

シラカンバの発芽フェノロジーと適応戦略としての意義

小山浩正

目次

第1章 序論

- 1・1 研究の背景・・・・・・・・・・・・・・・・・・ 1
 - (1) 植物の生活史における発芽の重要性
 - (2) 種子サイズと種子散布および実生定着の関係
 - (3) 問題提起
 - (4) 発芽時期の効果
- 1・2 シラカンバの生態的な特徴・・・・・・・・・・ 10
- 1・3 研究の目的と方向性・・・・・・・・・・ 12

第2章 発芽フェノロジー

- 2・1 はじめに・・・・・・・・・・・・・・・・・・ 15
- 2・2 方法・・・・・・・・・・・・・・・・・・ 17
 - (1) 調査地概要
 - (2) 調査区の設定と概況
 - (3) 種子散布フェノロジー調査
 - (4) 発芽フェノロジー調査
 - (5) 発芽実験
 - (6) 実生デモグラフィの解析
- 2・1 結果・・・・・・・・・・・・・・・・・・ 20
 - (1) 散布種子数とフェノロジー
 - (2) 発芽フェノロジー
 - (3) 野外実験
 - (4) 実生の生存と成長
- 2・4 考察・・・・・・・・・・・・・・・・・・ 23

第3章 種子の発芽温度特性

- 3・1 はじめに・・・・・・・・・・・・・・・・・・ 36
- 3・2 方法・・・・・・・・・・・・・・・・・・ 38
 - (1) 野外試験
 - (a) 種子採取
 - (b) 発芽試験
 - (2) 室内実験
 - (a) 種子採取
 - (b) 種子の精選
 - (c) 冷湿処理

(d) 発芽試験	
3・3 結果	41
(1) 野外実験	
(2) 室内実験	
(a) 恒温条件における発芽	
(b) 交代温度条件における発芽	
3・4 考察	42
(1) 種子散布時期と発芽季節	
(2) 発芽の温度特性	
(3) 発芽季節を分離するメカニズム	
第4章 発芽戦略の数理モデル	
4・1 はじめに	53
4・2 数理モデル	56
(1) モデルの仮定	
(2) 一生に1度しか攪乱がおきない場合	
(3) 一生に2回の攪乱があった場合	
(4) 一般化	
(5) 両賭け必要度の量的評価	
4・3 考察	61
(1) 数理モデルにより説明される発芽パターン	
(2) 数理モデルの限界	
(3) 数理モデルにより予測されるもの	
第5章 地理的変異	
4・1 はじめに	71
4・2 方法	72
(1) 種子の採取地と採取方法	
(2) 前処理	
(3) 発芽試験	
4・3 結果	74
4・4 考察	75
第6章 総合考察	84
謝辞	90
引用文献	92

第 1 章 序論

1・1 研究の背景

固着性の植物にとって、発芽のタイミングはしばしば生死に決定的な影響を与える。現存するすべての植物種の発芽に関わる性質は自然選択のふるいにかけてきた進化的産物と言える。

この研究は、シラカンバにみられる独特な発芽の生態や生理的反応を適応戦略と考え、シラカンバが攪乱跡地で確実に更新できるメカニズムを解明しようとするものである。しかし、研究の背景としては、単にシラカンバという特定の樹種の適応を論じるだけでなく、一般にパイオニア樹種と総称されるグループの更新について、これまでの繁殖生態学や森林生態学が見逃してきた点に問題を提起して、新たな知見を加えるという意図がある。そこで、本章では最初に植物の生活史における発芽の重要性について総説的に論じる。この中では、種子サイズにより類型化された従来の更新様式に関わる研究を整理して、パイオニア樹種の更新に関する問題提起を行う。次に提起した問題に新たな知見を加えうる要因として発芽のタイミング（フェノロジー）を取り上げて従来の研究についてまとめる。

(1) 植物の生活史における発芽の重要性

種子による繁殖はほとんどの植物種にとって最も重要な繁殖方法である。母植物が生産する種子の数は、サイズの大きな樹木では数万のオーダーにのぼる膨大なものとなる（横井・向井 1988；Greene and Johnson 1994）。ところが、これらの中で成熟までに至るのはごくわずかで、ほとんどの個体は生育途上で死亡する（How and Westley 1986）。死

亡の危険が最も高いのは生活史の初期段階であり、植物の個体群統計学に関する研究では、種子の散布から実生の定着にかけての生存率が極めて低いことが明らかにされている (Harper 1977; Grubb 1977; Fenner 1985)。

このことは、逆に言えば、生活史初期の死亡を何らかの理由で回避できるならば、成熟まで生存する可能性が高くなることを示唆している。実生期における定着の成功が、そのまま成熟個体の密度や分布に影響していることが知られている (Harper 1977; Grubb 1977; Grime 1979; Cavers 1983; Gross and Werner 1982; Piper 1986; 山本 1981, 1987; Thompson 1987; Kikuzawa 1988; Streng *et al.* 1989)。したがって、種子から実生期における定着の成功は、適応度の増大に寄与する可能性があり、これに影響を与える形質は強い選択圧のもとにあると言える (鷲谷 1987; 1991; 1996)。このことは北アメリカ大陸において、18世紀のヨーロッパ人の入植とともに侵入し各地に拡散した雑草類の種子の休眠や発芽特性が、それぞれの拡散先の環境に適応した結果として顕著な地理変異を示している例からも分かる (Meyer *et al.* 1997)。わずか数百年という短いタイムスケールでも、発芽・定着に関わる性質は容易に進化できるほど強い選択圧を受けてことを示している (Angevine and Chabot 1979)。

種子から実生期の成功に影響するおもな生態的な特性として、大別すると種子サイズによる効果と発芽時期の効果が指摘されてきた。特に従来の森林生態学では、種子サイズによる樹種の類型化を行い更新論を展開してきた。次節では、種子サイズが種子・実生期の成功に与える影響について総説的に論じる。

(2) 種子サイズと種子散布および実生定着の関係

種子は植物の器官の中でストレスに対する可塑性が最も小さく、種子サイズは種内・個体内変異が小さいと言われている (Harper *et al.* 1970; Westoby and Rice 1982; Fenner 1985; Thompson 1984,1987; Hendrix and Sun 1989)。一方、種間では大きなばらつきがあり (Salisbury 1942; Baker 1972; Foster and Janson 1982; Silvertown 1981; Grime and Jeffery 1965; Nakagoshi 1985; 清和 1985; Piper 1986; MacConnaughay and Bazzaz 1987; 清和 1988; Mazer 1989; Streng *et al.* 1989; Seiwa 1990; Seiwa and Kikuzawa 1991; Westoby *et al.* 1992)、種の生育立地と種子サイズの間には一定の傾向があることが知られている。一般に、植物群落内などの閉鎖環境に生育する種の種子は大きく、より開放的な環境で更新する種では小さい傾向がある (Salisbury 1942; Foster and Janson 1985; Foster 1986; Harper *et al.* 1970; Winn and Werner 1987)。熱帯林の62種の樹木で種子サイズを調べた例では、耐陰性が高く、閉鎖した環境でも更新できる極相種の種子は一般に大きく、耐陰性が低く更新に面積の大きなギャップを必要とするパイオニア種の種子は小さい傾向にあった (Foster and Janson 1985)。これらの研究は種間の系統的な関係を見逃した比較であるために、近年その是非をめぐって論争が起きているが (Saverimuttu and Westoby 1996, Kelly 1997; Grubb 1998; Thompson and Hodkinson 1998)、分類学や系統進化としての正確性や方法論としての妥当性はともかく、現象論としては上述の傾向は普遍的にみられる。ここでは種間の種子サイズと生育立地との関連を認めた上で、種子サイズの違いによる得失を以下に整理する。

種子のサイズが大きいことは、次の点で有利に働くと言われている。大きな種子は発芽率が高く (Weis 1982; Hendrix 1984; Winn 1985)、豊富な貯蔵養分を利用して速く・大きな初期伸長を達成できる (Harper

and Obeid 1967 ; Shaal 1980 ; Zimmerman and Weis 1983 ; Gross 1984 ; Stanton 1984 ; Seiwa and Kikuzawa 1991) 。このことは、同種あるは異種との競争に有利に作用したり(Black 1958 ; Gross and Werner 1982 ; Gross 1984) 、暗い環境下で少しでも光条件の良い高さに葉を展開できるので、被陰下での生存を可能にする (Grime and Jeffery 1965 ; 清和・菊沢 1989 ; Seiwa and Kikuzawa 1991) 。また厚く堆積したリター層 (Winn 1985 ; Molofsky and Augspurger 1992) や土壌(Black 1955 ; Harper and Obeid 1967 ; Stanton 1984) に埋もれても発芽できると指摘されている。

このように、種子サイズが大きいことは、被陰、リター、覆土などの林床環境に特徴的な定着阻害要因を克服するのに適していると考えられている。

一方、開放地で更新するパイオニア樹種の種子が小さいことは、従来種子の散布に有利であることが強調されてきた。様々な種間および種内の比較で、種子サイズの小さい方が散布距離が長いと報告されている。これは、風散布種 (Augspurger and Hogan 1983 ; Augspruger 1984,1986 ; Morse and Scmitt 1985 ; Hedge *et al.* 1991 ; Ganeshaiiah and Uma Shaanker 1991 ; Matlack 1992 ; Greene and Johnson 1993) だけではなく、周食型の鳥散布種 (Howe and VandeKerckhove 1980 ; Howe and Smallwood 1982 ; Howe and Westley 1986 ; Hedge *et al.* 1991 ; Hedge *et al.* 1991) や動物散布種 (Sorensen 1986 ; Tripathi and Khan 1990) においても共通してみられる傾向である。散布距離が長ければそれだけ裸地に到達できる確率は高まるとされる (Augspurger 1984) 。

したがって、パイオニア種が裸地で成功する理由は、優れた種子散布能力にあり、「小種子多産」によって裸地に到達する確率が高いため

あるとされてきた。

(3) 問題提起

以上にまとめた従来の知見は、極相種とパイオニア樹種の更新に関する属性をよく説明している。しかし、パイオニア樹種の有利性は必ずしも正当に比較されていないと思われる。極相種の種子が大きいことは散布能力の低下を意味するが、その結果散布される場所は、そもそもの大種子の有利性が発揮される閉鎖林床である。しかし、パイオニア樹種が更新立地としているギャップ（裸地）で、本当に小種子という形質が定着に有利であるかは不明である。この点は従来の研究では欠落していた視点であると言える。これまでの研究では、パイオニア樹種は種子が小さいことで種子散布には有利であるとされていても、実生の定着に有利であるとした例はほとんどない（Kikuzawa and Koyama 1999）。

パイオニア樹種が裸地での成長に有利なことを論じた研究としては、Kikuzawa (1984) がパイオニア樹種の展葉パターンが順次開葉型で、開放的な裸地の豊富な光資源を長期間利用できることを示した。清和らは当年生実生においても同様の傾向があることを見いだしている（清和・菊沢 1989；Seiwa and Kikuzawa 1991）。しかし、これらの研究は、定着後のステージにおいて、光資源という裸地の有利性を効率的に利用する成長戦略をみいだしたものであり、裸地での定着を阻害する環境属性に対処して更新を確実にする戦略を明らかにしたわけではない。裸地でパイオニア樹種が高い確率で更新できるのには、種子散布による特性以外に、発芽・定着の場面において、成功を保障する戦略が必要であると考えられる。

樹木におけるパイオニア樹種と同様に、開放地を更新立地とする荒地草本でも裸地への定着を確実にする戦略は要求されるはずである。現在、

これらの草本類が開放地で繁茂する原因は、種子散布能力よりも、むしろ発芽フェノロジーやそれをもたらす種子の発芽休眠特性にあると考えられている (Silvertown and Doust 1993)。これらの知見はパイオニア樹種の発芽戦略を理解するうえでも重要であると考えられる。

(4) 発芽時期の効果

種子は、胚の周りを胚乳が囲み、その外側を種皮や果皮が層状に包み込む堅固な構造体である (Westoby 1981, Haig and Westoby 1988)。このため種子自体は、極端な低温や乾燥などのストレスに対して強い抵抗性を持っている (酒井 1982; 鷺谷 1987)。ところが、発芽した直後の実生期はストレスに極端に弱く、生活史の中で最も危険なステージとなる。したがって、劣悪な環境を避けて適切な季節やタイミングに発芽することは、実生の定着成功を決定づけることになるので、極めて重要な要素となる (鷺谷 1987,1991)。発芽季節が異なる実生は異なった環境を経験するために生存率に大きな差異が生じたり (Baskin and Baskin 1972; Arthur et al. 1973; Marks and Prince 1981)、発芽の相対的な順序によって生じた実生間のサイズのわずかな違いが、最終的には成熟時の個体サイズや種子生産量に著しい個体間変異を生じさせることが確かめられている (Black and Wilkinson 1963; Ross and Harper 1972; Symonides 1977)。これらのことは、発芽時期は生存や成長を通じて適応度に影響を与えており、それゆえ野外で観察される各種の発芽フェノロジーはそれぞれの種にとって最も高い確率で成功してきたパターンが選択されたものであることを示している (Angevine and Chabot 1979)。

実生の主な死亡要因は、菌類の攻撃や植食動物による捕食 (Augspurger 1984; Foster 1986; Schupp 1988; Myster and McCarthy

1989; Kitajima and Augspurger 1989; 林田・小山1990; 小山・林田 1990; 清和1989)、被陰(玉井・四手井 1972; 佐藤 1979; 水井 1981)などの生物的な要因や、乾燥(柳井・岡村 1979; 山本・堤 1980,1985; 陶山・中村 1988; 清和 1989; 林田・小山 1990; 小山・林田 1990; 柳井・菊沢 1991)や過湿(寺澤ほか 1989)、霜害や凍上(北原ほか 1986; 菅原ほか 1986)などの非生物的要因があげられる。なかでも季節性の顕著な温帯では、霜や凍上など冬期の低温に関わる要因と、夏期の乾燥が実生の生存を脅かす最も危険な死亡要因となっているため(山本・堤 1980, 1985; 北原ほか 1986; 菅原ほか 1986)、ほとんどの種がこれらの季節をさけて春か秋に発芽する。特に一年生草本ではどちらに発芽するかによって夏一年草(summer annual)と冬一年草(winter annual)に大きく類別される。夏一年草は秋に生産された種子が冬期間を休眠して春に発芽し、冬一年草は春に種子が生産され夏期に休眠して秋に発芽する。

これらの一年草では適切な季節に発芽するために、気候の変化と連動した休眠の誘導と解除の生理的メカニズムがあることが分かっている(Bewley and Black 1994)。冬一年草では夏期の高温条件が種子の休眠を解除し、秋の温度低下が発芽を促す(Baskin and Baskin 1983)。逆に、夏一年草では低温条件におかれると種子の休眠が解除されて春の温度の上昇とともに発芽可能となる(Baskin and Baskin 1980)。春に発芽する植物では、夏一年草と同じように種子の休眠解除に低温を要求することが、樹木を含めて共通した性質となっている(Courtney 1968; Roberts 1970)。

また、耐陰性に乏しく開放地で更新する種では、植生の被陰下では休眠を持続し、地上部に攪乱が起きてギャップができた時だけ発芽を開始するものがある(Marks 1974; Thompson and Grime 1979)。これら

の植物にとって発芽のタイミングとは、適切な季節の選択だけでなく、生育する空間の選択でもある。これらの種子がギャップの形成に反応して休眠を解除するメカニズムとして、主に変温感受性と光感受性が機能していることが多くの研究で知られるようになった (Thompson and Grime 1979 ; Bewley and Black 1982 ; Probert *et al.* 1985 ; Washitani and Kabaya 1988 ; Vazquez -Yanes and Smith 1982 ; Vazquez -Yanes and Orozo-Segovia 1978,1993) 。ギャップ下は閉鎖した林内などの植生下に比べると、気温の日較差が激しく、絶対光量や赤色光量が多いので、パイオニア種は休眠解除の環境シグナルとして、これらの要因を選択することで、確実にギャップで定着成功することができる。

しかし、適切な季節や空間に遭遇しても、裸地で生育する種では、種子が一斉に発芽することはほとんどない。多くの場合、種子の発芽は同調せず、数週間から時には数カ月に渡ってばらつくことが知られている (*Leavenworthia stylosa* [Baskin and Baskin 1972] ; *Medicago lupulina* [Sidhu and Cavers 1977] ; *Bromus tectorum* [Mack and Pyle 1983]) 。

実生の定着に最適な条件が毎年ある時期に確実にきて、それが予測可能であるならば、すべての種子がその時期に一斉に発芽すればよいだろう。しかし、ギャップや裸地は、植生による被覆効果がないために、温度や乾燥などの環境変動をダイレクトに受ける立地である (Washitani and Kabaya 1988) 。このため、閉鎖した林内など比べると環境の安定性に欠け、しばしば非予測的でカタストロフィックな環境ストレスにさらされる。例えば、裸地における春の気温は変動が非常に激しいので、発芽した実生が霜により大幅に個体数を減らすことがある (小山・林田 1990) 。冬期の凍上現象も、植被効果のない裸地で発生しやすいが、その発生頻度は気温と積雪状態に依存しているので、被害が大きい年と、全く影響がなく実生の定着が可能な年がある (伊藤 ほか 1996) 。この

ような季節および年度間の変動に対処するには、種子はある時期に一斉に発芽するのではなく、時間的に分散して発芽する方が有利になる (Harper 1977 ; Silvertown 1984 ; Venable 1985 ; Silvertown and Doust 1983 ; 小山 1998) 。しかし、時間的に分散した発芽を実現させるための生理的メカニズムはより複雑になり、母植物は休眠や発芽に表現型多型のある種子を生産して、種子間のばらつきを制御しなければならない (Silvertown 1984 ; Venable 1985) 。適切な季節の選択を行うばかりでなく、ギャップや裸地などの生育空間も確実に検知して、なおかつ時間的ばらつきにより環境の変動性にも対処をしなければならないことを考慮すると、パイオニア種には閉鎖環境で更新する極相種よりも、より複雑な発芽戦略が要求されると考えられる。

発芽フェノロジーや発芽生理に関する研究は、開放的な裸地に生育する雑草や荒地植物において中心的に行われてきた。その理由は、これらの種は複雑なメカニズムや多彩な発芽戦略を持つことによる (Roberts 1979, 1981) 。さらに、その背景にはこれらの研究が農業の効率化と強く結びついていることもあげられる。イネなどの栽培作物の野生種はもともと発芽が長期にばらつく傾向がある。この性質は自然条件においては変動環境に対処する優れた性質であるが、農業的には適当でないために、育種により改善する必要性があり、種子発芽の研究を促進させた (山口 1982) 。また、農作物の生育を阻害する雑草類も典型的なパイオニアであるから、これらの発芽フェノロジーの研究から、効果的な除草時期や発芽抑制のための手段を模索する必要もあった。

ところが樹木については、種子発芽の生理的な反応を調べた研究は多いものの (Bradbeer 1988 ; 森 1991 ; Suszka 1996 ; Farmer 1997) 、それを生活史戦略ととらえて生態的な意義まで考察したものは決して多くない。また、野外における実際の発芽を通年にわたって観察して、各

樹種の発芽フェノロジーを特定した研究例は非常に乏しい（Garwood 1982, 1983；小山・林田 1990、小山 1998）。さらに、発芽生理と野外におけるフェノロジーを調べて、両者の整合性について検討された研究はほとんど皆無である。このことは、林業で造林対象種となっている少数の針葉樹はともかく、多様な更新様式をもつ広葉樹については、森林造成の歴史が浅いことにも原因があるだろう。現在、天然更新による広葉樹の再生が望まれるなかで、これらの発芽戦略を明らかにしてゆくことは重要である。特にパイオニア樹種は、場面によっては更新目標となったり（妹尾・青柳 1982；青柳 1983）、逆に他の目的樹種を仕立てようとする時に、その生育を阻害する要因ともなりうる（佐藤 1993, 1995, 1998；八坂ほか 1997, 1998）、自然状態における発芽フェノロジーを認識し、それを制御する技術を模索することは今後の森林造成にも不可欠な要素となると思われる。

すでに述べたように、雑草や荒地植物では裸地特有の環境条件に対処した休眠・発芽戦略があることから、シラカンバなどの木本性のパイオニア樹種の発芽フェノロジーについても、戦略的な形質が見いだされる可能性が考えられる。

1・2 シラカンバの生態的な特徴

全世界にカバノキ科 (*Betulaceae*) は6属、約100種が存在する。このうち、カバノキ属 (*Betula* Linn.) 約40種は北半球の温帯から寒帯にかけて分布しており、日本列島には温帯から亜寒帯にかけて約10種がみられる。北海道に生育しているもので主要なものは、シラカンバ (*B. platyphylla* Sukat. var. *japonica* Hara)、ダケカンバ (*Betula ermanii* Cham.)、ウダイカンバ (*B. maximowicziana* Regel.) の3種である。北海道では、ダケカンバは平地から標高1500mの山岳地帯に分布し、ウ

ダイカンバは200～600mの谷あいの適潤地に分布する傾向がある。これに対して、本研究の対象であるシラカンバは標高0～700mに分布しており、ダケカンバやウダイカンバよりもやや低い地域に偏っている。しかし、シラカンバが生育している立地条件は湿地から乾燥地、あるいは肥沃な土地から痩せ地にいたるまで様々な環境にわたっている（北海道営林局 1982；渡邊 1994）。したがって、シラカンバはカバノキ属に限らず、北方系の樹木の中でもとりわけ環境適応能の高い樹種とみなすことができる（渡邊 1994）。

ただし、このことはシラカンバがどんな場所でも更新して優占できることを意味するものではない。典型的な強光利用型の樹種で（小池・坂上1982）、耐陰性に著しく劣るために、閉鎖した林床などではほとんど更新することはできない（石田ほか 1991；肥後 1994）。一方、山火事や風倒によるギャップ（石田ほか 1991）や林道脇の法面（北原ほか 1986）、集材路跡（山田・五十嵐 1985）、かき起こし地（小山・矢島 1989；小山・林田 1990；林田・小山 1990）など、自然あるは人為的な攪乱で生じた裸地ではいち早く更新する樹種である。例えば、かき起こし地において更新するシラカンバの本数は、数万から数10万本/haのオーダーであり（中野・村井 1970；奥村ほか 1984）、純林状を呈することが多い（小山・矢島 1989）。

シラカンバの果穂には500粒ほどの種子があり（水井 1993）、おそらく1個体の種子生産数は数十万のオーダーにのぼる多産の樹種である。1個の種子は長さ2mm程度、重さ約0.3mg（清和・菊沢 1989）程度と北海道の広葉樹のタネのなかでも特に小さいグループに属し、種子の両脇には薄い翼が発達しているのが特徴的である（Fig. 1-1）。このような形態は風による長距離散布を可能にしているので、ギャップにより生じた裸地的な更新立地に到達するのに都合が良いと考えられる（清和・

菊沢 1989)。

このように、更新立地や種子の散布特性および稚樹の成長特性などから、シラカンバは冷温帯における代表的なパイオニア樹種のひとつと言える。

1・3 研究の目的と方向性

本論の目的は、シラカンバの更新を確実にしている発芽戦略を明らかにすることである。シラカンバは典型的なパイオニア樹種なので、既に述べたように、裸地特有の環境に対処する発芽戦略は、発芽季節の選択やばらつきなど、フェノロジカルなパターンとして顕在化すると予想される。したがって、はじめに自然状態における発芽フェノロジーを明らかにする必要がある。シラカンバの発芽フェノロジーが特異的なパターンを示すのであれば、それが実現される至近要因としての生理的メカニズムを明らかにするだけでなく、それが進化の中で選択されてきた究極要因としての意義を解釈する必要がある。両者が整合的に説明されるならば、観察された発芽フェノロジーは、シラカンバにとっての適応的な戦略としてとらえることが可能であると思われる。以下の章の展開は次のようである。

第2章では、野外観察により自然条件におけるシラカンバの発芽フェノロジーを明らかにする。さらに、発芽した実生の成長と生残を調べることによって、発芽フェノロジーの生態的な意義を考察する。第3章では、種子の発芽温度反応に関する室内実験を行い、野外の発芽フェノロジーが実現される生理的なメカニズムの解明を試みた。第4章においては、観察された発芽フェノロジーがシラカンバのような多回繁殖型の植物でも戦略として進化しえるものかを数理的に検討した。さらに、この数理モデルは発芽フェノロジーが地域によって異なることを予測したが、

これを実証することは数理モデルの妥当性ととも、発芽フェノロジーを適応戦略としてとらえる考える上でも正当性を与えることになる。そこで、第5章では、第4章で予測された発芽フェノロジーの地理的変異を検証するために、異なる地域から採取した種子を用いて発芽実験を行った。これらの結果から、第6章では既存の研究結果とあわせてシラカンバの更新戦略を総括する。

なお、シラカンバの散布体は正確には果実であり、発芽するのは内部の種子であるが、本論においては便宜的に種子と統一して呼ぶことにした。

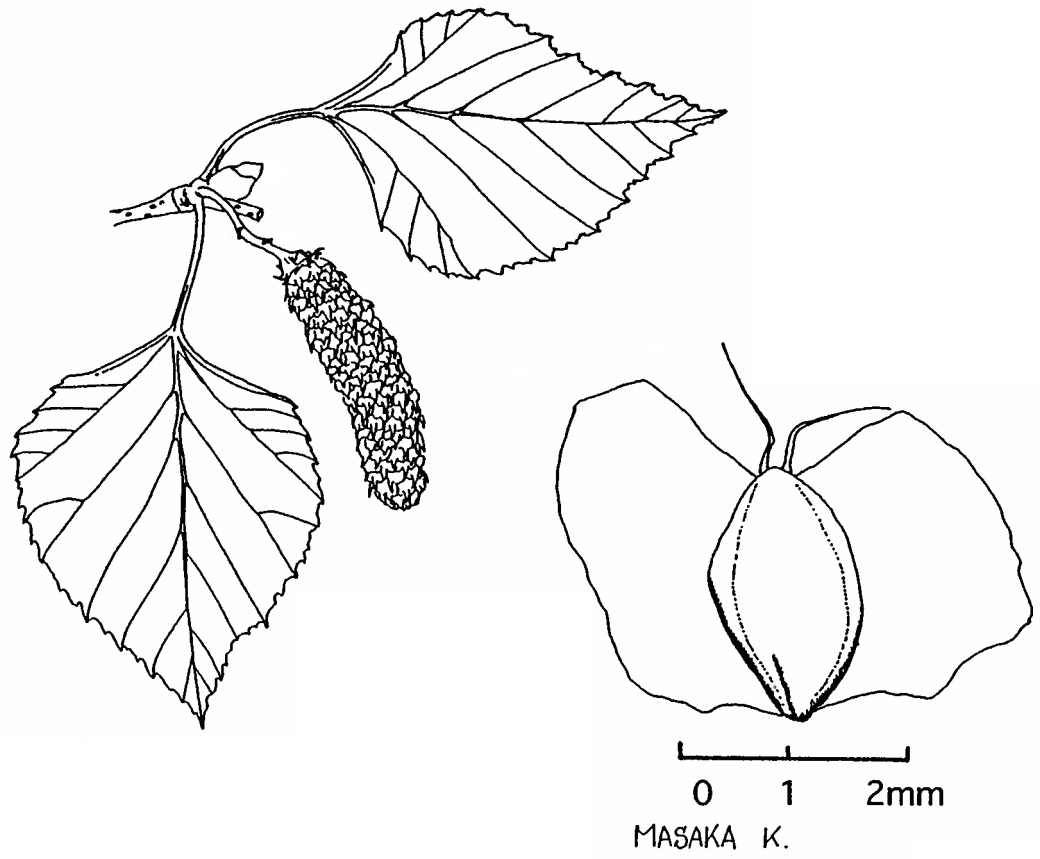


Fig.1-1 Catkin and fruits of *Betula platyphylla* var. *japonica* Hara.

第2章 発芽フェノロジー

2・1 はじめに

この章では、野外におけるシラカンバの発芽フェノロジーを明らかにして、その適応的意義について推察する。

発芽フェノロジーは、おもな発芽季節とその季節における個体間のばらつきの程度によって特徴づけられる (Symonides 1988)。さらに、種子散布と発芽の間に休眠期間がある場合には、両者の時間的關係を知る必要もある (Washitani and Masuda 1990)。温帯における植物の発芽季節はおもに春か秋であるが、数週間で集中的に発芽を完了する種や、数カ月にわたって発芽が持続する種がある (Symonides 1988, 小山・林田 1990)。種子の散布から発芽開始までに要する時間も様々で、散布直後から発芽が始まるものや数カ月以上の休眠期間を経なければ発芽しないものがある (Densmore and Zasada 1983, Washitani and Masuda 1990, Masuda and Washitani 1990)。植物群落では、これらの組み合わせにより多様な発芽フェノロジーがみられるが、種による発芽パターンは固定的である (Symonides 1988)。

これらの中で、極めて特徴的でしばしば注目されるのが、幾つかの一年生草本類でみとめられる秋と春の2回発芽である (*Papaver dubium* [Arthur et al. 1973]; *Lactuca serriola* [Marks and Prince 1981]; *Geum canadense* [Baskin and Baskin 1984]; *Oenothera glazioviana* [Kachi and Hriose 1990]; *Polemonium reptans* var. *reptans* [Baskin and Baskin 1992])。この発芽パターンを示す種では、秋に散布された種子集団が当年の秋と翌年の春に分かれて発芽する。どちらの季節においても発芽

は一斉ではなく、ばらつきがあるのが普通なので、結果として春と秋にピークを持ちながら、生育期間内のどの時期でも発芽が観察される場合が多い。これは草本類では珍しいものではなく、Baskin and Baskin (1988) は、北米に生育する冬一年草75種のうち34種 (45.3%) はこのタイプに属していると報告した。

2回発芽性は、荒地草本 (ruderal) に多くみられることから、変動環境に対処した適応的な性質 (両賭け戦略) であると考えられている (Harper 1977; Silvertown 1984; Venable 1985)。荒地植物が更新する裸地は、植生に被覆されている立地に比べると、気温や水分条件の変動が激しく、時間的に不規則な推移をする (Washitani and Kabaya 1988; 鷲谷 1991; 小山, 1998)。このような立地環境において発芽時期が分散していることは、極めて劣悪な環境が生じた場合でも、いずれかの実生集団が生き残ることで、最低でも子供 (種子) の全滅を回避できる効果を持っている。

これまで、発芽2回性は一年生草本に特異的な性質とされ、木本類での観察結果は極めて少ない。しかし、シラカンバは更新を攪乱に依存するパイオニア樹種であり、その更新立地は荒地草本のそれとほぼ同一であることから、発芽特性において両者は同様の選択圧を受けていると考えられる。また、現象的にも、シラカンバの発芽期間は極めて長く、北海道では5月から10月までの約80日間におよぶ事例が既に報告されている (小山・林田 1990, 林田・小山 1990, 小山 1998)。北原ら (1986) も林道法面においてシラカンバが9月以降にも発芽することを見いだしている。さらに、種子を7~8月に苗畑に播くと、播種当年の秋にわずかに発芽することが報告されている (佐々木ほか 1990)。これらの観察は、シラカンバは荒地草本と同様に種子散布当年の秋と翌年春の2回発芽をしている可能性を示唆している。ただし、これらの報

告は単年度の観察であったり記載的な報告に終わっており、発芽の長期性や秋の発芽が、シラカンバでは普遍的なものであるのか確かめられていない。また、種子散布と発芽の時間的關係が明確でないために、秋発芽の実生が前年に散布された種子と当年散布種子のどちらに由来するのか明らかではない。また、観察された発芽パターンを適応的形質としてとらえるためには、それが1個体の母樹が生産した種子に由来していることが保証される必要がある。さらに、その適応的意義を論じるには、実生の生存や成長など発芽に続くステージにおける成功度の比較も必要である。

本章では、(1) 3年間の野外観察により、シラカンバ固有の発芽フェノロジーを明らかにした。そして、(2) 野外実験によって種子散布年と発芽季節の關係を調べた。さらに、(3) 発芽季節を異にする実生集団の生存と成長を比較して、シラカンバの発芽フェノロジーの適応的意義について考察した。

2・2 方法

(1) 調査地概要

野外調査は北海道大学農学部雨龍地方演習林の針広混交林で行った。調査地に最も近い幌加内町母子里における気象統計では、当地域の年平均気温は3.1℃、月平均気温の最低は2月の-23.3℃、最高は8月の17.8℃である。平年の積雪は10月下旬から11月に始まり、完全に消失するのは4月下旬から5月中旬にかけての期間である(北海道大学農学部演習林 1990)。

北海道に生育する主要樹木の成長活動などが可能な温度は10℃以上とされている(酒井・吉田 1983)。当地域において平均気温が10℃以

上となるのは5月から10月までの期間に相当している（北海道大学農学部演習林 1990）、調査地における植物の生育期間（growing season）はほぼ6カ月間である。

（2）調査区の設定と概況

シラカンバの更新立地は攪乱により地表植生が破壊された裸地であるので、野外におけるシラカンバの発芽フェノロジーを調べるために、かき起こし作業により人為的に地表を攪乱した箇所を調査地とした。

かき起こしは319林班にある約3 haの無立木ササ地で行った。かき起こし前の1988年における踏査の結果では、このササ地ではクマイザサが被度4ないしは5と密生していた。このため、木本類の前生稚樹はほとんどみとめられなかった。1989年5月に排土板を装着したブルドーザーを使用してかき起こし作業を実行し、ササを含む地表植生とA0層の全て、およびA層の一部を除去して鉱物質土壌を裸出させた。かき起こしの直前と直後に、表層を含む深度5 cmまでの土壌を採取し、播きだしにより埋土種子数を推定した結果では、かき起こし前には木本類の種子が約300個/m²あったが、かき起こし直後には3個/m²となっていた。

（林田・小山 1990）。したがって、この時点までに土壌表面や土壌中にあった種子はかき起こし作業によってほぼ完全に取り除かれたと考えられる。

周辺の林相は典型的な針広混交林で、上層木としてトドマツ、ミズナラが優占し、この他にイタヤカエデ、シナノキ、ダケカンバなどが混交する林分であった。中層から下層にかけてはナナカマドやハリギリ、キハダなどが生育していた。かき起こし周縁部100m程度を踏査した結果では、視界で確認できる範囲で、樹高10mを越えるシラカンバは3本生育していたが、このうち調査期間の1989年から1991年に結実が確認

されたのは、調査地に最も近い（かき起こし地から20m）胸高直径50cmの1個体だけであった。

（3）種子散布フェノロジー調査

調査地に散布される種子供給量およびその季節的推移を調べるために、1989年にかき起こし地の5地点において、開口部が53cm×35cm（0.186m²）の種子トラップを設定した。トラップは1989年と1990年の5月と6月には月に1回ずつ、種子散布が始まった7月から10月までは10～15日の間隔で回収して実験室に持ち帰り、トラップに捕捉されたシラカンバの種子数を数えた。

（4）発芽フェノロジー調査

野外における発芽フェノロジーを調べるために、かき起こし地に2m×2mの実生プロットを5個設定した。プロットは種子トラップに隣接して設置した。発芽の観察は1989年から1991年の3年間行った。各調査年において積雪が消失した5月中旬から10月初旬までに15～20日の間隔で調査した。観察の回数は1989年は11回、1990年は13回、1991年は7回である。観察方法は山本・堤（1979）による個体識別法に準じて行い、前回の観察までに発芽していた実生の生存および死亡を確認した後、新規に発芽していた実生を数えた。発芽個体は、番号をマークキングした針金を近くに挿して個体識別を行った。

1989年および1990年の10月に、当年の発芽および実生の成長が完了したことを確認して、生存実生の苗高をmm単位で測定した。

（5）発芽実験

野外観察においてシラカンバの秋発芽がみとめられた場合、それらの

実生が当年の散布種子に由来しているのかを確かめるために、野外の発芽実験を行った。1991年の種子散布が始まる直前（7月）に、バーミキュライトを入れた園芸用のプランター（53cm×35cm×10cm）を調査地に設置した。設置した場所は母樹から20m離れた地点である。プランターは内部のバーミキュライトの表層が土壌の表面と同じ高さになるまで埋めた。これらのプランターに隣接させて同じ形状のプランターを種子トラップとして設置した。反復はそれぞれ2回である。

設置したプランター内のバーミキュライトには前年からの種子は含まれていないので、設置当年の秋に発芽が観察されれば、その実生は当年に散布された種子に由来するものと言える。また、隣接した種子トラップに同量の種子が散布されたと仮定し、散布された種子集団の中で当年に発芽した割合を推定した。

プランターは10月まで調査地に放置して、その年の発芽が完了したことを確認したあと、名寄市にある北海道大学雨竜地方演習林の苗畑で12月まで積雪条件下で約2カ月間の冷湿処理（Courtney 1968：Roberts 1970：Silvertown and Doust 1993）を与えて、種子の休眠を打破させた。12月にプランターを積雪下から掘り出し、20℃に制御した温室に移して数日おきに発芽数を数え、休眠していた種子の数を推定した。

以上の実験により、1991年に散布された種子集団において、発芽能力のあった種子の割合、および当年と翌年に発芽する種子の割合を推定した。

2・3 結果

(1) 散布種子数とフェノロジー

種子トラップに散布されたシラカンバの種子は、1989年は1 m²当た

り平均で3329個、1990年は2533個であったが、両年ともトラップ間のばらつきは大きく、1989年は最小1304個、最大5698個、1990年では最小534個、最大では4910個となっており、どちらも母樹からの距離が離れているトラップほど少ない傾向にあった。Fig.2-1に両年の種子散布の季節的变化を示した。両年とも種子散布は7月中旬に始まり11月までの約4カ月半続いた。1989年の散布数がピークに達したのは9月下旬であったが、1990年では8月下旬であり、両年で1カ月のずれがみとめられた。

(2) 発芽フェノロジー

実生プロット内で発芽した実生数は、1989年には 32.1 ± 43.2 本/m²、1990年は 131.7 ± 162.4 本/m²、1991年は 30.7 ± 28.6 本/m²で、年度およびプロット間で大きく異なっていた。Fig.2-2に3年間の発芽数の季節的推移を示す。5月にかき起こしを行った1989年には、8月中旬まで実生の発芽は観察されなかったが、8月30日から始まり9月22日にピークを向かえて10月初旬まで続いた。翌年の1990年には、5月15日に最初の発芽がみられ5月29日にピークを向かえて、その後は次第に減少してゆき、8月初旬には新規発芽はみられなくなった。しかし、8月16日から再び発芽が観察されるようになり、8月26日にピークを向かえ、10月中旬以降は発芽しなくなった。1991年も1990年と基本的に同様のパターンを示し、春と秋に発芽のピークが認められた。秋の発芽ピークは、1989年と1991年には9月20日前後にみられたが、1990年では8月26日と1カ月ほど早く生じていた。

(3) 野外実験

秋発芽の実生が当年散布の種子に由来することを確かめるための野外試験の結果をFig.2-2に示す。1991年7月から10月までに種子トラップ

には5100個/m²の種子が散布された。一方、種子トラップに隣接して設置したプランターで発芽した実生は実験終了時までの合計で1372個/m²であった。したがって、プランター内に種子トラップと同数の種子が散布されたと仮定すると、当年に散布された種子集団の中で27.0%が発芽可能な種子であり、73.0%は不稔種子であったと推定された。プランターでは1991年の10月までに148本/m²の実生が発芽しており、散布当年の秋に発芽したのは散布種子数の2.9%と推定された。さらに、冷湿処理を施した後に20℃の温度条件で発芽した実生数は1224個で散布種子数の24.0%に相当していた。

この実験により、散布された発芽能力を有する種子の大部分は休眠状態にあるが、一部は散布当年の秋に発芽していることが確かめられた。

(4) 実生の生存と成長

散布当年の秋に発芽する実生集団と、翌年の春に発芽する実生集団の生存および成長を比較するために、それぞれの年度において秋発芽と春発芽の集団にグループ分けを行った。どの年度においても8月に発芽が観察されなくなる時期があるので (Fig. 2-2)、これを基準として、その前後に発芽した実生をそれぞれ春発芽集団と秋発芽集団と定義した。基準日としたのは1990年は8月7日、1991年は8月30日である。

Table2-1に、それぞれの年度における秋発芽集団と春発芽集団の数を5つのプロットでの総計で示した。1989年に散布された種子からは、当年(1989年)の秋に641本が発芽しており、翌年(1990年)春には1904本が発芽していた。同様に、1990年に散布された種子に由来する秋発芽集団は729本、春発芽集団は381本であった。

Table2-2は、秋発芽集団と春発芽集団が最初に経験した生育期間の終了時までの生存率を比較したものである。秋に発芽した集団については、

最初の冬の間の生存率も示してある。1989年に散布された種子に由来する実生では、最初の生育期間が終了した時点の生存率は秋発芽で32.7%なのに対し、春発芽は64.5%であった。同様に1990年に散布された種子に由来する実生では、秋発芽で12.7%、春発芽では74.9%となっており、両年とも春に発芽した集団の方が生存率が高かった。

秋発芽実生の冬期間の生存率は年間で大きく異なり、1989年では78.8%なのに対して1990年では28.6%となっていた。したがって、秋発芽集団の定着成功は、冬期間の環境条件が実生の生存に厳しいかどうか大きく依存していたと言える。

Fig.2-4は、1989年の種子に由来する秋発芽集団（上図）と春発芽集団（下図）が発芽してから最初の生育期間が経過した1990年10月における苗高の頻度分布を比較したものである。どちらもL字型の頻度分布で、小さい個体ほど多いサイズ構造となっている点では共通している。しかし、それぞれの最大値は秋発芽集団で725.5mm、春発芽集団では210mmであり、メディアンで比較しても秋発芽集団では330mm、春発芽集団では28mmと秋発芽集団の方が有意に高かった（Mann-Whitney U検定, $p=0.0001$ ）。

2・4 考察

野外におけるシラカンバの発芽は5月から10月までの長期間におよんで観察された（Fig. 2-2）。これは、調査地における植物の生育期間のほぼ全期間の相当する。温帯性樹木の発芽フェノロジーに関する報告例はそれほど多くないが（肥後・森山 1989；小宮山・矢野 1989）、北海道の冷温帯を構成する樹木数種について観察を行った例では、トドマツ、イタヤカエデ、ナナカマドなど耐陰性が高く林内でも更新可能な

樹種の発芽は春先の5月中旬から2週間程度の間集中する傾向があること、さらに、ハリギリ、キハダなど林内の小ギャップや林縁部で更新する樹種の発芽は6月初旬から始まり7月までに完了すると報告されている(林田・小山 1990; 小山・林田 1990)。これらの樹種と比べると、裸地を更新立地とするシラカンバの発芽の長さは、樹木の中で特異的なものであると言える。

ただしこの期間中において、夏期の一時期に新規の発芽が見られなくなる期間があり、このため春と秋に明確な発芽のモードが区分された。この傾向は、1990年、1991年の両年においてみとめられ(Fig.2-2)、さらに1989年に本調査地に隣接する林班のかき起こし地において行った予備試験においても観察されていることから(林田・小山 1990)、偶発的に生じたものではなく、シラカンバに固有の発芽フェノロジーであると考えられる。

1年に2回の発芽時期を持つパターンは、1年生草本では良く調べられている(Arthur et al. 1973; Marks and Prince 1981; Baskin and Baskin 1984; Baskin and Baskin 1988; Kachi and Hirose 1990; Baskin and Baskin 1992)。これらの種でこのパターンが生じる理由は、秋に生産・散布された種子集団が、何らかのメカニズムにより当年の秋と翌年の春に発芽する部分集団に分離することによる。例えば、イギリスの耕作地雑草であるケシの1種*Papaver dubium*では、種子の発芽・休眠性に関して表現型多型を示し、非休眠種子と休眠種子の両方が同じ時期に生産される(Arthur et al. 1973)。その結果、前者は散布されると直ちに発芽を開始して秋発芽集団となり、後者は越冬して翌年の春発芽集団となる。

本試験で行った発芽実験の結果から、シラカンバも当年散布種子がその年と翌春に分離して発芽していることが明らかになった(Fig.2-3)。

1991年に設置したプランターでは、当年に散布された種子の約3%がその年の秋に発芽しており、24%が越冬種子として休眠状態にあったと推定された（残りの73%は不稔種子であった）。この結果によれば、散布種集団中の秋発芽と春発芽の割合は約1：8と推定される。しかし、この比率は野外で観察された両者の実生数と比べると秋発芽の割合がかなり低い（Table 2-1）。この原因の一部は、この実験では秋発芽は野外、春発芽は室内で強制的に発芽させて推定したことによると思われる。一般に野外においては、リターをはじめとする様々な外的阻害要因があるために発芽能力のある種子がすべて実生になるとは限らない（Fowler 1988；Molofsky and Augspurger 1992）。したがって、この実験においては、秋発芽は能力的に発芽しうる種子の数としては過小に評価されており、冷湿後に温室で発芽した数は野外で春に実際に発芽する実生数より過大に評価している可能性が高い。

このように、この実験結果から、両者の具体的な数字や比率について議論することは難しいが、少なくとも、当年に散布される種子集団の一部が秋に発芽していることが証明された。またこの試験では、越年種子が翌年の秋に発芽する可能性を完全には否定していないが、シラカンバ種子の土壌中における寿命は極めて短く、1年以上の永続的シードバンクは形成しないことから（渡邊 1994）、この可能性はないか、あっても極めて少ないと思われる。

以上のように、当年散布種子が秋に発芽していることから、1989年には秋発芽しか観察されなかった（Fig. 2-2）理由は、この年の5月に行ったかき起こしが、前年に散布されて地表面に残っていた休眠種子をほぼ完全に排除したためにと考えられる（林田・小山 1990）。また、1990年の秋発芽のピーク（8月下旬）が1989年のピーク（9月下旬）よりも約1カ月早かったのは（Fig.2-2）、当年種子散布のピークも

1990年の方が早かったことによると思われる。

秋発芽した実生集団と春発芽した実生集団は、その後の生存率や成長経過が互いに異なっていた。発芽後最初の生育期間が終了した時点の比較では、秋発芽の実生の生存率は春発芽の実生に比べて低かった (Table 2-2)。この原因は秋発芽の実生では発芽後に向かえる冬期間の死亡率が著しく高いことによる。したがって、春の発芽は死亡の危険が高い冬期を休眠によってフェノロジカルに回避する効果を持っていると言える。しかし、実生の成長について最初の生育期間終了時の苗高で比較すると、秋発芽の実生の方が有意に大きいサイズに達していた (Fig. 2-4)。秋発芽の実生は生存確率は低いが、定着した後の競争では有利であると考えられる。

草本において発芽の季節が2回以上に分散している種では、最初に発芽した実生の方が大きな個体サイズまで成長することができ、このため種子生産量は大きい。逆に遅れて発芽した実生の方は生存率が高いのが一般的な傾向である (Arthur *et al.* 1973; Marks and Prince 1981; Baskin and Baskin 1984; Baskin and Baskin 1988; Kachi and Hirose 1990; Baskin and Baskin 1992)。先述の *Papaver dubium* では、非休眠種子から秋に発芽した実生は冬期間に死亡率が高い傾向がみられたが、生き残った個体は大型になり、少なくとも春に発芽した実生由来の個体より10倍の種子を生産した。この関係は *Lacuca serriola* の秋と春に発芽する同齡集団 (Marks and Prince 1981) や、アメリカ・テネシー州のネズの疎林内に生育するアブラナ科の1種 *Leavenworthia stylosa* の夏と秋の同齡集団 (Baskin and Baskin 1972) をはじめ、多くの種類で報告されている (Edwards 1980; Rice 1987)。

このように早く発芽した実生集団が大きな成長量を獲得しながら、生存率が低い理由は、次のように説明されている。早く発芽した個体は生

育期間を長く利用できるとともに、未利用の空間や資源を優先的に獲得できるように競争に有利になる (Symonides 1977 ; Ross and Harper 1972 ; Syomonides 1977) 。実験的に制御された環境では、数日の発芽の遅れが最終的な成熟サイズに大きな開きが生じて、結果として発芽の遅れた個体の種子生産量は75%減少していたという報告がある (Black and Wilkinson 1963) 。しかし、早い発芽は冬期間の低温や雪解け直後の霜害などにより、しばしば全滅にさらされるリスクが高い (Silvertown and Doust 1993) 。

このような、生存と成長 (あるいは種子生産) の関係から、両者は発芽時期に関してトレード・オフの関係があるとも考えられる (Newman 1961 ; Venable 1984) 。このことは、ある特定の環境において生存率と種子生産量のかね合いから、最適な発芽時期が存在することを示唆している (Venable 1984) 。実際に、Marks and Prince (1981) や Kachi and Hirose (1990) は野外データから種子1個当たりで最大の種子生産ができる時期の特定を試みている。しかし、計算された発芽最適時期と実際の野外において最も成功度の高かった発芽時期がいつも一致するとは限らず (Miller 1987) 、このことは単一の最適時期が存在すると考えることはおそらく間違いであることを示している。なぜなら、もし発芽に最適な時期が固定的に存在するのであれば、進化の途上で自然選択により、すべての種子がその時期に発芽するように収斂してゆくはずである。しかし、現実の発芽時期に大きなばらつきがあることは、むしろ実際には生存に影響を与える気候要因の発生時期や頻度、そして強度が年間で変動しているために、最適な発芽時期が予測できないことを示唆している。したがって、秋と春の2回発芽する種にとっても、ある年には秋の発芽が最適になり、他の年には春の発芽が最適になっている場合があると考えられる (Silvertown and Doust 1993) 。

シラカンバでは秋発芽の冬期間の生存率は2年間で変動しており、1989年の秋発芽の実生と1990年の秋発芽の実生では、冬期の生存率に2倍近い差があった（Table 2-2）。したがって、秋発芽実生と春発芽実生の相対的な有利性は冬期の環境に大きく依存して年間で変動していると考えられる。冬期の環境条件が秋発芽の実生の生存に著しく不利であった年には、多くの秋発芽の実生が死亡するため、これを時間的に回避した春発芽の方が優先的にその場を占めることができであろう。一方、冬期の環境条件が比較的良好であった場合には、秋発芽の個体は比較的多くの個体が越冬に成功し、かつ成長量が大きいため、成長期間の終わりには春発芽よりも大きな個体となりうる。このことは、春に発芽する他種との競争にも有利に働くと考えられる。

この研究では実生の死亡要因について量的な検討はしていないが、冬期の死亡のほとんどは凍上によると思われる。1989年、1990年ともに雪解け直後に秋発芽の実生が根系ごと持ち上げられて地表面に倒伏しているのが観察された。北原ら（1986）も、同じく発芽したての実生が凍上によって全滅したことを報告している。また、遠藤（1973）も、苗畑において、シラカンバの1年生稚苗がすべて凍上融解によって枯死したと述べており、裸地で当年発芽した実生の生存は非常に厳しいと考えられる。凍上は積雪と気温の相乗的効果によって発生し、一般には積雪深20cm未満で気温 -5°C という条件が重なった時に発生しやすいと言われている（小野・五十嵐 1991）。積雪および気温の年変動に影響されて凍上の発生頻度も年間で異なり、これが実生の定着成功に決定的な要因となっていることが、シラカンバと同様に裸地で更新するカラマツで報告されている（伊藤ほか 1996）。これらのことから、凍上発生の年間変動が秋発芽の有利性に大きく関わっていることが示唆される。

凍上のように実生の生存に影響を与える冬期の環境要因が年間で変動

する立地においては、秋と春に発芽を分散させる発芽フェノロジーの適応的な意義は、次のようにまとめることができる。種子を生産する母親にとっては、実生（子供）ができるだけ多く定着できる発芽のさせ方をすることが、自己の適応度の増大につながる戦略として有利になる。母親にとって理想的な戦略は、冬の環境条件が厳しい時にはすべての種子を春に発芽させ、逆にこの期間の環境条件が良好な時にはすべての種子を秋に発芽させるものであろう。しかし、凍上のような気候条件の発生頻度や強度は、種子の成熟から散布の時点（夏から秋）では、予測できない事象である。このように、致命的な環境条件が非予測的に生じる立地では、すべての種子を秋に発芽させると全滅の危険性が生じる。逆にすべてを春に発芽させる戦略は、致命的な環境条件が到来しなかった場合には、秋に発芽させる戦略に対して競争上不利となる。最適な発芽季節が秋であったり春であったりと、年間で変動している場合には、どちらか一方だけに発芽を集中させるよりも、適度な割合で秋発芽と春発芽の両者を生産する方が平均的に成功率の高い戦略であると考えられる（Silvertown and Doust 1993）。これは、両賭け戦略（Bet-hedging strategy）として広く知られているもので、草本植物の発芽（Harper 1977；Venable and Lawlor 1980, Silvertown 1984；Venable 1985）や種子散布（Rabinowitz and Rapp 1979；Pyne and Maun 1981；Baker and O'dword 1982；Tanowitz *et al.* 1987）、昆虫の孵化時期（Tauber *et al.* 1979）や産卵場所の選択（Rausher 1979；Higashiura 1989）、あるいは分散（Levin *et al.* 1984）などで良くみられる（Seger and Brockmann 1987）。

両賭け戦略は、1個の親が複数の性質の子供を生産していることが原則であるが（Seger and Brockmann 1987）、この点については、本調査地で視認できる範囲においては、調査期間中に種子生産が確認された

個体は1個体しかなかったので、この観察で発芽した実生はほとんどがこの個体を母親としている可能性が高い。

発芽季節の分離は一年生草本で多く、秋と春の両方の発芽時期をもって両賭けする戦略が平均適応度が高いことが、理論的にも示されている (Silvertown and Doust 1993) が、多年生の植物では、両賭けの発芽パターンの戦略的意義は小さく進化しにくいという指摘がある (Harper 1977; 巖佐 1992)。しかし、この研究によりシラカンバでも両賭けの発芽フェノロジーを持っていることが明らかになったことは、多年生の植物でも発芽2回性による両賭け戦略が進化しえる可能性があることを示唆している。これについては、第4章において理論的に詳しく検討する。

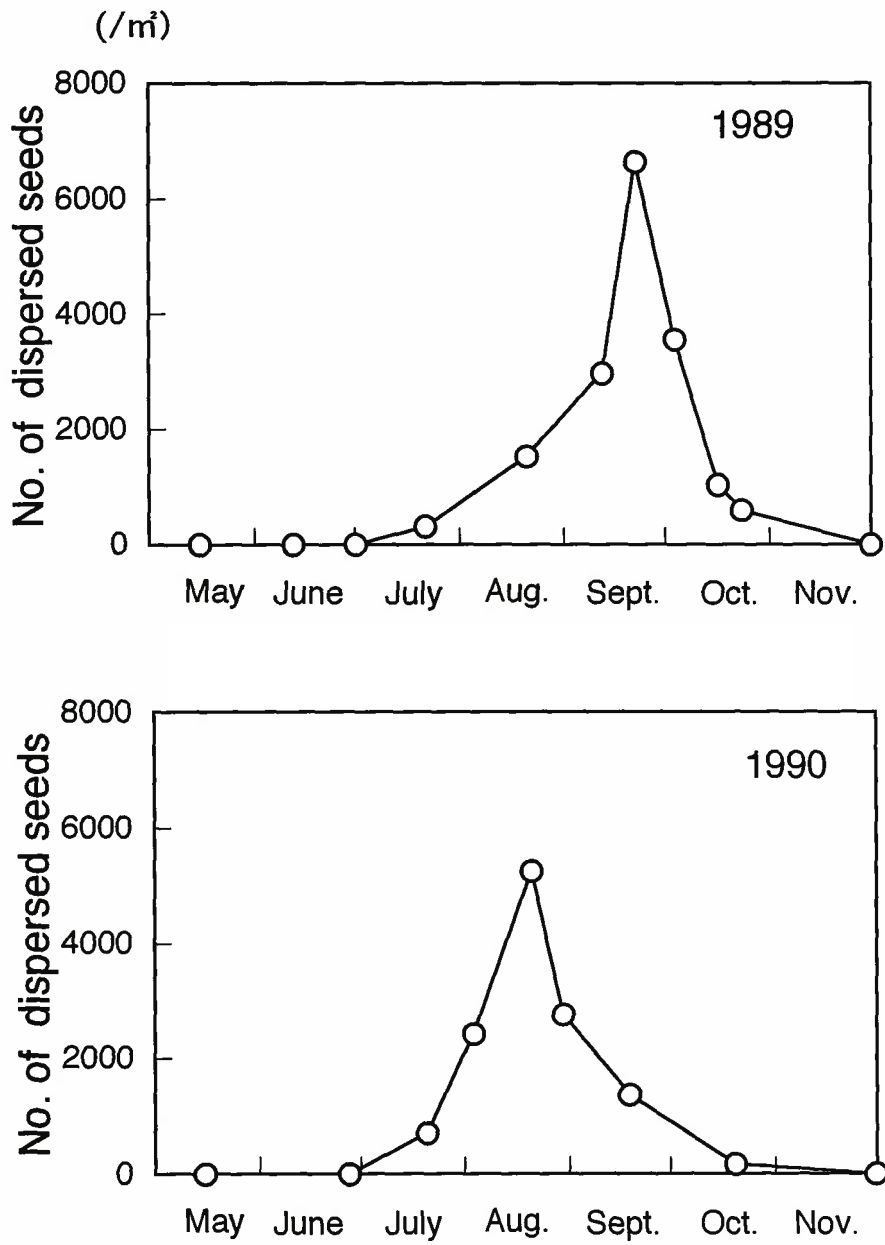


Fig 2-1. Seasonal pattern of seed dispersal in 1989 and 1990

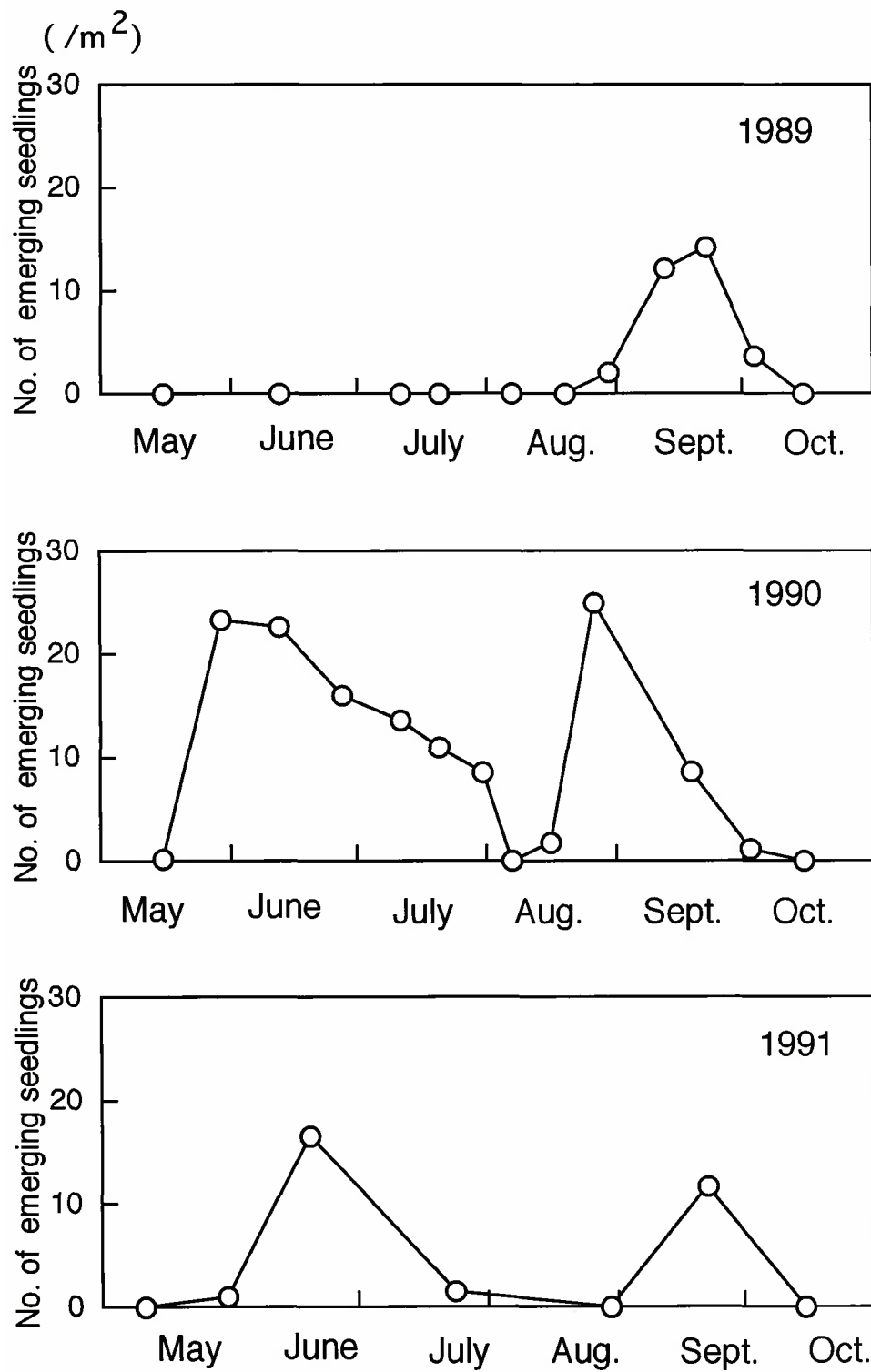


Fig 2-2 Seasonal pattern of seedling emergence in three consecutive years (1989,1990,and 1991)

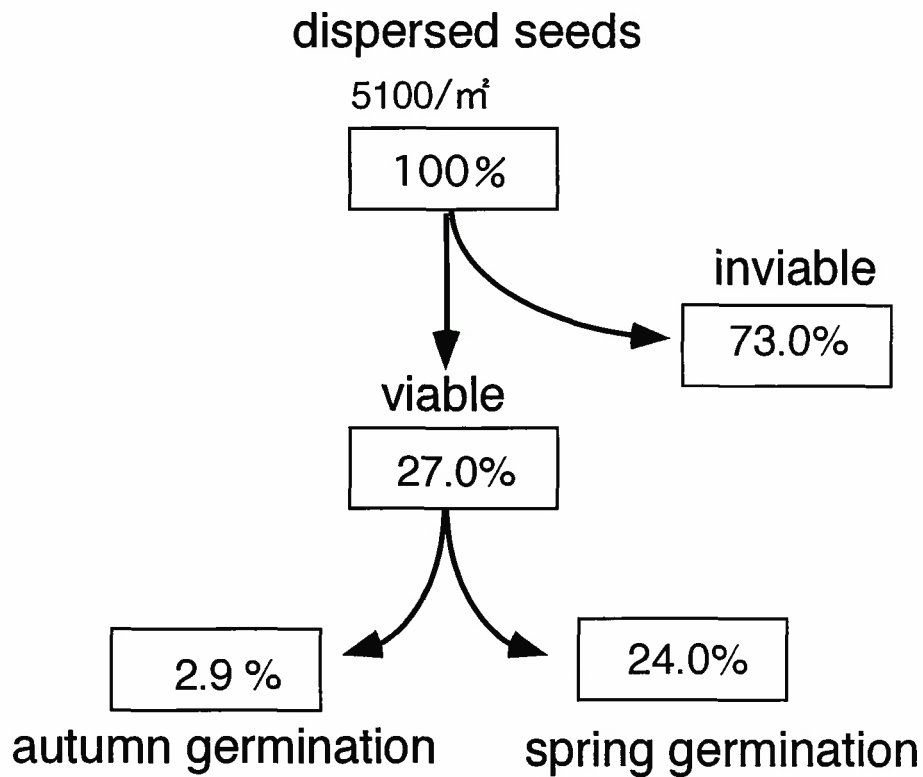


Fig.2-3. Percentage of seed state (in viable and viable) and its germination season (in autumn and in spring). Each percentage was estimated by the germination experiment in 1991(see text).

Table 2-1. Number of seedlings emerged in current autumn and following spring from seeds dispersed in 1989 and 1990, respectively. Grouping was made by the germinating date (see text).

Seed dispersal (year)	emergent season	No. of seedlings (/20m ²)
1989	Autumn	641
	Spring	1904
1990	Autumn	729
	Spring	381

Table 2-2. Survival rate at the end of first growing season of autumn germinator and spring germinator derived from seeds of two years (1989 and 1990). Survival rate during winter season were also described for autumn germinator.

seedling type	year of seed source	seedling survival (%)	
		during winter	end of the first growing season
autumn germinator	1989	75.8	32.7
	1990	28.6	12.7
spring germinator	1989		64.5
	1990		74.9

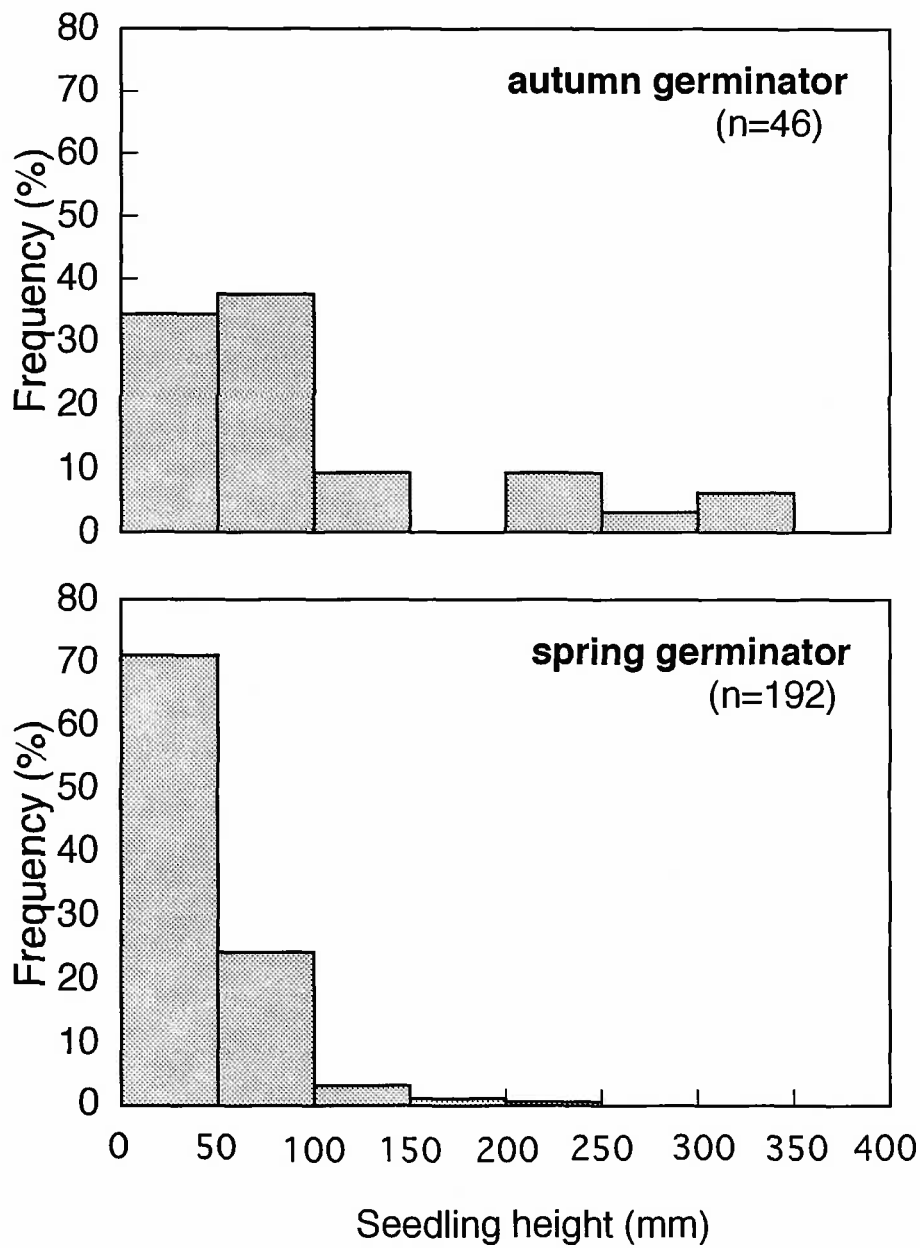


Fig.2-4. The frequency distribution of seedling height at 1990 October; the end of the first growing season for both autumn germinator in 1989 and spring germinator in 1990.

第3章 種子の発芽温度特性

3・1 はじめに

前章でシラカンバには散布当年の秋に発芽する種子と越冬して翌年の春に発芽する種子があることが明らかになった。この章の目的は、同じ年に散布された種子集団が2つの季節に分離して発芽する生理的なメカニズムを解明することである。これについては、以下の2つの仮説を想定することができる。

(1) 2型種子仮説

多くの植物で1個の母植物が休眠性の異なる2型種子を生産することが知られている (Negbi and Tamari 1963; Koller and Roth 1964; Baskin and Baskin 1976; Harper 1977; Flint and Palmblad 1978; Berger 1985)。例えば、同じ頭花に筒状花と舌状花を作るキク科植物の中には、*Heterotheca latifolia*のように筒状花由来の種子は非休眠で散布直後から発芽するが、舌状花に由来する種子は休眠しているので、発芽時期が遅れる (Venable and Levin 1985)。このタイプの種子生産はキク科やアカザ科、マメ科、アブラナ科など複数の系統分類群で独立に進化している (Gutterman and Evenari 1972; Harper 1977; Thomas *et al.* 1979; Venable and Lawlor 1980; McEvoy 1984; Tanowitz *et al.* 1995; Kigel 1992; Venable *et al.* 1995)。

一般に、2型種子を生産するものでは、種子散布の遅早により性質の異なる種子が作り分けられている (小山 1998)。例えば、*Chenopodium album*では非休眠種子が最初に生産され、後に休眠種子が作られる (Silvertown and Doust 1993)。同様の傾向は他の植物でも報

告されている (McEvoy 1984 ; Yamaguchi et al. 1992 ; Gutterman 1992) 。

したがって、もしシラカンバが2型種子を生産しているとするならば、秋発芽は早い時期に散布された非休眠種子に由来していて、後半に散布された休眠種子が翌春に発芽していることがありうる。

(2) 単型種子仮説

環境が季節的に推移する温帯では2型種子を生産しなくても、発芽季節を分離することは可能である。これを「単型種子仮説」と呼ぶ。種子の発芽は温度に依存する反応であり、それぞれの種には発芽できる温度に閾値 (低温限界) が存在する。種子散布期間が夏から秋にかけて長期間におよぶものでは、閾値の設定温度によっては単型種子でも発芽季節が分離しうる。つまり、夏に散布された種子は外界の気温がまだ十分に高いので当年に発芽できるが、晩秋になると気温が発芽可能な閾値を下回るため、この時期に散布された種子の発芽は翌春になるというメカニズムである。 *Geum canadense* (Baskin and Baskin 1984) や *Ficus caria* (Lisci and Pacini 1994) では、このメカニズムによる発芽季節の分離がみられる。

前章でもみたように、シラカンバの種子散布は7月から11月まで4か月以上続いており (Fig.2-1)、北海道の広葉樹の中でも散布期間の長い樹種のひとつである。7月と11月では外気の温度条件は大きく異なるので、種子の性質が単型であっても発芽季節が分離することはありうる。

以上のように、「2型種子仮説」と「単型種子仮説」のいずれの場合でも、発芽の季節には種子の散布時期が関わっていることが予想される。したがって、上の2つの仮説の検証には、前半に散布された種子と後半に散布された種子の発芽反応を、環境制御下における発芽実験により比較する必要がある。もし2型種子仮説が正しければ、散布された時期に

よって種子の発芽反応が異なるはずで、前半の種子は非休眠なので直ちに発芽するが、後半に散布された種子は休眠しているので、冷湿処理など休眠を解除する処理を行わないと発芽しないであろう (Courtney 1968 ; Roberts 1970 ; Probert *et al.* 1985) 。一方、単型種子仮説が正しいのであるならば、種子の発芽反応には散布時期による違いはないはずである。

本章では、はじめに野外実験により種子の散布時期と発芽季節 (当年秋か翌年春か) との関係进行を明らかにする。次いで、採取時期の異なる種子の発芽・休眠反応を室内実験により調べ、上述の2つの仮説のうちどちらが正しいか検証した。最後にこれらの結果と、気象データとの関係を検討し、種子が秋と春に発芽するメカニズムについて考察する。

3・2 方法

(1) 野外実験

(a) 種子採取

散布時期と発芽季節の関係を調べるために、美唄市の北海道立林業試験場実験林の広葉樹二次林において、3本の異なる母樹から時期別に種子を採取した。採取は1995年の種子散布が始まる8月初旬から完了する11月下旬までの期間に約20日間隔で合計6回行った。成熟が完了して散布直前の段階にある種子を選ぶために、各採取時期において果穂が褐色になり、手で触れると果鱗が容易に崩れて内部の種子が落下するものを採取した。

(b) 発芽試験

採取した種子は実験室に持ち帰り、その日のうちに1個体ごとに500個ずつより分け、パーミキュライトと鹿沼土を混合した土を深さ7cm

まで入れたプランター（53cm×35cm×10cm）に播いた。プランターは北海道立林業試験場の実験苗畑において、プランター内部の土壌表面と苗畑の地表面が同じ高さになるまで埋めた。この苗畑の周囲には母樹となるシラカンバは無いので外部からの種子の侵入はない。プランターには2～3日の間隔で散水を行い、土壌表面が乾かないように配慮した。反復は1回の回収で1個体につき4回とした。

それぞれのプランターで、播種当年（1995年）と翌年（1996年）の無積雪期間（1995年8月から12月；1996年5月から7月）に約10日の間隔で発芽した実生を数えた。数えた実生はその度にピンセットで抜き取った。この試験では播種当年（1995年）に発芽した実生を秋発芽とし、翌年（1996年）に発芽した実生を春発芽とみなした。

種子集団内の秋発芽と春発芽の割合と、その季節的推移を評価するために、採取時期および個体ごとに、以下の式で計算したものを秋発芽比（autumn germination ratio）とした。

$$\text{秋発芽比} = \text{秋発芽の実生数} / (\text{秋発芽の実生数} + \text{春発芽の実生数})$$

この式では、秋と春に発芽した実生の合計を充実種子数とみなし、充実種子における秋発芽の比率を表している。秋発芽は0.0～1.0の値を示し、1であればすべての充実種子が当年の秋に発芽し、0ならばすべてが翌年の春に発芽したことを意味している。

（2）室内実験

（a）種子採取

種子の休眠解除および発芽に関する温度特性とその散布時期による違いを明らかにするために、1996年に室内実験を行った。実験に使用し

た種子は函館道有林管理センター管内16林班のシラカンバ二次林の5個体から散布期間中の季節を変えて3回の採取した。採取日は8月13日、9月1日、10月1日で、それぞれ前期、中期、後期種子とした。

(b) 種子の精選

事前に行った予備試験の結果では、シラカンバの種子には胚が形成されていないものが多く、充実率は非常に低かった（平均充実率 $13.1 \pm 5.7\%$ ）。胚の有無は種子を光に透かすと肉眼で容易に識別できるので、採取した種子は蛍光板で下部から照射し、ピンセットで充実した種子を選別して実験に使用した。

(c) 冷湿処理

選別した種子は冷湿処理（Courtney 1968；Robert 1970；Washitani and Kabaya 1988）を与えるグループと、無処理のグループの2つに分けた。冷湿処理を行うグループでは、水で十分に湿らせたろ紙を敷いたシャーレに種子を20個ずつ置き、蓋で密封して4℃の冷蔵庫に3週間おいた。

無処理の種子は発芽実験開始まで乾燥状態で4℃の温度条件で保存した。この試験では、無処理の種子が越冬していない散布直後の種子、冷湿処理を与えた種子は、冬期の積雪条件下を経験してから春を向かえた種子に相当するとみなすことができる。

(d) 発芽試験

各時期に採取した冷湿処理と無処理の種子は、ろ紙を敷いたシャーレに20個ずつ置き、それぞれ4,8,12,16,18,20,24,28,32℃の9段階の温度条件に設定した恒温器に入れた。恒温器は12時間ごとに明暗条件が交代するようになっており、明条件では2本の蛍光灯によって恒温室内が照射される（光量子束密度 $14.4 \pm 4.4 \mu \text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ）。

さらに、種子の変温感受性を調べるために、冷湿処理を施した種子について、20個ずつ種子をシャーレに置き、12℃/24℃（12時間/12時間）

の交代条件に設定した恒温器に入れた。この交代条件の積算温度は18℃の恒温条件と同じなので、両者を比較して種子発芽の変温感受性の有無を判断することにした。変温感受性は中期（9月1日採取）種子を使用した。

シャーレは毎日観察を行い、幼根が出現した時点を発芽とみなして発芽数を数えた。発芽した種子はそのたびにピンセットで取り除いた。観察は試験開始から発芽が見られなくなる20日後まで行った。反復はすべて3回である。

3・3 結果

(1) 野外実験

Fig.3-1に、3つの母樹における種子採取時期と秋発芽比の関係を示す。散布初期の8月初旬に採取した種子の秋発芽比はどの個体でも0.9以上で極めて1に近い値を示した。したがって、散布初期の充実種子はほとんどが当年に発芽していることになる。しかし、季節の進行とともに比率は急激に減少し、10月以降に採取した種子ではどの個体でも0.0なり、散布期の後半の充実種子はすべて翌春に発芽した。

秋発芽比の低下時期は3個体で多少のずれがみられたが9月に急激に低下することは共通しており、この時期に秋発芽から春発芽への移行が起きると考えられる。

(2) 室内実験

(a) 恒温条件における発芽

恒温条件における温度と最終発芽率の関係では（Fig.3-2）、どの時期に採取した種子でも、無処理の種子は16℃以下の低温領域では発芽

しなかった。発芽がみられたのは18℃以上からであり、24℃以上の高温領域における発芽率は80%以上を示した。一方、冷湿処理を施した種子では発芽可能な温度領域が広がり、低温限界温度は8℃であった。12℃以上では80%以上の高い発芽率を示した。

無処理の種子においても、冷湿処理をした種子においても、発芽の温度に対する反応は、前期、中期、後期の種子ではほぼ同じであり、採取時期による違いは認められなかった。

(b) 交代温度条件における発芽

Fig. 3-3に、12℃、18℃、24℃の恒温条件と、12℃/24℃の交代温度条件においた種子の発芽のタイムコースを示した。種子の発芽反応は、24℃恒温条件で最も速く、実験開始3日目から発芽が始まり5日後には最終発芽率 $86.7 \pm 7.6\%$ に達していた。最も反応が遅かったのは12℃恒温で、最初の種子が発芽するのは実験開始から9日経過後で、最終発芽率(81.7 ± 12.6)に達したのは13日後であった。18℃恒温におかれた種子は12℃と24℃の恒温条件の中間的な反応を示し、5日後に発芽が始まり、9日目には完了した。12℃/24℃の交代温度条件においた種子は、積算温度の等しい18℃恒温とほぼ等しい発芽反応の推移を示した。すなわち、5日後から発芽が開始して、終了した9日後の最終発芽率は、18℃恒温で $88.3 \pm 5.8\%$ 、12℃/24℃交代温度で $91.7 \pm 7.6\%$ であった。最終発芽率に対して4つの温度条件が与える効果の違いは認められなかった(ANOVA, $p = 0.52$)。

3・4 考察

(1) 種子散布時期と発芽季節

シラカンバの種子が秋と春のどちらに発芽するかは、種子の散布時期

が密接に関わっていた。散布期間の前半にあたる8月までに散布された種子のほとんどは当年の秋に発芽していた (Fig.3-1)。逆に、後半の10月以降に散布されたものはすべて翌春に発芽することが明らかになった。秋発芽から春発芽への移行は、母樹による多少の差はあるが、どの個体でも9月に急激に起きていた。

散布された種子が発芽するか休眠するかは、それが散布された時期と残された生育期間の長さで決まっていることが多い (Washitani and Masuda 1990; Lacey and Pace 1983; Baskin and Baskin 1984)。パナマのバローコロラド島の熱帯季節林における植物の生育期間は8カ月の雨季であるが、その前半に散布される樹種では当年の雨季中に発芽する。しかし、雨季の後半に散布される種では次年度の雨季まで休眠する割合が高い。雨季が終わる直前に発芽しても十分に発育する前に乾季を迎えるので、後半の種子が休眠することは、誤って発芽して実生が未成熟なまま乾季を迎えることを回避するための適応的な形質であると理解される (Garwood 1982, 1983)。アラスカの *Salix* 属24種の発芽温度特性を調べた例でも、初夏に種子が散布される16種では、種子は当年に発芽するが、秋に散布される8種の種子は休眠状態で翌春に発芽する (Densmore and Zasada 1983)。

シラカンバの発芽においても、同様の選択圧がかかっていると考えられる。9月以前の早い時期に散布される種子は、生育期間が完全に終了するまでに1カ月以上残されているので、発芽した実生は越冬芽形成までの成長が可能であると考えられる。9月に発芽した実生は当年に1枚から4枚の本葉を展開して冬芽を形成する (小山 1991)。また、北原ら (1986) は、凍上により死亡する確率は根の発達程度により異なり、根長が1.4cm以下の実生では被害が多かったと報告している。早い時期に散布されて発芽した実生では、根系を土中深い層まで伸長させて比較

的堅固な体制を整える時間的な余地があると思われる。前章でみたように、秋発芽の実生は全体として冬期の死亡率が高いが、前半に散布された種子から発芽した個体の生存率はゼロではない可能性がある。これに対して、10月以降の積雪直前に散布された種子は仮りに発芽しても、十分な体制を整える前に冬期を迎えるので、生存の可能性はほとんど無いと思われる。したがって、後半に散布された種子は当年発芽を抑えて翌春に発芽した方が高い成功率が見込めると考えられる。今回の実験結果からは、おそらく9月中旬を境に秋発芽から春発芽へ切り替えることが、最も成功率の高い適応的な形質として選択されてきたのだろうと推察される。

(2) 発芽の温度特性

散布時期と発芽季節との関係から、散布された種子集団が秋と春に分離して発芽できるメカニズムとして「2型種子仮説」と「単型種子仮説」の2つの仮説が考えられた。室内実験の結果では、温度に対する種子の発芽反応は、採取時期の異なる種子間でも違いがみられなかったことから (Fig.3-2)、「単型種子仮説」が支持される。すなわち、どの時期に採取した種子でも無処理の状態では16℃以下で発芽せず、18℃以上で発芽を開始していた。これらの種子に3週間の冷湿処理を与えると、低温領域でも高い発芽率を示すようになり、発芽に必要な低温限界は8℃まで低下していた。このことから、シラカンバの種子は、相対休眠の状態で散布されていることが分かる。相対休眠 (conditional dormancy あるいはrelative dormancy) とは、絶対休眠と異なり、ある特定の条件の範囲では発芽できるが、その他の条件の領域では休眠する形態である (Vegis 1964 ; Bewley and Black 1982,1994)。

(3) 発芽季節が分離するメカニズム

これまで明らかになったシラカンバの種子の発芽温度特性を、野外における気温の季節的推移と照会すると、シラカンバが秋と春に分離した発芽パターンを示す理由を説明することができる。

Fig 3-4は、発芽試験に使用した種子の採取地である函館市の1976年から1992年までの17年間の月旬別平均気温を示したものである。シラカンバの種子散布期間の前半に対応する7～9月中旬までの平均気温は、無処理種子の発芽低温限界である18℃よりも高い。したがって、この期間に散布された種子は当年の秋に発芽できると考えられる。一方、9月中旬以降に散布された種子は、平均気温が18℃以下になるので当年には発芽せず、相対休眠の状態越冬すると推定される。休眠種子は、冬期間に積雪下で冷湿効果を受けて休眠が打破されて、発芽の低温限界温度は8℃に低下する (Fig.3-2)。8℃は函館における5月の平均気温に相当するので (Fig.3-4)、越冬した種子は翌春の雪解けとともに発芽できると考えられる。

以上のように、シラカンバが発芽季節を秋と春に分離するメカニズムは種子の温度特性と平均気温の季節的推移から説明することができる。実際の野外における気温は変動しており、日較差が生じているので、平均気温のみでは説明できない部分があるだろう。しかしシラカンバについては、Fig 3-4 でみたように、平均値 (あるいは積算値) が等しい恒温条件と変温条件におかれた種子が完全に同一な発芽速度と最終発芽率を示したので、平均気温で論議しても大きな違いは生じないと考えられる。

シラカンバの発芽季節が分離するメカニズムには、散布期間の長さも大きく関わっていた。種子が相対休眠であっても、散布期間がある時期に集中しているのであれば、発芽季節の分離は起こりえない。例えば、9月中旬よりも前に散布が完了するのであれば、すべての種子が当年に

発芽するであろうし、逆に9月中旬以降に始まるのであれば、すべてが翌年に発芽することになる。この研究では、シラカンバの種子散布が長期間にばらつくメカニズムは不明であり、今後の課題であるが、種子採取の過程における観察では、少なくとも母樹個体内における発達過程のずれが原因していることが考えられた。シラカンバの果穂は未成熟の状態では水分を含んだ緑色を呈しているが、発達段階が進むにつれて乾燥して褐色に変色する。変色した部位から果鱗が崩壊して内部の種子が散布され始める。基本的には一つの果穂内における種子の成熟は求基的に進行し、下垂した下部先端から成熟が始まり、次第に上部の根元までおよぶ。しかし、この発達程度は1つの母樹が生産する果穂の間でも大きく異なることが観察された (Fig.3-5)。すなわち、散布期間中には未成熟な緑の果穂と成熟して散布が始まりつつある果穂が同居していた。現段階においては生理的な要因の特定は困難であるが、少なくともこの現象が種子散布の長期性の実現に寄与しているのは事実である。個体内の種子間の成熟時期が異なることにより、散布時期や休眠性が異なるという観察は多くなされている (Evenari *et al.* 1966 ; Gutterman and Evenari 1972 ; Sidhu and Cavers 1977 ; Gutterman 1992) 。 Silvertown (1984) はこのような個体内の組織において分化や発生速度のずれが生じることが、発芽の時間的分散が生じる至近要因であるとして、somatic heterochrony という概念を提案している。シラカンバにおいても、同様な機構により種子間の発達速度のずれが生じて、長期間の散布が実現している可能性はある。

これまで、発芽の季節が分散されている現象は、休眠特性の異なる2型種子の生産が要因となっている報告が多かった (Negbi and Tamari 1963 ; Koller and Roth 1964 ; Baskin and Baskin 1976 ; Harper 1977 ; Flint and Palmblad 1978 ; Berger 1985) 。しかし、本研究では相対休

眠の種子が長時間散布されれば、単型種子でも発芽季節を分散できることを示した。2型種子は種子の外部形態の相違を伴う種では注目されやすく、古くから研究されてきたが、外観による違いは全くない種 (cryptic heteromorphism ; Venable 1985) では、たとえ発芽季節が分離していても見過ごされることが多く、研究事例の集積が遅れている (Silvertown 1984 ; 小山 1998) 。したがって、他種でも同様なメカニズムが働いている可能性はあり、今後検討すべき課題と言える。

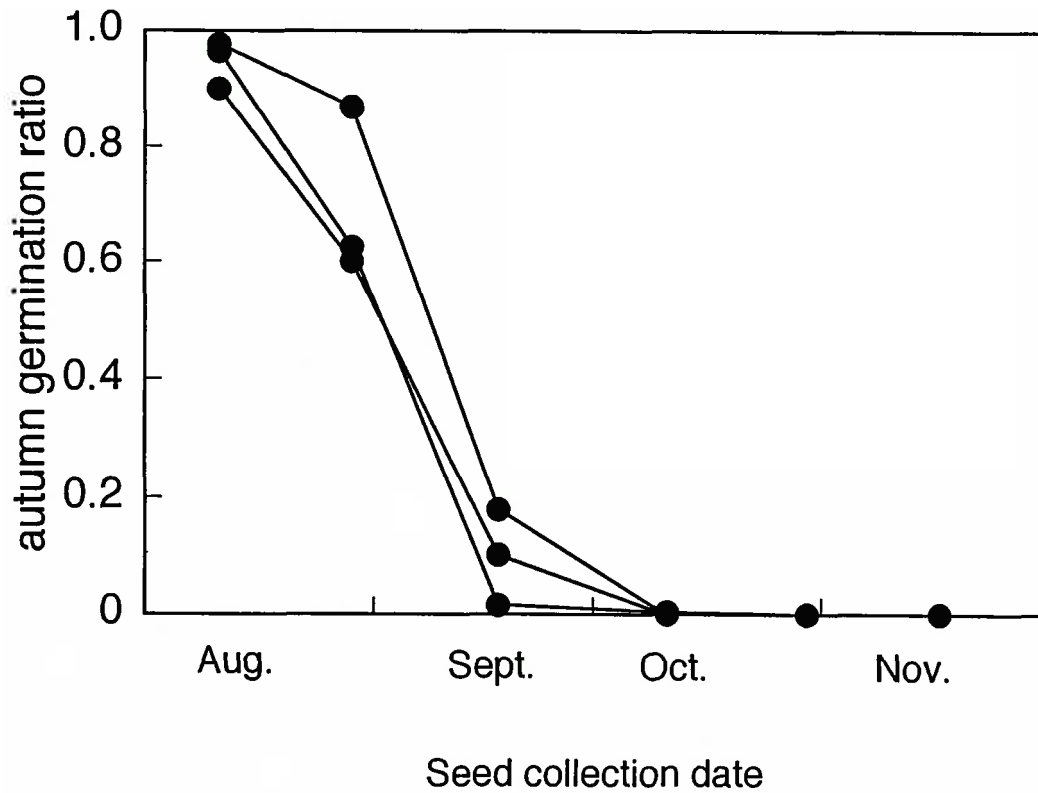


Fig.3-1. Seasonal change of autumn germination ratio during seed dispersal period. Autumn germination ratio is calculated as $AG/(AG+SG)$, where AG and SG represent the number of seedlings germinate in autumn and spring, respectively in each collected seed bulk. Thus, if this ratio equals to 1.0 that means all seeds germinate in current autumn, whereas all germinate in following spring when this ratio equals to 0.0. Three different lines represent different individuals of seed source.

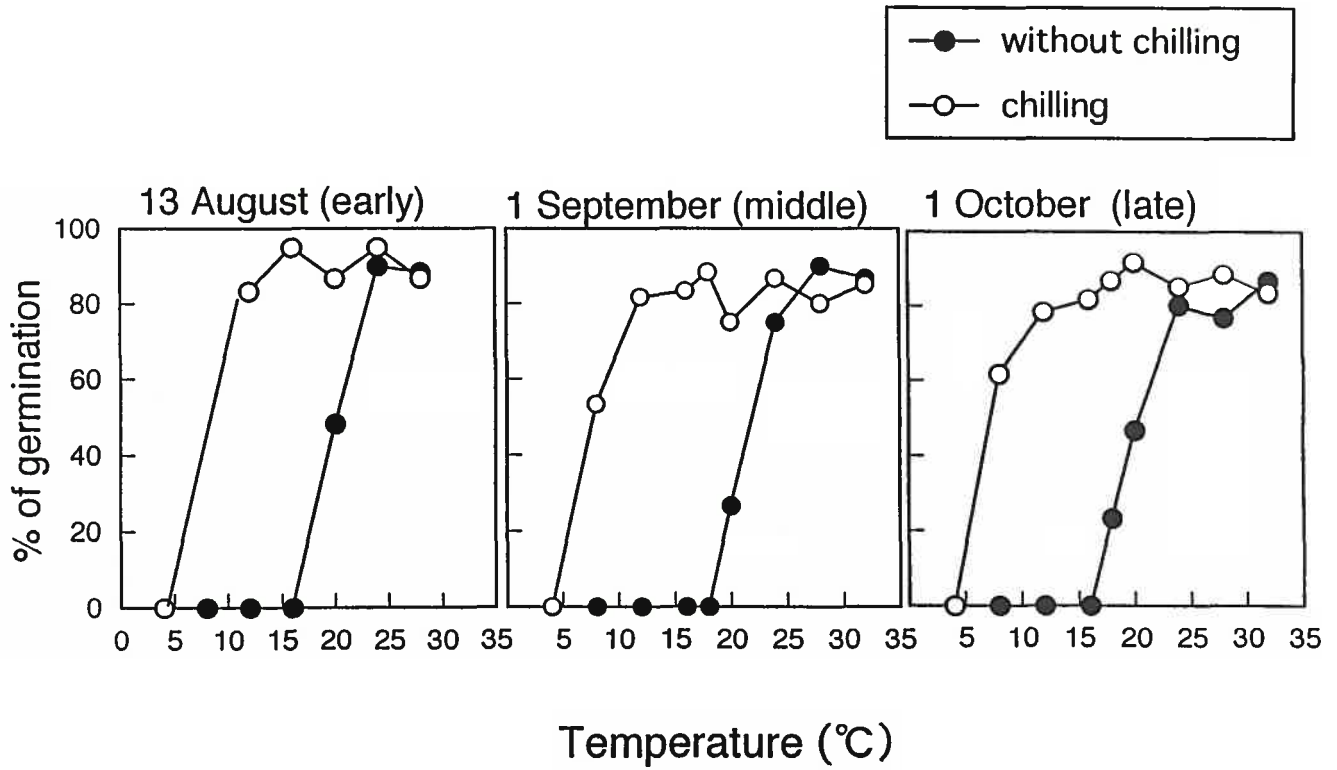


Fig.3-2. Effects of temperature on final germination percentage of seeds. Seeds were collected on three different days during seed dispersal period (on August 13, September 1 and October 1) . Closed circles and open circles represent seeds with and without chilling treatment, respectively.

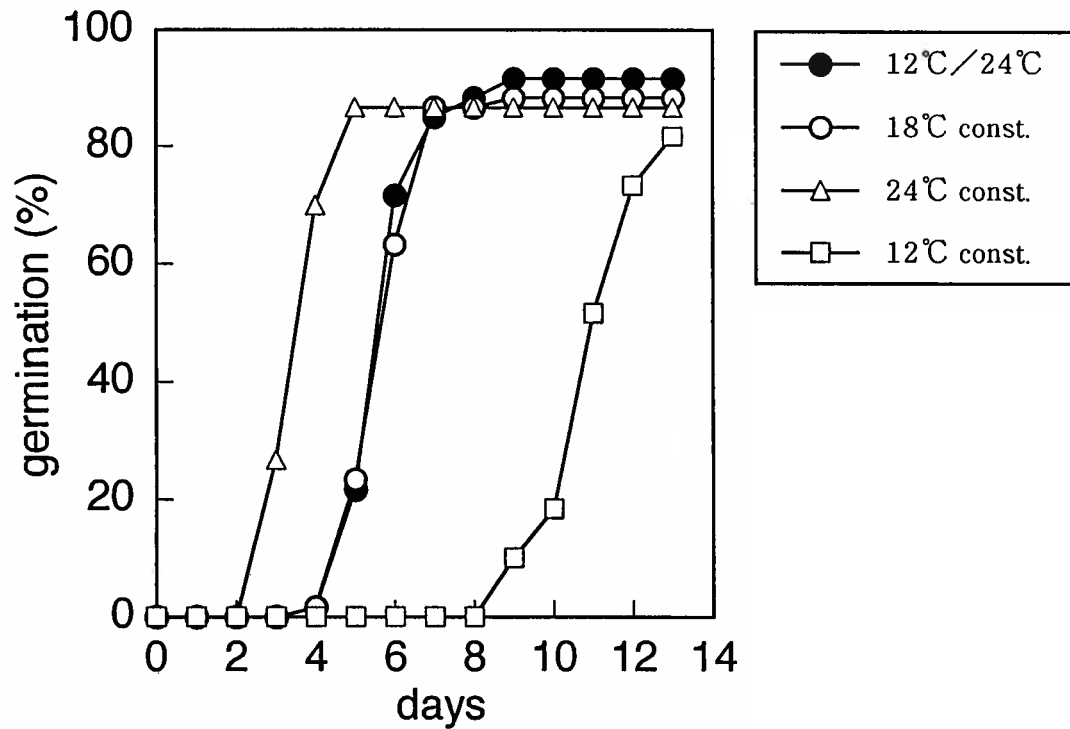


Fig.3-3. Time courses of the cumulative germination of seeds at alternating and constant temperatures. Closed symbol represents seeds with alternating temperatures (12/24°C;12h/12h), and Open symbols are those at constant temperatures, i.e. 12°C (△), 18°C (○), 24°C (□), respectively.

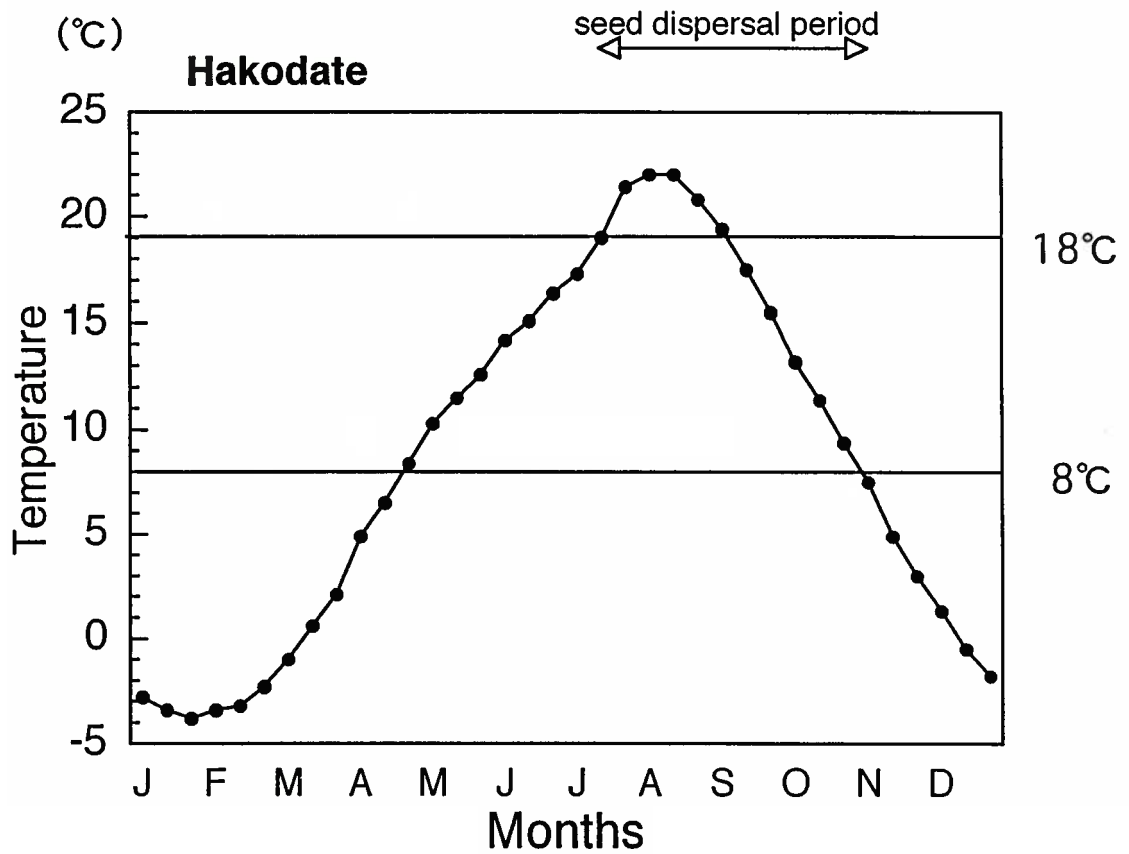


Fig.3-4. Seasonal change of mean temperature during 17years from 1976 to1992 in Hakodate city where the seeds for germination experiments were collected.

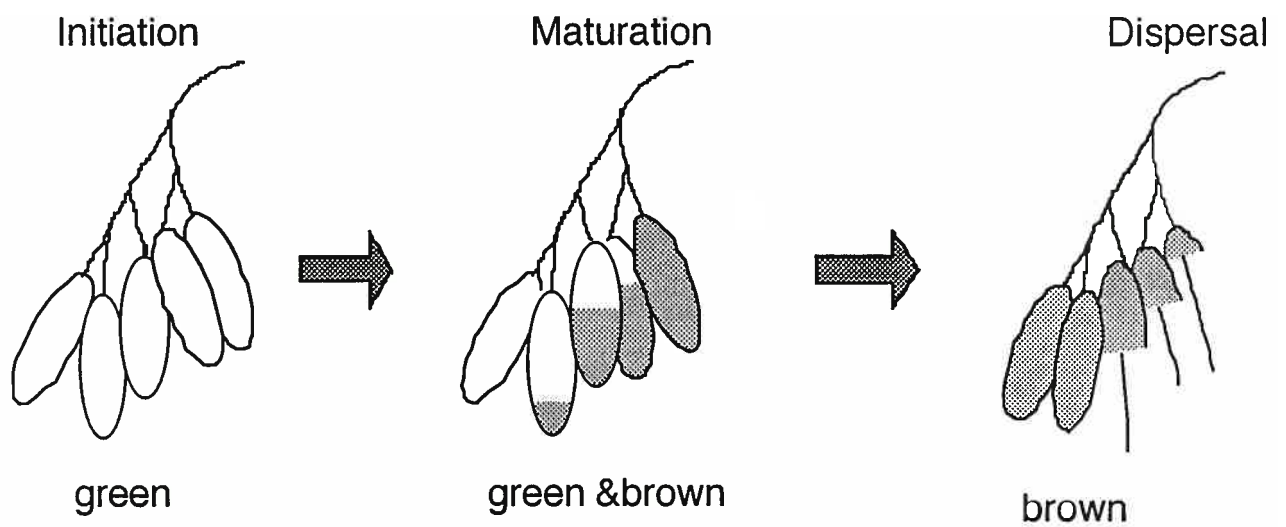


Fig.3-5. Developmental process of catkins of *Betula platyphylla* var. *japonica*. A green catkin in its initiation and immature phase turns to brown at mature phase just before its inside seeds are dispersed. The development speed varies among catkins within a mother tree.

第4章 発芽戦略の数理モデル

4・1 はじめに

この章では、種子の発芽季節に関する最適な戦略について理論的な検討を行う。

第2章において、シラカンバの種子が散布当年の秋と翌年の春に発芽することを観察し、それが変動環境下において確実に定着するための「両賭け戦略」であると推察した。しかし、すでに述べたように、種子の発芽年度や季節が分離する性質は、これまで一年生草本で良く知られているが、多回繁殖型の植物では少ないとされている（Harper 1977）。例えば、ムラサキ科の *Cryptantha* 属は、*Oreocarya* 亜属57種と、*Krynitzka* 亜属67種の2つの亜属に分かれているが、多年生の *Oreocarya* 亜属ではすべての種において単型種子が生産される。これに対して、一年生の *Krynitzka* 亜属では15種で休眠に関する種子2型性が確認され、残りの種も2型性への進化の途上にあると考えられている（Higgins 1971, 1979）。このことは、同属内でも、一年生の種の方が発芽時期を分散させる必要性が高いことを示唆している（Venable et al. 1995）。

発芽種子と休眠種子の最適比について理論的な解析を行った研究も、ほとんどが一年生植物を想定した数理モデルを構築している（Cohen 1966, 1968 ; Venable and Lawor 1980）。その理由は、一年生を想定した方が数学的な手続きが単純であることにもよるが、それ以上に発芽季節を分散させる両賭けは一年生植物にとっては重要であっても、多回繁殖型の植物にはそれほど必要なものではないという認識で共通していたためである（Harper 1977 ; Seger and Brockman 1987 ; 巖佐 1990）。

1年が1世代に相当する一年生植物では、すべての種子が一時期に集中

して発芽すると、発芽直後に実生が全滅するような非常に厳しい環境条件（例えば晩霜や早霜、乾燥など）が起きた場合に、その個体の系統は絶滅する危険がともなう。したがって、特に荒地に生育する一年生植物にとっては、休眠性の異なる種子を生産するなどして発芽時期を分散させる戦略は不可欠なものとなる（鷲谷 1991）。

一方、多回繁殖型の植物では、たとえある年の繁殖が失敗に終わったとしても、別の年に成功する機会が残されているため、系統の絶滅には至らない。したがって、1年に生産した種子集団の中で危険分散をする必要性は小さいと考えられる。これらの植物は繁殖を多数回繰り返すことで両賭けの効果を持っていると言える（Charnov and Shaffer 1973；Schaffer 1974；Gillespie 1974；巖佐 1990）。

以上のように考えられてきたので、これまでの休眠に関する2型性や発芽時期の分散に関する報告事例は一年生草本で圧倒的に多い。しかし、多年生の草本（*Alysicarpus monlifer* [Maurya and Ambasht 1973]）や木本類（*Leucaena leucocephala*, *Acacia torillis*, *Robinia pseudoacacia* [Pathak et al. 1974,1978,1980]）においても2型種子が生産されている報告はわずかにみられる。近年、ハルニレでも散布当年と翌年の春に発芽年が分かれている事例が報告されている（Seiwa 1997）。本論が対象としているシラカンバのように、発芽の季節も分離している例は少ないが、同じ *Betula* 属のダケカンバ（中野 1971）や、北米の *B. papyrifera* でも秋と春の2回発芽が記載されている（Burbs and Honkala 1990）。

種子の散布年と発芽年および発芽季節について、広く温帯性の樹木について考慮すると、ブナやカエデ類などに代表されるように散布翌年の春に発芽するのが最も一般的である。これとは対照的にヤナギ類などでは、種子が散布された当年にすべて発芽する。

このように、多回繁殖型の樹木でも、発芽の季節や年度は決して同一ではなく、当年や翌年あるいはその両方に発芽するものなど、種によって多様なパターンがあるのが実状である。したがって、従来のように多回繁殖型の植物では発芽時期を両賭けする必要性は小さいとするのではなく、なぜ多様な発芽パターンが見られるのかを説明すべきであり、この文脈において両賭けの必要性はどのような条件で生じるのかを論じるべきである。

一年生草本の中でも、荒地植物に発芽2回性が多くみとめられることから類推すると、両賭けの必要性が生じる条件は、パイオニア樹種としてのシラカンバの更新立地や生態的特徴に関連があると予想される。シラカンバは山火事や台風などの大規模な攪乱によって生じる大きなギャップに更新を依存しており、閉鎖した林床では実生が定着できない（石田ほか 1991；肥後 1994）。森林におけるギャップの面積と頻度の関係は一般に対数正規型であることが知られている（Tanaka and Nakashizuka 1997）。このことは、大規模攪乱は非常に稀にしか生じないことを示している。したがって、寿命の短いシラカンバの繁殖期間（寿命－繁殖開始齢）において、種子の届く範囲に大規模攪乱が生じる頻度は非常に少ないと考えられる。例えば、一生の間に2回しか裸地の形成がなかったと仮定すると、この時の気象条件が2回とも実生が定着に劣悪であったとしたら、発芽時期を分離していない形質は淘汰の対象になってしまうであろう。

したがって、多年生植物の両賭けについては以下のような仮説を提案することができる。一生の間で更新できる回数（更新チャンスと呼ぶ）がより限定されている種にとっては発芽時期を分散させて両賭けをする必要性は高いが、更新チャンスの多い種ではその必要性は小さく、発芽時期は特定の時期に集中する傾向があるだろう。一生の間に経験する更

新チャンスの回数は、寿命や実生の耐陰性、攪乱の生起確率などで複合的に決まる。寿命が短く実生の耐陰性が低い種は、生起確率の低い大規模攪乱に更新を依存しているために、更新チャンスの回数は少ないと考えられる。したがって、このような条件にあてはまるパイオニア樹種では両賭けの必要性が高いと予想される。逆に長寿命で耐陰性の高い極相種では両賭けの必要性はないであろう。この仮説を検証するために、以下に数理モデルによる理論的な検討を行う。

4・2 数理モデル

(1) モデルの仮定

モデルにおいては、次のような仮定をおいた。その概要をFig. 4-1に示す。想定するのは更新を攪乱に依存している多回繁殖型の植物で、1個体の母植物は毎年 S 個の種子を生産すると仮定する。母植物の戦略として、この種子集団のうち当年に発芽する比率を q と定義すると ($0 \leq q \leq 1$)、当年に発芽する種子数は qS 個、翌年発芽する種子数は $(1 - q)S$ 個である。

ただし、攪乱が起きなければこの植物は更新できないので、通常の年には S 個の種子はすべて定着に失敗すると仮定する（生存個体数ゼロ）。更新に成功する可能性があるのは、稀な攪乱が起きた年である。これを更新チャンスと呼び、この植物が一生の間に経験する更新チャンスの回数を n と定義する（ n は整数）。

ただし、更新チャンスにおいて形成された立地では、気象などの環境条件が大きな年変動をする。ここでは簡単のために冬期の環境条件に限定し、「良い年」と「悪い年」の二律背反的な状況を想定する。良い年とは、当年に発芽した実生が越冬できる年で、この場合には遅れて翌年

に発芽したものは競争に負けてすべて死亡する。逆に、「悪い年」には当年に発芽した実生は冬期にすべて死亡し、これを回避して翌年に発芽した実生がすべて生き残ると仮定する。翌年発芽する種子は冬期の休眠中には死亡しないとすると、1回の攪乱が起こる度にそこで更新できる子供の数は「良い年」には qS 個、悪い年には $(1-q)S$ 個となる。ここで、「良い年」と「悪い年」が起きる確率はそれぞれ p 、 $(1-p)$ とする ($0 \leq p \leq 1$)。したがって、 p の大小がその場の平均的な環境の良し悪しを表す指標となる。この p の値は攪乱の生起とは独立である。つまり、攪乱の生起はその年の気象条件の良し悪しに影響を与えない。

以上の仮定をもとにしてモデルを作成し、更新チャンスの回数 n ごとに、母親の適応度を最大化する q^* 値を求める。 $q^* = 1$ か 0 の時には、この植物は両賭け戦略をとらず、すべての種子を当年あるいは翌年に発芽する戦略をとっていることを意味している。両賭け戦略は、 $0 < q < 1$ の時に進化する。

(2) 一生に1度しか攪乱が起きない場合 ($n=1$)

最初に最も単純なケースとして、この植物の一生の間に1回しか攪乱が起こらなかった場合 ($n=1$) を想定する。この場合には、ある世代では良い年となり前世代の qS 倍の子供が生き残るが、別の世代では悪い年で $(1-q)S$ 倍となる。このように成功する子供の数が世代によって変動している場合に、世代平均の適応度は、それぞれの世代で成功した子供の数の幾何平均となる (Venable 1985; Silvertown and Doust 1993)。

幾何平均による適応度 (ϕ) は次式で表される

$$\phi = S \cdot q^p \cdot (1-q)^{(1-p)} \quad (1) \text{ 式}$$

この場合、任意の p において、 q と適応度 ϕ の関係は上に凸の関数となるので適応度を最大にする最適当年発芽率 q^* が存在する。(1) 式を q について偏微分して 0 とおき q^* を求めると、

$$q^* = p \quad (2) \text{ 式}$$

これにより、最適な当年発芽率は良い年が来る確率 p と同じ比率であることが分る (Fig. 4-2)。これはCohen (1966) が一年生草本を想定して解析した数理モデルと同じ結果である。

(3) 一生に2回の攪乱が合った場合 ($n=2$)

さらにモデルを拡張させて、想定している植物が一生の間に2回の攪乱を経験する場合を考える ($n=2$)。この場合には、2度の攪乱でできた更新立地で環境条件のあり方に3つの状況が考えられる。つまり、1) 2回とも良い年であった場合、2) 2回のうち1回だけ良い年であった場合、そして3) 2回とも悪い年となる場合である。良い年の起こる確率は独立事象であるから、1回目の環境条件によって2回目の確率は影響を受けない。よって、上の3つの状況が起きる確率は二項分布に従うはずである。したがってその期待値は、それぞれ p^2 、 $2p(1-p)$ 、 $(1-p)^2$ である。3つの状況において残る子供の数は、それぞれ $2qS$ 、 S 、 $2(1-q)S$ である。

これらをもとに、適応度 ϕ は、

$$\phi = (2qS)^{p^2} \cdot S^{2p(1-p)} \cdot \{2(1-q)S\}^{(1-p)^2} \quad (3) \text{ 式}$$

(3) 式から最適当年発芽率 q^* を求めると

$$q^* = \frac{p^2}{2p^2 - 2p + 1} \quad (4) \text{ 式}$$

この関係を Fig.4-3 に示した。前節の $n = 1$ の時と比べると、 p と q^* の関係は直線ではなくなり、S型曲線状になっている。例えば、 p が 0.3 において、 $n = 1$ では q^* も 0.3 であったが (2 式および Fig.4-2)、 $n = 2$ では 0.1 程度になっている。したがって、 n が増えたことによって当年に発芽すべき割合は減り、より多くが翌年に発芽するのが最適となる。しかし、この場合においても p が 0 と 1 以外の領域では、 q^* は 0 と 1 の間の値をとっているため、適度な割合で当年と翌年に発芽を分離する両賭けをするべきであることが示されている。

(4) 一般化

以上の過程をさらに一般化させて任意の n における母植物の適応度 ϕ は次式のように表される。

$$\phi = S \cdot \prod_{i=0}^n \{ (n-2i)q + i \}^{nC_{n-i} \cdot p^{n-i}(1-p)^i} \quad (5) \text{ 式}$$

ここで、最適当年発芽率 q^* は

$$\frac{\partial \phi}{\partial q} = S \left\{ \sum_{i=0}^n \frac{(n-2i) nC_{n-i} \cdot p^{n-i}(1-p)^i}{(n-2i)q + i} \cdot \phi \right\} \quad (6) \text{ 式}$$

を満たす q である。(6) 式は $n = 3$ 以上では q について解くことができないので、数値計算によって p と q^* の関係を求めた。計算の手順は、任意の q^* を (6) 式に与えてこれを満たす p を求めた。 $0 \leq q^* < 0.1$ 、

および $0.9 < q^* \leq 1$ の範囲では0.001刻みで100個、 $0.1 \leq q^* \leq 0.9$ の範囲では0.01刻みで81個の q^* の値を与えて合計181回の数値計算を行った。計算には数学ソフトMathematicaを使用した。

Fig.4-4にその結果を示した。ここでは n が10の時までの結果を示してある。どの曲線も右上がり、必ず $(p=0.5, q^*=0.5)$ の点を通るが、 n の値が大きくなるほど急勾配となった。 n が十分に大きいと、 $p=0.5$ 以外では q^* は0あるいは1に極めて近い値になった。すなわち、一生に経験する更新チャンスが多くなると、両賭けをする必要性が小さくなり、当年か翌年のどちらか一方だけで発芽すれば良いこととなる。どちらが良いかは、環境条件 p に依存しており、平均的に良い年が来る確率が高い場合($p > 0.5$)では当年、低い場合($p < 0.5$)では翌年に発芽するのが最適となった。

(5) 両賭け必要度の量的評価

Fig. 4-4によって、両賭けの必要性は n によって変化することが明らかになった。そこで、この必要度を数的に評価するために、次の値(W)をその指標とした。

$$W = q^* (1 - q^*) \quad (7) \text{ 式}$$

W は、すべての種子が当年発芽($q^*=1$)か翌年発芽($q^*=0$)の時、すなわち両賭けをしない戦略が最適な場合に0となり、 q^* が0か1から離れるほど大きな値になり、当年発芽と翌年発芽は同じ割合で生産される時($q^*=0.5$)に最大値の0.25を示す。

n と W の関係を環境条件 p ごとに示したのがFig.4-5である。この図では、環境が常に良い($p=1$)か常に悪い($p=0$)という恒常的な

条件のもとでは、 $W=0$ となり両賭けをする必要性はないことを示している。

しかし、環境が少しでも変動した場合（すなわち $0 < p < 1$ の場合）には、 $W > 0$ となり両賭けの必要性が生じた。ただし、 W は n の増加とともに急速に 0 に近づく傾向にあった。 W の値が実質上ゼロになる時の n の回数は、その場の環境条件 p によって異なり、より恒常的な環境に近い場合では（すなわち、 p が 0 か 1 により近い値をとるほど） n が小さくてもすぐに 0 に近づくが、環境の変動性が大きくなるにしたがい（すなわち p が 0 ないしは 1 から離れるほど） n の増加に対する W の低下は少なくなる傾向にある。さらに、最も環境が変動する場合と言える $p=0.5$ では、 W は 0.25 で n が増加しても減少することはなく、両賭けの必要性は消失しなかった。

4・3 考察

(1) 数理モデルにより説明される発芽パターン

一般的に生物が変動する環境に対処する方法として、休眠性、分散性、多年生、多回繁殖性の4つが基本としてあげられている。ただし、ほとんどの生物ではこのうちただ一つの方法だけに依存することではなく、複数の方法を採用している (Silvertown 1984)。したがって、多回繁殖型だからといって、発芽時期を分散させる両賭け戦略をとることはないとは言いきれない。採用する選択肢は「全てか無か」ではないので、むしろ問題とすべきなのは、それぞれの種の属性と照らし合わせて、どの選択肢により比重を置くかということである。

本章では、多回繁殖性の植物でも条件によっては、発芽時期の分離による両賭け戦略は進化しうると考え、その条件としては一生の間に経験

する更新チャンスの回数 (n) が影響しているという仮説を立てた。ここで検討した数理モデルは、この仮説が理論的には妥当であることを支持した。すなわち、環境が変動している場合には、更新チャンスの回数 n が少ないほど両賭けの必要性が生じると考えられた (Fig.4-4、Fig. 4-5.)。

n の数に影響を与えるものとして、生物側の要因としては繁殖期間の長さをあげることができる。他の条件が同じであれば、繁殖期間が短いほど更新チャンスに遭遇する回数は少ないはずである。繁殖期間は (寿命 - 繁殖開始年齢) であるから、寿命や繁殖開始年齢も n の値に影響を与えると考えられる。一般に、シラカンバのようなパイオニア樹種の寿命は短く、林冠個体としての平均的な寿命は100年程度である (渡邊 1994)。更新可能な大規模攪乱がこの繁殖期間中に個体の周囲で起きるのは、1度か2度程度と稀であると考えられる。したがって、シラカンバにとっては、 $n=1$ か2程度の状況を当てはめるのが妥当であると思われる。この場合には変動環境下においては ($0 < p < 1$)、当年発芽と翌年発芽の両賭け戦略が最適になることが示された (Fig. 4-2、Fig. 4-3)。これは、野外観察においてシラカンバ種子が散布当年の秋と翌年の春に発芽していることと一致しており、シラカンバにとって2回発芽性は適応的な形質であることの根拠になると考えられる。

一方、寿命が十分に長い種では繁殖期間も長くなるので、これに比例して n の回数が多くなると考えられる。 n が大きくなるにしたがい両賭けの必要性は急速に低下し (Fig.4-5)、十分に大きくなると環境条件 p の値に応じて、すべてが当年か翌年に1回だけ発芽するのが最適と予測された (Fig.4-4)。当年と翌年のどちらに発芽すべきかは、環境が良好な方に偏っている場合 ($p > 0.5$) には当年発芽が選択され、劣悪な方に偏っている場合には ($p < 0.5$) 翌年発芽が選択されると予測さ

れる。このことは、環境に季節的な変動がなく、基本的に良好な状態が続く熱帯多雨林 (p は1に近いと予想される) では、ほとんどの樹種が種子の休眠性を持たず、散布後すぐに発芽を開始することからも支持される (Ng 1978)。逆に季節性が生じ、散布後に環境の厳しい冬期を迎える温帯においては、 p はおそらく0.5よりも小さい。このような場合に翌年発芽が選択されるという予想は、ブナやカエデのような温帯の代表種で、比較的寿命が長く耐陰性の高い樹種が、種子散布の翌年に発芽することと一致している。

生物的な要因以外に n の回数に影響を与える外的な要因として、その場の攪乱発生確率があげられる。同じ寿命でも、生育立地が攪乱の起きやすい場所であれば、それだけ n の値を大きくなると予想される。温帯に生育するヤナギ類はシラカンバと同じく、更新を攪乱に依存する寿命の短い典型的なパイオニア種であるが、種子は散布当年にしか発芽しない。モデルから考えると、その理由は、ヤナギ類が更新する立地が河畔の氾濫跡地であることによる可能性がある。河川の氾濫は、通常の間火や山火事や台風による大ギャップ生成と比べると高頻度に発生する。このためヤナギ類は寿命の短いパイオニア種であっても、一生の間に経験する更新チャンス n は十分に大きな値をとるのであろう。したがって、両賭けの必要性は小さいと推察できる。ヤナギ類の発芽が散布翌年ではなく当年にみられるのは、温帯におけるヤナギ類はほとんどが春先に散布されるためであろう。春先に散布された種子が1年待機して翌年の春に発芽する必要はない。春に発芽をしていれば、生育期間の終了時には越冬に耐えうるほどの大きさになれるので、 p は大きな値 (>0.5) をとると思われる。同じヤナギ類の中の *Salix* 属で北極圏に生育する種のグループでは、生育期間が短くなるために、散布後に実生が大きなサイズになれる十分な時間が残されていない。このような場所では p は小さいと考

えられ、実際にすべて翌年に発芽する種の割合が増える (Densmore and Zasada 1983)。

このように、本章で提案した発芽戦略に関する数理モデルは、シラカンバの発芽パターンだけでなく、その他のパイオニア樹種や極相種などの発芽パターンも包括的に説明する可能性も示唆される。これまで、植物の種子の発芽時期の分散モデルはほとんど一年生植物を想定したものであったが (Cohen 1966, マッカーサー 1972 ; Venable and Lawlor 1980)、ここで提案した数理モデルは対象を多回繁殖型の植物まで拡張させたより一般的なものと言える。

本章では、多回繁殖型の植物においても種の更新特性や立地条件によっては、発芽時期で両賭けする必要性があることを理論的に示すことができた。これまで、実際の植物で発芽季節などの分離が多回繁殖型で報告例が少なかった理由の一つとして、このタイプの植物では、詳細な観察や実験を行わないと検出しにくいことがあげられる。一年生植物で2型性を示すものは、休眠タイプと非休眠タイプで外見的な形態に明確な違いがあることが多い (McEvoy 1984 ; Venable and Levin 1985 ; Tanowitz et al. 1987 ; Kigel 1992 ; Yamaguchi et al. 1992 ; Venable et al. 1995) 。このような植物の発芽特性はかなり良く調べられている。しかし、近年、外見的には違いがなくても、発芽反応の異なる種子を生産している場合も多いことが報告されるようになり、Venable (1985) はこのようなタイプを *cryptic heteromorphism* と呼んでいる。木本類などでは、1つの個体が形態的にはっきり異なる種子を作り分けることはほとんどないので、発芽の時期が違う2型種子を生産していても *cryptic heteromorphism* であるとすれば、Silvertown (1984) が指摘するように、これまで見逃されてきている可能性は十分にあるだろう。さらに、本研究が対象としているシラカンバなどのように、2型種子ではなく、単型種子が散布期間

の長さによって発芽時期の分離を実現している場合には、その検出はさらに難しく、詳細な野外観察と室内実験を行わないと明らかにならない。このため、これまで知られていない多回繁殖型植物でも、実際には発芽時期の分散による両賭けを行っている種が多く存在している可能性は否定できない。今後の観察事例の集積が待たれるところである。

(2) 数理モデルの限界

本章で開発したモデルは、これまで提案されてきた数理モデルに比べると、多回繁殖型まで含めた点でより包括的なモデルと言えるが、それでも説明される発芽パターンには限界がある。モデルで想定した植物では長期休眠して土壌シードバンクを形成してギャップを待機するようなタイプの種子は考慮していない。したがって、キハダやシウリザクラのような長期休眠性のある種子の発芽パターンは、このモデルの範疇を超えている。このような樹種では、ギャップを検知する機構が発達しているために、攪乱に対する反応は機会的というよりも、さらに確実性の高い発芽の仕方をしていると言える。今後はこのような属性を考慮にいったより包括的なモデルが望まれる。

(3) 数理モデルにより予測されるもの

このモデルにおいて、特定の n における最適な当年発芽の割合 (q^*) は環境条件 p に依存していることが示された。すなわち、 n がある程度種によって固定的なものであるとするならば、当年と翌年発芽の最適な配分はそれが生育している気象環境の状態によって変化するだろうと考えられる。例えば、シラカンバでは $n=2$ と仮定すると、Fig. 4-3から、 p が小さくなれば q^* も低くなるので、生育している環境が平均的に厳しい立地ほど翌年発芽の割合が高くなることを示唆している。このこと

は、シラカンバでは秋発芽と春発芽の割合が、その場の環境に応じて地理的な変異を示すことを予測している。冬期の環境が恒常的に厳しい地域では、春発芽の割合が増加すると考えられる。この予測の妥当性については、次章で詳しく検討する。

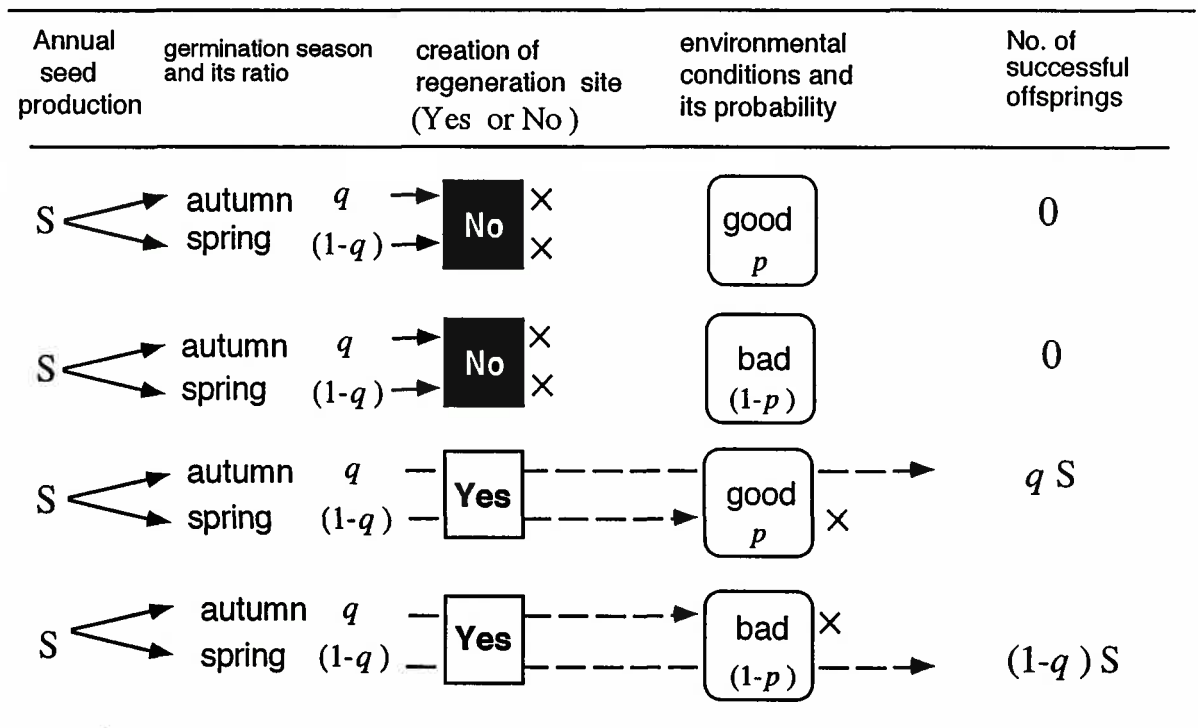


Fig.4-1. Assumptions of mathematics model in relation to the optimal ration of autumn versus spring germination. Consider an perennial plant that produces a fixed number of seeds, S with a fraction of q germinates in current autumn (thus the rest fraction of $(1-q)$ germinates in spring). Successful offspring assumes to be nil unless regeneration site is provided by large scale disturbance. Substantial success is expected in the year when the regeneration site is created. However, only autumn germinator can survive in good year (the probability is p) and only the spring ones can survive in bad year $(1-p)$.

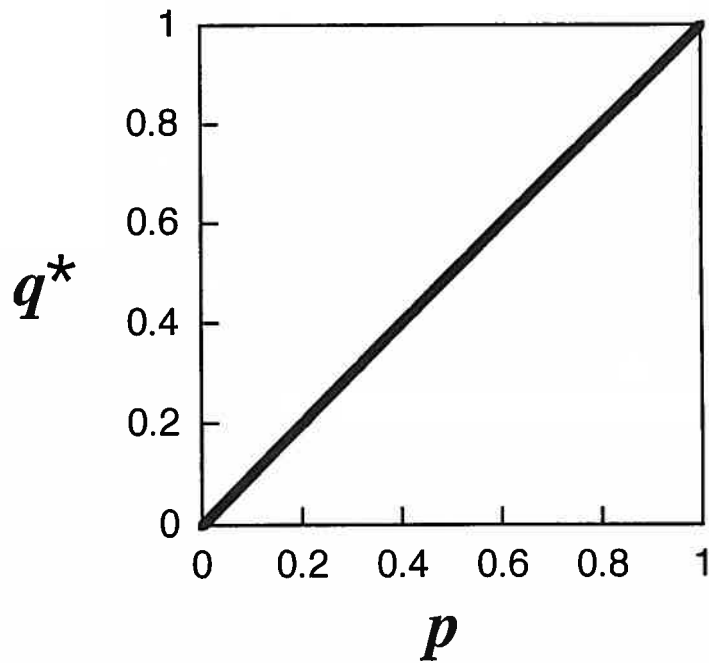


Fig.4-2. The relationship between probability of good year (p) and optimal fraction of autumn germinator among seed population (q^*) in the condition that the plant meet only one chance of regeneration during its life time, i.e. $n=1$ (see text).

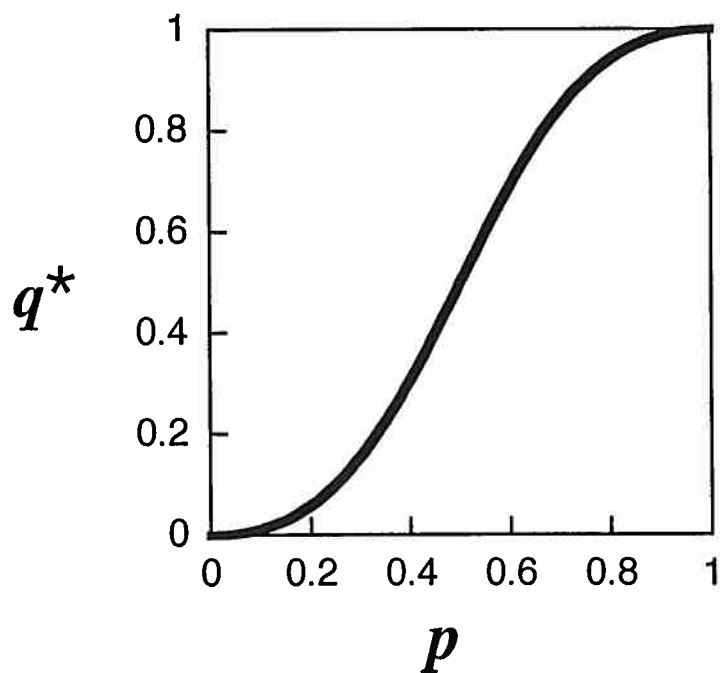


Fig.4-3. The relationship between probability of good year (p) and optimal fraction of autumn germinator among seed population (q^*) in the condition that the plant have twice chances of regeneration during its life time, i.e. $n=2$ (see text).

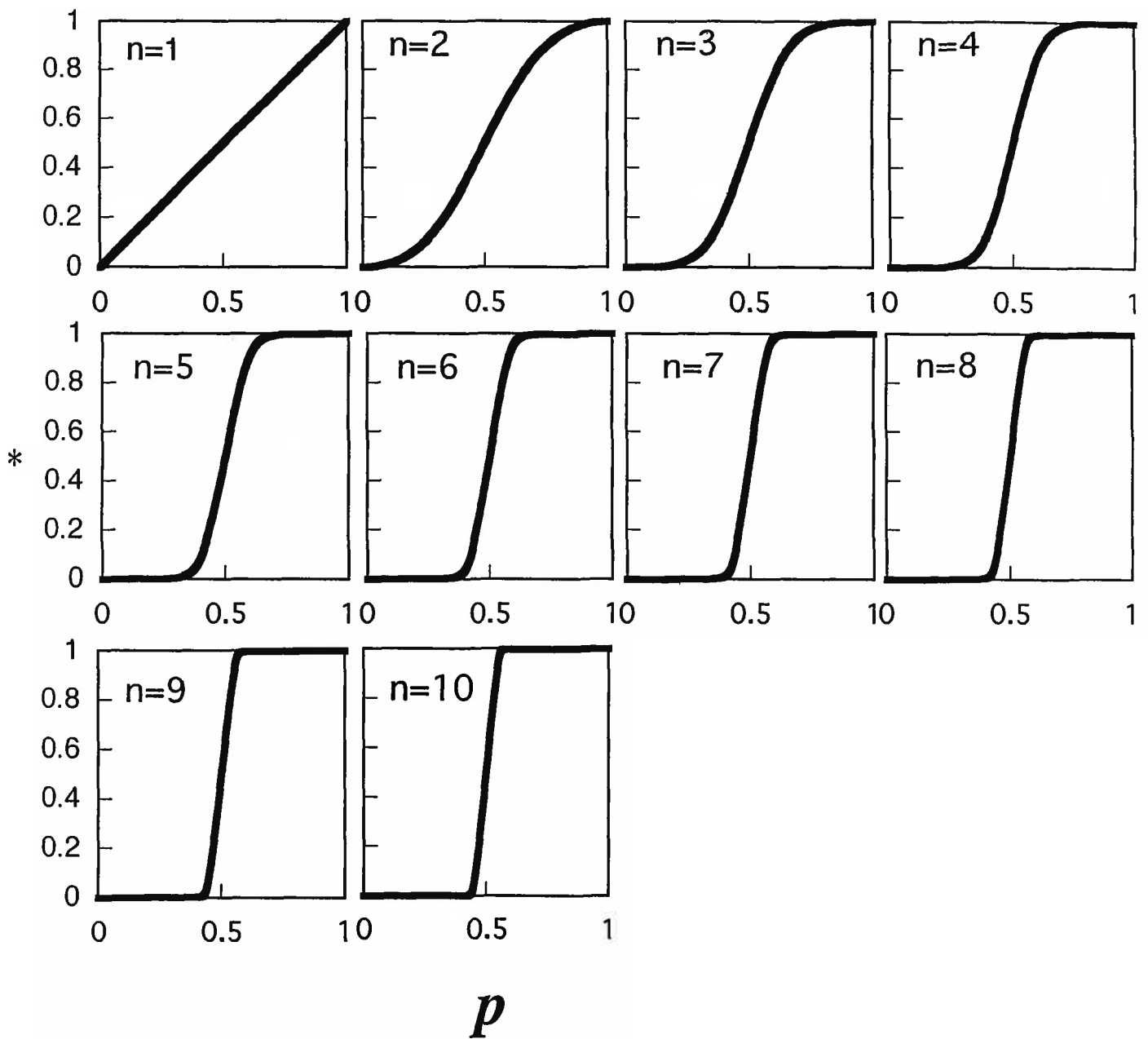
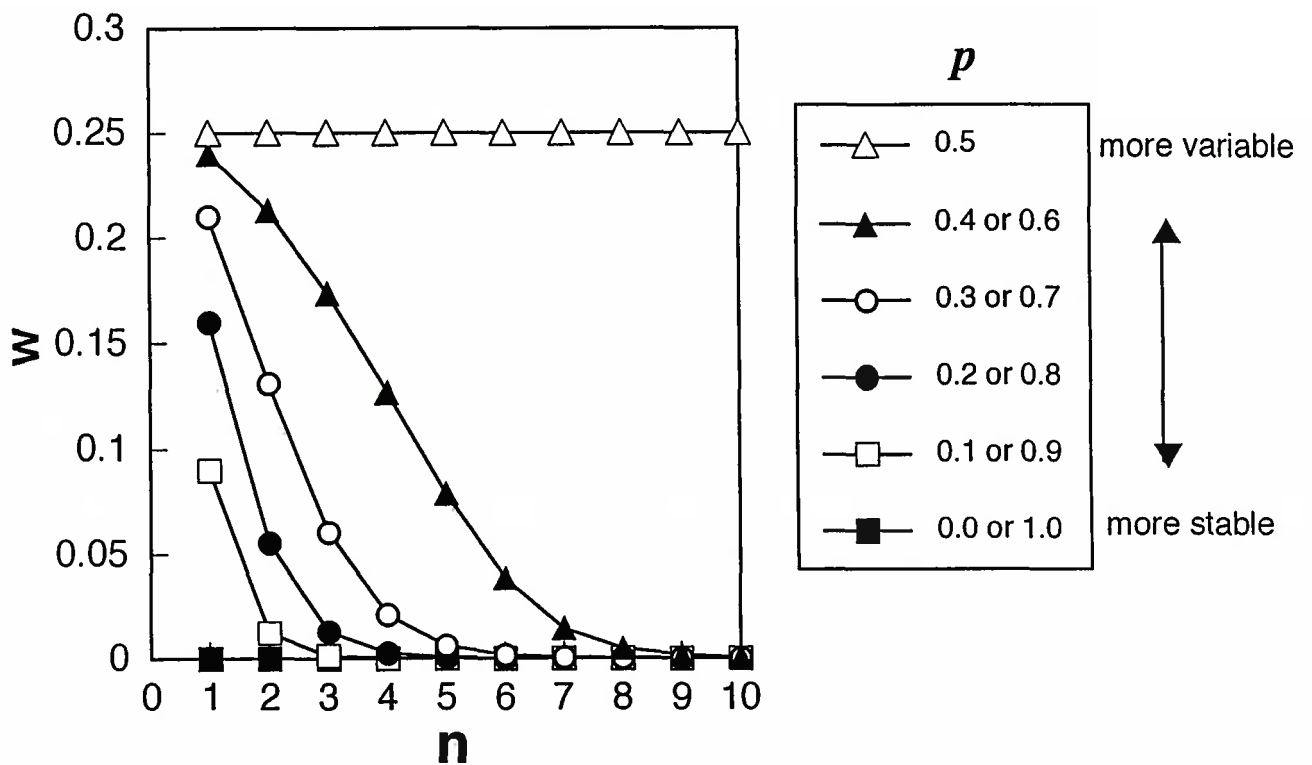


Fig.4-3. The relationship between probability of good year (p) and optimal fraction of autumn germinator among seed population (q^*) in different conditions in number of regeneration chances n from 0 to 10 times.



g.4-4. The effects of regeneration chances (n) on degrees of bet hedging (W). W was calculated as $q^* (1-q^*)$. When the $W=0$, that means the plant should produce monomorphic seed germinate only in autumn or in spring. Each lines with different symbol represent the each condition of site with different probability of good year. i.e. \triangle ($p=0.5$), \blacktriangle ($p=0.4$ or 0.6), \circ ($p=0.3$ or 0.7), \bullet ($p=0.2$ or 0.8), \square ($p=0.1$ or 0.9), \blacksquare ($p=0.0$ or 1.0)

第5章 地理的変異

5・1 はじめに

散布された種子集団が発芽するものと休眠するものに分かれる現象が、変動環境に対する両賭け戦略として適応的な形質であるならば、発芽 vs. 休眠の比率は自然選択を受けており、進化的な時間スケールの中で最も成功確率が高い比率が選択された結果となっているはずである (Angevine and Chabot 1979)。実生の生存を左右する環境ストレスの種類や発生時期および頻度や強度はすべて場所による違いがあるので、最適な比率も立地によって異なると考えられる。特に分布域が広く多様な環境に生育する種では、個体群間の変異が大きい (Symonides 1988; Meyer and Kitchen 1994; Skordillis and Thanos 1995; Venable *et al.* 1995; Imbert *et al.* 1996;)。

シラカンバは湿性地から乾燥地、あるいは肥沃な土地から痩せ地にいたるまで幅広い環境下で生育する樹種である (渡邊 1994)。したがって、秋発芽と春発芽の比率は環境が異なる個体群間で大きな変異があると予想される。

第4章で検討した数理的な解析結果も、当年 (秋発芽) と翌年 (春発芽) の最適な比率は、冬期の環境条件 (p) に依存することを示した。すなわち、当年に発芽した実生がほぼ確実に越冬できる環境下 ($p \doteq 1$) では、ほとんどが秋に発芽するのが最適であり ($q^* \doteq 1$)、逆に恒常的に劣悪な環境下 ($p \doteq 0$) では、ほとんどの種子が翌年春に発芽する方 ($q^* \doteq 0$) が適応的である (Fig.4-3)。

第2章において、秋発芽実生の冬期の主要な死亡要因として凍上被害

をあげた。すなわち、凍上の発生しやすさが数理モデルにおける p に影響する要因の候補のひとつと考えられる。凍上の発生は気温と積雪深度の相乗的な効果を受け、一般に積雪が少ない状態で低温にさらされると発生しやすい（小野・五十嵐 1991）。したがって、低温・寡雪地域では他の地域に比べて、秋発芽実生にとっての冬期環境条件が厳しい（ p が低い）と考えられるので、より春発芽の比率が高い（ q^* が低い）と予測される。

野外における秋発芽と春発芽の割合に個体群間変異があるならば、それは種子の休眠・発芽の生理的反応に反映されている可能性が高い（Meyer *et al.* 1977；Meyer and Monsen 1991；Meyer and Kitchen 1994；Meyer *et al.* 1995）。第3章において、函館の個体群では種子は相対休眠の状態にあり、散布直後の発芽低温限界は18℃であった。他の個体群において、これより高い温度に種子の低温限界が設定されているならば、散布後に夏の高温を経験しても発芽しにくいために、相対的に秋発芽の割合が少なく、逆に春発芽が多くなる。したがって、生育条件の異なる地域の種子の発芽温度反応を比較して、低温限界温度に違いがあれば、野外において秋発芽と春発芽の比率が互いに異なっている可能性が高い。

ここでは、北海道内で環境条件の異なる5つの地域個体群から種子を採取して、温度に対する休眠・発芽反応を調べて、秋発芽と春発芽の比率が地理的変異を示しているか検討した。

5・2 方法

（1）種子の採取地と採取方法

1998年9月15日から21日にかけて、北海道内の5箇所のシラカンバ林

分で種子を採取した。採取地は大沼、美唄、幌加内、中川、帯広の5林分である (Fig.5-1)。種子採取の際には天然生であることが確認できる母樹を選んだ。このため種子の母親がその地域に自生しているものであることは保証される。一般には種子の発芽・休眠、発芽時期の選択などは、母親の影響の方が強く反映される形質であるとされるので (Westoby 1981 ; Westoby and Rice 1982 ; Haig and Westoby 1988)、仮に花粉親が植栽木であったとしてもその影響は小さいと考えられる。

5つの採取地域における凍上発生の危険性を、福田 (1982) による積雪20cm以下の時の積算寒度で評価すると、大沼、美唄、幌加内、中川の4地域では10~50℃・daysの範囲で、互いに大きな違いはないが、帯広は300℃・daysと冬期の条件が突出して厳しい地域と言える (Fig.5-1)。

採種地の中では大沼が最も南に位置し (N41° 53′)、帯広 (N42° 55′)、美唄 (N43° 19′)、幌加内 (N44° 00′)、中川 (N44° 49′) の順に高緯度になる。日平均気温が10℃以上の日数を生育期間とすると、大沼で171.2days、美唄165days、帯広157.7days、幌加内148.3days、中川146.5daysで、最南の大沼と最北の中川では30日以上の違いがあった (気象業務支援センター1997)。

それぞれの林分で最低5個体以上の母樹から種子を採取した。種子は林分ごとに封筒に入れて良くかき混ぜ、実験開始まで4℃の冷蔵庫で乾燥状態にして保管した。実験開始まで保管した期間は2カ月以内である。

(2) 前処理

各産地の種子サンプルは、蛍光板に照射させて胚が充実している種子だけを選別し、冷湿処理と無処理の2つのグループに分けた。冷湿処理を行うグループでは、水で十分に湿らせたろ紙を敷いたシャーレに50

個ずつ種子をおき、蓋で密封して4℃の冷蔵庫で3週間おいた。無処理の種子は越冬しない散布直後の種子、冷湿処理を行った種子は冬期の積雪下を経験した種子の状態に相当する。

(3) 発芽試験

各採種地の冷湿処理と無処理の種子を入れたシャーレを、5、10、15、20、25、30℃の6段階に設定した恒温器に入れた。恒温器内では12時間ごとに明期と暗期が交代し、明期における光量子束密度は平均 $14.4 \pm 4.4 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ である。各シャーレのろ紙は十分に湿らせ、必要に応じて水分を補給した。シャーレは毎日観察し、種子から幼根が出現した時点を発芽とみなして、発芽数を数えた。発芽した種子はそのたびにピンセットで取り除いた。試験は発芽が見られなくなった20日後まで行い、この時の発芽率を最終発芽率とみなした。また、発芽速度を調べるために、20℃においた種子についてはT50を日単位で計算した。T50は、最終的に発芽した種子の半分(50%)が発芽するまで要する時間である(Meyer and Monsen 1991; Skordillis and Thanos 1995)。

発芽実験の反復はすべて3回とした。

5・3 結果

温度に対する種子の発芽反応は基本的には地域間で同様の傾向を示した(Fig. 5-2)。すなわち、無処理の種子は15℃以下の低温条件ではほとんど発芽せず、発芽がみられるのは20℃以上からであった。さらに、25℃以上ではどの地域でも90%以上の高い発芽率を示した。したがって、無処理の種子の低温限界は、どの地域においても15℃~25℃の範囲にあることを示している。

一方、冷湿処理を行った種子では発芽可能な温度領域は広くなり、どの地域でも10℃以上で70～98%の高い発芽率を得た。冷湿処理でも発芽しなかった種子は、試験中に胚が黒く変色するものが多かった。

以上の結果は、第3章で示した1996年の函館の個体群における種子の発芽温度特性と基本的な傾向は一致しており、どの地域でも種子は相対休眠にある点で共通していることが明らかになった。

しかし20℃の条件下では、最終発芽率に地域による明瞭な違いがみとめられた。Fig.5-3は、無処理の種子の20℃の条件下での最終発芽率を地域間で比較したものである。20℃における最終発芽率には地域間で有意な違いが認められ (ANOVA, $p=0.01$)、帯広の平均発芽率は22.7%で5地域の中で最も低い値を示し、中川 (36.6%) 以外の3個体群に対しては有意な差となっていた (Fisher's PLSD, $p<0.05$)。中川は幌加内の平均発芽率55.9%とは有意な差がみとめられなかったが (Fisher's PLSD, $p>0.05$)、65%以上の高い発芽率を示した大沼や美唄と比べると有意に低い傾向があった (Fisher's PLSD, $p<0.05$)。

20℃における無処理の種子の発芽速度を示すT50も地域により有意な差が認められ (Fig.5-4 ANOVA, $p=0.0012$)、大沼、美唄、幌加内は平均5.3～5.8日で互いに差は無かったが (Fisher's PLSD, $p>0.1$)、中川は6.1日、帯広は7.1日で、他の個体群よりも有意に発芽反応の遅れがみられた (Fisher's PLSD, $p<0.05$)。

5・4 考察

5地域の個体群から採取した種子の温度に対する発芽反応は、基本的に同じ傾向を示すことが明らかになった (Fig.5-2)。すなわち、どの地域の種子も相対休眠の状態で散布され、15℃以下の低温条件では発

芽しなかった。分布域の広い種では、これとは対比的に、地域により休眠性が完全に異なる種子を生産することがある。例えば、ヨーロッパ大陸のカモガヤ属の一種 *Dactylis glomerata* は、分布北限のデンマークの種子は絶対休眠をしており、冷湿処理や光・変温処理を組み合わせなければ発芽しないが、南限の地中海域では非休眠種子で、特定の処理をしなくても発芽率が高い (Probert et al. 1985)。本試験では、すべて北海道で採取した種子を使用したので、Probert らが対象としたヨーロッパ全土に比べると地理的範囲が限定されている。したがって、本研究における各地域の環境圧の違いは、休眠性の完全な消失や獲得を分化させるほど隔たりのあるものではなかったと推察される。

また、冷湿処理をした種子は発芽領域が広くなり、10℃以上の条件で5地域とも70%~98%と高い発芽率を示していた。冷湿処理でも発芽しなかった種子は、既述のように最初から発芽能力がなかったと考えられる。したがって、冷湿処理は発芽力のある生存種子の休眠をほぼ完全に解除する効果を持っていたと言える。このことは、野外条件で休眠した種子も散布翌年の春には完全に発芽することを意味する。一般に、休眠性が強く土壌シードバンクを形成する種子などでは、冷湿処理に光や変温処理が伴わなければ休眠が解除されない種も多い (Thompson and Grime 1979; Vazquez-Yanes and Smith 1982; Probert et al. 1985; Washitani and Kabaya 1988; Vazquez-Yanes and Orzo-Segovia 1993)。この傾向は、同種内ではより北の個体群ほど顕著になる (Probert et al. 1985)。しかし、シラカンバでは冷湿処理のみで休眠解除されるので、少なくとも北海道においては、どの個体群でも長期休眠を維持して永続的土壌シードバンクを形成する性質はないと言える (渡邊 1994)。

しかし、20℃の温度条件における無処理の種子の発芽率には採取地による違いが認められ、帯広の種子では他の地域に比べて有意に低かつ

た (Fig.5-3) 。このことは、相対休眠を誘導する温度は地域によって異なる可能性があることを示している。特に、帯広の個体群の散布直後の種子は、他の地域よりも低温限界が高く、気温が高い夏期に散布されても発芽しにくい性質を持っていると推察される。さらに、帯広の種子は発芽速度も遅い傾向にあり (Fig.5-4) 、翌年に発芽が持ち越される確率も高いことが予想される。発芽の反応速度が遅いため、休眠していない種子でも翌春に発芽が延期される現象は北米の *Artemisia tridentata* でも報告されている (Meyer and Monsen 1991) 。

冬期に積雪が少なく、気温が恒常的に氷点下になる帯広近郊は北海道でも最も厳しい気象条件にある地域のひとつである (小野・五十嵐 1992) 。凍上発生の危険性をあらかず積算寒度は、帯広で $300^{\circ}\text{C} \cdot \text{days}$ で、他の4地域 ($10\sim 50^{\circ}\text{C} \cdot \text{days}$) よりも6倍ほど高い (福田 1982) 。このような地域では、秋に発芽しても恒常的に発生する凍上により全滅する可能性が極めて高いと思われる。したがって秋発芽の有利性ほとんど発揮されず、より多くの種子が春に発芽した方が有利であると考えられる。このことは、前章の数理モデルにおいても、冬期の環境が常に厳しい地域 ($p \div 0$) では、ほとんどが翌年に発芽する戦略が最適であるという予測とも一致している。したがって、帯広の種子の発芽反応は、夏に散布された種子が、たとえ 20°C 前後の高温条件を経験しても誤って当年に発芽することを防ぐ機構であると考えられる。ただし、帯広の種子も 25°C 以上の温度では高い発芽率を示した。帯広における過去30年間の気象データでは、気温が最も高くなる8月でも平均気温は 19.9°C で、日最高気温の平均は 24.9°C と、ともに 25°C になることはない (日本気象協会北海道本部 1992) 。したがって、 20°C における発芽を抑止しておけば、当年発芽を少なくするには十分であると言える。

一方、大沼や美唄の種子では 20°C における発芽率は65%以上と高く

(Fig.5-3)、これらの発芽低温限界は帯広の種子よりも低い。また発芽速度も速い傾向にあった (Fig.5-4)。したがって、帯広の種子に比べると、同じ夏期の温度でより多くの種子が発芽すると推察される。他の地域よりも冬期の気温が高い大沼や、積雪の多い美唄では、凍上の発生確率が少なく、冬期の環境条件は帯広ほど厳しくないと言える。このような地域では、年度によっては秋発芽が有利になる状況が生じうるので、秋発芽と春発芽を生産する両賭け戦略が有利になるであろう。

幌加内や中川など道北地方では、大沼と美唄に比べて凍上の危険を表す積算寒度には大きな違いはないが、20℃における発芽率は低く、発芽速度もやや遅い値を示した (Fig.5-3; Fig.5-4)。この理由は明確ではないが、おそらく高緯度にある個体群ほど生育期間が短く種子が散布されてからすぐに冬期を迎えるために、秋に発芽しても堅固な地上部を作ったり、根系を地中に発達させる時間が十分に残されていない可能性がある。根系の発達が遅い実生は凍上が発生する確率は同じだとしても当年実生が被害をうける危険は高いので (北原ら 1986)、秋発芽の有利性が低下すると考えられる。

発芽生理の違いが、地域間の発芽季節の違いを説明した研究例は少ないが、ヨーロッパに分布するマツ科の *Pinus brutia* では緯度によって種子発芽の温度に対する反応が異なるために、中緯度地域では秋と春に発芽するが、北の個体群では春のみ、逆の南の個体群では秋のみの発芽がみられる (Skordilis and Thanos 1995)。さらに、標高の違う個体群間の比較においても、アマ科の *Linum perenne* では、冬が長い高標高域にある個体群の種子は休眠しており、冷湿処理により休眠が解除される。一方、標高が低いところでは非休眠の状態で散布され、一部は低温を経験すると二次休眠が誘導される。このような違いにより高標高域では発芽が春だけに限られているが、低い標高では散布当年の秋と翌年の春に発

芽する (Meyer and Kitchen 1994)。シラカンバも同様に、種子の発芽生理にみられた地域による違いは、それぞれの立地の特性と関連していることが示唆される。この調査では、現実の野外における実際の秋発芽と春発芽の実生の割合を確認していない。この点については今後の課題である。しかし、種子発芽の温度反応が地域間で違いがあることから、帯広のような冬期の厳しい地域において野外の秋の発芽が少ない可能性は極めて高いと推察される。

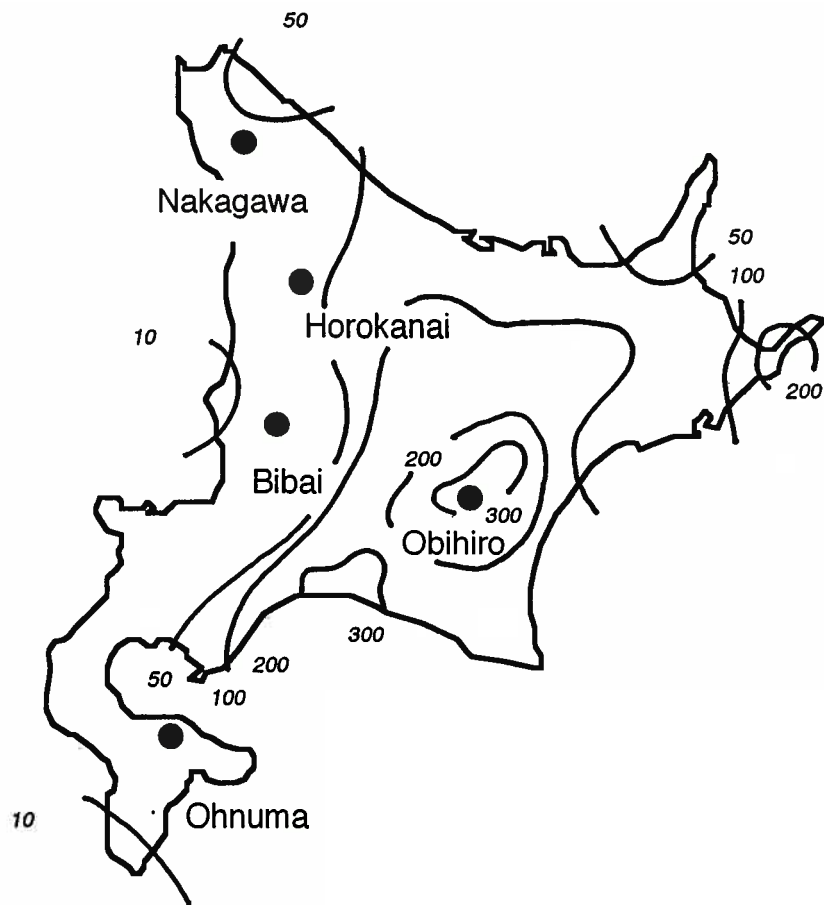


Fig.5-1. Location of collection sites of *B.platyphylla* seeds, and distribution of frost heaving index in Hokkaido, after Fukuda (1982). Each contour line represent the same value of frost heaving index.

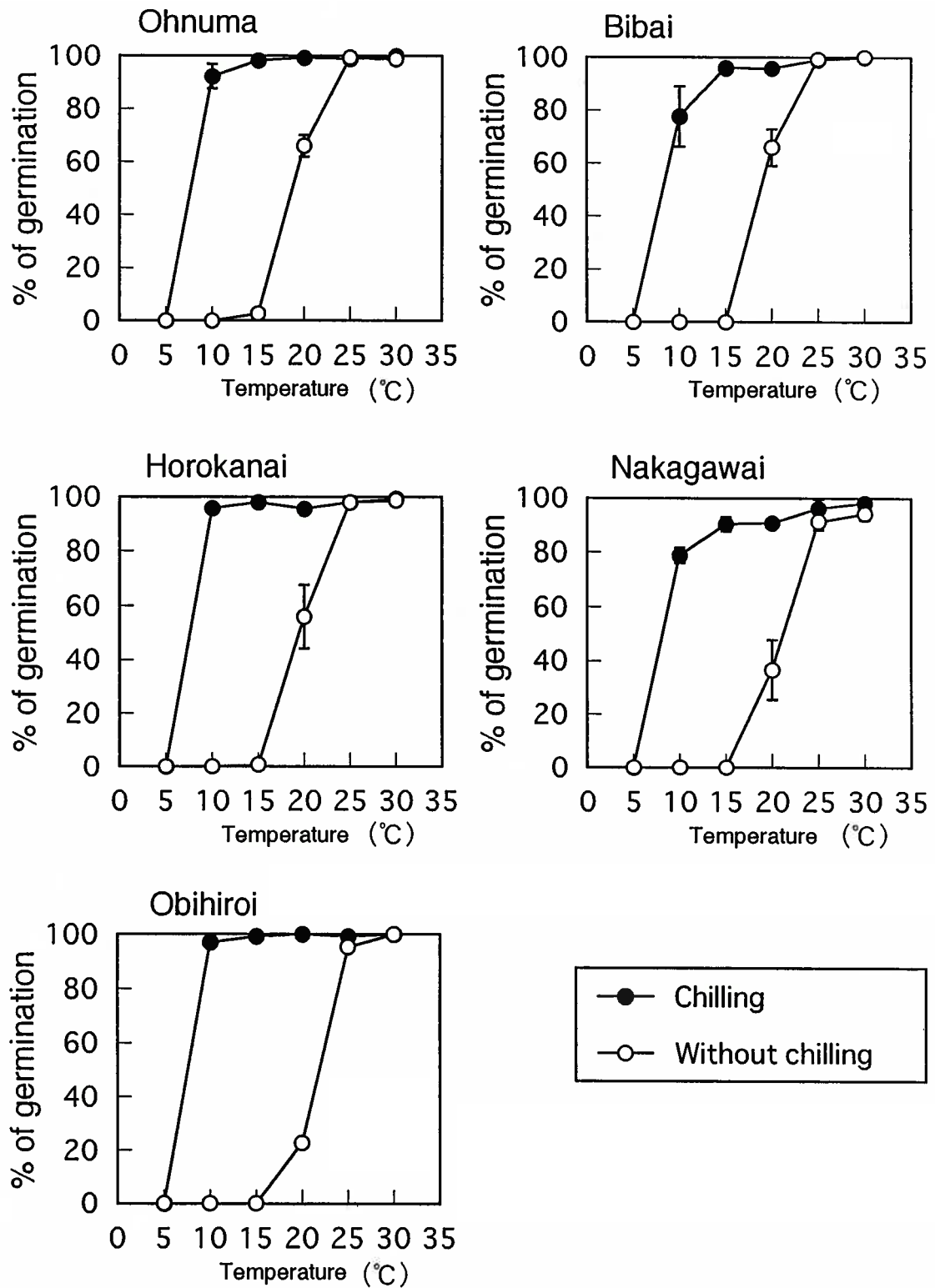


Fig.5-2. Effect of temperatures on the germinability (expressed as final germination percentage) of seeds collected from five population of *B.platyphylla*. i.e., Ohuma , Bibai, Horokanai, Nakagawa, Obihiro, respectively. The germinability is presented as mean value for the three replications and the vertical bars represents SE. Germination tests were conducted both for seeds freshly collected without chilling treatment (open circle) and for those with chilling treatment (closed circle).

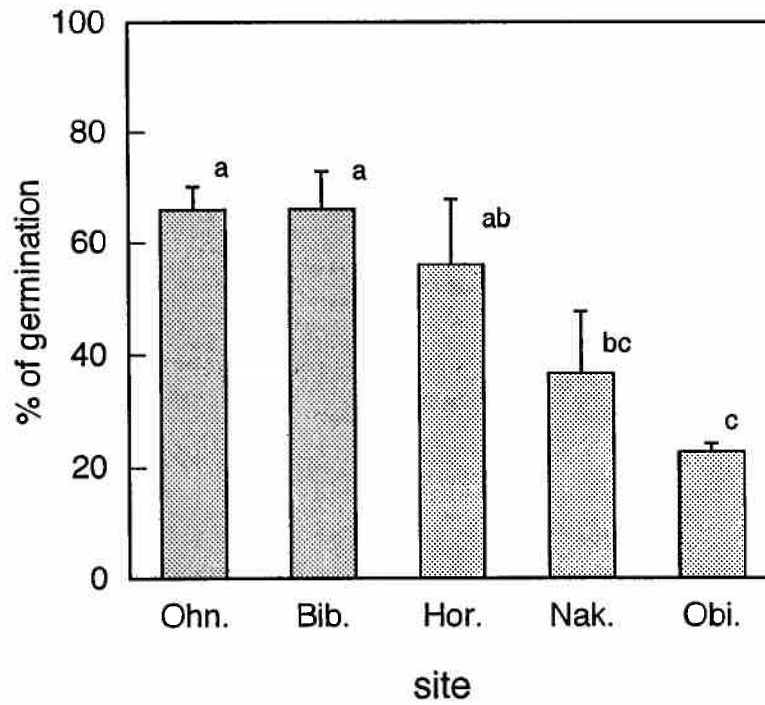


Fig.5-3 The germinability at 20°C without chilling for seeds collected from five population of *B.Platyphylla* . Collection sites are Ohuma (Ohn.) , Bibai (Bib.), Horokanai(Hor.), Nakagawa (Nak.) , Obihiro (Obi.). The vertical bars represent SE. The same letters represent percentages are not significantly different at the $p < 0.05$ level.

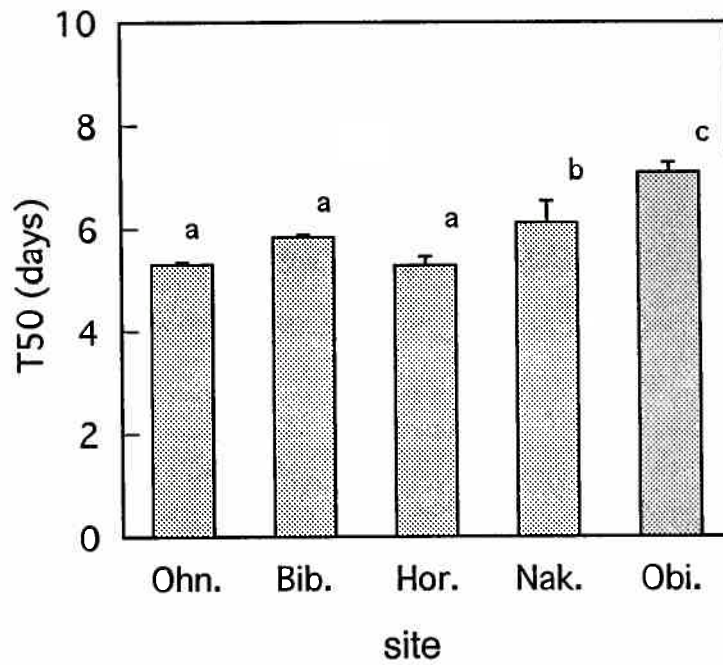


Fig. 5-4. T50 values (days) at 20°C for without chilling for seeds collected from five population of *B. Platyphylla*. The vertical bars represent SE. The same letters represent percentages are not significantly different at the $p < 0.05$ level.

第6章 総合考察

ここでは、本研究で明らかにしたシラカンバの発芽戦略と、これまで指摘されてきた種子散布や実生の生育特性をあわせて、シラカンバの更新戦略として総括する。

他のカバノキ属と同様にシラカンバは典型的な強光利用型の樹種であり、低照度では光合成速度が著しく低下するため（小池・坂上 1982）、閉鎖した林内では生育できない（石田ほか 1991；肥後 1994）。したがって、稚樹が林床において待機する前生樹更新は普通みられない。シラカンバが更新立地としているのは、地上植生が破壊されて新たに生じた裸地であり（石田ほか1991；北原ら1986；山田・五十嵐1985；小山・矢島1989；小山・林田1990；林田・小山1990）、そこに種子によって侵入・定着する（肥後 1994）。

したがって、シラカンバが更新に成功する第一段階として、種子が高い確率で裸地に到達できる散布戦略が必要となる。シラカンバの種子は、長さ2mm程度で北海道に生育する広葉樹の中でもサイズの小さいグループに属しており（清和・菊沢 1989；水井 1993）、周囲には薄い翼が発達している（Fig.1-1）。このような風散布に適した形態を持つ小種子を大量に生産することは、新たに生じた裸地への到達確率を高めることに貢献すると思われる（Harper 1977；Augusperger 1984）。

しかし、風散布種子が飛散する距離には限界があるので、どこの裸地でも散布に成功するわけではない。一般に、風散布種子の飛散量は、母樹からの距離に依存して指数関数的に減少する（Harper 1977）。シラカンバをはじめとするカバノキ属でも、更新に有効な飛散距離は100mを越えない場合が多い（中野・村井 1970；中野 1971；Matlack

1992)。また、豊田ら(1974)によると、母樹群から500mほど離れたかき起こし地では、風散布種子の実生は観察されず、イチゴ類やタラノキなど鳥散布でシードバンクを形成する種が優占していた。これらのことから、シラカンバは、母樹からの距離がある程度限定された範囲で裸地を利用しなければならないと言える。

しかし、裸地形成の契機となる山火事や地滑り、台風などの大規模攪乱は、単木的な風倒などに比べると発生頻度は極めて少ない(Tanaka and Nakashizuka 1997)。したがって、シラカンバの生活史の中で、種子が到達できる範囲に大規模攪乱が生じる回数は限られている。このことから、シラカンバの繁殖成功における第二段階として、自己の周囲に裸地が稀に形成された時に、確実に更新を成功させる戦略を持たなければならない。

従来、パイオニア樹種の稚樹が裸地において成功する戦略として、展葉期間が長い「順次開葉型」であることが見いだされ(Kikuzawa 1984)、清和らは当年生の実生にもこれと同じ戦略が当てはまるとした(清和 1985, 清和・菊沢 1989, Seiwa and Kikuzawa 1991)。しかし、これらの研究で明らかになったのは、稚樹ステージにおいて、豊富な光資源という裸地の利点を無駄なく活かす「利用効率最大化」戦略であり、乾燥や低温およびその変動など裸地に特異的で、発芽・定着に不利な環境特性に対処する戦略を示したものではなかった。

本研究では、シラカンバの発芽ステージにおいて、裸地に特異的な環境に対処して、確実に更新するための戦略があることを見いだした。

小種子は、母親から投資された栄養分が限られているため(Gross 1984)、発芽当初の実生は極めて小さい(清和・菊沢 1989)。これらの実生は、大種子に由来する実生に比べて、同じレベルの環境圧に対しても死亡する危険性が高い。特にシラカンバが生育する冷温帯では温度、

とりわけ生育期間の始まりと終わりや厳寒期の低温が生育を規定する大きな制限要因になっている。シラカンバの実生については、冬期に凍上融解による被害も頻繁に生じる（遠藤 1973；北原ら1986）。本研究の野外観察においても、春先に倒伏した実生が多くみられたので、凍上が実生にとって最大の死亡要因となっていると考えられた。凍上の発生は、積雪の状態や気温条件が関わっているために、その危険性のレベルは大きな年変動と地理的な格差がある（福田 1982；伊藤ら1996）。特に裸地では温度環境の振幅が激しい立地であるから（Whasitani and Kabaya 1988）、低温や凍上の危険性が非予測的に推移すると思われる。

このような立地において、シラカンバは散布した種子を、当年の秋と翌年の春に2回にわけて発芽することで対応していることが明らかになった（第2章）。第3章で示したように、このような発芽フェノロジーが実現されるメカニズムは、種子の性質とそれが散布される期間が関わっていた。つまり、相対休眠の種子が、初夏から晩秋まで比較的長い時間をかけて散布されることに起因していた。散布期間の前半は、外気温が発芽の低温限界を上回っているために種子は当年秋に発芽するが、後半には気温の低下が種子の相対休眠を誘導し、後に積雪下で冷湿効果を受けることで休眠が解除されると、翌春は低温環境下でも発芽可能になる。

これまで報告された発芽季節や年度の分離は、性質の異なる2型種子生産による場合がほとんどであったが、本研究では相対休眠による低温限界の設定が適当であれば、単型種子でも同様の効果を実現できることが示された。また、発芽季節の分離に種子散布が長期間にわたることも重要な因子となっていたことは、シラカンバの種子散布は、「小種子多産」だけでなく「長期性」も更新戦略として貢献していることを示している。ここでは、散布が長期におよぶ生理的なメカニズムは明らかにできなかったが、1個体の母樹の同一シュートでも、果穂や種子の成熟速

度が異なることから、おそらく母樹側の調整による戦略である可能性が高い。

以上のようなメカニズムを通して実現される秋と春の2回発芽の適応的な意義は、年変動する冬期の死亡の危険性に対する両賭け戦略であると解釈することができた。環境条件が厳しい場合、秋に発芽した実生の大部分が冬期に死亡する確率が高いので、春発芽した実生がその場を占めることになる。しかし、環境条件の良い冬が到来した場合には秋発芽の実生も比較的多くが生き残り、成長を先取りしているため、秋に発芽した方が同種・異種の競争に有利であると考えられる。秋発芽のみを生産する個体は、冬が厳しい年には、自分の子供を残すことができないであろうし、春発芽のみを生産する個体も、冬期の環境が良好であった年には対応できない。したがって、両者を適度な割合で生産して両賭けをすることが有利な戦略であると結論される。第4章で行った数理的検討においても、変動する環境においては両者を生産するべきであることが示された。ここで提唱した数理モデルの重要な点は、両賭けが戦略が決して1年生草本だけに不可欠なものではなく、稀に形成される裸地に更新を依存している、生活史の短いパイオニア種では、多年生の植物においても、当年（秋）と翌年（春）に発芽を分離させる必然性があることを初めて指摘したことである。このことについては、シラカンバ以外のパイオニア樹種でも同じパターンが見られるのか、事例を蓄積して確かめてゆくことが今度の課題である。

シラカンバにの発芽において、2回性が適応的な形質であるならば、秋と春の発芽には最適が比率が存在すると期待される。第4章の数理モデルはこの点について、生育立地の環境のありかたにより最適な比率が異なることを予測した。すなわち、冬期の環境が恒常的に劣悪な場所（ p が小さい場合）ほど、秋発芽の比率は低くなると考えられた。第5

章において、北海道内の5箇所で採取した種子の発芽の温度反応は、この予測が妥当であることを証明した。すなわち、凍上の発生確率が高く、冬期の環境条件が厳しいと考えられる地域（帯広）の種子は、散布後に初夏の高温を経験しても、より発芽しにくかった。したがって、冬期の厳しい地域では温暖な地域に比べて秋発芽は少ない（＝春発芽が多い）と予想される。

シラカンバの発芽の生理的反応に地理的な変異があり、その傾向が各地域の環境と整合性をもって説明されたことは重要である。なぜならば、数理解析により導かれた理論的な予測が、生理的メカニズムを通して実現されていることが検証されたのであり、それゆえに、シラカンバの発芽季節の2回性が、環境に対する適応的な戦略であるという解釈も妥当であることを意味するからである。

以上のように本研究では、シラカンバが発芽ステージにおいても、裸地での更新を確実にする戦略を有していることをみいだした。このことは、他のパイオニア樹種についても、種子散布特性だけではない発芽戦略が見いだされる余地があることを示唆している。シラカンバと同属であるダケカンバではやはり、秋発芽と春発芽をしていることが確認されている（中野 1971）。また、他のパイオニア種でも発芽季節の分離や、あるいはそれ以外の発芽戦略があっても良いはずである。より詳細な観察や実験を行えば、未解明の発芽戦略が明らかになる可能性はある。

樹木の種子発芽に関わる現象では、一般に常識とされている事項も実際に詳細な観察や実験によって確かめられてはいないことが意外に多い。その意味で、本研究は、樹木の発芽現象について再考の余地があることを示したとも言える。この研究が明らかにしたことは、発芽戦略における研究の中では小さな一部分ではあるが、樹木の更新を再検討するための第一歩であるとも言える。本研究を端緒として、樹木の発芽ステージ

においてこれまで見逃されてきた側面に新たな光を当て、森林の更新・維持機構に知見を加え、今後の森林造成技術にも貢献できればと考えている。

謝辞

本研究を行う過程で多くの方のお世話になった。北海道大学農学部大学院農学研究科の高橋邦秀教授をはじめ、北海道大学農学部付属演習林の松田 彊教授、北海道大学農学部大学院農学研究科の矢島 崇教授、そして同渋谷正人助教授には原稿の校閲をしていただき、ご批判をいただいた。また筆者の北海道大学在学中には五十嵐恒夫北海道大学名誉教授に熱心なご指導を賜った。また、林田光祐（現山形大学助教授）先生は本研究を始めるきっかけを与えて下さった。さらに、北海道立林業試験場の朝ゼミのグループであった菊沢喜八郎（現京都大学教授）、水井憲雄、清和研二（現東北大学教授）、東浦康友、山口陽子、八坂通泰、梅木 清の各氏には、熱い討論を通して、心許ない筆者の研究の向上をいつも支援してくださった。特に、菊沢先生からは常に叱咤激励を頂いている。本研究におけるパイオニア樹種の更新に関わる問題提起は、菊沢先生とのマン・ツー・マンの勉強会と研究の中で出てきたものである。また、客員研究員として来られたカナダ・マックギル大のMartin J Lechowizおよびペンシルバニア大のMarck Abrams両教授にもアドバイスを頂いた。

筆者の筑波大への研修期間中に、鷲谷いづみ助教授には発芽生理に関するご指導をいただいた。本論における第3章は鷲谷先生のご協力に負う部分が大きい。さらに東海大学の高田壮則先生には、第4章のモデルを作成するに当たって、数学が不得手な筆者に終始暖かいご助力を頂いた。さらに、渋谷正人先生には、数式のミスなどを指摘して頂いただけに留まらず、モデルの今後の発展の可能性についても議論して頂いた。

第5章において、種子の採取には、帯広畜産大学の紺野康夫助教授、北大演習林の日浦 勉助教授、北海道立林業試験場の真坂一彦、山田健四、大野泰之の各氏、および筑波大学の荒木佐智子氏にご協力を頂いた。

種子や実生などのカウントには、田所和夫さん、酒井 武さん、岸 真奈美

さん、稲船和恵さんにご協力をいただいた。特に筆者の面倒な要求のために、おそらく日本で最も多くシラカンバのタネ（3万9千2百個）を数えることになった三浦美紀さんには感謝してもしきれない。以上の方々に心からお礼を申し上げます。

最後に、ご存命中に筆者に論文作成せよと終始はげまして頂いた、故水井憲雄氏に深く哀悼の意を捧げます。水井さんに論文をお見せできないことが残念でならない。

引用文献

- Angevine, M.W. and Chabot, B.F. (1979) Seed germination Syndromes in higher plants. In: Topics in Plant Population Biology (Ed. O.T. Solbrig, S. Jain, G.B. Johnson, and P.H. Raven), pp118-206. Macmillan, London.
- Arthur, A.E., Gale, J.S. and Lawrence, M.J. (1973) Variation in wild populations of *Papaver dubium* VII. Germination time. *Heredity* 30 : 189-197.
- Augsprunger, C.K. (1984) Seedling survival of tropical tree species : interaction of dispersal distance, light gaps, and pathogens. *Ecology* 65:1705-1712.
- Augsprunger, C.K. (1986) Morphology and dispersal potential of wind-dispersed diaspores of neotropical trees. *Amer. J. Bot.* 73 : 353-363.
- Augsprunger, C.K. and Horgan, K.P. (1983) Wind dispersal of fruits with variable seed number in a tropical tree (*Lonchocarpus pentaphyllus* : Leguminosae). *Amer. J. Bot.* 70 : 1031-1037.
- 青柳正英 (1983) 道有林の「かき起こし」の実態. *北方林業* 35 : 49-53.
- Baker, H.G. (1972) Seed weight in relation to environmental conditions in California. *Ecology* 53 : 997-1010.
- Baker, G.A. and O'Dowd, D.J. (1982) Effects of parent density on the production of achene types in the annual *Hypochoeris glabra*. *J. Ecol.* 70 : 201-215.
- Baskin, J.M. and Baskin, C.C. (1972) Influence of germination date on

- survival and seed production in a natural population of *Leavenworthia stylosa*. Amer. Mid. Nat. 88 : 318-323.
- Baskin, J.M. and Baskin, C.C. (1976) Germination dimorphism in *Heterotheca subaxillaris*. Bull. Torrey Bot. Club 103 : 201-206.
- Baskin, J.M. and Baskin, C.C. (1980) Ecophysiology of secondary dormancy in seeds of *Ambrosia artemisiifolia*. Ecology 61 : 475-480.
- Baskin, J.M. and Baskin, C.C. (1983) Seasonal changes in the germination response of buried seeds of *Arabidopsis thaliana* and ecological interpretation. Bot. Gaz. 144 : 540-543.
- Baskin, J.M. and Baskin, C.C. (1984) Role of dispersal date and change in physiological responses in controlling timing of germination in achenes of *Geum canadense*. Can. J. Bot. 63 : 1654-1658
- Baskin, C.C. and Baskin, J.M. (1988) Germination ecophysiology of herbaceous plant species in a temperate region. Amer. J. Bot. 75 : 286-305.
- Baskin, J.M. and Baskin, C.C. (1992) Germination Ecophysiology of the Mesic Deciduous Forest Herb *Polemonium reptans* var. *reptans* (Polemoniaceae). Plant Sp. Biol. 7 : 61-68.
- Berger, A. (1985) Seed dimorphism and germination behaviour in *salicornia patula* Vegetatio. 61 : 137-143.
- Bewley, J.D. and Black, M. (1982) Physiology and Biochemistry of Seed in relation to germination. 375pp. Springer-Verlag, Berlin.
- Bewley, J.D. and Black, M. (1994) Seeds : Physiology of Development and Germination , 2nd edn. Plenum Press, New York.
- Black, J.N. (1956) The influence of seed size and depth of sowing on

- pre-emergence and early vegetative growth of subterranean clover(*Trifolium subterraneum* L.) . Aust. J.Agric. Res. 7 : 98-109.
- Black,J.N. (1958) Competition between plants of different initial seed sizes in swards of subterranean clover(*Trifolium subterraneum*) with particular reference to leaf area and the light microsite. Aust. J.Agric. Res. 9 : 299-317.
- Black, J. L.and Wilkinson, G.N. (1963) The role of emergence time in determining the growth of individual plants in swards of subterranean clover. Australian J. Agric. Res. 14 : 628-638.
- Bradbeer,J.W.(1988) Seed dormancy and germination 146pp Blackie academic and professional. London.
- Cavers,P.B. (1983) Seed demography. Can J. Bot. 61 : 3578-3590.
- Charnov, E.L. and Shaffer, W.M. (1973) Life history consequences of natural selection: Cole's results revisited. Am.Nat.107:791-793.
- Cohen,D. (1966) Optimizing reproduction in a randomly varying environment. J. Theor. Bio. 12:119-129.
- Cohen,D. (1968) A general model of optimal reproduction in a randomly varying environment. J. Ecol. 56 : 219-228.
- Courtney,A.D.(1968) Seed dormancy and field emergence in *Polygonum aviculare*. J.Appl.Ecol. 5 : 645-684.
- Densmore,R. and Zasada,J (1983) Seed dispersal and dormancy patterns in northern willows : ecological and evolutionary significance.Can.J.Bot. 61 : 3207-3216.
- Edwards, M. (1980) Aspects of the population ecology of charlock. J. Appl. Ecol.17 : 151-171.

- 遠藤泰造 (1973) 樹木の生いたちと地床条件. 北方林業25 : 211-212.
- Evenari, M. , Koller, D. and Guterman, Y. (1966) Effects of the environment of the mother plants on the germination by control of seed coat permeability to water in *Ononis scula Guss.* Asutr.J. Bio. Sci. 19 : 1007-1016.
- Farmer, R.E. (1997) Seed Ecophysiology of Temperate and Boreal Zone Forest Trees. 253pp. St. Lucie Press, Florida.
- Fenner, A.H. (1985) Seed Ecology. 151pp. Chapman and Hall, London.
- Flint, S.D. and Palmblad, I.G. (1978) Germination Dimorphism and Developmental Flexibility in the Ruderal Weed *Heterotheca grandiflora* Oecologia 36 : 33-43.
- Fowler, N.L. (1988) What is a safe site: neighbor, litter, germination date, and patch effects. Ecology 69 : 947-961.
- Foster, S.A. (1986) On the adaptive value of large seeds for tropical moist forest trees : a review and synthesis. Bot. Rev. 52 : 260-299.
- Foster, S.A. and Janson, C.H. (1985) The relationship between seed size and establishment conditions in tropical woody plants. Ecology 66:773-780.
- 福田正巳 (1982) 自然積雪下の土の凍結深さの測定法について. 北海道全域における積雪の分布と特性ならびにそれが地面凍結、植生、昆虫生態に及ぼす影響に関する研究 (若濱五郎編), 344-348.
- Garwood, N.C. (1982) Seasonal rhythm of seed germination in a semideciduous tropical forest. In The ecology of a tropical forest : seasonal rhythms and long-term changes. (ed) Leigh, E.G. Jr. Rand, A.S. and Windsor, D.M. pp173-185.

Smithsonian Institution Press, Washington D.C.

Garwood, N.C.(1983) Seed germination in a seasonal tropical forest in Panama: A community study. *Ecol.Mongr.*53 : 159-181.

Ganeshiah,K.N. and Uma Shaanker,R. (1991) Seed size optimization in a wind dispersed tree *Butea monosperma*: a trade-off between seedling establishment and pod dispersal efficiency. *Oikos* 60 : 3-6.

Gillespie, J. H. (1974) Natural selection for within-generation variance in offspring number. *Genetics* 76 : 601-606.

Gutterman,Y. (1992) Maternal effects on seeds during development. In : *Seeds* (ed Fenner), pp.27-60. CABI, Wallingford.

Gutterman,Y. and Evenari,M. (1972) The influence of day length on seed coat colour, and index of water permeability of the desert annual *Ononis sicula* Guss. *J. Ecol.* 60 : 713-719.

Greene,D.F. and Johnson,E.A. (1993) Seed mass and dispersal capacity in wind-dispersed diaspores. *Oikos*67 : 69-74.

Greene,D.F. and Johnson,E.A. (1994) Estimating the mean annual seed production of trees.*Ecology* 75 : 642-647.

Grime,J.P. (1979) *Plant strategies and vegetation processes* pp222. Wiley,Chichester. NewYork.

Grime, J.P. and Jeffery, D.W. (1965) Seedling establishment in vertical gradients of sunlight. *J. Ecol.* 53 : 621-642.

Gross, K.L. (1984) Effect of seed size and growth form on seedling establishment of six monocarpic perennial plants. *J. Ecol.* 72 : 369-387.

Gross, K.L. and Werner,R.A. (1982) Colonizing abilities of "biennial"

- plant species in relation to ground cover: implication for their distributions in a successional sere. *Ecology* 63 : 921-931.
- Grubb, P.J. (1977) The maintenance of species-richness in plant communities: the importance of the regeneration niche. *Biol.Rev.* 52:107-145.
- Grubb, P.J. (1998) Seed mass and light-demand: the need to control for soil-type and plant stature. *New Phytol.* 138 : 169-170.
- Haig and Westoby (1988) Inclusive fitness, seed resources, and maternal care. In : *Plant Reproductive Ecology* (ed Doust, J.L. and Doust, L.L.) pp60-79. Oxford Univ. Press. New York.
- Harper, J. L. (1977) *Population Biology of Plants*. pp892. Academic Press, London.
- Harper, J.L. and Obeid, M. (1967) The influence of seed size and depth of sowing on establishment and growth of varieties of fiber and oil seed flax. *Crop Sci.* 7 : 527-532.
- Harper, J.L., Lovell, P.H. , and Moore, K.G. (1970) The shape and sizes of seeds. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 1 : 327-356.
- 林田光弘・小山浩正 (1990) 針広混交林かき起こし跡地の埋土種子と実生の発生. *日林北支論* 38 : 41-43.
- 林田光弘・小山浩正 (1990) 北海道に針広混交林におけるかき起こし地の更新初期の動態 (I) -埋土種子の分布とかき起こしによるその変化- *日林論* 101 : 447-448.
- Hedge, S.G., Ganeshaiyah, K.N. and Uma Shaanker, R. (1991) Fruit preference criteria by avian frugivore : their implications for the evolution of clutch size in *Solanum pubescens*. *Oikos* 60 : 20-26.
- Hedge, S.G., Uma Shaanker, R. and Ganeshaiyah, K.N. (1991) Evolution of

- seed size in the bird-dispersed tree *Santalum album* L. : a trade off between seedling establishment and dispersal efficiency. *Evol. Trends in Plants*, 5 : 131-135.
- Hendrix, S.D. (1984) Variation in seed weight and effects in germination in *Pastinaca sativa* L. (Umbellifer). *Amer. J. Bot.* 71 : 795-802.
- Hendrix, S. D. and Sun, I. (1989) Inter- and intraspecific variation in seed mass in seven species of umbellifer. *New Phytol.* 112 : 445-451.
- Higashiura, Y. (1989) Oviposition site selection by Japanese Lymantriid moths. *J. Animal Ecol.* 58 : 413-426.
- Higgins, L.C. (1971) A revision of *Cryptantha* subgenus *Oreocarya*. *Brigham Young University Science Bulletin Boiloy Series* 13 : 1-63.
- Higgins, L.C. (1979) *Boraginaceae of the southwestern United States.* *Great Basin Nat.* 39 : 293-350.
- 肥後睦輝 (1994) 風害跡地二次林を構成する樹種の再生様式—前生稚樹割合、成長速度、閉鎖林冠部での稚樹密度にもとづいて—。 *日林誌* 76 : 531-539.
- 肥後睦輝・森山京子 (1989) 冷温帯広葉樹伐採跡地における更新初期の稚樹の動態. 101回日林論, 333-334.
- 北海道営林局 (1982) 北海道における広葉樹用材林の自然的立地条件調査. 103pp, 日本林業技術協会, 東京
- 北海道大学農学部演習林 (1990) 雨龍演習林の気象報告 母子里観測所 (1956~1989) .演習林業務資料, 22 : 42-88.
- Howe, H.F. and Vande Kerckhove, G.A. (1980) Nutmeg dispersal by tropical birds. *Science* 210 : 925-927.

- Howe,H.F. and Smallwood,J.(1982) Ecology of seed dispersal. Ann. Rev. Ecol. Syst.13 : 201-228.
- Howe,H.F. and Westley,L.C. (1986) Ecology of pollination and seed dispersal. in "Plant ecology" ed by Craweley,M.J. Blackwell, Oxford. 185-215.
- Imbert.C., Escarre,J. and Lepart J. (1996) Achene dimorphism and among-population variation in *Crepis sancta* (Asteraceae) Inter. J. Plant Sci. 157 : 383-388.
- 妹尾健二・青柳正英 (1982) 道有林における「かき起こし」の実態について.林業技術発表大会論文集86-87.
- 石田 仁・菊沢喜八郎・浅井達弘・水井憲雄・清和研二 (1991) ギャップと閉鎖林内における高木性各樹種稚幼樹の分布と伸長成長。—北海道日高地方の針広混交林—。日林誌.73 : 145-150.
- 伊藤晶子・菊池 健・清水 一 (1996) カラマツ天然更新地における稚樹の定着要因と成長状況。日林北支論44 : 140-142.
- 巖佐 庸 (1992) 数理生物学入門. 350pp. H B J 出版局.
- Janzen,D.H.(1969) Seed-eater varsas seed size, number, toxicity and dispersal. Evolution.23 : 1-27.
- Kachi,N. and Hirose,T.(1990) Optimal time of seedling emergence in a dune-population of *Oenothera glazioviana*.Ecol.Res.5 : 143-152
- Kelly,C.K. (1997) Seed mass, Hbitat condition and taxonomic relatedness: re-analysisi of Salisburly(1974) . New phytol. 135 : 169-174.
- Kigel,J (1992) Diaspore heteromorphism and germination in populations of the ephemeral *Hedypnois rhagadioloides* (L.) Schmidt, F.W. (Asteraceae) inhabiting a geographic range of increasing aridity. Acta Oecologia 13 : 45-53.

- Kikuzawa,K.(1984) Leaf survival of woody plants in deciduous broad-leaved forests.1. Tall trees. Can.J.Bot.,61 : 2133-2139.
- Kikuzawa,K. (1988) Dispersal of *Quercus mongolica* acorns in a Broadleaved deciduous forest 1 . disappearance. For.Ecol. and Manage 25:1-8.
- Kikuzawa,K.and Koyama,H.(1999) Scaling of soil water absorption by seeds : an experiment using seed analogues. Seed.Sci.Res.9 : 171-178.
- Kitajima,K. and Augspruger,C.K.(1989) Seed and seedling ecology of monocarpic tropical tree, *Tachigalia versicolor*. Ecology,70 : 1102-1114.
- 気象業務支援センター (1997) AMeDAS 観測年報 (時日別値) CD-ROM版.
- 北原 曜・真島征夫・清水 晃 (1986) 林道法面における木本侵入の初期過程 (I) 裸地法面におけるカンバ類侵入阻害要因. 日林誌68 : 171-179.
- 小池孝良・坂上幸雄 (1982) 八月における北海道産有用広葉樹の光—光合成速度関係. 日林北支論31 : 85-87.
- Koller,D. and Roth, N. (1964) Studies on the ecological and physiological significance of amphicarpy in *Gymnarrhena micrantha* (Compositae). Amer. J. Bot. 51 : 26-35.
- 小宮山 章・矢野尚子 (1989) 落葉広葉樹林の皆伐跡地における稚樹の発生について (予報) . 101回日林論,333-334.
- 小山浩正 (1991) 当年生実生の発生パターン—特にシラカンバの発生を中心とした種の対応様式についての考察—北海道大学農学部修士論文.41pp.

- 小山浩正 (1998) 種子異型性と発芽時期。ーメカニズムと適応的意義ー。
日本生態会誌48 : 129-142.
- 小山浩正・矢島 崇 (1989) かき起こし地における侵入樹種の分布様式と階層構造の推移. 日林北支論37 : 55-57.
- 小山浩正・林田光祐 (1990) 北海道の針広混交林におけるかき起こし地の更新初期の動態 (II) - 当年生実生の発生パターン -. 101回日林論449-450.
- Lacey, E.P. and Pace, R. (1983) Effect of parental flowering and dispersal times on offspring fate in *Daucus carota* (Apiaceae). *Oecologia*60 : 274-278.
- Levin,S.A., Cohen,D. and Hastings,A.(1984) Dispersal strategies in patchy environments.*Theoretical population Biology* 26 : 165-191.
- Lisci,M. and Pacini,E. (1994) Germination ecology of drupelets of the fig (*Ficus carica* L.) *Bot. J. Linn.Soci.* 114 : 133-146.
- Mack,R.N. and Pyke,D.A. (1983) The demography of *Bromus tectorum*:variation in time and space. *J.Ecol.* 71 : 69-93
- マッカーサー,R.H. (1972) (巖 俊一・大崎直太 監訳, 川西通晴・藤田和幸・安田 誠訳,1982) 地理生態学. 蒼樹書房, 東京.
- Marks,P.L.(1974) The role of pin cherry (*Prunus pensylvanica* L.) in the maintenace of stability in northern hardwood ecosystems. *Ecol. Monogr.*44 : 73-88.
- Marks,M. and Prince,S. (1981) Influence of germination date on survival and fecundity in wild lettuce *Lactuca*. *OIKOS* 36 : 326-330.
- Matlack,G.R.(1992) Influence of fruit size and weight on wind dispersal in *Betula lenta*, a gap-colonizing tree speices . *Am.Mid. Nat.*128 : 30-39.

- Maurya,A.N. and Ambasht (1973) Significance of seed dimorphism in
Alysicarpus monolifer DC. J.Ecol. 61 : 213-217.
- Mazer,S.J. (1989) Ecological, taxonomic and life history correlates of seed
mass among Indiana dune angiosperms. Ecol. Mong.59 :
153-175.
- McEvoy,P.B. (1984) Dormancy and dispersal in dimorphic achenes of
tansy ragwort,*Senecio jacobaea* L.(Compositae). Oecologia 61 :
160-168.
- Meyer, S.E.,Allen, P.S. and Beckstead, J.(1997) Seed germination
regulation in *Bromus tectorum* (Poaceae) and its ecological
significance. Oikos78 : 475-485.
- Meyer, S.E. and Monsen,S.B. (1991) Habitat-correlated variation in
mountain big sagebrush (*Artemisia tridentata* spp. vaseyana)
seed germination patterns. Ecology. 72 : 739-742.
- Meyer, S.E. and Kitchen,S.G. (1994) Life history variation in Blue flax
(*Linum perenne* : Linaceae): Seed germination phenology. Amer. J.
Bot. 81:528-535.
- Miller,T.E.(1987) Effects of emergence time on survival and growth in an
early old-field plant community. Oecologia 72 : 272-278.
- 水井憲雄 (1981) 人工庇陰下におけるトドマツメバエの生育段階.日林
誌63 : 169-172.
- 水井憲雄 (1993) 落葉広葉樹の種子繁殖に関する生態学的研究. 北海
道林試研報30 : 1-67.
- Molofsky,J. and Augspurger,C.K. (1992) The effect of leaf litter on early
seedling establishment in a tropical forest. Ecology. 73 : 68-77.
- 森 徳典 (1991) 北方落葉広葉樹のタネー取り扱いと造林特性ー 北

- 方林業会140pp. 札幌.
- Morse,D.H. and Schmitt, J. (1985) Propagule size, dispersal ability, and seedling performance in *Asclepias syriaca*. *Oecologia* 67 : 372-379.
- Myster,R.W. and McCarthy,B.C.(1989) Effect of herbivory and competition on survival of *Carya tomentosa* (Juglandaceae) seedlings. *Oikos* 56 : 145-148.
- 中野 実・村井英夫 (1970) 造林樹種の特性 前編 カンバ類の更新 北方林業叢書46.
- 中野 実 (1971) カンバ類の新しい天然更新技術ーダケカンバを主としてー.新しい天然更新技術.132-178. 創文.東京.
- Nakagoshi,N. (1985) Buried viable seeds in temperate forests. "The population structure of vegetation " (ed. White, J.), 552-570. Dr.W. Junk Publisher, Dordrecht.
- Negbi,M. and Tamari,B. (1963) Germination of chlorophyllous and a chlorophyllous seeds of *Salasola volkensis* and *Aellenia autrani*. *Israel J. Bot.*12 : 124-135.
- Newmann,E.I.(1961) Population studies on winter annuals in the breckland . PhD thesis, Cambridge University.
- 日本気象協会北海道本部 (1992) 1992年版北海道のアメダス統計 I・II,pp417.日本気象協会北海道本部. 札幌.
- Ng,F.S.P.(1978) Starategies of establishment in Malayan forest trees (in) *Tropical Trees as Livivng Systems*. ed.by Tomlinson,P.B. and Zimmermann,M.H. pp129-162.Cambrige. London.
- 奥村日出雄・矢島 崇・滝川貞夫・松田 彊 (1984) 大型機械によるかき起こし地の天然更新.ーカンバ類を中心としてー. 日林北支

論33 : 83-85.

小野有五・五十嵐八枝子 (1991) 北海道の自然史, 氷期の森林を旅する.
219 p p. 北海道大学図書刊行会. 札幌.

Pathak,P.S., DebRoy,R. and Rai, P. (1974) Autecology of *Leucaena leucocephala* (LAM) deWilt. I . Seed polymorphism and germination . Tropical Ecol.15 : 1-10.

Pathak,P.S., Misra,C.M. and DebRoy, R. (1978) Studies on the seeds and their germination in *Robinia pseudoacacia* Linn. Ann. Arid Zone 17 : 363-369.

Pathak,P.S., Gupta,S.K. and DebRoy, R.(1980) Studies on seed polymorphism, germination and seedling growth of *Acacia tortilis* Hayne. Indi.J. For. 3 : 64-67.

Piper, J.K. (1986) Germination and growth of bird-dispersed plants: effect of seed size and light on seedling vigor and biomass allocation. Amer. J. Bot.73 : 959-965.

Probert,R.J., Smith,R.D. and Birch,P.(1985) Germination responses to light and alternating temperatures in European populations of *Dactylis glomerata* L. II .The genetic and environmental components of germination. New Phytol. 99 : 317-322.

Pyne,A.M. and Maun.M.A.(1981) Dispersal and floating ability of dimorphic fruit segments of *Calile edentula* var. lacustris. Can.J.Bot.59 : 2595-2602.

Rabinowitz,D.and Rapp,J.K.(1979) Dual dispersal modes in hairgrass *Agrostis hiemalis* (Walt) B.S.P. (Gramineae). Bull. Torrey Bot. Club.106 : 32-36.

Rice,K.J. (1987) Evidence for the retention of genetic variation in *Erodium*

- seed dormancy by variable rainfall. *Oecologia*.72 : 589-596.
- Roberts,H.A.(1970) Viable weed seeds in cultivated soil.
Rep.Natn.Veg.Res.Sta. (1969) 23-38.
- Roberts,H.A.(1979) Periodicity of seedling emergence and seed survival
some Umbelliferae. *J.Appl.Ecol.*16:195-201.
- Roberts,H.A.(1981) Seed banks in the soil. *Adv.appl.Biol.* 6 : 1-55.
- Rockwood,L.L.(1985) Seed weight as a function of life form, elevation and
life zone in neotropical forests. *Biotropica* 17 : 32-39.
- Ross,M.A. and Harper,J.L (1972) Occupation of biological space during
seedling establishment. *J.Ecol.*60 : 77-88.
- Rousher,M.D.(1979) Larval habitat suitability and oviposition preference
in three related butterflies. *Ecology* 60 : 503-511.
- 酒井 昭 (1982) 植物の耐凍性と寒冷地適応。一冬の生理・生態学一。
pp469.学術出版センター。東京。
- 酒井 昭・吉田静夫 (1983) 植物と低温.138pp. 東京大学出版会.東京。
- Salisbury,E.J.(1942) The reproductive capacity of plants. Bell & Sons .
London.
- 佐野淳之 (1988) 群落構造の解析による天然性ミズナラ林の更新様式
に関する研究.北大演研報45 : 221-266.
- 佐藤 明・森田健次郎 (1979) 落葉広葉樹林の林内透過日射量と落葉
量の季節変化.90回日林論,315-316.
- 佐藤 創 (1993) かき起こし後のキハダの更新初期過程. 日林北支論
41 : 196-198.
- 佐藤 創 (1995) 林内かき起こしにより混交林をつくる試み.光珠内季
報100 : 7-10.
- 佐藤 創 (1998) 樹冠下のかき起こしによる多様の樹種の更新 (I)

- 種子散布から実生定着までの過程— 北海道林試研報35 :
21-30.
- 佐々木忠兵衛・渡邊定元・倉橋昭夫 (1990) 北海道カンバ3種のとり
まき及び埋土種子の発芽特性.北海道の林木育種.33 : 29-32.
- Saverimuttu,T. and Westoby, M. (1996) Seedling longevity under deep
shade in relation to seed size. J.Ecol.84 : 681-689.
- Schaffer,W.M. (1974) Optimal reproductive effort in fluctuating
environments. Am. Nat.108 : 789-790.
- Schupp,E.W.(1988) Seed and early seedling predation in the forest
understory and tree fall gap. Oikos 51 : 71-78.
- Segel,J. and Brockmann,H.J. (1987) What is bet-hedging ? Oxford Survey
in Evol. Biol. 4 : 182-211.
- 清和研二 (1985) 広葉樹の種子サイズと当年生稚苗の成長パターン.
日林北支論34 : 83-85.
- 清和研二 (1989) 広葉樹の更新環境をさぐる.—播種後1年間の生存率
および伸長生長量—. 光珠内季報76 : 4-8.
- 清和研二・菊沢喜八郎 (1989) 落葉広葉樹の種子重と当年生稚苗の季
節的伸長様式. 日生態誌39 : 5-15.
- Seiwa,K. (1997) Variable regeneration behaviour of *Ulmus davidiana* var.
japonica in response to disturbance regime for risk
spreading. Seed Science Research 7 : 195-207.
- Seiwa,K. and Kikuzawa,K. (1991) Phenology of tree seedlings in relation
to seed size. Can. J. Bot. 69:532-538.
- Shaal, B.A.(1980) Reproductive capacity and seed size in *Lupinus texensis*.
Am.J.Bot. 65 : 703-709.
- Sidhu,S.S. and Cavers,P.B (1977) Maturity-dormancy relationship in

- attached and detached seeds of *Medicago lupulina* L..Botanical Gazette 138 : 174-182.
- Silvertown, J.W. (1981) Seed size, life span, and germination date as coadaptive features of plant life history. Amer. Nat. 118 : 860-864.
- Silvertown, J.W. (1984) Phenotypic variety in seed germination behavior: The ontogeny and evolution of somatic polymorphism in seeds. Am.Nat.124 : 1-16.
- Silvertown, J.W. and Doust, J.L. (1993) Introduction to plant population biology. 210pp. Blackwell, Rondon.
- Skordilis, A. and Thanos, C.A. (1995) Seed stratification and germination strategy in the mediterranean pines *Pinus brutia* and *P. halepensis*. Seed Science Res. 5 : 151-160.
- Sorensen, A.E. (1986) Seed dispersal by adhesion. Ann.Rev.Ecol.Syst.17 : 443-463.
- Stanton, M.L. (1984) Seed size and emergence time within a stand of wild radish (*Raphanus raphanistrum* L.) : the establishment of fitness hierarchy. Oecologia, 67 : 524-531.
- Streng, D.R., Griztenstein, J.S. and Harcombe, P.A. (1989) Woody seedling dynamics in an east Texas floodplain forest. Ecol. Monog. 59 : 177-204.
- 菅原セツ子・佐藤 明・石塚森吉 (1986) シラカンバ更新の阻害要因. 日林北支講.35 : 98-100.
- 陶山佳久・中村 徹 (1988) アカマツ人工林におけるアカマツ当年生実生の個体群動態. 日林誌70 : 510-517.
- Suszka, B., Muller, C. and Bonnet-Masimbert, M. (1996) Seeds of forest

- broadleaves. from harvest to sawing. (trans.) Gordon,A.
294pp.INRA.Paris.
- Symonides,E.(1977) Mortality of seedlings in natural psammophyte
populations. Ecol. Pol.25 : 635-631.
- Symonides,E.(1988) Population dynamics of annual plants. In: Plant
Population Biology (ed. Davy,A.J. Hutchings, M.J. and
Watkinson, A. R.) pp.221-248. Blackwell, London.
- 玉井重信・四出井綱英 (1972) 林内の照度 (I) .京大演報,
43:53-62.
- Tanaka,H. and Nakashizuka,T.(1997) Fifteen years of canopy dynamics
analyzed by aerial photographs in a temperate deciduous forest,
Japan. Ecology 78 : 612-620.
- Tanowitz,B.D., Salopek, P.F. and Mahall, B.E.(1987) Defferential
germination of ray and disc achenes in *Hemizonia increscens*
(Asteraceae). Am.J.Bot. 74 : 303-312.
- Tauber,M.J. Tauber, C.A. and Maski,S. (1979) Seasonal Adaptations of
Insects. Oxford Univ. Press. Oxford.
- 寺澤和彦・清和研二・薄井五郎・菊沢喜八郎 (1989) .滞水条件下での
広葉樹稚苗の生育反応 (I) .-生育ならびに幹・根の形態的
変化-.100回日林論,439-440.
- Thompson,K. (1984) Variation among individual seed masses in
Lomatium grayi (Umbelliferae) under controlled condition :
magnitude and partitioning of the variance. Ecology 65 :
626-631.
- Thompson,K. (1987) Seeds and seed banks. New Phytol. 106 : 23-24.
- Thompson,K and Grime,J.P. (1979) Seasonal variation in the seed banks of

- herbaceous species in ten contracting habitats. *J.Ecol.* 67 : 893-921.
- Thompson,K. and Hodkinson,D. (1998) Seed mass, habitat and life history : a re-analysis of Salisbury (1942,1974). *New Phytol.* 138 : 163-167.
- Thomas,T.H. Biddington,N.L. and O'toole,D.(1979) Relationship between position on the parent plant and dormancy characteristics of seeds of three cultivars of celery (*Apium graveolens*). *Physiol. Plant*45 : 492-496.
- 豊田倫明・原田聡夫・斉藤新一郎 (1974) 道北地方における森林更新法 (1) かき起こし造林地の木本侵入. *日林北支講*22 : 99-101.
- Tripathi,R.S. and Khan,M.L.(1990) Effects of seed weight and microsite characteristics on germination and seedling fitness in two species of *Quercus* in a subtropical wet hill forest. *Oikos* 57 : 289-296.
- Vazquez-Yanes,C. and Smith,H.(1982) Phytochrome control of seed germination in the tropical rain forest pioneer trees *Cecropia obtusifolia* and *Piper auritum* and its ecological significance. *New phytol.* 92 : 477-485.
- Vazquez-Yanes,C. and Orozco-Segovia,A. (1978) Light gap detection by the photoblastic seeds of *Cecropia obtusifolia* and *Piper auritum*, two tropical rain forest trees. *Biologia Plantarum.*29 : 234-236.
- Vazquez-Yanes,C. and Orozco-Segovia,A. (1993) Patterns of seed longevity and germination in the tropical rain forest. *Ann.Rev.Ecol.Syst.*24 : 69-87.
- Vegis, A.(1964) Dormancy in higher plants. *Ann. Rev. Plant Physiol.*15 : 185-224.

- Venable,D.L. (1984) Using intraspecific variation to study the ecological significance and evolution of plant life-histories. in Perspectives on plant population ecology. (ed) Dirzo,R. and Sarukhan,pp166-187., J. Sinauer, Sunderland,
- Venable,D.L. (1985) The evolutionary ecology of seed heteromorphism. Am. Nat. 126 : 577-595.
- Venable, D.L. and Lawlor, L. (1980) Delayed germination and dispersal in desert annuals: Escape in space and time. Oecologia 46 : 272-282.
- Venable,D.L., and Levin, D.A.(1985) Ecology of achene dimorphism in *Heterotheca latifolia* I .Achene structure,germination and dispersal. J.Ecol. 73 ; 133-145.
- Venable,D.L.,Dyreson,E. and Morales,E.(1995) Population dynamic consequences and evolution of seed traits of *Heterosperma pinnatum* (Asteraceae). Am.J.Bot. 82 : 410-420.
- 鷺谷いづみ (1987) 種子発芽の温度による制御—非休眠種子の発芽の温度反応—.種子生態17 : 1-18.
- 鷺谷いづみ (1991) 雑草種子の発芽における不斉一性の要因. 植調 25 : 241-247.
- 鷺谷いづみ (1996) 保全「発芽生態」マニュアル. 休眠・発芽特性と土壌シードバンク調査・実験法. 保全生態学研究89-98.
- Washitani,I. and Saeki,T. (1986) germination responses of *Pinus densiflora* seeds to temperature, light and interrupted imbibition. J. Exp. Bot. 37 : 1376-1387.
- Washitani,I. and Kabaya,H.(1988) Germination responses to temperature responsible for the seedling emergence seasonality of *Primula*

- sieboldii* E. Morren in its natural habitat. *Eco. Res.* 3 : 9-20.
- Washitani, I. and Masuda, M. (1990) A comparative study of the germination characteristics of seeds from a moist tall grassland community. *Func. Ecol.* 4 : 543-557.
- 渡邊定元 (1994) 樹木社会学. 450pp, 東京大学出版会, 東京.
- Weis, I.M. (1982) The effects of propagule size on germination and seedling growth in *Mirabilis hirsuta*. *Can. J. Bot.* 60 : 577-595.
- Westoby, M. (1981) How diversified seed germination behavior is selected. *Am. Nat.* 126 : 577-597.
- Westoby, M. and Rice, B. (1982) Evolution of the seed plants and inclusive fitness of plant tissues. *Evolution* 36 : 713-724.
- Westoby, M., Jurado, E. and Leoshman, M. (1992) Comparative evolutionary ecology of seed. *TREE*, 7 : 368-372.
- Winn, A.A. (1985) Effects of seed size and microsite on seedling emergence of *Prunella vulgaris* in four habitats. *J. Ecol.* 73 : 831-840.
- 山田健・五十嵐恒夫 (1985) 夏山集材路における更新. *日林北支講* 33 : 80-82.
- 山口彦之 (1982) 作物改良に挑む. pp230. 岩波出版, 東京.
- Yamaguchi, H., Ichihara, K., Hori, Y. and Saito, T. (1990) Diversities in morphological characteristics and seed germination behavior in fruit of *Salasola komarovii* Iljin. *Bot. Mag. Tokyo* 103 : 177-190.
- 八坂通泰・寺澤和彦・小山浩正 (1997) ブナの結実予測. *日林北支論* 45 : 10-12.
- 八坂通泰・寺澤和彦・小山浩正 (1998) ブナ堅果の豊凶を予測する. *北方林業* 50 : 97-100.

- 柳井清治・岡村俊邦（1979）有珠山麓における木本種子の自然散布に関する発芽試験. 日林北支講28：63-65.
- 柳井清治・菊沢喜八郎（1991）播種試験によってみられたヤナギ属3種の発芽および生残特性. 日生態会誌41：145-148.
- 山本進一（1981）極相林の維持機構－ギャップダイナミクスの視点から－生物科学33：8-16.
- 山本進一（1987）芽生えの定着様式－実生の個体群統計学－ 北方林業39：97-101.
- 山本進一・堤 利夫（1979）ヒノキ人工林における天然性ヒノキ稚樹の個体群動態（I）林内における当年生稚樹の死亡過程. 日林誌61：287-296.
- 山本進一・堤 利夫（1980）ヒノキ人工林における天然性ヒノキ稚樹の個体群動態（II）当年生稚樹の死亡要因. 日林誌62：343-349.
- 山本進一・堤 利夫（1985）ヒノキ人工林における天然性ヒノキ稚樹の個体群動態（IV）実生の死亡要因とその作用様式の検討. 日林誌67：486-494.
- 横井敏孝・向井 譲（1988）種子の生産、散布、発芽の実態解明. ミズナラ等主要広葉樹の用材生産技術の開発. 農林水産技術会議事務局発行. 28-31.
- Zimmerman, J.K., and Weis, I.M. (1983) Fruit size variation and its effects on germination and seedling growth in *Xanthium strumarium*. Can. J. Bot. 61：2309-2315