

富士山南東斜面森林限界の上昇にともなう林床植物コケモモの生育環境と生育状況および形態変化

玉井朝子¹・中野隆志²・増沢武弘¹

Community structure and morphological changes of *Vaccinium vitis-idaea* at a tree-line of south slope in Mt. Fuji.

Asako TAMAI¹, Takashi NAKANO² and Takehiro MASUZAWA¹

要 旨

富士山は、地質学的に新しい火山で、森林限界は現在も一次遷移の進行とともに上昇している。特に富士山南東斜面は、1807年の宝永の噴火により森林が壊滅的打撃を受け、現在一次遷移が急速に進んでいる。

コケモモは、日本では亜高山帯や高山帯に広く分布する矮性低木で、富士山でもカラマツ林を中心に広く分布している。乗鞍岳の風衝地では、ハイマツがコケモモの生育を助け、ハイマツがコケモモにとってナースプランツとなっていることが示されているが、富士山にはハイマツは存在しない。富士山の森林限界では、カラマツがハイマツのニッチを占めている。カラマツは落葉広葉樹であり、ハイマツは常緑針葉樹である。また、カラマツは高木になるのに対し、ハイマツはその名の通り高木にはならない。また、コケモモは環境が変化するに従い形態を大きく変化させ、環境に適応した形態をとることが知られている。

このような違いをもとに、本研究では、遷移が現在も進行している富士山南東斜面で、斜面上部から下方に向けてベルトトランセクト（幅1m、長さ70m）を設置し、遷移の進行にともなうコケモモの生育環境の変化と分布を明らかにするとともに、コケモモが生育環境によりどのように形態を変化させるのかを明らかにした。設置したトランセクトの上部は森林限界のより上部の裸地から、コケモモが分布しなくなるカラマツ林林床下部までが含まれようにした。

調査の結果、コケモモの分布は、森林限界付近のカラマツ林と裸地が接する明るい環境に密な群落を形成していた。生産構造図を作成した結果から、コケモモは、カラマツ林の外側では背が低く葉を下の方まで付けることで光を有効に利用していることが明らかとなった。また、森林限界のカラマツ林の内側では、背が高くなり、葉は上方に多く見られ林の外側よりも暗い環境に適した生産構造図となっていた。一方、調査地内の裸地ではコケモモは全く観察できなかった。カラマツ林林床では、水分環境と窒素環境は良かったものの光環境が悪く、コケモモの分布は疎になっていた。また、林床にもところどころ明るい場所がありそのような場所にはコケモモは多く見られた。典型的なカラマツ林林床では、生産構造図より林床のコケモモは葉量が少なく上から下までほとんど一様に葉を付けるような形態をしていた。また、当年枝密度、生産量同様に相対照度30%までは相対照度とともに増加し、30%以上で一定になった。葉数、当年枝長、LMAも同様の傾向があった。一方で、葉の大きさや節間長については場所による差はなく、先行研究のハイマツ林とは異なった結果が得られた。

以上のことから、富士山南東斜面では、コケモモにとってカラマツは、裸地の厳しい環境から保護することにより、ナースプランツとなっていることが明らかになった。一方で、カラマツが大きくなると、光を遮ることなどで、コケモモにとっては生育に良くない環境を作ることが明らかとなった。また、相対照度30%がコケモモの分布、生長、形態に大きな影響を及ぼすことで重要な値であることが明らかになった。

キーワード：tree-line, primary succession, *Vaccinium vitis-idaea*, nurse plant, *Larix kaempferi*, Relative illumination.

緒 言

富士山は火山であることや山の歴史が新しいことにより、森林限界付近の環境は、強光、強風、火山性堆積物からなる未発達な土壌による貧栄養で乾燥した土壌、低温、積雪、低温と積雪に伴う短い生育期間など植物にとって厳しい生育環境である（丸田1996；増沢1997）。

植物は、その個体が生育することで周りの環境を変化させる。ある植物の存在が、厳しい生育環境を緩和し、他

の植物の定着や成長を助けるような例が知られており、そのような植物は「ナースプランツ」と呼ばれている。砂漠や火山性高山などの厳しい環境では、特にナースプランツの存在が多く確認されている（Bertness and Callaway 1994；Callaway 1995；Brooker and Callaghan 1998；Callaway 1998）。富士山でも、南斜面では、主にイタドリ（Masuzawa 1995；Chiba and Hirose 1993）が、北斜面では主にミヤマヤナギ（Endou *et al.* 2008）とイタドリ（南

1. 静岡大学理学部
2. 山梨県環境科学研究所

Corresponding author：Takehiro Masuzawa
E-mail：sbtmas@ipc.shizuoka.ac.jp

と渡邊 2008) がナースプランツとしてカラマツや他種の定着を助けることで遷移を進める働きをしていることが明らかになっている。

コケモモ (*Vaccinium vitis-idaea*) は、ツツジ科の常緑性矮性低木であり、周北極要素の主要な植物としてよく知られている。日本では、高山帯で最も一般的な種のひとつとして知られており、特にハイマツ (*Pinus pumila*) との強い結びつきがあり、ハイマツ=コケモモ群集として知られている (鈴木 1964)。また、Nakano (1996) は、乗鞍岳の風衝地において、コケモモの分布やコケモモの生態についての詳細な調査を行った。コケモモは、裸地では冬期の環境により生育が制限され、ハイマツの林床では夏期の被陰による物質生産の低下により生育が制限されることにより、ハイマツの周辺部に密な群落を形成することを明らかにし、コケモモにとってハイマツがナースプランツとしての役割を果たしていることを明らかにした。

日本における周北極要素の植物は、最終氷期に分布がより低い標高に生育していたものが、温暖化するにつれ高山に残ったものである。富士山は、最終氷期後に形成された山であり、日本の高山帯を代表する低木、ハイマツが分布していない。富士山では、ハイマツのニッチをカラマツ (*Larix kaemferi*) が占めている。富士山北斜面では、カラマツの林床にマット状になった密なコケモモの群落が形成されている。一方で、シラビソ林の林床にはコケモモはほとんど見られない。Watanabe (1999) は、富士山北斜面のカラマツ林で、被陰実験を行い、シラビソの林床下では、暗い光条件により、コケモモの分布が制限されていることを示した。また、コケモモは、環境により形態的特性や生態的特性を大きく変化させることが知られている (Nakano 1996)。

富士山南東斜面は、1707年の宝永の噴火により、それまでに存在していた植生が完全に破壊された。現在宝永第二火口周辺は、一次遷移の途中にあり、遷移初期種であるカラマツによる急激な樹木限界の上昇過程にある (Masuzawa 1985)。宝永第二火口では、斜面上部ではカラマツの定着が生じており、斜面下部に行くにしたがい、カラマツの個体サイズは大きくなり、さらに斜面の下方に行くとカラマツ林となり、そのさらに下部では極相種であるシラビソの林となっている。このように、標高を上から下に見ることで、遷移の過程を見ることが出来る。千葉 2005 によると森林限界から約 70 m 下方では、カラマツは樹齢 150 年高さ 10 m となっていた。

これまでの、コケモモの分布や生態に関する研究は、ハイマツ林やカラマツの林床など比較的安定した環境での研究が主であり、遷移に伴い環境が変化する樹木限界で、コケモモの分布がどのようにになっているかを明らかにした研究は行われていない。

そこで、本研究では一次遷移の過程にある富士山南東斜面において、斜面上部から下部に向けベルトトランセクトを設置し、遷移の進行に伴う林床の環境を把握するとともに、コケモモの分布と形態の変化を調査することで、富士

山樹木限界の遷移がコケモモに及ぼす影響を明らかにすることを目的とした。

調査地

調査は富士山五合目の南東斜面 (北緯 35° 20'、東経 138° 44'、標高約 2400 m) で行った。宝永第二火口の南側の斜面は主にカラマツから成る亜高山帯落葉針葉樹林である。この場所は 301 年前の宝永山の噴火により消失した植生が、一次遷移によりカラマツが定着し、森林限界が現在も上昇を続けている。このため、森林限界付近のカラマツは、若く背が低いものを中心となっているが、森林限界から下部に移るに従い、カラマツは年齢が古くなり樹高も高くなっている。さらに下部では、富士山の亜高山帯の極相種であるシラビソ林となっている。

調査地の 1981 年 1982 年の年平均気温は 1.1 °C、最高気温の月平均は 8 月が最高で 11.8 °C、最低気温の月平均は 2 月が最低で -9.5 °C であった (Masuzawa 1987)。また、年間降水量は約 4500 mm である (Ito 1964)。

森林限界上部は強い南西の風にさらされているが森林内はあまり影響を受けない。土壌は火山性スコリアからなる乾燥した砂礫地であるが、森林内はカラマツのリターが堆積し、蘚苔類が生育しているため土壌含水率は高い。林床は主にコケモモとヒメノガリヤス (*Calamagrostis hakonensis*) が優占しており、他にもイワオウギ (*Hedysarum vicioides*)、マイヅルソウ (*Maianthemum dilatatum*) など多くの草本植物が生育していた。また、ミヤマヤナギ (*Salix reinii*)、ダケカンバ (*Betula ermanii*) などの落葉広葉樹、シラビソ (*Abies veichii*) などの常緑針葉樹の稚樹も多くみられた。調査地においてコケモモはカラマツ林の林縁から林床に生育していた。

調査植物

コケモモは北半球の周極地域から亜高山帯、高山帯に広く分布する、ツツジ科の常緑矮性低木である。日本では九州から北海道の亜高山帯から高山帯に分布している。高山帯では主にハイマツの林縁や林床に分布する。しかし、富士山にはハイマツは分布しておらず、コケモモはカラマツ林の林縁や林床に生育している。

調査地である富士山南東斜面では、雪解け後の 5 月下旬に葉の展開が始まる。花期は 7 月から 8 月。当年枝の伸長は 8 月下旬に止まり、果実が熟すのは 10 月下旬であった。過去の調査により調査地での種子の発芽、実生は確認されているが (曾根 2003)、2004 年から 2006 年の 3 年間に実生は観察されなかった。

方法

(1) 調査区の設置

宝永第二火口の南斜面に、稜線から約 20 m 下方の任意の場所をトランセクトの上端とし、幅 1 m で下方に長さ 70 m のベルトトランセクトを設置した。この 1 m × 70 m のベルトトランセクトを 1 m 間隔で区切り、斜面上部からコドラート No. 1、2、3、・・・、70 とした。以下コード

ラート No 1, 2, 3……を QD 1, QD 2, QD 3……と呼ぶこととする。QD 9 が森林限界に相当する場所であった。また、QD 1-QD 7 を「裸地」、QD 8-QD 10 を「林縁」、QD 11-QD 70 を「林床」と呼ぶことにする。千葉 2005 によると、QD 5 から QD 45 までカラマツの樹高は高くなり 10 m となった。その下方では樹高は約 10 m で一定となっていた。富士山北斜面の天然のカラマツ林では樹高 20 m 以上になることから、本調査地での樹高は著しく低かった。さらに千葉 2005 によると、カラマツの樹齢は QD 5 では約 40 年と約 80 年が混在し、QD 10-40 までは約 80 年とほとんど同年齢であった。その後、距離とともに樹齢が増加していく様子が見られたが、QD 70 でも約 150 年と非常に若い林であることを示した。同例集団が続くことは、森林限界が徐々に上昇するのではなく、ある時期にある程度一気に上昇することが明らかになっている。

(2) 生育環境の測定

温度環境を明らかにするため、2006 年 6 月から 11 月に裸地 (QD 5)、林縁 (QD 20)、林床 (QD 70) の 3 地点にデータロガーを設置し、気温を測定した。気温の測定高さはコケモモの草丈に合わせ約 15 cm とし、温度センサー (サーミスタ) 付きデータロガー (HIOKI, 3633 TEMPERATURE LOGGER) を用い 1 分間隔で連続して測定した。センサー部分には直達光が当たらないように被いをした。

土壌環境を調べるため、70 個のコドラートからそれぞれ、直径 5 cm × 深さ 5 cm の円柱の採土管を用いて、リターを除き、地表面から 5 cm までの土壌を採取し、土壌含水率、土壌窒素含有率を測定した。土壌の採取は、2006 年 10 月 13 日に、少なくとも前日は雨が降っていない状況で採取した。土壌含水率は、土壌を採取後、サンプルからの蒸発を防ぐため速やかにチャック付きのポリ袋に入れ、塗れたタオルを入れたクーラーボックスに入れ研究室に持ち帰った。持ち帰ったサンプルは、直ちに生重量を測定し、常温にて風乾させ乾燥重量を測定した。生重量と乾燥重量の差を含水量とし、生重量で割った物を土壌含水率とした。土壌の窒素含有率は土壌含水率の測定に用いたサンプルの一部を用いた。1 週間風乾させた土壌を 0.25 mm メッシュのふるいにかけて、礫や植物体を取り除いた。カラマツの葉は細いためメッシュを通り抜ける物もあったのでふるいを通り抜けたカラマツの葉も取り除いた。その後、乾燥重量を測定し、N/C アナライザー (Sumigraph NC-90, GC-148, Shimazu) を用いて窒素量を測定した。測定に用いた土壌は約 200 mg であった。測定された窒素量を測定に用いた土壌の乾燥重量で割り、土壌 1 g あたりの窒素含量を土壌窒素含有率とした。

リター量はリターの落ちきった 11 月にリターの厚さを測定した。

各コドラートの光環境として、相対照度を測定した。測定には照度計 (MINOLTA CAMERA CO LTD JAPAN) を用いた。宝永火口の外縁で測定した照度を 100 % とし、各コドラートにおいてコケモモの群落上部の照度を 20

点で測定し平均値を相対照度とした。相対照度の測定は 2006 年 10 月 13 日に行った。天候は高曇りで 11 時から 13 時の間に測定した。途中霧が出るがあったが、霧が出ていた場合は、測定を避けた。

各コドラートについて、出現した植物の種類、林床植物の種ごとの優占度を判別した。コケモモの当年枝密度は、コドラート内の全ての当年枝の数を測定することにより測定した。

(3) コケモモの形態的特性と生長量の推定

生育期間が終了した当年枝を 2006 年 11 月 26 日に各コドラート内からランダムに当年枝を 20 ずつ、コドラート内のコケモモの当年枝が 20 に満たない場合はコドラート内の全ての当年枝を採取し、葉面積、乾重量、当年枝長を測定した。採取した当年枝は、器官ごとに分解し、葉については葉面積を、茎については長さを測定し、その後 70 °C で 3 日間乾燥させ乾燥重量を測定した。得られたデータから、LMA (Leaf Mass per Area) を求めた。さらに、調査区内で環境が大きく異なる 4 地点 (林縁外側: QD 8、林縁の内側: QD 20、林床 QD 40、コケモモ群落下端の林床 QD 70) を選びそれに隣接する同様の環境の場所に 10 × 10 cm の枠を設置し、枠内について全てのコケモモを地表面から刈り取り、下方より高さ 1 cm ごとに切り分け、器官に分け、その後 70 °C で 3 日間乾燥させ乾燥重量を測定し、コケモモの生産構造図を作成した。コケモモ以外の植物も生育していたが、ここではコケモモの群落構造を見るのが目的であり今回は無視した。

当年枝の総乾燥重量をコケモモの生長量の目安とした。本来生長量は、茎の肥大成長や地下部の生長量も考慮すべきであるが、コケモモの場合地下株の生長量の推定が困難であること、枝の大部分が葉に投資されていることから茎の肥大生長量は無視し、新しく出た当年枝の乾燥重量を生長量とした。

結果および考察

(1) コケモモの生育環境

月平均気温は裸地、林縁、林床で大きな差はみられなかった (図 1)。しかしながら、6 月から 10 月までのどの月においても、裸地の最高気温が大幅に高かった。さらに、

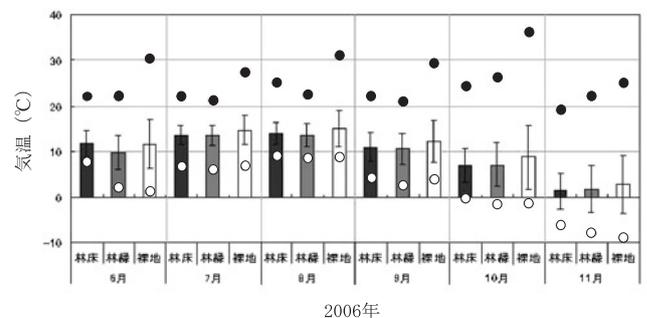


図 1. 2006 年の調査地の月平均気温と各月の最低・最高気温。棒グラフで月平均気温を、黒丸で月最高気温、白丸で最低気温を示す。

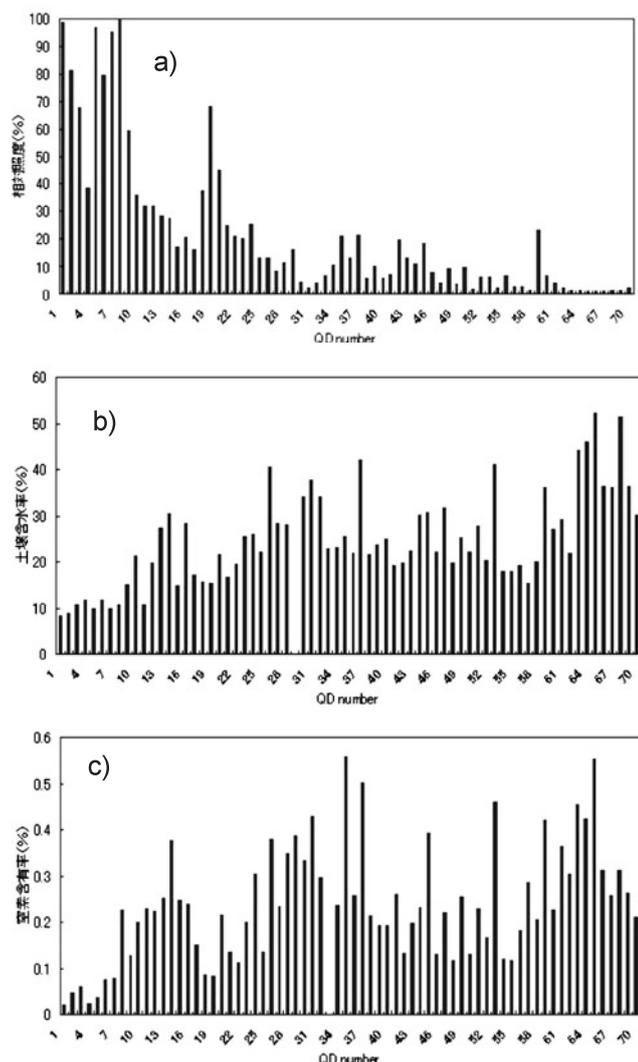


図2. 各コドラートの環境要因。a) 相対照度、b) 土壌含水率（土壌含水量／土壌総生重量）、c) 土壌窒素含有率（乾燥土壌1gあたりの窒素量）。

11月も6月から10月までのような大きな差は見られないものの裸地の方が林縁、林床より最高気温が高かった。このことから、裸地では、林縁、林床と比較して気温の変動が大きいことが明らかになった。林縁と林床では、6月の最低気温を除いて違いはみられなかった。また、気温が0℃以下になる時期も裸地が10日以上早かった。

相対照度は裸地で高く、林縁からカラマツ林に入ると急激に減少し、林内では10%程度になった（図2a）。これは、林縁から林内に行くに従い、遷移が進んだ結果であると考えられる。しかし、本調査地が遷移の初期段階であること、特に樹高も低いことから、林冠が比較的開いた場所が林内に存在し、このような場所では相対照度が20%前後まで増加した（例えばDD 37付近、QD 45付近、QD 60付近）。またQD 64以降は相対照度が数%しかなく、シラビソ林と同程度の光環境であった。さらに、コドラートによっては林床植物の被陰を受けていた。調査地ではコケモモが林床を優占することが多いが、イネ科のヒメノガリヤ

スがコケモモに代わり優占種となることも多かった。ヒメノガリヤは富士山の成長期間中、長期にわたってコケモモを被陰し、それにより相対照度は10%以下になっていた（例えばQD 64-69）。土壌含水率・窒素含有率は裸地で低かった（図2b,c）。特に土壌窒素含有率は裸地で非常に低く0.002%程度であった。林縁、林床では土壌含水率、土壌窒素含有量とも裸地より高かったが、場所によるばらつきが大きかった。特に土壌窒素含有率は大きくばらついた。土壌含水率と土壌窒素含有率には有為な正相関が見られた（ $R^2 = 0.534$ ）（図3c）。リターの厚さと土壌含水率、土壌窒素含有率にはリターが厚くなるほど大きくなる傾向が見られた。これは、本調査地が301年前の宝永の噴火により厚く堆積したスコリアがもととなり、その上にカラマツが定着することで土壌が形成されていく過程にあり、それに従って土壌含水率、土壌窒素含有率が大きくなると考えた。つまり、裸地は土壌が未発達な場所であるため、土壌含水率も土壌窒素含有率も低く、林床になるにしたがい土壌の発達段階により土壌水分と土壌の窒素が蓄積されたと考えた。しかしながら、森林限界からの距離と土壌含水率と窒素含有量には有為な相関がなかった（図3a, b）。千葉（2005）によるとQD 10からQD 40までが樹齢約80年、QD 50で約95年、QD 60で約120年、QD 70で150年となっており、カラマツの樹高もQD 5からQD 10で約1m、その後距離に従い樹高は高くなるがQD 45で約10mとなりその後10mで一定となった。年代の古いカラマツ林では樹齢が150年を超え樹高も20mとなることから、まだ十分に発達した林とは言えないと考えられる。特にQD 50までは年齢も若く樹高も低いためカラマツが林冠を一様に覆うことが無いと考えられる。このことが林縁からの距離と土壌含水率、土壌窒素含有率、リターの厚さと相関がなかった原因であると考えた。以上のことから、林床の土壌水分や窒素環境も非常に不均一な環境が生じていると考えた。このことについては、次に述べる光環境でも同じように不均一な環境となっていると考えられる。

相対照度と土壌含水率の関係を見ると、相対照度40%以上では負の相関が見られたが、相対照度が40%以上では土壌含水率は10%強でほとんど一定であった（図3a）。また、相対照度と土壌窒素含有率に同様な関係が見られたが、土壌含水率ほど顕著ではなかった（図3b）。相対照度が30%未満では大きくばらつくものの平均は約0.25%であったのに対し、30%以上では0.08%程度であった。

(2) コケモモの分布パターン

コケモモの当年枝密度の変化を図4に示した。本調査地において、裸地では当年枝が見られなかった（QD 1-7）。当年枝密度は林縁の外側から林縁の内側（QD 8-13）で最も高く、その後減少する傾向を示した。林床のQD 30以降は、コケモモの当年枝密度は非常に低かった。しかし、林床では突然群落が途切れたり（QD 50, QD 61-63など）、密度が急激に増減したりするような場所も見られた（QD 40付近やQD 58）。

裸地については、今回のトランセクト内では見られな

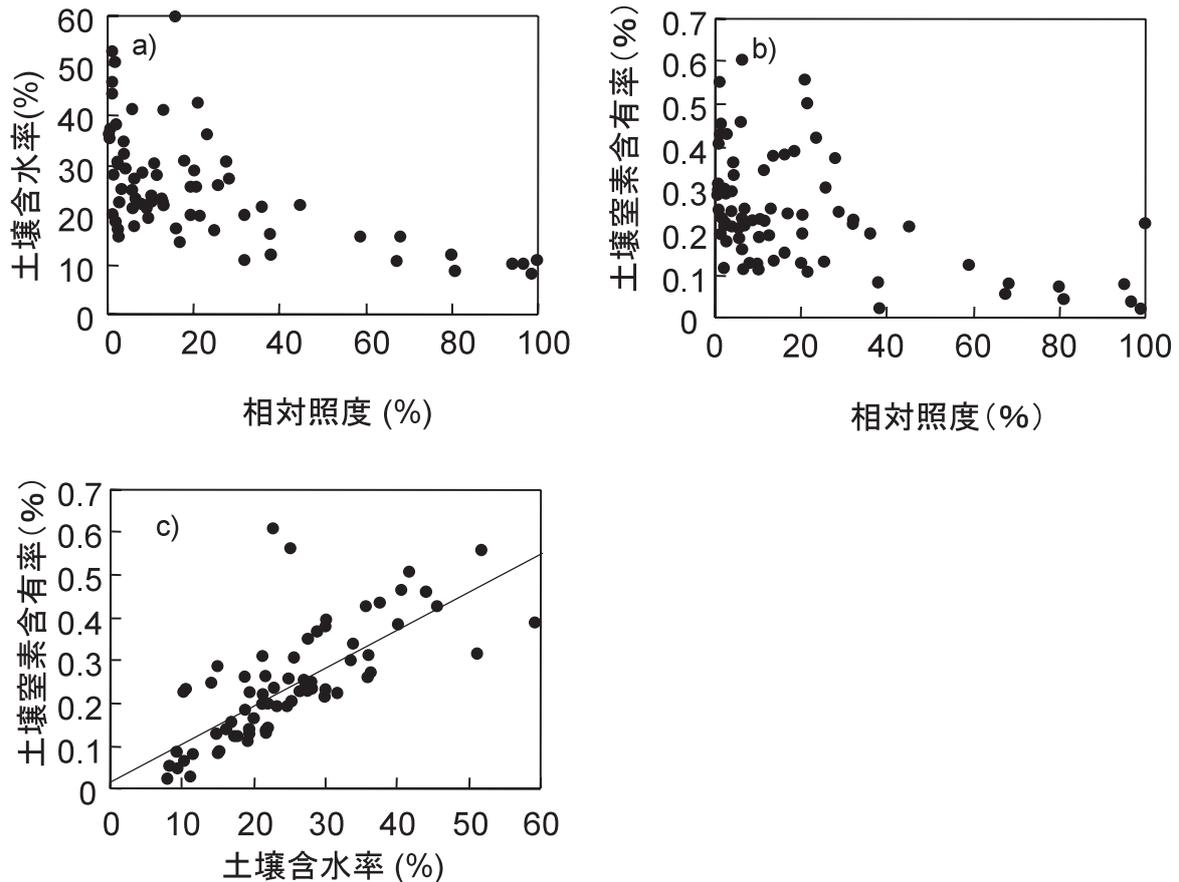


図3. 各環境要因間の相互関係 a 相対照度と土壌含水率の関係、b) 相対照度と土壌窒素含有率の関係、c) 土壌含水率と土壌窒素含有率の関係。直線は回帰直線で、土壌含水率と窒素含有率には強い正の相関があった ($R^2 = 0.534$, $P < 0.001$)。

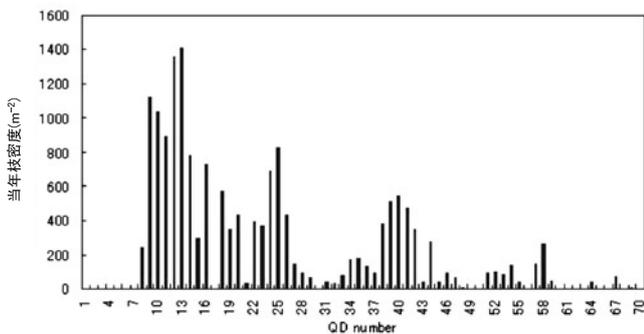


図4. コドラートごとのコケモモの当年枝密度。

ったものの、近くの場所ではわずかであるがコケモモのパッチの形成が見られた。このような場所にはイワオウギなどの草本植物が同所に生育していた。さらに草本植物からも離れ完全に裸地に進出している場所にもコケモモは出現したが、そういった場所ではパッチを形成するまでには至っていなかった。Nakano (1996) の乗鞍岳の風衝地での研究では、裸地に生育するコケモモは、冬期の積雪が少ないことにより、コケモモの地上部が多く枯死することを示した。富士山の森林限界より上部では、乗鞍岳の風衝地同様風が非常に強く、冬期の生育条件がコケモモにとって劣悪であることが、富士山森林限界付近の裸地にコケモモが

ほとんど生育しない要因であると考えた。

カラマツ林床でもコケモモの当年枝密度は低くなっていた。乗鞍岳の風衝地や八ヶ岳などの常緑針葉樹であるハイマツが優占する高山帯では、ハイマツの林床は非常に暗い環境であり、このような場所ではコケモモはほとんど生育していなかった (Nakano 1996; 柿木 2005)。また Watanabe (1999) は、富士山北斜面の森林限界付近のカラマツ林床でシラビソ林内と同様の光条件になるような被陰実験を行い、シラビソの林床のように暗い光環境下ではコケモモは生長量が落ち生産量がマイナスになることを示した。本調査でも相対照度と当年枝密度の関係を見ると、相対照度が 30 % 程度までは相対照度の増加に伴い当年枝密度が上昇した (図 5 a)。また相対照度 5 % 以下の暗い環境では当年枝密度は非常に低くなっていた。Nakano (1996) はハイマツの伸張による動的な環境にあったが光環境の変化を考慮していなかった。また、Watanabe (1999) は、光環境の環境傾度を考慮していなかったため、今回の調査から相対照度とコケモモの当年枝密度に相関があり、光がコケモモの当年枝密度を決定する主要な要因であることを示唆することが出来た。一方で、光環境が比較的高い (20 - 30 %) 場所でもコケモモの当年枝密度が非常に低い場所が見られた (図 5 a)。さらに Watanabe (1999) は、富士山北斜面の成熟したカラマツ林内にコケモモの密な群

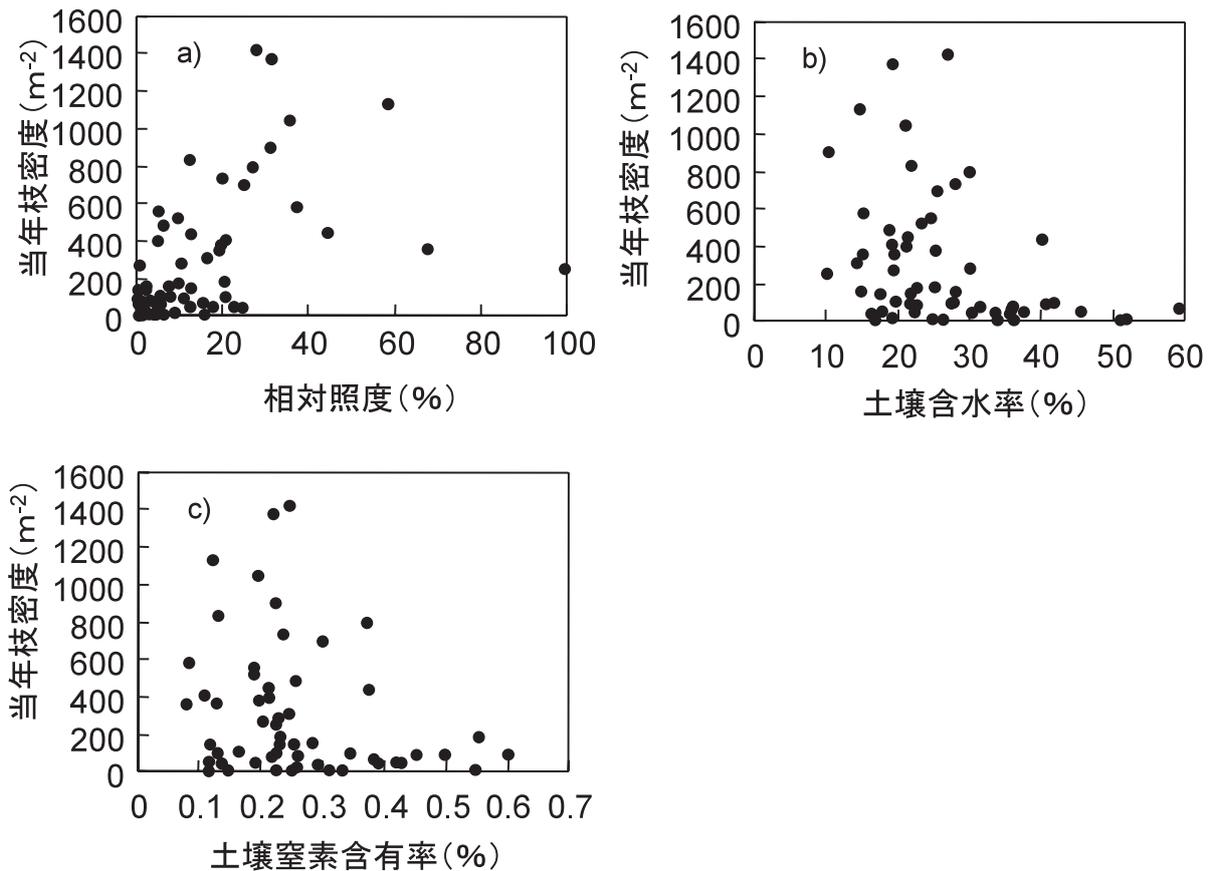


図5. 環境要因とコケモモの当年枝密度の関係、a) 相対照度、b) 土壌含水率 c) 土壌窒素含有率。

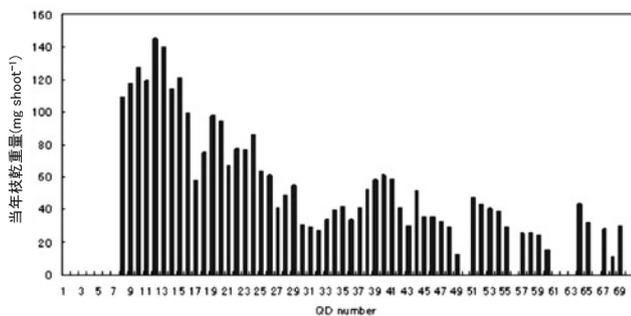


図6. コドラートごとの当年枝あたりの新しい当年枝乾重量 (mg) (生長量の目安。本文参照)。

落が存在することを示している。このことは、光環境だけでなく他の環境要因がコケモモの分布を決定する可能性を示唆している。今回測定した土壌含水率、土壌窒素含有率、リターの厚さとの相関は見られないことから (図5 b, c)、本調査からは要因を決定するには至らなかった。今後の研究課題であると考えている。

果実生産は林縁付近 (QD 8-10) で最も盛んに行っており、QD 14 以降ではわずかではあるが花をつけて当年枝も見られたが、果実にならずアボーシオンを起こしてしまう当年枝が大部分であった。Nakano (1996) ではハイマツ林床下ではコケモモは生産量が少なく開花が見られないことを指摘した。Watanabe 1999 でもカラマツ林床下で行っ

た被陰陰実験下ではコケモモは結実しないことを示した。一方で、Watanabe (1999) は富士山北面の亜高山帯 (標高 2200 m) の成熟したカラマツ林の林床下でも開花結実が見られることを指摘した。コケモモの開花結実がどのような要因により制限されるかは、本研究では明らかにならなかった。

コケモモの新しく出た当年枝の乾重量を生長量の目安として以下生長量と呼ぶこととする。生長量は、当年枝密度と同様に林縁付近で最大となり、斜面の下方に行くにしたがって減少する傾向が見られた (図6)。また、相対照度と当年枝あたりの生長量を見ると、相対照度 30 % まで直線的に増加し約 120 mg shoot⁻¹ となった。その後相対照度が増加しても当年枝あたりの生長量は 100 mg shoot⁻¹ となり一定となった (図7 a)。このことから、光環境が 30 % 未満の暗いところでは光環境により物質生産量が制限され、当年枝あたりの生長量も変化すると考えた。一方で、30 % より明るいところでは当年枝あたりの生長量は一定となった。このことから相対照度が 30 % で物質生産が飽和すると考えた (図7 a)。さらに当年枝密度が高いところで当年枝あたりの生産量が多いことが明らかになった (図7 b)。光環境が比較的暗い環境 (20-30 %) でも当年枝密度が低い場所がある一方で、当年枝密度と当年枝あたりの生長量の高い相関があることと、当年枝あたりの成長量が光飽和型の曲線になることは、当年枝密度の高いとこ

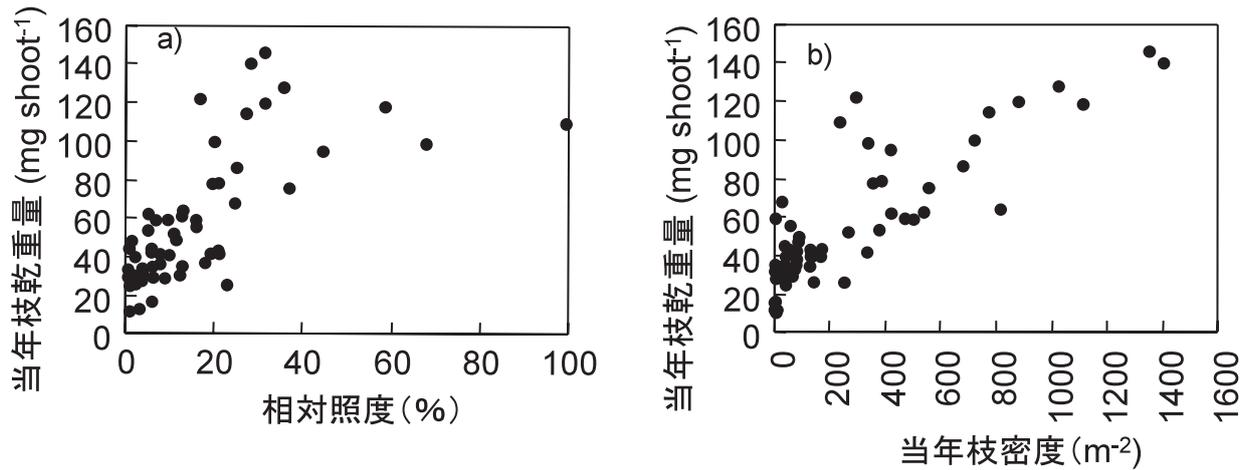


図7. 相対照度 a およびコドラートの当年枝密度 b) と当年枝乾重量の関係。

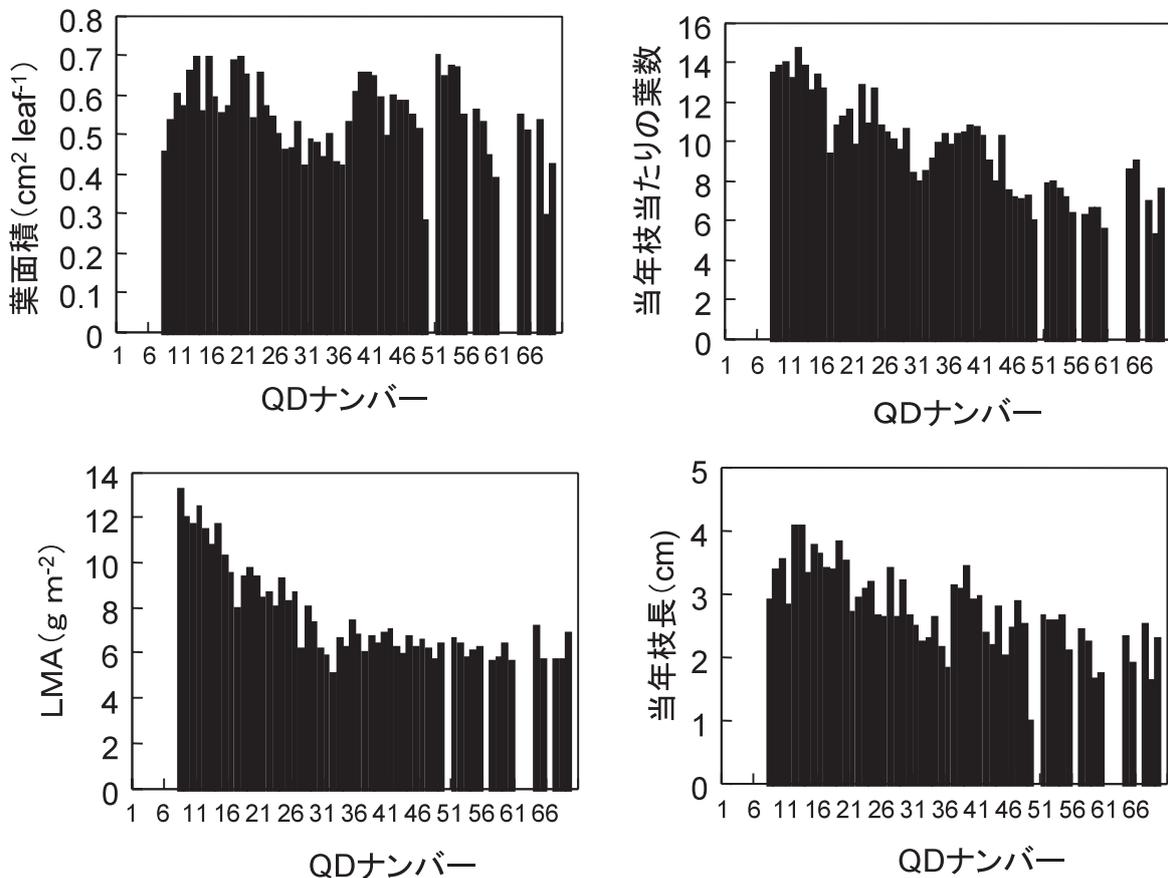


図8. 各コドラートにおける、a) 個葉の葉面積、b) 当年枝あたりの葉数、c) LMA、d) 当年枝長。

るで当年枝間の物質のやりとりが行われている可能性を示しているのではないかと考えた。

個葉の葉面積は大きくばらつき、コドラートによる差は見られなかった。LMAは森林限界にあたるQD8で最高値を示し、その後林縁に入るにしたがい減少するが、QD28以降はほぼ一定で約0.7 g m⁻²であった。当年枝の長さは、ばらつくものの林縁の内側(QD11-12)でピークを持ち、林縁付近や林床では短い傾向が見られた。葉数

は、林縁で最も高く林床で低くなる傾向が見られた。節間長はQD7-11まで増加する傾向が見られたがそれより下方では大きくばらついた(図8)。

形態的特徴と光環境との関係を見ると、相対照度が30%以下のコドラートでは、光が強くなるにしたがい葉数と当年枝の長さは増加した(図9a)。個葉の葉面積では、相対照度が30%以下の場所では大きい葉を付ける当年枝も見られるものの、小さい葉を付ける当年枝も見られたが、

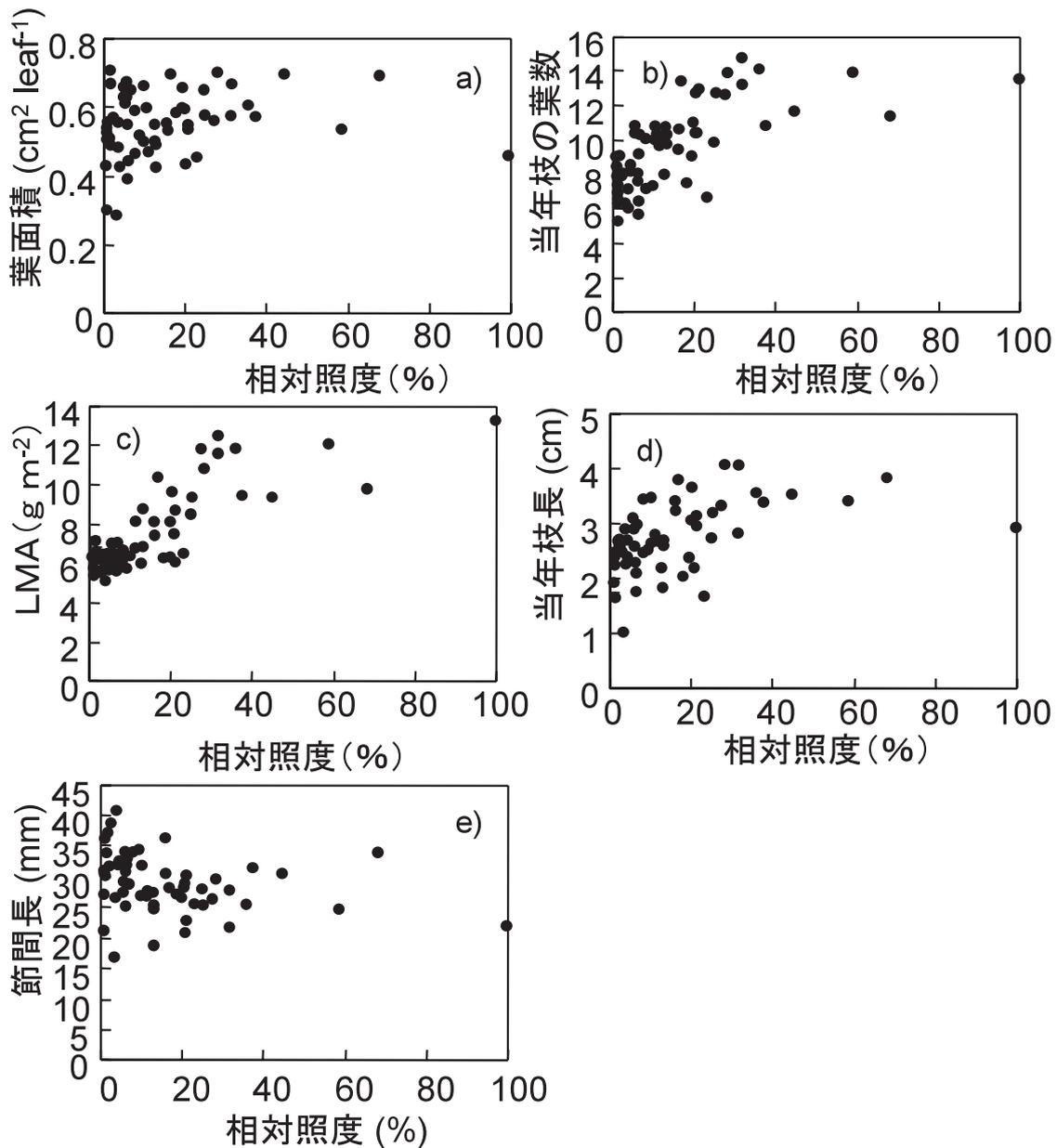


Fig 9. 相対照度と a) 個葉の葉面積、b) 当年枝あたりの葉数、c) LMA、d) 当年枝長、e) 節間長の関係。

相対照度がより低い場所で小さな葉面積の葉を付ける当年枝が多かった。また、相対照度70%以下のコドラートでは最大で0.7 cm²であったが、相対照度100%の林縁外側では葉面積は小さく、0.46 cm²であった (図9 b)。節間長はQD 7-11まで増加する傾向が、QD 20-36では減少する傾向が見られたにもかかわらず、特に30%以下の暗い環境で大きくばらつき傾向はみられなかった。

Nakano (1996) では、ハイマツ林床では節間を長くし、大きく薄い葉を作ることで暗い環境に適応している事を明らかにした。本研究でも暗い環境下ではLMAが小さかったが、これは暗い環境下で物質生産が制限され、その結果としてLMAが小さくなった可能性もあると考えた。したがって本調査地では、特に環境に適応した当年枝を作るような形態的な適応は見られないと考えた。Nakano (1996)

が行ったのは常緑針葉樹のハイマツの林床であり、本研究は落葉針葉樹のカラマツの林床である。上層木の影響により、適応の形が変化している可能性があるのかもしれない。さらにハイマツ林床下では、他種がほとんど見られないが、カラマツ林床下ではヒメノガリヤスなど大型になる林床植物が見られた。林床における他種との種間関係もコケモモの形態に何らかの影響を及ぼしている可能性があると考えた。

図10に生産構造図を示した。林縁外側(QD 8)では草丈が低く、上層よりも下層部により多くの葉を持っていることが明らかになった。林縁外側は、非常に光が強いため、より下層に葉を持つことで有効に光を利用していると考えた。Nakano (1996) は乗鞍岳の風衝地において、林縁の外側でコケモモの背丈が低いことを示している。Nakano

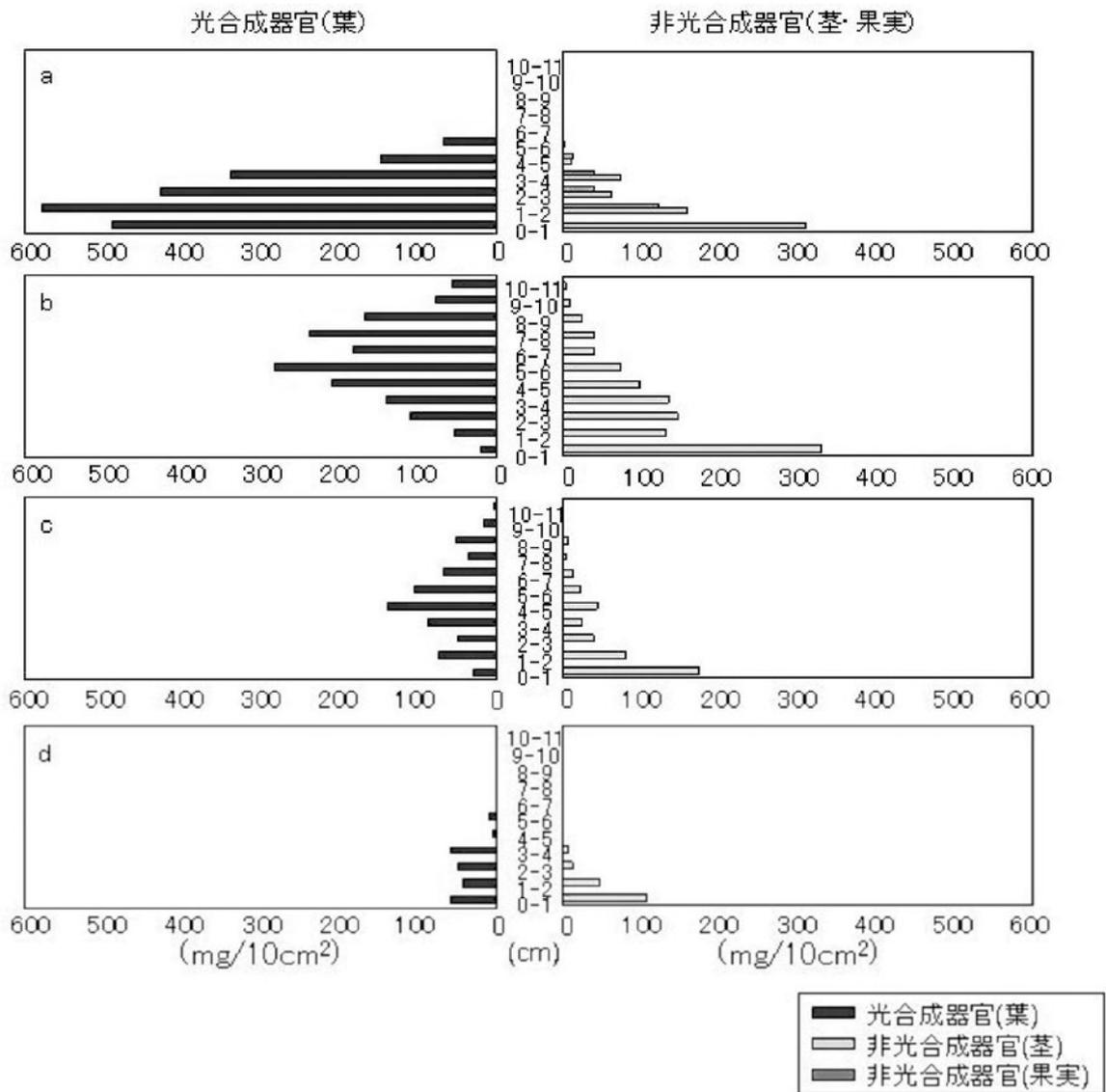


Fig 10. a 林縁外側、b 林縁内側、c 林床、d) コケモモ群落の下端のコケモモの生産構造図。グラフの左側に光合成器官として葉を、右側に非光合成器官として茎と生殖器官 (果実) を示した。

(1996) は、裸地では強風により雪がとばされ冬期に雪に覆われていない場所でコケモモの当年枝や葉の枯死が多く見られることを明らかにした。さらに林縁では、ハイマツの枝がとらえる積雪により、林縁に外側から林床には冬期積雪があること、積雪のあるところでは冬期の枯死がほとんど見られないこと、林縁の付近で光環境も良いので、林縁付近でコケモモの分布が多いことを示した。富士山も特に冬期に強風が吹くことが知られており、Maruta (1996) は、積雪面より上に出たカラマツの枝が冬期に傷を受けそこから水分が失われ、結果として枝が枯死することを明らかにしている。本研究でも、裸地ではほとんどコケモモが見られなかったことも Nakano (1996) と同様であり、落葉樹であるカラマツも森林限界では地表付近に枝があることで積雪を助長し、コケモモにとってナースプランツの役割を果たしている可能性があると考えた。実際にコケモモの当年枝密度や生長量が最も高かったのは、この林縁部分

であった。

林縁内側 (QD 20) では草丈が高く、上部から中部に葉を多く持っていた。林縁内側は明らかに積雪があり環境が良いこと、林床とコケモモの高さが変わらないことから、コケモモの高さは本調査地では最大で 10 cm 程度であると考えた。また、林縁内側では、相対照度で 50-60 % と比較的明るい、裸地より低いことで、より上部に葉を持つことで減少した光環境にうまく適応していると考えた。林床 (QD 40) では高さは林縁と同じであったが葉の量が非常に少なくなっていた。QD 40 付近は相対照度で約 10 % と低かった。しかしながら、当年枝あたりの生長量は 50 mg shoot^{-1} と当年枝を確実に付けていた。本調査では葉が落ちるなど、枯死によるマイナス分が全く考慮されていない。Nakano (1996) は、ハイマツ林床下で RGR を測定したが、ほとんど 0 となっていた。本調査でも QD 40 付近がコケモモの生育できる限界に近いと考えた。さらに

Nakano (1996) の研究では、ハイマツ林床下では、密度が疎になり、枝分かれが少なく、葉、LMA が大きくなり、節間が長くなり、葉の寿命も長くなるなど暗い環境に適した形態や葉の寿命を持っていた。生産構造図から見ると中間部にピークがあるものの上から下までほとんど一様に葉を持つように見える。しかしながら、Nakano (1996) が示したような節間の伸びや葉面積の伸びなどは確認できなかった。このことから、ハイマツ林床下と異なる要因でカラマツ林床下では葉や節間の形態が決定されている可能性があると考えた。したがって、林床下ではコケモモは林床の環境にうまく適応できずに衰退した結果このような生産構造図になった可能性もあると考えている。コケモモの分布の下限にあたる QD 70 ではコケモモの背丈が低く当年枝の量も少なくなっており今後消滅していくと考えた。林床でもコケモモが減少していることから、先に述べた林床でのコケモモの衰退の最終段階であると考えた。このように富士山南東斜面のコケモモは、ここの枝の形態を変化させるより、枝の配置などを変化させることで環境に適応させているのではないかと考えた。一方で、富士山北斜面のカラマツの成熟林床下ではコケモモが密に生育していることから、カラマツ林の発達にコケモモの衰退を招いたとは考えられない。本調査地では、なんらかの別の要因が考えられる。富士山北斜面のカラマツ林床下は、ほとんどコケモモの純群落に近い状態が観察されているが、本調査地にはヒメノガリヤスが多く生育しているため、種間関係が重要であるのかもしれない。

本研究から、富士山における一次遷移の進行に伴うコケモモの生育環境の変化が明らかになった。また、遷移が進むことでコケモモの分布や群落構造(生産構造図)が変化することが明らかになった。遷移初期のカラマツ林の林床下でコケモモの分布が最も高いことから、カラマツがコケモモにとってナースプラントとなっている可能性が示された。一方で、遷移が進み、林床下になると、コケモモの分布は少なくなり、カラマツは逆にコケモモの分布の制限要因となっている可能性も示された。さらに、遷移の初期では、林床が不均一な環境であるため、より細かい精度の研究が必要であると考えた。

本研究により相対照度 30 % まで当年枝密度、新しい当年枝の生産量が増加しその後一定になること、葉数や当年枝長や LMA にも同様の傾向があることから、相対照度が 30 % を超えるかどうか、コケモモの分布や生産量や形態に大きな影響を及ぼすことが明らかになった。

常緑針葉樹のハイマツ林で Nakano (1996) が行った研究では、暗い環境に適した形態の変化が観察されたが、本研究では異なった結果が得られたことから、上層木の影響も今後の研究課題であると考えている。さらに上層木の種類の他に、林床ではヒメノガリヤスなど他種との種間関係も重要ではないかと考えている。富士山北斜面では、成熟したカラマツ林床下で密なコケモモ群落が形成され開花結実が確認されている (Watanabe 1999)。今後北斜面と

南斜面での差を明らかにするような研究を行うことで、コケモモの密度や形態を変化させる環境要因をより明らかに出来るのではないかと考えている。

参考文献

- Bertness, MD and Callaway RM (1994) Positive interactions in communities. *Trends. Ecol. Evol.* 9 : 191 - 193
- Brooker, RW and Callaghan TV (1998) The balance between positive and negative plant interactions and its relationship to environmental gradients : a model. *Oikos*, 81 : 196 - 207
- Callaway, RM (1995) Positive interactions among plants. *Bot. Rev.* 61 : 306 - 349
- Chiba, N and Hirose, T (1993) : Nitrogen acquisition and use in three perennials in the early stage of primary succession. *Func Ecol* 7 : 287 - 292 .
- 柿木里美 (2005) 八ヶ岳高山帯の風衝地に生育する矮性低木の形態的適応と生理機能. 静岡大学
- 丸田恵美子 (1996) 自然環境とエコロジー 高木勇夫、丸田恵美子著 日科技連出版社
- Maruta, E (1996) Winter water relations of timberline larch (*Larix leptolepis* Gord.) on Mt. Fuji. *Trees* 11 : 119 - 126 .
- 増沢武弘 (1997) 高山植物の生態学 東京大学出版会
- 曾根綾子 (2003) 富士山五合目におけるコケモモ群落の更新と種子散布. 静岡大学
- Nakano, T (1996) Ecology of *Vaccinium vitis-idaea* in a wind exposed area of alpine region of Mt. Norikura. Ph.D. thesis in *Tokyo Metropolitan University*
- 鈴木時夫 (1964) 黒部地方の高山および亜高山植生の植物社会学的研究. 富山大学学術調査団
- 千葉経太郎 (2005) 富士山森林限界付近における一次遷移の生態学的解析. 静岡大学修士学位論文
- Watanabe, M (1999) Study on matter production of *Vaccinium vitis-idaea* under different light conditions. Ms thesis in *Shizuoka University*