

樹木の形成層活動*

島地 謙**

Cambial Activity in Tress

Ken SHIMAJI

はじめに

人類はその歴史が始まって以来いろいろの材料を開発してきた。考古学者は石器時代、青銅器時代、あるいは鉄器時代というように、人類が新たに開発し、使用した材料によって人類の歴史の時代区分をおこなっているが、未来の考古学者は我々の時代をさしずめプラスチック時代とでも呼ぶであろう。一方エネルギー源に関しても人類は薪に始まって石炭、石油を開発し、最近では太陽エネルギー、原子エネルギーなどの利用も実用化されてきた。

しかしながら、その間すべての時代を通じて木材と人間とのかかわりは、石器時代における狩猟用の棍棒や弓矢から今日の紙・パルプに至るまで、連綿として常に人類にとって最も使い易い、したがって最もつきあいの深い材料であったし、将来も重要な資源であることに変わりはないと思われる。というのは、他の鉱物資源は地球上に有限であり早晩底をつくことは明らかであるのに対して、木材資源は樹木の体内に蓄積されるものであり、その樹木は繁殖能力を持っているから、人間が上手に管理してゆけば再生産によって永続的な資源となりうるからである。

また、上に触れた太陽エネルギーの利用についていえば、人間は20世紀になってようやく実用化にこぎつけることができたが、その効率はまだ決してよい訳ではない。ところが緑色植物は何億年も前から太陽エネルギーを極めて効率よく利用しており、特に樹木の場合はそれを木材という形で体内に大量に蓄積しながら大きくなりつづける。したがって、樹木を育てて木材を利用することは極めて効率のよい太陽エネルギーの利用に他ならない。

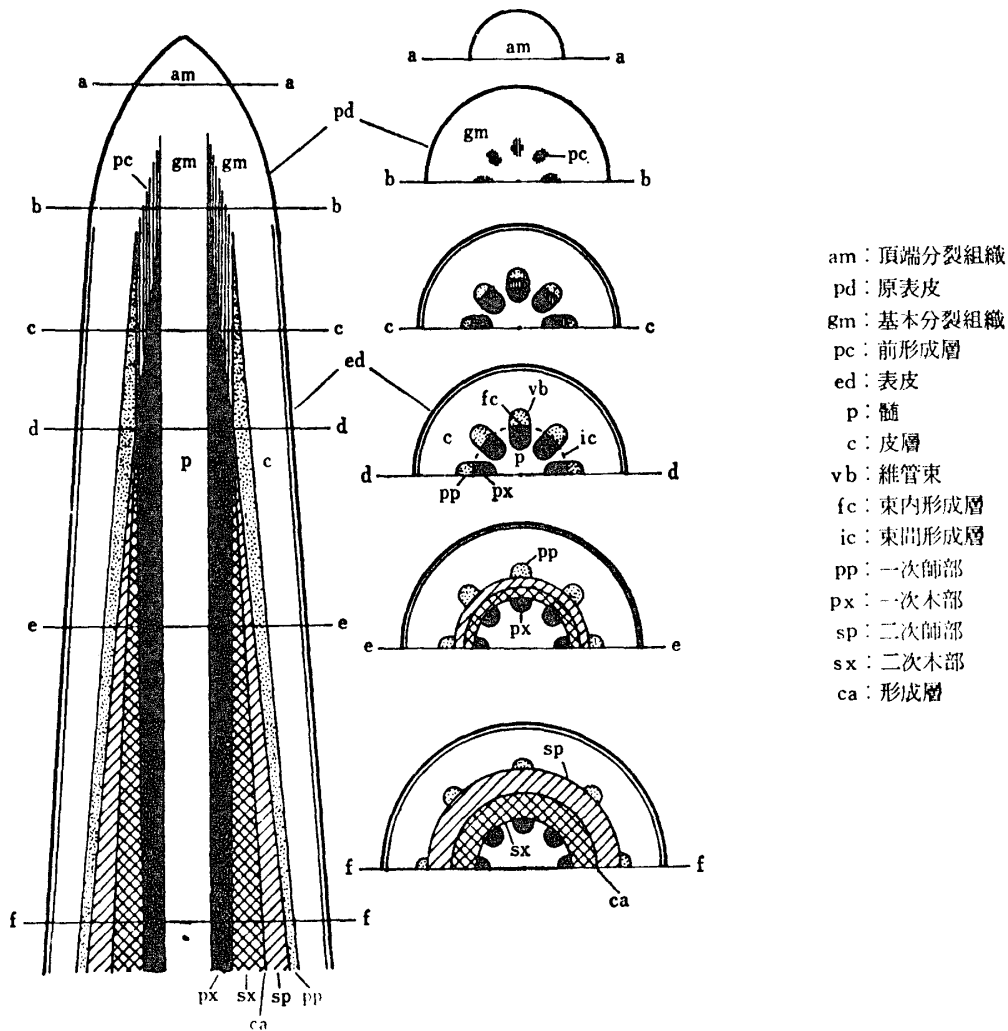
このように、人間にとって極めて重要な木材を我々は樹木につくってもらうわけであるが、その樹木に対して我々はどのようなてつだいをしてやればより使い易い、あるいはより多量の木材をつくってもらえるのかを知る必要があり、そのためには樹木がどうやって木材を体内に蓄積してゆくのか、またその蓄積の過程で木材の質や量に対してどのような因子がどのような影響をおよぼしているのかを明らかにしてゆかなければならない。木材形成研究の目的はまさにそこにある。

I 形 成 層

樹木の幹は伸長生長と肥大生長によってその大きさを増す。伸長生長は幹や枝の先端にある頂端分裂組織に起源をもつ組織（一次組織）の増加、すなわち第1図¹⁾に示した模式図の先端から d-d 断面までの組織の

* 第33回 木研公開講演会（大阪，1978，5，19）において講演

** 木材生物部門 (Division of Wood Biology)

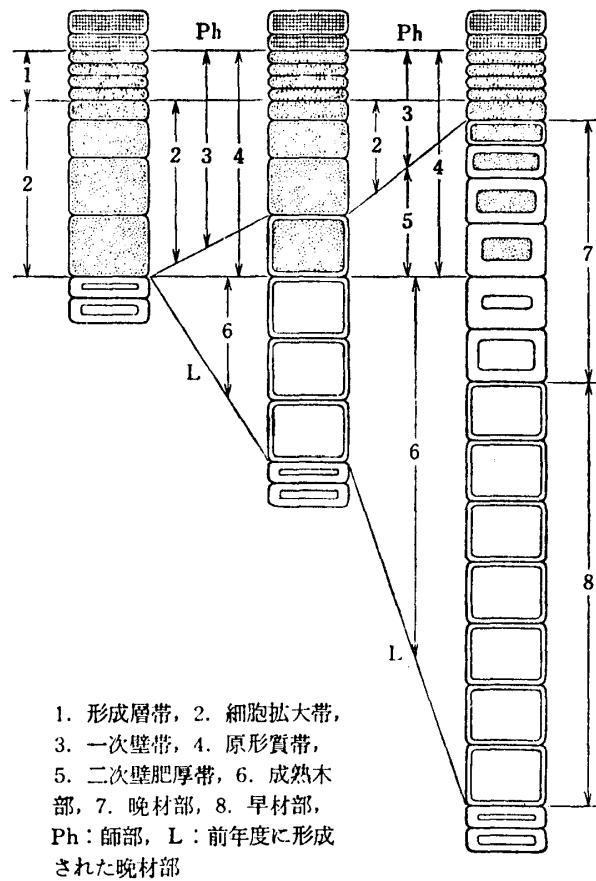


第1図 樹幹先端部の組織発達模式図¹⁾。

増加によっておこなわれ、肥大生長は木部と樹皮の間にある形成層に起源を持つ組織（二次組織）の増加によっておこなわれる（第1図 d-d 断面以下）。形成層は立体的に見ると幹、枝および根の二次木部のまわりを完全にさや状に包み、接線面分裂をおこなって内側に二次木部の層を、外側に二次師部の層を追加してゆく。形成層の分裂活動はその樹木の一生を通じて続けられるが、外側に追加された二次師部は外方の古い組織から順次剝離脱落してゆくの二次師部（樹皮）の厚さはほぼ一定に保たれるのに対して、内側に追加された二次木部はそのまま蓄積され続けるので結局二次木部が樹幹の大部分を占める木部円柱体となって木材利用の対象となる。

形成層細胞の接線面分裂で新しく内側に生れた細胞はすぐ木部の細胞に成熟するのではなく、少なくともさらに1回以上接線面分裂を繰り返した後（形成層を含め接線面分裂をおこなう複数の細胞層を形成層帯と呼ぶ）、古い方から順次分裂機能を失って形成層帯から内側へはみ出し、木部細胞として成熟の過程に移行するのであるが、成熟の過程は基本的に（1）細胞の拡大（細胞壁の面積生長）と（2）それに続いておこる細胞壁の肥厚および木化の2段階に分けられる（第2図¹⁾）。

以上のように木材は（1）形成層帯細胞の接線面分裂、（2）新生木部細胞の拡大、（3）拡大を完了した細胞の壁肥厚と木化および（4）成熟木部細胞の蓄積によって形成されるが、（1）から（3）の過程はその樹木の内的・外的要因によっていちじるしく影響を受けるものであって、ふつう温帯地方では四季の変化に対応



第2図 針葉樹仮導管の成熟¹⁾。

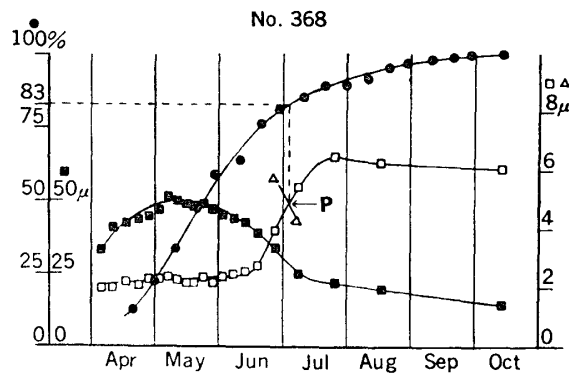
して1年を周期とする形成層活動（ここでは細胞の成熟までを含めた広義の意味）の変化があり、これを反映して細胞の大きさや壁の厚さなど二次木部、すなわち木材の組織構造にも年輪と呼ばれる周期的な変化が現われることはよく知られていることである。

このようにしてでき上ってしまった木材の組織構造、あるいはそれと材質の関係については古くから研究され、我々はすでに極めて多くの知識を持っているが、そのような組織構造がどのような時間的経過でできてくるのか、あるいは木材の性質に直接関係する構成細胞のディメンジョン（直径、壁厚など）はどのような因子によって支配されているのかということの研究はそんなに古くない。

II 年輪形成の時間的経過の追跡

一生長期間に木部細胞の増え方はどんな時間的経過をたどるのかを知るには、ふつうブロック打抜きの方法がとられてきた²⁻⁶⁾。これは生長期間中一定の時間的間隔で供試木の樹幹からその年度につくられた年輪全体を含むブロックを打抜き、木口切片を顕微鏡下で観察してその時点までにつくられた放射方向の細胞数をプロットする方法である。この方法はブロックを打抜く度に樹幹を大きく傷つけるので、その附近では正常な生長が乱される。したがって1供試木あたりの打抜き回数には大きな制限があり、供試木をつぎつぎと変えてゆかねばならない。このようにその都度異った個体から得られたデータをプロットすれば、一回に打抜く個体数を増して平均化をはかったとしてもバラツキが大きいのは当然であり、強いて細胞増加曲線をひいたとしてもそれは極めて大ざっぱな傾向を示すに過ぎない。このようにバラツキが大きいこと、極めて多数の供試木を必要とすること、しかも大ざっぱな傾向しか得られないことの解決策として考えられたのが刺

針法⁷⁾の応用⁸⁾である。すなわち、形成層に外から針を刺して傷つけると刺針時点の形成層の位置に極めて小さい傷害組織が目印として残る。そこで一定の時間的間隔で樹幹の一定部位に刺針を繰返し、その年度の年輪形成が終了後にブロックを打抜いて木口切片を観察し、年輪全体の細胞数に対するそれぞれの刺針時点の目印までの細胞数の百分率を出してプロットすると、第3図⁸⁾に例示したように一本の木の一局部の細胞増加の時間的経過をほぼ正確に押えることができる。第3図は368号試料木の胸高部位南側の年輪で、例えばMORKの定義⁹⁾による早晚材の境界の細胞は7月始めに形成層でつくられたことが読みとれる。このように特定部位の特定の細胞がいつつくられたかを知ることは、後述するようにそのような性質を持った細胞が作られる条件を探ることとの関連で欠くことのできないことである。一方、この刺針法で得られた曲線は細胞増加の時間的経過、すなわち各細胞が形成層で分裂した時期を示すものであるから、前述のように各細胞が直径を増し、細胞壁の肥厚が完了する時期は当然右へずれる筈である。そこで細胞が生れてから成熟完了までに要する時間が問題になる。

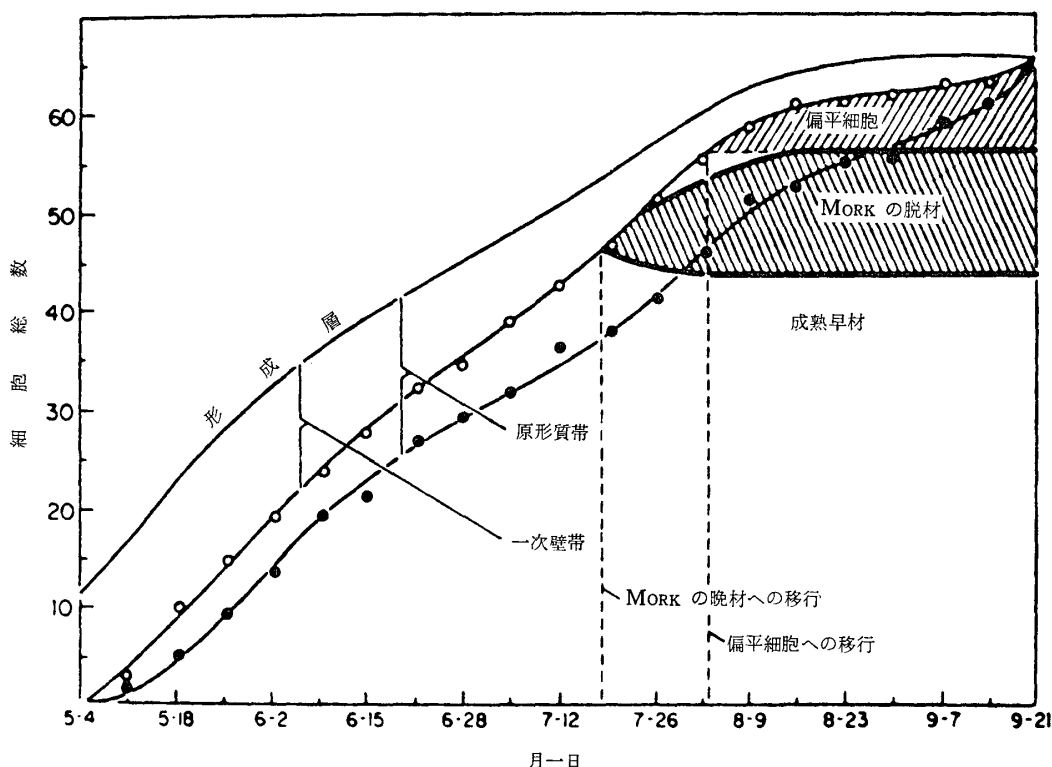


第3図 40年生モミの一年輪内における仮道管数(●), 仮道管のR径(■)およびT壁厚(□)の経時変化。PはMORKの定義による早晚材の境界を示す⁸⁾。

III 木部細胞成熟の時間的経過の追跡

木部細胞成熟の時間的経過を追うには今のところ前項前半に述べたような宿命的な欠点はあるにしてもブロック打ち抜きによるマスサンプリングに頼らざるを得ない。つまり一定の時間的間隔で樹幹からブロックを打抜いてくる訳であるが、その際その年度の年輪でその時点までに作られた細胞総数の他に、成熟を完了した細胞数、二次壁肥厚開始までの細胞数をそれぞれプロットすると例えば第4図が得られる。この3本のカーブを横切って任意の水平線を引けばそれぞれのカーブにはさまれた水平線の長さが、それぞれの時期において細胞が分裂してから拡大を完了するまで、および拡大が完了してから壁肥厚が完了するまでに要する時間を示すことになる(第2図参照)。第4図はWHITMOREら⁵⁾が25年生のレジノザマツ(*Pinus resinosa*)についてプロットしたもの一つで実際はバラツキが大きいいろいろな補正を加えてならしてある。これらの図から彼らは季節により各ステージの長さは異なるが、総体的には木部細胞の成熟は分裂してから拡大完了までに3~4週間、壁肥厚と木化に1~4週間、全体として1~1.5カ月を要するとしている。一方、SKENE¹⁰⁾によればオーストラリアの14年生ラジアータマツ(*Pinus radiata*)では形成層で分裂した細胞が形成層帯からはみ出すまでに約4週間、細胞の拡大に早材部では約3週間、晩材部では1~1.5週間、壁肥厚に早材部では3~4週間、晩材部では8~10週間、したがって全体としては1個の細胞が形成層で分裂してから成熟を完了するまでに2~3.5カ月もかかるという。その他、WILSON¹¹⁾は9~13年生のコロラドモミ(*Abies concolor*)の場合分裂と拡大に6~10日、壁肥厚に10~13日を要するとし、WODZICKIら¹²⁾は5年生のヨーロッパモミ(*Abies pectinata*)では拡大完了までに1~2週間、壁肥厚に2~4週間と見積っているなど、

島地：樹木の形成層活動



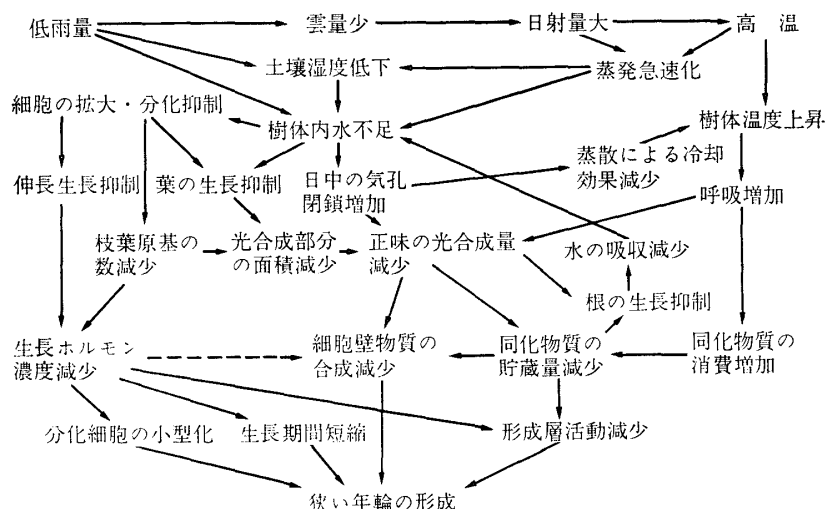
第4図 木部細胞の生熟段階別細胞数の経時変化⁵⁾。

木部細胞成熟の時間的経過の推定は研究者によって可成り大きな違いがある。このような違いはそれぞれ樹種、樹令、気候、緯度が異なるためであろうが、根本的にはマスサンプリングのバラツキ補正の方法に起因しているのではなからうか。その点で KENNEDY¹³⁾はブロック打抜法とは全く異り、バンクスマツ (*Pinus banksiana*) の実生の幼植物を繰返し傾けることによってあて材の帯をつくらせ、その間につくられたすべての細胞の形を分析することによって細胞成熟の各ステージに要した時間を推定し、形成層で生れた新細胞が順次形成層帯、細胞拡大帯、および二次壁肥厚帯を通過するのにそれぞれ約10日、2日および8日かかったとしているのは注目し値する。ただし、この方法は苗木に対して実験室的にしか適用できない欠点があり、何か抜本的に異なる方法（たとえば刺針法の応用）を考える必要がある。

IV 形成層の細胞分裂、木部細胞の分化、木部細胞のディメンジョンなどに関与する因子

木材が形成されるに当たっては、上述のように形成層帯における細胞分裂、新生細胞の拡大、細胞壁の肥厚と木化という過程を経るわけであるが、その時間的経過もさることながら、それぞれの過程がどのような因子に支配されているかということも興味ある問題である。これらの各ステージは例えば遺伝的要素、生理的プロセス、外的環境など内的・外的な多くの要因によって影響を受けており、しかもこれらの要因は互に関連し合って複雑に作用しているので、単一の要因の影響を評価することは難しい場合が多い。外的環境と生理的プロセスのからみ合いの一例として形成層活動および木部形成と、暑くて雨の少ない天候との関係を FRITTS¹⁴⁾ は第5図のように示している。

この図で見られるように、水不足は膨圧の減少をまねくことによって細胞の拡大を制限するというように、水は形成層活動に直接的に影響を与えるばかりでなく、さらに芽や葉の伸び、光合成、窒素代謝、物質の転流、ミネラルの吸収など、樹木の他の部分への影響を通じて間接的にも形成層活動に影響を与えてお



第5図 暑くて雨の少ない天候と形成層活動および木部形成との関係¹⁴⁾。

り、形成層活動のすべてのステージを通じて水は基本的に重要な因子であると言えよう¹⁵⁾。

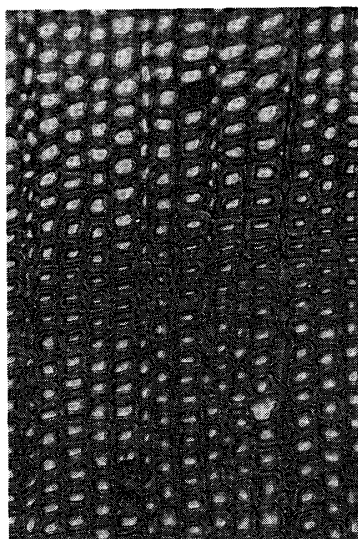
温度も第5図の場合のように高温の場合は蒸散促進、呼吸増大などで形成層活動に抑制的に働くが、温帯以北では一般に春先の形成層活動の開始や初期活動の活発さは温度に支配されることが多くの研究者¹⁶⁻¹⁹⁾などによって報告されている。形成層細胞の分裂活動再開に先だつ膨潤は土壌温度上昇による水の吸い上げに依存しているし、また形成層細胞の分裂は後述のように芽の活動再開に刺激されるなど、形成層活動に対する温度の影響は間接的な場合が多い²⁰⁾。しかし、皮付丸太の剥皮性が秋に入ると困難になってしまうのに、乾燥させずに一度冬の低温を経験させてから春の温度にもどすと形成層細胞の膨潤が起り剥皮し易くなる²¹⁾ことは温度が形成層活動に直接影響する例といえよう。

雨量とか温度などの気候要因は翌年の木部形成に影響を与える場合がある^{19,22)}。不利な天候は翌年の初期生長にそなえる貯蔵同化物質量の減少や、芽の中で越冬し翌年に伸びる葉原基の数の減少を導くため、特に年輪巾は当年よりも前年の気候の影響を受けることがあるという¹⁹⁾。

一方、形成層活動の持続あるいは停止に関しては温度よりもむしろ日長に依存する面が多いように思われる。毎年極めて規則的に変化を繰返す環境因子は唯一つ日長であって、同一樹種でも緯度を異にすると、そういう日長変化に適応した遺伝的性質が固定した生態型 (Ecotype) が生ずるが、MOSHKOVA²³⁾は南の生態型を持った樹木を北に移して育てたところ、日長時間が長いのでいつまでも休眠に入らずに伸長生長・肥大生長を続け、ついに寒さのために枯れてしまった。また、水分条件、温度条件を最適に保った上で、長日条件と短日条件で樹木を育てると、長日処理区では伸長生長を継続し、形成層の分裂活動も活発であり、新生木部細胞の直径も大きいものに対して、短日処理区では伸長生長が早く停止し、新生木部細胞の直径も小さく、形成層の分裂活動もやがて止ってしまう^{17,24,25)}など。これらの事実は、形成層活動の停止は日長の影響で伸長生長が止ることと関係があることをうかがわせる¹⁶⁾。さらに我々がファイトロン内の長日条件下でスギを3年間にわたって育てたところ、終始一定の長日条件下にも拘らず伸長生長は外界にほぼ一致して鈍化(外界では停止して芽が冬眠に入る)・再開を繰返し、それに対応して木材組織にも偽年輪が生じ明らかに形成層活動が伸長生長と関係があることを示した(第6図)。一定の長日条件下でも伸長生長、肥大生長に外界のリズムと類似のリズムが見られることは、その樹木固有の遺伝的内在リズムがあることを示していると思われる。つまり日長に限らず、一般に外的要因の影響はその樹木固有の遺伝的要因との相互作用として現れるものと考えられる。

いずれにしても上述のような現象を見ると伸長生長(芽の活動)と形成層活動との関係は明らかであり、

しかも春先の形成層の分裂活動は動き始めた芽の基部で始まり、分裂活動の波は次第に下方に向かって伝わっ



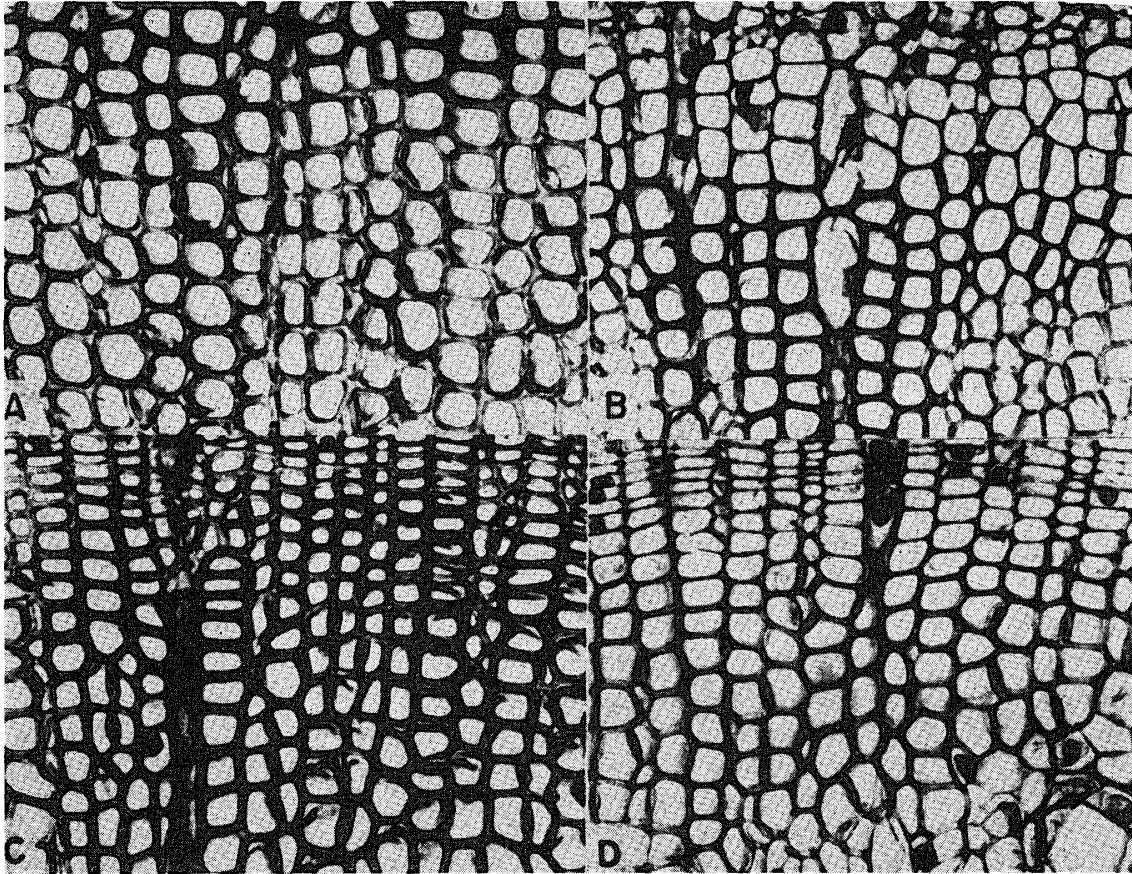
第6図 長日条件で育てたスギの幹材に、伸長生長の鈍化に対応して生じた偽年輪。

てゆくこと^{2,26,27)}、芽を切除²⁸⁾したり環状剥皮²⁹⁾をおこなうとそれより下方の形成層活動が阻害されることも知られている。これらのことから、活動しつつある芽や伸びつつある葉から形成層活動を促す何らかの刺激が下方に移動していると考えるのは極めて自然である。一方合成のインドール-3-酢酸 (IAA) を外から与えると形成層活動が刺激されること、しかも IAA は求基的な極性移動の性質をもっていることが1930年代にすでに確められており^{30~32)}、また IAA 類似の作用をもつ内生オーキシンが活動しつつある芽で作られていることも、カラスムギの子葉鞘を用いた生物検定法によって明らかにされていたが³³⁾、1960年代になって IAA そのものが樹木の活動しつつある芽の中に内生的に存在することが確められ^{34~36)}、芽から下方に伝わる刺激は IAA であることが明らかになった。

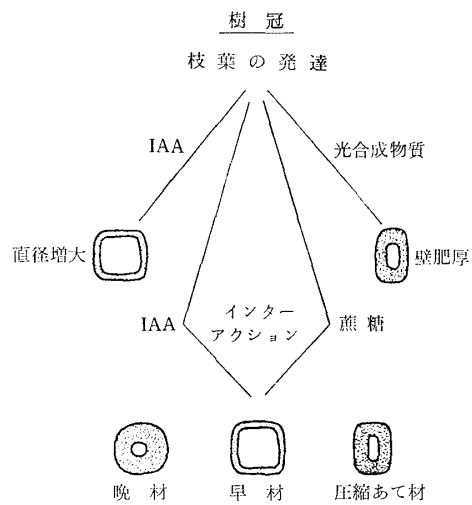
短日条件下で樹木を育てると伸長生長が停止し、新生木部細胞の直径が小さく、形成層の分裂も停止することは前に述べたが、芽を切除し、代りに外から IAA を与えながら短日条件下で育てると、形成層の分裂が続行されるばかりでなく、新生木部細胞の直径も大きい^{24,25)}ことから、形成層の分裂と木部細胞の拡大は芽でつくられる内生 IAA に支配されていると考えられる。

それでは、木部細胞成熟の最後のステージである壁肥厚は何に支配されているのであろうか。一般に正常な晩材形成の場合、直径の減少と壁厚の増大とは同時に起るものであり、早晩材の境界に関する MORK の定義⁹⁾はそのことを前提としたものであるが、形成層の分裂および新生木部細胞の直径と壁の厚さとはお互いに独立して変動し得るもので、両者は別々の生理的プロセスによってコントロールされているものようである。LARSON²⁴⁾ はレジノザツ (*Pinus resinosa*) を用い、実験的に日長と照度をいろいろ変えることにより、芽や葉の伸び (IAA の合成) と光合成をコントロールして仮道管の直径と壁厚を独立に変化させている (第7図)。すなわち、IAA 合成、光合成ともに促進してやると仮道管は大径厚壁となり (第7図A)、IAA 合成促進、光合成抑制の場合は大径薄壁となる (同図B)。また、IAA 合成抑制、光合成維持の場合は小径厚壁 (同図C)、IAA 合成、光合成ともに抑制の場合は小径薄壁となる (同図D)。このようなことから、形成層の細胞分裂および細胞の拡大は IAA の量に支配され、壁の厚さは光合成物質の量に支配されると考え、仮道管のディメンジョン決定については第8図のような IAA と光合成物質のインターアクションが考えられるとしている²⁴⁾。

一方、IAA が形成層における細胞分裂を促進するとはいえ、芽や形成層がひとたび休眠に入ってしまう

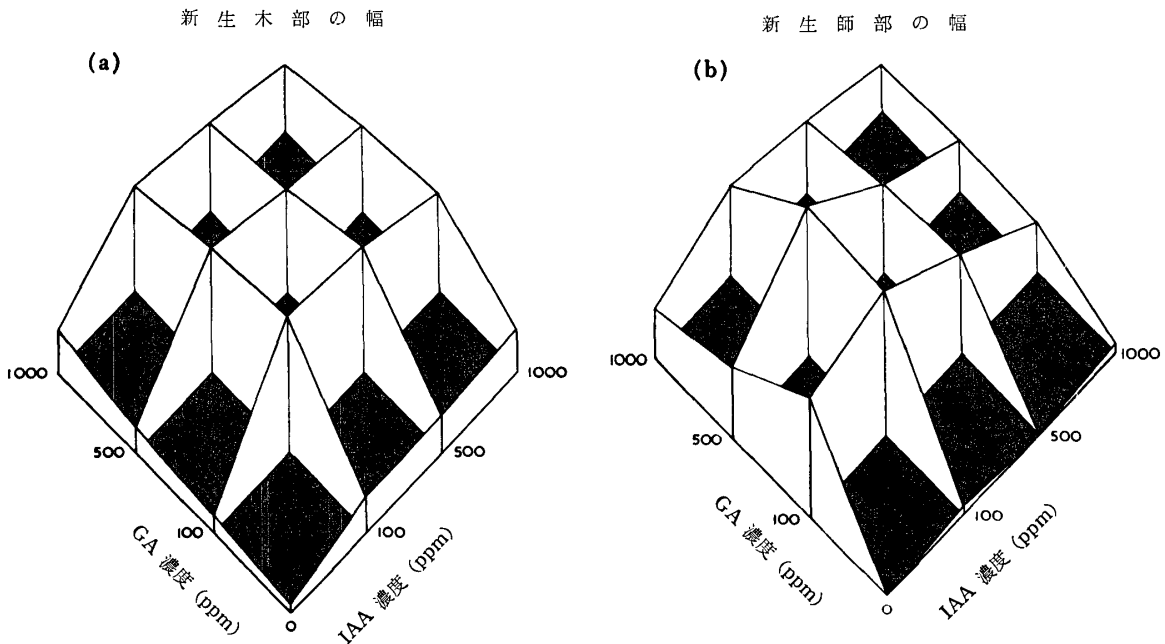


第7図 仮道管の直径と壁厚は別々にコントロールできる²⁴⁾。A：大径・厚壁，B：大径・薄壁，C：小径・厚壁，D：小径・薄壁。



第8図 仮道管のタイプは IAA と光合成物質のインターアクションによって決定される²⁴⁾。

と、外から IAA を与えても形成層の分裂を促すことはできなくなる^{37,38)}。この休眠から目覚めさせるためには一定の低温処理により一度冬を経験させねばならない。この現象については、休眠下における IAA 転流の阻害³⁹⁾、インヒビターの存在⁴⁰⁾、サイトカイニン⁴¹⁾やジベレリン^{42,43)}など他の生長物質の欠除、IAA オキシダーゼの存在⁴⁴⁾などが原因として考えられているが詳しいことはわかっていない。ただ、ジベレリン (GA) に関しては IAA との相乗効果がいろいろ調べられており、例えば WAREING ら⁴³⁾は二三の広葉樹の切枝の芽を除去し、芽の代わりに IAA, GA, IAA+GA を外から与え、GA のみの場合は形成層の分裂は促すが木部は出来ないこと、GA+IAA は IAA 単独の場合にくらべて多量の木部が形成されることを見いだしたが、特にロブスタ種改良ポプラ (*Populus robusta*) に対して IAA, GA をいろいろ濃度をかえ、組合わせて処理したところ、第9図のような結果を得、1) IAA は GA の存在なしでは木部のみを作ること、2) 師部は GA の存在のみで作られることができること、3) 木部も師部も IAA+GA で最大量が作られること、4) GA のみでも木部側の組織を作ることではできるが、IAA なしでは木部細胞の分化が進まないことなどを明らかにした。



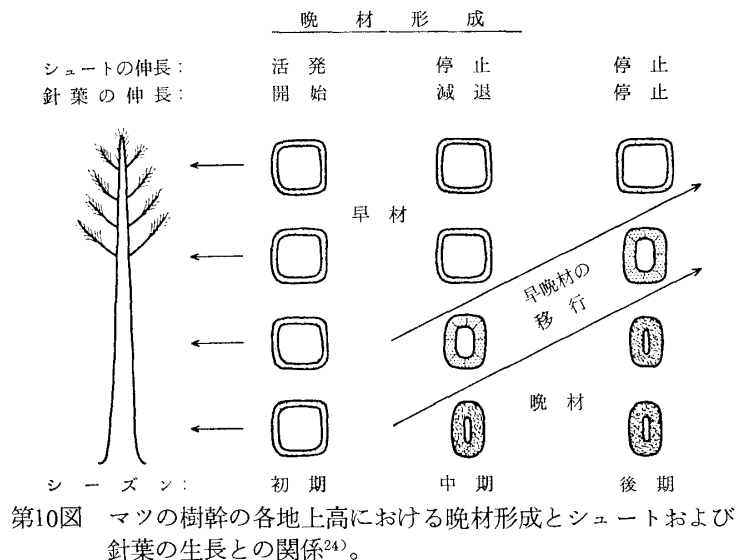
第9図 ポプラの木部および師部形成に対する IAA と GA の相乗効果。タテ軸はそれぞれ (a) 新生木部および (b) 新生師部の幅⁴³⁾。

このようなことから、木部形成には IAA が重要な役割を果していることは明らかであるが、正常な木材形成は IAA と GA のバランスに依存していると考えられる。しかしながら形成層活動の季節的な周期性が内生の IAA と GA のバランスの変化とどのように関係しているかはよくわかっていない。

IAA のみについていえば、さきに述べたように春先の形成層活動の開始は開きつつある芽の存在が必要であり、またそのような場所で高濃度の IAA が作られることから、形成層は開きつつある芽や伸びつつある葉から IAA の補給を受けて活動を開始し、IAA が下方に移動するのに伴って、形成層活動の波も芽の基部から下方に伝ってゆくものと考えられる。このことに関連して、環孔材の樹種では師部を伝って IAA が下方に転流する速度にくらべて、形成層活動開始の波の伝わりが明らかに速い²⁾が、そのような樹種のなかで樹皮中に IAA の前駆物質であるトリプトファンが貯えられていることが知られている⁴⁵⁾のは興味深い。一方、一部の樹種では成熟した葉でもある程度の IAA 合成能力があることが知られてはいる⁴⁶⁾が、形成層活動の純化や停止は明らかに伸長生長の停止に伴う先端での IAA 合成の急激な低下によると考えられる。

内生の GA に関してはそれが樹木のどの部分で合成されているのかよくわかっていないが、GA は IAA のような求基的な極性移動をおこなわず、樹体内を自由に移動できる。したがって、前述のように正常な形成層活動には IAA, GA とともに必要であるとしても、厳密な極性移動をおこなう IAA の方が自由に移動する GA よりもはるかに形成層活動に対する制御的な役割は大きく、形成層活動の内的調節は第一義的に開きつつある芽、伸びつつあるシュートの先端、伸びつつある葉などで作られ、求基的にのみ移動する IAA によって支配されていると考えられる⁴³⁾。

木部細胞のディメンションは利用可能な IAA と光合成物質のインターアクションが考えられることは前述したが、1本の樹木の中で考えると生長しつつある器管同志は大量に光合成物質を取り合うので、光合成物質の分配はその時々力関係によって変化する²⁴⁾。早春にシュートの伸長が始まるのに先だって先ず水を吸い上げるために根の生長が始まり⁴⁷⁾、前年の後半に樹体内に貯蔵されていたり、古い葉で合成される光合成物質は先ず根に分配される。やがて芽が開きシュートの伸びが始まり、そこで合成された IAA の刺激による形成層活動が始まると、これらの部分は強力な輸入者となって新しい組織をつくるために光合成物質を消費する。マツ類のような樹種の場合にはシュートの伸びが停止した後に針葉の伸びが起るが、このような伸びつつある新しい葉も IAA の供給者であると同時に古い葉で作られる光合成物質の輸入者である。やがてそのような葉も成熟に近づき光合成能力が上がるにつれて、自分自身の生長に必要な光合成物質の量をまかなえるようになり、次第に光合成物質の輸出者に移行すると同時に IAA 合成能力が低下してゆく。以上のようなプロセスが樹幹の一生長層の中で木材組織の形成にどのような効果をもたらすかということ、LARSON²⁴⁾ は第10図のような模式図で示している。すなわち、シーズンが進むにつれて樹幹の形成層が利用できる光合成物質量は増大する一方、IAA の利用可能性はその合成部位からの距離の大きい樹幹の下部程減少が早く始まるために、新しい葉が光合成物質の輸出者に移行する段階で樹幹の下部から小径厚壁の木部細胞すなわち晩材細胞の形成が始まる。



以上のことからわかるように樹木の幹のなかでどのような材が、どの部位で、どのくらいつくられるかということは、IAA 合成や光合成の場である樹冠のなかで何が起ったかということと、その部位と樹冠との隔たりによって決められるといっても過言ではない。この点に関して BECKWITH⁴⁸⁾ はテーダマツ (*Pinus taeda*) でより詳細に調べ、樹幹の任意の部位で任意の時期に形成された仮導管の直径と壁厚は、その時期における樹冠生長指標 $= \sum \frac{A}{B}$ ($A =$ 各枝のその時期における伸長速度, $B =$ 各枝の付根からその部位までの距離) と彼が呼んでいるものと直接的な関係が見られたとしているのは興味深い。

島地：樹木の形成層活動

要するに IAA 合成や光合成は樹冠の生長・発達によって変化し、樹冠で作られたこれらの物質が樹幹の各部それぞれに対して樹冠からの輸送距離に応じて木材組織の形成を支配していると考えられる。実際には樹冠の生長・発達にはいろいろ複雑な環境要因の影響があって簡単ではないが、基本的には上述の樹冠と樹幹の関係をふまえて林業における保育技術を考えることが必要であろう。

おわりに

従来からおこなわれてきた枝打ちや間伐などの林木保育技術も、結局は樹冠の構造を人為的に変える操作であるが、それは経験と伝統にたよったもので何ら科学的理論の裏付けはなく、また枝節性とか通直性、完満度など樹幹の外観的な形質を重視する傾向にあったように思われる。外観的な形質だけに止まらず、木材の中味にまで入りこんでその物理的・化学的性質をも色々の利用目的に応じてコントロールできることがのぞまれる訳であるが、そのためには科学的理論に基づいた林木保育技術の確立が必要である。ゆく道はまだ遠いが、木材形成の基礎研究の積重ねが一日も早くそのような林木保育技術にまでつながることを期待したい。

本稿を終るにあたり、話題が広範にわたりすぎたため、各話題について極めて表面的、且つ偏った形ではしか触れられなかったことを痛感しているが、木材形成に関してはすぐれた総説的著書^{20,49,50)}が出版されていることを付記して補いとする。

引用文献

- 1) 島地 謙, 須藤彰司, 原田 浩共著, 木材の組織, 森北出版 (1976) pp. 17-46.
- 2) K. LARDEFOGED, Dan. Biol. Skr., 7, 1 (1952)
- 3) M. W. BANNAN, Can. J. Bot., 33, 113 (1955)
- 4) 島地 謙, 第16回日本木材学会大会研究発表要旨, 44 (1966)
- 5) F. W. WHITMORE, R. ZAHNER, For. Sci., 12, 198 (1966)
- 6) 今川一志, 石田茂雄, 北大演報 27, 373 (1970)
- 7) K. E. WOLTER, For. Sci., 14, 102 (1968)
- 8) K. SHIMAJI, Y. NAGATSUKA, Mokuzai Gakkaishi 17, 122 (1971)
- 9) E. MORK, Papier Fabrik., 26, 741 (1928)
- 10) D. S. SKENE, Ann. Bot., 33, 253 (1969)
- 11) B. F. WILSON, Amer. J. Bot., 50, 95 (1963)
- 12) T. WODZICKI, T. PEDA, Acta Soc. Bot. Pol., 32, 609 (1963)
- 13) R. W. KENNEDY, J. L. FARRAR, Cellular ultrastructure of woody plants (W. A. Côté 編) Syracuse Univ. Press (1965) pp. 419-453.
- 14) H. C. FRITTS, Science, 154, 973 (1966)
- 15) P. J. KRAMER, Tree growth (T. T. Kozłowski 編) Ronald Press (1962) pp. 171-182.
- 16) M. W. BANNAN, Can. J. Bot., 33, 113 (1955)
- 17) W. A. EGGLER, Ecol., 36, 130 (1955)
- 18) D. A. FRASER, Ecol., 37, 777 (1956)
- 19) P. MIKOLA, Tree growth (T. T. Kozłowski 編) Ronald Press (1962) pp. 265-274.
- 20) W. R. PHILIPSON, J. M. WARD, B. G. BUTTERFIELD, The vascular cambium, Chapman & Hall Ltd. (1971)
- 21) 加藤正雄, 私信 (1978)
- 22) W. S. GLOCK, S. R. AGERTER, Tree growth (T. T. Kozłowski 編) Ronald Press (1962) pp. 23-53.
- 23) B. S. MOSHKOV, Planta, 23, 774 (1935)
- 24) P. R. LARSON, Yale Univ. Sch. For. Bull., 74, 1 (1969)
- 25) 島地 謙, 鈴木光子, 第23回日本木材学会研究発表要旨 146 (1973)
- 26) P. J. KRAMER, T. T. KOZŁOWSKI, Physiology of trees, McGraw-Hill (1960)

- 27) H. WILCOX, Tree growth (T. T. Kozłowski 編) Ronald Press (1962) pp. 57-88.
- 28) P. F. WAREING, *Physiol. Plant.*, **4**, 546, (1951)
- 29) A. B. BROWN, *Can. J. Bot.*, **14**, 74 (1936)
- 30) R. SNOW, *New Phytol.*, **32**, 288 (1933)
- 31) ———, *ibid.*, **34**, 347 (1955)
- 32) H. SODING, *Jahrb. f. Wiss. Bot.*, **84**, 639 (1937)
- 33) G. S. AVERY, R. BURKHOLDER, H. B. CREIGHTON, *Amer. J. Bot.*, **24**, 51 (1937)
- 34) R. OGASAWARA, *J. Jap. For. Soc.*, **43**, 50 (1961)
- 35) ———, Y. Kondo, *ibid.*, **43**, 307 (1961)
- 36) J. CLARK, J. M. BONGA, *Can. J. Bot.*, **41**, 165 (1963)
- 37) C. A. REINDERS-GOUWENTAK, *Encyclopedia of Plant Physiology*, XV(1) (W. RUHLAND 編) Springer (1965) p. 1077.
- 38) K. ODANI, *J. Jap. For. Soc.*, **57**, 112 (1975)
- 39) 小谷圭司, *材料* **24**, 816 (1975)
- 40) T. J. WODZICKI, *J. Exp. Bot.*, **15**, 184 (1964)
- 41) A. HEJNOWIZ, M. TOMASZEWSKI, *Physiol. Plant.*, **22**, 984 (1968)
- 42) P. F. WAREING, *Nature*, **181**, 1744 (1958)
- 43) ———, C. E. A. HANNEY, J. DIGBY, The formation of wood in forest trees (M. H. ZIMMERMANN 編) Academic Press (1964) pp. 323-344.
- 44) K. ODANI, *Mokuzai Gakkaishi*, **20**, 512 (1974)
- 45) I. SZALAI, L. GRACZA, *Phyton*, **11**, 111 (1958)
- 46) P. F. WARREING, D. L. ROBERTS, *New Phytol.*, **55**, 289 (1956)
- 47) R. KIENHOLZ, *Bot. Gaz.*, **96**, 73 (1934)
- 48) J. R. BECKWITH, L. S. SHAKELFORD, *For. Sci.*, **22**, 247 (1976)
- 49) M. H. ZIMMERMANN, C. L. BROWN, *Trees, structure and function*, Springer (1971)
- 50) T. T. KOZŁOWSKI, *Growth and development of trees*, vol. II, Academic Press (1971)