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

Seed Germination Traits and the Potential for Soil Seed Bank Formation of a Threatened Plant, *Eupatorium japonicum* Thunb.

本田裕紀郎* 伊藤 浩二* 加藤 和弘*
Yukio HONDA Kouji ITOH Kazuhiro KATOH

Abstract : Although *Eupatorium japonicum* Thunb. is a threatened plant species in Japan, conservation ecological studies on it have not been enough for conservation practices. Conservation of threatened plant species requires information on seed germination and soil seed bank. In the present study, we conducted germination tests with gradual temperature method (GTM) considering the light conditions, aiming to evaluate the expression of physiological traits contributing to accumulate their seeds into soil seed banks. We also tried to germinate the seeds contained in the soil that was sampled within a habitat of this species in order to detect the soil seed bank. We found no germination traits contributing to accumulate their seeds into soil seed banks. We also could not detect their seeds in the soil within its habitat. We concluded that this plant does not have the mechanisms for soil seed bank formation. Therefore, if all of above-ground local populations will become extinct, it means extinction of this plant's metapopulation. As we can not rely on soil seed banks for population restoration, our immediate task is to conserve the existing individuals and their habitats. When we should conduct the restoration of this plant, it is effective enough to disperse their cold-stratified seeds before the beginning of spring.

Keywords: soil seed bank, seed germination traits, threatened plant, *Eupatorium japonicum* Thunb., conservation

キーワード: 埋土種子集団, 種子発芽特性, 絶滅危惧植物, フジバカマ, 保全

1. はじめに

フジバカマ *Eupatorium japonicum* Thunb. はキク科ヒヨドリバナ属の多年生草本であり、関東地方以西の日本および朝鮮半島、中国大陆に分布し、河岸の湿った草地に生育する²⁹⁾。本種は秋の七草の一種であるほか、万葉集を初めとした多くの古典作品にも登場し、我が国においては古くから親しみのある植物種であった。しかしながら、絶滅危惧Ⅱ類に分類される¹⁸⁾ ほどにその分布状況は乏しく¹⁴⁾、絶滅が懸念されているにもかかわらず、本種に関する保全生態学的な研究例は、全国での生育状況および生育地の特性¹⁴⁾ および地上部の喪失に対する生長反応⁴⁶⁾ のみである。

種子植物における保全生態学的研究の現場では、種子発芽および埋土種子集団に関する情報は不可欠なものである^{30,33)}。それは、永続的埋土種子集団の形成は時間的に予測不能な撓乱に対する進化的な特性であり、環境の不確実性から個体群を保護する緩衝作用として機能し^{5,6)}、個体群の成長率が乏しい場合にもその安定性をもたらすことによる^{19,20)}。逆に、永続的埋土種子集団の欠如は、地上部の局所個体群の全てが一旦でも絶滅するとメタ個体群の絶滅を意味することになる⁵⁶⁾。さらには、保全生態学的研究やその指針にもとづく保全・復元事業においては、種子や埋土種子集団が材料として利用される場合が多いためでもある⁵²⁾。これらのことは、頻繁な増水により植生が繰り返し破壊されることにより維持されてきた河川生態系において植物種を保全する際にも同様であり、埋土種子集団を含めた個体群の現状や動態に関する健全な知見に基づいて管理が行われなければならない⁵⁴⁾。しかしながら、本種においては埋土種子集団の形成可能性を含めた種子発芽特性に関する基礎的な知見は得られていない。

生態学においては長らく種子の休眠が埋土種子として存続させる機構であると考えられてきたものの、休眠と埋土種子集団の関連性は薄いことが近年になって報告されている^{41,45)}。しかしながら、植被の下で無駄な発芽を回避するための「ギャップ検出機構」

は埋土種子集団を形成する機構であると依然として考えられている⁴¹⁾。それに加え、発芽速度が極めて遅いことによる「発芽の長引き」¹¹⁾ も埋土種子集団の形成に寄与すると考えられている。そこで、本研究においては、多くの種子植物において報告されている主要なギャップ検出機構である変温要求性^{11,43,44)}、光要求性^{10,11,34,48,49)}、緑陰効果感受性^{9,21,38,50)}に着目し、これらの発現の有無を試験するとともに、本種の基本的な発芽特性を明らかにすることを目的とした。なお、本種の散布体は厳密には「瘦果」であるものの、便宜上「種子」で統一する。

2. 研究方法

(1) 採集種子を用いた段階温度法 (GT 法) による発芽試験

本種の種子を 2003 年 10 月 25 日に利根川水系の小貝川から採集し、室温にて約 7 ヶ月間保存したものを発芽試験に供試した。本種は鑑賞のため栽培されたものがしばしば逸出しているものの、利根川流域および淀川流域の生育地は確実に野生である²⁹⁾。

まず、低温湿潤処理の要求性を試験するための予備試験を行った。その結果、上記の種子集団においては低温湿潤処理を施さずとも発芽が確認された。そこで、本研究においては低温湿潤処理を施さずに GT 法⁵¹⁾ による発芽試験を行った。GT 法は温度条件に対する発芽の挙動を試験するための簡便法であるものの、この手法は発芽試験に用いる種子数が比較的少量であっても、特定の温度域における休眠の解除および誘導、非休眠種子の発芽可能な温度域および最適発芽温度、発芽に要する時間などの多くの有益な知見が得られる^{51,53)}。本種は絶滅の懸念される種であり、多量の種子を用いて研究を行うべきではないことから、比較的少数の種子により発芽特性に関する知見を最大限得られるようこの手法を用いた⁵¹⁾。GT 法は、段階的に温度を上昇させる温度上昇系 (IT 系) および段階的に温度を下降させる温度下降系 (DT 系) を設定し、その 2 つの系における発芽傾向を比較する発芽試験法

* 東京大学大学院農学生命科学研究科

である。本試験において設定したタイムコースを表－1に示す。これはGT法を用いた先行研究と同等であり^{16,26,27,32,37,51,55)}、発芽速度は生理学的な範囲内においては一般的に高い温度において速いため、高い温度においては短い試験時間が設定されている⁵¹⁾。

これらの2つの温度変化コースに対して光条件をそれぞれ3種類設定して、発芽試験を行った。それらは、1) 暗条件：シャーレの全面にアルミホイルを2重に巻いたもの、2) 緑葉透過光下条件：シャーレの底面および側面にアルミホイルを2重に巻き、天面にはクズ *Pueraria lobata* (Willd.) Ohwi の葉を2重に巻いたもの、3) 明条件：上記の処理を施さない通常のシャーレとした。これらの光条件は、光要求性および緑陰効果感受性の有無を試験するためである。種子レベルにおける光合成有効波長域の光量子密度 (PPFD) は明条件で $31.2 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ であり、緑葉透過光下条件および暗条件における光透過率はそれぞれで3.2%および0.0%であった。インキュベーターの設定は明期と暗期の12時間交代とした。なお、変温要求性においては、IT系の36℃恒温条件に続いて12/25℃変温条件を5日間経験させることにより、その性質の有無を試験した。IT系における交代温度も12℃(暗期)および25℃(明期)のそれぞれ12時間交代とした。

シャーレには種子を30粒ずつ置床し、各条件につき3反復で発芽試験を行った。そのため、発芽試験に用いた種子数は540粒(温度2×光3×種子数30×反復数3)である。全ての条件区において、直径5.5cmのプラスチックシャーレに石英砂15.0gを敷き詰めたものを発芽床とした。また、シャーレ内には蒸留水を適宜給水しながら、発芽試験を行った。発芽数の計測は、表－1におけるそれぞれの設定温度を変更する直前に行い、種皮からの幼根の突出をもって発芽と見なした。なお、暗条件および緑葉透過光下条件においては、暗室においてグリーンセーフライトを用いて計測を行った。その際、発芽した個体はシャーレ内から除去した。

(2) 統計的検定

鷺谷⁵³⁾に倣い、IT系における12/25℃変温条件およびDT系における25℃恒温条件を経験した後の累積発芽率を「最大発芽率」、その直前までの累積発芽率を「最終発芽率」と呼ぶ。

光条件の効果においては、IT系とDT系のともに、明条件を対照群、その他の光条件を処理群として、それぞれの最終発芽率を用いてDunnett法による多重比較を行った。ここでのfamily-wiseな第1種の過誤率は0.05とした。この手法を用いた理由は、暗条件と緑葉透過光下条件および明条件と緑葉透過光下条件での最終発芽率を両方とも比較することに生物学上の意義が無く、この場合にTukey法などのように全ての組み合わせにおける有意な差を探索するunplanned comparisonを行うと、個々の比較における第2種の過誤率が無意味に上昇するためである³⁵⁾。

温度条件の効果においては、明条件におけるIT系とDT系の最終発芽率を用いてt検定にかけた。さらにIT系とDT系のそれぞれにおいて、光条件ごとに、最終発芽率と最大発芽率を用いてt検定にかけた。IT系の結果からは変温要求性の有無を、DT系の結果からは低温による休眠解除の有無を知ることができる。なお、個々のP値はsequential Bonferroni法を用いてfamily-wiseな第1種の過誤率を調整し、ここでもそれは0.05とした。この方法を用いた理由は上記と同様である。なお、統計的検定に先立って、全ての累積発芽率の値には逆正弦変換を施した。

(3) 土壌サンプルを用いた撒き出し試験

翼や冠毛のような風散布のためのしかけの有無に関わらず、種子は一般に母植物の付近に最も高密度に散布される^{8,24,36,39,47)}。そこで、2004年7月18日に、上述の発芽試験に用いた種子を採集した本種個体から半径1m以内の表層土壌を3地点から採取した。採取方法は、1地点からそれぞれ面積10×10cm、深さ2cmの表

表－1 GT法発芽試験における設定温度とその温度変化のタイムコース

IT系										
温度(℃)	4	8	12	16	20	24	28	32	36	12/25℃変温
日数	8	5	4	3	2	2	2	2	2	5

DT系										
温度(℃)	36	32	28	24	20	16	12	8	4	25℃恒温
日数	2	2	2	2	2	3	4	5	8	5

層土壌をそれぞれ5箇所ずつ採取した。(それぞれ計1000ml)。この時期に採取した理由は、後述するようにGT法による発芽試験の結果より、春に発芽していると推定されることから、発芽季節が終了した季節の土壌を採取することにより、永続的埋土種子集団の存在を調査するためである。この目的のためには、厳密には発芽季節の前後で種子密度を比較することが必要であるが^{1,13,56)}、土壌中の種子を多量に消費しかねないために倫理的な問題がある。そこで、本試験においては、発芽季節前には種子が含まれていた可能性が最も高いと推定される、前年に種子生産を行った個体付近の土壌を、発芽季節後に採取して撒き出した。撒き出しにより発芽個体が得られなかった場合、フジバカマが永続的埋土種子集団を形成しない可能性が推定されるが、撒き出した土壌にもともと種子が含まれていなかった可能性もあることに留意しなければならない。表層土壌を採取した理由は、前年に生産された種子は表層部分にのみ存在しえること、さらには土壌の深さに応じて埋土種子集団の密度は減少するためである^{4,25,28,31)}。

埋土種子の構成種を調査する方法には数種類存在するものの、Gross¹²⁾は、埋土種子を土壌中から発芽させて測定する方法(出現実生法)が、種の同定のしやすさと生死の判別のしやすさから、最も優れていると結論しているため、本調査ではこの方法を採用した。まず、採取した土壌中の混入している植物体を除去するために本種の種子よりも大きな2.5mmメッシュのふるいにかけた後に、アルミホイルを敷き詰めた20×27.5cmのプラスチック製のバスケットに約1.5cmの厚さで敷き詰め、その土壌内の種子をインキュベーター内で発芽させた。インキュベーターの設定温度は、4℃での低温湿潤処理を7日間施した後、22℃の恒温条件とした。それは、後述するようにGT法による発芽試験結果から推定された最適な発芽温度が約22℃であったためである。

発芽した個体は、実生の段階で本種以外の種であると判断された個体は除去し、本種の個体と疑われる種においては、同定可能な段階まで生長させた。得られた本種の個体数をもって、土壌中に含まれていた本種の種子数の推定値とした。さらに、撒き出しにおける土壌厚に依存した出現実生数の減少⁷⁾を抑制するために、発芽した実生を全て抜き取った後に、土壌を改めてふるいにかけて攪拌し、低温湿潤処理を除いた同様の手順で改めて発芽させた。

3. 結果

GT法における発芽試験結果を図－1に示す。IT系においては12℃から、DT系においては32℃から発芽が確認された。そのため、およそ12–32℃という幅広い発芽可能な温度域をもつことが示唆される。また、その中央値である22℃付近が本種の発芽の最適温度であると推定される。DT系においては、4日目から発芽が確認され、発芽に要する日数は短かった。明条件下におけるIT系およびDT系間の最終発芽率には差が確認されないため(t -test, $t_4 = 1.5391$, $P > 0.05$)、特定の温度域における二次休眠の誘導および完全な非休眠種子と比較して発芽可能な温度域が狭まった状態の相対的休眠³⁾の存在は見出されなかった。さらに、IT系とDT系のともに、明条件および暗条件間において($P > 0.05$)、さらに明条件および緑葉透過光下条件間において($P > 0.05$)有意差は確認されなかった。IT系の最終設定温度で

図－１ GT 法による発芽試験結果

上図：IT 系，下図：DT 系。◆：明条件，▲：緑葉透過光下条件，●：暗条件。階段状の直線は設定温度を示す。

ある 12/25℃の交代温度は上述の通り発芽可能な温度域であるものの、最大発芽率は最終発芽率から上昇しなかった。そのため、発芽における光要求性、緑陰効果感受性および変温要求性の全てを本種はもたないことを示唆している。DT 系の最大発芽率は、全ての光条件において最終発芽率から上昇しているものの、暗条件においてのみそれは有意であった ($P < 0.001$)。そのため、本種の種子には若干の低温要求性が認められる。

土壌サンプルの撒き出し試験の結果、種子密度が最も高くなると考えられる、前年に種子生産を行った個体付近における表層土壌からも、発芽季節後には本種の種子は検出されなかった。

4. 考察

本種の種子は晩秋に生産され、そして若干の低温要求性が認められる。一般的に、種子の内生休眠は発芽における季節選択の機構としては明瞭であるものの、種子の休眠と埋土種子集団の形成との関係性は薄い^{41,45)}。そのため、冬の低温により解除される種子の内生休眠は春に発芽するための季節選択の機構であり、埋土種子集団の形成には寄与しないと考えられる。また、特定の温度域において二次休眠も誘導されないことから、本種の野外における発芽時期は翌春であると考えられる。

本種は河川の氾濫原に代表的に生育する植物種である¹⁴⁾。Thompson ほか⁴²⁾は、攪乱頻度の高いハビタットに生育する植物種ほど永続的埋土種子集団を形成する傾向にあることを示唆している。しかし、河川は増水による攪乱を頻繁に受けるハビタットであるものの、本種は永続的埋土種子集団の形成に寄与するギャップ検出機構⁴¹⁾をもたないことが示唆された。これは、丸石河原と呼ばれる攪乱頻度の著しく高い環境に生育し^{15,23,40)}、しかも河原以外には生育地をもたないカワラノギク *Aster kantoensis* Kitam. およびカワラニガナ *Ixeris tamagawaensis* Kitam.²²⁾ においてもギャップ検出機構をもたない^{16,56)}という点で共通している。また、発芽速度が極めて遅いことによる「発芽の長引き」も確認されなかった。特定の温度域による二次休眠の誘導²⁾は埋土

種子集団形成に寄与すると考えられている場合もあるものの、そのような生理的反応も確認されなかった。

加えて、もともと種子が含まれていなかった可能性もあるものの、前年に種子を生産した個体付近の土壌中においても発芽季節後には種子が含まれていなかったことから、発芽試験の結果と併せて本種が永続的埋土種子集団を形成する性質をもたないことを示唆している。また、今橋・鷺谷¹⁷⁾による小貝川の土壌サンプルの撒き出し試験においても、本種の種子は検出されていない。そのため、約 12℃から 32℃までの幅広い発芽可能な温度域をもつことから、水分および温度条件さえ整えば直ちに発芽し、春の訪れとともにほぼ全ての種子を発芽させていると考えられる。

本種は永続的埋土種子集団を形成する生理的性質をもたないため、新たな局所個体群の創出は残存する生育適地への種子分散に頼らざるを得ない。その場合、埋土種子集団を形成する種と比較して、生育適地の減少はより致命的になる。しかしながら、発芽のセーフサイトに関する研究は行われておらず、今後の課題である。さらには、永続的埋土種子集団の欠如は、地上部の局所個体群の全てが一旦でも絶滅するとメタ個体群の絶滅を意味することになり⁵⁶⁾、本種においては地上植生中の個体および生育地を最大限保全することが当面の目標となる。

埋土種子集団を形成することは、生産年の異なる種子集団を蓄積することによる遺伝的変異の保有効果が期待され、それらを用いた植生復元により遺伝的多様性の高い個体群を創出することが可能であるものの、本種においてはそれを期待することはできない。今後、カワラノギクの例のように、本種においても個体群復元事業を行う必要がある場合には、発芽のセーフサイトに関する知見を得た上で、種子をその場所に播種することが考えられる。その際には、低温湿潤処理を施した種子を春の訪れの前に人為的に散布することのみで十分に効果的な個体群復元が可能である。

引用文献

- 1) Araki, S. & Washitani, I. (2000) : Seed dormancy/germination traits of seven *Persicaria* species and their implication in soil seed-bank strategy : *Ecological Research* 15, 33-46
- 2) Baskin, J.M. & Baskin, C.C. (1985) : The annual dormancy cycle in buried weed seeds: a continuum : *BioScience* 35, 492-498
- 3) Baskin, J.M. & Baskin, C.C. (1989) : Physiology of dormancy and germination in relation to seed bank ecology, 53-66 pp.: in *Ecology of soil seed banks*, Leck, M.A., Parker V.T. & Simpson, R.L. ed. : Academic Press, 462 pp.
- 4) Chippindale, H.G. & Milton, W.E.J. (1934) : On the viable seeds and observations on their natural dormancy : *Journal of Ecology* 22, 508-531
- 5) Cohen, D. (1966) : Optimizing reproduction in a randomly varying environment : *Journal of Theoretical Biology* 12, 119-129
- 6) Cohen, D. (1967) : Optimizing reproduction in a randomly varying environment when a correlation may exist between the conditions at the time a choice as to be made and the subsequent outcome : *Journal of Theoretical Biology* 16, 1-14
- 7) Dalling, J.W., Swaine, M.D. & Garwood, N.C.G. (1994) : Effect of soil depth on seedling emergence in tropical soil seed-bank investigations : *Functional Ecology* 9, 119-121
- 8) Dessaint, F., Chadoeuf, R. & Barralis, G. (1997) : Nine year's soil seed bank and weed vegetation relationships in an arable field without weed control : *Journal of Applied Ecology* 34, 123-130
- 9) Fenner, M. (1980a) : The inhibition of germination of *Bidens pilosa* seed by leaf canopy shade in some natural vegetation types : *New Phytologist* 84, 95-101
- 10) Fenner, M. (1980b) : The induction of a light requirement in *Bidens pilosa* seeds by leaf canopy shade : *New Phytologist* 84, 103-106
- 11) Grime, J.P., Mason, G., Curtis, A.V., Rodman, J., Band, S.R.,

- Mowforth, M.A.G., Neal, A.M. & Shaw, S. (1981) : A comparative study of germination characteristics in a local flora : *Journal of Ecology* 69, 1017-1059
- 12) Gross, K.L. (1990) : A comparison of methods for estimating seed numbers in the soil : *Journal of Ecology* 78, 1079-1093
  - 13) 浜田拓・倉本宣 (1995) : 実生出現法によるコナラ林の埋土種子集団の研究及びその植生管理への応用 : *ランドスケープ研究* 58(1), 76-82
  - 14) 服部保・田村和也・小舘誓治 (2000) : フジバカマ生育地の現状と保全 : *ランドスケープ研究* 63, 477-480
  - 15) 本田裕紀郎・倉本宣 (2001a) : 多摩川における絶滅危惧植物カワラナガナ *Ixeris tamagawaensis* Kitam.の生育地特性 : *環境システム研究* 29, 97-102
  - 16) 本田裕紀郎・倉本宣 (2001b) : 多摩川における絶滅危惧植物カワラナガナの現状とその休眠・発芽特性 : *ランドスケープ研究* 64, 583-588
  - 17) 今橋美千代・鷺谷いづみ (1996) : 土壌シードバンクを用いた河畔冠水草原復元の可能性の検討 : *保全生態学研究* 1, 131-147
  - 18) 環境庁編 (2000) : 改訂・日本の絶滅のおそれのある野生生物 [植物 I], 660 pp.
  - 19) Kalisz, S. & McPeck, M.A. (1992) : Demography of an age-structured annual: Resampled projection matrices, elasticity analyses, and seed bank effects : *Ecology* 73, 1082-1093
  - 20) Kalisz, S. & McPeck, M.A. (1993) : Extinction dynamics, population growth and seed banks: An example using an age-structured annual : *Oecologia* 95, 314-320
  - 21) King, T.J. (1975) : Inhibition of seed germination under leaf canopies in *Arenaria serpyllifolia*, *Veronica arvensis* and *Cerastium holosteoides* : *New Phytologist* 75, 87-90
  - 22) 倉本宣・本田裕紀郎・八木正徳 (2000) : 丸石河原固有植物と多摩川におけるその生育状況 : *明治大学農学部研究報告* 123, 27-32
  - 23) 倉本宣・井上健 (1996) : 多摩川におけるカワラノギクの生育地の特性についての研究 : *ランドスケープ研究* 59, 93-96
  - 24) 倉本宣・鷺谷いづみ・井上健 (1995) : 多摩川におけるカワラノギクの個体群の分断化とその保全における種子散布の役割 : *ランドスケープ研究* 58(5), 113-116
  - 25) Leck, M.A. & Graveline K.J. (1979) : The seed bank of a fresh water tidal marsh : *American Journal of Botany* 66, 1006-1015
  - 26) Masuda, M., Maki, M. & Yahara, T. (1999) : Effects of salinity and temperature on seed germination in a Japanese endangered halophyte *Triglochin maritimum* (Juncaginaceae) : *Journal of Plant Research* 112, 457-461
  - 27) Masuda, M. & Washitani, I. (1992) : Differentiation of spring emerging and autumn emerging ecotypes in *Galium spurium* L. var. *echinospermon* : *Oecologia* 89, 42-46
  - 28) McGraw, J.B. (1980) : Seed bank size and distribution of seeds in cottongrass tussock tundra, Eagle Creek, Alaska : *Canadian Journal of Botany* 58, 1607-1611
  - 29) 牧野富太郎 (2000) : 小野幹雄・大場秀章・西田誠編 新訂牧野新日本植物圖鑑 : 北隆館, 1452 pp.
  - 30) Milberg, P. (1994) : Germination ecology of the endangered grassland biennial *Gentianella campestris* : *Biological Conservation* 70, 287-290
  - 31) Moore, J.M. & Wein, R.W. (1977) : Viable seed population by soil depth and potential site recolonization after disturbance : *Canadian Journal of Botany* 66, 169-172
  - 32) Nishihiro, J., Araki, S., Fujiwara, N. & Washitani, I. (2004) : Germination characteristics of lakeshore plants under an artificially stabilized water regime : *Aquatic Botany* 79, 333-343
  - 33) Pavlik, B.M., Nickrent, D.L. & Howald, A.M. (1993) : The recovery of an endangered plant, I. Creating a new population of *Amsinckia grandiflora* : *Conservation Biology* 7, 510-526
  - 34) Pons, T.L. (1991) : Induction of dark dormancy in seeds: its importance for the seed bank in the soil : *Functional Ecology* 5, 669-675
  - 35) Quinn, G.P. & Keough, M.J. (2002) : Comparing groups or treatments - analysis of variance, 173-207 pp.: in *Experimental Design and Data Analysis for Biologists* : Cambridge University Press, 537 pp.
  - 36) Sheldon, J.C. & Burrows, F.M. (1973) : The dispersal effectiveness of the achene-pappus units of selected Compositae in steady winds with convection : *New Phytologist* 72, 665-675
  - 37) Shimono, A. & Washitani, I. (2004) : Seedling emergence patterns and dormancy/germination physiology of *Primula modesta* in a subalpine region : *Ecological Research* 19, 541-551
  - 38) Silvertown, J.W. (1980) : Leaf-canopy-induced seed dormancy in a grassland flora : *New Phytologist* 85, 109-118
  - 39) Spence, J.R. (1990) : Seed rain in grassland, herbfield, snowbank, and fellfield in the alpine zone, Craigburn Range, South Island, New Zealand : *New Zealand Journal of Botany* 28, 439-450
  - 40) Takenaka, A., Washitani, I., Kuramoto, N. & Inoue, K. (1996) : Life history and demographic features of *Aster kantoensis*, an endangered local endemic of floodplains : *Biological Conservation* 78, 345-352
  - 41) Thompson, K. (2000) : The functional ecology of soil seed banks, 215-235 pp.: in *Seeds: the Ecology of Regeneration in Plant Communities*, Fenner, M. ed. : CABI Publishing, 410 pp.
  - 42) Thompson, K., Bakker, J.P., Bekker, R.M. & Hodgson, J.G. (1998) : Ecological correlates of seed persistence in soil in the north-west European flora : *Journal of Ecology* 86, 163-169
  - 43) Thompson, K. & Grime, J.P. (1983) : A comparative study of germination responses to diurnally fluctuating temperatures : *Journal of Applied Ecology* 20, 141-156
  - 44) Thompson, K., Grime, J.P. & Mason, G. (1977) : Seed germination in response to diurnal fluctuations of temperature : *Nature* 267, 147-149
  - 45) Thompson, K., Roberta, M.C., Bakker, J.P. & Bekker, R.M. (2003) : Are seed dormancy and persistence in soil related? : *Seed Science Research* 13, 97-100
  - 46) 富沢美和・鷺谷いづみ (1998) : フジバカマとセイタカアワダチソウの夏季における地上部喪失に対する反応ー復元植生の管理計画を立てるためにー : *保全生態学研究* 3, 57-67
  - 47) Verkaar, H.J., Schenkeveld, A.J. & Van der Klashorst, M.P. (1983) : The ecology of short-lived forbs in chalk grasslands: Dispersal of seeds : *New Phytologist* 95, 335-344
  - 48) Wesson, G. & Wareing, P.F. (1967) : Light requirements of buried seeds : *Nature* 213, 600-601
  - 49) Wesson, G. & Wareing, P.F. (1969) : The induction of light sensitivity in weed seeds by burial : *Journal of Experimental Botany* 20, 414-425
  - 50) Washitani, I. (1985) : Field fate of *Amaranthus patulus* seeds subjected to leaf-canopy inhibition of germination : *Oecologia* 66, 338-342
  - 51) Washitani, I. (1987) : A convenient screening test system and a model for thermal responses of wild plant seeds: behaviour of model and real seeds in the system : *Plant Cell and Environment* 10, 587-598
  - 52) 鷺谷いづみ (1996) : 休眠・発芽特性と土壌シードバンク調査・実験法 (連載第1回) : *保全生態学研究* 1, 89-98
  - 53) 鷺谷いづみ (1997) : 休眠・発芽特性と土壌シードバンク調査・実験法 (連載第3回) : *保全生態学研究* 2, 77-85
  - 54) Washitani, I. (2001) : Plant conservation ecology for management and restoration of riparian habitats of lowland Japan : *Population Ecology* 43, 189-195
  - 55) Washitani, I. & Masuda, M. (1990) : A comparative study of the germination characteristics of seeds from a moist tall grassland community : *Functional Ecology* 4, 543-557
  - 56) Washitani, I., Takenaka, A., Kuramoto, N. & Inoue, K. (1997) : *Aster kantoensis* Kitam., an endangered flood plain endemic plant in Japan: its ability to form persistent soil seed banks : *Biological Conservation* 82, 67-72