関西自然保護機構会報 *21* (*2*) : *103－109, 1999*

ヨシ原における埋土種子と植生の関わり

岐阜大学流域環境研究センター　安　島　美　穂

THE RELATIONSHIP BETWEEN THE SOIL SEED BANK AND ABOVE-GROUND VEGETATION IN REEDBEDS

Miho AJIMA *Institute for Basin Ecosystem Studies, Gifu University*

はじめに

土壌中に蓄積された生存している種子の集団である埋土種子集団は，散布後1年未満で土壌中から失われる季節的埋土種子集団（transient seed bank）と，少なくとも1年以上，土壌中に蓄積される永続的埋土種子集団（persistent seed bank）にわけられる（Thompson and Grime 1979）。季節的埋土種子集団をつくる種は，温帯の夏一年草などによくみられ，種子の休眠解除には低温処理が有効である場合が多い（Baskin and Baskin 1998）。そのため季節的埋土種子は，予測可能な生育不適期を過ごすための戦略としてつくられると考えられている（Thompson and Grime 1979）。一方，永続的埋土種子は休眠解除の条件として，温度変動や一時的な高温，光の照射などが必要な場合が多い。これらの条件は，撹乱跡地の環境条件と重なる部分が大きいため，種子の休眠解除の機構はギャップ検出機構として（鷲谷 1993），また埋土種子は撹乱跡地の植生回復や二次遷移の進行のための有効な材料として理解されている（Olmstead and Curtis 1947; 沼田ほか 1964a, b; Hirabuki 1988）。

湿地における埋土種子集団の研究の歴史は古く，Darwin（1857）やSalter（1857）にまで遡ることができる。これらの研究により，すでに湿地の土壌中には，その場の植生にはみられない種も含め，多くの種子が蓄積されていることが明らかにされている。1970年代以降からは，さまざまなタイプの湿原群落で埋土種子集団の研究が行われるようになってきた（Leck 1989）。それらの結果として，埋土種子が植生の再生や維持に果たす役割が解明されつつある。たとえば，北米プレーリーの湿原では，季節的な大規模な水位変動にともなう植生の劇的な変化には，埋土種子集団からの発芽個体が重要な役割を果たしていること（van der Valk and Davis 1978），土壌の凍結と融解による撹乱が頻発するアラスカの湿原で，*Carex bigelowii* が優占するためには，埋土種子の蓄積が重要であること（McGraw 1980; Ebersole 1988）などが明らかになっている。また，イギリスにおける大規模な種子発芽実験の結果，湿原に生育する種の種子には，発芽に変温条件を必要とするものが多いことも明らかにされている（Thompson and Grime 1983）。

ヨシは，温帯域を中心に広く世界中に分布する植物であるにもかかわらず（Haslam 1972），ヨシ群落を対象とした埋土種子集団の研究は世界的にみてもSmith and Kadlec（1983），Wilson *et al.*（1993）など非常に少数しかない。また，ヨシを対象とした種子や実生に関する研究もShay and Shay（1986），Welling *et al.*（1988），

Coops and van der Velde (1995), McKee and Richards (1996), Wijite and Gallagher (1996a, b)など少数にすぎない。

日本においては湿原に限らず，埋土種子集団の研究は非常に少数しかない。しかし，湿原の植物には種子を土壌中に蓄積する性質を持つものが多く見られることなどから（越水ほか 1997）近年注目されはじめ，徐々に研究が蓄積されつつある。ヨシ群落を対象とした研究では，埋土種子集団の組成や垂直分布から，各々の種の種子による個体群維持や更新の有効性を考察したものや（安島ほか 1996; 山本ほか 1996），土壌の播きだしによる植生復元の可能性を検討したもの（越水ほか 1997）などがある。これらの研究はいずれも水田放棄後の，湧水によって涵養されているヨシ群落でおこなわれている。その結果からは，チゴザサ，ホタルイ，ヤノネグサなど，いずれの埋土種子集団にも含まれる種が見出され，植生の維持における埋土種子集団の共通の機能がうかがえる。

ここでは，安島ほか(1996)に発表された神奈川県箱根町の仙石原湿原での研究を例に，ヨシ群落における植生と埋土種子集団の関係について述べる。

調査地と方法

調査地は，神奈川県西端の箱根仙石原湿原である（図 1）。仙石原湿原は古箱根火山の噴火により早川がせき止められてできた湖（仙石原湖）が，火山噴出物によって埋め立てられたところに成立した湿原である。年平均気温 12.4℃，年降水量 3072.7 mm という冷涼で多湿な気候条件のもと，約 5000 年前から湿原の状態が維持されてきた（井上ほか 1988）。仙石原湿原は，おもにヨシ群落とススキ群落からなる。かつては，火入れをおこなうことで半自然的に草原を維持し，ヨシを田

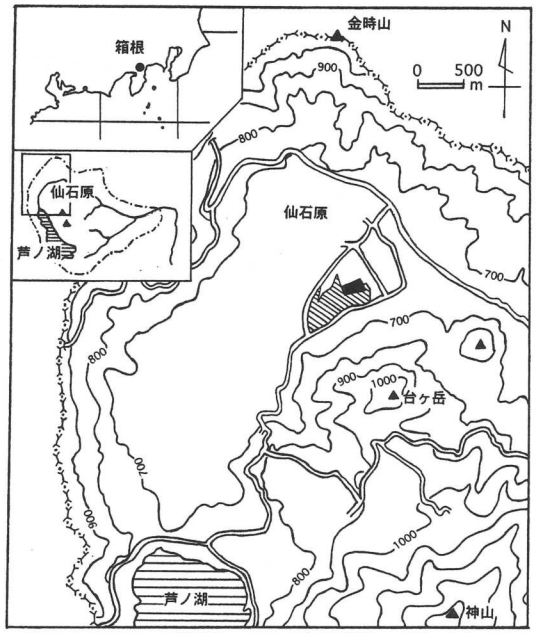


図 1　調査地の位置. 斜線部が湿原域，黒色が調査区域.

畑の緑肥などとして利用してきた。第二次世界大戦中には水田として開墾されたが，1960 年代には耕作が放棄され，再びヨシ群落が成立している。その後，人々の生活様式の変化にともない，草原の利用がなくなったことから，一時期火入れは中止されていたが，現在は湿原の景観維持の観点から，冬季に火入れがおこなわれている。調査をおこなったヨシ群落は，湿原全体の北西端に位置し，毎年，1 月または 2 月に火入れがおこなわれている（写真 1）。

埋土種子分析用の土壌サンプルの採取は，春季，夏季，秋季の 3 回おこなった。春季のサンプリングは，早春に発芽する種の発芽時期より前，夏季は発芽が終了して秋の種子散布がおこなわれる前，秋季は秋に集中する種子散布の終了後とした。土壌サンプルの大きさは 10×10×10 cm で，春季は 9 個，夏季と秋季は 10 個ずつサンプルを採取した。得られたサンプルは直接計数法によって分析をした。すなわち，サンプルを 0.5 mm メッシュ



写真1　仙石原湿原の冬季の火入れの様子（1994年1月25日）.



写真2　春季に採取した土壌サンプルから検出された種子.

のふるいの上で水洗し，ふるい上に残ったものの中から種子をより分けた。選別された種子（写真2）は種を同定した後，実体顕微鏡下で切断し，胚または胚乳が充実しているものを生存している種子とみなして記録した。

埋土種子集団と植生の比較のために，同一群落内で植生調査をおこなった。調査には，1×1mの方形区を5カ所設置し，区画内に生育するすべての維管束植物の個体数を種子発芽個体と栄養繁殖個体に分けて数える方法を用いた。栄養繁殖個体の場合の個体数とは，地上部のシュート数のことで，地下でつながっていても地上部が独立していれば別の個体とみなした。

結果と考察

埋土種子集団の構成種は，すべて地上の植生を構成する種だった。このような，埋土種子集団と植生の組成上の高い類似性は，Leck and Graveline (1979)，Levassor *et al.* (1990)，Willems (1995) などの研究にもみられる。逆に，植生の構成種は，埋土種子集団中には必ずしも含まれていなかった。たとえば，群落優占種であるヨシや，ヤマアワなどは土壌サンプル中からは検出されなかった。また，3回の調査を通じて，木本種の種子も検出されなかった。

埋土種子集団全体の密度は，秋季で最も高く，次いで夏季，春季の順だった（表1）。晩夏から秋季にかけては多くの群落構成種が種子散布をおこなうため，1年のうちでは秋季の埋土種子集団が最も高密度で種数も多くなると考えられる。秋季から春季にかけては，新たな種子散布のない冬季に種子が枯死や被食によって失われるため，埋土種子の密度は低くなる。そのため，チゴザサやチダケサシなどの種子は，秋季の埋土種子集団のみに多く含まれると考えられ，これらは季節的埋土種子集団を形成する傾向があるといえる。夏季の埋土種子集団からは，種子は枯死や被食だけでなく，発芽によっても失われている。温帯域の夏一年草には，休眠解除に低温処理が有効なものが多いので (Baskin and Baskin 1998)，夏季の埋土種子集団で多くの一年草の密度が下がっているのは，発芽によるものと考えられる。夏季の埋土種子集団では，発芽により失われている種子がある一方，早春に開花し，初夏までに種子を散布するツボスミレやハリガネスゲなどの種子は，すでに当年の種子散布を終了している。また，チゴザサやシカクイなどは，散布期間中にあたる。夏季の埋土種子集団の密度が春季のものよりも高かったのは，それらの種子が加わったからだと考えられ

表1　各季節のヨシ群落における埋土種子集団の組成と密度(平均±SD/0.1×0.1×0.1 m). (安島ほか 1996 より引用).

	生活形	春季	夏季	秋季
ヒメクグ	p	27.9±29.7	43.4±53.9	37.0±37.0
ハリガネスゲ	p	30.2±30.3	31.5±16.5	30.8±21.5
シカクイ	p	8.6± 6.0	16.1±11.2	30.6±25.0
アブラガヤ	p	6.8± 6.0	10.0± 9.9	18.7±18.4
チゴザサ	p	1.3± 2.6	5.5± 7.4	22.8±22.1
ゴウソ	p	2.3± 5.2	9.2±18.0	17.8±28.4
チダケサシ	p	1.7± 5.0	1.8± 2.0	20.9±29.9
ミズオトギリ	p	8.7± 6.0	7.4± 8.7	3.0± 2.9
ツボスミレ	p	6.3± 6.7	6.1± 6.7	5.1± 5.3
アシボソ	a	2.8± 3.7	0.3± 0.7	8.6±21.7
コシロネ	p	4.4± 4.9	3.2± 1.7	2.0± 1.5
ヘクソカズラ	p	2.6± 2.1	2.9± 3.2	3.6± 3.3
ヒメジソ	a	1.2± 1.5	1.2± 1.3	2.6± 3.7
エゾシロネ	p	1.7± 2.0	1.9± 3.8	1.4± 3.8
ツルマメ	a	0.3± 1.0	1.2± 1.9	3.1± 2.3
ヒメシロネ	p	1.7± 2.7	0.4± 1.3	2.0± 4.6
ウシクグ	a	1.9± 3.6	0.9± 2.2	0.3± 0.5
ホソバノヨツバムグラ	p	0.8± 1.0	0.3± 0.5	1.4± 1.1
ヤノネグサ	a	0.7± 0.9	0.1± 0.3	1.0± 0.9
ヌメリグサ	a	1.4± 3.4	0.1± 0.3	0.1± 0.3
アゼスゲ	p	0.4± 1.0	0.2± 0.4	0.2± 0.4
ヒメナミキ	p	0.1± 0.3	0.5± 0.7	0.2± 0.6
ミツバツチグリ	p	0.4± 1.3	0.2± 0.6	0.1± 0.3
アカバナ	p	0.1± 0.3	0.2± 0.6	0.3± 0.7
オニスゲ	p	0.7± 0.9	0.2± 0.6	
サワヒヨドリ	p	0.2± 0.4		4.2± 4.4
アキノウナギツカミ	a	0.1± 0.3		0.8± 1.0
クサレダマ	p		0.3± 0.5	0.7± 0.8
ススキ	p	0.3± 0.7		
カサスゲ	p	0.1± 0.3		
イボクサ	a	0.1± 0.3		
コブナグサ	a			0.7± 1.1
ミゾソバ	a			0.3± 0.9
イ	p			0.2± 0.6
ヌマトラノオ	p			0.2± 0.4
未同定		0.8± 1.4	1.3± 2.3	5.9± 9.0
計		116.7±75.1	146.4±84.3	226.0±96.2

生活形 a：一年草　p：多年草

る。

地上植生には，アシボソやヤノネグサ，ミズなど12種の一年草とヨシ，チゴザサ，シカクイなどの38種の多年草がみられた（表2)。一年草は種子発芽のみで更新するが，多年草は通常，種子発芽と栄養繁殖の両方で更新することができる。しかし，本群落の多くの多年草は，すべて栄養的に繁殖していた。特に，優占的に生育しているヨシ，チゴザサ，シカクイなどのイネ科やカヤツリグサ科の植物では，土壌中の種子の蓄積の有無に関わらず，栄養繁殖個体のみがみられた。これらの種にとっては，埋土種子は現存植生に対してあまり機能を持たないと考えられる。種子発芽個体と栄養繁殖個体の両方がみられた多年草は，ツボスミレ，エゾシロネなど10種で，すべて広葉草本だった。これらのことから，一年草やいくつかの多年生広葉草本にとっては，埋土種子は個体群維持に重要な役割を果たしていると考えられる。

表1　ヨシ群落の植生における夏季の種子発芽個体と栄養繁殖個体の密度(平均±SD/m²). (安島ほか 1996 より引用).

	生活形	種子発芽個体	栄養繁殖個体
アシボソ	a	119.8±67.1	
ヤノネグサ	a	72.4±64.1	
ミズ	a	60.0±48.3	
コブナグサ	a	29.8±45.7	
ツルマメ	a	27.8±37.2	
アキノウナギツカミ	a	20.6±20.7	
ミゾソバ	a	20.2±30.4	
ヒメジソ	a	17.2±17.3	
ヌメリグサ	a	11.0±24.6	
ヤブマメ	a	6.4± 8.4	
イボクサ	a	0.8± 1.1	
ウシクグ	a	0.2± 0.4	
ツボスミレ	p	48.0±37.5	165.2± 84.3
エゾシロネ	p	22.6±50.5	37.4± 50.1
ホソバノヨツバムグラ	p	14.2±20.2	19.0± 26.8
サワヒヨドリ	p	5.8± 8.0	1.4± 1.3
アカバナ	p	2.8± 6.3	20.4± 40.1
ヒメナミキ	p	3.8± 3.7	13.2± 13.3
マアザミ	p	2.2± 4.9	2.6± 2.6
コケオトギリ	p	1.4± 2.6	1.0± 2.2
ミズオトギリ	p	0.2± 0.4	19.2± 11.5
コシロネ	p	0.2± 0.4	16.0± 20.3
チゴザサ	p		626.4± 580.3
シカクイ	p		426.8± 206.2
ハリガネスゲ	p		407.8± 317.5
ヤマアワ	p		66.4± 36.0
ヨシ	p		57.2± 16.8
ヒメシロネ	p		53.2± 57.5
イ	p		52.6± 30.1
ヒメシダ	p		39.8± 25.9
アゼスゲ	p		30.6± 68.4
チダケサシ	p		24.0± 44.3
カサスゲ	p		18.6± 20.9
サワシロギク	p		16.6± 37.1
コウヤワラビ	p		13.2± 17.5
ゴウソ	p		13.2± 18.6
ミツバツチグリ	p		8.6± 19.2
クサレダマ	p		5.8± 3.7
クサイ	p		3.2± 7.2
ホタルイ	p		2.6± 5.8
スギナ	p		2.6± 4.3
オオチドメ	p		2.2± 4.9
トダシバ	p		2.0± 3.9
ヒメクグ	p		1.8± 2.5
ドクダミ	p		0.4± 0.9
オミナエシ	p		0.4± 0.9
ヌマトラノオ	p		0.2± 0.4
オトギリソウ	p		0.2± 0.4
カエデ属の一種	p		0.2± 0.4
ススキ	p		0.2± 0.4
	計	426.4±166.9	2172.4±1094.0

生活形 a：一年草　　p：多年草

特に，アキノウナギツカミ，ミゾソバ，ホソバノヨツバムグラはヨシ群落の火事跡植生でも，非焼失地に比べて多数の実生個体が出現しており（津田・冨士田 1994），本群落における個体群維持にも火入れとの関連が示唆される。

まとめ

日本の低湿地におけるヨシ原には，仙石原湿原に限らず，人々の生活と結びついて半自然的に維持されてきた所が随所にみられる。草原を維持し，利用するために加えられる火入れや採草などの撹乱は，地上部の生産器官の持ち去りを意味するため，その頻度やタイミングは，各々の種の再生能

力やフェノロジーにより，個体群にさまざまな影響を与える。またこれらの撹乱は，物理的環境変化として，地表面への直射光の照射，地温の変動幅の拡大，最高温度の上昇などを招く。さらにそれらは，埋土種子の発芽に影響を与えることが予想される。その結果，撹乱はヨシの勢力を適当に衰えさせ，さまざまな種に侵入の機会を与えていたと考えられる。半自然的なヨシ群落の場合，植生を特徴づけるものは多様な広葉草本であり，それらの個体群維持には種子発芽個体の存在，ひいては埋土種子集団の維持が欠かせない。

文　献

安島美穂・津田智・遠山三樹夫. 1996. 箱根仙石原湿原におけるヨシ群落の埋土種子集団. 植生学会誌 13: 1－10.

Baskin, C. C. & Baskin, J. M. 1998. Seeds: Ecology, biogeography, and evolution of dormancy and germination. Academic Press, San Diego, CA, USA.

Coops, H. & van der Velde, G. 1995. Seed dispersal, germination and seedling growth of six helophyte species in relation to water-level zonation. Freshwater Biology 34: 13－20.

Darwin, C. 1857. On the action of sea-water on the germination of seeds. Journal of the Linnean Society, London 1: 130－140.

Ebersole, J. J. 1988. Role of the seed bank in providing colonizers on a tundra disturbance in Alaska. Canadian Journal of Botany 67: 466－471.

Haslam, S. M. 1972. Biological flora of the British Isles *Phragmites communis* Trin. Journal of Ecology 60: 585－610.

Hirabuki, Y. 1988. Significance of viable seeds of several woody pioneers stored in the soil of a temperate mixed forest. Ecological Review 21: 163－168.

越水麻子・荒木佐智子・鷲谷いづみ・日置佳之・田中隆・長田光世. 1997. 土壌シードバンクを用いた谷戸植生復元に関する研究. 保全生態学研究 2: 189－200.

井上香世子・佐藤勝信・石原龍雄・袴田和夫. 1988. 仙石原湿原の四季. かなしん出版, 横浜.

Leck, M. A. 1989. Wetland seed bank. "Ecology of Soil Seed Banks" (ed. by Leck, M. A., Parker V. T. and Simpson, R. L.), pp. 283－305. Academic Press, San Diego, CA, USA.

————. & Graveline, K. J. 1979. The seed bank of a freshwater tidal marsh. American Journal of Botany 66: 1006－1015.

Levassor, C., Ortega, M. & Peco, B. 1990. The seed bank dynamics of Mediterranean pastures subjected to mechanical disturbance. Journal of Vegetation Science 1 : 339－344.

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.

McKee, J. & Richards, A. J. 1996. Variation in seed production and germinability in common reed (Phragmites australis) in Britain and France with respect to climate. New Phytologist 133: 233－243.

沼田真・林一六・小村登志子・大木薫. 1964. 遷移からみた埋土種子集団の解析 I. 日本生態学会誌 14: 207－215.

————・青木一子・林一六. 1964. 遷移からみた埋土種子集団の解析 II. とくに二次遷移初期のブタクサ群落について. 日本生態学会誌 14:

224－227.

Olmstead, N. W. & Curtis, J. D. 1947. Seeds of forest floor. Ecology 28: 49－52.

Salter, J. 1857. On the viability of seeds after prolonged submersion in the sea. Journal of the Linnian Society, London 1: 140－142.

Shay, J. M. & Shay, C. T. 1986. Prairie marshes in western Canada, with specific reference to the ecology of five emergent macrophytes. Canadian Journal of Botany 64: 443－454.

Smith, L. & Kadlec, J. A. 1983. Seed bank and their role during drawdown of a North American marsh. Journal of Applied Ecology 20: 673－684.

Thompson, K. & Grime, J. P. 1979. Seasonal variation in the seed banks of herbaceous species in ten contrasting habitats. Journal of Ecology 67: 893－921.

————. & ————. 1983. A comparative study of germination responded to diurnally-fluctuating temperatures. Journal of Applied Ecology 20: 141－156.

津田智・冨士田裕子. 1994. 釧路湿原の火事が湿原植生に与える影響 －1992年11月3日の火事の跡地に成立した群落の調査速報－. 群落研究 10: 11－16.

van der Valk, A. G. & Davis, C. B. 1978. The role of seed banks in the vegetation dynamics on prairie glacial marshes. Ecology 59: 322－335.

鷲谷いづみ. 1993. 種子発芽における環境モニター. 化学と生物 31: 382－384.

Welling, C. H., Pederson, R. L. & van der Valk, A. G. 1988. Recruitment from the seed bank and the development of zonation of emergent vegetation during a drawdown in a prairie wetland. Journal of Ecology 76: 483－496.

Wijite, A. H. B. M. & Gallagher, J. L. 1996a. Effect of oxygen availability and salinity on early life history stages of salt marsh plants. I. Different germination strategies of *Spartina alterniflora* and *Phragmites australis* (Poaceae). American Journal of Botany 83: 1337－1342.

————. & ————. 1996b. Effect of oxygen availability and salinity on early life history stages of salt marsh plants. II. Early seedling development advantage of *Spartina alterniflora* over *Phragmites australis* (Poaceae). American Journal of Botany 83: 1343－1350.

Willems, J. H. 1995. Soil seed bank, seedling recruitment and actual species composition in an old and isolated chalk grassland site. Folia Geobotanica & Phytotaxonomica, Praha 30: 141－156.

Wilson, S. D., Moore, D. R. J. & Keddy, P. A. 1993. Relationship of marsh seed banks to vegetation patterns along environmental gradients. Freshwater Biology 29: 361－370.

山本久美・石川慎吾・山中三男. 1996. 黒沢湿原の植生動態 －特に指定地における1993年から1995年にかけての動態－. 黒沢湿原植物群落調査報告書 75－118.