

霧多布湿原におけるヨシ群落の組成と埋土種子集団の関係

安島美穂・津田智

はじめに

植物群落の動態を考える際には、群落を構成する植物体の栄養成長や生殖成長にまつわる特性を明らかにすることが必要である。しかし同時に、植物体から散布された種子の休眠や発芽に関する機構を解明し、種子のステージを生活史の中に位置付けていく必要もある(中越 1981a)。埋土種子集団は、種子散布による種子の供給と、発芽や枯死、被食などによる消失により常に質や量が変動している(大賀 1995)。したがって、埋土種子集団を調べることは、散布後の種子の動態を知り、種子の散布から実生の定着までのステージを理解するのに有効である。生活史中に埋土種子の期間をもつことを繁殖戦略の一つとしている種には、遷移初期に出現する木本種が知られている(Olmstead & Crutis 1947; 中越 1981b; Hirabuki 1988)。これらの種は、攪乱が生じると直ちに発芽して個体群を形成する。このことを群落の遷移という観点からみると、攪乱直後にこれらの種の実生が出現することは、二次遷移が始まる原動力の一つとなっているといえる。遷移の途中相である草本群落の遷移と埋土種子集団の関係についての研究では、草本群落の埋土種子集団中には遷移の前段階と後段階の種が含まれており、埋土種子が遷移の推進力の一つであるといわれている(沼田ほか 1964)。

湿原では、冷湿で無気性の堆積環境が種子の死亡率を減少させている可能性や(Harper 1977)、水環境の特性が埋土種子の種組成や寿命に影響を及ぼしている可能性(Scneider & Sharitz 1986)が指摘されており、従来多くの研究者に興味をもたれてきた(van der Valk & Davis 1976,1978; Leck & Glaveline 1979; Hopkins & Parker 1984; Poiani & Johnson 1989; Wienhold & van der Valk 1989)。そしてその多くで埋土種子集団の密度や植生との相関について考察されているが、そこからは一定の見解が得られておらず、埋土種子集団のもつ機能に関しての議論もあまりおこなわれていない。この理由として、調査地の地理的条件や環境条件、調査時の季節、群落タイプなどの違いが考えられる。それと同時に、湿原には湿性遷移系列の途中相としての群落のほかに、気候的極相や土壌的極相の群落があり、群落の来歴や遷移系列上の位置が埋土種子集団のあり方に影響を与えている可能性もある。

ヨシは世界の亜寒帯から暖温帯にかけて分布し、地下水位が地表付近にあるような過湿な立地に大群落を形成する。ヨシ群落には、湿性遷移系列の途中相

にみられる一群落として、ハンノキやエノキの林に変化してゆくと考えられるものもあるが、霧多布湿原のヨシ群落は冷涼で過湿な環境条件のもとで長い間維持されている極相群落と考えられる。

本研究は、蓄積された種子が群落の維持や攪乱時の群落の再構築にどのような役割を果たすのか、他のヨシ群落の埋土種子集団の調査結果との比較から、環境条件や群落タイプの違うヨシ群落の埋土種子集団にどのような共通点や相違点があるのかを考察することを目的としておこなった。

方法

1995年8月に霧多布湿原のヨシ群落内で埋土種子集団の予備調査をおこなった。20×20cmの面積で、リター層を除いた地表から厚さ2cm土壌を2ヶ所で採取した。採取したサンプルは実験室に持ち帰り、5mmと0.5mmメッシュのふるいの上で水洗し、大型の根や不要な土壌粒子を取り除いた後、0.5mmのふるい上に残ったものを乾燥させた。このサンプルの中から肉眼およびルーペで種子を選別し、種の同定をおこなった。同定した種子は実体顕微鏡下で切断し、胚または胚乳が確認されたものを生存しているものとみなしてその数を記録した。

以上の予備調査により、埋土種子集団の密度や種組成の概要を把握する。同じヨシ群落である仙石原湿原での埋土種子集団の研究の結果、埋土種子の動態を知るためには春期の発芽前に土壌をサンプリングすることが望ましいことが明らかとなった（安島 未発表）。そのため埋土種子集団の本格的な調査は、1996年5月に予備調査と同様の調査をリター層と深さ10cmまでの土壌について10ヶ所でおこなう予定である。

埋土種子集団と植生の比較のために、1995年8月に群落構成種の個体数調査をおこなった。調査は、埋土種子集団の予備調査をおこなった地点に近接したヨシ群落内に1×1mの方形区を5ヶ所設定し、その中に生育する全維管束植物の個体数を、実生個体と栄養繁殖個体に分けて数えた。こ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

埋土種子集団の調査結果を表1に示した。2ヶ所の土壌サンプル中から検出された総種子粒数は37粒（462.5粒/1 m²×2 cm）、総出現種数は18種（未同定8種を含む）であった。どの種も種子粒数は少なく、2サンプルの合計でも4粒以下で、埋土種子集団中で優占的にみられる種はなかった。

植生調査の結果を表2に示した。調査をおこなった5ヶ所の方形区での総出現種数は17種だった。種子繁殖のみをおこなった種は、ミゾソバ、キツリフネ、アキノウナギツカミの3種で、全て一年草だった。種子繁殖と栄養繁殖の両方をおこなった種は、ドクゼリ、アキカラマツ、エゾシロネの3種だった。栄養繁殖のみをおこなった種はヨシ、イワノガリヤス、オオカサスゲ、オニイチゴツナギ、オオヨモギなど11種の多年草で、本群落の主要構成種のほとんどがここに含まれていた。どの地点でもヨシが優占しており、個体数も多かったが、その下層には、イワノガリヤスが繁茂するタイプ（地点2、5）とオオカサスゲが繁茂するタイプ（地点3、4）、オニイチゴツナギが繁茂するタイプ（地点1）があった。オオヨモギ、ミズドクサ、エゾノレンリソウ、ミゾソバ、キツリフネ、ドクゼリの6種は常在度が高く、どの地点でも生育個体がみられた。

植生調査で種子繁殖個体がみられたミゾソバ、キツリフネ、アキノウナギツカミ、ドクゼリ、アキカラマツ、エゾシロネの6種の内、埋土種子集団中にその種子が確認されたのは、キツリフネ、アキノウナギツカミ、ドクゼリの3種だけであった。群落優占種であるヨシの種子は1粒も検出されなかった。ヨシ以外の群落中に多くみられる種で、埋土種子集団中にその種子が確認されたのはオオカサスゲだけであった。埋土種子集団の構成種は、群落構成種と共通しているものが多く、地上に成立している植生を反映していた。しかし、埋土種子集団中の種子密度と植生中の個体密度は必ずしも対応していない。また、エゾノヨロイグサ、ツメクサ、シロツメクサは群落構成種には含まれず、埋土種子集団中のみから検出された。

考察

埋土種子集団の調査は春先の発芽が終了し、当年の種子はまだ散布されていない夏季におこなわれた。そのため予備調査の結果は、年間で最も種子の蓄積が少ない時期のものと考えられる。しかし本群落の埋土種子集団の密度は極端に低く、種子の蓄積が非常に少ない。他の様々なタイプの湿地での埋土種子集団の調査例と比較しても（Leck 1989）、霧多布湿原のヨシ群落における埋土

種子集団の密度はかなり低いレベルである。Chippindale & Milton(1934)、McGraw(1980)、Moore & Wein(1977)、Leck & Graveline(1979)など多くの報告からも埋土種子集団の密度は、一般に地表面に近いほど高く、地下深くなるにつれて低くなる。したがって、本調査地の埋土種子集団の密度は、地下深くまで考慮に入れても非常に低いと考えられる。今回調査をおこなったヨシ群落は降雨時には冠水する、地下水位が非常に高い地域である。したがって、地表水による種子の地表面落下後の大規模な移動が予想され、それが低い種子密度に影響を与えている可能性がある。

ヨシやイワノガリヤス、オオカサスゲなど主要構成種の多くは、栄養的に繁殖しており、埋土種子集団中に種子の蓄積がほとんど、あるいは全く無い。したがって個体群の維持に際して、栄養繁殖の役割は非常に大きい。栄養繁殖と種子繁殖の両方をおこなう多年草についても全個体数に占める種子繁殖個体の割合は3種とも低く、栄養繁殖に依存しているといえる。一年草は全ての生育個体が種子繁殖個体であるため、個体群維持に果たす種子の役割は大きい。しかし、予備調査（夏季）の埋土種子集団から、それらの種子はほとんど検出されていない。したがって一年草の種子は、土中に長く蓄積されるよりも生育に不適な冬季を過ごすことに適応したものであると考えられる。以上のことより霧多布湿原のヨシ群落では、一年草以外の種子繁殖個体が個体群維持に重要な役割を果たしているとは考え難く、土中に長く蓄積される種子がヨシ群落の維持に果たす役割は小さいと推察される。同じヨシ群落である箱根仙石原湿原の火入れや釧路湿原の火事後の植生の変化を調べた例では、攪乱後に実生個体の増加がみられ、それが将来にわたって植生に影響を及ぼす可能性が指摘されている（津田ほか 1992; Tsuda & Kikuchi 1993）。これらの実生個体は多くが埋土種子集団から発芽してきたものと考えられ、攪乱時における埋土種子の機能が推測される。しかし本調査地の場合、埋土種子の蓄積が非常に少ないためそのような機能がある可能性も少なく、より詳細な調査が必要である。

1996年春季におこなう埋土種子集団の調査で得られた結果から、個々の種の種子の動態を予測し、それぞれの種にとって種子がどのような役割を果たし、生活史中のどのような位置を占めているのかを考察する予定である。また霧多布湿原のヨシ群落の埋土種子集団の結果を各地のヨシ群落のものと比較し、ヨシ群落の埋土種子集団の共通性や地理的条件や群落タイプの相違からもたらされる違いについての考察もおこなう。

文献

- Chippindale H.G.& Milton W.E.J.(1934) On the viable seeds present in the beneath pastures. *Journal of Ecology* 22:508-531.
- Harper J.L.(1977) *Population biology of plants*. Academic Press London 892pp.
- 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.
- Hopkins D.R.& Parker V.T.(1984) A study of the seed bank of salt marsh in northern San Francisco Bay. *American Journal of Botany* 71:348-355.
- Leck M.A.(1989) Wetland seed banks. *Ecology of Soil Seed Banks* 283-305 Academic Press London.
- Leck M.A.& Graveline K.J.(1979) The seed bank of freshwater tidalmarsh. *American Journal of Botany* 66:1006-1015.
- 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.
- Moore J.M.& Wein R.W.(1977) Viable seed population by soil depth and potential site recolonization after disturbance. *Canadian Journal of Botany* 55: 2408-2412.
- 中越信和(1981a) 森林の下の土に埋もれている種子群 種子の科学. 101-124 研成社.
- 中越信和(1981b) 再度山の森林群落における埋土種子集団の研究. 再度山永久植生保存地調査報告書 69-94.
- 沼田真・林一六・小村登志子・大木薫(1964) 遷移から見た埋土種子集団の解析. *日本生態学会誌* 14:207-215.
- 大賀宣彦(1995) 埋土種子集団研究の意義. *現代生態学とその周辺*. 141-149 東海大学出版会.
- Olmstead N.W.& Curtis J.D.(1947) Seeds of forest floor. *Ecology* 28:49-52.
- Poiani K.A.& Johnson W.C.(1989) Effect of hydroperiod on seed-bank composition in semipermanent prairie wetlands. *Canadian Journal of Botany* 67: 856-864.
- Scneider R.L.& Sharitz R.R.(1986) Seed bank dynamics in a southeastern riverine swamp. *American Journal of Botany* 73:1022-1030.
- 津田智・富野美子・持田幸良・遠山三樹夫(1992) 箱根仙石原のヨシ群落に対する火入れの影響. *箱根湿生花園研究報告* 5:893-100.
- Tsuda S.& Kikuchi T.(1993) Vegetation change after a fire at Kushiro marsh, Hokkaido, Japan, with special reference to seedling emergence. *Journal of Phytogeography & Taxonomy* 41:85-90.

- van der Valk A.G.& Davis C.B.(1976) The seed bank of prairie glacial marshes. Canadian Journal of Botany 54:1832-1838.
- van der Valk A.G.& Davis C.B.(1978) The role of seed banks in the vegetation dynamics of prairie glacial marshes. Ecology 59:322-335.
- Wienhold C.E.& van der valk A.G.(1989) The impact of duration of drainage on the seed banks of northern prairie wetlands. Canadian Journal of Botany 67:1878-1884.

Relationship between Soil Seed Bank and Vegetation
in a *Phragmites Australis* Community in the Kiritappu Mire,
Northeast Japan

Miho AJIMA & Satoshi TSUDA

Soil seed bank and vegetation were studied at a *Phragmites australis* community in the Kiritappu Mire, northeast Japan, in August 1995. Few seeds were found in the soil in this community, compared with previous studies in other wetlands. Main component species of this community were regenerated by vegetative sprout, not by seed germination. Even their seeds were not found in the soil at all. Maintenance of this community depends mainly on vegetative reproduction. In general, maintenance of population depends on seed germination in case of annual species, however, few seeds of annuals were detected from the soil of summer samples in this study. It means that seedlings of annuals were germinated from seeds dispersed in the previous year. They are more adaptable to pass the unfit season for growth than to reserve in soil during long time. We are going to study the soil seed bank of this community in the next spring before seed germination.

表1. 検出された埋土種子粒数(20×20×2cm).

	1	2	計
オカサゲ	2	2	4
不明1	1	3	4
エゾノヨロイグサ		4	4
クサヨシ?	1	2	3
オオスズメノカタビラ	3		3
ヤチカラスゲ	1	1	2
ドクゼリ	2		2
スゲ属sp.1	2		2
スゲ属sp.2	2		2
アキノウナギツカミ		2	2
不明2		2	2
キツリフネ	1		1
アカザ科sp.	1		1
キ科sp.	1		1
シロツメクサ		1	1
不明3		1	1
ツメクサ		1	1
エゾイラクサ		1	1
計	17	20	37

表2. 植生調査の結果(個体数/1×1m).

	種子発芽個体					栄養繁殖個体				
	1	2	3	4	5	1	2	3	4	5
種子繁殖のみをおこなった種										
ミヅバ	9	16	25	74	33					
キリクネ	10	7	24	9	2					
アキウギツクミ	1	2			15					
種子繁殖と栄養繁殖の両方をおこなった種										
トクゼリ					5	16	20	15	6	52
アキラツツ				1					21	
エビソクネ				1					11	
栄養繁殖のみをおこなった種										
ヨシ						92	84	94	76	108
ウツギ							57			92
ウツギ						2	2	34	53	15
オニチゴツクミ						71		6		6
オモトギ						1	13	17	20	18
ミズトクサ						18	5	16	16	12
オオバコ								7	36	
エビソクネ						1	4	6	6	4
チヌクサ							2			1
コウキ									2	
エビソクサ										1
計	20	25	49	85	55	201	187	195	247	309