

北海道の山地湿原における植生と 環境要因について

北海道大学大学院 環境科学院 修士課程 酒井 絢也

1. 目的

湿原は地下水水位が非常に高い特異な立地に成立する生態系であり、湿原特有の動植物が生育するハビタットとなるため生物多様性や生物遺伝子資源プールとして重要である。北海道には日本の全湿原面積の約 86% に相当する約 710 k m² の湿原が分布しており、それらの中には釧路湿原やサロベツ湿原などのように国立公園に指定され、自然環境や保全対策が精力的に進められている湿原も存在するが、その一方で各地に点在する小規模な湿原では近年の開発等による断片化や質の低下あるいは完全に消滅した湿原も少なくない。地球温暖化や酸性雨といった地球規模での環境問題が差し迫る中で、環境変化に非常に敏感な湿原の保全は緊急かつ重要な課題である。

湿原植物の生育と立地の環境要因（水位、水質、養分環境、土壌条件）は複雑な相互関係を持ち、それらのバランスはわずかな環境の変化によって大きく変化する。とりわけ養分（N、P、K）の供給や流出、内部循環の動態は植生の分布と密接に関わっており、これらの栄養塩類を含む河川水の氾濫による養分供給が水位変動とともに低地湿原の植生構造を決定付ける一方、氾濫頻度の低い湿原においては水位変動や土壌有機物の無機化による養分の内部循環が植生分布により強く影響しているといわれている（Venterink et al. 2001A、2002）。このほか湿原内を移動する地下水の流れ（側方流）による養分の供給や流出も植生分布に無視できない影響を与えている（Wassen and Joosten 1996、Venterink et al. 2002）。

河川水の流入が少ない湿原では一般に貧栄養な立地となり、養分供給の大部分は湿原系内の有機物分解や側方流に依存する（Urban and Eisenreich 1988、Aerts et al. 1999）。このような貧栄養立地では限られた養分資源を有効に利用することが要求されるために、養分滞留時間が長く、養分利用効率の高い種が優占すると考えられている（Aerts et al. 1993）。北海道の低地湿原でも貧栄養立地に生育するスゲ類の養分滞留時間が長く、また養分利用効率も高いことが確かめられている（Nakamura et al. 2002A）。一方、水位や水位変動、氾濫頻度や氾濫による酸性度の変化も養分供給とともに多くのスゲ類の分布に影響していることも知られている（Nakamura et al. 2002B）。

これまで北海道では低地湿原における研究が精力的に行われてきたのに対し、山地湿原に関する研究は多くない。一般に冷涼で周囲からの河川の流入や氾濫の影響を受けない山地湿原では養分供給が乏しい極度の貧栄養立地となる。このため山地湿原では特に養分ターンオーバー

や側方流による養分環境の違いと植物の養分利用の違いが植生分布に強く影響をしていることが考えられる。北海道の山地湿原の多くはミズゴケ類や矮性なスゲ類、ヌマガヤなど多様な植物が生育し、その中にはヤチツツジやトキソウ、エゾゴゼンタチバナなどの多くの絶滅危惧種も含まれており、湿原生態系のメカニズムを解明することはそれらの保全を進める上で不可欠である。本研究は北海道北部に位置する典型的な多雪山地湿原であるクトンベツ湿原において、植生分布と養分供給の内部循環バランスの関係について明らかにすることを目的として行った。

2. 調査地

調査地は北海道大学雨龍研究林（北海道雨竜郡幌加内町）の標高 615mの広い尾根部に成立するクトンベツ湿原（北緯 44° 10′、東経 142° 20′）である。湿原の規模は最大幅が東西約 350 m、南北約 120mの面積約 3 ㍊で、東側から西側にかけて緩やかに標高が下がり、湿原内の水は西端部から河川へ流出する。湿原の周囲は広大なチシマザサ群落が広がっている。

3. 調査方法

(1) 調査区設定 2006年7月

湿原域全体を 20m×20mのメッシュに区切り、各格子点（92 地点）に調査区を設定した。このとき、地表面の微地形の凹凸が激しい場所では凹地（ホロー）と凸地（ハンモック）の両方を調査対象とし、池の部分（3ヶ所）は調査対象外とした。

(2) 水環境 2006年8月、10月

各調査区の水環境は以下の項目について、植物の生育が最も盛んだと考えられる8月上旬と大部分の植物が枯れた10月の2回の測定を行なった。

・水位測定

各調査地で一番標高の低い場所に内径 3 cm、長さ 50 cmのV. Pパイプを利用した水位観測井戸（地表から 10 cm頭を残し、40 cm埋める）を設置し、水位計（ミリオン水位計 Yamayo）を用いて計測した。ハンモックの地下水位は井戸の設置場所との標高差によって補正した。

・水質調査 (Eh、EC、pH、可給態N、TN、PO₄、TP、K、Ca、Mg)

先端にポーラスカップを付けた塩ビ管を用いた減圧法によって、植物の根系による吸収に影響すると考えられる 2.5~7.5 cmの深度で土壤水を採取し、酸化還元電位 (Eh ; ペン型 Eh 計 三商) を現地で測定した。また採取した水を研究室に持ち帰り電気伝導度 (EC ; ハンディ EC メーター HORIBA)、pH (ハンディ pH メーター HORIBA)、土壤水の栄養塩類 (NO₃⁻、NO₂⁻、NH₄⁺、PO₄³⁻ ; AUTO ANALYZER BELTEC) と無機イオン (Ca、Mg、TP etc ; ICP JARRELL ASH)、全窒素 (TOTAL NITROGEN Analyzer : MITSUBISHI) を測定した。

(3) 分解速度調査 2006年7月～2007年7月

各調査区の土壌における有機物分解度を測定するために、2006年7月に表層から1-10cmの深度にろ紙を設置し、2007年7月に回収、75°C48hで乾燥させた後、重量を測定した。

(4) ミズゴケ伸長調査 2007年6月～9月

湿原内で最も優占度が高いミズゴケ3種（ムラサキミズゴケ、イボミズゴケ、ハリミズゴケの3種）を対象に、2007年6月にそれぞれ典型的なパッチを1ヶ所選び、1mのライントランセクトを設け（繰り返し3地点）、5cm間隔で20本のミズゴケに水糸で基部にマーキングをした。このマーキング部分から先端までの長さを測り、2007年9月に再計測を行い、当年伸長量を算出した。

(5) 植生調査 2007年7月

各調査区に50cm×50cmのプロットを設置し、プロット内に生育する全出現種について被度率（%）を測定した。

(6) 生産量調査 2007年9月

地上部生産量を比較するために、ヌマガヤやオオカサスゲなどの中～大型草本群落では50cm×50cm、ホロムイヌゲやミカヅキグサなどの小型草本群落では30cm×30cm、ミズゴケ群落では20cm×20cmの刈り取りプロットを設け（各3ヶ所ずつ）、そこに生育する全植物種を地際から刈り取って乾燥重量の計測を行なった。

刈り取った植物のうち落葉性種は全量を当年の生産量とした。常緑性種については、ツルコケモモは当年成長シュートのみを、ミズゴケ類は当年平均伸長量を元に当年生産量を算出した

(7) 地盤測量 2007年10月

湿原域の微地形と標高水位を把握するために調査地点と水位観測井戸を全調査区で測定した。

(8) データ解析

植物群落区分はPC-ordによるTWIN-SPANを用いた。水環境と植物群落の対応については、EXCEL統計による主成分分析（PCA）で得られた植生傾度と水環境の関係をPearson相関によって解析した。群落間の有意差検定については分散分析によるTukeyの多重比較（ANOVA）を用いた。ろ紙の分解量については埋設前のろ紙重量と埋設後のろ紙重量の変化に関する群落間の有意差検定には共分散分析（ANCOVA）を用いた。

4. 結果

(1) 群落区分

TWIN-SPANの結果、湿原内の植生は8群落に区分された（図1）。これらの植生分布は、東部にムラサキミズゴケがカーペット状に広がり、中央付近は凹凸が連続したハンモックとホ

ローが存在する。ハンモックにはムラサキミズゴケやイボミズゴケが優占し、ホローには冠水性の種であるハリミズゴケやホロムイソウが優占している。ハンモックとホローを囲むようにホロムイソグやキタカワズグ、ミカヅキグサなどの多様な小型草本が優占している。西側にヌマガヤやコガネギクといった大型草本が優占して生育し、湿原とササ原の境界にはオオカサスグやミズバショウ、コバギボウシが優占する帯状の植生が存在している (図 2)。

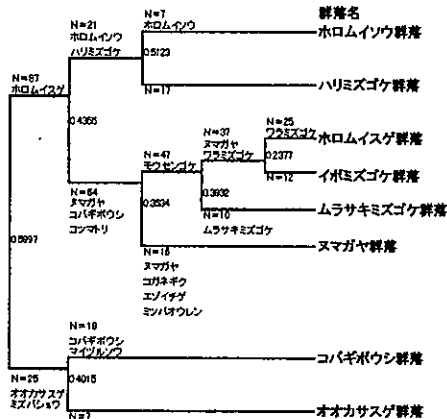


図 1 TWIN-SPAN による植生区分

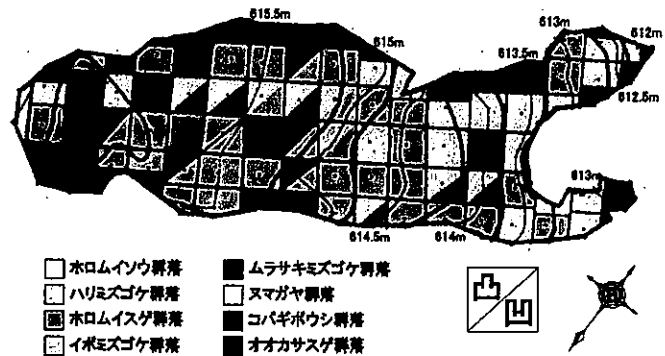


図 2 クトンベツ湿原における植生分布

(2) 植生分布と水環境

PCAによる種組成と水環境の相関を表 1 に示す。最も組成区分に寄与率が高い上位 3 軸と各要因の関係では、第一軸では 8 月の水位 (WL) が正の相関に、溶存イオン濃度 (EC) と溶存全窒素 (TDN)、溶存全リン (TDP)、可給態リン (PO_4)、カリウム (K)、マグネシウム (Mg) が 8 月と 10 月ともに負の相関を示し、10 月のカルシウム (Ca) もまた負の相関を示した。第二軸では、水位 (WL)、溶存全リン (TDP)、可給態リン (PO_4) が両月で、溶存全窒素 (TDN) が 8 月に正の相関を示した。酸化還元電位 (Eh7) とカリウム (K) が 8 月に、そして可給態窒素 (DIN) が 10 月に負の相関を示した。第三軸では水位 (WL) が正の相関をマグネシウム (Mg) が負の相関を両月で示し、カルシウム (Ca) が 8 月に負の相関を示した。

これら上位 2 軸上での TWIN-SPAN による各植生の配置を図 3 に示す。冠水性のホロムイソウ群落とハリミズゴケ群落は水位が高く、養分環境 (N、P、K) や溶存イオン濃度 (EC、Ca、Mg) の低い立地に成立していることが示された。ムラサキミズゴケ群落とイボミズゴケ群落はともに貧栄養だが、水位の低い立地に成立していた。ヌマガヤ群落は養分環境や溶存イオン濃度が相対的に豊かで酸化的な立地に成立していた。コバギボウシ群落とオオカサスグ群落は養分環境 (特に P が高い)・溶存イオン濃度の高い、還元的な立地に成立していた。ホロムイソグ群落は水位や養分環境、溶存イオン濃度が中程度の立地に成立していることが示された。

植物の生育に大きく関わると考えられる溶存無機窒素 (DIN) は植物成長の最大期である 8 月では植生分布と有意な相関は示さなかったが、植物成長がほぼない 10 月では相関が示された。可給態リンである PO_4 は TP と同様コバギボウシ群落とオオカサスグ群落極めて高かった。

表1 PCAによる軸と水環境の相関

		Axi.1	Axi.2	Axi.3
WL	Aug.	0.385	0.344	0.243
	Oct.	-0.238	0.322	0.322
pH	Aug.	-0.223	0.028	-0.156
	Oct.	-0.175	-0.177	-0.124
EC	Aug.	-0.497	-0.065	-0.158
	Oct.	-0.604	0.03	-0.107
Eh7	Aug.	0.087	-0.254	-0.127
	Oct.	0.242	-0.028	0.14
DIN	Aug.	-0.112	-0.048	-0.18
	Oct.	-0.352	-0.249	-0.186
TDN	Aug.	-0.515	0.364	-0.163
	Oct.	-0.727	0.22	-0.176
PO4	Aug.	-0.487	0.57	0.094
	Oct.	-0.502	0.57	0.101
TDP	Aug.	-0.574	0.615	0.059
	Oct.	-0.597	0.542	0.064
K	Aug.	-0.498	-0.348	-0.101
	Oct.	-0.669	0.013	0.008
Ca	Aug.	-0.159	-0.238	-0.415
	Oct.	-0.412	0.13	-0.134
Mg	Aug.	-0.314	-0.006	-0.454
	Oct.	-0.398	0.023	-0.303
累積寄与率		18.31%	34.42%	46.33%
		8月 P<0.01		
		10月 P<0.01		

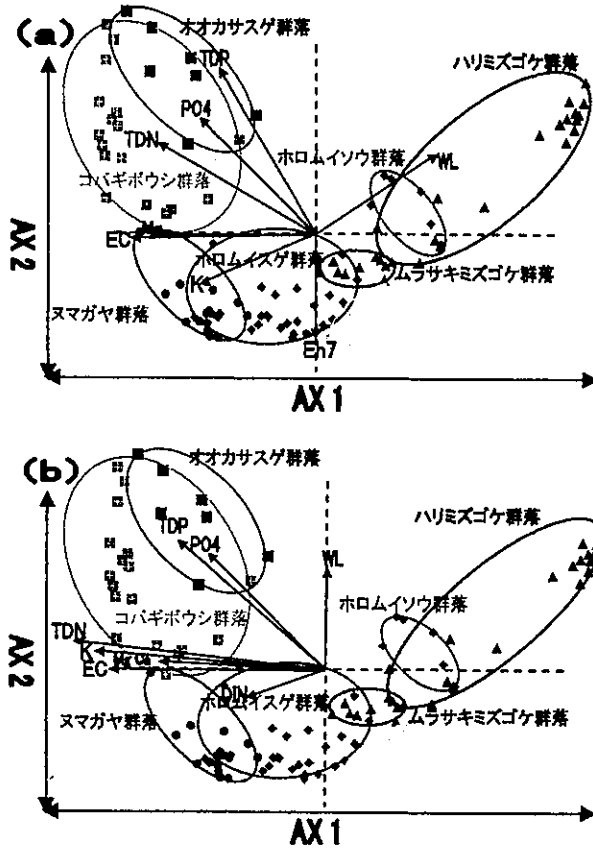


図3 PCAによるAxi.1とAxi.2上での各群落の配置図
a: 8月の水環境 b: 10月の水環境

(3) 分解速度

ろ紙を用いた群落間の分解速度は、冠水性のハリミズゴケ群落で他の群落に比べて有意に低かった(図4)。ヌマガヤ群落、コバギボウシ群落、オオオカサスゲ群落は有意に高い減少率を示し、ホロムイソグ群落、イボミズゴケ群落、ムラサキミズゴケ群落はこれらの中間となる値を示した。

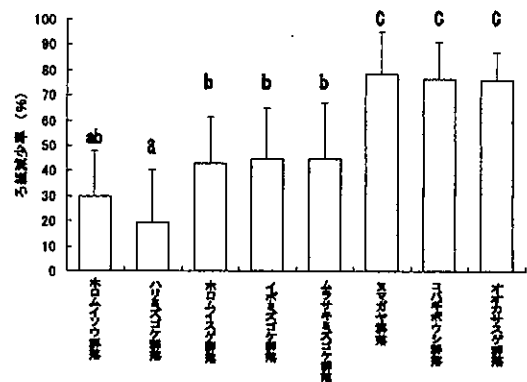


図4 ろ紙における群落間分解速度
ANCOVA F=17.48 P<0.001

(4) 地上部生産量

群落間の地上部生産量は全て 500 g/m²以下の低生産性立地であった。ホロムイソウ群落とホロムイソグ群落、ヌマガヤ群落、オオオカサスゲ群落で有意な違いが示されたが、他の群落は中度を示した(図5)。

ミズゴケ種は根茎が存在しないため当年地上部生産量が全生産量となるが、維管束植物は地下部が存在するため当年全生産量はさらに大きくなると考えられる。

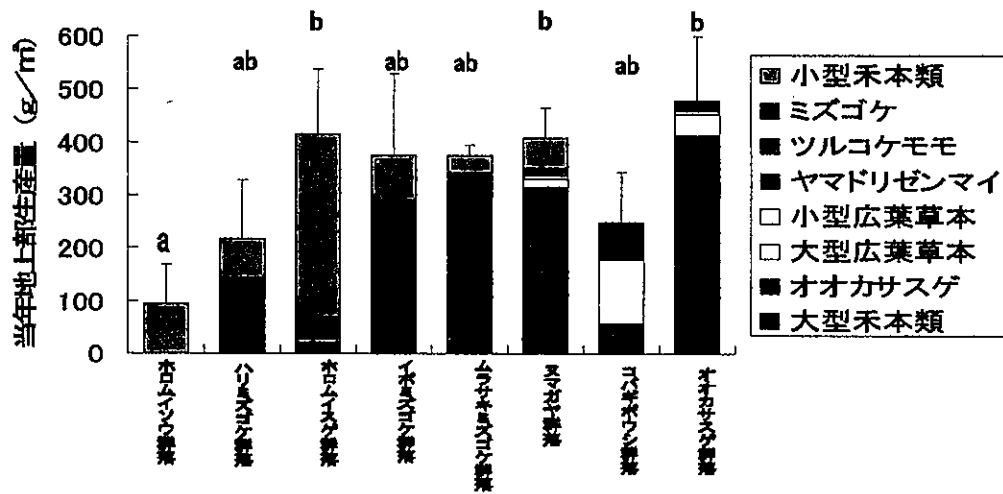


図5 群落間の当年地上部生産量

ANOVA F=4.62 P<0.01

5. 考察

クトンベツ湿原の植生分布には土壤水中の養分環境 (N, P, K) が特に強く関係していることが示された。全窒素やカリウム、溶存イオン濃度 (EC) は冠水性のホロムイソウ群落とハリミズゴケ群落で最も低く、ミズゴケ種が優占するイボミズゴケ群落やムラサキミズゴケ群落、多様な小型草本が優占するホロムイソグ群落、中～大型草本が優占するヌマガヤ群落、コバギボウシ群落、オオオカサグ群落の順に高くなっていくことが示された。ろ紙を用いた有機物分解速度測定の結果でも同様の傾向が示された。東部から中央部のエリアは標高が高くミズゴケドーム状の地形が発達し、側方流による養分の供給はほとんどないと考えられる。このため、このエリアは相対的に養分供給量は乏しい貧栄養な環境となり、冠水状態に適応したホロムイソウ群落やハリミズゴケ群落がホローに優占し、湿原内部の最も標高が高い部分とハンモックでは貧栄養環境のため成長に多くの養分を必要とする種は侵入できず、貧栄養に適応したミズゴケ種から成るムラサキミズゴケ群落とイボミズゴケ群落が成立する。泥炭の発達が進みより水位から離れることで乾燥に対する許容範囲の広いムラサキミズゴケ群落 (Daniels and Eddy 1990) が発達すると考えられている。ミズゴケ類が優占する群落ではミズゴケリターの難分解性と養分含有量の低さ、分解抑制成分 (Jonasson et al. 1993, Verhoeven nad Toth 1995) などにより、セルロースよりも分解が遅く、維管束植物が優占する群落よりもさらに無機化による土壤への可給態養分の供給は低いと考えられる (Aerts et al. 1999)。

湿原域で最も標高が低い西部では、湿原内部の側方流の影響と相対的に速い分解速度から養分供給量が比較的豊かとなり、その結果大型草本であるヌマガヤの優占群落が発達していると考えられる。ミズゴケ優占域とヌマガヤ優占域の間に成立するホロムイソグ群落は、貧栄養に対応した養分利用効率が良い小型草本が優占していると考えられる (Nakamura et al. 2002A, Aerts et al. 1993)。湿原域を取り囲むササ草原と湿原域との境界部分に成立するコバギボウシ群落とオオオカサグ群落は湿原内の植生よりも養分環境 (特にリン) や溶存イオン濃度が高くササ草原からの流入水の影響を強く受けていると考えられる (表1、図3)。

植物成長に特に関係する可給態窒素である溶存無機窒素 (DIN) は植物成長が最大の夏 (8月) では植生分布と有意な相関は示さなかったが、植物成長が終了する10月には有意な相関

を示した (表 1、図 3)。これは、群落間の側方流とリター分解による養分供給と植生の養分吸収によるバランスで決まる養分の内部循環が植生分布に大きく影響していることを示唆している。

地上部生産量はホロムイソウ群落とホロムイヌゲなどの小型草本が高密度に生育するホロムイヌゲ群落と中～大型イネ科草本が優占するヌマガヤ群落とオオオカサスゲ群落は有意に生産性の違いを示したが、ミズゴケ優占地は有意な違いを示さなかった。より貧栄養な環境では大型草本は優占できないため光環境が良く養分利用効率の良いまたは貧栄養地に適応した小型草本やミズゴケ種が高い密度で生育する。このことが単位面積あたりの当年地上部生産量に顕著な違いが示されなかったのではないかと考えられる (図 5)。

本研究において、山地湿原の植生分布は側方流や分解速度の違いによる養分供給と植生による養分吸収のわずかなバランスの違いに影響されていることが示唆された。大気沈着の顕著なヨーロッパ西部の湿原の多くは窒素を中心とした養分の過剰な供給に伴う富栄養化によって植生構造が変化し (Aerts et al. 1992, 2001, Venterink et al. 2001A, 2001B, 2002, Malmer and Wallen 2005)、その結果、湿原の炭素貯留システムが停止する事態にまで至っている (Malmer and Wallen 1999)。日本においても近年の大気沈着や地球温暖化による泥炭分解の促進が湿原における養分動態を変化させ、湿原の構造や機能に重大な影響を及ぼすことが懸念される。本研究は貧栄養な立地に成立する山地湿原の植生がそれら環境の変化に特に影響を受けやすく、保全の取り組みが急務であることを明示している。

引用文献

- Aerts R., Wallen B. and Malmer N. 1992. Growth-limiting nutrients in Sphagnum-dominated bogs subject to low and high atmospheric nitrogen supply. *Journal of Ecology* 80:131-140
- Aerts R. and Peijl M. J. 1993. A simple model to explain the dominance of low-productive perennials in nutrient-poor habitats. *Oikos* 66:144-147
- Aerts R., Verhoeven J. T. A. and Whigham D. F. 1999 Plant-mediated controls on nutrient cycling in temperate fens and bogs. *Ecology* 80:2170-2181
- Aerts R., Wallen B., Malmer N. and Caluwe H. 2001 Nutritional constraints on Sphagnum-Growth and potential decay in Northern peatlands. *Journal of Ecology* 89:292-299
- Danniels R. E. and Eddy A. 1990 *Handbook of European Sphagna*. HMSO London
- Jonasson S., Havstrom M., Jensen M. and Callaghan T. V. 1993 In situ mineralization of nitrogen and phosphorus of arctic soils after perturbations simulating climate change. *Oecologia* 95:179-186
- Malmer N. and Wallen B. 1999 The dynamics of peat accumulation on bogs : mass balance of hummocks and hollows and its variation throughout a millennium. *Ecography* 22:736-750

- Malmer N. and Wallen B. 2005 Nitrogen and phosphorus in mire plants ; variation during 50 years in relation to supply rate and vegetation type. *Oikos* 109:539-554
- Nakamura T., Uemura S. and Yabe K. 2002A Variation in nitrogen-use traits within and between five *Carex* species growing in the lowland mires of northern Japan. *Functional Ecology* 16:67-72
- Nakamura T., Uemura S. and Yabe K. 2002B Hydrochemical regime of fen and bog in north Japanese mires as an influence on habitat and above-ground biomass of *Carex* species. *Journal of Ecology* 90:1017-1023
- Olde Venterink H., Wassen M.J., Belgers J.D.M. and Verhoeven J.T.A. 2001A Control of environmental variables on species density in fens and meadows : importance of direct effects and effects through community biomass. *Journal of Ecology* 89:1033-1040
- Olde Venterink H., Vliet R.E. and Wassen M.J. 2001B Nutrient limitation along a productivity gradient in wet meadows. *Plant and Soil* 234:171-179
- Olde Venterink H., Pieterse N.M., Belgers J.D.M., Wassen M.J., Ruiter P.C. 2002 N, P and K budgets along nutrient availability and productivity gradients in wetland. *Ecological Application* 12, No4 1010-1026
- Urban N.R. and Eisenreich S.J. 1988 Nitrogen cycling in a forested Minnesota bog. *Canadian Journal Botany* 66:435-449
- Verhoeven J.T.A. and Toth E. 1993 Decomposition of *Carex* and *Sphagnum* Litter in fens : Effect of litter quality and inhibition by living tissue homogenates. *soil biology and biochemistry* 27:271-275
- Wassen M.J. and Joosten J.H.J. 1996 In search of a hydrological explanation for vegetation changes along a fen gradient in the Biebrza Upper Basin (Poland). *Vegetatio* 124:191-209