

## 論 文

## ヤマハンノキの果実充実過程の当年枝を単位とした解析

長谷川成明\*・武田博清\*

Maturation process of fruits of alder (*Alnus hirsuta* var. *sibirica*)  
at the level of current shoot

Shigeaki HASEGAWA\* and Hiroshi TAKEDA\*

ヤマハンノキ (*Alnus hirsuta* TURCZ var. *sibirica* (FISCHER) C.K. SCHNEID) の当年枝を単位として果実の充実過程の追跡調査を行い、ヤマハンノキの果実充実のフェノロジーおよび果実脱落の割合を示した上で、果実重量を決定する2要因である充実前年に生産された雌花量と充実当年の光合成産物量の相対的な重要性を明らかにした。果実は充実初期に増加せず、中期に増加し、後期に増加率が減少する充実パターンを示していた。果実数は調査期間を通じて一様に減少していることから受粉は十分行われていると推察された。果実脱落量には個体間差が見られ、充実当年の光合成産物が少ない個体ほど多くの果実が脱落していた。個体内では1年枝サイズによる果実脱落量の変動は見られなかった。重回帰分析の結果、果実重量の変動は前年の雌花量とよい相関を示し、充実当年に生産される光合成産物量との相関は低かった。果実充実時に1年枝由来の当年枝が雌花を果実へと成熟させるに十分な光合成産物を獲得し果実量の制限要因とならないために、充実前年に生産される雌花重量が充実当年の光合成産物量よりも果実重量の決定的な要因であると考えられた。

キーワード：ヤマハンノキ、当年枝個体群、果実充実、資源配分、繁殖生態

Maturation process of fruits of alder (*Alnus hirsuta* TURCZ var. *sibirica* (FISCHER) C.K. SCHNEID) was studied at the level of current shoot. Pattern of fruit maturation was sigmoidal and number of fruits evenly decreased throughout study period. These suggest abscission of fruits because of insufficient pollination didn't occur. Proportion of fruits abscission at the level of individual tree was different among trees. Proportion of fruit abscission at the level of 1-year-old shoot did not depend on the length of 1-year-old shoot. The result of multiple regression analysis showed variation of weight of fruits depends on the weight of flowers produced in former year of maturation rather than the weight of current shoots originated from fruiting 1-year-old shoot. This phenomenon was explained that the amount of assimilates acquired in current year of maturation excess the amount of assimilates needed to mature fruits. These results suggest the amount of flowers produced in former year of maturation is more decisive factor of amount of fruits than the amount of assimilates acquired in current year of maturation.

Key words: alder, current shoot population, fruits maturation, resource allocation, reproductive ecology

## 1. はじめに

植物はいくつかのレベルの半自律的な基本単位（モジュール）から成り立っており、樹木においてはその基本単位の一つとして当年枝を考えることができる（White 1979, Mailette 1982a）。従って、樹木の樹冠を構成する当年枝の集団を個体群であると見なし、個体群生態学の手法を用いて樹冠部を構成する枝系の構造や動態の解析を行うことが可能である。当年枝は繁殖においても半自律的に振る舞っており、樹木を構成する基本単位であると考えられる（J. Lovett Doust and L. Lovett Doust 1988）。そのため当年枝を単位として調査、解析

を行うことで、樹木の個体よりも小さなレベルでの繁殖様式について明らかにすることができる。当年枝を単位としたサンプリングによる樹木当年枝個体群の繁殖様式に関する研究の利点として、個体群からのサンプル抽出の手法を応用することができサンプリングが容易である点（Cooper and McGraw 1988）、当年枝の動態と併せて繁殖の解析を行うことで樹冠内の微視的な環境に対応した繁殖と成長との関係性を明らかにすることが可能である点（Lovett Doust and Eaton 1982）などが挙げられる。

ヤマハンノキ (*Alnus hirsuta* TURCZ var. *sibirica* (FISCHER) C.K. SCHNEID) は雌雄同株の落葉高木種であ

\* 京都大学大学院農学研究科地域環境科学専攻森林生態学研究室

\* Laboratory of Forest Ecology, Division of Environmental Science and Technology, Graduate School of Agriculture, Kyoto University

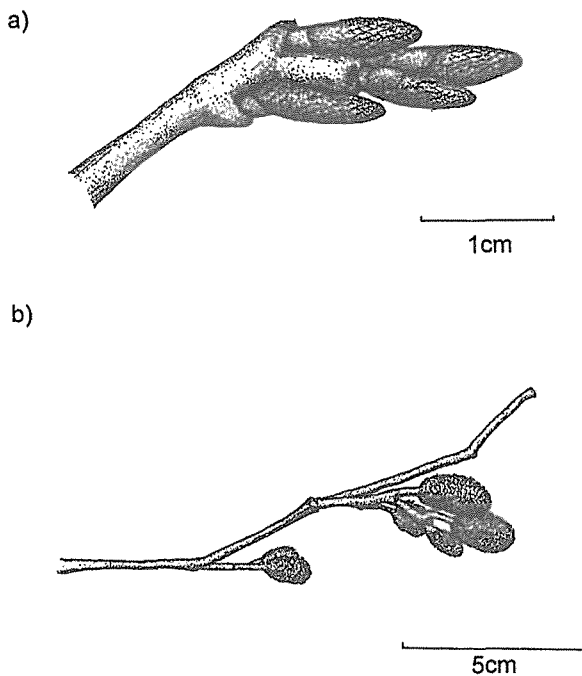


図-1. ヤマハンノキ (*Alnus hirsuta* var. *sibirica*) の雌花(a)および果実(b)

Flowers and fruits of alder (*Alnus hirsuta* var. *sibirica*).

る。図-1に雌花、および果実を示す。ヤマハンノキは8月頃より雌雄両花を当年枝の先端部に生産する。これらは越冬し翌年の4月頃に開花、受精する。その直後に雄花は脱落するが雌花は充実を続け、11月頃に種子が散布される。果実生産量の決定要因としては受粉した花の数、受精した胚珠の数、果実や種子の被食、気象条件、果実充実への資源供給量などが挙げられる (Stephenson 1981)。同所的に生育する個体の果実生産量を決定する要因のうち、これらの個体間で受粉は等しい割合で行われ、被食は無視でき、微気象の差異がない場合、1) 花芽の生産量、および2) 花芽を果実へと充実させる光合成産物量の2つを果実量の主な決定要因として考えることが可能である。ヤマハンノキは花芽生産から種子散布までに2年を要するため、花芽の生産は果実充実の前年に当年枝において行われ、果実充実は充実当年に1年枝において行われる。従って、ヤマハンノキの繁殖は花芽の生産と果実の充実という2要因が年度によって分離されている。そのため果実量は、充実前年の花芽生産量と充実当年に果実充実に対して投資される光合成産物量の2要因によって決定されると考えられる (長谷川・武田 1998)。

本研究ではヤマハンノキの当年枝を単位として果実の充実過程の追跡調査を行った。その結果をもとにヤマハンノキの果実充実のフェノロジーおよび雌花のうち果実にまで成長したものの割合を示し、果実重量を決定する

2要因である充実前年に生産された雌花量と充実当年の光合成産物量の相対的な重要性について明らかにする事を試みた。

## 2. 材料、方法

### 2.1 材料、調査地

ヤマハンノキ (*Alnus hirsuta* var. *sibirica*) は日本の山地帯において一般的に見られる、遷移初期に優占する雌雄同株の落葉高木種である。30m × 40m の調査区を岐阜県高山市岩井町の乗鞍岳山麓、標高1110m 付近に設定した。調査地は約20年前に林道開設の際の残土により谷を埋め立てて生じた平坦な土地である。林分を構成する高木種はヤマハンノキ1種のみで、1997年5月の平均樹高は約15mであった。調査区に生育するヤマハンノキ全個体の胸高直径を測定し、胸高直径の頻度分布を調べたところ一山型の分布を示したため、これらはいずれも一斉に更新したものと考えられた。調査地からおよそ2.5km 離れた岐阜大学流域環境研究センターにおける1990年から1995年の年平均気温は7.1℃、年平均降水量は2190mmであった。

### 2.2 方法

1997年5月に調査区内のヤマハンノキから4個体の対象木を選択した。対象木の樹高は個体1で12.6m、個体2は11.5m、個体3は12.1m、個体4は13.7mであり、いずれも日当たりの良く、果実の成長が良好であると考えられる林縁部に生育していた。各個体につき1本の、長さ2m程度、地上よりおよそ2mの高さに位置する大枝(主幹から直接分枝した枝系)より果実をもつ1年枝20本を無作為に調査対象として選んだ。1997年5月から10月まで毎月1回果実数を記録し、果実の長さおよび1年枝由来の当年枝の枝長を、ノギスを用いて0.1mmの精度で測定した。

毎測定時に調査対象の1年枝以外から約30個の果実を採取し、果実の長さと果実重量の関係式を算出して果実重量を推定した。なお、6月の調査時に4個体間で果実の長さと果実重量の関係式について共分散分析を行って個体間の差異を調べたところ有意な差は見られなかった ( $P > 0.05$ ) ため、毎回4個体より得た全サンプルを用いて求めた関係式を全個体の果実重量の推定に用いた。表-1に推定に用いた回帰式を示す。

生育終了時期の11月に追跡調査の対象とした全ての1年枝を刈り取り、実験室で果実数、果実重量、1年枝重量、1年枝由来の当年枝重量を測定した。

初回の測定を行った5月は葉が展開を開始した直後で

表-1. ヤマハンノキの果実の縦長と果実重量の回帰式  
Regression lines used to estimate fruit weight of alder  
from length of fruit.

$$(\text{fruit weight}) = a \times (\text{length of fruit}) + b$$

| 月   | a    | b     | df | F     | r <sup>2</sup> | P   |
|-----|------|-------|----|-------|----------------|-----|
| 5月  | 3.42 | -6.31 | 35 | 229.9 | 0.87           | *** |
| 6月  | 2.90 | -5.69 | 35 | 355.4 | 0.91           | *** |
| 7月  | 4.07 | -5.92 | 40 | 113.1 | 0.74           | *** |
| 8月  | 6.28 | -8.98 | 21 | 43.26 | 0.68           | *** |
| 9月  | 9.02 | -51.1 | 26 | 135.9 | 0.85           | *** |
| 10月 | 10.7 | -54.3 | 22 | 26.25 | 0.56           | *** |

\*\*\*: P<0.001

あり、前年11月頃の花芽形成終了時から重量、および花芽数がほとんど変化していないと考えられるため、以降5月の果実重量、果実数は雌花重量、雌花数を表していると見なす。

### 2.3 統計解析

成熟した果実重量の決定要因を明らかにするために最終的な1年枝あたりの果実重量を目的変数として、1年枝あたりの当年枝重量、雌花重量を説明変数として重回帰分析を行った。11月の1年枝あたりの果実重量を最終的な果実重量の、5月の1年枝あたりの果実重量を前年に形成された雌花量の指標とした。また当年枝重量と当年枝当たりの葉重量の間には正の相関関係が見られることから、11月の1年枝由来の当年枝の総重量を当年に生産された光合成産物量の指標とした。重回帰分析にはSPSS version 7.5.1J for Windows (SPSS, Chicago, USA)を用いた。

## 3. 結 果

### 3.1 果実充実のフェノロジー

果実充実の季節変化を果実の平均重量、1年枝あたりの果実重量、1年枝あたりの果実数から検討した。図2-aに果実の平均重量の季節変化を示す。果実重量は5月～6月の間は約10mgで変化はなく、7月～9月の間に盛んに増加し、その後やや増加量は減少したものの、11月まで増加を続けて、約55mgに達していた。図2-bに1年枝あたりの果実重量の季節変化を示す。1年枝あたりの果実重量についても同様に5月～6月の間100mg程度であり変化せず、7月より増加、その後やや増加率は減少し、11月には約400mgに達していた。図2-cに1年枝あたりの果実数の季節変化を示す。1年枝あたりの果実数は5月に8.5個程度から11月に約7個

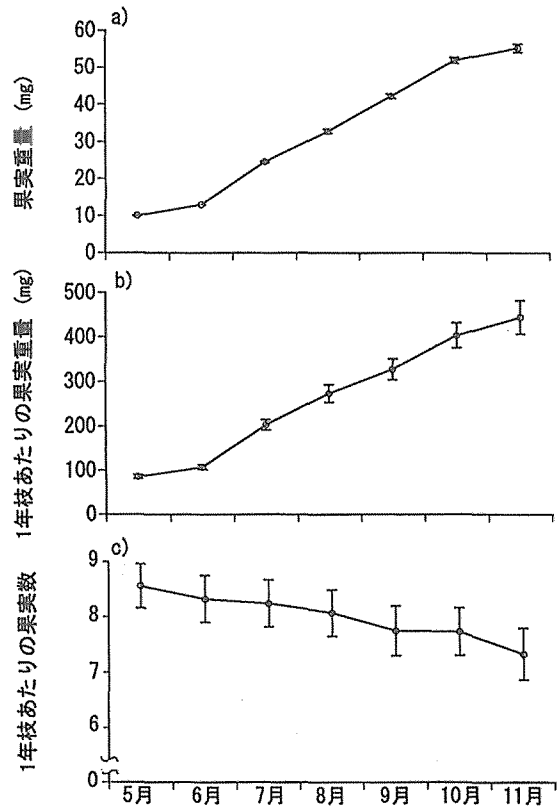


図-2 a,b,c ヤマハンノキの果実1個の重量、1年枝あたりの果実重量、1年枝あたりの果実数の季節変動。いずれも平均±標準誤差を示す  
Seasonal changes of weight of a fruit, weight of fruits per 1-year-old shoot and number of fruits per 1-year-old shoot of alder (mean ± SE).

へと減少していたが、調査期間を通じて一様に減少しており、果実数減少の季節性は見られなかった。

### 3.2 調査個体間での当年枝成長量の変異

果実の成長に対する当年枝の光合成生産物の影響を明らかにする目的で、生育停止時期である11月に刈り取りを行い、当年枝の重量を調べた。図-3に各調査個体における1年枝由来の当年枝重量の平均値を示す。Kruskal-Wallis検定をSPSSを用いて行った結果、これらの分布中心には危険率0.1%以下で有意な差が見られた(H=50.44, P<0.001)。この結果から4個体間における当年枝の成長量の相違が認められた。またこれらについてペアごとにMann-WhitneyのU検定による多重比較を行ったところ、個体4では他の3個体より有意に当年枝重量は低い値を示した(P<0.05)。また個体2では個体3との間で当年枝重量に有意水準5%を満たす有意な差は見られなかったものの、他の3個体よりも高い値を示していた。個体1と個体3との間では当年枝重量

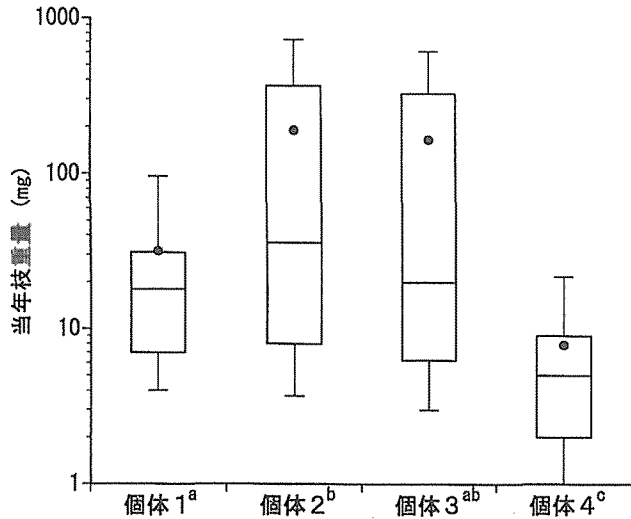


図-3 ヤマハンノキの1年枝由来の当年枝の重量の平均値と分布。丸は当年枝重量の平均値を示す。箱の上、中、下線はそれぞれ百分の75、50、25位数を、縦線の上、下部はそれぞれ百分の90、10位数を示す。同じ文字を付した個体間では当年枝重量に Mann-Whitney の U 検定で有意な差が見られなかった ( $P < 0.05$ )。当年枝重量は対数軸で示してある。

Average of weight of current shoots originated from fruiting 1-year-old shoot of alder. Circles indicate average of weight of current shoots. Upper, middle and lower line of each box represent 75th, 50th, 25th percentiles, respectively. The lower and upper error bars represent the 10th and 90th percentiles, respectively. Trees with same letters are not significantly different in weight of current shoots with Mann-Whitney U test ( $P < 0.05$ ). Note that average of weight of current shoots is plotted on a logarithmic scale.

に有意な差が見られなかった ( $P > 0.05$ )。

### 3.3 果実充実の個体および1年枝による変異

果実の充実過程における脱落の割合を5月の果実数に対する11月の果実数を果実/雌花比として表した。表-2に個体レベルの果実/雌花比を示す。果実/雌花比は個体1で0.88、個体2で0.97、個体3で0.86、個体4で0.71であった。カイ2乗検定の結果、危険率0.1%以下で有意に個体間で果実脱落に差があることが明らかとなった。これらのペアごとにカイ2乗検定による多重比較を行った結果、個体1と個体3の間で有意水準5%を満たす有意な差は見られなかったが、その他の個体の間では危険率5%以下で有意な差が見られた。

図-4に1年枝長と1年枝あたりの果実/雌花比の関係を示す。1年枝長と1年枝あたりの果実/雌花比との

表-2. ヤマハンノキの個体レベルの果実/雌花比。同じ文字を付けた果実/雌花比の間ではカイ2乗検定で有意な差が見られなかった ( $P < 0.05$ )。

Fruits/flowers ratio of individual tree of alder. Fruits/flowers ratio with same letters were not significantly different with X-square test ( $P < 0.05$ ).

| 個体     | 個体 1              | 個体 2              | 個体 3              | 個体 4              |
|--------|-------------------|-------------------|-------------------|-------------------|
| 雌花数    | 153               | 185               | 138               | 176               |
| 果実数    | 134               | 179               | 118               | 122               |
| 果実/雌花比 | 0.88 <sup>a</sup> | 0.97 <sup>b</sup> | 0.86 <sup>a</sup> | 0.71 <sup>c</sup> |

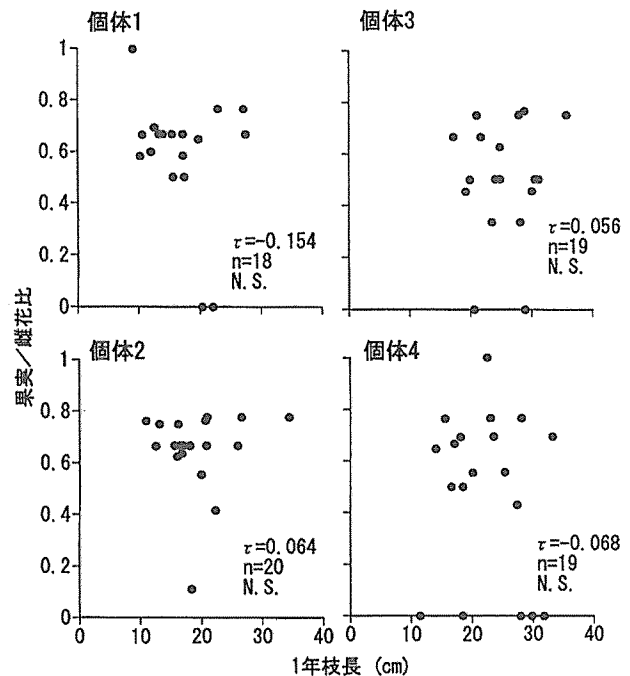


図-4. ヤマハンノキの1年枝長と1年枝あたりの果実/雌花比の関係。これらの間の Kendall の順位相関係数を示す。

Relationships between length of 1-year-old shoot and fruits/flowers ratio at the level of 1-year-old shoot. Kendall's rank correlation between these two factors is also indicated.

間の、Kendall の順位相関係数を SPSS を用いて求めたところ、いずれの個体についても有意水準5%を満たす有意な相関関係は見られず、果実/雌花比は1年枝長によって決定されないことが示された。

### 3.4 果実重量の決定要因

1年枝あたりの果実重量を決定する要因について検討を行った。表-3に果実重量を目的変数、当年枝重量、

表-3. ヤマハンノキの果実重量を目的変数、当年枝重量・雌花重量を説明変数とした重回帰分析の結果

Result of multiple regression analysis, with weight of fruits as dependant variable, and weight of current shoots and weight of flowers as independant variable.

|      | a       | b        | c       | df | F    | r <sup>2</sup> | P   |
|------|---------|----------|---------|----|------|----------------|-----|
| 個体 1 | 0.67 ** | 2.30 *** | 37.47   | 15 | 40.4 | 0.86           | *** |
|      | t= 3.19 | t= 5.22  | t= 1.25 |    |      |                |     |
| 個体 2 | 0.03    | 6.94 *** | -110.4  | 19 | 24.9 | 0.75           | *** |
|      | t= 0.59 | t= 6.97  | t=-1.19 |    |      |                |     |
| 個体 3 | 0.01    | 8.51 *** | -76.32  | 16 | 40.4 | 0.86           | *** |
|      | t= 0.12 | t= 6.72  | t=-0.79 |    |      |                |     |
| 個体 4 | 1.25    | 4.47 **  | -11.11  | 14 | 5.34 | 0.47           | *   |
|      | t= 0.67 | t= 3.27  | t=-0.07 |    |      |                |     |

\*: P<0.05 \*\* : P < 0.01 \*\*\* : P < 0.001

雌花重量を説明変数として行った重回帰分析の結果を示す。1年枝あたりの当年枝重量は個体1を除く3個体において果実重量の変動を説明する有意な説明変数ではなかった (P > 0.05)。全個体において1年枝あたりの雌花重量は危険率5%以下で有意な説明変数であった。従って1年枝あたりの果実重量は充実前年の雌花重量と関係があることが明らかになった。

#### 4. 考 察

##### 4.1 果実充実のフェノロジー

ヤマハンノキの当年枝は4月下旬より春葉を一斉に展開し、その後夏葉を展開した。従って多くのハンノキ属の種と同様に機能の異なる二種類の葉(春葉と夏葉)を持つ一斉+順次型の展開様式の種である(Kikuzawa 1978, 菊沢 1980)。このような展開様式をとる種では一斉に展開した春葉の得た光合成産物によって順次、夏葉を展開して行くことが知られている(Kozlowski & Clausen 1966)。ヤマハンノキの果実充実パターンは充実初期に余り増加せず、中期に増加し、後期に再び増加率が減少するようなS字型のパターンを示していた(図-2 a, b)。充実初期の5月~6月は春葉が展開を開始した直後であり、当年枝が持つ葉で生産される光合成産物量が少ないと考えられる。このことからヤマハンノキの果実充実初期に当たる5月~6月に果実重量に変化が見られない理由として獲得する光合成産物が少ないことから繁殖への光合成産物の配分を行わないと考えられる。これらの結果から果実充実に対しては夏葉が獲得した光合成産物が寄与していると考えられた。

##### 4.2 果実の充実過程

果実充実の過程において生産された雌花のすべてが成熟せず、一部は脱落していることが示された(図-2 c)。ヤマハンノキのようにS字型の充実パターンを示す

種では、アボーションは果実重量の変化があまり見られない充実初期に行われることが報告されている(Stephenson 1981)。しかしながら今回の調査の結果、充実初期にはほとんど果実の脱落は見られず、果実数の減少に季節性は見られなかった。アボーションの機能の一つとして有効な繁殖に寄与しない果実を除去し不必要な資源配分を抑えることが挙げられるが、調査区の子ハンノキの成立密度が高いために受粉が十分行われ、受粉が不十分であったことを原因とするアボーションが行われていないことが考えられる。

このような果実脱落の原因について個体レベル、1年枝レベルの2つのレベルにおいて検討を行った。

a) 個体レベルの果実/雌花比 個体レベルの果実/雌花比には個体間で差がみられ、形成された雌花のうち果実になるものの割合は個体間で異なっていることが示された(表-2)。果実/雌花比の低い個体4では他の3個体よりも当年枝の伸長量が少なく、また果実/雌花比の比較的高い個体3では当年枝の伸長量が多い傾向が見られたことから、各個体の獲得する光合成産物量が果実/雌花比に影響していることが示唆された(図-3)。

b) 1年枝レベルの果実/雌花比 1年枝長と1年枝あたりの果実/雌花比の間には明瞭な関係は認められず、いずれの個体においても有意なKendallの順位相関係数は得られなかった(図-4)。このようなサイズに非依存的な果実脱落を説明する要因として物理的な力による脱落、局地的な環境条件の違いなどが考えられるが、今回の結果のみからは明らかにできなかった。この結果から果実/雌花比は1年枝長に依存しないことが示された。

これら2つのレベルにおける果実/雌花比の結果から、個体レベルにおいて光合成産物量により果実の脱落量は変化することが示された。一方、1年枝レベルでは果実脱落量の変動は1年枝のサイズに依存しないことが示唆された。

#### 4.3 果実重量の決定要因

果実生産量の決定要因としては受粉した花の数、受精した胚珠の数、果実や種子の被食、気象条件、果実充実への資源供給量などが挙げられる (Stephenson 1981)。果実充実のフェノロジーの結果から受粉が十分行われていることが示唆された。また、果実や種子の被食についてはほとんど観察されなかった。調査個体はいずれも同所的に生育しているため、気象条件には差がないと考えられる。したがってヤマハンノキの果実生産量の主要な決定要因として、充実前年に生産された雌花の量、および充実当年の光合成産物量の2要因を考えることが可能である。

重回帰分析の結果から果実重量の変動は前年の雌花量とよい相関を示し、充実当年に生産される光合成産物量との相関は低いことが示された (表-3)。従って、果実量の変動は主に充実前年に生産された雌花量に依存し、充実当年に生産される光合成産物量が果実量の変動に与える影響は比較的小さいことが示唆された。

充実前年、当年枝の持つ葉において獲得された光合成産物は、当年枝の成長や維持などの活動の他に雄花穂、雌花穂、葉芽の3つの器官に対してそれぞれ配分される。当年枝あたりの雄花・雌花重量と当年枝重量の間に正の相関関係が見られ、雌花重量は当年枝において生産される光合成産物量により決定されることが示されている (Hasegawa and Takeda 投稿中)。このようにヤマハンノキでは雄花、雌花の生産量は当年枝の光合成による生産量と密接に関係している。当年枝に形成された雌花の充実に必要な光合成産物は果実をつけた1年枝から由来する当年枝が獲得していると仮定する。図-5に

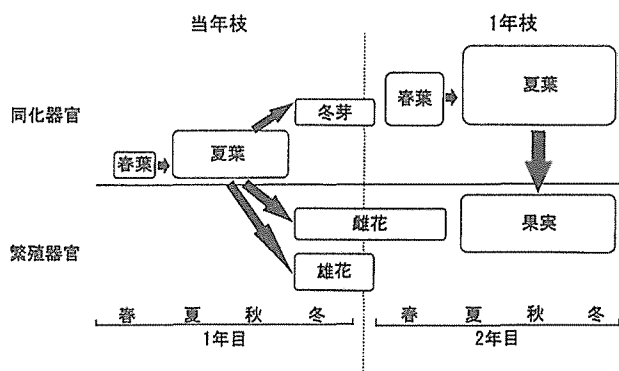


図-5. ヤマハンノキの果実充実過程の概念図。黒矢印で光合成産物の流れを表わす。箱の大きさはストックサイズを示す。

Schematic chart of maturation process of fruit of alder. Arrows indicate flows of photosynthate. Size of each box represent stock size of each factor.

果実充実過程の概念図を示す。ヤマハンノキは一斉+順次型の展開様式をとり、一斉に展開する春葉の重量と順次展開を行う夏葉の重量の関係は光条件などによって変化するため、果実を持つ1年枝により伸長する当年枝において充実前年の葉芽に対する投資量と当年枝の伸長量の関係は環境条件によって変動する。従って良好な環境条件下では、前年葉芽に投資された光合成産物量に比べて良好な当年枝の伸長が期待される。果実の充実が夏葉の展開した後の7月以降に行われることから果実充実に対しては夏葉において生産された光合成産物が投資されていることが示唆される。また、ヤマハンノキの雌花をつける1年枝の枝長は約10cm以上であることが明らかになっており (Hasegawa and Takeda 投稿中)、ヤマハンノキにおいて果実を生産する1年枝は概して樹冠内の比較的光条件の良い部位にあると考えられる。ゆえに雌花を持つ1年枝由来の当年枝は盛んな伸長を行い、雌花を果実へと成熟させるに十分な光合成産物を生産するため、充実当年の光合成産物量が果実重量の制限要因とならないと考えられる。

ヤマハンノキの果実脱落量には樹木個体間で差が見られ、充実当年の光合成産物が少ない個体では比較的多くの雌花が果実とならず脱落していた。個体内では、1年枝サイズによる果実脱落量の変動は見られなかった。果実充実時に1年枝系が雌花を果実へと成熟させるに十分な光合成産物を生産しているために果実重量の制限要因とならないと推察されることなどから、充実前年に生産される雌花重量の方が充実当年の光合成産物量よりも果実重量の決定的な要因であると考えられた。雌花重量は、充実前年に当年枝において生産される光合成産物量により決定されることが示されていることから、ヤマハンノキの1年枝あたりの果実量の変動は充実前年、雌花形成時に当年枝において生産された光合成産物量によって主に説明され、充実当年に1年枝由来の当年枝において生産される光合成産物量が果実量の変動に対して及ぼす影響は小さいことが示唆される。

#### 謝 辞

野外調査に際して安藤辰夫助教授をはじめとする岐阜大学流域環境研究センター高山試験地の教官・職員の方々に御協力を賜りました。謹んで御礼申し上げます。調査、解析方法について有益な御教示、御示唆を賜りました京都大学農学部森林生態学研究室の教官・大学院生・学部生の皆様にご心より感謝致します。本研究を含め長年、研究の様々な面においてご指導賜りました飛田博順氏に厚く御礼申し上げます。

## 引用文献

- COOPER, S. D. and MCGRAW, J. B. (1988) Constraints on reproductive potential at the level of the shoot module in three ericaceous shrubs. *Func. Ecol.* 2, 97-108.
- 長谷川 成明・武田 博清 (1998) ヤマハンノキの果実充実過程—当年枝を単位とした解析—. 日本林学会論文集109号. 印刷中.
- KIKUZAWA, K. (1978) Emergence, defoliation and longevity of alder (*Alnus hirsuta* TURCZ.) leaves in a deciduous hardwood forest stand. *Jpn. J. Ecol.* 28, 299-306.
- 菊沢 喜八郎 (1980) ハンノキ属の葉はなぜ夏に落ちるか. 日本生態学会誌. 30, 359-368.
- KOZLOWSKI, T. T. and CLAUSEN, J. J. (1966). Shoot growth characteristics of heterophyllous woody plants. *Can. J. Bot.* 44, 827-843.
- LOVETT DOUST, J. and EATON, G. W. (1982) Demographic aspects of flower and fruit production in bean plants, *Phaseolus vulgaris* L. *Amer. J. Bot.* 69, 1156-1164.
- LOVETT DOUST, J. and LOVETT DOUST, L. (1988) Modules of production and reproduction in a dioecious clonal shrub, *Rhus typhina*. *Ecology.* 69, 741-750.
- MAILETTE, L. (1982a) Structural dynamics of silver birch I. The fates of buds. *J. Appl. Ecol.* 19, 203-218.
- STEPHENSON, A. (1981) Flower and fruit abortion: proximate causes and ultimate functions. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 12, 253-279.
- WHITE, J. (1979) The plant as a metapopulation. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 10, 109-145.