

石の下にも 20 年 - 埋土種子研究の進展状況 -

露崎 史朗

(北海道大学 大学院地球環境科学研究科)

はじめに

攪乱(disturbance)は、生態学分野では「物理的環境に起因した群集構造を突然変化させる壊滅的な事象」と定義される(White 1979)。ただし、その物理的環境を変化させる原因が生物的環境による場合も含めた意味で用いることが多い。多くの火山噴火は、大規模攪乱の代表格にあげられる。他にも、様々なスケールの攪乱があり、比較的大規模なものでは火災や台風等を、小規模なものでは人を含めた動物による踏みつけ等をあげることができる。これらの攪乱が起こった直後から、植物は様々な手段を用いて攪乱を受けた所へ侵入・定着を始める。その後、環境と種間関係の変化から、定着している種の構成が変化する。その一連の過程を遷移あるいは生態遷移と呼ぶ。火山における遷移に限定した場合には、そこにおける遷移を火山遷移と呼ぶ。

火山遷移初期における群集構造変化やその遷移機構については、露崎(2001)の総説があるので、そちらを参照して欲しい。だが、遷移初期段階は、調査できる場所も期間も限られるため遷移様式をはじめとする群集構造の時間軸に沿った変化には様々なものがあり、遷移機構にいたっては不明の部分はまだ残されているのも事実である。ここでは、遷移初期に植物の種子が「どこからどのように」やってくるのか、という、これがなくては(植物が供給されていなくては)遷移は始まらない、という部分を中心に自分の体験を踏まえて話を進めたい。

1977-78年有珠山噴火(さー、やるぞ!)

火山遷移機構を、さらには、できれば全ての遷

移機構を明らかにすることを目標に、現在は研究を進めているつもりである。遷移研究を始める事の発端は、1983年に北海道大学理学部分類学講座で卒論研究として「有珠山山頂部における植物相」を調べたことである。今後のことを考え、植物相を調べるだけでは群集レベルの変化を知る

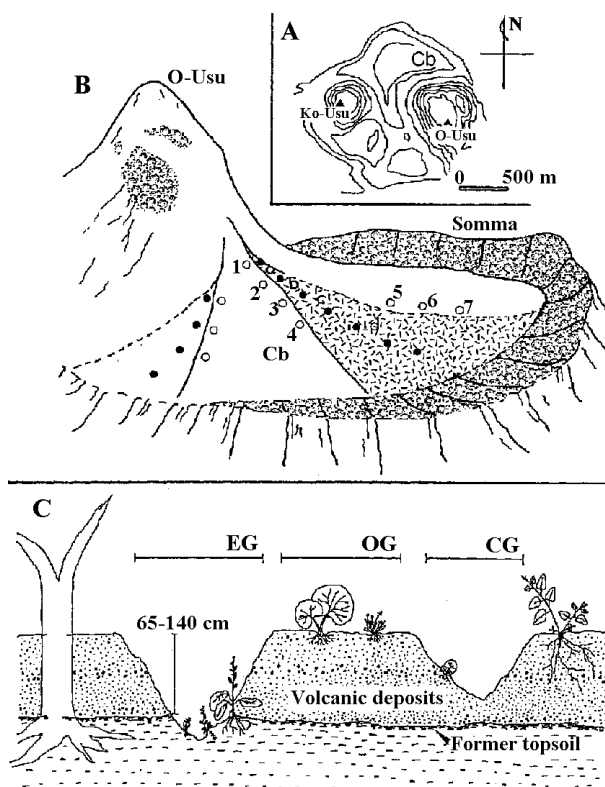


図 1. 主調査地である有珠山概観。A: 有珠山山頂部。O-Usu = 大有珠。Ko-Usu = 小有珠。Cb = 火口原。B: 1983年に設置し現在まで調査されている永久調査区の配置様式。黒丸がガリー(gully)内部を白丸がガリー外部の調査区を表す。番号は 2 本の調査線のうち 1 本の方での調査区番号。Somma = 外輪山。調査区 1-4 は砂防工事により調査区 6-7 の一部はアカエゾマツ植林により破壊された。C: 有珠山火口原断面模式図。EG = 旧表土(former topsoil, 噴火前に存在していた土壌)の出現したガリー。OG: ガリー外部。CG: 噴火堆積物(volcanic deposits)に覆われ旧表土の出現していないガリー内部。噴火 10 年後に旧表土を採取した場所では噴火堆積物の厚さが 65-140 cm であった。(露崎 原図)

1986



1998



図 2. 1977-78 年噴火後の有珠山北西斜面を 1986 年(上)と 1998 年(下)で撮影したもの。1986 年の写真に見える枯れ木は全て 1977-78 年噴火により枯死したもの。永久調査区は、この下部に設置した(図 1 参照)。1998 年の写真に見える手前の針葉樹は営林署が植えたアカエゾマツ、尾根右手見える薄緑の部分は牧草が吹き付けられたところ。日本では、自然回復に関する研究適地が、このようにして消滅していく。(露崎 撮影)

には不十分なため火口原に調査区を設定し記録を開始した(図 1)。

有珠山は、事前に見事な噴火予測がなされた 2000 年噴火が最近のものとして有名である。有珠山の噴火周期は数 10 年程度で、2000 年噴火の 1 つ前には、噴火規模が 2000 年噴火規模を遥かに上回る大噴火を 1977 年から 1978 年にかけて行っている。その 1977-78 年噴火被害を受けた場所で調査を始めたわけである。それから現在まで 20 年以上にわたりそれらの永久調査区を中心に調査を行ってきた(図 2)。

火山噴火様式を、植物の立場になって噴出物をもとに区分するならば、溶岩主体のものと、火山灰・軽石のような噴火降灰物(噴火堆積物)主体のもの 2 つに分けることができる。両者の大きな違いは、溶岩は冷え固まればほとんど動かないが、噴火堆積物は噴火が収まってからも地表面が降

雨や融雪の際に動く。したがって、土壌栄養が乏しいことは共通しているが、植物は、噴火後も地表移動という継続した攪乱を受ける噴火堆積物上と、地表面はほとんど動かない溶岩上では、侵入した植物は、それらの環境適応様式が大きく異なる。例えば、噴火降灰物の移動に絶えるためには、軟弱な地下部しか発達できない植物は定着できない。

有珠山噴火は、軽石・火山灰が噴火による噴出物の主体であり、調査を始めた 1983 年においてもなお大きな地表面の変動が認められた。特に、侵食によるガリー(gully, 雨裂と訳す人もいる)形成が顕著であった(図 1)。大きなガリーでは、その侵食が噴火以前に形成されていた土壌(former topsoil, 旧表土)に達しているものも認められた。

有珠山における埋土種子(発芽せよ!)

火山においても植物が侵入するには、噴火前から生存していた埋土種子や、地下茎等による栄養繁殖が無視できないスケールで回復に寄与している(Tsuyuzaki 1987)。なお、埋土種子とは、ある地面あるいは土中に存在しているが発芽していない種子すべてのことを指す。1980 年に大噴火をした米国セントヘレンズ山でもこの特徴は一致する(Walker & del Moral 2003)。とりわけ、旧表土の出現したガリーでは旧表土の出現していないガリーには見られない種が 10 種以上認められた。それらの植物は、1 年生草本が多く、種子の長距離散布は無理な形態のものが多かった。となると、これらの種子は旧表土中に存在していたに違いない、ということまでは予測がつく。しかし、最後までてこずったのが、これら埋土種子集団起源の種を決めることであった。

埋土種子起源の種を直接同定するには、発芽実験をすれば良いと当初は簡単に考えていた。しかし、最初の発芽実験は散々だった(Tsuyuzaki 1989)。手当たり次第に噴火前の土を掘り起こし実験室に持ち帰り、鉢に移し水を与えても、わずか 5 種しか発芽しなかった。10 種以上が埋土種子起源で

表 1. 埋土種子集団の調査方法の比較。(露崎(1990)を改変)

	発芽試験法*	直接検鏡法	篩選別法	比重選別法
方法	温室等にてトレイ上に採取した土壌を散布し適宜水を与え種子の発芽を待つ	ピノキュラ下で土壌を観察し種子を見つけたらソーティングする	当たりをつけた種子サイズより大きな目と小さな目の篩を用意し、その2つの篩の間に種子が集まるようにする	高比重溶液に土壌を溶かし種子を浮上させる
長所	操作容易	操作容易	比較的的操作容易 処理早い	処理速い 回収率高い
短所	長時間必要(通常数ヶ月) 全ての種子が発芽するとは限らない	処理できる量が非常に少ない	全ての種子を集めるのは困難(特に小さい種子)	操作やや複雑
回収率	低い	高い	サンプルに依存	非常に高い

* Ter Heerdt, et al. (1996)は、推定される最小サイズ種子より目の細かい篩を用いて、種子の入っていないと考えられる土壌を発芽実験に使用しないことにより、処理する土壌量を減らすことを提案した。

ないと辻褄は合わない。そこで、別な方法で旧表土中の種子を取り出す必要があると考えた。集めた文献を整理すると大きく4通りの方法があった(表 1)。この中でも、埋土種子集団全体を扱う場合には、比重選別法が回収率に優れることに気づいた。しかし、プロトタイプといえるこの方法の最初のもは、容器内に土壌を入れ、それに高濃度塩溶液を注ぎ浮上を待ち上澄みを濾過するというもので、処理に時間がかかることも欠点ではあるが、さらに長時間塩漬になることで、種子が死亡する、発芽異常等の種子への負の影響が懸念された。

埋土種子集団の同定 (これでどうだ?)

1987 年は、1977-78 年有珠山噴火開始から 10 年目という人間にとってはキレの良い年であり、大々的に噴火前の土壌(旧表土)を採取し、それから埋土種子集団を抽出することを目論んだ。問題は、埋土種子抽出方法、即ち比重選別法の改善策である。これができないと次のステップに行けない。

比重選別法は通常、高濃度塩溶液、その代表として 50%炭酸カリウム溶液(以降 K_2CO_3)、を種子浮上のために使う。比重は 1.54 と極めて高く、種子に全くダメージを与えないのは無理なこととして、可能な限りダメージを減らす方法を考えた

かった。しかし、塩溶液にどの程度種子をつけていると種子に明らかなダメージが表れるかが全く分からなかった。当時、自分は北海道大学大学院理学研究科博士後期課程の学生で、指導教官であった吉田静夫先生から、種子発芽率が K_2CO_3 にどの程度つけると影響を受けるかを発芽率を用いて示すこと、それ以下の時間で土壌を処理できるように方法を改善すればよい、という示唆を受けた。そこで、 K_2CO_3 に種子を 0, 1.5, 3.0, 6.0 時間つけ、発芽率がどの程度低下するかを観察した(Tsuyuzaki 1993)。その結果、十分給水させた種子では、たとえ 1.5 時間でも発芽率を低下させる種が多いことを確認し、種子を K_2CO_3 につけている時間は 1.5 時間では長すぎるのが分かった。従来の比重選別法では、土壌を K_2CO_3 中に入れ攪拌した後に、種子およびその他有機物が自然に浮上するのを待ち、その種子の浮いた上澄みを濾過し種子を抽出する。浮上は気長に待つしかなく、これでは比重選別法処理時間の短縮は到底できない。

そのとき吉田先生から、遠心を用いれば土壌を素早く沈殿させることにより土壌と有機物を分離させることができるが、事前に種子に遠心の影響がでるかどうかを確認しておくこと、という示唆を受けた。そこで、遠心の影響は種子発芽率にほとんど影響がないことをまず確認し、土壌沈降

を遠心により行うこととした(図 3) (Tsuyuzaki 1994)。この方法は、現在でも試行錯誤を繰り返しながら細かな改良を続けており、現時点の方法なら K_2CO_3 に種子が浸かっている時間は 15 分程度まで短縮されている。(しかし、そのため低温遠心器の遠心ローター1つを、お釈迦様一步手前にしてしまったような気がする。以降は卓上遠心器のみを使用している)。

方法も決まり、いよいよ、1987年春に旧表土を6個所から $50\text{ cm} \times 50\text{ cm} \times 10\text{ cm}$ (縦 × 横 × 厚さ)に切り取り低温科学研究所植物凍害科学部門実験室に持ち帰った。今改めて計算すると、1個の土壌の塊が 25 l 、総計 150 l の土を処理したことになる(今では信じられん)。全ての処理には数ヶ月を要したが、最終的には25種(うち未同定7種)の種子を得ることができた(Tsuyuzaki 1989)。それらの種の多くは、やはり旧表土の出現したガリー(図1のEG)にのみ特異的に出現する種であった。同時に、有珠山における1年生草本のほとんどが埋土種子起源であることも明らかとなった(Tsuyuzaki 1990)。

噴火後20年にあたる1998年に旧表土を採取し、遠心浮上法および発芽試験法により埋土種子集団を調べたところ少なくとも22種の種子が未だ旧表土中で生存していた(Tsuyuzaki & Goto 2001)。これらの種子は、「石の下にも20年」生きていた種子である(正確には「軽石・火山灰の下にも20年」)。

実験的に種子を瓶等につめ土壌中に埋め定期的に取り出すという人為環境下の実験は、ビール博士(Dr. Beal)の実験という有名なものがあり、埋めてから120年を経過したものでも生きていたという報告がある(Telewski & Zeevaart 2002)。しかし、自然状態における種子の長期生存報告は、20年でも稀なようで、米国植物学雑誌の「石の下にも20年」論文が掲載された号のトピック欄に論文内容が紹介されていた(図4)。こうなると「石の下にも30年」をやらねばならないのだろうか。

発芽実験の逆襲 (発芽試験もやるか...)

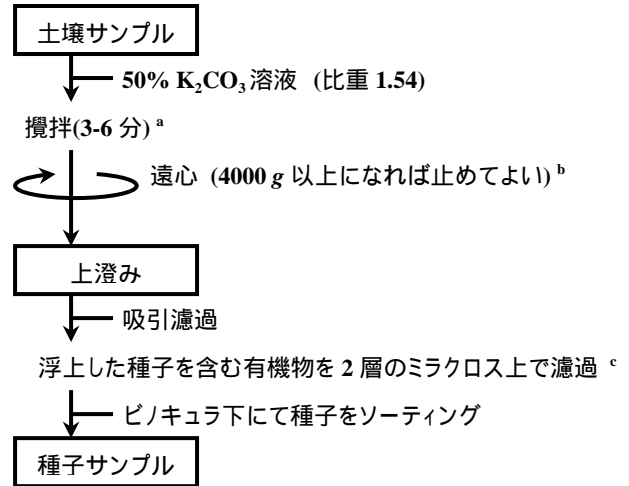


図3. 改良された比重選別法(Tsuyuzaki 1994 を元に作成改良)。個人的には、「遠心浮上法」と呼んで欲しい。a: 最初の頃は、スターラーを用いて攪拌を行ったが、噴火後20年を経過した有珠山旧表土中埋土種子組成調査からプロペラシャフトを使って攪拌している。その場合、攪拌時間は5分以下で十分である。b: 卓上遠心器を使う場合には、スイッチを入れてからローターが止まるまで数分程度となる。c: 濾紙を3層にして行っていたが、途中からミラクロスに変えた。また、この過程でミラクロス上の有機物を十分に洗浄することができる。

発芽試験は、発芽に光を必要とする種子(光発芽種子)を十分に発芽させるため、サンプル土壌をできるだけ薄くして行う必要がある。土壌の厚さが数センチメートルになると、厚すぎて土壌内部に光が十分に届かず光発芽種子は休眠状態のままであり、数ミリ程度の厚さにするのが理想とされる(図5)。それでも、多くの種子の発芽が終了するには数ヶ月待つのが普通となる。また、実験スペースが不十分な場合には、1度目の発芽試験が終了した時点で土壌を十分攪拌し再び発芽実験をするという煩雑な手続きを踏まざるを得ない。発芽試験は、1年を必要とすることもある。

この膨大な場所と時間を必要とする大きな問題を解消するために、土壌中に存在する最小種子サイズが明らかな場合は、それより小さい目の篩を用いて種子が入っていないと考えられる土壌を除去した上で発芽実験を行う方法が提案された(Ter Heerd et al. 1996)。土壌粒形の細かい粘土質土壌では、発芽実験に要する土壌量を大幅に削減できるらしい。有珠でも噴火降灰物にはかなりの火山灰が含まれ、そのようなことも可能かと考

A

Seed bank persistence under volcanic ash

Tsuyuzaki and Goto report on the seed bank status in topsoil of the crater basin 20 years after burial under volcanic ash on Mount Usu, one of the most active volcanoes in Japan, located on Hokkaido Island. They present interesting data regarding natural storage of seeds under volcanic ash, extend longevity records for a number of species, and conclude that the seed bank will persist longer with soil water content between 20 and 40%, no light, and low temperature fluctuations.

B

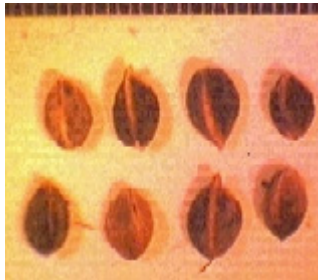


図 4. A: 米国植物学会誌(American Journal of Botany) 88 巻目次ページで“この号(In this issue)”で紹介された文章全文。この文章は自分が書いた記憶はないが、自分が書いたものより要点が明確な気がする。B: 噴火 20 年後の旧表土から遠心浮上法で抽出した埋土種子中の優占種であったエゾノギシギシ(*Rumex obtusifolius* L.)の種子。

えていた。ところが、篩を使用した時点で微小な種子は逸出してしまうことが報告され(Traba et al. 1998)、「ケシ粒」(実際はさらに小さな種子もある)のような種子のあるところの土壌を篩処理することは望ましくないことがわかった。これらの論文を読んでいて気づいたことは、発芽試験法を採用する人たちは、その欠点を知りつつも行っているという現状である。換言すれば、発芽試験法による埋土種子推定は、かなりの誤差を含んでいることが、研究者間では暗黙の了解となっている気がしてならない。

これだけの問題を抱えているにも関わらず、多くの埋土種子集団研究が発芽試験のみによって行われている。その理由の 1 つに、海外の大学では広大な温室があるところが多い等、実験スペースが十分な場合、容易でかつ大量の土壌処理が可能なことがあげられる。

遠心浮上法 vs 発芽実験法 (仲良くしようぜ)

1987 年の埋土種子調査では、大きな 6 つの土壌の塊を採取したが、統計的により正確な埋土種子集団分布の推定を行うには小サンプルを数多く採取する方が有効と言われるようになった(Gross 1990)。多くの研究が発芽試験法により行われていること、小サンプルを数多くとる必要があるという 2 点を踏まえ、噴火 20 年に行った旧表土中の埋土種子集団測定は 10 年前と方法を大きく変えた。即ち、深さ 1 m 以上のところの旧表土を 100 cc の採土管を用いて約 60 箇所から採取し、採取土壌を 2 分割し、片方を遠心浮上法に、もう片方を発芽試験法にかけ両者の比較を行った(Ishikawa-Goto & Tsuyuzaki 2004)。

結果としては、遠心浮上法は発芽試験法より多い種数と種子数を得ることができ、数では遠心浮上法に軍配があがった。さらに、遠心浮上法で得た種の多くが発芽試験法では発芽しないこと、より小さな種子は比重選別法ではあまり検出できず(悔しい!)、それぞれの方法には長所短所があることを示した。特に長期間埋土された種子は、強い非発芽状態となりつつ構造的に脆くなっているため、長期埋土種子集団推定には単一方法を用いることは危険だといえる。

まとめてみると、野外における埋土種子集団を調べる際には、その種子の分布する土をどのようにサンプリングするかというサンプリングデザインが第一の問題となる。ついで、どの方法で埋土種子集団推定を行うかが第二の問題となる。

発芽試験法のみでは絶対に検出することはできなかった「眠れる獅子(休眠したまま起きてこない種子)」が、他の種子選別法により抽出できれば、これまでブラックボックスであった埋土種子集団の動態をより明らかにすることが可能となる(図 5)。これまで埋土種子集団中の種数や種子数は、その場に新しく加わった数(加入数)と死亡数および発芽数の差から推定された。しかし、土壌中の休眠したまま発芽しない種子数を直接測定すれば良いようになる。

抽出された種子の休眠機構を明らかにせねば、

生存要因や寿命決定要因、さらには、これらの埋土種子がなぜそのような形質を獲得進化したのかを説明することはできない。遷移について初期に1年生植物が出現することは、このような種子の休眠特性と大きく関係していると考えられる。しかし、有珠山ではエゾノギシギシ(図4)を始めとする幾つかの種は、多年生草本であるにも関わらず二次休眠状態であった。これらの種は、裸地あるいは荒地に良く出現し、1年生草本の進化を、そして遷移機構を知る糸口となるものなのかも知れない。

今後の展望 (妖怪退治だ!)

埋土種子集団の特性は、生理的にも生態学的にも(図5)、そして分子生物学的にも1要因で説明できるとは現状では思えない。温度と一口に言っても、ウルシ(*Rhus*)の仲間に代表される高温に種子を暴露することにより発芽が促進されるものや、よく知られるように北海道を始めとする四季がある地域の種の多くは春に発芽するには季節認識が必要である。その方法の一つとして、低温を体験せねば発芽を開始しないというものがある(Baskin & Baskin 1998)。また、このような種では春に発芽しないと夏には再び二次休眠に入るという休眠サイクルも知られている。このように、温度の意味は様々である。同様に、化学要因としては、酸素、二酸化炭素濃度、さらにはエチレン

等が発芽の促進あるいは抑制要因としてあげられてきた。

南アフリカ・西オーストラリア・カリフォルニア等の森林火災多発地域から、多くの種が煙誘導種子発芽(smoke-induced seed germination)という煙を浴びることによって発芽が促進される性質を有することが報告された(Baskin & Baskin 1998)。日本からは、このような発芽特性を有する種は未報告であるが、日本に分布する種の幾つかが海外で煙誘導発芽と報告されている(Adkins & Peters 2001)。日本においても、森林火災は皆無ではないにも関わらず、日本の森林火災ではウルシのような熱発芽種子が注目されてきたが、今後、火災によって発生するもう一つの要因、煙の方を分離して研究を進めることが、生態系変化機構の解明には必要なかもしれない。実は、煙誘導発芽が最初に南アフリカで発見された報告は de Lange & Boucher (1990)であり、それからまだ15年程度しか経っていない。この発見は埋土種子の休眠特性が多様であることの1つの証明でもあろう。

2003年秋から長期在外研究員の立場で西オーストラリアを訪れる機会を得た。その際、実際に煙誘導発芽実験を見ることができた。見事なまでに無処理(対照)区土壌と煙処理区土壌では実生発芽数に差があった。2004年春には、西オーストラリア州州都パース内にあるキングズパーク植物科学実験施設の研究者達が、煙中の発芽促進物質を同定したと熱く語っていた(Flematti et al. 2004)。野外での煙発芽促進方法としては、土壌に煙を直接暴露する方法、煙を水中に通過させ発芽促進物質を溶出させた水を散布する方法、がこれまで考案されている。発芽促進物質を特定できた今、この発芽促進物質を直接散布することが計画されている。

煙誘導発芽は、西オーストラリアではボーキサイト採掘跡地において採掘時に表土を残し、そこに煙を浴びせることにより自生種の再生を促すといったような遷移的観点からみた生態系復元への応用が試みられている(図6) (Roche et al.

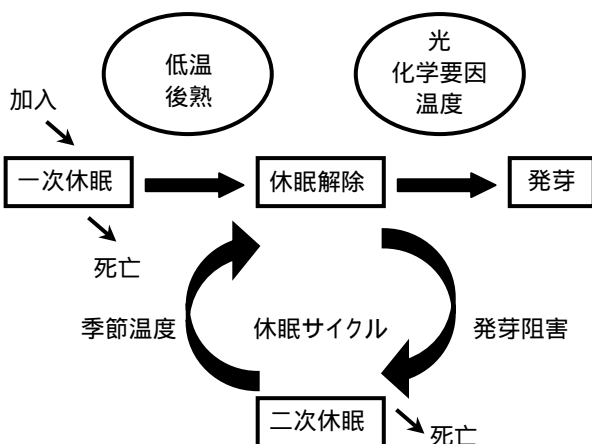


図5. かなり単純化された休眠を行う種子に関する休眠・発芽パターン変化。(Hilhorst & Karssen (2000)を改変)

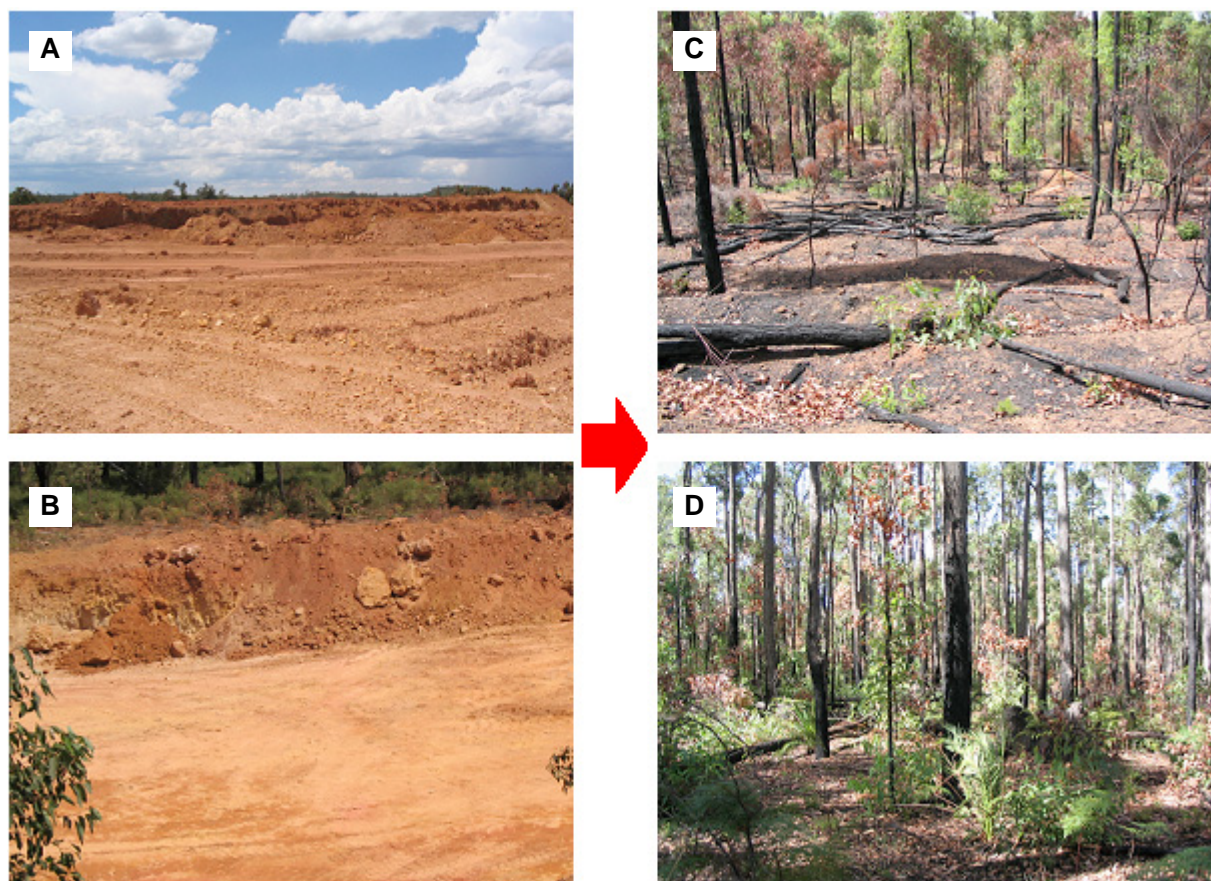


図 6. 西オーストラリアのボーキサイト採掘地における復元の試み。A: ボーキサイト採掘直後の景観。アルミニウムは地表面近くに集積しているため発破をかけ表層のみを採掘する。B: ボーキサイト採掘直後の採掘跡地と未採掘地の境界。まさに、地表面を剥いでいる。採掘を始めたばかりの頃には、そのまま放置したところもあるが、現在では、表土を採掘前に回収しておき採掘後に元に戻す復元促進措置を通常行っている。さらに、必要に応じて植林や在来種の播種を行う。初期には植林主体であったが、徐々に播種主体に方法は移行した。C: 採掘後に復元処置を施し 7 年を経過した採掘跡地。適当に間引きを行い、それらに火をつけ人工火災を行った直後に撮影した。人工火災により、埋土種子の発芽を促進させ、より早い復元を試みている。2003 年が人工火災を始めて行ったとのことで、結果が出るのはまだまだ先になるだろう。D: 採掘を行っていない森林を撮影したもの。樹皮が黒いことから分かるように、天然林では頻りに火災が発生しており、火災は西オーストラリアの生態系構造を決定する重要な要因である。復元目標は、この写真のような森林になることである。(露崎 撮影)

1997)。このように、一つの発見があると、その応用は目覚ましい速度で進むことがある。さらなる様々な種子休眠解除物質の発見や、その野外への応用へ発展していくことは疑いない。種子の発芽特性は、妖怪変化のように多様な変身をするが、これを退治するためには、分子から群集までを含めた広視野での研究が必要となることは間違いない。

なお、これらの内容は随時、以下のウェブページに公開していく予定であり、そちらをも参照されたい。

日本語ホームページ:

<http://hosho.ees.hokudai.ac.jp/~tsuyu/index-j.html>

英語ホームページ:

<http://hosho.ees.hokudai.ac.jp/~tsuyu/index.html>

謝辞

本稿を書く機会を与えて下さった、「植物科学の新展開 -分子から群集まで広視野研究をめざす-」シンポジウム実行委員(委員長 前島正義)各位に感謝いたします。また、これまでの研究が行えるきっかけを与えて下さった北海道大学博士課程時代の指導教官である吉田静夫先生に深謝いたします。西オーストラリアで煙誘導発芽の実際を見ることができたのも、博士時代に起因するものがあるように思えてならない。

参考文献

Adkins, S.W. & Peters, N.C.B. (2001) Smoke derived

- from burnt vegetation stimulates germination of arable weeds. *Seed Science Research* **11**: 213-222.
- Baskin, C.C. & Baskin, J.M. (1998) Seeds - ecology, biogeography, and evolution of dormancy and germination-. Academic Press, San Diego.
- de Lange, J.H. & Boucher, C. (1990) Autecological studies on *Audouinia capitata* (Bruniaceae). Plant-derived smoke as a seed germination cue. *South African Journal of Botany* **56**: 700-703.
- Flematti, G.R., Ghisalberti, E.L., Dixon, K.W. & Trengove, R.D. (2004) A compound from smoke that promotes seed germination. *Science* **305**: 977.
- Gross, K.L. (1990) A comparison of methods for estimating seed numbers in the soil. *Journal of Ecology* **78**: 1079-1093.
- Hilhorst, H.W.M. & Karssen, C.M. (2000) Effect of chemical environment on seed germination. In: Fenner, M. (ed). *Seeds: The ecology of regeneration in plant communities* (2nd edn). CABI Publishing, London. 293-309 pp.
- Ishikawa-Goto, M. & Tsuyuzaki, S. 2004. Methods of estimating seed banks with reference to long-term seed burial. *Journal of Plant Research* **117**: 245-248.
- Roche, S., Koch, J.M. & Dixon, K.W. (1997) Smoke enhanced germination for mine rehabilitation in the southwestern of Western Australia. *Restoration Ecology* **5**: 191-20.
- Telewski, F.W. & Zeevaart, J.A.D. (2002) The 120-yr period for Dr. Beal's seed viability experiment. *American Journal of Botany* **89**: 1285-1288.
- Ter Heerdt, G.N.J., Verweij, G.L., Bekker, R.M. & Bakker, J.P. (1996) An improved method for seed-bank analysis: seedling emergence after removing the soil by sieving. *Functional Ecology* **10**: 144-151.
- Traba, J., Levassor, C. & Peco, B. (1998) Concentrating samples can lead to seed losses in soil bank estimations. *Functional Ecology* **12**: 975-976.
- Tsuyuzaki, S. (1989) Contribution of buried seeds to revegetation after eruptions of the volcano Usu, northern Japan. *Botanical Magazine, Tokyo* **102**: 511-520.
- Tsuyuzaki, S. (1990) Revegetation dynamics in early successional stages of the volcano Usu, northern Japan, after the 1977-78 eruptions. 北海道大学学位審査論文.
- 露崎史朗 (1990) 埋土種子集団の研究法 -種子の教材利用-. 生物教材 **25**: 9-20.
- Tsuyuzaki, S. (1993) Seed viability after immersion in K_2CO_3 solution. *Seed Science and Technology* **21**: 479-481.
- 露崎史朗 (1993) 火山遷移は一次遷移か. 生物科学 **45**: 177-181.
- Tsuyuzaki, S. (1994) Rapid seed extraction from soils by a flotation method. *Weed Research* **34**: 433-436.
- 露崎史朗 (2001) 火山遷移初期動態に関する研究. 日本生態学会誌 **51**: 13-22.
- Tsuyuzaki, S. & Goto, M. (2001) Persistence of seedbank under thick volcanic deposits twenty years after eruptions of Mount Usu, Hokkaido Island, Japan. *American Journal of Botany* **88**: 1813-1817.
- Walker, L.R. & del Moral, R. (2003) *Primary succession and Ecosystem Rehabilitation*. Cambridge University Press, Cambridge.
- White, P.S. (1979) Pattern, process, and natural disturbance in vegetation. *Botanical Review* **45**: 229-299.