



HOKKAIDO UNIVERSITY

Title	低地湿原の比較生態学的研究 : 暖温帯と冷温帯低地湿原の比較
Author(s)	矢部, 和夫
Citation	北海道大学大学院環境科学研究科邦文紀要, 4, 1-49
Issue Date	1989-03-25
Doc URL	https://hdl.handle.net/2115/36843
Type	departmental bulletin paper
File Information	4_1-50.pdf



低地湿原の比較生態学的研究*

—— 暖温帯と冷温帯低地湿原の比較 ——

Comparative Ecology of Lowland Mires

— The Comparison between the Warm-Temperate Mires and the Cool-Temperate Mires —

矢 部 和 夫**

Kazuo YABE

Division of Environmental Conservation, Graduate School of Environmental Science,
Hokkaido University, 060, Sapporo, Japan

1 緒 言

常時過湿な土地では、土壌の通気性の不足によって、その地域の気候的極相とは異なる湿生草原（湿原）や疎林（湿地林）が成立する。世界的にみたとき、湿原の分布は、北半球高緯度一中緯度地方に主に分布し、より南方では常時湛水している所にまばらに分布するようになる（Moore and Bellamy 1974）。

このような南北の変化の中で、世界の泥炭多産地帯の南限が北海道であることから、日本列島の南北間の湿原変化は著しい。北日本や山岳地帯では、泥炭の集積を伴うfen（スゲ湿原）やbog（ミズゴケ湿原）が発達するが、南日本ではmarsh（イネ科草原）が無機質土壤中に分布している（Yoshioka 1974）。

日本各地の湿原の中で、山岳地帯に分布する高地湿原の生態学的研究は比較的進展しているが、平野部に分布する低地湿原は、研究例が乏しく、今後の進展が望まれている。これまで低地湿原が注目されなかった原因として、日本の湿原研究が北欧で進展したbogやfenの研究成果との比較からスタートしたため、研究者の目がmarshに向けられていなかったことがあげられる。また北海道をのぞく各地の低地湿原が、水田化や都市化の影響による埋め立てによって、激減していることも一因であった。

本研究では、低地湿原の生態を明らかにするために、地理的に離れている千葉県茂原八積湿原、北海道美々湿原と青森県小田野沢湿原の比較的自然状態を維持している3湿原を研究対象に選定した（図1）。これらの3湿原のうち、北の美々湿原はfenであるのに対し、南の茂原八積湿原はmarshであるため、両者は全く異なった湿原である。また、両者の間にある小田野沢湿原では、fenとmarshがモザイクに混在しており、植生上も、美々湿原と茂原八積湿原のそれぞれの植生型と同じものが分布している。これらの3つの湿原での研究の目的として1）湿原生態系を調節する重要な環境要因の抽出、2）遷移系列の推定、3）湿原間の比較を通しての、南北間の変化に対する因果論的考察の3点があげられる。

* 北海道大学大学院環境科学研究科学位論文

** 現在北海道札幌稲雲高等学校

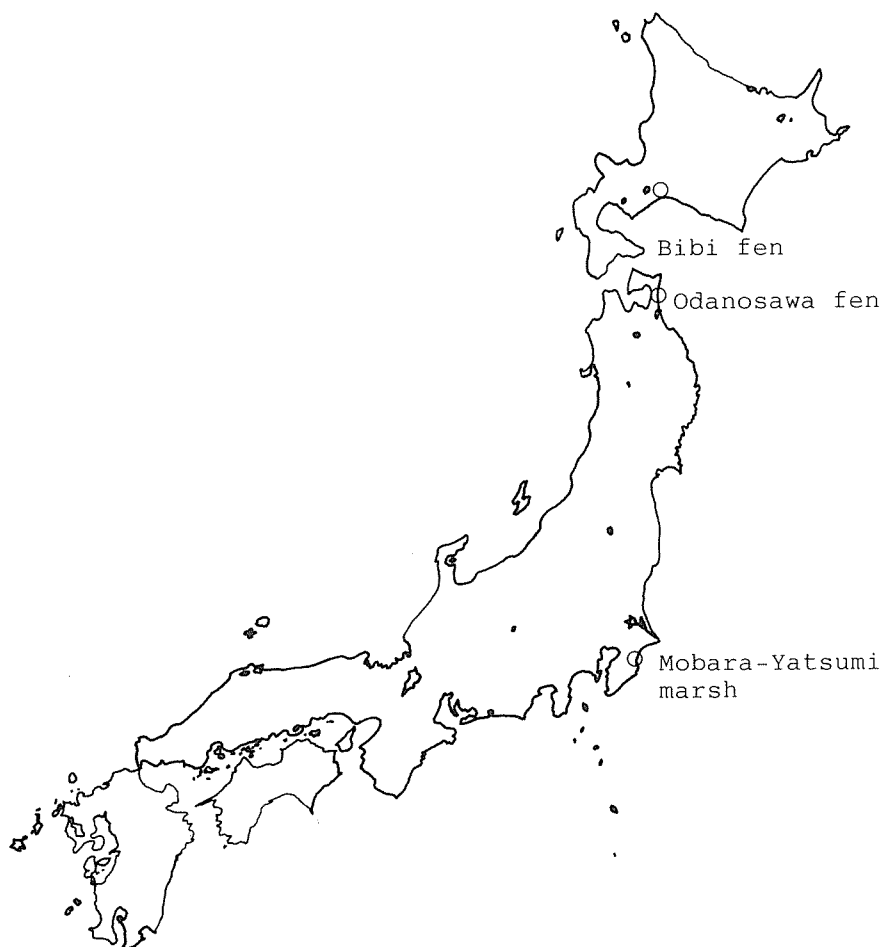


Fig. 1. Location of studying mires.

これらの目的を達成するために、各湿原で植生調査と並行して、水位とその変動性、表層水のpH、DO、電導度と流動性、土壌の酸化還元電位、層構造、灼熱損量、および泥炭の分解度等の測定を行った。

特に水位については、これまで植生型分布に対する重要性が多く、多くの湿原研究者によって指摘されている。しかしそれらの多くは常に変動する性質を無視した一時的な測定結果にもとづくものである。水位変動に注目したものとして、Ingram(1967), Bell and Tallis(1974), Daniels and Pearson(1974)等がいるが、湿原植生型の分布と水位変動の具体的な関係は明瞭には示されていない。本研究では、水位の連続測定の結果から、平均水位とその変動性の重要性および両者の植生型分布に及ぼす影響のちがいを明確に示した。

本研究でとりあげた環境要因は、湿原生態系を調節する要因複合体の一部を構成するものである。各環境要因の重要度は、主成分分析法の活用によって次のような手順で検討された：①主成分分析法によるスタンド・オーディネーション（植生型の配列）、②環境要因とオーディネーション軸間の相関係数にもとづく重要な要因の抽出、③重要な要因間の相関関係にもとづく要因間の因果関係と最も重要な要因の推察。

植生型配列とその検討はオーディネーション軸によらず、上記の手順で抽出された最も重要な環境要因軸上で行い、得られた結果をもとに湿生遷移系列の推定も行った。

従来の植生研究上の主成分分析法の活用は、複数個の環境要因の要約や群落型の配列(スタンド・オーディネーション)という目的だけに用いられてきた。本研究上の活用方法では、植生型の配列は、抽象的なオーディネーション軸によらず、解析の結果得られた最も重要な環境要因軸上で行われているため、その結果は生態学的により具体性をおびたものとなっている。

次にこれらの結果をもとに、日本列島の南北での湿原植生の分布および遷移過程の違いを、温度差による有機物の分解速度の違いが原因となる、異質な土壌型の生成との関連から議論する。

本研究は、これまで記載段階にとどまっていた低地湿原の生態を動的・成因論的にとらえようとするものである。これは同時に急激な環境の人為的変革が湿原におよぼす影響を予測可能なものにしている。日本各地の低地湿原がそれぞれ開発の影響を受け、すでに消滅したり、今後の存続が危ぶまれている現状では、適切な保全策を提示することが急務となっている。本研究はこのような要請に答えることができるものであり、生態学的であると同時に極めて環境科学的なものである。

本研究の遂行にあたり、一貫してご指導をうけたまわった北海道大学環境科学研究科伊藤浩司教授に深く謝意を表する。

本論文作成にあたっては同福田弘已博士、梅沢喜夫教授、筒井澄教授と同農学部佐久間敏雄教授に貴重な御助言、御指導をいただいた。また、同環境科学研究科春木雅寛博士と東正剛博士には研究上の様々な御助力、御助言をいただいた。あわせて深く謝意を表する。

2 研究史

湿原の植生分布と環境に関する研究は、泥炭湿原が大規模に発達する北半球高緯度地方を中心に数多く行われており、その結果複数の環境要因の重要性が明らかにされている。

湿生植物は、過湿な場所に生育するため、根圏の酸素不足が、生育環境の特徴となっている。この原因は、水中の酸素拡散係数が空气中に比べ著しく低い(1/10,000)ためである(Armstrong and Boatman 1975)。

Cannon (1925)が、植物茎中を酸素が運搬されることを最初に発見して以来、植物茎内の通気組織を通じた酸素運搬能力は湿生植物ばかりでなく、多くの中生植物にもあることが知られている(Greenwood 1967)。

また、Tayler and Crawford (1970)やCrawford and Tayler(1969)は、短期間の酸素不足に対し、湿生植物が好気呼吸から嫌気呼吸へ呼吸経路を転換する際、生成物として有害なエタノールではなく、無害なシキミ酸やリンゴ酸を蓄積する生化学的適応能力を持っていることを解明した。

酸素不足の湿地土壌は、微生物の嫌気呼吸によって容易に還元される(Ponnamperuma 1972)。還元土壌中では植物根の生育に有害な二酸化炭素、ガス状炭化水素、低級脂肪酸や硫化物が生成・蓄積されている(Russell 1977)。このため土壌の還元性は湿生植物の分布に重要な影響を与えている(Yabe 1985)。

生態学的な立場では、湿生植物根の土壌酸化能力による嫌気性有害物質の無効化能力が重要な意味を持っている。Teal and Kaniwisher (1966)は、塩湿生植物である*Spartina alterniflora* Loisel. が地下部の呼吸に必要な量以上の酸素を運搬し、還元土壌を酸化していることを示した。またArmstrong (1964)は、数種の湿生植物根の酸素拡散速度を調べ、土壌酸化能力すなわち還元有害物質の無効化能力の種間の違いが、耐湿性と直接関係していることを示した。

以上のような理由から、水位は湿生植物の分布を支配する極めて重要な要因であり、湿原における生態学的研究のほとんどが、水位と湿生植物の分布の関係について論じている(Green and Pearson 1968, Howard-Williams and Walker 1975, Jeglum 1971, Newbould 1960)。しかしこれらの研究では、常に変動する水位の一時的な測定値に基づいている。Ingram(1983)は、湿原の水位が湿原表面の起伏にほぼ沿っているため、各地点の一時水位は水位の相対的な高低差を十分反映していると指摘している。

一方、水位と湿生植物の関係について、より詳細に検討するためには、水位の連続測定から平均水位を求める必要がある。水位の連続測定の結果から、平均水位とともに、水位の変動性も植生分布に重要な影響を与えているという指摘もなされている(Bell and Tallis 1974, Daniels and Pearson 1974, Ratcliffe and Walker 1958)。このような中でYabe and Numata (1984)は、水位の変動性と植生分布の直接的な対応関係を統計的に立証している。Ingram (1967)は、水位変動が湿生植物におよぼす影響として、植物根への酸素や栄養塩の供給をあげている。

湿原表面を被う表層水の流動性もまた、湿生植物の分布にとって重要である。表層水が流動している場合、有害物質の除去(Crawford 1983)や酸素の供給(Armstrong and Boatman 1967)という効果があるため、停滞水中ではみられない種が生育する。

湿原涵養水の化学組成、特に栄養塩量や酸性度も、湿原の植生分布に大きな影響を与えている。寒冷地の泥炭湿原では、泥炭の化学成分は湿原を涵養する水の特性に支配されており、一般的に無機塩を含んだ水が流入するため、比較的富栄養で酸性度もそれ程高くない地下水涵養性湿原と、泥炭の堆積により、地下水面から十分離れるまで隆起し、雨水によってのみ涵養される貧栄養で酸性度の高い降水涵養性湿原に大別される(坂口 1974)。

泥炭水の化学分析は世界各地で行われており、その結果各種栄養塩の濃度とその割合や酸性度が、植物の生育や泥炭の物理化学的特性に影響を与えていることが知られている(Gorham 1956, Gorham and Pearsall 1956, Waughman 1981)。Clymo(1963)は降水涵養性湿原の泥炭水が強酸性を示す原因として、優占種であるミズゴケ属植物が高い陽イオン交換能力を持っており、泥炭水の陽イオンを吸収し、水素イオンを放出するためであることを立証した。泥炭水が強酸性は、泥炭の分解者である微生物の活性を著しく抑制するため、貧栄養状態とともに降水涵養性泥炭の分解を抑制している(Moore and Bellamy 1974)。

熱帯地方でも寒冷地の降水涵養性湿原と類似の貧栄養で強酸性の泥炭湿地林が存在する(リチャーズ 1976)。Anderson (1983)は、西マレーシアで凸レンズ状に中央部が隆起した、強酸性で貧栄養な泥炭湿地林を詳しく紹介している。またThompson and Hamilton (1983)は、熱帯アフリカにおける泥炭形成条件として、強酸性であることが、温帯地域よりずっと重要であることを指摘している。

日本における湿原の植生分布と環境に関する研究は、本州北部の山岳地帯や北海道の低地に分布する冷温帯から亜寒帯の泥炭湿原で主に行われている(北海道開発庁 1963, 宝月ら 1954, Saito 1963, Yoshioka 1961, 1963)。これに対し、暖温帯の南日本低地帯に分布する無機質土壤型湿原(cf. Wolejko and Ito 1986)に関する研究は著しくおこなわれている。最近になってHada (1984)や下田 (1980)が中国地方の無機質土壤型湿原の植生を植物社会学的にまとめた。またYabe and Numata (1984)やYabe (1985)によって群落の分布と環境に関する基礎的な研究が行われ、暖温帯の低地湿原の生態が少しずつ解明され始めている。

3 方 法

3・1 調査定点の設置

植生分布と環境要因の関係を調べるために、茂原八積湿原で27、美々湿原で34、小田野沢湿原で22の調査定点を設置した。

3・2 環境要因の測定項目および方法

測定項目は、3つの湿原間で若干異なる。各湿原の測定項目は以下の通りである。

茂原八積湿原：水位(継続観測)、表層水のpHとDO(溶存酸素量)、土壌の酸化還元電位：Eh(6時間値)

とpH、植物体地下部現存量、土壤表層部断面

美々湿原：水位(継続観測)、表層水のpH、DO、電導度と流動性、土壤の酸化還元電位：Eh(30分値)と、pH、泥炭の厚さと分解度

小田野沢湿原：水位(一時観測)、土壤の酸化還元電位：Eh(30分値)、pHと灼熱損量、土壤表層部断面、泥炭の分解度

水位(継続観測)

長さ1 m、直径3.5 cmで10 cm間隔に穴を開けたプラスチック管を、あらかじめ各定点に垂直に埋めた。表層水があるときはその深さを測定し、ない場合は管内の水位を測定した。水位は地表面を0とし、地表面より上側を+、下側を-とした。予備調査の結果、調査地域内の水位は急速に変動し、その変動は調査地全体で同調傾向にあったため、各湿原の全調査定点の水位測定は、できるだけ短時間に行わなければならなかった；本研究での水位測定は、全調査定点を6時間以内に行った。

水位(一時観測)

継続観測を行わなかった小田野沢湿原では、地表面に穴を掘り、2時間後に水位を測定した。

表層水のpH、DO、電導度と流動性

pHはpHメーター(Horiba F-7 SD)で、また、溶存酸素量(DO)は、DOメーター(EIL 1520)で、いずれも現場で測定した。電導度は1リットルビンに採水し、実験室内で電導度計(TOA CM-15A)により測定した。電導度値は、25℃値に補正した。表層水の流動性は肉眼で、流動か停滞かを判定した。

酸化還元電位(6時間値)と植物体地下部現存量

山根・佐藤(1968)の方法に従い、電極挿入後6時間目のEh値をpHメーター(Hitachi-Horiba F-7)で求めた。使用した電極は、硬質ガラス管に直径0.5 mmの白金線を封入したもので、電極面積は120 mm²(長さ8 cm)であった。

測定は以下の手順に従って行われた。それぞれの定点で採土器(DIK II)により、地表面から垂直に土柱(長さ30 cm、直径5 cm)を採集した。土柱は6 cm間隔で切り、5つの資料に分けた。次に各資料(118 ml)は、空気酸化を防ぐために、あらかじめ現場の表層水で満たされたプラスチックびんに密封された。現場で表層水が得られなかった時には、純水が使用された。これらの作業は可能な限りすみやかに行われた。資料はドライアイスと氷で冷却したまま実験室に持ち込まれ、Eh値の測定が行われた。資料の採集から測定開始までの時間は4～5時間であった。

各土壤資料は、1分間攪拌した後、白金電極2～3本を挿入され、再び密栓された。測定値の安定する6時間後にEh値が求められた。この間も資料は氷づけにされていた。

この後、土壤資料中に含まれる生きた根や地下茎が、0.7 mmのふるいをうい、水道水で洗い出された。これらの植物体の地下部は、風乾後重量が測定された。

酸化還元電位(30分値)

Ponnamperuma (1972)の方法に従い、電極挿入後30分目の値をpHメーター(Horiba F-7SD)で測定した。使用した白金電極は直径0.5 mmの白金線を2.5 cm突出させて封入したものをうい、Eh値は、現場の土壤に直接挿入して求めた。

土壤pH

茂原八積湿原と小田野沢湿原では、土壤を採集し、実験室で測定した。土壤試料と等容量の純水を混ぜ、攪拌したのちpHメーター(Horiba F-7)で測定した。美々湿原の土壤は泥炭であったため、現場で泥炭水をしぼり出して、その土壤溶液pHをpHメーター(Horiba F-7SD)で測定した。

土壌表層部断面および泥炭の厚さ

茂原八積湿原では、検土杖(1 m)を用い、各土層の厚さを測定した。小田野沢湿原と美々湿原では表層部をスコップで掘りあげ、各層の厚さを測定した。

泥炭の分解度と灼熱損量

泥炭の分解度は、Von Postのにぎり法(坂口 1974 参照)によって直接判定した。灼熱損量は、泥炭を実験室に持ち帰り、マッフル炉で550℃、1時間の加熱後測定した。

3・3 植生調査

各湿原内のすべての調査定点で植生調査を行った。茂原八積湿原と美々湿原で使用した方形区は1×2 mで、内部を20 cm間隔の格子に区切り、50の小区画に分けた。この方形区内に出現するそれぞれの種について、被度(%)と頻度を測定した。頻度は、50の小区画に対する植物体基部を含む小区画の割合でしめた。

小田野沢湿原では1×1 mの方形区を設置し、出現全植物種の被度(%)を測定した。

3・4 植生資料の解析

茂原八積湿原と美々湿原では、得られた各々の種の被度および頻度は、方形区内に出現した全種の合計値で割り、相対被度値と相対頻度値とした。次にそれぞれの種について相対被度値と相対頻度値を平均した相対優占度値を求めた。

一方、小田野沢湿原では、被度値を方形区内の全種の合計値で割り、それぞれの種の相対被度値を求めた。

このようにして得られた相対優占度値や相対被度値をもとに、主成分分析を行い、オーディネーションを行った(Orloci 1973)。次にオーディネーション軸と各環境要因間の相関係数を求め、重要な環境要因の抽出を行った。

植生型の分類は、群落相観によって行われた。各植生型の命名に関しては、次の文献を参照した。: A physiological classification of world vegetation (Fosberg 1967), Physiognomical-ecological classification (Mueller-Dombois and Ellenberg 1974), A classification of aquatic and wetland vegetation of Japan (Yoshioka 1974)およびA classification of grassland vegetation of the world (Numata 1979)。

3・5 美々湿原における浮上泥炭と斑状ハンノキ低木林の調査

美々湿原の一部は、水位が不安定で大雨後容易に水没する。このような洪水地域にトランセクト・ラインを設置し、ラインに沿って泥炭の厚さを測定し、後に浮上泥炭の分布を洪水時に確認した。また洪水地域には斑状ハンノキ林が分布するが、これらのハンノキ林から10箇所選定し、パッチの大きさ、パッチ内で樹高が最大のハンノキについての樹高と基部直径、ハンノキの実生の存在、および草本層の種組成について調査した。

4 茂原八積湿原

4・1 調査地の概況

茂原八積湿原(35°24'N, 140°20'E)は、暖温帯の千葉県九十九里平野の南端部に位置する。平均年降水量は1962 mmであり、月別平均気温は5.8℃(1月)~24.8℃(8月)である(1951~1980 銚子測候所資料に基づく)。

茂原八積湿原は、砂堤列平野である九十九里平野内にできた堤間湿地である(森脇 1979)。概ね2.5×1 km

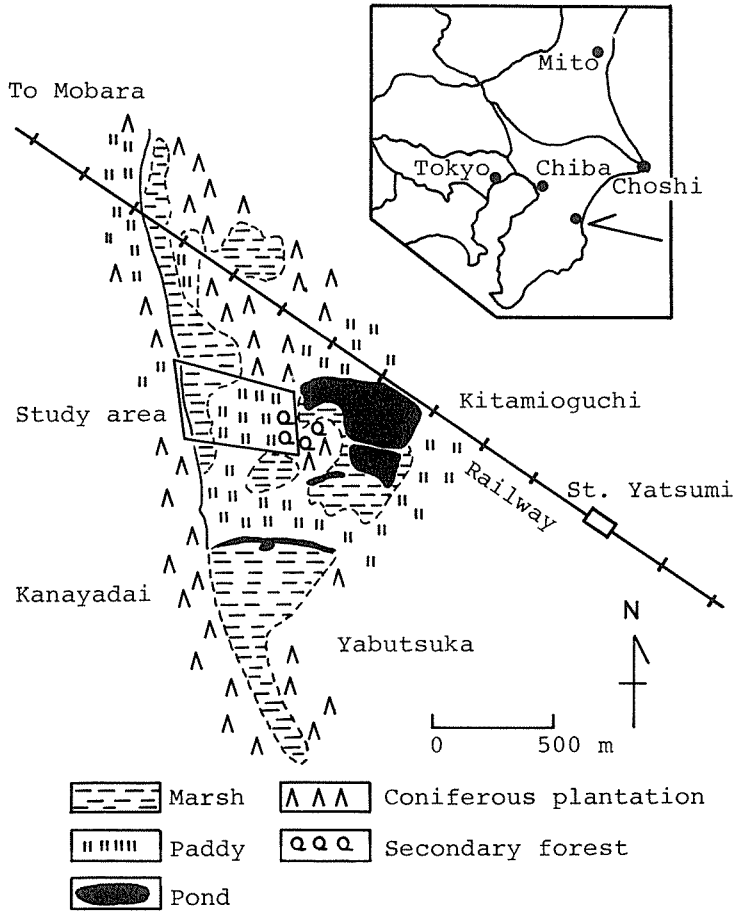


Fig. 2. The Mobara-Yatsumi marsh, general situation and adjacent features.

の湿原地域は、海岸線から 5.5 km 内陸に位置し、標高は 5～7 m である (図 2)。湿原内に流入する河川はなく、湿原への主な水の涵養源は降雨と砂堤からの浸出水によっている。このため湿原の表層水は停滞しており、一部で褐色を呈する。土壌は砂質堆積物であり、一部で砂層の上に黒泥層が発達している。泥炭は常に湛水している池で 20 cm 程の厚さに発達しているが、湿潤地ではみられない。

本湿原はアカマツ (*Pinus densifolia* Sieb. et Zucc) 植林地に取り囲まれている。1970 年からの大規模な開発により東端の池と南部は開墾され畑となった。調査地域は湿原の中央部に位置し、人為的な攪乱は少ない。調査地域の西部はヨシ (*Phragmites australis* (Cavan.) Trin. ex Steudel) やヒメガマ (*Typha angustata* Bory et Chaubert) などの抽水植物群落で被われ、中央部では、カモノハシ (*Ischaemum aristaum* Linn. var. *glaucum* (Honda) T. Koyama) 草原が、また東部では、チガヤ (*Imperata cylindrica* (Linn.) Beauv. var. *koenigii* (Retz.) Durand et Schinz) やチゴザサ (*Isachne globosa* (Thunb.) O. Kuntze) の草原と抽水植物群落がそれぞれ分布している。

調査地域の中央部の一部と東部は昭和 20 年頃一度水田化されたが、著しく過湿なため、ほとんどの水田は、10 年から 20 年程水稻栽培をした後、放棄された。

4・2 結果

4・2・1 植生

本地域の湿原植生は、相観から次の5型に分類することができる。

- 1) ヨシ沼沢 (Reed swamp) : ヨシやヒメガマなどの大型抽水植物からなる高さ2 m程の群落。
- 2) 野地坊主湿原 (Tussock meadow) : 高さ1 m以下のカモノハシ優占草原。カモノハシは直径10~20 cm, 高さ5~20 cmの円柱形の株をつくる。このような隆起株を本論文では野地坊主と呼ぶ。オオイヌノハナヒゲ (*Rhynchospora fauriei* Franch), ノテンツキ (*Fimbristylis complanata* (Retz.) Link), チゴザサ, ハンノキ (*Alnus japonica* (Thunb.) Steud.), ツボスミレ (*Viola verecunda* A. Gray) とヒメヤブラン (*Liriope minor* (Maxim.) Makino) がこの草原中に多くみられる。カモノハシ野地坊主の間は、多くの場合裸地である。
- 3) 禾本湿原 (Grassy meadow) : チガヤ, チゴザサとアゼスゲ (*Carex thunbergii* Steud.) が優占する高さ80 cm程の草原。
- 4) 混生湿原 (Mixed meadow) : 群落高80 cm程の草原で、野地坊主湿原に生育するオオイヌノハナヒゲやノ

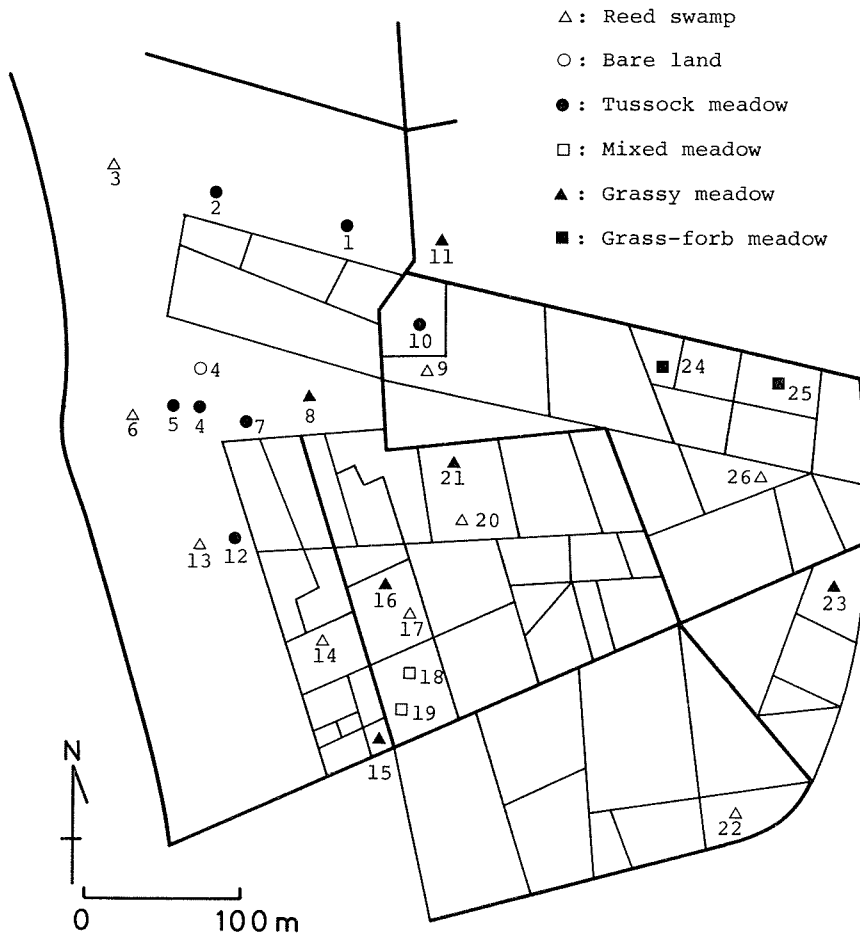


Fig. 3. Location of stations in the Mobarā-Yatsumi marsh. Lines mean the artificial boundaries. Thick lines: farm road, thin lines : ridges between rice fields and the edge of crop fields or coniferous plantation, etc.

テンツキと禾本湿原に生育するチガヤやチゴザサの混生によって特徴づけられる。

5) 禾本—広葉草本湿原 (Grass-forb meadow) : 群落高 1 m ないしはそれ以上の草原で、イネ科草本であるチゴザサ、チガヤとトグシバ (*Arundinella hirta* (Thunb.) C. Tanaka), および広葉草本のヒメジソ (*Mosla dianthera* (Hamilt.) Maxim.) とアキノウナギツカミ (*Polygonum sieboldii* Meisn. var. *aestivum* (Ohki) Ohwi) によって構成される。

このような相観区分に基づく各調査点の植生型は図 3 に示されている。

4・2・2 土壌断面

土壌断面調査は、1977 年 1 月に行われ、その結果、調査定点の土壌断面は次の 3 つの型に分けられた (図 4)。

第一型 (泥状黒泥型) : 調査地域西部のヨシ沼沢 (定点 3, 6, 9, 13) でみられた。泥状のやわらかい黒泥の上に泥炭 (定点 9 を除く) が堆積していた。泥炭はヨシやヒメガマなどの抽水植物の根と地下茎によって構成されていた。

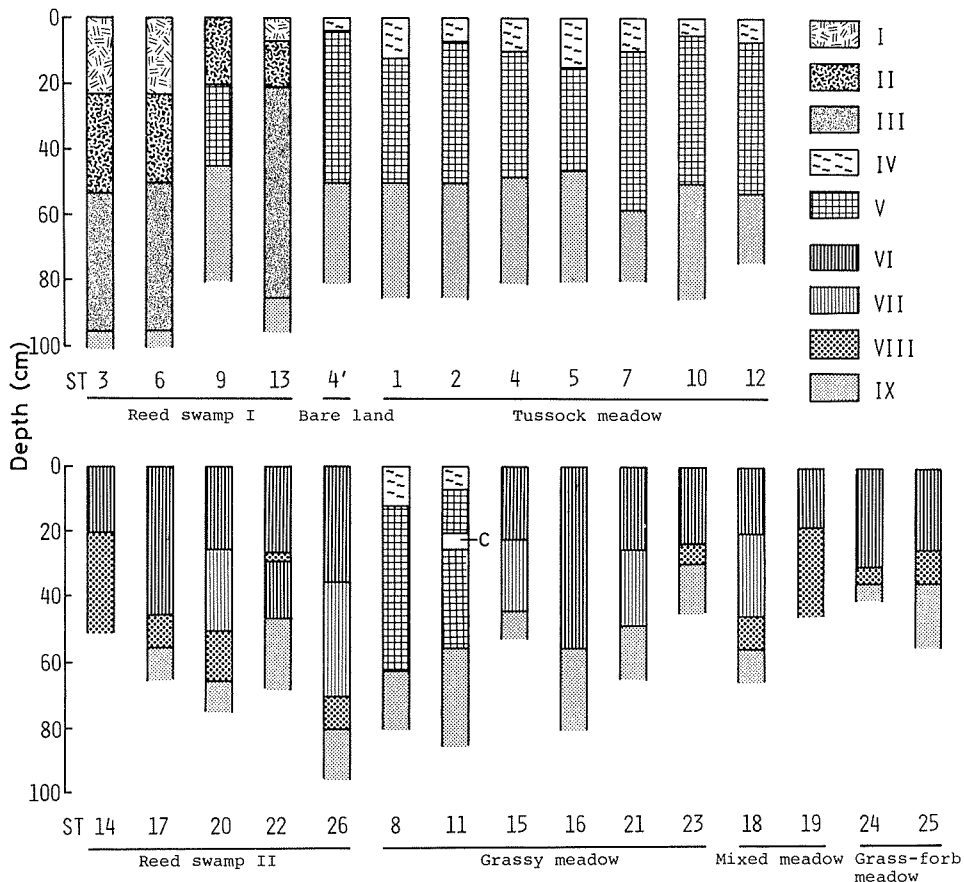


Fig. 4. Soil profiles in the Mobara-Yatsumi marsh with 9 components in the legend. I : peat, II : loose muck (rich in decayed roots and rhizomes), III : loose muck, IV : muck (rich in living and decayed roots), V : compact muck, VI : black-brown sandy loam (rich in living and decayed roots and rhizomes), VII : black-brown sandy loam, VIII : brown sandy loam, IX : gleyed sandy loam, C : clay, ST : station code.

第二型（高密黒泥型）：調査地中央部に位置する野地坊主湿原（定点1, 2, 4, 5, 7, 10, 12）、禾本湿原（定点8, 11）と裸地（定点4'）でみられた。植物根とその遺体を含んだ薄い黒泥の下に、高密度で高い塑性を示す厚い黒泥がみられた。

第三型（黒褐色砂壤土型）：調査地域東部の水田休耕地に分布していた。表層土は黒褐色の砂壤土であり、多量の根と地下茎及びそれらの遺体を含んでいた。第2層は、酸化的な褐色の砂壤土であった。4つの植生型がこの土壤中にみられた。ヨシ沼沢（定点14, 17, 20, 22, 26）は湛水地を占有し、湿潤部では、禾本湿原（定点15, 16, 21, 23）、混生湿原（定点18, 19）と禾本-広葉草本湿原（定点24, 25）がみられた。

ヨシ沼沢は2つの土壤型でみられた：ヨシ沼沢I（定点3, 6, 9, 13）は泥状黒泥型の土壤に分布し、ヨシ沼沢II（定点14, 17, 20, 22, 26）は黒褐色砂壤土型に分布していた。

4・2・3 表層水の水質と水位

表層水のpHは1980年2月15日と1983年5月16日に、また、溶存酸素量(DO)は、1977年12月24日と1983年5月16日にそれぞれ2回ずつ測定された(表1)。

2月のpHは、ヨシ沼沢Iと野地坊主湿原で他よりわずかながら低かった。しかしながら、5月のpHは、ヨシ沼沢Iとヨシ沼沢IIで他よりもわずかに高く、一定の傾向を示さなかった。

一方DOは5月と12月のいずれの測定でも、ヨシ沼沢Iと野地坊主湿原で他より低い値を示した。

水位の測定のために、1977年11月に各調査定点にプラスチック管を埋めこんだ。水位測定は1978年2月24日～7月2日まで、1週間ごとに行われ、特に定点23では1.5mの測定管を用い、1977年11月～1978年11月の1年間の水位が測定された。

本湿原の水位変動は、降水量と密接な相関を持っている(図5)。水位低下は1977年12月～1978年2月と1978年8月～9月に観測された。後者の特に著しい水位低下は、夏期の高い蒸発散速度によるものと思われる。

各々の調査定点で、継続的に観測された水位データから、水位の平均と変動を表す標準偏差(SD)が求められた(表1)。平均水位は、ヨシ沼沢で10.8～1.2 cm, 野地坊主湿原で0.1～10.4 cm, 禾本湿原で0.9～

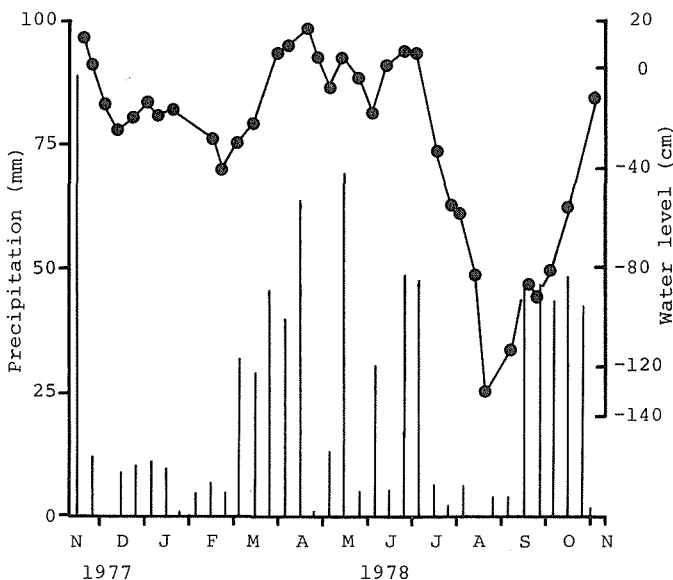


Fig. 5. Seasonal change of water level and precipitation in the Mobara-Yatsumi marsh. Water level recorded at Station 23 in the study area, and precipitation is based on to the data of Chiba Weather Station in Chiba City.

Table 1. Water level and chemistry of surface water in stations of the Mobara—Yatsumi marsh.

Vegetation type	Station	Water quality				Water level	
		pH		DO (mg/l)		mean (cm), SD (cm)	
		Feb. 15, 1980	May 16, 1983	Dec. 24, 1977	May 16, 1983	Feb. 24 to Jul. 2, 1978	
Reed swamp I	3	6.36	—	2.91	—	10.8	5.3
	6	6.16	6.90	1.37	1.39	1.2	5.3
	9	6.26	6.60	5.43	7.58	6.3	6.7
	13	6.10	6.69	2.43	1.53	2.4	4.3
		6.22±0.10	6.73±0.13	3.04±1.49	3.50±2.89		
Reed swamp II	14	6.48	6.77	7.38	11.03	5.1	7.4
	17	6.90	5.59	8.05	7.88	4.1	9.8
	20	6.60	6.99	8.05	10.04	1.4	11.8
	22	7.16	7.18	7.67	9.25	5.1	14.9
	26	6.76	6.60	—	4.90	9.5	9.7
		6.78±0.24	6.63±0.55	7.79±0.28	8.62±2.13		
Bare land	4'	6.24	7.01	6.58	7.21	7.9	6.6
Tussock meadow	1	6.38	—	3.66	—	−10.4	7.3
	2	6.38	—	5.18	—	−2.2	6.1
	4	6.04	7.03	5.56	5.55	−1.0	6.3
	5	6.04	6.78	3.05	5.32	−1.7	5.3
	7	6.16	6.60	4.96	8.93	0.1	6.8
	10	6.04	6.06	5.25	5.61	−1.7	7.0
		5.90	5.92	2.96	6.07	−4.6	5.7
		6.13±0.17	6.48±0.42	4.37±1.03	6.30±1.34		
Grassy meadow	8	5.99	7.00	2.78	7.67	−0.3	7.5
	11	6.54	—	2.12	—	−3.0	7.3
	15	6.24	6.10	6.40	5.31	0.9	7.3
	16	6.60	5.81	8.12	9.71	−1.0	9.7
	21	6.78	—	8.17	—	−3.4	11.2
	23	—	6.91	5.72	11.53	−3.9	15.5
		6.43±0.28	6.46±0.51	5.55±2.37	8.56±2.32		
Mixed meadow	18	6.80	6.41	7.57	10.78	−4.2	9.6
	19	6.24	6.10	7.59	8.48	−3.1	10.2
		6.52±0.28	6.26±0.16	7.58±0.01	9.63±1.15		
Grass-forb meadow	24	6.81	—	—	—	−5.2	9.5
	25	6.50	—	—	—	−10.4	10.6
		6.66±0.16					

3.9 cm, 混生湿原で−3.1〜−4.2 cmおよび禾本—広葉草本湿原で−5.2〜−10.4 cmであった。SD値はヨシ沼沢 I と野地坊主湿原で他よりも小さかった。

調査地域内で比較した場合、SDは西部で最も小さく、南東部に向かって大きくなるという一定の傾向があることがわかった。すなわちSD値は西部の定点 3 と 6 で 5.3 cm, 定点 13 で 4.3 cm と低く、南東部の定点 23 で 15.5 cm, 定点 22 で 14.9 cm と高かった。

4・2・4 オーディネーション

オーディネーションの結果を図6に示す。最大の3軸の全分散に対する寄与率は44%であった。このうち第1軸 X_1 は野地坊主湿原から他の植生型への変化を反映した。第2軸 X_2 に反映されている植生型変化はヨシ沼沢→禾本湿原→混生湿原→禾本-広葉草本湿原の順序に、軸の正側から負側にかけてみられた。野地坊主湿原のスタンドを示すプロットは X_2 の0点のまわりに分布した。第3軸 X_3 上では、混生湿原と禾本-広葉草本湿原のスタンドを示すプロットが両端に配列され、これらの植生型の種組成上の異質性が反映された。

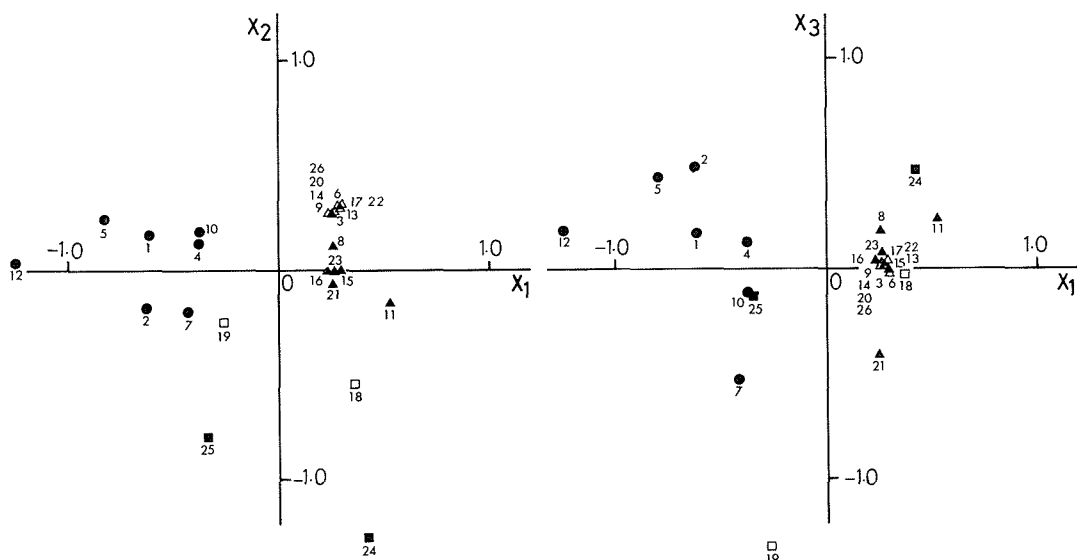


Fig. 6. Stand ordination of 26 stations in the Mobara-Yatsumi marsh. Left: axes X_1 and X_2 , right: axes X_1 and X_3 . Contribution ratio: 26.1% (X_1), 13.1% (X_2), and 11.4% (X_3).

次に、本湿原の重要な環境要因を抽出するため、まず個々の環境要因と3軸との相関係数を求めた(表2)。次にあげる要因は、各軸との間に有意な相関を持つことがわかった; 平均水位と X_1 ($P < 0.05$) および X_2 ($P < 0.01$), SDと X_1 ($P < 0.10$), 高密黒泥の厚さと X_1 ($P < 0.01$), 12月のDOと X_3 ($P < 0.10$), 5月のDOと X_2 ($P < 0.10$), および2月のpHと X_1 ($P < 0.01$)。なお統計的な有意性は認められなかったが、全黒泥の厚さと X_1 ($r = -0.319$) および X_2 ($r = 0.320$) の相関係数は、上記の要因に次いで大きなものとして注目された。

一方、これらの要因中、表層水のpHは季節変動が大きく、また植生間でわずかな値の差しかみられなかった。このためpHは環境要因として重要でないと思われる。

従って、本湿原の植生分布に影響を与える重要な環境要因として、平均水位、SD、高密黒泥および全黒泥の厚さ、および表層水のDOであることが推察される。

次に要因同士の関係を調べるため、要因間の相関係数を求めた(表3)。前述の重要な環境要因のうち、平均水位は、他のすべての要因と相関を持たなかった。しかし、他の重要な要因は、5月のDOと高密黒泥の厚さを除き、高い相関関係を持つことがわかった。この結果は、植生分布に影響を与える重要な環境要因が、次の2つに分けられることを示している: 1) 平均水位、2) 高密黒泥や全黒泥の厚さ、SDと表層水のDOの要因

群。

Table 2. Correlation coefficients between ordination axes and environmental factors in the Mobara—Yatsumi marsh. The numbers in parentheses show the sample size.

	X ₁	X ₂	X ₃
pH of surface water on Feb. 15, 1980	0.551*** (25)	-0.213 (25)	0.036 (25)
pH of surface water on May 16, 1983	0.207 (19)	0.0.276 (19)	0.247 (19)
DO of surface water on Dec. 24, 1977	0.246 (23)	-0.189 (23)	-0.385* (23)
DO of surface water on May 16, 1983	0.180 (19)	-0.418* (19)	-0.178 (19)
Mean water level	0.433** (26)	0.585*** (26)	0.012 (26)
SD of water level	0.346* (26)	-0.178 (26)	-0.222 (26)
Thickness of mucks	-0.319 (26)	0.320 (26)	0.229 (26)
Thickness of compact muck	-0.594*** (26)	0.082 (26)	0.226 (26)

* : $p < 0.10$, ** : $p < 0.05$, *** : $p < 0.01$

Table 3. Correlation coefficients among environmental factors of the Mobara—Yatsumi marsh. The numbers in the parentheses show the sample size. I : pH of surface water on May 16, 1983, II : pH of surface water on Feb. 15, 1980, III : DO of surface water on Dec. 24, 1977, IV : DO of surface water on May 16, 1983, V : SD of water level, VI : thickness of mucks, VII : thickness of compact muck, VIII : mean water level. * : $p < 0.05$, ** : $p < 0.01$, *** : $p < 0.001$.

I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII
-0.040 (19)							
-0.239 (19)	0.631** (23)						
-0.006 (20)	0.495* (19)	0.737*** (19)					
0.104 (20)	0.801*** (26)	0.650*** (24)	0.677** (20)				
0.251 (20)	-0.717*** (26)	-0.870*** (24)	-0.659** (20)	-0.785*** (27)			
0.110 (20)	-0.597** (26)	-0.442* (24)	-0.136 (20)	-0.492** (27)	0.634*** (27)		
0.270 (20)	0.097 (26)	0.096 (24)	-0.146 (20)	-0.148 (27)	0.130 (27)	-0.158 (27)	

4・2・5 土壌の酸化還元電位(Eh)

1978年6月～7月, 野地坊主湿原(定点4, 4'), 禾本湿原(定点16, 21)と禾本—広葉草本湿原(定点25)の5定点で0～30 cm(一部0～24 cm)の深さの土壌のEh, pHと植物体地下部現存量の測定が行われた。

〔野地坊主湿原〕野地坊主湿原では, カモノハシ野地坊主の間は多くの場合裸地となっていた。野地坊主のまわりのEh値の差を明らかにするため, 野地坊主の縁から0 cm, 20 cm, 40 cm離れた3地点で, それぞれ30 cmの土柱を採集した。

Eh値は, 野地坊主の縁の土壌で高く, 離れるにつれ低下しており, カモノハシの生根もEh値の高い土壌試

料中により多く含まれていることがわかった(図7-A)。野地坊主の縁から0, 20, 40 cmの地点での表層試料(深さ0~6 cm)では, Eh値と生根量はそれぞれ, 274~306 mV (239 mg), 27~-82 mV (85.5 mg), 204~208 mV (0 mg)であり, 深層試料(深さ24~30 cm)ではそれぞれ, 322~393 mV (26.9 mg), 250~266 mV (1.2 mg), 204~208 mV (0 mg)であった。また各地点での0~30 cmの深さのEh値は, 表層試料で最も低い値を示した。

Eh値は裸地の中央部でも測定され, そこでは表層試料は-11~-33 mV, 深層試料は-133~-144 mVという低い値を示し, 裸地の土壌が著しい還元状態に陥っていることがわかった(図7-B)。

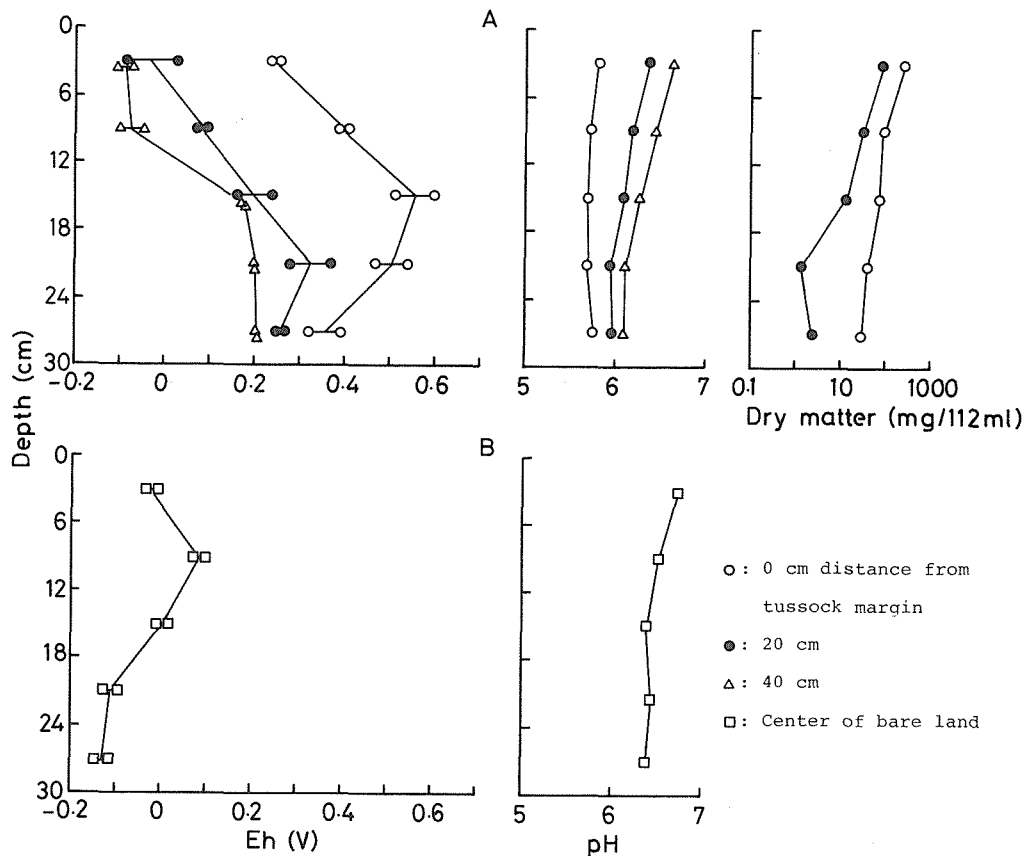


Fig. 7. Oxidation-reduction potentials (Eh), pH and underground biomass measured at the tussock meadow (Station 4) (A) and the bare land near the tussock meadow (Station 4') (B) in the Mobara-Yatsumi marsh. (A) Soil were sampled on June 8 at various distances from the margin of *Ischaemum aristatum* var. *glaucum* tussock. Underground biomass is shown as the dry weight of *Ischaemum* roots contained in a soil sample (118 ml). Water level at sampling time was 4.0 cm. (B) Soils were sampled on June 30 when the water level was 4.5 cm.

〔禾本湿原〕 Eh値はチガヤ群落, チゴザサ群落とそれらの周辺の裸地で測定された。

チガヤ群落の中では, チガヤの地下茎は0~6 cmの深さに分布し, ほとんどの根は深さ12 cmまでに分布していた。群落中のEh値は, 表層試料(深さ0~6 cm)で225~329 mV, 深層試料(深さ18~24 cm)で429~466 mVであったが, 隣接する裸地では, それぞれ380~388 mV, 590~592 mVであった(図8-A)。

チゴザサ群落の中では, 大部分の根がチガヤ群落と同様, 0~12 cmの深さに分布していた(図8-B)。表

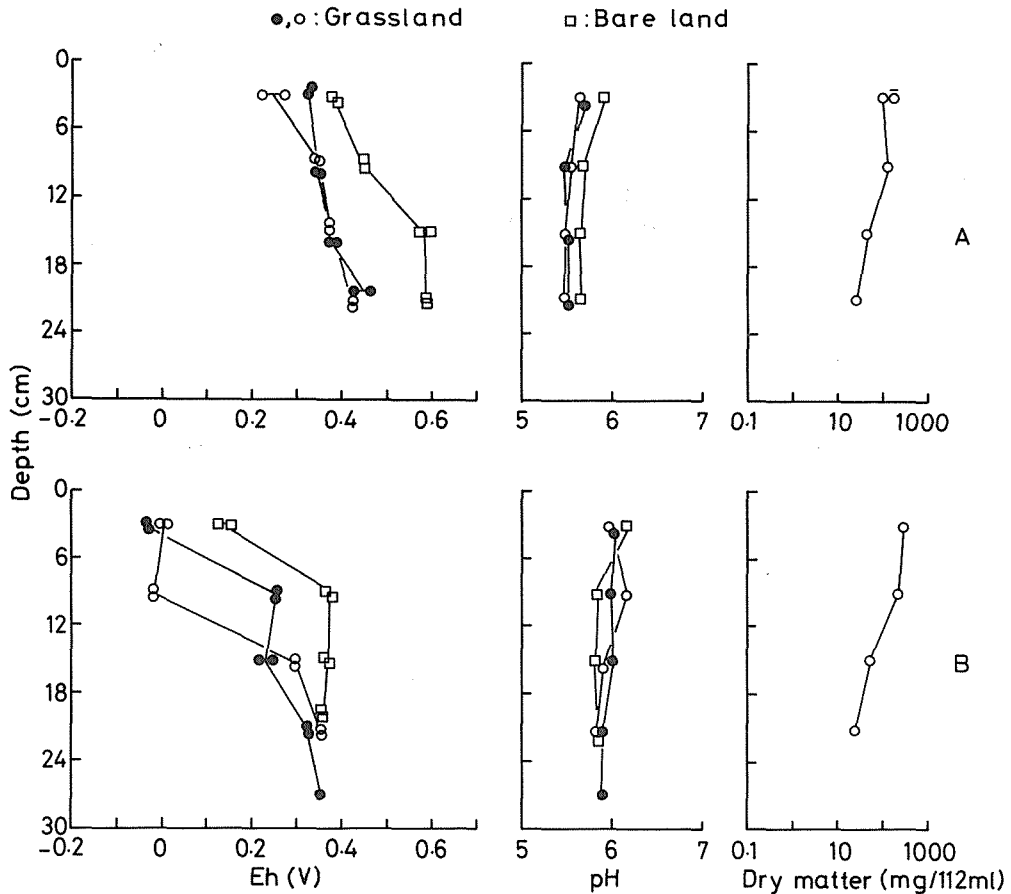


Fig. 8. Oxidation-reduction potentials (Eh), pH and underground biomass in the grassy meadow of the Mobara-Yatsumi marsh.

- (A) Soils were sampled on July 7 at a grassland of *Imperata cylindrica* var. *koenigii* (Station 21) and the neighboring bare land. Underground biomass is shown as the dry weight of roots (○) and rhizomes (◌) of *Imperata*. Water level was 4.5 cm.
- (B) Soils were sampled on July 12 at the grassland of *Isachne globosa* (Station 16) and the neighboring bare land. Water level was -5.6 cm. In both (A) and (B), the soil sample used for the estimation of underground biomass was not the same as that for the examination of pH and Eh.

層試料のEh値は、群落中で17～30 mVであったが、隣接する裸地では、127～158 mVであった。深層試料のEh値は、チゴザサ群落中と裸地で大差がなく、325～362 mVであった。

このように禾本湿原中の土壌は、野地坊主湿原中より酸化的であった。また、根や地下茎の含まれている群落中の土壌の方が、裸地の土壌より還元的であった。

〔禾本-広葉草本湿原〕この湿原中では、植物が繁茂し、裸地は分布していなかった。Eh値は、表層試料(深さ0～6 cm)で449～488 mV、深層試料(深さ18～24 cm)で326～608 mVといずれも酸化的な値を示した(図9)。根や地下茎の大部分のものは、表層試料中に分布していた。

山根・佐藤(1968)は、Eh値のpH補正について、むしろ補正せずに併記することをすすめており、著者もこれに従って図中に併記した。なお測定した土壌試料のpH値は、いずれも6に近かった。

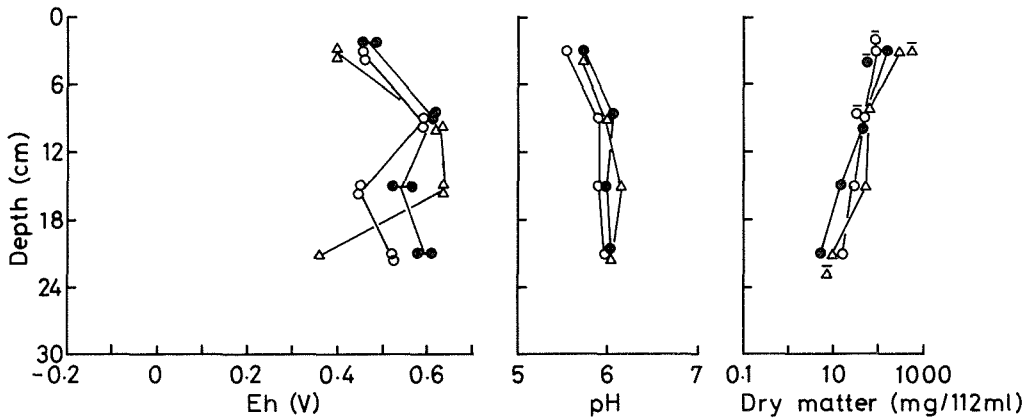


Fig. 9. Oxidation-reduction potentials (Eh), pH and underground biomass at the three sampling sites of the grass-forb meadow (Station 25) in the Mobara-Yatsumi marsh measured on July 26. Roots and rhizomes in each soil sample consisted of the following plants: roots of *Solidago altissima* (○), rhizomes of *Solidago altissima* (△), roots of *Imperata* and *Isachne* (●), rhizomes of *Imperata* (●), roots of *Imperata* and *Arundinella hirta* (△), rhizomes of *Imperata* and *Arundinella hirta* (△). Water level was -65.7 cm.

4・3 考察

この研究の目的は、自然状態の低層湿原生態系を調節する重要な環境要因を探索することにある。しかしながら本調査湿原の一部は過去に人為的攪乱を受けているため、その影響が考察された。

調査地域東部の周辺では、最近放棄された水田がみられる。そのような水田では、放棄後1～2年間はケキツネノボタン (*Ranunculus cantoniensis* DC.) やタイヌビエ (*Echinochloa crus-galli* (Linn.) Beauv. var. *oryzicola* (Vasing.) Ohwi) などの水田雑草が優占した。湿原植生の回復は急速であり、3～5年後には、湿潤部ではチガヤやチゴザサが、湛水部ではヨシやヒメガマが侵入し、優占しはじめた。

最近放棄された水田では、土壌表層は厚さ20～40 cmの黒褐色の砂壤土であった。この層は、群落中のみでなく、裸地にもみられた。調査地東部の数十年前に放棄された水田では、群落中では黒褐色の砂壤土がみられるが、裸地の表層土は、褐色の砂壤土であった。

東部が水田化されたと同じ頃、中央部の野地坊主湿原の一部でも水田化されたが、まもなく放棄された。野地坊主湿原で、自然状態の場所(定点1, 4, 5, 7, 12)と一度攪乱を受けた場所(定点2, 10)での土壌や植生の相違は認められなかった。野地坊主湿原でみられる第二型(高密黒泥型)の土壌は、水田土壌の分類における黒泥土(石川 1977)に属し、東部でみられる第三型(黒褐色砂壤土型)の土壌は、グライ土と強グライ土(石川 1977)という2種類のグライ土を含んでいる。

水田化による攪乱の影響が、現在の土壌にどの程度残されているか評価することはできないが、水田化される以前から東部では黒泥が発達していなかった可能性が高い。かつて水田化されたことのある野地坊主湿原の一部では、現在厚い黒泥層がみられるため、仮に水田化される以前、東部の土壌中に黒泥が発達していたとしたら、現在の黒褐色砂壤土中に、黒泥層が見られるものと思われる。さらに、水田が放棄されてから20～30年の間に、東部の黒褐色砂壤土中に黒泥は全く形成されていないのであるから、東部の環境条件は黒泥の形成に不適であると思われる。

本研究では、水位の平均とSD、全黒泥や高密黒泥の厚さ、および表層水のDOが、湿原生態系を強く調節する複合環境要因の一部であるとみなされた。これらの要因のうち、平均水位は独立であったが、SD、全黒泥

や高密黒泥の厚さと表層水のDOの間には、お互いに強い相関関係がみられた。

図 10 は相関関係にあるこれらの要因間の因果関係を示している。これらの中で最も重要な要因は、SDで表される水位の変動の程度であると思われる。すなわち、これらの因果関係をみると、(1)水位がほとんど安定している場所では、土壤中への酸素の供給量が少ないため(Ingram 1967)、有機物の酸化的分解は抑制され、黒泥が発達する。本湿原に流入する主だった河川はなく、外部からの無機物の供給はほとんどないと思われるので、黒泥は砂質の母材に有機物が混入することによって生成されたものと思われる。多量の有機物の蓄積によって、微生物が水中の酸素を活発に消費する結果、DO値は低下する。(2)他方、水位の大きな変動は、有機物の酸化分解を促進し、黒泥の発達を妨げる。有機物の蓄積が少ないため、表層水のDOは比較的高い。

更に、有機物の蓄積は土壌Ehと深く関係している。土壌の嫌気状態は、微生物の嫌気呼吸によって生成されるため、有機物の蓄積の結果、湿潤土は還元される(Ponnamperuma 1972)。

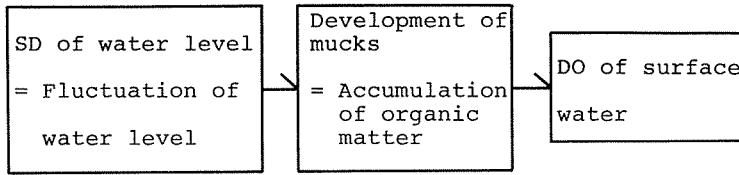


Fig. 10. Cause-result relationships among correlated factors in the Mobara-Yatsumi marsh.

以上のように本湿原の植生は、平均水位とSDという2つの要因によって調節されているものと思われる。図 11 はこれら2要因上での各植生型の分布を示している。SDの大きさの違いによって、2通りの植生型推移が平均水位低下に沿って認められる。SDが小さいところでは、ヨシ沼沢Ⅰ→野地坊主湿原という推移が、また高いSDのもとでは、ヨシ沼沢Ⅱ→禾本湿原→混生湿原→禾本-広葉草本湿原という推移がそれぞれ認められた。Tansley (1938)の指摘によると、水位の低下に伴う植生変化は湿生遷移を反映するとされているが、これによれば上記の2通りの植生型推移は、この湿原の遷移を反映していると考えられる。

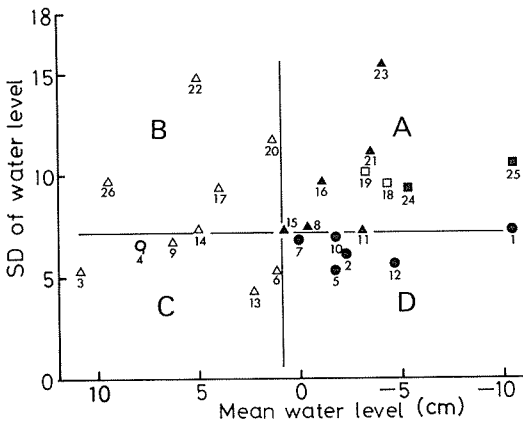


Fig. 11. Situation of vegetation types against two statistics of water levels in the Mobara-Yatsumi marsh. A: grassy meadow, mixed meadow and grass-forb meadow, B: reed swamp II, C: reed swamp I, D: tussock meadow.

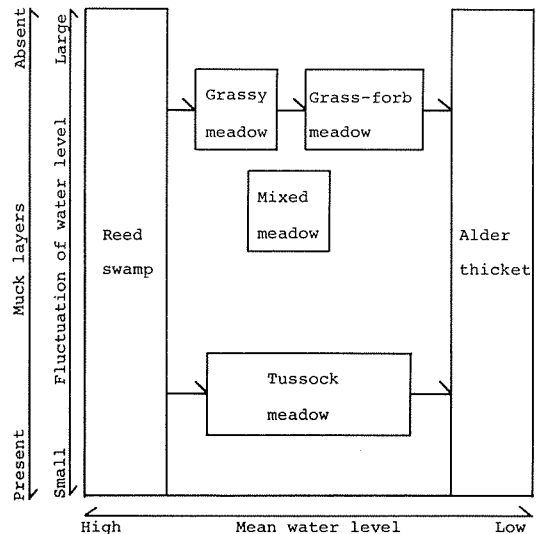


Fig. 12. A schematic representation of marsh types in relation to the environmental factors in the Mobara-Yatsumi marsh.

図12は本研究の結果から推察される植生型の遷移過程を示している。水位変動が小さく発達した黒泥がみられる場所では、ヨシ沼沢から野地坊主湿原に、そしてさらにハンノキ湿生林への遷移が起きるものと思われる。野地坊主湿原の中には、嫌気的な高密度黒泥層がカモノハシ野地坊主下や裸地に分布している。このような嫌気土壌中では、有機酸、ガス状炭化水素、二酸化炭素、硫化物等多くの植物にとって有害な物質が嫌気性微生物によって生成される(Russell 1972)。このような嫌気条件下で生育する植物は、根から酸素を拡散することによって、嫌気土壌の有害効果を無効化する能力を持っている(Armstrong 1964, Armstrong and Boatman 1967)。野地坊主の緑の土壌は、周辺の裸地より酸化傾向にあり、多くのカモノハシの生根を含んでいた。さらに野地坊主から離れるにつれ、土壌のEhが低下したが、この低下傾向は含有される生根量の減少と密接に関係していた。これらの事実から、カモノハシ根系による土壌酸化作用によって、嫌気土壌中の有害物質の無効化が効果的に行われていることがうかがえる。

1973~1983年の観察期間中、野地坊主湿原内で植物の侵入による裸地の減少などの遷移的变化はみられなかった。すなわち、黒泥層が形成され、嫌気的な条件が維持されているために、これによる障害を回避できるカモノハシの優占する野地坊主湿原が安定相の状態を維持しているものと思われる。

水位変動が大きく黒泥の未発達な研究地域東部の水田休耕地では、ヨシ沼沢→禾本湿原→禾本一広葉草本湿原という遷移が推定される。このうち、禾本一広葉草本湿原では、多くのハンノキ幼稚樹がみられることから、禾本一広葉草本湿原からさらにハンノキ湿生林への遷移が期待される。なお、図12では、混生湿原は、禾本湿原と禾本一広葉草本湿原の間に位置するが、混生湿原中には野地坊主湿原に特徴的な種と禾本湿原の優占種が混生し、他の水田休耕地植生とは種組成的に異質である。このため上記の遷移系列から除外されるものとみなされる。

チガヤとチゴザサがこれらの水田休耕地植生での共優占種であった。チガヤやチゴザサの根や地下茎を多量に含んだ群落内の黒褐色砂壤土は、裸地の褐色砂壤土よりも還元傾向にあったため、両種の土壌酸化能力は乏しいものと思われる。

チゴザサ群落は、暖温帯における自然状態の湿原植生のひとつである(下田 1980)が、本湿原東部の植生が完全な自然植生であることを断言することはできない。本湿原東部では、人為的擾乱からの自然植生の回復過程において、場所間の水位の違いが各植生型の成立を決定したものと考えられる。このような回復過程は、現在でも裸地で観察され、10年間に裸地は湿潤部でチガヤやチゴザサに、湛水部ではヨシやヒメガマに被われ、徐々に減少しつつある。

5 美々湿原

5・1 調査地の概況

美々湿原(42°42'N, 141°42'E)は北海道苫小牧市勇払原野の北部に位置する美々川流域に発達した長さ12 km、幅8 kmの湿原である。本湿原は海岸から8 km内陸に位置し、標高は1~7 mである。

湿原から南東12 kmに位置する苫小牧測候所の1946~1975年の気象資料によると、この地方の平均年降水量は1302 mmであり、月別平均気温は-4.6℃(1月)~20.4℃(8月)である。

美々湿原の表層地質は、樽前火山の新期火山灰によって構成されている。最上層は厚さ40~50 cmの樽前-a層であり、第2層は厚さ1 mの樽前-b層である。前者は1739年に、後者は1667年にそれぞれ降灰したものである(北海道火山灰命名委員会 1972)。現在湿原には降灰後250年間に堆積した厚さ20~40 cmの泥炭が樽前-a層上に分布している。

調査地域は次の3地域に設定された(図13)。(1)美々川中流域にある美沢地域(M)、(2)美々川の終末をなすウトナイト沼を取り囲むウトナイト地域(Ua, Ub, Uc, Um) (3)美々川の支流のひとつであるトキサタマッ

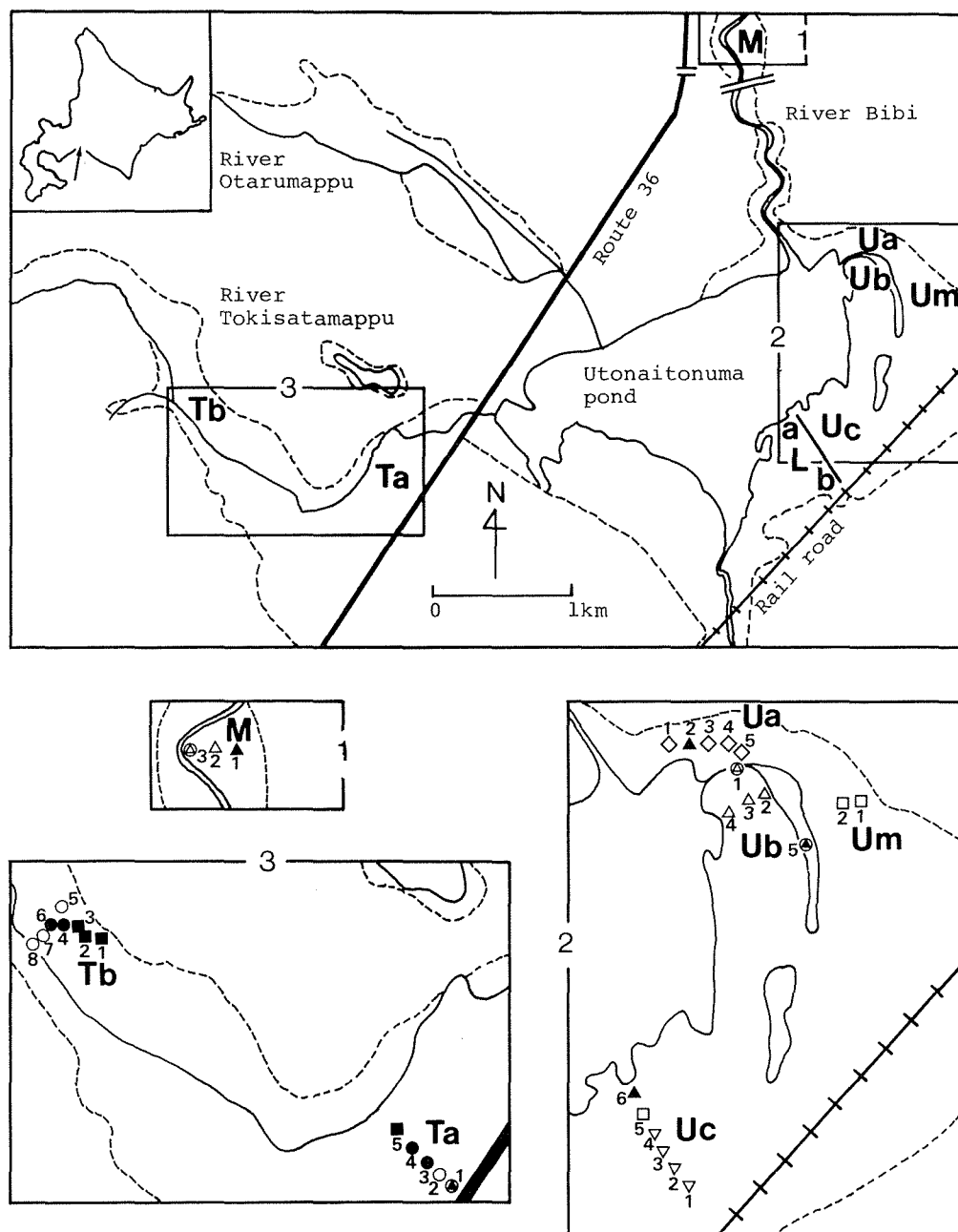


Fig. 13. Study area of the Bibi fen. Ta, Tb, M, Ua, Ub, Uc, Um and B : station code, L(a-b) : transect line. Broken lines mean the margin of fen area. Symbols show the vegetation type ; ○ : reed swamp, ⊙ : emerged macrophyte community, ● : medium sedge fen, ⊙ : short sedge fen, △ : creeping sedge fen, ▲ : grassy fen, ▽ : short herb fen, □ : moss flush, ◇ : tall herb meadow, ■ : alder thicket.

ブ川流域のトキサタマップ地域(Ta, Tb)。

これらの3地域のうち、トキサタマップ地域はWheeler (1984)のいう谷湿原に属し、美沢地域とウトナイト地域は氾濫原湿原にそれぞれ属する。

各湿原の辺縁部はハンノキ湿地林で占められ、湿原内部はスゲやイネ科草本の優占する草原となっている。この草原の優占種はウトナイトや美沢ではツルスゲとイワノガリヤスであるが、トキサタマップではムジナスゲとヤチスゲである。他にミズゴケ優占群落は湿原の辺縁部などで小規模にみられる。抽水植物群落は、流路沿いではヨシやヤラメスゲが優占し、湿原内の小池ではミツガシワが優占する。

5・2 結果

5・2・1 植生

調査地域の植生型は、相観上10型に分類される(矢部・伊藤 1982)。各植生型の命名のうち、「大形」、「中形」、「小形」、はそれぞれ群落高100~150 cm, 80~100 cm, 50 cm程度とする。

A) 沼沢地植生(Aquatic vegetation)

1. ヨシ沼沢(Reed swamp)：河川の辺縁部に分布するヨシ優占群落。
2. 抽水植物群落(Emerged macrophyte community)：湿原内の小池に分布するミツガシワ(*Menyanthes trifoliata* Linn.)優占群落。コタヌキモ(*Utriculata intermedia* Heyne)とエゾノヒツジグサ(*Nymphaea tetragonia* Georgi var. *tetragonia*)が群落中に高頻度で出現する。

B) 低層湿原(Fen)

3. 中形スゲ湿原(Medium sedge fen)：ムジナスゲ(*Carex lasiocarpa* Ehrh. var. *occultans* (Franch.) Kukenth.)優占群落。ミツガシワ、ヨシ、ヤチスゲ(*Carex limosa* Linn.)、ノハナショウブ(*Iris ensata* Thunb. var. *spontanea* (Makino) Nakai), などが高頻度で出現する。
4. 小形スゲ湿原(Short sedge fen)：ヤチスゲが優占し、ムジナスゲ、ヨシ、サギスゲ(*Eriophorum gracile* Koch), ミツガシワとエゾノヒツジグサが高頻度で出現する。
5. つるすげ湿原(Creeping sedge fen)：匍匐性のスゲであるツルスゲ(*Carex pseudocuraica* Fr. Schm.)が優占する群落。ミズオトギリ(*Triadenum japonicum* (Blume) Makino) やヨシが高頻度で出現する。
6. 禾本湿原(Grassy fen)：イワノガリヤス(*Calamagrostis langsdorffii* (Link) Trin.)が優占する群落。ツルスゲ、ムジナスゲ、ミズオトギリとクロバナロウゲ(*Potentilla palustris* (Linn.) Scopoli)が高い頻度で出現する。
7. 小形広葉草本湿原(Short herb fen)：この群落は広葉草本植物であるミズオトギリ、クロバナロウゲ、ツボスミレ、ケアキノウナギツカミ(*Polygonum sieboldii* Meisn. var. *sericeum* Nakai)とナガバノウナギツカミ(*Polygonum hastato-sagittatum* Makino), およびスゲ属植物のツルスゲ、ムジナスゲとオオアゼスゲ(*Carex thunbergii* Steud. var. *appendiculata* (Trautv.) Ohwi)によって構成される。

5つの低層湿原植生型のうち、中形スゲ湿原と小形スゲ湿原はトキサタマップに分布し、ツルスゲ湿原と禾本湿原はウトナイトと美沢に分布していた。また小形広葉草本湿原はウトナイトだけにみられた。

C) 辺縁植生(Marginal vegetation)

8. ミズゴケ湿原(Moss flush)：ヒメミズゴケ(*Sphagnum fimbriatum* Wils. in Hook.)あるいはオオミズゴケ(*Sphagnum palustre* Linn.)が密生している群落。構成種数が多く、エゾイソツツジ(*Ledum palustre* Linn. var. *diversipilosum* Nakai), ノリウツギ(*Hydrangea paniculata* Siebold), モウセンゴケ(*Doroserot rotundifolia* Linn.), ヒメシロネ(*Lycopus maackianus* (Maxim.) Makino)とヒメ

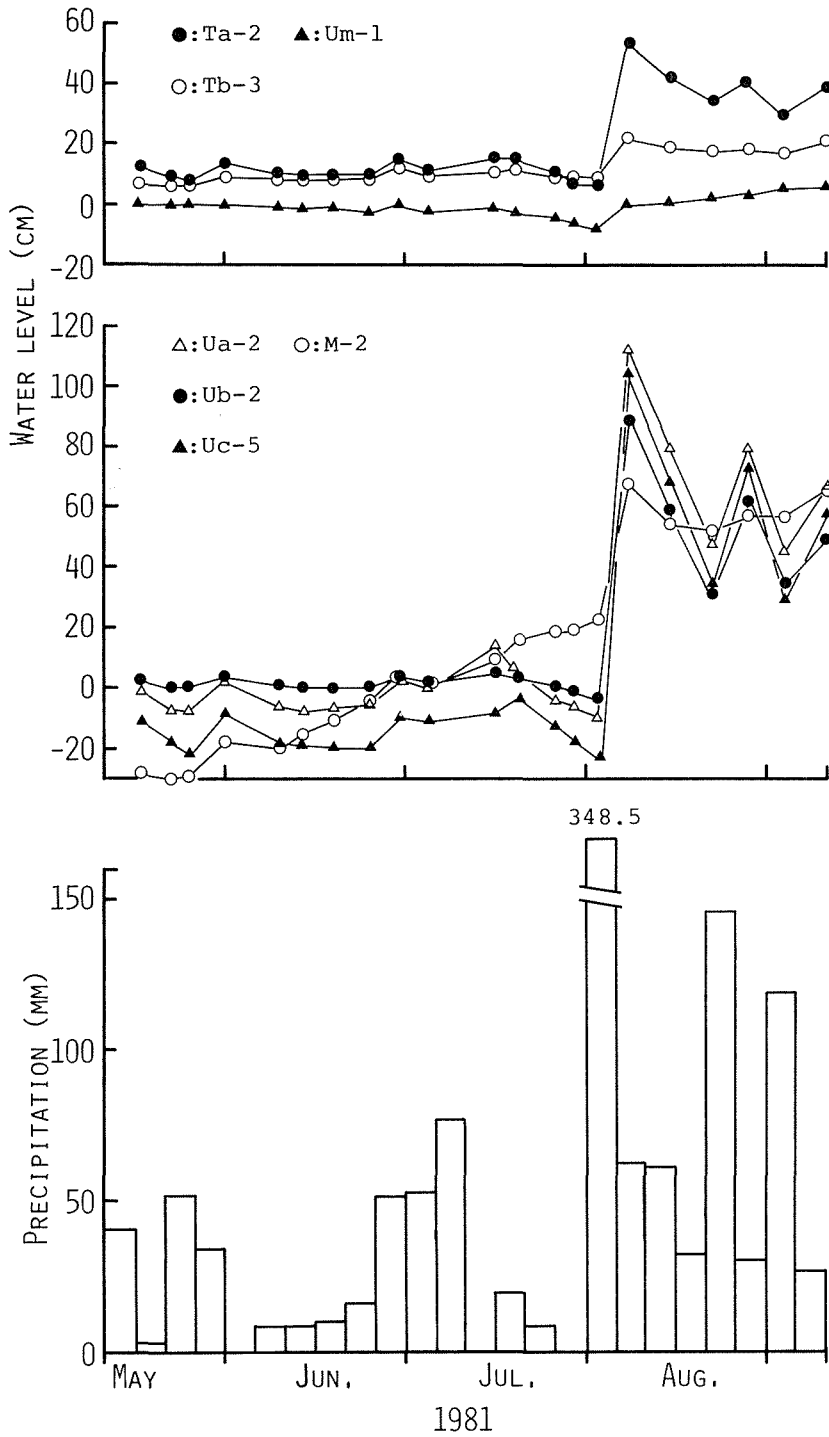


Fig. 14. Seasonal fluctuation of water level and precipitation in the Bibi fen. Precipitation is based on the data of Tomakomai weather station.

Table 4. Water level and qualities of surface water at stations of the Bibi fen. Streaminess ; 0 : standing, 1 : moving.

Vegetation	Vegetation type	Station	Conductivity ($\mu S/cm$)		pH			DO (mg/l)		Streami-ness	water level	
			Jul. 1981	Jul. 1982	Jul. 1981	Jul. 1982	Sep. 1982	Jul. 1981	Sep. 1982		Mean(cm)	SD(cm)
Aquatic	Reed swamp	M-3	97.7	90.6	6.79	6.52	6.82	3.97	6.10	1	23.4	35.8
		Ub-1	112.7	155.3	7.23	6.70	6.60	8.65	6.26	1	29.5	30.4
	Medium sedge fen	Ta-2	72.5	72.8	6.91	6.67	6.49	7.13	5.15	1	19.0	14.2
		Tb-5	65.2	80.1	6.90	6.53	7.09	4.75	6.28	1	12.0	4.9
Fen	Short sedge fen	Tb-7	67.8	71.2	6.72	7.00	6.69	6.32	6.42	1	16.6	5.0
		Tb-8	67.9	73.5	6.72	6.99	6.69	6.68	7.52	1	15.2	5.8
	Creeping sedge fen	Ta-3	75.6	72.8	6.94	6.51	6.70	7.60	8.19	1	20.0	13.5
		Ta-4	74.5	75.6	6.99	6.51	6.41	7.74	5.09	1	19.2	12.6
	Grassy fen	Tb-4	47.0	70.9	6.19	6.52	6.81	2.54	0.28	0	9.7	4.8
		Tb-6	64.7	82.4	8.40	6.81	8.21	13.78	13.64	1	25.8	4.8
	Moss flush	Um-1	120.4	138.3	6.99	6.60	6.12	—	—	0	-0.6	3.3
		Um-2	94.5	116.3	6.80	6.36	6.11	—	—	0	1.3	3.8
	Marginal vegetation	Ua-1	—	—	—	—	—	—	—	—	-31.2	35.9
		Ua-3	—	—	—	—	—	—	—	—	-18.6	34.2
	Tall herb meadow	Ua-4	—	—	—	—	—	—	—	—	-18.2	30.6
		Ua-5	—	—	—	—	—	—	—	—	-17.1	29.7

シダ(*Lastrea thelypteris* (Linn.) Bory)が高頻度で出現する。

9. 大形広葉草原(Tall herb meadow) : ナガボノシロワレモコウ(*Sanguisorba*

tenifolia Fisch. var. *alba* Trautv. et Mey.)とヒメシダが共優占種であり、ムジナスゲ、ヨシ、イワノガリヤスとツルスゲも高頻度で出現する。この草原は、ウトナイトと美沢に分布し、生育地の一部は、整地跡であり、刈り取りによる攪乱も受けている。

10. ハンノキ低木林(Alder thicket)：樹高2～3mの矮性ハンノキ林。ヒメシダ、ムジナスゲ、ホザキシモツケ(*Spirae salicifolia* Linn.)とヨシが高頻度に出現する。

5・2・2 水位

水位測定に先立ち、1981年5月上旬、測定管を各調査定点に埋め込んだ。測定は1981年5月16日～9月10日の間、約5日間隔で行われた。

1981年8月4日から5日にかけての集中豪雨によって、いくつかの調査地点での水位測定が不可能となった。このような欠測値は直線回帰によって推定した。

水位は、ウトナイト(Ua, Ub, Uc)や美沢(M)では降雨量と対応して大きく変動した(図14)。一方、トキサタマップ(Ta, Tb)やウトナイトの辺縁部(Um)では、降雨量の変動にかかわらず、安定した水位が観測された。8月上旬にこの地域を襲った集中豪雨によって、Ua, Ub, UcとMの定点では水位が45～120cm上昇したが、同じ時期、Ta, TbとUmの定点での水位上昇は10～50cmにすぎなかった。

表4に示されたように、平均水位は沼沢地植生で最も高く、低層湿原で中間値を示し、辺縁植生で最も低かった。辺縁植生のうちでは、大形広葉草原の平均水位がミズゴケ湿原やハンノキ低木林と比べ、著しく低かった。

調査定点ごとの水位の標準偏差値(SD)は、中形スゲ湿原、小形スゲ湿原とハンノキ低木林で小さく、つるすげ湿原、禾本湿原、小形広葉草本湿原と大形広葉草原で大きかった。SD値は抽水植物群落やミズゴケ湿原では定点間で大きな違いがあった。ヨシ沼沢のSD値は大きかった。

5・2・3 表層水の水質

表層水のDOは2回(1981年7月18日と1982年9月5日)、pHは3回(1981年7月18日、1982年7月4日、1982年9月5日)、電導度は2回(1981年7月18日と1982年7月4日)、それぞれすべての地点で測定が行われた(表4)。

電導度は、トキサタマップのすべての定点(Ta, Tb)で低かった(45～90 $\mu\text{S}/\text{cm}$)。一方、ウトナイト(Ua, Ub, Uc, Um)と美沢(M)では、1980年7月に測定された4定点M-1, Uc-2, 5, 6(40～70 $\mu\text{S}/\text{cm}$)を除き、75～170 $\mu\text{S}/\text{cm}$ という高い値を示した。

pHとDOは表層水の流動性と密接な関係を持っていた；流動水は停滞水に比べ高いpH値とDO値を示した。沼沢地植生や、中形スゲ湿原、小形スゲ湿原では表層水は流動しており、pHやDOは高かった。一方、つるすげ湿原、禾本湿原、小形広葉草本湿原と辺縁植生では、停滞水が低いpHとDOを示した。

5・2・4 泥炭層の厚さと最下層の分解度

Table 5. Decomposition grade and thickness of peat in the Bibi fen.

Vegetation type	Decomposition grade								Thickness	
	H ₃	H ₄	H ₅	H ₆	H ₇	H ₈	H ₉		Mean (cm)	Range (cm)
Medium sedge fen	1	3	—	—	—	—	—		55.0	30-110
Short sedge fen	2	2	—	—	—	—	—		44.5	38-55
Alder thicket	3	—	—	—	—	—	—		42.3	33-56
Creeping sedge fen	—	1	—	—	—	—	3		39.8	28-45
Grassy fen	1	1	—	—	—	1	—		26.3	8-39
Short herb fen	—	1	—	1	—	1	1		20.1	12.5-26
Reed swamp	—	—	2	—	—	—	—		43.0	36-50
Emerged macrophyte community	—	2	—	—	—	—	—		25.5	25-26
Moss flush	1	1	—	—	—	—	1		27.3	20-41
Tall herb meadow*	—	—	—	—	—	—	—		25.5	25-26

* Orgnic soil layer is composed of black mud.

表5に示されているように、トキサタマップの中形スゲ湿原、小形スゲ湿原とハンノキ低木林では最下層の泥炭の分解度はひくかった(H_3-H_4)。一方、ウトナイトと美沢のつるすげ湿原のうちの3定点、禾本湿原のうちの1定点、小形広葉草本湿原のうちの3定点では、泥炭は高い分解度を示した(H_6-H_9)。

泥炭の厚さは、中形スゲ湿原、小形スゲ湿原とハンノキ低木林では、つるすげ湿原、禾本湿原と小形広葉草本湿原より厚かった。

沼沢地植生の2つの植生型のうち、ヨシ沼沢の泥炭は抽水植物群落の泥炭より厚く分解度が高かった。ミズゴケ湿原の泥炭の厚さと分解度は、定点間でまちまちであった。大形広葉草本では、有機質土壌は泥炭ではなく、黒泥であった。

5・2・5 酸化還元電位

1981年7月～8月、低層湿原内の14定点で深さ5～30 cmの土壌の酸化還元電位を測定した(表6)。表中の電位はpH7に補正したEh7値を示している。トキサタマップの中形スゲ湿原や小形スゲ湿原では、深さ5～30 cmのEh7値はすべて400～500 mVという酸化的な値を示した。一方ウトナイトや美沢に分布するつるすげ湿原、禾本湿原と小形広葉草本湿原では、3定点M-1、M-2、Ub-2で350～600 mVという酸化的な値を示したが他の5定点では、深さ5 cmのEh値が-200～200 mVであり、表層層が還元傾向にあることがわかった。

Table 6. Oxidation-reduction potential (Eh7) of peat in the Bibi fen.

Flood-plain fen						Valley fen					
Vegetation type	Station	Depth (cm)				Vegetation type	Station	Depth (cm)			
		5	10	20	30			5	10	20	30
Creeping sedge fen	Ub-2	396±16	361±84	417±4	359±70	Medium sedge fen	Ta-2	450±26	496±24	470±18	505±11
	Ub-3	-7±61	351±1	327±1	347±18		Tb-5	431±48	483±50	425±50	448±74
	M-2	504±81	564±38	581±6	592±1		Tb-7	424±45	408±52	403±49	433±75
	Ua-2	-198±16	-188±51	10±62	127±170		Ta-3	382±15	384±62	385±26	300±
Grassy fen	Uc-6	177±31	65±46	374±16	395±3	Short sedge fen	Ta-4	454±23	496±3	405	373
	M-1	407±17	427±7	545±35	—		Tb-4	474±3	506±4	488±16	522±2
	Uc-1	-38±61	-39±66	368±28	393±66						
Short herb fen	Uc-3	6±139	64±11	389±56	475±51						

5・2・6 オーディネーション

図15はオーディネーションの結果を示している。図15-A中のオーディネーション第一軸 X_1 は、沼沢地植生から辺縁植生と低層湿原にかけての植生型変化を反映した。第二軸 X_2 は、軸の負側から正側にかけて、辺縁植生については大形広葉草原→ハンノキ低木林→ミズゴケ湿原という植生型配列をした。 X_2 上で低層湿原各植生型間の差は少なかったが、小形スゲ湿原と中形スゲ湿原を示すプロットは正側に配列された。沼沢地植生を示すプロットは0点付近に配列された。

図15-Bにおいて、第三軸 X_3 上では、トキサタマップに分布する中形スゲ湿原、小形スゲ湿原とハンノキ低木林が正側に配列された。

第四軸 X_4 上では、軸上負から正にかけて、低層湿原と沼沢地植生については、小形広葉草本湿原→禾本湿原とつるすげ湿原→ヨシ沼沢と抽水植物群落→中形スゲ湿原→小形スゲ湿原という植生型変化が反映され、辺縁植生については、ハンノキ低木林→ミズゴケ湿原→大形広葉草原の変化が反映された。

本湿原における植生分布を規定する重要な環境要因を抽出するため、オーディネーション軸と各環境要因間の相関係数を求めた(表7)。なお、土壌Eh7値については、測定定点数の不足のため、この解析から除外した。表中にみられるように、 X_1 は平均水位とのみ強い正の相関を示し、他要因との相関は弱かった。 X_2 は

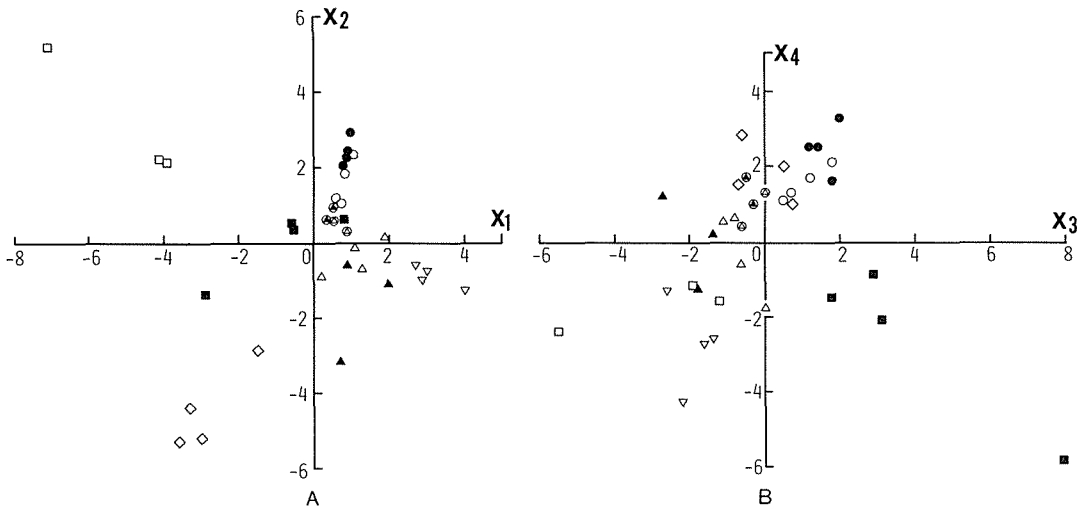


Fig. 15. Stand ordination of 34 stations in the Bibi fen against axes X_1 and X_2 (A), and axes X_3 and X_4 (B). Contribution ratio: 12 % (X_1), 11 % (X_2), 10 % (X_3), and 10 % (X_4). Symbols in the figure mean the vegetation types presented in Fig. 13.

Table 7. Correlation coefficients between ordination axes and environmental factors in the Bibi fen.

	X_1	X_2	X_3	x_4	Sample size
Mean water level	0.589****	0.564****	0.026	0.009	34
SD of water level	0.224	-0.619****	-0.509***	-0.014	34
Conductivity (Jul. 1981)	0.016	-0.032	-0.452**	0.010	30
Conductivity (Jul. 1982)	-0.137	-0.155	-0.346*	-0.208	30
Decomposition grade of peat	0.237	-0.312*	-0.385**	-0.313*	30
Thickness of peat	0.024	0.204	0.336*	0.262	30
Streaminess	0.155	0.362**	0.232	0.670****	30
pH (Jul. 1981)	-0.197	0.454**	0.072	0.539***	30
pH (Jul. 1982)	0.144	0.213	-0.011	0.302	30
pH (Sep. 1982)	0.036	0.244	0.459**	0.488***	30
DO (Jul. 1981)	-0.287	0.548***	0.235	0.592***	26
DO (Jul. 1982)	-0.052	0.562***	-0.068	0.652****	24

* : $p < 0.10$, ** : $p < 0.05$, *** : $p < 0.01$, **** : $p < 0.001$.

次の要因と強い相関を示した：平均水位，SD，泥炭の分解度，表層水の流動性，1981年7月のpHとDO。 X_3 はSD，電導度，泥炭の分解度，泥炭の厚さと1982年9月のpHに対し強い相関を示した。 X_4 は表層水の流動性，pH，DOと泥炭の分解度に対し強い相関を示した。 X_4 と1982年7月のpHの相関係数は統計的に有意ではなかったが，比較的大きかった($r=0.302$)。

結果として，本湿原の植生分布に影響を与える要因として，平均水位，SD，電導度，泥炭の分解度および厚さ，表層水の流動性，pHとDOがあげられた。

次にこれらの環境要因相互の関係を調べるために，要因間の相関係数を求めた(表8)。この結果，これらの要因は互いに密接な相関をもつ2つの要因群に分けられることがわかった；(1)平均水位，および表層水の流動性，pHとDOの要因群，(2)SD，電導度，および泥炭の分解度と厚さの要因群。

Table 8. Correlation coefficients among environmental factors of the Bibi fen. P : positive correlation, N : negative correlation, ns : not significant. Number attached on P and N shows significant level; 1 : $p<0.10$, 2 : $p<0.05$, 3 : $p<0.01$, 4 : $p<0.001$.

	I	II-1	II-2	II-3	III-1	III-2	IV	V	VI-1	VI-2	VII	VIII
I Streaminess												
II-1 pH (Jul. 1981)	4P											
II-2 pH (Jul. 1982)	3P	2P										
II-3 pH (Sep. 1982)	3P	4P	ns									
III-1 DO (Jul. 1981)	4P	4P	3P	4P								
III-2 DO (Sep. 1982)	4P	4P	4P	4P	4P							
IV Mean water level	4P	2P	3P	2P	3P	4P						
V SD of water level	ns	1N	ns	3N	2N	ns	ns					
VI-1 Conductivity (Jul. 1981)	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	1P				
VI-2 Conductivity (Jul. 1982)	ns	ns	ns	ns	2N	ns	ns	1P	4P			
VII Decomposition grade of peat	2N	ns	ns	3N	ns	ns	ns	4P	1P	ns		
VIII Thickness of peat	2P	ns	ns	ns	ns	ns	ns	1N	ns	1N	ns	

各要因群のうち最も影響力の強い要因は、オーディネーション軸との相関の強さから判断すると平均水位とSDであることがわかる。次の項で述べられるように、水位のSDはトキサタマップ(谷湿原)とウトナイト及び美沢(氾濫原湿原)の違いを説明する要因であり、平均水位は各々の湿原内での植生型の分布を規制する要因である。

5・2・7 植生と水位

図16は平均水位とSD上の34定点の分布を示している。水位変動の小さな地域 ($SD<20\text{ cm}$) では、平均水位の低下に伴う次のような植生変化が認められた：抽水植物群落→小形スゲ湿原→中形スゲ湿原→ハンノキ低木林。一方、水位変動の大きい地域 ($SD>20\text{ cm}$) では、抽水植物群落→つるすげ湿原と小形広葉草本湿原→禾本湿原→大形広葉草原という植生変化がみられた。

ヨシ沼沢とミズゴケ湿原は、生育地が特殊であり、上述の植生変化から除外した。

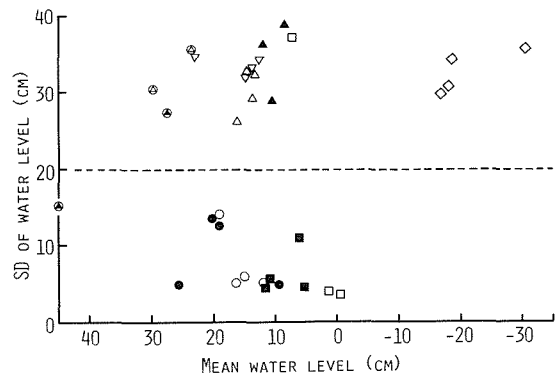


Fig. 16. Situation of vegetation types on the mean and SD of water levels in the Bibi fen. Symbols are the same as in Fig. 13.

5・2・8 ウトナイトの氾濫

定点M, Ua, UbとUcでみられた大きなSDはこれらの定点での氾濫の起こりやすさも反映している。図17は1969～1981年の年間降水量とウトナイト沼の標高で表した年別最高、平均と最低の水位の変化を示している。平均水位と最低水位は1969年から1977年まで低下し続け、1977年に最低となった。その後、再び

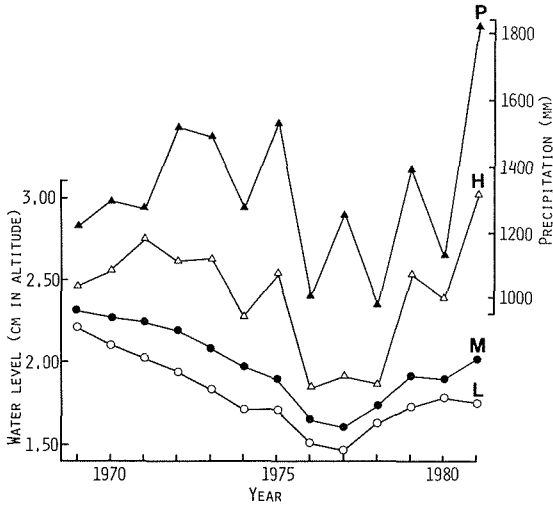


Fig. 17. Yearly change of water level in Utonaitonuma pond and precipitation. P: precipitation, H: highest water level, M: mean water level, L: lowest water level. Precipitation was according to the records of Tomakomai Weather Station in Tomakomai City, and water level was the data of Department of Public Works, Hokkaido (1969–1981). Number of no data days for water level from 1969 to 1981: 124, 4, 0, 34, 0, 35, 87, 3, 14, 92, 0, 18 and 29, respectively.

1978～1981年まで上昇し続けた。氾濫の規模を表す年間の最高水位は、明らかに降水量と相関があった。これは、この地域は、1年間の降水量のかなりの部分が、その年に1度ないしは数度起こる集中豪雨によってまかなわれているためである。

図18は、ウトナイト沼の水位と定点Ua-4、Ub-6とUc-5で測定された水位の関係を示している。図中に表されたように、ウトナイト沼の水位と定点の水位の関係は直線関係になる。この結果に基づき、ウトナイト(Ua, Ub, Uc)の各定点の水没日数を沼の水位から年ごとに推定した(図19)。1974, 1976, 1977と1978年を除き、調査地点は植物の生育期間中(5月～10月)毎年水没していた。特に調査が集中的に行われた1981年は、集中豪雨によって8月～9月の間、調査定点は48日間水没した。

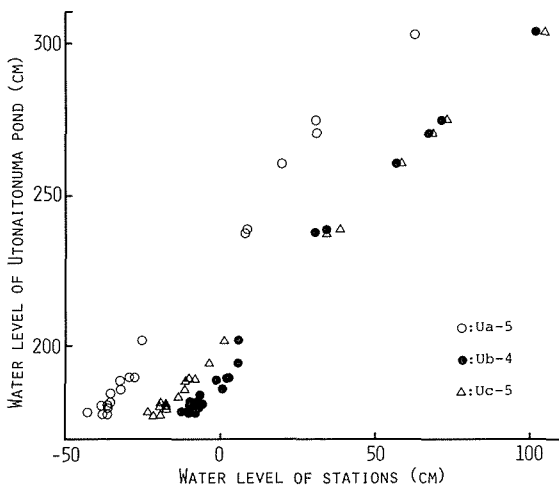


Fig. 18. Relation between water level in stations of Utonaito and that in Utonaitonuma pond.

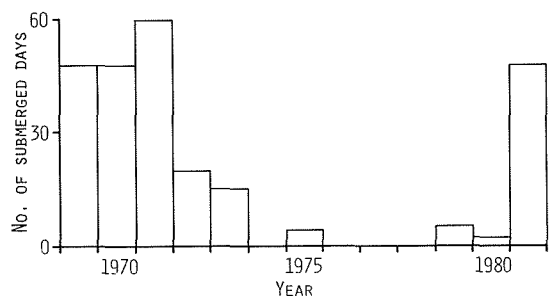


Fig. 19. Number of submerged days occurred in Utonaito between May and October. Submerged days mean the day when the water table depth is higher than 30 cm that is more than 75 % of stations in Ua, Ub and Uc. Number of no data days of water level for the estimation of submerged day from 1969 to 1981: 1 (1969), 35 (1974), 87 (1975), 3 (1976), 2 (1977), 14 (1978), 6 (1980) and 9 (1981).

5・2・9 氾濫による塩類の供給

ウトナイトと美沢の水没は、夏期から秋期におこる集中豪雨による美々川の氾濫によっておこる。この事は、氾濫により河川水中の可溶性塩類が湿原に供給されるということを示唆している。美々川の水質はトキサタマップより富栄養な状態であるが、これは両河川の流域から溶出するイオン量の違いによるためと思われる；総窒素含量や総リン酸含量および電導度は、明らかに美々川の方がトキサタマップ川より高かった(表9, 表10)。

Table 9. Total nitrogen and phosphate concentration in water of the Bibi river and the Tokisatamappu river from May to December 1981. Data was based on Department of Living Environment, Hokkaido (1982).

		Total Nitrogen (mg/l)			Total Phosphate (mg/l)		
		Mean	Range	Number of sample	Mean	Range	Number of sample
Bibi River	Middle	0.93	0.21-1.50	15	0.031	0.016-0.067	15
	Lower (Utonaitonuma pond)	0.91	0.21-1.90	14	0.040	0.012-0.023	14
Tokisatamappu River	Upper	0.70	0.21-1.10	5	0.017	0.012-0.0623	6
	Lower	0.43	0.09-0.83	5	0.018	0.003-0.056	5

Table 10. Conductivity of water in the Bibi river and the Tokisatamappu river.

		Conductivity ($\mu\text{S}/\text{cm}$)			
		Mean	Range	Sample size	
Bibi River	Middle	97.8	90.9-111.5	3	Jul. 1980*
	Lower (Utonaitonuma pond)	120.4	93.6-166.5	6	Jul. 1980*
Tokisatamappu River	Upper	87.5	—	1	Jul. 1980*
	Middle	66.4	64.7-67.8	4	Jul. 1981
	Lower	86.5	75.5-95.7	2	Jul. 1981

*: based on the data of Department of Living Environment, Hokkaido (1982).

1981年7月と1982年7月の電導度をみると(図20)、電導度は美々川水系のM, Ua, UbとUmで高く、トキサタマップ川水系のTaとTbで低かった。またウトナイト沼下流側のUcでは中間値をしめした。これは、頻繁に起こる氾濫によって供給される河川水の塩類濃度の違いによるものである。

1981年8月の氾濫によって明らかに電導度が上昇した例としてM-1があげられる。M-1では氾濫前電導度は47.8 $\mu\text{S}/\text{cm}$ と低かったが、美々川河川水の流入によって117.4 $\mu\text{S}/\text{cm}$ まで上昇している。

他の定点でも1982年7月の電導度の方が高い値を示した。しかしながら電導度の年間変動や季節変動が大きいこと、および1980年にも氾濫が起きていることから、1982年7月の電導度の上昇が1981年の氾濫のためであるとみなすことはできない。

5・2・10 浮上泥炭上のハンノキ低木林

1981年8月の洪水時、ウトナイトは水深1m以上水没した。この時はほとんどの湿生植物は水没による被害を受けたが、ツルスゲは葡萄茎を水面上に伸ばし、水没による被害から回復した。

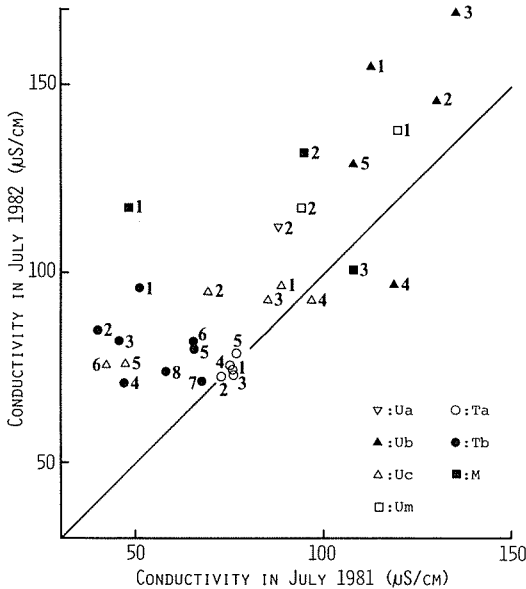


Fig. 20. Changes in conductivity of surface water between July 1981 and July 1982 in the Bibi fen. Station number is superimposed on the Figure.

ウトナイトの一部の地域では、泥炭が水面の上昇とともに下層の火山礫から離れ浮上した。このため浮上泥炭上の植物は、水没から免れた。Ucの定点に沿って泥炭層の厚さを測定した(図21)。泥炭の浮上は、ウトナイト沼の岸側にみられ、その厚さは25 cm以上であった。

Ucの周辺では、パッチ上のハンノキ低木林がウトナイト沼岸側に分布している。ハンノキ低木林のパッチの大きさは25~2,400 m²とまちまちであり、パッチの大きさとパッチ内で最大のハンノキの樹高の間には強い相関があった(図22)。このことから、最大のハンノキが最初に定着したと仮定すれば、パッチの大きさは時間とともに拡大したことがうかがえる。

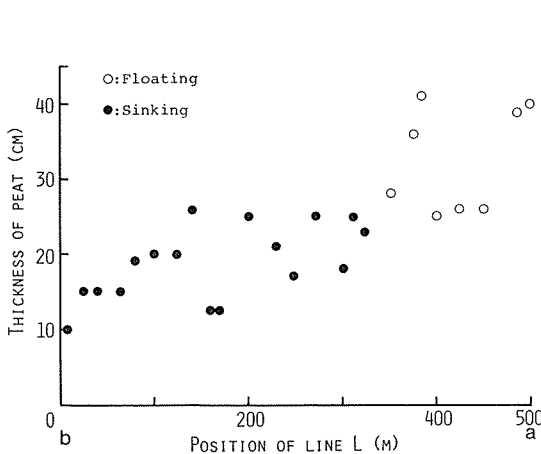


Fig. 21. Relationship between thickness of peat and distribution of floating peat mat in Utonaito along L(a-b) presented in Fig. 13.

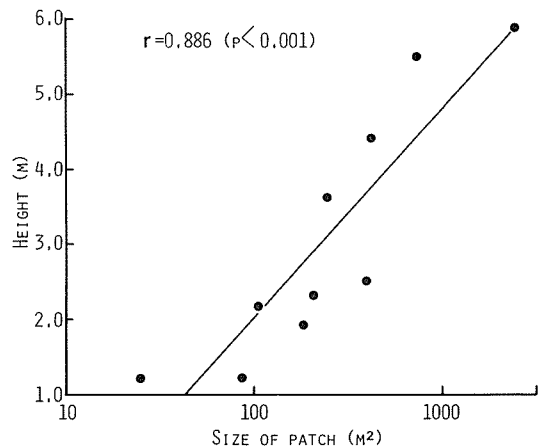


Fig. 22. The size of alder thicket patch and maximum height of *Alnus japonica* around Uc in Utonaito.

1985年9月の氾濫時、これらのハンノキ林パッチとその周囲で泥炭の浮上が確認された。このような浮上

泥炭上では、水没に耐えることができないヒメミズゴケやハンノキの若い実生(Clymo and Hayward 1982, Green 1967)が、泥炭の浮上によって水没から免れ、ツルスゲやイワノガリヤスとともに頻繁に出現していた(表11)。定点Uc-5は、浮上泥炭上にみられるミズゴケ湿原のひとつである。

洪水時、ハンノキの実生は泥炭とともに浮上したが、樹高2m以上で泥炭層下の火山礫に根を張ったハンノキは浮上しなかった。これらの2m以上のハンノキは根圏の水没に耐えることができ、枯死することはなかった。

Table 11. Patches of alder thicket distributed around Uc of the Utonaito

Patch code	Patch size (m ²)	<i>Alnus japonica</i>			Seedling ¹⁾	Coverage of <i>Sphagnum</i> (%)	Dominant plants ²⁾ in herb layer Coverage (%)
		Coverage (%)	Maximum height (m)	Basal diameter (Min.-Max;cm)			
1	19×13	80	3.6	18-20	+	2	Cl(100), Lt(40)
2	30×24	60	5.5	19-19	++	40	Cl(70), Sf(40)
3	57×42	60	5.9	29-40	++	2	Cl(80), Pa(30)
4	26×16	60	4.4	13-15	++	50	Cl(90), Sf(50), Lt(40)
5	20×20	30	2.5	6-7	++	80	Sf(80), Lt(60)
6	13×8	70	2.3	6-6	++	50	Cl(60), Sf(50)
7	18×10	70	1.9	9-9	++	6	Cp(60), Cl(40)
8	5×5	50	1.2	3-4	++	45	Cp(30), Sf(40)
9	11×8	40	1.2	3-3	+	<1	Co(60), Cl(30)
10	16×13	60	2.3	5-6	+	0	Cp(70), Cl(50)

1) Seedlings less than 50 cm high. + : present, ++ : abundant.

2) Cl : *Calamagrostis langsdorffii*, Cp : *Carex pseudocuraica*, Lt : *Lastrea thelypteris*, Sf : *Sphagnum fimbriatum*, Co : *Carex lasiocarpa* var. *occultans*, Pa : *Phragmites australis*.

5・3 考察

本研究の結果、植生分布を規定する複数の環境要因が抽出され、それらの要因は次の2群に分類された：(1)平均水位および表層水の流動性、pHとDO、(2)水位のSD、電導度、および泥炭の分解度と厚さ。図23は要因間の因果関係を示している。

第一の要因群のうち、pHとDOは表層水の流動性によって調節されている。考層水が停滞している場合、泥炭中の植物根や微生物の呼吸によって溶存酸素が消費され(DOの減少)、これらの結果生じる水素イオンはその場所に蓄積する(pHの低下)；一方流動水中では、大気中の酸素が攪乱により溶けこみ(DOの増加)、また水素イオンも除去されるのでpHは中性を示す(Sparling 1966)。

平均水位もまたこれらの3要因と強い相関関係にあった。これらの相関は平均水位と流動性の密接な相関に由来しているものと思われる；本湿原では、表層水の流れはその水深が大きい場所で観察されるが、これは湿原表面の流水網が連続的なくば地に形成されているためである。

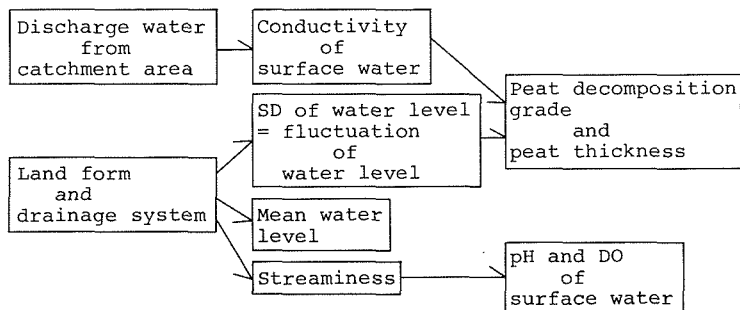


Fig. 23. Cause-result relationships among important factors in the Bibi fen.

従って、第一の要因群の中で最も重要な要因は、平均水位、表層水の流動性であると思われる。さらにこれらの2要因は、湿原の地形-水系によって支配されている。

第二の要因群の中で、各要因の値は氾濫原湿原（美沢とウトナイト）と谷湿原（トキサタマップ）の間で同調して変化していた。このうちSDは水位変動ばかりでなく氾濫の起こりやすさの指標ともなっている。一方、電導度値の違いは、湿原を涵養する河川間での富栄養レベルの違いによって支配されている。このため氾濫によって美々川の富栄養な水が供給されるために氾濫原湿原の電導度が上昇するというものを除けば、SDと電導度の間に因果関係は存在しないものと思われる。

泥炭の特性はSDと電導度の両方によって支配されているものと思われる。泥炭の分解は水位変動（SD）が大きいとより深いところにまで多くの酸素が供給されるため（Ingram 1967）促進され、また富栄養な状態（高い電導度）でも促進される。一方水位変動が小さく、貧栄養な条件での泥炭の分解は抑制される。

泥炭の厚さとSDおよび電導度との因果関係については次のように考察される。美々湿原において、氾濫原湿原での薄い泥炭は、谷湿原の厚い泥炭より高い緻密度を示した。この地域では、泥炭の堆積は火山礫（樽前一a）降灰後250年間に起こっている。河川による流入物は極めて少量であること（北海道1980）から、泥炭はその場所に生育する植物遺体によるものと思われる。従って氾濫原湿原と谷湿原の泥炭の厚さの差は、その緻密度に支配されているものと思われる。

分解度の高い泥炭は、緻密度（容積重）が高くなるため（Clymo 1983, Walmsly 1977）、泥炭は分解の進行によって圧縮され薄くなる。

1981年の氾濫時、泥炭の浮上は氾濫原湿原のU₂とU₃で観察されたが、谷湿原ではみられなかった。この事実は泥炭の高い分解度と緻密化が浮上泥炭の形成に適していることを示している。

従って、第2の要因群のうち最も重要な要因は、SDと電導度であると思われる。このうちSDは湿原を成立させている地形-水系によって支配されており、また電導度は、それぞれの流域から流れ出す水のイオン含量の違いによって左右されている。

調査数が不十分なため、前述の要因間の因果関係の考察から除外されていた泥炭の酸化還元電位の測定結果は、氾濫原湿原の方が谷湿原に比べ、泥炭がより嫌気条件下におちいりやすいことを示している。これは

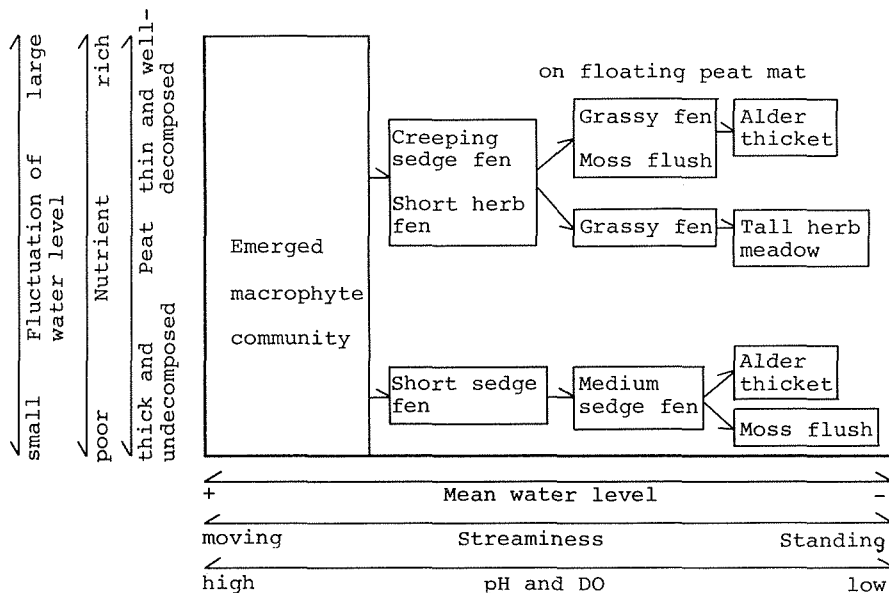


Fig. 24. Schematic representation of the distribution of vegetation types along the gradient of important factors in the Bibi fen.

富栄養な氾濫原湿原の泥炭中では、豊富な栄養塩によって嫌気性微生物の活性が高められるためであろう。

図 24 は、重要な環境要因上の植生型配置と、これから推定される遷移過程を示している。第 2 の要因群の差によって、2 通りの遷移過程が認められる。

谷湿原における安定した水位と貧栄養な条件では、抽水植物群落→小形スゲ湿原→中形スゲ湿原→ハンノキ低木林という遷移過程が認められる。ハンノキ低木林の立地環境と同じところには、ミズゴケ湿原も小規模に出現する。

氾濫原湿原における不安定な水位と富栄養な条件では、次のような異なる遷移過程が起きる、抽水植物群落→つるすげ湿原と小形広葉草本湿原→禾本湿原→大形広葉草原。このうち小形広葉草本湿原はつるすげ湿原と同じ水位の所に出現するが、ツルスゲの成長が抑制されているため、多数の広葉草本が優占している。大形広葉草原の立地の一部は整地跡であり、時々刈り取りも行われている。このような人為的干涉のため、禾本湿原から大形広葉草原への植生変化が通常の遷移を反映しているかどうか判断できない。

Tallis (1983) の指摘によると浮上泥炭の形成は、遷移を異なった過程に変更するという。ウトナイトでも浮上泥炭上では、つるすげ湿原から禾本湿原あるいはミズゴケ湿原へ、そしてさらにハンノキ低木林への遷移過程が推察される。

谷湿原と氾濫原湿原では、低層湿原の種組成が大変異なっている。栄養塩量の差が種組成の違いの原因のひとつであることが考えられる。氾濫もまた種組成に直接影響を与えている。氾濫時ツルスゲは新しい匍匐茎を伸長し、水面上に出る。この氾濫に対する適応能力によって、ツルスゲは氾濫原湿原で広く優占することができる。

美々湿原では、低層湿原の出現はハンノキ低木林の分布によって強く影響されている。ハンノキはヨーロッパの *Alnus glutinosa* (Linn.) Gaertn. と類似した生態的特性を有している。*Alnus glutinosa* の実生の侵入と定着は水面が泥炭表面より低いところでのみ可能であることが実験的に確かめられている (McVean 1956)。現在のところハンノキについてこの事を確認できないが、ハンノキの実生の定着は通常湛水部では起こっていないようである。

水位の安定している谷湿原ではハンノキ低木林は実生の定着可能な湿原周辺の非湛水部を占有する。一方水位が不安定で頻繁に氾濫の起こる氾濫原湿原中のハンノキ低木林は、実生が氾濫によって死亡しない浮上泥炭上にも出現する。

谷湿原では、ハンノキの樹冠下で、ムジナスゲやヤチスゲのような陽生の低層湿原を構成するスゲ属植物が消失する。従って低層湿原の分布域は高い pH と DO を示す流動水によって浅く湛水している場所に限定される。谷湿原で優占するスゲ類の主な根圏は深さ 0 ~ 5 cm という泥炭表層部であるため、表層水の流動による酸素の供給 (Armstrong and Boatman 1967) や有害物質の除去 (Crawford 1983) という植物根の成長に対する効果が、湛水域での長期間にわたるスゲ類の優占を可能にしているものと思われる。

氾濫原湿原では、ハンノキ低木林は浮上泥炭上にも分布しており、非湛水部でのハンノキ低木林の欠如が陽生草本からなる多様な低層湿原植生型の占有を可能にしていた。前述のように (図 16)、氾濫原湿原の低層湿原における平均水位は谷湿原の低層湿原と同じであったが、氾濫期間を除くと水位は泥炭表面より低かった。

6 小田野沢湿原

6・1 調査地の概況

小田野沢湿原 (41°16'N, 141°39'E) は、冷温帯中部にある、青森県下北半島の太平洋岸に位置する (図 25)。この地域の平均年降水量は 1,407 mm、月別平均気温は -1.8°C (1 月) ~ 22.5°C (8 月) である (1950 ~ 1980 青森地方気象台資料)。

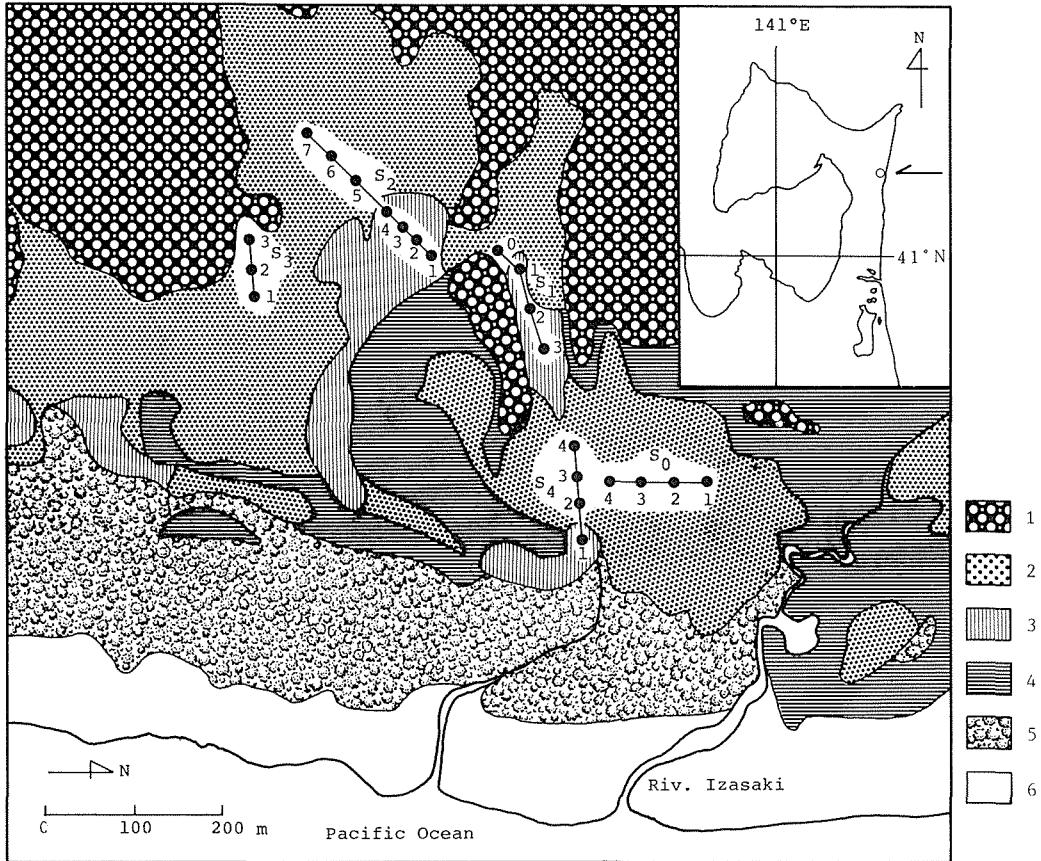


Fig. 25. Vegetational map around study area of the Odanosawa fen with 6 components in the legend. 1: coniferous plantation of *Pinus thunbergii* and grassland of *Miscanthus sinensis*, 2: *Ischaemum aristatum* var. *glaucum* community, 3: *Carex lasiocarpa* var. *occullans* community, 4: *Triadenum japonicum*–*Carex thunbergii* community, 5: *Rosa rugosa*–*Juniperous conferta* community and *Elymus mollis* community, 6: bare land. After Miyawaki and Sasaki (1980). S₀–S₄: station code.

小田野沢湿原は海岸砂丘の後背湿地であり、海岸と並行して長さ 5 km、幅 0.5 km のひろがりを持つ。湿原の標高は 10 m 以下であり、主な水の涵養源は、内陸側の山麓からの浸出水によっている。

湿原の土壌はいろいろな分解度の泥炭であり、一部では黒泥も分布している。海岸側の砂丘周辺では、深さ 30 cm 程から砂層がみられる。

湿原とその周辺の植生は、宮脇・佐々木(1980)によって植物社会学的研究が行われており、植生図も作成されている。湿原の周囲の植生は、海浜砂丘ではハマナス(*Rosa rugosa* Thunb.)–ハイネズ(*Juniperus conferta* Parlat.)群落とハマニンニク(*Elymus mollis* Trin.)群落であり、内陸の山麓ではススキ(*Miscanthus sinensis* Anderss.)草原やクロマツ(*Pinus thunbergii* Parlat.)植林地である(図 25)。湿原内は、カモノハシ群落、ミズオトギリ–アゼスゲ群落とムジナスゲ群落によって占められ、このうちカモノハシ群落の分布面積が最も広い。

6・2 結果

1983 年 8 月上旬、カモノハシ群落とムジナスゲ群落の成立環境の違いを調べるため、両群落の境界を横切るように、ライン S₀–S₄ が設置された(図 25)。これらのライン上の 22 定点で植生調査と土壌環境調査が行

われた。

6・2・1 植生

調査定点の植生は、北海道美々湿原に分布する中形スゲ湿原の優占種であるムジナスゲの優占する群落と、千葉県茂原八積湿原に分布する野地坊主湿原の優占種であるカモノハシの優占する群落からなる。このうちカモノハシ群落は、海岸側に分布するカモノハシ群落Ⅰと内陸側に分布するカモノハシ群落Ⅱに細分された。これら3型の群落はいずれも群落高80 cmの草原である。各群落の種組成上の特徴は以下の通りである。

(1) ムジナスゲ群落：ムジナスゲが優占し、タチギボウシ (*Hosta rectifolia* Nakai), ノハナショウブ, サワギキョウ (*Lobelia sessilifolia* Lamb.), ミツガシワ, ミズオトギリとサワヒヨドリ (*Eupatorium lindleyanum* DC.) が特徴的に出現した。

(2) カモノハシ群落Ⅰ：優占種のカモノハシと共に、タチギボウシ, ナガボノシロワレモコウ, イヌスギナ (*Equisetum palustre* Linn.), ミタケスゲ (*Carex michauxiana* Böckl. var. *asiatica* (Hult.) Ohwi, タイツリスゲ (*Carex maximowiczii* Miq.), チゴザサ, イ (*Juncus effusus* Linn. var. *decipiens* Buchen.) とトダシバが多く出現した。

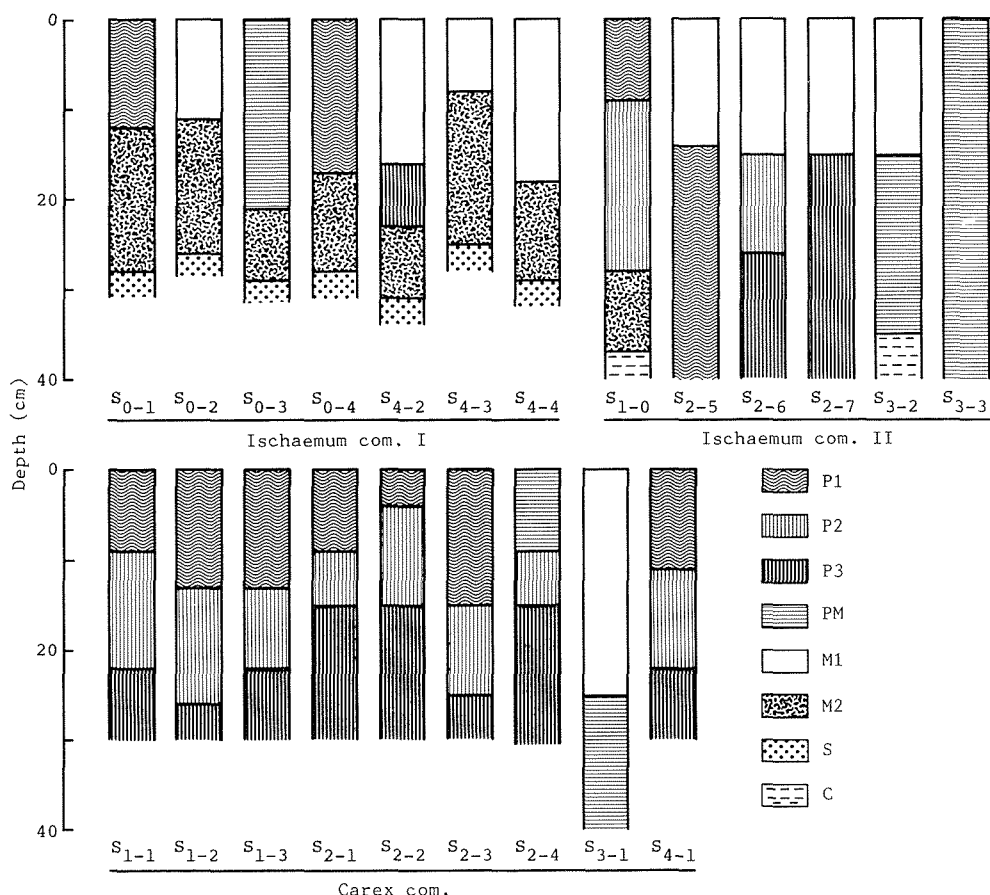


Fig. 26. Soil profiles of the Odanosawa fen. P1 :peat containing more living roots (Humification scale H₁₋₅), P2 :peat containing living roots (H₁₋₅), P3 :peat without any roots (H₅₋₆), PM : intermediate type of peat and muck, M1 :muck (rich in living roots), M2 : compact muck, S : sand, C : clay.

(3) カモノハシ群落Ⅱ：カモノハシが優占し、タチギボウシ、ナガボノシロワレモコウ、ヒメシダ、イヌイ (*Juncus yokoscensis* (Franch. et Savat.) Satake) とアゼスゲが多く出現した。ムジナスゲ群落でみられたミツガシワ、ミズオトギリ、サワヒヨドリも多く出現した。

6・2・2 土壌断面

調査定点の土壌断面は次のような3型に分類された (図 26)。

第一型 (高密度泥型)：海岸側のカモノハシ群落Ⅰすべての定点とS₁-0の8定点でみられた。この型の土壌断面中には厚さ10~20 cmの高密度で高い塑性を示す黒泥 (M2) が共通してみられた。表層の土壌は、4定点で黒泥 (M1)、3定点で植物根に富む泥炭 (P1)、1定点で泥炭と黒泥の中間型 (PM) であった。

第二型 (黒泥型)：S₁-0をのぞくカモノハシ群落Ⅱの定点とS₃-1の6定点でみられた。6定点のうち5定点では、表層の土壌は黒泥 (M1) であり、1定点では泥炭と黒泥の中間型であった。

第三型 (泥炭型)：S₃-1をのぞくムジナスゲ群落中の8定点でみられた。表層の土壌は、7定点で植物根に富む泥炭 (P1) であり、1定点 (S₃-4) では、例外的に中間型 (PM) であった。第2層は植物根を含む泥炭 (P2) であり、第3層は植物根を含まない分解の進んだ泥炭 (P3) であった。

6・2・3 土壌環境要因

各調査定点で測定された酸化還元電位 (Eh 6; pH 6 補正值)、灼熱損量、水位とpHの値を示す (表 12)。

Table 12. Environmental factors of *Ischaemum aristatum* var. *glaucum* community I, II and *Carex lasiocarpa* var. *occaltans* Community in the Odanosawa fen.

Vegetation type	Site	pH	Eh 6 (mV)	Ignition loss (%)	Water level (cm)
<i>Ischaemum</i> com. I	S ₀ -1	6.23	291-404	52.6	0
	S ₀ -2	6.15	121-343	31.5	-1
	S ₀ -3	5.71	212-390	38.5	-2
	S ₀ -4	6.04	410-432	57.1	-2
	S ₄ -2	5.73	141-373	52.7	-4
	S ₄ -3	6.11	234-238	53.7	-1
	S ₄ -4	5.97	176-266	54.7	-4
		5.99±0.19	288±101	48.7±9.0	-2.0±1.4
<i>Ischaemum</i> com. II	S ₁ -0	5.80	138-359	69.4	-3
	S ₂ -5	6.36	459-461	79.6	-4
	S ₂ -6	6.20	400-419	77.4	-2
	S ₂ -7	6.71	371-532	74.6	-2
	S ₃ -2	6.16	438-598	55.4	-3
	S ₃ -3	7.08	413-583	68.8	-2
		6.30±0.41	431±115	70.9±7.9	-2.7±0.7
<i>Carex</i> com.	S ₁ -1	5.86	404-464	68.2	2
	S ₁ -2	6.15	400-434	75.0	-4
	S ₁ -3	7.40	472-515	64.5	-4
	S ₂ -1	5.95	387-465	67.7	0
	S ₂ -2	5.74	490-513	77.2	1
	S ₂ -3	6.57	426-544	77.9	1
	S ₂ -4	6.14	457-479	82.2	-1
	S ₃ -1	6.05	526-548	69.4	3
	S ₄ -1	5.61	325-425	50.8	1
		6.16±0.51	460±58	70.3±8.8	-0.1±2.3

酸化還元電位は、カモノハシ群落 I で還元的な値 ($Eh 6: 288 \pm sd 101 \text{ mV}$) が測定された。カモノハシ群落 II とムジナスゲ群落内の $Eh 6$ 値はそれぞれ $431 \pm 115 \text{ mV}$, $460 \pm 58 \text{ mV}$ であり、土壌は酸化的傾向にあった。

灼熱損量は $S_0-1 \sim 4$, $S_4-1 \sim 4$ と S_3-2 で $30 \sim 55\%$ という低い値を示した。このうち S_0 と S_4 の 8 定点は海浜砂丘に最も近い定点であり、飛砂の混入がこれらの定点の灼熱損量を低下させている。

水位はムジナスゲ群落中では $-4 \sim 3 \text{ cm}$ であり、ムジナスゲ群落がカモノハシ群落 I・II の $-4 \sim 0 \text{ cm}$ に比べより高い水位の所にも分布していることがわかった。

pH は群落型間での違いがわずかであり、各群落内の定点間でのばらつきも大きかった。

6・2・4 オーディネーション

図 27 にオーディネーションの結果を示す。最大の 3 軸には全分散の 37% にあたる情報が寄与されていた。第一軸 (X_1) は、ムジナスゲ群落とカモノハシ群落 I・II の異質性を反映した。第二軸 (X_2) はカモノハシ群落 I と II の異質性を反映した。 X_2 上では、ムジナスゲ群落のプロットは 0 点付近に配置された。

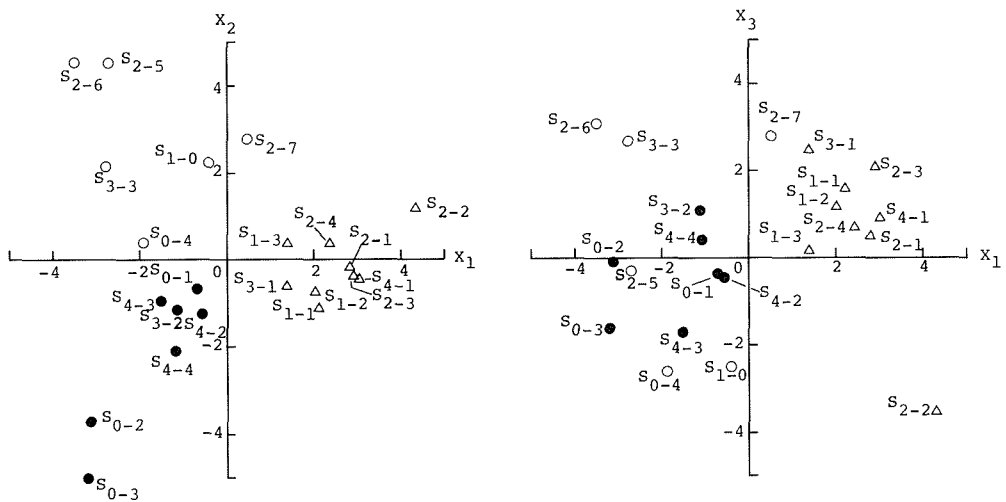


Fig. 27. Ordination of 22 stations in the Odanosawa fen. Left : axes X_1 and X_2 , right : axes X_1 and X_3 . Contribution ratio (%) : 14 (X_1), 14 (X_2), 9 (X_3). Station number is superimposed on the Figure. ● : *Ischaemum* community, I, ○ : *Ischaemum* community II, and △ : *Carex lasiocarpa* va8 *occaltans* community.

第三軸 (X_3) 上では、 S_{2-2} をのぞくすべてのムジナスゲ群落のプロットが正側に配置された。カモノハシ群落 I のプロットは 0 点の周囲に集中し、カモノハシ群落 II のプロットは軸上に分散している。

次に、重要な環境要因抽出のために、3 軸と環境要因の相関係数を求めた (表 13)。 X_1 は水位、灼熱損量, $Eh 6$, および全黒泥と高密黒泥の厚さに対し, X_2 は灼熱損量, $Eh 6$ と高密黒泥の厚さに対し, また X_3 は高密黒泥の厚さに対しそれぞれ強い相関を示した。なお、土壌 pH はいずれの軸とも有意な相関を示さず、環境要因として重要でないと思われる。

従って、本湿原の植生分布に影響を与える重要な環境要因として、水位、灼熱損量, $Eh 6$ と黒泥の厚さがあげられた。

次に要因間の相関を求めた (表 14)。前述の重要な環境要因のうち、水位はどの要因とも相関を示さず、他

Table 13. Correlation coefficients between ordination axes and environmental factors in the Odanosawa fen.

	X ₁	X ₂	X ₃
Water level	0.486**	-0.147	0.184
pH	-0.118	0.354	0.209
Ignition loss	0.439**	0.761****	0.164
Eh 6	0.413*	0.426**	0.306
Thickness of muck	-0.560***	-0.208	-0.122
Thickness of compact muck	-0.489**	-0.447**	-0.394*

* : $p < 0.10$, ** : $p < 0.05$, *** : $p < 0.01$, **** : $p < 0.001$.

Table 14. Correlation coefficients among environmental factors of the Odanosawa fen.

	I	II	III	IV	V
I Water level					
II pH	-0.264				
III Ignition loss	0.068	0.283			
IV Eh 6	0.296	0.437*	0.637**		
V Thickness of mucks	-0.188	-0.251	-0.460*	-0.539**	
VI Thickness of compact muck	-0.142	-0.182	-0.690***	-0.807***	0.621**

* : $p < 0.05$, ** : $p < 0.01$, *** : $p < 0.001$.

の要因間には強い相関がみられた。この結果、本湿原で得られた重要な環境要因は次にあげる2群に分けられることが判明した：(1)水位、(2)灼熱損量、Eh 6、および全黒泥と高密黒泥の厚さ。なお、Eh 6とpH間の有意な相関は、Eh値のpH補正によって生じたものである。

6・3 考察

小田野沢湿原では、ムジナスゲ優占群落とカモノハシ優占群落が隣接して分布している。ムジナスゲは北の美々湿原で、カモノハシは南の茂原八積湿原でそれぞれ広範囲にわたって群落を形成している。このため地理的に中間に位置する小田野沢湿原は、美々湿原と茂原八積湿原との中間的特性を有している。

小田野沢湿原の調査定点の植生はムジナスゲ群落とカモノハシ群落とに分けられ、このうちカモノハシ群落内には2型が存在していた。これらの植生型の分布に強く影響を与える要因として、次の2つの要因群が得られた：(1)水位、(2)黒泥と高密黒泥の厚さ、酸化還元電位、および灼熱損量。

美々湿原の中形スゲ湿原（ムジナスゲ群落）では、平均水位は地表面より数cm高く、生育地は浅く湛水していた。一方茂原八積湿原の野地坊主湿原（カモノハシ群落）の平均水位は地表面と等しいか、それより低い位置にあった。小田野沢湿原でもこれらの比較結果と一致しており、ムジナスゲ群落はカモノハシ群落I・IIより水位が高く、水面が地表面より数cm高い所にも分布することがわかった。南の野地坊主湿原と北の中形スゲ湿原の成立条件の比較上、最も大きな違いは土壤環境要因であった；野地坊主湿原の土壤は嫌気的な高密黒泥であり、中形スゲ湿原の土壤は酸化的で分解度の低い泥炭であった。

小田野沢湿原で得られた結果は、これらの別個の湿原間での比較結果と極めてよく一致している。カモノハシ群落Iは嫌気的な高密黒泥中に、カモノハシ群落IIは酸化的な黒泥中に、ムジナスゲ群落は酸化的な泥炭中にそれぞれ分布しており、植生型の分布が泥炭か黒泥かという土壤型によって強く規制されていた。

泥炭は植物遺体が未分解のまま堆積したものである。一方黒泥は植物遺体が形をとどめないまでに分解されてできた有機質土である。坂口(1974)によると、泥炭の分解は無機質砂の混入による富栄養化のために促進されるとしている。また山根他(1978)は、黒泥が単に泥炭の分解によって形成されたものではなく、火山

灰のような無機物の混入が形成のための必要条件であることを指摘している。小田野沢湿原では、高密黒泥はいずれも無機質土である砂層の上(S_1-0 では粘土層上)に形成されており、灼熱損量で表される無機物の混入量も多かった。このため無機物の混入が高密黒泥形成の条件の一つになっていることが推察される。

カモノハシ群落II中の黒泥は、今回の測定結果ではムジナスゲ群落中の泥炭と同様に酸化的であり、これらの群落の成立条件の違いを土壌の酸化還元性に求めることはできなかった。

7 総 合 討 論

日本列島の暖温帯から冷温帯にかけての湿原の変化は著しく、北日本では泥炭の堆積を伴うfen(スゲ湿原)やbog(ミズゴケ湿原)が発達しているが、南日本では無機質土壌中にmarsh(イネ科草原)がみられる。このような南北間での植生型や湿生遷移の変化を、土壌生成という観点から因果論的に明らかにするために、暖温帯・茂原八積湿原、冷温帯中部・小田野沢湿原と冷温帯北部・美々湿原のそれぞれで個別に得られた研究結果を比較検討する。これらの湿原のうち茂原八積湿原(marsh)と美々湿原(fen)では全く性質の異なる湿原である。一方、中間に位置する小田野沢湿原は、南北の湿原の要素が混在する湿原であり、南北の湿原の変化をつなぐ上で極めて重要な湿原である。

7・1 植生型分布を規定する土壌環境要因

茂原八積湿原では、湿原植生の分布を規制する重要な環境要因として次の2つの要因群があげられた：(1)平均水位、(2)水位の変動性SD、黒泥層の厚さと表層水のDO。

一方、美々湿原では、重要な環境要因として、複数個の要因が抽出され、それらは次の2群に分類された：(1)平均水位、表層水のpH、DOと流動性、(2)SD、表層水の電導度、および泥炭の分解度と厚さ。このように南北の2つの湿原では、重要な環境要因は、いずれも平均水位の要因群とSDの要因群に分類された。前者のうち、平均水位は最も重要な要因であり、湿原内の植生分布を直接規制していた。また後者は各湿原内の地域的な植生型の異質性を支配する、性質の異なる土壌の生成と関係の深い要因群であった。

美々湿原と茂原八積湿原のpHとDOの他要因との関係における相違は、両湿原の地形—水系上の違いによっている。茂原八積湿原は平坦で、主な涵養水は周囲からの浸出水によっている。一方、美々湿原は傾斜のある地形で河川水の供給を受けている。

美々湿原では、表層水の流動している地域と停滞している地域がある。停滞水中では有機酸の蓄積(低いpH値)と微生物活性による溶存酸素の消費(低いDO値)が起こる。一方、流動水中では表層水が常に入れ替わっているのでpHやDOは低下しない。

美々湿原では、表層水は湿原表面の連続した窪地に形成されている流路網を流れているため、水位が高いところでは流動水がみられやすい。この結果、平均水位と表層水の流動性の間に高い相関が生じている。表層水のpHとDOは表層水の流動性に支配されている要因であるため、平均水位の要因群に含まれている。

茂原八積湿原では、表層水は全地域で停滞しているため、pHは地域間で差がみられず、またDOも平均水位との相関を示さない。この湿原において、有機物が多いと微生物が活発に溶存酸素を消費するため、DOは有機物蓄積量を反映する黒泥の厚さと相関を示し、SDの要因群に含まれている。

両湿原の地形—水系上の違いはSDにも表れている。SD値は、美々湿原内の氾濫原湿原域で大きく(26.1~38.8 cm)、谷湿原域で小さい(3.3~15.1 cm)。また氾濫原湿原域では洪水時の急激な水位上昇の際、富栄養な河川水の流入がおこる。このために美々湿原ではSDと表層水の電導度の間に高い相関がみられる。

これに対し、周辺からの浸出水で涵養されている茂原八積湿原ではSD値は全体的に小さい(4.3~15.5 cm)。

小田野沢湿原では、ムジナスゲ群落とカモノハシ群落という2つの群落の成立環境の比較が行われた。水位の連続測定は行われていないが、湿原は海岸砂丘の後背湿地であり、茂原八積湿原と同じく浸出水によって涵養されている。したがってこの湿原の水位は安定しているものと思われる。

2つの群落の成立条件の違いを反映する環境要因として、(1)水位と(2)土壤環境に関する要因群（黒泥層の厚さ、土壤の酸化還元電位、灼熱損量）があげられた。なお土壌pHは2つの群落の分布と無関係な要因であった。

7・2 土壤生成と水位のSDの要因群

SDの要因群中の各要因間の因果関係を茂原八積湿原と美々湿原でそれぞれ検討した。湿原における土壤生成は植物遺体に由来する有機物の分解-蓄積条件に大きく左右されるものであり、酸素供給量と栄養塩量の2つが主な要因としてあげられる。SD値は、水位変動を反映し、両湿原において、土壤への酸素供給量を調節する要因である。

茂原八積湿原は黒泥地域と無機質砂壤土地域に分けられ、土壤生成に関するSDの要因群(SD、黒泥層の厚さ、DO)のうち、最も重要な要因はSDであると思われる。すなわち、これらの間の因果関係を推察すれば、(1)水位が安定している(小さいSD値)条件では土壤中への酸素の供給が少ないため、有機物の分解が抑制され、黒泥として堆積する。多量の有機物の蓄積によって、微生物が活発に溶存酸素を消費するため、DO値は低下する。(2)一方、水位の大きな変動(大きいSD値)は、有機物の酸化的分解を促進し、黒泥の発達を妨げる。DOは、有機物蓄積が少ないため比較的高い。

これらの関係に加えて、有機物に富む黒泥は強い嫌気状態に陥っている。これは、多量の有機物の存在下で微生物の活発な嫌気呼吸が湿潤土を還元するためである。

美々湿原では、湿原全域に泥炭が堆積しており、泥炭の特性(分解度と厚さ)はSDと電導度の両方によって支配されている。

泥炭の分解は大きい水位変動(SD値)による多量の酸素供給と高い電導度値が反映する富栄養条件下で促進される。分解の進んだ泥炭は、容積重が大きくなり緻密になるため薄くなる。

一方、小さいSD値と低い電導度値という条件では、泥炭が未分解のまま堆積し、そのような泥炭は緻密度が低く厚い。泥炭の酸化還元電位は、分解度の高い方が低い傾向にあった。

両湿原の間に位置する小田野沢湿原では、嫌氣的黒泥の分布地域と酸化的泥炭の分布地域が隣接している。この湿原では無機質砂の混入が、異なる土壤の生成に強く関与している。砂が多量に混入すると、富栄養化し、分解の進んだ黒泥が形成されるが、混入が起こらない場合、有機物は泥炭として堆積する。

7・3 湿地土壤の地理的变化

本論文での3ヶ所の湿原の比較から、南北間での温度条件の違いが湿地環境に与える最も大きな影響は、有機物の分解速度の差による異なる土壤型の生成であることが強く推察される。

泥炭地の生成過程は、泥炭が水中で堆積していく陸化型と、地下水位上または地表面上で堆積する湿地化型に分けられる(梅田 1984)。一般的な傾向として、寒冷地域では陸化型泥炭とともに湿地化型泥炭の発達が見られるが、より温暖な地域では陸化型泥炭だけが堆積する。

熱帯の湿地土壤は無機質土が主体であり、一部でみられる泥炭地は、1年を通しての冠水による酸素不足と極端な貧栄養条件で形成されたものである(リチャーズ 1976)。また、熱帯にある泥炭の極めて一般的な型は「浮き芝」(Sudd)であり、これは水面下に形成された陸化型泥炭である(Moore and Bellamy 1974)。

日本の湿原の分布は7月の平均気温が20℃と25℃の等温線を境にして区分される。20℃の等温線は、世界の泥炭多産地域の南限とほぼ一致し、北海道はこの限界線の内に位置する(坂口 1974)。また、坂口(1979)と鈴木(1977)によれば、25℃の等温線とおおよそ等しい本州中部の敦賀湾—伊勢湾を結ぶ線を境にして、より西南部では泥炭が水中でのみ堆積し、発達した泥炭地がほとんどみられなくなる。

ほぼこれらの2本の等温線を基準にして、Wolejko and Ito (1986)は、日本の低地湿原を北海道の低地泥炭湿原帯(<20℃)、東北地方から中部地方までの移行帯(20℃~25℃)と西南日本の無機質土壌湿原帯(>25℃)に区分した。この湿原帯区分に基づく、美々湿原は泥炭湿原帯、小田野沢湿原は移行帯北部、茂原八積湿原は移行帯南部にそれぞれ位置する。

図28は日本の暖温帯から冷温帯にかけての湿地土壌(水位より上に位置する)の変化を示す。図中有機物の分解-蓄積要因を気候要因と土壌要因に分け、前者に7月の平均気温を、後者に酸素供給量と栄養塩量を取り、湿地土壌型の変化を模式化した。本研究で抽出された重要な要因のうち、SDは酸素供給に関するものであり、表層水の電導度と灼熱損量は栄養塩量の指標となる要因である。

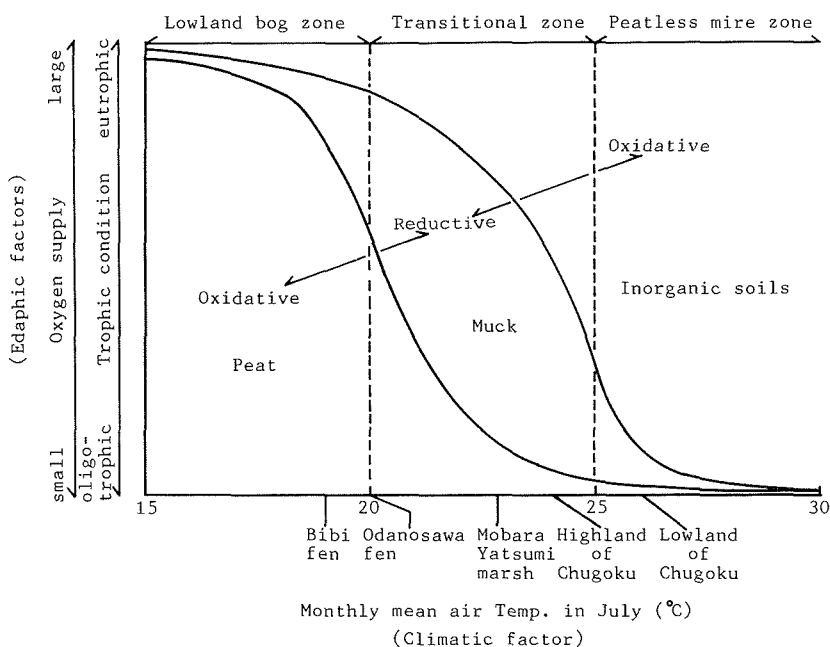


Fig. 28. Geographical change of wet soil (see Text).

湿地土壌は、低温地方では泥炭が主体であり、高温地方では無機質土壌が主体となる。両者の移行帯では泥炭、黒泥と無機質土壌が混在するが、移行帯内で南下する程泥炭が減少し、無機質土壌が増加する。3種類の土壌型の中で黒泥が最も嫌氣的である。

泥炭湿原帯の美々湿原では、泥炭が湿原地域全体に分布し、土壌要因は泥炭の分解度を変えた。分解度の高い泥炭は、未分解の泥炭より嫌氣的であった。美々湿原では黒泥は水位の低い湿原の辺縁部でわずかにしかみられず、無機質土壌は河川周辺で土砂が常に堆積する場所ではみられない。

移行帯北部の小田野沢湿原では酸化的泥炭が主な湿地土壌であり、砂の混入により分解が促進されると嫌氣的な黒泥が形成される。

移行帯南部の茂原八積湿原では、高温で分解速度が大きいため湿地化型泥炭はほとんどみられず、土壌の有機物分解が抑制されると嫌氣的黒泥が形成され、分解が進む条件では酸化的無機質土壌が形成される。

波田(1984)は無機質土壌湿原帯の中国地方全域に分布する小湿原を包括的にまとめた。それによると、標高 450 m以上の山地帯では湿地土壌は嫌氣的有機質土壌(分解の進んだ泥炭、黒泥、有機物に富む粘土)であるが、低山帯(450 m以下)では、酸化的無機質土(褐色の砂質-粘土質土壌)である。

7・4 土壌型に対応する湿原植生の分布

本論文でとりあげた3つの湿原の植生と環境の関係の解析上、植生のオーディネーション軸と水位をはじめとする土壌環境要因との相関が極めて強く表れることが判明した。このことは湿原における植生の分布が特定の土壌環境要因によって強く支配されていることを示している。

南北間の湿原植生の地理的分布においても、土壌型の地理的変化に対応していることが明瞭にみられた。北方性のムジナスゲ群落と南方性のカモノハシ群落は、いずれも水位の安定した立地に成立している。ムジナスゲ群落は美々湿原で、カモノハシ群落は茂原八積湿原でそれぞれ優占している。ムジナスゲとカモノハシの両種は小田野沢湿原で生育しているが、この湿原中では両種の混生した群落は形成されず、それぞれの優占群落がパッチ状に隣接して分布している。表 15 はそれぞれの湿原での2つの群落の土壌型と酸化還元電位を示している。美々湿原のムジナスゲ群落は酸化的で未分解な泥炭上に分布し、茂原八積湿原のカモノハシ群落は嫌氣的な黒泥中に分布している。また小田野沢湿原では酸化的な泥炭上にムジナスゲ群落が、嫌氣的な黒泥上にカモノハシ群落がそれぞれ分布しており、このような土壌環境条件の違いは、美々湿原と茂原八積湿原で別々に得られた両群落の成立環境と矛盾なく対応している。

Table 15. Soil type and oxidation-reduction potentials of *Ischaemum aristatum* var. *glaucum* community and *Carex lasiocarpa* var. *occultans* community distributed in the Bibi fen, the Odanosawa fen and the Mobara-Yatsumi marsh. Eh as measured, Eh7 calculated at pH7.

	Bibi fen Carex com. (Medium sedge fen)	Odanosawa fen		Mobara-Yatsumi marsh	
		Carex com.	Ischaemum com. I	Ischaemum com. II	Ischaemum com. (Tussock meadow)
Monthly mean air Temp. (°C)	-4.6 ~ 20.4		-1.8 ~ 22.5		5.8 ~ 24.8
Sample size	13	18	12	14	6
Soil type	peat	peat	peat + muck	muck + compact muck	muck + compact muck
pH	6.42±0.17	6.16±0.51	6.39±0.41	5.99±0.19	6.66±0.05
Eh (mV)	486.6±49.6	449.9±55.6	407.6±104.7	288.3±100.7	-67.3±34.9
Eh 7 (mV)	452.2±52.8	399.7±57.7	370.7±115.0	227.8±101.0	-87.5±37.5

日本の南北の湿原植生の変化あるいは湿生植物の分布は、温度条件の違いに基づくものであるが、気候的極相林の優占種のように植物の生育と平均気温あるいは温量指数(吉良 1945)との直接的な対応関係ではとらえられない面を持っている。これは湿原中では、植物の分布が過湿地という特殊な土壌環境に強く支配されているためである。本研究から推察されることとして、気温の違いが有機物の分解速度という土壌生成因子に作用し、その結果生じる土壌型の違いが南北間の湿原植生の分布を強く支配していることがあげられる。

7・5 平均水位と湿生遷移

本研究の結果、平均水位は湿原内の植生の分布を直接規定する要因であることがわかった。したがって湿生遷移は無機堆積物あるいは植物遺体の集積の結果、地表面が隆起することによる植生変化であり、これは

平均水位勾配上の植生変化から推察することができる。美々湿原と茂原八積湿原の比較から、冷温帯と暖温帯の湿生遷移の違いを推察する。

泥炭湿原帯の美々湿原では2通りの遷移が認められた。水位が安定しており貧栄養な谷湿原では、分解度の低い泥炭上で抽水植物群落（ミツガシワ）→小形スゲ湿原（ヤチスゲ）→中形スゲ湿原（ムジナスゲ）→ハンノキ湿地林の遷移が推定された。一方、水位が不安定で富栄養な氾濫原湿原では、分解度の高い泥炭上で抽水植物群落→つるすげ湿原（ツルスゲ）または小形広葉草本湿原（ミズオトギリ、クロバナロウゲ）→禾本湿原（イワノガリヤス）→大形広葉草原（ナガボノシロワレモコウ、ヒメシダ）の遷移が推察され、この地域内で洪水時に形成される浮上泥炭上では、つるすげ湿原の次に禾本湿原またはミズゴケ湿原さらにはハンノキ湿地林への遷移が推察された。

美々湿原は泥炭湿原帯に位置するため、高層湿原への遷移も予想されるが、樽前火山灰（AD 1739）層上にできた新しい湿原であるため、ミズゴケ湿原の充分な発達をみない。

移行帯南部の茂原八積湿原では、水位が安定している黒泥土地域で、ヨシ沼沢→野地坊主湿原（カモノハシ）→ハンノキ湿地林への遷移が推察され、水位の不安定な無機質砂壤土地域ではヨシ沼沢→禾本湿原（チガヤ、チゴザサ）→禾本一広葉草本湿原（チガヤ、チゴザサ、アキノウナギツカミ、ヒメジソ）→ハンノキ湿地林への遷移が推察された。

湿生遷移のうち、無機堆積物の集積による地表面の上昇が動因となる場合には、外的動因による他動遷移であり、植物遺体（泥炭）の堆積が動因である場合は自動遷移である。

湿生遷移には有機質土壤型と無機質土壤型があり、両者とも冷温帯から暖温帯、さらに熱帯においても認められる。冷温帯から暖温帯にかけての湿生遷移の変化として、1) 北方では有機質土壤型遷移が一般的であり、南下するにつれ、無機質土壤型遷移の起こる地域が増加する。2) これに伴い、北方では湿地化型泥炭の発達を伴うため自動性が高く、南下すると無機堆積物の蓄積という他動要因の役割が増大する。

泥炭湿地帯の美々湿原でみられた2通りの遷移は、いずれも泥炭の堆積を伴う有機質土壤型の遷移であった。泥炭の堆積による地表面の隆起は経時的におこり、水面下での陸化型泥炭の堆積につづき、水面上で湿地化型泥炭が発達する。このためここでおこる遷移は自動遷移である。

寒冷地では、無機質土壤型の遷移は、河川の縁で土砂の堆積が継続的に続いているところで起こる他動遷移であり、このような場所では、堆積作用が停止すれば、泥炭の集積が始まる（Tansley 1949）。

移行帯南部の茂原八積湿原では、有機質土壤型と無機質土壤型の2通りの遷移がみられる。有機質土壤型の遷移では、沼沢地に陸化型泥炭が水面に達するまで堆積する。地表面が水面より上になると、有機物は分解をうけた黒泥となり蓄積する。

このため遷移の前半分は自動的に起こりうるが、後半部は有機物の蓄積による地表面の隆起がそれ程起こらないため、無機物の流入という他動要因が主として遷移を進めるものと思われる。

無機質土壤型の遷移では、有機物は速やかに分解されてしまうため、遷移は他動的にのみ進行する。従って無機物の沈積が起こらないかぎり、各途中相の群落は安定した状態を維持する。事実、無機質土壤型湿原帯の中国地方低地湿原では、群落が非常に安定しており、遷移過程が観察されない（波田 1984）。

7・6 極相ハンノキ林

湿生遷移は、冷温帯でも暖温帯でも湿地林へ向かう。湿地林の形成により、陽生草本の優占する湿原は被陰され消失する。

泥炭湿原帯では、湿地林はハンノキによって構成される。このような湿生遷移の最終段階で成立する泥炭中のハンノキ林は、土壌極相の状態に達しているものとみなされる。

風連湿原、釧路湿原、サロベツ湿原などの泥炭湿原帯の低地湿原は、いずれも美々湿原と同様、湿原の周辺部には広大なハンノキ林を有している。美々湿原ではハンノキ林より乾いた立地には、気候的極相林であるミズナラ林が中性の非泥炭質土壤中に成立している。ハンノキ林が広い面積にわたり占有している原因として、過湿な泥炭という特殊土壌が、ハンノキより競争力の強い気候的極相種の侵入を抑制していることがあげられる。湿地化型泥炭は、水面より上にも過湿条件がその堆積を許すかぎり発達する。この結果湿原辺縁部の厚い泥炭上に極相ハンノキ林が成立する。

移行帯下部の茂原八積湿原では、ハンノキ湿地林は非常にせまい地域に分布が限定されている。より乾性の立地はアカマツやコナラの優占する二次林によって占有される。より暖かい無機質土壌湿原帯の中国地方では、ハンノキ林の成立は湿原の流入・流出河川の縁に限られ、湿原の周囲は、オオミズゴケを下層に有するアカマツ林やコナラ林に被われている（波田 1984）。

このように暖温帯の非泥炭質湿地土壤中では、ハンノキ湿地林は小規模にしかみられず、明瞭な極相湿地林は認められない。

7・7 湿原の保全

過湿地という特殊土壌中に成立している低地湿原は山地湿原とは異なった生態系を有し、そこには食虫植物や湿生ランなど数多くの貴重種が生育するなど特殊な生態系として重要である。このような低地湿原は人間の生活域である平野部に位置しているため、山間部の湿原に比べ強い人為的干渉にさらされている。日本各地の低湿地は水稻栽培に著しく好適なため、古くから水田化されてきており、また最近の急激な土地開発により、干拓され埋め立てられてしまったものも多い。このため現在自然状態を維持している湿原は激減している。

このような状況で、これまでの低地湿原の保護策の多くは特殊な植物群落が保護の対象とされているのみで、地域全体の保全という見地からの保護はほとんどされていない。このような消極的方法では周辺部の開発に伴って乾燥化をまねき、荒廃していくことは必定である。

現在行われている開発に対する環境影響評価は、単に現状把握に留まっており、予測性に欠けている。

本研究は湿原の保全と復元について、基礎的な知見を与えるものであり、また得られた結果は人為的な環境変化による湿原の変化を予測可能なものにしている。

本研究から、湿原植生の分布は水位によって直接規定されていることが明らかにされた。しかも単に平均水位ばかりでなく、これまであまり注目されていなかった水位変動も、湿生植物の分布と生育に極めて重要な影響を与えていることが判明した。

平均水位は、湿生植物の分布を直接規制しており、水位勾配上の植生変化は湿生遷移を反映する。このため人為的な水位低下の影響は、遷移系列の解明によって予測される。水位変動は、植物の生育に影響すると同時に、有機物の分解速度を支配し、異なる土壌型の生成に関与する。このため湿原内の地域的な植生型の異質性を支配する。

湿原の水位は、湿原を成立させている地形-水系に支配されているため、周辺地域の安易な改変、特に流路の変更や排水路の設置は、湿原植生に重大な影響を与える。また湿原の特性は栄養状態によっても規定されているため、貧栄養の湿原は、流入河川の富栄養化にも十分留意する必要がある。

湿原の保全は、湿原を成立させている水系全体を含めて行われなければならない。また、開発計画に対する事前のアセスメント調査に際しては、湿原の水位やその変動がどのように改変されるかを、水文学的立場から十分検討すべきである。

今後湿原の保全に対しては、本研究のような動的、成因論的観点に立った研究の蓄積が急務となっている。

摘 要

冷温帯～暖温帯域での日本各地の低地湿原の推移を生態学的に比較・検討するため、暖温帯・千葉県茂原八積湿原、冷温帯中部・青森県小田野沢湿原と冷温帯北部・北海道美々湿原で、それぞれ植生型分布と土壌環境について調べ、あわせて遷移系列の推定を行った。主な結果は以下の通りである。

1. 湿原植生の分布を規定する要因として、茂原八積湿原では(1)平均水位と(2)水位の変動性(SD)、黒泥層の厚さと表層水のDOの2つの独立な要因群があげられた。美々湿原では(1)平均水位、表層水のpH、DOと流動性、および(2)SD、表層水の電導度、および泥炭の分解度と厚さがあげられた。

茂原八積湿原と美々湿原では、pHとDOの他要因との関係が異なっていたが、これは地形-水系上の相違によるものである。緩い傾斜地形の美々湿原では、湿原表面のくぼ地に流路網が形成されているため、平均水位と表層水の流動性の間に相関が生じている。流動水は停滞水よりpHやDOが高い。このためpHとDOは表層水の流動性との相関により平均水位の要因群に含まれている。

一方、平坦な茂原八積湿原では、表層水は停滞しており、pHは地域間で差がない。DOは微生物活性によって低下するため、有機物量の指標となる黒泥の厚さとの相関によりSDの要因群に含まれている。

水位の連続測定が行われていない小田野沢湿原では、(1)水位と(2)黒泥層の厚さ、酸化還元電位と灼熱損量が重要な要因であった。

この結果、湿原植生型の分布は(1)平均水位の要因群と(2)SDの要因群(土壌生成に関する要因群)という2つの独立な要因群によって規定されていることがわかった。茂原八積湿原と美々湿原では、統計的に、前者の要因群中最も重要な要因は平均水位であり、後者ではSDであった。

2. 水位のSDの要因群と異なる湿地土壌(水面上の土壌)の土壌型の生成の関係について考察した。暖温帯の茂原八積湿原では、水位の安定している(小さいSD値)地域では有機物の酸化的分解が抑制されるため、嫌氣的黒泥が発達する。水位の不安定な地域では、有機物が速やかに分解されるため、酸化的無機質土壌が分布する。

冷温帯の美々湿原では、水位が不安定で富栄養(高い電導値)な地域では、分解度が高いため圧密されて薄い泥炭が生成され、水位が安定しており貧栄養(低い電導度値)な地域では、泥炭は未分解なため圧密されておらず厚い。泥炭の酸化還元電位は前者の方が低い。

2つの湿原の間に位置する小田野沢湿原では、嫌氣的の黒泥地域と酸化的な泥炭地域が分布する。黒泥は泥炭より多量の無機質砂(低い灼熱損量)を含んでおり、無機物の混入により有機物の分解が促進され、黒泥が形成されたものと考えられる。

3. このような湿原間での各要因の因果関係の相違の原因として、南北間の温度条件の違いが、有機物の分解速度に影響を与えるためであることが推察された。

低温地方の湿地土壌は有機物が未分解のまま堆積した泥炭からなり、SDの要因群は、泥炭の分解度を変える。高温地方ではすみやかに有機物が分解されるため無機質土壌からなる。

両者の移行帯では、泥炭、黒泥と無機質土壌が混在するが、移行帯内で南下する程、泥炭の分布面積が減少し、無機質土壌が増加する。3種の土壌型のうち、黒泥が最も強い嫌氣性を示す。

4. 湿原植生型の地理的分布は、気温と直接対応しているのではなく、有機物の分解速度の違いによる異なる土壌型の生成を介して説明される；北方の美々湿原では酸化的な泥炭中にムジナスゲ群落が分布し、南方の茂原八積湿原では嫌氣的な黒泥中にカモノハシ群落が分布する。中間の小田野沢湿原では、酸化的な泥炭中にムジナスゲ群落が、嫌氣的な黒泥中にカモノハシ群落が分布する。

5. 湿原植生型の分布を規定するもうひとつの重要な要因である平均水位の勾配は、湿生遷移の直接的動

因であった。湿生遷移は冷温帯でも暖温帯でも抽水植物群落→湿原（湿地草原）→湿地林という過程を経る。

冷温帯から暖温帯にかけての湿生遷移の変化として、1) 北方では有機質土壌型遷移が一般的であり、南下するにつれて無機質土壌型遷移の起こる地域が増加する。2) これに伴い北方では湿地化型泥炭の発達を伴うため遷移の自動性が高いが、南方では無機質堆積物の蓄積という他動要因によって遷移が進行する。

6. 北方では広大なハンノキ湿地林が厚い泥炭上に土壤極相林として湿生遷移の最終段階に成立する。南方では、ハンノキ湿地林は限定された地域に小規模しか分布せず、明瞭な土壤極相林は認められない。

文 献

- Armstrong, W. (1964) : Oxygen diffusion from the roots of some British bog plants. *Nature*, 204: 801-802
- Armstrong, W. (1975) Waterlogged soils "Environment and Plant Ecology" (ed. Etherington J. R.), 181-218. John Wiley & Sons.
- Armstrong, W. & D. J. Boatman, : (1967) Some field observations relating the growth of bog plants to conditions of soil aeration. *J. Ecol.*, **55**: 101-110.
- Anderson, J. A. R. (1983): The tropical peat swamps of western Malesia. "Ecosystems of the world 4B" (ed. Gore A. J. P.), 181-199. Elsevire.
- Bell, J. N & J. H. Tallis, (1974) The response of *Empetrum nigrum* L. to different mire water regimes, with special reference to Wybunbury Moss, Cheshire and Featherbed Moss, Derbyshire. *J. Ecol.*, **62**:75-95.
- Cannon, W. A. (1925): Physiological features of roots, with especial reference to the relation of roots to aeration of the soil. 368pp. Carnegie Inst. Washington, Publ.
- Clymo, R. S. (1963): Ion exchange in *Sphagnum* and its relation to bog ecology. *Ann. Bot. N. S.* **27**: 309-324.
- Clymo, R. S. (1983): Peat. "Ecosystems of the world 4A" (ed. Gore, A. J. P.), 159-224. Elsevire.
- Clymo, R. S. & P. M. Hayward, (1982): The ecology of Sphagnum. "Bryophyte ecology" (ed. Smith, A. J. E), 229-289. Chapman & Hall. London, New York.
- Crawford, R. M. M. (1983): Root survival in flooded soils. "Ecosystems of the world 4A" (ed. Gore, A. J. P.), 257-284. Elsevire.
- Crawford, R. M. M. & P. D. Tyler (1969): Organic acid metabolism in relation to flooding tolerance in roots. *J. Ecol.*, **57**: 237-246.
- Daniels, R. E. & M. C. Pearson, (1974): Ecological studies at Roydon Common, Norfolk. *J. Ecol.*, **62**: 127-150.
- Fosberg, F. R. (1967): A classification of vegetation for general purposes. "Guide to the check sheet for IBP areas, IBP Handbook No. 4" (ed. Peterken, G. F.), 73-120. Blackwell, London.
- Gorham, E (1956): The ionic compositon of some bog and fen waters from the Moor House Nature Reserve. *J. Ecol.*, **44**: 377-384.
- Gorham, E & W. H. Pearsall, (1956): Acidity, specific conductivity and calcium content of some bog and fen waters in northern Britain. *J. Ecol.*, **44**: 129-141.
- Green. B. H. (1967): Factors influencing the spatial and temporal distribution of *Sphagnum imbricatum* Hornsh ex. Russ. in the British Isles. *J. Ecol.* **56**: 47-58.
- Green. B. H. & M. C. Pearson, (1968): The ecology of Wybunbury Moss, Cheshire. I. the present vegetation and some physical, chemical and historical factors controlling its nature and distribution. *J. Ecol.*, **56**: 245-267.
- Greenwood, D. J. (1967): Study on the transport of oxygen through the stems and roots of vegetable seedlings. *New phytol.*, **66**: 337-347.
- Hada, Y. (1984): Phytosociological studies on the moor vegetation in the Chugoku district, S. W. Honshu, Japan. *Bull. Hiruzen Inst. Sci., Okayama Univ. Sci.*, **10**: 73-110
- 宝月欣二・市村俊英・堀 正一・大島康行・笠永博美・小野 和・高田和男 (1954) 尾瀬ヶ原湿原の植物生態学的研究。「尾瀬ヶ原」(尾瀬ヶ原総合学術調査団編) 313-400, 日本学術振興会, 東京。
- Howard-Williams, C. & B. H. Walker, (1974): The vegetation of tropical african lake: classification and ordination of the vegetation of lake Chilwa (Malawi). *J. Ecol.*, **62**: 831-854.
- 北海道 (1980) : 勇払川改修工事環境調査報告書。312 PP. 北海道, 札幌。
- 北海道土木河川課 (1969-1981) 雨量・水位・流量年表。北海道土木協会, 札幌。
- 北海道開発庁 (1963) : 北海道未開発泥炭地調査報告。1-315。札幌。
- 北海道火山灰命名委員会 (1972) : 60 万分の 1, 北海道の火山灰分布図。札幌。
- 北海道生活環境部 (1982) 水域類型指定の説明資料〔美々川〕 42 pp. 札幌。
- Ingram, H. A. P. (1967): Problems of hydrology and plant distribution in mires. *J. Ecol.* **55**: 711-724.
- Ingram, H. A. P. (1983): Hydorology "Ecosystems of the world 4A" (ed. Gore, A. J. P.), 67-158. Elsevire.
- 石川昌夫 (1977) : 農家の土壌学。320 PP. 農文協, 東京。
- Jeglum, J. K. (1971): Plant indicators of pH and water level in peatlands at Candle Lake, Saskatchewan. *Can. J. Bot.*, **49**: 1661-1676.
- 吉良竜夫 (1945) : 東亜南方圏の新気候区分, 京大農学部園芸学研究室。
- McVean, D. N. (1956): Ecology of *Alnus glutinosa* (L.) Gaertn.III. Seedling establishment. *J. Ecol.* **44**: 194-218.

- 宮脇 昭・佐々木 寧 (1980) : 下北半島周辺の植生. 256 PP. 横浜植生学会, 横浜。
- Moore, P. D. & D. J. Bellamy, (1974): Peatlands. 221 PP. Elek Science, London.
- 森脇 広 (1979) : 九十九里平野の地形発達史。第四紀研究, 18(1) : 1~16
- Mueller-Dombois, D. & H. Ellenberg, (1974) : Aims and methods of vegetation ecology. 547 PP. Wiley, New York.
- Newbould, P. J. (1960): The ecology of Cranesmoor, a New Forest valley bog. I. The present vegetation. J. Ecol., 48: 361-383.
- Numata, M. (1979): Ecology of grasslands and bamboolands in the world. 299 PP. VEB Gustav Fisher Verlag and Dr. W. Junk Publ.
- Orloci, L. (1973): Ordination by resemblance matrices. "Ordination and classification of communities" (ed. Whittaker, R. H.), 249-286. Junk, The Hague.
- Ponnamperuma, F. N. (1972): The chemistry of submerged soils. Adv. Agron., 24: 26-96.
- Ratcliffe & Walker (1958): The Silver Flowe, Galloway, Scotland. J. Ecol., 46: 407-445.
- リチャーズ, P. W. (1976) : (植松眞一・吉良竜夫訳, 1978). 熱帯多雨林. 560 PP. 共立出版, 東京。
- Russell, R. S. (1977): Plant root system. 298 PP. McGraw-Hill.
- Saito, K. (1963): Ecological studies of the Takadayachi Moor in the Hakkoda Mountain. III Relation between the vegetation and peat. Ecol. Rev., 16(1): 33-37
- 坂口 豊 (1974) 泥炭地の地学. 329 PP. 東京大学出版協会, 東京。
- Sakaguchi, Y. (1979): Distribution and Genesis of Japanese Peatlands. Bull. Dep. Geogr. Univ. Tokyo, 11: 17-42.
- 下田路子 (1980) : 地倉沼 (島根県) の植生とその変遷。日生態会誌, 30 : 229-238。
- Sparling J. H. (1966): Studies on the relationship between water movement and water chemistry in mires. Can. J. Bot., 44: 747-758.
- Suzuki, H. (1978): A list of moors containing more than two species of *Sphagnum*. Papers on Plant Ecology to the memory of Dr. Kuniji Yoshioka, 234-245.
- Tallis, J. H. (1983): Changes in wetland communities. "Ecosystems of the world 4A" (ed. Gore, A. J. P.), 311-348. Elsevire.
- Tansley, A. G. (1939): The British Islands and their vegetation. 930 PP. Cambridge Univ. Press, Cambridge.
- Tyler, P. D. & R. M. M. Crawford (1970): The role of shikimic acid in waterlogged roots and rhizomes of *Iris pseudocornis* L. J. Exp. Bot., 21: 677-682.
- Teal, J. M. & J. W. Kanwisher, (1966): Gas transport in the marsh grass, *Spartina alterniflora*. J. EXP. Bot., 17: 355-361.
- Thompson, K. & A. C. Hamilton (1983): Peatlands and Swamps of the African continent, "Ecosystems of the world 4B" (ed. Gore, A. J. P), 331-373. Elsevire.
- 梅田安治 (1984) : 日本の特殊土壌 (その9) -泥炭-, 農土誌, 52(4) : 51-56.
- Walmsley, M. E. (1977): Physical and chemical properties of peat. "Muskeg and the northern environment in Canada" (ed. Radforth, M. W. & Brawner, C. O.), 82-125. Univ. of Toronto Press, Toronto and Buffals.
- Waughman, G. J. (1981): Chemical aspects of the ecology of some South German peatlands. J. Ecol., 68: 1025-1046.
- Wheeler, B. D. (1984): British fens: a review. "European mires" (ed. Moore, P. D.), 237-281. Academic Press.
- Wolejko, L. & k. Ito, (1986): Mires of Japan in relation to mire zones, volcanic activity and water chemistry. Jap. J. Ecol., 35: 573-586.
- Yabe, K. (1985): Distribution and formation of tussocks in Mobara-Yatsumi marsh. Jap. J. Ecol. 35: 183-191.
- 矢部和夫・伊藤浩司 (1982) : ウトナイト沼湿原の植物生態学的研究 - 植物群落の数量的解析 - 環境科学 (北海道大学), 5(1) : 107-129.
- Yabe, K. & M. Numata, (1984): Ecological studies of the Mobara-Yatsumi marsh. Main physical and chemical factors controlling the marsh ecosystem. Jap. J. Ecol. 34: 173-186.
- 山根一郎・松井 健・入沢周作・岡崎正規・細野 衛 (1978) 図説日本の土壌. 196 PP. 朝倉書店, 東京
- 山根一郎・佐藤和夫 (1968) : 湛水土壌のEh測定法に関する二三の問題, 土肥誌, 37 : 535-542.
- Yoshioka, K. (1961): Phytosociological study in the vegetation of Akaiyachi moor. Ecol. Rev., 15(3): 163-175.
- Yoshioka, K. (1963): Ecological studies of the Takadayachi Moor in the Hakkoda Mountains. I. General aspects of the environment and vegetation. Ecol. Rev., 16(1): 13-26.
- Yoshioka, K. (1974): Aquatic and wetland vegetation. "The flora and vegetation of Japan" (ed. Numata, M.), 211-236. Kodansha, Tokyo.

Summary

This paper presents the comparison and discussion for geological change of Japanese lowland mires between warm-temperate and cool-temperate zones. Following three mires were chosen for this purpose : the Mobara-Yatsumi marsh in Chiba pref. (warm-temperate zone), the Odanosawa fen in Aomori pref.(central part of cool-temperate zone) and the Bibi fen in Hokkaido pref. (north part of cool-temperate zone). The relationship between vegetational distribution and edaphic factors was examined at each mire and, based on this result, each successional process was also estimated. The main results are :

1. Factors controlling the vegetational distribution in the Mobara-Yatsumi marsh were extracted as following two independent groups : (1) mean water level, (2) groups of standard deviation of water level (SD), thickness of mucks, concentration of dissolved oxygen (DO) in the surface water.

Extracted factors in the Bibi fen were also grouped into two, (1) mean water level, pH, DO and streaminess of surface water, and (2) SD, conductivity of surface water, and decomposition grade and thickness of peat.

The difference of hydro-topographic situation between mires changed the relations among factors, especially in pH and DO. In Mobara-Yatsumi marsh, pH was eliminated from important factors and DO was correlated with a group of SD, however, in the Bibi fen, pH and DO were included in a group of mean water level.

The Bibi fen is situated in a gentle-sloping valley, and forming water flow networks of surface water through successive depressions. This results in the correlation between streaminess and mean water level, that is, the places with high water level are moving. The chemical factors of water, pH and DO, is also included in a group of mean water level, because these two are controlled by the streaminess.

The Mobara-Yatsumi marsh is situated in a flat land, and supplied with a oozing water from surrounding sandy ridges. Hence, the surface water is stagnant and showing similar pH values at any places. DO was included in a group of SD owing to the correlation with the thickness of mucks, the index of the organic matter accumulation. DO becomes lower by the accumulation of organic matter, because microbes actively consume the oxygen.

The successive measurements of water level was not done in the Odanosawa fen, and important factors of the fen were (1) temporal water level, and (2) a group of thickness of mucks, and oxidation-reduction potentials (Eh) and ignition loss of soil.

Accordingly, vegetational distribution of three mires were controlled by following two factor groups, (1) a group of mean water level, and (2) a group of SD (a factor group relating to soil formation). The most important factor in the first group was statistically the mean water level, and in the second, the SD in both the Mobara-Yatsumi marsh and the Bibi fen.

2. The fotation of different types of wet soil (soil above the water table) was considered in relation to a group of SD.

In the Mobara-Yatsumi marsh (warm-temperate zone), the area with stable water level (small SD) develops anaerobic organic mucks, because small SD provides less oxygen into soil, restricting the

decomposition of organic matter. Organic matter is rapidly decomposed by the much supply of oxygen, and mineral soils lies in the area with large fluctuation (SD) of water level.

The Bibi fen is situated in cool-temperate zone and lies peats with various degree of decomposition. Peats are more decomposed and becomes thinner in conditions of unstable water level (much supply of oxygen) and rich nutrients (high conductivity) than in stable water level and poor nutrients. Oxidation-reduction potentials were lower in well-decomposed peat.

The Odanosawa fen is situated between both mires mentioned before, and lies two types of wet soil such as reductive muck and oxidative peat. Since muck contained more inorganic sand (high ignition loss) than peat, it is considered that mixture of inorganic sands accelerates the decomposition of peat and forms a muck.

3. The change of temperature regime from north to south may affect the decomposition rate of organic matter and form different types of wet soil.

Wet soil in cool region is made of peat, which is undecomposed plant remains, and edaphic factors such as oxygen supply and nutritional status change the degree of decomposition of it. Wet soil in warm region is made of mineral soil, because organic matter is rapidly decomposed due to high temperature.

Three types of wet soil, peat, muck and mineral soil, lie in the transitional zone. With advancing southwards in the transitional zone, peat is diminishing and mineral soil is prevailing. Muck soil showing the strongest reductive condition among three occurs in areas between peat and mineral soil areas, where edaphic factors insufficiently decompose the organic matters.

4. The geological distribution of wetland vegetation is not corresponding immediately to the temperature regime, but determined by the distribution of different types of soils produced by different rate of organic matter decomposition under different temperature regime.

Carex lasiocarpa var. *occultans* community is distributed in oxidative peat of the Bibi fen, and *Ischaemum aristatum* var. *glaucum* in reductive muck of the Mobara-Yatsumi marsh. In the Odanosawa fen situated between both, *Carex* community occupies the oxidative peat area and *Ischaemum* community the reductive muck area.

5. The mean water level is another important factor controlling vegetational distribution and succession. Succession occurs in order of emerged macrophyte community → wet grassland → thicket in both cool-temperate and warm-temperate zones.

The geological changes of succession between north and south of Japan are as follows: (1) Organic soil type succession is common in northern region, and increasing distance southwards, mineral soil type succession prevailing. (2) The succession in the north region is autogenic because peat surface becomes higher by the successive accumulation of peat. On the other hand, succession in the south region is allogenic. The rising of mineral soil surface is only occurred by carrying in the minerals.

6. The alder thicket, *Alnus japonica*, occupies widely the marginal parts of northern mires, and is considered to be the edaphic climax established on the driest sites of peatland, in which the decomposition and accumulation rates of peat equilibrate. The alder thicket occurs in small limited area in southern mires, and, in such mires, edaphic climax forest is not obvious.