［別　紙　1］

生圏システム学　専攻
平成 14 年度博士課程　進学
氏　　名　　本田裕紀郎
指導教員　　加藤　和弘

論文題目：ギャップ検出および埋土種子集団形成の発芽戦略に関する生態学的研究

1章　　研究の背景と目的

植物種の中には、競争相手の存在しない空間であるギャップで発芽するためのメカニズム（ギャップ検出機構）を備えたものがあることが知られている。ギャップ検出機構は、ギャップ以外の場所での発芽を抑制することにもつながり、従って永続的埋土種子集団（以下、単に埋土種子集団と表記）の形成にも寄与し得ると考えられている。埋土種子集団を形成することの意義としては、時間的に変動する環境においても植物の個体群が生き残ることが可能になることがこれまで指摘されてきた。一方で、攪乱を頻繁に被り時間的な変動が大きいと考えられる場所に生育する植物においても、ギャップ検出機構をもたない種が存在することも報告されている。

これまで多くの理論的な先行研究により、埋土種子集団を形成することの適応的意義が論じられてきたものの、その際にギャップを検出して発芽することはほとんど考慮されてこなかった。そこで本研究では、ギャップ検出機構を通じて埋土種子集団が形成される場合における、埋土種子集団を形成することの意義を検討するとともに、その意義がギャップ形成の確率の変化に伴ってどのように変わるかの検証を試みることを、第一の目的とした。

ギャップを検出して発芽するためのシグナルとしては、植物種によって様々なものが報告されており、ギャップ検出機構が期待どおりの働きをするための植物側の対応の一つとして、複数のギャップ検出機構を保持することが考えられる。そのような植物は実際に少なからず存在するが、複数のギャップ・シグナルをどのように利用しているのか、なお不明な点が残っている。そこで、普遍的なギャップ検出機構である光要求性、緑陰効果感受

性、変温要求性に着目し、それらが相互にどのように関係しながら発芽に影響するかを検討することを第二の目的とした。

2章　絶滅危惧植物フジバカマの種子発芽特性および埋土種子集団の形成可能性

河川氾濫原に生育する絶滅危惧植物については個別に埋土種子集団の形成可能性が試験されており、いくつかの種は埋土種子集団を形成する性質をもたないことが明らかにされている。これらの種と、生活史には異なる点は多いものの、河川氾濫原に生育するという点では共通しているフジバカマが、埋土種子集団を形成する性質をもつかどうかを発芽試験および土壌の捲き出し試験により検証した。その結果フジバカマは、少なくとも対象とした個体群においては、埋土種子集団を形成する性質をもっていないことが示唆された。

河川氾濫原は増水による攪乱頻度の高い空間である。そこで攪乱頻度に着目し、攪乱頻度の増加とともに埋土種子集団を形成することの意義がどう変化するかが、次に検討すべき課題として浮かび上がった。

3章　時間的に変動する環境における最適発芽戦略モデルーbet-hedging モデルとギャップ検出モデルの違い

埋土種子集団に関する数多くの理論的な先行研究の大半には、共通した一つの前提が存在する。それは、植物の種子は発芽後の環境条件を指標する何らかの刺激に反応するなどして発芽するわけではなく、種子の一部を埋土種子集団に配分することで予測不能な不適な生育条件の悪影響を緩和する、というものである。発芽におけるこのような戦略は bet-hedging strategy と称されてきた。しかし、ギャップ検出機構により植被下や土壌中の深い位置で埋土種子集団が形成されるという状況を考慮した場合、この前提は十分なものとはいえない。

そこで、環境変動として、実生の定着率が低下する不適な生育条件に加えて、生育個体を消失させギャップを形成する攪乱が確率的に発生する状況下で、1. bet-hedging strategy、2. gap-detecting strategy、3. gap-detecting and bet-hedging strategy に従って発芽する種子を想定したシミュレーションを実施し、それぞれの状況において最適な埋土種子への配分比率、もしくはギャップ検出機構をもつ種子の最適比率を計算した。

その結果、不適な生育条件と攪乱の発生頻度が高い状況下では、bet-hedging strategy を採択する場合は埋土種子集団を形成する傾向にあるものの、ギャップを検出して発芽する種子を想定した場合はギャップ検出機構をもつ種子の最適比率がむしろ低下した。そのため、bet-hedging strategy に従った場合にはこれまでの知見を支持する結果が得られたものの、ギャップ検出機構を通じた埋土種子集団の形成を考慮した場合には、攪乱頻度が高い場合に埋土種子集団を形成する性質をもつことの意義が低下する可能性が存在することが

示唆された。

4章　　種子発芽における複数のギャップ検出機構の相互関係

前章では、ギャップ検出機構をもつ場合、形成されたギャップを確実に検出して発芽すると仮定されていたものの、その仮定がどこまで正しいかについては検討の必要がある。ギャップ検出の確実性を増すために、複数のギャップ検出機構を備え、異なる種類のギャップ・シグナルを利用することが考えられる。実際に複数のギャップ検出機構を備える植物は知られているが、こうした植物におけるギャップ検出機構同士の関係については、なお不明な点が残っている。そこで、普遍的なギャップ検出機構である光要求性、緑陰効果感受性、変温要求性に着目し、それらが相互にどのように関係しながら発芽に影響するかを検討するために、20 種の草本植物の発芽特性を試験した。発芽試験における光条件は明条件、暗条件、緑葉透過光下条件とした。それぞれの条件下に置いた種子に、途中の低温湿潤処理を挟んで 5 段階の温度条件（Phase I: 20℃恒温条件、Phase II: 15/25℃変温条件、低温湿潤処理、Phase III: 20℃恒温条件、Phase IV: 15/25℃変温条件、および Phase V: 10/30℃変温条件）を順に経験させた。各 Phase、および Phase II と Phase III の間の低温湿潤処理は、それぞれ 30 日間とした。その結果、供試した植物の中で、緑陰感受性と光要求性の一方または両方を示した植物種では、変温要求性もまた認められた。これらの植物種はまた、緑葉透過光下条件および暗条件下であっても、変温条件下であれば高い発芽率を示した。そのため、今後さらなる知見の蓄積が必要であるものの、植物は光に対してのみではなく、温度変動に対しても反応した方がより適切な発芽に至るものと考えられた。

5章　　種子が経験する光条件の履歴と発芽に要する温度の日較差の関係

前章で示したように、発芽に際して変温要求性に加えて光要求性や緑陰効果感受性を兼ね備えた植物種が少なからず存在する。本章では、野外において種子が散布されてから土壌中に取り込まれるまでの過程に着目し、種子が受ける光の履歴が異なることが、発芽における変温要求性にどのように影響するかを検討した。すなわち、光要求性と緑陰感効果受性の両方をもつ植物種は、野外において種子が散布されてから土壌中に取り込まれるまでの過程に応じて、ギャップ・シグナルとしての変温の程度（変温幅)に対する要求性を変化させている、という仮説を立てて、これを試験した。

材料として、前章において光要求性、緑陰効果感受性、変温要求性を全てもつことが示唆されたコウゾリナを用いた。光条件として、明条件、暗条件、緑葉透過光を受けた後の暗条件、および連続した緑葉透過光下条件を用意した。このうち、緑葉透過光を受けた後の暗条件は、散布された種子が一度植被下にあった後、土壌中に取り込まれた状態に対応し、暗条件は、植被下に置かれた履歴がないまま土壌中に取り込まれた種子の状態に対応

する。

用意した仮説が正しいならば、発芽に要求される温度変化の幅は、明条件＜暗条件＜緑陰光を受けた後の暗条件＜連続した緑葉透過光下条件となるであろう。発芽試験の結果、明条件と同等の最終発芽率に到達するには、暗条件で 4℃幅、緑陰光を受けた後の暗条件で 8℃幅、緑葉透過光下条件で 12℃幅の変温が必要であり、仮説を支持する結果となった。

6章　総合考察

ギャップ検出機構を通じた埋土種子集団形成の意義

ギャップ検出機構をもつ種子がギャップに位置しなかったために発芽できず、そのまま土壌中に残って埋土種子集団を構成するという過程を想定した場合には、攪乱頻度が低い場合にはほぼ全ての種子にギャップ検出機構をもたせることが最適と考えられた。これは、確率的に埋土種子集団が形成される場合と比べて、ギャップ検出機構がある場合には、植被下や土壌深部での発芽の結果無駄になる種子が少ないことが理由であろう。加えて、攪乱頻度が高い場合にはむしろギャップ検出機構をもたない種子の割合を増やすほうが有利になることが示唆された。攪乱頻度以外の環境条件が同じであれば、攪乱頻度が高い方が発芽季節には高い確率でギャップが存在することになり、ギャップ検出機構に依存する度合いは小さくなる。ギャップ検出機構の確実性や、土壌中の比較的深い場所での発芽が地表に到達する確率、土壌中での種子の移動の確率次第では、埋土種子集団を作ることでかえって無意味に発芽を抑制してしまう機会が増えることにもなりかねない。こうしたことから、ギャップ検出機構を備えることが有利ではなくなるという、一見して考えにくい結果が得られる背景にあったものと思われる。

複数のギャップ・シグナルに反応することの意義

光および温度の日較差の両方に対して反応する植物と、一方に対してのみ反応する植物が存在する。両方を利用する植物種の場合、光量が乏しいというようにいずれかのシグナルが弱くとも、種子が他のギャップ・シグナルを強く経験した場合に発芽するという具合に、複数のギャップ・シグナルに対する発芽反応は相補的に発現すると考えられる。従って、一方だけを検出して発芽するよりも確実にギャップを検出可能になるだろう。しかも、光量、光質および温度の日較差に反応してギャップを検出可能である場合、より確実にギャップを検出するために、過去に緑葉透過光にさらされた履歴があるか否かによって、温度の日較差に対する要求性が変化する植物種が存在する。この効果も相補的に作用し、ギャップをより確実に検出して発芽することに寄与するであろう。