

学 位 論 文 題 名

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

学位論文内容の要旨

森林を構成する樹木は、閉鎖した林床で更新する極相種と、攪乱によって生じるギャップ（裸地）に更新を依存する先駆種に類型される。従来の森林生態学では、先駆種が裸地の形成に対して高い確率で更新に成功するのは、長距離散布に適した小種子が多産されるためと指摘されてきた。しかし、林冠による被覆効果がない裸地は、時間的に激しく変動する気象環境の影響を直接的に受ける。したがって、小種子に由来する小さな実生は適切な時期とパターンで発芽しなければ、不適な環境に遭遇すると全滅の危険が伴う。このことから先駆種では発芽においても、裸地特有の環境圧に対処したフェノロジカルな適応戦略が存在すると予想される。本論の目的は、北海道で最も典型的な先駆樹種のひとつであるシラカンバ (*Betula platyphylla* var. *japonica*) を研究材料として、発芽フェノロジーとその生理的メカニズムや地理的な変異を調べることにより、シラカンバの発芽ステージにおける適応戦略を明らかにすることである。

1. 発芽フェノロジー

1) 北大雨竜地方演習雨林の天然生混交林内における無立木地 (3 ha) で、大型機械による「かき起こし」を実施して人為的に裸地を造成し調査区を設定した。調査区においてシラカンバの発芽を 1989 年から 1990 年まで 3 年間観察し、発芽フェノロジーを調べた。シラカンバの発芽は生育期間 (5 月～ 10 月) の全期間に発芽しており、とくに春と秋にピークがあることが明らかになった。野外における発芽試験の結果、このパターンは当年に散布された種子集団がその年の秋と翌年の春に分離して発芽することで実現していることが明らかになった。

2) 秋に発芽した実生の定着成功は、発芽後の冬期の死亡率の年変動に依存しており、この期間の死亡が少ない年には成長期間を長く利用できるため、春発芽より大きな個体サイズまで成長していた。しかし、環境が厳しい冬では死亡率が高く、この場合には冬期を回避した春発芽の方が定着に有利となっていた。したがって、シラカンバは、発芽季節を 2 つに分散することで、冬期環境の変動に関わらず、どちらかの実生が確実に定着する「両賭け戦略」を行っていると考えられる。

2. 種子の発芽温度特性

1) 播種時期を変えた野外発芽試験によって、シラカンバの種子散布期間 (7 月～ 10

月)の前半に散布される種子は当年秋に発芽し、後半に散布された種子は翌年の春に発芽することが明らかになった。

2) 発芽季節が分離する生理的機構を明らかにするために、函館の個体群から採取した種子を9段階の温度(4~32℃)で発芽させた。この結果、種子は18℃を発芽の低温限界とする「相対休眠」にあることが明らかになった。18℃は函館では9月中旬の平均気温に相当することから、9月中旬までに散布される種子は当年に発芽できるが、9月中旬以降に散布された種子は低温により休眠が誘導される。冷湿処理により種子の休眠は打破され、発芽低温限界は8℃(函館の5月に相当)に低下した。このことは、越冬した種子は春には低温下でも発芽できることを意味する。したがって、発芽季節の分離には、長期間散布・相対休眠・冬期の冷湿処理効果関わっていることが明らかになった。

3. 発芽戦略の数理的検討

発芽季節の分離による両賭け戦略は一年生草本で詳細に調べられているが、従来の理論的研究では、多年生植物では進化しにくい戦略とみなされてきた。しかし、多年生植物を想定した最適化戦略モデルを開発して検討した結果、繁殖期間中(寿命-繁殖開始年齢)に更新できる機会が頻繁に提供される場合には両賭けは進化しないが、更新機会の回数が限定されている場合には、絶滅回避のために多年生植物においても両賭け戦略が必要であることが示唆された。したがって、長寿命でかつ更新にギャップなど特別な空間を必要としない極相種は発芽時期の両賭けを必要としないが、シラカンバのように、発生頻度が低い大規模攪乱に更新を依存する短命な先駆樹種では、繁殖期間中に更新機会(裸地)が提供される回数が限定されているので、発芽時期の分散による両賭け戦略は適応的な性質であると考えられた。

4. 地理的変異

前章の最適化モデルは、シラカンバの秋発芽と春発芽の最適比が地理的な変異を示すことも予測した。この予測を検証するために、北海道内の5地点(大沼・美唄・幌加内・中川・帯広)の天然林で種子を採取し、発芽の温度反応を室内実験で調べた。この結果、晩夏の温度条件(20℃)で帯広の種子の発芽率は他の地域より有意に低かった。冬期に凍上などの被害が最も発生しやすいこの地域の種子は夏に散布されて、高い温度を経験しても当年に発芽しにくい性質となっている。他の4地域では北の個体群ほど発芽率が下がる傾向にあった。したがって、自然条件における秋発芽と春発芽の比率は地理的な変異を示し、冬期の環境条件がより厳しい地域ほど春発芽の割合が高いと考えられる。

5. 適応戦略としての意義

最適化モデルにより予測した地理変異が発芽の温度反応として実際に検証されたことは、観察された発芽フェノロジーが、種子の発芽生理機構の変化を介して各立地の環境に適応してきた進化的産物であることの実証になると思われる。これらのことから、先駆樹種であるシラカンバは「小型多産」の種子散布戦略だけではなく、生育場

所の環境に合わせた比率で発芽季節を分離させる両賭け戦略により、環境変動の激しい裸地における更新を確実にしていると結論できる。

学位論文審査の要旨

主査	教授	高橋邦秀
副査	教授	松田 彊
副査	教授	矢島 崇
副査	助教授	渋谷 正人

学位論文題名

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

本論文は、図18、表2を含む総頁数112の和文論文であり、他に参考論文22編が添えられている。

冷温帯における代表的な先駆樹種のひとつであるシラカンバは攪乱跡地の天然更新樹種として重要である。本研究はシラカンバの発芽フェノロジーの特徴を解析し、その至近要因(生理的機構)と究極要因(進化的意義)を考察し、攪乱跡地において確実に更新するための適応戦略の検証を目的としたものである。成果の概要は以下の通りである。

1. 発芽フェノロジー

北大雨竜地方演習林の天然生混交林内の無立木地に、かき起こしによる人為的な裸地を造成し、シラカンバの発芽を3年間観察し、発芽フェノロジーを調べている。シラカンバ種子は生育期間(5月～10月)を通して発芽しており、特に春と秋にピークを示した。野外における発芽試験の結果、このパターンは当年に散布された種子集団がその年の秋と翌年の春に分離して発芽していることを明らかにした。秋に発芽した実生の定着は、発芽後の冬期の死亡率の変動に依存しており、生存実生は成長期間を長く利用できるため、春発芽実生より大きな個体サイズまで成長するが、冬期の死亡率が高い場合には春発芽実生が定着に有利となることを明らかにした。このようにシラカンバは、発芽季節を2つに分散することで、冬期環境の変動に関わらず、どちらかの実生が確実に定着する「両賭け戦略」を行っていると推論した。この仮説を検証するため、生理的機構と数理モデルによる検討を行った。

2. 種子の発芽温度特性

播種時期を変えた野外発芽試験によって、シラカンバの種子散布期間(7月～10月)の前半に散布される種子は当年秋に発芽し、後半に散布された種子は翌年の春に発芽することを明らかにしている。さらに、函館の個体群から採取した種子を9段階の温度で発芽させ、発芽季節が分離する生理的機構を検討した結果、18℃を発芽の低温限界とする相対休眠にあることが実証された。18℃は函館の9月中旬の平均気温に相当することから、9月中旬

までに散布される種子は当年に発芽可能となるが、それ以降に散布された種子は低温により相対休眠となる。冷湿処理により休眠が打破された種子の発芽低温限界は8℃(函館の5月に相当)に低下し、春発芽を可能とする。これらのことから、発芽季節の分離には、長期間散布の他に相対休眠・冬期の冷湿処理効果による生理的機構も関わっていることを明らかにした。

3. 発芽戦略の数理モデル

発芽季節の分離による両賭け戦略は、多年生植物では進化しにくい戦略とみなされてきた。しかし、多年生植物を想定した最適発芽の数理モデルを開発して検討した結果、繁殖期間中に更新できる機会が頻繁に提供される場合には両賭けは進化しないが、更新機会が限定されている場合には、絶滅回避のために多年生植物においても両賭け戦略が必要であることを確認している。長寿命でかつ更新にギャップなど特別な空間を必要としない極相種は発芽時期の両賭けを必要としないが、シラカンバのように、発生頻度が低い大規模攪乱に更新を依存する短命な先駆樹種では、繁殖期間中に更新機会の回数が限定されているので、発芽時期の分散による両賭け戦略は適応的な性質であると考察している。

4. 地理的変異

最適発芽モデルは、シラカンバの秋発芽と春発芽の最適比が地理的な変異を示すことも予測した。この予測を検証するために、北海道内の5地点(大沼・美唄・幌加内・中川・帯広)の種子を採取し、発芽の温度反応を室内実験で調べた。晩夏の温度条件(20℃)で帯広の種子の発芽率は他の地域より有意に低く、冬期に凍上などの被害が最も発生しやすいこの地域の種子は、夏の高い温度を経験しても当年に発芽しにくい性質であり、また、他の4地域でも北の個体群ほど20℃での発芽率が下がる傾向にあることを示した。このように、冬期の環境条件がより厳しい地域ほど春発芽の割合が高くなることから、地理的変異の存在を明らかにした。

以上の研究成果は、発芽季節を分離させているシラカンバ種子の発芽フェノロジーとその生理的メカニズムを実証し、最適発芽の数理モデルによる理論的な裏付けと地理的変異を明らかにすることにより、その適応戦略としての意義を検証しており、学術上応用上高く評価される。よって審査員一同は、小山浩正氏が博士(農学)の学位を受けるのに十分な資格を有するものと認めた。