸芽を形成する（八頭 1964）。このことから、春季、当年枝が伸びるにつれて針葉の長さが次第に大きくなる段階から、針葉の長さがほぼ同じとなる段階を経た後、また秋季に、針葉の長さが徐々に短くなる段階を迎え、当年の伸長を終えるということを毎年繰り返す。この結果、枝軸の周りに螺旋状に針葉を付けた枝は長細い紡錘状を示し、枝は紡錘状の枝軸を繋ぎ足したような形態になる（Fig. 1）。スギのこうした特徴によって、枝軸の

年齡推定が可能となる。

調査対象木は、尾根部に生育している樹高約2 mの若木を閉鎖林冠下と林冠ギャップ下からそれぞれ5本ずつ選び出した。成長を開始する前（4月）に、それぞれの個体の主軸を含む樹冠上部の一年枝5本にラベルを付けた後、さらにラベルを付けた一年枝上の成長点5個（当年枝先端から順に選んだ）に番号を振った。そして、5月から10月までの間、1週間から1ヶ月の間隔で5つの成長点より伸長した各当年枝の積算伸長量を測定した。また、当年枝の構造的な特徴を把握するために、秋季に、閉鎖林冠下と林冠ギャップ下の若木（各5本）から、それぞれ1本の主軸（先端部からの長さが50 cmの幹、以後、主軸クラスターとよぶ）を切り取り、各主軸クラスターに付いている全ての当年枝について長さや成長点の数を調べた。さらに当年枝と針葉の形態的な特徴を把握するために、切り取った閉鎖林冠下と林冠ギャップ下の若木の全主軸クラスターから当年枝を計30本ずつ採取し、針葉の長さ、枝軸に対する針葉の開度、当年枝の単位長さ当たりの針葉数、当年枝の単位長さ当たりの重さ（乾燥重）を測定した。葉齡を求める際には、上記スギ当年枝の形態的特徴で述べた手法を用いた。なお、本研究では、便宜的に、緑色の針葉を付けている紡錘状枝軸の繰り返し数を葉齡として用いた。この葉齡については、主軸ク

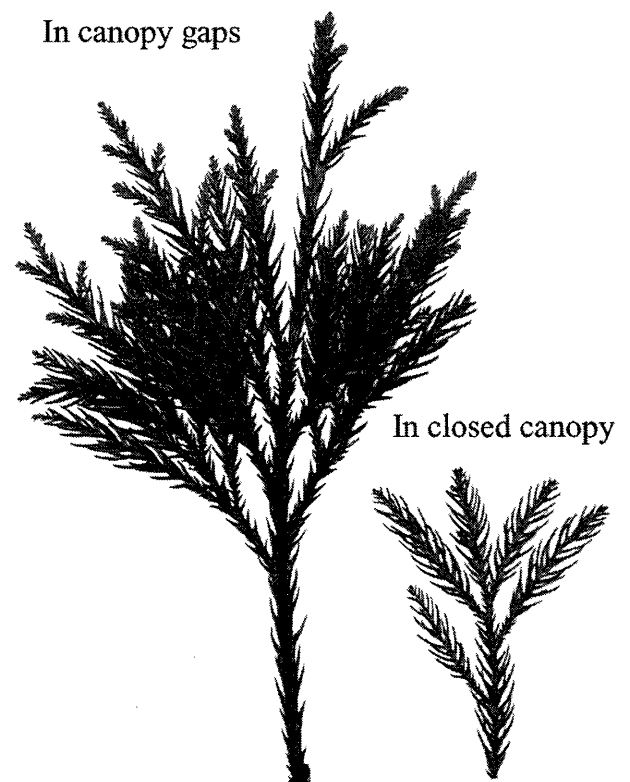


Fig. 1 Morphology of modules for *Cryptomeria japonica* saplings in canopy gaps and in closed canopy.

ラスターを採取したものとは別に、林冠ギャップ下と閉鎖林冠下から若木を10本ずつサンプルし、主軸幹だけを対象に調べた。

スギ若木の直上の光環境（相対光量子束密度）は、林冠ギャップ下が $54.0 \pm 7.8\%$ であり、閉鎖林冠下が $4.6 \pm 1.5\%$ であった。

3. 結果と考察

3. 1. 当年枝の季節的動態

スギ若木の当年枝の伸長開始は、閉鎖林冠下、林冠ギャップ下ともに5月中旬であったのに対して、伸長停止は閉鎖林冠下が7月下旬、林冠ギャップ下が9月上旬となり（Fig. 2, Table 1）、生育地間で有意な差が認められた（ $p < 0.001$, t test）。結果的に、若木の伸長期間は、閉鎖林冠下が2ヶ月強、林冠ギャップ下が4ヶ月弱と異なっていた（ $p < 0.001$, t test）（Table 1）。これらの結果は、スギ若木は生育地の光環境に関わりなく当年枝の伸長を同時に開始するが、伸長停止はそれに大きく影響さ

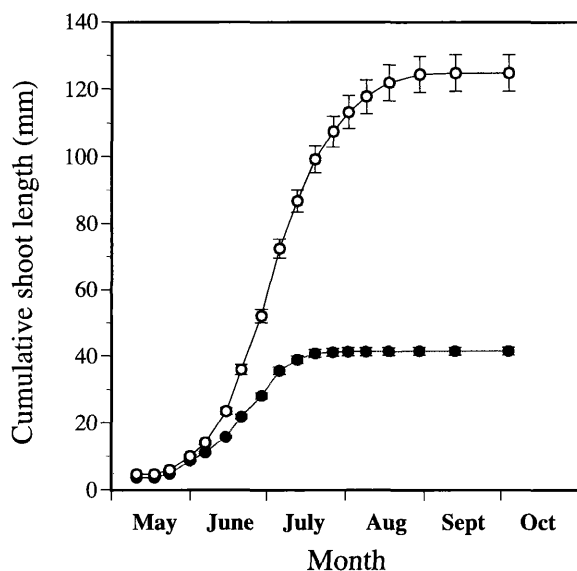


Fig. 2 Seasonal course of shoot elongation (mean $\pm$ S.E.) for *C. japonica* saplings in canopy gaps (open circle) and in closed canopy (solid circle).

Table 1 Phenological traits (mean $\pm$ S.D.) of modules (current-year shoots) for *C. japonica* saplings in canopy gaps and in closed canopy.

	In canopy gaps	In closed canopy
Flushing day ¹	19.5 ± 2.6	19.5 ± 2.6 ns
Ceasing day ¹	120.9 ± 6.6	83.0 ± 3.3 **
Elongation periods (days)	101.7 ± 7.8	63.6 ± 4.1 **

¹ Days after May 1st

Significance level: ** $p < 0.001$, ns $p > 0.05$ by t test

れることを示している。また、スギ若木の伸長期間は生育地の光環境によって大きく変化するものの、2～3ヶ月以上にも及ぶかなり長いものとなっていることを示している。

これまでに、針葉樹の当年枝の伸長開始期や伸長期間に関する研究は数多くなされてきている（FOWELLS 1941, MITCHELL 1965, CANNELL et al. 1976, ZOBEL 1983, HARRY 1987）。その中で、MITCHELL (1965) は多数の針葉樹の冬芽のサイズと当年枝の伸長期間との関わりを調べ、冬芽が小さい、あるいは冬芽が欠く種ほど伸長期間は長くなる傾向があることを指摘している。スギは短くなった針葉が密に集合した裸芽を形成するが、マツ属、モミ属、トウヒ属といったマツ科などの冬芽に比べると小さく、冬芽として区分し難い形態となっている。こうしたことから、スギの当年枝の伸長期間は数ヶ月とかなり長くなっていてものと推察される。また、寄元・武田 (1994) は京都市近郊においてヒノキ若木の鱗片葉の伸長パターンを調べ、伸長期間は4～5ヶ月の長期に及ぶことを報告している。ヒノキの伸長期間に比べるとスギのそれは短くなっているが、冬芽を全く形成しないヒノキに比べるとスギは小さいながらも裸芽を形成することから伸長期間の制約を受けやすくなり、ヒノキよりも伸長期間が短くなっていることを反映しているものと推察される。

3. 2. 当年枝の構造

当年枝の長さの頻度分布は、閉鎖林冠下、林冠ギャップ下ともに長さ3～4 cmクラスにモードをもつ一山分布となっていた。しかし、林冠ギャップ下と閉鎖林冠下で違いが認められ、閉鎖林冠下では正規分布を示したのに対して、林冠ギャップ下では右裾が大きい（最大当年枝長=28.5 cm）、正に歪んだ分布を示した（Fig. 3）。その結果、当年枝長の平均は、林冠ギャップ下が 5.4 ± 3.7 cm、閉鎖林冠下が 4.1 ± 1.6 cmとなり、林冠ギャップ下の方で

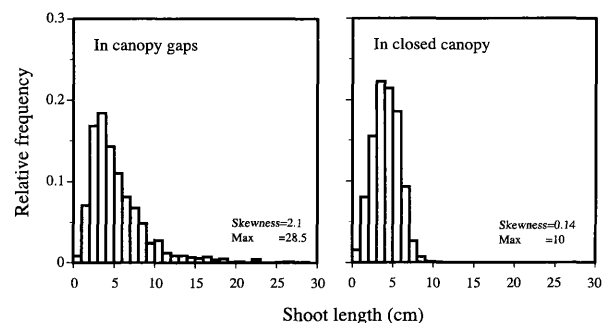


Fig. 3 Relative frequency distribution of module (current-year shoot) length for *C. japonica* saplings in canopy gaps and in closed canopy.

有意に大きくなっていた ($p < 0.0001$, MANN-WHITNEY'S U test) (Table 2). 光資源の乏しい条件下に生育している樹木の当年枝のサイズが恵まれた光資源下のものに比べて小さくなるということは、トドマツ(寄元他1992)、シラビソ (KATO and YAMAMOTO 2002)、オオシラビソ (KATO and YAMAMOTO 2002) などで報告されている。

寄元・武田 (1993) は二次林の下層に生育しているヒサカキとコバノミツバツツジを対象に当年枝のアロケーションパターンを調べ、当年枝長と当年枝当たりの葉重 (F) と当年枝重 (C) の比 (C/F比) との間に一次直線で回帰される関係が成立することを報告している。そして、光資源が乏しい条件下において当年枝長が短くなる理由として、この直線関係の成立は短い当年枝ほど単位重さ当たりの葉が維持する必要がある非同化器官の重さが小さくなることを意味していることから、光資源が乏しい条件下においては短い当年枝の方が当年枝の維持の上で有利になる点にあることを指摘している。スギの当年枝は、それぞれの針葉が密着し全て緑色を呈していることから同化器官と非同化器官が区別し難い形態となっているが、枝軸内部には木部の発達が必ず認められ、C/F比と当年枝長の間に一次直線で回帰される関係が認められた ($p < 0.001$, F test)。それゆえ、閉鎖林冠下においてスギ若木の当年枝が短いもので構成されていた点については、寄元・武田 (1993) が指摘した同様の理由に基づいているものと考えられる。

スギ若木の主軸クラスター当たりの当年枝数は、林冠ギャップ下が 244 ± 68 本、閉鎖林冠下が 211 ± 11 本となり、林冠ギャップ下の方で幾分多い傾向がみられたが、有意差は認められなかった ($p = 0.917$, MANN-WHITNEY'S U test) (Table 2)。異なる光環境下に生育する樹木を対象に当年枝数を調べたものは少ない。個体当たりの当年枝数を調べたものには、BONSER and AARSSSEN (1994)

Table 2 Demographical traits (mean $\pm$ S.D.) of modules (current-year shoots) for *C. japonica* saplings in canopy gaps and in closed canopy.

	In canopy gaps	In closed canopy
Number of shoots per cluster ¹	244 ± 68	211 ± 11^{ns}
Shoot length ² (cm)	5.4 ± 3.7 (20.9 ± 9.2)	$4.1 \pm 1.6^{**}$ ($2.5 \pm 0.8^{**}$)
Total shoot length per cluster ¹ (cm)	1314 ± 309	856 ± 68^{ns}
Number of growing points per shoot	3.0 ± 7.0	$1.4 \pm 1.1^*$

¹ Main stem with 50 cm long from the terminal (N=5 sampled in each site)

² Shoot length of terminal leader was shown in the parenthesis (N=5 sampled in each site). Significance level: * $p < 0.002$, ** $p < 0.0001$, ^{ns} $p > 0.05$ by Mann-Whitney's U test

による異なる光環境下におけるサトウカエデの研究があり、当年枝数は閉鎖林冠下の方が有意に少ないことを報告している。また単位面積当たりの当年枝数密度を調べたものにはCANHAM (1988) による北米の林冠ギャップ下と閉鎖林冠下におけるブナとサトウカエデの研究があり、いずれも閉鎖林冠下の方が低いことを報告している。本研究のスギ若木の場合、サンプリング法が少々異なっていることから、一概に比較できない。しかし、もしスギ若木が例外的であるとすれば、スギ若木の当年枝長の頻度分布が恵まれた光条件下において正に歪んだ分布型になっていた点と生育条件に関係なく当年枝数がほぼ同じであった点を考慮することによって、スギ若木には当年枝のバンクなるものが存在し恵まれた条件下においてはこのバンクの一部を長く伸ばすという特徴的な対応法を発達させていることを示しているとも考えることができる。

一方、スギ若木の主軸クラスター当たりの当年枝の長さの合計は、林冠ギャップ下 (1314 ± 309 cm) と閉鎖林冠下 (856 ± 68 cm) でかなりの差があったにもかかわらず、有意差は認められなかった ($p = 0.251$, MANN-WHITNEY'S U test) (Table 2)。スギ若木の葉齢は、林冠ギャップ下が 2.4 ± 0.5 年、閉鎖林冠下が 4.2 ± 0.4 年となり、光資源が乏しい閉鎖林冠下において有意に大きくなっていた ($p < 0.0001$, MANN-WHITNEY'S U test) (Table 3)。スギの場合、針葉と枝軸の区別が難しい形態になっていることから、枝軸長の低下は葉量の低下につながる。被陰条件下において葉の寿命が長くなることはよく知られており、これまでも報告されてきている (佐藤 1990)。クラスター当たりの着葉量をだまかに推定するために、クラスター当たりの当年枝長と葉齢の積を求めると、林冠ギャップ下が 3162.2 cm yr、閉鎖林冠下が 3633.4 cm yr となり、閉鎖林冠下の方が大きくなっていた。生産能力を厳密に比較する際には、生理学的な点などを考慮する必要がある。しかし、これらの結果は、スギ若木の葉齢が閉鎖林冠下において有意に高くなっていたのは、有意ではなかったものの閉鎖林冠下において当年枝長の合計が林冠ギャップ下の 6 割程度まで低下していたことによって引き起こされる着葉量の減少にともなう光合成生産量の低下を葉の寿命を長くすることによ

Table 3 Maximum age of shoot with green needles (mean $\pm$ S.D.) of main stem for *C. japonica* saplings in canopy gaps and in closed canopy.

	In canopy gaps	In closed canopy
Shoot age (yr)	2.4 ± 0.5	$4.2 \pm 0.4^{**}$

Significance level: ** $p < 0.001$ by Mann-Whitney's U test

って補おうとした行動を反映しているのかもしれない。

スギ若木でみられた当年枝長の違いは主軸枝において著しく、林冠ギャップ下が 20.9 ± 9.2 cm, 閉鎖林冠下が 2.5 ± 0.8 cm となり ($p < 0.001$, MANN-WHITNEY'S U test), 8 倍以上の差が認められた (Table 2)。また当年枝当たりの成長点の数は林冠ギャップ下が 3.0 ± 7.0 個, 閉鎖林冠下が 1.4 ± 1.1 個となり、林冠ギャップ下の方が有意に大きかった ($p < 0.002$, MANN-WHITNEY'S U test) (Table 2)。この結果は、大まかには当年枝の増殖率の違いを反映していると思われる。さらにスギ若木の当年枝に付く成長点の数と当年枝の長さの関係は、林冠ギャップ下、閉鎖林冠下ともに当年枝の長さ増加に対して増加する傾向を示し、いずれも指数関数によって回帰された ($p < 0.01$, F test)。主軸枝と樹冠形の関わりについてはよく知られている。これらの結果は、スギ若木が生育地の光条件に応じて当年枝の増殖率や樹高成長量を大きく変えることによって樹冠形を自在に変え維持・成長していることを示している。

3. 3. 当年枝の形態

スギ若木の針葉を含む当年枝の形態には、林冠ギャップ下と閉鎖林冠下で違いが認められた (Table 4)。当年枝の単位長さ当たりの針葉数は、林冠ギャップ下が 10.3 ± 1.0 本/cm, 閉鎖林冠下が 8.7 ± 0.7 本/cm となり、林冠ギャップ下の方で有意に多かった ($p < 0.002$, MANN-WHITNEY'S U test)。また、当年枝の軸に対する針葉の開度は、林冠ギャップ下が 20.4 ± 4.6 度, 閉鎖林冠下が 24.1 ± 4.3 度となり、閉鎖林冠下の方で有意に大きかった ($p < 0.001$, MANN-WHITNEY'S U test)。さらに、単位長さ当たりの当年枝の重さは、林冠ギャップ下が 24.2 ± 4.4 mg/cm, 閉鎖林冠下が 12.8 ± 1.5 mg/cm となり、林冠ギャップ下の方で有意に重かった ($p < 0.0001$, MANN-WHITNEY'S U test)。これらの結果は、被陰に対して、スギ若木は低コストの当年枝を伸ばす一方で、針葉の配置間隔と針葉の開度を大きくすることによって自己被陰

を回避するという調節機構が発達していることを示している。一方、針葉の長さは林冠ギャップ下が 11.9 ± 0.8 mm, 閉鎖林冠下が 13.5 ± 0.7 mm となり、閉鎖林冠下の方で有意に長かった ($p < 0.001$, MANN-WHITNEY'S U test)。そして単位長さ当たりの針葉数と針葉長の積を求めると、林冠ギャップ下が 122.6 mm/cm, 閉鎖林冠下が 117.5 mm/cm となりほぼ同じであった。こうした結果は、被陰にともなう針葉数密度を下げるとともに低コストのシュートを伸ばすことによって生じた着葉量の減少は、針葉長を幾分か長くすることによって補うという調節機構も発達していることを示している。被陰に対して、樹木が大きくて薄い低コストの葉を展開することは広く認められる現象である。スギの当年枝で認められた形態変化は、枝軸の周りに針葉を螺旋状に配置するスギの形態的特徴を反映した、他種でみられるものとは一風変わった被陰対応法であることをうかがわせる。

3. 4. モジュール属性とその可塑性からみたスギの特徴

本研究の林冠ギャップ下と閉鎖林冠下におけるスギ若木のモジュール (当年枝) の形態、構造、動態の解析によって、スギ若木の樹冠を構成するモジュールには個体維持の上で有利な可塑性が発達していることが明らかにされた。すなわち、主軸伸長量を大きく変えていたことによってうかがえる、陰樹に広く認められる高度な樹冠の可塑性発達 (O'CONNELL and KELTY 1994) といった空間的可塑性は勿論、モジュールの形態解析から明らかにされた被陰に対する針葉の重複回避と効率的な空間利用の調整も発達させていた。また、被陰下でのモジュールの小型化にともなう葉量減少は葉齢を高くすることによって補うという調整も発達させていた。さらに、落葉広葉樹においては陽樹的な種にみられる長い伸長期間 (KIKUZAWA 1983, 平山・寄元 1999) とそれを自在に変えられるという時間的可塑性の発達は、林冠ギャップ形成などによる生育地の環境変化に即座に対応し光資源を有効利用することも可能にすると考えられる。これは、マツ科のモミ属やトウヒ属などの陰樹には殆ど見られない特徴である。

スギは、日本海側の多雪地帯に広がるスギ・落葉広葉樹林における優占種である。これまで、スギが多雪地帯のスギ・落葉広葉樹林において優占する理由として、多雪地に適応的な伏条更新という更新システムを獲得していることに起因していることが指摘されてきた。確かに、栄養繁殖的に後継個体を供給できる点はスギ・落葉広葉樹林における他の優占的な高木種にはみられない更新システムであり、個体群の維持に有利に働いている点是否定できない。しかし、本研究におけるスギ若木のモジュ

Table 4 Morphological traits (mean $\pm$ S.D.) of modules (current-year shoots) for *C. japonica* saplings in canopy gaps and in closed canopy.

	In canopy gaps	In closed canopy
Needle number density (/cm)	10.3 ± 1.0	$8.7 \pm 0.7^{**}$
Needle length (mm)	11.9 ± 0.8	$13.5 \pm 0.7^{**}$
Open angle of needle (degree)	20.4 ± 4.6	$24.1 \pm 4.3^*$
Shoot weight density (mg/cm)	24.2 ± 4.4	$12.8 \pm 1.5^{**}$

Significance level: * $p < 0.005$, ** $p < 0.001$ by Mann-Whitney's U test

ールの形態、構造、動態の解析によって明らかにされた点は、スギ・落葉広葉樹林においてスギが最優占種として君臨できている背景には、伏条更新という有利な更新システムを獲得していることに加えて、樹冠を構成するモジュールや樹冠において空間的可塑性だけを発達させているブナ、ミズナラ、コハウチワカエデといった他の優占種にはみられない（高橋・寄元 未発表データ）、モジュールの時間的可塑性を発達させていることにも理由があることを示しているのかもしれない。

謝 辞

本研究を進めるに当たり、京都大学芦生演習林のみなさには便宜をはかって頂いた。また、匿名の査読者二名には有益なコメントを頂いた。ここに記して、御礼を申し上げます。

引用文献

- 1) BONSER, S. P., AARSEN, L. W. (1994) Plastic allometry in young sugar maple (*Acer saccharum*): Adaptive responses to light availability. *Amer. J. Bot.* 81:400-406.
- 2) CANHAM, C. D. (1988) Growth and canopy architecture of shade-tolerant trees: Response to canopy gaps. *Ecology* 69:786-795.
- 3) CANNELL, M. G. R., THOMPSON, N., and LINES, R. (1976) An analysis of inherent differences in shoot growth within some north temperate conifers. In *Tree physiology and yield improvement*. M. G. R. CANNELL and F. T. LAST (eds.) Academic Press, New York. pp. 173-205.
- 4) FOWELLS, H. A. (1941) The period of seasonal growth of ponderosa pine and associated species. *J. Forestry* 39:601-608.
- 5) HARPER, J. L. (1977) *Population biology of plants*. 892pp. Academic Press, London.
- 6) HARRY, D. E. (1987) Shoot elongation and growth plasticity in incense-cedar. *Can. J. For. Res.* 17:484-489.
- 7) HASHIMOTO, R. (1991) Canopy development in young sugi (*Cryptomeria japonica*) stands in relation to changes with age in crown morphology and structure. *Tree Physiol.* 8:129-143.
- 8) 橋本良二・玉泉幸一郎 (1995) スギ林における林冠の発達過程と個体の器官成長様式. *日林誌*77:153-162.
- 9) 平山貴美子・寄元道德 (1999) 冷温帯スギ・落葉広葉樹林における高木・亜高木種の葉フェノロジーとその類型化. *森林研究*71: 19-25.
- 10) KATO, K., YAMAMOTO, S. (2002) Branch growth and allocation patterns of saplings of two *Abies* species under different canopy conditions in a subalpine old-growth forest in central Japan. *Ecoscience* 9:98-105.
- 11) KIKUZAWA, K. (1983) Leaf survival of woody plants in deciduous broad-leaved forests. 1. Tall trees. *Can. J. Bot.* 61:2133-2139.
- 12) MITCHELL, A. F. (1965) The growth in early life of the leading shoot of some conifers. *Forestry* 38:121-136.
- 13) MORIGUCHI, Y., MATSUMOTO, A., SAITO, M., TSUMURA, Y. and TAIRA, H. (2001) DNA analysis of clonal structure of an old growth, isolated forest of *Cryptomeria japonica* in a snowy region. *Can. J. For. Res.* 31:377-383.
- 14) 室山泰之・玉井重信 (1986) 芦生演習林におけるスギ当年生稚樹の個体群動態. *京大演報* 58: 95-104.
- 15) O'CONNELL, B. M., KELTY, M. J. (1994) Crown architecture of understory and open-grown white pine (*Pinus strobus* L.) saplings. *Tree Physiol.* 14:89-102.
- 16) 寄元道德・佐藤修一・渡辺康弘 (1992) 北方針広混交林におけるトドマツ若木の樹冠の構造と動態. *103回日林論*395-396.
- 17) 寄元道德・武田博清 (1993) アカマツ・ヒノキ天然林の異なる光環境下におけるヒサカキとコバノミツバツツジの樹冠の構造. *京大演報*65: 77-84.
- 18) 寄元道德・武田博清 (1994) アカマツ林におけるヒノキ若木の鱗片葉の挙動. *京大演報*66: 16-23.
- 19) 佐藤大七郎 (1973) 陸上植物群落の物質生産Ia. 95pp. 共立出版, 東京.
- 20) 佐藤俊彦 (1990) トドマツ, エゾマツ稚樹の被圧対応様式の違い. *日林北支講*38: 17-19.
- 21) TABUCHI, R., OGINO, K. and TSUTSUMI, T. (1986) On the seasonal course of photosynthetic activity of sugi (*Cryptomeria japonica* D. Don) layering growing under different light climates in the forest. *J. Jpn. For. Soc.* 69:294-300.
- 22) 平英彰 (1994) タテヤマスギの更新形態について. *日林誌*76:547-552.
- 23) TAIRA, H., TSUMURA, Y., TOMARU, N. and OHBA, K. (1997) Regeneration system and genetic diversity of *Cryptomeria japonica* growing at different altitudes. *Can. J. For. Res.* 27:447-452.
- 24) 玉井重信・天保好博 (1990) 冷温帯天然林の樹木の齡構造. *日林誌*72: 292-303.
- 25) 富沢日出夫・丸山幸平 (1993) 佐渡島のスギ天然林における実生更新の可能性. *日林誌*75: 460-462.
- 26) 八頭猷一 (1964) 図説 樹木学 - 針葉樹編 -. 189pp. 朝倉書店, 東京.
- 27) ZOBEL, D. B. (1983) Twig elongation patterns of *Chamaecyparis lawsonia*. *Bot. Gaz.* 144:92-103.