

論 文

冷温帯スギ・落葉広葉樹林における高木・
亜高木種の葉フェノロジーとその類型化

平山貴美子*・嵯元道徳*

Classification of canopy and subcanopy tree species based on their leaf phenology
in a cool temperate conifer-hardwood forest, Kyoto

Kimiko HIRAYAMA* and Michinori SAKIMOTO*

冷温帯スギ・落葉広葉樹林を構成する高木・亜高木種26種の若木(林道沿いのほぼ満度の光条件下にある個体)の葉フェノロジーを調べた。開葉は4月中旬から下旬にかけての時期に始まり、4月下旬から7月下旬にかけての時期に停止した。一方、落葉開始日(最大着葉枚数の25%が落ちる日)は9月上旬から11月上旬、落葉終了日(75%が落ちる日)は9月下旬から11月下旬にかけての時期であった。開葉・落葉パターンを反映する葉の寿命は、種間で大きく異なり種間差は約3ヶ月となっていた。高木・亜高木種26種の葉フェノロジー属性は、開葉期間と葉寿命の関係から開葉期間が短く葉寿命の長いタイプ、開葉期間が長く葉寿命の短いタイプ、それらの中間的なタイプの3つに大きく分けられた。類型化された3つのタイプは個々の樹種の光利用様式の違いを反映したものであり、既存の温帯林研究における個々の樹種の耐陰性に反映される遷移系列上の位置づけとも多くの一致が認められた。こうしたことから、本研究の開葉期間と葉寿命との関係による類型化の結果は、冷温帯スギ・落葉広葉樹林における高木・亜高木種の遷移系列上の位置をかなりの確に示しているものと考えられた。

キーワード：冷温帯針広混交林、高木・亜高木種、若木、葉フェノロジー、類型化

Leaf phenology of saplings, which grow in open sites, of 26 canopy and subcanopy deciduous tree species was studied in a cool temperate conifer-hardwood forest. Leaf emergence started in the middle to late April. Durations of leaf emergence, ranging from 2 to 97 days, differed extremely among species. On the other hand, leaf fall started in the beginning of September to early November. Durations of leaf fall ranged from 5 to 48 days. Variation of leaf longevities among species was remarkable, ranging from 109.9 to 198.5 days. From the relationship between duration of leaf emergence and longevity of leaves, 26 canopy and subcanopy species were classified into three types; short duration of leaf emergence with long leaf longevity, long duration of leaf emergence with short leaf longevity, and intermediate of the two types. These three types highly corresponded to the classification of shade tolerance level proposed by several studies in temperate forests. Thus, classification based on the relationship between duration of leaf emergence and leaf longevity in this study was considered to reflect the successional status of canopy and subcanopy deciduous tree species in a cool temperate conifer-hardwood forest in Ashiu, Kyoto.

Key words: cool temperate conifer-hardwood forest, canopy and subcanopy tree species, sapling, leaf phenology, classification

はじめに

森林群落はふつう多種多様な樹木から構成されている。こうした森林の更新機構や維持機構を理解する上では、従来なされることの多かった個体群の構造や動態解析だけでは十分ではなく、個々の樹種の成長様式や開芽・結実過程といった生活史特性を調べ、さらに樹種間比較をすることが必要不可欠である。

春先に開芽して葉が開き、秋になると葉が落葉するという1年を単位としたパターンを繰り返す落葉広葉樹では、この葉フェノロジーが生活史特性のなかで最もダイ

ナミックなものの一つとなっている。こうしたことから落葉広葉樹林の葉フェノロジー研究は比較的多くなされており、わが国では北海道美唄市の落葉広葉樹林(Kikuzawa 1983, 1984)、新潟県ぬくみ平のブナ林(丸山・佐藤 1990)、岩手大学滝沢演習林のコナラ林(青木・橋本 1995)などで研究されてきている。これらの研究を通して、葉フェノロジーは樹種間で大きく異なり多種多様なパターンの存在することが報告されている。一方では、展開様式、葉寿命、展開時期といった葉フェノロジー属性は、同一樹種内においても生育地の光条件(Nilsen 1986, 小谷・富樫 1992)や生育段階(Seiwa 1999,

* 京都大学大学院農学研究科森林育成学研究室

* Laboratory of Silviculture, Graduate School of Agriculture, Kyoto University

加藤ら 1999) によって変わることが指摘されている。

芦生演習林にある冷温帯林は植物の種多様性の高さが大きな特徴であり、樹木については220種以上もの存在が確認されている。芦生演習林においては、これまで多種多様な樹木を対象にした数多くの研究がなされてきている。しかしながら、多様とされる樹種を対象にしたフェノロジー研究は殆どなされておらず、低木種のシュート伸長パターン(山中・玉井 1986)が調べられているに過ぎない。また、樹種間比較を通して個々の樹種の特徴や相対的な位置づけを試みた研究も少なく、乾湿勾配に沿っての樹木の出現密度の変化様式(「天然林の生態」研究グループ 1972)などが研究されているに過ぎない。さらに、森林の上層を構成する高木種や亜高木種については、スギについて更新過程を中心に比較的多くの研究がなされてきているものの、芦生の森林の大半を占める落葉広葉樹について多くの種を対象に比較研究を行ったものは殆ど見あたらない。

そこで、本研究では冷温帯スギ・落葉広葉樹林における高木・亜高木種 26 種を対象に、林道沿いのほぼ満度の光条件下に生育している若木の葉フェノロジーを追跡することによって、葉フェノロジーを通しての樹種の特性を明らかにすることを目的とした。さらに、こうした葉フェノロジーに関する属性をもとにした類型化による個々の樹種の位置づけを試みることも目的とした。

調査地と方法

本研究は、京都府北桑田郡美山町にある京都大学芦生演習林の冷温帯スギ・落葉広葉樹林(標高700-800m)において行った。調査地より約400m低い標高に位置する演習林事務所(標高356m)の1998年の最高気温と最低気温はそれぞれ31.3℃(7月)と-9.5℃(1月)(年平均気温13.0℃)であり、降水は年間を通じてほぼ満遍なくもたらされていた(年間降水量2483.5mm)(Fig. 1)。また冬季の最大積雪深は約1mに達するとされ、日本海型の気候を示している。芦生演習林北東部の上谷流域一帯には、かつて当地域を広く覆っていたと考えられるスギ・落葉広葉樹林が残されており、高木層は、常緑針葉樹のスギと、ブナ、コハウチワカエデ、ミズナラ、トチノキなどといった落葉広葉樹から構成されている。こうした森林の尾根部から谷部を含む一斜面上に設けた調査プロット(50×120m)の森林下層には30種もの高木・亜高木種が存在していることが明らかにされている(平山・寄元 投稿中)。

フェノロジー調査は、先の調査プロットの森林下層に出現した高木・亜高木種うちの落葉広葉樹 24 種(ブ

ナ(*Fagus crenata*)、イタヤカエデ(*Acer mono* var. *marmoratum*)、ミズナラ(*Quercus crispula*)、ハクウンボク(*Styrax obassia*)、アオダモ(*Fraxinus lanuginosa*)、コハウチワカエデ(*Acer sieboldianum*)、トチノキ(*Aesculus turbinata*)、アズキナシ(*Sorbus alnifolia*)、アオハダ(*Ilex macropoda*)、コシアブラ(*Acanthopanax sciadophylloides*)、ナナカマド(*Sorbus commixta*)、ウワミズザクラ(*Prunus grayana*)、ハリギリ(*Kalopanax pictum*)、タムシバ(*Magnolia salicifolia*)、マルバマンサク(*Hamamelis japonica* var. *obtusata*)、アカシデ(*Carpinus laxiflora*)、エゴノキ(*Styrax japonica*)、クマシデ(*Carpinus japonica*)、カナクギノキ(*Lindera erythrocarpa*)、ミズキ(*Swida controversa*)、ウリハダカエデ(*Acer rufinerve*)、クリ(*Castanea crenata*)、リョウブ(*Clethra barbinervis*)、ミズメ(*Betula grossa*)に、ホオノキ(*Magnolia obovata*)とイヌシデ(*Carpinus tschonoskii*)を加えた計26種について行った。調査木は、林道沿いのほぼ満度の光を受けている若木(樹高2m程度)を5~10個体選び出し、さらに各個体について5~6本のシュートにテープでマークをした。そして、マークを付けた一年生シュートの先端の芽から伸びた当年生シュート上の着葉数を、1998年4月から12月にかけて一週間から一ヶ月の間隔で追跡した。

開葉開始日は春先の葉身が出現した日とし、開葉停止日は最大着葉枚数となった日とした。開葉期間は開葉開始日から開葉停止日までの期間とした。また落葉開始日

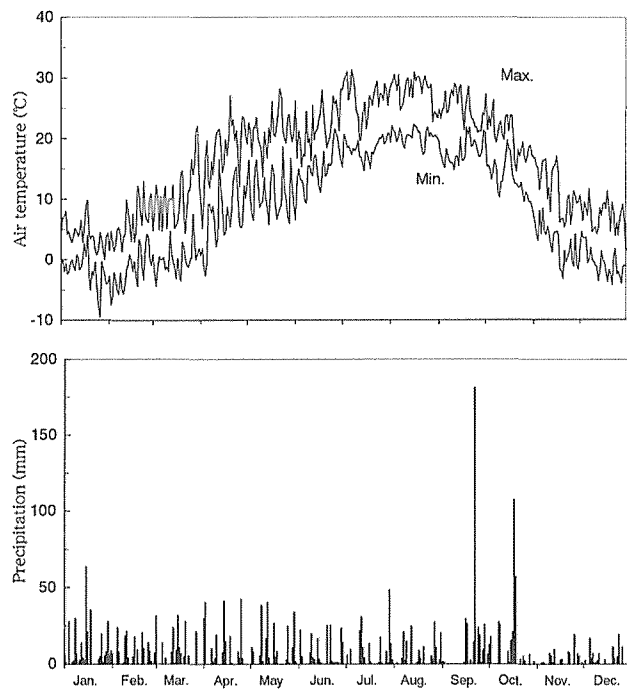


Fig. 1. Daily changes of maximum and minimum temperature and precipitation in 1998.

と落葉終了日は、それぞれ最大着葉枚数の25%が落葉した日と最大着葉枚数の75%が落葉した日とした。落葉期間は、落葉開始日から落葉終了日までの期間とした。葉の平均寿命は、開葉・落葉曲線から葉数を積算し、それを最大着葉枚数で割って求めた。以上の方法は、いずれも Kikuzawa (1983) の方法に従った。

学名は佐竹ら (1989) に従った。

結果と考察

1. 高木・亜高木種 26 種の葉フェノロジー

Table1 と Fig.2 は、高木・亜高木 26 種の開葉・落葉パターンとそれぞれの樹種の葉フェノロジー属性の値を示したものである。

開葉はいずれの樹種も4月中旬から下旬にかけての時期に始まった。最も早く開葉したのはリョウブ (4月15日) であり、ミズキ (4月16日) やミズメ (4月17日) なども最も早い時期に開葉した。それに対し、最も遅く開葉したのはホオノキ (4月29日) であり、ハリギリ (4月27日) やアオダモ (4月25日) も最も遅い時期に開葉する樹種であった。その結果、開葉開始日の樹種間較差はほぼ2週間となっていた。一方、開葉停止はミズナ

ラやイタヤカエデが最も早く4月下旬であったのに対して、イヌシデやミズメなどは最も遅く7月下旬となっていた。結果的に、開葉停止日の樹種間較差は3ヶ月程度の長期に及んだ。こうした開葉開始・停止日に基づいて求められる開葉期間 (開葉停止日-開葉開始日) は、ブナ、イタヤカエデ、ミズナラのようなわずか2日というものから、ミズメ、イヌシデ、リョウブといった3ヶ月以上の長期にわたる樹種までみられ、幅広いものとなっていた。

落葉広葉樹林の開葉様式は、一斉開葉型、順次開葉型、中間型といった三つのタイプに区分され、さらに中間型は一斉プラス順次開葉型、春葉と夏葉の形態が異なる異型様式、成長期の半ばに腋芽が伸びはじめるミズキ型に分けられることが Kikuzawa(1983) によって指摘されている。この方式に従って今回対象とした樹種の開葉様式を区分すると、ブナ、ミズナラ、トチノキ、アズキナシ、イタヤカエデ、ハクウンボク、アオダモ、コハウチワカエデは一斉開葉型に、タムシバとウリハダカエデは順次開葉型に区分された。その他の樹種は中間型に区分され、ミズメは異型葉型、ミズキとリョウブはミズキ型、コシアブラ、ナナカマド、ハリギリ、ホオノキ、ウワミズザクラ、エゴノキ、クリ、クマシデ、アカシデ、

Table 1. Leaf phenological traits for 26 canopy and subcanopy tree species

Species	Leaf emergence			Leaf fall			Mean longevity of leaves	Maximum leaf number
	Beginning*	End*	Duration**	Beginning(25%)*	End(75%)*	Duration***		
<i>Fagus crenata</i>	24.8	26.6	1.8	189.8	201.1	11.3	167.4	5.6
<i>Acer mono</i> var. <i>marmoratum</i>	23.0	24.8	1.8	174.6	195.2	20.6	157.9	6.7
<i>Quercus crispula</i>	22.3	24.7	2.4	221.4	226.1	4.7	198.5	8.5
<i>Styrax obassia</i>	24.6	29.4	4.8	197.6	215.8	18.2	181.0	4.5
<i>Fraxinus lanuginosa</i>	25.2	30.8	5.6	190.8	201.4	10.6	166.7	7.2
<i>Acer sieboldianum</i>	21.1	26.8	5.7	202.4	213.0	10.6	184.4	5.6
<i>Aesculus turbinata</i>	24.4	31.2	6.9	197.1	211.7	14.6	175.4	8.7
<i>Sorbus alnifolia</i>	22.0	29.9	7.9	191.8	211.4	19.6	176.5	4.8
<i>Ilex macropoda</i>	22.7	34.0	11.3	170.2	209.0	38.9	153.7	7.3
<i>Acanthopanax sciadophylloides</i>	23.3	38.3	14.9	208.9	217.5	8.7	184.6	10.1
<i>Sorbus commixta</i>	21.4	41.6	20.2	179.6	191.9	12.3	159.7	6.9
<i>Prunus grayana</i>	22.0	43.8	21.8	183.7	203.3	19.7	161.2	19.2
<i>Kalopanax pictus</i>	27.3	54.4	27.1	180.0	198.0	18.0	154.9	8.9
<i>Magnolia obovata</i>	28.5	62.9	34.4	177.8	210.2	32.4	154.6	11.9
<i>Magnolia salicifolia</i>	22.4	63.2	40.8	187.4	204.8	17.5	162.5	7.3
<i>Hamamelis japonica</i> var. <i>obtusata</i>	24.1	65.7	41.6	192.1	216.8	24.8	168.3	4.4
<i>Carpinus laxiflora</i>	22.0	64.5	42.5	179.5	208.5	29.0	158.1	12.3
<i>Styrax japonica</i>	19.7	62.3	42.5	164.7	174.9	10.2	134.1	8.0
<i>Carpinus japonica</i>	21.8	75.9	54.1	190.0	227.9	37.9	167.4	11.4
<i>Lindera erythrocarpa</i>	22.0	79.4	57.4	184.1	221.5	37.3	160.5	18.2
<i>Swida controversa</i>	16.3	82.2	66.0	183.0	231.0	48.1	168.0	21.6
<i>Acer rufinerve</i>	22.6	94.9	72.4	189.4	217.1	27.7	145.1	11.4
<i>Castanea crenata</i>	24.6	100.6	76.0	206.7	229.2	22.6	159.6	16.0
<i>Clethra barbinervis</i>	15.0	107.8	92.8	177.1	211.1	34.1	146.1	25.4
<i>Carpinus tschonoskii</i>	22.2	116.0	93.8	189.6	232.3	42.7	147.6	17.4
<i>Betula grossa</i>	16.6	113.3	96.7	159.3	193.5	34.2	109.9	10.7

*Days from April 1st

Duration = (end day of leaf emergence) - (beginning day of leaf emergence) *Duration = (day of 75% leaf fall) - (day of 25% leaf fall)

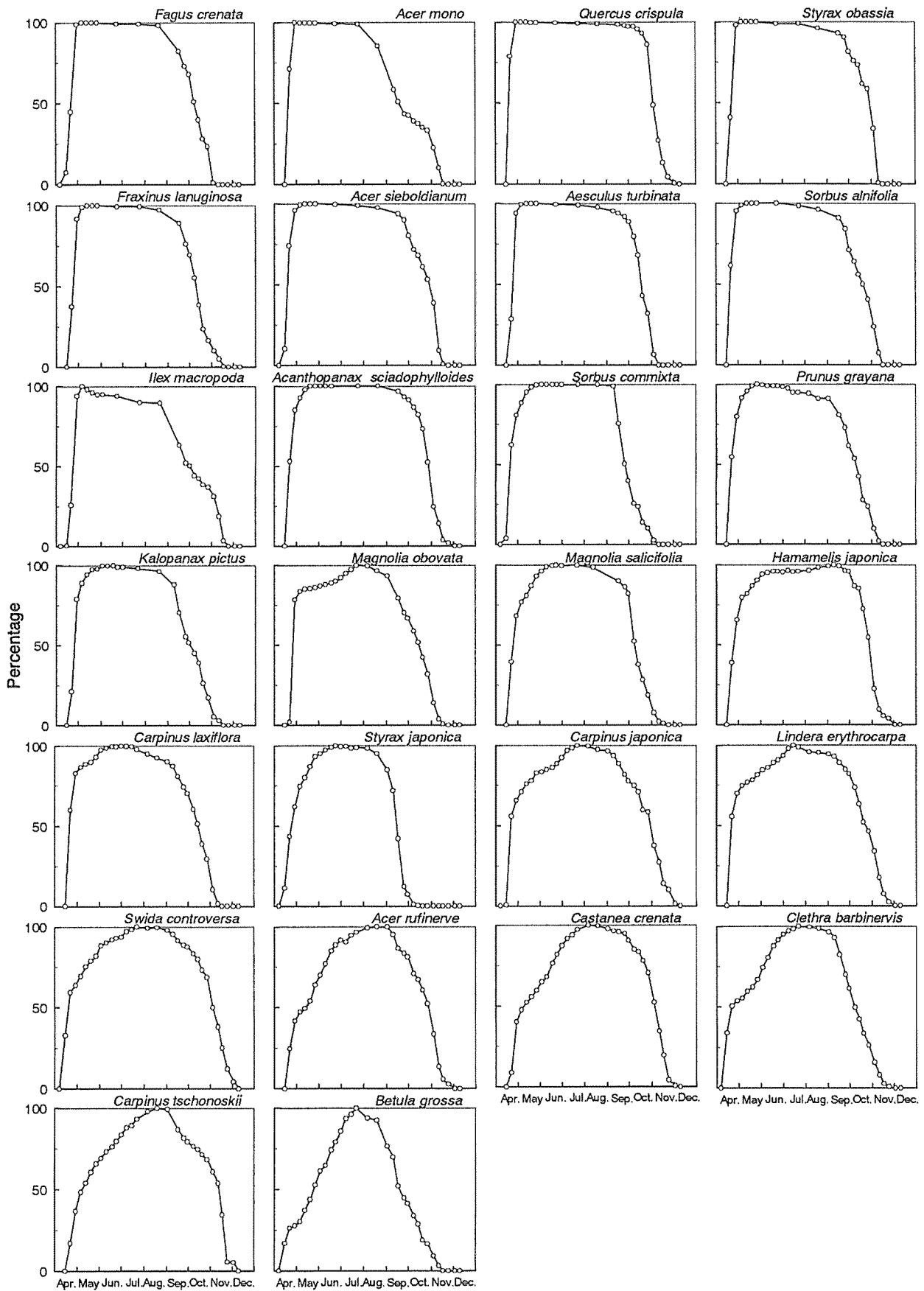


Fig. 2. Seasonal course of leaf attachment of 26 canopy and subcanopy tree species.

イヌシデ、カナクギノキ、マルバマンサクは一斉プラス順次型の開葉様式に区分された。

落葉開始日(最大着葉枚数の25%が落ちる日)は9月上旬から11月上旬にかけての時期に起こった。最も早く落葉を開始したのはミズメ(9月上旬)であり、エゴノキやアオハダも早い時期から落葉しはじめた。これに対して、最も遅く落葉を開始したのは、ミズナラ(11月上旬)であり、コシアブラ、クリ、コハウチワカエデなども10月下旬の最も遅い時期に落葉しはじめた。その結果、落葉開始日の樹種間較差は2ヶ月となっていた。一方、落葉終了日(最大着葉枚数の75%が落ちる日)は、過半数の樹種では、10月後半から11月初旬に集中していたが、9月下旬であるエゴノキや、11月中旬であるイヌシデやミズキといった樹種もみられた。落葉終了日の樹種間較差は2ヶ月となっていた。落葉期間(75%落葉日-25%落葉日)はミズナラ(5日)が最も短く、逆にミズキ(48日)が最も長くなっており、樹種間較差は6週間程度となっていた。

このように高木・亜高木26種の開葉・落葉パターンは、樹種間で大きく異なっていた。その結果、開葉・落葉曲線から求められる葉の平均寿命も、樹種間で大きく異なり、樹種間較差は約3ヶ月にも達していた。葉の平均寿命の短かった樹種はミズメ(109.9)、エゴノキ(134.1)などであり、長かった樹種はミズナラ(198.5)、コシアブラ(184.6)、コハウチワカエデ(184.4)などであった。

Kikuzawa(1983)が北海道美唄で調べた落葉広葉樹の中には、今回芦生で調べた樹種と共通するものが12種(ブナ、ミズナラ、クリ、ホオノキ、コシアブラ、ミズキ、ハクウンボク、ナナカマド、アズキナシ、イタヤカエデ、トチノキ、ハリギリ)含まれている。これらの共通樹種の着葉パターンを芦生(北緯35度)と美唄(北緯43度)で比較すると、芦生の開葉開始が4月中旬から下旬であるのに対して、美唄がほぼ5月上旬から下旬となり、芦生の開葉の方が数週間以上早くなっていた。また、すべての葉が落葉し終えるのは芦生が11月中旬から12月上旬であるのに対して、美唄が10月下旬から11月上旬となり、芦生の落葉の方が遅くなっていた。また最も葉寿命の長い樹種の一つであるミズナラの葉寿命を比較すると、芦生では約200日であるのに対して、美唄が約150日と、芦生の方が50日ほど長くなっていた。樹木のフェノロジーは年変動を伴うのがふつうであり、一概に比較できるものではない。実際、平年よりも春先暖かくなっていた1998年と平年並みであった1997年ともに調べたブナとタムシバの葉フェノロジーには差が見られ、1998年の開葉は1997年の開葉より10日ほど早

まっていた(平山未発表データ)。しかしながら、芦生と美唄で見られた開葉開始と落葉終了、そして葉寿命のずれは、芦生のブナとタムシバの葉フェノロジーの年変動よりも大きなものとなっていた。開葉フェノロジーが標高によって変わり、それが標高上昇に伴う気温低下によるものであることはよく知られている。地理的に大きく異なる芦生と美唄の年平均気温はそれぞれ10℃(調査地における推定値)と6.9℃であった。したがって、2つの地域に共通する樹種間に認められた着葉パターンの差は、主に緯度差8度という地理的な隔たりが引き起こす平均気温の違いによってもたらされたものと考えられる。同様なことは、夏季に海霧の影響を受けるために美唄よりも低温条件となる釧路湿原に生育しているヤチハンノキの葉フェノロジーが調べられ、美唄のそれに比べ開葉開始は遅く、落葉終了は早くなり、同時に葉の寿命も短くなっていることが報告されている(神田1988)。

2. 葉フェノロジー属性による高木・亜高木種の類型化

個々の樹種のシュートの伸長期間は遷移系列上の位置と密接に関連しており、光の制限の少ない開地にいち早く侵入する遷移初期種はシュートの伸長期間が長く、逆に遷移後期種は伸長期間が短いことが指摘されてきている(Marks 1975, 丸山 1978)。一方で、葉寿命は葉をつくるコストと光合成によって得られる利益との関係によって決まるとされ(Chabot & Hicks 1982)、遷移後期種は葉寿命が長く、逆に遷移初期種では短いといったことも指摘されてきている(Kikuzawa 1983)。本研究において、開葉期間の短い樹種は葉寿命が長く、逆に開葉期間が長い樹種は葉寿命が短い傾向が認められ、さらに開葉期間の長い樹種ほど最大着葉枚数も多くなる傾向も認められた(Table 1)。こうしたことは、伸長パターンや葉寿命といった樹木の光利用様式を反映するフェノロジー属性によって、樹種の類型化が可能になることを示している。

Fig. 3は、今回調べた26種の高木・亜高木種の開葉期間と葉寿命との関係を示したものである。この図の左上には、開葉期間が短く葉寿命の長い陰樹的な葉フェノロジーを示すブナ、コハウチワカエデ、ミズナラ、トチノキといった樹種が位置していた。これに対して、図の右下には、開葉期間が長く葉寿命の短い陽樹的な葉フェノロジーを示すミズメ、リョウブ、イヌシデ、クリ、クマシデといった樹種が位置していた。そして図の中程には、開葉期間、葉寿命ともに中間的なコシアブラ、ウワミズザクラ、ホオノキ、ハリギリアカシデといった樹種が位置していた。

これまでに行われてきたわが国の温帯林研究の中で、

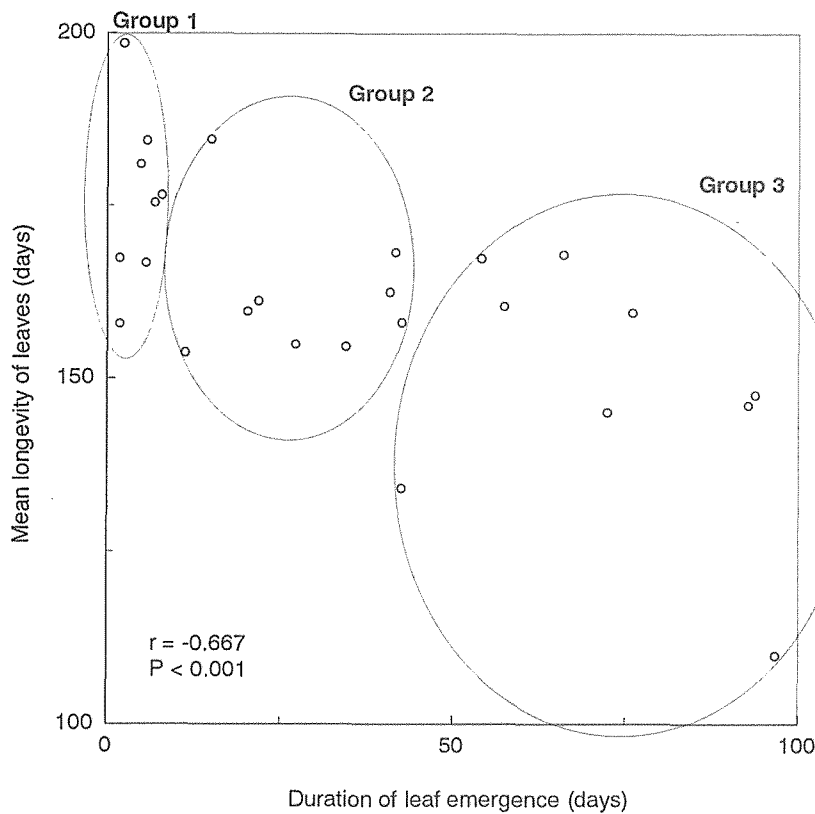


Fig. 3. Relationships between duration of leaf emergence and mean longevity of leaves for 26 canopy and subcanopy tree species.

個々の樹種の耐陰性を反映する遷移系列上の位置づけを試みているものがいくつかある。こうした結果をもとに今回調査した樹種の位置づけを整理すると、ブナ (Yamamoto 1989, Masaki *et al.* 1992)、コハウチワカエデ (Yamamoto 1989, Masaki *et al.* 1992)、アズキナシ (Yamamoto 1989, Masaki *et al.* 1992, Namikawa *et al.* 1997)、イタヤカエデ (Yamamoto 1989, Masaki *et al.* 1992, Namikawa *et al.* 1997) は陰樹的とされている。一方、ミズメ (Yamamoto 1989, Masaki *et al.* 1992)、ミズナラ (Yamamoto 1989, Masaki *et al.* 1992, Namikawa *et al.* 1997)、クマシデ (Masaki *et al.* 1992, Shibata & Nakashizuka 1995)、イヌシデ (Masaki *et al.* 1992, Shibata

& Nakashizuka 1995) は陽樹的とされている。またコシアブラ (Hara 1983)、ウワミズザクラ (Hara 1983) は、中庸的あるいはギャップ依存的とされている。

ここで、上記の整理結果を Fig. 3 に照らし合わせてみると、一部の例外があるものの陰樹的とされる樹種は図中のほぼ左上に位置しており、逆に陽樹的とされる樹種は図中のほぼ右下に位置していた。また中庸的あるいはギャップ依存的とされる樹種は図中の中程に位置していた。すなわち、本研究の開葉期間と葉寿命との関係における位置とこれまでの温帯林研究の中で行われてきた個々の樹種の遷移系列上の位置づけとの間にはかなりの樹種で対応関係が認められた。したがって、今回調べたすべての樹種について既存の温帯林研究などによる位置づけが確認できたわけではないが、本研究で試みた開葉期間と葉寿命との関係に基づいた類

型化の結果は、芦生の冷温帯スギ・落葉広葉樹林の個々の樹種の遷移系列上の位置をかなりの確に反映していると考えてもよいであろう。葉フェノロジー属性による落葉広葉樹の類型化は、わが国の他地域でも行われており、開葉期間と落葉期間との関係 (Kikuzawa 1983) や開葉終了日と開葉開始日から落葉開始日までの葉の生存期間との関係 (青木・橋本 1995) に基づく樹木の類型化が報告されている。

Table 2 は、開葉期間と葉寿命の関係から類型化された3つのグループに含まれる樹種を示したものである。陰樹的なグループ (グループ1) に属するのは、ブナ、コハウチワカエデ、イタヤカエデ、トチノキ、アズキナ

Table 2. Classification based on the relationship between duration of leaf emergence and leaf longevity

Group*	Species
1	<i>Fagus crenata</i> , <i>Acer sieboldianum</i> , <i>Acer mono</i> var. <i>marmoratum</i> <i>Aesculus turbinata</i> , <i>Sorbus alnifolia</i> , <i>Styrax obassia</i> <i>Fraxinus lanuginosa</i> , <i>Quercus crispula</i>
2	<i>Acanthopanax sciadophylloides</i> , <i>Prunus grayana</i> , <i>Ilex macropoda</i> <i>Magnolia obovata</i> , <i>Kalopanax pictus</i> , <i>Sorbus commixta</i> <i>Carpinus laxiflora</i> , <i>Magnolia salicifolia</i> , <i>Hamamelis japonica</i> var. <i>obtusata</i>
3	<i>Betula grossa</i> , <i>Carpinus tschonoskii</i> , <i>Castanea crenata</i> <i>Swida controversa</i> , <i>Acer rufinerve</i> , <i>Carpinus japonica</i> <i>Lindera erythrocarpa</i> , <i>Clethra barbinervis</i> , <i>Styrax japonica</i>

*Groups in this table correspond to Fig. 3.

シ、ハクウンボク、アオダモ、ミズナラであった。中庸的あるいはギャップ依存的なグループ(グループ2)に属するのは、コシアブラ、ウワミズザクラ、アオハダ、ホオノキ、ハリギリ、ナナカマド、アカシデ、タムシバ、マルバマンサクであった。そして陽樹的なグループ(グループ3)に属するのは、ミズメ、イヌシデ、クリ、ミズキ、ウリハダカエデ、クマシデ、カナクギノキ、リョウブ、エゴノキであった。

以上のことから、今回、生育地の光条件や生育段階によって葉フェノロジーが変わるとされる指摘を考慮して、林道沿いに生育している光の制限を殆ど受けていないほぼ同じ樹高サイズの若木の葉フェノロジーを追跡・比較したことにより、芦生の冷温帯スギ・落葉広葉樹林を構成する高木・亜高木種26種の遷移系列上のかなりの確かな位置づけを示すこともできたと考えられる。

謝 辞

本研究を進めるにあたり、調査地の便宜を図っていただいた京都大学芦生演習林の皆様、協力とご指導をいただいた森林育成学研究室の皆様をはじめとする多くの方々に厚く御礼申し上げます。

引用文献

- 青木亨宏・橋本良二 (1995) 冷温帯コナラ二次林における構成樹種の葉フェノロジー. 岩大演報. 26: 29-41
- Chabot, B. F. & Hicks, D. J. (1982) The ecology of leaf life spans. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 13: 229-259
- Hara, M. (1983) A study of the regeneration process of a Japanese beech forest. *Ecol. Rev.* 20: 115-129
- 加藤正吾・山本美香・小見山章 (1999) 落葉広葉樹林の上層と下層での葉フェノロジー —1997年の莊川村六畹における解析— . 森林立地. 42: 39-44
- 神田房行 (1988) 釧路湿原のヤチハンノキの葉の生存曲線. 日生態会誌. 38: 19-25
- Kikuzawa, K. (1983) Leaf survival of woody plants in deciduous broad-leaved forests. 1. Tall trees. *Can. J. Bot.* 61: 2133-2139
- Kikuzawa, K. (1984) Leaf survival of woody plants in deciduous broad-leaved forests. 2. Small trees and shrubs. *Can. J. Bot.* 62: 2551-2556
- 小谷二郎・富樫一巳 (1992) ミズキの葉の展開とシュート伸長. 日生態会誌. 42: 115-123
- Marks, P. L. (1975) On the relation between extension growth and successional status of deciduous trees of the northeastern United States. *Bull. Torrey Bot. Club* 102: 172-177
- Masaki, T., Suzuki, W., Niiyama, K., Iida, S., Tanaka, H. & Nakashizuka, T. (1992) Community structure of a species-rich temperate forest, Ogawa Forest Reserve, central Japan. *Vegetatio* 98: 97-111
- 丸山幸平 (1978) ブナ天然林—とく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 —ブナ林の生態学的研究(32)—. 新大演報. 11: 1-30
- 丸山幸平・佐藤智子 (1990) ブナ林の生態学的研究(38)—ぬくみ平の夏緑林構成樹種の年生活様式について(予報)—. 新大演報. 23: 49-84
- Namikawa, K., Ishikawa, Y. & Sano, J. (1997) Stand dynamics during a 12-year period in a second-growth stand in a cool temperate forest in northern Japan. *Ecol. Res.* 12: 277-287
- Nilsen, E. T. (1986) Quantitative phenology and leaf survivorship of *Rhododendron maximum* in contrasting irradiance environments of the southern Appalachian mountains. *Amer. J. Bot.* 73: 822-831
- 佐竹義輔・原寛・亘理俊次・富成忠夫編 (1989) 日本の野生植物木本 I. 321pp, 平凡社, 東京.
- 佐竹義輔・原寛・亘理俊次・富成忠夫編 (1989) 日本の野生植物木本 II. 305pp, 平凡社, 東京.
- Seiwa, K. (1999) Changes in leaf phenology are dependent on tree height in *Acer mono*, a deciduous broad-leaved tree. *Ann. Bot.* 83: 355-361
- Shibata, M. & Nakashizuka, T. (1995) Seed and seedling demography of four co-occurring *Carpinus* species in a temperate deciduous forest. *Ecology* 76: 1099-1108
- 「天然林の生態」研究グループ (1972) 京都大学芦生演習林における天然林の植生について. 京大演報. 43: 33-52
- Yamamoto, S. (1989) Gap dynamics in climax *Fagus crenata* forests. *Bot. Mag. Tokyo* 102: 93-114
- 山中典和・玉井重信 (1986) 京都大学芦生演習林のブナ天然林における低木の伸長成長について. 京大演報. 58: 64-72