

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*

Germination phenology of Japanese white birch (*Betula platyphylla* var. *japonica*)
and its significance as adaptive strategy

Hiromasa KOYAMA*

要 旨

環境変動の激しい裸地を更新立地としている先駆種では、種子の発芽期において、確実な定着を保証する適応戦略が存在すると予想される。本論の目的は、北海道で最も典型的な先駆樹種のひとつであるシラカンバ (*Betula platyphylla* var. *japonica*) を研究材料として、その発芽の適応戦略を明らかにすることである。かき起こし地におけるシラカンバの発芽を3年間観察し、同種の発芽フェノロジーを調べた。シラカンバは当年に散布された種子集団がその年の秋と翌年の春に分離して発芽していることが明らかになった。秋に発芽した実生の定着成功は、発芽後の冬期の死亡率の年変動に依存しており、この期間の死亡率が低い年には春発芽より大きな個体サイズまで成長していた。しかし、冬期の環境が厳しく死亡率が高い年には、春発芽の実生の方が定着に有利になっていた。したがって、シラカンバは発芽季節を2つに分散することで、冬期環境の変動に関わらず、どちらかの実生が確実に定着する「両賭け戦略」を行っていると考えられる。この発芽季節の分離を実現する生理的メカニズムとして、特定の発芽低温限界温度を持つ(相対休眠の)種子を長期間に渡って散布する性質が関わっていた。すなわち、種子散布期の前半に散布した種子は当年秋に発芽し、後半に散布した種子は休眠により越冬し、翌春に発芽していた。また、発芽季節の分離の進化について、数理モデルを考案して理論的検討を行った結果、発生頻度が低い大規模攪乱に更新を依存する短命な先駆樹種では、繁殖期間中に更新機会(裸地)が提供される回数が限定されているので、発芽時期の分散による両賭け戦略は、多年生植物でも適応的な形質であることが明らかになった。この数理モデルは、シラカンバの秋発芽と春発芽の最適比が地理的な変異を示すことも予測したが、北海道内の5地点(大沼・美唄・幌加内・中川・帯広)の天然林で種子採取した種子の発芽温度反応を調べた結果、自然条件における秋発芽と春発芽の比率は地理的な変異を示し、冬期の環境条件がより厳しい地域ほど春発芽の割合が高いことが示唆された。最適化モデルにより予測した地理変異が発芽の温度反応として実際に検証されたことは、野外調査により観察された発芽フェノロジーが、種子の発芽生理機構の変化を介して各立地の環境に適応してきた進化的産物であることの実証となる。これらのことから、先駆樹種であるシラカンバは「小型多産」の種子散布戦略だけではなく、生育場所の環境に合わせた比率で発芽季節を分離させる両賭け戦略により、環境変動の激しい裸地における更新を確実にしていると結論できる。

キーワード シラカンバ, 種子, 発芽, 実生, 適応戦略, 両賭け戦略, 相対休眠

*北海道立林業試験場 Hokkaido Forestry Research Institute, Bibai, Hokkaido 079-0198

[北海道立林業試験場研究報告 第39号 平成14年3月、Bulletin of the Hokkaido Forestry Research Institute, No. 39. March, 2002]

目 次

第1章	研究目的	3
1	植物の生活史における発芽・実生期の意義	3
2	発芽フェノロジーが適応度を与える影響	4
3	木本類における発芽フェノロジーの重要性	5
4	研究の目的と方向	5
第2章	発芽フェノロジー	6
	はじめに	6
	方 法	6
1	調査地概要	6
2	調査区の設定と概況	6
3	種子散布フェノロジー調査	7
4	発芽フェノロジー調査	7
5	発芽実験	7
	結 果	8
	散布種子数とフェノロジー	8
1	発芽フェノロジー	8
2	野外実験	8
3	実生の生存と成長	9
	考 察	10
第3章	種子の発芽温度特性	13
	はじめに	13
	材料と方法	14
1	野外実験	14
(1)	種子採取	14
(2)	発芽試験	14
2	室内実験	14
(1)	種子採取	14
(2)	冷湿処理	15
(3)	発芽試験	15
	結 果	15
1	野外実験	15
2	室内実験	15
	考 察	16
1	種子散布時期と発芽季節	16
2	発芽の温度特性	17
3	発芽季節が分離するメカニズム	17
第4章	発芽戦略の数理的検討	18
	はじめに	18
	数理モデル	20
1	モデルの仮定	20

2	一生に1度しか攪乱が起きない場合 $n=1$	2 1
3	一生に2回の攪乱があった場合 $n=2$	2 1
4	一般化	2 2
5	両賭け必要度の量的評価	2 3
考	察	2 3
1	数理モデルにより説明されるパターン	2 3
2	数理モデルにより予測されるもの	2 5
第5章	地理的変異	2 5
	はじめに	2 5
	材料と方法	2 6
1	種子の採取地と採取方法	2 6
2	発芽試験	2 6
結	果	2 6
考	察	2 7
第6章	総合考察	2 8
1	風散布種子としてのシラカンバの属性	2 8
2	シラカンバの発芽特性	2 9
3	2回発芽の適応的意義	3 0
4	今後の課題	3 0
引用文献		3 1
Summary		3 8

第1章 研究目的

1 植物の生活史における発芽・実生期の意義

種子による繁殖はほとんどの植物種にとって主要な繁殖方法である。1個の母植物が生産する種子の数は、成熟サイズの大きな樹木では数万のオーダーになるが(横井・向井 1988; Greene and Johnson 1994), そのほとんどは生育途上で死亡してしまう(Howe and Westley 1986)。死亡の危険が最も高いのは生活史の初期段階で、植物個体群統計学者達は、種子から実生期における生存率が他のステージに比べて著しく低いことを明らかにしてきた(Harper 1977; Grubb 1977; Fenner 1985)。逆に言えば、この期間の死亡を回避できたならば、その後は比較的高い確率で成熟まで到達しえることを意味する。実生期において定着に成功した個体の分布が、そのまま成熟個体の密度や分布に反映されていることはよく知られた事実である(Harper 1977; Grubb 1977; Grime 1979; Gross and Werner 1982; 山本 1981, 1987; Thompson 1987)。したがって、種子から実生期における成功は適応度に特に強く影響するものであり、これに関わる形質は強い選択圧のもとにあると言える(鷲谷 1987, 1991, 1996)。特に、この期間の成功・不成功は、しばしば生死という決定的な違いとして現れるので、発芽に関わる形質は進化速度が速いと考えられている。最も顕著な例は、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・拡散した雑草類の種子の休眠や発芽特性が、新たな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ことである(Meyer et al. 1997)。わずか数百年というタイムスケールで容易に進化するほどに強い選択圧を受けているのである(Angevine and Chabot 1979)。

種子から実生期の成功に影響する主な性質として「種子サイズによる効果」と「発芽時期の効果」が

あげられる。従来の森林生態学では、主に種子サイズによる樹種の類型化から各種の更新論を展開してきた。

種子のサイズは種間変異が大きく (Salisbury 1942; Baker 1972; Foster and Janson 1985; Silvertown 1981; Nakagoshi 1985; Mazer 1989)、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指摘されている。すなわち、植生に覆われた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)。熱帯林の62種の樹木で調べた例では、閉鎖した林内でも更新できる極相種と耐陰性が乏しく、更新にギャップを必要とするパイオニア種では、種子サイズの分布に明瞭な違いが認められた (Foster and Janson 1985)。

大きな種子は発芽率が高く (Weis 1982; Hendrix 1984)、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 (Black 1958; Harper and Obeid 1967; Zimmerman and Weis 1983; Stanton 1984; Seiwa and Kikuzawa 1991) また、被陰下でも発芽・定着が可能であり (Grime and Jeffery 1965; 清和・菊沢 1989; Seiwa and Kikuzawa 1991)、厚く堆積したリター層 (Winn 1985; Molofsky and Augspurger 1992) や土壌 (Black 1956; Harper and Obeid 1967; Stanton 1984) からでも発芽できる。すなわち、種子サイズが大きいことは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。

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、従来から「種子の散布」に有利であると強調されてきた。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 (Augspurger and Horgan 1983; Augspurger 1984, 1986; Morse and Scmitt 1985; Hedge et al. 1991; Matlack 1992; Howe and VandeKerckhove 1980; Howe and Smallwood 1982; Howe and Westley 1986; Tripathi and Khan 1990)。散布距離が長いほど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ことにあるとされてきた。

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。ただし、パイオニア樹種の有利性に関しては必ずしも正しく比較しているわけではない。極相種の種子が大きいことは散布能力の低下を免れないが、その結果として散布されるのは、そもそも大種子の有利性が発揮される閉鎖林床である。しかし、パイオニア種が更新立地としているギャップ (裸地) で小種子が定着に有利であるかは、これまでほとんど検討されていない (Kikuzawa and Koyama 1999)。実生の成功は種子散布だけではなく発芽・定着を含めた様々な要素が影響するので、種子がギャップに到達できたとしても、そこでの実生定着が成功しなければ最終的には更新は不成功に終わる。裸地でパイオニア樹種が高い確率で更新できるのは、種子散布特性の他に、発芽・定着の場面においても成功を保障する適応戦略がなければならぬだろう。筆者は、その戦略のひとつとして、休眠・発芽生理機構を介した発芽フェノロジーを想定した。

2 発芽フェノロジーが適応度に与える影響

種子は、胚の周りに (被子植物であれば) 胚乳があり、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 (胚) 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; 鷲谷 1987)。ところが、発芽直後の実生期はストレスに対する感受性が極端に高く、生活史の中で最も死亡率の高いステージである。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、適応上極めて重要な要素となる (鷲谷 1987, 1991)。発芽季節が異なる実生がそれぞれ違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てい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)。これらが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機能していることが分かっている (Bewley and Black 1994 , Baskin and Baskin 1980 , 1983 ; Courtney 1968 ; Roberts 1970)。

3 木本類における発芽フェノロジーの重要性

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類や荒地植物などの草本類を中心的に行われてきた。その理由は、これらがもともと複雑なメカニズムをもとにした多彩な発芽戦略を持つことによる (Roberts 1979, 1981)。さらに、社会的背景としてこれらの研究が農業の効率化と直結していたこともあげられる。一方、木本類では、種子発芽の生理的な反応を調べた研究は多いものの (森 1991 ; Suszka et al. 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少ない。また、野外における実際の発芽を通年にわたって観察し、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、発芽生理と野外のフェノロジーを調べて両者が整合性よく説明された研究は皆無といえる。これには、林業では造林対象種となっていた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。しかし、現在では天然更新による広葉樹の再生が標榜されるようになり、これらの発芽戦略を明らかにすることは重要な研究課題になりつつある。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)、逆に農業における雑草類のように、仕立てようとする樹種の生育を阻害する要因ともなりうる (佐藤 1993, 1995, 1998)、自然状態における発芽フェノロジーを認識し、その制御技術を模索することは今後の森林造成に不可欠な要素となると思われる。

4 研究も目的と方向

本論の目的は、北海道に生育するパイオニア樹種の中でも、最も典型的な性質をもったシラカンバを研究材料として取り上げ、この種の野外における発芽フェノロジーとその生理的メカニズム、およびそれらの環境による違いを調べて、シラカンバの裸地における更新を確実にしている (種子散布だけでなく) 発芽戦略を明らかにすることである。具体的な展開は以下のようになっている。

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固有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、同種の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に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、異なる地域から採集した種子を用いて発芽実験を行った。以上の結果から第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。

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、北海道大学農学部附属演習林の松田 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。さらに、菊沢喜八郎 (現京都大学教授)、浅井達弘氏をはじめとする北海道立林業試験場の方々には、本論作成中に多くの助言

を賜った。筆者の筑波大への研修期間中に鷺谷いづみ助教授(現東京大学教授)には発芽生理に関するご指導を頂いた。さらに東海大学の高田壮則先生には、数理モデルの作成に終始ご助力を頂いた。種子の採取には、帯広畜産大学の紺野康夫助教授および筑波大学の荒木佐智子氏をはじめ多くの方々にご協力を頂いた。

最後に、ご存命中に論文作成について終始はげまして頂いた故水井憲雄氏に哀悼の意を捧げます。本報告は「北海道大学審査学位論文」であるが、紙面の都合により一部略記した。

第2章 発芽フェノロジー 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考察する。

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)。温帯地域における植物の発芽季節はおもに春と秋であるが、その中でも短いものでは数週間から長いものでは数カ月にわたって持続するものがある(Symonides 1988, 小山・林田 1990)。このように植物群落内の発芽のフェノロジーは多種多様であるが、種によるパターンはほぼ固定的であると言われる(Symonides 1988)。

従って、ある種の発芽フェノロジーを特定するには、発芽の開始から終了までの期間における量的変化の把握が不可欠である。さらに、観察された発芽フェノロジーの適応的意義を解釈するためには、種子散布から発芽開始までの期間の長さ(休眠期の長さ)や発芽後の実生の定着成功についても知る必要がある。

そこで、本章では、(1)シラカンバ固有の発芽フェノロジーを観察により特定するとともに、(2)実験によって種子散布年と発芽季節の時間的關係を調べた。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することで、(4)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する。

方 法

1 調査地概要

野外調査は北海道大学農学部雨竜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5月から10月までのほぼ6カ月間である。

2 調査区の設定と概況

パイオニア樹種である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ことから、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、かき起こしにより人為的な地表攪乱を起こして更新立地を造成した。

かき起こしは319林班にある約3ha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を実行し、ササを含む地表植生とA0層の全てとA層の一部を除去して鉞物質土壌を裸出させた。かき起こしの直前と直後において、表層を含む深度5cm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しか見つからなかった。(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によってほぼ完全に除去されたと考えられる。

周辺の林相は典型的な針広混交林で、上層においてトドマツ、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る。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る。かき起こし周縁部 100m 程度において踏査した結果では視界で確認できる範囲で 樹高 10m を超えるシラカンバは 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 (0.186 m²) 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。それぞれのプロットは種子トラップに隣接している。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ていた 5 月中旬から 10 月初旬までの間に 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。新規発芽個体には、番号でマーキングした針金を直近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

後述するように野外観察においてシラカンバでは秋にも発芽するものがみとめられた。そこで、これら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。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していることが証明される。また、隣接した種子トラップに同量の種子が散布されていたと仮定すれば、散布された種子集団の中で当年に発芽した割合を推定することができる。

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ける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。

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。図-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。図-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日から実生の発芽が始まり9月22日にピークを向かって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日にピークを向かって,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図-3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26.9%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

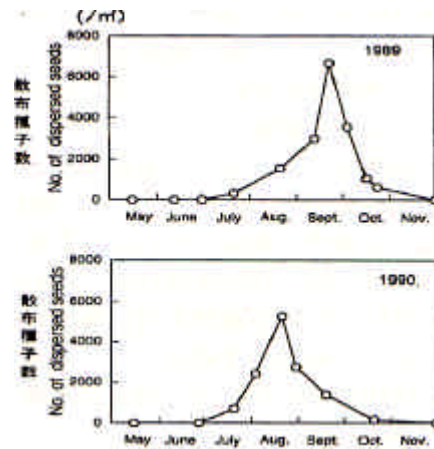


図-1 1989年と1990年における種子散布数の季節的推移

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

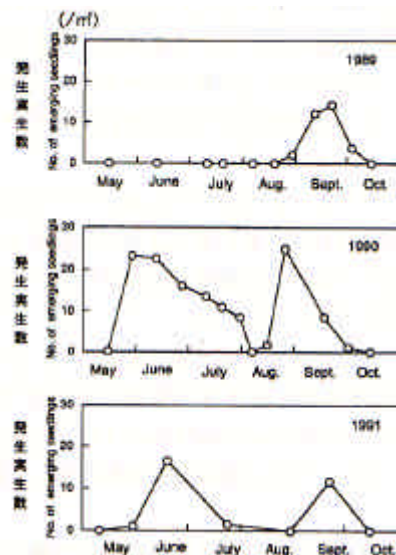


図-2 3年間の実生発芽数の季節変化

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

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(図-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(1989 年は、もともと秋発芽集団しかない)。

表-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。

表-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 75.8%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。

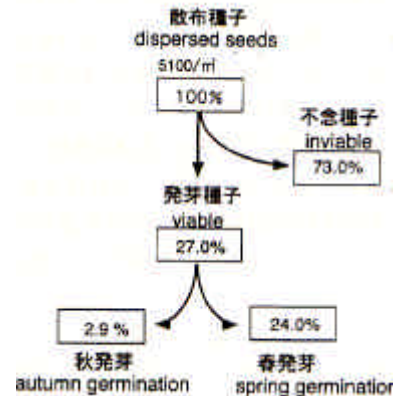


図-3 発芽実験による種子の状態と発芽季節の内訳

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

表-1 1989 年と 1990 年に散布された種子のなかでの秋発芽と春発芽した実生の数

Table 1. Number of seedlings emerged in current autumn and following spring from seeds dispersed in 1989 and 1990, respectively.

Grouping was made by the germination date(see text).

種子散布年 Seed dispersal (year)	実生発芽の季節 emergent season	発芽数 No. of seedlings (/ 20m ³)
1989	秋発芽 Autumn	641
	春発芽 Spring	1904
1990	秋発芽 Autumn	729
	春発芽 Spring	381

表-2 秋発芽実生と春発芽実生の 1 生育期間経過後の生存率の比較

Table 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.

実生タイプ Seedling type	種子散布年 year of seed source	実生生存率 Seedling survival (%)	
		冬期間 during inter	生育期間 end of the first growing season
秋発芽 autumn germinator	1989	75.8	32.7
	1990	28.6	12.7
春発芽 spring germinator	1989		64.5
	1990		74.9

図-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325.5mm、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83mm、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 $p=0.0001$)。

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(図-2)。これは、調査地における植物の生育期間のほぼ全期間に相当する。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、ナナカマドなどの実生としての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、アカエゾマツ、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期性は樹木の中で特異的なパターンであると言える。

ただし、シラカンバでは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できていた。この傾向は、1990年、1991年の両年においてみとめられ(図-2)、さらに1989年に試験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, 1988, 1992; Kachi and Hirose 1990)。これらの種でこのパターンが生じる理由は、何らかのメカニズムにより秋に生産・散布された種子集団が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* 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(図-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、散布種子集団中の秋発芽と春発芽の割合は約1:8の割合と推定される。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(表-

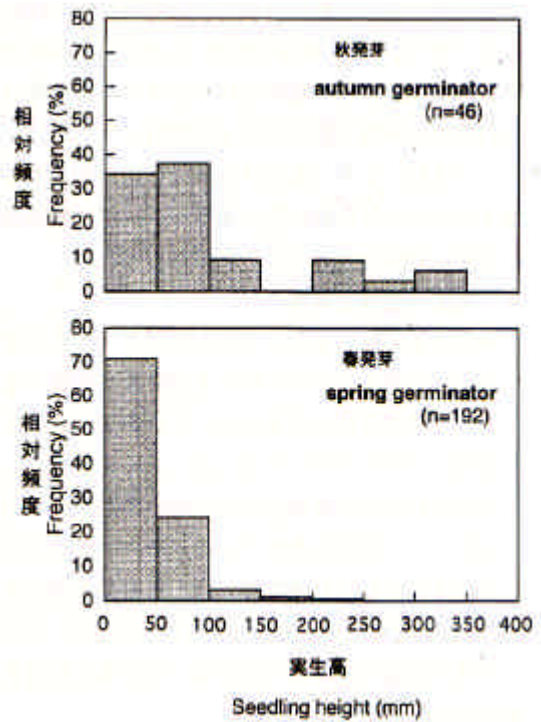


図-4 秋発芽(上)と春発芽(下)の実生高階別頻度分布
Fig 4. The frequency distribution of seedling height at 1990 October; the end of the first growing season for both autumn germinator in 1989 and spring germinator in 1990.

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、少なくともこの実験では、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壤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 (図-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 (林田・小山 1990)、当年散布種子による秋発芽しか生じなかったためと説明することができる。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 (図-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。発芽後に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 (表-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 (図-4)。したがって、秋発芽の実生は生存確率は低い、定着した後の競争には有利になると考えられる。

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が大きい、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, 1988, 1992; Kachi and Hirose 1990)。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ために競争に有利になると言える (Ross and Harper 1972; Symonides 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、結果として種子生産量が75%減少していたという報告がある (Black and Wilkinson 1963)。このように、成長という点においては早い時期の発芽が有利になる。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 (Newmann 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 Hriose (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), 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。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、自然選択によりすべての種子はその時期に発芽するように収斂して進化が起きるはずである。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と考えるのが正しいだろう (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3倍近い差があった(表-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思われる。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、かつこの場合には成長を先取りしているために、春発芽よりも大きな個体となりうる。このことは、同じように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把握はしていないが、冬期の死亡のほとんどは凍上による可能性が高い。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が非常に厳しいと考えられる。凍上は積雪と気温の相乗的效果によって発生し、一般には積雪深20cm未満で気温-5℃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を示唆される。

凍上に代表される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、秋と春の2つの季節に発芽を分散させる適応的な意義は、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ため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る。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、予測できない事象と考えるべきであろう。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の不利を被る。このように、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だと思われる(Silvertown and Doust 1993)。これは、両賭け戦略(Bet-hedging strategy)と呼ばれる適応形態で、砂漠や荒地などの環境が厳しく変動の激しい立地で生育する草本植物の発芽がよく観察される(Harper 1977; Venable and Lawlor 1980, Silvertown 1984; Venable 1985)。

両賭け戦略は、1個の親が複数の性質の子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、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調査地周囲約 100mで確認できる範囲において1個体しかなかったので、ここで観察された発芽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、多年生の植物ではこの発芽パターンによる両賭けの戦略的意義は少ないので進化しな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同様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、多年生の植物にとっても発芽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。

第3章 種子の発芽温度特性

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。その候補として、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(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. 1987 ; 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. 1990 ; 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」とする。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域値(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、域値の設定温度によっては単型種子でも発芽季節は分離しうる。なぜならば、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域値を下回るため、この時期に散布された種子の発芽は翌春まで繰り越されるからである。*Geum canadense* (Baskin and Baskin 1984) や *Ficus caria* (Lisci and Pacini 1994) ではこれ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カ月以上続いており(図-2)、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と思われる。

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型種子仮説が正しいければ、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) との関係を明らかにする。この後、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、先述の2つの仮説のうちどちらが適用できるか検証した。最後にこれらの結果を、気象データとあわせて、種子が秋と春に発芽するメカニズムについて考察する。

材料と方法

1 野外実験

(1) 種子採取

散布時期と発芽季節の関係を調べるために、美咲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。

(2) 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。

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

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。秋発芽比は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たことを意味している。

2 室内実験

(1) 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。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。

(2) 冷湿処理

選別した種子は冷湿処理 (Courtney 1968 ; Roberts 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。

(3) 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段階の恒温条件に設定したインキュベータに入れた。インキュベータは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 (光量子密度 $14.4 \pm 4.4 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)。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。

結 果

1 野外実験

図-5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となった。すなわち, 散布期の後半の充実種子はすべて翌春に発芽したことになる。

秋発芽比の減少速度は3個体で若干のずれがみられたが, 基本的に9月に急激な低下をすることでは共通しており, 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

恒温条件における温度と最終発芽率の関係では (図-6), 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%

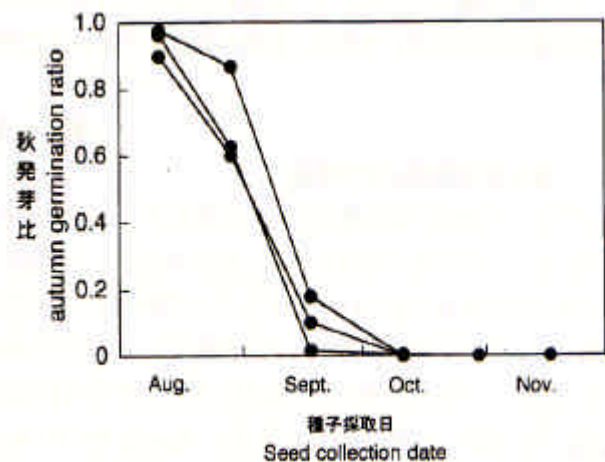


図-5 秋発芽比の季節的推移

各線はそれぞれ異なる3本の母樹から採取した種子の秋発芽比を表す

Fig.5 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 bask. 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.

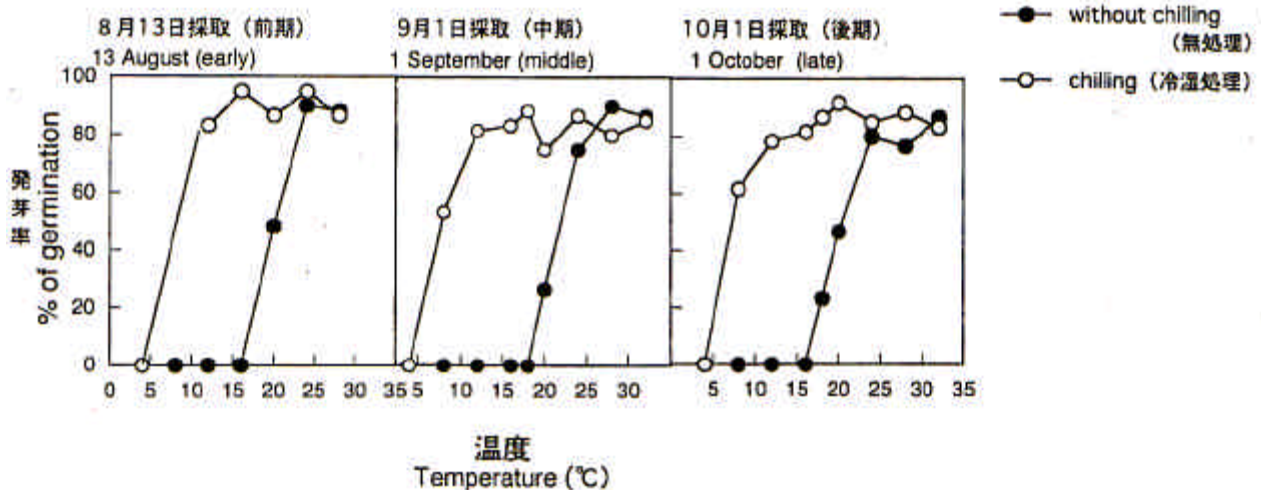


図-6 各採取時期ごと種子の温度に対する発芽率は無処理、は冷湿処理をしたものを表す

Fig.6 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 without chilling treatment, respectively.

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。

考 察

1 種子散布時期と発芽季節

シラカンバ種子が秋と春のどちらに発芽するかは、種子散布の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(図-5)。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、母樹による若干の差はあるが、どの個体でも9月中旬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ることが多い(Washitani and Masuda 1990; Lacey and Pace 1983; Baskin and Baskin 1984)。パナマのパ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カ月間の雨季であるが、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多い。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向かえるので、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向か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思われる。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展開して比較的堅固な体

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は、冬期の環境条件によっては多少とも生存の可能性があるとされる。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向かえるので、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はずである。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らうと推察される。

2 発芽の温度特性

散布時期と発芽季節に関係あることから、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は違いがみられなかったことから(図-6)、「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(Vegis 1964; Bewley and Black 1994)の状態に散布されていることが明らかになった。

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比較すると、シラカンバが秋と春に分離した発芽をするメカニズムの説明が可能である。

図-7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よりも高い傾向にある。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、相対休眠の状態に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(図-6)。8は函館における5月の平均気温に相当するので(図-7)、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。

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期性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

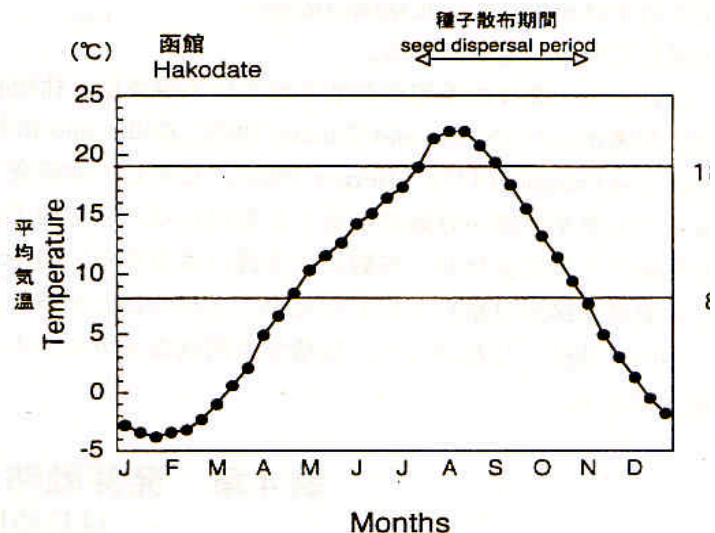


図-7 函館市の17年間(1976~1992年)の平均気温の季節的推移

Fig.7 Seasonal change of mean temperature during 17 years from 1976 to 1992 in Hakodate city where the seeds for germination experiments were collected.

とも同一母樹個体内における果穂間の発達過程のずれが原因していると示唆された。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この発達は求基的に進行し、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(図-8)。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。個体内の種子間の発達速度が違うことにより、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

(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、散布や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注目され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。

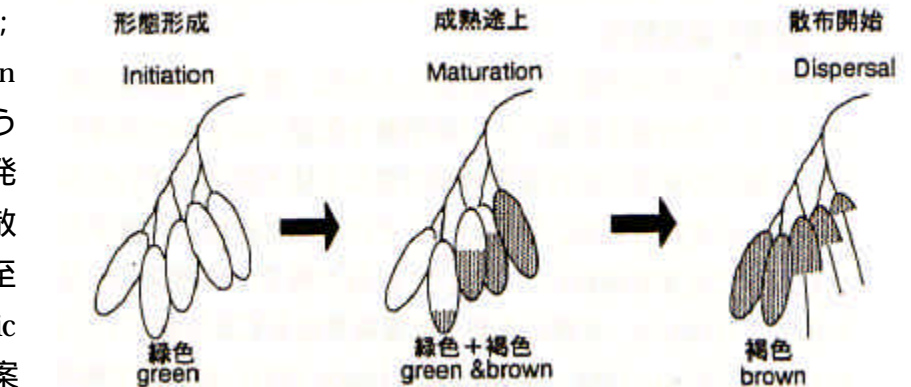


図-8 シラカンバの果穂の発達過程

Fig.8 Developmental process of catkins of *Betula platphylla*

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 発芽戦略の数理的検討 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3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」として考察した。しかし、従来の知見では種子の発芽年度や季節が分離する性質は、一年生草本では多いが、多回繁殖型の植物では少ないとされている(Harper 1977 ; Venable et al. 1995)。発芽種子と休眠種子の生産比に関する理論的研究でも、ほとんどが一年生植物を想定した数理モデルを提案している(Cohen 1966, 1968 ; Venable and Lawlor 1980)。その理由は、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

の植物には不可欠ではないという認識で共通しているからである (Harper 1977; Seger and Brockman 1987; 巖佐 1990)。すなわち、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、その時点で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などにとっては、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1年の繁殖が完全に失敗したとしても、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薄いと考えられる。繁殖を多数回繰り返すことが両賭けの効果を持っているのである (Charnov and Shaffer 1973; Schaffer 1974; Gillespie 1974; 巖佐 1990)。

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、現在でもわずかにみられる。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たり (Seiwa 1997)、シラカンバと同属のダケカンバでも同様な発芽パターンの観察例がある (中野 1971)。

一方、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 (柳井・菊沢 1991)。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少ない」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？」説明するべきであり、その文脈において「両賭けの必要性はどのような条件で生じるのか？」を論ずるべきである。

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シラカンバのパイオニア樹種としての更新立地や生態特徴に関係があると予想される。シラカンバは山火事や台風など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の定着ができない (石田ほか 1991; 肥後 1994)。森林におけるギャップの面積と数の関係は一般に対数正規型である (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唆している。したがって、寿命の短いシラカンバ個体の繁殖期間 (寿命-繁殖開始年齢) 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ると思われる。

したがって、多年生植物の両賭けについて以下のような仮説を提案する。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る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少なく発芽時期は特定の時期に集中する傾向にあるだろう。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の複合で決まる。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の数理モデルを考案して理論的な検討を行う。

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。その概要を図-9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 < q < 1), 当年に発芽する種子数はq S個、翌年発芽する種子数は(1-q) S個である(したがって、ここでは散布された種子はすべて発芽能力を持っており、散布から発芽までの種子期における死亡もないと仮定している)。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。これを更新のチャンスと呼び、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候な

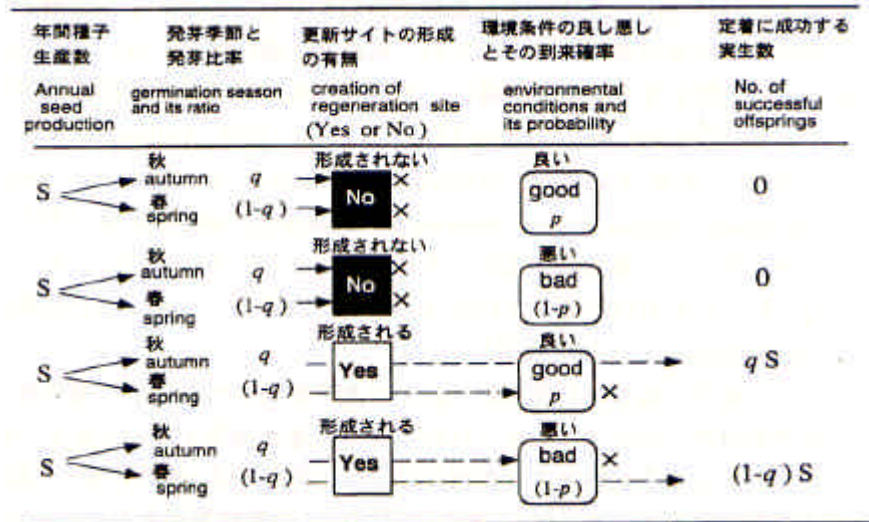


図-9 秋発芽と春発芽の最適比率に関する数理モデルの仮定

母樹は毎年S個の種子を生産し、そのうちqの割合で当年秋、(1-q)の割合で翌年春に発芽される。発芽サイトが形成されていない場合は更新できないが、形成されていた場合には、環境条件が良い時には秋発芽がすべて生き残り、悪い年には春発芽がすべて生き残る。環境の良い年の到来確率はp、悪い年のそれは(1-p)と仮定した。

Fig.9 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).

ここで、更新のチャンスと呼び、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候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q S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)と考えることにする(0 < p < 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、攪乱の生起が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の値となった時に進化する。

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q S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、世代平均の適応度を求めるには、それぞれの世代で成功した子供の数の幾何平均を用いるのが正しい (Venable 1985; Silvertown and Doust 1993) 幾何平均による適応度 (f) は次式で表される

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

この場合、任意のpにおいてqと適応度f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比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、最適な当年発率は良い年が来る確率pと同じ比率であることが分かった (図-10)。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回の攪乱があった場合 (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fは以下ようになる。

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

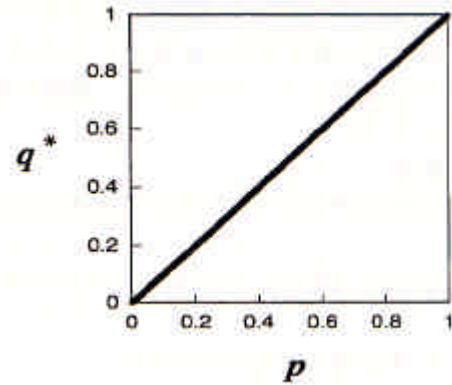


図-10 更新チャンス(n)が1回の時の良い年の到来確率と最適な当年発芽比(q*)の関係

Fig.10 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).

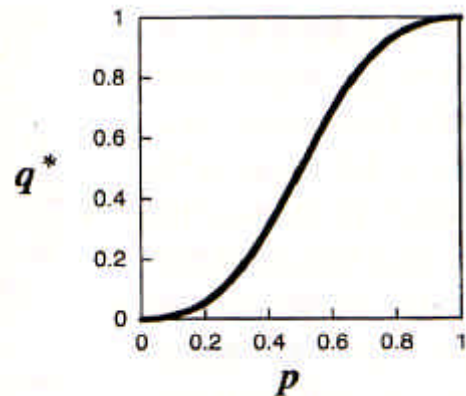


図-11 更新チャンス(n)が2回の時の良い年の到来確率と最適な当年発芽比(q*)の関係

Fig.11 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).

(3)式から最適当年発芽比 q^* を求めると

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

この関係を図-11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字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式および図-11)、 $n = 2$ 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 f は次式のように表される。

$$= S \cdot \sum_{i=0}^n \{ (n - 2i)q + i \} \binom{n}{n-i} p^{n-i} (1-p)^i \quad (5)式$$

ここで、最適当年発芽比 q^* は

$$\frac{d}{dq} = S \left\{ \sum_{i=0}^n \frac{n \binom{n}{n-i} p^{n-i} (1-p)^i}{(n - 2i)q + i} \right\} = 0 \quad (6)式$$

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。 $0 < q^* < 0.1$ 、および $0.9 < q^* < 1$ の範囲では0.001刻みで100個、 $0.1 < q^* < 0.9$ 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。

図-12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であり、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

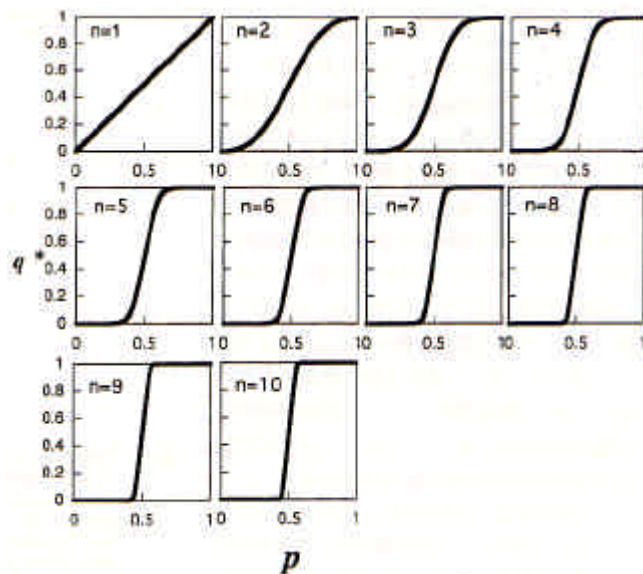


図-12 更新チャンス(n)ごとの、良い年の到来確率と最適な当年発芽比(q^*)の関係($n=10$ までの試行)

Fig. 12 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.

大きいと、 $p=0.5$ の時以外 q^* は0あるは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少なくなり、当年か翌年のどちらか一方だけで発芽すれば良いことになる。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

図-12 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が同じ割合で生産されるとき ($q^* = 0.5$) に最大値の0.25を示す。

n と W の関係を環境条件 p ごとに示したのが図-13である。この図では、環境が常に良い ($p = 1$) が常に悪い ($p = 0$) 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。

1 数理モデルにより説明される 発芽パターン

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、基本的に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 (図-12, 図-13)。

n の数に影響を与えるものと

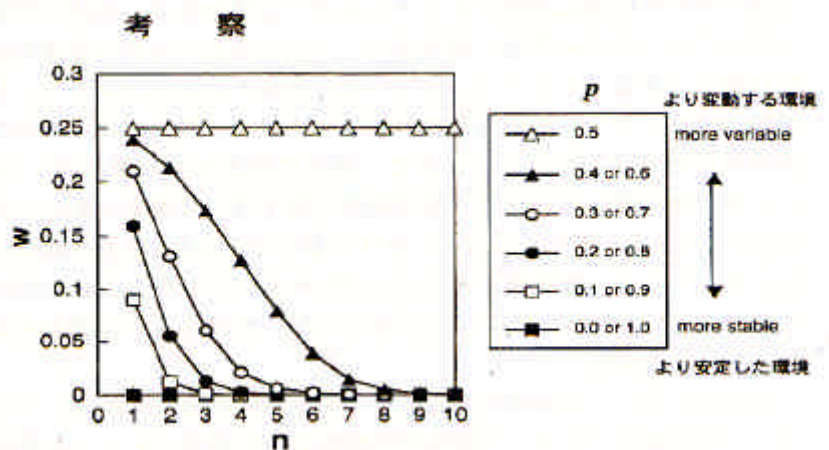


図-13 更新チャンス(n)と両賭け戦略の度合い(W)の関係
良い年の到来確率ごとに示した。

Fig.13 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. ($p=0.5$), ($p=0.4$ or 0.6), ($p=0.3$ or 0.7), ($p=0.2$ or 0.8), ($p=0.1$ or 0.9), ($p=0.0$ or 1.0)

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、シラカンバなどの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)。この間に更新ができるような大規模な攪乱が自己の周囲に生じるのは、おそらく1度か2度の稀なイベントと考えられる。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な仮定であろう。この場合には変動環境においては($0 < p < 1$)、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(図-10, 図-11)。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思われる。

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 の回数が増えると考えられる。 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(図-13)、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回だけの発芽するのが最適になった(図-12)。当年と翌年のどちらに発芽するべきかは、環境が平均的に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た。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向か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 の回数に与える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 の値が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。河川の氾濫は通常は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、両賭けの必要性は少ないと推察できる。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 の値は0.5以上となると思われる。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0.5よりもかなり下回ると考えられ、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)。

以上のように、この研究で開発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た。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)、本研究で提示した数理モデルはその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。

このように、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、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を伴っていることが多い(McEvoy 1984; Venable and Levin 1985; Tanowitz et al. 1987; Kigel 1992; Yamaguchi et al. 1990; Venable et al. 1995)。このような植物についての発芽特性はかなり良く調べられている。しかし、近年、外見的な形態上の相違を伴わなくても発芽反応が違う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* と呼んだ。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、実際には発芽時期に分散による両賭けを行っている種は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 において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、図-11 から p が小さくなれば q^* も低くなるので、それが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い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だろう。このモデルの予測の妥当性については次章で詳しく検討する。

第5章 地理的変異

はじめに

種子集団中における発芽と休眠、あるいは秋発芽と春発芽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かった比率が選択されてきたと考えられる (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・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予想される (Symonides 1988; Meyer and Kitchen 1994; Skordillis and Thanos 1995; Venable et al. 1995; Imbert et al. 1996;)

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 ($p = 1$) では、ほとんどが秋に発芽するのが適応的であり ($q^* = 1$)、逆に恒常的に劣悪な環境下 ($p = 0$) では、ほとんどの種子が翌年春に発芽する方 ($q^* = 0$) が適応的である (図-11)。

p に影響を与える冬期の主要な死亡要因として、第2章では凍上の起こりやすさを候補にあげた。凍上の発生は地温と積雪深度の相乗的な効果を受けると言われ、一般に「低温・寡雪」条件で起きやすい (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) と考えられることから、より春発芽の比率が高い (q^* が低い) と予測される。

もし、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)。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で、散布直後の発芽低温限界は 18

であった。もし、他の個体群においてはこれより高い温度に低温限界が設定されているとすれば、函館と同じ外気温を経験したとしても、相対的に秋発芽の割合が少なく、春発芽が多くなるであろう（逆も同じ）。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、違いが検出されれば、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。

材料と方法

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（図-14）。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。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148.3days、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 発芽試験

各採種地の冷湿処理と無処理の種子50粒をシャーレに入れ、20に設定したインキュベータに置いた。インキュベータ内では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。観察は発芽が見られなくなった20日後まで続け、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（最終的に発芽した種子の50%が発芽するまで要する時間）を日単位で計算した。

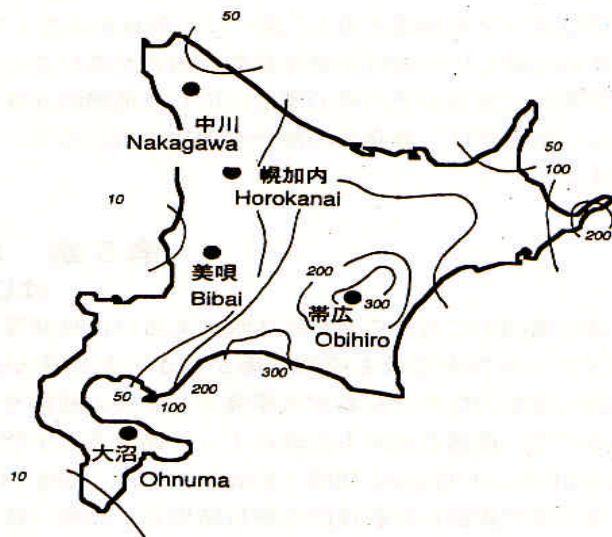


図-14

種子採取地と福田(1982)による積雪20cm以下の時の積算寒度 (=凍上発生指数)の分布

Fig.14 Location of collection sites of *B. platyphylla* seeds, and distribution of frost heaving index in Hokkaido, after Fukuda (1982).

結 果

種子の発芽反応は明瞭な地域間変異を示した（図-15）。20における最終発芽率には地域間で有意な違いがあり（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 $p<0.05$ ）。中川も幌加内

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 ($p > 0.05$), 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にあった (Fisher's PLSD $p < 0.05$)

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 (図16, ANOVA $p = 0.0012$), 大沼, 美唄, 幌加内は平均 5.3, 5.8 日と早く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 $p < 0.05$).

考察

20 における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った (図-15)。このことは, 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設定されていて, 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 (図-16), 翌年に発芽が持ち越される確率も高くなることが予想される。発芽の反応速度が遅いために, 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 1991)。凍上発生の危険性をあらかず積算寒度は帯広で 2000 days で他の地域 (10~5000 days) よりも 4 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は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いつも有利になると予想される。このことは, 前章の数値モデルにおいても冬期の環境が常に厳しい地域 ($p < 0$) 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 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が働いていることを示唆している。

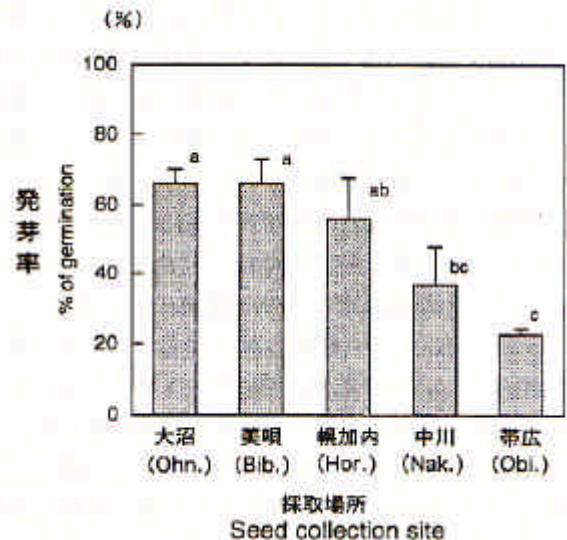


図-15 5地域から採取した種子の20 における最終発芽率異なるアルファベットは有意な差があることを示す

Fig.15 The germinability at 20 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.

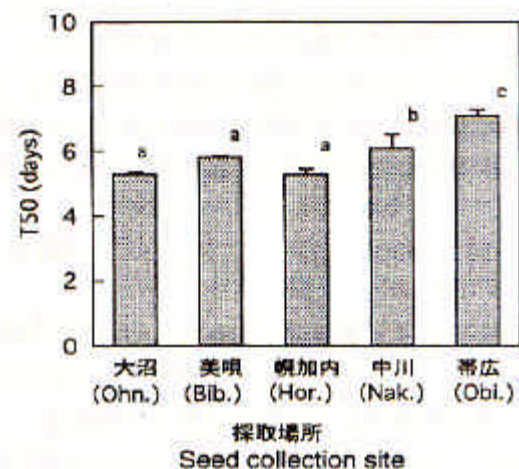


図-16 5地域から採取した種子の20 におけるT50異なるアルファベットは有意な差があることを示す

Fig.16 T50 values(days) at 20 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.

一方、大沼や美唄の種子では 20 における発芽率は 65%以上と高いので(図-15)、これらの発芽低温限界は帯広の種子よりも低いと思われる。また発芽速度も速い傾向にあった(図-16)。したがって、帯広など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(図-15,16)。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向かえるために、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違うために、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)。シラカンバにおいても、種子の発芽生理の地域間差は、それぞれの立地の特性と関連していることが示された。この調査では、現実の野外において実際に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、この可能性は極めて高いと推察される。

本章で発芽の反応に地理的な変異が検出されたことは、第2章で論じたシラカンバにおける発芽の季節的分離が環境に対する両賭け戦略であるとする解釈が妥当であることを裏付けるとともに、第4章の数理モデルから導かれた予測も立証されたことになる。

第6章 総合考察

この章では、本研究で明らかにした発芽戦略と、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。

1 風散布種子としてのシラカンバの属性

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ギャップを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)、そこに種子による侵入・定着をする(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。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 を超えない場合が多い (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、台風などの大規模擾乱は、単木的な風倒などに比べると発生頻度が極めて少ない (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擾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、これらの研究が明らかにしたのは、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のではない。

本研究では、シラカンバの発芽ステージにおいて、裸地の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。

2 シラカンバの発芽特性

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、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おきる (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は、種子の性質とそれが散布される期間が関わっていた。すなわち、相対休眠にある種子が、初夏から晩秋まで比較的長い時間をかけて散布することで実現する。散布期間の前半は、外気温が発芽の限界温度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、種子の性質の異なる 2 型種子生産による場合がほとんどであったが、この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を示した。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。

3 回発芽の適応的意義

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。秋に発芽した実生の大部分は冬期に死亡するので、春発芽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・異種の競争に有利に働くと考えられる。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思われる。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唆された。ここで開発した数理モデルが重要なのは、両賭け戦略が決して1年生草本だけに不可欠なものではなく、条件によっては多年生の植物においても、発芽季節を分離する形質が進化しえることを初めて指摘した点である。その条件とは、生活史が短く、かつ更新の機会を稀にしか到来しない攪乱に依存している種である。この条件は、シラカンバ以外のパイオニア樹種も共通していることから、他の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後の課題である。

シラカンバにおける発芽に2回性が適応的な戦略であるならば、秋と春の発芽には最適比率が存在すると考えられる。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、より発芽しにくいことが明らかになった。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。

以上のように、発芽の生理的反応が地理的な変異をしていて、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際に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。

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」がみ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は発芽季節の分離以外の発芽戦略があっても良いはずである。河畔に生育するヤナギ類はシラカンバよりもさらに顕著な「小種子多産」タイプであり、発芽季節も散布当年に限られるのが一般的な理解なので、散布に関わる性質以外は何も戦略がないように思える。しかし、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。

4 後の課題

樹木の種子発芽に関わる現象は、一般的に常識とされていても、実際に詳細な観察や実験によって確かめられていないことが意外に多い。その意味で、本研究は発芽に関わる常識を疑って再検討する余地があることを示したとも言える。もちろん、シラカンバだけではなく、パイオニア樹種全般として種子

散布以外にも適応的な「発芽戦略」がありうるという主張をするためには、他の樹種においても詳細に検討してゆく必要がある。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もある。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てながら、今後の森林造成技術にも貢献できればと考えている。

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* . Germination time. *Heredity*30 : 189-197.
- Augspurger, C.K. 1984 Seedling survival of tropical tree species : interaction of dispersal distance, light gaps, and pathogens. *Ecology*65:1705-1712.
- Augspurger, C.K. 1986 Morphology and dispersal potential of wind-dispersed diaspores of neotropical trees. *Amer. J. bot.*73 : 353-363.
- Augspurger, 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.
- 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. (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. Agri. 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. Agri. Res. 14 : 628-638.
- 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. Thor. 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.
- 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*.Oecologia36 : 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.
- 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. 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. and Werner, R.A. 1982 Colonizing abilities of "binennial" plant species in relation to ground cover: implication for their distributions in a successional sere. Ecology63 : 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.
- 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.
- 林田光祐・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.
- 林田光祐・小山浩正 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() - 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., Ganeshaiah, 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.
- Hendrix, S.D. 1984 Variation in seed weight and effects in germination in *Pastinaca sativa* L. (Umbellifer). Amer. J. Bot. 71 : 795-802.
- 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.
- 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. Science210 : 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 Crawley, 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.
- 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・菊地 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 1990 数理生物学入門. 350pp. H B J 出版局.
- Kachi, N. and Hirose, T. 1990 Optimal time of seedling emergence in a dune-population of *Oenothera glazioviana*. Ecol. Res. 5 : 143-152
- 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.and Koyama, H.1999 Scaling of soil water absorption by seeds : an experiment using seed analogues. *Seed.Sci.Res.*9 : 171-178.
- 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() 裸地法面におけるカンパ類侵入阻害要因. *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- メカニズムと適応的意義- . *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() - 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.
- Lisci,M. and Pacini,E. 1994 Germination ecology of drupelets of the fig (*Ficus carica* L.) *Bot. J. Linn. Soci.* 114 : 133-146.
- 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,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. *Oikos*78 : 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 (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- 取り扱いと造林特性- 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.
- 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 - ダケカンバを主として - .新しい天然更新技術. p 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 volkensii* and *Aellenia austrani*. *Israel J. Bot.* 12 : 124-135.
- Newmann, E.I. 1961 Population studies on winter annuals in the breckland . PhD thesis, Cambridge University.
- Ng, F.S.P. 1978 Strategies of establishment in Malayan forest trees (in) *Tropical Trees as Living Systems*. ed. by Tomlinson, P.B. and Zimmermann, M.H. pp129-162. Cambridge. London.
- 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 pp. 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. . 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.
- Probert, R.J., Smith, R.D. and Birch, P. (1985) Germination responses to light and alternating temperatures in European populations of *Dactylis glomerata* L. .The genetic and environmental components of germination. *New Phytol.* 99 : 317-322.
- 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.
- Ross, M.A. and Harper, J.L. 1972 Occupation of biological space during seedling establishment. *J. Ecol.* 60 : 77-88.
- 酒井 昭 1982 植物の耐凍性と寒冷地適応- 冬の生理・生態学 . 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(?) - 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.
- Schaffer, W.M. 1974 Optimal reproductive effort in fluctuating environments. Am. Nat.108 : 789-790.
- Seger, 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・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.
- 妹尾健三・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.
- 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.
- Stanton.M.L. 1984 Seed size and emergence time within a stand of wild radish (*Raphanus raphanistrum* L.) : The eatablishment of fitness hierarchy. Oecologia, 67 : 524-531.
- 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. Hutchungs, M.J. and Watkinson, A. R.) pp.221-248. Blackwell, London.
- 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.
- Thompson,K. 1987 Seeds and seed banks. New Phytol. 106 : 23-24.
- 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. Plant45 : 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 charasteristics on germination

and seedling fitness in two species of *Quercus* in a subtropical wet hill forest. *Oikos* 57 : 289 - 296.

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 p166-187., 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*. 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 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.

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.

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.

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生ヒノキ稚樹の個体群動態 () 林内における当年生稚樹の死亡過程. 日林誌 61 : 287-296.

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

Summary

Seedling emergence phenology and seed germination responses to temperatures were investigated on Japanese white birch (*Betula platyphylla* var. *japonica*), a typical pioneer tree in northeast Asia. Field observation revealed that two discrete cohorts emerged in different seasons of the year (e.g. in autumn and spring). Seed dispersal date affected whether a seed should germinate in autumn or in spring, i. e. seed dispersed earlier (before mid-September) germinated immediately in current autumn, while those dispersed later than that time did not germinate until next spring. This trend was explained by the fact that seeds were conditionally dormant. Matured and conditionally dormant seeds germinated only at summer and early autumn conditions (>18 in temperature). Thus seeds dispersed during this period could germinate immediately in autumn. On the other hand, seeds dispersed in late autumn, since surrounding temperatures were usually below 18, did not germinate and spend a winter. Conditional dormancy was removed by chilling effect beneath snow cover, and seeds become germinable at lower temperatures (> 8) in next spring. Ecological significance of this pioneer species showing such discontinuous emergence patterns were interpreted as "bet-hedging strategy" which may increase probability that at least some of seedlings can establish and survive in temporally varying habitats where this species regenerate. To evaluate the optimal ratio of seeds to be autumn germinator, mathematical model was constructed. This model demonstrated that, for some perennial plants; short lived and pioneer trees such as birch; bet-hedging strategy with discontinuous germination pattern could evolve in environmentally variable habitats. Furthermore, the model predicted the geographical variation in proportion of autumn germinator among seed population, which was verified by germination experiment of seeds collected from five different sites in Hokkaido. Finally, regeneration traits of *Betula platyphyllyla* as life historical strategy were discussed.

Keywords: *Betula platyphylla* var. *japonica*, seedling emergence, germination requirement, conditional dormancy, bet-hedging strategy.