

資源配分からみたシラカンバの開花戦略

誌名	北海道林業試験場研究報告
ISSN	09103945
著者名	真坂, 一彦
発行元	北海道立林業試験場
巻/号	44号
巻号補足	
掲載ページ	p. 45-96
発行年月	2007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



60 頁 21 行目

(旧)

そして $a_3 = \beta(1-S)/S + 1/S^2 \sum_{i=1}^n I_i$ である。が、 $0 < x_i < S \sum_{i=1}^n I_i$ の範囲で x_i 軸と $x_{i,4}^*$ において交差する減少曲線であることから

(新)

そして $a_3 = \beta(1-S)/S + 1/S^2 \sum_{i=1}^n I_i$ である。 $\partial^2 W_i / \partial x_i^2$ が、 $0 < x_i < S \sum_{i=1}^n I_i$ の範囲で x_i 軸と $x_{i,4}^*$ において交差する減少曲線であることから

71 頁 9 行目

(旧) C・1 式から、 $\partial^2 W_i / \partial x_i^2 \Big|_{x_i=0} > 0$ とが得られる。

(新) C・1 式から、 $\partial^2 W_i / \partial x_i^2 \Big|_{x_i=0} > 0$ と $\partial^2 W_i / \partial x_i^2 \Big|_{x_i=S \sum_{i=1}^n I_i} < 0$ が得られる。

資源配分からみたシラカンバの開花戦略

真坂一彦*

Strategy of flowering in *Betula platyphylla* var. *japonica* from a viewpoint of resource allocation

Kazuhiko MASAKA *

要 旨

北海道に広く分布するカバノキ科Betulaceaeの風媒花高木種シラカンバ*Betula platyphylla* var. *japonica*を対象に、その繁殖特性として、性比配分戦略と樹冠内配置戦略、そして豊凶現象について検討した。性比配分戦略の検討では、1) 風媒植物が局所繁殖集団を形成し、2) 受粉確率がポアソン分布に従うという仮定の下に n 人ゲーム・モデルに基づく性比配分モデルを構築し、その予測傾向と実際の観察値を比較した。その結果、性比配分モデルは繁殖資源が多くなるとともに、雌花だけを着ける雌相、雄花だけを着ける雄相、そして雄花数を一定にして残りの資源を雌花に配分する雄一定相を呈することを予測した。シラカンバのみならず、他の風媒花植物における観察値もこの予測傾向に沿った変化をしていたことから、今回構築した性比配分モデルは風媒花植物の性比配分戦略の骨格をよく説明していると考えられる。樹冠内での雌花序と雄花序の垂直分布に関する配置戦略の検討では、着花数が多くなるとともに雌花序が雄花序よりも樹冠上部に偏って分布する傾向が認められた。果穂1個と雄花序1セット（雄花序2～3個）の乾重レベルでの繁殖コストはほぼ直角であることから、着花数が多いときに雌花序が樹冠上部に偏って分布する傾向は、風散布種子がセーフ・サイトにたどり着く可能性を高めるための戦略であると推察された。また、樹冠内における一次枝レベルでの性比配分の傾向は、個体レベルでの性比配分と似たような傾向を示した。この結果は、個体がモジュラー構造による半自律的生理的統合体である可能性を強く示唆している。豊凶現象の検討では、1) 前年の繁殖投資量が翌年の繁殖投資に負の影響を与える、2) 花芽形成までの生育期間の気象条件が繁殖投資に正の影響を与えるという仮定の下に、資源収支モデルを構築し、その予測傾向と実際の観察値を比較した。また、他樹種の豊凶現象と変動係数CVを比較することで、シラカンバの豊凶戦略について検討した。その結果、資源収支モデルはシラカンバの豊凶現象を高い精度で予測できた。一方、先駆種であり小種子をもつシラカンバのCVは、同じ科に属し、極相種でシラカンバより大きな種子をもつくマシデ属*Carpinus*のCVより小さい傾向があった。この傾向は、CVの大きさには繁殖コストと栄養成長のコストが正の影響を与えるという理論的予測と一致した。この結果は、シラカンバのように種子がほとんど捕食されないような先駆種では、受粉が保証される限り、豊凶周期と変動幅を極度に大きくする戦略を採用する必要はないことを示唆している。

キーワード：シラカンバ、繁殖、資源配分、性比、樹冠内配置、豊凶現象

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

〔北海道林業試験場研究報告 第44号 平成19年3月, Bulletin of the Hokkaido Forestry Research Institute, No.44 March 2007〕

目 次

第1章 序論

- 1 - 1 研究の背景
- 1 - 2 研究の目的と方針
- 1 - 3 研究小史
 - 1 - 3 - 1 性比配分戦略
 - 1 - 3 - 2 配置戦略
 - 1 - 3 - 3 豊凶現象
 - 1 - 3 - 4 本論文の構成

第2章 対象樹種の生態的特性

第3章 シラカンバの性比配分戦略

- 3 - 1 戦略型ゲームとしての性比配分戦略
- 3 - 2 性比配分モデル
 - 3 - 2 - 1 風媒効率 (WPE)
 - 3 - 2 - 2 雄花間における競争的配分 (CSM)
- 3 - 3 モデルの解析結果
 - 3 - 3 - 1 モデル 1 (CSMの非ゲームーモデル)
 - 3 - 3 - 2 モデル 2 (WPEとCSMの非ゲームーモデル)
 - 3 - 3 - 3 モデル 3 (CSMのゲームーモデル)
 - 3 - 3 - 4 モデル 4 (WPEとCSMのゲームーモデル)
- 3 - 4 実際の個体群での性比配分とデータの解析方法
- 3 - 5 結果
 - 3 - 5 - 1 性比の個体間差
 - 3 - 5 - 2 性比のサイズ依存性
- 3 - 6 考察
 - 3 - 6 - 1 各モデルの性質
 - 3 - 6 - 2 風媒効率WPEの結果としての雌相
 - 3 - 6 - 3 風媒花における雄花間の競争的配分 (CSM)
 - 3 - 6 - 4 雄一定相と雄相の出現
 - 3 - 6 - 5 サイズ依存適応度假説の検証

補記

第4章 樹冠内の花分布に関する開花戦略

- 4 - 1 はじめに
- 4 - 2 調査方法とデータの解析方法
- 4 - 3 結果
 - 4 - 3 - 1 樹冠内における雌花序と雄花序の垂直分布
 - 4 - 3 - 2 R_b の頻度分布の個体間差
 - 4 - 3 - 3 一次枝内における雌花序と雄花序の配分比
- 4 - 4 考察
 - 4 - 4 - 1 樹冠内における花の垂直分布と開花戦略
 - 4 - 4 - 2 一次枝における性比配分とその個体間差

第5章 シラカンバの豊凶現象と豊凶モデル

- 5-1 資源収支に基づいた豊凶モデル
- 5-2 調査方法とデータの解析方法
 - 5-2-1 調査方法
 - 5-2-2 データの解析
- 5-3 結果
 - 5-3-1 シラカンバにおける豊凶現象の特徴
 - 5-3-2 回帰モデル
- 5-4 考察
 - 5-4-1 豊凶の周期性と変動の大きさ
 - 5-4-2 花芽分化に関わる資源蓄積と気象条件
 - 5-4-3 豊凶現象と資源配分
 - 投資のスイッチングに関して—
 - 5-4-4 シラカンバの豊凶現象の位置付け

第6章 総括

引用文献

第1章 序論

1-1 研究の背景

花の命は短く、その姿ははかない。しかし、花は種にとって非常に重要な役割を担っている。すなわち、後代に子孫を残すことである。多くの植物にとって花は微小な器官でしかないが、花を咲かせて果実を実らせるために、植物は少なからぬ資源を投資しなくてはならない。野生の植物は、人が適宜肥料を与えて適度に密度を調節してもらえぬ栽培植物と異なり、熾烈な個体間競争をくり抜きながら稼いだ資源を無駄に浪費する余裕はない。そのため、最低限の投資によって、より多くの子孫を残せるような方法で開花（着花）することが、他個体より優位な位置に立つ性質であると考えられる。生態学においては、より多くの子孫を残すための性質を「戦略」と定義し、そのような遺伝的性質をもった型の個体が次世代に残す子孫の平均数を「適応度」と定義している（Pianka, 1978; 酒井 他, 1999; 矢原, 1995）。

一言で開花方法とは言っても、開花時期や花のタイプ（たとえば雌花・雄花、地上花・地中花、開放花・閉鎖花など）、crown内の開花位置、そして毎年の開花量変動など多くの形質がある。たとえば、冷温帯に分布する樹木における開花時期をみると、虫媒花を持つ種は、種間で開花時期がずれているものの、全体では早春から晩夏にまたがっており（Heinrich, 1975; 矢原, 1995）、風媒花をもつ種はほとんどが春先に咲く（Whitehead, 1983）という違いがみられる。この開花時期を戦略的視点から検討すると、虫媒花植物は、種間でポリネーターを巡る競合を軽減するように開花していると説明できる。また、種間で途切れなく連続的に開花することで、ポリネーターを餓死させることなく養っているという考えもある（e.g. 菊沢, 1995）。風媒花植物の場合は、短い生育期間を有効に利用するための収斂現象であると説明できる（Regal, 1982）。花粉媒介の障害物となる葉が開葉する前に開花させているという仮説も提案されているが、季節的な落葉のない森林帯でも風媒花樹種が優占するため、この仮説はRegal（1982）によってやんわりと否定されている。

もちろん、後代に残しうる子孫の数は開花時期だけでなく、どのタイプの花をどのくらいの数、どこに配置するかによっても大きな影響を受けると予想される。ここでは、性表現、開花位置、開花数などの開花様式にかかわる戦

略を開花戦略と呼ぶことにする。とくに性表現に関する開花戦略に関しては、これまでの科学史に鑑みて性比配分戦略と呼び、その理論を性比理論と呼ぶことにする (cf. Charnov, 1982; Fisher, 1930; Hamilton, 1967; 原田, 1993; 菊沢, 1995; Matsuda and Harada, 1990; 酒井 他, 1999; 矢原, 1995; Yamaguchi, 1985)。

これまで、開花戦略を検討した研究の多くは草本類や低木類を対象としており、高木類を対象としたものはきわめて少ない。その理由として、主に次の4つの原因が考えられる。すなわち、1) いつ、どのような樹冠に対しても開花がみられる枝先への安全で簡便な到達方法がないなど、研究対象とするには危険や困難を伴う場合が多い、2) 樹冠が巨大であるために、1個体でさえ樹冠内の全開花数を把握することが困難、3) 個体サイズが大きいために、一度に多くのサンプルを処理することが困難、4) 年次間における資源の配分方法や、繁殖・成長にかかわる気象条件を検討する場合、非常に長期間の観測データを必要とする、である。

高木類の開花戦略を解明する意義は非常に大きい。高木類は、植物界を特徴付ける光合成という機能を通し、その巨大な樹体に炭水化物という形で莫大な量の二酸化炭素を蓄積している。そして人間社会は林業という分野を通して、建築用材、家具材、紙の原料などに大量の高木類を利用している。森林とは、そのような高木類が多数集合して形成される群集であり、ほかに野生動物への生息地の提供や根系による表土の保全、水源涵養機能のみならず、地球温暖化に寄与するとされる二酸化炭素の固定も含めて、現代以上に森林の機能の重要性が意識されている時代はない。高木類の開花戦略を解明することは、純粋に繁殖生態学や森林生態学上の知見を広げることのみならず、開花量や結実量予測の開発の基礎となり、森林資源や野生動物の管理技術の向上にもつながる。

1-2 研究の目的と方針

本研究では、北海道において森林資源としての蓄積が多い、風媒花をもつ雌雄同株のシラカンバ *Betula platyphylla* Sukat. var. *japonica* Hara (カバノキ科 Betulaceae) を対象にし、その開花戦略について資源配分の視点から明らかにすることを目的とする。しかし、研究の目的としては、単にシラカンバという特定の樹種の開花戦略を論じるのではなく、一般に風媒花植物に含まれる樹種の開花戦略について、これまで繁殖生態学や植物生態学が見落としてきた点について問題提起し、新たな知見を加えるという意図がある。

本研究で対象とする開花戦略は、雌花・雄花への配分比についての性比配分戦略、樹冠内における花の垂直分布パターン (配置戦略)、そして毎年の開花量に大きな変動があるという豊凶現象の3点である。

高木類における開花様式については、林分の雌器官と雄器官の生産量が豊凶現象の記述の一環として調査された例がある (斎藤 他, 1989, 1991)。しかし、個体ごとの雌器官と雄器官の生産量の関係、つまり、雌花と雄花の配分比という性比配分戦略の視点から検討された例はほとんどない (*but see* Fox [1980])。一般に、雌機能や雄機能を通して得られる適応度は、必ずしも花の量 (数) に正比例しているわけではない。つまり、花量 (数) を説明変数、適応度を予測変数としたときに得られる各機能の適応度獲得曲線 *fitness gain curve* は、直線を描くこともあれば、飽和曲線を描く場合もある (Campbell, 2000; Klinkhamer and de Jong, 1997)。それゆえ、個体の適応度を高めるためには、雌花と雄花を、総開花量の多寡に関わらずにある一定の比率のままで作りつづけるのではなく、雌花と雄花の比率を随時変更しなくてはならない (cf. 菊沢, 1995)。雌雄同株の風媒花植物においても、これまでその適応度獲得曲線がどのような形状であるのか、なぜそのような形状になるのかといった議論がなされ、いくつか仮説が提案されてきた。しかしながら、それらの仮説が当てはまらない例外が多く (Charnov, 1982; Fox, 1993; Sakai and Sakai, 2003)、説明能力が高いとは言い難い。風媒花がどのような状況のもとで進化してきたのか、また、雌機能 (種子) や雄機能 (花粉) の挙動がどのように記述できるのか再考し、新たな仮説を提示する必要がある。

次に、樹冠内における花の垂直分布パターンについても、適応度に関連させて調査された例はほとんどみられない。これまでの研究では、雌花と雄花を合わせた垂直分布パターンか (Koike *et al.*, 1990)、または雌器官の垂直分布パターンだけを扱い (Greene and Johnson, 1989)、雌器官と雄器官の垂直分布パターン

のあいだで比較したものはなかった。樹冠内における垂直分布上の適応度の雌雄間差には、器官製造コストや、花粉・種子など散布体の散布効率の違いが強く作用していると予想される。この違いを考慮した上で、雌器官の垂直分布パターンと雄器官の分布パターンを比較することにより、初めて樹冠内における花の配置戦略が議論できるようになると考えられる。

そして最後に豊凶現象であるが、これまで行われてきた高木類の開花戦略に関する研究とは、じつは豊凶現象に関する研究がほとんどであると言っても過言ではない。豊凶現象について多くの研究が行われてきた背景には、開花など植物生態学的に興味をひかれたというよりはむしろ、豊凶が野生動物の動態や森林の更新に大きな影響を与えていることが認識されてきたからであろう (e.g. Jensen, 1982; McShea, 2000; 箕口, 1995; Wolff, 1996)。一般に豊凶現象とは、毎年の開花量や結実量の大きな年次変動を指し (Kelly, 1994; Silvertown, 1980), この現象を説明すべくさまざまな仮説が提起され、いくつかの樹種において検証されてきた (e.g. Allen and Platt, 1990; Koenig *et al.*, 1994; Kon *et al.*, 2005; 倉本, 1993; Nilson and Wästljung, 1987; Norton and Kelly, 1988; Piovesan and Adams, 2001; Selås 2000; Selås *et al.*, 2002; Shibata *et al.*, 1998; Silvertown, 1980; Smith *et al.*, 1990; Sork *et al.*, 1993; 寺澤 他, 1995; Waller, 1979)。しかし、その研究の多くは、豊凶現象の適応的意義の検討に主眼が置かれ、豊凶の発生メカニズムの検討には今なお程遠い状況にある。毎年の光合成同化産物量がどのように変動し、それが成長と繁殖にどのように配分されるのかという物質経済的な視点から豊凶の発生メカニズムを検討する必要がある (田中, 1995)。

開花量、または結実量を、資源の支出を表す説明変数として豊凶モデルを構築するためには、長期間のデータ集積が必須である。幸い、札幌市のJA札幌厚生病院と北海道大学医学部の共同研究により、1990年からシラカンバ花粉の飛散量調査が実施されているデータがある。札幌市街地は一つのシラカンバ地域個体群とみなすことができ、しかも、林分単位でみた場合、カバノキ属では雌花序の生産量と雄花序の生産量はほぼ比例関係にある (Sarvas, 1952) ため、花粉の飛散量はシラカンバ個体群の雌花開花量、または結実量に比例すると考えることができる。本研究では、この札幌市におけるシラカンバ花粉飛散量データをもとに、生態学的に妥当と考えられる変数を選択し、シラカンバの豊凶モデルを検討する。これにより、長い結実間隔をもたらす、大量の種子生産による貯蔵資源の枯渇という解釈は正しいのか、また、余剰物質の貯蔵・転流はどのように行われているのかという生理的なメカニズムが、現象論的にはあるが明かにされ、豊凶現象の至近要因、ならびに究極要因についての理解が大きく進むと思われる。なお、豊凶現象については、その適応的意義はすでに多くの知見が集積されているため (e.g. Kelly, 1994; Silvertown, 1980), 豊凶の発生メカニズムから豊凶戦略を検討することにする。

豊凶モデルの開発は、林学や森林生態学の分野以外にも応用が可能である。たとえば近年、北海道においてマスコミ等でも注目されるようになってきた白樺花粉症に対しても、それに携わる臨床医療の分野において役立つと期待される。先に述べた、札幌市におけるシラカンバ花粉飛散量データも、白樺花粉症対策の一環で収集されているものである。スギ花粉症が主要な日本では、白樺花粉症は北海道のみに限定された風土病的なきらいがあるが、世界的には白樺花粉症の方が良く知られている (e.g. Dahl and Strandhede, 1996; Emberlin *et al.*, 1993)。

次節では、研究小史としてこれまでの研究を俯瞰し、研究方針に沿った問題点を洗い出して解決のための切り口を提示する。そして、それを受けて、最後に論文の構成について説明する。

1-3 研究小史

1-3-1 性比配分戦略

雌雄同株の風媒花植物における雌花と雄花の配分比、すなわち性比には、個体群中において大きな個体間差があることが報告されてきた (e.g. Abul-Fatih *et al.*, 1979; Aizen and Kenigsten, 1990; Arista and Talavera, 1997; Bickel and Freeman, 1993; Burd and Allen, 1988; Dajoz and Sandmeier, 1997; Fox, 1993; Freeman *et al.*, 1981; Jordano, 1991; Kimura *et al.*, 2003; Klinkhamer and de Jong 1997; Lechowicz, 1984; Linhart and Mitton,

1985; McKone and Tonkyn, 1986; Murakami and Maki, 1992; Pendleton *et al.*, 2000; Smith, 1981; Willson and Ruppel, 1984)。この個体間での性比の違いを説明する仮説として、これまでのところ、サイズ依存適応度仮説が提案されている (Klinkhamer and de Jong, 1997)。すなわち、性比の変化は個体の適応度を最大化するためのものであり、その変化は個体サイズに応じて調整されているというものである (Klinkhamer *et al.*, 1997; Sakai and Sakai, 2003)。このサイズ依存適応度仮説には、「サイズ依存繁殖力仮説 size-dependent fecundity hypothesis」と「高さ有利の仮説 height-advantage hypothesis」の二つが含まれる (Klinkhamer *et al.*, 1997; Sakai and Sakai, 2003)。

前者では、風媒花における雄の適応度獲得曲線は、大気が花粉で飽和することがないため、雄花への投資量に比例して増加すると説く。また、雌の適応度獲得曲線は、雌花（種子）への投資が多くなると実生間での局所資源競争 local resource competition が厳しくなるために頭打ちの曲線を描くと説く (Charnov, 1982; Charlesworth and Charlesworth, 1981; Klinkhamer and de Jong, 1997)。それゆえ、繁殖力が大きい個体ほど雄バイアスになると予想する (Klinkhamer and de Jong, 1997; Klinkhamer *et al.*, 1997; Sakai and Sakai, 2003)。一方、後者では、花粉の散布範囲は丈に依存し、丈が高くなるとともに散布範囲が広くなり、交配確率が増加するために、丈が高い個体ほど雄により多く投資するのが適応的であると説く (Aizen and Kenigsten, 1990; Burd and Allen, 1988; 鷲谷, 1996)。逆に、丈が低い個体は、隣接する大きな個体に花粉散布を妨げられるため、雄に投資することは適応的ではないとも議論されている (Willson and Ruppel, 1984)。

しかしながら、サイズ依存繁殖力仮説は、現実の繁殖体制の適応的意義を否定する。たとえば、種子の発芽・成長能力に母樹による差がないと仮定し、ある更新適地に複数の母樹から大量に種子が供給されるような場合を考えると、ある母樹が他の母樹との競争に勝つためには、確率論的に大量の種子を供給する必要があると考えられる (Campbell, 2001)。これは、戦争の勝敗を左右するランチェスターの法則 Lanchester's Law と同様な考え方である。実際に多くの風媒花樹木では、同調して大量に開花・結実する現象 mastig があることが知られており (Koenig *et al.*, 1994; Norton and Kelly, 1988; Silvertown, 1980; Sork *et al.*, 1993)、雌の適応度獲得曲線は頭打ちの曲線を描いているとは考えられない。高さ有利の仮説についても、実際に個体サイズと交配確率の関係を評価した例はない上、この仮説は雄の適応度だけに注目しており、雌の適応度についてはほとんど考慮されていない。雌の適応度は、たとえば風散布種子を持つ樹種では、高い位置から放出された種子は遠くに散布されるため (Greene and Johnson, 1989, 1992)、更新適地にたどり着く種子数が多くなるだろう。それゆえ、雄花と同様に丈が高い個体ほど雌器官への投資量も多くなるはずという議論も十分に成り立つ。実際のところ、風媒花植物の性比配分におけるサイズ依存適応度仮説の説明能力を検討してみると、個体サイズと雄への配分比のあいだには正の相関関係どころか、負の相関関係が認められる場合や、まったく相関関係が認められない種も多く報告されている (Burd and Allen, 1988; Bickel and Freeman, 1993; Dajoz and Sandmeier, 1997; Fox, 1993; Klinkhamer and de Jong, 1997; Murakami and Maki, 1992)。このようなサイズ依存適応度仮説の説明能力の低さを考えると、雌雄同株の風媒花植物における性比配分戦略には、個体サイズではない、他の要因が強く関わっていることが予想される。

近年、植物の性比理論は、頻度依存的な適応度に関連させて議論され始めている (e.g. de Jong and Klinkhamer, 1989; Devlin *et al.*, 1992; 原田, 1993; Klinkhamer and de Jong, 1997; Kudo, 1993; Matsuda and Harada, 1990; McKone *et al.*, 1998)。この頻度依存適応度仮説では、局所的な繁殖集団が想定される。しかしながら、数十 km ～数百 km も花粉が飛ばされる風媒花植物 (Emberlin *et al.*, 1993) でも、局所的な繁殖集団は形成されているのだろうか？ 風媒が進化した背景には、植物群集内における同種の個体密度の高まりが主要な要因としてあげられている (Regal, 1982)。一般に、風媒は動物媒よりも受粉効率が悪く、それゆえ、同種個体間の距離が受粉成功に大きな影響を及ぼすことが知られている (Allison, 1990; Dick *et al.*, 2003; Kawashima *et al.*, 2002; Streiff *et al.*, 1999; Nilsson and Wästljung, 1987)。実際に近接個体から多くの花粉を受け取っていることは、最近の DNA 分析の発達に伴っていくつか報告されるようになってきた (e.g.

Dow and Ashley, 1996; Streiff *et al.*, 1999)。このような研究結果も、風媒花植物において局所的な繁殖集団を形成しているという考えを強く支持する。局所的な繁殖集団を形成しているとすると、そこには雄花間における競争的配分 competitive share among male flowers (CSM) が生じていると予想される (Lloyd, 1984)。局所繁殖集団内では、雌花数と雄花数のあいだにトレード・オフ関係が発生するため (Delph and Wolf, 2005; Lloyd, 1984)、雄花への配分比を多くすると必然的に集団内の総雌花数が減ってしまい、雄の適応度が却って減少してしまう。

また、風媒効率 wind-pollination efficiency (WPE) も雄の適応度に密接に関わっていると予想される。ここでは WPE を、風を媒介した際の花粉の雌花へ到達する確率と定義する。一般に風媒花植物の受粉効率は低いので、個体は大量の花粉を散布する必要がある (Cruden, 1977; Whitehead, 1983)。言い換えると、風媒による受粉は稀な現象ということである。大気中における風媒花粉の挙動は、粉粒体の挙動と同じものであり (Niklas, 1985)、ある雌花に到達できる確率と大気中の花粉密度の関係は線形関数ではなく、ポアソン分布関数によって記述される (Sarvas, 1968; Smith *et al.*, 1990)。すなわち、風媒花における雄の適応度は、CSM だけでなく、ポアソン分布関数によって記述される WPE にも影響を受けると予想される。

そしてさらには、個体がもつ繁殖資源量は個体間で大きくばらつくのが一般的である。このような状況の中では、自分の戦略は他個体の戦略に大きく影響を与え、逆に自分の戦略は他個体の戦略に大きな影響を受けるだろう。それゆえ、ゲーム的狀況が発生していると考えられる (cf. 岡田, 1996)。

それゆえ、これら CSM, ならびに WPE を基に個体の適応度についてゲーム・モデルを作成し、その予測傾向の説明能力を評価する必要があるだろう。

1-3-2 配置戦略

樹冠内における花の垂直分布パターンは、針葉樹では、一部の林業対象樹種で経験的に知られているのみであり (Kramer and Kozlowski, 1979; 東北林木育種場・東北林木育種場奥羽支場, 1976)、定量的に把握されているのは、ジベレリン (gibberellin A₄₇) 処理によって強制的に着花を促進させた一部の針葉樹だけのものである (Daoust *et al.*, 1995; Smith, 1998; 今・小山, 1999)。これらの樹種では、雌花は雄花よりも樹冠上部に偏って分布する傾向があり、自家受粉を回避するためであろうと考えられている (Kramer and Kozlowski, 1979)。それゆえ、Kramer and Kozlowski (1979) の仮説は、自家不和合性や雌雄異熟性をもつ樹種には適用できない。

広葉樹の一部でも樹冠内における花の垂直分布が調査された事例があり (Koike *et al.*, 1990; 倉本, 1993)、これらの場合は、樹冠上部に繁殖器官が集中することから、樹冠の生産構造と関連させて議論されている。生産構造と関連させた議論というのは、樹冠上部の葉は樹冠下部の葉にくらべて生産力が高く、その生産力が繁殖活動に反映しているのだらうというものである。この仮説を、本研究では生産構造仮説と呼ぶことにする。また、花の分布構造についての研究ではないが、風散布種子は風の強さだけでなく (Greene and Johnson, 1993)、種子の果実からの離脱位置が高ければ高いほど、より遠くへ散布される (Greene and Johnson, 1989) という実証的研究がある。実生更新のためのセーフ・サイト密度が一定と仮定した場合、種子の散布範囲が広まれば、セーフ・サイトにたどり着くことができる種子数は多くなる。それゆえ、雌器官 (果実) が樹冠上部に分布する方がより適応的ということになる。一方、雄花の場合、大気中に高密度の花粉雲を形成できないと受粉効率が著しく低下してしまう (Sarvas, 1968; Smith *et al.*, 1990; Whitehead, 1983)。それゆえ、雄花の場合、遠くに散布することは大気中の花粉密度を低下させることにつながり、適応度を却って下げてしまうため、雄花を樹冠上部に集中させる意義は低いと考えられる (1・3・1 参照)。本研究では、この後者の仮説を散布範囲仮説と呼ぶことにする。花の分布構造を生産構造仮説によって解釈すると、雌雄間で製造コストの高い方が、より樹冠上部に分布すると予想される。一方、散布範囲からみた場合、種子の散布範囲が広いほうが好ましい雌器官が、より樹冠上部に分布すると予想される。

以上のような花の垂直分布パターンに加え、一次枝内の雌花と雄花の配分比も、適応度と関連した説明

が可能であるかもしれない。植物の体制は、当年枝など、いわゆるモジュラー modular 構造というくりかえし再生可能な形態的サブ・ユニットの集まりであると同時に、それら形態的サブ・ユニットをつないだ、なかば自律的な生理的サブ・ユニットの集まりであると理解されている（菊沢, 1995; Watson and Casper, 1984）。これを半自律の生理的統合体（IPU; integrated physiological unit）という。これは、植物体が、半ば独立の維管束系の集まりである（Watson and Casper, 1984）という仮説に基づく考えである。このIPU仮説にしたがえば、個体内における各一次枝に着く雌花数と雄花数の比は、個体の性比と同様に（1・3・1 参照）、その一次枝における全開花量に依存して変化すると予想される。すなわち、個体内においても一次枝ごとに性比が異なる可能性が高いということである。もし、一次枝単位において、性比配分が調節されているのであれば、雌花序（果実）のみから一次枝の繁殖投資量の経年変化を評価する方法（e.g. Dahl and Strandhede, 1996）は再検討が必要になる。それゆえ、樹木の体制だけでなく、個体の繁殖活動を深く理解するためには、さらに、一次枝単位の性比配分についても検討する必要がある。

1-3-3 豊凶現象

これまで豊凶現象の説明のために提案されてきた仮説は、豊凶の適応的意義を説明する究極要因に関するものと、豊凶の発生メカニズムを説明する至近要因に関するものの二つに大きく分類される。前者は、動物と植物の相互作用などを扱う生態学者が議論を展開し、後者はおもに育種や樹木生理、更新などを扱う林学の研究者が主張し、それぞれ独立に研究が行われて来たが、両者は必ずしも対立命題ではない（cf. Koenig *et al.*, 1994）。豊凶現象を説明する仮説は多くあるが、この節では現在主流の仮説に焦点を絞って説明することにする。

究極要因に関する仮説は、1980年代後半になって提案され始めた。これにはおもに風媒仮説 wind pollination hypothesis（または受粉効率仮説 pollination efficiency hypothesis）と捕食者飽食仮説 predator satiation hypothesis が含まれる。両者はいずれも大量に開花・結実することによって受けるメリットを説明するため、大量生産の経済 economies of scale として括られる（Norton and Kelly, 1988）。風媒仮説については、豊凶現象が科学的に最初に認識されたのが、温帯から亜寒帯にかけての風媒花をもつ針葉樹やブナ科 Fagaceae 樹種であることから‘風媒’仮説と銘打たれたが、実際には多くの虫媒花をもつ樹種でも豊凶現象が観察されるため（井上, 1998, 2001; Janzen, 1974; 水井, 1993; 野間, 1995）, ‘受粉効率’仮説と呼ぶ方がふさわしい。この受粉効率仮説の検証にあたっては、シイナが受粉の失敗した種子であるため、充実種子の割合が受粉成功の指標となるが、実際に雄花量の多い年に充実種子率が高いという例がいくつかの樹種で報告されている（Sarvas, 1952; Sork *et al.*, 1993; Shibata *et al.*, 1998）。そのため、この受粉効率仮説は十分に現実的であると考えられている（Sork *et al.*, 1993; Shibata *et al.*, 1998）。もう一方の捕食者飽食仮説であるが、これを具体的に検討したのは Silvertown (1980) が最初であろう。この仮説の骨子は、種子をほとんど生産しない年（凶作年）に種子捕食者の密度を下げておき、数年に一度大量に種子を生産することにより（豊作年）、ただでさえ密度が低下している捕食者を飽食させて一部の種子を捕食から回避する、というものである。たとえば、北海道渡島半島のブナ *Fagus crenata* では、前年に大量開花すると、その翌年は着花量の多寡にかかわらず花芽のほとんどがブナの花芽に特異的なガであるブナヒメシンクイ *Pseudopammene fagivora*（ハマキガ科 Tortricidae）の幼虫によって食害される（寺澤 他, 1995; Yasaka *et al.*, 2003）。そしてそのガの幼虫による食害の回避は、花芽がほとんど着かない凶作年の存在によって行われることが明かにされている（小山 他, 2001; Yasaka *et al.*, 2003）。

至近要因に関する仮説には気象追従仮説 weather tracking があり、これは、花芽分化・受粉成功などに影響を与える気象要因や、植物が繁殖のために利用できる資源の蓄積量の変動にともなって毎年の種子生産量が変動するというものである（Kelly, 1994; Norton and Kelly, 1988）。豊凶現象が、地域単位で個体間や林分間、そしてまれに樹種間で同調することが認められることから（e.g. Allen and Platt, 1990; Ashton *et al.*, 1988; Healy *et al.*, 1999; Imada *et al.*, 1990; 井上, 1998, 2001; Janzen, 1974; 倉本 他, 1995）、前者の気象要因に

については古くから先験的に認識されてきた (e.g. Matthews, 1955; Forcella, 1981)。具体的な例としては、ボルネオ島のフタバガキ *Dipterocarpaceae* 低地林において、最低気温が 20°C を切る日が3日以上続くと高木類の一斉開花が起こることが報告されている (Ashton *et al.*, 1988)。このような異常気象は、数年に一度発生するエル・ニーニョ現象と密接な関係があるらしい (井上, 2001) と考えられている。ほかにも、冷温帯から亜寒帯にかけて、いくつかの樹種において気象条件と豊凶現象の相関関係が検討されている (Piovesan and Adams, 2001; Selås, 2000; Selås *et al.*, 2002)。このように、群集を構成するすべての個体が間違いなく感知でき、しかも、まれにしか発生しない気象条件によって一斉開花が起こることは、資源蓄積という立場からみて適応的な形質であろうと推察される。

この資源蓄積については、山火事常習地に観られる lignotuber などの特殊な器官 (飯泉, 1991) やコナラ属 *Quercus* などに観られる放射組織や直根 (黒田, 1999; Sakai and Sakai, 1998) を除き、球根や塊茎のように明瞭な資源蓄積器官が見当たらない樹木において、大量開花・結実のための資源蓄積がどの部位において行われているのか、また、実際に行われているのかという点については、今のところ検証された樹種がわずかで (e.g. Miyazaki *et al.*, 2002)、他の樹種では推測の域をまったく出していない。ただし、フタバガキ林の豊凶現象がおもにボルネオ島で観察され、近隣のスマトラ島では観察されていない (井上, 1998) という現象が、豊凶現象にとって資源蓄積が必要だという一つの傍証を与えてくれるのではないかと考えられる。なぜならば、スマトラ島で豊凶現象がみられないのは、スマトラ島が火山島であるがゆえに土壤が肥沃であり、成長や繁殖のための資源制約がないためと考えると理解しやすいのである (井上, 1998; Janzen, 1974)。このフタバガキ林の例から、豊凶システムを説明する変数として、少なくとも資源の蓄積量と花芽の分化を促す気象条件という2つの因子が重要であることが強く示唆される。

この気象要因に関しては、さらに、開花後の雌器官の中途脱落 (中絶) についても考慮しなくてはならない。たとえばコナラ属のように、種子散布時期までに大量の雌器官が未熟なまま脱落してしまう樹種では、受精時期における気温などの気象条件も結実量に大きく関与しているという報告が多数ある (e.g. Cecich and Sullivan, 1999; Masaka and Sato, 2002; Sharp and Chisman, 1961; Sork *et al.*, 1993)。このコナラ属のように、開花量のみならず中絶率が大きく変動する樹種と、カバノキ科やクルミ科 *Juglandaceae*、多くの針葉樹などのように開花量そのものではほぼ結実量が決まってしまうような樹種 (cf. Smith *et al.*, 1990)、どちらの特性をもった樹種を扱うかによって、豊凶モデルの基本構造が異なる可能性があることに注意しなくてはならない。

資源の蓄積量に着目した説明は、とくに資源適合仮説 *resource matching hypothesis* と分類される。ただし、この仮説は年次間での資源配分を考慮していないため、「見かけの豊凶 *putative masting*」しか説明できず、タケ類などのように一回繁殖型の「厳密な意味での豊凶 *strict masting*」と多くの樹種で見られる「一般的な意味での豊凶 *normal masting*」は説明できないと議論されている (Kelly, 1994)。これまでのところ、環境の変動にリンクした開花数や種子生産数の変動は何らかの進化的な選択の結果とはいえ、この資源適合仮説は、いわばデフォルトとして存在する穏やかな種子生産の変動を説明するだけである (Kelly, 1994) と考えられている。ところが、実際には資源の配分や花芽分化を促す気象条件などがどのように、あるいはどの程度、開花量・結実量の変動に関わっているのか明らかになっていないため、Kelly (1994) の議論も、今のところ単なる一つの観念論に過ぎないといわざるを得ない。近年、井鷲 (1995) と Isagi *et al.* (1997) は、繁殖器官の製造コストと物質収支という簡単な変数を用いた資源収支モデル *resource budget model* によって、結実量の年次変動が、明かに豊凶と呼べる域まで説明できることを示した。井鷲らのモデルは、Kelly を筆頭とするこれまでの豊凶仮説の議論に対して大きな一石を投じるものである。ただし、井鷲らの資源収支モデルは、毎年の資源の収入を一定として扱っている。実際には、物質生産に大きく影響する毎年の気象条件が一定でないため、現実の豊凶現象を説明するには、資源の収入を表す項を、定数ではなく変数として考えなくてはならない。資源の収入については、光合成に関与すると考えられる日照時間と気

温を気象データから選択し、モデルに組み込むことができると考えられる。

1-3-4 本論文の構成

以上の問題提起に基づいて研究を進めるため、本論文の構成は次の通りである。

まず、第3章において、雄花間における競争的配分CSMと風媒効率WPEを基本モデルに組み込んで n 人（個体）ゲームによる解析を行い、雌雄同株の風媒花植物特有の性比理論を展開し、現実の性比との適合性を検討する。ここでは、数理的に性比配分モデルを構築し、予測傾向と既報告における実際の性比配分を比較する。そして、シラカンバの個体レベルでの全開花数を計測し、各個体の花序ベースにおける性比と数理モデルの予測傾向を比較する。また、合わせて、広く流布しているサイズ依存適応度仮説についても検証する。

第4章においては、一次枝レベルでの全開花量を計測し、雌花と雄花の樹冠内における花の垂直分布構造を比較することにより、樹冠内における花の配置戦略について議論する。ここで、一次枝とは、幹から直接発生している枝と定義する。さらに、第4章では、一次枝単位における雌花と雄花の配分システムについても検討を試みる。性比配分戦略が、雌花と雄花のどちらを選択すると適応度が高くなるかという、主に個体間の関連のなかで進化してきたゲームであり、かつ、大枝が半自律的生理的統合体であると考えらるならば、一次枝内における雌花と雄花の配分比は、一次枝ごとの性比のゲームと捉え直すこともできると考えられる。そのため、一次枝ごとの性比配分を、第3章で論じる性比理論に則して説明をこころみる。

そして最後に、開花数の年次変動現象を定量的に把握することを目的に、第5章では、札幌市において1990年から2000年にかけて観測されてきたシラカンバの花粉飛散数データを用い、シラカンバの豊凶パターンの特徴を記述する。ここでは、豊凶の変動幅や周期性について解析し、他の樹種における豊凶パターンと比較してシラカンバの豊凶パターンを位置付ける。そして、生態学的に妥当と考えられる変数を用いて豊凶モデルを作成する。この章における最終的な目標は、資源収支モデルに立脚し、シラカンバにおける豊凶発生メカニズムを論じることである。

以上の結果をもとに、第6章では、既存の知見とあわせて風媒花の開花戦略について総括する。

なお、本論文は北海道大学審査学位論文である。北海道大学大学院農学研究科森林資源科学講座造林学分野の高橋邦秀教授には本論文の主査をして頂いた。また、同森林資源生物学分野の矢島崇教授、同造林学分野の渋谷正人助教授、同大学地球環境科学研究院陸域生態学分野の高田壮則教授には副査をして頂いた。高田壮則教授、ならびに北海道立林業試験場の梅木清博士（現 千葉大学助教授）、故佐藤俊彦さん、山口陽子博士には、第3章で構築した性比配分モデルの検討において多くの御教示と御指導を頂いた。道立林試道北支場の藤本恵二林業技能員、本田雅幸技師（現 後志森づくりセンター）、山内智子さんには、シラカンバ調査木の伐倒と膨大な数の花序の計測を手伝って頂いた。JA札幌厚生病院の間口四郎部長（現 石狩湾クリニック院長）には、第5章で扱った札幌市におけるシラカンバの花粉飛散量のデータを快く貸与して頂いた。道立林試の寺澤和彦博士には、道立林試の実験林で長期間調査されたシラカンバ林の雄花序生産量データの使用を快く了解して頂いた。道立林試の朝ゼミのメンバーである大野泰之、来田和人、小山浩正博士（現 山形大学助教授）、佐藤創博士、佐藤弘和博士、滝谷美香、八坂通泰博士、渡辺一郎の各位（以上、五十音順、敬称略）には忌憚のない御批評と御教示を頂いた。川合由香には、ロシア語文献を翻訳してもらった。ここに記して以上の方々に深謝いたします。

第2章 対象樹種の生態的特性

カバノキ科Betulaceaeカバノキ属*Betula*は、北半球の温帯から寒帯にかけて約60種分布し（Krüssmann, 1976）、日本には11種が分布する（山と溪谷社, 2000）。このうち北海道には、シラカンバ*B. platyphylla* var. *japonica*、ダケカンバ*B. Ermanii* Cham、ウダイカンバ*B. maximowiziana* Regel、そしてヤエガワカンバ*B.*

davurica Pall. が高木種として、アポイカンバ *B. apoiensis* Nakai とヤチカンバ *B. ovalifolia* Rupl. が低木種として計6種が自生している。平成11年度の北海道林業の動向によると、北海道における森林蓄積6億2200万 m^3 のうちカバノキ属樹種が占める割合は7300万 m^3 と実に12%を占め、トドマツとカラマツ類に次いで3番目に多い蓄積量を誇っている（北海道水産林務部, 2000）。

低木種2種については、アポイカンバが蛇紋岩地帯のアポイ岳に、ヤチカンバが道東の湿原にと分布範囲が限定されているが、高木種については、シラカンバが海拔0m～700mの湿地から乾燥地までの幅広い立地に普遍的にみられ、ダケカンバが平地から1500mの山岳地帯に、ウダイカンバが200m～600mの谷合の適潤地にみられる。また、ダケカンバは、亜高山域にダケカンバ帯と呼ばれる植生帯を形成することが多い（沖津, 1987）。このように種間で分布地域を比較した場合、シラカンバは他のカバノキ属よりも、さまざまな立地条件に対する適応能力が高いと推察される（小山, 2000）。

カバノキ属の多くは、攪乱後などに発生した裸地にいち早く侵入して一斉林を形成する先駆樹種である（Kikuzawa, 1987, 1988; 小山, 2000; Shibuya, 1994; Shibuya and Igarashi, 1992）。また、光合成特性や葉の展葉フェノロジーからも、遷移系列上、典型的な強光利用型の遷移初期種として位置付けられている（Kikuzawa, 1983; Koike, 1988）。そのため、耐陰性が非常に低く、カンバ林の多くは林冠下に後継樹をもたないサイズ構造を持っている（Kikuzawa, 1987, 1988; Shibuya and Igarashi, 1992; Shibuya, 1994; 真坂, 2000）。

カバノキ属の花は雌雄同株の単性花であり、札幌とその周辺地域の平野部では、4月下旬から5月中旬にかけて開葉と同時に開花する。雄花序は長枝の先に2～3個ずつまとまって着き、雌花序は短枝に1個ずつ開花する（Caesar and Macdonald, 1984; Macdonald and Mothersill, 1983; Macdonald *et al.*, 1984）。雌花は雄花よりも早く成熟するために自家受粉が避けられるが（小沢, 1964; Dahl and Fredrikson, 1996）、強制的に自家受粉させた種子の発芽率と生残率が非常に低いと、基本的に自家不和合性であると考えられている（小沢, 1964; 渡邊, 1996; 板鼻 他, 1997; Wang *et al.*, 1999）。種子散布時期までの果穂の生残率は、結実率の低さに関わらず非常に高く（Smith *et al.*, 1990; 水井, 1993）、果穂は7月～9月にかけて成熟し、種子は風によって成熟した部分から順次散布されてゆく（小山, 2000）。種子は大きな翼をもち、風によって広範囲に散布される（Sato and Hiura, 1998）。早い時期に散布された種子はその年に発芽できるが、遅く散布された種子は休眠して翌年の春に発芽する（小山, 2000）。種子が小さいために裸地などの乾燥しやすい場所で発芽、定着しやすい（小山, 2000）。

シラカンバにおける雌器官と雄器官の繁殖コストの違いについては調査されていない。そのため、シラカンバにおける雌器官と雄器官の繁殖コストを比較するため、上川支庁中川町にある、北海道立林業試験場道北支場構内に生育するシラカンバ3個体から、1個体あたり10個ずつの成熟した雄花序と果穂を採取して絶乾重を測定した（乾燥機により80℃で72時間以上乾燥）。その結果、雄花序1個あたりの平均重量は0.106g $\pm$ 0.029g (sd)、そして果穂1個あたりの平均重量は0.221g $\pm$ 0.070g (sd) となり、繁殖コストは雌雄間でほぼ互角であることが分かった。一般に、自家不和合性がない風媒花植物の花では、雌器官と雄器官、それぞれ1個あたりの投資配分比は理論的に1:1になるといわれている（Charnov, 1982; Lemen, 1980）。シラカンバで得られた結果は、上述の理論値と矛盾しない。

北海道におけるカンバ類では、目立った種子捕食者は記録されていない。シラカンバでは、スカシナガカメムシ *Kleidocerya resedae* Panze（ナガカメムシ科）の幼虫が果実で育つと記録されている程度であり（田辺, 1980）、カメムシの仲間であることから、おそらくは吸汁性であると推察される。フィンランドにおいても同様に、種子寄生者・捕食者としてカンバ類菌核病菌 *Ciboria betulae* (Woronin) White（注：原文では *Sclerotinia betulae* Woron.）と *Oligotrophus betulae* Winn.（タマバエの一種）が確認されているものの、カンバ類の種子の被害率はきわめて低いという報告がある（Sarvas, 1952）。

第3章 シラカンバの性比配分戦略

3-1 戦略型ゲームとしての性比配分戦略

ゲーム理論の分析対象は、あらゆるゲーム的状况 game situation である。ゲーム的状况とは、複数の意志決定主体または行動主体 player が存在し、それぞれ一定の目的の実現を目指して相互に依存し合っている状況を意味する。ゲーム理論ではこのようなゲーム的状况を、数理モデルを用いて定式化し、プレイヤーのあいだの利害の対立と協力を分析する。この数理モデルを、ゲームという（岡田, 1996）。植物も、それぞれの個体が繁殖成功の最大化を目指してはいるが、そのような各個体の行動は、他個体の花粉生産量や胚珠の生産量に大きく依存している。それゆえ、植物の繁殖活動もゲーム的状况と呼ぶに相応しいといえる。

一般に、植物は固着性生物であり、多くの動物のように交配相手を探索するために自律的に移動することはできないし、交配相手がどの程度開花しているのか感知するための器官をもっていない。つまり、交配相手がどの程度の雄花量を生産しているのか、または雌花量を生産しているのかを知ることは、まったく不可能である。ゲーム理論では、このようなゲーム的状况を非協力ゲーム non-cooperative game と呼んでいる。非協力ゲームとは、(1) プレイヤーのあいだでコミュニケーションが可能でなく、(2) 拘束力のある合意が可能でないゲーム、と Nash (1951) によって定義されている。拘束力のある合意がない、すなわち、相手を出し抜くような戦略を採用した場合に制裁を受けるなどの罰則がないならば、どのような戦略を採用しようとも、それは個々のプレイヤーの自由裁量である。しかし、そうとはいえ、自分の戦略が相手の戦略に強く依存している以上、相手を出し抜くような行動や、利得の最大化を達成できない無意味な行動をすると、相手の適応度のみならず、自分の適応度も大きく下げってしまうことになる。たとえば、イチジクコバチやトドネオオワタムシ（雪虫）などにおいて認識された局所配偶者競争（LMC; local mate competition）はその好例であろう（伊藤 他, 1992）。このようなゲーム的状况は、必ずなんらかの形で関数化が可能である（e.g. Matsuda and Harada, 1990; 矢原, 1995; Yamaguchi, 1985）。ゲーム理論では、プレイヤーの戦略と利得の関係について、関数を用いて記述する数理モデルを戦略型ゲーム game in strategic form と呼んでいる（岡田, 1996）。適応度の最適化は戦略と利得の関係であるから、植物の性比配分様式も戦略形ゲームとして記述できるはずである（e.g. Matsuda and Harada, 1990）。

本章では、風媒花の性比配分戦略において、ゲーム的状况が実際にありうるのかどうかも含めて検討するため、ゲーム的状况と非ゲーム的状况を想定して数理モデルを構築し、解析する。そのため、雌花をめぐる雄花間での競争的配分（CSM; competitive share among male flowers）と風媒効率（WPE; wind-pollination efficiency）の組み合わせによる4つのモデルをつくり、それぞれのモデルが予測する傾向と、その適用可能性について検討する。4つのモデルとは、モデル1：CSMだけの非ゲーム・モデル、モデル2：WPEとCSMの非ゲーム・モデル、モデル3：CSMだけのゲーム・モデル、そしてモデル4：WPEとCSMのゲーム・モデル、である。そして、実際にシラカンバの個体ごとの性比配分を調査し、モデルの妥当性について検討する。さらに、既存の仮説として広く流布しているサイズ依存適応度假説についても合わせて検討する。サイズ依存適応度假説を検証したこれまでの研究では、性比と個体サイズの相関関係を解析するのが常套手段であったが、本研究では、そのような相関関係だけでなく、個体の成長にともなう性比の変化も合わせて検証する。

3-2 性比配分モデル

まず最初に、モデルの主要構成要素である WPE と CSM の関数化について説明する。

3-2-1 風媒効率（WPE）

稔性のある風媒花粉が胚珠にランダムに到達し、しかも胚珠への到達確率が胚珠によって違いがないとき、花粉が雌花へ到達する確率はポアソン分布にしたがう（Feller, 1968）。ポアソン分布を表す関数の最初の項は、以下の3・1式のように、胚珠に花粉がまったく到達しない確率を表す。

$$p(0; \alpha) = e^{-\alpha} \quad (3 \cdot 1)$$

ここで、 α は胚珠 1 個あたりに到達する平均花粉数である。すなわち、 α は大気中に浮遊する花粉密度に比例する (3・2 式; Smith *et al.*, 1990)。

$$\alpha = \beta x_i \quad (3 \cdot 2)$$

このとき、 x_i は個体 i の雄花生産数を表す。また、 β は種、もしくは空間の状態に特有な定数であり、ここでは風媒効率係数 coefficient of wind-pollination efficiency と呼ぶことにする。

3・1 式と 3・2 式から、花粉が胚珠に到達して種子ができる確率、すなわち受粉確率は、

$$1 - e^{-\beta x_i} \quad (3 \cdot 3)$$

と記述できる。これより、花粉が胚珠に到達する確率と雄花への繁殖投資量の関係について Fig. 3-1 に示す。この図から、雄花への投資量が少ないときには雄の適応度が非常に低くなることがわかる。

3-2-2 雄花間における競争的配分 (CSM)

CSM とは、ある個体の雄花 (1 個～複数個) が、集団内における雌花集団を占有できる割合である。ここで、非ゲーム的狀況の場合 (モデル 1, モデル 2) とは、互いに互いの戦略に影響を及ぼしあわない状況ということである。このような状況は、以下のように記述できる。すなわち、個体は繁殖資源量 I をもち、 I を雌花 y と雄花 x に配分する。

$$I = x + y \quad (3 \cdot 4)$$

個体の適応度 W は、雌機能を通して得られる適応度 f と雄機能を通して得られる適応度 m の合算である。

$$W = m + f \quad (3 \cdot 5)$$

ここで、モデルを簡素化するために、雌花と雄花の繁殖コストを等しいと仮定する。雌機能を通して得られる適応度 f は、雌への投資量に比例すると考えられる ($f = y$, または $I - x$; Campbell, 2000)。一方、 n 個体からなる集団内において、雄機能を通して得られる適応度 m は、以下の CSM に影響を受ける。

$$(nI - nx) \frac{x}{nx} \quad (3 \cdot 6)$$

一方、ゲーム的狀況 (モデル 3, モデル 4) のなかでは、3・4 式と 3・5 式はそれぞれ次のように書き換えられる。

$$I_i = x_i + y_i \quad (i = 1, 2, \dots, n) \quad (3 \cdot 7)$$

$$W_i = m_i + f_i \quad (3 \cdot 8)$$

i 番目の個体の繁殖資源 I_i ($I_1 < I_2 < \dots < I_n$) は個体によって大きく異なるため、CSM は以下のように記述さ

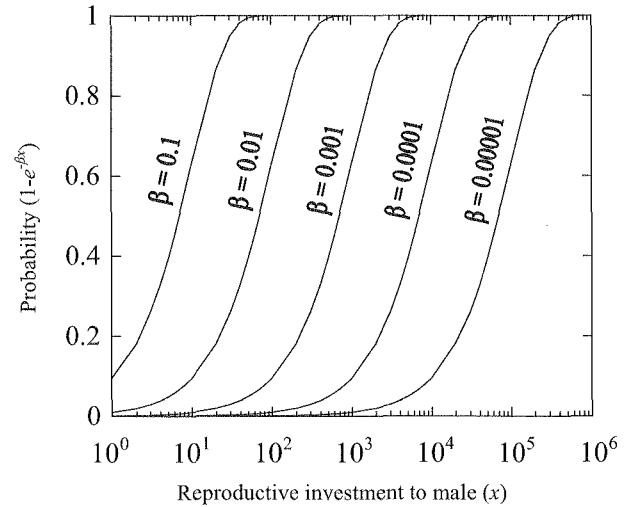


Figure 3-1. Sigmoidal relationship of reproductive investment to male function (x) to probability of pollen landing on a stigma based on Poisson distribution ($1 - e^{-\beta x}$) for different β values.

図3-1 ポアッソン分布 ($1 - e^{-\beta x}$) を用いて記述される、異なる β こと雄機能への投資 (x) と花粉の柱頭への到達確率についてのシグモイダルな関係

れる。

$$\sum_{i=1}^n (I_i - x_i) \frac{x_i}{\sum_{i=1}^n x_i} \quad (i = 1, 2, \dots, n) \quad (3 \cdot 9)$$

3・6式と3・9式は、集団内における雌花と雄花の生産数にトレード・オフ関係があることを意味している。以下の節において、これらの関数を雌雄同株の風媒花植物の性比配分モデルに組み込んで解析する。

3-3 モデルの解析結果

3-3-1 モデル1 (CSMだけの非ゲーム・モデル)

3・5式と3・6式から、モデル1は以下のように記述できる。

$$W = \frac{nI - nx}{nx} x + I - x = 2(I - x) \quad (3 \cdot 10)$$

3・10式から、 $W|_{x=0} = 2I$ が得られる。3・10式を x で微分することにより、以下の関係式が得られる。

$$\frac{dW}{dx} = -2 < 0 \quad (3 \cdot 11)$$

これらの結果は、 $W-x$ 曲線が減少曲線を描くことを意味している。そして、それは雄花に投資すると個体の適応度が低下することを意味しており、それゆえ、各個体の最適雄比($R^* = x^*/I$)は以下ようになる。

$$R^* = 0 \quad (3 \cdot 12)$$

この状況は生物学的にはありえない。

3-3-2 モデル2(WPEとCSMの非ゲーム・モデル)

3・3式から、3・10式は以下のように書き換えられる。

$$W = (1 - e^{-\beta x}) \frac{nI - nx}{nx} x + I - x \quad (3 \cdot 13)$$

3・13式から、 $W|_{x=0} = I$ と $W|_{x=1} = 0$ が得られる。3・13式を x で微分することにより、以下の関係式が得られる。

$$\frac{dW}{dx} = (\beta I - \beta x + 1)e^{-\beta x} - 2 \quad (3 \cdot 14)$$

さらに3・14式を x で微分することにより、以下の関係式が得られる。

$$\frac{d^2W}{dx^2} = -\beta e^{-\beta x} (\beta I - \beta x + 2) \quad (3 \cdot 15)$$

$I > x$ ゆえ、 d^2W/dx^2 はどのような x に対してもつねに負である。また、 $dW/dx|_{x=0} = \beta I - 1$ ゆえ、 $W-x$ 曲線は $I > 1/\beta$ のときに上に凸の曲線、 $I < 1/\beta$ のときに単調減少曲線を描く (Fig. 3-2a)。

$I < 1/\beta$ の場合、雄花に投資すると却って

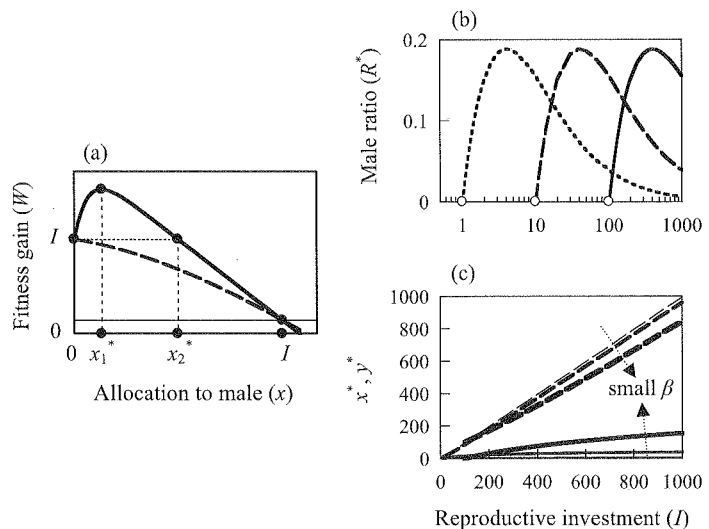


Figure 3-2. Floral sex allocation of a non-game model with WPE and CSM (model 2). (a) Fitness (W) gain curve with respect to the number of male flowers (x). I indicates individual reproductive investment. Dashed line, $I \leq 1/\beta$; solid line, $I > 1/\beta$. (b) $R-I$ curve with different β values ($I > 1/\beta$) obtained by numerical analysis (log-scale). Dotted line, $\beta = 1$; dashed line, $\beta = 0.1$; solid line, $\beta = 0.01$. (c) Recalculation of x^* and y^* (no. of female flowers) from Fig. 3-2b with respect to I with different β values ($I > 1/\beta$) (normal scale). Thick line, $\beta = 0.01$; intermediately thick line, $\beta = 0.1$; thin line, $\beta = 1$. Solid line, x^* ; dashed line, y^* .

図3-2 WPEとCSMによる非ゲーム・モデル (モデル2) における性比配分

a) 雄花の数 (x) に関する適応度獲得曲線。 W は個体の適応度、 I は個体の繁殖投資量を意味する。破線は $I \leq 1/\beta$ 、実線は $I > 1/\beta$ の場合。(b) 数値解析によって得られた異なる β ごとの $R-I$ 曲線 ($I > 1/\beta$)。対数スケールで記述。点線は $\beta = 1$ 、破線は $\beta = 0.1$ 、実線は $\beta = 0.01$ の場合。(c) I に関して異なる β ごとに図3-2bから最適雄花数 x^* (実線) と最適雌花数 y^* (破線) を再計算 ($I > 1/\beta$)。太線は $\beta = 0.01$ 、次に太い線は $\beta = 0.1$ 、細線は $\beta = 1$ の場合。

個体の適応度が低下するため、個体は雄花に投資すべきではないという状況が発生する。そのような状況になった場合、個体群中に雄花がなくなってしまうため、そのような状況は生物学的にありえないということになる。

一方、 $I > 1/\beta$ の場合、 $W-x$ 曲線は x_1^* において極大値をとる。すなわち、個体は x_1^* だけの雄花をつくり、 $I-x_1^*$ だけの雌花を着けるのが適応的となる。なお、雌花だけ着ける、または雄花だけを着けるという状況は発生しない。3・14式から、以下の関係式が得られる（Appendix A 参照）。

$$\frac{dx_1^*}{dI} > 0 \quad (3 \cdot 16)$$

3・16式は、 I の増加とともに x_1^* の値が増加することを示唆している。3・14式からはまた、以下の関係式が得られる（Appendix A 参照）。

$$\frac{dR}{dI} = \frac{1-R-2e^{\beta R I} R}{I(2e^{\beta R I} + 1)} \quad (3 \cdot 17)$$

3・17式は、 $R-I$ 曲線が上に凸の曲線を描くことを意味している（Appendix A 参照; Fig. 3-2b）。このとき、 $R-I$ 曲線の極大値は $1/2$ より小さい。なぜならば、 $W-x$ 曲線は $W=I$ と x_2^* ($x_1^* < x_2^*$; Fig. 3-2a) において交差し、その点は以下のような関係を与えるからである。

$$\frac{x_2^*}{I} = \frac{1-e^{-\beta x_2^*}}{2-e^{-\beta x_2^*}} < \frac{1}{2} \quad (3 \cdot 18)$$

I に関連した雄花と雌花への最適配分 (x^* と y^*) は、Fig. 3-2c に示した $R-I$ 曲線から得られる。 x^* と y^* は I の増加とともに単調に増加する傾向が認められたが、 x^* の増加率は急激に低下していた。なお、 x^* の曲線が y^* の曲線を超えると $R > 1/2$ となってしまうため、 x^* は y^* を超えることはない。

3-3-3 モデル3 (CSMだけのゲーム・モデル)

3・8式と3・9式から、モデル3は以下のように記述できる。

$$W_i = \frac{\sum_{i=1}^n (I_i - x_i)}{\sum_{i=1}^n x_i} x_i + I_i - x_i \quad (3 \cdot 19)$$

3・19式の x_i による偏微分から、以下の関係式が得られる。

$$\frac{\partial W_i}{\partial x_i} = \frac{1}{S} - \frac{1}{S^2 \sum_{i=1}^n I_i} x_i - 2 \quad (3 \cdot 20)$$

ここで、個体群中の平均雄比を $S = \sum_{i=1}^n x_i / \sum_{i=1}^n I_i$ ($0 \leq S \leq 1$) と定義する。このとき、 $x_i \leq \sum_{i=1}^n x_i = S \sum_{i=1}^n I_i$ である。

つまり、ある個体が配分し

うる雄花の数は、その個体が属する個体群中の雄花数合計を絶対に超えることはない。

S が $0 < S < 1$ の範囲をとるとき、 $\partial^2 W_i / \partial x_i^2 < 0$ 、 $\partial W_i / \partial x_i|_{x_i=0} > 0$ 、そして $\partial W_i / \partial x_i|_{x_i=S \sum_{i=1}^n I_i} < 0$ (Fig. 3-3a; 偏微分については Appendix B 参照) ゆえ、3・20式は以下ようになる。

$$\begin{aligned} \frac{\partial W_i}{\partial x_i} &> 0 & \text{if } x_i < x_{i,3}^* \\ \frac{\partial W_i}{\partial x_i} &= 0 & \text{if } x_i = x_{i,3}^* \\ \frac{\partial W_i}{\partial x_i} &< 0 & \text{if } x_i > x_{i,3}^* \end{aligned}$$

このとき、 $x_{i,3}^*$ は、3・21b式から次のように与えられる。

$$x_{i,3}^* = (1-2S)S \sum_{i=1}^n I_i \quad (3 \cdot 21)$$

ただし、 S が $1/2 < S < 1$ の範囲をとると、 $\partial W_i / \partial x_i$ はどのような x_i についても常に負となる（Appendix B参照）。すなわち、 S が $0 < S < 1$ の範囲の場合、Nash解は得られない。これらの結果から、 $W_i - x_i$ 曲線はFig. 3-3bに示すような形状になる。 $W_i - x_i$ 曲線が $W_i|_{x_i=0} > 0$ であり、かつ上に凸の曲線を描くことから、 i 番目の個体がもつ繁殖資源 I_i が $I_i < x_{i,3}^*$ の範囲では、雌花に投資しても雄花に投資するほどには適応度が得られないため、個体はすべての繁殖資源を雄花生産に配分するのが適応的となる（ $I_i = x_i$; 雄相）。 i 番目の個体が繁殖資源を $x_{i,3}^*$ より多く持っているとき、個体は $x_{i,3}^*$ だけの雄花を生産し、残りの資源を雌花に投資するのが適応的となる（雄一定相）。なぜならば、 $x_{i,3}^*$ 以上の雄花を生産すると、かえって個体の適応度が低下してしまうためである（3・21c式）。これらの結果から、 i 番目の個体における最適な雄比は（ $R_i^* = x_{i,3}^* / I_i$ ）、以下のように記述される。

$$R_i^* = 1 \quad \text{if} \quad x_i \leq x_{i,3}^* \quad (3 \cdot 22a)$$

$$R_i^* = \frac{x_{i,3}^*}{I_i} \quad \text{if} \quad x_{i,3}^* \leq x_i \quad (3 \cdot 22b)$$

これがモデル3におけるNash解である。

3-3-4 モデル4 (WPEとCSMのゲーム・モデル)

3・3式から、3・19式は次のように書き換えられる。

$$W_i = (1 - e^{-\beta x_i}) \frac{\sum_{i=1}^n (I_i - x_i)}{\sum_{i=1}^n x_i} x_i + I_i - x_i \quad (3 \cdot 23)$$

3・23式を x_i によって偏微分することにより、以下の関係式が得られる。

$$\frac{\partial W_i}{\partial x_i} = a_0 - a_1 x_i - a_2 e^{-\beta x_i} + a_3 x_i e^{-\beta x_i} \quad (3 \cdot 24)$$

ここで、 $a_0 = (1-2S)/S$, $a_1 = 1/S^2 \sum_{i=1}^n I_i$, $a_2 = (1-S)/S$,

そして $a_3 = \beta(1-S)/S + 1/S^2 \sum_{i=1}^n I_i$ である。が、 $0 < x_i < S \sum_{i=1}^n I_i$ の範囲で x_i 軸と $x_{i,3}^*$ において交差する減少曲線であることから（偏微分についてはAppendix C参照）、 $\partial W_i / \partial x_i$ は上に凸の曲線を描く。

加えて $\partial W_i / \partial x_i|_{x_i=0} < 0$, $\lim_{x_i \rightarrow \infty} \partial W_i / \partial x_i \rightarrow -\infty$, そしてAppendix Dから、3・24式は以下のような性質をもつことが分かる。

$$\frac{\partial W_i}{\partial x_i} \leq 0 \quad \text{if} \quad x_i \leq x_{i,5}^* \quad (3 \cdot 25a)$$

$$\frac{\partial W_i}{\partial x_i} > 0 \quad \text{if} \quad x_{i,5}^* < x_i < x_{i,6}^* \quad (3 \cdot 25b)$$

$$\frac{\partial W_i}{\partial x_i} \leq 0 \quad \text{if} \quad x_i \geq x_{i,6}^* \quad (3 \cdot 25c)$$

なお、これらは、

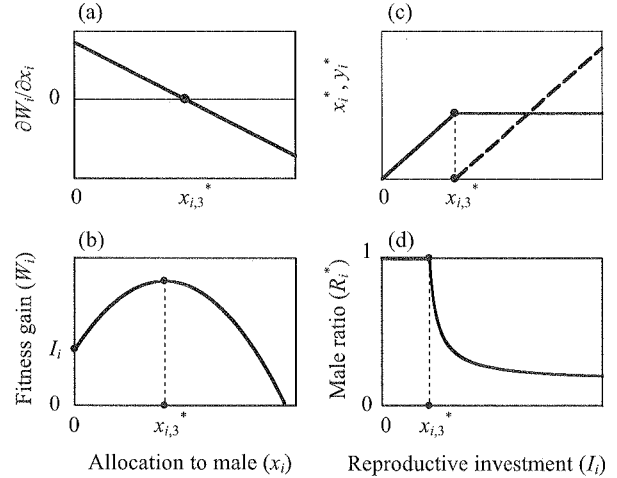


Figure 3-3. Floral sex allocation of a game model with non-WPE and CSM (model 3). (a) Increase rate of fitness gain

($\partial W_i / \partial x_i$) curve with respect to the number of male flowers (x_i). (b) Fitness (W) gain curve of male with respect to male. I_i indicates individual reproductive investment. (c) x_i and y_i (no. of female flowers) with respect to I_i . (d) Male ratio (R_i) with respect to I_i .

図3-3 非WPEとCSMによるゲーム・モデル（モデル3）における性比配分

(a) 雄花の数（ x_i ）に関する適応度獲得の増加率（ $\partial W_i / \partial x_i$ ）。(b) 雄花数に関する適応度獲得曲線。 W_i は個体の適応度、 I_i は個体の繁殖投資量を意味する。(c) I_i ごとの x_i と y_i （雌花数）。(d) I_i ごとの雄比（ R_i ）。

$$\sum_{i=1}^n I_i > \frac{1}{\beta(1-S)(1-2S)} \quad \text{or} \quad \beta > \frac{1}{(1-S)(1-2S)\sum_{i=1}^n I_i} \quad (3 \cdot 26)$$

が満たされるときに成立する ($0 < S < 1/2$; Fig. 3-4a; Appendix D 参照)。すなわち、 $\partial W_i / \partial x_i$ は、個体群中の総開花数や受粉効率係数が³、ある閾値より大であるとき (3・26式) に正の範囲をもつ (3・25b式)。 $1/2 < S < 1$ の場合、 $\partial W_i / \partial x_i = 0$ を満たす $x_{i,7}^*$ はないため (Appendix D 参照)、Nash 解は存在しない。 $W_i|_{x_i=0} = I_i$ 、 $W_i|_{x_i=S\sum_{j=1}^n I_j} > I_i$ 、そして 3・25 式から (2 番目の条件については Appendix F を参照)、 $W_i - x_i$ 曲線は Fig. 3-4b に描くような形状となることが分かる。 $W_i - x_i$ 曲線は $W_i|_{x_i \geq 0} > 0$ という条件をもつ、3 次関数のような曲線を描く。このとき、 $W_i|_{x_i=x_{i,7}^*} = I_i$ を満たす、つまり曲線と $W_i = I_i$ が交差する点 $x_{i,7}^*$ ($= [1/\beta] \ln\{[1-S]/[1-2S]\}$) が³ある。

これらの結果から性比配分を検討すると、まず、 $0 < x_i < x_{i,7}^*$ の範囲において $W_i - x_i$ 曲線が³下に凸の曲線を描いていることから、雄花への配分は i 番目の個体の適応度を低下させることが分かる。それゆえ、 $0 < x_i < x_{i,7}^*$ のときには、すべての繁殖資源を雌花に投資することが適応的となる ($x_i = 0$; 雌相)。定数 $x_{i,7}^*$ は、雌相から雄相への転換点である。もし、 i 番目の個体をもつ繁殖資源が $x_{i,7}^*$ より多ければ、雌花に投資しても雄花に投資するほどには適応度が得られないため、個体はすべての繁殖資源を雄花生産に配分するのが適応的となる ($I_i = x_i$; 雄相)。しかしながら、 i 番目の個体をもつ繁殖資源が $x_{i,6}^*$ より多くなると、個体は $x_{i,6}^*$ だけの雄花を生産し、残りの資源を雌花に投資するのが適応的となる (雄一定相)。なぜならば、 $x_{i,6}^*$ 以上の雄花を生産すると、かえって個体の適応度が低下してしまうためである (3・25c 式)。これらの結果から、 i 番目の個体における最適な雄比は ($R_i^* = x_{i,6}^*/I_i$)、以下のように記述される (Fig. 3-4d)。

$$R_i^* = 0 \quad \text{if} \quad x_{i,7}^* \geq x_i \quad (3 \cdot 27a)$$

$$R_i^* = 1 \quad \text{if} \quad x_{i,7}^* \leq x_i \leq x_{i,6}^* \quad (3 \cdot 27b)$$

$$R_i^* = \frac{x_{i,6}^*}{I_i} \quad \text{if} \quad x_{i,6}^* \leq x_i \quad (3 \cdot 27c)$$

これが³、モデル 4、つまり WPE と CSM のゲーム・モデルの場合の Nash 解である。

今回想定しているゲーム的状况とは、個体間で繁殖資源に違いがあることを前提にしている。しかし、繁殖資源に個体間差があるとはいっても、どのていどの差があるのかは種によって異なるだろう。それゆえ、個体間で繁殖資源のばらつきがあり、かつそのばらつきの程度に差がある 3 つの仮想個体群を設定し、その個体群内における性比配分戦略を解析した。すなわち、1 つの個体群は 20 個体からなり、各個体は I_i ($i = 1, 2, \dots, 19, 20$; $I_1 < I_2 < \dots < I_{19} < I_{20}$) だけの資源 (花数) をもち、平均 I_i は各個体群ともに 3000 である (総開花数は 60000)。しかし、 I_i の標準偏差 (SD) は大きく異なり、L 個体群では $SD = 1774.8$ ($I_i = 150 + 300 \times [i - 1]$)、M 個体群では $SD = 976.2$ ($I_i = 1432.5 + 165 \times [i - 1]$)、そして S 個体群では $SD = 59.2$ ($I_i = 2905 + 10 \times [i - 1]$) である。個体群の雄比は、20 個体に対して、それぞれ雌相 (F)、雄相 (M)、そして雄一定相 (C) を当てはめた後に計算した ($x_1 \leq x_2 \leq \dots \leq x_{19} \leq x_{20}$ ゆえ、各個体群には 231 通りの組み合わせがある)。このとき、個体が雌相

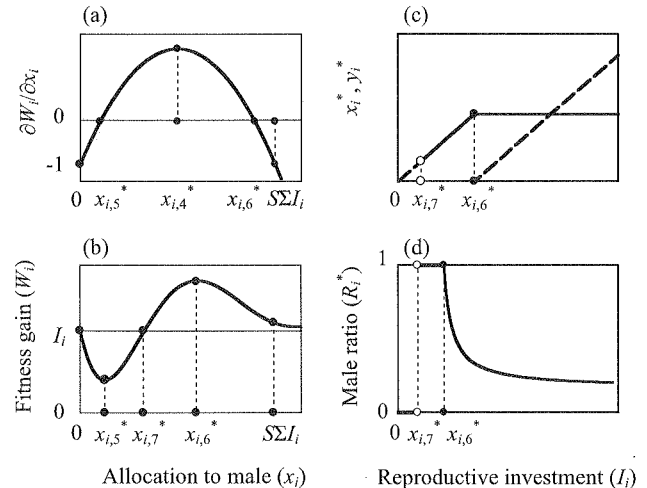


Figure 3-4. Floral sex allocation of a game model with WPE and CSM (model 4). Ordination of sub-figures is the same with Fig. 3-3.

図3-4 WPEとCSMによるゲーム・モデル (モデル 4) における性比配分
各小図の軸は図3-3に同じ。

を示していれば雄花数はゼロであり、個体が雄相を示していれば I_i だけの雄花数があることになる。そして、個体が雄一定相を示していれば $x_{i,6}^*$ だけの雄花数があることになる。これらを踏まえ、 $\partial W_i / \partial x_i \big|_{x_i=x_{i,6}^*} = 0$ から(3・25式参照)、 $x_{i,6}^*$ を数値解析によって計算した。このとき、 $x_{i,6}^*$ は、 β を0.0001刻みで計算した。有意な組み合わせは、2つの条件、 $S < 1/2$ と $x_{i,7}^* < x_{i,6}^*$ を満たしているものとした。数値解析の結果、3つの相の組み合わせとして、3つの相がすべて出現したM + F + C型、雄相と雄一定相のみが出現したM + C型、そして雄一定相のみが出現したC型が認められた (Fig. 3-5)。これら3つの型はL個体群とM個体群で出現したが、S個体群ではC型しか出現しなかった。また、L個体群とM個体群では、 β の増加とともに雄相と雌相が消失したが、その消失速度はM個体群で速かった。言い換えると、雄一定相は、個体間の繁殖資源量のばらつきが小さくなるか、または、 β が大きくなると出現するということである。これらの結果は、個体間での繁殖資源量の大きなばらつきや、低い風媒効率が3つの相の共存を可能にし、逆に、繁殖資源量のばらつきが小さかったり、風媒効率が高い場合には、雄一定相が優占するということを示している。

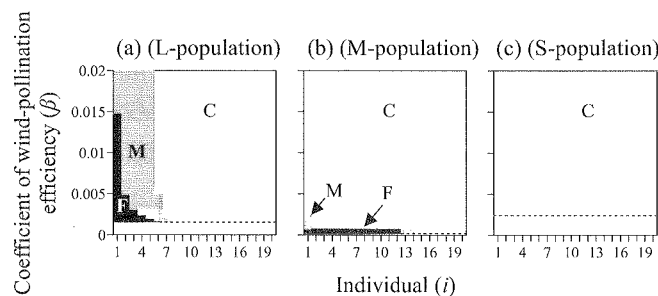


Figure 3-5. Gender expression (female phase {F}, male phase {M} and constant male phase {C}) by an individual with different β value. (a) L-population which has large deviation in reproductive investment (I_i) among individuals ($\beta > 0.0015$). (b) M-population which has intermediately large deviation in I_i ($\beta > 0.0007$). (c) S-population which has small deviation in I_i ($\beta > 0.0024$). Minimal value of β in each population was derived by numerical analyses, and drawn in each sub-figure by dotted horizontal line.

図3-5 異なる β ごとに個体が示す性表現(雌相{F}, 雄相{M}, 雄一定相{C})

(a) L個体群。繁殖投資量が個体間で大きく異なる($\beta > 0.0015$)。 (b) M個体群。繁殖投資量の個体間差が中庸($\beta > 0.0007$)。 (c) S個体群。繁殖投資量の個体間差が小さい($\beta > 0.0024$)。各個体群の β の最小値は数値解析によって得られた値であり、各小図に点線で描かれている。

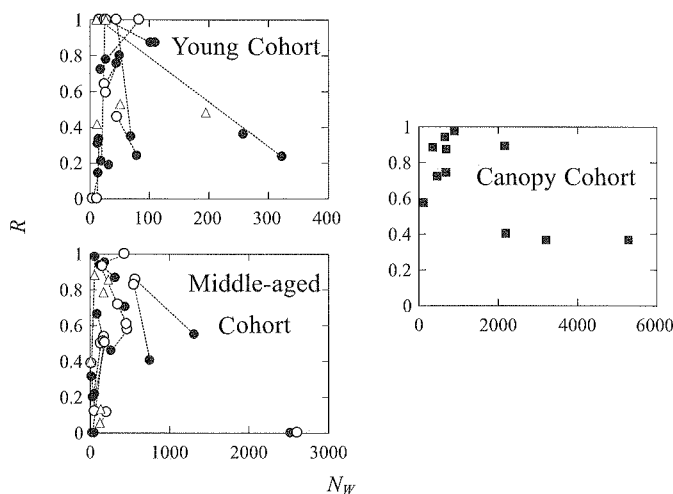


Figure 3-6. Relationship between the number of whole inflorescences (N_w) and the male ratio (R). Open circle and closed circle indicates R in 2001 and in 2002, respectively, and circles connected by dotted line indicates R of the same individual. Triangle indicates R of the sample individuals set up in 2002.

図3-6 総開花数(N_w)と雄比(R)の関係
○と●はそれぞれ2001年と2002年の R を表し、点線で結ばれた記号は同一個体であることを意味する。▲は2002年に設定した調査木の値。

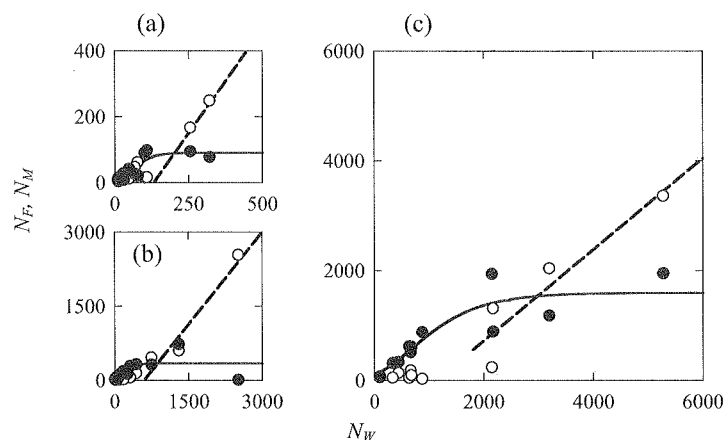


Figure 3-7. Number of female inflorescences (N_F) and male inflorescences (N_M) as a function of reproductive investment (N_w). (a) Young Cohort, (b) Middle-aged Cohort, (c) Canopy Cohort. Open and closed circles indicates N_F and N_M , respectively. Solid line is regression curves (Gompertz curve): $N_M = 90.429 \exp(-4.464 \exp[-0.027N_w])$, $R^2 = 0.810$, $p < 0.01$ for Young Cohort; $N_M = 346.403 \exp(-3.609 \exp[-0.007N_w])$, $R^2 = 0.488$, $p < 0.01$ for Middle-aged Cohort; $N_M = 1596.016 \exp(-2.721 \exp[-0.001N_w])$, $R^2 = 0.779$, $p < 0.01$ for Canopy Cohort. Dashed line is the relationship between N_F and N_w in the range $>$ infection point of Gompertz curve: Spearman's rank correlation coefficient, both $r_s = 1.000$, $p < 0.01$ for Canopy Cohort and Middle-aged Cohort. No statistical values could be shown for Young Cohort, since sample size was only two.

図3-7 総開花数 (N_w) の関数としての雌花数 (N_F) と雄花数 (N_M)

(a) 若齢コホート, (b) 中齢コホート, (c) 林冠コホート。○と●はそれぞれ N_F と N_M を表す。実線で示されるゴンペルツ曲線は N_w - N_M 関係を表し、若齢コホートについては $N_M = 90.429 \exp(-4.464 \exp[-0.027N_w])$, $R^2 = 0.810$, $p < 0.01$, 中齢コホートについては $N_M = 346.403 \exp(-3.609 \exp[-0.007N_w])$, $R^2 = 0.488$, $p < 0.01$, そして林冠コホートについては $N_M = 1596.016 \exp(-2.721 \exp[-0.001N_w])$, $R^2 = 0.779$, $p < 0.01$ である。破線はゴンペルツ曲線が頭打ちになった以降の範囲における N_w - N_F 関係を表す。林冠コホートと中齢コホートについては Spearman の順位相関係数が $r_s = 1.000$ ($p < 0.01$) であるが、若齢コホートについてはデータが2点であるため統計値を示すことができない。

3-4 実際の個体群での性比配分とデータの解析方法

調査木は、中川町にある北海道立林業試験場道北支場構内に生育する1974年植栽のシラカンバ林と、岩見沢市にある1993年植栽と1997年植栽の耕地防風林から選定した。以後、道北支場の林分については林冠コホート (Canopy Cohort) と呼び、耕地防風林の林分については若い方を若齢コホート (Young Cohort), もう一方を中齢コホート (Middle-aged Cohort) と呼ぶことにする。道北支場構内での調査は、1999年5月の開花時期にシラカンバ林冠木を伐倒し (計11個体), 個体ごとに雌花序数と雄花序数を計測した。また、耕地防風林での調査は、2001年2月の積雪期に調査木にナンバー・テープを着けて個体識別し (各15個体), 雄花序数を計測し、雌花序数については4月下旬～5月上旬の開花時期に双眼鏡を用いて計測した。2002年に調査では、若齢コホートにおいて調査木5個体が中途枯死したために新たに5個体を調査木として選定し (計15個体), また、中齢コホートの調査木にも新たに6個体加え (計21個体), 雄花序数, ならびに雌花序数ともに4月下旬～5月上旬の開花時期に双眼鏡を用いて計測した。調査においては、カンバ類の雄花序の花穂が長枝上に2～3個ずつ着花していることから、雄花序数 = 雄花序が着いている長枝数, とした。調査木の樹高と胸高直径については5月に計測した。各コホートの調査木の概況を Table 3-1 に示す。

個体ごとの性比は、果穂1個あたりの絶乾重と雄花序1セットの絶乾重にほとんど差がない (第2章参照), すなわち、繁殖コストに雌雄間差がほとんどないことから、雌花序数と雄花序セット数を基準とした雄比 R で表すことにする。

3-5 結果

3-5-1 性比の個体間差

耕地防風林の中齢コホートと若齢コホートは、2年間の調査ではあるが、年によっても性比が大きく変化することが分かった (Fig. 3-6)。 R は個体間で大きく異なり、林冠コホートでは0.366～0.978の範囲に、中

齢コホートでは2001年に0.000～0.984の範囲、2002年に0.002～1.000の範囲、そして幼木コホートでは2001年に0.143～0.873の範囲、2002年に0.000～1.000の範囲にわたっていた (Table 3-1)。コホート間で R に有意な差は認められなかった (ANOVA, $F_{4,72} = 1.547, p > 0.197$)。

雄花序のみ着けた個体 ($R = 1$) は、林冠コホートと、2001年調査の中齢コホートと若齢コホートではみられなかったが、2002年調査時において初めて中齢コホートに1個体、若齢コホートに6個体がみられた。一方、雌花序のみ着けた個体 ($R = 0$) は、中齢コホートで2001年調査時に3個体、若齢コホートでは2002年調査時に2個体みられたものの、林冠コホートにはみられなかった。もっとも大きな個体が必ずしも雄花序だけを着けるわけではなく、また、もっとも小さな個体が雌花序だけを着けるわけではなかった。加えて、雌花序だけ、もしくは雄花序だけを着ける個体の総開花数は少ない傾向があり、2年連続で雌花序だけ、もしくは雄花序だけ着ける個体は存在しなかった。

Fig. 3-7に、総開花数と雌花序数、雄花序数の関係について示す。Fig. 3-7は、雄花序数が頭打ちになる曲線を描いて一定数となり、雄花序数が頭打ちになるポイント付近から雌花序数が増加する傾向を示唆している。

3-5-2 性比のサイズ依存性

雄比 R と、個体サイズとして用いた樹高 H 、胸高直径 dbh 、ならびに材積 $H \times dbh^2$ のあいだには、まったく有意な相関が認められなかった (Table 3-2)。そのなかでも、若齢コホートにおける2001年の $H \times dbh^2$ がもっとも相関係数が高かったが、その変数でさえ、2002年には相関係数が大幅に低下した。若齢コホートの dbh を除き、他の変数も似たような傾向を示していた。これらの結果は、シラカンバの個体サイズは、性比配分の指標にはなりえないということを示唆している。

岩見沢の耕地防風林における中齢コホート、ならびに若齢コホートでは、2001年の生育期間中に例外なくすべての個体の樹高と胸高直径が増加した。しかしながら、 R は必ずしもすべての個体で増加せず、中齢コホートでは最大で0.595、若齢コホートでは最大で0.333も減少した個体が認められた (Fig. 3-8)。そして、成長量と R の変化量とのあいだには有意な相関は認められなかった (Fig. 3-9; データはすべてのコホートでプールした; 樹高については $r = -0.142$, $P = 0.508$, 胸高直径については $r = -0.195$, $P = 0.361$, 材積については $r = -0.149$, $P = 0.486$; いずれも $N = 24$)。また、線形ではない、たとえば2次関数やシグモイド型の傾向も認められなかった。

3-6 考察

3-6-1 各モデルの性質

本章では、風媒効率 WPE と競争的配分 CSM に基づき、4つの数理モデルをつくってその性質と予測を解析した。モデル1 (CSMの非ゲーム・モデル) は、4つのモデルの中でもっとも単純な形をしているが、すべての個体が雌花だけを着けるのが適応的という状況を予測しており、現実的ではなかった。一般に、CSMの下では、雄の適応度獲得曲線は x の増加とともに頭打ちの増加曲線を描く。しかしながら、モデル1における雄の適応度獲得曲線は、右下がりの直線を描いていた ($m = 1 - x$) (Fig. 3-10a)。そのような状況下では、雄花が少なくなるほど個体の適応度が高くなる。CSMを表す関数は本来、 $x \neq 0$ であるはずだが (3・6式)、非ゲーム的状况がその条件をなくしてしまっているのである (3・10式)。その結果、モデル1においては、個体は雄花を着けず、繁殖には不適な状況が発生してしまうことになるのである。

モデル1に WPE を付けたのがモデル2であるが (WPE とCSMの非ゲーム・モデル)、それによって適応度獲得曲線が発生することになった (Fig. 3-2a)。 WPE がシグモイド型の曲線となっていることが、モデル2において、雄の適応度獲得曲線が上に凸の曲線を描く原因になり (Fig. 3-10a)、この状況が、個体に雄花を作らせているのである。加えて、 β の減少とともに雄花数の曲線が立ち上がることは (Fig. 3-2c)、低い受粉効率が雄花の生産を許す条件になっていることを示唆している。これらの結果は、二つの点において非常に重要である。第一に、CSMと WPE が風媒花植物の性比配分モデルにとって、重要な要素であること、第二に、風媒花に特徴的な受粉効率の低さが現実的な傾向を提示するというものである。しかしながら、非ゲーム的状况は、局所的な繁殖集団内における個体間の性比の違いを説明できなかった。

Table 3-1. Table 3-1. Characteristics of sample trees.**表3-1** 調査木の概況

No.	H^a	dbh^b	1999				2001				2002			
			N_W^c	N_M^d	N_F^e	R^f	N_W	N_M	N_F	R	N_W	N_M	N_F	R
for Canopy Cohort														
1	16.7	18.2	891	871	20	0.978								
2	17.2	19.6	5291	1941	3350	0.367								
555	18.0	14.4	678	505	173	0.745								
3	18.5	17.6	2163	1932	231	0.893								
556	18.3	15.7	113	65	48	0.575								
551	16.9	14.4	651	614	37	0.943								
553	18.3	14.3	691	605	86	0.876								
550	17.4	17.2	3205	1173	2032	0.366								
547	17.4	16.5	455	329	126	0.723								
548	16.6	16.6	2184	882	1302	0.404								
549	16.5	15.8	348	308	40	0.885								
Total			16670	9225	7445									
for Middle-aged Cohort														
2551	5.4	6.3					35	7	28	0.200	134	67	67	0.500
2552	5	6.2					27	0	27	0.000	179	96	83	0.536
2553	5.3	7					268	123	145	0.459	472	273	199	0.578
2554	5.4	7.2					54	0	54	0.000	209	24	185	0.115
2555	3.8	5.1					2526	0	2526	0.000	2614	5	2609	0.002
2556	7.3	9.9					127	119	8	0.937	462	281	181	0.608
2557	6.7	8.1					92	61	31	0.663	170	87	83	0.512
2558	4.5	6.5					60	13	47	0.217	190	96	94	0.505
2559	5.5	7					1315	724	591	0.551	572	490	82	0.857
2560	5.8	8.1					756	306	450	0.405	555	459	96	0.827
2561	5	5.1					62	61	1	0.984	18	7	11	0.389
2562	5.7	10.9					444	313	131	0.705	354	254	100	0.718
2565	4.7	4.4					19	6	13	0.316	58	7	51	0.121
2587	5.4	7.7					322	279	43	0.866	159	148	11	0.931
2589	5.8	7.2					188	179	9	0.952	437	437	0	1.000
2588	5.8	8.5									125	7	118	0.056
2563	5.4	7.5									10	4	6	0.400
2582	5.9	8.0									173	136	37	0.786
2584	4.5	5.7									234	200	34	0.855
2585	3.5	7.0									136	18	118	0.132
2586	3.7	4.2									59	52	7	0.881
Total							6295	2191	4104		7320	3148	4172	
for Young Cohort														
2566	3.6	2.7					102	89	13	0.873	28	28	0	1.000
2569	4.4	3.6					79	19	60	0.241	46	21	25	0.457
2570	4.3	3.3					323	76	247	0.235	16	16	0	1.000
2572	4.1	3.1					45	34	11	0.756	25	16	9	0.640
2573	4.3	3.8					258	93	165	0.360		dead		
2574	4.3	5					69	24	45	0.348	45	45	0	1.000
2575	3.2	4					14	2	12	0.143	5	0	5	0.000
2576	3.6	3.1					18	13	5	0.722		dead		
2578	3.7	4.2					50	40	10	0.800	27	16	11	0.593
2580	3.6	4.2					27	21	6	0.778	83	83	0	1.000
2581	4.1	3.1					15	5	10	0.333	12	0	12	0.000
2583	4.6	3.5					19	4	15	0.211	25	25	0	1.000
2590	4.7	3.6					110	96	14	0.873		dead		
2591	4.4	3.4					32	6	26	0.188		dead		
2592	5.8	3.4					13	4	9	0.308		dead		
2573	4.3	3.8									51	27	24	0.529
2564	3.8 ^c	4.7 ^c									12	5	7	0.417
2593	4.7	3.6									195	94	101	0.482
2567	3.9	3.0									27	27	0	1.000
2571	3.8	3.2									11	11	0	1.000
Total							1174	526	648		608	414	194	

Notes: a, tree height (m); b, diameter at 1.3m height above ground (cm); c, number of whole inflorescences; d, number of male inflorescences; e, number of female inflorescences; f, male ratio: H and dbh were measured in 1999 for Canopy Cohort, in 2001 for Middle-aged Cohort and Young Cohort. H and dbh of new samples in Middle-aged Cohort (2588, 2563, 2582, 2584, 2585, 258) were measured in 2002.

付記:a, 樹高(m); b, 胸高直径(cm); c, 総花序数; d, 雄花序数; e, 雌花序数; f, 雄比。 H と dbh は、林冠コホートについては1999年に、中齢コホートと若齢コホートについては2001年に測定した値。中齢コホートにおける新しい調査木(2588, 2563, 2582, 2584, 2585, 258)の H と dbh は2002年に測定した。

Table 3-2. Regression analyses for the relationship between male ratio (R) and individual size (H , dbh and $H \times dbh^2$).

表3-2 雄比 (R) と個体サイズ (H , dbh and $H \times dbh^2$) の関係についての相関分析

	Correlation coefficient (r)		
	R in 1999 ($n = 11$)	R in 2001	R in 2002
for Canopy Cohort			
H	0.041 ^{ns}		
dbh	-0.402 ^{ns}		
$H \times dbh^2$	-0.398 ^{ns}		
for Middle-aged Cohort		($n = 15$)	($n = 21$)
H		0.450 ^{ns}	0.232 ^{ns}
dbh		0.427 ^{ns}	0.015 ^{ns}
$H \times dbh^2$		0.493 ^{ns}	0.151 ^{ns}
for Young Cohort		($n = 15$)	($n = 15$)
H		-0.302 ^{ns}	-0.078 ^{ns}
dbh		-0.134 ^{ns}	-0.233 ^{ns}
$H \times dbh^2$		-0.214 ^{ns}	-0.212 ^{ns}

Notes: ns indicates non-significant ($p > 0.1$).

付記：nsは有意性なしを意味する ($p > 0.1$)。

3番目のモデル3 (CSMのゲーム・モデル) であるが、モデル1とは、ゲーム的であるかどうかという点を除くと似たような形態をしている。しかし、モデル1が棄却されたにも関わらず、モデル3はWPEなしでも成立してしまった。これは、雄の適応度獲得曲線が、ゲーム的狀況のCSM下において、上に凸の放物線を描くためである。(Fig. 3-10b)。このモデルは、雄相と雄一定相という2つの相の出現を予測した。モデル2では雄相が出現しなかったため、雄相はゲーム的狀況によって発生したということになる。

最後のモデル4は、モデル2とはゲーム的であるかどうかという点だけで異なるモデルであるが、モデル3にWPEが付いたものと言い換えることもできる。数学的には、モデル4は、WPEにおける β が十分に大きくなると ($\beta \rightarrow \infty$) モデル3と同義になる ($\because e^{-\beta x_i} \rightarrow 0$)。つまり、モデル3はモデル4の特殊事例といえる。しかし、このモデル4は、モデル3で出現した2つの相だけでなく、さらには雌相の出現を予測した (Fig. 3-4d, Fig. 3-5)。モデル2では雌相が出現しなかったため、ゲーム的狀況が雌相の出現要因になったと考えられる。ただし、ここで、モデル4がNash解をもつためには、集団内の総雄花数に最小限度となる閾値があることに注意が必要とされる (D・5式以降の議論参照)。なぜ、そのような閾値が存在するのか妥当な理由は考えられないが、少なくとも、その閾値は現実の現象を説明しているように思われる。風媒花高木種では、凶作の年 (Nilsson and Wästljung, 1987; Norton and Kelly, 1988; Shibata *et al.*, 1998) や個体群密度が低い場合 (Arista and Talavera, 1994)、繁殖に失敗してしまうのである。これらの状況下では、集団内の雄花数が閾値を割り込んでいと推察される。凶作年に集団内の雄花数が閾値以下である場合、

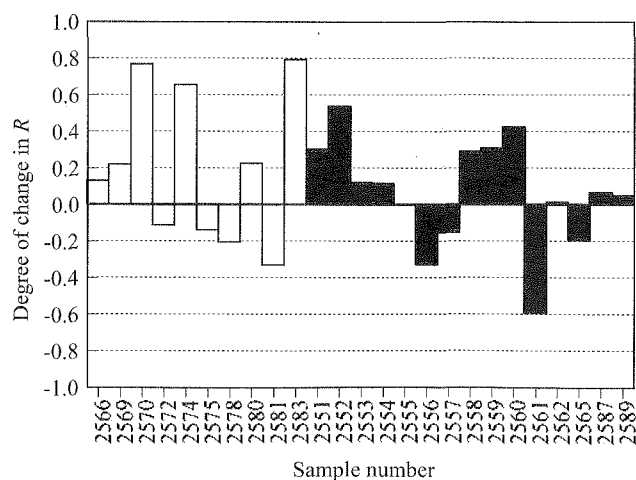


Figure 3-8. Degree of change in R for two consecutive years (2001-2002) for each sample individual. Hatched and closed bar indicates middle-aged cohort and young cohort, respectively.

図3-8 連続する2年間 (2001年-2002年) についての各個体における R の変化の程度
斜線棒と黒棒はそれぞれ中齢コホートと若齢コホートの個体を表す。

雌を通しての適応度も得られないのであろう。これについては低密度個体群でも同様であらう。

仮想個体群を用いた数値解析から、個体間での繁殖資源のばらつきの大きさも、性比配分戦略に強い影響を及ぼしていることが示唆された (Fig. 3-5)。数値解析の結果、雌相と雄相は、個体間での繁殖資源量のばらつきが減少することで消失する傾向が予測された。このとき、個体間での繁殖資源量のばらつきが小さいとは、非ゲーム的状况と似ているとみなすことができる。なぜならば、すべての個体がほぼ同じような繁殖資源をもち、それゆえほぼ同じような性比配分をもつからである。このような意味において、ゲーム的状况の発生は個体群構造に起因し、それゆえ、モデル2はモデル4の特殊事例と考えられる。少なくとも、個体間で繁殖資源にばらつきがあるというのが自然界の通常状態であらうから、モデル2よりもモデル4の方がより現実的であらうと考えられる。また、上で述べたように、モデル3もモデル4の特殊事例であるとえられるため、以下ではモデル4で予測される傾向の現実現象への適用可能性と、その生態的意義を議論する。

3-6-2 風媒効率WPEの結果としての雌相

モデル4は、個体をもつ繁殖資源が非常に少ないときに雌相が出現することを予測している。オニグルミ *Juglans ailanthifolia* (クルミ科 Juglandaceae) では、雌花だけを着けた個体のサイズが、雌花と雄花を両方着けた個体のサイズより小さいことが報告されており (Kimura *et al.*, 2003)、同様な報告がいくつかの種についてある (Table 3-3)。個体サイズは、おおよそのところ、その個体が持つ繁殖資源量に比例する場合が多い (e.g. Bierzychudek, 1984; Dajoz and Sandmeier, 1997; Klinkhamer *et al.*, 1997)。このような個体サイズと繁殖資源量の関係を考慮すると、雌花しか着けない個体というのは、繁殖資源量が少ない個体であらうと理解される。それゆえ、雌相の出現を説明し得るという意味において、モデル4は、風媒花植物の性比配分戦略に対して適用可能なかもしれない。モデル4における雌相は、WPEによって引き出された (Fig. 3-5b)。花粉が柱頭に到達する確率は、大気中の花粉密度が低くなるとともに低下する (Fig. 3-1)。そのような状況では、雄花を多く着けられなかった花粉放出親にとって、他個体を受粉させることはきわめて困難になる。たとえ、いくらかの花粉が柱頭に到達できたとしても、別の他個体から大量に供給された花粉と厳しい競争を強いられることになる。反対に、雌花の数は受粉成功率に影響を与えないし、また大気中に他個体が大量に花粉を散布しているような状況では、受粉が簡単に成功するに違いない (Streiff *et al.*, 1999)。このような性質の違いを考慮すると、繁殖資源量が少ない時、雄花に投資するのは得策ではないということになる。

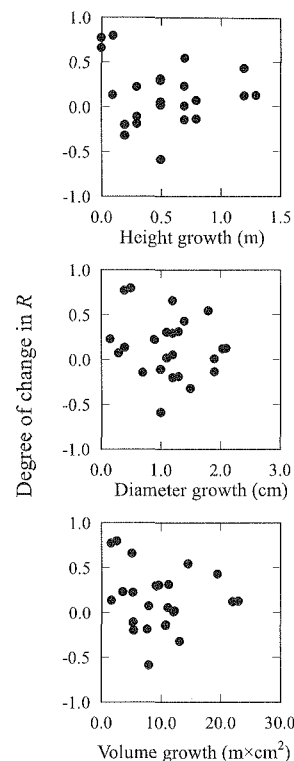


Figure 3-9. Relationship between degree of change in R and individual growth.

図3-9 R の変化の程度と個体の成長量の関係

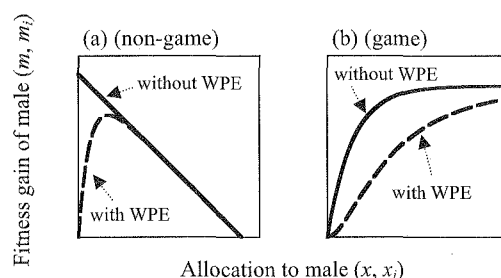


Figure 3-10. Schematic model of fitness gain curve of male. Solid line and dashed line indicates fitness gain curve of male without WPE and with WPE, respectively. (a) a non-game situation with CSM. (b) a game situation with CSM.

図3-10 雄の適応度獲得曲線の模式図

実線と破線はそれぞれ非WPEとWPEでの適応度獲得曲線。(a) CSMについての非ゲーム的状况、(b) CSMについてのゲーム的状况。

Table 3-3. Gender expression with respect to the individual size ($\approx$ reproductive resources) in several wind-pollinated monoecious species.

表3-3 単性花をもつ風媒花植物における個体サイズ（繁殖資源量）に注目した際の性表現

Species	Gender expression			Data sources
	Small (Little	← size resources	→ Large Much)	
<i>Ambrosia artemisiifolia</i>	F		C'	McKone and Tonkyn (1986)
<i>A. trifida</i>	F		C'	Abul-Fatih <i>et al.</i> (1979)
<i>Abies pinsapo</i>	F	M	C'	Arista and Talavera (1997)
<i>Pinus ponderosa</i>	F / M*		C'	Linhart and Mitton (1985)
<i>P. contorta</i>	F / M*		C'	Smith (1981)
<i>P. halepensis</i>	F	M	C'	Goubitz (2001)
<i>Juglans hindsii</i>	F		C'	Gleeson (1982)
<i>J. ailanthifolia</i>	F	M	C'	Kimura <i>et al.</i> (2003)

Notes: F, female phase; M, male phase; C', cosexual phase that individuals produce both female and male flowers. * shows that researchers reported no details for the difference in the individual size between individuals in F and individuals in M.

付記：Fは雌相，Mは雄相，C'は雌花と雄花を両方着けた両性相を表す。
記号*は，Fを示した個体とMを示した個体の個体サイズの違いが明記されていないことを意味する。

このような傾向は，性によって繁殖コストが異なる種とは随分異なるようである。たとえば北米のママシグサの一種，*Arisaema triphyllum*（サトイモ科Araceae）では，雌器官の繁殖コストが雄器官の繁殖コストよりも格段に高く，それゆえ繁殖資源が少なければ雌から雄へ，多ければ雄から雌へ性表現が変化する（Bierzychudek, 1984; Lovett Doust and Cavers, 1982）。つまり，雌雄同株の風媒花植物では繁殖資源が少ないときに雌相になる，というのとは大きく異なるのである。本研究のモデルは，雌雄間での繁殖コストの違いを想定していないが（cf. Lemen, 1980），雌雄同株の風媒花植物においても，雌雄間での繁殖コストの違いは重要な検討事項になりうるかもしれない。

なお，雌相の出現だけをみると，この現象はサイズ依存適応度假説によっても説明は可能である（e.g. McKone and Tonkyn, 1986）。サイズに関連した仮説では，雄比は個体サイズの大型化にともなって増加するとされる。しかしながら，Kimura *et al.* (2003) によると，雄花しか着けない個体の平均個体サイズは，雌花しか着けない個体の平均サイズよりは大きいものの，両方の性を着ける個体の平均個体サイズよりは小さいという。同様な傾向が，いくつかの種で報告されている（Table 3-3）。これらの結果は，サイズ依存適応度假説では決して説明できないが，モデル4では十分に説明が可能である。

3-6-3 風媒花における雄花間の競争的配分（CSM）

今回の研究では，風媒花植物でも局所的な繁殖集団を形成している可能性が高いため，CSMに注意を払う必要があると説いた。これに依拠したモデルは，雄相と雄一定相の出現を予測した（モデル3, 4）。ところが，サイズ依存適応度假説は，繁殖資源の増加にともない，雄への配分比を増加させるべきであると説く（Charnov, 1982; Charlesworth and Charlesworth, 1981; Klinkhamer and de Jong, 1997）。しかしながら，このサイズ依存適応度假説は，雌相と雄一定相のあいだに位置する雄相の出現を予測できない。この説明の失敗は，雄の適応度獲得曲線を線形なものと仮定したところに原因があると考えられる。

風媒の進化は，動物媒に比べて効率が劣ることから，密な個体群を形成する必要があると考えられてきた（Regal, 1982）。風媒花植物の遺伝子交流に関する研究がいくつかあるが，それらの研究から局所的な繁殖集団のサイズが推察されるだろう。たとえば，自家不和合性であるヨーロッパブナ *Fagus sylvatica*（ブナ科Fagaceae）の孤立木では，他個体の花粉が最短でも100mは離れたところから来る場合，70～95%の種子

がシイナになってしまうという (Nilsson and Wästljung, 1987)。一般に、風媒花の花粉は遥か遠くまで散布されるが、彼らの報告は、実際の有効送粉範囲 effective pollination area はかなり狭いことを示唆している。川島ら (2002) は、トウモロコシのキセニア xenia 現象 (補注: 花粉などの影響が即種子に表れる現象を言う。スイートコーンに飼料用とうもろこしの花粉やバイカラー種にイエロー種の花粉が受粉したときの品質低下が問題とされる) を利用して花粉の有効送粉範囲を検討したところ、花粉親から距離が離れるにしたがい、キセニア現象の発現は指数関数的に減少し、花粉親から 50.1m 離れた地点での交雑率は 0.0~0.5% (平均 0.1%) だったという。また、Furukoshi (1978) は、若いスギ *Cryptomeria japonica* (スギ科 Taxodiaceae) の採種園において花粉の有効散布範囲を調査し、母樹からおおよそ 10m 未満までしか花粉が受粉していないことを報告している。Dow and Ashley (1996) は DNA 分析により、受精した *Quercus macrocarpa* (Fagaceae) の花粉の約 60% は、花粉親から少なくとも 100m は移動しているらしいことを示した。同様な傾向が、*Q. robur* と *Q. petraea* で見出されている (Streiff *et al.*, 1999)。風媒花花粉が母樹よりも遥かに遠くで捕獲された例は枚挙に暇がないが、こと受粉成功という点から検討する場合、繁殖集団のサイズは、広くてもランドスケープ・レベルを超えないサイズと推察される。

3-6-4 雄一定相と雄相の出現

今回のモデルでは、雌雄同株の風媒花植物の繁殖集団内に、雄一定相と雄相を呈する個体が出現することを予測したが、実際の風媒花植物に性表現について比較しうる報告は多くない。ブタクサ類 *Ambrosia* sp. (キク科 Asteraceae) を除き、いくつかの種において小さな個体が雄花しか着けていないという報告がある (Table 3-3)。そのような雄花しか着けない個体のサイズは、雌花しか着けない個体のサイズよりも大きく、両方の花を着ける個体のサイズより小さいという傾向がある。それゆえ、雄花しか着けない個体は、雄相を呈した個体であると考えられる。このとき、ブタクサ類において雄相を呈する個体が出現しないのは、その生活史によって説明できるかもしれない。ブタクサ類は 1 年生植物であり、少数の雄花しか着けられないというのは、繁殖に失敗するリスクが非常に高いと予想されるのである (Fig. 3-1 参照)。先にも述べたように、個体サイズはおおよそ、その個体をもつ繁殖資源量に比例する場合が多い。そのため、雄花しか着けない小サイズの個体は雄相を呈しているのであろうと推察される。一方、Linhart and Mitton (1985) のデータを再解析すると、

Pinus ponderosa (マツ科 Pinaceae) における雄花の生産量は、総開花量に関わらず一定であり、総開花量と雄比のあいだには逆関数的な関係が認められた (Fig. 3-11, Appendix G)。加えて、*P. ponderosa* では、雌花しか着けない個体や雄花しか着けない個体があり、それらの個体サイズは両方の花を着ける個体のサイズよりも小さかったという (Linhart and Mitton, 1985)。これらの傾向から、このマツにおいて CSM が見出されるであろうことが推察される。

本研究のモデルでは、自家不和合性 (e.g. Lemen, 1980; Lloyd, 1984; McKone *et al.*, 1998) や花粉制限 (e.g. Smith, 1981; McKone *et al.*, 1998)、雌雄

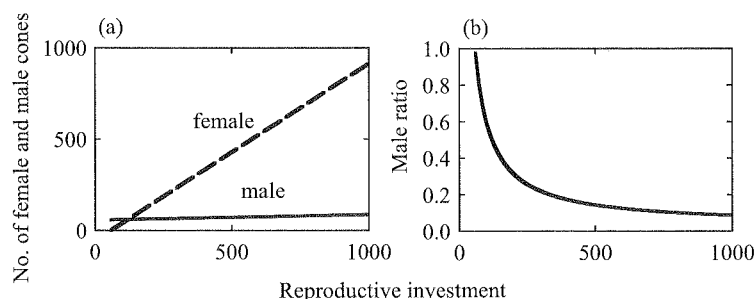


Figure 3-11. Floral sex allocation in *Pinus ponderosa* (see Appendix E). (a) Relationship between reproductive investment and the number of female cones (dashed line) and male cones (solid line). (b) Relationship between reproductive investment and male ratio. Reproductive investment and male ratio was calculated by (no. of female cones) + (no. of male cones) and (no. of male cones)/(reproductive investment), respectively. From Linhart and Mitton (1985).

図 3-11 *Pinus ponderosa* における性比配分 (Appendix E 参照) (a) 繁殖投資量と雌花球果 (破線), 雄花球果 (実線) の関係。(b) 繁殖投資量と雄比の関係。繁殖投資量と雄比はそれぞれ (雌花球果数) + (雄花球果数), (雄花球果数) / (繁殖投資量) で計算した。Linhart and Mitton (1985) より再計算。

間の繁殖コストの違い (e.g. Lemen, 1980) を検討していないが、説明能力はサイズ依存適応度仮説より優れているといえる。今回のモデルは、個体の繁殖資源量の増加とともに雌相、雄相、そして雄一定相と性表現が変化することを予測し、その傾向は現実の世界でもいくつか観察されている (Table 3-3, Figs. 3-4d, 3-5)。それゆえ、WPEとCSMのゲーム・モデルは、雌雄同株の風媒花植物における性比配分戦略の骨格をうまく表現できているのではないかと考えられる。

3-6-5 サイズ依存適応度仮説の検証

岩見沢の耕地防風林で2年間調査した結果では、性比に大きな年次変動が確かに認められ (Fig. 3-6, 3-8, Table 3-2)、性比配分モデルで予想されたような軌跡に沿って変化した。ここで、もし、サイズ依存的に性比が変化するのであれば、1年間の成長増加分とはいえ、確実に雄比が増加するはずであるが、実際にそのような増加傾向は認められなかった (Fig. 3-8)。加えて、個体サイズと雄比のあいだに、有意な相関がまったく認められなかった (Table 3-2)。これらの結果からも、シラカンバの性比配分は、サイズ依存適応度仮説によって説明されるような戦略を採用しているとは考え難い。

補記

Appendix A

x_1^* の R と I に対するパラメータ依存性は、以下のように解析した。 $dW/dx = 0$ から、次の不等式が得られる。

$$\frac{dx_1^*}{dI} = \frac{1}{2e^{\beta x_1^*} + 1} > 0 \quad (\text{A} \cdot 1)$$

A・1式は、 dx_1^*/dI がどのような β と I に対しても常に正であることを意味している。一方、 $dW/dx = 0$ から、次の関係式も得られる。

$$\frac{dR}{dI} = \frac{1 - R - 2e^{\beta RI} R}{I(2e^{\beta RI} + 1)} \quad (\text{A} \cdot 2)$$

$R-I$ 曲線の形状を知るためには、A・2式の分母の符号が既知であるため (正)、分子の符号を評価しなくてはならない。A・2式中の $Y(R) = 1 - R - 2e^{\beta RI} R$ から、 $Y(R)|_{I=1/\beta} = 1$ ($\because I < 1/\beta$ のとき $R=0$) と次の関係式が得られる。

$$\frac{dY(R)}{dI} = -(1 + 2e^{\beta RI} + 2\beta RI e^{\beta RI}) \frac{dR}{dI} - 2\beta R^2 e^{\beta RI} \quad (\text{A} \cdot 3)$$

A・3式は、 $dR/dI \geq 0$ のとき $dY(R)/dI < 0$ であることを示している。 $Y(R)$ は I 軸と $I^* = (1/\beta R) \ln\{(1-R)/2\}$ の1点で交差する。A・2式から、 $\lim_{I \rightarrow \infty} dR/dI \rightarrow -0$ ($\because dR/dI = \{(1-R)e^{-\beta RI} - 2R\} / \{I(2+e^{-\beta RI})\}$, $1 > e^{-\beta RI} > e^{-\beta I/2} > 0$) も得られる。これらの特徴は、曲線が下に凸の曲線を描いていることを示唆している (Fig. A・1)。そしてさらに、 $R-I$ 曲線は上に凸の曲線を描いていることを示唆している (Fig. 3-2b)。なお、Fig. 3-2bの $R-I$ 曲線の形状は、 $dW/dx = 0$ を用いて数値解析によって求めた。

Appendix B

$\partial W_i / \partial x_i$ の符号は x_i とともに変化する。また、以下の関係式が簡単に得られる。

$$\left. \frac{\partial W_i}{\partial x_i} \right|_{x_i=0} = \frac{1}{S} - 2 \quad (\text{B} \cdot 1)$$

$$\left. \frac{\partial W_i}{\partial x_i} \right|_{x_i=S \sum_{j=1}^n I_j} = -2 < 0 \quad (\text{B} \cdot 2)$$

$0 < S < 1/2$ の場合、B・1式は正であり、 $1/2 < S < 1$ の場合、B・1式は負のとなる。一方、3・20式を x_i に

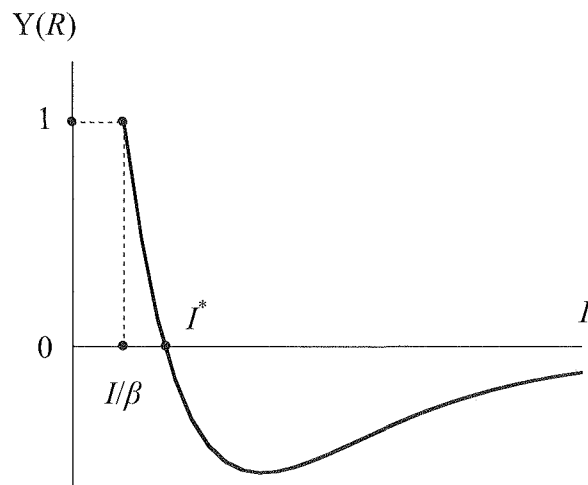


Figure A・1. $dR/dI-I$ curve ($I > 1/\beta$).

図A・1 $dR/dI-I$ 曲線 ($I > 1/\beta$)

よって偏微分すると、次の関係式が得られる。

$$\frac{\partial^2 W_i}{\partial x_i^2} = \frac{2}{S^2 \sum_{i=1}^n I_i} \left(-1 + \frac{x_i}{S \sum_{i=1}^n I_i} \right) \quad (\text{B} \cdot 3)$$

B・3式から、 $\partial^2 W_i / \partial x_i^2$ はの $x_i < S \sum_{i=1}^n I_i$ とき、どのような x_i に対しても常に負である。それゆえ、 $1/2 < S < 1$ の場合、 $\partial W_i / \partial x_i$ はどのような x_i に対しても常に負である。

Appendix C

3・24式を x_i によって偏微分すると、次の二回微分式が得られる。

$$\frac{\partial^2 W_i}{\partial x_i^2} = -b_0 + b_1 x_i + b_2 e^{-\beta x_i} - b_3 x_i e^{-\beta x_i} \quad (\text{C} \cdot 1)$$

このとき、 $b_0 = 2/S^2 \sum_{i=1}^n I_i$ 、 $b_1 = 2/S^3 \left(\sum_{i=1}^n I_i \right)^2$ 、 $b_2 = 2/S^2 \sum_{i=1}^n I_i + 2\beta(1-S)/S$ 、

そして $b_3 = 2/S^3 \left(\sum_{i=1}^n I_i \right)^2 + 2\beta/S^2 \sum_{i=1}^n I_i + \beta^2(1-S)/S$ である。C・1式から、 $\partial^2 W_i / \partial x_i^2|_{x_i=0} > 0$ とが得られる。

$\partial^2 W_i / \partial x_i^2|_{x_i=S \sum_{i=1}^n I_i} < 0$ を満たす x_i^* は、次の2式の交点である。

$$Y_1 = e^{\beta x_i} \quad (\text{C} \cdot 2)$$

$$Y_2 = \frac{-b_2 + b_3 x_i}{-b_0 + b_1 x_i} = \frac{\frac{b_0 b_3}{b_1^2} - \frac{b_2}{b_1}}{x_i - \frac{b_0}{b_1}} + \frac{b_3}{b_1} \quad (\text{C} \cdot 3)$$

C・3式は2つの漸近線、 $Y = b_3/b_1 (> 0)$ と $x_i = b_0/b_1 (= S \sum_{i=1}^n I_i)$ をもつ双曲線であり、Y軸とは $Y = b_2/b_0$ において、 x_i 軸とは $x_i = b_2/b_3$ において交差する。C・3式は、

$$\begin{aligned} \frac{b_0 b_3}{b_1^2} - \frac{b_2}{b_1} &= \frac{b_3}{b_1} \left(\frac{b_0}{b_1} - \frac{b_2}{b_3} \right) \\ &= \frac{b_3}{b_1} \left(\frac{\beta^2(1-S)S^3 \left[\sum_{i=1}^n I_i \right]^3 + 2\beta S^3 \left[\sum_{i=1}^n I_i \right]^2}{2 + 2\beta S \sum_{i=1}^n I_i + \beta^2(1-S)S^2 \left[\sum_{i=1}^n I_i \right]^2} \right) > 0 \end{aligned} \quad (\text{C} \cdot 4)$$

ゆえ、調減少する双曲線であり (Fig. C・1)。C・2式は単調増加する指数関数であり、

$$1 = Y_1(0) < Y_2(0) = \frac{b_2}{b_0} = 1 + \beta(1-S)S \sum_{i=1}^n I_i > 1 \quad (\text{C} \cdot 5)$$

ゆえ、C・2式で表される指数関数はC・3式で表される双曲線と $x_i < S \sum_{i=1}^n I_i$ の範囲において1回交差する。

このことは、 $\partial^2 W_i / \partial x_i^2|_{x_i=x_i^*} = 0$ を満たす $x_i^*(x_{i,4}^*)$ が1つあることを意味している。それゆえ、C・1式は次のような性質をもつ。

$$\frac{\partial^2 W_i}{\partial x_i^2} > 0 \quad \text{if} \quad x_i < x_{i,4}^* \quad (\text{C} \cdot 6a)$$

$$\frac{\partial^2 W_i}{\partial x_i^2} = 0 \quad \text{if} \quad x_i = x_{i,4}^* \quad (\text{C} \cdot 6b)$$

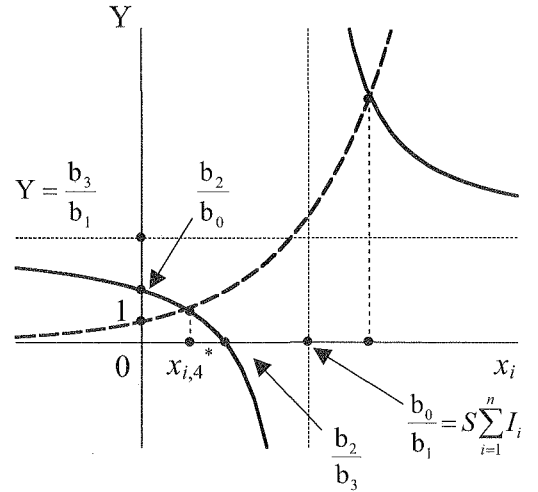


Figure C・1. Relationship between exponential curve; $Y_1 = e^{\beta x_i}$ (dashed line), and hyperbola; $Y_2 = (-b_2 + b_3 x_i) / (-b_0 + b_1 x_i)$ (solid line). $b_2/b_0 = 1 + \beta S(1-S) \sum I$, $b_2/b_3 = S \sum I + \beta(1-S)(S \sum I)^2$, $b_0/b_1 = S \sum I$, $b_3/b_1 = 1 + \beta S \sum I$.
図 C・1 指数関数 $Y_1 = e^{\beta x_i}$ (破線) と双曲線 $Y_2 = (-b_2 + b_3 x_i) / (-b_0 + b_1 x_i)$ (実線) の関係 $b_2/b_0 = 1 + \beta S(1-S) \sum I$, $b_2/b_3 = S \sum I + \beta(1-S)(S \sum I)^2$, $b_0/b_1 = S \sum I$, $b_3/b_1 = 1 + \beta S \sum I$.

$$\frac{\partial^2 W_i}{\partial x_i^2} < 0 \quad \text{if} \quad x_i > x_{i,4}^* \quad (\text{C} \cdot 6\text{c})$$

Appendix D

3・24式から、 $\partial W_i / \partial x_i \big|_{x_i=x_i^*} = 0$ を満たす x_i^* は、次の二式の交点である。

$$Y_1 = e^{\beta x_i} \quad (\text{D} \cdot 1)$$

$$Y_2 = \frac{a_2 - a_3 x_i}{a_0 - a_1 x_i} = \frac{\frac{a_3}{a_1} \left(-\frac{a_2}{a_3} + \frac{a_0}{a_1} \right)}{x_i - \frac{a_0}{a_1}} + \frac{a_3}{a_1} \quad (\text{D} \cdot 2)$$

D・2式は2つの漸近線、 $Y = a_3/a_1$ と $x_i = a_0/a_1$ をもつ双曲線であり、Y軸とは $Y = a_2/a_0$ において、 x_i 軸とは $x_i = a_2/a_3$ において交差する。D・2式中の $-a_2/a_3 + a_0/a_1$ が正の場合、D・2式は単調減少の双曲線になるが、 $-a_2/a_3 + a_0/a_1$ が負の場合、D・2式は単調増加の双曲線になる。それゆえ、双曲線と指数関数の交差点の数については、次のように場合分けして証明しなくてはならない。

1) $a_0/a_1 > a_2/a_3$ の場合

D・2式は単調減少の双曲線であり、次のような条件をもつ。

$$1 = Y_1(0) < Y_2(0) = \frac{a_2}{a_0} = \frac{1-S}{1-2S} \quad (\text{D} \cdot 3)$$

$0 < S < 1/2$ のとき、次の条件 (D・4式) が満たされる場合、双曲線は $x_i \leq S \sum_{i=1}^n I_i$ の範囲において指数関数と2点で交差する (Fig. D・1)。

$$Y_3 = \left(e^{\beta x_i} - \frac{a_2 - a_3 x_i}{a_0 - a_1 x_i} \right) \bigg|_{x_i = S \sum_{i=1}^n I_i} > 0 \quad (\text{D} \cdot 4)$$

しかしながら、D・4式は次のような関数であり、

$$Y_3 \left(\sum_{i=1}^n x_i \right) = e^{\beta \sum_{i=1}^n x_i} + \frac{\beta}{2} \sum_{i=1}^n x_i - \frac{1}{2} \left(1 + \beta \sum_{i=1}^n I_i \right) \quad (\text{D} \cdot 5)$$

このD・5式は $\sum_{i=1}^n x_i$ が小さいと負になってしまう (e.g. $Y_3(0) < 0$)。すなわち、 $Y_3 > 0$ のとき、繁殖集団内に

おける総雄花数には最低限の閾値 ($\text{Thresh} \sum_{i=1}^n x_i$) があるということである。これらのことから、双曲線は指

数関数と2点で交差し、 $0 < S < 1/2$ と $\sum_{i=1}^n x_i > \text{Thresh} \sum_{i=1}^n x_i$ の条件において、 $x_i \leq S \sum_{i=1}^n I_i$ の範囲で

$\partial W_i / \partial x_i \big|_{x_i=x_i^*} = 0$ を満たす x_i^* が2つあるということである。

一方、 $1/2 < S < 1$ のとき、 $a_3/a_2 > 0$ と $a_0/a_1 < 0$ 、そして $a_0/a_1 < 0$ の3つの条件を同時に満たす単調減少の双曲線はありえない。それゆえ、 $1/2 < S < 1$ のとき、 $\partial W_i / \partial x_i \big|_{x_i=x_i^*} = 0$ を満たす x_i^* は存在しない。

2) $a_0/a_1 < a_2/a_3$ の場合

この場合、双曲線 Y_2 は $x_i < a_0/a_1$ の範囲で漸近線 a_3/a_1 より上方にあり、 $x_i < a_0/a_1$ の範囲で a_3/a_1 より下方にある (Fig. D・2)。まず最初に、 $x_i < a_0/a_1$ のとき $e^{\beta x_i} > a_3/a_1$ であることを示す (Fig. D・2中の、2つのダイヤモンドで挟まれた範囲)。このとき、 $x_i^{\#} = S/\beta(1-S)$ は双曲線と $Y=1$ の交点である (Fig. D・2)。

$$Y(S) = e^{\beta x_i^{\#}} - \frac{a_3}{a_1} = e^{S/(1-S)} - \left\{ \beta(1-S) S \sum_{i=1}^n I_i + 1 \right\} \quad (\text{D} \cdot 6)$$

を仮定して、D・6式を S で微分すると、次の関係式が得られる。

$$Y'(S) = \frac{1}{(1-S)^2} e^{S/(1-S)} - \beta(1-2S) \sum_{i=1}^n I_i \quad (\text{D} \cdot 7)$$

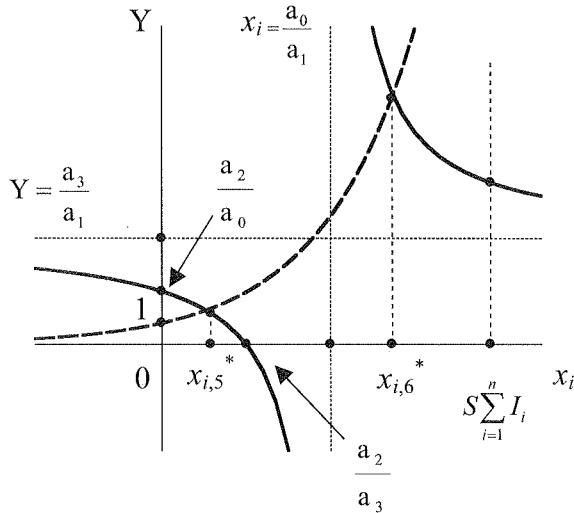


Figure D・1. Relationship between exponential curve; $Y_1 = e^{\beta x_i}$ (dashed line), and hyperbola; $Y_2 = (a_2 - a_3 x_i) / (a_0 - a_1 x_i)$ (solid line), when $0 < S < 1/2$ and $a_0/a_1 > a_2/a_3$. $a_2/a_0 = (1-S)/(1-2S)$, $a_2/a_3 = (S[1-S] \sum I) / (1 + \beta S[1-S] \sum I)$, $a_0/a_1 = S(1-2S) \sum I$, $a_3/a_1 = 1 + \beta S(1-S) \sum I$. $x_i = a_0/a_1$ and $Y = a_3/a_1$ are asymptotes of the hyperbola.

図D・1 $0 < S < 1/2$ と $a_0/a_1 > a_2/a_3$ の場合の指数関数 $Y_1 = e^{\beta x_i}$ (破線) と双曲線 $Y_2 = (a_2 - a_3 x_i) / (a_0 - a_1 x_i)$ (実線) の関係

$a_2/a_0 = (1-S)/(1-2S)$, $a_2/a_3 = (S[1-S] \sum I) / (1 + \beta S[1-S] \sum I)$, $a_0/a_1 = S(1-2S) \sum I$, $a_3/a_1 = 1 + \beta S(1-S) \sum I$. $x_i = a_0/a_1$ と $Y = a_3/a_1$ は双曲線の漸近線。

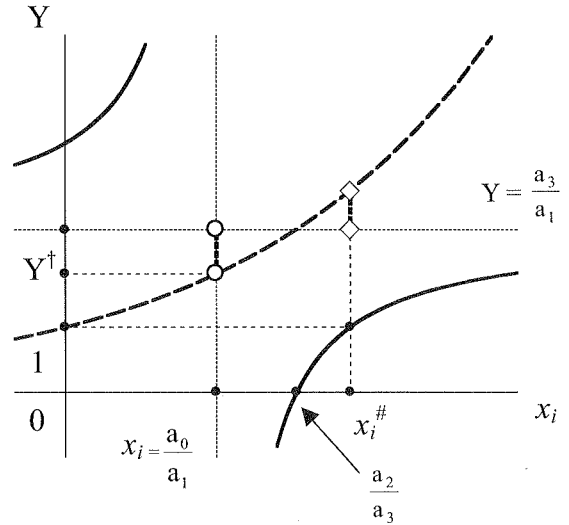


Figure D・2. Relationship between exponential curve; $Y_1 = e^{\beta x_i}$ (dashed line), and hyperbola; $Y_2 = (a_2 - a_3 x_i) / (a_0 - a_1 x_i)$ (solid line), when $0 < S < 1/2$ and $a_0/a_1 < a_2/a_3$. $x_i = a_0/a_1$ and $Y = a_3/a_1 (> 1)$ are asymptotes of the hyperbola. $x_{i,6}^*$ is the intersection point between the hyperbola and $Y = 1$, and $Y^\dagger$ is the intersection point between the exponential curve and the asymptote; $x_i = a_0/a_1$. Similar tendency can be also obtained when $1/2 < S < 1$.

図D・2 $0 < S < 1/2$ と $a_0/a_1 < a_2/a_3$ の場合の指数関数 $Y_1 = e^{\beta x_i}$ (破線) と双曲線 $Y_2 = (a_2 - a_3 x_i) / (a_0 - a_1 x_i)$ (実線) の関係

$x_i = a_0/a_1$ と $Y = a_3/a_1 (> 1)$ は双曲線の漸近線。 $x_{i,6}^*$ は双曲線と $Y = 1$ の交点, $Y^\dagger$ は指数関数と漸近線 $x_i = a_0/a_1$ の交点を表す。同様な傾向は $1/2 < S < 1$ の場合も得られる。

$e^{S/(1-S)}/(1-S) > 1$ ゆえ, $0 < S < 1/2$ の範囲において, 次の不等式が成り立つ。

$$Y'(S) > \frac{1}{1-S} - \beta(1-2S) \sum_{i=1}^n I_i = \beta(1-2S) \left\{ \frac{1}{\beta(1-S)(1-2S)} - \sum_{i=1}^n I_i \right\} \quad (D \cdot 8)$$

$a_0/a_1 < a_2/a_3$ から, $\sum_{i=1}^n I_i < 1/\beta(1-S)(1-2S)$ と $Y'(S) > 0$ が得られる。 $Y(0) = 0$ ゆえ, $Y(S)$ は $0 < S < 1/2$ の範囲において正である。

$1/2 \leq S \leq 1$ の範囲では, D・8式から $Y'(S)$ は正であることが分かる。 $Y'(1/2) = 4e > 0$ ゆえ, $Y(S)$ は $1/2 < S < 1$ の範囲において正である。すなわち, $e^{\beta x_i} >$ 漸近線 (a_3/a_1) であり, 指数関数は $x_i < a_0/a_1$ の範囲において双曲線と交差することはない。

$a_3/a_1 > e^{\beta a_0/a_1}$ ゆえ (Fig. D・2中の, 2つの大きい白丸で挟まれた範囲), $x_i < a_0/a_1$ の範囲では, 指数関数は双曲線と交差することはない。数学的な証明は雑多なので割愛する。以上から, $\partial W_i / \partial x_i|_{x_i=x_i^*} = 0$ を満たす x_i^* はなく, $a_0/a_1 < a_2/a_3$ の範囲で Nash 解は存在しない。

Appendix E

Linhart and Mitton (1985) によると, *Pinus ponderosa* における個体あたりの球果数 (y) と雄花序数 (x) は次のように記述される。

$$y = -192.4 + 1.6 D \quad (E \cdot 1)$$

$$x = 31.8 - 0.4 \text{ age} + 0.3 D \quad (E \cdot 2)$$

ここで、 D (mm) は幹直径で age (yr.) は樹齢である。また、 D と樹齢の関係は次のようになる。

$$D = 81.2 + 1.6 \text{ age} \quad (\text{E} \cdot 3)$$

E・2式とE・3式から、次の関係式が得られる。

$$x = 56.16 - 0.08 \text{ age} \quad (\text{E} \cdot 4)$$

E・1式とE・2式、そしてE・4式から、繁殖資源量と各性への配分 (Fig. 3-11a)、ならびに、繁殖資源量と雄比の関係 (Fig. 3-11b) が推定できる。

第4章 樹冠内の花分布に関する開花戦略

4-1 はじめに

樹冠内の花分布を量的に扱ったこれまでの研究には、ジベレリン (gibberellin A_{47}) 処理によって、強制的に着花を促進させたもの (Daoust *et al.*, 1995; 今・小山, 2000; Smith, 1998) がある。植物ホルモンの投与は、樹冠全体に着花を促すため、対象樹種が樹冠内に雌花と雄花をどのように着花させうるかといった潜在的な特性を把握するには格好の方法であろう。しかしながら、自然状態における植物は、個体が蓄積した資源量のうち、繁殖に配分しうる資源量に依存して適応度が高まるように開花していると考えられる。そのため、第3章で論じた性比配分のみならず、樹冠内における花の垂直分布パターンも個体の適応度に関連した形態をとっていることが予想される。

本章では、開花量の異なるシラカンバ個体間において雌花序と雄花序の垂直分布パターンを比較し、樹冠内における花序の配置に関する配置戦略について、第1章で提案した生産構造仮説と散布範囲仮説の2つの仮説を検証する。第2章で説明したように、シラカンバにおける雌器官 (果穂) と雄器官 (雄花序) の製造コストは絶乾重レベルでほぼ同じである。そのため、樹冠の生産構造に関連して花分布が決まっているのであれば、雌花序の分布パターンも雄花序の分布パターンも大きな違いはないと予想される。一方、散布体は散布距離が放出位置の高さに依存するため、要求される散布範囲が異なる雌雄のあいだで、樹冠内の分布パターンが異なると予想される。

また、第3章で個体単位の性比戦略を論じたように、シラカンバは繁殖に配分しうる資源量に応じて、雌花量と雄花量の配分比を調節している。植物の体制が半自律的生理的統合体IPU (菊沢, 1995) であるならば、一次枝単位において、すでに個体単位で観られたような性比配分が決定されていると予想される。このIPU仮説を検討するため、本章では一次枝単位における性比配分についても検討を試みる。

なお、カバノキ属は、基本的には自家不和合性であり (板鼻ら, 1997; 小沢, 1964; 渡邊, 1996; Wang *et al.*, 1999), 雌雄異熟性であるため (Dahl and Fredrikson, 1996; Dancik and Barnes, 1972), カバノキ属における雌花序と雄花序の樹冠内分布の違いに、自家受粉の回避という効果を考慮する必要はない。

4・2 調査方法とデータの解析方法

調査地ならびに調査木の概要、調査方法は第3章で説明した道北支場と同じである。ただし、さらに一次枝の着生位置 (地上高) を測定し、一次枝ごとに開花している雌花序数と雄花序数を数えた。雄花序数については、第3章と同様、長枝の先端に着く2~3個の雄花序1セットを1個として数えた。

樹冠内における雌花序と雄花序の垂直分布パターンは、Hashimoto (1990, 1991, 1992) によるアロメトリー式によって検討した (4・1式)。

$$F_z = az^b e^{cz} \quad (4 \cdot 1)$$

このとき、 F_z は樹幹頂部からの積算花序数、 z は樹幹頂部から一次枝の着生位置までの距離 (m)、 a , b , c は回帰係数を表す。係数 a はサンプル・サイズによって決まる係数で、係数 b はアロメトリー式の形を決定し、 $-b/c$ は F_z が最大になる点、すなわち、それ以下には花序が分布しない花序の垂直分布下限を表す。この $-b/c$ は、4・1式を z で微分することにより求められる。

$-b/c$ に対する性と花序数の影響を評価するため、性、各性の花序数、ならびに相互作用 (性×各性の花序数) の

各変数を独立変数として、前進ステップワイズ法による重回帰分析を行った ($\alpha = 0.05$)。このとき、性に関する独立変数は類別変数であることから、雌に対するダミー変数をダミー S_1 (雌 = 1, 雄 = 0), 雄に対するダミー変数をダミー S_2 (雌 = 0, 雄 = 1) において計算した。

一次枝当たりの雌花序と雄花序の配分比は、以下の4・2式によって求められる、一次枝ごとの雄比 R_b で評価した。

$$R_b = N_m / N_w \quad (4 \cdot 2)$$

このとき、 N_w と N_m はそれぞれ一次枝ごとの総花序数と雄花序数を表し、 $N_w = N_f + N_m$ である (N_f は一次枝あたりの雌花序数を表す)。

R_b の頻度分布の個体間差については歪度によって比較した。ここでは、歪度の値が大きいほど、 R_b が高い方 ($R_b = 1$) に偏って分布しているということを意味する。また、 N_w と雌花序と雄花序の配分比の関係を検討するため、 R_b と各一次枝の N_w のあいだで回帰分析を行った。このとき、 N_w には対数変換を施した (cf. Kudo, 1993)。

4-3 結果

4-3-1 樹冠内における雌花序と雄花序の垂直分布

Fig. 4-1に、例としてもっとも雌花序数が多かった個体 (#548)、中程度に雌花序数が多かった個体 (#550)、そしてもっとも雌花序数が少なかった個体 (#1) について、一次枝の着生位置別の雌花序と雄花序の開花数を示した。

Fig. 4-2に、 $-b/c$ と花序数の関係を示した。いずれの性も、花序数が多くなるとともに $-b/c$ が大きくなる傾向を示した。 $-b/c$ に対する性、各性の花序数、ならびに相互作用 (性 $\times$ 各性の花序数) の寄与の程度を前進ステップワイズ法によって評価したところ、花序数と、雄のダミー変数と花序数の相互作用の2つが有意な変数として採用された (Table 4-1)。この結果は、花序の開花数が少ないときには、雌花序、雄花序ともに樹冠上部への偏りの程度は同様であるが、花序数が多くなるとともに、雌花序の分布は、雄花序の分布よりも樹冠上部に偏る傾向があることを意味している。

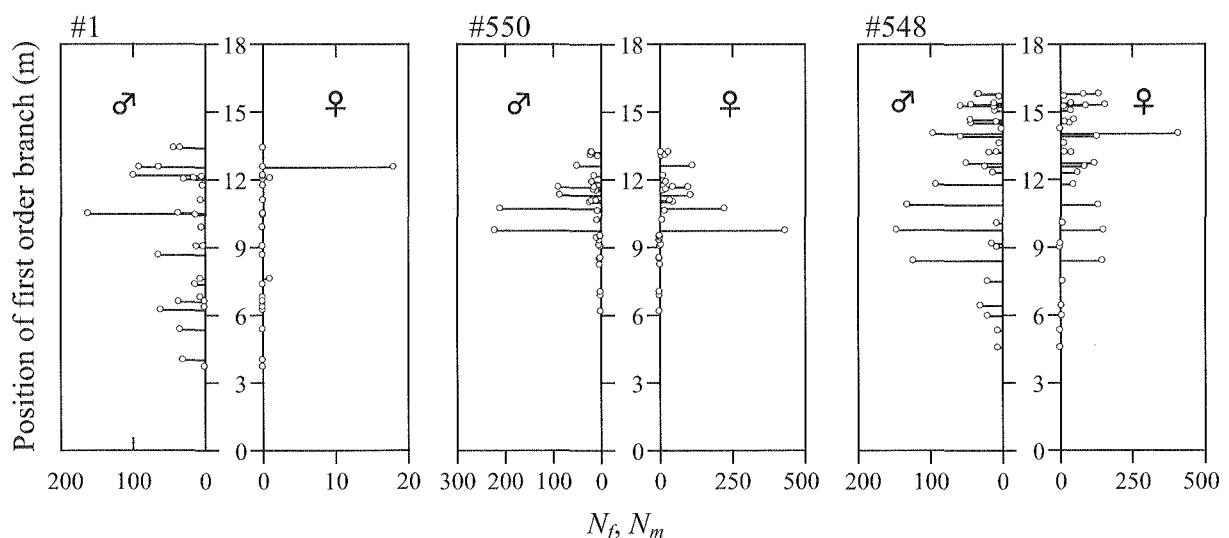


Figure 4-1. Vertical distribution of female (right) and male (left) inflorescence in the crown. Position of first order branch indicates the height of the point where the branch was joined on the trunk.

図4-1 樹冠内における雌花序 (右図) と雄花序 (左図) の垂直分布
一次枝の位置は幹上で一次枝が発生していた場所の高さを表す。

4-3-2 R_b の頻度分布の個体間差

個体ごとの R_b の頻度分布を Fig. 4-3 に示す。Fig. 4-3 から、個体の雄比 R が低い個体ほど頻度分布がなだらかになり、二山型分布になる傾向がうかがわれる。そこで、 R_b の頻度分布の歪度と R の関係について個体間で比較したのが Fig. 4-4 である。 R_b の頻度分布の歪度と R のあいだには、有意な正の相関関係が認められた (Kendall の順位相関分析; $\tau = 0.547$, $P < 0.02$)。

4-3-3 一次枝内における雌花序と雄花序の配分比

N_w と R_b を比較したのがFig. 4-5である。全データをプールして分布傾向をみると、花序を着けていた一次枝305個中、雌花序のみを着けた一次枝は3個あり、いずれも開花数は1個だった。一方、雄花序のみを着けた一次枝は167個あり、開花数は1個～162個だった。雌花序のみ着けた一次枝のサンプル数は少ないものの、総じて、雌花序のみを着けた一次枝より、雄花序のみ着けた一次枝の開花数が多い傾向にあると推察される。

加えて、 $\ln N_w$ が多くなるとともに、 R_b が小さくなる負の傾向が認められた（全データをプールした場合、d.f.-adjusted $R^2 = 0.264$, $p < 0.001$ ）。また、総繁殖投資量 N_w と各花序数 N_f , N_m の関係をみると、 N_w が増加するにしたがい N_m は飽和曲線を描き、一方の N_f は単調増加的な傾向が認められた（Fig. 4-6）。

一次枝単位の性比 R_b の頻度分布が、個体の性比 R と密接な関係があることから（Fig. 4-5）、 $\ln N_w$ と R_b の負の関係は、個体の雄比 R によって変化すると予想される。そこで、 R を共変量として $\ln N_w$ と R_b の関係を重回帰分析したところ、以下のように統計的に有意な傾向が見出された。

$$R_b = 0.575 - 0.073 \ln N_w + 0.641 R \quad (4 \cdot 3)$$

(d.f.-adjusted $R^2 = 0.654$, $n = 302$, $p < 0.001$)

ただし、このとき $R_b = 0$ の一次枝は解析の対象から外した。4・3式は、 $\ln N_w$ と R_b のあいだの負の関係が、個体の雄比の増加とともに切片も増加することを意味している（Fig. 4-7）。

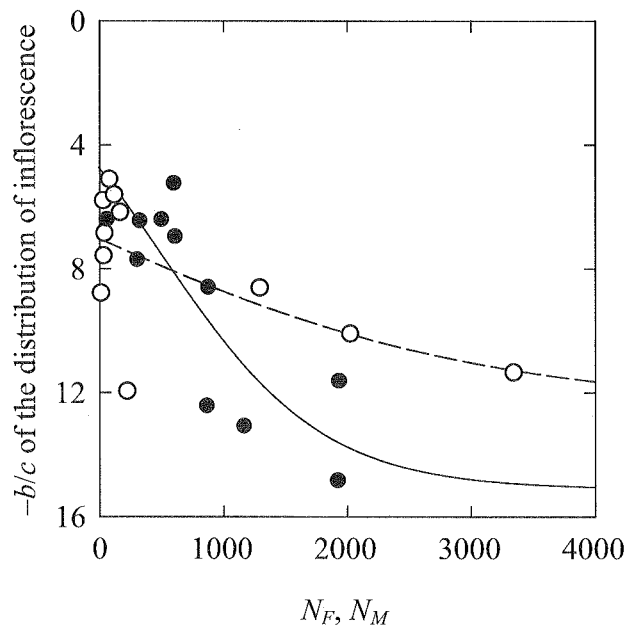


Figure 4-2. Relationship between number of inflorescences in individual crown and $-b/c$. N_F and N_M indicates number of female and male inflorescences within individual, respectively. Open circle with dashed line and closed circle with solid line indicates $-b/c$ of female and male inflorescence, respectively. Solid line and dashed line shows the relationship for male: $-b/c = 15.138 / (1 + 2.183 \exp[-0.012 N_M])$, $R^2 = 0.699$, $p < 0.001$, and female: $-b/c = 12.497 / (1 + 0.777 \exp[-0.0006 N_F])$, $R^2 = 0.919$, $p < 0.001$, respectively.

図4-2 各個体の樹冠内における花序数と $-b/c$ の関係

N_F と N_M はそれぞれ個体ごとの雌花序と雄花序を表す。○と破線は雌花の場合、●と実線は雄花の場合を表す。実線と破線はそれぞれ $-b/c = 15.138 / (1 + 2.183 \exp[-0.012 N_M])$, $R^2 = 0.699$, $p < 0.001$ と $-b/c = 12.497 / (1 + 0.777 \exp[-0.0006 N_F])$, $R^2 = 0.919$, $p < 0.001$ である。

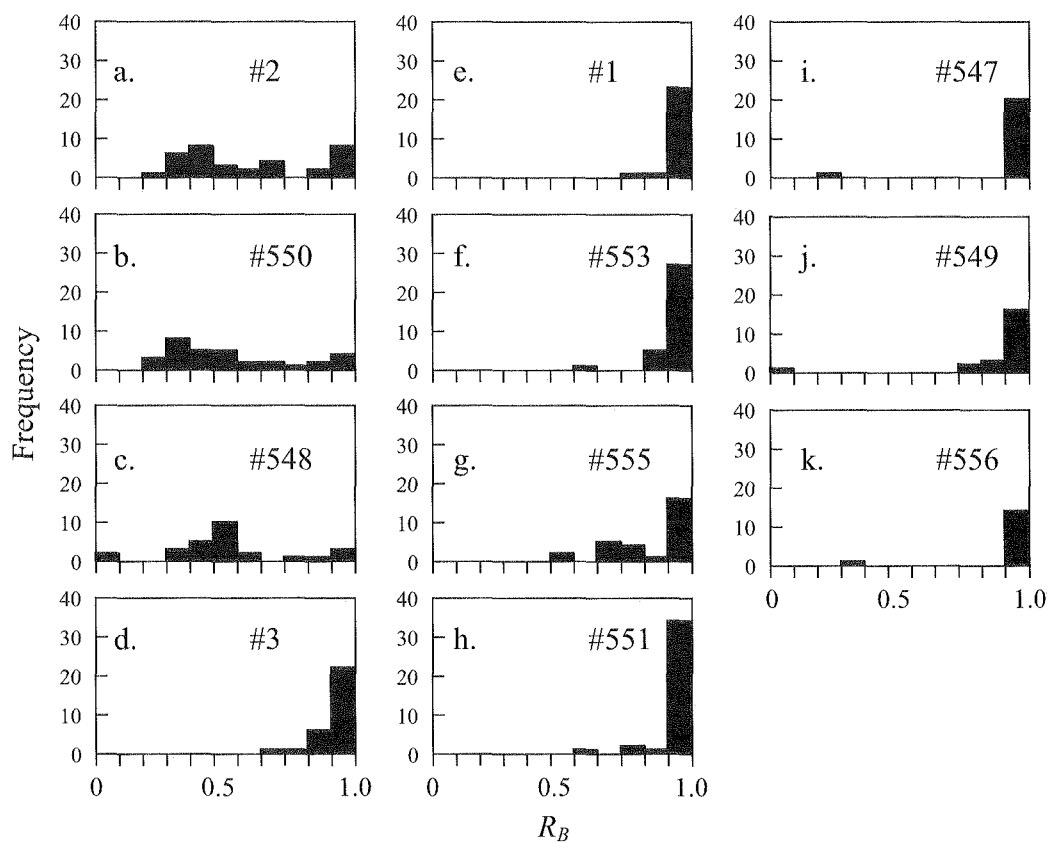


Figure 4-3. Frequency distributions of the floral sex ratio in the first order branch (R_B).

図4-3 一次枝における雄比 (R_B) の出現頻度分布

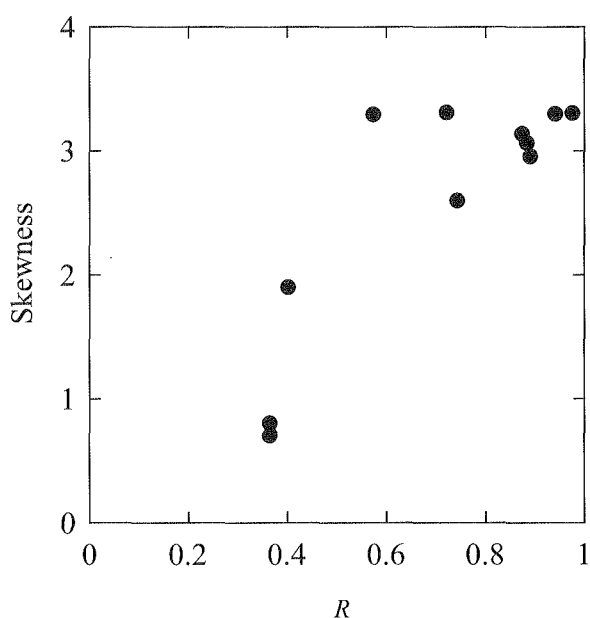


Figure 4-4. Relationship between floral sex ratio in each individual (R) and skewness of frequency distribution of floral sex ratio in first order branch (R_B). Each skewness was calculated from Fig. 4-3.

図4-4 各個体の雄比 (R) と一次枝における雄比 (R_B) の出現頻度分布における歪度の関係
各歪度は図4-3から計算した。

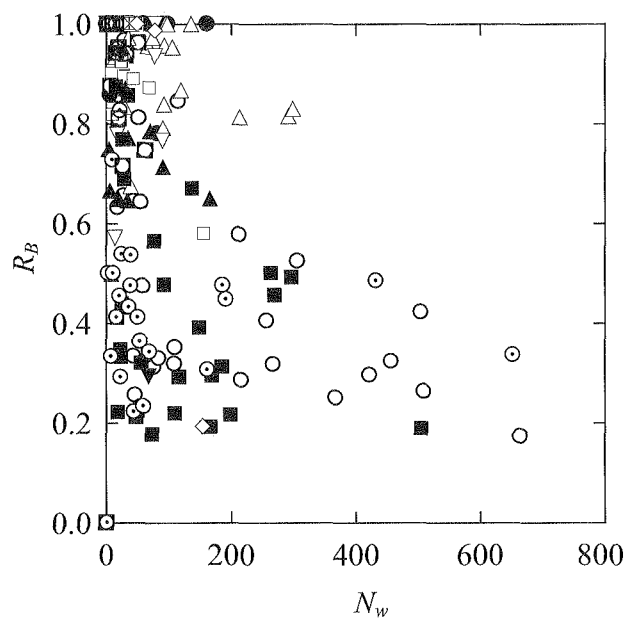


Figure 4-5. Relationship between number of inflorescences (N_w) and floral sex ratio in the first order branch (R_B). Symbols indicate the first order branches in each individual.

図4-5 一次枝ごとの雄比 (R_B) と総花序数 (N_w) の関係
記号の違いは個体の違いを表す。

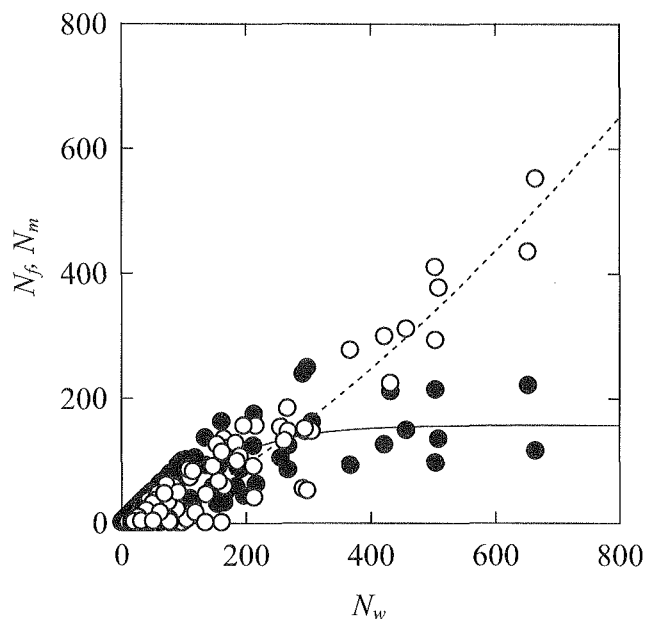


Figure 4-6. Numbers of female (N_f) and male (N_m) inflorescences as a function of total number of inflorescences (N_w). Open and closed circles indicate N_f and N_m , respectively. Solid line and dashed line shows the relationship for male: $N_m = 155.675 \exp(-2.881 \exp[-0.011 N_w])$, $R^2 = 0.775$, $p < 0.001$, and female: $N_f = 0.057 N_w^{1.397}$, $R^2 = 0.919$, $p < 0.001$, respectively.

図4-6 総花序数の関数としての雌花序数 N_f と雄花序数 N_m

○と●はそれぞれ N_f と N_m を表す。実線と破線はそれぞれ雄花の場合 ($N_m = 155.675 \exp(-2.881 \exp[-0.011 N_w])$, $R^2 = 0.775$, $p < 0.001$) と雌花の場合 ($N_f = 0.057 N_w^{1.397}$, $R^2 = 0.919$, $p < 0.001$)。

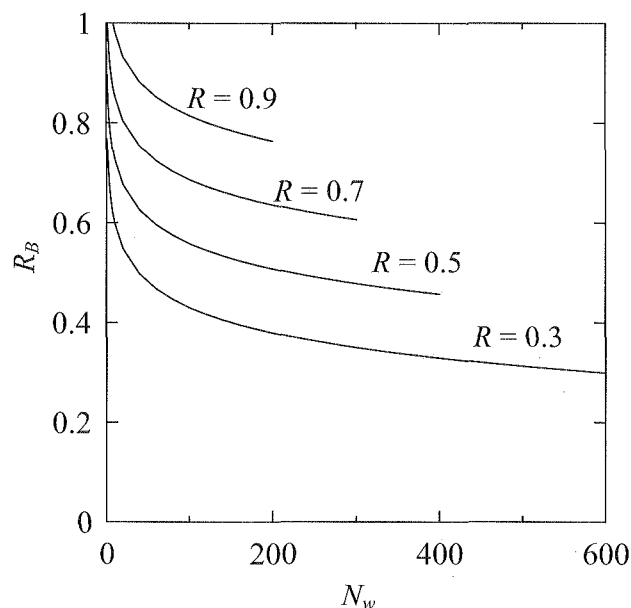


Figure 4-7. Relationship of the number of inflorescences (N_w) to the floral sex ratio in the first order branch (R_B) for different individual R .

図4-7 異なる R ごとの一次枝の雄比 (R_B) と総花序数 (N_w) の関係

Table 4-1. Result of forward stepwise multiple regression analysis of $-b/c$ on sex, number of each inflorescences ($N_{F,M}$), interaction (sex $\times$ number of each inflorescences) and dummy variables (S_1 [female = 0, male = 1], S_2 , [female = 1; male = 0]). *Coefficient*, regression coefficient; *Std Coeff*, standardized regression coefficient; R^2 , d.f.-adjusted R^2 .

表4-1 $-b/c$ に対する性と各花序数 ($N_{F,M}$), 相互作用 (性 $\times$ 各花序数), ダミー変数 (S_1 [雌 = 0, 雄 = 1], S_2 , [雌 = 1; 雄 = 0]) についての前進ステップワイズ重回帰分析の結果

*Coefficient*は回帰係数, *Std Coeff*は標準化回帰係数, R^2 は自由度調整済み R^2 を表す。

Variables	Coefficient	Std Coeff	P	SS	R^2	Total F
Constant	6.571		< 0.00001			
$N_{F,M}$	0.003	1.059	< 0.00021			
$N_{F,M} S_2$	-0.002	-0.549	< 0.02864			
Final model			< 0.00049	171.389	0.505	11.707

4-4 考察

4-4-1 樹冠内における花の垂直分布と開花戦略

樹冠内における雌花序と雄花序の垂直分布様式は、花序数が少ないときには、雌花序、雄花序ともに樹冠上部へ偏って分布しており (Fig. 4-2)、樹冠内に満遍なく分布することはなかった。そして、花序数が多くなるとともに、雌花序の分布は、雄花序の分布よりも樹冠上部に偏る傾向があった (Fig. 4-2)。つまり、花序の樹冠内の分布は、性だけでなく、花序数とも密接に関わっていることが示唆された。

花序数が多くなるとともに、雌花序の分布が雄花序の分布よりも樹冠上部に偏る傾向が生じることについては、散布範囲仮説によって説明が可能であると考えられる。すなわち、シラカンバの送粉様式は花粉が風によって散布される風媒であり、また同時に、種子散布様式は風散布である。シラカンバの種子は、いかに風散布に適した翼が付いているとはいえ、重力落下によって花粉よりも簡単に地上へ落ちるだろう。一般に、風散布種子が果実から離脱するとき、ある程度の強い風を必要とする (Greene and Johnson, 1992)。その場合、種子はできる限り高い場所から散布された方が、より遠くまで散布される可能性が高くなる (Greene and Johnson, 1989)。更新のためのセーフ・サイト密度が単位面積あたり一定と仮定すると、種子の散布範囲が広くなるとともにセーフ・サイトに到達できる種子数が多くなると期待される。それゆえ、雌器官は樹冠上部に偏って分布する方が適応的であろう。

風媒花の花粉は、ある程度の高さから放出されると、風や乱流、ブラウン運動によって空気力学的に大気中に拡散し (Niklas, 1985)、長距離を飛散できる (e.g. Emberlin *et al.*, 1993; Streiff *et al.*, 1999)。しかしながら、第3章でも議論したように、大気中の花粉密度が低くなると受粉効率はきわめて低くなる。それゆえ大気中に高密度の花粉雲を形成するためには、雄花を樹冠上部に偏って配置する必要はないということになる。そのため、シラカンバの花序数が多くなるとともに、雌花序の分布が雄花序の分布よりも樹冠上部に偏る傾向が生じるのは、種子と花粉が要求する散布範囲に強く影響を受けていると推測される。

ところが、開花数が少ないと、雌花序と雄花序は樹冠上部に集中する傾向があった。シラカンバでは、個体の雄比にサイズ依存性が認められないため (第3章)、開花数が少ないときに雄花序が樹冠上部に集中する傾向は、花粉の散布範囲を広げるための戦略ではないと推察される。開花数が少ないときに雌花序と雄花序ともに樹冠上部に集中する傾向は、資源収支の視点から説明が可能であろう。第2章で説明したように、シラカンバの雄花序1セットと果穂1個のバイオマスはほぼ互角である。つまり、シラカンバの果穂と雄花序は、母樹にとっては同等なシンク装置となっていると考えられる。加えて、開花数が少ないということは、その個体は、繁殖に多くの資源を配分することができなかったということを意味している (第5章参照)。樹冠内の資源の転流を、安定同位体を用いた実験によって確認した例によると、繁殖器官への資源の配分は、繁殖器官が着いている枝単位で行われているという (e.g. 長谷川, 2003; Hasegawa *et al.*, 2003; reviewed in Watson and Casper, 1984)。繁殖器官が少ない場合、このような転流システムのなかでは、より光合成が活発な樹冠上部に繁殖器官を着けるのが適当な方法になると予想される。

以上のように、シラカンバの樹冠内における花序の配置は、性差だけでなく開花数にも大きく影響を受け、繁殖資源が少なく開花数が少ない場合には樹冠上部に偏って分布し (生産構造仮説)、繁殖資源が多くて開花数が多い場合には雄花よりも雌花が樹冠上部に偏って分布する傾向がある (散布範囲仮説) と考えられる。

4-4-2 一次枝における性比配分とその個体間差

一次枝における雌花と雄花の配分比は、無秩序に決まっているわけではなく、一次枝レベルでの総開花数と個体の性比に密接に関わっていることが示唆された (Figs. 4-5, 4-6, 4-7)。

総じて、一次枝内の総開花数 $\ln N_w$ と雄比 R_b のあいだに負の関係が認められ (Fig. 4-5)、一次枝レベルにおいて雄一定則に近い状況が成り立っていた (Fig. 4-6)。この結果は、一次枝レベルにおいて、雄花間での競争的配分に影響を受けた性比配分が行われていることを強く示唆している (第1章と第3章参照)。こ

これらのことから、すでに一次枝レベルにおいて、性比配分 R_b が総繁殖投資量 N_w に応じて決まっていると考えられ、それゆえ、シラカンバの樹体の体制は半自律的生理的統合体であると推察される。なお、第3章において議論したように、シラカンバを初めとする風媒花植物の個体レベルでは、性表現が総開花数の増加とともに雌相→雄相→雄一定相と変化している場合が多い (Table 3-3)。一次枝レベルでは、たしかに $\ln N_w$ と R_b のあいだには負の関係が認められたが (Fig. 4-5)、総開花数が少ない場合に、雌花序だけを着けた一次枝が3例認められた。一次枝レベルにおいても、個体レベルにおける性比配分戦略と同様な戦略が採られているならば、雌花序だけを着けた一次枝は例外的な存在ではなく、個体レベルと同様に、開花数が少ない場合に雌相を呈している可能性がある。

ただし、一次枝レベルでは同じ総開花数であっても、 R が大きいほど R_b も大きい傾向が認められた (4・3式, Fig. 4-7)。これは、繁殖活動において、各一次枝が個体全体の強い制御下にあることを意味している。各一次枝の繁殖活動が個体全体の強い制御下にあるという考えは、ある程度妥当なものであろう。なぜならば、個体の R が1、すなわち雄花しか着けない雄相の個体の場合は、一次枝の性比調節は絶対にあり得ない。反対に、雌相の個体の場合も同様である。このような制約が、一次枝における性比調節の個体間差を生じさせている一因になっていると考えられる。だが、どのような仕組みで一次枝の性比調節に個体間差が生じるのかは、現段階では不明である。この点については、今後、さらに生理生態学的な検討が必要である。

第5章 シラカンバの豊凶現象と豊凶モデル

5-1 資源収支に基づいた豊凶モデル

この章では、シラカンバの豊凶現象の至近要因的特質を把握し、資源収支モデルに基づき豊凶モデルの作成について試みる。

大量の開花・結実は、数年にわたる資源の蓄積を必要とすると考えられる。そのため、資源を大量に消費した豊作年の翌年は凶作年になると予想されるが、この予想は実際の野外調査とも矛盾しない (e.g. Dahl and Strandhede, 1996; Eis *et al.*, 1965; Imada *et al.*, 1990; Koenig *et al.*, 1994; Norton and Kelly, 1988; Piovesan and Adams, 2001; Sork *et al.*, 1993; 寺澤 他, 1995; 今 他, 2001)。これより、豊作年の翌年は凶作という傾向は、資源収支モデルに立脚して豊凶モデルを考える際の前提条件として位置付けられるだろう (前提条件1)。ただし、資源収支モデルに立脚する場合、凶作年の翌年が必ずしも豊作になるとは限らない。豊作になるために数年間の資源の蓄積が必要とされるならば、凶作の翌年はふたたび凶作になるかも知れず、また、最後の豊作年から数年間凶作が続いていた場合、翌年は豊作である可能性もあるためである。したがって、前提条件1の「豊作年の翌年は凶作年」の逆は、必ずしも真ではない。これらの傾向は、自己相関分析を用いた周期分析によって解析でき、その結果は豊凶モデルの基本構造式を提示するだろう (cf. Koenig and Knops, 2000)。

ここで、連続する2年間の開花量・結実量を比較した関係は、連続する2年間の資源の支出だけを検討したものであることに注意しなくてはならない。つまり、資源収支モデルに立脚する場合、生育期間中の資源の収入についても検討する必要がある。ここで、資源の収入とは、光合成による同化産物の生産量である。この光合成同化産物の生産量は、気温や日照時間などの気象条件にほぼ比例すると考えることができる (前提条件2)。この光合成同化産物の生産量は、年によって変動する気象条件に大きな影響を受けるだろう。そして変動する気象条件によって、周期性が検出しづらい不規則な変動パターンを示すと推察される。

以上の背景を基に、本章では、1) これまで定性的にしか検討されてこなかったシラカンバの豊凶特性を他樹種と比較することで明確に位置付け、2) 花芽分化など、豊凶現象に気象条件が及ぼす影響につい

て検討し、これらを踏まえて、3) 資源収支モデルに基づいてシラカンバの豊凶モデルを構築し、シラカンバにおける豊凶の進化的特性を検討する。

5-2 調査方法とデータの解析方法

5-2-1 調査方法

本研究では、シラカンバ個体群における毎年の繁殖投資量の指標として、花粉トラップ法による花粉飛散量と、リター・トラップ法による雄花序生産量を調査した。通常、樹木の繁殖投資量を調査する際はリター・トラップ法を用いる場合が多い。しかし、リター・トラップ法では、労力が多く求められる割に得られる量的データが少ない。他方の花粉トラップ法では、母樹から花粉が広範囲に拡散するため、広範囲に存在する多数の個体、いわゆる個体群の花粉生産量を扱うことになるという利点がある。

毎年の花粉生産量は、毎年の雄花序生産量にある程度比例するとみなせる。このとき、カンバ類の林分における雄花序生産量は雌花序生産量とのあいだに正の相関があり (Sarvas, 1952, 1955)、また、果穂1個の生産コストは雄花序1セットの生産コストとほぼ互角であり (第2章参照)、さらにカンバ類の果穂は結実率にかかわらず種子散布期までの生残率が高い (Smith *et al.*, 1990; 水井, 1993) ことから、毎年の雄花序生産量は毎年の繁殖投資量に比例すると考えても良いだろう (e.g. Dahl and Strandhede, 1996)。毎年の花粉飛散量の調査は、札幌市における北海道大学医学部附属病院 (以下、HUGSMとする) の屋上で行った。

北海道にはカバノキ属の高木種として、主にダケカンバ、やウダイカンバ、ヤエガワカンバなどが分布する (第2章参照)。加えて、札幌市街地では街路樹として *B. verrucosa* Ehrh. が植栽されている。これらの花粉は形態的に非常に似ているため、種単位で分類することが困難である。しかし、HUGSMを中心とする札幌市街地では、シラカンバ以外のカバノキ属樹種の密度が低いため、本研究では捕集した花粉をすべてシラカンバのものとして扱うことにした。

調査は、自作したダーラム型花粉捕集器 Durham gravity sampler を HUGSM の屋上に設置し (地上高約 20m)、毎年4月中旬～6月までの花粉飛散時期に2～3日に一回の割合で花粉の飛散状況を測定した。捕集器には、4cm²の面積にワセリンを塗布したスライドガラスを設置し、2～3日に一回の割合でスライドガラスを交換し、その都度、ワセリン塗布区画に付着した花粉粒数を計測した。以降、花粉飛散数とは、スライドガラス1cm²あたりの花粉付着数とする。そして、毎年の花粉飛散数は、スライドガラスの回収ごとに計測された花粉粒数の合計とする。この調査は1990年～2000年までの11年間行った。

リター・トラップ法によるシラカンバ林の雄花序生産量の調査は、美唄市にある北海道立林業試験場の実験林 (以下、HFRIとする) で行った。美唄市は、札幌市より北東に約50km離れた場所に位置しており、両市とも石狩平野上にある。HFRIのシラカンバ林は1961年に植栽され、面積は0.4haである。植栽後、1992年に立木の半数が間伐された (浅井 他, 1993)。この林分でのリター・フォール量の調査は1995年から行い (10個のリター・トラップを設置。各トラップは1cm²の開口面積をもつ)、生育期間中は1ヵ月ごとに落下物を回収した。回収した落下物から雄花序を選別し、乾燥機により80℃で48時間以上乾燥した後、絶乾重を測定した (g, dry weight/10m²)。

5-2-2 データの解析

豊凶の周期性や年次変動の大きさの特徴を把握するため、HUGSMにおいて調査された花粉飛散数の年次変動を解析した。年次変動の大きさについては変動係数 (coefficient of variation; CV [%]) によって評価した (Silvertown, 1980; Kelly, 1994)。モデル式の作成を行うにあたり、あらかじめ、*t*年と*t*-1年のあいだにおける花粉飛散数の関係の評価のために自己相関分析を行った (伊藤 他, 1992)。HUGSMにおいて観測された花粉飛散数の年次変動パターンをFig. 5-1に示す。自己相関分析は、データを対数変換した場合と、真数の場合の二通りを行った。その結果、豊凶の周期性は対数変換した場合のタイム・ラグが-1年とのあいだに負の相関が認められたただけだった (Fig. 5-1)。すなわち、以下の関係が成り立つ。

$$\ln X_t \propto -\ln X_{t-1} \quad (5 \cdot 1)$$

このとき、 X_t は、 t 年における花粉飛散数（個/cm²）を表す。 X_t と X_{t-1} は、データの性質上、 $y=x$ を軸として鏡像関係に類似した関係にある。したがって、5・1式を変換すると、以下の5・2式が得られる。

$$X_t = a / X_{t-1} \quad (5 \cdot 2)$$

このとき、 a は回帰係数である。この式は、連続する2年間の繁殖投資量（開花量・花粉飛散量）の関係について比較したものである。そこで、生育期間中における資源の収入について評価するため、5・2式を次のように書き直す。

$$X_t = f(x) / X_{t-1} \quad (5 \cdot 3)$$

このとき、 $f(x)$ は生育期間中の資源蓄積量に比例する変数を表す。花粉飛散

量（開花量）に影響を与える $f(x)$ とは、花芽の分化時期まで蓄積していた資源量に比例すると考えることができる。気象条件が、開花に与える影響について評価するため、毎年のHUGSMにおいて調査された花粉飛散数と、HFRIにおいて調査された雄花序生産量のあいだで対数変換後に相関分析を行った。具体的にどの時期の気象条件などが資源蓄積量に関わっているかを検討するためには、シラカンバのフェノロジーを考慮する必要がある。そこで、以下、Fig. 5-2に示した時系列概念に沿って資源配分を検討する。Macdonald and Mothersill (1983) と Macdonald *et al.* (1984) によれば、カンバ類の雄花序原基は開芽直前に芽鱗の中で分化し、花序の蕾が目に見えて発達し始めるのが6月下旬～7月上旬である。すなわち、シラカンバにおける花生産過程は、(1) 開芽前の花原基の分化、(2) 6月下旬～7月上旬に始まる花序の蕾の発達、の2つの過程に分けることができる。このうち、1つ目にあげた開芽前の花序原基の分化については、開芽前までの資源蓄積量に応じて調節されていると予想される。この $t-1$ 年の開芽前における資源蓄積量とは、 $t-2$ 年から繰越されてきたものであり、その量は $t-2$ 年における光合成による同化量と繁殖投資量の差額に比例すると考えられる。しかし、光合成による同化量を測定することは事実上不可能である。そこで、 $t-2$ 年に繁殖投資量が多ければ $t-1$ 年の春に繰越す資源量が少なく、逆に $t-2$ 年に繁殖投資量が少なければ $t-1$ 年の春に繰越す資源量が多くなると想定する。2つ目にあげた、6月下旬～7月上旬に始まる花序の蕾の発達については、開芽時期から蕾の発達が始まる時期までの光合成による資源蓄積量に比例すると想定される。ここで、カンバ類の光合成量に影響する気象条件とは、単純に日照時間と気温が想定される。以上の背景から、 $f(x)$ は次のように表すことができる。

$$f(x) = a_0 + a_1 TS + a_2 X_{t-2} \quad (5 \cdot 4)$$

このとき、 a_i ($i=0, 1, 2$) は回帰係数、 T は $t-1$ 年5月～6月の月平均気温（℃）、そして S は $t-1$ 年5月～6月の日照時間（h）を表す。そして、5・4式を5・3式へ代入することで、以下の5・5式が得られる。

$$X_t = a_0 / X_{t-1} + a_1 TS / X_{t-1} + a_2 X_{t-2} / X_{t-1} \quad (5 \cdot 5)$$

毎日の気象データは、札幌管区気象台の観測データを使用した。重回帰式中における統計的に有意な変数は、前進ステップワイズstepwise法によって特定した（ $p < 0.01$ ）。重回帰式の当てはまりの程度は、以下の自由度調整済み決定係数d.f.-adjusted R^2 によって評価した（Sokal and Rohlf, 1995）。

$$\text{d.f.-adjusted } R^2 = 1 - (1 - r^2)(n - 1) / (n - q - 1) \quad (5 \cdot 6)$$

このとき、 n は調査年数、 q は説明変数の数、そして r は重相関係数を表す。

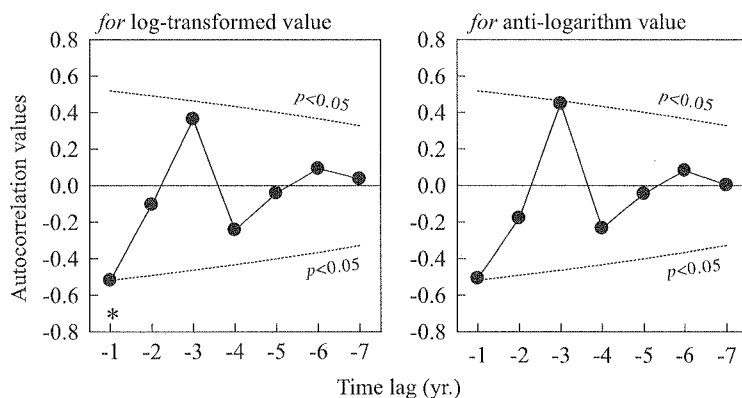
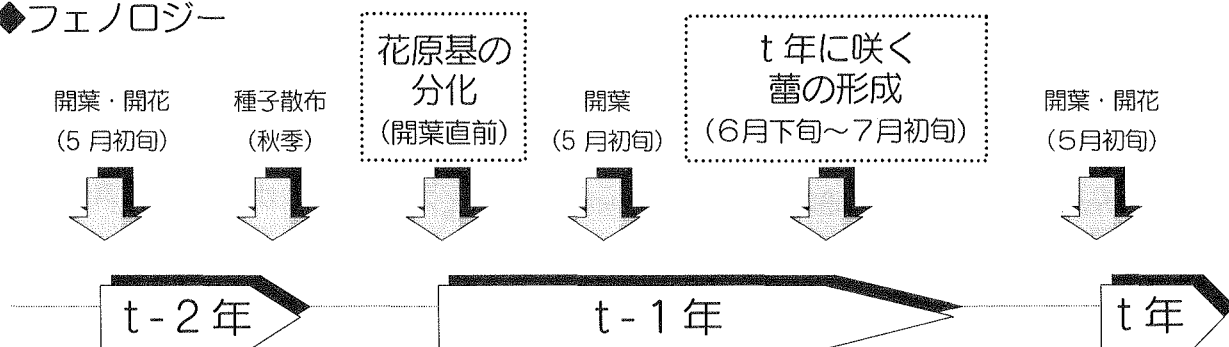


Figure 5-1. Autocorrelation analysis for yearly fluctuated amount of pollen dispersal. The range between dashed lines shows $p > 0.05$, symbol * shows $p < 0.05$.

図5-1 花粉飛散量の年次変動についての自己相関分析
2つの破線に挟まれた区間は $p > 0.05$ を意味する。記号*は $p < 0.05$ を表す。

◆フェノロジー



◆資源の配分

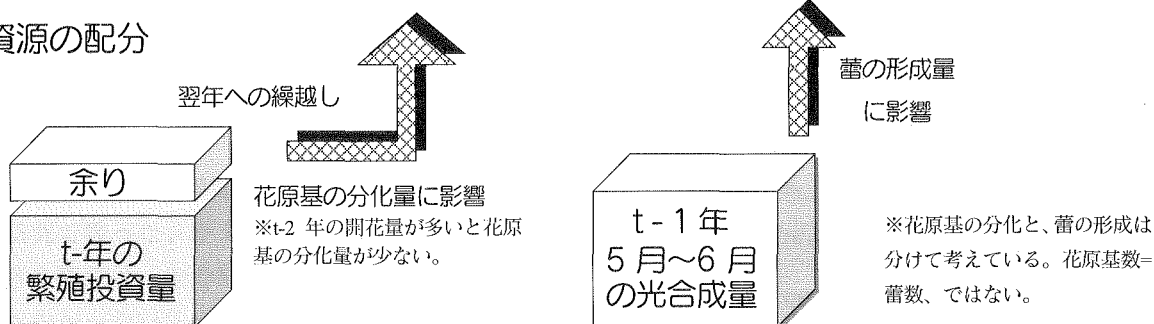


Figure 5-2. Schematic flow chart for phenology and resource allocation among consecutive years in birch.

図5-2 シラカンバにおけるフェノロジーと連続する年次間での資源配分についての模式図

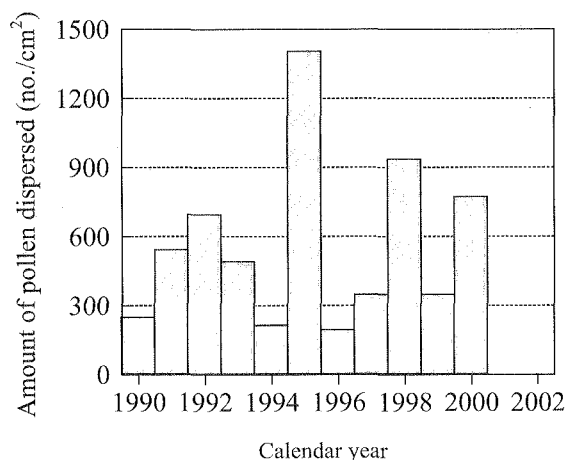
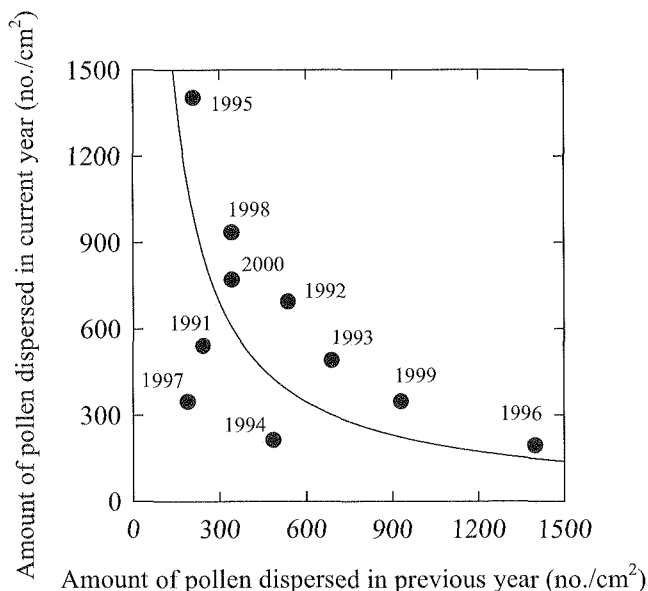


Figure 5-3. Annual amount of pollen dispersed by birch between 1990-2000 at the Hokkaido University Graduate School of Medicine in Sapporo.

図5-3 北海道大学医学部附属病院（札幌市）で得られた1990年－2000年のシラカンバ花粉飛散量

Figure 5-4. Relationship between the amounts of pollen dispersed in the current year (X_t) and the previous year (X_{t-1}).図5-4 当年 (X_t) と前年 (X_{t-1}) の花粉飛散量の関係

5-3 結果

5-3-1 シラカンバにおける豊凶現象の特徴

調査期間中における花粉飛散数の最大値は、1995年に観測された1401個/cm²で、1996年に観測された最低値の7.3倍に達した (Fig. 5-3)。また、年次変動の大きさの指標であるCVは66.6%となった。

当年 (X_t) と前年 (X_{t-1}) の花粉飛散数の関係について Fig. 5-4に示す。連続する2年のあいだには、明

瞭な有意な反比例関係が認められた (5・7式)。

$$X_t = 1943287.682 / X_{t-1} \quad (\text{d.f.-adjusted } R^2 = 0.733, n = 10, p < 0.00048) \quad (5 \cdot 7)$$

HUGSMで観測された花粉飛散数と、HFRIで観測された雄花序生産量とのあいだには有意な正の相関関係が認められた (Fig. 5-5; $r = 0.854$, $n = 6$, $p < 0.015$)。この結果は、シラカンバにおける開花の同調性が、きわめて広範囲で観測され得ることを意味している。

5-3-2 回帰モデル

重回帰分析によって得られたモデル式は、実際の花粉飛散量の変動の94.5%を説明することができた (Table 5-1)。得られたモデル式による予測値と実際の観測値は、非常に良い当てはまりをみせた (Fig. 5-6)。

モデル式中、日照時間と平均気温の交互作用項の係数 (a_1) は正の値をとり、 $t-2$ 年における花粉飛散量の項の係数 (a_2) は負の値をとった。また、モデル式には定数項は組み込まれなかった。標準化回帰係数を比較すると、 a_1 は a_2 の3倍大きい値を示した。

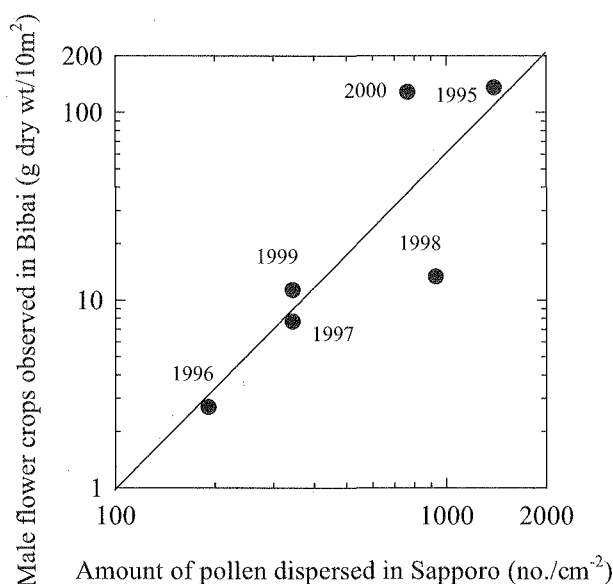


Figure 5-5. Relationship between the amount of pollen dispersed in Sapporo and the number of male flowers observed in Bibai.

図5-5 札幌における花粉飛散量と美唄における雄花数の関係

Table 5-1. Result of forward stepwise multiple regression analysis of amount of pollen dispersed in year t (X_t) on mean monthly temperature and sum of sunlight hours during May to June in year $t-1$ (T_{t-1} S_{t-1}) per X_{t-1} and pollen dispersal in year $t-2$ (X_{t-2}) per X_{t-1} . *Coefficient*, regression coefficient; *Std Coeff*, standardized regression coefficient; R^2 , d.f.-adjusted R^2 .

表5-1 t 年における花粉飛散量 (X_t) に対する $t-1$ 年の5月～6月の月平均気温と日照時間 (T_{t-1} S_{t-1}) と $t-2$ 年の花粉飛散量 (X_{t-2}) についての前進ステップワイズ法重回帰分析の結果 (説明変数は X_{t-1} で除している)

*Coefficient*は回帰係数, *Std Coeff*は標準化回帰係数, R^2 は自由度調整済み決定係数を表す。

Variables	Coefficient	Std Coeff	P	SS	R^2	Total F
$T_{t-1} S_{t-1} X_{t-1}^{-1}$	55.706	1.256	< 0.000015			
$X_{t-2} X_{t-1}^{-1}$	-107.187	-0.421	< 0.0096			
Final model			< 0.00002	4444599	0.945	78.335

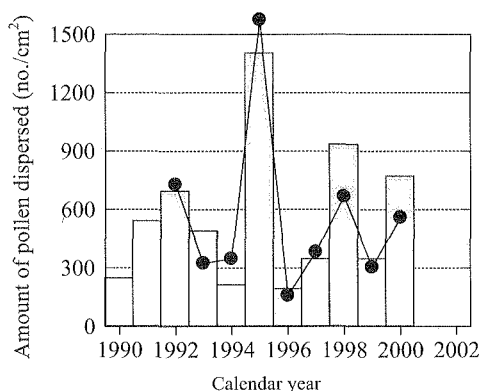


Figure 5-6. Relationship between the observed (vertical bar) and estimated (closed circle) amounts of pollen dispersed.

図5-6 花粉飛散量の観測値（縦棒）と推定値（黒丸）の関係

5-4 考察

5-4-1 豊凶の周期性と変動の大きさ

本研究で扱ったシラカンバにおける豊凶現象の大きさや周期は、他の樹種ほど際立った違いは認められなかった (e.g. Sork *et al.*, 1993; Koenig *et al.*, 1994; Shibata *et al.*, 1998; and reviewed by Silvertown [1980]). 豊凶現象の大きさをみると、シラカンバにおける花粉飛散数の年次変動のCVは66.6%であった。扱うデータの種類とスケールが異なるため単純に比較することはできないが、他のカバノキ属における年次変動の大きさ (Table 5-2) とほぼ互角とみなすことができるだろう。しかし、ブナ科や他のカバノキ科樹種などで報告されているCV (倉本, 1996; Silvertown, 1980; Shibata *et al.*, 1998) と比較すると、非常に低い値であった。

Lalonde and Roitberg (1992) は、種子生産コストと栄養成長コストを基にした単純なシミュレーション・モデルにより、種子生産コストが高いにも関わらず栄養成長コストが低い樹種では、豊凶の指標であるCVが小さくなる傾向があることを示した。一般にカバノキ属の果実（果穂）は他の樹種と比較しても大きく、しかも結実率の低さに関わらず種子散布期までの生残率が非常に高い (Sarvas, 1952; Smith *et al.*, 1990; 水井, 1993)。これは、カバノキ属の果実生産コストが高いことを意味している。一方、カバノキ属は典型的な遷移初期種であり、葉の生産において、タンニンやアルカロイドなどの二次代謝物質や、クチクラ層などの物理的構造に対するコストが比較的少ない (Kikuzawa, 1983, 1991, 1995)。したがって、カバノキ属のように、大きな果実をもちながら遷移初期種である樹種のCVは小さな値を示すと予想される。この議論は、ある程度妥当なものであると考えられる。たとえば、日本における4種のクマシデ属 *Carpinus* (カバノキ科) で調査された豊凶パターンでは、それらの樹種のCVはいずれも150%を越えていた (Shibata *et al.*, 1998)。一般に、クマシデ属は耐陰性が高い遷移後期種と位置付けられており (Kikuzawa, 1983; Koike, 1988; Hewitt, 1998), 遷移後期種では、葉の生産において防御物質にかかるコストが相対的に高い (Kikuzawa, 1983, 1991, 1995)。このように、クマシデ属は同じカバノキ科でありながら、シラカンバとは異なる生態的特性により、シラカンバよりも大きなCVを示したと考えられる。

自己相関分析法によって豊凶周期を検討した結果では、対数変換した場合の-1年のタイム・ラグに、唯一、有意な負の相関が認められただけだった (Fig. 5・1)。水井 (1993) が美瑛市でシラカンバの結実数を調査した結果では、おおよそ2～3年間隔の周期性が視認される。今回の結果でも、統計学上の有意水準 ($p < 0.05$) の条件を緩めて marginaly significant ($0.05 < p < 0.10$) を含めると3年の周期が見出すことがで

Table 5-2 Coefficient of variation (%) in male flower crops and seed crops of *B. pubescens* and *B. verrucosa*. Data were recalculated from Sarvas (1952).

表5-2 *B. pubescens* と *B. verrucosa* における雄花生産量と種子生産量の変動係数 (%)
データは Sarvas (1952) から計算した。

	pollen dispersal	seed crops
<i>B. pubescens</i>	61.9	66.9
<i>B. verrucosa</i>	72.0	61.8

きるが、そもそも、少なくない花粉飛散数や結実数が連続した年でも観察される場合があるため（水井, 1993; Fig. 5-3）、やはり厳密な意味での特定の豊凶周期はないといえる。

5-4-2 花芽分化に関わる資源蓄積と気象条件

繁殖投資量の程度は、繁殖活動に配分し得る同化産物量によって規定される。発達中の果実や開花中の花は同化産物のsinkとして機能するため（Caesar and Macdonald, 1983, 1984; Tuomi *et al.*, 1982, 1988）、新たな花蕾の生産を抑制すると考えられる（Dahl and Strandhede, 1996）。したがって、大きな果実の存在は、開花の年次変動を引き起こす大きな要因になっていると考えられる（Dahl and Strandhede, 1996）。この、sinkの存在による花蕾生産の抑制が、自己相関分析においての-1年のタイム・ラグとのあいだに負の相関が認められる結果になり（Fig. 5-1）、連続する2年間における開花量の反比例関係をもたらしたと考えられる（Fig. 5-4）。同様な反比例関係は、シラカンバと同節の*B. alba*だけではなく（Dahl and Strandhede, 1996）、コナラ属（Koenig and Knops, 2000）やニュージーランドにおける*Dacrydium cupressinum*でも見出されている（Norton and Kelly, 1988）。なお、*D. cupressinum*や一部のコナラ属では、 t 年と $t-2$ 年のあいだに反比例関係が認められているが、それは、果実の成熟に2年を要するためであると考えられる。

HUGSMにおける花粉飛散数とHFRIにおける雄花序生産量とのあいだには、有意な正の相関が認められたため（Fig. 5-5）、シラカンバにおける開花の同調に気象条件が関与していることが強く示唆される。そのため、豊凶モデル式には、気象パラメータが組み込まれることが要求される。今回のモデル式中には、開花前年（ $t-1$ 年）の春季の月平均気温と日照時間が採用された（Table 5-1）。Tyrov and Shamshin（1963）やDahl and Strandhede（1996）も、それぞれロシアのカムチャッカ半島における*B. Ermanii*と、スウェーデン南西部における*B. alba*について、暖かい春が花蕾の発達を促していると報告している。これらの事例から、シラカンバにおいても、蕾が形成されるまでの春季の気象条件が蕾の形成量に大きな影響を与えていると考えられる。

一方、モデル式からは、開花の2年前の花粉飛散数が負の影響を持っていることが示唆された（Table 5-1）。 $t-2$ 年に繁殖投資量と、 $t-1$ 年の春へ繰越す資源量とのあいだにはトレード・オフがあると考えられる。この条件の下において花序原基の分化が前年から繰越された資源量に比例すると考えるならば、 $t-2$ 年に繁殖投資量が多ければ $t-1$ 年における花序原基分化数が少なくなり、逆に $t-2$ 年に繁殖投資量が少なければ $t-1$ 年における花序原基分化数が多くなるはずである。モデル式では、予想通り、 $t-2$ 年の繁殖投資量が負の効果を持っていたため、シラカンバでは、2年前の開花量が当年の開花量を制限する要因の一つになっていることが強く示唆される。ただし、今回作成した豊凶モデルは、現象論的モデルであることから、安定同位体などの分子マーカーを用いることにより、資源の収支を年次間で特定する必要がある。

5-4-3 豊凶現象と資源配分—投資のスイッチングに関して—

カバノキ属では、種子生産量が過剰になった場合、樹冠が枯損することが2例報告されている（Gross, 1972; Dahl and Strandhede, 1996）。しかも、樹冠が枯損した個体の多くは遅かれ早かれ枯死してしまうという（Gross, 1972; Dahl and Strandhede, 1996）。このような過剰な種子生産による樹冠の枯損は、Norton and Kelly（1988）やKelly（1994）が議論する投資のスイッチングswitchingの存在を示唆している。投資のスイッチングとは、資源の配分先を栄養成長から繁殖活動へ切り替えることと定義されている（Norton and Kelly, 1988; Kelly, 1994）。Kellyらによると、投資のスイッチングは幹の直径成長やシュートの伸長成長の極度な減退となって現れるという。Kellyらは、このような例として、針葉樹の年輪幅成長と豊凶の関係を扱ったEis *et al.*（1965）と、カバノキ属の果穂と果穂が着生しているシュートの成長量を調査したTuomi *et al.*（1982）を引用している。

しかしながら、Kellyらの議論には大きな齟齬がある。豊作年における成長の極度な減退というのは、たしかに栄養成長への資源の配分を削って、その削った分を繁殖活動に振り分けた（Eis *et al.*, 1965）と理解されるかもしれない。実際、果実は大きなシンク装置であり、シュート・レベル、または一次枝レベルに

において、当年の光合成同化産物が果実に振り分けられていることが安定同位体を用いた実験によって確認されている（長谷川, 2003; Hasegawa *et al.*, 2003; reviewed in Watson and Casper, 1984）。しかし、それらの実験は、当年の同化産物がどの器官に配分されているのかを示しているに過ぎず、「凶作年に資源蓄積を行っていない」、だとか、「豊作年に前年まで貯蔵してきた資源を使用していない」、ということの意味しているわけではない。いくつかの樹種では、柔組織や根系がデンプンなど多糖類の貯蔵器官であることが示され（黒田, 1999; Miyazaki *et al.*, 2002; Sakai and Sakai, 1998）、さらに豊作年にデンプン量が減少していることから（Miyazaki *et al.*, 2002）、当年の光合成同化産物だけでなく、貯蔵資源も利用していると考えられるべきであろう。以上から、Kellyらのいうスイッチングは、たんに豊凶の結果を説明しただけのものであり、豊凶の発生要因を説明したものではないと考えられる。

加えて、Gross (1972) や Dahl and Strandhede (1996) によって報告された樹冠の枯損事例は、繁殖活動そのもので衰退したものであるかどうかはまったく不明である。近年、カバノキ属における衰退には、立地要因や虫害の影響が大きく関与していることも明らかにされつつある（Selas *et al.*, 2001）。第一、タケ類のような一回繁殖型の植物でない以上、大量開花が原因となって枯死することは繁殖戦略にはなりえない。しかも、Kellyらが引用した、カンバ類のシュートの成長量を扱った Tuomi らの論文には、投資のスイッチングを示唆するような記述がまったくないのである。その Tuomi *et al.* (1982) では、カバノキ属では体制維持や生存に必要とされる以外の余剰な資源を繁殖活動に配分していると議論している。Tuomi らの調査方法には大きな問題点があるものの、Tuomi *et al.* (1982) の議論は、Kelly (1994) が定義した投資のスイッチングとはまったく関係ないものである。以上の背景から、カバノキ属では、投資のスイッチングにほとんど考慮を払う必要はないと考えられる。

5-4-4 シラカンバの豊凶現象の位置付け

資源収支モデルによって、翌年への資源の繰越しを考慮したシミュレーションをした井鷲 (1995) や Isagi *et al.* (1997) の結果では、気象条件や年成長周期を加味していなくても大きな年次変動が発生することが示された。ただし、井鷲らのモデルは、そのまま現実世界への適用が可能なものではない。この点、本研究で提示したシラカンバの豊凶モデルは、井鷲 (1995) や Isagi *et al.* (1997) のモデルの現実世界への発展型といえるだろう。今回構築したモデルの有効性については、北欧のカバノキ属樹種の豊凶現象に対しても当てはめられ、検証されている（Ranta *et al.*, 2005）。

シラカンバにおける開花量の年次変動には、開花前年の春の気象条件がとくに重要な役割を担っていると予想される。たとえば、モデル式中の気象条件を表す変数 (TS) を固定した場合、モデル式による予測値は、花粉飛散数の初期値をどのように設定しても、20年以内に一定値に収束してしまった (Fig. 5-7)。この結果は、気温や日照時間が変動しない環境下では、毎年繁殖投資量が一定になってしまうことを示唆している。裏を返せば、環境条件が変動することにより豊凶が発生しているともいえる。ただし、収束するのは、モデル式の形態が2回差分方程式になっているためでもあることに注意が必要である。Kelly (1994) は、みかけの豊凶は単に環境条件が変動することによりもたらされ、厳密な意味での豊凶（タケ類などの完全な個体間同調を行う一回繁殖型植物でみられる）や一般的な意味での豊凶（多くの樹種でみられる）は、豊凶が種子捕食者に対する適応的な意義をもつことによって発達したものと定義している。同様に、Lalonde and Roitberg (1992) も、捕食方程式を用いたシミュレーションにより、種子捕食者に対する適応が、開花量や結実量などの年次変動の変動幅を増幅させたと推察している。カバノキ属の場合、顕著な捕食圧をもたらす種子捕食者はとくに記述されていない (e.g. Sarvas, 1952)。これは、カバノキ属の種子が他の樹種と比較してあまりにも小さいためであろう。したがって、本研究で対象としたシラカンバの豊凶現象のタイプは、気象条件が年次変動の原動力になっていることや (Table 5-1, Fig. 5-7)、目立った種子寄生者・捕食者がいないという特徴を考慮すると、Kelly (1994) が定義するところの「みかけの豊凶」と位置付けられる可能性がある。ただし、風媒花の特性として、ある一定量以上の開花が前提となってい

るため（第3章参照）、シラカンバにおける豊凶現象は、風媒効率をあげるための戦略であると考えられる。

ここで、Lalonde and Roitberg (1992) と Kelly (1994) が、環境条件そのものは開花量や結実量の年次変動の大きさをさほど増幅させないと議論していることに注意しなくてはならない。なぜならば、今回、年次間における資源配分を考慮し、生態学的に妥当と考えられる気象パラメータを組み込むことで、リアルタイムで実際の年次変動のほとんどを説明することができたのにもかかわらず、シラカンバにおける豊凶の変動幅は気象条件の変動幅よりも格段に大きいためである。なぜ、Lalonde and Roitberg (1992) や Kelly (1994) の議論と今回の結果のあいだに齟齬が生じるのだろうか？ 資源収支モデルは、基本的には豊凶発生の至近要因を説明しているだけである。開花量・結実量が、体制維持や生存に必要とされる以外の余剰な資源に比例している場合、資源収支モデルに立脚したモデルは、豊凶の変動幅や周期に関わらず、どのような樹種でも構築できるはずである。たとえば、シラカンバに比べて非常に長い豊作間隔と大きな変動幅をもつブナにおいても、今回のシラカンバの豊凶モデルと同様なモデルが構築されつつある（今他, 2001）。上述の齟齬が発生するのは、豊凶現象に関わる至近要因を議論した Lalonde and Roitberg (1992) と Kelly (1994) の考えが、データによる裏付けのない、一つの観念論に過ぎないためであると考えられる。

豊凶の進化の背景については、種子寄生者・捕食者との相互作用だけでなく、大量開花にともなう受粉効率の増大も挙げられている (Smith *et al.*, 1990)。カバノキ属においても、大量開花によって受粉効率が增大していることが報告されており (e.g. Sarvas, 1952)、カバノキ属における豊凶現象の進化の要因になったと考えることができる。また、第3章で提示した、風媒花樹木における性比配分モデルにおいても、個体群全体として、あるていど多数の花を着けなければ繁殖が成功しないという状況が生じており (3・18式)、風媒という戦略が大量開花を前提としている可能性がある。それゆえ、今回の結果は、これまで議論されてきた豊凶に関する仮説とその定義に対して再考を求めるものになる。今後、豊凶を説明する仮説と豊凶モデルの関係にとって重要なのは、豊凶現象をこれまでに定義された仮説でどのように分類するか (e.g. Kelly, 1994; 倉本, 1996)、ではなく、豊凶モデルに採用された各パラメータと年成長周期の関係や、各パラメータの全変動に対する寄与率の大きさをそれぞれの仮説でどのように説明すべきか、になるだろう (Kon *et al.*, 2005; Rees *et al.*, 2002)。この場合、1 樹種だけでは議論できないため、さらに多くの樹種において豊凶モデルが作られることが必要とされる。

第6章 総 括

本研究では、シラカンバを材料として、花序を単位とした性比と樹冠内における各性の垂直分布構造、そして毎年の開花数に大きな変動があるという豊凶現象に焦点を当て、シラカンバの開花戦略を検討した。本章では、風媒花の進化的な背景から風媒花の開花戦略を総括する。

一般に、風媒花は、動物媒花と比較して大量の花粉を生産する。それは、動物の多くが記憶によって同一種内の個体間を移動してくれるため、植物にとって信頼できる媒体となっている一方、風は、「風の吹くまま気のむくまま」という言葉が良く言い表しているように、動物と比べて信頼性がかなり低い媒体であり、植物は受粉効率を上げるために大気中に大量の花粉を放出し、高密度の花粉雲を作らなければならない (Whitehead, 1983)。それゆえ、風媒花が進化するためには高密度個体群を形成する必要があったと考えられている (Regal, 1982)。受粉効率が低いために高密度個体群を形成する必要があるということは、局所的な繁殖集団 (*cf.* Lloyd, 1984) を形成しているということを暗示している。実際、個体群内における花粉の受け渡し距離は、花粉が飛散可能な距離よりも非常に狭いということがDNA分析や周到に設計された苗畑での実験などによっても明らかにされており (e.g. Dow and Ashley, 1996; Furukoshi, 1978; 川島 他, 2002; Nilsson and Wästljung, 1987; Streiff *et al.*, 1999)、「局所的な繁殖集団の形成」は確からしい仮定といえる。

局所的な繁殖集団を形成し、個体間で繁殖資源に大きなバラツキがあるという前提の下に、受粉効率がポ

アッソン分布に影響を受ける (Sarvas, 1968; Smith *et al.*, 1990) という性質を組み込んだ雌雄同株の風媒花植物における性比配分の n 人ゲーム・モデルは、個体の繁殖力の増加とともに、個体が雌相、雄相、そして雄一定相となることを予測した。また、雄花数は繁殖力の増加とともに、飽和曲線を描くことを予測した。これまで報告されてきた風媒花植物の性表現、ならびに、今回扱ったシラカンバの性表現は、おおよそ本研究のモデルが予測した傾向と似た傾向を示していた。個体によって繁殖資源にバラツキがあるのは、自然界ではごく普通のことであり (e.g. Yamaguchi, 1985)、これが局所的な繁殖集団のなかでゲーム的状况を形成することになり、性表現の可塑性を発達させたと予想される。

また、固着性で移動できない植物は、花粉や種子を、それぞれ効率よく雌花の柱頭や更新にとってのセーフ・サイトに到達させなくてはならない。種子散布の場合、単位面積当たりのセーフ・サイト数が一定と仮定すると、セーフ・サイトにたどり着く種子数は、散布範囲が広がるほど多くなると考えられる。一般に、散布体の散布距離は高さ依存であると考えられ、風散布種子の場合も放出位置の高さに強く依存している (Greene and Johnson, 1989)。それゆえ、雌器官の場合、樹冠上部に集中する傾向には適応的意義がある。ところが、風媒花粉の散布については、すでに第3章で述べたように、大気中の花粉密度が低くなると受粉効率が極度に劣るようになる。遠くに散布すると、当然、大気中の花粉密度が低くなるため、樹冠上部に雄器官を集中させることに適応的意義はないだろう。このような背景を考えると、雌雄間で繁殖コストに差がない種では、雄花序よりも雌花序の方がより樹冠上部に分布する傾向があると予想される。実際、シラカンバの樹冠内において花の垂直分布パターンをみると、開花数が多くなるほど、雄花序よりも雌花序の方がより樹冠上部に分布する傾向が強まった (第4章)。

雌花序と雄花序のあいだで樹冠内における垂直分布パターンに違いが認められたが、一次枝レベルでは、個体レベルと同様なシステムによって性比配分が成されていることが示唆された (第4章)。植物体が、半ば独立の維管束系の集まりである (Watson and Casper, 1984) という考え方があるが、その考えに従うと、シラカンバの一次枝は半ば独立しているがゆえに、一次枝ごとの総開花量に応じて雌花序と雄花序の作り分けが行われていると推察される。また、一次枝が個体に半ば従属しているがゆえに、一次枝ごとの性比配分が個体の性比に影響を受けているのだろう (たとえば雄比が1の場合、各一次枝の雄比は1未満にはならない)。個体内の各一次枝が、どのようなシステムの下で個体に従属しているのか現段階では不明であるが、個体の繁殖資源量に依存したシステムであることだけは確かだろう。

風媒花植物における花粉の大量生産は、大量生産の経済に基づくスケール・メリットを利用していると考えられる (Norton and Kelly, 1988)。それゆえ、豊凶現象を検討する上で、この大量生産の経済を強く意識しなくてはならない。実際、多くの風媒花樹種において、開花量が少ない年ほど、また個体密度が低くなるほど、結実率が指数関数的に減少している様子が報告されてきた (e.g. Nilson and Wästljung, 1987; Sarvas, 1952; Sork *et al.*, 1993; Shibata *et al.*, 1998)。それゆえ、風媒花植物が結実率を向上させるためには大量の花粉を放出する必要があるが、これが豊凶現象の進化の究極要因を説明する風媒仮説 (受粉効率仮説) を支持する根拠となっている。また、第3章で論じた性比配分の数理モデルにおいて、集団の開花量がある一定数以上でないと性比配分戦略が成り立たないことを示していたことから、大量開花というのは風媒戦略の前提条件であると考えられる。

ただし、繁殖活動は、資源収支上、個体にとって多大なコストであるため、毎年、大量に開花・結実し続けることは不可能である。そのため、ある一定期間、資源を蓄積し、近接する同種個体が感知できるような気象条件などによって、開花を促すという戦術が採用されることになる。今回、資源収支モデルに基づいて作成した豊凶モデルには、花芽の分化時期以前である5月～6月の日照時間と月平均気温が組み込まれた (第5章)。熱帯降雨林のフタバガキ科樹種が稀に起こる低温を引き金にしている (Ashton *et al.*, 1988; 井上, 1998, 2001) のとは対照的に、北方系のカバノキ属は、より好適な生育環境を花芽分化の引き鉄に利用している可能性がある。また、シラカンバの豊凶の周期は短く、また変動幅は小さい傾向があったが、これはカバノキ属樹種の種子1個あたりの製造コストが小さいことに起因すると考えられる (cf. 井上, 1995; Isagi *et al.*, 1997; Lalonde and Roitberg, 1992)。これはそのまま、カバノキ属樹種の種子を捕食する動物や寄生する菌がほとんどいないということを意味している (cf. Sarvas,

1952)。たとえば、ブナ科樹種のように大きな種子を着ける樹種では、種子に対する捕食圧がきわめて高い (Jensen, 1982; McShea, 2000; 箕口, 1995; Wolff, 1996)。そのため、翌年も続けて多量の結実が行われると、捕食圧を低く抑えておくことが不可能になる (Yasaka *et al.*, 2002)。こうして、ブナ科樹種などの大きな種子を着ける樹種では、豊凶の周期が長く、変動幅を大きくする戦略が採用されたと考えられている (Kon *et al.*, 2005; Lalonde and Roitberg, 1992)。裏返せば、シラカンバのように種子が捕食されないような樹種では、風媒効率の高さが保証される限り、豊凶周期と変動幅を極度に大きくする戦略を採用する必要はない、ということであろう。

以上のように、本論文ではシラカンバの開花戦略について資源配分の視点から検討し、現実的な傾向に沿った予測・解釈が可能になった。今回はおもにシラカンバを対照にしたが、基本的な理論的背景が非常に単純であるため、他の雌雄同株の風媒花高木種における開花戦略についても、同様な理論を適用できる可能性がある。

引用文献

- Abul-Fatih, H.A., Bazzaz, F.A. and Hunt, R. 1979 The biology of *Ambrosia trifida* L. III. Growth and biomass allocation. *New Phytol.* **83**: 829-838.
- Aizen, M.A. and Kenigsten, A. 1990 Floral sex ratios in scrub oak (*Quercus ilicifolia*) vary with microtopography and stem height. *Can. J. Bot.* **68**: 1364-1368.
- Allen, R.B. and Platt, K.H. 1990 Annual seedfall variation in *Nothofagus solandri* (Fagaceae), Canterbury, New Zealand. *Oikos* **57**: 199-206.
- Allison, T.D. 1990 Pollen production and plant density affect pollination and seed production in *Taxus canadensis*. *Ecology* **71**: 516-522.
- Arista, M. and Talavera, S. 1997 Gender expression in *Abies pinsapo* BOISS., a Mediterranean Fir. *Ann. Bot.* **79**: 337-342.
- 浅井達弘・木幡靖夫・由田茂一・対馬俊之 1993 フェラーバンチャによる複層林の上木伐倒の試み. 日林北支論 **41**: 246-248.
- Ashton, P.S., Givinish, T.J. and Appanah, S. 1988 Staggered flowering in the Dipterocarpaceae. *Am. Nat.* **132**: 44-66.
- Bickel, A.M. and Freeman, D.C. 1993 Effects of pollen vector and plant geometry on floral sex ratio in monoecious plants. *Am. Mid. Nat.* **130**: 239-247.
- Bierzychudek, P. 1984 Determinants of gender in Jack-in-the-pulpit: the influence of plant size and reproductive history. *Oecologia* **65**: 14-18.
- Burd, M. and Allen, T.F.H. 1988 Sexual allocation strategy in wind-pollinated plants. *Evolution* **42**: 403-407.
- Caesar, J.C. and Macdonald, A.D. 1984 Shoot development in *Betula papyrifera*. V. Effect of male inflorescence formation and flowering on long shoot development. *Can. J. Bot.* **62**: 1708-1713.
- Campbell, D.R. 2000 Experimental tests of sex-allocation theory in plants. *Tree* **15**: 227-232.
- Cecich, R.A. and Sullivan, N.H. 1999 Influence of weather at time of pollination on acorn production of *Quercus alba* and *Quercus velutina*. *Can. J. For. Res.* **29**: 1817-1823.
- Charlesworth, D. and Charlesworth, B. 1981 Allocation of resources to male and female functions in hermaphrodites. *Biol. J. Linn. Soc.* **15**: 57-74.
- Charnov, E.L. 1982 The Theory of Sex Allocation. Princeton University Press, New Jersey.
- Cruden, R.W. 1977 Pollen-ovule ratios: A conservative indicator of breeding systems in flowering plants. *Evolution* **31**: 32-46.
- Dahl, A.E. and Fredrikson, M. 1996 The timetable for development of maternal tissues sets the stage for male genomic selection in *Betula pendula* (Betulaceae). *Am. J. Bot.* **83**: 895-902.

- Dajoz, I. and Sandmeier, M. 1997 Plant size effects on allocation to male and female functions in pearl millet, a hermaphroditic wind-pollinated species. *Can. J. Bot.* **75**: 228-235.
- Dancik, B.P. and Barnes, B.V. 1972 Natural variation and hybridization of yellow birch and bog birch in southeastern Michigan. *Silvae Genet.* **21**: 1-9.
- Daoust, G., Plourde, A. and Beaulieu, J. 1995 Influence of crown size and maturation on flower production and sex expression in *Picea glauca* treated with gibberellin A_{4/7}. *Tree Physiol.* **15**: 471-475.
- de Jong, T.J. and Klinkhamer, P.G.L. 1989 Size-dependency of sex-allocation in hermaphroditic, monocarpic plants. *Func. Ecol.* **3**: 201-206.
- Delph, L.F. and Wolf, D.E. 2005 Evolutionary consequences of gender plasticity in genetically dimorphic breeding systems. *New Phytol.* **166**: 119-128.
- Devlin, B., Clegg, J. and Ellstrand, N.C. 1992 The effect of flower production on male reproductive success in wild radish populations. *Evolution* **46**: 1030-1042.
- Dick, C.W., Etchelecu, G. and Austerlitz, F. 2003 Pollen dispersal of tropical trees (*Dinizia excelsa*: Fabaceae) by native insects and African honeybees in pristine and fragmented Amazonian rainforest. *Mol. Ecol.* **12**: 753-764.
- Dow, B.D. and Ashley, M.V. 1998 High levels of gene flow in bur oak revealed by paternity analysis using microsatellites. *J. Hered.* **89**: 62-70.
- Eis, S., Garman, E.H. and Ebell, L.F. 1965 Relation between cone production and diameter increment of Douglas fir (*Pseudotsuga menziesii* MIRB.), Grand fir (*Abies grandis* [DOUGL.] LINDL.), and western white pine (*Pinus monticola* DOUGL.). *Can. J. Bot.* **43**: 1553-1559.
- Embelin, J., Savage, M. and Woodman, R. 1993 Annual variations in the concentrations of *Betula* pollen in the London area, 1961-1990. *Grana* **32**: 359-363.
- Feller, W. 1968 An introduction to probability theory and its application. 3rd edit. Wiley, New York.
- *Fisher, R.A. 1930 The Genetical Theory of Natural Selection. Clarendon Press, Oxford.
- Forcella, F. 1981 Ovule cone production in pinyon: Negative exponential relationship with late summer temperature. *Ecology* **62**: 488-491.
- Fox, J.F. 1993 Size and sex allocation in monoecious woody plants. *Oecologia* **94**: 110-113.
- Freeman, D.C., McArthur, E.D., Harper, K.T. and Blauer, A.C. 1981 Influence of environment on the floral sex ratio of monoecious plants. *Evolution* **35**: 194-197.
- Furukoshi, T. 1978 Studies on pollen control in a seed orchard of sugi, *Cryptomeria japonica* D. Don. *Bull. For. For. Prod. Res. Inst.* **300**: 41-120.
- Gleeson, S.C. 1982 Heterodichogamy in walnuts: inheritance and stable ratios. *Evolution* **36**: 892-902.
- Goubitz, S. 2001 Reproduction ecology of *Pinus halepensis*: a monoecious, wind-pollinated and partially serotinous Mediterranean pine tree. Proefschrift Universiteit, Utrecht.
- Greene, D.F. and Johnson, E.A. 1989 A model of wind dispersal of winged or plumed seeds. *Ecology* **70**: 339-347.
- Greene, D.F. and Johnson, E.A. 1993 Seed mass and dispersal capacity in wind-dispersed diaspores. *Oikos* **67**: 69-74.
- Gross, H.L. 1972 Crown deterioration and reduced growth associated with excessive seed production by birch. *Can. J. Bot.* **50**: 2431-2437.
- Hamilton, W.D. 1967 Extraordinary sex ratios. *Science* **156**: 477-488.
- 原田泰志 1993 手取り一定の法則と花の二型性. 種生物学研究 **17**: 43-48.
- 長谷川成明 2003 樹体内の光合成産物の移動と樹木のモジュール性. 生物科学 **54**: 147-153.
- Hasegawa, S., Koba, K., Tayasu, I., Takeda, H. and Haga, H. 2003 Carbon autonomy of reproductive shoots of

- Siberian alder (*Alnus hirsuta* var. *sibirica*). *J. Plant Res.* **116**: 183-188.
- Hashimoto, R. 1990 Analysis of the morphology and structure of crowns in a young sugi (*Cryptomeria japonica*) stand. *Tree Physiol.* **6**: 119-134.
- Hashimoto, R. 1991 Canopy development in young sugi (*Cryptomeria japonica*) stands in relation to changes with age in crown morphology and structure. *Tree Physiol.* **8**: 129-143.
- Hashimoto, R. 1992 Distribution structure of foliage and the light interception in a young *Cryptomeria japonica* stand. *J. Jpn. For. Soc.* **74**: 466-474.
- Healy, W.M., Lewis, A.M. and Boose, E.F. 1999 Variation of red oak acorn production. *For. Ecol. Mngt.* **116**: 1-11.
- Heinrich, B. 1975 Bee flowers: a hypothesis on flower variety and blooming times. *Evolution* **29**: 325-334.
- Hewitt, N. 1998 Seed size and shade-tolerance: A comparative analysis of North American temperate trees. *Oecologia* **114**: 432-440.
- 北海道水産林務部 2000 平成11年度 北海道林業の動向. 北海道, 札幌.
- 飯泉 茂 1991 ファイアーエコロジー・火の生態学. 192pp, 東海大学出版会, 東京.
- Imada, M., Nakai, T., Nakamura, T., Mamuchi, T., and Takagashi, Y. 1990 Acorn dispersal in natural stands of Mizunara (*Quercus mongolica* var. *grosseserrata*) for twenty years. *J. Jpn. For. Soc.* **72**: 426-430.
- 井上民二 1998 生命の宝庫・熱帯雨林. 213pp, NHKライブラリー, 東京.
- 井上民二 2001 熱帯雨林の生態学—生物多様性の世界を探る—. 347pp, 八坂書房, 東京.
- 井鷲裕司 1995 植物個体の物質収支モデルで mastig を考える. 個体群生態学会会報 **52**: 49-54.
- Isagi, Y., Sugimura, K., Sumida, A. and Ito, H. 1997 How dose mastig happen and synchronize? *J. Theor. Biol.* **187**: 231-239.
- 板鼻直栄・河野耕蔵・長坂寿俊・生方正俊 1997 シラカンパ属の種内及び種間交雑における種子の稔性. 日林北支論 **45**: 25-27.
- 伊藤嘉昭・山村則男・嶋田正和 1992 動物生態学. 蒼樹書房, 東京.
- Janzen, D.H. 1974 Tropical blackwater rivers, animals, and mast fruiting by the Dipterocarpaceae. *Biotropica* **6**: 69-103.
- Jensen, T.S. 1982 Seed production and outbreaks of non-cyclic rodents populations in deciduous forests. *Oecologia* **54**: 184-192.
- Jordano, P. 1991 Gender variation and expression of monoecy in *Juniperus phoenica* (L.) (Cupressaceae). *Bot. Gaz.* **152**: 476-485.
- 川島茂人・松尾和人・杜 明遠・岡 三徳・大同久明・高橋裕一・小林俊弘・井上 聡・米村正一郎 2002 花粉によるトウモロコシの交雑率とドナー花粉源距離との関係. 日本花粉学会会誌 **48**: 1-12.
- Kelly, D. 1994 The evolutionary ecology of mast seeding. *Tree* **9**: 465-470.
- Kikuzawa, K. 1983 Leaf survival of woody plants in deciduous broad-leaved forests. 1. Tall trees. *Can. J. Bot.* **61**: 2133-2139.
- Kikuzawa, K. 1987 Regeneration and stand-density control for young birch stands in subalpine zone of Hokkaido. In Fujimori T and Kimura M (ed.), Human Impacts and Management of Mountain Forests, pp. 305-314, Forestry and Forest Products Research Institute, Ibaraki.
- Kikuzawa, K. 1988 Intraspecific competition in a natural stand of *Betula ermanii*. *Ann. Bot.* **61**: 727-734.
- Kikuzawa, K. 1991 A cost-benefit analysis of leaf habit and leaf longevity of trees and their geographical patterns. *Am. Nat.* **138**: 1250-1263.
- Kikuzawa, K. 1995 Leaf phenology as an optimal strategy for carbon gain in plants. *Can. J. Bot.* **73**: 158-163.
- 菊沢喜八郎 1995 植物の繁殖生態学. 蒼樹書房, 東京.

- Kimura, M., Seiwa, K., Suyama, Y. and Ueno, N. 2003 Flowering system of heterodichogamous *Juglans ailanthifolia*. *Plant Sp. Biol.* **18**: 75-84.
- Klinkhamer, P.G.L. and de Jong, T.J. 1997 Size dependent allocation to male and female reproduction. In Bazzaz FA and Grace J (eds.), pp. 211-229, Plant resource allocation, Academic Press, London.
- Klinkhamer, P.G.L., de Jong, T.J. and Metz, H. 1997 Sex and size in cosexual plants. *Trends Ecol. Evol.* **12**: 260-265.
- Koenig, W.D. and Knops, J.M.H. 2000 Patterns of annual seed production by northern Hemisphere trees: A global perspective. *Am. Nat.* **155**: 59-69.
- Koenig, W.D., Mumme, R.L., Carmen, W.J. and Stanback, M.T. 1994 Acorn production by oaks in central California: variation within and among years. *Ecology* **75**: 99-109.
- Koike, T. 1988 Leaf structure and photosynthetic performance as related to the forest succession of deciduous broad-leaved trees. *Plant Sp. Biol.* **3**: 77-87.
- Koike, F., Tabata, H. and Malla, S.B. 1990 Canopy structures and its effect on shoot growth and flowering in subalpine forests. *Vegetatio* **86**: 101-113.
- 今 博計・小山浩正 2000 ジベレリン処理によるヒノキアスナロの種子生産. 日林誌 **82**: 148-153.
- 今 博計・小山浩正・寺沢和彦・八坂通泰・長坂 有 2001 ブナの結実予測 (IV) —開花の同調性は気象要因で説明できるか?—. 日林北支論 **83**: 66-68.
- Kon, H., Noda, T., Terazawa, K., Koyama, H. and Yasaka, M. 2005 Evolutionary advantage of mast seeding in *Fagus crenata*. *J. Ecol.* **93**: 1148-1155.
- 小山浩正 2000 シラカンバの発芽フェノロジーと適応戦略としての意義. 北海道大学大学院博士論文 (農学).
- 小山浩正・今 博計・寺沢和彦・八坂通泰 2001 ブナの新しい更新技術 (I) —どこでもできるブナの豊凶予測手法—. 北方林業 **53**: 145-150.
- Kozłowski, T.T. and Clausen, J.J. 1966 Shoot growth characteristics of heterophyllous woody plants. *Can. J. Bot.* **44**: 827-843.
- Krüssmann, G. 1976 Handbuch der laubgehölze. Verlag Paul Parey, Berlin und Hamburg.
- Kramer, P.J. and Kozłowski, T.T. 1979 Physiology of woody plants. Academic Press, New York.
- Kudo, G. 1993 Size-dependent resource allocation pattern and gender variation of *Anemone debilis* FISCH. *Plant Sp. Biol.* **8**: 29-34.
- 倉本恵生 1993 ミズナラの堅果生産の年変動現象と発生機構. 北海道大学大学院農学研究科林学専攻博士論文.
- 黒田慶子 1999 樹木の構造と機能, 鈴木和夫 (編著) 樹木医学, pp57-82, 朝倉書店, 東京.
- Lalonde, R.G. and Roitberg, B.D. 1992 On the evolution of masting behavior in trees: predation or weather? *Am. Nat.* **139**: 1293-1304.
- Lechowicz, M.J. 1984 The effects of individual variation in physiological and morphological traits on the reproductive capacity of the common cocklebur, *Xanthium strumarium* L. *Evolution* **38**: 833-844.
- Lemen, C. 1980 Allocation of reproductive effort to the male and female strategies in wind-pollinated plants. *Oecologia* **45**: 156-159.
- Linhart, Y.B. and Mitton, J.B. 1985 Relationships among reproduction, growth rates, and protein heterozygosity in ponderosa pine. *Am. J. Bot.* **72**: 180-184.
- Lloyd, D.G. 1984 Gender allocation in outcrossing cosexual plants. In Dirzo R and Sarukhan J (eds.), pp 277-300, Perspectives on plant population ecology, Sinauer Associates, Sunderland.
- Lovett Doust, J. and Cavers, P.B. 1982 Sex and gender dynamics in jack-in-the-pulpit, *Arisaema triphyllum*

- (Araceae). *Ecology* **63**: 797-808.
- Macdonald, A.D. and Mothersill, D.H. 1983 Shoot development in *Betula papyrifera*. I. Short-shoot organogenesis. *Can. J. Bot.* **61**: 3049-3065.
- Macdonald, A.D., Mothersill, D.H. and Caesar, J.C. 1983 Shoot development in *Betula papyrifera*. III. Long-shoot organogenesis. *Can. J. Bot.* **63**: 437-445.
- 眞坂一彦 2000 ダケカンバ二次林の間伐適期と間伐適正密度. 光珠内季報 **120**: 8-11.
- Masaka, K. and Sato, H. 2002 Acorn production by Kashiwa oak (*Quercus dentata*) in a coastal forest under the fluctuated weather conditions. *Can. J. For. Res.* **32**: 9-15.
- Matsuda, H. and Harada, Y. 1990 Evolutionary stable stalk to spore ratio in cellular slime molds and the law of equalization in net incomes. *J. Theor. Biol.* **147**: 329-344.
- Matthews, J.D. 1955 The influence of weather on the frequency of beech mast years in England. *Forestry* **28**: 107-116.
- McKone, M.J. and Tonkyn, D.W. 1986 Intrapopulation gender variation in common ragweed (Asteraceae: *Ambrosia artemisiifolia* L.), a monoecious, annual herb. *Oecologia* **70**: 63-67.
- McKone, J.M., Lund, C.P. and O'Brien, J.M. 1998 Reproductive biology of two dominant prairie grasses (*Andropogon gerardii* and *Sorghastrum nutans*, Poaceae): male-biased sex allocation in wind-pollinated plants? *Am. J. Bot.* **85**: 776-783.
- McShea, W.J. 2000 The influence of acorn crops on annual variation in rodent and bird populations. *Ecology* **81**: 228-238.
- 箕口秀夫 1995 森の母はきまぐれ—ブナのmastingはどこまで解明されたか—. 個体群生態学会会報 **52**: 33-40.
- Miyazaki, Y., Hiura, T. and Funada, R. 2002 Allocation of resources to reproduction in *Styrax obassia* in a masting year. *Ann. Bot.* **89**: 767-772.
- 水井憲雄 1993 落葉広葉樹の種子繁殖に関する生態学的研究. 北海道林試研報 **30**: 1-67.
- Murakami, N. and Maki, M. 1992 Sex allocation ratio in a wind-pollinated self-incompatible monoecious tree, *Alnus firma* SIEB. et ZUCC. *Plant Sp. Biol.* **7**: 97-101.
- Nash, J. 1951 Non-cooperative games. *Ann. Math.* **54**: 286-295.
- Niklas, K.J. 1985 The aerodynamics of wind pollination. *Bot. Rev.* **51**: 328-386.
- Nilsson, S.G. and Wästljung, U. 1987 Seed predation and cross-pollination in mast-seeding beech (*Fagus sylvatica*) patches. *Ecology* **68**: 260-265.
- 野間直彦 1995 照葉樹林液果樹種の結実数の7年間の変動. 個体群生態学会会報 **52**: 41-48.
- Norton, D.A. and Kelly, D. 1988 Mast seeding over 33 years by *Dacrydium cupressinum* LAMB. (rimu)(Podocarpaceae) in New Zealand: The importance of economies of scale. *Func. Ecol.* **2**: 399-408.
- 岡田 章 1996 ゲーム理論. 有斐閣, 東京.
- 沖津 進 1987 ダケカンバ帯. 伊藤浩司編, 北海道の植生 第4章2節, pp168-199, 北海道大学図書刊行会, 札幌.
- 小沢準二郎 1964 北海道の造林用種子. 北方林業叢書 **27**, 北方林業会, 札幌.
- Pendleton, R.L., Freeman, D.C., McArthur, E.D. and Sanderson, S.C. 2000 Gender specialization in heterodichogamous *Grayia brandegei* (Chenopodiaceae): evidence for an alternative pathway to dioecy. *Am. J. Bot.* **87**: 508-516.
- Pianka, E.R. 1978 Evolutionary Ecology (2nd ed.). Harper and Row Publishers, New York.
- Piovesan, G. and Adams, J.M. 2001 Masting behaviour in beech: linking reproduction and climatic variation. *Can. J. Bot.* **79**: 1039-1047.

- Ranta, H., Oksanen, A., Hokkanen, T., Bondestam, K. and Heino, S. 2005 Masting by *Betula*-species; applying the resource budget model to north European data sets. *Int. J. Biomet.* **49**: 146-151.
- Rees, M., Kelly, D. and Bjørnstad, O.N. 2002 Snow tussocks, chaos, and the evolution of mast seeding. *Am. Nat.* **160**: 44-59.
- Regal, P.J. 1982 Pollination by wind and animals: ecology of geographic patterns. *Ann. Rev. Ecol. System.* **13**: 497-524.
- 齋藤秀樹・今井英行・中口 努・久後地平・川瀬博隆・竹岡政治 1989 林齢の異なるミズナラ林にける雄花、花粉、雌花及び種子生産の比較. 京都府立大学学術報告 農学**41**: 46-58.
- 齋藤秀樹・井坪豊明・竹岡政治 1991 コナラ林の再生産器官の生産量－種子生産のための同化産物の投資. 京都府立大農演報**35**: 1-14.
- Sakai, A. and Sakai, S. 1998 A test for the resource remobilization hypothesis: tree sprouting using carbohydrates from above-ground parts. *Ann. Bot.* **82**: 213-216.
- Sakai, A. and Sakai, S. 2003 Size-dependent ESS sex allocation in wind-pollinated cosexual plants: fecundity vs. stature effects. *J. Theor. Biol.* **222**: 283-295.
- 酒井聡樹・高田壮則・近 雅博 1999 生き物の進化ゲーム－進化生態学最前線：生物の不思議を解く－. 共立出版, 東京.
- Sarvas, R. 1952 On the flowering of birch and the quality of seed crop. *Comm. Instit. For. Fenn.* **40**: 1-38.
- Sarvas, R. 1955 Investigations into the flowering and seed quality of forest trees. *Comm. Instit. For. Fenn.* **45**: 1-37.
- Sarvas, R. 1968 Investigations on the flowering and seed crop of *Picea abies*. *Comm. Instit. For. Fenn.* **67.5**: 1-84.
- Sato, H. and Hiura, T. 1998 Estimation of overlapping seed shadows in a northern mixed forest. *For. Ecol. Mngt.* **104**: 69-76.
- Selås, V. 2000 Seed production of a masting dwarf shrub, *Vaccinium myrtillus*, in relation to previous reproduction and weather. *Can. J. Bot.* **78**: 423-429.
- Selås, V., Hogstad, O., Anderson, G., and von Proschwitz, T. 2001 Population cycles of autumnal moth, *Epirrita autumnata*, in relation to birch mast seeding. *Oecologia* **129**: 213-219.
- Selås, V., Piovesan, G., Adams, J.M. and Bernabei, M. 2002 Climatic factors controlling reproduction and growth of Norway spruce in southern Norway. *Can. J. For. Res.* **32**: 217-225.
- Sharp, W.M. and Chisman, V.G. 1961 Flowering and fruiting in the white oaks. I. Staminate flowering through pollen dispersal. *Ecology* **42**: 365-372.
- Shibata, M., Tanaka, H. and Nakashizuka, T. 1998 Causes and consequences of mast seed production of four co-occurring *Carpinus* species in Japan. *Ecology* **79**: 54-64.
- Shibuya, M. 1994 Maximum yield and the C-D effects in natural white birch stands. *Ecol. Res.* **9**: 325-332.
- Shibuya, M. and Igarashi, T. 1992 Stand dynamics in a young birch (*Betula ermanii*) stand and its competition process inferred from the frequency distribution of above-ground organ weight. *J. Jpn. For. Soc.* **74**: 102-108.
- Silvertown, J.W. 1980 The evolutionary ecology of mast seeding in trees. *Biol. J. Linn. Soc.* **14**: 235-250.
- Smith, C.C. 1981 The facultative adjustment of sex ratio in lodgepole pine. *Am. Nat.* **118**: 297-305.
- Smith, C.C., Hamrick, J.L. and Kramer, C.L. 1990 The advantage of mast years for wind pollination. *Am. Nat.* **136**: 154-166.
- Smith, R.F. 1998 Effects of stem injections of gibberellin A_{4/7} and paclobutrazol on sex expression and the within-crown distribution of seed and pollen cones in black spruce (*Picea mariana*). *Can. J. For. Res.* **28**: 641-651.
- Sokal, R.R. and Rohlf, F.J. 1995 Biometry. 3rd ed. W. H. Freeman and Company, New York.

- Sork, V.L., Bramble, J. and Sexton, O. 1993 Ecology of mast-fruiting in three species of North American deciduous oaks. *Ecology* **74**: 528-541.
- Streiff, R., Ducousso, A., Lexer, C., Steinkellner, H., Gloessl, J. and Kremer, A. 1999 Pollen dispersal inferred from paternity analysis in a mixed oak stand of *Quercus robur* L. and *Q. petraea* (MATT.) LIEBL. *Mol. Ecol.* **8**: 831-841.
- 田辺秀男 1980 続 北海道の昆虫. 長谷川仁監修, 北海道新聞社.
- 田中 浩 1995 樹木はなぜ種子生産を大きく変動させるのか. 個体群生態学会会報 **52**: 15-26.
- 寺澤和彦・柳井清治・八坂通泰 1995 ブナの種子生産特性 (I) 北海道南西部の天然林における 1990 年から 1993 年の堅果の落下量と品質. 日林誌 **77**: 137-144.
- 東北林木育種場・東北林木育種場奥羽支場 1976 実践採種穂園の管理. 東北林木育種場, 盛岡.
- Tuomi, J., Niemelä, P. and Mannila, R. 1982 Resource allocation on dwarf shoots of birch (*Betula pendula*): Reproduction and leaf growth. *New Phytol.* **91**: 483-487.
- Tuomi, J., Vuorisalo, T., Niemelä, P., Nisula, S. and Jormalainen, V. 1988 Localized effects of branch defoliations on weight gain of female inflorescences in *Betula pubescens*. *Oikos* **51**: 327-330.
- Tyrov, V.G. and Shamshin, V.A. 1963 Silvicultural characteristics of *Betula ermanii* stands in Kamchatka. In Kabanov NE (ed.), Forests in Kamchatka and Its Management. pp259-296, Science Academy of USSR, Moscow. (in Russian)
- Waller, D.M. 1979 Models of mast fruiting in trees. *J. Theor. Biol.* **80**: 223-232.
- Wang, T., Hagqvist, R. and Tigerstedt, P.M.A. 1999 Inbreeding depression in three generations of selfed families of silver birch (*Betula pendula*). *Can. J. For. Res.* **29**: 662-668.
- 鷺谷いづみ 1996 オオブタクサ、闊うー競争と適応の生態学ー. 平凡社自然叢書 **34**, 平凡社, 東京.
- 渡邊定元 1996 特集 カバノキ属ーカバノキの仲間たちー. 林業技術 **655**: 7-11.
- ワトソン, L. 1984 風の博物誌, 木幡和枝訳, 河出書房新社, 東京. (邦訳) Watson L, Heaven's Breath.
- Watson, M.A. and Casper, B.B. 1984 Morphogenetic constraints on patterns of carbon distribution in plants. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* **15**: 233-258.
- Whitehead, D.R. 1983 Wind pollination: some ecological and evolutionary perspectives. In Real L (ed.), Pollination Biology, pp. 97-108.
- Willson, M.F. and Ruppel, K.P. 1984 Resource allocation and floral sex ratios in *Zizania aquatica*. *Can. J. Bot.* **62**: 799-805.
- Wolff, J.O. 1996 Population fluctuations of mast-eating rodents are correlated with production of acorns. *J. Mammal.* **77**: 850-856.
- 矢原徹一 1995 花の性ーその進化を探るー. 東京大学出版会, 東京.
- Yamaguchi, Y. 1985 Sex ratios of an aphid subject to local mate competition with variable maternal condition. *Nature* **318**: 460-462.
- 山と溪谷社 2000 樹に咲く花, 離弁花類1. 山溪ハンディ図鑑3, 山と溪谷社, 東京.
- Yasaka, M., Terazawa, K., Koyama, H. and Kon, H. 2003 Masting behavior of *Fagus crenata* in northern Japan: spatial synchrony and pre-dispersal seed predation. *For. Ecol. Mngt.* **184**: 277-284.

補記) *印の論文は直接参照できなかった