

# 芦生演習林の天然生スギ林を構成する

## いくつかの樹種の季節相 (I)

林床のクロモジについて

守屋 均・荻野 和彦

Phenology of several tree species in natural *Cryptomeria*  
forest in Ashiu School Forest (I) with  
reference to *Lindera umbellata* Thunb.

Hitoshi MORIYA, Kazuhiko OGINO

### 要 旨

京都大学芦生演習林において、天然生スギ林の更新過程における低木類の役割を明らかにするために、1981年、32樹種、92個体の下層木について、新条の伸長、葉の展開・脱落を定期的に観察した。本報ではクロモジ (*Lindera umbellata* Thunb.) について報告する。

クロモジは一生育季に2次分枝まで伸長させる。樹冠上部の当年軸は1年生枝(0, 1, 2次軸)の頂芽から伸長した0次軸(S<sub>00</sub>, S<sub>10</sub>, S<sub>20</sub>)と当年軸から分枝した1, 2次軸(S<sub>01</sub>, S<sub>02</sub>, S<sub>11</sub>, S<sub>12</sub>, S<sub>21</sub>, S<sub>22</sub>)によって構成される。

新条0次軸の伸長は5月上旬に開始し、7月中旬に完了した。1次軸は6月上旬に、2次軸は7月中旬にそれぞれ伸びはじめた。前年枝の2次軸の頂芽から伸長した新条は2次分枝をつくらなかった。1, 2次軸は0次軸より早く伸長を完了した。

冬芽の開舒は、伸長開始より1週間早く、5月初旬に認められた。0次軸は11月下旬までに全ての葉を落した。1次軸の葉の展開は伸長開始よりやや遅れて始まった。1次軸は11月中旬までに完全に落葉した。2次軸で葉を展開させたものはなかった。

平均新条長は0次軸, 1次軸, 2次軸の順で長く、総展開葉数も同じ順で多かった。同次軸のなかでは、由来する1年生枝の軸の次数が低い程、平均新条長は長く、総展開葉数は多かった。

1次分枝率より2次分枝率は低く、1次分枝においては、前年の0次軸の頂芽より伸長したものの分枝率が最も高く、1次軸の頂芽より伸長したものがこれにつづいた。

0次軸の新条長20mm付近を境として、新条長に対する総展開葉数の比あるいは平均節間長は大きく変化し、節間のつまった短枝と長枝の区別が認められた。1年生枝の2次軸の頂芽から伸長した新条の89%, 1次軸から伸長した新条の62.5%, 0次軸の頂芽から伸長した新条の40%が短枝であった。

クロモジは2生育季の間に3次枝をつくるけれども、4次枝となったものはなかった。前年の1, 2次軸に由来する新条は短枝化する傾向がある。これらのことから5次以上の分枝ができる可能性は低いと考えられる。

## はじめに

京都府下芦生地方にある京大演習林の天然生スギ林はスギ、ミズナラ、ミズメ、シデ類、カエデ類などの高木、クロモジ、リョウブその他多くの低木樹種によって構成されている<sup>1)</sup>。林内は林冠の閉鎖したところから、疎開したところまであって<sup>2)</sup>、物理的な環境も不均質できわめて多様なものがある。このような天然生林の維持、更新の機構を理解するには林床付近にある下層木が次世代の前生稚樹のみならず小低木類をふくめてどのように生育しているのかを把握することが必要であると考えられる。

クロモジは芦生演習林に見られる低木種の1つで出現の頻度が高く、個体数も多い<sup>3)</sup>うえ分布の範囲もかなり広い樹種<sup>4)</sup>である。長枝、短枝の区別が見られること、生長のよい枝では *Sylleptic shoot* を伸長させるなど生長様式に特徴をもっている。*sylleptic shoot* はHalléら<sup>5)</sup>によれば「頂端分裂組織が、顕著な休眠期をもたずに」、「側方に発達」して伸長した側枝のことである。本演習林内において *sylleptic shoot* が認められるのはクロモジの他ミズキ、リョウブ、キイチゴ属のものなどに限られていて、特異な生長様式といえるかもしれない。

本報告ではクロモジの新条の伸長、葉の展開、落葉などの季節性、および分枝様式などについて検討した。

## 1. 調査地と方法

調査地は京都大学芦生演習林17林班、サワ谷左岸の天然生スギ林である。標高680~720 m、傾斜32~36°の斜面である。サワ谷に向かって南東に流れる小さい沢をはさんで北東向き斜面と南西向き斜面が相対している。高木層はスギの他ブナ、ミズナラ、ミズメ、亜高木層はスギ、シデ類、カエデ類、ゴンゼツ、低木層はスギ、クロモジ、タムシバ、リョウブなどで構成されている。ところどころに林冠の疎開したところが見られる。1980年8月、調査林分の林冠ギャップを測定した結果、調査林分14,989m<sup>2</sup>に対して23個のギャップをかぞえ、その面積は合計2,617m<sup>2</sup>であった。平均ギャップ面積は113.8m<sup>2</sup>、ギャップ比は17.5%であった。

調査は1981年4月、まず予備調査をおこなって観測の対象とすべき個体を選びだした。試料木は閉鎖林冠下にあるものから、ギャップ内にあるものまで様々な明るさにあるものを選んだ。総個体数は92個体で32樹種よりなる。それぞれについて主軸または主軸にかわる主要な1年生枝について冬芽を観察対象の候補とした。年枝の区別は芽鱗痕によった。選ばれた各枝は冬芽の位置、分枝の様子などをスケッチし、枝長、分枝長、分枝位置などを測定した(図-1(1))。ここで報告するクロモジについて選んだのは7個体、15本の1年生枝上にあった64個の冬芽である。各個体の樹高は88cmから200cmのあいだにあった。試料木の位置する場所は面積214m<sup>2</sup>のギャップ内から、閉鎖林冠下まであって、シアゾ感光紙を用いた積算日射計によって測定した試料木付近の相対日積算日射量は、最も明るいところで、葉の展開前の1981年4月24日に36.8%、8月14日に23.6%、落葉後の12月11日に40.8%であった。最も暗いところでは、それぞれ6.1%、2.6%、5.8%であった。

4月末冬芽が開筈する前に準備をおえ、開筈後は1週間間隔で観察をおこなった。葉がすべて展開をおえ、各軸の伸長がほとんど終了した7月31日からは2週間の間隔(ただし黄葉に伴う落葉が多くなる10月1日から10月30日までは1週間間隔)で12月11日、根雪におおわれるまで観察をつづけた。観察したのは新条長、現存葉数および葉痕による落葉数と葉位である。食害などに

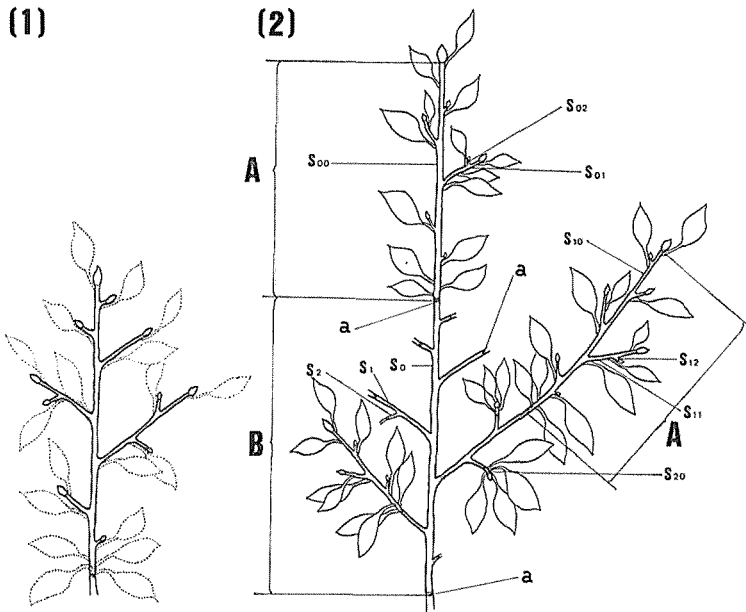


図-1 クロモジの枝の伸長・展開  
 [1] : 伸長・展開前, 点線: 前年展開した葉, [2] : 伸長・展開後  
 A : 当年枝 (新条) B : 1年生枝, a : 芽鱗痕

よって葉柄部分だけが残されているような場合は、その時点で落葉とみなした。

葉の展開・脱落の過程において、現存葉数、落葉数、展開葉数の関係を整理すると次のとおりである。

ある時点  $n$  における現存葉数  $L_n$  は

$$L_n = L_{n-1} + \Delta N_{n-1,n} - \Delta F_{n-1,n} \quad \dots\dots(1)$$

と書ける。ただし  $L_{n-1}$  は時点  $n-1$  における現存葉数、 $N_n$  は時点  $n$  までの総展開葉数、 $\Delta N_{n-1,n}$  は時点  $n-1$  から  $n$  までの期間の展開葉数、 $F_n$  は時点  $n$  までの総落葉数、 $\Delta F_{n-1,n}$  は時点  $n-1$  から  $n$  までの期間の落葉数である。観察をはじめたときを  $t=0$  とすれば、

$$L_n = L_0 + \sum_{i=1}^n \Delta N_{i-1,i} - \sum_{i=1}^n \Delta F_{i-1,i} \quad \dots\dots(2)$$

となる。ここで、 $\sum_{i=1}^n \Delta N_{i-1,i} = N_n$ 、 $\sum_{i=1}^n \Delta F_{i-1,i} = F_n$  であり、 $L_0 = 0$  であれば (落葉樹のばあい)、

$$L_n = N_n - F_n$$

とあらわされる。経時的な観察により  $L_i$  および  $\Delta F_{i-1,i}$  を得ることができれば (1) 式より  $\Delta N_{n-1,n}$  を、(2) 式より  $N_n$ 、 $F_n$  を得る。総展開葉数  $N$  に対する各時点  $n$  での現存葉数、落葉数は、

$$L_n/N = 1 - F_n/N \quad \dots\dots(3)$$

の関係があることはあきらかである。 $L_n/N$  を相対現存葉数、 $F_n/N$  を相対落葉数と呼ぶことにする。平均寿命  $E$  は、時点  $i-1$  と  $i$  の間隔を  $\Delta t_{i-1,i}$  として、

$$E = \frac{1}{2N_n} \sum_{i=1}^n (L_{i-1} + L_i) \Delta t_{i-1,i} \quad \dots\dots(4)$$

で求められる。展開，落葉および現存葉数を時間軸に対してプロットしたのが展開，落葉および現存葉各曲線である。

伸長量に関しては，各時点の新条長  $S_n$  から，伸長量  $\Delta S_{n-1,n} = S_n - S_{n-1}$ ，伸長速度  $\Delta S_{n-1,n} / \Delta t_{n-1,n}$  および最終新条長  $S$  に対する相対新条長  $S_n/S$  を求めることができる。

図一 1 に比較的生長のよいクロモジの枝の伸長・展開の状態を模式的に示した。〔1〕は開舒前 4 月 20 日頃の状態である。点線であらわした葉は前年に展開した葉であってこの時には落葉してしまっている。顕著な頂芽は主軸（0 次軸）の先端のほか 0 次軸上の葉腋より分枝した 1 次軸および 1 次軸からさらに分枝した 2 次軸それぞれの先端にある。芽は開舒した後，葉を展開し，新条を伸長させる。あるものは節間のつまった短枝となり，あるものは長枝となる。長枝のなかでも生長の旺盛なものは 0 次軸上の葉腋からその生育季のうちに分枝を伸長させ 1 次軸をつくる。一部の 1 次軸ではさらに分枝が伸長し 2 次軸を形成する。このようにクロモジの当年枝は最大 2 次軸までの分枝をもっている。つまり 0，1，2 次軸をもつ。前年に 0，1，2 次軸をもっていたとき当年はどうなるか。前年枝のどこに由来するかを  $i$ ，分枝次数を  $j$  とすれば，当年の各軸は添字  $i, j$  であらわすことができる。つまり， $S_{00}$  は前年枝の 0 次軸 ( $S_0$ ) の頂芽が伸長した 0 次軸を， $S_{01}$  は  $S_{00}$  から分枝した 1 次軸をあらわす。 $S_{00}$  は分枝次数は 0 次， $S_{01}$  は 1 次， $S_{02}$  は 2 次である。前年枝の 1 次軸 ( $S_1$ ) からは  $S_{10}$  (1 次)， $S_{11}$  (2 次)， $S_{12}$  (3 次) の各軸が伸長し，2 次軸 ( $S_2$ ) からは  $S_{20}$  (2 次)， $S_{21}$  (3 次)， $S_{22}$  (4 次) の各軸が伸長する可能性がある。次の年 (3 年め) には  $00$  軸からの 0 次軸  $S_{000}$  (0 次)，1 次軸  $S_{001}$  (1 次)，2 次軸  $S_{002}$  (2 次) 軸………が伸長する。つまり前年末 (1 年め) に 2 次軸までもっていたものは，当年末 (2 年め) には可能性としては 4 次軸までを，3 年目には 6 次軸，4 年めには 8 次軸と時とともに分枝次数を高めていく可能性を持っている。図一 1 の〔2〕は〔1〕につづいて伸長する新条を示している。

## 2 結果と考察

### 2-1 伸長生長

表一 1 に新条の各軸毎に平均伸長開始期，伸長期間，平均伸長終了期をしめす。伸長開始期は新条の伸長量が測定可能となった時，伸長終了期は伸長量がほぼ 0 になったとき，その期間 (日数) が伸長期間である。

新条 0 次軸の伸長は  $S_{00}$ ， $S_{10}$ ， $S_{20}$  各軸のいずれを問わず，早いものでは 4 月 30 日に，遅くとも 5 月 14 日には始まる。平均開始期は 5 月 8 日である。伸長が終了する時期は早いものは 6 月 18 日

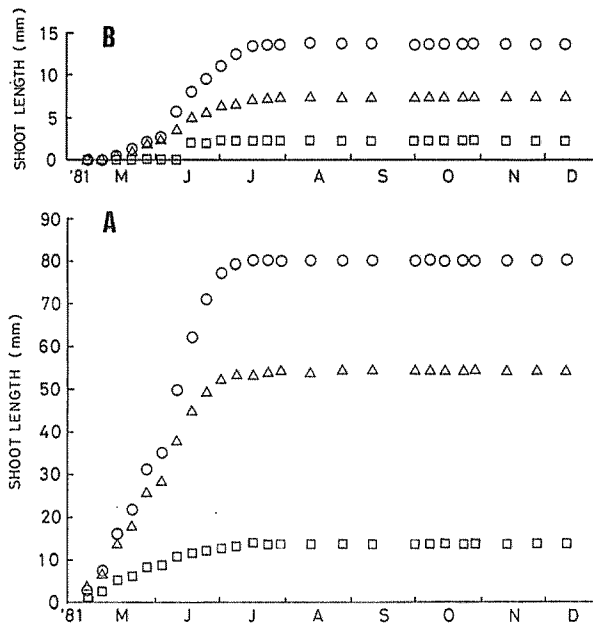
表一 1 各軸の伸長開始期，伸長期間，伸長終了期

	平均伸長開始期	伸 長 期 間	平均伸長終了期
$S_{00}$	5 月 8 日	69 日	7 月 16 日
$S_{01}$	6 月 5 日	32 日	7 月 7 日
$S_{02}$	7 月 25 日	2 日	7 月 27 日
$S_{10}$	5 月 7 日	70 日	7 月 16 日
$S_{11}$	6 月 5 日	37 日	7 月 12 日
$S_{12}$	7 月 11 日	—	7 月 11 日
$S_{20}$	5 月 9 日	66 日	7 月 14 日
$S_{21}$	6 月 18 日	5 日	6 月 23 日
$S_{22}$		伸 長 せ ず	

から認められるが7月中頃であって平均7月19日であった。伸長期間はしたがって66~70日ということになる。0次軸から分枝する1次軸は $S_{01}$ ,  $S_{11}$  両軸については、早いもので5月14日に伸長開始がみられるものがあった。けれども大多数は5月下旬から6月上旬に始まるといってよく平均開始期は6月5日であった。 $S_{11}$  軸については6月18日に伸長開始を観察したものがかなりの数にのぼる。 $S_{21}$  軸は6月18日にいたってようやく伸長開始をみとめたものが僅かながら数えられた。伸長終了期は6月上旬のものから8月上旬のもので個々の軸によって大きく異なる。平均すると $S_{01}$ ,  $S_{11}$  両軸で7月7日, 7月12日,  $S_{21}$  軸では6月23日であった。伸長期間は前2者で32, 37日間, 後者では5日間であった。2次軸の伸長は, 7月11日にいたり始めて観察されたあと, 7月24日に, また8月29日になってようやく2次軸の伸長とみとめられたものがあったりする。2次枝からの2次分枝 $S_{22}$  軸はすべての観察個体にみとめることはできなかった。

このように新条の伸長はまず0次軸が, 次いで1次, 2次軸の順におこる。0次軸が前年の01, 2次枝のいずれから伸長するものも, ほぼ時期を同じくして伸長を始め, 終えているように見える。1次軸の伸長開始が0次軸より遅れるのは当然であるが, 伸長開始期にバラツキが生じるのは, ひとつの0次軸から数個の1次軸が分枝するさい, 早く伸長開始するものと遅くに伸び始めるものがあるためである。早く伸長する1次軸は概して0次軸の中央よりやや元に近いところに発する。1次軸の伸長終了期は0次軸の伸長終了期よりやや早く, 個々の軸ごとのばらつきがかなりみうけられる。

0次軸はどの軸もそろって伸長を開始し, 伸長終了も比較的ばらつきが少ない。これに対して1次軸の伸長は0次軸より遅れて始まり, 早く終了し, 個々の軸毎のばらつきは大きい。これは0次軸の伸長生長が, 温度条件や日長など外的な要因によってその時期を左右されるところが大きいのにに対して1次軸の場合, 各0次軸の伸長状態に応じて従属的に伸長する点, 同一0次軸上の1次軸相互の位置関係によっても伸長の進行がコントロールされうる点などのあることによる



図一2 伸長曲線

A : 0次軸, B : 1次軸, ○ :  $S_{0j}$  軸, △ :  $S_{1j}$  軸, □ :  $S_{2j}$  軸

表一 2 各軸の開舒の時期, 最大葉数維持期間, 落葉期, 葉の平均寿命

	開 舒 の 時 期	最大葉数維持期間 (日数)	落 葉 期	平 均 寿 命
S <sub>00</sub>	5月1日	6月11日～9月11日 (92日)	11月14日	163.2日
S <sub>01</sub>	6月8日	6月25日～7月9日 (14日)	9月29日	103.0日
S <sub>02</sub>		展 開 せ	ず <sup>†</sup>	
S <sub>10</sub>	5月1日	5月28日～8月13日 (77日)	11月7日	163.8日
S <sub>11</sub>	6月15日	7月2日～7月9日 (7日)	9月14日	92.9日
S <sub>12</sub>		展 開 せ	ず <sup>†</sup>	
S <sub>20</sub>	5月2日	5月21日～6月11日 (22日)	10月26日	149.3日
S <sub>21</sub>		展 開 せ	ず <sup>†</sup>	
S <sub>22</sub>		な し		

と考えられる。

以上の伸長経過を伸長曲線にあらわしたのが図一 2 (A), (B)である。図には S<sub>00</sub>, S<sub>01</sub> などの軸ごとの平均新条長を示してある。

## 2—2 葉 の 展 開 ・ 脱 落

表一 2 に開舒の時期, 最大葉数維持期間, 落葉期, 葉の平均寿命がまとめてある。開舒の時期は芽が開いて, 第一葉が最初に観察されたとき, 落葉期は相対現存葉数が 5%以下になったとき最大葉数維持期間は相対現存葉数が 90%以上であった期間で示すものとする。

0 次軸 S<sub>0</sub> における芽の開舒は大部分のものが 4 月 30 日におこっている。5 月 22 日によろやく開舒したものが 1 個あって, 例外的なものが存在することはみとめなければならないが, 5 月 8 日にはすでに展開の段階にはいって行く。葉の展開は急速にすすむ。最初の 2 週間で展開したものは総展開葉数の S<sub>00</sub>, S<sub>10</sub>, S<sub>20</sub> 各軸それぞれ 80, 85, 89% に達している。相対現存葉数が 90% に達するのはそれぞれ 6 月 11 日, 5 月 28 日, 5 月 21 日であった。

落葉が始るのは展開直後からといってよいが, 本格的な落葉期は 10 月後半になってから, 黄葉がすすんだあとといわねばならない。落葉期以前の落葉は S<sub>00</sub>, S<sub>10</sub> 各軸でむしろ少く, S<sub>20</sub> 軸が前 2 者をやや上回るといってよい。最大葉数維持期間は, 92 日, 77 日, 22 日と S<sub>00</sub>, S<sub>10</sub>, S<sub>20</sub> 各軸の順に短くなっていく。葉の平均寿命は S<sub>00</sub>, S<sub>10</sub> 両軸が 163 日余であるが S<sub>20</sub> 軸は 149 日余となって, 前 2 者よりやや短くなる。

すでに述べたように, 伸長開始期および終了期は S<sub>00</sub>, S<sub>10</sub>, S<sub>20</sub> 各軸そろっているのにもかかわらず, その上につく葉の挙動は季節的に同調しているとはいえない。葉の展開・落葉・現存葉曲線を図一 3 (A) に示す。

1 次軸の葉の展開は最も早いもので伸長開始に遅れること約 1 週間, 5 月 21 日に始まり平均すると 6 月 12 日となる。軸により展開の時期は大幅に異なり, 6 月後半によろやく 1 枚目の葉を展開させたものも多かった。平均総展開葉数は S<sub>11</sub> 軸より S<sub>01</sub> 軸が多いが 1 枚に満たない。展開の経過は S<sub>01</sub>, S<sub>11</sub> 両軸の間に違いはみられない (図一 3 (B))。最大葉数維持期間は S<sub>01</sub> 軸で 6 月 25 日から 7 月 9 日, S<sub>11</sub> 軸では 7 月 2 日から 7 月 9 日と前者のほうがやや長い, 0 次軸の場合に比べると非常に短い。S<sub>01</sub> 軸で 7 月 2 日, S<sub>11</sub> 軸で 7 月 9 日から見られる落葉の進行が早い。落葉期は S<sub>01</sub> 軸が 9 月 29 日, S<sub>11</sub> 軸が 9 月 14 日でこれも 0 次軸の場合より 1 ヶ月余り早い。葉の平均寿命は S<sub>01</sub> 軸で 103 日, S<sub>11</sub> 軸で 93 日であった。1 次軸でも 2 次枝から分枝した S<sub>21</sub> 軸, およびすべての 2 次軸 (分枝伸長したのは S<sub>02</sub>, S<sub>12</sub> 軸で, S<sub>22</sub> 軸は伸長しない) に葉をつけたものはなかった。

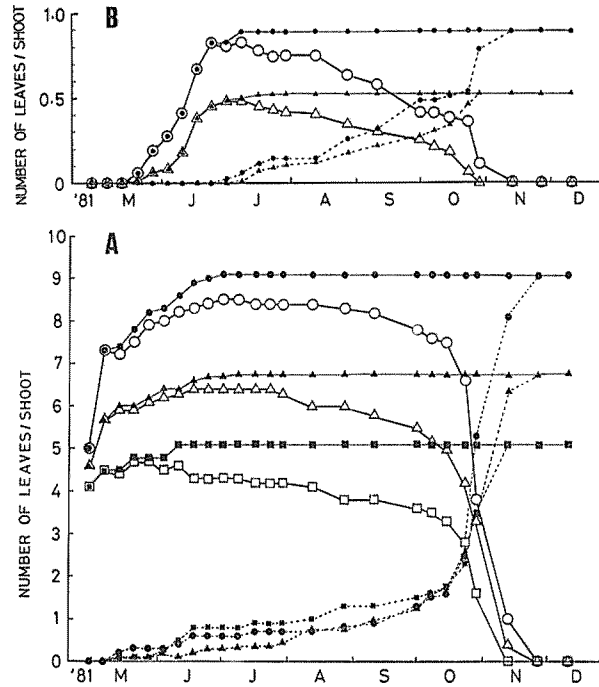


図-3 展開・落葉・現存葉曲線

A : 0次軸, B : 1次軸

— 展開曲線      ● ● ● ● } S<sub>0j</sub> 軸      ▲ ▲ ▲ ▲ } S<sub>1j</sub> 軸      ■ ■ ■ ■ } S<sub>2j</sub> 軸  
 - - - 現存葉曲線      ○ ○ ○ ○ } S<sub>0j</sub> 軸      △ △ △ △ } S<sub>1j</sub> 軸      □ □ □ □ } S<sub>2j</sub> 軸  
 ..... 落葉曲線      ● ● ● ● } S<sub>0j</sub> 軸      ▲ ▲ ▲ ▲ } S<sub>1j</sub> 軸      ■ ■ ■ ■ } S<sub>2j</sub> 軸

2-3 新条長と葉数

表-3 に観測対象となった軸総数, それぞれの平均総展開葉数, 平均新条長, 平均節間長などを示した。0次軸についてみると, S<sub>00</sub> 軸は総展開葉数7.1枚, 平均新条長80.1mmで最も多くの葉を展開させ, 新条長も最も長かった。S<sub>10</sub> 軸はそれぞれ6.8枚, 54.0mmでこれにつき, S<sub>20</sub> 軸は5.1枚, 14.2mmと葉数は少なく, 新条長も短い, 平均節間長もS<sub>00</sub>, S<sub>10</sub>, S<sub>20</sub>各軸の順に長い。1次軸

表-3 各軸の総軸数(N), 平均総展開葉数( $\bar{L}$ ), 平均新条長( $\bar{S}$ ), 平均節間長( $\bar{S}/\bar{L}$ )

	N(本)	$\bar{L}$ (枚)	範囲	$\bar{S}$ (mm)	範囲	$\bar{S}/\bar{L}$ (mm)
S <sub>00</sub>	15	9.1	6~16	80.1	8~292	7.2
S <sub>01</sub>	36(15)*	0.89(2.1)	0~3	13.6(28.2)	1~72(7~72)	(13.0)
S <sub>02</sub>	4(0)	0	—	1.8	1~3	—
S <sub>10</sub>	40	6.8	3~14	54.0	2	5.5
S <sub>11</sub>	60(18)	0.52(1.7)	0.3	7.4(16.8)	1~55(7~55)	(9.6)
S <sub>12</sub>	2(0)	0	—	1.0	1	—
S <sub>20</sub>	9	5.1	2~8	13.8	1~14	2.1
S <sub>21</sub>	3	0	—	2.3	2~3	—
S <sub>20</sub>	0	—	—	—	—	—

\* : カッコ内の数値は葉を1枚以上展開させたものについて。

は軸総数99本であった。このうち葉を展開させたものは1/3にすぎない。葉をつけた軸の本数比が多いのは $S_{01}$ 軸で、 $S_{11}$ 軸がそれにつづく。 $S_{21}$ 軸は本数も少ないが葉をつけたものはひとつもなかった。平均総展開葉数は $S_{01}$ 、 $S_{11}$ 、 $S_{21}$ 軸の順で多いが、 $S_{01}$ 軸でも0.89枚しかなく、葉をつけた軸に限っても2.1枚にしかならない。平均新条長も $S_{01}$ 、 $S_{11}$ 、 $S_{21}$ 軸の順で長かった。葉を展開させたものに限って算出した平均節間長は $S_{01}$ 軸が $S_{11}$ 軸より長い。

1次軸の総展開葉数、平均新条長は1次軸を分枝させた0次軸のそれらよりも、少なくまた短いが平均節間長は長い。つまり葉密度が0次軸に比べて低く、軸長の短いものは葉を展開させず長い分枝でも最大3枚しか葉を展開させなかった。

2次軸は全部で6本あったが、いずれも葉は展開させなかった。平均新条長は $S_{02}$ 、 $S_{12}$ 軸ともに非常に短い。

#### 2-4 分枝次数・分枝率

ある軸を基準にしてそこから分枝が1回起こると分枝の次数は増加する。分枝せずにもとの軸からそのまま伸長すれば次数はかわらない。クロモジの場合1生育季に2回まで分枝しうるから次数は最大2を数えることになる。1年生枝の0次軸を基準にとると $S_{00}$ 軸の分枝次数は0、1年生枝の1次軸および $S_{10}$ 軸の分枝次数が1となり、1年生枝の2次軸と $S_{20}$ 軸が次数2となる。 $S_{00}$ 、 $S_{10}$ 、 $S_{20}$ 各軸がそれぞれ分枝して1、2次軸を持つと、分枝次数はそれぞれに+1、+2増加し、 $S_{22}$ 軸が4次枝ということになる。

0次軸での分枝をみると $S_{00}$ 軸15本からの1次軸( $S_{10}$ )は36本で1本当たり平均2.4本の1次軸が分枝したことになる。これを分枝率と呼ぶと各軸の分枝率と1年生枝の0次軸を基準とした次数は表-4のようになった。0次軸での分枝(1次分枝)は $S_{00}$ 軸の分枝率が最も大きく、 $S_{10}$ 軸がこれにつづき、 $S_{20}$ 軸の分枝率は最も小さい。1次軸の分枝(2次分枝)率は $S_{01}$ 、 $S_{11}$ 、 $S_{21}$ 軸の順で大きい、 $S_{01}$ 軸の場合でも0.11で0次軸のどの分枝率よりも小さい。 $S_{21}$ 軸の分枝率は0、すなわち分枝をつくらなかった。分枝次数は1次分枝、2次分枝それぞれの場合において次数が高いほど分枝率は小さく、4次枝はできなかった。 $S_{00}$ 軸の分枝率は葉を展開させた1次軸に限ると1.0となる。同様に $S_{10}$ 軸の葉をつけた分枝率は0.45、 $S_{20}$ 軸では0となる。2次分枝では葉を展開させたものはないから1次軸の葉を展開させた分枝率はすべて0である。2次分枝率を算出する際に分母となる1次軸のなかには葉を展開させないものも含まれているが2次軸を分枝したものは葉を展開させた1次軸に限られる。そこで葉を展開させた1次軸からの分枝率を求めると $S_{01}$ 軸では0.27、 $S_{11}$ 軸では0.1となるがこれでも1次分枝率より小さい。クロモジでは1次分枝あるいは2次分枝によって分枝次数が増加するが、2次分枝率が小さいこと、2次軸に由来する0次軸の分枝率が小さいことから2次分枝によって3次を越える次数の増加はあまり期待できない

表-4 各軸の分枝率

	総分枝率		分枝後葉を展開させた軸		葉を展開した軸		分枝次数
1次分枝	$S_{01}/S_{00}$	2.4	$S_{01}^*/S_{00}$	1.0			1
	$S_{11}/S_{10}$	1.5	$S_{11}^*/S_{10}$	0.45			2
	$S_{21}/S_{20}$	0.3	$S_{21}^*/S_{20}$	0			3
2次分枝	$S_{02}/S_{01}$	0.11	$S_{02}^*/S_{01}$	0	$S_{02}/S_{01}^{**}$	0.27	2
	$S_{12}/S_{11}$	0.03	$S_{12}^*/S_{11}$	0	$S_{12}/S_{11}^{**}$	0.1	3
	$S_{22}/S_{21}$	0	$S_{22}^*/S_{21}$	0	$S_{22}/S_{21}^{**}$	—	4



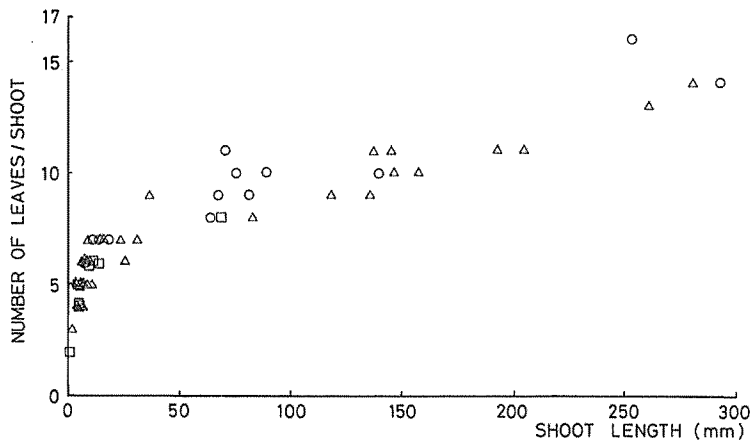
と思われる。

## 2—5 長枝と短枝

2次分枝による分枝の高次化がすまないとしたら、1次分枝による高次化は可能であろうか。すくなくとも分枝率の点からみるかぎり、1次分枝はひきつづきおこりそうに思える。ここでクロモジのもつもうひとつの特徴、短枝化を検討してみよう。

表—3に示されるように0次軸は新条長の長いものから短いものまで、総展開葉数も多いものから少ないものまでである。平均節間長についてみると、 $S_{00}$ 軸が7.2mmで最も長く、ついで $S_{10}$ 軸が5.5mm、 $S_{20}$ 軸は2.1mmであって、これらの間にはかなり顕著な違いが認められる。このことは軸によって節間のつまった枝からそうでないものまでであることを示している。図—4に新条長と総展開葉数の関係をしめた。軸が長い程総展開葉数は多いが軸長20mm付近を境にして、前後の関係は勾配に著しい違いが認められ、はじめ急に立ちあがりのち緩やかな傾きを示している。原点をとる直線の傾きは総展開葉数/新条長であらわされるがこれは新条の単位長当りに着生する葉の枚数すなわち葉密度に対応する。したがって上にみられたことは軸長が20mm付近までは葉密度が高く、20mmを越えると葉密度は低くなっていくことを示している。葉密度が高いということは節間長が短いことを意味するから、軸長20mm付近総展開葉数6、7枚を境として節間のつまった短枝と、長枝とが区別されることを意味している。しかもこの関係は $S_{00}$ 、 $S_{10}$ 、 $S_{20}$ 各軸に無関係にいずれに対しても成り立っている。

短枝と長枝の境目を新条長20mm、総展開葉数7枚として $S_{00}$ 、 $S_{10}$ 、 $S_{20}$ 各軸を調べてみると $S_{00}$ 軸は平均総展開葉数が9.1枚、平均新条長が80.1mmで概して長枝といえるが、なかには総展開葉数が6枚、新条長は8mmというものがあって、短枝化したものもあるということになる。本数比で見ると観察軸数の40%が短枝であったといわなければならない。 $S_{10}$ 軸は平均総展開葉数6.8枚、平均新条長54mmであるが、それぞれの範囲は3枚から14枚、2mmから281mmと短枝も長枝も含まれるが、短枝の割合が62.5%に増える。 $S_{20}$ 軸は平均総展開葉数5.1枚で、その範囲が2—8枚、平均新条長は13.8mmであった。長枝と目されるものは新条長69mmのものが僅かに1本あるが、あとはすべて短枝化していて本数比で89%であった。分枝次数が高くなる程、短枝化する傾向が大きいうちということができよう。高次化するにつれて、短枝化するという傾向は分枝の可能性を小さく



図—4 新条長と展開葉数との関係  
○： $S_{00}$ 軸，△： $S_{10}$ 軸，□： $S_{20}$ 軸

させることになろう。この点からも分枝の次数がむやみに高くなること例えば4次をこえることは、おこりそうもないことであると思える。

### 3. 結 論

クロモジの冬芽は京都府芦生演習林では5月初旬に開舒する。葉の展開はきわめて急速にすすみ2週間以内に最大展開葉数の84%に達する。やや遅れて伸長が観察できるようになる。伸長期間は2ヶ月以上にわたって持続する。伸長とともに葉を展開させるが、その枚数は必ずしも多くはない。葉は葉の展開と同時に始まるが、本格的な落葉期は黄葉のあとの10月末になる。したがって最大現存葉数はかなり長い期間にわたって、著しい変化を示すことなく維持されるといってよい。

クロモジは *syllaptic shoot* をもつ。一生育季に1回以上の分枝がおこるわけである。最大2次分枝がみとめられた。1年に2次枝までが生ずるということは、年を経るにしたがって分枝を重ね、きわめて高次の分枝が生ずるように思えるが、事實はそうではない。1年めに2次分枝した2次軸から、2年めに伸長した軸に2次分枝するものは認められなかった。つまり2次軸が分枝をくりかえして、高次の分枝をつくるということはない。むしろ1次軸での分枝がくりかえされることに、期待しなければならないけれども、それがどこまでになるかにわかには結論できない。

2年目の各軸は最大3次軸までが認められたにすぎず、4次軸以上のものができる可能性はむしろ小さいといわねばならない。

分枝次数が大きくなるもうひとつの理由は、軸自身のもつ活性に求めることができるように考えられる。分枝の次数が高いものほど、分枝率は低下し、展開する平均葉数も少なく、平均軸長も短くなっていく。すべての0次軸について、軸長と葉数の関係はあきらかに軸長20mm付近で異なるふたつの関係から成ることがわかる。長枝、短枝の区別がはっきりとみとめられるわけである。分枝次数が高くなるものほど短枝化するものの割合がたかくなっていく。

このことはクロモジが無限に樹冠を拡大、伸長させていくことをむつかしくするもののように思える。多くの短枝と僅かな長枝からなる樹冠の生長はむしろ有限とみなしてよいのではなからうか。このことがクロモジが少なくとも、地上茎が比較的短命であること、しばしば萌芽によって、地上茎を交代せしめていつまでも小低木であることと無関係ではないように思われる。

### 引 用 文 献

- 1) 荻野和彦, 小見山章, 堤利夫: 芦生演習林の天然生スギ林の植生。京大演報, **49**, 53—63, (1977)
- 2) 荻野和彦: 天然生スギ林の林冠ギャップ, 91回日林論, 311—312, (1980)
- 3) 荻野和彦, 守屋均, 堤利夫: 芦生演習林のスギ伏条雑樹, 京大演報, **50**, 58—68, (1978)
- 4) 天然林の生態研究グループ: 京都大学芦生演習林における天然生林の植生について, 京大演報, **43**, 33—52, (1972)
- 5) Hallé, F., Oldemann, R. A. A., & Tomlinson, P. B.: *Tropical trees and forests an architectural analysis*, Springer-Verlag, pp.441, (1978)

### Résumé

In order to clarify the role of small tree population in regeneration process of natural cryptomeria forest of Ashiu school forest, the specific characteristics of various tree

species of undergrowth layer were studied. Phenological aspects of vegetative shoots of 92 individuals of 32 tree species were observed periodically during the growing season in 1981. In the present paper, the authors dealt specifically with the tree species *Lindera umbellata* Thunb.

1) *Lindera umbellata* has the sylleptic shoot up to second order. The upper crown consists of the shoots originated from either the terminal buds ( $S_{00}, S_{10}, S_{20}$ ) or sylleptic shoots branched from the shoots of present year ( $S_{01}, S_{02}, S_{11}, S_{12}, S_{21}, S_{22}$ ).

2) The elongation of the terminal shoots ( $S_{00}, S_{10}, S_{20}$ ) was initiated early May and lasted until mid July. Sylleptic shoots of the first order ( $S_{01}, S_{11}, S_{21}$ ) came to appear in early June, and the second order ( $S_{02}, S_{12}$ ) in mid July. The shoot  $S_{22}$  did not occur at all. The elongation of sylleptic shoots terminated earlier than the terminal shoots.

3) The budding was observed in early May preceding to the shoot elongation by one week. The terminal shoots shed their leaves at the latest in mid November. The sylleptic shoots had a shorter period of leafing. Occasional leaf fall due to herbivory took place during the earlier period of vegetative growth.

4) The final shoot length attained was in the order as  $S_{20}, S_{21}, S_{22}$ . The number of leaves flushed followed the same order.

5) The branching ratio of the first sylleptic shoot was higher than the second one.

6) The internodal length of all the shoots were examined. The ratio of leaf number to shoot length, or the mean internodal length remarkably changed at 20 mm shoot length. Obviously the short branches can be distinguished from long ones.

7) The shoots originated from the sylleptic shoots of previous year tend to become short branches. The higher braching order presumably than 4th order are less probable.