アオダモ果実の休眠・発芽に果皮と低温湿層処理が与える効果

滝谷美香^{*,1}・小山浩正²

滝谷美香・小山浩正：アオダモ果実の休眠・発芽に果皮と低温湿層処理が与える効果 日林誌 88：541~545, 2006
アオダモの発芽特性を知る目的で実験室レベルでの発芽実験を行った。果実の発芽適温は20℃変温で、これよりも低いあるいは高い温度領域において発芽は抑制された。果皮全体の除去は発芽を促進したが、果皮の一部傷付け処理のみでは促進効果がないことから、果皮の物理性が発芽抑制の原因と考えられた。低温湿層処理は発芽率と発芽速度に促進的な効果を与えた。適温(20℃)ならば無処理でもある程度発芽することから、種子休眠の深さは弱いと考えられる。アオダモの分布域の中心である北海道南東地域では、種子散布期において気温が20℃を上回る機会は少ないので、弱い休眠でも秋の誤発芽(precocious germination)を防止できると考えられる。

キーワード：アオダモ, 果実, 休眠, 低温湿層処理, 発芽

Takiya, M. and Koyama, H.: The Effects of Pericarp and Pre-moist Chilling Treatment on the Germination and Dormancy Traits of *Fraxinus lanuginosa* Fruit. J. Jpn. For. Soc. 88: 541~545, 2006 Experiments were carried out to investigate the germination traits of *Fraxinus lanuginosa* fruits. The optimal temperature for germination was 20°C; although fruits at lower temperatures (10°C and 15°C) retained their viability, their germination was inhibited. While seeds extracted from fruits showed significantly higher germination percentages than intact fruits, partial scarification of the pericarp to enhance water permeability to the inner seed did not facilitate germination. This indicates that the dormancy of the fruit is mainly due to the physical inhibition of embryo growth by the pericarp. A pre-moist chilling treatment had a significant effect on breaking dormancy and enhancing the germination rate. However, since a substantial number of intact fruits was able to germinate without pre-treatment, we concluded that the dormancy of *F. lanuginosa* fruit is not very deep. These traits would be sufficient to prevent precocious germination of *F. lanuginosa* during the fruit-dispersal season in southeastern Hokkaido, Japan, which is characterized by a cool autumn followed by a severe winter.

Key words: dormancy, *Fraxinus lanuginosa*, fruit, germination, moist chilling

I. はじめに

アオダモ (*Fraxinus lanuginosa* Koids.) は北海道から九州までの冷温帯に分布するが、なかでも北海道のアオダモは強度や反発性などの材質に優れ、野球用バットの原料としてきわめて高い評価を受けている(日本野球機構, 1985)。このため、材としての産出は北海道が圧倒的に多い(森, 1991)。特に、北海道の南東地域には北海道における天然蓄積の83%が分布するとされる(菅野ら, 1989)。しかし、従来の過剰伐採に加え、エゾシカによる食害が資源枯渇に拍車をかけている(明石, 2000)。このような背景から、アオダモ資源の保続に対する関心は全国的に高まりつつあり(日本野球機構, 1985)、プロ野球機構などが中心となって植樹活動などが全国に展開されている。しかし、その基礎となるべき種子の発芽特性や、実生の定着、更新に関わる情報はきわめて少ない(浅川, 1956, 1963)。

アオダモは、他の冷温帯構成種と同様に、秋(北海道では9月から12月上旬)に散布された種子が翌春に発芽する。野外における観察から埋土種子になる確率はきわめて

低いと考えられる(滝谷未発表)。このような種では、散布直後の種子は休眠状態にあるのが普通で、これにより冬期を発芽直後の稚樹の状態で過ごすような秋の誤発芽(precocious germination)を防いでいる(Washitani and Kabaya, 1988; Meyer and Monsen, 1991)。さらに、種子休眠は冬期の地表での低温湿潤な環境を経験すると打破されて春の発芽が促される(Washitani and Masuda, 1990; Bewley and Black, 1994)。

休眠性のある種の多くは、前処理を行わないと発芽しないことが明らかにされている(Baskin and Baskin, 2001など)。しかし、浅川(1956, 1957)はアラゲアオダモ(*Fraxinus Sieboldiana* var. *pubescens*)の種子は、無処理でも発芽遅延はほとんどなく、発芽に際しても特別な前処理を必要としないと指摘している。しかし、そうであれば、当年の散布種子が秋の誤発芽を抑止するメカニズムは依然として不明である。また、仮に前処理が必要ないとすれば、冬期の環境条件は春における発芽促進に正の効果を及ぼさないと考えることもできる。しかし、苗畑における播種試験では、秋播きの果実が春播きのそれよりも発芽率

* 連絡・別刷請求先 (Corresponding author) E-mail: mikat@hfri.bibai.hokkaido.jp

¹ 北海道立林業試験場道東支場 (081-0038 北海道上川郡新得町字新得西2線53番地)

Hokkaido Forestry Research Institute Doto Branch Station, 53 Nishi 2, Shintoku, Shintoku-cho Kamikawa-gun, Hokkaido 081-0038, Japan.

² 山形大学農学部 (997-8555 鶴岡市若葉町1-23)

Faculty of Agriculture, Yamagata University, 1-23 Wakabamachi, Tsuruoka 997-8555, Japan.

(2006年1月16日受付; 2006年5月29日受理)

が高いことや(小笠原ら, 1994), 低温湿層処理を施した場合は春播きでも高い発芽率を示すことが報告されている(長坂, 2003)。これらのことは, 散布直後のアオダモ果実にも秋の発芽を抑止する何らかのメカニズムが存在し, それが冬期に解消される可能性を残している。したがって, 再度, 実験室レベルでの発芽実験を行い, 休眠性の有無や低温湿層処理の効果を確認する必要がある。

本研究では, アオダモ果実について, 1) 発芽適温と種子休眠性の有無およびその程度を確認し, 2) その原因が種子(胚)あるいは果皮のどちらにあるのか特定する。さらに, 3) 低温湿層処理が発芽率と発芽速度に与える効果を明らかにし, 4) アオダモの種子散布後の秋発芽防止のメカニズムと冬期の環境が春の実生発生に及ぼす影響について考察する。

II. 材料および方法

1. 材 料

アオダモ果実の散布は, 9月中旬から始まり10月に最盛期を迎え, 12月上旬に終了する。実験に使用した果実は, 2000年9月下旬と10月上旬に, 日高支庁管内新冠町の天然生広葉樹二次林において保育伐時に伐倒された2本の結実木から採取した。採取した果実の内部を実体顕微鏡下(10×10倍)で解剖すると, 子葉が完全に形成されていたので, 浅川(1956)にしたがって果実は成熟していたと判断した。果実はポリエチレン製の袋に密封し, 4°Cで実験開始まで保存した。

2. 実験方法

実験1: 果実の温度に対する発芽の反応

果実の発芽適温を明らかにするために, 異なる温度条件下での発芽を観察した。実験は採取から1カ月後に無作為に抽出した25粒の果実を5段階の温度条件下において行った。温度条件は, それぞれ平均温度10°C(5/15°Cの12時間交替温度条件), 15°C(同10/20°C), 20°C(同15/25°C), 25°C(同20/30°C), および30°C(同25/35°C)である。光条件は8/16時間(明条件/暗条件)で, 明条件の平均光量子束密度は $71.6 \mu\text{mol s}^{-1} \text{m}^{-2}$ であった。観察は実験開始から原則として毎日行い, 42日目まで続けた。反復は1処理につき5回設定した。また使用したインキュベータは日本医化器械製作所温度勾配恒温器(TG-100-ADCT)である。

結果で詳述するが, 上記の実験では20°Cの変温条件下で最も発芽率が高かった。他の温度設定で発芽しなかった種子は, 発芽能力を有しているにもかかわらず, 温度設定が不適であったために発芽していない可能性がある。そこで, 20°Cの発芽率がほぼ一定になった43日目からは, 20°C以外におかれていたものをすべて20°Cの設定条件に移し, 引き続き発芽を80日目まで観察した。

実験2: 果皮に対する処理および低温湿層処理の効果

アオダモ果実における休眠の有無とそのメカニズムを検証するために, 果実に対して, 果皮の「除去処理」, 「傷付

表-1. アオダモ種子の設定温度ごとの発芽率および平均温度20°Cへ移動した後の発芽率

平均温度 (°C)	温度範囲 (°C)	設定温度での発芽率 (%) SD	20°Cに移動後の最終発芽率 (%) SD
10	5/15	6.6±5.2a	72.6±8.1e
15	10/20	36.1±13.5cd	72.9±11.6e
20	15/25	64.0±7.8de	66.2±7.6de
25	20/30	34.8±9.8bcd	39.3±12.7de
30	25/35	13.3±16.2ab	14.2±17.1abc

異なるアルファベット記号は統計的な有意差が認められたことを示す(Tukey, $p < 0.05$)。SD, 標準偏差。種子は各設定温度で42日間培養し, それぞれの設定温度での発芽率とした。その後15/25°Cの設定温度(平均温度20°C)にすべて移動し, 最終発芽率は実験開始から80日後の値を示す。

け処理」, および「無処理」の3処理を施した。「除去処理」はピンセットで果皮を完全にはぎ取り, 内部の種子を裸出した。「傷付け処理」は翼の部分の果皮のみを裂開し, 種子の通気性と通水性を高めた。一般に種子休眠はその原因が胚にある場合と, 果皮などの胚を取り巻く物理的な構造にある場合が知られている(Nikolaeva, 1969, 1977; Bewley and Black, 1994)。もし, 果皮の除去処理で発芽が促進されたならば, 果皮に休眠の原因があると結論できる。さらに, 傷付け処理をした果実でも発芽が促進されたならば, 果皮の通気性や不透水性が休眠の原因として特定され, 逆に, 効果がなければ, 果皮の堅固な物理性が原因と推論できる(McEvoy, 1984)。さらに, 冬期環境の休眠打破に対する効果を調べた。すなわち, 上記の果皮処理を行ったものに対して低温湿層処理を施したものと施さなかったものを用意し発芽反応を比較した。低温湿層処理は湿らせた石英砂に果実をまぶしポリエチレン製の袋に密閉した後, 2°Cで保存した。処理期間は採取地の冬期環境を考慮して3カ月とした。「無処理」の果実は, 採取後の保存と同じ状態で保存した。各処理後に25粒ずつ, 20°C恒温において発芽を観察した。実験1では, 昼夜の温度変化を考慮して変温条件に設定したが, 実験2では実験1で発芽適温と判断した平均気温の恒温条件とした。1処理につき反復は3回とした。観察は原則として毎日行い, 21日目まで続けた。また, 発芽速度を T_{50} (発芽試験締切り日までの総発芽数の50%が発芽するまでに要する日数; Meyer and Monsen, 1991)で評価した。

III. 結 果

実験1: 果実の温度に対する発芽の反応

果実の発芽率は, 20°Cの条件下で最も高く, その前後の水準で低かった(表-1)。20°Cにおける発芽率は, 10°C, 30°Cの温度条件における発芽率と有意な違いがあった(Tukey's test, $p < 0.05$)。平均温度10°Cおよび15°Cで発芽しなかった果実を20°Cの温度条件に移すと移動後2日目から発芽を始め, 最終的にはそれぞれ70%以上の発芽率に達した(表-1)。これらは20°Cに移す以前の発芽率と比べて有意に高く, また, はじめから20°Cにおいた発芽率とは有意差がなかった(Tukey's test, $p > 0.05$)。一方,

図-1. 温度 20°C 一定条件下における最終発芽率の比較

白抜き棒グラフは低温湿層の処理なしを、黒塗りは処理ありを示す。図中の垂直バーは標準偏差を示す ($n=3$)。

図-2. 温度 20°C 一定条件下における T_{50} の比較

白抜き棒グラフは低温湿層の処理なしを、黒塗りは処理ありを示す。図中の垂直バーは標準偏差を示す ($n=3$)。

表-2. 対比による処理間の発芽率の比較

処 理	対比した効果	平方和	F	Scheffé*F	Scheffé*p
保存方法 (無処理) : (低温湿層)	1.39277	11.6722	11.6722	0.01042	
果皮処理 (無処理・傷付け) :	3.86402	32.3825	16.1912	0.00382	
(除去)					
(無処理) : (傷付け)	0.07233	0.6062	0.3031	0.7492	
(傷付け) : (除去)	2.45825	20.6014	10.3007	0.01147	

* Scheffé 法による F 値および p 値を示す。

25°C および 30°C で発芽しなかった果実は、20°C に移動した後に発芽するものは少なく、移動前の発芽率との間に有意差はなかった (Tukey's test, $p > 0.05$)。未発芽の果実を解剖したところ、最初の温度設定の平均温度が 25°C および 30°C であった果実は、胚の変色や萎縮、腐敗で死滅しているのが観察された。これに対して、20°C で発芽しなかった果実では胚の変色等は少なく、外見上は健全であった。

実験 2：果皮に対する処理および低温湿層処理の効果

果皮に対する処理と低温湿層処理は、ともに発芽率に対して有意な効果があった (Two-way ANOVA: 果皮処理 $p < 0.001$, 低温湿層処理 $p < 0.01$, 交互作用 $p < 0.05$: 図-1)。低温湿層処理を行わなかった場合、果皮を除去した果実の発芽率 (±標準偏差) は $94.7 \pm 9.1\%$ とそのほとんどが発芽したのに対して、傷付け処理および無処理の発芽率はそれぞれ $44.8 \pm 17.6\%$, $39.1 \pm 13.5\%$ であった (図-1)。低温湿層処理を行った場合は、果皮除去処理の発芽率は $95.2 \pm 4.8\%$ で、傷付け処理および無処理の発芽率は、それぞれ $86.0 \pm 2.8\%$, $77.1 \pm 15.0\%$ であった (図-1)。

発芽率において、果皮に対する処理と低温湿層処理の有無の間に交互作用が認められたので、対比 (高橋ら, 1989) により各処理間の比較を行った。その結果、低温湿層処理をした場合はしない場合と有意な違いが認められた (表-2; Scheffé's test, $p < 0.05$)。さらに、果皮除去と傷付け、および無処理の間には有意な差があったが ($p < 0.05$)、傷付け処理と無処理の間には有意な差は認められなかった ($p > 0.05$)。

果皮に対する処理と低温湿層処理は、ともに T_{50} に影響を与えていた (Two-way ANOVA: 低温湿層処理, $p < 0.001$; 果皮処理, $p < 0.001$; 交互作用, $p < 0.10$; 図-2)。

果皮除去の T_{50} (平均値±標準偏差) は 7.0 ± 1.82 日なのに対し、無処理および傷付け処理では 13.3 ± 3.83 日、 13.3 ± 5.21 日で、それぞれ有意な差があった (Tukey's test; $p < 0.05$)。低温湿層処理を行った場合の T_{50} の平均は 8.2 ± 2.95 日、処理を行わない場合で平均 14.2 ± 4.47 日であり、有意な差が認められた (Tukey's test; $p < 0.05$)。果皮を除去した場合の湿層処理と無処理の T_{50} を対比により比較したところ、統計的に有意な差は認められなかった (Scheffé's test, $p > 0.05$)。

IV. 考 察

実験 1 の結果から、アオダモ果実は無処理でも発芽がみとめられ、適温の 20°C 前後では 70% 程度が発芽していた。実験 2 において、果皮を除去して内部の種子を 20°C におくと、さらに 95% 程度の発芽率を示したことから、散布直後のアオダモ果実の発芽は適温でもある程度抑制されているといえる。冷温帯に生育する樹種では、散布直後の種子が休眠状態にあるものが多く、これらは冬期の低温湿潤条件を一定期間経験しないと休眠が打破されず、発芽しない (Washitani and Kabaya, 1988; Washitani and Masuda, 1990; Meyer and Monsen, 1991)。これらに比べると、アオダモの休眠性は非常に弱いものといえる。同様の傾向は、アオダモと同属種のトネリコ (*Fraxinus japonica* Blume; 浅川, 1956) や、シオジ (*Fraxinus spaethiana* Lingelsh; 森, 1998) の果実で認められている。

一般に休眠には、その原因が果皮などの胚周囲の器官にある外発休眠と、胚や胚を直接取りまく器官に原因のある内発休眠とがある (Nikolaeva, 1969, 1977)。実験 2 において、果皮を除去すると発芽率は有意に高くなったので (図-1)、アオダモの弱い休眠の原因も果皮にあるといえる。浅川 (1956) も、種子の形態からアオダモ亜節 (Omater) の発芽を果皮除去により良く発芽するカテゴリーに分類しているので、本研究における結果と一致する。

果皮に休眠の原因がある場合には、その器官の不透水性かあるいは機械的な物理性が発芽阻害要因となっていることが多い (Nikolaeva, 1977, Bewley and Black, 1994)。生原ほか (1985) は、アオダモと同属のシオジ果実の発芽抑制が、果実による呼吸阻害か物理的な押さえつけのため

であると報告している。実験2では、種子への通気性と透水性を確保した果皮の傷つけ処理で、発芽の促進はみられなかった（表-2）、発芽抑制の原因は果皮の呼吸阻害や不透水性ではなく、種子（胚）に対する果皮の機械的な抑制によると考えられる。アオダモでは、幼根と触れているヘソ（hilum）の果皮組織が特に厚くなっている（浅川，1956）、これが機械的抑制に機能しているのではないと思われる。

一方で、3カ月の低温湿層処理を与えると発芽率は有意に高くなった（図-1）。このことは、苗畑において秋播きの方が春播きよりも発芽率が高いとした既存の観察結果を支持している（小笠原ら，1994）。また、低温湿層処理は、アオダモ果実の発芽速度を早める効果もみられた（図-2）。したがって、越冬期における果皮の機械的抑制の打破は、春先の早い時期に発芽をそろえる効果をもっているといえる。一般に、早い発芽ほど他個体との競争や定着に有利とされるので（Ross and Harper, 1972）、アオダモでも同様の効果があると考えられる。なお、統計的な有意差は検出されなかったが、果皮除去したもので低温湿層処理による T_{50} の低下がみられた。越冬経験が種子（胚）にも発芽反応を速める効果を与えている可能性はあるが、果皮に対する効果ほど高くないと考えられる。

以上のように、低温湿層処理による発芽率と発芽速度の促進は、果皮除去処理とほぼ同質の効果をもたらしていた。低温湿層処理後の果皮はピンセットでも容易にほぐことができ、無処理の果皮に比較して明らかに硬度が低下していた。したがって、冬期の低温湿潤条件が果皮を軟化させ、散布直後に機械的に抑制されていた幼根は容易に果皮を突き抜けて発芽できるようになるのではないかと推定できる。本試験では観察による確認のみで、低温湿層処理による果皮の軟化程度を数的に評価しなかったが、低温湿層処理が物理性による休眠打破にも効果がある可能性が示唆されたので、今後検討に値する課題である。

実験1において 20°C ($\pm 5^{\circ}\text{C}$) よりも低い温度で無処理の果実の発芽率は低く抑えられていた。未発芽の果実を 20°C に移すと、最終的な発芽率は70%程度に達し、最初から 20°C においたものと有意差はなかった（表-1）。未発芽の果実は、胚には変色もみられず外見上は健全であった。これらのことから、 20°C およびそれ以下の温度条件では胚は死滅せずに休止状態が保たれているといえる。アオダモ果実散布時期の9月の平均気温は 18°C で、それ以降の気温低下も激しいため、 20°C 変温条件に一定期間さらされないと発芽が抑制される機構により秋の誤発芽が抑えられていると推察される。果皮による弱い休眠性はこの誤発芽抑制にも貢献している可能性がある。また、 20°C ($\pm 5^{\circ}\text{C}$) よりも高い温度におかれた場合、発芽しなかった果実は 20°C に移しても新たに発芽するものは少なく（表-1）、内部の胚は変色や萎縮していた。したがって、アオダモ果実は $25\sim 30^{\circ}\text{C}$ の高温に長くおかれると死滅すると考えられる。北海道におけるアオダモの天然分布の中心であ

る日高・十勝地方では、散布時期（9～12月）の日平均気温は 18°C （9月）から -4.8°C （12月）で、 20°C 以上が長く続く機会は少ない（気象庁，2002）。したがって、野外では高温により果実が発芽能力を失う機会はほとんどないと考えられる。

以上のことからアオダモの果実は、温度依存的な発芽反応と果皮の物理性に由来した弱い機械的休眠性により秋の誤発芽を防ぎ、さらに、冬期の低温湿潤条件により休眠が打破されて、春先の早い時期に発芽すると考えられる。ただし、本試験では発芽率に関して低温湿層処理が必ずしも果皮除去と同等の効果を示さなかった（ $77.1\pm 15.0\%$ と、 $94.7\pm 9.1\%$ ；図-1）。このことは、低温として与えた 2°C では完全に果皮による休眠を打破できていない可能性を示唆している。北海道道東地域の厳冬期の気温は氷点下を大きく下回り、土壤凍結の頻度も高いことから、さらに低い温度が休眠打破に適しているかもしれない。マメ科では凍結と融解の繰り返しが種皮の破壊や軟化に効果があり、発芽が促進される種があることが指摘されていることから（Prichard *et al.*, 1988）、氷点下条件による前処理をアオダモでも検討する価値はある。これにより、前処理による果皮の軟化および発芽に対する効果をもっと明確にすることができるかもしれない。

さらに、アオダモは厳寒期のある北海道南東地域だけではなく、本州などにも広く分布している。埼玉県産の果実を使った浅川（1956）の実験では本研究とは異なり、果皮があっても20日で90%程度発芽していた。北海道と比較して、冬期に低温湿潤条件とならず、比較的温暖であったり、乾燥したりする地域にも分布していることは、種子休眠の深さや低温湿層処理の程度に対する依存性に地理的変異が認められる（たとえば Meyer *et al.*, 1995）可能性もある。今後、これらについて詳細な検討を行う必要がある。

引用文献

- 明石信廣（2000）エゾシカが林床植生の構造におよぼす影響. 日林北支論 48：105-107.
- 浅川澄彦（1956）ヤチダモのタネの発芽遅延についての研究（第1報）. これまでの研究のあらましとトネリコ属植物のタネの比較観察. 林試研報 83：1-17.
- 浅川澄彦（1957）ヤチダモのタネの発芽遅延についての研究（第5報）. 発芽におよぼす湿層処理の効果. 林試報告 95：71-90.
- 浅川澄彦（1963）ヤチダモ種子を中心とした林木種子の発芽生理に関する研究. 林試研報 159：1-88.
- Baskin, C.C. and Baskin, J.M. (2001) Seeds; ecology, biogeography, and evolution of dormancy and germination, 666 pp, Academic Press, San Diego.
- Bewley, J.D. and Black, M. (1994) Seeds physiology of development and germination. 455 pp, Plenum Press, New York.
- 生原喜久雄・相場芳憲・川原井正孝・新井雅夫（1985）シオジ用材林の更新と保育に関する研究（第1報）種子の発芽特性. 東京農工大学農学部演習林報告 21：71-75.
- 菅野高穂・菱沼勇之助・植木達人（1989）アオダモ育成に関する基礎的研究（Ⅰ）北海道日高のアオダモ資源の現状と利用形態. 日林論 100：129-130.
- 気象庁（2002）メッシュ気候値2000, (財)気象業務支援センター, 東

- 京 (CD-ROM).
- McEvoy, P.B. (1984) Dormancy and dispersal in dimorphic achenes of tansy ragwort, *Senecio jacobaea* L. (Compositae). *Oecologia* 61 : 160-168.
- Meyer, S.E. and Monsen, S.B. (1991) Habitat-correlated variation in mountain big sagebrush (*Artemisia tridentata* spp. *vaseyana*) seed germination patterns. *Ecology* 72 : 739-742.
- Meyer, S.E., Kitchen, S.G., and Carlson, S.L. (1995) Seed germination timing patterns in intermountain Penstemon (Scrophulariaceae). *Am. J. Bot.* 82 : 377-389.
- 森 徳典 (1991) 北海道落葉樹のタネ—取り扱いと造林特性—. 139 pp, 北方林業会, 札幌.
- 森 徳典 (1998) 日本の樹木種子 (広葉樹編). 410 pp, 林木育種協会, 東京.
- 長坂 有 (2003) 河畔広葉樹数種の種子貯蔵. 日林北支論. 51 : 55-57.
- 日本野球機構 (1985) 北海道のアオダモに関する基礎資料. 146 pp, 北海道森林技術センター, 札幌.
- Nikolaeva, M.G. (1969) Physiology of deep dormancy in seeds. (translated by Shapiro, Z.) 220 pp, National Science Foundation, Washington, D.C.
- Nikolaeva, M.G. (1977) Factors controlling the seed dormancy pattern. *In* The physiology and biochemistry of seed dormancy and germination, North-Holland Pub. Co., Amsterdam, 51-74.
- 小笠原繁男・木村徳志・高橋 稔・今西 肇・倉橋昭夫 (1994) アオダモの翼果と実生苗の母樹による違い. 日林北支論 42 : 64-66.
- Prichard, H.W., Manger, K.R., and Prendergast, F.G. (1988) Changes in *Trifolium arvense* seed quality following alternating temperature treatment using liquid nitrogen. *Ann. Bot.* 62 : 1-11.
- Ross, M.A. and Harper, J.L. (1972) Occupation of biological space during seedling establishment. *J. Ecol.* 60 : 77-88.
- 高橋行雄・大橋靖雄・芳賀敏郎 (1989) SAS で学ぶ統計的データ解析 5 SAS による実験データの解析. 367 pp, 東京大学出版会, 東京.
- Washitani, I. and Kabaya, H. (1988) Germination responses to temperature responsible for the seedling emergence seasonality of *Primula sieboldii* E. Morren in its natural habitat. *Ecol. Res.* 3 : 9-20.
- Washitani, I. and Masuda, M. (1990) A comparative study of the germination characteristics of seeds from a moist tall grassland community. *Funct. Ecol.* 4 : 543-557.