

シラカンバ樹冠内における花分布

眞坂一彦*

Flower arrangement in the canopy of *Betula platyphylla* var. *japonica*

Kazuhiko MASAKA*

要 旨

本研究では、シラカンバ樹冠内における雌花序と雄花序の分布様式について調査を行った。本研究は、高木類において開花量の異なる個体間で樹冠内の花分布を定量的に比較した初めての事例である。

樹冠内における雌花序と雄花序の分布は大きく異なり、雌花序は樹冠上部に集中する傾向が、雄花序は樹冠内に比較的まんべんなく分布する傾向があった。この傾向は開花数によって大きく変化し、雌花序、雄花序ともに開花数が少ないほど樹冠上部に集中する傾向が認められた。

幹から直接発生している枝（一次枝）には、雄花序だけを着ける場合と、雄花序だけではなく雌花序も多量に着ける場合があった。開花量が多い一次枝ほど、一次枝内における雌花序の割合が高くなった。この傾向は個体当たりの総開花数が多いほど強くなった。

キーワード：シラカンバ，樹冠，花の垂直分布，総開花数

はじめに

樹冠内における花の分布構造を知ることは、樹木の繁殖生態学のみならず、林業や野生生物の管理において種子の豊凶予測や開花量予測をするうえでもきわめて重要な基礎データとなる。

開花量を予測する際、樹冠内に花芽が均等に分布するのか、あるいはごく一部分に偏って分布するかにより予測効率はかなり変わってくる。たとえば、開花数に応じて花芽の分布の偏りが変化する場合、樹冠上部、中部、下部というような部分ごとに示数を設けると、予測の精度のみならず、作業効率も高くなる。ところが、開花数にかかわらず花が樹冠内にまばらに分布する場合、予測の精度だけではなく、作業効率もきわめて低くなる。たとえば、調査した枝に着いていた花の数が多いいのか少ないのか客観的に判断するためには、多数の枝を調査する必要がある。しかし、これまでのところ、高木類における樹冠内の花の分布が開花量によってどの程度変化するのかを明らかにした調査はない。

以上の背景から、本研究ではシラカンバを対象にし、総開花数が異なる個体間について樹冠内における花序分布の違いを比較した。高木類における樹冠内の花分布を扱ったこれまでの研究は、光合成に関連した物質収支の視点から論じられているだけで、いかに適応度を高めるかという究極要因について検討したものはない（例えば Koike, 1990; 倉本, 1993）。花は繁殖器官であり、現在みられる花の構造や受粉様式は、それぞれの種が適応度を高めるために進化させてきた結果であると考えられる。当然、個体内における花の垂直分布も、適応度が高まる方法で配置されていると考えられる。

*北海道立林業試験場 Hokkaido Forestry Research Institute, Bibai Hokkaido 079-0198

〔北海道立林業試験場研究報告 第38号 平成13年3月, Bulletin of the Hokkaido Forestry Research Institute, No.38, March, 2001〕

調査方法

調査木は、北海道立林業試験場道北支場（中川町）の樹木園に1974年に植栽されたシラカンバ同齢林から選んだ。1999年5月、林内から林冠木を11本、林冠下の被圧木を2本任意に選んで伐倒した。調査を行った1999年は、道北地方ではカンバ類の大量開花年だった。調査では、一次枝の発生位置を測定し、一次枝ごとに開花している雌花序と雄花序数を数えた。このとき、一次枝とは、幹から直接発生している枝のことをいう。また、カンバ類の雄花序は2～3本が1組になっているため、1組を1個と数えた。それぞれの調査木の概要を表-1に示す。

一次枝当たりの雌花序と雄花序の配分比を検討するため、一次枝ごとの雄比を計算した(1式)。

$$R_B = N_m / (N_f + N_m) \quad (1)$$

ここで、 R_B は一次枝の雄比、 N_f と N_m はそれぞれ一次枝ごとの雌花序数と雄花序数を表す。また、樹冠内における雌花序と雄花序の分布パターンや、個体内における R_B の頻度分布については、歪度によって比較した。

なお、樹冠下の被圧木には花序がみられなかったため、解析の対象から除外した。

表-1 調査木の概要

調査木	H (m)	d. b. h. (cm)
林冠木		
1	16.7	18.2
2	17.2	19.6
555	18.5	17.6
3	17.4	16.5
556	16.6	16.6
551	16.5	15.8
553	17.4	17.2
550	16.9	14.4
547	18.3	14.3
548	18.0	14.4
549	18.3	15.7
被圧木		
564	5.1	8.9
565	14.2	9.2

Hは樹高、d. b. h.は胸高直径を表す

結果と考察

1. 樹冠内における雌花序と雄花序の垂直分布

図-1に例として、もっとも雌花序数が多かった個体(#548)、中程度に雌花序数が多かった個体(#550)、そしてもっとも雌花序数が少なかった個体(#1)について、一次枝の発生位置別の雌花序と雄花序の開花数の関係を示す。

これらの図から、雄花序は樹冠の広い範囲にわたって分布しているものの、雌花序はある程度樹冠上部に着いている様子が認められる。そこで、雌花序と雄花序の樹冠内における垂直分布を歪度で比較したのが図-2である。ここでは、歪度の値が相対的に大きいほど、樹冠上部に偏った分布をしていることを示している。図-2からは、雌花序の歪度がいずれの個体でも雄花序の歪度よりも1.2倍～2.8倍大きく、樹冠上部に大きく偏っていることが分かる。また、歪度はそれぞれの花の開花量にも関連しており、開花量

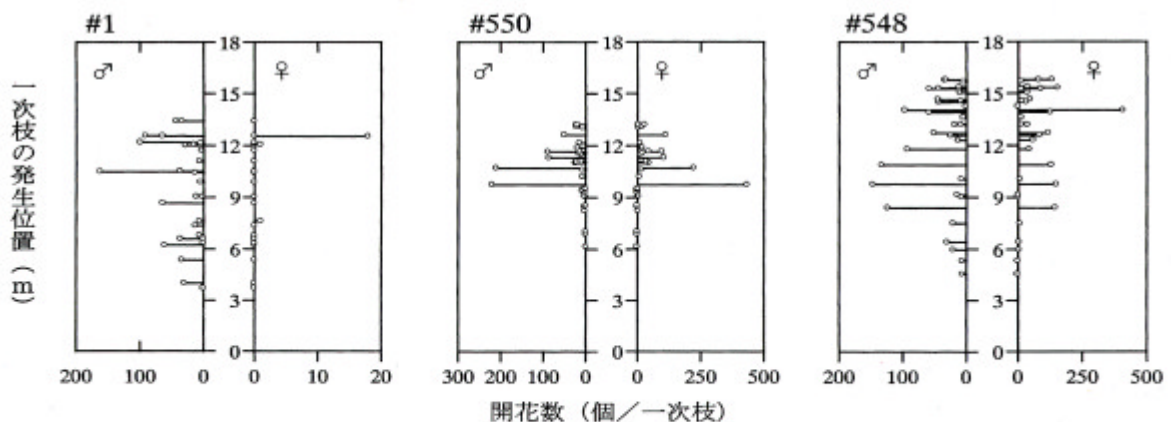


図-1 樹冠内における雌花序数と雄花序数の垂直分布

が少ないほど樹冠上部に偏って分布していることが認められ、とくに雌花序の分布でその偏りが著しいことが分かった(図-3)。

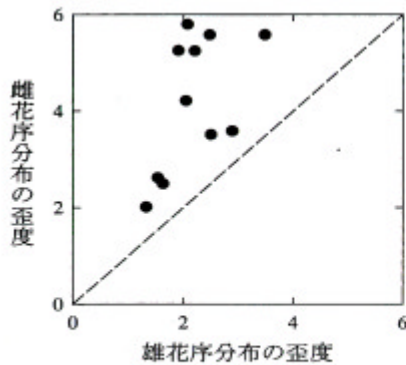


図-2 樹冠内における雌花序と雄花序数の垂直分布の歪度

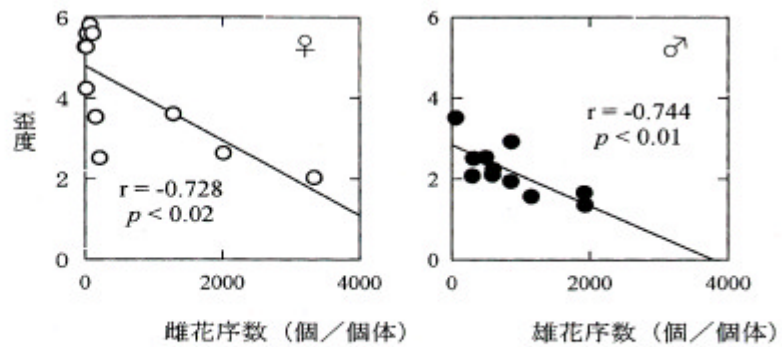


図-3 花序の垂直分布の歪度と開花数の関係
左図は雌花序の垂直分布の歪度と雌花序数 N_f の関係について、右図は雄花序の垂直分布の歪度と雄花序数 N_m の関係について表す。

これについては、シラカンバの送粉様式と種子散布様式によってある程度の説明が可能と思われる。すなわち、シラカンバの送粉様式は花粉が風によって散布される風媒であり、また同時に、種子散布様式は風散布である。花粉は、ある程度の高さから放出されるとブラウン運動と大気対流によって拡散し、長距離を飛散できるだろう。一方、種子は、いかに風散布に適した翼が付いているとはいえ、重力落下によって花粉よりも簡単に地上へ落ちてしまう。したがって、種子はできる限り高い場所から散布される方が好ましいだろう。シラカンバにおける樹冠内での雌花序と雄花序の分布の違いは、花粉と種子の大気中における拡散能力の違いに起因していると推測される。

花生産が樹冠上部に集中することについては、照葉樹林や亜高山帯の針広混交林、北海道北部のミズナラなどにおいても報告されている(Koike,1990; 倉本,1993)。同様な傾向 Smith(1981)が *Pinus contorta* において認めている。これらの報告はすべて物質収支と関連させて考察されている。すなわち、樹冠上部の葉は樹冠下部の葉にくらべて生産力が高く、その生産力が繁殖活動に反映しているというものである。とくに Smith(1981)は、被陰と関連する植物ホルモンのレベルによって雌花と雄花が作り分けられると議論している。ただし、いずれの議論も花芽分化の至近要因について述べているだけで、適応度との関連の中で議論がなされているわけではない。しかも、個体内における資源の転流についてはほとんどブラック・ボックスのままである(例えば Tuomi et al.,1988)。

なお、カンバ類では雌花と雄花の開花時期がずれており、また強制的に自家受粉してできた種子の発芽力や芽生えの成長が悪いことから、基本的には他家受粉であると考えられる(小沢,1964)。したがって、雌花序と雄花序の樹冠内分布の違いには、自家受粉の回避という効果はほとんどないと考えられる。

2. 一次枝内での雌花序数と雄花序数の配分比

図-1からは、雄花序が着いているにもかかわらず雌花序がまったく、もしくは、ほとんど着いていない一次枝があることが分かる。そのような一次枝は、もともと開花数が少ない傾向があると考えられる。そこで、一次枝ごとの総開花数 N_w と R_B の関係を検討したのが図-4である。ほとんどの一次枝は、 N_w が多くなるとともに R_B が小さくなる傾向が認められた($r = 0.522, p < 0.001$)。一次枝あたりの開花数が少ない場合には $R_B = 0$ の一次枝も3例認められたが、それは全体のごく一部で例外的なものであろう。また、 N_w が多くなっても、 R_B がおおよそ0.2を下回ることはなかった。このことは、どんなに大量の花を着けても、最低でも全体の約2割の花は雄花序になっていることを示している。

一般にカンバ類のシュートには、長く伸長して葉を5~6枚着けるシュート(長枝)と、ほとんど伸長しないが葉を2~3枚着けるシュート(短枝)の2種類がある(Caesar and Macdonald, 1984; Macdonald and Mothersill, 1983; Macdonald et al. 1984; Maillette, 1982)。雄花序のつぼみは長枝の先端に形成され裸のまま越冬するが、雌花序のつぼみは短枝芽と呼ばれる腋芽内に形成され芽鱗に包まれて越冬する(Caesar and Macdonald, 1984; Krussmann, 1976; Macdonald and Mothersill, 1983; Macdonald et al. 1984)。長枝はそれぞれの葉腋に腋芽を形成するが、枝先に近い腋芽は翌年ふたたび長枝を伸ばし(長枝芽)、枝の基部に近い腋芽は短枝になる(短枝芽)。また、短枝は1個の短枝芽しか着けない。そのため、長枝だけからなる、または短枝だけからなる一次枝はほとんど存在しない。このように、雌花序と雄花序の生産にあたっては、とくに着生位置をめぐって競合することはない。カンバ類特有の分枝性が、必ず雄花序を生産できるようにしていると推測される。

3. 個体内における R_B の頻度分布の個体間差

個体内における一次枝ごとの R_B の頻度分布を図-5に示す。図中では、左上から右下へ向かって個体あたりの総開花数 N が多い順番に並べている。 N が多い個体ほど、 R_B がよりまんべんなく分布している傾向がうかがわれる。そこで、 R_B の頻度分布の歪度と N の関係について個体間で比較したのが図-6である。

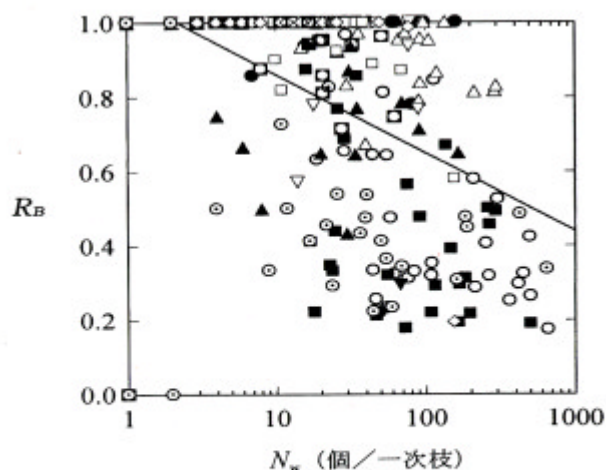


図-4 各一次枝の N_w と R_B の関係
シンボルの違いは、個体の違いを表す。

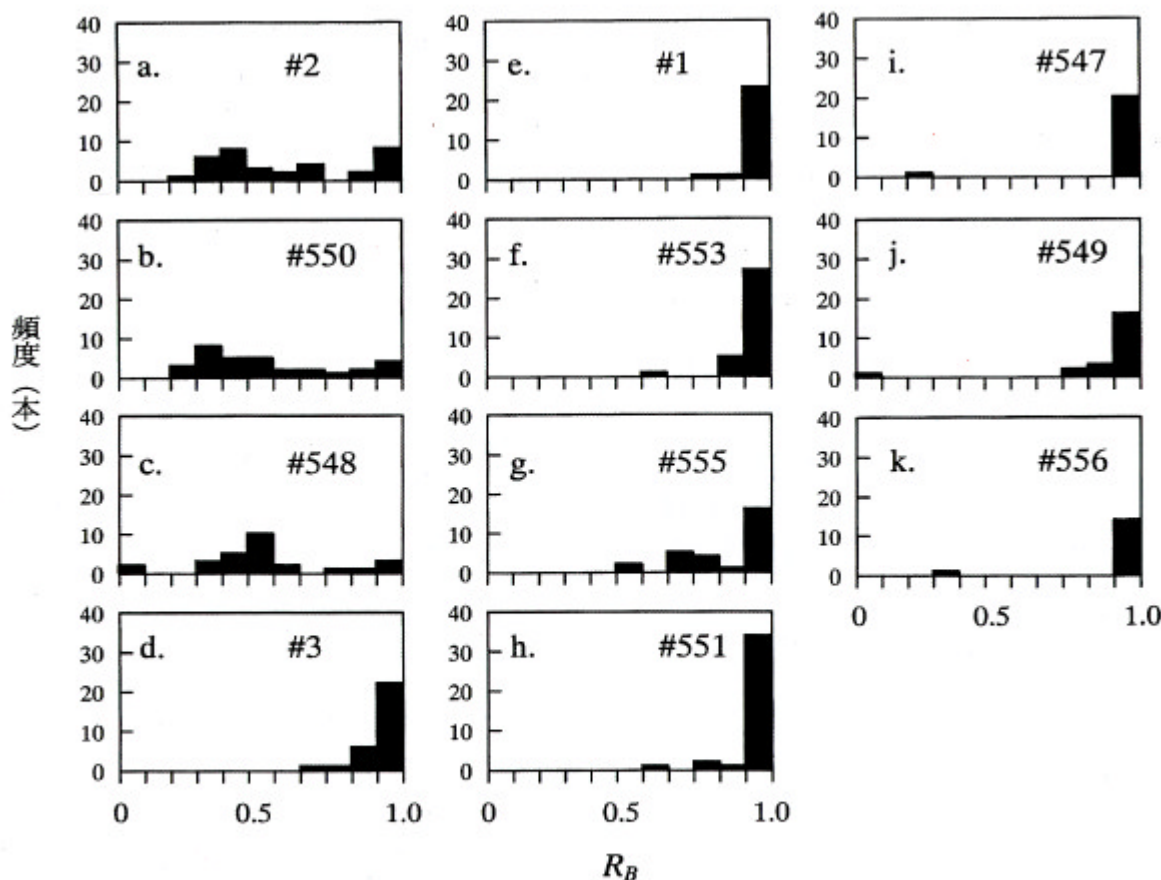


図-5 各個体における R_B の頻度分布
各図の配置は、アルファベット順で個体の総開花数 N が多い順番に並べている。

このとき、歪度の値が大きいとは、 R_B が大きい方に偏って分布しているということである。図 - 6 は、 N が多いほど頻度分布がなだらかになる傾向があることを示している。すなわち、 N が多い個体では、雄花序と雌花序の両方をまんべんなく着けている一次枝が多い、ということである。反対に、 N が少ない個体の一次枝には雄花序しか着いていない場合が多いということである。これは、 N が少ない個体では雌花序数よりも雄花序数が多い傾向があることを意味している。ただし、これには以下の通り、若干の補足が必要とされる。

Masaka (未発表) は、同じ調査木を用いてシラカンバの個体単位での雄比 $R (= \text{全雄花序数} / N)$ を比較した結果、大量に開花している個体ときわめて少ない開花数の個体は相対的に雌花序が多く、中程度の開花量の個体で相対的に雄花序が多いことを見出した(たとえば、 R がもっとも高かった個体の開花数は5番目の多さでしかなかった)。しかも、 R は雌花序数とのあいだに負の相関が認められた。つまり、開花数が少な

くなるにつれて、雌花序数は増減増という傾向を示しているのである。図 - 5 において、 N が少ない個体(547, 549, 556)の頻度分布の歪みが見た目にもわずかに緩くなっているのはこのためである。ただし、開花数が少ないことにより、図 - 6 のような単純な解析ではほとんど検出できないのだろう。この個体単位での雄比が大きく異なる現象については、雄機能を通した局所配偶者競争(local mate competition)によって説明が可能とされている。局所配偶者競争を簡単に説明すると、個体間の距離に応じて繁殖成功度が変化する現象をいう。

このように、樹木の繁殖投資(総開花数や雌花序・雄花序への資源配分など)を検討する際には、一次枝単位だけではなく、個体単位での至近要因、究極要因を合わせて検討する必要がある。樹冠内での花分布と個体の性比との関連については今後の課題としたい。

謝 辞

本研究で、野外作業を手伝っていただいた林業試験場道北支場の藤本恵二さん、本田雅幸さん(元岩見沢道有林管理センター)、山内智子さん、黒沢好子さんに深謝します。

文 献

- Caesar J. C. and Macdonald A. D. 1984 Shoot development in *Betula papyrifera*. V. Effect of male inflorescence formation and flowering on long shoot development. Can. J. Bot. 62: 1708 - 1713
- Koike F. 1990 Canopy structure and its effect on shoot growth and flowering in subalpine forests. Vegetatio 86: 101 - 113
- Krussmann G. 1976 Handbuch der laubgehöze. Verlag Paul Parey, Berlin und Hamburg

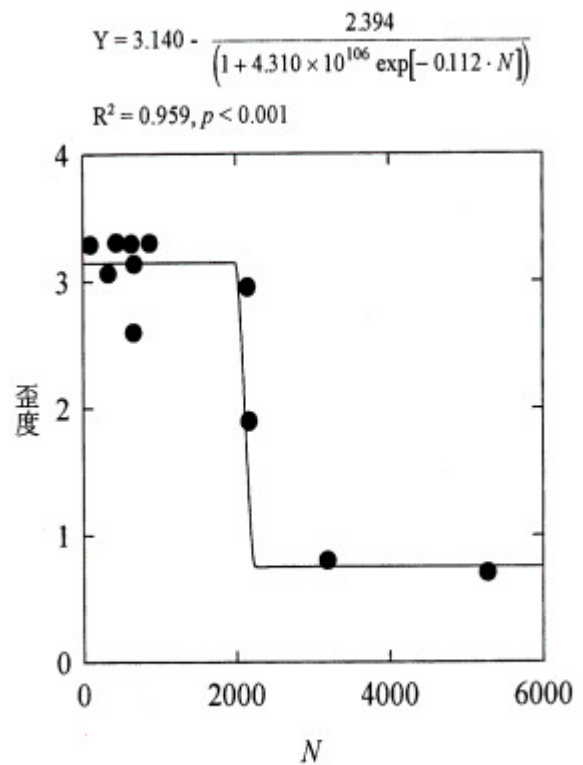


図-6 各個体における R_B の頻度分布の歪度と総開花数 N の関係

倉本恵生 1993 ミズナラの堅果生産の年変動現象と発生機構 . 北大大学院農学研究科博士論文

Macdonald A. D. and Mothersill D. H. 1983 shoot development in *Betula papyrifera*. I.

Short - shoot organogenesis. Can. J. Bot.61 : 3049 - 3065

Macdonald A. D. ,Mothersill D. H. and Caesar J. C. 1984 Shoot development in *Betula papyrifera*. . Long - shoot oraganogenesis. Can. J. Bot. 62 : 437 - 445

Maillette L. 1982 Structural dynamics of silver birch. I. The fate of buds J. Appl. Ecol.19 : 203 - 218

小沢準二郎 1964 北海道の造林用樹種 , 北方林業叢書 27 219p 北方林業会

Smith C. C. 1981 The facultative adjustment of sex ratio in lodgepole pine. Am. Nat. 118 : 297 - 305

Tuomi J., Vuorisalo T., Niemel P., Nisula S. and Jormalainen V. 1988 Localized effects of branch defoliations on weight gain of female inflorescences in *Betula pubescens*. Oikos 51 : 327 - 330

Summary

Flower arrangement in the canopy of *Betula platyphylla* var. *japonica* was discussed in the present study. This study is the first attempt to demonstrate the flower arrangement subject to the variable reproductive investment in the tall tree species.

Male inflorescence tends to distribute relatively all over the crown, while female inflorescence tends to distribute at the relatively upper crown. The bias distribution was accelerated with decreasing flowers both in male and female.

There were many first-order branches having many male inflorescences without female inflorescences, while there were a few first-order branches having female inflorescences without male inflorescences. Male ratio was inversely related to the number of inflorescences for the first-order branch basis. In addition, the tendency was accelerated with increasing reproductive investment for the individual basis.

Keywords: *Betula platyphylla* var. *japonica*, tree crown, vertical distribution of flowering, reproductive investment