野生ツツジ 2 種の種子発芽と実生の生育立地要求性 — 直播きによる野生ツツジ群落復元実験 —

森本淳子¹⁾・柴田昌三²⁾・長谷川秀三³⁾

1) 慶應義塾大学政策・メディア研究科 Graduate School of Media and Governance, Keio Univ. junkomo@sfc.keio.ac.jp

2) 京都大学農学研究科 Graduate School of Agriculture, Kyoto Univ.

3) ジオグリーンテック(株) GEOGREEN TECH Inc.

摘要: 里山二次林における野生ツツジ群落復元手法の確立を目的として、野生ツツジ 2 種の直播き実験を行い 5 年間モニタリングを行った結果、1) 種子の着床面が侵食されにくく水分保持能力の高い播種床を用いると、高い種子発芽率が得られる、2) 実生の定着には 1) の条件に加え、一定の光環境が必要である、3) 明るい光環境下で施肥効果のある播種床を使うと、耐性のある幼木サイズまでの初期成長が早いことなどから成立本数が多くなる、ことなどが明らかになった。遷移が進み林冠が閉鎖した二次林内に野生ツツジ群落を復元するには、林冠を疎開した上で、緩行性の肥料を含むやや荒い粒径組成の土壌を播種床とし、平滑かつ水平に整備した表面に、冷蔵乾燥貯蔵種子を、春の早い段階で播くと効果的であると考えられる。

キーワード: コバノミツバツツジ, モチツツジ, 里山二次林, 復元, 生存曲線

MORIMOTO, Junko, SHIBATA, Shozo and HASEGAWA, Shuzo : **Habitat requirement of *Rhododendron reticulatum* and *R. macrosepalum* in germination and seedling stages – Field experiment for restoration of native Rhododendrons by seeding**

Abstract : We have tested several types of seedbeds for five years to build up the method for restoring the native Rhododendrons in secondary forests. Our findings are: 1) High germination rate is accomplished when the ground surface that seeds contact cannot erode easily and have high capacity of water content. 2) In addition to 1), certain amount of light intensity is required for seedling establishment. 3) Fertilized beds, which raise seedlings quickly to the juvenile size, enable the high survival rate of seedlings. We derived the effective techniques for the restoration of native Rhododendrons in a closed secondary forest. For the first place, it is necessary to increase the light intensity by cutting or thinning. Secondary, fertilized soils with rough particle size should be prepared for seedbeds. Seeds kept in the cool condition should be sown on the smooth seedbeds in early spring.

Key words : *Rhododendron reticulatum*, *R. macrosepalum*, secondary forest, restoration, survivorship curve

1. はじめに

京都市近郊の里山二次林の林相は、ここ数十年で大きく変化している^{13, 14)}。1960 年代の燃料革命と肥料革命による、薪炭や有機肥料の需要低下や、1970 年代のマツの集団枯死が、里山二次林の植生遷移を急激におし進めた。それにともない、里山の生態学的指標ともいえる野生ツツジ群落が衰退している事実が、定量的に確認されている¹¹⁾。野生ツツジ群落の保全は、生物多様性保全の立場から緊急の課題である。

遷移の進んだ二次林内に残存する、高齢化した野生ツツジ群落の更新や、花芽の分化には、皆伐や間伐が効果的である^{7, 15)}。一方、野生ツツジ群落が既に衰退してしまった二次林

に再び群落を復元するには、新たに種子や苗を導入する必要がある。そこで、我々は、1998 年より野生ツツジ群落の衰退しつつあるヒノキ二次林で、関西地方に自生するコバノミツバツツジ (*Rhododendron reticulatum* D. Don) とモチツツジ (*R. macrosepalum* Maxim.) の直播き、ポット苗植栽、自生苗の移植を行い、野生ツツジ群落の復元手法の開発に取り組んでいる^{9, 10, 12)}。

このうち、直播きについては、実験を開始した当年の時点で、両樹種とも、林内に整備したコケ上に、春の出来るだけ早い時期（この実験では 4 月）に播種すると、もっとも多くの実生が成立することが明らかになった¹²⁾。

本稿では、この後、5 年間追跡調査した結果と、新たな処

理を加えて得られた結果から、前掲2種の種子発芽と実生の生育立地要求性を包括的に考察した。さらに、野生ツツジ群落を形成する初期段階で効果的な工法を検討した。

2. 材料と方法

京都大学農学研究科附属演習林上賀茂試験地(東経135°45' 北緯35° 04' 標高140 m)の天然生ヒノキ林に野生ツツジ個体群復元の実験地を設けた。林外(4月~6月の日射量151 MJ/m²)と林内(4月~6月の日射量39 MJ/m², 相対照度約26%)にそれぞれ3つのプロット(100 cm×180 cm×10 cm深)を整備し、その内部に4種類の播種基盤を設けた(図・1)。すなわち、a.心土、b.心土(覆土)、c.厚層基材(化学肥料を除いたソイルファクター(日本植生(株))とピートモスの混合物)、d.コケ(ヒムログケ科とミズゴケ科のコケ)である。各播種基盤を4つの小区画に分け、そのうち3つの小区画に同試験地で1997年に結実した種子(25℃で80%前後の発芽力をもつ¹²⁾)を、1998年4月に300粒(100粒/小区画(25 cm×15 cm))ずつ直播きした。残り1つの小区画は環境測定(後述)に使用した。

さらに、1999年3月に、落ち葉による「地表面攪乱の緩和と種子発芽促進の効果」を調べることを目的に、新たな処理を行った。すなわち、処理区cのうち全く実生が残らなかった6小区画(林外・林内各3小区画)を用いて、新たに種子100粒を各小区画に蒔き、隣接するコナラ林から集めた落ち葉を厚さ3~4 cm敷くもの(処理区c')と、敷かないもの(処理区c)を設けた(図・1)。さらに、多くの実生が成立した林内の処理区d(コケ)では「間引きによる実生成長促進の効果」を調べることを目的とし、成立した実生苗のうち25%間引きする区画(処理区d')と50%間引きする区画(処理区d'')を各3小区画設けた(図・1)。

図・1 播種床の設定

Fig. 1 Treatments of seedbeds.

播種後は1998年9月まで10日間隔、1999年は4月~6月まで10日間隔と10月に1回、2003年2月に1回、個体数の推移を記録した。播種数に対する実生個体数の割合を生存率とし、生存曲線を描いた。2003年2月には実生の樹高を測定した。

林外と林内の各種播種基盤上に設けた環境測定用の小区画で、Harper (1965)²⁾ にならい、1 cm 間隔に竹串を10本たてて地表面の垂直移動を1 mm単位で測り、地表面の攪乱程度を目安とした。このほか、日射量、地温の測定も行った¹²⁾。

図・2 異なる播種床における実生の生存曲線

Fig. 2 Survivorship curves of seedlings on different beds.

3. 結果

3.1 異なる播種基盤における実生の生存曲線

図-2に1998年4月に播種した種子の1998年6月時点での発芽率およびその後の生存率を示した。

コバノミツバツツジ(図-2・(a))では、いずれの処理区でも播種後6ヶ月以内に急激に生存率が低下した。処理区b(心土(覆土))では、林外・林内ともにわずかに発芽した(0.01)が、10日以内に消失した。播種から5年経過した時点で実生が生存していたのは、林外の処理区a, c, d および林内の処理区dのみであった。このうち、もっとも高い生存率を記録したのは、林内の処理区d(コケ)であった。

モチツツジ(図-2・(b))も同様に、いずれの処理区でも播種後6ヶ月以内に急激に生存率が低下した。処理区b(心土(覆土))では、林外・林内ともに非常に発芽率が低く(林外で0.02, 林内で0.003), 発芽個体も10日以内に消失した。播種から5年経過した時点で生存していたのは、林外の処理区c, d および林内の処理区dのみであった。このうち、もっとも高い生存率を記録したのは、林内の処理区d(コケ)であった。

3.2 実生の成長量と本数密度

表1に播種から5年目の本数密度と樹高を示す。両樹種ともに、林内の処理区d(コケ)でもっとも本数密度が高くなったが、樹高はもっとも低かった。一方、本数密度が二番目に高かった林外の処理区c(厚層基材)で、樹高がもっとも高くなった。厚層基材は窒素やリンといった主要な土壌養分に富むだけでなく、全炭素量が非常に多い(t検定, 1%水準)(表-2)。厚層基材の主要成分であるピートモスとパーク堆肥は、C/N比が高いため、緩行性の施肥効果があり⁵⁾、ツツジ類の実生成長に適していたと考えられる。

3.3 落ち葉による種子発芽促進の効果

処理区cと処理区c'(落ち葉処理)の発芽率とその後の生存率を図-3に示す。落ち葉の処理は地表面の攪乱の緩和を期待して行ったが、林外のプロットではその効果は得られず、林内のプロットでは効果が認められた($F=6.06 > F.05[1,18]$: 一元配置の分散分析)。降雨の樹冠遮断がない林外では、落ち葉によって地表面攪乱を防止するのは困難であったとみられる。

表-1 実生の本数密度と樹高

Table 1 Density and height of seedlings.

播種基盤	<i>R. reticulatum</i>			<i>R. macrosepalum</i>		
	本数密度	平均樹高	SD	本数密度	平均樹高	SD
	(本/m ²)	(cm)		(本/m ²)	(cm)	
林外 (a) 心土	8.9	72.0	—	8.9	19.5	—
(c) 厚層基材	97.8	97.9	26.1	53.3	122.3	25.9
(d) コケ	80.0	32.6	18.8	8.9	85.0	—
林内 (d) コケ	177.8	11.3	6.8	124.4	9.1	5.2

地表面の浸食を緩和できた林内では、両樹種ともに、種子発芽率が高くなった。しかし、出根はしたものの葉を展開しないまま、全て枯死した。

一方、地表面浸食が緩和されなかった林外でも、両樹種ともに、種子発芽率が高くなる傾向があった。落ち葉がなんらかの微気象緩和の効果をもたらし、種子発芽を促進したと予想される。しかし、葉を展開する前に全ての苗が枯死した。

3.4 実生の間引きによる成長促進の効果

図4に林内の処理区d, 処理区d'(25%間引き), 処理区d''(50%間引き)における実生の樹高と処理時(1999年)と4年目(2003年)の生存率を示す。処理区間で樹高の平均値に有意な差はなく、もっとも大きくなった実生でも、林外の処理区dの平均樹高(*R. r.* 32.6 cm, *R. m.* 85.0 cm)より小さかった。

4. 考察

4.1 種子発芽に適した生育立地

種子への水分供給速度は、地表面-種子-大気の相対的な水蒸気圧差によって規定される³⁾。着床面から種子に対して十分な水分供給ができなかったり、種子内の水分が大気中へ拡散し種子が乾燥してしまうと、発芽しない³⁾。

今回の実験では、両樹種ともに、林内の処理区d(コケ)でもっとも高い発芽率が記録された。種子発芽には、林内環境におかれたコケがもっとも適していると考えられた。林外の処理区d(コケ)でも比較的高い発芽率が示されたが、林内のコケは乾燥しにくかったために¹²⁾、発芽率がより高くなったと考えられる。つまり、林内のコケは、種子周囲の微細な空間を高湿度に保ち、種子からの水分拡散を緩和すると共に、種子へ継続的に水分供給することができたと考えられる。保湿度以外にも、コケは、種子と土の接触を妨げるため、病原菌への感染を防ぐ効果も果たしていると考えられる⁶⁾。

地表への落ち葉処理には、種子のさらされる大気の湿度をより高く保ち、種子の乾燥を防ぐ効果があったと考えられる。林外で行った落ち葉処理には地表面攪乱を緩和する作用は

表-2 心土(処理区a)と厚層基材(処理区c)の粒径と養分量

Table 2 Grain size and nutrient content of heart soil (treatment a) and fertilized peat moss (treatment c).

	粒径2mm以下	(重量%)		
		N	C	P
心土	85.5	0.1	0.1	0.0
厚層基材	78.2	1.0	26.8	0.4

註: N, CはNCアナライザーにより全炭素と全窒素量を、PはBray II法により可給態リンを測定した。

なかったが、種子乾燥を防止する効果があったために、発芽率が高まったと推察される。

一方、播種した上から覆土を施した種子（処理区 b）の発芽率は著しく低かった（図・2）。暗い光環境か、土壌粒子による物理的障害が、種子発芽を阻害したと考えられる。しかし、落ち葉処理で地表面の攪乱を防いだところ、光が遮断されているにもかかわらず種子発芽率が上昇することが確認された（図・3）ことから、処理区 b（心土（覆土））における低い種子発芽率は、暗い光環境によるものではなく、土壌荷重が長径2mm程度しかない種子の発芽を物理的に妨げたことによる、と推測された。心土に直播きした場合（処理区 a）も種子発芽率が低かったのは、雨滴に舞上げられた土壌が種子の上に覆い被さり処理区 b と同じ状況を引き起こしたためと考えられる。

種子発芽に対して光条件が制限因子とならないことは、光を遮断しても発芽率に変化がない⁸⁾とする恒温下での発芽試験の結果とも合致する。

地表面が雨滴によって攪乱される状況は、厚層基材（処理区 c）でも観察されたが、心土（処理区 a）よりも発芽率は高かった（図・2）。厚層基材は心土に比べ粒径2 mm以下の成分の含有率が低く（t検定、5 %水準）、種子の大きさに比して粗い土壌粒子が多い（表・2）。地表面が浸食されても埋没することなく、土壌粒子間にできた微細な空間を利用して、発芽することができたためと考えられる。

以上の結果から、種子の着床面が攪乱されにくく、水分保持能力の高い播種床を用いることが、高い種子発芽率を達成するための条件であると考えられる。

4.2 実生の定着と成長に適した生育立地

両樹種とももっとも発芽率が高かった林内の処理区 d（コケ）では、5年後の生存率ももっとも高くなり、林内環境のコケは、実生の定着にも適した立地条件を持つことが示唆

された。

一方、心土（処理区 a）に残った個体は、両樹種ともに、播種数300に対して僅か1個体となり、生存率は著しく低くなった。また、林内の厚層基材（処理区 c）では、発芽後一年以内に全て枯死した（図・2）。

処理区 a（心土）や林内の処理区 c（厚層基材）では、雨滴による地表面の攪乱で、幼苗が根がえりを起こしたり、幼苗の葉が土に覆われたりして、枯死する様子が観察されており、種子発芽の段階と同様に、雨滴による地表面の攪乱が、発芽間もない幼苗段階（無施肥で年間約5 mm程度の成長量⁸⁾にも、大きく関わっていると推測された。他のツツジ類（*R. ponticum* L.）で実生の立地環境を調べた研究でも、雨滴によって小さな実生が根返りをおこしたり、土壌に埋没してしまうために、裸地では実生が発生しないと推測されている¹⁾。

落ち葉処理には地表面の攪乱を防止する効果があるが、落ち葉の下で発芽した実生が、全て、葉を展開しないまま枯死した（図・3）ことから、実生の定着には好ましくないと考えられる。種子発芽には必ずしも光環境は制限要因にならないが、展葉には一定の明るさが必要であることが示唆された。これは、天然の実生が落ち葉の深く積もった場所に発生しない事実^{11, 16)}とも合致する。

コバノミツバツツジの林外の処理区 d（コケ）における生存率（0.03）は、モチツツジの生存率（0.003）に比べ高くなった。モチツツジの処理区 d での生存率は、発芽後2年目には既にコバノミツバツツジより低くなっている（図・2）。天然には、ミツバツツジ類とヤマツツジの実生はどちらもコケ群落上によく分布すると報告されているが¹⁶⁾、モチツツジの実生はこれらの樹種とはやや異なる選好性を持っている可能性がある。

一方、成長量の面で各処理を比較すると、林外の厚層基材（処理区 c）でもっとも成長量が大きくなったことから（

図・3 落ち葉処理による生存曲線の変化

Fig.3 Changes of survivorship curves by litter treatments.

註：矢印は、直後の調査で実生個体がなくなったこと（生存率 = 0）を示す。

図-4 実生の間引きによる成長促進の効果

Fig. 4 Effects of thinning on seedling growth.

註：垂線は樹高の標準偏差

表-1), 両樹種の実生の成長には, 緩行性の肥料であるピートモスとバーク堆肥が適していたとみられる。播種後2年目にあたる2000年春には, 既にモチツツジの開花が確認されている。逆に, 林内でコケ上に多数発生した実生の成長は非常に遅く, 間引きをしても有意な成長促進効果は認められなかった(図-4)。

ツツジ類の実生は, 非常に病虫害に弱く, 立ち枯れしやすいといわれている¹⁷⁾。従って, 最終的な成立本数を高めるには, 出来るだけ早く幼木サイズにまで育てるのが効果的と考えられる。

以上より, 種子発芽に好適な条件, すなわち地表面が攪乱されにくく, 水分が安定的に供給されることに加え, 実生を定着させるには一定の光環境(照度26 %程度, 4月~6月の日射量39 MJ/m²)が必要とされることが明らかになった。さらに, より耐性の高い幼木段階にまで, 早期に成長させるためには, 明るい光環境下で(4月~6月の日射量151 MJ/m²)施肥効果のある播種床を使うと効果的であることが明らかになった。

種子発芽には光条件が制限要因にならないため, 落ち葉処理によって種子発芽率は高まるものの, 実生の定着と成長には適していなかった。一方, 種子の発芽と定着に好適な条件を持っていたコケでは多くの実生が成立したものの, 貧栄養のため実生の成長は非常に遅かった。このように, 今回の実験では, 種子発芽・実生の定着・実生の成長, の全ての段階で最適な条件を満たした工法はなく, 得られた仮説を検証していく必要がある。

4.3 野生ツツジ群落形成において効果的な直播き工法

コバノミツバツツジとモチツツジの種子発芽と実生の生育立地の要求性から, 直播きによって野生ツツジ群落復元を行

うには, 病虫害や埋土といった環境の影響を受けやすい種子や実生の段階から, 幼木段階にまで速やかに育成する必要があると考えられる。

この観点から, 今回の実験設定でもっともよい成績を収めた播種床は, 林外に設置した厚層基材である。種子発芽率と生存率はコケにやや劣ったが, 成長は格段に早かった。逆に, 林内では, 厚層基材での実生の生存率は非常に低く, 播種床として不適当だった。実生の生存率が高かったコケも, 成長が非常に遅いため, 播種床として適当とはいえない。

したがって, 今回の実験結果から, 遷移が進み林冠の閉鎖した二次林内に野生ツツジ群落を復元するにあたって, やや定性的ではあるが, 次のような工法を提案できる。まず林冠を疎開し光環境を明るくし, 緩行性の肥料を含むやや荒い粒径組成の土壌で播種床を整備する。種子の着床面は平滑かつ水平にする。天日で乾燥させた後, 冷蔵乾燥貯蔵しておいた種子を, 春の早い段階(4月頃)¹²⁾で播種床の表面に播く。

今後, この工法の有効性を実際に検証し, さらに, 種子発芽と実生の定着に最適な播種基盤の土性, 播種密度, 肥料の種類と配合, などを定量的に明らかにすることで, より実用的な工法へと発展することが期待される。

本研究は, 平成12年度日本学術振興会特別研究員研究奨励金によって行われた。京都大学上賀茂試験地の職員の皆様, 京都大学環境デザイン学研究室の学生諸氏には, 多大なご協力をいただいた。記して感謝の意を表する。

引用文献

- 1) Cross, J. R. (1981) The establishment of *Rhododendron ponticum* in the Killarney oakwoods, S. W. Ireland. *Journal of Ecology*, 69: 807-824.
- 2) Harper, J. L., Williams, J. T. and Sagar, G. R. (1965) The behavior of seeds in soil. I. The heterogeneity of soil surfaces and its role in determining the establishment of plants from seed, *Journal of Ecology*, 53(2): 273-286.
- 3) Harper, J. L. and Benton, R. A. (1966) The Behaviour of Seeds in Soil: II. The Germination of Seeds on the Surface of a Water Supplying Substrate, *Journal of Ecology*, 54 (1):151-166.
- 4) 古賀陽子・若木優子・小林達明・長谷川秀三 (2003) 房総半島に自生するミツバツツジ節2種の生育立地, ランドスケープ研究 66(3): 231-237.
- 5) 小西千賀三・高橋治助 (1967) 土壌肥料講座, 朝倉書店, pp.30.
- 6) Nakamura, T. (1992) Effect of bryophytes on survival of conifer seedlings in subalpine forests of central Japan, *Ecol. Res.*, 7:155-162.
- 7) 牧野亜友美・森本淳子・柴田昌三・大澤直哉・中西麻美 (2002) 都市近郊二次林における小面積伐採直後の木本植生の多様性の変化, *日本緑化工学会誌* 28(1): 286-289.
- 8) 森本 淳子 (2000) 京都市近郊林における野生ツツジ群落の動

- 態および保全と復元に関する研究, 博士論文, 106pp.
- 9) 森本淳子・柴田昌三・長谷川秀三・井上富美香 (1999) 恒温器・ガラス室・二次林における野生ツツジ類の温度に対する発芽反応, 第30回日本緑化工学会研究発表会 研究発表要旨集: 314-317.
 - 10) Morimoto, J., Shibata, S. and Yoshida, H. (1999) Germination responses of native species of *Rhododendron* to temperature and other factors in a secondary forest, IFLA Eastern Regional Conference '99: 158-165.
 - 11) 森本淳子・吉田博宣 (2000) 京都市近郊林における野生ツツジ群落の動態, 国際景観生態学会日本支部会報 5(2): 57-61.
 - 12) 森本淳子・柴田昌三・長谷川秀三・井上富美香 (2000) 二次林へ導入した野生ツツジ類の初期成長—直播き, ポット苗植栽, 自生苗の移植の可能性—, 日本緑化工学会誌 25 (4): 333-338.
 - 13) Morimoto, J. and Yoshida, H. (2000) Ecological evaluation of secondary forests by the survival of the native *Rhododendrons*, IFLA Eastern Regional Conference '00: 70-76.
 - 14) 森本淳子・森本幸裕 (2001) 関西における里山の変貌, 武内和彦・鷺谷いづみ・恒川篤史編, 里山の環境学, 東京大学出版会, pp.60-72.
 - 15) 重松敏則・高橋理喜男・鈴木尚(1985) 二次林林床における光条件の改良が野生のツツジ類の着花に及ぼす効果, 造園雑誌 48(5):151-156.
 - 16) 鈴木優美・勝見典子・小林達明・長谷川秀三 (2000) ミツバツツジ類植栽木の樹勢と天然実生発生に関わる環境要因の分析, 日本緑化工学会誌 25(4): 421-426.
 - 17) 高田研一 (1981) ミツバツツジ類の地理分布と生態, 種生物学研究 5:19-32.

(2003.5.17 受理)