

落葉広葉樹の定着に及ぼす種子サイズと稚苗の

フェノロジーの影響

清 和 研 二 *

Effects of seed size and seedling phenology on seedling establishment
of deciduous broad-leaved tree species

Kenji SEIWA

目 次

| | |
|---------------------------------------|----|
| 序 論 | 3 |
| 1 研究の背景 | 3 |
| 2 研究の目的 | 4 |
| 第1章 研究小史 | 6 |
| 1 樹木の定着の初期過程に関する研究 | 6 |
| 2 植物の生育場所と種子サイズに関する研究 | 7 |
| 3 樹木の季節的成長様式に関する研究 | 9 |
| 第2章 落葉広葉樹 31 種の種子サイズと当年生稚苗のフェノロジーとの関係 | 10 |
| 1 研究方法 | 10 |
| (1) 材料とその採取場所 | 10 |
| (2) 試験の場所と設計 | 10 |
| (3) 調査方法 | 10 |
| (4) 用語の定義 | 11 |
| 1) 伸長様式 | 11 |
| 2) 葉の生存様式 | 11 |
| (5) 解析方法 | 11 |
| 2 結 果 | 11 |
| (1) 落葉広葉樹 31 種の種子重 | 11 |
| (2) 落葉広葉樹 31 種の種子サイズと当年生稚苗の伸長様式 | 11 |
| 1) 苗高の季節的伸長様式 | 11 |
| 2) 初期伸長量 | 14 |
| 3) 当年到達苗高 | 14 |

*北海道立林業試験場 Hokkaido Forestry Research Institute, Bibai, Hokkaido 079-01

[北海道林業試験場研究報告 第31号 平成6年3月, Bulletin of the Hokkaido Forestry Research Institute, NO. 31. March, 1994]

| | |
|---|----|
| 4) 苗高の伸長期間 | 15 |
| 5) 苗高の伸長速度が最大となる発芽後の日数 | 15 |
| (3) 落葉広葉樹 31 種の種子サイズと稚苗の葉の生存様式 | 16 |
| 1) 葉の季節的展開様式 | 16 |
| 2) 葉の展開様式と苗高の伸長様式との関係 | 17 |
| 3) 子葉が展開してから本葉が展開するまでの期間 | 18 |
| 4) 展葉期間と落葉期間 | 19 |
| 5) 着葉期間 | 19 |
| 6) 子葉の寿命 | 20 |
| 7) 本葉の寿命 | 20 |
| 8) 葉の回転率 | 20 |
| 9) 展葉数 | 21 |
| 3 考 察 | |
| (1) 種子サイズが発芽当年生稚苗のフェノロジーに与える影響 | 21 |
| (2) 開放下と被陰下における稚苗の成長の違い | 21 |
| (3) 実験結果の野外条件への外挿 | 22 |
| 第3章 落葉広葉樹5種の異なる場所での定着に及ぼす種子サイズと稚苗のフェノロジーの影響 | 25 |
| 1 研究方法 | 25 |
| (1) 材料とその採種場所 | 25 |
| (2) 試験の場所と設計 | 26 |
| (3) 調査方法 | 26 |
| (4) 用語の定義 | 27 |
| (5) 解析方法 | 27 |
| 2 結 果 | |
| (1) 種子の貯蔵養分量 | 27 |
| (2) 稚苗の生育場所における環境の季節変化 | 28 |
| 1) 相対光量子密度 | 28 |
| 2) 土壌含水率 | 28 |
| 3) 落葉量 | 28 |
| (3) 種子および稚苗の生存経過 | 29 |
| 1) 種子の消失 | 29 |
| 2) 稚苗の出現時間 | 29 |
| 3) 稚苗の出現率 | 30 |
| 4) 稚苗の死亡率の季節変化 | 31 |
| 5) 2 生育期終了時の種苗死亡率 | 13 |
| 6) 種子散布から 2 生育期終了時点までの生存率 | 34 |
| (4) 葉の生存様式 | 34 |
| 1) 展葉様式および落葉様式 | 35 |
| 2) 子葉が展開してから本葉の第 1 葉が展開するまでの日数と子葉の寿命 | 37 |
| 3) 本葉の寿命とその回転率 | 38 |

| | |
|---------------------------------|----|
| 4) 展葉数 | 39 |
| 5) 葉面積, 葉重量, 葉面積重 (S L M) | 39 |
| (5) 苗高の季節的伸長様式 | 40 |
| (6) 葉の回転率と苗高の相対成長率 (R H G R) | 42 |
| (7) 葉, 幹, 根への資源の配分比 | 42 |
| 3 考 察 | 43 |
| (1) ギャップサイズと種子サイズが種子の消失に与える影響 | 43 |
| (2) 稚苗の出現, 生存, 成長に与える落葉層と落葉の影響 | 43 |
| 1) 稚苗の出現に及ぼす落葉層の影響 | 43 |
| 2) 落葉層と落葉が稚苗の生存, 成長に与える影響 | 45 |
| (3) 稚苗のフェノロジーがその定着に与える影響 | 46 |
| 1) 大きな種子をもつミズナラとイタヤカエデの場合 | 46 |
| 2) 小さな種子をもつケヤマハンノキ・カツラ・シラカンバの場合 | 47 |
| (4) 異なる環境における稚苗の資源配分 | 48 |
| (5) 異なる種子サイズをもつ稚苗の適応戦略 | 49 |
| 第4章 総合的考察 | 49 |
| 適 用 | 52 |
| 文 献 | 54 |
| Summery | 65 |
| Appendix | 67 |

序 論

1 研究の背景

北海道の広葉樹資源は明治以来の農地開拓, 第二次大戦中の戦時伐採, 自然災害や昭和 30 年代以降の高度経済成長期以来の過伐, また近年におけるリゾートの乱開発とともに減少し続けてきた。これら世界的に貴重な資源を回復し保続していくためには, 小径化した二次林などの保育方法とともに, 目的とする樹種の更新方法の確立が急務である。目的とする広葉樹林を経済林として成林させるだけでなく, それを永続的に回転, 保続させるための施業方法が今後必要となろう。その施業方法とは更新から保育, 収穫予測まで一環したシステムとして機能するものでなければならない。

しかし, 更新から保育, 収穫予測等に関する基礎的知見の集積とその体系化は針葉樹の人工林施業の場合に偏ってきた。主要な造林樹種であるトドマツ・カラマツなどでは人工更新の方法論はほぼ確立され, トドマツでは天然更新の研究, 実践も進んでいる。にもかかわらず, 広葉樹では人工造林がヤチダモ, カンバ属等でわずかに行われてきただけで, 天然更新はカンバ属の地表かき起こしや, ミズナラの播種による天然更新が行われているにすぎない。他にもヤチダモ・ハリギリ・アサダ・ハルニレなど有用広葉樹といわれるものでも, 天然更新の実践例は極めて少なく, 有用と見なされていない多くの樹種は“低質広葉樹”の名のもとにパルプ材として切り捨てられ, 更新の対象とされていないのが現状である。樹木が低質といえるかどうかは時の経済的価値で決ることであり, 生物学的側面から見た生物群集内における価値とは明らかに異なっている。

一方, 広葉樹の天然更新に関する研究は断片的でまだ多いとはいえませんが, これらの知見は応用的, 実践的な面から網羅的に集約されている。主要樹種の種子から稚苗への発達過程を須崎の筆によって詳

細に描いた北海道主要樹木図譜（宮部・工藤 1986）、畑における育苗の指針を目指した田添（1935）・久保田（1979）・公立林試共同研究グループ（1983）、さらに森（1991）は、開花結実から天然更新における特性に関するこれまでの知見を実践的サイドから北方落葉広葉樹のタネとしてまとめた。森（1991）の隼約はアフリカ合州国林野庁出版の樹木種子マニュアル（SCHOPMEYER 1974）の北海道版として評価でき、実務面での有効利用が期待できる。

しかし、北海道の広葉樹の種数は変種、亜種を含めると約二百数十種にも上り、様々な群集を構成する個々の種は様々な遷移系列における地位や生活形をもち、多くの異なった生活様式（開花結実様式、花粉媒介者、タネのサイズや散布様式、発芽時期、葉の生存様式など）をもっている（菊沢 1983）。したがって、個々の種の更新過程における特徴もまたこれらとの関連から類型的、体系的にまとめる必要があると考えられる。菊沢（1983）は樹木のさまざまな生活様式とすみ場所の特性を、たねの散布様式（小種子・風散布型、大種子・鳥散布型、大種子・動物散布型）を基本軸として類型化している。

このような、ある特徴的な生活様式を基準とした比較生態学的手法が、空間的、時間的に複数の樹種が共存している森林群集における個々の種の更新戦略（生活史戦略）を明らかにするためには有効な方法であろう。このような方法の採用は落葉広葉樹の更新技術の水準を上げ、森林の保続や保全にもつながっていくものと考えられる。

これまで、樹木の天然更新の研究が有用樹に偏向し断片的になされてきたのは、経済的価値観を生物学的価値観の上位においてきたこれまでの林学の歴史的な結果であり、林業技術者および森林に関する研究を行う科学者の怠慢でもある。したがって、我々は、時の経済的要請に拘らず、多様な種によって構成される様々な群集において、それぞれの構成種すべての科学的知見の集積を続けるとともに、その体系化のための方法論の構築が必要となってきたのが現状であろう。

さらに、森林に関する基礎的知見の集積並びにその体系化は、林業人のみでなく、一般市民の林業および森林に対する科学的認識を深めることにつながる。森林の諸生物が進化的存在であることの意味や、諸々の群集、個体群および個体レベルにおける生物の適応メカニズムを理解することは、森林内の多様な生物への博物学的興味喚起とともに、生物社会における人間の位置に関する内省を促すことになるだろう。それは、経済林経営への科学的理解を促すばかりでなく、多面的な環境保全機能をもつ森林の存在意義の科学的認識や、ひいては無秩序な開発行為の歯止めにもつながるだろう。これら、森林を取巻く社会的、経済的、文化的な多様な要請に答えていくことが今後の大きな使命であると考えられる。

2 研究の目的

この研究は北海道における落葉広葉樹の更新機構を明らかにするために行った。特に、種子の散布から稚苗の定着までの樹木の生活史の中でも最も死亡確率の高い更新初期過程に焦点を当て、この時期の樹木の死亡要因や死亡回避戦略を明らかにすることによって、確実な更新方法を確立することに寄与しようとするものである。本研究では特に種子のサイズを基軸に据え、種子のサイズおよび稚苗のフェノロジー（季節的成長様式）が落葉広葉樹の更新の成否にいかに関わっているかを明らかにしようとしたものである。

樹木の更新は種子または萌芽によって行われているが、本論文では種子起源による更新について検討した。種子は親木から散布されると同時に独立した生活を行わなければならない。種子の貯蔵養分は種子が発芽し成長を行うための唯一の資源であり、種子のサイズ（重さ、貯蔵養分量）の大小はその後の成長、生存に大きく関わってくるものと考えられる。また、種子サイズはその生産数、散布数とはトレードオフの関係にあり、散布媒介者や散布距離等とも密接な関連を示すことが分っている。さらに種子サイズは、それぞれの種の生育場所や植生の遷移段階における地位にも影響している。このように種子

のサイズは多様な樹木で構成される森林の更新過程を包括的、統一的に捉えるための最適な基準（単位）であると考えられる。

種子は発芽直後、その貯蔵養分によって地上子葉型の種は子葉を、また地下子葉型の種は本葉を展開する。発芽直後の成長は種子サイズに依存することはよく知られており、また、その初期成長量の大小が稚苗の定着に大きく関わってくることも示唆されている。しかし、同時に、この時点から、稚苗は種子の貯蔵養分のみならず、葉の光合成でその成長を行うことになる。稚苗の成長は種子の貯蔵養分のみへの依存から種子から独立した光合成器官へとその成長の依存対象を移して行く。したがって、発芽後の稚苗の成長は種子サイズのみでなく、その後展開する葉の生存様式およびその光合成能力によって決定されてくるといえよう。

また、落葉広葉樹林においては林内環境は空間的および時間的（季節的）に変化する。したがって、それぞれの林床で稚苗が更新に成功するか否かは、出現場所の環境の季節的变化に稚苗の葉の生存様式が適応的かどうかの一つの大きな要点となる。

しかし、種子サイズと稚苗の葉の生存様式などの稚苗のフェノロジーとの関連を論じた研究は極めて少なく、また、その関係が、異なる種子サイズをもつ樹木の定着可能性にどうかかわってくるかを論じた研究はこれまでになかった。

そこで、本研究は、種子のサイズを独立変数として樹木の更新の初期過程にかかわる諸要因を分析した。まず、種子サイズの異なる落葉広葉樹の高木 31 種の種子を苗畑（開放条件下、被陰条件下）に播き、種子サイズと稚苗のフェノロジー（季節的伸長様式、葉の生存様式）の基本的な関係について探った。さらに、異なる種子サイズをもつ代表的な落葉広葉樹 5 種を選び、山地の異なる環境をもつ場所（落葉広葉樹林内、小ギャップ、大ギャップ）における異なる発芽床（落葉層区、土壌裸出区）に播種し、異なる場所の異なる発芽床から発芽、出現した稚苗のフェノロジーおよび出現後 2 年間の稚苗の生存過程を調べた。異なる自然環境下において、それぞれの稚苗のフェノロジーがその出現場所の環境の季節変化にどう適応しているのか否か、また、その関係は種子サイズとどうかかわっているのかを検討した。そして、その適応的または非適応的な関係がそれぞれの稚苗の生存、成長にどう反映したかを個々の種の生存曲線や成長曲線を異なる発芽場所で比較することによって考察した。また種子の捕食率、稚苗の出現率を異なる播種場所、異なる発芽床の間で、また異なる種子サイズをもつ種間で比較した。稚苗出現以前の段階において、発芽床における微小な環境の差異が更新の成功度にどのような影響を与えるのか、さらにその影響は種子サイズによってどう変わってくるかについて考察した。

本報告は「北海道大学学位審査論文」である。

本研究の執筆に際し北海道大学農学部五十嵐恒夫教授には終始、懇切な御指導と御助言をいただいた。また、論文の校閲を賜った北海道大学農学部辻井達一教授、滝川貞夫教授、矢島崇助教授には数々の御教示を戴いた。心から感謝の意を表す。

北海道立林業試験場菊沢喜八郎博士、東浦康友博士には、研究の方法から方向性まで研究の全般にわたり平素から御指導やはげましを頂いた。心から御礼を申し上げます。北海道立林業試験場浅井達弘博士、水井憲雄博士には試験地設定当初から今日まで研究遂行上の貴重な御教示を戴いた。また朝ゼミ仲間の宮木雅美氏、寺沢和彦氏、柳井清治博士、山口陽子氏、薄井五郎博士、佐藤創氏および原秀穂氏には数々の討論を通して御批判や有益な助言を戴いた。さらに北海道立林業試験場の本場および道東支場の上司、同僚には研究遂行場の便宜と資料整理等の御協力を戴いた。また、清和公子氏には朝早くから調査を手伝って戴いた。これらの方々には心から感謝申し上げます。

第1章 研究小史

1 樹木の定着の初期過程に関する研究

樹木の種子が散布されてから、発芽し成長し再生産を行うまでには数々の障害に会い、その都度、個体数を減らしていく。樹木の生活史の中でとくに個体数の減少が大きい段階は種子の散布から稚苗の発芽、定着にかけての更新の初期過程である (HARPER 1977 ; GRUBB 1977 ; FENNER 1985)。この時期における死亡要因が個々の種の個体数や現存量および群集の組味に大きくかかわっている (HARPER 1997 ; GRUBB 1977 ; RABINOWITZ 1978 ; GRIME 1979 ; CAVERS 1983 ; GROSS 1982, 1984 ; PIPER 1986 ; 山本 1987 ; THOMPSON 1987 ; KIKUZAWA (1988a ; Streng et al. 1989)。逆に、この初期過程における死亡要因を特定し、死亡率を減らす最適な方法をみいだすことによって、目的とする樹木の更新を図ることができる。

種子散布から発芽までの死亡要因としては、まず嚙歯類、鳥類、昆虫などの植食動物による種子の捕食や食害がある。嚙歯類、鳥類は同時に種子の散布者としても働き、種子の分散や発芽にとって要的な働きをすることが知られている (JANEN 1969, 1971 ; HOWE and SMALLWOOD 1982 ; 宮木 1988)。

JENSEN (1985) と WILLSON and WHELEN (1990) は種子の捕食率は種子のサイズと関連することを広葉樹のいくつかの種で明らかにし、種子サイズがこの時期の死亡率を説明する一つの基軸として有効なことを示している。種子の捕食については有用樹である *Querus* 属の研究が多く (GRIFFIN 1971 ; SHAW 1974 ; KANAZAWA and NISHIHARA 1976 ; 田口ほか 1983 ; SORK 1984 ; 長谷川 1984 ; JENSEN 1985 ; KIKUAWA 1988a ; MIYAKI and KIKUZAWA 1988 ; BORHERT 1989)、他の広葉樹については北海道では、ブナ (寺沢 1991)、ハルニレ (清和 1992) などのみられるに過ぎず、種間の比較研究はない。また、種子の死亡要因として菌類による攻撃 (林・遠藤 1975 ; AUGSPURGER 1983, 1984a ; 遠藤ほか 1984, 1985 ; 岸田ほか 1985, 1986 ; 五十嵐・溝口 1984 ; 五十嵐ほか 1987 ; IGARASHI and CHENG 1988 ; 程 1989) が大きな要因として挙げられる。

つぎに、発芽時における死亡要因として高温や低温、乾燥や過湿および光エネルギー不足や光質の不適合などの生理的要因による発芽阻害 (e. g., GRIFFIN 1971 ; MAYER and POLJAKIFF —MAYBER 1975 ; HARPER 1977 ; FENNER 1985 ; 清和 1992) や母樹が分泌する自家中毒物質による発芽阻害 (WEDD et al. 1967) などが報告されている。さらに、稚苗の出現に際しての落葉層による物理的出現阻害 (KINNAIRD 1974 ; SYDES and GRIME 1981a, b ; SMITH 1983 ; GROSS 1984 ; 山本 1985 ; WINN 1985 ; 菅原ほか 1986 ; COLLINS and WOOD 1987 ; HARMRICK and LEE 1987 ; YAJIMA 1988 ; 清和 1989a, 1992 ; FACELLI and PICKETT 1991) がある。出現成功後も菌類の攻撃や、植食動物の捕食などの生物的要因 (AUGSPURGER 1984a ; FOSTER 1986 ; SCHUPP 1988 ; MYSTER and MCCARTHY 1989 ; KITAJIMA and AUGSPURGER 1989 ; 林田・小山 1990 ; 清和 1989a) や乾燥 (柳井・岡村 1979 ; 山本・堤 1980, 1985b ; 陶山・中村 1988 ; 清和 1989a ; 林田・小山 1990 ; 柳井・菊沢 1991)、過湿 (寺沢ほか 1989)、雨滴害 (山本 1980)、雨による流出 (北原ほか 1986)、凍上 (北原ほか 1986 ; 菅原ほか 1986) などの様々な無機的环境要因によって稚苗の死亡が引き起こされる。また、稚苗の最も大きな死亡要因として種内や種間における光をめぐる競争 (KINNARID 1974 ; MAGUGIRE and FORMAN 1983 ; COLLINS and GOOD) があげられ、これは、弱光下における光エネルギーの吸収、同化効率の低さによる炭素収支バランスの悪化による枯死 (BAZZAZ 1979 ; AUGSPURGER 1984b ; BROKAW 1985 ; KKOIKE 1988 ; 小池 1988a, b ; SEIWA and KIKUZAWA 1991) によって引き起こされている。このような生物的・非生物的諸々の環境要因によって樹木は種子の散布から定着に至るまで個体数を減少させていく。

しかし、植物はこれらの死亡要因を回避するいろいろな戦略を発達させた。種子サイズ（重さ）を小さく翼を発達させ、種子重に比べ翼の面積（重さ）の割合を大きくすることによって、より散布距離を延しギャップ発見能力を高めた (AUGSPURGER and HOGAN 1983 ; AUGSPURGER and FRANSON 1987 ; AUGSPURGER 1988)。また、種子を親木から遠くに散布することによって、捕食者、菌類による攻撃から逃避する成功率を高め (AUGSPURGER 1983)、血縁子孫間の競争を回避したり (HOWE and SMALLWOOD 1982 ; FOSTER 1986) しているものと考えられている。また、高い相対成長率 (RGR) を持つことによって他の植生との競争能力を高めたり (THOMPSON 1999)、菌根菌との共生を図り生存率を高めようとしたり (FOSTER 1986)、暗い林冠下で生存するため、弱光下での高い光合成能力や低い光補償点などの生理的耐陰性を獲得したりしている (BAZZAZ 1979 ; BAZZAZ and PICKET 1980 ; KOIKE 1987, 1988 ; 小池 1988a, b)。

上記のような諸々の死亡要因を特定しつつ、更新の初期過程における樹木の生存過程を数か月または数年にわたり追跡するという個体群統計学的手法による生命表の作成が個々の種を対象にして行われるようになってきた。国内での研究は、ヒノキ (山本 1979, 1980, 1984, 1985a, b)、アカマツ (陶山 中村 1988) など、道内でも、トドマツ・エゾマツ (e. g. 高橋 1976 ; 水井 1979 ; 高橋他 1981 ; 福地 1982 ; 高橋他 1984 ; 夏目 1985 ; 田中ほか 1989)・イチイ (野口 1983 ; 榊原 1989) など有用造林樹種といわれる針葉樹が主体であり、広葉樹ではミズナラ (KANAZAWA 1975, KANAZAWA and NISHIKAWA 1976 ; 菊沢 1991)・カシワ (田口ほか 1983 ; 長谷川 1984)・ブナ (工藤 1983 ; NAKASHIZUKA 1988)・ヤマギ属数種 (NIYAMA 1990 ; 柳井・菊沢 1991)・ハルニレ (清和 1992) などで見られるにすぎない。また、かき起こし跡地においても出現稚苗の消長については多くの研究がみられる (e. g., 豊田 1974 ; 石塚ほか 1982, 1985 ; 菊沢 1983) が、個体群統計学的手法による生命表の作成が行われるようになった (KIKUZAWA 1987 ; 林田・小山 1990) のは最近のことである。北米の広葉樹林ではカエデ属やコナラ属などでの研究が 1970 年以降進んでおり (e. g., HETT 1971 ; BORHERT 1989)、熱帯林でもパナマのハロ・コロラド島 (BCI) を中心にこの 10 年間極めて盛んである (e. g., AUGSPURGER 1983, 1984, 1984 ; BROKAW 1985 ; PIPER 1986 ; SORK 1987 ; KITAJIMA and AUGSPURGER 1989)。これら個々の種における生命表の作成は、稚苗の死亡率が稚苗出現後の初期に高く発育が進につれて減少して行くことや、個々の種にそれぞれ特有な死亡要因があること、またそれは種子が落下した環境 (母樹からの散布距離やギャップサイズ) などに大きく依存していることなどを明らかにした。

さらに近年、種間の生存曲線の比較が行われるようになると、死亡確率が高くなる時期やその程度が種間で大きく異なることが明らかになり、また、種子や稚苗段階における死亡要因や生存曲線の傾きが種子の散布能力や樹種の植生遷移における地位、又は個々の種の要求するギャップサイズなどと密接な関係にあることが示唆されてきている (FORCIER 1975 ; AUGSPURGER 1984 ; BROKAW 1985 ; PIPER 1986 ; STRENG et al. 1989 ; SEIWA 1990 ; 柳井・菊沢 1991)。さらに、STRENG et al. (1989) はテキサス東部の落葉広葉樹林において、構成種十数種の死亡要因や生存曲線を比較し、種子サイズと定着の成功との高い相関を示唆している。このような比較生態学的手法を採用することにより、これまでより包括的な論議が可能になってきた。残念ながら日本ではこのような手法は広葉樹の更新を考える上でまだ端緒に就いたばかりである (清和 1989a ; SEIWA 1990 ; NIYAMA 1990 ; 柳井・菊沢 1991)。

2 植物の生育場所と種子サイズに関する研究

種子の重さは植物の器官のなかではストレスに対する可塑性が最も小さく、種子重は種内変異が比較的小さいといわれている (HARPER et al. 1970 ; HARPER 1977 ; FENNER 1985 ; THOMPSON 1987)。一方、種子重は種間では大きな差異がみられる (SALISBURY 1942 ; BAKER 1972 ; FOSTER and JANSON

1982 ; SILVERTOWN 1981 ; GRIME and JEFFERY 1965 ; 久保田 1979 ; NAKAGOSHI 1985 ; 清和 1985 ; PIPER 1986 ; MACCNAUGHAY and BAZZAZ 1987 ; 清和 1988 ; MAZER 1989 ; STRENG et al. 1989 ; SEIWA 1990 ; SEIWA and KIKUZAWA 1991)。

ある植物のもつ種子の大きさはその植物の定着可能性に大きく影響するといわれ、種子サイズがその生存、成長に与える影響についての種間および種内の比較が生態的および生理的側面から多く行われてきた。

一般に種子サイズの大きなものほど、動物による食害を受けやすい (JANZEN 1969 ; JENSEN 1985 ; WILSON and WHELEAN 1990) が、そのダメージの補修能力も高い (FOSTER 1986)。発芽率が高く (WEIS 1982 ; STANTON ; 清和 1990)、深い土中に埋めた場合でも早く発芽しその後の成長に有利な体制を整えることができ (BLACK 1956 ; HARPER and OBEID 1967 ; 斎藤 1981, 1983)、稚苗のサイズも大きい (BLACK 1957 ; GRIME and JEFFERY 1965 ; GROSS 1984 ; MARSHALL 1986 ; NAKAGOSHI and NEHIRA 1986)。また、他の植生やリター層の中での出現能力や競争能力が高く (BLACK 1958 ; GROSS and WERNER 1982 ; WINN 1985 ; GROSS 1984)、被陰ストレスのもとでの生存率も高い (GRIME and JEFFERY 1965 ; RABINOWITZ 1978 ; PIPER 1986 ; NAKAGOSHI 1985b ; MACCONAUGHAY and BAZZAZ 1988 ; STRENG et al. 1989)。また、乾燥ストレスにも強い例 (BAKER 1972 ; WEIS 1982) も知られている。

一方、種子サイズの小さな種は種子を大量に生産し (PRIMACK 1978 ; 水井 1991)、風を媒介として散布するものが多い (清和 1988 ; 清和・菊沢 1989)。これは、種子の小ささによる環境ストレスに対する抵抗性の弱さを、風散布によって飛距離を長くし、同朋間の競争を回避し、また、大量に散布することによって定着適地の発見頻度を増して補おうとする戦略であるとされている (HARPER 1977 ; HOWE and SMALLWOOD 1982 ; AUGSPURGER 1984 ; FENNER 1985)。また、種子サイズの小さな種ほど埋土種子としてシードバンクを形成しやすく、無脊椎動物の捕食を免れやすい (THOMPSON 1985)。

これら多くの比較試験例は、種子サイズの大きな種ほど遷移段階の成熟した遷移後期の生育場所に出現し、種子サイズの小さな種は攪乱後に成立したギャップや河畔などの遷移初期に出現することが多いというシエマ (SALISBTRY 1942 ; BAKER 1972 ; FOSTER and JANSON 1982 ; NAKAGOSHI 1985b ; FOSTER 1986 ; MAZER 1989) を説明している (THOMPSON 1987)。

しかし、これら種子サイズとその生育環境に関する研究は、種子の貯蔵養分に依存する成長初期時点か、または生育期間終了時点のみの断片的な観察結果に基づいており、途中経過についての観察が抜けている。すなわち、稚苗の生育環境が空間的、時間的 (季節的に) 変化することや稚苗の成長様式もまた季節的に変化するのではないかというフェノロジカルな視点が欠けていたといえる。これまでも、異なる種子サイズをもつ数種における成長パターンの比較は幾つかみられるが、それらは調査期間が発芽直後の短い期間に限られていたり (AMPOFO et al 1976 ; MARSHALL and KOZLOWSKI 1974 a,b)

また、比較した種数が少なかったり (NEWHOUSE and MADGWICK 1968 ; NAKAGOSHI and NEHIRA 1986) という極めて小規模な試験しかなく、種子サイズと稚苗のフェノロジーの関係を1生育期間にわたって調べ、多くの種で比較した例はこれまでにない。また、その関係が稚苗の定着過程すなわち、生存曲線の傾きの季節的变化にどう影響するのかを調べた例もない。ただし、STRENG et al. (1989) は種子サイズの異なる落葉広葉樹 10 数種において死亡要因や死亡率の季節的な変化を比較し、種子サイズと定着成功度との高い相関を見出している。しかし、種子サイズの異なる種において、稚苗のフェノロジーがその生存曲線の形にどう影響を与え、またその両者の関係が生育場所の遷移段階や環境条件とどのように関連するのかを研究した例はこれまでにみられていない。

3 樹木の季節的成長様式に関する研究

落葉広葉樹林の林内環境は季節的、および空間的に変化する (LARCHER 1973 ; 佐藤・森田 1979 ; NAKAGOSHI 1985a ; 清和 1989a)。したがって、ある特定の林床における稚苗の更新の成功は、その季節的な環境の変化に稚苗のフェノロジーが適応的か否かに大きく依存しているといえる。稚苗の季節的な成長様式を明らかにし、出現場所の季節的環境の変動にどう適応的かを解明することは落葉広葉樹稚苗の更新様式の一端を解明する上で重要である。

植物の季節的な景観の推移に関しての観察や記載はかなり古くから行われてきた。しかし、新条の季節的伸長パターンや開葉、落葉の様式をそれぞれの種の環境に対する適応形態としてとらえようとする試み (丸山 1978, 1979 ; 菊沢 1981 ; CAHBOT and HICKS 1982 ; BOOJH and RAMAKRISHNAN 1982 ; KIKUZAWA 1982, 1983, 1984, 1987, 1988, 1989, 1991 ; SHUKLA and RAMAKRISHNAN 1984 ; HAMILTON 1990) はごく最近の事である (菊沢 1986)。

温帯の落葉広葉樹林や亜熱帯の湿性林や熱帯降雨林において、植生遷移における地位や生育場所との関連から、新条の季節的伸長様式 (MARKS 1975 ; 丸山 1978 ; BICKNELL 1982 ; BOOJHAND RAMAKRISHNAN 1982a ; SHUKLA and RAMAKRISHNAN 1986) や葉の展開、落葉様式など (BOOJH and RAMAKRISHNAN 1982b ; KIKUZAWA, 1983, 1984, 1988b, 1989, 1991 ; SHUKLA and RAMAKRISHNAN 1984 ; BONGERS et al. 1988 ; BONGERS and POMPA 1990) が論じられてきている。一般に安定した極相林や混交林の高木層を形成する樹木の葉は新条を一斉に伸長させ、同時に一斉開葉する。落葉も一斉に起こり、葉の寿命は長い。早期にかつ短期間に同化システムを作り上げ閉鎖林分内での光の獲得競争に有利な戦略を示しているといえよう。一方、裸地やギャップなど開地に侵入する樹木の新条は長期にわたって伸長し、葉も順次開葉する。落葉も順次的で、葉の寿命は短く回転率も高い。成長期間の長さを利用してできるだけ同化システムを拡張し開地をより広く占拠しようとするパイオニア型の生存戦略を示す。また、被陰や乾燥、貧栄養などの生理的ストレスの高い場所では葉の寿命が長くなり、葉の回転率が減ることなどが知られている (BENTLEY 1979 ; CHABOT and HICKS 1982 ; NIELSEN 1986, KIKUZAWA 1983, 1984 ; 菊沢 1986 ; NEGRON-ORITZ and BRECKRON 1989 ; 寺沢ほか 1990 ; 小池 1991)。これらの研究は、新条の伸長様式や葉の展葉・落葉や寿命などの葉の生存様式をそれぞれの生育環境に適応した植物の生存戦略の一環として捉えている (菊沢 1986 ; KIKUZAWA 1990)。

しかし、稚苗の伸長様式や葉の生存様式をその生存戦略として考える場合、単に同一の種における成木の相似的様式としてのみ捉える事はできない。なぜならば、稚苗と成木では高さが異なり野外ではそれぞれの享受する光環境が異なる。また、稚苗から成木へかけての個体の成長にともない、その生育環境および樹木の環境要求度も変化していく (丸山 1979 ; KOIKE 1984 ; PARRISH and BAZZAZ 1985 ; 小池 1988a ; KIKUZAWA (1988b, 1989)。さらに、稚苗の初期成長は親からの投資量 (種子のサイズ) の多少によって大きく制限されるということも考慮に入れる必要がある。このように個々の種の生存戦略を考えるには、成木の生存戦略のみならず、種子サイズや散布様式を含めた稚苗レベルでの生存戦略をも加えた生活史戦略の一環としてとらえる必要がある (菊沢 1986)。ここに稚苗の季節的成長様式の研究の新しい意義があるといえる (KIKUZAWA 1988b ; SEIWA and KIKUZAWA 1991)。

稚苗の成長はその初期時点においては親から配分された種子の貯蔵養分量に依存する (BLACK 1957, 1958 ; AMPOFO et al. 1976 ; MARSHALL and KOZLOWSKI 1974a, b)。しかし、子葉または本葉が展開してから以降はその光合成がその後の成長に大きく寄与する (MARSHALL and KOZLOWSKI 1974a, b ; AMPOFO et al. 1976)。したがって、稚苗の成長様式を明らかにするには種子の貯蔵養分の多少のみならず、子葉、本葉の展開様式や光合成能力などを明らかにする必要がある。稚苗の子葉の展開とそれ

にひき続く本葉の展開については本葉第1葉段階までは詳しく調べられている (MARSHALL and KOZLOWSKI KOZLOWSKI 1974a, b ; AMPOFO et al, 1976 ; BAZZAZZ 1979) が、その後の展葉および落葉の様式、葉の寿命や回転率などの葉の生存様式についてはほとんど研究例がみられない。NEWHOUSE and MADGWICK (1968) が北アメリカの広葉樹4種を短期間比較し、全展葉面積と稚苗の伸長との関係を論じているに過ぎない。

異なる種子サイズをもつ樹木において、稚苗の伸長様式や葉の生存様式などの稚苗のフェノロジーを1年間を通じて調べ種間で比較した例はこれまで極めて少なく (清和 1985, 1989b), それら稚苗のフェノロジーとその生育場所の環境の季節変化とがどのように関連しているのかを論議した研究はこれまではなかった (清和 1989a, 1991 ; 清和・菊沢 1989 ; SEIWA 1990 ; SEIWA and KIKUZAWA 1991)。

第2章 落葉広葉樹31種の種子サイズと当年生稚苗のフェノロジーとの関係

1 研究方法

(1) 材料とその採取場所

材料は北海道に自生する落葉広葉樹の高木31種である (表-1)。果実の採取は北海道美唄市 (43°15' N, 141°50' E) にある北海道林業試験場実験林内の標高100~200mの山火跡地の落葉広葉樹二次林および標高50mの河畔林で1984から1986年の10月にかけて行った。サワグルミ・ウワミズザクラ・ケヤマハンノキ・コバノヤマハンノキの果実の採取は、北海道林業試験場の樹木園で行った。果実の採取後すぐに種子を選別した。多肉果およびそう果、まめ果など1果実に複数の種子を含むものは果実から果肉などを除去し種子を取り出した。翼果、堅果など1果実1種子のものは果実から果柄、殻斗を取り外した。以下、これらを総称して種子とする。種子を精選後24時間室内で風乾した。種子重は0.01mg精度の秤を使い、各種100~1000粒ずつ5回、種子標本の少ないものは1回測定した。

(2) 試験の場所と設計

種子は採種後1週間以内に北海道立林業試験場苗畑に播きつけた。苗畑は海拔50mに位置し、調査年における年平均気温、年降水量はそれぞれ、1985年 ; 6.7°C, 1135mm, 1986年 ; 6.1°C, 1058mm, 1987年 ; 6.9°C, 1098mmであった。播種床の造成は次のとおりである。苗畑に㎡あたり堆肥12kg, 魚粕40g, 鶏糞150gの割合に配合した有機質肥料および、m²当たり硫酸アンモニウム, 過磷酸石灰, 硫酸カリウム, それぞれ309g, 50g, 20gの割合で配合した化学肥料を施した。その後、十分に耕起し整地した後、短柵型の上げ床 (幅1m, 高さ15cm, 長さ20m) を作った。種子サイズによって発芽率が異なるので、播種密度も種子サイズによって変えた (種子重>100mg : n=60~200/m² ; 1~100mg : n=200~2000/m² ; <1mg : n=2000~8000/m²)。播種後、1~2mmの厚さで覆土をした。また、幅1m, 地上50cmの高さのアーチ型の寒冷紗をかけ被陰区を設定した。被陰区の相対照度は9%である。これは、北海道のミズナラ・シラカンバ林における上層木の展葉終了後の林床の相対照度に近い値 (佐藤・森田, 1979) であるが、他の落葉広葉樹二次林 (2~3%) やハルニレ林 (5~6%) の林床よりはやや高めである (清和 1989b, 1991, 1992)。また、被陰区の温度は開放区に比べわずかに低くなったが、自然条件下でも同様のことが起こっているものと考えられる。

(3) 調査方法

発芽したのものから順に発芽期間が5日以内の30~40個体を個体識別し観察個体とした。発芽後の個体間競争の有無は当年生稚苗の樹高成長量に影響する (FORD 1981 ; HOWE and RICHTER 1982 ; CANNEL et al.1984 ; STANTON, 1984) ので、観察個体との個体間競争がおこる以前に適当な間引きを行い、そ

それぞれの観察対象個体が被圧されないようにした。水不足が起きないように発芽後、雨の日を含めて、週3回灌水を行った。観察期間中に枯死した個体は観察対象から除いた。発芽を開始した時からすべての葉が落葉するまでの期間を観察期間とし、2~15日の間隔で、主軸の地表面からの高さおよび展葉数、着葉数、落葉数を測定した。観察は1986年と1987年に行った。

4) 用語の定義

1) 伸長様式

①初期伸長量：地上子葉性の種では本葉第1葉が出現する直前の下胚軸長、地下子葉性の種では本葉第1葉が完全に展開した時点での地上から茎頂までの高さ。②苗高伸長期間：稚苗が地上へ出現した日から上胚軸の伸長が止るまでの日数。③苗高伸長速度が最大となる発芽後の日数：上胚軸の伸長速度が最大となる発芽後の日数。④当年到達苗高：発芽当年の成長終了時点における地上から茎頂までの高さ。

2) 葉の生存様式

①子葉が展開してから本葉が展開するまでの期間：地上子葉性の種では子葉が展開した日から本葉第1葉が出現した日までの日数、地下子葉性の種では稚苗の出現から本葉第1葉出現までの日数。②展葉期間：稚苗が地上へ出現した日から本葉の展開が止るまでの日数。③落葉期間：子葉または本葉第1葉が脱落した日から全部の葉が脱落するまでの日数。④着葉期間：子葉又は本葉の第1葉が展開した日から、本葉がすべて落葉するまでの日数。⑤本葉のみの着葉期間：本葉の第1葉が展開した日から、本葉がすべて脱落するまでの日数。⑥子葉の寿命：子葉1枚の平均寿命。⑦本葉の寿命：本葉の展葉曲線と脱落曲線と横軸を囲む面積を展葉曲線の高さで割った値 (KIKUZAWA 1983)。⑧本葉の回転率：最初の本葉を展開した日からすべての葉が脱落した日までの日数を本葉の平均寿命で割った値。1生育期間の葉の入れ替わりを示す。⑨展葉数：発芽当年に主軸に展開した葉の数。

(5) 解析方法

稚苗のフェノロジーに関する諸量と種子サイズ（種子重を常用対数変換した値）との相関関係は相関係数（ r ）で検定した。

2 結 果

(1) 落葉広葉樹 31 種の種子重

この研究に用いた落葉広葉樹 31 種の種子重を表-1 に示した。最大のクリの 10900mg から最小のエゾノバッコヤナギの 0.162 mg までほぼ 105 倍の大きな開きがあった。特に地下子葉性のクリ・トチノキ・オニグルミ・ミズナラ 4 種の種子は重く風乾で 2000mg 以上であった。地上子葉性の種の種子重はいずれも 500mg 以下であり、100mg 以上あるのはハクウンボク・ホオノキ・キタコブシ・イタヤカエデ・ヤチダモ・サワグルミ・エゾヤマザクラの 7 種であった。10mg 以上 100mg 以下のものはハウチワカエデ・オオバボダイジュ・シナノキ・ヤマモミジ・ウワミズザクラ・ミズキ・イヌエンジュ・アズキナシの 8 種であった。10mg 以下 1mg 以上のものはアサダ・キハダ・ナナカマド・ハリギリ・ケヤマハンノキで、1mg 以下はカツラ・ヤエガワカンバ・コバノヤマハンノキ・ウダイカンバ・ドロノキ・シラカンバ・エゾノバッコヤナギの 7 種である。

(2) 落葉広葉樹 31 種の種子サイズと当年生稚苗の伸長様式

1) 苗高の季節的伸長様式

落葉広葉樹 31 種の出現開始から主軸の伸長を止めるまでの苗高の伸長様式を図-1 に示した。種子サイズ（種子重）の大きな地下子葉性の種（トチノキ・ミズナラ・クリ・オニグルミ）は発芽直後に急伸長し、短期間に当年の到達苗高の大半を獲得した（図-1）。トチノキは発芽直後

表-1 苗圃試験に用いた落葉広葉樹31種の種子量(風乾量)と開放下(O)・被陰下(S)におけるそれぞれの標本数、播種年月、発芽年月および稚苗のフェノロジー

Table 1. Tree species observed and fresh seed mass, sample size, month sown, time of emergence, and seedling phenology under open (O) and shaded (S) conditions

| 種名 Species | 略号 Abbr. | 種子量 Seed mass (mg) | 標本数 Sample size ^a | | 播種年月 Date sown | 発芽年月 Time of emergence | 初期伸長量 Initial seedling height (cm) | | | | DVG or DLE (days) ^c | | 落葉期間 Duration of leaf fall (days) | | 本葉の寿命 Leaf longevity (days) | | 本葉の回転率 Leaf-turnover rate (per year) | |
|--|-------------|--------------------------|---------------------------------|---------|-------------------|---------------------------|---------------------------------------|------|----|----|--------------------------------|-----|--------------------------------------|-----|--------------------------------|-----|---|------|
| | | | O | S | | | O | S | O | S | O | S | O | S | O | S | | |
| <i>Castanea crenata</i> | Cc | 10 900 | 24 | 17 (19) | Oct. 1985 | May 1987 | 12.3 | 18.9 | 10 | 14 | 77 | 79 | 39 | 40 | 118 | 118 | 1.23 | 1.11 |
| <i>Aesculus turbinata</i> | At | 9 820 | 18 (19) | 20 | Oct. 1985 | May 1986 | 18.1 | 23.4 | 13 | 18 | 27 | 28 | 15 | 14 | 146 | 159 | 1.05 | 1.04 |
| <i>Juglans ailanthifolia</i> | Ja | 6 960 | 20 | 12 (18) | Oct. 1985 | May 1986 | 11.2 | 16.9 | 8 | 11 | 85 | 89 | 67 | 49 | 97 | 100 | 1.51 | 1.43 |
| <i>Quercus mongolica</i> var. <i>grosseserrata</i> | Qm | 2 980 | 20 | 20 | Oct. 1985 | May 1986 | 5.1 | 8.4 | 13 | 18 | 75 | 70 | 8 | 4 | 122 | 127 | 1.24 | 1.16 |
| <i>Sigraea obtusata</i> | So | 414 | 35 (36) | 19 (24) | Oct. 1985 | May 1987 | 2.4 | 5.5 | 2 | 17 | 104 | 104 | 79 | 31 | 93 | 115 | 1.65 | 1.33 |
| <i>Magnolia obtusata</i> | Mo | 245 | 8 | 12 | Oct. 1985 | June 1986 | 3.1 | 3.6 | 11 | 11 | 71 | 71 | 32 | 28 | 81 | 81 | 1.41 | 1.26 |
| <i>Magnolia kobus</i> var. <i>borealis</i> | Mk | 169 | 28 (30) | 20 | Oct. 1985 | July 1986 | 3.1 | 4.6 | 14 | 14 | 96 | 90 | 45 | 16 | 93 | 93 | 1.49 | 1.27 |
| <i>Acer mono</i> | Am | 166 | 30 | 20 | Oct. 1985 | April 1986 | 4.3 | 4.6 | 16 | 19 | 131 | 125 | 156 | 139 | 78 | 84 | 2.29 | 2.01 |
| <i>Fraxinus mandshurica</i> var. <i>japonica</i> | Fm | 132 | 20 | 20 | Oct. 1985 | May 1986 | 3.2 | 5.4 | 10 | 10 | 91 | 83 | 58 | 16 | 100 | 109 | 1.42 | 1.33 |
| <i>Pterocarya rhoifolia</i> | Pr | 109 | 13 (20) | 20 | Oct. 1985 | May 1986 | 2.0 | 2.6 | 17 | 16 | 101 | 106 | 87 | 63 | 81 | 95 | 1.66 | 1.49 |
| <i>Prunus sargentii</i> | Pa | 104 | 20 | 20 (0) | Oct. 1985 | May 1987 | 3.2 | - | 3 | 4 | 104 | 95 | 150 | 150 | 95 | 105 | 1.85 | 1.64 |
| <i>Acer japonicum</i> | Aj | 96.4 | 20 | 20 | Oct. 1985 | Apr. 1986 | 2.9 | 3.2 | 25 | 18 | 142 | 131 | 160 | 132 | 93 | 121 | 1.88 | 1.46 |
| <i>Tilia maximowicziana</i> | Tm | 84.4 | 36 (42) | 37 (42) | Oct. 1985 | May 1987 | 2.5 | 4.4 | 32 | 24 | 121 | 82 | 104 | 100 | 77 | 96 | 1.87 | 1.54 |
| <i>Tilia japonica</i> | Tj | 47.3 | 20 | 20 | Oct. 1985 | May 1986 | 2.2 | 3.8 | 27 | 19 | 131 | 128 | 87 | 59 | 88 | 96 | 1.72 | 1.58 |
| <i>Acer palmatum</i> var. <i>matsumaeae</i> | Ap | 66.7 | 19 (20) | 20 | Oct. 1985 | Apr. 1986 | 2.7 | 2.9 | 14 | 14 | 140 | 142 | 155 | 158 | 90 | 92 | 1.96 | 1.94 |
| <i>Prunus gryonae</i> | Pg | 59.9 | 19 (20) | 19 | Oct. 1985 | May 1987 | 1.8 | 2.1 | 3 | 4 | 101 | 97 | 139 | 139 | 98 | 118 | 1.78 | 1.47 |
| <i>Cornus controversa</i> | Co | 50.3 | 28 (30) | 23 (30) | Oct. 1985 | May 1987 | 2.9 | 4.0 | 32 | 26 | 134 | 134 | 73 | 45 | 92 | 100 | 1.61 | 1.47 |
| <i>Muaetia amurensis</i> var. <i>buergeri</i> | Ma | 38.3 | 27 | 20 | Oct. 1985 | May 1986 | 0.94 | 0.91 | 7 | 16 | 133 | 113 | 125 | 126 | 88 | 102 | 1.92 | 1.50 |
| <i>Sorbus alnifolia</i> | Se | 16.4 | 2 (3) | 3 (4) | Oct. 1985 | Apr. 1987 | 1.0 | 1.9 | 2 | 4 | 113 | 107 | 150 | 150 | 99 | 126 | 1.81 | 1.45 |
| <i>Ostrya japonica</i> | Oj | 9.95 | 5 (6) | 8 (12) | Oct. 1985 | May 1986 | 2.4 | 2.9 | 14 | 29 | 139 | 131 | 86 | 78 | 73 | 92 | 2.20 | 1.64 |
| <i>Phlledendron amurense</i> | Pa | 9.30 | 30 | 20 | Oct. 1985 | May 1986 | 1.3 | 2.1 | 22 | 25 | 122 | 123 | 81 | 48 | 88 | 102 | 1.67 | 1.47 |
| <i>Sorbus commixta</i> | Sc | 3.40 | 20 | 20 | Oct. 1985 | Apr. 1986 | 1.8 | 1.7 | 22 | 24 | 141 | 128 | 117 | 91 | 106 | 112 | 1.77 | 1.51 |
| <i>Kalopanax pictum</i> | Kp | 3.33 | 24 (34) | 17 (30) | Oct. 1985 | May 1987 | 0.85 | 1.01 | 35 | 20 | 138 | 108 | 99 | 28 | 87 | 114 | 1.86 | 1.39 |
| <i>Alnus hirsuta</i> | Ah | 1.02 | 34 (36) | 41 (40) | Oct. 1986 | May 1987 | 0.84 | 1.09 | 34 | 29 | 151 | 141 | 103 | 73 | 67 | 88 | 2.29 | 1.79 |
| <i>Cercidiphyllum japonicum</i> | Cj | 0.667 | 11 (19) | 10 (12) | Oct. 1985 | May 1986 | 1.21 | 0.90 | 23 | 27 | 150 | 143 | 130 | 126 | 82 | 85 | 1.97 | 1.82 |
| <i>Betula densata</i> | Bd | 0.620 | 3 (6) | 2 (4) | Oct. 1986 | May 1987 | 0.70 | 0.83 | 26 | 25 | 148 | 137 | 105 | 54 | 77 | 94 | 1.95 | 1.58 |
| <i>Alnus inokumae</i> | Al | 0.520 | 28 (30) | 33 (40) | Oct. 1986 | May 1987 | 0.79 | 1.16 | 25 | 24 | 154 | 140 | 104 | 79 | 68 | 81 | 2.29 | 1.93 |
| <i>Betula manshurica</i> | Bm | 0.480 | 14 (13) | 19 (22) | Oct. 1986 | May 1987 | 0.52 | 0.53 | 38 | 37 | 144 | 140 | 105 | 74 | 62 | 82 | 2.33 | 1.77 |
| <i>Populus maximowiczii</i> | Pm | 0.291 | 29 (30) | 17 (30) | July 1987 | July 1987 | 0.90 | 1.28 | 17 | 27 | 92 | 74 | 83 | 54 | 54 | 47 | 2.22 | 1.90 |
| <i>Betula platyphylla</i> var. <i>japonica</i> | Bj | 0.257 | 18 (20) | 17 (24) | Oct. 1985 | May 1986 | 0.57 | 0.63 | 40 | 36 | 146 | 135 | 102 | 81 | 74 | 84 | 2.04 | 1.77 |
| <i>Salix hantzschii</i> var. <i>angustifolia</i> | Sh | 0.162 | 22 (20) | 5 (30) | June 1987 | June 1987 | 0.52 | 0.57 | 9 | 19 | 107 | 90 | 86 | 74 | 67 | 76 | 2.12 | 1.51 |

^a()内の数字は本葉第一葉が展開するまでの標本数

^aNumbers in parentheses are initial sample sizes observed until first foliage leaf emerged.

^bC-L, 子葉が出現してから本葉の第一葉が出現するまでの日数

^bC-L, days from emergence of cotyledon to the date of emergence of the first leaf.

^cDVG, シュートの伸長期間; DLE, 葉の展開期間

^cDVG, duration of vertical growth; DLE, duration of leaf emergence.

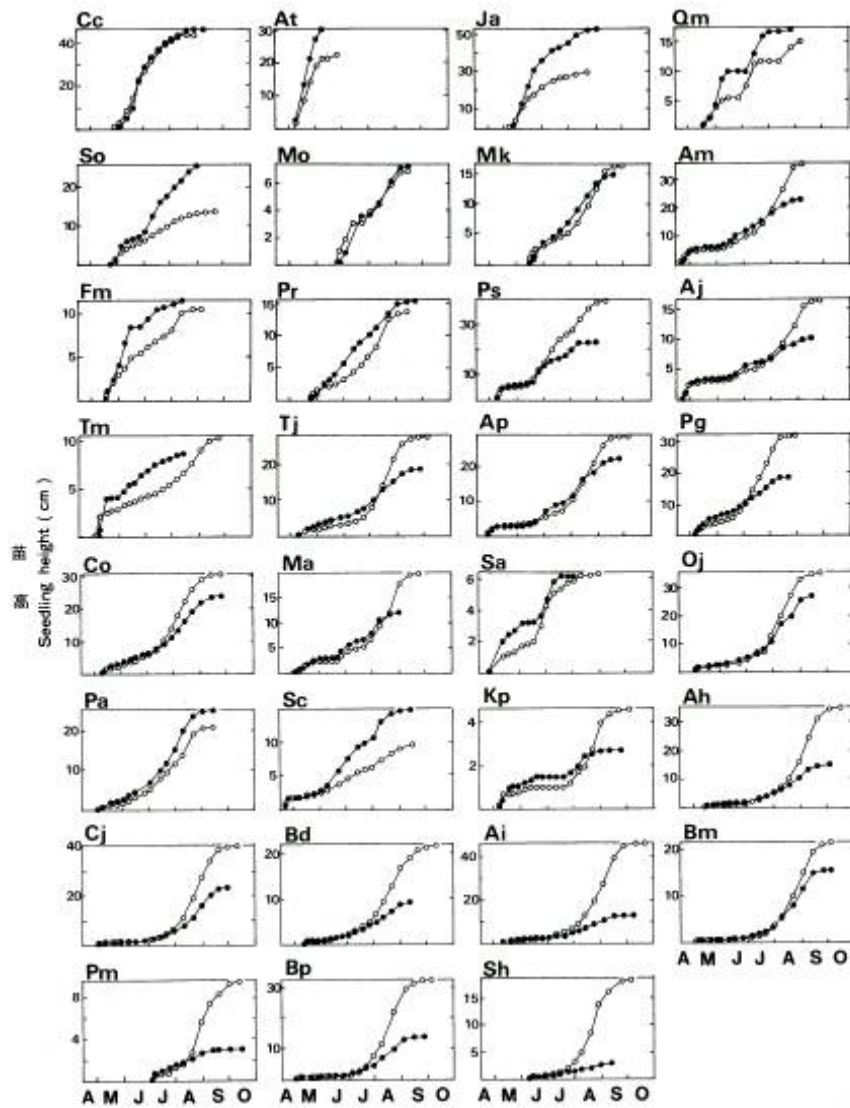


図-1 落葉広葉樹 31 種の当年生稚苗の開放下 (○) および被陰下 (●) での季節的伸長パターン
樹種は左上から右下に向けて、種子の重い順に並べ替えてある。樹名の略号は表-1 に示した。

Fig.1. Seasonal growth patterns for seedling height under open conditions (○) and shaded conditions (●) for 31 tree species. Species are arranged from upper left to lower right according to their seed mass. Abbreviation of species are given in Table 1.

伸長し次いで上胚軸が急伸長した。トチノキの伸長期間は 31 種中最も短く、開放、被陰下とも出現後ほぼ4週で当年の伸長を終了した。ミズナラは散布当年のうちに発根し、翌春上胚軸が地上に出現すると共に急伸長した。ミズナラは最初の4週で当年当達高の1/3（開放下）ないし1/2（被陰下）に達した（図-1）。ミズナラは、その後成長休止と伸長を繰り返しほぼ10週で伸長を終了した。クリ・オニグルミは発芽直後に急伸長しその後短期間ではあるが連続的に伸長した。地上子葉性のもので比較的種子サイズの大きなハクウンボク・モクレン属2種・ヤチダモ・サワグルミは子葉展開直後わずかの期間だが伸長を休止した（図-1）。これらの種は、その後も連続的に葉を展開し速い伸長速度を維持したまま、比較的短い期間で伸長を終了した。

一方、種子の軽いキハダ・ナナカマド・ハリギリ・アサダ・ハンノキ属2種・カツラ・カバノキ属3種は、下胚軸長が短く発芽直後の伸長量は非常に少なかった（図-1）。これら種子サイズの小さな種は子葉展開後も2~3か月の間は、伸長速度は遅く、その間の伸長量は当年到達高に比べ極めて少なかった。しかし、出現後3か月ほど過ぎたほぼ8月中旬ころから苗高は急伸長し始め、成長曲線は急激に立ち上がった。9月に入るとこれら種子サイズの小さな種はすべて伸長速度が減少して行き10月初~10月中旬まで伸長成長を続け、長い伸長期間を示した。

エゾノバッコヤナギとドロノキの種子の散布は初夏の6月および7月上旬であり、その月に発芽した。これら散布当年発芽型の種子サイズの小さな種は、発芽時期は遅いものの、シラカンバ属・ハンノキ属などの種子サイズの小さな種とほぼ同様の伸長様式を示した（図-1）。

中間的な種子重をもつ、サクラ属2種・シナノキ属2種・ミズキ・イヌエンジュ・アズキナシなどは、種子サイズの大きな種と種子の軽いクラスに属する種との中間的な伸長様式を示すものが多く、そのバラツキも大きかった（図-1）。全般的に種子サイズの大きな種では発芽直後から苗高の伸長曲線が直線的に上昇するのに比べ、種子の軽いものになるにつれて初期伸長量が小さくなり、S字型の曲線を示すようになった。

2) 初期伸長量

種子重と初期伸長量の間には有意性の高い両対数直線関係が開放下、被陰下ともにみられた（図-2a）。種子サイズの大きな種ほど発芽直後の伸長量が大きい傾向が示された。また、初期伸長量の被陰下と開放下の差と種子重との間には負の相関がみられ（図-2b）、発芽直後の初期伸長量は、種子サイズの大きな種ほど被陰されることによって大きくなる傾向がみられた。

3) 当年到達苗高

開放下では成長初期でみられた種子重と初期伸長量の高い相関関係が成長期間の終りには消失した（図-3a）。これは発芽当年に到達しうる苗高は種子の大小に規定されずほぼ同等であることを示しているしかし、被陰条件下では小さな種ほど苗高が小さく、当年到達苗高と種子重の間には有意な正の相関関係がみられた（図-3a）その結果、当年到達苗高の被陰

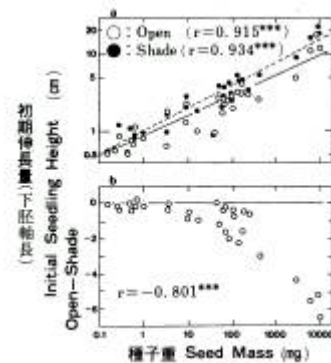


図-2 落葉広葉樹 30 種（エゾヤマザクラを除く）の種子重と（a）初期伸長量（下胚軸長）および（b）初期伸長量の開放下と被陰下の差との関係

初期伸長量は地上子葉型の種では下胚軸の長さとし、地下子葉型の種では本葉の第一葉が展開した時の地面から本葉までの高さとした。開放下（○）、被陰下（●）。

Fig.2 Relationships between wet seed mass and (a) initial seedling height and (b) difference between hypocotyl length in open and that in shade treatment for the 30 tree species except *Prunus sargentii*. In epigeous species, initial seedling height was measured from the ground level. In hypogeous species, the height of first leaf from the ground level was measured when the leaf was fully opened. ○—○, open treatment.

●...● shade treatment. ***P<. 001

子サイズの小さな種ほど苗高が小さく、当年到達苗高と種子重の間には有意な正の相関関係がみられた (図-3a)。その結果、当年到達苗高の被陰下と開放下の差と種子重との間には有意な負の相関がみられ (図-3b)、種子サイズの小さなものほど被陰によって苗高成長が大きく抑えられる傾向がみられた。

4) 苗高の伸長期間

種子サイズの大きな地下子葉性の4種は発芽直後に急伸長し、短期間 (開放下で27~85日、被陰下で28~89日) に伸長を終了した (表-1)。地上子葉性の種で種子サイズの大きなハクウンボク・モクレン属2種・ヤチダモ・サワグルミも伸長期間は比較的短かった (開放下で71~104日、被陰下で71~106日)。一方、種子サイズの小さなアサダ・ナナカマド・ハンノキ属2種・カツラ・シラカンバ属3種やキハダ・ハリギリは、伸長成長期間が長かった (開放下で122~154日、被陰下で108~143日)。

発芽当年に種子を散布するエゾノバッコヤナギとドロノキは10月初~10月中旬まで伸長成長を続けるものの、発芽日がそれぞれ6月、7月と遅いので、種子が小さい割には伸長期間は短くなった (開放下で107, 92日、被陰下では90, 74日)。中間的な種子をもつ、サクラ属2種・シナノキ属2種・ミズキ・イヌエンジュ・アズキナシの苗高伸長期間は、種子サイズの大きな種と種子サイズの小さな種との中間的な伸長期間を示した (開放下で101~134日、被陰下で97~134日)。

一般に種子サイズの大きな種ほど苗高伸長期間が短く、種子サイズの小さな種ほど長いという傾向がみられ、苗高伸長期間と種子重との間には、夏に種子散布するドロノキとエゾノバッコヤナギを除けば、有意な負の相関が開放下、被陰下ともみられた (図-4a)。

また、苗高伸長期間の被陰下と開放下の差と種子重との間には負の相関がみられ (図-4b)、被陰下では、種子サイズの小さな種ほど開放下より苗高伸長期間が短くなる傾向がみられた。

5) 苗高伸長速度が最大となる発芽後の日数

発芽後の苗高伸長速度は、地上子葉性の種では下胚軸の伸長時が最も速いが、ここでは地下子葉性の種も含まれるので、子葉展開以降に成長速度は、地上子葉性の種では下胚軸の伸長時が最も早い、ここでは地下子葉性の種も含まれるので、子葉展開以降に成長速度

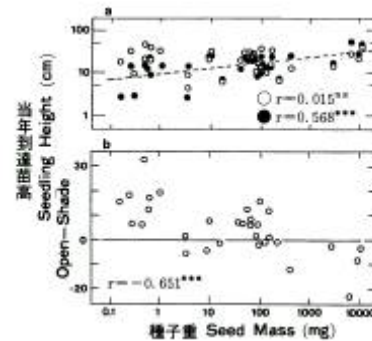


図-3 落葉広葉樹 31 種の種子重と (a) 当年到達苗高、および、(b) 当年到達苗高の開放下と被陰下の差との関係

Fig.3. Relationships between wet seed mass and (a) seedling height and (b) difference between seedling heights in open and in shade treatment

for the 31 tree species.

Symbols are the same as in Fig.1. ns ;

non significant, ***P<.001

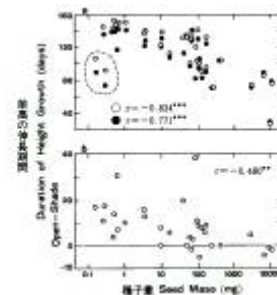


図-4 落葉広葉樹 31 種における種子重と (a) 苗高の伸長期間、および (b) 苗高の伸長期間の開放下と被陰下の差との関係

点線で囲んだ2種 (種子を夏に散布するドロノキとバッコウヤナギ) は相関係数の計算から除いた。開放下 (○)、

被陰下 (●)

Fig.4. Relationships between wet seed mass and (a) height growth duration and (b) difference between durations of height growth in open and in shade treatment for the 31 tree species. The duration of height growth was measured as days from emergence to stop height growth. Symbols enclosed by dashed line representing species which disperse their seeds in summer (*Populus maximowiczii* and *Salix hultenii* ver. *angustifolia*) were excluded for the calculation of coefficients of correlations of correlations. Symbols are the same as in

Fig.1. **P<.01<***P.001.

が最大となる時期を比較した。開放下，被陰下ともに，成長速度が最大となる発芽後の日数と種子重の間には，有意な負の相関関係がみられ，種子サイズの大きな種ほど早い時期に成長速度が最大となる傾向がみられた。

被陰による成長速度が最大となる時期の変化は，種子の大きな地下子葉性の4種ではほとんどなく，また他の種でも明らかな傾向は認められなかった（図-5b）。

(3) 落葉広葉樹 31 種の種子サイズと稚苗の葉

の生存様式

1) 葉の季節的展開様式

落葉広葉樹 31 種の主軸に展開した子葉，本葉の枚数の季節的变化を図-6に示した。種子サイズの大きな地下子葉性の4種（トチノキ・ミズナラ・クリ・オニグルミ）は発芽直後に大きな葉を一斉に展開し，当年に展開する葉の大半を短期間に開いた。トチノキは発芽直後一斉開葉し，展葉期間は調査した 31 種の中で最も短く，開放，被陰下とも出現後ほぼ4週で当年の展葉を終了した。ミズナラは出現直後一斉展葉し，その後成長休止と再度の展葉を繰り返しほぼ 10 週で展葉を終了した。クリ・オニグルミは発芽後に一斉展葉しその後短期間であるが連続的に展開した。地上子葉性のもので比較的種子サイズの大きなハクウンボク・モクレン属2種・ヤチダモ・サワグルミは子葉展開直後わずかの期間展葉を休止した（図-6）が，その後も連続的に葉を展開し大きな成長速度を維持したまま，発芽後比較的短い期間で葉の展開を終了した。

一方，種子の軽いキハダ・ナナカマド・ハリギリ・アサダ・ハンノキ属2種・カツラ・シラカンバ属3種は，地表面出現後すぐに小さな子葉を展開した。しかし，子葉展開後も 20~40 日の間は，子葉のまま本葉は展開しなかった（図-6）。しかし，子葉展開後 20~40 日ほど過ぎたころから本葉を展開し始めると，その後の展葉速度は急に高くなり，展葉曲線は急激に立ち上がった。その後，展葉速度を減少しつつ 10 月初~10 月中旬まで展葉を続け，長い展葉期間を示した。

散布当年発芽型のエゾノバッコヤナギとドロノキの葉の展開曲線は，発芽時期は遅いものの，シラカンバ属・ハンノキ属などの種子サイズの小さな種とほぼ同様の形を示した（図-6）。

中間的な種子重をもつ，サクラ属2種・シナノキ属2種・ミズキ・イヌエンジュ・アズキナシなどは，種子サイズの大きな種と種子の軽いクラスに属する種との中間的な葉の展開様式を示すものが多い（図-6）。しかし，そのバラツキも大きかった。全般的に種子サイズの大きな種では発芽直後から葉の展開曲線が直線的に上昇するのに比べ，種子の軽いものになるにつれて初期における展葉速度，展葉量が小さくなり，S字型の曲線を示すようになった（図-6）。

2) 葉の展開様式と苗高の伸長様式との関係

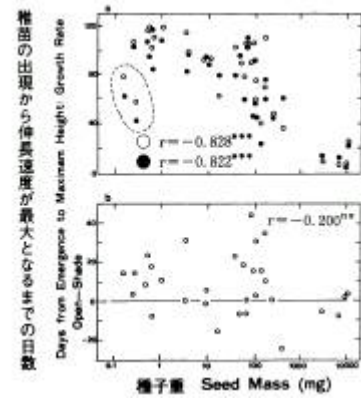


図-5 落葉広葉樹 31 種の種子重と (a) 稚苗の出現から伸長速度が最大となるまでの日数との関係 (b) (a) の日数の開放下と被陰下の差との関係
点線で囲んだ2種（種子を夏に散布するドロノキとバッコヤナギ）は相関係数の計算から除いた。開放下（○），被陰下（●）

Fig.5. Relationships between wet seed mass and (a) days from emergence to the maximum height growth rate and (b) difference between days from emergence to the maximum height growth rate in open and in shade treatment. Symbols enclosed by dashed line representing species which disperse their seeds in summer (*Populus maximiczii* and *Salix hultenii* var. *angustifolia*) were excluded for the calculation

地下子葉性の種や地上子葉性の種でも種子サイズの大きな種では、展葉様式と苗高の伸長様式は両者とも一斉型でありほぼ同じパターンを示した (図-1, 6)。しかし、種子サイズの小さな種では、苗高の伸長曲線と葉の展開曲線との間には時間的なズレが認められ、そのズレは成長初期に大きくみられた (図-1, 6)。両者を比較しやすいようにシラカンバの場合を図-7 に示した。種子サイズの小さな種は子葉展開後 20~40 日ほどで本葉を展開し始めるが、それ以降の展葉速度は急激に速くなり、連続的に葉を展開し続ける (図-6, 7)。一方、苗高の伸長速度は子葉展開後も 2~3 か月は極

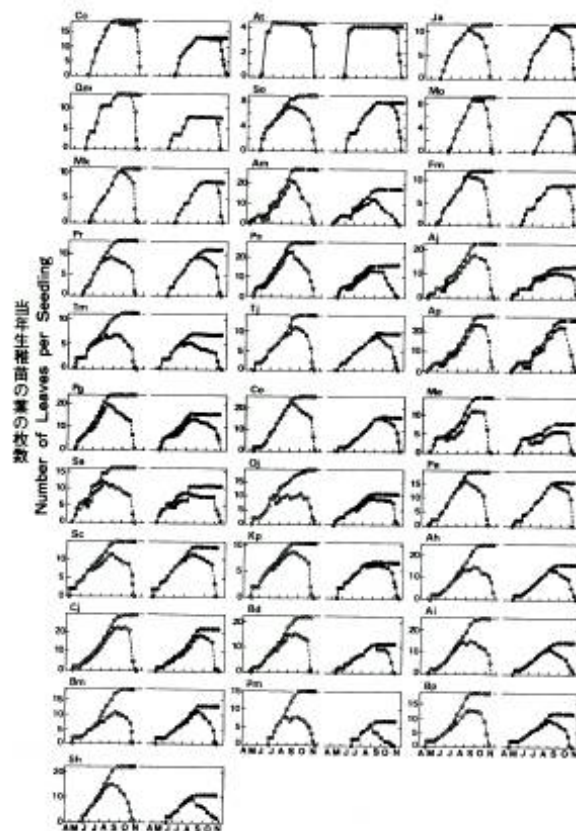


図-6 落葉広葉樹 31 種の開放下 (○) および、被陰下 (●) での当年生稚苗の葉の生存様式
 実線は、その時まで展開した子葉および本数の枚数を示す葉の展開曲線。点線は主軸に現在何枚葉が着いているかを示す葉の生存曲線。木種は左上から右下の向けて、種子の重い順に並べ替えてある。機名の略号は表-1 に示した。

Fig.6. Seasonal changes in numbers of leaves per main stem for 31 tree species. Upper curves indicate leaf emergence, showing number of cotyledons and foliage leaves emerging on main stem of seedlings under open conditions (○-○) or shaded conditions (●-●), Lower curves indicate leaf survival, showing actual number of cotyledons and foliage leaves attached on the main stem under open conditions (○...○) or shaded conditions (●...●). Species are arranged from upper left to lower right according to their seed

めて遅い (図-1, 7)。すなわち、種子サイズの小さな種では苗高の伸長曲線はほぼ7月下旬から8月上旬に立上がるのに比べ、展葉曲線は6月中旬には上昇傾向を示している (図-1, 6, 7)。子葉展開後の2~3か月の期間に限れば、種子サイズの小さな種では苗高の伸長の割には展葉数の方が大きく、成長初期は葉への投資量が大きいことが分る。種子サイズの小さな種では本葉がかなり展開し、充分に同化システムが拡張した後になって初めて、その苗高は急伸長し苗高の伸長曲線は急激に立ち上がる傾向がみられた。

全般的に伸長曲線と展葉曲線はほぼ同じパターンを示したが、種子サイズの小さな種ほど展葉曲線に比べ伸長曲線の立ち上がりが遅れる傾向がみられた。

3) 子葉が展開してから本葉が展開するまでの期間

子葉が展開してから本葉が展開するまでの期間は地下子葉性の種で最も短く (開放下で8~13日、被陰下で11~18日)、ついで、比較的種子サイズの大きなハクウンボク・モクレン属2種・イタヤカエデ・ヤチダモ・サワグルミであった (開放下で2~17日、被陰下で10~19日)。一方、種子サイズの小さなシラカンバ属3種・ハンノキ属2種は、出現直後すぐに子葉2枚を展開したものの、子葉を展開後、本葉を展開するまでには開放下で25~40日、被陰下で24~36日も必要とした。

ただし、肥厚した子葉をもつサクラ属2種・イヌエンジュ・アズキナシは子葉展開後、開放下で2~7日で被陰下では4~16日で本葉を展開した。遅く発芽した当年散布型のドロノキ・エゾノバッコヤナギではそれぞれ開放下で17, 9日、被陰下で27, 19日で本葉を展開した。これら子葉が肥厚した種や遅く発芽した種は種子サイズが小さい割には子葉単独の期間が比較的短かった。

開放下、被陰下ともに子葉展開後の本葉が展開するまでの期間と種子重との間には、有意な負の相関がみられ (図-8)、全般に、種子サイズが小さい種ほど子葉展開後から本葉展開までに長い期間を必要とするという傾向がみられた。

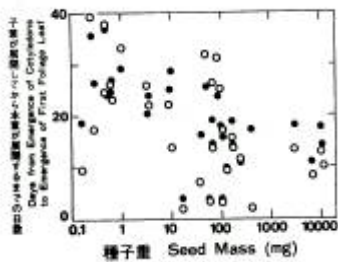


図-8 落葉広葉樹 31 種の子葉が展開してから本葉が展開するまでの日数と種子重との関係
開放下 (○ ; $r=-0.505$, $n=31$, $p<.01$)
被陰下 (● ; $r=-0.597$, $n=31$, $p<.001$)

Fig.8 Relationships between seed mass (log 10-transformed) and the days from emergence of cotyledons to emergence of first foliage leaf under open conditions or shaded conditions

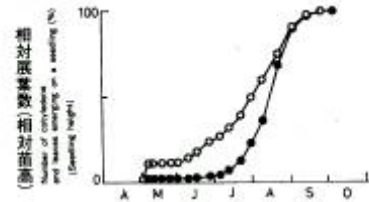


図-7 種子重の軽いシラカンバ展葉と伸長の時間的ズレ

展葉パターン (○)、苗高の伸長パターン (●)

Fig.7. Difference in the timing of leaf emergence (○) and that of height growth (●) in small-seeded species, *Betula platyphylla* var. *japonica*.

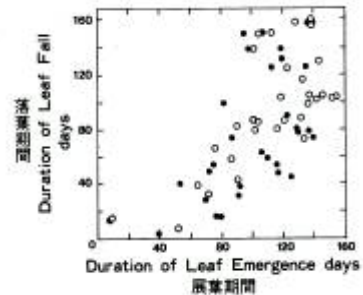


図-9 落葉広葉樹 31 種の展開期間と落葉期間との

関係

開放下 (○ ; $r=0.689$, $n=31$, $p<.001$) ,
被陰下 (● ; $r=0.497$, $n=31$, $p<.01$)

Fig.9. Relationships between duration of leaf emergence and duration of leaf fall for 31 tree species under open conditions or shaded conditions.

4) 展葉期間と落葉期間

稚苗の葉の展開が終わる時期と苗高の伸長が終わる時期とはほぼ同じであった。したがって、展葉期間は伸長期間と同じとした(表-1)。開放下, 被陰下ともに, 展葉期間と落葉期間とは正の有意な相関を示し(図-9), 大きな種子をもつ種ほど一斉開葉, 一斉落葉し, 小さい種子をもつ種ほど順次開葉, 順次落葉するというを示した。この傾向は図-6からも明らかである。

5) 着葉期間

開放下における子葉十本葉の着葉期間をみると, 発芽時期が6月中旬と遅いモクレン属2種が最も短く125~135日, ついで, 散布当年に発芽するドロノキ・エゾノバッコヤナギが135, 150日と短い(表-2)。種子サイズの大きな地下子葉性の4種およびヤチダモ・サワグルミも145~155日と比較的短かった。一方, 種子サイズの小さいハリギリ・カツラ・シラカンバ属・ハンノキ属は長く180~190日であった。発芽時期が他の種より早い(4月下旬)カエデ属3種とナナカマド属2種は180~200日と最も長かった。散布当年発芽の2種を除くと全般的に種子重の大きなものほど着葉期間が短い傾向が開放下($r = -0.642, P < 0.001, N = 29$), 被陰下($r = -0.594, p < 0.01, n = 29$)でもみられた。

しかし, 本葉だけの着葉期間をみると(表-2), 発芽時期の遅いモクレン属2種およびドロノキが110~125日と短く発芽時期の早いカエデ属・ナナカマド属が175~180日である以外は大きな差異はみられず, 140~160日であった。着葉期間と種子重との間には有意な相関関係は開放下($r = -0.011, ns, n = 31$)でも被陰下($r = -0.118, ns, n = 31$)でもみられた。また, 被陰による着葉期間の変動は本葉のみの場合も子葉を含む場合も小さく, 開放下, 被陰下の差はほぼプラス・マイナス10日以内であった(表-2)。

表-2 苗畑実験に用いた落葉広葉樹31種の開放下(O)・被陰下(S)におけるそれぞれの当年到達苗高, 本葉の着葉期間, 子葉+本葉の着葉期間, 子葉の寿命, 総展葉枚数

Table 2. Tree species observed and final seedling height (FSH), foliage leaf duration (FLD), cotyledon and foliage leaf duration (CFLD), longevity of cotyledon (LC) and leaf number (LN) under open (O) or shaded conditions (S).

| 樹名 Species (abbreviation in parentheses) | 略号 | 当年到達 苗高 F S H (c m) | | 本葉の 着葉期間 F L D (days) | | 子葉+本葉の 着葉期間 C F L D (days) | | 子葉の寿命 L C (days) | | 総展葉枚数 L N | |
|--|------|------------------------------|------|--------------------------------|------|-------------------------------------|-----|------------------------|-----|--------------|------|
| | | O | S | O | S | O | S | O | S | O | S |
| | | <i>Castanea crenata</i> | (Cc) | 42.7 | 45.3 | 146 | 131 | 146 | 131 | — | — |
| <i>Aesculus turbinata</i> | (At) | 22.5 | 30.4 | 154 | 166 | 154 | 166 | — | — | 4.4 | 4.2 |
| <i>Juglans ailanthifolia</i> | (Ja) | 29.8 | 52.8 | 146 | 144 | 146 | 144 | — | — | 11.3 | 11.3 |
| <i>Quercus mongolica</i> var. <i>grosseserrata</i> | (Qm) | 15.0 | 17.2 | 151 | 148 | 151 | 148 | — | — | 13.1 | 7.9 |
| <i>Styrax obassia</i> | (So) | 13.7 | 25.6 | 153 | 152 | 155 | 169 | 105 | 149 | 8.8 | 7.8 |
| <i>Magnolia obovata</i> | (Mo) | 6.9 | 7.4 | 114 | 101 | 125 | 112 | 98 | 91 | 9.1 | 6.8 |
| <i>Magnolia kobus</i> var. <i>borealis</i> | (Mk) | 16.5 | 15.0 | 124 | 118 | 137 | 132 | 100 | 125 | 10.7 | 8.1 |
| <i>Acer momo</i> | (Am) | 35.3 | 22.8 | 175 | 168 | 191 | 187 | 33 | 52 | 26.2 | 17.5 |
| <i>Fraxinus mandshurica</i> var. <i>japonica</i> | (Fm) | 10.6 | 11.5 | 141 | 144 | 150 | 154 | 98 | 142 | 12.0 | 8.8 |
| <i>Pterocarya rhoifolia</i> | (Pr) | 13.9 | 15.6 | 134 | 141 | 151 | 157 | 64 | 100 | 12.9 | 11.0 |
| <i>Prunus sargentii</i> | (Ps) | 39.4 | 23.1 | 175 | 172 | 179 | 175 | 27 | 25 | 26.7 | 15.8 |
| <i>Acer japonicum</i> | (Aj) | 16.4 | 10.0 | 175 | 177 | 200 | 195 | 42 | 71 | 22.3 | 12.6 |
| <i>Tilia maximowicziana</i> | (Tm) | 10.5 | 8.6 | 144 | 148 | 176 | 171 | 87 | 99 | 11.3 | 7.1 |
| <i>Tilia japonica</i> | (Tj) | 28.1 | 19.0 | 151 | 151 | 177 | 170 | 98 | 125 | 14.1 | 9.6 |
| <i>Acer palmatum</i> var. <i>matsumurae</i> | (Ap) | 28.9 | 22.3 | 177 | 178 | 190 | 192 | 35 | 36 | 27.7 | 22.3 |
| <i>Prunus grayana</i> | (Pg) | 31.8 | 18.4 | 174 | 173 | 177 | 177 | 40 | 39 | 23.5 | 15.4 |
| <i>Cornus controversa</i> | (Co) | 30.6 | 23.8 | 148 | 147 | 180 | 173 | 112 | 144 | 25.5 | 15.9 |
| <i>Maackia amurensis</i> var. <i>buergeri</i> | (Ma) | 19.7 | 12.2 | 169 | 153 | 176 | 169 | 47 | 45 | 15.4 | 8.6 |
| <i>Sorbus alnifolia</i> | (Sa) | 6.4 | 7.2 | 179 | 182 | 181 | 186 | 35 | 42 | 16.0 | 10.7 |
| <i>Ostrya japonica</i> | (Oj) | 35.3 | 26.9 | 160 | 152 | 173 | 181 | 84 | 105 | 20.3 | 14.3 |
| <i>Phellodendron amurense</i> | (Pa) | 20.7 | 25.1 | 148 | 149 | 170 | 174 | 96 | 134 | 19.1 | 15.6 |
| <i>Sorbus commixta</i> | (Sc) | 9.5 | 14.8 | 176 | 169 | 198 | 193 | 77 | 106 | 14.8 | 13.3 |
| <i>Kalopanax pictus</i> | (Kp) | 4.6 | 2.7 | 163 | 159 | 189 | 179 | 95 | 174 | 15.0 | 6.7 |
| <i>Alnus hirsuta</i> | (Ah) | 34.7 | 14.8 | 155 | 157 | 188 | 187 | 92 | 120 | 24.7 | 15.8 |
| <i>Cercidiphyllum japonicum</i> | (Cj) | 40.5 | 23.4 | 162 | 154 | 186 | 181 | 64 | 65 | 29.4 | 22.4 |
| <i>Betula davurica</i> | (Bd) | 21.7 | 9.2 | 150 | 149 | 176 | 174 | 79 | 146 | 22.3 | 11.5 |
| <i>Alnus inokumae</i> | (Ai) | 46.3 | 12.8 | 157 | 157 | 181 | 181 | 83 | 112 | 25.0 | 14.3 |
| <i>Betula maximowicziana</i> | (Bm) | 21.4 | 15.5 | 145 | 145 | 183 | 182 | 79 | 124 | 18.4 | 13.0 |
| <i>Populus maximowiczii</i> | (Pm) | 9.6 | 3.0 | 120 | 89 | 137 | 116 | 54 | 67 | 15.0 | 6.9 |
| <i>Betula platyphlla</i> var. <i>japonica</i> | (Bp) | 32.3 | 13.9 | 151 | 148 | 191 | 184 | 92 | 116 | 18.7 | 11.8 |
| <i>Salix hultenii</i> var. <i>angustifolia</i> | (Sh) | 18.4 | 2.9 | 141 | 115 | 150 | 134 | 65 | 81 | 21.9 | 10.6 |

標本数は表-1と同じ

Sample sizes are given in Table 1.

6) 子葉の寿命

カエデ属 3 種と肥厚した子葉をもつ 4 種 (サクラ属 2 種・イヌエンジュ・アズキナシ) の子葉の寿命は開放下で 25~45 日で特に短かった (表-2)。他の種では開放下ではドロノキの 55 日からミズキの 110 日まで種子重に無関係に大きな差がみられた。子葉が肥厚した形をしている 4 種およびヤマモミジ・ホオノキは被陰下・開放下ともその寿命はほとんど変わらなかった。しかし、他の 25 種では被陰下の方が開放下に比べ寿命が長くなった (表-2)。

7) 本葉の寿命

葉の寿命はトチノキが最も長く (開放下で 146 日, 被陰下で 159 日), ついで, 他の地下子葉性 3 種 (開放下で 97~122 日, 被陰下で 100~127 日) であった。一方, 種子サイズの小さな種ほど葉の寿命は短くなり, ハンノキ属 2 種・シラカンバ属 3 種・ドロノキ・エゾノバッコヤナギでは開放下で 54~77 日, 被陰下で 47~94 日であった。最も短いのがドロノキで開放下で 55 日, 被陰下で 47 日であった。したがって, 本葉の寿命と種子の重さとは有意な正の相関関係が開放下, 被陰下ともにみられた (図-10a)。被陰下では開放下に比べ, ほとんどの種で個葉の寿命が伸びた (図-10b)。しかし, ドロノキは逆に被陰下の方が寿命が短くなった。

8) 葉の回転率

本葉のみの着葉期間は, 種子サイズにかかわらずほぼ一定であるにもかかわらず, みかけ上はどの種も同じ期間, 本葉を着けているように見える。しかし, 種子サイズが小さい種ほど個葉の寿命が短く, 実際は種子サイズの小さな種ほど本葉が頻繁に入れ替わっている。種子の軽いシラカンバ属 3 種・ハンノキ属 2 種・カツラ・ドロノキ・エゾノバッコヤナギおよびアサダの本葉の回転率は, 開放下では, 2.0~2.3/年であり, 年に 2 回以上本葉が入れ替わった (図-11a)。一方, 種子サイズの大きな

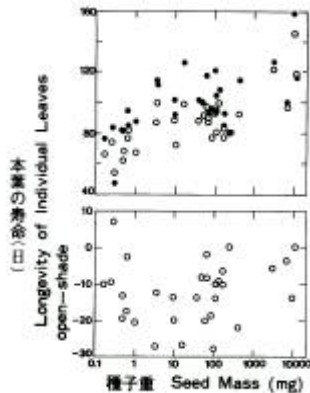


図-10 落葉広葉樹 31 種における種子重と (a) 本葉回転率および (b) その開放下と被陰下の差との関係

(a) 開放下 (○ ; $r=0.773, n=31, p<.001$), 被陰下 (● ; $r=0.634, n=31, p<.001$)

Fig.10. Relationships between seed mass (log10-transformed) and (a) longevity of foliage leaves under open conditions (○) or shaded conditions and (b) difference between longevity of foliage leaves in open and those in shade.

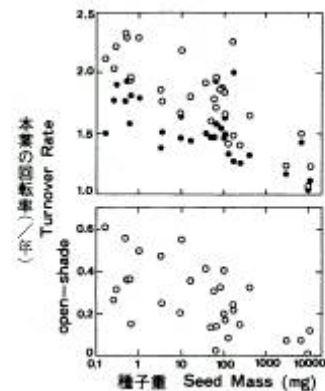


図-11 落葉広葉樹 31 種における種子重と (a) 本葉の寿命および (b) その開放下と被陰下の差との関係

(a) 開放下 (○ ; $r=-0.799, n=31, p<.01$), 被陰下 (● ; $r=-0.657, n=31, p<.001$)

(a) (○ ; $r=-0.648, n=31, p<.001$)

Fig.11. Relationships between seed mass (log10-transformed) and (a) turnover rate of foliage leaves under open conditions (○) or shaded conditions (●), and (b) difference

between turnover rate of foliage leaves under open conditions (○) or shaded conditions (●), and (b) difference

クリ・トチノキ・ミズナラは回転率が低く 1. 2/年以下であった。これは、春に展開した葉がほとんど入れ替わることなく秋まで着いていることを意味する。また、モクレン属 2 種も 1. 4~1. 5/年と回転率は低かった。例外的に、カエデ属 3 種は比較的種子が重いにもかかわらず葉の回転率が 1. 9~2. 3/年と高かった。開放下、被陰下ともに、本葉の回転率は、種子重と有意な負の相関を示し(図-11 a), 種子サイズの小さな種ほど高い傾向が示された。

また、本葉の回転率の被陰下と開放下の差と種子重との間には有意な負の相関がみられ(図-11b), 種子サイズの小さな種ほど開放下に比べ被陰下で回転率は大きく減少する傾向がみられた。

9) 展葉数

発芽当年に稚苗が主軸に展開した本葉、子葉の全展葉数を表-2 に示した。開放下では種子の軽いものほど多くなり、展葉数と種子重との間には負の有意な相関がみられた ($r = -0.461$, $p < 0.01$, $n = 31$)。しかし、被陰下では種子サイズの小さな種ほど展葉数が大きく減少し、その減少率と種子重の間には負の相関がみられた(図-12)。その結果、被陰下では種子重と展葉数には明らかな相関はみられなくなった ($r = -0.254$, $n = 31$, $p < 0.25$)。

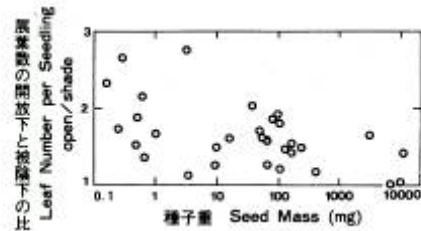


図-12 落葉広葉樹 31 種における種子重と展葉数の開放下と被陰下の比との関係

Fig.12. Relationships between seed mass (log10-transformed) and ratio of leaf number per seedling between in open and that in shade

3 考 察

(1) 種子サイズが発芽当年生稚苗のフェノロジーに与える影響

北海道に自生する落葉広葉樹の高木 31 種において、稚苗の季節的な伸長様式や葉の生存様式を調べた結果、それらと種子重との間には有意な相関関係があることがみ出された。開放下、被陰下ともに、種子重は初期伸長量および本葉の寿命と正の有意な相関関係が、また、子葉が展開してから本葉が展開するまでの期間、苗高の伸長期間(葉の展葉期間)、着葉期間、本葉の回転率、展葉数とは負の有意な相関関係がみられた。

稚苗の発芽直後の初期伸長量は種子重に大きく依存することが明らかになった。種子サイズの大きな種は、その多量の種子貯蔵養分を用いて、一斉にシュートを伸長させた。また、当年に展開する葉のほとんどを短期間に展開し終えた。一方、種子サイズの小さな種では、その伸長量は貯蔵養分に規定され小さく、その子葉のサイズも小さい。さらに、子葉展開後も本葉展開までに長い期間を要した。これは種子の貯蔵養分が少ないことにより、子葉展開後の成長は、小さな子葉の光合成に依存せざるを得ないため(MARSALL&KOZLOWSKI, 1987a, b; AMPOFO et al. 1976; BAZZAZ, 1979)であると考えられる。しかし、初期のサイズ(苗高、子葉)が小さくとも、一旦、本葉を展開し始めたならば、次々と連続的に葉を展開した。種子サイズの小さな種は、その成長の初期段階(子葉展開後の 2~3 月の期間)において、苗高の伸長量を低く押えつつも展葉数を増加させた。この時期は苗高の伸長の割りには展葉数の方が大きく、資源をより多く葉へ投資し同化システムを拡充することによって稚苗自体の光合成能力を高めているものと考えられる。その結果として、その後の大きくかつ急激な苗高の伸長を可能にしているものと考えられる。

しかし、夏散布、夏発芽タイプのドロノキとバッコヤナギは、種子が軽く子葉サイズが小さいにもか

かわらず、子葉展開後、短期間で本葉を展開した。これは、他の種が5月上旬頃に発芽するのに比べ、この2種は気温の高い6月～7月上旬に発芽するため、子葉の光合成速度がより速くなったためではないかと考えられる。また、これら2種の子葉の光合成能力が同じような種子サイズをもつ種に比べ高いということも考えられるが、その要因は実験的に確かめる必要がある。いずれにしても、ドロノキとバッコヤナギは、発芽時期の遅さを成長速度の速さで補償しているものと考えられる。

種子サイズの小さい種ほど葉の寿命は短く、その回転率が高い傾向がみられた。個葉の光合成速度は葉が十分に展開する以前に最大に達し、それ以降は時間とともに減少する (SESTACK et al. 1985 ; MOONEY 1986 ; KOIKE 1987)。また、種子サイズの小さなケヤマハンノキ・ウダイカンバ・ドロノキと種子サイズの大きいミズナラ・ブナを比べると、前者の方が葉の老化にともなう光合成速度の減衰が大きい (KOIKE 1988 ; 小池 1991)。したがって、これらの種は、絶えず葉を回転させ新しい葉を好適な光条件下に展開し、かつ古い葉を落とすことによってその呼吸による損失を減らし (BOOJH and RAMAKRISHNAN 1982 ; SHUKLA and RAMAKRISHNAN 1984 ; KOIKE 1987)、高い光合成能力(純同化率)を維持しようとしているものと考えられる。このように、種子サイズの小さな種は同化器官をたえず更新しつつ再拡充し続けることによって稚苗の成長に寄与しているのだろう。その結果、成長期間の終わりには成長初期における小ささを挽回し、大きな種子サイズをもつ種とほぼ同様の苗高を獲得できたものと考えられる。1生育期間を通じて、種子サイズの小さな種は、成長初期に葉への資源配分を大きくし、そして、展葉期間を長くし、葉の回転率を高めることによって、初期の小ささを補償しているといえる。

GRIME and JEFFERY (1965) と AMPOFO et al. (1976) は広葉樹数種において、GROSS (1984) は草本数種において、それぞれをオープンな無競争下においた場合に、種子サイズとRGR(相対成長率)の間に負の相関があることを見出し、種子サイズの小さな種が初期サイズの小ささを高いRGRで補償していることを示している。NEWHOUSE and MADGWICK (1986) もまた落葉広葉樹4種を用いた小規模な実験を行い、発芽初期には、種子サイズの大きな種ほど個体重も重い、生育段階が進むにつれて種子サイズの小さいものほど葉面積を拡大させることにより種子サイズの大きなものに劣らぬ個体重を獲得していることをみいだしている。この研究では、さらに、種子サイズの小さな種では葉への資源配分の増加や葉の高い回転率が、大きなRGRの獲得能力を高めていることを示した。

また、種内における種子サイズの大小が稚苗の成長に与える影響については多くの研究がある。無競争下では、種子サイズの稚苗サイズへの正の効果は、生育初期にしかみられず後期にははっきりしなくなる例が多く報告されている (HARPER and OBEID 1967 ; HOWE and RICHTER 1982 ; DOLAN 1984)。KONDO and OHSIMA (1981) および ZIMMERMAN and WEIS (1983) の実験では種子サイズの小さなものほど同化器官への配分を多くすることによって種子の大きなものと変わらぬ成長量を獲得することを明らかにしている。これら、種子サイズの種内変異に関する報告にみられるように、種内、種間を問わず種子の小さなものは同化器官への配分を高めることによって初期のハンデキャップを補おうとする傾向をもつということが明らかになった。ただし、この傾向を示すのは種間での比較の場合と同様に無競争条件下に限られるようである (HOWE and RICHTER 1982 ; DOLAN 1984 ; GROSS 1984)。

(2) 開放下と被陰下における稚苗の成長の違い

被陰下での当年到達苗高および展葉数は、種子サイズの小さな種ほど開放下に比べ低下した。被陰下では、種子サイズの小さな種の成長は発芽直後から被陰下におかれた小さな子葉に依存している。その上、種子サイズの小さな種(遷移初期に現れる種)は、種子サイズの大きな種(遷移後期に現れる種)よりも弱光下での光合成能率が低いことが一般に知られている (BAZZAZ 1979 ; BAZZAZ & PICKET 1980 ; KOIKE 1986, 1987, 1988 ; 小池 1988a, b)。これら、子葉サイズの小ささと弱光下での光合成能率の低

さとの加重作用によって、その後の葉の生産量の少なさや葉の回転率の低下を引き起こし、結果的に種子サイズの小さな種の当年到達苗高は開放下に比べ低く押えられたものと考えられる。種子サイズの小さな種においては、その成長は十分な資源（光）の保証されたところでのみ達成されるといえる（SIWA

and KIKUZAWA 1991）。ただし、その成長はその種のもつ葉の機能（高い回転率、長い展葉期間など）が十分に発揮されて始めて可能になっていると考えられる。

一方、種子サイズの大きな種では、光資源の多少にかかわらず、その多量の貯蔵養分によって短期間にシュートの伸長や葉の展開を完了する。種子サイズの大きな種の成長は、親から投資された多くの自己資源をすぐに活用できるため、出現した生育環境における資源（光）の制限をすぐには受けにくいといえる。

種子サイズの大きな種は小さな種よりも、本葉の寿命が長い。これは、種子サイズの大きな種が、長い間、葉を使うことによってその光合成能率の低さ（BAZZAZ 1979; KOIKE 1987; TAYLOR and DAVIES 1988）を補い（CHABOT and HICKS 1982）、さらに、その葉を作るために投資した多量の種子の貯蔵費分量をも補償しようとしているものと考えられる（SEIWA and KIKUZAWA 1991）。

被階下では、ほぼすべての種で、子葉および本葉の寿命が開放下に比べて延びた。このような被陰下での葉の寿命の延びは北アメリカ（NIELSEN 1986）、メキシコ（BONGERS et. al 1988; BONGERS and POMPA 1990）、亜熱帯（BOOJH and RAMAKRISHNAN 1982）および熱帯（BENTLEY 1979）などの高木、灌木の成木、稚苗でもみられている。被陰下で葉の寿命を長くするという事は、長い間その葉を使うことによってその光合成能率の低さを補おうとするためであると考えられる（CHABOT and HICKS 1982; KIKUZAWA 1988; KIKUZAWA 1991）。

本試験では例外的にドロノキの葉の寿命は逆に被陰下の方が開放下よりも短くなった。これは、ドロノキの光補償点が他の広葉樹に比べ比較的高い（小池 1985）ため、被陰下では純光合成速度が呼吸量を下まわり、同化バランスを崩したため、葉の寿命を延ばしても補償作用がなくなったので（BLOOM et. al 1985）早く葉を落としたと考えられる。

また、サクラ属 2 種・イヌエンジュ・アズキナシの 4 種は他の種より肥厚した子葉を持ち、その寿命は他種より極めて短い。また、被陰下でもこれら 4 種の子葉の寿命は延びなかった。これらの種は子葉展開から本葉が展開するまでの期間も短く、これらのことを考えるとこの 4 種における子葉の役割は、光合成よりも貯蔵器官として本葉を展開させるためにのみ働いたと考えられる。事実、MARSHALL and KOZLOWSKI (1974) は稚苗の成長にとって子葉が光合成器官として働くのか貯蔵器官として作用するのかを調べるために、子葉を切り取ったりアルミホイールを掛けたりして稚苗の成長を調べたところ、主に貯蔵器官としてのみ作用する種（*Ulmus sp.*）があることを見出している。他にも、主に光合成器官として働く種（*Ailanthus sp.*）や、いずれの作用も持つ種（*Fagus sp.*, *Robinia sp.*）などがあることを明らかにしている。

自然条件下では子葉段階における稚苗死亡率が極めて高いことがいくつかの種で報告されており（山本 1979; 陶山・中村 1988; 清和 1989a）、更新を成功させる要件として、子葉自体の構造や機能と発芽場所の環境条件との関係についてさらに研究する必要がある。

(3) 実験結果の野外条件下への外挿

植物の種子サイズはその植物の植生遷移段階における地位と大きな関係がある（SALISBURY 1942; BAKER 1972; FOSTER and JANSON 1985; MAZER 1989）。この研究では、種子サイズと稚苗の季節的成長様式（フェノロジー）との間に有意な相関がみいだされた。したがって、ある種の稚苗のフェノロジーとその種の植生遷移段階における地位との間にも密接な関係があることが推察される。

事実、成木においては、新条の伸長特性や葉の展開様式などは、それらの種の植生遷移段階における地位と密接な関連にあることが分ってきている (MARKS 1975 ; 丸山 1978, 1979 ; BICKNELL 1982 ; BOOJH and PAMAKRISHNAN 1982 a, b ; SCHUKLA and PAMAKRISHNAN 1984, 1986 ; KIKUZAWA 1983, 1984, 1987, 1988, 1989, 1991 ; 菊沢 1986)。しかし、成木におけるシエマをそのまま、その種固有の適応形態として固定的にみてはならないと考えられる。樹木を取巻く微細な環境要因 (光, 水, 養分などの資源量) は個体の成長と共に変化していく。特に林内や小さなギャップでは上層と下層に生育する稚苗と成木ではその光環境が大きく異なり (丸山 1979), 獲得できる光の量は稚苗段階と成木段階では大きく異なってくるものと考えられる。また, 林冠木の開葉, 落葉などの季節的な変動に対しても, 成木よりも稚苗の方が大きな影響をうける事が容易に想像できる。KOIKE (1986) はヤチダモの光合成能力を3年生と9年生の苗木で比べ, 若齢の方が光補償点が低く, 弱光下で光飽和することを見出し, 暗い林床から明かるい林床へと成長するにつれて, 光合成能力が適応的に変化することではないかということを示唆している。他の広葉樹でも個体発生にともない光合成能力が変化することが報告されている (小池 1988 a, b)。また, 菊沢 (1981) と SHUKLA and RAMAKRISHAN (1986) は樹齢にともない葉の展開期間やシュートの伸長期間が短くなることをみだし, KIKUZAWA (1988b) および清和 (1991) は個体発生にともなって葉の生存様式が, その生育環境へ適応的に変化することを示唆している。したがって, 稚苗のフェノロジーを成木のそのアナロジーとして捉えることはできないと考えられる。稚苗のフェノロジーは系統発生的な制約や種子サイズなどに規定されつつも, 様々な生育環境に対して適応的な様式を示すものとして捉える必要がある。

以下, 苗畑実験でみられた稚苗のフェノロジーが, 森林, ギャップ, 裸地 (大ギャップ) などの実際の自然環境において, それぞれの場所の環境の季節的な変化とどのように関連しているかについて, 外挿

し考察する (図-13)。種子サイズの大きな種ほど春先, 短期間に一斉に葉の展開を終え受光体制を整え, また, 秋に一斉に葉を落とした。このような一斉開葉, 一斉落葉パターンを種子サイズの大きな種がもつことは, 季節的に光環境が変化する落葉広葉樹林の林床での光合成に好適ではないかと考えられる。すなわち, 森林の林床は林冠木の被陰によって特に被陰ストレスのきびしい生育環境である

(GRIME.1979) が, 落葉広葉樹林の林床は林冠木の開葉前, 落葉後はかなり明るく, 展葉期間中や, 落葉期間中も比較的明かるい (玉井・四手井 1972 ; LARCHER 1975 ; NAKAGOSHI 1975 a ; 清和 1989a)。北海道中部の落葉広葉樹林では林冠木の開葉は5月初・中旬に始まり, 着葉量が最大になる6月下旬および7月始めに林内透過日射量は最低となり, 9月

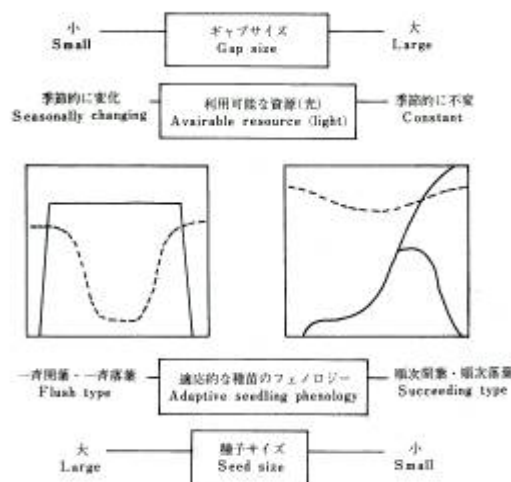


図-13 稚苗のフェノロジーからみた資源利用仮説

Fig.13. Hypothesis of resource utilization from the point of view of seedling phenology

—葉の生存曲線(leaf survival curve),相対光量密度 (relative PPFd)

以降再び、林冠木の落葉により林床は明るくなる（佐藤・森田，1979；清和 1989a）。したがって、種子サイズの大きな種にとっては、林内透過日射量が最低となる以前に、大きな葉を展開し終えることができるとともに、林内が再び明るくなってから以降に、葉を脱落するので、春と秋の両期間ともにある程度の光合成が保証されよう。種子サイズの大きな種はこのようなフェノロジカルな被陰の回避によって、落葉広葉樹林下での稚苗の生存可能性を大きく高めようとする戦略をもつことが示唆される（清和 1989 a, b；清和・菊沢 1989；SEIWA and KIKUZAWA 1991）。

子葉は発芽後、その貯蔵養分やその光合成によって、本葉を展開させる（MARSHALL and KOZLOWSKI 1974a, b；AMPOFO et al. 1976）。したがって、子葉が展開した時点は、親の投資に依存して成長した時点から自力で光合成を行って成長していく時点との変換点である。種子が重いほど最初の葉がより高い位置、すなわち、光条件の良好な上層に到達できることは子葉または第1葉の光合成を保証し、裸地などでの他の草本との種間競争にも有利に働くであろう（FOSTER 1986）。被階下ではさらに開放下よりも種子サイズの大きなものほど子葉または第1葉が展開する高さ、および苗高が高くなるという傾向がみられた。これは、種子サイズの大きな種の林内などでの受光体制における有利性の高さを示しているといえよう（FOSTER 1986；清和・菊沢 1989）。

林内の小ギャップや林床ではリター層が厚く堆積している。これらの深いリター層や他の植生は種子の発芽および定着の阻止要因になっている（e. g., SYDES and GRIME 1981；GROSS and WERNER 1982；MAGURE and FORMAN 1983；GROSS 1984；WINN 1985；COLLINS and GOOD 1987）。種子が重いほど初期伸長量が大きく、かつ発芽後の早い時期に伸長速度が最大となるということは深いリター層から発芽し出現するためには有利であることが示唆される（清和・菊沢 1989；SEIWA and KIKUZAWA 1991）。

一方、種子サイズの小さな種はその本葉を展開するためには長い光合成期間を必要とした。したがって、その定着の可否は、光合成可能な光環境の好適な期間がどのくらい長く続くかに依存しているものと考えられる。したがって、種子サイズの小さな種にとっては、林内や小さなギャップなど生育最盛期に光環境が悪化して成長期間が制限されるような場所では、その潜在的な能力が発揮できず、そこでの生存可能性は低下していくものと考えられる。むしろ、季節的に光環境が変化せず長い間にわたって展葉が保証される山火事跡や河畔の氾濫原、風倒跡地、皆伐地などの方により適応しているといえよう。これら軽い種子をもつ種は、光合成可能な期間をできるだけ長く利用することによって、発芽当年における光合成生産物を増やし、またそれを葉の展開のために再投資することにより、できるだけ広い空間を占拠しようとする戦略をもつものではないかと考えられる（清和・菊沢 1989；SEIWA and KIKUZAWA 1991）。

ただし、この生存戦略は、散布距離の増大や種子の大量散布による定着適地の発見頻度の増加によってはじめて可能となることであり（SCHUPP et al. 1989）、種子サイズの小ささと散布能力の高さ（HARPER 1987；FENNER 1985；AUGSPURGER 1988）や種子数（PRIMACK 1978；水井 1991）とのトレード・オフの関係によって補償されているものといえよう。

以上の仮説を検証するため山地播種試験を行った。次章でその結果を述べる。

第3章 落葉広葉樹5種の異なる場所での定着に及ぼす種子サイズと

稚苗のフェノロジーの影響

1 研究方法

(1) 材料とその採取場所

この試験に用いた材料は北海道の森林に最も一般的にみられる落葉広葉樹の高木のミズナラ・イタヤ

カエデ・ケヤマハンノキ・カツラ・シラカンバ5種である。種子は北海道美唄市の北海道林業試験場実験林（標高100～200m）の落葉広葉樹二次林および河畔林（標高50m）から1987年10月に採取した。種子採取後すぐに、種子の生重を測定した。ミズナラ・イタヤカエデは100粒重を5回、ケヤマハンノキ・カツラ・シラカンバはそれぞれ1.3, 1.3, 4g当たりの粒数を5回反復して測定した。さらに種子の貯蔵養分量（それぞれ100個の平均）を測定した。

(2) 試験の場所と設計

試験場所は北海道林業試験場実験林の標高100～150mの落葉広葉樹2次林である。落葉広葉樹林は上層にハリギリ・シナノキ・オオバボダイジュ・ハウチワカエデ・ホオノキ・キタコブシ・シウリザクラ・ウダイカンバとこの実験に用いた5種がみられ、下層にはコマユミ・エゾユズリハ・ハイヌガヤ・クマイザサがみられ、林床はクマイザサが優先している。2cm以上の個体数は2300本/haである。研究を行った1987, 1988, 1989年の年平均降水量および年平均気温はそれぞれ、6.9°C, 7.1°C, 8.3°Cおよび1098mm, 1042mm, 1127mmであった。冬期には降雪を伴い11月末から3月末まで積雪がみられた。

この落葉広葉樹林の閉鎖した林冠下と小ギャップ（70 m²：10×7m）および隣接した大ギャップ（3500 m²：70×50m）の3箇所に播種試験地を設定した。両ギャップともに立木を伐採後にできたもので、クマイザサが侵入していた。それぞれの試験地の設定にあたりササはすべて刈り払った。林冠下、小ギャップ、大ギャップそれぞれに0.5 m²（1.0×0.5m）の落葉層を除去し鉋物土壌を裸出した土壌裸出区を25個と無処理の落葉層区を25個それぞれランダムに設けた。それぞれにミズナラ・イタヤカエデ・ケヤマハンノキ・カツラ・シラカンバの5種の種子を1987年10月の5日から17日にかけて播いた。土壌裸出区、落葉層区ともに1種当たり5回反復し、そのうち1反復は抜き取り用にした。それ以外に自然落下種子による発芽を調べるために5個の土壌裸出区を設定したが自然落下による発芽稚苗はほとんどなく無視できる範囲であった。それぞれの反復への播種数は表-3に示した。それぞれの反復の内の2つに、動物による捕食を防ぐために播種直後に金網をかけた。金網の網目の大きさは0.5×0.5cmで鳥や小哺乳動物の侵入を防ぐことができる（KIKUZAWA（1988））。金網は高さ地上10cmで地下5～10cmに埋めた。金網はほぼすべての種子が発芽終了した時点ではずした。大、小両ギャップの落葉層区では、クマイザサや草本（*Plantago asiatica*, *Trifolium repense*, *Taraxacum officinale*, *Eupatorium japonica* subsp. *sahalinense*）が1生育期目では、それぞれ20cm, 10cmにしか達していなかったが、2生育期目には、それぞれ130, 150cmに達した。一方、土壌裸出区ではいずれの場所でも、草本は2生育期目で10cmにも達しなかった。林内では両処理区とも草本、ササの回復がみられなかった。

(3) 調査方法

林内、小ギャップおよび大ギャップの土壌裸出区の光量子密度を小糸光量子センサーを用いて、林冠水の葉が開く前から、すべての葉が落ちるまで15～20日おきに測定した。測定は各場所ともに40ないし80点で、地上10cmの高さで行った。林内、小ギャップの相対光量子密度を大ギャップの光量子密度を100%として求めた。

土壌含水率の季節的变化を15～20日おきに測定した。林内、小ギャップ、大ギャップそれぞれの土壌裸出区、落葉層区の地表面から下方4cmまでの土壌を土壌採取用円筒（400dl）でそれぞれ2箇所ずつ採取した。採取後すぐに生重を測定し、105°Cで40時間乾燥後、含水率を求めた。土壌の採取は降雨後、最低3日後に行った。

林内、小ギャップ、大ギャップにおいて、1988年に、ほとんどの種が発芽した5月の落葉の堆積量と、9月から11月までの落葉量を測定した。堆積した落葉は0.5 m²の落葉層をそれぞれ3カ所から採取し、

落葉量はそれぞれ6個のリタートラップ(0.5 m²)から採取した。採取後80°Cで48時間乾燥し重量を求めた。

1988年5月7日に金網区と金網なし区でそれぞれ残存している種子数を調べた。この調査は種子サイズの大きいミズナラ・イタヤカエデのみで行った。他の種の種子の生存率は調べられなかった。地表面上または落葉層上に出現した個体,ならびに出現後に死亡した個体数を雪解け直後の1988年4月20日から10月末まで調べた。この調査は出現直後の1月は2~7日,その後は7~15日間隔に行った。また,1989年春5月1日および同年秋10月4日にも生存個体数の調査を行い,発芽から2生育期間終了までの生存個体数の変化を追跡した。

林内,小ギャップ,大ギャップそれぞれの場所の落葉層区,土壌裸出区それぞれのコードラートで出現した個体のうち最大60個体について,苗高,主軸に新しく展開または脱落した葉の数,およびその葉序について調べた。調査個体は最初の発芽が始ってから1週間以内に発芽した個体である。調査期間中に枯死した個体は観察から除いた。調査は1988年に2~15日間隔で行った。調査個体は各反復プロットからほぼ均等にサンプリングした。さらに,1989年10月4日に全生存個体の苗高を測定した。

1988年9月1日にカツラを除く4種において,各採取調査用の1つのコードラート(落葉層区)からそれぞれ5~20本の個体を採取し,個体別に葉,幹,根に分けた。葉は面積を測定した。さらに葉,幹,根は80°C,40時間乾燥させ,乾燥重量を求め,葉のSLM(乾重/葉面積),および葉,幹,根の配分比を求めた。ただし,カツラは採取用のコードラートでの生存率が低くサンプルが採取できなかつたので除外した。

(4) 用語の定義

稚苗の伸長様式および葉の生存様式の諸特徴を示す用語の定義は苗畑播種試験(2章)と同じである。ただし,落葉期間は本葉第1葉の脱落した日から全部の葉が脱落するまでの日数とし,本葉の寿命は個葉の寿命を観察し,その平均値を求めた。また,種子,稚苗の生存過程における諸量を以下のように定義した。①動物による捕食率(%)=(金網をかけない対照区のタネの残存数/金網区のタネの残存数)×100。②稚苗の出現率(%)=(金網区に出現した稚苗の数/金網区に播種したタネの数)×100。

(5) 解析方法

稚苗のフェノロジーに関する諸量と種子サイズとの相関関係は相関係数(r)で検定した。種子サイズは,log₁₀(種子の貯蔵養分量),(mg)と定義した。稚苗の出現率,出現後2生育期目の稚苗生存率,および苗高(初期伸長量,1,2生育期目の苗高),葉の生存様式(展葉期間,落葉期間,展葉数,本葉の寿命,本葉の回転率)が種間(種子サイズ),場所間(ギャップサイズ)および発芽床間(落葉層の有無)によって有意に異なるかどうかを3元の分散分析で解析した。

さらに種子の捕食率,稚苗の出現率および稚苗の死亡率の各場所間における差異を検定するためにG-検定およびカイ2乗検定を場所間相互に行った。これらの検定は種子および稚苗の生存数,出現数,死亡数等の各反復すべての合計値を用いた。

また苗高,葉の生存様式の諸量について各出現場所間における平均値の差の検定を行った(t-検定)。

2 結 果

(1) 種子の貯蔵養分量

今回研究に用いた5種の種子の貯蔵養分量をみると,ミズナラが最も重く1097mg,ついでイタヤカエデが46.3mgであった。ケヤマハンノキ・カツラ・シラカンバの3種は軽くそれぞれ,0.870,0.173,0.102mgであった(表-3)。種子貯蔵養分量の最も重いものと軽いものでは10⁴倍の開きがあった。

表-3 山地播種試験に用いた落葉広葉樹 5 種の種子貯蔵分量, プロットあたりの播種数, およびフェノロジーを観察した個体の数

Table 3. Tree species observed with seed reserve, number of seeds sown in each microsite. Value for dry weight of seed reserve are based on three lots of 50 seeds. Also provided are number of seedlings observed the phenology.

| 種名 Species | 種子貯蔵 養分重 Seed reserve dry weight (mg) | 播種数/ プロット Number of seeds sown per plot (1/0.5 m ²) | フェノロジーを観察した個体の数 Number of seedlings observed the phenology | | | | | |
|---|--|--|---|----------------|-----------------------|----------------|-----------------------|----------------|
| | | | 林冠下 Forest understory | | 小ギャップ Small gap | | 大ギャップ Large gap | |
| | | | 土壌 裸出区 Bare | 落葉層区 Litter | 土壌 裸出 区 Bare | 落葉層区 Litter | 土壌 裸出 区 Bare | 落葉層区 Litter |
| <i>Quercus mongolica</i> var. <i>grosserrata</i> | 1097 | 50 | 38 | 38 | 30 | 12(13) | 3 | 17(19) |
| <i>Acer momo</i> | 46.3 | 100 | 40 | 40 | 37(39) | 40 | 20 | 31(32) |
| <i>Alnus hirsuta</i> | 0.870 | 737 | 11 | 38 | 25 | 20(21) | 6 | 2 |
| <i>Cercidiphyllum japonicum</i> | 0.173 | 1530 | 38 (39) | 35 (38) | 29 | 25(29) | 4 | 2 |
| <i>Betula platyphylla</i> | 0.102 | 6278 | 38 | 32 | 39 | 39 | 30(31) | 38 |

() 内の数字は本葉第一葉が展開するまでの標本数
(Numerals in parentheses are sample sizes until height growth stopped).

(2) 稚苗の生育場所における環境の季節変化

1) 相対光量子密度

地上 10cm における相対光量子密度は林冠木の開葉前の 5 月初めでは小ギャップで 79%, 林内でも 63%と明かるかった (図-14a)。しかし, 林冠木の開葉が進むとともに低下していき, 7 月初めには小ギャップ, 林内の相対光量子密度はそれぞれ最低となり 26%, 4%となった。その後はほぼ一定の値で推移し, 落葉が始まる 9 月以降, 再び相対光量子密度は上昇し, 落葉が完了する 11 月初めには小ギャップ, 林内の相対光量子密度はそれぞれ 79%, 50%となった。各生育場所における光環境の季節的変化は林内で最も大きく, 大ギャップで最も小さい。ただし, 小ギャップおよび大ギャップの落葉層区の光量子密度は草本の被陰によって幾分土壌裸出区よりも低くなったものと考えられる必要がある。

2) 土壌含水率

土壌の含水率は生育期間を通じて, 一般的に林内で最も高く, 大ギャップで最も低かった。また, いずれの場所においても, 落葉層区の方が土壌裸出区よりも高かった (図-14b)。発芽当年の生育期間を通じて, 大ギャップの土壌裸出区が最も土壌含水率が低くほぼ 20%以下で推移した。

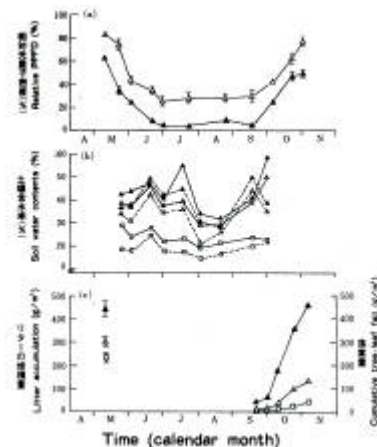


図-14 (a)相対光量子密度, (b)土壌含水率, (c)リターの推積量および落葉量, (± S E の季節変化
林内 (▲), 小ギャップ (△), 大ギャップ (□),
落葉層区 (実線), 土壌裸出区 (点線)

Fig.14. Seasonal changes in (a) relative PPFD (%), (b) soil water content (%) and (c) litter accumulation and cumulative leaf fall in forest understory (▲-▲), small gap (△-△), and large gap (□-□). In fig.1b, soil water contents are showed by dotted line in microsite with bare soil and solid line in microsite with litter in each site.

3) 落葉量

播種した広葉樹5種の出現時期である1988年5月初旬に、林床に堆積した落葉の重さを測定した。

落葉量は、林内で最も重く、小ギャップ、大ギャップの順に軽くなった(図-14c)。同年秋の落葉量は、9月から11月まで増大し、その積算量は林内で最も多く、小ギャップ、大ギャップの順に少なくなった(図-14c)。

(3) 種子および稚苗の生存経過

1) 種子の消失

5mm×5mmメッシュの金網は、いずれの場所でもミズナラ・イタヤカエデの種子の消失、捕食を100%防いだ。金網をかけない処理区でのミズナラの種子の生存率は、林内、小ギャップ、大ギャップともに1%以下と低く、散布場所に関係なくほぼすべて消失した(表-4)。イタヤカエデの種子の生存率は、林内、小ギャップ、大ギャップの順に有意に高くなり、散布場所が開けた場所ほど生存率が高くなる傾向がみられた。また、5mm×5mmメッシュの金網によって種子の消失が防御されるということは、消失した種子が小動物(KIKUZAWA and MIYAKI 1988)や鳥によって持去られたことを意味している

表-4 林内、小ギャップ、大ギャップにおけるミズナラとイタヤの種子の生残(1988年5月1日)

Table 4. Seed survival of *Quercus* and *Acer* in three different sites at 1st May 1988

| 種名 Species | 播種数 Number of seeds sown | 生存種子数 (%) Number of seeds survived(% survival) | | |
|--|--------------------------------|---|------------------------|-------------------------|
| | | 林内 Forest understory | 小ギャップ Small gap | 大ギャップ Large gap |
| <i>Quercus mongolica</i> <i>var.grosseserrata</i> | 200 | 2(1.0) | 1(0.5) | 1(0.5) |
| <i>Acer momo</i> | 200 | 3 ^a (1.5) | 21 ^b (10.5) | 125 ^c (62.5) |

ミズナラは落葉層区および土壌裸出区両方で観察したがイタヤカエデは土壌裸出区のみで観察した。異なる数字は場所間で生残数が有意になることを示す(p<0.05; G-test)。

Survival of *Quercus* was observed in both microsites with bare soil and litter, but only in microsites

with bare soil for *Acer*. Values within a species significantly different are indicated by different letters (p<0.05; G-test).

2) 稚苗の出現時期

イタヤカエデの出現はいずれの場所でも調査した5種中最も早く、その出現時期は林内の落葉層区の5月3日を除けば、すべて4月29日以前に始まった(表-5)。イタヤカエデの出現は一斉に行われ、最初の個体が出現してから全出現個体数の75%に達するまでの日数はいずれの場所でも9日以内であった。ミズナラの出現が最も遅かったが、大ギャップの土壌裸出区で5月30日と最も遅いのを除けば、他では遅くとも5月23日までには出現を開始した。ケヤマハンノキ・カツラ・シラカンバの出現確認日は、いずれの場所でも5月13日から5月28日であった。一般にイタヤカエデ・ミズナラ・ケヤマハンノキの出現は一斉に行われ、カツラ・シラカンバは連続的に出現する傾向がみられた(表-5)。1989年の稚苗の出現は、林内の土壌裸出区でイタヤカエデが1個体みられただけであった。

稚苗の出現率は、種間(種子サイズ)および場所間(ギャップサイズ)によって有意に異なったが、発芽床(リターの有無)では有意ではなかった(3元分散分析, p<0.0001)。また、種間と場所間には交互作用がみられた(p<0.0001)(表-6)。

発芽率は、いずれの場所でも、種子の重いミズナラやイタヤカエデが高く、種子の軽いケヤマハンノキ・カツラ・シラカンバで低かった(図-15)。ただし裸地の土壌裸出区ではミズナラの出現率は3%と低くなった。

表-5 落葉広葉樹 5 種の稚苗が最初に出現した日

Table 5. Date of first seedling emergence for five deciduous broad-leaved tree species in two different microsites in three different sites. Numerals in parentheses are days to 75% of total emergence after first seedling emergence

| 種名 Species | 林内 Forest understory | | 小ギャップ Small gap | | 大ギャップ Large gap | |
|--|-------------------------------|----------------|--------------------|----------------|--------------------|----------------|
| | 土壌裸出区 Bare | 落葉層区 Litter | 土壌裸出区 Bare | 落葉層区 Litter | 土壌裸出区 Bare | 落葉層区 Litter |
| | <i>Quercus mongolica</i> var. | 23/May (11) | 23/May (10) | 21/May (19) | 21/May (24) | 30/May (0) |
| <i>Acer momo</i> | 29/April (3) | 3/May (8) | 26/April (7) | 29/April (0) | 29/April (9) | 29/April (6) |
| <i>Alnus hirsuta</i> | 13/May (8) | 17/May (10) | 13/May (3) | 13/May (3) | 17/May (0) | 23/May (7) |
| <i>Cercidiphyllum japonicum</i> | 13/May (16) | 13/May (26) | 13/May (29) | 13/May (37) | 17/May (0) | 17/May (11) |
| <i>Betula platyphylla</i> var. <i>japonica</i> | 13/May (22) | 17/May (12) | 13/May (3) | 13/May (22) | 17/May (0) | 17/May (16) |

() 内の数字は最初の個体が出現した日から全体の 75% の個体が出現するのに要した日数

表-6 稚苗の出現率 (%) および 2 生育期目の生存率 (%) の分散分析
Table 6. ANOVA of percent emergence and percent survival in the 2nd year

| 変動要因 Source of variation | df | 稚苗出現率 Percent emergence F | 2 生育期目の生存率 Percent survival in the 2nd year F |
|--|----|---------------------------------|---|
| 種 (種子サイズ) Species | 4 | 78.3**** | 135.1**** |
| 出現場所 (ギャップサイズ) Site | 2 | 26.8**** | 11.3**** |
| 発芽床 (リターの有無) Microsite | 1 | 4.0 | 2.1 |
| 種 × 出現場所 Species × Site | 8 | 5.8*** | 8.3**** |
| 種 × 発芽床 Species × Site | 4 | 1.4 | 1.7 |
| 出現場所 × 発芽床 Site × Microsite | 2 | 2.7 | 1.0 |
| 種 × 出現場所 × 発芽床 Species × Site × Microsite | 8 | 2.2 | 2.3* |

*p<0.05, **p<0.01, ***p<0.001, ****p<0.0001

数値 (%) はすべて計算前に逆正弦 (arcsin√) 変換した

Data were arcsine-transformed prior to calculations.

3) 稚苗の出現率

稚苗の出現率は 5 種ともに、土壌裸出区、落葉層区いずれの場所でも、林内で最も高く、大ギャップで最も低かった (図-15)。これは、すべての種が出現を開始した 5 月上旬~中旬の地表面直下の土壌水分が林内、小ギャップ、大ギャップの順に高かった (図-14 b) ためである。またこの時期は林冠木の開葉が始まったばかりであり、出現時の光の量は林内も小ギャップも大ギャップと大きくは変わらず (図-14 a), 各場所の温度も大きな差異はなかったと考えられる。したがって、林内では温度が発芽の制限要因となりにくく、逆に大ギャップでは、水分不足が発芽の制限要因になったものと考えられる。

落葉層区における稚苗の出現率は土壌裸出区に比べ、全ての種でほぼ全ての場所で低くなった。

関係している。落葉層の堆積の最も多い林内でさえも、種子サイズの大きなミズナラ・イタヤカエデは、それぞれ 70%、52%と高い出現率を示し、落葉層区と土壤裸出区の間には有意な出現率の差はみられなかった。しかし、大ギャップでは逆にミズナラ・イタヤの出現率は土壤裸出区の方が落葉層区よりも有意に低くなった。一方、種子の軽い他の3種の出現率は、小ギャップにおけるケヤマハンノキを除けば、落葉層区の方が土壤裸出区よりも有意に低くなった。したがって、稚苗の出現に及ぼす種子サイズの影響は落葉層の有無によって異なり、落葉層区における稚苗の出現率は、いずれの場所でも、種子の貯蔵養分 (Log 変換) と有意な正の相関関係がみられた (林内: $r=0.951$, $p<0.05$ 小ギャップ: $r=0.945$, $p<0.5$; 大ギャップ: $r=0.905$, $p<0.05$, いずれも $n=5$)。しかし、土壤裸出区では林内 ($r=0.977$, $n=5$, $p<0.01$) を除いて、小ギャップ ($r=0.803$, $n=5$) と大ギャップ ($r=0.423$, $n=5$) では有意な関係はみられなかった。すなわち、稚苗の出現に与える種子サイズの正の効果は、落葉層の多い所でより明らかであり、土壤裸出区では、より乾燥した所ほどその効果はなくなった。

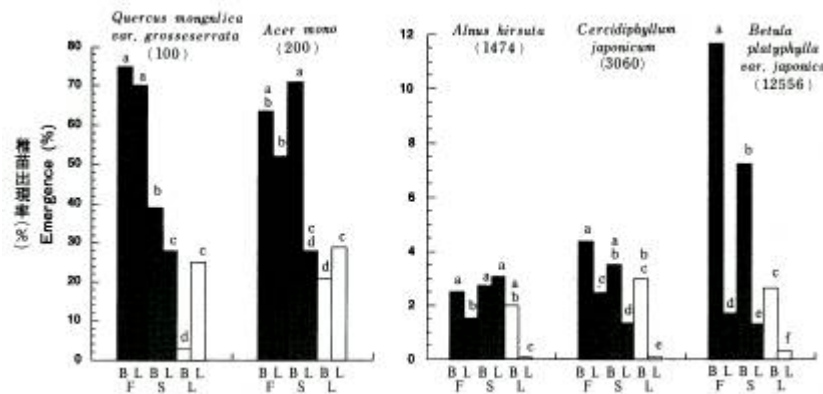


図-15 異なる発芽床における落葉広葉樹5種の稚苗出現率

校内(F),小ギャップ(S),大ギャップ(L),土壤裸出区(B),落葉層区(L)。()内の数値は播種数を示す。

ヒストグラム上の文字の違いは種内における出現率の場所間での有意な違いを示す(G-test: $p<0.05$)

Fig.15. Percent emergence of seedlings of five deciduous broad-leaved tree species in two microsites in three different sites. Histograms for seedlings in bare soil (B) and litter (L) are arranged from left to right in forest understory (F), in small gap (S) and in large gap (L). Numerals in parentheses are number of seeds sown. Values within a species significantly different are indicated by different letters ($p<0.05$; G-test).

4) 稚苗の死亡率の季節変化

稚苗の死亡率は出現場所の季節的な環境の変化に応じて変化し、その程度も種ごとに大きく異なった (図-16)。稚苗の死亡に与える環境の影響を季節的にみるために、それぞれの種の稚苗死亡率を①稚苗の出現から林冠の閉鎖まで (1988年5月~6月) ②林冠の閉鎖から積雪まで (1988年7月~10月) ③積雪期 (1988年11月~1989年4月) ④発芽翌年の生育期間 (1989年5月~10月) に分けて検討した。

ミズナラは一旦発芽すると死亡率は低く出現場所間では有意な差はみられなかった (図-16, 17)。イタヤカエデの死亡率は、発芽直後の樹冠閉鎖までの期間に高く、それは大ギャップで最も高く林内で最も低かった。また、落葉層区より土壤層裸出区の方が乾燥による死亡率が高い傾向がみられた (図

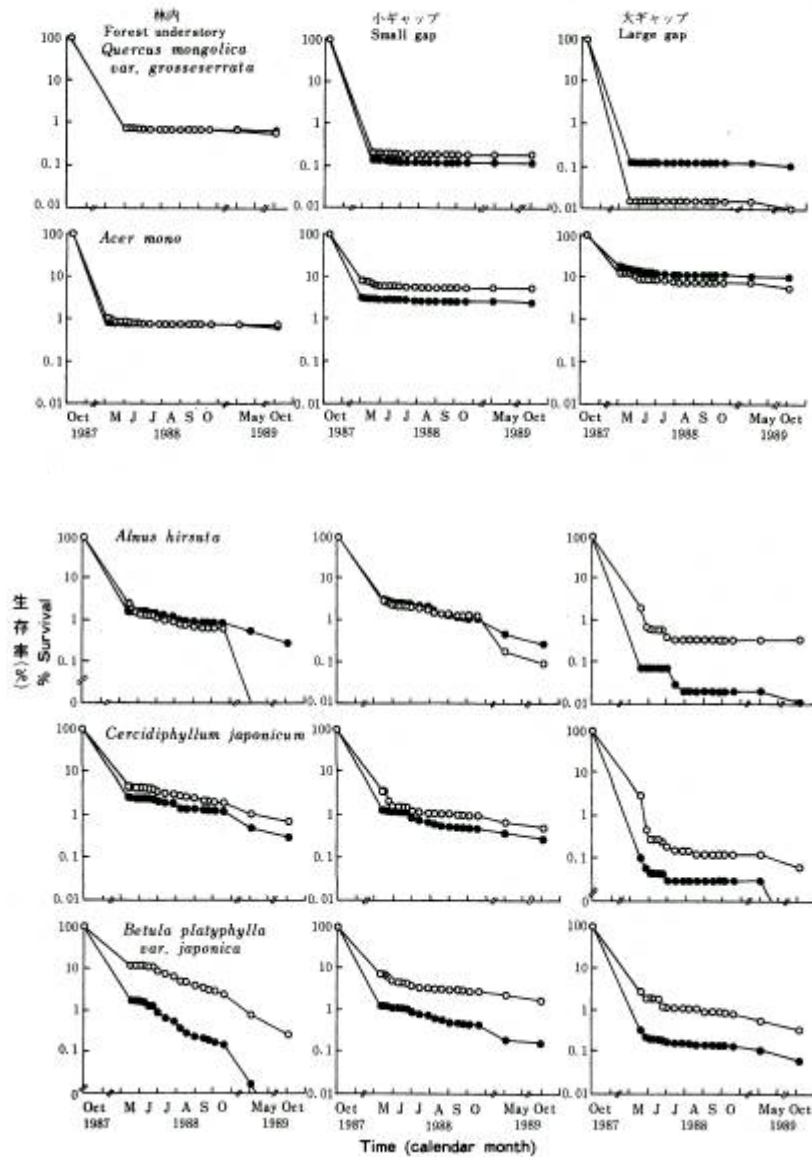


図-16 異なる生育場所における落葉広葉樹5種の生存経過（播種から2生育期間終了まで）
 土壤裸出区（○），落葉層区（●）

Fig.16. Survivorships of five deciduous broad-leaved tree species from the date of seed sown through 2 year in bare soil (○-○) and litter (●-●) in forest understory, in small gap and in large gap.

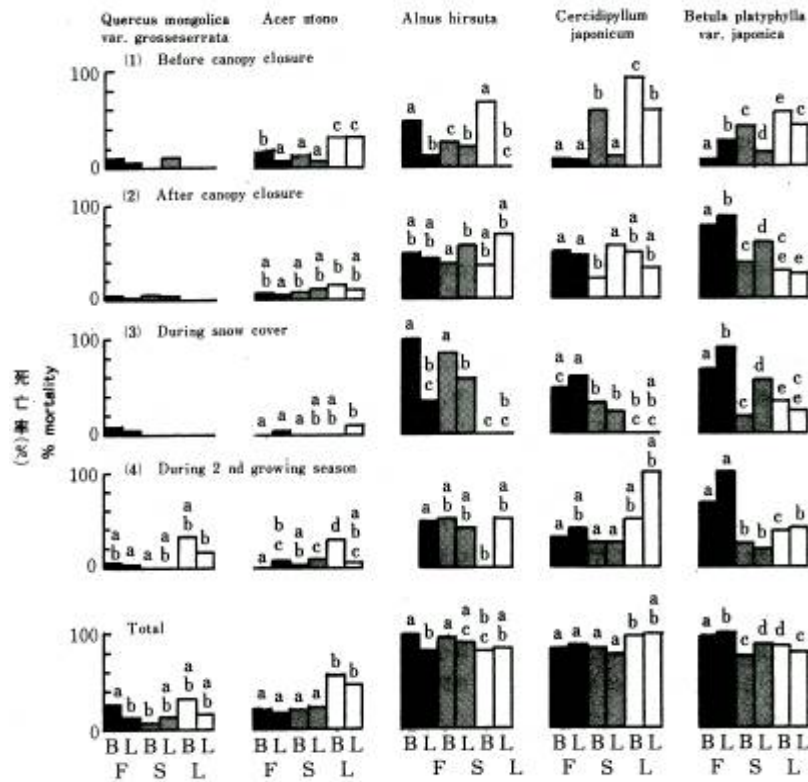


図-17 稚苗の死亡率の生育段階による違い
生育場所の記載は図-15 と同じ

Fig.17. Stage-specific mortality rate of seedlings of five deciduous broad-leaved tree species in different habitats. Symbols (B,L,F,S,L) are the same as in Fig.15. Values within a species significantly different are indicated by different letters ($p, 0.05$; X^2 -test using Yate's correction).

17)。林冠の閉鎖以降は、いずれの場所でも死亡率が減ったが、2 生育期目になると裸地の土壤層裸出区での乾燥による死亡が増えて、他の所に比べ有意に高くなった (図-17)。

カツラ・シラカンバの死亡率は、出現から樹冠の閉鎖までの間は大ギャップで最も高く、林内で最も低くなり、また、いずれの場所でも土壤層裸出区の方が落葉層区より高かった (図-17)。これは、乾燥や立枯病によるものであった。しかし、林冠の閉鎖後は林内での枯死が増加し、逆に大ギャップでは減少し、この傾向は積雪期でも続いた。ケヤマハンノキも同様に積雪期間中は林内、小ギャップ、大ギャップの順に有意に高くなった (図-17)。2 生育期目ではシラカンバは林内での死亡率が高く、カツラは大ギャップでの死亡率が高くなった (図-17)。

5) 2 生育期間終了時の稚苗死亡率

出現後 2 生育期目における稚苗死亡率は、種間 (種子サイズ) および場所間 (ギャップサイズ) に

よって有意に異なった（3元分散分析, $p < 0.0001$ ）。また、両者には交互作用がみられた ($p < 0.0001$)。

稚苗出現2生育期目の死亡率は、いずれの出現場所でもミズナラ・イタヤカエデで低く、ハンノキ・カツラ・シラカンバで高くなった（図-17）。イタヤカエデの稚苗死亡率は、大ギャップで最大となった（図-17）。逆に最も種子サイズの小さいシラカンバの死亡率は林内で最大となり、大ギャップ以外の場所では落葉層区で、有意に高くなった（図-17）。ミズナラ・ケヤマハンノキ・カツラは場所間、落葉層の有無による稚苗死亡率の明らかな差異は認められなかった。

6) 種子散布から2生育期終了時点までの生存率

種子の散布から2生育期終了時点まで生存率（以下生存率）は、落葉層の有無にかかわらず、ミズナラでは林内で最も高く大ギャップで最も低かった。イタヤカエデではその関係は逆であった（図-16）。シラカンバの生存率は落葉層区、土壤裸出区ともに、また、ケヤマハンノキの生存率は土壤裸出区のみで、林内で最も低くなった。カツラの生存率は逆に落葉層の有無にかかわらず大ギャップで最も低くなった（図-16）。種子の小さいカツラとシラカンバの生存率はいずれの場所でも落葉層区の方が土壤裸出区よりも低くなった。しかし、種子の大きいミズナラ・イタヤカエデの生存率は林内では落葉層の有無で変りはなく、むしろ裸地では落葉層区のほうの生存率が高くなった（図-16）。

種子散布から出現後2生育期終了時点までの生存率は、種子サイズの大きいミズナラとイタヤカエデでは種子段階の死亡率によって主に決定されているが、逆に、種子サイズの小さい3種では、稚苗出現後の死亡率によって大きく左右されている。

(4) 葉の生存様式

展葉期間、落葉期間、本葉の寿命、本葉の回転率および総展葉数いずれも、種間（種子サイズ）および場所間（ギャップサイズ）によって有意に異なったが、発芽床（リターの有無）では有意に異ならなかった（3元分散分析, $p < 0.0001$ ）。また、種間と場所間には交互作用がみられた ($p < 0.0001$)（表-7）。

表-7 葉の動態を示す諸指標の分散分析
Table 7. ANOVA of characteristics of leaf dynamics.

| 変動要因 Source of variation | df | 展葉期間 Duration of leaf emergence F | 落葉期間 Duration of leaf fall F | 本葉の寿命 Longevity of foliage leaves F | 本葉の回転率 Leaf-turnover rate F | 総展葉数 Total leaf number F |
|--------------------------------------|----|---|---------------------------------------|---|--------------------------------------|-----------------------------------|
| 種（種子サイズ） Species | 4 | 346.9**** | 150.6**** | 699.3**** | 250.3**** | 149.2**** |
| 出現場所（ギャップサイズ） Site | 2 | 129.4**** | 46.9*** | 171.4**** | 96.6**** | 332.6**** |
| 発芽床（リターの有無） Microsite | 1 | 0.0 | 0.5 | 0.1 | 2.2 | 1.7 |
| 種×出現場所 Species×Site | 8 | 9.9**** | 7.8**** | 23.6**** | 6.1**** | 8.7**** |
| 種×発芽床 Species×Microsite | 4 | 0.6 | 1.1 | 0.9 | 0.2 | 1.8 |
| 出現場所×発芽床 Site×Microsite | 2 | 1.7 | 5.5** | 1.9 | 0.9 | 4.6* |
| 種×出現場所×発芽床 Species×Site×Microsite | 8 | 2.6** | 1.0 | 6.2**** | 1.7 | 3.0** |

* $p < 0.05$, ** $p < 0.01$, *** $p < 0.001$, **** $p < 0.0001$

1) 展葉様式および落葉様式

いずれの出現場所でも、展葉、落葉期間ともにミズナラ・イタヤカエデよりもケヤマハンノキ・カツラ・シラカンバの方が長く(図-18, 19), 種子貯蔵養分と葉の展開期間, 落葉期間とは有意な負の相関がみられた(表-8)。ただし、大ギャップの落葉層区ではミズナラ・イタヤカエデともに展葉期間が有意に伸びた(図-19)ため、種子貯蔵養分との間には有意な相関がみられなかった(表-8)。

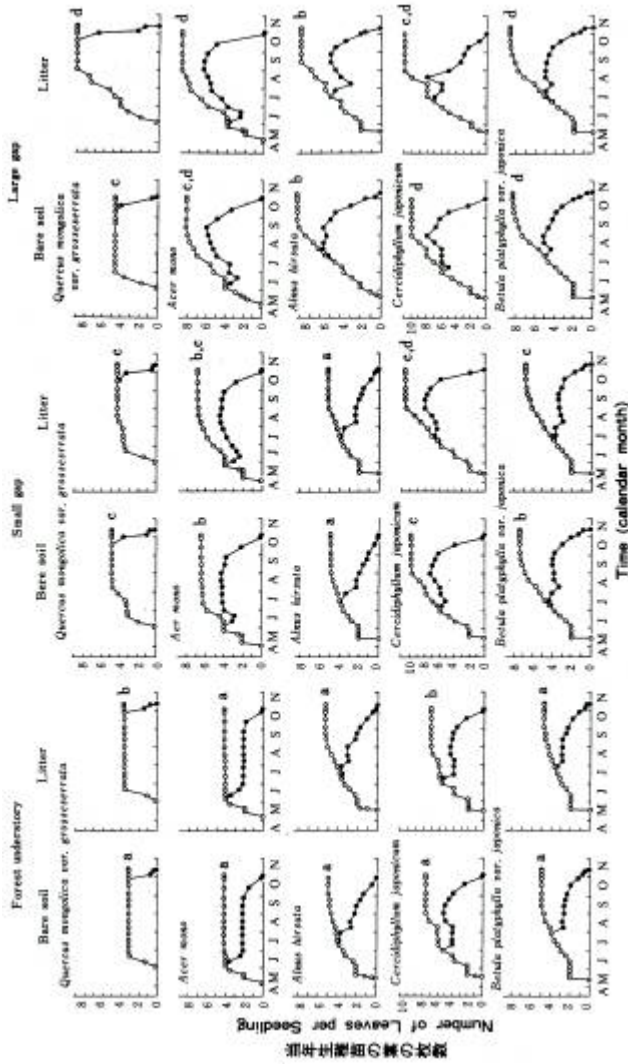


図-18 異なる場所で発芽した子葉および本葉の枚数を示す生存曲線。(○)は稚苗に現在何枚葉が着いているかを示す生存曲線

Fig.18. Seasonal changes in number of leaves per main stem for five deciduous broadleaved tree species in two microsites in three different sites. Upper curves indicate leaf emergence showing number of cotyledons and foliage leaves emerging on a main stem of seedlings. Lower curves indicate leaf survival showing actual number of cotyledons and foliage leaves attached on the main stem.

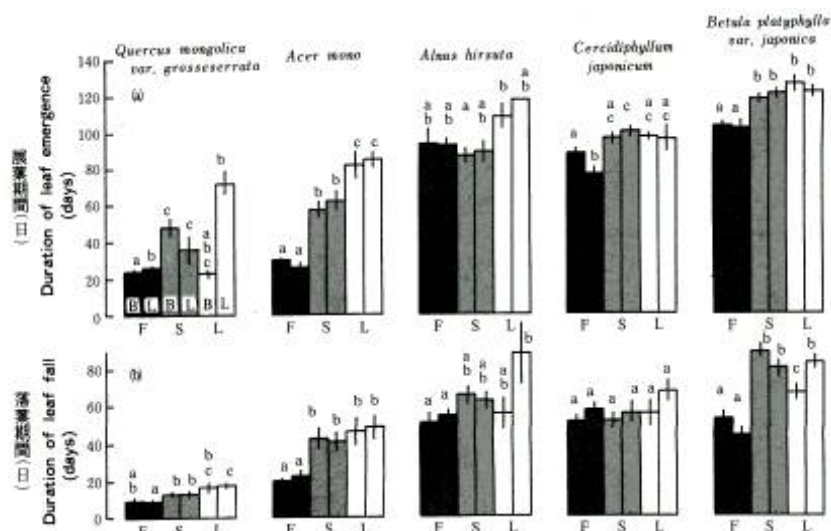


図 - 19 異なる場所で発芽した落葉広葉樹 5 種の当年生稚苗の展開期間と落葉期間
生育場所の記載は図 - 15 と同じ

Table.19. Duration of leaf emergence (a) and duration of leaf fall (b) of five deciduous broad-leaved tree species in different habitats. Symbols (B,L,F,S,L) are the same as in Fig.15. Vertical lines are + SE. Means within a species significantly different at $p < 0.05$ (t-test) are indicated by different letters.

表 - 8 異なる生育場所における種子貯蔵養分重 (\log_{10} 変換) と葉の動態を示す
諸指標との関係 (数値は相関係数を示す)

Table 8. Relations between seed reserve (\log_{10} transformed) and characteristics of leaf dynamics in two different microsites in three different sites. Values are the correlation coefficient, r.

| | n | 林内 Forest understory | | 小ギャップ Small gap | | 大ギャップ Large gap | |
|---|---|-------------------------|----------------|--------------------|----------------|--------------------|----------------|
| | | 土壌裸出区 Bare | 落葉層区 Litter | 土壌裸出区 Bare | 落葉層区 Litter | 土壌裸出区 Bare | 落葉層区 Litter |
| | | | | | | | |
| 平均展葉期間 Mean duration of leaf emergence | 5 | -0.953* | -0.910* | -0.956 | -0.981** | -0.926* | -0.854 |
| 平均落葉期間 Mean duration of leaf fall | 5 | -0.980** | -0.917* | -0.882* | -0.939* | -0.937* | -0.918* |
| 葉の平均寿命 Mean longevity of leaves | 5 | 0.879* | 0.879* | 0.853 | 0.915* | 0.920 | 0.940* |
| 葉の平均回転率 Mean leaf turnover rate | 5 | -0.888* | -0.855 | -0.878 | -0.905* | -0.904* | -0.957* |

* $p < 0.05$, ** $p < 0.01$

種子サイズの大きい種では出現場所によってその展葉期間が有意に変化し、一方、種子サイズの小さな種ではその変化の幅が小さかった (図-19)。ミズナラ・イタヤカエデの 2 種は林内では、開葉、落葉期間ともにそれぞれ 30 日以下で短かった (図-18, 19) が、小ギャップ、さらに大ギャップと明かるい場所になるにつれて有意に長くなった (図-18, 19)。ただし、ミズナラの展葉期間は大ギャップの土壌層裸出区で長くならなかった。

ケヤマハンノキ・カツラ・シラカンバ 3 種は子葉展開後その面積を徐々に拡大してゆき、子葉展開後 18~42 日後になって初めて本葉を展開した (図-20)。この 3 種は本葉第 1 葉を展開後は、大ギャップ、小ギャップのみならず光強度がしだいに低下していく林内でさえも順次、連続的に葉を展開し、長い間にわたって葉を展開し続けた (図-18)。その結果、展葉期間の出現場所間の差はケヤマハンノキとカツラでほとんどなかった (図-19)。シラカンバでもそれぞれの差は有意だがミズナラ・イタヤカエデとくらべると出現場所間の差は小さかった (図-19)。

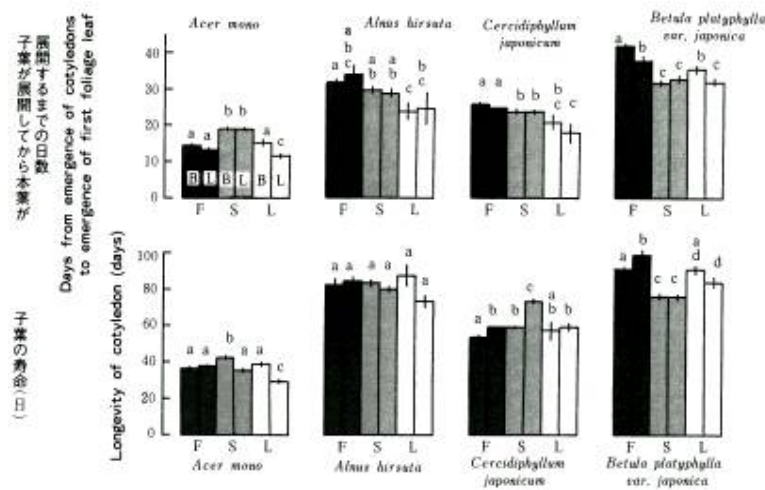


図 - 20 異なる場所で発芽した落葉広葉樹 5 種の当年生稚苗の使用が展開してから本葉が展開するまでの日数と子葉の寿命
生育場所の記載は (図 - 15) と同じ。ヒストグラム上の文字の違いは種内における平均値の場所間での有意な違いを示す (t-test : $p < 0.05$)

Fig.20. Days from emergence of cotyledons to emergence of first foliage leaf (a) and longevity of cotyledon (b) of four epigeous species in different habitat.

Symbols (B,L,F,S,L) are the same as in Fig.15. Vertical lines are \pm SE.

Means within a species significantly different at $p < 0.05$ (t-test) are indicated by different letters.

2) 子葉が展開してから本葉の第 1 葉が展開するまでの日数と子葉の寿命

地上子葉性の 4 種の、子葉が展開してから本葉の第 1 葉が展開するまでの日数は、いずれの場所でも、種子サイズの大きいイタヤカエデ (12~19 日) が短く、種子サイズの最も小さいシラカンバ (32~42 日) が最も長くなった (図-20a)。また、イタヤカエデを除く種子サイズの小さい 3 種では、その日数は大ギャップ、小ギャップ、林内の順に有意に長くなり (図-20a)、発芽した場所の光強度が急激に低下する所では、子葉が展開してから本葉が展開し始めるまでに多くの日数を要した。

地上子葉性の 4 種の子葉の寿命を比べるといずれの出現場所でも種子サイズの大きいイタヤカエデ

(29~42日)が短く、ついでカツラ(53~73日)・ケヤマハンノキ(73~87日)、種子サイズの最も小さいシラカンバ(76~99日)が最も長かった(図-20)。しかし、出現場所間での差異は明らかではなかった。

3) 本葉の寿命とその回転率

本葉の寿命は、いずれの場所でも種子サイズの大きい種ほど長く(図-21a)、種子貯蔵養分との間には、すべての場所でも有意な正の相関がみられた($p < 0.05$)。ただし、小ギャップの土壤裸出区ではその相関は幾分弱かった($0.05p < 0.1$ (表-8))。ミズナラとイタヤカエデの葉の寿命は林内で最も長く、大ギャップで最も短くなった(図-21a)。しかし、種子サイズの小さな3種では、葉の寿命の場所間の差は小さく、シラカンバで有意差がみられたが他の2種では有意に異ならなかった(図-21a)。

葉の回転率は寿命とは逆の傾向を示し、いずれの出現場所でも、種子サイズの大きい種で高く、種子サイズの小さい種で低くなり(図-21b)、種子貯蔵養分との間には、林内の落葉層区($0.05 < p < 0.1$)以外はすべての場所でも有意な負の相関($p < 0.05$)がみられた(表-8)。また、5種ともに葉の回転率は林内で低く大ギャップで高かった。しかし、ケヤマハンノキでは有意な差がみられなかった(図-21b)。

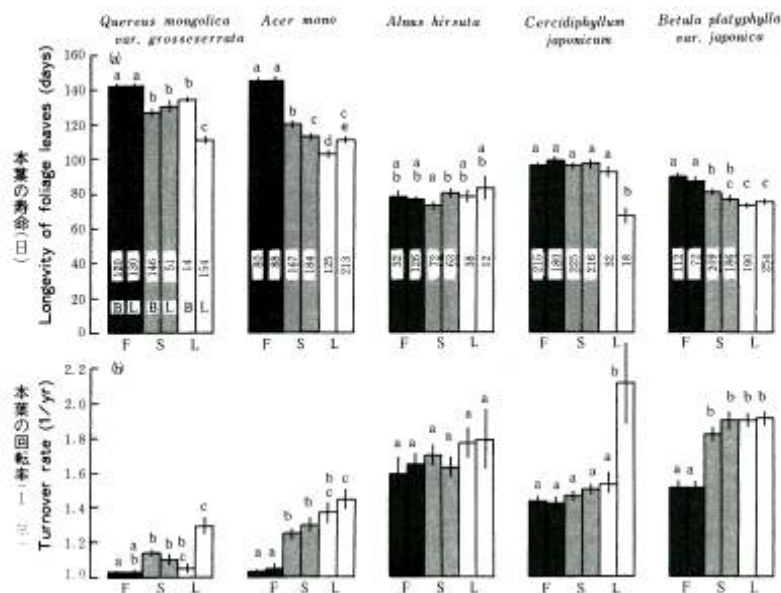


図 - 21 異なる場所で発芽した落葉広葉樹 5 種の当年生稚苗 (a) 本数の寿命と (b) 本数の回転率

生育場所の記載は図 - 15 と同じ。ヒストグラム上の文字の違いは樹内における平均値の場所間での有意な違いを示す (t-test : $p < 0.05$)

Fig.21. Longevity of foliage leaves (a) and turnover rate of foliage leaves (b) of five deciduous broad-leaved tree species in different habitats. Symbols(B,L, F,S,L) are the same as in Fig.15. Vertical lines are ± 1 S.E.Numerals in parentheses are sample sizes. Means Within a species significantly different at $p < 0.05$ (t-test) are indicates by different letters.

4) 展葉数

展葉数はいずれの種とも林内で最も少なく、大ギャップで最も多くなった(図-18)。林内では種子サイズの小さいものほど多くの葉を展開したが、大ギャップでは大きな種子サイズをもつ種の展葉数が増加し種間の展葉数の差はなくなった。落葉層の有無による展葉数の変化は、大ギャップのミズナラでみられ、土壌裸出区での展葉数が大きく減少した。種子貯蔵養分と展葉数との間には、いずれの場所でも有意な相関関係がみられなかった。

5) 葉面積、葉重量、葉面積重 (SLM)

発芽当年の9月1日に抜き取った4種の稚苗における個葉の平均葉面積、平均葉重、平均SLMをそれぞれ表-9に示した。この時点では子葉はどの種でもすべて脱落していたのでここには含まれていない。葉面積、葉重ともに種子サイズの大きな種ほど大きく、種子サイズの小さな種ほど小さかった(表-9)。

種子サイズの大きなミズナラ・イタヤカエデでは葉面積、葉重ともに出現場所間の差異が小さかった。これは、種子サイズの大きな種は、いずれの場所でも最初から大きな葉を展開させ、後から展開した葉のサイズとの差が小さかったためである。一方、種子サイズの小さなシラカンバでは、大ギャップでは小さな葉から次第に大きな葉を展開して行ったのに比べ、林内では小さな葉しか展開できなかったため葉の平均サイズは林内で最も小さく大ギャップで最も大きくなった。

葉面積重(SLM: g/m²)はいずれの場所でも種子サイズの大きなものほど大きい。葉面積や葉重ほどの種間の差異はみられなかった(表-9)。しかし、すべての種で大ギャップ、小ギャップ、林内の順に出現場所が暗くなるほどにSLMが減少する傾向がみられた(表-9)。したがって、ミズナラとイタヤカエデのように出現場所が暗くなるほどに葉の寿命が延びた種では、葉の寿命とSLMの間には負の相関がみられた(図-22)。しかし、出現場所間での葉の寿命の差が小さかったカツラ・シラカンバでは、有意な関係がみられなかった。すなわち、ミズナラ・イタヤカエデは暗い期間が長

表-9 異なる生育場所における落葉広葉樹5種の個葉の面積、乾重量およびSLM。

Table 9. Mean individual foliage leaf area (cm²), mean dry weight per foliage leaf (mg), mean specific leaf mass (mg · cm⁻²) for four deciduous broad-leaved tree species in two different microsites in three different sites. Numerals in parentheses are sample sizes.

| | Species | var. | 林内 Forest understory | | 小ギャップ Small gap | | 大ギャップ Large gap | |
|---|--|------|-------------------------|----------------|--------------------|----------------|--------------------|----------------|
| | | | 土壌裸出区 Bare soil | 落葉層区 Litter | 土壌裸出区 Bare soil | 落葉層区 Litter | 土壌裸出区 Bare soil | 落葉層区 Litter |
| | | | | | | | | |
| 個葉の面積 individual foliage leaf area (平均値: cm ²) | <i>Quercus mongolica</i> | var. | 11.7 (13) | 16.1 (8) | 9.1 (23) | 8.5 (3) | — | 13.7(34) |
| | <i>grosseserrata</i> | | 11.2 (10) | 8.73(10) | 8.85 (14) | 4.27(21) | 5.53(28) | 6.01(32) |
| | <i>Acer momo</i> | | 0.38 (22) | 0.45(20) | 0.32 (20) | 0.50(32) | — | — |
| | <i>Cercidiphyllum japonicum</i> | | 0.13 (25) | 0.13(14) | 0.70 (31) | 0.70(31) | 1.90(54) | 1.77(42) |
| | <i>Betula platyphylla var.japonica</i> | | | | | | | |
| 個葉の乾重量 dry weight per foliage leaf (平均値: g) | <i>Quercus mongolica</i> | var. | 39.5 (13) | 52.4(8) | 34.8 (23) | 39.7 (23) | — | 59.9(34) |
| | <i>grosseserrata</i> | | 26.4 (10) | 21.8(10) | 26.2 (14) | 26.2 (14) | 19.5(28) | 21.1(32) |
| | <i>Acer momo</i> | | 0.48 (22) | 0.64(20) | 0.53 (24) | 0.53(24) | — | — |
| | <i>Cercidiphyllum japonicum</i> | | 0.25 (25) | 0.27(14) | 1.77 (31) | 0.36(25) | 5.65(54) | 4.07(42) |
| | <i>Betula platyphylla var.japonica</i> | | | | | | | |
| S L M (平均値: mg/cm ²) | <i>Quercus mongolica</i> | var. | 32.8 (38) | 31.6(36) | 40.2 (30) | 46.9 (12) | — | 43.9(17) |
| | <i>grosseserrata</i> | | 25.0 (40) | 23.6(40) | 29.6 (37) | 33.4 (38) | 35.3(20) | 35.2(31) |
| | <i>Acer momo</i> | | 12.7 (38) | 14.1(35) | 16.5 (29) | 19.9 (25) | — | — |
| | <i>Cercidiphyllum japonicum</i> | | 18.7 (38) | 21.4(26) | 25.2 (39) | 15.6 (39) | 29.7(30) | 22.9(39) |
| | <i>Betula platyphylla var.japonica</i> | | | | | | | |

() 内の数値は標本稚苗の数を示す。

くなる小ギャップ、林内ほど葉を薄くし寿命を延した。一方、カツラ・シラカンバは暗くなっても陰葉化するが葉の寿命は延びないという傾向がみられた。

(5) 苗高の季節的伸長様式

初期伸長量、1生育期目および2生育期目の苗高は、種間(種子サイズ)および場所間(ギャップサイズ)および発芽床間(落葉層の有無)によって有意に異なり(3元分散分析, $p < 0.0001$), すべての交互作用項が有意になった(表-10)。

初期伸長量はいずれの場所でも種子サイズの大きいミズナラ・イタヤカエデがそれぞれ、6.4~10.3cm, 4.1~6.8 cm と大きい、ケヤマハンノキ・カツラ・シラカンバでは、それぞれ、1.1~2.3 cm, 0.6~1.6cm および0.5~1.1cm と小さく(図-24), 種子貯蔵養分との間にはいずれの場所でも有意な正の相関がみられた(表-11)。

ケヤマハンノキ・カツラ・シラカンバは初期伸長量が小さいものの、大ギャップでは7, 8月になると伸長量が急激に増大した(図-23)。その後しだいに伸長量が減少しカツラでは9月初旬に、ケヤマハンノキ・シラカンバでは10月中旬に伸長を止めた。2生育期目には、大ギャップではケヤマハ

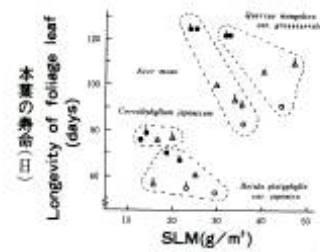


図-22 落葉広葉樹4種の本数のSLMとその寿命との関係

林内(●), 小ギャップ(△), 大ギャップ(○)

Fig.22 Longevity of foliage leaves (LFL) vs. specific leaf mass (SLM) for four deciduous broad-leaved tree species. There are negative relationships between LFL and SLM for *Quercus* ($r = -0.753$, $n = 5$, $0.2 < P < 0.1$), *Acer* ($r = -0.976$, $n = 6$, $p < 0.001$), but not for *Cercidiphyllum* ($r = -0.024$, $n = 4$, non-significant) and *Betula* ($r = -0.440$, $n = 6$, non-significant).

表-10 生育時期別の苗高の分散分析。数値は計算前にlog-変換した

Table 10. ANOVA of seedling height in different growth stages.

Data were log-transformed prior to calculations.

| 変動要因 | 初期伸長量 Initial seedling height | 1生育期目の苗高 Seedling height in the 1st year | 2生育期目の苗高 Seedling height in the 2nd year |
|--------------------------------------|----------------------------------|---|---|
| Source of variation | df | F | F |
| 種(種子サイズ) Species | 4 | 4677.1**** | 971.0**** |
| 出現場所(ギャップサイズ) Site | 2 | 313.6**** | 89.4**** |
| 発芽床(リターの有無) Microsite | 1 | 877.7**** | 98.4**** |
| 種×出現場所 Species×Site | 8 | 19.2**** | 22.4**** |
| 種×発芽床 Species×Microsite | 4 | 21.4**** | 7.2*** |
| 出現場所×発芽場所 Site×microsite | 2 | 6.4** | 21.4**** |
| 種×出現場所×発芽床 Species×Site×Microsite | 8 | 7.8**** | 3.4*** |

** $p < 0.01$, *** $p < 0.001$, **** $p < 0.0001$

表-11 異なる生育場所における種子貯蔵養分重(log₁₀-変換)と苗高との関係(数値は相関係数を示す)

Table 11. Relations between seed reserve (log₁₀-transformed) and seedling height of different growth stages in two different microsities in three different sites.

Valus are the correlation coefficient, r.

| | n ^a | 林内 Forest understory | | 小ギャップ Small gap | | 大ギャップ Large gap | |
|--|----------------|---|----------------|--------------------|----------------|--------------------|----------------|
| | | 土壌裸出区 Bare | 落葉層区 Litter | 土壌裸出区 Bare | 落葉層区 Litter | 土壌裸出区 Bare | 落葉層区 Litter |
| | | 平均初期伸長量 Mean initial seedling height | 5 | 0.957* | 0.987** | 0.989** | 0.984** |
| 1生育期目の平均苗高 Mean seedling height at 1-yr | 5 | 0.980** | 0.990** | 0.953* | 0.969* | 0.942* | 0.974** |
| 2生育期目の平均苗高 Mean seedling height at 2-yr | 5(4) | 0.995** | 0.985* | 0.972** | 0.917* | 0.335 | 0.408 |

^a()内の数値は林内の土壌裸出区、落葉層区および大ギャップの落葉層区における標本数を示す。

^aNumeral in parenthesis is sample size of both microsities in forest understory and microsite with litter in large gap.

* $P < 0.05$, ** $P < 0.01$, *** $P < 0.001$.

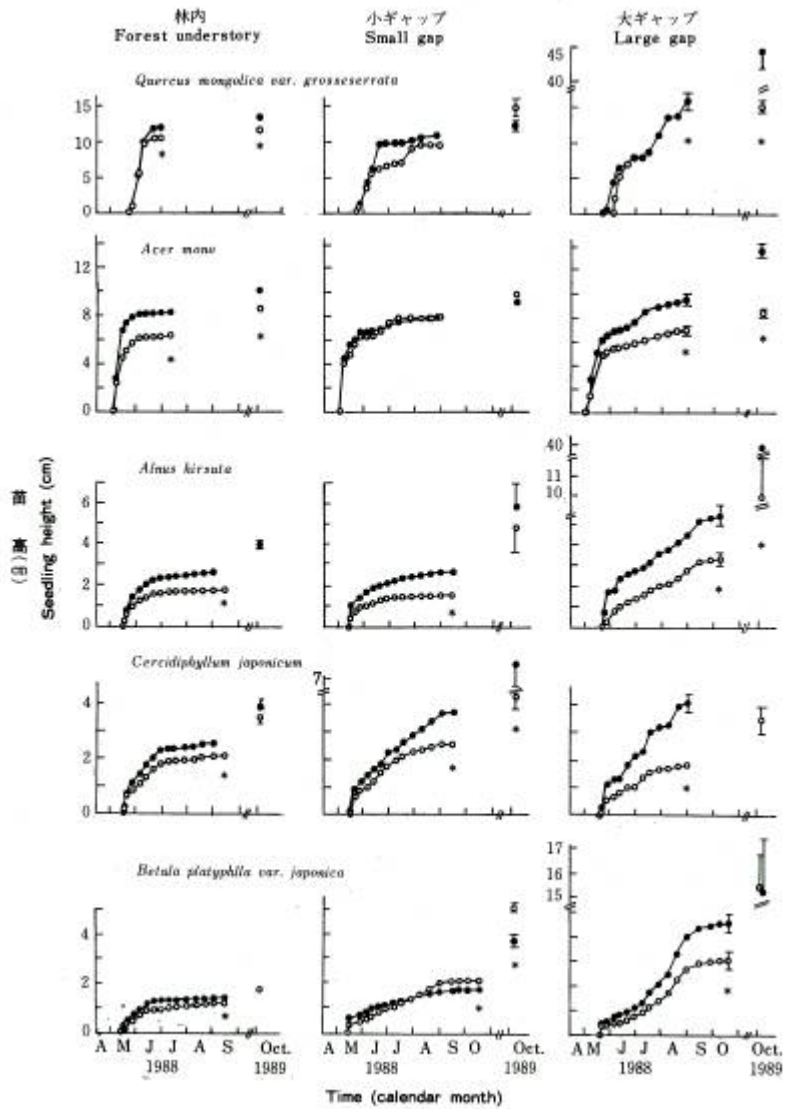


図-23 落葉広葉樹 5 種の稚苗の季節的パターンおよび発芽翌年秋における苗高
 土壌裸出区 (○), 落葉層区 (●)。* $p < 0.05$
 Fig.23. seasonal patterns of seedling height in current year and seedling height
 in second year for five deciduous broad-leaved tree species in microsite with
 bare soil (○—○) and microsite with litter (●—) in three different sites.
 * $P < 0.05$.

シラカンバの苗高は、それぞれ、ミズナラ・イタヤカエデとほぼ同じ高さに到達した(図-23)。したがって、大ギャップでは、苗高と種子の貯蔵養分との相関は、成長段階が進むにつれて減少し、2生育期目には両者には有意な関係がみられなくなった(表-11)。しかし、林内では、1、2生育期を通じて種子貯蔵養分と苗高の間には高い相関が維持された(表-11)。これは、種子サイズの大きな種では林冠が閉鎖してしまう前にシュートの伸長を完了し、高い苗高を獲得したにもかかわらず、種子サイズの小さな種は林冠閉鎖後も長い間伸長を続けた割には、閉鎖後の伸長量が極めて小さかった(図-23)ためである。

いずれの種も、1生育期目ではいずれの場所でも、落葉層区の方が土壌裸出区より伸長量が高かった(図-23)。このような落葉層が苗高に及ぼす正の効果は2生育期目になってもミズナラ・イタヤカエデ・ケヤマハンノキでは続いた。しかし、カツラ・シラカンバではみられなくなった(図-23)。

(6) 葉の回転率と苗高の相対成長率(RHGR)との関係

いずれの種も本葉の回転率が高いほど苗高の相対成長率も高くなり(図-24)、両者には高い正の相関がみられた(ミズナラ： $r=0.881$, $n=65$, $p<0.001$; イタヤカエデ： $r=0.785$, $n=107$, $p<0.001$; ケヤマハンノキ： $r=0.576$, $n=101$, $p<0.001$; カツラ： $r=0.504$, $n=59$, $p<0.001$; シラカンバ： $r=0.565$, $n=62$, $p<0.001$, いずれも落葉層区での値)。

(7) 葉、幹、根への資源の配分比

9月1日時点での当年生育苗の葉、幹、根への現存量の配分比を図-25に示した。同化器官への少ないシラカンバ(45~66%)・カツラ(47~50%)で高く、種子貯蔵養分の多いイタヤカエデ(26~34%)・ミズナラ(30~37%)で低かった。また、いずれの種も葉への配分比は大ギャップで最も高く、ついで小ギャップ、林内が最も低かった。シラカンバは、大ギャップで66%以上の資源を同化器官へ配分した。一方、ミズナラ・イタヤカエデは、林内で、70%以上の資源を幹、根など非同化器官へ配分した。

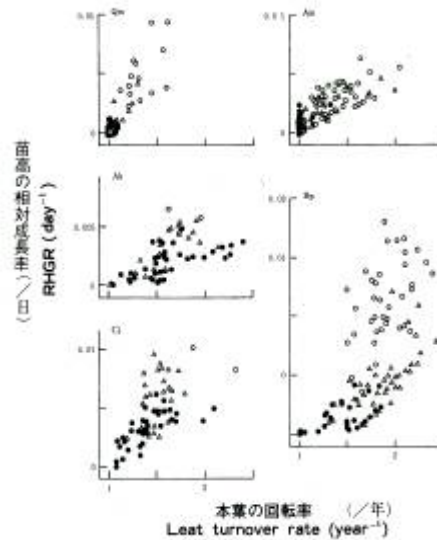


図-24 落葉広葉樹5種の当年生稚苗の本数の回転率と稚苗の苗高の相対成長率(RHGR)

林内(●), 小ギャップ(△), 大ギャップ(○)。落葉層区での関係を示した。

Fig.24. Relationships between leaf turnover rate and relative height growth rate for five deciduous broad-leaved tree species in microsite with litter in forest understory(●), small gap (△), and large gap (○)

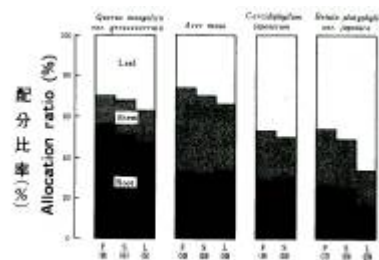


図-25 落葉広葉樹4種の当年生稚苗の葉と幹と根への配分比率の発芽場所による違い

稚苗の採種は土壌裸出区で行った。生育場所の記載は図-15と同じ。()内の数値は標本数。

Fig.25. Allocation ratio to leaf, stem and root of five deciduous broad-leaved tree species in microsite with bare soil in forest understory (F), in small gap (S) and in large gap (L). Sample sizes are given in parentheses.

3 考 察

(1) ギャップサイズと種子サイズが種子の消失に与える影響

最も種子の大きいミズナラはいずれの場所でも消失率が99%以上と高かった。このようなコナラ属における種子の高い消失率は、SHAW (1968), KANAZAWA and NISHIKAWA (1976), 長谷川 (1984), SORK (1984) および KIKUZAWA (1988) などの野外における観察結果と一致する。コナラ属のような種子サイズの大きな種の定着には種子段階の動物害が大きな制限要因となることは一般的な傾向といえそうだ。しかしながら、イタヤカエデの生存率は、林内より小ギャップ、小ギャップより大ギャップというように攪乱の大きい所ほど高かった。これは、より大きな攪乱のあった場所に散布された場合には、ミズナラよりもイタヤカエデの方が生存率が増し有利だということになる。

本試験でみられた、種子サイズが大きいほど捕食率が高いという傾向は JANZEN (1969), JENSEN (1985), WILLSON and WHELEAN (1990) などによっても報告されている。また、攪乱の大きな場所や、ササや草本、樹木などの植生の少ない場所ほど種子の捕食率が低くなる傾向、すなわち捕食率の回避がギャップサイズや植生の多少に依存することもすでにいくつか報告されている (長谷川 1984; MIYAKI and KIKUZAWA 1988; MYSTER and MCCARTHY (1989))。

しかし、本試験の結果は、種子の捕食が種子サイズとギャップサイズの両方の要因が複合的に作用して起こったことを示している。主な捕食者であるネズミ類は、隠れ家となる植生の多い所を主な行動範囲とする (宮木 1988; MIYAKI and KIKUZAWA 1988)。したがって、隠れる所のない大ギャップのような危険な場所では、種子サイズが大きく栄養価の高いミズナラならば身の危険という高いコストを支払っても利得が勝り、取りに行くが、イタヤカエデ程度の貯蔵養分量では危険のコストのほうが大きく割高になるから、わざわざ大ギャップまでは出て行かなかったのではないかと考えられる (図-26)。この研究では、ケヤマハンノキ・カツラ・シラカンバなどの種子の捕食については調べなかったが、JENZEN (1985) は、種子貯蔵養分量が1 mg 以下の種子は林内でも消失率は35%以下であり、かつ、それも流亡などのアクシデントによるものが多いことを報告しており、ギャップサイズにかかわらず少なかつたものと考えられる (図-25)。種子の捕食率 (消失率) と種子サイズおよびギャップサイズとの相互関係についてはさらに規模の大きな試験によって確める必要がある。

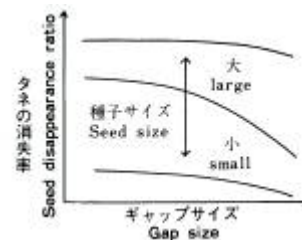


図-26 タネの持去り率 (消失率) に与えるギャップサイズと種子サイズの影響

Fig.26 Effects of gap size and seed size on the seeds disappearance ratio

(2) 稚苗の出現、生存、成長に与える落葉層と落葉の影響

1) 稚苗の出現に及ぼす落葉層の影響

稚苗の出現を落葉層が阻害するという傾向は、森林や草原における多くの樹木、灌木および草本で広く観察されている (KINNAIRD 1974; SYDES and GRIME 1981a, b; SMITH 1983; GROSS 1984; WINN 1985; 菅原ほか 1986; COLLINS and GOOD 1987; HAMRICK and LEE 1987; YAJIMA 1988; COLLIES 1990; TRIPATHI and KHAN 1990; FACELLI 1991)。本研究でも、落葉の堆積が稚苗の出現を阻害する傾向が、すべての種で、また、ほぼすべての場所でみられた。しかし、落葉の堆積が稚苗の出現に与える影響は出現場所間および種間で大きく異なった。

林内は落葉層が最も厚く堆積している場所である。ところが、種子サイズの大きいミズナラとイタヤカエデでは、林内においても落葉層による稚苗の出現阻害の程度は、種子サイズの小さい他の3種

よりも少なかった。これは大種子が、その大きな貯蔵養分によって出現の初期に、速くかつ大きな根や土胚軸の伸長成長を行ったためであろう。すなわち、上胚軸または根が落葉層を突き破ることができたために、落葉層の上に葉を展開し子葉または本葉が光を享受でき、また、根を鉢物土壌に到達できることによって、水分の補給が確実に became ためであろう。このような、種子サイズが大きいほど落葉層からの出現率が高いといえ傾向は、多年生草本において観察されており、種子サイズの異なる種間で (GROSS 1984)、また、種子サイズの異なる同種内の個体間でも (WINN 1985) みられている。同様にインド北東部のコナラ属の樹木において、種子サイズの異なる種子を落葉層の厚く堆積した林内に播種した結果、種子サイズの大きなものほど出現率が高いことが観察されている (TRIPATHI and KHAN 1990)。しかし、樹木における異なる種子サイズをもつ種間の比較は本研究が初めてであろう (FACELLI 1991)。

一方、大ギャップでは、落葉層はむしろ、ミズナラの出現を促進した。大ギャップではとくに乾燥が激しく、落葉層による水分保持の働きが、ミズナラの出現を促進したものと考えられる。同様の観察例は多い。GRIFFIN (1971) はコナラ属数種の種子散布から発芽までの重なる死亡要因としては動物による捕食と乾燥を挙げており、サバンナより林地の方が出現率が高いことを報告している。SHAW (1968) や YARRANTON and MORRISON (1973) もまた、落葉層が存在した方が土壌を裸出した場合よりもコナラ属の種子の発芽、出現に好適なことを確かめている。このように種子サイズの大きな種にとっては、発芽時の水分要求量が大きいため、落葉層による地表面の水分保持がある程度必要になってくるものと考えられる。落葉層の堆積は種子サイズがある程度大きければ必ずしも稚苗出現の阻害要因とはならず、むしろ乾燥した裸地や大きなギャップなどでは発芽、出現促進要因となっているものと考えられる。

一方、種子サイズの小さな種にとっては、林内のような厚い落葉層がある所はもちろん大ギャップにおける薄い草本の落葉層でも、出現が阻害された。これは、種子の貯蔵養分が小さいため初期伸長量も小さく、落葉層を根または子葉や上胚軸が突き破れなかったためであろう。

また、落葉層による出現阻害の要因としては上記の物理的阻害要因のみでなく菌類の攻撃による種子段階での死亡によるものも多いと考えられる。とくに暗色雪腐病菌 (*Racodium therryanum* THEUM. 以下 *Racodium* 菌と呼ぶ) はトドマツ (遠藤, 林 1984)、カラマツ (五十嵐, 溝口 1984; 五十嵐ほか 1987; IGARASHI and CHENG 1988)、エゾマツ (程 1989) などの針葉樹においては種子段階での大きな死亡要因となり、天然更新における大きな阻害要因となっている。*Racodium* 菌の個体群密度は Ao 層で最も高く (五十嵐ほか 1987; IGARASHI and CHENG 1988; 程 1989)、落葉層の存在はこの菌の種子への感染率の高さを示唆している。広葉樹の種子への *Racodium* 菌の感染についても幾つかの研究がみられる。遠藤ら (1985) は広葉樹種子 12 種に *Rscodium* 菌を接種した結果、すべての種にこの菌が、感染していることをみいだしている。しかしながら、非接種種子と発芽試験で明確な差が現れたのはわずかにカンバ類やケヤマハンノキなど種子の小さなものに限定されている。この結果は *Racodium* 菌の感染率と種子サイズとの間になにか関連があることも示しているように考えられる。すなわち、種子サイズが小さいため果皮 (または内果皮) や種皮などの物理的防御構造が脆弱であり (清和 1988)、また、化学的防御物質 (アミノ酸類, アルカロイド, フェノール, 溶性タンニン等) が大きな種子をもつものにくらべ少ない (FREELAND and JANZEN 1974; FOSTER 1986) ために菌類などによる攻撃を受けやすいのではないかと考えられる。種子サイズと *Racodium* などの菌類との関係については今実証すべき課題だと考えられる。

種子サイズの小さなタネは山火事跡、河川の氾濫、倒木による根返り跡、かき起こしなどなんらか

の攪乱を受けて鉍物質の土壌面が裸出したところに多く出現してくる(夏目 1985; ASAI et al. 1987; 石田 1991)。これらは、上記の様な、落葉層の物理的、生物的な出現阻害が回避されたことによるものといえよう。

このように落葉層が稚苗の出現に及ぼす影響は、種子のサイズによって異なっていることが分った。種子の小さいものにあつては落葉層はその多少にかかわらず物理的障害物となることがこの研究で明らかになり、また、菌類の温床としての発芽阻害要因となることも示唆された。一方種子サイズの大きなものにとっては、種子サイズに対して落葉量が多すぎなければ必ずしも阻害要因とはならないことがわかつた。また乾燥しやすい環境では水分保持の役割を果し、むしろ発芽、出現を促進する要因ともなっていることが分った。

2) 落葉層と落葉が稚苗の生存、成長に与える影響

稚苗の生存にとって、出現直後における落葉の堆積量や秋の落葉量が大きな影響を与えることが分った。出現直後の時期には、落葉層の堆積による生存率の促進がみられた。その傾向はミズナラを除く4種すべてにみられ、特に乾燥の激しい大ギャップで顕著だった。発芽直後の子葉段階はまだ根も浅く吸水の体制が整っていない脆弱な時期である。土壌が落葉層によって被陰され、その表面の乾燥が回避されることにより吸水が容易になり乾燥による枯死を防げたためであると考えられる。種子サイズの小さな種では、落葉層の存在は発芽時期には出現を阻害する要因となつたが、その直後には生存を促進する要因と変化することが分った。

秋の落葉量もまた稚苗の生存に大きな影響を与え、その影響の大きさは種子サイズによって異なることが分った。落葉量の多い林内、小ギャップでは、種子サイズの大きな種ではその生存には影響しないが、小さい種では生存率が落ちた。これは、種子サイズの大きな種は、林内、小ギャップでも秋までに比較的大きな苗高に達する(ミズナラ>9.5cm, イタヤカエデ>6.3cm)ため、落葉層を押分けることができ被圧されずに済んだためであろう。一方、種子サイズの小さな種は林内での当年到達苗高が2.7cm以下、小ギャップで3.7cm以下と小さく、新しく落ちた落葉によって被圧されてしまったためであろう。

落葉層の存在は稚苗の成長を促進するが、その程度は発芽場所や種子サイズによって異なることが分った。落葉層区の方が土壌裸出区よりも苗高が高いという傾向は、発芽当年ではすべての種ですべての場所でみられ、2生育期目の終りにもミズナラ、イタヤカエデ・ケヤマハンノキでこの傾向が持続し、その傾向は大ギャップで顕著だった。これらの傾向は、より乾燥した場所では、落葉層の堆積が稚苗の生存や成長を促進するという報告(GROSS 1984; HAMRICK and LEE 1987; FOWLER 1988; COLLINS 1990)と一致している。石塚ら(1982, 1985)も同様に筋刈り造林地で落葉層が厚いほど、発芽3年目のウダイカンバの成長が促進されていることを報告している。

しかし、本試験ではカツラ・シラカンバでは、苗高成長に及ぼす落葉層のプラスの効果が2生育期目にはなくなった。小池(1985)は水分傾度を変えてシラカンバとウダイカンバの1年生苗木の成長過程を観察し、より乾燥した場所での苗高成長は前者の方がより大きいことを報告している。稚苗の成長に及ぼす落葉層のプラスの効果は、水分要求量が大きな種ほど大きく、また長い間続くものと考えられる。

また、小ギャップや林内のような比較的湿った所でも、ミズナラ・イタヤカエデは、落葉層による生存率、成長量の促進が、ケヤマハンノキでも成長量の促進が、2生育期間終了後まで続いた。森林内でも落葉層の存在は稚苗の生存や成長に大きな影響を及ぼしている(AHLGREN&AHLGREN 1981; COLLINS and GOOD 1987; COLLINS 1989)。

この研究は、落葉層が稚苗の成長、生存に与える効果が、種子サイズの大小で変わってくることを示した。種子サイズの大きな種では、出現場所の乾湿に拘らず稚苗の成長および生存に正の影響を与え促進要因となることの方が多いことが見出された。一方、種子サイズの小さな種では、落葉の堆積が成長初期にのみ成長、生存を促進する効果があるものの、秋の落葉は一般に生存阻害要因となり、その後の成長は落葉層とは無関係であることがわかった。

これまでみたように稚苗の発芽、出現から2生育期間終了後までの間の稚苗の出現、生存、成長にとって、落葉層の堆積および秋の落葉は、種子サイズの大きな種にとっては、いずれの場所でも促進要因となり、逆に種子サイズの小さな種にとっては阻害要因となることが多いといえよう。これらの結果は、これまでいわれているように定着にとって安全な場所すなわち“セーフサイド”(HARPER 1977)が種子サイズによって異なることを示している。種子サイズの小さな種ばかりが落葉層や秋の落葉などによって定着が制限されている(GROSS 1984; WINN 1985; STRENG et al. 1989; TRIPATHI and KHAN 1990)のではなく、大きな種子サイズをもつ種でも、逆に、落葉層の欠如がその定着を制限する要因となっているといえよう。

(3) 稚苗のフェノロジーがその定着に与える影響

林内、小ギャップ、大ギャップいずれの場所でも、種子サイズと稚苗のフェノロジー(季節的伸長様式、葉の生存様式)は有意な相関を示した。いずれの場所でも、種子サイズ(貯蔵養分量)と初期伸長量、葉の寿命とは正の、展葉(伸長)期間、落葉期間、葉の回転率とは負の有意な相関関係がみられた。これらの傾向は前章でみた苗畑試験の結果と同じであった。これら、種子サイズに規定された稚苗の成長の季節性がその出現場所の環境の季節性とどのような関係にあるのかを検討し、その関係がそれぞれの稚苗の生存や成長にどう影響しているのかを考察する。

1) 大きな種子をもつミズナラ・イタヤカエデの場合

ミズナラの出現時期はこの研究で用いた5種のうちで最も遅いが、大きな貯蔵養分で大きな葉を一斉に展開させる。葉の展開を開始した時点での照度は林内で約20%、小ギャップで40%と比較的明るく完全に林冠が閉鎖するまで幾らかの光合成が可能であったらう。イタヤカエデは発芽時期が極めて早い。林内、小ギャップでは相対量子密度がそれぞれ63, 79%以上の時点で開葉し、それぞれ50, 70%以上という極めて明るい時点で葉の展開を終了し、その時点で葉への投資をやめた。子葉の展開から林内の照度が最低となるまでの間は、ほぼ2か月もあり、木葉展開後もほぼ40日もあった。この期間にかなりの光合成が可能となったと考えられる。ミズナラやイタヤカエデのように大きな葉を早い時期に一斉に開くということは、林冠の閉鎖前に光合成産物を少しでも多く蓄積できることを意味し、それによって林冠の閉鎖後の生存を少しでも確実にしようとするものである。

さらにミズナラとイタヤカエデは、林内では、春に一斉に展開した葉を10月下旬に一斉に落葉した。林床は9月末以降、林冠木の落葉により再び明るくなった。ミズナラ・イタヤカエデはこのような秋の光も有効に利用しているのではないかと考えられる。このような被陰からのフェノロジカルな(季節的な)回避は、大きな種子をもつ種が林内で生存するための一つの適応戦略であると考えられる。事実、林冠の閉鎖後、種子サイズの小さな種が死亡率を急激に増加させるのに比べ、ミズナラ・イタヤカエデの死亡率は極めて少なかった。これは上記のようなフェノロジカルな被陰の回避の成功を証明しているものと考えられる。このように季節的に光環境が変化する落葉広葉樹林の林床での稚苗の生存には、一斉開葉、一斉落葉型が有利に働いている。同様の戦略は、落葉広葉樹林内における春植物(Al-MUFTI et al. 1977)や低木類(KIKUZAWA 1984; DEPAMPHILS and NEUFELD 1989)でも報告されている。本研究は稚苗においても同様の戦略を持つことを明らかにしたといえよう。

ミズナラ・イタヤカエデ両種は、大ギャップ、小ギャップ、林内と暗くなるほど SLM を減らし、葉の寿命を延ばした。これは、暗い場所ほど単位資源投資量当りの葉面積を増やし陰葉化し、受光面積を増やし、さらに葉の寿命を延すことによって、低照度による光合成能率の低下を補おうとしているものと考えられる (CHABOT & HICKS 1986)。光条件が季節的に変化する落葉広葉樹の林床では、被陰からの季節的な回避と同様に被陰下での葉の形態の変化、寿命の伸びなどの可塑性もまた、そこに生存するための適応的な様式であると考えられる。

ミズナラ・イタヤカエデは出現場所における好適な光環境の持続期間が長くなるにつれて、展葉期間も長くなり、大ギャップでは有意に展葉数が増加した。光環境の良い所ほどシュートの伸長期間や葉の展葉期間が長くなることは、インドの亜熱帯性湿性常緑樹林における数種の樹木 (BOJH and RAMAKRISHNAN 1982 a, b) や、多年生草本 (HORI and OSHIMA 1986) などでも報告されている。さらに IWASE and CHOEN (1989) は、葉の生産期間は環境の生産性の高さに応じて決定されることを最適成長スケジュールモデルで予測している。

さらにこの2種は、明かるい場所ほど、葉の寿命を短くし回転率を高め、単位面積当りの重さ (SLM) も増やして葉を厚くした。葉の回転率の速さと SLM の増大は、その光合成能率の増加を意味している (JURIK 1986 ; WILLIAMS et al. 1989)。この2種は明かるい環境にも適した葉の生存様式を持つことによって大ギャップでより大きな成長量を獲得したのと考えられる。この大きな成長量は、他の草本等との競争能力を高め、草本が繁茂した大ギャップの落葉層区での生存率を高めたものと考えられる。

このように、種子サイズの大きな種は発芽場所の光環境の季節的变化に対して可塑性に富んだ葉の生存様式をもつことによって、いずれの場所でも高い生存率を獲得したのと考えられる。

2) 小さな種子をもつケヤマハンノキ・カツラ・シラカンバの場合

種子サイズの小さいケヤマハンノキ・カツラ・シラカンバの3種は、いずれの場所でも、大きな種子サイズをもつ種よりも、長い展葉期間、短い葉の寿命、高い葉の回転率をもつ。これらの葉の生存様式は光合成能力の潜在的高さを意味している。しかし、異なる光環境に対するこれら3種の葉の生存様式の可塑性は大きな種子サイズをもつ種よりも小さかった。長い展葉期間、短い葉の寿命、高い葉の回転率という葉の生存様式をいずれの場所でも示すことは、必ずしもすべての出現場所において稚苗の生存率を高めることにはつながらなかったといえる。

林内では、これら種子サイズの小さい種は、最初は貯蔵養分に応じた小さい子葉しか展開できない。林床の相対照度が最低となる7月上旬時点でもケヤマハンノキ・シラカンバは本葉の第1葉、カツラは第1対しか展開を終了しておらず受光体制としては非常に貧弱であるといえる。さらにミズナラ・イタヤカエデと違い、低照度下での展葉の持続が強いられた。また、種子サイズの小さな種では、大ギャップ、小ギャップ、林内の順に SLM が小さくなり陰葉化するものの、葉の寿命の伸びは種子サイズの大きい種よりも小さく、被陰下での光合成能率の低下を補う割合は小さいものと考えられる。

林内では低照度下での光合成能率の極端な低下による呼吸量とのバランスの悪化 (BAZZAZ 1979 ; BAZZAZ and PICKETT 1980 ; KOIKE 1986, 1987, 小池 1988a, b ; TAYLOR and DAVIES 1988) だけでなく、上記のような受光体制の貧弱さや被陰に対する適応性のなさなどによって展葉数が減少し、林冠閉鎖後の枯死個体の発生が増加し、最終的に生存個体の苗高も小さくなったと考えられる。

しかし、大ギャップでは種子サイズの小さな種においても、子葉の展開から本葉展開までの期間が小ギャップや林内よりも短くなった。この傾向は、種子サイズの小さな種では種子の貯蔵養分に制約されて小さな子葉しか展開できないものの、大ギャップでは小さな子葉を有効に活用していることを

示している。さらに、一旦本葉を展開し始めると、次々と長い間、展葉し続けた。大ギャップのような好適な光条件下での展葉期間の長さ、葉の寿命の短さや回転率の高さは、それら種子サイズの小さな種の光合成能率をより効果的に促進し、苗高成長も促進された。したがって稚苗がより高い位置に葉を展開できたことによって、大ギャップにおける草本等との種間競争にも強くなり、生存率も高くなったといえよう。さらに大ギャップにおけるケヤマハンノキとシラカンバの苗高は2生育期間の終りには、大きな種子サイズをもつミズナラ・イタヤカエデとほぼ同様の高さに到達した。これら種子の小さい種は2生育期間に渡って効果的な葉の生存様式をもつことによって初めて、その資源量の乏しさという初期の制約を補償しているといえよう。これは好適な光環境が季節的に安定している大ギャップでのみ可能であることがわかった。

このように種子サイズの小さな種の定着可能性は、効果的に光合成が行える期間がどれくらい長く持続するか、に大きく依存しているということが確かめられた。この結果は前章の苗畑試験での予測 (SEIWA and KIKUZAWA 1991) を自然環境下で検証したものである。

ただし、苗畑の開放下では、1年で種子サイズの小さな種の苗高が大きな種の苗高に追いついたが、野外条件下の大ギャップでは2年かかった。これは、肥料が多量に施された苗畑と無施肥の山地の間の栄養条件の違いだと考えられる。

カツラは、その苗高、生存率ともに種子サイズの小さい種では例外的に大ギャップで最も低く、その土壤裸出区ではすべて死亡し、落葉層区でも生存率、苗高ともに低くなった。一方、小ギャップの落葉層区で苗高が最も高くなった。これはカツラの発芽、成長、生存には大ギャップの土壤裸出区のような土壤表面の乾燥や、同じく大ギャップの落葉層区における他の草本による被陰が大きな制限要因となったためと考えられる。また、被陰下でも光合成能力が比較的高いこと (KOIKE 1988) によって小ギャップでも比較的高い生存率と成長量を獲得できたものと考えられる。天然林におけるカツラの出現頻度はある程度攪乱された比較的高湿性な立地条件に多い (寺沢 1986; ISHIZUKA SUGAWARA 1986, 1989) といわれており、この試験で示された結果と一致している。この一致は、更新初期における生存確率がその種の成木の分布域を決定していることを示唆している。

(4) 異なる環境下における稚苗の資源配分

植物は環境のストレスに反応して、すべての資源が同程度に成長を制限するように各器官の資源配分を調節する (BLOOM et al. 1985; FITTER 1986) といわれている。これまでにも、GORDON (1969) と KOLB and STEINER (1990) はカンバ属およびコナラ属の樹木は、被陰下では葉への投資量を高めることを報告している。しかし、本試験の結果はこれらの傾向とは反対であった。光が最も制限され、水分の最も豊富な林内区では、葉への投資量が小さく根への投資量が多い。逆に光が最も豊かで水分の最も不足した大ギャップでは、葉への投資量が多く根への投資量が少ない。この傾向がすべての種でみられた。このように、これまでの通説と異なる本試験の結果は、つぎのように説明できよう。林冠の閉鎖と共に次第に暗くなる林内での定着を確実にするには、なるべく早く大きな葉の展開を終了してしまうという事が、わずかな期間しか獲得できない光を有効に使うためには重要な問題である。そのためには前年に十分な資源の蓄積が必要である。したがって、大きな種子をもつ種が大ギャップより林内において非同化器官に多く配分するという傾向はフェノロジカルな被陰ストレスの回避を可能にし、林内での定着に有利に働くものと考えられる。一方、種子への投資量の小さいものの成長は、葉の展葉期間の長さ、寿命の短さ、回転率の高さ、展葉数の多さなどに大きく依存しているため、葉へ多くの投資を回した方が資源を効率良く獲得できる。したがって、この試験結果にみられるように大ギャップほど葉へ多くの資源を配分している事は、そこでの定着により適応的であることを示しているといえる。

5) 種子サイズの異なる稚苗の適応戦略

稚苗の生存戦略はその種子への投資量の大小によって大きな違いがみられた(図-27)。種子へ大きな投資をした種は基本的にはその貯蔵養分を利用した一斉伸長、一斉開葉型である。しかし、その生育場所における利用可能な資源量の変化に対して、可塑的、かつ適応的な反応を示すことによって、いずれの出現場所でもその稚苗の成長量、生存率を高めた。これらの傾向は種子の捕食や発芽の失敗などの散布直後の高い死亡率を補うものといえる。これらは、どのような環境でも一旦出現してしまえば、その環境の変化に対する葉の生存様式の高い可塑性を發揮し、成長量、生存率を高め得るジェネラリストといえる。一方、種子への投資量の少ない種は、順次開葉、長期伸長型であり、環境に対する葉の生存様式の可塑性は小さく、利用可能な資源量の季節変化に適応できなかった。また、種子の捕食圧は低い、夏期の被陰や落葉層が大きな更新阻害要因となっている。したがって、その出現、成長および生存にとって好適な所は、上層林冠木がなく、かつ落葉層のない攪乱直後の光環境の良好な場所に制限されているといえ、ギャップ依存型のスペシャリストといえよう。とくに、ケヤマハンノキやシラカンバは大ギャップ依存型、カツラは小ギャップ依存型のスペシャリストに類型化されよう。

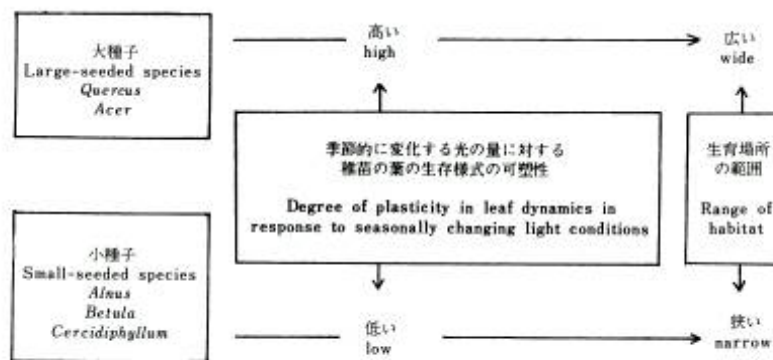


図-27 種子サイズの異なる稚苗の適応戦略
Fig. 27. Adaptive strategies of the seedlings with different seed sizes.

第4章 総合的考察

植物の生活史の中でとくに死亡率が高いのは種子の散布から実生の定着にかけての更新の初期過程であり、この時期における個々の種の死亡率・成長率が一つの植物群集におけるそれぞれの種の成熟個体の密度や量および構成比などを決定している大きな要因であることが明らかになってきている(e.g., FORCIER 1975; HARPER 1977; GRUBB 1977; CAVERS 1983; GROSS 1984; STRENG et al 1989)。この研究においても、更新の初期段階における種子や稚苗の死亡率や成長率を種間および異なる場所間で比較することによって、個々の種の最適な定着場所が明らかとなり、またそれらの最適な生活場所が推定された。

個々の種の更新初期段階での死亡要因や死亡回避戦略についてはこれまで多くの要因・戦略が挙げられてきた(研究小史参照)。さらにこの研究では、これまで光をあてられなかった発芽当年における稚

苗のフェノロジー（季節的伸長様式・葉の生存様式）に着目し、稚苗の成長の季節性とその環境の季節性との適応関係を明らかにすることにより、フェノロジカルな視点から落葉広葉樹の稚苗の死亡要因や死亡回避戦略を明らかにした。また、樹木の生活様式の基本となり稚苗の初期成長を支える唯一の資源である種子のサイズ（重さ・貯蔵養分）を基軸に据えることにより、稚苗のフェノロジーが種子サイズと密接に関係していることが明らかとなり、また稚苗のフェノロジーの種間の比較を容易にすることができた。

落葉広葉樹の種子サイズと当年生稚苗のフェノロジーの関係は、苗畑の開放・被陰両条件下（31種）でも、落葉広葉樹林内・小ギャップ・大ギャップ（5種）でも、ほぼ同様にみられた。いずれの場所でも、種子サイズと当年生稚苗の初期伸長量・本葉の寿命とは正の、展葉期間（伸長期間）・落葉期間・本葉の回転率とは負の有意な相関がみられた。稚苗にとっての利用可能な資源量（光・土壤水分）や他の生物的なストレス（他の草本との種間競争、落葉層の量等）が季節的に変動する山地でも、通年的に大きく変化しない苗畑でも、発芽当年における稚苗のフェノロジーは種子サイズによってほぼ決定されているといえよう。したがって、季節的に変動する環境下で稚苗が更新に成功するか否かは、出現場所の環境の季節的变化に種子サイズに規定された当年生稚苗のフェノロジーが適応的かどうかが大きな要点であることが予測され、それが、実際の山地播種試験で確認された。

大種子をもつ種の一斉開葉、一斉落葉パターンは、落葉広葉樹林でのフェノロジカルな被陰の回避を可能にした。大種子の葉の寿命の可塑性もまた林冠下での適応的な反応と考えられた。

これまで、落葉広葉樹林における稚苗の定着を促進する要因として、一つは、弱光下における光合成能率の高さや光補償点の低さ（BAZZAZ 1979, BAZZAZ and PICKETT 1980；小池 1988a）や、チラチラ光（サンワレック）の利用効率の高さ（CHAZDON 1988）などの葉の生理的特性、さらに大種子における多量の貯蔵養分による被陰下での稚苗への栄養供給（GRIME and JEFFERY 1965）などがその主な要因として考えられてきた。しかし、この研究で示されたように、季節的に光環境が変化する落葉広葉樹林の林床では、稚苗の生存にとってはそのフェノロジーが大きく作用していることが分った。

落葉広葉樹林において春・秋の光を利用するという戦略は、落葉広葉樹林を構成する高木以外の生活形をもつ植物で多く報告されている。KIKUZAWA（1984）は落葉広葉樹林内の低木は一斉展葉・一斉落葉することをみだしている。HARRINGTON（1989）らは、落葉広葉樹林に侵入した落葉性の灌木の光合成を一年間調べ、林冠の閉鎖以降の純光合成量はプラスマイナスゼロだが林冠木の開葉前と落葉後にはプラスの値を示し、この時期の光合成が灌木の林内での生存・成長を保証していることを明らかにしている。同様に、落葉広葉樹林で春や秋の光を効率よく利用している現象は、北米における低木種の *Aesculus*（DEPAMPHILIS and NEUFELD 1989）や北海道における常緑低木のフッキソウ（YOSHIE and KAWANO 1986）、関東における常緑性の *Quercus myrsinaefolia*（TAKENAKA 1986）などで報告されている。落葉広葉樹林の下層を構成する低木種では、常緑・落葉を問わず有効な生存戦略だと考えられ、また、広く観察される現象だといえそうだ。同様の生存戦略が落葉広葉樹の稚苗の段階でもみられ、また、それは大種子をもつ種がより効果的に取りえる戦略であることを本研究は明らかにした。

種子サイズに関わらず、生育場所の光の強さに反応して稚苗の葉の生存様式も変化した。その変化量は大種子の方が大きいことが明らかになった。つまり、大種子のフェノロジーは基本的には種子サイズに規定されつつも、出現場所の環境の季節的变化に可塑的にかつ適応的に反応できた。その結果いずれの場所においても、高い生存率・大きな成長量を獲得できたものと考えられた。一方、種子サイズの小さな種子は出現環境に対する葉の生存様式の可塑性は小さく、いずれの場所でも葉を長い間展開した。これは、大ギャップでは好適な光環境が長い間持続するため、本来の葉の生存様式を有効に活用するこ

とが可能となり有効な戦略であることが明らかになった。しかし、小種子のフェノロジーの環境の生産性に対する非可塑性は、林内では個体内の物質収支の悪化をもたらしていると考えられる。すなわち、閉鎖林冠下でも長い展葉期間・高い葉の回転率をもつことは、光合成速度が低下し炭素の収入が少なくなる一方で、その資源を有効に回収しないまま落葉させ (BLOOM et al 1985)、とくに炭素の収支を悪化させているものと考えられる。これが、林内における生存率・成長率を低くした一つの原因となったものと考えられる。種子サイズの小さな種の落葉広葉樹林内での死亡確率の高さは、単に葉の生理的耐陰性のなさだけによるものでなく、環境の変動に対する稚苗のフェノロジーの非可塑性(非同調性)という動的な側面も稚苗の死亡を引起す原因の一つだということが示唆された。

また、このような稚苗と出現場所とのフェノロジカルな適応関係を考える場合は、稚苗の開葉、落葉様式だけでなく、資源獲得のタイミング(発芽時期、出現時期)も考慮に入れられなければならない (GARWOOD 1983; RATHCKE and LACEY 1985)。種子サイズの大きな種でも遅く発芽したのでは、披陰の回避効果は小さく、その生存はその貯蔵養分量や葉の生理的な耐陰性に依存するしかない。また、種子サイズは地下子葉型の種ほど大きくなくとも、イタヤカエデやハウチワカエデ、ヤマモミジやナナカマド、アズキナンなど(表-1)のように早い時期に出現すれば林内での更新も可能になり得る。これらの種子重はカエデ属3種が 66.7~166mg と比較的重いもののナナカマド属2種は 3.60~16.6mg と小さい。にもかかわらず、落葉広葉樹林内などでも一般に更新してくる種として知られており(菊沢 1983; 清和・菊沢 1989)、より早く発芽することによって、被陰を大きく回避し、その貯蔵養分の少なさを補っているものと考えられる(清和 1989; SEIWA 1990)。また、これらの種は、裸地や大ギャップなどでは、遅く発芽した草本等との競争において有利であると考えられる (GARWOOD 1983; RATHCKE and LACEY 1985)。また、薄井(1990)は石狩海岸林において、イタヤカエデの稚苗の主軸の出現時期が池の主要構成樹種であるカシワよりも1か月も早いことをみだし、展葉時期のズレが生存率を高めている一つの要因であることを示唆している。

さらに、稚苗のフェノロジカルな被陰の回避が成功するには、稚苗と上層を占める樹種との階層間の葉の展開開始時期のズレが必要である。葉の展開時期の遅いハルニレやヤチダモが林冠を構成していれば、カエデ科のような発芽時期の早い樹種のみならず、多くの種がフェノロジカルな被陰の回避が可能になり、その中でもより種子サイズの大きな種が定着に成功することが本試験の結果から予測される。しかし、逆の場合はどうだろうか。早い時期に展葉する成木の下には、遅い時期に発芽する稚苗をもつ種、特に種子サイズの小さな種の侵入は困難となるだろう。また、個体発生の段階で展葉様式や展葉時期などのフェノロジーが変化すると報告(菊沢 1981; KIKUZAWA 1988b; 清和 1991)もあり、また、それは同じ道央地域で観察された成木(KIKUZAWA 1982)と稚苗(SEIWA and KIKUZAWA 1991)のフェノロジーの比較からも示唆される。開葉開始のタイミングなどフェノロジーの違いについて、階層間の比較を種内や種間で、また、色々な種の組み合わせで比較する必要があるだろう。その比較によって、個々の種の稚苗の定着可能性が林冠木の構成種との関連からある程度推測できるだろう。このような階層間のフェノロジーを種内・種間で比較することは森林の階層構造の生成要因の一端を明らかにすると共に森林の遷移機構にも新しい光を与えるものと考えられる。

SALISBURY (1942)以降、大きな興味を呼んだシエマ“植生の遷移段階後期の成熟した森林などでは比較的大きな種子サイズを持つ種が優占し、河川の氾濫や山火事後などの大きな攪乱後の植生遷移の未熟な場所では種子サイズの小さな種がみられる”が色々な地域; 熱帯雨林 (FOSTER and JANSON 1982)、温帯性の落葉広葉樹林 (NAKAGOSHI 1985; 清和 1989)、カリフォルニア全体 (BAKER 1982)、インディアナの砂丘地帯 (MAZER 1989)で成立することが確認されている。そして、このシエマの成立要因につ

いても多くの説明が試みられてきた。種子サイズが大きいものほど、深い埋土からの発芽能力が高い、発芽当年の成長量が大きい、他の植生との競争能力が高い、被陰ストレス、乾燥ストレスにも強い等々（研究小史参照）である。すなわち、“資源が制限された場所、ストレスの大きな場所での定着には種子サイズが大きいほど有利だ”ということが多くの研究で明らかにされ、そのシエマの成立要因として説明されてきた。しかし、本研究では、さらに、夏緑性の落葉広葉樹林においては、稚苗の生存に最も厳しいストレスである被陰ストレスは夏季のみ存在し、早春や晩秋の光を有効に利用できる種子サイズの大きな種がそこでの生存確率を高めることができるという事を明らかにした。SALIBULY (1942) のシエマに対する新しい説明の一つになり得るものと考えられる。

また、落葉草の存在が稚苗出現の制限要因となることは森林や草原における多くの樹木・灌木および草本で広く観察されてきた (e. g., SYDES and GRIME 1981a, b; COLLINS and GOOD 1987; COLLINS 1990; FACELLI 1991)。本研究では、落葉層および秋期の落葉が稚苗の出現・生存・成長を制限または促進していることを明らかにし、またその程度が種子のサイズと密接に関連していることを木本種において初めて明らかにした。稚苗の出現・成長にとって、落葉層の存在および秋期の落葉は、種子サイズの小さな種ではその量の多少を問わず制限要因として働くのに対し、種子サイズの大きな種ではその量が多くても必ずしも制限要因とはならず、裸地ではむしろ促進要因になった。秋の落葉量やその堆積量の多い森林など遷移段階の進んだ生活場所での稚苗の定着は種子サイズの大きな種が有利であることが明らかになった。このような種子サイズと落葉層の関係もまた SALIBULY (1942) のシエマを支持する一つの新しい貢献であろう。

落葉広葉樹の種子サイズと当年生稚苗のフェノロジーの関係は基本的には、苗畑と山地で一致した。しかし、その被陰に対する葉の生存様式の反応は、環境が季節的に変動する落葉広葉樹林で発芽した個体と、季節的に大きく変動しない苗畑で発芽した個体とでは、大きく異なった。種子サイズの大きな種の展葉期間・葉の寿命・葉の回転率など葉の生存様式は苗畑で被陰してもほとんど変化しなかったが、落葉広葉樹林内・小ギャップ・大ギャップなどそれぞれ被陰のタイミングや持続期間が異なる環境に対しては可塑的かつ適応的に変化した。種子サイズの小さい種においても苗畑・山地いずれの試験でも被陰すると展葉期間・展葉数・葉の回転率が減少したが、山地の方が減少割合が小さくなる傾向がみられた。このような苗畑試験と山地試験の結果の違いは、光のエネルギー量が季節的に変化する落葉広葉樹林の林床を苗畑試験が忠実に再現していないことを示している。時間的に変化する環境で生活している樹木は、その生活場所への適応した季節的リズムをもった生理・生態的特徴をもつと考えられ、環境と樹木相互のフェノロジーを無視した人工被陰試験では、その結果の解釈はかなり限定されることが予測される。

本研究では、地上へ散布された種子が発芽し稚苗が定着するまでを観察したが、最近、開花から種子の成熟過程における死亡要因や死亡率の推定に関する研究も進んでおり、樹木の生活史に占めるこの段階の重要性が指摘されている (STEPHENSON 1981; 寺沢 1990; KIKUZAWA and MIZUI 1990; MIZUI and KIKUZAWA 1991; 清和 1992)。個々の種の生活史戦略をさらに正確に知るためには、開花から種子の成熟過程そして稚苗の定着まで一貫した生命表の作成 (菊沢 1991) が必要であろう。さらに、それらを個々の種で比較することにより、森林の社会構造がより明らかになるものと考えられる。

摘 要

落葉広葉樹林の林内、ギャップ、裸地などに生育する稚苗の利用可能な資源量は季節的に変化する。したがって、それぞれの地表で稚苗が更新に成功するか否かは、出現場所の環境の季節的变化に稚苗の

フェノロジー（季節的伸長様式、葉の生存様式、発芽タイミング等）が適応的かどうか大きな要点となることが考えられる。そこで種子の散布から稚苗の定着までの樹木の生活史の中で最も死亡確率の高い時期において、種子のサイズや当年生稚苗のフェノロジーが樹木の死亡要因や死亡回避戦略にどうかかわっているのかを明らかにすることを試みた。さらに、これらの関係が落葉広葉樹の最適な定着場所選択にどう影響するかを考察した。

まず、落葉広葉樹高木 31 種の種子を苗畑（開放下、被陰下）に播き、種子サイズと稚苗のフェノロジーの基本的な関係について探った。実験に用いた 31 種の種子重は最大のクリの 10900mg から最小のエゾノバッコヤナギの 0.162mg までほぼ 10^5 倍の開きがあった。開放下、被陰下ともに、種子サイズと稚苗の初期伸長量、本葉の寿命とは正の有意な相関が、子葉が展開してから本葉が開くまでの期間、伸長速度が最大となる発芽後の日数、展葉期間（伸長期間）、落葉期間、着葉期間、本葉の回転率、展葉数とは負の有意な相関がみられた。種子サイズの大きな種は被陰の有無にかかわらず種子の貯蔵養分で発芽直後に急伸長した。同時に大きな葉を一斉に開き短期間で当年の伸長や葉の展開を終了した。一方、種子サイズの小さな種は、開放下では成長期の終わりには種子サイズの大きな種とほぼ同じ苗高を獲得した。種子サイズの小さな種は、資源の制約により当初小さな子葉しか展開できないが、成長初期に葉へ重点的に資源を配分し、葉の回転率を上げて長い期間にわたって展葉を続けることによって、初期のハンデキャップを補償していることが明らかになった。ただし、このような補償作用は被陰下ではみられなかった。

このような種子サイズと稚苗のフェノロジーの間にみられた関係が自然環境下で稚苗が定着する際どのような影響を持つのかを山地播種試験によって検討した。

材料は、異なる種子サイズをもつ落葉広葉樹 5 種（ミズナラ・イタヤカエデ・ケヤマハンノキ・カツラ・シラカンバ）である。これらの種子を落葉広葉樹の林内、小ギャップ、大ギャップの 3 箇所それぞれに設けた落葉層区、土壌裸出区に播種した。それぞれの場所で、光、土壌水分、落葉量、草本類の繁茂などの環境条件の季節的变化、および当年生稚苗のフェノロジーを調べた。また種子の散布から稚苗出現後 2 年間の生存、成長過程を比較し、種子サイズや稚苗のフェノロジーが稚苗の生存、成長にどう反映したかを考察した。苗畑試験と同様に山地試験でも当年生稚苗のフェノロジーが種子サイズに大きく規定されていることが明らかになった。発芽当年の稚苗のフェノロジーは出現場所における資源（光、水分、温度など）が季節的に変動する山地でも通年的に変動の少ない苗畑でも、種子サイズによってほぼ決定されていることが明らかになった。さらに、発芽当年における稚苗の定着の成功度は、「出現した場所の環境の季節変化と稚苗のフェノロジーとが同調していること」に依存していることが明らかになった。

大きな種子サイズをもつミズナラ・イタヤカエデのフェノロジーは基本的には種子サイズに規定されつつも、出現場所の環境の変化に可塑的かつ適応的に反応し、いずれの出現場所でも高い生存率を示した。これら大きな種子サイズをもつ種は、落葉広葉樹林内では、大きな葉を春先に一斉に展開し、秋に一斉に脱落させた。このような展葉様式は、林冠木の開葉前の明るい林床で有効に光合成を行うことを可能にした。すなわち、フェノロジカルに被陰を回避することによって、その後の生存を確実にしようとする戦略をもつものと考えられた。さらに林内では葉の寿命を伸ばし SLM を減らし被陰による光合成能率の低下を補おうとする適応的な反応を示した。樹木の稚苗が落葉広葉樹林内など被陰ストレスの大きなところで生存できることの説明として、弱光下における光合成能率の高さや光補償点の低さ、また効率的なサンフレックの利用などの葉の生理的特性、および、種子の貯蔵養分の大きさによる栄養補給などが挙げられてきたが、さらに“フェノロジカルな被陰の回避”も効果的に作用していることが示された。

大ギャップなど好適な光環境が持続する場所では、種子サイズの大きな種は葉を長い期間連続的に展開、脱落させ、その葉は厚くなり寿命が短く回転率が高くなった。その結果、展葉数も増加し高い苗高を獲得し、草本等との競争にも耐えることができた。

一方、種子サイズの小さなケヤマハンノキ・カツラ・シラカンバはいずれの出現場所でも長い展葉期間、短い葉の寿命、高い葉の回転率をもち、出現環境に対する可塑性は種子サイズの大きなものより小さかった。林内では子葉および本葉第一葉が展開した時点で林冠は閉鎖した。さらに長い期間低照度下での展葉を強いられた。弱光下での光合成能率の低さだけでなく、受光体制の貧弱さや、稚苗のフェノロジーが環境の季節変化に適応しないということによって、林内での生存、成長率が低くなったものと考えられる。しかし、一方、大ギャップでは好適な光環境が長い間持続するため、本来の葉の生存様式を有効に活用することが可能となり大きな成長量を獲得し、結果的に、そこでの定着可能性を高めた。

これまで、落葉層の存在が稚苗出現の制限要因となることは森林や草原における多くの樹木、灌木および草本で広く観察されてきたが、その制限の程度が種子のサイズと密接に関連していることが木本種においても初めて明らかになった。稚苗の出現に際し落葉層は、種子サイズの小さな種では落葉量が比較的少なくても制限要因となるのに対し、種子サイズの大きな種ではその量が多くても必ずしも制限要因とはならず、むしろ裸地では促進要因になった。さらに、落葉層および秋の落葉は種子サイズの大きな種の稚苗の成長、生存を促進する効果がみられたのに比べ、種子サイズの小さな種ではむしろ阻害する傾向がみられた。

種子の散布から稚苗出現2年目までの死亡経過をみると、生存曲線のパターンが種子サイズによって大きく2つに分けられた。種子サイズの大きな種では植食動物による種子段階の死亡率が高いが、稚苗出現後はその生存率はどの場所でも高かった。これは環境に対して可塑的な稚苗のフェノロジーを持つためであった。一方、種子サイズの小さな種では、種子死亡率より、稚苗出現以降の死亡率が高かった。発芽、出現時には大ギャップでの乾燥や林内での落葉層による死亡がみられ、その後は環境条件と稚苗のフェノロジーとの不適合による死亡、すなわち林内における被陰ストレスによる死亡が多くみられた。死亡要因、死亡率、死亡時期もまた種子サイズと稚苗のフェノロジーと大きくかかわっていることが明らかになった。また、種子の捕食圧の大きさは種子サイズとギャップサイズまた捕食者の動態などの要因の複合作用であることが示唆された。

(1942)以降、大きな興味を呼んだシエマ“植生の遷移段階後期の成熟した森林などでは大きな種子サイズを持つ種がみられる”ことについて、この研究は、種子サイズと当年性稚苗のフェノロジーの関係から新しい視点を導入したのと考えられた。

文 献

- AHLGREN, C.F., and AHLGREN, I. F. 1981 some effects of different forest litters on seed germination and growth. *Can. J. For. Res.* 1 : 710-714
- ASAI, T., KIKUZAWA, K., MIZUI, T., and SEIWA, K 1987 Regeneration of coniferous and broad-leaved trees in natural mixed forest in eastern Hokkaido, Japan. Human impacts and management of mountain forests : 351-359. Edited by T. FUJIMORI, and M. KIMURA. Forestry and Forest Products Research Institute, Ibaraki, Japan
- AL-MUFTI, M.M., SYDES, C.L., FURNESS, S.B., GRIME, J.P., and BAND, S.R. 1977 A quantitative analysis of shoot phenology and dominance in herbaceous vegetation. *J. Ecol.* 65 : 759-791

- AMPOFO, A.T., MOORE, K.G., and LOVELL, P.H. 1976 The role of cotyledons in four *Acer* species and in *Fagus sylvatica* during early seedling establishment. *New Phytol.* 76 : 31-39
- AUGSPURGER, C.K. 1983 Seed dispersal of the tropical tree, *Platypodium elegans*, and the escape of its seedlings from fungal pathogens. *J. Ecol.* 71 : 759-771
- C.K. 1984a Seedling survival of tropical tree species: interactions of dispersal distance, light-gaps, and pathogens. *Ecology* 65 : 1705-1712
- C.K. 1984b Light requirements of neotropical tree seedlings: a comparative study of growth and survival. *J. Ecol.* 72 : 777-795
- C.K. 1988 Mass allocation, moisture content, and dispersal capacity of wind dispersal tropical diaspores. *New Phytol.* 108 : 357-368
- C.K. and HOGAN, K.P. 1983 Wind dispersal of fruits with variable seed number in a tropical tree (*Lonchocarpus pentaphyllus*: Leguminosae). *Amer. J. Bot.* 70 : 1031-1037
- C.K., and FRANSON, S.E. 1987 Wind dispersal of artificial fruits varying in mass, area, and morphology. *Ecology* 68 : 27-42
- BAKER, H.G. 1972 Seed weight in relation to environmental conditions in California. *Ecology* 53 : 997-1010
- BAZZAZ, F.A. 1979 The physiological ecology of plant succession. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 10 : 351-371
- F.A., and PICKETT, S.T.A. 1980 Physiological ecology, of tropical succession : a comparative review. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 11 : 287-311
- BENTLEY, B.L. 1978 Longevity of individual leaves in a tropical rain-forest understory. *Ann. Bot.* 43 : 119-121
- BICKNELL, S.H. 1982 Development of canopy stratification during early succession in northern hardwoods. *For. Ecol. Manage.* 4 : 41-51
- BLACK, J.N. 1956 The influence of seed size and depth of sowing on pre-emergence and early vegetative growth of subterranean clover (*Trifolium subterraneum* L.). *Aust. J. Agric. Res.* 7 : 98-109
- 1957 The early vegetative growth of three strains of subterranean clover (*Trifolium subterraneum* L.) in relation to seed size. *Agric. Res.* 8 : 1-14
- 1958 Competition between plants of different initial seed sizes in swarms of the light microclimate. *Aust. J. Agric. Res.* 9 : 299-317
- BLOOM, A.J., CHAPIN, F.S.III., and MOONEY, H.A. 1985 Resource limitation in plants — an economic analogy ——. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 16 : 363-392
- BONGERS, F., POMPA, J., and IRIARTE-VIVAR. 1988 Response of *Cordia megalan* Blake seedlings to gap environments in tropical rain forest. *Fum Ecol.* 2 : 379-390
- and ————— 1990 Leaf dynamics of seedlings of rain forest species in relation to canopy gaps. *Oecologia* 82 : 122-127
- BOOJH, R., and RAMAKRISHNAN, P.S. 1982a Growth strategy of trees in relation to successional status. I. Architecture and extension growth. *For. Ecol. Manage.* 4 : 359-374

- BOOJH,R. , and RAMAKRISHNAN,P.S. 1982a Growth strategy of trees in related to successional status II. Leaf dynamics.For.Ecol.Manage.4 : 375-386
- BORCHERT,M.I. , DAVIS,F.W. , MICHAELSEN,J. , and OYLER,L.D. 1989 Interactions of factors affecting seedling recruitment of blue oak (*Quercus douglasii*) in California.Ecology 70 : 389-404
- BROKAW,N.V.L. 1985 Gap-phase regeneration in a tropical forest.Ecology,66 : 682-687
- BURTON,P.J. , and MULLER-DOMBOIS,D. 1984 Response of *Meterosideros polymorpha* seedlings to experimental canopy opening.Ecology 65 : 779-791
- CANNEL,M.G.R. , ROTHERY,P. , and FORD. , E.D. 1984 Competition within stands of *Picea sitchensis* and *Pinus contorta*.Ann.Bot.53 : 349-362
- CAVERS,P.B. 1983 Seed demography.Can.J.Bot.61 : 3578-3590
- CHABOT,B.F. , and HICKS,D.J. 1982 The ecology of leaf life span.Ann.Rev.Ecol.Syst. 13 : 229-259
- CHAZDON,R.L. 1988 Sunflecks and their importance to forest understory plants.Adv.Ecol. Res.18 : 1-63
- 程東昇 1989 エゾマツの天然更新を阻害する暗色雪腐病による種子の地中腐敗病.北大演研報 46 : 529-575
- CHRISTY,E.J. , and MACK,R. 1984 Variation in demography of juvenile *Thuja heterophylla* across the substratum mosaic. J.Ecol. 72 : 75-91
- COLLINS,S.L. 1990 Habitat relationships and survivorship of tree seedlings in hemlock hardwood forest.Can.J.Bot.68 : 790-797
- and GOOD,R.E. 1987 The seedling regeneration niche : habitat structure of tree seedlings in oak-pine forest.Oikos 48 : 89-98
- DEPAMPHILIS,C.W. , and NEUFELD,H.S. 1989 Phenology and ecophysiology of *Aesculus sylvatica*.a vernal understory tree.Can.J.Bot.67 : 2161-2167
- DOLAN,R.W. 1984 The effect of seed size and maternal source on individual size in a population of *Ludwigia leptocarpa* (Onagaceae).Amer.J.Bot.71 : 1302-1307
- 遠藤克昭・真田勝・岸田昭雄 1984 広葉樹樹冠下土壌におけるトドマツの発生と菌害. 北方林業 36 : 11-14
- 遠藤克昭・岸田昭雄・真田勝 1985 天然更新に関する菌害(Ⅲ) 一広葉樹種子に対する暗色雪腐病菌の病原性. 日林北支論 34 : 104-105
- FACELLI,J.M. , and PICKETT,S.T.A. 1991 Plant litter : its dynamics and effects on plant community structure.Bot.Rev.57 : 1-32
- FNNER,M. 1985 Seed ecology.151 pp. Chapman and Hall,London
- FITTER,A.H. 1986 Acquisition and utilization of resources.In : CRAWLY,M.J.(ed.) Plant ecology.Blaclwell,London, pp 375-405
- FORCIER,L.K. 1975 Reproductive strategies and the co-occurrence of climax tree species. Science 189 : 808-809
- FORD,E.D. , and DIGGLE,P.J 1981 Competition for light in a plant monoculture modelled as a spatial stochastic process.Ann.Bot.48 : 481-500

- FOSTER,S.F. 1986 On the adaptive value of large seeds for tropical moist forest trees : a review and synthesis. Bot.Rev.52 : 260-299
- , and JANSON,C.H. 1985 The relationship between seed size and establishment conditions in tropical woody plants. Ecology 66 : 773-780
- FOWLER,N.L. 1988 What is a safe site ? : neighbor,germination date, and patch effect. Ecology 69 : 947-961
- F REELAND,W.J.,and JANZEN,D.H.1974 Strategies in herbivory by mammals : The role of plant secondary compounds. Amner. Natur. 108 : 269-289
- 福地稔・水井憲雄・菊沢喜八郎・水谷栄一 1982 トドマツ人工林の天然更新(Ⅲ) 固定試験地における8年間の地苗の推移. 北林試報 20 : 21-29
- GARWOOD,NC. 1983 Seed germination in a seasonal tropical forest in Panama : a community study. Ecol.Monogr.53 : 159-181
- GODRDON,J.C. 1969 Effect of shade on photosynthesis and dry weight distribution in yellow birch (*Betula alleghaniensis* B.) seedlings. Ecology 50 : 924-926
- GRIFFIN,J.R. 1971 Oak regeneration in the upper Carmel valley, Carifornia. Ecology 52 : 862-868
- GRIME,J.P. , and JEFFERY,D.W. 1965 Seedling establishment in vertical gradients of sunlight. J.Ecol.53 : 621-642
- 1979 Plant strategies and vegetation processes. 222 pp.Wiley, Chichester
- GROSS,K.L 1984 Effect of seed size and growth form on seedling establishment of six momo carpic plants. J.Ecol.72 : 369-387
- and WERNER,P.A. 1982 Colonizing ability of u “bienioal” plant species in relation to ground cover : implications for their distributions in a successional sere. Ecology 63 : 921-931
- GRUBB,P.J. 1977 The maintenknce of species richness in plant communities : the importance of the regeneration niche. Biol. Rev. 52 : 107-145
- HAMRIK,J.L.,and LEE,J.M. 1987 Effect of soil surface topography and litter cover on the germination,survival,and growth of musk thistle(*Carduus nutans*).Amer.J.Bot.74 : 451-457
- HARPER,J.L. 1977 Population biology of plants.892 pp. Academic press.London.
- LOVELL,P.H. , and MOORE,K.G. 1970 The shapes and sizes of seeds. Ann. Rev. Ecol.Syst.1 : 327-356
- and OBEID,M. 1967 Influence of seed-size and depth of sowing on establishinent and growth of varieties of fider and oil seed flax.Crop science 7 : 527-532
- HARRINGTON,R.A. , BROWN,B.J. , and Reich,P.B. 1989 Ecophysiology of exotic and native shrubs in southern Wisconsin. I. Relationships of leaf characteristics,resource availability,and phenology to seasonal patterns of carbon gain. Oecologia 88 : 356-367
- 長谷川栄 1984 北海道における天然生海岸岸林の保全に関する基礎的研究. —石狩海岸におけるカシワ林の構造と更新. 北大演研報 41 : 313-422

- 林敬太・遠藤克昭 1975 トドマツ天然性稚苗の発生を左右する菌害と乾燥害.林試研報 274 : 1-22
- 林田光祐・小山浩正 (1990). 針広混交林内かき起こし跡地の埋土種子と実生の発生. 日林北支講 38 : 41-43
- HETT, J. M. 1971 A dynamic analysis of age in sugar maple seedlings. Ecology 52 : 1071-1074
- HORI, Y., and OSHIMA, Y. 1986 Life history and population dynamics of the Japanese Yam, *Dioscorea japonica* Thumb. I. Effects of initial plant size and light intensity on growth. Bot. Mag. Tokyo 99 : 407-418
- Howr, H.F., and RICHTER, W.M. 1982 Effect of seed size on seedling size in *Virela surinamensis*; a within and between tree analysis. Oecologia 53 : 347-351
- and SMALLWOOD, J. 1982 Ecology of seed dispersal. Ann.Rev.Ecol.Syst. 2 : 465-483
- 五十嵐恒夫・溝口岳男 1985 ササ地に対する地表かき起こししよりが土壌糸状菌類に与える影響. 日本論 95 : 219-220
- ・矢島崇・松田彊・夏目俊二・滝川貞夫 1987 カラマツ人工林の天然下種更新.北大演研報 44 : 1019-1040
- IGARASHI, T., and CHENG, D. 1988 Fungal damage caused by *Racodium therryanum* to regeneration of Japanese larch by natural seedling. Res. Bull. Exp. For. Hokkaido Univ. 45 : 213-219
- 石田仁・菊沢喜八郎・浅井達弘・水井憲推・清和研二 1991 ギャップと閉鎖林内における高木各種幼稚樹の分布と伸長特性 —北海道日高地方の針広混交林—. 日林北支講 73 : 145-150
- 石塚森吉・佐藤明・鮫島淳一郎 1982 筋刈造林地におけるウダイカンバの発生環境. 日林北支講 31 : 209-211
- ・—————・菅原セツ子 1985 筋刈造林地に更新したウダイカンバの立地と生長. 日林北支講 34 : 98-100
- ISHIZUKA, M., and SUGAWARA, S. 1986 Composition and structure of natural mixed forests in central Hokkaido (I). Composition differences and species characteristics by elevation and from disturbances. J. Jpn. For. Soc. 68 : 79-86
- and ————— 1989 Composition and structure of natural mixed forest in central Hokkaido (II). Effects of disturbances on the forest vegetation patterns along the topographic moisture gradients. J. Jpn. For. Soc. 71 : 89-98
- IWASA, Y., and CHOEN, D. 1989 Optimal growth schedule of a perennial plant. Amer. Nat. 133 : 480-505
- JANZEN, D.H. 1969 Seed-eaters versus seed size, number, toxicity and dispersal Evolution 23 : 1-27
- 1971 Seed predation by animals Ann. Rev. Eco. Syst. 2 : 465-483
- JENSEN, T.S. 1985 Seed-seed predation by animals. Ann. Rev. Eco. Syst. 2 : 465-483
- forest rodents, *Clethrionomys glareolus* and *Apodemus flavicollis*. Oikos 44 : 149-156
- JURIC, T.W. 1986 Temporal and spatial patterns of specific leaf weight in successional northern hardwood tree species, Amer. J. Bot. 73 : 1083-1092

- KANAZAWA, Y. 1975 Production, dispersal and germination of acorns in natural stands of *Quercus crispula*.—A preliminary report—. J. Jpn. For. Soc. 57 : 209–214
- 1982 Some analyses of the production process of a *Quercus crispula* Blume population in Nikko I. a record of acorn dispersal and seed-ling establishment for several years at three natural stands. Jpn. J. Ecol. 32 : 325–331
- , and NISHIKAWA, S. 1976 Disappearance of acorns from the floor in *Quercus crispula* forests. J. Jpn. For. Soc. 58 : 52–56
- 菊沢喜八郎 1981 シラカンバの葉の数の季節的变化 —実験的研究—. 北林試報 19 : 93–104
- 1983 北海道の広葉樹林. 北海道造林振興協会 152 pp. 札幌
- KIKUZAWA, K. 1983 Leaf survival of woody plants in deciduous broad-leaved forests. 1. Tall trees. Can. J. Bot. 61 : 2133–2139
- Leaf survival of woody plants in deciduous broad-leaved forests.
2. Small trees and Shrubs. Can. J. Bot. 62 : 2551–2556
- 菊沢喜八郎 1986 葉の生存戦略 森林樹木を中心として. 日生態誌 36 : 189–203
- KIKUZAWA, K. 1987 Regeneration and stand density control in juvenile birch stands in the sub-alpine zone of Hokkaido. Human impacts and management of mountain forest. edited by T. FUJIMORI and M. KIMURA., 305–314, Forestry and Forest Products Research Institute, Ibaraki, Japan
- 1988a Dispersal of *Quercus momogolica* acorns in a broad-leaved deciduous forest.
1. Disappearance. For. Ecol. Manage. 25 : 1–8
- 1988b Leaf survival of woody plants in deciduous broad-leaved forests. PI. Sp. Biol. 3 : 67–76
- 1989 Ecology and evolution of phenological pattern. leaf longevity and habit. Evol. Trends Plants, 3 (2) : 105–110
- 1991 Patterns of leaf emergence and environmental stability—A reply to Hamilton. Evol. Trends Plants 5 (1) : 33–34
- 菊沢喜八郎 1991 ミズナラ. 光珠内季報 85 : 23–25
- KIKUZAWA, K., and MIZUI, N. 1990 Flowering and fruiting phenology of *Magnolia hypoleuca*. PI, Sp. Biol. 5 : 225–261
- KINNARID, J. W. 1974 Effect of site conditions on the regeneration of birch (*Betula pendula* Roth and *B. pubescens* Ehrh.) J. Ecol. 1974 : 467–472
- 岸田昭雄・遠藤克昭・真田勝 1985 天然更新に關与する菌害 (IV) —各種樹冠下土壤における種子の発芽と菌害. 日林北支論 34 : 106–108
- 岸田昭雄・遠藤克昭・真田勝 1986 天然更新に關与する菌害 (V) —暗色雪腐病菌そう上での長期保存が林木種子の発芽に及ぼす影響. 日林北支論 35 : 101–103
- 北原曜・真島征夫・清水晃 1986 林道法面における木本侵入の初期過程 (I) 裸地法面におけるカンバ類侵入阻害要因. 日林誌 68 : 171–179
- KITAJIMA, K., and AUGSPURGER, C. K. 1989 Seed and seedling ecology of a monocarpic tropical tree, *Tachigalia versicolor*. Ecology 70 : 1102–1114.
- KOIKE, T. 1984 Comparison of photosynthetic response to habitat factors between seedlings

- and saplings of *Fraxinus mandshurica* var. *japonica*. *Environ. Control in Biol.* 22 : 33-38
- 小池孝良・春木雅寛 1985 夏期における北海道産ヤナギ科植物数種の光—光合成速度関係. 日林北支論 34 : 154-156
- 1985 カンバ類3種苗木の成長過程に及ぼす水分傾斜の影響. 第96回日林論 315-316.
- KOIKE, T. 1986 Photosynthetic response to light intensity of deciduous broad-leaved tree seedlings raised under various artificial shade. *Environ. Control in Biol.* 24 : 51-58
- 1987 Photosynthesis and expansion of leaves of early, mid, and late successional species, birch, ash, and maple. *Photosynthetica* 21 : 503-508
- 1988 Leaf structure and photosynthetic performance as related to the forest succession of deciduous broad-leaved trees. *Pl. Sp. Bio* 1. 3 : 77-87
- 小池孝良 1988a 落葉広葉樹の生存に必要な明るさとその生長に伴う変化. 林木の育種 148 : 19-23.
- 1988b 北海道産落葉広葉樹の稚苗と成木の光合成特性. 林木の育種 特別号 : 37-39
- 1988 葉の寿命と樹木の生活の仕方. 北方林業 43 : 323-326
- KOLB, T.E., STEINER, K.C., MCCOMICK, L.H., and BURNSOX, T.W. 1990 GROWTH response of northern red-oak and yellow poplar seedlings to light, soil moisture and nutrients in relation to ecological strategy. *For. Ecol. Manage.* 38 : 65-78
- KONDO, Y., and OSHIMA, Y. 1981 Propagule size and growth of plant phenomenon of gaining in growth by plants handicapped by small initial size. *Jpn. J. Ecol.* 31 : 217-219
- 公立林試共同研究グループ 1983 有用広葉樹の増殖技術 —試験事例集—. 266pp., 林野庁
- 久保田泰則 1979 広葉樹の実生繁殖. 光珠内季報 40 : 16-26
- 工藤弘・石橋貞保 1983 ブナの更新(1) —ブナ芽生えの消長—. 日林北支講 32 : 172-175
- LARCHER, W. 1973 (trans. Biedermann-Thorson, M. A., 1975). *Physiological plant ecology.* 252pp. Springer-Verlag, Berlin
- MAGUGIRE, D. A., and FORMAN, R. T. T. 1983 Herb cover effects on tree seedling patterns in a mature hemlock-hardwood forest. *Ecology* 64 : 1367-1380
- MARKS, P. L. 1975 On the relation between extension growth and successional status of deciduous trees of the northern United States. *Bull. Torrey Bot. Club* 102 : 172-177.
- MARSHALL, P.E., and KOZLOWKI, T.T. 1974a The role of cotyledons in growth and development of woody angiosperms. *Can. J. Bot.* 52 : 239-245
- and———1974b Photo synthetic activity of cotyledons and foliage leaves of young angiosperm seedling. *Can. J. Bot.* 52 : 2023-2032
- MAYER, A. M., and POLJAKOFF-MAYBER, A. 1975 *The germination of seeds* (2nd edn.). Pergamon Press, London
- MAZER, S. J. 1989 Ecological, taxonomic, and life history correlates of seed mass among Indiana dune angiosperms. *Ecol. Monog.* 59 : 153-175
- 丸山幸平 1978 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張パターンと
生物季節について—ブナ林の生態学的研究(32)—. 新大演報 11 : 1-30
- 1979 高木層の主要樹種間および階層間のフェノロジーの比較 —ブナ林の生態学的研
究(33)—. 新大演報 12 : 19-41

- McCONNAUGHAY, K.D., and BAZZAZ, F.A. 1987 The relationship between gap size and performance of several colonizing annuals. *Ecology* 68 : 411–416
- McWILLOAMS, E.L., LANDERS, R.Q., and MAHLSTEDTE, J.P. 1986 Variation in seed weight and germination in populations of *Amaranthus retroflexus* L. *Ecology* 49 : 290–296
- 宮部金吾・工藤祐舜・須崎民助 1986 北海道主要樹木図譜(普及版), 北大図書刊行会
- 宮木雅美 1988 ナラ類の堅果の散布様式, 北海道の林木育種 31 : 36–39
- MIYAKI, M., and KIKUZAWA, K. 1988 Dispersal of *Quercus mongolica* acorns in a broad leaved deciduous forest. 2. Scatter hoarding by mice. *For. Ecol. Manage.* 25 : 9–16
- 水井憲雄 1991 種子重—種子数関係を用いた落葉広葉樹の種子の豊凶区分. *日林誌* 73, 258–263.
- ・菊沢喜八郎・浅井達弘 1979 トドマツ人工林の天然下種更新 (I). —4年間の稚苗消長について—. *北林試報* 17 : 13–22
- MIZUI, N. and KIKUZAWA, K. 1991 Proximate limitation to fruit and seed set in *Phellodendron amurense*. *Pl. Sp. Biol.* 6 : 39–46
- MOONEY, H.A. 1986 Photosynthesis. In : Crawley, M. J. (ed.) *Plant Ecology*. Blackwell London, 345–373
- 森徳典 1991 北方落葉広葉樹のタネ —取扱いと造林特性—. 139 pp. 北方林業会 札幌.
- MYSTER, R. W., and MCCARTHY, B.C. 1989 Effect of herbivory and competition on survival of *Carya tomentosa* (Juglandaceae) seedlings. *Oikos*, 56 : 145–148
- NAKAGOSHI, N. 1985a Phenology of temperate forest, southern Japan. *Tpn. T. Biometeor.* 22 : 55–65
- 1985b Buried viable seeds in temperate forests. “The population structure of vegetation” (ed. WHITE, J.), 552–570. Dr. W. Junk Publisher. Dordrecht
- , and NEHIRA, K. 1986 Growth and mortality of mangrove seedlings transplanted to Hiroshima. *Hikobia* 9 : 439–444
- NAKASHIZUKA, T. 1988 Regeneration of beech (*Fagus crenata*) after the simultaneous death of under growing dwarf bamboo (*Sasa Kurilensis*). *Ecol. Res.* 3 : 21–35
- 夏目俊二 1985 エゾマツの更新の立地条件と初期生長に関する研究. *北大演研報* 42 : 47–107
- NEGRON-ORTIZ, V., and BRECKON, G.J. 1989 Population structure in *Zamia debilis* (*Zaiaccae*) I. Size class, leaf phenology, and leaf turnover. *Amer. J. Bot.* 76 : 891–900
- NEWHOUSE, M. E., and MADGWICK, H. A. 1968 Comparative seedling growth of four hardwood species. *For. Sci.* 14 : 27–30
- NIELSEN, E. T. 1986 Quantitative phenology and leaf survivorship of *Rhododendron maxim* in contrasting irradiance environments of the southern Appalachian mountains. *Amer. J. Bot.* 73 : 822–831
- NIYAMA, K. 1990 The role of seed dispersal and seedling traits in colonization and coexistence of *Salix species* in a seasonally flooded habitat. *Ecol. Res.* 5 : 317–331
- 野口重一 1983 イチイの生態に関する研究 (II) —種子の散布と実生の定着—. *日林北支講* 32 : 163–165
- PARRISH, J. A. D., and BAZZAZ, F. A. 1985 Ontogenetic niche shifts in old-field annuals. *Ecology* 66 : 1296–1302

- PERALA, D. A., and ALM, A. A. 1990 Regeneration silviculture of birch : a review. For. Ecol. Manage. 32 : 39-77
- PIPER, J. K. 1986 Germination and growth of bird-dispersed plants : effect of seed size and light on seedling vigor and biomass allocation. Amer. J. Bot. 73 : 959-965
- PRIMACK, R. B. 1978 Regulation of seed yield in *Plantago*. J. Ecol. 66 : 835-847
- RABINOWITZ, D. 1978 Mortality and initial propagule size in mangrove seedlings in Panama. J. Ecol. 66 : 45-51
- RATCHE, B., and LACEY, E. P. 1985 Phenological patterns of terrestrial plants. Ann. Rev. Ecol. Syst. 16 : 179-214
- 斎藤新一郎 1981 ミズナラの播種の深さ別試験. 日林北支講 30 : 108-110
- 1983 オニグルミの播種の深さ別試験. 日林北支講 32 : 219-222
- 榊原茂樹 1989 イチイ *Taxus cuspidata* S. and Z. の種子散布におけるヤマガラ *Parua varius* T. and S. の役割. 日林誌 71 : 41-49
- SALISBURY, E. J. 1942 The reproductive capacity of plants. Bell, London
- 佐野淳之 1988 群落構造の解析による天然性ミズナラ林の更新様式に関する研究. 北大演報 45 : 221-266
- 佐藤明・森田健次郎 1979 落葉広葉樹林の林内透過日射量と落葉量の季節変化. 90回日林論 315-316
- 清和研二 1985 広葉樹の種子サイズと当年生稚苗の生長パターン. 日林北支論 34 : 83-85
- 1988 広葉樹果実における資源配分と散布・定着との関係. 日林北支論 36 : 75-77
- 1989a 広葉樹の更新環境をさぐる. —播種後1年間の生存率および伸長生長量—. 光珠内季報 76 : 4-8
- 1989b 落葉広葉樹の種子サイズと当年生稚苗の生存様式. 日林北支論 37 : 52-54
- SEIWA, K. 1990 Effects of seed size and phenology on seedling establishment of five woody plants. Abstracts of 5th INTECOL, pp 116. 1990
- 1991 イタヤカエデのフェノロジカルな被陰の回避. 1991年日本生態学会北海道地区大会講演要旨集 11
- 1992 ハルニレの種子散布と稚苗の出現. 日林北支講 40 : 77-79
- ・菊沢喜八郎 1989 落葉広葉樹の種子重と当年生稚苗の季節的伸長様式. 日生態誌 39 : 5-15
- SEIWA, K., and KIKUZAWA, K. 1991 Phenology of tree seedlings in relation to seed size. Can. J. Bot. 69 : 532-538
- SCHOPMEYER, C. S. 1974 Seeds of woody plants in the United States. 883pp. Forest Service, U. S. Depart. Agric.
- SCHUPP, E. W. 1988 Seed and early seedling predation in the forest understory and tree fall gap. Oikos 51 : 71-78
- , HowE, G. F., AUGSPURGER, C. K., and LEVEY, D. J. 1989 Arrival and survival in tropical gaps. Ecology 70 : 562-564
- SESTACK, Z., TICHA, I., CATSKY, J., SALAROVA, J., POSPISILOVA, J., and HODANOVA, C. 1985 Integration of photosynthetic characteristic during leaf development. In SESTACK, Z. (ed.),

- Photosynthesis during leaf development : 263—286. Dr. W. Junk Publ., Dordrecht
- SHAW, M. W. 1968 Factors affecting the natural regeneration of sessile oak (*Quercus petraea*) in north wales. II. Arcon losses and germination under field conditions. *J. Ecol.* 56 : 647—660
- SHUKLA, R. P., and RAMAKRISHNAN, P. S. 1984 Leaf dynamics of tropical trees related to successional status. *New Phytol.* 97 : 697—706
- a n d ————— 1986 Architecture and growth strategies of tropical trees in relation to successional status. *J. Ecol.* 74 : 33—46
- SILVERTOWN, J. W. 1981 Seed size, life span, and germination date as coadapted features of plant life history. *Am. Nat.* 118 : 860—864
- SMITH, B. H. 1983 Demography of *Floerkea proserpinacoides*, a forest-floor annual. III. Dynamics of seed and seedling population. *J. Ecol.* 71 : 413—425
- SORK, V. L. 1984 Examination of seed dispersal and survival in red oak, *Quercus rubra rubra* (Fagaceae), using metal tagged acorns. *Ecology* 65 : 1020—1022
- STANTON, M. L. 1984 Seed variation in wild radish : effect of seed size on components of seedling and adult fitness. *Ecology* 65 : 1105—1112
- STEPHENSON, A. C. 1981 Flower and fruit abortion : proximate and ultimate functions. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 12 : 253—279
- 菅原セツ子・佐藤明・石塚森吉 1986 シラカンバ更新の阻害要因. 日林北支講 35 : 98—100
- STRENG, D. R., GRILZTENSTEIN, J. S., and HARCOTBE, P. A. 1989 Woody seedling dynamics in an east Texas floodplain forest. *Ecol. Monogr.* 59 : 177—204
- 陶山佳久・中村徹 1988 アカマツ人工林におけるアカマツ当年生実生の個体群動態. 日林誌, 70 : 51—517
- SYDES, C., and GRIME, J. P. 1981a Effects of tree litter on herbaceous vegetation in deciduous woodland. I. Field investigations. *J. Ecol.* 69 : 237—248
- SYDES, C., and GRIME, J. P. 1981b Effects of tree leaf litter on herbaceous vegetation in deciduous woodland. II. An experimental investigation. *J. Ecol.* 69 : 249—262
- 高橋康夫・佐藤昭一・柴田前・高橋郁雄・畑野健一 1981 エゾマツ・トドマツの天然更新に関する研究 —地はぎ処理による稚苗の発生・消失(2 ヶ年の経過)—. 日林北支講 30 : 85—87.
- ・柴田前・佐藤昭一・畑野健一 1984 エゾマツ・トドマツの天然更新に関する研究—林相のちがいによる地はぎ5年後の更新状況—. 日林北支講 3 : 68—70
- 高橋幸夫・小田島悦・村田義一・山本敏夫 1976 トドマツ人工林から天然林への誘導 (III) —トドマツ人工林内更新試験—. 北方林業 28 : 89—93
- 田口豊・吉田成章・田口潔・小泉力・佐々木克彦・豊岡洪・高橋邦秀 1983 石狩海岸林カシワ種子の落下から発根までの死亡要因. 日林北支講 32 : 179—181
- TAKENAKA, A. 1986 Comparative ecophysiology of two representative *Quercus species* appearing in different stages of succession. *Ecol. Res.* 1 : 129—140
- 玉井重信・四出井綱英 1972 林内の照度 (I). 京大演報 43 : 53—62
- 田中進・山本敏夫・吉田力・雁田邦康・堀部敏 1989 トドマツ人工林から天然林への消長 (V) —発生稚耐の20年間の消長と生長—. 北方林業 41 : 257—265

- TAYLOR, G., and DAVIES, W. J. 1988 The influence of photosynthetically-active radiation and simulated shaded on the control of leaf growth of *Betula* and *Acer*. *New Phytol.* 108 : 393-398
- 田添元 1935 種子に関する試験. 北大演習林彙報, 3
- 寺沢和彦 1986 天然性広葉樹林の樹種構成と立地条件. 昭和60年度林業技術研究発表論文集 108-109
- 1991 ブナ果実の成熟過程における生残と種子の稔性. 日林北支講 39 : 32-34 .
- ・清和研二・薄井五郎・菊沢喜八郎(1989). 滞水条件下での広葉樹稚苗の生育反応(I). 一生育ならびに幹・根の形態的变化—. 100回日林論 : 439-440
- ・—————菊沢喜八郎 1990 滞水条件下での広葉樹稚苗の生育反応(II)-葉の展開と葉一. 101回目林論 : 353-354
- THOMPSON, K. 1987 Seed and seed banks. *New Phytol.* 106 (Suppl.) : 23-34
- 豊田倫明・原口聡・斎藤新一郎 1974 道北地方における森林の更新方法(I)かきおこし造林地の木の侵入. 日林北支講 22 : 96-101
- TRIPATHI, R. S., and KAHN, M. L. 1990 Effect of seed weight and microsite characteristics on germination and seedling fitness in two species of *Quercus* in a subtropical wet hill forest. *Oikos* 57 : 289-296
- 薄井五郎 1990 海風環境下における天然性樹木の生態と砂防的応用. 北林試報 28 : 1-53
- VITOUSEK, P. M., and WALKER, L. R. 1989 Biological invasion by *Mirica* for *Hawai'* I : plant demography, nitrogen fixation, ecosystem effects. *Ecology* 59 : 247-265
- WEBB, J. L., TRACEY, J. G., and HAVDOCK, K. P. 1967 A factor toxic to seedlings of the same species associated with living roots of non-gregarious subtropical rain forest tree *Grevillea robusta*. *J. Appl. Ecol.* 60 : 675-695
- WEIS., I. M. 1982 The effect of propagule size on germination and seedling growth in *Mirabilis hirsuta*. *Can. J. Bot.* 60 : 23-34
- leaf longevity, and light environment in rain forest plants of the genus *Piper*. *Amer. Nat.* 133 : 198-211
- WILLSON, MF., and WHELAN, C. J. 1990 Variation in postdispersal survival of vertebrate-dispersed seeds: effect of density, habitats, location, season, and species. *Oikos* 57 : 191-198
- WINN, A. A. 1985 Effects of seed size and microsite on seedling emergence of *Pruella vulgaris* in four habitats. *J. Ecol.* 73 : 831-840
- YAJIMA, T. 1988 A survey on the quantity of dead leaves and culms of *Sasa senanensis* in a mixed forest. *Res. Bull. Exp. For. Hokkaido Univ.* 45 : 638-690
- 山本進一・堤利夫 1979 ヒノキ人工林における天然性ヒノキ稚樹の個体群動態 (I) 林内における当年性稚樹の死亡過程. 日林誌 61 : 287-293
- ・—————1980 ヒノキ人工林における天然性ヒノキ稚樹の個体群動態 (II) 当年性稚樹の死亡要因. 日林誌 62 : 343-349
- 山木進一・堤利夫 1984 ヒノキ人工林における天然性ヒノキ稚樹の個体群動態 (III) 林床における種

- 子固体群の動態. 日林誌 66 : 483-490
- ・————— 1985a ヒノキ人工林における天然性ヒノキ稚樹の個体群動態(IV)実生林の発生過程. 日林誌 67 : 20-27
- ・————— 1985b ヒノキ人工林における天然性ヒノキ稚樹の個体群動態(I)実生の死亡要因とその作用様式の検討. 日林誌 67 : 486-494
- ・————— 1987 芽生えの定着様式. —実生の個体群統計学—. 北方林業 39 : 97-101
- 柳井清治・岡村俊邦 1979 有珠山麓における木本種子の自然散布に関する発芽試験. 日林北支講 28 : 63-65
- ・菊沢喜八郎 1991 播種実験によってみられたヤナギ属3種の発芽および生残特性. 日生態誌 41 : 145-148
- YARRANTON, G.A., and MORRISON, R.G. 1973 Spatial dynamics of a primary succession : nucleation. J. Ecol. 61 : 417-428
- YOSHE, F. and KAWAXO, S. 1986 Seasonal changes in photosynthetic characteristics of *Pachсандra terminalis* (Buxaceae), an evergreen woodland chamaephyte in the cool temperate regions of Japan. Oecologia 71 : 6-11
- ZIMMERMAN, J. K., and WEIS, I. M. 1983 Fruit size variation and its effects on germination and seedling growth in *Xanthium strumarium*. Can. J. Bot. 61 : 2309-2315

Summary

To clarify the characteristics of seedling establishment of deciduous broad-leaved tree species in Hokkaido, I investigated how do seed size and seedling phenology affect on the seedling establishment.

Vertical growth patterns and leaf dynamics of seedlings of 31 deciduous broad-leaved tree species with different seed sizes were examined under both open and shaded conditions in the nursery. Among-species comparisons of seed-size effects were made as seed reserve varied by more than five orders of magnitude among species. Seed size positively correlated with initial seedling height, and leaf longevity, and negatively correlated with days from emergence to maximum height growth rate, duration of leaf emergence (duration of vertical growth), duration of leaf fall, leaf duration, leaf-turnover rate and total leaf number. Large-seeded species completed shoot elongation almost all of their annual leaf production in a short period, irrespective of shading. Small seeded species attain maximum heights similar to those of large-seed species under open conditions by having a longer duration of leaf emergence, higher resource allocation to leaf production, and rapid leaf-turnover. However, leaf-production and leaf-turnover rates were reduced by shading for small-seeded species. In contrast, growth of large-seeded species was independent of the effects of light limitation. This study in nursery conditions suggested that the importance of seed size in determining seedling establishment success depends on the relationships between seasonal change of environmental light conditions and characteristics of seedling phenology, which are related to seed size.

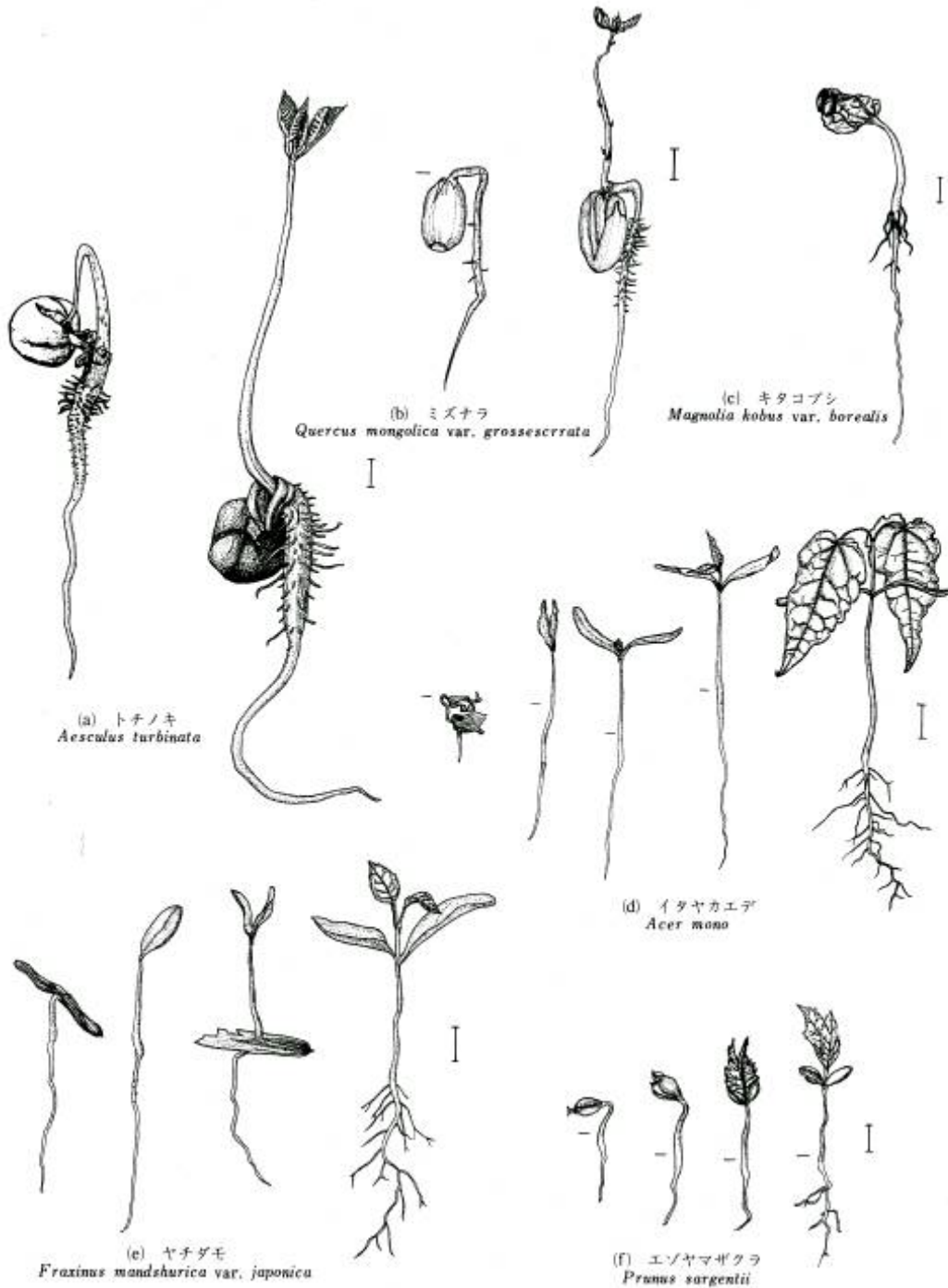
Effects of seed size and phenology on the establishment of five deciduous broad-leaved tree species were examined in deciduous woodland. Treatments included absence and presence of

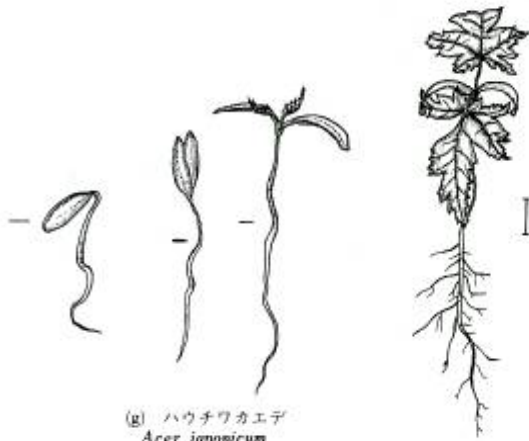
litter in the forest understory, a small gap, and a large gap. Seedling emergence of large-seeded species *Quercus mangalica* var. *grasseserrata* and *Acer mono* was not reduced by accumulation of litter in forest understory, but promoted in large gap where litter was less. Seedling emergence of small-seeded species, *Alnus hirsuta*, *Cercidiphyllum japonicum* and *Betula platyphylla* var. *japanica* was reduced by the litter in almost all of the sites. The large-seeded species avoid the shade stress phenologically by unfolding all of their large leaves in a short period before canopy closure in forest understory, resulted in little mortality after seedling emergence. In contrast, the small-seeded species had a longer duration of leaf emergence, a shorter leaf longevity, and a rapid leaf turnover in all the sites, a trait resulted in attaining similar height to those of the large-seeded species at the end of the second year in large gap, while their seedling survival and height growth rate decreased after canopy closure in forest understory. This study suggests that the importance of seed size in determining seedling establishment largely depends on the relationships between seasonal changes of environmental conditions and phenological traits of seedlings, which are related to seed size.

Appendix-1 種子の発芽と稚苗の発達初期過程

種子の重い順に a b c …… m と並べ替えて示した。

Appendix 1. Seed germination and seedling development in 13 deciduous broad-leaved tree species observe in this study. Species are arranges a , b, c…… m according to their seed mass.

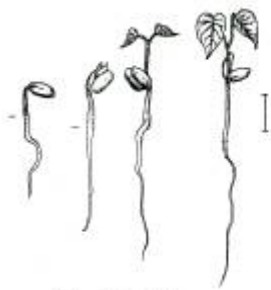




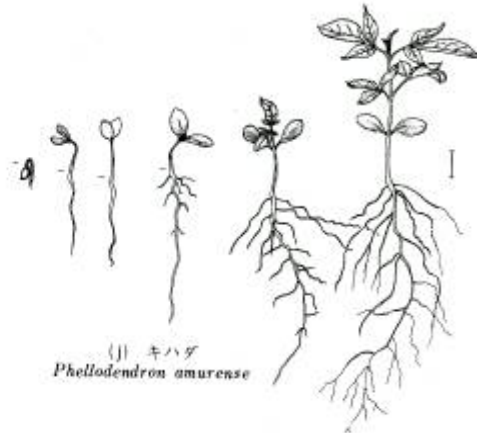
(g) ハウチワカエデ
Acer japonicum



(h) シナノキ
Tilia japonica



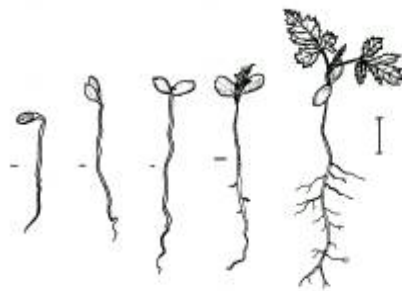
(i) イヌエンジュ
Maackia amurensis var. *buergeri*



(j) キハダ
Phellodendron amurense



(l) ケヤマハンノキ
Alnus hirsuta



(k) ナナカマド
Sorbus commixta



(m) シラカンバ
Betula platyphylla var. *japonica*