

3. 河辺植生の成立と維持の機構

I. 植生配列と植物の適応戦略

- 1) 植生調査
- 2) 個体群調査

II. *Polygonum (persicaria)* 属の生活史

- はじめに
材料・調査地点
調査方法
結果
考収 察察

III. オオオナモミ個体群の維持機構

- III a. オオオナモミ群落の物質生産過程
III b. オオオナモミの種子生産量と開花時期のモデル的考察
Theory
栽培実験方法
観察方法
栽培実験結果
釜房湖における観察結果
考 察

東北大学理学部生物学科植物生態学講座教授 広瀬忠樹

東北大学理学部生物学科植物生態学講座助手 平塚 明

I. 植生配列と植物の適応戦略

河川植生では流水、特に洪水が環境形成の大きな要因になっている。洪水は土壤の削り取りや運搬、堆積をおこす一方、その頻度と強さは地形によって変化するため、河川植生では土壤の状態が狭い範囲で大きく変化し、それによって河川の環境もまた狭い範囲で大きく変化している。また洪水は植生に対しても色々な形で直接に影響を与える。

その洪水に対して植物は時間的、空間的にどのように配置して適応しているのかを明らかにするため、河川植生の調査研究をおこなった。

92年は調査地を広瀬川とし

- 1) 洪水に対する各種ごとの配置（植生調査、土壤調査）
- 2) 洪水の植生に与える影響（個体群調査）

の2点について注目し調査を行った。

1) 植生調査

1991年に行った阿武隈川中流でのベルトランゼクト調査では種の全体的の配置を捉える事が出来なかった。そこで1992年には調査地を下流域から中流域まで広げ、また植生の基盤である土壤を調査する事で数値的に環境のストレスと攪乱を測定した。

調査地は広瀬川の河口域（日辺）から中流域（折立）の間に出来るだけ多くの環境を捉えるように57地点にコドラーートを設置。8月、9月、10月に各コドラーートの草本層の種ごとの植被率（%）と草丈（cm）を測定した。

環境測定として8月に各コドラーートの土壤を地表から0-10cm、20-25cm、45-50cmの3つの深さで採集し、粒径分析、有機物含量分析を行った。なお採集時にリター層がある場合はそれを除いて採集を行った。

採集した土壤は、前処理として80°Cで3日間乾燥させた。

有機物含量は乾燥させた土壤約10gをマッフル炉で700°C、2時間処理し、イグニッションロスを測定、結果から有機物含量（%）を計算した。

粒径分析は、乾燥させた土壤をゴム栓を使い粒子を崩した後、 $\phi = -1, 0, 2, 4$ のふるいで処理し各粒度の重量パーセントを測定、結果から下式に従い平均値を計算した。

$$\phi = \log x$$

$$m = 1 / 100 \sum f_i \cdot x_i$$

x : 粒径 (mm) 、 x_i : 各粒度段階の中央値 ($\phi 1.5-4.5$) 、 f_i : 各粒度段階の重量のパーセント、
m : 粒径の平均値、

なお $\phi - 2$ に残ったもの、 $\phi 4$ より落ちたものはそれぞれ $x = -3.5$ 、 $x = 4.5$ として計算している。

一般に流水が強い地点ほど、土壤の粒径は粗砂になるため、平均粒径が大きい地点ほど流水が強い地点といえる。そこで有機物含量が土壤の肥沃さ（ストレス）、平均粒径が流水の強さ（攪乱）を示すものと考え2軸を設定し、この軸に対する種の配置に広がりを植生調査の結果から図1に示した。

全調査域中10%以上の頻度で出現した9種を解析に使った。

なおツルヨシに関しては地上茎が株立ちとは明らかに配置が異なっていたため区別して解析を行った。

図から流水の強さ（攪乱）、有機物含量（ストレス）の2軸に対して攪乱とストレスが共に強い環境（図中の左下、不安定）、攪乱とストレスが共に弱い環境（図中中央、安定）、攪乱とストレスが共に非常に弱い環境（図中右上、非常に安定）の3つに大まかに分けられる。

また土壤が削り取られる大きな攪乱後を植生の出発点とすると、地表の土壤ほど新しい環境を示すと考えられるため、0-2cmの土壤が現在の環境を示し、20-25cm、45-50cmの土壤が過去の環境を示すと仮定できる。すると9種の対応は表2のように分けられる。

表中のaに分類されるヨシは非常に安定した環境に配置し競争的な性質が、d、eに分類される種はツルヨシを除いて1年草であり、過去に不安定な環境である事からルーデラル的な性質が予想される。とくにeに分類される種は現在においても不安定な環境に配置している事から攪乱回避的な性質が強いと思われる。またb、cに分類される種は多年草であり、とくにbに分類される種は不安定な環境に配置している事からストレス耐性の性質を持つ事が予想される。

これらの配置はGrimeの三角モデルに適合すると考えられる。

2) 個体群調査

洪水の個体の死亡率や成長に与える影響を調べるため広瀬川内のツルヨシ群落の2つの環境内に永久コドラーートを設置し個体群調査を行った。

調査地点は広瀬川の河口から8km地点の右岸とし、1つのツルヨシ群落内で6月3日の水面からの比高が0.5m地点（No1）、1.5m地点（No2）の2地点に50cm×50cmの永久コドラーートを設置した。個体ごとにナンバリングを行い6、7、8、9月に個体ごとの草丈(cm)を測定した。

調査の結果を図2、3に示す。

図2は草丈階級ごとの個体数を示す。比高の低いNo1では比高の高いNo2に比べ死亡率が高く、死亡個体が全階級にわたっている事が分かる。図3からは、No1はNo2に比べ平均草丈の増大が抑えられている事が分かる。

摘要

- 1) 河川植生において、土壤から攪乱、ストレスを測定しこの2軸に対する種の配置を調べた。
- 2) 種の配置はGrimeのモデルに適合すると予想される結果が得られた。
- 3) ツルヨシ群落をつかい個体群調査による植生への洪水の影響を調べた。
- 4) 洪水は死亡率の増加、成長の抑制を引き起こす事がわかった。

II. *polygonum(persicaria)* 属の生活史

はじめに

植物の生活の場として捉えた場合、河原の最大の特徴は洪水が起きることである。洪水が起きると植物は水圧で倒されたり、あるいは低い植物は流されてきた土砂で埋められたりといった深刻な影響を受ける。しかしその一方で、洪水によって上流から肥沃な土が堆積して河原は栄養が豊かにもなる。水条件が十分なのは言うまでもない。つまり、河原は栄養には恵まれているものの擾乱が多い不安定な立地なのである。

このため河原、中でも特に洪水の多い低いところには成長に時間のかかる高木は侵入できず、従って河原の植生は一年生草本を中心とした遷移段階の比較的低いものになっている。その中でもタデ属(*polygonum*)は洪水が頻繁な河原の最前線を中心に複数の種が混じり合って分布しており、河原の植生を知る上で重要な地位を占めている。

そこで、河原に分布するタデ属4種の生長解析とその種間比較を行い、その特性を明らかにすることを目的として研究を行った。

材料・調査地点

材料はヤナギタデ、オオイヌタデ、ミゾソバ、アキノウナギツカミの4種である。このうちヤナギタデとオオイヌタデは硬い茎を作る直立性のもので、ミゾソバとアキノウナギツカミは茎が柔らかく葡萄して広がるつる性のものである。これら4種は全てタデ科タデ属の一年草である。

調査は仙台市若林区日辺の名取川左岸で行った(図1)。名取川と広瀬川の合流点の下流約1kmで、



図1. 調査地点

中州の向いの土の川岸である。水際から20m程が放置された土地になっており、今回研究したタデ類ではヤナギタデ、オオイヌタデ、ミゾソバ、アキノウナギツカミがパッチ状に分布している。これらの他にはヨシやガマのような多年草、カナムグラ等のつる性植物が分布している。

この部分の陸側は一段高くなっている。但し、現在は減反政策のため、そのほとんどが畠地として利用されており、牧草を植えていることになっている部分には河原には見られなかったタデ属であるハルタデやイヌタデも分布している。これら畠地のタデ類については、十分なデータが取れなかつたので今回は取り扱わないこととした。

調査方法

この河原に20cm×20cmのコドラーードを設置し、この中に現れるタデ類を全てマーキングした。コドラーードは、この河原に分布するヤナギタデ、オオイヌタデ、ミゾソバ、アキノウナギツカミの各パッチが少なくとも1個のコドラーードには入るように取った。コドラーード内のタデ類を個体毎に定期的に観察して、茎及び枝の長さと葉の枚数、更に開花時期には花序の数と状態を調べた。この非破壊的な測定は自然状態での個体毎の生長を見るためのものである。

Q1は密度の低いオオイヌタデ・ヤナギタデの区画、Q2はミゾソバが優占する部分、Q3は密度の高いオオイヌタデ・ヤナギタデのパッチ、Q4はアキノウナギツカミが優占するパッチ、Q5はミゾソバ・アキノウナギツカミが優占するパッチ、Q6は密度がやや高いオオイヌタデ・ヤナギタデのパッチになっている。

又、コドラーードの近くから根から掘り取ってサンプリングを行い、非破壊的測定では測定できない茎、葉、根の各部分の乾重と葉面積をそれぞれ測定した。

これらのコドラーードでの測定とサンプリングによる結果を各種間で比較し、生存戦略の種間での違いを考察した。

種子生産量は本年の種子生産が終了してからサンプリングした個体の花梗を数えて1個体当たりの平均生産量を調べ（「平均」）、これに最後までコドラーード内で生き残った個体数をかけて算出した（合計）。

なお、文中で使っている日数は4月23日を1日目としたものである。

結 果

個体数の変化：個体数の変化は図2の通りである。

初めはヤナギタデが多いが時間とともに、特に41日目から99日目にかけて大きく減っている。オオイヌタデは26日目から41日目にかけて減少している。しかしミゾソバとアキノウナギツカミは初めから少ないが生育初期の死亡率が比較的低いので、最初の個体数は少なくても繁殖するのに十分な数の個体が残る。死亡率は99日目以降が高い。

各コドラーードについてみると次のようになる。オオイヌタデ・ヤナギタデの優占するQ1・3・6では、大体ヤナギタデの方が死亡率は高く、密度増加に伴う死亡率上昇もヤナギタデにより強くかかっている。但し、同種の個体が増えると死亡率は他種よりも上昇する傾向にあるようである。また、

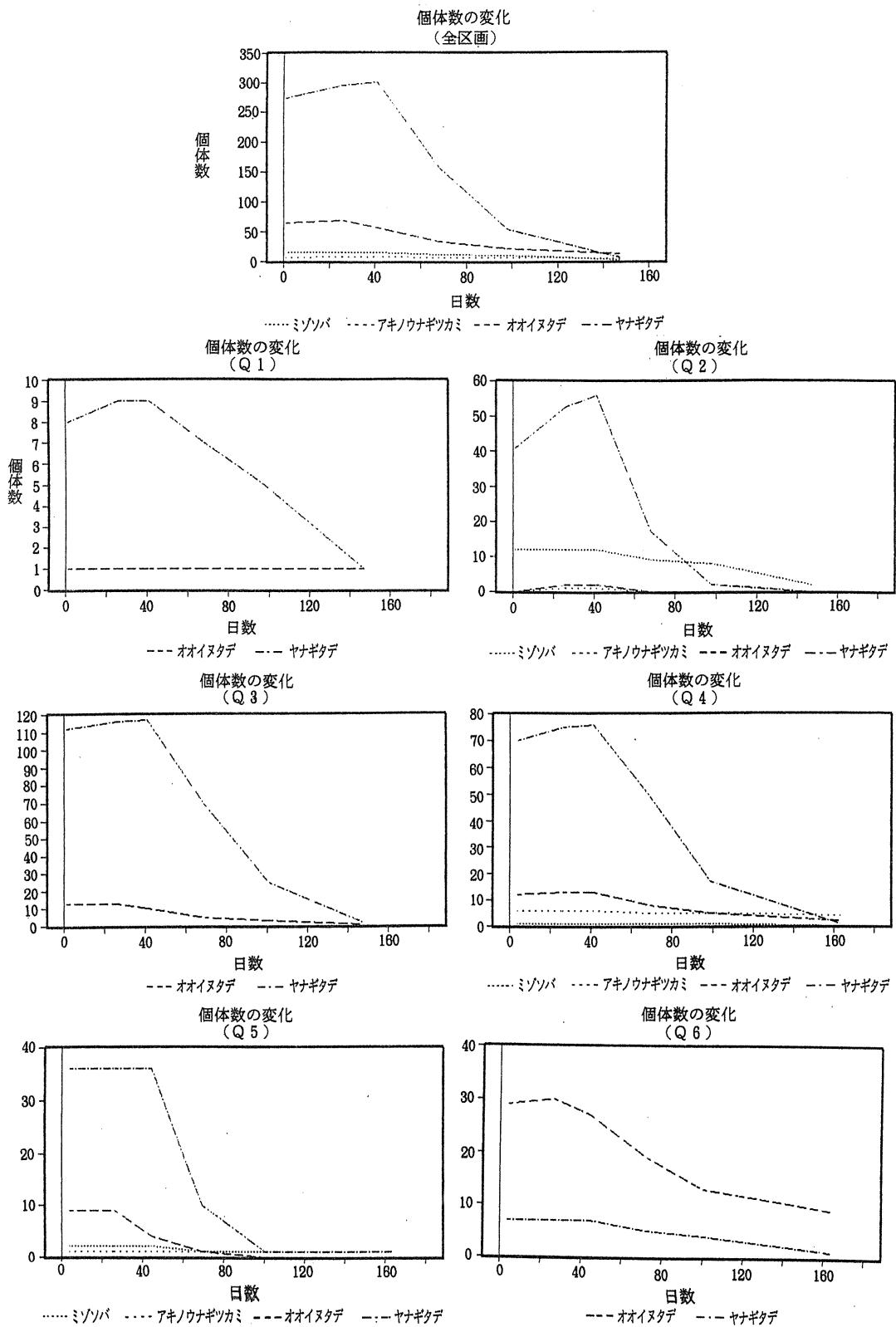


図2. 個体数の変化

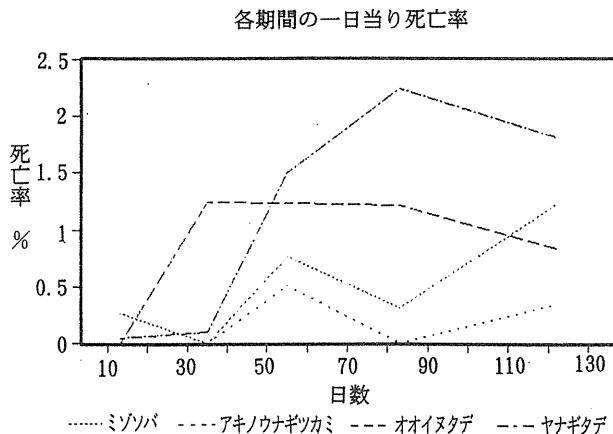


図3. 各期間の一日当たり死亡率

ミゾソバとアキノウナギツカミは99日目以降までの死亡傾向は大きくは違わないが、この二種が混在しているときにはミゾソバの方がやや死亡率が上がるようである。

次に、各種の各観察日間の1日当たり死亡率を出してみる（図3）。これはある観察日と次の観察日の間の死亡率の変化をその間の日数で割ったものである。このグラフからも、オオイヌタデの死亡率は26日目以降最後まで高いまま維持されること、ヤナギタデの死亡率が41日目以降にきわめて高くなること、つる性2種の死亡率は41日目と69日目の間、99日目以降に高いこと、全体的にアキノウナギツカミのほうがミゾソバよりも死亡率が低いことが読み取れる（このグラフの死亡率は各観察日の中間の日に点を打っている）。

発芽時期と生存：植物の生存にとって発芽時期は重要である。春に発芽する場合、早すぎると気温が低くて生育に不適当だし、遅すぎると他の植物よりも小さくなるので競争に不利になる。そこで、発芽が遅かったものに着目して発芽日と寿命の関係を見たのが表1である。どの種でも発芽が遅ければ遅いほど寿命が短い、つまり初期の死亡率が高いことを示している。しかし、1日目よりあとに発芽したものでは種間の差はほとんどなかった。また、一般に種子の大きいものは発芽が遅いと言われているが、この調査では種間で種子の大きさが異なるにも関わらず発芽時期にはっきりした差はみられなかった。

茎の長さ：これまで個体数に着目してきたが、植物の最終的な目標である繁殖を考えれば、同じ1個体でも大きさによってその価値は変わるはずである。種子の量は大きさに比例するので、この点から言えば個体数よりも生物量の方が重要であろう。そこで生物量の指標として茎の長さをとりあげてみた。

まず、1個体の生長の様子を見たのが図4-1、2である。図4-1の全体を見ると、どの種も割合に差はあるが指數関数に近い形で伸びていることがわかる。ミゾソバ>アキノウナギツカミ>オオイヌタデ>ヤナギタデのようになっているが、これには初期生長が大きく効いていることが図4-2から読み取れる（図4-1と2は同じもので目盛り間隔が異なる）。

表1. 各種の各発芽日と寿命の関係

種	発芽日	本数	平均寿命
ミゾソバ	1	15	128.4
アキノウナギツカミ	1	7	167
オオイヌタデ	1	61	101.5
ヤナギタデ	1	271	93.30
全体	1	354	97.68

種	発芽日	本数	平均寿命
ミゾソバ	26	1	46
アキノウナギツカミ	26	1	46
オオイヌタデ	26	4	46
ヤナギタデ	26	23	49.65
全体	26	29	48.89

種	発芽日	本数	平均寿命
ミゾソバ	44	0	
アキノウナギツカミ	44	0	
オオイヌタデ	44	0	
ヤナギタデ	44	9	28
全体	44	9	28

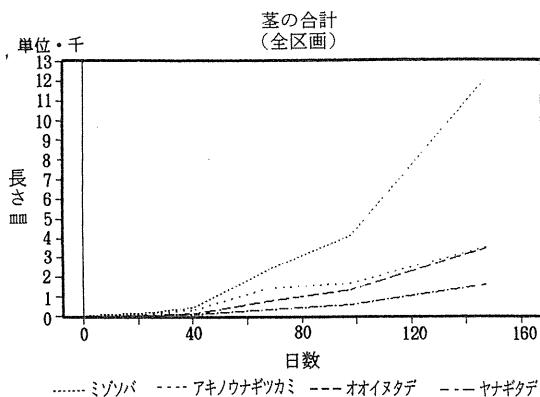


図4-1. 茎の合計（全区画）

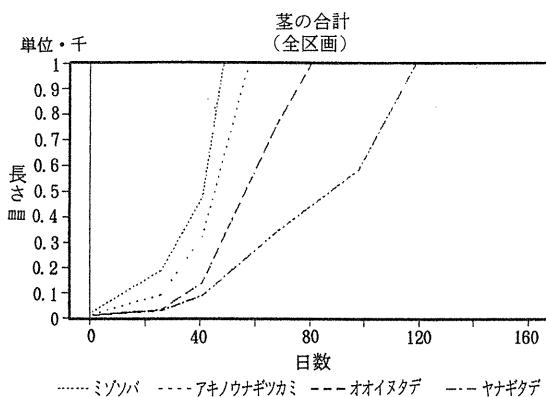


図4-2. 茎の合計（全区画）

そこで、各個体の生長が群落全体にどう影響しているかを見るために全個体の茎長を合計したのが図5である。オオイヌタデ、アキノウナギツカミは全期間を通じて茎長は増加しているが、ヤナギタデ、ミゾソバではそれぞれ69日目、99日目を境に減少しており、死亡の増加を補うほど生長していないことを示している。全体の茎長に占める各種の割合を示したのが図6で、ヤナギタデが時間と共に減少し、つる性の2種が少しづつ増加し、オオイヌタデが最後に大きく増えている。これはおそらく各種の競争力を反映しているのであろう。

密度と生存：初期の個体数が最も多く、生存率の変化も大きかったヤナギタデについて、コドラー内の個体数と平均寿命の関係を調べた（図7-1、2）。全コドラーについてのものが図7-1

で、ミゾソバが優占していた2区画を除いて回帰したものが図7-2である。ミゾソバは地面に大きく広がるので個体数の割に被陰面積が大きく、したがって個体数で分析すると過小評価されるのである。密度が上がると寿命が縮むという結果が得られ、またミゾソバのないコドラードのみで分析した方が高い相関が得られた。

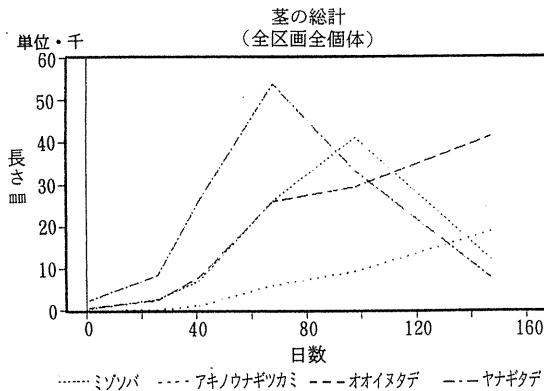


図5. 茎の総計（全区画全個体）

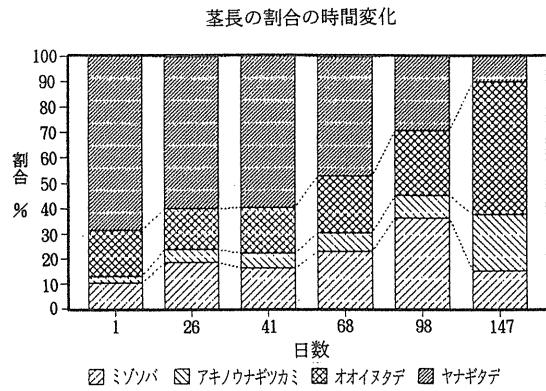


図6. 茎長の割合の時間変化

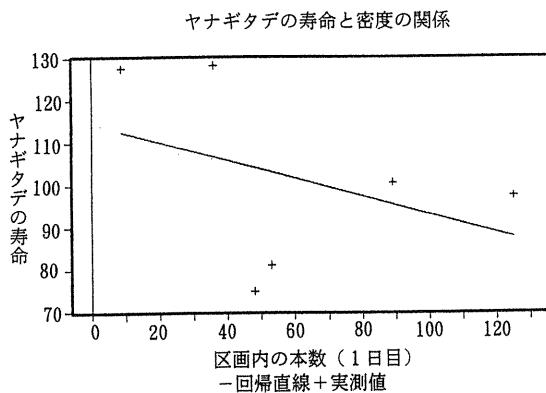


図7-1. ヤナギタデの寿命と密度の関係

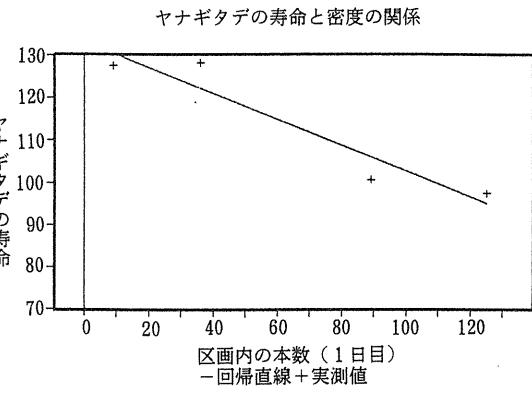


図7-2. ヤナギタデの寿命と密度の関係

器官への分配：サンプリングした個体の葉・茎・根が占める割合を示したのが図8-1（1日目）、2（75日目）である。1日目ではアキノウナギツカミとオオイヌタデの根への分配が少なく、アキノウナギツカミの葉の割合が大きい。これが75日目になると生活型が分化して、つる性の2種の根の割合が直立性のものに比べて少なくなっている。しかし、形態が大きく違う茎の割合はあまり変わらない。

葉の変化：植物が生長するためには葉で十分な光合成を行なうことが第一条件である。そこで、葉の量の変化の指標として、葉の枚数の変化をまとめたのが図9である。葉の大きさは時期によって、また種によって異なるが、ここでは大きさによらず単に枚数だけを調べている。よって葉の量を種間

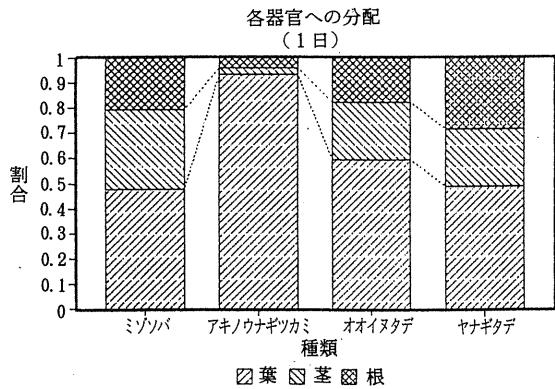


図8-1. 各器官への分配 (1日)

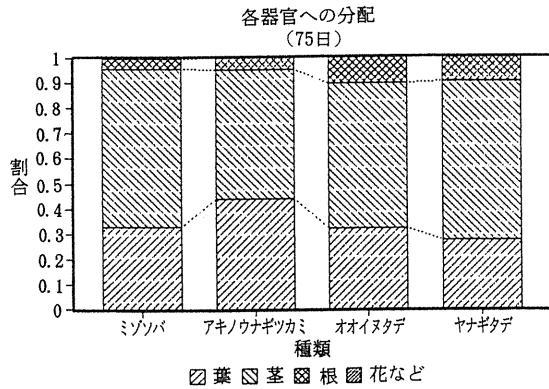


図8-2. 各器官への分配 (75日)

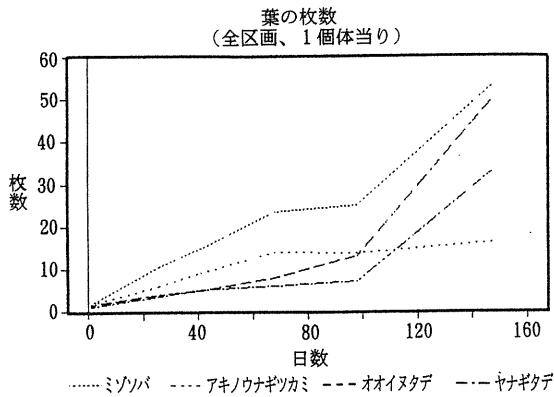


図9. 葉の枚数 (全区画、1個体当たり)

で比較したり、葉がどれくらい増えたかを定量したりはできないが、葉が多いときには葉一枚の面積も広いので変化の傾向を読みとることができる。図9から、つる性の2種は69日目で一段落という増加傾向を取るのに対し、直立性のものは99日目から急激に増加する。

葉の量ではなく質に着目したのが図10-1 (43日目)、2 (75日目)である。一般に葉重／葉面積が大きい葉の方が光合成活性は高いことが知られている。この結果と葉の枚数のデータを重ね合わせると、

- ・オオイヌタデは枚数はそれほど増えないが高い葉の質をさらに高くしている
 - ・ヤナギタデとアキノウナギツカミは枚数はそれほど増やさず多少質を上げている
 - ・ミズソバはやや葉の質を落としながら枚数を増やしている
- ということが言えるであろう。

種子の量：最終的な種子生産量を推定したのが表2である。「総体積」は、各種での種子一個の重さの違いを補正した生産量を比較するためのものである。種子数でみても直立性の2種の方が圧倒的に多いが、つる性のものの種子の方が大きいことを加味した総体積でみてもやはり直立性の方が多いことがわかる。

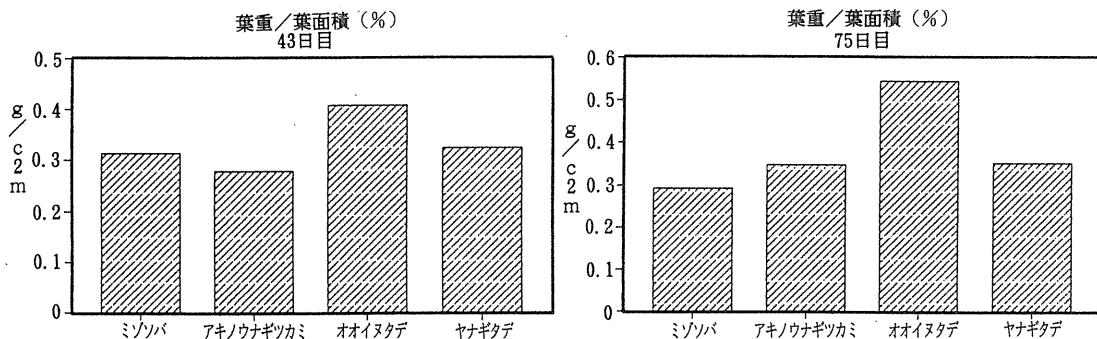


図10-1. 葉重／葉面積 (%) 43日目

図10-2. 葉重／葉面積 (%) 75日目

表2. 観察個体の推定種子収量

項目	推定種子数	総体積 (mm³)
ミズソバ平均	27.10	739.89
アキノウナギツカミ平均	52.89	350.63
オオイヌタデ平均	1556.36	2272.29
ヤナギタデ平均	399.04	1923.37
ミズソバ合計	81.31	2219.68
アキノウナギツカミ合計	264.43	1753.17
オオイヌタデ合計	18676.35	27267.47
ヤナギタデ合計	1995.20	9616.85

考 察

オオイヌタデの死亡率が26日目まで高く、ヤナギタデの死亡率は41日目以降から高くなる（図2）。この時期はまだ葉の数も少なく、光をめぐる競争による死亡であるとは考えにくい。根への分配を比較すると（図8-1）、オオイヌタデはヤナギタデよりも少ない。したがって、オオイヌタデは地下部の競争（水や養分）に弱いと言え、これが初期の高い死亡率の原因であると考えられる。アキノウナギツカミは初期死亡率が低いのに根が非常に少ないが、この種は大きくなつてからも他の種と異なり根際よりも茎の中間の方が明らかに太いという地上部に投資を偏らせる少し変わった形態を示すものなので水や養分が少なくとも生きて行けるような性質を持っているのかも知れない。つまりの2種の初期死亡率は直立性のものに比べて低いが、これは種子そのものが大きいので（表2）初期生長速度が高く、競争に有利なためであろう。但し、親個体の持つ物質の量は限られているから、種子そのものが大きくなれば生産される種子数は減少する。

ヤナギタデの死亡率が69日目と99日目の間で最大になっているが（図3）、これはこの期間に含まれる梅雨末期の大暴雨による洪水が直接の原因である。洪水によって土砂が堆積し、なぎ倒されて土砂の下に埋まってしまったのである。しかし、ヤナギタデでもよく生長している個体はなぎ倒されて埋まりもしないので洪水には影響されない。ここで死んだのはそれまでの競争に敗れた、糸のように細い個体である。これらの個体は洪水の前まで他の個体の下で何本もからまりあってようやく立ってい

たというもので、洪水がなくてもとても種子生産ができるまでに育つことはないものばかりである。だからヤナギタデにとって洪水の影響は申告ではないのである。また、ヤナギタデ全体の茎の長さが69日目で最大になっている（図5）が、この時の長さには競争に敗れた個体の細い茎が多量に含まれているのでこの時期の茎長を生物量として額面通りにとることは適当ではない。

また、99日目以降にはもう一つの洪水の原因となる台風がある。このときにも土砂が堆積するのだが、つる性の個体は葉のない地面近くを這っている茎が土砂の下に埋まってしまう。ミゾソバに至っては節から根をだして茎を固定してしまう。99日目以降でミゾソバの死亡が多いが、これは土砂の下に埋まって遠くから茎を地上に出していた生きている個体を見落としていた可能性もあるので、実際にはもう少し生存率が高いかも知れない。アキノウナギツカミは節から根を出さないので茎を掘り起こして調べることができたがそれでも限界があるので、やはりミゾソバ同様もう少し死亡率が低いかも知れない。

発芽日が遅いものが不利であることは示すことができたが（表1）、調査開始が遅かったことから、発芽が早すぎるものがあったのか、またそれが不利になるのかということは調査できなかった。タデ類の分布はパッチ状でむらが多いので、今回のように種が多いときに全ての種を調べる場合にはパッチができるから、つまり発芽がだいたい終わってからでないと効率よく調査できるコドラードがとれないという欠点がある。

密度が上がると死亡率も上がることから（図7-1、2）、死亡率に競争が大きく作用していると考えられる。被陰されて生長できない個体も観察されているし、地上での被陰作用が大きいつる性の個体が密度と死亡率の相関を乱すほど大きな作用をしていることから、この時期では生長初期と異なり光をめぐる競争が作用しているようである。

各器官への分配では、十分生長した75日目の直立型とつる型で、根への分配が大きく異なっていた（図8-2）。必要な水や養分の量の違いもあるかも知れないが、むしろ直立型では水分や養分を吸収するために必要な根の量よりも体を支えるために必要な量の方が多いのでこれによって根に多くの投資をしていると考えた方が自然であろう。つる型では体を支える必要がないので根は水分と養分を吸収するのに必要な量だけでよいことになる。

また、直立型とつる型で茎に対する投資がほとんど変わらない（図8-2）のは意外である。形態が大きく異なるが、これは同じ量のものの作り方を変えているのにすぎないということになる。

つる性の2種は根が少ないので高くなれない。そこで、早めに生長して自分よりも大きくなる植物を被陰して光を確保するわけだが、このためには薄い葉を多く作るのがよい方法である。つる性2種の葉の枚数は早く多くなる（図9）。厚い葉は作っていないが、ヤナギタデと同じ位の厚さなので薄い葉を作っているとは言えない（図10-1、2）。もっとも、直立性の割にはあまり背が高くならないヤナギタデが被陰されて光が十分吸収できなくなることを見越して薄い葉を作っているのかも知れないが。

種子の大きさはつる性の2種の方が直立性のものよりも大きい（表2）。これまでに述べたようにつる性の2種には高い初期生長速度が要求されているので大きな種子が必要になるのである。

以上のことまとめると、これらタデ類4種の生存戦略は次のようになる。

オオイヌタデ…上に伸びて光を獲得、多産多死

ヤナギタデ…上に伸びて光を獲得、やや耐陰性あり、多産多死

ミゾソバ…被陰して光を獲得、少産少死

アキノウナギツカミ…被陰して光を獲得、やや上にも伸びる、少産少死

また、つる性種の性質は次のようにまとめられている。

体を支える根が不要 →地上部の割合増加 ↑→死亡率低下→少産少死←↑
→草丈低下→被陰が必要→早く生長→種子大→種子少

III. オオオナモミ個体群の維持機構

III a. オオオナモミ群落の物質生産過程

植物の葉の光合成速度は、葉に当る光の強さはもちろん、葉の厚さや窒素濃度などの内的要因によっても大きく制限される。また、根が地中の栄養分を吸収する速度も同様に、土壤の栄養条件だけではなく、窒素濃度などの内的要因によっても変化する。したがって、植物が効率よく成長するためには、同化した炭水化物および根から吸収した栄養分の、同化器官である葉や根に対する分配率を、個体がおかれた光および栄養の条件によって大きく変化させなければならない。

さらに、葉一枚一枚においても、植物群落内で置かれた光環境は一様ではなく、群落上部の葉は光が強い環境におかれ、群落下部ほど光は弱くなる。従って、すべての葉が等しい窒素濃度を持つよりも、葉面積および葉に分配された窒素の総量が同じならば、光が光合成の制限要因となる下部の葉の窒素濃度を低くし、窒素が光合成の制限要因となる上部の葉の窒素濃度を高くした方が、群落全体の光合成速度は大きくなると考えられる。

この様な、光環境と植物体内の物質分配の関係を明らかにするため、密度の異なるふたつの植物群落をつくり、特に窒素に注目して解析を行なった。実験材料としてはオオオナモミをもちい、密度がそれぞれ11.3個体／m²、55.5個体／m²の疎、密2種類の群落を作った。この群落において、オナモミの成長過程の2段階を選びサンプリングを行なった。それぞれのサンプリングでは、高さごとの光環境を測定し、層別刈り取りを行ない、葉、茎、根の各部に分けてそれぞれの乾燥重量と窒素濃度を測定した。また、葉1枚ごとの光合成速度を測定し、窒素濃度との相関を求め、群落全体の光合成速度を計算した。以上の測定から得られた結果を以下に示す。

- (1) 乾燥重量、窒素量とともに、光環境の悪い密な群落の方が地上部に対する分配率が大きい。
- (2) 葉面積指数は密な群落が疎な群落の約6倍大きいが、個体あたりが持つ葉面積はほぼ同じ値を取る。
- (3) 光環境が大きく異なる両群落において、葉の窒素濃度は、個体の中ではほぼ同じ勾配を持つ。
- (4) それぞれの葉の窒素濃度は、その葉のおかれた光環境においてもっとも効率の高い窒素濃度とは必ずしも一致していない。
- (5) 両群落における葉の窒素濃度の勾配は、シミュレーションの結果求められる、群落全体の光合成速度を最大にする窒素濃度勾配には従ってはいないものの、結果として得られる群落光合成速度はほぼ最大値を達成している。

III b. オオオナモミの種子生産量と開花時期のモデル的考察

一回繁殖型の植物は、種から発芽して、まず栄養成長をし、後に種子を生産し一生を終えるという生活史をおくっている。一般に、この栄養成長期と繁殖成長期ははっきりとわかれしており、繁殖成長期には、栄養器官の成長・増大は止まってしまう事が多くの一回繁殖型植物で観察されている。多くの一年草は基本的に一回繁殖型であるが、その成育期間は一年以内と限られている。逆に、二年草などの一回繁殖型多年草は、成育環境に応じて成育期間を変える事が知られている。このように、一年草は限られた期間しか生きられないため、その範囲内でどれだけの子孫（種子）を残せるかが重要な問題となると考えられている。

種子の生産は、栄養成長から繁殖成長に切り替わったときから始まるが、この切り替え時期が早すぎて、栄養器官が充分に成長していなければ、種子の生産速度が小さく、結果として種子生産量が小さくなる。逆に、遅すぎると種子の生産期間が短くなるため、種子生産量は落ちると考えられる。このような考え方から、種子生産量を最大にする最適な切り替え日があると考えられてきた。

Cohen(1971) は、植物の基礎的な成長モデルを作り、一年草のように限られた成育期間を持つ植物に対して、いつどのように生産物質を栄養器官と繁殖器官へ分配すれば種子生産量が最大になるかを解いた。この成長モデルの基本的な考え方は、次の 3 つである。

- (1) 栄養器官によって生産された物質は、栄養器官と繁殖器官にわけられる。
- (2) それぞれの器官は、分配された量に比例して成長する。
- (3) 植物全体の成長速度は、栄養器官の大きさに比例する。

これを数式的に表すと、

$$\begin{aligned} dX_1/dt &= u(t)k_1rX_1, \\ dX_2/dt &= (1-u(t))k_2rX_1. \end{aligned}$$

となる。ここで、 X_1, X_2 はそれぞれ栄養器官と繁殖器官の大きさ、 r は栄養器官の単位重さ当たりの生産速度（生産効率）、 $u(t)$ は生産された物質のうち栄養器官に分配する割合（分配率）、 k_1, k_2 はそれぞれの器官が分配された量に対して成長する割合である。この式を解くと、ある時期 $T_{s^*} = T - 1/k_1 r$ に u が 1 から 0 に、つまり、栄養成長から繁殖成長へ急激に切り替わる(bang-bang control) のが、種子生産量を最大にする最適な成長ということがわかる。ここで、 T は発芽してから枯れるまでの成育期間である。

このようなモデルを使うことは植物の成長を解析的にみる事ができるため、現在までに多くの研究者がこのモデルを一般化させ、さまざまな環境や、生理的な制限を取り入れたモデルを提唱している。Paltridge & Denholm(1974)、Denholm(1975) は、老化や攪乱などによるロスを考慮にいれたモデルを作った。King & Roughgarden (1982b) は、成育期間が攪乱などによって変化し易い場合、 u が徐々に 1 から 0 へ変化 (graded control) するのが最適である事を導き出した。また、Amir & Cohen(1990) は、気候などの環境変動があるばあいも、徐々に u を変化させるのが最適である事を示した。Vincent & Pulliam(1980) や Kozlowski & Wigert(1986) は、植物の成長に非直線性を仮定した

ばあい、植物は、発芽時期や植物の大きさによって切り替え日(T_a^*)が変化する事を示した。Iwasa & Cohen (1989)、Schaffer(1983)は、このモデルを多年生植物に適用した。

また、このようなモデルと実際の植物との比較も行われてきている。King & Roughgarden(1983)、Chiariello & Roughgarden(1984)は、野外で一年草本の成長を測定し、その最適性を示した。Tateno & Watanabe(1988)は、木本でも同様の最適性がある事を示した。Sugiyama & Hirose(1991)は、栽培実験において、栄養条件を変えると適応度に違いができる事を示した。

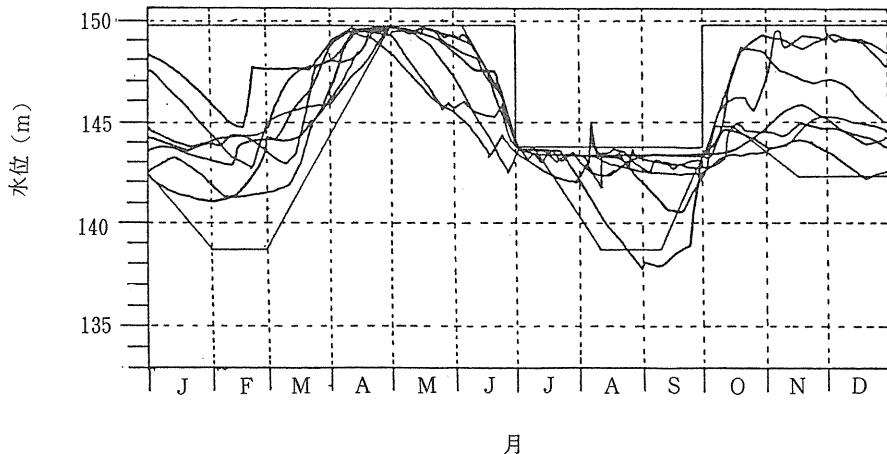


図1. 釜房湖の過去7年間の年水位変動

釜房ダム管理事務所の資料を基に作成。

仙台市の釜房ダム（昭和46年設立）の水位変動の影響を受ける立地には、一年生草本であるオオオナモミ (*Xanthium canadense*) の非常に高密度 ($\sim 800/m^2$) な群落ができている。水位は、夏と冬に減少し、春に水が引きはじめたところからオオオナモミが生えてくる。しかしながらその水位変動は年によって違い（図1）、オオオナモミの発芽もそれに左右される。さらに、この水位変動は5m以上あり、比高の高いところと低いところでは、発芽時期が四月中旬から八月下旬まで四ヶ月ほどずれる事もある。また、十月上旬から立地の水没が始まるが、この時期も変動が激しい。釜房湖と同じように水位変動を行う大倉ダムにも、オオオナモミが群生している。このような環境を想定した場合、モデルではどのような事が予測されるのだろうか。

先ほどのCohenのモデルからいけば、発芽時期が変わっても最適切り替え日 (T_s^*) は変わらない。しかし、Vincent et. (1980) やKozlowski et (1986) はこのモデルをより一般化し、生産効率が成長と共に減少する場合、発芽時期が遅くなるほど T_s^* が遅くなる事を予想した。このような成長による生産効率の減少は、動物や植物において一般的に知られており、個体のサイズの増大による影響や、老化による影響と考えられている。また、釜房湖のように、オオオナモミが高密度で生えていて競争の大きいところでは、成長と共に生産効率も落ちていくであろう。

また、水没時期の変動もオオオナモミの成育期間を変化させる要因になると考えられるが、植物は

成育期間の長さを知り得ないので、栄養成長から繁殖成長への切り替えを水没時期に合わせて変化させる事ができない。このような場合、切り替えが徐々に起こる方が有利な事をKing & Roughgarden (1982b)が示した。

よって、釜房湖のように発芽時期の変動が激しい環境に成育している植物は、その変化に対して自在に切り替え日を変化させている事が期待される。オオオナモミは短日植物である事が知られているが、こういった制約の中でもオオオナモミはモデルで期待されるような変化をするのだろうか。

そこで、この疑問に対して、次のような実験と観察を行った。

実験：発芽時期を変えると繁殖成長への切り替え日が変わるか。

観察：釜房湖において比高の違うところは、平均的に発芽時期も違ってくる。この比高の違いによって、切り替え日は違っているだろうか。

Theory

一年生植物が、最適な物質分配を行っているかどうかを判断するために、必要となる成長モデルは、次のような仮定に基づいて作った。

1：物質の生産は葉で行われ、その生産速度は葉の重さに比例する。

2：生産された物質は、生産器官（葉）・支持器官（根+茎+葉柄）・繁殖器官に分配され、各器官は分配された量に応じて成長する。

3：葉は老化などにより、葉の重さに比例して枯死していく。

この仮定をモデル化したものを作ります。

$$dL/dt = u(t)v_L(t)p(t)L - \mu(t)L$$

$$dS/dt = u(t)v_s(t)p(t)L$$

$$dR/dt = (1-u(t))p(t)L$$

$$dD/dt = \mu(t)L$$

$$L(0) > 0; R(0) = 0.$$

$$v_L(t) + v_s(t) = 1; 0 \leq v_L, v_s \leq 1.$$

$$p(t) > 0$$

$$0 \leq u(t) \leq 1 \quad [T_0, T]$$

ここで、Lは生産器官、Sは支持器官、Rは繁殖器官、Dは枯死部（枯葉）である。p(t)は生産効率、u(t)は栄養器官（生産器官+支持器官）と繁殖器官の分配率、v_L(t), v_s(t)は葉と茎への分配率、μ(t)は葉の重さ当たりの枯死速度である。また、T₀は発芽日、Tは成育期間の最後である。このモデルは、King & Roughgarden (1982a)のモデルとほぼ同じであるが、支持器官Sと枯葉Dを追加し、逆に、呼吸などによるロスは測定が困難なので考慮に入れなかった。

このモデルは、ボントリーギャンの最大原理を使って解く事ができる。この原理は最適化問題を解くときに一般的に使われる原理であるので、ここではその結果だけを示すことにし、実際の計算は文

末の付録 1 に掲載した。

計算の結果、葉の隨伴関数を λ_L とすると、

$$\lambda_L(t) > 1/v_L(t) \text{ の時, } u(t) = 1$$

$$\lambda_L(t) < 1/v_L(t) \text{ の時, } u(t) = 0$$

を満たすように u が変化するならば、種子生産量が最大になる事がわかった。

実際の植物では u の変化は、生理的な制約などによって急激に変わる事はできず徐々に変化すると予想されるが、その場合における種子生産量の減少は余り大きくない (Kozlowski & Ziolk 1988、 King & Roughgarden 1983) と思われる。

栽培実験方法

釜房ダムに生えている一個体のオオオナモミの種子を栽培し増やしてあったので、それを '90/5/19、 6/15、 7/15に恒温器 (30°C) の中で発芽させた。種子から根がでたばかりの実生を5/21、 6/20、 7/20 に、 1 ポット (直径 : 11cm、 深さ : 18cm、 川砂) に一個体づつ移植し、 生物学科実験園の温室で育てた。それぞれ60個体以上用意し、 ポットがお互いに密着するように並べ群落を作った。肥料は、 epstain 溶液 (N16、 P 2、 K 6、 Ca 4、 S 1、 Mg 1 mmol/l) の 5 / 4 の濃度の溶液を、 1 週間毎に50ml づつ与えた。定期的にそれぞれ5個体づつ採集し根・茎・枯葉・種子 (雌花、 いがを含む) の五つの器官に分けて乾重を測った。雄花は、 その量が微少であると思われたので、 採集しなかった。オオオナモミは、 雌花に先立って雄花がつく。そこで、 雄花の分化が最初に認められた日を、 開花日として記録した。 $u(t)$ 、 $v_L(t)$ 、 $p(t)$ 、 $\mu(t)$ の計算方法は、 付録 2 に示す。

観察方法

'91年に釜房湖において、 比高の違う 2 地点 (50cm × 50cm の平方区) を選び、 平方区内の個体をマーキングし、 1 ~ 2 週間毎に発芽と開花、 茎頂までの高さを記録した。比高の高い方の調査区 (約 148m) を Q 1 、 低い方 (約 146m) を Q 2 とした。

栽培実験結果

それぞれの条件でのオオオナモミのフェノロジーと種子生産量を表 1 に示す。発芽遅くなるほど開花が遅れる傾向がみられた。

成長曲線と分配率 $u(t)$ を図 2 、 図 3 に示す。開花時期付近の細かい採集はしていないので、 はっきりとした切り替え時期はよくわからないが、 どれもほぼ 120 日目以降から栄養成長が止まり本格的な種子成長が始まった事がうかがえる。そこで、 ここでは大まかに、 120 日までを栄養成長期とし、 以降を繁殖成長期と定義する。ただし厳密には、 この時期に切り替えが起こったのではなく、 実際は開花してからここまで徐々に変化していったのであろう。

繁殖成長期に栄養器官が若干減少するのがみられた。栄養器官の減少についてはモデルでは考慮にいれなかったので $u(t)$ は定義域を越えて負の値を取ってしまった。しかしながら、 この減少は栄養

表1
発芽時期の違うオオオナモミのフェノロジーと、
最終的な繁殖器官の乾重R(T)を示す。着花日・枯死日は、
5/21からの日数で表してある。

発芽日	着花日	枯死日	R(T)
5/21	96(1.25)	167	7.03(0.43)
6/21	98(1.27)	167	5.93(0.40)
7/20	105(0.00)	167	4.06(0.20)

平均値（標準偏差）

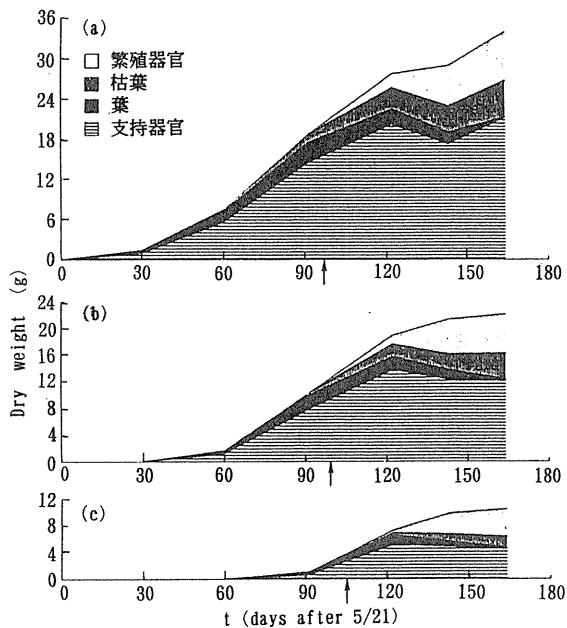


図2. オオオナモミの成長曲線（平均値 $n=5$ ）
(a)(b)(c)はそれぞれ5/21、6/21、7/20発芽個体を示す。
矢印は、それぞれの着花がみられた日の平均値を示す。

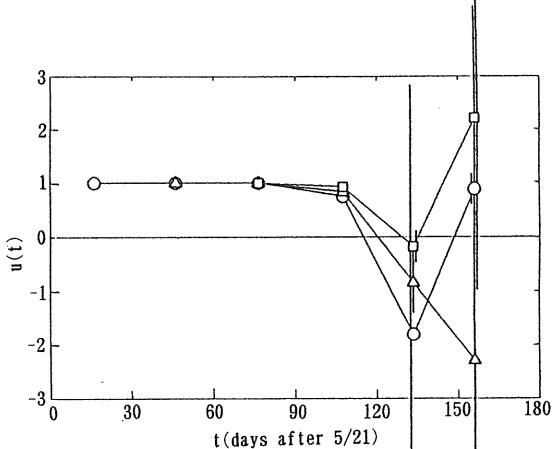


図3. 分配率 $u(t)$ の時間変化
○△□はそれぞれ5/21、6/21、7/20発芽個体を示す。
マークの位置は、採集日と次の採集日の中間にプロットした。
縦棒は、平均値土S.D. ($n=5$) を表す。

器官の物質が種子へ再分配された結果ではなく維持呼吸などによるロスが大きな原因だろうと判断される (Pate & Flinn 1973)。また $u(t)$ が1以上になっているところは、実験上の誤差が大きくてたためであろう。よって、繁殖成長期の実質的な u は0であると考えられる。

葉への分配率 $v_L(t)$ (図4) は $u(t)$ と同じように、繁殖期にはかなり乱れている。これも u の場合と同じ理由であると考えられる。よって、最適値の計算上必要な場合にだけ、繁殖成長期の $v_L(t)$ は、それぞれの栄養成長期の最後 $v_L(t)$ を使う事にした。

生産効率 $p(t)$ (図5)は、時間が立つと共に減少していく傾向があったが、遅く発芽したものほど高い値を示した。また $p(t)$ と age (発芽してからの日数)との関係をみたものが図6である。このグラフから ageがなにかしらの形で生産効率に影響を及ぼしている事が示唆される。

枯死速度 $\mu(t)$ (図7)は、 $p(t)$ のように ageによらず、発芽時期が違ってもよく似た変化を示し、成長後期に $u(t)$ の値の急な上昇がみられる。このような現象は、King & Roughgarden (1983) や Paltride & Denholm (1974)の実験からも診察されており、一年草に特有の成長期後半の老化と解釈されている。

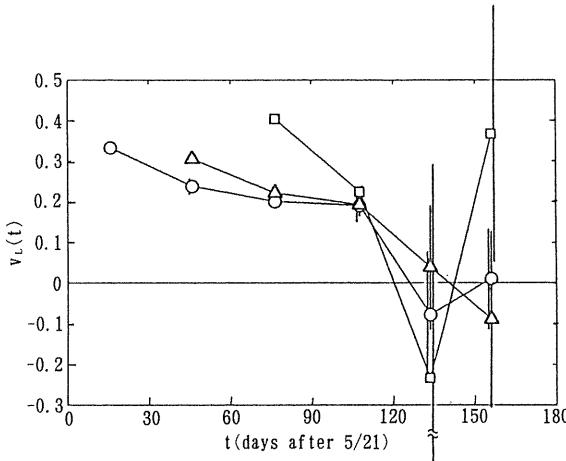


図4. 葉への分配率 $v_L(t)$ の時間変化

凡例は、図2に従う。

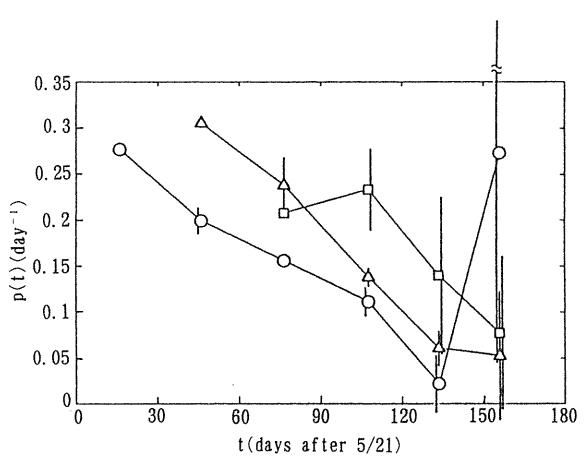


図5. 生産効率 $p(t)$ の時間変化

凡例は、図2に従う。

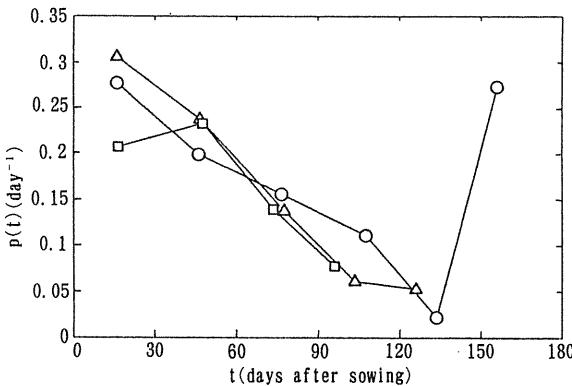


図6. 生産効率 $p(t)$ ageの関係

凡例は、図2に従う。

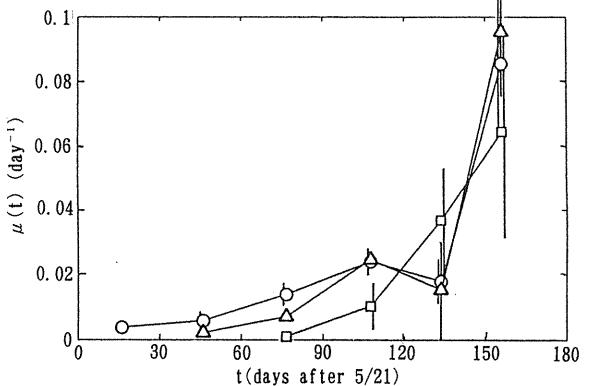


図7. 枯死率 $\mu(t)$ の時間変化

凡例は、図2に従う。

これらの観測値を元に入 $\lambda_L(t)$ を計算しグラフにしたものが図8である。この $\lambda_L(t)$ と $1/v_L(t)$ の交差するところから導きだしたそれぞれの Ts^* と、そこから計算される $R(T)$ 、実際の $R(T)$ と、その比を表2に示す。発芽時期が遅くなるほどモデルにおける最適値に近くなっているのがわかる。

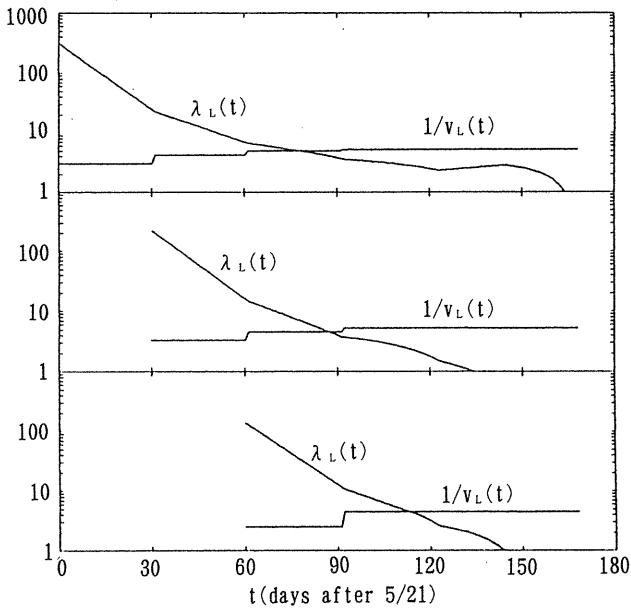


図8. $\lambda_L(t)$ と $1/v_L(t)$ の時間変化

(a)(b)(c)はそれぞれ5/21、6/21、7/20発芽個体を示す。

表2

モデルから予想される最適な切り替え日 T_s^* (5/2からの日数) と、 T_s^* に切り替えが起こった場合の繁殖器官の乾重 $R^*(T)$ と、栽培実験における実際の繁殖器官乾重 $R(T)$ と、その比率 $R(T)/R^*(T)$ を示す。

発芽日	T_s^*	$R^*(T)$	$R(T)$	$R(T)/R^*(T)$
5/21	76	10.92	7.03	0.64
6/21	87	7.05	5.93	0.84
7/20	112	4.33	4.06	0.94

釜房湖における観察結果

Q 1、Q 2 の発芽個体数は、それぞれ $136/m^2$ 、 $176/m^2$ であった。Q 1 と Q 2 で発芽時期に約二ヶ月の違いがあった。開花時期は、両調査区でかなり違ったパターンを示し、Q 2 ではほぼ同時期に集中していたが、Q 1 ではばらついた(図9 a, b)。Q 1 について、高さと開花時期の関係はほとんどなかった(図10)。

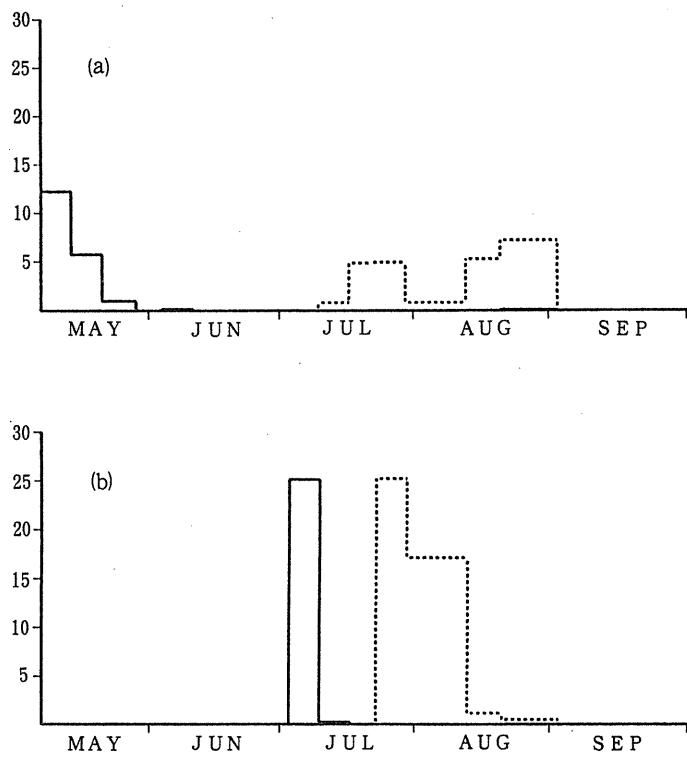


図9. 釜房湖における発芽時期と開花時期の関係

横軸は季節、縦軸は、1日当たりの発芽量($\times 1$)・開花量($\times 3$)を示す。
直線は発芽、点線は開花を表す。(a)はQ1、(b)はQ2での観察値。

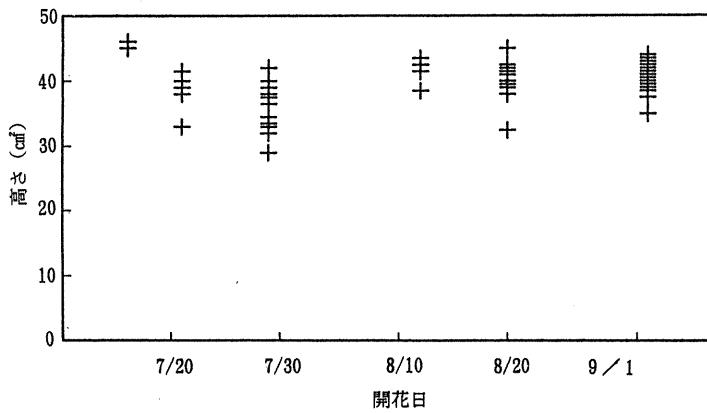


図10. オオオナモミの7／16における高さと、開花時期との関係

考 察

モデルから予想される最適切り替え日は、発芽時期と共に変化した。実験結果からは厳密な意味での切り替え日は推測できないが、5/21、6/20発芽個体については、開花がみられる前に最適切り替え日がてきた。このことからオオオナモミはモデルで予想されるほど切り替え日の変化は起こらなかった事になる。そのため発芽時期が早くなるほどモデルにおける最適値から遠くなつた。この植物にとって発芽時期の変動は、あまり開花時期には影響しないと思われる。

しかし、この解析からは、オオオナモミが最適な成長をしていないと判断する事は難しいだろう。今回、モデルでは個体間の影響を考慮にいれなかつたが、実験では群落を作つて栽培をしている。よつてこの実験から得たデータは他個体との競争などによる影響も含んだ値になつてゐるはずである。例えば、 $p(t)$ の場合、ageと共に減少していったが、それは近接個体間の相互被陰による影響かも知れない。また v_t も密度によつて変化することは容易に考えられる。Mirmirani & Oster (1978) は、成長モデルにゲーム理論を適用して、このような他個体との競争を考慮にいれたモデルを作り、植物の最適な切り替え日を導きだした。その結果、もある個体が他の個体に対して競争的（非協力的）である場合、他個体と協調して成長する個体に比べ、切り替えが遅くなる事を導きだした。今回の実験で得られた最適切り替え日は、ゲーム理論からいえば後者の個体の場合に当つてはまる。しかし、自然淘汰の考えから前者の場合、つまり、集団（あるいは種）としてよりも個体としての繁殖成功度を高くするという非協力的植物、の方が基本である。特に、釜房湖のようにオオオナモミが高密度の単一順群落を形成している場合は、他種との競争より種内での競争の方が重要になってくるであろう。

そこで、オオオナモミを競争的な種と位置づけると、発芽時期の早いものほど大きく成長し、近接個体との競争が大きくなるために、それだけ切り替え日が最適日より遅れていてもおかしくはない事になる。しかしながら、今回の実験では個体間の影響が測定できていないので、はっきりとした事はわからない。よつて、オオオナモミの成長の最適性を知るには、個体密度による影響を綿密に調べなければならないだろう。

さらに、最適性の判断を難しくしている点として繁殖器官の光合成があげられる。Bazzaz & Carlson (1979a, 1979b) は、数種の植物について繁殖器官の光合成を測定し、種によっては50%以上が繁殖器官自身で、その成長が荫われている事を示した。オオオナモミの繁殖器官（いが）も緑色をしており、いくらかの光合成を行つてゐるものと考えられる。

このように、植物の成長の最適性を議論するにはまだ問題が多すぎた。また、釜房湖における観察結果からもはっきりとした事はわからなかつた。しかし、この現地調査からオオオナモミの開花時期は、たとえ日長で制御されているとしても、個体毎にかなり変異に富む事がわかつた。（図9 a）。このような違いは、モデルの予想に反して、開花時期はあまり種子生産量に影響を及ぼさない事を意味するのだろうか。あるいは、オオオナモミにとって種子生産量自体はあまり重要な意味を持たないのだろうか。これらの間に答えるために、まず、実際に開花時期を変化させた場合、種子生産にどのような影響を与えるのかを知る必要があると思われた。

付録 1

L 、 S 、 R の随伴方程式を、それぞれ $\lambda_L(t)$, $\lambda_S(t)$, $\lambda_R(t)$ とすると、

$$\begin{aligned} -d\lambda_L/dt &= \lambda_L(uv_Lp - \mu) + \lambda_S uv_S p + \lambda_R(1-u)p, \quad \lambda_L(T)=0, \\ -d\lambda_S/dt &= 0, \quad \lambda_S(T)=0, \\ -d\lambda_R/dt &= 0, \quad \lambda_R(T)=1, \\ \therefore \lambda_S &\equiv 0, \quad \lambda_R \equiv 1. \end{aligned}$$

また、ハミルトニアン H は、

$$\begin{aligned} H &= \lambda_L(uv_LpL - \mu L) + \lambda_R(1-u)pL \\ &= v_L \lambda_L \lambda_R upL - \mu L \lambda_L + pL \lambda_R \\ &= v_L \lambda_L(1-upL - \mu L) + pL \end{aligned}$$

となり、 u が次の条件を満たすとき $R(T)$ が最大になる事がわかる。

$$u(t) = \begin{cases} 1 & (\lambda_L(t) > 1/v_L(t)) \\ 0 & (\lambda_L(t) < 1/v_L(t)) \end{cases}$$

λ_L は、 $u=0$ の時、

$$-d\lambda_L/dt = -u(t) \lambda_L + p(t),$$

$u=1$ の時、

$$-d\lambda_L/dt = (v_L(t)p(t) - \mu(t)) \lambda_L.$$

となる。

付録 2

$W=L+S+D+R$, $V=L+S+D$ とする。

$$\begin{aligned} u(t) &= dR/dW \text{ より} & u(t) &= \frac{R(t_1)-R(t_2)}{W(t_1)-W(t_2)} \\ \mu(t) &= dD/dt/L \text{ より} & \mu(t) &= \frac{D(t_1)-D(t_2)}{t_1-t_2} \cdot \frac{2}{L(t_1)-L(t_2)} \\ V_L(t) &= (dL+dD)/dV \text{ より} & V_L(t) &= \frac{L(t_1)+D(t_1)-L(t_2)-D(t_2)}{V(t_1)-V(t_2)} \end{aligned}$$

$$dL/dt = uv_LpL - \mu L \text{ だから、} L_2/L_1 = \exp [((uv_Lp - \mu)(t_2 - t_1))]$$

よって、 $p(t)$ は、

$$p(t) = \frac{\frac{\log(L_2/L_1)}{(t_2-t_1)} + \mu(t)}{u(t)v_L(t)}$$

と求められる。ただし、 $L_2=0$ の時は、

$$p(t) = \frac{W(t_1)-W(t_2)}{t_1-t_2} \cdot \frac{2}{L(t_1)+L(t_2)} \text{とした。}$$

なお、研究成果の一部は以下のようにすでに発表、あるいは発表準備をしている。

杉山廣雄・広瀬忠樹（1991）

一年草の繁殖の最適化Ⅱ. オオオナモミは繁殖開始時期を最適化しているか。

日本生態学会第38回（奈良）大会講演要旨集. p196.

sugiyama, H. & Hirose, T. (1991)

Growth schedule of *Xanthium canadense* : Does it optimize the timing of reproduction?

Oecologia 88 : 55-60.

志鷹幸徳・広瀬忠樹（1992）

繁殖成長に及ぼす発芽時期の影響

日本生態学会第39回（名古屋）大会講演要旨集. p15.

平塚明（1992）

ミゾソバの二段階開花と光周期

日本植物学会東北支部第6回（弘前）大会講演要旨集. p23.

Shitaka, Y. & Hirose, T. (1993)

Timing of seed germination and the reproductive effort in *Xanthium canadense*.

(in preparation)

REFERENCES

- Amir, S., and Cohen, D. 1990 Optimal reproductive efforts and the timing of reproduction of annual plants in randomly varying environments. *Journal of Theoretical Biology* 147 : 17-42.
- Bazzaz, F. A., & Carlson, R. W. 1979a Photosynthetic contribution of flowers and seeds to reproductive effort of an annual colonizer. *New Phytologist* 82 : 223-232.
- Bazzaz, F. A., & Carlson, R. W. 1979b Contribution to reproductive effort by photosynthesis of flowers and fruits. *Nature* 279 : 554-555.
- Chiariello, N., and Roughgarden, J. 1984 Storage allocation in seasonal races of an annual plant : optimal versus actual allocation. *Ecology* 65 : 1290-1301.
- Cohen, D. 1971 Maximizing final yield when growth is limited resources. *Journal of Theoretical Biology* 33 : 299-307.
- Iwasa, Y., and Cohen, D. 1989 Optimal growth schedule of a perennial plant. *The American Naturalist* 1334 : 480-505.
- King, D., and Roughgarden, J. 1982a Multiple switches between vegetative and reproductive growth in annual plants. *Theoretical Population Biology* 21 : 194-204.
- King, D., and Roughgarden, J. 1982b Graded allocation between vegetative and reproductive growth for annual plants in growing seasons of random length. *Theoretical Population Biology* 22 : 1-15.
- King, D., and Roughgarden, J. 1983 Energy allocation patterns of the California grassland annual Plantago erecta and Clarkia rubicunda. *Ecology* 64 : 16-24.
- Kozlowski, J., and Wigert, R. G. 1986 Optimal allocation of energy to growth and reproduction. *Theoretical Population Biology* 29 : 16-37.
- Kozlowski, J., and Ziolko, M. 1988 Gradual transition from vegetative to reproductive growth is optimal when the maximum rate of reproductive growth is limited. *Theoretical Population Biology* 34 : 118-129.
- Mirmirani, M., and Oster, G. 1978 Competition, Kin Selection, and Evolutionary Stable Strategies. *Theoretical Population Biology* 13 : 304-339.
- Paltridge, G. W., and Denholm, J. V. 1974 Plant yield and the switch from vegetative to reproductive growth. *Journal of Theoretical Biology*. 44 : 23-34.
- Pate, J. S., and Flinn, A. M. 1973 Carbon and nitrogen transfer from vegetative organs to ripening seeds of field pea. *Journal of Experimental Botany* 24 : 1090-1099.
- Schaffer, W. M. 1983 The application of optimal control theory to the general life history problem. *The American Naturalist* 121 : 418-431.
- Sugiyama, H., and Hirose, T. 1991 Growth schedule of Xanthium canadense : Does it optimize the timing of reproduction? *Oecologia* 88 : 55-60.
- Tateno, M., and Watanebe, N. 1988 Optimal growth schedule of deciduous tree seedlings. *Functional Ecology* 2 : 89-96.
- Vincent, T. L., and Pulliam, H. R. 1980 Evolution of life history strategies for an asexual annual plant model. *Theoretical Population Biology* 17 : 215-231.