

Seed Dispersal and Germination Characteristics of Four Ruderal Artemisia Species in Hokkaido

メタデータ	言語: jpn 出版者: 公開日: 2019-12-05 キーワード (Ja): キーワード (En): 作成者: メールアドレス: 所属:
URL	https://doi.org/10.24517/00056219

This work is licensed under a Creative Commons Attribution-NonCommercial-ShareAlike 3.0 International License.



中山修一*：北海道に分布するヨモギ属の人里植物4種の 種子散布と発芽特性

Shuichi NAKAYAMA* : Seed Dispersal and Germination Characteristics of Four Ruderal *Artemisia* Species in Hokkaido

はじめに

ヨモギ属 (*Artemisia* L.) は北半球の寒帯・温帯地方を中心に分布し、その種は200 (大井, 1972) と、400以上とも (POLYAKOV, 1961) いわれている。生育環境も分布の中心である冷涼・乾燥のステップから湿潤・温暖な温帯に至るまで (STEBBINS, 1970) 幅広い一方、生活形も一年生草本から半灌木までを含み (大井, 1972)、その生活史においてもかなり多様な分化が生じていると推察される。ヨモギ属植物がこのように多くの種を含むグループであるにもかかわらず、その生活史に関する研究は少なく、かつ断片的である (伊藤ほか, 1966; 1967; 1970; FRIEDMAN & ORSHAN, 1975; BOSTOCK, 1978; BOSTOCK & BENTON, 1979)。著者は1975年以来北海道帯広市周辺に分布する10種のヨモギ属植物の種生物学的研究を行ってきたが、この論文ではその一環として路傍など人里に侵入する4種の colonizing species (エゾヨモギ *A. montana*, ヤブヨモギ *A. rubripes*, ヒロハウラジロヨモギ *A. koidzumii*, およびオトコヨモギ *A. japonica*) の種子 (瘦果) の散布様式と発芽特性について報告する。

発芽特性は個体群の更新において重要な役割を果たすにもかかわらず、その機構の研究例は少ない (cf. GRIME *et al.*, 1981)。特にヨモギ属植物に関してこれまでに発芽特性が調べられた種は、*A. princeps* (伊藤ほか, 1967), *A. vulgaris* (BOSTOCK, 1978; GRIME *et al.*, 1981), および *A. absitium* (GRIME *et al.*, 1981) の3種があるに過ぎない。

他方散布様式は植物の遠距離移動の側面からも、古くから重要な一つの機構として植物地理学のなかでも取り扱われてきた (e. g. RIDLEY, 1930; CAIN, 1944)。しかし近年散布様式および能力の果す役割が分布域の拡大の他に、個体群および分布域の維持にあることが取り上げられ議論されるようになってきた (PIJL, 1969; 河野, 1973; WILSON, 1983 など)。同時にこのような視点から散布様式および能力を定量的、理論的、あるいは適応分化的な側面から捉える研究が数多く行われてきた (cf. 定量的研究:

SHELDON & BURROWS, 1973; SHELDON, 1974; FRIEDMAN & ORSHAN, 1975; SWAIN & BEER, 1977; PLATT & WEIS, 1977; WATKINSON, 1978; RABINOWITZ & RAPP, 1979; PEART, 1979; 1981; FRIEDMAN & STEIN, 1980; WESTOBY, 1981; BAKER & O' DOWD, 1982; 理論的研究: BULLOCK, 1976; BEER & SWAINE, 1977; GADGIL, 1971; VENABLE & LAWLOR, 1980; 適応分化的研究: CARLQUIST, 1966; STEBBINS, 1971; ELLNER & SHMIDA, 1981 など)。しかしヨモギ属植物におけるこのような視点に立った研究は、イスラエルの半砂漠的な環境に生育する *A. herba-alba* で調べられているに過ぎず (FRIEDMAN & ORSHAN, 1975)、日本産の種については未だ報告例はない。

この研究の目的は、4種のヨモギの散布様式と発芽特性を実験的に比較研究することを通して、それぞれのヨモギにおいてこの2つの生活史特性が持つ生態的意義を検討すると同時に、4種のヨモギの生活史戦略 (KAWANO, 1975) に関する理解を深めることにある。このような研究はヨモギ属植物のもつ生活史特性のみならず、その植物地理学の側面に関しても重要な知見をもたらしてくれるであろう。

実験材料と方法

1. 材 料

実験に使用したヨモギ属植物の瘦果は、*A. montana*, *A. rubripes*, および *A. japonica* の3種については北海道帯広近郊にある帯広畜産大学の構内の1つの耕作放棄地から、また *A. koidzumii* については北海道鹿追町然別扇ヶ原のササ草原から、1979年10月24日に採取した。いずれの種についても、10個体以上の植物体から種子を採取している。

2. 方 法

(A) 散布様式

(1) 風散布 実験は、無風の室内に扇風機を高さ約1 mに設置し、Fig. 1の風速分布図に示されるような条件で行った。低温 (1-4°C) ・乾燥状態で保存した各ヨモギの瘦果を1回につき約100粒使用し、

* 〒060 札幌市北区北10, 西5, 北海道大学大学院環境科学研究科環境保全学生態系管理学講座

Laboratory of Ecosystem Management, Division of Environmental Conservation, Graduate School of Environmental Science, Hokkaido University, Sapporo 060, Japan.

現住所: 〒606 京都市左京区北白川追分町 京都大学理学部植物学教室

Present address: Department of Botany, Faculty of Science, Kyoto University, Kyoto 606, Japan.

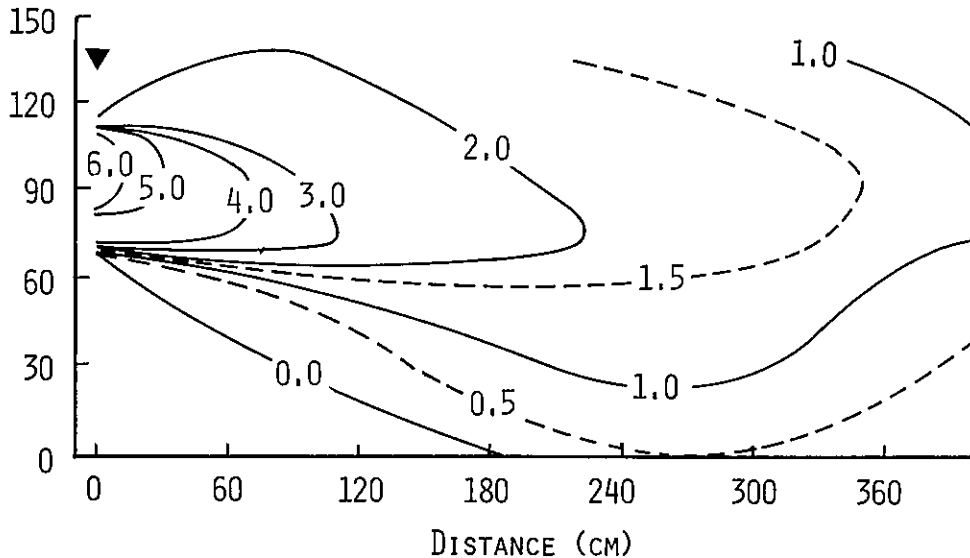


Fig. 1. Distribution of wind speed (m/sec.) using an electric fan. ▼: Point of release of achenes.

3 反復の飛散実験を行った。瘦果を高さ約1.3mの逆三角印 (Fig. 1) の位置で離ち、瘦果の飛散距離を測定した。

(2) 水散布 ビーカーの中に蒸留水を入れ、その上に瘦果を浮かべ、沈水した瘦果の数を経時的に数えた。なお実験は約1カ月間低温・乾燥状態で保存した瘦果を用いた。ビーカーの水を1日1回30秒間ガラス棒で攪はんした。実験は発芽を抑えるため1-4°Cの低温条件で行った。

(B) 発芽特性

いずれの発芽試験もインキュベーター内で行った。発芽床は、一部の試験を除き、直径9cmのシャーレに約20mlの0.5%寒天溶液を流し込み作成した。発芽床の浸透吸引圧の変化が種子発芽に及ぼす影響を調べる実験では、ろ紙を2枚重ねて発芽床とした。いずれの実験でも発芽床の上に50粒の瘦果を等間隔に置き、1処理について4反復を設けた。発芽の判定に際しては子葉が展開した個体のみを発芽個体として扱った。発芽個体数の測定は暗条件を除いて毎日行い、測定後発芽種子は除去した。なお、いずれの発芽試験においても試験期間は14日間とした。

(1) 温度、光、冷湿処理と種子発芽 温度条件4段階(5°C, 15°C, 25°C, および35°C定温)、光条件2段階(明、暗)、前処理として冷湿処理の有無の組合せ、計16通りの処理を設定し、4種のヨモギの発芽試験を行った。なお光条件のうち、明処理とは40Wの蛍光灯をシャーレから約40cm離して、2000luxの光を毎日12時間照射したものである。一方、暗処理とはアルミ фольドでシャーレを2重に包み、光

を遮断し、一度も фольドを解かず2週間後に発芽率を調べたものである。これらを明条件、暗条件とそれぞれ呼ぶこととする。

冷湿処理 (stratification) とは、瘦果を1-4°Cの低温で0.5%の寒天培地の上に密閉した状態で、発芽試験前約20日間放置する前処理のことである。その間に種子は吸水し、膨潤した状態 (Fig. 2-B) となる。以上の冷湿処理をしない実験では、50-100日間低温、乾燥状態で保存した瘦果を用いた。

(2) 瘦果採取後の経過時間と種子発芽 瘦果は採取後、低温・乾燥の状態で保存した。上記のように保存した瘦果を用いて、採取後5, 20, 50, および100日間の保存の後に、25°C定温・明条件下において発芽試験を行った。

(3) 光の強さと種子発芽 低温・乾燥状態で50日間保存した瘦果を用いて、25°C定温・明条件下において14日間発芽試験を行った。その際光の強さを変えるために光源の蛍光灯を寒冷紗で被い、100% (2000lux), 54% (1080lux), 31% (620lux), および13% (260lux) の照度に調節した。

(4) 発芽床の浸透吸引圧と種子発芽 低温・乾燥状態で50日間保存した種子を用いて、25°C定温・明条件下で発芽試験を行った。直径9cmのシャーレに予め濃度を調節しておいたポリエチレングリコール (分子量400) 溶液を20ml入れて置き、その上に2枚重ねのろ紙を置いて、発芽床とした。試験は1処理につき50粒で、4反復行った。処理は蒸留水のみを入れた標準区の0 (気圧区) の他に、1.5, 3.0, 6.0, および8.5 (気圧区) の5段階とした。溶液は2日毎に5mlずつ加えた。

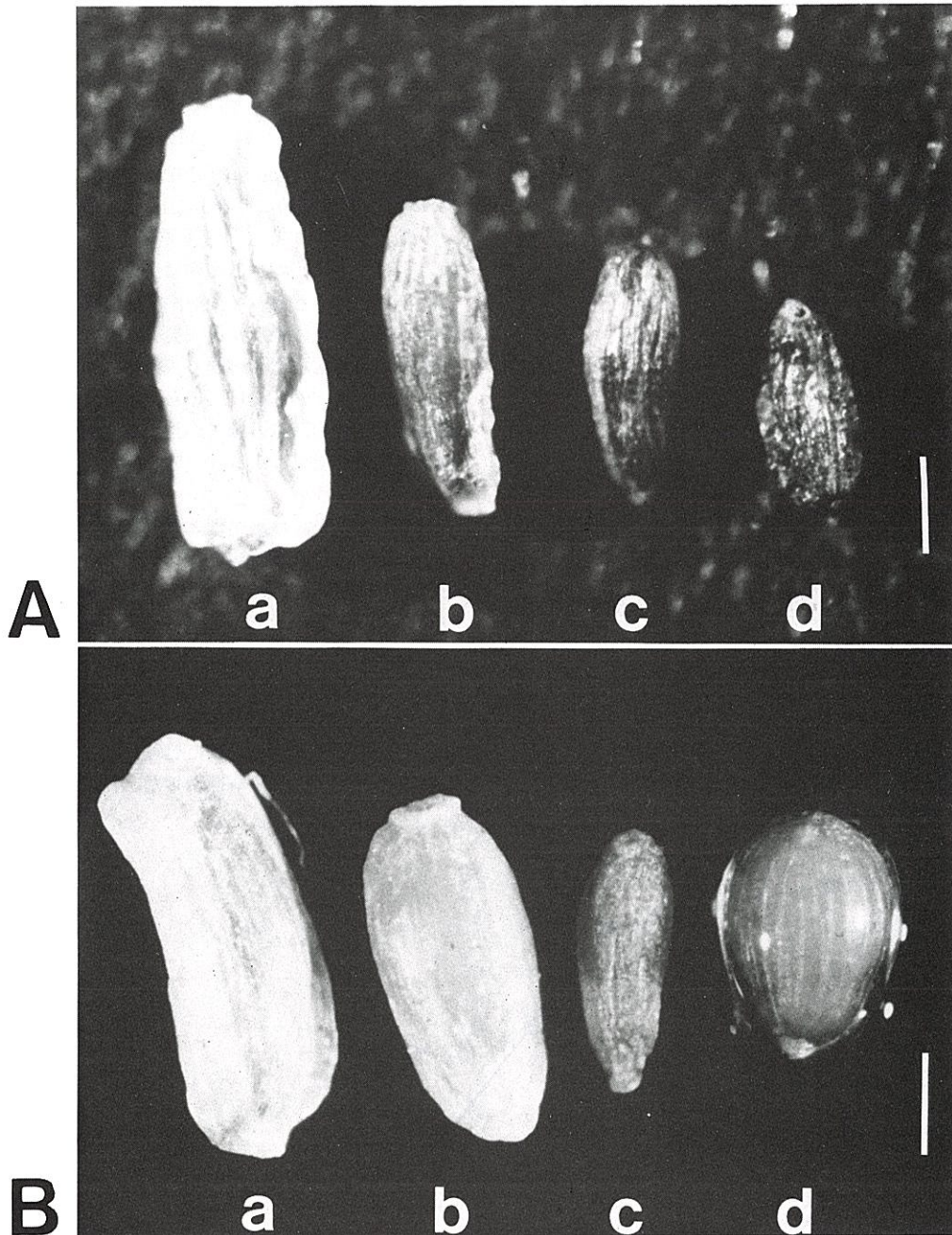


Fig. 2. Achenes of (a)*A. montana*, (b)*A. koidzumii*, (c)*A. rubripes* and (d)*A. japonica*. A and B represent dry achenes and imbibed achenes, respectively. Bars show 0.5 mm.

結 果

(A) 瘦果の外部形態

Fig. 2-A は、低温・乾燥状態で約150日保存した4種のヨモギの瘦果である。Fig. 2-B はその後20日間、低温・湿潤状態に放置した瘦果である。

A. montana (a)の瘦果は、果皮が種子を緩く包み、その果皮のしわが翼状の突起となる。他方 *A.*

rubripes (c)と *A. japonica* (d)は果皮が種子に密着する。*A. koidzumii* (b)の果皮はその中間的構造を示す (Fig. 2-A)。

Fig. 2-B は、冷湿処理で吸水した瘦果である。*A. japonica* (d)はゼラチン状の層で種子が被われるが、他の3種のヨモギではそのような層は見られない。*A. rubripes* (c)は他の3種のヨモギと比較して種子

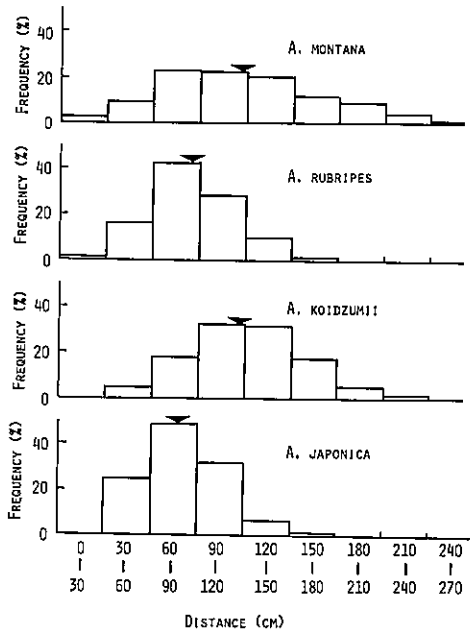


Fig. 3. Frequency distribution of dispersal distance of achenes.

▼ : Means of dispersal distance.

の膨潤の割合が低い。

(B) 散布様式

(1) 風散布 4種のヨモギにおける瘦果の飛散距

離のヒストグラムを Fig. 3 に示した。翼状に発達する果皮を持つ *A. montana* と *A. koidzumii* は、種子に密着する果皮を持つ *A. rubripes* と *A. japonica* に比べ瘦果が重いにもかかわらず、平均で約30cm 遠くに飛散した (瘦果平均重: *A. montana*, 0.211mg; *A. koidzumii*, 0.192mg; *A. rubripes*, 0.121mg; *A. japonica*, 0.166mg)。 *A. rubripes* と *A. japonica* を比較すると、瘦果重の軽い *A. rubripes* の方がわずかに平均飛散距離は長い傾向を示した。

(2) 水散布 瘦果の沈水率の経時変化を Fig. 4 に示した。翼状の果皮が最も発達した *A. montana* の瘦果が最も沈水速度が遅く、次いで、*A. koidzumii* であった。 *A. rubripes* と *A. japonica* では、実験開始後1日目に約75%の瘦果が沈水してしまい、残りの浮いていた瘦果も1週間以内にすべて沈水した。

(c) 発芽特性

(1) 温度、光、冷湿処理と種子発芽

a) 種子発芽の経時変化: Fig. 5 は明条件下での発芽率の推移を冷湿処理の有無の条件毎に示したものである。4種のヨモギについて下記の4点が共通して観察出来た。

- i) 冷湿処理をした時の方が、しない時より温度に伴う最終的な発芽率の相違の幅が小さい。
- ii) 冷湿処理を施さなかった処理区では、25°C定温条件が最も高い発芽率を示した。

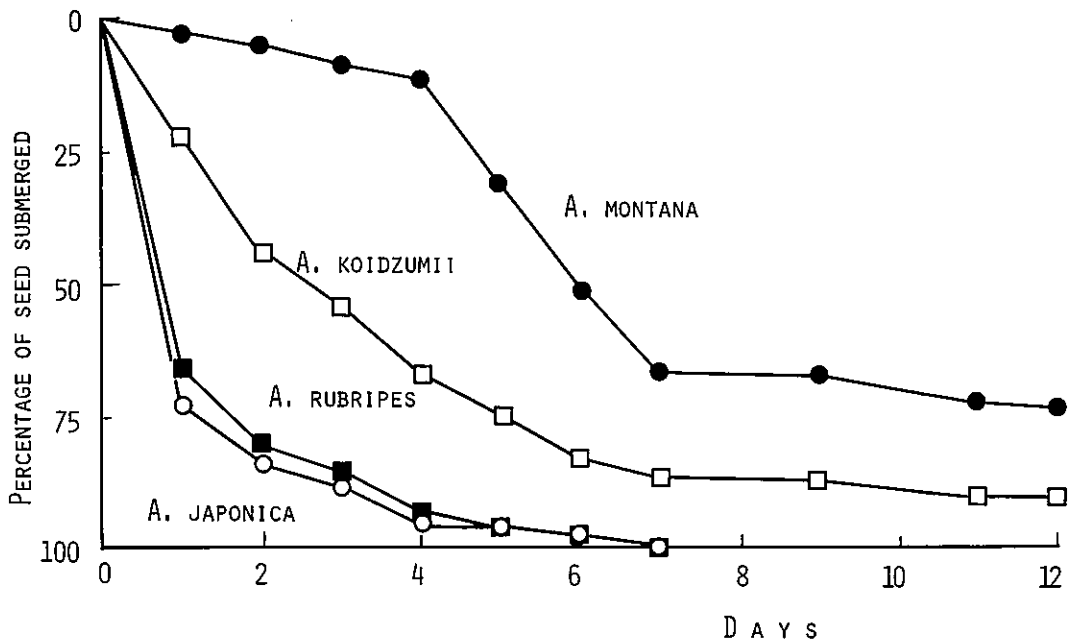


Fig. 4. Rate of achene-submerged in deionized water over 12 days. The water was stirred daily by a glass bar for thirty seconds.

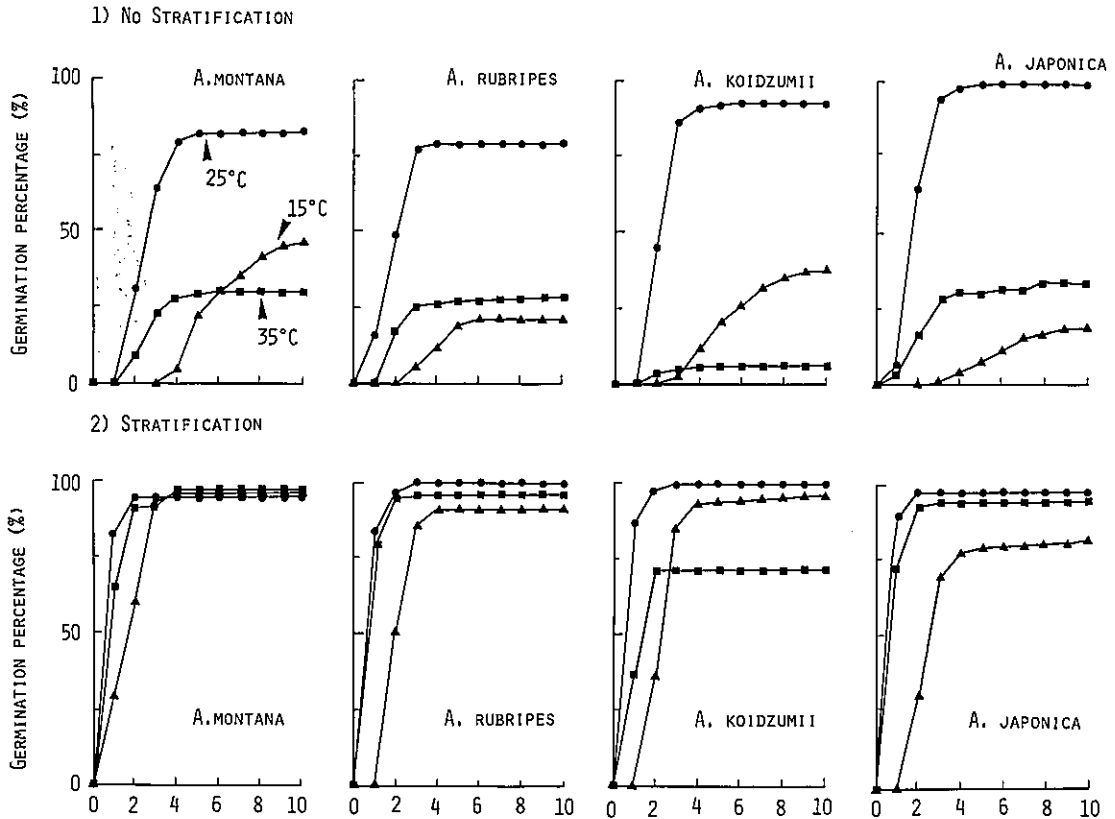


Fig. 5. Progress curves of germination of the four *Artemisia* species under three constant temperature regimes (▲: 15°C, ●: 25°C, ■: 35°C).

iii) 温度条件が低くなるに従い、発芽率の経時変化曲線の立ち上がり速度が緩やかになる傾向が見られた。

iv) 25°C, 35°C定温条件下では、冷湿処理の有無にかかわらず、置床して4日目までに最終的に発芽するほとんどすべての種子が発芽を完了してしまい、それ以降に発芽する個体はほとんど存在しなかった。一方15°C定温条件では置床後10日目まで発芽する個体が認められた。しかしFig. 4には示されていないが、それ以降の発芽は認められなかった。

b) 最終発芽率の比較: Fig. 6は、温度条件を5, 15, 25, および35°C定温の4段階、光条件を2処理、および冷湿処理の有無の2処理を組合せた発芽試験における、置床後14日後の発芽率を示したものである。

この図からもわかるように、5°C定温ではいずれの種も発芽しなかった。冷湿処理をしない時には、明条件より暗条件の方が常に発芽率は低い傾向にあることがすべての種で認められた。とりわけ *A. rubripes* でその傾向が顕著であった。冷湿処理をしない処理区ではいずれの種でも25°C定温条件下で最

高の発芽率を示した。

冷湿処理をすると、光条件、温度条件(5°Cを除く)いかににかかわらず、冷湿処理をしない時と比べ、4種のヨモギの発芽率は増大した。特に顕著な増大を示したのは、冷湿処理をしない時に発芽率が低い条件(すなわち、15°Cおよび35°C定温条件、あるいは暗条件)におかれた処理区においてであった。*A. montana* は、冷湿処理を行うと、5°Cを除くすべての温度条件下で明条件と暗条件の間の発芽率の差が極めて小さくなる傾向を示した。一方、*A. japonica* と *A. rubripes* では、5°Cを除くすべての温度条件下で、暗条件下の発芽率は明条件下のそれに比べて低い傾向を示した。特に *A. rubripes* では、冷湿処理下においてもその傾向が顕著であった。

なお、以上の実験処理で発芽しなかった種子を25°C定温・明条件下に移すと、4日以内に約80%以上の種子の発芽が確認された。

(2) 瘦果の保存日数と種子発芽 4種のヨモギの瘦果の定温・乾燥状態での保存日数と14日間の最終発芽率の関係がTable 1に示されている。*A. rubripes* において、5日間保存した時の瘦果で発芽率が最も高く、保存日数20日間で一時発芽率は低下

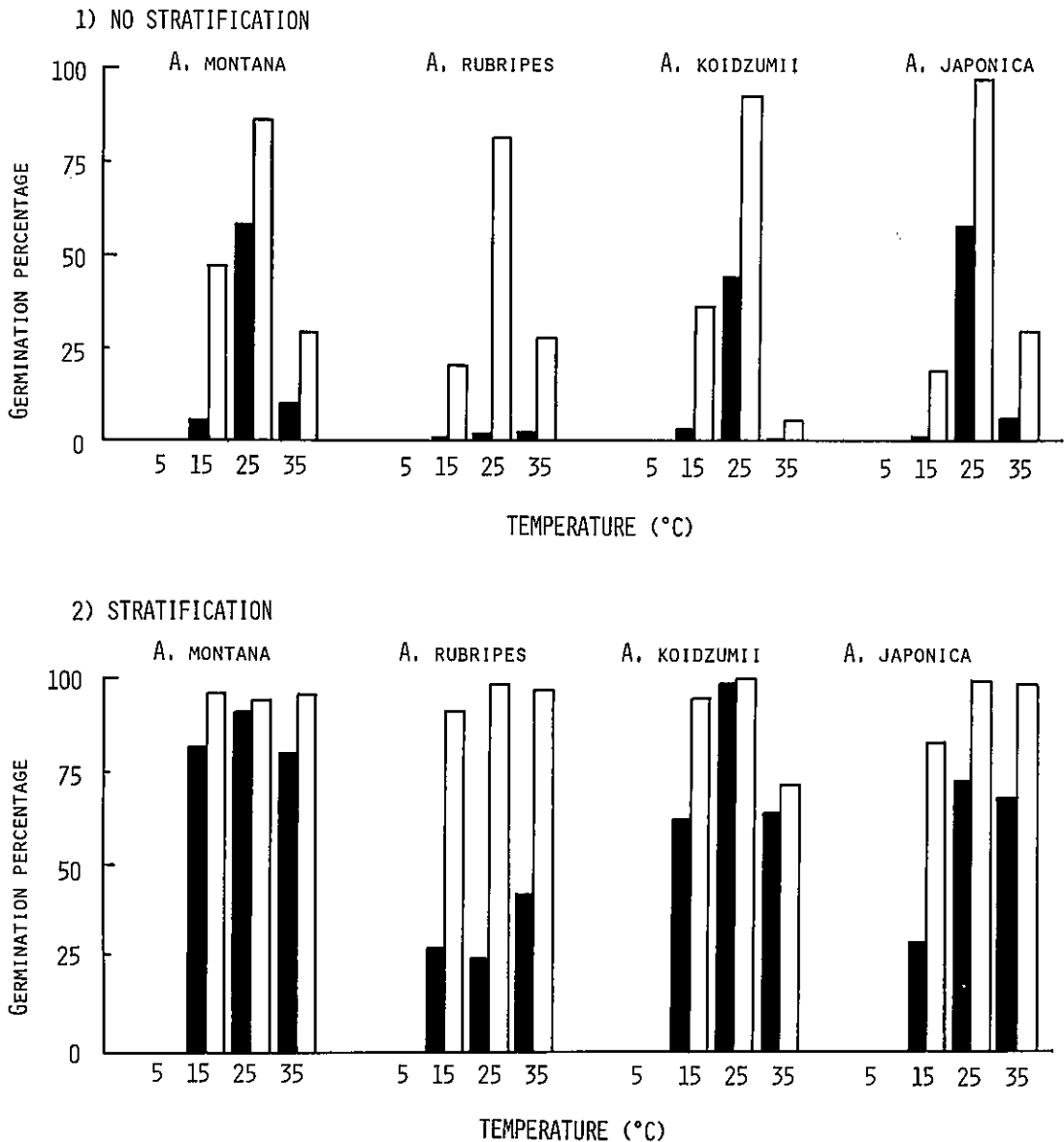


Fig. 6. Germination percentage of the four *Artemisia* species incubated at 2000 lux and 12 h photoperiod (clean bars) and in constant darkness (black bars) under four constant temperature regimes (5, 15, 25 and 35°C).

するが、50日間、100日間と保存日数が変化すると発芽率は増加する傾向が認められた ($p < 0.05$)。しかし、*A. japonica* と *A. montana* の瘦果の保存日数に対する発芽率の増減は *A. rubripes* と同じ傾向を示したが、統計的有意差は認められなかった。なお、*A. montana* では他の3種のヨモギが示すような保存日数による発芽率の変動傾向はほとんど認められなかった。

(3) 光の強度と種子発芽 光の強度と14日間の最終発芽率の関係は、Table 2 に示されている。発芽率

に対する光の強さが及ぼす統計的に有意な影響は、*A. rubripes* を除く他の3種では認められない。*A. rubripes* では相対照度100%と54%の処理区と31%と13%の処理区間に有意な発芽率の差が認められ、光が弱まると発芽率が低下することが示された。

(4) 発芽床の浸透吸引圧と種子発芽 発芽床の浸透吸引圧の増加により4種のヨモギの最終発芽率の低下が引き起されることは、Fig. 7 から明らかである。しかし、*A. rubripes* の発芽率は低い浸透吸引圧でも大きく減少したのに対し、*A. japonica* は3.0気

Table 1. Effect of the storage period after seed harvesting on germination of the four *Artemisia* species.

Species	Days after harvesting				P
	5	20	50	100	
<i>A. montana</i>	81.6	86.3	80.0	82.0	NS
<i>A. rubripes</i>	90.1	79.5	81.0	84.5	<0.05
<i>A. koidzumii</i>	94.4	87.5	91.5	92.0	NS
<i>A. japonica</i>	99.5	96.9	98.0	97.5	NS

Achenes were stored dry at 1-4°C in dark after harvesting. After the storage, achenes were placed in 9 cm Petri dishes on 0.5 % agar layer and exposed to constant temperature (25°C) and 12 h photoperiod (2000 lux).

Table 2. Effect of the illumination levels on germination of the four *Artemisia* species.

Species	Illumination levels (%)				P
	100	54	32	13	
<i>A. montana</i>	80.0	78.5	84.5	85.5	NS
<i>A. rubripes</i>	81.0	85.5	72.5	73.0	<0.01
<i>A. koidzumii</i>	91.5	88.5	87.5	86.0	NS
<i>A. japonica</i>	98.0	94.0	97.5	94.0	NS

Achenes were stored dry at 1-4°C in dark after harvesting. After the storage, achenes were placed in 9 cm Petri dishes on 0.5 % agar layer and exposed to constant temperature (25°C) and 12 h photoperiod. The illumination level, 100 %, is 2000 lux.

T1T2F7

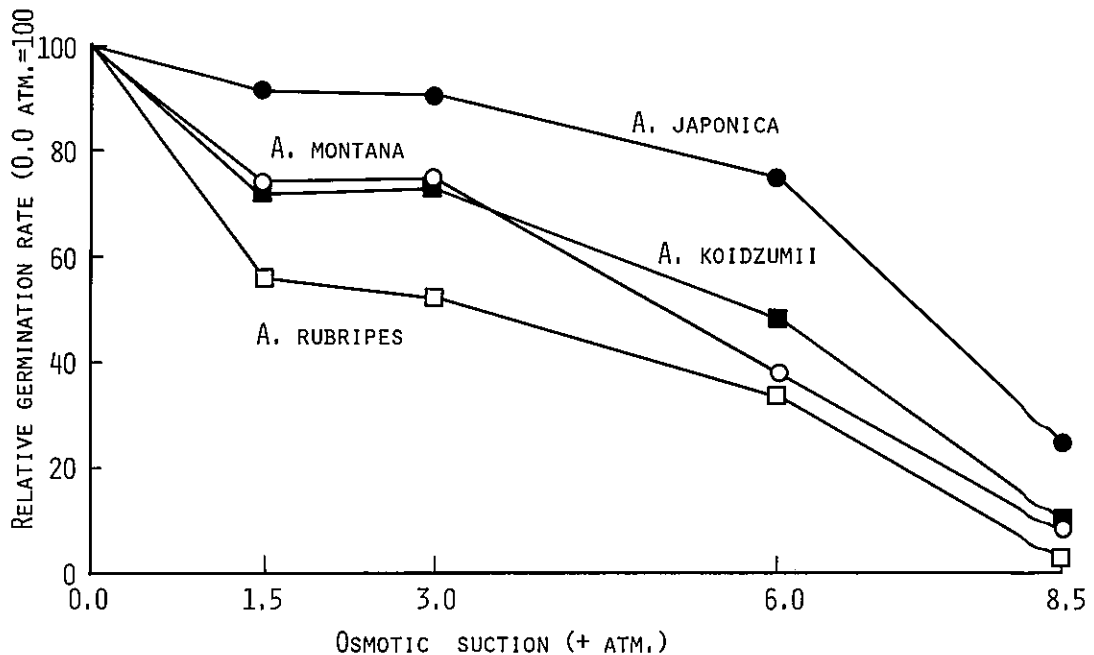


Fig. 7. Relationship between germination percentage and osmotic suction. Osmotic stress on germinating seeds was given by the use of polyethylen glycol (M. W. 400). Achenes exposed to constant temperature (25°C) and 12 h photoperiod (2000 lux). Achenes were stored dry at 1-4°C in dark after harvesting.

圧まで高い発芽率を維持していた。*A. montana* と *A. koidzumii* は低い浸透吸引圧では *A. rubripes* と *A. japonica* の中間的な発芽率を示したが、6.0気圧以上の浸透圧になると発芽率は急速に減少し、*A. rubripes* の発芽率に近づいた。この発芽率の減少傾向は *A. koidzumii* より *A. montana* で顕著であった。

考 察

散布様式 この研究で扱った4種のヨモギのうちで散布様式が今まで報告されている種は *A. montana* と *A. japonica* であり、それぞれ風散布型と重力散布型の種子であると考えられている (HAYASHI, 1970)。

この研究における風による瘦果の飛散実験結果 (Fig. 2) のみから判断すると、2種の違いは距離的には30cmの差とわずかではあるが、*A. montana* の瘦果は他のヨモギに比べ風散布に有利な形態をもつことが示された。これは *A. montana* の瘦果の果皮が翼状のしわを形成し、落下する際に空気抵抗を受けやすいためと考えられる。しかしこの30cmの違いが実際フィールドで有効性かどうかは疑問である (cf. SHELDON & BURROW, 1973)。なぜならば *A. montana* は地下茎の伸長によって個体生長を活発に行い、通常茎が密生した大きなパッチ状の群落を形成するため、風が吹いても茎に邪魔され群落外に瘦果が飛ばされる可能性は低いと考えられるからである。おそらく、大部分の瘦果は密生した群落内に落下することが予想される。しかしながら、著者は未だに *A. montana* の群落内でこの種の実生が生き残る姿を観察したことはない。他方 *A. montana* の瘦果が水に浮きやすい性質を持つことからみて (Fig. 4)、雨水または春先の融雪水による流出がこの種にとってより有効な散布の様式であると考えられる。WATKINSON (1978) は種子分散を大きく2つの相に別けて考えた。繁殖体が花序から離れ地表面に落ちるまでの間を第一相 (phase I)、地表面に沿って移動する間を第二相 (phase II) とした。*A. montana* の瘦果はいずれの相においても他の4種のヨモギ属植物より分散しやすい形態を持っている。しかし、野外条件においては、第一相より第二相の分散の様式の方が *A. montana* の種子繁殖にとって重要な意義を持つと考えられる。

A. japonica の瘦果は水に濡れると、種子の周辺に粘液状の分泌物の層を生ずる (Fig. 2-A, c)。他のヨモギ属植物におけるこのような瘦果の特徴を持つ種として、イスラエルの砂漠に生育する半灌木の *A. herba-alba* が報告されている (FRIEDMAN & ORSHAN, 1975)。この種では雨季に瘦果が落下する

が、風に飛ばされる前に濡れることによって粘液状の分泌物の層を抽出する。それによって種子を土壤粒子に固着して、種子の分散を防ぐといわれる。この生態的意義として FRIEDMAN ら (1975) は、砂漠のような厳しい環境では子孫の定着や生存にとってその親個体の占める環境が最も好適であり、そこに留まる手段としてこのような瘦果が有効であると解釈した。そしてこのような散布型は topochory (ZOHARY, 1962) あるいは achory (PIJL, 1969) に属すると判断した。一方、粘液性分泌物を有する種子に対しこのような見方がある反面、それが鳥や動物、人間などに付着して運ばれる動物付着型散布種子 (epizoochory) として考えることもできる (PIJL, 1969; 河野, 1973)。

現在、*A. japonica* の分布は北は北海道から南はフィリピン、西はアフガニスタンまで広範囲に広がっている。このことは *A. japonica* が持つ動物付着型散布種子としての機能を持つことと無関係ではないことを示唆している。また個体群動態の視点から見ると、achory としての *A. japonica* の種子の固着機能もまた重要な意味をもつと思われる。しかしこれらのことを確かめるためには更に今後の詳細な野外観察が必要であろう。

A. rubripes は *A. montana* や *A. japonica* のように特殊な散布様式は持っていない (Fig. 1, 2 および 3)。また、*A. montana* のように地下茎の伸長生長でシュートが密生した群落を作ることもない (中山, 未発表)。*A. rubripes* の瘦果の分散時期に野外で観察していると、強い風にふかれて高さ2mにも達する茎が左右に大きく揺れ、その拍子に瘦果が分散されているのに度々出会う。従って *A. rubripes* は風散布の射出飛行型 "wind-ballist" (PIJL, 1969; 河野, 1974) 的要素を持つとも考えられる。このように種子の形態が風散布に適していないとしても、その有効性は他の要因を検討しなければ、誤った解釈を生む危険性があると考えられる (cf. SHELDON & BURROW, 1973)。

A. koidzumii の瘦果は、果皮の発達が *A. montana* に比べて悪く、風による飛散距離の点においてもまた浮水時間においてもわずかに劣る傾向を示す (Fig. 2 と 3)。この種は生産性の低い北方の海岸草原や山地草原にその本来の自生地を持つため、環境圧耐性型の植物 (stress-tolerance; GRIME, 1974; 1979) と考えられる。この種はそのような生育地で主に地下茎を長くほふくさせ、草丈の低いシュートを分散し生活している。このため *A. montana* でみられるような、草丈の高い茎を密生した大群落は作らない。この種の生活条件と瘦果の散布機構の対応関係はこの種の適応分化を考える上で

非常に興味深い。

この研究で用いた4種のヨモギの他に、ヨモギ属植物の散布様式は *A. princeps* (伊藤ほか, 1966; HAYASHI, 1970) と *A. vulgaris* (BOSTOCK, 1978) で断片的ではあるが、知られている。それらの報告によれば前者の *A. princeps* は、風散布型、後者は散布器官の発達しない型であるとされている。*A. princeps* は、i) *A. montana* と瘦果の外部形態が良く似ていること、ii) 山形市内で採取した種子を用いた実験で水に長時間浮いていた(中山, 未発表)こと、および iii) シュートが密生した群落を作ることから、*A. montana* と類似した散布型を持つと考えられる。他方 *A. vulgaris* の瘦果の外部形態は、*A. rubripes* と極めて良く類似している(中山, 1983)。

A. montana, *A. rubripes*, *A. princeps*, および *A. vulgaris* は、共に Series Vulgares に属する近縁種である(KITAMURA, 1940)。この4種のうち、多雨な環境の日本に自生する *A. montana* と *A. princeps* の瘦果は水と風の散布に適した形態を持つのに対し、ヨモギ類の瘦果の散布期間である晩秋から春先に降雨が乏しい環境にそれぞれ自生地を持つ *A. rubripes* (中国大陸北東部) と *A. vulgaris* (ヨーロッパ) の瘦果は特別な散布様式を持たない。この2つのグループをその生育環境と瘦果の形態から比較した上で、これまでの実験結果および野外観察から *A. montana* の散布様式を考えると、この種は水散布型としての機能が主で、風散布型としての機能はそれに付随して生じたものと推察される。

また同じような観点から *A. japonica* の散布様式を考えることとする。STEBBINS (1970) によれば、ヨモギ属はキク科の中で独立に風媒受粉が発達してきたグループであり、この送粉システムの諸特性は分布の中心である中央アジアの乾燥・冷涼なステップの環境の中で進化してきたと推察されている。このことを考えると、STEBBINS (1971) が温帯における一般的な散布様式の変化 (shift) として認めているように、*A. japonica* の散布様式は本来 achory としての機能を持っていたものが、動物付着型散布様式をさらに二次的に備えるようになってきたと考えるのが妥当であろう。

一方、*A. rubripes* はこの研究で用いられた4種のヨモギの中で唯一の帰化種である。したがって *A. rubripes* は最も侵入能力 (colonizing ability) が高いと考えられるが、瘦果の形態として特別な散布様式の発達は見られない。このような現象は *A. rubripes* に限られたことではなく、一般に colonizing ability が高い一年生の耕地雑草にも重力散布型、もしくは特別な散布様式が発達していない種が多く見られる (cf. HAYASHI, 1970)。実際に *A.*

rubripes と似た瘦果の形態を持つヨーロッパ原産の *A. vulgaris* でも北米のカリフォルニアへの帰化が報告されている (MANZU & KECK, 1959)。つまり、このような種子は特別な散布様式を持たないが故に、土の中に混入し農機具や家畜などに付着したり、穀物の種子に紛れこんだりして人間に運ばれ易く、この性質に定着後速やかに大量の種子生産を行うという繁殖特性が加わって初めてこのような colonizing ability が発揮できると考えられる。従ってこれらの種がいかなる繁殖特性を持つのが重要である。

発芽特性 HARPER (1977) は、種子の休眠を3つのカテゴリーに分け、それぞれを(i) 内的 (innate), (ii) 誘導 (induced), および(iii) 強制 (enforced) 休眠と呼んだ。

4種のヨモギの取り播き実験では、どの種も80%以上の発芽率を示したことから (Table 1), 内的休眠はあるとしてもわずかな個体を持つに過ぎないことが明らかとなった。しかしこのわずかな個体の内的休眠性も冷湿処理を経ると失われることが明らかとなった (Fig. 1 と 2)。

BOSTOCK (1978) は欧州産の *A. vulgaris* で発芽特性を調べ、この種が乾燥・低温条件で失われる初期休眠性をもつことを明らかにしている。彼はその原因としてこれらの種子の後熟性を上げ、それに冷湿処理で種子の発芽が促進されることが加わって、*A. vulgaris* の春先の一斉発芽が生じると述べている。一方この研究で扱った4種のヨモギでも帯広周辺の野外条件では種子が散布されたその年の秋に直ぐ発芽することはなく、翌春一斉に発芽する。この原因としては種子が分散する10月下旬の気温が10°C前後であり、かつ種子自体冷湿処理を受けていないため、4種のヨモギの発芽条件が悪いことがあげられる。しかし後熟性については取り播き実験からも明らかなように4種のヨモギには認められなかった。

この春先の一斉発芽の生態的意義を考えると、この時期が北半球の温帯地域では最も植被の少ない季節であり、競争相手が少ないため実生の定着にとって最も有利な時期であるためと考えられる。このような春先の一斉発芽を示す種として、イギリスの5種の一年生および多年生のセリ科植物などが報告されている (ROBERTS, 1979)。

伊藤ほか (1966) は九州の *A. princeps* において秋に野外条件で発芽を観察しているが、*A. princeps* より南に分布する *A. japonica* や九州阿蘇付近に分布が確認されている *A. rubripes* が野外条件下でどのような発芽特性を持つかという問題は、個体群動態並びに適応分化の上からも興味深いところであ

る。

A. rubripes で種子を採取して20日目の発芽率が79.5%であり、採取後5日目の発芽率90.1%に比べると低温・乾燥での種子の貯蔵日数が増えると発芽率が有意に減少する傾向が示された (Table 1)。このことから *A. rubripes* では一部の少数の種子が誘導休眠に入ったことが示唆されたが、他の3種では誘導休眠の存在を判定することは出来なかった。

光の有無に対する4種のヨモギの種子発芽率における反応は、大きく3通りに分けることができる。

1) *A. montana* が示す反応であり、冷湿処理をしないにもかかわらず暗条件で発芽できる型である。これには *A. koidzumii* も含まれる。2) 冷湿処理をしても暗条件であると半数以上の種子が休眠する型である。これは *A. rubripes* が示す反応である。そして、3) *A. japonica* が示す反応であり、*A. rubripes* のようには顕著ではないが、光発芽性をわずかに示す型である。この明瞭な光発芽性を示す *A. rubripes* では、光の照射量が弱くなるにつれて、発芽は抑制される (Table 2)。このことは、葉の陰、枯葉の下、あるいは土壌の割れ目に種子が落ちたとし、埋土種子となる可能性を示している。

A. vulgaris (BOSTOCK, 1978; GRIME *et al.*, 1981) や *A. absinthium* (GRIME *et al.*, 1981) においても光発芽性は報告されているが、後者については冷湿処理が施されていないため、直接この研究に用いた4種のヨモギと比較することはできない。*A. vulgaris* は冷湿処理をした場合暗条件の下で40-50%の発芽率を示すが、これは *A. rubripes* の値とほぼ一致する (Fig. 4)。他方伊藤ほか (1966) の *A. princeps* の研究報告によれば、この種は冷湿処理をしなくとも温度条件が20-30°Cの暗条件で82%の発芽率を示すことが知られている。*A. princeps* は *A. montana* と同様、暗条件であっても他の条件さえ整えば発芽する習性をもつと考えられる。この光に対する発芽習性においても散布様式の時と同じく、*A. montana* と *A. princeps* のグループは *A. rubripes* と *A. vulgaris* のグループと好対照をなしている。そして *A. rubripes* と *A. vulgaris* が持つこの光発芽性は、これらの種が示す顕著な colonizing ability を支える重要な特性とも考えられる。

最後に、発芽床の浸透吸引圧を変えた時に4種のヨモギが示す種子発芽率の変化について考察する。HARPER & BENTON (1963) は、粘液状の分泌物の層を抽出する種子や滑らかな種皮を持つ種子は高い土壌水分張力のもとでも高い発芽率を維持することができることを示した。このような考えかたはその後 OOMENS & ELBERSE (1976) によっても確かめられている。これに対し MOTT (1974) は砂漠の

短命な一年生草本を用い、粘液状の分泌物の層を作る種子であっても浸透吸引圧が高まると発芽率は他の植物の種子と同様急激に減少することを示した。彼はこの現象の説明として砂漠の一時的な激しい雨の後に訪れる良好な土壌水分環境での短期間の生活に、これらの種が適応していることをあげた。一方 HARPER らや OOMENS らが実験に使った材料は作物や雑草の種子であった。

この実験においては粘液性の分泌物の層を抽出する *A. japonica* は、他の3種のヨモギに比べ浸透吸引圧が上昇しても高い発芽率を維持した。つまり *A. japonica* は HARPER らが行った実験結果と同じ傾向を示した。この実験に用いた *A. japonica* の生育地は、MOTT (1974) が研究した砂漠の一年生草本の生育地とは違い、水環境には恵まれている。このような生育環境下での粘液を抽出する種子が果す生態的な役割の意義は、以下のように推察することができる。1) このような植物は多少乾燥しやすい場所に生育した方が競争相手は少ないために生存にとって有利である。2) 多少乾燥した状態であっても、素早くその場に発芽定着した方が他種との競争に有利である。

これに対し全く逆の反応を示すのが *A. rubripes* である。この種はより低い浸透吸引圧にさらされた時でも直ぐに発芽率が低下し、多くの種子が休眠に入る。このような反応は MOTT (1974) が示した砂漠の一年生草本と類似したものであると考えられる。この発芽特性は、*A. rubripes* の自生地 (中国大陸北東部) が春先に強い乾燥期に毎年周期的に見まわる環境にあることへの適応現象の一つであると推定される。

VENABLE & LAWLOR (1980) は、砂漠の一年生草本の発芽期と種子分散の相互作用から、これらの一年生草本が2つの方向の最適戦略を取り得ることを理論的に明らかにした。その1つは種子散布により新しい地域へ分散することであり、もう1つは種子休眠により好適な環境の到達を待つ方向である。また、この考えかたは実際に FREAS & KEMP (1983) により北米の砂漠の種で例証されている。

A. montana と *A. rubripes* の関係には、このような VENABLE らのモデルで考えられたのと同様に2つの方向に対する適応分化が認められるように思われる。しかしここで扱った4種のヨモギの生育地は砂漠のように発芽した個体の生存にとっての不適な環境が不定期的に訪れるのではなく、季節的变化という意味においてはより予測性に富む環境であると考えられる。またこのような環境下でこれらのヨモギ属植物は地下茎による個体生長をする多年生草本であり、なかには1個体で大きな群落構造を作

る *A. montana* のような種もある。

従ってこのような群落構造を初めとする生長様式ならびに特性、および繁殖特性との関連において、種子の発芽特性と散布様式の適応的意義を考えて行くことが必要と思われる。また現在の生活環境への適応現象とは別の側面として、それぞれの種が持つ歴史性(系統性)が問題となるだろう (cf. KAWANO, 1975)。今後このようなヨモギ属植物の生活史諸特性の詳細な解析を通じて、それぞれの種が持つ生活史戦略をより具体的に明らかにしてゆくと同時に、この作業を通して生活史全体の中における発芽特性と散布様式の生態的意義をさらに明らかにしてゆくだろう。

謝 辞

原稿を通読され有益な御助言と御批判をして頂き、更に英文の校閲の労をとって頂いた京都大学理学部河野昭一教授に対して、また本研究を遂行するにあたって数々の有益な御援助と御助言を頂いた北海道大学環境科学伊藤浩司教授および福田弘巳助教授に対し、心から感謝する次第です。更に、本研究遂行にあたり、終始一貫して暖かい励ましと御援助を与えられた帯広畜産大学福永和男教授に深く感謝の意を表します。

References

- BAKER, O. A. and D. J. O'DOWD, 1982. Effects of parent plant density of the production of achene types in the annual *Hypochoeris glabra*. J. Ecol. 70: 201-215.
- BEER, T. T. and M. D. SWAINE, 1977. On the theory of explosively dispersed seeds. New Phytol. 78: 681-694.
- BOSTOCK, S. J., 1978. Seed germination strategies of five perennial weeds. Oecologia 36: 113-126.
- and R. A. BENTON, 1979. The reproductive strategies of five perennial compositae. J. Ecol. 67: 91-107.
- BULLOCK, S. H., 1976. Consequences of limited seed dispersal within simulated annual populations. Oecologia 24: 247-256.
- CAIN, S. A., 1944. Foundations of plant geography. Hafner publishing company, New York.
- CARLQUIST, S., 1966. The biota of long-distance dispersal. II. Lots of dispersibility in Pacific Compositae. Evolution 20: 30-48.
- ELLNER, S. and A. SHMIDA, 1981. Why are adaptations for long-range seed dispersal rare in desert plants? Oecologia 51: 133-144.
- FREAS, K. E. and P. R. KEMP, 1983. Some relationships between environmental reliability and seed dormancy in desert annual plants. J. Ecol. 71: 211-217.
- FRIEDMAN, J. and Z. STEIN, 1980. The influence of seed-dispersal mechanisms on the dispersion of *Anastatica hierochuntica* (Cruciferae) in the Negev desert of Israel. J. Ecol. 68: 43-50.
- and G. ORSHAN, 1975. The distribution, emergence and survival of seedlings of *Artemisia herba-alba* Asso in the Negev desert of Israel in relation to distance from the adult plants. J. Ecol. 63: 627-632.
- GADGIL, M., 1971. Dispersal: Population consequences and evolution. Ecology 52: 253-261.
- GRIME, J. P. 1974. Vegetation classification by reference to strategies. Nature 250: 26-31.
- , 1979. Plant strategies and vegetation processes. John Wiley & Sons.
- , G. MASON, A. V. CURTIS, J. RODMAN, S. R. BAND, M. A. G. MOWFORTH, A. M. NEAL, and S. SHAW, 1981. A comparative study of germination characteristics in a local flora. J. Ecol. 69: 1017-1059.
- HARPER, J. L., 1977. Population biology of plants. Academic Press, London.
- HARPER, J. L. and R. A. BENTON, 1966. The behaviour of seeds in soil. II. The germination of seeds on the surface of a water supplying substrate. J. Ecol. 54: 151-166.
- HAYASHI, I., 1977. Secondary succession of herbaceous communities in Japan. Jap. J. Ecol. 27: 191-200.
- 伊藤健次・井之上準・井手欣也, 1966. ヨモギの生理生態およびその防除法に関する研究. 第1報 ヨモギの繁殖について. 雑草研究 5: 85-90.
- 伊藤健次・井手欣也・井之上準, 1967. ヨモギの生理生態およびその防除法に関する研究. 第2報 種子繁殖について. 雑草研究 6: 100-107.
- 伊藤健次・井手欣也・井之上準, 1970. ヨモギの生理生態およびその防除法に関する研究. 第2報 耕地におけるヨモギの life cycle について. 雑草研究 10: 15-18.
- 河野昭一, 1973. 散布様式と分布. 堀田満著 植物の分布と分化. p33-80. 三省堂.
- KAWANO, S., 1975. The productive and reproductive biology of flowering plants. II. The concept of life history strategy in plants. J. Coll.

- Lib. Arts, Toyama Univ., Japan. 8 : 51-86.
- KITAMURA, S., 1940. Compositae Japonica II. Mem. Coll. Sci. Kyoto Imp. Uni., Ser. B, 15 : 285-446.
- MANZU, P. A. and D. D. KECK, 1959. A California Flora. Univ. California Press. 1647 pp.
- MOTT, J. J., 1974. Factors affecting seed germination in three annual species from an arid region of western Australia. J. Ecol. 62 : 699-709.
- 中山修一, 1983. 北海道で発見されたヨモギ属帰化種の分類学的位置とその生態. 植物地理分類研究. 31 : 71-77.
- OOMES, J. M. and W. Th. ELBERSE, 1976. Germination of six grassland herbs in microsites with different water contents. J. Ecol. 64 : 745-755.
- PEART, M. H., 1979. Experiments on the biological significance of the morphology of seed-dispersal units in grasses. J. Ecol. 67 : 843-863.
- , 1981. Further experiments on the biological significance of the morphology of seed-dispersal units in grasses. J. Ecol. 69 : 425-436.
- PIJL VAN DER L., 1969. Principles of dispersal in higher plants. Springer Verlag Berlin Heidelberg, New York.
- PLATT, W. J. and I. M. WEIS, 1977. Resource partitioning and competition within a guild of fugitive prairie plants. Am. Nat. 111 : 479-513.
- POLYAKOV, P. P., 1961. *Artemisia*. In Flora USSR, eds. SHISHKIN, B. K. and E. G. BOBROV 26 : 425-631.
- RABINOWITZ, D. and J. K. RAPP, 1979. Dual dispersal modes in hairgrass, *Agrostis hiemalis* (Wakt.) B. S. P. (Gramineae). Bul. Torrey Bot. Club. 106 : 32-36.
- RIDLEY, H. N., 1983. The dispersal of plants throughout the world. L. Reeve and Co., LTD.
- ROBERTS, H. A., 1979. Periodicity of seedling emergence and seed survival in some Umbelliferae. J. Appl. Ecol. 16 : 195-201.
- SHELDON, J. C., 1974. The behaviour of seeds in soil. III. The influence of seed morphology and the behaviour of seedlings on the establishment of plants from surface-lying. J. Ecol. 62 : 47-66.
- SHELDON, J. C. and F. M. BURROWS, 1973. The dispersal effectiveness of the achene-pappus units of selected Compositae in steady winds with convection. New Phytol. 72 : 665-675.
- STEBBINS, G. T., 1970. Adaptive radiation of reproductive characteristics in Angiosperms. I : Pollination mechanism. Ann. Rev. Ecol. Syst. 1 : 307-326.
- , 1971. Adaptive radiation of reproductive characteristics in Angiosperms. II : Seeds and seedlings. Ann. Rev. Ecol. Syst. 2 : 237-260.
- SWAIN, M. D. and T. BEER, 1977. Explosive seed dispersal in *Hura crepitans* L. (Euphorbiaceae). New Phytol. 78 : 695-708.
- VENABLE, D. L. and L. LAWLOR, 1980. Delayed germination and dispersal in desert annuals : Escape in space and time. Oecologia 46 : 272-282.
- WATKINSON, A. R., 1978. The demography of a sand dune annual *Vulpia fasciculata*. III. The dispersal of seeds. J. Ecol. 66 : 483-498.
- WESTOBY, M., 1981. A note on combining tow methods of dispersal-for-distance. Aust. J. Ecol. 6 : 189-192.
- WILSON, M. F., 1983. Plant Reproductive Ecology. John Wiley & Son.
- ZOHARY, M., 1962. Plant Life of Palestine. Reinhold Press. London.

Summary

The dispersal mechanisms and germination responses of the achenes of the four *Artemisia* species, i.e., *A. montana*, *A. koidzumii*, *A. rubripes*, and *A. japonica* were experimentally studied in the laboratory. Stored achenes for 5-100 days after harvesting at dry and low temperature (ca. 1-4°C) conditions were used for the experiments. The germination responses were examined under different conditions in light intensity (darkness, 260 lux, 620 lux, 1080 lux, and 2000 lux), temperature, stratification, and water availability. For these four *Artemisia* species, the dispersal agents were deemed to be wind and water, and thus the dispersibility of the achenes were tested in relation to these two factors.

1) Although *A. montana* possesses the achenes that have wings formed by wrinkles of the pericarp (Fig. 2), and thus was postulated for this species wind be a most potential dispersal agent, it was confirmed in this study that hydrochory is also an effective dispersal mechanism in addition to anemochory, since about one-third of the achenes maintained a potential to float on water even after soaked in water for more than a week (Figs. 3 and 4). Although the optimal constant

temperature for germination was 25°C without stratification, their germination percentages with stratification were more than 80% at three different temperature regimes i. e., 15, 25, and 35°C. This species with stratification germinated well in darkness as well as in light (Fig. 6). The results obtained indicate that the achenes of this species have no dormancy except for low temperature regimes in winter under field conditions of the native habitats (e. g., in Obihiro, Hokkaido, Japan, where is covered by deep snow fall) (Table 1).

2) *A. koidzumii* has the achenes with less developed wings of the pericarp than *A. montana* (Fig. 2), so that the achenes of *A. koidzumii* are susceptible to both hydrochory and anemochory, but inferior to *A. montana* (Fig. 4). This species has the same germination characteristics as *A. montana* (Fig. 5).

3) The achenes of *A. rubripes* have no special dispersal devices (Fig. 2). However, it became evident from the field observations that this species is a wind-ballist, because the achenes of this species are dispersed to the surroundings most effectively from the heads borne nearly at the top of the stems attaining about 2 m in height, especially when strongly shaken by wind. But, as a matter of courses, this dispersal mechanism is

not effective for long-distance dispersal. The majority of the achenes required more than a certain level of light intensity (ca. 1000 lux) for germination (Fig. 6 and Table 2). This germination strategy would appear to be one of the important features of this species maintaining its extraordinary colonizing ability. This species also required proper moisture conditions for germination (Fig. 7).

4) The achenes of *A. japonica* lacked any characteristic morphological features, facilitating its dispersal, but produced the thick mucilago layer after exposed to the wet condition (Fig. 2). Mucilageous achenes are often attached to the soil surface or the feet of the animals, and thus this species' achenes are regarded as achory or epizoochory. This species had a slight light requirement for seed germination and the same germination behavior in response to temperature as *A. montana* (Fig. 6). While, the achenes of this species showed the least sensitivity to water stress among the four *Artemisia* species examined (Fig. 7).

The dispersal as well as germination behaviors of these four species mentioned above were furthermore discussed in relation to other aspects of their life history characteristics.

(Received Dec. 15, 1984)

○ 東京都江東区総務部広報秘書室 (〒135東京都江東区東陽4-11-28) 江東区の野草 昭和59年2月1日発行。B 6版, 160頁。非売品 (紹介は Tel. 03-647-9111)。

東京湾に面した江東区の南部地区は、広大な埋立地である。ここには埋立用の土砂とともに、また、風や鳥により運ばれたり、輸入木材などに付着してきた美しい花や珍しい野草の種子が定着している。本書の題名は“江東区の野草”となっているが、実はこの埋立地の野草を記したものであり、故渡辺 瞭氏が採集された植物のうち、一般的なものから珍しいものまで、145種を選んでカラー写真で収録している。その中には、シオザキソウ (塩崎町ではじめて発見されて、名づけられた)・カブダチアッケシソウなどは目新しい。なお、江東区内に見られる全植物64科525種の目録が巻末に掲載されている。解説文は本会々員浅井康宏・加藤倍重氏の他、日本植物友の会会員2氏の執筆である。

○ 池上義信 (監修)・石沢 進 (編集) 新潟県植物分布図集 第5集 コーエイ印刷株式会社 (〒950新潟市姥ヶ山1488-4, 振替口座新潟1-5599), 昭和59年12月25日発行。A 4版, 514頁。定価6,000円 (送料別)。

本県も前集と同様100種が掲載されている。その内訳は羊歯植物11種、裸子植物1種、双子葉植物72種、単子葉植物16種で、各種ともに2色刷の水平分布図のほか、重直分布図とそれに引用された標本の産地が記されている。編集後記に、この第5集で第1期の目的を達成したと言われているが、また、第6集以降の第2期の目標に向けて努力したいとも述べて居られる。この引続いて計画される第2期の御成功を御期待申し上げる。

○ 原 松次著 北海道植物図鑑 (下) 噴火湾社, 昭和60年4月10日発行。B 6版, 282頁。定価2800円。

本書はこの巻で完結した。著者半生の労作で、心から御祝詞を申し上げる。本巻では、果実を多く収録し、上・中巻の不備が補足された。

(里見信生)