

高山帯におけるササの分布拡大メカニズムと生態系への影響

Expansion mechanism of dwarf bamboo in alpine zone and its impacts on alpine ecosystems

工藤 岳^{1*}・雨谷 教弘²
Gaku KUDO and Yukihiko AMAGAI

¹北海道大学 地球環境科学研究所

²国立研究開発法人 国立環境研究所生物・生態系環境研究センター

¹Faculty of Environmental Earth Science, Hokkaido University

²Center for Environmental Biology and Ecosystem Studies, National Institute for Environmental Studies

摘 要

日本の山岳地域では、チシマザサの分布拡大が急速に進行している。大雪山国立公園では、標高 1,400 m 以上の高山域におけるササの分布面積が過去 40 年間に 31% 広がり、現在は高山帯の約 11% がササに覆われている。チシマザサが広標高域にわたって生育できるのは、形態的な可塑性が大きいことによる。高山帯では桿高と葉サイズが小さくなり、総バイオマスは森林帯の約半分に減少していた。地上茎への分配を減らし、根への分配を増やすことにより、高山帯でも高い光合成能を維持していた。最適温度域は森林帯に比べて低く、温度に対する気孔コンダクタンスの調節が顕著であった。ササ葉群層全体の炭素固定量と蒸散量は、森林帯に比べて高山帯の方が高かった。高山帯では 1 ha 以上の巨大クローンが存在する一方で、10 m² 以下の微小パッチも多数存在しており、種子繁殖による分布拡大が示唆された。ササのクローンパッチ発達に伴い、下層植生への被圧、土壤乾燥化、リター堆積が加速し、高山植生の衰退が引き起こされる。一方で、ササの地上部刈取りにより高山植生は急速に回復することが 9 年間の実験で明らかとなった。地球温暖化という気候変動下における高山生態系の機能維持と多様性保全のため、植生復元を目的としたチシマザサの管理手法を検討する必要がある。

キーワード：形態的可塑性、植生管理、生理特性、大雪山国立公園、チシマザサ

Key words : morphological plasticity, vegetation management, physiological traits,

Daisetsuzan National Park, *Sasa kurilensis*

1. はじめに

ササ属植物の優占は、極東アジアを特徴付ける植生景観である。分布域は広い標高傾度にわたり、地下茎の発達により巨大な密生クローン集団を形成するためにバイオマスが大きい。北海道ではササ植物は地表の 60%、森林の 90% を占め、木質バイオマスの 28% に達するとの試算がある(豊岡ほか, 1983)。桿(地上茎)の高さは 2 m を超える場合も多く、発達したササ集団の総バイオマスは 11 kg/m²、土地面積あたりの総葉面積比で表される葉面積指数は 4~5 に達する(Oshima, 1961)。強度の被圧作用のため、他の植生に及ぼす影響も強い。そのため、ササの管理手法は森林施業において大変重要な問題である(齋藤, 2013)。北海道に分布するササ属植物は、チシマザサ・クマイザサ・スズタケの主要 3 種

(広義)でササ全体のバイオマスの 90% 以上を占める。その中でもチシマザサ(*Sasa kurilensis*)は、主に日本海側の低地多雪地域から高山帯に至る山岳地域まで、広い標高帯に分布している。

近年、高山帯におけるチシマザサの急速な分布拡大が報告されており、その要因として地球温暖化が有力視されている(Kudo *et al.*, 2018; Winkler *et al.*, 2016)。高山帯におけるチシマザサの拡大は、他の高山植物への被圧作用、リター蓄積による土壤改変作用、蒸散に伴う乾燥化の促進などを通じて、高山生態系への影響が懸念されている(Kudo *et al.*, 2011)。チシマザサはその膨大なバイオマスや環境形成作用のため周囲の植生に及ぼす影響が極めて大きい、日本の高山生態系におけるキーストーン種である。高山生態系の植生構造や生物多様性保全のために、チシマザサ拡大に伴う生態系への影響評価

受付：2018 年 10 月 31 日、受理：2018 年 12 月 26 日

* 〒060-0810 札幌市北区北 10 条西 5 丁目、E-mail : gaku@ees.hokudai.ac.jp

や、長期的視野に立った植生管理手法の開発が必要になる。

本稿では、これまでに著者らが大雪山国立公園で行ってきたチシマザサの分布拡大に関する研究で得られた知見を紹介する。その一部には、以前、本誌で紹介した内容も含まれている(金子ほか, 2014; 川合・工藤, 2014)。本稿は高山帯におけるササの分布拡大の現状、その生理学的メカニズム、高山生態系への影響、そして対応策について網羅的に解説することを目的としており、その後の継続調査によって新たに見いだされた、あるいは強化された知見について焦点を絞って報告する。

2. 高山帯におけるチシマザサ分布拡大の実態

大雪山系におけるチシマザサの分布変化は、これまでに、湿生植物群落が優占する五色ヶ原(標高 1,700~1,850 m)と、旭岳西斜面の森林帯(標高 1,300 m)から高山帯(標高 1,700 m)に至る標高帯で、空中写真の解析により定量化されている(Kudo *et al.*, 2011; Winkler *et al.*, 2016)。五色ヶ原(調査面積 0.50 km²)では、1977 年から 2009 年の 32 年間にササ占有面積は 0.053 km² から 0.067 km² に増大しており、拡大率は 26% であった。さらに、衛星画像を用いた 2017 年の解析では、ササの面積は 0.078 km² に増加していた。2009 年以降の 8 年間で 17% 増加したことになり、分布拡大が加速していることが分かる。より広範囲で定量化を行った旭岳西斜面(調査面積 5.50 km²)では、1977 年から 2012 年までの 35 年間にササの占有面積は 0.60 km² から 1.21 km² に倍増していた。ササの分布拡大は、特に森林限界から高山帯下部において顕著であり、標高 1,400~1,500 m ではササ占有面積が約 3 倍に増大していた。

今回、新たに大雪山国立公園全域の標高 1,400 m 以上の高山植生(一部亜高山帯林が含まれる)が優占する 203 km² で衛星画像の解析をしたところ、1977 年から 2017 年の 40 年間でササ占有面積は 17.53 km² から 23.04 km² に増大(拡大率 31%)していた(図 1)。ただし、画像からでは樹冠下にあるササは判読できないので、全体の占有面積は過小評価になっている可能性がある。それでも 2017 年のササ占有面積は全体の 11.3% にも及んでおり、既にチシマザサが高山帯での優占種となっている。同様の傾向は、本州中部の平ヶ岳(安田ほか, 2007)や立山(吉田ほか, 2016)でも報告されており、日本各地の高山帯でササの分布拡大が進行している可能性がある。

3. 標高に対する形態的可塑性と物質分配様式

チシマザサが広標高域にわたって分布できる理由の一つに、形態的可塑性の大きさがあげられる



図 1 大雪山国立公園高山域(黒線で囲った標高 1,400 m 以上)におけるチシマザサの分布拡大状況。黄色は 1977 年のササの分布、赤色はそれ以降 2017 年までに拡大した部分を示す。

(Oshima, 1961; 矢島ほか, 1997)。森林帯では桿高が 3 m を超えることも珍しくないが、高山帯では 20 cm 以下にもなることもある。葉サイズも 10 cm² から 100 cm² 以上と生育環境によって大きく変わる(Oshima, 1961)。一般に高山帯では森林帯に比べて桿高が大きく減少するが、逆に桿密度は数倍高くなり、分枝数も増える傾向にある。例えば、標高 990 m の森林帯では平均桿高が 176 cm、桿密度が 37 本/m² だったのに対し、標高 1,700 m の高山帯では平均桿高が 69 cm、桿密度が 150 本/m² であった。過酷な気候環境にある高山帯では、葉を小型化させることで強い日射や強風下での蒸散による水分損失を抑えることができる。しかし、桿密度が高く、分枝数も多く、低い位置に葉を密生させるため、高山帯における発達したチシマザサ集団でも葉面積指数は 4~5 程度に保たれている(Kudo *et al.*, 2018; Oshima, 1961)。

地上部が小型化するだけでなく、チシマザサは標高によって地上部と地下部への物質分配割合を大きく変化させる(図 2)。標高 990 m の森林帯ではチシ

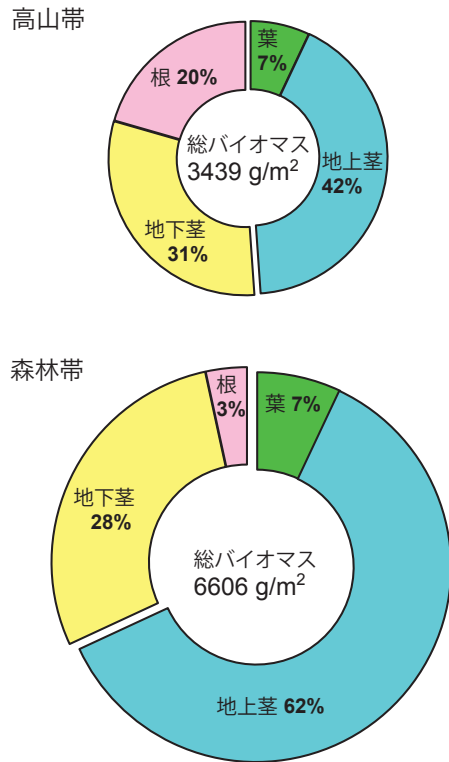


図2 高山帯(標高 1,700 m)と森林帯(標高 990 m)におけるチシマザサの乾物重量分配の比較(Kudo *et al.*, 2018).

マザサの総バイオマスは 6.6 kg/m^2 で、地上部が約 7 割を占めていた。全バイオマスの約 6 割は地上茎に投資されており、根への投資はわずか 3% であった。一方で、標高 1,700 m の高山帯における総バイオマスは森林帯の約半分 (3.4 kg/m^2) で、地上部と地下部への分配率は同程度であった。そこでは、地上茎への投資は約 4 割に減少し根への投資は 20% と大きく増大した。桿高の低下に伴う地下部への相対的な物質分配の増大は、より局所的な場所内でも生じることが報告されており(矢島ほか, 1997), 地上部と地下部への資源分配の可塑性な調節によるものであろう。

森林帯と高山帯におけるこれらの形態的変異は、それぞれの環境に作用している制限要因への順応的な応答と考えられる。土壌が発達し、気象条件が比較的温かな森林帯の林床環境では、光合成による炭素固定増大のために光獲得が重要であり、より高い位置に葉を展開させることが有利となる。そのために地上茎への投資を大きくしているのだろう。一方で土壌が未発達で、厳しい気象環境にある高山帯では、養分や水分獲得が重要となり、そのために根を発達させる必要がある。このような顕著な分配様式の調節により、チシマザサは多様な環境で生育できるのであろう。興味深いことに、葉と地下茎へのバイオマス投資割合は標高間でそれほど違いが見られない。異なる標高間の葉サイズ変異や桿密度の違いは、葉や地下茎への資源分配にはそれほど影響を及

ぼさないのかも知れない。

4. 標高に対する生理特性変異

森林帯と高山帯では、光、温度、水分ストレス環境が大きく異なる。これらの環境変化に対して、チシマザサの光合成特性はどのように応答しているのだろうか。光合成速度の光依存性は、森林帯(標高約 1,000 m)と高山帯(標高約 1,600 m)のチシマザサで似通っていた。最大光合成速度は森林帯で $11.7 \sim 14.5 \mu\text{mol/m}^2 \text{ s}$ であるのに対し、高山帯では $11.6 \sim 15.2 \mu\text{mol/m}^2 \text{ s}$ 、暗呼吸は森林帯・高山帯共に $0.5 \sim 0.7 \mu\text{mol/m}^2 \text{ s}$ であった(Kudo *et al.*, 2018)。興味深いことに、葉量は高山帯の方が少ないにもかかわらず、土地面積あたりの CO_2 固定能力は森林帯 ($44.5 \text{ g/m}^2 \text{ day}$) よりも高山帯 ($56.9 \text{ g/m}^2 \text{ day}$) の方が大きい。これは、森林帯における大きな葉サイズと深い葉群層が自己被陰を引き起こし、葉群層全体の光合成生産を低下させるためである。

一方で、光合成活性の温度依存性は標高間で異なる(図 3)。森林帯では $19 \sim 24^\circ\text{C}$ で光合成活性が最大になるのに対し、高山帯では最適温度域は $15 \sim 20^\circ\text{C}$ と低い。これは高山の寒冷気候に順応した結果であろう。葉内への大気取込み易さの指標である気孔コンダクタンスは、高山帯では 20°C 以上の温度で急速に低下するのに対し、森林帯では明瞭な温度応答が見られなかった。これは、日射の強い高山帯では水分損失を防ぐために気孔の温度応答が敏感であることを意味している。また、蒸散速度は両環境ともに $20 \sim 25^\circ\text{C}$ で最大となるが、蒸散量は全体的に高山環境で高い値を示した。各生育環境での単位土地面積あたりの水分損失の推定値は、気温 20°C の時に森林帯では毎時 588 mL/m^2 、高山帯では毎時 697 mL/m^2 であった。高山帯における高い蒸散量は、発達した根系構造によってもたらされたものであろう。光合成速度と蒸散速度の比で表される水利用効率は、両環境共に温度と共に増大傾向が見られたが、標高間の違いは認められなかった。

以上の結果から、チシマザサは厳しい高山環境においても活発な光合成能力を維持しており、森林帯以上の炭素固定を行っていることが判明した。大雪山系の高山帯(標高 1,700 m)の 7~8 月の日平均気温は $12 \sim 14^\circ\text{C}$ であり、光合成の最適温度域よりも低い。従って、温暖化による夏季の気温上昇により、ササの光合成活性は高まると予測される。近年の急速なチシマザサ分布拡大は、潜在的に高い光合成活性を持つチシマザサの生産性が、生育期間と最適温度期間の延長という温暖な気候環境下で促進された結果と考えられる。

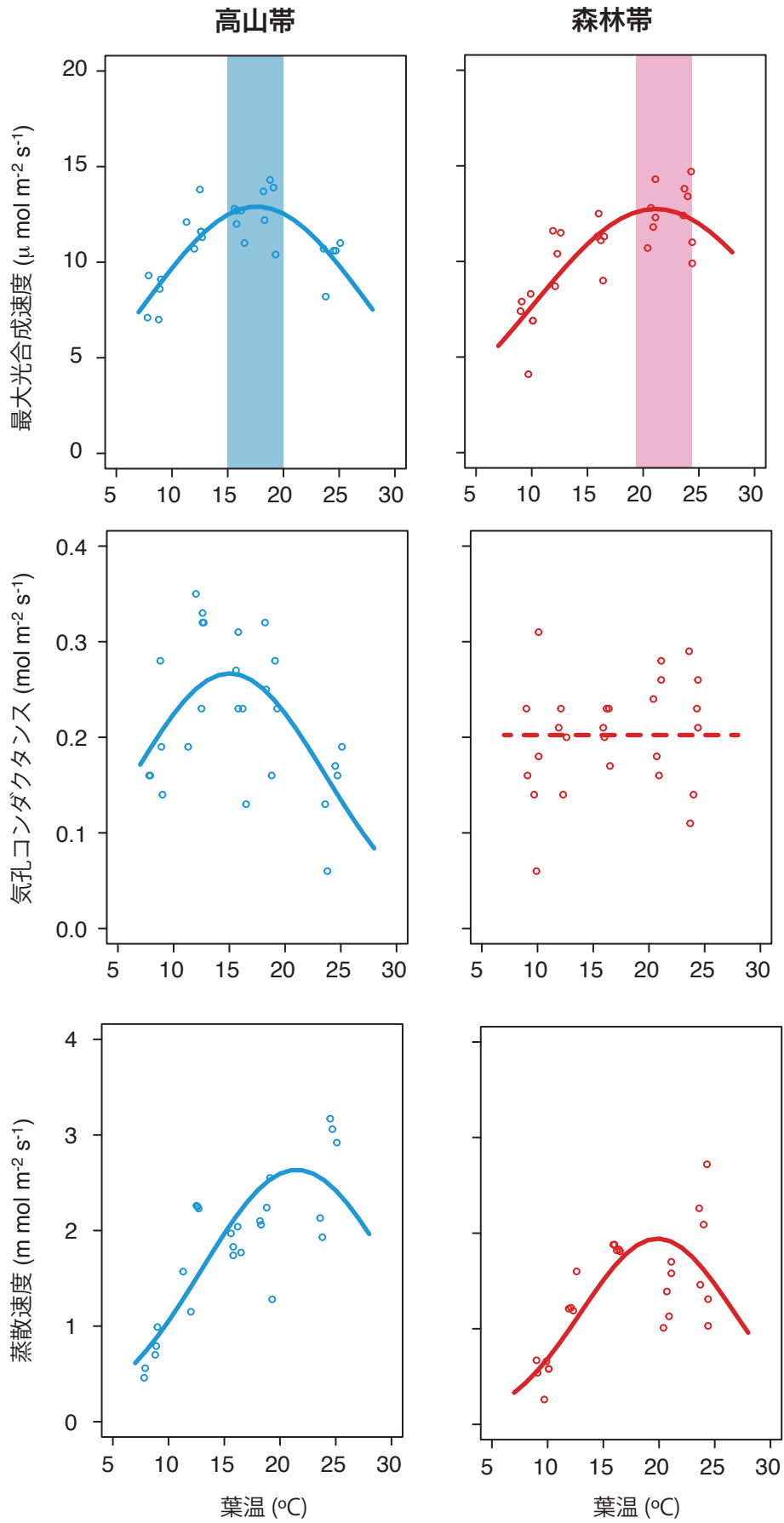


図3 高山帯(標高 1,600 m)と森林帯(標高 990 m)におけるチシマザサの光合成特性の温度依存性の比較(Kudo et al., 2018).

5. 高山帯におけるチシマザサのクローン構造

一般にササ属植物は発達した地下茎構造を持ち、大きなクローンを形成する(Suyama *et al.*, 2000)。しかし、高山帯におけるチシマザサのクローン構造については、これまでほとんど知られていなかった。高山帯で拡大しつつあるチシマザサは、少数のクローンの拡大によってもたらされたものなのか、あるいは種子散布によってもたらされたものなのかを特定するためには、個体群の遺伝構造の解明が不可欠である。五色ヶ原の高山湿生草原(標高 1,750~1,800 m)でマイクロサテライトマーカーを用いたクローン構造を調べたところ、約 500 m×850 m の範囲に少なくとも 104 ジェネット(遺伝的に異なるクローン株)が存在していることが分かった(図 4)。現地調査と空中写真を用いたササのパッチサイズ計測の結果、100~1,000 m² サイズのクローンが多かった(図 5)。また、1 ha 以上の巨大クローンも存在する。五色ヶ原では、2つの巨大クローンが地域全体のチシマザサ占有面積の 40% を占めていた。すなわち、高山帯におけるササのバイオマス増大は、クローン成長によるところが大きい。一方で、空中写真では判別が難しい 10 m² 未満の小さなクローンも多数存在する(図 5)。周囲に同じ遺伝子型パッチを持たないこれらの個体は、種子散布により定着したことを示唆する。すなわち、高山帯においても種子繁殖によるチシマザサの分布拡大が起きている可能性がある。

これまでササは数十年の長期間隔で一斉に開花し、枯死する更新様式を持つと考えられてきた。しかし近年の研究により、ササの開花様式には広域にわたって同調する一斉開花と小規模な部分開花の双方があることが分かってきた(蒔田, 2013; 宮崎ほか, 2010)。大雪山の高山帯においてもチシマザサの部分開花を著者はしばしば確認しているが、大面積に及ぶ一斉開花と枯死はこれまで報告例はなく、少なくとも 1977 年に撮影された空中写真以降には確認されていない。五色ヶ原で見られた多数の小クローンは、部分開花に伴う種子生産で形成されたものと考えられる。

6. チシマザサ拡大による環境改変作用と種多様性への影響

チシマザサはクローンパッチの発達に伴って、桿密度と高さが急激に増大していく。チシマザサのジェネット(栄養繁殖集合体)が広範囲にわたって空間を独占できるのは、水平方向へのパッチ拡大を促進する短軸型の地下茎と、桿を密に発生させる連軸型の地下茎の双方を有しているためである(松尾ほか, 2010)。五色ヶ原の巨大クローンの末端部から中心部にかけて地上部の計測を行った結果、1 m² あた

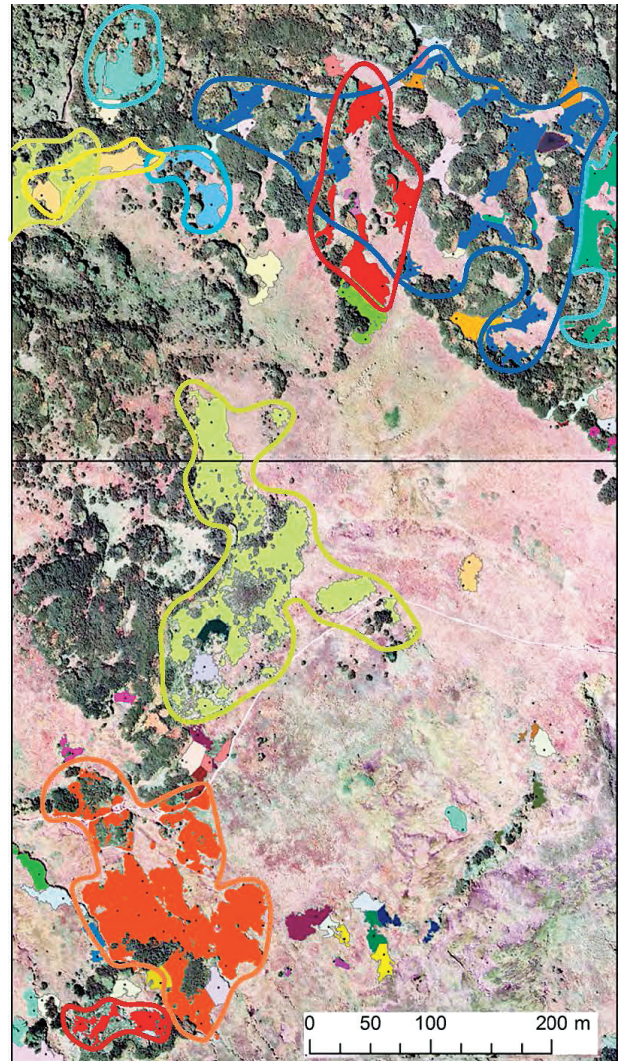


図 4 五色ヶ原高山湿生草原におけるチシマザサのクローンマップ。同一クローンは同じ色で示している(Kudo *et al.* (2011)のデータを改変)。パッチサイズ 1,000 m² 以上の大クローンは、線で囲んである。

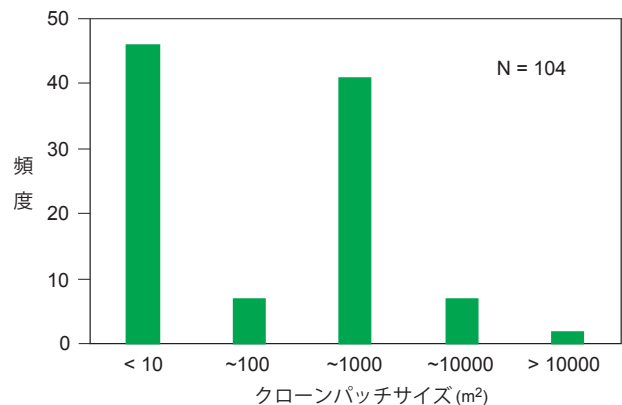


図 5 五色ヶ原高山湿生草原におけるチシマザサクローンのパッチサイズ分布。

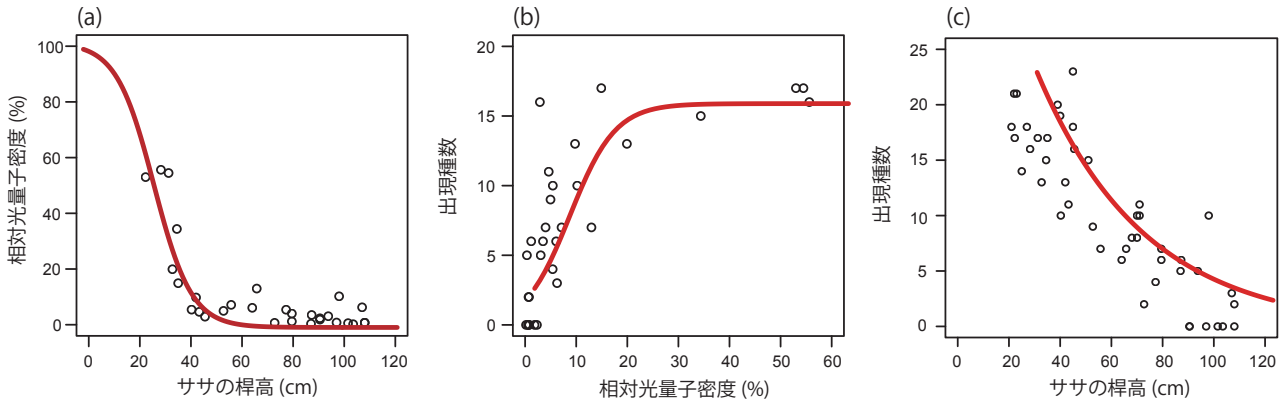


図6 五色ヶ原高山湿生草原におけるチシマザサの桿高と被陰作用の関係(a), ササによる被陰強度と高山植物群落の種多様性の関係(b), ならびにササの桿高と種多様性の関係(c).

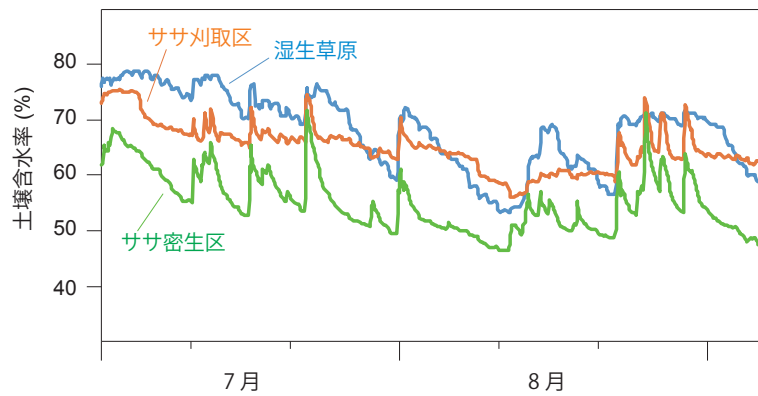


図7 五色ヶ原高山湿生草原におけるチシマザサ刈取り区とその周辺部の土壌含水率(地中0~10 cmの体積含水比)の季節変化(2017年計測). 青: ササが侵入していない湿生草原, 赤: ササ密生地内の刈取り区, 緑: ササ密生地.

りの平均桿密度はそれぞれ1.2本(末端部), 61本(周辺部), 94本(中央部)であった。平均桿高は24 cm, 43 cm, 94 cm, 地上部バイオマス(乾物重量)は20 g/m², 355 g/m², 1,501 g/m²であった(Kudo *et al.*, 2011)。一般に高山草原群落の地上部バイオマスは100~400 g/m²程度であり(Körner, 2003), 発達した湿生草原で500~700 g/m²(Tappeiner *et al.*, 2008), 亜高山帯のヒースランドで700~1,200 g/m²程度と推定されている(Nagy & Grabherr, 2009)。これらの値と比較しても, 発達したササ集団は高山植物群落に比べて非常に大きいバイオマスを有していることが分かる。

ササ地上部の発達に伴い下部植生への被圧は急速に高まる(図6a)。湿生草原へ拡大中のチシマザサのクローンパッチでは, 桿高が40 cmを超えるとササ下部の相対光量子密度は10%以下に低下する。多くの高山植物の草丈は30 cm以下であり, チシマザサと比べてかなり低い(川合・工藤, 2014)。高山植物は一般に明るい環境に適応した光合成特性を有しており, 被圧ストレスの影響を受けやすい。そのため, 光環境の悪化に伴い, 高山植物群落の種多様度は急速に減少する(吉田・高橋, 2015)。相対光量

子密度が10%以上ある場合には1 m²あたり10数種の高山植物が生育しているが, 2~3%以下に減少した場合には数種に激減し, 全くなくなってしまう場合もある(図6b)。このような場所では, ササの桿高は60 cm以上に達していた。すなわち, ササの桿高は高山植物群落の種の豊富さの指標として重要である(図6c)。

ササ地上部の発達に伴うリター堆積は, 下層植物の生育に強い負の作用をもたらす(Nakashizuka, 1988)。リターによる高山植生の被覆は, 光合成を妨げ成長や実生の定着を阻害する(Foster & Gross, 1998; Wang *et al.*, 2010)。さらに前述したように, 発達したササパッチでは, 蒸散量が大きく土壌の乾燥化が助長される。発達したササパッチでは, 土壌含水率がパッチ外に比べて10~20%も低いことが報告されている(Kudo *et al.*, 2011)。ササ密生パッチの中心部で地上部の刈取りを行い, ササの蒸散をなくしたときに土壌水分状態がどう変わるのかを調べたところ, 夏期(7~9月上旬)の平均土壌含水率はササ密生地では55%であったのに対し, 刈取りによって65%にまで上昇し, 近隣のササ未侵入地(68%)に近い値になることが確かめられた(図7)。

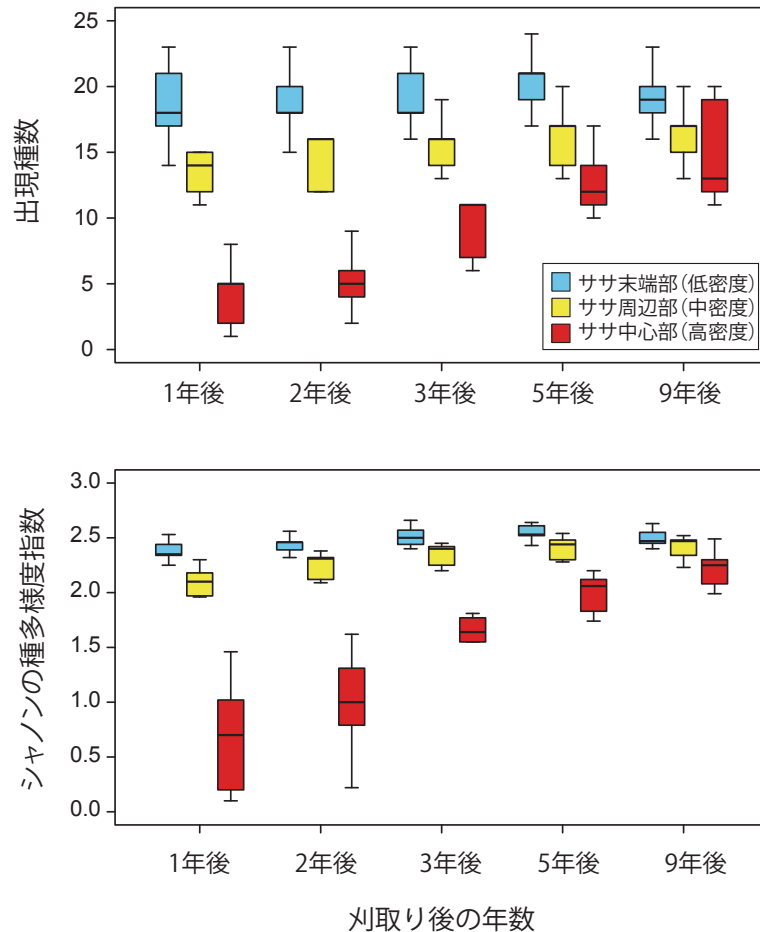


図8 チシマザサ刈取りプロットにおける高山植物出現種数(1 m²あたりの維管束植物種数)と種多様度(シャノンの多様度指数)の経年変化。ササがほとんど侵入していない末端部, 中密度の周辺部, 高密度の中心部に, 各5 m×5 mの刈取り区を2008年に設定し継続調査を行っている。ササの地上部刈取りは毎年行っている。詳しくは, Kudo *et al.* (2017)を参照。

この結果は, ササ侵入地における土壌水分の低さが, ササの蒸散によるものであることを示している。同様の傾向は森林帯でも報告されており, ササの除去により土壌水分状態が向上し, 上層木(ダケカンバ)の成長が促進されたという(Ishii *et al.*, 2008; Takahashi *et al.*, 2003)。この結果は, 発達したチシマザサによる環境改変が周辺植生に及ぼす影響の強さを表している。

湿生植物群落は湿潤な環境に適応した植物相によって構成されているので, 土壌の乾燥化に対して脆弱である。五色ヶ原においても, 1990年代にエゾノハクサンイチゲの大群生地が消失した。その原因として, 気温の上昇と雪解けの早期化に伴う土壌乾燥化が指摘されている(川合・工藤, 2014)。エゾノハクサンイチゲの消失は, チシマザサの分布拡大とは直接関連していない。しかし, チシマザサの湿生植物群落への侵入は, 雪解けの早期化に伴う生育期間の増大が関与している可能性が高い。ササの侵入によって被圧ストレスが大きくなることに加え, ササの蒸散によって土壌乾燥化が加速されるため, 湿生植物群落の種多様性はさらに減少する可能性が高

い。

7. 植生復元手法としてのササ除去の有効性

チシマザサの分布拡大により衰退した高山植生をどのように回復させるのかは, 気候変動下における高山生態系の保全・管理を考えていく上で極めて重要である。森林帯ではササの除去が森林更新に有効であることが報告されているが(Ishii *et al.*, 2008), 高山帯での研究例はこれまでほとんどなかった。大雪山五色ヶ原では, 2008年より発達したクローンパッチの末端部から中心部に向かって3つの刈取り区を設けて, 高山植生の回復程度を経年的に記録している(詳細な実験方法と刈取り5年目までの結果については, Kudo *et al.* (2017)を参照)。実験開始9年目までの結果を図8に示す。ほとんどササが侵入していない末端部(初期桿密度2.3本/m², 桿高24 cm)では, 出現種数(20種前後)と多様度指数(2.4程度)は安定して高水準に保たれている。ササが中密度(初期桿密度53本/m², 桿高43 cm)で繁茂していた周辺部では, 種数(10数種), 多様度指数(2.1

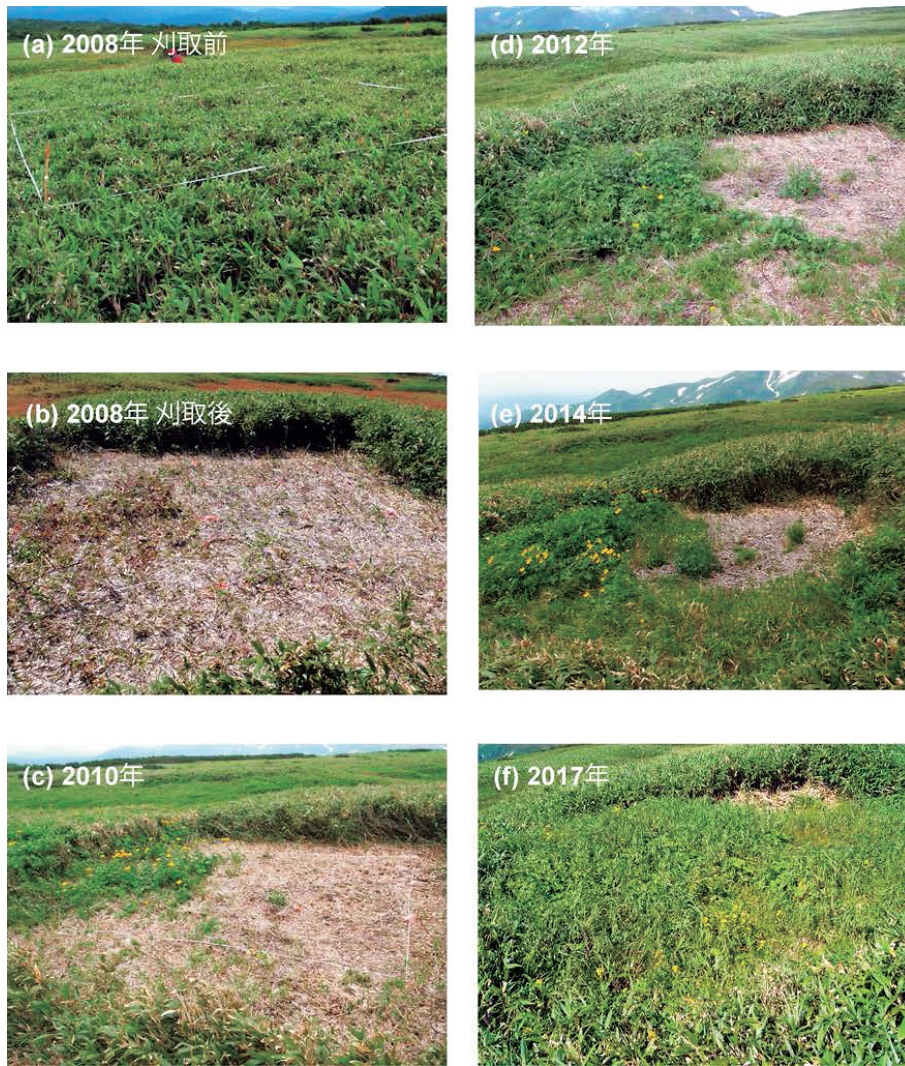


図9 チシマザサ刈取りプロット(中心部プロット)における植生回復の経年変化.

程度)と末端部よりやや低かったが、刈取りにより緩やかに末端部レベルに近づいている。ササが密生していた中央部(初期桿密度 93 本/m², 桿高 88 cm)では、種数は 5 以下で多様度指数は 1 以下と極めて低い状態であったが、ササ刈取り後に急速に植生回復が進み、9 年後には末端部の種多様度にかかなり近づいた。回復が著しい種は、チシマノキンバイソウ、イワノガリヤス、イトキンスゲ、ショウジョウスゲ、チングルマなど湿潤草原の主構成種であり、本来の植生への回復傾向が見られる(図 9)。このような急速な高山植生の回復は、ササの除去によって生じた明るく湿潤なヒタット形成によるものである。この実験結果は、高山植生の回復にササの除去が極めて有効であることを示すものである。

この実験で急速な植生回復が見られたのは、ササの刈取りを毎年行っていたことによるものかも知れない。植生回復手法としてササの除去を導入する場合、毎年ササ刈りを行うことは労力の面から見ても現実的ではない。効果的かつ有効な刈取り間隔を検討する必要がある。この実験区周辺では、2011 年

にササの刈取りを一度行った後、そのまま放置していたプロットがある(2m×2m プロットが 3 つ)。刈取り 6 年後の 2017 年に再び回復したチシマザサの高さと現存量を計測したところ、平均桿高 32 cm、地上部バイオマス 490 g/m²であり、桿高・バイオマス共に刈取り前の約 3 分の 1 に留まっていた。この結果は、5~6 年程度の比較的長い間隔の刈取りでも、ササによる環境改変効果を著しく軽減できることを示している。

8. まとめ

これまでの一連の研究により、高山帯におけるチシマザサの分布拡大と環境改変作用の実態が明らかになってきた。森林帯に分布の中心を持つチシマザサが厳しい気候環境にある高山帯に侵出できるのは、形態的な可塑性の大きさと、柔軟な光合成特性によるものである。大雪山の高山帯では、過去 30 年間で年平均気温が 0.33 °C/10 年の早さで上昇しており、雪解け時期が 4.1 日/10 年の速度で早まって

いることが現地での観測により示されている(工藤, 2014)。このような気候変動と同調して, 特に高山湿生草原で群落構造に変化が生じてきていることが40年前と最近の植生データ比較で明らかにされている(Amagai *et al.*, 2018)。チシマザサの急速な分布拡大は, 高山帯で生じている一連の植生変化の中でも特に高山生態系への影響が強い。高山植物群落は局所的な微環境と雪解け時期の違いを反映したモザイク状の分布様式を持っており, 温暖化と雪解けの早期化による急速な環境変化は既存の植生構造を変化させる。さらに, ササの拡大に伴う強度の環境改変作用は, 高山生態系の種多様性を著しく低下させる可能性がある。

高山帯におけるチシマザサの拡大は, 高山生態系を急速に改変し, 生物多様性を衰退させる極めて切迫した問題である。多くの希少種や固有種を有する高山植生を保全するための新たな対策が必要である。日本の高山生態系の多くは, 国立公園特別保護地区に指定されており, これまで人為的な介入は極力制限されてきた。しかし, 温暖化により本来の植物群落や希少種の生育適地が急速に消失していく状況を鑑みて, 高山生態系保全と生物多様性維持のための人為的な取組を検討すべき段階にきていると考える。チシマザサのような影響力の強い植物によってもたらされる生態系への負荷を軽減させる植生管理手法として, 大雪山系の湿生草原では地上部刈取り処理の有効性が示された。実際に人為的な植生管理を導入するにあたり, 各山域の特徴や植生タイプを考慮した綿密な管理計画の作成は不可欠である。具体的な植生管理手法の有効性についての検証を行いつつ, 地域の実態に即した順応的保全管理の策定が望まれる。

謝 辞

本稿は, 環境研究総合推進費(D-0904)ならびにJSPS 科研費(21370005, 24570015, 15K00524)の支援を受けて行った研究成果に基づいている。環境省北海道地方環境事務所, 十勝西部森林管理署, 北海道教育庁には許可申請に関する便宜を図って頂いた。実際の調査・解析に際しては, 川合由加, 石岡亮, 青島裕太, 柴田あかり, 北村系子, 金子正美, 星野弘方諸氏のご協力を頂いた。ここに記して謝意を表す。

引用文献

- Amagai, Y., Kudo, G. and Sato, K. (2018) Changes in alpine plant communities under climate change: dynamics of snow-meadow vegetation in northern Japan over the last 40 years. *Applied Vegetation Science*, 1-11. Retrieved from <https://doi.org/10.1111/avsc.12387> (2018年10月31日確認)
- Foster, B. L. and Gross, K. L. (1998) Species richness in a successional grassland: effects of nitrogen enrichment and plant litter. *Ecology*, 79, 2593-2602.
- Ishii, H., Kobayashi, T., Uemura, S., Takahashi, K., Hanba, Y. T., Sumida A. and Hara, T. (2008) Removal of understory dwarf bamboo (*Sasa kurilensis*) induces changes in water-relations characteristics of overstory *Betula ermanii* trees. *Journal of Forest Research*, 13, 101-109.
- 金子正美・星野弘方・雨谷教弘(2014)空間情報を用いた高山帯の植生変化と環境変動のセンサス. 地球環境, 19, 13-21.
- 川合由加・工藤岳(2014)大雪山国立公園における高山植生変化の現状と生物多様性への影響. 地球環境, 19, 23-32.
- Körner, C. (2003) *Alpine Plant Life*. 2nd ed. Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg.
- 工藤 岳(2014)気候変動下での山岳生態系のモニタリングの意義とその方向性. 地球環境, 19, 3-11.
- Kudo, G., Amagai, Y., Hoshino, B. and Kaneko, M. (2011) Invasion of dwarf bamboo into alpine snow-meadows in northern Japan: pattern of expansion and impact on species diversity. *Ecology and Evolution*, 1, 85-96.
- Kudo, G., Aoshima, Y., Miyata, R. and Winkler, D. E. (2018) Altered morphologies and physiological compensation in a rapidly expanding dwarf bamboo in alpine ecosystems. *Arctic, Antarctic, and Alpine Research*, 50(1) e1463733.
- Kudo, G., Kawai, Y., Amagai, Y. and Winkler, D. E. (2017) Degradation and recovery of an alpine plant community: experimental removal of an encroaching dwarf bamboo. *Alpine Botany*, 127, 75-83.
- 蒔田昭史(2013)ササの不思議な生活史—開花習性を中心に. 森林科学, 69, 4-8.
- 松尾 歩・須山佳久・蒔田明史(2010)チュウゴクザサとチシマザサにおける地下茎の分枝・伸長様式とジェネットの空間分布構造. 日本生態学会誌, 60, 81-88.
- 宮崎祐子・大西尚樹・日野貴文・日浦 勉(2010)開花特性と遺伝構造が示すササ類(オモエザサ)の非一回繁殖性. 日本生態学会誌, 60, 73-79.
- Nagy, L. and Grabherr, G. (2009) *The Biology of Alpine Habitats*. Oxford University Press, Oxford.
- Nakashizuka, T. (1988) Regeneration of beech (*Fagus crenata*) after the simultaneous death of undergrowing dwarf bamboo (*Sasa kurilensis*). *Ecological Research*, 3, 21-35.
- Oshima, Y. (1961) Ecological studies of *Sasa* communities II. Seasonal variations of

- productive structure and annual net production in *Sasa* communities. *The Botanical Magazine, Tokyo*, 74, 280-290.
- 齋藤智之(2013)林床植物としてのササの管理. 森林科学, 69, 2-3.
- Suyama Y., Obayashi, K. and Hayashi, I. (2000) Clinal structure in a dwarf bamboo (*Sasa senanensis*) population inferred from amplified fragment length polymorphism (AFLP) fingerprints. *Molecular Ecology*, 9, 901-906.
- Takahashi, K., Uemura, S., Suzuki, J. and Hara, T. (2003) Effects of understory dwarf bamboo on soil water and the growth of overstory trees in a dense secondary *Betula ermanii* forest, northern Japan. *Ecological Research*, 18, 767-774.
- Tappeiner, U., Tasser, E., Leitinger, G., Cernusca, A. and Tappeiner, G. (2008) Effects of historical and likely future scenarios of land use on above- and belowground vegetation carbon stocks of an alpine valley. *Ecosystems*, 11, 1383-1400.
- 豊岡 洪・佐藤 明・石塚森吉(1983)北海道ササ分布図概説. 林業試験場北海道支場, 札幌.
- Wang, C., Long, R., Wang, Q., Liu, W., Jing, Z. and Zhang, L. (2010) Fertilization and litter effects on the functional group biomass, species diversity of plants, microbial biomass, and enzyme activity of two alpine meadow communities. *Plant and Soil*, 331, 377-389.
- Winkler, D. E., Amagai, Y., Huxman, T. E., Kaneko, M. and Kudo, G. (2016) Seasonal dry-down rates and high stress tolerance promote bamboo invasion above and below treeline. *Plant Ecology*, 217, 1219-1234.
- 矢島 崇・渡辺訓男・渋谷正人(1997)チシマザサとクマイザサの桿高と地上部・地下部器官量の変化. 日本林学会誌, 79, 234-238.
- 安田正次・大丸裕武・沖津 進(2007)オルソ化航空写真の年代比較による山地湿原の植生変化の検出. 地理学評論, 80, 842-856.
- 吉田めぐみ・高橋一臣(2015)立山におけるササが優占する群落の種組成. 富山県中央植物園研究報告, 21, 29-41.
- 吉田めぐみ・高橋一臣・大宮 徹(2016)空中写真解析からわかった立山室堂平におけるササ群落の増加. 富山県中央植物園研究報告, 22, 9-17.



工藤 岳/Gaku KUDO

1991年に北海道大学大学院環境科学研究科博士後期課程修了。博士(環境科学)。北海道大学地球環境科学研究院准教授。植物の繁殖生態学, 送粉系生態学, 気候変動生態学が専門。大雪山系で高山生態系モニタリングを1987年より継続中。山岳生態系の雪解け傾度を用いて植物の季節適応メカニズム, 植物と昆虫の相互作用, 気候変動が高山生態系の構造と機能に及ぼす影響などの研究を行っている。



雨谷 教弘/Yukihiko AMAGAI

2016年に北海道大学大学院環境科学院博士後期課程修了。博士(環境科学)。現在は国立環境研究所生物・生態系環境研究センターに特別研究員として所属。気候変動が高山帯に与える影響について, 植物の個体群動態や植生の変化, 生理活性の応答, 衛星画像や航空写真による定量化の研究, またそれらの知見や現在の植生分布を基にした将来の分布予測から保全適応策の検討を行っている。