

若いシイ林の種子生産様式

齋 藤 秀 樹

HIDEKI SAITO

Seed production system of a young *Castanopsis cuspidata* stand

要旨：若いシイ林においてリタートラップ法で生殖器官部分の生産量を測定し、花粉生産量を推定し、種子生産の様式を調べ、そして筆者らによる2成熟林の結果と比較検討した。若い林分の雄花の生産量は成熟林より少なく、雌花や種子はほぼ等しかった。そのためにM/F(花序・花の性比)やP/O(花粉対胚珠の数比)は小さく、種子生産の効率は高かった。花の豊凶は大きく(12倍)、凶作年には雄花より雌花の個数低下が著しかった。雌花の生存数を追跡すると、開花後1年以内に雌花を着けた雌花序が多数間引かれた。翌年の果実成長期には果序からの果実の間引きが多くみられた。この落下果実はほとんど成長していなかった。果実成長期に生存した果序数の割合は種子の凶作年6%から豊作年44%の範囲にあり、種子凶作の年ほど小さかった。また、果実の生存数割合では全体の0.5%から19%であった。これらの果実の約60%が健全種子に発達した。種子生産に投資される同化産物のコスト、比コストは成熟林の値と似ていた。

はじめに

京都盆地を囲む低山帯のシイ(*Castanopsis cuspidata*)林について、生殖器官部分の発達段階別の生産量を調査して、種子成熟までの過程を比較検討してきた^{4,9,11)}。シイ大径木で構成される成熟林では詳しい調査を行ったし^{4,11)}、8年間の継続調査から種子豊凶の3年周期説を示した⁴⁾。成熟林と若い林と対比させる興味が生じ、林齡35年生前後のシイ林を対象に今回調査を行った。そして種子の生産様式を、雌花・果実の生存数の変化や種子生産コストなどを群落ベースで比較して解析した。シイ以外の樹種との違いについてもふれた。今後、本研究と同種類の資料を集めれば樹種の分布拡大や繁殖戦略が明らかにできると確信する。

本調査のためにシイ林の使用を許可された興聖寺住職植本攝道氏に深く謝意を表する。雄花を食害するヨシノコブガの同定を京都府立大学農学部助教授

の吉安 裕氏にお願いした。トラップの設置には当時農学部造林学研究室専攻生小川 享氏の協力を得た。以上の方々に厚く御礼申し上げる。

調査林分

本調査は京都府宇治市紅斎の仏徳山(標高131m)山麓に所在するシイ林で行った。この林分は前報⁹⁾の林分Aと同じである。

この調査地は京都盆地を取りまく東部山群の南端に位置し、宇治川に面している。照葉樹林帯であり、本調査地の南南西9kmの田辺観測所(標高50m)における平年値によると平均気温は14.9°C、年降水量は1496mm、WIは120.4°C・month、CIは-2.0°C・monthである⁴⁾。

斜面中腹から下部の位置に調査区18m×27m(傾斜方向)を設けた。この斜面は南西向き、平均傾斜27度、標高は90mである。

調査終了の前年に調査区内の植生調査を行った

京都府立大学農学部造林学研究室

Laboratory of Silviculture, Faculty of Agriculture, Kyoto Prefectural University, Kyoto, 606, Japan.
平成6年8月8日受理

表1 若いシイ調査林の胸高直径階別の本数と胸高断面積合計

Number and basal area of trees (DBH ≥ 1 cm) in a young *Castanopsis cuspidata* stand studied (as of August 1988). Area of plot: 433.0 m² or 18 m \times 27 m on the slope.

DBH class (cm)	No. of trees per plot (ha ⁻¹)			Basal area in % (m ² ha ⁻¹)			
	<i>C. cuspidata</i>	Ever	Deci	Total	<i>C. cuspidata</i>	Ever	Deci
1-2	24	102	74	2.0	0.2	33.7	15.3
3-4	2	35	12	2.0	0.1	41.0	11.6
5-9	5	4	5	2.2	1.1	13.7	15.2
10-14	10	1	1	5.6	5.2	11.6	10.2
15-19	13		2	18.0	17.2		47.7
20-24	9			17.3	18.8		
25-29	14			41.1	44.6		
30-34	3			11.8	12.8		
Total	80	142	94	100	100	100	100
	(1847)	(3279)	(2170)	(45.7)	(42.2)	(1.5)	(2.0)

Ever, evergreen broadleaf trees of 10 species: 58 *Camellia japonica* (DBH, 1-5 cm), 27 *Symplocos prunifolia* (1-7), 1 *Ilex pedunculosa* (10), 18 *Quercus glauca* (1-3), 15 *Eurya japonica* (1-3), 10 *Vaccinium bracteatum* (1-3), and the other 4 species, including 1 *Chamaecyparis obtusa* (6).

Deci, deciduous broadleaf trees of 9 species: 16 *Acanthopanax sciadophylloides* (DBH, 2-17 cm), 20 *Evodiopanax innovans* (1-3), 15 *Rhus trichocarpa* (1-2), 15 *Viburnum erosum* (1-2), 16 *Rhododendron reticulatum* (1-2), and the other 4 species.

(表1)。シイの胸高直径Dは1~33 cmの範囲に出現し、胸高断面積合計では全体の92%を占める。上層林冠を構成する個体(D ≥ 15 cm)の大半はシイで、調査区内に39本あり、胸高断面積合計では93%に達した。この林冠にコシャブラ3本(D, 11~17 cm)が含まれた。シイ以外の樹種(D ≥ 1 cm)は胸高断面積合計では全体の8%しかないが、本数は多い。常緑樹と落葉樹に分けると本数では3:2、胸高断面積合計では3:4である。常緑樹を胸高断面積合計の大きい順にあげるとツバキ(0.64 m² ha⁻¹)、クロバイ(0.40)、アラカシ(0.084)、ヒサカキ(0.073)など、落葉樹はコシャブラ(1.68)、タカノツメ(0.16)、ヤマウルシ(0.065)、コバノガマズミ(0.051)、コバノミツバツツジ(0.046)などである(表1脚注を参照)。

シイ優勢木の樹齢を成長錐で測ったところ35~36年生であった。上記の植生調査にも若い林分の種組成の特徴が認められた。

なお、本調査林分は興聖寺の境内林であるために人為干渉は少ない。

調査方法

1. リタートラップ法による生産量測定

花粉以外の生殖器官部分の生産量を落下量から測定した。

使用したリタートラップは50 cm \times 50 cmの受け口で、ゴース布製袋をつけたものである。このトラップは他のシイ林^{4,9,11)}で使用したものと同じタイプであり、詳細は参照されたい。調査区内に設置したトラップは20個、5 m \times 4 m(傾斜方向)内に1個を配置した。

調査の開始は1986年3月12日、終了は1990年4月22日である。

トラップに入ったリターは1月間隔で採集した。雄花の落下盛期には0.5月間隔とした。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、開花年ごとに次の部分に選別して個数および重量を測定した。

雄性部分: 開花雄花序Moと未開花雄花序Mc。

雌性部分: 見かけ上健全な成熟した種子S、この種子を包んでいたと思われる殻斗C、雌花を含めた未熟果実Fi(虫害種子の重量を含む)、雌花序と果序の主軸A。なお、雌花は花序軸との分離が難しいので、雌花の重量はAに含めた。

重量は85°Cで48 h乾燥した後に、室温で、感量1 mgで測った。重量はすべてこの乾重量で示す。

2. 花粉の生産量

花粉は開花すると四散する。そこで、林分花粉生産量 P は開花前の雄花序当たりの花粉量 p を測定して次式(1)から推定した。

$$P = Mo p \quad (1)$$

$$\text{ここで, } p = mf p' \quad (2)$$

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

p' は雄花当たりの花粉量, mf は雄花序当たりの雄花数, p'' は雄ずい当たりの花粉量, s' は雄花当たりの雄ずい数である。

また、雄花序当たりの雄ずい数 s は、

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

まず、本調査林の調査区外にあるシイ4本を選定し、これらの試料木から1987年と1988年の採取適期(表2)に、開花前の雄花序を小枝ごと採取した。そして次に述べる mf , s' , p'' (重量と粒数) の測定を行った。

2.1) 雄花数 mf

雄花序は当年生シートの葉腋に着き、雌花序のある場合にはシートの先端に着く。雄花序試料をランダムに抽出するため、まず当年生シートを切り取り、これに着く雄花序数の積算が100個を越え

るまでシートを追加して調査を継続した。また、これらシートに着いている雌花序についても雌花数 ff を測定した。

2.2) 雄ずい数 s'

1本の試料木から雄花序10個を抽出し、抽出するのないように各雄花序から10雄花を選んで、これら雄花につく s' を数えた。試料とした雄花数は試料木当たり100個になる。

2.3) 花粉量 p''

雄花序の先端部、中央部、基部からそれぞれ薬(雄ずい)4個を抽出し、合計12薬の花粉重量 p'' をまとめて測った。試料木1本から5雄花序を試料としたから、合計60薬について測定したことになる。

花粉数の測定は、重量測定の薬試料を取ったのと同じ雄花序から、同様に3カ所からそれぞれ1薬(雄ずい)を抽出して行った。試料木当たり5雄花序を用いたから合計15薬を測定したことになる。

この p'' の測定法は齋藤ら¹¹⁾を参照されたい。

表2 開花前の雄花序に含まれる花粉量

Mean dry weight and number of pollen grains contained in male catkins before flowering.

Year of flowering	1987	1988	Mean
Collected on	12 May	16 May	
Number of			
stamens per flower, s'	(9.67–11.2) $n=100$ flowers	(8.70–10.6) $n=100$ flowers	
flowers per catkin, mf	(33.0–42.0) $n=100–121$ catkins	(39.0–46.7) $n=102–107$ catkins	
stamens per catkin, s	(366.3–406.3)	(339.3–449.2)	
Weight of pollen			
per stamen, p'' (mg)	(0.0168–0.0187) $n=60$ stamens	(0.0177–0.0212) $n=60$ stamens	
per flower, p' (mg)	(0.1663–0.1941)	(0.1666–0.2177)	
per catkin, p (mg)	6.737 (6.177–6.988)	7.998 (7.193–9.344)	7.368
Number of pollen			
per stamen, p''	(3070–6320) $n=20$ stamens	(4165–5000) $n=20$ stamens	
per flower, p' ($\times 10^3$)	(29.69–65.64)	(43.46–45.72)	
per catkin, p ($\times 10^6$)	1.824 (1.247–2.316)	1.891 (1.695–2.046)	1.867
Wt. of a single grain, W_{pg} (10^{-6} mg)	3.9 (3.0–5.6)	4.2 (3.8–4.6)	4.05

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.

W_{pg} , weight of pollen grains per stamen divided by grain number. n , sample size.

$$s = mf s'. p' = s' p''. p = mf p'.$$

花粉生産量

1. 雄花序当たりの花粉量

表2は開花直前の雄花序に含まれる平均花粉量 p (重量と粒数) を求めたものである。

試料木によって mf , s' , p'' の大小に傾向的な片寄りがみられたので、試料木ごとに式(2)～(4)で計算して p を求めた。表2の括弧内は4試料木中の最小値～最大値の範囲で示してある。

mf , s' , p'' の大半の値は試料木間の差が15～30%に収まるが、1987年の花粉数 p'' だけは200%の違いが認められる。これは1試料木だけ p'' が少ないため、他の3試料木では4640～6320粒の範囲にあった。この試料木の p も 1.247×10^6 と少なく、他の3本の値 ($1.860 \sim 2.316 \times 10^6$)との間に溝がみられた。

試料木間の p にはバラツキがみられるけれども試料木4本の平均 p は1987年と1988年とほぼ等しくなった。両年の平均値は7.368 mgと 1.867×10^6 粒である。

p'' の花粉重を花粉数で割って求めた花粉1粒の平均重量 W_{pg} を表2に示す。花粉数 p'' が少なかった前述の試料木の1987年の W_{pg} は 5.6×10^{-6} mgとかけ離れて大きかった。平均すると W_{pg} は 4×10^{-6} mg前後になる。この値は、松尾大社の成熟林¹¹⁾で今回と同じ方法で求めた値 ($2.86 \sim 3.43 \times 10^{-6}$ mg)に比べて20～40%大きい。若いシイの花粉は大粒になると推察される。

2. 林分生産量の推定

林分当たりの花粉生産量 P を上記 p の平均値を用いて推定したのが表3である。

この花粉生産量にみられる特徴は成熟林に比べて年次変動が大きいことである。最大値/最小値の比は12に達している。本調査林に隣接する高齢の成熟林(宇治林)⁴⁾における8年間の変動は6.6、前出の松尾林¹¹⁾では4年間に1.8であり、これらと比べて本調査林の変動はかけ離れて大きい。なお、これは雄花序数の年次変動に原因がある(表4参照)。

今回と同じ調査年の、宇治林(花粉数13.1～73.0 $\times 10^{12}$ ha⁻¹yr⁻¹)⁴⁾および松尾林(64.2～103 $\times 10^{12}$ ha⁻¹yr⁻¹)¹¹⁾の花粉生産量に比べ本調査林の値は1/2～1/3に相当した。しかし、他の樹種の中では花粉数が多いといわれるヒメヤシャブシ低木林⁵⁾(20～40 $\times 10^{12}$ ha⁻¹yr⁻¹)より本調査林の方が多い。重量ではヒメヤシャブシの方が少し大きかった(140～280 kg ha⁻¹yr⁻¹)。

シイ林の花粉生産は、花粉数では他の樹種に比べて突出して多いが、小形の花粉粒であるから重量は大きくないという特徴が報告されている^{4,11)}。本調査結果もこれを支持するものであった。

花のデモグラフィ

1. 開花年別の収量(個数)

表4は開花年ごとに生殖器官部分の生産量(個数; ha⁻¹2yr⁻¹)を示す。雌性部分では2年間にわたる発達段階ごとの値であるから、用語の混乱を避けるため、開花年ごとの値を表す場合には収量を使う(雄性部分などでは収量と生産量は同じものをさす)。

表4の値は20トラップの平均値に標準偏差をつけて示してある。トラップ間のバラツキは比較的大きい。開花雄花序の変動係数CVは0.5～0.6、雌性部分では0.5～0.9程度であった。ここで信頼度90%(t=2)の時の平均値に対する相対誤差 ε は、

$$\varepsilon^2 = (CV t)^2/n \quad (5)$$

から求められる。ただし、nは設置トラップ数。式(5)から雄花序の ε は20～30%，雌性部分25～40%になった。

シイ成熟林のCVと比べると、宇治林(CV, 0.15～0.35)⁴⁾および本調査と同数のトラップを用いた松尾林(0.3～0.45)¹¹⁾の値に比べて本調査林の方が大きかった。このトラップ間のバラツキはシイ個体の着花量較差の反映であり、若い林分では個体差が大きいことが判った。雌性部分のCVを両成熟林^{4,11)}と比べると本調査林の方がむしろ小さかった(松尾林, 0.4～0.6; 宇治林, 0.3～1.3)。

シイ林でのCVが他の樹種より大きいとは言えな

表3 林分の年間花粉生産量の推定

Estimation of annual pollen production rates in a study stand.

Year of flowring	1986	1987	1988	1989	Mean
Number ($\times 10^{12}$ ha ⁻¹ yr ⁻¹)	17.4	39.9	52.1	4.41	28.5
Dry weight (kg ha ⁻¹ yr ⁻¹)	68.6	158	206	17.4	112

Eq.1: $P = Mo p$. P , annual pollen production rates in a stand. Mo , number of open male catkins per stand. p , mean amount of pollen per male catkin just before pollen release.

$p = 7.368$ mg and 1.867×10^6 (cf. Table 2).

表4 開花年別の生殖器官部分の収量(個数)

Yield (by number) of each component of reproductive organs by the year of flowering (mean \pm s.d.; $\times 10^6 \text{ ha}^{-1} 2 \text{ yr}^{-1}$).

Year of flowering	1985	1986	1987	1988	1989	Mean	Max/min
male parts :							
pollen, $P (\times 10^{12} \text{ ha}^{-1} 2 \text{ yr}^{-1})$	17.4	39.9	52.1	0.441	28.5	12	
catkins, open, Mo	9,310	21,392	27,904	2,362	15,242	12	
	± 6.604	± 9.151	± 10.733	± 1.397			
catkins, not open, Mc	0.532	2.322	1.722	0.506	1.271	4.6	
		± 1.455	± 0.844	± 0.335			
catkins, total, M	9.842	23.714	29.626	2.868	16.513	10	
Female parts :							
nuts, S	2.570	0.0	4.068	1.124	1.941	—	
	± 1.238		± 2.527	± 0.995			
burs, C	2.950	0.008	4.406	1.448	2.203	550,000	
	± 1.582	± 0.028	± 2.206	± 1.252			
immature fruits, Fi	2.262	31.388	29.930		21.193	14	
	± 2.424	± 17.902	± 19.120				
flowers, total, Ff	2.270	35.794	31.378		23.147	16	
main axes, A	0.192	2.974	2.718		1.961	15	
	± 0.193	± 1.788	± 1.732				

Max/min, ratio of the maximum to minimum value

Mc , immature male catkins before pollen formation. Fi , including female flowers. A , inflorescences and infructescences.

$M = Mo + Mc$. $Ff = Fi + C$. P , from Table 3.

い。雄花序の CV が小さい樹種の一つに個体サイズが小さく、立木密度の高いヒメヤシャブシがある。異なる 3 タイプの低木林⁵⁾での雄花序の CV は 0.2 ~ 0.35 を示し、 ε は 5 ~ 15% と計算された。一般に、生殖器官落下のこの CV は他の樹種でも大きく^{3, 6, 7, 10)}、本調査だけがとくに大きいわけではない。

さて、雌花数 Ff は未熟果実数と殻斗数の和で求めた(表4)。殻斗数は種子数よりも多く、1988 年は 29%，その他の年は 10 ~ 15% も大であった。この傾向はシイ成熟林でも報告されており^{4, 11)}、種子が樹上で被食されて過小となつた可能性が大きい。一方、リター選別の際の誤りも考えられる。健全な種子は殻斗から分離して落下する。虫害果や未熟果実でも一部は分離落下するし、殻斗だけ大形のものもあるので、サイズだけで選んだ殻斗から種子数を推定すると過大評価の危険がある。なお、 Ff に誤りは生じない。

雄花序数の年次変動の較差は 12 倍であった。この豊凶差を考慮すると、若い本調査林の雄花序数は成熟林^{4, 11)}の 1/3 ~ 1/2 の値といえる(宇治林 7.03 ~ 39.1×10^6 ; 松尾林 $21.4 \sim 42.4 \times 10^6$)。一方、本調査林の雌花数は成熟林と同程度であり(宇治林 1.80 ~

34.9×10^6 ; 松尾林 $20.7 \sim 26.3 \times 10^6$)、種子もほぼ等しかった(宇治林 $0.004 \sim 4.09 \times 10^6$; 松尾林 $1.27 \sim 2.78 \times 10^6$)。このように若い林分は成熟林に比べて雄花が少なく、雌花・種子の収量が同等か、または多い傾向はオニグルミ³⁾、ミズナラ⁶⁾、コナラ¹⁰⁾、ヒノキ¹²⁾などでも報告がある。

未開花雄花序の割合は 1989 年の 17.6% の他は 5 ~ 10% であった(表4)。シイ成熟林^{4, 11)}での割合をみると、宇治林の 1989 年(17.8%)を除くと、本調査林と大差はみられない(5 ~ 9%)。なお、隣接する 2 林分の 1989 年の割合がとくに大きいのは茶栽培に甚大な被害を与えた 4 月 29 日の凍霜害²⁾のせいではないかと考えている。

2. 落下の季節変化

雄花や雌花の発達と枯死の時期を落下の季節から推測する。

図1 は開花雄花序の落下の季節変化を示し、縦軸は開花から 1 年間の全落下量に対する落下割合を表す。落下の山は 5 月中旬 ~ 6 月中旬の期間にみられる。開花後 1.5 月で全量の 95% 以上の雄花序が落下した。

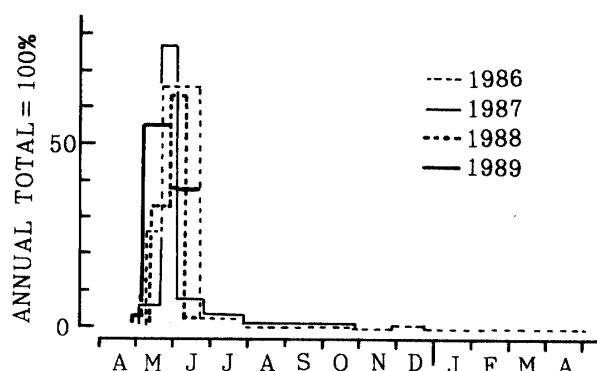


図1 開花雄花序の落下割合の季節変化
年間落下数を100とした%。

Seasonal changes in percentage of fallen male catkins opened (annual total=100%).

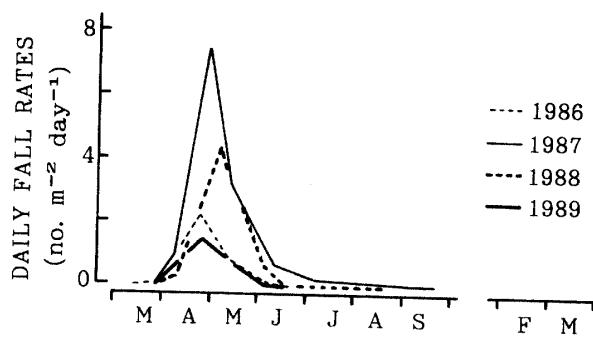


図2 未開花雄花序の日落下速度の季節変化
Seasonal fluctuations in daily fall rates of male catkins (not open).

未開花雄花序の日落下速度の季節変化を図2に示す。日落下速度とは1日当たり 1m^2 当たりの落下数である。図2から4月下旬～5月上旬の開花前の期間に落下の山がみられた。この山の出現は開花より1月は早い。このつぼみは当年生シュートが折れて落下したものが多く、花序長は0.5～2 cmと短く、明らかに花粉形成前の未熟な雄花序である。この落下シュートには雌花序も着いているものもあったが、小さくて測定できなかった。

図3は未熟果実および殻斗の落下季節の変化を示している。未熟果実の落下の山は二つ認められる。一つは開花期直後（5月・6月）の顕著な山である。この時期には主軸の落下も多いから（図4）、雌花序が間引かれて落下したものであった。他の山は翌年7月～9月までの、果実成長期にみられた。この時期の主軸落下はそれほど多くないから、これは未熟果実が主軸から離れて落下したものである。故に、果序からの果実の間引きである。この果実の平均重量は9.4 mg、これは成熟果実重（1987年の0.306 g）の3%に相当し、ほとんど発達していなかった。これらの間引きは同化産物の節約になる。

図3において未熟果実に殻斗の日落下速度を合わせると雌花・果実について示す図になり、ここには前述の果実成長期の山（2年目の7月～9月）の前後に小さな山がみられる。すなわち、2年目春の4～6月および11月・12月である。これらの両時期には主軸落下の山もみられるから（図4），前者は未熟な果実・果序（主軸）の落下で、後者は成熟による種子散布に伴う落下である。この成熟期の主軸

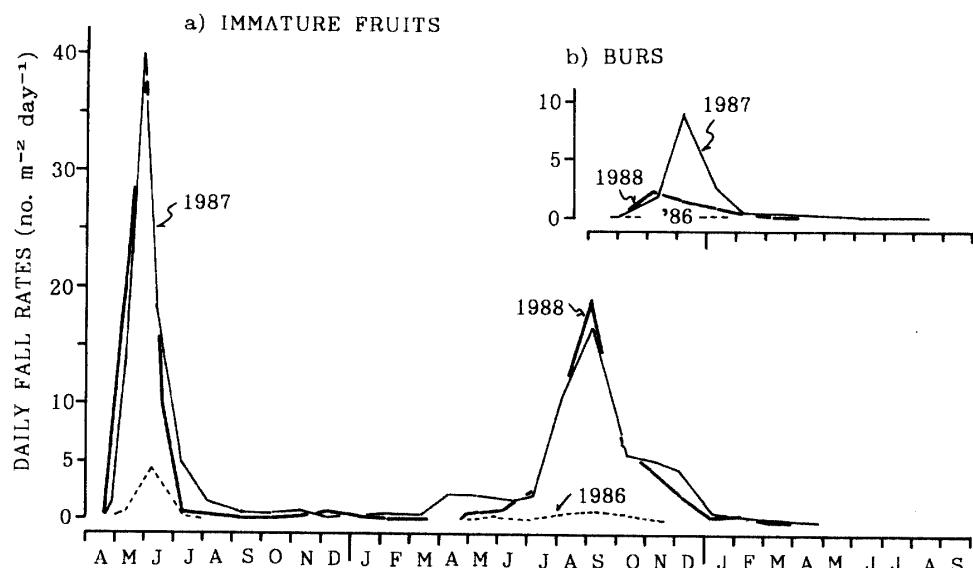


図3 未熟果実(a)および殻斗(b)の日落下速度の季節変化
Seasonal fluctuations in daily fall rates of immature fruits (a) and burs (b).

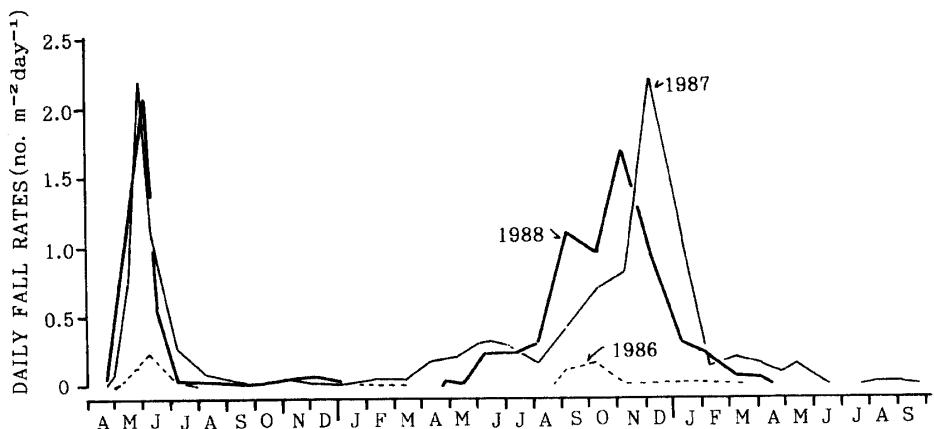


図4 主軸(雌花序・果序)の日落下速度の季節変化

Seasonal fluctuations in daily fall rates of main axes (female inflorescences and infructescences).

落下は顕著であった(図4)。

種子と殻斗の落下時期を比較したのが図5である。両部分の落下の山は11月と12月であった。しかし、殻斗落下の時期の方が種子より遅く、また長く継続する傾向がみられた。

3. 雌花の生存数の季節変化

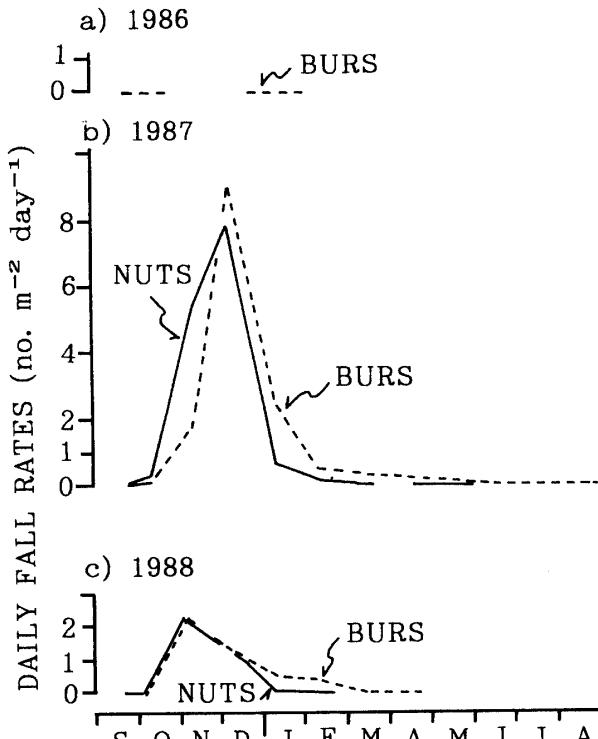


図5 種子および殻斗の日落下速度の季節変化

Seasonal fluctuations in daily fall rates of nuts and burs.

樹上に着く雌花および雌花序・果序(主軸)の生存数が2年間に変化する様子を図6に示した。上部が雌花から種子まで、下部が雌花序から果序までの発達過程における個数の百分率変化である。左端の方形区内の数値は雌花および雌花序の総数を示す。落下の季節区分は前述した集中落下の期間を参考にグループ化したもので、4月に未開花部分が落下し、5月～翌年3月に開花した当年生のもの、果実成長期の4月～6月および7月～10月に未熟なもの、11月以降は成熟したものである。

開花前に落下した雌花(序)数は次のようにして推定した。大半の未開花雄花序は当年生シートの単位で落ちるので、表5の当年生シートに着く雄花序対雌花序の数比を基に推定した。この数比は1987年と1988年とは似ており、両年の平均値である7.8%を用いた。また雌花序当たりの雌花数も同様に、両年の平均値18.5個から求めた(表5参照)。

種子収量がゼロの1986年については後に述べることにし、まず豊作年の1987年と1988年とをみる。

図6から、開花前の落下が雌花で10%足らず、雌花序で数%みられ、両年とも同じであった。開花が終わった段階では雌花(果)序は最初の着生数の70%にまで減少している。この段階で30%の雌花序が間引かれたことになる。この間引きに伴って雌花(果実)は50%に低下した。50%にまで減少した生存果実は、2年目の果実成長期に再び大幅な減少が起こり、秋の成熟期まで残った果実は1987年には20%、果序では45%であった。これを1988年についてみると7%と35%である。成長期での間引きは、多くは果序からの果実であった。この時期の果実や果序の間引きは、豊作の1987年は1988年より

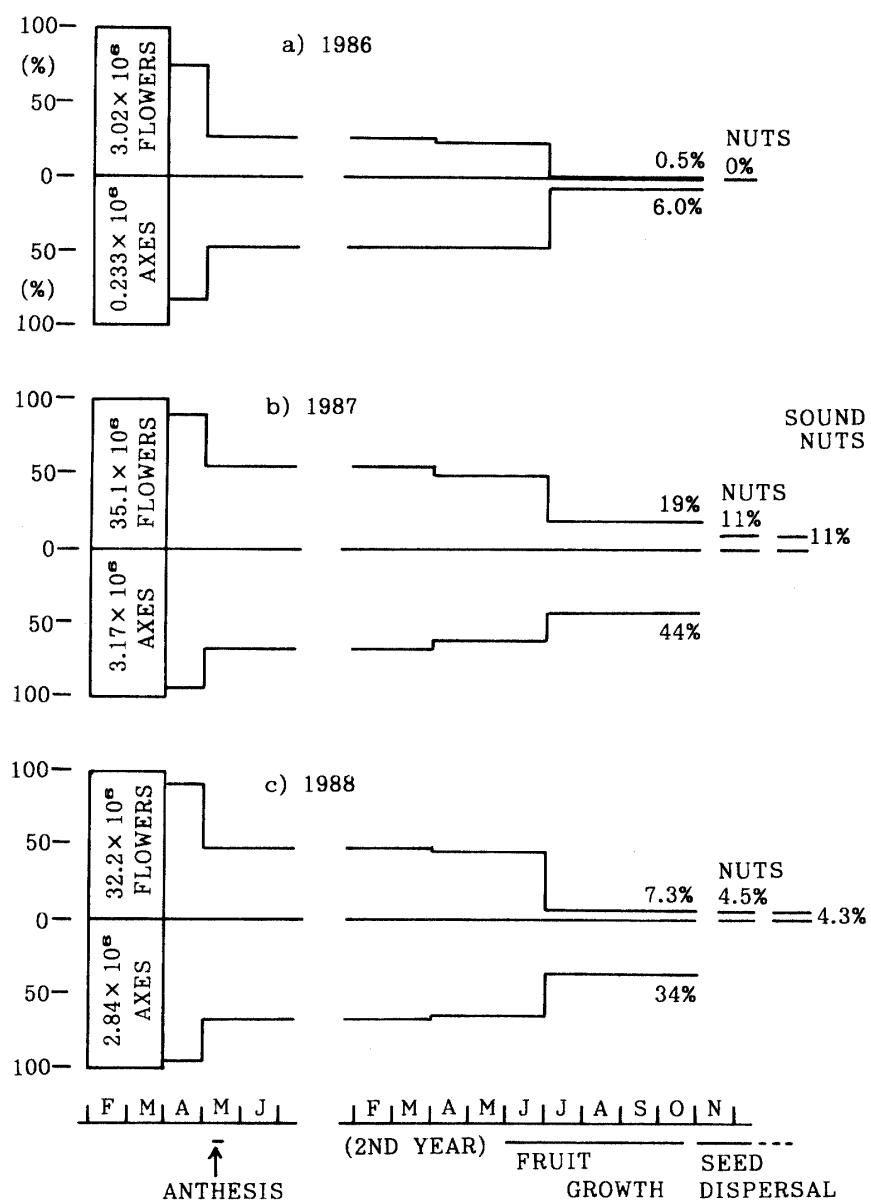


図 6 雌花および主軸(雌花序・果序)の生存数の季節変化

Changes in numbers of female flowers (upper) and main axes (female inflorescences and infructescences) (lower) within a reproductive cycle.

Figures inside rectangles represent total number of female flowers (upper) and main axes (lower).

少ない。3年間で比べると、種子凶作の年ほど成長期の果序数の落ち込みは大きかった。しかし、(見かけ上)健全種子にまで発達した果実は、3カ年共に果実成長期に生存した果実の約60%であった。果実重量の増加は開花2年目の6月から急激に起こる(齋藤ら¹¹⁾を参照)。したがって果実・果序が間引かれた後に果実の成長が起り、多量の同化産物が流れると考えられる。

以上のように成熟しない果実は大局的に2回に分けて淘汰されていることが判った。これはシイ林に

とって同化産物の節約になり、栄養成長に廻せる量が多くなり、シイ個体の生育空間の拡大に結びつく。

見かけ上健全な種子は1987年が11%、1988年が4.3%であった。

見かけ上健全種子の切断試験を行った(表6)。シイナが少数だがみられたので、各年のその割合を用いて健全種子を求めた。1987年および1988年はそれぞれ 4.007×10^6 と $1.066 \times 10^6 \text{ ha}^{-1} \text{ yr}^{-1}$ になった。なお、シイナ割合は宇治林⁴⁾に比べて、若い本調査林の方が小さかった(表6)。

表5 試料木別にみた花序に着く花数（1987年と1988年）

Numbers of male catkins and female inflorescences born on current-year shoots sampled, and mean numbers of flowers per male catkin and per female inflorescence in 1987 and 1988 by sample trees (Mean \pm s.d.).

					Mean
1) 1987 (collected on 12 May)					
Current-year shoots sampled per tree	22	25	32	24	103*
Total male catkins in sample shoots	100	118	115	121	113.5
Total female inflo. in sample shoots	12	9	15	2	9.5
Male catkins per current-year shoot	4.5 \pm 1.5	4.8 \pm 1.4	3.6 \pm 1.5	5.1 \pm 1.9	4.5
Flowers per male catkin	42.0 \pm 10.0	35.8 \pm 10.8	33.0 \pm 9.5	35.3 \pm 8.7	36.5
Flowers per female inflo.	19.8 \pm 2.2	17.4 \pm 4.2	19.3 \pm 3.0	18.5	18.7
2) 1988 (collected on 16 May)					
Current-year shoots sampled per tree	12	13	19	20	64*
Total male catkins in sample shoots	102	107	103	103	103.8
Total female inflo. in sample shoots	5	7	7	10	7.3
Male catkins per current-year shoot	8.5 \pm 2.2	8.2 \pm 1.1	5.2 \pm 2.1	5.2 \pm 0.8	6.8
Flowers per male catkin	41.1 \pm 9.6	44.1 \pm 11.1	46.7 \pm 12.5	39.0 \pm 9.0	42.7
Flowers per female inflo.	18.2 \pm 2.0	18.3 \pm 2.2	18.5 \pm 3.6	—	18.7

*, total number

表6 見かけ上健全種子の切断テスト
Seed germination test by cutting for apparently sound nuts.

Year	Period of nut collection		No. of samples	No. of sound nuts	No. of empty nuts (%)
	From	To			
This study (young stand)	29 October	23 November	200	196	4 (2.0%)
	23 November	22 December	200	198	2 (1.0%)
	23 October	21 November	200	186	14 (7.0%)
	21 November	18 December	150	145	5 (3.3%)
Mature stand (SAITO, 1993)	29 October	23 November	200	191	9 (4.5%)
	23 November	22 December	500	476	24 (4.8%)
	23 October	21 November	200	188	12 (6.0%)
	21 November	18 December	100	87	13 (13 %)

さて、種子収量がゼロの1986年をみてみよう。この年は開花前および開花後に雌花(序)の大きい低下がみられ、さらに成長期の果序の落下が他の2カ年に比べて大きい。果実成長期の生存雌花(果実)数は0.5%，雌花序数は6%にすぎなかった。なお雌花0.5%は殻斗数を基にしたもので、種子はゼロであった。

本調査では20個のトラップを設置したが面積抽出率($1.3\% = 0.25 \text{ m}^2 \div 20 \text{ m}^2$)が小さいことや果序の6%が成熟期まで生存したことから判断して、この林分で実際に種子生産がまったく無かったとは言い切れない。

本調査林の種子(見かけ上健全)の成熟率は0.3

~11%であった。この値は、今回と同じ方法で求めた宇治林(0.4~12%)¹⁰や松尾林(5.5~10.6%)¹¹の値と大差がなかった。つまり林齢差はない。リター選別時の雌花(未熟果実)の見落とし¹⁰を考えて、主軸数と雌花序当たりの雌花数(18.5花)とから推定した、雌花数 Ff^* (表7参照)を基にした成熟率は0.23%~7.4%に低下する。これは松尾林の値(Ff^* を用いた2.5~6.5%)¹¹にほぼ一致した。

4. M/FおよびP/Oについて

表7の雄花数 Mf は1987年と1988年の試料で得た雄花序当たりの平均雄花数40を基に計算した(表5参照)。雌花数については実際の測定値 Ff の

表7 M/F(雄花(序)対雌花(序)の数比)とP/O(花粉対胚珠の数比)

M/F (ratio of the number of male catkins/flowers to female inflorescences/flowers), and P/O (ratio of the number of pollen grains to ovules).

	1986	1987	1988
Total number of			
male flowers, M_f ($\times 10^6 \text{ ha}^{-1} \text{ yr}^{-1}$)	372.4	855.7	1116.2
female flowers, F_f ($\times 10^6 \text{ ha}^{-1} \text{ yr}^{-1}$)	2.270	35.794	31.378
female flowers*, F_f^* ($\times 10^6 \text{ ha}^{-1} \text{ yr}^{-1}$)	3.55	55.02	50.28
M/F (=Mo/A : catkins to inflo.)	48	7.2	10
M/F (=Mf/Ff: flowers to flowers)	164	24	36
M/F (=Mf/Ff*)	105	16	22
P/O (=P/(Ff×6)) ($\times 10^5$)	13	1.9	2.8
P/O (=P/(Ff*×6)) ($\times 10^5$)	8.2	1.2	1.7

$M_f = Mo \times 40$ (flowers per catkin) (cf. Table 5). $F_f^* = A \times 18.5$ (flowers per inflorescence) (cf. Table 5). F_f , Mo , A , and P , see Table 4.

他に、前述の推定値 F_f^* も示した。1986年の資料を使わなかった理由は後に述べる。

さて、花序または花の個数をベースとした性比を表す M/F は、種子ゼロの 1986 年だけが他の 2 年に比べて大きな値を示した。1987 年と 1988 年の値は近い。

シイ成熟林での花序数による M/F は宇治林⁴⁾が 11~15, 凶作年 40; 松尾林¹¹⁾は 8.7~14 となった。若い本調査林は成熟林の下限に近い（表 7）。このように若い林は老齢林より雌花序に比べて雄花序が少ない傾向はミズナラ⁶⁾, コナラ¹⁰⁾, トチノキ⁸⁾, ヒノキ¹²⁾などにもみられる。

胚珠に対する花粉の数比 P/O をみると。シイ雌花には 6 個の胚珠（3 室 × 2 胚珠）があるので⁴⁾, これと雌花数 F_f と F_f^* にかけて胚珠数を求めた。測定値 F_f を用いた P/O は、不作年を除く 2 年の値は $1.9 \sim 2.8 \times 10^5$, F_f^* を基に $1.2 \sim 1.7 \times 10^5$ となった。

成熟林の P/O は、宇治林⁴⁾が $3 \sim 4 \times 10^5$, 凶作年 19×10^5 ; 松尾林¹¹⁾は $4.1 \sim 8.3 \times 10^5$ (F_f^* では $2.6 \sim 3.4 \times 10^5$) と報告されている。これら成熟林の値に比べて若い本調査林の値は半分であった。若い林の方が小さい P/O を示す傾向はミズナラ⁶⁾, コナラ¹⁰⁾, ヒノキ¹²⁾などにもみられる。

本調査林の P/O はブナ林の値 ($0.6 \sim 1.4 \times 10^5$)⁷⁾ より大きいがミズナラ ($1.6 \sim 11 \times 10^5$)⁶⁾, コナラ ($2.3 \sim 8.7 \times 10^5$)¹⁰⁾, トチノキ ($6.4 \sim 32 \times 10^5$)⁸⁾ などより小さい傾向がみられる。前述のように今回調査した若いシイ林の花粉数は他の樹種より多いが、胚珠数との比でみると小さい部類にはいり、種子生産の効率としては高いことが判った。

凶作であった 1986 年の M/F と P/O は他の 2 年の約 7 倍と飛び離れて大きな値であることが注目される（表 7）。この年の雄花序試料を 5 月 10 日に採取して花数など測定している（表 8）。採取適期前であったので 1 本の試料木の資料しかないが花の構造や着き方、すなわち当年生シュート当たりの雄花序数、雄花序当たりの雄花数、雄ずい数、花粉数などは 1987 年や 1988 年の諸値（表 5）と比べて大差は認められない。故に、1986 年の雄花（序）は例年の着生状態とみなせる。この時、多数のヨシノコブガ幼虫による雄ずいの食害を受けた花序が認められた。

この試料を採取した 4 日後の 14 日に低気圧が日本海と南海を東進し、大雨と強風（最大瞬間風速 15.7 m/s ¹¹⁾ が観測されている。翌日に採取した 3 本の試料木の雄花序について調査した結果は表 8 の通りである。雄花序に着く花数は平均 $0.3 \sim 4.7$ と激減しており、花の着生しない軸だけの雄花序は 16%~80% に達した。これはヨシノコブガにより食害された雄花に強風が吹いて花が散ったと判断され、主因は食害であると推察される。かろうじて着生する雄花でも雄ずいが健全なものは 154 花序の試料にわずか 1 花であった。この事態が種子の結実率を低下させた原因であろう。なお、同年同日に京都盆地西側に位置する東向き斜面の松尾林を訪れたが雄花に異変は観測されていない。しかし、以上に述べた食害と気象害の影響は今回のデータの取扱いからみて、M/F や P/O の値には出てこない。

さて、上記の被害のあった 1986 年には、宇治林⁴⁾の P/O は 19×10^5 であり、1984 年～1988 年の他の年の値の数倍 ($2.9 \sim 4.3 \times 10^5$) であった。花序数で

のM/Fも前述の通り1986年の40だけが突出しており、他の3カ年より3~4倍も多い。別の見方をすれば凶作年には雄花の割に雌花の個数が平年に比べて1/7~1/4程度といえる。すなわち、種子凶作

になる年は雌花数の落ち込みが大きく、開花期から凶作になる要因をもつことになる。今回はさらに、この上に食害が加わっている。

表8 試料木別にみた花序に着く花数(1986年)

Numbers of male catkins and female inflorescences born on current-year shoots sampled, and mean numbers of flowers per male catkin and per female inflorescence in 1986 by sample trees (Mean \pm s.d.).

1) Before the storm (collected on 10 May 1986)				Mean
Current-year shoots sampled per tree	10			
Total male catkins in sample shoots	55			
Male catkin per current-year shoot	5.5 \pm 1.3			
Flowers per male catkin, <i>mf</i>	33.1 \pm 8.4			
Stamens per flower, <i>s'</i>	11.5 \pm 0.8 (36 flowers)			
Pollen grains per stamen, <i>p"</i>	5003 \pm 783 (20 stamens)			
2) After the storm (collected on 16 May 1986)				Mean
Current-year shoots sampled per tree	13	—	—	
Total male catkins in sample shoots	51			
Total female inflo. per sample shoots	9	11	11	
Male catkins per current-year shoot	3.9 \pm 1.5	—	—	
Flowers per male catkin, <i>mf</i>	4.7 \pm 4.2	0.3	1.5	2.2
	(51 catkins)		(52 catkins)	
Flowers per female inflo., <i>ff</i>	16.2 \pm 2.9	13.5 \pm 2.8	11.9 \pm 3.4	13.9

(), sample size.

表9 開花年別の生殖器官部分の乾物収量

Dry weight of each component of reproductive organs by the year of flowering (Mean \pm s.d.; kg ha⁻¹ 2yr⁻¹)

Year of flowering	1985	1986	1987	1988	1989	Mean
Male parts :						
pollen, <i>P</i>	68.59	157.61	205.59	17.40	112.30	
catkins, open, <i>Mo</i>	108.23	392.30	478.80	28.14	251.87	
	± 65.74	± 150.19	± 149.43	± 15.08		
catkins, not open, <i>Mc</i>	4.50	19.91	13.45	4.50	10.59	
catkins, total, <i>M</i>	181.32	569.82	697.84	50.04	374.76	
Female parts :						
nuts, <i>S</i>	532.80	0.0	1023.91	315.29	468.00	
	± 265.20		± 642.39	± 292.8		
burs, <i>C</i>	162.72	0.42	237.31	94.04	123.62	
	± 105.48	± 1.36	± 115.19	± 80.60		
fruits, mature, <i>Fm</i>	695.52	0.42	1261.22	409.33	591.62	
immature fruits, <i>Fi</i>		5.74	263.47	276.07	181.76	
			± 178.60	± 162.70		
main axes, <i>A</i>		5.68	164.76	135.72	102.05	
female, total, <i>F</i>		11.84	1689.45	821.12	840.80	
Reproductive, sum total, <i>R</i>		193.16	2259.27	1518.96	1323.80	

M=*P*+*Mo*+*Mc*. *Fm*=*S*+*C*. *F*=*S*+*C*+*Fi*+*A*. *R*=*M*+*F*.

種子生産への投資

1. 開花年別の乾物収量

種子成熟までの2年間の発達過程において各部分にどれだけの同化産物が流れたかを検討しよう。表9は本調査期間に測定できた3カ年分の乾物収量をまとめたものである。20トラップで得られた平均値に標準偏差をつけてある。生殖器官全体の収量は193~2259 kg ha⁻¹ 2yr⁻¹ の範囲にあり、年による変動は12倍に達した。この収量を2成熟林^{4,11)}の同期間の値と比べると平均値は約20%少ないものの巨視的には同等と評価される（宇治林463~2792（同1608）kg ha⁻¹ 2yr⁻¹；松尾林1609~1803（平均1688）kg ha⁻¹ 2yr⁻¹）。本調査林の凶作年の値が、既報^{4,9,11)}に例がない程に小さいのが関係しており、乾物収量は若いシイ林と成熟林とは近いと考えられる。

全収量に対する各部分の占める割合を図7に示した。この図7には乾物収量（表9参照）も対比のために図示した。種子成熟率が最大の1987年は雄性部分が25%，雌性部分が75%を占めた。また種子は45%に達し、この割合は宇治林の最大値（40%）⁴⁾を越えた。このように若齡林の種子収量（生産量）が多い例はオニグルミ³⁾、ミズナラ⁶⁾、コナラ¹⁰⁾、ヒノキ¹²⁾などにもみられる。1988年は雄性部分が多い割には雌性部分や種子の割合が低い。虫害と気象害を受けた1986年は凶作となり、雄性部分が95%にも達した。

花粉は乾物としては少なく、割合でみて7~14%（凶作年は除く）の投資であった。花粉への投資が少ないので生殖器官全体に流れる同化産物を抑える効果が考えられる。

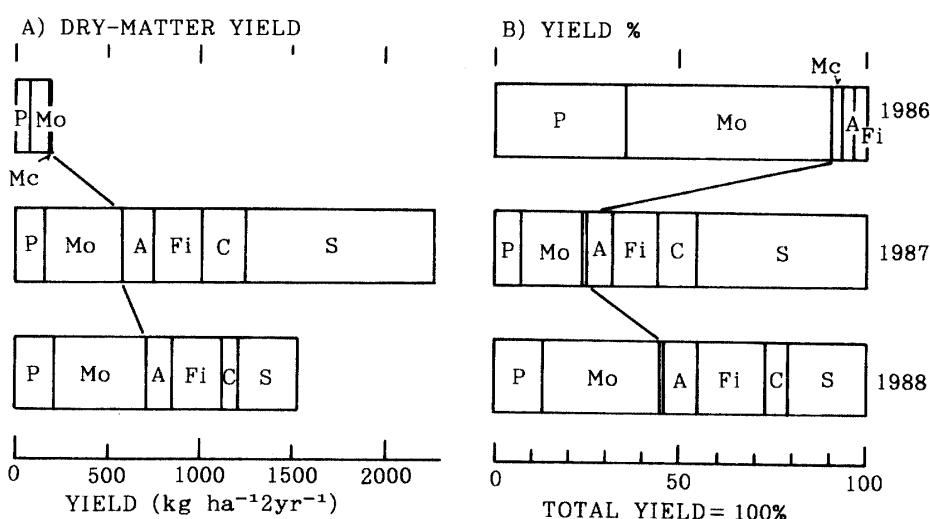


図7 開花年別にみた乾物収量(a)と各部分の割合(b)

Year-to-year fluctuations of the yield in dry weight of reproductive organs by the year of flowering (a) and percentage of the yield of each component (b).

P, pollen; Mo, open male catkins; Mc, male catkins, not open; A, main axes of inflorescences and infructescences; Fi, immature fruits; B, burs; S, nuts.

表10 種子生産コストの計算

Cost of seed/nut production in a young *C. cuspisata* stand.

Year	Dry matter yield :	Nut yield in each year			Mean nut weight $W_s = S_w \div S_n$	Cost for a single nut production $CT = R \div S_n$	Ratio of cost to nut weight $r_{cr} = CT \div W_s$
		R (kg ha ⁻¹ 2yr ⁻¹)	Number : S_n (ha ⁻¹ yr ⁻¹)	Weight : S_w (kg ha ⁻¹ yr ⁻¹)			
					(g per nut)	(g per nut)	
1986	193.16	(0.008×10 ⁶)		0.0	—	24.2	91
1987	2259.27	4.068×10 ⁶		1023.91	0.252	0.555	2.2
1988	1518.96	1.124×10 ⁶		315.29	0.281	1.351	4.8

(), burs.

表11 各年の同化産物の生殖器官部分への流れ (年間生産量)

Annual dry-matter production rates of reproductive organ components ($\text{kg ha}^{-1} \text{yr}^{-1}$)

Year of flowering	1986	1987	1988	1989	Mean
Male parts :					
pollen, <i>P</i>	68.59	157.61	205.59	17.40	112.30
catkins, open, <i>Mo</i>	108.23	392.30	478.80	28.14	251.87
catkins, not open, <i>Mc</i>	4.50	19.91	13.45	4.50	10.59
catkins, total, <i>M</i>	181.32	569.82	697.84	50.04	374.76
Female parts :					
nuts, <i>S</i>	532.80	0.0	1023.91	315.29	468.00
burs, <i>C</i>	162.72	0.42	237.31	94.04	123.62
immature fruits, <i>Fi</i>	280.47	5.74	263.47	276.07	206.44
main axes, <i>A</i>	142.06	5.73	164.76	136.67	112.31
female, total, <i>F</i>	1118.05	11.89	1689.45	822.07	910.37
Reproductive, sum total, <i>R</i>	1299.37	581.71	2387.29	872.11	1285.13

$$M = P + Mo + Mc. \quad F = S + C + Fi + A. \quad R = M + F.$$

2. 種子生産のコスト

種子の生産には果序軸や、殻斗、雄花などの部分にも相当量の同化産物を流す必要がある。そこで開花年ごとの乾物収量を種子数で割って、種子1個を生産するための乾物投資量を計算した(表10)。このコストは種子ゼロの1986年を除いた2カ年は0.555~1.351gとなった。殻斗数で求めた1986年のコストは他の2カ年の20倍以上に達した。

コストを平均種子重で割ると比コストが求められる。1986年は巨大な値になったが、他の2カ年の比コストは宇治林(2.7~3.9)⁴⁾や松尾林(平年作3, 困作6)¹¹⁾と似た値となった。

以上から若いシイ林の種子生産コストは成熟林とほぼ等しいことが明らかになった。

また、シイ林の比コストはミズナラ⁶⁾、コナラ¹⁰⁾、ブナ⁷⁾などにも近い。

3. 年ごとの同化産物の投資

シイは当年生果序が着生した状態で、春にはさらに雌花を咲かせる。したがって、2年分の生殖器官部分を大半の時期もっている。

表11は各年の乾物生産量を示す。この表を説明する。シイの冬芽は小形であるから、雄性部分は開花した年の同化産物による生産と考えた。雌性部分の内で1年以内に落下した雌花序・果序(雌花、未熟果実、主軸の重量)は開花年に入れ、これ以外の部分は開花翌年の成長とした。果序軸の32%は開花年に重量成長し、果実は0.3%の成長であるという¹¹⁾。この結果に従うと果序軸に誤差が生じるが、量自体が少ないので影響しない。

生殖器官全体の生産量は582~2387 $\text{kg ha}^{-1} \text{yr}^{-1}$

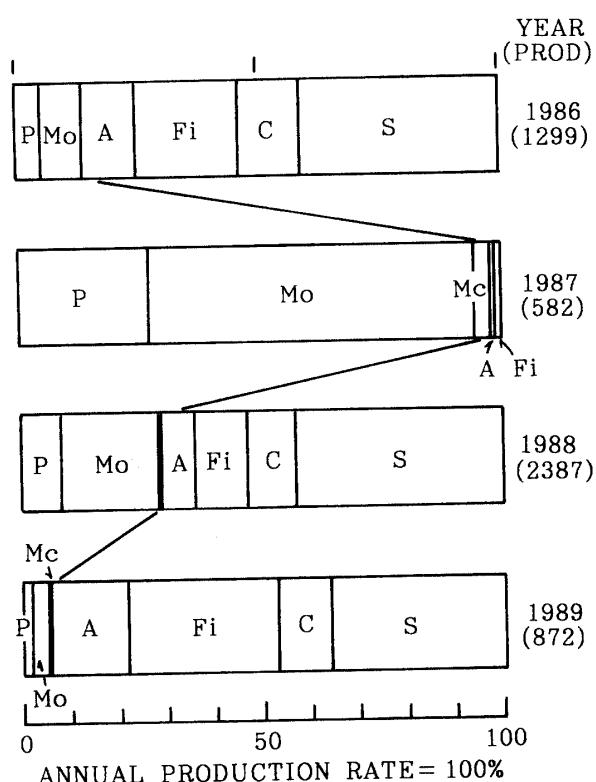


図8 同化産物の配分(年生産量=100%)

Dry-matter allocation among reproductive organ components within annual production rates (=100%).

For *P*, *Mo*, *Mc*, *A*, *Fi*, *B* and *S*, see footnote of Fig. 7. Prod, annual production rates (cf. Table 11).

の範囲になった（表11）。若い本調査林でも3年周期の豊凶が認められ、年次較差は4.1倍である。

各部分への同化産物の配分を図8に示す。1987年は、前年の凶作の影響を受けて果実の成長のために同化産物を流す必要がなく、全生産量の98%が雄性部分に流れた。一方、開花が凶作であった1989年は雄性部分へは6%の配分にすぎない。このような極端な違いは松尾林¹¹⁾では報告されていないが、宇治林¹²⁾ではこれに似た結果が報告されている。

図8の雄性と雌性部分への配分の年次変動からシイ林の種子豊凶の3年周期説⁴⁾が裏付けられる。1987年の少ない生産量582kgが翌1988年の開花量を多量にし、この開花量と1987年開花による多量の果実との和である1988年の全生産量を大きくする。この大きい生産量(2387kg)が翌1989年の開花量を少なくし、全生産量を中程度の872kgにとどめた。この中程度の生産量のために、測定していないが1990年の開花量を大きくすると考えられるが、前年1989年開花による果実が少ないと予想される。以上のように、若いシイ林の種子豊凶周期も、resource limitationによって説明出来ることが判った。

引用文献

- 1) 京都地方気象台(1986)：京都府気象月報(1986年5月)，日本気象協会京都支部，p.11.
- 2) ———(1989)：京都府気象年報(1989年)，日本気象協会京都支部，p.36.
- 3) 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.
- 4) ———(1993)：シイ林における8年間の生殖器官の年次変動周期. 京都府大学報・農45, 1-18.
- 5) ———(1994)：異なる3タイプのヒメヤシャブシ低木林における花粉生産. 京都府大演習林報38, 1-20.
- 6) ———・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、雌花及び種子生産の比較. 京都府大学報・農41, 46-58.
- 7) ———(SAITO, H.), ———(IMAI, H.) and TAKEOKA, M. (1991) : Peculiarities of sexual reproduction in *Fagus crenata* forests in relation to annual production of reproductive organs. Ecol. Res. 6, 277-290.
- 8) ———・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—. 京都府大学報・農42, 31-46.

- 9) ———・——・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. 京都府大学報・農39, 26-39.
- 10) ———・——・——(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.
- 11) ———・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. 京都府大学報・農43, 8-23.
- 12) 内館光邦・齋藤秀樹(印刷中)：ヒノキ人工林における生殖器官生産量および種子生産様式—立木密度および斜面上部と下部による違い—. 京都府大演習林報39, -.

Summary

In a young stand of Shii chinkapin, *Castanopsis cuspidata*, the yield of reproductive organ components was measured by the litter trap method, pollen production rates were estimated, and survey was made of the changes in numbers of male and female flowers/inflorescences from flowering to nut maturation.

Compared with the other mature Shii stands, production rates of male catkins in the young study stand were lower and those of female flowers were equal. This difference produced small M/F and P/O ratios (male to female flowers / inflorescences and pollen to ovules on a land-area basis, respectively), representing high efficiency of seed production. Large year-to-year fluctuations in the production rates of male catkins were recognized, the maximum/minimum rate being 12. The decrease in the number of female flowers in an unproductive year was larger than that of male flowers. The large number of female inflorescences was reduced within a year after flowering and that of immature fruits was reduced from infructescences within the nut growing season of the following year. Little growth of immature fruits was recognized, corresponding to 3.0% of the mean weight of mature nuts. The proportion of infructescences borne in the nut growing season ranged from 6% in an unproductive year

to 44% in a productive one. That of fruits ranged from 0.5% to 19%, of which the proportion of fruits that matured was about 60%, regardless of nut yield. The assimilation product necessary for producing a single nut was similar to that in other mature stands.