京都市近郊二次林におけるブナ科4種の実生発生特性 —遷移段階の異なる林分での比較—

平山貴美子^{*,1}・町田英美¹・今井龍夫¹・山田怜史¹・高原 光¹

京都盆地周辺の森林では遷移の進行によってブナ科樹種の優占度が変化しており、生物・非生物的環境要因の変化を通じて、それらの実生発生に影響を及ぼしている可能性がある。本研究では、京都市近郊二次林において出現するアベマキ、コナラ、アラカシ、コジイのブナ科4種を対象に、アベマキ・コナラの優占する遷移段階中期にあたる落葉広葉樹林とコジイの優占する遷移段階後半期にあたる常緑広葉樹林において実験的に種子を播種し、それらの実生発生を林分間、樹種間で比較した。アラカシ、コジイは、アベマキやコナラに比べ実生発生開始が遅く、常緑広葉樹林では発生開始がさらに遅くなる傾向が認められた。アラカシ、コジイの最終的な実生発生率は常緑広葉樹林で有意に低下し、実生発生までにキクイムシ類による加害を高い割合で受けていることが示唆された。またアベマキやコナラの種子は、落葉広葉樹林のリター層内で鱗翅目による加害を多く受ける傾向がみられ、そこでの実生発生率は低くなっていた。以上より、京都市近郊二次林のブナ科4種の実生発生には、遷移進行に伴うブナ科樹種の優占度の変化が、密度依存的死亡を通じて大きく影響する可能性が指摘された。

キーワード：ブナ科樹木、実生発生特性、遷移段階間比較、暖温帯北部域、密度依存的死亡

Kimiko Hirayama,^{*,1} Hidemi Machida,¹ Tatsuo Imai,¹ Satoshi Yamada,¹ Hikaru Takahara¹ (2014) Characteristics of Seedling Emergence in Four Fagaceous Species in Urban Forests in Kyoto City: Comparison of Warm-temperate Secondary Forests with Different Successional Stages. *J Jpn For Soc* 96: 251–260 Dominance of fagaceous species changes with succession in urban forests in Kyoto City, which would affect characteristics of their seedling emergence. We conducted seed-sowing experiments for four fagaceous species (*Quercus variabilis*, *Q. serrata*, *Q. glauca*, and *Castanopsis cuspidata*) in two forests with different successional stages, i.e. one is a mid-successional forest dominated by deciduous fagaceous species, such as *Q. variabilis* and *Q. serrata*, and the other is a later-successional forest dominated by an evergreen fagaceous species of *C. cuspidata* and compared their seedling emergence characteristics between forests and among species. Seedling emergence rates of *Q. glauca* and *C. cuspidata* were significantly lower in the evergreen forest, where their acorns were more susceptible to attack by bark beetles until seedling emergence, compared with in the deciduous forest. Many more acorns of *Q. variabilis* and *Q. serrata* were damaged by larvae of moths in the deciduous forest, compared with in the evergreen forest, which may contribute to lower emergence rates of their seedlings in the deciduous forest when their acorns were sown in the litter layer. These results suggest that seedling emergence of these four fagaceous species would be largely affected by changes in dominance of fagaceous species with succession, because of their density dependent mortality.

Key words: fagaceous species, characteristics of seedling germination, comparison of forests with different successional stages, northern warm-temperate region, density-dependent mortality

I. はじめに

我が国の都市近郊に広がる森林の多くは、かつて薪炭林などとして利用された二次林となっているが、燃料革命以降その多くが放置され遷移が進行している。西日本の暖温帯域では、こうした遷移の進行に伴い、アカマツ・コナラを中心とする林から、その土地の極相であるシイ・カシが優占する常緑広葉樹林へ移行していくとされる（奥富ら 1976）。コナラ・シイ・カシといった樹木はいずれもブナ科に属しており、堅果（ドングリ）を生産する。本論文では以降、この堅果を種子と表現する。ブナ科種子の散布は、自重による重力ばかりでなく、鳥や齧歯類による貯食行動の結果に由来する散布も関わっており、しばしば重力による散布よりも長い距離に散布されることが報告されている（箕口 1993；den Ouden *et al.* 2005）。遷移は、このような散布によってさまざまな環境に散布された種子が発芽

し実生が成長し得た結果を反映しているといえる。

ブナ科の樹木については、恒温器などを用いて種子発芽の温度特性を調べた研究（橋詰・相川 1978；広木・松原 1982；立花 1989；小野・菅沼 1991；養父ら 1998）や、圃場やガラス室で光や水分条件などが発芽や実生の発生、その後の成長などに及ぼす影響を調べた研究（小野・菅沼 1991；西村ら 1998；Hiroki and Ichino 1998；阿部・橋本 2005）など比較的多くあるが、自然状態の森林内の林床において種子からの実生発生特性を調べた研究は少ない。Matsuda (1985) は、東京三鷹市のコナラ二次林においてコナラ種子の落下から発根、その後の実生の定着まで追跡し、これまで落下後すぐに発根するとされていたコナラ種子も、野外では種子の落下時期が11月になり気温が10℃を下回るようになると3月まで発根しないものも全体の落下量の5%ほどみられること、また秋に発根した種子と未発根な状態で越冬した種子では死亡要因が異なり、前者で

*連絡先著者 (Corresponding author) E-mail: khirayam@gmail.com

¹ 京都府立大学大学院生命環境科学研究科 〒606-8522 京都府京都市左京区下鴨半木町 1-5 (Graduate School of Life and Environmental Sciences, Kyoto Prefectural University, 1-5 Hangi-cho, Shimogamo, Sakyo-ku, Kyoto, Kyoto 606-8522, Japan)
(2014年1月28日受付, 2014年6月30日受理)

は子葉内へのゾウムシや蛾の幼虫の侵入や発根したばかりの幼根の被害により大量に死亡するのに対し、後者では冬期のカビによる子葉の変質や春の発根時における蛾の幼虫やキクイムシの攻撃により死亡するものが多いことを報告している。小野・菅沼 (1991) も、イチイガシについて、種子が発根し上胚軸が地上に出現した当年の冬においても本葉の展開がみられない未展葉個体の実験室内では 30~60% であったが、分布の北限域に近い奈良の野外のイチイガシ林分では実験室内よりもさらに多数みられることを観察している。これらの研究例は、実際の森林内では実験室や圃場と異なる条件が働き、種子からの実生発生に影響することを示している。したがって、森林の遷移や更新動態のメカニズムを明らかにしていく上では、こうした自然状態の森林内における種子からの実生発生特性を知ることが重要である。

京都盆地周辺の森林では、アカマツやコナラが優占する林からコジイを中心とする常緑広葉樹林へ遷移が急速に進んでいることが報告されてきている (森下・安藤 2002; 奥田ら 2007)。遷移により林分構成が変わると、林床における光、地温、土壌などの環境要因は変化すると考えられる (久野ら 2001)。また最近の研究により、同種親木の周囲では捕食者や菌類が集中することによる距離・密度依存的な子個体の死亡がしばしば認められ (Janzen 1970; Connell 1971; Maeto and Fukuyama 1997; Wada *et al.* 2000; Yamazaki *et al.* 2009), 種子から実生発生に至るまでの死亡にも影響することが報告されてきている (Tomita *et al.* 2002; Kotanen 2007)。ブナ科の種子は大型で養分が豊富なため、種子が散布されてから実生発生に至るまで、ネズミによる加害 (Matsuda 1985) や、キクイムシ類やケシキスイ類、蛾類といった昆虫による加害 (Matsuda 1985; 上田ら 1993; Ueda 2000) を受け、さらに菌類による害 (Matsuda 1985; 市原ら 2010) を受けることが知られている。これらの害について樹種特異性を示した研究はほとんどないが、現在京都盆地周辺の森林で進行している遷移は、各ブナ科樹種の優占度の変化を伴っており、林分構成の違いによる環境要因の変化とともに、距離・密度依存的な死亡を通じてブナ科各樹種の種子からの実生発生に影響を及ぼしている可能性がある。

本研究では、京都市近郊二次林において出現する落葉広葉樹のアベマキ、コナラ、常緑広葉樹のアラカシ、コジイのブナ科 4 種を対象に、アベマキ・コナラの優占する遷移段階中期にあたる落葉広葉樹林とコジイの優占する遷移段階後半期にあたる常緑広葉樹林において種子を実験的に播種し、それらの実生発生について林分間・樹種間で比較した。さらに同時にブナ科 4 種の種子をそれぞれの林分の林床に実験的に設置して、季節的に回収することにより、林床における種子への加害要因の林分構成による違いについて検討した。種子への加害要因の中でネズミやシカによる獣害は、実験的に播種あるいは設置した種子を集中的に加害する傾向がみられたため、本研究では除外して検討し

た。これらの結果を用いて、遷移の進行に伴う林分構成の違いが種子からの実生発生にどのような影響を与えるのかについて考察した。

II. 方 法

1. 調査地

調査は、京都市市街地北部に位置する宝ヶ池丘陵の林山 (35°3' N, 135°46' E, 標高 174 m) において行った。調査地から約 5 km 南西に位置する京都地方気象台 (35°1' N, 135°44' E, 標高 41 m) における 1971 年から 2000 年までの年平均気温は 15.6°C, 年平均降水量は 1,545.4 mm であり、植物社会学上の分類に従えば、調査地の潜在自然植生はヤブツバキクラスのカナメモチ-コジイ群集に属する (村田 1984)。林山周辺では、1960 年後半以降都市ガスが整備されるまでは、燃料のための樹木の伐採や落ち葉のかき集めが盛んに行われており、アカマツが優占する林が広がっていた (松ヶ崎妙方法保存会 私信)。現在では森林は放置され、アベマキやコナラを中心とする林となっている。さらに林山の斜面下には二つの社があり、これらの社の周囲からコジイを中心とする常緑広葉樹林が広がりつつある。調査地のアベマキ・コナラの優占する遷移段階中期にあたる落葉広葉樹林、コジイの優占する遷移段階後半期にあたる常緑広葉樹林には、それぞれ 40 m × 60 m の調査プロットが 2008 年より設けられている (平山ら 2011)。両プロットは近接し、ほぼ同じ斜面位置に位置しており、遷移に伴う森林動態の比較を行う上で最適な条件がそろっている。本研究における種子の播種実験および林床における種子への加害要因特定のための種子の設置・回収は、これらの調査プロット内およびその周辺のそれぞれ落葉広葉樹樹冠下、常緑広葉樹樹冠下のサイトを選び出して行った (図-1)。

調査プロットでは、ブナ科種子の発芽 (発根) や上胚軸の伸長開始と関係性があることが指摘されている温度 (広木・松原 1982) が、それぞれ落葉広葉樹樹冠下と常緑広葉樹樹冠下の地表面と地中 5 cm において 2010 年 6 月 8 日より 10 分おきに計測されている (おんどとり Jr RTR-52A, T & D 株式会社, 松本)。2010 年 12 月 1 日から 2011 年 11 月 31 日までのデータでは、落葉広葉樹林の地中 5 cm のデータが 3 月 29 日 12 時 30 分~5 月 16 日 16 時 30 分まで欠測値であったため、この期間のデータを除くと、落葉広葉樹林の地表面、地中 5 cm の地温の平均はそれぞれ 15.1, 15.5°C, 常緑広葉樹林の地表面、地中 5 cm の地温の平均はそれぞれ 14.5, 14.7°C となっており、常緑広葉樹林では落葉広葉樹林よりも概して低い温度で推移し、特に冬期から春先にかけて低い温度となっていた (図-2)。両林分とも欠測値の期間のデータを除かずに平均値を算出しても値はほとんど変わらなかった。

2. 種子の播種実験

調査地である宝ヶ池丘陵林山の南斜面において、2010 年 9 月下旬にアベマキ、2010 年 11 月下旬にアラカシ、2010

図-1. 調査地における (A) 落葉広葉樹林プロットと (B) 常緑広葉樹林プロットの位置および種子の播種実験サイト (DE1～DE4, CE1～CE4), 林床における種子への加害要因特定のための種子の設置サイト (DD1～DD3, CD1～CD3), 地温測定サイト (DT, CT)

それぞれ DE1, コナラ樹冠下; DE2, コナラ樹冠下; DE3, アベマキ樹冠下; DE4, ソヨゴ・アベマキ樹冠下; CE1～CE4, コジイ樹冠下; DD1, コナラ樹冠下; DD2, アベマキ樹冠下; DD3, コナラ・アベマキ樹冠下; CD1～CD3, コジイ樹冠下; DT, アベマキ樹冠下; CT, コジイ樹冠下となっている。

年11月中旬から下旬にコジイ, 2011年10月下旬にコナラの成熟種子を各樹種3個体以上の母樹周辺の地表から採取し, 直ちに2～3日水につけて精選し, その後, 湿らせたキムタオルとともにビニール袋に入れ, 充分保湿した状態で冷蔵庫に保存した。採取時期は, いずれも本調査地における各ブナ科樹種の成熟種子落下最盛期にあたる (平山ら 未発表データ)。コナラは, 2010年は調査地周辺で成熟種子の落下がほとんどみられなかった。

各林分における種子からの実生発生特性を明らかにするため, 落葉広葉樹林, 常緑広葉樹林ともに四つのサイトを選び出し (図-1 参照), アベマキ, アラカシ, コジイに関しては2010年12月1日に, コナラに関しては2011年12月11日に種子の播種を行った。その際, 自然落下したままの状態とネズミなどにより地中に貯食された場合の実生発生パターンの違いを知るため, 地表のリター層内に放置し

図-2. 落葉広葉樹林と常緑広葉樹林における地表および地中5 cmの地温の月別変化

2010年12月1日から2011年11月30日まで10分おきに計測したデータの月別の平均値を示した。落葉広葉樹林の地中5 cmのデータは, 3月29日12:30より5月16日16:30まで欠測となっている。

た場合, 地中に埋めた場合の2通りの処理を施した。播種は, シカやネズミなどによる集中的な種子の加害を防ぐため, 1 cm角目のプラスチック製ネット (トリカルネット N23, タキロン株式会社, 大阪) で直径30 cm高さ30 cmの円筒型の籠を作成し, その籠内に行った。各サイトにおいて, 各樹種, 各処理で一つの籠を使用し, ランダムに選んだ10個前後の種子を播種し, 個々の種子を播種した場所に目印の旗を立てて籠で覆った。籠は紐とペグを用いて地面と籠の隙間が生じないようにしっかり固定した。各サイトでは, 2010年ではアベマキ, アラカシ, コジイの各処理用に六つの籠, 2011年ではコナラの各処理用に新たに二つの籠を使用して種子の播種を行った。旗は, ビニールテープにナンバーを書いた竹串で作成し, 個々の種子の実生発生が識別できるようにした。J-STAGE電子付録付表-1に各樹種の各サイト, 各処理ごとの播種し追跡した種子の数を示した。主にアベマキ種子数のばらつきは, 初期の時点 (2010年12月1日～20日までの間) でシカによる獣害の影響を排除しきれなかったためである。そこで2010年12月20日に, さらに獣害の影響を排除するため, それぞれ

の籠を1.6 cm 角目の防獣ネットで覆った。それ以降、獣害はおきていない。なお、本研究による籠や防獣ネットで覆われた実生発生の消長は、自然状態での追跡（平山ら未発表データ）と一致していたことから、地上部への実生発生自体にはほとんど影響を与えていないと考えている。

播種後、最も早く実生発生のみられた2011年4月21日からほぼ1週間ごとに地上部への実生発生の有無を調べた。実生発生は、播種した種子から上胚軸が地上部にはじめて出現して観察された時点とした。アベマキに関しては予備調査において播種の翌年秋までに実生発生が完了することがわかっていたことから2011年12月9日まで、常緑樹であるアラカシ、コジイに関しては2013年9月27日まで追跡した。翌年播種したコナラに関しては2012年4月2日から2013年9月27日まで追跡した。

3. 林床における種子への加害要因特定のための種子の設置・回収

各林分における種子から実生発生に至るまでの林床での加害要因を明らかにするため、落葉広葉樹林、常緑広葉樹林ともに三つのサイトを選び出し（図-1 参照）、アベマキ、アラカシ、コジイに関しては2010年12月20日に、コナラに関しては2011年12月6日に林床への種子の設置を行った。種子の設置は、シカやネズミなどによる集中的な種子の加害を防ぐため、2.0×2.1 cm 角目のプラスチック製ネット（ミキガードMS2、大日本プラスチック株式会社、大阪）で直径20 cm 高さ30 cm の円筒型の籠を作成し、その籠内に行った。籠の網目のサイズが種子の播種の籠のサイズと異なるのは、種子の加害には蛾などの昆虫が関わっていることが知られており（上田ら1993；Ueda 2000）、先行研究で指摘されている蛾の体長などを考慮し、蛾の侵入を許容できるサイズとしたためである。籠は、各サイトに四つずつ紐とペグで固定して設置し、2010年12月にはアベマキ種子を各籠に7~8個ずつ各サイトに30個、アラカシ種子を各籠に10個ずつ各サイトに40個、コジイ種子を各籠に17~18個ずつ各サイトに70個、2011年12月にはコナラ種子を四つの籠のうち三つの籠に10個ずつ各サイトに30個置いてリターで覆った。それぞれの籠はさらに主にシカによる獣害を防ぐため1.6 cm 角目の防獣ネットで覆った。種子は、種子の播種実験の際と同時期に採取・精選し保存しておいたものを用いた。

種子の回収は、アベマキ、アラカシ、コジイについては2011年3月26日から5月6日までほぼ1週間ごとに、基本的に各サイトの四つの籠に設置された種子から、発根等の有無にかかわらずランダムに2個選んで回収した。アベマキについてはその後6月2日に残りのすべての種子を回収した。6月2日は約80%のアベマキ実生が発生していた時期である。アベマキより遅くまで実生の発生が続いていたアラカシ、コジイについては、6月2日と7月6日のほぼ1カ月ごとに、基本的に各サイトの四つの籠に設置された種子からランダムに10個程度選んで回収した。落葉広葉樹林に設置されたコジイは6月2日の時点で、アラカ

シと常緑広葉樹林に設置されたコジイは7月6日の時点で回収を終了した。コナラについては、2012年4月9日より5月10日、6月10日のほぼ1カ月ごとに、各サイトの三つの籠に設置された種子からランダムに10個選んで回収した。回収した種子は実験室に持ち帰り、切開して内部の観察を行った。種子内部に幼虫がみられた場合には、飼育して羽化成虫により種同定した。J-STAGE 電子付録付表-2に各樹種の各サイトに設置した種子の数、それぞれの調査日毎に回収した種子の数を示した。各サイトにおいて回収数のばらつきが存在したり、設置数より回収数が少ないのは、種子が消失し発見できなかったことによる。消失原因については特定できていないが、当実験で用いた籠の網目は蛾の侵入も考慮して2.0×2.1 cm となっている。特にコジイは種子のサイズが小さく流亡した可能性がある。またKikuzawa (1988) は、ネズミの幼体が1.0×1.5 cm 角目の網内のミズナラ種子を運搬することを報告しており、ネズミによる加害を防ぎきれなかった可能性もある。ネズミは実験的に種子を設置すると、学習して集中的に加害するため、本研究ではこの加害の影響を除外し、回収できた種子を対象に主に昆虫、菌による加害について検討した。

4. 実生発生に関するデータ解析

それぞれの樹種において、各林分、各サイト、各処理において播種した種子の数を種子数、観察終了時までに実生発生がみられた数を実生発生数とし、実生の発生率（実生発生数/種子数）を求めた。実生の発生率への樹種、林分、処理の効果を知るため、サイトをランダム効果として誤差分布が二項分布である以下のような一般化線形混合モデル（GLMM）を構築し、解析を行った。

$$\log \frac{p_i}{1-p_i} = a + b_1 \text{樹種}_i + b_2 \text{林分}_i + b_3 \text{処理}_i + c_1 \text{樹種}_i \cdot \text{林分}_i + c_2 \text{林分}_i \cdot \text{処理}_i + c_3 \text{樹種}_i \cdot \text{処理}_i$$

ここで p_i は、樹種_i、林分_i、処理_i の場合の実生の発生率、 a 、 b_1 、 b_2 、 b_3 、 c_1 、 c_2 、 c_3 はパラメータである。さらに発生率の樹種、林分、処理による違いをより明確にするため、各樹種、各林分、各処理のグループに分け、グループごとの発生率の違いを Tukey の多重比較により検定した。この際もサイトはランダム効果とした。

それぞれ実生発生まで至った種子の実生の発生日を、アベマキ、アラカシ、コジイについては播種翌年の2011年4月1日からの日数、コナラについては2012年4月1日からの日数として算出した。実生の発生日への樹種、林分、処理の効果を知るため、サイトをランダム効果として誤差分布が正規分布である以下のような一般化線形混合モデル（GLMM）を構築し、解析を行った。

$$\text{Days}_i = a + b_1 \text{樹種}_i + b_2 \text{林分}_i + b_3 \text{処理}_i + c_1 \text{樹種}_i \cdot \text{林分}_i + c_2 \text{林分}_i \cdot \text{処理}_i + c_3 \text{樹種}_i \cdot \text{処理}_i$$

ここで Days_i は、樹種_i、林分_i、処理_i の場合の実生の発生日、 a 、 b_1 、 b_2 、 b_3 、 c_1 、 c_2 、 c_3 はパラメータである。実生発生まで至った種子数は、各樹種、各林分、各処理のグ

グループごとに大きく異なり、一つしか発芽しなかったグループもあったため、グループごとの発生日の違いは検定しなかった。

すべての統計解析は R2.15.3 を用いて行った (R Development Core Team 2013)。実生の発生率の GLMM の解析には lme4 パッケージの lmer 関数を用い、多重比較の解析には lmer 関数を用いた後 multcomp パッケージの glht 関数を用いた。以上の解析は Wald z 検定により各効果およびグループ間の統計的な有意差を判断した。実生の発生日の GLMM の解析には nlme パッケージの lme 関数を用いた。各効果の統計的な有意差の判断は、 t 検定により行った。いずれの検定においても 5% を有意水準とした。

III. 結 果

1. 種子の播種実験によるブナ科 4 種の実生発生

本実験で用いたブナ科 4 種の各林分、各処理における実生が発生した種子の割合 (%) の季節変化を図-3 に示し

た。2010 年 12 月の同時期に播種を行ったコジイ、アラカシ、アベマキの 3 種のうち、アベマキが最も早く播種翌年の 4 月下旬から実生が発生し始め、落葉広葉樹林、常緑広葉樹林両林分において、地中に播種した種子は 4 月下旬から 5 月半ばにかけて発生のピークを迎えた (図-3)。一方、地表に播種した種子は、両林分において、やや遅れて 5 月の半ばから後半に発生のピークを迎えた。アベマキの観察期間終了時までの実生の発生率は、落葉広葉樹林の地中へ播種したものが $66.7 \pm 5.9\%$ 、地表へ播種したものが $22.9 \pm 12.9\%$ 、常緑広葉樹林の地中へ播種したものが $57.3 \pm 14.5\%$ 、地表へ播種したものが $30.8 \pm 11.2\%$ となっており、地中へ播種したもののほうが概して高くなっていた (表-1)。落葉広葉樹林と常緑広葉樹林を比較すると、常緑広葉樹林では処理による差が小さくなっていた。

コジイは、落葉広葉樹林において、地中、地表への播種処理ともに、播種翌年 8 月半ばから実生が発生し始め、発芽は冬期に一旦みられなくなった後、翌々年の 8 月後半ま

図-3. ブナ科 4 樹種の各林分、各処理における実生が発生した種子の割合 (%)

4 サイトにおける割合の平均値 $\pm$ 標準誤差を示す。コナラについては 2013 年 9 月 27 日まで追跡したが、2013 年 3 月以降は発芽がみられなかったため、それまでの値を示した。

で及んだ。常緑広葉樹林においては、やや遅れて翌年の10月半ばに発生し始め、冬期に発生が一旦みられなくなった後、地中に播種した種子の発生は翌々年の8月後半まで及んだ(図-3)。落葉広葉樹林、常緑広葉樹林に関わらず、播種翌年に発生するものより、翌々年に発生するものの方が多かった。観察期間終了時までの実生の発生率は、落葉広葉樹林の地中へ播種したものが $38.9 \pm 4.5\%$ 、地表へ播種したものが $12.5 \pm 7.2\%$ 、常緑広葉樹林の地中へ播種したものが $14.6 \pm 4.0\%$ 、地表へ播種したものが $2.1 \pm 2.1\%$ となっており、いずれの処理においても常緑広葉樹林で概して低くなっていた(表-1)。

アラカシは、落葉広葉樹林において、地中、地表への播種処理ともに、播種翌年5月後半に実生が発生しはじめ、5月後半から6月半ばにかけて発生のピークを迎えた。わずかながら落葉広葉樹林の地表に播種した種子で、翌々年の4月から5月に発生するものがあった。常緑広葉樹林においては、やや遅れて6月半ばから後半に発生しはじめた(図-3)。観察期間終了時までの実生の発生率は、落葉広葉樹林の地中へ播種したものが $56.3 \pm 6.3\%$ 、地表へ播種したものが $29.2 \pm 7.2\%$ 、常緑広葉樹林の地中へ播種したものが $10.4 \pm 4.0\%$ 、地表へ播種したものが $6.3 \pm 4.0\%$ となっており、コジイと同様にいずれの処理においても常緑広葉樹林で概して低くなっていた(表-1)。

2011年12月に播種を行ったコナラについて、落葉広葉樹林の地中へ播種した種子は、播種翌年の4月半ばから実生が発生しはじめ5月前半に発生のピークを迎えた。落葉広葉樹林の地表に播種した種子は5月半ばに一つ実生発生したのみであった。常緑広葉樹林では、地中、地表への播種処理ともに、やや遅れて5月はじめから発生したが発生のピークは5月前半であり、落葉広葉樹林と差はほとんどなかった(図-3)。観察期間終了時までの実生の発生率は、落葉広葉樹林の地中へ播種したものが $50.0 \pm 15.8\%$ 、地表へ播種したものが $2.5 \pm 2.5\%$ 、常緑広葉樹林の地中へ播種したものが $20.0 \pm 4.1\%$ 、地表へ播種したものが $37.5 \pm 4.8\%$ となっており、落葉広葉樹林では地中へ播種したもののほうが地表へ播種したものよりも発生率が高くなっていたが、常緑広葉樹林では差は小さく有意ではないものの地表へ播種したもののほうが発生率が高くなっていた(表-1)。

これらブナ科4樹種の実生の発生率(表-1)に影響する要因を一般化線形混合モデル(GLMM)により解析した結果、樹種、樹種と林分の交互作用、林分と処理の交互作用の有意な効果が認められた(表-2)。アラカシ、コナラ、コジイの推定パラメータはいずれも有意に負の値となっており、アベマキの発生率が他の3種より有意に高いことを示していた。樹種と林分の交互作用では、アラカシ、コジイの落葉広葉樹林における推定パラメータがいずれも有意に正の値となっており、アラカシ、コジイの常緑広葉樹林は、落葉広葉樹林で有意に発生率が高くなること、すなわち常緑広葉樹林では発生率が低くなることが示されていた。林分と処理の交互作用では、落葉広葉樹林の地表播種

表-1. ブナ科4樹種の各林分、各処理での観察期間全体における実生の発生率(平均値 $\pm$ 標準誤差*)

樹種	林分	処理	発生率(%)**
コジイ (<i>Castanopsis cuspidata</i>)	落葉広葉樹林	地中	38.8 ± 4.5^{abc}
		地表	12.5 ± 7.2^{cd}
	常緑広葉樹林	地中	14.6 ± 4.0^{cd}
		地表	2.1 ± 2.1^{cd}
アラカシ (<i>Quercus glauca</i>)	落葉広葉樹林	地中	56.3 ± 6.3^{ab}
		地表	29.2 ± 7.2^{bcd}
	常緑広葉樹林	地中	10.4 ± 4.0^{cd}
		地表	6.3 ± 4.0^{d}
アベマキ (<i>Quercus variabilis</i>)	落葉広葉樹林	地中	66.7 ± 5.9^a
		地表	22.9 ± 12.9^{bcd}
	常緑広葉樹林	地中	57.3 ± 14.5^{ab}
		地表	30.8 ± 11.2^{abcd}
コナラ (<i>Quercus serrata</i>)	落葉広葉樹林	地中	50.0 ± 15.8^{ab}
		地表	2.5 ± 2.5^{cd}
	常緑広葉樹林	地中	20.0 ± 4.1^{bcd}
		地表	37.5 ± 4.8^{abcd}

*4サイトにおける平均値 $\pm$ 標準誤差を示す。**異なるアルファベットはTukeyの多重比較により統計的に有意差があることを示す。

表-2. 一般化線形混合モデル(GLMM)によるブナ科4樹種の実生の発生率に影響する効果の解析結果

	推定値	標準誤差	Wald z value	p 値
(切片)	0.111	0.302	0.368	0.713
樹種-Q. glauca	-2.551	0.509	-5.010	>0.001***
樹種-Q. serrata	-0.963	0.420	-2.295	0.022*
樹種-C. cuspidata	-2.231	0.499	-4.473	>0.001***
林分-落葉広葉樹林	0.677	0.379	1.786	0.074
処理-地表	-0.648	0.388	-1.672	0.095
樹種-Q. glauca : 林分-落葉広葉樹林	2.112	0.546	3.869	>0.001***
樹種-Q. serrata : 林分-落葉広葉樹林	-0.229	0.500	-0.458	0.647
樹種-C. cuspidata : 林分-落葉広葉樹林	1.167	0.567	2.057	0.040*
林分-落葉広葉樹林 : 処理-地表	-1.435	0.398	-3.609	>0.001***
樹種-Q. glauca : 処理-地表	0.727	0.517	1.406	0.160
樹種-Q. serrata : 処理-地表	0.532	0.506	1.052	0.293
樹種-C. cuspidata : 処理-地表	-0.000	0.581	-0.001	0.999

* $p < 0.05$, ** $p < 0.01$, *** $p < 0.001$ 。

における推定パラメータが有意に負の値となっており、落葉広葉樹林では地表へ播種すると発生率が低くなることが示されていた。

またブナ科4樹種の実生の発生日(表-3)に影響する要因を一般化線形混合モデル(GLMM)により解析した結果、樹種、樹種と処理の交互作用の有意な効果が認められた(表-4)。コジイの推定パラメータは有意に正の値となっており、コジイの実生発生は他の3種より有意に遅くなることが示されていた。樹種と処理の交互作用では、コジイの地表播種における推定パラメータが有意に負の値となっており、コジイの地表播種で発生日が早くなることが示されていたが、これは、発芽する種子の数が少ないことが関係しているものと思われる。

表-3. ブナ科4樹種の各林分、各処理における実生の発生日*
(平均±標準誤差**)

樹 種	林 分	処 理	発生日*	発芽した 種子の数
コジイ (<i>Castanopsis cuspidata</i>)	落葉広葉樹林	地中	387.9±31.2	18
		地表	295.5±62.4	6
	常緑広葉樹林	地中	366.7±48.2	7
		地表	197	1
アラカシ (<i>Quercus glauca</i>)	落葉広葉樹林	地中	78.3± 3.8	27
		地表	127.2±30.3	14
	常緑広葉樹林	地中	98.8± 6.1	5
		地表	99.0±15.9	3
アベマキ (<i>Quercus variabilis</i>)	落葉広葉樹林	地中	43.4± 4.3	32
		地表	51.8± 8.9	10
	常緑広葉樹林	地中	45.0± 5.6	21
		地表	65.2± 5.6	13
コナラ (<i>Quercus serrata</i>)	落葉広葉樹林	地中	43.6± 5.1	20
		地表	46	1
	常緑広葉樹林	地中	49.9± 6.6	8
		地表	46.7± 5.5	15

*コジイ、アラカシ、アベマキの発生日は2011年4月1日からの日数、コナラの発生日は2012年4月1日からの日数で示した。**各林分、各処理において実生発生まで至った種子の実生の発生日をそれぞれ算出し、平均と標準誤差を求めた。

表-4. 一般化線形混合モデル (GLMM) によるブナ科4樹種の
実生の発生日に影響する効果の解析結果

	推定値	標準 誤差	t value	p 値
(切片)	47.530	14.761	3.220	0.002
樹種-Q. glauca	41.045	26.512	1.548	0.123
樹種-Q. serrata	3.254	24.444	0.133	0.894
樹種-C. cuspidata	308.247	25.637	12.024	>0.001***
林分-落葉広葉樹林	-7.378	16.357	-0.451	0.653
処理-地表	6.689	19.961	0.335	0.738
樹種-Q. glauca : 林分-落葉広葉樹林	-1.972	28.381	-0.069	0.945
樹種-Q. serrata : 林分-落葉広葉樹林	1.124	28.661	0.039	0.969
樹種-C. cuspidata : 林分-落葉広葉樹林	42.468	29.906	1.420	0.157
林分-落葉広葉樹林: 処理-地表	11.385	23.908	0.476	0.635
樹種-Q. glauca : 処理-地表	28.887	26.259	1.100	0.273
樹種-Q. serrata : 処理-地表	-8.959	31.045	-0.289	0.773
樹種-C. cuspidata : 処理-地表	-115.229	32.967	-3.495	>0.001***

* $p < 0.05$, ** $p < 0.01$, *** $p < 0.001$ 。

2. 林床における種子への加害

図-4は、各ブナ科4種の各林分の林床に設置した種子への加害割合を、月ごとに加害要因別に示したものである。各林分での加害の季節的な変化の傾向を知るために、各月、各林分のすべてのサイトにおいて回収した種子をすべて合計して求めた。なお、月初めの回収分は前の月の加害を反映しているため、前の月の合計に含まれている。

コジイは、落葉広葉樹林ではほとんど加害がみられなかったが、常緑広葉樹林では5月、6月に加害割合が約7割、約9割と急増していた。その加害のほとんどはキクイムシ類によるものであった。アラカシも5月、6月は常緑

広葉樹林においてキクイムシ類による加害が約7割、約9割と卓越していた。

アベマキは、落葉広葉樹林では鱗翅目の加害が多く、その割合は時間とともに増加し、最も多い5月で約3割となっていた。常緑広葉樹林においても、鱗翅目の加害が時間とともに増加し5月で3割程度であった。常緑広葉樹林では、コジイやアラカシと同様に5月にキクイムシ類による加害を5割程度受けていた。コナラも、落葉広葉樹林では鱗翅目の加害が多く、4月では8割程度に達していた。4月、5月はケシキスイ類による加害が約1割から2割みられた。常緑広葉樹林では、鱗翅目の加害は少なくケシキスイ類による加害が約3割みられた。

鱗翅目は、落葉広葉樹林、常緑広葉樹林、アベマキ、アラカシ、コナラでクロサンカクモンヒメハマキ (*Cryptaspa-sma trigonana* (Walsingham)) がみられた。コジイでわずかにみられた鱗翅目については特定できていない。コナラでみられたケシキスイ類としては、両林分ともマルキマダラケシキスイ (*Stelidota multiguttata* Reitter) とアカマダラケシキスイ (*Lasiodactylus pictus* (MacLeay)) がみられた。キクイムシ類については種同定できていない。なお、カビによる加害や内部変質したものの割合は、総じて少なく明瞭な傾向は認められなかった。

IV. 考 察

落葉広葉樹であるアベマキ、コナラの実生の発生は、コナラではやや遅れるものの、落葉広葉樹林、常緑広葉樹林ともに播種翌年の4月下旬から5月の前半にピークがみられた。一方、常緑広葉樹であるアラカシの実生の発生のピークは、落葉広葉樹林で5月後半から6月半ばであり、常緑広葉樹林では6月半ばから後半と遅くなっていた。コジイにいたっては、落葉広葉樹林では8月半ばから、常緑広葉樹林では10月半ばから発生し始めた。広木・松原(1982)は、アベマキ、コナラは秋の種子落下後、その多くが年内に幼根が発根したが、アラカシやコジイは落下後、年内には幼根の発根がほとんどなかったことを報告している。幼根が発根する最低温度条件を調べた研究によれば、コナラで5℃以上、シイ・カシ類で15℃以上であり、樹木の天然分布と密接な関係があることが指摘されている(橋詰・相川 1978)。また同じ報告の中でコナラ、シイ・カシ類の上胚軸の伸長速度は、いずれも25℃から30℃で最適であったものの、その中でアラカシ、スダジイでは、温度が低下すると伸長速度が顕著に低下したことが述べられている。暖温帯常緑広葉樹林を構成するアラカシ、そしてコジイは、幼根の発根や上胚軸の発生に対する温度要求性がコナラやアベマキよりも高く、本実験での地上部における実生発生が遅くなっていたことが考えられた。またアラカシやコジイは、落葉広葉樹林よりも常緑広葉樹林で実生の発生開始が概して遅くなっていた。本調査地の常緑広葉樹林の地温は、落葉広葉樹林の地温観測地点と標高や斜面位置がほぼ同じであるものの、季節を通じて低く、特に

図-4. ブナ科4樹種の各林分の林床に設置した種子への加害割合 (%)

各樹種について、各月に回収した種子の総数を100%とした。2011年3月は、2011年3月26日と4月5日回収分の総計、2011年4月は2011年4月13日、21日、26日と5月6日回収分の総計、2011年5月は2011年6月2日回収分、2011年6月は2011年7月6日回収分、2012年3月は2012年4月9日回収分、2012年4月は2012年5月10日回収分、2012年5月は2012年6月10日回収分を示している。

春先で低くなっていた。常緑広葉樹のアラカシやコジイの発芽や実生発生に対する温度要求性の高さが林分による実生の発生日の差を生じさせていることが示唆された。

同じ常緑広葉樹であってもアラカシはほとんどが播種翌年に実生が発生していたが、コジイは翌年秋から実生が発生し始め、翌々年に発生するものの方が多く、アラカシ、コナラ、アベマキよりも有意に発生が遅くなっていた。市野(1991)は、愛知県東三河地域においてコジイとスダジイの発芽・初期成長の過程を詳細に調べ、コジイもスダジイも子葉内の貯蔵物がまず下胚軸および根の伸長のためのエネルギー源やその材料資源として消費されるが、スダジイは下胚軸や根の伸長途中である6月くらいから地上部の

器官が成長し始めるのに対し、コジイは子葉内が空になるまで下胚軸および根に貯蔵物を送り続けた後初めて地上部の器官を展開し始めることを示した。そしてコジイは8月以降、遅いものでは10月から上胚軸を展開することを報告している。市野は、これにより、コジイは梅雨から夏にかけての日照不足や高温による消耗を避けることができると推察している。また Hiroki and Ichino (1998) は、名古屋大学構内の圃場においてコジイとスダジイの実生の発生・成長を比較し、コジイに関しては暗いところでは実生の上胚軸の初期成長が2年目まで遅延することによって呼吸速度を下げ、スダジイよりも生存率が高くなる可能性を示した。本研究におけるコジイの発生には、このようなコ

ジイの発芽・初期成長過程での戦略的な遅延も関係しているのかもしれない。

しかしながら実生の発生開始の遅い常緑広葉樹のアラカシ、コジイの実生発生率は、落葉広葉樹林では高く、常緑広葉樹林では低くなるというように、林分間での違いが顕著になっていた。また、常緑広葉樹林でのそれらの実生の発生率は、地表のリター層内に放置した場合と地中に埋めた場合、いずれの処理においても10%程度と低くなっていた。林床における種子への加害を調べたところ、常緑広葉樹林では2011年度は5月以降キクイムシ類の加害がすべての樹種において卓越していた。6月になると調べたほとんどの種子がキクイムシ類によって加害されていた。上田ら(1993)においても、同じ京都市内の常緑広葉樹林のアラカシ、シラカシ、マテバシイの落下後種子への昆虫の加害時期と程度が調べられ、5月以降特にマテバシイにおいてドングリキクイムシによる加害が顕著に増加することが示されている。キクイムシ類は雌成虫が自力でブナ科種子の果皮に孔を穿って侵入する場合と、種子が発根して子葉がむきだしになった部分から侵入する場合がみられ、侵入した雌はその後坑道を掘り産卵し、成虫、幼虫ともに種子内部を食害することが知られている(上田ら 1993)。本研究の林床における種子への加害において、キクイムシ類の加害は一部の発根したアベマキ種子などでもみられたが、幼根の発根の未だみられないアラカシ、コジイ種子で多くみられた。一方、上胚軸が伸長し地上部で葉が展開した種子では加害が認められなかった。また本研究の播種実験終了後、実生発生がみられなかった種子を地中から一部掘り出したところ、キクイムシ類が加害したであろうと考えられる典型的な侵入孔と種子内部が食害された形跡のあるアラカシやコジイの種子が常緑広葉樹林において多数認められた。本研究のキクイムシ類の加害が多数発生した常緑広葉樹林において、落葉広葉樹のアベマキやコナラは4月の下旬から5月の前半に実生発生のピークがあったのに対し、常緑広葉樹のアラカシやコジイの実生発生時期はキクイムシの加害が卓越する5月以降のそれぞれ6月半ばから後半、10月半ばからとなっていた。したがって、こうしたキクイムシ類による加害が常緑広葉樹林におけるアラカシ、コジイの実生発生率を大きく低下させている可能性が考えられた。

落葉広葉樹のアベマキやコナラでは、鱗翅目による種子への加害が落葉広葉樹林の林床において多くみられた。本調査地でもみられたクロサンカクモンヒメハマキなどの蛾類は、落ち葉などに産卵し、主にブナ科の種子が発芽したり果皮が裂けたりして、果皮内の子葉がむき出しになった部分などから幼虫が侵入し食害する(上田ら 1993)。本研究の林床における種子への加害の調査においても、鱗翅目の加害は発根などに起因する種子の裂け目から起こっていた。アベマキやコナラの種子は、その多くが落下後速やかに発根することが知られており(広木・松原 1982)、調査地におけるアベマキやコナラが優占する落葉広葉樹林の林

床では、発根が遅いコジイが優占する常緑広葉樹林よりも林床の種子を加害する鱗翅目にとって有用な資源が多く、それらの密度が高まっていることが推察された。これに対し、コジイが優占する常緑広葉樹林の林床では、コジイの発根や地上部の発生が遅いために、キクイムシ類の加害発生まで有用な資源が多く残されており、これにより自力で孔を穿って侵入することが可能なキクイムシ類が優占的となった可能性がある。熱帯林をはじめ最近では様々な森林で、親木の周囲での特定の捕食者や菌類の集中といった距離・密度依存的な効果が報告されているが(Janzen 1970; Connell 1971; Maeto and Fukuyama 1997; Wada *et al.* 2000; Yamazaki *et al.* 2009)、本研究のブナ科樹種の林床における種子への加害において、密度依存的な効果が認められることが示唆された。

本研究では、種子の播種実験について、地表のリター層内に放置した場合と地中に埋めた場合の2通りの処理を実施したが、落葉広葉樹林において地表に放置した場合には、対象としたブナ科樹種の実生の発生率は有意に低下していた。特に、落葉広葉樹のアベマキやコナラでは、二つの処理間の実生発生率の差が、常緑広葉樹林よりも落葉広葉樹林で大きくなっていた。ブナ科の樹種は乾燥すると急速に発芽力を失うことが知られており(橋詰・相川 1978)、開空度の大きい林分などでは、種子が十分な落葉量に被覆されることが実生の発生や成長に重要であることが指摘されている(阿部・橋本 2005)。林床に設置・回収した種子では、乾燥により内部まで変質していることが肉眼で観察できるものは少なかったが、落葉広葉樹林では冬期の落葉により、常緑広葉樹林に比べて種子の発根、実生の発生期に明るい環境となり、乾燥の影響を受けやすいことが考えられた。それに加え、本研究において、アベマキやコナラの種子は、落葉広葉樹林の林床で鱗翅目の加害を多く受ける傾向がみられた。鱗翅目の加害は、先にも示したように落ち葉などに産卵され孵化した蛾類の幼虫が発根などによってできた種子の裂け目から侵入することによって起こることが知られている(上田ら 1993)。したがって、鱗翅目による加害は、主に地表のリター層内の種子で起こり、地中に埋めた種子ではほとんど起こらないだろう。こうしたことから、アベマキやコナラでは、落葉広葉樹林の地表のリター層内の種子については、乾燥による影響とともに、鱗翅目による密度依存的な死亡によって、実生の発生率が低下する可能性が示唆された。

以上より、京都市近郊二次林の遷移進行に伴う林分構成の違いは、地温や乾燥状態といった非生物的環境要因の変化とともに、種子から実生発生に至るまでの加害昆虫相の密度依存的な変化といった生物的要因をも変化させ、対象としたブナ科4種の実生発生に大きな影響を及ぼしている可能性が指摘された。しかしながら加害昆虫による虫害率は、種子落下後の加害においても種子生産量とともに変動することが知られている(上田ら 1993)。本調査地におけるブナ科樹種の種子生産量については、2009年秋にコジ

イの大豊作, 2011 年秋にコナラとアラカシの豊作がみられた。今後はこのような種子生産の変動に対する加害昆虫相や虫害率の変化, さらに本研究で把握できなかったネズミの加害や貯食行動の林分構成による変化も調べていく必要がある。

本研究の宝ヶ池丘陵林山での調査は, 京都市から許可をいただいで行った。松ヶ崎妙法保存会の皆様には, 本研究の調査地の履歴について貴重な情報をいただいた。また, 京都府立大学森林植生学研究室の乾彰展氏には調査にご協力いただいたとともに, 大学院博士後期課程の國永知裕氏ならびに 2 人の査読者には本論文に対して貴重なご意見をいただいた。鱗翅目の同定は, 元京都府立大学教授の吉安裕博士に行っていた。ここに記して厚く御礼申し上げる。なお, 本研究は, 科学研究費補助金「都市近郊二次林の遷移進行がブナ科樹木の分散パターンに与える影響の解明」(研究課題番号 21880042 研究代表者: 平山貴美子) によって行われた。

引用文献

- 阿部信之・橋本良二 (2005) コナラ果実に対する落葉被覆が実生の発生と成長に及ぼす影響. 日緑工誌 30: 632-638
- Connell LH (1971) On the role of natural enemies in preventing competitive exclusion in some marine animals and in rain forests. In: Dynamics of populations. den Boer PJ, Gradwell GR (eds) Centre for Agriculture Publishing and Documentation, 298-310
- den Ouden J, Jansen PA, Smit R (2005) Jay, mice and oaks: Predation and dispersal of *Quercus robur* and *Q. petraea* in North-western Europe. In: Seed fate: Predation, dispersal and seedling establishment. Forget P-M, Lambert JE, Hulme PE, Vander Wall SB (eds) CABI Publishing, 223-239
- 橋詰隼人・相川敏朗 (1978) ブナ科 4 樹種のタネの発芽特性. 鳥大農研報 30: 128-133
- 平山貴美子・山田勝俊・西村辰也・河村翔太・高原 光 (2011) 京都市近郊二次林における遷移進行に伴う木本種構成および種多様性の変化. 日林誌 93: 21-28
- Hiroki S, Ichino K (1998) Comparison of growth habits under various light conditions between two climax species, *Castanopsis sieboldii* and *Castanopsis cuspidata*, with special reference to their shade tolerance. Ecol Res 13: 65-72
- 広木詔三・松原輝男 (1982) ブナ科植物の生態学的研究 III. 種子-実生期の比較生態学的研究. 日生態誌 32: 227-240
- 市原 優・升屋勇人・窪野高德 (2010) コナラとミズナラの堅果に対する *Ciboria batschiana* の病原性. 日林誌 92: 100-105
- 市野和夫 (1991) 東三河地方の森林植生について II. スダシイ林とコジイ林. 愛知大総合郷土研究所紀要 36: 112-18
- Janzen DH (1970) Herbivores and the number of tree species in tropical forests. Am Nat 104: 501-528
- Kikuzawa K (1988) Dispersal of *Quercus mongolica* acorns in a broad-leaved deciduous forest I. Disappearance. For Ecol Manage 25: 1-8
- Kotani PM (2007) Effects of fungal seed pathogens under conspecific and heterospecific trees in a temperate forest. Can J Bot 85: 918-925
- 久野春子・新井一司・細木大輔・深田健二 (2001) 都市近郊林の林床管理の有無による植生と環境の特徴その 2 林床の光, 気温, 地温および土壌条件の特徴. 日緑工誌 27: 20-25
- Maeto K, Fukuyama K (1997) Mature tree effect of *Acer mono* on seedling mortality due to insect herbivory. Ecol Res 12: 337-343
- Matsuda K (1985) Studies on the early phase of the regeneration of a konara oak (*Quercus serrata* Thunb.) secondary forest II. The establishment of current-year seedlings on the forest floor. Jpn J Ecol 35: 145-152
- 箕口秀夫 (1993) 野ネズミによる種子散布の生態的特性. (動物と植物の利用し合う関係. 川那部浩哉監修, 鷺谷いづみ・大串隆之編, 平凡社). 236-253
- 森下和路・安藤 信 (2002) 京都市市街地北部森林のマツ枯れに伴う林相変化. 森林研究 74: 35-45
- 村田 源 (1984) 京都府の植生. (日本植生誌 [5] 近畿. 宮脇 昭編, 至文堂). 453-464
- 西村尚之・大田武志・坂本圭児・千葉喬三 (1998) コナラとアベマキの実生の成長に及ぼす光と土壌水分の影響. 日緑工誌 23: 220-227
- 奥田 賢・美濃羽靖・高原光・小椋純一 (2007) 京都市東山における過去 70 年間のシイ林の拡大過程. 森林立地 49: 19-26
- 奥富 清・辻 誠治・小平哲夫 (1976) 南関東の二次林植生—コナラ林を中心として—. 東京農工大学農学部演習林報告 13: 55-66
- 小野由紀子・菅沼孝之 (1991) イチイガシの発芽および当年生実生の初期成長について—アラカシ, シラカシと比較して—. 日生態誌 41: 93-99
- R Development Core Team (2013) R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing
- 立花吉茂 (1989) 日本産野生樹木の種子繁殖に関する研究 (1) ブナ科コナラ属, マテバシイ属およびシイノキ属の種子発芽に対する温度の影響について. 日本植物園協会誌 23: 8-14
- Tomita M, Hirabuki Y, Seiwa K (2002) Post-dispersal changes in the spatial distribution of *Fagus crenata* seeds. Ecology 83: 1560-1565
- 上田明良・五十嵐正俊・伊藤賢介 (1993) アラカシ・シラカシ・マテバシイの堅果に対する虫害 (II)—落下後堅果へ昆虫の加害時期と程度—. 日林論 104: 681-684
- Ueda A (2000) Pre- and post-dispersal damage to the acorns of two oak species (*Quercus serrata* Thunb. and *Q. mongolica* Fischer) in a species-rich deciduous forest. J For Res 5: 169-174
- Wada N, Murakami M, Yoshida K (2000) Effects of herbivore-bearing adult trees of the oak *Quercus crispula* on the survival of their seedlings. Ecol Res 15: 219-227
- 養父志乃夫・駒走裕之・中島敦司・山田宏之 (1998) 緑化用ブナ科植物 9 種の種子発芽に与える温度等諸条件の影響. 日本造園学会研究発表論文 16: 497-500
- Yamazaki M, Iwamoto S, Seiwa K (2009) Distance- and density-dependent seedling mortality caused by several diseases in eight tree species co-occurring in a temperate forest. Plant Ecol 201: 181-196