

〈原著〉

八ヶ岳の高山植物群落 I
—岩礫地に生育するイワヒゲの生育特性—増沢 武弘* 梅津 裕里
静岡大学理学部生物学教室Alpine plant community in Mt. Yatsugatake I
—Growth characteristics of *Cassiope lycopodioides* on the rock ridge—

Takehiro MASUZAWA and Yuri UMEZU

Alpine plants are exposed to severe environmental conditions, such as low temperature, strong wind, strong radiation. Especially in the alpine area evergreen leaves of dwarf plants are exposed extremely low temperature and dehydration by freezing in winter season. On several dwarf trees growing at Mt. Yatsugatake in central Honsyu, *Cassiope lycopodioides* and *Diapensia lapponica* var. *obovata* are widely distributed on the rock surface along the ridge. In this study, we carried out to explain how this plant was adapted for environment of the rock surface, from a point of morphological view. We studied on growth form and leaf morphological structure. It was characteristic of this spaces that stomata of leaf inside was protected by the space between stem and leaf.

I はじめに

八ヶ岳連峰は本州のほぼ中央に位置し、八ヶ岳中信高原国定公園の一部を占めている。八ヶ岳の南部には、標高2899mの赤岳を主峰とし、南北にいくつかの岩峰が連なっているが、南アルプスや北アルプスに比べてその山容は小さく、標高2500m以上の高い峰も数多くない。このような八ヶ岳連峰にも多くの高山植物が分布している(今井・坂本 1983, 土田 1991)。

気候帯および植生帯から見て八ヶ岳連峰での高山帯はごく限られており、夏沢峠を境にして南八ヶ岳と言われている部分に集中している。南八ヶ岳において高山帯は北に位置する天狗岳から硫黄岳、横岳、赤岳の稜線沿いに見られる。しかし、高山帯と言われている場所でも鞍部であったり環境条件の良い稜線は木本植物で覆われている。

典型的な高山帯が残っている場所は硫黄岳～横岳にかけての稜線沿いであるが、その内、横岳(2825m)は岩が露出した部分が多く、その岩を中心に多くの高山植物が付着するように生育している(土田 1991)。

この周辺は、岩場の条件に多くの高山植物が分布していて、優占種となっている植物はイワヒゲ(*Cassiope lycopodioides*)、イワウメ(*Diapensia lapponica* subsp. *obovata*)、蘚苔類、地衣類である。岩場の周辺に見られる高山性の植物は矮性の樹木でコケモモ(*Vaccinium vitis-idaea*)ミネズオウ(*Loiseleuria procumbens*)・ガンコウラン(*Empetrum nigrum* var. *japonicum*)・チョウノスケソウ(*Dryas octopetala* var. *asiatica*)などで、岩の縁を覆うように生育している。ここでは高山帯の岩場および岩礫地にかろうじて分布域を確保しているイワヒゲについて形態学的特長、生育様式、繁殖特性について報告する。

II 調査地と方法

八ヶ岳は日本列島のほぼ中心部にあり、八ヶ岳中信高原国定公園の一部となっている。その火山列はおおよそ東西15km、南北30kmにおよぶ。連峰の生成は、本州中央部を南北に走っているフォッサ・マグナに沿って連続的に噴出した火山が合体したものである(土田 1991)。山容や地域の特性から、夏沢峠を境に北八ヶ岳と南八ヶ岳に分けられ、北八ヶ岳が針葉樹の原

* 増沢武弘 〒422-8529 静岡市駿河区大谷836

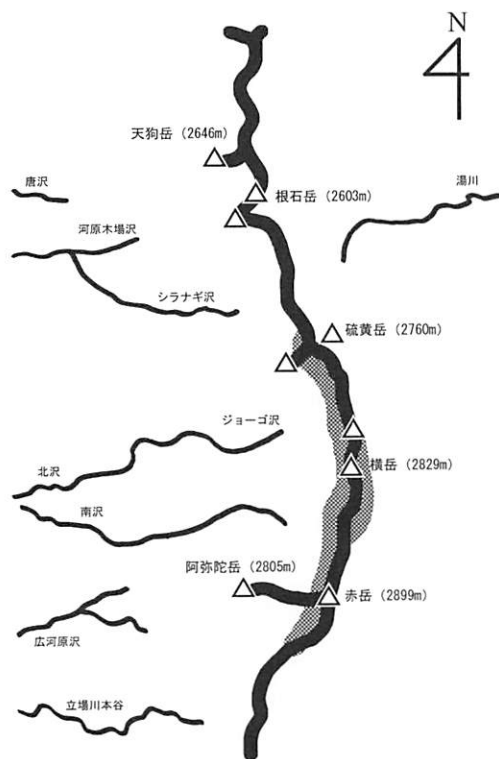


図1 ハヶ岳連峰南部の概念図

ハヶ岳は南北に稜線が続き、南部の南ハヶ岳連峰は高山帯となっている。岩場も多く、その周辺に多くの高山植物群落をみることができる。網掛けの部分は岩場に生育するイワヒゲ・イワウメ群落である。

生林に囲まれているのに対し、南ハヶ岳は岩稜が起伏し、乾性の高山植物が多く見られる。

主として調査を行った硫黄岳（北緯36°59′55″，東経138°22′15″）は南ハヶ岳の最北端に位置し、北面は夏沢峠に深く落ち込んでいる。比較的新しい火山であり、周囲に火山性の砂礫地が広がっている。岩塊地形として調査を行った横岳（2825m）は硫黄岳の南部に位置している（図1）。

イワヒゲ（*Cassiope lycopodioides*）はツツジ科イワヒゲ属の常緑矮性小低木である。本州中部以北の高山・北海道・千島に分布が見られ、さらに北方では、サハリン・カムチャッカ・アラスカなどにも分布が見られる典型的な周北極植物である（Hultén 1968）。

イワヒゲは図1のように硫黄岳から赤岳までの稜線沿いの岩塊が露出した岩稜地形に生育している。このような岩場に1m×1mのコドラートをいくつか設置し、コドラート内に生育するイワヒゲの個体をマーク

し、それらが年間どのように生長したか、またそれらがどの方向に枝を伸長させたかを調査し図式化した。また枝にどのような規則性をもって葉・花・種子を付けたかを解剖学的に調べた。

イワヒゲの葉の付き方は通常の高山性の植物と異なり、主軸を囲み内側に張り付くように上下の葉が重なっている（原 1981）。葉序は十字対生で、葉の形が鱗状に茎を抱いているため、シュートを形成している茎の部分は露出していない。次に葉を取り除き主軸の残る葉痕から節間の長さを測定した。葉の枚数は年間に6～8枚で夏期は節間が伸長し、冬期は停止しているため、年輪の測定と同様に節の長さから年齢を測定した。葉の年齢は、過去5～10年分について葉の付く位置または過去に葉が付いていた位置（葉痕）から推定することができた。葉については横断面、または縦断面から内部の構造を把握するために、ハンドセクション法およびパラフィンセクション法により切片の作成を行った。上記の調査は2002～2004年に行った。

III 結果と考察

日本列島に分布しているイワヒゲ（*Cassiope lycopodioides*）の間には北極域に分布する *Cassiope tetragona* がある（Hultén 1968）。*C. tetragona* は氷河地形において比較的水分状況の良いところに大群落を形成する（Havström et al. 1995）。これは、草原状となり直立して高さは20cmほどになる（増沢 2002）。High Arctic 地域にも広く分布し、気候条件の良い年には花を付け種子の生産を行う（Johnstone and Henry 1997）。これに対して日本列島にまで広く分布している *Cassiope lycopodioides* は、ほとんどの個体が岩場に集中し、岩の割れ目、または岩の凹地にあたる部分に根を伸長させ生育している。

ハヶ岳においても根は非常に細く岩の割れ目に深く入り込む形態を持っている（八十島 2004）。ほとんどの個体は岩に張り付く形で生育し、茎には葉痕が刻まれており、落葉し葉が付着していない古い部分にも葉痕が残るため、そこから樹齢の推定を行った。

イワヒゲの葉序を外部から見たものと一列に葉を切除したものについて図2に示した。葉は鱗状で茎を抱いていて、十字対生の葉序で配列している。葉の生長は春期および秋期と比較して、夏期は促進し、葉面積が大きくなり、シュートの伸長量も大きい。このことから葉と葉の間の節間を測定することによって年間の伸長量を算出することができる。葉痕をもとにシュエ

トの先端から基部まで年間の節間長（葉痕と葉痕の距離）を測定した。図3にシュートの先端から根に近い部分へと節間長が変化している状態を示した。縦軸には節間の距離を示し横軸にはシュートの先端から葉痕が読み取れる位置までの葉数を示した。図に見られるように、節間長は波形として現れ、矢印の位置は生長量の少ない秋～春期と推定できる。5年目までははっきりと読み取ることができたが、6年目以降は節間が曖昧になり、波形は変形している。秋期と春期の節間は夏期の約半分であった。また、乾燥や強風など厳しい環境になるほど、節間が短くなっていた。

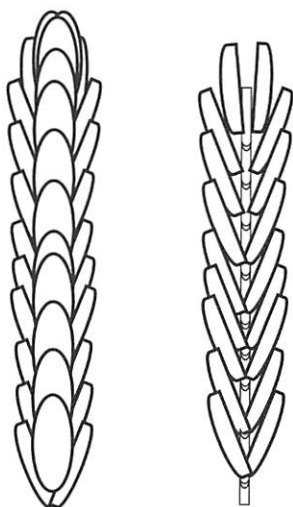


図2 イワヒゲの葉序と葉痕

イワヒゲは、鱗状の葉を上方に茎を抱くように配列している（左図）。十字対生の葉序をもつため一列の葉を取り除くと葉痕が明瞭に読み取ることができる（右図）。過去に枯死し、落葉してしまった葉の葉根も識別することができる。

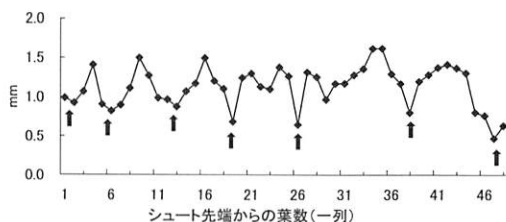


図3 葉痕から測定した節間長の変化

葉痕と葉痕の長さを測定し、シュートの先端からグラフ化すると規則的な波形を示す。底の部分は生長量の少ない秋と春の節間である。この波形の数からシュートの年齢を知ることができる。

図4には1個体について、全シュートの葉痕の数と葉の枚数を示した。シュートあたりの葉痕は多いものでは約76～96あり、若いシュートでは10～20の値であった。葉緑体をもち光合成を行うことができると思われる葉は3年分くらいであり、平均して20枚程度であった。分枝は生きているシュートからのみ生じるわけではなく、葉痕だけが残っている古い部分からにも見られた。地表面付近で土壌に接している部分ではシュートから直接根が伸長している場合もあった。

葉は大きく分けて軸に対して被覆面と露出面に分けることができる。その内、被覆面から露出面にかけて柵状組織が厚くなっていた（図5）。露出面には細胞

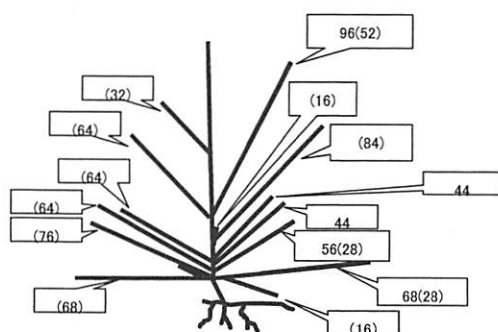


図4 全シュートにおける葉痕から推定した葉の枚数
イワヒゲはシュートを広く展開することができる。
図中の濃い部分は緑色の葉をもった部分である。枠内の数字は葉痕の全ての数で括弧内は緑色部を表す。

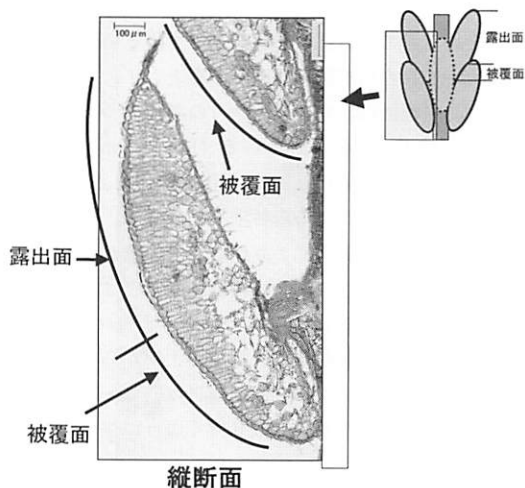


図5 パラフィン切片法を用いた葉の縦断面図

右上の図に示すような位置の葉の縦断面である。上下の葉は互いに一部を被覆し合っている。露出面に柵状組織が多く、内側の空間には気孔が配列されている。

が密に集積されていて、外界に面している葉の表面付近に集中していることになる。被覆面は細胞間隙が大きい、その表面には気孔が存在した。葉と枝の空間部分は風が直接当たらないため、湿潤な環境が保たれていると思われる。また、この構造は空間から水が逃げないため、過剰な蒸散を防ぐことができる。葉の外部の表面にはクチクラ層が発達している。クチクラ層は、葉の外側で厚く、内側は薄かった。

イワヒゲの気孔はほとんどが枝に面している部分に存在した。本来、茎に接している部分はガス交換において不利と考えられるが、過剰な蒸散を防ぐためには有利な点でもあると言える。また、上下の葉と葉が重なり合う形態（図2）は二酸化炭素の吸収面が減少し、光合成の面から不利であると予想されるが、シュート全体の機械的な強度を増すためには有利であると思われる。岩場では高山帯の中でも乾燥や特に強風のストレスが大きい生育地であるため、地上部の機械的な強度は重要な性質と思われる。このような生育地は他の植物が侵入しにくいと競争も少なく、このような場所に適応することにより生き残ってきたものと思われる。イワヒゲは強風や乾燥のストレスを軽減する形態を保持してきたために、岩場に分布を広げていくことが可能であったと考えられる。

近年、地球規模の気候変動に伴う植生帯の移動が起こり、特に極域や高山の植生に対して顕著な影響が表れると予測されている（Maxwell 1992, Grabherr *et al.* 1994）。また、気候変動に対する高山植物への影響評価という点で、気温やCO₂濃度の上昇といった直接的要因が個々の植物種に及ぼす影響として、生長量の増加や、生理活性、フェノロジーの変化についての多くの研究結果が発表されている（Havström *et al.* 1993, Suzuki and Kubo 2000, Wada *et al.* 2002）。

日本の高山帯における森林限界の先端は、ツツジ科を主体とする矮性低木により構成され、それより上部の多年生草本群落との間には移行帯が存在する。ハヶ岳では、ガンコウラン、ミネズオウ、キバナシャクナゲ等の風衝矮性低木群落が森林限界上部から山頂部、尾根沿いに出現し、その群落の高さは約5～30cmで、クッション状態が地表面に張り付くように生育している（増沢 1997）。

ハヶ岳においては、ツツジ科シャクナゲ亜属のキバナシャクナゲ（*Rhododendron aureum*）とハクサンシャクナゲ（*Rhododendron brachycarpum*）を対象とした研究が報告されている（長沼 2005）。近年、

南ハヶ岳の2600m以上の稜線付近までハクサンシャクナゲが分布域を広げ、キバナシャクナゲの生育地と思われる場所に侵入している現象が見られる。高山帯の狭いハヶ岳は、キバナシャクナゲのような高山植生がさらに高標高の場所へ追いやられた場合は、いずれは分布域を失う可能性が高い。今後、同様な現象がハヶ岳の岩礫地に生育するイワヒゲ群落においても予想される。また、岩場を囲む高山性の草本植物群落（名取 2002）は標高の低い位置から分布を広げてくるハイマツ、ダケカンバ、ミヤマハンノキなどの木本植物によって被陰され、これらの分布域が急速に減少する可能性も極めて高い。

謝 辞

現地で調査を行うにあたり、硫黄岳山荘の浦野栄作氏をはじめ山荘の皆様、また国立環境研究所の名取俊樹氏には多大な御援助をいただきました。厚くお礼申し上げます。

文 献

- Grabherr *et al.* (1994) Climate effects on mountain plants. *Nature*, 369: 448.
- 原 養 (1981) 植物のかたち。装華房。
- Havström, M., Callaghan, T. V. and Jonasson, S. (1993) Differential growth responses of *Cassiope tetragona*, an arctic dwarf-shrub, to environmental perturbations among three contrasting high and sub arctic sites. *Oikos*, 66: 389-402.
- Havström, M., Callaghan, T. V., Jonasson, S., and Svoboda, J. (1995) Little ice age temperature estimated by growth and flowering difference between subfossil and extra shoot of *Cassiope tetragona*, and arctic heather. *Functional Ecology* 9: 650-654.
- Hultén, E. (1968) Flora of Alaska and neighboring territories. Stanford University Press.
- 今井建樹・坂本圭司 (1983) 霧ヶ峰・ハヶ岳の植物。信濃毎日新聞社。
- Johnsone, F. Jill and Henry, H.R Greg. (1997) Retrospective analysis of growth and reproduction in *Cassiope tetragona* and relations to climate in the Canadian high arctic. *Arctic and Alpine Research*, 29: 459-469.
- 増沢武弘 (1997) 高山植物の生態学。東京大学出版

会. 30-47.

増沢武弘 (2002) 極限環境に生きる植物. 中公新書.

Maxwell, B. (1992) Arctic climate: Potential for change under global warming. In: Arctic Ecosystem in a changing climate (eds F.S. Chapin III, R.L. jeffries, J.R. Reynold & G.R. Shaver), pp.11-34. Academic Press, San Diego.

長沼慶拓 (2005) ハヶ岳高山帯のシャクナゲ亜属 2 種に見られる競争関係と分布変動. 静岡大学理工学研究科修士論文.

名取 陽 (2002) ハヶ岳高山帯におけるイワベンケイおよびタカネツメクサの温度環境. 長野県植物研究会誌, 35: 20-24.

Suzuki, S. and Kudo, G. (2000) Responses of alpine

shrubs to simulated environmental change during three years on a temperate mountain, northern Japan. *Ecography*, 23: 553-564.

土田勝義 (1991) ハヶ岳の自然 (編). 信濃毎日新聞社. 125-166.

Wada, N., Shimono, M., Miyamoto, M. and Kojima, S. (2002) Warming effects on shoot developmental growth and biomass production in sympatric evergreen alpine dwarf shrubs *Empetrum nigrum* and *Loiseleuria procumbens*. *Ecological Research*, 17: 125-132.

八十島悠貴 (2004) ハヶ岳高山帯に生育する矮性低木植物 2 種の形態と水分生理. 静岡大学理工学研究科修士論文. 1-62.