

信州大学農学部構内に自生するサクラ属3種の種子サイズ、 発芽率および初期成長の比較

城田徹央¹・宮内郁美²・齋藤 大³・丸山一樹⁴・岡野哲郎¹

¹信州大学学術研究院農学系

²信州大学農学部

³信州大学大学院農学研究科

⁴信州大学大学院総合工学系研究科

要 旨

ウワミズザクラ、カスミザクラ、エドヒガンの生活史特性の初期段階に着目して、これらのサクラ属3種の種子のサイズ、発芽率、初期成長、当年成長、当年生残率の種間差を調査した。その結果、発芽率と初期の相対成長率の種間差はアカマツ林の幼稚樹の個体数密度の順位に対応するが、当年成長や当年生残率の種間差は対応しなかった。

キーワード：サクラ属、種子サイズ、発芽率、初期成長、稚苗サイズ

はじめに

マツノザイセンチュウによる松枯れが構内アカマツ林に波及した場合、広葉樹林への転換は選択枝の一つである。これまでの研究によって、構内アカマツ林の後継樹種として高木層および亜高木層に多く出現するウワミズザクラ (*Prunus grayana*)、カスミザクラ (*Prunus verecunda*)、エドヒガン (*Prunus pendula* f. *ascendens*) などのサクラ属樹種が重要であることが示された⁹⁾。一方、構内アカマツ林の林床では、これら3種の幼稚樹の出現パターンは著しく異なっていた。すなわちエドヒガンの幼稚樹がほとんど出現しないのに対し、ウワミズザクラの幼稚樹は随所に見受けられ、その個体数密度はカスミザクラの16倍を上回った⁹⁾。繁殖開始サイズに達している個体数密度とその胸高断面積合計はウワミズザクラよりもカスミザクラで大きいことから、繁殖特性によって幼稚樹の個体数密度の違いを説明することはできない¹⁰⁾。

一方で、繁殖過程の後の種子の発芽や苗の生残といった初期成長過程も、幼稚樹の個体数密度に影響を及ぼす重要な因子である。一般に、初期成長率は種子サイズと正の相関を⁷⁾、初期生残率は種子サイズと負の相関を^{5,8)}、それぞれ示すことが知られている。そこで本研究では、構内アカマツ林に出現するサクラ属3種を対象に、種子サイズ、発芽率、初期

成長率、初期生残率を調べ、林床に出現する幼稚樹の個体数密度との対応を考察した。

調査地と方法

1. 発芽実験

発芽実験に用いる種子を、2012年にサクラ属3種の果実がそれぞれ成熟する時期にエドヒガンとカスミザクラを約500粒ずつ、ウワミズザクラを約1000粒採取した。母樹はいずれも構内の孤立木である。それぞれの果実の成熟時期は、エドヒガンが6月上旬～中旬、カスミザクラが7月上旬、ウワミズザクラが8月下旬～9月上旬であった。採取した果実から果肉を除去し、エドヒガンとカスミザクラは7月22日に、ウワミズザクラは9月6日に土中埋蔵法によって貯蔵した。貯蔵した種子は2013年3月15日からウワミズザクラ、カスミザクラ、エドヒガンの順で取り出した。

それぞれの種ごとに25個の種子をランダムに選び、サイズの計測に供試した。サクラ属3種の種子はいずれも楕円体とみなせたので、発芽時に裂開する面のうち合点と珠孔の方向の大きさを長さ、これと直交する方向の大きさを幅とし、裂開する面に直交する方向の大きさを厚みとして計測し、これら長さ、幅および厚みの幾何平均を種子サイズとした。長さ、幅、厚みおよび種子サイズの種間比較を分散分析によって行った。

取り出した種子について、水選および手選によって健全種子を選別した。水選は水道水に2時間浸水

受付日 2015年1月5日

受理日 2015年2月2日

表1 サクラ属3種の種子の長さ、幅、厚さおよび種子サイズ

種子の大きさ	ウワミズザクラ			カスミザクラ			エドヒガン			F値 (2,72)
長 (mm)	6.62	± 0.32	b	5.30	± 0.34	a	6.50	± 0.49	b	87.4***
幅 (mm)	4.66	± 0.22	a	5.00	± 0.20	b	5.52	± 0.34	c	68.2***
厚さ (mm)	4.68	± 0.26	b	3.63	± 0.11	a	4.60	± 0.28	b	162.2***
種子サイズ (mm)	5.25	± 0.24	b	4.58	± 0.18	a	5.49	± 0.30	c	69.9***

F値は各項目に関する3種間の分散分析の結果を示す (***: $p < 0.001$)。同じアルファベットの付された値には種間差がないことを示す。

して行った。浸水後、一部の浮いた種子と沈んだ種子を切断し、胚の状態を確認したところ、浮いた種子は胚が液状となっている、または充実していないなどであるものが多かった。これに対して、沈んだ種子は中が充実しているものが多かった。したがって、水選によって浮いた種子を死亡種子とした。沈んだ種子について、さらに手選によって選別を行った。手選では、目で見てカビの生えている種子、指で種子を押した際に簡単に割れてしまう種子、種子が柔らかく中から液体が出る種子を死亡種子とし、外見に異常がみられないものを生残種子と分類した。全体の種子数における生残種子の割合を「種子生残率」と定義した。

発芽実験には生残種子のみを用いた。3月15日から19日の間に選別を終えた種子から、構内苗畑において順次育苗ポットに蒔き付けを行い、3月28日から5月13日までほぼ毎日種子の発芽を判別した。なお、土中から取り出した時点で発根していることが確認された生残種子も観察されたが、それらもそのまま蒔き付けた。蒔き付け後は、土壤の乾燥を防ぐために1日2回早朝と夕方に灌水を行った。発芽の判別は、地表に下胚軸もしくは子葉が露出した時点とした。5月13日までに発芽した個体数を生残種子数で除した値を「生残種子の発芽率」として求めた。その後、「生残種子の発芽率」を「種子生残率」に乗じることで「発芽率」とした。加えて、本葉が確認された時点を展葉とし、生残種子の展葉した個体数割合を「種子生残率」に乗じた値を「展葉率」とした。

2. 初期相対成長速度および当年成長量

発芽した時点から週に2回個体の苗長を記録した。5月14日の時点で成長量が平均的なものを、ウワミズザクラとカスミザクラからランダムに40個体ずつ選別し、それらの個体の発芽から約14日間の初期相対成長速度: $IRGR$ を次式で求めた。

$$IRGR = (\ln H_2 - \ln H_1) / (t_2 - t_1) \dots\dots\dots(1),$$

ここで t_1 は発芽が確認された日付、 t_2 は発芽から約2週間後の日付、 H_1 は発芽が確認された際の苗長、

H_2 は t_2 日の苗長である。観測期間となる $t_2 - t_1$ はほとんどの苗で14日であったが、観測の都合上13日あるいは15日になるものが含まれた。また、エドヒガンは発芽数が少なかったため、発芽した4個体全てで初期相対成長速度を求めた。

5月14日に初期相対成長速度を求めたウワミズザクラとカスミザクラの個体を、直径25cmの円形の植木鉢に植え替えを行った。植え替えは1つの鉢に同じ種の個体を4個体ずつになるように行った。その後、遮光率20%の寒冷紗をかけた強光条件下と遮光率70%の寒冷紗をかけた被陰条件下に各種20個体ずつになるように鉢を並べ、それぞれの個体の苗長を5月14日から週に2回計測し、成長が停止した10月16日の苗長を当年成長量とした。このとき土の乾燥を防ぐために毎日1回夕方に灌水を行った。

結 果

1. 種子のサイズと形態

サクラ属3種の種子サイズはエドヒガン、ウワミズザクラ、カスミザクラの順で大きかった(表1, ANOVA, Tukey法による多重比較, $p < 0.05$)。エドヒガンはカスミザクラの約1.20倍、ウワミズザクラはカスミザクラの約1.14倍であった。種子形状の特徴としては、ウワミズザクラでは幅と厚さがほぼ等しく、長さがこれらを上回ったのに対して、カスミザクラとエドヒガンでは長さ、幅、厚さの順に大きな値を示した(Friedman検定, Bonferroni法による多重比較, $p < 0.05$)。

2. 種子の生残率と発芽率

サクラ属3種の水選、手選による選別の結果を表2に示した。生残種子の割合はエドヒガンが99.4%、カスミザクラが97.2%、ウワミズザクラが70.7%の順で高かった。死亡種子のタイプを比較すると、ウワミズザクラとカスミザクラにおいて指で押した際に柔らかい種子の割合が最も高かった。また、エドヒガンではカビの付着が確認された。

サクラ属3種の発芽試験の過程を図1に示した。いずれの種でも蒔き付け後3週間が経過した4月18

表2 サクラ属3種の種子の生死

種子の生死	ウワミズザクラ	カスミザクラ	エドヒガン
生残	70.7%	97.2%	99.4%
死亡	29.3%	2.8%	0.6%
水選・浮	7.1%	0.8%	0.2%
手選・柔	21.1%	1.7%	0.0%
手選・割れ	1.1%	0.4%	0.0%
手選・カビ	0.0%	0.0%	0.4%
計	100.0%	100.0%	100.0%
サンプル数	919	529	499

表3 サクラ属3種の発芽率と展葉率

種子数とその割合	ウワミズザクラ	カスミザクラ	エドヒガン
全種子数	919	529	499
健全種子数	650	514	496
健全種子率 (%)	70.7	97.2	99.4
播種数	641	334	315
発芽数	425	57	4
健全種子の発芽率 (%)	66.3	17.1	1.3
発芽率 (%)	46.9	16.6	1.3
展葉数	411	52	3
健全種子の展葉率 (%)	64.1	15.6	1.0
展葉率 (%)	45.4	15.1	0.9

発芽率は健全種子率に健全種子の発芽率を、展葉率は健全種子率に健全種子の展葉率を乗じた値である。

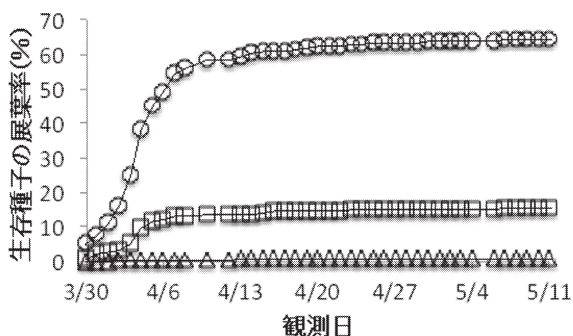
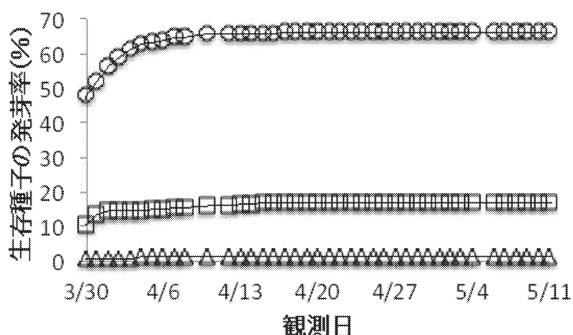


図1 生存種子の発芽率および展葉率の推移
○：ウワミズザクラ，□：カスミザクラ，△：エドヒガン

日の段階でほとんどの発芽が終了した。一方で本葉

の確認を基準とする展葉率は6週間が経過した5月9日まで緩やかに上昇した。このことは本葉展開までの子葉のみの状態が2～3週間ほど継続していたことを示す。発芽試験の結果を表3に示した。5月13日までの発芽率はウワミズザクラが46.9%と最も高く、次がカスミザクラで16.6%，エドヒガンは1.3%で最も低かった。生残種子の発芽率もウワミズザクラ (46.9%)，カスミザクラ (16.6%)，エドヒガン (1.3%) の順で高い結果となった (表3)。

3. 初期相対成長速度と当年成長量

サクラ属3種の初期相対成長速度を表4に示した。ウワミズザクラが高く、カスミザクラとエドヒガンで低い値を示した。次に、ウワミズザクラとカスミザクラについて強光条件下および弱光条件下における成長過程を図2に、当年成長量を表4に示した。当年成長量に関する2種間と光条件の影響を分散分析を用いて解析したところ、カスミザクラがウワミズザクラを上回るという種間差 ($F_{1,76}=9.009$, $p=0.004$) は認められたが、光条件の違いの影響は認められず ($F_{1,76}=3.845$, $p=0.054$)，交互作用も認められなかった ($F_{1,76}=0.901$, $p=0.345$)。なお、両条件下において枯死した個体はみられな

表4 サクラ属3種の初期相対成長速度および2種の当年苗高

項目	ウワミズザクラ	カスミザクラ	エドヒガン
初期相対成長速度 (day ⁻¹)	0.19651 ± 0.03362 b	0.15286 ± 0.0383 a	0.13479 ± 0.0563 a
強光下当年苗高 (mm)	141.7 ± 84.9	264.2 ± 168.3	— ± —
弱光下当年苗高 (mm)	110.4 ± 82.5	174.0 ± 185.8	— ± —

初期相対成長速度の種間差に関する分散分析の結果は有意であった ($F_{2,81}=16.14$, $p<0.001$)。同じアルファベットの付いた初期相対成長速度の樹種は有意に異なる (Bonferroni 法による多重比較, $p=0.05$ 水準)。

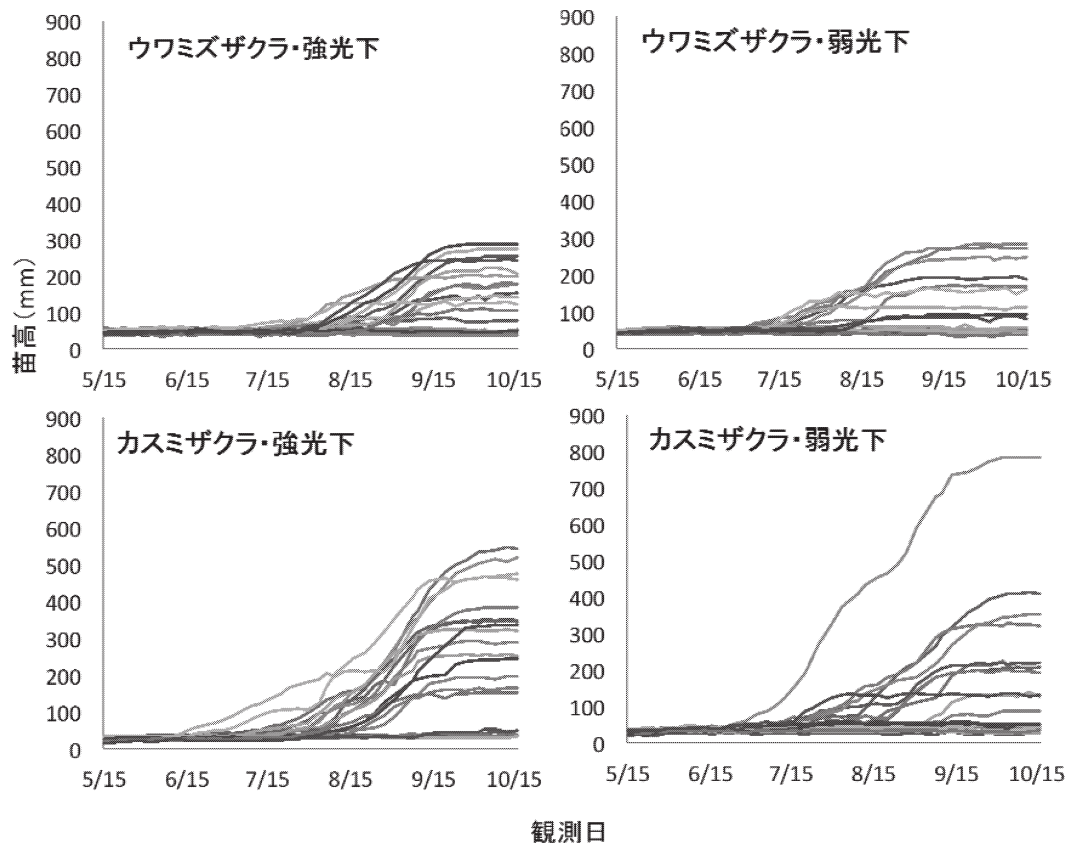


図2 強光下および弱光下におけるウワミズザクラとカスミザクラの成長過程
個々の曲線は1個体の苗高の成長過程を示す。

かった。

考 察

1. 発芽過程の種間差

発芽率は種子生残率に生残種子の発芽率を乗じた値である。発芽率、生残種子の発芽率ではウワミズザクラ、カスミザクラ、エドヒガンの順で高く、種子生残率ではウワミズザクラ、カスミザクラ、エドヒガンの順で低かった。このことから、サクラ属3種の発芽率の違いには、種子生残率ではなく生残種子の発芽率の違いが強く影響していることが明らかにされた。今回求められた発芽率は、後述するようにアカマツ林における幼稚樹の個体数密度の違いと対応しており、発芽能力の種間差が重要な過程を占めていると考えられる。

一般に、サクラ属に関する種子発芽に関わる要因については複数の要因が挙げられている。オオヤマザクラとエドヒガンの種子発芽は遠赤色光によって抑制される¹³⁾。ヤマザクラの種子では、乾燥し温度が高くなるにしたがい、短時間で種子含水率が減少し、これに伴い発芽率も低下する³⁾。同様に、春に種子散布が行われるヒカンザクラでは、20°C以上の貯蔵温度において貯蔵期間の延長とともに発芽率が低下する⁶⁾。また、ヤマザクラの種子は低温処理によって発芽率が向上するが、乾燥処理と低温処理の組み合わせではその効果がもたらされない¹⁾。さらに空中湿度が高い梅雨の時期には、サクラ属の種子にカビの発生や腐敗が生じ易い³⁾。すなわち、サクラ属の種子の発芽率に対して高温、乾燥、過湿が負の影響を与える。本研究で採取した果実の成熟時期

は、エドヒガンが6月上旬～中旬、カスミザクラが7月上旬、ウワミズザクラが8月下旬～9月上旬と大きく異なっていた。したがって自然条件下では、散布されたエドヒガンの種子は梅雨の時期の過湿の影響と夏の高湿および乾燥の影響を、カスミザクラの種子は夏の高湿および乾燥の影響を受けやすく、夏の後半に散布されるウワミズザクラはこれらの影響を受けにくいと考えられる。すなわち、自然条件下においては、エドヒガンやカスミザクラの発芽率はウワミズザクラよりも低くなる可能性が高い。

本研究では土中埋蔵によって夏場の乾燥を軽減してはいるものの、特に灌水等により保湿を行っていたわけではないので、自然条件下で期待されるような序列が生じやすいと考えられる。ただし、エドヒガンについては土中埋蔵をカスミザクラと同じ7月22日に行ったことから、梅雨時の過湿に加え、より長い期間の乾燥を受けている可能性がある。エドヒガンの発芽率が極度に低い本研究の結果については、このような種子の保存条件の厳しさが影響した可能性があり、再検討の余地がある。

2. 初期成長と当年成長の種間差

初期の相対成長速度はウワミズザクラで最も高く、カスミザクラとエドヒガンで大差がなかった。このこともアカマツ林におけるウワミズザクラの優位性を支持していると考えられる。しかしながら、当年成長量はむしろカスミザクラのほうが大きく、また枯死が生じていないことから生残率に種間差はなかった。これらの結果は、初期成長と当年成長が一致しないという報告⁷⁾を支持する一方で、初期成長と生残率の間には種子サイズを介在するトレードオフが存在すると考えられている報告^{5,7,8)}を支持しなかった。サクラ属に限定した本研究では、普遍的な法則性がむしろ成立しにくいかもしれない。

3. アカマツ林における実生および稚樹個体数の種間差との対比

構内アカマツ林の林床にはエドヒガンの実生および稚樹は見当たらないが、ウワミズザクラの実生および稚樹は多く、その個体数はカスミザクラの16.2倍に達する⁹⁾。本研究で明らかにされたように、実生苗の当年成長には差が認められないので、少なくとも実生段階における成長特性の違いは大きく反映されていないだろう。また着花個体数やその胸高断面面積合計はカスミザクラがウワミズザクラを上回る¹⁰⁾。さらに種子サイズは種子散布量と負の関係にあるため^{4,11,12)}、種子散布量は種子サイズの小さなカスミザクラ(表1)で大きくなる可能性が高い。

すなわち繁殖過程における樹種特性は、アカマツ林床におけるサクラ属3種の稚樹の個体群密度の違いを説明できないこと¹⁰⁾が本研究の種子サイズの結果からも支持される。

一方で、ウワミズザクラの発芽率がカスミザクラやエドヒガンのそれを上回るという本研究の結果は、ウワミズザクラの幼稚樹がアカマツ林で多いこと⁹⁾を支持する結果である。本研究における種間の違いは人為的に高温及び乾燥のストレスを軽減した条件下で得られたものであり、自然条件下ではこれらのストレスは遅く種子が散布されるウワミズザクラにおいて軽微におさまると予測される。このことを考慮すると、自然条件下においてはより大きな優位性がウワミズザクラにある可能性が十分に考えられる。また季節的に生じるストレスに加え、カスミザクラの種子はツチカメムシによる吸汁がもたらす腐敗を原因として、特にカスミザクラ母樹直下での発芽率が著しく低くなる²⁾。したがって、開花、結実、種子散布、発芽、初期成長という一連の生活史の過程における種特性は、アカマツ林におけるウワミズザクラの苗木および稚樹がカスミザクラを大幅に上回るという事実を説明できる可能性がある。しかしながら、そのためには本研究のような制御環境下だけでなく、自然条件下においても発芽率と初期成長および初期生残率の違いを検証する必要がある。

謝 辞

信州大学農学部附属 AFC 教職員のみなさまには調査にあたり便宜を図っていただいた。馬場多久男氏には以前の演習林管理に関して貴重な情報をご提供いただいた。また造林学研究室の矢川健太氏、宿谷光平氏、野畑彩乃氏、水野佑紀氏、森本壮一郎氏には調査を補助いただいた。ここに厚く御礼申し上げます。

引用文献

- 1) Hamada, Y., Ogawa, T., Tanaka, H. (1988) Effects of low temperature and storage periods for seed dormancy release on *Prunus lannesiana* Wills. (Carr.) var. *speciosa*. Bulletin of the Tokyo Metropolitan Agricultural Experiment Station 21: 23-31
- 2) 林田光祐 (2008) 発芽前種子の死亡要因：母樹下になぜカスミザクラの実生がないのか？. 正木隆(編)「森の芽生えの生態学」. 文一総合出版, 東京. pp.139-160

- 3) 石井幸夫 (1986) ヤマザクラ種子の乾燥方法の違いが発芽におよぼす影響. 日本林学会誌68: 517-520
- 4) 水井憲雄 (1993) 落葉広葉樹の種子繁殖に関する生態学的研究. 北海道林業試験場報告 30: 1-67
- 5) Nakashizuka, T., Iida, S., Masaki, T. & Shibata, M. (1995) Evaluating increased fitness through dispersal: A comparative study on tree populations in a temperate forest, Japan. *Ecoscience* 2: 245-251
- 6) 仲宗根平尾・屋我嗣良 (1970) サクラ種子の発芽と成分に及ぼす温度の影響. 日本林学会誌52: 319-321
- 7) 清和研二・菊沢喜八郎 (1989) 落葉広葉樹の種子重と当年生稚苗の季節的伸長様式. 日本生態学会誌 39: 5-15
- 8) 8) Seiwa, K. (2007) Trade-offs between seedling growth and survival in deciduous broad-leaved trees in a temperate forest. *Annals of Botany* 99: 537-554
- 9) 城田徹央・宮内郁美・齋藤大・丸山一樹・岡野哲郎 (2015) 信州大学農学部構内のアカマツ林に自生するサクラ属 3 種のサイズ構造と空間分布. 信州大学農学部 AFC 報告13: 59-67
- 10) 城田徹央・宮内郁美・齋藤大・丸山一樹・岡野哲郎 (2015) 信州大学農学部構内に自生するサクラ属 3 種の繁殖開始サイズ. 信州大学農学部 AFC 報告 13: 69-74
- 11) 滝谷美香・水井憲雄・寺澤和彦・梅木清 (1998) 落葉広葉樹35種の結実豊凶に関する資料. 北海道立試験場報告35: 31-41
- 12) 丹原哲夫 (1999) 落葉広葉樹数種の結実特性: 落葉広葉樹 8 種の広葉樹母樹林での数年間の種子落下量. *森林応用研究*8: 137-142
- 13) 横田智 (2009) オオシマザクラとエドヒガンにおける光質による種子発芽の違い. 日本森林学会大会発表データベース121: 642-642

Comparisons of seed size, germination ratio and initial growth rate among three *Prunus* species growing in Japanese red pine forests in campus of Faculty of Agriculture, Shinshu University

Tetsuoh SHIROTA¹, Ikumi MIYAUCHI¹, Dai SAITO², Kazuki MARUYAMA² and Tetsuo OKANO¹

¹Faculty of Agriculture, Shinshu University

²Faculty of Agriculture, Gradiated School of Shinshu University

Summary

Properties in initial stage of life history of three *Prunus* species were compared in order to clear their establishment process of seedlings and saplings in red pine forests. The germination ratio and the initial relative growth rate were the highest in *P. garayana*, which saplings were frequently found on the red pine forest floor. On the contrary, these values were lowest in *P. pendula* f. *ascendens*, which saplings were not found in forest floor.

Key words: *Prunus*, seed size, germination, initial growth, sapling size