カツラとヒロハカツラの温度条件に対する発芽特性

久保満佐子^{*,1}・鹿島拓也²・丹生健太郎¹

山地帯に生育するカツラと亜高山帯に生育するヒロハカツラが温度に対する発芽力の違いを持っている可能性を明らかにすることを目的として、10℃と15℃、20℃、25℃、30℃の恒温条件で45日間、発芽実験を行った。その結果、カツラの発芽率は10℃の12.7%から20℃の31.7%まであり、ヒロハカツラは15℃の3.7%から25℃の22.7%までであった。カツラの発芽数は20℃と25℃、30℃で10℃より有意に多く、ヒロハカツラの発芽数は20℃と25℃で10℃と15℃より有意に多かった。いずれの温度でもカツラの発芽数がヒロハカツラより多く、ヒロハカツラの発芽率が高かった20℃と25℃以外ではカツラの方が短い日数で発芽した。このように、カツラは広い温度で発芽力を有すること、また、ヒロハカツラの発芽力に低温に対する耐性は認められず、カツラより発芽率が低く、発芽に日数を要することが明らかになった。

キーワード：亜高山帯、風散布種子、カツラ科、山地帯、発芽実験

Masako Kubo,^{*,1} Takuya Kashima,² Kentaro Niu¹ (2020) Seed Germination in *Cercidiphyllum japonicum* and *Cercidiphyllum magnificum* Varies with Temperature. J Jpn For Soc 102: 368-371 To quantify the germination rate of *Cercidiphyllum japonicum*, which inhabits montane zones and *Cercidiphyllum magnificum*, which inhabits subalpine zones, we conducted germination tests at 10, 15, 20, 25, and 30°C for 45 days. The germination rate of *C. japonicum* varied from 12.7% at 10°C to 31.7% at 20°C, and that of *C. magnificum* varied from 3.7% at 15°C to 22.7% at 25°C. The number of germinated *C. japonicum* seeds was significantly greater at 20, 25, and 30°C than at 10°C, and the number of germinated *C. magnificum* seeds was greater at 20 and 25°C than at 10 and 15°C. More *C. japonicum* seeds germinated at all temperatures relative to *C. magnificum*, and the mean time to germination was shorter in *C. japonicum* relative to *C. magnificum* at 10, 15, and 30°C. We thus concluded that *C. japonicum* possesses high germination rates across the range of tested temperatures and that *C. magnificum* has poorer tolerance to low temperatures during germination and a reduced germination rate. We also observed *C. magnificum* takes longer to germinate than *C. japonicum*.

Key words: subalpine zone, wing-dispersed seeds, Cercidiphyllaceae, mountain zone, germination test

I. はじめに

カツラ (*Cercidiphyllum japonicum*) とヒロハカツラ (*Cercidiphyllum magnificum*) は共にカツラ科の雌雄異株の落葉高木である。カツラ科は白亜紀の地層から現生種と類似した化石が出土し (Serbet and Stockey 1996), 第三紀には北半球に広く分布していたが (Crane and Stockey 1985; Jin and Shang 1998), 現在は日本列島と中国大陆にのみ分布する (Dosmann 1999)。日本では、カツラは北海道から九州の山地帯、ヒロハカツラは本州中部地方以北の亜高山帯に分布する。カツラは主に溪畔林でシオジやサワグルミなどと生育し (鈴木 1949), ヒロハカツラは河辺の崩壊性の強い砂礫地にダケカンバなどと共に生育する (大場 1973)。両種共に多くの萌芽を形成し、樹形では同定が困難な個体もあるが (Kubo *et al.* 2010), 遺伝的に異なる種である (Li *et al.* 2002; Isagi *et al.* 2005)。

亜高山帯では一般に山地帯よりも厳しい気温や風、積雪などの条件が存在し (Yoshino 1973), 亜高山帯に生育するヒロハカツラはカツラより多産多死の萌芽を持つことから、こうしたヒロハカツラの萌芽特性が厳しい気象条件下で個体を維持するのに有利であると考えられている (Kubo *et al.* 2010)。しかし、樹木の生活史は種子が発芽適地で更新することにより始まるため (Harper 1977), 生育地への適応方法を知る上で、種子の発芽に始まる実生更新の特性

が重要になる。一般に寒冷地に生育する樹種は発芽の最低限界温度が低く、熱帯性の樹種は最高限界温度が高い傾向にあることが知られている (竹内 1975)。秩父山地の溪畔林におけるカツラの発芽は5月上旬に始まる (久保ら 2000)。秩父山地の標高1,400 mの山地帯の5月の平均気温は9.8℃, 平均日最高気温は23.1℃であり (<http://www.jma.go.jp/jma/index.html>, 2020年9月参照), 亜高山帯の1,700 m付近ではさらに2℃ほど気温が低くなることを考慮すれば、カツラとヒロハカツラは季節を通じて異なる温度条件下で実生更新していると予想される。しかし、ヒロハカツラの実生更新に関する報告はない。このため、カツラとヒロハカツラの各生育地への適応方法の一つとして、気温に対する種子の発芽力が異なる可能性が考えられるが、両種の実生更新の特性の違いについては明らかではない。

そこで本研究では、カツラとヒロハカツラの温度に対する発芽特性を明らかにすることを目的として、両種の発芽実験を行った。秩父山地の山地帯に生育するカツラと亜高山帯に生育するヒロハカツラの種子を利用し、異なる温度条件における両種の発芽数および発芽に要する日数を調べた。

II. 調査地および調査方法

1. 調査地概要

調査地は埼玉県秩父市大滝を流れる中津川支流の標高

* 連絡先著者 (Corresponding author) E-mail: kubom@life.shimane-u.ac.jp

¹ 島根大学生物資源科学部 〒690-8504 島根県松江市西川津町1060 (Faculty of Life and Environmental Science, Shimane University, 1060 Nishikawatsu, Matsue, Shimane 690-8504, Japan)

² 岡山県庁美作県民局 〒708-8506 岡山県津山市山下53 (Mimasaka Office, Okayama prefecture, Yamashita 53, Tsuyama, Okayama 708-8506, Japan)

(2020年5月19日受付; 2020年10月26日受理)

1,210~1,530 mにある大山沢に発達する溪畔林と、さらに高標高域の標高1,700 m付近にある崖錐斜面で、秩父多摩甲斐国立公園に位置している。本溪畔林はシオジヤサワグルミ、カツラなどが林冠を構成し、本崖錐斜面ではヒロハカツラが混生し、標高約1,700 mからカツラにかわりヒロハカツラが分布している (Kubo *et al.* 2010)。

大山沢に最も近い気象庁観測地である秩父市 (標高232 m) のアメダスデータによると、1981年から2010年の平均年降水量は1,333.1 mm、年平均気温は13.1℃である (<http://www.jma.go.jp/jma/index.html>, 2019年3月参照)。気温の逓減率を $-0.6^{\circ}\text{C}/100\text{ m}$ とすると、大山沢付近 (標高1,400 m) の年平均気温は6.1℃であり、温かさの指数 (WI) は $50.6^{\circ}\text{C}\cdot\text{月}$ 、寒さの指数 (CI) は $-37.2^{\circ}\text{C}\cdot\text{月}$ となり山地帯に位置する。崖錐斜面 (標高1,700 m) の年平均気温は4.3℃、温かさの指数は $39.7^{\circ}\text{C}\cdot\text{月}$ 、寒さの指数は $-47.9^{\circ}\text{C}\cdot\text{月}$ となり亜高山帯に位置する。

2. 調査方法

1) 種子の回収と保存

発芽実験に利用する種子を回収するため、2018年4月25日 (以下、4月) に受口直径80 cm (開口部 $5,024\text{ cm}^2$)、深さ70 cmの円錐形のリタートラップをカツラとヒロハカツラの樹冠下に設置した。カツラは大山沢溪畔林の標高1,400 mに生育する雌3個体に合計10個、ヒロハカツラは標高1,700 mの崖錐斜面に生育する雌4個体に合計8個、1個体に1~4個ずつ設置した。カツラは毎年多く結実が確認されている3個体を選定した。ヒロハカツラの結実に関しては情報が無いため、カツラの大径の株が多く結実することを参考に (Kubo and Sakio 2020)、大径の株を形成するヒロハカツラ4個体を選定した。母樹としたカツラは主幹の胸高直径が84, 65, 118 cmの3個体、ヒロハカツラは42, 30, 34, 36 cmの4個体で、いずれも多くの萌芽幹を持つ株であった。

リタートラップの内容物 (以下、リター) は2018年9月20日 (以下、9月)、10月26日 (以下、10月)、11月28日 (以下、11月) に回収し、島根大学 (島根県松江市) に持ち帰った。リターからカツラとヒロハカツラの種子と袋果を分類し、袋果の中にある種子は全て取り出して各種の種子数を数えた。作業は回収から2週間以内に行い、両種の種子は全てカツラの種子の長期保存が可能な約2℃ (長坂 2007) で保存した。

2018年12月中旬に作業時のみ冷蔵から取り出し種毎に全ての月の種子を混合し、充実した種子を各種1,550粒選別した。種子サイズが大きく厚みのあるものを充実種子とした。

2) 発芽実験

2018年4月から11月に散布されたカツラとヒロハカツラの種子数はそれぞれ6,344粒 (10トラップ、1トラップ当たり634.4粒) と19,199粒 (8トラップ、1トラップ当たり2,399.9粒) であった。この中から発芽実験に各種1,500粒の充実種子を利用し、2019年6月から島根大学の実験室で発芽実験を行った。温度条件は恒温器で10, 15,

20, 25, 30℃の5条件を設定し、光条件は暗条件とした。多くの樹種で発芽の最適温度が25℃前後であること (橋詰 1992) から最高温度を30℃とし、カツラの長期保存が2℃で可能であること (長坂 2007)、さらに予備実験でカツラとヒロハカツラの9℃での保存が可能であったことから (久保 未発表)、最低温度を10℃に設定した。各温度での各種のシャーレは50粒ずつ6回の繰り返し (各温度で各種合計300粒) とした。ろ紙を敷いたシャーレに種子を重ねならないよう並べ、ろ紙は常に湿潤になるよう適宜蒸留水で補水した。実験期間は45日間とし、30日目までは1~3日おきに、その後は5~7日おきに、種子から幼根が確認できた個体を発芽個体として数えた。20, 25, 30℃は2019年6月5日から、10℃と15℃は8月19日から開始した。10℃と15℃の実験開始日が他と異なるものの、カツラの種子は2℃で5年間保存しても発芽率に変化がないことから (長坂 2007)、実験開始日の違いによる影響はないと判断した。

種子の形態が類似するカツラとヒロハカツラの種子重量の違いを把握するため、各種の充実種子50粒を送風乾燥機において80℃で24時間乾燥させ、天秤で重量を測定した。

3. 解析方法

各温度における発芽率 (%) を合計発芽数/300粒 $\times 100$ として求めた。種子の発芽特性の一つとして、発芽に要する平均の日数 (以下、平均発芽日数) を $\Sigma (n \times d) / N$ (n , 前調査日以降の発芽種子数; d , 実験開始からの日数; N , 各温度で発芽した合計種子数) より求めた (Tompsett and Pritchard 1998; Daws *et al.* 2005)。カツラとヒロハカツラの種間の違いを明らかにするため、各温度条件における発芽数と平均発芽日数、種子重量についてMann-WhitneyのU検定により比較した。さらにカツラとヒロハカツラのそれぞれで、5温度条件による発芽数と平均発芽日数をSteel-Dwass法により多重比較した。解析は統計ソフトR ver.4.0.2 (R Core Team 2020) を使用した。

III. 結 果

各温度条件におけるカツラとヒロハカツラの発芽数と発芽率を表-1に示した。10℃と15℃ではヒロハカツラの各1シャーレで全く発芽しなかった。カツラの発芽率は20℃と25℃、30℃で約30%、最も低い10℃で12.7%であった。ヒロハカツラは20℃と25℃で約20%あったが、10℃と15℃では5%以下であった。各種の発芽数を温度間で比較すると、カツラは20℃と25℃、30℃が10℃より有意に多く ($p < 0.05$)、15℃と10℃の差は僅かながら有意ではなかった ($p = 0.099$)。ヒロハカツラは20℃と25℃が10℃と15℃より有意に多く ($p < 0.05$)、30℃と15℃の差は僅かながら有意ではなかった ($p = 0.056$)。各温度でカツラとヒロハカツラの発芽数を比較すると、いずれの温度でもカツラの発芽数がヒロハカツラより有意に多かった ($p < 0.05$)。

カツラとヒロハカツラの各温度条件における積算発芽数の変化を図-1に示した。15℃以上では、カツラは実験開始3日目から発芽を開始し28日目まで、ヒロハカツラは4日目から開始し24日目まで発芽が確認された。10℃の

カツラは15日目に発芽を開始して38日目まで、ヒロハカツラは26日目に発芽を開始して45日目まで続いた。平均発芽日数(表-1)は、25℃でカツラが7.5日、ヒロハカツラが9.1日と最も短く、10℃でカツラが23.0日、ヒロハカツラが31.0日と最も長かった。温度間で比較すると、両種共に10℃が他の温度より有意に長かった($p<0.05$)。さらにカツラは、15℃が25℃と30℃より、20℃が30℃より有意に長かった($p<0.05$)。ヒロハカツラは15℃が20℃と25℃より、20℃と30℃は25℃より有意に長く($p<0.05$)、15℃と30℃の差は僅かながら有意ではなかった($p=0.051$)。各温度でカツラとヒロハカツラの平均発芽日数を比較すると、10℃と15、30℃でカツラがヒロハカツラより有意に短く($p<0.05$)、20℃と25℃ではその差は僅かながら有意ではなかった(いずれも $p=0.065$)。

カツラの充実種子の乾燥重量は 0.48 ± 0.19 mg、ヒロハカツラは 0.39 ± 0.14 mgあり、カツラが有意に重かった($p<0.05$)。

表-1. カツラとヒロハカツラの発芽数と発芽率、平均発芽日数

	10℃	15℃	20℃	25℃	30℃
発芽数(50粒)					
カツラ	6.3 ± 3.6^b	11.7 ± 2.3^{ab}	15.8 ± 3.1^a	15.5 ± 2.6^a	14.8 ± 4.3^a
ヒロハカツラ	2.5 ± 1.5^b	1.8 ± 1.5^b	8.8 ± 1.0^a	11.3 ± 2.2^a	7.3 ± 4.6^{ab}
発芽率(%)					
カツラ	12.7	23.3	31.7	31.0	29.7
ヒロハカツラ	5.0	3.7	17.7	22.7	14.7
平均発芽日数					
カツラ	23.0 ± 2.2^a	11.6 ± 1.0^b	9.9 ± 1.0^{bc}	7.5 ± 1.7^{cd}	7.7 ± 0.4^d
ヒロハカツラ	31.0 ± 2.8^a	14.7 ± 1.9^b	11.0 ± 0.7^c	9.1 ± 0.9^d	11.4 ± 1.4^{bc}

発芽数および平均発芽日数の値は平均値±標準偏差、発芽率は各温度で300粒当たりの割合を表す。発芽数は全て $n=6$ 、平均発芽日数はヒロハカツラの10℃と15℃のみ $n=5$ (一つのシャーレで発芽数0であったため)、その他は $n=6$ となった。異なるアルファベットはカツラとヒロハカツラそれぞれの温度間で有意差があることを表す($p<0.05$)。

図-1. カツラとヒロハカツラの積算発芽数

IV. 考 察

秩父山地の山地帯のカツラと亜高山帯のヒロハカツラの種子を用いて異なる温度で発芽実験を行った結果、カツラの発芽率は20℃と25℃、30℃で約30%、ヒロハカツラは20℃と25℃で約20%あった(表-1)。多くの樹種で発芽の最適温度が25℃前後にあることが報告されており(橋詰 1992)、カツラとヒロハカツラも同様の傾向であった。カツラの発芽率に関しては、利用した種子の保存方法や実験の温度、播種床の条件などによって異なるが、20%前後(森 1998)や16%(公立林業試験研究機関共同研究グループ 1983; Kubo *et al.* 2004)、5~33%(関西地区林業試験研究機関連絡協議会育苗部会 1980)が報告され、母樹によって3.0%から71.9%の差があることも報告されている(小笠原ら 1998)。本実験におけるカツラの発芽率は既報告の範囲内であった。植栽木のカツラとヒロハカツラの種子を利用した25℃での発芽実験では、カツラの発芽率が60%近くあるのに対し、ヒロハカツラは湿層処理をして25%以下、処理をしない場合は15%以下と低いことが報告されている(Dosmann *et al.* 2000)。本結果でも25℃でヒロハカツラの発芽率はカツラより低く、全ての温度で同様の結果であった。本実験では充実種子を利用したが、充実種子は必ずしも発芽する種子ではないため、発芽率の違いは実験に利用する種子を選別する際の母数による影響もあると考えられる。その場合、本調査で回収したカツラの種子は6,344粒、ヒロハカツラは19,199粒あり、ヒロハカツラはカツラの約3倍あったため、利用した種子の母数に関わらず、ヒロハカツラの発芽率はカツラより低いことが推察される。ただし、本調査地では崖錐斜面でのみヒロハカツラが確認されることから、個体群サイズが小さいことが健全な種子の生産に影響を与えている可能性も考えられ(Keller and Waller 2002)、これに関しては今後の課題として残る。

本実験は山地帯に生育するカツラに対して亜高山帯に生育するヒロハカツラの低温に対する発芽力が高い可能性を考慮して行ったが、ヒロハカツラの10℃と15℃の発芽率は20℃と25℃より少なく(表-1)、またカツラに比べても少なく、ヒロハカツラの発芽に低温に対する耐性は認められなかった。一方、カツラは30℃も20℃と25℃と同様に高い発芽率を示した。また、両種共に発芽率が高い温度条件下において短い日数で発芽する傾向があったが(表-1, 図-1)、ヒロハカツラの平均発芽日数は発芽率の高かった20℃と25℃を除いてはカツラより長かった。このため、カツラの種子はヒロハカツラより乾燥重量が重く、発芽率が高く、短い日数で発芽する特性を持っていることが明らかになった。しかし、本実験設定から得られた両種の発芽特性からは各生育地への適応力の違いは見いだせず、発芽後の各生育地での実生の成長や生残条件から各生育地への適応方法を明らかにする必要がある。さらに種子の仕分け作業中、ヒロハカツラは10月まで袋果に含まれたままの種子が多く確認され、散布される月により充実種子の数やその発芽率が異なる可能性が考えられた。このため今後は、

本実験で設定しなかった温度条件や、回収した月による種子の状態を考慮した実験設定により、両種の発芽特性を比較する必要がある。

謝 辞

本研究を行うにあたり、新潟大学の崎尾均教授、高知大学の比嘉基紀講師にご助言およびご協力を頂きました。現地調査においては特定非営利法人もりと水の源流文化塾の加藤一彦氏、故山中三千恵氏にご協力頂きました。島根大学生物資源科学部森林生態環境分野の川口英之准教授、橋本哲准教授、山下多聞准教授、藤巻玲路助教にご助言を頂きました。現地調査や内業では酒井若菜氏、岩谷陽菜氏、清水昂志氏、立花寛奈氏、針本翔太氏、宇都宮幹人氏、土江陽太氏、新實樹氏にご協力頂きました。本研究をまとめるにあたり国土交通省国総研の飯塚康雄主任研究官にご助言を頂きました。この文面を持って厚く御礼申し上げます。

引用文献

- Crane PR, Stockey RA (1985) Growth and reproductive biology of *Joffrea speirsii* gen. et sp. nov., a *Cercidiphyllum*-like plant from the Late Paleocene of Alberta, Canada. *Can J Bot* 63: 340-364
- Daws MI, Garwood NC, Pritchard HW (2005) Traits of recalcitrant seeds in a semi-deciduous tropical forest in Panamá: some ecological implications. *Funct Ecol* 19: 874-885
- Dosmann MS (1999) Katsura: a review of *Cercidiphyllum* in cultivation and in the wild. *New Plant* 6 (1): 52-62
- Dosmann MS, Iles JK, Widrechner MP (2000) Stratification and light improve germination of Katsura tree seed. *HortTechnology* 10: 571-573
- Harper JL (1977) Population biology of plants. Academic Press
- 橋詰隼人 (1992) III. 種苗 2. 種子. (造林学. 川名 明・片岡寛純 著者代表, 朝倉書店). 67-81
- Isagi Y, Kudo M, Osumi K, Sato T, Sakio H (2005) Polymorphic microsatellite DNA markers for a relictual angiosperm *Cercidiphyllum japonicum* and their utility for *Cercidiphyllum magnificum*. *Mol Ecol Notes* 5: 596-598
- Jin J, Shang P (1998) Discovery of early Tertiary flora in Shenbei coalfield, Liaoning. *Acta Sci Nat Univ Sunyatseni* 37 (6): 130 (abstract)
- 関西地区林業試験研究機関連絡協議会育苗部会 (1980) 樹木の増やし方. 農林出版
- Keller LF, Waller DM (2002) Inbreeding effects in wild populations. *Trends Ecol Evol* 17: 230-241
- 公立林業試験研究機関共同研究グループ (1983) 有用広葉樹の増殖技術—試験事例集—. 林野庁
- Kubo M, Sakio H (2020) *Cercidiphyllum japonicum*. In: Long-Term Ecosystem Changes in Riparian Forests. Sakio H (ed) Springer Nature, 55-82 <https://link.springer.com/book/10.1007/978-981-15-3009-8>
- Kubo M, Sakio H, Shimano K, Ohno K (2004) Factors influencing seedling emergence and survival in *Cercidiphyllum japonicum*. *Folia Geobot* 39: 225-234
- Kubo M, Shimano K, Sakio H, Isagi Y, Ohno K (2010) Difference of sprouting traits in *Cercidiphyllum japonicum* and *C. magnificum*. *J For Res* 15: 337-340
- 久保満佐子・島野光司・崎尾 均・大野啓一 (2000) 溪畔域におけるカツラ実生の発生サイトと定着条件. *日林誌* 82: 349-354
- Li J, Dosmann MS, Tredici PD (2002) Systematic relationship of weeping Katsura based on nuclear ribosomal DNA sequences. *HortScience* 37 (3): 595-598
- 森 徳典 (1998) カツラ属 *Cercidiphyllum* Sieb. et Zucc. (日本の樹木種子 広葉樹編. 勝田 枢・森 徳典・横山敏孝著, 林木育種協会). 118-122
- 長坂 有 (2007) 河畔性広葉樹数種の種子貯蔵 (II) 貯蔵8年後の生存状況. *日林北支論* 55: 20-22
- 小笠原繁男・岡村行治・鈴木 憲・梶 幹男 (1998) カツラの発芽および実生の成長に関する母樹別変異. *日林北支論* 46: 52-54
- 大場達之 (1973) 日本の亜高山 広葉草本—低木群落. 神奈川県立博物館研究報告 6: 61-93
- R Core Team (2020) R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <https://www.R-project.org/> (参照 2020-8)
- Serbet R, Stockey RA (1996) A cercidiphyllaceous plant from the Upper Cretaceous (Maastrichtian) of Drumheller, Alberta. *Am J Bot* 83 (6): 112 (abstract)
- 鈴木時夫 (1949) 天竜川上流の温帯林植生に就いて. *技術研究* 1: 77-91
- 竹内虎太郎 (1975) タネの扱い方と実生苗の仕立て方, 緑化用樹木の实生繁殖法. 創文
- Tompsett PB, Pritchard HW (1998) The effect of chilling and moisture status on the germination, desiccation tolerance and longevity of *Aesculus hippocastanum* L. seed. *Ann Bot* 82: 249-261
- Yoshino M (1973) Studies on wind-shaped trees: their classification, distribution and significance as a climatic Indicator. *Clim Notes* 12: 1-52