

# シイ林における 8 年間の生殖器官生産の年次変動周期

齋藤 秀樹

## Periodicity of annual yield of reproductive organs in a *Castanopsis cuspidata* stand over eight years

HIDEKI SAITO

**要旨：**興聖寺（京都府宇治市）境内のシイ林においてリタートラップ法で継続 8 年間にわたって生殖器官の生産量（林分当たり）を測定し、また花粉については開花前の雄花序当たりの花粉量をもとに推定した。本報告は種子成熟に 2 か年を必要とするシイ林での生殖器官生産の豊凶周期とその誘因を中心にとりまとめたものである。主な結果はつぎのとおりである。

- 1) 2 生育期間をかけて生産される生殖器官の乾物収量は、開花年ごと 463.4 ~ 2792.0 (平均 1607.8) kg ha<sup>-1</sup>の範囲にあった。雄性および雌性部分収量の豊凶は 3 年周期であらわれたが、両部分を合わせた全収量には明らかな周期は認められなかった。雄性と雌性部分の占める割合は全収量に関連しており、雄性部分は 30% (豊作年) ~ 90% (凶作年) の範囲で変動した。
- 2) 同化産物が 1 年間に生殖器官の生産に使われた量、すなわち乾物生産速度は 611.4 ~ 3031 (平均 1677) kg ha<sup>-1</sup> yr<sup>-1</sup>であった。生産速度が 1500 kg ha<sup>-1</sup> yr<sup>-1</sup>をこえた年は 8 年間に 5 回もあり、1000 kg をきった年はわずかに 1 回であった。この莫大な同化産物の投資は、シイが暖温帯に生育しているために可能であると考えた。
- 3)  $i$  年次から始まる雄性部分生産速度は凶→並→豊の順で増加し、雌性は並→凶→豊 ( $i-1$  年次からは豊→並→凶) で、逆列の周期であった。生殖器官全体の生産速度に対する雄性の占める割合は、 $i+1$  年次を基準にすると大→中 (平均) →小 (雌性は小→中→大) のサイクルで変化した。
- 4)  $i$  年次の生殖器官の生産速度 ( $i$  年次の雄性部分と  $i-1$  年次の雌花に由来する部分の生産速度との和) が  $i+1$  年次の開花量を決め、その開花量が  $i+2$  年次の雌性の生産速度に影響を与えていた。この結果、生産速度の豊凶周期は 3 年、大豊作は 3 の倍数の年周期であらわれることがわかった。これはシイの隔年結実である。種子も同様の周期であった。
- 5) 林分当たりの花粉数 (生産速度) はほかの樹種に比べて突出して多かった。しかし、この値は胚珠数と釣り合っていた (胚珠当たり  $3 \sim 4 \times 10^5$  粒)。
- 6) 生殖器官の生産に投資された同化産物量のうちで種子に分配されたのは 0% ~ 40% (平均 20%) であった。種子生産には種子重の 2.7 ~ 3.9 倍のコスト (種子当たり 0.682 ~ 0.981 g) を払っていた (凶作年は除外)。
- 7) 雄花序の約 95% は開花した。雌花は未熟果実として 1 年目に 35% 前後、2 年目 55% ~ 60%、合わせて 88% ~ 95% が落果した (凶作年は除外)。結実率は雌花の 0.4% ~ 12% の範囲にあり、これは生殖器官の乾物収量の増加に伴って高くなった。未熟果実はほとんど成長せずに落下しており、平均でみて成熟果実重量の 3 ~ 5% であった。種子および生殖

器官全体の豊凶は雌花数に左右されるが、結実率の少しの変化が生産速度に影響することがわかった。

## はじめに

森林においては、生殖器官の生産量（速度）の多い年は、栄養器官への同化産物の配分が減少していると考えられる。陽光量は毎年ほぼ一定とみなせること、花芽の分化は多くの樹種で開花の前年であることなどから判断すると、生殖器官の生産量が多い年に森林の純生産量も多いと考えるには無理がある。樹種間で比較しても同様で、同化産物を生殖器官の生産に多く配分すれば栄養器官への配分は減少すると思われる。栄養器官への同化産物の投資が少ないことは、成長に必要な生育空間の確保を犠牲にして再生産に重点をおく生存戦略であることを意味している。

筆者ら<sup>17)</sup>は京都盆地周辺のシイ5林分の生殖器官生産量を調査し、最大値が $5.5 \text{ t ha}^{-1} \text{ yr}^{-1}$ 、2年続けて $2.5 \text{ t ha}^{-1} \text{ yr}^{-1}$ をこえる林分の存在を知った。さらに、1林分を4年間継続調査したところ、平均生産量は $1.6 \text{ t ha}^{-1} \text{ yr}^{-1}$ であり、しかも最大値/最小値の比で示される年次変動は1.8と小さく、毎年大量の同化産物を生殖器官生産にあてていることを報告した<sup>19)</sup>。シイ林で記録した生産量は、葉の生産量にちかい落葉量の平均<sup>12)</sup> $3.4 \text{ t ha}^{-1} \text{ yr}^{-1}$ と比較して莫大な値といえる。

冷温帯のブナ林の調査<sup>15)</sup>では、豊作年の生殖器官生産量は $3 \text{ t ha}^{-1} \text{ yr}^{-1}$ をこえる。しかし、このような大きな値は7年に1回しか認められず、そのほかの年には着花量がゼロにちいか、または果実の発達開始前に落果させている（平均 $0.66 \text{ t ha}^{-1} \text{ yr}^{-1}$ ）。このようなブナ林の有性繁殖の様式は同化産物の浪費の回避であろうと判断されている。

以上のようなシイとブナにみられる有性繁殖様式の違いは両樹種の生活型や分布域の違いに起因している<sup>19)</sup>。その理由は、日本の森林の純生産量や総生産量は葉面積指数や暖かさの指数との間に正の相関が認められることによる<sup>4,6)</sup>。換言すれば、暖温帯に生育するシイ林の純生産量はブナ林より多いので、シイ林ではより多くの同化産物を生殖器官の生産にあてるのが可能であると判断している。本調査の目的の一つは継続した長期間の測定から、シイ林の生殖器官生産量を把握することであった。

前に述べたようにシイ林における生殖器官生産量の年次変動は4年間に1.8倍と小さく、そして隔年結実の現象も認められていない<sup>19)</sup>。果樹類では常識

である隔年結実が、なぜシイでは起こらないのか。結実に2か年を要する樹種での生産の周期性の誘因を解明することも本研究の目的である。

本報告はシイ林の生殖器官の生産量を1982年3月26日～1990年4月22日の期間、リタートラップ法で継続調査を行い、生産量の多少とその周期性の誘因を中心にとりまとめたものである。林分花粉生産量は開花前の雄花序に含まれる花粉量をもとに推定した。本報告では有性繁殖の特徴となる花粉数、種子生産コスト、結実率などについても述べる。

種子の大きさや林分で生産される種子数は樹種によって様々であることから考えると、有性繁殖の様式は樹種の生態的性質、例えば植生遷移のどの相に出現するかによって何らかの共通性があると思われる。しかし、花粉を含めた全ての生殖器官部分の生産量に関する研究はきわめて少ない<sup>11,13-21)</sup>。今後、本研究結果のような資料を集積して比較検討することによって、各樹種の生存戦略を種子生産の立場から明らかにできると確信する。

## シイの再生産周期

シイ *Castanopsis cuspidata* (THUNB.) SCHOTTKY はブナ科の常緑広葉樹で、照葉樹林の主要な構成種である<sup>5)</sup>。本報告を理解しやすいようにシイの生殖器官<sup>8)</sup>と再生産周期について説明する。

シイは単性花、雌雄同株である。雄花、雌花はいずれも尾状花序を形成する。両花序は当年生シュートの葉腋に着き、シュートの基部～中央部には雄花序が、雌花序は先端部に着く。雄花序だけが着くシュートも多い。果実は殻斗（総苞）に包まれており、堅果である。花粉は虫媒、種子は重力散布型に属する。

京都盆地周辺のシイ林の調査結果<sup>17,19)</sup>を、SPURR and BARNES (1980)<sup>23)</sup>の再生産周期 (reproductive cycle) に準じてまとめるとつぎのとおりである。

冬芽は3月下旬～4月上旬に伸長を開始する。開花は5月5日～10日頃に始まり、中旬に終了する。開花雄花序の落下は5月と6月に集中し、未開花の雄花序落下は4月～5月前半である。未開花のものは当年生シュートの単位で脱落するものが多く、これには雌花序も含まれていると思われる。

雌花は受粉受精し、果実は開花翌年の秋に成熟する。雌性部分の落下時期は3段階（花、未熟果実、

成熟果実)にわかれる。開花直後の5月後半～6月に、生理的原因によって、雌花序とよべる生育段階で一部落下する。未熟果実の落下は、果序軸から分離して開花翌年の7月～11月に集中する。見かけ上健全な種子は殻斗より分離して落下するものが多く、落下時期も種子の方が半月程はやく、しかも短期間に集中する。果序軸の落下は殻斗と同じ時期であり、種子よりも長期間にわたる。

同じ開花年の生殖器官は、開花翌年の10月中旬以降には生体として樹体上に留まることはない。

なお、芽内部での花の分化期および受精期は不明である。

シイの生殖器官各部分は以上のような落下の季節変化を示すので、リタートラップ法によってその生産量を測定することができる。

### 調査林分

本調査は京都府宇治市の仏徳山山麓、興聖寺の裏山に所在するシイ林で行った。この林分は前報<sup>17)</sup>の「林分B」と同じである。本調査林分は興聖寺の境内にあるため人為干渉は少なく、自然度は高い。

調査区を設けたのは斜面の下部で、標高90mである。調査の終了前年(1988年8月)に、斜面上で30m×35m(面積959.2m<sup>2</sup>)の調査区内の植生調査を実施した(表1, 付表1)。本調査区は南西向き、平均傾斜24°であった。

本調査林分にはシイの高木層と常緑広葉樹の優勢な低木層が認められた。高木層はシイだけで構成されていた。低木層を構成する個体数は多いが、連続した葉層を形成するほどには発達していない。胸高断面積合計44.59m<sup>2</sup>ha<sup>-1</sup>のうち、シイが95%(44.22m<sup>2</sup>ha<sup>-1</sup>)を占め、シイ以外が5.3%(2.36m<sup>2</sup>ha<sup>-1</sup>)であった。

シイ高木層の葉層上部の高さは平均17m(16～18m)であった。

表1には直径階別(DBH≥1cm)にシイの本数と胸高断面積を示す。シイは胸高直径1cmから最大53.8cmまでのすべての直径階に存在していた。高木層を構成するシイは胸高直径15cm以上の54本(調査区当たり。563ha<sup>-1</sup>)であり、4cm以下の個体の大半は大径木の萌芽枝であった。低木層を構成するシイは少数であった。樹齢は測定していないが、樹形から判断して最高60年生で、個体による較差があるように思われた。

低木層にはツバキ、カナメモチ、ヒサカキ、コクチナシ、アラカシなど常緑広葉樹12種(モミを含む)とコシアブラなど落葉広葉樹6種が出現した(付表1)。これらの本数はシイに比較して非常に多いが(調査区当たり397本)、大半の個体は胸高直径6cmまでであり、10cmをこえる個体は少数であった(カナメモチ、アラカシ、ナナメノキ以上各1本、コシアブラ5本)。低木層の葉層上部の高さは6m程度である。

表1 シイ調査林の胸高直径階別の本数と胸高断面積合計

Number of trees and basal area by DBH classes in the study stand of *Castanopsis cuspidata* (as of August 1988. Cf. Appendix 1). Area of plot: 959.2 m<sup>2</sup> or 30 m×35 m on the slope.

DBH class (cm)	No. of trees per plot (ha <sup>-1</sup> )			Basal area in % (m <sup>2</sup> ha <sup>-1</sup> )		
	<i>Castanopsis cuspidata</i>	Evergreen broadleaf	Deciduous broadleaf	<i>Castanopsis cuspidata</i>	Evergreen broadleaf	Deciduous broadleaf
50-54	3 ( 31)			15.9 (6.7)		
45-49	3 ( 31)			12.8 (5.4)		
40-44	5 ( 52)			16.9 (7.1)		
35-39	2 ( 21)			5.3 (2.2)		
30-34	5 ( 52)			10.0 (4.2)		
25-29	12 ( 125)			16.3 (6.9)		
20-24	13 ( 136)			12.4 (5.2)		
15-19	11 ( 115)			6.4 (2.7)		
10-14	12 ( 125)	2	5	3.1 (1.3)	13.6	52.1
5-9	6 ( 63)	11	9	0.78(0.33)	24.3	38.3
3-4	3 ( 31)	55	8	0.07(0.03)	35.5	6.0
1-2	50 ( 521)	166	16	0.23(0.10)	26.6	3.6
Total	125 (1303)	234 (2349)	38 (396)	100 (42.2)	100 (1.39)	100 (0.97)

Evergreen broadleaf: 12 species including *Abies firma*.

Deciduous broadleaf: 6 species.

本調査林分の南南西 9 kmにある田辺観測所 (標高 50 m)における平年値 (1951 年～1978 年)<sup>7)</sup>による平均気温は 14.9°C, 年降水量は 1496 mm である。暖かさの指数は 120.4°C・month, 寒さの指数は -2.0°C・month と求められた。

## 調査方法

### 1. リタートラップ法による生産量調査

リタートラップ法<sup>9,10)</sup>で生殖器官各部分の落下量を測定した。

使用したリタートラップは 50 cm×50 cm の木枠に、排水のよい化学繊維製ゴース布 (編目 0.2 mm) を袋状 (深さ 45 cm) に取り付けたものである。このようなトラップを、受け口を水平にし、高さを約 70 cm に設置した。設置したトラップは 10 個で、調査区内にランダムで配置したが、1 樹冠下には 1 個以内の設置を原則とした。

測定の開始は 1982 年 3 月 26 日で、8 年と 27 日後の 1990 年 4 月 23 日に終了した。

トラップに入ったリターフォールの採集は 1 か月に 1 度としたが、腐りやすい雄花の落下最盛期 (5 月後半～6 月前半) には半月に 1 度行った。採集したリターはトラップごとに紙袋に入れて実験室に持ち帰り、つぎの部分に選別した。

雄性部分：

- ①「開花雄花序  $M_o$ 」
- ②「未開花雄花序  $M_c$ 」, 開花前のもの (1983 年は欠測)。

雌性部分：開花年ごとに、

- ③「種子  $S$ 」, 見かけ上健全な成熟したもの (1982 年～1984 年開花によるものの重量は、雌性部分としてまとめた)。
- ④「殻斗  $C$ 」, 種子を包んでいた大形のもの (重量は同上)。
- ⑤「未熟果実  $F_i$ 」, 雌花 (一部は未開花を含む), 虫・獣害種子を含めたもの (1982 年～1984 年開花によるものの重量には種子, 殻斗を含む。しかし、次項⑥主軸が欠測のため、主軸に着いていた雌花と未熟果実のうち、1982 年～1983 年開花のもの個数および 1982 年～1984 年開花のもの重量はいずれも欠測)。
- ⑥「主軸  $A$ 」, 雌花序と果序軸 (1982 年～1983 年開花のものは欠測)。

以上の各部分の個数および重量を測定した。重量は 85°C で 48 hr 乾燥した後で、室温で、感量 1 mg で測った。以下、重量はすべて乾重で示す。

これらの部分のほかに葉、枝・樹皮、虫ふん・雑細片の重量も測定した。

### 2. 花粉の生産量推定

花粉は開花して四散する。そこで、林分当たりの花粉生産量 (速度)  $P$  は開花前の雄花序当たりの花粉量  $p$  をもとに次式(1)から推定した。なお、 $M_o$  の調査法は前節で述べた。

$$P = M_o \times p \quad (1)$$

$$\text{ここで, } p = mf \times p' \quad (2)$$

$$p' = s' \times p'' \quad (3)$$

$p'$  は雄花当たりの花粉量,  $mf$  は雄花序当たりの雄花数,  $p''$  は雄ずい当たりの (葯 1 個に含まれる) 花粉量 (粒数と重量),  $s'$  は雄花当たりの雄ずい (葯) 数である。

また、雄花序当たりの総雄ずい数  $s$  は、

$$s = mf \times s' \quad (4)$$

から求められる。

本調査では  $p$  の測定は行わずに筆者の 1987 年と 1988 年の資料 (未発表) を用いた。この資料は、本調査林分に隣接するシイ林で調査したものである。調査方法は齋藤ら (1991 年)<sup>19)</sup> のばあいと、試料数が一部異なるほかは大略同じである。

## 花粉の生産量

### 1. 花序当たりの花粉量

リタートラップ法だけでは生産量の測定が不可能な花粉は、式(1)を用いて推定するが、まず、雄花序当たりの花粉量  $p$  について述べる。

花粉量  $p$  は本調査林分に隣接の少し若いシイ林の値を用いた (表 2)。この興聖寺林における 1987 年と 1988 年の平均値  $p$  は  $1.867 \times 10^6$  (花粉数) と 7.368 mg であった。

シイの  $p$  には、今回と同じ方法で調べた松尾大社林 (樹齢 45～50 年生) での 1986 年～1989 年の値が報告されている<sup>19)</sup>。興聖寺の花粉数は、この松尾大社林の値 (年ごとの平均値  $2.42 \sim 3.08 \times 10^6$ ) に比べて 25%～40% 少なく、重量では 10%～30% 小さかった (同, 8.14～10.2 mg)。これは、興聖寺林の雄花序が小形:  $mf, s, p''$  が少ないからである。

本調査林分では 1983 年に 1 本のシイについて  $p$  を調べており<sup>17)</sup>、この  $p$  は今回の値の 1/2 (花粉数)～1/5 (重量) と極端に小さい。この理由ははっきりしないが、試料数は少なく、表 2 の値の方が信頼できると考えられる。そこで本報告では既報の 1982 年と 1983 年の林分生産量  $P$  の推定にも、表 2 の 2 か年の平均  $p$  を用いて再計算した。

表2 開花前のシイ雄花序に含まれる花粉量 ( $p$ )  
(齋藤, 未発表)

Mean number and dry weight ( $p$ ) of pollen grains contained in *C. cuspidata* male catkins before flowering (SAITO, unpubl.).

Year of flowering (Collected on)	Number (grains per catkin)	Dry weight (mg per catkin)
1987 (May 12)	$1.842 \times 10^6$ ( $1.247-2.316 \times 10^6$ )	6.737 (6.177-6.988)
1988 (May 16)	$1.891 \times 10^6$ ( $1.695-2.046 \times 10^6$ )	7.998 (7.193-9.344)
Mean	$1.867 \times 10^6$	7.368

Figures represent the average for four trees, from which male catkins before flowering were collected, and the minimum to maximum value among each tree's average in parentheses.

## 2. 林分当たりの生産量

表3は式(1)で推定した林分花粉生産量  $P$  である。 $M_0$ は5月から翌年4月までの1か年間に落下した開花雄花序数をあてた。この期間の落下数は、各年に生産された開花雄花数に等しい<sup>19)</sup>。

花粉数  $P$  は  $13.1 \sim 86.9$  (平均  $49.6$ )  $\times 10^{12} \text{ ha}^{-1} \text{ yr}^{-1}$ ; 重量は  $51.8 \sim 343$  (平均  $195$ )  $\text{ kg ha}^{-1} \text{ yr}^{-1}$  と求められた。

この8年間の  $P$  を松尾大社林<sup>19)</sup>の値 ( $64.2 \sim 103$  (平均  $85.8$ )  $\times 10^{12} \text{ ha}^{-1} \text{ yr}^{-1}$ ;  $218 \sim 359$  ( $271$ )  $\text{ kg ha}^{-1} \text{ yr}^{-1}$ ) と比べると、豊作年の値の違いは小さいが、凶作年のは  $1/4$  程度であった。 $P$  の年次変動幅を生産量の最大値/最小値の比 (以下,  $M/M$  比と略す) で示すと  $6.6$  に達し ( $M_0$  の  $M/M$  比に

等しい), 松尾大社林の  $1.8$  倍よりかなり大きいことがわかった。この  $P$  の年次変動の違いは、主に調査期間の長短 (8年と4年) に起因すると思われる (後の章“生殖器官生産の周期性とその誘因”を参照)。

今回調査のシイ林の花粉数  $P$  に匹敵する値を示す樹種はほかに見当たらない。凶作年といえども  $P$  は  $15 \sim 20 \times 10^{12} \text{ ha}^{-1} \text{ yr}^{-1}$  に達している。この値ですらブナ<sup>15)</sup>の豊作年 ( $6.9 \times 10^{12} \text{ ha}^{-1} \text{ yr}^{-1}$ ) の  $2 \sim 3$  倍もあるし、豊作年のオニグルミ<sup>13)</sup> ( $7.1 \times 10^{12}$ ), ミズナラ<sup>14)</sup> ( $7.9 \times 10^{12}$ ), コナラ<sup>18)</sup> ( $31.2 \times 10^{12}$ ); アカマツ<sup>22)</sup> ( $11 \times 10^{12}$ ), アシュウスギ<sup>21)</sup> ( $49 \times 10^{12}$ ), ヒノキ<sup>20)</sup> ( $37 \times 10^{12}$ ) の値に比べても同等かこれ以上である。オモテスギでは豊作年にシイをこえるという報告<sup>1,3,21)</sup>がある ( $110 \sim 130 \times 10^{12} \text{ ha}^{-1} \text{ yr}^{-1}$ )。しかし、スギ林では凶作年の  $P$  は  $10^{11}$  オーダまで下がる<sup>21)</sup>。

以上のようにシイ林の花粉数  $P$  はほかの樹種に比べて突出して多いが、これは胚珠数に見合った値なのかどうかを検討しておく必要がある<sup>19)</sup>。開花時の総雄花数  $F_j$  を未熟果実  $F_i$  と殻斗  $C$  の個数の和で求め (付表2), 1雄花当たり6個の胚珠 (3室  $\times$  2胚珠)<sup>8)</sup> として両者を掛け合わせると林分当たり総胚珠数  $O_v$  が推定できる。

今回の調査では1984年~1988年の5か年の  $P/O_v$  が計算でき、 $2.9 \times 10^5$  (1985年)  $\sim 19 \times 10^5$  (1986年) の範囲となった。1986年は開花量の少ない年であって、この年だけ  $M_f$  が雌花序  $A$  の個数に比べて  $2 \sim 3$  倍も多い。1986年を例外とすれば、残り4か年の  $P/O_v$  は  $3 \sim 4 \times 10^5$  の範囲におさまる。この値は松尾大社林 ( $2.6 \sim 3.4 \times 10^5$ )<sup>19)</sup>

表3 林分花粉生産速度 ( $P$ ) の推定

Estimation of annual pollen production rates ( $P$ ) in a study stand using Eq. (1).

Year of flowering	No. of open male catkins ( $M_0$ ) ( $\times 10^6 \text{ ha}^{-1} \text{ yr}^{-1}$ )	Pollen grains per stand ( $P$ )	
		Number ( $\times 10^{12} \text{ ha}^{-1} \text{ yr}^{-1}$ )	Dry weight ( $\text{ kg ha}^{-1} \text{ yr}^{-1}$ )
1981	—	—	—
1982	46.568	86.9	343
1983	23.660	44.2	174
1984	20.428	38.1	151
1985	29.624	55.3	218
1986	10.916	20.4	80.4
1987	34.908	65.2	257
1988	39.128	73.0	288
1989	7.028	13.1	51.8
Mean	26.533	49.5	195

Equation (1),  $P = p \times M_0$ .  $p$ , mean amount of pollen contained in male catkins before flowering (see Table 2).  $M_0$ , see Appendix 2.

ともほぼ一致している。また、ほかの樹種とも大略一致する。故に、凶作年や一部の樹種（オニグルミは  $10^7$  オーダ<sup>13)</sup>）をのぞけば、多くの樹種の  $P/Ov$  は同じオーダにおさまると考えられる<sup>11,15,16,19)</sup>。

一方、重量  $P$  はほかの樹種に比べてむしろ少ない部類に入る。豊作年で比較すとシイはオニグルミ<sup>13)</sup>、ミズナラ<sup>14)</sup>、コナラ<sup>18)</sup> ( $600 \sim 1100 \text{ kg ha}^{-1} \text{ yr}^{-1}$ ) より少なく、ブナ<sup>15)</sup>、アカマツ<sup>22)</sup>、ヒノキ<sup>20)</sup> ( $170 \sim 260 \text{ kg ha}^{-1} \text{ yr}^{-1}$ ) にちかい。

以上から、シイ林の花粉生産は花粉数ではほかの樹種に比べて突出して多いが、胚珠数と釣り合った個数であること、小形花粉粒を形成することで同化産物を節約していると考えられた。

### 開花年ごとの収量

#### 1. 乾物収量

図1は開花年ごとにわけた雄性と雌性部分の乾物

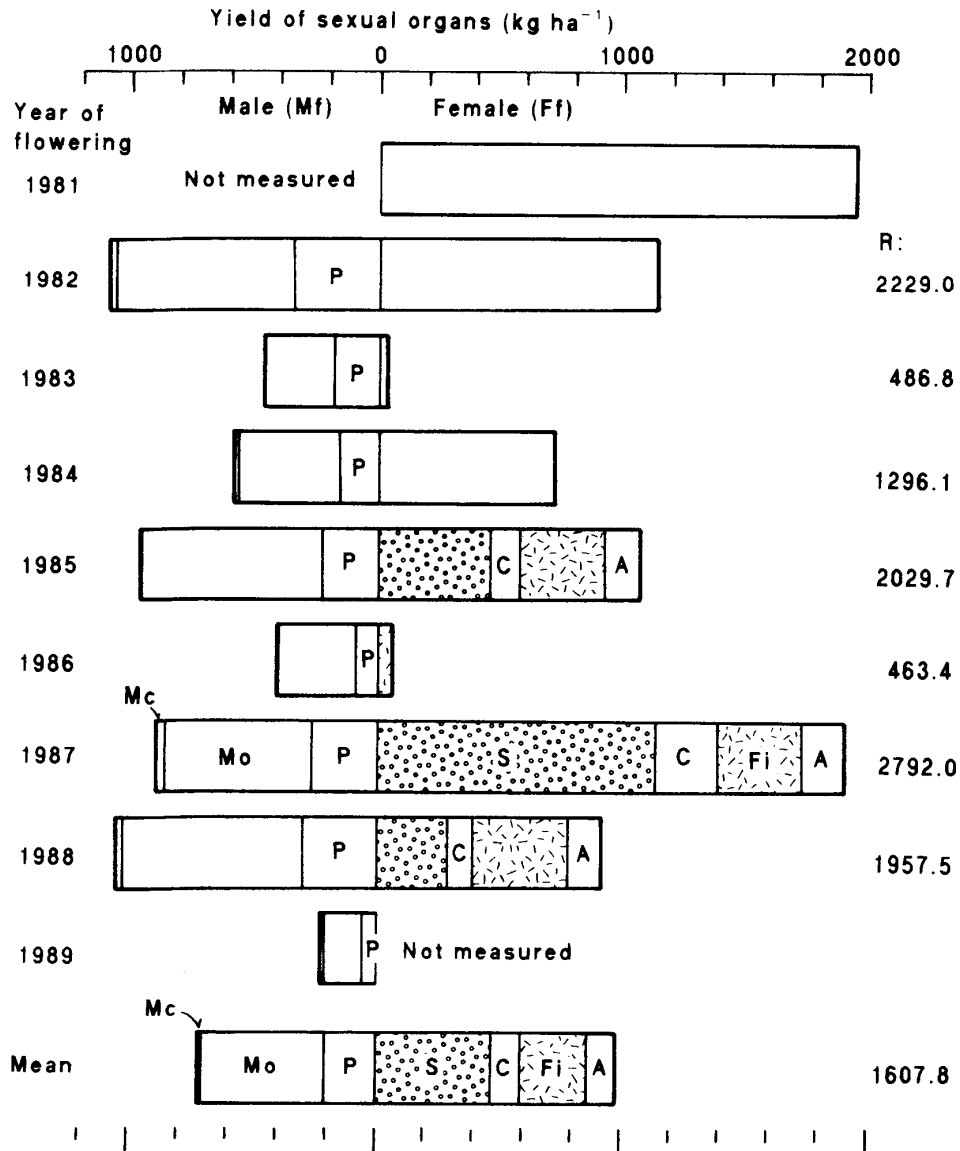


図1 開花年ごとにみた生殖器官各部分の乾物収量の年次変動

Year-to-year fluctuation of the yield in dry weight of reproductive organs by the year of flowering (cf. Appendix 3). Figures represent the yeild of total reproductive organs produced during two years ( $\text{kg ha}^{-1} \text{ 2yrs}^{-1}$ ).

*Mc*, closed male catkins. *Mo*, open male catkins. *P*, pollen. *S*, nuts. *C*, burns. *Fi*, immature fruits. *A*, main axes (inflorescences and infructescences).

収量である。雄性部分は未開花雄花序、開花雄花序および先の章で求めた花粉を加えた収量（数値は後の章で述べる生産速度に等しい）；雌性部分は開花期から約2年間にわたって測定した種子、殻斗、未熟果実、主軸の収量である。

雄性部分の収量は219.3～1090.9（平均708.0） $\text{kg ha}^{-1} \text{yr}^{-1}$ 、雌性部分は28.5～1940.2（平均968.8） $\text{kg ha}^{-1} \text{yr}^{-1}$ 、両者を合計した全生殖器官では463.4～2792（平均1607.8） $\text{kg ha}^{-1} \text{yr}^{-1}$ の範囲にあった（付表3）。

全生殖器官の平均収量では松尾大社林の値（3か年平均1688  $\text{kg ha}^{-1} \text{yr}^{-1}$ ）<sup>19)</sup>に一致している。しかし、年による収量較差は本調査林分の方が大きく、全生殖器官収量のM/M比が6であるのに対して松尾大社林は1.1（Table 3<sup>17)</sup>から）にすぎない。雄性と雌性の部分とにわけたばあいも同様で、ことに雌性部分のM/M比は68に達している。これは本調査林分の凶作年の収量が少ないことに起因する。

つぎに図1から、各部分の収量について検討する。まず、雄性部分では収量が $1 \pm 0.1 \text{ t}$ の年が8年間に4回も認められた。この収量の大きさは、トチノキ林の平均生産量<sup>16)</sup> $1.2 \text{ t ha}^{-1} \text{yr}^{-1}$ と比べれば理解できよう。収量が0.2～0.5 tの年は凶作年とみなされ、3年周期であらわれている。この周期については後の章で詳しく述べる。

雌性部分については、2 t前後の収量で大豊作とよべる1981年と1987年があり、6年目にあらわれた。なお、1981年は主軸収量が欠測であるから、この1981年の収量は過小値である。収量1 t以上の年を数えると4か年（1981年、1982年、1985年、1987年）あり、0.9 tの1988年も小差と考えて数えれば、8年間に5か年も収量は1 tをこえる。注目されることは1 tの年が大豊作の翌年に記録されたことである。この周期からは隔年結実の現象は認められない。しかし、この周期が隔年結実を前提に説明できることは後の章で述べる。一方、収量0.1 t以下の凶作年は1983年と1986年とがあり、3年間隔である。1989年も雄性部分が凶作であるから、雄花対雌花の数比が一定だとすると（図3参照）、雌性も凶作と考えることができ、これは凶作3年周期説をさらに補強することになる。

1983年と1986年には雄花を食害するヨシノコブガ *Meganola melancholica* 幼虫の発生が確認されている。この発生は、花粉が食害されたことから果実収量を減少させた可能性がある。しかし、収量減少の程度は全くわからない。

生殖器官全体の収量としては1982年～1988年の7年間の資料があり、1987年だけが2.7 tと多かつ

た。雌性部分の調査がされていない1981年は、雄花対雌花の数比が一定だとすると1987年にちかひ収量だと推定される。故に大豊作は6年周期で訪れるといえる。収量2 t以上の年は大豊作翌年の1982年および1988年、このほかに1985年があり、大豊作とあわせると8年間に5回となる。しかし周期性ははっきりしていない。一方、凶作で0.5 t程度の年は1983年、1986年と3年目にあらわれている。1989年の値を雌性部分収量から推定して考えると凶作であり、3年周期が濃厚となる。

以上から、開花年ごとにみたシイ生殖器官の乾物収量は莫大であること、豊凶の周期は雄性と雌性別にみると3年または6年間隔でくるといえる。このことは後の“生殖器官生産の周期性とその誘因”で詳しく検討する。

図2は開花年ごとの、生殖器官各部分が全収量に占める割合を示したものである。7年間の平均では雄性部分が60%、雌性40%；種子は雌性部分の約半分、全体の20%を占めた。

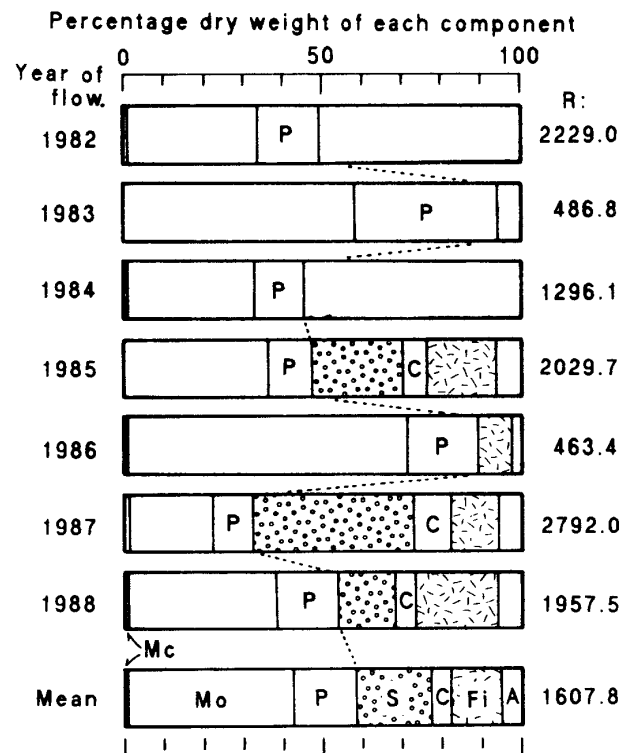


図2 開花年ごとにみた生殖器官各部分の乾物収量の百分率

Percentage of the yield in dry weight of each reproductive organ component to total by the year of flowering. Figures represent the total yield produced during two years ( $\text{kg ha}^{-1} \text{ 2yrs}^{-1}$ ). For Mc, Mo, P, S, C, Fi and A, see Fig.1.

年ごとにみると、豊作年は雌性部分の割合が高く、凶作年では低くなる傾向が認められた。大豊作であった1987年には雄性30%、雌性70%；凶作の1983年と1986年には雄性が90%をこえ、雌性は10%以下であった。

種子生産に投資される乾物が生殖器官全体で占める割合については、各樹種の生存戦略を検討するさいに重要である。今回のシイ林では最大の割合が40%（大豊作の1987年）であり、残りは穀斗、主軸、雄性部分などで占められた。種子割合の最小は0%にちかい年（1986年および種子数から1983年も）があつて、年による大きな較差がみられた。なお、1982年～1984年の種子乾物収量は測定していないが、図3と種子数（付表2）とから判断して上記の割合の範囲（0～40%）に入ると考えられる。

2. 種子生産と花数の対比

図3は林分当りの種子数  $S$ 、総雌花数  $F_f$ 、開花雄花序  $M_o$  および総雌花数に対する種子数の比

$S/F_f$ （以下、結実率とよぶ）の年次変動を示している。 $F_f$ は未熟果実数  $F_i$ に穀斗数  $C$ を加えて求めた（付表2および“花のデモグラフィ”参照）。

$S$ は  $F_f$ と  $S/F_f$ とに分解できる。すなわち、  

$$S = F_f \times (S/F_f) \tag{5}$$

図3にみられる  $S$ の変動は結実率のそれと同調した動きといえる。1984年から1985年への動きだけは両者は逆方向の動きであるが、この時の  $S$ の動く幅はごく小さい。

また、 $S$ の変動は  $F_f$ と並行した変化を示した。

以上から、種子数を決定するもとは（総）雌花数の多少であるが、結実率も影響力があることがわかった。このことは、後の章“花のデモグラフィ”でも述べる。

つぎに、 $S$ と  $M_o$ の変動を7年間にわたって対比させると（図3）、1983年から1984年への動きをのぞけば両者はよい対応といえる。1983年は  $M_o$ からみた  $S$ の落込みが大きい。これには前述のヨシコブガの食害の影響が考えられる。

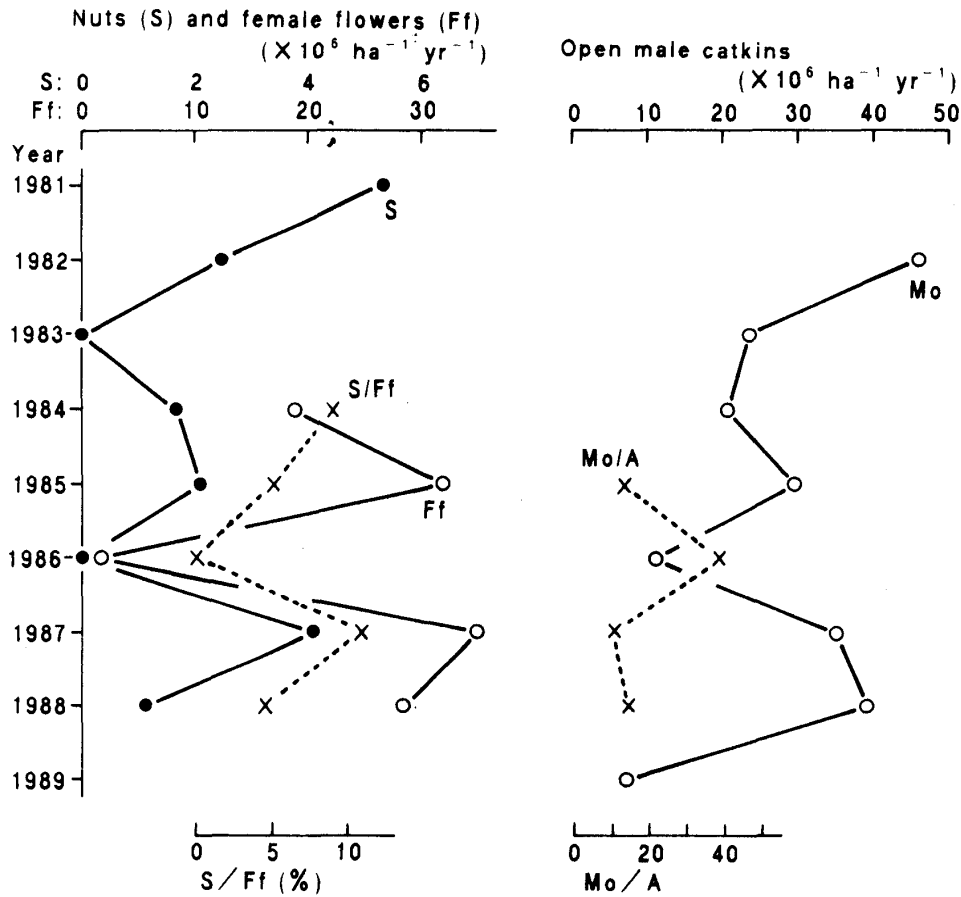


図3 開花雄花序、総雌花数、種子数および結実率の比較  
 Comparison of numbers of open male catkins ( $M_o$ ), total female flowers ( $F_f$ ), seeds ( $S$ ) and seed-maturing ratio ( $S/F_f$ ).



ここで、主軸に対する開花雄花序の数比 ( $M_0/A$ ) をみると、凶作の1986年の40をのぞいた3か年は11~15となり、一定とみなせた。故に、凶作年には雌花序の相対数(雄花序に対する)は、並作や豊作の年に比較して3倍前後少ないことがわかった。

### 種子生産のコスト

種子を生産するためには種子以外の部分にも相当量の同化産物を流す必要がある。図3でみたように同じ開花年の生殖器官収量のうちで種子の占める割合は0%~40%(平均20%)にすぎない。そこで種子1個を生産するために投資される同化産物量(乾物)はどれ程なのか検討する(表4)。

まず、開花年ごとの生殖器官収量  $R$  は前の章で述べたもので(図1参照)、この  $R$  を種子数  $S$  で割って1種子生産に必要な投資量(コスト)を計算すると大きな範囲(0.682~116g)になった。しかし、凶作年の1983年と1986年の値が異常であるときづくので、両年を除外すると、この範囲は縮小されて0.682~0.981(平均0.824)gにおさまった。

この種子生産コストをほかの樹種と比較するには、樹種による種子の大小があるので難しい。そこで、種子重に対する投資量の比でコストを比較しよう。

平均種子重量を、表4のように、林分当たり種子

収量を同個数で割って求めると0.155~0.278gになった。最小値を示した1986年は凶作で、種子落下数は10トラップに1個にすぎない(この年以外の3か年は10トラップ当たり288~1023種子)。そこで、1986年を除外してみると、平均種子重量は似かよっており、3か年の平均は0.251gになった。

平均種子重量0.251gを用いて種子生産のコストを計算すると(表4)、凶作年は162と461倍という大きな値となった。しかし、そのほかの5か年は2.7~3.9倍の範囲におさまった。なお、この比は林分当たりの種子収量に対する生殖器官収量の比と同じになる。

以上に述べたシイ林での種子生産のコストは松尾大社林の値<sup>19)</sup>と一致するばかりでなく、重量散布種子のオニグルミ、ミズナラ、コナラ、トチノキの林分<sup>14,18)</sup>でえられた値(豊作年2~3.5倍、凶作年5~7倍)、ブナ林の豊作年の値(3.5倍)<sup>15)</sup>と一致した。

### 花のデモグラフィ

図4は総雄花序  $M_f$  および総雌花  $F_f$  の生存数の変化を示したもので、上方から下方に向かって時間経過をあらわしている(附表2参照)。また、開花年(1985年~1988年)ごとに、生殖器官の乾物収

表4 種子生産のコスト 種子1個を生産するために必要とする同化産物量

Cost of seed production. Ratio of dry matter necessary for producing a single nut to mean nut weight.

Year of flowering	a	b	c	d (=c/b)	e (=a/b)	f (=e/d)
	Total dry matter of reproductive organs per stand ( $R$ ) (kg ha <sup>-1</sup> )	Mature nuts per stand ( $S$ ) Number (×10 <sup>-3</sup> ha <sup>-1</sup> )	Dry weight (kg ha <sup>-1</sup> )	Mean dry wt. of nuts (g)	Cost for single nut production (g)	Ratio of cost to nut weight
1981	—	5368	—	—	—	—
1982	2229.0	2504	—	—	0.890	3.5
1983	486.8	0	—	—	40.6* <sup>2</sup>	162
1984	1296.1	1668	—	—	0.777	3.1
1985	2029.7	2068	467.4	0.226	0.981	3.9
1986	463.4	4	0.6	0.155	116	461
1987	2792.1	4092	1137.3	0.278	0.682	2.7
1988	1957.5	1152	288.3	0.250	0.788	3.1
1989	—	—	—	—	—	—
Mean	1607.8	2107	473.4	0.251* <sup>1</sup>	—	—

a and c, see Appendix 3. b, see Appendix 2. f, cost (e) for each year divided by mean nut weight of 0.251 g.

\*<sup>1</sup> mean for 1985, 1987 and 1988. The year 1986 was excluded due to poor nut production.

\*<sup>2</sup> divided by number of cups.

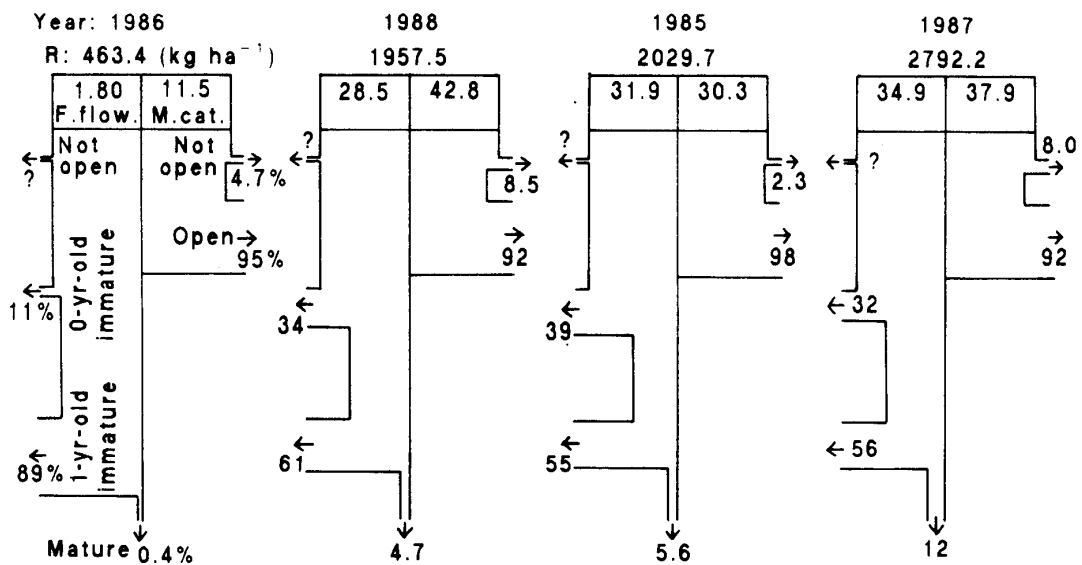


図4 雄花および雌花の生存数の変化

Changes in numbers of male catkins and female flowers within a reproductive cycle (SPURR and BARNES, 1980) in poor (left) to good yield (right). Figures inside rectangles represent total numbers ( $\times 10^6$ ) of male catkins ( $Mf$ ) and female flowers ( $Ff$ ) (see Appendix 2).

量の少ない年（1986年，左側）から多い年（1987年，右側）の順に並べてある。

雄花序についてみると，開花前に落下する未開花雄花序  $Mc$  は少なく（ $Mf$  の3%～8%），しかも  $Mf$  の多少と無関係である。すなわち，毎年  $Mf$  の95%前後は開花したことになる。

なお，雄花序あたりの平均雄花数  $mf$  は39.6個であるから，図4の4か年の  $Mf$  を  $mf$  に換算すると  $454 \sim 1690 \times 10^6 \text{ ha}^{-1} \text{ yr}^{-1}$  になった。

つぎに，雌花の生存をみると，未開花のもの落下は測定されていない。当年生シュートは2～3cmに伸長した頃に集中落下しており，このシュートの先端部に雌花序が着いているからである。しかし， $Mc$  の割合からみて議論の大勢に影響するほど過小値ではないと考えられる。

図4の雌花数  $Ff$  は，未熟果実  $Fi$  と成熟果実（殻斗数  $C$  に同じ）にわけ， $Fi$  はさらに開花後1年未満で落下した当年生と翌年に落下した1年生とにわけて示してある。種子は樹上で動物に被食されている危険があるために，成熟果実数には殻斗数を代用した方が実際の値にちかいと考えた。

図4から，当年生  $Fi$  は10%～40%，1年生は55%～90%， $C$  すなわち結実率は0.4%～12%の範囲にあった。1986年だけは凶作であったから除外して考えると，残り3か年では  $Fi$  の当年生は35%前後，1年生は55%～60%の範囲にまとめる

ことができる。このように小さな範囲におさまるのは3か年の  $Ff$  に大差がないためかもしれない。 $Fi$  全体の割合，すなわち落果率は88%～95%に達した。

ここで，未熟果実の平均重量を求めると（付表2と3参照），1986年をのぞく3か年では0.0111～0.0145gの範囲にあった。これらの重量は成熟果実の平均重量（種子+殻斗重量を殻斗数で割った値：0.292～0.327g）の3%～5%にすぎない。これは未熟果実はほとんど重量成長をせずに落下していることを示している。すなわち，落果率は高いが，成熟しない果実にはほとんど同化産物を配分しないという節約戦略をとっていると判断した。なお，凶作の1986年の未熟果実重量（0.0221g）は成熟果実重量（0.138g）の16%と大きい，これは成熟果実が小さいことにも原因がある。

結実率の上昇は乾物収量の増加に伴うにつれて高くなった。シイ種子は大形であるうえに（総）雌花数が多いから，結実率のわずかな変化が収量に大きく響く。 $Ff$  に大差のない3か年（1985年，1987年，1988年）について，結実率が1%上昇したときの収量増加を試算すると約  $100 \text{ kg ha}^{-1}$  になる（ $Ff = 30 \times 10^6 \text{ ha}^{-1} \text{ yr}^{-1}$ ；成熟果実の平均重量0.32gとした）。この値は最小値であり，主軸収量も増加すると考えられる。上述の3か年における結実率の較差は7%（ $= 12 - 4.3$ ）であるから，収量較差は少な

く見積もっても  $700 \text{ kg ha}^{-1}$  に達する。この値は、1987年と1988年との現実の収量較差(図4)にも一致している。

以上から、シイ林における種子生産の豊凶は(総)雌花数の多少がもとになっているが、雌花数の較差の少ない年の間で比べると、少しの結実率の違いが収量差となってあらわれるとまとめることができる。

凶作年1986年は  $F_f$  も少ないし、結実率も低くて、その結果、収量も少なくなった(図4)。また当年生の  $F_i$  の割合も少ない。これらの結果に先に述べたヨシノコブガ食害の影響も考えられるが、凶作年の資料はこの年しかないので検討ができない。この検討は別に報告する。

### 生殖器官生産の周期性とその誘因

#### 1. 乾物生産速度

生殖器官に流れた1年間の同化産物量(乾物生産速度)をあらわしたのが図5である。図5は、雌性部分の発達は開花翌年(2年目)に集中すると考えて作成したもので、図1の雌性部分収量を1年遅らせて描いたものである。この図では雌性部分が少し過大になっている。岩月(1989)<sup>2)</sup>の測定では果序軸の重量成長は1年目(開花した年)が32%、果実は0.3%である。本調査林分の主軸収量は豊作年でも全体の6%の量であったから(図3)、2年目の生産速度に加算された誤差はたかだか2%程度にすぎず、大勢に影響しない。

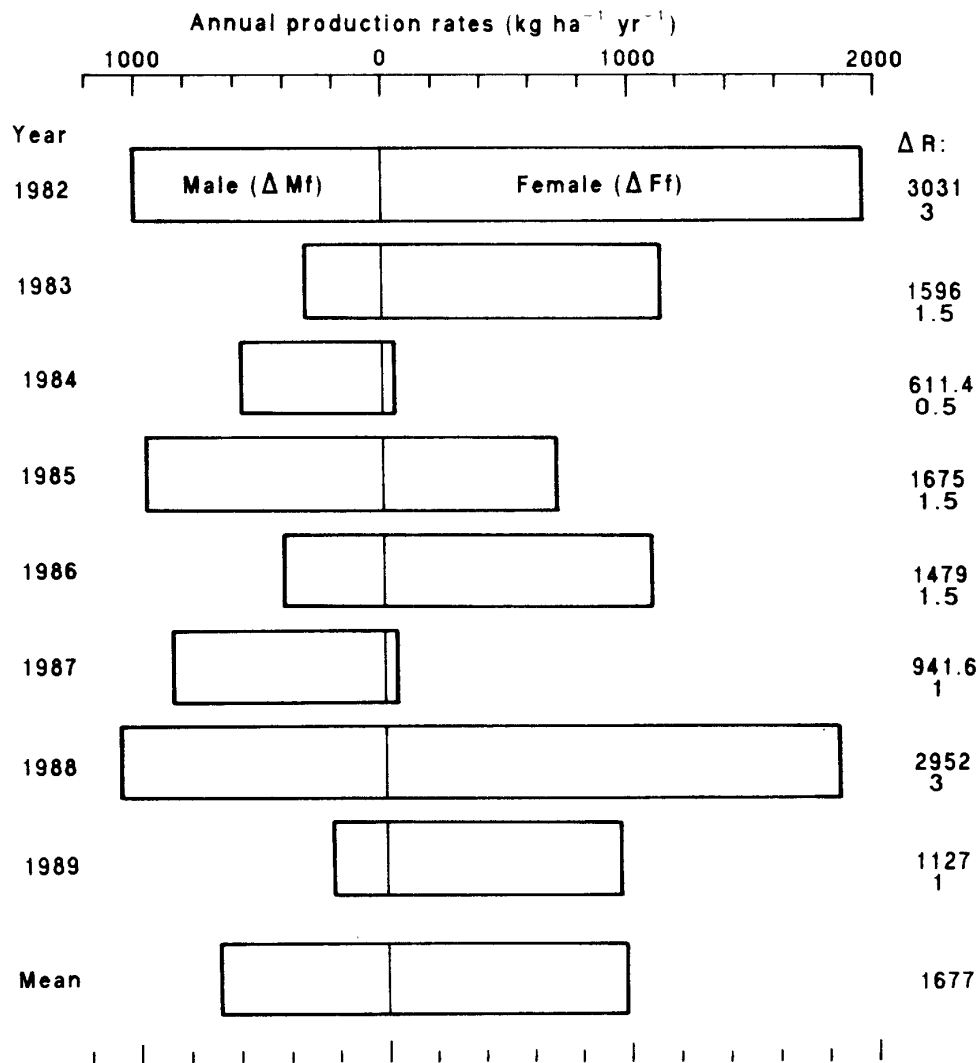


図5 生殖器官の乾物生産速度の年次変動

Year-to-year fluctuation of annual production rates of reproductive organs (dry weight of the organs fallen from May to April in the following year). Figures ( $\Delta R$ ) represent annual production rates of total reproductive organs (upper) ( $\text{kg ha}^{-1} \text{ yr}^{-1}$ ) and four production classes (lower) ( $\text{t ha}^{-1} \text{ yr}^{-1}$ ).

生殖器官の生産速度は 611.4 ~ 3031 (平均 1677)  $\text{ha}^{-1} \text{yr}^{-1}$  の範囲であった (図 5)。最も大きな値は 1982 年と 1988 年の 3 t, 1.5 t 前後の 1983 年, 1985 年, 1986 年, 約 1 t の 1987 年と 1989 年, 約 0.5 t の 1984 年にわけられ, 大まかに 4 クラスとなった。継続調査した 8 か年間に, 1.5 t をこえる生産速度の年が 5 回もあらわれており, 明らかに 1 t をきったのは 1 回にすぎない。

松尾大社林の値 (1237 ~ 2204 (平均 1643)  $\text{kg ha}^{-1} \text{yr}^{-1}$ )<sup>19)</sup> と, 調査年数 (4 年) を加味して比較すると本調査林分と一致するといえる。

筆者らのこれまでの落葉樹林の調査では, シイ林のような大量の生産速度を示す樹種はみあたらない。大形種子のトチノキ林<sup>16)</sup>では豊作年 1.5 ~ 2 t  $\text{ha}^{-1} \text{yr}^{-1}$ , 平均値は今回の値より 0.5 t 少ない。オニグルミ<sup>13)</sup>, ミズナラ<sup>14)</sup>, コナラ<sup>18)</sup>林は豊作年で約 1 t  $\text{ha}^{-1} \text{yr}^{-1}$  である。ブナ林<sup>15)</sup>では 3 t  $\text{ha}^{-1} \text{yr}^{-1}$  をこえる年があるが, 凶作年には 0 t  $\text{ha}^{-1} \text{yr}^{-1}$  にちかく, 平均値では本調査林分よりも 1 t も少ない。

以上のように生殖器官生産速度が莫大なのは, シイ林の総生産速度自体の多さが原因ではないだろうか。湿潤気候下では, 総生産速度は温度, 生育期間, LAI の関数であらわされることから<sup>9)</sup>, 暖温帯に生育するシイは冷温帯の落葉広葉樹林に比較して生殖器官生産に配分できる同化産物量が多いといえる。

ここで生産速度の年次変動を M/M 比で示すと, 全生殖器官は 5 となった。この値は収量のばあいより小さい。種子の乾物生産速度は 1985 年以降の 4 年間で測定しており, M/M は 1900 (=1137 ÷ 0.6) と極めて大きかった。種子数の調査は全調査期間で行っている。種子の大きさはほぼそろっているから, 個数での比は重量のばあいと大略一致すると考えてよい。全調査期間の種子数の M/M 比は 450 (=5368 ÷ 12. 付表 2 参照) であった。なお, 1983 年の種子数は 0 なので殻斗数を使ってこの計算を行った。凶作年には種子生産は 0 にちかく, 大豊作年は 1 t をこえるため, シイ林の種子生産の変動は非常に大きくなる。

## 2. 同化産物の分配

図 6 は生殖器官に流れた同化産物量 (生産速度) を 100 とした雄性和雌性の割合を示している。8 年間の平均では雄性和雌性は 50% ずつの分配であった。しかし, 年による違いは大きい。生産速度が 3 t クラスの大豊作年には雄性は 35%, 1.5 t クラスの豊作年は 20% ~ 60%, 1 t および 0.5 t クラスは 20% ~ 95% である。同じ生産速度であっても割合は極めて大きな範囲で変動している。すなわち, 同

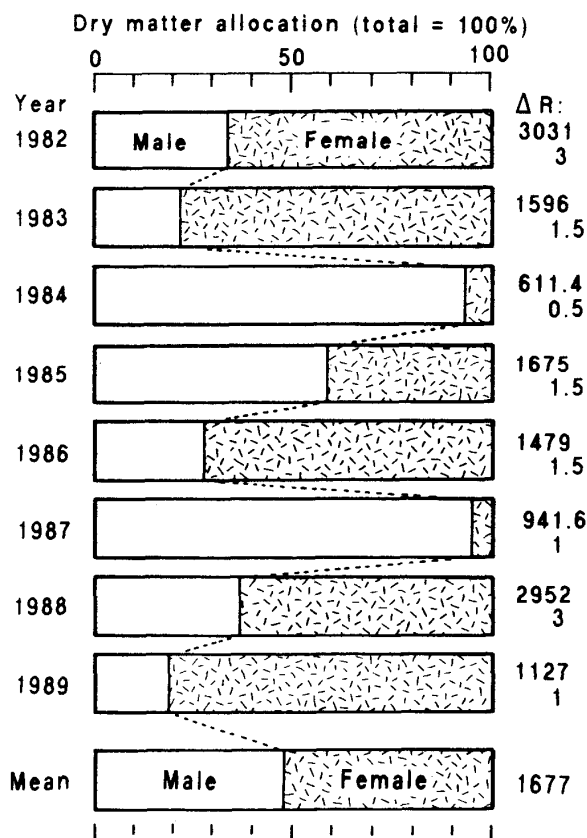


図 6 生殖器官の乾物生産速度における雄性和雌性部分の占める比率

Dry matter allocation within annual production rates of reproductive organs. Figures represent annual production rates.

化産物の分配は生産速度の多少と無関係であることがわかった。

ここで, 図 6 を 1984 年 ~ 1986 年, 1987 年 ~ 1989 年の各 3 年間で 1 期間とみなすと, 生産速度とは無関係に雄性の割合が順次減少する傾向が認められる。1982 年から 1983 年へもこの傾向の一部がみられる。雌性については, この期間内で逆に増加傾向を示した。すなわち, 3 か年を単位とした生殖器官生産の周期性が考えられる。

## 3. 周期性

つぎに, 生産速度の周期性についてみよう (図 5)。雌性部分の生産速度は, 1983 年から 1985 年にかけて順次増加 (凶 → 並 → 豊) している。同様に 1986 年から 1988 年でも同じ順で変化した。「凶」の 1983 年の前に「豊」があり, 「豊」の 1988 年のつぎが「凶」であることは, この周期性が連続していると考えてよい。

雌性については 1982 年から 1984 年にかけて生産速

度は順に減少（豊→並→凶）を示した。1985年の値は小さいが、1986年から1987年は減少（並→凶）、1988年から1989年も同様にならんだ（豊→並）。

全生殖器官についての周期性を探すと、1982年から1984年にかけて減少傾向（豊→並→凶）が認められ、この傾向は1985年から1987年にもみられ、1988年から1989年も減少している。全生殖器官の「豊」は、雌性が「豊」の年、すなわち種子「豊」と一致した（付表2参照）。

以上から、1.5tクラスの1985年はFfが多い割に結実率が低いことによる例外的に少ない年だと考えると、雄性は凶→並→豊、雌性および全生殖器官

は豊→並→凶と変化し；両者は逆の変化を示し、しかも1年ずれて始まっている。このずれを全生殖器官の豊作年の翌年に雌性が凶作になると考えると、結実に2か年を必要とするシイ生殖器官生産の周期性をつぎのように説明することができる。

#### 4. 周期性の誘因

図7は、連続する2か年をセットにして図5を書き直したもので、全生殖器官の生産速度が翌年の雄性部分の生産速度に関係し（実線の矢印）、雄性の生産速度は翌年の雌性の値に関係すること（点線の矢印）を説明している。雄性部分の生産速度は雄花序数と読みかえられるし、さらに（総）雌花数と比

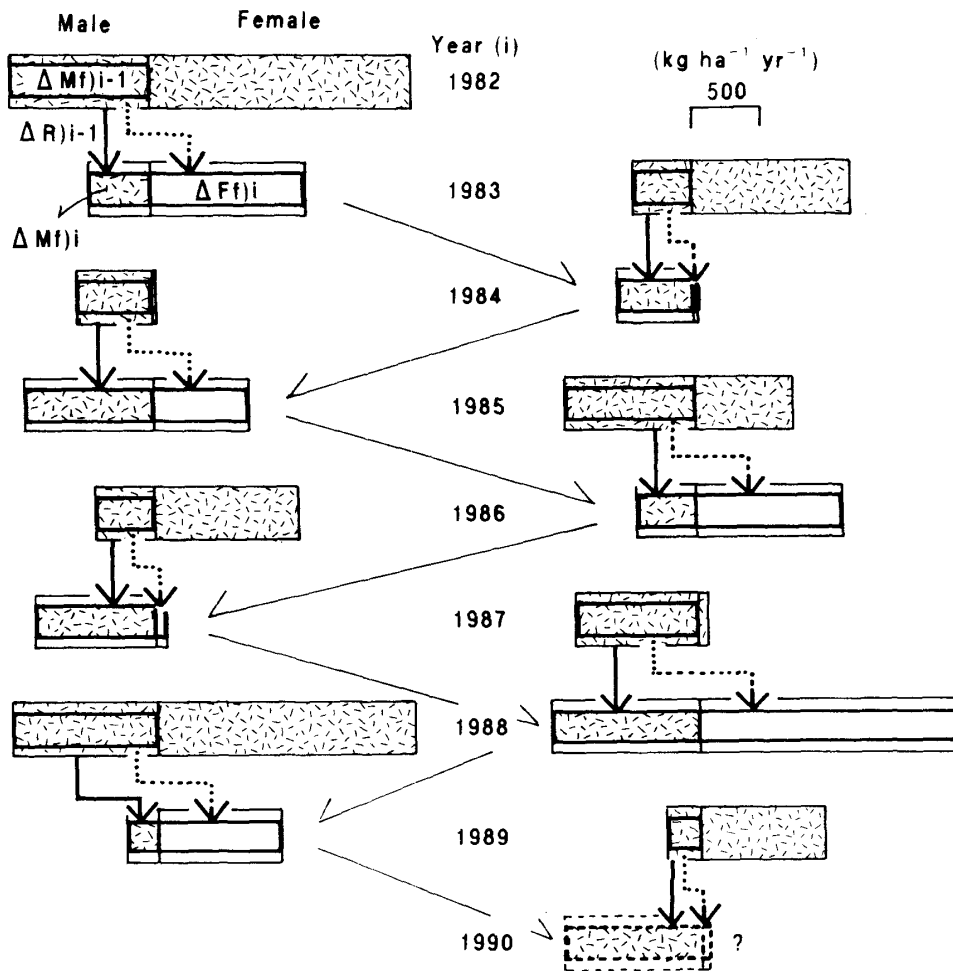


図7 シイ林での隔年結実の説明図

Effects of the production rate of total reproductive organs in the previous year ( $\Delta R_{i-1}$ ) on that of male flowers ( $\Delta Mf_i$ ), arrows by solid line), and the rate of male flowers in the previous year ( $\Delta Mf_{i-1}$ ) on that of female components ( $\Delta Ff_i$ ), arrows by dotted line) (redrawn from Fig. 5). Male catkins  $\times$  total female flowers (cf. Fig. 2).

例関係にある (図2参照)。この説明は、果樹類では常識である隔年結実の現象がシイにも適応されるとして行った。

さらに図7の説明を続ける。1982年の3tクラスの生産速度が翌年の雄性部分を凶作に、すなわち雌花数を少なくする。1982年の雄性部分の生産速度は豊作であって雌花数も多いから、翌年の雌性部分も豊作となった。その結果1983年は雄性が凶作、雌性が豊作で；全生殖器官は1.5tクラス生産となる。これは翌年の1984年の雄性部分を並作とし、前年より少し増加するが、1983年の雄性(雌花数と比例)が凶作だから翌年の雌性部分は凶作となっている。1984年は0.5tクラス生産となり、そのために翌1985年の雄性部分(雌花数)の生産は前年よりさらに増加している。しかし、1984年の雄性(雌花数)が並作となるので、翌年の雌性部分は並作となり、全体としても1.5tの豊作にとどまった。

以下、同様に説明することができる。

これらの関係を図7の乾物重量ベースでまとめると、①*i*年次の雄性部分生産速度 ( $\Delta Mf_i$ )の豊凶周期の原因は、前年(*i-1*)の全生殖器官生産速度 ( $\Delta Ri-1$ )の影響をうけ、②雌性部分の生産速度 ( $\Delta Ff_i$ )は前年の雄性部分 ( $\Delta Mf_{i-1}$ )の豊凶と関係があり、さらに③全生殖器官 ( $\Delta Ri$ )は*i*年次の雄性部分と前年の雌花に由来する雌性部分の合計 ( $\Delta Mf_i + \Delta Ff_{i-1}$ )である。

①と②は比例の関係だとすると、①の関係は式(6)で、②は式(7)で示される。

$$\Delta Mf_i = \alpha \times \Delta Ri-1 \quad (6)$$

$$\Delta Ff_i = \beta \times \Delta Mf_{i-1} \quad (7)$$

$\alpha, \beta$ は定数。単位は  $\text{kg ha}^{-1} \text{yr}^{-1}$ 。

図8は式(6)の関係を示しており、 $\Delta Mf_i$ は $\Delta Ri-1$ が増加するにつれて直線的に減少し、 $\alpha = -0.30$ であった(回帰係数  $r = 0.84, P < 0.02$ )。この関係は前年の生殖器官生産速度に応じて開花量が決まることを示している。

図9は雌性部分の生産速度は前年の開花量に左右されるという関係をみたしたものである。 $\Delta Ff_{i-1} \sim \Delta Mf_{i-1}$ の関係は、図9のように回帰性はよいが ( $r = 0.75, P < 0.05$ )、ばらつきがみられ、 $\beta$ は1.8~3.8の間であった。むしろ、図9では $\beta = 1.8$ と3.8の2つのグループにわかれた。これは結実率が変わることに原因があると考えられる。 $\beta = 3.8$ の線上にある1987年と1984年の結実率はそれぞれ12%と8.3%であり、小さい結実率(5.6%と4.7%)の年は $\beta = 1.8$ の線上に回帰していた。

以上のように式(6)と(7)の成立が認められたことは、

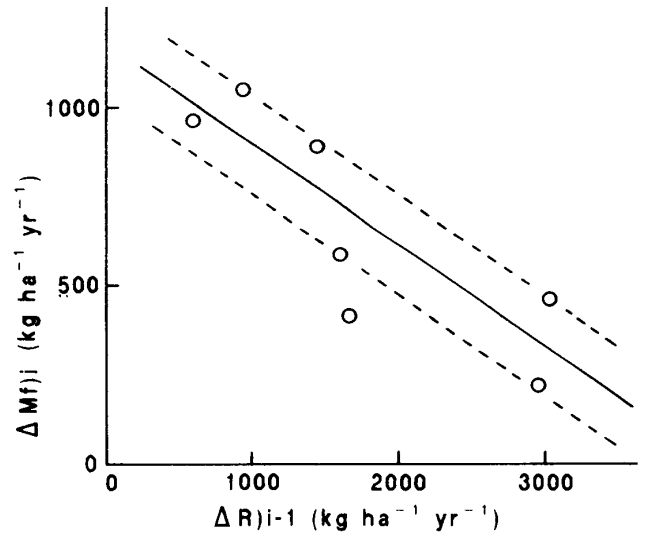


図8 前年の全生殖器官の生産速度が雄花開花量に及ぼす影響

Effects of the production rate of total reproductive organs in the previous year ( $\Delta Ri-1$ ) on that of male components ( $\Delta Mf_i$ ) ( $r = 0.84, P < 0.02$ ).

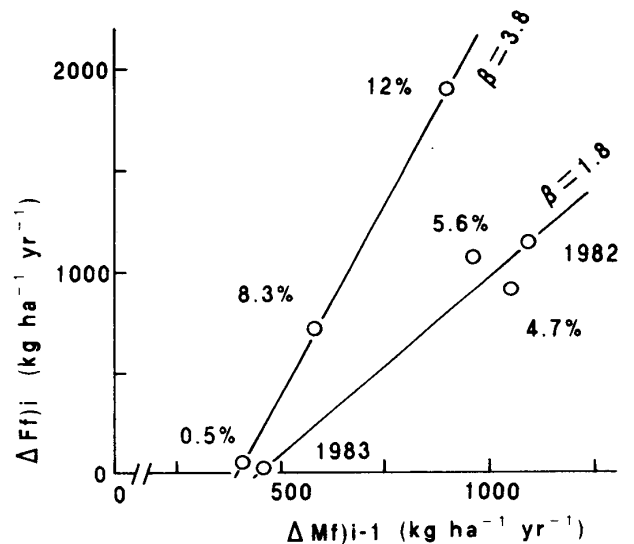


図9 前年の雄花開花量が雌性部分の生産速度に及ぼす影響

Effects of the production rate of male components in the previous year ( $\Delta Mf_{i-1}$ ) on that of female ( $\Delta Ff_i$ ) ( $r = 0.75, P < 0.05$ ). Figures in percentage represent seed-maturing ratios. Male catkins  $\propto$  total female flowers (cf. Fig. 2).

隔年結実を基にしたシイ林の生殖器官生産の豊凶現象の説明が妥当であったことになる。この説明から豊と凶が3年周期であることも理解できる。大豊作が6年目にくる現象は、 $\beta$ に違いがあることからわかるように、主に結実率が一定しないことが原因だと推察される。つまり、大豊作は6年周期というよりも3の倍数の年周期で訪れると考えられた。以上のようにシイ林の生殖器官生産の豊凶周期が3年であることが確かめられた。

## 謝 辞

本調査のため長年にわたり京都府宇治市興聖寺境内のシイ林の使用を許可された同寺住職植本攝道氏に深く謝意を表す。

調査林を選ぶ段階から調査終了まで、常にご尽力、ご教示頂いた当時京都府立大学農学部竹岡政治教授に感謝の意を表す。

雄花を食害するヨシノコバガの同定を京都府立大学農学部応用昆虫学研究室の吉安 裕助教授にお願いした。1982年の測定は当時本大学農学部研究科の井坪豊明氏の協力により、植生調査は1988年度の本学部造林学研究室専攻生の麻田昌克、岩月鉄平、米田吉宏の諸氏の協力をえて行った。また本原稿のタイプは1993年度専攻生の富永恵子氏の協力をえた。以上の方々に厚くお礼を申し上げる。

## 引用文献

- 1) 橋詰隼人・坂本大舗 (1991): スギ林, ヒノキ林における花粉生産量に関する研究. “花粉症対策の基礎研究. 平成2年度科研補助(一般B) 報告書. 37 pp.” 3-21.
- 2) 岩月鉄平 (1989): シイ成熟林における生殖器官の生産量に関する研究. 京都府立大学農学部林学科卒業論文, 52 pp.
- 3) 金指達郎・横山敏孝・金川 侃 (1990): スギ人工林における雄花生産量. 花粉誌 36, 49-58.
- 4) 吉良竜夫 (1976): 陸上生態系 (生態学講座 18). 166 pp. 共立出版, 東京.
- 5) KIRA, T. (1977): Forest vegetation of Japan. Introduction. “In Primary productivity of Japanese forests. Ed. by SHIDEI, T. and KIRA, T. 289 pp. University of Tokyo Press, Tokyo.” 1-9.
- 6) KIRA, T. (1977): Production rates. Net production. “In Primary productivity of Japanese forests. Ed. by SHIDEI, T. and KIRA, T. 289pp. University of Tokyo Press, Tokyo.” 101-108.
- 7) 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, 205 pp.
- 8) 北村四郎・村田 源 (1978): 原色日本植物図鑑, 木本編II. 545 pp. 保育社, 東京.
- 9) MEDWECKA-KORNAŚ, A. (1971): Plant litter. “In Methods of study in quantitative soil ecology: population, production and energy flow. Ed. by PHILLIPSON, J. 288pp. Blackwell Scientific Publications, Oxford and Edinburgh.” 24-33.
- 10) NEWBOULD, P. J. (1967): Methods for estimating the primary production of forests. 60pp. Blackwell Scientific Publications, Oxford and Edinburgh.
- 11) 小川 享・齋藤秀樹 (1993): トチノキ林の種子生産への投資 — 1985年の例 —. 京都府大演習林報 37, 1-9.
- 12) SAITO, H. (1977): Production processes. Litterfall. “In Primary productivity of Japanese forests. Ed. by SHIDEI, T. and KIRA, T. 289pp. University of Tokyo Press, Tokyo.” 65-75.
- 13) 齋藤秀樹 (1986): オニグルミ林分の花粉生産速度. 京府大学報・農 38, 7-16.
- 14) 齋藤秀樹・今井英行・中口 努・久後地平・川瀬博隆・竹岡政治 (1989): 林齢の異なるミズナラ林における雄花, 花粉, 雌花および種子生産の比較. 京府大学報・農 41, 46-58.
- 15) SAITO, H., IMAI, H. and TAKEOKA, M. (1991): Peculiarities of sexual reproduction in *Fagus crenata* forests in relation to annual reproduction of reproductive organs. Ecol. Res. 6, 277-290.
- 16) 齋藤秀樹・井坪豊明・神田信行・小川 享・竹岡政治 (1990): トチノキ林の再生産器官の生産量 — とくに花粉と種子について —. 京府大学報・農 42, 31-46.
- 17) 齋藤秀樹・井坪豊明・竹岡政治 (1987): 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. 京府大学報・農 39, 26-39.
- 18) 齋藤秀樹・井坪豊明・竹岡政治 (1991): コナラ林の再生産器官の生産量 — 種子生産のための同化産物の投資 —. 京都府大演習林報 35, 1-14.
- 19) 齋藤秀樹・中井邦彦・網野寿一・岩月鉄平・長

- 谷川博一・竹岡政治 (1991) : 生殖器官の生産量からみたシイ林の有性生殖. 京府大学報・農 43, 8-23.
- 20) 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.
- 21) 齋藤秀樹・竹岡政治 (1987) : 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 37, 183-195.
- 22) 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.
- 23) SPURR, S. H. and BARNES, B. V. (1980: Forest ecology (third edition). 687pp. John Wiley & Sons, NY.

### Summary

In a mature stand of Shii chinkapin (*Castanopsis cuspidata* SCHOTTKY) at Kohsho-ji temple, Uji, Kyoto, the annual yield (per ha) of sexual organs was studied using 10 litter traps (each 50 cm×50 cm in mouth area) during eight consecutive years, and that of pollen was estimated by multiplying the number of fallen male catkins per ha per yr by the mean amount of pollen per catkin before flowering. We focused mainly on cyclic periodicity and its causes in the yield of sexual organs of Shii chinkapin, which requires two growth seasons for nut maturation. The main results were as follows.

- 1) Dry-matter yield of sexual organs produced during two years was in the range 463.4-2792.0 (mean: 1607.8) kg ha<sup>-1</sup> in each year of flowering. Heavy crops of male and female components occurred at intervals of three years. However, no periodicity in the total crop of either was recognized. The percentage proportion of male components to total sexual organs for dry-matter yield varied from 30% (productive year) to 90% (unproductive year), increasing with decreasing total crop.
- 2) Annual production rates, or assimilation products, invested in the production of sexual organs were in the range 611.4-3031 (mean: 1677) kg ha<sup>-1</sup> yr<sup>-1</sup>. Productive years with more than 1500 kg ha<sup>-1</sup> yr<sup>-1</sup> occurred five times in an 8-yr period, and an unproductive year with less than 1000 kg ha<sup>-1</sup> yr<sup>-1</sup> occurred only one. I considered that the large assimilation products of the study stand resulting from a favorable climate site (moist and warm-temperate zone) permitted this huge and frequent investment in production of sexual organs.
- 3) The sequence of production rates of male components when starting at year  $i$  was light → medium → heavy, and that of female (including nuts), medium → light → heavy (heavy → medium → light for starting at year  $i-1$ ), the two sequences being reversed. The percentage dry weight of male components to production rates of total sexual organs changed in the sequence large → medium → small when a year started at  $i+1$  (for female, small → medium → large).
- 4) Production rates of sexual organs at year  $i$  (sum of production rates of male components at year  $i$  and those of components derived from female flowers at year  $i-1$ ) set flowers bearing in the following year  $i+1$ , and this was closely related to production rates of female components at year  $i+2$ . These relationships meant that heavy production of sexual organs occurred at an interval of three years, and that very heavy production appeared at intervals based on a multiple of three because of the yearly fluctuation of seed maturity. This 3-yr cyclic periodicity results in alternate-year bearing for Shii chinkapin.
- 5) The pollen production rate of 13.1-86.9 (mean: 49.5)×10<sup>12</sup> ha<sup>-1</sup> yr<sup>-1</sup> was by far the largest number among other species. Such a huge number of pollen grains, however, was balanced by the number of ovules in a stand (numerical ratio of pollen grains to ovules: 3 - 4×10<sup>5</sup>).
- 6) Dry matter allocated to nut production among assimilation products invested in sexual organs was in the range 0%-40% (mean: 20%). The assimilation product necessary for producing a single nut was 0.682-0.981 g per nut. The cost of nut production was 2.7-3.9 times per nut (excluding a very light year). This seed



production effort was similar to those of other barachorous species.

- 7) Male catkins of about 95% were opened every year. Female flowers of about 35% fell in the first year, and those of 55%-60%, in the second year, the total number of immature fruits reaching 88%-95% of all female flowers (excluding a very light year). Seed-maturing ratios were in the range 0.4%-12% of the numbers of all female flowers, and increased with the increase in

yield of sexual organs. Little growth of immature fruits was recognized, corresponding to 3%-5% of the mean weight of mature nuts. The production rates of nuts and whole sexual organs depended chiefly on the number of female flowers, while a slight change in seed-maturing ratios significantly affected the production rate or yield because of the large number of female flowers and the large size of the nut.

付表1 シイ調査林の種組成

Floristic composition of the study stand of *Castanopsis cuspidata*.

Tree species	No. of trees		DBH (cm)		Basal area	
	Per plot	(ha <sup>-1</sup> )	Mean	Min-Max	m <sup>2</sup> ha <sup>-1</sup>	(%)
<i>Castanopsis cuspidata</i> シイ	125	(1303)	14.4	1.0 - 53.8	42.223	( 94.7)
<i>Camellia japonica</i> ツバキ	62	( 646)	2.6	1.0 - 6.0	0.404	( 0.9)
<i>Photinia glabra</i> カナメモチ	45	( 469)	2.5	1.0 - 11.3	0.338	( 0.8)
<i>Eurya japonica</i> ヒサカキ	35	( 365)	1.8	1.0 - 4.3	0.113	( 0.3)
<i>Gardenia jasminoides</i> var. <i>radicans</i> コクチナシ	33	( 344)	1.5	1.0 - 2.4	0.061	( 0.1)
<i>Quercus glauca</i> アラカシ	25	( 261)	2.4	1.0 - 10.2	0.209	( 0.5)
<i>Symplocos prunifolia</i> クロバイ	10	( 104)	2.6	1.3 - 6.7	0.073	( 0.2)
<i>Cleyra japonica</i> サカキ	7		1.2	1.0 - 1.6	0.0087	
<i>Ligustrum japonicum</i> ネズミモチ	6		2.1	1.5 - 2.8	0.022	
<i>Vaccinium bracteatum</i> シヤシャンポ	4		1.4	1.1 - 1.6	0.0063	
<i>Ilex chinensis</i> ナナメノキ	3		4.8	2.8 - 7.8	0.069	
<i>Ilex integra</i> モチノキ	2		2.2	1.7 - 2.7	0.0083	
<i>Abies firma</i> モミ	1		8.8	—	0.063	
<i>Illicium religiosum</i> シキミ	1		4.7	—	0.018	
Total (Evergreen broadleaf)	359	(3743)	—		43.616	( 97.8)
<i>Acanthopanax sciadophylloides</i> コシアブラ	18	( 188)	7.3	3.1 - 12.5	0.911	( 2.0)
<i>Viburnum erosum</i> コバノガマズミ	13	( 136)	1.6	1.0 - 2.6	0.029	( 0.1)
<i>Rhus sylvestris</i> ヤマハゼ	2		2.8	2.7 - 2.9	0.013	
<i>Evodiopanax innovans</i> タカノツメ	2		2.0	1.4 - 2.5	0.0067	
<i>Viburnum dilatatum</i> ガマズミ	2		2.0	1.9 - 2.1	0.0066	
<i>Rhododendron reticulatum</i> コバノミツバツツジ	1		2.1	—	0.0036	
Total (Deciduous broadleaf)	38	( 396)	—		0.970	( 2.2)
Sum total	397	(4139)	—		44.586	(100.0)

Area of plot: 959.2 m<sup>2</sup> or 30m by 35m on the slope.

付表2 開花年別の生殖器官各部分の収量 (個数)

Number of each reproductive organ component by the year of flowering, measured with 10 litter traps (each 50cm×50cm in mouth area). Mean for 10 litter traps with  $\pm$  standard deviation ( $\times 10^3$  ha<sup>-1</sup>).

Year of flowering	1981	1982	1983	1984	1985	1986	1987	1988	1989	Mean
Male catkins,										
open ( <i>Mo</i> )	—	46568 $\pm 10198$	23660 $\pm 14265$	20428 $\pm 11111$	29624 $\pm 4576$	10916 $\pm 1674$	34908 $\pm 8516$	39128 $\pm 10546$	7028 $\pm 2492$	26533
not open ( <i>Mc</i> )	—	4896 $\pm 2230$	—	1424	692	540	3000 $\pm 1140$	3652 $\pm 1311$	1520 $\pm 697$	2246
total ( <i>Mf</i> )	—	51464	(23660)	21852	30316	11456	37908	42780	8548	28498 <sup>a</sup>
Female parts,										
nuts ( <i>S</i> )	5368 $\pm 3203$	2504 $\pm 1831$	0	1668 $\pm 2285$	2068 $\pm 980$	4 $\pm 13$	4092 $\pm 1927$	1152 $\pm 811$	—	2107
burs ( <i>C</i> )	7192 $\pm 3757$	3256 $\pm 1915$	12 $\pm 28$	1576 $\pm 1234$	1804 $\pm 1108$	8 $\pm 17$	4264 $\pm 1560$	1332 $\pm 608$	—	2431
immature fruits ( <i>Fi</i> )	15136* $\pm 10894$	9336* $\pm 5943$	1964* $\pm 2533$	17308 $\pm 20849$	30072 $\pm 9976$	1788 $\pm 2384$	30644 $\pm 10615$	27144 $\pm 8525$	—	21391 <sup>b</sup>
main axes ( <i>A</i> )	—	—	—	—	2148 $\pm 849$	276 $\pm 307$	3188 $\pm 991$	2520 $\pm 746$	—	2033
total flowers ( <i>Ff</i> )	22328*	12592*	1976*	18884	31876	1796	34908	28476	—	23188 <sup>b</sup>

*Mf* = *Mo* + *Mc*. *Ff*, total number of female flowers (= *Ff* + *C*).

Immature fruits (values with asterisks) in 1981-1983, number of female flowers bearing on 0-yr-old main axes were excluded.

<sup>a</sup> mean for 1982-1989. <sup>b</sup> mean for 1984-1988.

付表3 開花年別の生殖器官各部分の収量 (乾重)

Dry weight of each reproductive organ component by the year of flowering, measuring with 10 litter traps. Mean for 10 traps with  $\pm$  standard deviation (kg ha<sup>-1</sup>).

Year of flowering	1981	1982	1983	1984	1985	1986	1987	1988	1989	Mean
Male catkins,										
open ( <i>Mo</i> )	—	722.4 $\pm 140.3$	284.0 $\pm 147.8$	424.3 $\pm 180.1$	740.0 $\pm 87.6$	326.0 $\pm 41.4$	604.7 $\pm 121.6$	738.7 $\pm 176.4$	155.2 $\pm 28.3$	499.4
not open ( <i>Mc</i> )	—	25.4 $\pm 8.6$	—	8.1	4.0	4.9	27.6 $\pm 10.3$	22.4	12.4	15.0
pollen ( <i>P</i> )	—	343	174	151	218	80.4	257	288	51.8	195
male total ( <i>Mf</i> )	—	1090.9	(458.3)	582.9	962.2	411.3	889.5	1049.4	219.3	708.0 <sup>a</sup>
Female parts,										
nuts ( <i>S</i> )	—	—	—	—	467.4 $\pm 223.3$	0.6 $\pm 1.9$	1137.3 $\pm 570.8$	288.3 $\pm 197.3$	—	473.4
burs ( <i>C</i> )	—	—	—	—	118.3 $\pm 70.8$	0.5 $\pm 1.0$	257.2 $\pm 96.2$	101.2 $\pm 53.0$	—	119.3
immature fruits ( <i>Fi</i> )	—	—	—	—	344.3 $\pm 186.6$	39.6 $\pm 87.5$	339.6 $\pm 152.1$	393.2 $\pm 14.6$	—	279.2
main axes ( <i>A</i> )	—	—	—	—	137.6	11.5	168.5 $\pm 58.9$	125.5 $\pm 17.6$	—	110.8
female total ( <i>Ff</i> )	1940.2* $\pm 969.8$	1138.1* $\pm 657.9$	28.5* $\pm 32.2$	713.2* $\pm 883.4$	1067.5	52.1	1902.5	908.1	—	968.8 <sup>b</sup>
Reproductive parts ( <i>R</i> )	—	2229.0	486.8	1296.1	2029.7	463.4	2792.0	1957.5	—	1607.8

*P*, see Table 3. <sup>a</sup> mean for 1982-1989. <sup>b</sup> mean for 1985-1988.

For female total with asterisks, female flowers bearing on 0- and 1-yr-old main axes were excluded.

For female total in 1985-1988, female flowers bearing on 0-yr-old main axes were included.