

シイ林における生殖器官各部の生産量と種子生産に影響する要因

齋藤秀樹・井坪豊明・竹岡政治

HIDEKI SAITO, TOYOAKI ITSUBO
and MASAJI TAKEOKA

Production rates of each component of reproductive organs and factors affecting the seed production
in chinkapin (*Castanopsis cuspidata*) forests

要旨：京都盆地をとりまく低山帯のシイ5林分を対象にして1982, 83年の林分あたり雄花, 花粉, 果実の生産量(乾重と個数)をトラップ法で調査し, 開花~種子散布の過程を解析した。花粉生産量は既報4樹種より多く, 粒数では $2.6 \times 10^{14} \text{ ha}^{-1}\text{y}^{-1}$ を記録した。雄花の生産量は林分の生育段階の進行に伴い増加するが, 果実にはこの傾向が認められない。生殖器官全体の生産量は10資料のすべてが $1 \text{ t ha}^{-1}\text{y}^{-1}$ をこえ, うち3林分は $3 \sim 5.5 \text{ t ha}^{-1}\text{y}^{-1}$ に達した。1982年開花に由来する生殖器官部分の乾物割合は雄性:雌性が1:1の3林分と1:3の2林分にわかれ, この関係は花粉粒数P/め花数Fの比によって整理できた。前者3林分のめ花数には2倍の較差があるが結実率(21%)は等しかった。P/F比が前者の半分しかない後者2林分では結実率が高い林分(31%)と低いもの(17%)とがあった。若い林分ではP/F比が小さいが, 結実率は高い傾向がみられる。シイ種子生産を決定する要因にはめ花数と結実率の二つが認められた。

はじめに

本研究の意図するところは, シイ林における花粉をはじめとした生殖器官各部の1982, 83年の生産量(速度)を明らかにし, 年度や林分による違い, 花粉粒数とめ花数の関係などによって開花から種子散布までの機構を解明することにある。各種森林について, これら生産量および開花~種子散布過程の機構を調査して, これらをもとに花粉の媒介法, 雄花序の形態, 種子の大きさや散布法などを基準として種の比較検討を行えば, 定量的に種のグループ化が可能であると確信する。これは植物の進化, 植生遷移, 植物分布, 花粉分析法による古生態学などの研究分野における基礎資料として有益なものであると考える。

筆者らは各種森林でこの調査を行い, すでにヒノキ¹⁾, アカマツ²⁻⁴⁾, オニグルミ⁵⁾, スギ⁶⁾について発表した。本報告は京都盆地周辺のシイ林調査の第1回目のものである。

シイ *Castanopsis cuspidata* SCHOTTKY (ブナ科)は照葉樹林の主要構成種であり, 近年, 京都盆地をとりまく低山帯での分布拡大が著しい。シイ雄花は虫媒花であり, 尾状花序を形成し, 葉の展開前に開花する。この花序は上向きに出るので, 開花期には林冠は淡黄色を呈する。尾状花序をもつヤナギ属やクリ属の虫媒は風媒から転化したもの⁷⁾といわれるが, シイのはあいも揺れ動く尾状花序で虫媒という点からみてクリ属と同一とみなせる。

本調査では生殖器官生産量はトラップ法で測定した。空中に四散する花粉については, 開花直前

の雄花序試料にふくまれる花粉量と林分の開花雄花序数とから求めた。

調査林分は興聖寺(京都府宇治市), 宇治市, 松尾大社(京都市西京区), 京都営林署の提供によるもので, 現地調査には多大の便宜をはかっていた。ここに厚く御礼申し上げる。

なお, 本研究の一部は文部省科学研究補助金(課題番号 58560154) によったものである。

調査林分

調査林分は, 京都盆地をはさんで位置する松尾(林分 D) と東山(E), この東山南方の宇治(A ~C)の3か所に所在する合計5林分である。いずれの林分も天然に成立したシイの純林で, 自然度は高い。

調査林分の標高, 斜面方位と傾斜角, およびコドラー内での木調査(DBH $\geq 4.5\text{cm}$)結果をとりまとめて Table 1 に示した。

林分 A

京都府宇治市紅斎の仏徳山南西斜面中腹にある林分で, 興聖寺の所有林である。高木層のシイは

大半がDBH30cmまでの若い個体であった。常緑広葉樹から成る低木層が認められる。

林分 B

林分 A の西方100m, 興聖寺の裏山に所在し, 同寺の所有林である。高木層のシイは壮齢木が多いが老齢木も混在し, 構成木の樹齢幅は大きい。階層構造は不明瞭である。

林分 C

林分 A の北西300m, 仏徳山の北斜面中腹に位置し, 京都府宇治市の所有林である。高木層のシイは壮齢大径木(DBHが40~60cm)とこれに介在する若い小径木(15~20cm)とから構成されていた。また亜高木層にもシイが多い。このようなシイの径級構成およびアカマツ枯死木が点散することからみて, この林分が純林に移行したのは最近と思われる。亜高木層にコシアブラ, タカノツメが多いのもその傍証である。

林分 D

松尾大社の所有林で, 同本殿の南側に所在する(京都市西京区嵐山宮町)。この林分は東向き急斜面の中腹~下部にあり, シイの壮齢木から構成さ

Table 1. Study forests of *Castanopsis cuspidata* in Kyoto and Uji City (redrawn from Itsubo,¹³ 1984). Trees larger than 4.5 cm DBH.

Stand	A		B		C		D		E	
Site	Uji		Uji		Uji		Nisikyo		Higasiyama	
Elevation [m]	90		90		100		80		120	
Aspect	S65°W		S50°W		N10°W		E		S50°W	
Slope angle [°]	30		27		30~35		34		15	
Plot area [m ²]	866		668		—		1,658		652	
Tree age* [y]	c.40		c.50		c.60		c.60		c.80	
Tree height* [m]	17		20		20		18~20		25	
Mean DBH [cm]	16.5		20.8		21.2		40.4		65.5	
(Range)	(6~51)		(8~51)		(5~62)		(26~53)		(52~88)	
Upperstory :	BA	N	BA	N			BA	N	BA	N
<i>Castanopsis cuspidata</i>	34.9	1,339	43.1	958			33.7	253	27.4	77
Understory :										
<i>Photinia glabra</i>	0.07	12	0.10	45					0.38	31
<i>Ilex purpurea</i>			0.07	15						
<i>I. integra</i>							0.23	12	0.88	46
<i>Camellia japonica</i>							0.01	6	0.14	215
<i>Cleyera japonica</i>							0.14	42	0.82	138
<i>Acanthopanax sciadophylloides</i>	0.68	92	0.85	135			0.13	6	0.14	46
<i>Symplocos lancifolia</i>							3.54	989		
<i>S. prunifolia</i>	0.09	23	0.07	30			0.21	72	0.90	46
Other species	0.21	47	0.19	45			0.95	138	1.84	107

BA, basal area at 1.3 m high [m² ha⁻¹]. N, number of trees [ha⁻¹]. *, dominant trees.

れている。シロバイが優占する下層が発達し、階層構造が明瞭に認められた。高木層のシイ樹冠にはカギカズラに覆われたものがあり、自然度、成熟度が高い。

林分 E

智恩院裏山（京都市東山区粟田口）の高台寺山国有林108林班に所在し、ほぼ西向きの山腹下部にある。地形は谷筋で、崩積土林地である。高木層のシイは老齢大径木だけで構成されていた。常緑広葉樹の下層木がみられるが階層構造は不明瞭である。

林分 A～E の生育段階を、高木層シイの胸高直径と樹皮相とから判断すると、 $A < B < C < D < E$ になる。しかし、林分の成熟度を考慮すると $B > C$ と考えてもよい。

なお、Table 1 に示す樹齢は優勢木の胸高直径、樹皮相、幹枝の割裂有無および樹形から総合判断したものであって測定によるものではない。これは過大評価になったと思われる。

京都測候所（標高41m）における平年値（1951～78）⁸⁾によると平年気温は15.8°C、年降水量は1,685mmである。WI は129.9°C・月、CI は-0.6°C・月と求まった。

地質は5調査林分とともに丹波層群に属する。

調査方法

雄花試料の花粉量

シイの雄花は20～55個が集って尾状花序を形成している。開花後期には、やくの多くは花糸から、雄花の一部は花軸からそれぞれ脱落するが、花軸は分解せずに落下する。この花軸（雄花序）の年間落下数、つまり林分の開花雄花序数はトラップ法で測定できるので、雄花序1個につく花粉量（乾重と粒数）について開花前の雄花試料を採集して調査した。

1982年の供試料は、開花前の適期の5月6日に林分D（松尾）、5月10日にB（宇治）のシイ1本からそれぞれ採集した。1983年には5月6日に、同様に供試料を採集した。

1. 雄花序につく雄ずい数

雄花序を構成する総雄ずい数は、（雄花序あたり平均雄花数）×（雄花あたり平均雄ずい数）、から求めた。

雄花数および雄ずい数の測定に供した試料数はTable 2に示したとおりである。1983年Bの雄ずい数測定は、30雄花序のそれぞれから3～5個の

雄花を抽出し行った。1983年Dの試料は測定しなかった。

2. 雄ずいあたりの花粉量

雄ずい1個あたりの平均花粉重を花粉放出前後の平均やく重差から求めた。裂開したやくは約35°Cの温水と超音波洗浄器を用いて洗い、付着花粉を取り去ってから用いた。乾重は85～90°Cで24時間乾燥して0.1mgまで測定した。

供試やく（雄ずい）数はTable 2に示したとおりである。やくの抽出は花序の全体から偏りのないように注意して行った。1982年のBおよび1983年のD試料は測定しなかった。

3. 雄ずいあたりの花粉粒数

スライドグラス上の水滴中に、雄ずい（やく）1個にふくまれる花粉を流出させてプレパラート1枚を作成した。この花粉粒数を光学顕微鏡（×100）を使って測定した。

1982年D試料からの供試やく（合計40個）は、4個の雄花序からそれぞれ10個の雄花をとり、各雄花からやく1個を選んだものである。この雄花の抽出は、花序の全体から偏りのないように行った。1983年の試料については、4雄花序からそれぞれ4雄花をとり、合計16個のやくを供試した。

なお、雄花序1個から抽出する雄花数を10個から4個に減らしたのは、雄花の着生位置（花序の基部～先端の）によるやくあたり花粉粒数の傾向的な違いが認められず、変動係数も0.11と小さかったためである。

この粒数測定の試料は、採集した雄花序を50%酢酸溶液で固定したものを用いた。

雄花と果実の生産量

トラップ法で生殖器官各部の、1982年と1983年の生産量を調査した。

使用したリータトラップは一辺が50cmの正方形の木わくに、排水性、耐蝕性のある化学繊維布ゴース（0.2×0.2mm網目）を袋状（深さ45cm）にとりつけたものである。この布の網目は、脱落したやくを通さない。このトラップを各林分に10個、受け口を水平にして地上高70cmに設置した。林内でのトラップ配置はランダムとしたが、1樹冠下には1個以内とした。しかし、樹冠占有空間の大きい木があるEでは、樹幹の近くと樹冠周縁部の下とを対にしてトラップを配置した。

トラップに入ったリターの採集は雄花の落下盛期には2週間の間隔で行い、それ以外の期間は1か月間隔とした。採集したリターから開花した雄花

Table 2. Estimation of the dry weight and number of pollen grains contained in a male catkin.
Figures show the mean or mean \pm standard deviation

		Stand B (Uji)	Stand D (Nisikyo)
(1) Male catkins in 1982 (ITSUBO, 1984)			
a Wt. of anthers including pollen [mg]	—	0.0224 ($n=630$ ant)	
b Wt. of anthers excluding pollen [mg]	—	0.0069 ($n=830$ ant)	
c = a - b Wt. of pollen per stamen [mg]	(0.0155*)	0.0155	
d No. of pollen grains per stamen	(6,570*)	6,570 \pm 750 ($n=40$ ant)	
e No. of stamens per flower	8.9 \pm 1.4 ($n=455$ flo)	12.6 \pm 1.5 ($n=652$ flo)	
f No. of flowers per catkin	40.6 \pm 7.9 ($n=77$ cat)	46.6 \pm 12.3 ($n=107$ cat)	
g = e · f No. of stamens per catkin	361	587	
h = g · c Wt. of pollen per catkin [mg]	5.60	9.10	
i = g · d No. of pollen grains per catkin	2.37×10^6	3.86×10^6	
j = c / d Wt. of pollen grains [mg (grain) $^{-1}$]	—	2.36×10^{-6}	
(2) Male catkins in 1983			
a Wt. of anthers including pollen [mg]	0.0145 ($n=200$ ant)	—	
b Wt. of anthers excluding pollen [mg]	0.0075 ($n=200$ ant)	—	
c = a - b Wt. of pollen per stamen [mg]	0.0070	(0.0070**)	
d No. of pollen grains per stamen	4,120 \pm 740 ($n=16$ ant)	6,900 \pm 1,160 ($n=16$ ant)	
e No. of stamens per flower	11.0 \pm 1.0 ($n=127$ flo)	—	
f No. of flowers per catkin	19.4 \pm 8.4 ($n=50$ cat)	—	
g = e · f No. of stamens per catkin	214	(214**)	
h = g · c Wt. of pollen per catkin [mg]	1.50	1.50	
i = g · d No. of pollen grains per catkin	0.881×10^6	1.48×10^6	
j = c / d Wt. of pollen grains [mg (grain) $^{-1}$]	1.70×10^{-6}	—	

Male catkins were sampled from a tree on May 6-10, 1982 and May 7, 1983. n, number sampled.

Abbreviations: ant, anthers; flo, flowers; cat, catkins. *, from Stand D in 1982. **, from Stand B in 1983.

序と未開花のものを選別して、これらの乾重と個数をトラップごとに測定した。また、未熟果実(め花と虫害果実をふくむ)、殻斗(成熟果実を包んでいた大形)、種子(見かけ上健全で成熟)をわけてそれぞれの個数を測定した。これらの乾重は雌性生殖器官として一括した。

なお、果穂軸と1983年の未開花雄花序の測定を行っていない。

乾重は、重量減少がなくなるまで85~90°Cで乾燥して1 mgまで測定した。

この測定期間は1982年3月26日から1984年3月29日までの2か年である。

結果および考察

雄花試料の花粉量

Table 2には、雄ずいあたり花粉量(乾重と粒数)および雄花序の総雄ずい数の各平均値、ならびにこれらの平均値をかけて求めた雄花序あたり

平均花粉量を示す。本調査では1982年B試料の雄ずいあたり花粉量、1983年Dの雄ずいあたり花粉重と総雄ずい数を測定していない。これらには同じ年度の他の試料(林分)の値を用いて推定した。(Table 2では括弧で示す)

このようにして求めた雄花序あたり花粉量は同一年度のBとDを比較すると、1983年の花粉重が等しい以外はすべての値がB < Dである(BはDの約60%)。同じ林分試料では1983年の値は1982年の20~40%にあたる。

実測値で比較すると、1982年の雄花序の総雄ずい数および1983年の雄ずいあたり花粉粒数はB < D、またD試料の雄ずいあたり花粉粒数は1982年と1983年が一致している。これらの大小関係から判断すると、雄花序あたり花粉量の1982年Bの値は過大に、1983年Dのそれは過小に推定していると考えられる。

ここで、トラップ法で測定した開花雄花序の平

均重(落下重を同個数でわった値。Table 3 参照)を、林分 B と D で比較する。1982年の B の値(15.0 mg) は D (19.3 mg) の78%にあたり、1983年にはほぼ一致した(12.2と11.5 mg)。年度間では1983年の値は1982年の60~80%に相当する。

この平均重の大小関係を前述の雄花序あたり花粉量のそれと対応させると、1983年の雄花序あたり花粉粒数のばあい以外は一致した関係にある。ところで、雄花序の乾重には花軸が含まれているので、二つの大小関係の対応から雄花序あたり花粉量の過大、過小推定の評価を行うには少なくとも雄花序の乾重と雄花数とが比例していなければならぬ。調査時の観察では、単位花軸長あたりの雄花数に、林分や開花年度による違いが認められなかった。故に、実測値によらない1982年 B および1983年 D の雄花序あたり花粉量における推定誤差は小さいと考えられる。

雄ずいあたりの花粉重を同粒数でわって求めた花粉粒1個の平均重 (Table 2) は、1982年の B

の値は1983年 D の72%に相当した。

雄花と果実の生産量

1. 雄花

林分 B と E について、開花雄花序の日落下速度の季節的変化を Fig. 1 に示す。この落下ピークは両年とも 5 月上旬にみられる。(本調査林分では 5 月上旬に開花が始まる) このピークの次の期間 (5 月 19 日 ~ 6 月 10 日) には、落下量は急減している。これら 2 回の採集期間の合計落下量は年間落下量の 70% (C) ~ 95% (A と E) に相当した。6 月 10 日以降の落下量は少ないが、どの時期にも途切れずに落下が認められる。以上の落下パターンは 5 調査林分に共通していた。

以上の結果から、2か年間の本調査期間を1983年3月26日を境に1982年と1983年にわけた開花雄花序の年間落下量は各年度の生産量にあたる。

未開花の雄花序についてみても、シイは当年生シュートに花序をつけるから、開花したものと同様にトラップ法で生産量がえられる。

Table 3. Annual fall rates of the reproductive parts of *Castanopsis cuspidata*, caught by ten litter traps (0.5 m × 0.5 m each). Figures represent the mean or mean ± standard deviation.

Stand	A	B	C	D	E	Mean
(1) Dry weight [kg ha ⁻¹ y ⁻¹]						
In 1982 : from March 25, 1982 to March 25, 1983.						
Male catkins : open	473.4 ± 162.8	699.1 ± 141.5	317.4 ± 107.0	1307.5 ± 417.8	1202.7 ± 145.6	800.0
closed	22.9 ± 11.1	25.4 ± 10.1	21.2 ± 8.3	47.8 ± 27.5	46.8 ± 23.5	32.8
Fruits	1055.3 ± 1133.1	1937.8 ± 975.4	567.0 ± 353.1	875.9 ± 548.0	3756.7 ± 1411.2	1638.5
In 1983 : from March 25, 1983 to March 29, 1984						
Male catkins : open	97.2 ± 45.8	288.8 ± 150.2	131.9 ± 34.7	427.3 ± 72.5	419.8 ± 166.6	273.0
closed	—	—	—	—	—	—
Fruits	1925.8 ± 1367.4	1130.5 ± 669.4	1433.4 ± 719.0	2146.1 ± 1223.5	1859.8 ± 984.1	1699.1
(2) Number [$\times 10^6$ ha ⁻¹ y ⁻¹]						
In 1982						
Male catkins : open	26.48 ± 10.14	46.48 ± 9.88	22.55 ± 6.91	67.80 ± 29.39	64.48 ± 10.27	45.56
closed	3.28 ± 0.41	4.90 ± 2.23	4.11 ± 1.48	10.38 ± 5.19	7.62 ± 5.44	6.06
Preripe fruits	6.12 ± 5.45	15.24 ± 11.05	8.57 ± 9.13	6.80 ± 3.61	25.08 ± 14.04	12.36
Burs (large)	3.90 ± 4.35	7.16 ± 3.73	1.62 ± 0.87	3.32 ± 2.09	11.18 ± 3.98	5.44
Nuts (sound)	2.93 ± 3.12	5.35 ± 3.19	1.13 ± 0.81	2.77 ± 1.52	7.26 ± 2.70	3.89
In 1983						
Male catkins : open	6.30 ± 3.73	23.65 ± 14.88	10.74 ± 3.76	37.11 ± 10.96	28.95 ± 15.30	21.35
closed	—	—	—	—	—	—
Preripe fruits	7.52 ± 4.82	8.12 ± 6.48	10.83 ± 7.99	18.62 ± 6.79	13.52 ± 6.23	11.74
Burs	7.32 ± 5.00	3.99 ± 2.02	3.92 ± 1.76	8.92 ± 5.73	5.98 ± 2.88	6.03
Nuts	4.63 ± 3.32	2.51 ± 1.84	2.51 ± 1.10	5.66 ± 2.98	3.80 ± 0.56	3.82

Open, after pollen dispersal. Closed, before pollen dispersal (buds). Preripe fruits, including female flowers and nuts damaged by insects. For litter collection from 25 March 1982 to 7 September 1983, based on Itsubo¹³⁾ (1984).

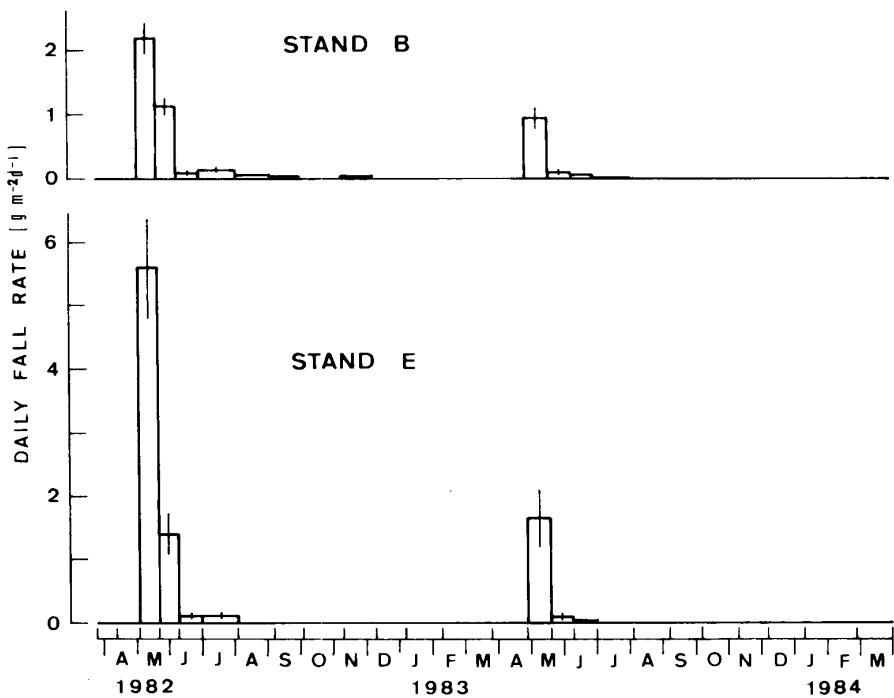


Fig. 1. Seasonal changes of daily fall rates of open male catkins (after pollen dispersal) in Stands B and E.

The bars represent $\pm 95\%$ confidence limits. Based on ITSUBO (1984)¹³⁾ for the data from 25 March 1982 to 7 September 1982.

この年度区分では3月26日から5月の開花期までに落下する雄花序は前年度開花のものである。この前年度の繰り越し量は年間落下量に対して最大4%（1983年のD）であった。翌年同時期の落下量は次年度へ繰り越すことから、これら二つの量の差が年間落下量の誤差となる。故に、この誤差は前記の4%より小さく、無視できる。

Table 3は生殖器官部の年間落下量（乾重と個数）をまとめたものである。この落下量は10個のトラップによる平均値に標準偏差をつけて示した。

開花雄花序の年間落下量は同じ年度でも林分により違いがある。1982年には林分DとEが $1 \text{ t ha}^{-1} \text{ y}^{-1}$ をこえ、5林分平均が $800.0 \text{ kg ha}^{-1} \text{ y}^{-1}$ 、同個数では $45.56 \times 10^6 \text{ ha}^{-1} \text{ y}^{-1}$ となった。1983年は少なく、平均値は $273.0 \text{ kg ha}^{-1} \text{ y}^{-1}$ 、 $21.35 \times 10^6 \text{ no. ha}^{-1} \text{ y}^{-1}$ である。

1982年のこの年間落下量を林分間で比較すると、C < A < B < E < Dで、最大較差は4.1倍である。1983年にはAとCが入れ替わるだけで他の3林分の順番には変化がない。また、林分の最大較差も1982年と同じ（4.4倍）であった。

この5林分の順番を生育段階の違いからみると、若いAで少ないと、Cにも若いシイが多いこ

と、老齢のEがDより少ないがその差は小さく（10%以内）、またDも成熟度が高いことを考慮すれば、生育段階の進行した林分では開花雄花序の年間落下量（生産量）が多いといえる。しかし、Cには若い木に混在して大径木もみられるので、CがB、Dより少ない理由を十分に理解することができない。Cが他4林分と違って北向斜面上にあることも考える必要があろう。

1983年は前年に比較して開花雄花序の年間落下量が少なく、B~Eでは1/4~1/3、若いAは1/5であった。

この年度による変動は開花雄花序の平均重にも認められる。1982年のこの値は林分BとCが14~15mg、A、D、Eが18~19mg、1983年にはB、C、Dが12mg、AとEが15mgである。1983年の値の方が約20%小さいが、この年度は雄花序の生産量が少なかった。また、両年度とも、5林分は2つのグループにわかれて20~30%の違いがみられ、とくにDでの変化（19→12mg）が著しい。

1982年には未開花雄花序の年間落下量を測定した（Table 3）。これは開花雄花序の落下が多い林分ほど多い傾向があり、5林分の平均は $32.8 \text{ kg ha}^{-1} \text{ y}^{-1}$ 、 $6.06 \times 10^6 \text{ no. ha}^{-1} \text{ y}^{-1}$ となる。開花雄花

序に対する未開花のものの年間落下量割合は乾重で3.6~6.7%, 個数では11% (B) ~18% (C) (平均13%)の範囲にあった。Cの割合が高いのは開花雄花序が少ないとことによる相対的な原因によっている。

2. め花と果実

林分BとEにおける雌性生殖器官の日落下速度の季節的变化 (Fig. 2) をみると、この落下は10月~12月上旬の約2か月間に集中している。林分によってはさらに1か月の延長が認められた。一方、3~6月までの期間は落下がないか、あってもごく少量である。このように雌性生殖器官の落下には著しい季節性が認められた。

Fig. 2 の日落下速度は乾重で示してあるから小形のめ花のそれは隠れている。そこで個数単位の日落下速度 [no. $ha^{-1}y^{-1}$] (Fig. 3) を用いて雌性各部分について検討する。

種子と殻斗の季節的变化 (Fig. 3) は、Fig. 2 に示した雌性生殖器官のそれと大略一致するが、開花期には落下が認められない。未熟果実(め花と虫害果実)の落下は7月から多くなり、8~9月にピークがみられた。未熟果実の落下盛期の方が成熟したものよりも約3か月早い。

以上から、本調査期間における雌性生殖器官各部の年間落下量は、雄花序のばあいと同様に、各年度の生産量とみなせる。

シイ果実の成熟には2生育期を要するので、その成長の時間経過を調べた。開花2年目の5月上旬における果実の大きさは高さ約0.15mmで、これは開花時の大きさ(0.12~0.15mm)と大差がない。故に、果実の成長発達は成熟落下する年度に大半がなされると考えてよい。果実のばあい、Table 3の年度は果実が成長した年度をさしている。

雌性生殖器官の年間落下重は1982年の林分CとDが $1 t ha^{-1}y^{-1}$ に達していないが、この林分以外の8資料はすべて $1 t$ をこえた。 $2 t$ 以上のものが5資料もあり、なかでも1982年Eは $4 t$ にちかい大きな値であった。生産量にあたるこれらの年間落下量は、日本の森林の地上部純生産量⁹⁾と比較して、決して無視しえない量だといえる。

雌性生殖器官の年間落下量の5林分平均値は1982年と1983年が一致したが、林分の最大較差は1982年>1983年であり、また林分ごとの両年度の大小関係は全林分が一致していない。

まず、林分較差をみると1982年は最大6.6倍($567.0 \sim 3,756.7 kg ha^{-1}y^{-1}$)、1983年には小さく

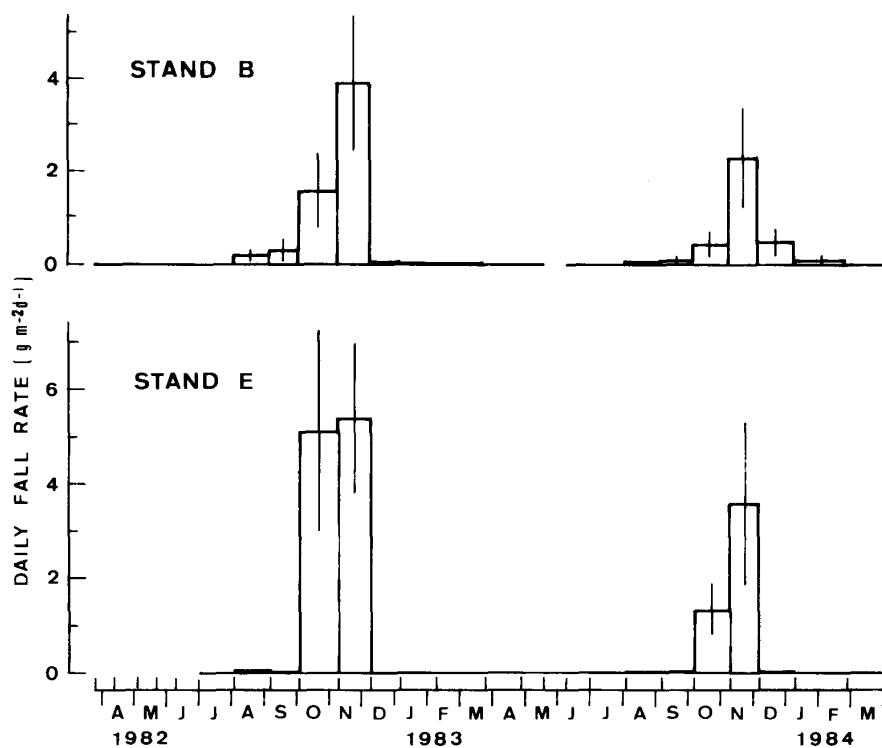


Fig. 2. Seasonal changes of daily fall rates of fruits(female flowers, and preripe and ripe fruits) in Stands B and E.

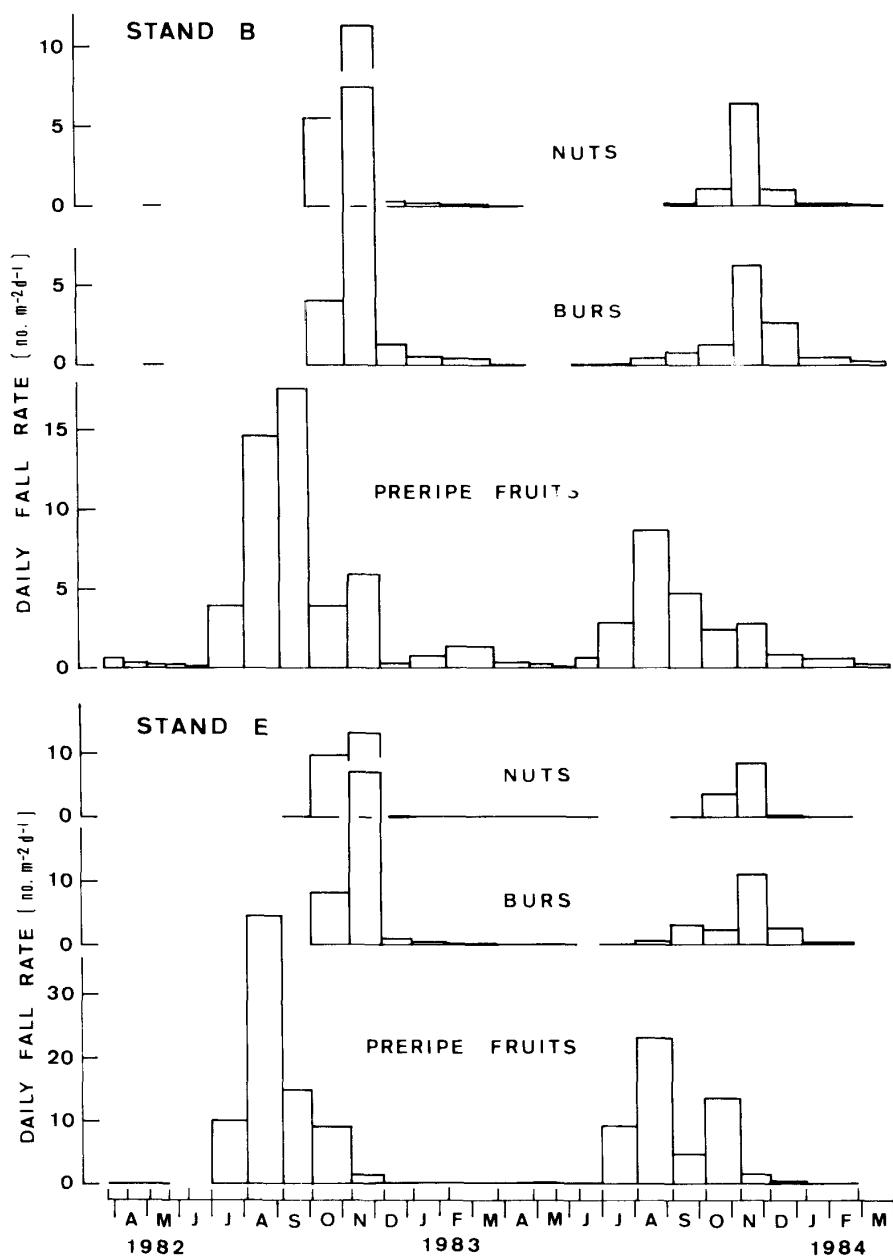


Fig. 3. Seasonal changes of daily fall rates (by number) of female flowers and preripe fruits, ripe/large burs, and ripe nuts in Stand B(1) and Stand E(2).

て約2倍 ($1,130.5 \sim 2,146.1 \text{ kg ha}^{-1} \text{y}^{-1}$) であった。林分間の違いは、1982年が C < D < A < B < E, 1983年が B < C < E < A < D となり、この順番は両年度で一致せず、また林分の生育段階との間にも関係が認められない。若い A が両年度とも中、上位に位置するのが注目される。

両年度の大小関係については、BとEは1982年>1983年で約2倍の違い、A,C,Dでは逆に1982年<1983年で、ここでも2~2.5倍の違いがみられた。この傾向は雄花のばあいと著しく異なるが、1982年の雌性は、本調査前の1981年に開花しため花に

由來したものである（本章5節参照）。

以上のように、京都盆地をはさんで位置する5林分の、1982年、83年の雌性生殖器官の生産量はさまざまであり、豊凶が一致しないことがわかった。

ここで開花時のめ花数を推定するために、種子と殻斗の落下数 (Table 3) の違いを検討する。両者の年間落下数は本来一致するものであるが、本調査では後者の多が多く、殻斗/種子の比は1982年が1.2~1.5、1983年には1.6であった。このように種子数が過小になる原因として、TAGAWA¹⁰⁾は樹

上での被食消費およびトラップ内でのげっ歯類動物による消費をあげていて、後者の原因による過小評価を、トラップ上を金網で覆う有蓋と無蓋の比較から水俣シイ林で1.3倍の違いと報告している。この違いに比べて本調査の殻斗/種子比の方が大きい。これは種子の樹上消費もふくまれているためと考えられる。以上から、本調査ではめ花数を殻斗数と未熟果実数（総包数に等しい）を加えて求めた。

林分の花粉生産量推定

林分1 haあたりの花粉生産量を雄花序試料の平均花粉量（乾重と粒数）に林分の開花雄花序数である年間落下数をかけて求め、Table 4に示す。試料を採集しなかった林分A, Cは、同じ宇治の試料Bの値を用い、林分Eには試料BとDの平均値をあてた。これによる誤差は、前述した開花雄花序の平均重の林分による違いからみて小さいと考えられる。

1982年の花粉生産量（乾重）は130～620 kg ha⁻¹ y⁻¹、1983年には9.5～56 kg ha⁻¹ y⁻¹の範囲にあり、どの林分も1982年>1983年で7倍(B)～15倍(A)大きい。両年度のこの違いは開花雄花序の年間落下数のばあいに比べて約3倍に拡大した。また、同一年度の最大林分較差は5～6倍で、これも開花雄花序のばあいより拡大し、とくに1983年で著しい。しかし、林分による大小の順番は変わらない。

なお、2年間5林分の10資料の平均は180 kg

ha⁻¹ y⁻¹になった。

次に粒数でみると1982年が 53×10^{12} ～ 260×10^{12} ha⁻¹ y⁻¹、1983年が 5.6×10^{12} ～ 55×10^{12} ha⁻¹ y⁻¹の範囲となり、10資料の平均は 81×10^{12} ha⁻¹ y⁻¹であった。年度や林分による違いは乾重生産量のばあいと大略一致する。

筆者らはヒノキ2林分¹⁾、アカマツ4林分²⁻⁴⁾、オニグルミ2林分⁵⁾、およびスギ4林分⁶⁾の花粉生産量を報告した。花粉生産量には豊凶が大きいので、樹種間の比較には調査期間の長短を無視することができない。本調査は2か年間と短いので、ここでは最大値についてみると、今回調査のシイ林の値は乾重で1.5倍（スギ）～3.5倍（アカマツ）、粒数で5倍（スギ）～37倍（オニグルミ）に達する。

前記4樹種の調査結果を総合すると、花粉生産量の年次変動が大きいヒノキ、スギではその最大値が、年次変動の小さい樹種アカマツ、オニグルミの最大値に比較して大きい傾向が認められる。この傾向から判断すると、シイ林の年次変動は大きいと考えられ、現に今回の2年間調査でも5～11倍の違いがみられた。しかし、花粉生産量の少ない1983年にも、粒数では大きな生産量を示し、これはヒノキやスギの最大値（ 37×10^{12} と 49×10^{12} no. ha⁻¹ y⁻¹）に匹敵する。また、ヒノキでは2年連続して生産量が多い例（ $37 \times 10^{12} \rightarrow 14 \times 10^{12}$ no. ha⁻¹ y⁻¹）¹⁾もみられる。

さらに問題となるのは、これらの樹種の花粉豊

Table 4. Estimation of pollen production rates (by dry weight and number) of *C. cuspidata*.

Year of flowering	Stand					Mean
	A	B	C	D	E	
Pollen per catkin sample ^{*1}						
a 1982 [mg (cat) ⁻¹]	5.60	5.60	5.60	9.10	7.35 ^{*3}	
b 1983 [mg (cat) ⁻¹]	1.50	1.50	1.50	1.50	1.50	
c 1982 [$\times 10^6$ (cat) ⁻¹]	2.37	2.37	2.37	3.86	3.12 ^{*3}	
d 1983 [$\times 10^6$ (cat) ⁻¹]	0.881	0.881	0.881	1.48	1.18 ^{*3}	
Annual fallen rates (by number) of open catkins per hectare ^{*2}						
e 1982 [$\times 10^6$ ha ⁻¹ y ⁻¹]	26.48	46.48	22.55	67.80	64.48	
f 1983 [$\times 10^6$ ha ⁻¹ y ⁻¹]	6.30	23.65	10.74	37.11	28.95	
Annual pollen production rates per hectare						
a·e 1982 [kg ha ⁻¹ y ⁻¹]	150	260	130	620	470	330
b·f 1983 [kg ha ⁻¹ y ⁻¹]	9.5	35	16	56	43	32
c·e 1982 [$\times 10^{12}$ ha ⁻¹ y ⁻¹]	63	110	53	260	200	140
d·f 1983 [$\times 10^{12}$ ha ⁻¹ y ⁻¹]	5.6	21	9.5	55	34	25

*1, see Table 2. *2, see Table 3. *3, mean values of Stands B and D. cat, catkin.

作年の値が、その樹種でみられる極限のものであるか否かということだが、この判断は現在の資料からでは困難である。例えばアカマツでは土壌条件が花粉生産量に影響する⁴⁾。

この他にシイ雄花は虫媒花で尾状花序を形成するが、このような樹種では花粉生産量、とくに粒数が多くなることも考えられる。以上の理由からシイ林について継続および再調査を行っている。

林分の生殖器官生産量（乾重）

雄性生殖器の生産量を開花雄花序に未開花のものおよび花粉を加えて求め、Table 5 に示す。1982年の林分 B, D, E では $1 \sim 2 \text{ t ha}^{-1} \text{y}^{-1}$ と多く、少ない A, C でも約 $0.5 \text{ t ha}^{-1} \text{y}^{-1}$ であった。1983年は前年より少ないが、D と E では約 $0.5 \text{ t ha}^{-1} \text{y}^{-1}$ である。

この雄性生殖器官生産量のうちで花粉のしめる割合は、豊作の1982年が25~30%、凶作の1983年は約10%であった。

花粉をふくめたすべての生殖器官（果軸は除く）の生産量は、5林分2か年の全部の資料が $1 \text{ t ha}^{-1} \text{y}^{-1}$ を越えた（Table 5）。1982年には $3 \sim 5.5 \text{ t ha}^{-1}$

y^{-1} までの値を示す林分が三つもみられる。なかでも老齢の E の値 ($5,480 \text{ kg ha}^{-1} \text{y}^{-1}$) はわが国常緑広葉樹林の地上部純生産量 ($20.65 \pm 7.21 \text{ t ha}^{-1} \text{y}^{-1}$)¹⁰⁾ の27%にも相当している。

今回のシイ林調査のように無蓋トラップを使用するとトラップ内の種子は被食され、真の落下量は測定値の1.3倍⁹⁾になるといわれる。この修正比で推定した種子生産量を加えた生殖器官全体の生産量は1982年BとDおよび1983年DとEの4資料は $3 \sim 3.5 \text{ t ha}^{-1} \text{y}^{-1}$ 、1982年Eでは約 $6 \text{ t ha}^{-1} \text{y}^{-1}$ に達した。

本調査のシイでは、1982年5月上旬に雄花とともに開花した花は受粉、受精して発達し、翌1983年秋季には成熟して種子が散布される。この過程において生産された生殖器官各部の乾物割合をFig. 4 にまとめた。この図では、各部の乾物割合を生殖器官全体の値（1982年の雄性および1983年の雌性の生産量合計。果軸は除く）を100とする相対値で示してある。つまり、雄性各部は1982年の同化産物からの配分をうけ、雌性各部は1983年のものによる。

Table 5. Annual production rates (by dry weight and number) of the reproductive parts, and the pollen grains/female flowers and pollen grains/nuts ratios in production rates (by number) in the flowering year of 1982.

Year of flowering	Stand					Mean
	A	B	C	D	E	
Production rates of male catkins bearing pollen* ¹ [kg ha ⁻¹ y ⁻¹]						
1982	644	984	465	1,972	1,723	1,158
(% of pollen)	(23)	(26)	(27)	(31)	(28)	
1983* ⁴	107	324	148	483	463	305
(% of pollen)	(9)	(11)	(11)	(13)	(10)	
Production rates of total reproductive parts* ² [kg ha ⁻¹ y ⁻¹]						
1982	1,700	2,922	1,032	2,848	5,480	2,796
1983	2,032	1,455	1,581	2,629	2,323	2,004
Total numbers of female flowers* ³ [$\times 10^6 \text{ ha}^{-1} \text{y}^{-1}$]						
1982	10.03	22.40	10.18	10.12	36.26	17.80
(% of nuts)	(29)	(24)	(11)	(27)	(20)	
1983	14.84	12.20	14.75	27.54	19.50	17.77
(% of nuts)	(31)	(21)	(17)	(21)	(20)	
Ratios of pollen grains to female flowers by number [$\times 10^6$]						
1982	4.2	9.0	3.6	9.5	10	—
Ratios of pollen grains to sound nuts by number [$\times 10^6$]						
1982	14	44	21	46	53	—

*¹, dry weight of fallen catkins plus pollen. *², total dry weight of male and female parts, excluding the stalks of fruits. *³, total number of female flowers, preripe and damaged fruits, and large/ripe burs. *⁴, excluding male catkins (buds) before pollen dispersal.

雄性と雌性の相対値の比は (Fig. 4), 1 : 1 の林分 B, D, E と 1 : 3 の A, C の 2 つのグループにわかれた。各グループ内ではどの部分においても林分による違いがほとんど認められなかつたので、Fig. 4 の相対値は林分の平均値で示してある。後者の A, C では雄性の割合が前者 3 林分の約半分と少なく、また割合ばかりではなく雄性の生産量自体も少なかった。しかし、このグループ化には生殖器官生産量合計の多少は関係がないと思われる (B, D, E が $2,439 \sim 4,601 \text{ kg ha}^{-1} \text{y}^{-1}$; A, C が $2,046$ と $2,676 \text{ kg ha}^{-1} \text{y}^{-1}$)。Fig. 4 に示す関係は次節でも考察する。

次に、1982年および1983年の生殖器官各部の生産量割合を Fig. 5 に示す。シイ種子の成長(発達)は、前述したように開花翌年の生育期に大半がおこることから、この Fig. 5 は各年度の同化産物の配分をあらわすと考えてよい。調査林分を雄性：雌性でわけると、1982年には 2 : 1 の D, 1 : 1 の C, 1 : 2 の A, B, E の 3 つのグループがある。1983年ではこの比ば 1 : 4 の B, D, E と、1 : 13 の A, C との 2 つになった。同一年度でも林分によって雄性：雌性の比には 3 ~ 4 倍の違いが認められた。このグループ化には生殖器官生産量の

多少は無関係である。

1983年のこの生産量割合の 2 グループは、1982 年開花～種子散布過程にみられた乾物割合 (Fig. 4) のグループと一致している。これは、1983年の雄性生殖器官生産量が少なく、なかでも A, C がことに少ないので、生産量の多い雌性の値に左右された結果である。

林分の生殖器官生産量（個数）

開花時のめ花数を未熟果実数と殻斗数を合計して求めて Table 5 に示す。め花数は同一年度でも林分により異なり、またこの林分の違いは林分の生育段階に起因するものではない。

1982年生産 (1981年開花) のめ花数における林分の違いおよび種子の年間落下数 (Table 3) のそれは次のようにある。

め花数 : A=C=D < B < E

種子数 : C < A = D < B < E

林分の順番を両者対応させて種子落下数の多少を考えると、C では結実率 (種子/め花の率) が低く、B や E ではめ花数自体が多いことに起因してこの順番が決定している。

同様に、1983年については、

め花数 : B < A = C < E < D

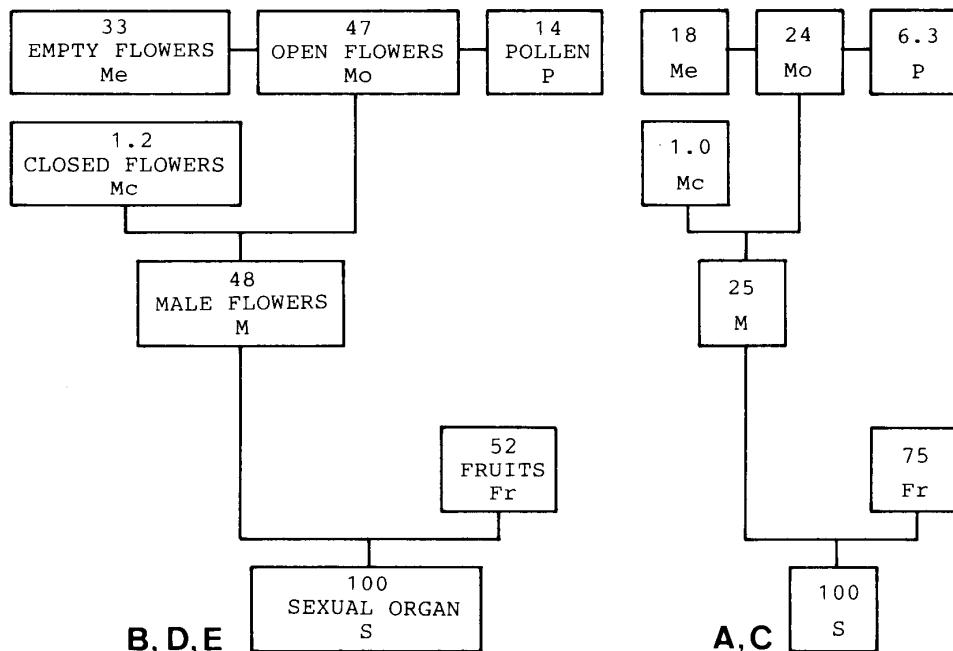


Fig. 4. Distribution (total=100) of produced dry matter within the reproductive parts derived from the flowers in 1982.

Male, production rates in 1982 : female, production rates in 1983. Stands B, D and E(left), and A and C(right).

種子数: $B=C < E < A < D$
 となる。両者の対応関係から、結実率が A で高く、C で低く、また種子の $B < E < D$ はめ花数の多少によっている。

以上から、種子生産に影響する要因としてめ花数と結実率の二つあることが判明した。

次に、1983年の種子生産について花粉粒の生産数との関係から検討する。このばあいの花粉粒数は1982年開花のものが対応する。

め花数に対する花粉粒数の比(花粉/め花比)から5林分はB, D, Eのグループ(平均 9.5×10^6)とA, Cのグループ(同 3.9×10^6)とに判然とわかれた。前者の3林分は、前述の種子生産数がめ花数によって決まる林分、後者は結実率が異なる2林分であり、また1982年開花に由来する生殖器官の乾物割合(Fig. 4)の雄性:雌性が1:1のグループが前者、1:3が後者に一致する。

そこで、以上を総括するために、この花粉/め花比および結実率によって、開花から種子散布までの過程における生殖器官各部の生産数の推移をまとめた(Fig. 6)。Fig. 6では1982年開花のめ花数を基準100とした相対値であらわしてある。花粉/め花比の等しいグループB, D, Eは種子の相対値

(結実率)が21(%)で一致した。これら3林分のめ花数には最大2倍の較差が認められる(Table 5参照)にもかかわらず結実率が等しいのは花粉/め花比が等しいことを反映したものといえる。

他のグループAとCでは種子の相対値に約2倍の違い(31と17)がみられる。AとCはめ花数が等しい(Table 5)から、この違いは林分の生育段階、立地条件による受粉、受精率などによるものと考えられる。

Cの結実率がB, D, Eのグループの値に比較して低いが、これはCの花粉/め花比が低いことに関係があると考えられる。とすれば、この原因から、Cと同一グループのAの結実率が高いことの説明ができなくなる。林分Cの成立する斜面が北向きで、他の林分と立地条件が異なることも合併して結実率の低下をまねいたかもしれない。

ここで、結実率と花粉粒生産数との関係を考えるために、種子の年間落下数に対する花粉粒数の比(花粉/種子比)をみると(Table 5)、前述の花粉/め花比によるばあいと同様に2つのグループに大別される。しかし、この花粉/種子比では林分差が少し大きくなり、 $A < C < B = D < E$ と解釈することも可能であろう。この順番は林分の生育段階

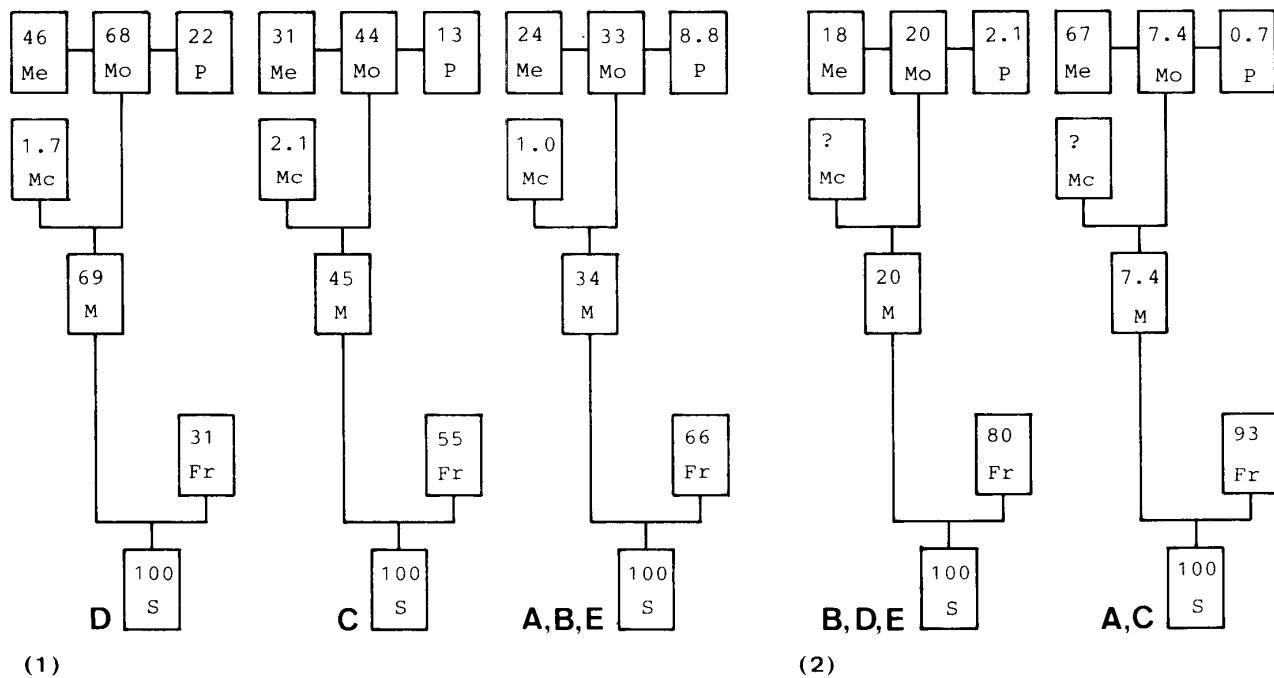


Fig. 5. Distribution (total=100) of production rates (by dry weight) within the reproductive parts in 1982(1) and 1983(2).

(1) 1982: Stands D(left), C(middle), and A, B and E(right).

(2) 1983: Stands B, D and E(left), and A and C(right).

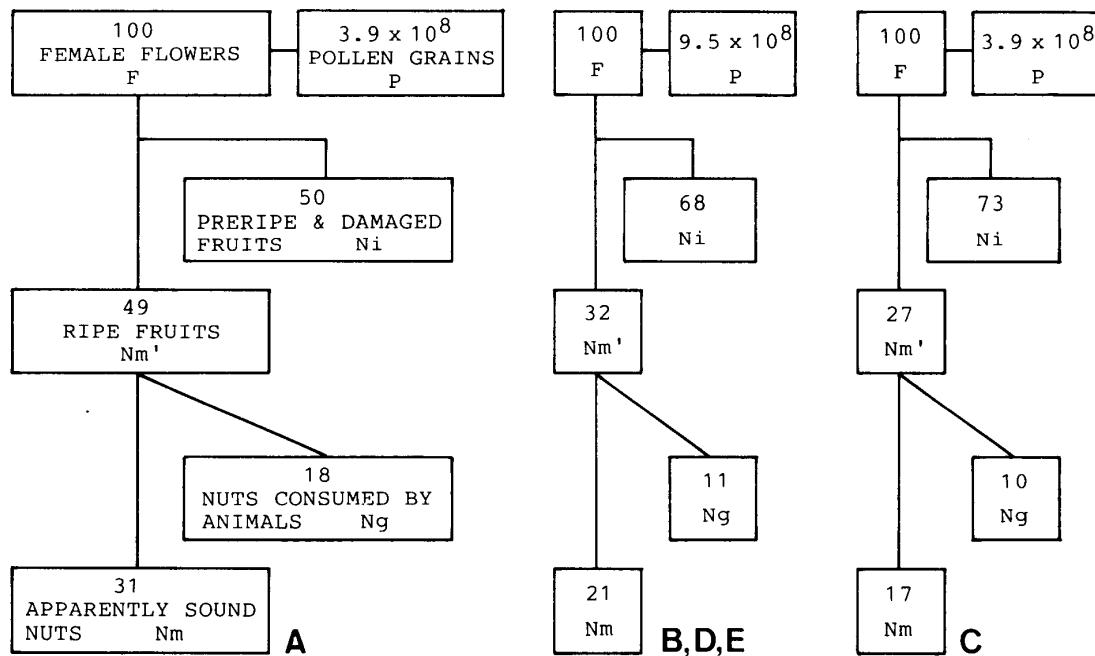


Fig. 6. Changes(female flowers=100) of production rates(by number) of each component of reproductive organs in the stage from the flowering in 1982 to seed dispersal in 1983.

Stands A(left), B, D and E(middle), and C(right).

の進行に大略対応しているから、林分の花粉粒生産数から種子生産をみたとき、若い林分ほど少ない花粉粒で効率良い生産を行っているといえる。この結果は、前述したAの結実率の高さを花粉/め花比の関係から説明できることをうらづけている。

以上のように、シイ林分の種子生産を花粉粒やめ花の数との関係から考察して2, 3の傾向を認めたが、単年度の結果なので今後の継続調査から確認されなければならない。

IBP 水俣特別研究地域シイ林の生産量との比較

成熟したシイ林の生殖器官生産量の調査としてIBP 水俣特別研究地域（熊本県水俣市久木野大川）でのトラップ法による3つの報告¹⁰⁻¹²があげられる。5年間（1968-72年）の調査から種子豊作年1969年には果実全体の値が629~1,079 kg ha⁻¹y⁻¹という¹¹。これらの値は本調査5林分のなかでは下位にあたっている。同年に有蓋トラップを用いて測定した見かけ上健全種子数は380 m⁻²で¹⁰、これは本調査の平均値に等しい。この健全種子数は、被害種子および未熟種子を含めた果実総数の27.7%あたり¹⁰、本調査での結実率と比較すると上位、林分では若い林分Aにちかい。雄花に

ついては、通年の測定ではないが、雄花豊作年（1968年）¹¹には315 kg ha⁻¹y⁻¹で¹²、これは本調査豊作年（1982年）の下位にあたった。以上のように、今回調査した林分の生殖器官生産量はシイ林のなかでも多い部類にはいると考えられる。

おわりに

本報告の基幹をなす生殖器官各部の生産量の比較においては、トラップ10個の平均値を用いて行い、トラップ間のばらつきは考慮しなかった。しかし、このばらつきの大きさを示す変動係数は雄花では0.1~0.5程度だが、雌性部分は0.4~1.1と大きいので、これを考慮した比較検討では有意な違いとはならないばあいもある。シイの種子は成熟落下までに2年間を要するので今回の調査結果は単年度のものに等しく、今後、年次変動を明らかにしなければならない。本調査では虫害にふれなかったが1983年のB雄花試料では、よくが昆虫の幼虫に食害された形跡が確認されたし、果実の虫害についても調べる必要がある。

本調査で明らかにされなかったこれらの諸点は今後の継続調査、再調査によって解明する。

引 用 文 献

- 1) 齋藤秀樹・竹岡政治 (1983) : 壮齡ヒノキ人工林の花粉生産量, 日生態会誌, **33**, 365-373.
- 2) ———・三嶋陽治・野川覚・竹岡政治 (1984) : 75年生アカマツ林の花粉生産速度, 京都府大学報・農, **36**, 9-18.
- 3) ———(SAITO, H.) and TAKEOKA, M. (1985) : Pollen production rates in a young Japanese red pine forest, Jap. J. Ecol., **35**, 67-76.
- 4) 関口一・野川覚・齋藤秀樹・竹岡政治 (1986) : 壮齡アカマツ林の花粉生産量, 日林誌, **68**, 143-149.
- 5) 齋藤秀樹 (1986) : オニグルミ林分の花粉生産速度, 京都府大学報・農, **38**, 7-16.
- 6) ———・竹岡政治 (198X) : 裏日本系スギ林の生殖器官生産量および花粉と種子生産の関係, 日生態会誌 (投稿中).
- 7) 田村道夫 (1974) : “被子植物の系統, 植物の進化生物学 I”, 三省堂, p.344.
- 8) 気象庁 (1982) : 全国気温・降水量別平年値表 (1951~1978). 気象庁観測技術資料, **46**,
- p.205.
- 9) KIRA, T. (1977) : Net production, "Primary productivity of Japanese forests, JIBP Synthesis 16" (eds. SHIDEI, T. and KIRA, T.), 101-108. University of Tokyo Press.
- 10) TAGAWA, H. (1978) : Seed fall and seedling regeneration, "Biological production in a warm-temperate evergreen oak forest of Japan, JIBP Synthesis 18" (eds. KIRA, T. and HOSOKAWA, T.), 32-46. University of Tokyo Press.
- 11) NISHIOKA, M. and KIRITA, H. (1978) : Litterfall, *ibid*, 231-238.
- 12) 齋藤秀樹 (1969) : 水俣照葉樹林の落葉枝量の測定 A. 落葉枝量の空間分布について, “照葉樹林の生物生産に関する研究” (昭和43年度, 細川隆英編), 83-91. JIBP-PT-水俣特別研究地域.
- 13) 井坪豊明 (1984) : 京都周辺のハンノキ, コナラ, シイ, クスノキおよびトチノキ林における花粉生産量の研究, 京都府大大学院農学研究科修士論文, p.62.

Summary

Annual production rates (per 1-ha stand; by dry weight and number) of catkins, pollen and fruits of five chinkapin (*Castanopsis cuspidata* SCHOTTKY) stands in the mountain zone around the Koyto Basin were measured in 1982 and 1983 using litter traps, and analyzed from the process of flowering to seed dispersal. The pollen production rates were larger than those of the four species previously reported, i.e., Japanese red pine, *Cryptomeria*, *Chamaecyparis* and Siebold walnut; the maximum value reached 2.4×10^{14} grains/ha·y. Catkin production increased with developing growth stage of stands, while fruit production varied among stands. Ten estimations (five stands in two years) of the production rates of all reproductive organs including pollen showed values of over 1 t/ha·y, in which all six estimations for three stands amounted to between 3 and 5.5 t/

ha·y. The distribution ratio of male and female organs within the total dry matter production of parts derived from flowering in 1982 was 1:1 for three Stands B, D and E, and 1:3 for two Stands A and C, corresponding to the ratio of the number of pollen grains (P) to female flowers (F). In the former stands, a two-fold difference in the numbers of female flowers was recognized, while there was no difference in the seed-maturing ratio (21%), i.e., the proportion of female flowers developing into ripe and sound nuts. Of the latter stands having half the P/F Ratio of the former, young Stand A showed a high ratio (31%) while Stand C showed a low ratio (17%). It was concluded that the seed-maturing ratios in mature stands are related to the P/F Ratio, while in young stands, the former tends to be high in spite of a low P/F Ratio.