

低木の生活史戦略における萌芽の役割

山中 典和

(鳥取大学乾燥地研究センター)

1. はじめに

樹木の萌芽パターンは種や生育環境により大きく異なるものと考えられる。わが国では、伐採条件下での萌芽の発生については多くの研究があり(松井, 1951; 紙谷, 1986; 鳴ら, 1989), 伐採季節や木のサイズの影響, 萌芽の数や発生位置等に関する樹種特性に関するデータが蓄積されてきている。しかし, 自然状態での萌芽パターンや各樹種の個体群維持における萌芽の役割等に関しての研究は少なく, 高木になるイヌブナ(Ohkubo *et al.*, 1988), フサザクラ(Sakai *et al.*, 1995), シウリザクラ(小川・福嶋, 1996)など, 少数の樹種についての情報が知られているだけである。また低木に関する研究では, キイチゴ属数種について詳細な生活史特性の比較研究を行い, 各種のクローン成長パターンとその役割を明らかにした Suzuki (1987, 1990)の研究以外ほとんどみられない。

低木はその多くの種で萌芽による再生産が認められており(Harper, 1977; Silvertown, 1982), これが低木という生活型の一つの特徴とも考えられる。また低木は光ストレス, 温度ストレス, 水分ストレス等に対応した生活形としてもとらえることができる一方, 萌芽という現象は, 火事, 暴風, 食害, 雪圧などの物理的な攪乱とも密接に関連している。このような多様なストレス, 攪乱の組み合わせのもとで, 低木は多様な生活様式を発達させているとともに, その萌芽の役割も多様である(Abrahamson, 1980)。

本論では, 京都大学芦生演習林のブナ極相林で行った, 低木の成長と個体群構造についての調査結果(山中・玉井, 1986 a; 山中・玉井, 1986 b)を中心に, 極相林を構成する低木の生活史戦略における萌芽の役割について検討する。

なお, ここで扱う低木は, 森林の林冠層に達しない状態で生活史を完結する種に限定して議論を行うこととする。

2. 調査地の概要

調査は, 京都, 福井, 滋賀の県境に位置する京都府北

表1. 調査区の種構成(年齢 ≥ 1 歳)

(山中・玉井(1986 a)を改変)

種名	低木(S) または 高木(T)	株数 /200m ²	生存 地上基数 /200m ²	株当たり 生存 地上基数
コアジサイ	S	181	973	5.37
リョウブ	S	46	583	12.67
イヌツゲ	S	43	269	6.26
ヤマアジサイ	S	31	149	4.81
クロモジ	S	30	147	4.90
タンナサワフタギ	S	24	64	2.67
ハイイヌガヤ	S	7	51	7.29
マルバマンサク	S	13	46	3.54
ヤマボウシ	S	5	45	9.00
エゴノキ	T	21	40	1.90
コミネカエデ	S	1	31	31.00
ツルシキミ	S	2	29	14.50
ウスギヨウラク	S	6	21	3.50
ムラサキシキブ	S	8	19	2.38
ツノハシバミ	S	5	17	3.40
イボタノキ	S	5	16	3.20
ガマズミ	S	2	15	7.50
ウワミズザクラ	T	4	14	3.50
スギ	T	3	10	3.33
オオカメノキ	S	4	9	2.25
アブラナ	T	8	8	1.00
アオハダ	T	1	8	8.00
ムラサキマユミ	S	7	7	1.00
ミヤマハハソ	S	1	6	6.00
コハウチワカエデ	T	4	4	1.00
タムシバ	T	2	4	2.00
ナカバノモジイチゴ	S	2	4	2.00
サワフタギ	S	3	4	1.33
ハクウンボク	T	3	3	1.00
ナツツバキ	T	1	3	3.00
アカシデ	T	2	2	1.00
コシアブラ	T	2	2	1.00
タニウツギ	S	2	2	1.00
アクシバ	S	1	2	2.00
イヌシデ	T	1	1	1.00
ミズメ	T	1	1	1.00
ミズナラ	T	1	1	1.00
ホオノキ	T	1	1	1.00
カナクギノキ	T	1	1	1.00
アズキナシ	T	1	1	1.00
コマユミ	S	1	1	1.00
ツリバナ	S	1	1	1.00
イタヤカエデ	T	1	1	1.00
テツカエデ	T	1	1	1.00
マルバアオダモ	T	1	1	1.00
計	45種	491	2,618	5.32

桑田郡美山町の京都大学芦生演習林のブナ林で行った。調査した林分は伐採その他の記録がなく、多くのブナの大径木が存在することから、長期にわたり大きな攪乱がなかった極相状態の林分であると推定される。したがって、本論で扱う萌芽はすべて人為的攪乱が関与しない、自然条件下での現象に限定される。また林冠はほぼ閉鎖しており、林内の低木は、相対照度で10%程度の光条件下で生育している。なお、林床にはササは存在しない。調査地付近の標高は約760m、地質は中・古生層で、土壌型はBDないしBD-dである。調査地から約4km離れた京都大学芦生演習林事務所(標高360m)での観測では、年平均気温が13℃、年平均降水量は2495mmである。当地は冬季降水量の多い日本海型の気候を示し、1976年から1980年までの平均で、最高積雪深は95.4cmに達する。しかし、調査地付近では2m近い積雪があるものと考えられ、当地の植物は強い積雪の影響下にある。

3. ブナ極相林での低木の萌芽パターン

まず極相状態のブナ林における、高木も低木も含め

た、各樹種の萌芽パターンを表1に示す。これは200m²の調査区内に存在する1年生以上のすべての木本植物について、地際で区別できる地上茎をすべて数えるとともに、株としてのまとまりを一つ一つ識別したものである。株当たりの生存地上茎数はリョウブが最も多く、次いでイヌツゲ、コアジサイ、クロモジ、ヤマアジサイ、マルバマンサクの順に多くの萌芽がみられる。また全体では82%以上の株が2本以上の地上茎を有している。主に森林の中、低木層を構成する種の大部分が複数の地上茎を有している反面、高木性の種では萌芽性を示さないものも多く見られる。

低木種で株当たり地上茎数の多い、コアジサイ、リョウブ、イヌツゲ、ヤマアジサイ、クロモジ、マルバマンサクについて地上茎の直径分布を示す(図1)。いずれの種もほぼL型のサイズ分布を示すとともに、存在する地上茎の大部分が萌芽起源の地上茎から成り立っている。またクロモジの例であるが、個々の株についても株内に老齢の地上茎から若齢のものまで存在している(図2)。これらのことから極相状態のブナ林の下層に生育する低木の多くは、萌芽により連続的に地上茎を生産しており、地上茎の交代を通じて複数の地上茎からな

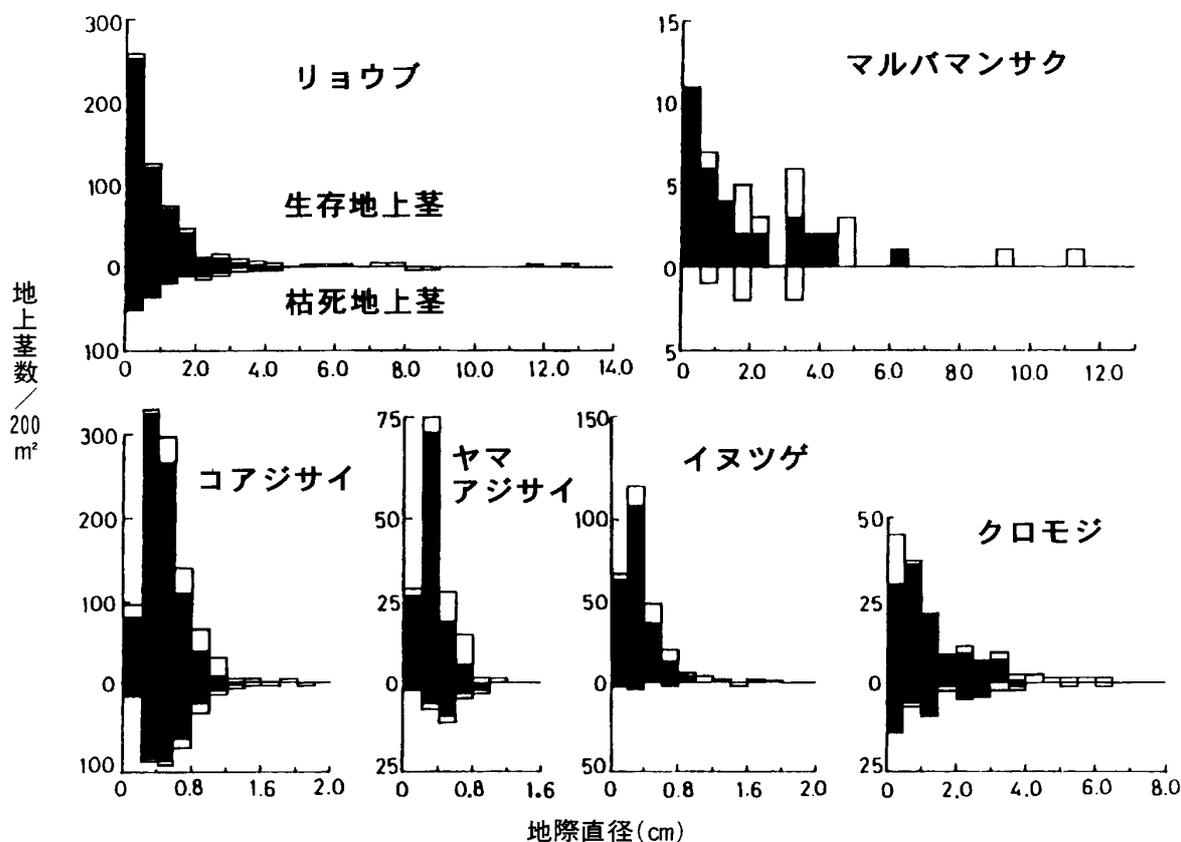


図1. 生存地上茎および枯死地上茎の直径階別本数分布(山中・玉井, 1986 a)

白抜き部は株内で最大の地上茎を示す。黒塗り部は株内で最大の地上茎を除いた残りの地上茎(萌芽起源、または一部の樹種では伏条起源の地上茎と推定されるもの)を示す。

る株を維持しているものと考えられる。

このような萌芽の発生と枯死を通じて株を維持している種についても、発芽当初は1本の地上茎からなる個体であり、成長するに従い株当たりの地上茎数が増加し、ある段階以降になると萌芽の発生と枯死のバランスがとれた株として安定するものと予想される。

そこで、クロモジ、ヤマアジサイ、リョウブの3種に

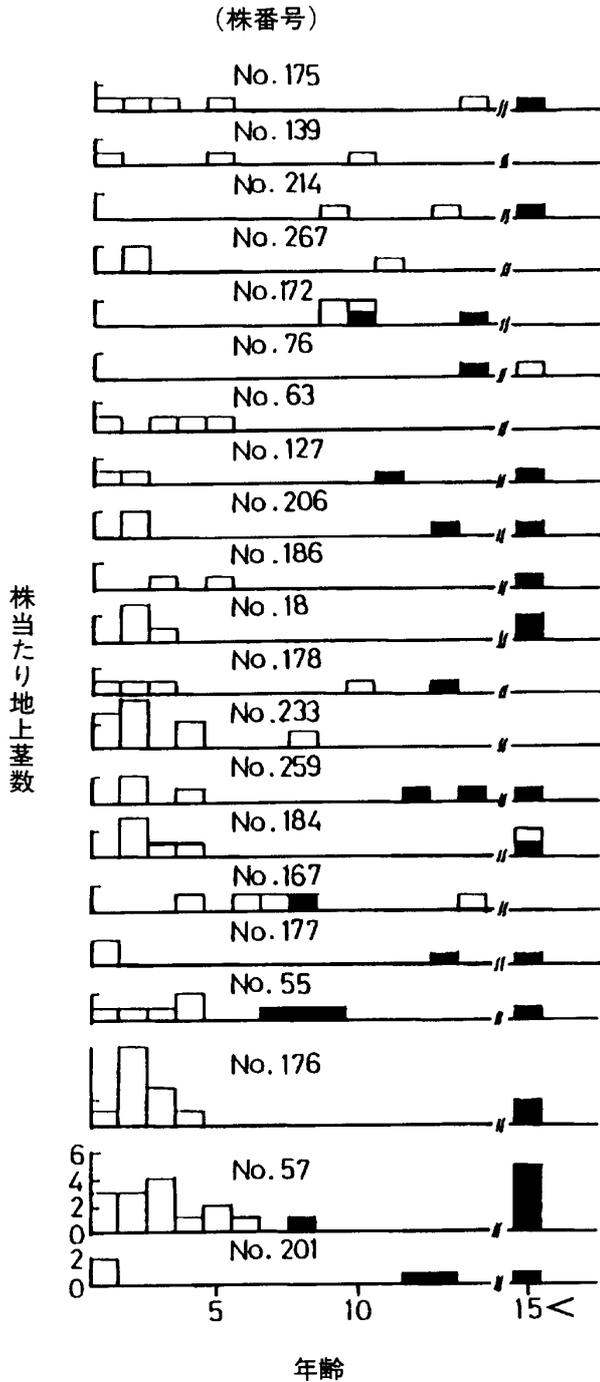


図2. クロモジにおける個々の株内での地上茎の齢分布(山中, 未発表)

黒塗り部は開花地上茎, 白抜き部は非開花地上茎を示す。番号は株番号を示す。

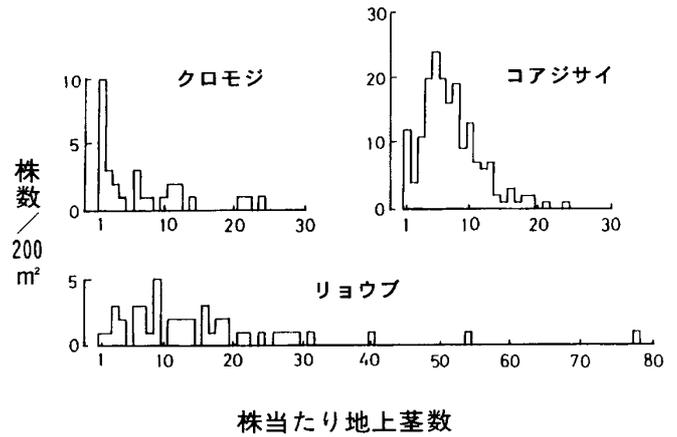


図3. 枯死地上茎を含めた株あたり地上茎の頻度分布(山中・玉井, 1986a)

ついて、株当たり地上茎数の頻度分布を調べてみたところ(図3)、クロモジはL型の分布を示し、ほかの種に比べ1本の地上茎からなる実生が比較的多くみられた。これに対し、ヤマアジサイやリョウブでは一山型の分布がみられた。ヤマアジサイやリョウブのように微細な種子を有する種は、閉鎖林冠下でリターの存在する環境条件下では実生の定着が困難なため、数少ない更新のチャンスに定着した実生が、萌芽再生を繰り返しつつ、林床で生存しているものと考えられる。また極相林での株あたり地上茎数の最大値は、その環境下でその種が維持できる限界を反映していると考えられるが、当地域でのクロモジやヤマアジサイは株あたり25本程度、リョウブでは最高78本の地上茎を持つ株がみられている。

4. 低木における萌芽の成長, 株の維持機構

1) 成長量

萌芽は一般的なシュートに比べ、通常大きな年伸長成長量を示すが、萌芽によって維持されている株で、株内の個々の地上茎の年伸長成長量を調べることにより、ある程度株の維持機構を推定することができる。萌芽により株を維持している低木について年間伸長成長量の種間比較を行ったのが図4であるが、年間伸長成長量は種内の地上茎間でばらつきが大きく、最大伸長成長量はコアジサイで74.8cm, ヤマアジサイで36.5cm, リョウブで87.2cm, クロモジで81.2cm, マルバマンサクで67cmに達する。これら大きな伸長成長を示す地上茎は、ほとんどが当年生または若齢の萌芽である。しかし、当年生の萌芽でも伸長成長量が小さなものも多くあり、そのばらつきは大きい。また地上茎の年齢が増加するに従い、年

間伸長成長量の最大値は徐々に低下する。リョウブでは、若齢萌芽で年間90cm近い成長を示すが、地際直径10cmを越える地上茎になると年間伸長成長量の最大値は10cm以下に低下する。

2) 成長パターン

樹木の伸長成長パターンは種により異なり、その種の生活戦略を反映していることが知られている(丸山, 1978)。しかし、萌芽で株を維持している種では種内の地上茎間でも伸長成長パターンが大きく変異し、大きな伸長成長を示す萌芽では成長期間が長くなる傾向が認められる(図5)。その傾向はマルバマンサクやツノハシバミなどで顕著に見られ、一つの株をとってみても株内の地上茎間で伸長成長パターンが大きく変異し、とくに1年生や2年生萌芽の伸長成長期間は老齢の地上茎に比べてかなり長くなっている(図6)。おもに伏条更新によって株を形成しているアシウスギやイヌツゲなどでは、10cm以上の伸長成長を示す地上茎は見られず、また伸長成長パターンも地上茎間でばらつきが少ない。

3) 株内地上茎の役割分担——親株依存型の成長から独立採算型(さらには若齢萌芽への養分供給型?)の成長へ

調査を行った地上茎は、いずれもブナ極相林の閉鎖林冠下で、ほぼ同一の環境条件下で生育している。また大

きな伸長成長量を示した地上茎はいずれも若齢の萌芽であることから、地上茎間の年間伸長成長量の大きなばらつきは環境や遺伝的要素よりも株内での個々の地上茎間の栄養状態の違い、すなわち親株の養分への依存状態の違いをより大きく反映しているものと考えられる。伸長成長パターンも、親株の養分に依存して大きな伸長成長量を達成する若い萌芽地上茎は長い伸長成長期間を持っている。しかし、このような親株依存型の伸長成長を示す地上茎も齢を重ねるにつれ、年間伸長成長量が小さく、かつ伸長期間も短い、親株の養分に依存する割合の少ない独立採算型の伸長成長に移行してゆくものと思われる。さらには独立採算型への移行にともない、今度は若齢萌芽への養分供給を担う養分供給型としての役割も果たしていくものと考えられる。このように萌芽によって株を維持している種で、株内地上茎間の相互作用を通じた株の維持機構は興味深いテーマである。

今後の問題点として、新生萌芽に見られる親株依存型の成長は、主に地下部に蓄えられていると考えられる養分に依存しているのか? または新生萌芽の発生やその成長には、独立採算型の成長を行っている地上茎からも養分が供給されているのか? さらに、親株依存型の地上茎に養分を供給しているならば、その影響は独立採算型(養分供給型?)の成長または死亡にも影響を与えているのか? などの点を明らかにしてゆく必要がある。

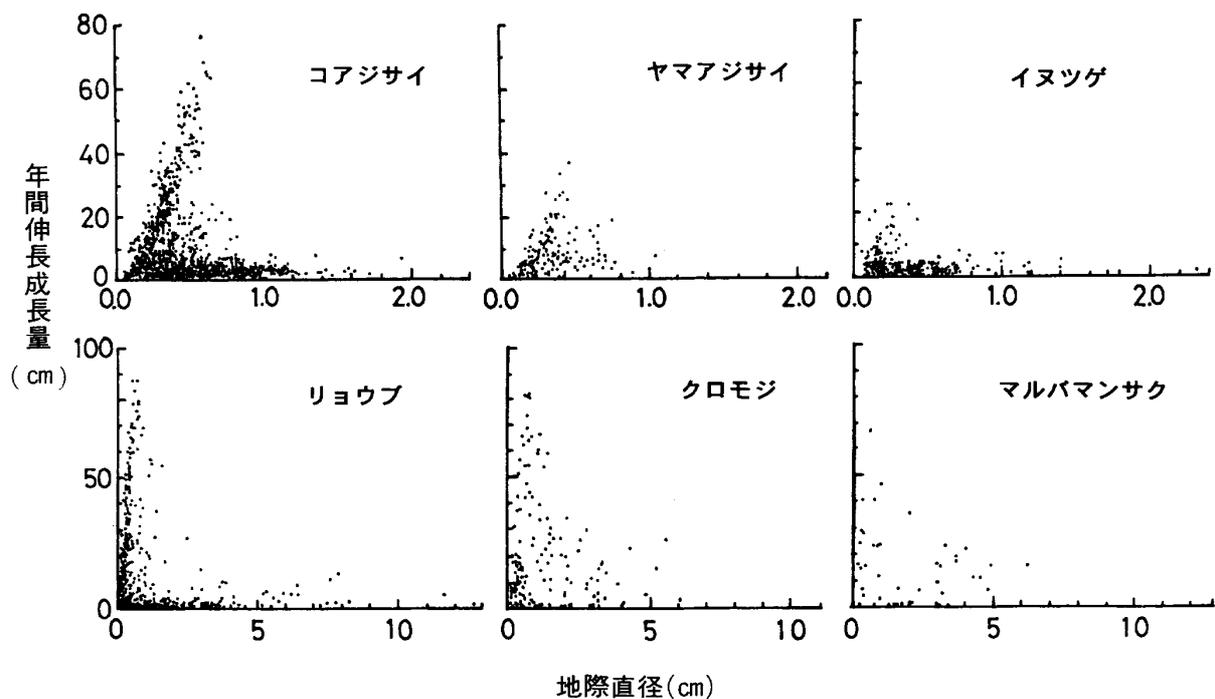


図4. 地際直径と年間伸長成長量の関係(山中・玉井, 1986b)

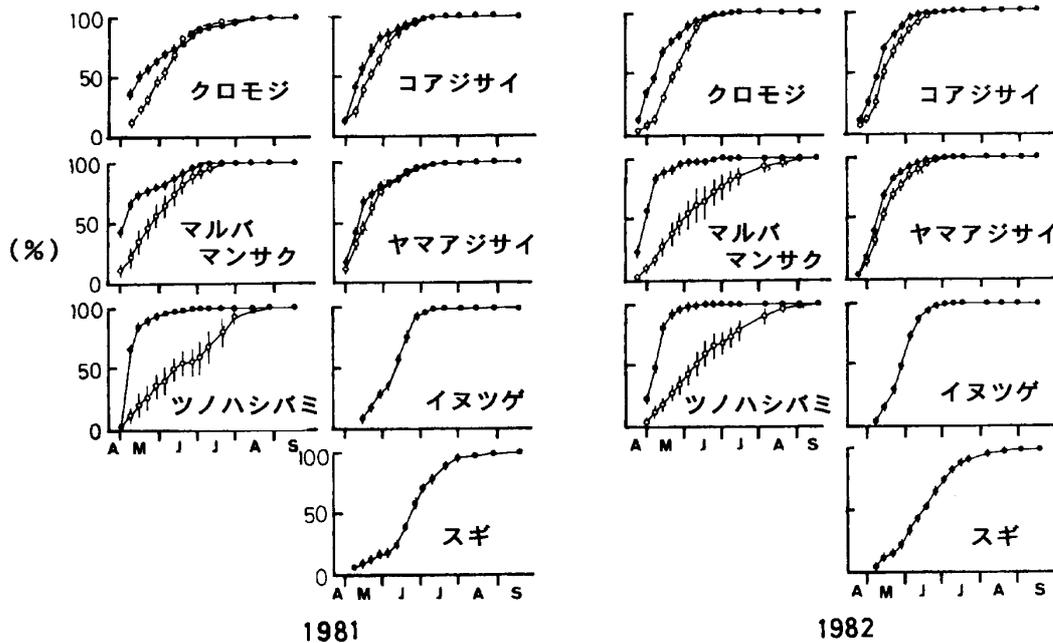


図5. 地上茎の伸長成長パターン(山中・玉井, 1986b)

年間伸長成長量に対する%で示す。
 ● : 年間伸長成長量が10cm以下の地上茎
 ○ : 年間伸長成長量が10cm以上の地上茎
 縦線は標準誤差を示す

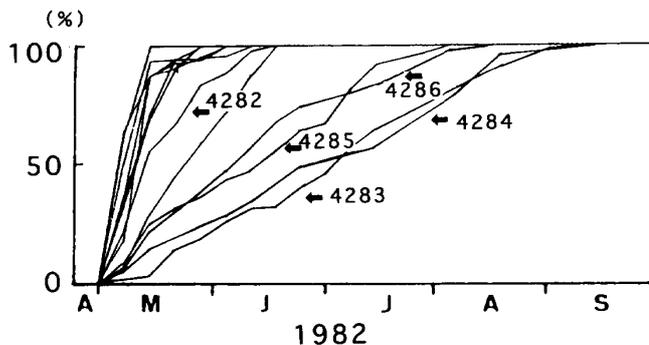


図6. ツノハシバミの株内地上茎間での伸長成長パターンの変異(山中・玉井, 1986b)

地上茎番号4282, 4283, 4284は2年生萌芽
 地上茎番号4285, 4286は1年生萌芽

5. クロモジの個体群動態

ブナ極相林で最も普通に見られるクロモジを例に、少し詳しく株の維持機構や個体群の動態を検討する。ブナ極相林の閉鎖林冠下に10×20mの調査区を設定し、当

年生を含むすべてのクロモジの地上茎をマーキングし、その成長と動態を長期間調べているが、ここではその結果の一部を紹介する。クロモジは株としてのまとまりがかなり明瞭であり、雌雄が存在することをあわせ、一つ一つの株を識別する事が比較的容易である。また地上茎には芽鱗痕が明瞭に存在するため、ほとんどの地上茎で年齢を確定することが可能であるなど、個体群の動態を調査する上での利点がある。

1) クロモジの個体群動態——地上茎レベルと株レベルでの解析

クロモジは萌芽によって株を維持しつつ、林内でも開花結実を行い、林床に当年生実生の発生もよく見られる。このためクロモジの生活史を解析し萌芽の持つ意味を明らかにするには、地上茎を1個体とした地上茎レベルと、実生由来の株を1個体とした株レベルの2つのレベルから調査する必要がある。クロモジは雌雄異株であるが、萌芽の発生や初期死亡、さらには萌芽の成長にも雌雄差は見られない(山中, 1995)ため、雌雄をまとめて取り扱うことができる。図7に地上茎レベルと株レ

ベルで解析したクロモジ個体群の動きを示す。地上茎レベルでは、個体群への加入として、1年生萌芽と1年生実生があるが、萌芽による地上茎個体群への加入は、実生によるものの約2倍に達し、調査を行った地上茎個体群における萌芽の重要性が示されている。また、年間66本/200m²の地上茎の枯死が見られる。株レベルでは、動きが見られるのが、若齢と考えられるサイズの小さな株の段階までで、ある程度大きくなった株の枯死はほとんど見られない。今回は萌芽の役割を明らかにすることが目的であるので、地上茎個体群の動態について主に紹介する。

2) 地上茎個体群の動態

クロモジの地上茎数の変化を5年間にわたり追跡したものが図8である。調査区当たり地上茎数はほぼ400~450本/200m²の値をとり、大きな変動は見られず、加入数、枯死数も極端な年変動を示していない。また各年の地上茎の加入数と枯死数はほぼ釣り合っており、その結果地上茎数がほぼ一定に保たれている。クロモジは成熟したブナ林の林床で、萌芽を中心とした地上茎の枯死と再生を通じて、安定した地上茎個体群を形成しているものと考えられる。

芽鱗痕数から確定した地上茎の年齢をもとに、地上茎個体群の年齢構成を示したものが図9である。年による違いは多少見られるものの、いずれも若齢地上茎の多い年齢構成を示す。この年齢構成から平均の齢別死亡率を計算し、地上茎の生存曲線を作成したのが図10であり、クロモジ地上茎の生存曲線は死亡率一定のDeevy type IIを示している。クロモジの場合、実生起源の地上茎は発芽後5年以内にその大部分が枯死するため、この生存曲線は、ほぼ萌芽の生存曲線を示していると考えられる。樹木で全生活史を通じた生存曲線を作成した例は少ないが、縞枯山で調べられたシラビソ・オオシラビソの生存曲線は初期死亡が高く、齢とともに死亡率が低下するDeevy type IIIを示している (Kohyama & Fujita, 1981)。このほかにも樹木の実生個体群について行われた研究では生活史の初期段階で高い死亡率を示す例が多く知られている (Hett, 1971; 山本, 1984; Hibbs, 1979)。このように他の樹種では、実生の段階で高い死亡率を示す例が多く知られているが、高木であっても根萌芽で更新している *Fagus grandifolia* の初期生存曲線はクロモジ同様 Deevy type IIを示し (Jones & Raynal, 1987), 萌芽による更新の有無が生存曲線の形に大きな影響を持つものと思

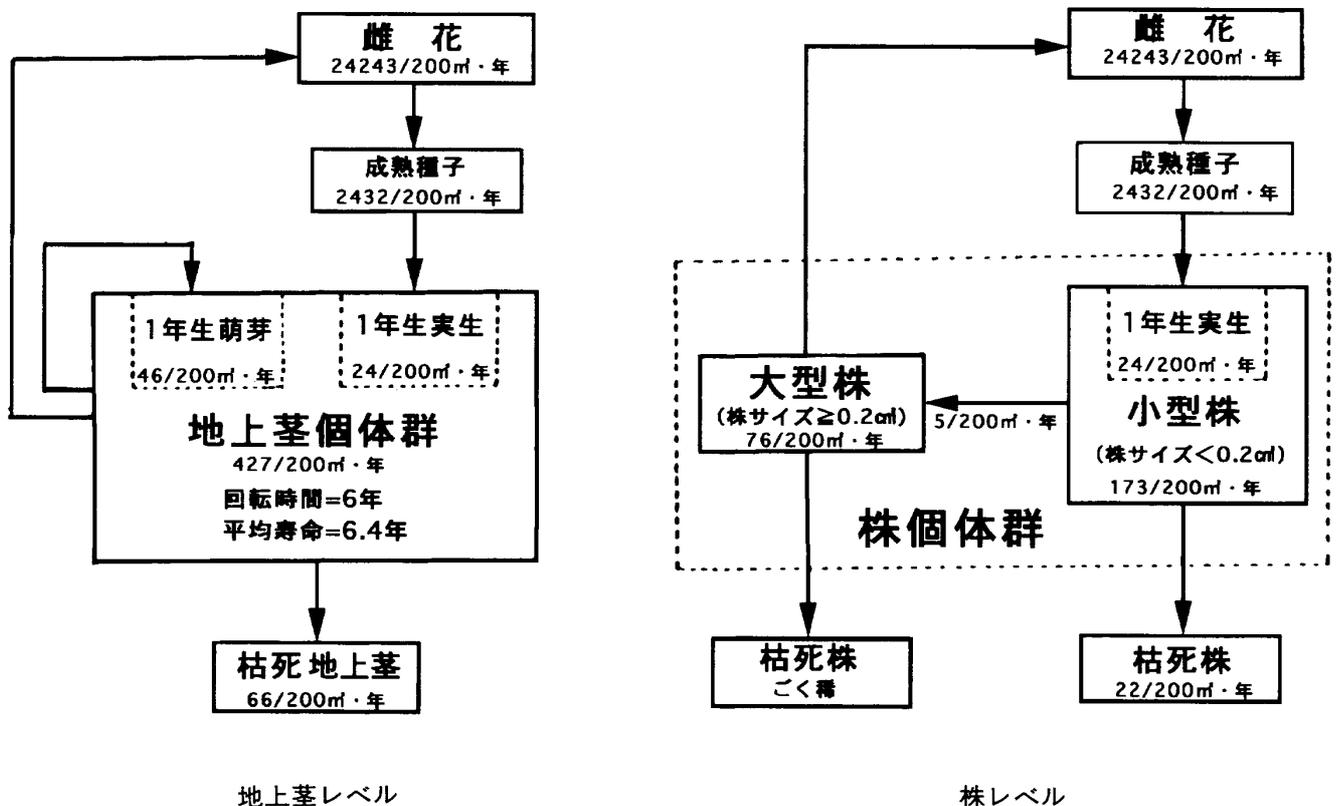


図7. ブナ極相林におけるクロモジの地上茎レベルと株レベルでの個体群の動き(山中, 未発表).
図中の数値は5年間の平均地上茎数または株数を示す。

われる。

3) 萌芽と実生の初期死亡過程の比較

クロモジを例に同一種内での萌芽と実生の初期死亡について少し詳しく検討する(図11)。萌芽と実生の生存曲線を比較すると、発生後数年間のデータではあるが、実生の生存率は萌芽に比べて低く、ほとんど生き残ることができない。調査が春と秋の2回であるため詳細な死亡要因の確定は困難であるが、観察された死亡要因としては、若齢萌芽では主軸中に潜行する昆虫の幼虫による食害が多くみられた。この幼虫による食害は、成長の旺盛な萌芽によく見られ、成長の悪い小さな萌芽には見られない。成長の悪い萌芽は先端が黒変し、枯死するものがみられる。

実生の死亡は消失しているものが大部分で、要因の確定は困難だが、かなり光条件が制限された条件下にあるため被陰による枯死が多いものと考えられる。また冬期間に死亡した実生個体では、リターの下で死亡している個体がしばしば観察される。秋にリターに埋もれ、かつ冬の積雪によりリターが強く地面に押しつけられ、雪が解けたあともリターを押しつけて葉を展開する事ができず枯死するものと思われる。

同一樹種において、実生に比べ萌芽の初期死亡が低い傾向は、クロモジだけでなく他の樹種でも知られており(Bullock, 1980; Khan *et al.*, 1986; 小川・福嶋, 1996), 親の養分に依存している期間の長い萌芽の有利性を示しているものと考えられる。

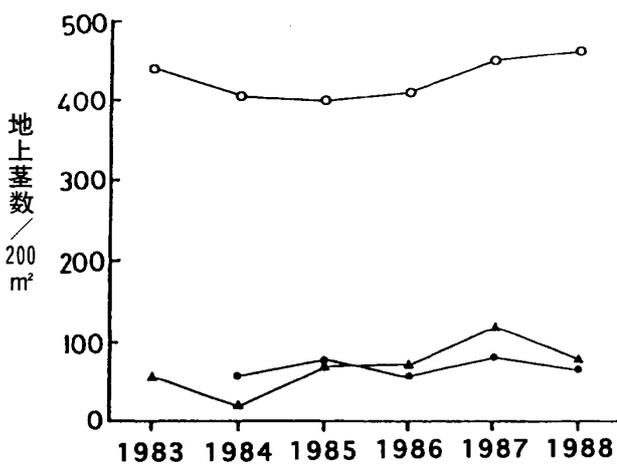


図8. クロモジの地上茎個体群の動態(1983-1988) (山中, 未発表)

- : 調査区あたり地上茎数
- ▲: 加入数
- : 枯死数

6. 日本海型ブナ林の林床に生育する低木にとって萌芽の持つ意味は何か?

—攪乱とストレスの影響—

今回紹介したのは、日本海型ブナ林の林床に生育するクロモジを中心とした低木の萌芽特性であるが、最後に低木種の生活史戦略において、萌芽の持つ意味を攪乱とストレスの2つの側面から考えてみたい。

まず日本海型ブナ林の林床に影響を与える攪乱要因としては積雪とその移動が考えられる。多雪地帯の傾斜地等の積雪不安定地では、積雪による地上部の枯損確率が大きくなる。通常このような環境下では、一本の地上茎が枯損しても萌芽によってすぐに新しい地上茎を再生できるやり方は個体の維持にとって非常に有利である(高

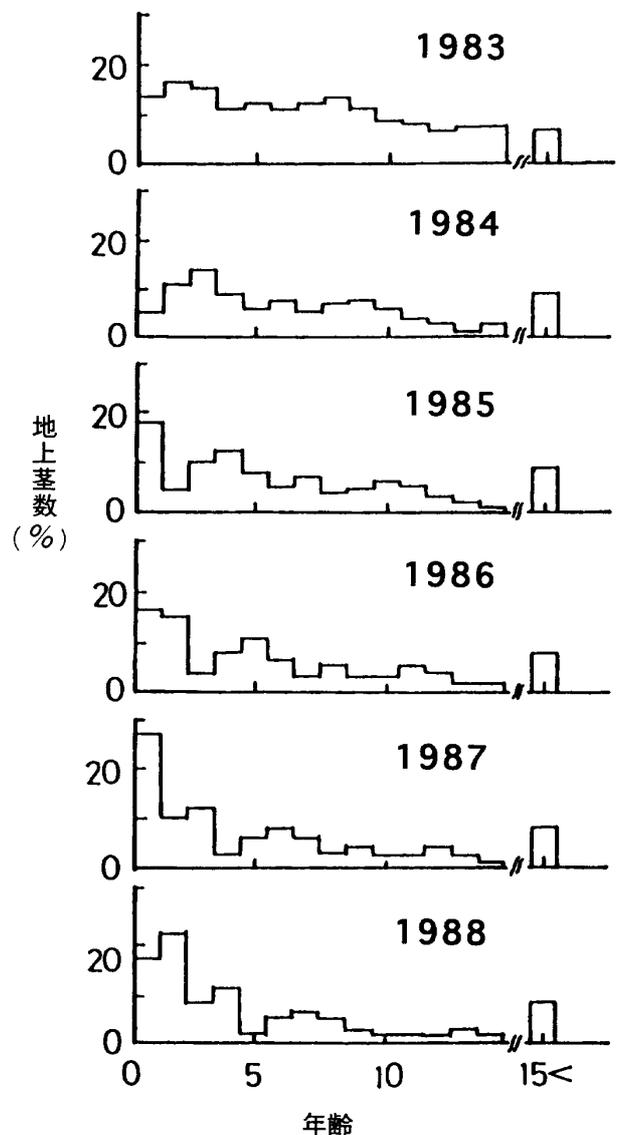


図9. クロモジの地上茎個体群の齢構成(山中, 未発表)

橋, 1960). 積雪による樹幹の上下運動や傷害などにより, 潜伏芽が活性化して萌芽が生じることも多いものと思われる. 高木では, 雪で倒伏したり傷害を受けるのは生活史の初期で著しく, ある程度成長すると雪による影響は比較的小さくなるものと思われる. これに対し, 多雪地帯の低木では冬季は常に雪に埋もれ, 積雪の影響は

全生活史を通じて続くため, 萌芽のもつ重要性は高木よりも大きいと考えられる. また萌芽により株の維持を行っている種では, 若齢の萌芽は直立した生育形態を示す

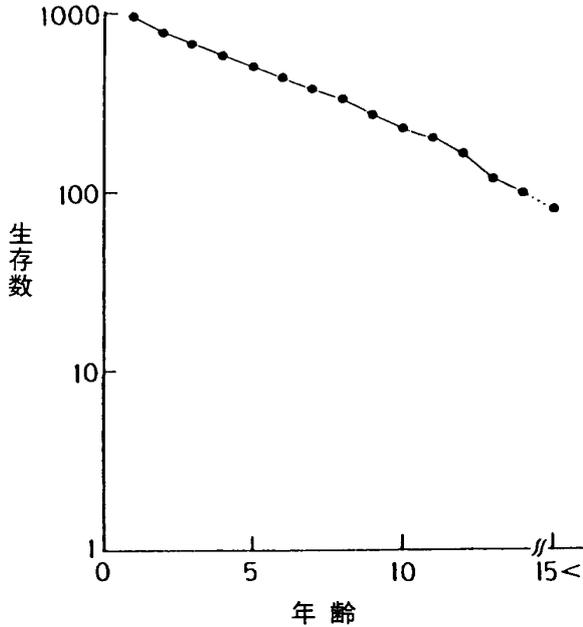


図10. クロモジ地上茎の生存曲線(山中, 未発表)

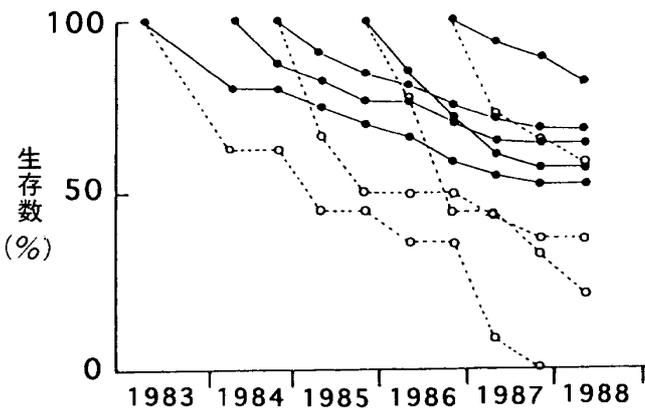


図11. クロモジの萌芽と実生の生存曲線(山中, 未発表)

1982年と1983年に発生した地上茎は翌年の春まで生き残った個体数を100とし, 1984年から1986年にかけて発生した地上茎については各発生年の秋に生存していた個体数を100として生存曲線を描いている. 黒丸は萌芽, 白丸は実生を示す.

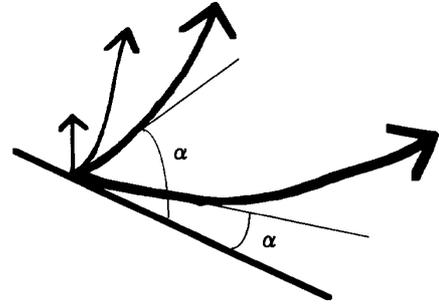


図12. 多雪地での地上茎の倒伏と萌芽角度の測定方法

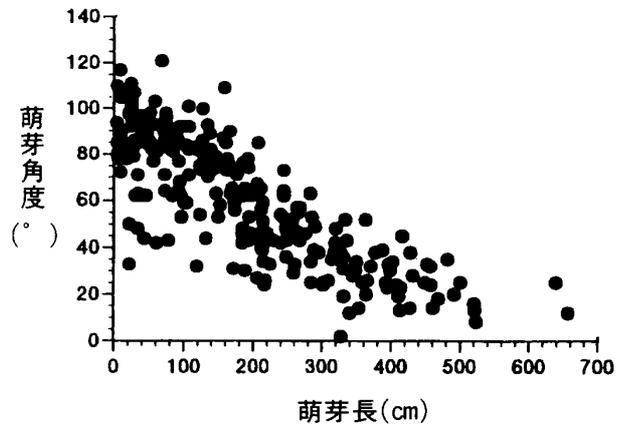
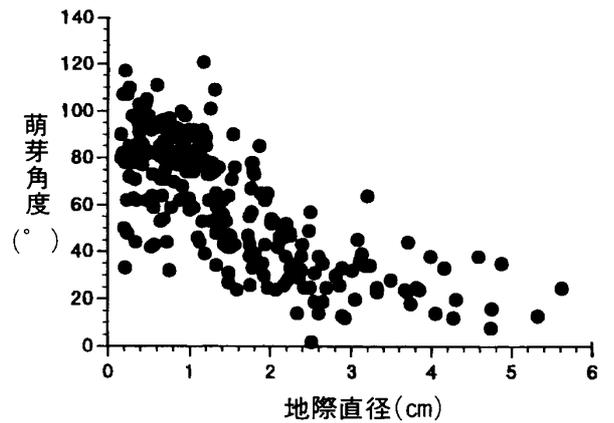


図13. クロモジの萌芽角度と地際直径, 萌芽長の関係(山中, 未発表)

萌芽角度は図12の α に対応する

が、株内でもサイズの大きな地上茎ほど積雪の影響により倒伏した形態を示すようになる(図12, 13)。これにより新生萌芽の頭上には老齡地上茎の樹冠があまり存在しないという状況が作りだされ、新生萌芽の生存に有利に働くものと考えられる。

積雪が萌芽の発生に大きく関与する要因の一つと考えられると、多雪地帯の日本海型ブナ林と太平洋型ブナ林では、樹木の萌芽特性が種内で変化することも予想される。たとえば、リョウブは多雪地帯の日本海型ブナ林では多くの萌芽を出して株を形成し、やや低木化するが、積雪のない太平洋型ブナ林ではほとんど萌芽を出さずに単幹型となる。また、クロモジでも株あたり地上茎数は日本海型ブナ林の方が多い傾向が観察され(山中, 未発表)、今後詳しい調査を行う必要がある。

次に、ストレスとして、光の乏しい林床で生活する低木にとっての萌芽の役割を考えてみる。萌芽の初期成長は親株の養分に依存しており、実生の定着が困難な被陰条件下でも、初期の死亡率が低く、また急速な成長を行い株を維持することができる。森林の階層構造との関連で考えると、より光条件の乏しい下層で生活史を完結させている種ほど、地上茎の寿命が短く、株内地上茎の回転率を高くして株を維持している傾向も見られる(山中, 未発表)。

また被陰環境下において、萌芽の発生と地上部の枯死を繰り返すことにより、地上部現存量が小さくなり、非同化部分の割合が小さく保たれることが考えられ、生育条件が好転するまで生き残ることも可能となるものと思われる。とくに閉鎖林冠下で開花結実する事が困難な種では、萌芽の発生と地上茎の枯死を繰り返しながら個体の寿命を延ばすことにより、上層が疎開して種子生産が可能な環境に巡り会う確率を高めることができる。低木だけでなく、高木についても実生段階での萌芽が閉鎖林冠下ではよく観察される(Hara, 1987)が、同様の役割を果たしているものと考えられる。

今回は雪と光という観点から萌芽による個体維持の戦略を考えたが、萌芽による個体維持が有利に働く環境は他にも火事、台風、土砂流動、動物による食害、水ストレスなどさまざまであり、多くの種について、かつさまざまな環境条件下における比較研究が望まれる。

引用文献

- Abrahamson, W. G. 1980. Demography and vegetative reproduction. *In*: Solbrig, O. T. (ed.), *Demography and Evolution in Plant Populations*, p. 89-106. Blackwell Scientific Publications.
- Bullock, S. H. 1980. Demography of an undergrowth palm in littoral Cameroon. *Biotropica* 12 : 247-255.
- Hara, M. 1987. Analysis of seedling bank of a climax beech forest: ecological importance of seedling sprout. *Vegetatio* 71 : 67-74.
- Harper, J. L. 1977. *Population Biology of Plants*. Academic Press.
- Hett, J. M. 1971. A dynamic analysis of age in sugar maple seedlings. *Ecology* 52 : 1071-1074.
- Hibbs, D. E. 1979. The age structure of a striped maple population. *Canadian Journal of Forest Research* 9 : 504-508
- 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) 主要構成樹種の伐り株の樹齡と萌芽能力との関係 日本林学会誌 68 : 127-134.
- 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 : 283-304.
- Kohyama, T. & N. Fujita. 1981. Studies on the *Abies* population of Mt. Shimagare I. Survivorship Curve. *Botanical Magazine, Tokyo* 94 : 55-68.
- 丸山幸平 1978. ブナ天然林—特に低木層および林床を構成する主要木本植物の伸長パターンと生物季節について—新潟大学演習林報告 11 : 1-30.
- 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.
- 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.
- 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. *Japanese Journal of Ecology* 3 : 101-116.
- Sakai, A., T. Ohsawa & M. Ohsawa. 1995. Adaptive significance of sprouting of *Eu-*

- ptelea polyandra*, a deciduous tree growing on steep slopes with shallow soil. *Journal of Plant Research* 108 : 377-386.
- Silvertown, J. W. 1982. *Introduction to Plant Population Ecology*. Longman.
- 嶋一徹・片桐成夫・金子信博 1989. コナラ二次林における伐採後2年間の萌芽の消長 *日本林学会誌* 71 : 410-416.
- Suzuki, W. 1987. Comparative ecology of *Rubus* species (Rosaceae) I. Ecological distribution and life history characteristics of three species, *R. palmatus* var. *coptophyllus*, *R. microphyllus* and *R. crataegifolius*. *Plant Species Biology* 2 : 85-100.
- Suzuki, W. 1990. Comparative ecology of *Rubus* species (Rosaceae) II. Reproductive characteristics of three *Rubus* species, *R. palmatus* var. *coptophyllus*, *R. microphyllus* and *R. crataegifolius*. *Plant Species Biology* 5 : 263-275.
- 高橋啓二 1960. 植物分布と積雪 *森林立地* 11 : 19-24.
- 山本進一 1984. ヒノキの定着特性に関する生態学的研究. 京都大学農学研究科博士論文
- 山中典和・玉井重信 1986 a. 京都大学芦生演習林のブナ天然林における低木の個体群構造について *京都大学演習林報告* 57 : 26-36.
- 山中典和・玉井重信 1986 b. 京都大学芦生演習林のブナ天然林における低木の伸長生長について *京都大学演習林報告* 58 : 64-72.
- 山中典和 1995. ブナ天然林でのクロモジの栄養器官における雌雄差の検討 *植物地理・分類研究* 43 : 59-65.

(1997年6月19日受領)