日本海側での大葉化・小葉化について

メタデータ	言語: Japanese 出版者: 公開日: 2019-12-05 キーワード (Ja): キーワード (En): 作成者: 古池, 博, Furuike, Hiroshi メールアドレス: 所属:
URL	https://doi.org/10.24517/00056326

This work is licensed under a Creative Commons Attribution-NonCommercial-ShareAlike 3.0 International License.

古池　博*：日本海側での大葉化・小葉化について

Hiroshi FURUIKE*：Notes on the Clinal Variations in Leaf Size of Several Trees and Herbs Indigenous to the Japan Sea Region.

はじめに

日本に分布する高等植物の一群が日本海側と太平洋側で葉の大きさの分化をおこしていることは従来より注目され，さまざまな事例が報告され説明が試みられてきた。

代表的な学説は，日本海側が多雪地域であることに注目して，春先の多量の雪解け水が日本海側での大葉化をもたらす原因であるとするものである。この説明のような単独要因では，因果関係にたち入って説明するには多くの困難があることが次第に明らかになりつつある様にみえる[1)]。

葉の多様性は，従来より植物学的研究の一分野であった。PIANKA 1978 は，葉の多様性を，多様な環境条件のもとで個々の植物の一生の繁殖成功度を最大化する様に働いた自然淘汰の結果であるとみなし，これを"葉の戦術"leaf tactics とよんだ。

私は，この見地を日本海側での大葉化・小葉化現象の解明にあたっても堅持すべきであると考える。

DARWIN 1859 がその代表的な著作である"種の起源"のなかで，しばしば"あらゆる関係のなかで生物対生物の関係が最も重大である"と強調したことはよく知られている。彼はこの著作の地理的分布を論じた章の最初の部分でも現在の分布は物理的条件の差異では説明できないことを指摘してここでも生物対生物の関係の重要性を強調している。

この論文で取り扱うテーマは，事実としてはよく知られた現象であり，しばしば，その説明がおこなわれてきたものである。しかし"生物対生物の関係"から十分説明がおこなわれたとはいいがたい様に私には思われる。

この論文が目的とするのは，この現象についての従来の所説を再検討することとあわせて気候的要因の植生による修飾・改変や植物体の競争現象など，植物間の相互作用から日本海側での大葉化・小葉化現象の説明を試みることである。第Ⅰ部では，日本海地域での大葉化・小葉化現象が一般的な傾向であることを確認するとともに，従来からの所説である，多雪条件の関与，特に春先の雪解け水分説の妥当性を検討し問題点を指摘する。さらに，葉の最適大きさの決定に係って発表されている若干のモデルを使って日本海側の気候的特性が葉の大きさの決定に及ぼす影響を吟味し，春先の土壌の水ポテンシャル以外の気候的要因も葉の大きさの決定に大きく関与していること，日本海型気候による土壌の水ポテンシャルの影響は春先の雪解け水に限定されないこと，しかも林床の光環境のように，それらの気候的要因が植生によって修飾・改変された状態で作用し，葉の大きさの決定に関係していることをしめす。第Ⅱ部では，群落での植物間の競争現象が苗条の大型化を自然選択上，有利な形質とすることから，ひとたび，より大型の植物が生活するようになった環境では，他の植物にも苗条が大型化する方向に淘汰圧が働くとの仮説（「背伸び効果」の仮説）を提唱し大型化にともなう大葉化現象が地域的に一般的傾向となりうる可能性を指摘する。第Ⅲ部では日本列島および東アジアでのウバユリ属の種分化と植生の照応関係を検討し，第Ⅰ部，第Ⅱ部でのべた理論と一致することをしめす。

なお，この論文では，地史的・古環境的事実，理論，仮説，及びそれらの領域に及ぶ議論は対象外とする。

この論文が対象とする現象についての研究は近年になって一定の進歩をとげたが，そのしくみや由来などについて確実なことはほとんどわかっていない。したがって新しい知見はすみやかに公表されることが期待される。同様に，まじめにこの現象と取り組んだ理論的所産もすみやかに発表されることがこの分野の進歩のために役立つものと考えられる。

私が，この現象についての一つの考えを公にするのは，こうした見地からで今後のこの分野の研究にたいしていくらかでも寄与するところがあることを願っている。

第Ⅰ部

1　日本海型植物の特徴

日本海側に分布する植物が複雑な要素から構成されることは杉本順一 1954 や福岡誠行 1966 などの研究によって明らかにされた。これらの植物相の研究は，その複雑な構成にもかかわらず，日本海側に分布する種類には共通の，特徴的な傾向が認められるということであった。

この問題を検討した堀田満 1974 によると次の様にま

* 〒920　金沢市本多町2－2－3　金城高等学校
Kinjo High School, Kanazawa-city 2-2-3, Ishikawa pref.

1）この仮説のなかには，日本列島の地史（気候変動をふくむ）や，それにもとづく植生の変遷にもあわせて原因をもとめるものがあるが，春先の多量の雪解け水を現在の主な要因とみることには変りはない。

とめられるであろう。

i）常緑木本（暖温帯系のもの）

高木から低木化し，低温と乾燥から積雪下で保護されるように適応したものが多いとされる。例としてはハイイヌガヤ，ユキツバキ，ヒメモチ，エゾユズリハ，ヒメアオキなどがあげられている。

ii）落葉木本（温帯系のもの）

葉が大型，広葉化し薄くなっている。冬には落葉するので積雪条件にたいする直接の適応とは考えられないとされる。例としては，ヤブデマリとケナシヤブデマリ，ゴマギとヒロハゴマギ，カワラハンノキとミヤマカワラハンノキ，マンサクとマルバマンサク（いずれも後者が日本海型）などがあげられている。

iii）草本

広葉化が認められている。例としてはカメバヒキオコシ系とイヌヤマハツカ系，マイヅルソウ，ヒロハキソチドリとナガバキソチドリ，イブキトラノオ，ツクバネソウなどがあげられている。

堀田満が指摘する通り，これらの例はまさに典型の例示にすぎない。最近の研究もたとえば，萩原信介 1977，馬淵智生 1980 などによって，ii にはブナが，iii にはスハマソウが典型としてあげられる様に，日本海側における常緑木本の低木化，落葉木本及び草本の大型・広葉化は，フロラの構成要素の多くに共通する，普遍的な特徴である様に見える。

最近における統計的手法による研究結果が発表される以前から，多くの植物学者は，野外観察と腊葉の比較から，この事実には十分注目していた。

以下日本海型植物の特徴が前述の様な傾向であることを前提として議論を進めたい。

2　多雪条件特に春の雪解け水分説による日本海型植物の特徴の説明の妥当性

堀田　満 1974 は，日本海型植物の特徴を多雪条件と結びつけて説明することを試みた。

まず，常緑木本の低木化は積雪下での低温と乾燥への適応であるとされる。ユキツバキが京都ではヤブツバキよりも冬の低温障害をおこしやすいこと，チシマザサ系がスズタケ系と比較して，草型や越冬芽の位置が多雪条件に適応的であることなどが根拠にあげられている。

かって，正宗厳敬 1957 が指摘した様に，日本海側の植相の特性の一つとして，ヒノキ，スギ，イチイ，ハイイヌガヤなどの横臥型もしばしば認められる。これは，いわゆるウラスギをオモテスギと区別する「伏条性」（遠山富太郎 1976）とも結びつくものであるが，低木化は，津山　尚 1949，1956，1968 なども指摘した様に，匍匐型の樹形を持つことによって雪圧で倒れたり折れたりしないための適応としても十分意味があると思われる。

したがって，この説明は一応妥当と思われるが他方，熱帯雨緑モンスーン林や熱帯落葉乾生林でも高木が落葉樹である森林で低木に常緑樹が参加しているとする報告（SCHMITHÜSEN 1961，奥富　清 1977 など）にてらしてみればこの説明だけでは十分とはいえず，より一般的なわく組みのなかで問題を検討する必要がある。低木化が多雪条件への適応であるということは否定できないが，より一般的には，落葉樹林への常緑樹の一つの適応形態であることが推測されるのである。それは，かって，正宗厳敬 1953 が指摘した様に落葉樹がまだ葉を展開し終らない期間に光を充分利用することのできる生活様式と結びついたものである可能性が大きい（この問題はあとで論ずる）。

次に堀田　満 1974 は落葉樹や草本の大葉化，広葉化を次の様に説明した。すなわち，植物にとって光合成の場である葉をいかに有効に展開し，初期生長において他の植物との競争に有利な地位をしめるかは種の生存上重要であると考えられるとする。したがって，葉面積をできるだけ大きくするということは，種の生存にとって有利な性質一生長にたいして適応形質であるとしたうえで，問題はなぜ，太平洋側で小葉化や狭葉化がおこるかであると問題を設定しなおす。堀田　満自身のこの問いにたいする答えは，葉の展開期の 4～5 月においては，太平洋側ではやや乾燥した，土壌水分条件となるのに対して，日本海側では融雪水の関係で土壌水分が多いこと，いいかえれば葉の展開期の利用可能な水分の差が，葉の大きさを規定しているのではないかという仮説である。この仮説（以下春の融雪水分説という）については検討すべき余地が少くない。堀田　満自身もこの仮説には慎重であってカワラハンノキとミヤマカワラハンノキがともに谷沿いの水湿地を生活域としていることをあげてその妥当性を検討する余地のあることを示唆している。ヤマハツカ属の水分要求を実験的に検討した黒崎史平 1975 も日本海要素と太平洋要素を比較して確認された土壌水分要求のわずかな違いが生育初期の生態的な差をもたらしていることは言い切れないとしている。事実，4～5 月の土壌や植生にたいする水分供給だけを考えるならば，堀田　満のいう 4～5 月の降水量も考慮に入れないわけにはいかないが，この点では日本海側の方が太平洋側に比較してはるかに少い。たとえば 4 月の降水量は山形 68 mm，新潟 99 mm，金沢 153 mm にたいして，宮古 80 mm，尾鷲 367 mm，鹿児島 235 mm，5 月については山形 66 mm，新潟 94 mm，金沢 149 mm にたいして，宮古 100 mm，尾鷲 358 mm，鹿児島 273 mm（東京天文台 1978）となっている。その他平均湿度，日照時間，一定量以上の日降水量の日数，降水量の半旬別平年値などをみても春期における気象的条件には日本海側の乾燥，太平洋側の湿潤がしめされている。もともと春はフェーン

現象の時期であって脊りよう山脈の風上側にあたる太平洋側が湿潤で風下側の日本海側で乾燥するのは当然なのである。

これらの気象条件は春の雪解け水による土壌水分の供給と比較すれば無視しうるものなのであろうか。仮説はこの前提にたっていることになるが，私にはなお十分の証明を要するものと思われるのである。

加藤芳朗・橋本与良 1978 によれば，裏日本の多雪，根雪堆積が連続的に水分を供給してブナ（スギ・ヒバ）の森林が発達する山腹や低山地域に表層グライ系褐色森林土 *gB* を生成し，あるいは鉄型湿性ポドゾル *Pw*(*i*) を生成する場合のあることが指摘されている。しかし，これは地域的に存在するのであり，しかも，しかもその場合でも山頂部や山麓では表日本と共通の土壌型が分布するのであるから，土壌型を媒介にしても多雪条件と大葉化・広葉化を結びつけるうえには困難がある。

河野昭一 1974 は日本列島及びその周辺の地理的クラインの例としてマイヅルソウ，ツクバネソウ，ブナなどの例をあげてこのテーマにふれ，日本海気候を特徴づける要因の一つとして冬期間における平均雪量 50 cm のライン（薄井　宏のいわゆるミヤコザサ線，あるいは鈴木時夫・鈴木和子 1971 の日本海指数 90°の線）の意味に言及するとともに，連続的な地理的変異を生み出した機構は明らかではないが，後氷期における温帯要素の北上にしたがって，日本列島西南部においては特に地域集団間に局地的な区分化と隔離が強く働いたとみなしている。しかし，問題の淘汰圧の本性については言及することを保留している。河野昭一ら 1980 は，日本列島におけるツクバネソウの地理的クラインについての研究を発表したが，そのなかでこのツクバネソウの大型葉・小型葉という連続的な変異が積雪に由来する豊富な水の供給可能性という点から，説明が可能であるとして，淘汰圧の性格について一歩ふみ込んだ解釈をしていることが注目される。

その後，堀田　満 1978 は，ヴイルム氷期の気候変動にともなう環境変動（気候とそれにともなう植生の変動が主要なものとされている）がどのような種内変異をもたらしたかという視点から総説的な論文を発表した。日本海側と太平洋側における降水量及びその季節的な配分の違いを，日本列島内での植物群の分化に及ぼす環境的要因の一つとして重視し，日本海側での大量の降雪が"小形植物に対して冬期における乾燥や低温からの保護と，春期の生育開始期における雪どけによる多量の水分の供給という効果をもたらす"とし，春の融雪水分説を一般化した視点にたちつつ，マンサクの葉形の地理的変異などの例をあげて，現在の気候分布からのずれを地史的要因から解明する方向を示唆している。また，草原型植生の発達を推測する観点から，これと結びついたキスゲ属 *Hemerocallis* の場合を論じて問題解決の一つの方向をしめしている。

水分の供給と植物の成長，あるいは光合成の関係は古くから論じられてきたところであるが，水分の供給可能性の生態学的意義はまだ十分に明らかになっていない。もっとも，水分の欠乏―いわゆる水分ストレスが，光合成速度や成長速度を制約することは明らかである（FRITTS 1976，牛島忠広 1967，及川武久 1979，金井竜二 1978，田崎忠良 1978 a，1978 b など）。

しかし，水ストレスの存在が，植物の葉の成長を制約することが，植物生理学的に確認されているという事実は必ずしも春の融雪水分説が正しいことの証明にならないことに注意する必要がある。

第 1 に水ストレスにたいする成長抑制のしくみは，陸上植物にとって重要な適応形質であって普遍的な現象であるということである。水ストレスはなるほど小葉化をまねくが，これは，いわゆる順応現象であって，遺伝しない。問題の日本海側での大葉化，太平洋側での小葉化は遺伝的に固定した種内分化であって，両者が直接結びつくかどうかは証明を要する問題である。

第 2 に相関関係が統計上証明されたとしても，それは必ずしも因果関係の立証を意味しないということである。日本海側での多量の降雪は多量の積雪をもたらし，春期に多量の雪解け水を供給することは立証された事実であり，因果関係も理論的に成立している。しかし，多雪の地理分布あるいは多量の雪解け水の供給能力の地理分布と，日本海側の大葉化の地理分布の重なり合いは，そのかぎりでは相関関係であって，それ以上のものではない。両者の因果関係は実証的および理論的研究によって証明されなくてはならない。一例をあげると萩原信介 1977 のすぐれた研究がしめしたブナの葉面積のクラインと日本海指数と気温から作った環境傾度指数の良い相関関係は，因果関係を究明する入口をあたえたものであって，結論をしめしたものではない。それは，この環境傾度指数，特に日本海指数に反映されている諸要因がいかに葉面積の決定に作用しているかという具体的なメカニズムが解明されることによってのみ解決されるのである。

第 3 に，日本海側と太平洋側の春の土壌水分状態が，春先の雪解け水や降水によって決定されるというのは一つの仮定であって証明された事実ではない。春の融雪水分説が前提とするのは，太平洋側での春先の土壌水分状態による水ストレスの存在であるが，現在のところそれを吟味するデータに乏しい。肯定的なデータでは佐藤明 1977 は太平洋側の一本のスギ幼齢木の木部圧ポテンシャルの季節変化を測定して 4 月に著るしい水ストレスが存在することを推定している。

若し，日本海側をふくめて同様の測定が多数おこなわ

れれば，この水ストレスが太平洋側に固有の一般的傾向であることが証明されるかも知れない。しかし，その場合でも，この水ストレスの原因については，様々な可能性がありうる。たとえば，太平洋側での冬期の乾燥がその原因であり，日本海側では，冬期の長期にわたる積雪が土壌を湿潤な状態にたもつことに役立っているのであって，春の雪解け水の供給は，いわばダメ押しの役割を果たしているのかも知れない。

また，すでに述べた様に，水ストレスは降水の間隔が不規則であることによって，夏にも働くことが証明されており(田崎忠良 1978 a)，将来，この不規則性が太平洋側に著しいことが証明されるかも知れない。

周知の通り，日本列島における夏緑広葉樹林の発達する地域と照葉樹林の発達する地域を比較すれば，一般的には，照葉樹林の発達する地域の方が降水量が多い地域に属するのである。中国やアメリカ東部には気温において照葉樹林域と同様の地域が少くないが，それらが照葉樹林を発達させていない理由は降水量が少いからだと解釈されている。むろん，照葉樹林も水分を蓄積する機能をもつのであって，照葉樹林であるがゆえに，水分ストレスをまねきやすいとか，まねきやすい特定の時期があるとかいう可能性は現在のところ証明されていない。反対に，夏緑林地域の方が，照葉樹林地域よりも強い水分ストレスを受ける例があるのである（田崎忠良 1978 a)。春における日本海地域の多量の水分供給可能性が広葉化・大葉化の要因であるとする仮説は暗黙の前提として，この時期における太平洋地域での水分ストレスを認め，それによって狭葉化・小葉化を導いているが，しかし，もしそうであるならば，夏緑林下で低木化している常緑樹はなぜ，広葉化・大葉化していないのであろうか。

ところで，照度が大きく水分供給が少ない環境下の植物は一般に狭くて厚い葉をもち，反対に照度が小さく水分供給が十分な環境では，広くて，薄い葉をつける傾向があることが日本列島以外でも知られている（P. W. RICHARDS 1952, T. T. KOZLOWSKI 1976, E. F. BRUNIG 1976)。また，同一の樹木に属する葉でも，樹冠などを形成する葉は狭くて厚いという特徴をもち，日陰の部分の葉は広くて薄いという特徴を持つことが，陽葉と陰葉の分化として知られている。これらの場合は，すでに論じた大規模（大気候的ないし中気候的）な気候要因においては，同一の条件下でおこっていることが注目されなければならない。たとえば，陽葉と陰葉の分化は，遺伝的にも同一の苗条が，他の苗条や他の樹木との関係で形成された，環境の相違を反映しているのであって，月平均気温や月間降水量，積雪の多少による水分供給可能性の多少を反映しているのではないのである。

したがって，日本海側における夏緑木本や草本の広葉化・大葉化も多分，夏緑樹林へのこれらの植物の一つの適応形態であろうことが推測されるのである。

ともあれ，堀田　満 1974 の落葉樹や草本の大葉化・広葉化の説明（仮説）は，生長にたいする適応形質であるという点において反論の余地はない。また，多雪条件が寄与をしていると，さらにそれを要因とする水分条件が重要な役割を果していることも認められるべきであろうが，前記（92 ページ）の通り，堀田　満自身も認めたようにこれを春の雪解け水の豊富な供給のみに帰着させ，さらにこれを直接，大葉化に結びつけるには，なお，説明上の困難があること，さらにそれ以外の説明の成りたつ余地のあることも認められるといわなければならない。

したがって，春の融雪水分説の根拠，特に大葉化現象との因果関係について深い検討をすすめるとともに，日本海側と太平洋側の気候の相違や植生の相違が葉の大きさの地理的変異をもたらす可能性について多面的に検討することが要請されるのである。

3　葉の最適大きさの決定に関する若干のモデルと日本海地域の気候的特性

葉の最適の大きさの決定については，すでにいくつかのモデルが提唱されている（PARKHURST and LOUCKS 1971, GIVINISH and VERMEIJ 1976, ORIANS and SOLBRIG 1977 など)。これらのモデルを日本海地域の気候的，植生的環境に即して具体的に，詳細に検討することは別の機会にゆずるが，モデルは，気候要因と葉の大きさの因果関係を解明するうえに有効な手段であるから，ここでは，モデルと関連する気候要因と日本海地域の気候的特性との関連を検討したい。

前記のモデルのそれぞれの特長点は，葉の大きさが純光合成速度/蒸散比，純生産速度又は，それを期間で積分した純生産量が，葉面積あたり，又は単位植物体あたり最大になる様に自然淘汰が作用するという仮定である。もっとも最後のものは，直接に葉の大きさにふれていないが，大きな葉の単位葉面積あたりの費用 cost は小さな葉のそれより少ないから，結果としては同じ結論になる。

これらの値は光合成速度，蒸散速度などによって左右されるが，これには，気孔の開閉によって決る気孔抵抗，葉温などが関係し，相互に規定しあう。気孔抵抗や葉温に関係するのは，日射に関係する吸収放射（葉に吸収される放射流束密度)，相対湿度，気温，あるいは土壌の水分ポテンシアルなどである。葉温などは，熱や水分の拡散に密接に関係するが，この拡散を決定する対流係数（convection coefficient）は風速や葉の大きさと次の関係にある。

対流係数 ∝ （風速／葉の大きさ)$^{1/2}$.

これらのモデルは後者がより発展させられた構造と内容を含んでいるのであるが，共通の気候的要因としては，

気温，日射，水分が関連することが注目される。

各モデルの結論は次の通りである。

PARKHURST and LOUCKS のモデルでは葉の大きいことが最適であるためには，照度が低く，気温が高いことが，必要な気候的条件である。ブラジルの降雨林の測定データがこれを支持するとしているが，日本海側では気温がより低いのであるからこのモデルには，日本海側での大葉化・小葉化現象は一般的には適合しない。ただし，暖温帯系の常緑木本が夏緑樹林下で低木化し，葉が小さくなっているものについては気温が低いという点から説明できる余地が残っている。なお，ここではふれないが，このモデルには数理上，重要な難点のあることがわかっている。

GIVINISH and VERMEIJ のモデルはきわめて，興味深い結論を導いている。

ア．日当りの強い（sunny）ところ

中生植物的水分条件（mesic，以下湿潤と訳す）で葉は大きく，中間的，乾生植物的条件（xeric，以下乾燥と訳す）と進むにつれて葉は著しく小さくなる。

イ．日当りが中ぐらいのところ

湿潤で葉は最大で，中間的でもかなり大きく，乾燥で小さくなる。

ウ．日当りが悪い（shady）ところ

湿潤でかなり小さく，中間でもそれよりは大きくなるが小さく，乾燥で大きくなる。

以上が各日射条件と水分条件に応じた葉の最適大きさであるが，日当りが強くて乾燥した条件から日当りが悪くて湿潤な条件への移行が自然界の一般的な環境傾度で，たとえば降雨林の垂直断面がこの移行過程にあたるとしている。この場合，樹冠では葉はきわめて小さく，中層では大きく，林床では小さくなることになるが各種データと一致すると主張されている。

このモデルで日本海側での大葉化・小葉化現象が説明できる可能性がある。

樹冠を形成する高木や草原の上層を形成する草本植物は直射日光を受けるので日当りの強い条件下にある。日本海側での湿潤条件，太平洋側での中間的ないし乾燥条件が立証されるならば，太平洋側に向っての小葉化，日本海側に向っての大葉化という地理的クラインが期待される。萩原信介 1977 がしめたブナの場合がこれにあたるのかも知れない。

低木，幼樹，林床の草本については光条件が森林の影響を強く受けるので，周知の日本海側での夏緑林，太平洋側での照葉樹林の優勢な発達を前提にしなければ説明は現実性を欠いたものとなろう。

春から夏の初めにかけて，夏緑林内は明るくこのモデルでの日当りが中ぐらいのところにあたることが多い。したがって，前の場合と同様に日本海側での湿潤条件が立証されるならば葉は最も大きくなることが期待される。太平洋側に向ってこの湿潤条件が弱まり，乾燥条件が強まるならば，葉は順次小さくなる傾向をもち，地理的クラインが成立するであろう。小論の最初の部分でのべた多数の例がこれによって説明される可能性がある。

照葉樹林内では，このモデルでいう日当りが悪い条件となるので，以上の傾向はモデルにしたがって逆になる。つまり，日本海側での湿潤条件が存在するならば，葉は日本海側で最も小さく，乾燥条件の強い太平洋側に向って葉の大きさは増加しなければならないことになる。

最初にふれた通り，日本海側の夏緑林の低木または林床の植物として，温暖帯系の常緑広葉樹が生活の場を得ている。それらのなかには，日本海側の照葉樹林で生活しているものもある。これらの日本海型植物と，太平洋側の照葉樹林に生活している近縁の種類（たとえばヒメアオキとアオキ）の間の葉の大きさの変異は，これによって説明できる可能性がある。

日本海側における夏緑林内の温暖帯系の常緑低木の小葉化は，前述の高木，落葉低木，日当りの良い場所の草本どの大葉化と逆行する，奇妙な現象であるが，このモデルによれば比較的容易に説明できることが注目される。

ORIANS and SOLBRIG のモデルの特徴は時間の要素を繰り込んだことで，日本海側での大葉化の説明は，結局のところ，日本海側での湿潤な期間が太平洋側より長いことの説明に帰着することになる。

直接に葉の最適大きさを決定するモデルとして提唱されたものではないが，YOKOI 1976a, 1976b, 横井洋一 1981 のいわゆる P-R モデルは葉の大きさと生活史の関連を示していて興味深い。このモデルは，高等植物の全生活を解析するために成長と繁殖を記述する数学的モデルとして提唱されたものであり，カタクリについて適用が試みられた。カタクリの各成育期間の終りの生物量が，葉の大きさと相対成長式によって簡単な関係で結ばれた結果，葉の大きさと，生活史を規定する 10 数個のパラメータがどの様な関係にあるかがしめされたのである。このパラメーターの解析から，次の様な一般的結論を得ることができよう。

ア）D 型個体再生産（娘植物の大きさが，母植物に依存する様な繁殖法）が I 型個体再生産（娘植物の数が母植物に依存する様な繁殖法）にたいして支配的でしかも，個体再生産能力がより高く，植物体の生活史のより長いものは，より大きな葉を持ちうる。

イ）個体再生産能力は総光合成生産と植物体の物質生産部分の相対成長速度がより大きく，栄養成長期及び生殖成長期の期間がより長く，個体再生産部分の構成呼吸係数がより小さいならば，大きな値をとり，結局，より大きな葉を持ちうる。

ウ）上記の相対成長速度は総光合成生産が大きいほど大きく，物質生産部分の構成呼吸係数や維持呼吸係数が大きいほど小さい。総光合成生産は照度，葉温，気温，水分状態などに関係し，維持呼吸は気温（多分地温も），栄養成長期及び生殖成長期の長さは光環境（照度とその持続期間）に関係するから，結局のところ，生活史にそった温度環境，光環境，水分環境の状態と時間的変化が葉の大きさに影響を及ぼす。

このモデルによれば葉の大きさは植物の生活史の全体との関連のもとにおかれ，種によって（またはより下位の分類単位によって）規定される少くとも5つのパラメーターと，環境によって動きやすい少くとも9つのパラメーターの制約をうける。

このモデルはきわめて一般的で柔軟性に富んでいるので適当な条件を与えればカタクリよりも複雑な多年生草本や木本植物の年々更新される苗条にも適用できよう。

これを要するに日本海側と太平洋側の気候的，植生的環境が，各パラメーターを動かして生活史上のある時点での単位植物体の生物量を大きくしうるか，小さくしうるかが，葉の大きさを左右することになる。

以上の若干のモデルの分析から，葉の大きさに関係する事が明らかとなった環境要素を特に気候要素の分布の観点からとりあげて日本海地域の特性と太平洋地域のそれを対比してみたい。

温度環境

気温，地温とも太平洋側で高く日本海側で低い。したがって一般的な傾向として維持呼吸は日本海側で減少する。その結果 YOKOI のモデルでは葉の大きさが日本海側で大きくなる傾向が生ずる。

また，KURAHASHI and NOMOTO 1980 が指摘した様に，一般に植物は葉温を調節するしくみをもっているが同一地点（広島県）でも針葉樹，落葉広葉樹，常緑広葉樹の順に後者ほど葉の表面の最高温度が低くおさえられる傾向が認められる。葉が小さいほど対流係数が大きくなるから，より気温の高い地域の植物は葉温を上昇させないためには，より小さな葉をもつことが有利となる。気温の南から北に向う勾配は日本海地域より高緯度地方の大葉化をも説明するのに役立つと思われる。

光環境

光環境は光合成速度あるいは総生産速度に直接影響するとともに，気温とともに蒸発散量を通じて，間接的に水分環境を支配する。

日本列島における日射量も南北方向の勾配を有する。日本列島を東に進むにつれて勾配は東西方向に転ずる。いわゆる日本海指数90°の線は，水面が受けとる正味放射（単位　$\times 10^3$ cal/cm^2・年）において55と60の線付近にある。ちなみに，日本列島の太平洋側は65，日高山脈付近は45である（新井　正　1980）。

日当りの強い条件が葉の大きさを小さくすることを考慮すると，日射量の日本列島における分布が葉の大きさの地理的クラインに影響を及ぼしていることは否定できない。より重要なのは，日本列島における照葉樹林帯と夏緑広葉樹林帯の地理分布である。その林内及び林床での光環境の季節変動は前者で比較的少ないのにたいして後者はきわめて顕著である。すでにモデルの検討のさいにふれた様に，日射と水分条件の組合せで，葉の大きさを最大にする条件が夏緑林床の春から初夏にかけて生じている可能性が大きい。また，このような葉の大きさは物質生産的に維持されなければならないから総光合成生産や成長期の長さも，この光環境の季節的変動や地理分布に照応していなければならないはずである。

水分環境

春の融雪水分説は葉の大きさの分布についての有力な説であるが，因果関係の説明に欠けている点をふくめてすでに批判点をあげたところである。この説の最大の根拠の1つは，日本海型植物の分布と日本列島における一定限度以上の積雪深度あるいは積雪日数の分布とのよい一致である。しかし，水分条件に関するその他の値の分布も多かれ，少なかれ日本海型植物の分布境界線と一致することは興味深い。

たとえば，THORNTHWEIT の最大可能蒸発散量（PE，単位 mm/年）の分布図（新井　正　1980）はやはり南北方向（東方で東西方向）の勾配を有し，問題の境界線はほぼ700～800の線の間を通っている。ちなみに，PE は太平洋側の端で800～850，北海道中央部で550である。降水量から実蒸発散量を差引いたものは流出量であるが，日本列島における年流出高（単位，mm/年）（新井　正　1980）を調べると太平洋南岸に偏在する区域を別にすれば，2000の線と問題の境界線がかなり近いところにある。

最もよく一致するのは河川流出の特性の分布である。日本の河川は流出の季節変化の観点からA地区（台風及び秋雨による流出が多い），B地区（梅雨による流出が多い），C地区（雪解けによる流出が多い）の3つの型に分類されるが，このC地区が日本海型植物の分布域とよく一致するのである。C地区の河川は渇水流量が大きい。すなわち積雪のため，冬にも水があり夏にも山の残雪からの融雪水があるので水が極端に少くなることはない（新井　正　1980）。冬にも水があるのは地温融雪によって1～2 mm/cm^2 day（水量に換算して）の融雪が積雪下でも続いているからであるとされている。

したがって太平洋側のA地区などでは冬期を通じて土壌の水ポテンシャルが低下を続け春先に最低となる様

な事態(佐藤明 1977)もおこりうるが，C地区では積雪下の土壌は水で飽和され，水ポテンシャルは最も高い水準を維持しているのである。したがってC地区では春先の雪解け水によって，にわかに土壌に水分が供給されるのではない。逆に春先の融雪水は，水収支上は余剰水として流出するのである。主な融雪は5月で終るようにみられているが白山での消雪日は，標高500mで4月25日±5日，1500mで5月26日±5日，2500mで6月20日±5日と推定されている(久保次郎 1970)。谷間では，年によっては7月に至っても残雪が多く，1934年7月11日の手取川の大洪水は，梅雨期の豪雨に，この残雪の融雪が加わったものとされている。したがって，手取川流域の場合，積雪が夏の水分条件に影響を及ぼしていることは明らかである。

一般に河川の末端は流域のすべての地点に連絡しているので流量年変化は流域の水分条件を反映する良い指標である。

以上の事実から導かれる結論は，積雪が地域の水分条件に寄与する仕方は積雪の始りから消雪終了までの期間（すなわち，秋の終りから夏のなかばまで）の土壌水分の持続的な維持であるということである。なお，積雪地帯の河川水温は一般に低く，これは地温その他の温度条件に影響を及ぼす。

以上によって，日本海側，さらに日本列島の積雪地域に共通する持続的な湿潤状態が立証されたので，光環境，温度環境の地理分布とあいまって，日本海側での大葉化・小葉化現象をGIVINISH and VERMEIJやORIANS and SOLBRIGのモデルの因果関係にもとづいて説明することが許されよう。

これを要するに葉の最適の大きさの決定に関与する日本海地域の気候的特性に係って①多雪に由来する水分条件は春先の雪解け水の豊富な供給だけに限定されない，②多雪以外にも日射，気温など日本列島に南北ないし東西方向に勾配を持つ気候要素があり，これらが総合的に作用する，③夏緑樹林内の光環境の季節変動のように，植生的環境，生物学的条件が，気候要素を改変するなどの点を重視する必要があるという結論になる。

第II部

4 競争現象による苗条の大型化の説明（「背伸び効果」の仮説）

この論文の最初にのべた通り，"生物対生物の関係"が最も重大であるというDARWINの指摘にもかかわらず，葉の最適の大きさの決定に関する従来のモデルは，植生的環境ないし，他の種の役割を重視せず，たかだか自然淘汰における競争相手という抽象的な役割をふりあてきたにすぎない。植生や他の植物が気候的要因を改変又は修飾することによって，葉の大きさの決定に大きな影響を及ぼす可能性のあることは，すでに3でのべたところである。

ここでは，さらに進んで，高等植物における"生物対生物の関係"のなかで最も普遍的な現象である高さの競争現象に注目して，これが物質生産の許す限界内で苗条の大型化を促進する方向に作用し，それにともなって，自他とも葉が大きくなるという仮説を提唱したい。この仮説は従来のモデルと矛盾対立するものではなく，これとおぎないあうものである。この仮説を許せば，ある地域の1または若干の種が1ないし2でのべた様な，あるメカニズムによって大型化するならば，そのようなメカニズムが作用しないような他の種においても，両種が競争現象を通じて関連しあう以上は，競争上の有利さのゆえに，より大型化する方向に自然淘汰が働くということになるからである。

苗条が大きいことの生態的意義

他種との競争において，高さの成長がいかに重要かは，岩城英夫1979が，いくつかの例を引用して強調しているところである。1 mmの高さの差が決定的に重要な場合があるというCLEMENTSらからの引用は興味深い。

他種との競争において植物体の高さが果す具体的な役割については後述するがここでは高さが競争上，有利であることをまず前提にして，苗条の大きいことの生態的意義を解析しておきたい。

大葉化・広葉化の傾向が認められている草本では，これが苗条の大きくなることと結びついていることが多い。ウバユリ *Cardiocrinum*（古池 博1957，1958），マイズルソウ *Maianthemum*（KAWANO, IHARA, SUZUKI 1968 a, b），モミジカラマツ *Trautvetteria japonica*（黒崎史平，福岡誠行1972）などの研究がそれをしめしている。

苗条が幾何学的相似を保ったままで大きくなれば葉が大きくなるのは当然である[2)]。大葉化・広葉化は必ずしも苗条の大型化の結果であることが証明されているわけではないが，上にのべた3つの例については確実である。

そこで，さしあたり，苗条の大きいことの意味を，まず，検討してみよう。

苗条の大きさについてさしあたり次の2つの定義が可能である。

第1定義：^{1}X

2）ここで問題になっているのは，同一の分類単位内又はごく近縁の種類の間での比較である。幾何学的相似が成立しなくなるほどに変異が進めばこの比較は意味を失う。

苗条の節間の長さの総和，すなわち，苗条の茎部分の長さ。

第2定義；^2X

第1定義による苗条の大きさに，葉の長さの総和を加算した長さ。

苗条が幾何学的相似を保ったままで大型化した場合には，^1Xと^2Xとは比例するはずである。すなわち，

$$^1X \propto {}^2X. \qquad (1)$$

一般には，苗条の大型化と大葉化・広葉化の相関が強いので，第一近似として（1）が成立すると考えてよい。そこで今後は苗条の大きさを X で表すことにする。

ところで，より大きな X を持つ苗条は光の獲得をめぐる他の苗条との競争で優位にたつことはいうまでもない。屈光性，背地性などの苗条の性質も，この受光競争への適応として理解できる。そもそも，茎の系統発生や樹木という生活形の成立も受光競争の産物といわねばならない。

受光競争は同じ階層を形成する植物体の間で最もはげしいから，派生的には X の伸長速度 dX/dt が大きいものほど有利である。

しかも，生育の初期に大きな dX/dt を持つもの，あるいは，必要なさいに競争相手よりも，より大きな dX/dt を一時的に発揮する能力，つまり，より大きな d^2X/dt^2 を持つものがより有利となるはずである。

要約的にいえば，X，dX/dt，d^2X/dt^2 のより大きなものを持つものほど，必要な照度をもった環境に苗条を導くことができるのである。

次に獲得できる光の量（単位時間当りの光エネルギーの量）は葉面積に比例するから，X ではなくて X^2 に比例する。大きな面積の葉を持つ苗条ほど，他の苗条よりこの点では有利になる。葉身の幅が増大すること，葉の数が増加することは，ともにここから派生した葉面積の拡大をめぐる競争の産物であると考えられる。

葉面積 S は X^2 に比例するのであるから，問題は結局のところ，X の大きさに帰着する。しかも，その作用は2乗に拡大される。比例定数を s とすれば，

$$S = sX^2. \qquad (2)$$

$$dS/dt = 2sX(dX/dt). \qquad (3)$$

（3）が示す様に，葉面積の増大速度は苗条の大きさ X と，その伸長速度 dX/dt の相乗積に比例する。

なお，d^2S/dt^2 は，

$$d^2S/dt^2 = 2sX\,(d^2X/dt^2) + 2s\,(dX/dt)^2. \qquad (4)$$

とやや複雑になる。

次に植物体が占有支配することによって影響を及ぼす空間の体積は X^3 に比例する[3]。いまこの体積を U で表し，比例定数を u とすれば，

$$U = uX^3. \qquad (5)$$

$$\begin{aligned} dU/dt &= 3uX^2\,(dX/dt) \\ &= (3u/s)\,S\,(dX/dt) \\ &= (3u/2s)\,X\,(dS/dt). \end{aligned} \qquad (6)$$

なお，d^2U/dt^2は，

$$d^2U/dt^2 = 3uX^2\,(d^2X/dt^2) + 6uX\,(dX/dt)^2. \qquad (7)$$

ところで，苗条そのものの体積を V，比例定数を v とすれば，（5），（6），（7）の U を V に，u を v におきかえた式が得られる。これを（5′），（6′），（7′）と名付けることにする。すなわち，

$$V = vX^3. \qquad (5')^{4)}$$

以上の通り，苗条の大きさ X は，植物の競争におけるさまざまな生態学的特性の基本となるものである。

苗条の大きさの限界

前述の通り苗条の大きさ X が大きいほど，その植物は他との競争に有利であるが，同時に，苗条の大きさを制約する諸条件も存在する。

次に X の可能な限界を物質生産の側面から検討してみよう。

いま，この苗条が発育の初期に伸長するさいに必要とする物質はことごとく前年の光合成産物であったと仮定する。この物質は前年に形成された，母植物あるいは旧苗条に貯蔵されている。初期の伸長期が終ると，これらのストックから娘植物あるいは新苗条への転流はおこらなくなり，いわゆる自栄養成長期に入る。

いま苗条の大きさを X，時間を t とし，適当なパラメータ a，b，c をとれば，総生産速度は苗条の表面積に比例するから aX^2 で，維持呼吸は苗条の体積に比例するから bX^3 で，構成呼吸は dX^3/dt に比例するから $cX^2(dX/dt)$ で表すことができる。

3)，4) これらの式は次元解析と相対生長の見地からすれば最初の近似式としては自然なものである。苗条の集団が森林と似た理論で取り扱えるなら，問題はより精密に論ずることが可能であろう（たとえば依田恭二 1971　pp. 24—46 参照）が，ここではそこまで立入る必要はない。

YOKOI, KIMURA and HOGETSU 1978, KIMURA, YOKOI and HOGETSU 1978, 木村充・横井洋太 1979 にしたがい総生産速度 P を次の式で表す。

$$P = aX^2 - bX^3 - cX^2 \frac{\mathrm{d}X}{\mathrm{d}t}. \qquad (8)$$

$\mathrm{d}t$ の間に苗条の現存量に追加される物質量は $P\mathrm{d}t$ である。自栄養成長期が t_0 に始り，t_1 に達したとすると，期間 $t_1 - t_0$ の間に形成された，前述の追加量 $W(t_0, t_1)$ は P を $P(t)$ と書くと，

$$W(t_0, t_1) = \int_{t_0}^{t_1} P(t)\,\mathrm{d}t. \qquad (9)$$

期間 $t_1 - t_0$ の間は $P(t)\mathrm{d}t > 0$ と仮定すると，$t_0 < t_m < t_1$ である様な $P(t_m)$ にたいして，積分法の第一平均値定理により，

$$W(t_0, t_1) = \int_{t_0}^{t_1} P(t)\,\mathrm{d}t = P(t_m)(t_1 - t_0). \qquad (10)$$

a, b, c, X, $\mathrm{d}X/\mathrm{d}t$ がいずれも t の関数であるとし，それぞれ $a(t)$, $b(t)$, $c(t)$, $X(t)$, $X'(t)$ と書き表すと，(8)，(10)より，

$$\begin{aligned} W(t_0, t_1) &= P(t_m)(t_1 - t_0) \\ &= [\,a(t_m) - b(t_m)X(t_m) \\ &\quad - c(t_m)X'(t_m)]\ X^2(t_m)(t_1 - t_0) \\ &= \mu(t_m)X^2(t_m)(t_1 - t_0). \end{aligned} \qquad (10')$$

ただし，　$\mu(t_m) = a(t_m) - b(t_m)X(t_m) - c(t_m)X'$.

なお，$b(t_m)X(t_m)$の項は相対的にかなり小さいのでさしあたり無視できる。

他方，t_0, t_m, t_1 における，苗条の体積を $V(t_0)$, $V(t_m)$, $V(t_1)$, それぞれの現存量を $W(t_0)$, $W(t_1)$, 体積から現存量への換算パラメータをそれぞれ $\rho(t_0)$, $\rho(t_1)$ とし，$V(t_0)/V(t_m) = \nu$, $V(t_1)/V(t_m) = \nu^*$ とすると，

$$W(t_0, t_1) = V(t_m)\,[\nu\rho(t_1) - \nu^*\rho(t_0)]. \qquad (11)$$

(5′)より，

$$V(t_m) = v(t_m)X^3(t_m). \qquad (5'')$$

とすると，(10′)，(11)，(5″) より，

$$\begin{aligned} X(t_m) &= \frac{\mu(t_m)(t_1 - t_0)}{v(t_m)} \\ &\quad \times \frac{1}{[\,\nu\rho(t_1) - \nu^*\rho(t_0)]} \\ &= M(t_1 - t_0) = M\,T. \end{aligned} \qquad (12)$$

ただし　$M = \dfrac{\mu(t_m)}{v(t_m)\,[\,\nu\rho(t_1) - \nu^*\rho(t_0)]}$.

$T = t_1 - t_0$.

$$\therefore\ X(t_m) \propto T. \qquad (12')$$

なお，$V(t_0)$, $V(t_m)$, $V(t_1)$ の関係から $X(t_0) \propto X(t_m) \propto X(t_1)$ であるから，

$$X(t_1) \propto X(t_0). \qquad (12'')$$

かつ　$X(t_1) \propto T$. (12‴)

すなわち近似的にみれば，苗条のストックに追加される物質量 $P(t)\mathrm{d}t$ が正である期間が長いほど，また，自栄養成長開始時の苗条の大きさ $X(t_0)$ が大きいほど，それ以降の苗条の大きさ $X(t_1)$ が大きいということになる。YOKOI 1976a のモデルがしめした様に，成長期の終り t_f の現存量 $W(t_f)$ に比例して次の世代の自栄養成長期の始り t_0' の現存量 $W(t_0')$ が大きくなるものとすれば，

$$X(t_0') \propto X(t_f) \propto T. \qquad (12'''')$$

なお，苗条の大きさ X がとる最適の大きさの問題は，X の最大値をあたえる点できわめて重要であるが，複雑なので詳細は付録にゆずる。

結論だけをしめすと，$W(t_0, t_1)$ が極大になるように苗条が成長するものとすると，その条件は所与の前提のもとで式 AP(3)であたえられ，X の最大値 $Xmax$ は式 AP(4)であたえられる。

$$2a - 3bX + \frac{\mathrm{d}c}{\mathrm{d}t}X = 0. \qquad \mathrm{AP}(3)$$

$$X\,max = 2a(t_f)/3b(t_f). \qquad \mathrm{AP}(4)$$

苗条を小さくすることは，盆栽の整枝技術の一分野であって，ブナ，ケヤキ，カエデ類，スギ，マツ類などにたいする芽切り，ブナにたいする葉刈の手法がよく知られている。また，マツ類のみどりをつむことやトウチク，ナリヒラダケの同様の手法も造園技術の一つとして知られているところである。これらは，いずれも再生産のストックを低い水準にすえおくことにより X を小さくするものであって，$X(t_0)$ や S を小さくすることと，T を短かくすることに負っている。

前に引用したモミジカラマツの場合は，雪解け日の異なる場所の比較であって，t_0 に1ヵ月も差があるのであるから，雪解けの遅いものほど葉が小さいことは，この理由によって十分説明できる。

競争現象による苗条と葉の大型化の仮説
(背伸び効果の仮説)

今まで報告されている知見によれば，植物は，大きな苗条をもつ群落に積極的に大型の苗条を形成することで適応する戦略を具えているようにみえる。

竹内亮 1966 の報告によれば，サイハダカンバ(ウダイカンバ) *Betula Maximowicziana* REGEL の種子から得られた苗の成長は裸地よりもクマイザサ（チマキザサ）*Sasa palmata* (BEAN) NAKAI などの植被のある方がよく，最初はササとせり合いながら生育し，3年生ではほぼササの平均桿高と伯仲又はやや高いが5年生ではササ群落の平均桿高から高くぬき出て来るという。しかし，裸地では苗高ははるかに低い。実験によると5年生の苗で全刈区の苗長は 10〜100 *cm* であったがササ群落間でのそれは 100〜180 *cm* であった。

KNAP 1954 は実験生態学上の事例をいくつかあげて群落を構成する植物の高さが均一化する傾向 Angleichung der Höchen を認めている。高く生育する植物と群落を構成した場合には，ある種類では比較的大きく伸長生長をし，丈の低い植物と混生した場合には茎の伸長は減少するというのである。KNAP の引用している例ではセイヨウヤマハツカ *Melissa officinalis* とニガハツカ *Marrubium vulgare* を他の薬用植物と混植したものが，かなり明瞭な結果をしめしている。なお高さの生長の促進は群落の密度に無関係で単に群落を構成する植物の種類のみに関係することが，畑の雑草に関する研究でしめされているという。この著者は，この現象を茎の先端のさかんな伸長生長が，しばしば，十分な相対照度に達するまで促進されることにもとめている。もしそうなら，この群落の高さは，伸長競争によって，最も背丈の大きい植物の限界にまで促進されることになろう。

同じ群落を構成する植物が，種類が違っていても互いに似かよってくることは単に苗条の大きさに限らない。

沼田真 1959 は生態型を気候的，土壌的，生物的の三つに区別し，生物的生態型 biotic ecotype のうち，特に擬態的共生型 synecotype of mimicry とよんだものをとりあげて論じたことがある。引用された例にしたがえば，ザッソウカラシ *Brassica nigra* KOCH. var. *pseudocampestris* SINSK.はセイヨウナタネ *B. campestris* var. *causaica* SINSK.とのみ混在してあらわれるが，クロガラシ *B. nigra* var. *orientalis* とちがって果実や種子が大きく早熟性で多くの分枝と細い茎をもつという。また，アマと共生するアマ雑草は，いずれも茎に節が多く分枝が少なく，ひょろ長く伸びる，まばらな花序，種子重量の類似，同時期成熟，発芽所要日数の類似など一致した方向への収束がみられる。また，水田のノビエが水稲の擬態植物として外部形態，生態的特性のうえで水稲とよく一致することが認められている。

同一群落の同位種の諸特性の収束のしくみは，現在のところ明瞭ではないが，ここでいう生物的生態型の概念を拡張することによって説明が可能となろう。すなわち，群落のある階層で優占種となっている同種個体群は，そのことによって，個々の同種の植物体の生活に多少とも有利な条件を形成しているはずである。もし，そうでなければ，この種は，優占種としての地位につくことはできないであろう。他の種の植物体が，この階層で優占種の植物体と競争するためには，別の生活様式を選択するのでなければこの"有利な条件"に適応するほかはない。かくして，優占種と競争を通じて共存する種の植物体は形態，生態的特性などの諸特性において，優占種のそれに適応的に収束することを自然選択を通じて強制される。適応が進めば進むほど，侵入した種にとっては問題の条件は，必要な条件に転化していくであろう。単一の優占種でなくて安定した組成をもつ複数の種よりなる群落でおきかえても事情は同じである。その群落に参加する植物体は群落のつくりだす生物的環境への適応によって，同じ形態的，生態的特性への収束をしめすであろう。四手井綱英 1976 が指摘しているように，サワシバ，ミズメ，チドリノキの葉がよく似ているのは，このような群落を媒介としている一つの事例かも知れない[5]。

あとでオオウバユリで認められる様に，一般に，問題の苗条の大型化，大葉・広葉化は a/b や T が，照葉樹林の林床にくらべてより大きな，夏緑広葉樹林の林床や林縁に発達する春植物群落や大型夏緑草本群落への前記のような適応であろう。したがって，この階層に参加して同位社会を形成する他の春植物[6]や大型夏緑草本も同じ適応形質を持ってよいはずである。

日本海側の春植物や夏緑草本の苗条の大型化，大葉・広葉化は以上によって説明できるであろう。

この機作による傾向，あるいは収束を仮に"群落を媒介とした苗条の背伸び効果"あるいは省略して"背伸び効果"とよぶことにしたい。

背伸び効果が重要なのは，競争現象を通じて，他の植物への波及効果が予想されることである。

春植物や夏緑草本の背伸び効果は群落の連続性を媒介として秋に繁茂する植物にも及ぶはずである。

背伸び効果は，夏緑広葉樹にも作用する。ウダイカンバの例にみた様に，やがて高木となる樹木も若木の時期

5）このような例はほかにもある。チマキザサとササユリ，オオカメノキとヒトツバカエデなどは，北陸地方でみられる例である。
6）この論文では春植物という語を広義に使用する。すなわち，① KAWANO, S. et al. 1978 が区別した shade-intolerant plants と semi-shade tolerant plants の両方のカテゴリーをふくみ，②種の生活様式の区別に限定しないで，同じ種の生活環上のことなった発育段階にある植物の生活様式を区別するカテゴリーとしても使用する。

には低木であって，春植物や大型夏緑草本群落の影響を受けないわけにはいかない。苗条の大型化や苗条の伸長速度の大きいことは，適応形質だからである。それは，高木となった場合にも，葉面積の拡大や，影響を及ぼす空間の獲得に有利な形質である。

背伸び効果が時間的にも，垂直的にも拡張されることは前述の通りであるが，この効果は他の制約条件が働かないかぎり，水平的（地理的）にも拡張されるであろう。

常緑草本と常緑広葉樹の場合

最後に，夏緑広葉樹林下の常緑草本と常緑広葉樹の問題についてふれておきたい。

常緑草本の場合

春植物や大型夏緑草本の群落において，受光競争についていけない草本はその階層から脱落せざるを得ない。

沼田真 1955 は，かって植物生態系の成立を論じたさい，裸地に成立したブタクサ群落において，上層と下層の分化がおこり，重層的な空間利用がおこなわれる事実を引用したことがある。上層のものも下層のものも全発育過程を完了して枯死したが，下層のものは，栄養生長が特に劣って矮形となったと報告されている。上層の階層の競争から脱落し，あるいは，それに参加できない種は，他の生態的地位を獲得せざるを得ない。すなわち，他の季節を選ぶか，あるいは下層の階層を獲得するかである。このことは岩城英夫 1979 がのべているソバとヤエナリなどの例からもいえることである。

この場合，常緑であることは，夏緑広葉樹の葉の展開や春植物・大型夏緑草本群落の形成に先行して光を利用できる点ではるかに有利である。ショウジョウバカマなど夏緑広葉樹林の林床に生活する常緑草本はこのような生態的地位にあるものであろう。むろん，この場合も $t_1 - t_0$ の大きいものほど苗条が大きくなることができ，それだけ受光競争等では生存競争上，有利となるであろう。

また，背伸び効果は群落の形成過程をとおして下層の常緑草本にも及ぶはずであるから地理的クラインも前者との組合せで形成されることになる。

常緑広葉樹の場合

常緑広葉樹が落葉樹の下層に侵入することは，夏緑林でも，雨緑林でも移行帯で認められている現象である。

夏緑林の場合については中国の常緑・落葉闊葉林の組成の変化が典型的で興味深い（中国植被編輯委員会 1980 p.279—280）。それによると，混交林の北緑では高木層は落葉闊葉樹でしかも大部分をしめているが，常緑闊葉樹は少数でしかも低木層にあるにすぎない。南にいくにしたがって常緑闊葉樹が高木層に多数入る様になり典型的な混交林となる。さらに南の中亜熱帯になると常緑闊葉樹が全体的に優勢となり常緑闊葉樹となるというのである。

常緑広葉樹の夏緑広葉樹林の低木層への侵入も結果的には，常緑草本の場合に係っての沼田真 1955 の所説が妥当する。すなわち，高木層を形成する夏緑広葉樹の若木や，より低い階層に生態的地位を有する夏緑樹との苗条の伸長をめぐる競争で敗北せざるを得ないのが，これらの常緑広葉樹であって，一般に栄養生長のより悪い形態で低木の地位におしこめられるのである。低木の常緑広葉樹が高木が葉を展開する前に林床の光条件を活用できることは，常緑草本と同様である。

相違点は常緑広葉樹の多くは，もともと，常緑広葉樹林が本来の分布域・生活域であるということである。そこでは，より高い階層を占め光条件にもめぐまれているので，夏緑広葉樹林の林床での生活はより不利な環境への適応である。

式(12′)の $X(t_m)$ を X と書き改めると，

$$X \propto T. \qquad (12'''')$$

$$S \propto X^2 \propto T^2. \qquad (13)$$

$$U,\ V \propto X^3 \propto T^3. \qquad (14)$$

植物体の体積 V，占有する空間 U，葉面積 S は苗条の大きさ X 以上に T の影響が及ぶ。

$$\mathrm{d}S \propto 2T\,\mathrm{d}T. \qquad (15)$$

$$\mathrm{d}U,\ \mathrm{d}V \propto 3T^2\,\mathrm{d}T. \qquad (16)$$

となり，

$$\mathrm{d}X \propto \mathrm{d}T. \qquad (17)$$

よりも，期間の変動分 $\mathrm{d}T$ が増幅されてくる。

これを要するに，常緑広葉樹林に生活域を有する常緑広葉樹が夏緑広葉樹林の林床下に入った場合には，苗条の大きさが小さくなること，葉面積の低下，苗条の体積，占有空間の顕著な低下がおこるはずである。

ヤブツバキとユキツバキ，アオキとヒメアオキは，その例である。

モチノキとヒメモチの場合は，逆にヒメモチの方が葉が大きい。これは，ヒメモチが，低木としてかなり特殊化したもので，変異がすでに苗条の幾何学的相似を成立させなくしていることで説明できよう。

日本海側の多雪地帯では以上のほかに，積雪にたいする適応が二次的条件として作用する。かねてから指摘されている様に，茎が直立型から倒伏型になり弾力性をもつ様になること，葉の小型化なども積雪の圧力にたいする適応として解釈できるものである。

常緑広葉樹のほか，ハイイヌガヤ，チャボガヤなど常緑針葉樹の，夏緑広葉樹林の林床下への侵入と矮小化も

同様に説明することが可能であろう。

第III部

5　ウバユリ属の場合について

ここではまず日本列島の場合からはじめて東アジアのウバユリ属の種分化と植生の照応関係をとりあげ，第I部，第II部でのべた理論とよい一致があることをしめす。

私は1958年に日本におけるウバユリ属の種生物学的研究（古池博 1958，1959）を発表した。周知の通り，日本列島を中心にウバユリ属には2つの種類，ウバユリ *Cardiocrinum cordatum* (THUNB.) MAKINO とオオウバユリ *C. cordatum* var. *Glehni* HARA が分布する。この研究は，①生活環とそれが運動する舞台である植生類型の対応関係を検討して，両者の関係が種内関係であること，②前者は常緑広葉樹林に照応し後者は夏緑広葉樹林に照応する分布域をもつこと，③両森林類型の移行地域には両者の移行型が分布すること，④群落の季相に生活環上のある段階を照応させていることなどを実証的に明らかにした。また，⑤両者を区別する諸形質の間に一定の相関があることを指摘している。

オオウバユリはウバユリに比較して全体として粗大で茎は高く，葉身は丸味をおびて相対的に短かく，花はより小さくて数が多いとされてきた。この研究は多くの移行型が存在することをしめしたが，オオウバユリがブナ帯から高山針葉樹林にいたる群落に生活域を有することは，日本海側での大葉・広葉化の一例となりうるものである。したがってオオウバユリがウバユリより，大型でなければならない必然性が明らかにされるならば，この問題の解決に寄与することができるはずである。

日本のウバユリ属の生活環を生活史の観点からみれば，種子段階，芽生え段階，ロゼット段階，茎の伸長段階，開花段階，事実段階の5つに分けられる。このうち，芽生え段階とロゼット段階の生活様式は春植物の，茎の伸長段階，開花段階，果実段階のそれは大型夏緑草本の生活様式である。したがって，それらは，群落の対応する段階，つまり，同位社会の植物と，光の獲得，空間の占有をめぐるはげしい競争を演じている。

それゆえ，前節でのべた様に，苗条の大型化が，この競争における，有利な方向への適応であることは明らかである。同様に，広葉化は大葉化から派生した適応形質とみることができよう。また，茎の伸長段階の前期における"脚"[7]の伸長も他の春植物及び夏緑草本にたいする，自己の優位を維持する戦略上の適応形質として注目すべきものである。

ところで，苗条の大型化には，重要な制約がある。

第一に前節でのべた通り，$X \propto (t_1 - t_0)$ が成立するから，$t_1 - t_0$ が短かい環境のもとでは，他の条件が同じならば，再生産ストックが少なくなるので，苗条は大型化することができない。このことは，ウバユリ属に妥当するだけでなく，これと競争関係にある他の春植物や夏緑草本にもあてはまる。したがって $t_1 - t_0$ が短かい環境では，競争は苗条の大型化という側面では相対的に抑制されることになる。

周知の通り，春植物は最も典型的には夏緑林の林床に発達し高木，低木の葉の展開とともに活動を終るものであって常緑林の林床には発達しない。ウバユリ属が春植物と夏緑草本との両方の側面を生活史の段階で使い分けていることは前述のとおりである。

そこで問題の $t_1 - t_0$ であるが，多くの春植物にとっては，常緑林のそれは，相対照度が数%程度なので理論上，十分に小さいとみなしてよい。常緑林といえども，年間を通じて葉面積に2倍ほどの違いがあることが認められており，事実，林床の照度の季節変化が知られている。また，ウバユリは林床よりは林縁に生活することなどから，ウバユリなどについても，典型的な春植物と同様に，常緑林での $t_1 - t_0$ を近似的に0とみなしてよいかどうかはむろん，疑問の余地がある。しかし，夏緑林から中間的な混交林をとおって典型的な常緑林の林床の条件に近づくほど，$t_1 - t_0$ が減少すると推定することは，許されるであろう。

事実，スダジイ林など典型的な常緑広葉樹林の林床には，ウバユリをふくめて大型夏緑草本の発達をみることはまずないといってよい。

したがって，ウバユリとオオウバユリの苗条の大きさの相違は，光を利用できる期間の長短に，つまり，夏緑広葉樹林と常緑広葉樹林の林床または林縁の光環境の違いに，そしてまた，その光環境をめぐる同位社会での生存競争に帰着させることができよう。

その他の制約条件としては，3でとりあげたように気温の高いことが呼吸量を増加させるので，より温暖な地方では，ストックが相対的に少なくならざるを得ないこと，あるいは，より小さい方が有利となること，より大きな苗条では蒸発量も大きいので供給面での制約から水分ストレスが効いてくることなどが考えられる。(これらは総合的に a，b を決め，X の最大の大きさ $Xmax = 2a/3b$ を規定するのであろう。付録参照)

7）日本産ウバユリ属において，茎付葉は偽輪生をなすが，これと地表との間の葉のない茎の部分，すなわち，著しく伸長した節間部分を用例により（古池　博 1958，1959）"脚"とよんでおく。節間長の変化は熊沢正夫 1979 によって一般的に論じられているが，この部分の適当な術語があたえられていない。

ウバユリ属には，このほか，湖北，湖南，安徽，浙江，江西，江蘇の各地方に分布する *C. Cathayanum* (WIL.) STEARN と南東チベット，チベット周辺の北ビルマ，Upper Assum, Khasi Hill, Bhutan, Nepal, Sikkim, Simula のヒマラヤ地方に分布する *C. giganteum* (WALL.) MAKINO および，*C. cathayanum* と一部 sympatric に湖北，四川，雲南，及びそれに接する Western Burma の一部に分布する *C. giganteum* var. *yunnanense* (ELWES) STEARN がある。

このうち，*C. cathayanum* は *C. cordatum* ときわめて類似しており，正常葉も偽輪生し，記載や写真，図でみるかぎりでは *C. cordatum* の変異の幅に入ってしまう。生活域は谷川の岸に沿った深い森林で群生している（WOODCOCK, STEARN 1950）；600 m～1050 m の山地の傾斜林の林床の陰湿地に生えている（中国科学院中国植物志編輯委員会 1980）などとされている。この種の分布域は，中国の文献（中国植被編輯委員会 1980）でいうところの亜熱帯常緑闊葉林区域に入り，ブナ科の常緑広葉樹である，*Castanopsis, Cyclobalanosis, Lithocarpus* などが高木層をしめ，落葉広葉樹の *Fagus, Castanea, Quercus* を若干混ずる，常緑広葉樹林か，これらの落葉広葉樹が重要な役割をしめる常緑広葉・落葉広葉樹混交林かである。後者は，北の方か，高度が大きくなると著しくなる。以上のブナ科植物のほかに *Machilus* をはじめとするクス科，およびツバキ科の植物が主要な構成種でウバユリの生活域とよく一致している。

C. giganteum は *C. cordatum* や *C. cathayanum* とまったく違って半ロゼット状であり偽輪生をなさない。つまり，いわゆる"脚"を有しない（WOODCOCK, STEARN 1950，中国科学院中国植物志編輯委員会 1980，中国科学院北京植物研究所 1976）。きわめて大きく，場合によっては 1.7～3.4 m にも達する。花を 1 つの茎に 20 またはそれ以上もつける。*C. giganteum* の生活域は Southwest Sikkim では Japono-Himalyan element が多数生活する Evergreen oak forest にあたり（KANAI 1963），標高 1500 m～2700 m の範囲である。この観察によると扇状地に発達する Evergreen oak forest に，*Magnolia Campbelii* や *Rhododendron Falonei* を混じた林で蘚類が腐植を被っているところ，流れのふちの *Ribes, Acer, Cardamine, Streptopus*，などをともなった Evergreen oak forest のなかの水分の多い腐植の上，あるいは流れに添った Evergreen oak forest のなかなどが生活域である。*C. giganteum* var. *yunnanense* については，より小型で茎の高さが 1.4～2 m 程度，発育初期に葉がブロンズ色をしていることなどで前者と区別される（WOODCOCK, STEARN 1950)が，生活域については，1450 m～2300 m の林下の草叢中に生ずる（中国科学院中国植物志編輯委員会 1980）とされているだけで明瞭ではない。四川盆地付近の植生の垂直分布を大巴山でみると，*Cyclobalanopsis glauca, Castanopsis sclerophylla, Quercus variabilis* などからなる常緑・落葉闊葉混交林と，*Fagus engleriana, Cyclobalanopsis glacilis, Betula luminifera, Acer sp.*などからなる常緑樹種をふくむ落葉闊葉林の境界が約 1100 m，これと，*Abies fargesii, A. chensis, Picea neoveitchii* よりなる山地針葉林の境界が 2100 m とされている（中国植被編輯委員会 1980，p.846）から，この種類は，落葉広葉樹林あるいは常緑・落葉広葉樹林に適応したものであろう。

いずれにしても，*C. giganteum* 群はいわゆる"脚"を持たないという意味で大型夏緑草本との競争にたいする適応形質の発達の観点からは，より原始的とみなしうる。

大型夏緑草本による同位社会（典型的には白山について菅沼孝之 1970 が研究したような高茎草原群落）は本来，常緑広葉樹林の林床に典型的なものではないのであろう。

注目すべきことは，鱗茎を深植すると，軸の伸長によって最適の位置＝浅い場所へ成長してくることが実験的に *C. giganteum* で証明されている（WOODCOCK, STEARN 1950）ことである。おそらく，はんらんによる土砂の堆積にたいする適応形質であろうが，これが大型夏緑草本との競争にたいする適応形質に転化したのが *C. cordatum* 群である。*C. giganteum* var. *yunnanense* の生活史の研究がこの解明に役立っと思われるが，現在のところは不明である。

オオウバユリや中間型にはしばしば脚に長舌状の異形葉（いわゆる *M* 葉，古池博 1958 参照）を持つものがある。これは，前記の古い形質の再現であろう。

KANAI 1963 はオオウバユリを気候的相違によるウバユリからの二次的分化と推定しているが，その根拠は，*C. giganteum, C. cathayanum*，ウバユリが，ともに常緑広葉樹林（Evergreen oak forest など）に生活域を有することにおかれているのであろう。しかしながら，形態上は，*C. giganteum* 群から *C. cordatum* 群への転化は中間型か，オオウバユリを媒介とした方がはるかに自然である。事実，MAKINO 1913 は，オオウバユリが *C. giganteum* に似ていることを指摘して endemic なものと位置づけ，ウバユリと明らかに対立する種としたほどである。ヒマラヤ型の常緑広葉樹林から落葉広葉樹林が分化・発達するにともなって，オオウバユリに近い型の *C. cordatum* 型が生じ，それから二次的に再び日本や中国の暖温帯の常緑広葉樹林（日本の場合は照葉高木林一狭義）に適応した型として，ウバユリが分化したと考えることは，中国の湖北などでの sympatric な分布を解釈するうえで，重要な視点である。

むろん，現在のオオウバユリは，祖先型のそれより，いっそう夏緑広葉樹林に適応したものであろう。オオウ

バユリが，ウバユリよりも夏緑林の林床や林縁での競争に適応した形質を具えていることは明らかであるが，"脚"の伸長を基準として *C. giganteum* と比較したさいには，その適合性はいっそう明白であるといえよう。

オオウバユリが *C. giganteum* から直接由来したものにせよ，あるいはウバユリから二次的に分化したものにせよ，"脚"の形成，あるいは大型化によって，夏緑林床あるいは林縁に発達する大型夏緑草本群落に適応していることは，前述の通りである。

結　論

日本海側に分布する夏緑広葉樹や草本にはより大型で大きな葉をもつ傾向があり，常緑林については逆に低木化し葉も小さな種類のあることが認められている。前者の気候的要因については，春の雪解けのさい，水分が十分に供給される点が指摘されてきた。しかしながら，太平洋側での春の降水量は日本海側のそれに比較してかなり多いという事実もあり，これだけで説明することはむずかしい。

葉の最適の大きさの決定に関する既知のモデルや物質生産の生活史との関連を記述したモデルを使って検討してみると，気温，日射，水分などの気候要素がこの現象の成立に総合的に働いているという結論になる。日本海側の多雪条件は春先にかぎらず長期間にわたってこの地域の湿潤な環境を維持していると思われる。森林は日射などの気候要素を改変するので照葉樹林と夏緑樹林の地理分布は葉の最適大きさの地理分布に影響を及ぼす。

種と種の間の関係は葉の大きさの決定に重要な意味をもつと思われるが従来，具体的に検討されてこなかった。この論文では，競争現象における植物体の高さの役割に注目して"背伸び効果"の仮説を提唱した。苗条の大きさ X や，その伸長速度 dX/dt は植物間の競争において，きわめて重要な意義をもっている。苗条の伸長のさいに必要な物質が純生産量が正値をとる期間 $t_1 - t_0$ ($= T$) の純生産量によってまかなわれているものとすれば，X が T に比例することが理論的に導かれる。日本海側でよく発達する夏緑林では林内の低木や林床，林縁の草木は太平洋側ではよく発達する常緑林におけるこれらと比較してより大きな T にめぐまれ，相対的に大きな X を持つことができる。逆に夏緑林への適応として低木化した常緑樹は積雪に加えて本来の生活域の常緑樹に比べてより小さな T しか持ち得ず小さな X を持つことになる。葉の大きさはまず X に比例するものと考えられるから，このことは結果的に大葉化・小葉化をもたらすことになる。

大きな苗条をもつものは群落での受光競争上有利であるので，前記のしくみによって春植物や大型夏緑草本のあるものが大型化した場合，これらと競争関係にある植物についても苗条の伸長が促され，さらに苗条を大型化する方向に淘汰が働くことになる。それらの結果は，群落を通じて関連しあう他の植物にも多かれ少なかれ波及する。このようにして群落での競争現象を媒介とする苗条の"背伸び効果"は夏緑広葉樹林域ないしその周辺に及び，間接的にはその林床下にない植物についても苗条の大型化を促進することが予想される。

以上の仮説は従来の所説を拡張するものである。

なお，この論文の一部は日本植物学会第43，44回大会（古池　博　1978，1979）で発表した。

この論文の発表にあたり，香室昭円，河野昭一の両教授には原稿を読んでいただき，有益な助言や批判をいただいた。定塚謙二教授と里見信生先生からは，文献上の援助をえ，かつはげましの言葉をいただいた。吉村有悦氏からは，語学上の協力をいただいた。これらの方がたに心から感謝の意を表する。もっとも，論文の内容と表現の仕方についての責任は著者だけにある。なお，石川県林業試験場，金沢大学図書館，国立国会図書館などの機関の協力を得たことを付記し謝意を表する。

Summary

1. A preliminary discussion concerning the origin of clinal variations in leaf size (especially the occurrence of the large-leaf types) of several trees (*Fagus crenata, Vibrunum Sieboldii* ssp. *Sieboldii* and ssp. *obovatifolium*, etc.) and herbaceous species (*Cardiocrinum cordatum* and v. *Glehni, Maianthemum dilatatum*, etc.) which occur in the summer-green forests indigenous to the Japan Sea side of Honshu was attempted. Also discussed was the predominant occurrence of shrubby species (*Aucuba japonica* v. *borealis, Camellia japonica* ssp. *rusticana, Ilex integra, I. leucoclada, Cephalotaxus Harringtoniana* v. *nana*, etc.) with exceedingly dwarf growth habit found in the snowy regions along the Japan Sea side of Honshu.

2. Several possibilities, especially the amounts of resources available on the forest floor during the prevernal phase of deciduous broad-leaved forests, i. e., light, etc., were considered as important factors which may be responsible for the differentiation of leaf size (or leaf area) in such tree and herb species as above ; on the other hand, the origin of dwarf growth habit in several shrubby species may possibly be due to the heavy snow falls which on the average exceed 50 cm on the Japan Sea side of Honshu.

3. The explanation of the clinal variations of the

leaf size is attempted from the view points of several models, i. e., PARKHURST and LOUCKS 1971, GIVINISH and VERMEIJ 1976, ORIANS and SOLBRIG 1977, and YOKOI 1976. It is proved that these models, except PARKHURST and LOUCKS's model, can more or less elucidate the clinal variations of the leaf size. The geographical and seasonal distributions of solar radiation, air temperature, and water potential of the soil are the main climatic factors of the clinal variations.

4. The determination mechanism of the leaf size is mathematically analysed from the view point of production ecology. Let $X(t_1)$ be the size of the shoot at the time t_1 (accordingly the leaf size at t_1 is in proportion to $X(t_1)$), and let T be the length of time for the autotrophic growth of the shoot, and the following relation is satisfied:

$$X(t_1) \propto T. \qquad (12''')$$

Here, T is defined as $T = t_1 - t_0$, where t_0 is the starting time of the autotrophic growth.

Other results such as;

$$X(t_1) \propto X(t_0). \qquad (12'''')$$

are also obtained.

Let aX^2 be gross production rate, bX^3 be maintenance respiration rate, $cX^2 \frac{dX}{dt}$ be constructive respiration rate, P be net production rate, and a, b, c, be the functions of t, and then P is defined as:

$$P = aX^2 - bX^3 - cX^2 \frac{dX}{dt}. \qquad (8)$$

The optimal growth of which $\int_{t_0}^{t_1} P dt$ obtains the maximum is given as follows:

$$2a - 3bX + \frac{dc}{dt} X = 0. \qquad AP(3)$$

Consequently, the maximum size of the shoot $X max(t_f)$ is given as:

$$Xmax(t_f) = 2a(t_f)/3b(t_f) \qquad AP(3'),$$

where t_f is the time at the end of autotrophic growth.

5. The role of the height of the shoots in the competition of the plant community is also discussed in relation to leaf size determination, and a hypothesis is introduced. The higher the shoots are, the more advantageous the plants are in the competition. Thus, the natural selection forces the plants to grow higher under the actual conditions and limitaions of the habitat, i. e., the forest floor of the evergreen and diciduous broad-leaved forests.

Supposing that similarity in the figure of the shoot and its elements is conserved in spite of the change of the shoot size, then the leaf size changes in proportion to the shoot size.

6. Several results, obtained from the discussion and considerations, are applied to the explanation of the phytogeographical distributions and speciations of *Cardiocrinum* (*Liliaceae*) not only in Japan but also in East Asia, related to the distribution of the vegetations.

The application seems satisfactory.

付　録

苗条の最適の大きさ

(8)より，X を苗条の大きさとすると，

$$P = aX^2 - bX^3 - cX^2 \frac{dX}{dt}. \qquad AP(1)$$

a, b, c, は一般に t の関数で適当なパラメータ，P は純生産速度である。

いま，いわゆる自栄養成長が時間 t_0 に開始されたとすると期間 $t_1 - t_0$ における現存量への追加分 $W(t_0, t_1)$ は，

$$W(t_0, t_1) = \int_{t_0}^{t_1} P dt. \qquad AP(2)$$

多従属変数の場合に拡張した局所的極値にたいするオイラー・ラグランジュ (EULER-LAGRANGE) の方法により $W(t_0, t_1)$ を最大にする条件をもとめると，

$$2a - 3bX + \frac{dc}{dt} X = 0. \qquad AP(3)$$

$$X = 2a / (3b - dc / dt). \qquad AP(3')$$

苗条が最大の大きさ $Xmax$ となったときは成長がとまるので，その時間を t_f とし，

$$\left(\frac{dc}{dt}\right)_{t=t_f} = 0.$$

AP(3′)にこの条件を代入すると

$$Xmax = 2a(t_f)/3b(t_f). \qquad AP(4)$$

苗条の最適の大きさで決る葉の最大の大きさは，総生産速度のパラメータ a と維持呼吸のパラメータ b の比によって決まることになる。

なお，苗条の成長の終期のように，a, b を事実上定数とみなしてよく，また同時に cX^2 (dX / dt) の項を無視してよい場合には

$$P = aX^2 - bX^3. \qquad \text{AP}(1')$$

Pを最大にするXは，

$$\frac{dP}{dX} = 0. \qquad \text{AP}(5)$$

であたえられる。

すなわち，

$$X\,max = 2a / 3b. \qquad \text{AP}(6)$$

文　献

新井　正．1980．日本の水．三省堂．

BAILEY, I. W. and E. D. SINNOTT. 1916. The climatic distribution of certain types of angiosperm leaves. Amer. J. Bot. 3: 24—39.

BRUNIG, E. F. 1976. Tree forms and enviromental conditions. *In*: CANNEL, M. G. R. & LAST, F. T. (Ed): Tree physiology and yield improvement. pp. 146—147. Academic Press: London.

中国科学院中国植物志編輯委員会．1980．中国植物志，第14巻．百合科(一)．pp. 158—159．科学出版社．北京．

中国科学院北京植物研究所．1976．中国高等植物図鑑，第5冊．pp. 455—456．科学出版社．北京．

中国植被編輯委員会．1980．中国植被．pp. 279—280．科学出版社．北京．

DARWIN, C. 1859.（八杉竜一訳 1971）．種の起源，（上）pp. 83，（下）pp.54．岩波書店．

FRITTS, H. C. 1976. Tree rings and climate. 227pp. Academic Press. London.

福岡誠行．1966．日本海要素の分布様式について．北陸の植物，XV：63－80．

古池　博．1957．日本における *Cardiocrinum* 属フロラの形成(一)．北陸の植物，VI(4)：115－120．

————．1958．日本における *Cardiocrinum* 属フロラの形成(二)．北陸の植物，VII(1)：23－26．

————．1978．日本海側での大葉化・小葉化についての一考察．日本植物学会第43回大会研究発表記録．pp. 112．日本植物学会．

————．1979．受光競争における苗条の大きさの最適条件．日本植物学会第44回大会研究発表記録．pp. 92．日本植物学会．

GIVINISH, T. J. and G. J. VERMEIJ. 1976. Sizes and shapes of liane leaves. Amer. Natur. 110: 743—778.

萩原信介．1977．ブナにみられる葉面積のクラインについて．種生物学研究，I：39－51．

堀田　満．1974．植物の分布と分化．植物の進化生物学III．pp.280—290，267．三省堂．

堀田　満．1978．ウルム氷期と植物の種内変異．第四紀，23：30－45．

岩城英夫．1979．競争現象と物質生産．岩城英夫(編)：群落の機能と生産．植物生態学講座3．pp.225—227．朝倉書店．

KANAI, H. 1963. Phytogeographical observations on the Japono-Himalyan elements. J. Fac. Sci. Univ. Tokyo, Sct. III, Botany, 8: 305—339.

金井龍二．1978．光合成タイプと水．科学，48：622—625．

加藤芳郎，橋本与良．1978．日本の土壌—その生成学的側面—．科学，48：286—295．

KAWANO, S., M. IHARA and M. SUZUKI. 1968 a. Biosystematic studies on *Maianthemum* (*Liliaceae-Polygonatae*) II. Jap. Jour. Bot. 20; 35—65.

———, 1968 b. id. IV. Bot. Mag. Tokyo, 81: 473—490.

河野昭一．1974．種の分化と適応．植物の進化生物学II．pp.62—64．三省堂．

KAWANO, S., H. TAKASU and Y. NAGAI. 1978. The productive and reproductive biology of flowering plants. IV. Assimilation behavior of some temperate woodland herbs. The Journal of the College of Liberal Arts, Toyama University, Japan. 11: (Natural science) 33—60.

河野昭一，長井幸雄，鈴木昌友．1980．日本におけるツクバネソウの地理的クラインについて．植物地理・分類研究，27(2)：74—91．

木村　充，横井洋太．1979．高等植物における成長と呼吸の量的関係について．生物科学，31：25—32．

KIMURA, M. Y. YOKOI and K. HOGETSU. 1978. Quantitative relationships between growth and respiration. II. Evaluation of constructive and mentenance respiration in *Helianthus tuberosus* leaves. Bot. Mag. Tokyo, 91: 43—56.

KNAP, R. 1954.（沼田　真，吉田治訳 1962）．実験生態学第1巻．pp. 196—198．古今書院．

KOZLOWSKI, T. T. 1976. Water relations and tree improvement. *In*: CANNEL, M. G. R. & LAST, F. T. (Ed.): op. cit. pp. 311.

久保次郎．1970．白山の気象．日本自然保護協会中部支部白山学術調査団（編）：白山の自然，pp. 51—109．石川県．

熊沢正夫．1979．植物器官学，pp. 88—90．裳華房．

KURAHASHI, S. and N. NITO, 1980. The maximum leaf surface temperature of the higher plants observed in the inland sea area. Bot. Mag. Tokyo, 93: 209—220.

黒崎史平．1975．日本海要素の生態学的研究．生物科学，

27 (4) : 189—194.
黒崎史平，福岡誠行．1972．日本海要素の生態学的研究 1．頌栄短大紀要，4：15—32（上記より間接引用）．
永井和夫．1973．盆栽のつくり方．pp. 89—．
沼田　真．1955．植物生態系の形成と発展．生物進化，2（2—3）：56—67．
————．1959．植物の適応と進化 — 生態学の立場から —．ダーウィン進化論百年記念論集，pp. 171—179．
MAKINO, T. 1913. Observations on the flora of Japan. Bot. Mag. Tokyo, 27 ; 124.
正宗厳敬．1953．生活型より見た二，三の植物．北陸の植物，2（1）：4—6．
————．1957．北陸の植物，VI：98．
野本宣夫．1977．遷移の機構，光と遷移．沼田　真(編)：群落の遷移とその機構，pp. 225—236．植物生態学講座 4．朝倉書店．
及川武久．1979．光合成産物の分配と成長．岩城英夫(編)：群落の機能と生産．植物生態学講座 3．朝倉書店．
奥富　清．1977．熱帯，亜熱帯の森林と低木林．石塚和雄(編)：群落の分布と環境．植物生態学講座 1．pp. 64—．朝倉書店．
ORIANS, G. H. and O. T. SOLBRIG. 1977. A cost-income model of leaves and root with special reference to arid and semiarid areas. Amer. Natur. 111 : 667—690.
PARKHURST, D. F. and O. L. LOUCKS. 1971. Optimal leaf size in relation to enviroment. J. Ecol. 60 : 505—537.
PIANKA, E. R. 1978（伊藤嘉昭ほか訳 1980）．進化生態学　第 2 版．蒼樹書房．
RICHARDS, P. W. 1952.（植松真一，吉良竜夫訳 1978）．熱帯多雨林，pp. 89—99．共立出版．
佐藤　明．1977．スギ幼齢林木の木圧部ポテンシャルの日経過と季節変化．日林誌，59：293 — 297．
SCHMITHÜSEN, J. 1961.（宮脇　昭訳 1968）．植生地理学，pp. 134—136．
四手井　綱英．1976．森の生態学．24 pp．講談社．
菅沼孝之．1970．白山の高茎草原群落．日本自然保護協会中部支部白山学術調査団(編)：白山の自然，pp. 157—175．石川県．
杉本順一．1954．本州内帯系の植物地理要素について．北陸の植物，III：53 — 57．
鈴木時夫，鈴木和子．1971．日本海指数と瀬戸内指数．日本生態学雑誌，20（6）：252 — 255．
竹内　亮．1966．北上山地の落葉広葉樹天然林の更新に関するいくつかの問題 — 特に皆伐跡地の天然更新について —．ミチューリン生物学研究，2（2）：257 — 270．
田崎忠良．1978 a．日本の自然をみなおす — 水要素を中心として —．科学，48（10）：593 — 601．
————．1978 b．水と植物．田崎忠良（編）：環境植物学，pp. 123—149．朝倉書店．
東京天文台．1978．理科年表．昭和五十三年・気 18 — 19．
遠山富太郎．1976．杉のきた道，pp. 178—192．中央公論社．
津山　尚．1949．ユキツバキに就て．植物研究雑誌，24：97 — 100．
————．1956．雪椿について．自然科学と博物館，23：119 — 135．
TUYAMA, T. (Ed). 1968. Camellias of Japan. pp. 1—12 Takeda Science Foundation. Osaka.
馬淵智生．1980．スハマソウとミスミソウの集団変異．種生物学研究，IV：54 — 67．
牛島忠広．1967．高等植物の水分欠乏と光合成．生物科学，19：66 — 72．
WOODCOCK, H. B. D. & STEARN, W. T. 1950. Lilies of the world. pp. 368—373. Country Life Limited. London.
YOKOI, Y. 1976a. Growth and reproduction in higher plants. I. Theoretical alalysis by mathematical models. Bot. Mag. Tokyo, 89 : 1—4.
———— 1976b. op. cit. II. Analytical study of growth and reproduction of *Erythronium japonicum*. Bot. Mag. Tokyo, 89 : 15—31.
横井洋太．1981．物質生産と種の生活．野本宣夫，横井洋太：植物の物質生産，pp. 97—150．東海大学出版会．

Received March 25, 1981

○ **福岡の植物**　第 7 号　福岡植物研究会(福岡市東区箱崎 6 丁目 10 の 1，九州大学農学部造林学教室内，振替口座福岡 5060)，1981.12 発行。B 5 版，132 頁，頒価 1,500 円（送料 240 円）。

第 6 号まで，発行所の名前は"福岡県植物誌編纂委員会"となっていたが，今号より変更されている。13 篇登載されているが，中でも本会々員益村　聖氏は"福岡県産主要植物図譜 2"，"カヤツリグサ科植物における草の表面模様の観察(1)"の 2 篇を猪上信義氏は"宗像市城山のムクロジ林"，"大机島の植物"，"キレハマメグンバイナズナ（福岡県稀産植物群調査"の 3 篇を筒井貞雄氏は"ツクシオオガヤツリの発見地の現状と分布"，"キビヒトリシズカの新産地と分布"，"オニコナスビの分布と特徴"の 3 篇を発表しておられる。（里見信生）