学位論文題名

「ミズナラの堅果生産の年変動現象と発生機構」

学位論文内容の要旨

樹木の種子生産の年変動は一般に豊凶と呼ばれ、古くから知られている現象であるが、これまで詳細で定量的な研究はほとんど行われてこなかった。そこで本研究では、北海道の天然林の主要林冠樹種であるミズナラを対象として、種子(堅果)生産の年変動を個体ベースから定量的に捉え、また、開花から堅果の成熟までの一連の過程を通じて解析を行い、年変動のパターン、発生要因および機構について検討を行った。

1. 北海道大学雨竜地方演習林母子里地区の3林分における、合計53本のミズナラ林冠木を対象とした採取データをもとに、1981年から1993年までの13年間の変動を解析した。堅果生産の年変動はきわめて大きく、全個体の平均でみると変動のピークは、1984年、1987年、1989年、1992年の4回観察された。このうち1987年が最も多く平均4094個、多い個体で15000個に達していた。一方堅果生産がほとんどみられない不作年は1986年、1988年、1990年の3回観察された。年変動についての変動係数は193.5%であった。この値は、個体ベースの長期測定から年変動が明らかにされている同属(コナラ属)樹種を含む例と比較して最も大きかった。また、年生産数の頻度分布は二山型を示し、豊作年と不作年に二極分化した堅果生産パターンをもつことがうかがえた。

2. 各個体間および各林分間の堅果生産の年変動パターンはいず

れも有意な順位相関を示し、林分内の個体間、さらに、互いに数km離れた3林分間でもきわめて強く同調していることが明らかになった。豊作年（変動のピーク年）は、2～3年間隔で認められたが、自己相関分析の結果では全個体の平均、各林分の個体平均および各個体のいずれのレベルでも有意な周期は認められなかった。

3. 各年における個体の堅果生産性の相対順位は比較的安定しており、堅果生産性は個体サイズにおおよそ規定されていた。平均的な生産量の多い個体ほど堅果生産の変動が比較的小さい傾向がみられたが、変動の大きさは個体サイズには依存していなかった。

4. ミズナラの堅果生産の年変動に認められた以上のような特徴を、年変動をめぐる仮説の予測と比較検討した。種子生産の年変動には、外的ないし生理的な条件の変動にしたがって起こる反応に過ぎないとする見解と、効果的な受粉や種子の食害回避など繁殖上の意義をもつ結実習性であるとする見解があり、後者が真正な定義での豊凶（Masting）とされている。本研究で明らかにされたミズナラの堅果生産の年変動は、変動の大きさなどから、豊凶に該当することが示唆された。

5. 変動を引き起こす要因として考えられてきた様々な気象要因の影響を、堅果生産の13年間の変動データと調査地最寄の演習林母子里作業所の気象観測データをもとに分析した。既存の報告をもとに、堅果生産に影響を及ぼす可能性がある気象要因を抽出整理し、それらに該当する変量を算出し解析を行った。豊作を誘発する気象要因の存在は認められず、従来想定されていた要因の多くはミズナラの豊凶に関係していなかった。唯一、送粉期の降水量が堅果生産との間に負の相関を示しており、送粉期の多雨が送受粉を妨げ不作を誘発する関係があることが考えられた。

6. ミズナラの堅果生産にみられる豊凶の発生に関わる要因や機

構を検討するため、北海道大学中川地方演習林の天然林内に架設された林冠観測塔において、開花から堅果の成熟に至るまでの生産過程を通じた年変動を調査した。これにさきだち、樹冠内変異によるバイアスを把握するため、ミズナラ林冠木5個体の樹冠各部における花生産と堅果生産および年による違いを調べた。調査木5個体は、相対的に高位置に樹冠をもつ3個体と、これら3個体の下に樹冠の大部分を展開する低位置個体2個体に区分される。高さ別に当年枝あたりの花および堅果生産数を1993年と1994年の2年間調べた。高位置に樹冠をもつ個体では雌花と雄花序の両者とも樹冠内で垂直的な変異を示し、樹冠上部で指数的に増大していた。花生産パターンは年間で異なり、1993年のほうが1994年よりも樹冠下部での開花量が多くなっていた。これに対して、堅果生産は、1993年が不作で、1994年が豊作であったが、両年とも樹冠上部にほぼ限定されており、樹冠下部では堅果生産がほとんどみられなかった。低位置に樹冠をもつ個体では樹冠内の開花量に一定した傾向はみられず開花量が少なかった。また、両年とも堅果生産がみられなかった。したがって、豊凶は、林冠に達し優勢な個体の樹冠上部での、堅果生産の著しい増減によって生み出されると推察された。

7. 高位置に樹冠をもつ3個体の樹冠上部における花生産と堅果生産過程のデモグラフィの年変動を解析した。3個体の樹冠上部の枝を合計18本選定し、1990年から1994年までの5年間、着生する当年枝全てについて雌花生産数を計測し堅果の成熟まで10日間隔で生残を追跡した。並行して、観測塔周囲の20個体の樹冠下に設置したリタートラップを用いて、雄花序生産を測定した。雌花生産は、最も多い1992年で100当年枝あたりに321.0個で最も少なかった1994年の144.4個の2倍程度であった。これに対し、堅果生産は明確な豊凶を示し、1994年は100当年枝あたりに平均25.4個、多い枝では50個、

1992年は平均17.4個であったが、その他の3年ではほとんどみられなかった。生産量は個体により異なるものの、年変動は個体間でほぼ同調していた。堅果生産の豊凶は雌花生産の多寡ではなく結実率、とくに開花後約1ヶ月間の結実初期過程における堅果の生存割合の変動によって発生することが示された。

8. 豊凶の意義として、同調開花により受粉効率を高め大量種子生産を行うためとする「受粉効率」と、種子生産の変動によって豊作年に種子の捕食を回避するとする「捕食者飽食」の2仮説が有力とされてきたが、従来の実証例は受粉の効果が及んだ後の種子数の変動のみに着目してきた。そこで本研究では、開花と受粉効率の変動と豊凶の関係をさらに分析した。雄花序は雌花と同調した年変動を示したが、堅果生産の年変動には直結していなかった。受粉実験を1992年～1994年の3年間行ったが、受粉効率を人為的に高めても堅果の生存過程は年間で0～30%と変化し豊凶が発生した。これらはミズナラの豊凶において受粉効率仮説を棄却し、繁殖上の意義として、種子生産の豊凶による捕食回避効果を検証する必要性を示唆した。

9. 不作年には受粉効率を人為的に高めると初期過程の生存が高まるため、気象条件による受粉の失敗が不作をもたらすと考えられた。気象要因による不作の同調は、個体の蓄積同化産物の堅果生産への投資パターンを個体間で揃え、変動を同調させる可能性がある。また、受粉成功に応じた蓄積同化産物の投資の調節が想定され、特定の年における種子への大量投資により豊作が起こると考えられた。

学位論文審査の要旨

主 査 教 授 五十嵐 恒 夫
副 査 教 授 松 田 彊
副 査 助 教 授 矢 島 崇

学 位 論 文 題 名

「ミズナラの堅果生産の年変動現象と発生機構」

本論文は7章で構成され、図43、表19、引用文献164、総頁数157頁の和文論文である。別に参考論文5篇が添えられている。

樹木の種子生産の年変動は古くから知られている現象であるが、これまで詳細で定量的な研究は行われてこなかった。本研究では、ミズナラを対象として、種子（堅果）生産の年変動を個体ベースから定量的に捉え、開花から堅果の成熟までの一連の過程を通じて解析を行い、年変動のパターン、発生要因および機構について検討を行った。

1. 北海道大学雨龍地方演習林母子里地区の3林分で53本のミズナラ林冠木について1981年から13年間の堅果生産の年変動を解析した。変動のピークは4回、不作年は3回観察された。年変動についての変動係数は193.5%で、きわめて大きかった。

2. 各個体間および各林分間の堅果生産の年変動パターンはいずれも有意な順位相関を示し、林分内の個体間、3林分間でもきわめて強く同調していた。豊作年は2~3年間隔で認められたが、自己相関分析の結果では有意な周期は認められなかった。

3. 各年における個体の堅果生産性の相対順位は比較的安定しており、堅果生産性は個体サイズにおおよそ規定されていた。平均的な生産量の多い個体ほど堅果生産の変動が比較的小さい傾向がみられたが、変動の大きさは個体サイズには依存していなかった。

4. 種子生産の年変動には、外的ないし生理的な条件の変動にしたがって起こる反応に過ぎないとする見解と、効果的な受粉や種子の食害回避など繁殖上の意義をもつ結実習性であるとする見解(豊凶 Masting)があるが、本研究で明らかにされたミズナラの堅果生産の年変動は、変動の大きさなどから豊凶に該当する。

5. 変動を引き起こす要因として考えられる気象要因の影響を、堅果生産の13年間の変動データと気象観測データをもとに分析したが、豊作を誘発する気象要因の存在は認められず、従来想定されていた要因の多くはミズナラの豊凶に関係していなかった。唯一、送粉期の降水量が堅果生産との間に負の相関を示した。

6. 天然林内に架設された高さ20mの林冠観測塔を利用し、開花から堅果の成熟に至るまでの年変動を調査した。高位置に樹冠をもつ個体では雌花と雄花序の両者とも樹冠内で垂直的な変異を示し、樹冠上部で指数的に増大していた。これに対し堅果生産は樹冠上部にほぼ限定されていた。したがって、豊凶は林冠に達した優勢な個体の樹冠上部での、堅果

生産の著しい増減によって生み出されると推察された。

7. 高位置に樹冠をもつ3個体の樹冠上部の枝を18本選定し、5年間にわたり着生する当年生枝全てについて雌花生産数を計測し堅果の成熟まで10日間隔で生残を追跡した。また、観測塔周囲20個体の樹冠下に設置したリタートラップを用いて、雄花序生産を測定した。雌花生産は、100当年生枝あたり321.0~144.4個であったが、堅果生産は明確な豊凶を示し、1994年は100当年生枝あたり平均25.4個、1992年は平均17.4個、その他の3年ではほとんどみられなかった。堅果生産の豊凶は雌花生産の多寡ではなく結実率、とくに開花後約1ヶ月間の堅果の生存割合の変動によって発生することが示された。

8. 豊凶の意義として、同調開花により受粉効率を高め大量種子生産を行うためとする「受粉効率」仮説と、種子生産の変動によって豊作年に種子の捕食を回避するとする「捕食者飽食」仮説が有力とされてきたが、従来は種子数の変動のみに着目してきた。本研究では、開花と受粉効率の変動と豊凶の関係をさらに分析した。雄花序は雌花と同調した年変動を示したが、堅果生産の年変動には直結せず、受粉実験により受粉効率を人為的に高めても豊凶が発生した。これらはミズナラの豊凶において受粉効率仮説を棄却し、繁殖上の意義として種子生産の豊凶による捕食回避効果を検証する必要性を示唆した。

9. 不作年には受粉効率を人為的に高めた場合に初期過程の生存が高まるため、気象条件による受粉の失敗が不作をもたらすと考えられた。気象要因による不作の同調は、個体の蓄積同化産物の堅果生産への投資パターンを個体間で揃え、変動を同調させる可能性がある。特定の年における種子への大量投資により豊作が起こると考えられた。

以上のように本研究は詳細な実験により、ミズナラ堅果生産の年次変動の発生機構を解明するに必要な多くの新知見を明らかにしたもので、この分野の研究進展に寄与するところ大きいものがある。よって審査員一同は、最終試験の結果と合わせて、本論文の提出者倉本恵生は博士(農学)の学位を受けるに十分な資格があるものと認定した。