



Title	樹形の生態学的意味について：北海道の高木類の生育・更新様式の類型区分に関する予備的解析および作業仮説
Author(s)	藤本, 征司
Citation	北海道大学農学部 演習林研究報告, 42(4), 733-768
Issue Date	1985-10
Doc URL	http://hdl.handle.net/2115/21151
Type	bulletin (article)
File Information	42(4)_P733-768.pdf



[Instructions for use](#)

樹形の生態学的意味について*

—北海道の高木類の生育・更新様式の類型区分に
関する予備的解析および作業仮説—

藤 本 征 司**

On Two Types of Tree-forms and their Ecological Meanings
—A Preliminary Analysis and a few Working Hypotheses
on Life-types of Forest Trees
in Hokkaido (Japan)—

By

Seishi FUJIMOTO**

目 次

I. 緒 論	733
II. 調査地, 供試木および解析方法	735
III. 結果および考察	736
(1) トドマツの解析	736
A. 傘形樹形	736
B. 「頂部優勢」と樹形	740
C. 樹形の生態学的意味	745
(2) 比較解析	747
A. ダケカンパーポプラ型樹形の生態学的意味—	747
B. イタヤカエデ—ハルニレ型樹形の生態学的意味—	750
C. 「ポプラ型樹木」と「ハルニレ型樹木」	751
IV. 総合考察	752
V. 結 言	763
摘 要	764
引用文献	765
Summary	766

I. 緒 論

森林の見方や取り扱い方を考える場合, その森林を構成する樹種の生活様式 (life-styles, 生育・更新様式) を検討するとともに, 得られた諸知見の何らかのかたちでの総合化が必須で

* 1984年8月31日受理 Received August 31, 1984.

** 北海道大学農学部林学科造林学講座

** Laboratory of Silviculture, Faculty of Agriculture, Hokkaido University.

あるが、筆者はこのような考え方にしがたって、これまで北海道の森林を構成する樹木（高木類）の生活様式の生態学的分析やその総合化、特に生活様式の基本構造を規定していると考えられる「かたち」の問題に着目した知見の総合化をはかってきた^{3~13,18,26,30,35}。

そしてその結果、筆者はまず、高木類には相異なる2つの樹形（「頂部優勢」が顕著であるため通常主幹が明瞭で幅の狭い円錐形または長楕円形の樹冠を呈する樹形と、逆に「頂部優勢」が顕著でないため、孤立木化すると通常主幹が不明瞭となり、幅広い樹冠を呈しがちとなる樹形、excurrent tree-form と decurrent tree-form²⁾、筆者はこれらの樹形をそれぞれポプラ型樹形およびハルニレ型樹形と呼ぶことにした⁹⁾）が認められるが、この2つの異なる樹形を呈する樹木相互間では、その「かたち」ばかりではなく、その生活様式まで大幅に異なっている可能性を指摘した。すなわち、ポプラ型樹形を呈する樹種は「頂部優勢」が本来的に顕著であるため生活上極めて重要な意味をもつと考えられる「樹体形成の可塑性」、すなわち、可塑的変異(plasticity)²³⁾の幅が狭く、そのため体制上、他樹種との競合が激しい場での個体維持能力(survival potential)はそれほど高くなく、一般にその生活様式は非競合的(noncompetitive, 競合回避的)であり、その生育・更新立地は、競合種が少ない場、逆にいえば、それゆえに、諸々の恒常的環境圧(stress)が相対的に高い場や環境攪乱(disturbance)が起り易い場に偏りがちであり、逆にハルニレ型樹形を呈する樹種は、ちょうどその逆の性質を持つとする考え方を提示した^{9~10)}。そして、さらにこの2つの樹形間にみられる生活様式(生活戦略)のちがいを前提として、冷温帯以北にみられる森林帯分化の要因に言及し、亜寒帯・亜高山帯は、ポプラ型樹木のその非競合的習性に基づく歴史的逃避(むしろ「競合回避」とか「すみわけ換え」とでも呼ぶべきであったと考えている)の結果、形成されたものとする考え方を提示し^{5,7)}、また、この二類型区分により、冷温帯以北の樹木の生育・更新様式や森林の構造や動態の包括的説明が可能となりうることを指摘した⁹⁾。

しかし、以上のような一連の考え方(仮説)には様々な問題点が山積している。すなわち、仮説を直接実証するデータに不足している上に、現象的にみて仮説に反する事象の存在や、概念規定の不明確さや、それにとともなり論理の飛躍、また多分に筆者自身の「北方」に関する主観的イメージに影響された非科学的判断もみられ、残念ながら、充分説得力ある理論とはなっていないと考えられる。そして何よりも仮説の若干の修正も必要である。

そこで、本報においては、筆者自身のより説得力ある理論の構築の第一歩として、これまでの報告において予報的・断片的に取り上げてきたデータの再分析を含む、2~3の樹種の稚・幼樹期における生育・更新過程の予備的解析を通して、樹木の生活様式を考える上で極めて重要と考えられる「頂部優勢」概念の明確化をはかるとともに、この「頂部優勢」現象のもつ生活上の意味、すなわち、「頂部優勢」にからむ樹形の生態学的意味について再度検討してみることにした。

ところで、通常ある生物種の生活様式は、原理的には、その生活場所(habitat, 立地)の特

性によって把握されうるとともに、逆に、主体側の形態(かたち)、特にその体制(organization, 個体の有機的構成)によっても把握されうる。今西²¹⁾はこれら2つの原理をそれぞれ、「生活形のすみわけ原理」および「生活形の形態原理」と称し、また、渋谷³⁶⁾は「生活様式の基本を規定するものは体制である」と指摘して、後者の原理を強調した。本研究の方法的特質はその後者の原理に着目して、多様な高木類の生活様式に関する包括的認識に到達しようとする点にあるといえる。すなわち、生活様式の類型区分(生活型区分)の歴史は古く、陽樹と陰樹といった樹種の生理・生態学的特性に着目した区分や、先駆樹種と極相樹種といった、どちらかといえば生育・更新立地のちがいに着目した区分、さらには、高木と低木、落葉樹と常緑樹、針葉樹と広葉樹といった、形態に着目した生育形(growth-form)区分などにさかのぼるが、本研究の目的は、様々な既存の類型区分の妥当性を、特に後者の原理にしたがって検討するとともに、さらにこれらを越える類型区分の可能性を模索することにあると考えられる。

本論の展開に先立ち、多面にわたる御指導を賜った北海道大学農学部造林学教室の故武藤憲由教授に深謝し、哀悼の意を表す。また、本研究の遂行に際し、同造林学教室の五十嵐恒夫助教授、同柴草良悦助教授、同付属演習林の船越三朗氏、北海道立林業試験場の菊沢喜八郎氏から、有意義な御教示、御助言をいただいた。川崎舜平氏(現林業研修所北海道支所)、橋場功氏(現岩見沢営林署)をはじめ北海道営林局技術開発室の方々からは、多大な便宜をはかっていただいたほか、意義深い御助言をいただいた。北海道大学中川地方演習林の方々からも、現地調査に際して、多大な便宜をはかっていただいた。また、佐野淳之氏、茂田井勉氏、畑欣明氏をはじめ造林学教室の多くの方々(卒業生を含む)からは、研究遂行上甚大な協力を得た。ここに記して深謝する次第である。

II. 調査地、供試木および解析方法

本報において分析対象とした調査地は、北海道営林局定山溪営林署管内に設定された空沼施業実験林内(1125~26林班、標高400~450m)、および北海道大学中川地方演習林銅蘭川流域内(76および80林班、標高80~120m)の針広混交林である。主に前者は1983年9月に、後者は1981年8月に現地調査・供試木採取を行なった。

分析対象とした樹種は、ポプラ型樹形を呈する樹種であるトドマツ(*Abies sachalinensis* MAST.)とダケカンバ(*Betula ermanii* CHAM.)、およびハルニレ型樹種であるイタヤカエデ(*Acer mono* MAXIM.)の3種である。ダケカンバは高齢化するにしたがって極めて枝ぶりの良い樹形を呈すようになるため、ポプラ型樹形を呈す樹種の代表ではないと判断されがちであるが、若齢時における樹形や枝ぶりのよい個体でも枝相互間における優劣関係は明瞭であることなどから考えて、この樹種もトドマツと同様充分にポプラ型樹木を代表する樹種と考えられる。また、解析対象とした供試木数は、空沼実験林から採取したトドマツ稚幼樹42本(樹高0.07~3.1m)、イタヤカエデ9本(樹高0.66~1.8m)、銅蘭川流域から採取したダケカンバ32本(樹高

0.12~4.9 m)、イタヤカエデ 28 本 (樹高 0.10~6.7 m) である。ただし、解析項目によっては、上述本数未滿しか解析対象としなかった場合もある。

供試木採取に先立って、その生育環境を把握するため、供試木毎の生育地点の相対照度の測定を行なった。測定は、日中の曇天時にのみ行ない、また生育地点の照度は、樹高約 2 m 未滿のものは、その樹冠上において、また 2 m 以上の場合は、地上高 2 m 位置の樹冠の周辺において、各 3~5 回位置をずらしながら測定、その平均値をもって生育地点の照度の値とした。

供試木は、現地において樹高・胸高直径などの基礎項目の測定を行なったのち、実験室に持ちかえり、さらに詳細な測定、解析を行なった。本報において検討対象とした主要解析項目は、齢の判定や樹高生長曲線作成のための年輪解析 (地上高 0.0 m, 0.3 m, それ以降 0.5 m 毎)、主軸や側枝の過去数年間の伸長量の芽鱗痕による判読、末端枝 (terminal shoots) の本数の判定・算出、個体全体や枝ごとの葉量、非同化器官量の測定などである。

年輪解析は、読みうる限り実体顕微鏡により判読したが、実体顕微鏡によって判読不可能な場合は、平刃の彫刻刀や凍結マイクロトームにより切片を作成、サフラニンおよびファーストグリーンにより 2 重染色ののち、光学顕微鏡により判読した。なお、年輪判読には予想以上の困難をとまなう場合も多いが、上述した切片作成による方法 (特に彫刻刀による方法) は、比較的簡便で時間もかからず、かつかなり信頼度の高い方法であることがわかった。

III. 結果および考察

まず、使用した樹体各部位に関する主な形態用語は Fig. 1 の通りである。主にトドマツを対象とした用語であるが、他樹種にも有効であり、これらの記述に際しても適時使用した。

(1) トドマツの解析

A. 傘形樹形

トドマツにおける「ポプラ型樹形」を考える場合、この樹種が被圧に対応して呈する、いわゆる非ポプラ型樹形のように見える「傘形樹形 (umbrella-like tree-form)」をどう解釈するかが非常に重要と思われる。それ故まず「傘形樹形」の問題を取り上げる。

トドマツ供試木の樹高生長曲線を Fig. 2 に示した。トドマツは条件次第で樹高生長速度を著しく変化させる樹種といえる。図から、被圧から脱した個体の生長が極めて急速であることや、逆に、被圧下の個体の生長速度は著しく低下していることがわかる。採取地周辺では、採取地に隣接して 1971 年に林道が開通し、また 72~78 年にかけて立木材積で約 30% の単木択伐が行なわれている。すなわち、被圧からの開放はその結果と考えられる。

ところで、被圧木の場合、上述のような樹高の頭うちに対応して、通常 Fig. 3 の B に示したような、いわゆる「傘形樹形」を呈しがちとなるが、傘形樹形は一般にその枝ぶりのよい外形から、被圧下で頂部優勢状態が破れた結果生じる、被圧に対する適応形態 (適応的意味を持った可塑的変異) と考えられている。しかし、以下にみるように、このような考え方はかな

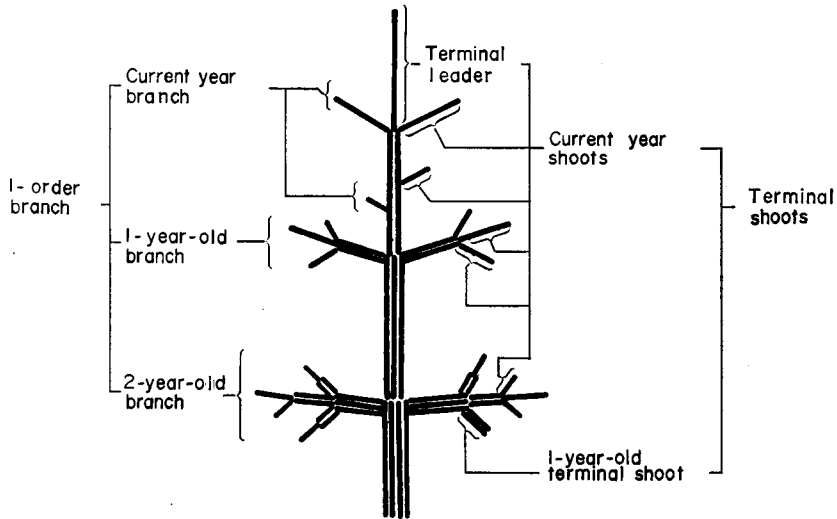


Fig. 1. Morphological terminology on the branching system (especially on that of *Abies sachalinensis*). Number of lines indicates the age of shoots or shoot systems.

1-order branch (一次枝), current year branch (current year 1-order branch, 当年生一次枝), 1-year-old branch (一年生一次枝), 2-year-old branch (二年生一次枝), terminal leader (主軸当年部), current year shoot (当年枝), 1-year-old terminal shoot (一年生末端枝), terminal shoot (末端枝).

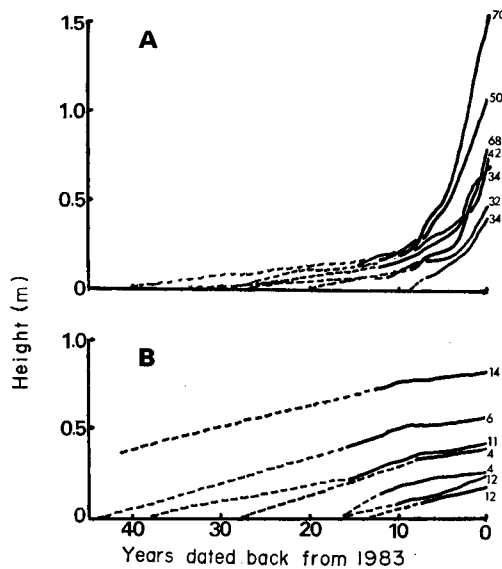


Fig. 2. Height growth of *Abies sachalinensis* saplings.

A, samples released from suppression; B, samples under suppressed conditions; numerals indicate RLI (relative light intensity, %).

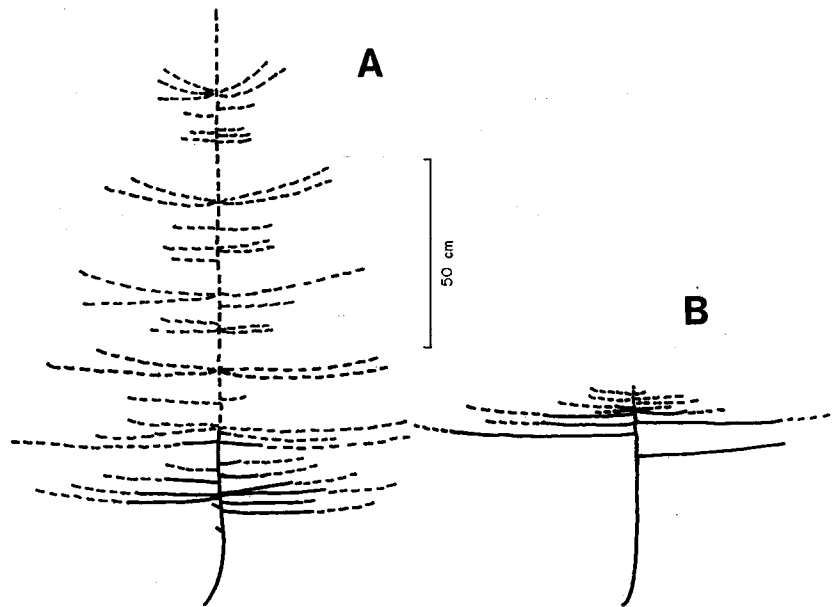


Fig. 3. Diagrammatic tree-forms of *Abies sachalinensis* saplings.

A, a sample released from suppression; B, a sample under suppressed condition; dotted lines indicate growth of 1-order branches and the trunk in the past five years.

らずしも正しい解釈とはいえない。

すなわち、傘形木化すると、確かに主軸に対する一次枝の平均伸長比が高くなるので、その生活上の意義は否定できない。しかし、平均伸長比が高くなると同時に、船越ら¹⁴⁾が指摘しているように腋芽の数、すなわち、一次枝の絶対数が減少してしまう事実は重要である。Fig. 3に当年生一次枝 (current year branch) の本数と主軸当年部 (terminal leader) に対する当年生一次枝の平均伸長量比の関係を示した。前述の通り、被圧木化すると確かにその平均伸長量比は高くなるが、それに反比例して一次枝の絶対数が減少するため、多少の例外はあるが、総伸長量で考える限り、傘形木化(被圧木化)してもその相対伸長量比はほとんど大きくなっていないことがわかる。なお、KOHYAMA²⁵⁾はオオンラビソ (*Abies mariessi* MAST.) において同様の事実を指摘しており、トドマツに限らず、*Abies* 属全体、さらには針葉樹やポプラ型樹形を呈す樹木に共通して認められる事実ではないかとも考えられ、その是非の確認が必要である。

次に、前述の比較は主軸当年部とその直下の当年生一次枝間といった個体の最先端部での比較であるが、樹体のより広い範囲で考えれば、前述の事実はさらに明白となる。すなわち、前述の比較では傘形木のうち主軸よりも枝の総伸長量のほうが圧倒的に大きい個体も認められたが、Table 1のように、主軸当年部の伸長量 (T_0) と当年生一次枝の総伸長量 (ΣB_0) の合計、すなわち主軸2年分に付くすべての当年枝 (current year shoots) の総伸長量と、すべての1年生一次枝に付く当年枝の総伸長量 (ΣB_1) の比 $\Sigma B_1 / (T_0 + \Sigma B_0)$ 、さらには $\Sigma B_2 / (T_0 + \Sigma B_0 + \Sigma B_1)$

Table 1. Apico-basal ratio in total length of current year shoots (*Abies sachalinensis*)

Sample No.	Habitat	RLI (%)	$\Sigma B_c/T_c$	$\Sigma B_1/(T_c + \Sigma B_c)$	$\frac{\Sigma B_2}{(T_c + \Sigma B_c + \Sigma B_1)}$
1	Opened	70.4	6.24	1.53	0.45
2	"	66.7	3.33	1.13	0.46
3	"	49.7	2.81	1.15	0.53
4	"	42.1	3.82	1.10	0.57
5	"	33.6	5.40	1.13	0.34
6	"	33.6	2.20	2.03	0.65
7	"	32.0	6.63	0.72	0.58
8	Suppressed	13.4	1.00	1.33	0.25
9	"	12.3	4.00	2.40	0.47
10	"	11.6	4.00	0.67	0.43
11	"	10.6	8.00	1.19	0.66
12	"	6.4	47.60	3.96	0.92
13	"	4.4	7.33	1.40	0.43
14	"	3.8	2.50	0.54	0.47

T_c , length of the terminal leader; ΣB_c , total length of current year branch (es); ΣB_n , total length of current year shoots on all of n -year-old branch (es).

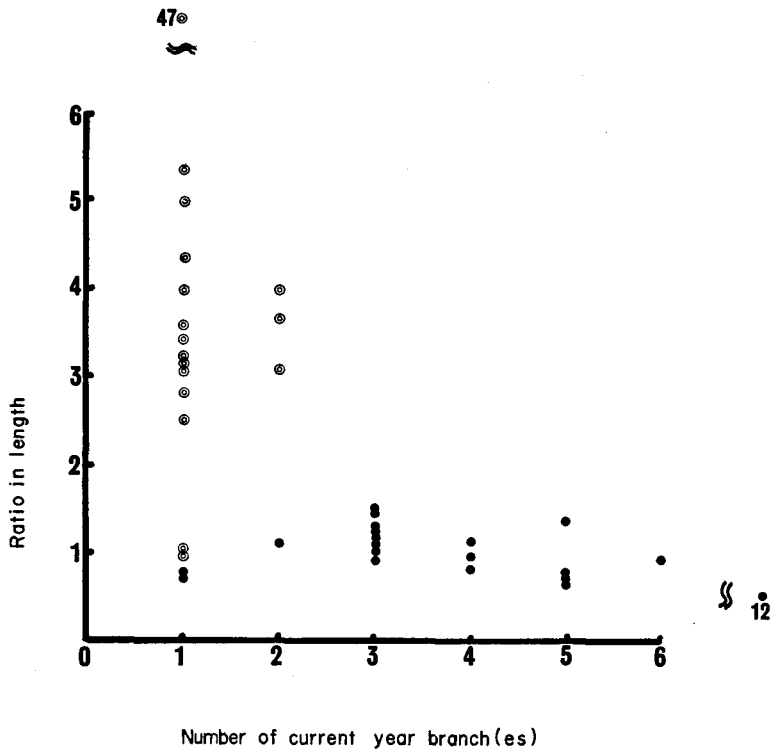


Fig. 4. Relation between the number of current year branches and the ratio of mean length of them to length of the terminal leader. ●, opened samples (samples released from suppression; RLI, over 15%); ⊙, suppressed samples (samples under suppressed conditions; RLI, under 15%).

で考えると、芯立木と傘形木間にみられる頂基間での伸長量比の差はさらに認め難くなること
がわかる。

以上を小括すると以下の通りである。

傘形木化すると確かに一次枝一本当りの主軸に対する伸長量比が増加するため、傘形樹形
の生態的役割(被圧に対する何らかの適応性)は否定できない。しかし、同時に枝の絶対数が減
少し、傘形木化しても、枝形成全般の相対的活発化にはつながらないため、傘形樹形は、被圧
に対応して生じる形態ではあっても、「頂部優勢」が破れて生じる形態とはいえない。また、生
産構造の発達をとまなわなかったため、極めて消極的な対応であり、その被圧対応能力には大きな
限界があるものと推察される。

B. 「頂部優勢」と樹形

ところで、これまでは「頂部優勢」概念を漠然と「頂基間での伸長生長の優劣関係」とい
った内容で規定し議論してきたが、上述のように、頂基間での優劣といっても、主軸と側枝1
本の伸長量比で考えることもできれば、側枝の総伸長量を問題にすることもできる。さらに、
主軸と側枝といっても、主軸当年部と当年生一次枝間で考えることもできれば、樹体のより広
い範囲の頂基間での議論も可能である。また優劣の判断規準を伸長量以外の要素に求めること
も可能である。

すなわち、「頂部優勢」概念の再検討、より厳密な定義づけが必要である。

樹木の「頂部優勢」を考える場合、BROWNら²⁾による指摘は極めて重要である。すなわち、
BROWNらが指摘したように、樹木の「頂部優勢」は草本のそれにおけるような腋芽の形成や
開芽が抑制される現象をさすのではなく、むしろ逆に、樹体の相対的上部においては、「頂部優
勢」が顕著でない樹種より、それらの形成がはるかに盛んで、樹体の相対的上部に付く枝(も
っとも上部に付くものは主軸)ほどその分岐率(bifurcation rate)が高い現象をさすものと考え
られる。またHONDAら²⁰⁾は、このような頂基間での分岐率のちがいに着目して、電算機によ
る樹形のシミュレーションを行ない、現実に見られるような「頂部優勢」度合の異なる様々な
樹形を導いており、「頂部優勢」現象を考える場合、頂基間での分岐率の差に着目する必要があ
ると考えられる。

そこで、Fig. 5~6に、被圧から解放された個体(芯立木)と被圧木(傘形木)における頂基間
での分岐数や分岐率のちがいに関するデータを示した。なお、ここではn年生一次枝(n-year-
old branch)一本当りが有する末端枝(terminal shoots)の平均本数を、それより一つ若い、すな
わち、一年分上に付く(n-1)年生一次枝のそれで割った値をn年生一次枝の平均分岐率(mean
bifurcation rate)と考えた。

まず、Fig. 5より、被圧個体のどの年次の一次枝が有する末端枝の平均本数も、被圧から解
放された個体のそれより少なく、また、増加本数も常に被圧木の方が少ないため、被圧個体と
そうでない個体の一次枝に付く末端枝の本数の差は経時的に急速に広がっていくことがわか

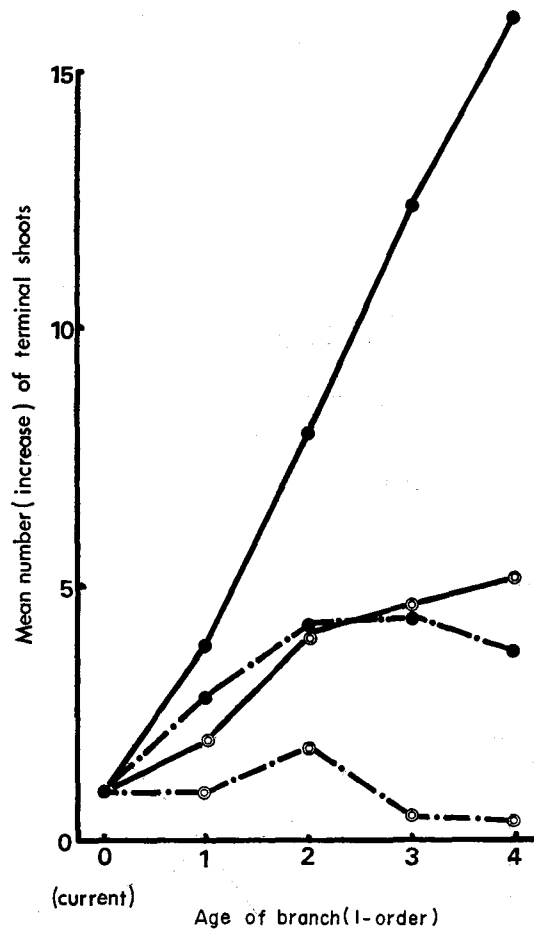


Fig. 5. Mean number of terminal shoots on each year old branch and the increase of them on each year old branch. —●—, mean number (opened saplings; RLI, over 15%); —○—, mean number (suppressed saplings; RLI, under 15%); -.-●-.-, increase in number (opened); -.-○-.- increase in number (suppressed).

る。また, Fig. 6 より, 分岐率の場合も同様で, 被圧木の方が常に低いこと, また, 被圧木でも被圧から解放された個体の場合でも, より頂部に付く一次枝ほど分岐率が高く, 主軸における分岐率は常にそれらよりさらに高いことがわかる。すなわち, 以上の事実より「頂部優勢」概念は頂基間での分岐率の優劣関係により定義しうること, また, トドマツのこのような意味での「頂部優勢」状態は環境条件によって簡単に破れたりせずトドマツは本性的に常に下部の枝ほどその分枝速度が低い生育特性をもつことが推察される。なお, それはまた, 樹体全体の分岐比 (bifurcation ratio)²⁰⁾ が常に高い分岐様式をとることを意味するものとも考えられる。今後の検討が必要である。

そして, 以上のものであるとすると, 被圧木化が即, 一次枝の有する末端枝の増加率の急な低下を意味し, それは, さらに個体全体の分岐率の低下に必然的につながるため, トドマツ

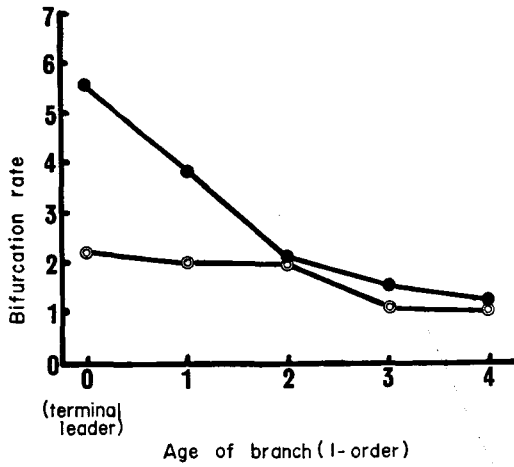


Fig. 6. Mean bifurcation rate on terminal leader and each year old branch. Each bifurcation rate are calculated from the ratio in mean number of terminal shoots between $(n-1)$ -year-old branch and n -year-old one. —●—, opened saplings; —○—, suppressed ones.

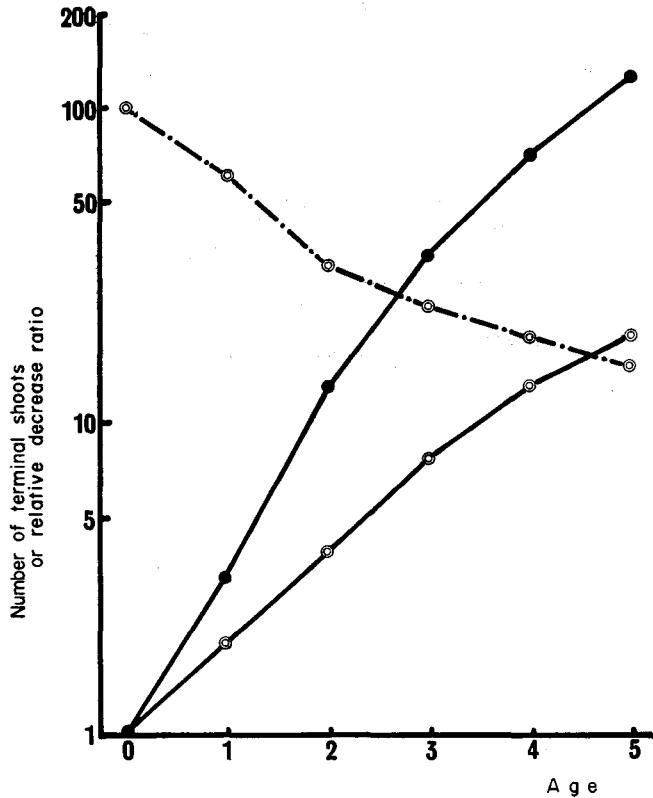


Fig. 7. Estimated increase curve of number of terminal shoots at the top of individual and relative decrease ratio of total number of terminal shoots of suppressed saplings. Total number of terminal shoots is estimated by the number of each year old branches and mean bifurcation rate. —●—, increase curve (opened); —○—, increase curve (suppressed); —○—, relative decrease ratio.

の生活を考える上で、極めて重要である。Fig. 7 に各年次の一次枝の本数と一次枝の平均分岐率から推定した、被圧から解放された個体と被圧個体の樹体先端から形成された末端枝の増加曲線と、被圧木化にともなう末端枝の相対本数比の減少曲線を示した。図から、被圧個体の末端枝の分岐率は被圧から解放された個体のそれより常に低く、またそのため、その相対本数比は時間の経過とともに急速に低下していくことがわかる。被圧個体として採取された供試木は確かに被圧個体ではあるが、ともかくまだ生存していた個体でありこれら残存被圧個体以外にも数多くの枯死してしまった被圧個体が存在していたはずで、これらの供試木は被圧個体の内、相対的に生育状態のよい部分集団から抽出されたものと考えられる。このことも考えあわせれば、被圧個体の被圧にともなう末端枝の相対的減少は極めて著しいものと推察される。

次に、Fig. 8 に、トドマツ供試木の齢と末端枝の関係を示した。図より、被圧から解放されたのは数年前にすぎないと考えられるにもかかわらず、トドマツにおける末端枝数の被圧解放木と被圧木間の差は著しく広がっていること、また、被圧木におけるそれらの増加率の頭うちには著しいものがあることが理解される。

また、このような極度な頭うち傾向は、Fig. 7 においても認められるが、分岐率における頂部優勢が常に高く保たれる特質をもつ限り、これが数理的に考えて当然の帰結と考えられる点は極めて重要である。すなわち、分岐率における頂部優勢が恒常的に高い性質を持っていると、被圧下で主軸の分岐率が低下しても、枝の分岐率は上昇せず、また経時的にさらにより分岐率の低いより相対的下部に付く一次枝の相対的比率が高くなるため、個体全体の総分岐率は、

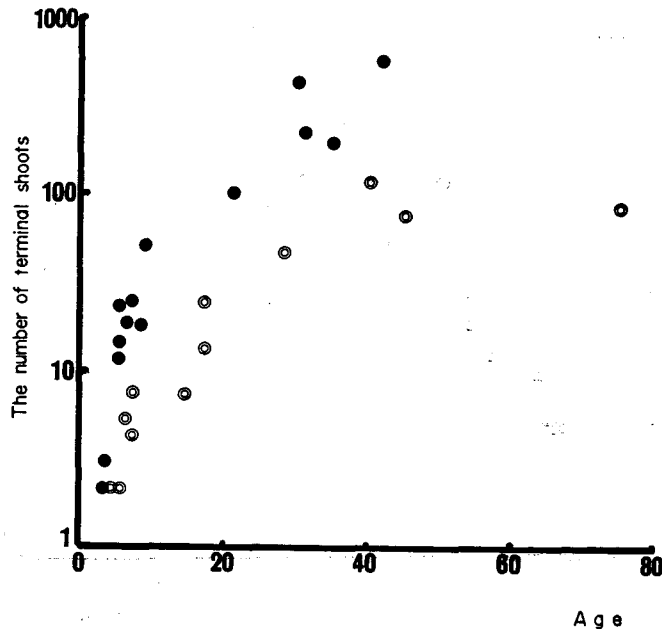


Fig. 8. Relation between the age of individuals and the number of terminal shoots in *Abies sachalinensis* (cf. footnote of Fig. 4).

必ず経時的に低下することになる。

また以上のような個体レベルにおける分岐率の絶対的また経時的低下は、当然、新たな当年枝や当年葉の形成速度、ひいては、葉の絶対量の増加率の絶対的かつ経時的低下を招くもの

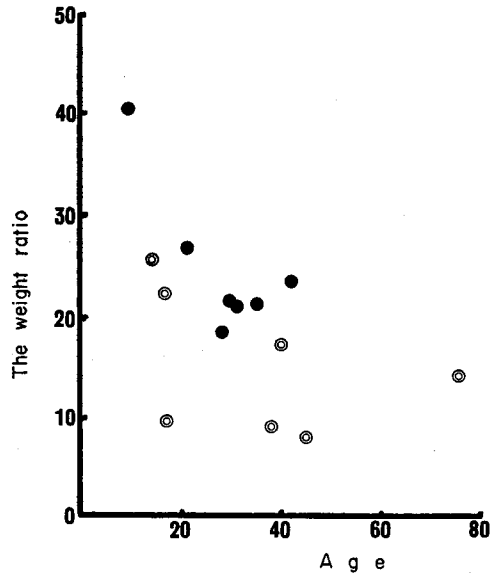


Fig. 9. Relation between the age of individuals and the weight ratio of current year leaves to all of leaves (cf. footnotes of Fig. 4).

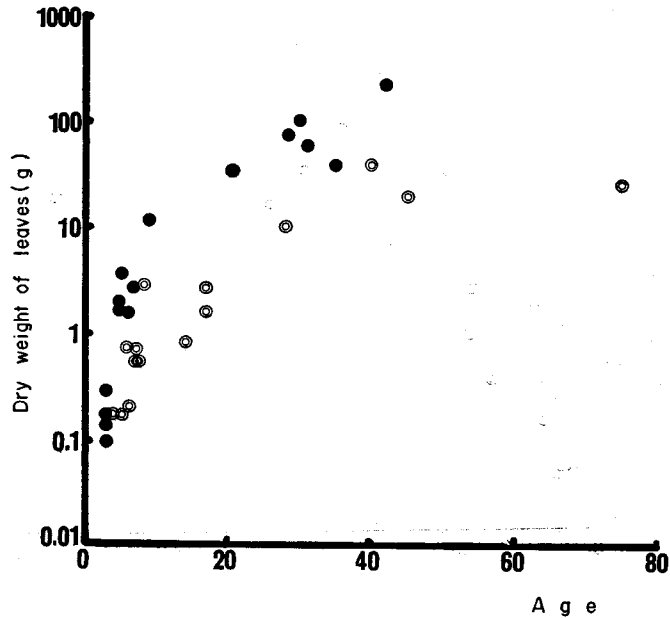


Fig. 10. Relation between the age of individuals and the dry weight of leaves in *Abies sachalinensis* (cf. footnotes of Fig. 4).

と考えられる。すなわち、Fig. 9 より、被圧された個体のほうが、また樹齢の高いものほど、全葉重に対する当年葉の比率が低くなっていること、また Fig. 10 より、被圧木の葉量の増加が著しく抑えられていることが理解される。

C. 樹形の生態学的意味

ところで、被圧下で分岐率が低下し、それにともない葉の形成速度(増加率)、すなわち、生産構造の発達速度が絶対的かつ経時的に急速度で低下することのもつ生態的意味は極めて大きく、このような性質はトドマツの生活様式の基本を規定していると考えられる。

まず、生態的にプラスの面であるが、被圧下において生育を抑制することは、エネルギーの消費を防ぐことを意味するため、重要な意味をもっている。たとえば、すでに述べたように被圧下で生じる傘形樹形の生態的プラス面は否定できないが、このような適応形態も、上述したように被圧下で生育をできるだけ抑制し、そのもつエネルギーの多くを既存の生産構造の維持に割りあてる結果可能となる形態といえる。すでに述べたように、被圧下で枝形成全般が活発化しないとしても、枝一本当りの伸びはよくなり、枝一本当りのエネルギー配量は相対的に増加しているものと思われる。

Fig. 11, 12 に同じ調査地より採取したトドマツとイタヤカエデにおける一次枝毎の相対葉量のデータを示したが、イタヤカエデよりもトドマツの方が、ずっとその一次枝の相対葉量が安定的であること、すな

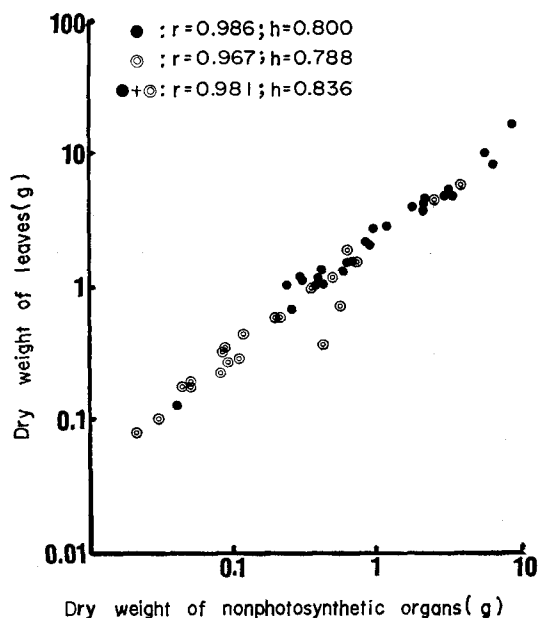


Fig. 11. Relative weight of leaves to nonphotosynthetic organs on each 1-order branch of *A. sachalinensis* saplings. r , correlation coefficient; h , relative growth coefficient (cf. footnotes of Fig. 4).

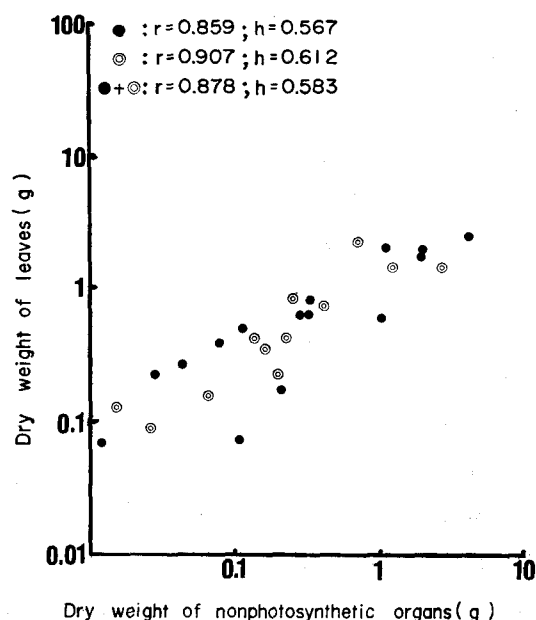


Fig. 12. Relative weight of leaves to nonphotosynthetic organs on each 1-order branch of *Acer mono* saplings having been situated near *A. sachalinensis* samples of Fig. 11. (cf. footnotes of Fig. 4, 11).

わち変動幅が小さくかつ葉量の相対増加率が高い(相関係数(r ; correlation coefficient)がより1に近く相対生長係数(h ; relative growth coefficient)の値がより大きい)こと、またその傾向は被圧木においても変わらないことがわかる。以上のような安定性の原因を、トドマツが常緑樹であることに求めることもできるが、後述するように、同じようにポプラ型樹形を呈する樹種でありながら落葉性を示すダケカンバにも同様の傾向が認められることから、このような安定性の究極原因は、むしろ上述したような枝の絶対数の減少にともない、枝一本当りへのエネルギー投資量が相対的に増加するようになる生産特性に求めるべきであり、常緑性はむしろこのような特性の結果と考えられる。

すなわち、トドマツは極めて強い被圧下でも耐えうる樹種であり、そのため、被圧個体の内いくらかのものは、その後、上層木となりうる可能性をもっていると考えられる。

しかし、上述の生育速度が極めて低く、それに加えてそれがさらに経時的に減退する生育特性から判断して、上木が枯死するなどといった生育環境の偶然の好転がない限り、被圧個体の多くは決して上層木化できないこともまた事実であろう。すなわち、トドマツの被圧に対する抵抗様式は、被圧を個体レベルで回避(avoidance)しうる対応様式ではなく「耐忍」(tolerance, endurance)的なものであり^{22,27)}、その耐忍しうる期間は限られ、上層木との競合には自力では通常勝てないものと考えられる。すなわち結論的にいえば、トドマツは「非競合的」(noncompetitive)な生育特性を、その体制本来の性質としてもっているものと判断される。

渡辺³⁸⁾は被圧年輪核の調査から、被圧を受けたトドマツやエゾマツがその土地における優占木となる確率は低く、また被圧木で優占木となりうる被圧年数は60年未満であると指摘しているが、上述のことから推察して当然の指摘と考えられる。

なお、以上のように被圧個体の多くは早晚枯死すると考えられるが、それではどのようなプロセスを経て枯死するに至るのかは、今後十分に検討すべき課題といえる。武藤ら³¹⁾は、トドマツ被圧木の相対葉量が低い事実を指摘しているが、上述のように葉の増加率が極度にかつ経時的に低下するにもかかわらず、もし非同化器官量がそれよりも急速に増加していくものであるとすると当然相対葉量が低下してしまうことになり、その個体維持上の意味は大きいと考えられる。今後の詳細な検討が必要である。

本題にもどり、以上のように、トドマツは被圧下で極度にその生産構造の発達が抑制される性質をもつと考えられるが、そのことは逆に、充分疎開された場でありさえすれば、著しい生産構造の発達を示しうる樹種であることをも意味していると考えられる。すなわち、頂部優勢状態が常に顕著な分岐特性を持つことは、このような性質を持たない場合より樹体全体で形成する末端枝や葉の量が等しくとも、樹体の相対的下部に着生させるそれらの量を少なくする分だけ、上部に着生させる絶対量を多くできることを意味するため、この特性は、充分疎開された場においては効率的な生産構造の上方への発達や、ひいては急速かつ効率的な上長生長を可能にし、またこのような場での上層木化の確率を論理的に高くしうるものと考えられる。

そして、この樹種が実際に充分疎開された場において顕著な生産構造の拡大や上長生長を示していることは、Fig. 7, 8, 10 や Fig. 2 から充分推察できる。

すなわち、この樹種の更新様式を考える場合、トドマツは陰樹であるといった固定観念にとらえられて、極度の被圧に一定期間耐えて上木の枯損を待つといったその耐忍的・待機的対応を示す側面にのみに目をうばわれることなく、同じように頂部優勢が顕著な生長特性を持つカンバ類やカラマツ類など陽樹性(先駆樹種性)が著しい樹木が示すような、競合が少ない場において急速に上層木化するといった、個体群レベルで競合を回避する対応様式をも本性的には合せ持っている可能性にも充分考慮をばらう必要がある。またこのような対応様式もまた、競合が回避された場や時期においてのみ可能な方法であるため、非競合的な対応であり、以上のような2方面にわたる非競合的な対応様式をトドマツは本性的に(その体制的特質にしたがって)持っているものと考えられる。

本項を小括すると以下の通りである。

トドマツにみられる頂部優勢が顕著な分岐様式(分岐率に関する頂部優勢状態が恒常的に維持される性質)は、トドマツに「非競合的」な生育・更新様式を取らせているものと推察される。すなわち、トドマツのポプラ型樹形をこのような分岐特性より定義すれば、トドマツがポプラ型樹形を呈することの生態学的意味は、「非競合的」な生育・更新様式を示すことに求められると結論される。

トドマツは本性的に非競合的であり、また、このように非競合的習性にしたがって、本来的に二面の非競合的な更新様式を合せ持っているものと考えられる。ひとつは、耐忍的・待機的な更新様式であり、もう一方は「先駆樹種」的な個体群レベルで競合を回避する更新様式であると推察される。

(2) 比較解析

A. ダケカンバ —ポプラ型樹形の生態学的意味—

トドマツにおいて見られたような事項は、同様にポプラ型樹形を呈すダケカンバにおいても、ある程度まで認められた。

すなわち、Fig. 13, 14 に同一調査地より採取されたダケカンバとイタヤカエデの個体の齢とその個体に着生していた末端枝数の相関を示し、Fig. 15, 16 に個体の齢とその葉重量(乾重)の相関を示した。図より、イタヤカエデよりもダケカンバの場合の方が、ずっと照度条件と末端枝数や葉量の相関が高く、ダケカンバの場合、条件の良い場では、末端枝数や葉量の齢ともなり増加は極めて著しいが、被圧下ではそれらの増加速度が極度に頭うちとなると推察される。つまり、少なくとも見かけ上は、ダケカンバの被圧に対する対応は、トドマツのそれと一致していると判断される。

そして、さらに重要なことは、以下にみるように、被圧下で頭うち状態を示しても、その既存の生産構造の安定性が、比較的高い状態に保たれているらしいことである。Fig. 17, 18 に、

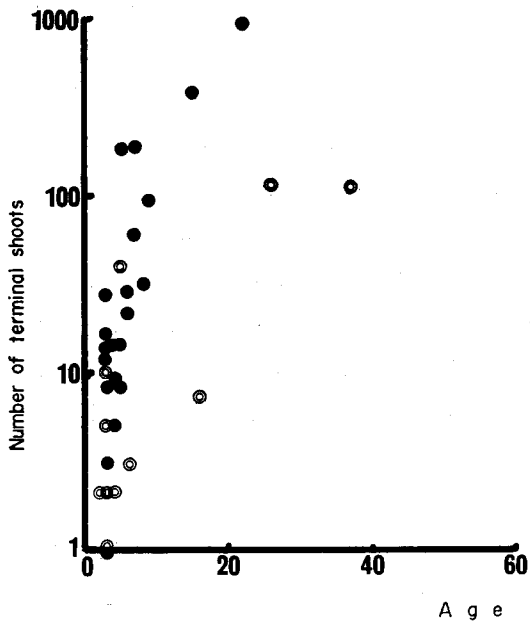


Fig. 13. Relation between the age of individuals and the number of terminal shoots in *Betula ermanii* (cf. footnotes of Fig. 4).

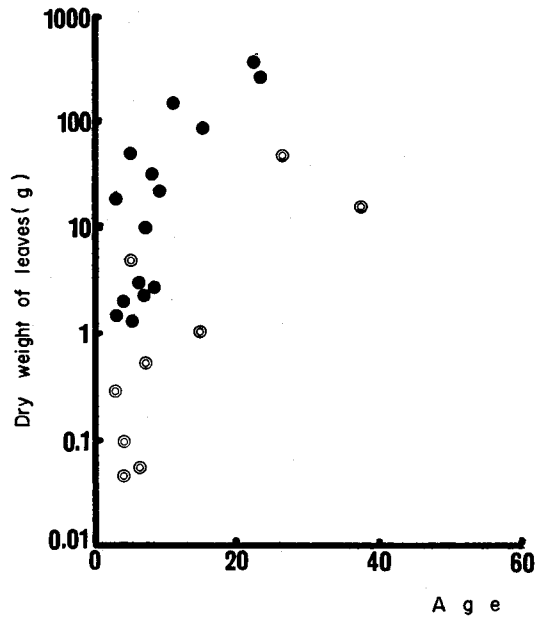


Fig. 15. Relation between the age of individuals and the dry weight of leaves in *Betula ermanii* (cf. footnotes of Fig. 4).

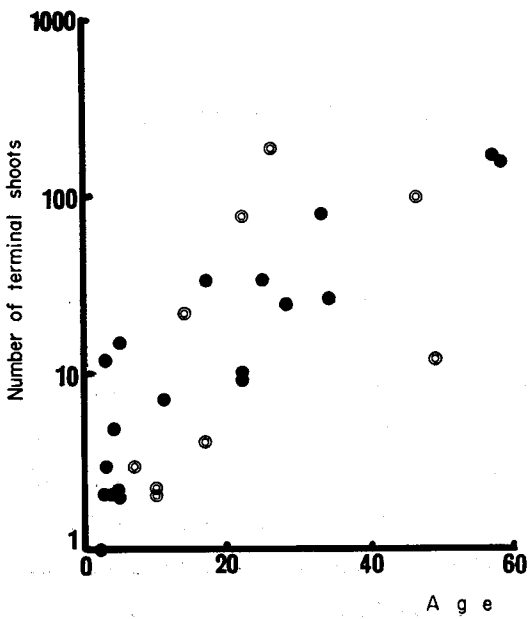


Fig. 14. Relation between the age of individuals and the number of terminal shoots in *Acer mono* (cf. footnotes of Fig. 4).

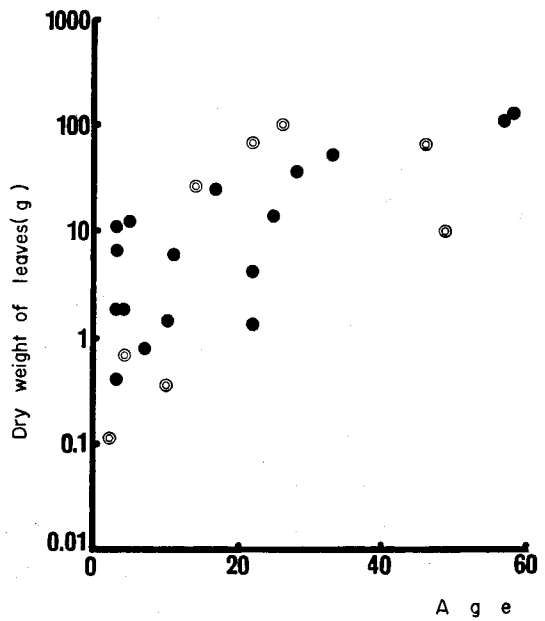


Fig. 16. Relation between the age of individuals and the dry weight of leaves in *Acer mono* (cf. footnotes of Fig. 4).

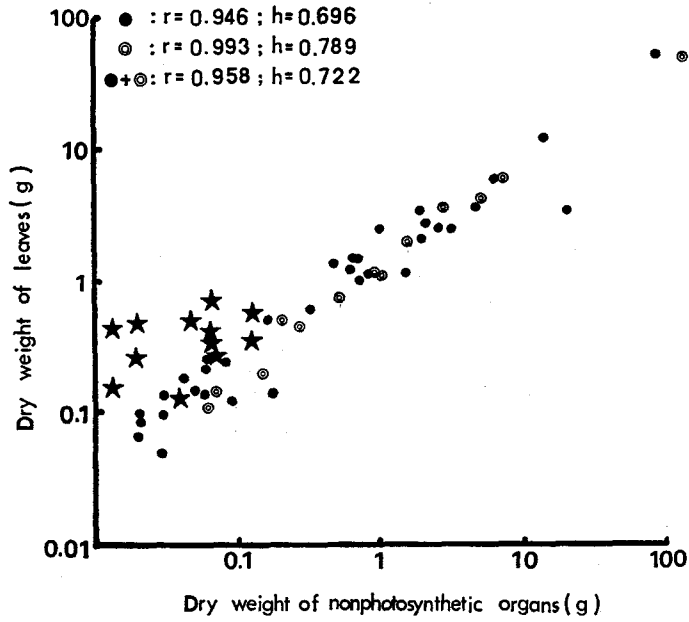


Fig. 17. Relative weight of leaves to nonphotosynthetic organs on each 1-order branch of *Betula ermanii* saplings (cf. footnotes of Fig. 4, 11). ★Short shoots.

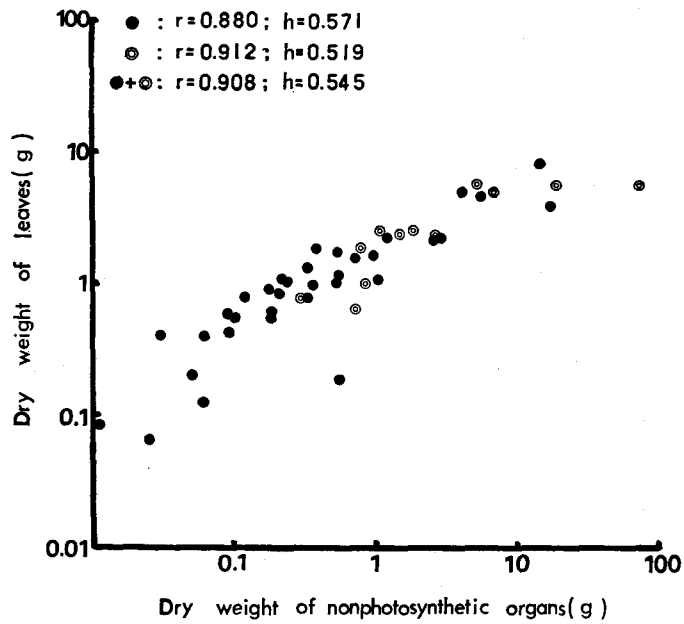


Fig. 18. Relative weight of leaves to nonphotosynthetic organs on each 1-order branch of *Acer mono* saplings having grown near *B. ermanii* samples of Fig. 17 (cf. footnotes of Fig. 4, 11).

Table 2. Relative age of the oldest 1-order branch to the individual

Species	Samples of $H \geq 1$ m (No.)	Samples of $H < 1$ m (No.)	Av. (No.)
<i>Betula ermanii</i>	65% (13)	64% (19)	64% (32)
<i>Acer mono</i>	49% (14)	43% (14)	46% (28)

ダケカンバとイタヤカエデに関する一次枝毎の非同化器官量と葉量の関係を示した。図より、ダケカンバの方がイタヤカエデよりも、相対生長係数(h)の値がずっと大きく、相関係数(r)にも差がみられ、その一次枝にずっと安定的な量の葉器官を着生させていたことがわかる。また、Table 2に、この2種の個体齢に対する最高齢の一次枝の相対齢(%)を示したが、ダケカンバの方が、より古い一次枝まで残存させていたことがわかる。つまり、上述の一次枝の生産構造の安定性は相対葉量の低下した枝の急速な脱落にともない、残された枝の安定性が数値上高くなるといった見かけだけのものではなく、ダケカンバの被圧対応様式が内実的にもトドマツと類似していることを示すものと推察される。言い換れば、ダケカンバは多分に陽樹的な生活様式を確立させているため、あまり現実の生活には役立っていないとしても、体制本来の性質として、トドマツと同じような被圧に対する耐忍的な対応能力を潜在的には合せ持っているものと推察される。この樹種は、いわゆる「長枝」と「短枝」を形成し^{12,24,26)}、樹体や各枝の相対的下部に多量の短枝を着生させている¹²⁾。Fig. 17に示した通り、短枝の相対葉量は極めて多く、このような生産効率の高い小枝を多数着生させていることのもつ生態的意味は極めて大きいといえる。

結論として、ダケカンバはトドマツとは現象的には極めて生理・生態的特性を異にする樹種といえるが、同じ体制を持つ樹種、具体的には同じポプラ型樹形を示す樹種として、その生活特性は本来的には一致しており、トドマツと同様の被圧の有無とは無関係に頂部優勢状態が常に顕著に保たれる分岐特性を持ち、それ故に、トドマツと同様の2面に渡る非競合的な生活様式を潜在的には保持しているものと推察される。

また、以上の論理をさらに一般化すれば、ポプラ型樹形を呈すことの体制上の意味は、環境条件とはかかわりなく常に頂部優勢が顕著な分岐特性を示すことにあり、また、それ故に、その生態学的意味は、体制本来の性質として、「非競合的」な生活戦略を示しがちであることにあるとする仮説に到達する。

B. イタヤカエデ —ハルニレ型樹形の生態学的意味—

それに対して、ハルニレ型樹形が潜在的に有する生態学的意味は、ポプラ型樹形のそれとはまったく異なるものと考えられる。

すなわち、まず、Fig. 14, 16から、ハルニレ型樹形を呈す樹木であるイタヤカエデの場合には、トドマツやダケカンバとは異なり、被圧の有無と末端枝数や葉量の間にそれほどの相関関

係はみられず、被圧下にあっても、相対的に多量の末端枝や葉を着生させていた個体も認められることがわかる。そして、この樹種の場合、図から明らかなように、被圧、すなわち「競合圧」(competition pressure)から解放されていても、それほど急速な生産構造の拡大はなしえないが、その反面、片対数グラフで全体的にみると直線性がある程度まで認められることから考えて、分岐率や葉量の増加率は長期的にみると安定的で、被圧下でさえ、末端枝や葉量を指数関数的に増加させうる能力を本性的に持っているものと推察される。

そして同様の論理をハルニレ型樹形を呈す樹木全体にあてはめて考えることが出来るだろう。すなわち、イタヤカエデに限らず、ハルニレ型樹形を呈す樹木は、その樹形という体制本来の性質として頂部優勢から解放された、または解放されやすい極めて可塑性の高い分岐特性を示し、樹体上部での分岐率が低下しても、ポプラ型樹形を呈す樹木のように、それにとどまって樹体下部の分岐率も低下させてしまうようなことはなく、逆に下部での分岐率を活発化させたり、場合によっては、新たに萌芽枝(不定枝⁴⁾)などを形成して、末端枝や葉量の増加・回復を計ったりする修復(reiteration)¹⁷⁾能力が極めて高く^{4,6,8,10)}、このような能力により、被圧下でさえ、個体全体の生産構造を安定的に高めうる特性を潜在的に保有しているものと考えられる。そして、このような生育特性は、ポプラ型樹形を呈す樹木が示すような、被圧下でのエネルギーの温存が相対的に困難であり、また、被圧(競合圧)から解放された場で急速に生産構造を上方へと発達させる能力を本性的に示し得ない反面、多少の被圧であれば上層木化が可能な生育特性であると考えられる。すなわち、イタヤカエデをはじめとするハルニレ型樹形を呈す樹木の被圧(競合圧)に対する抵抗様式は、個体レベルでそれを回避(avoidance)^{22,27,34)}しうる対応様式であり、その生活戦略は本来的に「競合的(competitive)」なものではないかと考えられる。

結論として、本来的に「競合的」な生活様式を示すことが、ハルニレ型樹形の究極の生態学的意味であると、さらに言い換えうると判断される。

C. 「ポプラ型樹木」と「ハルニレ型樹木」

以上のように、ポプラ型樹形とハルニレ型樹形の本来の生態学的意味は、それぞれ「非競合的であること」および「競合的であること」に求められるものと推察される。

そして、樹木がポプラ型樹形を呈すかハルニレ型樹形を呈すかは、樹木の生活(生育・更新様式)を考える上で極めて重要な意味を持っており、以上のことは、冷温帯・亜寒帯域の樹木に2つの生活戦略、すなわち、ポプラ型樹形を呈す「非競合的戦略(noncompetitive strategy)」と、ハルニレ型樹形を呈す「競合的戦略(competitive strategy)」を認めることを可能にするものではないかと考えられる。

筆者は、それらの戦略を現実の生活過程において展開している、すなわち、それらを生活様式として多分に確立させている樹木やその類型をそれぞれ「ポプラ型樹木(Populus-type)」および「ハルニレ型樹木(Ulmus-type)」と呼ぶことにしたい。

Table 3. Two life types in cool-temperate and subarctic forest trees (A hypothesis)

	<i>Populus</i> -type	<i>Ulmus</i> -type
Tree-form	Excurrent tree-form (<i>Populus</i> -like)	Decurrent tree-form (<i>Ulmus</i> -like)
Mode of bifurcation		
Apical dominance in bifurcation rate	Remarkable; upper shoots always bifurcate more actively than the lower ones	Obscure; lower shoots often bifurcate actively than the upper ones
Bifurcation ratio	High	Low
Response to suppression at the individual level		
Bifurcation rate	Inhibited and decrease more and more with age	Maintained at a certain level
Exponential increase in the number of terminal shoots	Impossible	Possible
Potentiality of shade tolerance	High	Low
Mode of response	Tolerance for a limited time	Avoidance for a long time
Mode of response to suppression at the species level	Competition avoidance; beforehand avoidance (growing up prior to competition) and behindhand one (enduring and waiting)	Competition by plastic bifurcation at the individual level
Original life strategy	Noncompetitive	Competitive

本章までの結論を Table 3 にまとめた。まだ作業仮説の域を出ないものであり、今後の牧挙的、多面的かつ詳細な検討が不可欠といえる。

IV. 総合考察

ポプラ型樹形(excurrent tree-form, *Populus*-like tree-form)とハルニレ型樹形(decurrent tree-form, *Ulmus*-like tree-form)の生態学的意味に関するこれまでの主な議論のひとつは、亜寒帯林がなぜ通常ポプラ型樹形を呈する樹木により構成され、冷温帯以南の森林の主要メンバーが逆に何故ハルニレ型樹種なのかという疑問とのからみで展開された議論といえる。そして、この種の議論としては、古く WIESNER³⁹⁾ が指摘した針葉樹類の円錐形樹形を高緯度地域に特徴的な「前光」に対する適応形態とみる考え方や、四手井³⁷⁾ によるそれをやはり高緯度において顕著となる「散光」に対する適応形態とみる議論などがあるが、どちらもポプラ型樹形を北方域における適応形態とみる解釈といえる。

確かに、円錐形樹形、すなわちポプラ型樹形は、前光や散光に対してある程度まではプラスの意味をもつ形態と考えられるので、ポプラ型樹形が高緯度地域で生活するうえで有利に働いている可能性や、また生態学的にプラスである故に、ポプラ型樹形が高緯度地域において一層発達または固定化した可能性は否定できない。しかし、少なくとも針葉樹であれば、程度の

差はあれ、かなり低緯度に分布するものでもポプラ型樹形を呈すことなどから推察して、ポプラ型樹形が結果的に高緯度に適した形態ではあるとしても、高緯度適応の結果生じた形態とは考えられない。

すなわち、ポプラ型樹形が系統進化的に古い分類群に属す針葉樹に多くみだされる事実は、この樹形の歴史的古さを示しているように思われる。また、筆者は、カラマツの枝条形成に関する研究³⁾において、カラマツやカンパ類など、落葉性を示すポプラ型樹木に共通して認められ、またそれがポプラ型樹形の形成と密接にかかわっていると考えられる^{26,30)}「長・短枝分枝性」の形成要因を分析し、この長・短枝分枝の前提条件として、植物にとって本来的(original)なものと考えられるつみ重ね的²⁶⁾、すなわち求頂的な生長・発達様式が不可欠であることを指摘し、その体制の本来性(体制が一次的、すなわち primary であること)を指摘したが、このような事項もまた、ポプラ型樹形の歴史的本来性を示すものと推察される。

すなわち、ポプラ型樹形は、特定の立地条件への適応形態として理解されるような形態ではなく、かなり歴史的に古い、特定の樹木にとって本来的な体制的形質であり、その環境適応性を推察する場合は、環境条件によって変化しない体制や、さらには体制自体のもつ内的構造(内的規則性)により判断する必要があるものと考えられる。すなわち、筆者が本報告において示した考え方は、以上のような前提にたち、樹形の生態学的意味を求めようとした考え方であり、方法的に妥当な展開といえる。

ところで、BORMANN と LIKENS¹⁾ は、広葉樹の生育戦略に2つの類型を認め、それぞれ exploitive strategy および conservative strategy と称し、exploitive strategy とは、カンパ類などのような、上長生長速度や分岐速度が大で、樹冠幅の狭い樹形を呈する広葉樹が示す「先駆樹種」の戦略であり、conservative strategy とは、上長生長速度や分岐速度が低く、樹冠幅の広い樹形を呈する広葉樹の示す遷移の後期に出現する戦略であると考えた。すなわち、筆者の樹形区分でいうと、ポプラ型樹木とハルニレ型樹木の生活戦略のちがいを指摘した考え方といえ、この類型区分は、確かに、樹形(すなわち樹体の作られ方)という体制に着目し、それと生活様式(戦略)を対応させ理解しようとしている点において優れているが、樹形の意味の具体的解釈には多分に問題があると考えられる。

すなわち、彼らの考え方は広葉樹のみを対象としたものであるため、その類型区分にしたがって針葉樹を位置付けようとする、樹形から判断すると exploitive なグループに入るが、その他の性質からはむしろ conservative なグループに入れざるをえないという矛盾が生じてくる。たとえば、exploitive な樹種は indeterminate な、conservative な樹種は determinate な葉器官の形成・展開様式を取るとしているが、この観点からすると、トドマツなど北方系針葉樹は conservative なグループということになり¹⁴⁾、樹形との対応が付かなくなる。

また、MAILLETTE²⁹⁾ は *Betula pendula* の分岐様式を分析し、その結果、頂部支配の顕著な分岐様式は、先駆樹種的生活様式を取る上でプラスの意味を持つものと考えた。BORMANN

らとはほぼ同様の結論であるが、やはり、針葉樹を位置付けようとする樹形との対応がつかなくなる。

以上のように、BORMANN らや MAILLETTE の考え方は樹形という体制的性質に着目した考え方である点において優れた考え方といえるが、「体制」自体のもつ構造的意味にまで充分掘り下げて議論されていない欠点があり、それが理論の適用範囲を狭くしているものと推察される。

それに対して、筆者の考え方は、このような矛盾を越えうる考え方といえる。すなわち、ポプラ型樹形の生態学的意味のひとつは確かに「先駆樹種性」(early successional な性質)や「陽樹性」にあると考えられる。しかし、それはポプラ型樹形の派生的な意味のひとつであって、その本来的な意味のすべてではない。ポプラ型樹形という「かたち」の中にはその「かたち」自体の構成に帰因する何らかの本来的意味が隠されているはずで、ポプラ型樹木の生活様式全般はそのような隠れた意味によって根底から規定されているものと考えられる。そして、その本来的意味は、「結果および考察」の章において結論した通り、構造上競争を回避する性質、すなわち「非競争性」に求められ、early successional な性質はその属性(派生的性質)のひとつにすぎず一見それと対立的なトドマツなどの常緑針葉樹にみられる late successional な性質、耐忍的、陰樹的性質もまた「非競争性」の重要な派生的意味のひとつであると考えられる。early successional な性質と late successional な性質は現象的には相対立する性質であるが、統一不可能な性質ではない。すなわち、この2つの性質は、時間的に競争を先行的に回避する (beforehand competition avoidance) か、それを遅延的に回避する (behindhand competition avoidance) かの違いはあるが、主体側から考えれば、ともかく競争から回避されさえすればいいわけで、本来的には early でも late でもなく、ともに「非競争的」性質の表裏一体の属性であり、多分にその一方に重点が移されていることはあっても、ポプラ型樹木であれば同時に合せ持ちうる2つの属性であり、この2つを本質的に相対立する生活戦略として理解する必要はない。つまり、樹木の生活様式の類型区分を考える場合、「非競争的」な生活型と「競争的」な生活型がまず認められるべきであり、early successional なものと late successional なものは、「非競争的」なものの2つの小区分と考えられる。また、このように考えることによって、はじめて、広葉樹のみならず針葉樹をもその対象の中を含めた樹形と生活様式の対応関係の無矛盾な理解が可能となるものと考えられる。

GRIME¹⁶⁾ は植物の適応戦略を、植物の環境構造とのかかわりで、3つの類型に区分した。すなわち、植物の生育環境は stress (恒常的環境圧) と disturbance (環境攪乱) の強さによって特徴づけられ、両者とも強い環境では生存できないため、生存可能な環境は、stress も disturbance も弱い環境、stress が強く disturbance が弱い環境、逆に stress は弱く disturbance は強い環境の3つに区分され、これら3つの環境にそれぞれ competitive strategy (競争戦略)、stress-tolerant strategy (ストレス耐性戦略) および ruderal strategy (攪乱耐性戦略) の3つが対応

すると考えた。また、このような類型区分を前提として遷移(二次遷移)を論じ、遷移は攪乱耐性戦略者、競合戦略者、ストレス耐性戦略者の順に進行していくとした。

GRIMEの類型区分は、繁殖様式にのみ注目することなく、樹形や生育様式(特に生産構造の拡大様式)をも充分考慮した類型区分である点や、競合的戦略を認めている点、遷移まで射程に入れた論議である点などにおいて筆者の考え方の前提をなす類型区分といえ、植物全体を対象として、その主要生活形間の生活様式の違いや遷移を考える場合、かなり示唆に富む考え方といえるが、樹木、特に高木類の生活様式をさらに細かく類型区分する場合にまで、適用可能なものとはいえない。

すなわち、GRIMEの考え方にしたがえば、カンバ類など先駆樹種性、陽樹性の顕著な広葉樹が典型的な競合戦略者、トドマツなどの常緑針葉樹がストレス耐性戦略者ということになるが、いくつかの疑問点が指摘される。まず、カンバ類などは、草本類も含めて考えると、確かに遷移の中期ぐらいに出現する場合もあるが、土壌養分が完全に消失した裸地においてさえ最初から様々な木本類が侵入するケースも多く¹⁹⁾、カンバ類など特に先駆性の顕著な広葉樹まで「競合戦略者」と考えるのはかなり難かしく、むしろGRIMEの用語でいえば攪乱耐性戦略者の側面を多分にもった樹木と考えられる。また、これら先駆性が顕著な樹種に、高緯度や高海拔地域の強いstressに耐え、「極相林形成樹種」的な役割を部分的とはいえはたしている樹種が含まれることなどを考えれば、攪乱耐性的な性質を持つだけでなく、ストレス耐性的な側面も合せている事実にも充分考慮する必要がある、これら広葉樹の生活様式はむしろ本論で検討した通り「競合的でない」ことによって特徴付けられている面が強いといえる。また、トドマツなどの常緑針葉樹をストレス耐性戦略者とのみ位置づけることも困難であり、すでに触れたとおり、その「競合的でない」面は、その耐忍的・待機的習性のみにあるのではなく、early successional(すなわち ruderal)な側面も合せて考えるべき性質のものであり、高木の場合、「競合的でないもの」を「ストレス耐性戦略者」と「攪乱耐性戦略者」に明確に区分することは難しく、またその必要もないと思われる。

すなわち、植物全体の中で考えると、高木はすべて「競合戦略者」的な存在であり、多分に「競合戦略者」的でないものがあったとしてもそれは別種の「戦略者」なのではなく、相対的に「競合戦略者」的でない存在であるにすぎず、それは結局、筆者が本報告において呈示した「非競合的なもの」以外の規定は不可能な存在であると考えられる。つまり、高木の生活様式(戦略)を類型区分する場合、競合的な生活型と非競合的な生活型の2類型に区分する筆者の考えの方がより自然な類型区分であり、また、本報告においてある程度まで明らかにしたように、この2類型は便宜的な区分ではなく、樹形のちがいに対応した、本性的、すなわち、体制自体の内的規則性に帰因する性質によって峻別しうる類型区分と考えられる。

本報告において取り上げた筆者自身のデータ量は極めて貧しく、本報告において展開した樹形と生活様式に関する一連の考え方(仮説)を直接的に実証するためには、今後の詳細かつ多

面に渡るデータの収集・分析が必要・不可欠であるが、以上においても多少論述してきた通り、この一連の考え方により冷温帯以北の樹木や森林に関する多くの現象の説明が可能となると考えられ、このことは筆者の考え方の妥当性を多少とも傍証していると考えられる。

上述のポプラ型樹形の前光や散光に対する適応性も、ポプラ型樹形自体のもつ本来的性質の具体的顕現として理解可能である。すなわち、ポプラ型樹形を呈するものは、その体制上本来的に非競争的であり、それ故に、光エネルギーの獲得に関しても、前光とか散光といった周辺の・部分的な要素に依存する方式が定着しているものと解釈される。

冷温帯以北の森林を構成する個々の樹種の更新に関する諸事象も、筆者の仮説によって、より説明が容易となると考えられる。

たとえば、アカエゾマツやエゾマツの更新立地の局在性や劣悪地性、トドマツ稚樹の更新立地の広域性と、それにもかかわらぬ上層木の相対的局在性、これら針葉樹の陰樹の性質にもかわらぬ先駆樹種的ふるまい、ササ地のかき起し作業後の、ササ層からの競争回避にともなうカンパ類および針葉樹類稚樹の優占的一斉更新の事実など、針葉樹とカンパ類の生活様式(生育・更新様式)を、教科書的理解を超えて、本来的に「非競争的」なものとして、統一的に把握することによってより説明が容易となる事象は少なくない。

また本報告で提示した仮説の重要性は、単に個々の事象を個別的に説明しうる点にあるのではなく、さらに、すでに幾分論じたように、樹木と森林にかかわる諸事象を体系的に説明する主要原理のひとつとなりうる点にあると思われる。すなわち、植物社会に関する事象は、体系的には、植物の時間的・空間的分布³³⁾、すなわち遷移とすみわけ(広義、帯状分布)によって説明されうるが³²⁾、筆者の仮説の導入により、極めて図式的にはあるが、この方向での冷温帯以北の森林の体系的理解がより容易となるものと考えられる。

すなわち、筆者の考え方にしたがえば、冷温帯以北の森林は、究極的には、本来的に非競争的習性を示すポプラ型樹木と、逆に本来的に競争的習性を示すハルニレ型樹木がおりなす時空的分布、すなわち遷移とすみわけによる構造として理解される(Table 4 参照)。

Table 4. Distribution of the two life-types in time and space
(A hypothesis)

	<i>Populus</i> -type	<i>Ulmus</i> -type
Habitat structure		
Competition pressure	Low	High
Physical environmental pressure	High	Low
Emergence in succession		
In linear succession	Early and late	Middle
In cyclic succession	Noncompetitive phase	Competitive phase
Main distribution range	Subarctic and subalpine zone	Cool-temperate and montane-lowland zone

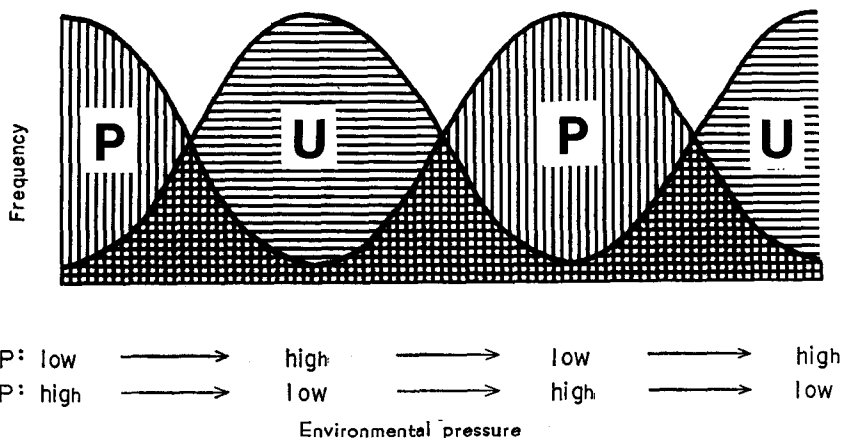


Fig. 19. Diagram describing an ideal cyclic succession between *Populus*-type and *Ulmus*-type. P, *Populus*-type; U, *Ulmus*-type; CP, competition pressure; PP, physical environmental pressure.

Populus-type and *Ulmus*-type emerge alternately in order to the cyclic change of environmental conditions.

まず2つのグループの、比較的限られた均質な空間内における時間的分布、すなわち遷移の構造は、それをひとつの理想型として図示すれば Fig. 19 のようになる。すなわち、ポプラ型樹木は、競争圧 (competition pressure) が相対的に低く、それゆえ物理的環境圧 (physical environmental pressure) が相対的に高い時期により多く出現し、逆にハルニレ型樹木は競争圧が相対的に高く、物理的環境圧が低い時期により多く出現する。ここで、出現とは上層木の出現、すなわち上層木化を意味する。また、競争圧とは、一般に上層木との競争にともなう環境圧、すなわち被圧を意味する。また、物理的環境圧とは、恒常的環境圧 (stress) や環境攪乱 (disturbance) を意味し、恒常的環境圧が高いとは、温度、水分、光、土壌条件などが恒常的に、または平均的、長期的に劣悪であるために生じる環境圧が高いことを意味する。なお、通常、被圧は競争圧であるが、これが長期的または極度なものとなると物理的環境圧に転化する。

そして、図のように、競争圧が低い場はいずれ多くの樹種や個体が侵入してくるため、いずれは競争圧が高い場へと変化し、さらに競争圧が高くなり、それが長期間におよぶと、競争圧であった被陰条件が物理的環境圧へと転化し、その物理的環境圧が徐々に高くなるとともに、時間の経過にしたがって、やがて何らかの disturbance が生じるようになるため、もとの競争圧が低い場へと戻って行く。そして、このような環境の循環に対応して、ポプラ型樹木とハルニレ型樹木が交互に出現してくることになる。

以上のような理想的循環遷移が進行した場合において、ポプラ型樹木が示しうる2通りの出現傾向 (行動と言いかえてよいだろう) を Fig. 20 に示した。E は直線遷移系列上、競争圧が高くなる前に出現する early successional な出現パターン、L は同様に直線遷移系列上の耐忍的・待機的な、すなわち late successional な出現パターンである。すでに述べたように、競争

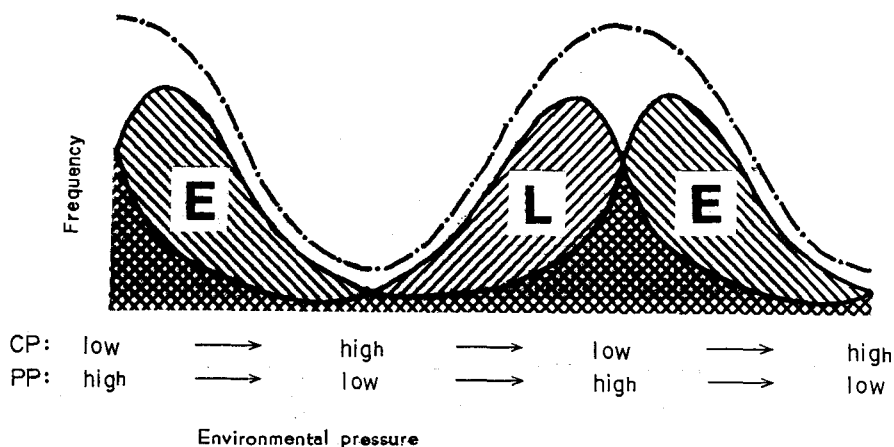


Fig. 20. Diagram describing two types of behavior of *Populus*-type in Fig. 19. CP, competition pressure; PP, physical environmental pressure; - - - -, frequency of all the *Populus*-type. E, early successional behavior (beforehand competition avoidance) in a linear succession; L, late successional behavior (behindhand competition avoidance).

Populus-type shows two different types of behavior. But the two can be synchronized in an cyclic succession.

回避という視点で考えれば、この2つの出現傾向は直線遷移系列において、それぞれ「先行的競合回避」および「遅延的競合回避」として把握される。この2通りの出現傾向(行動)は、それぞれ、カンバ類などの陽樹およびトドマツなどの陰樹が示しがちな行動であり、それぞれ二次的に生育・更新様式として多分に定着しているが、すでに述べたように、ポプラ型樹形を呈する樹木であれば、潜在的・部分的にはともに示しうる行動である。また、図のように循環遷移の中で考えると、どちらが early (beforehand) とも late (behindhand) とも判断できなくなり、両者とも競合圧が最も高い時を中心として収束する極めて類似した行動ということになる。

Fig. 19 に示したものは、あくまでも循環的な遷移が理想的に進行した場合の模式図であり、現実的な遷移の過程は、この理想型を様々に変形させたものとして理解される。このようなより現実的なバリエーションを Fig. 21 に示した。

M_1 は、土壌条件などが比較的良く、潜在的な生産力が高い裸地、すなわち物理的環境圧が極度には高くならなかった裸地からの二次遷移の模式図である。まず、物理的環境圧は極度には高くないため、遷移は木本からスタートする。とにかく裸地化し競合圧が低くなっているため、非競合的なポプラ型樹木であれば、カンバ類などいわゆる“early successional”な樹種(B-type)、トドマツなどいわゆる“late successional”な樹種(A-type)にかかわらず稚樹の侵入が可能となる。また、物理的環境圧はそれほど高くないためハルニレ型樹木も早くから侵入してくる。潜在的な生産力が高いため、競合圧が急速に高まるが、B-type の稚樹は、多分に early successional な行動が生活様式化しているため、その後急速に進む競合圧を何とか先行的に回避し、まず上層木化に成功する。しかし、A-type の稚樹は、多分に late successional な行動

が習性として定着しているため生長が遅く、ほとんどの場合先行回避に失敗し、耐忍的・待機的習性にしたがって林床にとどまる。そして、その後さらに競合圧が高まる結果、B-type のものからハルニレ型樹木に上層の主体が移りかわる。そして、ついには上層に何らかの disturbance が起こり、競合圧が再び低下し、A-type のものの上層木化がはじめて可能となる。すなわち遅延的な競合回避に成功する。これは、A-type のものが「たたみこまれた遷移 (telescoped succession)³²⁾」により出現する場合であり、この方がより一般的と考えられる。しかし、遷移の進行にともなう競合圧の上昇が極度となるか長期化した場合は、競合圧が物理的環境圧であるストレスに転化し、林床に物理的環境圧は高いが、競合圧はむしろ低い空間が形成され、そこに A-type の稚樹が侵入する場合もある。この場合、その稚樹群がその後上層木化すると「リレー遷移³²⁾」が成立する。

いずれにせよ、 M_1 の場合は、early successional な性質が生活様式として多分に固定化されている樹種 (B-type) が early に、late successional な樹種 (A-type) が late に出現する遷移の進行パターンといえる。しかし、すでに論じたように early successional な性質や late successional な性質は、多分に生活様式として固定化されているとはいえ、本来的にはポプラ型樹木であればともに持ちうる性質であるため、必ずしも、early が early に、late が late に出現するとは限らない。

たとえば、大規模な disturbance が生じ、競合圧は極度に低いが、まったく土壤養分を欠き、さらに水分その他の物理的環境圧も極度に高い裸地が形成されると、 M_2 のような遷移が進行する場合が想定できる。この場合は、物理的環境圧が極度に高いため、しばらくの間は木本の侵入は起らない。時間が経過し、木本が侵入する条件が整っても、当分物理的環境圧はそれほど低くならないため、物理的環境圧が低い場に対応するハルニレ型樹木の侵入・生長はなかなか進行しない。そしてそのため、図のように B-type のみならず、A-type のものも「先行的競合回避」に成功する。すなわち、late successional な性質を多分に生活様式として固定化させている A-type の樹木も、そのより本来的な非競合的習性にしたがって、late ではなく early に出現するようになる。火山噴火など大規模な disturbance の後に進行する遷移などにおいて、比較的早くから針葉樹林が形成される場合も多いと考えられるが、上述のような遷移が進行する結果ではないかと考えられる。

M_2 の例は、A-type も B-type も先行的に競合を回避する例であるが、 M_3 のように主に A-type のもののみ先行回避に成功する場合も想定できる。 M_2 の場合は、 M_3 と同様の物理的環境圧が極度に高い裸地が形成された場合のうち、B-type よりも A-type の樹種の方がその極端な環境圧を形成する環境因子に対しより高い抵抗性を有している場合などに起こりうる例である。そしてこのような場合が想定されうる理由も、何度もふれてきた通り、A-type の樹種であっても、ポプラ型樹木である限り、late successional な性質のみを持つのではなく、early successional な (beforehand competition avoidance を行なう) 性質をも、本性的に合せ持って

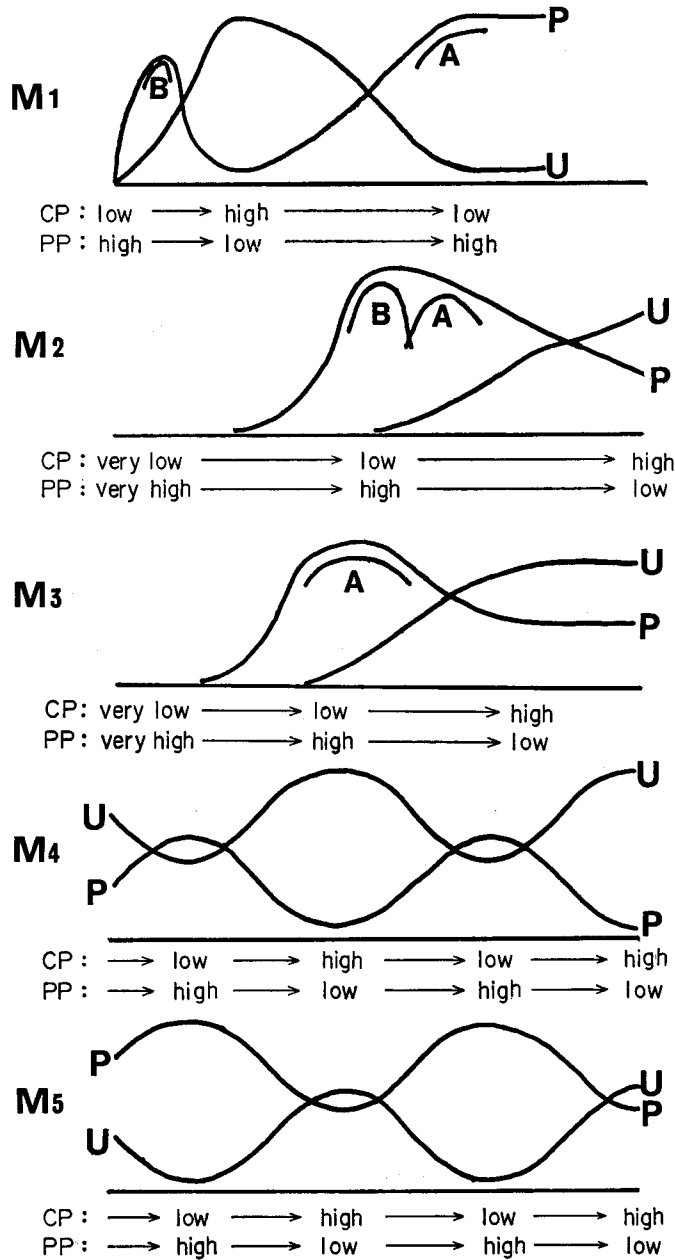


Fig. 21. Diagram describing various modification from the ideal cyclic succession (Fig. 19). CC, competition pressure; PP, physical environmental pressure. P, *Populus*-type; U, *Ulmus*-type. A, *Abies*-type with late successional habits; B, *Betula*-type with early successional habits.

M₁; A secondary linear succession (SLS) from openstands with lower physical environmental pressure.

M₂; A SLS from openstands with higher physical environmental pressure.

M₃; A SLS from the same situation as M₂, but where the physical pressure is fitter for *Abies*-type than for *Betula*-type.

いるためと考えられる。蛇紋岩地帯など、特殊な土壌条件下で起こる遷移にこのような例を見ることが出来ると考えられる。

次に、 M_4 と M_5 は、それぞれ、より競合圧が平均的または長期的に高い状況下、および、より物理的環境圧が平均的または長期的に高い状況下での循環遷移のモデルである。前者の場合は、比較的競合圧が低い時期においても、ハルニレ型樹木が比較的多く出現し、後者の場合は、比較的物理的環境圧が低くなっても、ポプラ型樹木の上層木の出現頻度はそれほど低下しない。

そして、このような状況が恒常的かつ強度なものとなると Fig. 22 に示したような空間的

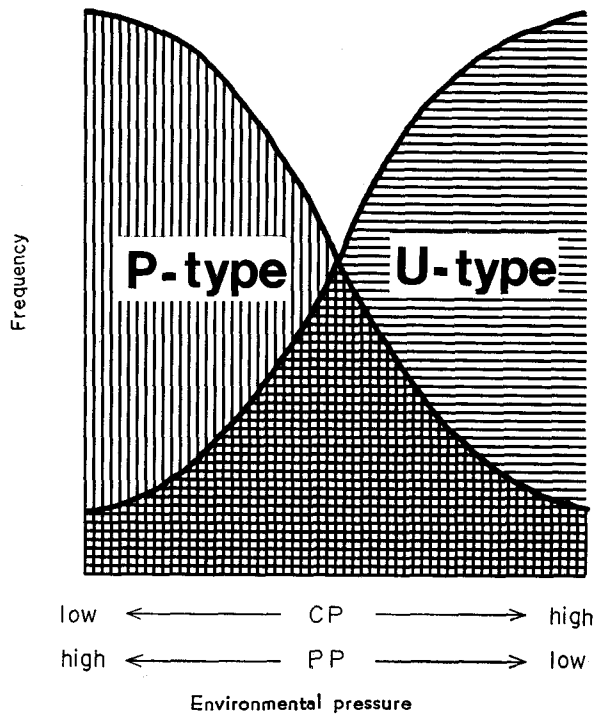


Fig. 22. Diagram describing habitat segregation between *Populus*-type and *Ulmus*-type. P-type, *Populus*-type; U-type, *Ulmus*-type; CP, competition pressure; PP, physical environmental pressure.

We must find many kinds of habitat segregation between *Populus*-type and *Ulmus*-type in forests. It is supposed that the horizontal and vertical distribution in cool-temperate and subarctic forest zones should be the largest ones.

M_4 ; A cyclic succession under conditions of lower physical environmental but higher competitive pressure.

M_5 ; A cyclic succession under conditions of higher physical environmental but lower competitive pressure.

Populus-type can be divided into *Abies*-type and *Betula*-type. As described in M_1 , *Betula*-type usually avoids competition beforehand to play pioneer roles and *Abies*-type avoids it behindhand to play climax species. But both the two types are nothing but subtypes in *Populus*-type. As described in M_2 or M_3 , *Abies*-type as well as *Betula*-type occasionally avoids competition beforehand to emerge prior to *Ulmus*-type.

分布、つまり、すみわけ構造が確立する。すなわち、ポプラ型樹木が、競合圧が低く物理的環境圧が高い場を立地とし、ハルニレ型樹木が、競合圧が高く物理的環境圧が低い場を立地とするすみわけ構造の成立である。

ポプラ型樹木とハルニレ型樹木のすみわけ構造は至るところで見いだされる。前述の蛇紋岩地帯などにおける遷移の例も、その土壌の影響が極度なものとなると、ポプラ型樹木からハルニレ型樹木への遷移が進行せず、すみわけ構造となる。

そして、その極めてマクロな表現が、冷温帯以北にみられる垂直分布や水平分布ということになる。すなわち、マクロにみた場合の物理的環境圧が高く競合圧が低い環境である亜寒帯亜高山帯に非競合的習性を持つポプラ型樹木が対応し、物理的環境圧が低く競合圧が高い環境である冷温帯・山地低地帯に競合的習性を持つハルニレ型樹木が対応したマクロなすみわけが水平分布であり垂直分布であると考えられる。

そして、このようなマクロな「すみわけ」を、出来上った構造としてみるのではなく、歴史的な過程（構成）として考えれば、筆者の形態と生活様式に関する仮説より、冷温帯以北の森林帯区分の由来が説明されることになる。すなわち、すでに論じ^{5,7,9)}、また緒論においても若干ふれたような、亜寒帯・亜高山帯林は、本来的に非競合的習性を示すポプラ型樹木の歴史的競合回避により生じたものであり、その結果、現在にみるような冷温帯以北の垂直・水平的な森林帯区分の原型が成立したとする仮説に到達する。

以上に述べてきたように、筆者の樹形と生活様式に関する考え方を導入すれば、冷温帯以北の樹木や森林にかかわる諸事象がより体系的に把握されうるようになるものと考えられる。

しかし、すでにふれたように、以上本報告において展開した樹形と生活様式に関する考え方や、さらにはそれから導びきうる遷移やすみわけ、さらには現生森林帯（特に亜寒帯）の由来などに関する考え方など、一連の考え方（仮説）を、ひとつの確乎とした理論へと高めていくためには、まだ極めて多くの問題点や課題の解決が必要である。

特に、ポプラ型樹形を呈する樹木全体に、トドマツと同様の環境条件とは無関係に顕著な頂部優勢状態が恒常的に保たれる分岐特性が認められるかどうか、また逆に、ハルニレ型樹形を呈する樹木の場合はどうなのかを確かめることが、当面の最も重要な課題である。

また、ポプラ型のものには認められハルニレ型のものには認められないとすると、そのような性質がどの程度まで体制的に規定されているのかを、決定機構の解析を含め、さらに分析的に検討する必要がある。本報告では、分岐特性を即体制的性質とみなしたが、さらに厳密な芽や枝条（新条）形成のレベルでの分析が必須である。筆者はこのような考え方にしたがってこのレベルでの解析も進めてきたが^{2,26,30)}、まだ充分納得のいく結論には至っておらず、さらに詳細な検討が必要である。

また逆に、体制的に規定された特性が、現実の生活の場において、どのように、どの程度まで機能しているかを、野外調査を通して検証することも極めて重要な課題であるが、これま

での展開^{6,8,10-13})も極めて不十分なものであり、これもまた今後のさらに詳細な展開が必須な課題といえる。

すなわち、本報告は予報的内容のものに過ぎない。次報以降において、さらに詳細かつ体系的な論議を行なう予定である。

V. 結 言

北海道の天然林の構成樹種面からみた特色を、本州以南の森林との対比で考えれば、植生地理学的議論を持ち出すまでもなく、それは「針葉樹」をその主要メンバーとして含む点にあると考えられる。北海道の森林とは、要するに「北方林」であり、北方林のイメージを規定する「針葉樹」を抜きにして、北方林である北海道の森林はありえない。

そしてそのことは、北海道の森林とは何かを考える場合、「針葉樹」とは何かを充分考慮すべきことを意味している。すなわち、北海道の森林を科学的にイメージすることは、北海道の林学や林業の根本問題といえるが、それは針葉樹をどう認識するかに大幅に依存しているものと推察される。

しかし、これまでの「針葉樹」像は必ずしも鮮明なものではなく、筆者なりに整理してみると、以下のようなおよそ矛盾する2つの主観的・固定観念的イメージ群にまとめられる。

すなわち、そのひとつは、地球上で最も大面積の生活空間を開発しえた「開拓者」「パイオニア」「北方のフロンティア」「進化したもの」「極相林形成樹種」「勝利者」的イメージ群であり、もう一方は、これとはまったく逆の、歴史的に極めて劣悪な環境へと追いやられていった「逃亡者」「進化しなかったもの」「裸子植物」「滅びゆくもの」「敗北者」的イメージ群である。そして、これらの概念が、ある場合には、極めてその意味が単純化されたかたちで個別的にイメージされ、またある場合には、他のイメージ群の意味に無意識的・逆説的に転化されたりそれを含んだりした複雑かつ無規定的なかたちで個別的にイメージされ、様々な相矛盾する「針葉樹像」を形成し、針葉樹の客観的認識を不鮮明なものにしていたと考えられる。

それでは、いったい「針葉樹」は客観的にどのようなものとして認識されるべきなのか？

本報告において提示した筆者の考え方は、この問題に一定の解答を与えるものと考えられる。すなわち、筆者の考え方にしたがえば、針葉樹とは一部の広葉樹とともに、要するにポプラ型樹形を呈する樹木であり、それ故に本来的に「非競合的」な生活様式をもった樹木として認識される。もちろん、その「非競合性」は、ハルニレ型樹木の「競合的な性質」に劣らず、草本・低木的な生活型に対しては「競合的」な意味を持つものであるかもしれない（これは今後検討すべき極めて重要な課題といえる）。しかし、その生活様式は、高木類の中で考える限り明らかに「非競合的」なものといえる。つまり、「針葉樹」とは上述のような競争における勝利者でもなければ、敗北者でもなく、それはむしろ、このような優劣を生じさせる競争自体をこえた生活様式を歴史の中で選択した樹木ということになる。

針葉樹やカンパ類などを「非競合的」樹木として把握することのもつ、北海道の森林や林業を考えていく上での意味は決して小さくはない。例えばそれは、北海道の天然林の「非競合的」側面の理解につながり、北海道における天然林の存続が、北方を規定する気候の諸条件に適応的である故というよりも、たんに北方の競合圧の相対的低さが更新確率を機会的に高くしよりているだけといった、機会的に個体数を変動させ易い樹種の動態により大幅に左右される「不安定」な事象であることを多分に意味しているとともに、逆にこのような不安定性を越えた安定性をも同時的に示唆しているものと考えられる。

単なる個別的・分析的研究や技術の集積からだけでは、森林も林業も語れはしない。森林も林業も「文化」であり、文化を意味あるものにするためには、それを規定している、または動かさしめる「構造」や「理念」を科学的に求め呈示していく努力が不可欠である。

本報はまだ予報に過ぎぬものであるが、以上のような「構造」や「理念」に値いする内容を多少とも含むものであればと考えている。

摘 要

樹木の生活様式の重要な外的表現である樹形の生態学的意味の検討を行なった。

要点は以下の通りである。

(1) ポプラ型樹形を呈するトドマツの幼樹に関して、被圧の有無とは無関係に、常に上部に付く枝ほどその分岐率が高い生育特性が認められた。

(2) さらに傘型木化しても主軸に対する枝の伸長量比は、総伸長量で考える限り高くなっていなかったことなどから、トドマツの傘型樹形は頂部優勢が破れて生じる形態ではないと判断された。

(3) 以上のような頂部優勢状態が恒常的に維持される分岐特性は、結果的に、個体全体の総分岐率の絶対的かつ経時的低下を招き、また、このことは、数理的に、被圧木の総末端枝数が決して指数関数的には増加せず、結果的に極度の頭打ちを示すようになることを意味するため、その生態学的意味は極めて大きく、結論として、このような特性はトドマツに「非競合的」な生活様式を取らせているものと推察された。また、「非競合的」な対応には、陰樹的な耐忍・待機的対応と、先駆樹種的に種レベルで競合を回避する対応がともに含まれるものと判断された。

(4) 同様にポプラ型樹形を呈するダケカンバにも、トドマツに見られたような事象がある程度まで認められた。そのため、その大幅な生理・生態的相違にもかかわらず、体制的には、ダケカンバもトドマツと同様の二面にわたる「非競合的」な生活様式を本性的に持つものと考えられた。

(5) それに反してハルニレ型樹形を呈するイタヤカエデの分岐様式や被圧(競合圧)に対する対応様式は、ポプラ型樹形を呈するダケカンバやトドマツとは質的に異なり、被圧下でさえ

個体全体の総分岐率を安定的に維持しうるものであり、結局、イタヤカエデは体制上「競合的」な生活様式を本性的に持つものと判断された。

(6) 以上のような結果や結論をさらに一般化し、ポプラ型樹形を呈する樹木は、体制本来の性質として恒常的に頂部優勢が顕著な分岐特性をもち、それ故に、その生活戦略は本性的に「非競合的」であり、逆に、ハルニレ型樹形を呈する樹木はこのような分岐特性をもたず、それ故、その生活様式は本性的に「競合的」であるとする仮説や、さらに、それ故、冷温帯以北の樹木(高木)には、ポプラ型樹形を呈し「非競合的」な生活戦略を示す「ポプラ型樹木」と、ハルニレ型樹形を呈し「競合的」な生活戦略を示す「ハルニレ型樹木」に類型区分されるとする考え方を導いた。

(7) 以上のような仮説から、冷温帯以北の樹木や森林に関する様々な事象の体系的説明が可能になることにふれ、遷移やすみわけ現象に関する新たな解釈の一端を呈示し、その妥当性を論議した。

引用文献

- 1) BORMANN, F. H. & G. E. LIKENS: Pattern and process in a forested ecosystem. Springer-Verlag, 1981.
- 2) BROWN, C. L., R. G. MCALPINE & P. P. KORMANIK: Apical dominance and form in woody plants (A reappraisal). *Amer. J. Bot.*; **54**(2), 163-168, 1967.
- 3) 藤本征司: カラマツの枝条形成に関する研究. 北大演習林研報, **35**, 1-28, 1978.
- 4) 藤本征司・長谷川 榮・内田一朗: 有珠山噴火後の森林の回復 (I). 日林北支講, **28**, 59-62, 1980.
- 5) 藤本征司: 樹形に関する一考察. 天然林の樹群構造と更新の解析(中間報告), 173-185, 北海道営林局, 1980.
- 6) 藤本征司・茂田井 勉: 天然林内稚幼樹の樹体形成と樹形に関する一解析(予報). 同上(第2報), 121-141, 1981.
- 7) 藤本征司: 北方林の変遷. 80年代と科学 II-1981年北海道科学シンポジウム報告集, 日本科学者会議北海道支部, 36-39, 1981.
- 8) 藤本征司・篠田聖児: 有珠山噴火後の樹木の対応の仕方について. 日林北支講, **30**, 96-98, 1982.
- 9) 藤本征司: 樹の形を考えてみる・樹木の育ち方と樹形・樹形からみた天然林. 天然林の見方, 68-77, 北方林業会, 1982.
- 10) 藤本征司・佐野淳之・畑欣明・中田 誠: ダケカンパとイタヤカエデの生育様式の差について. 日林北支講, **31**, 80-82, 1983.
- 11) 藤本征司・茂田井 勉: 北方天然林を構成する樹種の稚・幼樹の生育・更新様式について. 天然林における樹群構造と更新の解析(第3報), 75-83, 北海道営林局, 1983.
- 12) 藤本征司: ダケカンパの生育・更新様式について(予報). 日林北支講, **32**, 185-187, 1984.
- 13) 藤本征司: トドマツの生育・更新様式について(予報). 天然林における樹群構造と更新の解析(第4報), 157-168, 北海道営林局, 1984.
- 14) 船越三朗: トドマツの生長周期-栄養芽の構造とその発達. 北方林業, **31**, 290-295, 1979.
- 15) 船越三朗・前田 豊・今 和紀: 上木の庇陰度とトドマツ造林木の凍害および生長との関係 (II). 日林北支講, **28**, 111-114, 1980.
- 16) GRIME, J. P.: Evidence for the existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory. *Amer. Natur.* **111**, 1169-1194, 1977.
- 17) HALLÉ, F., R. A. A. OLDMAN & P. B. TOMLISON: Tropical trees and forests, An architectural analysis. Springer-Verlag, 1978.

- 18) 畑 欣明・藤本征司・佐野淳之・中田 誠：イタヤカエデとダケカンバの樹高生長と枝形成について (予報). 日林北支講, 30, 102-104, 1982.
- 19) 東 三郎：地表変動論. 北大図書刊行会, 1979.
- 20) HONDA, H., P. B. TOMLINSON & J. B. FISHER: Computer simulation of branch interaction and regulation by unequal flow rates in botanical tree: Amer. J. Bot., 68(4), 569-585, 1981.
- 21) 今西錦司：生物社会の論理, 思索社, 1958.
- 22) 賀来章輔・倉石 晋：植物の生長と発育, 共立出版, 1980.
- 23) 河野昭一：種の分化と適応 (植物の進化生物学 II), 三省堂, 1974.
- 24) 菊沢喜八郎：北海道の広葉樹林. 北海道造林振興協会, 1983.
- 25) KOHOYAMA, T.: Growth pattern of *Abies mariesii* saplings under conditions of open growth and Suppression. Bot. Mag. Tokyo, 93, 13-24, 1980.
- 26) 熊田ヒロ子・藤本征司：シラカンバの長枝と短枝の生長と発達 (III). 日林北支講, 31, 74-76, 1983.
- 27) LEVITT, J: Responses of plants to environmental stresses. Academic press, 1972.
- 28) 前川文夫：「植物の進化を探る」, 岩波書店, 1969.
- 29) MAILLETTE, L.: Structural dynamics of silver birch. I. The fates of buds. J. Applied Ecology, 19, 203-218, 1982.
- 30) 茂田井 勉・藤本征司：ハリギリの年生長周期と芽の発達. 31, 77-79, 1983.
- 31) 武藤憲由・信岡山治：上木の疎開とトドマツ被圧木の生長, 北方林業, 27(1), 12-14, 1979.
- 32) 大沢雅彦：遷移とすみわけ. 群落の遷移とその機構 (植物生態学講座・4), 74-88, 1977.
- 33) 太田嘉四夫・五十嵐恒夫・藤原晃一郎：北海道の森林における主要樹木の時間的空間的分布 (その1), 日林北支講, 18, 1969.
- 34) 酒井 昭：植物の耐凍性と寒冷適応, 学会出版センター, 1982.
- 35) 佐野淳之・藤本征司・畑 欣明・中田 誠：稚・幼樹の葉量推定法について. 日林北支講, 30, 105-107, 1982.
- 36) 渋谷寿夫：理論生態学, 理論社, 1960.
- 37) 四手井綱英：森の生態学, 講談社, 1976.
- 38) 渡辺定元：北海道天然生林のサクセッションパターンについて (I). 北方林業, 22(12), 1-8, 1969.
- 39) WIESNER, J.: Der Lichtgenuß der Pflanzen. Leipzig, 1907.

Summary

Two types of tree-forms have been recognized in forest trees for a long time. One is the excurrent tree-form (*Populus*-like tree-form) developing under the strong apical control and the other is the decurrent one (*Ulmus*-like tree-form) in which the apical control is obscure. But their ecological meanings have been scarcely discussed although the tree-form must be an important outer manifestation of life-styles. Therefore, as a first step to understand the diversity of life-styles in cool-temperate and subarctic forest trees, ecological meanings of these tree-forms were discussed in this paper through an analysis of growth and development of saplings in a few species, especially in *Abies sachalinensis* MAST. which is a representative of excurrent growth species.

The results are summarized as follows.

(1) The upper branches of *Abies sachalinensis* saplings had always bifurcated more rapidly than the lower ones not only under opened conditions, but also under suppressed ones and the terminal leader had always shown the highest bifurcation rate (Fig. 6). Therefore, it was considered that the apical control should be always remarkable independantly of shade conditions. That is, it was supposed that *Abies sachalinensis* should have a growth-style in which

the bifurcation rate of lower branches were always inhibited intrinsically.

(2) In other words, the umbrella-like tree-form which the shaded saplings indicate could be regarded as a deceptive architecture in spite of its appearance free from the apical control (Fig. 3); the relative activity of branches to the trunk in total elongation had not increased under suppressed conditions, because the number of 1-order branches had decreased as a result of the decline of bifurcation rate of the terminal leader (Fig. 4 and Table 1).

(3) It seemed that the stable strongness of apical dominance on bifurcation rate as described above should cause remarkable decrease of the total bifurcation rate of saplings showing umbrella-like tree-forms, because the bifurcation rates of all 1-order branches had decreased in company with the decrease of bifurcation rate of the terminal leader under suppressed conditions. Moreover, it was supposed that the total bifurcation rate should decline more and more with time, because the ratio of number of lower branches with lower rate of bifurcation increases with time besides the bifurcation rate of terminal leader does not increase with time (Fig. 7, 8). That is, it means in mathematical consequence that the total number of terminal shoots of suppressed saplings never increase exponentially to top out extremely without thinking of the shedding of lower branches.

(4) These growth characteristics as mentioned above must define the life style of *Abies sachalinensis*.

Firstly, it must be very useful for suppressed saplings in a certain sense to inhibit growth and development, because growth inhibition means preservation of energy. They had shown an architecture of shade-resistance; the mean elongation ratio of branches to the terminal leader had increased under suppressed conditions (Fig. 4) and the weight of leaves per 1-order branch was more stable and increase with time more actively than those of *Acer mono* MAXIM. saplings showing decurrent tree-form (Fig. 11). It is because they inhibit their active growth to assign their energy mainly to the existing photosynthetic system.

That is, it was considered that the intrinsic stability of apical dominance should enable a few saplings to endure even under strongly suppressed conditions to grow up after.

(5) But, judging from their low and rapidly decreasing activities in growth and development (Fig. 7, 8, 10), it was supposed that most of suppressed saplings showing umbrella-like tree-forms could not grow up, unless the situation had taken a favorable turn. That is, their shade-resistance was considered to be regarded as "tolerance (endurance)" for a limited period. And it means that they could not win in competition with upper trees by their own abilities. Therefore, it was assumed that *Abies sachalinensis* shows a noncompetitive growth-style intrinsically under suppressed conditions.

(6) Secondly, it was conversely supposed that saplings having been situated under well-opened conditions from the early stage of their life histories could success in growing up to canopy, because the stable strongness of apical dominance in bifurcation rate must enable the high rate of vertical development of the photosynthetic system (Fig. 10) including the height growth (Fig. 2). Such pattern of regeneration also suggests the noncompetitive life-style of *Abies sachalinensis*, because the saplings success in growing up only where the competition pressure is at low levels.

(7) In conclusion, it was supposed that the intrinsic stability of apical dominance in bifurcation rate recognized in *Abies sachalinensis* should make this species select a noncompetitive life-style. This species must have two noncompetitive ways of regeneration intrinsically; one

is the way of enduring and waiting and the other is the way of growing up prior to competitions.

(8) Such facts as mentioned above were recognized to some extent in the saplings of *Betula ermanii* CHAM. with excurrent growth habit. For example, the total bifurcation rate of saplings had seemed to decrease more and more remarkably with time and the weight of leaves had topped out under suppressed conditions, while the conspicuous development of the photosynthetic system was recognized under relatively opened condition (Fig. 13, 15). Moreover, even under suppressed conditions, it was considered that the weight of leaves should be more stable and should have increased more actively with time than those of *Acer mono* saplings under the same condition (Fig. 17, 18).

From the facts described above, it was supposed that *Betula ermanii* should have the same growth-style qualitatively with the same mode of response to suppression as *Abies sachalinensis* in spite of many different physio-ecological characteristics between the two species. That is, it was assumed that *Betula ermanii* also have a noncompetitive life-style as an intrinsic organizational feature.

(9) On the contrary, the mode of response to suppression of *Acer mono* saplings having decurrent growth habit was considered to be different from that of the two species described above. It seemed that they could increase the number of terminal shoots exponentially even under suppressed conditions although the mean value of bifurcation rate was not high (Fig. 14, 16). It is probably because this species can bifurcate more flexibly beyond the apical control than the two species with excurrent growth habit as mentioned above.

Therefore, it was considered that *Acer mono* could avoid suppressions (that is, competition pressure) at the individual level to develop the photosynthetic system actively and could grow up even under suppressed conditions. That is, this species maybe responses to suppressions by "avoidance" at the individual level.

In conclusion, it was supposed that this species could take a competitive life-style intrinsically.

(10) From the results and considerations as described above, a few working hypotheses were drawn. Firstly, it was assumed that all the excurrent growth species should have the same growth feature as *Abies sachalinensis* to show the same noncompetitive life-style intrinsically. On the contrary, it was also assumed that all the decurrent growth species should have the same growth features as *Acer mono* to show the same competitive life-style intrinsically. That is, two life-types (life-strategies) must be recognized in cool-temperate and subarctic forest trees. One is *Populus*-type or the noncompetitive strategy with excurrent tree-forms and the other is *Ulmus*-type or the competitive strategy with decurrent tree-form (Table 3).

(11) It seemed that many phenomena on trees and forests could be explained systematically by these assumptions. New tentative interpretations of a few important phenomena on succession and habitat segregation in cool-temperate and subarctic forest trees and forests were attempted and discussed in this paper (Fig. 19, 20, 21, 22 and Table 3, 4).