

ナナカマド果実の種子パッキング戦略 —種子を何個詰めるのが有利なのか—

澁谷 恵子*・小山 浩正**

*山形大学院農学研究科

**山形大学農学部食料生命環境学科森林科学コース
(平成24年11月27日受理)

Seed Packing Strategy in a Fruit of *Sorbus commixta*

Keiko SHIBUYA * and Hiromasa KOYAMA **

* Graduate school of Agriculture, Yamagata University, Wakaba-machi, Tsuruoka 997-8555, Japan

** Course of Forest Science, Department of Food, Life and Environmental Science, Faculty of Agriculture,
Yamagata University, Wakaba-machi, Tsuruoka 997-8555, Japan

(Received November 27, 2012)

Summary

The number of seeds produced and their following survivorship are two major components of plant fitness. Both seed dispersal and seedling establishment success contribute to enhance the survivorship of offspring while reduction in seed packing cost may influence on increasing seed-number. In this study, we measured pulp to seed ratio and mean seed size as an index for seed dispersal efficiency and seedling establishment success, respectively, for avian dispersed fruits of *Sorbus commixta*. Seed packing costs were also calculated for each of fruit. Both pulp to seed ratio and mean seed size showed the highest value for one seeded fruits, while packing cost was the lowest for those with multiple numbers of seeds. These results suggested that the trade-off relationship between two components of fitness, i.e. seed number vs. seed survivorship, may generate the realized seeds number inside a fruit of this tree species.

Key words : packing cost, seed dispersal, seed number within a fruit, seed size , *Sorbus commixta*

I. はじめに

植物の進化的成功の尺度となる適応度は「1個体あたりの平均種子生産数（以降、種子生産数とする）」×「それが繁殖に至るまでの生存率（以降、生存率とする）」で定義される（Schupp, 1993；酒井ら, 1999）。しかし、自然状態にある樹木の生活史の中では、種子散布から実生定着に至る初期ステージの死亡率が他のステージに比べて著しく高いので（Harper, 1977）、前式における生存率の大小はこの期間の成否にほぼ依存している。すなわち「種子散布」と「実生定着」の成功が生涯の適応度に決定的な影響を与えているのであり、それゆえ、このステー

ジにみられる様々な形質は強い選択圧を受けた結果とみなされる（Angevine and Chabot, 1979）。

「種子散布」は固着性の植物にとって唯一の移動機会であり、種子が適地へ到達する確率を高めるために多様な散布様式が進化した。最も代表的な散布様式のひとつである鳥散布は、可食部の果肉を報酬として提供する代わりに種子の長距離移動を鳥類に託するものである。Masaki *et al.* (1994) は、典型的な鳥散布樹種であるミズキを材料に、鳥に食べられなかった種子が親木周辺に局所的にしか落下しないのに対し、鳥散布を介した種子はより広範かつ均一に分布していることを明示した。広範で均一に散布されれば、種子が更新適地に到達する機会は多く

なると期待される。鳥に散布される機会を増やす樹木側の戦略としては、果皮を赤色あるいは赤と黒の二色で配色することにより発見される確率を高めることや、餌としての価値が高くて鳥に好まれやすい果実を生産することなどがあげられる。鳥に好まれる果実の代表的な特性が果肉：種子比（pulp to seed ratio）の高さである（Herrera, 1981；Howe and Vande Kerckhove, 1981）。同じ樹種でも、報酬部である果肉の割合が高く、逆に消化できない種子部がより小さい果実を付ける方が、そうでない個体より鳥による訪問回数が多く、果実持ち去り率も高いことが知られている（Howe and Vande Kerckhove, 1980；岡本, 1999）。つまり、鳥散布樹種では果実内の種子サイズは小さい方が「種子散布」の成功において有利と予測される。

ところが、散布以降の実生が定着するステージにおいては、種子サイズが小さいことは不利である。なぜなら、一般に大きな種子ほど発芽率が高く、大種子に由来する実生ほど初期成長も速いので、被陰や乾燥などの各種ストレスに強い抵抗力を持つからである（Gross, 1984；清和・菊沢, 1989；Streng *et al.*, 1989；清和, 1994；Seiwa, 2000）。したがって、実生の「定着成功」という点からは、種子サイズは大きい方が有利である。

このように、適応度成分の「生存率」に貢献する種子散布と実生の定着は種子サイズに対して相反する選択圧として働いている。Hegde *et al.* (1991) は、ジャクダンにおいて種子サイズの頻度分布が正の方向にも負の方向にも歪むことなく中間サイズに最頻値をもつ正規型になるのは、相反する選択圧が拮抗した結果と解釈した。Ganeshaiah and Uma Shaanker (1991) も同様の指摘をしている。

一方で、最初の式で示したように、植物の適応度は生存率だけでなく、種子生産数によっても増加しうる。その際に、より多くの果実を生産するのが有利であるが、植物は光や養分が制限されているのが普通なので、必ずしも単純に果実数を増やすことはできない。こうした資源的制約下では、ひとつの果実により多くの種子を充填する戦略が有利であるとされる。なぜなら、果実内の種子数が多ければ鳥による1回の訪問で多くの種子が運ばれ、種子1個あたりにかける果肉量も少なくともすむからである。種子1個あたりの果肉投資量は「パッキングコスト」と呼ばれ（Mitchell, 1977；Bookman, 1984；Lee, 1984；Uma shaanker *et al.*, 1988）、多数の種子を1つの

果実内に詰めることで低減する。マメ科植物であるギンネム（*Leucaena leucocephala*）では、パッキングコストが最も低くなる種子数を持った果実の個体内頻度が最も高いとされている（Ganeshaiah *et al.*, 1986；Uma shaanker *et al.*, 1988）。したがって、適応度を種子生産数の増加により高めるには、果実に充填する種子数を多くして、パッキングコストを抑える方法も有効であるといえる。

以上のように、果実の中に種子を充填するあり方（つまり、1つの果実にどの程度のサイズの種子を何個つめるか）については、適応度成分である「生存率」に貢献する種子散布効率と実生の定着成功、および「種子生産数」の増加に貢献するパッキングコストの3者の兼ね合いからアプローチするべきである。そこで、本研究では冷温帯林を構成する主要樹種であるナナカマド（*Sorbus commixta*）を材料に、種子散布効率と実生の定着成功、パッキングコスト、それぞれの観点から有利な状態を探り、実際の種子数がどのように決定しているのか考察する。ナナカマドは、街路樹としても多く植栽されているため、反復して観察するのに適しており、また果実内に複数の種子を含み鳥散布樹種であるため、調査対象樹種として適当と判断した。

Ⅱ. 材料と方法

1) 対象樹種と調査地概況

ナナカマドはバラ科の落葉高木で、山地、亜高山帯などに生育し、冷温帯林を構成する主要な樹種である。秋には赤く紅葉するために鑑賞目的で庭木や街路樹としても植栽される。東北地方では、5月中旬から下旬にかけて開花し、10月前後から果実の成熟がはじまる。11月には果実の自然落下もみられるが、本格的に鳥類が果実を摂食するのは12月以降の厳寒期である。そのため主な散布者は留鳥のヒヨドリが多い。

ナナカマド果実は、果肉を有する球形のナシ状果で典型的な鳥散布樹種といえる。果実内の子房は2~5室に分かれ、各室に1~2個の胚珠が入るために、最大で10個の胚珠が存在する。

本研究における調査対象木は、山形県鶴岡市にある山形大学農学部校内の3個体である。これらの樹高はそれぞれ4.2m, 3.7m, 3.4mで、胸高直径は5.2cm, 9.5cm, 4.5mであった。3本とも樹冠の西側が図書館の壁と隣

接しているため、やや被陰状態におかれている。

2) 開花数と果実残存数の観察

3個体において、開花が終了して顎片が落下しはじめた2011年6月1日に、1個体あたり6つの花序を選んでマーキングを行い、それぞれについて小花を数えた。花序は樹冠の上方と下方から3個ずつ選び、同年6月30日、8月4日、9月7日、10月7日に、マーキングした花序（果序）について、残存していた果実を数え、その都度残存率を算出した。

3) 果実内の胚珠数および種子数の観察

上記でマーキングした花序（果序）とは別に、開花直後の6月1日に1個体あたり2つの花序（果序）を選んで採取した。採取した果実は実験室に持ち帰り、解体して内部の胚珠を目視で数えた。続く、7月14日、8月4日、9月7日にも、各個体から2つの果序を採取し、すべての果実の内部を観察し、成熟途上の胚珠（種子）を数えた。

4) 果肉重および種子重、種子数の測定

果実が成熟した2011年11月7日に、上のマーキングにより果実の残存を継続して観察していた果序をすべて回収し、各果実について果実重、果肉重、種子重を測定した。なお、回収時点では、どの個体においても鳥による果実の摂食は始まっておらず、ほとんどが樹上に残っていた。また、種子においては、種皮が形成されているものの胚や胚乳への充填がなく、萎縮していた胚珠については、アボーシオン（Langdon, 1939; Mogensen, 1975; 菊沢, 1995）が起きたものとみなし、測定の対象から除いた。アボーシオンとは結実・散布前の成熟過程で繁殖器官が落下する現象のことで、花から果実、種子の成熟過程で「花のアボーシオン」「果実のアボーシオン」「種子のアボーシオン」の3つの区分がある。上記の場合は、「種子のアボーシオン」であり、花粉数の不足、花粉間・胚間の競争、母植物による資源供給の停止などが原因で生じるとされている（Mogensen, 1975; Stephenson, 1980; 1981; Ganeshaiah and Uma Shaanker 1988; Guitian, 1993; 菊沢, 1995）。

果実重と種子重の測定は、電子天秤（DRAGON204）を用いて0.1mg単位で行った。種子重は1粒ずつ測定し、それらを合計した総種子重をその果実重から引くことで果肉重を求めた。本研究では、先述のように果肉：種子比を「種子散布効率」の指標とみなしているため、各果実について果肉重量／総種子重を求めた。一方、「定着

成功」の指標には1粒あたりの種子重を採用した。さらに、パッキングコストとして各果実の果肉重／種子数を算出した。

Ⅲ. 結 果

1) 果実の生残過程

6月1日に調査個体において開花していた小花数は1花序あたりの平均で 167 ± 37 個（平均値 \pm 標準偏差、以下同じ）で、最大は225個、最小で93個であった。図-1に、各個体の花序ごとの開花直後（6月1日）から成熟（11月7日）までの果実残存率の推移を示す。果実は開花直後の6月1日から約1ヵ月後の6月30日までに多くが落下し、残存率は37%～44%にまで低下していた。それ以降は10月7日までは著しい減少はみられずに推移したが、11月初旬に自然落下がはじまり、11月7日において、最終的に成熟に至った果実の割合は8%～15%であった。果序が着生していた樹冠における位置と残存率には明確な関係は認められなかった。

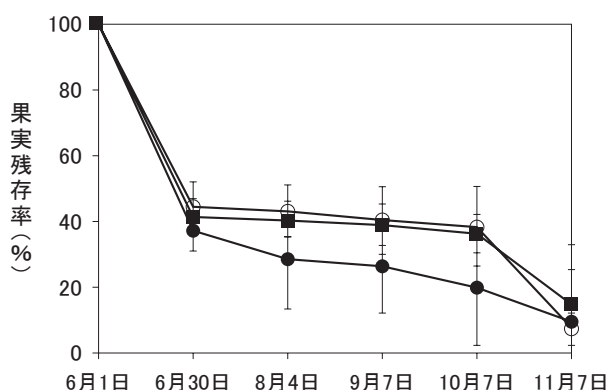


図-1. 各個体の花序ごとの開花直後から成熟までの果実残存率の推移

異なる凡例は、それぞれ3本の異なる調査個体の平均値を表し、図中の縦線は標準偏差を示す。

2) 果実内の胚珠および種子数の測定

図-2で対象とした3個体のうち代表的な1個体について、開花直後の果実内胚珠数（その後は種子数）の頻度分布を採取日ごとに示す。6月1日に確認できた胚珠数は1～10個までであったが、7月14日ではほとんどの果実内の種子は2～6個となっており、7個以上の果実は2%と極めて少なくなっていた。これ以降に採取した果実の頻度分布もほぼ同様であった。生育期間が終了した成熟

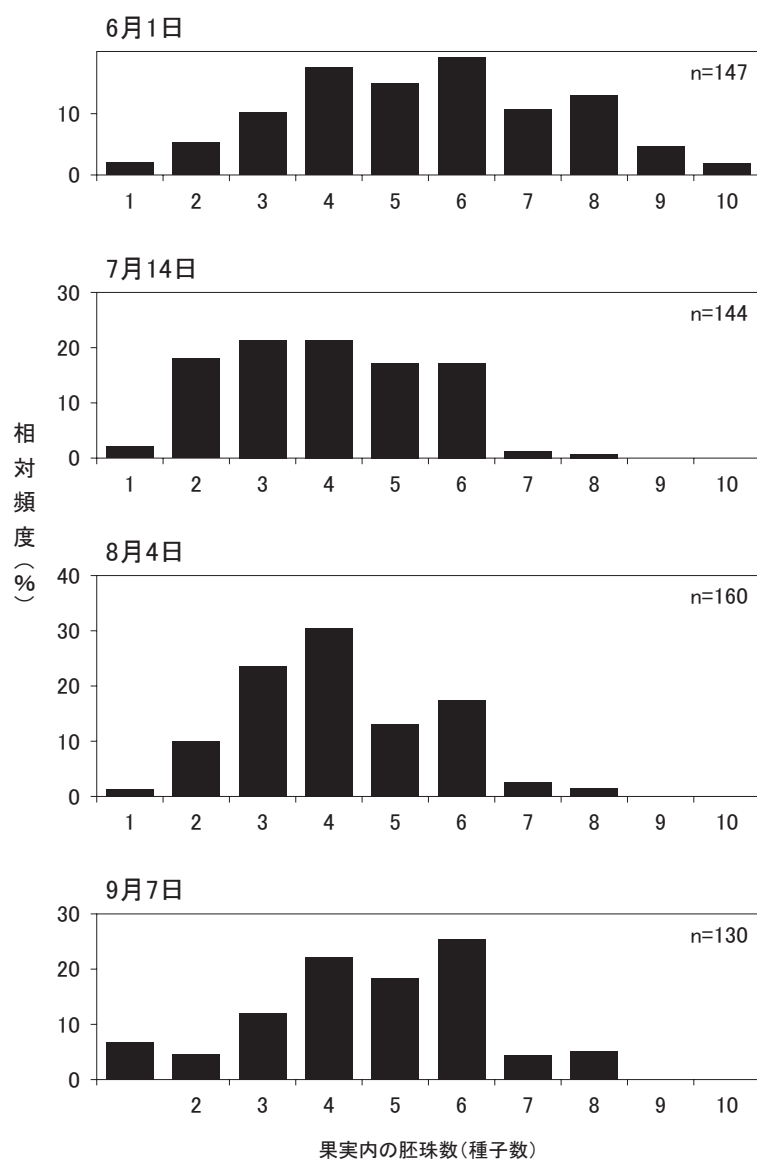


図-2. 胚珠数（種子数）別頻度分布

完了時の11月7日に採取した果実では、1個から8個の種子が確認され、最頻値の種子数は3個であった（図-3）。

また、7月14日以降のどの時点においても、採取した果実内には発育が停止したと思われる胚珠の痕跡が見つかった。これらは、種皮のみで胚や胚乳が無いが、あっても著しく萎縮していた。

以上の傾向は、調査対象とした他の2個体でも基本的に同様であった。ただし、果実内種子数の頻度分布については、それぞれ種子数3個前後に最頻値があり、個体によりやや異なっていたが、ほぼ正規型に近い形をしている点では共通していた。

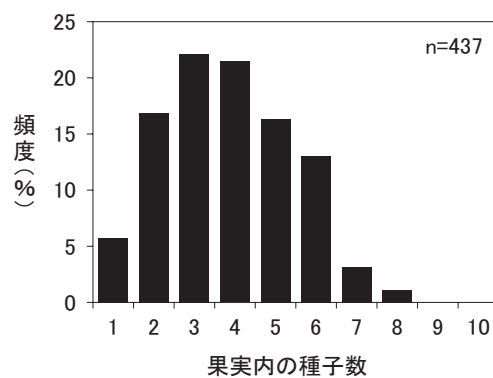


図-3. 果実内の種子数別頻度分布

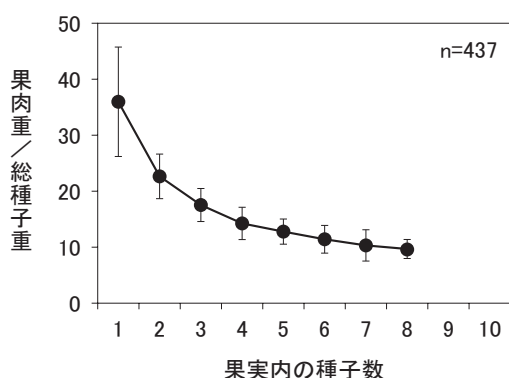


図-4. 果肉重/総種子重と果実内の種子数の関係
図中の縦線は、標準偏差を示す。

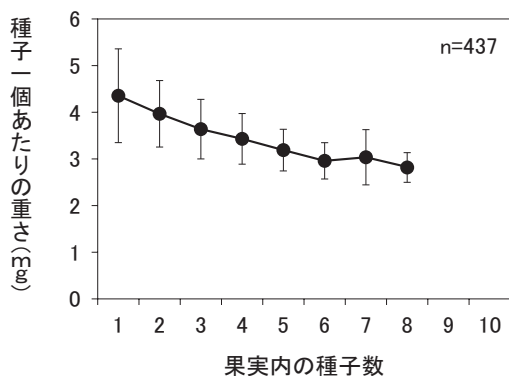


図-5. 種子一個あたりの重さと果実内の種子数の関係
図中の縦線は、標準偏差を示す。

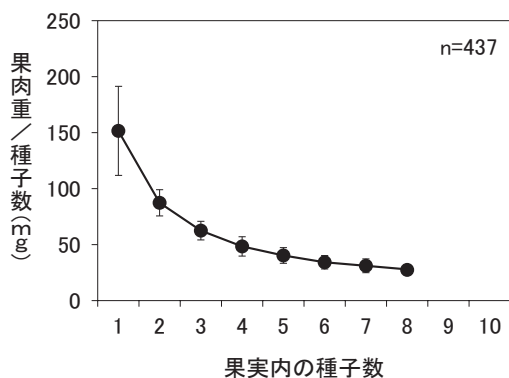


図-6. 果肉重/種子数と果実内の種子数の関係
図中の縦線は、標準偏差を示す。

3) 果肉：種子比，種子重，パッキングコストの測定

前項の図-3で示した個体について，種子散布の指標である果肉：種子比を果実内の種子数ごとに図-4に示した。種子を最も多く含んでいた種子数8個の果実の果肉：種子比が最も小さく 9.8 ± 1.8 であった。これより

も種子数が少ない果実ほど高い比率を示し，最大値は種子が1個しかない果実の 36.0 ± 10.0 であった。

一方，定着の指標とした種子1個あたりの平均重は，種子数8個の果実では 2.8 ± 0.3 mgと最も小さく，種子数の少ない果実ほど大きな傾向があり，最大は種子数1個の 4.3 ± 1.0 mgであった（図-5）。

パッキングコストを表す種子1個あたりの平均果肉重を種子数ごとに示したのが図-6である。パッキングコストは種子数1個の場合で 152.1 ± 40.0 mgと最も高かった。種子数が1から4までの間は，種子が1つ増えるごとにパッキングコストは急激に減少し，種子数が8個の果実では最小値の 27.3 ± 4.9 mgを示した（図-6）。

これらの結果についても，残りの2個体で同様の傾向が得られた。

IV. 考 察

ナナカマド果実の子房は2～5室あり，各室に1～2個の胚珠が入るので，最大で10個の種子が内包されうる。これを反映するように，本研究においても開花直後の6月1日に回収した果実には胚珠が1個のものから10個のものが確認された（図-2）。しかし，開花から約1ヵ月が経過した7月14日にはすでに，胚珠（種子）が7つ以上の果実は極めて少なく，6個以下の果実が全体の98%を占めていた。このことは開花直後の比較的早い時期に，果実内での胚珠のアボーシオン（Mogensen, 1975；菊沢, 1995）が起きていたことを示唆している。アボーシオンの原因には，受粉の失敗，胚珠間競争，母樹の選択的中絶などが想定されるが（Mogensen, 1975；Stephenson, 1980；1981；Ganeshiah and Uma Shaanker, 1988；Guitian, 1993），本試験の観察では，それを特定することはできなかった。

生育期間終了時の11月初旬まで胚珠のアボーシオンを受けずに成熟した種子の数は，果実あたり最小で1個，最大8個で，最も頻度が高い種子数は3個であった（図-3）。これらの果肉と種子に関わる諸形質は，内部の種子数が異なる果実の間で大きな違いがみとめられた。果肉：種子比は，種子数が少ない果実ほど高い傾向にあった（図-4）。一般に，種子に対して報酬部である果肉（あるいは仮種皮）の割合が高い果実ほど鳥に好まれ，持ち去り率が高いことから（Howe and Vande Kerckhove, 1980；Herrera, 1981；Howe and Vande Kerckhove,

1981), ナナカマドでも種子数が少ない果実ほど散布されやすいと考えられる。すなわち, 1つの種子を含む果実の散布効率が最も有利と予想される。

さらに, 実生定着に影響を与えるとされる種子サイズも散布効率と同様に果実内の種子数が少ないものほど大きく, 果実内の種子数が1個の果実で最大だった(図-5)。一般に, 大きい種子は発芽率が高く(清和, 1994), 発芽当初の苗高の伸長量も大きい(清和・菊沢, 1989)。また, 他の植生やリター層の中でも発生能力・競争能力が高く(Gross, 1984), 被陰ストレス下での生存率も高い(Streng *et al.*, 1989)とされている。したがって, 実生定着においても果実内の種子数は少ないほど有利であると考えられる。以上のことをまとめると, 種子散布, 実生定着ともに, 最も有利なのは“種子数1個の果実”と考えられる。

Hegde *et al.* (1991) や Ganeshiah and Uma Shaanker (1991) は, 果実内に単独の種子を含む樹種において, 種子散布(果肉: 種皮比)と実生定着(種子重量)は, 種子サイズに対して相反する選択圧として働く指摘した。しかし, 本研究が対象としたナナカマドのような果実内に複数の胚珠(種子)を含む樹種では, 種子散布と実生定着に関わる選択圧はともに同一の方向に働き, 種子がより少ない方が有利であるという結果となった。

一方, パッキングコストは果実内の種子数が増えるほど種子1個あたりの果肉量が減少するので低く抑えられていた(図-6)。つまり, 散布効率や実生定着とは逆に, 果実内の種子数が多いほど果肉の資源配分としては有利といえる。

以上のことをまとめると, 果実内に複数の胚珠(種子)がある樹種の場合, 適応度成分のうち「種子散布効率」と「実生定着」は果実内の種子数が減少する方向が有利であり, 「パッキングコスト」は果実内の種子数が増加する方が資源配分的に有利に働く。したがって, 前2者と後者が互いに相反する選択圧として働くため, 安定化選択(D.J. フツイマ, 1986)の結果として, 1個と胚珠総数の間の種子数になると考えられる。本試験のナナカマドでは図-3に示したように, その結果として種子数3個に最頻値をもつ頻度分布となったと言える。

ただし, はじめにで示した式で適応度成分のうち, 種子生産数の項を高めるには, 1個の果実に多くの種子を充填するほかに, 果実数そのものを増やす方法もありえ

る。繁殖に投資できる資源が十分にある場合には, むしろこちらの戦略を採用して, 1つの種子を含む果実を多く生産する方が, 各果実の散布・定着効率も高まるので有利になるだろう。このことは, 養分および光条件が良好な場所に生育している個体では, 1つの種子を持つ果実の頻度がより高くなることを示唆している。ナナカマドと同様に複数の胚珠の果実を持つキハダを対象に行った調査でも, 光環境が良好であると資源的余裕を生み, 1種子だけの果実が成熟しやすくなると報告されている(水井, 1993)。本試験が対象とした個体は, 日中に建造物の陰に隠れる被陰条件下におかれた個体であったが, 予備調査として樹冠が完全に陽光下にある街路樹から採取した別個体では, 最頻値が1個または2個に偏る分布を持つ個体がみられた。そのため, 今後は摘葉処理や施肥処理を行って個体の資源状態を制御することで, 果実内種子数の頻度が影響を受けるのかどうかを確かめたいと考えている。さらに, ナナカマドは他の樹種と同様に短い間隔の豊凶性があり(水井, 1993), 豊凶は個体内の貯蔵資源に影響する(Norton and Kelly, 1988)とされていることから, 豊凶と果実内の種子数頻度の関係についても調査する必要がある。

また, 果実内に複数の種子が存在する場合, 各種子の立場からは, 隣接の他種子より自己への投資量が多いほど生存(散布と定着)に有利といえる。逆に, 母親の立場からは一部の種子へ偏って投資するより, 血縁度の等しいすべての種子へ投資した方が適応度は増加する(Westoby and Rice, 1982)。したがって, 果実内種子数の決定に際し, 母樹の都合と種子(子)の都合は一致しておらず, その結果として種子間で資源を巡る激しい競争が起きていることが想定される(Westoby and Rice, 1982; Uma Shaanker *et al.*, 1988)。本試験のナナカマドでは開花から約1ヵ月までの間に急激な果実の落下と, それ以降の安定的な推移が観察された(図-1)。開花直後の急激な果実の落下は, 受粉に失敗した胚珠を多数含む果実を母親が選択的にアボーションした結果ではないかと推察される。しかし, 果実数が安定期に入った6月下旬以降にも, 果実内部では成熟を続ける胚珠と, 生育が停止し痕跡のみの胚珠の存在が確認された。このことは, 母親のアボーションを逃れて残存した果実の中で, 引き続き種子(胚珠)間の競争が生じていた可能性を示唆している(Mogensen, 1975; Uma Shaanker *et al.*, 1988)。このことを確かめるためには, 自家受粉と他家

受粉由来の果実、さらには他家受粉でも複数の親木からの混合花粉を用いて競争の程度を変えた場合の果実の生残や果実内部の種子数を検証する必要がある、魅力的な課題であるといえる。

摘 要

種子生産数と次の世代の生存率は、植物の適応度の主な構成要素である。種子散布と実生の定着成功はどちらも子の生存率を高めるために寄与する一方で、種子パッキングコストの減少は、種子数の増加に影響を与える。本研究では、鳥散布樹種であるナナカマド果実を用いて、種子散布効率の指標として果肉：種子比を、実生の定着成功の指標として種子の平均重をそれぞれ測定した。また、種子のパッキングコストも果実ごとに測定した。果肉：種子比と平均種子重どちらも種子数1個の果実において最も高い値を示した。一方、パッキングコストは、多数の種子を含む果実において最も低い値を示した。これらの結果は、適応度の二つの要素、すなわち、種子の生存率と種子数の間でトレード・オフの関係が成り立っており、ナナカマド果実内の種子数に影響を与えていることを示唆した。

VI. 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. Solbrih, O.T. *et al.*) p. 118-206. Macimillan, London.
- Bookman, S. S. (1984) Evidence for selective fruit production in *Asclepias*. *Evolution* 38:72-86.
- D.J. フツイマ (1986) 進化生物学, 蒼樹書房, 東京, 612
- Ganeshaiah, K.N., Uma Shaanker, R. and Shivashanker, G. (1986) Stigmatic inhibition of pollen grain germination - its implication for frequency distribution of seed number in pods of *Leucaena leucocephala* (Lam) de Wit. *Oecologia* (Berlin) 70:568-572.
- Ganeshaiah, K.N. and Uma Shaanker, R. (1988) Seed abortion in a wind dispersed species *Dalbergia sissoo*: maternal regulation or sibling rivalry? *Oecologia* (Berlin) 77:135-139.
- Ganeshaiah, 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.
- Gross, K.L. (1984) Effect of seed size and growth from on seedling establishment of six momocarpic plants. *Journal of Ecology* 72:369-387.
- Guitian, J. (1993) Why *Prunus mahaleb* (Rosaceae) produces more flowers than fruits. *American Journal of Botany* 80:1305-1309.
- Harper, J.L. (1977) *Population Biology of Plants*. p. 892. Academic Press, London.
- Hegde, S.G., Uma Shaanker, R. and Ganeshaiah, K.N. (1991) Evolution of seed size in the bird-dispersed tree *Santalum Album* L.: a trade off between seedling establishment and dispersal efficiency. *Evolutionary Trends in Plants* 5:131-135.
- Herrera, C.M. (1981) Are tropical fruits more rewarding to dispersers than temperate ones? *The American Naturalist* 118:896-907.
- Howe, H.F., and G.A.Vande Kerckhove (1980) Nutmeg Dispersal by Tropical Birds. *Science* 210:925-927.
- Howe, H.F., and G.A.Vande Kerckhove. (1981) Removal of wild nutmeg (*Virola surinamensis*) crops by birds. *Ecology* 62:1093-1106.
- 菊沢喜八郎 (1995) 植物の繁殖生態学, 蒼樹書房, 東京, 283
- Langdon, L.M. (1939) Ontogenetic and anatomical studies of the flower and fruit of the Fagaceae and Juglandaceae. *Botanical Gazette* 101:301-327.
- Lee, T. D. (1984) Patterns of fruit maturation: a gametophyte competition hypothesis. *The American Naturalist* 123:427-432.
- Masaki, T., Kominami, Y. and Nakashizuka, T. (1994) Spatial and seasonal patterns of seed dissemination of *Cornus controversa* in a temperate forest. *Ecology* 75:1903-1910.
- Michell, R. (1977) Bruchid beetles and seed packing by palo verde. *Ecology* 58:644-651.
- 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. 北海道林業試験場研究報告 30:1-61.
- Mogensen, H.L. (1975) Ovule abortion in *Quercus*

- (Fagaceae) . American Journal of Botany 62:160-165.
- Norton, D. A. and Kelly, D. (1988) Mast seeding over 33 years by *Dacrydium cupressinum* Lamb. (rimu) (Podocarpaceae) in New Zealand: the importance of economies of scale. *Functional Ecology* 2:399-408.
- 岡本素治 (1999) 鳥と多肉果のもちつもたれつの関係. (種子散布 助け合いの進化論〈1〉 鳥が運ぶ種子. 上田恵介, 築地書館株式会社, 東京), p.27-39.
- 酒井聡樹・高田壮則・近雅 博 (1999) 進化生態学最前線: 生物の不思議を解く 生き物の進化ゲーム, 共立出版, 東京, p.192.
- Schupp, E.W. (1993) Quantity, quality and the effectiveness of seed dispersal by animals. *Vegetatio* 107/108:15-29.
- 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. *日本生態学会誌* 39: 5-15.
- 清和研二 (1994) 落葉性広葉樹の定着に及ぼす種子サイズと稚苗のフェノロジーの影響. *北海道林業試験場研究報告* 31:1-67.
- Seiwa, K. (2000) Effects of seed size and emergence time on tree seedling establishment: importance of developmental constraints. *Oecologia* 123:208-215.
- Stephenson, A.G. (1980) Fruit set, herbivory, fruit reduction, and the fruiting strategy of *Catalpa speciosa* (Bignoniaceae). *Ecology* 61:57-64.
- Stephenson, A.G. (1981) Flower and fruit abortion: proximate causes and ultimate functions. *Annual Review of Ecology and Systematics* 12:253-279.
- Streng, D.R., Grlzstein, J. S., and Harcombe, P. A. (1989) Woody seedling dynamics in an east Texas floodplain forest. *Ecological Monographs* 59: 177-204.
- Uma Shaanker, R., Ganeshiah, K.N. and Bawa, K.S. (1988) Parent-Offspring conflict sibling rivalry, and brood size patterns in plants. *Annual Review of Ecology and Systematics* 19:177-205.
- Westoby, M. and Rice, B. (1982) Evolution of the seed plants and inclusive fitness of plant tissues. *Evolution* 36:713-724.