

落葉広葉樹の種子繁殖に関する生態学的研究

誌名	北海道林業試験場研究報告
ISSN	09103945
著者名	水井, 憲雄
発行元	北海道立林業試験場
巻/号	30号
巻号補足	
掲載ページ	p. 1-67
発行年月	1993年3月

農林水産省 農林水産技術会議事務局筑波産学連携支援センター
Tsukuba Business-Academia Cooperation Support Center, Agriculture, Forestry and Fisheries Research Council
Secretariat



落葉広葉樹の種子繁殖に関する生態学的研究

水 井 憲 雄*

Ecological studies on reproduction in deciduous broad-leaved tree species

Norio Mizui*

抄 録

広葉樹の天然更新や種苗生産を効率的に進めるために、その初期の問題として種子の供給機構を解明することは重要である。本論文は、広葉樹の開花・結実特性、種子の豊凶習性、土壌中における種子の生存期間などを明らかにすることを目的とした。

広葉樹数種の開花・結実過程では、カンバ類やキハダを除く数樹種において、開花から果実成熟までに多くの果実が未熟で脱落する現象を観察した。これに関与する要因をキタコブシ、エゾヤマザクラで調べた結果、至近的には花粉が制限となっていた。キハダで明らかになったことは、種子サイズに現れた資源制限であった。

1981年から1991年まで、広葉樹の種子の豊凶を調べた。種子重と生産種子数との間には負の関係があり、数では小種子が多産、大種子は少産であった。種子重—種子数関係を用いて各樹種を統一的に評価する定量的な豊凶基準を示した。この基準により、主な広葉樹の豊凶を評価し、種子生産間隔の長短を類型化した。さらに、ミズナラの豊凶調査を北海道全域で行った結果、豊作年は地域的に集中することがわかった。

埋土種子の生存期間を実験的に調べ、主な広葉樹の発芽力の減衰パターンを4タイプに区分した。種子散布を鳥に委ねる樹種は埋土種子として長命であった。ただし、短命な樹種でも保存条件を制御することにより、また人工的な処理により発芽力を維持することが可能であった。

Abstract

The purpose of this paper is to clarify the characteristics of the flowering, seed production and viability of seeds in deciduous broad-leaved tree species as the first stage of forest regeneration in Hokkaido.

Although in some species such as *Betula* spp. and *Phellodendron amurense* var. *sachalinense* most flowers developed to mature, the flowers of many species abscised for the most soon after the flowering stage. Field experiments with the hand pollination on *Magnolia kobus* var. *borealis* and *Prunus sargentii* indicated that the pollen was the most important limiting factor for the fruit set. On the other hand, in *P. amurense* var. *sachalinense* the seed size was limited by resources.

* 北海道立林業試験場 Hokkaido Forestry Research Institute, Bibai, Hokkaido 079-01.

[北海道林業試験場研究報告 第30号 平成5年3月, Bulletin of the Hokkaido Forestry Research Institute, No. 30, March, 1993]

The number of fruits or infructescences per 50 cm branch was recorded for 35 tree species from 1981 to 1991. A negative correlation was recognized between the seed-weight and the seed-number per branch in the best crop year of each tree species. A similar correlation was also recognized between the seed-weight and the mean seed-number during the study period. Two regression lines obtained from the seed-weight and the mean seed-number per year and from the former and the seed-number of the best crop year were used as a criterion to evaluate the seed production at individual and interspecific levels. As a result, the 35 species were divided into three types on the basis of the lengths of seed production of intervals. A survey of the seed production of *Quercus mongolica* var. *grosseserrata* using this method throughout Hokkaido showed a tendency that trees producing a heavy acorn crop were locally concentrating.

Germination tests of the seeds which had been buried in the soil were carried out for 32 species every six months or one year until three years. The decline patterns of seed viability were classified into four types, of which the long-term survival type was mainly composed of bird dispersal seeds. Seed storage tests were also conducted in the laboratory, which showed that seeds with short-term survival in the soil were able to keep their viability considerably longer under controlled conditions. Radicle-emergence of *Q. mongolica* var. *grosseserrata* acorns during storage was prevented by coating the surface of acorns.

目 次

緒 言	5
第1章 開花・結実過程	7
第1節 主な広葉樹の開花特性および果実成熟過程	8
1 樹種特性	8
2 調査方法	9
3 結果	9
(1) 開花および果実の生残	9
1) シラカンバ, ウダイカンバ, ダケカンバ	9
2) アカイタヤ	10
3) カツラ	10
4) アズキナシ	11
5) シナノキ	11
6) オオバボダイジュ	12
第2節 キタコブシの開花のフェノロジーと受粉様式	13

1 調査方法	13
(1) 開花および果実の生残	13
(2) 花粉媒介者	13
(3) 強制受粉	13
(4) 果実当たりの種子数	13
2 結果	13
(1) 樹種特性および開花のフェノロジー	13
(2) 花粉媒介者	14
(3) 花から果実成熟までの生残	15
(4) 花の発達と強制受粉	15
(5) 果実当たりの種子数	16
(6) 個体の結果率	16
(7) 開花時期と結果率	16
第3節 エゾヤマザクラの花粉媒介者の訪花行動と結実	17
1 調査方法	17
(1) 開花	17
(2) 果実の成熟過程および強制受粉	17
(3) 花粉媒介者	18
(4) 花, 葉の密度	18
2 結果	18
(1) 樹種特性および開花のフェノロジー	18
(2) 訪花昆虫の種類	19
(3) 訪花昆虫の樹冠内の移動および訪花数	19
(4) 花から果実成熟までの生残	20
(5) 樹冠内側と外側の結果率	21
(6) 花および葉密度と結果数	22
第4節 キハダの結果・結実に対する花粉と資源の効果	23
1 調査方法	23
2 結果	23
(1) 樹種特性	23
(2) 開花パターンと雌花柱頭の花粉粒	24
(3) 花から果実成熟までの生残	24
(4) 種子の充実	25
(5) 種子重	26
(6) 種子生産量	27
第5節 考 察	27
1 開花および果実の生残	27
2 開花様式と受粉	28
3 花粉媒介者の訪花習性と受粉	29
4 結実にたいする花粉と資源の影響	30

第2章 種子の豊凶	31
第1節 種子重—種子数関係を用いた豊凶基準	31
1 調査方法	31
2 結果	33
(1) 種子重と生産された種子数との関係	33
(2) 結実程度の区分	34
第2節 豊凶の年次推移	34
1 調査樹種および方法	34
2 結果	35
(1) 豊凶の年次推移	35
(2) 種子の生産頻度	35
第3節 種子豊凶の地域性	38
1 調査の方法	38
2 結果	38
(1) 調査木と平均着果数	38
(2) 支庁平均着果数	38
(3) 豊凶評価と豊凶個体の分布	39
第4節 考 察	39
1 豊凶評価	39
2 豊凶の推移および地域性	40
第3章 種子発芽力の減衰過程	41
第1節 埋土した種子の発芽力	42
1 材料と方法	42
2 結果	44
(1) 埋土期間と発芽率	44
(2) 相対発芽率の年次推移	44
(3) 発芽力減衰パターンによる類型化	47
(4) 種子散布様式と相対発芽率の頻度分布	48
第2節 貯蔵種子の発芽力	49
1 材料と方法	49
(1) アカイトヤ, ハウチワカエデ, ヤマモミジ	49
(2) ミズナラ	49
2 結果	50
(1) アカイトヤ, ハウチワカエデ, ヤマモミジ	50
1) 種子の含水率	50
2) 貯蔵種子の苗畑発芽率	50
(2) ミズナラ	51
1) 堅果の含水率	51
2) 貯蔵中の発根	51
3) 貯蔵堅果の苗畑発芽率	51

4) 発芽稚苗の成長	53
第3節 考察	53
1 種子発芽力減衰の遅速	53
2 乾燥種子の生存	54
第4章 種子繁殖の総合考察	55
1 開花・結実過程と種子の豊凶	55
2 種子の豊凶と発芽力の維持からみた種子繁殖	56
3 種子繁殖による森林の成立	57
結 言	58
摘 要	59
文 献	61

緒 言

北海道の造林は1600年代に渡島、檜山地方で始ったとされているが、本格的に進められたのは1900年頃からである(脇元 1969a, 宮島 1992)。その後、1954年の大風害、1958年に始った国有林の林力増強計画を契機に生産性の高い針葉樹を主とする人工造林が著しく進展した(脇元 1969b)。造林樹種はトドマツやカラマツが中心であり、一部地域では外国樹種などが植栽された。これらは北海道の森林再生に大きな成果を残した反面、潔癖な一斉林となったこと、あるいは生育に不適な立地にも植栽されたことから、気象被害、病害などの被害が発生した。トドマツは寒さの害(今田・佐々木 1959)やトドマツ枝枯病(横田 1964)が大きな問題となった。トドマツの気象害については被害実態の解析やその対策のために多くの調査、研究(例えば、今田・佐々木 1959, 江口ほか 1972, 笹沼・坂上 1979, 酒井 1982)が展開されてきたが、依然として被害発生への不安は解消されていない。また、多雪地帯や高標高地を中心とするトドマツ枝枯病の被害(例えば、北海道林務部 1986, 浅井 1989b)にたいしても、決定的な防止策は見出されていない。カラマツは1950年～60年代に海岸部の造林地や苗畑において先枯病被害が大発生したが、薬剤防除が有効であったことや造林方法の改善などが大きな成果をあげた(例えば、横田 1964, 1975, 五十嵐ほか 1965)。しかし、近年はカラマツ材価の低迷や資源保護などの点から長伐期が指向され、造林面積は減少傾向にある(北海道林務部, 未発表)。アカエゾマツは過去に北海道東部において冬の乾燥害発生事例(帯広営林局 1968, 北海道林務部 1976)があり、また、晩霜害(高橋ほか 1988)もみられ、気象被害発生に対する不安は解消されていない。

このような針葉樹一斉造林の弊害(脇元 1969b)を避けるため、1960年代後半から広葉樹育成の機運が高まった(山本ほか 1974)。その後、北海道の広葉樹材は世界的にも高く評価されたこと、また、環境保全の面からも広葉樹育成の重要性を指摘した報告は多い(例えば、林野庁研究普及課 1981, 菊沢 1983a, 蜂屋ほか 1986, 谷本 1990)。

北海道における広葉樹造林は1900年代の初期からヤチダモ、キハダ、オニグルミ、カツラ、イタヤカエデなどが植栽された(山本ほか 1974, 橋場ほか 1984)。経済林として比較的広範囲に植栽されたのはヤチダモである(浅井 1973, 小鹿 1990)。早期育成樹種としてはボブラ(森田 1973)やその改良種(千葉 1984, 1990)、また、防災林、屋敷林、緑化樹(北海道林務部 1984, 斎藤 1984)として多くの樹種が植栽された。近年ではバイオマス変換計画にともなう超短伐期樹種としてカンパ類(東京大学農学部附属北海道演習林 1988)やボブラ・ヤナギ(千葉 1990)植栽の試み、混交林の植栽方法(菊沢 1983)などが検討され、人工植栽は増加しつつある(橋場 1990)。

一方、広葉樹は植栽するよりも現存する広葉樹二次林を育成する方が時間的にも経費の面でも有利であることから、天然更新、保育に関する研究が積極的に進められた。保育面では、広葉樹の収量・密度図(菊沢 1983)が開発され、林分構造の把握、間伐効果の解析、収穫予測などに用いられている(例えば、新田・菊沢 1987、渋谷・菊沢 1988、農林水産技術会議事務局 1988、渋谷・増地 1991)。更新面では、気象被害の回避や広葉樹育成の重要性に加えて省力化のために機械を導入した更新補助作業が広く採用されるようになった(滝川 1975、青柳 1983、秋林ほか 1988)。具体的な方法としては天然下種更新を期待した地表かき起こしである。この施業を確立するために稚苗の発生、消失に関する更新初期の問題、例えば稚苗の発生および侵入樹種の組成(中野 1971、豊田ほか1973、北原 1983、坂上1985、KIKUZAWA 1987、北海道林務部 1989、林田・小山 1990)、発生稚苗の伸長様式(清和・菊沢 1989、SEIWA & KIKUZAWA 1991)、分布様式(小山・矢島 1989、菊沢 1992)など多くの研究が展開された。しかし、実践的な場面においては期待した樹種の更新が必ずしも十分ではない(北海道林務部 1989)。更新の良否に関わる基本的な問題として種子の供給について解明する必要がある。

広葉樹種子の豊凶を長期的に観察した例としては佐々木(1985)の報告が貴重なものといえよう。また、広い地域におけるブナの結実は前田ら(1985)によって報告された。ミズナラ(KANAZAWA 1982, IMADA et al. 1990)、コナラ(橋詰 1987a)、ブナ(紙谷 1986、武田 1992)などではシードトラップによる定量的な調査があり、また、針広混交林(九島 1992)でも調べられている。このように、いくつかの樹種では種子生産特性が明らかにされつつあるが、北海道に生育する広葉樹全般についての情報は著しく少ない。

北海道に自生する樹種は低木、高木を含めて約70種に及ぶとされている(斎藤 1984)。広葉樹は性型、花型、花粉媒介(河野 1974、橋詰 1978)、また、種子の形態や散布様式(田川 1981、斎藤 1982、1983、谷本 1990、森 1991)が多様であり、繁殖様式はそれぞれ特異なものと推測される。

更新には種子の供給が不可欠であり、安定した更新を図るためには個々の種における種子繁殖特性を明らかにすることが重要である。種子供給の多少は、種子の豊産性に大きく左右されるが、種子の豊凶が訪れる間隔、それに関与する要因については未解明な部分が多い。さらに、生産された種子は様々な方法で分散するが、それらは生存期間の長短により、更新への寄与は異なるものと考えられる。したがって、開花、結実過程、種子の豊凶、さらに種子の寿命など種子繁殖の初期を一連のものとして把握する必要がある。

筆者は開花・結実過程(水井 1988a, 1989、道上ほか 1989、水井 1990b、KIKUZAWA & MIZUI 1990、MIZUI & KIKUZAWA 1991)、種子の豊凶評価(水井 1988b, 1991a)、埋土した種子の発芽力(水井 1990a, 1990b)などについて報告してきた。本論文は、それらの継続調査の結果や新たな知見を加え、北海道に分布する主な広葉樹の種子繁殖について論じたものである。

本論文を草するに際して、北海道大学農学部の方十嵐恒夫教授には終始、懇切なご指導を賜わった。また、同大学農学部辻井達一教授、滝川貞夫教授、矢島 崇助教授には原稿のご校閲を賜わり、多くのご教示をいただいた。深甚な感謝を申上げる。

本研究を遂行するにあたり、北海道立林業試験場菊沢喜八郎博士には着手時からとりまとめにいたるまで終始ご助言、ご指導を戴き、現地調査においてもご協力を戴いた。また、平素から同林業試験場上条一昭博士、畠山未吉博士、薄井五郎博士、浅井達弘博士、清和研二博士にはご教示とご激励を戴いた。さらに、同林業試験場山内森雄場長、生井郁郎副場長を始めとする多くの方々には有益なご助言を戴いた。各位に対して心からお礼申上げる。

また、ミズナラ堅果の貯蔵では北海道食品加工研究センター清水條資部長にご助言を戴いた。堅果の

豊岡調査は全道の47林業指導事務所、林業試験場3支場の協力によるものであり、北海道立林業試験場橋場一行総括林業専門技術員ほか関係各位にお礼申し上げる

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1章 開花・結実過程

樹木の種子繁殖は花芽の形成に始り、開花、受粉、果実および種子の発達を経て種子が散布される。通常、この期間は1年程度を要し、成熟種子ができるまでにはさまざまな要因が関与する。広葉樹の花やタネの形態についてはいくつかの報告がある（例えば、上原 1972、宮部・工藤 1986、斎藤 1982、1983、森 1991）。個々の種の開花・結実過程に関する定量的な研究は、比較的近年になってから樹木の繁殖特性として、あるいは更新との関わりにおいて進められるようになった。主な種は、ブナ（橋詰・山本 1974、橋詰 1983、寺沢・柳井 1991）、トチノキ（橋詰 1987b）、ミズナラ（笠原・佐々木 1991、菊沢 1991）、エゾヤマザクラ（水井 1989）、ホオノキ（KIKUZAWA & MIZUI 1990）、キハダ（MIZUI & KIKUZAWA 1991）、ナニワズ（KIKUZAWA 1989）、イタヤカエデ（道上ほか 1989）、ハウチワカエデ（浅井 1989a）、ニセアカシア（石川 1990）、マタタビ（山口 1991a）、チョウセンゴミシ（山口 1991b）などの高木種、低木種、ツル類である。

植物の繁殖過程において注目されていることの一つは、花の数に比べて果実や種子の数が少なく、多くの花が成熟するまでに脱落する現象である（STEPHENSON 1979, 1981, AUGSPURGER 1981, BAWA & WEBB 1984, SUTHERLAND & DELPH 1984, HOLTSFORD 1985, KIKUZAWA 1989）。果実の脱落には、至近的には、花粉が強く制限要因になっている場合（SCHEMSKE et al. 1978, GROSS & WERNER 1983, HAINSWORTH et al. 1985）あるいは資源が制限要因である場合（STEPHENSON 1981, LEE & BAZZAZ 1986）などが報告されている。個々の種における開花の特徴と果実の生残過程を明らかにし、果実脱落に関与する要因を見出すことが必要である。第1節では広葉樹数種の果実成熟過程を調べた。

花粉が制限となっている種では、雌雄の異熟性（河野 1974、浅井 1989a）や花粉媒介者のふるまい（岩波 1967, BEST & BIERZYCHUDEK 1982, 伊藤 1986, STANTON 1987）が問題とされている。筆者らはホオノキにおいて開花時に花卉が開閉することを観察した（KIKUZAWA & MIZUI 1990）。この種は雌性先熟であり、雌雄の成熟期が分離する。花は蜜を分泌しないことから、雌雄成熟段階には花粉媒介者にたいする報酬がない。雌性成熟段階に花卉が一旦閉じるのは雄性成熟段階の擬態であることを述べた。

キタコブシの花は蜜を分泌しない。ホオノキに比べると、花は小型であり、個体当たりの開花数は多い。また、開花期は早春であり、開花期間も比較的短いなどの特徴がある。第2節では、キタコブシの花のフェノロジーおよび結果・結実過程を調べ、その結果から個体内、個体間における受粉様式について検討した。

エゾヤマザクラも開花期の終り頃から脱落する果実が多い。この種においても、花粉媒介者のふるまいに問題があるのではないかと考えた。つまり、果実の未熟脱落は他家花粉が十分に運ばれていないこと、花粉媒介者の訪花習性によって自家受粉が多いことが推測される。第3節では、エゾヤマザクラの開花、結実過程を調べ、次に花粉媒介者とみられる訪花昆虫の種組成、それらが最初に訪れる花の樹冠部位、訪花数などを調べた。さらに、樹冠部位を外側と内側に区分し、果実成熟過程を追跡調査した。これらの結果からエゾヤマザクラの受粉様式について検討した。

また近年、果実の未熟脱落の究極因は、限られた資源のもとでの雌による選択的脱落— Selective abortion —の結果であるとする考えが示されている（STEPHENSON & WINSOR 1986, CASPER 1988）。

果実は、大部分が母親の資源によって形成されている。したがって、この資源をめぐる種子（仔）間の競争の存在が知られている（WILSON & BURLEY 1983, UMA SHAANKER et al. 1988）。資源が比較的潤沢にある場合には、種子への配分も多く、仔の要求が満たされるであろうが、資源の制限が厳しくなるとともに、母親の選択も厳しくなるものと考えられる。被子植物の子房—果実は、仔間の資源をめぐる対立と、親子間の矛盾の場である（WESTOBY & RICE 1982, UMA SHAANKER et al. 1988）。近年、このような社会生物学的な観点を植物にも適用できるとする考えが発表されるようになり（WILSON & BURLEY 1983）、広く受け入れられつつあるが、それらを裏付ける知見はまだ必ずしも多くない。

第4節では、雌雄異株性の高木であるキハダについて、(1) 結果・結実におよぼす花粉の影響、および、(2) 資源の影響を調べた。また資源を制限した場合における果実および種子数の変化と種子サイズの変化とから、資源をめぐる親子間の対立について論議した。

この章では、開花の多少、結実の良否が種子の豊凶に連動することを考慮し、まず個々の種の果実生残過程に着目した。さらに数種を対象に果実の未熟脱落に関わる要因について、主として受粉の成否の面から検討した。

第1節 主な広葉樹の開花特性および果実成熟過程

1 樹種特性

ここで調べた樹種の分布および開花特性はすでに報告された図鑑（上原 1972, 宮部・工藤 1986, 佐藤 1990）および筆者の観察により、次のように要約される。

シラカンバ (*Betula platyphylla* SUKAT. var. *japonica* HARA), ウダイカンバ (*B. maximowicziana* REGEL), ダケカンバ (*B. ermanii* CHAM.): カンバ類は陽性の先駆樹であり、幼齢期には純林を形成することが多い。齢が高くなると一部の樹種と混交する場合もあるが、低標高の地域ではシラカンバ、ウダイカンバ、高標高になるとダケカンバが優占する。いずれも高木種であり、樹高はダケカンバが15~20 m, シラカンバ、ウダイカンバは20~25 m に達する。胸高直径の最大は3種とも50 cm を越える。雌雄同株であり、雄性花序と雌性花序が5月に開花する。風媒花である。

アカイタヤ (*Acer mono* MAXIM. var. *mayrii* KOIDZ.): イタヤカエデの変種で標高200~1000 m の地域に広く分布する高木である。樹高は20~25 m, 胸高直径50~60 cm に達する。イタヤカエデよりも早い時期に小枝の先に散房花序単位で緑黄色の花が開花する。雄性雑居花とされ、個体内あるいは花序内で雄花や雌花（退化した雄しべおよび雌しべのある両性花）が開花する。虫媒花である。

カツラ (*Cercidiphyllum japonicum* S. et Z.): 北海道の太平洋沿岸部に多く分布する高木種であり、樹高15~25 m, 胸高直径1 m 以上に達する。雌雄異株であり、風媒花である。雌性花序は2~6個の雌しべからなり、各雌しべには1個の鱗状苞がある。花弁やがく片はない。雄性花序は2~4個の鱗片と多数の雄しべからなる。

アズキナシ (*Sorbus alnifolia* C. KOCH): 北海道に限らず分布域が広い高木種である。美唄市周辺の森林においてもいたるところに生育する。樹高は10~15 m, 胸高直径30~50 cm に達する。雌雄同株の両性花で、集散花序をなし、個花は白色の花弁を展開する。子房は2室、各室に2胚珠があり、雄しべは20個である。虫媒花である。

シナノキ (*Tilia japonica* SIMK.): 比較的標高の高いところにも分布し、他の樹種と混交することが多い。高木種であり、樹高15~20 m, 胸高直径50~60 cm に達するとされ、いたるところで大径木がみられる。雌雄同株で、数個から数10個の花からなる集散花序である。1花は帯淡黄白色の花弁が5個、退化雄しべが5個、雄しべが20~30個からなる。虫媒化である。

オオバボダイジュ (*Tilia maximowicziana* SHIRASAWA): 肥沃地に他の広葉樹と混交して生育する高木種である。樹高 20 m, 胸高直径 1 m に達するとされている。雌雄同株で集散花序, 1 花には 5 個のく片, 花弁とヘラ型の退化雄しべ, 65~75 個の雄しべおよび 1 個の雌しべがある。虫媒花である。

2 調査方法

シラカンバ, ウダイカンバ, ダケカンバ: 調査は 1988 年および 1990 年に行った。開花してから雌性花序が成熟するまでを追跡調査した。調査木はシラカンバ, ウダイカンバが美咲市光珠内に生育する天然生木である。シラカンバは胸高直径 14 cm, ウダイカンバは約 40 cm である。ダケカンバは赤平市の道有林内から選定した天然生木であり, 胸高直径は約 50 cm である。調査した雌性花序数はシラカンバが 1988 年, 1990 年の順に 101, 50, ウダイカンバは同じく 72, 50, ダケカンバが 73, 30 であった。

アカイタヤ: 調査は 1988 年から 1990 年の間に, 美咲市およびその周辺地域で行った。開花型の調査は 1990 年に 128 個体について行った。調査木の胸高直径は 6~70 cm の範囲である。開花から果実成熟までの生残については 2 個体を対象に 1988 年から 1990 年まで調べた。花序に標識をつけその雌花 (退化雄しべのある両性花であるが便宜的に雌花とする) 数を定期的に数えた。調査雌花数は年次, 個体によって異なり, 128~1522 花である。

カツラ: 雌花が開花したシュート (30~50 cm) 8~14 本に標識をつけ, 果実成熟まで生残経過を調べた。調査木は美咲市光珠内の天然生木で, 胸高直径が 22 cm の雌個体である。調査は 1987 年から 1990 年まで続けた。1987 年は調査の開始が 6 月 12 日であり, 開花の始まりよりもやや遅れた。その他の年は 5 月 6 日から 5 月 16 日までにマークを終えた。果実の生残を追跡調査した雌花数は 1987 年から 1990 年まで順に, 279, 222, 152, 225 である。

アズキナシ: 1990 年に美咲市光珠内に生育する 3 個体を調査木として選んだ。3 個体はいずれも天然生木で樹高は 8~10 m, 胸高直径は 16~20 cm である。開花前に花序のある枝を選び, 花序に標識を付けた。花序内の開花数, 果実数を定期的に追跡調査した。調査した枝数は各個体から 6~12, 花序数が 29~70, 花数は 358~930 である。

シナノキ: 調査は美咲市光珠内の天然生木を対象とし, 1990 年, 1991 年とも 2 個体であるが, 両年に共通して調べたのは 1 個体である。調査木の胸高直径は個体 1 が 16 cm, その他は 30 cm 以上である。両年とも開花前の花芽 (ツボミ) の段階で花序に標識をつけ, 開花数および果実の生残数を追跡した。開花時期の調査は 2~3 日間隔で行ったが, 開花終了後の果実の生残については約 2 週間とし, 10 月上旬まで続けた。調査枝数は両年とも各個体 11 本, 花序数は個体当たり 30~91, 花芽数は 430~631 である。

オオバボダイジュ: 1991 年に美咲市光珠内から天然生の 2 個体を選んだ。2 個体とも樹高は約 10 m, 胸高直径は 20~30 cm である。花芽が確認できる段階で花序に標識をつけ, 開花が始ると花序の花数および開花数を調べた。開花期間中は 3~5 日間隔で調査を行い, 開花期終了後は約 2 週間間隔で 10 月上旬まで続けた。調査枝数は個体 1, 2 の順に, 11, 13 本, 花序数が 39, 74, 花芽数は 252, 386 である。

3 結 果

(1) 開花および果実の生残

1) シラカンバ, ウダイカンバ, ダケカンバ

カンバ類 3 種について, 開花から果実が成熟するまでの生残曲線を図-1 に示した。3 種とも開花した雌性花序は成熟にいたるまでほとんど脱落しない。未熟脱落が少ない傾向は 1988 年, 1990 年とも同じであり, 年次的な違いもみられず, 最終的な結果率はいずれも 90 % 以上に達した。3 種ともわずかに脱落したのは虫害によるものであった。したがって, これらの果実は著しい虫害や気象条件の異常が

ない限り成熟にいたる。

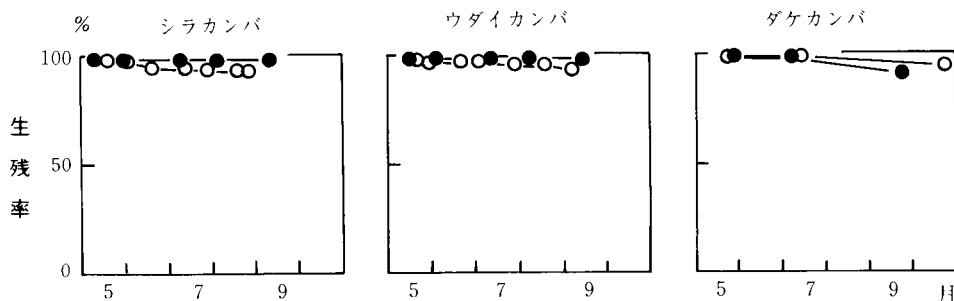


図-1 カンバ類3種の開花から果実成熟までの生残曲線

○: 1988, ●: 1990

2) アカイトヤ

北海道中央部においてアカイトヤの開花は4月20日頃から始まり、5月10日頃にはほとんどの個体が終了する。花序当たりの花数はイタヤカエデで調べた20~50花(道上ほか 1989)とほぼ同じである。花序内の花が全て雄花である個体(a), ほとんど雄花であるが僅かに雌花の咲く個体(b)および雄花と雌花で構成される個体(c, d)に分け

られた。そして雌花の咲く個体(c, d)では、花序内で雌花—雄花の順に開花するタイプ(雌花先熟), 雄花—雌花または雄花—雌花—雄花(雄花先熟)の順に咲くタイプが確認された。これらの出現割合はほぼ等しく(図-2), 個体の大きさや地域によって異なることはなかった。

図-3に果実の生残曲線を示した。雄花先熟, 雌花先熟個体とも開花後の初期から果実の脱落が始り, 最終的な結果率は年次, 個体による差が認められた。この脱落原因については, 他家受粉の失敗あるいは資源不足などによることが推測されるが, それ以外に虫害も認められ, 主要な要因を抽出するにはいたっていない。また, 雌雄の先熟性との関連も明瞭でない。

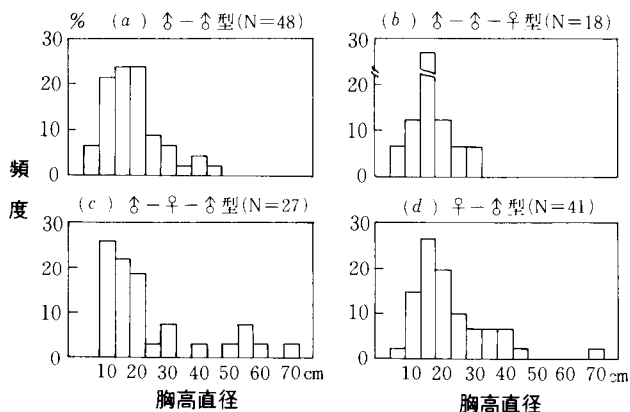


図-2 アカイトヤにおける開花型別頻度分布

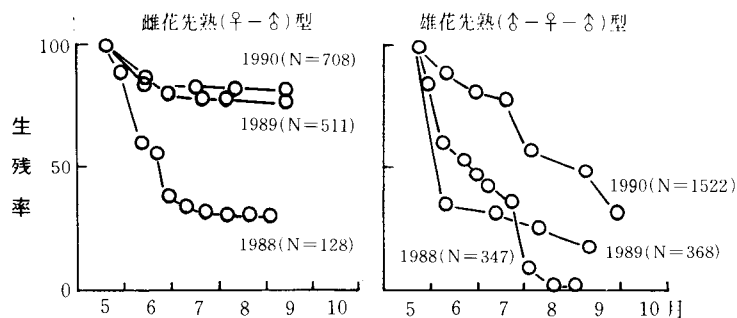


図-3 アカイトヤの開花から果実成熟までの生残曲線

3) カツラ

開花終了後の早い時期に多くの果実が未熟で脱落する。この傾向は4年間とも同様であった(図-4)。未熟果実の脱落は7月の中旬までつづくがその後は安定した。この時期から種子が発達するものとみら

れる。最終的な果実の生残率は年次的に異なった。1988年は約50%と高い。しかし、他の3年間は20%以下であった。雌雄異株であることから自家受粉の影響は除外されるが、集中的に脱落するパターンは受粉の成否に関連することを否定できない。

果実あたりに平均24粒の種子がつくられ(1987年)、平均種子重は果実の平均値で、0.3mgから0.7mgの範囲であった(図-5)。

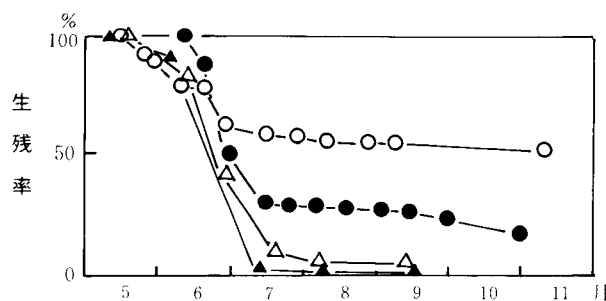


図-4 カツラの開花から果実成熟までの生残曲線

○: 1987, N=279(初期の雌花数)
●: 1988, N=222
△: 1989, N=152
▲: 1990, N=225

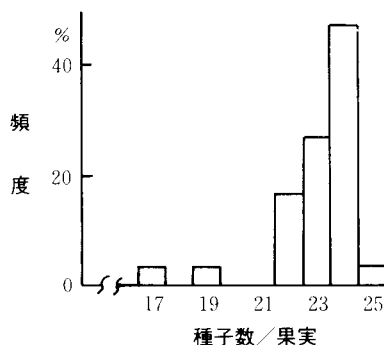


図-5 カツラの果実当たり種子数の頻度分布(1987)
果実数: 30

4) アズキナシ

1990年の開花の始りは5月中旬であり、約1週間ではほとんどの花が開花した(図-6)。開花せずに脱落する花芽は個体3で10%程度とみられたが、他の2個体ではほとんどなかった。開花終了後の6月7日から6月26日の間に果実は著しく脱落した。個体1、2の生残率はこの段階で30%程度まで低下したが、その後は果実が赤熟するまでほとんど脱落せずに推移した。個体3は期間中に2回の大幅な脱落が認められた。1回目の脱落時期は他個体と同じであるが、2回目は9月上旬である。結果的に果実の最終的な生残率は8.2%にとどまり、個体1、2の17.9%、25.2%に比べると1/2以下であった。個体3は、9月にアブラムシのため個体全体の葉の表面が黒褐色を呈した。このため光合成産物が十分に供給されず脱落した可能性が高い。開花後の脱落原因には自花、隣花の自家受粉の影響が考えられるが、強制的に他家受粉を行っても顕著な効果は確認できなかった。

5) シナノキ

花序あたりの花芽の数は個体によって異なり、個体平均では10~50個の範囲であった。個々の花序では、最大が約200の花芽にもおよぶものもわずかにみられた。枝に花序が確認できるのは6月上旬であるが、開花が始るのは、7月中旬である。図-7に、開花率および花芽から果実に至るまでの生残率を個体別に示した。花芽は開花せずに著しく脱落した。さらに開花直後に脱落するものが多く、両者を合

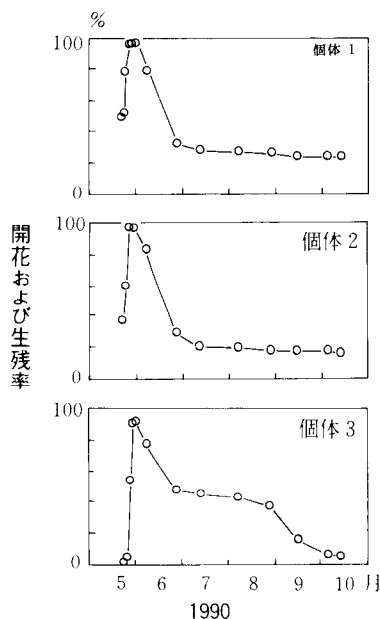


図-6 アズキナシの開花および果実の生残曲線

花芽数: 個体1: 930
個体2: 358
個体3: 477

計すると、開花最盛期までに個体によっても異なるが花芽全体の30~80%に達した。その後、7月下旬までに果実が未発達のまま脱落し、最終的な果実の生残率は著しく低かった。この傾向は年次や個体によって大きな違いがなかった。

1991年はシナノキの開葉直後にハモグリハバチの著しい被害が発生した。個体2ではほとんどの葉を失った。約1か月後に新葉を展開したが、この期間は開花前であり、開花への影響が大きいものと考えられる。ただし、1990年はハモグリハバチの目立った被害がなかったにもかかわらずやはり花芽が脱落した。開花しない花芽が多いことは、シナノキの特徴的な現象といえる。

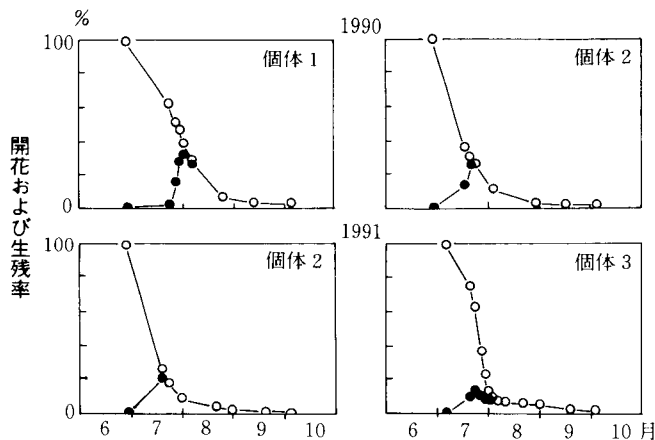


図-7 シナノキの開花および果実の生残曲線

○：花芽および果実，●：開花率

花芽数；1990，個体1：631，個体2：430

1991，個体2：717，個体3：1721

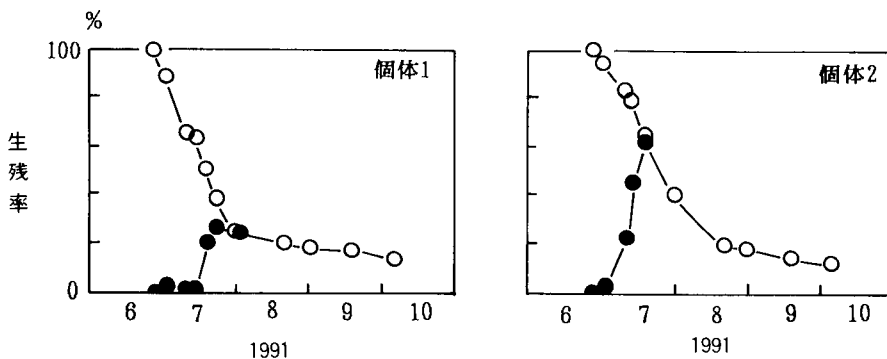


図-8 オオバボダイジュの開花および果実の生残曲線

○：花芽および果実，●：開花率

花芽数；個体1：252，個体2：386

6) オオバボダイジュ

オオバボダイジュは6月下旬から開花がはじまる。花序当たりの花数は1~16花の範囲であった。花序内で個花が順次開花するため、開花期は7月20日頃まで続いた。顕微鏡観察によると、葯に花粉が確認できる段階よりも葯が萎縮した時点で雌しべが受容的とみられたので、雄性先熟といえる。同属のシナノキよりも花は大きく、花卉展開時の花径は約15 mm、花長は8 mm、雌しべの長さは5 mmであった。開花期間中にはトラマルハナバチ、コマルハナバチなどが頻繁に訪花した。

花芽はツボミのまま開花せずに脱落する現象が観察された(図-8)。開花の始る時期から開花終了期までの間に、開花せずに脱落した花芽は全体の50%に達し、この傾向はシナノキと同様であった。ただし、シナノキと異なることは、開花して数時間後に脱落したものはほとんどなかったことである。果実の未熟脱落は8月20日頃まで続いたが、その後、脱落は少なく安定した状態で推移した。最終的な生残率は2個体を平均すると、開花数にたいして25.2%，花芽数に対しては12.2%にとどまった。

第2節 キタコブシ (*Magnolia kobus* Dc.) の開花のフェノロジーと受粉様式

1 調査方法

(1) 開花および果実の生残

個体当たりの開花数の調査は1個体(個体2)について1986年から1990年まで行った。調査木の樹高は8m、胸高直径が20cmである。開花時に約2mの枝10本の開花数を数え、その長さに相当する個体当たりの枝数を概算し、個体当たりの開花数を求めた。開花時期および個花の開花期間、花から果実成熟過程の調査は1988年と1989年に行った。個花に標識をつけて果実成熟まで一定の間隔で継続的に調べた。開花段階の観察は花卉の展開程度により開花段階を4区分(1988~1990)して行った。1991年には雌ずい、雄ずいの相対的な成熟度の推移を調べた。開花段階は2日毎に、雌雄の成熟度は毎日観察した。開花期終了後、果実の生残経過を1988年がほぼ10日間隔、1989年は1か月間隔で追跡調査した。観察した個体は3本である。調査木はいずれも北海道美幌市周辺に生育する天然生の個体である。

(2) 花粉媒介者

1989年の開花期間中に訪花昆虫を調べた。観察時間は7日間で延べ10時間である。観察の方法は観察者の一視野に入る約15花をマークし、その花への訪花昆虫を数えた。さらに、一部の訪花昆虫を捕獲して種を同定した。

(3) 強制受粉

強制他家受粉は1989年と1990年に行った。1989年は42個体の221花に対し強制的に受粉を行った。各個体の開花最盛期はわずかに異なったため強制受粉は4月21日から5月4日までの約10日間にわたって行った。この年は花の発達段階を区分せず開花した花を対象とした。強制受粉に用いた花粉は強制受粉の対象となった個体から2km以上離れた個体から採取した。受粉は、採取した葯にピンセットでわずかに傷をつけることで花粉を放出しやすくし、それを雌しべに直接触れさせる方法とした。

1990年は花の発達段階を4段階に区分し、それぞれに強制受粉を行った。処理数を表-1に示した。花粉の採取地および強制受粉の方法は1989年と同じである。処理した花は開花前のツボミ段階と処理後の開花期が終了するまで個々の花に袋をかけ、花粉媒介者の訪花を遮断した。また両年とも強制受粉と同一個体に自然受粉の花を対象としてマークし、結実経過を追跡調査した。

表-1 キタコブシの花の発達段階別の処理数

年	処 理	花の発達段階	花数
1989	自然受粉	—	770
	強制他家受粉	—	282
	無受粉(袋かけ)	—	37
1990	強制他家受粉	1	63
	〃	2	64
	〃	3	91
	〃	4	64

(4) 果実当たりの種子数

1990年は、果実が淡い赤色になりはじめた9月に果実を収穫した。収穫した果実から種子を取りだし、健全種子、虫害種子、未熟種子に区分して果実当たりの種子数を調べた。

2 結 果

(1) 樹種特性および開花のフェノロジー

キタコブシは北海道に広く分布する高木種であり、雌雄同株の両性花である。同属のホオノキにくらべると花は小さく、開花時期は早い。花芽は開花前年の秋に形成され、早春に気温の上昇にともなって花芽が膨らみはじめる。開花は北海道中央部において4月下旬から5月上旬である(図-9上)。花は3枚の白色のガク片と3枚の花弁を有し、中央部に雌花柱がある。雌花柱には平均54個の雌しべが着生する。そして、雌花柱をとりまくように平均66本の雄しべがある。開花過程を詳しく調べると、まず芽鱗が割れ、がく片がわずかに露出する(段階1)。その翌日にはがく片が半分以上露出し、やや緩む(段

階2)。この時点で雌しべはすでに反り返っていることから受容的とみられる。しかし、雄しべは雌花柱に寄りそい、この段階では花粉を放出しない。その後、がく片、花弁が展開する(段階3)。この時点で雌花柱頭が露出するが、反り返った雌しべは減少する。雄しべはやや広がるが花粉は自然状態では放出せず、人為的に傷をつけるとわずかに放出した。この段階の後半には自然状態でも雄しべから花粉が放出した。大部分の花は花芽が展開してから数日後に花弁が褐色になり(段階4)落下する。個花の寿命は7~8日間であった(図-9下)。個花における雌しべの受容性の減少と雄しべの発達過程を図-10に示した。雌雄は活性のある段階が同居することになり、その期間は3~4日となる。花粉媒介者の訪花時期は花弁展開後であり、花粉が放出される時期に限られる。ところが、この時期は雌の受容性はかなり低下していることになる。個体内における個花の開花時期にわずかながら差があり、個体の開花期間は約2週間であった。

同一個体における開花数の年次推移を図-11に示した。1986年は開花数が少なく、個体全体の開花数が数えられ、その数は約40花であった。翌年は著しく増加し、その翌年は再び減少した。5年間の結果では、隔年で開花の多少を繰り返す明瞭な規則性が認められた。

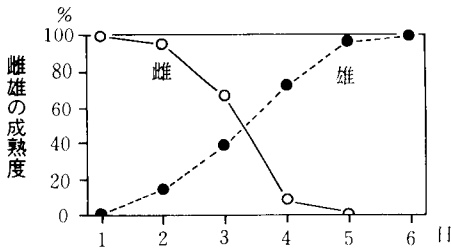


図-10 個花における雌雄の成熟度

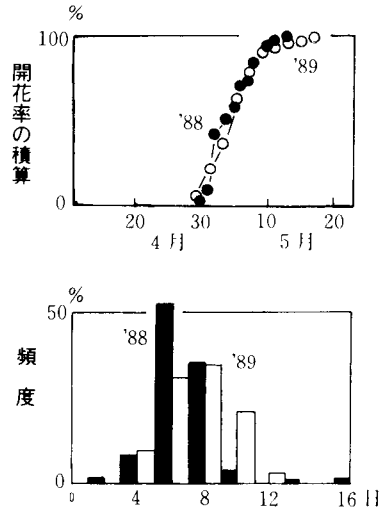


図-9 キタコブシ開花時期(上)および個花の開花期間(下)

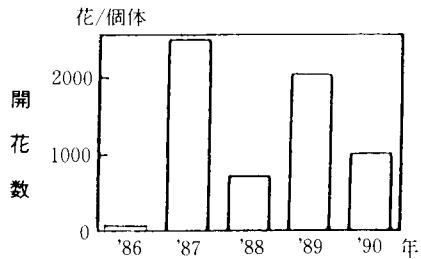


図-11 同一個体における開花数の年次推移

(2) 花粉媒介者

開花初期には受粉に有効とみられる昆虫はほとんど訪花しなかった。開花後半になるとわずかに訪花昆虫を観察した。捕獲して確認した昆虫は双翅目、膜翅目、鞘翅目などであるが、その中で一般にヒラタアブ科の種が花粉媒介者として有効とみられている。観察中にトラマルハナバチやオオマルハナバチの訪花も確認されたが、訪花頻度は著しく少なく、捕獲することはできなかった。また、

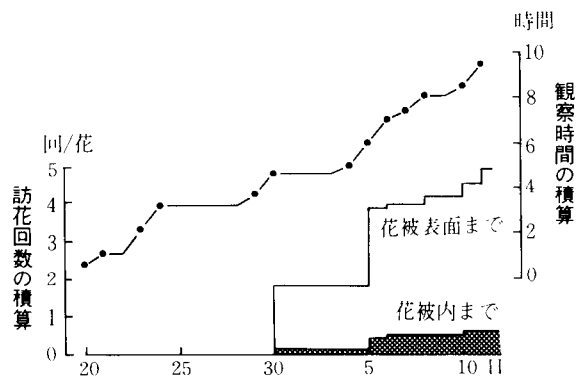


図-12 昆虫の訪花回数の積算(1989年)

●: 観察時間の積算

ビロードツリアブなどの訪花もみられた。これらの昆虫の活動は気象条件に左右され、風の強い日、気温の低い日にはほとんど訪花はなかった。開花期間中に花被内までの訪花回数は花当たり1回以下であり(図-12)、花粉媒介者の訪花は著しく少なかった。

(3) 花から果実成熟までの生残

花卉が褐色になり落下すると、雌花柱は濃い緑色を呈し、やや大きくなる。ほぼそのままの状態で約2カ月間維持されるが、7月下旬に多くの果実が脱落した。脱落しない果実は花柱のところどころに膨らみが観察された。膨らみは種子の発達によるもので、その数は果実によって異なり、自然受粉では、少なれば1箇所、多いものでは30箇所に達した。未熟で脱落する果実にはほとんど膨らみがないことから、種子形成がないものとみられる。果実の脱落はこの時期に集中し、その後はほとんど脱落しない。最終的な結果率は年次によって異なるが、5%から40%であった(図-13)。

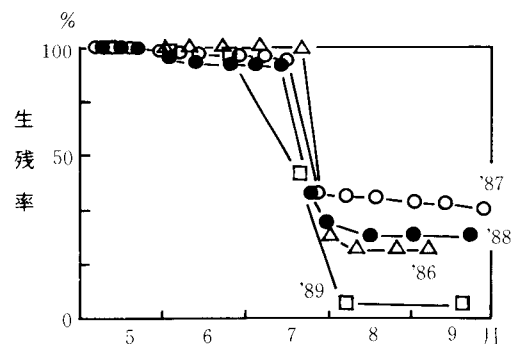


図-13 花から果実成熟までの生残曲線

(4) 花の発達と強制受粉

強制受粉を行うと(1989年)7月下旬の果実落下が減少し、果実の生残率は有意に高くなった($P < 0.001$, 図-14 左上)。しかし、強制受粉をしたにもかかわらず未熟で脱落した果実が約60%に達した。花の発達段階別に行った強制受粉(1990年)による結果率を図-14 右に示した。発達段階1の結果率は90%以上であり、段階2では約80%の結果率を示し、いずれも高かった。しかし、発達段階3や4に進むと結果率は低くなる傾向が認められた。花の発達初期に花粉を付加するとほとんどの花が結実することは、雌しべの受容性が最大であり、雌性先熟であることを示す。このことは雌しべの発達度を調べた結果と対応している。ただし、段階1, 2とも花卉が展開していない段階である。したがって、自然条件下ではこの段階に花粉が運ばれることはほとんどない。つまり、花粉が運ばれない時期に雌しべの受容性が最大であった。

最も発達の進んだ段階4では強制受粉を施したにもかかわらず、数%が結果したにすぎない。雌性の受容性が低下したためとみられる。

この年の自然受粉の結果率は約15%であった(図-14 左下)。したがって、通常は花卉が展開している段階3か4で受粉するものと推測される。この両段階の強制受粉の平均結果率は30%であり、この値は自然受粉よりも有意に高かった($P < 0.001$)。このことから、キタコブシの結果には、花粉が大きな制限要因になっているといえよう。

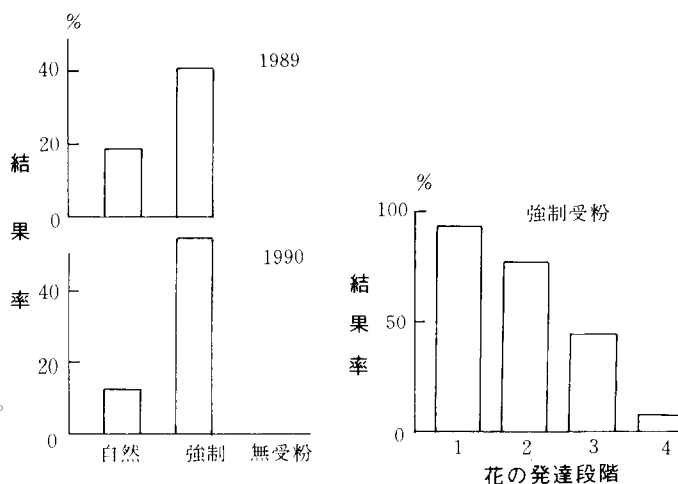


図-14 花の発達にともなう強制他家受粉の効果

(5) 果実当たりの種子数

果実当たりにつくられた種子数の頻度分布を図-15に示した。強制受粉は花の発達段階1から3において果実当たりの種子数を多く生産した。しかし、段階4では、80%以上の果実が5粒以内であった。自然受粉の頻度はそれと似た値であり、また平均値もほぼ同じであった。このことから、自然条件下では、段階3か4で受粉することがうかがえる。この結果から、キタコブシは雌性の受容性が高い段階、すなわち花の発達初期に花粉が十分に供給されるならば、多くの種子をつくることが可能である。

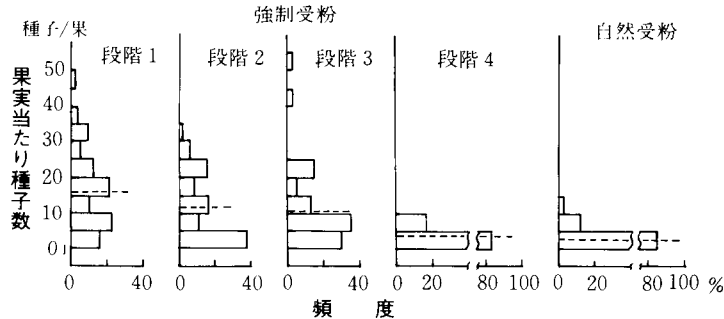


図-15 強制他家受粉および自然受粉における果実当たり種子数の頻度分布
-----: 平均種子数

(6) 個体の結果率

3個体における結果率の年次推移を図-16に示した。個体1の1986年、個体3の1986年、1987年は不明であるが、この種の特徴として、結果率は一般に低かった。また、結果率は同一個体で年次的に高低があるが、規則性はみられない。しかし、年次間には各個体に共通的な高低があり、1989年はいずれも低い結果率であった。一方、1987年、1988年は高い。そして、1990年はそれらの中間である。個体2について、開花数(図-11)と見比べると、結果率は必ずしも花の豊凶と一致しない。1987年と1989年はほぼ同程度に開花数の多い年であったが、結果率は相反した。したがって、結果率の高低は開花数の多少に依存するのではなく、受粉の成功をとりまく条件によって異なったようである。

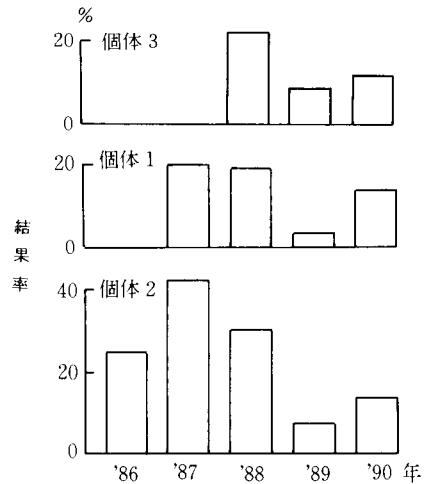


図-16 個体別にみた結果率の年次推移

(7) 開花時期と結果率

全調査個体の開花時期を5日間隔でまとめ、その結果率を図-17に示した。3年間ともほぼ同様な傾向を示し、開花時期の遅い花は結果率が高かった。各個体について示したのが図-18である。黒丸は調査対象とした開花数の積算である。対象とした花数は個体によって、また開

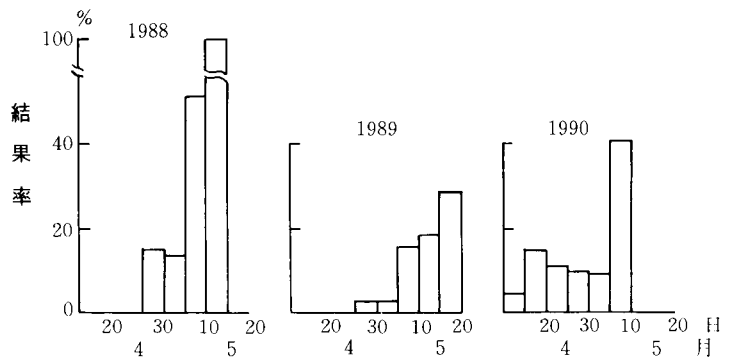


図-17 開花時期による結果率の違い

花時期によって異なり一定ではないが、開花時期別の結果率は各個体とも右上がりの傾向を示した。この傾向と必ずしも一致しないのは1989年の個体1、1990年の個体3であり、最も遅い時期に開花したものが結果しなかった。しかし、その前までの結果率をみると、遅く開花した花の結果率が高い傾向を示している。つまり、個花でみると、開花時期の早晩により結果率が異なり、遅く開花した花は早く開花した花よりも結果率が高かった。この傾向は年次が異なっても変わらない。

個体の開花時期はわずかに差があり、個体3、1、2の順に開花した。これは生育環境の違いによるとみられ、毎年、ほぼ同じであった。しかし、個花の場合とは異なり、開花の遅い個体が特に高い結果率を示すわけではなかった（図-16）。

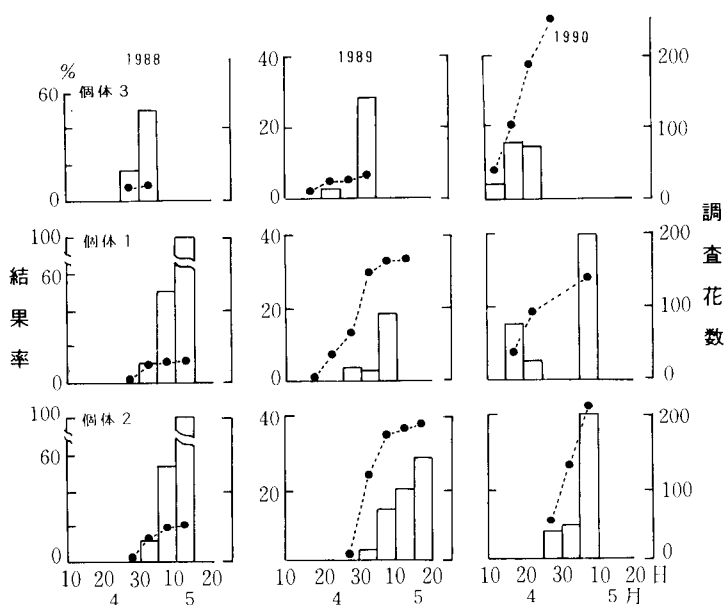


図-18 個体別、年次別の開花時期と結果率

●：調査花数の積算

第3節 エゾヤマザクラ (*Prunus sargentii* REHDER) の花粉媒介者の訪花行動と結実

1 調査方法

(1) 開花

1987年と1988年に、個花の発達過程を調べた。両年とも同一個体を対象に5月5日から開花期の終了する5月末まで、1～3日間隔で観察した。観察の方法は花芽であることが識別できる段階でシュート単位に標識を付け、各シュートの全花数および各発達段階の花数を調べた。花の発達段階は①花芽が膨らむ、②花柄がのび、ガク片が割れる、③花弁が展開する、④花弁が落下する、⑤雌しべが落下する、の5段階に分けた。調査花数は1987年が229花、1988年が287花である。

(2) 果実の成熟過程および強制受粉

1987年から1989年まで、花から果実が成熟するまでの過程を追跡調査した。また、1988年には袋かけ（無受粉）および強制自家受粉、強制他家受粉を行った。調査個体数、花数などの概要を表-2に示した。

1990年に、北海道立林業試験場（美唄市）の構内に生育する個体（平地）とそこから約5km離れた実験林に生育する個体（山地）について開花部位を樹冠の外側と内側に分けて、自然受粉と強制他家受粉

による結果率の違いを調べた(表-3)。1991年には平地、山地の各3個体について自然受粉の結果率を調べた(表-4)。樹冠の内側、外側の区分を模式的に図-19に示した。各年とも果実が黒熟し始めた6月末を果実の成熟とみなし結果率とした。

表-2 エゾヤマザクラの処理および花数

年	処 理	個体数	枝数	花数
1987	自然受粉	2	10	411
1988	自然受粉	2	13	542
	無受粉(袋かけ)	2	58	186
	強制自家受粉	2	20	67
	強制他家受粉	2	20	192
1980	自然受粉	2	10	422

表-3 エゾヤマザクラの処理および調査花数(1990)

処 理	花位置	山 地		平 地	
		枝数	花数	枝数	花数
自 然 受 粉	樹冠外側	33	1009	30	999
	内側	33	896	30	676
強制他家受粉	樹冠外側	20	371	10	258
	内側	20	304	10	229

表-4 エゾヤマザクラの調査の概要(1991)

	個体No.	花位置	枝数	花数	平均枝長	平均葉数
平 地	1	外側	10	343	36.1	28.1
		内側	10	226	49.3	19.0
	2	外側	10	402	42.9	48.9
		内側	10	237	54.6	39.2
	3	外側	10	332	39.9	40.5
		内側	10	219	40.8	26.6
山 地	4	外側	10	531	61.4	50.6
		内側	10	325	56.9	46.0
	5	外側	10	193	59.2	45.9
		内側	10	174	93.9	47.8
	6	外側	10	209	46.1	34.4
		内側	10	130	34.1	14.9

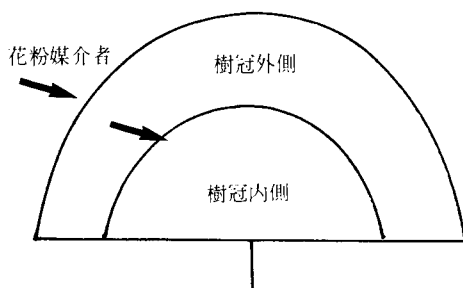


図-19 樹冠内側、外側区分の模式図

(3) 花粉媒介者

1991年に平地(個体1)と山地(個体2)に生育する個体において花粉媒介者の訪花を調べた。観察時間は開花最盛期である5月7日の午前10時から午後4時までの6時間であり、2本の個体は同一時間帯に調べられた。山地の個体は樹冠全体に、平地では樹冠の約1/5の枝に訪れる花粉媒介者の種類、訪花頻度、最初に訪れる樹冠部位、訪花1回当たりの訪花数などを調べた。

(4) 花、葉の密度

1991年に果実生残を追跡調査した6個体について、マークした枝を単位として枝の総延長、花数および展開した葉の数を調べた。

2 結 果

(1) 樹種特性および開花のフェノロジー

エゾヤマザクラは北海道の丘陵地帯に生育し、他の樹種と混交する高木である。樹高は20m以上、胸高直径は大きいものでは90cmに達する。公園緑化や街路樹として各地で植栽されている。

花は1本の雌しべと数10本の雄しべからなる両性花である。花は蜜を分泌する。北海道中央部における開花時期は5月上旬である。開花段階別の構成割合を図-20に示した。年次によって開花時期、開花期間に大きな違いはみられなかった。両年とも各開花段階への進行は急速であり、がく片が割れると個体内ではほぼ一斉に花卉を展開する。個体内における花卉の展開した花の数が最大に達するのは開花が始まった2日後位であり、個体の開花期間はその年の気象条件にも左右されるが、花卉が展開してから落下するまで7~9日間である。したがって、個体内では開花および花の終りもほぼ一斉的であり、開花期間も比較的短い。

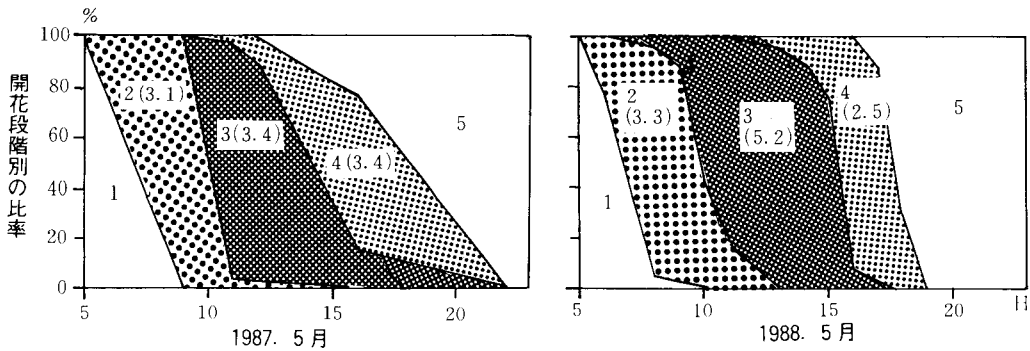
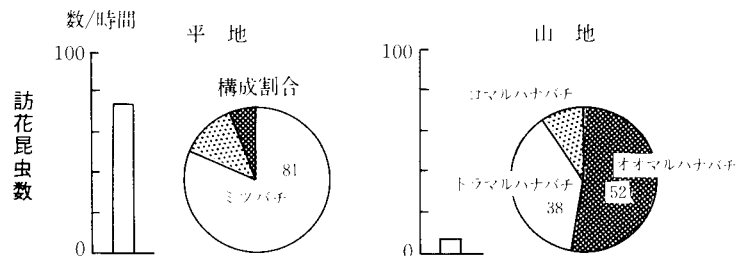


図-20 エゾヤマザクラの開花期間

1: 花芽がふくらむ, 2: 花柄が伸び, ガク片が割れる
 3: 花弁展開, 4: 花弁落下, 5: 雌しべ落下
 ()の数値は日数を示す。

(2) 訪花昆虫の種類

訪花昆虫の種名と、その構成割合および時間当たりの訪花頻度を図-21に示した。訪花昆虫の種は個体の生育地によってやや異なった。平地ではミツバチが全訪花昆虫の81%を占めた。その他ではコマルハナバチやオオマルハナバチであった。これ

図-21 エゾヤマザクラにおける訪花昆虫の種構成および個体数
数値は構成割合を示す。

に対して山地では最も多かったのがオオマルハナバチであり、次いでトラマルハナバチ、コマルハナバチの順である。そして、観察時間当たりの訪花昆虫の総数は平地が山地の約10倍に達した。この違いはミツバチの訪花頻度の高低によるものである。

(3) 訪花昆虫の樹冠内の移動および訪花数

訪花昆虫が最初に訪れた樹冠部位を昆虫の種類、観察木の生育地別に図-22に示した。昆虫が最初に訪れるのは樹冠外側の花で著しく多い傾向が認められた。訪花した4種とも、また、両生育地とも同じであった。

訪花頻度が比較的高かった3種の昆虫について、樹冠部位での移動を図-23左に示した。図左の外-内および内-外は飛来および飛び去る際の樹冠部位であり、樹冠外側と内側へ飛来したもの的一部分である。ミツバチの場合、樹冠外側に飛来した約

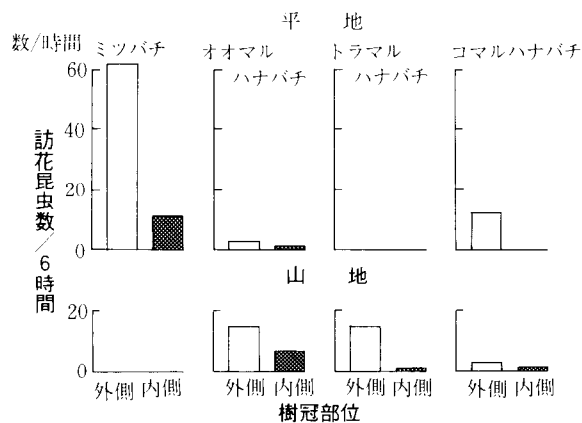


図-22 花粉媒介者の最初の訪花樹冠部位

半数は樹冠内側に移動した。また、樹冠内側へ訪れ、その後、外側への移動もみられた。しかし、最初に樹冠内側へ訪れる頻度が低かったため全体としてはわずかである。最初に訪花した樹冠部位の割合は樹冠外側が90%以上であったのに対し、最終の訪花部位は約60%に低下した。すなわち、最初に樹冠外側に飛来したミツバチは樹冠内の花を次々と訪れ、その個体から飛去る時点では、樹冠内側からが増加した。

オオマルハナバチはミツバチよりも樹冠外側から内側への移動が少なかった。最初に樹冠内側へ飛来し、そこから飛去る、あるいは外側へ移動して飛去る頻度とほぼ同じであった。

トラマルハナバチは最初に樹冠外側に飛来して樹冠内側まで移動した頻度が最も高く、全体の70%を占めた。そして、樹冠内側から外側へは移動しなかった。

1回当たりの訪花数の頻度分布を図-23右に示した。いずれの種も10花以内に最大があり、それ以上の訪花数になると頻度は低くなる。オオマルハナバチやミツバチでは100花を超えることがほとんどなかった。しかし、トラマルハナバチは、1回当たりの訪花数が比較的多く、最大は320花に達した。

(4) 花から果実成熟までの生残

1987年～1989年までの自然受粉による果実の生残曲線を図-24左に示した。各年とも開花時期の終了する5月下旬に果実の未熟脱落が著しく多い。最終的な生残率は年次的にやや差はあるが40%以下であった。

無受粉（袋かけ）、強制自家受粉（花粉は同一個体）の果実の生残経過（1988年）をみると（図-24右）、無受粉と強制自家受粉は5月上旬までにほとんどの果実が未熟で脱落した。脱落時期は自然受粉において果実が大量に脱落する時期と同じであった。しかし、強制他家受粉（花粉は別個体）はわずかな脱落にとどまり、自然受粉との間に有意な差が認められた（ $\chi^2 = 4.973$, $P < 0.05$ ）。したがって、自家不和合であり、早期に果実が未熟脱落する大きな要因は他家花粉が十分に運ばれていないこと、また自家受粉が多いことなどが推測される。

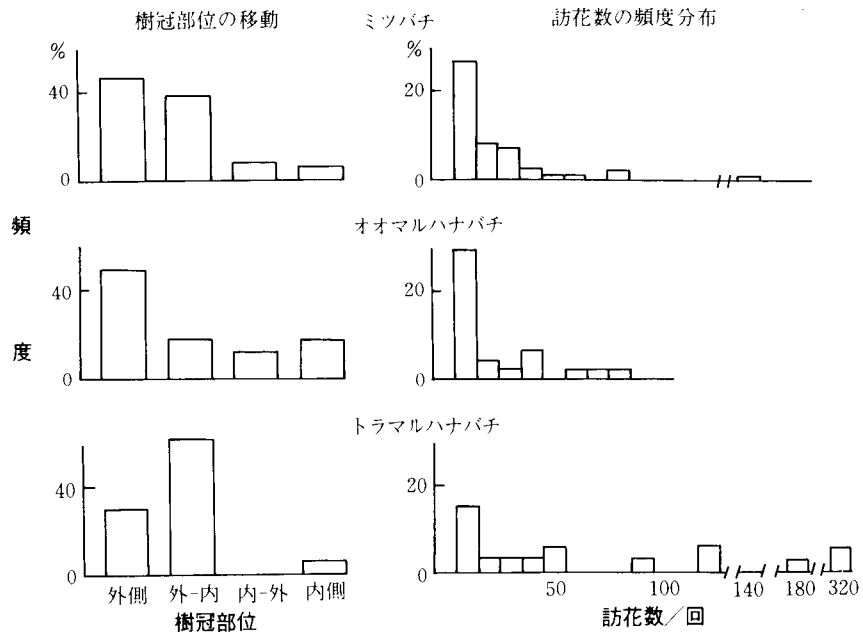


図-23 花粉媒介者の樹冠部位の移動および訪花数の頻度分布

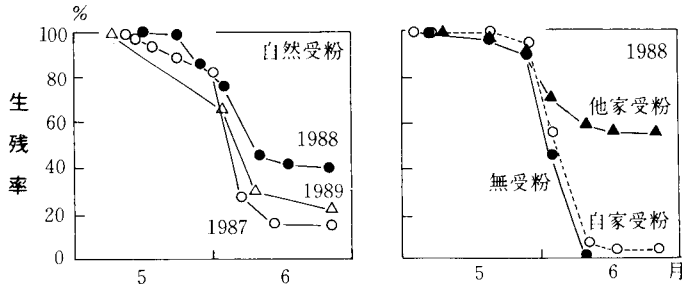


図-24 花から果実成熟までの生残曲線

(5) 樹冠内側と外側の結果率

樹冠内側と外側に区分した山地と平地における自然受粉および強制他家受粉の結果率(1990年)を図-25に示した。強制他家受粉の結果率は生育地や開花した樹冠部位が異なっても、いずれも0.1%水準で自然受粉より有意に高かった。したがって、個体内ではいずれの樹冠部位でも他家受粉が不十分のようにみられた。自然受粉の結果率をみると、平地では樹冠の内側よりも外側が高かった($\chi^2 = 11.4$, $P < 0.001$)。一方、山地では平地とは必ずしも同じ傾向を示さず、樹冠内側が外側よりも有意に高かった($\chi^2 = 17.4$, $P < 0.001$)。このように樹冠内の部位によって、また生育地によって結果率が異なる傾向がみられたため、1991年に個体数を増加して確かめた。

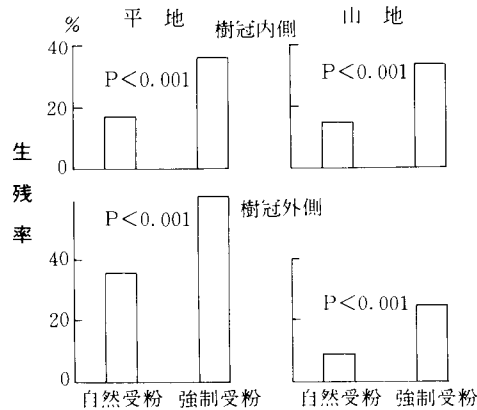


図-25 自然受粉、強制他家受粉の果実の生残率

1991年の果実の生残曲線を個体別に図-26に示した。平地の3個体中2個体は樹冠外側の生残率が有意に高かった。しかし、平地の1個体および山地の3個体は樹冠外側と内側との間に差は認められなかった。樹冠内側と外側の結果率に差が認められた個体は結果率が比較的高く、明瞭な差が認められなかった個体に共通なことは結果率が低いことであった。

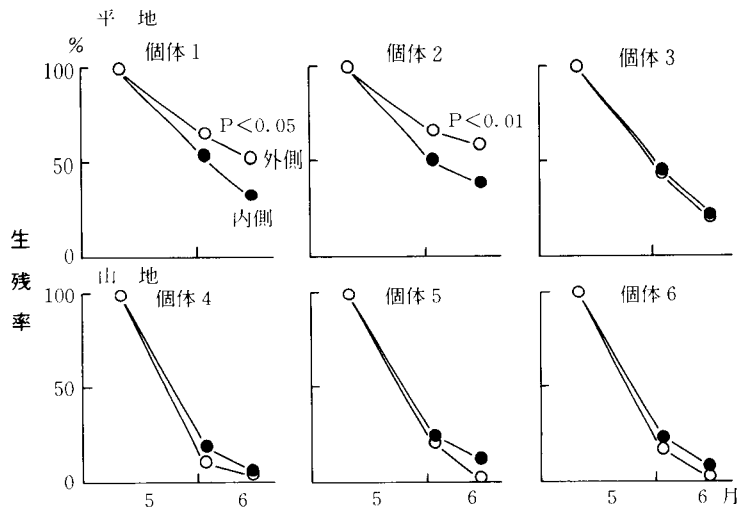


図-26 花から果実成熟までの生残曲線の樹冠部位による違い

(6) 花および葉密度と結果数

花粉媒介者が頻繁に飛来するには、花が集って咲いていることが有効であるかもしれない。それによって結果率が高まることも考えられる。単位枝長当たりの開花数を花密度とし、結果数との関係を生育地、樹冠の部位にわけて図-27に示した。それぞれ3個体30本のシュート単位の値である。平地における花密度は0.2花/1cmから1.6花/1cmの範囲であった。樹冠内側と外側を比較すると、内側は花密度0.8以下のシュートが大半であるが、外側は0.8以上が約1/2を占めた。一方、山地では、樹冠内側が外側よりも花密度の低いシュートがやや多いが大きな差ではない。平地の樹冠外側は内側よりも花密度が高く、結果率に反映した可能性はある。しかし、樹冠外側あるいは樹冠内側に限ってみると花密度と結果数との間の相関は低い。この傾向は山地においても同じであった。したがって、花密度は結果率にたいしてそれほど大きくは反映していないとみるのが妥当であろう。

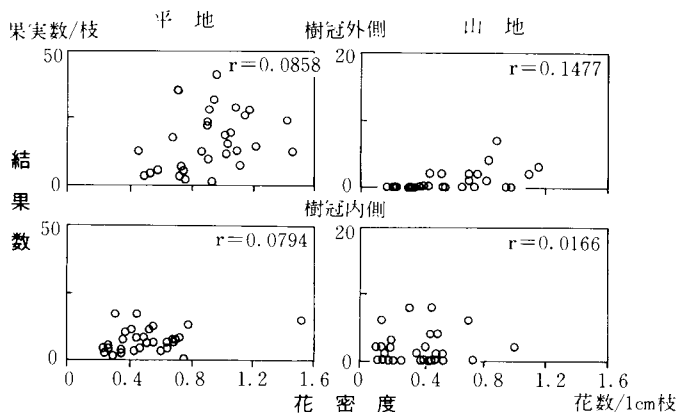


図-27 花密度と結果数との関係

果実成熟のためには光合成産物、すなわち資源が供給されなければならない。開花から果実成熟までの資源量として、単位枝長当たりの葉の数を葉密度として目安にした。葉密度と結果数との関係を図-28に示した。葉密度においても花密度と同様に平地の樹冠外側は内側よりも高い密度のシュートが多い。しかし、樹冠内側あるいは外側の中ではほとんど相関がなかった。このような傾向は山地でも同様である。したがって、果実が成熟することに対して、ここで調べた範囲の葉量では顕著な影響がみられなかった。ただし、果実や種子の大きさに影響しているかもしれないが、ここでは確認していない。

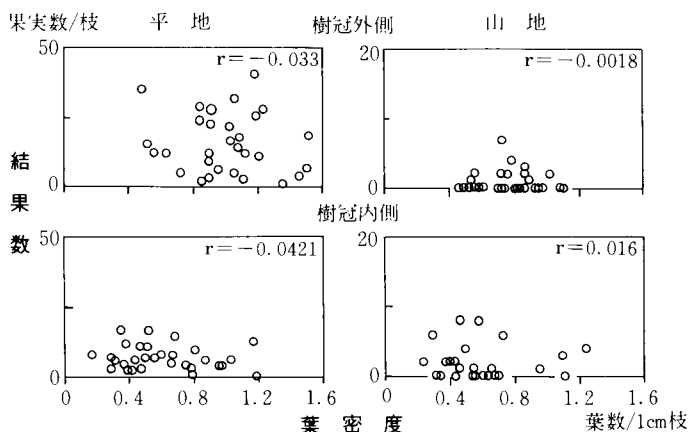


図-28 葉密度と結果数との関係

第4節 キハダ (*Phellodendron amurense* Rupr. var. *sachalinense* Fr. Schm.)

の結果・結実に対する花粉と資源の効果

1 調査方法

実験および観察は1987年から1989年まで北海道美幌市において行った。観察は雌個体が1本、雄個体は花粉採取木も含めて2本であり、いずれも天然生木である。雌個体の樹高は8m、胸高直径が18cm、4本の株で成立している中の1本を選んだ。この個体の周囲は農地と池であり、孤立的に生育する。雄個体1は雌個体から約5km離れた山地の林道沿いに生育し、大きさは雌個体とはほぼ同じである。雄個体2は雌個体から約1km離れた位置に生育し、樹高が17m、胸高直径は39cmである。

3年間の各処理とその時期および花序数を表-5に示した。強制受粉は、花粉が露出した葯を採取し、直ちに開花中の雌花に直接触れさせることによって行った。実施回数は1989年が開花期間中に3回、他の2年は1回であり、いずれも開花最盛期に実施した。花粉は1987年が雄個体1から、他の2年は雄個体2から採取した。

摘葉処理は開花期の終りに行った。キハダの花序は通常、20~60cmの枝の先端に開花し、花序の周囲に3~5枚の羽状複葉が展開する。この葉をすべて除去した。

雌花の発達過程を1987年に調べた。あらかじめ開花段階を4段階に区分し、開花初期にマークした15花序622花を対象に2~3日間隔で行った。開花段階1は花弁がわずかに割れた状態、段階2は花弁が展開し

て柱頭が露出した状態とした。花弁が脱落した状態を段階3とし、段階4は柱頭が黒色になり萎縮するか脱落した段階とした。この区分によって、全花数にたいする各段階の花数の割合を求めた。

一方、雄花は1989年に雄個体2において14花序1100花を対象に2~4日間隔で開花数を調べた。

1987年の開花期間中に6回、合計120の雌花を採取し、雌花柱頭の花粉数を調べた。スライドガラス上のクリセリンと乳酸溶液内で1雌花ごとに柱頭をすり潰し、顕微鏡観察によってキハダとみられる花粉粒を数えた。

花から果実が成熟するまでの経過は1~2週間間隔で各果序の果実数を調べた。各年とも9月末に果実を収穫した。各果序から10果実を選び、果実内の種子数を調べた。それらの種子を切断して充実の有無を確認した。種子重は各果序から別な10果実を選び、全種子を取りだし、80℃で48時間乾燥後に1粒づつ秤量した。ただし、10果実以下の果序は全果実を種子数の調査にあてた。20果実以下の果序は種子数調査に供した残りの果実について種子を秤量した。これらの測定値から、花序当たりの種子総数、種子総重を求めた。

2 結果

(1) 樹種特性

キハダは北海道全域に天然分布し、樹高20m以上、胸高直径50cmを越える個体もしばしば観察される。地表が攪乱されると稚苗が発生するが、若齢時に枯死することが多い。このため、単本的あるいは数本の株として成立することが多く、純林を形成することは稀である。雌雄異株であり、花粉は昆虫に

表-5 キハダの処理時期および花数

年	処 理	処理月日	花序数	花数
1987	自然受粉		17	799(47) ²
	強制受粉	6.16	16	567(37)
1988	自然受粉		15	500(33)
	強制受粉	6.20	10	582(58)
	摘 葉	6.28	15	519(35)
	無 受 粉	6.10~6.28 ¹	15	700(54)
1989	自然受粉+摘葉		15	677(45)
	強制受粉+摘葉	7+6.28	11	643(59)
	強制受粉	6.17, 19, 22	26	1090(42)
	強制受粉+摘葉	7+6.28	24	876(37)

¹ 袋入りにより花粉媒介者を遮断した期間

² ()内は花序当たりの平均花数

よって媒介される。雌、雄とも個花は小さいが、数10個が集った円錐花序である。6月に開花し、果実は9月になると黒熟し、種子は主として鳥によって散布される。

(2) 開花パターンと雌花柱頭の花粉粒

雌花の開花パターンを図-29に示した。北海道中央部における開花は雌花、雄花とも6月中旬である。雌花の開花を個体レベルでみると、段階1の期間が短く、ほぼ一斉的な開花である。開花最盛期である段階2の期間は約6日間である。この時期には花粉媒介者とみられるミツバチが頻繁に訪れた。受粉可能な開花期間を開花段階1から段階3の初期までとすれば、この期間は10日以上となり、比較的長い。一方、雄花は花序内の個花が順次開花し、個体レベルでは約20日間にわたることを観察した。したがって、雌花の開花期間とほぼ同じかそれよりもやや長い。雄花を訪れる昆虫はミツバチが多く、それ以外ではマルハナバチ類、アオハナムグリや双翅目の種などが観察された。

雌花柱頭の花粉粒の頻度分布を図-30に示した。花粉が確認されなかった雌花は全数の13%であった。最多は60粒以上に達したが、10粒以上を受粉した雌花は少ない。1~5粒を受粉した雌花が半数以上を占めた。

(3) 花から果実成熟までの生残

開花した花が果実として成熟するまでの生残曲線を図-31に示した。花粉媒介者の訪花を遮断すると果実は全て早い時期に脱落することから、受粉なしには結果しない。自然受粉において成熟した果実は1987年を除いて70~80%である。1987年は9月上旬の台風によって多くの果実が落下した。これを除外して、8月下旬までの生残率をみると、他の年とほとんど差がない。キハダの果実の生残率は通常、かなり高いとみてさしつかえない。自然受粉と強制受粉の間の生残数の違いについて χ^2 検定を行った。強制受粉の効果は年によってやや異なり、生残率が高まった年(1987: $\chi^2=88.281$, $P<0.001$), 全く効果のみられない年がある(1988: $\chi^2=5.7916$, $P<0.001$, 1989: $\chi^2=0.3144$, $P<0.1$)。しかし、いずれも自然受粉との間に大きな差がない。

摘葉処理を行うと、未熟で脱落する果実が増加した。自然受粉の対照と摘葉(1988: $\chi^2=35.749$, $P<0.001$, 1989: $\chi^2=49.042$, $P<0.001$), および強制受粉の対照と摘葉(1989: $\chi^2=43.796$, $P<0.001$)との間にはそれぞれ有意差が認められた。しかし、脱落果実の差はわずかである。

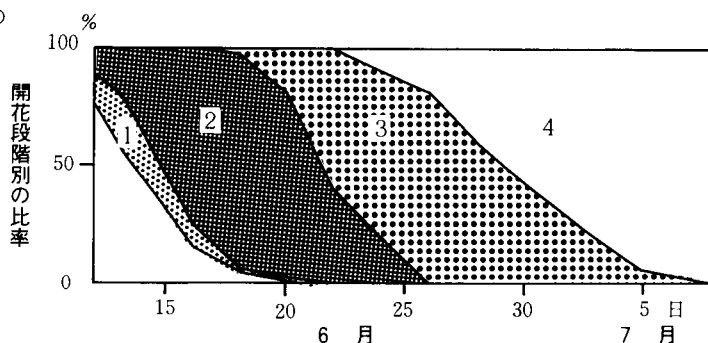


図-29 キハダの雌花の開花期間

1: 花弁が割れる 2: 花弁が展開
3: 花弁が落下 4: 柱頭が萎凋するか落下

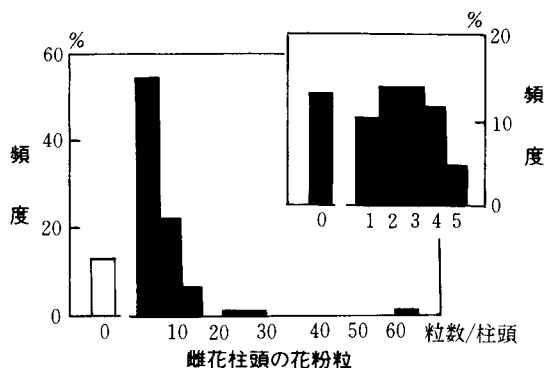


図-30 雌花柱頭における花粉粒の頻度分布

5粒以下の分布を右上に示した。
白抜きは花粉が確認されなかった雌花

花序サイズと成熟果実数との関係を図-32 に示した。花序サイズが大きくなるにつれて成熟果実数が増える。各処理とも直線的に増加することから、花序サイズの大小にかかわらず果実の成熟率はほぼ一定とみなされる。また、摘葉処理では花序サイズが大きくなると無摘葉よりも成熟果実数が減少した。

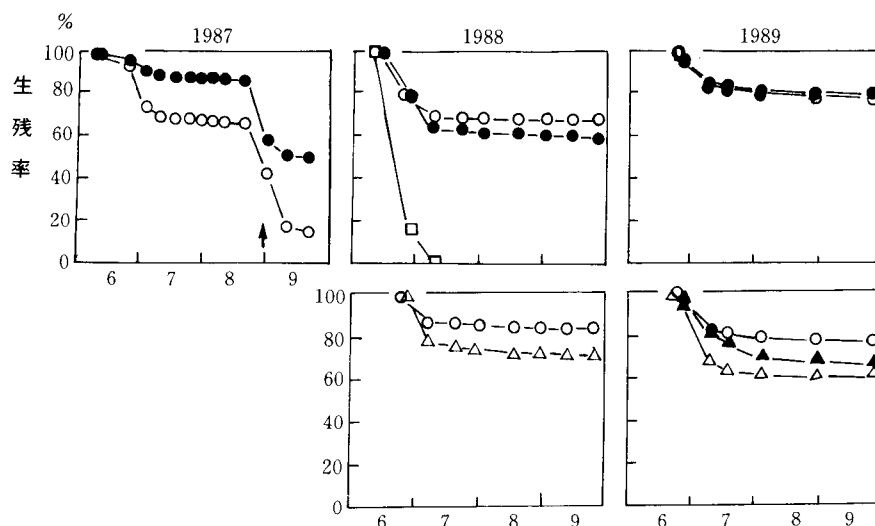


図-31 花から果実成熟までの生残曲線
○：自然授粉 ▲：強制授粉・摘葉
●：強制授粉 □：無授粉(袋かけ)
△：自然授粉・摘葉 ↑：台風通過

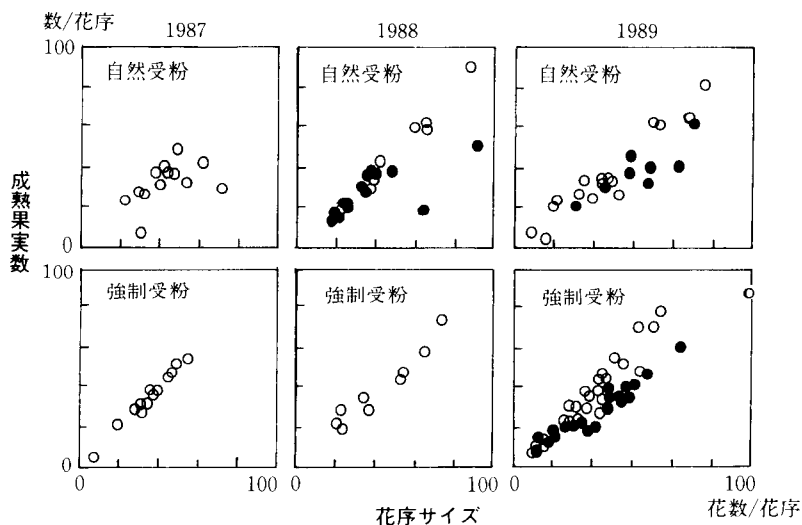


図-32 花序サイズと成熟果実数との関係
○：無摘葉 ●：摘葉

(4) 種子の充実

果実当たりにつくられた平均種子数は各処理間に差がなく5.1～5.3粒の範囲であり、年による差もみられなかった。充実種子に限定して、処理別、年別の頻度分布を図-33 に示した。自然授粉における果実当たりの充実種子数は1粒から6粒までの範囲であり、それぞれの頻度に大きな違いはない。この

傾向は年次的にも同じである。これに対して強制受粉では、いずれの年も充実種子が3粒以下の果実は少なく、5粒に最大がある正規型の分布を示した。この頻度分布の形の違いは、3年間ともに有意であった(1987: $\chi^2=53.69$, $P<0.001$, 1988: $\chi^2=13.47$, $P<0.001$, 1989: $\chi^2=21.74$, $P<0.001$,

Kolmogorov-Smirnov 両側検定)

対照と摘葉の頻度分布を比較すると、いずれの年においても、1果実当たり1種子の頻度が対照よりも摘葉において低い傾向が認められた(図-33)。Kolmogorov-Smirnov 両側検定によると、頻度分布の形の違いは、1988年および

1989年の自然受粉(順に、 $\chi^2=22.519$, $P<0.001$, $\chi^2=2.168$, $P<0.001$)、強制受粉($\chi^2=4.144$, $P<0.001$)ともに有意であった。

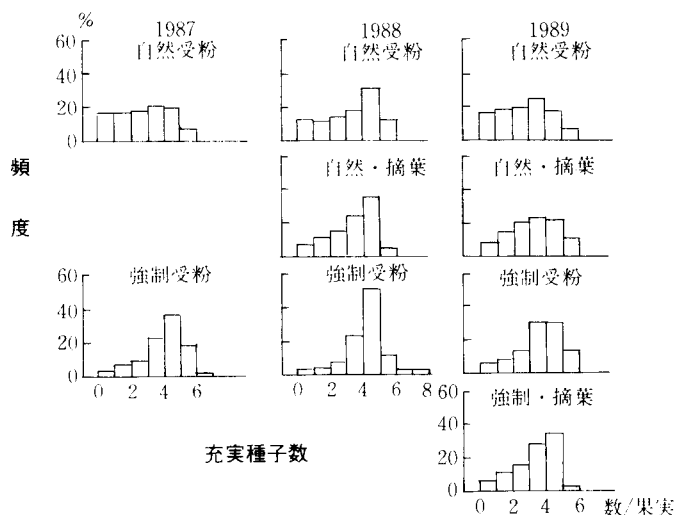


図-33 果実当たりの充実種子数の頻度分布

(5) 種子重

種子重の頻度分布を図-34に示した。これらの種子の充実の有無は未確認である。自然受粉では両年とも種子サイズの小さいグループと大きいグループに分れる二山型の分布であったことから、種子の大きいグループは充実種子とみなしてよい。充実種子の分布の最大は10~12 mgであった。強制受粉においても同じ階級に最大がある。

自然受粉の摘葉における種子重の頻度分布の最大は1988年が6 mg, 1989年が8 mgであった。種子サイズの頻度分布の位置は対照とは有意に異なった(1988: $\chi^2=655.399$, $P<0.001$, 1989: $\chi^2=335.18$, $P<0.001$, Kolmogorov-Smirnov 両側検定)。強制受粉の摘葉の間でもこの傾向は変わらない(1989: $\chi^2=504.085$, $P<0.001$)。資源の減少は種子サイズに強く影響した。

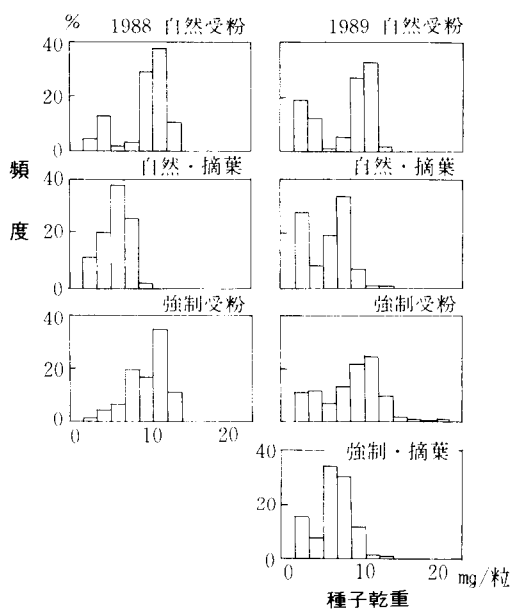


図-34 種子重の頻度分布

(6) 種子生産量

花序サイズと花序当りに生産された種子数との関係をみると、花序サイズが大きくなるにつれ直線的に種子数が多くなる(図-35)。この傾向は年次および処理が異なっても同じであった。また、図-32に示した成熟果実数の場合とほぼ同じである。つまり、果実当たりの種子数は花序サイズが異なっても一定である。摘葉処理を行った場合の種子数は花序サイズが大きくなると対照よりもやや低くなる傾向が認められた(図-35)。

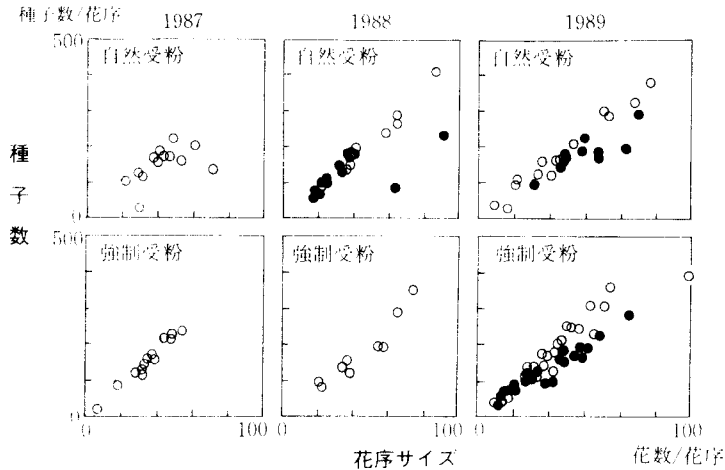


図-35 花序サイズと花序当たり種子数との関係

○：無摘葉 ●：摘葉

花序サイズと花序当りに生産された種子重との関係を図-36に示した。無摘葉の自然受粉と強制受粉における種子重はいずれも花序サイズが大きくなるにつれ増大した。しかし、摘葉処理では花序サイズが大きくなっても花序当たり種子重は必ずしも増大せず、1~1.5gに抑えられた。このように一定の値でとどまる傾向は、花序を単位とした資源配分量に制限があることを示している。

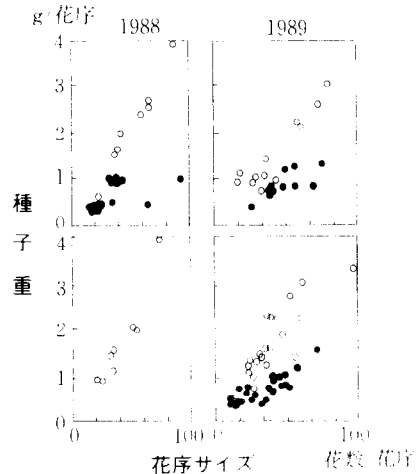


図-36 花序サイズと花序当たり種子重との関係

○：無摘葉 ●：摘葉

第5節 考 察

1 開花および果実の生残

開花数の経年変化をキタコウジでみると、隔年で多少を繰り返す傾向がみられ、ほとんど開花しない年も数年に一度は訪れた。また、アズキナシのように開花した翌年にはほとんど開花しない樹種があり、ウダイカンバもこのタイプとみられる。しかし、エゾヤマザクラやキハダなどは量的には明らかでない。

が、数年間の観察において開花しない年はなかった。開花の多少は年次的に繰り返される樹種が多いと思われるが、その程度は樹種によって異なるようである。

花芽分化は開花前年である樹種が多く、この時期の樹体内の栄養、ホルモンの状態や環境要因が花芽形成の誘因になるとされている（橋詰 1978, 1983）。確かにキタコブシにみられたような極端に開花の少ない年は異常気象など環境要因の影響も考えられる。しかし、一定のレベルで開花数の多少を年次的に繰り返すのは、気象条件よりも栄養条件、すなわち、繁殖のための資源配分に起因するところが大きいものと考えられる。

カンパ類3種の果実生残曲線によると、開花するとそのほとんどが成熟果実になった。したがって、カンパ類は開花の多少が種子の豊凶に直接反映するといえる。種子の大きさや果序当たりにつくられる種子数は3種の間でやや異なっている（久保田 1979, 水井 1990b）。1果序につくられる種子数が最も多いのはウダイカンパであり、ダケカンパでは少ない。つまり、ウダイカンパは開花雌花序数が少なくても一度に大量の種子をつくる。ダケカンパがウダイカンパと同じ数の種子をつくるためには約3倍の雌花序を開花させなければならない。一方、種子の大きさはダケカンパが大きく、ウダイカンパの約2倍、シラカンパの約3倍である。果序単位でみると、種子は小さいが数を多くつくるのはシラカンパ、ウダイカンパであり、数は少ないが大きい種子をつくるのがダケカンパである。カンパ類は果序の未熟脱落が少ない反面、種子の充実率は一般に低い。雌雄同株で風媒花であることから、自家受粉が多いことも一因として考えられる。

シナノキやオオバボダイジュは開花に至らない花芽を著しく多く形成していた。この両種は開花前に葉を展開する（菊沢 1983a）。開花や果実の発達に必要な資源は新葉の光合成産物や貯蔵養分によって供給されることから考えると、開花するか否かは、資源供給の多少に関連するのであろう。親木の立場から考えると、開花しない花芽を著しく用意することは繁殖のために無意味とも思えるが、資源量が豊富であれば開花数を増加させ、少なれば未開花のまま脱落させる反応として解釈できる。つまり、開花前に脱落するのは、親木の限りある資源の中で、開花させる花数には限界があることを示しているよう。

一方、開花した花の多くが未成熟で落下した樹種、あまり落下しない樹種があった。ここで調べた11種の中で、カンパ類とキハダはあまり落下しなかった。それ以外の樹種は年次によってやや差はあるが、多くの果実が未熟で落下した。つまり、多くの樹種においては成熟果実になるよりもはるかに多くの花が開花する。このような傾向は北海道に分布する木本種ではホオノキ（Kikuzawa & Mizui 1990）、ハウチワカエデ（浅井 1989a）、ミズナラ（笠原・佐々木 1991, 菊沢 1991）などにもみられる現象である。

2 開花様式と受粉

有性生殖の植物種は、まず受粉の成否が繁殖成功の第一条件であり、果実の成熟にたいして花粉が制限要因となっている種は多い（Schemske et al. 1978, Schemske 1980, Galen et al. 1985, Hainsworth et al. 1985, Eriksson 1987, Campbell 1987, Elmqvist et al. 1988）。キタコブシは花卉が展開する前に雌性が受容的である。しかし、この時期に他家受粉することはほとんどない。自然条件下において花粉媒介者が雌しべ付近まで到達できるのは花卉が展開してからである。雄しべは花卉展開後の2日間ぐらいは自然状態で花粉を放出せず、その後、雄しべは両端から萎凋するのにもなって花粉放出のピークをむかえる。この時期の雌しべは半数以上が萎凋していた。したがって、雌花の開花後期に限って受粉が可能である。受粉は雌雄が同居している。3～4日間に限られ、個花の受粉機会は短い期間といえる。個体内でみても開花後期の花が受粉しやすかったことはそれに対応する。

個体間でみると、開花の遅い個体は開花の早い個体よりも受粉成功度が高いように思える。しかし実

際には個体間で結果率に差がなく、個体の開花時期の違いは結果、結実にたいして大きく影響しなかった。

図-37に順次開花の場合と一斉開花の場合を想定して個体間の花粉の移動を模式的に示した。開花時期が大きく異なった場合には早く開花した個体と遅く開花した個体との間に花粉の移動はおこらない。遅く開花した個体のみが他家受粉を受粉できる。個体間で同じ時期に開花した場合は、どちらの個体も開花後半に花粉が移動する。すなわち、花粉媒介者の訪花はその報酬である花粉のある時期に限られるため、初期に開花する花は花粉の提供のみとなる。このような受粉の特徴は、果実の生残率が低い一つの原因となっている。したがって、キタコブシが受粉を達成するためには一斉的な開花に意味がある。ある地域でみると、キタコブシの開花時期に大きな差はない。そして、個体内の開花期間もそれほど長くない。このことと受粉成功率とは密接に関係していよう。

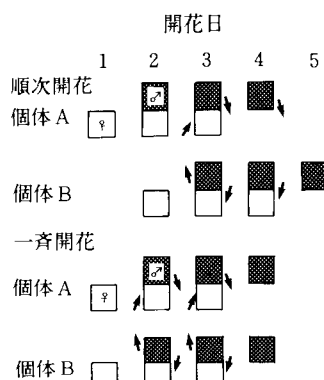


図-37 キタコブシの受粉様式を示す模式図
順次および一斉開花における個体間の花粉の移動を矢印で示した。

キタコブシは雌しべと雄しべの成熟期が短い期間ではあるが重なった。すなわち、雌雄が同居した。これは受粉の成功に重要である。花粉媒介者にたいして花粉しか報酬を持たない種では、花粉の成熟期にしか媒介者は訪花しない。キタコブシと同属のホオノキは雌雄の成熟が完全に分離しているため、花を開閉し、擬態によって受粉を成功させる (KIKUZAWA & MIZUI 1990)。しかし、キタコブシは花を開閉する現象がみられなかった。雌雄が同居するため、その必要はない。雌雄の成熟期が重複すると自家受粉の可能性があるが、袋かけ処理による無受粉または自家受粉では結果しなかったため、この問題はないようである。蜜を分泌しないこの種において雌雄の同居は花粉媒介者にたいして報酬を提供し、さらに他家花粉の提供をうけるために重要である。

3 花粉媒介者の訪花習性と受粉

エゾヤマザクラは自然受粉の結果率が低く、通常、20~30%である。さらに、年によっては数パーセントにとどまることがあり、開花した花の大半が未熟で落下した。

花粉は昆虫によって運ばれるが、その訪花パターンにも特徴があった。訪花昆虫の大半は、まず樹冠の外側に飛来する。そして、昆虫の種によっては1本の木の中で数100にもおよぶ花を訪れ、蜜あるいは花粉を集めた。エゾヤマザクラは自家不和合であることから、1回に訪れる花数が増えると個体内で自家受粉を増加させることが考えられる。

ミツバチは1回当たりの訪花数はそれほど多くないが、訪花頻度が高かった。社会性昆虫であるミツバチは色感覚があり、においの区別ができるため同一植物の花を訪れる習性がある。また、巣に帰ったミツバチはダンスによって他のミツバチに食料や蜜のありかを教えるとされている (岩波 1967, 伊藤 1960)。エゾヤマザクラにおいて、ミツバチの訪花頻度が高いのはその生活習性に起因し、個体間の移動も行われているのであろう。その結果が他家受粉の成功に大きく寄与していよう。

最初に訪れる樹冠外側の花は他家花粉の提供をうける。ここで調べた平地では3個体中の2個体においてそのことに対応する現象がみられた。訪花頻度が高くなるほど樹冠外側と内側の結果率の差が大きくなるものと推測される。

花粉媒介者が最初に訪れる樹冠部位は外側が著しく多かった。STEPHENSON (1979) は *Catalpa speciosa*

において花のディスプレイ効果を指摘している。ここで調べた平地における、平均的な花密度は樹冠内側よりも外側が高かった。しかし、山地では必ずしも外側が高いわけではない。必ずしも花密度の高いところに集中的に訪花するような法則性は見出せなかった。花粉媒介者は他の開花個体あるいは果から飛立ち、目的地では同一の花ならば近い所の花から訪れるようである。

4 結実にたいする花粉と資源の影響

キハダは受粉しなければ果実は早い時期に脱落する(図-31)。したがって、結果・結実には花粉を必要とすることは明らかである。しかし、ここでの結果では、強制受粉を行っても果実はあまり増加しなかった(図-31)。つまり果実の成熟に対して、花粉は制限になっていないように思われた。ただし、果実当たりの種子数をみると、自然受粉では1果実1種子のものがあるのに対し、強制受粉では1果実1種子の頻度が減少した。このことから推測されるように、花粉は結実に対しては多少の制限となっている。

雌花柱頭に運ばれた花粉粒(図-30)は、花粉粒0の頻度が比較的低かった。この値は *Clintonia borealis* (LEE and BAZZAZ 1982) に比べると多いが、*Daphne kamtchtica* var. *jezoensis* で調べられた値(KIKUZAWA 1989)よりも少ない。結果率(図-31)、花粉粒の頻度分布(図-30)および充実種子数の頻度分布(図-33)を見比べると、比較的少量の花粉によっても結果・結実がもたらされているようである。

雌個体と雄個体が隣接して生育しないにもかかわらず、受粉しやすいことにはいくつかの要因が考えられる。雌、雄花の開花期は6月であり、北海道中央部において日最高気温が20℃を越える時期である。ミツバチの個体密度が高くなる。しかも、気温が比較的高いことからその活動も大きく制限されない。ミツバチの訪花個体が著しく多いことは雄個体2で観察された。ミツバチは朝から昼にかけてその日に開花した雄花を訪れ、花粉を集めた。このため、午後になると花粉を確認できる数は著しく少なくなることを観察した。

1種子の果実を成熟させていることは、自然状態では資源的余裕があるということであり、資源もまた、果実成熟の制約になっていないことを示唆する。また、花序当たりの果実数が、花序当たり花数に対して直線的に増加した(図-32)ことも、果実数が花序単位に配分される資源で制約されなかったことを示している。この雌個体は、平地に孤立的な株の中に生育している1本である。被陰されることなく、光環境は良好であることから、資源が不足するようなことはないのかもしれない。

果実内に多数個の種子が存在している場合、それぞれの種子(仔)の立場から言えば、1種子への投資量を大きくするような要求を有していると考えられる。逆に、母親の立場からは、一部の種子への投資量を増やすよりも、多数の種子へ投資した方が有利であると考えられている(WESTOBY & RICE 1982)。ここに親子間の矛盾が生じる。すなわち、母親の立場からみた最適種子サイズは、仔の立場から要求する最適種子サイズよりも必ず小さいのである。種子サイズが最適に保たれていると仮定した場合、さらに資源が制約された場合は、種子数を減少させるものと予測される。キハダは、資源が減少すると種子サイズが小さくなった(図-34)。これは、もともとの種子サイズが最適種子サイズよりも大きかったことを示唆している。このこともまた資源に、比較的余裕があることを裏付けるものである。ただし、摘葉によって資源を制限すると、花序当たりの花数の多い方で成熟果実は減少する。このことは、資源による制限が花序単位で生じることを示すものである。

第2章 種子の豊凶

広葉樹の天然下種更新を期待した地表かき起こしが広く行われている（例えば、滝川 1975, 三好 1978, 青柳 1983, 奥村ほか 1984, 北海道林務部 1989, 小山・矢島 1989, 林田・小山 1990）。地表かき起こしを行う際に問題となるのは、期待した樹種の更新が図れるか、いつ稚苗が発生するか、それはまた十分な量であるかなどである。このような疑問に対応できる十分な情報が集積されていなかったため実践的な場での不安も多い。天然下種更新を成功させるために重要なことはまず第一に種子の供給であり、個々の樹種における種子の豊凶特性を明らかにする必要がある。

広葉樹の種子豊凶評価にはいくつかの方法が採用されてきた。定量的には、シードトラップを設置して、それに落下した種子を回収して評価する方法がある。この方法は林分当たりの生産量を推定できるのが特長である（田川 1977, KANAZAWA 1982, 橋詰 1987, IMADA et al. 1990）。しかし、風散布種子にたいしては個体当たりの生産量を把握することができない。種子採取を兼ねる場合は、結実木の枝を切取るとか伐倒（小笠原 1990）あるいはクレーン車を用いて（松田 1985）果実をもぎとることがある。これによると、個体当たりの生産量をかなり正確に把握できるが、継続的な測定ができないことや対象木が場所的に限定されるなどの難点がある。一方、相対的な方法としては、個体の着果程度を5～10段階に区分して判定されている（橋詰・山本 1974, 前田ほか 1985, 佐々木 1985）。この方法は簡便であるが、主観的な誤差を生じやすい。このような問題を排除するために定量的、および相対的な方法を併用している例（紙谷 1986）もみられる。

これらの方法における共通的な問題点は、個々の種についても、また多種を比較する場合についても種子の結実程度を評価する基準が明確でないことである。一種について、年次間の比較をするには、長期の継続的データで、平均、豊作年などの値を明らかにしなければならない。また、多樹種を比較するには、種子の形やサイズが異なるのでこれを統一的に把握する必要がある。しかし、落葉広葉樹の種子生産について、長期的な測定結果を基に豊凶基準が示されたのはミズナラ（IMADA et al. 1990）やコナラ（橋詰 1987a）など一部の樹種にすぎない。このため、樹種間の差異や同一樹種でも個体間や年次的な差異を明瞭にすることができない。

第1節では、落葉広葉樹30種の種子重と生産種子数との関係を用い、結実程度を定量的に、また各樹種を統一的に評価する方法を示した。第2節では、ここで定めた統一的な基準により、北海道に生育する主な広葉樹35種について5～11年間の豊凶を評価し、結実間隔の長短から類型化を試みた。

ミズナラは豊作周期が明瞭でなく、並作程度ならば比較的短い間隔で訪れる（佐々木 1988）が、豊作年は少ない（IMADA et al. 1990）。このため人工下種や種苗生産は堅果の豊作年に限定され、計画的な施業を進めることが困難である。この問題を解消するためには、広範囲に豊凶実態を明らかにする必要がある。しかし、従来、豊凶基準が明確でなかったために統一的な調査を進めにくい状況にあった。第1節で示した豊凶基準は組織的な調査を可能にしたことから、第3節では、ミズナラについて全道的な規模の豊凶調査に適用し、豊凶の地域的な違いを検討した。

第1節 種子重—種子数関係を用いた種子の結実豊凶区分

1 調査方法

結実の豊凶区分のための調査は、落葉広葉樹30種について1981年から1989年まで各年とも果実の成熟期に行った。調査樹種を表-6.1に示した。調査木は北海道美瑛市の北海道林業試験場の構内、実験林およびその周辺地域から選び、同一個体を経年的に調べた。対象とした調査木は各樹種とも比較的長

期に観察した個体1である。調査木の胸高直径は調査開始時点において、低木種が4~10 cm, 高木種が10~40 cmの範囲である。樹齢は低木種が10年生程度が多く、高木種では20~150年生と推測される。調査木は標高40~200 mの範囲に生育し、高木種の多くは孤立木や林縁木が選ばれた。したがって、生育環境としての光条件は良好である。また、低木種、高木種とも着果するには若齢とみられる個体は除外した。

表-6.1 調査の概要と平均種子重

樹 種	調査年数		調査の 単位*	平均果実数 ／果序	平均種子数 ／果実	平均種** 子重(mg)
	個体1	個体2				
1. <i>Betula platyphylla</i> SUKAT. var. <i>japonica</i> HARA シラカンバ	10	9	I	552	1	0.257
2. <i>Alnus pendula</i> MATSUM. ヒメヤシヤブシ	10	—	I	76	1	0.454
3. <i>Betula maximowicziana</i> REGEL. ウダイカンバ	9	7	I	642	1	0.480
4. <i>Cercidiphyllum japonicum</i> SIEB. et Zucc. カツラ	7	5	F	—	24.8	0.667
5. <i>Alnus hirsuta</i> TURCZ. ケヤマハンノキ	10	5	I	115	1	1.02
6. <i>Kalopanax pictum</i> NAKAI. ハリギリ	10	5	I	352	2	3.30
7. <i>Sorbus commixta</i> HEDL. ナナカマド	11	5	I	69.2	3.8	3.60
8. <i>Carpinus cordata</i> BLUME. サワシバ	10	5	I	32	1	7.32
9. <i>Malus sieboldii</i> REHD. ズミ	10	5	F	—	6	8.92
10. <i>Phellodendron amurense</i> RUPR. var. <i>sachalinense</i> FR. SCHM. SCHM. キハダ	10	9	I	38.5	5	9.30
11. <i>Ostrya japonica</i> SARG. アサダ	8	5	I	12.7	1	9.95
12. <i>Sorbus alnifolia</i> C. KOCH アズキナシ	8	5	F	—	2	16.6
13. <i>Robinia pseudoacacia</i> L. ニセアカシア	11	5	F	—	4.4	18.4
14. <i>Euonymus planipes</i> KOEHN. オオツリバナ	10	5	F	—	4.6	19.3
15. <i>Euonymus alatus</i> SIEB. ニシキギ	11	—	F	—	1	20.8
16. <i>Rosa rugosa</i> THUNB. ハマナス	11	—	F	—	50.6	22.2
17. <i>Viburnum wrightii</i> MIQ. ミヤマガマズミ	11	—	I	27.8	1	35.5
18. <i>Viburnum opulus</i> L. var. <i>calvescens</i> HARA. カンボク	11	—	I	36.6	1	37.7
19. <i>Maackia amurensis</i> RUPR. et. MAXIM. var. <i>buergeri</i> C. K. SCHM. イヌエンジュ	8	8	I	24	2.3	38.8
20. <i>Prunus grayana</i> LINN. ウワミズザクラ	8	—	I	14	2	59.9
21. <i>Acer palmatum</i> THUNB. var. <i>matsumurae</i> MAKINO ヤマモミジ	11	9	F	—	2	66.7
22. <i>Tilia japonica</i> SIMK. シナノキ	11	5	F	—	1	67.3
23. <i>Acer japonicum</i> THUNB. ハウチワカエデ	11	8	F	—	2	96.9
24. <i>Acer mono</i> MAXIM. var. <i>mayrii</i> KOIDZ. アカイタヤ	10	5	I	14.1	2	166
25. <i>Magnolia kobus</i> DC. var. <i>borealis</i> SARG. キタコブシ	11	5	F	—	3.8	169
26. <i>Styrax japonica</i> SIEB. et Zucc. エゴノキ	10	—	F	—	2	231
27. <i>Styrax obassia</i> SIEB. et Zucc. ハクウンボク	11	—	I	10.8	1	414
28. <i>Corylus sieboldiana</i> BLUME. ツノハシバミ	9	—	F	—	1	652
29. <i>Quercus mongolica</i> TURCZ. var. <i>grosseserrata</i> REHD. et. WILS. ミズナラ	10	9	F	—	1	2980
30. <i>Juglans ailanthifolia</i> CARR. オニグルミ	7	5	F	—	1	6960

* F: 果実 I: 果序

** 平均種子重は竹内(1975), 久保田(1979), 清和・菊沢(1989)によった。

結実調査の方法は、各個体から5本～10本の枝（1981～1983年は平均的な着果枝1本）を選び、長さ50 cmの枝当たりに着生している果序数あるいは果実数を調べた。ただし、枝の主軸から発生した小枝に着果する樹種については、長さ50 cm、幅20 cmの枠内の着果数を調べた。この調査と並行して着果可能とみられる枝（10～50本）にたいする着果枝の本数率を調べ、前者との積により単位枝長当たりの平均果実数を求めた。調査枝は、特定の方位や樹冠部位に偏らず、着果の多い枝と少ない枝が含まれるように配慮した。着果する枝の部位は樹種によって異なり、1年生枝の先端に限られる種や2～3年生枝まで連続的に着果する種がある。ここでは長い枝では枝分れが多く測定誤差が大きくなることを考慮し、調査枝長を50 cmとした。

1986年から1988年の間に、各樹種から果実が成熟した果序を採取し、果序当たりの平均果実数および果実当たりの平均種子数を調べた。この際の標本数は樹種によって異なり、5果序から100果序の範囲である。この値と現地調査から得られた平均果実数または平均果序数との積により単位枝長当たり（長さ50 cmの枝）の種子数を求めた。調査期間中の平均生産種子数は各樹種とも全生産種子数を調査年数で除して求めた。各樹種の平均種子重は竹内（1975）、久保田（1979）および清和・菊沢（1989）の測定値を用いた。

2 結 果

(1) 種子重と生産された種子数との関係

果序当たりの平均果実数および果実当たりの平均種子数を表-6.1に示した。ここで調べた30種の中で種子が最も小さいのはカンパ類であるが、これらは果序（果穂）当たりの種子数は多い。これに対して、ミズナラ（堅果）やオニグルミ（核果）などは大きく、通常、果序単位でも枝単位でも結果数は数個である。つまり、1果序に成熟する果実は種によって異なり、数個から数100個におよぶ。また、果実当たりの種子数は1粒の樹種から、およそ50粒の樹種などがある（表-6.1）。

各樹種について調査期間中の最多結実年を選び、平均種子重と単位枝長当たりの生産種子数との関係を調べた（図-38）。両者の間には両対数グラフで負の直線関係が認められた（ $r = -0.921$ ）。つまり、種子重の小さい樹種は、多くの数の種子をつくる。種子重が大きくなるにつれてつくられる種子数は減少し、ここで調べた最大の種子重であるオニグルミは、最多結実年でも単位枝長当たりに数個の果実を生産したにすぎない。

図-39に、各樹種の平均種子重と調査期間中の平均生産種子数との関係を示した。両者の間には、やはり、負の関係が認められた（ $r = -0.907$ ）。つまり、長期的にみても単位枝長当たりに生産される種子数の多少は種子重によって規制され、果実や種子の形態が異なるにもかかわらず、種子重が大きくなるにつれ種子数を減少させる傾向は変わらなかった。

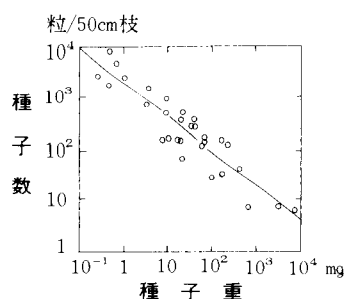


図-38 平均種子重と最多結実年の生産種子数との関係

$$\log(Y) = -0.680566 \log(X) + 3.30338, \quad r = -0.921$$

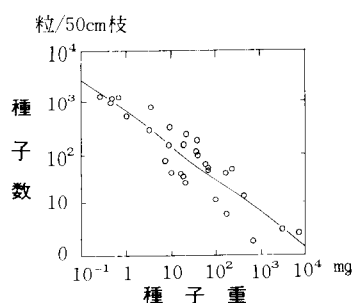


図-39 平均種子重と調査期間中の平均生産種子数との関係

$$\log(Y) = -0.665188 \log(X) + 2.82879, \quad r = -0.907$$

(2) 結実程度の区分

全樹種について、無着果年を除き、各年の単位枝長当たりの生産種子数を図-40にプロットした。各種子重階を垂直にみると、同一樹種でも生産種子数は広い範囲にあることがわかる。これは、結実の良い年と悪い年があることを示している。全樹種を対象として平均種子重と種子数との間の負の関係を用い、結実程度の区分を試みた。

通常、結実程度の相対的な評価では豊、並、不、凶作に区分されることが多い。ここでも4区分とし、区分には図-38, 39で求めた平均種子重と最多生産種子数および年平均生産種子数の回帰直線を用いた。図-40(a)は、年平均生産種子数の回帰直線であるから、並作に値する結実程度は(a)の上下に位置し、豊作値は最多生産種子数の回帰直線(b)の上下に位置するものとした。両直線の勾配はほとんど差がないので(b)は(a)に平行な直線とみなし、(a)と(b)間下方1/2を並作、上方を豊作に区分した。その区分線が(c)であり、これは並作の上限であり、豊作の下限でもある。つぎに、並作の下限を(a)(c)と同間隔で(a)の下方に設定し、(d)とした。並作値は(c)(d)間である。さらに、(c)(d)間と同間隔で(d)(e)間を決め、これを不作の範囲とした。凶作は不作の下限線以下となる。

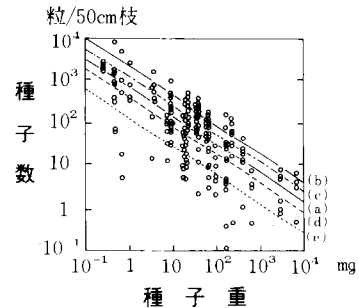


図-40 種子重-種子数関係を用いた種子結実の豊凶区分

実線は年平均生産種子数(a)と最多結実年の生産種子数(b)の回帰直線。(c)、(d)、(e)の各線は結実程度の区分線

第2節 豊凶の年次推移

1 調査樹種および方法

種子の豊凶基準を定めるために対象とした樹種(表-6.1)について、1991年まで継続して調査を行った。これらの樹種は一部を除き個体数を2本に増加した。ただし、調査期間は樹種によって違いがある。また、1987年から表-6.2に示した5種を調査対象に加えた。調査木の生育地および調査方法はこの章の第1節と同様である。各樹種について、全調査期間中の各年の豊凶をすでに求めた基準により評価した。

種子生産の間隔を類型化するための基準として、種子生産頻度を各樹種について求めた。種子生産頻度は、全個体の調査回数に対する豊作と並作の合計回数の割合とした。また、自然条件下における各樹種の主な種子散布方法(菊沢 1983a, 清和・菊沢 1989, 小池 1988)を区分し、それに沿って類型化した。

表-6.2 調査の概要と平均種子重

樹 種	調査年数		調査の 単位*	平均果実数 ／果序	平均種子数 ／果実	平均種子重(mg)
	個体1	個体2				
31. <i>Betula ermanii</i> CHAM. ダケカンバ	5	5	I	242	1	0.614
32. <i>Cornus controversa</i> HEMSLEY ミズキ	5	5	I	45.8	1	50.3
33. <i>Tilia maximowicziana</i> SHIRASAWA オオバボダイジュ	5	5	F	—	1	84.4
34. <i>Prunus sargentii</i> REBBER エゾヤマザクラ	5	—	F	—	1	104
35. <i>Fraxinus mandshurica</i> RUPE. var. <i>japonica</i> MAXIM. ヤナダモ	5	5	I	67	1	132

* F: 果実 I: 果序

2 結 果

(1) 豊凶の年次推移

図-41.1, 41.2に全樹種の生産種子数の経年変化を示した。図には先に定めた結実程度の区分線をそれぞれ挿入し、各樹種の豊凶評価を行った。それぞれの図から読取れるように、種子重の違いによって結実程度を示す種子数は異なる。例えば、種子重の小さいシラカンバの豊作値は単位枝長当たりに2800粒以上の種子が結実した場合となる。それに対して種子重の大きいミズナラは5.7粒以上が豊作値である。

個々の樹種の結実程度を年次的にみると、ウダイカンバは1983年から1991年までの間に豊作値に達したのは2個体で3回であり、他は結実しなかったか、結実しても凶作であった。豊凶差が大きく、しかも豊作周期が比較的長い。豊凶差の大きい樹種として、その他にはヤチダモ、ハリギリなどがある。逆に豊凶差の小さい樹種はヒメヤシャブシ、キハダ、カンボク、ハマナス、ミヤマガマズミ、ダケカンバなどであった。そして、これらは豊作か並作に評価される年が多かった。

豊作から凶作の範囲で、結実の多少を年次的に繰り返す傾向がみられた樹種はハリギリ、シナノキ、ズミ、オオツリバナなどであった。また、ウダイカンバやヤチダモなどは規則的な隔年結実ではないが、数年単位で豊凶を繰り返す傾向がみられた。

調査期間を通して、凶作の少ない樹種は、ヒメヤシャブシ、ハマナス、ミヤマガマズミ、カンボクなどの低木類に多い。一方、ここで調べた35樹種のうち、11樹種は調査期間中に一度も豊作に達しなかった。そのうちダケカンバ、ヒメヤシャブシ、アサダ、ニセアカシヤ、キタコブシ、エゾヤマザクラは種子を多く生産した年には並作の上位まで達した。並作の中位にあるのは、ハウチワカエデとサワシバであり、並作の下位にとどまったのはツノハシバミ、ニシキギ、オオバボイジュであった。不作以下にとどまった樹種はない。並作以上の結実があれば更新にとって、あるいは種子採取に際して大きな問題はないとみられる。この程度の結実は、長期的にみると、周期や頻度は異なるが全ての樹種に訪れた。

豊作や凶作が個体間で同調する傾向が多く、多くの樹種で認められた。豊凶差の少なかった樹種を除き、豊作と凶作がほぼ同じように訪れる傾向がある樹種は、ウダイカンバ、ハリギリ、サワシバ、ズミ、イヌエンジュ、シナノキ、ヤチダモなどにその傾向が認められた。ただし、ここでの調査本数は2本であり、個体数が少ない。多くの個体で再確認し、信頼性を高める必要があるが、これらの樹種は一般的な観察においても多くの個体で同調する傾向があった。また、ヤマモミジやオオバボイジュは2本の個体の豊凶が同一年で逆になった樹種であり、個体によっても結実周期があることを示している。

(2) 種子の生産頻度

各樹種1~2個体について調査期間中の豊凶を判定し、種子生産頻度を求め、並作以上(図-42左)と不作以上(図-42右)の場合に分けて頻度分布として示した。並作以上とは、全調査回のうちで、ある程度の種子量が生産された回数であり、不作以上はわずかでも結実した回数となる。調査回数は2個体を調査対象としている樹種では、少なくとも10回以上となるから、厳密ではないが種子生産頻度が10%ならば10年に1回訪れたことを表す。調査期間中に並作に達しない樹種はなかったが、並作以上の頻度分布の型には特徴的な偏りはみられない。11~30%にとどまった樹種が32%、70%以上の樹種が29%であり、ほぼ同じであった。したがって、ここで調べた35種の1/3は結実間隔が短く、また、1/3は長いことになる。不作以上についてみると、種子生産頻度が30%未満はなかった。30%以上においては、種子生産頻度が高くなるにつれ、やや高くなる傾向を示すが、これも顕著ではない。図-42右と左を見比べると、ある程度の種子量が生産されるのにかなり長期的な間隔を要する樹種がある。しかし、わずかな種子量ならば全樹種が3年に1度は生産したことになる。

全樹種の種子生産間隔を3区分し、種子散布様式別に表-7に示した。種子散布の同じグループ内に

において短期、長期間隔の樹種が混在する。風散布で、頻繁に種子を生産するのはシラカンバやアカイタヤなどである。それらよりも間隔がやや長いのはヤチダモ、ヒメヤシャブシなど、さらに間隔が長いのはウダイカンバやカツラなどとなる。また、小動物散布の樹種、鳥散布の樹種についても種子生産間隔の長短は樹種によって異なり、種子の散布様式による特徴的な偏りはみられなかった。

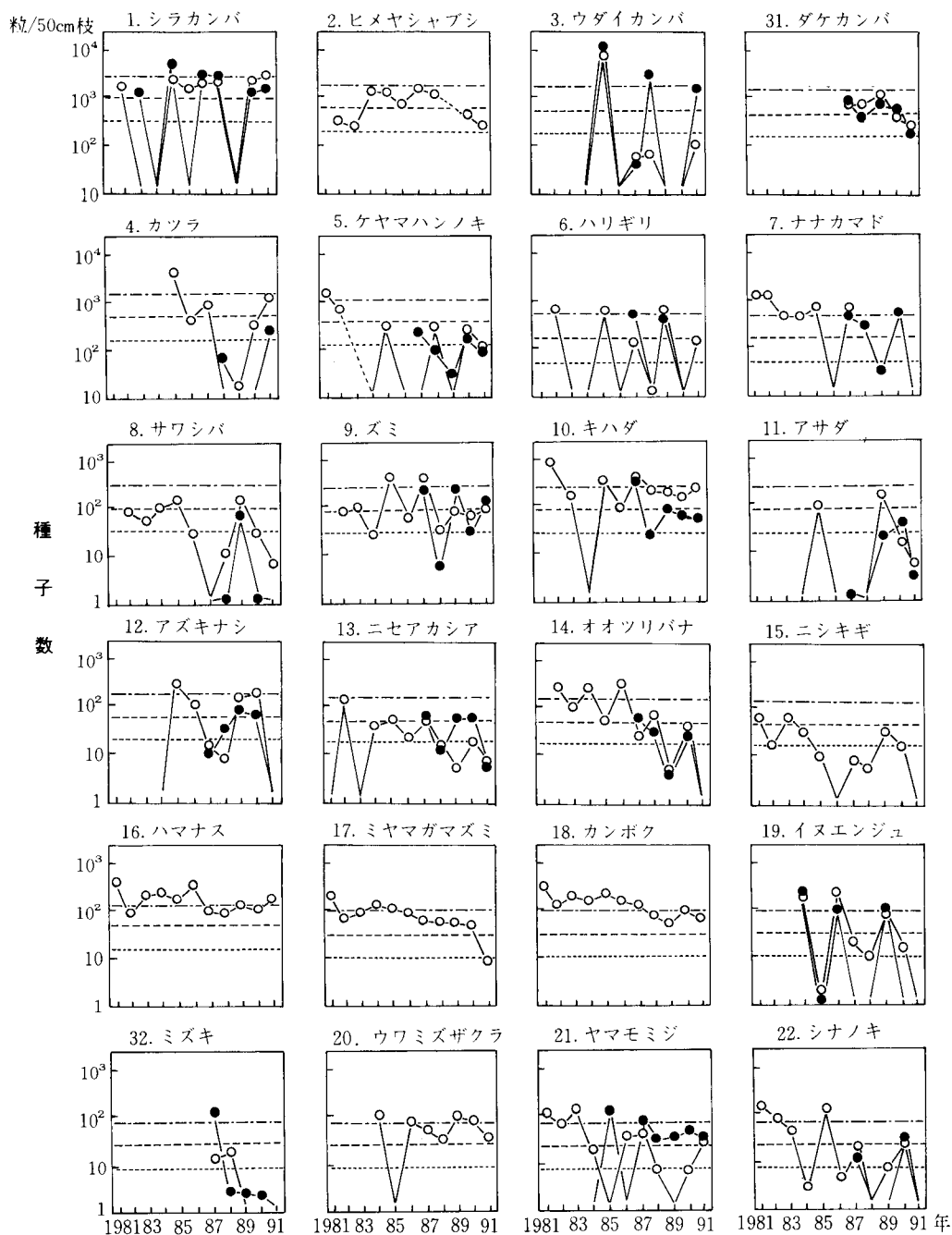


図-41.1 結実豊凶の年次推移

○：個体1，●：個体2

——：豊作下限，-----：並作下限，.....：不作下限

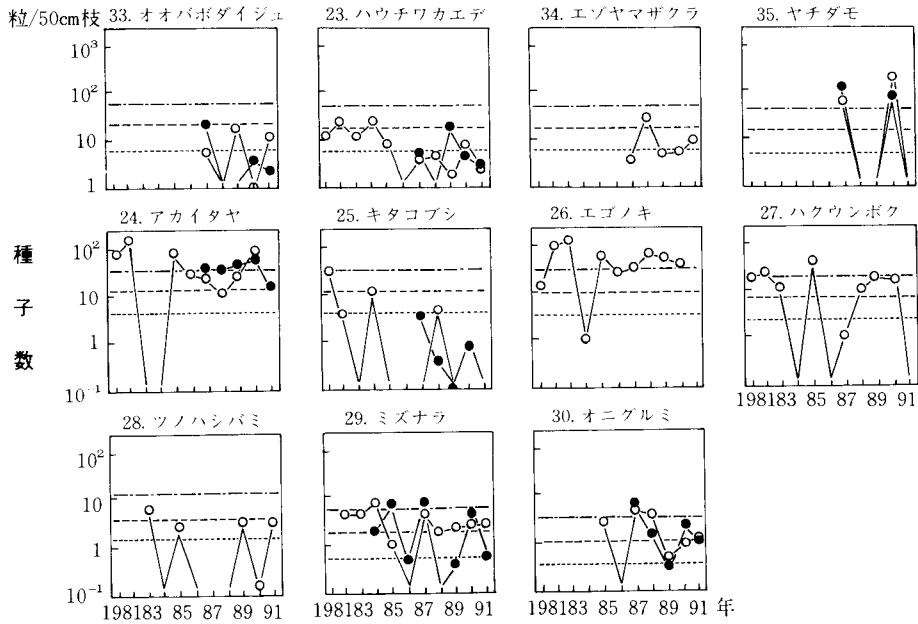


図-41.2 結実豊凶の年次推移

○：個体1，●：個体2

—：豊作下限，-----：並作下限，.....：不作下限

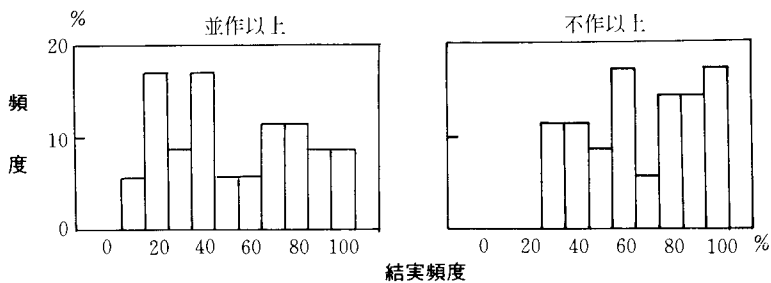


図-42 結実間隔の頻度分布

表-7 種子生産間隔の類型化

主な種子 散布様式	並作以上の種子生産間隔		
	短	中	長
風	シラカンバ アカイタヤ ダケカンバ	ヤチダモ ヒメヤシャブシ ヤマモミジ	ケヤマハンノキ, カツラ サウシバ, ウダイカンバ アサダ, ハウチワカエデ
小動物	ミズナラ, ハマナス オニグルミ エゴノキ	シナノキ ハクウンボク	ツノハシバミ, ニセアカ シア, イヌエンジュ オオバボダイジュ
鳥	ナナカマド, カンボク ウワミズザクラ ミヤマガマズミ	ハリギリ, キハダ アズキナシ, ズミ オオツリバナ	キタコブシ, ニシキギ ミズキ, エゾヤマザクラ

第3節 種子豊凶の地域性

1 調査の方法

ミズナラを対象に北海道の103市町村から合計148個体を選び堅果の豊凶を調べた。調査は1991年9月上旬とし、堅果が落下する前に全道一斉に行った。調査個体の胸高直径は12 cm～86 cmの範囲であるが、20 cm以下は数本である。樹齢は調査者の推測によるが、20年から200年とみられる。調査木は林緑木、孤立木が多い。調査方法はこの章の第1節と同じである。ただし、各個体とも長さ50 cmの枝の着果枝数の調査は20本とした。また、原則として枝10本の着果数を調べることに統一した。この両調査から各個体の枝長50 cm当たりの平均着果数を求めた。また、各支庁管内を単位とし、個体平均着果数の支庁平均を求め、これを支庁平均着果数とした。

個体の豊凶は図-40の基準により評価した。豊凶の基準は、豊作の下限が単位枝長当たりの堅果数が5.7個、並作の下限が1.9個、不作の下限が0.6個であり、それ以下が凶作である。

2 結果

(1) 調査木と平均着果数

個体当たりの平均着果数の頻度分布を図-43に示した。ミズナラ堅果は種子サイズが大きいため、平均着果数の階級の範囲は比較的狭い。枝当たり7個以上はまとめて示した。分布の最大は枝当たり1個であり、約30%を占めた。それに次ぐのは2個であり、3個、7個以上、それと着果のない個体がほぼ同じで13%であった。したがって、全個体の87%に着果がみられたことになる。このような着果木の占める割合は経年的に高いのか、あるいは低いのかは単年度の調査であるため明らかでない。

調査木の胸高直径と平均着果数との関係を図-44に示した。両者の間には一定の傾向が認められなかった。したがって、平均着果数は枝当たりでみると個体サイズに規制されない。大きな個体と小さな個体とは個体当たりの総生産量は違うのが一般的である(紙谷 1986, 橋詰 1987a, 武田 1992)が、枝単位では着果数に差がなく、豊凶判定にはこの影響が生じないものと判断される。

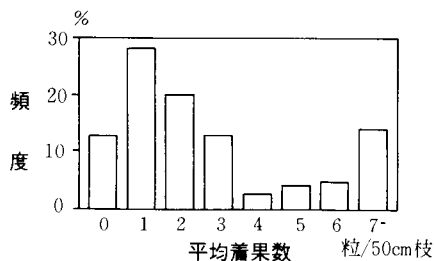


図-43 ミズナラの単位枝長当たり
平均着果数の頻度分布

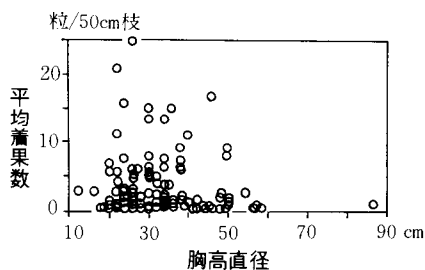


図-44 胸高直径と平均着果数との関係

(2) 支庁平均着果数

各支庁管内の調査木について、無着果木も含めた支庁平均着果数を高い順に図-45に示した。各支庁管内の個体数は6～19本である。支庁平均着果数は檜山、石狩地区が高い値を示し、網走、胆振、渡島がそれに続いた。これらの地区は標準偏差が大きく、個体差のあることがわかる。一方、宗谷、根室地区では著しく低く、標準偏差も小さい。したがって、個体差は少なく、一般に着果不良であったといえる。

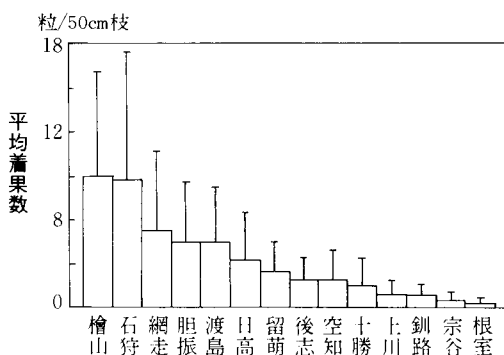


図-45 支庁別の平均着果数

— : 標準偏差

(3) 豊凶評価と豊凶個体の分布

単位枝長当たりの平均着果数により個体の豊凶を評価した。その結果、豊作個体は全体の約17%にとどまり、凶作個体もほぼ同じ割合であった。その他は並作か不作に評価された。

凶作と不作以上に評価された個体に分けて調査木の生育地を図-46に示した。生育地は調査市町村のほぼ中央に打点したもので、字名までは対応していない。不作は単位枝長当たりに0.6個以上の堅果数、すなわち、わずかでも着果があった個体である。これらの個体はほぼ全道に分布し、地域的な偏りはみられなかった。

次に、並作以上と不作以下に分けて示したのが図-47である。並作は1.9個以上の着果であるから、この程度以上の着果があれば堅果の採取が可能といえよう。これらの分布は地域的なまとまりがある。その分布地域の範囲を大まかに点線で囲んだ。ただし、これらの地域においても不作や凶作個体が含まれる。並作以上の個体が多い地域を列举すると、道南から道西部、上川、網走、十勝、日高の一部地区となる。一方、ほとんど分布がみられない地域は道北部および道東の根室地方であった。このように、堅果の豊凶は個体差も認められるが、地域的にも差のあることが明らかである。



図-46 不作以上とそれ以下の個体の分布
○：凶作 ●：不作以上

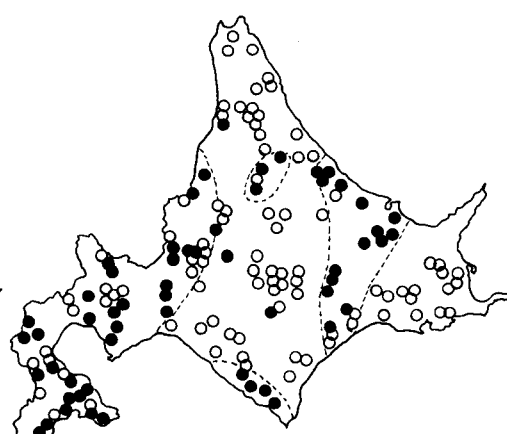


図-47 並作以上とそれ以下の個体の分布
○：不作以下 ●：並作以上

第4節 考 察

1 豊凶評価

広葉樹は個体当たりに数個の果実しか着果させない樹種から数万個の果実を着果させる樹種がある。成熟した種子数に着目すると、樹種によってその生産量の違いは著しく大きくなる。このように種子数でみると、果序数や重量でみるよりも収量の差が一層大きいのは、種による種子重の違いが著しく大きいからである。このため種子数だけでなく種子重をも加味した結実程度の区分が望まれる。

ここで定めた豊凶基準は調査開始時点から1989年までの測定値を用いた。この調査期間中において、最多結実年のみを抽出すると、平均種子重と種子数には負の関係が認められた。すなわち、小さい種子をつける種は多産であり、大きい種子をつける種は少産である。このような傾向は草本種で見出された結果(Primack 1978)と一致する。

樹木の種子生産量には、枝単位で生産可能な結実量、すなわち上限値が存在するものと推察される。

種子生産量が枝単位で規制されていることの一因として、物理的な要因である枝の果実保持力に限界があるように思われる。

平均種子重と1989年までの年平均生産種子数および最多生産種子数との回帰直線の傾きは、順に -0.665 、 -0.680 であり、いずれも -1 よりも緩やかであった。このことは、種子重の小さいものほど単位枝長当たりの全生産種子重が小さいことを意味している。1991年までの測定値を対象に種子への投資量を検討した結果でも、大種子は小種子よりも投資量が大きかった。この傾向は長期的にみても変わらない。それぞれの種が生産する種子の数と重さは一定の資源量の中でバランスが保たれていると考えられているが(林 1981)、種子重の範囲を広げて樹種間でみると、投資量は必ずしも一定ではなかった。これは、種子重の小さい樹種は枝が細いこと、また、種子以外の種子散布器官や果肉などの繁殖器官への投資(清和 1988)が多いことが考えられる。また、樹木の寿命は数10年、数100年におよび、結実可能な期間は長い。種子生産量にも長期的に大きな周期があるのかもしれないが、ここで調べた限りでは、小種子の樹種と大種子の樹種では種子への投資量が異なった。長期的に種子への投資量が異なることは、繁殖を成功させるための戦略的な違い(清和・菊沢1989)があるように思われる。

ここでは、最多結実年の生産種子数と年平均生産種子数の回帰直線を基に結実程度の区分を試みた。その区分によって1991年までの個々の樹種の豊凶を評価した結果、35種のうち11種はまだ一度も豊作基準に達しなかった。そのうち5種は種子を多く生産した年には並作の上位まで達したことから、豊作から著しくかけ離れた値ではないといえる。しかし、6種は並作の中位から下位にとどまった。これらについては、ここで設定した豊作の下限値が過大であるのか、それとも、より長期の観察によって豊作年が認められるのか現時点では明らかでない。

結実の調査は各樹種1～2個体であることから、全樹種において種を代表する最大結実量が得られたとはいえない。したがって、個々の種の結実量の上限值を決めるまでにはいたらなかった。今後、調査事例の増加によって上限値が明らかになると、細かな区分が可能であるとともに、現時点で豊作に達していない種の問題が解消されることも考えられる。このように一部の樹種では継続的な観察あるいは調査個体を増やして確認しなければならないが、ここで調べた35種のうち29種はこの基準で評価しても大きな矛盾はなかった。

定量的な方法によって個々の種の結実量が時系列的に集積されると、それぞれの種に、より適合した豊凶の評価が可能であろう。しかし個々の種について最多結実量や年平均結実量を得るには長期間を要する(橋詰 1987a, Imada et al. 1990)。このため多くの種において、種内においても結実程度を評価する基準は明確になっていなかった。また種間の比較においても統一的な基準は見出されていない。ここでは、種子重—種子数関係を用い、種間および種内に共通的な基準による新しい豊凶評価法を示した。

2 豊凶の推移および地域性

各樹種における種子の豊凶はそれぞれ異なった推移を示した。種子の豊凶が年次的に異なるのは、開花に豊凶がある場合、開花しても種子が成熟しない場合とに分けられる。花芽形成、開花、種子発達のそれぞれの段階において多くの要因が関与していよう。例えば、気象要因では、花芽分化期の低温や乾燥(橋詰 1978)、開花期の低温や降雨(佐々木 1985)、あるいは種子発達過程における異常気象などがある。しかし、開花後に未熟果実で脱落するのは気象条件のみで起こるわけではない。第1章で確認したように開花時における受粉の成否や開花および種子成熟のための資源量などが強く影響しているものと推測される。

種子の豊凶を調べた結果、多くの樹種に共通的なことの一つは、豊作の翌年には凶作になりやすく、凶作の翌年には豊作になりやすいことであった。このような傾向は佐々木(1985, 1988)、橋詰(1987a)、

武田(1992)らも確認している。しかし、ここで確認されたことは隔年で規則的に推移するわけではなく、凶作が2年つづくようなこともある。豊作がつづくこともある。豊凶が隔年で繰り返されることは、かなり資源量に規制されているものと推測される。とくに隔年で豊凶を繰り返すことが明瞭な樹種、あるいは開花後に果実の未熟脱落がないような樹種では花芽形成・果実成熟のための資源に左右されている可能性が高い。

広葉樹の結実の豊凶を広範囲に調べた例は著しく少ない(前田ほか 1985)。組織的な調査には統一的な調査方法と豊凶評価の基準を必要とするが、今までは明確になっていなかった。ここではそれを解消したため、広範囲な調査が可能になった。ミズナラの豊凶を全道的に調べた結果では、豊凶は地域によって異なり、ある範囲で同調する傾向があった。地域的な同調は樹種に固有の結実習性によるのか、あるいは地域的な環境要因に関連しているのか、単年度の結果では明らかではない。ミズナラの豊凶は隔年で繰り返される傾向(佐々木 1988, Imada et al. 1990)を考慮すると、次年は豊凶地域が入替わる可能性がある。この確認は今後に残された課題である。

第3章 種子発芽力の減衰過程

地表かき起こしを行うと早い時期に稚苗発生がみられる樹種にはカンバ類やイタヤカエデ、キハダなどがある(北海道林務部 1989)。反面、数年を経過しても稚苗発生が僅かな樹種も少なくない。多くの樹種では種子豊作年の翌年が更新の最大の機会であると思われる。しかし、樹種によっては結実年以外でも更新する可能性がある。

樹木種子は一般に休眠性を有し、不利な環境を種子として生存する。休眠が解除されるには一定の条件が必要であり、さらに、休眠が解除されても発芽条件が整わなければ発芽しない(中山 1960, 伊藤 1976)。したがって、種子散布後に土の中に埋れた種子の一部は発芽しないまま蓄積され、何等かの発芽の機会に更新を達成する。

森林土壌に埋もれ生存している種子は埋土種子といわれ、その種構成や活力についてはいくつかの報告がある(中越 1981, Naka & Yoda 1984, Fenner 1985)。通常、林床の土壌は四季に対応して乾湿があり、さらに低温、高温が繰り返される。このような土壌の乾湿や温度条件などが埋土種子の生存期間に影響するものと考えられる。広葉樹の埋土種子の寿命を調べた例(Grastrom 1987, 佐々木ほか 1990)は少なく、更新にたいして埋土種子が寄与する期間についてはほとんど検証されていない。この章の第1節では、森林土壌に人工的に埋土した広葉樹種子について、樹種による発芽力減衰過程の違いを明らかにし、さらに、種子の散布を鳥や小動物に委ねる樹種と風散布の樹種とに区分し、更新にたいする埋土種子の寄与の違いについて検討した。

広葉樹種子は保湿条件で発芽力が維持される樹種、乾燥条件で維持される樹種とがある(山中 1975, 久保田 1979, 森 1991)。前者は比較的短期間の生存にとどまるが、乾燥条件ならば長期的に生存することが予測される。カンバ類は乾燥条件で10年以上も発芽力を維持するとされ(砂川ほか 1990)、サクラ類(石井 1986)も乾燥条件で生存可能とみられている。したがって、湿った条件に存在する埋土種子としては更新に寄与できなくても、生存できる条件は具備しよう。これらを明らかにすることは天然更新を図る上で、また、稚苗生産のための種子貯蔵方法を開発する上で必要である。第2節では、埋土種子として短命なアカイタヤを選び、低温乾燥および湿潤条件で貯蔵し、他のカエデ類との比較において発芽力の推移を調べた。

ミズナラ堅果は1個の重さが約3gであり、大型であるため母樹からの落下範囲は限定され(今田

1968, 蜂屋ほか 1986), また, 自然では埋土種子にもなりにくい。落下した堅果はリスやネズミ類に運ばれ, 隠蔽貯蔵されたものが更新に寄与する (KIKUZAWA 1988, MIYAKI & KIKUZAWA 1988, 宮木・菊沢 1986)。しかし, 1本の母樹から広範囲に散布され, 天然更新することはあまり期待できない。堅果は上胚軸休眠とされ, この解除には低温を必要とし, 北海道において上胚軸が伸長するのは越冬後である。しかし, 幼根はほとんど休眠性を有しない (橋詰 1980) ため, 堅果が成熟落下するとまもなく幼根を伸す。また, ナラ類の堅果は乾燥が進むと発芽率が低下するとされ (橋詰 1980, 荒井 1984, Gosling 1989), 貯蔵性は著しく低い。一方, 堅果は不作に評価される程度の着果量ならば比較的短い間隔で生産されるが, 豊作年は少ない。さらに, 第2章で明らかにしたように, 豊作や凶作は地域によっても異なる。このような特性を有する種子は, 天然下種更新, 人工下種更新のために生存条件を明らかにすることが重要である。今までの貯蔵例によると, 貯蔵温度が比較的低い0℃で1年間程度は発芽力を持続することが確かめられている (門松 1988)。しかし, 低い貯蔵温度でも貯蔵中の発根を抑えることはできない。貯蔵中における堅果の乾燥と発根を抑制することができれば発芽力を長く維持できる可能性がある。その一方法として, 第2節ではミズナラ堅果の貯蔵方法を検討した。

第1節 埋土した種子の発芽力

1 材料と方法

埋土試験に供した樹種は32種である。それらを種子の主な散布形態で区分すると, 風散布種は11種 (表-8, 9), 鳥散布種が14種 (表-10), 小動物散布種が7種 (表-11) である。種子散布が一次的には風や鳥に依存し, 二次的には小動物が関与するとみられる樹種については, イヌエンジュ, シナノキ, ニセアカシアを動物散布に, ホオノキ, キタコブシを鳥散布に含めた。

埋土期間は32種が1年間, 26種が2年間, 23種が3年間であり, 一部の樹種については, 2回の試験を実施した。種子の埋土は1986年, 1987年, 1988年, 1989年に行った。各年とも9月下旬から10月下旬までの間に果実を採取し, 10月下旬に埋土した。ただし, 6月から7月にかけて果実が成熟するエゾヤマザクラとハルニレは両年とも8月上旬に埋土した。ここでは果実に含まれたままの種子として取扱い, 果肉除去とか精選などは実施しなかった。埋土した場所は北海道立林業試験場実験林 (美瑛市) のコバノヤマハンノキ林の林床である。ただし, 1986年に埋土したエゾヤマザクラはトドマツ林の林床である。埋土の方法はまず林床のクマイザサや草本類を刈り払い, 地表を約10cmの深さに掘り起こした。果実をナイロン製の網袋に入れ, さらに小動物の食害を避けるため金網で包み, 掘り返した箇所置き, その上に土を戻した。各樹種の埋土種子量を表-8, 10, 11に示した。

発芽検定はカンバ類を除き, 採取当年の種子および所定の埋土期間 (1, 2年, 3年) を経過した種子とも苗畑に播種して行った。播種した種子数は埋土種子量と同じである。播種は慣行的な方法により, いずれも秋に実施した。

発芽数の調査は図-48に示したように, 播種後の1回目の発芽期 (翌年) および2回目の発芽期 (翌々年) の発芽数を調べ, 播種数にたいする発芽期2年の合計発芽数の割合を発芽率とした。種子が土の中にあった期間は, 埋土1年を例にとると, 埋土期間の1年間と播種後発芽までの6か月間とで最低1.5年間となる。発芽に2年を要した樹種は, さらに1年が加わるので2.5年となる。したがって, 土

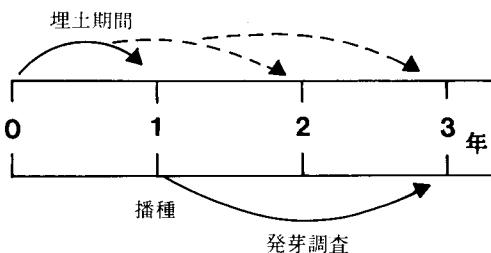


図-48 1年間埋土した場合の発芽調査期間
点線は埋土2年, 3年を示し, 発芽調査の
期間は埋土1年に同じ

の中にあった最長の期間は埋土2年ならば3.5年、埋土3年ならば4.5年間となる。

カンパ類の埋土期間は6か月単位とした。発芽検定は所定の埋土期間が終了した時点で室内で実施した。したがって、カンパ類は発芽までに土の中にあった期間が他の樹種よりも少なくとも6か月は短いことになる。発芽床は寒天培地とし、照射8時間、25℃一定の温度で行った。発芽検定種子数は3回反復で計1200粒について実施した（表-9）。

それぞれの樹種において埋土期間の中で最大の発芽率を100とし、埋土期間別に相対発芽率を求めた。また、埋土期間別に相対発芽率の減衰値を求め、その平均を発芽減衰率とした。

表-8 風散布を主とする樹種の埋土種子数と発芽率の推移

樹 種	埋土年	埋土期間（年）							
		0		1		2		3	
		種子数	発芽率	種子数	発芽率	種子数	発芽率	種子数	発芽率
ア カ イ タ ヤ	1987	200	75.0	100	0	100	0	100	0
	1989	200	35.0	200	0				
ヤ マ モ ミ ジ	1989	200	18.5	200	16.5				
	1989	177	22.0	100	43.0				
ハ ウ チ ワ カ エ デ	1986	2000	6.4	2000	0.9	2000	0.9	2000	0.4
	1987	300	4.7	200	67.0	200	0	200	0
ヤ チ ダ モ レ	1987	200	15.0	200	0.5	200	0	200	0.5
	1989	200	46.5	200	44.0				
サ ワ シ バ	1989	200	31.0	300	57.0				
	1989	200	31.0	300	57.0				

第-9 カンパ3種（風散布）の埋土した種子の発芽率の推移

樹 種	埋土年	発芽検定 各種子数	埋土期間（年）別発芽率				
			0	0.5	1	1.5	2
シ ラ カ ン バ	1988	1200	32.8	26.4	16.5	26.6	15.4
ウ ダイ カ ン バ	1988	1200	4.6	3.5	0.2	5.3	3.4
ダ ケ カ ン バ	1988	1200	6.8	6.8	3.3	3.9	6.3

発芽条件：寒天培地、25℃、照射8時間

表-10 鳥散布を主とする樹種の埋土種子数と発芽率の推移

樹 種	埋土年	埋土期間（年）							
		0		1		2		3	
		種子数	発芽率	種子数	発芽率	種子数	発芽率	種子数	発芽率
エゾヤマザクラ	1986	500	60.8	200	20.0	200	3.0	200	28.5
	1987	100	43.0	100	18.0	100	17.0	100	31.0
オオツリバナ	1987	460	25.7	460	3.9	460	0.0	460	0
	1989	100	43.0	100	2.0				
オオカメノキ	1986	100	49.0	100	9.0	100	2.0	100	10.0
	1989	100	73.0	150	6.7				
キハダ	1986	500	24.6	250	19.6	250	12.4	250	19.6
	1986	50	56.5	50	60.0	50	4.0	50	0
カンボク	1986	100	61.0	100	25.0	100	10.0	100	0
	1986	720	8.3	360	10.8	100	11.7	360	15.6
ナカマドミ	1986	500	36.0	500	3.6	500	0	500	0
	1987	100	3.0	100	0	100	7.0	100	1.0
ミウリザクラ	1987	100	29.0	100	62.0	100	32.0	100	35.0
	1989	100	87.0	180	71.7				
ハリギリ	1980	1000	10.7	1000	0.4				
	1986	40	37.5	25	12.0	25	0	25	32.0
ホオノキ	1989	50	24.0	80	11.3				
	1987	50	14.0	50	18.0	50	30.0	50	20.0

表-11 小動物散布を主とする樹種の埋土種子数と発芽率の推移

樹 種	埋土年	埋土期間 (年)							
		0		1		2		3	
		種子数	発芽率	種子数	発芽率	種子数	発芽率	種子数	発芽率
オニグルミ	1987	30	70.7	30	26.7	30	13.3	30	30.0
ミズナラ	1987	100	77.0	50	30.0	50	14.0	50	0
ハマナス	1986	100	38.0	100	2.0	100	0	100	4.0
ハクウンボク	1986	100	8.0	50	28.0	50	30.0	50	64.0
	1989	100	67.0	100	2.0				
イヌエンジュ	1986	300	19.3	100	0	100	0	100	0
	1989	400	20.5	300	9.3				
ニセアカシア	1986	200	14.0	100	0	100	0	100	0
	1989	100	8.0	200	1.5				
シナノキ	1987	100	8.0	100	0	100	0	100	0
	1989	400	15.3	200	9.5				

2 結 果

(1) 埋土期間と発芽率

埋土期間別の発芽率を表-8, 9, 10, 11 に示した。埋土しない種子(とりまきであり、埋土期間0年)の発芽率は樹種によって異なった。シラカンパ以外のカンパ類やミズキ、カツラ、ナナカマドなどの9種は10%に達しなかった。しかし、その他の23種は10%以上であり、発芽率50%以上の樹種もミズナラ、オニグルミなど9種におよぶ。また、年次的な繰返しを行った樹種については、ハクウンボクやアカイタヤのように年次間にかなり差のある樹種もみられた。これは、結実年による種子の品質の違いによるところが大きいと思われるが、発芽時における環境条件の違いも微妙に影響したかもしれない。このように一部の樹種では発芽率がやや低い、大部分の樹種では慣行的な播種において得られる程度の発芽率を示した。

1年間埋土すると、発芽率は1%未満から67%までの範囲であり、かなり幅があるが、樹種によって発芽に特徴的な違いが現れた。全く発芽しないか、発芽しても初期の値よりもかなり低くなった樹種、逆に高くなった樹種がある。アカイタヤやエゾヤマザクラ、オオツリバナなど多くの樹種は前者のタイプであった。初期の発芽率よりも高い値を示した樹種は、ハウチワカエデ、アサダやヤチダモなど8種であった。これらは埋土しても発芽率が減衰しなかった。

2年間埋土した樹種では、全体の50%以上に発芽が確認された。発芽率は大部分の樹種において初期および埋土1年のそれよりも低下した。しかし、シウリザクラ、キタコブシ、ハクウンボクなどは約30%の発芽率を保持し、依然として高かった。また、埋土1年では発芽しなかったミズキに発芽がみられた。

3年間埋土した23樹種のうち13種が発芽した。比較的発芽率の高かった樹種は、ハクウンボク、エゾヤマザクラ、シウリザクラ、キタコブシ、オニグルミ、キハダなどであった。また、2年間の埋土では発芽しなかったホオノキ、ハルニレに発芽がみられた。

(2) 相対発芽率の年次推移

相対発芽率の推移を図-49, 50, 51, 52 に示した。発芽時期が2年に及んだ樹種については1年目(白抜き)と2年目(網かけ)発芽にわけて示した。

種子散布が主として風である樹種をみると(図-49)、カツラ、アカイタヤ、ハルニレは埋土しなければ最大の発芽率を示し、埋土すると、著しく発芽率が低下した。とくにアカイタヤは2回の試験とも埋土期間1年で発芽しなかった。播種時に確認した結果、種子は中空であった。すなわち、埋土中に発

芽した形跡があり、発芽したものが埋土期間が終了するまでに死滅したとみられる。したがって、この樹種は土の中において最初の発芽期を休眠して経過することができない。

アサダ、ハウチワカエデ、ヤチダモは埋土することによって相対発芽率が最大になった。ヤチダモは採取年の秋に播種すると発芽には2年を要するが、通常は60%以上の発芽率が得られる。しかし、この実験では著しく低かった。この原因については明らかでないが、埋土1年では67%の発芽率を示した。同一採取年の種子を実験に供していることを考慮すると、埋土しない場合も同程度の発芽力を有していたとみなすべきであろう。1年間埋土すると、発芽に2年を要しない。すなわち、種子の休眠は土の中で1回の夏と2回の冬を経過することにより解除された。ヤチダモの休眠解除には高温と低温の組み合わせ処理が有効（浅川 1963）なことから、1回目の夏に引き続く2回目の冬が効果的であったと判断される。2年間および3年間埋土した種子は、埋土後の2回目の夏に土の中で発芽した形跡を確認した。したがって、土の中で発芽力を維持する期間は種子が散布されてから2年を越えない。

サワシバ、アサダ、ヤマモミジ、ハウチワカエデなども埋土することによって発芽に2年を要しなくなる。しかし、それ以上

長期の結果は未確認なのでヤチダモと同じタイプかどうかは明らかでない。カツラとハルニレは、極く一部の種子が埋土3年でも発芽した。カンバ類の相対発芽率を6か月間隔で図-50に示した。シラカンバは埋土期間が長くなるにつれ発芽力は減衰する傾向がみられた。しかし、ウダイカンバ、

ダケカンバは埋土期間によってバラツキが大きかった。3種に共通することは埋土期間1年の発芽率が低いことである。とくにウダイカンバでは著しかった。これは、それより長期の埋土において高い発芽率が得られたことから、埋土した立地の微妙な違いが影響したものと推測される。発芽力の減衰は過湿によるのか、他の要因によるのかこの実験からは明らかでないが、カンバ類は少なくとも2年間は埋

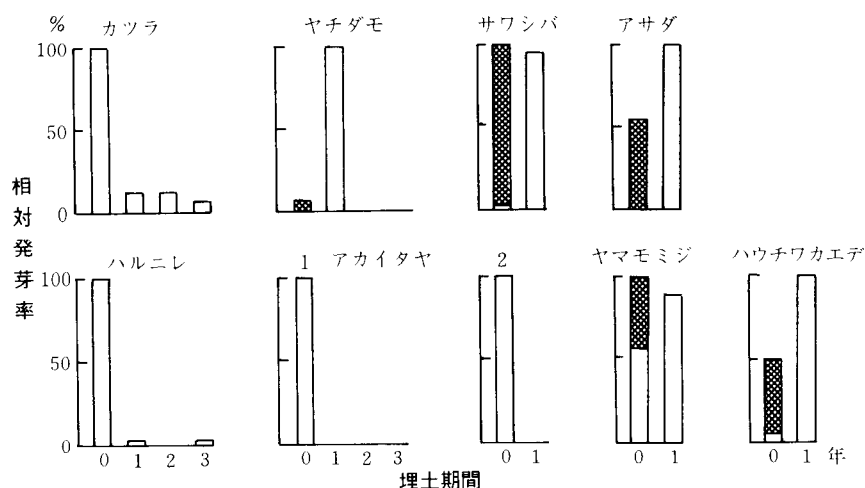


図-49 風散布を主とする種子の相対発芽率の推移
白抜きは播種後1年目、塗りつぶしは2年目の発芽

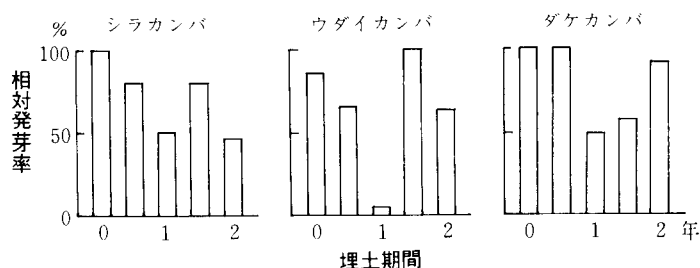


図-50 カンバ類種子の相対発芽率の推移
発芽検定：寒天培地、25℃、光照射8時間
埋土期間：6か月間隔

土種子として発芽力を維持することが確認された。

鳥によって種子散布される樹種について、相対発芽率の推移を図-51に示した。埋土しない種子は14種のうち8種が発芽に2年を要した。また、2回の繰り返し試験を行った樹種では、オオカメノキ、オオツリバナともほぼ似た傾向を示し、2年目発芽が大部分であった。エゾヤマザクラは一部の種子が2年目に発芽したが、この傾向は2回の試験とも同じであった。

埋土すると発芽に2年を要しない樹種が増加した。すなわち、休眠が解除され、発芽条件さえ整えばいつでも発芽可能な状態になった。しかも、ナナカマド、シウリザクラ、ミズキなどは埋土することによって発芽率が高まった。とくにナナカマドは埋土期間3年で最大の発芽率を示し、上の中で発芽力を長く維持することができる。他にこのような傾向を示した樹種はシウリザクラであり、また、試験期間は短いがマユミも同じとみられる。逆に、ニシキギとエゾヤマザクラの1では発芽に2年を要するものがわずかながら増加した。

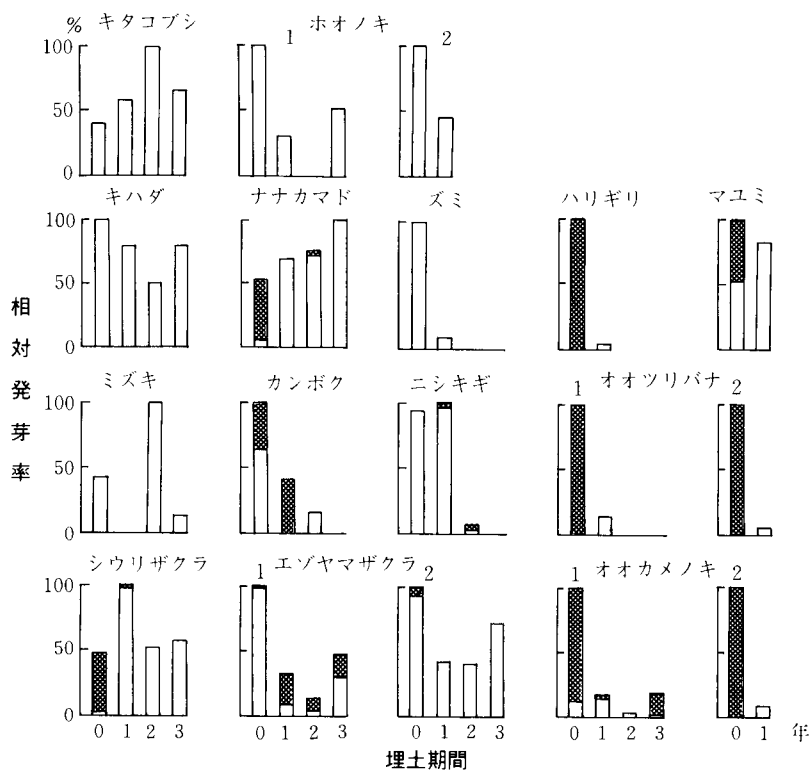


図-51 鳥散布を主とする種子の相対発芽率の推移

白抜きは播種後1年目、塗りつぶしは2年目の発芽

埋土期間3年間で発芽しなかった樹種はズミ、カンボク、ニシキギ、オオツリバナであった。一方、キハダ、エゾヤマザクラなどはかなり高い値を維持した。キハダは休眠が解除された状態で生存しており、播種すると全て1年で発芽した。エゾヤマザクラは休眠種子と非休眠種子とが混在した。ホオノキは埋土期間によってバラツキがあるが、埋土3年でも比較的高い発芽力を維持した。キタコブシは埋土の有無にかかわらず播種後1年で発芽した。そして、埋土期間が長くなっても高い発芽力を維持した。

小動物により種子散布される樹種を図-52に示した。ハクウンボクは1年間、2年間埋土した種子とも発芽に2年を要し、埋土3年でも大部分が2年を要した。これは土の中において休眠が解除されにく

いことを示している。また、相対発芽率は埋土期間3年において最大であった。

ミズナラの堅果は、埋土期間1年、2年ともわずかながら発芽した。播種時の観察によると、堅果は発根状態であるが上胚軸は伸長しておらず、生存しているらしいものと死滅したとみられるものとが確認された。発根しても全てが短期間で死滅するわけではなかった。しかし、埋土期間が3年になると発芽するものはなかった。

オニグルミとハマナスは埋土期間3年でも発芽が確認された。ただし、ハマナスの相対発芽率は著しく低下した。

イヌエンジュとシナノキは2回の実験を行っているが必ずしも同じ結果ではなかった。両樹種とも1回目は埋土期間1年ですでに発芽しなかった。しかし、2回目は埋土しなければ発芽に2年を要する割合が高く、そして、埋土1年間でも発芽力を維持した。ニセアカシアは2回目の実験において埋土1年で発芽を確認したが、相対発芽率は著しく低下した。2回の実験において発芽力の減衰過程に違いが生じたのは埋土された条件が微妙に影響したのか、それとも供試種子の成熟度などが異なったためかは明らかでないが、これら3種についても埋土種子として生存可能である。

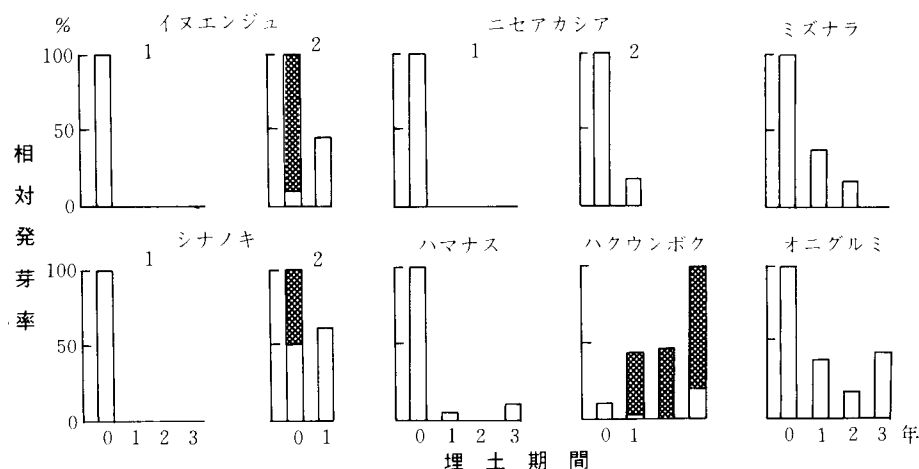


図-52 小動物散布を主とする種子の相対発芽率の推移
白抜きは播種後1年目、塗りつぶしは2年目の発芽

(3) 発芽力減衰パターンによる類型化

埋土種子の発芽力減衰過程を発芽減衰率に基づき4タイプに区分した。各タイプを模式的に図-53に示した。図中の実線は種子休眠が解除されやすい樹種、点線は解除されにくい樹種の場合を示した。

I型は、種子散布後の最初の発芽期までしか発芽力を維持しないタイプであり、代表的な樹種は発芽減衰率100%のアカイタヤである。アカイタヤとは休眠性が異なるため発芽の時期は種子散布後2年目となるヤチダモもほぼ同じタイプである。いずれも休眠が解除されると発芽に好適な時期を休眠状態で経過することができないので、埋土種子として更新に寄与することは極めて少ない。

II型は、発芽減衰率が75%以上であり、一部の種子は土の中で3~4年間発芽力を維持しているが、大部分の種子は最初の発芽期から休眠性によっては2回目の発芽期に発芽する。ただし、埋土期間中に休眠が解除されなかったか、あるいは二次休眠(藤伊 1976)に入った樹種もある。主な樹種はここで調べた中でカツラやハマナス、ハルニレ、ミズナラなどが該当する。

III型は、発芽減衰率50%~75%であり、発芽力の減衰が急激ではなく、種子散布後3年目ぐらいいでに徐々に減衰するタイプである。このタイプの樹種はシラカンバ、ウダイカンバ、オニグルミなどで

は変わらず、風散布種子では相対発芽率の高い樹種はみられない。これに対して、鳥散布種子の分布はややL字型を示したが、相対発芽率0の頻度は少ない。つまり、埋土することにより種子の発芽力は徐々に低下するが、風散布種は一般にその速度の早い種が多く、鳥散布種はそれらより遅れる種が多い傾向を示した。

第2節 貯蔵種子の発芽力

1 材料と方法

(1) アカイタヤ、ハウチワカエデ、ヤマモミジ

種子は1987年10月に採取し、判別可能な範囲で虫害種子、非充実種子を除き貯蔵に供試した。貯蔵方法は種子をポリ袋に入れた乾燥貯蔵と湿らせた脱脂綿に包み、それをポリ袋に入れた湿層貯蔵である。貯蔵温度は5℃一定とし、湿度は制御していない。貯蔵期間は6カ月間、12カ月間である。所定の貯蔵期間を経過した種子は慣行的な方法で苗畑に播種し、発芽を調べた。貯蔵種子の発芽検定数を表-12に示した。発芽調査は播種後2年間行った。また、播種した種子とは別な種子についてそれぞれの貯蔵期間を経過した時点で翼を除去した種子の生重、乾重を秤量し、含水率を求めた。測定した種子数は無貯蔵が100粒、6カ月間と12カ月間貯蔵は39~50粒の範囲であり、それらから平均含水率を求めた。

表-12 貯蔵方法と発芽検定数および含水率測定数

樹 種	無貯蔵	低温乾燥		低温湿層	
		6 カ月	12 カ月	6 カ月	12 カ月
ア カ イ タ ヤ	300 (105)	150 (35)	200 (47)	150 (39)	100 (47)
ハ ウ チ ワ カ エ デ	300 (100)	100 (50)	100 (45)	100 (49)	100 (47)
ヤ マ モ ミ ジ	300 (100)	100 (50)	100 (50)	100 (49)	100 (49)

() は含水率測定数で発芽検定数とは別種子

(2) ミズナラ

貯蔵試験は1989年(実験1)と1990年(実験2)に行った。実験1, 2とも貯蔵条件は温度2℃, 湿度40%である。

実験1における貯蔵方法は堅果をポリ袋に入れたポリ袋貯蔵, 湿ったパーライトに堅果を混合した湿層貯蔵, 堅果を木ロウ溶液(白ロウ, 固松脂, 豚脂を3:3:1)に浸漬してコーティングし, ポリ袋および網袋に入れて貯蔵したコーティング貯蔵である。堅果は1989年9月下旬に数本の個体から採取した。採取後直ちに処理を行い所定の方法で貯蔵した。この時点で, 対照として無貯蔵の堅果およびコーティング直後の堅果を苗畑に播種した。貯蔵および播種した堅果数は1処理100粒である。貯蔵した堅果は6カ月, 12カ月を経過した時点で貯蔵中の発根数をかぞえ, 苗畑に播種して発芽経過を調べた。また, 堅果の含水率は貯蔵前については50粒をそれぞれ生重, 乾重を秤量して求めた。貯蔵堅果については, 貯蔵前と後の生重を50粒まとめて秤量した値と当初の含水率から計算により求めた。

実験2は, コーティング材料の検討を行った。1990年10月上旬に処理を終えた堅果について, ポリ袋のほかにポリ製広口瓶と真空パック法により貯蔵試験を行った。コーティング材料は, 木ロウのほかにアルギン酸ナトリウム, プルラン, アラビアガムを用いた。アルギン酸ナトリウムによるコーティングの方法は堅果をアルギン酸ナトリウム3%溶液に浸漬した後, ゲル化のため塩化カルシウム1%溶液に浸した。プルランはその20%溶液に浸漬した。アラビアガムは事務用ノリを堅果の両端に塗る処理を行った。処理を終えた堅果はいずれもコーティング材が乾燥してから(室温で約24時間)所定の条件で貯蔵した。貯蔵した堅果とは別にコーティング処理を終えた堅果を対照として苗畑に播種した。これは発芽に対するコーティング材料の影響をみるためである。貯蔵期間は6カ月間である。貯蔵堅果数は

1 処理 50 粒とし、所定期間貯蔵後、貯蔵中の発根数を調べてから苗畑に播種した。また、それらとは別にそれぞれ同一処理の堅果 20 粒について生重および乾重を測定し、含水率を求めた。

苗畑における発芽調査は各年とも発芽が始った 5 月から 7 月まで行った。また、1991 年 10 月に発芽した苗の成長を調べた。

2 結果

(1) アカイトヤ、ハウチワカエデ、ヤマモミジ

1) 種子の含水率

採取直後の種子の含水率はアカイトヤが 45 % であり、比較的高いが、他の 2 種は 10 % 以下であった (図-55)。湿層貯蔵を行うと 3 樹種とも含水率は高くなり、アカイトヤ、ハウチワカエデは 12 カ月間貯蔵後も比較的高い含水率を保持した。ヤマモミジは 12 カ月間貯蔵において含水率が低下した。これは貯蔵に用いた脱脂綿に給水をしなかったため徐々に水分を失ったことによるのかもしれない。低温乾燥貯蔵の含水率は、アカイトヤが 6 カ月間に著しく低下したが、その後はほとんど変らなかった。ヤマモミジ、ハウチワカエデは貯蔵期間中、採取直後とほぼ同じ含水率が維持された。

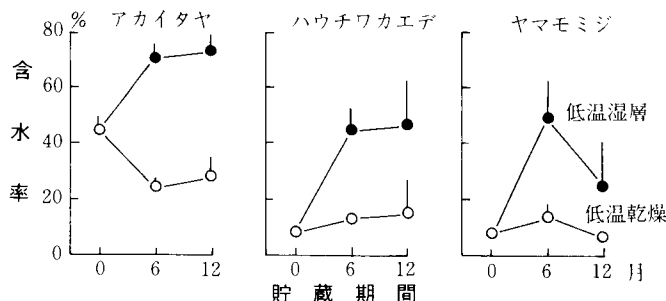


図-55 貯蔵した種子の含水率の推移

—: 標準偏差

2) 貯蔵種子の苗畑発芽率

アカイトヤは無貯蔵の場合、播種した翌春に発芽し、発芽率は約 30 % であった (図-56)。低温乾燥貯蔵 6 カ月間では播種時期が 5 月であるが、その年の発芽は著しく少なかった。発芽しなかった種子はその翌年に発芽したが、2 年間の合計発芽率は 10 % 程度にとどまった。しかし、12 カ月間貯蔵は播種翌年に一斉に発芽し、発芽率も高かった。一方、湿層貯蔵 6 カ月間では播種当年に発芽したものの発芽率は低かった。そして、12 カ月間貯蔵では発芽しなかった。これらは播種時点で多くの種子が腐敗しており、このことが大きな原因とみられる。したがって、この種子は

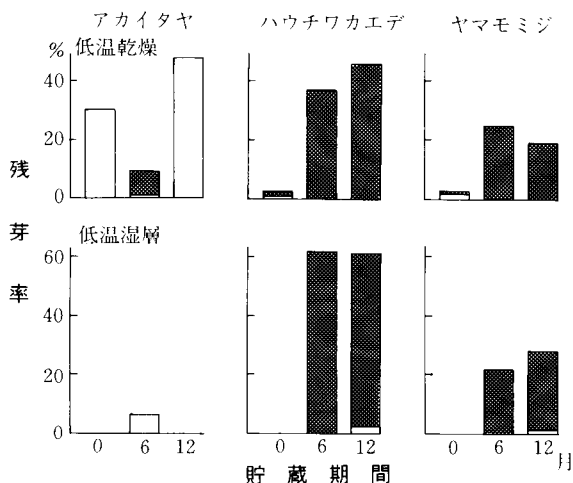


図-56 貯蔵したカエデ類の種子の発芽率

白抜きは播種後 1 年目、塗りつぶしは 2 年目の発芽

低温乾燥条件ならば発芽力を維持することができる。そして、発芽のためには一定期間の低温湿層処理を必要とし、発芽条件が適していても種子の休眠が解除されていなければ、ほとんどが発芽できず、何等かの原因で死滅する。逆に、休眠が解除されてからはその状態で長くは生存できない。このことは第 1 節で確認した埋土種子の結果と一致した。ただし、6 カ月間の湿層貯蔵は無貯蔵の種子よりも発芽率がかなり低かった。このことは湿層貯蔵が必ずしも苗畑に播種した条件を再現していないことになる。湿層貯蔵種子の含水率がかなり高かったことから、過湿による腐敗が進行したためであろう。

ハウチワカエドとヤマモミジの無貯蔵種子は発芽率が著しく低かった。この原因は明らかでないが、発芽調査期間を2年間としたため、発芽に播種後3年を要するものがあったかもしれない。貯蔵種子は両種ともほぼ同様な発芽傾向を示した。低温乾燥、低温湿層とも6カ月間貯蔵では、播種当年には発芽がみられずその翌年に発芽した。12カ月間貯蔵の場合も発芽は大部分が播種の翌々年となった。すなわち、貯蔵方法が異なっても、発芽は播種後1回の夏とその後の冬を経過してからである。これは、低温湿層のみでは休眠が解除されないことを示しており、休眠の解除には高温と低温が必要であると推測される。貯蔵種子は6カ月間、12カ月間とも無貯蔵よりかなり高い発芽率を示した。この両種はアカイタヤとは異なった休眠性を有し、乾燥条件でも湿潤条件でも発芽力を急速に低下させることはないと思われる。

(2) ミズナラ

1) 堅果の含水率

採取直後の堅果の平均含水率は1989年が58%, 1990年が52%であり、大きな差はなかった。成熟堅果を樹上から採取したため、バラツキも少なかった。所定期間貯蔵後の平均含水率を表-13に示した。6カ月間貯蔵では実験1, 2の各処理とも40%以上の含水率が維持された。コーティングの有無によって含水率に大きな差はなかった。実験1における12カ月間貯蔵後では、コーティングした堅果を網袋貯蔵した場合に含水率26%まで低下した。しかし、ポリ袋に封入すると含水率の著しい低下は抑えられた。したがって、6カ月間程度の貯蔵ならば、コーティングのみでも比較的高い含水率を維持することができるが、それ以上になると、ポリ袋などを併用しなければ堅果の乾燥は進行する。

表-13 ミズナラ堅果の貯蔵前後の平均含水率

堅果の処理	方法および 処理材料	貯蔵容器	実験1(1989年貯蔵)		実験2(1990年貯蔵)	
			6カ月後	12カ月後	6カ月後	標準偏差
無 貯 蔵 無 処 理	—	—	58.3* (%)	— (%)	51.6* (%)	3.7
	—	ポリ袋	50.5	54.8	45.4	6.9
	湿 層	ポリ袋	63.8	65.9	—	—
コーティング	—	ポリ袋	—	—	53.5	5.6
	真空パック	ポリ袋	—	—	50.8	3.6
	木口ウ	ポリ袋	56.3	55.4	—	—
	木口ウ	網袋	47.5	26.3	—	—
	—	—	—	—	49.0	8.1
	ブルー	ポリ袋	—	—	41.6	3.7
	アルギン酸	ポリ袋	—	—	45.6	5.9
	アラビアガム	ポリ袋	—	—	44.0	5.0

* : 採取直後の含水率を示す

2) 貯蔵中の発根

実験1において、無処理堅果のポリ袋貯蔵は6カ月間の貯蔵中に90%以上が発根した。12カ月間の貯蔵でもほぼ同じであった。しかし、湿層貯蔵およびコーティング貯蔵は6カ月間、12カ月間貯蔵とも50%以下であった。

実験2における無処理堅果のポリ袋貯蔵は6カ月間に65%が発根した(図-58)。幼根の長さは平均9.1mmであった。ポリ瓶貯蔵の発根率は80%であり、ポリ袋と同様に高いが幼根の長さの平均は4.8mmであり、やや短かった。これに対して、コーティング処理は貯蔵中の発根が抑えられ、いずれも5%以下にとどまった。幼根の長さも1~2mmであり、無処理よりも短かった。一方、真空パック貯蔵の堅果は表面的には貯蔵時の色つやが保たれた。また、貯蔵中に発根したものはなかった。

3) 貯蔵堅果の苗畑発芽率

実験1, 2とも採取直後に播種した堅果(無処理, 無貯蔵)の発芽率は90%以上に達した。虫害堅果

やすでに発根した堅果をあらかじめ除外したため発芽率は高かった。

実験1におけるポリ袋貯蔵6カ月間では発芽力はほとんど低下しなかった(図-57)。貯蔵中に幼根を伸しても、苗畑発芽率への影響はみられない。しかし、12カ月間貯蔵した堅果は貯蔵中に伸びた幼根の先端部から茶褐色に変色が進み、死滅したとみられるものが増加していた。それを反映して発芽率は低下した。

湿層貯蔵は6カ月後に発芽率が半減し、12カ月間の貯蔵では発芽したものがなかった。含水率が高く維持されたにもかかわらず発芽力を失うのは、過湿条件であるため腐敗したことによると推測される。

木口ウによるコーティング貯蔵では、無貯蔵の場合でも発芽率は30%にとどまり、木口ウによって発芽が抑制された。貯蔵後の発芽率も低かった。木口ウが土壤中で分解されないことが一因として考えられる。網袋貯蔵はポリ袋貯蔵よりもさらに低かった。これは、コーティングによって発芽が抑制されたことに加え、堅果がやや乾燥したことも影響していよう。しかし、堅果のコーティングは貯蔵中の発根を抑える効果が認められ、また12カ月間貯蔵後でも発芽力を有する堅果があったことから、コーティング材料の検討を行った。

実験2で用いた貯蔵容器の中でポリ袋とポリ瓶とでは貯蔵後の苗畑発芽率に大きな差はなかった。6カ月間貯蔵では無貯蔵に近い発芽率を示した(図-58)。一方、真空パックは、堅果のコーティング処理の有無にかかわらず全く発芽しなかった。真空パック後1カ月程度でパック内にはガスが充満し、袋は大きく膨らんだ。ガス分析の結果、90%以上が二酸化炭素で占められた。堅果を切断してみると子葉部分が褐色であったことから、袋内のガスは呼吸によるものではないと推測される。アリギン酸ナトリウム、プルラン、アラビアガムによるコーティング処理は無貯蔵においていずれも高い発芽率を示し、無処理堅果の発芽率と大きな差がなかった。これらは木口ウのような発芽抑制がみられなかった。6カ月間貯蔵した堅果の最終的な発芽率は、いずれも無貯蔵の堅果に近い発芽率を示した。これらのコーティング材料は水溶性であることから土壤中において流出が早いらしく、発芽遅延も僅かであった。

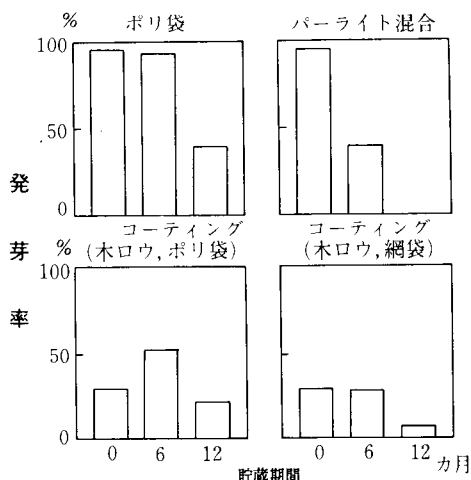


図-57 貯蔵堅果の苗畑発芽率(実験1)

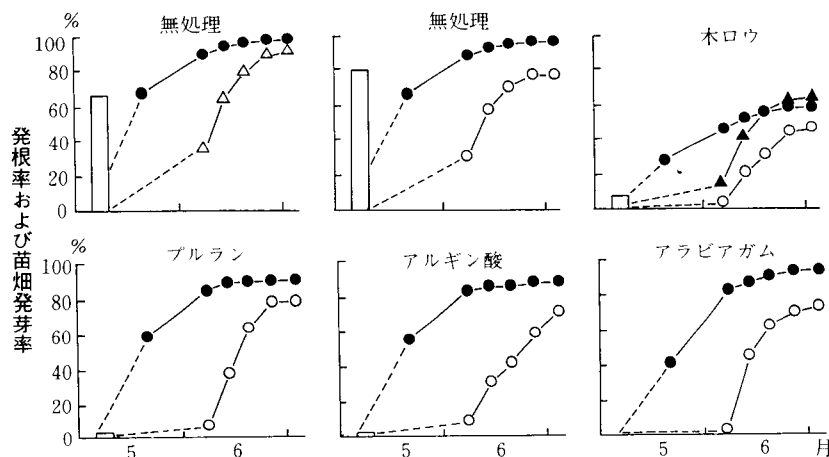


図-58 貯蔵中の発根率および貯蔵堅果の苗畑発芽経過

- : 無貯蔵
- : ポリ瓶6カ月貯蔵
- △: ポリ袋6カ月貯蔵
- ▲: 播種時に木口ウ除去
- : 貯蔵中の発根率

4) 発芽稚苗の成長

無貯蔵および貯蔵堅果の1年生時の平均一次伸長高、平均苗高を図-59に示した。無貯蔵と12カ月間貯蔵の堅果は同一条件とみられる苗畑に播種したが6カ月間貯蔵の堅果はそれらよりやや離れた位置に播種した。苗畑条件による成長差があるようにみられたので6カ月間貯蔵については堅果の処理間で、無処理堅果は無貯蔵と12カ月間貯蔵との間で平均値の差の検定を行った。

その結果、6カ月間貯蔵では無処理と木口ウ処理の一次伸長量に5%水準で有意差が認められた以外は一次伸長量、苗高とも有意な差ではなかった。しかし、無処理堅果の無貯蔵と12カ月間貯蔵の間では一次伸長量、苗高とも0.1%水準で有意差が認められた。すなわち、12カ月間貯蔵すると堅果の貯蔵養分に依存するとみられる一次伸長量は少なくなり、さらに最終苗高も低かった。これは貯蔵期間が長くなるにつれ幼根の伸長量が増加したことや貯蔵中の呼吸などにより堅果の貯蔵養分が消費されたためと考えられる。

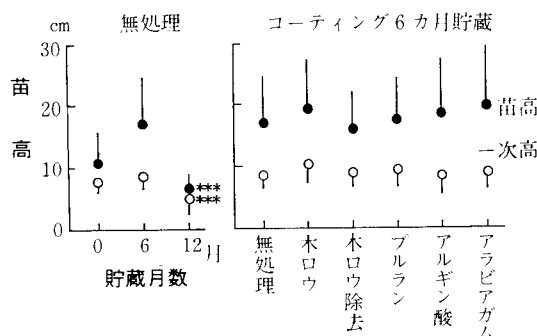


図-59 発芽稚苗の成長

- ：一次伸長
- ：1年生時の苗高
- ：標準偏差
- *：無処理と5%水準で有意
- ***：無貯蔵と0.1%水準で有意

第3節 考 察

1 種子発芽力減衰の遅速

埋土種子の発芽力の減衰過程は樹種によって多様であった。それらを大きく区分すると、上の中ではほとんど生存しないタイプ（Ⅰ）、一部の種子が比較的短い期間生存するタイプ（Ⅱ）、短い期間ではあるがかなりの種子が生存するタイプ（Ⅲ）、そして、多くの種子が長い期間生存可能なタイプ（Ⅳ）となる。このような違いが現れるのは種子の休眠性と発芽条件が影響しているものと考えられる。

鳥散布を主とする樹種は比較的長く生存する樹種が多かった。これは、種子の構造的なものと休眠性に強く関連するものと考えられる。種子の休眠は、胚をとりまく構造に原因があるものと、胚じたいに原因があるものとに分けられ、前者は水分や酸素、二酸化炭素など種皮の不透性に由来するとされている（中山 1960、藤伊 1976）。鳥散布種子は鳥の体内を通過し糞とともに排泄されるか、ペリットとして吐き出される（斎藤 1976、樋口 1991）。種子は鳥に採餌されても簡単には破壊されない種皮構造を有している。また、小動物に運ばれる種子は鳥よりも種子破壊の程度が大きいかもしいが、ハクウンボクやキタコブシなどの果皮は強固な構造を有する。これらは、少なくとも湿った条件下において腐敗しにくい構造であるとみられる。

発芽に対する低温湿層処理の効果はキハダ（向井・横山 1985）、アサダ（梶・鈴木 1983）、ウダイカンバ（永田ほか 1968）、ハンノキ類、ブナ、ホオノキ、ミズナラ（柳沢・浅川 1955、橋詰 1989）などで認められている。種子採取年の秋に播種し、翌年の発芽期に発芽した樹種はそのほとんどが低温によって休眠が解除されると考えて良いであろう。しかし、発芽が播種翌々年まで持ち越され、一度の冬を経験しても休眠が解除されなかった樹種は、夏を経験することによって、あるいは夏と冬の組み合わせによって休眠が解除されたことを示している。すなわち、休眠の解除には高温が必要であり、このような休眠性も種子の構造と関連するものと考えられる。埋土種子として長く生存可能なことの一つの

条件として種皮の不透性が挙げられる。

いくつかの樹種では2回の埋土試験において発芽年の異なる傾向がみられた。それはイヌエンジュ、シナノキやオオツリバナにみられたように発芽までの期間が1年と2年を要した違いである。このような違いが生じることは種子の胚じたいの休眠性、すなわち胚の未熟や胚の代謝阻害による休眠性の違いに関連したことも考えられる。

多くの樹種に共通的なことは、通常、発芽に2年を要する樹種（山中 1975, 久保田 1979）でも埋土することによって1年で発芽したことである。これは播種した場合とほぼ同様な取り扱いであるから当然であるが、休眠が解除されると、発芽条件が整えば素早く発芽することができる。しかし、ハクウンボクは埋土したにもかかわらず大部分の種子は発芽に2年を要した。埋土期間が長くなっても同様の傾向を示した。埋土中の低温あるいは高温、また、その組み合わせでも休眠が解除されなかったこと、あるいは休眠が解除されても発芽に不適な環境にあるため二次休眠に入ったことなどが考えられる。エゾヤマザクラ、オオカメノキ、カンボクなどの埋土した種子にも一部の種子ではあるが同じような傾向がみられた。エゾヤマザクラの1回目実験において、埋土すると埋土しない場合よりも2年目発芽が増加したことは二次休眠に入った可能性が高い。

カンパ類は光照射で発芽が促進され（今田・玉利 1955, 花房ほか 1966, 永田ほか 1968, 小水内 1972）、光条件の不良な所では発芽が遅れる（中野・村井 1970）。このような傾向はニレでも確認されている（清和 1992）。光条件が整った段階で発芽する樹種は、埋土中にはほとんど発芽しないので、埋土種子になり得る（佐々木ほか 1999）。逆に、休眠が解除された後、温度条件のみに依存して発芽する樹種は埋土種子としての条件を満たさない。ここで調べたアカイタヤ、ヤチダモなどがそれである。この両種は土の中で発芽した形跡が確認され、休眠が解除されると発芽に光を必要としなかった。ヤチダモは休眠解除に高温と低温の組み合わせ処理が有効であり、休眠が解除されると発芽に特別な光条件を要求しなくなる（浅川 1963）ことと対応する。

埋土種子として発芽力が長く維持されるのは環境要因なども関与するから単純ではないが、種皮の構造としては透水性が低く、種子の休眠が容易には解除されないこと、さらに土の中では発芽しにくい光発芽種子が有利であると考えられる。鳥散布種子の多くの樹種が長期にわたり生存可能なことは、ここで述べたような発芽力の急速な減衰を緩和できる種子特性を備えていることによるものと考えられる。

2 乾燥種子の生存

アカイタヤは埋土種子として生存しえないが、低温乾燥条件では発芽力を維持し、そして、休眠の解除には低温湿層処理が必要であった。休眠が解除されていない状態では発芽に好適な条件下でも発芽せずに生存できるが、この割合は少ない。イタヤカエデは自然条件下において、融雪後の早い時期に発芽し（清和 1989）、アカイタヤもほぼ同じであることを確認している。このことは、休眠が解除されると発芽のためにそれほど高い温度を必要としない。埋土した種子も1年以内にほとんどの種子が土の中で発芽したことから、光照射のない条件でも発芽可能である。アカイタヤは乾燥条件で生存し得るが、人工的に保存した場合を除き、自然条件下では種子が冬季にこのような乾燥した環境に遭遇することはほとんどないであろう。したがって、ある年に生産された種子が長期にわたり更新に寄与することは極めて少ないといえる。

アカイタヤに比べるとヤマモミジやハウチワカエデは埋土した種子の発芽反応が異なった。また、貯蔵試験によって確認した結果、この両種は低温乾燥条件でも低温湿層条件でもある程度の期間は発芽力を維持することが分かった。ただし、発芽は1年間埋土すると翌年であるが、貯蔵種子では2年を要した。すなわち、低温湿層処理のみでは休眠が解除されない。この両種の休眠解除には高温を必要とする

のであろう。休眠が解除されてから長期生存が可能かどうか未確認であるが、湿層条件でも発芽力を維持したことから、種子生存は特定の環境条件に限定されにくいものと推察される。

ミズナラ堅果は発芽に好適な条件であれば1週間程度で発根する。乾燥条件下ならば発根しないが、ナラ類は含水率が30~40%以下になると急速に発芽力を失う(橋詰 1980, GOSLING 1989)から、アカイタヤのように乾燥条件では生存できない。

ミズナラ堅果の乾燥を軽減し、貯蔵中の発根抑制を検討した結果、6カ月程度の貯蔵期間ならばポリ袋やポリ瓶を用いることにより40%程度の含水率を維持できることがわかった。しかし、この方法のみでは貯蔵中の発根を抑えることはできない。貯蔵中の発根は6カ月間程度の保存ならば大きな問題とはいえないが、長期になると、幼根の先端から枯死し、やがて堅果が死滅する。たとえ生存していたとしても発芽後の成長に影響をおよぼす。また、播種する際の取扱い上にも問題がある。

貯蔵中の発根抑制にはコーティング貯蔵が効果的であることがわかった。そして、その材料としては水溶性であること、また堅果を窒息死させないため、ある程度は通気性があるものを選ぶ必要がある。ここで用いたアルギン酸ナトリウムは組織培養の分野において人工種子の人工膜として有望視されている(西村 1988, 笹本 1989)。堅果の窒息死を避け、乾燥にも耐える可能性はあるものと考えられる。フルランは食品加工においてシート食品の接着剤として使用されているが人工膜への検討はなされていない。どちらもコーティング材料として期待される。アラビアガムは手に粘つくことから作業に難があるが、貯蔵中の発根を抑えるのに有効であった。

以上のように、ミズナラ堅果のコーティングは貯蔵性を高めることが示唆された。ただし、ここでの結果は貯蔵期間が6カ月と短い。長期貯蔵の結果を待って最終的な判断をしなければならないが、休眠性がほとんどないような樹種でも、発芽力を維持させることは可能である。

第4章 種子繁殖の総合考察

1 開花・結実過程と種子の豊凶

天然更新や人工下種更新、種苗生産を進める上で種子の豊凶に関する情報は重要である。また、地域的な豊凶が明瞭になると種子の需給にも大きな役割を果たす。種子の豊凶はまず個々の樹種に特異な開花・結実様式に大きく依存している。

開花の周期性は、キタコブシでみられたような隔年、あるいはもう少し長い間隔で増減を繰り返すのが一般的とみられる。開花に周期性があることは種子繁殖にたいする投資量の長期的な配分として解釈できる。Eisら(1965)は針葉樹(Douglas fir)において、球果生産数とその年の直径成長量とは負の関係があることを認めた。これは限られた資源の中で個体維持と繁殖とを遂げることが示すものであり、開花の周期にも共通している。

カンバ類のように開花から種子成熟までにほとんど果実の脱落がない樹種では、開花の多少が種子の豊凶に連動する。しかし、開花後に多くの果実が未熟で脱落する樹種では開花数が多くても必ずしも種子豊作には至らない。果実の脱落原因は気象的要因、昆虫による被害なども無視できないが、花粉の不足が大きな制限要因として挙げられる。このことはキタコブシやエゾヤマザクラにおける強制受粉によって確かめられた。そして、受粉の成功は花の発達や開花部位などと花粉媒介者との関わりによって大きく左右される。しかし、強制受粉を行っても未熟脱落が完全になくなるわけではなく、花粉の不足のみで全てが説明できるわけではない。

もう一つの制限要因として考えなければならないのは開花や種子成熟に配分される資源である。シナ

ノキやオオバコダイジュは花芽が形成されても開花しないものが多かった。これは展開した葉を失ったこと、すなわち、資源が強く影響したものと考えられる。エゾヤマザクラやキタコブシの果実成熟過程において強制受粉を行ったにもかかわらず依然として果実の未熟落下があるのもこのことと無関係ではないであろう。しかし、ここでは開花にたいして、また、果実成熟にたいして資源の不足を検証するまでにはいたらなかった。

キハダは資源を人為的に制限すると、果実を脱落させるよりも、種子サイズを小さくする反応を示した。このことは、資源不足が果実脱落まで影響しなかったことであり、生育立地あるいは種によっては資源の不足を生じない場合もあるようである。開花、結実過程における資源や花粉の不足は至近的な要因であるが、これらにとどまらず、雌をめぐる雄の競争あるいは雌の配偶者選択などにより種子や果実を脱落 (STEPHENSON & WINSOR 1986, CASPER 1988) させることなど、繁殖成功のために種に固有の戦略を包含している。

個々の樹種における種子の豊凶はかなり不規則であった。このため、ここで調べた 10 年間程度の結果から豊凶の周期性を明確にすることはできなかった。多くの樹種に共通的に観察されたことは、豊作の翌年は凶作になりやすく、凶作の翌年は豊作になりやすいことであった。しかしながら、豊作あるいは凶作が連続する場合もあり、規則的ではない。さらに豊凶の較差が著しく大きい樹種、また、小さな振幅でかなり安定した種子生産を続ける樹種などがあつた。両者とも開花および受粉から種子成熟にいたるまでに種々な要因が関わるが、前者の場合は開花量に依存する面が大きいと考えられる。

次に、多くの樹種に共通してみられたことは同一年に個体間で豊凶が同調していることである。一般的な観察においてもよくみられる現象である。ミズナラの全道調査の結果でも地域的にも同調している傾向があつた。種子の豊凶が同調することはミズナラ (IMADA et al. 1990)、コナラ (橋詰 1987)、ブナ (武田 1992) などの林分単位でも認められている。この理由として考えられることの一つに捕食圧の回避が挙げられる。AUGUSPURGER (1981) はスミレ科の低木で開花を同調させ、種子生産や捕食圧を調べた。その結果によると、同調では受粉の成功率、種子生産量とも高く、果実の捕食率は低いことを確かめている。箕口・丸山 (1984) はブナ堅果の動態を調べ、豊、凶年によって昆虫や鳥獣の捕食圧が異なるとし、豊作間隔が長いのは捕食圧の回避であると考えた。さらに箕口 (1988) はブナ堅果の豊作は野ネズミ密度に影響することを指摘した。また、KIKUZAWA (1988) はミズナラ堅果の捕食圧を実験的に調べ、堅果の消失速度は年次的に差があり、また、立地条件で異なることを明らかにした。ある年に集中して個体間あるいは広い地域において、大量の種子を生産することは動物や昆虫などに採餌される反面、捕食を回避し得るものも多くなり、繁殖成功度を高める可能性がある。さらに、結実の同調は他家交配の機会が増加したことを意味し、進化的にも大きな意義がある。

2 種子の豊凶と発芽力の維持からみた種子繁殖

自然条件において種子が散布され、地表面に到達すると、その多くは比較的短期間のうちに発芽する。したがって、種子豊作の翌年か翌々年が更新の最大の機会であることは各樹種に共通である。しかし、何等かの原因によって土の中に埋れることを想定すると、更新にたいして埋土種子の役割を考慮する必要がある。人為的な攪乱、つまり、地表かき起こしにおいて素早く稚苗発生のみられる樹種にはカンパ類のほかにはイタヤカエデ、アカイタヤなどがある。また、量的には少ないが、キハダ、キタコブシ、ホオノキ、シウリザクラ、ミズキ、ナナカマドなどがある。後者のグループは埋土種子に由来するものがかなり多いものと推測される。FENNER (1986) は埋土種子についての総説で、生態的な意義や林業、農業に果たす役割を述べた。中越 (1971) はタイプの異なる森林の埋土種子について述べ、種の生活史の中に位置付ける必要性を指摘した。いずれも種の再生に埋土種子の重要性を認めている。埋土種子集団

を形成するには、種子の豊凶が関連する。そこで、この両者を考慮して更新の機会を検討した。

種子の豊凶と埋土種子の生存との両者から、更新の機会を模式的に示したので図-60である。種子の豊凶は第2章の結果から、「なり年」といえる並作以上とそれ以下とに分け、埋土種子は第3章の結果から、比較的短命なⅠ、Ⅱ型とそれよりも長命なⅢ、Ⅳ型とに分け、それらを組合せた。Aタイプは「なり年」といえる並作以上の間隔が長く、埋土種子としての生存も比較的短い。したがって、種子による更新は「なり年」の後が主となる。この報告において種子の豊凶と埋土種子の生存を共通して調べた樹種は27種である。その中でAタイプにあてはまる樹種は少ない。つまり、「なり年」の間隔が長くても埋土種子としての生存が可能な種が多いためである。

Bタイプは「なり年」の間隔が長いが埋土種子が長く生存する。したがって、種子結実のない年でもわずかながら更新は可能である。このタイプは、キタコブシ、ミズキ、アサダ、エゾヤマザクラなどである。

Cタイプは埋土種子の生存は短い、「なり年」の間隔が短い。このため、種子は常に供給され、更新の機会が多い。主な樹種はカンボク、ハマナス、アカイタヤ、ミズナラなどであった。「なり年」の間隔が中間であるが、ヤチダモ、オオツリバナ、ズミなども含まれる。

Dタイプは「なり年」の間隔が短く、しかも埋土種子として長く生存できる。このため、埋土種子は常に補給されていることになり、4タイプの中では最も更新の機会が多いことになる。主な樹種はナナカマド、オニグルミ、ハクウンボク、ダケカンバ、シラカンバなどであり、「なり年」の間隔が中間であるが、キハダもこのタイプである。

以上のように、種子の生産と散布された種子が埋土種子として種子群に存在するか否かについて検討した。種子の生存については種子が埋土されてからを想定したもので、種子の休眠性や発芽反応によって区分し、種子散布様式は考慮していない。種子の散布力がその種の繁殖を決定づけるものではないが、種子の休眠性や発芽特性とともに更新に重要な要因であることは間違いない。したがって、鳥散布種で構成されるDタイプが他のタイプを圧倒して広く更新を達成するわけではないが、その機会が多いものと考えられる。

3 種子繁殖による森林の成立

北海道の広葉樹林はほぼ単一樹種からなる純林、多種で構成される混交林が成立している（菊沢 1983a）。このような純林や混交林の成立は種の生活特性（菊沢 1986）や光利用特性（小池 1987）が主要な要因となり、徐々に遷移が進行しているものと考えられる。

森林の再生は攪乱にともなう行われるが、自然攪乱の大きさや再来間隔は一様ではない。中静・山本（1987）は自然攪乱の再来間隔と群集の成熟時間の長短とによってモザイク構造の森林が成立することを既往の文献から整理した。清和・菊沢（1989）は種子サイズに着目し、発芽後の伸長様式を調べ、大種子は小ギャップに、小種子は大ギャップに適応的であることを述べた。山本（1981）は極相林の維持機構に関する総説の中で、ギャップの大きさと種多様性とは関連深いことを述べている。このように、ギャップの大きさによってその構成種が異なるとする考え方が一般的である。

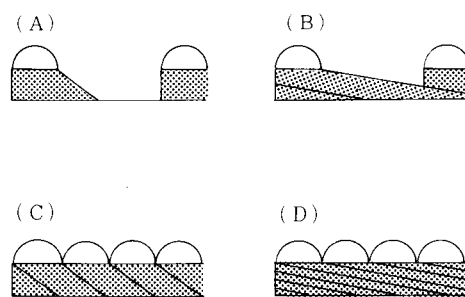


図-60 種子生産と埋土した種子の生存からみた種子供給のタイプ（模式図）
白抜きは種子生産、塗りつぶしは土の中における生存種子で斜線は種子の蓄積を示す。

種子生産をみると、小種子は多産であり、大種子は少産であった。木本の場合、長期的に種子生産を繰り返し、最大限の繁殖を遂げるためにそれぞれの種が進化の過程で固定されてきたものと考えられる。小種子の有利性については、その一つに分散力の大きいことがあげられる。とくに風散布種子はかなり広い範囲に到達することができる（中野・村井 1970）。到達地が多岐にわたることは発芽、稚苗定着にいたるまでの多くの環境圧を回避し、好適な環境を選択できる機会は増加する。そして、発芽、定着しうる条件によっては大量の更新を達成する。ここで調べた樹種の中で 1 mg 以下の種子は 6 種であり、いずれも風散布種子であった。散布距離と多産であることを考慮すると、発芽、定着可能な条件では一斉的な森林を成立させる。シラカンバやダケカンバは広範囲に純林が成立するが、種子の散布が頻繁であること、しかも埋土種子による更新が可能であることから、種子供給の十分なことが指摘される。カツラは大面積の純林がみられない。種子供給の不安定なことが大きく関わっていると考ええる。風散布種子ではあるが種子サイズの比較的大きいカエデ類やヤチダモなどは種子散布範囲がそれほど広くない。筆者の観察によると、アカイタヤの種子飛散距離は最大で親木から 50 m 程度であった。多産とはいえず、また、埋土種子としても生存しないが、種子生産が頻繁であることから種子の供給は比較的円滑である。春早く発芽する特徴を考慮すると、純林を形成するほどではないにしても森林の構成種として高い比率を占めるものと推測される。ヤチダモは通常、発芽に 2 年を要するが、3 年に 1 度ぐらいの周期で種子が豊作になり、個体間で同調することから、比較的一斉的な更新を遂げることができる。しかし、種子が比較的大きいため、風散布種ではあるが種子の飛散距離には限界がある。このため、大きな攪乱地に純林を形成することは少ないであろう。

一方、大種子は自力での散布範囲が狭い（今田 1968）。遠くに到達するには鳥とか動物（斎藤 1976、田川 1981、Miyaki & Kikuzawa 1988、樋口 1991）、あるいは海水、河水に依存する（田川 1981）。反面、種子の貯蔵養分による発芽初期の成長量が大きいため、発芽後の環境圧に対しては小種子よりも有利である（清和・菊沢 1989）。大種子は少産であること、鳥や小動物散布を主とすることからみると、攪乱地が形成されてもすぐさま大量の種子が運ばれることは少ない。また、新たな種子が運ばれるためには、鳥や小動物が生息、活動できる環境が必要である。しかし、地床に発芽可能種子が蓄積されることを考えると、量的には少なくともギャップの大小にかかわらず更新することは可能である。したがって、ギャップ形成に備えた待機型として、混交林の構成種になるものと考ええる。

結 言

北海道の広葉樹は高級家具類や内装材として評価が高く、幅広く利用されてきた。森林としては公益的機能としての役割も大きい。しかし、多くの天然生広葉樹林は長い間の採取林業的な施業や針葉樹による人工林化にともなって資源の不足が憂慮され、広葉樹育成の必要性は高い。

広葉樹林を再生する理想的な方法は天然下種更新であり、自然力を巧みに活かし、安定した森林を成立させることである。北海道において広葉樹を対象とした天然更新補助作業が積極的に行われるようになったのは 1960 年代の後半になってからである。それ以降、稚苗の発生、定着条件に関する研究が展開され、広葉樹の再生にたいして多くの示唆を与えた。しかし、広葉樹林再生の基礎となる種子の供給に関する情報は著しく少なかった。

本研究では多くの広葉樹について種子繁殖の初期過程に焦点をあてた。いくつかの広葉樹の開花を詳しく観察すると、その様式は多様であった。定量的に示したのは数種に過ぎないが、開花様式の違いは花粉媒介者の行動に関連し、受粉の成否を左右した。

種子が成熟する過程においては主に現象面に着目したが、特徴的なことは果実の未熟脱落が著しく多

いことであった。ここで調べた樹種の中でそのような現象がみられなかったのは、一部にすぎない。未熟脱落原因については花粉と親木の資源の面から検討を加えたが、この2要因のみでは説明しえないことも多い。進化的な面からの究明が必要と思われる。

種子の豊凶については、まず、種子数－種子重関係を用いて樹種間に共通する統一的な豊凶基準を作成した。定量的な方法であることから主観的な誤差が排除され、また種内、種間の比較を可能にした。この豊凶評価法により、広葉樹35種について約10年間の豊凶を評価し、種子生産間隔を類型化した。

従来、広い範囲における種子の豊凶があまり調べられていないのは統一的な調査方法や豊凶判定の基準が明確でないことが障害になっていた。しかし、この問題は解消されたため、ミズナラを対象に全道的な組織的調査を試みた。その結果、豊作、凶作は地域的にかたまりのあることが分かった。このことは人工下種や種苗生産のための種子需給に役割を果たすものと考えられる。

種子成熟後の種子の発芽力についてはその減衰過程を調べた。これは埋土種子を想定し、更新に果たす役割を実験的に明らかにすること、また、生存条件を明らかにすることを目的とした。土の中において長く発芽力を維持する樹種、維持しない樹種が明らかになった。更新補助作業の実践的な場面において、母樹の保残方法、地表処理のタイミングなどの基礎情報として活用できよう。また、種子寿命の比較的に短いミズナラ、アカイタヤについては生存できる条件を調べ、保存方法に示唆を与えた。

広葉樹資源の再生、保続のため、また林業労働力の不足にともなう省力化のためには自然を活用した更新技術がより確かなものとならなければならない。本論文では広葉樹の更新を前提として種子繁殖の初期過程について検討した。これらの結果は人工下種更新や種苗生産技術にも共通するものである。

摘 要

種子繁殖を主とする広葉樹では、種子供給が再生産の成否を大きく左右する。天然下種更新機構を理解するため、あるいは人工下種更新、種苗生産を進めるためには個々の樹種の種子繁殖特性を明らかにすることが重要である。本論文は北海道に天然分布する広葉樹の開花・結実過程、種子の豊凶、種子の発芽力減衰過程および保存方法を明らかにすることを目的とした。

広葉樹は性型、花型、開花時期、開花期間などが樹種によって異なり、開花様式は多様である。さらに、花粉媒介方法も風媒花や虫媒花に分れ、受粉様式も一様ではない。

第1章では、広葉樹の開花、受粉および果実成熟にいたるまでの特徴を主に現象面から検討した。

広葉樹11種について開花から果実の生残過程を追跡した。雌雄異株の風媒花ではカツラ、虫媒花はキハダ、雌雄同株の風媒花ではシラカンバ、ウダイカンバ、ダケカンバ、虫媒花ではアズキナシ、シナノキ、オオバボダイジュ、エゾヤマザクラ、キタコブシを対象にし、雌雄雑居株とされている虫媒花ではアカイタヤを対象にした。

個体、個花の開花時期や開花期間をいくつかの樹種において定量的に示した。エゾヤマザクラは一斉的な開花であり、開花期間は7～9日間である。キタコブシの開花は早春であり、個花の開花期間は7～8日間、個体の開花期間は約15日間におよぶ。キハダの開花時期は6月の中旬であり、やや遅い。雌花は一斉的な開花であり、個花において花卉が展開している期間は約6日であった。アカイタヤ、カンバ類、カツラはいずれも5月上旬に開花し、アズキナシは5月下旬に一斉的な開花を示す。シナノキ、オオバボダイジュの開花は7月中旬である。アカイタヤは個体によって、花序内における雌花（両性花）、雄花の開花順に違いがある。雄花のみ開花する個体および雄花とわずかな雌花を開花する個体と雄花、雌花を開花する個体の出現頻度はほぼ等しかった。開花型の違いは個体サイズによって異なることはなかった。

果実の発達過程では多くの樹種において果実が未熟で脱落する現象が確認された。果実の未熟脱落がほとんどないのはカンパ類3種であった。未熟脱落が比較的少なかったのはキハダである。他の7種は著しく脱落し、経年的にも同じ傾向であるとみられた。脱落原因を明らかにするため、エゾヤマザクラ、キタコブシ、キハダなどを対象に強制受粉を行い、果実の生残過程を調べた結果、エゾヤマザクラとキタコブシは強制受粉により果実の生残率は有意に高くなった。自然条件下における果実の未熟脱落には花粉が制限になっていることを明らかにした。キハダは自然条件において果実の未熟脱落が少なく、花粉が不足することはほとんどないとみられた。

花粉が十分でないとみられるエゾヤマザクラについて、花粉媒介者の訪花パターンを調べ、他家受粉、自家受粉の生じやすさを検討した。花粉媒介者が最初に訪花するのは樹冠外側が多く、その後樹冠内を移動する。このため開花部位が樹冠外側では他家受粉しやすい傾向にあった。キタコブシの個花は開花段階初期に結果率が著しく高く、開花が進むにつれて低下することを確かめた。しかし、開花初期には花粉媒介者に対する報酬がないことから、花粉が運ばれることはほとんどない。自然条件下において受粉するのは開花後期に限られ、結果率が低いことに関連した。

繁殖に配分される資源の影響を調べるため、キハダで開花後に摘葉処理をおこなった。果実および種子の脱落にたいする影響は少なく、特徴的なことは種子サイズを小さくする反応であった。

第2章では、広葉樹種子の豊凶基準を提示し、それを適用して豊凶評価を行い、主な樹種の種子豊凶習性を示した。

広葉樹35種について枝の長さ50cmを単位とし、種子の豊凶を調べた。各樹種とも同一個体を5～11年間継続した。各樹種の平均種子重と調査期間中における最多種子生産年の生産種子数との間には両対数グラフで負の直線関係が認められた。また、調査期間中の平均生産種子数との間にも同様の傾向が認められ、小種子は多産であり、大種子は少産であった。この両回帰直線を基に種子の豊凶基準を定めた。この方法は定量的であることから調査者の主観的な誤差が排除され、さらに各樹種に共通的な基準であることから種内、種間の比較を可能にした。また、相対的な方法では不明であった個々の樹種における豊凶基準が示され、種子豊凶評価におけるいくつかの問題点が解消された。

種子重－種子数関係を用いて各樹種1～2個体の豊凶を評価し、年次推移を明らかにした。多くの樹種に共通的な特徴として、豊作と凶作は隔年あるいはもう少し長い間隔で繰り返されること、豊凶差の大きい樹種、小さい樹種があること、個体間で豊凶が同調することなどが挙げられた。各樹種の種子生産間隔を類型化した。

ミズナラについては同一年に北海道全域で豊凶調査を行った。わずかな着果量の個体は北海道全域に分布するが、並作以上の個体に限定すると、その分布は地域的に集中する傾向が認められた。これらの結果は更然更新や人工更新を進めるための情報として寄与する。

第3章では、土の中における種子発芽力の減衰過程を実験的な方法で明らかにした。また、種子寿命の短い樹種の生存を長期化する方法を開発した。

広葉樹32種を林床に埋め、それを定期的に掘り出し、制御条件下または苗畑に播種して発芽を調べた。埋土した期間はカンパ類が6カ月単位で2年間、その他の樹種は1年単位で最長3年間である。苗畑に播種した樹種については発芽調査を2年間継続した。種子発芽力の減衰過程は樹種によって異なった。短期間で全種子が発芽力を失うⅠ型、大部分の種子は短期間のうちに発芽力を失い、一部の種子のみが発芽力を維持するⅡ型、徐々に発芽力を失うⅢ型、発芽力を長く維持するⅣ型に分けられた。このような発芽力減衰過程の違いは種子の発芽特性および休眠性とそれに関わる種皮の構造に起因するとみられた。Ⅰ～Ⅳ型に類型化した結果、Ⅳ型は種子散布を鳥か小動物に委ねる樹種で構成された。

乾燥条件下におけるカエデ類種子の生存を調べた。埋土種子としては生存できなくても人工的に環境条件を制御することにより長期的に生存させ得ることが分かった。また、ほとんど休眠性を有しないミズナラについてはアルギン酸ナトリウムやプルランなどによる堅果のコーティングによって、貯蔵中の発根を抑え、乾燥死滅を回避し、ある程度の期間は生存させ得ることを見出した。

第4章では、開花、結実過程を経て訪れる種子の豊凶と種子の発芽力からみた更新の機会について考察した。森林の更新には埋土種子が寄与することを考慮し、種子の豊凶との関連において種子供給の樹種による違いを示した。攪乱にともなう森林の成立について種子供給の面から推察した。

文 献

- 秋林幸男・松田 彊・外崎勝美・高畠 守・小宮圭示 1988 大型機械による地表処理と更新技術. 日林北支論 36: 13-15
- 青柳正英 1983 道有林のかき起こしの実態. 北方林業 35: 49-53
- 荒井国幸 1984 ミズナラ種子の貯蔵と発芽. 日林誌 64(1): 32-34
- 浅井達弘 1973 道有林のヤチダモ人工林の成績から. 光珠内季報 15: 31-34
- 1989a ハウチワカエデの雌雄異熟性. 第36回 日本生態学会講演要旨集 54p
- 1989b トドマツ枝枯病の発病誘因と被害予測. 北海道林試研報 27: 1-48
- 浅川澄彦 1963 ヤチダモを中心とした林木種子の発芽生理に関する研究. 林試研報 159: 1-88
- AUGSPURGER, C. K. 1981 Reproductive synchrony of a tropical shrub: Experimental studies on effects of pollinators and seed predators on *Hybanthus prunifolius* (Violaceae). Ecology 62: 775-788
- BAWA, K. S. and WEBB, C. J. 1984 Flower, fruit and seed abortion in tropical trees: implications for the evolution of paternal and maternal reproductive patterns. Am. J. Bot. 71: 736-751
- BEST, L. S. and BIERZYCHUDEK, P. 1982 Pollinator foraging on Foxglove (*Digitalis purpurea*): A test of a now model. Evolution 36(1): 70-79
- CAMPBELL, D. R. 1987 Interpopulational variation in fruit production: the role of pollination—limitation in the Olympic Mountains. Am. J. Bot. 74: 269-273
- CASPER, B. B. 1988 Evidence for selective embryo abortion in *Cryptantha flava*. Am. Nat. 132: 318-326
- 千葉 茂 1984 山地造林用ポプラ、ドロノキの育種. 林木の育種 130: 22-24
- 1990 木質バイオマスの短期生産—ポプラ・ヤナギ—. 林木の育種 157: 1-4
- 江口 完・渡辺富夫・森田健次郎・山根玄一・岡田 滋・合田昌義 1972 北海道における林木の寒害. 北方林業叢書 50, 131pp, 北方林業会, 札幌
- EIS, S., GARMAN, E. H. and EBELL, L. F. 1965 Relation between cone production of Douglas fir (*Pseudotsuga menziesii* (MIRB.) FRANCO), Grand fir (*Abies grandis* (DOUGL.) LINDL.), and Western white pine (*Pinus monticola* DOUGL.). Can. J. Bot. 43: 1553-1559
- ELMQVIST, T., AGREN, J. and TUNLID, A. 1988 Sexual dimorphism and between-year variation in flowering, fruit set and pollinator behavior in a boreal willow. Oikos 53: 58-66
- ERIKSSON, O. 1987 Regulation of seed-set and gender variation in the hermaphroditic plant *Potentilla anserina*. Oikos 49: 165-171

- FENNER, M. 1985 Seed ecology. 151 pp. Chapman and Hall, London.
- 藤伊 正 1976 植物の休眠と発芽. 102pp, 東京大学出版会, 東京
- GALEN, C., PLOWRIGHT, R. C. and THOMSON, J. D. 1985 Floral biology and regulation of seed set and seed size in the Lily, *Clintonia borealis*. Amer. J. Bot. 72: 1544-1552
- GOSLING, P. G. 1989 The effect of drying *Quercus robur* acorns to different moisture contents, followed by storage, either with or without imbibition. Forestry 62(1): 41-50
- GRASTROM, A. 1987 Seed viability of fourteen species during five years of storage in a forest soil. J. Ecol. 75: 321-331
- GROSS, R. S. and WERNER, P. A. 1983 Relationships among flowering phenology, insect visitors, and seed-set of individuals: experimental studies on four co-occurring species of goldenrod (*Solidago*: Compositae). Ecol. Monogr. 53: 95-115
- HAINSWORTH, F. R., WOLF, L. L. and MERCIER, T. 1985 Pollen limitation in a monocarpic species *Ipomopsis aggregata*. J. Ecol. 73: 263-270
- 花房 尚・永田 洋・佐藤大七郎 1966 林木の光周性(V) ウダイカンパ種子発芽の光周性. 77回日林講 167-169
- 橋場 功・市川 勉・武田 勇 1984 イタヤの人工林. 北方林業 36: 261-264
- 橋場一行 1990 最近の広葉樹造林の動向と課題. 光珠内季報 78: 16-19
- 橋詰隼人・山本進 1974 中国地方におけるブナの結実(1) 着果調査. 日林誌 56: 165-170
- 橋詰隼人 1978 樹木-形態と機能-(佐藤大七郎・堤 利夫 編). 225-262, 文永堂, 東京
- 1980 落葉性コナラ属種子の休眠と発芽に関する研究. 広葉樹林研究 第1号 49-58, 鳥取大学農学部
- 1983 ブナの花芽分化期及び花芽の発育経過について(予報). 広葉樹林研究 第2号 41-47, 鳥取大学農学部
- 1987a コナラ二次林における種子生産. 広葉樹林研究 第4号 19-27, 鳥取大学農学部
- 1987b トチノキの結実と果実の発達, 成熟. 広葉樹林研究 第4号 29-37, 鳥取大学農学部
- 1989 広葉樹種子の休眠の解除と冷湿処理による内生生長物質の変動について. 広葉樹林研究 第5号 19-27, 鳥取大学農学部
- 蜂屋欣二・大角泰夫・谷本丈夫・林 敬太・尾方信夫 1986 広葉樹林の育成法. わかりやすい林業研究解説シリーズ 82, 87pp, 林業科学技術振興所, 東京
- 林 一六 1981 種子の科学-生態学の立場から-(沼田 真 編). 17-41, 研成社, 東京
- 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
- 樋口広芳 1991 鳥類による長距離種子散布. 種生物学研究 15: 15-18
- 北海道林務部 1976 昭和49年北海道東部地方における冬の乾燥害. 道有林業務資料 87pp, 北海道, 札幌
- 1984 北海道緑の環境づくり. 259pp, 北海道国土緑化推進委員会, 札幌
- 1986 トドマツ枝枯病の現状とその対策-道有林における調査例-. 94pp, 北海道, 札幌
- 北海道林務部 1989 林業経営試験 道有林における実践例第V報. 経営試験業務資料 42, 467pp,

北海道林業改良普及協会, 札幌

- 1990 平成元年度北海道林業統計, 189pp, 北海道, 札幌
- HOLTSFORD, T. P. 1985 Nonfruiting hermaphroditic flowers of *Calochortus leichtlini* (Liliaceae): potential reproductive functions. *Am. J. Bot.* 72: 1687-1694
- 五十嵐恒夫・高岡 恭・松田 功 1965 カラマツ先枯病の薬剤防除に関する研究 (XV) ヘリコプター散布による防除試験 (2). 76回日林講 306-308
- 今田盛夫 1968 ミズナラ単木母樹からの種子散布. 日林北支講 17: 61-63
- IMADA, M., NAKAI, T., NAKAMURA, T., MABUCHI, T., and TAKAHASHI, Y. 1990 Acorn dispersal in natural stands of mizunara (*Quercus mongolica* var. *grosseserrata*) for twenty years. *J. Jpn. For. Soc.* 72, 426-430
- 石井幸夫 1986 ヤマザクラ種子の乾燥方法の違いが発芽におよぼす影響. 日林誌 68: 517-520
- 石川幸男 1990 ニセアカシアの開花・結実とそれにかかわる要因. 1990年度日本生態学会北海道地区大会講演要旨集 10p
- 伊藤智夫(訳) 1986 ミツバチの不思議 (カール・フォン・フリッシュ). 192pp, 法政大学出版局, 東京
- 岩波洋造 1967 花と花粉 —自然のふしぎなひとみ—. 177pp, 総合図書, 東京
- 門松昌彦 1988 ミズナラ堅果貯蔵について. 林木の育種「特別号」, 35-36
- 梶 勝次・鈴木悌司 1983 アサダ種子の採取時期と精選, 貯蔵方法. 日林北支講 32: 124-126
- 紙谷智彦 1986 豪雪地帯におけるブナ二次林の再生過程に関する研究(Ⅲ)平均胸高直径の異なるブナ二次林6林分における種子生産. 日林誌 68: 447-453
- KANAZAWA, Y. 1982 Some analysis of the reproduction process of a *Quercus crispula* BLUME population in Nikko I. A record of acorn dispersal and seedling establishment for several years at three natural stands. *Jpn. J. Ecol.* 32: 325-331
- 笠原久臣・佐々木忠兵衛 1991 ミズナラ堅果の未熟落下. 日林北支論 39: 29-31
- 河野昭一 1974 種の分化と適応 (植物の進化生物学Ⅱ). 407pp. 三省堂, 東京
- 菊沢喜八郎 1983a 北海道の広葉樹林. 152pp, 北海道造林振興協会, 札幌
- 1983b 実験林に植えた広葉樹 —かたまりで植えて混交林をつくる—. 光珠内季報 56: 6-9
- 1986 北の国の雑木林 ツリーウォッチング入門. 220pp, 蒼樹書房, 東京
- KIKUZAWA, K. 1987 Regeneration and stand-density control in juvenile birch stands in the subalpine zone of Hokkaido. *Proc. Human impacts and management of mountain forests* 305-314
- 1988 Dispersal of *Quercus mongolica* acorns in a broadleaved deciduous forest 1. Disappearance. *Forest Ecology Management* 25: 1-8
- 1989 Floral biology and evolution of gynodioecism in *Daphne kamtschatica* var. *jezoensis*. *OIKOS* 56: 196-202
- and Mizut, N. 1990 Flowering and fruiting phenology of *Magnolia hypoleuca*. *Plant Species Biol.* 5: 255-261
- 菊沢喜八郎 1991 ミズナラ (樹木だより), 光珠内季報 85: 23-25
- 菊沢喜八郎 1992 大個体の位置図解析法によるミズナラ稚苗個体群の解析. 日林北支論 40: 80-82

- 北原 曜 1983 林道切取り法面におけるカンパ類の生命表—法面造成後2年半の記録—。北方林業 38: 122—127
- 今田敬一・玉利長三郎 1955 シラカンパ, ウダイカンパの光発芽。64回日林講 190—191
- 今田敬一・佐々木準長 1959 凍害と霜害。北方林業叢書 13, 198pp, 北方林業会, 札幌
- 小池孝良 1987 落葉広葉樹の光合成と寿命。北方林業 39: 209—213
- 1988 天然林施業 Q & A. 11—14, 北方林業会, 札幌
- 小麓勝利 1989 ヤチダモの人工造林 —北海道大学中川地方演習林の事例—。北海道の林木育種 32 (1): 24—28
- 小水内正明 1972 ダケカンパ, シラカンパの発芽に関する一実験。日生態会誌 22: 19—23
- 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: 30—32
- 久保田泰則 1979 広葉樹の実生による繁殖。光珠内季報 49: 16—26
- 九島宏道・石塚森吉 1992 羊が丘の種子落下量 (1985—1990)。日林北支論 40: 68—70
- LEE, T. D. and BAZZAZ, F. A. 1982 Regulation of fruit and seed production in an annual legume, *Cassia fasciculata*. Ecology 63: 1363—1373
- 1986 Maternal regulation of fecundity: non-random ovule abortion in *Cassia fasciculata* Michx. Oecologia (Berlin) 68: 459—465
- 前田禎三・宮川 清・谷本丈夫 1985 新潟県五味沢におけるブナ林の植生と跡地更新 —スギ造林地の成績とブナの天然更新の提案—。林試研報 333: 123—171
- 松田 彊 1985 クレーン車による種子の採取。北海道の林木育種 28: 37—39
- 道上裕司・水井憲雄・菊沢喜八郎 1989 イタヤカエデの開花・結実特性について。日林北支論 37: 30—32
- 宮部金吾・工藤 瞬 1986 北海道の主要樹木図譜 (普及版)。187pp, 北海道図書刊行会, 札幌
- 箕口秀夫 1988 ブナ種子豊作後2年間の野ネズミ群集の動態。日林誌 70: 472—480
- ・丸山幸平 1984 ブナ林の生態学的研究 (XXXVI) 豊作年の堅果の発達とその動態。日林誌 66: 320—327
- 宮島 寛 1992 樹を育て、木を使うために木材を知る本。176pp, 北方林業会, 札幌
- 宮本雅美・菊沢喜八郎 1986 ネズミ類とドングリ —ミズナラの天然更新と関連して(2)—。北方林業 38: 271—274
- MIYAKI, M. and KIKUZAWA, K. 1988 Dispersal of *Quercus mongolica* acorns in a broadleaved deciduous forest 2. Scatterhoarding by mice. For. Ecol. Manage. 25: 9—16
- 三好英勝 1978 天然林かき起こし作業による稚樹の発生と生長。北方林業 30: 39—42
- 水井憲雄 1988a キハダの結実に及ぼす受粉量の効果。99回日林論 267—268
- 1988b 広葉樹20数種によるタネの豊凶区分について。日林北支論 36: 72—74
- 1989 エゾヤマザクラの果実の未熟落下について。日林北支論 37: 33—35
- 1990a 林床に2年間埋土した広葉樹種子の発芽力。日林北支論 38: 38—40
- 1990b 種子供給からみたカンパ類の更新機会。光珠内季報 78: 5—8
- 1991a 種子重—種子数関係を用いた落葉広葉樹の種子の結実豊凶区分。日林誌 73: 258—263
- 水井憲雄 1991b アカイタヤとヤチダモの埋土種子の生存と休眠性。日林北支論 39: 27—28

- MIZUI, N. and KIKUZAWA, K. 1991 Proximate limitation to fruit and seed set in *Phellodendron amurense* var. *sachalinense*. *Plant Species Biol.* 6 : 39-46
- 水井憲雄・清水條資 1992 ミズナラ堅果のコーティング貯蔵の試み. *日林北支論* 40 : 71-73
- 森 徳典 1991 北方落葉広葉樹のタネ —取扱いと造林特性—. 139pp, 北方林業会, 札幌
- 森田健次郎 1973 ポプラの造林. *光珠内季報* 15 : 2-15
- 向井 謙・横山敏孝 1985 キハダのタネの発芽に対する冷湿処理の効果. *日林誌* 67 : 103-104
- 永田 洋・花房 尚・林 勇次郎・佐藤大七郎 1968 林木の光周性(IX)ウダイカンバ種子発芽に及ぼす低温処理と温周処理の影響. *北海道林試報* 6 : 50-55
- NAKA, K. and YODA, K. 1984 Community dynamics of ever-green broadleaf forests in south western Japan. II. Species composition and density of seeds buried in the soil of a climax evergreen oak forest. *Bot. Mag.* 97 : 51-79
- 中越信和 1981 種子の科学 —生態学の立場から— 沼田 真 編. 101-124, 研成社, 東京
- 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), 132-178, 創文, 東京
- ・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, 118pp, 北方林業会, 札幌
- 中静 透・山本進一 1987 自然攪乱と森林群集の安定性. *日生態会誌* 37 : 19-30
- 中山 包 1960 発芽生理学. 345pp, 内田老鶴圃新社, 東京
- 西村繁夫 1988 人工種子. *農業および園芸* 63(1) : 104-108
- 新田紀敏・菊沢喜八郎 1987 山火事跡広葉樹二次林の育成試験 —生長量と間伐の効果—. *日林北支論* 35 : 153-155
- 農林水産技術会議事務局 1988 ミズナラ等主要広葉樹の用材林育成技術の開発. 184pp
- 帯広営林局 1968 昭和41年度冬期の寒害実態とその考察. 122pp
- 小笠原繁男・高橋 稔・島 強・佐藤昭一・倉橋昭夫 1990 ボウガンによるウダイカンバの種子採取 —母樹別の種子生産量の推定と採取工程—. *日林北支論* 38 : 32-34
- 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おこし地の天然更新 —カンバ類を中心として—. *日林北支講* 33 : 83-85
- PRIMACK, R. B. 1978 Regulation of seed yield in *Plantago*. *J. Ecol.* 66 : 835-847
- 林野庁研究普及課 1981 広葉樹林とその施業. 262pp, 大日本山林会, 東京
- SCHEMSKE, D. W. 1980 The evolution of floral display in the orchid *Brassavola nodosa*. *Evolution* 34 : 489-494
- , WILLSON, M. F., MELAMPY, M. N., MILLER, L. J., VERNER, L., SCHEMSKE, K. M. and BEST, L. B. 1978 Flowering ecology of some spring woodland herbs. *Ecology* 59 : 351-366
- 斎藤新 一郎 1976 苗木育成からみた樹木種子の運搬者としての鳥類の役割について. *鳥* 25(99) : 41-46
- 1982 果実と種子の形態用語図説 1-5. *北方林業*, 34 : 232-234, 259-262, 285-288, 314-318, 344-346
- 1983 果実と種子の形態用語図説 6-7. *北方林業*, 35 : 26-27, 58-62
- 1984 寒冷地方の海岸平野における防災林の造成方法に関する研究. *北海道林試研報* 22 : 131-235

- 酒井 昭 1982 植物の耐凍性と寒冷適応 ―冬の生理・生態学―. 469pp, 学会出版センター, 東京
- 坂上幸雄 1985 造林地に侵入した広葉樹の樹種数と本数. 北方林業 37: 285-288
- 佐々木忠兵衛 1985 道央における広葉樹の結実豊凶の周期. 北海道の林木育種 28(2): 20-25
- 1988 東京大学北海道演習林におけるミズナラとカシワの着花結実に関する調査. 北海道の林木育種 31(1): 29-32
- ・渡邊定元・倉橋昭夫 1990 北海道産カンバ類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(1): 29-32
- 笹本浜子 1989 人工種子作成法. 最新バイオテクノロジー(6)木本植物の増殖と育種, 269pp, 農業図書, 東京
- 笹沼タツ・坂上幸雄 1979 造林地の寒害とその対策. わかりやすい林業解説シリーズ 64, 61pp, 林業科学技術振興所, 東京
- 佐藤孝夫 1990 北海道樹木図鑑. 303pp, 亜細亜社, 札幌
- 清和研二 1988 広葉樹果実における資源配分と散布・定着との関係. 日林北支論 36: 75-77
- 1989 広葉樹の更新環境をさぐる ―播種後1年間の生存率及び伸長成長―. 光珠内季報 76: 4-8
- 1992 ハルニレの種子散布と稚苗の出現. 日林北支論 40: 77-79
- ・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. 日生態会誌 39: 5-15
- SEIWA, K. and KIKUZAWA, K. 1991 Phenology of tree seedlings in relation to seed size. Can. J. Bot. 69: 532-538
- 渋谷正人・菊沢喜八郎 1988 ウダイカンバ林の収量-密度図. 日林北支論 36: 124-126
- 渋谷正人・増地孝幸 1991 ミズナラ二次林における間伐, 枝打ちおよび地表処理の効果. 北海道大学農学部演習林研究報告 48: 101-113
- STANTON, M. J. 1987 Reproductive biology of petal color variants in wild population of *Raparus sativus*: I. Pollinator to response to color morphs. Amer. J. Bot. 74(2): 178-187
- STEPHENSON, A. G. 1979 An evolutionary examination of the floral display of *Catalpa speciosa* (Bignoniaceae). Evolution 33: 1200-1209
- 1981 Flower and fruit abortion: proximate causes and ultimate functions. Annu. Rev. Ecol. Syst. 12: 253-279
- and WINSOR, J. A. 1986 *Lotus corniculatus* regulates offspring quality through selective fruit abortion. Evolution 40: 453-458
- 砂川茂吉・長坂寿俊・河野耕蔵 1990 林木種子の長期貯蔵とその発芽力の年変動 ―17年から20年の結果―. 日林北支論 38: 35-37
- SUTHERLAND, S. and DELPH, L. F. 1984 On the importance of male fitness in plants: patterns of fruit-set. Ecology 65: 1093-1104
- 田川日出夫 1977 群落の構造(伊藤秀三編: 群落の組成と構造 112-192, 朝倉書店, 東京)
- 1981 種子の科学 ―生態学の立場から―(沼田 真 編), 43-88, 研成社, 東京
- 高橋邦秀・藤村好子・小池孝良・中村梅男 1988 アカエゾマツの晩霜害. 北方林業 40: 259-263
- 武田 宏 1992 野々海ブナ林における7年間のブナの結実評価. 日林誌 74: 55-59
- 竹内虎太郎 1975 緑化用樹木の実生繁殖法. 271pp, 創文, 東京

- 滝川貞夫 1975 レーキドーザーのかき起こしによる広葉樹の下種更新. 北方林業 27: 22-24
- 谷本丈夫 1990 広葉樹施業の生態学(森林からのメッセージ 5). 245pp, 創文, 東京
- 寺沢和彦・柳井清治 1991 ブナ果実の成熟過程における生残と種子の稔性. 日本北支論 39: 32-34
- 東京大学農学部附属北海道演習林 1988 カンパ類の集約的超短伐期栽培法の確立. 東京大学農学部附属北海道演習林 60pp
- 豊田倫明・原田 聡・斎藤新一郎 1973 道北地帯における森林の更新方法(1)かき起こし造林地の木本の侵入. 日林北支論 22: 96-101
- 上原敬二 1972 樹木大図説Ⅰ～Ⅲ. 1300pp, 1203pp, 1276pp, 有明書房, 東京
- UMA SHAANKER, R., GANESHAIAH, K. N. and BAWA, K. S. 1988 Parent-offspring conflict, sibling rivalry, and brood size patterns in plants. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 19: 177-205
- 脇元裕嗣 1969a 北海道の天然林施業 前編. 北方林業叢書42, 150pp, 北方林業会, 札幌
- 1969b 北海道の天然林施業 後編. 北方林業叢書44, 146pp, 北方林業会, 札幌
- WESTOBY, M. and RICE, B. 1982 Evolution of the seed plants and inclusive fitness of plant tissues. *Evolution* 36: 713-724
- WILSON, M. F. and BURLEY, N. 1983 *Mate Choice in Plants*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey, USA.
- 山口陽子 1991a マタタビの蜂寄せ作戦. 光珠内季報 85: 9-13
- 1991b チョウセンゴミシの開花結実特性(Ⅱ) —2年間の性表現の変化—. 日林北支論 39: 20-21
- 山本敏夫・武居 猛・宮岡治夫・半田秀雄・延堂二郎 1974 北海道における広葉樹林の取扱い. 北方林業叢書 54, 148pp, 北方林業会, 札幌
- 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
- 山中寅文 1975 樹木の実生と育て方. 256pp, 誠文堂新光社, 東京
- 柳沢聡雄・浅川澄彦 1955 林木のタネの休眠と発芽促進(1), (2). 林業技術 164: 14-20, 165: 21-26
- 横田俊一 1964 カラマツの先枯病. 北方林業叢書 26, 125pp, 北方林業会, 札幌
- 1975 カラマツ先枯病 —長野県での発生にちなんで—. 林業技術 400: 16-19