

樹幹形についての考察

2, 3 の幹形の表し方および幹における同化物質の垂直配分についての考え方

齋藤 秀樹・四手井 綱英・菅 誠*

Stem Form Development

Hideki SAITO, Tsunahide SHIDEI and Makoto KAN*

目 次

要 旨.....93	4. 2, 3の幹の形の表し方
まえがき.....94	5. 樹冠下の幹の成長量とその垂直配分
試験および調査の材料と方法.....94	6. 幹における同化物質の垂直的配分についての考え方
1. 試験材料と方法	7. 偏倚樹冠を有する幹の成長量
2. 調査材料と方法	あとがき..... 109
結果と考察.....95	引用文献..... 109
1. F/C と T/R	Résumé 110
2. 葉量と樹高成長量および直径成長量	
3. 幹量および幹成長量の垂直分布図	

要 旨

スギおよびサイプレスの若木を用いて、樹冠を除去したりした個体を中心にして、樹幹の形の変化や樹幹上での同化物質の垂直的な配分（たまり方）について考察した。試料としてその他に、壮齡のスギ孤立木および林縁木（京大芦生演習林）やアカマツ（京大上賀茂試験地）を用いた。

結果をまとめると次のようになる。

1. 摘葉による成長への影響は、直径成長量へは主にその摘葉の割合が、樹高成長量へは摘葉後に残された葉量が関係するようである。個体の大きさに応じたある一定以上の葉量があれば、樹高成長には大きな影響は生じないようである。

2. 摘葉の度合いが強くて、樹高に対する樹冠長を著しく小さくすると、幹形は円錐形もしくはナイロイド形から円柱形またはパラポロイド形へ変化する。この変化を表わすには H/D よりも V_s/H^3 を用いた方が良いと思われる。ただし H は樹高、 D は直径、 V_s は幹材積を表わす。

3. 樹冠下における幹成長量は、幹量に比例して増加または減少するようである。これは葉量や樹冠長の割合によって決まってくる。葉量が少なく樹高に対する生枝下長の比が大ならば、幹成長量は幹量に比例して減少し、葉量が大でその比が小ならば逆に増加する。この幹での同化物質の垂直的な配分のあり方は、図19と図20からモデル的に考えることができよう。幹成長が下ほど増加する形は、根張りが高くまで伸び広がっていると考えられるだろう。根張りの拡がりの小さい個体では、成長量

*現在 信州大学農学部

*Fac. of Agr., Shinshu Univ., Nagano.

の減少割合から幹の呼吸率を推定できると思われる。

4. 幹の偏心成長する位置は、その幹の曲り方で主に決定されるようである。幹はまっすぐ直立しているのが常態で、針葉樹のばあい曲った部分の内側に同化物質が集中してたまるようである。

ま え が き

樹幹の肥大成長の垂直的な配分や、その結果おこる幹形の変化についての研究は、19世紀の後半に Cotta, Hartig, Nördlinger たちによって始められた。1864年すでに Pressler¹⁾は「ある高さでの幹の成長(断面積成長)は、その高さより上方にある葉量に比例するものであり、枝のない幹上でのそれは一定であることが予想される」と述べ、のちに Hartig²⁾³⁾は幹の形を3つの部分、「樹冠内、枝下部分、根張り」に分けて考えることが可能であることを見出している。Larson²²⁾はこういう生物学的な立場で幹の形を論じた現在までの報告をまとめて、“Stem Form Development of Forest Trees” という題目で報告している。

幹形を決定する幹での同化物質の垂直的なたまり具合は、その木の持つ遺伝的特性などで決定されるばかりでなく、その木が生育している環境で大きく変わってくる。たとえば風当たりの強さ、日当たりの良否、土壌の性質や深さ、立木密度など林分の生育段階で違ってくるだろう。またこれらの環境を人為的に変えてやることにより、人為的に幹の形を変えることができる。枝打ちなどその良い例であり、また間伐も枝打ちとは逆の効果が期待される。

筆者らは葉量とそのつき方を人為的に変えたとき、幹上で同化物質がどのようにたまるかを、生物学的な方面から調べてみた。

試験および調査の材料と方法

1. 試験材料と方法

1. スギ (*Cryptomeria japonica*) 2回床替え3年生の苗木を京大上賀茂試験地に、試験期間中(1964年4月~1965年10月)を通じて孤立木の状態で生育するように植えた。4月に植えつけ、1ヵ月後に下記のように処理し、その後月2回宛ほど処理して試験木がたえず目的にかなった状態にあるように維持した。また処理後萌芽、不定芽が出れば直ちに切り除いた。

実験A: 樹冠長を一定に維持する試験。樹冠長を20cm(A1), 25cm(A2), 30cm(A3), 35cm(A4)とした。本数は各11本。

実験B: 樹冠にそって垂直的に一侧の樹冠を除き、片側だけ樹冠をつける木を作った。幹にそって垂直に樹冠の $\frac{1}{4}$ すなわち90°ぶんを摘葉(B1), 完全に片側 $\frac{1}{2}$ (180°)の樹冠を摘葉(B2), $\frac{2}{3}$ 240°摘葉(B3), $\frac{3}{4}$ 300°摘葉(B4)とした。本数は各11本。

実験C: 樹高に対する生枝下高の割合を一定に維持した。その割合を40%(C1), 50%(C2), 60%(C3), 80%(C4)とした。本数は各11本。

実験D: 各実験に共通の対照木、無処理の個体。本数22本。

以上の試料を、試験開始時(1964年5月)と1964年11月、1965年4月、および試験終了時(1965年10月)に樹高、生枝下高、地ぎわ直径を測定した。

試験が終了してから掘取り、地上部と地下部に分け、地下部はまとめてその重さを計測した。地上部は、幹にそって10cm間隔に切断し、各層に含まれる幹・枝・葉の重さを計測した。さらに幹は顕微鏡を用いて年輪の半径を測り、各層ごとに Smalian の方法で樹幹解析を行ない、各層の幹材積と最近1年間の成長量を求めた。なお実験Bでは、方向を確定して各年輪の半径をはかった。試料は105°C下で絶乾にした。以下重量は全て絶乾重を用いた。

2. サイプレス (*Cupressus sempervirens*) 3年生苗木を上賀茂試験地に植え、スギのばあいとま

まったく同じように処理した。

実験A'：スギ実験Aと同様に樹冠長を一定に維持した。すなわち樹冠長を20cm(A'1), 25cm(A'2), 30cm(A'3), 35cm(A'4)。本数は各9本。

実験D'：無処理で、本数は11本。

その他、個体の大きさの測定および掘取り測定は、スギの場合と同方法で行なった。

3. アカマツ (*Pinus densiflora*) 京大上賀茂試験地に孤立状に生育する樹高3~4mのアカマツを用いて南側の樹冠を全部枝打ちした。そして3種の試験を行なった。

I. そのままの状態

II. 南側の樹冠を除去し、南側に樹幹を傾斜させ固定した状態

III. 樹冠をもつ北側に、樹幹を傾斜させ固定した状態

以上3つの状態のまま2生育期間おき、のち幹枝葉の重量を計測した。また幹は0.2m間隔で方向別に各年輪の半径を測定した。

2. 調査材料と方法

1. スギ孤立木 実験Dに対応する成木として、京大芦生演習林に現在孤立木状で生育しているスギ6本(樹高3~10m)を伐倒調査した。調査方法は1mの層別刈取法で、小さい個体は0.5m層で行なった。調査は1965年8月に行なった。

2. スギ林縁木 実験Bに対応する成木として、京大芦生演習林で23年生の人工林の林縁木3本(樹高6~7m)を伐倒調査した。調査方法は、1mの層別刈取法であるが、葉と枝の重量は林内側と林外側に2分して計測した。幹は林内側と林外側とに分けて、半径を測ると同時に断面積成長量をも求め、両側の材積および成長量をそれぞれ分けて求めた。調査は1965年8月に行なった。

結果と考察

1. F/CとT/R

地上部重(w_T)に対するF/C(葉重/幹+枝重)とT/R(地上部重/地下部重)の変化を、各処理ごとに図示した(図1-a,b)。スギ実験AとCは、 w_T が増加するにつれてF/Cは大きくなり、T/Rも増す。サイプレス実験A'も同じである。偏倚樹冠にしたスギ実験Bでは、個体の大きさに関係なしにF/Cはほぼ200%、T/Rもほぼ一定で2.5~3.0とみられる。稚樹の状態にある実験Dの個体は、F/Cが250%と同化器官が非同化器官の2.5倍もある。芦生のスギ孤立木のように樹体が大きくなり、個体重が約10kg(樹高約4m)以上になると、葉とその他の器官との割合はほぼ安定し、40~50%間にふくまれるようである。このとき、幹・枝・葉の割合はおのおの60, 10, 30%となっている。

2. 葉量と樹高成長量および直径成長量

1年前の葉量を推定し、その量と掘取り時の葉量とを平均した葉量(\bar{w}_L)と、樹高成長量(ΔH)との関係をもよう(図2-b)。摘葉によって葉量が少なくなっている個体ほど ΔH は小さい。無処理に比べその約10%しか \bar{w}_L のないスギ実験Aの個体は、 ΔH は小さくて無処理

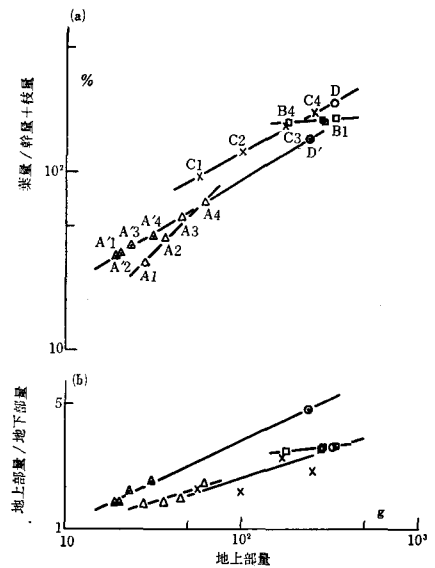


図1 地上部の非同化部分量に対する葉量の割合(F/C)と地上部分量(w_T)との関係および地下部量に対する地上部量の割合(T/R)と w_T との関係

のその約 40% である。サイプレス実験でも同様である。また $\Delta H \sim \bar{w}_L$ の間には、両対数軸上で処理の仕方に無関係に一つの直線関係が認められた。

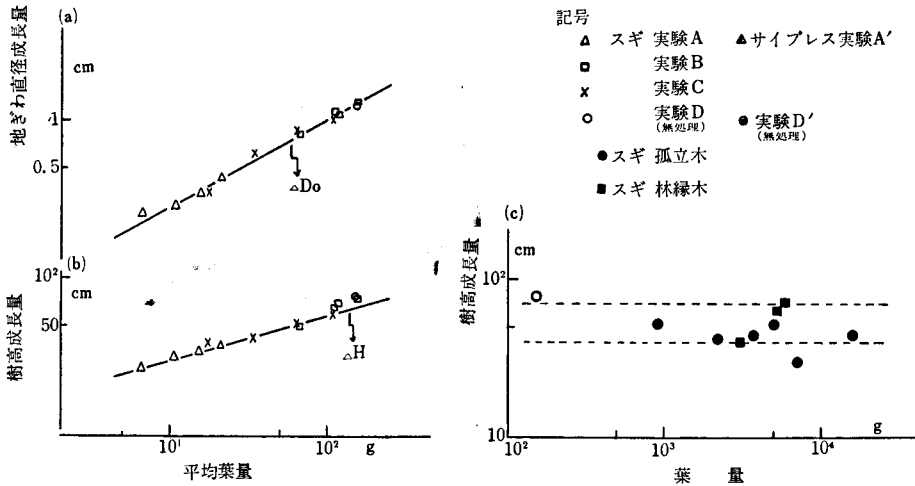


図 2 葉量 (\bar{w}_L 又は w_L) と樹高成長量 (ΔH) および地ぎわ直径成長量 (ΔD_0) の関係
 平均葉量 (\bar{w}_L) は 1 年前の葉量と現時点での葉量との平均。

さらに成木のばあい ΔH と w_L との関係はどのようになっているかを、スギ孤立木と林縁木の ΔH について調べてみた (図 2-c)。成木のばあい葉量 (w_L) がふえても、 ΔH には直接影響がなく、 ΔH は 40~70cm の範囲にちらばっている。 ΔH は地位によってきまると言われているように、成木ではこの範囲の葉量の変化では直接の関係は出てこないようである。

ここで葉の摘葉と樹高成長との関係についての他の報告を集録してみよう。アカマツ 2 年生苗で行なった摘葉試験⁴⁾では、90% 以上葉をとると無処理に比べ約 40% しか伸びないという。これは本試験結果とよく一致する。Loblolly Pine の孤立木 (樹高 4~5m) で行なった枝打ち試験では、約 80% 以上の枝打ち (Brown et al⁶⁾ から推定) をしても、樹高成長は 10% 程度しか減少しないという。

林分状態をなす木の枝打ち試験結果をみても、一部の報告⁷⁾を除いて大部分の報告^{8)~13)}は、わずかあるいはほとんど樹高成長には影響しないとしている。また葉量と樹高成長の間には深い関係がないという報告もある¹¹⁾¹⁴⁾。以上のように同じ程度に葉を取り去っても、苗木の場合と大きな個体の場合とでは樹高成長への影響の度が違うことがわかる。

次に直径成長量 (ΔD_0) と平均葉量 (\bar{w}_L) との関係を見よう (図 2-a)。 $\Delta D_0 \sim \bar{w}_L$ の間には処理の違いに無関係におおむね直線関係がみられ、 \bar{w}_L を少なくするほど ΔD_0 は小さくなる。

他にこういう報告は、苗木を用いた試験⁴⁾ばかりでなく、大きい個体を用いた試験^{5)10)~13)}でも、その減少の度は多少違ってはいるが、傾向は同じように出ている。

図 2-a, b でみられるように、 $\bar{w}_L \sim \Delta D_0$ の勾配の方が $\bar{w}_L \sim \Delta H$ の勾配よりも大であるのは、摘葉の影響が樹高成長よりも直径成長に強く現われることを意味する。これと同様の結果報告は多い^{4)5)8)10)~13)}。

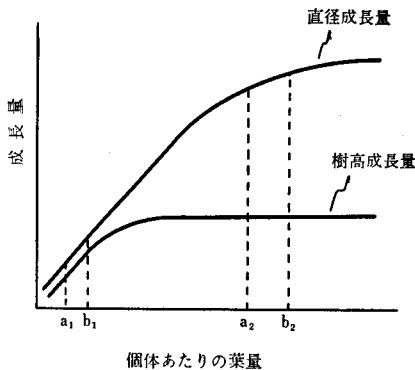


図 3 個体あたりの葉量と直径成長量および樹高成長量との関係の模式図

前に摘葉の ΔH と ΔD_0 へ与える影響が、個体の大きさの違いによって異なることを述べた。これは図3の模式図から次のように説明されよう。

個体が成長して次第に葉量が増加すると、 ΔH の方が ΔD よりも早く頭打ちの現象が現われる。本試験のような苗木を用いたばあい、摘葉の範囲が葉量 b_1 から a_1 にあって、摘葉の影響が ΔD へも ΔH へも同じ割合で大きく。一方、樹高が4~5m以上の大きい個体を用いた枝打ち試験のばあい、摘葉の範囲が葉量 b_2 から a_2 にあって、摘葉の影響が ΔH と ΔD へは同等にきかず、 ΔH は変化しない。

いいかえれば、直径成長は摘葉の度合で影響を受けるが、樹高成長は摘葉の強弱よりもその摘葉で残された葉量に左右される。ある一定の量以上の葉量があれば、摘葉量と樹高成長量とはほとんど無関係になるのであろう。

3. 幹量および幹成長量の垂直分布図

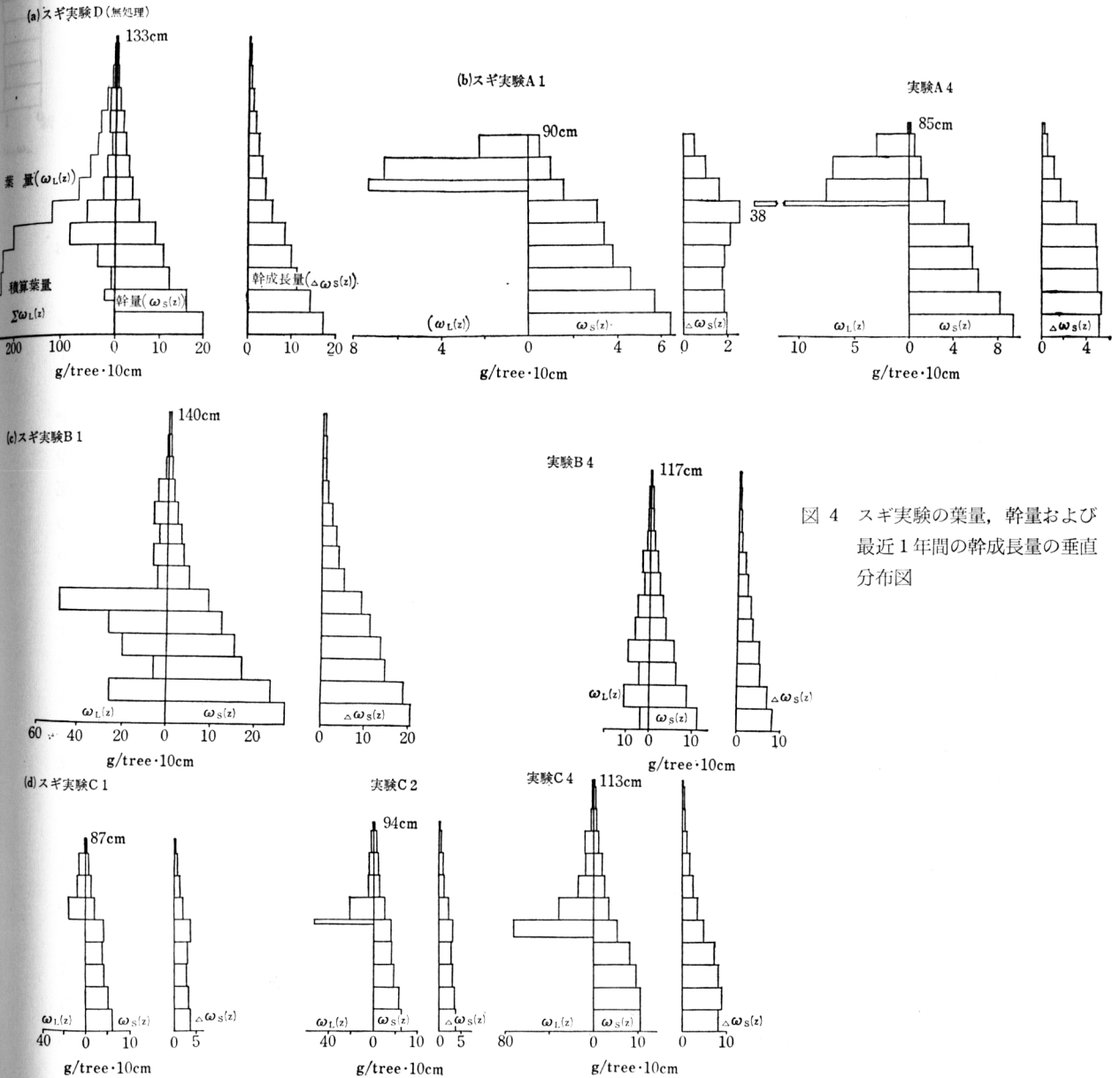


図4 スギ実験の葉量、幹量および最近1年間の幹成長量の垂直分布図

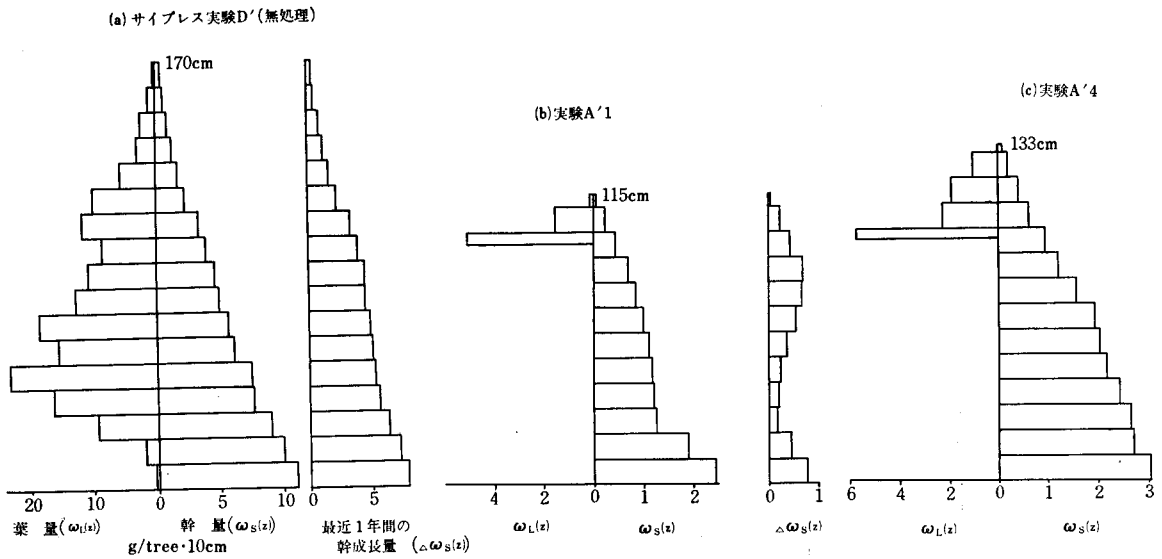


図5 サイプレス実験の葉量，幹量および最近1年間の幹成長量の垂直分布図

各 10cm 層に含まれる葉量 ($w_L(z)$), 幹量 ($w_S(z)$), および幹重量成長量 ($w_S(z)$) を図にしたのが図4と図5である。

図4-a はスギ実験D (無処理) の個体である。 $w_S(z)$ は下方にゆくにつれて急に増加する。そしてその分布形は今年成長したシュートの部分と、それ以外の幹部分とに分けられ、幹部分はナイロイド形を示す。この形は主として $\Delta w_S(z)$ の分布の形に帰因する。

スギ実験Bの $w_S(z)$ および $\Delta w_S(z)$ の垂直分布の形は (図4-c), 処理の度合いにかんにかかわらず無処理Dの幹形 (ナイロイド形) とはほぼ同じ部類に属する。もちろん成長量全体で見ると、摘葉度の高いものほど少ないのは当然である。これは $w_L(z)$ の垂直分布形が無処理の個体と同じ形で、下部まで葉を着けていることに帰因すると考えられる。また葉量が累加的に幹の成長量に貢献することの傍証となろう。樹冠下部から摘葉した実験AとCは、図4のbおよびdに示す。摘葉度の強いC1やC2の個体の $w_S(z)$ の分布は、枝下では円柱形に近づく。実験Aでこのことが顕著に現われていない

のは、処理の度合いが弱く成長量が相対的にかなり多かったことと、処理後短期間しか経ていなかったで処理後の成長量が少なく、当初の苗木の形がまだ十分に修正されていないことによるのであろう。

$\Delta w_S(z)$ の分布は、樹冠内ではどの処理個体でもほぼ同じである。樹冠下では、葉量が少なく成長量の少ない処理個体では下にゆくにつれて $\Delta w_S(z)$ は強く減少し、地ぎわで根張りとなって再び増加する。実験CはAよりもこの傾向が強いため、幹形は実験Cの方が実験Aに比べ一層円柱に近づいている。

サイプレス実験A'についてみると (図5), (a) は無処理D'で $w_S(z)$ の分布はスギD' とほぼ同じである。 $\Delta w_S(z)$ の分布はスギとは幾分違い、樹体の中央部ではあまり増加しない。図5-b, cにみられるように、

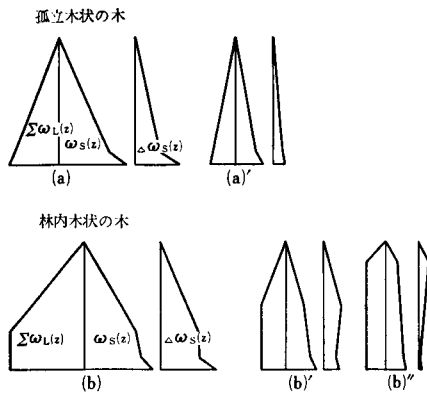


図6 積算葉量 ($\sum w_L(z)$), 幹量 ($w_S(z)$) および幹成長量 ($\Delta w_S(z)$) の垂直分布の模式図

摘葉の強い個体ほど幹は円柱に近くなる。これはスギのばあいと同じで、 $\Delta w_s(z)$ の分布の形が幹形のこの傾向を支配していると思われる。

図 4, 5 に見られた $w_s(z)$ および $\Delta w_s(z)$ の分布を類別して、模式的に書きなおすと図 6 のようになるであろう。幹量および幹成長量がどのような垂直分布を示すかを、処理ごとにこの模式図上にあてはめてみると次のようになる。

- (a)(a') スギD, サイプレス D', スギ実験 B
- (b) スギ実験 A4, C4
- (b)'(b'') スギ実験 A1, A2, C1, C2 サイプレス実験 A'

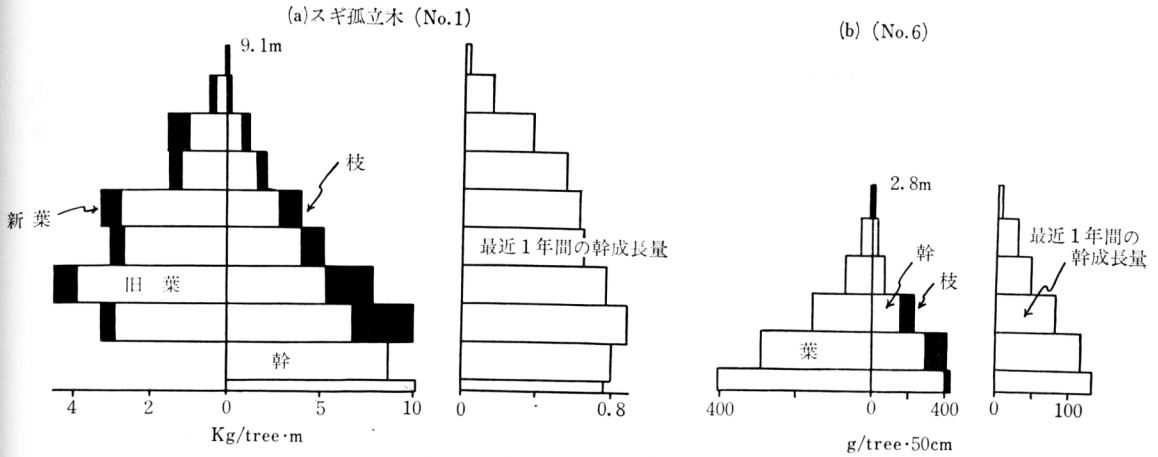


図 7 スギ孤立木の葉, 幹, 枝および最近 1 年間の幹成長量の垂直分布図

スギ孤立木のばあいには (図 7), 幹量は下方ほど多く、その形は円錐形をしている。葉量も下ほど多く、当年生の新葉は旧葉の多い層がいくぶん多い傾向があるが、あまり顕著ではない。 $\Delta w_s(z)$ は下ほど多く、 $w_s(z)$ の形とよく似ている。これらの木が孤立状態で生育を続ける限り、幹形は常に円錐形を保つであろう。

4. 2, 3 の幹の形の表わし方

A. パイプモデルへの適応性

非同化部分の垂直分布について、Shinozaki^{15,16)}らは、「樹形のパイプモデル」を提唱している。本試験の試料を使って、ある層より上部にある葉量 ($F(z)$) とその層の幹量 ($w_s(z)$) の関係を試みよう

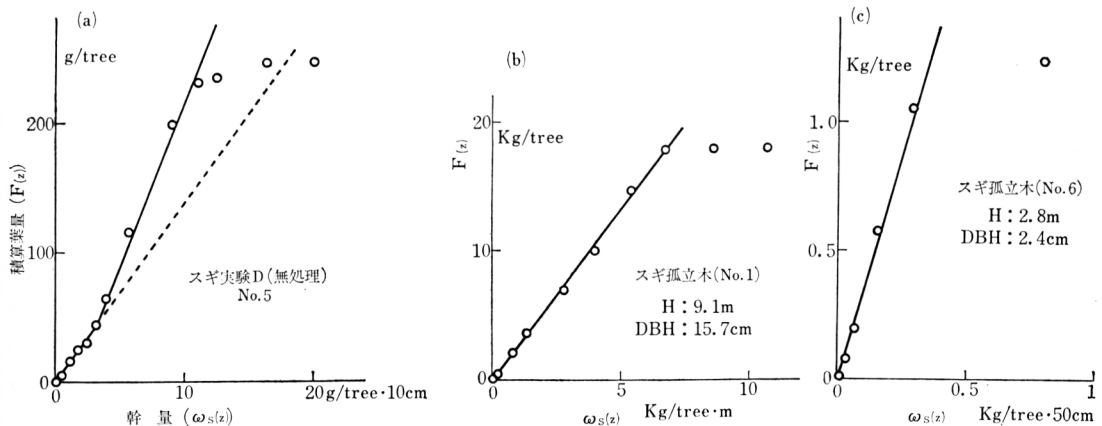


図 8 積算葉量 ($F(z)$) と幹量 ($w_s(z)$) との関係

う。図 8-a はスギ無処理 D の $F(z) \sim w_s(z)$ 関係である。樹体全体にわたって 1 本の直線関係は認められず、傾斜のゆるい直線で示される今年成長した新しいシュートの部分と、傾斜のきつい直線で示される 2 年以上をへた樹幹部に別かれ、折れ線で示されるようである。

シュートの占める割合のごく少ない 芦生スギ孤立木についてみると (図 8-b, c), どの個体もきれいな $F(z) \sim w_s(z)$ の直線関係がみれパイプモデル説が成り立つことを示している。サイプレス D' のばあいは、スギ D と同様に、1 本の直線では近似されず、 $F(z)$ が増加してもそれに比例して $w_s(z)$ は大きくなる。これはパイプモデルが成立しないということを意味しているのではない。詳しくは後節でふれる。

B. H/D_0 で幹形を表わす

地ぎわ直径 (D_0) に対する樹高 (H) の比で幹形を表わしてみよう。

図 9 に $D_0 \sim H$ の関係を図示した。スギについてみると、葉量を少なくした実験 (A1, A2, A3, C1, C2 など) では、 H/D_0 は大きく 60~70 の範囲に入り、細長い幹形であることを示す。無処理など葉

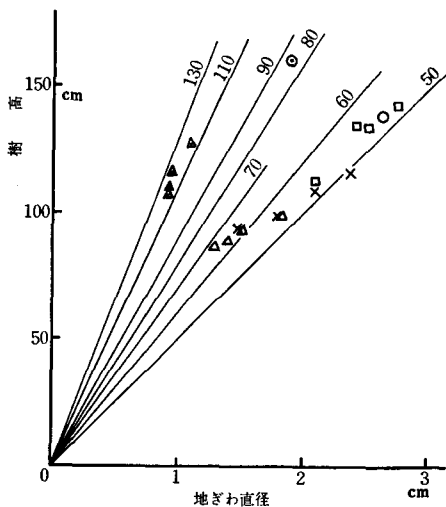


図 9 地ぎわ直径 (D_0) と樹高 (H) との関係

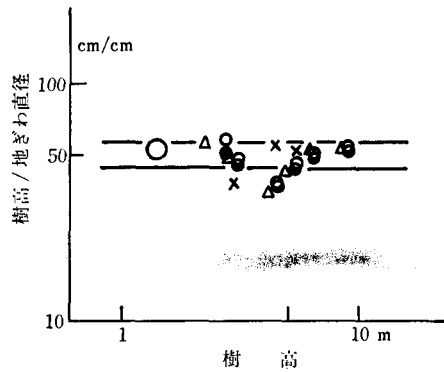


図 10 樹高 (H) と地ぎわ直径に対する樹高の比 (H/D_0') との関係
記号 スギ孤立木 ● 現在 ○ 現在 (皮なし) △ 1 年前 (皮なし) × 5 年前 (皮なし) スギ実験 D (無処理) ○ 現在

量を多くもつものでは、50~60 の範囲にみられ太短い幹形になる。ただ一側面を摘葉した実験 B では、処理の強弱にかかわらず、ほぼ 50 前後で一定の値を示している。サイプレスでは、処理した個体の H/D_0 は 110~130 の間にある。無処理の H/D_0 は 80~90 で前者ほど細長くはない。

次にスギ孤立木についてみよう。樹幹解析図から、当年、1 年前および 5 年前の H/D_0' を求め図示

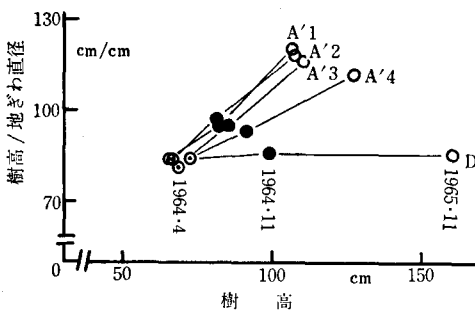


図 11 サイプレス実験の地ぎわ直径に対する樹高の比 (H/D_0') の時間的变化

したのが図 10 である。ただし壮齢木になると根張りが著しく大になるから、これを修正するためここでは、幹の直径では地上 0.0m と 0.3m との直径増加割合が、地上 0.3m と 1.3m との直径増加割合と同じであると仮定して、換算した地ぎわ直径 (D_0') を使ってある。この図でわかるように、 H/D_0' は個体の生育段階に関係なく一定であり、大略 45~55 の間にあるようである。孤立木では少なくとも最近 5 年間の成長では樹高と直径の成長の割が同じであって、幹が相似形をして生育していることが推察され

る。すなわち円錐形を維持して成長するようである。これは Spruce の孤立木で測定された結果¹⁷⁾と一致する。

さらにサイプレスについて処理後、掘取りにいたるまでの2年間の H/D_0 の変化をてみよう (図11)。最初の1年間では試験木の成長も悪く、はっきりした傾向は表われていないが、2年目には処理の強い個体ほど H/D_0 大きくなった。しかし無処理 D' では H/D_0 はほとんど変化しなかった。スギ実験 A, C ともこの実験 A' と同じ傾向で H/D_0 は変化した。ただしスギ実験 B および無処理では H/D_0 は変化しなかった。

従来から、この直径と樹高との比で幹形を表わそうという試みはなされているが、直径に DBH を用いると、個体の大小によって胸高の位置が変わり、この比の変化が幹形の変化と一致しない欠点がある。本試験のように直ぎわ直径を用いると上の欠点は除くことができるが、成木では根張りの部分の異常肥大があるから、苗木のような根張りの少ない小さな個体以外には用いられない。

また H/D_0 で幹形を表しうるのは、幹形が相似形的に変わるときのみで、幹形が円錐形である場合には H/D_0 の変化と幹材積の変化とが一致する。すなわち H/D_0 が同じ場合でも幹の形状が異なると、 H/D_0 だけでは幹形を表現できない。

C. V_s/H^3 で幹形を表わす

上にのべたように樹高と直径が同じ2本の木は同じ H/D_0 を示すが、幹の形状がおのおの異なった場合、たとえば一方がナイロイド、他方がパラポロイド形を示すならば、これら2本の木の幹材積が違ってくるはずで同じ幹形とはいえないであろう。

そこで単位高さあたりの幹材積 (V_s) の平方根を、

$$d = \sqrt{V_s/H} \quad (\text{cm}) \quad \dots\dots\dots(1)$$

とすると、 d は一種の直径を示すことになる。この式(1)から、

$$(d/H)^2 = V_s/H^3 \quad \dots\dots\dots(2)$$

となる。

この d と H を用いると、幹の形をよりよく表現できるはずであるからこれを用いて幹形の違いを検討してみよう。

図12は V_s/H^3 と枝下長 (H_B) の樹高 (H) に対する割合との関係を示したものである。前にのべたごとく稚樹のばあいは樹高の大半が今年伸びたシュートで占められるから、きれいな関係は認められない。スギ実験 A, C とサイプレス実験 A' では H_B/H が大きくなると、 V_s/H^3 が漸次減少している。すなわち葉量を少なくした個体は細長い幹形を示し、 H_B/H が小さいほど太短い形になる。

一方、実験 B では、処理の度合に関係なく V_s/H^3 はほぼ一定で、単位高さあたりの幹材積が大よそ一定であることがわかる。この値は無処理の個体と同じで、ほぼ 8.2×10^{-5} である。次にスギ孤立木についてみよう (図12-c)。 $V_s/H^3 \sim H$ の関係はほぼ一定で、 $1.1 \sim 1.3 \times 10^{-4}$ の範囲にあると考えられる。ただし樹高でシュートの占める割合の大きい苗木の無処理 D や、植栽後間もない稚樹の性質のぬけきれない孤立木

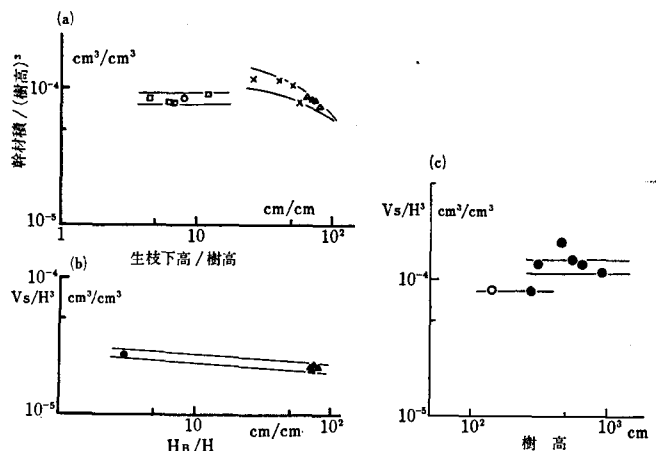


図12 樹高の3乗に対する幹材積の比 (V_s/H^3) の処理による違い

では、 8.2×10^{-3} と小さい値を示す。この V_s/H^3 で幹形を表わそうとする場合、苗木などと壮齡木とを比較することはよくない。

処理後2年間で V_s/H^3 がどのように変わったかを見ると (図13), はじめの1年間は前節でふれたように、植栽前に示した V_s/H^3 から、その環境処理に適応した V_s/H^3 に次第に変化している。従って一般的な傾向は見当らない。2年目にはスギ実験では、すべての個体の V_s/H^3 が小さくなり、処理によって幹がじょじょに細長くなってゆくことがわかる。そして処理の強かった個体ほど、 V_s/H^3 の減少の仕方が強く表われている。

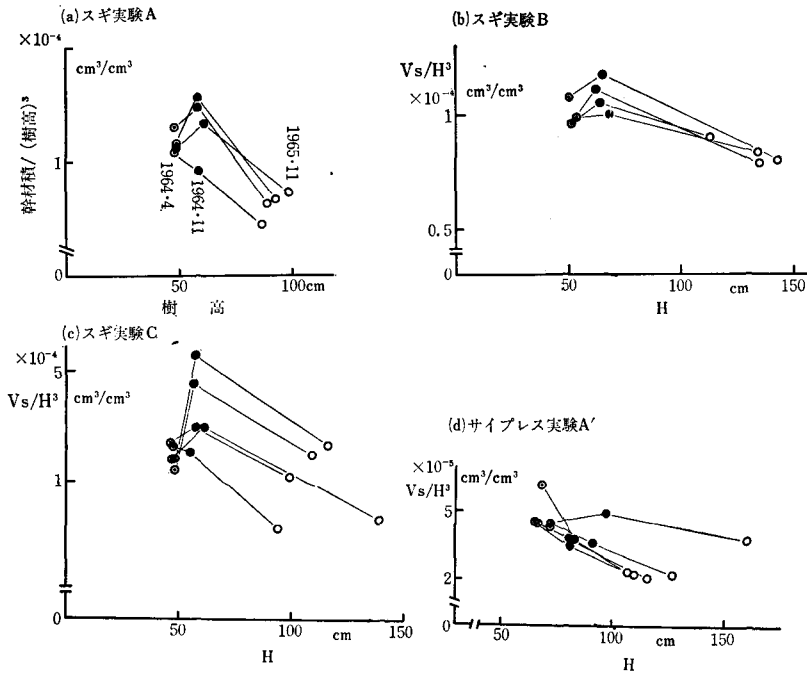


図13 樹高の3乗に対する幹材積 (V_s/H^3) の時間的な変化

(ナイロイド、パラポロイドの形を意味する) が変わったためと推測される。

5. 樹冠下の幹の成長量の垂直分布

樹冠下の幹における成長量の分布についてみよう。

まず幹のこの部分の長さの長いサイプレス実験 A' を用いて、樹冠下の幹の各層における幹量 ($w_s(z)$) と幹成長量 ($dw_s(z)$) の関係を個体別に図示した (図14)。本図によると下方にゆくにつれて幹量が増すと、それに比例して幹の成長量は減少すると思われる。この減少は幹が樹体を支え生き続けるために消失するもので、主に呼吸によって失われたものと推察されよう。

ここでさらに他のスギの壮齡木についてみよう。アヤスギ林分*1から樹高の等しい2本の優勢木と、3本の被圧木、アキタスギの林分*2から中庸木を1本選び出し、最近5年間の幹材積成長量 ($45V_s(z)$) の $1/5$ と、生きた細胞を多く含み主に材の呼吸源となるであろうと考えられる辺材部材積 ($V_s'(z)$) との関係を図15に示した。アヤスギは肥大成長が悪いので、特に最近5年間の量を使った。

この場合も根張りにより異常に肥大した部分を除けば、 $V_s'(z)$ が増加するに比例して $45V_s/5$ は減少する関係が見られる。特にアヤスギではきれいな減少を示している。これは生きた組織である辺材

サイプレス実験でもスギの場合とまったく同じ傾向を示す。

以上、 V_s/H^3 のちがいは図4および図5でみた $w_s(z)$ の変化によく対応している。

この V_s/H^3 の変化と、前に示した H/D_0 の変化の違いについてみると、サイプレスの無処理の個体が2年目に H/D_0 は変化しなかったのが、 V_s/H^3 で表わすと、その値は減少し細長くなっていることがわかる。同様の変化はスギ実験Bでもみられる。これは H/D_0 が変わらなくても幹の形

四大学合同調査資料から

*1 熊本県・菊地(18-へ)

*2 秋田県・羽根山(22-へ)

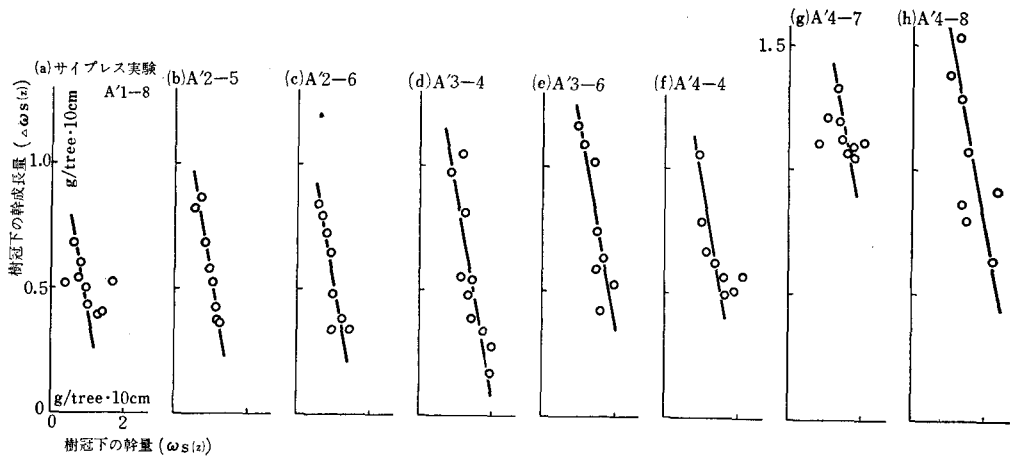


図14 サイプレス実験での樹冠下の幹量 ($w_s(z)$) と幹成長量 ($\Delta w_s(z)$) との関係

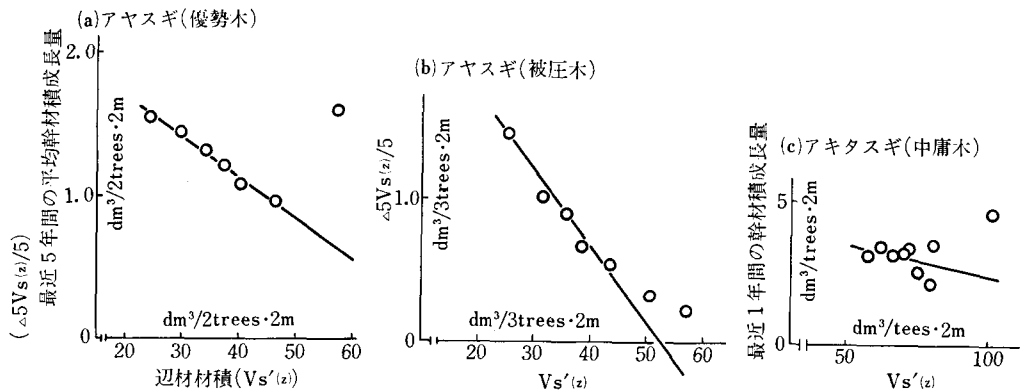


図15 樹冠下での幹成長量と辺材量との関係

部を同化産物が通過するさいに、辺材部が生活のため呼吸により上から流下してくる同化産物を消費し、辺材部の量が増すほど呼吸による消費もまた増大するからであろう。

このように同化物が幹へ下降供給されるとき、幹の呼吸によって失われてゆくことは、尾中¹⁸⁾、Larson¹⁹⁾、Clark²⁰⁾も指摘しているところである。

樹冠下の幹が十分長くて、樹冠下の幹成長量が下方ほど減少してゆく形を示す個体では、図15のアヤスキのように各層の幹成長量と幹の量(辺材部)の関係から幹の呼吸率が計算できるはずである。すなわち近似的に引いた直線の勾配が呼吸率に相当するはずである。幹の呼吸率はアヤスキの優勢木で0.029、被圧木で0.027となる。この値は従来求められてきたスギの呼吸率に非常に近い値である。

また上記のサイプレスについては(図14)、処理ごとの $\Delta w_s(z) \sim w_s(z)$ の関係から、その勾配を処理に関係なくほぼ一定の -0.55 を示す。これはサイプレスの幹の呼吸率に相当する。次節でのべるが、樹冠下の幹が十分に長くて根張りの影響が表われないような幹の部分では、このようにして幹の呼吸率を大略求めることができる。

以上のべたように、 $\Delta w_s(z)$ が下ほど小さくなることは、パイプモデル説でいう仮想のパイプが下ほど細くなっていると想像することができる。このようになるのは幹の呼吸が主な原因であろう。そして幹の各層における呼吸が、幹形をナイド形または円錐形から、パラポイド形への変化させ

るのに積極的に働くものと考えてよからう。従って場合によっては幹のある部分で幹の直径が上方にゆくに従って増加する個体が存在するという事も十分に可能性がある。

前にもふれたが、スギ実験AやCでは樹冠下の幹にあっては下にゆくにつれて、 $\Delta w_s(z)$ が大きくなっている個体があった。このような個体は主に処理が弱くて、葉量を多くつけた個体、いかえれば成長量が多くてしかも樹冠下の幹が比較的短い個体に多くみられた。このような H_B/H の小さい個体についてみてみよう。図16-bはスギ実験Cの中で、生枝下高のほぼ等しい個体 C 18 (H_B 0.5 m, w_L 29g), C 210 (H_B 0.5m, w_L 44g), C 311 (H_B 0.5m, w_L 118g) の樹冠下の幹の部分について、 $\Delta w_s(z) \sim w_s(z)$ 関係をプロットしたものである。これらの個体は前記のサイプレスの場合とは逆に下方に向って $w_s(z)$ が増すと $\Delta w_s(z)$ もそれに比例して増加することがわかる。しかも葉量の多い成長量の大きな個体ほど、その増加が大きい。

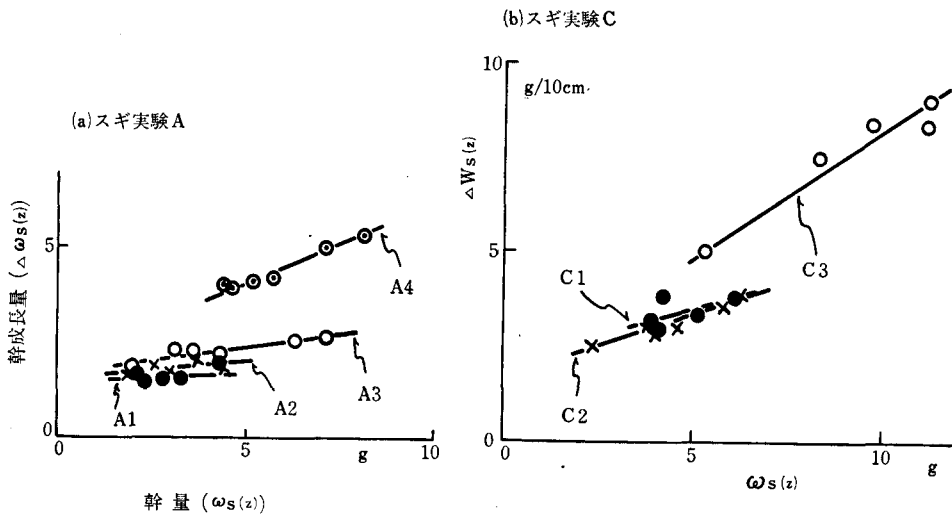


図16 スギ実験の樹冠下での幹量と幹成長量

スギ実験Aについて、同様のことを調べたのが図16-aである。処理A1では $\Delta w_s(z)$ にほぼ一定で、処理が弱くなり葉量が増すにつれて成長量の増加率は大きくなっている。これは実験Cの結果と一致する。仮にA1処理の葉量をさらに少なくすると、サイプレスで見られたような $w_s \sim \Delta w_s(z)$ 関係が見られるようになるだろう。

6. 幹における同化物質の垂直的配分についての考え方

5節でわかったことを要約すると、次のようになる。

まず、(1) H_B が一定で、 H_B/H が大であるときは、 $\Delta w_s(z)$ は $w_s(z)$ に比例して減少する。これは幹の呼吸作用によるのであろう。(2) H_B が一定で H_B/H が小のときは、 $\Delta w_s(z)$ は $w_s(z)$ に比例して増大する。しかも w_L が大であるほどその増加率は大きい。(3) w_L が一定のとき H_B/H が大であると $\Delta w_s(z)$ は $w_s(z)$ に比例して減少、 H_B/H が小であると $\Delta w_s(z)$ は $w_s(z)$ に比例して増加する。

以上の事柄をもとにして、いま図17のような幹（生きた組織で構成された）の模形を考えてみよう。

この幹を1本の円柱と考え、その中に等間隔で同質の金網のごときものがはってあるとしよう。この金網の水の保留能力は一定とする。次に上から下に向ってジャ口があって水を放出するとする。しかもジャ口は下ほど太く、金網の保留している水量に関係なくそれぞれ太さに応じた一定の水を放出

するとする。ここでこの容器の上方から均等にある量の水を注ぎこんだと考えよう。

注ぎ込んだ一定量の水を、葉が生産した同化産物とすれば、金網に保留される水を幹の肥大成長(材積成長)とみなすことができる。ジャ口から出る水は幹が生活するために消費するもので、主に呼吸量に相当するであろう。ジャ口を下ほ

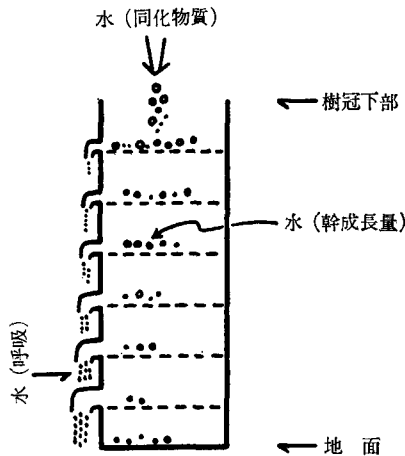


図17 樹冠下の幹での同化物質の垂直配分の仕方模式図

ど太くしたのは、図15の辺材部の垂直分布が下ほど太くなっていることと、幹表面積が下ほど大きくて、単位面積あたりの呼吸量は一定もしくは直径の太いほど大きいという事実にもとづいたものである²¹⁾。パイプモデル説からいえば、この辺材部は葉のない幹では一定であるはずだが、このように下ほど太いのは葉が枯れても同時にそれに関係したパイプが枯死せず、時間的にずれるためだと考えられる。

ここで多量の水を注入すると、上方の金網で十分に水を保留し、しかも保留しきれなかった水は下方に広くまでひろがるであろう。これを模式化したのが図 18-a₃ である。次にきわめてわずかの水を注入したときには、金網は少量ずつ水を保留し、できる限り最下層の金網まで水を与えようとする(樹木は被圧されても、できる限り生存し続けるようにすることに対応する)。従って底で水が残れば少し広がり、残りがわずかならば広がらないこともあろう。この注入の量がさらにへると、ついに底までとどかなくなり、幹の下部で年輪欠除が起り、近々枯死することが考えられる。これを表わしたのが図 18-a₁ で、中間の量を注げば図 18-a₂ の形となるだろう。図に示した斜線はその注いだ量から呼吸によるジャ口からの放出量を差引いたもの、すなわち樹冠下の幹に降下してきた同化産物の量から、同部分での呼吸による損失を差引いたものである。これは幹の成長量にあたる。底での水のたまりは、根張りに相当する。最も肥大成長の少ない位置は、このように成長量の違いによって変わり、成長が旺盛なときは高くなる。

円柱の高さを樹冠下の幹の長さと考えることができるから、今注入量を一定にして H_B を変えて、すなわち円柱高を変えてみよう。ある量を注入したとき、図 18-b₁ のようになったとする。 H_B が低くなると、金網での水の保留には限度があるから、図 18-b₂ のような形になる。さらに低くすると、底へのたまりが非常に広く高くまでおよび図 18-b₃ のようになり、他にみられた減少の形をとらないことになる。

以上の模形的な説明は、地上部と地下部に一定の量的関係があり、根の成長や呼吸に費される量は一定であって、成長量が地上部と地下部に分配される割合は、個体の大きさに応じてほぼ一定と考えてもさしつかえないということにもとづいている。

図18の模形図を実際の場合と対応させてみる。サイプレスの実験 A' (図 5-b, c) は、図 18-a₁ と a₂

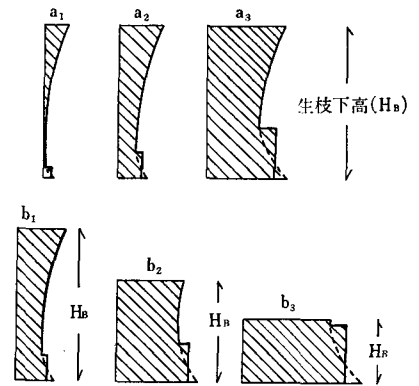


図18 図17から想像される樹冠下での幹成長量の垂直的配分
(a) シリーズは生枝下高が一定で葉量が異なるばあい
(b) シリーズは葉量が一定で生枝下高が異なるばあい
ただし斜線部は幹成長量を示す

に相当しよう。アヤスギ優勢木(図15-a)は図18a₂に、被圧木(図15-b)は図18-b₁に相当しよう。アキタスギの中庸木(図15-c)は図8-a₂またはa₃に相すると考えられる。スギ実験Aや実験CのC1とC2など(図4-b, d)は、図18-b₂にあたるものが多く、C3やC4はb₃に相当すると思われる。

樹冠の内部の幹でも同様に、呼吸などで同化産物は消費されているわけである。

閉鎖林分に育つ木では、樹冠の下方の葉は直接光を受けられず、これらの葉はわずかの同化産物を送り出しているが、時には全然あるいは逆に他の葉の恩恵によくしていることもあるという⁹⁾。このようなとき、ある層の葉の同化量よりも幹での消費の方が大きいばあいには、葉のついている高さですべてに幹の成長量の減少が始まるわけである。Larson²²⁾が最大成長を示す場所は、正確にいうと最大の枝の成長を示す位置であると指摘しているのはこのためであろう。

図18の各ばあいを適当に組み合わせることによって、孤立木またはそれに近い状態にある木では、一般にウラゴケになり、また樹冠長の違い(たとえば樹冠長が長く、しかも活力ある樹冠をもつ木ではウラゴケになるという¹⁹⁾²²⁾)、地位による違い、立木本数や林分の発達による幹形の変化²³⁾²⁴⁾、間伐による幹形の変化¹²⁾²⁵⁾²⁶⁾、枝打ちによる変化なども説明できる。根張りも説明できる。また図17のジャ口の太さを変えたり(温度変化や最初の幹形の違い)、金網の保留能力も変えて(樹種、地位で違おうだろう)考えると、成長量の分布は非常にスムーズに説明できる。

7. 偏倚樹冠を有する幹の成長量分布

図4-Cに示したように、偏倚樹冠を作ったスギ実験Bの個体は、樹冠が下部まであるから、長い樹冠をもった個体の成長量分布と同じ形になる。従って幹形は円錐形となる。ただしB3やB4など摘葉度の大きいものほど、葉の累加される量が当然少なくなるから、鋭角な円錐形を示すことになる。

片側の樹冠を取り去った個体について、その偏心成長を調べた。年輪の中央から葉のついていない方向への半径を R_1 、葉のついている方向への半径を R_2 として、無処理Dおよび実験Bについて測定した。

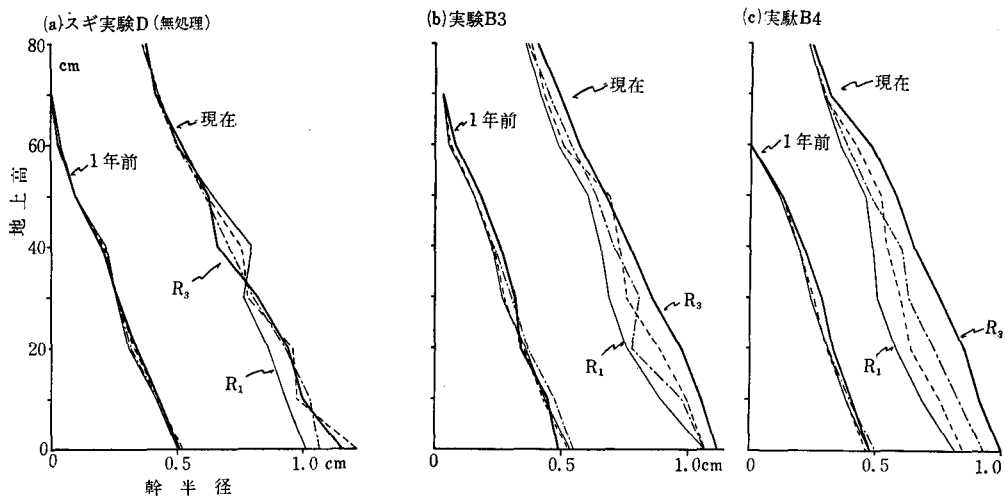


図19 スギ実験Bの偏心成長

R_1 : 摘葉側の年輪の半径 R_2 : 摘葉しない側の年輪の半径

図19-aは無処理Dの、1年前と現在(皮なし部分)の方向別半径である。 R_1 と R_2 の大小には明白な一定の傾向がなく、年輪はほぼ正円とみなすことができる。図19-b, cは処理の強い実験B3, B4の方向別半径を示す。1年前はほとんど正円に近いとみられるが、掘取り時の半径は R_1 の葉の

ない側が、葉をつけている側の半径 R_3 より、どの高さにおいてもはるかに小さく、偏心成長を示した。今年伸びたシュートの部分を除けば、4方向の平均半径に較べて、 R_1 は 20% 小さく、 R_3 は 20% 大きい。

図20は芦生のスギ林縁木の偏心成長を示す。方向別に中心部からの半径で示す。葉を下部までつける林外側の半径 R_3 は、葉が上部にしかつけていない林内側の半径 R_1 よりも小さい。樹高の下から約 $\frac{3}{4}$ の高さまでは、この傾向が明らかである。

この結果は苗畑で行なった実験Bのばあいと、まったく逆である。

図21は、幹量、幹成長量および葉量を林内側と林外側とに別けて、その単木生産構造図を描いたものである。葉量が林内外ともほぼ同量つけている層より下部では、幹成長量は明らかに林内側の方が大きい。

こういう偏心成長の原因は、物理的、生物的な刺激が

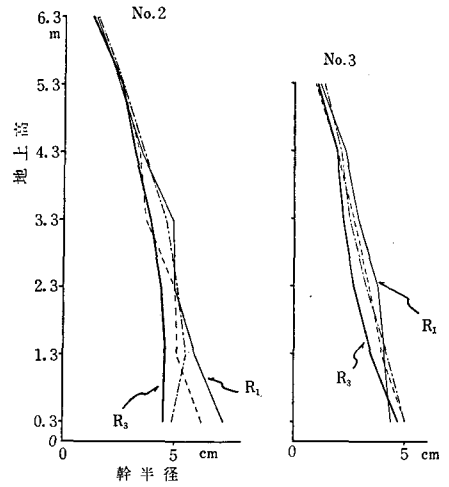


図20 スギ林縁木の偏心成長
 R_1 : 林内側の幹の半径
 R_3 : 林外側の幹の半径

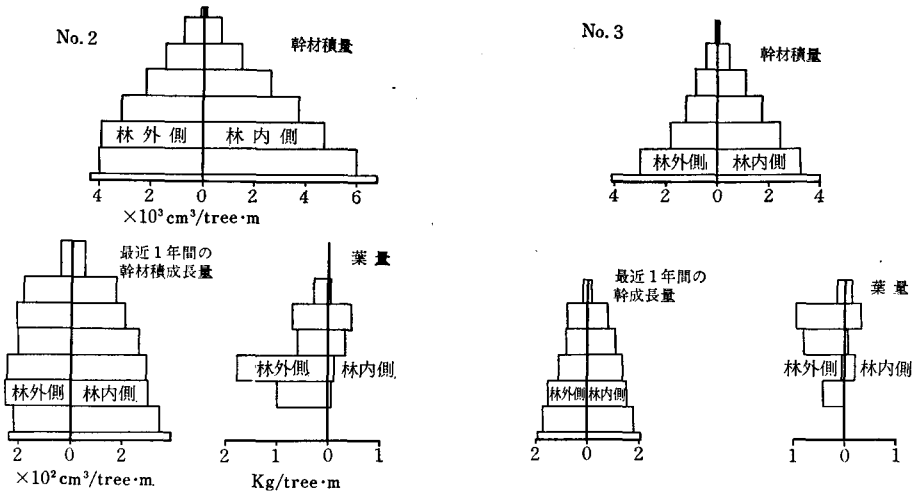


図21 スギ林縁木の幹量、幹成長量および葉量を林内、林外側とに2分した垂直分布図

一方の側の成長を促すことによると考えられる。一般に考えられる要因は、たとえば樹幹の傾斜、主風の作用および枝葉の偏りによるなどの地上部分の重力の偏り、葉が片側についていて幹の片側を同化産物が下降するなどであり、これらの要因の一つまたは多くが同時に働いて幹の偏心成長が起こるのではなからうか。

いま樹幹を人為的に傾斜させると、どうなるかを孤立状態にあるアカマツをもちいて試験した。

試料木は樹高 3~4m で、樹齢は10年以上である。南面にある樹冠を 180° 完全に全樹体にわたって取り去り、そのまま放置した個体 (図22-a)。南面を枝打ちし、さらにロープで南側に引っばって樹幹を 30° ほど傾けた個体 (図22-b)。南面を枝打ちして、さらにロープで樹冠をつけている側 (北側) に引き、樹幹を 30° ほど傾けた個体 (図22-c) を作った。試料木はあまり成長が良くないので、方向別に枝打ちした南側の処理後の半径成長量 (ΔR_1) と、葉をつけている北側の半径成長量 (ΔR_3) とに別けて図示した。

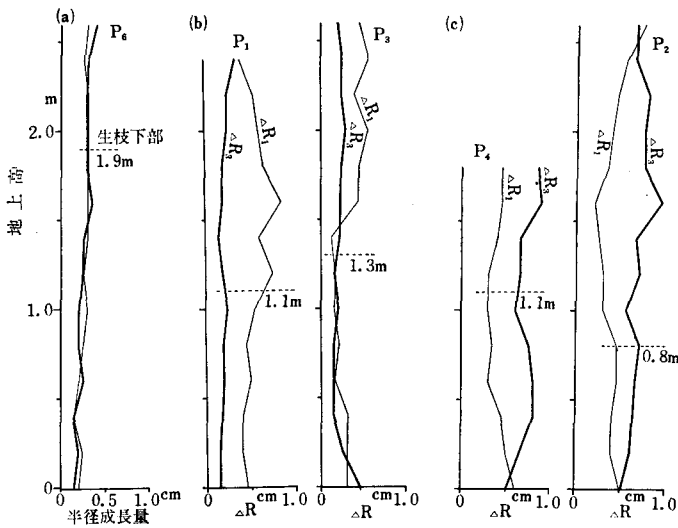
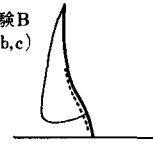


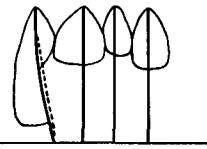
図22 アカマツの偏心成長

- (a) 南側の樹冠を枝打ち
 (b) 南側の樹冠を枝打ちし、南側に幹を傾斜させ固定
 (c) 南側の樹冠を枝打ちし、北側に幹を傾斜させ固定
 ただし ΔR_1 : 南側での2年間の年輪成長巾
 ΔR_2 : 北側での2年間の年輪成長巾

スギ実験B
(図20-b,c)



スギ林縁木
(図21.)



アカマツ試験
(図22.)

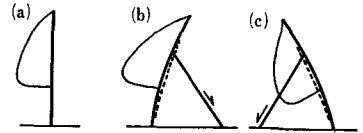


図23 片側樹冠を持つ木の偏心成長の位置
点線は偏心成長の位置を示す

(a) では ΔR_1 と ΔR_2 に差がなく、どの方向にも片寄ることなく肥大成長した。(b) では枝を取り去った側の ΔR_1 が ΔR_2 よりはるかに大きい。この肥大成長の大きい側はロープで引っばった側に当たる。またこの側にアテ材の形成が見られた。なお個体 P_3 で上記の傾向がはっきりしないのは、傾けるために引いたロープが後でゆるんだためである。(c) では逆に葉をつけている側の年輪成長が盛んで、 ΔR_1 の方が ΔR_2 より小さくなった。この側はロープで引き幹を傾斜させた側であり、この側にアテ材の形成がみられた。どの高さにおいても、年輪成長幅で2~3倍の違いがあった。

以上から片側樹冠をもつ木での、幹の肥大成長の偏心についてまとめてみた。

- I. 苗木のばあいは、幹が細くしかも幹量のわりに葉量が多いから、地ぎわの一部をのぞき幹は葉をつけている側に傾く。この傾きを修正するため、図23のように点線部が偏心成長する。
- II. スギ林縁木では、林内木により林外側に押し出すような形で力を受け、かつ林縁木自身も光を受けようとして林外側に傾くと想像される。そして幹が林内側に中心をもつ円弧のような形となり、これを修正するため図23のように林内側の点線部が偏心成長する。
- III. アカマツで人工的に片側の樹冠を枝打ちしたときについてみよう。片側を枝打ちしただけの場合は、この試験木のように相当幹が太く丈夫であれば、片側の樹冠をとっても幹はほぼ直立のままであり、偏心成長はほとんど起らない。樹冠をとった側に傾けると、幹はまっすぐになろうとし、曲った内側に偏心成長がおこる(図23)。逆に樹冠を残した側に傾けると、同様曲った内側を修正しようとして偏心成長する。

先に偏心成長を起こす原因を2, 3上げたが、要するに樹幹はまっすぐ直立するのが常態で、もし何らかの原因でこの状態がみだされると、曲った幹をまっすぐな形になおすことのできるような部分に同化物質の蓄積が多くなると考えるのが妥当であろう。すなわち針葉樹のばあいは、曲った幹の内側が特に肥大するようである。

あ と が き

林分生産構造図上でみられる幹成長量の垂直配分は、たいていの場合は枝下の幹の部分ではほぼ一定となる形が見られる。しかし林分全体で見ると優勢木から被圧木までを総計してあるから、特別なばあいを除いて、上のような傾向が出てくるのは当然と思われる。この研究では、単木的に取り扱い、幹形の変化およびこの変化のもとである同化物質の幹での垂直的な蓄積の仕方について考えてみた。特に樹冠下の幹でのそれを主として取り扱い、図17のような模形の幹を考え、同化産物の蓄積の仕方をモデル化してみた。

この考え方には、根への分配割合を仮定しているし、樹高成長はこのモデルからは説明することができない。さらに幹の肥大成長は、前にも少しふれたように、これ以外のたとえば物理的な刺激などによって左右されるであろう。

5節で $w_s(z)$ の垂直分布の形を $w_s(z)$ に関係づけて考えたが、これを特に幹の部分で呼吸の旺盛な部分の量と関係づけてみると、さらにうまくゆくとと思われる。

引用文献

- 1) Pressler, M. R. : Das Gesetz der Stammbildung, Arnoldische Buchhandlung, Leipzig, (1864)
- 2) Hartig, R. : Über den Beginn und den Schluss der Jahrringbildung der Bäume in den verschiedenen Baumhöhen, Flora, 64, 118~124, (1882)
- 3) Hartig, R. : Über den Entwicklungsgang der Fichte im geschlossenen Bestände nach Höhe, Form und Inhalt, Forstl.-naturw. Z., 1, 169~185, (1892)
- 4) 古野東洲 : 摘葉によるマツカレハ被害の模型試験, 日林誌, 46, 2~59, (1964)
- 5) McClay, T. A. : The relation of growth to severity and season of pruning of open-grown Loblolly Pine, J. For., 51, 287~288, (1953)
- 6) Brown C. L. and R. E. Goddard : Silvical considerations in the selection of plus phenotypes, J. For., 59, 420~426, (1961)
- 7) Hermers, A. E. : Effect of pruning on growth of Western White Pine, J. For., 44, 673~676, (1946)
- 8) Stein, W. I. : Pruning to different heights in young Douglas-Fir, J. For., 53, 352~355, (1955)
- 9) 尾中文彦 : 摘葉, 摘芽, 輪截, 光の遮断等の処理が常緑針葉樹の生長, 特に肥大成長に及ぼす影響, 京大演報, 18, 55~96, (1950)
- 10) Bennett, F. A. : The Effect of pruning on the height and diameter growth of planted Slash Pine, J. For., 53:636~638, (1955)
- 11) 高原末基 : スギ及びヒノキの枝打ちが幹の生長におよぼす影響, 東大演報, 46, 1~95, (1954)
- 12) Myers, C. A. : Vertical distribution of annual increment in thinned Pronderosa Pine, For. Sci., 9, 394~404, (1963)
- 13) Henman, D. W. : Pruning conifers for the production of quality timber, Forestry Commission Bulletin, 35, England, (1963)
- 14) 長沢武雄 : 日林誌, 32, 10~13, (1925)
- 15) Shinozaki, K., K. Yoda, Hozumi and T. Kira : A quantitative analysis of plant form—the pipe model theory I. Basic analysis, Jap. J. Ecol., 14, 97~105, (1964)
- 16) —, —, —, —, — : —, II. Further evidence of the theory and its application in forest ecology, Jap. J. Ecol., 14, 133~140, (1964)
- 17) Fanta, J. : (The influence of thinning on the structure and wind resistance of spruce stems) F. A., 21, (No. 1787), (1960)
- 18) 尾中文彦 : 樹木の肥大生長の縦断的配分, 京大演報, 18, 1~53, (1953)
- 19) Larson, P. R. : Contribution of young Red Pines, For. Sci., 10, 224~238, (1964)
- 20) Clark, F. B. : Black Walnut responds to pruning, J. For., 53, 362~365, (1955)
- 21) Mar : Möller, C. D. Müller and J. Nielsen : Respiration in stem and branches of beech, Det forøgsvaesen XXI. 3. 24. Juli, (1954)
- 22) Larson, P. R. : Stem Form development of forest trees, For. Sci., 9 Monograph 5, (1953)

- 23) 佐藤大七郎, 中村賢太郎・扇田正三: 林分生長論資料 (I) 立木密度のちがう若いアカマツ林, 東大演報, 48, 65~90, (1955)
- 24) 扇田正三, 佐藤大七郎: 林分生長論資料 (II) いろいろの強さの間伐をした北海道のストロブマツ林, 東大演報, 52, 15~32, (1956)
- 25) Horn, A. F. : Changes in form class in a red pine plantation, J. For., 59, 181~183, (1961)
- 26) Newnham, R. M. : Stem form and the variation of taper with age and thinning regime, For. 37:218-224, (1965)

Résumé

In the present paper the authors are dealing with the stem taper and vertical distributions of the stem increments on the clear bole observed during 1964 and 1965. Young cedar (*Cryptomeria japonica*) and young cypress (*Cupressus sempervirens*) were planted in a nursery and artificially defoliated in various manners: from the lower branches to specified heights from one side of trees. Open-grown trees (cedar height: 3-10m), border-trees (cedar-height: 6-7m), were also measured.

The results obtained were as follows:

1. The diameter growth depends directly on the amount of leaves, while the height growth is affected through the defoliation only when the leaves left are less than the minimum level necessary for the tree to grow.

2. The sample trees defoliated greatly from the lower leaves, changed their stem forms from the cylindrical or the paraboloidal form to the conical or the neiloidal form. It is better to express these stem form development in terms of the rate of stem volume to the cubic of the height (V_s/H^3) than in terms of the rate of height to diameter (H/D).

3. The schematic presentation of stem increment (Figs. 17, 18) is based on the results obtained that the stem volume increment in any disc decreased downward in proportion to the stem mass except at the butt swell when it increased. The patterns of the vertical distribution of stem increment are shown in Fig. 18-(a) the case of the constant cleared bole lengths with various leaf amounts, and (b) the case of the different clear bole lengths with the constant leaf mass. Pattern (a) is found in trees with a small leaf mass and long cleared bole compared with the entire bole lengths; the butt swell is not remarkable. Whereas trees of great leaf mass with longer crown length shows another pattern the stem volume increment increasing downward with the most pronounced butt swell.

4. Trees which had one-side crown showed the eccentric growth, but it occurred less strikingly than that by bending of the stem. The assimilated dry weight seems to accumulate on the inside of the bending bole.