

学 位 論 文 題 名

資源配分からみたシラカンバの開花戦略

学位論文内容の要旨

本研究では、北海道における主要な森林構成種であるカバノキ科カバノキ属のシラカンバ *Betula platyphylla* var. *japonica* (Miq.) Hara を対象に、その繁殖生態として資源配分の視点から開花戦略を検討した。開花戦略としては、1) 個体ごとの雌花・雄花の配分比に関する性比配分戦略、2) 樹冠内における繁殖器官の垂直分布パターンに関する配置戦略、そして3) 豊凶現象の3点を対象にした。それぞれの研究の背景と研究方法、結果を以下に記す。

1) 性比配分戦略

シラカンバは単性花をもつ雌雄同株の風媒花植物である。このような性表現をもつ植物の性比配分戦略に対し、サイズ依存適応度仮説が提案されてきたが、この仮説で説明できない例外が多数ある。それゆえ、風媒花植物の性比配分戦略を再考する必要がある。風媒花の受粉効率はきわめて低く、花粉の柱頭への到達確率はポアソン分布にしたがう。これを風媒効率と呼ぶことにする。また、風媒花植物は受粉効率を上げるために高密度個体群を形成する必要がある。このような個体群内では、雄花間で限られた数の雌花をめぐる競争、いわゆる競争的配分が発生していると予想される。本研究では、この風媒効率と競争的配分を数理モデルに組み込み、その予測傾向と現実の植物の性比配分傾向を比較した。また併せて、サイズ依存適応度仮説の説明能力について検討した。

数理モデルは、風媒効率と、競争的配分におけるゲーム的状況の効果を検討するため、次の4つのモデルを作って解析した。すなわち、モデル1：競争的配分だけの非ゲーム・モデル、モデル2：風媒効率+競争的配分の非ゲーム・モデル、モデル3：競争的配分だけのゲーム・モデル、モデル4：風媒効率+競争的配分のゲーム・モデルである。解析の結果、モデル1は全ての個体が雌花だけを着けるという現実的ではない傾向を予測した。モデル2も同様に、全ての個体と同じ性比配分になるという、現実的ではない傾向を予測した。ただしモデル2は、繁殖資源量の個体間差がないという意味でモデル4の特殊例といえる。モデル3は、個体間の性比のばらつきを予測したが、風媒花植物に観られる雌花だけを着ける個体の出現を予測できなかった。モデル4の解析によって得られたナッシュ解は、繁殖資源が少ない個体が雌花だけを着け（雌相）、繁殖資源が多くなると雄花だけ着けるという雄相を呈し、さらに繁殖資源が多い個体は雄花数を一定にして残りの資源を雌花に投資する（雄一定相）のが適応的という傾向を予測した。モデル4の解析結果に基づき、仮想個体群を作り、数値解析によって個体群の構成を検討したところ、繁殖資源量の個体間差が大きく、風媒効率が低いという条件ほど、雌相と雄相、雄一定相の3相が出現しやすい傾向が認められた。これらの条件は現実の風媒花植物の状況と似ている。実際の植物個体群では、繁殖資源の増加とともに、雌花だけを着ける個体、雄花だけを着ける個体、両方を着ける個体が出現する傾向をもつ種が数種認められた。シラカンバでも同様に、総花序数が少ない個体に雌花だけ、

または雄花だけ着ける個体が出現し、雌花序数は総花序数の増加とともに単調に増加したが、雄花序数は頭打ちの曲線を描いた。これらの結果は、数理モデル（モデル4）の予測傾向ときわめて似ており、今回作成した数理モデルが、雌雄同株の風媒花植物における性比配分戦略の骨格を説明できた可能性が高い。なお、シラカンバの性比配分傾向は、サイズ依存適応度仮説では説明できなかった。

2) 樹冠内における配置戦略

樹冠内における花序の配置については、雌雄間で垂直分布パターンを比較し、さらに一次枝単位での性比配分を検討した。繁殖器官は生産性の高い樹冠上部に着けるのが適応的と考えられている（生産構造仮説）。シラカンバの繁殖器官の製造コストは、乾重レベルで性差が認められないため、この仮説に従うならば、雌・雄ともに同様な垂直分布パターンを示すと予想される。一方、散布体の放出位置が高いほど、散布体はより広範囲に散布されることも知られている。種子の場合、広範囲に散布されると更新適地に到達する種子数が増加すると予想される。しかし、風媒花の花粉が広範囲に散布されると大気中の花粉密度が低下することが予想される。つまり、雄器官は雌器官より樹冠上部に偏って分布する適応的意義が低いと予想される（散布範囲仮説）。シラカンバの雌花序・雄花序の垂直分布を調査したところ、花序数が少ないときは雄・雌両方とも樹冠上部に集中し、花序数が多くなるにつれて、雌花序は雄花序よりも樹冠上部に偏る傾向が認められた。花序が少ないことは繁殖資源量が少ないことを反映しているため、生産性の高い樹冠上部に集中することは有利と考えられる（生産構造仮説）。また、花序が多いときに生じる垂直分布の違いは散布範囲仮説で説明できる可能性がある。一次枝ごとの性比配分は、個体単位の性比配分と同様な傾向を示した。つまり、一次枝は個体と同様に振舞っている可能性が高いことが分かった。

3) 豊凶現象

シラカンバの豊凶現象については、その豊凶特性を評価し、資源収支モデルに基づく豊凶モデルを作成した。ここでは、北海道大学医学部附属病院で採取されたシラカンバ花粉飛散量データを分析した。シラカンバの豊凶現象の特性として、その振幅の大きさについて変動係数 CV で評価したところ、北欧のカバノキ属樹種で調査された場合の CV とほぼ同じ大きさの値だった。これらの値は同じカバノキ科のクマシデ属の CV よりも小さく、Lalonde and Roitberg (1992) が示唆する先駆樹種特有の大きさであることが予想された。また、豊凶の周期性について自己相関分析したところ、対数変換した場合の-1年のタイム・ラグにのみ有意な負の相関関係が認められた。この結果は、シラカンバの豊凶には明瞭な周期性がないことを示唆している。

豊凶モデルの作成では、周期分析の結果からベース・モデルをつくり、ベース・モデルからのデータのばらつきが資源収支によって説明されると考えた。そして資源収支には、シラカンバの開花結実フェノロジーを考慮し、開芽から蕾形成までの期間に稼いだ資源の指標として開花前年の5～6月の気象条件（気温・日照時間）が、また蕾形成年の開芽前の資源蓄積量、すなわち開花前々年からの繰越資源の指標として、開花前々年の開花結実量が関与すると予想した。これらを説明変数としてモデルに組み込んだところ、非常に説明能力の高い豊凶モデルが作成できた。シラカンバは受粉効率を上げるため、大量に開花する必要があるが、資源配分上、毎年大量開花ができないために豊凶を発生させていると考えられる。

今回の研究ではシラカンバの開花戦略を論じたが、単純な仮定の下で開花戦略がよく説明できた。それゆえ、他の同様な繁殖形態を採用している樹木においても今回の仮定を摘要できる可能性が高い。

学位論文審査の要旨

主 査 教 授 高 橋 邦 秀

副 査 教 授 矢 島 崇

副 査 助 教 授 渋谷 正 人

副 査 教 授 高 田 壮 則 (大学院環境科学院)

学 位 論 文 題 名

資源配分からみたシラカンバの開花戦略

本論文は6章、133頁の和文論文で、図29、表6、引用文献162からなり、参考論文5編が添えられている。

本研究では、北海道における主要な森林構成種であるカバノキ科カバノキ属のシラカンバ *Betula platyphylla* var. *japonica* (Miq.) Hara を対象に、その繁殖生態として資源配分の視点から、次の3つの開花戦略を検討した。

1) 性比配分戦略

シラカンバなど、雌雄同株の風媒花植物における性比配分戦略を説明するモデルとして、風媒効率と雄花間における競争的配分を組み込んだ n 人ゲーム・モデルに基づく数理モデルを構築し、解析した。そしてその予測傾向と現実の植物の性比配分傾向を比較した。

モデルの解析によって得られたナッシュ解は、繁殖資源が少ない個体が雌花だけを着け(雌相)、繁殖資源が多くなると雄花だけ着けるという雄相を呈し、さらに繁殖資源が多い個体は雄花数を一定にして残りの資源を雌花に投資する(雄一定相)のが適応的という傾向を予測した。このモデルの解析結果に基づき、仮想個体群を作り、数値解析によって個体群の構成を検討したところ、繁殖資源量の個体間差が大きく、風媒効率が低いという条件ほど、雌相と雄相、雄一定相の3相が出現しやすい傾向が認められた。これら2つの条件は、現実の風媒花植物の状況と似ている。

実際の植物個体群では、繁殖資源の増加とともに、雌花だけを着ける個体、雄花だけを着ける個体、両方を着ける個体が出現する傾向をもつ種が数種認められた。シラカンバでも同様に、総花序数が少ない個体に雌花だけ、または雄花だけ着ける個体が出現し、雌花序数は総花序数の増加とともに単調に増加したが、雄花序数は頭打ちの曲線を描いた。これらの結果は、モデルの予測傾向ときわめて似ており、今回作成したモデルが、雌雄同株の風媒花植物における性比配分戦略の骨格を説明できた可能性が高い。

2) 樹冠内における配置戦略

樹冠内における花序の配置については、雌雄間で垂直分布パターンを比較し、さらに一

次枝単位での性比配分を検討した。

シラカンバの雌花序・雄花序の垂直分布を調査したところ、花序数が少ないときは雄・雌両方とも樹冠上部に集中し、花序数が多くなるにつれて、雌花序は雄花序よりも樹冠上部に偏る傾向が認められた。花序が少ないことは繁殖資源量が少ないことを反映しているため、生産性の高い樹冠上部に集中することは有利と考えられる。また、花序が多いときに生じる垂直分布の違いは、種子と花粉が必要とする散布範囲で説明できる可能性がある。

一次枝ごとの性比配分は、個体単位の性比配分と同様な傾向を示した。つまり、一次枝は個体と同様に振舞っている可能性が高いことが分かった。

3) 豊凶現象

シラカンバの豊凶現象については、その豊凶特性を評価し、資源収支モデルに基づく豊凶モデルを作成した。シラカンバの豊凶現象の特性を表す変動係数 CV は、同じカバノキ科だが極相種であるクマシデ属の CV よりも小さく、Lalonde and Roitberg (1992) が示唆する先駆樹種特有の大きさであることが予想された。また、豊凶の周期性について自己相関分析したところ、明瞭な周期がないことが明らかになった。

資源収支モデルの作成にあたっては、シラカンバの開花結実フェノロジーを考慮し、開芽から蕾形成までの期間に稼いだ資源の指標として開花前年の5～6月の気象条件（気温・日照時間）、蕾形成年の開芽前の資源蓄積量、すなわち開花前々年からの繰越資源の指標として、開花前々年の開花結実量が関与すると予想した。これらを説明変数としてモデルに組み込んだところ、非常に説明能力の高い豊凶モデルが作成できた。以上の結果から、シラカンバは受粉効率を上げるため大量に開花する必要があるが、資源配分上、毎年大量開花ができないために豊凶を発生させていると考えられる。

今回の研究ではシラカンバの開花戦略を資源配分モデルから論じ、単純な仮定の下で開花戦略がよく説明できた。それゆえ、他の同様な繁殖形態を採用している樹木においても今回の仮定を摘要できる可能性が高い。

以上のように本研究はシラカンバの開花戦略を仮説に基づき検証し、仮説の適合性の高さを明らかにし、他樹種への応用の可能性も提示した。ことは学会でも高く評価されており、樹木の繁殖生態の解明に大きく貢献出来ると考えられる。よって、審査員一同は、真坂一彦が博士（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。