津波攪乱跡地におけるカワラナデシコの実生及び開花個体の消長

大澤啓志^{*1)}・西口美菜子¹⁾

1) 日本大学生物資源科学部 College of Bioresource Sciences, Nihon University

摘要：東日本大震災による仙台湾沿岸の津波被災海岸林跡地において、土壌攪乱強度の異なる立地を対象に、津波被災後6～7年目の時点でのカワラナデシコの実生の生残及び開花状況を2年間追跡した。調査9区画の計9 m²で計257個体の実生が確認され、その内の計105個体が枯死した。表土残存区に対して異なる表土攪乱強度に対する処理群（表土流出区・基盤土流出区）として扱ったところ、いずれも出芽実生の総数は有意に増加していた（Steel検定： $P<0.05$ ）。ただし、実生生残率は平均58～61%と立地条件間で顕著な差は認められなかった。調査区毎の2年間の出芽実生総数は、調査区内及び近傍の開花個体数との相関は弱く（ $r=-0.229$ ）、調査区内の調査開始前年の植被率に強い負の相関（ $r=-0.751$ ）が認められ、散布種子量に対し津波による表土攪乱がより強く作用していると考えられた。実生の出芽時期は、降温期に対し昇温期で多くなる傾向が認められた。また、確認された最小到花年数は1.5年であった。ただし、その到花個体は同じ時期に出芽した実生総数の2%に止まり、野生状態では本種の実生の大半はそれ以上の年数を開花までに要していることが示された。

キーワード：生残率、到花年数、発芽時期、攪乱への応答、在来野草類

OSAWA, Satoshi and NISHIGUCHI Minako: **Fluctuation in the seedling and flowering pattern of *Dianthus superbus* var. *longicalycinus* on tsunami-stricken site.**

Abstract: We have discussed the response of a native wild flower *Dianthus superbus* var. *longicalycinus* to disturbances in soil caused by tsunami in the Great East Japan Earthquake. We monitored a survivor seedling and the flowering of this species for two years as of 6th or 7th year from tsunami in three types of soil disturbance intensities in the tsunami-stricken coastal forest on Sendai Bay. In an investigation area of 9 square meters, 257 seedlings were observed, out of which 105 were blighted. We treated the topsoil outflow site and the foundation earth outflow site were suffered different strength topsoil disturbance to the topsoil remains site as a control. As a result, the total number of the seedling increased in both topsoil disturbed sites significantly (Steel test, $P<0.05$). However, there were no differences in the average survival rate of seedlings by each type. As for the total number of new seedlings in each quadrat, the number of flowering plants of the neighborhood showed a weak correlation, while the cover in quadrat just before the period for investigation showed a strong correlation ($r=-0.751$). Due to this result, we thought topsoil disturbance influenced the germination harder. The new seedlings showed a tendency to increase in the season when the temperature rises. One and a half years old were recorded as the shortest first flowering, but it was only 2% of all seedling germinated in the same season. That the majority of seedlings of wild *D. superbus* var. *longicalycinus* need longer years to flowering became clear.

Key words: survival rate, period to first flowering, germination time, response to disturbance, native wild flower

1. はじめに

火山噴火、地震、津波、斜面崩壊、洪水等、自然攪乱の生じやすい我が国¹⁴⁾には、森林から植生遷移が引き戻された草原環境をハビタットとする植物も少なくない。これら攪乱により生じた草原環境に生育する種について、攪乱に対する応答を把握することは、その植物を用いた緑化や管理に向け有益な知見を提供すると考えられる。本研究では、個体群維持において攪乱依存性を有するカワラナデシコ (*Dianthus superbus* L. var. *longicalycinus* (Maxim.) F.N. Williams)¹⁰⁾を対象にその検討を行った。

カワラナデシコは低地～山地の草原や川原等に生えるナデシコ科の多年草であり、本州～九州、朝鮮半島・中国・台湾

に分布する⁶⁾。“秋の七草”の一つで草原環境を彩る在来ワイルドフラワーの代表的な種である。攪乱に対する本種の応答については、例えば大澤・西口⁹⁾は砂州上の海浜地の成帯構造に沿った分布で、汀線側最前面では実生個体は稀で大型開花個体のみが生育すること示し、強い波浪時に攪乱を受けやすいことが影響した可能性を指摘している。すなわち、低頻度の強い波浪により生じた打ち上げ帯の攪乱裸地に発芽・定着したものの、以降その攪乱の影響が減少することで後続の実生定着が抑制されたことが想定される。また、2011年の東日本大震災の巨大津波による大規模攪乱地において、遠座ら²⁾は高木が倒れた場所が本種を含め明るい場を好む草本種の生育場所となっていたことを報告している。また、七海・大澤⁵⁾は津波後約5年時点で海岸林跡地において本種が増加

傾向を示し、津波によって本種にとって適した生育環境が多く生じた可能性を報告している。

これまで注目されることの少なかった東日本大震災時のような巨大津波による攪乱は、例えば大規模な斜面崩壊に対しては元にあった土壌基盤や植生をある程度保持している点、多雨な日本では高頻度で起こる洪水に対しては発生頻度が稀で森林環境であった場所が急激に草原環境に変化する点、等が異なる特徴と言える。津波以外の攪乱に対する本種の生存戦略について検討した報告は少ないが、例えば本種を含む河原に生育する小型の多年草は、根を深く張ることで表層の堆積物がある程度流失する規模の洪水には耐えるが、より破壊作用の激しい場所には生育せず、一方で砂が厚く堆積する立地ではチガヤ (*Imperata cylindrica* L.) やオギ (*Miscanthus sacchariflorus* (Maxim.) Benth.) の優占する群落に置き換わり生育できなくなるとされ⁴⁾、その攪乱依存的な性質を見て取ることができる。また、海浜の安定帯において、飛砂や飛沫塩分などによる攪乱やストレスに加えて草刈り等の人為攪乱が入ることで半自然草地在維持され、大規模な個体群を形成する例も報告される¹⁾。一方で、先述の通り東日本大震災の巨大津波後に本種は個体数を増加させているが、大澤・内野¹⁰⁾は津波による土壌攪乱強度の差によって立地毎の生育密度が異なることを報告している。ただし、それらの生育密度の差が種子発芽数自体の違いなのか、あるいは発芽後の生残率の違いなのかの把握が課題¹⁰⁾とされていた。大規模な攪乱跡地での本種の実生の発生／枯死状況についての既往研究は見当たらず、本種の生存戦略についての理解を深める上で攪乱後の実生や開花の動態を把握することは意義あるものと考ええる。

そこで本研究では、津波による土壌攪乱強度の異なる場所での本種の個体毎の生育状況を2年間追跡した。これは、東日本大震災のような低頻度・巨大攪乱の場合、発生時からの経過時間が揃っていることで立地間での比較が可能と考えたためである。すなわち、巨大津波攪乱地における出芽から生育初期の枯死状況といった実生の消長に焦点を当て、攪乱に対する本種の実生の応答を明らかにすることを目的とした。合わせて、個体毎の開花状況についても報告する。これは、本種の野生下での開花年の継続実態や到花年数が不明なためである。一般に開花結実から種子散布、そして実生の生残・枯死は個体群への新規参入数に結び付き、その後の個体群サイズの増減に直接的に影響する。今回、事例的ではあるものの、東日本大震災の津波攪乱跡地において本種の実生や開花の消長に関する知見が得られたので、本種の大規模攪乱に対する応答について考察を試みる。

2. 材料ならびに方法

調査地は、仙台北野南部の宮城県岩沼市の被災海岸林である (図-1: 北緯 38.084, 東経 140.924)。仙台湾の海岸汀線から約 300 m の地点で、概ね第一列目の浜堤に位置する。東日本大震災による津波以前はクロマツ林であったが、津波後は残存したクロマツ (*Pinus thunbergii* Parl.) 高木の疎林

図-1 調査地の位置 (樹林被害状況は石川ら³⁾、カワラナデシコの分布は Osawa et. al.⁷⁾を参考に作成)

Fig. 1 The location of the investigation site

写真-1 基盤土流出区の状態 (2016年2月撮影)

Photo. 1 The foundation earth outflow site where dug up deeply by tsunami

となり、草原環境が広く出現した場所である^{3,7,8)}。前述の浜堤に沿って南北 700 m の範囲にわたり本種が分布する⁷⁾。

調査区は、大澤・内野¹⁰⁾のものを継続し、津波による土壌に対する攪乱強度に応じて分けられた立地の区分内に、任意に設置された 1 m² のコドラートとした。ただし、復興事業に伴う工事車両等により改変を受けた調査区は除いたため、各区分の調査区数はそれぞれ 3 区画である。

表土に対する攪乱強度は、以下の 3 区分である。

- 1) 表土残存区：表土の流出がほとんど見られず、表土と表層植生が維持された区。腐植～砂質土壌で、概ね平坦地。
- 2) 表土流出区：約 5～10 cm の表土が表層植生ごと掘り返され、基盤土上部が露出した区。砂質土壌で、概ね平坦地。
- 3) 基盤土流出区：表土も含め基盤土の浜堤砂丘が V 字型に約 100 cm 浸食された区。砂質土壌で、掘り返しによって緩い傾斜の凹凸が生じている (写真-1)。

調査区周辺の立地条件及びカワラナデシコの分布状況を図-2 に示した。調査区内の植生は、表土残存区は残存したクロマツ林の小パッチ内の半日陰地で、ヒメヤブラン (*Liriope minor* (Maxim.) Makino) が優占する¹⁰⁾。表土流出

図-2 調査区周辺の立地条件 (●: 調査区画)

Fig. 2 The land condition map on the investigation site

区はカワラナデシコとテリハノイバラ (*Rosa luciae* Rochebr. et Franch. ex Crép.) が優占し、基盤土流出区は砂丘の裸地的環境でコウボウムギ (*Carex kobomugi* Ohwi) やハマヒルガオ (*Calystegia soldanella* (L.) Roem. et Schult.) 等の海浜植物が疎に生育する¹⁰⁾。周辺の表土残存区の多くは、テリハノイバラ、ヒメヤブラン、ヤマアワ (*Calamagrostis epigeios* (L.) Roth) が優占する中に、ススキ (*Miscanthus sinensis* Andersson) の株が点在する。表土流出区は主にヒメヤブランが優占するが、未舗装道路付近ではセイトカアワダチソウ (*Solidago canadensis* var. *scabra* L.) が優占する。基盤土流出区はコウボウムギ、テンキグサ (*Leymus mollis* (Trin. ex Spreng.) Pilg.), アレチマツヨイグサ (*Oenothera parviflora* L.) 等が、未舗装道路はカワラナデシコやアレチマツヨイグサ等が疎に生育する。カワラナデシコはススキ等の中茎・高茎の植物が密に繁茂する植生小パッチを除き、東西の幅約 20 m 程度の範囲に広く生育し、開花個体も多数見られている。

調査は 2016 年 2 月下旬、8 月下旬、2017 年 3 月上旬、5 月下旬、8 月下旬、2018 年 2 月下旬の計 6 回実施し、コドラート内のすべての生育個体及び新たに確認できた (すなわちその間に出芽した) 実生の位置 (コドラート内での xy 座標を測るとともに傍に番号付きのピンを挿す: 写真-2)、草高、生育状況 (枯死・枯死寸前等)、開花の有無を記録した。ただし、2017 年 5 月の調査時は新たな実生が出芽と実生の生残状況のみ、2018 年 2 月の調査時は 2017 年 8 月の確認個体の生残状況のみの記録とした。その際、最後の 2018 年 2 月の調査では、辛うじて生存はしているもののほとんどの葉が失われている枯死寸前の実生は、枯死扱いとした。観察継続において開花後の地上部の枯死確認後に同じ場所からの多数の幼茎の出芽が一部で確認されたため、2018 年 2 月に掘り起こしによる確認を行った。なお、その不定芽から生じた幼茎は種子発芽由来の実生と異なり、密集して同じサイズの複数株が生じていたため、調査区画内での枯死株の位置情報と合わせてその状態を詳しく見れば識別は可能であった。

次に、調査区内外からの相対的な散布種子量を比較するため、2016 年 8 月には各コドラートの縁から周囲 1 m 以内の

写真-2 個体識別及び実生の様子

Photo. 2 The state of identification and the seedling

開花個体も計数した。また、調査開始直前の 2015 年 8 月と調査期間後半の 2017 年 8 月の調査区内の植被率を目視により記録した。

最後に、2015 年時点で、基盤土流出区の 1 区画 (No. 3) において多数の実生の確認と、他の区画では生じていない区画内での著しい偏在 (凹地の底部で実生が多く、斜面中上部で少ない) が観察されており、その要因を検討するため、土壤水分を計測した。この区画の上下端直近部の地下約 5 cm に土壤水分計 (Delta-T 社製: SM150) を各 1 機水平に埋設し、2016 年の早春から初夏にかけての毎 12:00 の土壤水分をロガーで記録した。比較のため、表土残存区 (ほぼ平坦) の 1 区画 (No. 1) にも同様に近接部に 1 機を埋設した。

解析においては、対照群である表土残存区に対して異なる表土攪乱強度の処理群 (表土流出区・基盤土流出区) を設けたとして扱い、Steel 法による検定を行った。また、季節的な出芽傾向を把握するため、昇温期 (2・3 月調査時から 8 月調査時) 及び降温期 (8 月調査時から 3 月調査時) に分けて出芽数を比較した。その際、2017 年の昇温期は、5 月にも調査を行うことで、3 月から 5 月調査時にかけての昇温期前期、5 月から 8 月調査時にかけての同後期でも比較した。

3. 結 果

(1) 実生の消長

調査期間中に新たに出芽した実生は全調査区画 (計 9 m²) で計 257 個体であり、その内の計 105 個体が枯死したことが確認された (表-1)。攪乱強度の区分では、出芽実生総数は平均 ($n=3$) で基盤土流出区 (48.7 個体/m²) が最も多く、表土流出区 (29.7 個体/m²)、表土残存区 (7.3 個体/m²) の順となっていた。同様に枯死実生総数は平均 ($n=3$) で基盤土流出区 (20.0 個体/m²)、表土流出区 (11.7 個体/m²)、表土残存区 (3.3 個体/m²) の順であった。検定の結果、両処理群とも表土残存区に対し出芽実生の総数に有意な増加が認められた (いずれも Steel 法: $P<0.05$)。枯死実生総数は、表土残存区に対し表土流出区で有意な増加が認められた (同: $P<0.05$)。なお、各条件区の平均実生生存率 ($n=3$) は 58~61% と同程度の値であった。

季節的な出芽傾向は (表-2)、全調査区画で昇温期の計 140 個体及び計 88 個体に対し降温期は計 29 個体と、少数の区画で異なる傾向が認められたものの、全体としては昇温期に新規出芽実生が多く得られていた。また、昇温期の中では前

表-1 調査期間中の新規出芽実生数及び生存状況

Table 1 The number of new seedlings and the survival rate of seedlings during the investigation

土壌攪乱強度 の区分	区画 No.	2016.2～2017.8 の出芽実出総数	2016.8～2018.2 の枯死実生総数	実生生存率 (%)
表土残存区	1	11	5	54.5
	2	7	4	42.9
	3	4	1	75.0
	平均	7.3	3.3	57.5
表土流出区	1	31	11	64.5
	2	36	13	63.9
	3	22	11	50.0
	平均	29.7	11.7	59.5
基盤土流出区	1	53	36	32.1
	2	22	5	77.3
	3	71	19	73.2
	平均	48.7	20.0	60.9
合計		257	105	—

表-2 各条件区における季節別の新規出芽実生数

Table 2 The number of new seedlings every season in each site condition

土壌攪乱強度 の区分	区画 No.	昇温期 (2016.2～ 2016.8)	昇温期 (2017.3～2017.8)			降温期 (2016.9～ 2017.3)
			前期 (3～5月)	後期 (6～8月)	小計	
表土残存区	1	9	2	0	2	0
	2	2	0	4	4	1
	3	4	0	0	0	0
	平均	5.0	0.7	1.3	2.0	0.3
表土流出区	1	25	3	1	4	2
	2	20	3	12	15	1
	3	16	1	1	2	4
	平均	20.3	2.3	4.7	7.0	2.3
基盤土流出区	1	9	31	0	31	13
	2	4	4	12	16	2
	3	51	7	7	14	6
	平均	21.3	14.0	6.3	20.3	7.0
合計		140	51	37	88	29

注：月が重なるため、便宜的に後期昇温期は6月以降、降温期は9月以降と表記した。

期(計51個体)の方が後期(計37個体)よりも新規出芽実生数は多くなっていたが、各区画内で異なる傾向であった。

2016年8月のコドラート内及び近傍1m範囲内の開花個体数は(表-3)、平均(n=3)で表土残存区が32.0個体、表土流出区が49.7個体、基盤土流出区が17.0個体であった。この近傍も含めた開花個体数と調査区毎の調査期間中の出芽実生総数(表-1)の相関は弱かった($r = -0.229$)。また、調査区内の植被率は(表-4)、調査開始前年である2015年夏期で表土残存区が90～100%、表土流出区が40～80%、基盤土流出区が30～40%であった。2017年では、2年経過する中で表土流出区及び基盤土流出区の多くの区画で10～20%の緩やかな増加が生じていた。2015年夏期の植被率(逆正弦変換した値を使用)と出芽実生総数の間には、負の

表-3 2016年8月の調査区内及び近傍の開花個体数

Table 3 The number of flowering plants in and around quadrat in August, 2016

土壌攪乱強度 の区分	区画 No.	コドラート内の 開花個体数	コドラート近傍の 開花個体数	合計
表土残存区	1	11	25	36
	2	8	27	35
	3	8	17	25
	平均	9.0	23.0	32.0
表土流出区	1	16	36	52
	2	17	21	38
	3	20	39	59
	平均	17.7	32.0	49.7
基盤土流出区	1	7	9	16
	2	3	8	11
	3	12	12	24
	平均	7.3	9.7	17.0

注：コドラート近傍とは、周囲1m以内に位置した個体を示す。

表-4 2015年及び2017年の8月における調査区内の植被率(%)

Table 4 Percentage of vegetation cover in each quadrat in August, 2015 and August, 2017

調査年	表土残存区			表土流出区			基盤土流出区		
	区画 No. 1	区画 No. 2	区画 No. 3	区画 No. 1	区画 No. 2	区画 No. 3	区画 No. 1	区画 No. 2	区画 No. 3
2015年	100	90	100	40	80	50	30	40	30
2017年	100	90	100	50	100	60	40	40	40

図-3 出芽実生総数と調査開始前(2015年8月)の植被率の関係

Fig. 3 Relationship between the total number of new seedlings and cover in quadrat just before the period for investigation

相関($r = -0.751$)が認められた(図-3)。これに対し、2017年夏期の植被率との間では、その相関($r = -0.606$)はやや弱まった(図略)。

(2) 2年間の開花状況

開花個体数は全調査区画で2016年が計102個体、2017年が計74個体であった(表-5)。両年とも開花したのは計42個体で、2016年のみの開花が計60個体、2017年のみが計32個体であった。2年間の合計開花個体数、すなわち2年

表-5 出芽時期別の新規出芽実生の開花状況

Table 5 Flowering situation of new seedlings by each season when sprouts come out

出芽時期	新規実生数	2016.8 時の 到花個体数	2017.8 時の 到花個体数	到花割合 (%)
2016.2～の昇温期	140	0	3	2.1
2016.8～の降温期	29	—	0	0.0
2017.3～の昇温期	88	—	0	0.0

間に一度でも開花した個体数は、計 134 個体であった。この 2 年間の合計開花個体数は、表土流出区が最も多く（平均 21.7 個体/m², n=3）、表土残存区（同 12.0 個体/m²）及び基盤土流出区（同 11.0 個体/m²）の倍程度であった。2 年間での開花状況は、いずれの条件区でも両年開花した個体、単年のみ開花した個体が認められた。両年開花した個体数は 3 条件区とも同程度（平均 4.3～5.0 個体/m², n=3）であったが、単年のみの開花は表土流出区の 2016 年のみ開花の高い値（同 12.7 個体/m²）以外は少なかった（同 4.7 個体/m²以下）。これらの開花個体に対し、2016 年 2 月時点で生育が確認されていた個体の内、調査した 2 年間で一度も開花しなかった個体数は表土流出区が他の条件区に対し突出して多くなっていた（同 36.7 個体/m²）。一方、基盤土流出区では 2 区画（No. 1・2）では 0 個体であったが、1 区画（No. 3）で 25 個体/m² と高い値を示し、区画による差が大きかった。

2017 年 8 月の開花個体数には、新たに出芽した実生からの開花も含まれ、計 3 個体が確認された。いずれも基盤土流出区の区画 No. 3 における、前年からの降温期に出芽した個体であった（表-6）。なお、出芽時期別の出芽実生総数に対する到花個体の割合は、0.0～2.1% と低くなっていた。

一方、開花した直後の冬季に地上部が枯死する個体が各条

写真-3 根茎基部より生じた幼茎群 (2018 年 2 月撮影)

Photo. 3 The childish stems which developed from a bottom of the rhizome

件区で認められた。開花個体計に対するその平均割合（n=3）は、基盤土流出区（19.6%）、表土残存区（14.0%）、表土流出区（5.6%）の順であった（表-5）。この冬季の地上部枯死個体について、翌春にかけて複数の幼茎が認められた個体跡の掘り起こしを行った結果、地下部の根茎の最下部の根との境の箇所から 4 本の幼茎が伸びているのが観察された（写真-3）。

(3) 実生数の著しい区画における生育実態

基盤土流出区の区画 No. 3 について、2017 年 8 月調査時の個体分布状況を示したのが図-4 である。2016 年 2 月時点で津波により V 字型に浸食された凹地の底部付近に既に多くの個体が生育しており、2016 年 8 月にかけて新たに出芽した実生も底部付近で比較的多く生じている。

この基盤土流出区の区画 No. 3 の斜面上下端部及び表土残存区の区画 No. 1 の近接地における初夏にかけての土壌水分の推移を図-5 に示した。表土残存区に対し基盤土流出区

表-6 各条件区における 2 年間の開花状況

Table 6 Flowering situation for 2 years in each site condition

土壌攪乱強度 の区分	区画 No.	2016年の 開花 個体数	2017年の 開花 個体数	両年ともに 開花した個 体数(A)	2016年のみ 開花した 個体数(B)	2017年のみ 開花した 個体数(C)	2年間の開花 個体の合計 (A+B+C=D)	開花後に地上 部が枯死した 個体数(E)	同左割合 (%) (E/D)	両年ともに 非開花の 個体数*
表土残存区	1	11	10	7	4	3	14	1	7.1	10
	2	8	7	3	5	4	12	3	25.0	7
	3	8	5	3	5	2	10	1	10.0	5
	平均	9.0	7.3	4.3	4.7	3.0	12.0	1.7	14.0	7.3
表土流出区	1	16	6	5	11	1	17	0	0.0	20
	2	17	11	6	11	5	22	2	9.1	48
	3	20	10	4	16	6	26	2	7.7	42
	平均	17.7	9.0	5.0	12.7	4.0	21.7	1.3	5.6	36.7
基盤土流出区	1	7	7	3	4	4	11	3	27.3	0
	2	3	3	3	0	0	3	0	0.0	0
	3	12	15	8	4	7	19	6	31.6	25
	平均	7.3	8.3	4.7	2.7	3.7	11.0	3.0	19.6	8.3
合計		102	74	42	60	32	134	18	—	157

単位：個体/m² *：2016 年 2 月調査時に確認されていた個体を対象とし、開花せずに枯死した個体は除いている。

図-4 基盤土流出区 No. 3 における 2017 年 8 月の個体及び実生の分布

Fig. 4 The distribution of individuals and seedlings in August, 2017 on quadrat No. 3 in the foundation earth outflow site

図-5 2016 年の早春から初夏期の土壌水分の推移

Fig. 5 Change of soil moisture from early spring to early summer in 2016

は土壌水分が著しく低い値となっており、特に降雨時（山型を示す時点）にその差が顕著となっていた。一方、基盤土流出区内の上端部と下端部で比較すると、比較的頻繁に降雨が得られる 5 月中旬以降はあまり顕著ではないが、5 月中旬以前は区画下端部（谷底付近）で若干、上端部より土壌水分は高い値を示していた。

4. 考 察

(1) カワラナデシコの攪乱への応答

津波といった大規模自然攪乱によって表土攪乱が生じ、攪乱強度の違いに応じた立地毎での本種の出芽実生数、そしてそれらの実生の枯死数について異なる傾向があることが示された。本事例では津波被災後 6~7 年目の状況であったが、表土残存区に対し、出芽実生数は表土流出区と基盤土流出区が、その枯死数は表土流出区が有意に多く（それぞれ $P < 0.05$ ）になっていた（表-1）。すなわち、強い表土攪乱を受けた立地では本種は多数の実生を出芽させており、一部ではその枯死数も多いことが明らかにされた。今回、調査区毎の出芽実生総数と植被率との間に負の相関が得られており（図-3）、表土攪乱の強度はその立地の植被率に反映されていると考えられた。出芽実生数の増加については、言わば津波とい

う表土攪乱処理が施されたことで地表部の草本植生の無い裸地的環境となり、主に地面に届く光環境が整ったことがその理由と推察される。調査期間後半の 2017 年と比較して直前の 2015 年の植被率がより強い相関 ($r = -0.751$) を示しており、以降の調査期間中の実生が出芽により強く作用したと考えられる。また、七海・大澤⁵⁾は当地区の本種の草高 5 cm 以上の株の増加割合が、草本層植被率と負の相関があることを報告しているが、これは本結果の植被率が低く地面に陽が直接当たる環境での出芽実生の増加によって説明が付くものであった。もちろん、近傍の開花個体数（表-3）による散布種子量の多寡も出芽実生数に関与すると考えられる。しかし、本結果では出芽実生総数（表-1）との間で相関は弱く ($r = -0.229$)、散布種子量に対し表土の攪乱がより強く作用したことが示唆された。このように、攪乱による裸地的環境で出芽実生は多くなる一方、その実生生残率は平均 58~61% と立地の条件間で顕著な差は認められず、概ね一定の割合で枯死することが示唆された。

次に、2 つの処理群では調査期間中における新規出芽実生数の増減等に異なる傾向が認められており、以下に考察する。まず表土流出区は全体に出芽実生数が減少傾向（2016 年昇温期の 3 区画計の 61 個体から 2017 年の同 21 個体）にあり（表-2）、これは経時による調査区内の植物の定着・成長に伴う植被率の増加（表-4）すなわち裸地的環境の減少が理由と考えられる。何故ならば、他の条件区に比べて表土流出区は近傍も含め開花個体数が最も多く（表-3）、開花・結実による散布種子量は充分であるにも関わらず、出芽実生数が減少傾向にあるためである。これに対し、大澤・内野¹⁰⁾は表土流出区が 2015 年時点で他の条件区に対して著しく高い株密度であったこと、特に実生を含む草丈 5 cm 以下の個体が多数を占める個体群構造を示していたことを報告している。これは津波被災後早い段階の未だ植被率が低かったと推察される時期に、先に示された実生の増加が生じたためと推察されるが、以降の植被率の漸増に伴い実生が出芽が抑制され、本調査時には既に減少に転じていたものと考えられる。

基盤土流出区は、2017 年時点でも平均 40% と低い植被率（表-4）であるにも関わらず、出芽実生数が区画 1・2 は増加傾向で区画 3 は減少傾向であった（表-2）。この理由として、実生定着環境の改善の時間的ずれが想定される。すなわち、津波被災後の年数の浅い時期には、基盤土流出区は未だ風雨により常に表面の砂の移動が生じている海浜的な環境で種子の発芽・定着が阻害されていたとされる¹⁰⁾ものの、津波被災後 6~7 年時点で高い出芽実生数（表-1）が得られたことは、以降の実生定着環境の改善が進んだことを示している。調査地は実際の汀線最前面の海浜ではなく、約 300 m 内陸側の海岸マツ林内に位置しており、周囲からの砂の供給が多くは無いため、経年に伴い V 字に浸食された斜面（写真-1）における砂の移動もある程度安定したことで実生の定着も比較的容易になったと推察される。そして同じ基盤土流出区でも、区画 No. 3 では 2016 年の昇温期に、区画 No. 1 では 2017 年の昇温期にそれぞれ約 50 個体、約 30 個体と多

数の実生が出芽しており（表-2）、微妙な条件の違いにより良好な実生定着環境への移行に時間的なずれが生じていることを指摘できる。

実生の枯死数については、出芽初期の実生は一般に脆弱な状態であるため、表土残存区に対し出芽実生数の増加に連動する形で表土流出区においては実生の枯死も多く生じたと考えられる（ $P<0.05$ ）。一方、基盤土流出区では一部の区画（No. 1・3）では枯死数が多くなっていたものの、表土残存区に対し有意な増加は認められなかった。基盤土流出区では区画により実生生存率にばらつきが認められ（32～77%：表-1）、先の良い実生定着環境への移行の時間的なずれも含め、区画毎で条件の違いが生じていると考えられる。ただし、現時点では区画毎での生存に効いてくる条件の違いの内実は不明であり、その把握は今後の検討課題である。なお、本条件区は基盤となる砂丘本体の砂質土壌が露出したため養分量が他の条件区と比較して著しく少ない立地と考えられ、これが先の区画 No. 1・3 の出芽後の高い枯死に結び付いている可能性があるが、現時点では詳細は不明である。

以上、各条件区とも3区画と調査サンプル数は少ないものの、本種の攪乱後の動態についての知見が存在しないことを踏まえ、津波被災後の時間経過に伴う実生定着環境の移行過程について説明を試みた。本種は、津波のような大規模攪乱によって生じた裸地的環境で多数の出芽・定着と速やかな生長により高い個体数密度とその後の多数の開花をその場所で示すが、それが全ての攪乱裸地で一斉に生じる訳ではなく、立地条件により良好となる実生定着環境の時間的・空間的な移行が生じていた。その際、巨大津波という超長期的な自然攪乱地であった本調査地では、多数の出芽実生が得られる機会は、立地毎に短期間（表土流出区では津波被災後7年目で既に出芽実生数は減少傾向にあった）に一度訪れるに過ぎず、以降は自種や他種の被覆により出芽実生数は減少していた。しかし、その一度の機会を活かして、裸地的環境において出芽・定着（表-1）から開花まで至る個体（表-5）を多数得ていた。ただし、基盤土流出区では裸地的環境が今後も長期間存在し続ける可能性もあり、モニタリングによる「多数の実生が得られる機会」の持続期間の長さの把握が課題である。

なお、ほぼ全てが植被されている表土残存区（表-4）でも少数ではあるが出芽実生が得られており（表-1）、本種は必ずしも裸地的環境でない植生被覆地でも出芽可能であることが示された。

(2) 実生が出芽時期、出芽条件

実生が出芽時期については昇温期と降温期で差が認められ、昇温期で多くなる傾向が認められた（表-2）。植松・倉本¹³⁾は、発芽試験より本種の発芽時期は春季及び秋季としつつも、秋季の播種は高温の影響で発芽が抑制される可能性を指摘している。本結果でも春季～夏季の昇温環境でより多く出芽することが示され、秋季の発芽抑制を支持する結果であった。なお、数は少ないが降温期にも新たな出芽実生が確認されているが、上記を鑑みるとその多くは気温が著しく下

がる冬季前の出芽である可能性が高い。一方、昇温期の前期と後期では必ずしも特定の傾向は認められなかった。冬季の低温を経験した本種の種子は水分条件が整えば翌春に光条件の影響を受けずにどこでも発芽するとされるが¹³⁾、実験室環境下とは異なり、野生条件下では立地毎の様々な要因が種子発芽を引き起こし、順次出芽していると言える。

種子発芽の主要な環境要因に水分条件がある¹²⁾。昇温期前期の土壤水分の比較（図-5）では、表土残存区は表土が流出しなかったことで水分条件的に恵まれていたものの、発芽実生数は必ずしも多くはなかった（表-2）。これは林床植生が残存したこと（表-4）で発芽に必要な光環境が充分には整っていないためとも言えるが、先の光条件の影響を受けないとする植松・倉本の報告¹³⁾とは異なる結果であった。詳細は今後の研究を待つ必要があるが、発芽から地表上への出芽までには時間差があるため、その間に光・養分・水分等の不足による枯死、あるいは土中での土壤微生物等との生物間相互作用が関与している可能性をここでは指摘しておく。

一方、基盤土流出区の区画 No. 3 では、実生の集中する凹地の底部付近（図-4）で土壤水分は若干高い値を示していたが、その差は顕著なものではなかった（図-5）。当初、区画内での位置による出芽実生数の偏在性について水分条件を要因と想定していたが、数自体は少ないものの斜面上方部でも新たな出芽実生が確認されており、この水分条件の差をもって先の偏在性を説明するのは困難であった。また、これには凹地故に風や雨水により散布種子が集まりやすいことも関与している可能性がある。斜面上方に対して底部の砂の移動の少なさによる生存率や地形的な散布種子の定着量の多寡の差も含め、砂質土壌の凹凸地（写真-1）における出芽要因の検討が求められる。

(3) カワラナデシコの到花年数

今回、3個体のみではあるが、2016年の昇温期に出芽した中から翌年夏季に開花まで達した実生が確認された（表-6）。すなわち、野生状態における本種の最小到花年数は条件が整えば1.5年未満であることが明らかにされた。いずれも基盤土流出区の実生であり、当該立地の植被率が低く（表-4）、陽光条件であったことが要因と推察される。ただし、同じ時期に出芽した全調査区画の実生計140個体あるいは基盤土流出区3区画の実生計64個体に対し（表-2）、3個体と極めて少数に止まることも示された。条件が良く生長の良かったこの少数個体（同時期の出芽実生の約2%：表-6）を除き、野生化では大半の実生の到花年数が1.5年以上になることも合わせて示された。

(4) 開花個体の消長

2年間の開花状況の調査により、両年開花した個体数に対し、少なからずの個体で単年しか開花しなかったことが示された（表-5）。2017年のみの開花個体は続く2018年も連続して開花する可能性はあるが、2016年に開花し2017年には開花しなかった個体は平均2.7～12.7個体/m²であり、特に表土流出区で多くなっていた。すなわち、最小到花年数は1.5年と早いものの、本種は開花・結実に多くの養分を使う

ためか、開花翌年には開花せずにいる個体も少なくないことが明らかにされた。調査両年で一度も開花しなかった個体も一定数存在し、これには到花に未達の幼若期の個体も含まれるため正確な値は不明であるが、開花翌年以降の開花期に開花せずに養分を蓄える期間(すなわち多年生植物の非開花年)とする個体も一定数存在することが示された。

一方、本種は冬季にも地上部に葉を残して越冬する個体が普通に観察される(本調査地及び例えば静岡県沼津千本原¹⁾等)が、開花後の直近の冬季に地上部が枯死していた個体が割合的には低い(各条件区で平均 5.6~19.6%)ものの散見された(表-5:E)。これは先述の開花・結実に伴う養分の消費がその要因と推察される。今回、その内の1個体を掘り起こしたところ、写真-3のように個体としては生存していた。本種は根茎の年枝の基部の節に多数の不定芽をつける¹⁾とされ、実際にこれらの不定芽からの幼茎の生長が生じていた。すなわち、開花後の地上部の枯死が生じた個体の一部は、地下器官が生存しており、新たな幼茎の生長後に開花に至ると考えられる。勿論、開花後に幼茎が生じないで地下器官も含めて枯死したと判断される個体も本調査では確認されている。これは地下部の組織から栄養繁殖できる多年生草本の個体群動態を正確に把握することの困難さにも通じ、開花後の枯死と生残を分ける要因あるいは条件の把握は、今後の検討課題としたい。

5. おわりに

海岸マツ林での津波攪乱跡地において、樹冠が開けて陽光環境となる中、本種は立地条件や経年に応じて空間をずらしながら良好な実生定着環境となる場所で多数の実生を生じさせる機会を得ていた。その機会は1回の大規模攪乱で一度きりであったと考えられたが、それにより高い個体数密度と多数の開花・結実による種子散布がなされていた。このように大規模な攪乱を機に攪乱裸地での実生が生じ、個体群サイズの増加を図っていることが示唆された。一方で地上部の観察のみでは到花まで生長した個体を枯死と判断するには時間が必要という、本種の野生状態での個体群動態の検討における注意点も示された。本種の野生個体群の保全や緑化地での在来野草類としての本種の利用においては、これらの攪乱への応答を有する個体群動態を意識した管理(例えば、一定周期で既存植生を数 cm の表土ごと除去する等の人為攪乱を加える、あるいはそれら表土除去からの経時の異なる小パッチをモザイク状にシフトさせる等)が求められる。

謝辞: 本研究は JSPS 基盤研究(B)#15H04623「東日本大震災後の復興まちづくりと沿岸域の再生に関する研究」(代表者:石川幹子)及び基盤研究(B)#18H02228「復興・国土計

画におけるグリーン・インフラストラクチャーに関する研究」(代表者:石川幹子)の成果の一部である。調査協力を得た日本大学 緑地環境科学研究室の内野沙織氏、中村葵氏、笠原健瑚氏にも謝意を表したい。

引用文献

- 1) 新井恵璃子・大澤啓志・七海絵里香 (2015) 沼津千本浜におけるカワラナデシコ (*Dianthus superbus* L. var. *longicalycinus* (Maxim.) Williams) の生育立地特性. 日本緑化工学会誌, 41(1): 85-90.
- 2) 遠座なつみ・石田糸絵・富田瑞樹・原 慶太郎・平吹喜彦・西廣 淳 (2014) 津波を受けた海岸林における環境不均質性と植物の種多様性. 保全生態学研究, 19(2): 177-188.
- 3) 石川幹子・大和広明・大澤啓志 (2013) 東北地方太平洋沖地震津波による海岸林の被災分析と文化的景観の特質に関する研究~宮城県仙南平野岩沼市沿岸部を対象として~. 都市計画論文集, 48(3): 1005-1011.
- 4) 石川慎吾 (1996) 河川植物の特性. 奥田重俊・佐々木 寧編), 河川環境と水辺植物, ソフトサイエンス社, pp. 116-139.
- 5) 七海絵里香・大澤啓志 (2018) 宮城県岩沼市の津波被災海岸林における 2014 年及び 2016 年のカワラナデシコ (*Dianthus superbus* L. var. *longicalycinus* (Maxim.) Williams) の個体密度の変化. 日本緑化工学会誌, 44(1): 197-200.
- 6) 大橋広好・門田裕一・木原 浩・邑田 仁・米倉浩司編 (2017) 改訂新版 日本の野生植物 4. 平凡社, 348 pp.
- 7) Osawa, S., Arai, E. and Nanaumi, E. (2016) The distribution of *Dianthus superbus* var. *longicalycinus* on the tsunami-stricken coastal forest in Sendai Bay. The 15th International Landscape Architectural Symposium of Japan, China, and Korea; Landscape as Urban Infrastructure Program and Proceedings: 37-47.
- 8) 大澤啓志・泉 岳樹・七海絵里香・石川幹子 (2015) UAV による高解像度画像を用いた津波被災海岸林の実態把握. 日本緑化工学会誌, 41(1): 157-162.
- 9) 大澤啓志・西口美菜子 (2017) 砂州上の白砂青松の景勝地におけるカワラナデシコの生育立地特性. 日本緑化工学会誌, 44(1): 139-142.
- 10) 大澤啓志・内野沙織 (2017) 仙台平野の津波被災海岸林における土壌攪乱強度とカワラナデシコの生育密度の関係. 日本緑化工学会誌, 43(1): 45-50.
- 11) 清水建美・梅林正芳 (1995) カワラナデシコ. 日本草本植物根系図説. 平凡社, p. 45.
- 12) 鈴木善弘 (2003) 種子生物学. 東北大学出版会, 411 pp.
- 13) 植松拓理・倉本 宣 (2006) 雌性両全性異株カワラナデシコの種子発芽特性. 日本緑化工学会誌, 32(1): 122-126.
- 14) 横山 潤 (2016) 自然災害と生物多様性. 日本生態学会東北地区会編, 生態学が語る東日本大震災, 文一総合出版, pp. 14-19.

(2020 年 10 月 3 日 受理)