

(52)

イイグリの成長停止を誘導する環境条件に関する研究

Studies of External Environment Factors Inducing Apical Growth Cessation in Seedlings of *Idesia Polycarpa*

劉 震*・櫛田達矢*・中島敦司**・永田 洋*

Zhen LIU*, Tatsuya KUSHIDA*, Atsushi NAKASHIMA**, and Hiroshi NAGATA*

ABSTRACT, Four experiments were carried out to investigate the effects of Photoperiod, nutrition, temperature on apical growth cessation in the first year and the second year old seedlings of *Idesia polycarpa* from Okinawa and Mie prefectures origin respectively located in the subtropical zone and the temperate zone. The results showed that even though growth increments of the seedlings from Mie were affected by photoperiod under the nutrient stress condition, growth cessation did not be influenced by photoperiod, but by nutrition and temperature. Low level of nutrition conditions resulted in earlier growth cessation than high level. The seedlings transferred into the growth chambers regulated at 25°C constantly from July 15th stopped growth earlier than those growing under outdoor which the mean temperature was over 25°C. Furthermore, the number of the leaf primordia that existed in the shoot apex increased to about nine before growth cessation. Finally, there seemed no difference of the induction to the growth cessation among the seedlings of two latitudinal origin.

KEYWORDS ; *Idesia polycarpa*, Growth cessation, Environment factors

1. はじめに

多くの温帯樹木は、季節の移り変わりにともなって変化する温度や日長等をシグナルとし、成長には不適な冬が訪れる前の秋までには成長を停止し、冬芽を形成する。さらに、形成された冬芽は休眠し、生理的に春季まで成長を抑制する¹¹⁾。多くの温帯樹木は、休眠の性質を進化と適応の過程の中で獲得したことによって、分布域を寒冷地にまで拡大したと考えられている¹⁰⁾。したがって、夏の高温乾燥と冬の気温上昇をもたらすであろう近年の温暖化は、温帯樹木の分布域に多大な影響を及ぼすと考えられる。このため、生態系の保全と修復を目指した環境工学の分野では、温度に対する反応性を樹種ごとに把握し、この知見をもとに植栽の理論と技術を構築する必要がある。温帯樹木の冬芽の形成をとまなう成長停止、冬芽の休眠導入を促すシグナルは、いずれも短日、温度の低下、これらの複合条件下で誘発されることが知られている⁶⁾。すなわち、多くの温帯樹木において、長日条件は成長を促進し、逆に短日条件は成長停止を引き起こす¹²⁾。さらに、冬芽の休眠導入は、日長、温度、土壤栄養条件および水分条件などの相互作用によって導入され、深まっていくと考えられている⁹⁾。

例えば、ポプラ *Populus euroamericana* は、18~30°Cの条件下において14時間以下の短日条件によっ

*： 三重大学生物資源学部 (Fac. of Bioresources, Mie Univ.)

**： 和歌山大学システム工学部 (Fac. of Systems Engineering, Wakayama Univ.)

て、成長停止する。アカマツ *Pinus densiflora* は、日本の中緯度地域において5月下旬に伸長を停止し、その後は夏季の長日条件下でも伸長成長を再開しない⁴⁾。アカマツにおけるこの現象が生じるのは、「伸長するもの」、すなわち、冬芽内の葉原基を春の伸長期に展開し尽くしてしまうからである。さらに、緯度の異なる2箇所の産地のヤナギ *Salix pentandra* の苗は、15℃と21℃の恒温条件下において、成長停止をもたらす限界日長が異なり、21℃/9℃と15℃/6℃の変温条件下においては、双方とも24時間日長下でも成長が停止することが報告されている¹⁾。一方、北海道産のシラカンバ *Euphorbia mammillaris* は、長野県産の個体よりも、成長停止と冬芽の形成をもたらす限界日長が長く、両産地の個体とも、暗期温度15～20℃の間で冬芽形成が早くなる⁶⁾。明期温度25～35℃、暗期温度25℃及び18℃の温度条件下において、8時間及び16時間日長条件下で、育成したサンゴジュ *Viburnum awabuki* は、夜温25℃/16時間日長条件下で成長停止しないことが報告されている³⁾。北方産の樹木であるハナカエデ *Acer rubrum* の場合、23℃以上と10℃以下の温度条件下において日長条件とは関係なく、成長停止して冬芽を形成し、冬芽はそのまま休眠に入ることも報告されている⁸⁾。アメリカハリモミ *Picea pungens* Engelm の場合は、24時間日長条件下においても、土壤中の窒素成分の不足によって、冬芽を形成する¹³⁾。以上のように、樹種および産地の違いによって環境要因に対する反応性が異なる。これらは、樹種や産地のエコタイプ（生態型）分化によると考えられる。しかし、上記の研究はいずれも北方系の樹種で行われているので、南方産樹種については、不明な点が多い。このため、温帯から亜熱帯まで広く分布する樹種についての産地比較試験を行うことは、種や生態型の分化および樹木と季節や気候との同調性¹¹⁾を解明することに対し重要な知見を与える。とりわけ、南北に分布域の広い樹種では、温度や日長に対する反応性として、産地別に特異的な生態型を有している可能性が高く、温暖化による温度上昇が危惧される中、このような樹種の研究は重要な意味を持つ。

本論では南北に広く分布している樹種として、落葉広葉樹イイギリ *Idesia polycarpa* を取り上げた。これまでの研究結果によると、イイギリの生態型は、沖縄型及び四国・本州型に分けられることが知られている⁷⁾。さらに、生態型の異なるイイギリでは、冬芽の休眠の深さの異なることが分かっている²⁾。また、沖縄型でも、日本の中緯度地域の気候条件下において冬芽を形成し、枯死することなく連年成長することも明らかになっている²⁾。そこで、自然環境に対する異なる生態型の適応を明らかにするために、本種の成長停止に及ぼす日長、温度、土壤養分等の環境条件の影響について、検討したので、結果を報告する。

本研究を執り行うに際し、三重大学生物資源学部の万木豊博士ならびに三重大学生物資源学部森林育成学研究室の諸氏のご協力を得た。ここに記してお礼を申し上げる。

2. 材料および方法

北緯26°46′の沖縄県国頭郡と北緯34°44′の三重県津市において、自生していたイイギリの種子を、それぞれ1994年11月と1995年12月に採取した。これらの種子は、室内において乾燥し、ピンセットで果肉を除去した。これらの種子を精選し、1996年1月10日までの期間、-20℃の恒温庫内で保存した。

次に、これら両産地の種子を、1996年1月10日から5℃の恒温庫内で低温湿層処理を施し、同年3月10日にマサ土を満たした育苗箱へ播種した。同年5月25日、発芽した個体を直径6.5cmのビニールポットに移植した。なお、供試個体は播種から後述するそれぞれの実験処理開始までの期間、三重県津市において野外の温度、日長条件の圃場で育成した。

実験1

1996年7月2日に樹高が10cm程度までに育った個体を選抜し、山砂、バーミキュライト、市販の腐葉土を容積比で同量ずつ混合した用土を満たした直径16cmの素焼き鉢に1個体ずつ鉢上げした。

1996年8月14日から、樹高が12cm程度まで育った沖縄県産と三重県産の当年生苗を、8、12、14、16時間日長条件下で生育させ、これらの供試個体のシュート長の成長経過を調べた。

日長処理は、午前 8 時30分から午後 4 時30分までの 8 時間を野外の自然光のもとで行い、その後は暗箱を用いて、8 時間日長より長い日長の補光は、昼光色蛍光灯で行った。また、補光は、供試個体上部で000Lx になるように調節した。

施肥条件は、窒素、リン酸、カリウムの濃度をいずれも200 p p mに調整した液肥（ハイポネックスジャパン社製）を 1 個体あたりに、10日に 1 回、25ccを与えるもの（以下、25cc 施肥）と、5 日に 1 回、50cc を与える（以下、50cc施肥）ものの 2 種類を設定した。

処理区は、上記の 8、12、14、16時間日長のそれぞれの日長条件に、25cc施肥と50cc施肥の 2 種類の施肥条件を設け、沖縄県産と三重県産個体でそれぞれ 8 処理区とした。各処理区の供試個体数は0個体とした。

温度条件は、最低気温が18℃以上の時には温度制御は行わなかったが、これより気温の低下する場合には、最低気温が18℃以上になるように制御した。

観察は 5 日ごとに行い、全供試個体のシュート長の測定とシュート長の成長の停止時期を調査した。

実験 2

1997年 4 月15日に樹高が15cm程度までに育った個体を選抜し、山砂、バーミキュライト、市販の腐葉土を容積比で同量ずつ混合した用土を満たした直径27cmの素焼き鉢に 5 個体ずつ鉢上げした。

1997年 6 月15日から、樹高が20cm程度まで育った沖縄県産と三重県産の 1 年生苗を、8、12、14、16、18、20、24時間日長条件下で生育させ、これらの供試個体のシュート長の成長経過および展開する葉の数を調べた。各処理区の供試個体数は15個体とした。

施肥条件は、実験 1 と同じ濃度の液肥（ハイポネックス水溶液）を 1 鉢あたりに、一週間に 1 回、350cc を与える 1 種類とした。

観察は、一週間毎に行い、全供試個体のシュート長、シュート長の成長の停止時期、展開した葉の数、（展開葉数）、葉の展開の停止時期を調査した。

日長処理の方法および温度の制御は実験 1 と同じにした。

実験 3

1997年 4 月15日に樹高が15cm程度までに育った個体を選抜し、山砂、バーミキュライト、市販の腐葉土を容積比で同量ずつ混合した用土を満たした直径27cmの素焼き鉢に 5 個体ずつ鉢上げした。

1997年 7 月15日から、樹高が30cm程度まで育った沖縄県産と三重県産の 1 年生苗を、25℃恒温の自然採光型のグロースチャンバーを自然日長と24時間日長に調節した条件と野外の温度条件下で自然日長と24時間日長に調節した条件で生育させ、これらの供試個体のシュート長の成長経過および展開する葉の数を調べた。各処理区の供試個体数は15個体とした。

日長処理は、自然光を利用して行った。24時間日長処理の場合は、自然光に加え、午後 4 時30分から午前 8 時30分まで昼光色蛍光灯で補光を行い、供試個体上部で500lxになるようにした。

施肥条件および観察方法は、実験 2 と同様にした。

実験 4

1997年 7 月18日から 9 月16日までの期間、約20日間隔で、野外条件下の沖縄県産と三重県産の 1 年生苗の茎頂部を 5 個体ずつ採取した。

採取したサンプルは F A A 固定液（ホルマリン：酢酸：70%アルコール＝5：5：90、v/v）で24時間以上固定した後、一昼夜水洗して、エタノールとブタノールのシリーズで脱水し、パラフィン（融点52～54℃：56～58℃のパラフィン＝1：1）で包埋した。このようにして作成したパラフィンプロックを、回転式マイクロトームで厚さ10 μmに切断し、茎頂部の横断面の連続切片をつくり、サフラニンとファストグリーンで二重染色して、観察用のプレパラートを作成した。観察には、光学顕微鏡を用い、作成したプレパラート上で確認された葉原基の数を計測を行った。

3. 結果

3. 1 日長および肥料がイイギリ苗の成長停止に及ぼす影響（実験1）

図-1に、一本苗に5日ごとに50ccと10日ごとに25ccのハイポネックス希釈液(N, P, Kの濃度はいずれも200ppm)の施肥条件と8, 12, 14, 16時間の各日長を組み合わせた条件下で生育させた沖縄県および三重県産個体の成長経過を示した。

これによると、各処理区の成長停止時期は、沖縄県および三重県産個体でそれぞれ、25ccの場合には、8時間日長が処理開始後32.5, 32.5日目、12時間日長が40.0, 32.5日目、14時間日長が35.0, 35.0日目、16時間日長が35.0, 35.0日目、50ccの場合には、8時間日長が40.0, 40.0日目、12時間日長が47.5, 45.0日目、14時間日長が50.0, 45.0日目、16時間日長が50.0, 45.0日目であった。このように、沖縄県および三重県産個体ともに、同一の施肥条件下では、8, 12, 14および16時間日長の間で、成長停止時期に大きな差はみられなかった。

一方、25ccと50ccの施肥条件の間では、沖縄県および三重県産個体ともに、すべての日長条件において、25ccで成長停止の時期が早くなった。

また、沖縄県および三重県産個体の間で、同じ施肥条件、同じ日長条件の場合には、成長停止時期に大きな差はみられなかった。

各処理区の苗長は、沖縄県および三重県産個体でそれぞれ、25ccの場合には、8時間日長が20.68, 15.68cm, 12時間日長が20.55, 16.83cm, 14時間日長が18.90, 18.50cm, 16時間日長が19.30, 20.4cm, 50ccの場合には、8時間日長が24.94, 23.73cm, 12時間日長が26.72, 24.54cm, 14時間日長が25.5, 25.3cm, 16時間日長が24.68, 23.81cmであった。このように、施肥条件25ccの場合の三重県産個体の8および12時間日長の苗長がやや小さかったのを除き、沖縄県および三重県産個体ともに、同一の施肥条件下では、8, 12, 14および16時間日長の間で、苗長に大きな差はみられなかった。一方、25ccと50ccの施肥条件の間では、沖縄県および三重県産個体ともに、すべての日長条件において、50ccの条件で苗長が大きくなった。

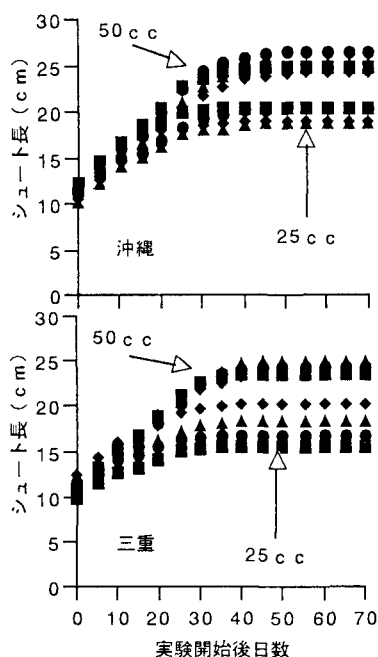


図-1 沖縄県産と三重県産イイギリの苗のシュート長の成長停止に及ぼす日長と肥料の影響

■ 8 h ● 12 h ▲ 14 h ◆ 16 h

3. 2 日長がイイギリ苗の葉の展開に及ぼす影響（実験2）

図-2に、8, 12, 14, 16, 18, 20および24時間日長条件下で生育させたイイギリの一年生苗の葉の展開と伸長成長の経過を示した。

これによると、各処理区で展開した葉の数（展開葉数）は、沖縄県および三重県産個体でそれぞれ、8時間日長が33.8, 30.9枚, 12時間日長が35.9, 32.3枚, 14時間日長が34.4, 32.2枚, 16時間日長が34.9, 31.2枚, 18時間日長が33.9, 30.4枚, 20時間日長が34.9, 34.1枚, 24時間日長が33.3, 31.2枚であった。このように、沖縄県および三重県産個体ともに、8, 12, 14, 16, 18, 20および24時間の日長条件の間で、葉の展開数（展開葉数）に差はみられなかった。また、各処理区における葉の展開の終了時期は、沖縄県および三重県産個体でそれぞれ、8時間日長が処理開始後14, 13週目、12時間日長が14, 13週目、14時間日長が14, 13週目、16時間日長が14, 13週目、18時間日長が14, 13週目、20時間日長が14, 14週目、24時間日長が14,

13週目であり、沖縄県および三重県産個体ともに、8、12、14、16、18、20 および24時間の日長条件の間

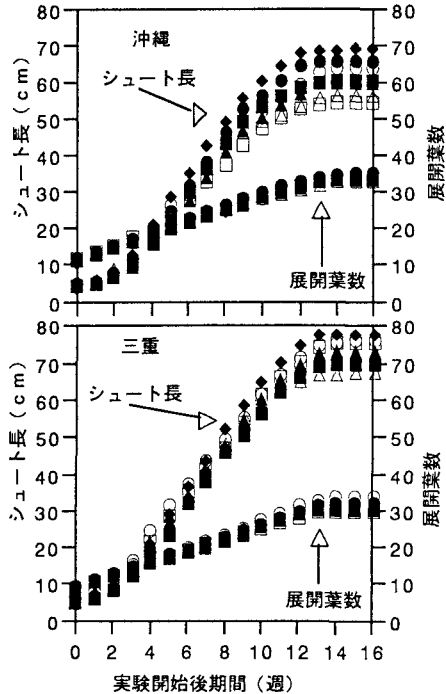


図-2 沖縄県産と三重県産イイギリの苗の成長停止過程に及ぼす日長の影響

■ 8h ● 12h ▲ 14h
◆ 16h □ 18h ○ 20h △ 24h

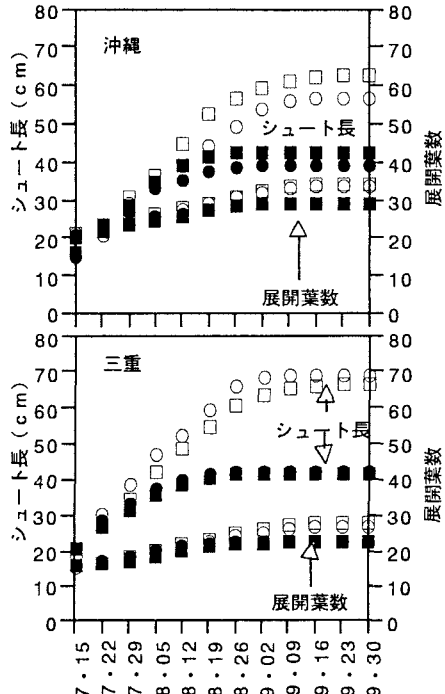


図-3 沖縄県産と三重県産イイギリの苗の成長停止過程に及ぼす温度と日長の影響

■ 25°C 24h 日長 ● 25°C 自然日長
□ 野外 24 h 日長 ○ 野外 自然日長

で、葉の展開の停止時期に差はみられなかった。このことから、沖縄県および三重県産個体ともに、葉の展開の停止時期および葉の展開速度は、日長の影響を受けないことが明らかになった。

一方、各処理区の成長停止時期は、沖縄県および三重県産個体でそれぞれ、8時間日長が14、14週目、12時間日長が13、14週目、14時間日長が13、13週目、16時間日長が13、13週目、18時間日長が13、14週目、20時間日長が14、14週目、24時間日長が13、13週目であった。このように、実験1の結果と同様、沖縄県および三重県産個体ともに、8、12、14、16、18、20および24時間の日長条件の間でも、成長停止時期に大きな差はみられなかった。また、各処理区のシュート長は、沖縄県および三重県産個体でそれぞれ、8時間日長が60.9、70.3cm、12時間日長が66.5、71.5cm、14時間日長が60.7、73.5cm、16時間日長が69.6、78.2cm、18時間日長が54.9、76.1cm、20時間日長が64.7、76.3cm、24時間日長が56.9、67.6cmであった。

また、沖縄県および三重県産個体の間で、同じ日長条件の場合には、葉の展開の数、葉の展開の停止時期、成長停止の時期に大きな差はみられなかった。ただし、シュート長については、すべての各日長条件下で三重県産の個体が、沖縄県産の個体より大きくなった。

3. 3 温度がイイギリ苗の成長停止時期に及ぼす影響(実験3)

図-3に、7月15日から、24時間日長-25°C、自然日長-25°C、24時間日長-野外温度、自然日長-野外温度の4条件下で生育させた沖縄県および三重県産イイギリの伸長成長と葉の展開の経過を示した。

これによると、各処理区の成長停止時期は、沖縄県および三重県産個体でそれぞれ、24時間日長-25°C区で8月26日、8月26日、自然日長-25°C区で8月26日、8月26日、24時間日長-野外温度区で9月23日、9月

18日、自然日長-野外温度区（野外区）で9月23日、9月12日であった。このように、成長停止時期は、沖縄県および三重県産個体ともに、24時間日長-25℃区と自然日長-25℃区で早くなり、24時間日長-野外温度区と野外区で遅くなった。

また、各処理区の葉の展開の停止時期は、沖縄県および三重県産個体でそれぞれ、24時間日長-25℃区で8月26日、8月26日、自然日長-25℃区で8月26日、8月26日、24時間日長-野外温度区で9月20日、9月16日、自然日長-野外温度区（野外区）で9月20日、9月15日であった。このように、葉の展開の停止時期は、沖縄県および三重県産個体ともに、24時間日長-25℃区と自然日長-25℃区で早くなり、24時間日長-野外温度区と野外区で遅れた。

図-4に、処理期間中の三重県津市における野外の気温の変化を示した。これによると、処理開始から沖縄県および三重県産個体で伸長成長、および葉の展開の終了が確認された8月下旬までの平均気温は、25℃以上であり、24時間日長-野外温度区および野外区の温度条件は、24時間日長-25℃区と自然日長-25℃区と比較して、高かったことがわかる。

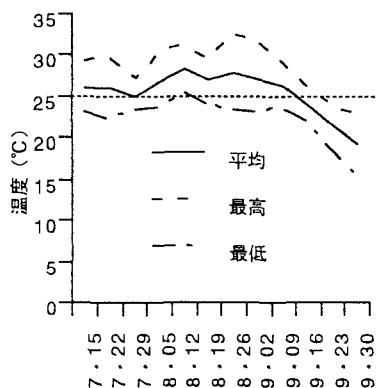


図-4 1997年7月15日から9月30日までの津市野外の週平均気温の変化

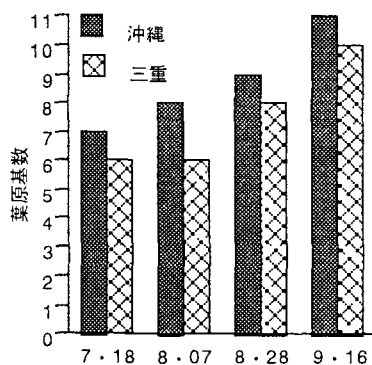


図-5 成長停止過程における沖縄県産と三重県産イイギリの苗のシュート頂に存在する未展開葉原基数の変化

以上の結果から、沖縄県および三重県産個体ともに、成長停止時期および葉の展開終了時期は、日長ではなく、温度の影響を受けることが明らかになった。

3. 4 成長および成長停止段階における茎頂部に存在する葉原基数の比較（実験4）

図-5に、7月18日、8月7日、28日、9月16日の各時点で、沖縄県産および三重県産個体の茎頂部に存在する葉原基数を示した。

これらによると、各時期の茎頂部に存在する葉原基数は、沖縄県産と三重県産個体でそれぞれ、7月8日は7、6枚、8月7日は8、6枚、8月28日は9、8枚、9月16日は11、10枚であった。このように、沖縄県産と三重県産個体ともに、伸長成長の続く7月中旬から伸長成長の終了した9月中旬にかけて、茎頂部に存在する未展開の葉原基数は増加することが示された。

アカマツのフラッシュ成長の場合、茎頂部に存在するすべての葉原基を展開することで、展開する葉原基がなくなってしまう、そのために、伸長成長が停止することが知られている。一方、本実験の結果から、イイギリの場合、伸長成長が停止する前後の時期に、茎頂部に常に葉原基が存在していることが確認され、このことから、イイギリの成長停止は、アカマツのように茎頂部に存在する葉原基がなくなること、起こるわけではないことが明らかになった。

4. 考察

本論の実験1および2から、イイギリ苗の成長停止時期には、日長はまったく影響しないことが明らかになり、また、実験3から、温度条件の違いによって成長停止時期が異なることが明らかになったことで、イイギリの成長停止を引き起こす環境要因は、温度である可能性が示された。

また、沖縄県産苗と三重県産苗の成長停止時期はあまり変わらなかったことから、成長停止の段階について沖縄県産と三重県産のイイギリでは生態型の分化が起こっていないものと考えられる。これは、緯度の異なる沖縄県と三重県でも、夏の高温はほとんど変わらないためと考えられる。これらのことによって、沖縄県産イイギリ苗は、津市の気候条件下においても、初霜が降りる前に、成長を停止し、休眠に入ることが可能になっていると考えられる。これに対し、成長停止および休眠導入の段階における日長反応性の違いによる生態型の分化が起こっているヤナギ¹⁾、シラカンバ⁶⁾などでは、産地によって、成長停止および休眠導入の限界日長が違っているので、生育地より高緯度の地域に植栽すると、成長停止時期および休眠の導入が遅れて、霜害に遭う機会が高くなると考えられる。

一方、樹木の成長型は、アカマツ型とポプラ型に分けられる。アカマツ型では、冬芽内に存在する葉原基を全て展開し終わったとき、芽は引き続き展開すべき葉原基を持たない。そのため、成長を停止しなければならない。ポプラ型では、春冬芽が開芽して、すでに冬芽の中に形成している葉原基を展開した後、約14時間以上の長日下では、頂端分裂組織はつぎつぎに葉原基を形成し、それらをひきつづき展開するので、連続的な成長が続ける。そして、限界日長14時間以下になると、成長を停止してつづいて葉原基形成も停止し冬芽を形成する³⁾。イイギリの成長過程を見ると、ポプラ型に属すると考えられる。春から夏の間に、葉原基を作りながら連続成長を続ける。ただし、イイギリの成長停止を引き起こすのは、短日ではなくて秋の温度の低下と考えられる。また、本実験の結果から、成長停止過程において、シュート頂に葉原基が存在するイイギリは、シュート頂に存在する葉原基がなくなることによって成長停止をもたらしたアカマツと違うことが明らかになった。

イイギリの成長停止を引き起こす主な環境要因は温度と考えられることから、地球温暖化は、イイギリの成長停止に大いに影響するだろうと考えられる。とくに、温暖化によって温帯域に9月の気温の著しく上昇することがあった場合には、イイギリの成長期間が長くなる可能性がある。その連鎖的な影響は、同じ生態系に生息する他の生物種の生活史にも及ぼす可能性があると考えられる。中でも、生態的に低位のニッチに置かれた林床植物などに対する連鎖的な影響も大きいことが予想される。なお、冬の気温の上昇をももたらす温暖化は、霜と凍結の危険性を減らすと同時に、樹木にとっては、冬休眠の解除効果を変化させる可能性も十分考えられる。そこで、温暖化のイイギリの生物季節現象および分布域に及ぼす影響を判断することが、本論の結果だけから、判断できないわけで、今後、異なる生態型のイイギリの冬芽の休眠解除におよぼす各種低温の影響を検討していく予定である。

5. 引用文献

- 1) Junttila, O. (1980) Effect of photoperiod and temperature on apical growth cessation in two ecotypes of *Salix* and *Betula*. *Physiol. Plant.* 48:347-352.
- 2) 劉震・中島敦司・櫛田達矢・永田洋 (1998) 亜熱帯から温帯域に分布するイイギリの頂芽の休眠。環境システム研究発表論文集 26:印刷中。
- 3) 森田正勝・岩本重治・樋口春三 (1978) 観賞樹木の生育に及ぼす温周性と光周性の相互影響 (第一報) 温度処理によるサンゴジュ (*Viburnum Awabuki* k.) の成長に対する光周反応の変化。園学雑 16: 495-500.
- 4) 永田洋 (1969) 樹木の芽の休眠。植物の化学調節 4: 33-39.

- 5) 永田洋・万木豊 (1986) アカマツにおける枝無し連続生長の誘導. 日林誌 68:397-405.
- 6) 永田洋 (1990) シラカンバの冬芽形成に及ぼす暗期温度の影響. 日林誌 72:339-341.
- 7) 永森通雄・永田洋 他 (1983) 京都, 三重, 高知, 沖縄県産広葉樹のそれぞれ相互の各地域における生育反応 (II) - イイギリについて. 日林論 94:753-754.
- 8) Perry, T.O. (1962) Racial variation in the day and night temperature requirements of red maple and loblolly pine. Forest Sci. 8:336-344.
- 9) Perry, T.O. (1971) Dormancy of trees in winter. Sci. 171:29-36.
- 10) 酒井昭 (1995) 植物分布と環境適応—熱帯から極地, 砂漠へ. 164pp, 朝倉書店, 東京.
- 11) Villiers, T.A. (1975) Dormancy and the survival of plants—the institute of biology's studies in biology no.57. 68pp, Edward Arnold, London.
- 12) Wareing, P.F. (1956) Photoperiodism in woody plants. Ann. Rev. Plant Physiol. 7:191-214.
- 13) Young, E. and Hanover, J. (1978) Effects of temperature, nutrient, and moisture stresses on dormancy of blue spruce seedlings under continuous light. Forest Sci. 24:458-467.