

八ヶ岳におけるコマクサ純群落の成立要因

梅澤 芳*・増沢 武弘*

Ecological study of a pure community of *Dicentra peregrina* on Mt. Yatsugatake

Kaoru UMEZAWA and Takehiro MASUZAWA

On gravel slopes frequently subjected to slow mass-movement processes, a few species of perennial herbs forms alpine stony plant communities, of which *Dicentra peregrina* is a typical component. *D. peregrina* usually forms a pure community that does not mix with other plant species in periglacial gravel fields. However, few studies have investigated *D. peregrina*, and thus it is still unclear what allows this species to form a pure community. To clarify the factors that affect the distribution of *D. peregrina*, we therefore studied the relationship between this species' distribution and environmental factors, and characterized the ecological traits of *D. peregrina* to investigate how it responds to the environment.

First, to study the relationship between the distribution of *D. peregrina* and environmental factors, a transect was placed along a distributional gradient of *D. peregrina*. This transect was divided into 11 quadrats. In each quadrat, the vegetation rate, soil C/N ratio, degree of soil movement, and wind velocity were measured. Next, to characterize the ecological traits of *D. peregrina*, we studied (1) the population dynamics, and (2) the morphological properties of the underground organs. It was expected that any disturbing factor to which *D. peregrina* has tolerance, but to which other plants do not have tolerance, would be needed to allow *D. peregrina* to form a pure community.

I はじめに

高山帯における森林限界上部では、一般に高木の侵入が制限され、矮性低木や多年生草本から成る群落が発達する。このような草本群落の構成種、大きさ、密度などは環境条件によって多様である(豊国 1988)。なかでも砂礫移動のある環境では、ごく限られた多年生草本植物が高山砂礫群落を形成する(増沢 1997)。コマクサ (*Dicentra peregrina*) はこのような高山砂礫群落を構成する代表的な植物である。コマクサの分布域は本州中北部から北海道、千島・カムチャッカ・樺太・シベリア東部といった一部の地域に限られ(大井 1982)、砂礫地で他の種と混じらない純群落を形成する場合が多く(大場 1969)、独特の景観をもたらす。現在分布するコマクサ群落の成立要因については古くから関心が持たれてきたが、高山帯での長期的な調査が必要となり、科学的検証が困難であることから、その研究例は少ない(小泉 1979, 千葉ほか 2006 など)。そこで、コマクサの分布と環境要因との関連性を調査し、コマク

サの分布に影響を与えている要因について明らかにすることを目的とした。またコマクサの生態学的性質を調査し、生育環境に対しどのように対応しているか検討した。

II 調査方法

(1) 調査地と材料

本州のほぼ中央に位置する長野県八ヶ岳連邦の硫黄岳(標高 2742m)と横岳(2829m)間の稜線沿い西側斜面を調査地とした。年間を通して偏西風の影響による強い西風が斜面下方より吹き上がる風衝砂礫地に当たる。冬期は強風のため積雪が少なく、初冬および春期には土壌水分の凍結融解による斜面の砂礫移動が生じる。2006 年 10 月から 2007 年 6 月までの凍結融解日は 63 日、最高温度が 0℃以下の凍結日は 161 日であった。

コマクサ (*Dicentra peregrina*) はケシ科コマクサ属の小型の多年生草本であり、地下に越冬芽を形成する地中植物に当たる。

(2) コマクサの分布と環境要因

コマクサの分布と環境要因との関係を調査する為に、コマクサの分布傾度がある 2m × 22m のト

* 静岡大学理学部生物学教室

〒422-8529 静岡市駿河区大谷 836

ランセクトを設置し、2m × 2m ほどのコドラートに分け、斜面上部から順に①-⑪とした。各コドラートで植被率、土壌 C/N 比、冬期の土壌移動度、風速の測定を行った。

植被率は、植生投影図を作成した後、画像解析ソフト Scion image(Scion Corporation) を用いてコマクサの植被面積と他植物の植被面積を測定し、コドラート面積に対する植被の割合を算出した。土壌 C/N 比は、各コドラートで 3箇所ずつ採取した ϕ 0.25mm 未満の土壌を 100℃で 24 時間絶乾した後、高感度全窒素・炭素分析装置 SUMIGRAPH NC-80(SCAS) とガスクロマトグラフ GC-14B(SHIMADZU) を用いて全炭素含有率と全窒素含有率を測定し、その比を C/N 比として算出した。

冬期の土壌移動度は、冬期の初めに斜面に対して垂直に差し込んだ針金を冬期の終りに掘り起こし、土壌の移動に伴って移動した針金の距離と深さの関係をグラフに示した。各コドラートで針金 3 本ずつの結果を示した。植被が多く測定地点が確保出来なかったため、コドラート⑨、⑩は 1 本、⑪は 2 本の結果を示した。風速は、Custom Anemometer CW-30 を用いて各コドラートで 1 日に 10 秒間隔で 60 回瞬間風速を測定し、日平均瞬間風速を算出した。同様の操作を 3 日間行って、その平均値を棒グラフ、標準偏差をエラーバーに示した。測定位置はコマクサの地上部が風を受ける地表から 5 cm 程度の高さに設定した。

(3) コマクサの生態学的特性

調査地に 3m × 3m のコドラートを設け、コドラート内に生育するコマクサをマークし、2006 年 7 月と 2007 年 7 月の個体群の構成を調査した。

次に調査地に分布するコマクサの形態観察及び貯蔵物質量の測定から、コマクサの地下部の更新モデルを作成した。貯蔵物質量の測定は、以下のステージ別に試料を採取した。

- A 発芽期：越冬芽が破れ出芽が開始した時点から安定期まで
- B 安定期：第一葉が葉の基部まで開いた時点から花期まで
- C 花期：開花した時点から種子形成期まで
- D 種子形成期：種子が認められた時点から衰退期まで
- E 衰退期：葉の黄化が開始した時点から枯死期まで
- F 枯死期：地上部の変色が終了し、自然乾燥した時点から発芽期まで

地下茎と根を年代別に分け、80℃で 48 時間絶乾した後粉末状にし、80%エタノールを加えてアルコール可溶性糖を抽出した。抽出後の沈殿物に脱イオン水を加えてデンプンを抽出し、アミログルコシダーゼ (EC 3.2.1.3; Wako, Japan) でグルコースに分解した。アルコール可溶性糖抽出液とデンプン分解液をそれぞれ高速液体クロマトグラフィー (HPLC) により、アルコール可溶性糖含有量とデンプン含有量を測定し、その合計を貯蔵物質量として示した。なお、HPLC の測定装置は、デガッサー 880-51 2-Line Degasser(日本分光株式会社)、ポンプ 880-PU Intelligent HPLC Pump(日本分光株式会社)、カラムオープン COT-10ASvp COLUMN OVEN(島津製作所)、ディテクター 830-RI Intelligent RI Detector(日本分光株式会社)、インテグレーター ChromNAV(日本分光株式会社) を用いた。

さらに、越冬芽の機能を調査する為、2007 年の 11 月、2008 年の 6 月と 7 月にコマクサ 15 個体の最も大きな越冬芽 (越冬芽 (大)) およびそこから伸長した地下茎を切除して、生存率、越冬芽形成率、種子繁殖率、栄養繁殖率を測定した。生存率は切除処理個体のうち 2008 年の生育期間に地上部を展開した個体の割合、越冬芽形成率は生存個体のうち翌年の越冬芽を形成した個体の割合、種子繁殖率は生存個体のうち花茎をつけた個体の割合、栄養繁殖率は生存個体のうち複数の展開部に翌年の越冬芽をつけた個体の割合として算出した。また斜度の異なる 3 地点に 3m × 8m のコドラートを設置し、コドラート内に生育するコマクサについて、自然条件下で損傷した個体の割合を示した。

III 結果と考察

(1) コマクサの分布と環境要因

図 1 にランセクトの植生投影図を示した。斜面上部のコドラート①から下部のコドラート⑪にかけて、コマクサが純群落を形成する先駆相から、他の植物が混生する退化相へ移行した。中でも⑨-⑪は他植物に広く覆われ、コマクサは殆ど生育していなかった。他植物が集中しているパッチにコマクサが混生することはない、コマクサが他植物と分布を分けていることが明らかであった。このコドラート面積に対してコマクサと他植物が被覆している割合を植被率として図 2 に示した。コドラート①から⑪にかけてコマクサの植被率は 11.62% から 0.07% へ減少し、他植物の植被率は 4.83% から 53.22% へ

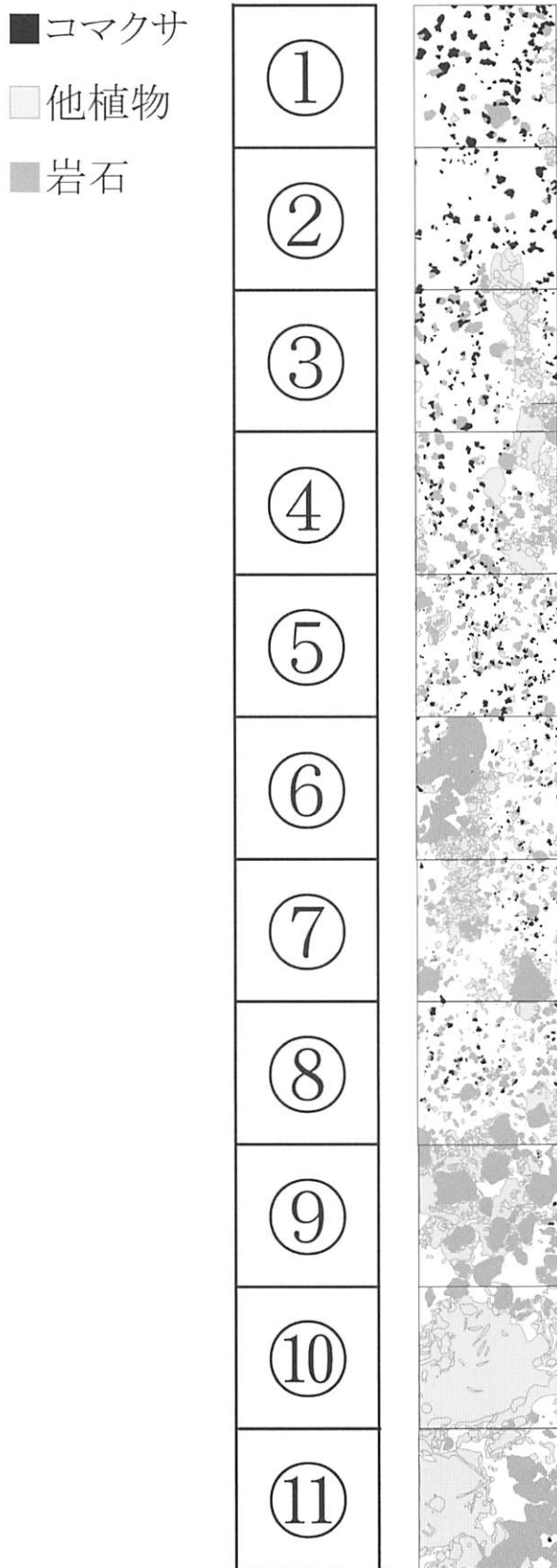


図1 植生投影図
トランセクトの植生投影図を、コマクサ、他植物、岩石に色分けして示す。

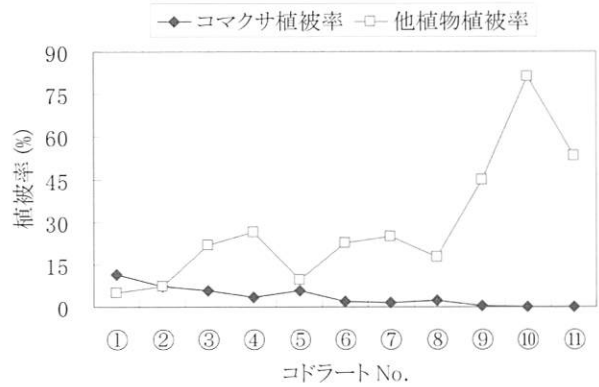


図2 植被率
各コードラートにおけるコマクサ、他植物の植被率をそれぞれ示す。黒色の菱形がコマクサ、白色の四角形が他植物の植被率に当たる。

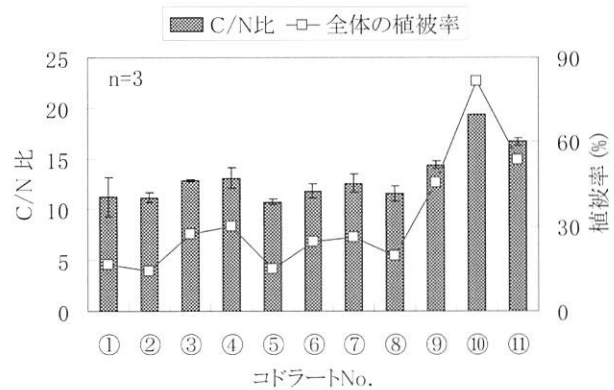


図3 土壌C/N比
各コードラートの土壌C/N比を左軸に、全体の植被率を右軸にそれぞれ示す。棒グラフは土壌C/N比の3箇所の平均値に、エラーバーは標準偏差に当たる。コードラート⑩は植被が多く土壌の採取が2箇所に限定されたため、標準偏差を示していない。折れ線グラフは全体の植被率に当たる。全体の植被率はコマクサと他植物の植被率の和として算出した。

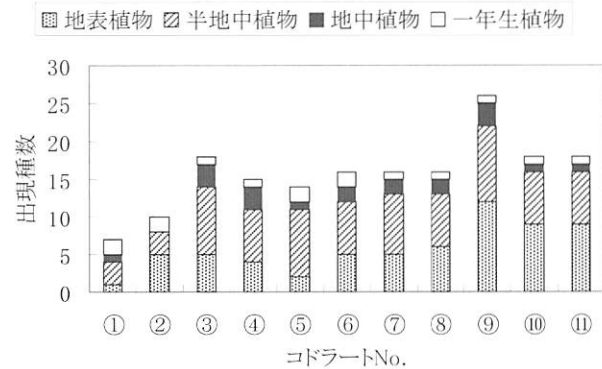


図4 他植物の生活形
各コードラートに出現したコマクサを除く植物種数を、生活形で色分けして示す。積み上げ棒グラフの点描部が地表植物、斜線部が半地中植物、黒色部が地中植物、白色部が一年生植物に当たる。

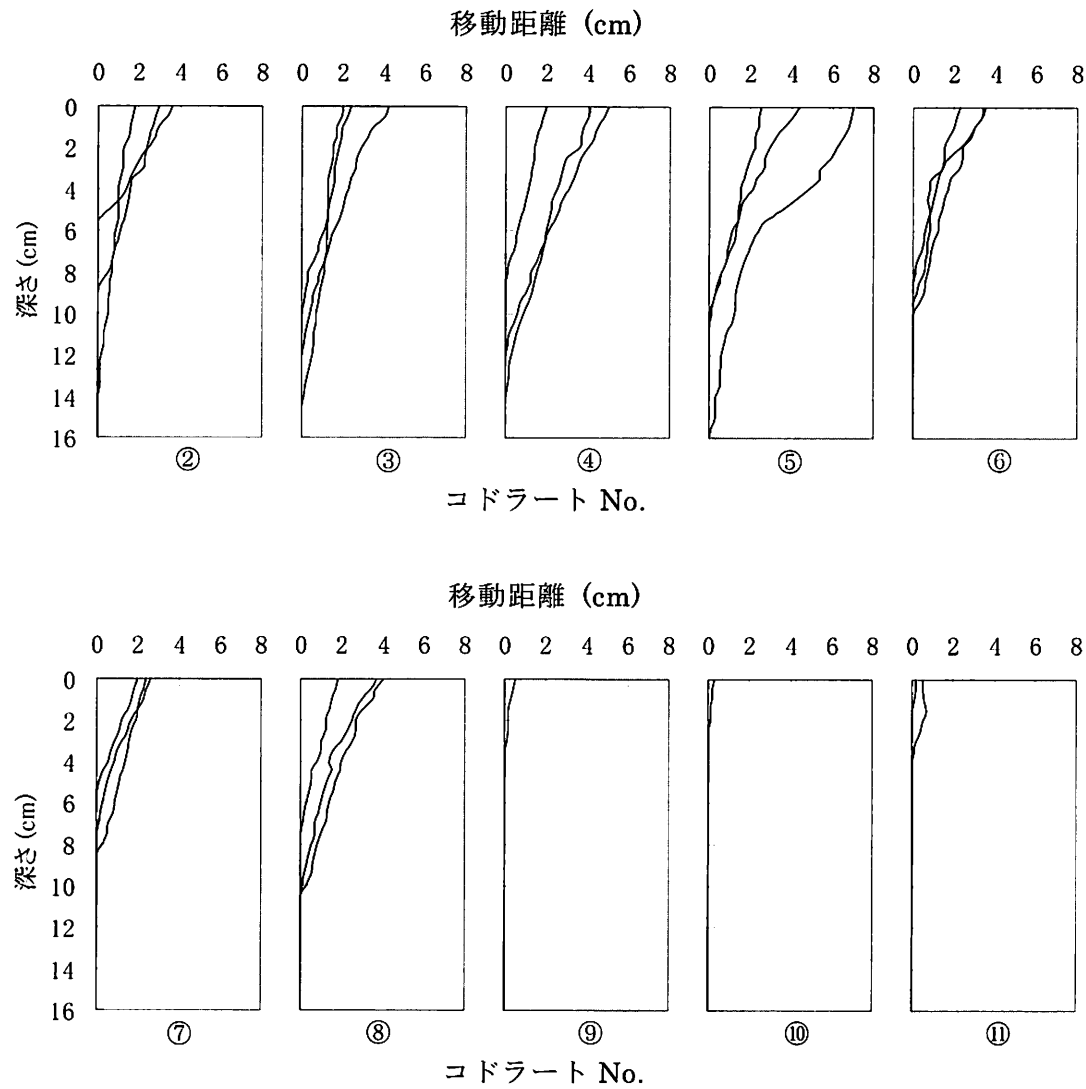


図5 土壌移動度
各コードラートでの土壌移動による針金の変位を、縦軸に深さ、横軸に移動距離をとって示す。折れ線グラフの形状が針金の形状に相当する。コードラートにつき3本ずつ結果を示すが、植被が多く測定地点が限定されたため、コードラート⑨、⑩は1本、⑪は2本のみ結果を示す。

表1 斜度
各コードラートでの斜度を示す。斜面上部から下部にかけて1m単位で連続的に計測した結果を、表の左から右にかけて表している。

コードラートNo.	①	②	③	④	⑤	⑥	⑦	⑧	⑨	⑩	⑪											
斜度(°)	19	19	18	13	15	15	19	25	7	6	13	10	8	6	1	1	5	0	2	2	1	0

増加した。これらの間には負の相関があった(順位相関係数=-0.909、n=11、p=0.004)。各コードラートの土壌中の炭素/窒素比(C/N比)を図3に示した結果、土壌のC/N比は全体の植被率に伴って①から⑪にかけ増加した。これらの点から、他植物の植被率とそれに伴う土壌C/N比の増加が、コマクサの分布を制限している可能性が考えられる。このC/N比増加は木本植物の参入などにより、難分解

性リターの割合が増加した為と考えられ、ここでは植物の利用可能な無機態窒素が減少している可能性がある。平林(2006)によると、ハイマツ群落はコマクサ生育地に比べ土壌中の有効リン酸が欠乏する傾向にあった。またコマクサの生育には未分解有機物の多い畠土よりも腐植土の方が適していた。仮に他植物による利用可能な栄養素の減少があるとすれば、後述のように貯蔵物質を豊富に蓄える他植物に

比べ、物質代謝を頻繁に行うコマクサの生育は不利になることが予想される。

また、コマクサは隣接植物と根系を住み分けていることから、他植物の増加による根系分布域の減少もまた、コマクサの生育を阻害する因子のひとつかもしれない。さらに、他植物の大半が地表植物か半地中植物であったことから(図4)、地中植物のコマクサに対し、他植物は越冬芽の休眠性が浅く、生育期間初期においてコマクサを被陰する可能性も考えられる(Yoshie 2008)。これらの他植物がもたらす制限因子の可能性は、本調査では検証されなかった為、今後の調査が必要とされる。

図5に各コードラートでの土壌の移動度を示した。なお、コードラート①については測定を損なった為結果は示していない。この結果、土壌移動はコマクサの分布する②-⑧で大きく、コマクサのほとんど生

育していない⑨-⑪では小さかった。このような土壌移動は、一般に根切れや地下部の押し出しなど植物の生育に不利に働くと考えられ、この調査地でも土壌移動のない⑨-⑪で特に植被率は高くなっていた。このことから、土壌移動は他植物の分布を制限し、間接的にコマクサの分布を促進していると考えられる。また、相馬ほか(1979)によるビニルチューブを用いた同様の実験で、傾斜が増すにつれビニルチューブの変位量が増加するという報告があった。今回の調査斜面の斜度を表1に示したが、ここでもやはり斜度の小さな⑨-⑪で土壌移動度が減少し、この斜度と土壌移動度の関係があると示唆される。⑧は斜度が小さいにも関わらず土壌移動が大きかったが、これは⑧の針金が⑦と⑧の境目に埋められたことにより斜面上部からの土壌移動の影響を受けた結果だと考えられる。また⑤についても同様のことが考えられる。

図6に各コードラートでの平均風速を示した。この結果、平均風速はコードラート①-⑦で高く、⑧-⑪で低かった。強風は物理的損傷や低温、乾燥など、一般に植物の生育に不利にはたらくと考えられる。またコードラート⑨-⑪に分布するハイマツは、積雪の少ない風衝地では積雪の保護のない部分が枯死することが知られている(丸田 2000)。このことから、風もまた他植物の分布を制限し、間接的にコマクサの分布を促進していると考えられる。

(2) コマクサの生態学的特性

2006年、2007年の個体群は共に実生の個体数が最も多く、個体面積が大きくなるにつれて、個体数は減少していた(図7)。また個体面積が大きくな

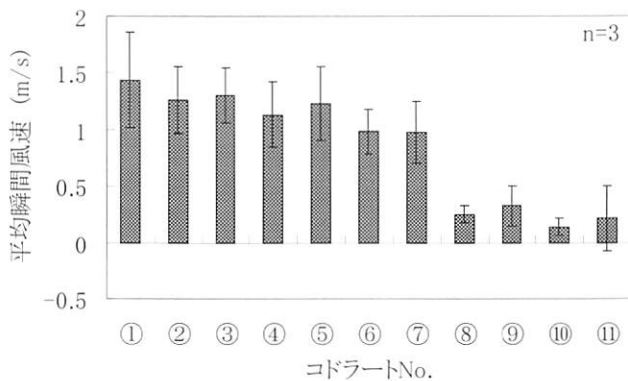
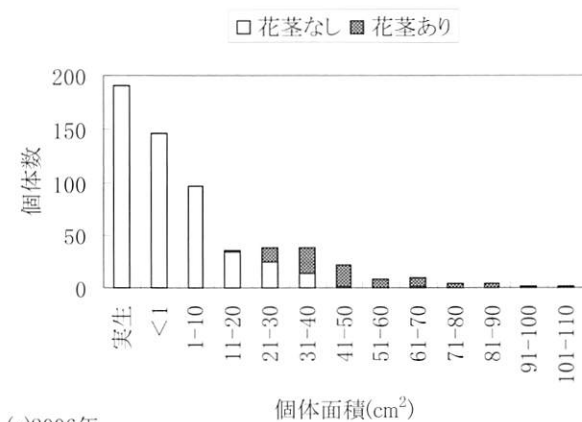
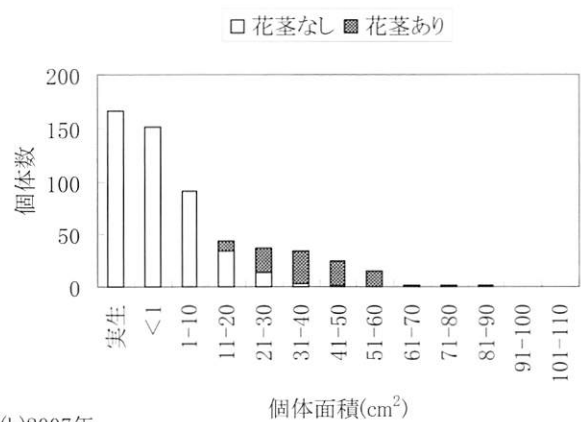


図6 風速

各コードラートでの瞬間平均風速を示す。棒グラフが日平均瞬間風速の3日間の平均値に、エラーバーが標準偏差に当たる。



(a)2006年



(b)2007年

図7 個体群の構成

(a)2006年と(b)2007年の個体群の構成を示す。横軸に個体面積のクラス分けを、縦軸に各クラスに属する個体数を取り、花茎の有無により色分けして表している。積み上げ棒グラフの白色部が花茎のないもの、点描部が花茎のあるものに相当する。

るにつれ花茎を伸ばした個体の割合は高く、 31cm^2 以上の個体では半数以上が花茎を伸ばしていた(図7)。 1cm^2 以上の面積をもつ個体の、2007年までの生存率は94.8%と高く、ある程度の大きさに生長した個体は安定し、継続的な生存が可能であると考えられる。これらの結果を受け、コマクサ個体群は、安定した大きな個体が毎年多くの花をつけ、実生を補充していることから、基本的に種子繁殖により個体数を維持していることが予想される。但し、今回の調査はわずか2年間の推移を観察したに過ぎず、これらの検証には、更なる調査が必要とされる。

地下部の更新モデルを作成した結果、その器官の貯蔵物質の蓄積が可能な期間を寿命とした場合、コマクサの地下茎は約2年、根は約1年半の寿命であると推定された(図8)。一般に、高山帯の多

年生草本は地下器官を大きくする傾向にあり(増沢1997)、コマクサの地下茎は周囲の多年生草本と比較して小さかった。コマクサの地下部の寿命は、節数から推定されたウルップソウの15-20年(大橋2005)や、ヤツガタケスミレの9-15年と比べても短く、コマクサはこれらの多年生草本より頻繁に地下部を生産し直していることが窺える。

地下部の調査で、コマクサは越冬芽を複数形成するものの、そのうち最も大きい越冬芽(越冬芽(大))のみが地上部を展開することが観察された。越冬芽(大)およびそこから伸長した地下茎を切除した個体は、切除を受けた時期に関わらず、93%以上の割合で残された越冬芽(越冬芽(小))から地上部を展開して生存していた(図9a)。生存した個体のうち92%以上のもので翌年の越冬芽形成が確認でき(図

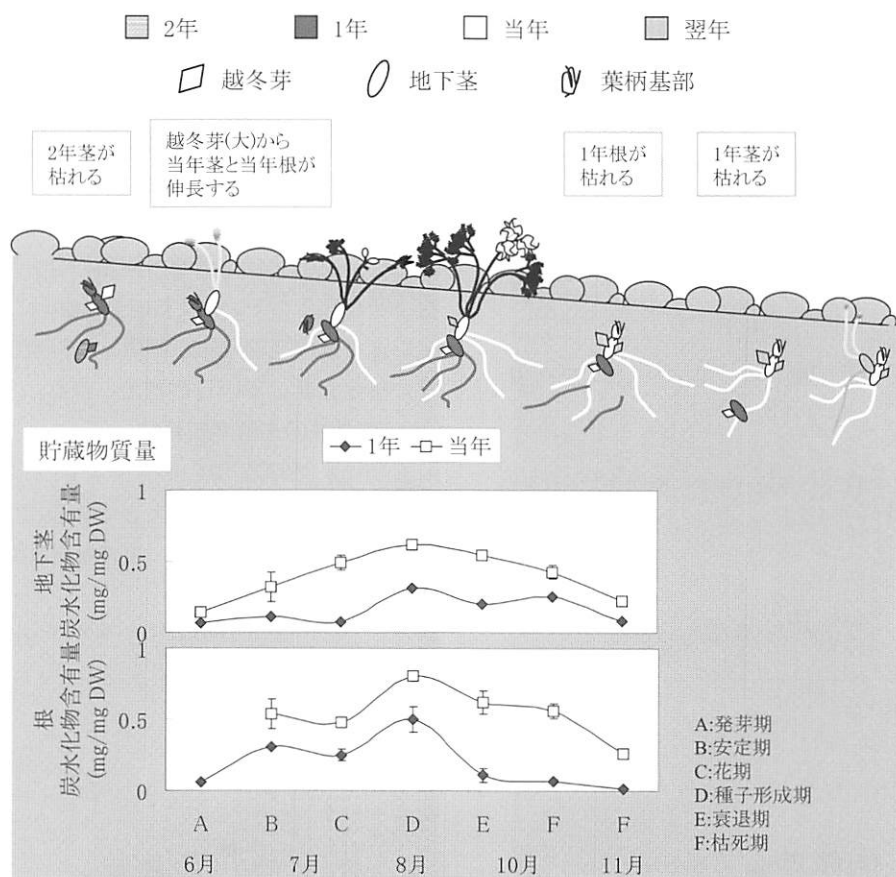


図8 地下部更新モデル

図上部に各器官を年代別に色分けしたコマクサの地下部更新モデルを示し、図下部に地下部における生育期間中の貯蔵物質質量の変化を示す。グラフ上段に地下茎、下段に根の貯蔵物質質量を示し、横軸にサンプルを採取した月と、サンプル個体のステージを示している。ステージについて、A 発芽期は越冬芽が破れ出芽が開始した時点から安定期まで、B 安定期は第一葉が葉の基部まで開いた時点から花期まで、C 花期は開花した時点から種子形成期まで、D 種子形成期は種子が認められた時点から衰退期まで、E 衰退期は葉の黄化が開始した時点から枯死期まで、F 枯死期は地上部の変色が終了し自然乾燥した時点から発芽期までを表す。黒色の菱形が1年茎と1年根、白色の四角形が当年茎と当年根に当たる。各ステージで3サンプルの平均値をとり、標準偏差をエラーバーとして示す。当年茎 AE、1年茎 A-F、1年根 AB はサンプルが不足した為、標準偏差を示していない。

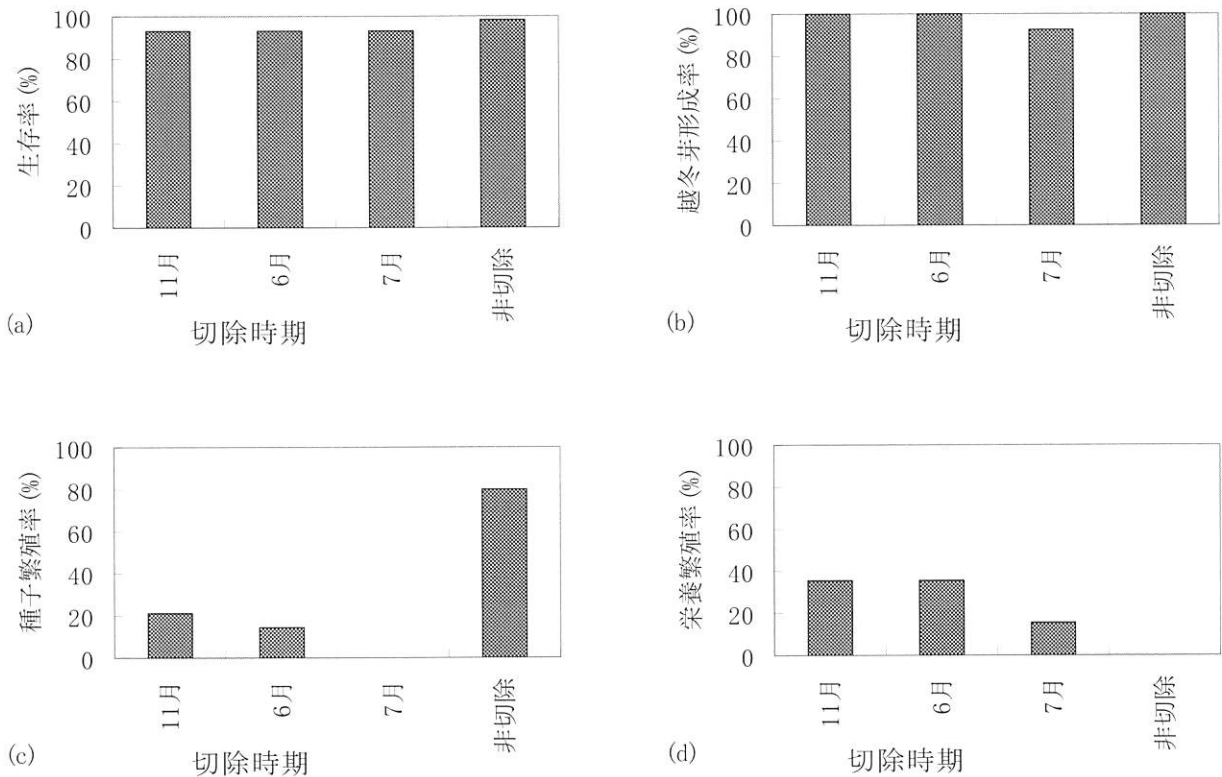


図9 越冬芽切除実験

越冬芽(大)を切除した個体について(a)生存率,(b)越冬芽形成率,(c)種子繁殖率,(d)栄養繁殖率をそれぞれ示す。グラフ横軸に切除時期を取り,その右端にはコントロールである非切除処理の項を併記する。生存率は切除処理個体のうち2008年の生育期間に地上部を展開した個体の割合,越冬芽形成率は生存個体のうち翌年の越冬芽を形成した個体の割合,種子繁殖率は生存個体のうち花茎をつけた個体の割合,栄養繁殖率は生存個体のうち複数の展開部に翌年の越冬芽をつけた個体の割合を百分率で表している。

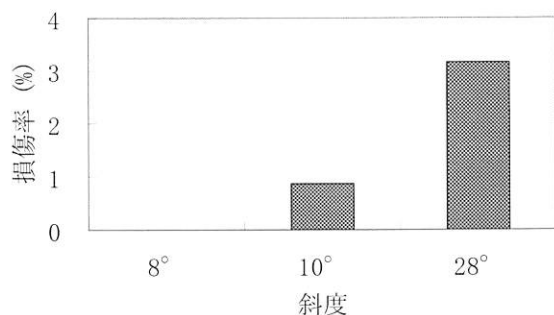


図10 自然条件下でのコマクサの損傷率

斜度の異なる3地点におけるコマクサの損傷率を示す。縦軸に損傷率を,横軸に各地点の斜度を取る。損傷率はコドラート内の全ての個体のうち損傷を受けた個体の割合を百分率で表している。

9b)、生存した個体のほとんどが、翌年も引き続き生存することが予想された。このことから、コマクサは越冬芽(大)が損傷を受けた場合にも生存が可能であると考えられる。また、対照の非切除処理個体のうち、種子繁殖したものは80%と多かったが、

栄養繁殖したものは観察されなかった(図9c,d)。これに対して、切除処理個体では種子繁殖したものはいずれも22%以下と低かったが、15-36%の割合で栄養繁殖したものが観察された(図9c,d)。このことから、コマクサは越冬芽(大)が損傷を受けた場合には栄養繁殖をする可能性が示唆される。なお、西澤(2006)の越冬芽の切片画像の報告から、越冬芽(小)は越冬芽(大)に比べ成熟が遅れ、花茎原基が形成されていないものもあった。越冬芽(大)およびその伸長部の切除に伴う、花茎原基および花茎の損失が、切除処理個体の種子繁殖率の低下を招くと考えられる。さらに、自然条件下でのコマクサの損傷率は斜度の高い斜面ほど増加した(図10)。斜度が大きい場所では土壤移動が大きくなることが予想され(相馬ほか1979)、このことから、土壤移動の大きい場所ほどコマクサは損傷を受け易いと考えられる。越冬芽を複数形成することは、土壤移動など攪乱による損傷を受け易い環境下で、個体群の生存と繁殖の維持に寄与すると考えられる。また土壤移動は冬期に限定された季節的な攪乱であるが、

切除実験の結果では7月の処理個体でも十分に生存が可能であったことから、コマクサは生育期間中に受ける攪乱にも対応していると思われる。

以上のことから、今回予想されたコマクサの生態学的特性を次のようにまとめた。コマクサは基本的に、越冬芽(大)から地上部を展開し、種子繁殖を行い、実生を補充する。実生は親個体に生長し、再び種子繁殖を行う。一方、土壌移動などの攪乱によって、越冬芽(大)およびそこから伸長した地下茎が損傷を受けた個体は、損傷を受けなかった越冬芽から地上部を展開して生存率を維持し、種子繁殖が行えなくなった代わりに栄養繁殖を行って繁殖率を維持する。このとき、地下部の高い頻度の更新により、栄養繁殖による速やかな個体数増加が期待できる。このように、コマクサは攪乱に対して柔軟に対応する特性を備えていると考えられる。

(3) コマクサ純群落の成立要因

コマクサと環境要因の結果から、コマクサの分布を制限する要因として、主に他植物の存在が挙げられた。他植物がどのようにしてコマクサの分布を制限しているのか考えたとき、土壌中の利用可能な養分の減少や根系の分布域の減少、生育期間初期における被陰が可能性として挙げられた。しかしこれらの可能性は本調査で検証することが出来なかった為、更なる調査が必要とされる。

また、コマクサの生育環境は土壌移動や強風が特徴的であった。このような条件は一般に植物の生育を阻害する(小泉 1993)。コマクサの生態学的特性を調べた結果、基本的には種子繁殖で個体数を増やしているが、攪乱を受け、種子繁殖が困難になった場合には栄養繁殖により個体数増加を行っていることが予想された。このように種子繁殖と栄養繁殖が相補的で、環境に対して柔軟に対応する仕組みが、攪乱の影響が大きい場所での継続的な個体群の生存に寄与していると考えられる。

攪乱による影響が小さい場所では、攪乱耐性の低い植物が侵入し、コマクサの分布域は制限される可能性がある。

以上のことからコマクサ純群落の成立には、コマクサが耐性を持ち、他植物が耐性を持たないような、何らかの規模、頻度、強度の攪乱が必要であることが予想される。

謝辞

この調査を行うに当たり、多くのご助言を頂きました市立大町山岳博物館の千葉悟志学芸員、また多くのご支援を頂きました浦野岳孝さまをはじめ硫黄岳山荘の皆さまに、厚く御礼申し上げます。

引用文献

- 大井次三郎(1982) ケシ科 PAPAVERACEAE.『日本の野生植物 草本 II 離弁花類(佐竹義輔ほか編)』,平凡社,122-126
- 大橋雄気(2005) 高山植物の個体群動態と貯蔵物質の季節変動—北アルプス白馬岳のウルップソウ個体群について—,平成十六年度修士論文,静岡大学大学院理学研究科
- 大場達之(1969) 日本の高山荒原植物群落,神奈川県立博物館研究報告 第1巻 第2号
- 小泉武栄(1979) 高山の寒冷気候下における岩屑の生産・移動と植物群落 I.白馬山系北部の高山荒原植物群落,日本生態学会誌 29:71-81
- 小泉武栄(1993)『日本の山はなぜ美しい—山の自然学への招待—』,古今書院
- 相馬秀宏 岡沢修一 岩田修二(1979) 白馬岳高山帯における砂礫の移動プロセスとそれを規定する要因,地理学評論 52:562-579
- 千葉悟志,清水建美(2006) コマクサの生活史および繁殖特性—日本産草本植物の生活史研究プロジェクト報告第6報—,長野県植物研究会誌 39:5-13
- 豊国秀夫(1988)『日本の高山植物』,山と溪谷社
- 西澤まり(2006) 八ヶ岳におけるコマクサの生育環境と礫移動耐性,平成17年度卒業論文,静岡大学理学部
- 平林國男(2006)『ナーゲルとキスリングと—平林國男先生遺稿集—(高橋秀男編)』,星雲社
- 藤河芳枝(2000) コマクサの生態的特性,平成十一年度卒業論文,静岡大学理学部
- 増沢武弘(1997)『高山植物の生態学』,東京大学出版会
- 丸田 恵美子(2000) 森林限界のなりたち『高山植物の自然史—お花畑の生態学—(工藤岳編)』,北海道大学図書刊行会,53-66
- Fumio Yoshie(2008) Dormancy of alpine and subalpine perennial forbs. Ecol Res 23:35-40