

高木性樹木における萌芽の生態学的意味

— 生活史戦略としての萌芽特性 —

酒 井 暁 子

(東北大学大学院理学研究科)

は じ め に

一般に、樹木は、芽生えた場所で数十年ときには数千年も生き延びるために、損傷を受けたときに回復する能力、すなわち萌芽再生力を備えている (Hallé *et al.*, 1978; Kramer & Kozłowski, 1979). 萌芽 sprout は、通常の枝 (シュート) とは異なって二次的に形成されるシュートである。通常のシュートは、当年枝の葉腋につく冬芽が翌春開出して形成される。一方、冬芽が翌春に開出せずに芽のまま生きながらえたもの (休眠芽) がなんらかのきっかけでシュート形成を開始したり、形成層から新たに芽が分化してシュート形成を開始する場合がある。これらが萌芽である。根萌芽はすべて後者で、地際からの萌芽は前者の場合が多い (Kozłowski, 1971).

萌芽は、修復としての機能を持つだけでなく栄養繁殖の手段にもなる (Jeník, 1994). 一般に、萌芽は親植物から栄養的に支えられているので、実生よりも生存率が高く成長が速い。そこで萌芽を出すことによって、種子繁殖だけの場合よりも、より確実に更新を行うことができる。したがって、もし高い萌芽力を持てば、攪乱を生き延びながら長期に渡って個体を維持することが期待でき、たいへん都合がよいように思える。

それにもかかわらず、樹木は一樣に高い萌芽再生力を持つわけでない。伐採など人為による攪乱 (紙谷, 1987; 松井, 1951) や、暴風などの自然攪乱に見舞われたとき (Everham III & Brokaw, 1996) の萌芽再生力には樹種によって明らかに差がある。たとえば Bellingham *et al.* (1994) は、ハリケーンが直撃したジャマイカの熱帯山岳林で、樹種ごとの萌芽再生率が 0~100% とさまざまであることを示している。なぜ、そのような差が生じるのだろうか? なぜすべての樹木が高い萌芽再生力を持たないのだろうか? この疑問に正面から取り組んだ研究はまだ少ない (Kruger *et al.*, 1997; Midgley, 1996).

樹種によって萌芽再生力に著しい差があるということは、高い萌芽再生力を持つことが絶対的に有利な性質ではないことを示唆している。近年、熱帯林において精力的に行われている研究によって、ハリケーン襲来後の高

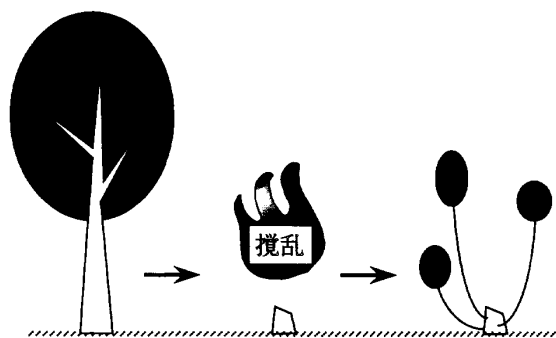
木の萌芽再生力と生活史戦略には関係があることがわかってきている (Bellingham *et al.*, 1995; Yie *et al.*, 1991; Zimmerman *et al.*, 1994). たとえば Zimmerman *et al.* (1994) は、パイオニア樹種は、パイオニアでない樹種に比べて材密度が低いために損傷を受けやすく、また萌芽再生能力が劣ると報告している。こうしたことから、萌芽再生能力を持つことは他の性質とトレードオフの関係にあり、生活史戦略の 1 つであると捉えられるようになってきた (Kruger *et al.*, 1997; Zimmerman *et al.*, 1994).

萌芽を生ずることの生活史戦略的な意味を完全に理解するためには、生活史の中で、いつ、どれくらい萌芽や種子を生産し、それぞれが適応度にどのくらい寄与しているのか、そのために、生育段階の各ステージにおいてどのような資源配分を行っているのかを明らかにする必要がある。一方、「萌芽」には生態学的にはかなり性質の異なるものが含まれており、それが萌芽をめぐる議論を混乱させる原因になっている場合が少なくない。そこでこの総説では、1) 萌芽をタイプ分けしてそれぞれにおける萌芽の意味や研究の方向を概観し、2) 萌芽が個体の成長や個体群の動態にどのように貢献しているか、3) 萌芽を出すためにどのくらい資源を使っているかについての研究を紹介する。さらに 4) 萌芽戦略と樹形との関係について議論したい。なお萌芽の研究は低木を中心に進められており、とりわけ資源配分に関する研究で高木を対象にしたものはほとんどない。そこで必要に応じて、低木での研究にも言及した。

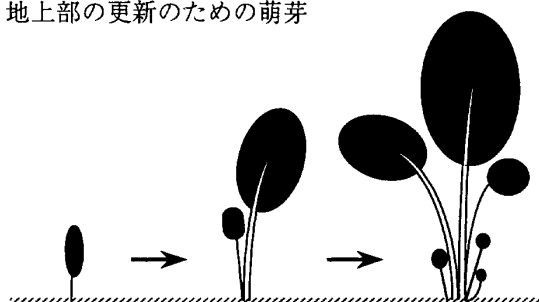
萌芽の生態学的なタイプ

伊藤・荒上 (1993) は九州の冷温帯林において、同じ樹種でも林齢によって一単位あたりの幹本数が違い、若い林分のほうが幹本数が多いタイプと、古い林分でより多くの幹を持つタイプがあることを見いだした。彼らは、両者の違いは萌芽を出すタイミングの違いによるもので、前者は攪乱直後に萌芽再生するが無攪乱状態では萌芽しない樹種、後者は無攪乱状態で萌芽によって個体維持を行う樹種であると推定している。同様の指摘は、ほかにも Tabata (1966) や Bellingham *et al.* (1994)

1) 修復と再生のための萌芽



2) 地上部の更新のための萌芽



3) 栄養繁殖としての萌芽

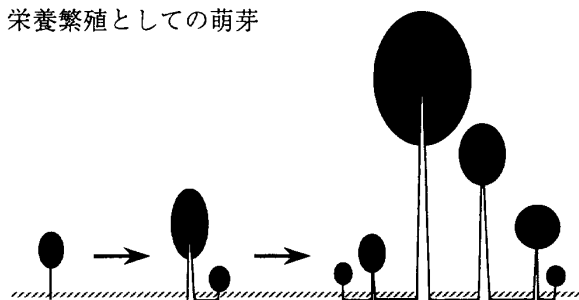


図1. 高木の萌芽のタイプ

らも行っている。以下では、これらのタイプの萌芽に加え、栄養繁殖としての意味合いが強い根萌芽についても紹介する（図1）。なお、後で述べるフサザクラのように、それぞれの樹種の萌芽がどれかのタイプに完全に当てはまるとは限らない。1)と2)の萌芽は連続的と考えられるし、2)と3)の萌芽を同時に行う樹種もある。

1) 修復と再生のための萌芽

日本では、コナラ属を主とする薪炭林がかつては広い面積を占めていた。それは定期的な伐採と萌芽更新によって維持されていた林である。そのため、林業分野においては萌芽は古くから研究対象とされ（谷本，1990）、

萌芽しやすい樹種とそうでないもの、伐採季節や株サイズおよび樹齢と萌芽量の関係、土壌の種類や斜面の位置と萌芽量の関係、伐採後に出現した萌芽の消長などのきめ細かいデータが蓄積されている（紙谷，1987）。またそうした萌芽特性の生物学的背景として、切り株内での栄養塩類や炭水化物の濃度とそれらの萌芽への使われ方といった萌芽の生理学的側面（後述）や萌芽を生じるための休眠芽の形成といった萌芽の発生学的側面の研究が行われている（Kozłowski，1971）。たとえば、ヨーロッパ北部の代表的な林業種である *Betula pubescens* や *B. pendula* では、実生の子葉や本葉の腋芽が発達・分裂して自然に休眠芽塊が形成される過程が形態学的に調べられ（Kauppi *et al.*, 1987）、そうした休眠芽の量と活性度が切り株の萌芽力を決めていると説明されている（Kauppi *et al.*, 1988, 1991）。しかし、樹齢と萌芽再生量の関係はどのように決まっているのかといったような生態学的な視点による解析はほとんど行われていない。

低木や草本では、野火や大型哺乳類による採食後の萌芽再生が多くの研究対象となっている。オーストラリアの南西部やカリフォルニア、南アフリカ、地中海沿岸には、夏に乾燥する地中海性気候がみられる。そこではきわめて高頻度で野火が発生するので、それに対抗するためにさまざまな生活史戦略が進化した（James，1984；Naveh，1975；津田，1995）。火事が発生した際の萌芽再生率や実生の出現頻度の違いから、その戦略は、大まかに、成長・繁殖速度を重視する戦略と萌芽再生力を重視する戦略の2通りに分けることができる（Keeley，1977）。前者は火事の直後に芽生えてすばやく成長し次の火事が起きる前に種子散布する能力を発達させ、後者は火事の後に萌芽によって植物体を再生する能力を発達させている。最近では、おもにオーストラリアでの研究によって、成長過程における資源配分パターンの戦略間での違いがたいへん明確に示されている（後述）。一方カリフォルニアを中心にして、より詳細なデモグラフィの解析が進み、2つの戦略の優劣関係（Keekey，1992）や、萌芽再生を行うものの中での優劣関係（Ostertag & Menges，1994）が、火事の発生パターン fire-regime によって変化することなどが示されている。

一方、以上のような攪乱による損傷だけでなく、光不足や塩害などのストレスも萌芽を引き起こす。Hara（1987）は、ブナ林の林床で高木や亜高木の稚樹の形態を調べ、多くのものが地上部の枯死と萌芽再生を繰り返していることを見いだした。これは、サイズが大きくなるほどに非同化器官の割合が増し、やがて林床の暗い環境では地上部を維持できなくなるためであり、逆にそうやって植物体を小さく保つことでそれらは上層が疎開

するのを長期間待つことができるのだと考察している。北日本の沿岸で優占するカシワでは、塩害による地上部の枯損と、幹の基部に貯えた休眠芽からの萌芽再生を繰り返す様子が長谷川（1984）によって詳細に調べられている。

2) 地上部の更新のための萌芽

修復と再生のための萌芽とは違って、攪乱や損傷を引き金とはせずに、親木は健全なままに「枝」を出すように自然発生的に地際から萌芽を出す樹種がある（伊藤・荒上, 1993; Johnston & Lacey, 1983; 園山ら, 1997; Tabata, 1966; Tanner, 1977; Verwijst, 1988）。イヌブナ（Ohkubo *et al.*, 1988; Ohkubo, 1992）やホオノキ・アオダモ（園山ら, 1997）、カツラなどでは、はっきりとした損傷がなくても地際から次々と新たな萌芽を出して、1 個体がいろいろなサイズの幹から構成されるようになる。

このタイプの萌芽については、萌芽が個体の維持に役に立っていることを示すのが主な研究目的とされており、そのために、萌芽の動態の解析などが行われている（後述）。一方、どのような場合にそうした萌芽性が有利になるのかとか、森林を構成しているもののうちなぜ特定の樹種だけがそのような萌芽性を持つのかといったことはよくわかっていない。

こうした萌芽の有利な点は、地上部を更新することで個体の寿命を引きのばせることにあって考えられている。たとえば、裸地にパイオニアとして侵入する高木性樹木のカツラは、幹の交代により、同じ場所に生育するブナやトチノキなどの耐陰性の高い極相的な樹種よりも長寿命となることが推定されている（大住, 1995）。イヌブナでは、中心にある母幹の枯死によってドーナツ状になった株が次第に外側へと拡大してゆく過程が示されている（Ohkubo, 1992）。

幹の更新による個体の延命は、実生による新しい個体の定着が困難であるために行われていると考えられている。カツラでは、土壌含水率が高く地表植生とリターが存在しない場合にのみ実生が定着しうる（Seiwa & Kikuzawa, 1996）。加えて、耐陰性が低いために林冠下や単木ギャップ内では稚樹バンクが形成されないで、実生による更新には溪流沿いにまれに発生する土石流などの大規模な攪乱が必要であると考えられている（大住, 1995）。ジャマイカの熱帯山岳林に生育する萌芽再生力の特に強い高木、*Alchornea latifolia* と *Cyrilla racemiflora* は、実生による更新にとりわけ強くギャップを必要とすることから、萌芽更新によって寿命をのばし、ごくまれにしかない実生による更新の機会を待っているのだと推測されている（Sugden *et al.*, 1985）。イヌブナでは、地表の乾燥や虫害、ササによる被圧が実生

による更新を妨げており、萌芽による個体の延命はこれを補償するものであると考えられている（Ohkubo, 1992）。

3) 栄養繁殖としての萌芽

地表近くを水平に這う根から不定芽が分化して新たなシュートを形成する性質を持つ高木、垂高木は少なくない。これは根萌芽 root sucker と呼ばれている。高木樹種のシウリザクラ（小川・福岡, 1996）や中国原産で北米に野生化しているニワウルシ（Ingo, 1995）、北米の *Populus grandidentata*（Barnes, 1966）などは、パイオニア的な性質を持ち、林冠下での実生の定着率が低い。これらの樹種では、根萌芽によって栄養繁殖し、林冠下でジェネット genet を拡大している。ときには、根萌芽由来の幹が広範囲に密生してドーム状の集団を形成することもあり（Barnes, 1966; Guerin, 1993）、そうしたドームは火事への耐性を持つと報告されている（Barnes, 1966）。北米の中北部～東北部では、アイスストーム Ice Storm と呼ばれる氷を含んだ暴風雨がときおり発生する。その地域の主要な林冠構成種である *Fagus grandifolia* は、他の樹種にくらべて害を受けて枯死しやすいが、根萌芽による栄養繁殖によって個体を補って高い優占度を維持している（De Steven *et al.*, 1991; Melancon & Lechowicz, 1987）。*F. grandifolia* の場合、アイスストームによる根の損傷が根萌芽を誘発しているらしいこともわかっている（Jones & Raynal, 1986）。

4) 不安定な立地に生育するための萌芽

ここで筆者ら（Sakai *et al.*, 1995）が明らかにしたフサザクラの萌芽を紹介する。フサザクラ *Euptelea polyandra* Sieb. et Zucc. は、日本の冷温帯下部～暖温帯上部の丘陵地・山地に分布する落葉広葉樹である。垂高木性樹種で、最大で直径40cm、樹高20mくらいになる。地表の不安定な場所に分布し、典型的な生育場所は、小さな谷に沿った崖のような急斜面や斜面崩落によって谷底に生じた崖錐の上である。谷近くを通る林道の法面に出現すること多い。筆者らは、房総半島の2つの小集水域の集団で調査を行った。

フサザクラは、地際や幹の下部から活発に萌芽する。幹には萌芽のための休眠芽を貯えており、幼樹のときから萌芽を出す。直径10cmくらいで種子をつけはじめるが、そのころにはほぼすべての個体が萌芽して複数の幹からなる株を形成している。萌芽は連続的に生じる傾向にあり、典型的な株では、1～3本の成熟幹が樹冠を形成し、地際から直径2cm以下の幹が多数生じる。

フサザクラの生育場所はとても不安定なため、自分の重みや表層崩壊のまきぞえになって根返りしてしまうこ

とが多い。全体の30～40%の株で根返りの痕跡が認められた。萌芽にはそうした損傷を修復する機能があり、15～18%の株で萌芽によって株全体の枯死を免れたことが確認できた。萌芽幹はごく小さなうちから独自の根系を持つので、根返りによって不安定となった地際を再び地表に固定する機能も持っていると考えられる。また、成長するにしたがって次第に幹は傾いてゆき、葉群は斜面の下方へと移動する。新しい萌芽は主に母幹の斜面の上側の地際に生じ、細い間は垂直にのびて葉群を広げる。つまり、萌芽は、結果として、効率的な受光体制を維持する役割も持っていると考えられる。

萌芽は個体の維持や更新にどのくらい寄与しているのか？

1) 実生と萌芽の比較

萌芽を生ずることの重要性を評価するために、生活史の中でも特に死亡率が高い定着初期に着目して、萌芽と実生の発生数・生存率・成長速度の比較が行われている（伊藤, 1996; Khan *et al.*, 1986; 小川・福嶋, 1996; 大久保, 1990; Sundriyal & Bisht, 1988）。小川・福嶋（1996）は、オオシラビソ林に混交するシウリザクラで継続調査を行い、根萌芽が実生よりも発生数・生存率・成長速度のどれについても高いことから、大きな攪乱のない林内においてはシウリザクラは根萌芽によって維持されていると結論した。生存率や成長速度の比較を行った研究では、ほとんど例外なくどちらも萌芽のほうが高い。萌芽は、実生と違って親植物に栄養的に支えられているからである。伊藤ら（Ito *et al.*, 1995, 1989）はマテバシイを用いて、伐採後の萌芽再生個体と実生由来個体の生理的性質を比較し、萌芽個体の根系が実生の根系に比べて高い水分吸収能力を持つこと（Ito *et al.*, 1995）、萌芽によって新たに生じた地上部は、実生個体に比べて同化器官に対する非同化器官の割合が高いことを示した（Ito *et al.*, 1989）。既存の植物体に蓄積されていた資源を用いることによって、萌芽は、実生に比べてより重点的に高さ成長を行えることを彼らの研究は示している。

また、急斜面など地表が不安定な場所では、根系は植物体を支える支持器官としての役割も大きい。フサザクラの萌芽幹は、実生個体にくらべて地際が安定し、垂直に姿勢を保つことができる（Sakai *et al.*, 1995）。

以上のことから、一般的に、萌芽を出すことは、種子散布よりも更新のためのより確実な手段であるとされている。

2) 安定した森林における萌芽の貢献度

単木的な倒木で生じたギャップが、周辺の個体や倒木

からの萌芽で埋められる割合は低くない（Koop, 1987; Schaetzel *et al.*, 1989）。Putz & Brokaw（1989）が熱帯雨林で調べた例ではギャップの16.4%が萌芽によって修復されている。日本のイヌブナ林のように大部分が萌芽幹によって修復される場合もある（Ohkubo *et al.*, 1988, 1996; Ohkubo, 1992）。また、園山ら（1997）が高木種の萌芽更新を調べた北海道の天然林では、構成種の25%が萌芽を生じていた。これらのことから、大きな攪乱のない比較的安定した森林においても、萌芽による更新が群集動態に少なからず影響を与えていることがわかる。

地上部の更新・栄養繁殖のための萌芽が、個体や個体群の動態にどのくらい寄与しているかを示すために、1株から発生した萌芽のサイズ構造を解析したり（Ito & Gyokusen, 1996; Ohkubo, 1992）、生命表を作成したり（Jones & Raynal, 1987）、個体群への萌芽の加入速度（園山ら, 1997）が調べられたりしている。DeSteven（1989）は熱帯林のヤシ *Oenocarpus mapora* ssp. *mapora* で、各生活史段階での幹や個体の成長速度、枯死率を調べた。その結果、萌芽は独自の根系を発達させていて独立性が高く、枯死の最大原因である風倒が幹ごとに起きるので、萌芽を出しはじめると個体の枯死率は下がることなどが明らかになっている。新山（1995）は、萌芽を生じるイヌブナと萌芽を生じないブナを推移行列によって比較し、そうした萌芽の役割を数値によって具体的に示した。

園山ら（1997）は、北海道の天然林の中で攪乱とは無関係に萌芽を生じている樹種を対象に、3年間に起こった個体群への萌芽幹の加入と死亡を調べた。その結果、萌芽の新規加入数は、ホオノキ・モイワボダイジュでは母幹のサイズによって、アオダモでは個体の光環境によって決まるという違いがあった。このように、一見同じ様な萌芽戦略を持っているかのようにみえても、樹種によって異なるパターンを持っている。

3) 攪乱体制と萌芽再生樹種の動態

群集を構成している樹種それぞれの萌芽再生力を調べることによって、現在の群集がどのような攪乱体制の支配下にあるか（Keeley, 1992）、現在の攪乱体制のもとで平衡状態に達しているか（Basnet, 1993; Bellingham *et al.*, 1995）などが予測されている。Keeley（1992）はカリフォルニアのチャパラルで、最後に火事が発生してから経過している時間がまちまちである12の場所で低木の個体群構造を調べた。その結果、火事に見舞われたときに高い萌芽再生力を示す樹種（fire-persister）は萌芽再生力をあまり示さない樹種（fire-recruiter）に比べて、1）成熟するまでに長くかかり、2）リターが失われたオープンな場所では実生

が定着できず、3) 火事がない期間も次々と萌芽を出すことによって長期間個体を維持していることが明らかになった。そのため、火事の頻度が少ないほうがむしろ火災耐性種 *fire-persister* の優占度は高くなることや、狭い範囲の中で火事の頻度がまちまちであることによって、その地域の群集は平衡状態を保っていることが明らかにされた。Malanson & Westman (1985) らも、シミュレーションによって火事の間隔が変化したときの優占種の変化を予測している。また彼らも、火事後の萌芽再生力の強い低木種が、実は火事が起きなくとも萌芽更新を行って個体を長期間維持していることを報告している。

萌芽再生力の高い樹種が優占するためには、萌芽再生力の弱い樹種が排除されるような攪乱が必要な場合もある。たとえば、北米東部に分布する高木樹種 *Quercus rubra* は、ギャップへの侵入力が弱い上に耐陰性も低いので (Crow, 1988)、ギャップの縁や林縁など限られた場所でしか実生は更新できない (Crow, 1992)。ところが一方できわめて高い萌芽再生能力を持っているので、火事や伐採の頻度が高くなるほど有利になりついには優占種となる (Crow, 1988)。日本でも、高い萌芽再生力を持つコナラは、伐採や火事などの攪乱の影響が強くなると優勢になるが (Kashimura, 1974; Nakashizuka & Iida, 1995)、古い自然林の中では更新できず、単木的な存在になってしまうことが確かめられている (Masaki *et al.*, 1992)。

しかし、そうした樹種でも確実に萌芽再生が行えるわけではない。萌芽再生力は母幹の樹齢やサイズとともに変化し、そのピークは樹種によって異なることが知られている (Harrington, 1984; 紙谷, 1986; Khan & Tripathi, 1986, 1989; MacDonald & Powell, 1983; 松井, 1951)。紙谷 (1986) は、日本の多雪地域の二次林を構成する16種について樹齢と萌芽再生量の関係を調べ、25年周期で伐採するとブナ林が維持され、伐採周期が長くなるほどミズナラ林へ移行しやすくなると予測している。

萌芽するためにどのくらい・どのようにコストをかけているのか？

1) 修復と再生のための萌芽を支える資源

頻繁に火事が発生する地中海性気候地域に生育する低木では、火事後に萌芽再生するためにどれだけのコストをかけているかが明確に示されている。Pate *et al.* (1990, 1991) はオーストラリア南西部の半乾燥地に分布しているさまざまな分類群にまたがる66種の低木と多年生草本について (Pate *et al.*, 1990)、あるいは多年生草本 *Restionaceae* の82種について (Pate *et al.*,

1991)、地下部と地上部の乾燥重量比や地下部に貯えられている炭水化物・栄養塩類の濃度を測定した。その結果、火事が発生したときに萌芽再生する性質の強いもの (*resprouter*) は、萌芽再生力が弱く種子によって更新を行う性質を持つもの (*reseeder*) にくらべて、明らかに地下部が発達しており資源を貯えていることを示した。休眠芽と資源を持ち合わせた萌芽再生を行うための器官 *lignotuber* を発達させたものも多い (James, 1984; Montenegro *et al.*, 1983)。萌芽再生種 *Resprouter* はそうした地下部の貯蔵資源を用いて萌芽再生を行っていることが確かめられている (Bowen & Pate, 1993; DeSouza *et al.*, 1986)。さらに、萌芽再生種は資源貯蔵を行っているために成長速度が遅くなり、また種子生産に分配する資源が少なくなっていることが具体的に示されている (Hansen *et al.*, 1991)。

ところが、草食動物によって頻繁に食害を受ける低木や草本を対象とした他の地域での研究では、地下部の資源は萌芽再生にはあまり重要ではないとの結果が得られている (Van der Heyden & Stock, 1995, 1996; Wegener & Odasz, 1997)。Van der Heyden & Stock (1996) は、羊による被食圧が高い南アフリカの放牧地で優占する低木 *Osteospermum sinuatum* では、根に含まれている炭水化物は比較的初期 (萌芽をはじめから2週間) に用いられるだけで、それ以後の萌芽の成長は、刈り残した葉や萌芽自身の葉の光合成によって行われることを示した。

高木については、荻住 (1979) が主に日本産樹木の根系に含まれているデンプン濃度を測定し、年間を通じて木部・師部ともにデンプンが多い樹種は萌芽力の強いものが多いと述べているものの、その傾向はあまりはっきりしていない。一般に伐採後の萌芽再生は、切り株に残されている資源によると考えられている。なぜなら、根や幹の炭水化物濃度は、一年のうち冬にもっとも高くなり (橋詰・岡, 1983; Jones & Laude, 1960; 菊谷, 1953; Loescher *et al.*, 1990; Woods *et al.*, 1959)、それとともに、冬に伐採した場合に萌芽再生率をもっとも高くなるからである (浅川, 1939; 松井, 1951)。冬には、翌春の成長のための養分が貯蔵されている (Matsubara & Hiroki, 1985) ので、これを萌芽に使うことができるからであると一般に説明される (Kozlowski *et al.*, 1991; Kramer & Kozlowski, 1979)。逆に、新葉展開直後の初夏には根や幹の炭水化物濃度に加えて萌芽再生率ももっとも低くなる。このことから、上述した火事植生の萌芽再生種と同様に、修復と再生のための萌芽能力が優れている高木種も、地下部や地際に萌芽再生のための資源を貯えている可能性が類推される。実際、萌芽再生力の強いコナラと弱いアカメガシワやイイギリを比較すると (Sakai *et al.*, 1997)、稚

樹全体の乾燥重量に対する根の割合は約50%と25%で、根に含まれる炭水化物濃度（冬）は約16%と12%であり、どちらもコナラが有意に高かった。

しかし、根に含まれている養分が萌芽再生に用いられるとは限らない（Chapin *et al.*, 1990）。Erdmann *et al.*（1993）が、熱帯で定期的に伐採・利用されている高木 *Gliricidia sepium* をいろいろな頻度で伐採して萌芽再生させた結果では、幹に含まれる炭水化物量は伐採を繰り返すごとに減少するが根に含まれる炭水化物量は変化しなかった。Matsubara & Hiroki（1989）もアラカシの1～4年生稚樹を用いた実験で、根の資源は萌芽再生にほとんど使用されないとの結果を示している。コナラ属は、コナラやミズナラをはじめほとんどの樹種が発達した主根 tap root を持っている（荏住, 1979）。そのため主根は資源貯蔵器官の役割を持っているようにも見えるが、一方で、地下の深い場所から水を吸収するために発達した根系タイプであるとの見方もある（Canadell *et al.*, 1996）。豊富な資源も萌芽再生のためではなく、本来根自身の成長や呼吸に使われるものなのかもしれない（飯田・中静, 1997）。

以上のように、萌芽再生のために資源が貯蔵されることが、火事植生以外の木本であるのかどうかは未だ不明である。

2) フサザクラにおける萌芽への資源分配

筆者ら（Sakai *et al.*, 1997）は、フサザクラの萌芽特性を資源分配に関して明らかにするために、稚樹の各部分の乾燥重量と炭水化物濃度を測定し、コナラ、アカメガシワおよびイイギリと比較した。その結果フサザクラの場合、乾燥重量に占める根の割合はアカメガシワやイイギリとはほぼ同じでコナラの1/2ほどしかなかった。根に含まれる炭水化物濃度は4種の中でもっとも低かった。この結果はフサザクラの活発な萌芽が、地下部の資源に依存したものではないことを示唆している。

筆者らは、その理由を次のように考えた（Sakai *et al.*, 1997）。a) 地上部依存仮説：フサザクラでは根返りなど修復が必要な際にも地上部が消失せずに残っているので、母幹から資源を得て萌芽することができる。地下部に資源を貯蔵することは成長速度の犠牲を伴うと考えられる（Chapin *et al.*, 1990）。そのため、資源を地上部の拡大再生産に用いながら、攪乱を受けた際には地上部から資源を回収して萌芽する戦略をとっている。b) 資源不要仮説：本来、萌芽すること自体に大きな貯蔵資源は不必要で、萌芽力の強い樹種が持っている多量の貯蔵資源は、萌芽の成長速度を高めて隣接個体との競争に勝つためのものである。フサザクラの生育地は崩壊地の中など樹木密度の低い場所なので（Sakai & Oh-sawa, 1994）、萌芽の競争力を高めるための資源貯蔵

は不要である。c) 形態的制約仮説：コナラは垂直に伸びる発達した主根を持っているが、フサザクラには主根がなく、おびただしい数の細根が岩盤の上を這う（荏住, 1979）。Kohyama & Grubb（1994）は、屋久島の照葉樹林で樹木の実生の根の形態を比較し、土層が薄く、礫におおわれた不安定な場所では、植物体の固定や吸収を効率よく行うために細根主体の根系タイプが適していると考察している。逆にそのような場所では、主根を発達させるタイプの樹種の生育はあまりよくない（Béland & Bergeron, 1996）。根系の形態と資源貯蔵の関係は明らかでないが、細根は資源貯蔵に適当でないように見える。したがってフサザクラは、表土の浅い不安定な場所に生育するために根への資源貯蔵を犠牲にしている可能性がある。

これらの仮説のうち、a) と b) を検証するために以下の伐採実験を行った（Sakai & Sakai, 未発表）。切り株に含まれる資源を違えるために、直径10cm以上のものを大径木、それ以下を小径木として、大径木については高さ約150cm、小径木については高さ約150cmと10cmでの計3種類の伐採をした。伐採は冬に行って、生育シーズン後に萌芽を刈り取って乾燥重量を測定した。比較のためにコナラとアカメガシワでも同じ処理を行った。伐採の結果、フサザクラの萌芽再生量はどの処理でも3種の中で最低で、処理間では大径木でもっとも萌芽量が多かったが、それでも自然状態でみられる旺盛な萌芽とはほど遠いわずかな量でしかなかった。これはつまり、地上部が存在しないと、フサザクラの萌芽力は大きく落ちることを示している。したがって仮説a) は支持され、フサザクラは、地上部から資源を得て萌芽しているらしいことが明らかになった。

一般に、地上部の更新と栄養繁殖のための萌芽では、修復のための萌芽とは異なり母幹が健康な間に萌芽を出す。したがってフサザクラで確かめられたように、そうした萌芽を行う樹種では萌芽のための資源は貯蔵しないのが自然なことに思われる。その場合、萌芽はどのくらいの期間母幹に依存しているのだろうか？こうした資源分配に関する研究はこれまでフサザクラ以外ではまったく行われていない。

樹形から見た萌芽戦略

萌芽を生じることによって樹形は変化する。樹形は生活史戦略と密接にかかわっている（Hallé *et al.*, 1978；Stevens & Perkins, 1992）、樹形に着目して萌芽戦略を考えることは意義がある。

幹を複数持つことと、その個体が萌芽したことは暗に同義とみなされる場合が多い。たとえば Kruger *et al.*（1997）は、高い萌芽性を持つことの不利な点を複数

の幹を持つことの不利益で説明している（後述）。彼らは、幹を2本以上持っている個体の割合を萌芽率として用いているが、こうした扱いはよく行われることである。

しかし、過去において萌芽再生した樹木が必ずしも複数の幹を持っているとは限らない。伐採直後のクヌギとコナラは同時に多数の萌芽を生じるが、年数が経過するにつれて自己間引きによって次第に本数を減らし、最終的にはコナラで2～3本、クヌギは1～2本になってしまう（橋詰，1985）。つまり、本来は一本の主幹を発達させる樹種にとって、萌芽して複数幹のかたちになるのは、地上部にくらべて大きすぎる地下部とのバランスを保つための一時的な方策であり、再生の過程の中で本来の樹形に戻って行く傾向にあるのだと考えられる。

一方、地上部の更新のために萌芽を行う樹種では、実生による定着初期には単一幹であるが、成長する過程で幹の本数は増加し続け、やがてははっきりした主幹が存在しなくなってしまう場合も多い。イヌブナ（Ohkubo，1992）やハマビワ（Ito & Gyokusen，1996）、フサザクラ（Sakai *et al.*，1995）では、株の中の最大幹の直径と幹本数には正の相関があり、また株を構成する幹のサイズは連続的である。萌芽のタイプの項で述べたように、地上部の更新のための萌芽の利点は実生の定着の機会を待つための延命にあると考えられている。しかし、単に個体の延命なら萌芽せずとも屋久杉のように単一の幹のまま巨大化してもよさそうである。なぜ、これらの樹種は萌芽して多数の幹を持つのだろうか？

Midgley（1996）、Kruger *et al.*（1997）は、萌芽して資源が複数の幹に分散されると樹高成長が抑えられてしまうので、高さをめぐる競争が厳しい高木種の場合、萌芽することが不利になってしまうと考えた。そしてその証拠として、おもに萌芽によって更新を行う樹種は、おもに実生によって更新を行う同じ属の樹種に比べて樹高が低いこと（Midgley，1996）や、同じ地域でも、林冠高の低い林分ほど萌芽している樹種が多いことを示している（Kruger *et al.*，1997）。平均幹本数が多い樹種ほど最大樹高が小さい傾向にあることは、Nakagoshi & Wada（1990）も日本の温帯二次林の研究の中で示しているし、サラワクの熱帯林で行われた大規模な調査でも、最大直径が小さい樹種ほど幹本数が多くなる傾向が発見されている（大久保ら，1996）。

しかし、高さ成長が劣ることが必ずしも不利なこととは言えない。普通は一本の主幹を発達させるストロブマツ *Pinus strobus* では、頂芽の損傷によって主幹が2～3本に分かれる場合がある。Chamberlin & Aarssen（1996）はこの性質を利用し、幹の本数が増えるほど樹高成長は遅くなるが生体量の増加速度はむしろ高くなることを示した。彼女らは、樹木は隣接個体と競争

するためにコストをかけて頂芽優勢を保っており、したがって頂芽優勢を放棄することによって逆に利益をうることができるのだと主張している。萌芽によって資源を複数の幹に分割するのも、樹高成長をひきかえにして全体的により高い成長速度を得るためなのかもしれない。また一般に樹高は、高くなることによって得られる利益と高くなるためにかかるコストとのバランスで決定されることが考えられている（King，1990）。地上部の更新のための萌芽は、幹を連続的に配置しそれを順次置き換えることによって、最適な樹高を保ったまま栄養成長を続けることを可能にするシステムと考えることもできよう。

一方、地上部の更新のための萌芽では自己被陰を避けるための方策が必要かもしれない。イヌブナ（Ohkubo *et al.*，1988，1996）の樹冠投影図を見ると、それぞれの幹が斜めに伸びてお互いの葉群が重ならないように空間を分け合っている。フサザクラでは大きな幹ほど斜面下方に傾いて、空いた地際上空を埋めるように若い幹が葉群を広げている。こうした樹形を保つためには幹にある程度の柔軟性が要求されよう。

これまで、樹形に注目して樹木の萌芽戦略を論じた例はほとんどない。それは萌芽に関する研究が主に低木を中心に進められてきたためなのかもしれない。しかし、以上のように樹形に目を向けることによって、修復と再生のための萌芽と地上の更新のための萌芽の違いはよりはっきりするし、また萌芽更新を行うことのメリット・デメリットも考えやすくなると私は考える。

お わ り に

高木の萌芽戦略には、1）修復と再生のための萌芽、2）地上部の更新のための萌芽、3）栄養繁殖のための根萌芽の3通りがある。このうち1）は、大部分の樹木が長い寿命をまっとうするために多少とも持っている能力である。しかし樹種によって能力に著しい差があり、なぜそうした差があるのかははっきりしたことはわかっていない。低木での研究から類推されることは、萌芽能力を持つことが資源貯蔵などのコストを伴う場合には、萌芽再生能力を持たない方がむしろ有利になりうるということである。また2）と3）は、特定の樹種が通常の樹形形成過程として行う萌芽である。1）とは異なり、適切な受光体制を維持したまま長期にわたって栄養成長を続けるための萌芽と言える。この生育様式を持つことのデメリットはよくわからないが、資源を複数の幹に分割するために高さ成長が劣ってしまうことなどが考えられる。また、根萌芽は実生にくらべて病気にかかりやすいことが指摘されている（Burt & Bell，1991）。

これまで森林の動態は、おもに林冠ギャップの生成と

構成種のギャップへの反応パターンを中心に研究が進んできた。樹木の生活史戦略に関する研究も、実生の定着場所としてどのくらいギャップに依存しているかといったアプローチがとられる場合が多い。しかし本論で述べたように、林冠下で萌芽更新によって長期にわたって個体を維持するとか、攪乱地において萌芽再生力を発揮して優占種になれるという具合に、ギャップダイナミクスを中心とした生活史戦略のカテゴリーからはみだしてしまう樹種も少なくない。筆者らのフサザクラの研究のように特定の樹種の萌芽特性に関する研究に加え、ここ数年、森林の動態に関する大規模な調査・研究においても萌芽が解析の対象にされる傾向が急速に増してきたように思える。これらの研究によって、樹木の生活史戦略における萌芽の意義について、今後急速に理解が深まることが期待される。

本稿をまとめるにあたり、東北大学の酒井聡樹氏には多くの助言をいただいた。匿名の審査員の方々にはたいへん有意義なコメントをいただいた。なお、本研究は、日本学術振興会特別研究員に支給される文部省科学研究費補助金による研究成果の一部である。

引用文献

- 浅川林三 1939. 矮林の萌芽に関する研究 (第一報) 伐採季節と萌芽との関係 日本林学会誌 21 : 350-360.
- Barnes, B.V. 1966. The clonal growth habit of American aspens. *Ecology* 47 : 439-447.
- Basnet, K. 1993. Recovery of a tropical rain forest after hurricane damage. *Vegetatio* 109 : 1-4.
- Béland, M. & Y. Bergeron. 1996. Height growth of jack pine (*Pinus banksiana*) in relation to site types in boreal forests of Abitibi, Quebec. *Canadian Journal of Forest Research* 26 : 2170-2179.
- Bellingham, P.J., E.V.J. Tanner & J.R. Healey. 1994. Sprouting of trees in Jamaican montane forests, after a hurricane. *Journal of Ecology* 82 : 747-758.
- Bellingham, P.J., E.V.J. Tanner & J.R. Healey. 1995. Damage and responsiveness of Jamaican montane tree species after disturbance by a hurricane. *Ecology* 76 : 2562-2580.
- Bowen, B. & J.S. Pate. 1993. The significance of root starch in post-fire shoot recovery of the resprouter *Stirlingia latifolia* R. Br. (Proteaceae). *Annals of Botany* 72 : 7-16.
- Burt, A. & G. Bell. 1991. Seed reproduction is associated with a transient escape from parasite damage in American beech. *Oikos* 61 : 145-148.
- Canadell, J., R.B. Jackson, J.R. Ehleringer, H.A. Mooney, O.E. Sala & E.-D. Schulze. 1996. Maximum rooting depth of vegetation types at the global scale. *Oecologia* 108 : 583-595.
- Chamberlin, E.A. & L.W. Aarssen. 1996. The cost of apical dominance in white pine (*Pinus strobus* L.): Growth in multi-stemmed versus single-stemmed trees. *Bulletin of the Torrey Botanical Club* 123 : 268-272.
- Chapin, F.S.III, E.-D. Schulze & H.A. Mooney. 1990. The ecology and economics of storage in plants. *Annual Review of Ecology and Systematics* 21 : 423-427.
- Crow, T.R. 1988. Reproductive mode and mechanisms for self-replacement of northern red oak (*Quercus rubra*) -a review. *Forest Science* 34 : 19-40.
- Crow, T.R. 1992. Population dynamics and growth patterns for a cohort of northern red oak (*Quercus rubra*) seedlings. *Oecologia* 91 : 192-200.
- DeSouza, J., P.A. Silka & S.D. Davis. 1986. Comparative physiology of burned and unburned *Rhus laurina* after chaparral wildfire. *Oecologia* 71 : 63-68.
- DeSteven, D. 1989. Genet and ramet demography of *Oenocarpus mapora* ssp. *mapora*, a clonal palm of Panamanian tropical moist forest. *Journal of Ecology* 77 : 579-596.
- DeSteven, D., J. Kline & P.E. Matthiae. 1991. Long-term changes in a Wisconsin *Fagus-Acer* forest in relation to glaze storm disturbance. *Journal of Vegetation Science* 2 : 201-208.
- Erdmann, T.K., P.K.R. Nair & B.T. Kang. 1993. Effects of cutting frequency and cutting height on reserve carbohydrates in *Gliricidia sepium* (Jacq.) Walp. *Forest Ecology and Management* 57 : 45-60.
- Everham III, E.M. & N.V.L. Brokaw. 1996. Forest damage and recovery from catastrophic wind. *The Botanical Review* 62 : 113-185.
- Guerin, D.N. 1993. Oak dome clonal structure

- and fire ecology in a Florida longleaf pine dominated community. *Bulletin of the Torrey Botanical Club* 120 : 107-114.
- Hallé F., R.A.A. Oldeman & P.B. Tomlinson. 1978. *Tropical Trees and Forests. An Architectural Analysis.* Springer-Verlag, Berlin.
- Hansen, A., J.S. Pate & A.P. Hansen. 1991. Growth and reproductive performance of a seeder and a resprouter species of *Bossiaea* as a function of plant age after fire. *Annals of Botany* 67 : 497-509.
- Hara, M. 1987. Analysis of seedling banks of a climax beech forest: ecological importance of seedling sprouts. *Vegetatio* 71 : 67-74.
- Harrington, C.A. 1984. Factors influencing initial sprouting of red alder. *Canadian Journal of Forest Research* 14 : 357-361.
- 長谷川栄 1984. 北海道における天然性海岸林の保全に関する基礎的研究—石狩海岸におけるカシワ林の構造と動態— 北海道大学農学部演習林研究報告 41(2) : 313-422.
- 橋詰隼人・岡重喜彦 1983. クヌギ苗の生長と養分の季節変動 広葉樹研究 2 : 13-25.
- 橋詰隼人 1985. シイタケ原木林の造成法. 六, 萌芽更新法(その五) 菌蕈 31(10) : 20-31.
- 飯田滋生・中静透 1997. コナラの萌芽発生量と親株サイズとの関係 第44回日本生態学会大会講演要旨集 105.
- Ingo, K. 1995. Clonal growth in *Ailanthus altissima* on a natural site in West Virginia. *Journal of Vegetation Science* 6 : 853-856.
- 伊藤哲 1996. 樹木の萌芽の生理的機能の解明による適正な森林動態制御に関する研究 宮崎大学農学部演習林報告 13 : 1-76.
- 伊藤哲・荒上和利 1993. 遷移段階の異なるモミ・ツガ・広葉樹混交林2林分の構造比較 九州大学農学部学芸雑誌 47(3-4) : 195-202.
- Ito, S. & K. Gyokusen. 1996. Analysis of the multi-stem clump structure of *Litsea japonica* Juss. Growing in a coastal dwarf forest. *Ecological Research* 11 : 17-22.
- Ito, S., K. Sakura & K. Gyokusen. 1995. Distribution of hydraulic resistance in seedlings, sprouts and an adult tree of *Pasania edulis* Makino. *Ecological Research* 10 : 143-149.
- Ito, S., H. Yahata & T. Suzaki. 1989. Comparisons of early growth between seedlings and sprouts, and relationship between original tree size and vigor of sprouts of *Pasania edulis*. *Journal of the Faculty of Agriculture, Kyushu University* 34 : 77-94.
- James, S. 1984. Lignotubers and burls - their structure, function and ecological significance in Mediterranean ecosystems. *The Botanical Review* 50 : 225-266.
- Jeník, J. 1994. Clonal growth in woody plants: a review. *Folia Geobotanica et Phytotaxonomical* 29 : 291-306.
- Johnston, R.D. & C.J. Lacey. 1983. Multi-stemmed trees in rainforest. *Australian Journal of Botany* 31 : 189-95.
- Jones, M.B. & H.M. Laude. 1960. Relationships between sprouting in Chamise and the physiological condition of the plant. *Journal of Range Management* 13 : 210-214.
- Jones, R.H. & D.J. Raynal. 1986. Spatial distribution and development of root sprouts in *Fagus grandifolia* (Fagaceae). *American Journal of Botany* 73 : 1723-1731.
- Jones, R.H. & D.J. Raynal. 1987. Root sprouting in American beech: production, survival, and the effect of parent tree vigor. *Canadian Journal of Forest Research* 17 : 539-544.
- 紙谷智彦 1986. 豪雪地帯におけるブナ二次林の再生過程に関する研究(II) 主要構成樹種の刈り株の樹齢と萌芽能力の関係 日本林学会誌 68 : 127-134.
- 紙谷智彦 1987. 豪雪ブナ林地帯における薪炭林再生過程に関する生態学的研究 東京大学農学部学位論文
- 荻住昇 1979. 樹木根系大図説 誠文堂新光社
- Kashimura, T. 1974. Ecological study on the montane forest in the southern Tohoku District of Japan. *Ecological Review* 18 : 1-56.
- 菊谷昭雄 1953. コナラ木部に貯えられた澱粉の季節的变化 日本林学会誌 35 : 191-193.
- Kauppi, A., K. Paukkonen & P. Rinne. 1991. Sprouting ability of aerial and underground dormant basal buds of *Betula pendula*. *Canadian Journal of Forest Research* 21 : 528-533.

- Kauppi, A., P. Rinne & A. Ferm. 1987. Initiation, structure and sprouting of dormant basal buds in *Betula pubescens*. *Flora* 179 : 55-83.
- Kauppi, A., P. Rinne & A. Ferm. 1988. Sprouting ability and significance for coppicing of dormant buds on *Betula pubescens* Ehrh. stumps. *Scandinavian Journal of Forest Research* 3 : 343-354.
- Keeley, J.E. 1977. Seed production, seed populations in soil, and seedling production after fire for two congeneric pairs of sprouting and nonsprouting chaparral shrubs. *Ecology* 58 : 820-829.
- Keeley, J.E. 1992. Recruitment of seedlings and vegetative sprouts in unburned chaparral. *Ecology* 73 : 1194-1208.
- Khan, M.L., J.P.N. Rai & R.S. Tripathi. 1986. Regeneration and survival of tree seedlings and sprouts in tropical deciduous and sub-tropical forests of Meghalaya, India. *Forest Ecology and Management* 14 : 293-304.
- Khan, M.L. & R.S. Tripathi. 1986. Tree regeneration in a disturbed sub-tropical wet hill forest of north-east India: effect of stump diameter and height on sprouting of four tree species. *Forest Ecology and Management* 17 : 199-209.
- Khan, M.L. & R.S. Tripathi. 1989. Effects of stump diameter, stump height and sprout density on the sprout growth of four tree species in burnt and unburnt forest plots. *Acta OEcologia* 10 : 303-316.
- King, D. 1990. The adaptive significance of tree height. *The American Naturalist* 135 : 809-828.
- Kohyama, T. & P.J. Grubb. 1994. Below- and above-ground allometries of shade-tolerant seedlings in a Japanese warm-temperate rain forest. *Functional Ecology* 8 : 229-236.
- Koop, H. 1987. Vegetative reproduction of trees in some European natural forests. *Vegetatio* 72 : 103-110.
- Kozlowski, T.T. 1971. *Growth and Development of Trees*. Academic Press, New York.
- Kozlowski, T.T., P.J. Kramer & S.G. Pallardy. 1991. *Physiological Ecology of Woody Plants*. Academic Press, New York.
- Kramer, P.J. & T.T. Kozlowski. 1979. *Physiology of Woody Plants*. Academic Press, New York.
- Kruger, L.M., J.J. Midgley & R.M. Cowling. 1997. Resprouters vs reseeders in South African forest trees; a model based on forest canopy height. *Functional Ecology* 11 : 101-105.
- Loescher, W.H., T. McCamant & J.D. Keller. 1990. Carbohydrate reserves, translocation, and storage in woody plant roots. *Hort Science* 25 : 274-281.
- MacDonald, J.E. & G.R. Powell. 1983. Relationships between stump sprouting and parent-tree diameter in sugar maple in the 1st year following clear-cutting. *Canadian Journal of Forest Research* 13 : 390-394.
- Malanson, G.P. & W.E. Westman. 1985. Postfire succession in Californian coastal sage scrub: the role of continual basal sprouting. *The American Midland Naturalist* 113 : 309-318.
- Masaki, T., W. Suzuki, K. Niiyama, S. Iida, H. Tanaka & T. Nakashizuka. 1992. Community structure of a species-rich temperate forest, Ogawa Forest Reserve, central Japan. *Vegetatio* 98 : 97-111.
- Matsubara, T. & S. Hiroki. 1985. Ecological studies on the plants of Fagaceae IV. reserve materials in roots and growth till five years old in *Quercus variabilis* Blume. *Japanese Journal of Ecology* 35 : 329-336.
- Matubara, T. & S. Hiroki. 1989. Ecological studies on the plants of Fagaceae V. Growth in the sapling stage and minimal participation of reserve materials in the formation of annual new shoots of the evergreen *Quercus glauca* Thunb. *Ecological Research* 4 : 175-186.
- 松井善喜 1951. 温帯北部地方の広葉樹の萌芽性について 北海道林業試験集報 69 : 132-151.
- Melancon, S. & M.J. Lechowicz. 1987. Differences in the damage caused by glaze ice on codominant *Acer saccharum* and *Fagus grandifolia*. *Canadian Journal of Botany* 65 : 1157-1159.

- Midgley, J.J. 1996. Why the world's vegetation is not totally dominated by resprouting plants; because resprouters are shorter than reseeders. *Ecography* 19 : 92-95.
- Montenegro, G., G. Avila & P. Schatte. 1983. Presence and development of lignotubers in shrubs of the Chilean matorral. *Canadian Journal of Botany* 61 : 1804-1808.
- Nakagoshi, N. & S. Wada. 1990. Population structure and succession in temperate forests of southwestern Japan. *Vegetatio* 87 : 73-84.
- Nakashizuka, T. & S. Iida. 1995. Composition, dynamics and disturbance regime of temperate deciduous forests in Monsoon Asia. *Vegetatio* 121 : 23-30.
- Naveh, H. 1975. The evolutionary significance of fire in the Mediterranean Region. *Vegetatio* 29 : 199-298.
- 新山馨 1995. ブナとイヌブナの個体群動態：マトリクスモデルによる萌芽の評価 第42回日本生態学会大会講演要旨集 97.
- 小川みふゆ・福嶋司 1996. 奥日光のオオシラビソ林におけるシウリザクラの根萌芽および実生の動態 日本林学会誌 78 : 195-200.
- 大久保達弘 1990. イヌブナの萌芽特性と天然林の更新 遺伝 44(4) : 66-72.
- Ohkubo, T. 1992. Structure and dynamics of Japanese beech (*Fagus japonica* Maxim.) stools and sprouts in the regeneration of the natural forests. *Vegetatio* 101 : 65-80.
- Ohkubo, T., M. Kaji & T. Hamaya. 1988. Structure of primary Japanese beech (*Fagus japonica* Maxim.) forests in the Chichibu Mountains, central Japan, with special reference to regeneration processes. *Ecological Research* 3 : 101-116.
- Ohkubo, T., T. Tanimoto & R. Peters. 1996. Response of Japanese beech (*Fagus japonica* Maxim.) sprouts to canopy gaps. *Vegetatio* 124 : 1-8.
- 大久保達弘・山倉拓夫・荻野和彦・H.S. Lee. 1996. サラワク丘陵地混合フタバガキ林に設けた大面積調査区での樹木のダイバックと萌芽再生様式 第107回日本林学会大会講演要旨集 166.
- 大住克博 1995. 個体群および個体の構造から読み取れるカツラの生態 第106回日本林学会大会講演要旨集 540.
- Ostertag, R. & E.S. Menges. 1994. Patterns of reproductive effort with time since last fire in Florida scrub plants. *Journal of Vegetation Science* 5 : 303-310.
- Pate, J.S., R.H. Froend, B.J. Bowen, A. Hansen & J. Kuo. 1990. Seedling growth and storage characteristics of seeder and resprouter species of Mediterranean-type ecosystems of S.W. Australia. *Annals of Botany* 65 : 585-601.
- Pate, J.S., K.A. Meney & K.W. Dixon. 1991. Contrasting growth and morphological characteristics of fire-sensitive (obligate seeder) and fire-resistant (resprouter) from southwestern Australia. *Australian Journal of Botany* 39 : 505-525.
- Putz, F.E. & N.V.L. Brokaw. 1989. Sprouting of broken trees on Barro Colorado Island. *Ecology* 70 : 508-512.
- Sakai, A. & M. Ohsawa. 1994. Topographical pattern of the forest vegetation on a river basin in a warm-temperate hilly region, central Japan. *Ecological Research* 9 : 269-280.
- Sakai, A., T. Ohsawa & M. Ohsawa. 1995. Adaptive significance of sprouting of *Euptelea polyandra*, a deciduous tree growing on steep slopes with shallow soil. *Journal of Plant Research* 108 : 377-386.
- Sakai, A., S. Sakai & F. Akiyama. 1997. Do sprouting tree species on erosion-prone sites carry large reserves of resources? *Annals of Botany* 79 : 625-630.
- Schaetzl, R.J., S.F. Burns, D.L. Johnson & T.W. Small. 1989. Tree uprooting: review of impacts on forest ecology. *Vegetatio* 79 : 165-176.
- Seiwa, K. & K. Kikuzawa. 1996. Importance of seed size for the establishment of seedlings of five deciduous broad-leaved tree species. *Vegetatio* 123 : 51-64.
- 園山希・渡辺展之・渡辺修・丹羽真一・久保田康裕 1997. 針広混交林における林木種の萌芽特性と個体群動態 日本生態学会誌 47 : 21-29.
- Stevens, G.C. & A.L. Perkins. 1992. The branching habits and life history of woody plants. *The American Naturalist* 139 : 267-275.

- Sugden, A.M., E.V.J. Tanner & V. Kapos. 1985. Regeneration following clearing in a Jamaican montane forest: results of a ten-year study. *Journal of Tropical Ecology* 1 : 329-351.
- Sundriyal, R.C. & N.S. Bisht. 1988. Tree structure, regeneration and survival of seedlings and sprouts in high-montane forests of the Garhwal Himalayas, India. *Vegetatio* 75 : 87-90.
- Tabata, H. 1966. A contribution to the biology of Japanese birches. *Memories of the College of Science, University of Kyoto, Series B*, 32(3) : 239-271.
- 谷本丈夫 1990. 広葉樹施業の生態学 創分 東京
- Tanner, E.V.J. 1977. Four montane rain forests of Jamaica: a quantitative characterization of the floristics, the soils and the foliar mineral levels, and a discussion of the interrelations. *Journal of Ecology* 65 : 883-918.
- 津田智 1995. 火の生態学—植物群落の再生を中心として— 日本生態学会誌 45 : 145-159.
- Van der Heyden, F. & W.D. Stock. 1995. Nonstructural carbohydrate allocation following different frequencies of simulated browsing in three semi-arid shrubs. *Oecologia* 102 : 238-245.
- Van der Heyden, F. & W.D. Stock. 1996. Regrowth of a semiarid shrub following simulated browsing: the role of reserve carbon. *Functional Ecology* 10 : 647-653.
- Verwijst, T. 1988. Environmental correlates of multiple-stem formation in *Betula pubescens* ssp. *tortuosa*. *Vegetatio* 76 : 29-36.
- Wegener, C. & A.M. Odasz. 1997. Effects of laboratory simulated grazing on biomass of the perennial Arctic grass *Dupontia fisheri* from Svalbard: evidence of overcompensation. *Oikos* 79 : 496-502.
- Woods, F.W., H.C. Harris & R.E. Caldwell. 1959. Monthly variations of carbohydrates and nitrogen in roots of sandhill oaks and wiregrass. *Ecology* 40 : 292-295.
- Yih, K., D.H. Boucher, J.H. Vandermeer & N. Zamora. 1991. Recovery of the rain forest of Southeastern Nicaragua after destruction by Hurricane Joan. *Biotropica* 23 : 106-113.
- Zimmerman, J.S., E.M. Everham III., R.B. Waide, D.J. Lodge, C.M. Taylor & N.V.L. Brokaw. 1994. Responses of tree species to hurricane winds in subtropical wet forest in Puerto Rico: implications for tropical tree life histories. *Journal of Ecology* 82 : 911-922.

(1997年11月10日受領, 1997年12月15日受理)