

# 修 士 学 位 論 文

## 松木日向緑地における コナラからシラカシへの遷移過程で 微地形と土壌水分量が 両種の実生動態に与える影響

指導教員

鈴木 準一郎 教授

2020 年 1 月 10 日 提出

首都大学東京大学院

理学研究科

生命科学 専攻

学修番号 18846428

氏 名 西脇 花恵

## 学位論文要旨（修士（理学））

論文著者名：西脇 花恵

論文題名：松木日向緑地におけるコナラからシラカシへの遷移過程で微地形と  
土壌水分量が両種の実生動態に与える影響

放棄されたコナラ林では、コナラからシラカシへの優占種の遷移が広く知られている。東京都八王子市にある首都大学東京南大沢キャンパス内の松木日向緑地では、コナラの稚樹は少なくシラカシの稚樹が多く、この遷移の過程にある。ただし、松木日向緑地では、コナラとシラカシの実生の分布は微地形によって異なり、コナラ実生は谷で少なく、シラカシ実生は谷で多く尾根で少ない。このことから、遷移の進行が微地形によって異なると考えられる。本研究では、なぜ実生の分布が微地形間で異なるのかを明らかにし、コナラからシラカシへの遷移の不均質性を生みうるメカニズムについて議論することを目的とする。そこで、発芽と実生の生残のそれぞれの過程で微地形による違いがそれぞれの種で見られるかを検討するため、実生動態調査と播種実験を緑地で行なった。また、微地形で異なると予測される環境要因の 1 つである土壌水分が、2 種の実生動態に与える影響を明らかにするため、圃場で栽培実験を行なった。

コナラとシラカシを対象に、実生の出現と生残の調査から個体群動態を、堅果を林床に播種した実験から発芽率を、緑地で調べた。松木日向緑地に既設の 4 m × 616 m のベルトランセクト内に、1 m × 2 m の調査区を 95 個設定し、調査区中のコナラ・シラカシ実生をマークし計数した。この測定を、2017 年 7 月～2019 年 9 月に 14 回実施した。播種実験では、2017 年 12 月に、90 cm × 90 cm の播種区を 24 個設定し、それぞれの種の堅果を 50 個ずつ播種して、実生動態調査時に調査と同様にマークし計数した。

各回の調査で見られた実生の総数は、コナラでは 2018 年 5 月に最も多く、831 個体 (4.37 /m<sup>2</sup>)、シラカシでは 2018 年 10 月に最も多く、954 個体 (5.02 /m<sup>2</sup>) だった。4 月からの 1 年間に出現した実生を当年生実生とすると、両種とも 2018 年に最も多く、コナラで 1093 個体 (5.75 /m<sup>2</sup>)、シラカシで 747 個体 (3.93 /m<sup>2</sup>) だった。2018 年 4 月からの 1 年間に出現した当年生実生の各調査区あたり累計数と、それらの実生の 2019 年 9 月時点での生残率を微地形間で比較すると、コナラでは生残率が谷で低い傾向が見られた。シラカシでは当年生実生が谷で多く尾根で少ない傾向が見られた。これらは、先行研究で明らかになった、コナラ実生は谷で少なく、シラ

カシ実生は谷で多く尾根で少ないという実生分布と一致した。播種区で 2018 年 4 月からの 1 年間に出現した実生数を播種した堅果 50 個あたりの発芽率とし、微地形間で比較すると、シラカシの発芽率は谷で高く尾根で低いという傾向が見られた。これも、シラカシ実生は谷で多く尾根で少ないという実生分布と一致した。以上より、コナラは実生の生残、シラカシは発芽の段階で微地形による違いが見られ、遷移の進行は、谷では速く、尾根では遅いと予測できる。実生の動態が微地形で最も顕著に異なる成長段階は、遷移の過程で交代しつつある優占種 2 種によって異なり、遷移進行の不均質性の原因である可能性が示唆された。

栽培実験では、土壌水分と種を 2 要因とした。土壌水分は、微地形によって異なる環境要因の 1 つであり、コナラ実生の生残に影響し、微地形によるコナラの実生数の違いをもたらしたと考えた。谷での生残の低さから、土壌水分が多いと成長しにくいと予測した。そこで、給水頻度を 2・4・8 日毎とする 3 水準の給水处理を、2019 年 8 月 22 日から 64 日間、コナラとシラカシの実生に施した。コナラでのみ給水頻度の効果が見られ、予測とは逆に給水頻度が高いほど成長した。このことから、松木日向緑地における谷でのコナラ実生の生残率の低さは、土壌水分に起因するとは結論できなかった。本実験は自然光下で実施したため、植物に強く影響する土壌水分条件を再現できなかったのかもしれない。

遷移の進行の不均質性が生じる過程を明らかにするため、実生動態の微地形間の違いを生む環境要因を特定するには、環境条件のより詳細な調査とそれを再現した実験が必要である。

Effects of fine-scale topographies and soil moisture content  
on seedling dynamics in successional process  
from *Quercus serrata* to *Quercus myrsinifolia* at Matsugihinata forest

NISHIWAKI, Hanae

Matsugihinata forest is an abandoned coppice forests located in Tokyo Metropolitan University Minamiosawa campus in Hachioji-city in Tokyo. The forest experience, the succession of dominated species from *Quercus serrata* to *Quercus myrsinifolia*. In the forest, there are few young trees of *Q. serrata* but are many young trees of *Q. myrsinifolia*. Actually, there are a very few seedlings of *Q. serrata* in a fine-scale valley, and many seedlings in a fine-scale ridge. But there are a few seedlings of *Q. myrsinifolia* in a fine-scale ridge. This suggests that progress of succession differs depending on fine-scale topographies. The purpose of this study is to reveal why distribution of seedlings differs depending on fine-scale topographies, and to argue the mechanism to cause temporal heterogeneity of succession. Dynamics of seedlings and a germination experiment was conducted in the forest. The experiments aim to determine which stages from germination of acorns to sapling establishment are the most critical to the seedling survival, and to evaluate the differences in stages between valleys, slopes, and ridges at fine scale in each species. We also conducted growth experiment of seedlings of *Q. serrata* and *Q. myrsinifolia* to reveal the effects of soil moisture contents that is one of the variable environmental factors according to fine-scale topographies.

Seedling dynamics of *Q. serrata* and *Q. myrsinifolia* was assessed 95 plots with 2 m  $\times$  1 m in the 4 m  $\times$  616 m belt transect established in 2014. Seedlings within a plot were counted 14 times from July 2017 to September 2019. Germination experiment was conducted in the 24 germination plots with 90 cm  $\times$  90 cm along the 4 m  $\times$  616 m belt transect. In the germination plot, 50 acorns of each species were regularly arranged on forest floor. Seedlings within a germination plot were counted 8 times from March 2018 to September 2019.

The total number of seedlings of *Q. serrata* was the most abundant, 831 (4.37 /m<sup>2</sup>) in May 2018 and that of *Q. myrsinifolia*, 954 (5.02 /m<sup>2</sup>) in October 2018. Current year seedlings emerged from April by March in the coming year were the most abundant in 2018 in both species, and 1093 (5.75 /m<sup>2</sup>) for *Q. serrata*, and 747 (3.93 /m<sup>2</sup>) for *Q. myrsinifolia*. Survival of *Q. serrata* tended to be low in fine-scale valleys, but current year seedlings of *Q. myrsinifolia* often large in fine-scale valleys and small on fine-scale ridges. These results were consistent with the known distribution of seedlings that seedlings of *Q. serrata* are rare in fine-scale valley but that of *Q. myrsinifolia* are abundant in fine-scale valleys and rare on fine-scale ridges. Total number of seedlings emerged from April 2018 by March 2019 in a germination plot was regarded as the germination percentage per 50 acorns. Germination percentage of *Q. myrsinifolia* was often large in fine-scale valleys and small on fine-scale ridges, which was also consistent with the known distribution. From the above, the critical stage for seedling survival differed between fine-scale topographies and also between species. In *Q. serrata*, the stage of seedlings was crucial for their survival while

the stage of germination, in *Q. myrsinifolia*. Thus, processes of succession moved more in fine-scale valleys but stayed on fine-scale ridges.

The growth experiment had a two-way factorial randomized block design: seedlings were grown under combinations of species and frequency of water supply. Various watering frequencies cause differences in soil moisture in that would be similar to those due to fine-scale topographies. I hypothesized differences in soil moisture contents responding to fine-scale topographies affected seedling survival of *Q. serrata* and causes differences in number of seedlings because of low seedling survival rates of *Q. serrata* in fine-scale valleys and reduction in growth rates in drenched soils. Therefore, water supply treatment with three levels of frequencies, every 2, 4, and 8 days, was applied to the seedlings of *Q. serrata* and *Q. myrsinifolia* for 64 days from August 22th 2019. The effects of water supply treatment occurred only in seedlings of *Q. serrata*. They grew more under more frequent water supply, which was contradictory to my prediction. Therefore, the prediction that high soil-moisture contents cause low survival of *Q. serrata* seedlings in valleys was not supported. Direct sunlight exposure might have enhanced transpiration from leaves and evaporation from soil in this experiment. Therefore, pot soils could not carry enough water to diminish growth of *Q. serrata* seedlings.

The experimental conditions that would represent to soil moisture contents in fine-scale valleys, slopes or on ridges at Matsugihinata forest, clarify the roles of soil moisture in differences in seedling dynamics between fine-scale topographies and thus mechanism to bear heterogeneity of succession processes.

目次	
要旨	2
英文要旨	4
序論	7
1章 実生動態調査と播種実験	
背景	9
方法	10
結果	13
考察	15
2章 栽培実験	
背景	17
方法	18
結果	20
考察	21
結論	23
謝辞	25
引用文献	26
表	28
図	29

## 序論

コナラ林は全国に広く分布し、その多くが人に利用されてできた二次林である。しかし、薪炭林や農用林の需要低下による放棄に伴い、その植生は変化している。放棄されたコナラ林では、コナラ(*Quercus serrata*)からシラカシ(*Quercus myrsinifolia*)への優占種の遷移が広く知られている(奥富ら 1976, 大久保・加藤 1996, 加藤ら 1996)。コナラは落葉樹、シラカシは常緑樹であり、この遷移の主要因には、冬季の物質生産の違いがあげられる(Takenaka 1986)。また、コナラは「陽樹」、シラカシは「陰樹」とされ、このような「陽樹から陰樹へ」の遷移は非常に一般的だと言われている(嶋田ら 2016)。松木日向緑地は首都大学東京南大沢キャンパス内の緑地であり、放棄されたかつてのコナラ林である。コナラの稚樹は少なくシラカシの稚樹が多いこの緑地では、コナラは更新しておらず、コナラからシラカシへの遷移の過程にある(松澤 2016)。

遷移に関する研究は、緑地や森林など生態系レベルでは一様であるという前提に基づいたものが多い(奥富ら 1976, 上條 2011)。だが、松木日向緑地では、コナラとシラカシの実生分布が微地形によって異なり、コナラ実生は谷で少なく、シラカシ実生は谷で多く尾根で少ない(松澤 2016)。実生という成長段階では、個体数が減りやすく、その後の成木の分布に強く影響する(Grubb 1977)。その実生数の違いから、微地形によって遷移の進行が異なると考えられる。微地形による実生動態の違いに関する研究はあるが(Ashton 1995, Nagamatsu et al. 2002)、それが遷移の進行に不均質性を生む可能性について議論しているものは少ない。

本研究では、どのように実生数が微地形間で異なるのかを明らかにし、コナラからシラカシへの遷移の不均質性を生みうるメカニズムについて議論することを目的とする。そこで、コナラとシラカシにおいて、発芽および実生の過程で、微地形による生残の違いが見られるかを検討するため、実生動態調査と播種実験を緑地で行なった。また、微地形で異なると予測される環境要因の1つである土壌水分が、2種の実生動態に与える影響を明らかにするため、圃場で栽培実験

を行なった。



## 1章 実生動態調査と播種実験

### 背景

樹木の定着の初期過程は、種子の散布、散布された種子の発芽出現、出現した実生の生残、という段階に分けることができ、これらのどの段階も個体数の減少が大きく、樹木の生活史において重要である(Grubb 1977)。序論で述べたように、松木日向緑地ではコナラとシラカシの実生数が微地形によって異なり、コナラ実生は谷で少なく、シラカシ実生は谷で多く尾根で少ない(松澤 2016)。このような実生数の違いは、先に述べた樹木の定着の初期過程の中で生じると考えられる。

実生数がどの段階で微地形の影響を受けるのかを明らかにするため、実生動態調査と播種実験を緑地で行なった。コナラとシラカシを対象に、調査区内の実生の出現と生残の調査から個体群動態を、堅果を林床に播種した実験から発芽率を、緑地で調べた。これらの結果を種間と微地形間で比較し、遷移への影響を検討した。

## 方法

### 調査地

首都大学東京南大沢キャンパスの松木日向緑地(東経 139度22分、北緯 35度37分)を調査地とした。松木日向緑地は、首都大学東京南大沢キャンパスが存在する丘陵上の南側、稜線の縁に沿って広がる約 13 haの斜面林であり、開発前の地形を維持している(鈴木・鈴木 2009)。この緑地のある八王子の年平均気温は 14.4℃、年平均降水量は 1602.3 mm、最高月平均気温は 26.1℃(8月)、最低月平均気温は 3.2℃(1月)である(気象庁ホームページ; [http://www.data.jma.go.jp/obd/stats/etrn/index.php?prec\\_no=44&block\\_no=0366&year=&month=&day=&view=](http://www.data.jma.go.jp/obd/stats/etrn/index.php?prec_no=44&block_no=0366&year=&month=&day=&view=))。

### 実生動態調査

調査地の実生の個体群動態をあきらかにするため、2 m<sup>2</sup>の調査区を95個設け、コナラ・シラカシの実生の出現と枯死を2017年7月から2019年9月まで記録した。2 m<sup>2</sup>の調査区は、松澤 (2016) が設置した 1 m × 4 mのプロットで構成される 616 m × 4 mのベルトランセクトから95個のプロットを抽出し、その北側半分の 1 m × 2 mを調査区とした。616個の各プロットは、西端のプロットを基準とした相対標高が測定されており、それに基づいて谷、東斜面、西斜面、尾根のいずれかの地形に区分されている。各地形は、あるプロットの相対標高が、そのプロットを挟む前後15個ずつのプロットの相対標高平均よりも小さければ谷、片側より大きく、反対側より小さければ東もしくは西斜面、両方よりも大きければ尾根、とされている。ベルトランセクトの両端からの15個は周囲の地形から東斜面とされている。調査区の抽出は、各地形区分で全体の約15%が含まれるよう数を設定し(表1)、ランダムに行なった。

高さ 0.5 m未満のコナラ・シラカシの実生数を2017年7月から2019年9月までに14回(表2)、調査区ごとに測定した。また、出現時期を区別するため、調査回ごとに異なる色のポリエチレンで被覆された針金(ポリエチレンタイ、トラスコ

中山株式会社) でマークした。

### 播種実験

調査地現地での発芽率を明らかにするため、播種区を24個設け、一定数のコナラ・シラカシの堅果を播種し、実生の出現と枯死を記録した。95個の調査区から、各地形区分から6個をランダムに抽出し、調査区の 2 m南の林床に 90 cm × 90 cmの播種区を合計24個設置した。堅果は、2017年10~12月に松木日向緑地のベルトトランセクト外の複数箇所から採集し、塩水選（堅果を3%の食塩水に入れ、浮いたものを除去）した後、播種まで冷湿保存（湿らせたバーミキュライト中に4℃で保存）した。2017年12月に、各播種区で表土約5 cmを耕し、その場にあった堅果を除去した後、コナラとシラカシの堅果を各種50個播種した。播種区を4分割し、北西と南東の分画にコナラの堅果を25個ずつ、北東と南西の分画にシラカシの堅果を25個ずつ、等間隔に規則分布するように播種した。対象種堅果の二次散布と食害を避けるため、播種した堅果の上から林床を網目 1 cmの亀甲金網で被覆した。

2018年以降の実生動態調査時に(表2)、播種区でも出現した実生にマークし計数した。本研究では、「発芽」とは、播種した堅果が本葉を展開するまで成長することを意味する。

### 解析方法

本論文では、2018年4月からの1年間に出現した当年生実生の各調査区あたりの累計数を、2018年の当年生実生数とする。また、各播種区で2018年4月からの1年間に発芽した実生の累計数を、播種した堅果50個あたりの発芽率とする。そして、これらの累計された実生の2019年9月時点の生残を、生残率とする。

結果の解析には、統計解析ソフト R 3.5.1 GUI 1.70 El Capitan build (R Foundation for Statistical Computing, 2016) を用いた。応答変数を2018年の当年生実生数・生残率・発芽率、説明変数を種または微地形とした一般化線形モ

デルを用いて解析した。確率分布は2018年の当年生実生数で負の二項分布、生残率・発芽率で二項分布とし、尤度比検定を行なった。

## 結果

### 実生総数の変化

各回の調査で見られた実生の全調査区の総数は、コナラでは2018年5月に最も多く、831個体 ( $4.37/\text{m}^2$ ) だった。シラカシでは2018年10月に最も多く、954個体 ( $5.02/\text{m}^2$ ) だった。コナラ実生は2018年の4～5月に増加したが、2019年の同月には増加しなかった。そのため、2018年の5月には831個体 ( $4.37/\text{m}^2$ ) 存在したのに対し、2019年の5月には232個体 ( $1.22/\text{m}^2$ ) のみ存在した。シラカシ実生は2017年、2018年、2019年の毎年7～10月にかけて増加した。コナラ実生が増加した2018年の4～5月の2回以外の調査回では、シラカシの実生数がコナラを上回った(図2)。

4月からの1年間に出現した実生を当年生実生とすると、その数は両種とも2018年に最も多く、コナラは1093個体 ( $5.75/\text{m}^2$ )、シラカシは747個体 ( $3.93/\text{m}^2$ ) だった。そのため、この後の実生動態調査結果の解析には2018年のデータを用いる。

これ以降、2018年4月からの1年間に出現した当年生実生の各調査区あたりの累計数を、2018年の当年生実生数とする。また、2018年4月からの1年間に発芽した実生の各播種区あたりの累計数を、播種した堅果50個あたりの発芽率とする。また、これらの累計された実生の2019年9月時点の生残を、生残率とする。

### 種間比較

2018年の当年生実生数は、種間で有意な差が見られなかった。2018年の当年生実生の生残率は、種間で有意な差が見られ、コナラはシラカシより低かった。発芽実生の生残率も、種間で有意な差が見られ、コナラはシラカシより有意に低かった。また、発芽率でも種間で有意な差が見られ、コナラはシラカシより低かった(図3)。

### 微地形間比較

コナラでは、2018年の当年生実生数には、微地形間で有意な差が見られなかった。一方、シラカシでは、2018年の当年生実生数には、微地形間で有意な差が見られ、シラカシ実生は谷で多く尾根で少ない傾向が見られた。2018年の当年生実生の生残率は、コナラシラカシとも微地形間で有意な差が見られ、コナラでは谷で低い傾向が、シラカシでは西斜面・谷・尾根・東斜面の順に高い傾向が見られた(図4)。

コナラの発芽率には、微地形間で有意な差が見られなかった。シラカシの発芽率は、微地形間で有意な差が見られ、谷で高く尾根で低い傾向が見られた。発芽実生の生残率は微地形間で有意な差は見られなかった(図5)。

## 考察

実生の生残率は種間で異なり、コナラの方がシラカシより低かった。このことから、コナラ実生よりシラカシ実生の方が生き残りやすく、散布される堅果数が同じでも実生数が多くなると考えられる。ほとんどの調査回の実生総数でコナラをシラカシが上回っていたのは、この生残率の違いによると考えられる。実生数はその後の成木の分布に影響するため、この松木日向緑地では今後シラカシが定着し、成木になりやすいと推測できる。この緑地におけるコナラからシラカシへの遷移は、2種の実生の生残率の違いによって進行していると考えられる。

一方で、発芽率も種間で異なり、コナラの方がシラカシより低かった。このことから、コナラ実生よりシラカシ実生の方が堅果から実生になりやすく、数が多くなるとも考えられる。ただし、この結果には保存によるコナラ堅果へのダメージの影響がある可能性がある。コナラ堅果の根が出る時期は秋から冬にかけてであり(広木・松原 1982)、保存中に多くのコナラ堅果で発根が見られた。その状態での保存と播種によりコナラ堅果はダメージを受け、発芽率が低下したのかもしれない。また、野外での2018年の当年生実生数は種間で有意な差は見られなかった。前年の堅果散布量と発芽率の種間の違いは、2018年には、当年生実生数に大きな差を生むほど大きくなかったと考えられる。

コナラ実生では、実生動態調査の生残率が微地形間で異なり、谷で低い傾向が見られた。これは松澤 (2016) のコナラの実生数が谷で少なかったという結果の傾向と一致する(表3)。このことから、コナラは実生の生残の段階で微地形の影響を受けると考えられる。コナラ実生はある程度明るい環境を好み(高原 1986)、光量が生残に影響する(Matsuda 1989)。松澤 (2016) によれば、松木日向緑地の各プロットにおいて光量の指標として測定された開空度は、谷で低い。このため、コナラ実生が谷で死にやすい可能性がある。ただし、微地形によって異なる環境要因は他にも挙げられ、実生の生残が土壌水分や土壌基質などによる影響を受けることも知られている(Mori & Mizumachi 2004, Mori et al. 2005, Jones & del Moral 2005)。さらに、コナラ実生の生残には、乾燥や被食など他の環境

要因も影響する(Matsuda 1989)。松木日向緑地では、微地形によって異なるいずれかの環境要因がコナラ実生の生残に影響しており、谷での環境条件の元ではコナラ実生が死にやすいと考えられる。

一方、シラカシ実生では、当年生実生数が微地形間で異なり、谷で多く尾根で少ない傾向が見られた。さらに、発芽率についても谷で高く尾根で低い傾向が見られた。よって、シラカシの当年生実生数の微地形間の違いは、発芽率によるものだと考えられる。また、これも松澤 (2016)の、シラカシ実生数が谷で多く尾根で少ないという結果の傾向と一致する(表3)。このことから、シラカシは発芽の段階で微地形の影響を受けると考えられる。発芽には、一般に、水分や温度、土壌酸素が影響する。土壌水分の少ない尾根で木本の発芽率が低くなる例があること(Nagamatsu et al. 2002, 表3)、シラカシの発芽が広い温度域で起こること(養父 1998)、松木日向緑地の微地形間での標高差(最大約 30 m)が大きくないことなどから、土壌水分がシラカシの発芽率に影響していると考えられる。松木日向緑地では、谷で土壌水分が多く尾根で少ない傾向があり、シラカシ実生は土壌水分の多い谷で発芽しやすく、土壌水分の少ない尾根で発芽しにくい可能性がある。

微地形間での遷移の進行の違いについて、谷では、コナラ実生が死にやすく、シラカシが発芽しやすい傾向があった。そのため、谷ではコナラ実生が少なくシラカシ実生が多くなりやすく、他の微地形より遷移が速く進むと予測できる。また、尾根ではシラカシが発芽しにくい傾向があった。ただし、尾根でのシラカシの発芽は全く起こらないわけではなく、発芽後のシラカシ実生の生残率は尾根で低い傾向は見られなかった。このことから、尾根で発芽するシラカシ実生は少ないが、発芽後は生き残り、尾根での遷移は他の微地形より遅いが進行はすると予測できる。以上より、実生の動態が微地形で最も顕著に異なる成長段階は、遷移の過程で交代しつつある優占種2種によって異なり、遷移進行の不均質性の原因である可能性が示唆された。



## 2章 栽培実験

### 背景

1章で述べたように、コナラとシラカシの実生動態は微地形間で異なった。コナラでは実生数の少ない谷で死にやすい傾向が見られ、シラカシでは実生数と生残の傾向は一致しなかった。コナラ実生で見られた谷で死にやすい傾向には、様々な環境要因（土壌水分や土壌基質、光量、被食など）が影響すると考えられる。

なかでも、土壌水分は、微地形によって異なり実生の生残に影響する(Nagamatsu et al. 2002, Jones & del Moral 2005)。一般に植物は、水分を得る頻度や量が多く、土壌水分が多いほど成長する(Saeed & El-Nadi 1998, Hagiwara et al. 2012)が、過多だと成長しにくくなる場合もある(Sher et al. 2004)。コナラ実生は、土壌水分が多いほど根長や側根数が小さくなり、植物体重量も減少することがある(Beon & Bartsch 2003)。同種では成長が遅い個体ほど死にやすい(Kobe et al. 1995)。そのため、土壌水分がコナラ実生の成長および生残に影響し、微地形によるコナラの実生数の違いをもたらしたと考えた。特に谷での生残の低さから、シラカシ実生よりコナラ実生の方が土壌水分が多いと成長しにくいと予測した。

土壌水分が実生の成長に与える影響をコナラとシラカシで比較し、野外における生残率で見られた傾向に土壌水分が及ぼす影響を検討するため、土壌水分を要因とする栽培実験を行った。Beon & Bartsch (2003) では、土壌の水分が一定に維持されたが、野外では降水頻度等に起因する土壌水分量の変動が見られる。そこで、本研究では、給水頻度を要因とした。

## 方法

### 栽培実験

土壌水分がコナラ・シラカシ実生の成長に与える影響を明らかにするため、2018年12月～2019年10月に種と給水頻度を要因とする栽培実験を実施した。首都大学東京の第二圃場にある自然光下のビニールハウス内に実験用の鉢を乱塊法に則り配置し、反復数は16とした。種はコナラとシラカシの2水準、給水頻度は2日毎・4日毎・8日毎の3水準とした。

2018年12月に、播種実験と同様に採集・塩水選・保存した、各種420個の堅果をバーミキュライト約 0.3 Lを入れたポリポット(直径 10.5 cm、高さ 9 cm)に播種し、冬(12～2月)は週に約1回、春(3～5月)は週に2～3回、夏(6～8月)はほぼ毎日、ポットから水が滴るまで給水した。発芽し枝のない実生を、両種とも48個体ずつランダムに抽出し、それ以降の栽培実験に用いた。2019年8月3、4日に、これらの実生について、地際径・主軸長・葉数(以後、これらを形態パラメータと呼ぶ)を測定した。バーミキュライト約4 Lと20 gの緩効性固形肥料(マグアンプK N-P-K-Mg (6-40-6-15) 株式会社ハイポネクスジャパン、大阪府)を入れたプラスチックポット(直径 21 cm、高さ 25 cm)に移植した。

移植後から2019年8月22日までは、ほぼ毎日ポットから水が滴るまで給水し、2019年8月23日から給水頻度の処理を開始し、それぞれの処理に応じて、2日、4日、8日毎にポットから水が滴るまで給水した。また、給水前後にポットの重量を測定し、給水間にポットから蒸散・蒸発した水量を推定した。

処理開始から64日後の2019年10月25日に実験を終了し、刈り取りを行なった。刈り取り時に、2019年8月3、4日と同様に地際径・主軸長・葉数と枝数を測定した。刈り取った実験用個体を、茎と葉と地下部に分解し、70℃で72時間以上乾燥させた後、それぞれの重量を測定した。

### 解析方法

結果の解析には、統計解析ソフト R 3.5.1 GUI 1.70 El Capitan build (R

Foundation for Statistical Computing, 2016) を用いた。

今回の実験では、給水量を設定せずにポットから水が滴るまで給水したため、給水間にポットから蒸散・蒸発した水量の分、給水していたと考えられる。給水頻度が給水量に及ぼす影響を確認するため、応答変数を総蒸発量（給水間にポットから蒸散・蒸発した水量の総和）、説明変数を給水頻度、各種の葉の重量、これらの交互作用、ランダム効果をブロックとした一般化線形混合モデルを用いて解析した。確率分布はガンマ分布とし、尤度比検定を行なった。

形態パラメータの変化が給水頻度によって異なるかを明らかにするため、応答変数を実験終了時の形態パラメータ、説明変数を実験開始時の形態パラメータ、給水頻度、これらの交互作用、ランダム効果をブロックとした一般化線形混合モデルを用いて解析した。確率分布は地際径・主軸長でガンマ分布、葉数でポアソン分布とし、尤度比検定を行なった。さらに、枝数についても解析した。処理開始時には枝がない実生を使用したので、応答変数を枝数、説明変数を給水頻度とし、ランダム効果をブロック、確率分布をガンマ分布として解析した。

重量の変化が給水頻度によって異なるかを明らかにするため、応答変数を実験終了時の植物体重量（茎・葉・地下部の重量の和）、説明変数を実験開始時の地際径、給水頻度、これらの交互作用、ランダム効果をブロックとした一般化線形混合モデルを用いて解析した。確率分布はガンマ分布とし、尤度比検定を行なった。重量については実験開始時の値が分からないため、その指標として実験開始時の地際径の3乗を用いた。

## 結果

栽培期間中に枯死した個体は、8日毎給水条件のコナラ1個体のみだった。そのため、今回の実験で設定した処理は、両種の実生が枯死するほど厳しくはなかった。

蒸発量には、給水頻度の有意な効果が見られ、給水頻度が高いほど蒸発量が多かった(図6)。

形態パラメータの変化について、給水頻度の有意な効果が見られたのは、シラカシの地際径、コナラ・シラカシの枝数だった。シラカシの地際径の変化は給水頻度が高いほど大きかった。コナラの枝数は給水頻度が高いほど多く、シラカシの枝数は給水頻度が低いほど多かった(図7)。

重量の変化には、コナラでは給水頻度の有意な効果が見られ、給水頻度が高いほど大きかった。一方で、シラカシでは、給水頻度の効果は見られなかった(図8)。

## 考察

### 蒸発量

葉量とともに増加する蒸散を考慮しても、給水頻度が高いほど蒸発量が多いという効果が見られた。これは、給水の間隔が短く、その結果、ポットに含まれた水分量が多い時ほど蒸発量も多くなったためだと考えられる。今回の実験では、毎回の給水で一定量以上を給水したため、給水間にポットから蒸発した水量が多いほど、給水量が多かったと考えられる。そのため、給水頻度が高い、つまり給水間隔が短い処理ほど栽培期間を通じた給水量が多く、土壤水分が定常的に多い状態であったと考えられる。

### 成長量

シラカシの地際径、枝数の変化では、給水頻度による有意な効果が見られたが、重量の変化では見られなかった。このことから、給水頻度は、植物体内での水輸送に影響する形態的なパラメータには影響したが、形態を反映した物質生産を介して重量に影響するほどではなかったと考えられる。実験期間がより長ければ、この効果も見られたかもしれない。

コナラでは、枝数と重量の成長で給水頻度による有意な効果が見られ、給水頻度が高いほど枝数が多く、重量も大きかった。これは、予測とは逆の傾向だった。ただし、給水頻度が高く、給水量が多いほどより成長するという一般的な植物の成長特性とは矛盾しない。今回の実験条件では、コナラ実生は給水頻度が高く、給水量が多いほど成長し、その傾向はシラカシ実生より顕著だと考えられる。

今回の実験条件の下では、松木日向緑地における谷でコナラ実生の生残率が低い傾向が土壤水分の多さに起因したとは言えない。ただし、Beon & Bartsch (2003)は、湿潤であるほどコナラ実生の重量が減少する傾向を報告している。この先行研究では、発芽後すぐに給水の処理が開始され、土壤水分は一定の状態が維持されていた。そのため、土壤水分が多い状態が一定期間持続しなければ、成長への影響、つまり、個体の重量変化が見られない可能性がある。さらに、本実

験は自然光下で実施した。そこで、光合成活性が高い状態で維持されたため、蒸散量が増加し、その結果、土壌水分量の低下が生じ、給水頻度が高い条件でも成長できた可能性もある。枯死がほぼ見られなかったことから、実験下で実現した土壌水分条件は植物に強く影響しなかったと考えられる。そのため、土壌水分量がより高くなる条件を設定すれば、本実験とは異なる結果が得られるかもしれない。松木日向緑地における微地形間でのコナラの生残率の違いをもたらす機構を明らかにするためには、各微地形における土壌水分量の変動や光量の影響を考慮し、野外の環境条件に則した栽培実験を実施する必要があるだろう。

## 結論

1章の実生動態調査・播種実験から、松木日向緑地におけるコナラとシラカシの実生の発芽率・当年生実生数・生残率といった動態が明らかになった。これにより、松澤（2016）で見られた2種の実生数の微地形による違いが実生の定着過程のどの段階で生じるかを説明できる結果が得られた。松澤（2016）では、コナラ実生は谷で少なく、シラカシ実生は谷で多く尾根で少なかった。本研究では、コナラ実生の生残率は谷で低く、シラカシの発芽率は谷で高く尾根で低い傾向が見られ、松澤（2016）の実生分布と一致した。このことから、コナラは実生の生残、シラカシは発芽の段階で微地形による違いが生じていると考えられる。これにより、谷では他の微地形より遷移の進行が速いのに対し、尾根では遅いと予測できる。このように、実生の動態が微地形で最も顕著に異なる成長段階は、遷移の過程で交代しつつある優占種2種によって異なり、遷移進行の不均質性の原因である可能性が示唆された。

2章の栽培実験から、今回設定した条件下において土壤水分が2種の実生の成長に与える影響が明らかになった。コナラでは給水頻度が高いほど成長する傾向が見られ、シラカシでは見られなかった。この結果は、コナラ実生はシラカシ実生に比べ土壤水分が多いほど成長しにくく、土壤水分の多い谷で死にやすいという予測に反していた。そのため、コナラ実生の生残という段階への微地形の影響が土壤水分によるものであるとは言えない。ただし、より検討した条件で実験を行うことで、野外において土壤水分が2種の実生生残に与える影響を説明できる可能性がある。

本研究では、実生の動態が微地形で最も顕著に異なる成長段階は、遷移の過程で交代しつつある優占種2種によって異なり、遷移進行の不均質性の原因である可能性が示唆された。さらに、実生の生残への微地形による影響として土壤水分という環境要因を検討したが、土壤水分が実生の生残に影響しているとは言えなかった。各微地形における土壤水分を明らかにし、野外の環境条件に則した実験を行う必要がある。また、今回は検討できなかったが、シラカシの発芽につい

でも同様のことが言える。遷移の進行の不均質性が生じる過程を明らかにするため、実生動態の微地形間の違いを生む環境要因を特定するには、環境条件のより詳細な調査とそれを再現した実験が必要である。



## 謝辞

本研究を行うにあたり、ご指導いただいた植物生態学研究室の鈴木準一郎教授ならびに立木佑弥助教に深く感謝いたします。また、副指導教員としてご指導、ご助言いただいた林文男教授、菅原敬准教授、加藤英寿助教に深く感謝いたします。また、ご助言いただいた可知直毅先生に心より感謝いたします。植物生態学研究室のみなさまに感謝いたします。

## 引用文献

Grubb, P. J. (1977). The maintenance of species-richness in plant communities: the importance of the regeneration niche. *Biological Reviews*, 52, 107-145.

Hagiwara, Y., Kachi, N., Suzuki, J. (2012). Effects of temporal heterogeneity of water supply and nutrient levels on plant biomass growth depend on the plant's relative size within its population. *Ecological Research*, 27, 1079-1086.

広木詔三・松原輝男 (1982). ブナ科植物の生態学的研究 Ⅲ. 種子一実生期の比較生態学的研究. *日本生態学会誌*, 32, 227-240.

Jones, C. C., & del Moral, R. (2005). Effect of microsite conditions on seedling establishment on the foreland of Coleman Glacier, Washington. *Journal of Vegetation Science*, 16, 293-300.

加藤和弘・一ノ瀬友博・大久保悟 (1996). 都市近郊におけるコナラ林の組成および構造について. *ランドスケープ研究*, 60, 539-542.

Kobe, R. K., Pacala, S. W., Silander, Jr J. A. (1995). Juvenile tree survivorship as a component of shade tolerance. *Ecological Applications*, 5, 517-532.

Matsuda, K. (1989). Survival and growth of konara oak (*Quercus serrata* Thunb.) seedlings in an abandoned coppice forest. *Ecological Research*, 4, 309-321.

松澤 琢 (2016). 首都大学東京の松木日向緑地に残存する植物群集構造の解析. 修士学位論文(未発表), 首都大学東京, 東京.

Mori, A., & Mizumachi, E. (2005). Season and substrate effects on the first-year establishment of current year seedlings of major conifer species in an old-growth subalpine forest in central Japan. *Forest Ecology and Management*, 210, 461-467.

Mori, A., Mizumachi, E., Osono, T., Doi, Y. (2004). Substrate-associated seedling recruitment and establishment of major conifer species in an old-growth subalpine forest in central Japan. *Forest Ecology and Management*, 196, 287-297.

Beon, M. S., & Bartsch, N. (2003). Early seedling growth of pine and oaks in response to light intensity and soil moisture. *Plant Ecology*, 167, 97-105.

Nagamatsu, D., Seiwa, K., Sakai, A. (2002). Seedling establishment of deciduous trees in various topographic positions. *Journal of Vegetation Science*, 13, 35-44.

大久保悟・加藤和弘 (1996). 分断された二次林の内部における植生の空間分布と遷移管理に関する研究. *ランドスケープ研究* 59, 97-100.

奥富 清・辻 誠治・小平哲夫 (1976). 南関東の二次林植生 ―コナラ林を中心として―. *東京農工大学演習林報告*, 13, 55-66.

Saeed I. A. M., & El-Nadi A. H. (1998). Forage sorghum yield and water use efficiency under variable irrigation. *Irrigation Science*, 18, 67-71.

Sher A. A., Goldberg D. E., Novoplansky A. (2004). The effect of mean and variance in resource supply on survival of annuals from Mediterranean and desert environments. *Oecologia*, 141, 353-362.

嶋田正和 ほか14名 (2016). 改訂版 生物基礎 数研出版

鈴木晃志郎・鈴木亮 (2009). 大学緑地のローカル・コモنزとしての持続可能性について. *観光科学研究*. 2, 85-93.

高原 光 (1986). コナラ属の稚苗の生育におよぼす被陰の影響. *日本森林学会誌*, 68, 289-292.

Takenaka, A. (1986). Comparative ecophysiology of two representative *Quercus* species appearing in different stages of succession. *Ecological research*, 1, 129-140.

養父志乃夫 (1998). 緑化用ブナ科植物9種の堅果発芽に与える温度等諸条件の影響. *ランドスケープ研究*, 61, 497-500.

表1 調査区抽出数

松澤(2016)の全616個中の各地形区分のプロット数と、そこから約15%を抽出し設定した調査区の数を示す。

	谷	東斜面	西斜面	尾根	合計
松澤(2016)プロット数	84	307	144	81	616
本研究の調査区数	13	47	22	13	95

表2 実生動態調査年月日

全14回の実生動態調査の時期を示す。

年	1回目	2回目	3回目	4回目	5回目	6回目
2017	6/30~7/10	7/25~8/3	9/3~9/9	10/2~10/12	11/7~11/16	12/21~12/24
2018	3/1~3/14	4/12~4/28	5/29~6/9	7/12~7/26	8/27~9/3	10/20~11/7
2019	5/24~6/18	9/4~10/1				

表3 先行研究と本研究の比較

Nagamatsu et al. (2002)、松澤 (2016)、本研究の標高スケールと実生動態結果の傾向を示す。

	谷と尾根の標高差	種	比較対象	谷	尾根
Nagamatsu et al. (2002)	約70 m	コナラなど尾根で多いグループ	発芽率	傾向なし	
			生残率		高い傾向
		ケヤキなど谷で多いグループ	発芽率	高い	低い
			生残率		低い
松澤 (2016)	最大約30 m	コナラ	実生数	少ない	
		シラカシ	実生数	多い	少ない
本研究	最大約30 m	コナラ	発芽率	傾向なし	
			生残率	低い傾向	
		シラカシ	発芽率	高い傾向	低い傾向
			生残率	傾向なし	

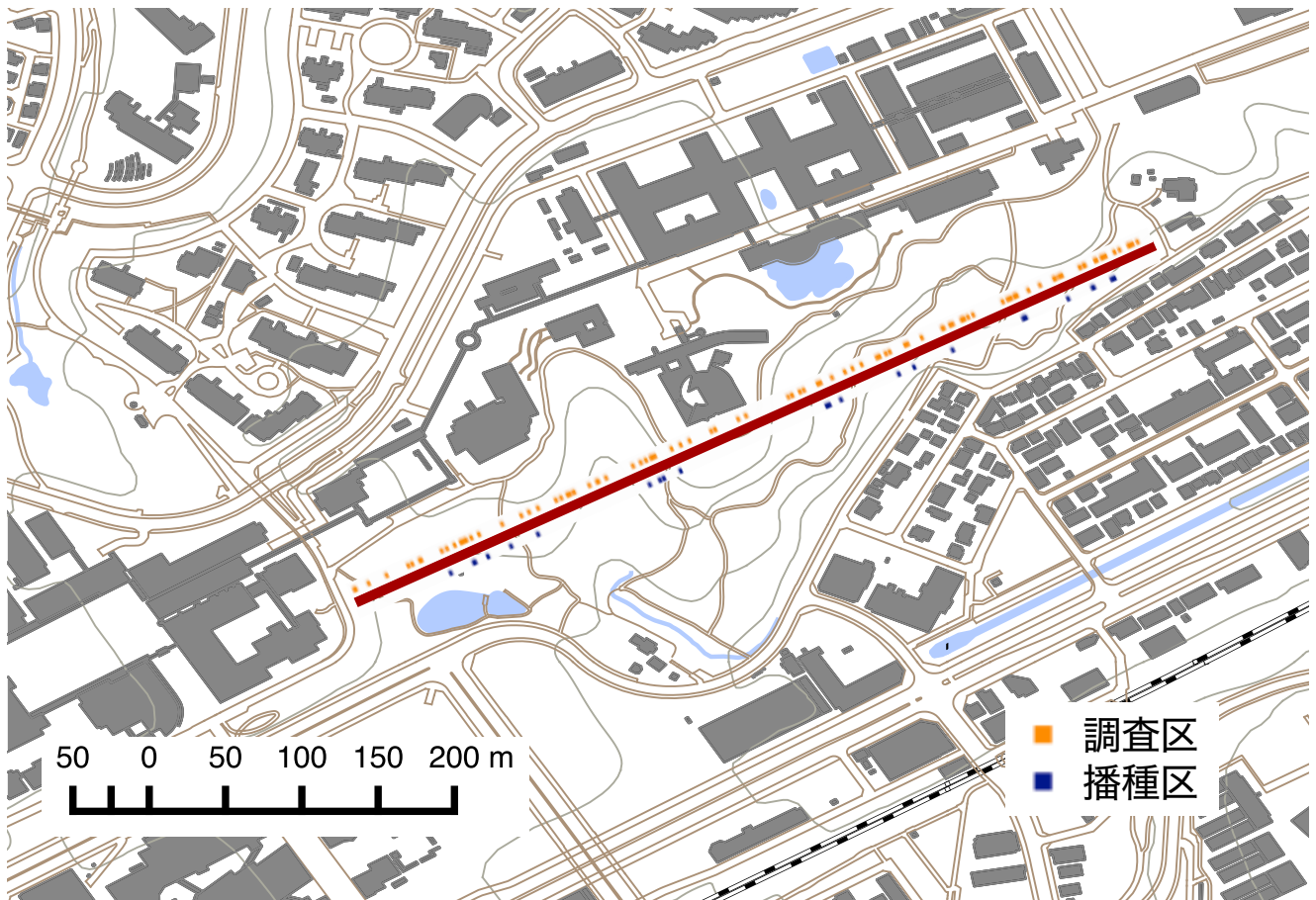


図1 調査区・播種区の位置

松澤(2016)の図を一部編集。おおまかな調査区・播種区の位置を示す。識別のため、面積やベルトトランセクトからの距離は実際の値より大きくなっている。

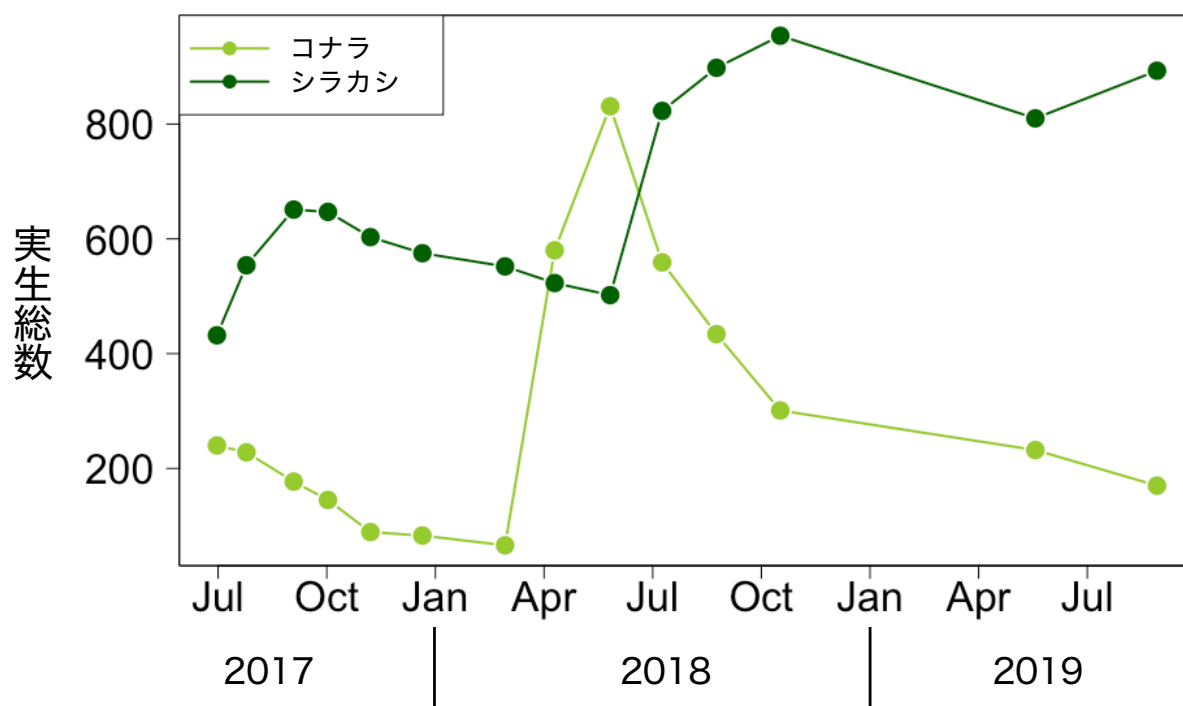


図2 実生総数の変化

各回の実生動態調査で見られた実生総数の時間変化を示す。コナラ実生は2018年の4～5月に増加したが、2019年の同時期には増加しなかった。シラカシ実生は毎年7～10月にかけて増加した。コナラ実生が増加した2018年の4～5月の2回以外の全ての調査回でシラカシ実生の数がコナラ実生を上回った。

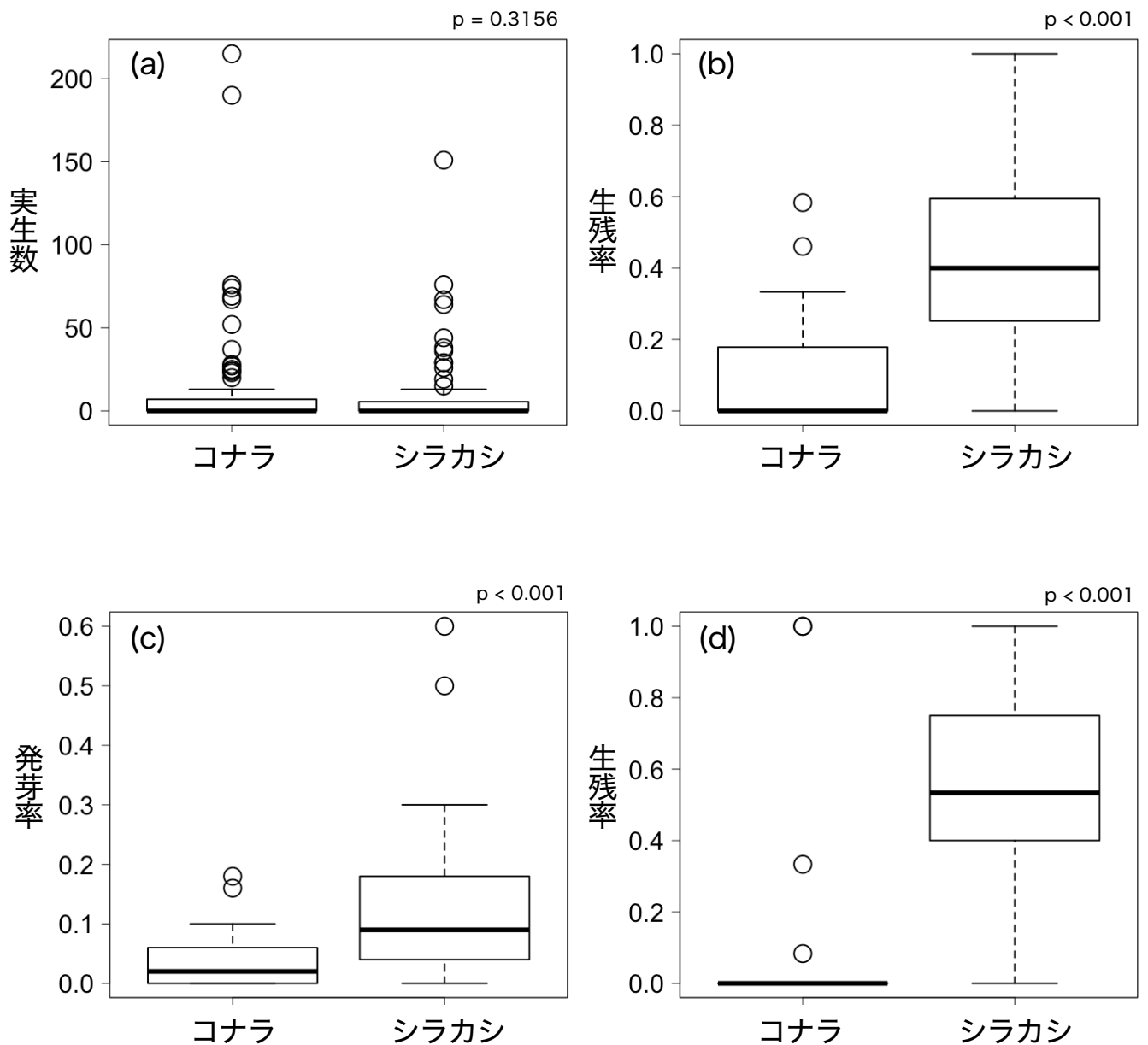


図3 種間比較

(a)は実生動態調査の2018年当年生実生数、(b)は実生動態調査の2018年当年生実生の生存率、(c)は播種実験の発芽率、(d)は播種実験の発芽実生の生存率を示す。2018年当年生実生、発芽実生ともに、コナラの生存率はシラカシより有意に低かった。また、コナラの発芽率はシラカシより有意に低かった。

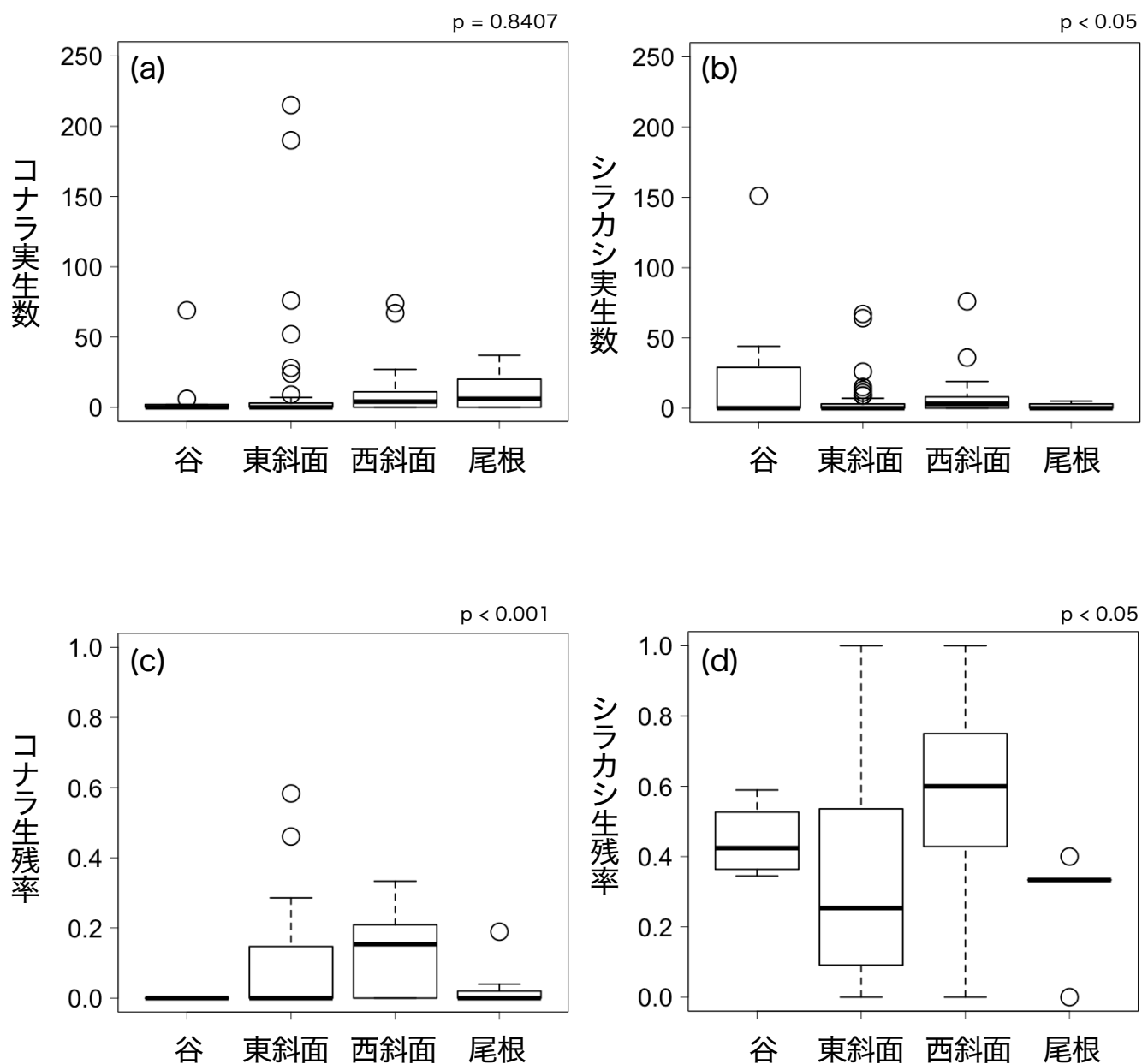


図4 実生動態調査結果の微地形間比較

(a)はコナラの2018年当年生実生数、(b)はシラカシの2018年当年生実生数、(c)はコナラの生残率、(d)シラカシの生残率を示す。シラカシの当年生実生数は微地形間で有意に異なり、谷で多く尾根で少ない傾向が見られた。コナラの生残率は微地形間で有意に異なり、谷で低い傾向が見られた。シラカシの生残率は微地形間で有意に異なり、西斜面・谷・尾根・東斜面の順に高い傾向が見られた。



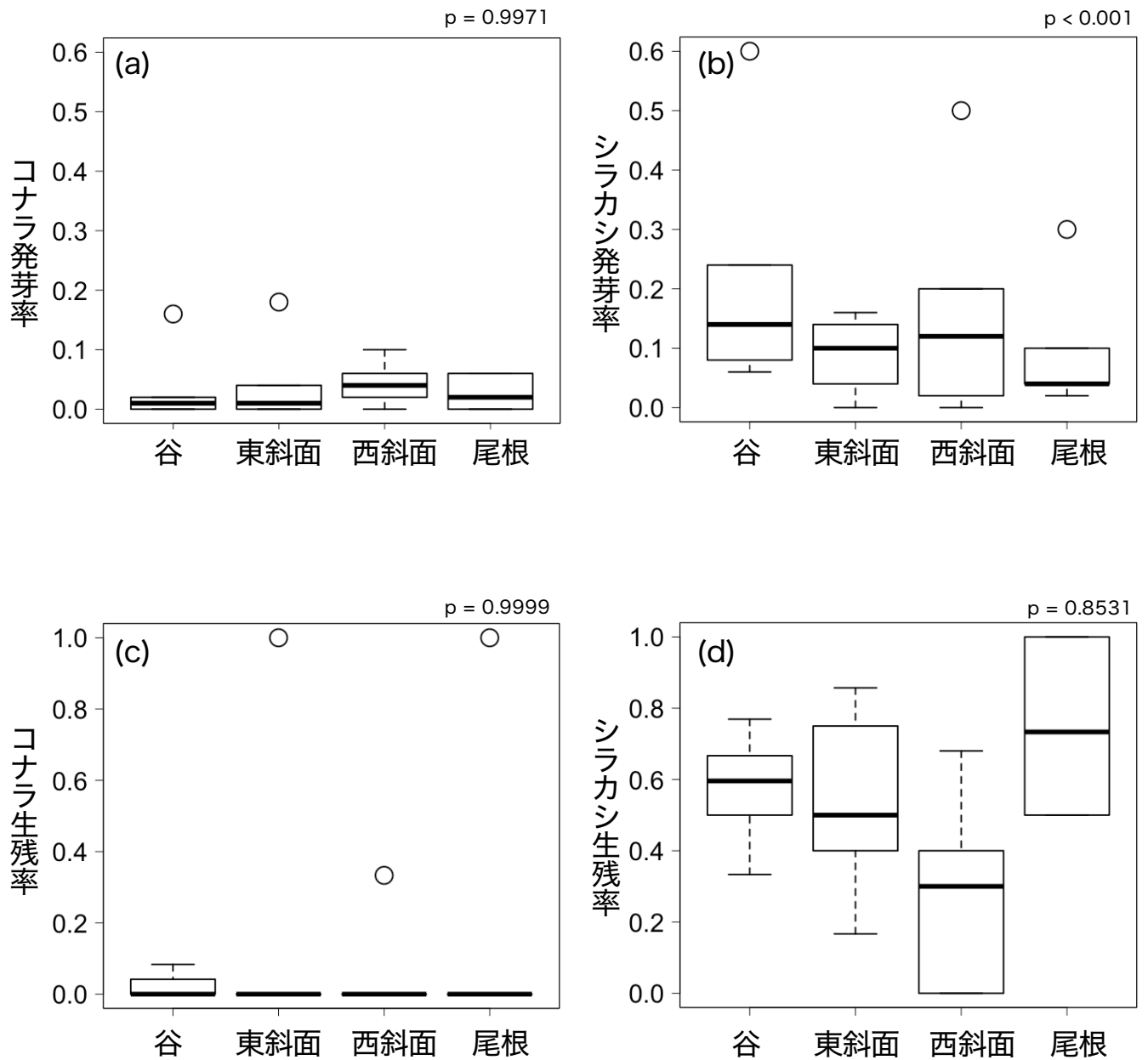


図5 播種実験結果の微地形間比較

(a)はコナラの発芽率、(b)はシラカシの発芽率、(c)はコナラの生残率、(d)シラカシの生残率を示す。シラカシの発芽率は微地形間で有意に異なり、谷で多く尾根で少ない傾向が見られた。

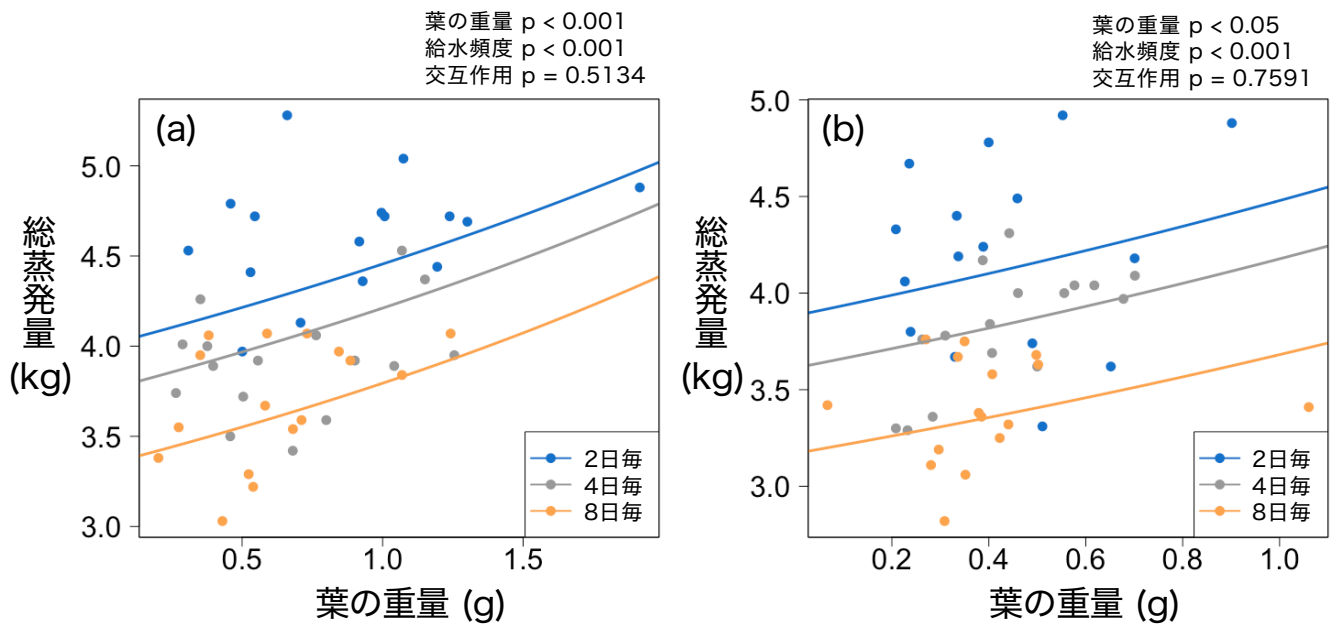


図6 蒸発量

(a)は給水頻度ごとのコナラの葉の重量と総蒸発量の関係、(b)は給水頻度ごとのシラカシの葉の重量と総蒸発量の関係を示す。青色の点と実線が2日毎、灰色の点と実線が4日毎、橙色の点と実線が8日毎給水である。点は各ポットの値、線は一般化線形混合モデルによる。コナラ・シラカシともに給水頻度が高いほど蒸発量が有意に多かった。

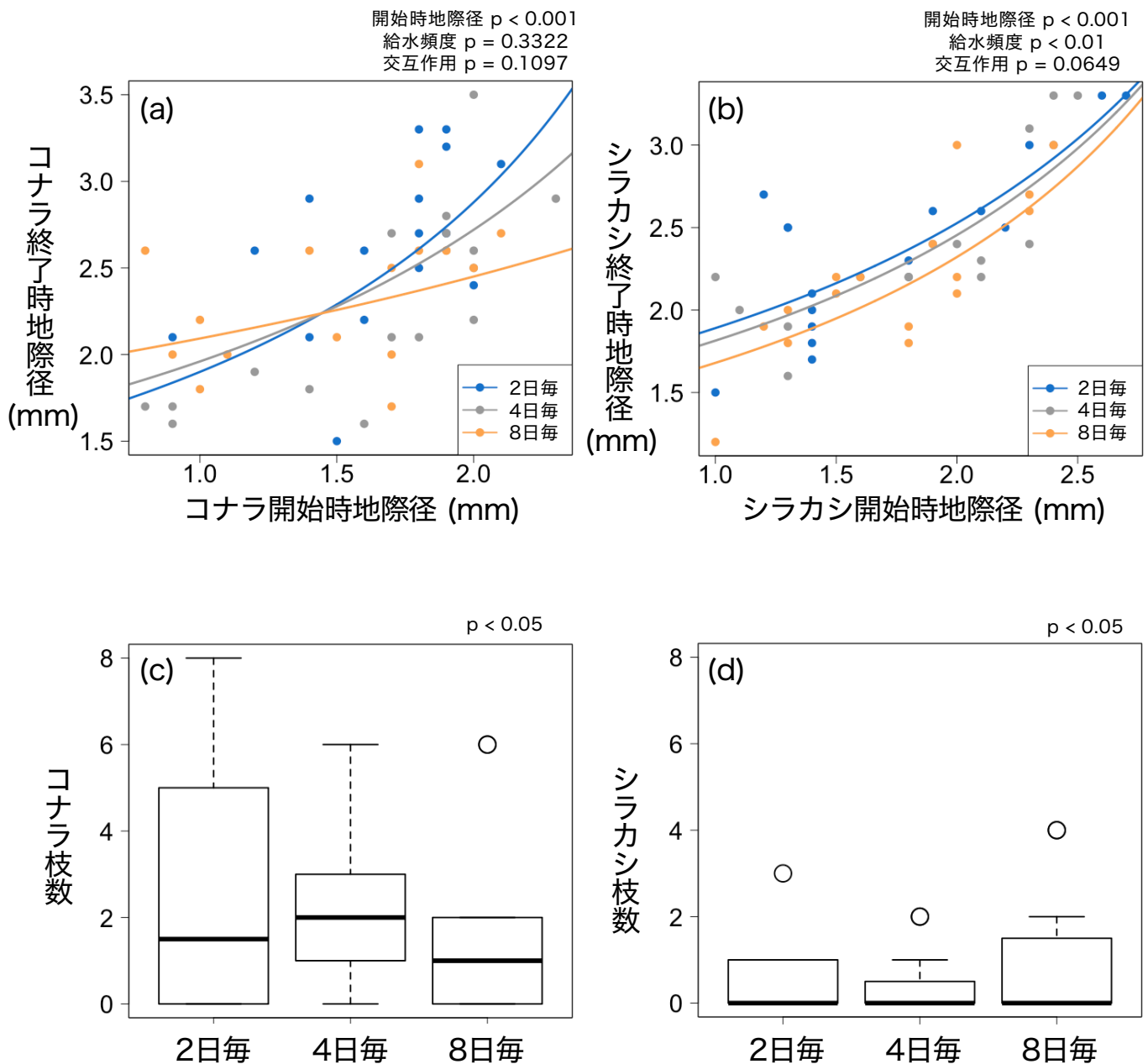


図7 形態パラメータの変化

(a)は給水頻度ごとのコナラの処理開始時の地際径と処理終了時の地際径の関係、(b)は給水頻度ごとのシラカシの処理開始時の地際径と処理終了時の地際径の関係を示す。青色の点と実線が2日毎、灰色の点と実線が4日毎、橙色の点と実線が8日毎給水である。点は各ポットの値、線は一般化線形混合モデルによる。地際径の変化への給水頻度の有意な効果は、コナラでは見られず、シラカシでは見られた。シラカシの地際径の変化は給水頻度が高いほど大きかった。(c)は給水頻度ごとのコナラの枝数、(d)は給水頻度ごとのシラカシの枝数を示す。コナラでは給水頻度が高いほど、シラカシでは給水頻度が低いほど枝数が有意に多かった。

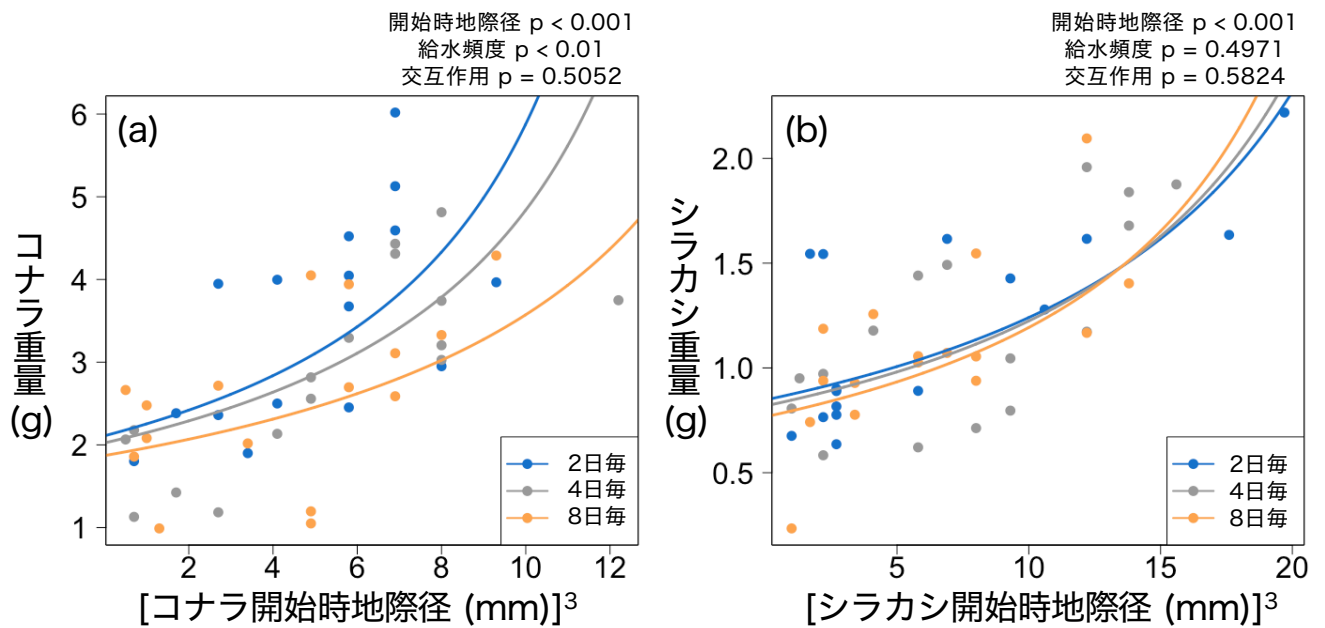


図8 重量の変化

(a)は給水頻度ごとのコナラの処理開始時の地際径の3乗と処理終了時の植物体重量の関係、(b)は給水頻度ごとのシラカシの処理開始時の地際径の3乗と処理終了時の植物体重量の関係を示す。青色の点と実線が2日毎、灰色の点と実線が4日毎、橙色の点と実線が8日毎給水である。点は各ポットの値、線は一般化線形混合モデルによる。重量の変化への給水頻度の有意な効果は、コナラでは見られ、シラカシでは見られなかった。コナラ重量の変化は給水頻度が高いほど大きかった。