

## 富士スバルライン路傍植生への標高に伴う外来植物の侵入

紺野由佳<sup>1</sup>・山村靖夫<sup>1</sup>・中野隆志<sup>2</sup>・安田泰輔<sup>2</sup>

(2014年10月31日受付 2015年2月26日受理)

## Invasion of alien plants into roadside vegetation with altitude on Mt. Fuji.

YUKA KONNO<sup>1</sup>, YASUO YAMAMURA<sup>1</sup>, TAKASHI NAKANO<sup>2</sup>, TAISUKE YASUDA<sup>2</sup>

## 要 旨

高山では、気候環境が厳しく人間活動が限られていることにより、外来植物の侵入は少ないように見える。しかし、世界中の様々な地域で高山への外来植物の侵入が報告されている。富士山は標高の高い独立峰であり、高標高への外来植物の人為的な導入経路は麓から森林限界まで続く道路だけである。本研究の目的は、「富士スバルライン」の路傍植生において、(1) 全出現植物種数に対する外来植物の種数の割合は標高に伴って減少するか、(2) 外来植物の出現頻度も標高とともに減少するか、(3) 高標高に侵入する外来植物の生活型や種子散布型は低標高のそれと異なるか、の3つの問いに答えることである。

野外調査は標高857 mから2,305 mまでの「富士スバルライン」路傍で行った。0.5～1 kmの間隔で50 cm×5 mのトランセクトを55か所設置し、さらにトランセクト内を40個の小コドラートに区切って小コドラート内の維管束植物を記録した。出現した外来種の種数は標高に伴い減少した。しかし、全種数に対する外来種の割合は標高と有意な相関を示さなかった。外来種の割合はトランセクトによって変動が大きく、路傍の周囲の環境に影響されていることを示唆する。標高に伴う出現パターンは、外来種の間で違いが見られた。特にシロツメクサ、セイヨウタンポポ、ナガハグサ、セイヨウノコギリソウは高標高に高い頻度で出現した。高標高では他種との競争がなく、これらの外来種は耐寒性があるため、出現頻度が高くなったと考えられる。高標高に出現する種の生活型、種子散布型は在来種・外来種ともに多年草、風散布型・重力散布型が多かった。しかし、動物散布型でも種子散布されやすい環境にも関わらず、高標高では動物散布型はほとんど出現しなかったため、生活型や耐寒性が高標高への外来種の侵入を制限していると考えられる。

キーワード：富士山、山岳自動車道、生活型、種子散布型、国内外来植物

## 1. 序 論

外来植物の侵入においては、人為的な攪乱が大きな促進要因となり、一方で厳しい環境条件は阻害要因となる (Alpert *et al.* 2000; Daehler 2003)。路傍植生は、人の手により常に攪乱されているため、外来植物が侵入しやすい。路傍に侵入する外来植物の特徴は、光や気温、水分などの生育地の環境条件によって異なり (Alpert *et al.* 2000; Sera 2010)、標高や散布源からの距離によっても異なることがある (Arévalo *et al.* 2005)。また、路傍植生は外来植物の「貯蔵場所」となり (Hansen and Clevenger 2005; Rentch *et al.* 2005)、その一部は周囲の植生に侵入するかもしれない。高山においても路傍植生に侵入した外来植物が在来植物群集に侵入する可能性がある。

高山では気候環境が厳しく、人間活動が少ないことにより、外来植物の侵入は少ないように見える。しかし、世界中の様々な地域で高山への外来植物の侵入が報告されている (例：ロッキー山脈 [Weaver *et al.* 2001]；スイスアルプス [Becker *et al.* 2005]；ハワイ [Daehler 2005]；オーストラリアアルプス [McDougall *et al.* 2005]；カナリア諸島 [Arévalo *et al.* 2005])。山地への外来植物侵入の増加は、登山や他の目的のための山地利用の増加や気候変動

によると考えられ、生物多様性に影響し、重要な生態系サービスの破壊を招く結果となっている (Pauchard *et al.* 2009)。

温帯の山系では、標高の上昇に従い外来植物の種数が減少する (Pauchard and Alaback 2004; Becker *et al.* 2005; McDougall *et al.* 2005; Pauchard *et al.* 2009)。また、標高に伴う温度低下、積雪や霜などにより生育期間が減少し (Körner 2003)、これらの環境ストレスが外来植物にとって侵入の障害になる (Alpert *et al.* 2000)。高山には、厳しい環境に適応した在来植物が生育しており、山麓から侵入した外来植物の種数の割合は標高が高くなるほど少なくなると考えられる。

高山に生育する植物は背丈が低い種や多年草が多く、大きな種や一年草は少ない (Körner 2003)。また、低地の路傍植生では、風散布型植物や動物付着散布型植物が多い傾向がある (Lloret *et al.* 2005; Sera 2010) が、高山では気候環境が厳しいためにこれと同じ傾向になるとは限らない。高山に生育している在来植物の生育型や散布型は、高山の生育地で有利であり、高山に侵入する外来植物もその特徴を持つと考えられる。

富士山 (3776 m) は標高の高い独立峰であり、高地へ

1. 茨城大学理学部

2. 山梨県富士山科学研究所

Corresponding author: Yuka KONNO

E-mail: 13 nd 502 t@mcs.ibaraki.ac.jp

の外来植物の人為的な導入経路は麓から森林限界まで続く道路だけである。自動車道「富士スバルライン」は、開通後から数十年間にわたり一定の路傍管理が行われているため、路傍植生に出現する外来植物の多くはそれぞれの場所に安定的に定着しているだろう。

本研究の目的は、「富士スバルライン」の路傍植生において、(1) 全出現植物種数に対する外来植物の種数の割合は標高に伴って減少するか、(2) 外来植物の出現頻度は標高とともに減少するか、(3) 高標高に侵入する外来植物の生活型や種子散布型は低標高のそれと異なるか、の3つの問いに答えることである。

## 2. 方法

### 調査地

調査は富士山北部地域にある有料道路「富士スバルライン」の路傍で行った。「富士スバルライン」は山梨県富士河口湖町の富士山北麓を基点（標高 857 m）とし、鳴沢村の富士山五合目（標高 2,305 m）を終点とする全長 29.52 km の山岳道路であり、1961 年に工事を開始し、1964 年に開通した。片側 1 車線のアスファルト舗装道路で山梨県道路公社により管理・運営されている。路傍管理として、毎年 7～8 月に道路沿いの樹木の枝はらい、路傍の草刈りが行われる。道路基点に近い気象庁河口湖特別地域観測所（標高 860 m）で 1981 年から 2010 年に観測された年平均降水量は 1568.1 mm、年平均気温は 10.6℃である（気象庁；<http://www.data.jma.go.jp/obd/stats/etrn/index.php>）。標高に伴う気温減率を 0.6℃/100 m として、観測所と五合目の標高差から計算した五合目の年平均気温は 1.9℃である。

### 調査方法

植生調査は路傍植生の草刈りが行われる前、2013 年 6 月と 8 月、2014 年 7 月に行った。「富士スバルライン」の基点から終点の間に、0.5～1 km の間隔で 55 か所の調査地点を選んだ。すべての調査地点は樹冠に被陰されておらず、アスファルトの路面に接して 1 m 以上の幅の路傍植生がある場所である。各地点で、道路沿いに 50 cm × 5 m のトランセクトを設置した。トランセクトの中を 10 個の 50 cm × 50 cm の大コドラートに区切った。さらに、大コドラートを 25 cm × 25 cm の 4 つの小コドラートに区切り、合計 40 個の小コドラートのそれぞれにおいて、すべての維管束植物を記録した。出現種は、在来種と外来種に分けた。外来種は、清水ほか（2001）に基づき 1868 年以降に日本への侵入が記録された種とした。また、本来その地域や標高に分布しない在来種を国内外来種とし、ここでは、特に高頻度で出現したウシノケグサ (*Festuca ovina*) とヨモギ (*Artemisia indica*)、オオバコ (*Plantago asiatic*) に注目した。

### データ解析

各トランセクトにおいて、ある種が出現した小コドラ

ト数をその種の出現頻度（0～40）とした。

出現した植物の生活型を一年草・越年草、多年草、木本に分類し、種子散布型を、風散布（冠毛や羽根を持つ種子で、風によって散布される）、自動散布（成熟すると機械的に種子を飛ばす）、重力散布（特別な散布器官をもたず、単純落下により散布する）、動物被食散布（果皮等が動物の食糧となり未消化な種子が散布される）、動物附着散布（動物の毛等に附着して散布される）に分類した。

出現種数と標高の関係を調べるために、各トランセクトの種数を応答変数、標高を説明変数とし、一般化線形混合モデルを使いモデルを推定した。モデルのリンク関数として、 $\log(y) = a + bx + cx^2$  を用いた。各トランセクトの出現種数と外来植物の出現種数、生活型および種子散布型では、確率分布はポアソン分布を使用し、外来植物の種数の割合では、二項分布を使用した。モデルは、AIC（赤池情報量基準）を用いて選択した。データ解析にはソフトウェア R ver. 3.1.1 を使用した。

## 3. 結果

### 標高と出現種数の関係

全トランセクトの合計として 172 種の植物が出現し、そのうち草本が 131 種、木本が 41 種であった。出現した在来種のリストは付録の表にまとめた。外来種はすべて草本で、23 種（全出現種数の約 13%）が出現した（表 1）。木本種には陽地性の低木やつる植物が多かったが、針葉樹や広葉樹高木の実生が含まれていた。

トランセクト内の全出現種数と外来種の種数はともに標高に伴い減少した（図 1）。一方、各トランセクトの全出現種に対する外来種の割合と標高の間には相関がなかった（図 2）。

### 外来種の出現頻度と標高の関係

各トランセクトにおける外来種の出現頻度と標高の関係は、種によって異なるパターンを示した（図 3）。

シロツメクサ (*Trifolium repens*) やセイヨウタンポポ (*Taraxacum officinale*)、ナガハグサ (*Poa pratensis*) は、低標高から高標高までの全域で出現した。そのうち、シロツメクサとナガハグサは標高が高くなるにつれて出現頻度が高くなり、セイヨウタンポポは中間の標高で頻度が低かった。セイヨウノコギリソウ (*Achillea millefolium*) は高標高に限って出現し、標高 1600 m 以下には出現しなかった。オランダミミナグサ (*Cerastium glomeratum*)、コヌカグサ (*Agrostis gigantea*)、メマツヨイグサ (*Oenothera biennis*) は、出現した調査区は多くないが、低標高だけではなく、高標高でも出現した。アカツメクサ (*Trifolium pratense*) とオオアワガエリ (*Phleum pratense*) は、近くに駐車場のある調査区にのみ出現した。高標高に出現した外来種は以上の 9 種であり、メマツヨイグサを除いて全てヨーロッパ原産であった（表 1）。それ以外の 14 種；アメリカセンダングサ (*Bidens frondosa*)、オオアレチノギク (*Erigeron sumatrensis*)、オオニシキソウ (*Euphorbia*

富士スバルライン路傍植生への標高に伴う外来植物の侵入

表1 各調査地点に出現した外来植物一覧。種子散布型: D1 = 風散布型、D2 a= 動物付着散布型、D2 b= 動物被食散布型、D3 = 自動散布型、D4 = 重力散布型; 生活型 :a= 一年草、b= 越年草、p= 多年草、w= 木本。

科名	和名	学名	種子散布型	生活型	原産国	出現調査地点数
イネ科	オオアワガエリ	<i>Phleum pratense</i> L.	D4	p	ヨーロッパ	1
	カモガヤ	<i>Dactylis glomerata</i> L.	D4	p	地中海、西アジア	5
	コヌカグサ	<i>Agrostis gigantea</i> Roth	D4	p	ヨーロッパ	6
	シバムギ	<i>Agropyron repens</i> (L.) Beauv.	D4	p	地中海沿岸	6
	ナガハグサ	<i>Poa pratensis</i> L.	D4	p	ヨーロッパ	24
	バケヌカボ	<i>Agrostis x fouilladei</i> P.Fourn.	D4	p	地中海	2
マメ科	アカツメクサ	<i>Trifolium pratense</i> L.	D4	p	ヨーロッパ	2
	シロツメクサ	<i>Trifolium repens</i> L.	D4	p	ヨーロッパ	39
カタバミ科	オッタチカタバミ	<i>Oxalis dillenii</i> Jacq.	D3,2a	p	北アメリカ	1
トウダイグサ科	オオニシキソウ	<i>Euphorbia maculata</i> L.	D3	a	北アメリカ	2
	コニシキソウ	<i>Euphorbia supina</i> Rafin.	D3	a	北アメリカ	3
アカバナ科	メマツヨイグサ	<i>Oenothera biennis</i> L.	D1	b	北アメリカ	7
ナデシコ科	オランダミミナグサ	<i>Cerastium glomeratum</i> Thuill.	D4	b	ヨーロッパ	8
キク科	アメリカセンダングサ	<i>Bidens frondosa</i> L.	D2a	a	北アメリカ	1
	オオアレチノギク	<i>Erigeron sumatrensis</i> Retz.	D1	b	ブラジル	9
	セイタカアワダチソウ	<i>Solidago altissima</i> L.	D1	p	北アメリカ	2
	セイヨウタンポポ	<i>Taraxacum officinale</i> Weber	D1	p	ヨーロッパ	24
	セイヨウノコギリソウ	<i>Achillea millefolium</i> L.	D4	p	ヨーロッパ	6
	ハキダメギク	<i>Galinsoga quadriradiata</i> Ruiz et Pav.	D4	a	熱帯アメリカ	1
	ハルジオン	<i>Erigeron philadelphicus</i> L.	D1	p	北アメリカ	2
	ヒメジョオン	<i>Erigeron annuus</i> L.	D1	a,b	北アメリカ	15
	ヒメムカシヨモギ	<i>Erigeron canadensis</i> L.	D1	a,b	北アメリカ	1
	ブタクサ	<i>Ambrosia artemisiaefolia</i> L. var. <i>elator</i> Desc.	D4	a	北アメリカ	8

\*科の配列はAPG(Angiosperm Phylogeny Group)植物分類体系Haston *et al.* (2009) (LAPGⅢ)による。

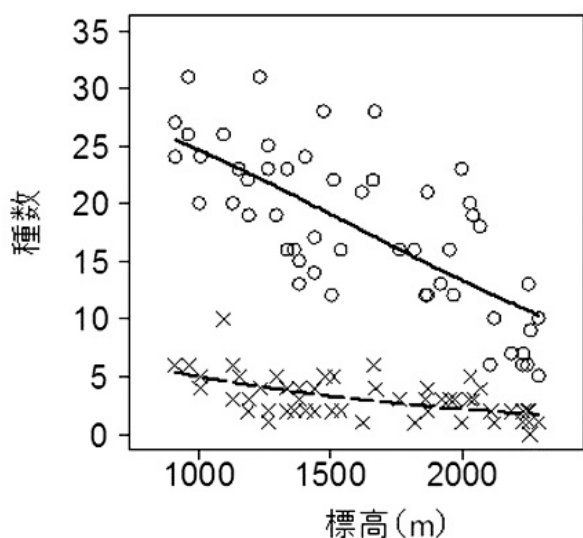


図1 各トランセクトの出現種数と標高の関係。白丸は外来種と在来種を合わせた全出現種数を、バツは外来種の出現種数を示す。AICによって選択された一般化線形混合モデルを曲線で示す。実線が全出現種数 ( $y = \exp(3.41 - 0.00000020x^2)$ )、破線が外来種の出現種数 ( $y = \exp(2.43 - 0.00082x)$ )。\*:  $P < 0.05$ 、\*:  $P < 0.01$ 、\*\*\*:  $P < 0.0001$ 。

*maculata*)、オッタチカタバミ (*Oxalis dillenii*)、カモガヤ (*Dactylis glomerata*)、コニシキソウ (*Euphorbia supina*)、シバムギ (*Agropyron repens*)、セイタカアワダチソウ (*Solidago altissima*)、ハキダメギク (*Galinsoga quadriradiata*)、バケヌカボ (*Agrostis x fouilladei*)、ハルジオン (*Erigeron philadelphicus*)、ヒメジョオン (*Erigeron annuus*)、ヒメムカシヨモギ (*Erigeron canadensis*)、ブ

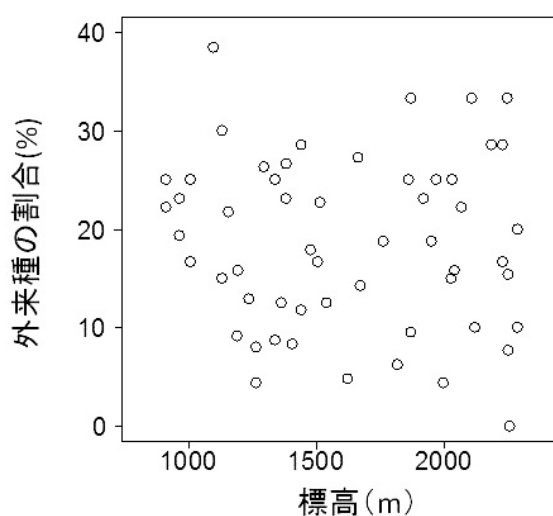


図2 各トランセクトの全出現種数に対する外来種の割合と標高の関係。  $y = 0.18x$ 、分散 76.4。\*\*\*:  $P < 0.0001$ 。

タクサ (*Ambrosia artemisiaefolia*) は全て標高約 1600 m 以下に出現した。そのうち 9 種 (オオニシキソウ、オッタチカタバミ、カモガヤ、コニシキソウ、シバムギ、セイタカアワダチソウ、ハキダメギク、バケヌカボ、ハルジオン) は 1200 m 以下のみに出現した。

在来種の中で、ウシノケグサとヨモギ、オオバコは本来山地帯以下に生育する種だが、高標高でも出現した (図 4)。ウシノケグサは全域で出現し、低標高より高標高で出現頻度が高かった。ヨモギは高標高と低標高で出現したが、中間の標高では出現しなかった。オオバコは、これら 2 種よ

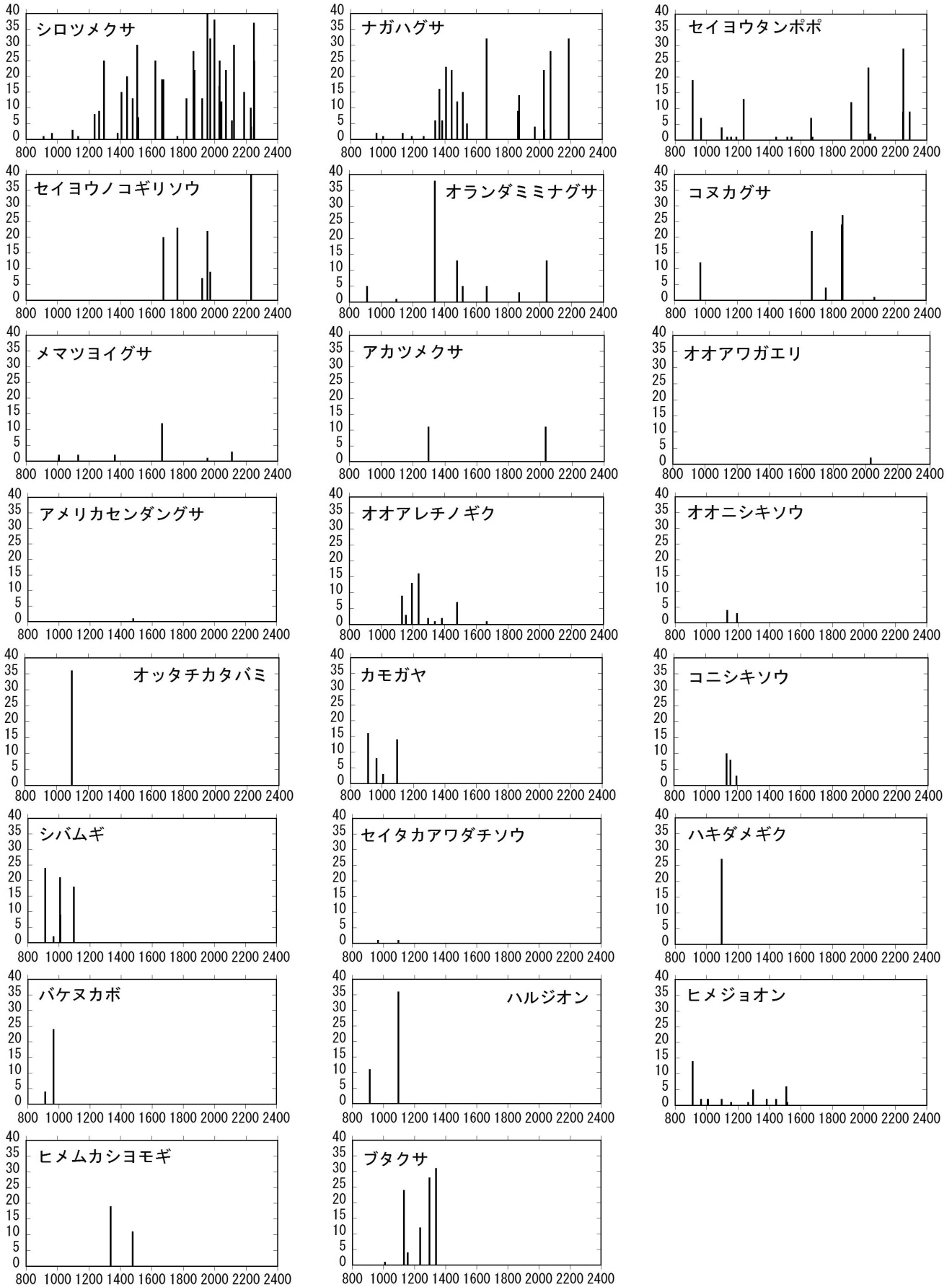


図3 個々の外来種の標高別の出現頻度。

り出現頻度は低いが、低標高から高標高まで出現した。

**生活型と種子散布型**

在来種と外来種を合わせた全出現種数は、一年草・越年草、多年草、木本のいずれも標高に伴い指数関数的に減少した(図5)。在来種の一年草・越年草も同様に指数関数的に減少した。一方、外来種の一年草・越年草は標高約900 mから約1400 mまではほとんど変化せず、約1400 m以上では減少し、約1600 mより上ではほとんど出現しなくなった。多年草は在来種、外来種ともに指数関数的に減少した。高標高で出現した外来種はほとんどが多年草であった。

在来種と外来種を合わせた風散布型の種数は、標高が高くなるにつれて指数関数的に減少し、外来種も同様に減少した(図6)。しかし、風散布型の在来種の種数は標高と関係がなかった。在来種と外来種を合わせた重力散布

型の種数は、標高1300 m付近でピークをもつ山型になり、在来種も同じ傾向であった。しかし、重力散布型の外来種は指数関数的に減少した。在来種と外来種を合わせた自動散布型と動物付着散布型の種数は標高に伴い指数関数的に減少し、これらの散布型の外来種は標高の低い調査区にのみ出現した。動物被食散布種子型の種数は指数関的に減少し、外来種でこの散布型の種は出現しなかった。

**4. 考察**

**標高と出現種数の関係**

温帯の山系でみられる標高の上昇に伴う外来種の減少(Pauchard and Alaback 2004; Becker *et al.* 2005; McDougall *et al.* 2005; Pauchard *et al.* 2009)は、富士山においても同様であった。一般に、標高の上昇に伴い環境条件が厳しくなり、散布体圧(propagule pressure)が低くなる(Pauchard *et al.* 2009)。散布体圧は、一度に持ち

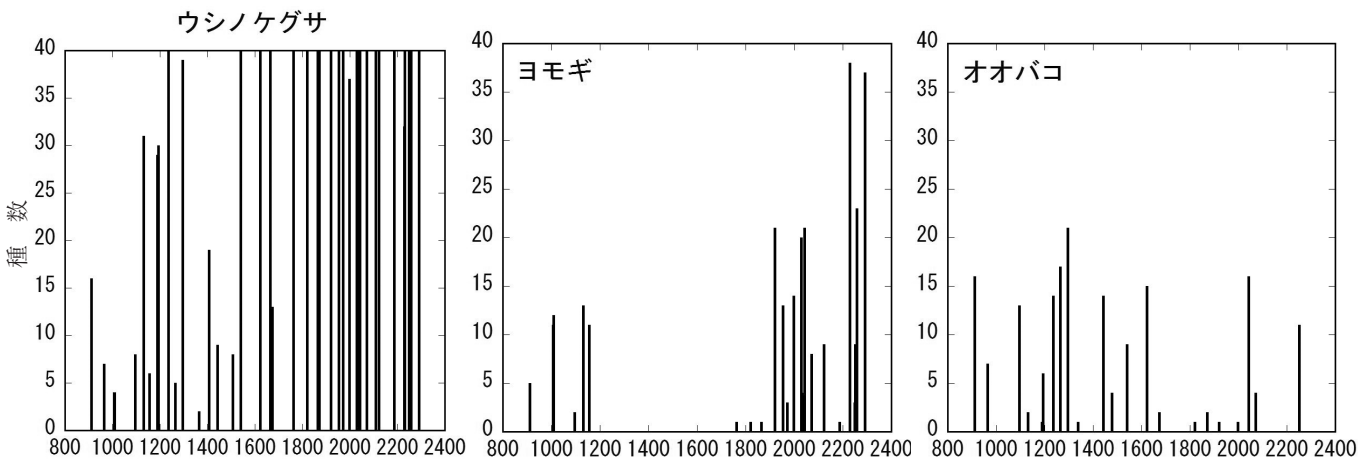


図4 国内外来種3種の標高別の出現頻度。この3種は標高が低い場所では在来種であるが、高標高にはもともと生育していなかった国内外来種である。

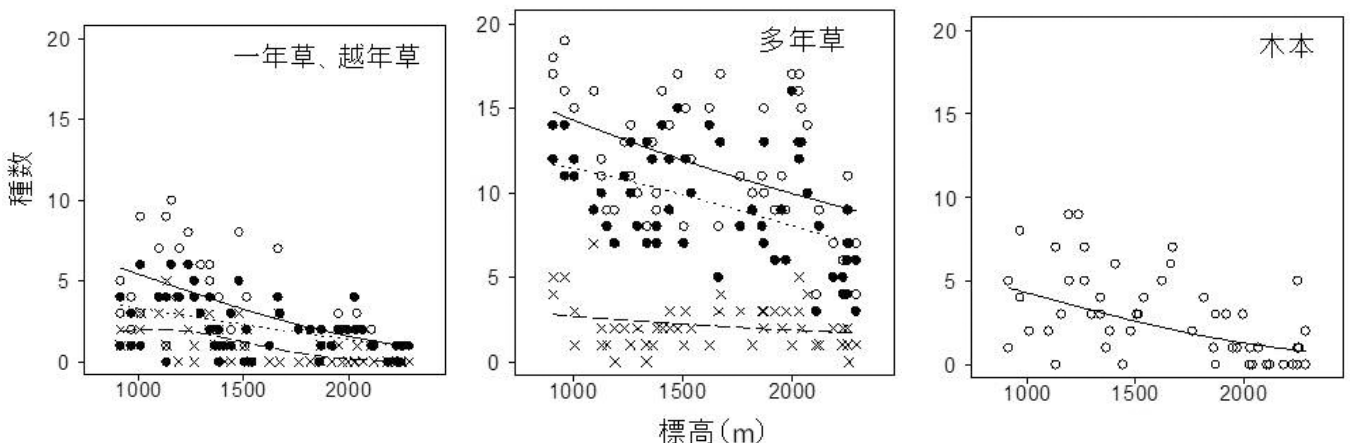


図5 各生活型の植物の種数と標高の関係。白丸が在来種と外来種を合わせた全出現種数、黒丸が在来種、バツが外来種を示す。AICによって選択された一般化線形混合モデルを曲線で示す。実線が全種、点線が在来種、破線が外来種を表す。一年草、越年草：全種； $y = \exp(2.10^{***} - 0.00000041^{***}x^2)$ 、在来種； $y = \exp(1.49^{***} - 0.00000029^{***}x^2)$ 、外来種； $y = \exp(-2.41 + 0.0058x - 0.0000027^{**}x^2)$ 。多年草：全種； $y = \exp(3.03^{***} - 0.00036^{***}x)$ 、在来種； $y = \exp(2.56^{***} - 0.00000012^{**}x^2)$ 、外来種； $y = \exp(1.36^{***} - 0.00036x)$ 、木本；全種； $y = \exp(1.85^{***} - 0.00000040^{***}x^2)$ 。\*； $P < 0.05$ 、\*\*； $P < 0.01$ 、\*\*\*； $P < 0.0001$ 。

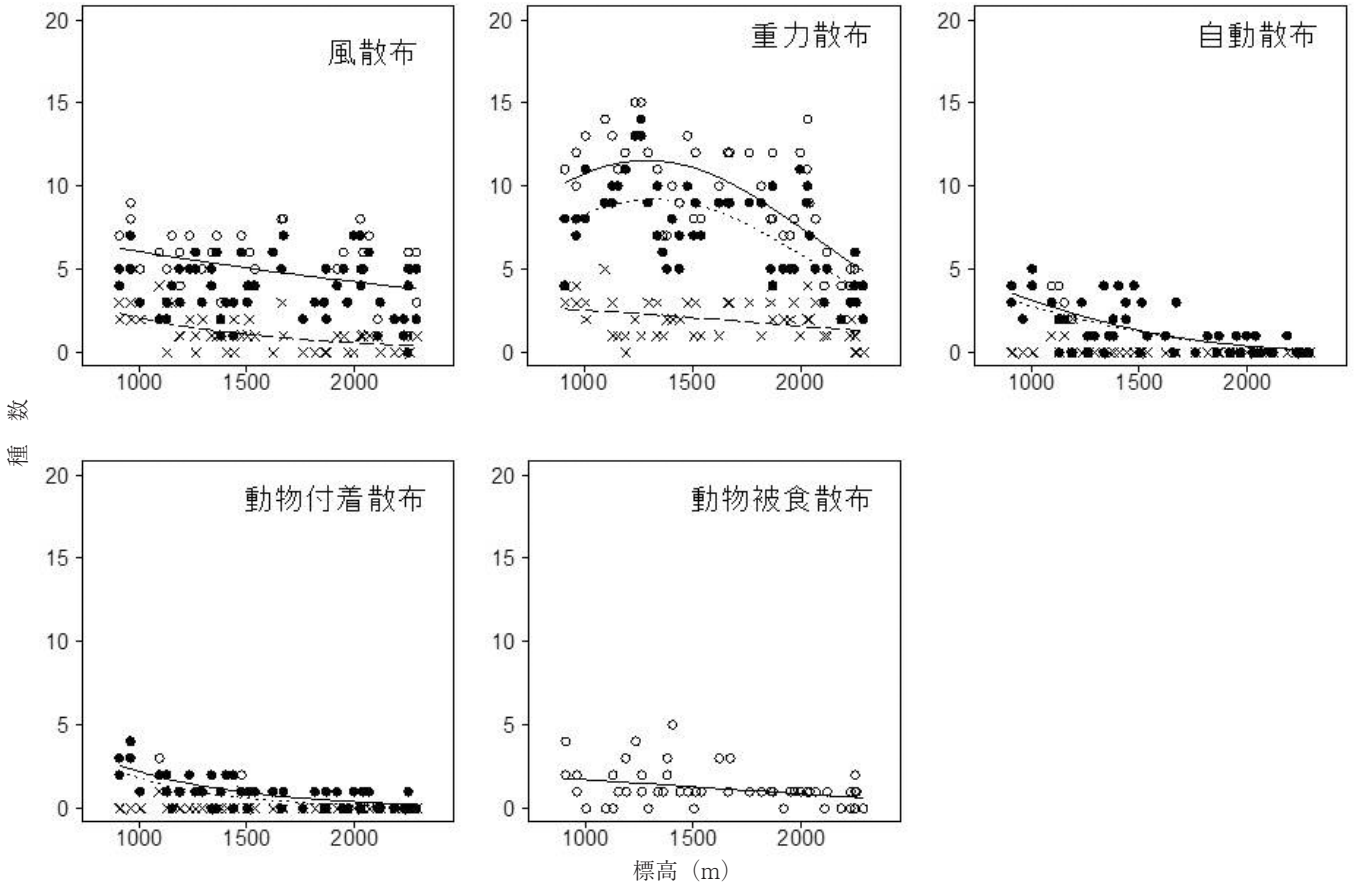


図6 標高と各トランセクトの種子散布型の関係。白丸が在来種と外来種を合わせた全出現種数、黒丸が在来種、バツが外来種を示す。AICによって選択された一般化線形混合モデルを曲線で示す。実線が全種、点線が在来種、破線が外来種を表す。風散布型：全種； $y = \exp(2.16^{***} - 0.00036 * x)$ 、在来種； $y = \exp(1.35^{***})$ 、外来種； $y = \exp(2.01 - 0.0013 ** x)$ 。重力散布型：全種； $y = \exp(1.02 + 0.0022 * x - 0.00000086 ** x^2)$ 、在来種； $y = \exp(0.49 + 0.0026 * x - 0.0000010 ** x^2)$ 、外来種； $y = \exp(1.10^{***} - 0.00000016 * x^2)$ 、自動散布型：全種； $y = \exp(1.84^{***} - 0.00000069 ** x^2)$ 、在来種； $y = \exp(1.67^{***} - 0.00000065 ** x^2)$ 、動物付着散布型：全種； $y = \exp(2.63^{***} - 0.0019 ** x)$ 、在来種； $y = \exp(2.58^{***} - 0.0019 x)$ 、動物被食散布型：全種； $y = \exp(0.78^{***} - 0.00000023 x^2)$ 。\*； $P < 0.05$ 、\*\*； $P < 0.01$ 、\*\*\*； $P < 0.0001$ 。

込まれる個体数とその頻度を合わせた量として定義される (Lockwood *et al.* 2005)。高山はそれぞれ独立し、麓以外から外来種は侵入せず、散布体圧は麓で最も高いといえる。富士山においても他の温帯の山系と同じように、標高に伴う環境勾配や散布体圧の低下があり、外来種の侵入を制限していると考えられる。

全出現種に対する外来種の割合は、トランセクト間の変動が大きく、標高と有意な関係がなかった (図2)。外来種の割合の変動が大きいことは、外来種の出現が標高だけではなく、周囲の環境に影響されていることを示唆する。

### 標高と外来種の出現頻度

標高に伴う出現パターンは、外来種の間で違いが見られた。外来種の多くは標高約 1600 m 以下で出現し、これらは低温などの高標高の環境には生育できないと考えられる。また、標高 1600 m 付近は山地帯と亜高山帯の境界域に当たり、道路に面した森林は山地帯ではアカマツ林か落葉広葉樹林、亜高山帯ではシラビソやコメツガが優占する常緑針葉樹林かカラマツ林である。路傍植生に隣接した森

林のタイプが異なることにより、光や土壌栄養塩などの環境特性に違いが生じ、外来種の出現に影響したことも考えられる。このことについては、さらに検証する必要がある。

高標高に出現したほとんどの外来種の出産国はヨーロッパである。これらは牧草や飼料や緑被のために日本に持ち込まれ、ほとんどが耐寒性に優れている。高標高に出現した外来種のうち、セイヨウノコギリソウは標高が低い場所には出現せず、高標高でのみ出現した。低標高の場所よりも高標高の場所は、路傍の周囲の樹冠が開けており、草本も草丈が低い種が多く、明るい環境である。セイヨウノコギリソウは低温に耐性があるが、路傍の周囲が森林に囲まれているようなやや被陰された環境では生育できないと考えられる。

シロツメクサは標高が低い調査地点より高い調査地点の方で出現頻度が高い傾向があった。高標高では環境条件は厳しいが、植物間の競争は弱い。一方、低標高では環境条件は厳しくないが競争が強い。シロツメクサは匍匐性の植物で耐寒性があり高標高に順応できるが、標高の低い場所では光をめぐる植物間の競争に曝されると考えられる。

アカツメクサとオオアワガエリは、駐車場の周辺に限って出現し、他の路傍には出現しなかった。駐車場では、人為的に土砂を入れているなど、他の路傍とは異なる環境が存在し、その要因によって特異的に出現したと考えられる。

在来種のウシノケグサ、ヨモギ、オオバコは高標高では国内外来種である。ウシノケグサは高標高ほど出現頻度が高かった(図4)。ウシノケグサは低温でも生育でき、高標高では競争が少ないため、出現頻度が高くなったと考えられる。低標高では、ウシノケグサより草丈の高い植物が多く、被陰されてしまうため、生育が制限されると考えられる。

ヨモギは中標高の調査区で出現頻度が低かった。また、標高が高い調査区では、低い調査区より多く出現した。ヨモギは、五合目ターミナルを整備する工事の際に種子が持ち込まれた可能性がある。ヨモギは重力散布で種子のサイズも小さいため、人の靴や車両に泥と共に付着して運搬され、五合目ターミナルから分布を広げたことが推測できる。

オオバコは各地の高山域で、登山道沿いに侵入している。オオバコの種子は動物付着型散布で、人や車などに付着し高山域まで運ばれる(根本・富永 2014)。人の踏みつけや草刈りなどの攪乱を常に受けて裸地化しやすい登山道や山小屋の周辺は、オオバコにとって格好の生育地である(根本・富永 2014)。富士山は登山客が多く、高山帯の在来植生には裸地が多いため、登山道に侵入したオオバコが在来植生にまで侵入する危険性がある。

本研究では標高に沿って連続的に調査を行っているため、高標高で国内外来種とした上記3種を、どの標高から国内外来種として扱うべきか明確にできなかった。しかし、これらの種は富士山五合目付近に多量に生育しており、今後在来種植生に侵入する可能性が高い種として注視する必要がある。

### 生活型と種子散布型

在来種も外来種も一年草・越年草は標高とともに減少した(図5)。特に一年草・越年草の外来種は高標高ではほとんど出現しなくなった。在来種、外来種両方の多年草も標高の上昇に伴い減少したが、どちらも多年草が高標高で最も種数が多かった。これは、高山に生育する植物は多年草が多く、一年草は少ないという一般的傾向(Körner 2003)と一致する。標高が高くなるにつれ環境が厳しく、生育期間が短くなるため、多年草の種に比べ、一年草・越年草の種は不利になると考えられる。

風散布型と動物散布型は外来種の侵入を成功させる要因として重要な特徴である(Rejmánek 1996; Lake & Leishman 2004; Lloret *et al.* 2005; Sera 2010)。「富士スバルライン」の路傍では、低標高において風散布型、重力散布型、自動散布型、動物付着散布型のいずれの外来種も存在していたが、高標高では風散布型と重力散布型のみで動物散布型の種は出現しなかった(図6)。在来種も高標

高では自動散布型、動物付着散布型はそれぞれ1種、動物被食散布型は2種しか出現しなかったことから、これらの散布型は高標高の環境には適していない可能性がある。しかし、高標高にもカモシカやニホンジカなどの大型哺乳類が生息し、登山客も多いため、動物付着散布型の種子が散布される可能性は大きい。実際に国内外来種であるオオバコは動物付着散布型であるが、高標高にも出現している(図4)。自動散布型、動物散布型の外来種が少ないのは、生活型や耐寒性が侵入を制限していると考えられる。

重力散布型の外来種は標高が高くなるにつれて減少したが、他の散布様式よりも多かった。道路沿いに生育するほとんどの植物は車両によって種子が散布される(Schmidt 1989)。重力散布型でも自動車のタイヤに付着し運ばれることで、標高の高い場所に散布され得ると考えられる。

### 5. 謝辞

本研究を行うにあたり、茨城大学の堀良通名誉教授、及川真平助教、遠藤泰彦教授には多方面にわたり様々な助言やご指導いただき、群馬県立自然史博物館の大森威宏博士には植物の同定を行っていただきました。また、北海道大学の久保拓弥助教にはデータの解析に関する助言をいただきました。そして、富士山有料道路管理事務所の皆様には野外調査の許可をいただきました。以上の方々に厚く御礼申し上げます。また、野外調査に協力して下さった天野創氏をはじめとする茨城大学生態学研究室の皆様にも大変お世話になりました。心より感謝致します。

### 6. 引用文献

- Arévalo JR., Delgado JD, Otto R, Naranjoc A, Salas M, Fernández-Palacios JM. (2005) Distribution of alien vs. native plant species in roadside communities along an altitudinal gradient in Tenerife and Gran Canaria (Canary Islands). *Perspect Plant Ecol Evol Syst* 7: 185-202
- Alpert P, Bone E, Holzapfel C (2000) Invasiveness, invasibility and the role of environmental stress in the spread of non-native plants. *Perspect Plant Ecol Evol Syst* 3: 52-66
- Becker T, Dietz H, Billeter R, Buschmann H, Edwards PJ (2005) Altitudinal distribution of alien plant species in the Swiss Alps. *Perspect Plant Ecol Evol Syst* 7: 173-183
- Christenhusz MJM, Reveal JL, Farjon A, Gardner MF, Mill RR, Chase MW (2011) A new classification and linear sequence of extant gymnosperms. *Phytotaxa* 19: 55-70
- Daehler CC (2003) Performance comparisons of co-occurring native and alien invasive plants: Implications for conservation and restoration. *Annu Rev Ecol Evol Syst* 34: 183-211
- Daehler CC (2005) Upper-montane plant invasions in the Hawaiian Islands: Patterns and opportunities. *Perspect Plant Ecol Evol Syst* 7: 203-216
- Hansen MJ, Clevenger AP (2005) The influence of disturbance and habitat on the presence of non-native plant

- species along transport corridors. *Biol Conserv* 125 : 249 - 259
- Haston E, Richardson JE, Stevens PF, Chase MW Harris DJ (2009) The Linear Angiosperm Phylogeny Group (LAPG) III: a linear sequence of the families in APG III. *Bot J Linn Soc* 161 : 128 - 131
- McDougall KL, Morgan JW, Walsh NG, Williams RJ (2005) Plant invasions in treeless vegetation of the Australian Alps. *Perspect Plant Ecol Evol Syst* 7 : 159 - 171
- 根本正行・富永達 (編著) (2014) 身近な雑草の生物学. 朝倉書店 pp. 114 - 116
- Körner C (2003) Alpine plant life. Functional plant ecology of high mountain ecosystems, 2nd edn. Berlin, Germany: Springer. pp. 18 - 20
- Lake JC, Leishman MR (2004) Invasion success of exotic plants in natural ecosystems: the role of disturbance, plant attributes and freedom from herbivores. *Biol Conserv* 117 : 215 - 226
- Lloret F, Médail F, Brundu G, Camarda I, Moragues E, Rita J, Lambdon P, Hulme PE (2005) Species attributes and invasion success by alien plants on Mediterranean islands. *J Ecol* 93 : 512 - 520
- Lockwood J L, Cassey P, Blackburn T (2005) The role of propagule pressure in explaining species invasions. *TRENDS Ecol Evol* 20 : 223 - 228
- Pauchard A, Alaback PB (2004) Influence of elevation, land use, and landscape context on patterns of alien plant invasions along roadsides in protected areas of south-central Chile. *Biol Conserv* 18 : 238 - 48
- Pauchard A, Kueffer C, Dietz H, Daehler CC, Alexander J, Edwards PJ, Arévalo JR, Cavieres LA, Guisan A, Haider S, Jakobs G, McDougall K, Millar C I, Naylor BJ, Parks CG, Rew LJ, Seipel T (2009) Ain't no mountain high enough: plant invasions reaching new elevations. *Front Ecol Environ* 7 : 479 - 486
- Rejmánek M (1996) A theory of seed plant invasiveness: the first sketch. *Biol Conserv* 78 : 171 - 181
- Rentch JS, Fortney RH, Stephenson SL, Adams HS, Grafton WN, Anderson JT (2005) Vegetation-site relationships of roadside plant communities in West Virginia, USA. *J Appl Ecol* 42 : 129 - 138
- Schmidt W (1989) Plant dispersal by motor cars. *Plant Ecol* 80 : 147 - 152
- Sera B (2010) Road-side herbaceous vegetation: life history groups and habitat preferences. *Pol J of Ecol* 38 : 69 - 79
- 清水矩宏・森田弘彦・廣田伸七 (編) (2001) 日本帰化植物写真図鑑. 全国農村教育協会 pp. 553
- Weaver T, Gustafson D, Lichthardt J (2001) Exotic plants in early and late seral vegetation of fifteen northern Rocky environments. *West N Am Naturalist* 61 : 417 - 27



富士スバルライン路傍植生への標高に伴う外来植物の侵入

付録 各調査地点に出現した外来植物一覧。種子散布型: D1 = 風散布型、D2 a = 動物付着散布型、D2 b = 動物被食散布型、D3 = 自動散布型、D4 = 重力散布型; 生活型 : a = 一年草、b = 越年草、p = 多年草、w = 木本。

科名	和名	学名	種子散布型	生活型	出現調査地点数
トクサ科	スギナ	<i>Equisetum arvense</i> L.	D1	p	4
マツ科	アカマツ	<i>Pinus densiflora</i> Sieb. et Zucc.	D1	w	12
	カラマツ	<i>Larix kaempferi</i> Carr.	D1	w	6
	コメツガ	<i>Tsuga diversifolia</i> Masters	D1	w	1
	シラビソ	<i>Abies veitchii</i> Lindl.	D1	w	8
ヤマノイモ科	オニドコロ	<i>Dioscorea tokoro</i> Makino	D1	p	1
ユリ科	ユリ科 sp.	<i>Liliaceae</i> sp.			1
ラン科	ミヤマモジズリ	<i>Neottianthe cucullata</i> (L.) Schltr.	D1	p	1
キンカクシ科	マイヅルソウ	<i>Maianthemum dilatatum</i> (Wood.) Nels. et Macbr.	D2b	p	1
イグサ科	イグサ	<i>Juncus decipiens</i> (Buchenau) Nakai	D1	p	1
	クサイ	<i>Juncus tenuis</i> Willd.	D2a	p	2
カヤツリグサ科	ヤマスズメノヒエ	<i>Luzula multiflora</i> (Ehrh.) Lejeune	D4	p	1
	スゲ属 sp.1	<i>Carex</i> sp. 1			5
	スゲ属 sp.2	<i>Carex</i> sp. 2			4
イネ科	ヒメスゲ	<i>Carex oxyandra</i> (Franch. et Savat.) Kudo	D4	p	13
	メアオスゲ	<i>Carex candolleana</i> H. Lev. et Vaniot	D4	p	24
	アオカモジグサ	<i>Elymus racemifer</i> (Steud.) Tzvelev	D4	p	1
	アンボン	<i>Microstegium vimineum</i> (Trin.) A. Camus	D4	a	1
	アブラススキ	<i>Echinochloa crus-galli</i> (L.) Gaertn.	D4	p	1
	イチゴツナギ	<i>Poa sphondyliodes</i> Trin.	D4	p	1
	ウシノケグサ	<i>Festuca ovina</i> L.	D4	p	48
	エノコログサ	<i>Setaria viridis</i> P. Beauv.	D4	a	20
	オオウシノケグサ	<i>Festuca rubra</i> L.	D4	p	1
	カリヤスモドキ	<i>Miscanthus oligostachyus</i> Stapf	D1	p	15
	コイチゴツナギ	<i>Poa compressa</i> L.	D4	p	4
	コブナグサ	<i>Arthraxon hispidus</i> Makino	D4	a	5
	コメヒシバ	<i>Digitaria radicata</i> (J. Presl) Miq.	D4	a	1
	シバ	<i>Zoysia japonica</i> Steud.	D4	p	1
	ススキ	<i>Miscanthus sinensis</i> Anderss.	D1	p	21
	スズメノカタビラ	<i>Poa annua</i> L.	D4	a,b	1
	スズメノヒエ	<i>Paspalum thunbergii</i> Kunth	D4	p	4
	チヂミザサ	<i>Oplismenus undulatifolius</i> Roem. et Schult. from japonicus T. Koyama	D2a	a	2
	トダシバ	<i>Arundinella hirta</i> C. Tanaka	D4	p	4
	ヌカボ	<i>Agrostis exarata</i> Trin. var. <i>nukabo</i> Ohwi	D4	p	3
ネズミガヤ	<i>Muhlenbergia japonica</i> Steud.	D4	p	22	
ヒメノガリヤス	<i>Calamagrostis hakonensis</i> Franch. et Savat.	D4	p	5	
メヒシバ	<i>Digitaria ciliaris</i> (Retz.) Koeler	D4	a	2	
ヤマアワ	<i>Calamagrostis epigeios</i> Roth	D4	p	5	
アケビ科	アケビ	<i>Akebia quinata</i> Decaisne	D2b	w	2
	ミツバアケビ	<i>Akebia trifoliata</i> Koidz.	D2b	w	2
キンボウゲ科	ウマノアシガタ	<i>Ranunculus japonicus</i> Thunb.	D4	p	2
	カラマツソウ	<i>Thalictrum aquilegifolium</i> L. var. <i>intermedium</i> Nakai	D4	p	2
ベンケイソウ科	ヤマオダマキ	<i>Aquilegia buergeriana</i> Sieb. et Zucc. var. <i>buergeriana</i>	D4	p	9
	キリンソウ	<i>Sedum aizoon</i> L. var. <i>floridum</i> Nakai	D4	p	5
マメ科	イワオウギ	<i>Hedysarum vicioides</i> Turcz.	D4	p	2
	タイツリオウギ	<i>Astragalus membranaceus</i> Bunge.	D4	p	2
	ツルマメ	<i>Glycine soja</i> Sieb. et Zucc.	D3	a	2
	ノハラクサフジ	<i>Vicia amurensis</i> Oettingen	D3	p	2
	フタバハギ	<i>Vicia unijuga</i> A. Br.	D3	p	2
	マメ科 sp1	<i>Fabaceae</i> sp. 1			1
	マメ科 sp2	<i>Fabaceae</i> sp. 2			1
	メドハギ	<i>Lespedeza cuneata</i> G. Don	D4	p	1
	ヤハズソウ	<i>Kummerowia striata</i> (Thunb.) Schindl.	D4	a	8
	ヤブマメ	<i>Amphicarpaea edgeworthii</i> Benth. var. <i>japonica</i> Oliver	D3	a	2
バラ科	ヤマハギ	<i>Lespedeza bicolor</i> Turcz.	D4	w	1
	キンミズシロ	<i>Potentilla fragarioides</i> L. var. <i>major</i> Maxim.	D4	p	4
	キンミズヒキ	<i>Agrimonia pilosa</i> Ledeb.	D2a	p	2
	クマイチゴ	<i>Rubus crataegifolius</i> Bunge.	D2b	w	1
	シモツケ	<i>Spiraea japonica</i> L. fil.	D4	w	21
	シロバナノヘビイチゴ	<i>Fragaria nipponica</i> Makino	D2b	p	27
	ズミ	<i>Malus toringo</i> Sieb.	D2b	w	2
	テリハノイバラ	<i>Rosa wichuriana</i> Crép.	D2b	w	2
	ナナカマド	<i>Sorbus commixta</i> Hedl.	D2b	w	4
	ニガイチゴ	<i>Rubus microphyllus</i> L. fil.	D2b	w	1
	ノイバラ	<i>Rosa multiflora</i> Thunb.	D2b	w	1
	バライチゴ	<i>Rubus illecebrosus</i> Focke	D2b	w	4
	マメザクラ	<i>Prunus incisa</i> Thunb. Ex Murray	D2b	w	1
	ミツバツチグリ	<i>Potentilla freymiana</i> Bomm.	D4	p	5
ミネザクラ	<i>Prunus nipponica</i> Matsumura	D2b	w	1	
クロウメドキ科	モミジイチゴ	<i>Rubus palmatus</i> Thunb. var. <i>coptophyllus</i> A. Gray	D2b	w	1
イラクサ科	クマヤナギ	<i>Berchemia racemosa</i> Sieb. et Zucc.	D2a	w	1
	ミズ	<i>Pilea hamata</i> Makino	D4	a	1
ブナ科	コナラ	<i>Quercus serrata</i> Murray	D4	w	2

付録 (続き)

科名	和名	学名	種子散布型	生活型	出現調査地点数	
カバノキ科	アカシデ	<i>Carpinus laxiflora</i> Blume	D1	w	3	
	イヌシデ	<i>Carpinus tschonoskii</i> Maxim.	D1	w	1	
	クマシデ	<i>Carpinus japonica</i> Blume	D1	w	1	
	シラカンバ	<i>Betula platyphylla</i> Sukatchev var. <i>japonica</i> Hara	D1	w	1	
	ダケカンバ	<i>Betula ermanii</i> Cham.	D1	w	3	
	ハンノキ	<i>Alnus japonica</i> Steud.	D1	w	1	
	ヤマハンノキ	<i>Alnus hirsuta</i> (Spach) Turcz. ex Rupr. var. <i>sibirica</i> (Spach) C.K. Schneid.	D1	w	2	
ニシキギ科	ツルウメモドキ	<i>Celastrus orbiculatus</i> Thunb.	D2b	w	2	
カタバミ科	エゾタチカタバミ	<i>Oxalis fontana</i> Bunge	D3,2a	p	1	
	カタバミ	<i>Oxalis corniculata</i> L.	D3,2a	p	11	
トウダイグサ科	エノキグサ	<i>Acalypha australis</i> L.	D3	a	2	
ミカンソウ科	コミカンソウ	<i>Phyllanthus urinaria</i> L.	D3	a	6	
ヤナギ科	イヌコリヤナギ	<i>Salix integra</i> Thunb.	D1	w	2	
	ミヤマヤナギ	<i>Salix reinii</i> Franch. et Savat.	D1	w	13	
スミレ科	スミレ 属 sp.	<i>Viola</i> sp.			2	
	タチツボスミレ	<i>Viola grypoceras</i> A. Gray	D3	p	23	
オトギリソウ科	オトギリソウ	<i>Hypericum erectum</i> Thunb.	D4	p	5	
フウロソウ科	ゲンノショウコ	<i>Geranium thunbergii</i> Sieb. et Zucc.	D3	p	15	
アカバナ科	アカバナ	<i>Epilobium pyrricholophum</i> Franch. et Savat.	D1	p	2	
ムクロジ科	ウリハダカエデ	<i>Acer rufinerve</i> Sieb. et Zucc.	D1	w	1	
	カエデ 属 sp.	<i>Acer</i> sp.			1	
アオイ科	シナノキ	<i>Tilia japonica</i> Simonkai	D4	w	1	
アブラナ科	フジハタザオ	<i>Arabis serrata</i> Franch. et Savat.	D4	p	1	
	ミヤマハタザオ	<i>Arabis lyrata</i> L. var. <i>kamtschatica</i> Fisch.	D3	p	2	
	ヤマハタザオ	<i>Arabis hirsuta</i> (L.) Scopoli	D4	b	1	
タデ科	イタドリ	<i>Fallopia japonica</i> (Houtt.) Ronse Decr. var. <i>japonica</i>	D1	p	34	
	イヌタデ	<i>Polygonum blumei</i> Meisn.	D4	a	2	
	オオイヌタデ	<i>Persicaria lapathifolia</i> (L.) S. F. Gray	D4	a	1	
	タデ科 sp.	<i>Polygonaceae</i> sp.			1	
	タニシバ	<i>Polygonum nepalense</i> Meisn.	D1	a	2	
	ミチヤナギ	<i>Polygonum aviculare</i> L.	D4	a	1	
ナデシコ科	ケフシグロ	<i>Silene firma</i> Siebold et Zucc. f. <i>pubescens</i> (Makino) M. Mizush.	D4	b	1	
	ツメクサ	<i>Sagina japonica</i> Ohwi	D4	a,b	1	
	ノミノフスマ	<i>Stellaria alsine</i> Grimm var. <i>undulata</i> Ohwi	D4	b	3	
ミズキ科	ミズキ	<i>Cornus controversa</i> Hemsl.	D2b	w	2	
アジサイ科	ウツギ	<i>Deutzia crenata</i> Sieb. et Zucc.	D4	w	21	
	バイカウツギ	<i>Philadelphus satsumi</i> Sieb.	D4	w	2	
サクランソウ科	コナスビ	<i>Lysimachia japonica</i> Thunb.	D4	p	3	
	ツマトリソウ	<i>Trientalis europaea</i> L.	D4	p	1	
リョウブ科	リョウブ	<i>Clethra barbinervis</i> Sieb. et Zucc.	D1	w	2	
ツツジ科	ベニバナイチヤクソウ	<i>Pyrola asarifolia</i> Michx. subsp. <i>incarnata</i> (DC.) A. E. Murray	D1	p	1	
アカネ科	アカネ	<i>Rubia argyi</i> (H. Lévl. et Vaniot) H. Hara ex Lauener et D. K. Ferguson	D2b	p	2	
リンドウ科	アケボノソウ	<i>Swertia bimaculata</i> (Sieb. et Zucc.) Hook. et Thoms.	D4	a,b	4	
	ハナイカリ	<i>Haemelia corniculata</i> (L.) Coenaz	D4	a,b	8	
キョウチクトウ科	イケマ	<i>Cynanchum caudatum</i> Maxim.	D1	p	8	
モクセイ科	イボタノキ	<i>Ligustrum obtusifolium</i> Sieb. et Zucc.	D2b	w	4	
オオバコ科	オオバコ	<i>Plantago asiatica</i> L.	D2a	p	27	
シソ科	イヌコウジュ	<i>Mosla scabra</i> (Thunb.) C. Y. Wu et H. W. Li	D4	a	8	
	クルマバナ	<i>Clinopodium chinense</i> (Benth.) Kuntze subsp. <i>grandiflorum</i> (Maxim.) H. Hara	D4	p	1	
	シソ科 sp.	<i>Labiatae</i> sp.			1	
ハマウツボ科	ナギナタコウジュ	<i>Elsholtzia ciliata</i> Hylander	D4	a	1	
	ムラサキシキブ	<i>Callicarpa japonica</i> Thunb.	D2b	w	1	
	タチコメグサ	<i>Euphrasia maximowiczii</i> Wettst.	D4	a	13	
	シオガマギク	<i>Pedicularis resupinata</i> L. var. <i>oppositifolia</i> Miq.	D4	p	1	
モチノキ科	アオハダ	<i>Ilex macropoda</i> Miq.	D2b	w	3	
キキョウ科	ヤマホタルブクロ	<i>Campanula punctata</i> Lam. var. <i>hondoensis</i> (Kitam.) Ohwi	D4	p	41	
キク科	アキノキリンソウ	<i>Solidago virga-aurea</i> L.	D1	p	20	
	アザミ 属 sp.	<i>Cirsium</i> sp.			1	
キク科	キオン	<i>Senecio nemorensis</i> L.	D1	p	4	
	キク科 sp.	<i>Asteraceae</i> sp.			1	
	コウゾリナ	<i>Picris hieracioides</i> L. subsp. <i>japonica</i> (Thunb.) Krylov	D1	b	18	
	ニガナ	<i>Ixeridium dentatum</i> (Thunb.) Tzvelev subsp. <i>dentatum</i>	D1	p	4	
	ノコンギク	<i>Aster ageratoides</i> Turcz. var. <i>ovatus</i> Nakai	D1	p	1	
	ヒヨドリバナ	<i>Eupatorium makinoi</i> T. Kawahara et Yahara	D1	p	1	
	フジアザミ	<i>Cirsium purpuratum</i> (Maxim.) Matsum.	D1	p	5	
	ホソエノアザミ	<i>Cirsium tenuipedunculatum</i> Kadota	D1	p	4	
	ミヤマヤブタバコ	<i>Carpesium triste</i> Maxim.	D2a	p	1	
	ヤハストウヒレン	<i>Saussurea sagitta</i> Franch.	D1	p	1	
	ヤマハハコ	<i>Anaphalis margaritacea</i> (L.) Benth. et Hook. fil.	D1	p	6	
	ユウガギク	<i>Aster tinumae</i> Kitamura	D4	p	8	
	ヨモギ	<i>Artemisia indica</i> Willd. var. <i>maximowiczii</i> (Nakai) H. Hara	D4	p	27	
	スイカズラ科	ヤブウツギ	<i>Weigela floribunda</i> (Sieb. et Zucc.) K. Koch	D4	w	7
		スイカズラ	<i>Lonicera japonica</i> Thunb.	D2b	w	2
	セリ科	ミヤマニンジン	<i>Ostericum florentii</i> Kitagawa	D4	p	5
	不明	不明1	<i>Unknown</i> sp. 1			1
不明2		<i>Unknown</i> sp. 2			1	

\*科の配列は、被子植物はAPG(Angiosperm Phylogeny Group)植物分類体系Haston et al. (2009) (LAPGⅢ)、裸子植物はCristenhusz et al. (2011)による。