

トチノキ

Aesculus turbinata Blume (*Hippocastanaceae*)

トチノキ科トチノキ属

漢字：栂、橡、杼

別名・地方名：特になし

英名：Japanese horsechestnut。なお、ユーラシア産の種には horsechestnut が、アメリカ産の種には buckeye が使われるようである。

仏名：Marronnier (*A. hippocastanum*)

独名：Rosskastanie (*A. hippocastanum*)

漢名：日本七葉樹、七葉樹 (*A. chinensis*)、天師栗 (*A. wilsonii*)

星崎和彦

秋田県立大学生物環境科学科

1. 種の概要

トチノキは、成木は大きなもので直径 200cm、樹高 30 m に達し、日本の冷温帯を代表する樹木の一つである。また古代より人間とも深くかかわり合ってきた樹木である。縄文時代の遺跡からはトチノキの種子が頻繁に出土する。巨木・老木は各地で御神木や保存木の扱いを受けていて、例えば、富山県利賀村にある日本一のトチノキとされる個体は、幹周りが 10 m もあるという（鈴木, 1995）。花も実も材も有用で、用途は非常に多岐にわたっている。独特な空目をもつ材は高い市場価値を持つほか、良質の蜂蜜、アクを抜いた種子を利用するトチ餅などの食材としての価値や、公園樹、街路樹や庭木といった鑑賞価値も高い。

トチノキという和名の由来は不明だが、属名の *Aesculus* はラテン語の「aescare（食う）」に由来する。種小名 *turbinata* は「円錐状の」の意で、花序の形にちなんだものであると思われる（牧野, 1961）。

2. トチノキ属の分類と歴史

2.1. 世界のトチノキ属

トチノキ科 (*Hippocastanaceae* Rich., A.) はムクロジ目に属し、北アメリカ、東アジア、インド、東ヨーロッパの温帯に分布するトチノキ属 (*Aesculus* L.) とメキシコからコロンビアにかけて分布するビリア属 (*Billia* Peyr.) の 2 属のみからなる小さな科である。現存する種数は、トチノキ属 13 ~ 24 種、ビリア属 2 ~ 3 種である（北村・村田, 1971；佐竹ほか, 1989；Brockman and Merrilees, 1986；Mabberley, 1997）。トチノキ属の主な分布地域は東アジア（4 種）と北アメリカ（7 種）で、このほかにインドとバルカン半島に 1 種ずつが天然分布している。いずれも落葉性だが、生活形は高木から低木にわたる。西ヨーロッパで街路樹としてよくみかけるセイヨウトチノキ（マロニエ）はバルカン半島産の *A. hippocastanum* L. であり、日本でも多くの地方で植栽されている。このほかにいくつかの品種が知られ、*A. hippocastanum* とアメリカ産のアカバナトチノキ *A. pavia* の交雑種であるベニバナトチノキ

A. × carnea は日本を含め世界各地で植栽されている。ちなみに *Billia* 属は、2種（3種に分類されることもある）がメキシコ以南コロンビアまでの中南米に分布する（Brockman and Merrilees, 1986; Mabberley, 1997）。

日本にはトチノキ *A. turbinata* 1種のみが分布する。葉の下面に細軟毛を密生するものをケトチノキ *A. turbinata* f. *pubescens* (Rehder) Ohwi と呼んで区別することがある（北村・村田, 1971; 佐竹ほか, 1989）が、実際にはあまり用いられないようである。

2.2. 系統関係と日本のトチノキの位置づけ

トチノキ属は、北半球においてユーラシア大陸とアメリカ大陸の両方に隔離分布する植物群の典型である（Hardin, 1960; Xiang *et al.*, 1998）。では、日本のトチノキはどこからやって来たのだろうか？ どの大陸の種と近縁なのだろうか？ この点は、トチノキ属全体における生活史進化を考えるとときに重要となるので、ここでトチノキ属の系統関係、適応放散の歴史と、日本産トチノキの位置づけについて振り返っておきたい。実は、トチノキ属の生物地理学・系統関係については二つの対立する説があったが、近年 DNA 解析によってこれまでの理解が覆されようとしており、以下それを概観しておきたい。なお、以下のいずれの説においても、日本のトチノキはヨーロッパの *A. hippocustanum* に近いとされ、両者の類縁関係が近いことは疑いないようである。

トチノキ属植物の系統関係を最初に推定したのは Hardin (1957a, 1957b, 1960) で、形態的特徴から属内を大きく二つのグループに分けた。一つは北アメリカ東岸とメキシコに分布する種群（それぞれ *Pavia* 節と *Parryana* 節）で、もう一つは、北アメリカ各地を含む北半球に分布する大

きな種群である。後者の種群はさらにいくつかのグループに分かれ、日本のトチノキやセイヨウトチノキ (*A. hippocustanum*) を含む *Aesculus* 節、カリフォルニアと東アジアに分布する *Calothursus* 節、*Macrothyrsus* 節の三つの節で構成されている。Hardin (1960) は、トチノキ属は約 6,500 万年前頃の第三紀初期に中央アメリカ以南で *Billia* 属に似た祖先種から派生し北アメリカで東海岸へ分布を広げたグループと、西海岸を北上しベーリング地峡を渡って、ユーラシアに分布を広げながら適応放散したグループに分かれたと推論し、北半球各地に現存する種は、かつてもっと広く分布していたものの遺存種であるとした。その後 Raven and Axelrod (1974) は化石記録に基づき属の起源に関して Hardin と異なる推論を発表し、トチノキ属、トチノキ科はともに北アメリカで生じた後ユーラシア大陸へ分布を広げたとした。

これらの説明に対し Xiang *et al.* (1998) は、葉緑体及び核ゲノムの塩基配列をもとにトチノキ属各種の系統関係を推定して、この二つの説を検証した。その結果 Hardin と同じ 5 節が認められ、DNA による系統推定は、Hardin や Raven and Axelrod の形態情報による推定よりも現生種の地理分布に即していた。Xiang らはさらに分子時計を用いた解析により、トチノキ属は白亜紀から第三紀への移行期に中国大陸の高地で生じ、その後第三紀に起こった気候変動と大陸移動によって現在の種の分布ができ上がったと考えられると主張している。この新説によれば、トチノキ節は始新世（約 4,800 万年前）に現在の北アメリカに分布したトチノキ属から派生したもので、中新世中期にあたる 1,500 万年前頃に日本のトチノキとセイヨウトチノキが分岐したことになる。分子時計によって導かれたこれらの年代推定は、化石記録による年代と大陸移動説に照らして、ほぼ妥当だと

思われる。

3. 生活形と分布

3.1. 生活形

トチノキは大型の落葉高木で、直径 1.5 m、樹高 30 m に達する極相樹種である。染色体数は $2n=40$ (北村・村田, 1971)。萌芽性は低く自然状態ではたいてい単木であるが、多雪地では冬期の伐採や雪圧等の影響で頭木更新を行い「あがりこ」状の樹形になっていることがある。

3.2. 地理分布と生育立地

地理的には北海道南西部から九州及び四国の冷温帯に分布し、降水量や積雪の多寡とは関係ない。中部地方以北では山地の溪流沿いに普通であるが、西南日本、特に九州では分布が限られる。分布北限は北海道札幌近郊の銭函、南限は宮崎・大分県境付近の九州中央部である (館脇ほか, 1961; 倉田, 1964)。

トチノキの生育立地は湿潤で肥沃な土壤をもつ山岳地の溪畔で、一般に崖錐地形など比較的長期間安定した土層の厚い立地に分布する (崎尾・山本, 2002)。また平坦地の少ない V 字谷では氾濫原のほかに斜面下部にも出現する (大嶋ほか, 1990; Kaneko *et al.*, 1999)。植物社会学的にはサワグルミ群団に属するジュウモンジシダーサワグルミ群集の主要構成種である。東北地方ではジュウモンジシダーサワグルミ群集の原記載地である山形県月山山麓をはじめ、福島県奥只見などの日本海気候下の地域でまとまった群落記載がある (宮脇, 1987)。標高帯としてはブナ帯が垂直分布の中心であるが、東北地方では低山や平地の溪畔にも自然分布と思われるものがみられる。

日本の冷温帯山地の中小河川周辺には、ブナ帯にありながらブナ林とは構造の異なる林分 (溪畔

林) が成立しており、樹種構成が周囲に比べて非常に多様であることが大きな特徴である (溪畔林研究会, 2001; 崎尾・山本, 2002)。トチノキは純林を形成することもあるが、多くの地域でカツラやサワグルミなどとともに溪畔林を構成する。ブナ帯の溪畔林では主要な高木種であり、岩手県胆沢川流域のカヌマ沢での林分調査によれば、トチノキは胸高断面積合計では 2 番目に優占し溪畔域の 19% を占める (Suzuki *et al.*, 2002)。その他、トチノキ林の林分構造については大嶋ほか (1990) による京都府美山町芦生での調査例がある。いずれの報告においても、トチノキは水分条件が良好で土壌が肥沃な斜面下部から谷底面にかけての立地を主な生育地としていることが裏づけられている。

4. 生活史

トチノキ属に共通かつ特徴的な形質は、美しくて大型の花序と温帯産樹木の中では超大型の種子であり、トチノキと類縁種の生活史は、これらの形質によって大きな制約を受けていると考えるのが無難であろう。しかし、ここではトチノキの仲間の一般的な生活史を述べることは難しい。トチノキ属は小さな属でありながら、さまざまな環境傾度にわたるものが含まれるからである。例えば、ユーラシア産の種はいずれも高木または亜高木であるのに対して、北アメリカ産の種には高木 (*A. octandra*; Clebsch and Busing, 1989) も低木 (*A. pavia*; Bertin, 1982) もある。また降水量の多い地域に分布する種 (*A. octandra*) もあれば明瞭な乾季のある地域に分布する種 (*A. parryi*; Mooney and Bartholomew, 1974) もあり、さらには春植物的な特異な展葉・結実フェノロジーを持つ種 (*A. sylvatica*; dePamphilis and Neufeld, 1989) があるなど、近縁種であっても生育環境の幅はかなり

広い。したがって、トチノキ属樹木では、個々の種の生活史もそれぞれの生育環境に応じて分化しているものと思われる（繁殖：種分化や個体群動態への影響の項を参照）。これらのことから、ここで紹介する日本産トチノキ (*A. turbinata*) の生活史は、必ずしもトチノキ属すべてにあてはまるわけではないであろうということを、あらかじめ断っておく。

4.1. 繁殖

■花芽の成長

トチノキの花芽は冬芽の中にすでに花序の形で準備されている。花序は頂生で、冬芽中に一つだけ収められている。春の開葉とともに茎頂の花序が出現し、展葉完了後に約 20cm の長さに伸長して開花する（索ほか, 1995）。開花期は中国・関西地方で5月中～下旬、関東及び中部地方の山地帯で5月中旬～6月上旬、東北地方では5月末～6月中旬である（勝田ほか, 1998）。

つぼみは昆虫に食害される。蝶の一種スギタニルシジミは、早春に出現しトチノキのつぼみに

産卵する。幼虫はトチノキのつぼみと花を食べ、トチノキの花序がある時期を除く 10 ヶ月以上を蛹で過ごすことが知られている（白水, 1975）。この蝶は通常はトチノキのみを食草とし、北海道のトチノキの分布しない地域や出現頻度が稀な九州地方では、ミズキのつぼみ・花を食しているという（白水, 1975）。

■性表現及び花数

トチノキの花は子房上位で、子房は 3 室ある。胚珠は子房の各室に 2 個ずつ、1 つの花に合計 6 個ある（岡本, 1994）。P/O 比（胚珠数に対する花粉数の比）に関する知見は、現在のところない。

トチノキは雄性両全同株性（andromonoecy）と呼ばれる性表現を示す。すなわち、各個体は雄花と両性花の両方をつける（Hardin, 1957b；茂木ほか, 2000）。この性表現はトチノキ属に共通であり、ほとんどの場合 1 花序中に雄花と両性花が混在している（Hardin, 1957b；Bertin, 1982）。雄花ではごく短く未発達な雌しべの存在



写真1 開花期のトチノキ個体群（岩手県胆沢町）

が認められることから、元来は両性花だったものが雌しべが退化して機能的雄花になったとみなされている (Benseler, 1975)。

一つの花序には数十から数百の花がつき (写真 1)、花序あたりの平均着花数はほとんどの報告で 200 ~ 300 個である (板鼻・生方, 1993; 角谷, 1993; 索ほか, 1994, 1995; 谷口, 1995)。花序内の雄花と両性花の関係では圧倒的に雄花が多く、1 花序につき両性花の数 (個体ごとの平均) は多い個体で 43 個、少ないものでは 4 個にすぎず (索ほか, 1995; 橋詰・谷口, 1996)、花序あたりの平均値としては 4.5 個 (角谷, 1993)、19 ~ 22 個 (索ほか, 1994:1995) が報告されている。

両タイプの花の比率は個体ごと、個体群ごとにかなりばらつく (橋詰・谷口, 1996; 橋詰ほか, 1996b)。個体ごとの報告では、兵庫県美方郡では全着花数に対する両性花の割合は 1.4 ~ 16.9% (平均 8.3%, 谷口, 1995; 平均 7.7%, 索ほか, 1995) である。林分あたりの値については、京都府芦生の 2 個体群での観測結果 (齋藤ほか, 1990) をもとに算出したところ 1.3 ~ 8.5% になるが、林分ごとにかなり異なる平均値 (2.2 vs. 6.4%) を示すだけでなく、ばらつきの範囲もほとんど重複しない。

着花習性のもう一つの特徴として、個体群全体の着花量の年変動が非常に少ない点があげられる。個体群内の全着花数の変動係数 (平均値に対する標準偏差の割合) は、芦生で 27.9% (齋藤ほか [1990] の 5 年間の林分データから算出)、岩手県胆沢町カヌマ沢における 9 年間の観測では 28.0% (星崎, 未発表) である。

■送 粉

トチノキの花は虫媒である。雄花・両性花ともに 7 個の葯があり、葯 1 個あたり約 1 万 ~ 数万粒

の花粉が含まれている (小川・齋藤, 1993; 索ほか, 1995)。両性花では葯あたりの花粉数が雄花の 7 ~ 8 割程度であるが、どちらの花でも花粉 1 粒あたりの生重は 7×10^6 mg 程度なので (小川・齋藤, 1993)、1 花あたり約 1.5mg の花粉が含まれていることになる。

有効な花粉媒介者 (ポリネーター、送粉者ともいう) としては、ニホンミツバチ、セイヨウミツバチ、マルハナバチ類が報告されている (Kato *et al.*, 1990; 角谷, 1993)。自家和合性の有無については、ないという報告 (角谷, 1993) と若干ながらあるという報告 (谷口, 1995) があるが、強制自家受粉花序の結果率は強制他家受粉の 3 割程度であり、自然受粉の 6 割弱しかない (谷口, 1995) ことから、他殖の必要性は大きい。

一つの花の寿命は約 8 日間である (角谷, 1993)。花の色は開花後時間に伴って変化する。開花後約 3 日目までは花弁の蜜標が黄色く、花自体は白っぽく見える。その後は蜜標が徐々に赤味を帯びてくるために花色は赤く見えるようになる (写真 2)。角谷 (1993) はこの花色の変化を送粉効率との関連で検討し、花蜜の分泌が開花後 3 日目までしかみられないことを発見した。ミツバチ・マルハナバチ類は花色の違いを識別することがで



写真 2 トチノキの花序

開花後、約 4 日たつと蜜標の色が黄色から赤へ変化する。写真に写っているのは、すべて雄花で、花序左側の花の蜜標が赤くなっている。

きるので、トチノキの蜜標の色の変化は、有効な送粉者の訪花頻度を上げ、一方で花色の識別能力で劣る他の多くの訪花者（コハナバチ類やチョウ類など、これらは花粉を媒介しないのでトチノキにとっては盗蜜者である）による蜜の利用頻度を抑えることにより、送粉効率を高めることに貢献していると考えられる（角谷，1993）。

ちなみに、他のトチノキ属植物には虫媒のものと鳥媒のものがある。主にハナバチやガに花粉媒介される前者（トチノキ、*A. hippocustanum*、*A. parviflora* など）は白から黄色味をもった花をつけるのに対し、ハチドリ媒の後者（*A. pavia* など）は、赤くて花冠の深い花をつける傾向がある（dePamphilis and Wyatt, 1989；岡本，1994）。両送粉者の送粉効率の違いがもたらす影響については、この項の最後で紹介する。

■果実の成熟過程

受精した両性花は、肥大途中でかなりの数が落下する。未熟果の落下数は6月下旬から7月上旬にかけて明瞭なピークがあり、両性花総数の9割程度は結実せずに落下してしまう（鈴木ほか，1990；小川・齋藤，1993）。この未熟落果の原因として、花序の長さを受精後に半分程度に切断すると、自家／他家の受粉様式に関係なく果実残存率が高くなり、かつ成熟時の果実が大きいことから（谷口，1996a）、受精した子房への資源不足が原因の一つであると考えられる。果実は7月下旬以降急速に大きくなり、同時に含水率を下げていく（橋詰，1987）。

果実内部の化学成分組成は、登熟期にクヌギやコナラと似た変化を示す（橋詰，1987）。まず成長期に、糖類と胚乳内の貯蔵物質を可容態に変化させるジベレリン様物質の含有量が増加する。8月下旬以降の成熟期に入るとジベレリン様物質は

減少し、完熟期にかけて窒素、リン、カリウムなどのミネラル類が減少すると同時に、糖類がデンプンに変換される（橋詰，1987）。

成熟果実の落下は秋早くで、鳥取県でも岩手県でも果実落下は9月初旬に始まり9月末には完了する（橋詰，1987；Hoshizaki *et al.*, 1997）。種子の大きさは直径約3cm、生重6～25g、乾重6.2gで、大きいものでは生重25gを超え（橋詰・谷口，1996；Hoshizaki *et al.*, 1997）、温帯性の日本産広葉樹の中では最も大きいと思われる（Seiwa and Kikuzawa, 1991）。種子はサポニンを含む（Hoshizaki, 1999）。

種子生産量はシードトラップ法によって推定でき、直径1m前後の母樹1本あたりの成熟種子数は疎開地で4,500～12,000個（橋詰，1987）、閉鎖林では500～1,200個程度（小川・齋藤，1993；星崎，1996）である。林分あたりの成熟種子生産量は、京都府芦生のトチノキ純林状林分（母樹16本/ha、BA密度52m²/ha）で400～750kg/haに達すると推定されている（齋藤ほか，1990；小川・齋藤，1993）。また、岩手県カヌマ沢の溪畔林（トチノキ母樹密度21本/ha、BA密度6.1m²/ha）では種子生産量は7,000～20,000個/haであると推定されていて（Hoshizaki *et al.*, 1997）、この値を母樹あたりの平均値にすると333～952個/本となる。トチノキの種子は大きいためにたくさん着果しているように見えるが、実際測定してみるとそれほど多くないようである（橋詰，1987；Hoshizaki *et al.*, 1997）。

結実周期に関する知見は調査地域によってかなり異なる（表1）。西日本で豊凶が大きく、北日本では豊凶が少ないとも思えるが、西日本の報告は試料とした個体数や調査期間が少なくはっきりしない。個体間の結実同調性は非常に低い。個体単位では多くの地域で豊凶が明瞭で、豊作になっ

表1 各地のトチノキの結実周期と同調性
調査地が西から東、北の順になるように並べてある。空欄は原著に記述がなかった項目。

調査地	個体数	年数	個体群の豊凶	個体の豊凶	同調性	結実ゼロの年	判断方法		その他	文献
							最大/最小の比	変動係数		
鳥取県蒜山	2	3		大きい	ない	ない				橋詰 (1987)
兵庫県但馬地方	50	1			ない				母樹直径と相関なし	谷口 (1996b)
兵庫県大河内町	1	5		大きい			11.1		隔年結実	谷口 (1997b)
三重県美杉村	4	3		大きい	ない	ない	4.9-24 *#			久米 (1984)
京都府芦生	17	4	ない			ない	3.7	0.53	80%以上の個体が毎年結実	Kaneko <i>et al.</i> (1999)
飛騨地方小坂		10	小さい						10年中7年が並作以上	各務 (1939)
東京都目黒区(植栽)		13		小さい					13年中9年が並作以上	小澤・水谷 (1942)
岩手県胆沢町	21	7+	ない			ない	2.8	0.39		Hoshizaki & Hulme (2002)
岩手県胆沢町	5	3		大きい	弱い	ない	8.9-96 #	0.91-1.45 #		Hoshizaki <i>et al.</i> (1999)
岩手県雫石町		4	ない			ない	<5			杉田ほか (2000)

*: 図から推定, +: 調査継続中, #: 個体ごとに計算

た個体は翌年の結実量は減少する (久米, 1984; 橋詰, 1987; 谷口, 1997)。しかし、個体単位の結実周期を認めた報告でも、個体間の同調や結実を欠く年は観察されていないので (表1)、個体群としての豊凶はなさそうである。同調性の低い樹種では、個体単位、個体群レベル、地域差など議論のスケールを適切に設定して調査個体数を決める必要もあろう。なお、トチノキにとって、他の樹木も含めた結実パターンは更新成功に重要な役割を果たしている。このことについては後に詳述する。

■繁殖投資

このトチノキの大きな種子をつけるのに、どのくらいの資源量が必要なのであろうか？ 個体の同化産物のうち、繁殖器官 (花、未熟及び成熟果実) に投資される割合は繁殖投資 (Reproductive allocation, RA) と呼ばれ、繁殖生態学の重要な

パラメーターの一つである。多年生で個体サイズが大きい樹木ではRAを正確に推定することは非常に難しいが、資源量のうちを樹体に貯蔵される分は無視できる程度だと仮定すれば、当年の全乾物生産量に対する繁殖器官への配分量を個体のRAの近似値と考えることができる。京都府芦生のトチノキ林での5年間の観測結果では、2ton/ha近い同化産物が再生産器官 (花粉、花及び未熟も含めた果実) に配分され、このうち10% (凶作年) から40% (豊作年) が成熟種子となる (齋藤ほか, 1990)。他の大型種子性樹種と比べると、RAはコナラ (1~20%; Nakashizuka *et al.*, 1997) よりやや大きめで、成熟種子が全再生産器官に占める割合はオニグルミ、ミズナラとほぼ同じ範囲に入ると考えられる (齋藤ほか, 1990)。トチノキのRA (の近似値) は年次変動が大きく、その原因として雄性器官と雌性器官の配分比との関連性が指摘されている。林分レベルでは再生器

官総量のうち雄性部分が占める割合は13～58%の値を示し、林分ごと、年次ごとに大きく変動している（齋藤ほか，1990）。

ただし、以上の推定方法には年次変動の問題が反映されていないため、注意が必要である。一般に、樹木の種子生産は個体ごとに年次変動があり、樹体内に蓄えられている余剰資源量との関連性が指摘されている（Kelly, 1994; Isagi *et al.*, 1997）。トチノキの場合、開花した枝では翌年開花することがない（谷口，1998a）。この効果は繁殖の遅延コスト（Newell, 1991）と呼ばれる。このほかのトキノキ属ではアメリカ西海岸の *A. californica* で詳細な報告があり、花序数や同化器官量、結実割合などにも同様の負の効果が現れることが明らかにされている（Newell, 1991）。

■種分化や個体群動態への影響

トチノキ属では、以上の繁殖特性は種分化や個体群動態に様々な影響をもたらしている。北アメリカ東部には *A. pavia*, *A. sylvatica*, *A. flava* の間に複数のタイプの雑種帯がある。雑種形成地帯の幅は他に類をみないほど広範囲で200km以上にもおよび、浸透交雑（交雑にとまう一方の種から他方の種へ遺伝子の流入）も広く起こっている（Hardin, 1957c; dePamphilis and Wyatt, 1989）。これにはアメリカ東部のトチノキ属が、マルハナバチだけでなくハチドリにも花粉媒介されることが関連していて、dePamphilis and Wyatt (1989) は短期間に長距離を移動可能なハチドリによる送粉が広い雑種帯の形成に大きな役割を果たしていると主張している。

個体レベルでの遺伝子の交換に関する研究にはDNAマイクロサテライトマーカーが有用で（種生物学会，2001）、トチノキでもマイクロサテライトマーカーが開発されている（Minami *et al.*,

1998）。今後、親子判定、未熟落果や花粉制限など結実を制限するメカニズム、繁殖における送粉と種子散布の相対的な貢献度などが明らかになっていくであろう。

4. 2. げっ歯類に依存する種子散布と天然更新

■散布者及び持ち去り率

林床に落下した種子は放置されることはあまりなく、後の食糧を確保しようとするげっ歯類の貯食活動（caching behavior）によって持ち去られる。落下種子のほとんどは、落ちた直後から3週間後の間に消失する（伊佐治・杉田，1997; Hoshizaki and Hulme, 2002）。伊佐治・杉田(1997)は、散布者の体サイズに応じ選択的に種子へのアクセスを制限するケージを用いてトチノキ種子の散布者を調べ、ネズミ類が主な運搬者であることを明らかにした。運搬する動物種を特定するために赤外線センサーを用いた写真撮影では、アカネズミによるトチノキ種子の運搬は頻繁に観察されたが（写真3）、アカネズミより体の小さいヒメネズミは種子にアクセスすることがなかった（Hoshizaki, 1999）。ヤチネズミ、スミスネズミなどの、ハタネズミ亜科のトチノキ種子運搬への関与はまだ詳しく調べられていないが、多くの森林ではハタネズミ亜科の優占度は低く、主な散布者はアカネズミであることが強く示唆される。アカネズミは門歯を使ってトチノキの種子を軽々と運べることで、ビデオ撮影によって確認されている（箕口，未発表）。

その他の運搬者として、リスの仲間もネズミ類と同様に大型種子を活発に運ぶことが知られている（Vander Wall, 1990）。トチノキ科では、Thompson and Thompson (1980) がカナダ東部の緑地で *A. hippocastanum* 植栽樹の種子がハイイロリス (*Sciurus carolinensis*) に運ばれた例を報告

(3a) 種子をくわえて運んでいるアカネズミ



(3b) 地下子葉を掘り出したアカネズミ



(3c) 当年生実生の茎を摂食中のヤチネズミ



写真3 トチノキの更新と深くかかわるネズミたち
アカネズミは赤外線式自動撮影装置を用いて、ヤチネズミは飼育下のものをそれぞれ撮影。

しているが、現在までのところ、トチノキ科の種子散布へのリスの関与を報告した例はこれだけと思われる。堅果の貯食活動は一部の鳥類でも盛んだが、ホシガラスなどカラス科の鳥類は嘴のサイズから判断してトチノキの種子を運搬することはできないと思われる（星崎，1996）。トチノキ科

全体を見渡しても、鳥類がトチノキ種子を運んでいるという報告は現在のところない。

■貯食種子の運命

ネズミが運搬・貯蔵した種子やその貯蔵場所はキャッシュ（cache）と呼ばれる。ネズミの貯食活動には、種子が巣穴まで運ばれる巣穴貯蔵（larderhoard cache）と林床の落葉の下に浅く埋めるだけの分散貯蔵（scatterhoard cache）がある。一般に分散貯蔵ではキャッシュあたりの種子数が少なく、またキャッシュ自体日数を経るにつれて移動することが多い（Vander Wall, 1990, 2002）。トチノキの場合分散貯蔵も巣穴貯蔵もみられるが、ほとんどは分散貯蔵である。キャッシュサイズ（1カ所あたりの貯蔵種子数）は分散貯蔵では1個がほとんどであり、巣穴貯蔵では1～25個程度とばらつく（Hoshizaki and Hulme, 2002）。

種子は、死亡したり発芽するまでにさまざまな経路をたどる。ネズミに持ち去られた種子のほとんどは、すぐ食べられるのではなく一次キャッシュとして貯蔵される。岩手県カヌマ沢では、年によっては80%近くがまず貯食され、その半分近くが2回目、3回目のキャッシュとして貯蔵されるが、最終的にはほとんどの種子がネズミに食べられる（Hoshizaki and Hulme, 2002）。また、巣穴貯蔵された種子はほとんどが食べられて死亡する（星崎、未発表）。一方、分散貯蔵の場合は、消費されるまでの間にたびたび運搬されて場所が移動する（伊佐治・杉田，1997）。

ネズミに運搬される種子は、短い距離を何度も移動するケースが多い（二次散布）。伊佐治・杉田（1997）は岩手県雫石御明神の天然林で、蛍光色の釣り糸を付けたトチノキ種子の追跡を試みている。その結果、70個の標識種子のうち96%に



写真4 ネズミ類のキャッシュから出現してきた実生1ヵ所に10本以上まとまっていることもある。

において、延べ135回もの種子の運搬移動があり、運搬回数が5回を数えた種子もあった(伊佐治・杉田, 1997)。また1回あたりの運搬距離は短く、平均で2.4 mであった。これに対して、同じ岩手県のカヌマ沢では1回あたりの運搬距離はより大きかった。10 m以上の運搬頻度も少なくなく、最大値は3年間で35～50 mであった(星崎, 未発表)。

翌春に実生になる種子も貯食を経る場合が多く(写真4)、岩手県カヌマ沢では落下してそのまま実生になる種子は3年間観察して1個もなかった(Hoshizaki and Hulme, 2002)。実生のうち一次キャッシュと二次キャッシュ由来の割合はさほど変わらない。こうした過程を経る間に、ネズミによる種子捕食は種子の死亡の93～100%を占める圧倒的な死亡要因となっている(Hoshizaki and Hulme, 2002)。

飼育条件下では、アカネズミは1頭あたり1晩に7.9g程度の特チノキ種子を食べるといふ(鈴木, 1984)。数にすれば、1頭1晩あたり1/2～

1個程度である。仮にアカネズミの密度を40頭/haとし、それらが毎日トチノキばかり食べるとすると、大雑把に見積もって一冬に5000～10,000個の種子が食べられることになる。(この見積りはやや大雑把すぎるが、林分あたりの種子生産量と翌年の芽生えの発生数(後述)とオーダーとしては一致している。)

■散布距離

植物個体群にとっては、翌春の最終的な種子の行き先までの散布距離が重要となる。地下子葉性発芽の樹種では、落下種子にインクで標識を書き込み放置し、翌春の実生発生時に地下子葉を掘り起こして標識を確認することで種子の散布距離が測定できる(写真5; 箕口, 1993; Hoshizaki *et al.*, 1999)。岩手県カヌマ沢での3年間の調査結果では、トチノキの種子散布距離は10 m前後のものが多いが、最大値は40 mを超え、年によっては120 m近くに達する(図1)。各年度の平均値は12.2～44.7 m、最大値は42～117 mであった(Hoshizaki *et al.*, 1999)。この結果は、コナラの種子散布距離(平均23 m、最大67 m、箕口, 1993; 平均22 m、最大39 m、Iida, 1996)と比較しうる値である。次項で詳述するが、トチノキではこの程度の散布距離があれば、個体群の維持に十分有効に機能しているようである。



写真5 前年秋に標識した種子から発芽した当年生実生

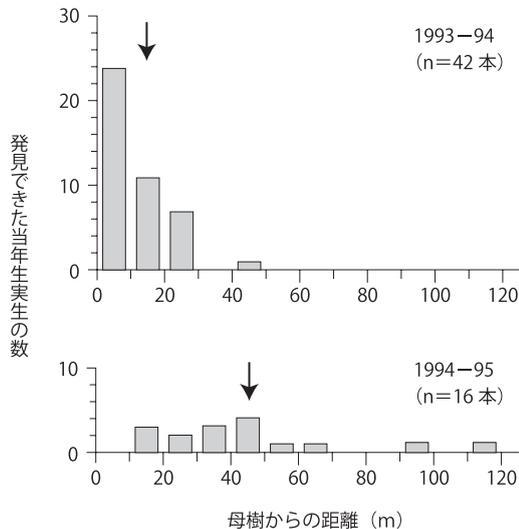


図1 トチノキの種子散布距離
矢印はそれぞれの調査の平均値を示す。
Hoshizaki *et al.* (1999) を改変。

散布距離は年によって変動するが (Hoshizaki, 1999)、100 m 前後の種子散布は稚樹の分布から判断するとそれほど稀ではないと示唆される (星崎ほか, 1995)。こうした稀な長距離散布は、気候変動など大規模な環境変化に対する個体群の反応に非常に重要な役割を果たす (Davis, 1981 ; Vander Wall, 1990 ; Clark *et al.*, 1998)。トチノキの場合、げっ歯類による種子散布が種の分布域拡大に貢献してきたと考えられるが、これらのことを踏まえて北米大陸におけるトチノキ科の分布をみると、ブナ科に比べて北限地域が南に位置していることに気づく。そしてこれは、鳥類とネズミ類の長距離運搬の頻度と最大値の違いをある程度反映したものだだろうということも想像できる。

■種子の発芽特性と芽生えの形態

トチノキの種子は休眠しない (勝田ほか, 1998)。健全種子の発芽率は非常に高く、被食を排除した場合特段の前処理をしなくても、80 ~ 95%の値が報告されている (小川・齋藤, 1993 ; 勝田ほか, 1998 ; 谷口, 1998c ; 育林：種子の調

整の項も参照)。ただし後述するように、野外では大部分が動物に食べられてしまうので、実際の実生の種子数に対する発生割合はずっと低くなる。ちなみに、他のトチノキ属樹種の種子発芽には低温湿層処理が必要なものも多く、それらは休眠している可能性が高い (Schopmyer, 1974 ; Pritchard *et al.*, 1996)。

種子の虫害は比較的少ない部類に入る (谷口, 1998c)。虫害率は数%から約 90%と場所により年により異なり、平均すると 15%程度になる (勝田ほか, 1998)。食害昆虫はまだ未同定であると思われるが鱗翅目幼虫のようであり、落下後数週間しないうちに種子から出て蛹化のために土壤に潜る (星崎, 未発表)。

発芽は地下子葉性で、子葉は展開することのない完全な貯蔵葉である (写真 6 ; Schopmyer, 1974 ; 勝田ほか, 1998)。直根性で、発生後の約

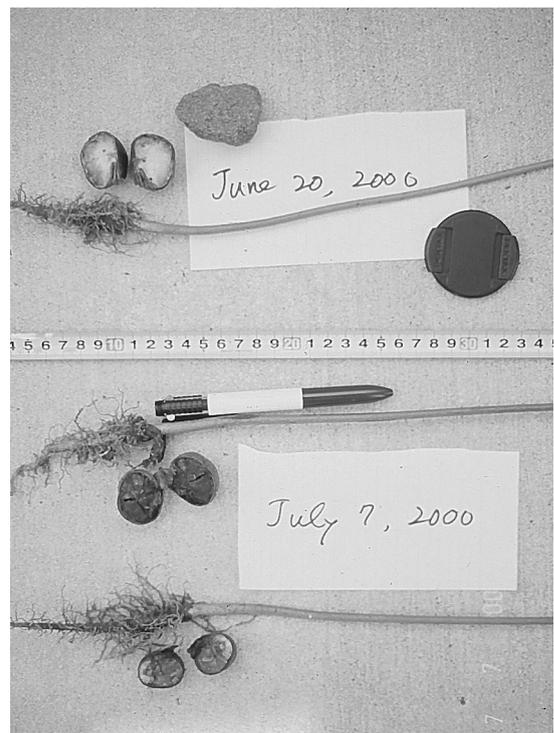


写真6 当年生実生の子葉の形態
発生2週間後(上)、1ヵ月後(中・下)の状態。1ヵ月たっても子葉にはかなりのバイオマスが存在している。

2週間ほどの間に上胚軸を伸長させ、十字対生の葉を4枚つける。通常、実生の伸長は発生後約1か月で止まり、それ以降は条件に応じて肥大成長していく(谷口, 1998c)。葉の枚数は4枚のままで、当年生の間は変化しない(Hoshizaki *et al.*, 1997; 勝田ほか, 1998)。

実生の形態的特徴は他の大多数の樹木と比べてかなり特異的で、これが生活史と大いに関連している。まず、大きな種子サイズを反映して当年生実生も他の樹木と比べて格段に大きく、出現後2週間で苗高約40cmに達する。そのため発芽には特別なセーフサイトを必要としない(Hoshizaki *et al.*, 1997; 勝田ほか, 1998)。もう一つの大きな特徴は、地上部の成長がおよそ終了する出現後1ヵ月経過時点でも地下子葉には大量の養分が残されていることである(写真6)。次項では、主に岩手県胆沢町のカヌマ沢溪畔林での研究事例から、これらの特徴が実生の発生から定着までの過

程にどう関連しているか紹介しよう。

■実生の発生と定着過程

カヌマ沢では6月初旬に当年生実生が発生する。種子が大きいために、落下種子は母樹の林冠下に集中して分布するが、ネズミの二次散布の影響で実生は落下種子よりも広範囲に出現し、林冠ギャップでも多数の実生がみられる(図2)。7年間の調査結果では、毎年発生数は100~1800本/haの範囲で大きくばらつく(Hoshizaki *et al.*, 1997; Hoshizaki and Hulme, 2002)。これは同じ場所での種子生産量の変動に比べてかなり大きい。年変動については後で詳しく述べる。

実生は出現してすぐにさまざまな形の食害を受ける。代表的なものは3タイプあり、茎の切断、地下子葉の持ち去り、葉の食害である(写真7)。前2者はネズミの仕業(次項参照)によるもので、葉の食害は鱗翅目幼虫によるものである。実生は

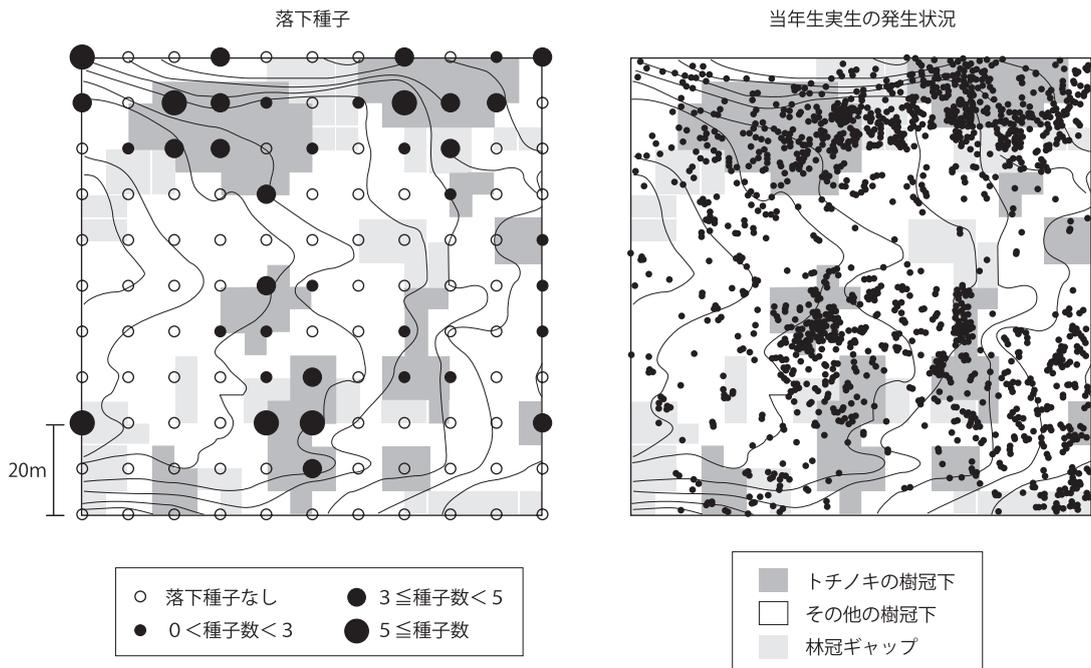
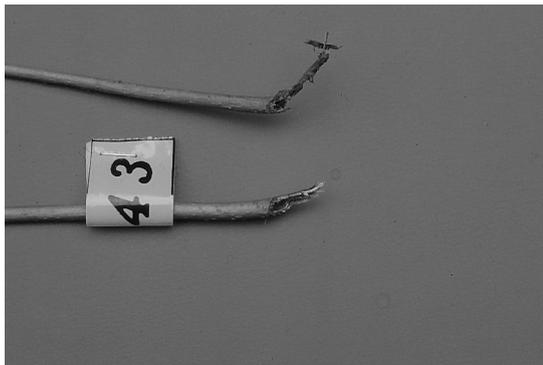


図2 ネズミの二次散布によって分布が拡大した様子
種子が樹冠下に集中して落下する(図左; 円の大きさは落下種子密度(0.5 m²あたり)を反映)のに対して当年生実生は広範囲に出現し(図右)、林冠ギャップにも相当数の実生がみられる。等高線の間隔は2 m。Hoshizaki *et al.* (1997)を改変。

発芽当年で生存または死亡するまでに、二重三重にもおよぶ複雑な食害を経験する(図3)。1993年にカヌマ沢で発生した実生を例にとれば、1haの調査区に発生した1248本の実生のうち39%は子葉を取られ、40%が茎を切断されている(図3)。最も多いのは茎の切断と地下子葉の持ち去りの組み合わせで、茎を切断された実生は68%が死亡している。また茎の切断は、地下子葉の持ち去りよりも実生の生死に強く影響する。年により食害の程度は異なるが、基本的にこのパターンは変わらない(Hoshizaki *et al.*, 1997)。

ここで注目すべき点が三つある。まず、①実生は食害を受けなれば非常に生存率が高いこと(1993年の場合、食害なしの実生生存率は66%にのぼる)。②どの食害を受けても、一定の割合が発芽当年を生き抜くことができること。すなわち、

(7a) 茎の切断(根元が噛られるだけのこともある)



(7c) 茎の切断部にできたカルス



トチノキ実生には“致命的な食害”がなく、結局この年は51%の生存率になっている。そしてもう一つは③茎を切断されても、一部の実生は切断部にカルスを形成して再びシュート(茎葉)を再生させ、発芽当年を生き延びることである(写真7)。食害を補償するためのシュートの再生は多くの樹種で見られるが(Kitajima and Fenner, 2000)、その多くは定芽由来であり、トチノキのようにカルス形成に伴う不定芽からシュートが再生する例は珍しい(斎藤・対馬, 1994)。

上記の①~③の現象は、冒頭で述べたトチノキ実生の特徴に照らし合わせて矛盾なく解釈することができる。①については、トチノキの種子サイズの大きさが高い生存率をもたらしたと考えてよいだろう(Hoshizaki *et al.*, 1997)。大種子由来の大きな実生は、光資源に乏しい閉鎖林冠下でも生

(7b) 地下子葉持ち去り



(7d) カルスから茎葉を再生させた実生



写真7 当年生実生の主要な食害と抵抗反応

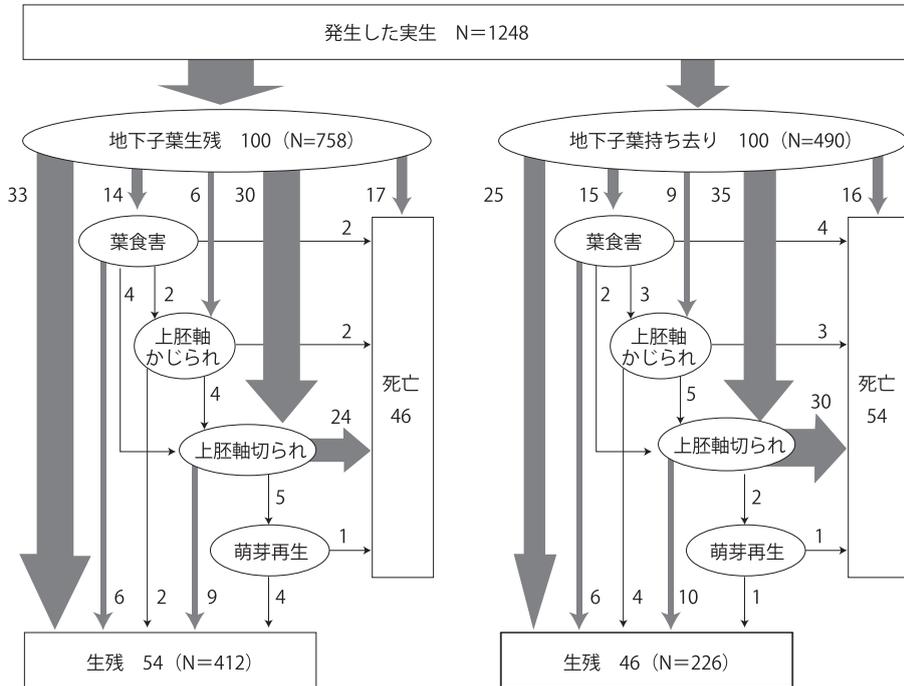


図3 当年生実生の発生から定着までのフロー

岩手県カヌマ沢の1 ha プロットで1993年に出現した実生の例。矢印の脇の数字は、それぞれの経路の実生数の地下子葉を保持できた実生または持ち去られた実生の数に対する百分率。Hoshizaki *et al.* (1997) を改変。

きていける養分を持っていると考えられるからである (Foster, 1986; Westoby *et al.*, 1992)。また②と③に関して地下子葉に残っている余剰養分 (写真6) に着目すると、食害の後、茎葉を再生できるかどうかは地下子葉を保持しているかどうかによって決定的に異なっていた (Hoshizaki *et al.*, 1997)。このようにして、一見余剰に見える地下子葉の養分が、暗い林内での実生の定着率を高めることや食害への抵抗性を高め、被食圧の影響を軽減することに大きく貢献しているという生活史戦略が明らかになった (Hoshizaki *et al.*, 1997)。

■ネズミによる種子散布の適応的意義

高い被食圧のもとで、野ネズミによる種子散布はトチノキにどのような影響を与えているのだろうか。種子が散布されることで植物が得る一般的な利点として、①定着適地に到達できる種子の

増加、②子孫 (種子や実生) の密度が高い場所に集中しがちな天敵生物による子孫の大量死亡の回避、③好適地への偏った種子の移動、④母樹付近での実生の兄弟間競争の回避、の四つの仮説が提唱されている (Willson, 1992)。岩手県カヌマ沢のトチノキでは、これらのうち①~③の仮説が検証され (Hoshizaki *et al.*, 1997, 1999)、ネズミによる種子散布が個体群の維持に、以下のような形で貢献していることがわかっている。

まず、林冠ギャップなど明るい場所では、実生は生存率、成長速度とも高くなる (Hoshizaki *et al.*, 1997, 1999)。ネズミの貯食によってギャップに発生する実生の数が増える (図2) ことから、上記の仮説①の効果もトチノキでも認めることができる。また、当年生実生は有意に密度依存的な死亡を示し、発生時の密度が十分に低いところで生存率が高い。よって種子散布によって実生の密

度が薄まることで、仮説②の効果も認められる。仮説③の効果について、種子の落下位置と、実生の発生位置の各点での光条件を推定したところ、両者は差がなかった。発生位置の光条件を調査区全体の光条件のばらつきと比べても明るい場所に偏っているという結論は出ず、仮説③は棄却されている (Hoshizaki *et al.*, 1999)。

上記の仮説群は互いに排他的ではない (= どれかが真なら他は偽であるというものでない) ので、どれが相対的に重要か評価することも大切である (Wenny, 2001)。トチノキでは密度依存的な実生の死亡要因は立ち枯れ病で、主要死亡要因である食害は密度依存的でない (Hoshizaki *et al.*, 1997)。また、実生の生残は、密度依存性よりも光依存性に強く支配されている (Hoshizaki *et al.*, 1999)。よって、トチノキで成立した二つ

の仮説のうち、①の“拡散することで実生の定着適地により多くの種子が到達する効果”がより重要であると結論された (Hoshizaki *et al.*, 1999)。

4.3. 更新の年変動と種子食者及びブナとの相互作用

■ブナの結実に影響されるトチノキ種子のデモグラフィ

すでに述べたように岩手県カヌマ沢では、トチノキは種子生産量に比べて実生の発生数の年変動が非常に大きい。また、実生の生存率、食害率の年変動は実生発生数の年変動と一致しない (Hoshizaki *et al.*, 1997)。このような年変動の不一致は、カヌマ沢のような混交林では、トチノキ一種の情報では年変動が解釈できないことを示唆している (Hoshizaki and Hulme, 2002)。

ブナやミズナラは、ともにトチノキと種子散布・捕食者が共通である。よく知られているよ

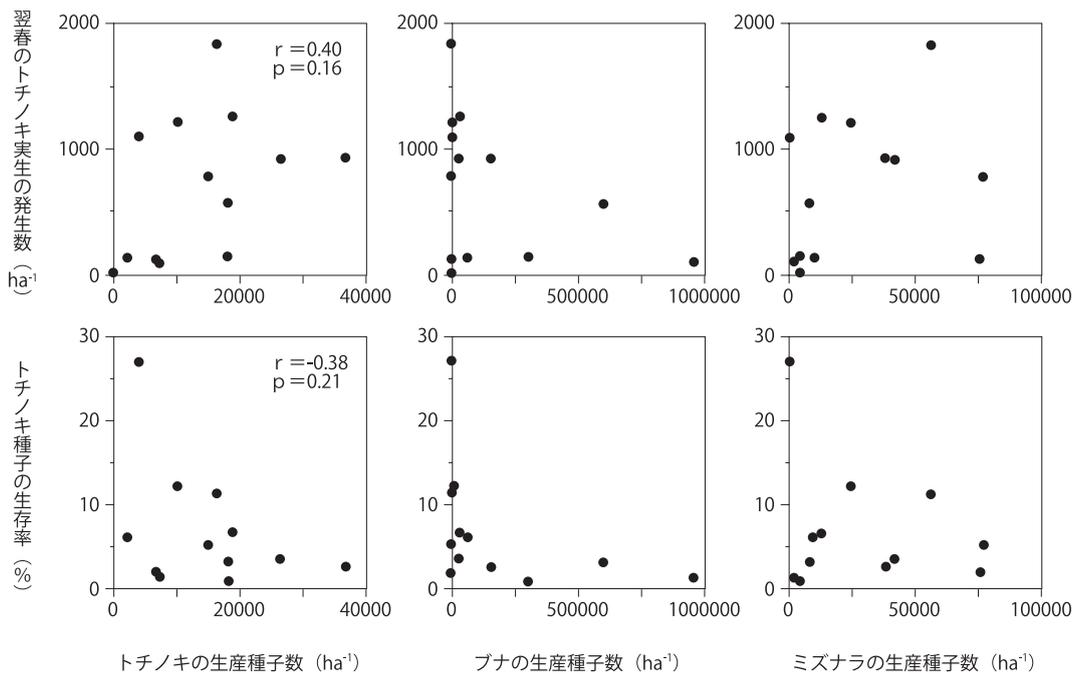


図4 トチノキの種子成功率 (生存率及び翌春の実生発生量) と

大型種子 (トチノキ、ブナ、ミズナラ) の生産量の関係を表す長期観測データ

ブナの結実があったときはトチノキ種子の成功率が低い傾向がみられる。しかし、種子成功の変動はトチノキ自らの種子生産量とは無関係で (相関係数 r と有意確率 p の値を示す)、いわゆる捕食者飽和現象とは異なっている。Hoshizaki and Hulme (2002) に未発表データを加えて 1992 ~ 2004 年のデータで作図。

うに、ブナの結実は数年に一度豊作になる。また、ネズミ類は一般に多食性で特定の餌に特化しない (Crowley, 1992; Hulme and Benkman, 2002)。では複数の樹種が結実した場合、トチノキと種子捕食者の関係はどうなるのだろうか？

Hoshizaki and Hulme (2002) がカヌマ沢のトチノキの種子成功率と大型種子の生産量の関係を

検討したところ、トチノキ種子の成功率はブナの結実年に低い傾向があるが、トチノキ自らの種子生産量とは無関係であった (図4)。つまり、トチノキはいわゆる捕食者飽和仮説にあてはまらない樹種で、カヌマ沢ではブナの結実豊凶が間接的にトチノキの種子成功に影響するのである。ブナの豊作は種子捕食者であるネズミ類の個体数を急

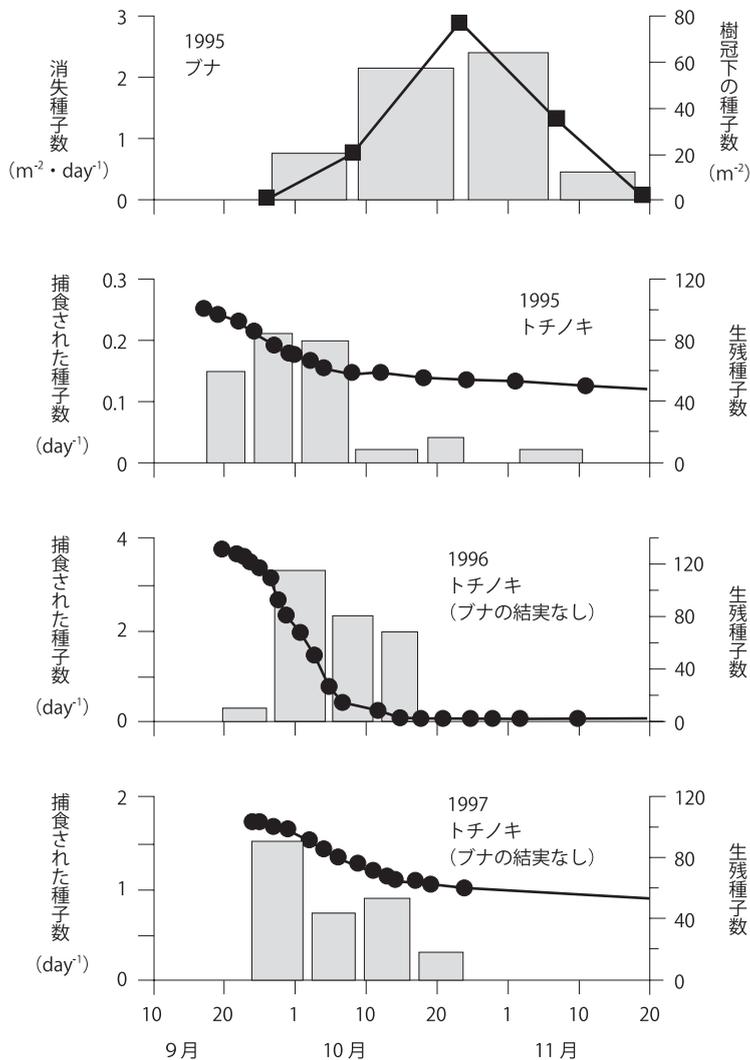


図5 ブナの豊作年 (1995年) と非結実年 (1996, 1997年) における種子の秋期の生残パターン (折れ線) と種子捕食 (棒グラフ)

ブナの生残種子は樹冠下の残存種子の密度で表してある。1995年には、トチノキに遅れてブナが落下すると、種子は残っているのにトチノキの被食がみられない。これは、ネズミがブナの種子落下にあわせて餌をトチノキからシフトしたことを物語る。なお、この図にはないが、ブナが先じて実生になる翌春には逆にトチノキからブナに餌のシフトが起きる。ブナの非結実年にはこのような季節変化は明瞭でない。Hoshizaki and Hulme (2002) を改変。

激に増加させることが知られているので（箕口, 1988; 1996）、ブナとトチノキの関係はおそらくネズミ類の個体数変動を介した間接相互作用であると考えられる（Hoshizaki and Hulme, 2002）。

ブナの結実は、ネズミの個体数だけでなく短期間の捕食行動の変化を通じてトチノキに影響を与えうる。カヌマ沢では、豊作となったブナ堅果が落下すると、ネズミは餌をトチノキからブナにシフトさせていた（図5；Hoshizaki and Hulme, 2002）。一方、ブナが先んじて実生になる翌春は、逆にネズミはブナからトチノキに餌をシフトさせ、その結果としてブナ豊作年にトチノキの種子成功率が低くなる（Hoshizaki, 1999）。

■更新の年変動を生じさせるメカニズム

このような間接相互作用の仕組みとして、①種子生産量の年変動の種間同調、②餌としての種子の性質、③質の異なる餌に対するネズミの反応について吟味されている。

カヌマ沢では、ブナ、ミズナラの結実は同調しないために、ネズミの餌量の年変動はブナの純林ほど極端でない。それにもかかわらず、ネズミの個体数は落下種子のエネルギーの変動幅に比べてずっと大きな年変動を示すので、単純に餌量だけではネズミの個体数変動を説明できない（Hoshizaki and Hulme, 2002）。これは種子の栄養的要素、例えばブナは脂肪分に富み、トチノキにはサポニンが含まれる（表2）といった点を考慮するとある程度説明できる（Hoshizaki and Miguchi, 2005）。栄養面からみると、ネズミにとってはブナが餌としての質が最も高く、トチノキの質は最も低く、ミズナラの質は両者の中間かトチノキと同程度だと考えられる（表2）。一方、ネズミの個体数は、ブナ豊作翌年の個体数増加が顕著であるが、他種の豊作年の後はそうでな

表2 岩手県の溪畔林に出現する主要大型種子（トチノキ、ブナ、ミズナラ）の栄養価と化学防御

指標	トチノキ	ブナ	ミズナラ
種子の乾重 (g)	6.2	0.13	1.7
単位エネルギー (cal/g)	3.69	5.24	3.41
1個あたりエネルギー (cal)	22.8	0.67	5.79
炭水化物 (乾重%)	86.3	21.9	90.5
粗脂肪 (乾重%)	4.0	44.6	1.4
粗タンパク質 (乾重%)	7.3	28.8	5.9
粗灰分 (乾重%)	2.4	4.7	2.2
粗タンニン (乾重%)	1.4	0	9.8
粗サポニン (乾重%)	3.9	0	0

菅原 (1972)、堀田ほか (1989)、Hoshizaki (1999, unpublished data) をもとに作成。

い (Hoshizaki and Miguchi, 2005)。このように種子の質の違いはネズミの個体数変動や種子への嗜好性を複雑にし、それがトチノキの更新の変動に反映している。

4.4. 稚幼樹の成長

■光に対する反応

トチノキの耐陰性は当年生実生と1年生以上の稚樹でかなり異なる。発芽当年は、前述したように母樹由来の子葉の養分を存分に利用できる実生であるが、1年生稚樹では発芽当年の子葉の有無は成長量と関係なくなるので（谷口, 1996c）、2年目以降は資源の限られた環境で成長していかなければならない。本来のハビタットである溪畔域では、稚樹の成長はギャップ内など明るい立地で良好である。Hoshizaki *et al.* (1999) は稚樹の伸長成長と死亡を3年間観測し、各個体の光条件と成長速度の関係を検討した。その結果、光条件がよくなるほど稚樹の生存率が高く、伸長成長速度も高かった（開空度6%以上の明所で平均6.0cm/yr）。一方、うっ閉した閉鎖林冠下では、極端に成長量が減少する（開空度3%未満の閉鎖林内で平均2.3cm/yr）。ブナと比較した場合、光

条件がよいところではブナより旺盛に成長するが、弱光下ではブナより成長の減少が顕著である (Ishida and Peters, 1998)。したがって、遷移後期に出現する樹種としては、稚樹の耐陰性はさほど高くはないと考えられる。

一般に多くの樹木で、林冠ギャップは更新樹の成長にとって好適な場であるとされる。しかし溪畔林では様子が少し違うようである。岩手県カヌマ沢の溪畔林は谷底部が広くて草本層の被度が全般に高く、特にギャップではアキタブキ、ミヤマイラクサ、オシダなどの高茎草本の被度が非常に高くなる (星崎ほか, 未発表)。こうしたギャップでは、林床の光環境は閉鎖林冠下とさほど変わらず、ギャップ形成後数年も経つと多くの樹木実生は多年生草本に被圧されて成長できなくなる (大住ほか, 未発表)。ところが、トチノキは草本被度の高いギャップ内でも成長が抑制されにくい。ほぼすべての稚樹が樹高1 mを超えるまで分枝せずに上に延び (Kaneko *et al.*, 1999)、5年ほどのうちに草本層を抜け出すことができる (星崎・鈴木, 未発表)。ギャップ形成後10年で2 mを超える高さに成長する (星崎・鈴木, 未発表)。種子サイズの大きなトチノキの実生は発芽当年から苗高が高く、しかも頂芽優勢が顕著なので、草本層に強く被圧されずにすむのだろう。下層植生の豊かな立地では、トチノキの大きな種子サイズは草本との競争にとって有利に働くと考えられそうである (Seiwa and Kikuzawa, 1991; Westoby *et al.*, 1992)。

■季節変化

稚樹の展葉と伸長成長は一斉展葉型である。冬芽の中にはすでに1年分の葉が包まれていて、これが展開すると伸長成長は通常短期間のうちに停止する (Seiwa and Kikuzawa, 1991)。

肥大成長も生育期間の一部に限られている。鳥取県蒜山で植栽後約15年のトチノキ (平均直径10.6 cm、平均樹高6.6 m) にデンドロメーターを巻いて成長経過を観測した結果では、成長のよい個体ほど肥大成長が遅くまで継続した傾向があったが、8月中～下旬にほとんどの個体が肥大成長を停止した (山本ほか, 1999)。ブナ、ミズナラと比べてトチノキは、肥大成長の減衰が顕著で停止までの期間がきわめて短く、成長停止期もやや早めであった (山本ほか, 1999)。

■水分に対する反応

稚樹の土壌水分に対する反応については、情報が比較的少ない。京都府芦生のモンドリ谷個体群では、樹高1 m未満の稚樹は斜面下部でもよく成長し、死亡率も谷底部など他の立地と変わらない (Kaneko *et al.*, 1999)。一方、岩手県カヌマ沢では、斜面上部やそれより上方の段丘部では、稚樹は溪畔域に比べて非常に高い死亡率を示す (星崎, 未発表)。カヌマ沢の段丘上の光条件は、溪畔域の林床と同等かそれ以上である (Masaki *et al.*, 2005) ことから、斜面上方で死亡率が高い要因として水分ストレスが考えられる。これらのデータは、成木が谷底部から斜面下部を中心に生育すること (大嶋ほか, 1990) とよく対応している。岩手県での例のように、種子がある程度広域的に散布される個体群では、種子散布よりも稚樹の段階での水分条件に対する反応が個体群の分布を制限している可能性がある。ただしこの説の検討には、ブナ・ミズナラなど、尾根部に分布の主体をもつ優占種との競争も考慮に入れた中～長期的観測や、注意深い実験計画が今後必要であろう (個体群動態の項を参照)。

稚樹の水分生理に関する知見は耐凍性を含め、ほとんどない。土壌養分の要求度については育林:

苗木育成の項を参照されたい。

■根系及び成木の成長

稚樹や成木の根系については知見が乏しいが、東京都目黒区に植栽されたトチノキ（直径22cm、樹高9m、樹齢40年）の場合、根系の最大深は210cmとなっていて、実生時の直根性は不明瞭になっている（苺住，1987）。

成木の成長に関しても知見が乏しく、樹齢またはサイズ、立地条件等との関係について詳しいことは不明である。比較的詳細なデータとしては、京都府芦生の溪畔林で樹高16m以上のトチノキの平均伸長速度は約12cm/年であった（Kaneko *et al.*, 1999）。成木の肥大成長量に関しては、現在までのところ報告がない。

4.5. 個体群動態

長期的にみてトチノキの個体群は、現在のまま推移すればどの程度個体数が増えるのだろうか、それとも衰退しつつあるのだろうか？ この項では、生活史段階どうしの関連性も考慮に入れた生

活環全体の個体群の評価の例を紹介しよう。このような生活環全体の評価は、ここまでで紹介してきた個々のデータの積み重ねによってこそ、正しく行うことができる。

生活史の初期段階に関しては、これまでのデータを総合するとおよその姿がみえてくる（表3）。まず実生は毎年発生するので、次世代は確実に加入してくる。稚樹の死亡率は比較的高く20～30%/yrもある。稚樹の段階までは、死亡率は比較的高いものの頻繁なリクルートで個体数を補填することができるといえそうである。ただし実生の生存率は年変動が大きく、加入率は年ごとに大きく異なる。さらに、稚樹は台風や土石流の被害には弱く、谷底部が狭い場所では溪畔域での死亡率は50%/yr近くに上昇することもある（Kaneko *et al.*, 1999）。トチノキでは、個体群として毎年種子をつける習性と種子サイズの大きさがもたらしてくれる当年生実生の生存率の高さは、個体群動態にとって一定の役割を果たしていると推察される。

生活史後期（幼木～成木）の死亡率は、樹高が

表3 トチノキの生活史各段階におけるデモグラフィックパラメータ

加入数については、個体群ごとに本数が異なることを考慮して母樹1本あたり・1年あたりに換算し、調査地の母樹密度とともに示す。

生活史段階	死亡率 (% / yr)			母樹1本・1年あたりに換算した加入本数			母樹密度 (ha ⁻¹)	出典 **
	最小	平均	最大	最小	平均	最大		
種子	88	94.6	99.2	319	580	904	21	1)
	87.5 – 97.1 *			376	405	435	17	2)
当年生実生	48.9	67.9	95.9	4.6	37	87	21	1), 3)
	54.1 – 70.1 *							2)
稚樹 (H < 1m)、単幹	20.1			0.19	16	30	21	1), 3), 4)
	22 – 31 *			1.1 – 3.7 *				2)
稚樹、分枝あり	約 16							2)
幼樹 (1m < H < 4m)、単幹	約 6							2)
幼樹、分枝あり	約 4							
若齢木 (H > 4m)	1.2							2)
成木	0.2							2)

* : サイトごとの平均値をレンジで示した。

** : 1) Hoshizaki & Hulme (2002)、2) Kaneko *et al.* (1999)、3) Hoshizaki *et al.* (1997)、4) Hoshizaki *et al.* (1999)

高くなると小さく通常は5%前後である (Kaneko *et al.*, 1999)。また、成長速度も斜面～谷底部までの立地間で差がなくなるので (Kaneko *et al.*, 1999)、ある程度の大きさになると水分条件は生存の制限要因になりにくいのかもしれない。

繁殖を開始する段階以降のことはまだよくわかっていない。岩手県カヌマ沢では、5年間の観察の開始時点で未開花だった個体が期間内に花序をつけはじめた時点での直径は12.2cmであった (星崎, 未発表)。開花を始める樹齢は30～40年とされている (谷口, 1998c) が、結実開始齢に関する知見はない。開花齢については育林の項でも紹介したのでこちらも参照されたい。寿命に関するデータは非常に乏しいが、北日本の天然林から伐り出されたトチノキ大径木64本の樹齢は最高で670年 (中央値379年) に達し、ハリギリ、ミズナラと並ぶ長寿命の樹種である (大住, 未発表)。このことから、トチノキは400年程度は生き長らえることができ、700年程度の寿命をもちうると考えてよさそうである。

以上のような生活史パラメータを、各生活史段階どうしの年あたりの移行確率に換算して表現すると、行列計算によって個体群増殖率 (λ) を生活環全体で評価することができる (詳細はシルバータウン [1987] が易しい)。Kaneko *et al.* (1999) は京都府芦生のモンドリ谷での8年間の調査データから、トチノキの個体群動態を表す行列モデルを構築してさまざまな解析を行っている。まず、上記の個体群増殖率 λ を計算したところ $\lambda = 1.029$ であった。これは、個体群構造の安定状態 (種子～親木の各段階の構成比が一定の状態) を仮定したとき、現在の移行確率だとモンドリ谷個体群では総本数が1年あたり1.029倍ずつ増えていく (t 年後には1.029^t倍になる) ことを意味している。また、隣接する3つの立地 (段丘部、

氾濫原、隣接した斜面下部) 上のサブ個体群の役割を評価した結果、モンドリ谷では立地の安定した斜面下部でサブ個体群が安定であること、及びそこから土石流の影響下にある溪畔域へ種子が供給されることが個体群全体の維持にとって重要であると推察された (Kaneko *et al.*, 1999)。

では、どの段階の変化が個体群動態を大きく変化させるのだろうか。この点を弾力性分析によって評価したところ、生活史後期 (樹高1m以上で分枝を始めてからの生活史段階) における動態が、個体群全体の λ に与える影響が大きいと結論された (Kaneko *et al.*, 1999)。ただこのモデルでは、上述した更新初期の年変動が個体群動態にどんな影響を及ぼすのか評価できないため、更新初期のパラメータの年変動を考慮したモデルによる評価も必要になる。これについては、金子 (2005) に詳しい解説がある。

5. 遺伝及び育林

5.1. 遺伝的側面と育種

■品種及び産地系統

葉の下面に細軟毛を密生するものは、品種ケトチノキ *A. turbinata* f. *pubescens* (Rehder) Ohwi として区別される。また、トチノキ属の品種で代表的なものはベニバナトチノキ *A. × carnea* で、セイヨウトチノキ *A. hippocastanum* とアメリカ産のアカバナトチノキ *A. pavia* の交雑種である (北村・村田, 1971)。ベニバナトチノキは日本だけでなく世界各地で植栽される。セイヨウトチノキとベニバナトチノキには園芸品種も知られ、花の赤色が鮮やかなブリオッティヤや八重咲きのパウマニーなどがある。日本産のトチノキからは園芸品種は知られていないようである。

トチノキの各地の系統について網羅的にまとめられた資料はないが、多くの産地系統が認識され

ている。例えば、兵庫県但馬地方のトチノキには少なくとも19の系統があり、結実特性が系統間で比較されている。それによれば、大きな種子をつける系統と小さな種子をつける系統が大まかに区分できる（谷口，1996b）。

■育 種

現在、種子の形質が優良な個体を選抜する研究が進められている。種子の品質は母樹間でかなり異なっていて、種子径、種子1個あたりの重量、果序あたりの着果数、個体あたりの種子生産量など多くのパラメータが系統ごとに異なっている（谷口，1996b，1997a）。結実量も母樹の胸高直径と相関はなく、これらの形質変異は遺伝的なものである可能性がある（谷口，1996b）。また鳥取県蒜山と兵庫県但馬地域で得られたデータでは、果序レベルでは種子数と1個あたりの種子重にトレードオフはみられない（橋詰・谷口，1996；谷口，1996b）。このように、種子が大きく、着果数・収量も多いという個体の選抜が可能であると思われる（橋詰・谷口，1996）。

5.2. 育 林

■種子の調製と育苗

採集した種子は、乾燥させると失活するため（勝田ほか，1998）、乾燥させないように貯蔵する必要がある。集めた種子は、二酸化炭素で燻煙するか流水中に5日程度浸せば殺虫できる（勝田ほか，1998）。

苗をつくるのは容易であるが、当年生実生はたいへん大きいので、種子を蒔くときに間隔に注意する必要がある。実地では、90粒/m²程度の播種密度がよいとされる（谷口，1998c）。またポット苗をつくるときには、根が張る深さも十分に確保する必要があるために、深さ20cm程度の

鉢を用意した方が無難であろう。発芽させた1年後に床替えを行い、25本/m²程度の密度にするとい（勝田ほか，1998）。苗は3～4年生で苗高60～90cm程度になれば山出しできる（谷口，1998c）。

一方、種子が休眠しない特性は種子の貯蔵には向かない。通常、2日間ほど乾燥してから適度に湿った砂やバーミキュライトなどととも冷蔵貯蔵しておけば、1年程度発芽能力を保つことができる（谷口，1998c）。しかし一般に、トチノキ、ナラ類など含水率の高い種子は、長期貯蔵には向かない。ナラ類やブナの堅果では乾燥・低温貯蔵によって2年程度の貯蔵が可能である（ヨーロッパナでは10年；勝田ほか，1998）。トチノキの場合も、含水率50%強のやや乾燥した状態にして-2℃で貯蔵すれば、2年後でも87%の種子が健全であったという報告がある（橋詰，1993）。

しかしながら、確実な種子の長期保存方法は確立されておらず、必要なときにいつでも苗木を用意できるようにするには、毎年種子を集める必要がある。前述したように、個体群の種子生産の年次変動幅は地域によってかなり異なるようである。そのため、限られた地域から得られた知見だけでなく、自分の周辺地域のトチノキ個体群の豊凶に関する特性を把握しておくほうが無難である。

■苗木の育成

苗木の良好な成長には適切な土壌条件（腐葉土など肥沃な土壌）を選ぶ必要があり、粘土質や畑地土壌では成長量が小さい（白澤，1998）。降雪に対する耐性は苗木の産地ごとにより異なっていて、鳥取県での試験では、地元産あるいは周辺地域産の系統で雪害が少なかった（橋詰・江藤，1994）。したがって、植栽事業などの際には、苗

木の産地に注意する必要がある。

その他の増殖法としては、挿し木、根挿し、株分け、接ぎ木によるクローン増殖が可能である。挿し木の発根性はよい。しかし、接ぎ木は技術的に難しい。谷口・長石(1998)によれば、熟練した接ぎ手が行えば53～83%が活着するものの、平均活着率は3%しかなかった。また別の事例でも活着率は13%(中村・真鍋, 1973)であった。

なお、育苗及び栽培方法については谷口(1998c)にも詳しいので、そちらを適宜参照されたい。

■鳥獣害及び病虫害

苗畑では、当年生の苗木を中心としてネズミによる食害に注意を払う必要がある。虫害は特に注意を要するものは報告されていないが、苗木や植栽木のシュート(葉を含む当年生の枝条)にカイガラムシの一種ミズキカタカイガラムシによる被害が出ることもある(横溝, 1978)。ミズキカタカイガラムシは体調約5mm、5～6月に前年枝上で成虫となる。寄生部位は季節により変わる。トチノキのほかにカツラ、プラタナス、ニセアカシアなど多くの樹木に寄生し、成長阻害は小さいが緑化樹木の美観を損ねる(横溝, 1978)。被害は一時的で軽微なものであるが、防除する場合は薬剤散布によってほとんど駆除できる。夏季の薬剤散布は幼虫が孵化して1ヵ月程度の間(関東地方では7～8月まで)に葉裏にDMTP剤やイソキサチオン乳剤を散布し、これが最も有効である。冬季の薬剤散布はマシン油乳剤や石灰硫黄合剤が効くが、通常より高濃度にする必要がある(横溝, 1978)。

病害については現在までのところ報告がなく、通常の条件ではおそらく問題はないと思われる。

■植 栽

平坦地に植栽する方が傾斜地への植栽よりも直径が大きくなるようである(橋詰・江藤, 1994)。傾斜地ではトチノキは根曲がりを起こすが、根曲がり部から鉛直に不定根が発生しやすい(酒井・高橋, 1990)。また、雪害によって太枝が折れる被害が出やすい(橋詰・江藤, 1994)。これらのことから、一般にトチノキは豪雪地帯や傾斜地への植栽は難しいとされる(橋詰・江藤, 1994)。ただし、広葉樹林内に植栽すると、疎開地に植栽した場合に比べて雪害が少なくなるという報告もある(高原ほか, 1997)。また、豪雪地帯の自然林においては、不定根の発生と成長は樹体の重心を支える支柱のような役割を果たしていると考えられ、個体群の分布が谷底部だけでなく斜面下部にも広がっていること(大嶋ほか, 1990; Kaneko *et al.*, 1999)と関連していると考えられる(酒井・高橋, 1990)。

人工造林の実績は少なく、現在研究途上である。鳥取県蒜山では、12年生の人工林で樹高3.6m、直径5.7cmに達している(橋詰・江藤, 1994)。この結果は、岩手県カヌマ沢の天然林での12年の観察結果(星崎・鈴木, 未発表)と比較する値である。生育状況は系統ごとにわずかに異なり、成長が良好な系統では植栽後12年で直径約8cm、樹高5m近くになる。系統間の成長差は樹高より直径に顕著に表れる(橋詰・江藤, 1994)。保育に関して特別な手段は必要なく、健全に成長すれば整枝しなくても自然に美しい樹形になるので、そのまま街路樹や公園樹に利用できる(谷口, 1998c)。順調に成林させれば、気象害の影響は受けにくいと思われる。

それ以上の林齢に成林させた例として、東京都八王子市に昭和5年に植栽されたトチノキ小林分(0.07ha)がある。植栽後33年に平均直径9.6cm、平均樹高7.5mなり、56年生になると平均直径

21cm、平均樹高 15 m に成長している（葉袋ほか、1986）。間伐の必要性や事業例は知られておらず、中齢期以降の施業方法は不明である（谷口、1998c）。

花が咲き始めるまでには植栽木で 15 年前後、天然木では 30 ～ 40 年を要するという（谷口、1998c）。壮齢以降の穂を接ぎ木することによって開花までの年数を 10 年前後に縮めることができる（谷口、1998c）。若齢個体では環状剥皮をすることで着花が促進される場合がある（橋詰ほか、1996a）。ホルモン処理では開花は促進されないが、シュート（当年生の茎葉）へのウニゾコナル P（ジベレリン生合成阻害剤の 1 種）処理を環状剥皮と併用することにより、若齢時の開花量を増やすことが可能である（吉野・谷口、1996）。天然林における優良資源（トチノキの場合特に種子と大径材）の減少が顕著になりはじめた今（谷口、1998c）、以上のようなトチノキの優良形質個体の選抜と増殖法の確立の重要性は大きい。

6. 利用及び生産物

6.1. 食糧としての利用

トチノキの花からは高級な蜂蜜がとれる。蜜にはインベルターゼ、ジアスターゼなどの酵素類が含まれる。糖度は 77% 以上で甘みが強く、独特の香りをもつ（谷口、1998c）。ミツバチ類が有効なポリネーターであることから、セイヨウミツバチを使った養蜂が各地で行われている（安藤、1995）。1 本あたりの蜜生産量も非常に多い。また 1 年の蜂蜜収量の半分前後をトチノキから採取している養蜂家もいるほどで（安藤、1995）、養蜂団体が蜜源林としてトチノキ林を造成しようという動きも各地で起こってきている（安藤、1998；谷口、1998b）。

種子は餅などに加工して食べる。トチノキ属

は世界各地で種子が食用にされていて、日本のトチノキのほかに *A. californica*、*A. octandra*、*A. hippocustanum*、及び *A. indica* において食用の記録がある（Sutton and Sutton, 1985；堀田ほか、1989）。とちの実（種子）を食べる習慣は、中国地方から東北地方北部まで、日本海側・太平洋側の区別なく各地に残っている（辻、1995；口蔵、1996）。地方によっては山間部の農村地帯で冬季の炭水化物源として重宝され、穀物の凶作年の救荒作物または非常用食として特に重要であった（松山・山本、1992；畠山、1997）。また、祭りや正月の「ハレ」の日にとち餅を供える風習が今も残っている地域もある（口蔵、1996；谷口、1998c）。

ただし、種子はそのままでは食べられず、アク抜きが必要である。すでに述べたとおり、アク成分はいわゆるドングリと比べてかなり異なっている（表 2）。とちの実のアク抜きには手間と時間がかかる。まず、とちの実はどんぐりと違って皮むき作業自体に時間がかかり（むくのが果皮でなく種皮である点もどんぐりと異なっている）、各地でとちの実専用の皮むき器が発達しているほどである（辻、1995；畠山、1997）。トチノキのサポニン是非水溶性なので、灰（アルカリ）及び加熱処理（灰で煮るか熱い灰汁に浸す）と流水処理によって毒を中和し洗い流すなど複数の工程が必要である（口蔵、1996）。北上山地では 11 工程に 2 週間をかけている（畠山、1997）。この点でドングリのアク抜きよりかなり手間と時間がかかり、その技術も難しい。そのようにして 1 週間以上かけてアクを抜いた種子は、粉に挽いて保存する。できたとち粉を米粉やそば粉と混ぜてとち餅や煎餅、団子などにする（松山、1982；平井、1996；畠山、1997；谷口、1998c）。なお、アク抜きの方法の具体的手順については、辻（1995）と

畠山 (1997) がわかりやすい。

このような面倒なアク抜き作業にもかかわらず、古来よりトチノキの種子は重要な食料とされてきた。縄文時代の遺構では、しばしばトチノキの渋を抜くために構築したと思われる水路跡や多量の殻が出土しているし (例えば、辻, 1989)、とち粉を餅などにまぜて食する習慣は今でも中国山地の但馬地方、飛騨地方、北上山地など各地の山間部を中心に残っている (松山, 1982; 畠山, 1997)。今ではインターネットを利用して、さまざま形でトチノキを利用した各地の食料品を求めることが出来る (写真8)。このような生活習慣、とりわけアク抜き技術の発達は、古来の人々が凶作年が少ないというトチノキ個体群の結実習性を経験的に理解していたことと無縁ではない (松山・山本, 1992)。

葉はあまり用途がないが、埼玉県秩父地方では葉が大きいことを利用して、ホオノキと同様に飯を盛ったりちまきを包んだりするという (平井, 1996)。

6.2. 薬用としての種子

種子のその他の利用方法として、サポニンの特性を利用した洗剤や薬などがあげられる。サポニンは発泡性に富み、種子をつぶして真水に漬



写真8 トチノキを原料にした食料品
左から煎餅(秋田県産)、とち餅(兵庫県産)、蜂蜜(岩手県産)

けて得られる黄色い抽出液は、エゴノキの果皮と同様に洗剤として利用される (堀田ほか, 1989; 谷口, 1998c)。また、サポニンの構成要素である japoescinin (セイヨウトチノキでは aesclin) やクマリン配糖体は融血作用をもち (Harborne and Baxter, 1993)、薬用になる。民間では種子を焼酎に漬け込んで湿布薬としたり、下痢止めにしたたりする (奥山, 1995; 谷口, 1998c)。これらのサポニンは、現代医学では心臓病、血栓の融解、静脈瘤、痔などに効くことがわかっており、実際にセイヨウトチノキは商業的にも薬に供されている (Harborne and Baxter, 1993; 奥山, 1995)。いずれも、血流をよくする働きを利用したものと考えられる。

また、アメリカインディアンたちは、トチノキ属の種子のアクを魚毒漁に利用していた (堀田ほか, 1989)。日本ではエゴサポニンを含むエゴノキの種子を用いた魚毒漁が知られているが (堀田ほか, 1989)、トチノキを魚毒に使っていたかどうかは不明である。

6.3. 木材としての利用と材質

材は散孔材で、年輪、辺材・心材の区別ともにやや不明瞭である (平井, 1996)。大木となるため大きな板材が取れる。トチノキの材の大きな特徴は、板目面に様々な空 (もく) が現れ、波状紋 (リップルマーク) が他の樹種と比較しても特に明瞭 (肉眼でも認識可能) である点である (上田, 1995; 平井, 1996)。縮み空や波状空は特にトチ空と呼ばれ美しく賞用される。ただし狂いが出やすく腐りやすいので注意が必要である。強度的にはやや軽軟で加工しやすく、このことがトチノキの材としての利用範囲を広げているともいえる (上田, 1995)。

材の物理的・化学的な特徴についてまとめて

おく。まず物理的・機械的性質として主な数値をあげると（平井，1996）、比重 0.52（気乾比重）、曲げヤング係数 $8.0 \times 10^4 \text{ kg/cm}^2$ 、曲げ強さ 750 kg/cm^2 、引張り強さ 950 kg/cm^2 、せん断強さ 95 kg/cm^2 、圧縮強さ 400 kg/cm^2 、収縮率（含水率 1%あたり）は接線方向 0.28%、放射方向 0.15% である。また、熱伝導度は $0.10 \text{ kcal/m} \cdot \text{h} \cdot ^\circ\text{C}$ （含水率 10%、温度 20°C ）、着火点・発火点はそれぞれ 264 度、406 度である。次に、主な化学的組成として、セルロース 58～59%（うち約 70%が α セルロース、約 30%がヘミセルロース）、リグニン 24～26%、NaOH 抽出物 11～13%などが含まれる（平井，1996）。ヘミセルロースにはペントザン（14～21%）、ガラクトサン（1%）などを含む（平井，1996；井上ほか 2003）。なお、材質に関するデータは、平井（1996）や井上ほか（2003）に詳しくまとめられているので、適宜そちらも参照されたい。

一般的な用途としては器具材が多いが、家具材のほか、茶器、机の天板、漆器素地、玩具、飯しゃもじや杓子などさまざまな場面で使われている（上田，1995；平井，1996）。特殊な用途としては、柵板を建築の内装や装飾品（ドア、床がまち、落掛など）にしたり、廉価なバイオリンの裏板に用いたりする（平井，1996）。パルプや木炭には向かない。加工しやすいこともあって、挽き物や剥り物に重宝する（上田，1995；平井，1996）。餅つきに使う臼は、代表的なケヤキのほかにトチノキもよく用いられている（谷口，1998c）。伝統的工芸品としての漆器木地には、特に高級材として扱われる（上田，1995；佐野，1995）。

空の現れ方によってトチノキの材の価値はかなり異なっていて、丸太市場では材の色と心材率が商品価値を左右している（佐野，1995）。一般にトチノキの材は黄白色から淡黄褐色であるが、市

場では、心材相当部分のない白い材は特に「白トチ」「青トチ」といって一般材とは区別される。逆に心材部が薄赤褐色～黒褐色になる材は「赤トチ」といって敬遠される（佐野，1995；平井，1996）。しかし、一般用の用途には致命的とは思われず、お盆や汁椀をはじめ、私達の身の回りの様々な木製品になっているのをみると改めてその存在感の大きさを感じさせるのである。

謝 辞

兵庫県立森林・林業技術センター（現所属：琉球大学）の谷口真吾氏と森林総合研究所の正木隆氏には文献の収集にご協力いただいた。また、森林総合研究所関西支所の大住克博氏及び新潟大学の箕口秀夫氏には貴重な未発表データを教えていただいた。あわせて厚く感謝します。

引用文献

- 安藤 竜二（1995）トチノキと養蜂業. 林業技術 643:20-25.
- 安藤 竜二（1998）蜜源の森を育てる. 林業技術 676:24-25.
- Benseler, R. W. (1975) Floral biology of California buckeye. *Madrono* 23:41-53.
- Bertin, R. I. (1982) The ecology of sex expression in red buckeye. *Ecology* 63:445-456.
- Brockman, C. F. and Merrilees, R. (1986) Trees of North America, Revised Edition. Golden Press, New York.
- Clark, J. S., Fastie, C., Hurtt, G., Jackson, S. T., Johnson, C., King, G. A., Lewis, M., Lynch, J., Pacala, S., Prentice, C., Schupp, E. W., Webb III, T. and Wyckoff, P. (1998) Reid's

- paradox of rapid plant migration: dispersal theory and interpretation of paleoecological records. *BioScience* 48:13-24.
- Clebsch, E. E. C. and Busing, R. T. (1989) Secondary succession, gap dynamics, and community structure in a southern Appalachian cove forest. *Ecology* 70:728-735.
- Crawley, M. J. (1992) Seed predators and plant population dynamics. In : *Seeds: The ecology of regeneration in plant communities* (ed. M. Fenner) , pp. 157-191. CAB International, Wallingford, UK.
- Davis, M. B. (1981) Quaternary history and the stability of forest communities. In : *Forest Succession: Concepts and Application* (eds. D. C. West, H. H. Shugart and D. B. Botkin) , pp. 132-153. Springer-Verlag, New York.
- dePamphilis, C. W. and Neufeld, H. S. (1989) Phenology and ecophysiology of *Aesculus sylvatica*, a vernal understory tree. *Canadian Journal of Botany* 67:2161-2167.
- dePamphilis, C. W. and Wyatt, R. (1989) Hybridization and introgression in buckeyes (*Aesculus*: Hippocastanaceae) : A review of the evidence and a hypothesis to explain long-distance gene flow. *Systematic Botany* 14:593-611.
- Foster, S. A. (1986) On the adaptive value of large seeds for tropical moist forest trees: a review and synthesis. *Botanical Review* 52:260-299.
- Harborne, J. B. and Baxter, H. (1993) *Phytochemical Dictionary*. Taylor and Francis, London.
- Hardin, J. W. (1957a) A revision of the American Hippocastanaceae. *Brittonia* 9:145-171.
- Hardin, J. W. (1957b) A revision of the American Hippocastanaceae, II. *Brittonia* 9:173-195.
- Hardin, J. W. (1957c) Studies in the Hippocastanaceae, IV. Hybridization in *Aesculus*. *Rhodora* 59:185-203.
- Hardin, J. W. (1960) Studies in the Hippocastanaceae, V. Species of the Old World. *Brittonia* 12:26-38.
- 橋詰隼人 (1987) トチノキの結実と果実の発達、成熟. *広葉樹研究* 4:29-37.
- 橋詰隼人 (1993) ブナ、クスギ、トチノキなど保湿貯蔵種子の貯蔵法について. *日本林学会大会論文集* 104:451-452.
- 橋詰隼人・江藤公則 (1994) トチノキの人工造林に関する研究 (I) - 12年生人工林の生育について -. *日本林学会関西支部論文集* 3:123-126.
- 橋詰隼人・谷口真吾 (1996) トチノキの結実習性と種子の品質について. *日本林学会大会論文集* 107:169-172.
- 橋詰隼人・李廷鎬・索志立 (1996a) 環状剥皮およびホルモン剤処理によるトチノキ、ケヤキの着花調節. *日本林学会関西支部大会論文集* 5:91-92.
- 橋詰隼人・谷口真吾・索志立 (1996b) トチノキの着花習性について. *日本林学会関西支部大会論文集* 5:89-90.
- 畠山剛 (1997) 新版 縄文人の末裔たち. 333pp, 彩流社, 東京.
- 平井信二 (1996) 木の大本科. 朝倉書店, 東京.
- 星崎和彦 (1996) 種子サイズからみたトチノキ個体群の更新過程. 東京大学大学院農学生命科学研究科修士学位論文.
- Hoshizaki, K. (1999) Regeneration dynamics of a sub-dominant tree *Aesculus turbinata* in a beech-dominated forest: Interactions between large-seeded tree guild and seed/seedling consumer guild. Doctoral Dissertation, Kyoto University, Kyoto.

- Hoshizaki, K. and Hulme, P. E. (2002) Mast seeding and predator-mediated indirect interactions in a forest community: evidence from post-dispersal fate of rodent-generated caches. In : *Seed Dispersal and Frugivory: Ecology, Evolution and Conservation* (eds. D. J. Levey, W. R. Silva and M. Galetti) , pp. 227-239. CAB International, Wallingford, UK.
- Hoshizaki, K. and Miguchi, H. (2005) Influence of forest composition on tree seed predation and rodent responses: a comparison of monodominant and mixed temperate forests in Japan. In : *Seed Fate: Predation, Dispersal and Seedling Establishment* (eds. P.-M. Forget, J. Lambert, P. E. Hulme and S. B. Vander Wall) , pp. 253-267. CAB International, Wallingford, Oxfordshire, UK.
- Hoshizaki, K., Suzuki, W. and Nakashizuka, T. (1999) Evaluation of secondary dispersal in a large-seeded tree *Aesculus turbinata*: a test of directed dispersal. *Plant Ecology* 144:167-176.
- 星崎和彦・鈴木和次郎・佐々木恵彦 (1995) トチノキの種子はどこまで運ばれ得るのか? 第42回日本生態学会大会講演要旨集 :54.
- Hoshizaki, K., Suzuki, W. and Sasaki, S. (1997) Impacts of secondary seed dispersal and herbivory on seedling survival in *Aesculus turbinata*. *Journal of Vegetation Science* 8:735-742.
- 堀田満・緒方健・新田あや・星川清親・柳宗民・山崎耕宇 (編) (1989) 世界有用植物辞典. 1499pp, 平凡社, 東京.
- Hulme, P. E. and Benkman, C. W. (2002) Granivory. In : *Plant-Animal Interactions* (eds. C. M. Herrera and O. Pellmyr) , pp. 132-154. Blackwell Science, Oxford, UK.
- Iida, S. (1996) Quantitative analysis of acorn transportation by rodents using magnetic locator. *Vegetatio* 124:39-43.
- 井上真・桜井尚武・鈴木和夫・富田文一郎・中静透 (編) (2003) 森林の百科. 739pp, 朝倉書店, 東京.
- Isagi, Y., Sugimura, K., Sumida, A. and Ito, H. (1997) How does masting happen and synchronize? *Journal of theoretical Biology* 187:231-239.
- 伊佐治久道・杉田久志 (1997) 小動物による重力落下後のトチノキ種子の運搬. 日本生態学会誌 47:121-129.
- Ishida, M. and Peters, R. (1998) Effects of potential PAR on shoot extension in juveniles of the main tree species in a Japanese temperate forest. *Ecological Research* 13:171-182.
- 坂鼻直栄・生方正俊 (1993) トチノキの花序の構成と果実の発育経過. 日本林学会北海道支部論文集 41:190-192.
- 各務和好 (1939) 飛騨地方の気候と種子結実豊凶に就て. 御料林 138:68-73.
- 角谷岳彦 (1993) 植物の花蜜分泌戦略と訪花者の利用様式. (花に引き寄せられる動物-花と送粉者の共進化. 井上民二・加藤真編, 平凡社, 東京). 79-102.
- 金子有子 (2005) 個体群統計学における推移行列モデルによる解析. (草木を見つめる科学 植物の生活史研究. 種生物学会編, 文一総合出版, 東京). 73-84.
- Kaneko, Y., Takada, T. and Kawano, S. (1999) Population biology of *Aesculus turbinata* Blume: A demographic analysis using transition matrices on a natural population along a riparian environment gradient. *Plant Species Biology* 14:47-68.
- 菊住昇 (1987) 新装版 樹木根系図説. 1121pp, 誠文堂新光社, 東京.
- Kato, M., Kakutani, T., Inoue, T. and Itino, T.

- (1990) Insect-flower relationship in the primary beech forest of Ashu, Kyoto: an overview of the flowering phenology and the seasonal pattern of insect visits. *Contributions from the biological laboratory, Kyoto University* 27:309-375.
- 勝田 桓・森徳典・横山敏孝 (1998) 日本の樹木種子 (広葉樹編). 410pp, 林木育種協会, 東京.
- 溪畔林研究会 (編) (2001) 水辺林管理の手引き - 基礎と指針と提言. 212pp, 日本林業調査会, 東京.
- Kelly, D. (1994) The evolutionary ecology of mast seeding. *Trends in Ecology and Evolution* 9:465-470.
- Kitajima, K. and Fenner, M. (2000) Ecology of Seedling Regeneration. In : *Seeds: The Ecology of Regeneration in Plant Communities, 2nd Edition* (ed. M. Fenner) , pp. 331-359. CAB International, Wallingford, UK.
- 北村四郎・村田源 (1971) 原色日本植物図鑑・木本 I. 321pp, 保育社, 東京.
- 口蔵幸雄 (1996) あく抜き技術の展開. 週刊朝日百科 植物の世界 14 (96) :230-233.
- 久米 懿 (1984) トチノキの熟果期と結実量. 日本林学会中部支部大会講演集 32:87-88.
- 倉田 悟 (1964) 日本林業樹木図鑑 第1巻. 331pp, 地球出版, 東京.
- Mabberley, D. J. (1997) *The Plant Book, Second Edition*. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- 牧野富太郎 (1961) 牧野新日本植物図鑑. 1057pp, 北隆館, 東京.
- Masaki, T., Osumi, K., Takahashi, K. and Hoshizaki, K. (2005) Seedling dynamics of *Acer mono* and *Fagus crenata*: an environmental filter limiting their adult distributions. *Plant Ecology* 177:189-199.
- 松山利夫 (1982) 木の実. 371pp, 法政大学出版局, 東京.
- 松山利夫・山本紀夫 (1992) 木の実の文化誌. 265pp, 朝日選書 (朝日新聞社), 東京.
- Minami, E., Isagi, Y., Kaneko, Y. and Kawaguchi, H. (1998) Polymorphic microsatellite markers in Japanese horse chestnut *Aesculus turbinata* Blume. *Molecular Ecology* 7:1616-1617.
- 箕口秀夫 (1988) ブナ種子豊作後2年間の野ネズミ群集の動態. 日本林学会誌 70:472-480.
- 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あう関係. 鷲谷いづみ・大串隆之編, 平凡社, 東京). 236-253.
- 箕口秀夫 (1996) 野ネズミからみたブナ林の動態 - ブナの更新特性と野ネズミの相互関係. 日本生態学会誌 46:185-189.
- 葉袋次郎・石戸忠五郎・斉藤幹夫 (1986) 浅川実験林内のトチノキ人工林の成長について. 日本林学会関東支部大会発表論文集 38:59-60.
- 宮脇昭 (編) (1987) 日本の植生 Vol. 8 東北. 605pp, 至文堂, 東京.
- Mooney, H. A. and Bartholomew, B. (1974) Comparative carbon balance and reproductive modes of two Californian *Aesculus* species. *Botanical Gazette* 135:306-313.
- 茂木透・高橋秀男・勝山輝男 (2000) 山溪ハンディ図鑑 4. 樹に咲く花, 離弁花 2. 719pp, 山と溪谷社, 東京.
- 中村和子・真鍋忠久 (1973) 広葉樹類の接木. 北海道の林木育種 16:4.
- Nakashizuka, T., Takahashi, Y. and Kawaguchi, H. (1997) Production-dependent reproductive allocation of a tall tree species *Quercus serrata*. *Journal of Plant Research* 110:7-13.
- Newell, E. A. (1991) Direct and delayed costs of reproduction in *Aesculus californica*. *Journal of*

- Ecology* 79:365-378.
- 小川享・齋藤秀樹 (1993) トチノキ林の種子生産への投資. 京都府立大学農学部演習林報告 37:1-9.
- 岡本泰治 (1994) トチノキ科. 週刊朝日百科 植物の世界 3 (34) :290-293.
- 奥山徹 (1995) トチノキの薬効. 林業技術 643:7.
- 大嶋有子・山中典和・玉井重信・岩坪五郎 (1990) 芦生演習林の天然林における溪畔林優占高木種 - トチノキ, サワグルミ - に関する分布特性の種間比較. 京都大学農学部演習林報告 62:14-27.
- 小澤準二郎・水谷竹次郎 (1942) 林業試験場構内に於ける樹木結実の豊凶調査. 林試彙報 52:57-78.
- Pritchard, H. W., Tompsett, P. B. and Manger, K. R. (1996) Development of a thermal time model for the quantification of dormancy loss in *Aesculus hippocastanum* seeds. *Seed Science Research* 6:127-135.
- Raven, P. and Axelrod, D. I. (1974) Angiosperm biogeography and past continental movements. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 61:539-661.
- 齋藤秀樹・井坪豊明・神田信行・小川享・竹岡政治 (1990) トチノキ林の再生産器官の生産量 - とくに花粉と種子について. 京都府立大学学術報告 農学 42:31-46.
- 斎藤新一郎・対馬俊之 (1994) トチノキ苗木の断幹試験: 定芽および不定芽からの萌芽幹の発生について. 日本林学会北海道支部講演集 42:70-72.
- 酒井寿夫・高橋啓二 (1990) 豪雪地帯における落葉広葉樹の成育形態 (I) - 傾斜地におけるサワグルミ、トチノキについて -. 日本林学会大会論文集 101:295-296.
- 崎尾均・山本福寿 (編) (2002) 水辺林の生態学. 206pp, 東京大学出版会, 東京.
- 佐野公樹 (1995) トチノキ素材の形質と価格. 林業技術 643:26-27.
- 佐竹義輔・原寛・亘理俊次・富成忠夫 (編) (1989) 日本の野生植物, 木本 II. 平凡社, 東京.
- Schopmeyer, C. S. (1974) Seeds of woody plants in the United States. United States Forest Service Agriculture Handbook 450, Washington, D. C..
- Seiwa, K. and Kikuzawa, K. (1991) Phenology of tree seedlings in relation to seed size. *Canadian Journal of Botany* 69:532-538.
- 白澤保美 (1908) 土壌ノ性質ト苗木發育トノ關係. 林業試験場研究報告 5:1-3.
- 白水隆 (1975) 学研中高生図鑑 昆虫 I チョウ. 305pp, 学習研究社, 東京.
- 種物学会 (編) (2001) 森の分子生態学. 319pp, 文一総合出版, 東京.
- シルバータウン, J. W. (1987) (河野昭一・高田壯則・大原雅史訳, 1992). 植物の個体群生態学 第2版. 274pp, 東海大学出版会, 東京.
- 菅原竜幸 (1972) 栄養はなかなか豊富. 科学朝日 32:44-48.
- 杉田久志・成松眞樹・藤村利子・赤沢今朝夫・四谷繁雄・水口慶栄・赤沢時男・高橋良一・一本木孝志・堂根和幸・高橋健保・下川原秀昭・千葉八郎 (2000) 岩手大学御明神演習林大滝沢試験地における樹木種子落下量の年変動 (予報). 岩手大学農学部演習林報告 31:133-148.
- 索志立・橋詰隼人・山本福寿 (1994) トチノキの結実率、結実量および種子の品質について. 日本林学会大会論文集 105:347-350.
- 索志立・橋詰隼人・山本福寿 (1995) トチノキの着花習性、花粉の生産量および花粉の発芽について. 日本林学会誌 77:535-544.
- Sutton, A. and Sutton, M. (1985) Eastern Forests. Alfred A. Knopf Inc, New York.
- 鈴木一生 (1984) ノズミによる林木種子消失試験 (5) トチノキ種子を用いた室内摂食試験. 日本林学会東北支部会誌 36:252-253.

- 鈴木和次郎 (1995) トチノキの生態. 林業技術 643:8-11.
- 鈴木和次郎・大住克博・石川実 (1990) トチノキの繁殖特性. 第101回日本林学会大会講演要旨集:142.
- Suzuki, W., Osumi, K., Masaki, T., Takahashi, K., Daimaru, H. and Hoshizaki, K. (2002) Disturbance regimes and community structures of a riparian and an adjacent terrace stand in the Kanumazawa Riparian Research Forest, northern Japan. *Forest Ecology and Management* 157:285-301.
- 高原尚人・斎藤寛・橋本正伸 (1997) 冷温帯地域における広葉樹林施業技術の確立 (1) 広葉樹林の成林要因および成林阻害要因の解明 2.被害実態の把握 (ブナ・トチノキ人工林). 福島県林業試験場研究報告 29:12-13.
- 谷口真吾 (1995) トチノキの育種に関する研究 (I) 人工受粉による結実および果実の発育経過. 日本林学会関西支部大会論文集 4:75-78.
- 谷口真吾 (1996a) トチノキの育種に関する研究 (II) 受粉様式, 受粉時期および花序軸切除が幼果実の落下に及ぼす影響. 日本林学会関西支部大会論文集 5:77-80.
- 谷口真吾 (1996b) トチノキの育種に関する研究 (III) 結実特性および果実・種子の形質、品質の母樹間差異. 日本林学会関西支部大会論文集 5:81-84.
- 谷口真吾 (1996c) トチノキの子葉除去が地上部の伸長成長と根の発達に及ぼす影響. 兵庫県立森林・林業技術センター報告 43:27-31.
- 谷口真吾 (1997a) トチノキの結実習性の個体間差異. 兵庫県森林技術研究報告 44:1-5.
- 谷口真吾 (1997b) トチノキの結実周期、結実量および種子品質の年次差異. 兵庫県森林技術研究報告 44:6-10.
- 谷口真吾 (1998a) トチノキの育種に関する研究 (VI) 繁殖器官の樹冠内での着生状況の年次変動. 森林応用研究 7:97-100.
- 谷口真吾 (1998b) トチノキの開花から種子成熟までの特性. 兵庫の林業 204:10-12.
- 谷口真吾 (1998c) トチノキ. 「地域生物資源活用大辞典」(藤巻宏 編), pp. 230-234. 農文協, 東京.
- 谷口真吾・長石全志朗 (1998) トチノキの接木増殖に関する研究 (II) - トチノキの接木活着に関与する要因. 兵庫県林業技術研究報告 45:44-49.
- 館脇操・辻井達一・遠山三樹夫 (1961) ブナ林帯北部の溪畔林. 「日本森林植生図譜 (VII)」(館脇操 編), 98pp. 北海道大学農学部植物学教室, 札幌.
- Thompson, D. C. and Thompson, P. S. (1980) Food habits and caching behavior of urban grey squirrels. *Canadian Journal of Zoology* 58:701-710.
- 辻稜三 (1995) トチノミの“食”利用について. 林業技術 643:12-15.
- 辻誠一郎 (1989) 開析谷の遺跡とそれを取りまく古環境復元: 関東平野中央部の川口市赤山陣屋遺跡における完新世の古環境. 第四紀研究 27:331 - 336.
- 上田友彦 (1995) 山村工芸トチノキ. 林業技術 643:16-19.
- Vander Wall, S. B. (1990) Food hoarding in animals. University of Chicago Press, Chicago, Illinois, USA.
- Vander Wall, S. B. (2002) Secondary Dispersal of Jeffrey Pine Seeds by Rodent Scatter-hoarders: the Roles of Pilfering, Recaching and a Variable Environment. In : *Seed Dispersal and Frugivory: Ecology, Evolution and Conservation* (eds. D. J. Levey, W. R. Silva and M. Galetti) , pp. 193-208. CAB International, Wallingford, UK.
- Wenny, D. G. (2001) Advantages of seed dispersal: A re-evaluation of directed dispersal. *Evolutionary Ecology Research* 3:51-74.
- Westoby, M., Jurado, E. and Leishman, M. (1992)

- Comparative evolutionary ecology of seed size.
Trends in Ecology and Evolution 7:368-372.
- Willson, M. F. (1992) The ecology of seed dispersal. In : *Seeds: The ecology of regeneration in plant communities* (ed. M. Fenner) , pp. 61-85. CAB International, Wallingford, UK.
- Xiang, Q. Y., Crawford, D. J., Wolfe, A. D., Tang, Y. - C. and dePamphilis, C. W. (1998) Origin and biogeography of *Aesculus* L. (Hippocastanaceae) : a molecular phylogenetic perspective. *Evolution* 52:988-997.
- 山本福壽・藤原優理・松原研一・竹下努・橋詰隼人 (1999) 産地の異なるブナ、ミズナラ、およびトチノキ植栽木の形成層活動周期の比較. 広葉樹研究 8:77-88.
- 横溝康志 (1978) トチノキに寄生するミズキカタカイガラムシ *Lecanium corni* (Bouche) の生態と防除について. 栃木県林業センター研究報告 8:1-6.
- 吉野豊・谷口真吾 (1996) ウニコナゾール・P 処理と環状剥皮がトチノキの花芽分化に及ぼす影響. 日本林学会誌 78:207-210.

(最終稿受領日：2006年12月14日)