

高等植物の生活史と比較生態学

河 野 昭 一
(富山大学教養部)

はじめに

1960年代の後半以後、最近の10年間における高等植物の生活史 life history に関する研究の進歩には極めて目ざましいものがある。次々と新しい知見がもたらされつつあり、常に最新の知識に基づいてさらに新たな問題点のありかを捜りだすことは至難の業である。著者の限られた知識と経験からして、「高等植物の生活史と比較生態学」という極めて大きなテーマで話題を提供し、問題点を適確に要約し、かつ論じられるか否かは大いに疑問ではあるが、最近の著者自身の研究および内外の関連した研究を紹介して、話題に供したいと思う。

1. 高等植物の生活史に関する研究小史

今日、地球上に存在する多種多様な生物の種が、次世代を確保するために生みだす子供の数をみると、じつに変異に富んでいることはよく知られている。なぜこのように生物の種には多産なものと少産なものとがあるのかという問題について、始めて具体的な疑問を提起したのは CHARLES DARWIN であった。同じグループに属する種のなかにも著しい産仔(卵)数の違いがみられるが、なにが産仔(卵)数を決定しているのかという問題について、さらにその後まとまった論議を試みたのは、鳥類学者の LACK (1947-1948, 1954a, 1954b, 1956*) である。生物の clutch size にみられる相異とその進化学的な意味については、FISCHER (1930) や DOBZHANSKY (1950) の著書や論文の中でも論じられている。

種子植物の種が生産する個体当りの種子数や種子の大きさ、その散布の機構などについての膨大な資料を網らした SALISBURY (1942) の“The Reproductive Capacity of Plants”と題する著作は、今日に到るもいまだに類書がなく、植物の種の clutch size に関する最もまとまった古典的な仕事である。

(1) *r*-適応戦略, *K*-適応戦略

1960年代に入って、再び生物の産仔(卵)数とその進化生態学的な意義についての新たな一連の理論的並びに

* LACK の仕事は1933年以後数多くあるが、ここでは一部の重要なもののみを引用した。

実証的な研究の発火点となったのは、CODY (1966) の clutch size に関する研究、MACARTHUR & WILSON (1967) の *r*-selection, *K*-selection に関する論説、植物では HARPER (1967) による適応戦略に関する論文などである。MACARTHUR & WILSON および HARPER らによって提起された問題を一言で表現するならば、“生物の種は次世代を確保するために、生物的生产エネルギーをどのような割合で分配投資しているか”という疑問である。MACARTHUR らは、生物の個体群増殖の定量的な表現であるロジスティック曲線、 $N = K / (1 + ke^{-rt})$ の中の2つの定数 *K* と *r* に注目して、この2つのパラメーターが自然淘汰との関連ではたす役割について検討を加えた。ここに言う *K* とは、特定の環境の扶養能力の上限を意味し、*r* は外界条件による抑制のない状態での自然増殖率を意味している。一般に環境条件の変動が大きく、予測性が低いために、しばしば密度に非依存的に、破壊的ともいえる個体の死亡が引き起こされる場合には、必然的に高い増殖力(*r*)をもつように淘汰が働く。一方、これに反して、予測性が高く、閉鎖的で安定した環境に生活する生物では、方向性をもった、密度依存的な個体の死亡が引き起こされるので、その結果、効率の高い個体再生産へと導くように淘汰が働く。前者のような性質をもった生物は、*r*-適応戦略をそなえた種(*r*-strategist)とよばれるのに対して、後者のような生物は、*K*-適応戦略をそなえた種(*K*-strategist)とよばれる。また、これらの対照的な適応戦略をもった種を生みだすように働く淘汰は、*r*-淘汰(*r*-selection), *K*-淘汰(*K*-selection)とそれぞれよばれている(表1)。

その後、この考え方をめぐって数多くの批判や論議がなされてきたが、その代表的なものには GADGIL & SOLBRIG (1972), HICKMAN (1975), GRIME (1974, 1977), GRUBB (1976), MOORE (1976), STEARNS (1976, 1977) などの論文や総説がある。

MACARTHUR & WILSON によると、高い個体再生産効率 reproductive effort (RE) を示す種は、一般に資源が限定された、開放的で不安定な環境に住むものに多く、一時的に形成される生活環境を渡りあるくような fugitive species がこれに相当するという。GADGIL & SOLBRIG

表1 r および K 淘汰とその諸特性 (PIANKA, 1970)

	r 淘汰 (r -selection)	K 淘汰 (K -selection)
環境条件 死亡率	変動大きく、予測性低く、不確定 しばしば破壊的、無方向的、密度に非依存的	ほぼ一定、予測性高く、より確定的 より方向的、密度に依存的
生存曲線 個体群の大きさ	Type III (DEEVEY 1947) 時間とともに変動、非平衡的；通常環境の 扶養能力の上限よりはるかに低い群は少く とも部分的には非飽和状態；生態的には空白 状態；毎年再成必要	通常は Type I および II (DEEVEY 1947) 時間的にほぼ一定、平衡的；環境の扶養能 力の上限に近い；群はほぼ飽和状態、毎年 再成不要
種内および種間競争 淘汰	変化に富む、しばしばゆるやか 1. 発育は急速 2. r_{max} 高い 3. 栄養生長期間短い、ただちに生殖生長 4. 体は小形 5. 繁殖活動1回	通常高い 1. 発育はゆるやか、より大きい競合能力 を保有 2. より低い資源にたいする値 3. 栄養生長期間長い 4. 体は大形 5. 繁殖活動はくり返し反復
生存期間 淘汰のはたらき	短く、通常は1年以内 高い生産性	より長く、通常は1年以上 高い効率

(cf. ABRAHAMSON & GADGIL 1973; GAINES et al. 1974) は、MACATHER らの考えにさらに死亡要因を導入して、高い RE をもつ種は一般に密度非依存的な、高い死亡率を示すものに見られると主張した。HICKMAN は水要因の上で予測性の低い、不安定な環境に生育する一年生のタデの一種 *Polygonum cascadenense* の自然並びに人工集団で研究を行ない、同一の種でも、生育環境の条件によって RE は大きく変化することを見だしている。特に過密状態が生ずることによって水などの資源に不足をきたし、環境圧がかかるような場合には、plasticity が働いて個体の大きさは極端に小さくなるが、このような高密度条件下ではかえって RE が高くなるという。このことから、HICKMAN は植物が高い RE を示すのは、GADGIL & SOLBRIG らの言うように、必ずしも密度非依存的に働く死亡要因に起因するのではなく、植物が本来保有している plasticity によって RE の効率を調節していると主張した。

同一の植物の種が必ずしもすべての場合において固定した RE を示すわけではないというデータは、OGDEN (1974), SNELL & BURCH (1975), KAWANO & HAYASHI (1977) らの研究によっても示されている。特に、ハトムギ *Coix Ma-yuen* の密度と N 条件を変えた人工集団において誘因された可塑的変異 plasticity は、植物個体重の変異はもとより、単にエネルギー的にみた個体再生産への投資率の変異にとどまらず、種子数や種子の大きさおよび稔性まで含む極めて特異的なものである(表5参照)。一方、OGDEN らの研究結果によると、HICKMAN の場合とは逆に、密度効果が強く働くと、植物個体の RE は

低くなるという傾向を示す。こうしてみると、生育条件によって植物の RE はかなり変化することは事実であるが、種によって stress に対する反応は著しく異なっており、種特異性があることが明らかにされてきた。それと同時に、さらに研究が進むと植物が保有する適応戦略は、必ずしもすべての種が r -strategist か、 K -strategist に類別されるとは限らず、種によっては生育する条件によって r - K の2つの適応戦略を連続的に使い分けている可能性のあることが示唆されている (SOLBRIG & SIMPSON 1974; MOORE 1976)。

(2) 植物における clutch size と個体再生産効率

植物の適応戦略を理解する一つの手がかりとして、個体当りに生産される種子数のみならず、エネルギー的にみた個体再生産効率の測定の重要性を強調した最初の論文は HARPER (1967) による“A Darwinian approach to plant ecology”と題するものである。

この時、HARPER によって指摘された問題点は、次のような諸点にわたっている。

(i) 植物の個体再生産に投資される同化産物の割合は、成熟した極相群落のような閉鎖的な群集の構成種と、個体間に干渉のない生態的空白地帯に生活する種とでは、はたして基本的に異っているのだろうか。

(ii) 植物の個体再生産に投資される同化産物の割合は固定しているか、それとも可塑的変異を示すであろうか。また、その割合は種間および種内競争による密度効果によってどのように変化するであろうか。

(iii) 競合がはげしい条件下に生育する植物は、非同化器官などの支持器官により多くの同化産物を分配してい

るであろうか。

(iv) 栄養繁殖をする植物においては、種子に投資する同化産物を犠牲にしているであろうか。

(v) 栄養繁殖によるラミートの形成、および有性繁殖による種子の形成に投資される同化産物の割合は、どのようになっているであろうか。この割合の相違は、はたして繁殖体の分散と定着能力および生育地の生態的条件と、どのように関連し合っているのだろうか。

(vi) 個体再生産に補助的な器官への同化産物の投資、つまり花冠、冠毛、果肉などへの物質経済的な投資の代価はどのようなものであろうか。

以上に要約されているように、その後他の多くの研究者によって追求されてきた問題点を、HARPER は1967年に発表したこの論文の中であますところなく、しかも極めて明快に指摘している。

過去10年余りの間に発表された植物の個体再生産効率に関する特性、生活史の適応戦略、個体群動態などに関する代表的な研究に関しては、表2の年表でまとめて示すこととし、紙面の関係もあるので、ここでは講演の中でも指摘した重要な問題点に的をしぼって簡潔にふれておくことにしたい。

その一つは、植物における個体再生産効率の測定に関する問題である。HARPER & ODGEN (1970) は、個体再生産効率を測る尺度として次の3つの式を導入した。それらは、

(a) 総個体再生産効率 (GRE)

$$GRE = \frac{\text{繁殖体の総エネルギー量}}{\text{前年度からの繰り越し量} + \text{総同化エネルギー量}}$$

(b) 純個体再生産効率 (NRE)

$$NRE = \frac{\text{繁殖体の総エネルギー量}}{\text{前年度からの繰り越し量} + \text{純生産エネルギー量}}$$

(c) 粗個体再生産効率 (CRE)

$$CRE = \frac{\text{繁殖体の総重量}}{\text{成熟時 (t) における生体量}}$$

などで表わされている。個体再生産効率を厳密に測定するためには、物理的なエネルギー量（カロリーなど）で測定したもの（NRC）でなければならないが、個体当りの乾物重に対する繁殖体の割合を求めた CRE で、ほとんど誤差なく再生産効率が測定されることが証明されている (HICKMAN & PITELKA 1975)。

次に再生産効率に関して問題とされていることは、一年草もしくは多年草においても成熟して、繁殖活動を1回行なった後枯死する1回繁殖型 monocarpy; semelparity のものでは、比較的正確にエネルギー的にみた個体再生産効率の測定が可能であるが、多年草または木本植物の大半がそうであるように、成熟に達した後何年にもわたって継続的に繁殖活動を続けたり、1年おき、もしくは何年おきかに断続的に繁殖活動を行なう多回繁殖型 polycarpy; iteroparity の植物の場合は、正確な再生産効率の測定が極めて困難である点である。したがって、

表2 植物の生活史および適応戦略に関する最近の主要な論文

Adaptive Strategy & Tactics	Clutch Size & Reproductive Effort	Population Dynamics & Demography	Life History, Phenology & Phenometry	Ecological Distribution & Niche
MacArthur & Wilson, 1967 Harper, 1967 Dingle, 1968, 1972, 1974	Salisbury, 1942 Lack, 1948, 1954 Struik, 1965 Cody, 1966 Johnson & Cook, 1968	Tamm, 1948, 1956, 1972a, b	Martin, 1965 Kawano et al., 1968	Whittaker, 1965, 1967
Pianka, 1970 Gadgil & Solbrig, 1972 Hickman, 1975 McNaughton, 1975 Grubb, 1976 Moore, 1976 Grime, 1974, 1977 Stearns, 1976, 1977	Harper & Ogden, 1970 Quinn et al., 1972 Abrahamson & Gadgil, 1973 Anderson & Loucks, 1973 Ogden, 1974 Gaines et al., 1974 Bell, 1974 Hickman & Pitelka, 1975 Snell & Burch, 1975 Forcier, 1975 Kawano & Nagai, 1975 Kawano, 1975 Abrahamson, 1975a, b Van Andel & Vera, 1977 Roos & Quinn, 1977 Hickman, 1977 Pitelka, 1977 McNamara & Quinn, 1977 Holler & Abrahamson, 1977 Abrahamson & Hershey, 1977 Kawano & Hayashi, 1977 Levin & Turner, 1977 Wilbur, 1977 Schemske, 1978 Zeide, 1978 Weiss, 1978 Newell, 1978	White & Harper, 1970 Sharitz & McCormick, 1973 Sarukhan & Harper, 1973 Sarukhan, 1974 Sarukhan & Gadgil, 1974 Kays & Harper, 1974 Harper & White, 1974 Solbrig & Simpson, 1974 Callaghan, 1976 Bazzaz & Harper, 1977 Crisp, 1978 Rozema et al., 1978 Watkinson & Harper, 1978 Watkinson, 1978	Lieth, 1970 Kawano, 1970 Richards, 1973 Whigham, 1974 Amor, 1974 Platt, 1976 Wilbur, 1976 Heinrich, 1976 Muller, 1978 Schemske et al., 1978	Werner, 1976 Werner & Platt, 1976

このような植物については多くの場合、収穫時における総生体重に対する繁殖体の割合 $RA = \text{reproductive allocation}$ を測定して厳密な意味での RE の近似とし、種内個体群または種間の比較を行なっていることが多い(表2)。

第2点としては、 r -および K -適応戦略に関する論議の中でもしばしば指摘されていることではあるが再生産効率が、常に種の保有する生活史の特性をすべてあますところなく表現しているかという問題点である。つまり、再生産効率が同じ率を示しても、生産される種子数はしばしば著しく異なっていることが多いし、繁殖体の大き

さや分散能力も違う場合が多い。したがって、個体再生産の仕組みの内容を理解するためには、再生産効率 $Reproductive\ Effort$ のみならず、繁殖体の数と大きさを同時に重視しなければならない(表3)。また、栄養繁殖を行なうものでは、有性繁殖による genet の形成のみならず、無性繁殖によるラミートの形成に投資されるエネルギーの分配率と繁殖体の数の正確な把握が極めて重要となる(表4) (STRUİK 1965; ANDERSON & LOUCKS 1973; OGDEN 1974; KAWANO & NAGAI 1975; KAWANO 1975; ABRAHAMSON 1975a, b; その他については表2を

表3 日本産雑草数種の個体再生産効率 (KAWANO 1975)

形 質 種	CRE		種子数/個体	平均種子数 (mS)
	最低-最高	平均		
<i>Juncus effusus</i> var. <i>decipiens</i>	3.7-37.0	13.7	59-2,765	840
<i>Juncus gracillimus</i>	5.0-28.6	14.4	89-854	379
<i>Rumex japonicus</i>	8.8-22.2	16.7	458-5,814	2,150
<i>Rumex acetosa</i>	2.5-12.2	7.2	2,218-9,234	3,917
<i>Phytolacca americana</i>	20.6-25.3	22.9	11,120-29,970	20,545
<i>Plantago major</i> *	10.6-27.7	18.2	253-893	504
<i>Achyranthes japonica</i>	29.3	—	44,779	—
<i>Astragalus sinicus</i>	31.9-40.4	38.0	2,174-15,123	6,200
<i>Ranunculus quelpaertensis</i>	9.3-27.9	14.8	336-2,400	839
<i>Bidens frondosa</i>	17.8-31.2	25.8	25-7,540	4,529
<i>Amaranthus retroflexus</i>	27.1	—	ca. 460,000	—
<i>Xanthium strumarium</i>	47.9	—	38,900	—
<i>Hypericum erectum</i>	22.9	—	10,200	—

* この植物は年に3回から4回開花するので、年間の総個体再生産効率は高い可能性がある。

表4 多年生草本数種の個体再生産効率

種	再生産効率 (%)				計	著者	
	種 子		栄養繁殖体				
<i>Circaea quadriculcata</i>	6		13		19		STRUİK, 1965
<i>Amphicarpa bracteata</i>	41		? (geocarpy)		41 + α		"
<i>Tussilago farfara</i>	1 st year	2 nd year	1 st year	2 nd year	1 st	2 nd	OGDEN, 1974
Soil fertility : High	7.1	7.2	10.2	10.2	17.3	17.4	
Low	5.0	8.1	22.9	18.0	27.9	26.1	
Density : Low	6.6	4.9	11.8	15.2	18.4	20.1	
Medium	6.3	4.5	13.4	14.7	19.7	19.2	
High	6.6	4.9	6.9	10.0	13.5	14.9	
<i>Rubus trivialis</i>							
Density : Low	1.9		1.2		3.1		ABRAHAMSON, 1975
High	2.5		3.6		6.1		
<i>Rubus hispidus</i>							
Density : Low	6.4		3.7		10.1		"
High	14.2		3.3		17.5		
<i>Trientalis borealis</i>	<2.0		64.8		66.8		ANDERSON & LOUCKS, 1973

表 6 ギョウジャのニンニクおよびカタクリの繁殖器官への同化産物の分配比

種	配偶子数/個体		雄 雌		器 官 分 配 比				種子数/個体 (mS)
	雌性 (mFG)	雄性 (mMG)	雌	雄	花 (%)	花茎 (%)	葉柄 (%)	蒴果 (%)	
<i>Allium victorialis</i>	69-105	1.22×10 ⁶ -	18,000		0.4-4.0	6.0-17.1	0.5-3.6	0.3-3.6	14-70
ssp. <i>platyphyllum</i> *		2.12×10 ⁶				(12.8±3.0)	(1.9±0.6)	(2.3±0.9)	(34.8±16.6)
<i>Erythronium</i>	40.6±	1.9×10 ⁶	4,791		4.4-5.7	0.02-9.6	—	1.3-4.6	4-51
<i>japonicum</i> **	5.3					(4.6±2.3)	(3.1±0.8)	(5.4±2.7)	(23.4±11.9)(1974)
									4-39
									(16.6±8.5)(1975, closed)
									4-52
									(27.1±11.5)(1975, open)

* KAWANO and NAGAI 1975; KAWANO, HIRATSUKA and HAYASHI, 未発表.

表 7 ノビルおよびヒメニラの繁殖器官への同化産物分配比

種	配偶子数/個体		雄 雌		器 官 分 配 比				種子数/個体 (mS)	むかご数/個体 (mCR)	鱗基数/個体 (mCR)
	雌性 (mFG)	雄性 (mMG)	雌	雄	花 (%)	花茎 (%)	種子 (%)	むかご (%)			
<i>Allium Grayi</i> *											
Amphimixis:	102-216	5.10×10 ⁵ -	4,148		4.1-5.1	31.2-35.9	—	0	14.6-17.6	0	2.0
(Akitsu)		10.80×10 ⁵									
(Hamakurosaki)							1.4-3.2	0	13.7-17.4	0	2.0
							cap. coat:				
							5.9-9.2				
Amphimixis+	6-48	0.24×10 ⁵ -	4,372		0.1-4.0		?	3.8-31.5	3.4-25.3	?	1-5
Apomixis		2.40×10 ⁵			(1.0±0.9)	(40.7±11.1)		(14.5±8.6)	(9.9±8.9)	(20.4±11.8)	(1.8±1.6)
(Jinzu River)	0	0	—		0	(41.8±10.1)	0	7.9-40.3	1.9-28.6	0	1-4
Apomixis								(19.2±7.8)	(8.9±5.6)	(37.8±23.1)	(1.7±0.9)
(Jinzu River A)											
<i>Allium monanthum</i> *											
2LF(♀) (Hitsumi)	6	—	—		0.7	—	—	—	72.1	—	3
1LF(♀) (Yashajin)	6-12	—	—		—	—	3.6	—	67.1	2-4	2
1LF(♂) (Yashajin)	—	1.31×10 ⁴	1,091-		2.1-4.9	—	—	—	52.1-59.6	—	1-4
		7.47×10 ⁴	12,450								

* KAWANO and NAGAI 1975 による.

を包括的にとらえることによって、種の保有する適応戦略の全体像が把握できるとする考えは、より妥当な定義であると考えられる (KAWANO 1975)。

図1は植物の種(および個体)の個体再生産に関与している機構と要因を示したものである。このように、極めて多くの要因が複雑に絡み合っているため、再生産効率そのものを測定する際には、その性型分化、形成される雄性および雌性配偶子の数とその割合、交配様式 breeding system, 送粉機構 pollination system, さまざまな無性繁殖様式 apomixis などがよく理解されていなければならないことは明白である。また、個体再生産の前駆段階としての補助的生殖器官、つまり生殖器官である花の支持器官としての花茎・花序・花梗へのエネルギーの投資・分配率、また昆虫を含む送粉動物を花に誘引するために鮮やかな色彩でかざられた花冠、花が放つ芳香性、蜜腺の発達など、必ずしも重量比やエネルギー量として厳密に測定できないものまで含めて個体再生産に関与する機構の分析を進めなければならない。さらにまた、胚と胚乳(または子葉)からなる幼植物の本体そのものと、幼植物に付属して分散や定着に大きな役割をはたしている散布のための補助的器官——鳥や動物を引きつけるための鮮やかな色彩の果皮や果肉、蟻を誘引するカルンクル(caruncle, または elaiosome), 風散布のためのパラシュートや翼など——へのエネルギー投資率がどのような割合を占めているかも極めて重要な意味をもっている(表6)。

こうしてみると、これらのさまざまな繁殖活動の補助器官へのエネルギーの投資・分配率は、決して当初考えられていたほど低くないことがわかる。つまり個々の種のもつ物質経済システムは、個体の生命維持のみならず、もっとも効率よく世代維持を可能ならしめるような、種に固有な遺伝的プログラムによって制御されている可能性を示唆している。また、このような遺伝的プログラムは、個々の種がたどった進化の歴史と、現在の生活環境における生態的地位を反映してできあがっているとみなすことができる (KAWANO 1975)。

2. 植物の生活史戦略 (life history strategy)

生活史 life history とは、生物個体が出生してから死亡するまでにたどる過程における生活活動や行動の全容を一般的にさすが、より具体的には、生活の仕方とそれをめぐるさまざまな問題(環境的、生態的、生理的、発生的など)を軸として、生物の種の一生を理解しようとする概念である。

植物では、その個性性と雌雄性の発現・交配様式・受(送)粉様式・種子数と種子の大きさ・散布型・発芽習性・性的成熟に到達するまでの時間的長さ(年数)・一世

代の生活環の長さ・繁殖回数・生存曲線の型と死亡要因などを含めた個体の生存と種族維持にかかわるすべての機構に、個々の種の保有する生活史の全体が表現されているとみなすことができる。したがって、このような各々の種のもつ生活史は、その種がたどった歴史的帰結であり、進化の所産であるといふことができる。

(1) 植物の phenology と生活史

1年という限定された時間は生物の生活史そのものとは直接的なかわりがないが、地球上の多くの地域において、特に温帯では、温度や光および水分などの環境の諸要因に極めて周期性のある季節的律動がみられるので、その律動に同調した植物の生活相の展開がみられることが多い。このような年間にわたる季節消長は、年生長周期 seasonal growth cycle, または周年生活環 annual growth cycle などともよばれ、1年という限定された時間における生活の様相の分析と比較に使われている。

このような考えと手法は古くからいわゆる花暦学 phenology などでも使われてきたもので、個々の種の生活史の詳細な研究を進める場合に必要な基礎的な情報をわれわれに提供してくれる。図2は、日本の夏緑林の林床にその主な生活の場をもつ代表的な林床植物の季節消長(フェノロジー)を示したもので (KAWANO 1975), このような記録が集積されてくるとそれだけからでも個々の種の生活相の全容と、群落の構成および様相の動的な変化がおぼろげながらわかってくる。

LIETH (1970) は、phenology の研究をこうした可視的な植物の生活相の変化の観察だけにとどめず、より定量的な解析の重要性を強調し、その方法を phenometry とよんだ。つまり、植物の季節消長は、例外なく植物の機能的変化の表現であるから、例えば、乾物経済なども種内または種間にみられる相違を定量的に分析し、比較することによって、極めて多くの情報を得ることが可能となってくる。

図3は、日本の温帯林の林床に生育する常緑多年生草本4種(A, ショウジョウバカマ*; B, オオバジャノヒゲ; C, ヤブラン; D, カンアオイ)の各器官への同化産物の相対的な分配比とその季節消長を示したもので (KAWANO 1975), 各器官への同化産物の分配率、地上器官と地下器官の比率とその変化、器官交代の時間的長さ、貯蔵器官の発達の度合などから、これらの植物の環境適応の様相をかなり具体的に知ることができる。表8にまとめられているように、暖帯性の常緑多年草では、何年にもまたがる常緑葉をもち、地下に貯蔵器官がなく、地上部の占める割合が高い。つまり温暖な環境に生育する

* ショウジョウバカマは日本海地方では、暖帯林の林床から、海拔3,000mに近い高山まで、極めてその分布域が広いので、その分化の背景と過程については、より広い視野から研究する必要がある。

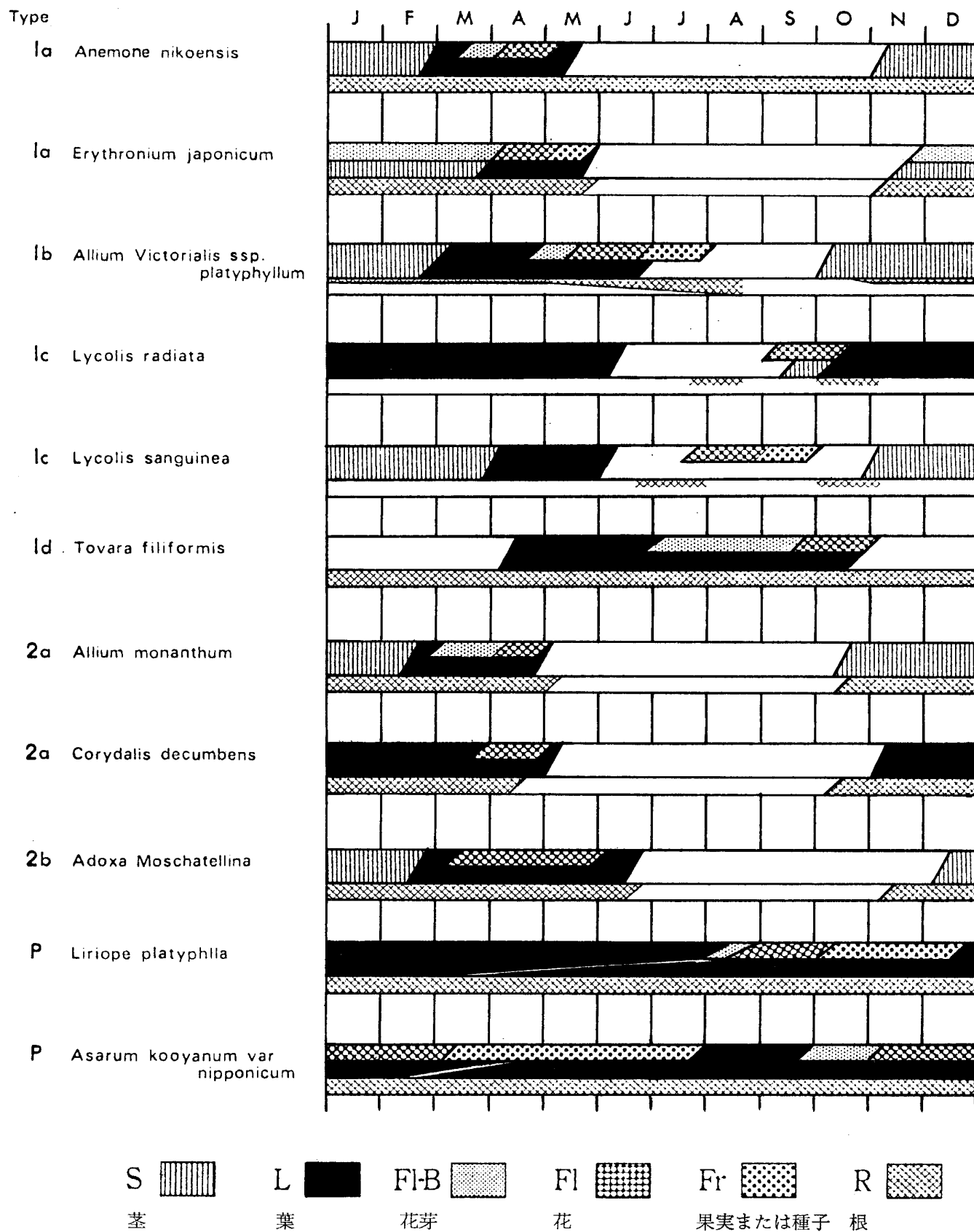


図2 日本産温帯林構成要素のフェノロジー

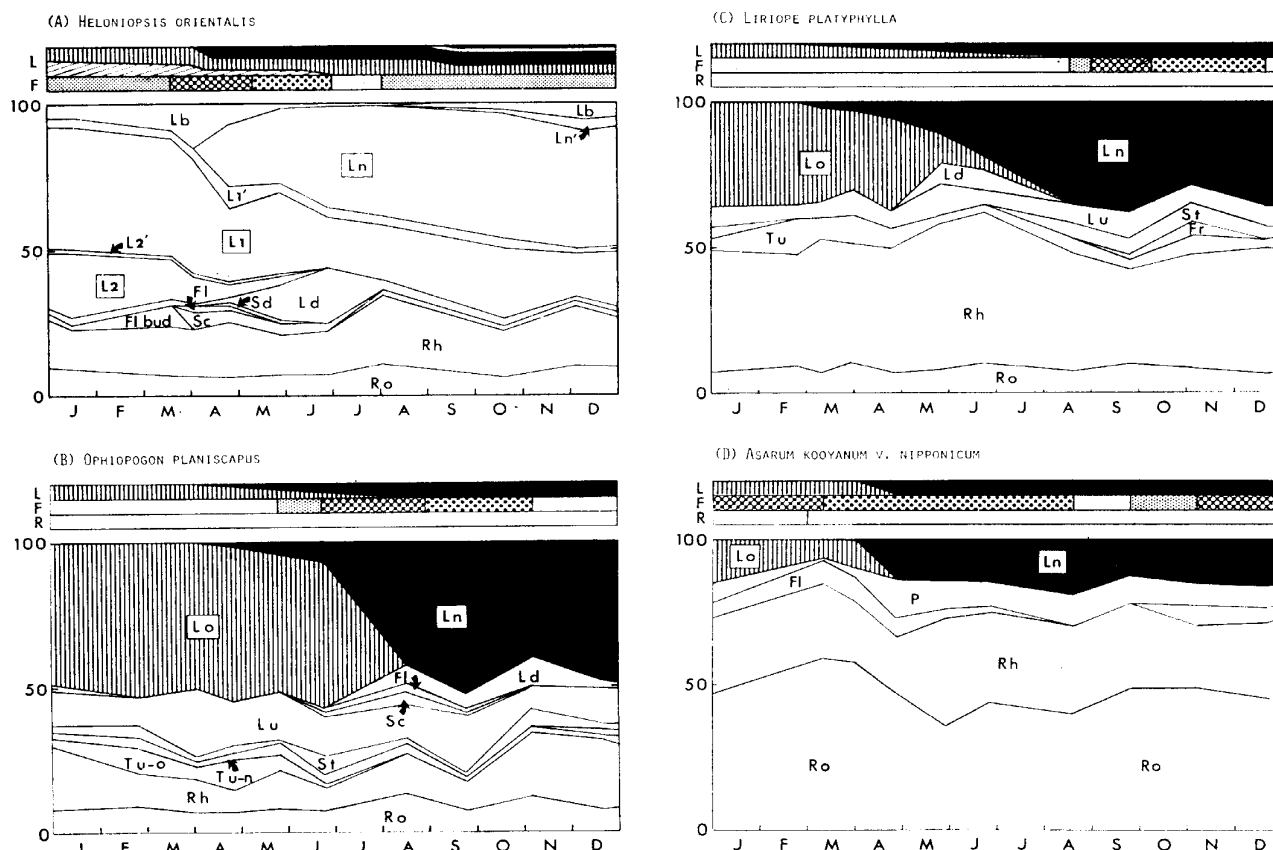


図3 常緑多年草4種の年間乾物分配率の推移 (KAWANO 1975)

表8 常緑性林床植物にみられる適応性 (KAWANO 1975)

特 徴	適 応 性	
	暖 帯	温 帯
(i) 光合成系の入替換え	頻繁で非同調的、または少くとも年2回；暫時的で3～4カ月から半年以上にもわたる；種によっては3年分の葉をつけている	年1回、同調的；交代は急激、1～2カ月以内に完了；シーズンの終りには1年分の葉しかつけていない
(ii) 地上部/地下部 (またはF/C) の比	通常高く、4.00～5.00	低い；0.25～0.50
(iii) 地下貯蔵器官の発達	貯蔵器官未発達	根茎、塊茎、鱗茎など、貯蔵器官の発達は顕著

これらの植物では、生産エネルギーを小刻みに消費していれば生活が成立するので、短期間に集中的なエネルギーの消費はみられない。これに対し、温帯から亜寒帯にかけて分布し、生育する植物では、ある時期に急激に、しかも短期間の内に器官交代を行なうので、そのためのエネルギーを貯蔵する器官の発達が顕著となり、必然的に地下部の占める割合が高くなっている。生理機能における適応性の分化は必ずしも全ての場合において、このような同化産物の分配比やその仕方と一致してはいないが、これらの特徴は少くとも個々の種のもつ適応性の一面をあますところなく表現しているとみなすことができる。

(2) 林床植物の生活史と生存曲線

ここでは日本の夏緑林の2・3の代表的な構成要素を例にあげて述べることにしたい。先にもふれたように、一般に温帯性落葉広葉樹林の環境は、極めて周期性のはっきりした閉鎖的で、安定した特徴をそなえている。したがって、このような場に主な生活の場をもつ種は、一般に継続個体再生産が確保できるような、通常は1シーズンでみる限りでは少産で、多回繁殖型 polycarpic の種類が多い。図4は、幾つかの代表的な林床性多年草の経年生長の型と繁殖様式を模式的に示したものである。タイプIはウバユリに代表される型で、林床植物には数少ない多産・1回繁殖型 monocarpic である。それに対

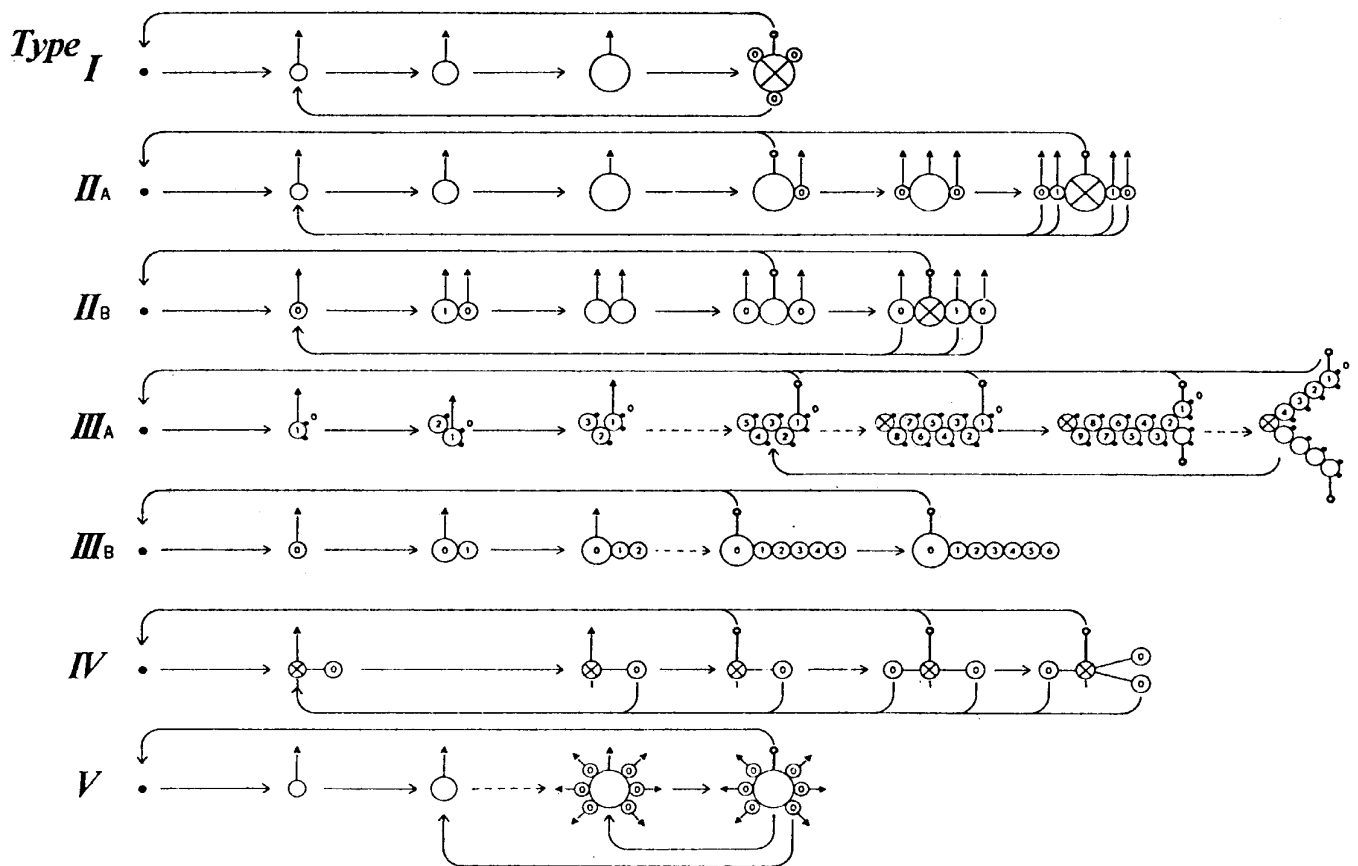


図4 林床性多年草の経年生長の型と繁殖様式 (KAWANO 1975; 説明は討論も参照)

I, ウバユリ型 (monocarpic); II_A, キツネノカミソリ型; II_B, ギョウジャニンニク型;
III_A, ユキザサ型; III_B, カタクリ型; IV, ホウチャクソウ型; V, ツルボ型。

表9 ギョウジャニンニクの static life table (KAWANO & NAGAI 1975 より計算)

年 令 構 成	l_x	d_x	q_x	L_x	T_x	e_x	1000 q_x
個体群当りの生産種子数*	1000	580	0.580	710	2135.5	2.14	580
実 生	420	159	0.378	340.5	1425.5	3.39	378
1	261	73	0.279	224.5	1085	4.16	279
2	188	36	0.191	170	860.5	4.58	191
3	152	0	0	152	690.5	4.54	0
4	152	2	0.013	151.5	538.5	3.54	13
5	150	7	0.047	146.5	387	2.58	47
6	143	25	0.175	130.5	240.5	1.68	175
7	118	77	0.652	79.5	110	0.93	652
8	41	31	0.756	25.5	30.5	0.74	756
9	10	10	1.000	5.0	5	0.50	1000

* 1 m² 当りの成熟個体数×個体当り平均結実数から算出。

し、IIとIIIはいずれも、少産・多回繁殖型 polycarpic で、ギョウジャニンニク・キツネノカミソリ・カタクリ・ユキザサなどの数多くの種類がこの型に属する。N型は、チゴユリ・ホウチャクソウ・レンプクソウ・ヒメニラなどの種に代表され、少産・多回繁殖型に相当するが、毎シーズン母植物体は枯死してしまうので、その意味ではI型とIII型の中間型ともいえる特徴をそなえている。このようにしてみると、林床植物の生活環型はわれわれ

が考えている以上に多種多様であることがわかる。

従来、林床性多年草の生命表の作成を行い、死亡要因の分析と個体数の減少過程を示した生存曲線を扱った研究は皆無に近く、TAMM (1948, 1956, 1972a, b) による個体数の減少過程を長年月にわたって追跡調査した仕事があるのみである。事実、一世代の長さが数年から10年以上にもわたるような多年草では、厳密な意味での cohort life table を作成することはほぼ不可能に近い。したがっ

て、このような植物では、哺乳動物などで作成されているような個体群の年齢構成 age class structure から、間接的に static life table を作成する以外の方法は無いように思われる。しかしながら、一般に植物は環境条件の違いによって著しい可塑的変異 plasticity を示すので、個体群の正確な年齢構成の把握は極めて難しい。

最近われわれは(KAWANO & NAGAI 1975; KAWANO 1975; KAWANO et al. 未発表), 2・3の林床植物に関する、生活史の研究の一環として、自然集団における生長の解析と size class 構造の分析から、間接的に年齢構成を読み取り、生命表 static life table の作成を試みている。表9と図5の資料は、ユリ科のギョウジャノニンニクについてのこうした試みの一部を示すものであるが(KAWANO & NAGAI, 未発表), カタクリ・ウバユリ・エンレイソウなどに関する同様なデータからみると、これらの林床植物はいずれも DEEVEY (1947) による生存曲線の I 型と II 型の中間型に近い生存曲線をもつものと推定されている。しかし、同じ林床植物といっても、その繁殖様式と効率, size class の構成からみて、チゴユリやホウチャクソウでは、これらとはまったく異なった個体の補充と減少の機構をもつので、それらの働き合いを考慮して、その生存曲線が考えられなければならないだろう(KAWANO & HIRATSUKA, 未発表)。また、従来行なわれているこの種の研究では、それぞれの種の niche の中心における個体群の挙動が、その種の保有する生活史の特徴とされてきたが、今後の研究では、niche の中心のみならず、その末端における挙動まで含めた詳細な研究が必要であろう。

むすびにかえて

以上、植物の生活史に関する最近の研究の動向と、問題点について要約して述べた。本稿は、シンポジウムにおける著者の講演の大綱にそってまとめたもので、必ずしも講演内容に100%忠実に書かれてはいない。また、講演の中で引用した数多くのデータは紙面の関係から割愛せざるを得なかった。しかし、いずれにせよその多くは未発表の資料であるので、近い将来に他の学会誌等に出版される論文を参照していただければ幸いである。因みに、ここに述べた以外に引き合いに出されたものは、

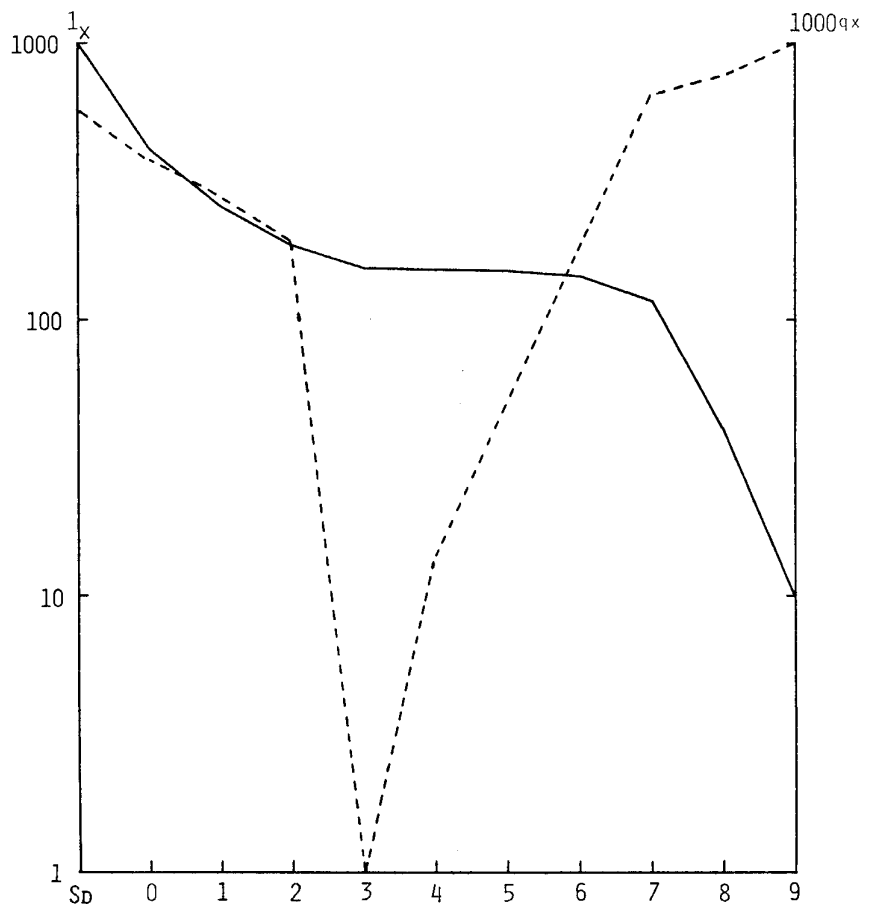


図5 ギョウジャニンニクの生存曲線(河野および長井, 未発表)

ヤブラン・オオバジャノヒゲ・ショウジョウバカマ・キツネノカミソリ・カタクリ・チゴユリ・ホウチャクソウ・オオバコ・ミゾソバなどの生活史に関する未発表のデータである。

引用文献

- ABRAHAMSON, W. G. 1975a. Reproduction of *Rubus hispidus* L. in different habitats. *Amer. Midl. Nat.* **93**: 471-478.
- 1975b. Reproductive strategies in Dewberries. *Ecology* **56**: 721-726.
- & GADGIL, M. 1973. Growth form and reproductive effort in Goldenrods (*Solidago*, Compositae). *Amer. Nat.* **107**: 651-661.
- & HERSHEY, B. J. 1977. Resource allocation and growth of *Impatiens capensis* (Balsaminaceae) in two habitats. *Bull. Torrey Bot. Club.* **104**: 160-164.
- AMOR, R. L. 1974. Ecology and control of blackberry (*Rubus fruticosus* L. agg.). II. Reproduction. *Weed Res.* **14**: 231-238.
- ANDERSON, R. C. and LOUCKS, O. L. 1973. Aspects of the biology of *Trientalis borealis* RAF. *Ecology* **54**: 798-808.
- BAZZAZ, F. A. & HARPER, J. L. 1977. Demographic analysis of the growth of *Linum usitatissimum*. *New Phytol.* **78**: 193-208.

- BELL, A. D. 1974. Rhizome organization in relation to vegetative spread in *Medeola virginiana*. J. Arnold Arb. **55**: 458-468.
- BISHOP, G. F., DAVY, A. J. & JEFFERIES, R. L. 1978. Demography of *Hieracium pilosella* in a Breck grassland. J. Ecol. **66**: 615-629.
- CALLAGHAN, T. V. & COLLINS, N. J. 1976. Strategies of growth and population dynamics of tundra plants. Oikos **27**: 383-388.
- CODY, M. L. 1966. A general theory of clutch size. Evolution **20**: 174-184.
- CRISP, M. D. 1978. Demography and survival under grazing of three Australian semi-desert shrubs. Oikos **30**: 520-528.
- DEEVEY, E. S. Jr. 1947. Life tables for natural population of animals. Quart. Rev. Biol. **22**: 283-314.
- DINGLE, H. 1968. Life history and population consequences of density, photo-period, and temperatures in a migrant insect, the milkweed bug *Oncopeltus*. Amer. Nat. **102**: 149-163.
- 1972. Migration strategies of insects. Science **175**: 1327-1335.
- 1974. The experimental analysis of migration and life-history strategies in insects. In: BROWNE, L. B. (ed.), Experimental Analysis of Insect of Behaviour. Springer, Berlin.
- DOBZHANSKY, Th. 1950. Evolution in the tropics. Amer. Sci. **38**: 209-221.
- FISCHER, R. A. 1930. The Genetical Theory of Natural Selection. 2nd. Rev. ed., Dover
- FORCIER, L. K. 1975. Reproductive strategies and the co-occurrence of climax tree species. Science **189**: 808-809.
- GADGIL, M. & SOLBRIG, O. T. 1972. The concept of r - and K -selection: evidence from wild flowers and some theoretical considerations. Amer. Nat. **106**: 14-31.
- GAINES, M. S., VOGT, K. J., HAMRICK, J. L. & CALDWELL, J. 1974. Reproductive strategies and growth patterns in sunflowers (*Helianthus*). Amer. Nat. **108**: 889-894.
- GRIME, J. P. 1974. Vegetation classification by reference to strategies. Nature **250**: 26-31.
- 1977. Evidence for the existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory. Amer. Nat. **111**: 1169-1194.
- GRUBB, P. J. 1976. A theoretical background to the conservation of ecologically distinct groups of annuals and biennials in the chalk grassland ecosystem. Biol. Conserv. **10**: 53-75.
- HARPER, J. L. 1967. A Darwinian approach to plant ecology. J. Ecol. **55**: 247-270.
- & OGDEN, J. 1970. The reproductive strategy of higher plants I. The concept of strategy with special reference to *Senecio vulgaris* L. J. Ecol. **58**: 681-698.
- & WHITE, J. 1974. The demography of plants. Ann. Rev. Plant Syst. & Ecol. **5**: 419-463.
- HICKMAN, J. C. 1975. Environmentally unpredictable bility and plastic energy allocation strategies in the annual *Polygonum cascadenae* (Polygonaceae). J. Ecol. **63**: 689-701.
- 1977. Energy allocation and niche differentiation in four co-existing annual species of *Polygonum* in Western North America. J. Ecol. **65**: 317-326.
- & PITEKA, L. F. 1975. Dry weight indicates energy allocation in ecological strategy analysis of plants. Oecologia **21**: 117-121.
- HOLLER, L. C. & ABRAHAMSON, W. G. 1977. Seed and vegetative reproduction in relation to density in *Fragaria virginiana* (Rosaceae). Amer. J. Bot. **64**: 1003-1007.
- JOHNSON, M. P. & COOK, S. A. 1968. Clutch size in buttercups. Amer. Nat. **102**: 405-411.
- KAWANO, S. 1970. Species problems viewed from productive and reproductive biology I. Ecological life histories of some representative members associated with temperate deciduous forests in Japan. J. Coll. Lib. Arts, Toyama Univ. **3**: 181-213.
- , IHARA, K. & SUZUKI, M. 1968. Biosystematic studies on *Maianthemum* (Liliaceae-Polygonatae) II. Geography and ecological life history. Jap. J. Bot. **20**: 35-65.
- & NAGAI, Y. 1975. The productive and reproductive biology of flowering plants I. Life history strategies of three *Allium* species in Japan. Bot. Mag. Tokyo **88**: 281-318.
- 1975. The productive and reproductive biology of flowering plants II. The concept of life history strategy in plants. J. Coll. Lib. Arts, Toyama Univ. **8**: 51-86.
- & HAYASHI, S. 1977. Plasticity in growth and reproductive energy allocation of *Coix Ma-yuen* ROMAN. cultivated at varying density and nitrogen levels. J. Coll. Lib. Arts, Toyama Univ. **10**: 61-92.
- KAYS, S. & HARPER, J. L. 1974. The regulation of plant and tiller density in a grass sward. J. Ecol. **62**: 97-105.
- LACK, D. 1947-48. The significance of clutch size. Ibis **89**: 302-352; **90**: 25-45.
- 1954a. The Natural Regulation of Animal Numbers. Oxford Univ. Press.
- 1954b. The evolution of reproductive rates. In: HUXLEY, J., HARDY, A. C. & FORD, E. B. (ed.), Evolution as a Process, 143-156.
- 1956. Variations in the reproductive rate of birds. Proc. Roy. Soc. London (B) **145**: 329-333.
- LEVIN, D. A. & TURNER, B. L. 1977. Clutch size in the Compositae. In: STONEHOUSE, B. & PERRINS, C. (ed.), Evolutionary Ecology, 215-222. Mac-Millan Press, London.
- LIETH, H. 1970. Phenology in reproductive studies. In: Reichle (ed.), Analysis of Temperate Forest Ecosystems. Springer, Berlin.
- , MACARTHER, R. H. & WILSON, E. O. 1967. The Theory of Island Biogeography. Princeton Univ. Press.

- MACARTHUR, R. H. & WILSON, E. O. 1967. The Theory of Island Biogeography. Monogr. Popul. Biol. 1. Princeton Univ. Press, Princeton.
- MARTIN, M. C. 1965. An ecological life history of *Geranium maculatum*. Amer. Midl. Nat. **73**: 111-149.
- MCNAUGHTON, S. J. 1975. *r*- and *K*-selection in *Typha*. Amer. Nat. **109**: 251-260.
- MCNAMARA, J. & QUINN, J. A. 1977. Resource allocation and reproduction in populations of *Amphicarpum purshii* (Gramineae). Amer. J. Bot. **64**: 17-23.
- MOORE, P. D. 1976. *r*, *K* and evolution. Nature **262**: 351-352.
- MULLER, R. N. 1978. The phenology, growth and ecosystem dynamics of *Erythronium americanum* in the northern hardwood forest. Ecol. Monogr. **48**: 1-20.
- NEWELL, S. J. & TRAMER, E. J. 1978. Reproductive strategies in herbaceous plant communities during succession. Ecol. **59**: 228-234.
- ODGEN, J. 1974. The reproductive strategy of higher plants II. The reproductive strategy of *Tussilago farfara* L. J. Ecol. **62**: 291-324.
- PIANKA, E. R. 1970. On *r*- and *K*-selection. Amer. Nat. **104**: 592-597.
- PITELKA, L. F. 1977. Energy allocation in annual and perennial lupines (*Lupinus*: Leguminosae). Ecol. **58**: 1055-1065.
- PLATT, W. J. 1976. The natural history of a fugitive prairie plant (*Mirabilis hirsuta* (PURSH) MACM.). Oecologia **22**: 399-409.
- QUINN, J. A., ROTSETTIS, J. & FAIRBROTHERS, D. E. 1972. Inflorescence characters and reproductive proficiency in *Danthonia sericea* populations. Amer. J. Bot. **59**: 627-631.
- RAYNAL, D. J. & BAZZAZ, F. A. 1975. The contrasting life-cycle strategies of three summer annuals found in abandoned fields in Illinois. J. Ecol. **63**: 587-596.
- RICHARDS, P. W. 1973. The tropical rain forest. Sci. Amer. **229**: 58-68.
- ROOS, F. H. & QUINN, J. A. 1977. Phenology and reproductive allocation in *Andropogon scoparius* (Gramineae) populations in communities of different successional stages. Amer. J. Bot. **64**: 535-540.
- ROSE, R. K. & GAINES, M. S. 1978. The reproductive cycle of *Microtus ochrogaster* in Eastern Kansas. Ecol. Monogr. **48**: 21-42.
- ROZEMA, J., BUIZER, D. A. G. & FABRITIUS, H. E. 1978. Population dynamics of *Glaux maritima* and ecophysiological adaptations to salinity and inundation. Oikos **30**: 539-548.
- SALISBURY, E. 1942. The Reproductive Capacity of Plants. Bell, London.
- SARUKHAN, J. & HARPER, J. L. 1973. Studies on plant demography: *Ranunculus repens* L., *R. bulbosus* L. and *R. acris* L. I. Population flux and survivorship. J. Ecol. **61**: 675-716.
- SARUKHAN, J. 1974. Studies on plant demography: *Ranunculus repens* L., *R. bulbosus* L. and *R. acris* L. II. Reproductive strategies and seed population dynamics. J. Ecol. **62**: 151-177.
- & GADGIL, M. 1974. Studies on plant demography: *Ranunculus repens* L., *R. bulbosus* L. and *R. acris* L. III. A mathematical model incorporating multiple modes of reproduction. J. Ecol. **62**: 921-936.
- SCHEMSKE, D. W. 1978. Evolution of reproductive characteristics in *Impatiens* (Balsaminaceae): The significance of cleistogamy and chasmogamy. Ecol. **59**: 596-613.
- , WILLSON, M. F., MELAMPY, M. N., MILLER, L. J., VERNER, L., SCHEMSKE, K. M. & BEST, L. D. 1978. Flowering ecology of some spring woodland herbs. Ecol. **59**: 351-366.
- SHARITZ, R. R. & MCCORMICK, J. F. 1973. Population dynamics of two competing annual plant species. Ecol. **54**: 723-740.
- SNELL, T. W. & BURCH, D. G. 1975. The effects of density on resource partitioning in *Chamaesyce hirta* (Euphorbiaceae). Ecol. **56**: 742-746.
- SOLBRIG, O. T. & SIMPSON, B. B. 1974. Component of regulation of a population of dandelions in Michigan. J. Ecol. **62**: 473-486.
- STEARNS, S. C. 1976. Life-history tactics: a review of the ideas. Quart. Rev. Biol. **51**: 3-47.
- 1977. The evolution of life history traits: a critique of the theory and a review of the data. Ann. Rev. Eco. & Syst. **8**: 145-171.
- STRUICK, G. J. 1965. Growth patterns of some native annual and perennial herbs in Southern Wisconsin. Ecol. **46**: 401-420.
- TAMM, C. O. 1948. Observations on reproduction and survival of some perennial herbs. Bot. Notiser **1948** (3): 305-321.
- 1956. Further observations on the survival and flowering of some perennial herbs, I. Oikos **7**: 273-292.
- 1972a. Survival and flowering of some perennial herbs, II. The behaviour of some orchids on permanent plots. Oikos **23**: 23-28.
- 1972b. *ibid.* III. The behaviour of *Primula veris* on permanent plots. Oikos **23**: 159-166.
- VAN ANDEL, J. & VERA, F. 1977. Reproductive allocation in *Senecio sylvaticus* and *Chamaenerion angustifolium* in relation to mineral nutrition. J. Ecol. **65**: 747-758.
- WATKINSON, A. R. & HARPER, J. L. 1978. The demography of a sand dune annual: *Vulpia fasciculata*, I. The natural regulation of populations. J. Ecol. **66**: 15-33.
- 1978. *ibid.* II. The dynamics of seed populations. J. Ecol. **66**: 35-44.
- 1978. *ibid.* III. The dispersal of seeds. J. Ecol. **66**: 483-498.
- WEISS, P. W. 1978. Reproductive efficiency and growth of *Emex australis* in relation to stress. Austr. J. Ecol. **3**: 57-65.

- WERNER, P. A. 1977. Colonization success of a "biennial" plant species: experimental field studies of species cohabitation and replacement. *Ecol.* **58**: 840-849.
- 1976. Ecology of plant populations in successional environments. *Syst. Bot.* **1**: 246-268.
- & PLATT, W. J. 1976. Ecological relationships of co-occurring goldenrods (*Solidago*: Compositae). *Amer. Nat.* **110**: 959-970.
- WHIGHAM, D. 1974. An ecological life history study of *Uvularia perfoliata* L. *Amer. Midl. Nat.* **91**: 343-359.
- WHITE, J. & HARPER, J. L. 1970. Correlated changes in plant size and number in plant populations. *J. Ecol.* **58**: 467-485.
- WHITTAKER, R. H. 1965. Dominance and diversity in land plant communities. *Science* **147**: 250-260.
- 1967. Gradient analysis of vegetation. *Biol. Rev.* **49**: 207-264.
- WILBUR, H. M. 1976. Life history evolution in seven milkweeds of the genus *Asclepias*. *J. Ecol.* **64**: 223-240.
- 1977. Propagule size, number and dispersion pattern in *Ambystoma* and *Asclepias*. *Amer. Nat.* **111**: 43-68.
- ZEIDE, B. 1978. Reproductive behaviour of plants in time. *Amer. Nat.* **112**: 636-639.

〔討 論〕

座 長 伊 野 良 夫 (早稲田大学教育学部)

伊野 少々休憩がはいりましたが、今から討論を再開します。時間はあまりありませんが、河野講演についての質問から……。

鈴木 カタクリが有性生殖をしないで、無性的にふえるという例は、多くはないけれどあるということだが、そのような例は1つのフィールドでどの位であるのか。

河野 あれは大変偶発的な場合で、自然集団の場合にはほとんどない。カタクリに関する限り、個体の補充は有性繁殖によると考えてよい。

森島 オオバコのような雑草と林床の植物の両方をあつかって仕事を進められているが、energy allocation が雑草と非雑草とでどうなっているか。雑草か、非雑草かその雑草性はどうかということです。

河野 私共もまだそれほど沢山の種類を扱っているとはいえないので、そのような大きなオーダーで一般化がはたして出来るかどうかは問題なのですが……。

一つ言えることは、林床植物、とりわけ林床のなかでも安定した環境にあるものでは、長い年数にわたって継続して同じスピードで個体の更新をやっている。ですから、成体になるまでの数を保証するだけの最低に近い数だけでも、そこで生みだされておれば結構個体数の維持が出来るのではないか。また、それにかからんで定着の問題がある。例えばカタクリのように蟻に運ばれるものはかなりの数が巣に持ちこまれるなどのロスはあるが、分散そのものは蟻によって行なわれ、定着も保証されている。だから種子はかなりの高い率で発芽定着するだろう。所が、ウバユリのように風分散型のものでは、定着がランダムで、うまくいってない面がある。同じ林床植物でも、このような散布と定着の諸型とが絡みあって energy

allocation の分化がみられる。それと対照的に雑草の場合は攪乱が常に加えられているから、その損失率を見こんだ上での種子形成がなされていないといけない。同時に数だけではなく、定着をどのように確保しているかということが重要であろう。あまりにもロスの大きい場合は、年間に何度も個体を再生産するような仕組みがあって、発芽が同調的でなく、地表に掘り出された時に発芽するが、深く埋めこまれた時は休眠して、その間を過し、次の世代の確保が行なわれているのではないか。だから、大変色々な形が組合さって不安定な環境に対する適応が形成されている。それに対して、安定な林床においては、定着がどのように確保されるかということによる、ある程度差はあるけれども、雑草とはちがった環境の変動に同調的な生活史が出来あがっている。だから分散定着のロスさえ見こんだ形で種子が出来れば良い。しかし、多年生植物の中にもラミートを作って栄養繁殖するものがある。この場合、経年生長して、成体になるが、ウバユリの場合は開花するとその母球根は死んでしまう。そして種子はふり出しにもどりますが、ラミートから形成されたものは発芽——成体の過程の途中から生長はスタートする。だから、種子からのロスが大きくなると、逆に栄養繁殖器官の発達によって、特に機械的にはずれる仕組みが分化することによって、個体数の補充の仕組みに組みこまれているという気がする。先ほどの図の中で(本文中の図4)林床植物の色々な型が示してある。この図を少し説明するとこの中の×印は死ぬということです。Type I のウバユリは開花すると死んでしまう。そのままだと個体更新は種子だけによるが、ウバユリはラミートが出来るから、それが途中の所に加わる。II_A はギョウ

ジャンニクに代表されるようなもので、基本的には上と同じで、この場合は何年かは断続的に生殖生長をする。また、新たな鱗茎をつけていって、それがはずれて新個体になる。II_b はキツネノカミソリ型のもので、III_A はコキザサ、III_b はカタクリ型、IV はさっきのチゴユリ型、V はツルボのようにやたらに栄養繁殖で鱗茎の数をふやしていくものである。だからこのように多年生植物にもずいぶん多くの型があって、それらをひとつづついいねいに個体群動態との関係をつき合せて研究したならば、それぞれのタイプと、このような生活環のくり返しとがどのような組合っているかが、うまく一般化出来るのではないかと考えている。

萩原 地上部と地下部にわけて乾重量を測定する場合、地上部の比重と地下部の比重といったものが生葉などで乾かす場合非常にちがうらしい。例えば、根の場合は風乾ですが比重が重い。そういった場合、比重が重いというのが生活に使われる物質で重くなっているのか、それとも無関係なもので重くなっているのか。それから木本の場合、サクセションを見ていると、初期に入る樹木の材比重は軽くて、だんだん後になって重いものが出現するように思うが、一般化されていないようだ。同じ植物でも初期に入ってくるのは生長が良くて、だんだんサクセションが進むに従って被陰されるせいもあるのかも知れないが、比重が重くなるということがあるのではないか。

河野 そういふことがあるのですか。最初の質問はかなり重要なポイントだが、私の所で出しているデータは75-80°Cで乾燥した状態の乾重を測っているから、中身の動きも合せて表現されていると思う。それと同時に今日話せなかったが窒素の量なども分析しているのだが、重さで出て来た割合と、窒素の動きとは（糖でも同様）、分配率が結構違っている。例えば、葉などでは、乾燥重量では低い率を占めているけれど、窒素では葉の占めている割合はそれよりもっと高くなって来るというようなことがある。より厳密に蛋白態と可溶性の分面に分けてみると、その中身が一層良くわかってくるので、そこらへんのデータを集めている所です。もう少し分析が進めば、重さの動きと中身の動き、いれものと内容の動きをあわせて議論出来ると思う。

第2番目の質問は良くわからない。1つの植物でも生長初期から、すっかり生長しきった段階、それから老化していく段階で中味の動きは結構あるから、そういう中で変化しているのではないか。

堀 いまのことで、私の知っていることを言うと、比重の重いものは貯蔵物質としては非常に重要なものが入っていると思う。普通の草本ですと、自分の体を作っているのはセルロース、ヘミセルロース、リグニンなどです。そういうものは割とすかすかな構造しか持っていないか

ら、比重は小さくなるはずで。比重が大きいというのは、そうした構造の間に糖のような比重の大きな物質がたくさんあったということで、見かけ上大きくなっていると思われる。条件の良い、というかサクセションの初期に出現するものが軽くて、だんだん重くなるということですが、一つの目安として細胞が大きいのか小さいかがきいてくる。細胞の小さいものの方が全体としての比重は大きくなるはずで、それからなにか分るのではないかと思う。

総括で河野さんが話された中で、まず一番目にサイズクラスを活用することによって生命表を作成することが可能であるということがありましたが、ある種類では有効だと思うのですが、それに関連してもう一つの問題として plasticity があると思う。今日の話題の大部分は林床植物だったこともあって、生長量の幅が条件の良い所と悪い所とではそれほどない種が扱われているのではないか。例えば私がやっていますヤマモですと種子重が平均5mgぐらいで、それが発芽した場合、林床ですと1年かかって3mg位、縮少再生産になります。ところが裸地で育てますと、1500mgになります。そうすると大変生長量の差が大きい。そういうような種もある。そういうような種の plasticity と、河野さんが今日扱われたような種の plasticity とは、また違う取扱いをしなければいけないのではないか、そのあたりをどう考えておられるでしょうか。

河野 確かにそうですが、しかし今まで BRADSHAW なんか言っていることは、植物のいろんな形質をとってみると、環境変化に対応した非常に plastic な変化をする形質とそうでない形質がある。Plastic でない形質としてあげられている中には、生殖器官とか種子の重さとかいったものがある。自然界で実際のものを見ると、そう言われているほどコンスタントではないわけです。そこら辺のデータはまだまだ足りないのではないか。古典的な CLEMENTS などの仕事の中でもヒマワリの1年生野生種の中で密度が変ると種子の重さが変わるというデータが出されているし、そのような仕事はこれからまだまだやらねばいけない。その中から、今の問題に対する答えも出て来るのではないかという気がします。私の扱っている材料はどうしても林床植物が中心なものですから、比較的稳定のある環境の中で生活しているものが大半で、そういった意味では今指摘されたような形質に見られる変異は少ないと思います。ただ環境の可変的な所にあるものが、はたして安定な所に生活しているものとは対照的に形質に plastic な変異が常に存在しているかどうかは、また違った次元の問題ではないかと思うのです。つまり種によって、その点についてはずいぶん違いがあるように思えます。

小林 それに関連したことです。チゴユリをスギの林

床で見られたということですが、私が今日お話した中でスギの林床では、個体の草丈にしても、数にしてもかなり変化する傾向があります。それに対してヒノキ林は斜面のもう少し上部にありまして、そこでは平均 6 cm ほどの草丈がある。そこで生活環を見てみると、ヒノキ林では種子による有性繁殖をした個体がほとんど現われて来ない。つまり小さなものはかなり数が少ない。そうすると、ここで表わされている 4 つの型の中で種子を生産して、発芽個体から始まる生活環を有する個体群だとか、生活環が途中の段階から常に始まるというものの集団のどちらが安定した集団といえるのか。個体数の維持との関係で……。

河野 スギ林やヒノキ林といった二次的な植生の中に出来あがったチゴユリ個体群を、貴方も私も見ているわけですが、オリジナルな生活域は落葉樹林でしょう。だからある意味では、チゴユリやホウチャクソウの本来あるべき behaviour (挙動) は、そうした落葉樹林の生活をまずもっと見て、そこでつかまねばという気がする。それをきちっとしておけば、スギやヒノキ林のようなチゴユリにとって二次的な生育地での behaviour と、その前者との違いもはっきりしてくるだろう。

小林 ちょっと暴論かも知れませんが、伐採をして、その時は有性繁殖の個体が増えてきた。そこではいろんな遺伝子を持った集団があったのが、林が維持されると遺伝子構成が単純化された個体群になってしまうのではないかと思う。特にスギやヒノキの林では……。ヒノキ林では 4 年間見ているが結実するのを一度も見えてないわけです。そうすると無性繁殖だけで残っているということ、個体群がすっかり同じ遺伝子型の個体から構成されている可能性もある。もちろん外見的には葉の大きさなどに変異はありますが、もしこのようなものが有性繁殖するためには、何らかの外部からのインパクトがいるのではないか。そういうふうにして安定的に存在している個体群が群集を支えているのではないか。

河野 先のことと関連して、私も完全に成熟した林のものを調べてないので、はたしてそういえるかどうか自信はないが、落葉樹林林床の春から夏の光の減り方は、急激に落ちて夏の暗い時期になる。スギの人工林の場合はそのような変化はなく 10—20% の範囲ぐらいで変動しているのではないか。落葉樹林林床にも結構オープンな生育場所があって、チゴユリがもっと増えても良いような所があるが、それにもかかわらずチゴユリの個体密度はものすごく低くて、逆に小さな size class のものが多い。だから初期にチゴユリにとって環境が好適な所では種子から発芽した個体の生存率が高い。しかし、後に条件が悪くなるから (相対照度 0.5—1 %), 個体数が一定の数以上に増えられないという状況になっているのではないか。それに対してスギ林の場合は、年間を通じて光も結

構あって (相対照度 10—20 %), そこでどんどん増えていて、林床を広く占める状態になっている。ただし、指摘された有性繁殖については、スギ林の場合でも花や果実は沢山出来る。その辺の関連はまだ良くわからない。
小林 スギ林ではそうですが、ヒノキ林では実が熟すということがない。特に斜面の上部に行けば行くほどない。4 年間見ただけなのだが……。どこかで生活環が切れているのではないか。種子から始まることは始まるのでしょうか……。

河野 これはまだ良くわかっていないのですが、もし交配・結実していないとなると、結実は送粉昆虫の活動に支配されることになるから、落葉樹林の方が春先の早い時期には Hymenoptera が活発に受粉して廻る。チゴユリの花というのは小形のハチから大形のものまでかなり無選択に引きつけて送粉されている。所がホウチャクソウは、花がぶらさがって、しかも蜜腺の位置が深いから大形の *Xylocopa* のようなハチしか蜜腺に口吻がとどかない。だからそういう違いは意外と大きな種子結実率につながっている可能性がある。ただ、そういうことだけではなく、物理的な環境条件が制御しているとなると分析がむずかしい。

伊野 お二人のいう林が同じようなものをイメージしているのか。それともまったく違うものなのか。例えばヒノキ林にしてもずいぶん暗いものもあるし、明るいものもあるのですが、そういう所はどうでしょうか。

小林 私の方は光条件を全然調べていません。上の方は見ずに下の方ばかりで……。

河野 もう一つ、これも大事なことなのですが、林床などでは同じ場所の使い分けをかなりやっているのではないか。つまり時間的に出て来る時期をずらすことによって空間を使い分けている。だから春植物の生育していた後は、全く夏型の似ても似つかないような背の高い植物が繁る。つまり、そのように同じ資源の利用形態であっても、時期的にずれることによって同一空間の占有を可能にしているのではないか。横の拡がりの住み分けだけではないという気がする。だから、共存しているメンバーが、どんなふうにそこで生育しているかは大事であろう。私も共存している種類については丁寧に見ているのですが、ただはたして A が増えたために B が減ったのか、それとも全く別の私達がまだ見つけていない決定的な要因によってチゴユリの個体数が減ったかをいうのは、大変むずかしいことで、数の相対頻度の動きは出て来るが、因果関係の解釈がそれで良いのかどうかについてはまだ自信がない。

小野 一寸今のことでひっかかるのですが。東京の近郊にかなりの面積でホウチャクソウの大群落があるところがあります。そこで栄養器官の特徴の方から倍数性の違いを捜そうと思って色々学生にもやってもらって、よう

やく表皮細胞の形態で、いちいち染色体を調べなくても、その集団に関しては区別出来そうになってきた。それで見ると、谷の下側の方は3倍体で、上の方は両者が混っている。今までの小林さんや河野さんの扱われた集団の中にそういう個体が混っている可能性は全然ないのかどうか。

河野 私の調査している所では、調べた限り全部2倍体です。ただ、いくつか調べて3倍体が出て来ないと、一応全部2倍体だろうと……。数千個体をすべて調べたわけではありませんので……。一寸気になるのは、小野さ

んの見ておられる2倍体と3倍体で繁殖の、例えば、クローンを出す数など、変異がないかどうか。

小野 それは今の所はっきりした数値では出て来ておりません。秋になると切れてしまうので……。その調査は簡単には行かないのですが、今の所有意な差はありません。両方とも同じように花が咲き、花ではかなり外部形態に差がある。

伊野 このあたりで一応河野講演の討論を終って、総合討論にうつりたいと思います。