

アッケシソウ個体群における生育環境と構造特性の関係

丹羽真一

004-0052札幌市厚別区厚別中央2条5丁目4-35-705, さっぽろ自然調査館

Relationship between habitat condition and population structure in *Salicornia europaea*.

NIWA Shin-ichi

Sapporo Nature Research & Interpretation Office, 4-35-705, Atsubetsu-chuo 2-5, Atsubetsu-ku, Sapporo 004-0052, Japan
chosakan@cho.co.jp

Salicornia europaea is an annual plant growing in salt marsh. Traits of population structure was investigated for six populations of *S. europaea* in Abashiri coast, Hokkaido. Plant density, mean size, and length of longest diameter of crown/height ratio (L/H ratio) were compared among five population in 2001 and one population in 2000. Among and within populations, density, size, and L/H ratio were largely varied. These values were 22-953 plants/m², 0.5-65.3cm² in mean occupied area, and 0.20-0.70 in mean L/H ratio in each plot. These variation was considerably density-dependent. Therefore, variations in morphologies of *S. europaea* observed in field were thought to result from density effect. In future, mechanism how plant density are determined should be revealed.

はじめに

塩湿地は海岸線にできる植生景観の1つで、独特の植物群落が見られる。海水による生理的乾燥・直射光・富栄養など塩湿地に特有の条件に適応した少数の植物種だけが生育する。北海道の網走～紋別間および釧路～根室間の海岸線には、塩湿地が数多く分布する。

塩湿地の代表種であるアッケシソウ *Salicornia europaea* は、北海道・本州（宮城）・四国（瀬戸内）に分布する1年草である（北川1982）。9～10月に全草が淡紅色～紅紫色となることから、サンゴソウの別名がある。北川（1982）によると、茎は直立して高さ10～35cmになり、複数の枝を分ける。葉は1対のうろこ状の多肉葉となり、花は枝先の

葉腋のくぼみにつく。塩湿地の稀少性に加えて、海浜護岸整備や港湾開発などによって自生地が減少していることから、本種は北海道版レッドデータブック（北海道2001）において希少種（R）、環境庁版レッドデータブックで絶滅危惧IB類（EN）に選定され、「わが国において危機に瀕した植物群落」（日本自然保護協会1998）でもアッケシソウ群落を「とくに危機に瀕している植物群落」（Aランク）に選定している。

網走地方の能取湖では、もっとも汀線に近い場所にアッケシソウ群落が、岸寄りのより安定した場所には多年草であるシバナ類・ウミミドリ・チシマドジョウツナギなどの群落が形成され、さらに内陸側には砂丘植生が連続することもある。ま

た、湖の開口部には中州状の島がたくさんあり、裸地とアッケシソウの群落がモザイク状になって広く分布している。湖の開口部は潮流や流水の影響を受けやすく、中州は短時間で誕生と消滅を繰り返していると思われる。このような状況から、アッケシソウ群落は塩湿地の中では攪乱頻度の高い場所に成立する短命な遷移初期の群落であることが示唆される。有名な景勝地となっている塩湿地では、アッケシソウ群落を維持するために毎年春に耕耘を行なっている。

今回、網走周辺の3ヶ所において本種の個体群調査と本種を含む群落の植生調査を実施した。このうちの1ヶ所は人為的に形成されたものであるが、通常見られるアッケシソウよりも背が著しく高く、枝張りが大きいという特徴を持っていたために注目されていた（「上砂置き場に大型サンゴ草」、朝日新聞道内版2000年9月26日付など）。そこでこの点に着目しながら他の個体群と比較し、構造特性の違いとその要因について考察した。

自生地に関する情報提供では網走支庁国定公園主査の宮崎広幸氏に大変お世話になった。また、内田曉友氏には現地調査に参加いただいただけでなく、研究報告への掲載でも便宜を図っていただいた。現地調査には、地元在住の須貝加代子・羽田野是・佐藤正則・佐藤資子・滝口守の各氏にも参加いただいた。さらに、さっぽろ自然調査館の渡辺修・渡辺展之の各氏には原稿に対するコメントをいただいた。これらの方々には厚く感謝したい。

方法

(1) 調査地の概況

調査は涛沸湖(小清水町浜小清水・網走市北浜)・能取湖(網走市卯原内)で行なった。いずれの湖もオホーツク海に一部が開いた汽水湖で、湖岸のところどころに塩湿地が発達している。

涛沸湖では開口部に近い中州を1つ目の調査地(A)とした。砂質土壌の堆積地で、水面からの比高は10~20cm程度で人が歩いても水がしみ出すことはなかった。本種はややまばらに生育していた。2つ目の調査地(B)は、涛沸湖の開口部の浚渫土を1998年に置いた場所(土置場)に取った。この場所はもともと農地であるが、浚渫土を敷きならした翌年(1999年)から本種が多数生育するようになった。腐臭が強く有機物を多く含んだ富

栄養な土壌である。晴天が続くと著しく乾燥するらしく、地表には深さ20cm程度の地割れがみられた(調査時は雨の後だったためかなりぬかるんでいた:写真1)。本種はハッチ状となつてまばらに分布するが、パッチ内は著しく高密度だった。この場所は、2002年度には再び農地に戻ることが検討されている。

能取湖では観光用の観察路の一番奥に調査地(C)を設けた。砂質の土壌で、水面からの比高は0~10cmでところどころ冠水していた。

ここではアッケシソウ群落を人為的に維持するために、毎年春に耕耘をしている。本種は高密度に生育していた。

(2) 調査区(プロット)の設置

2001年9月28日におよその分布範囲や生育状況を調べた後、9月30日に本調査を実施した。調査地Aでは1.0m×1.0mおよび1.0m×5.0mの2つのプロットを設けた(以下、プロットA-1・A-2)。プロットA1・A2間の距離は約20mである。調査地Bでは、比較的サイズの大きい個体からなる1.0m×1.5mのプロットと小さい個体からなる0.5m×1.5mのプロットの2つを設けた(以下、プロットB-1・B-2)。プロットB1・B2間の距離は約10mである。調査地Cでは0.2m×0.2mのプロット1つを設けた(以下、プロットC)。プロットA-2については1.0m×1.0m単位のグリッドに分割し、プロットB-1・B-2については0.5m×0.5m単位のグリッドにそれぞれ分割した。



写真1. 調査地Bの乾燥のようす。 Plate 1. Soil surface cracked by drying in site B.

(3) 植生調査

調査地AとBにおいて踏査を行ない、出現した植物の種名を記録した。不明な植物については標本を採集し、後日同定した(採集については北海道の許可を得ており、標本は証拠用に保管している)。同定は基本的に滝田(1987)に基づき、イネ科は長田(1989)に基づいた。また、調査地Bに2m×26mの植生区を設け、2m×2mごとに出現種名・被度(%)を記録した。被度は10%単位とし、10%未満については5%・1%・0.1%として記録した。このとき、調査ラインに沿った微地形の断面図を簡単に記録した。調査地Cでは、プロットを中心にして1m×1mの植生区を設け、出現種名・被度(%)を記録した。

(4) 個体の計測

各プロットに出現した全個体の高さを計測した。また、調査地A・Bの各プロットでは、位置(グリッド番号)・枝張りの長径についても計測した。さらに、プロットB-1では、立ち枯れて残っていた前年個体(写真2)についても同様に計測し記録した。普通は塩湿地の高い分解作用のため、アッケシソウの枯死個体が1年以上残存することはほとんどないようであるが、人為的な環境で高温期に乾燥することが分解を妨げていると考えられる。

(5) プロット間の比較

密度効果(高い個体密度が生物に及ぼすストレス)について検討するために、生育密度と個体サイズ(高さ)の関係を調べた。



写真2. 調査地Bのアッケシソウの前年個体。

Plate 2. *Salicornia europaea* plants that had grown last year in site B.

同様に、生育密度の違いによる個体の形態の変化を検討するために、生育密度と長径/高さ比の関係を調べた。長径/高さ比が大きいほど枝張りが多いことを示す。

なお、これらの分析はプロットB-1の2000年個体群についても含めて行なった。

結果

(1) 植生

調査地Aには11種、調査地Bには12種がそれぞれ出現した(表1)。アッケシソウなど塩湿地に特有の種が7種、海浜砂丘に多い種が4種、荒地に多い種が5種、その他が3種だった(リュウノヒゲモのみ湖水中にあった)。砂丘植物はすべて調査地Aのみに出現し、荒地植物はすべて調査地Bのみに出現した。双方に共通する種は、アッケシソウ・ウシオツメクサ・ホソバナノハマアカザ・エゾウキヤガラの4種ですべて塩湿地植物だった。

調査地Bの植生区には9種が出現した(表2)。もっとも出現頻度が高かったのはツルヨシで、13区のうち10区に出現した。アッケシソウは8区に出現した。2m×2mの各グリッドには0~6種が出現し、被度の合計は0~38%だった。微地形との対応では、凸地に種数が多く被度も高いが(図1)、凹地には種数が少なく被度も低かった(18~24mの区間は無植被)。また、高茎草本のツルヨ

表1. 調査AおよびBの植物相. Table 1. Flora of the study site A and B.

種名	調査地A	調査地B	生育環境
アッケシソウ	●	●	塩湿地
ウシオツメクサ	●	●	塩湿地
ホソバナノハマアカザ	●	●	塩湿地
コガネギンギン		●	塩湿地
ドロイ		●	塩湿地
エゾウキヤガラ	●	●	塩湿地
チシマドジョウツナギ	●		塩湿地
ハチジョウナ	●		砂丘
シロヨモギ	●		砂丘
ハマニンニク	●		砂丘
シカギク	●		砂丘
コウゾリナ		●	荒地
ヤマアワ		●	荒地
エゾヌカボ		●	荒地
アメリカオニアザミ		●	荒地
ヒメムカシヨモギ		●	荒地
ヨシ		●	湿地
ツルヨシ	●		湿地
リュウノヒゲモ	●		汽水中
種数	11種	12種	

表 2. 調査地Bの植生 (表中の数値は被度%を示す). Table 2. Vegetation in the study site B. Value shows rate of vegetation cover(%).

方形区	0~2	2~4	4~6	6~8	8~10	10~12	12~14	14~16	16~18	18~20	20~22	22~24	24~26
被度合計 (%)	2.0	0.2	5.3	12.1	15.0	31.2	28.2	38.1	8.0	0	0	0	0.1
出現種数	2	2	4	5	3	6	6	6	4	0	0	0	1
ツルヨシ	1	0.1	0.1	1	5	5	10	1	1				0.1
ヤマアワ				1		20	10	5	5				
アッケシソウ	1	0.1	0.1	5	5	0.1	1	30					
ウシオツメクサ			5	5	5	5	5	1	1				
ホソバナハマアザミ			0.1	0.1					1				
ドロイ						1							
ヨガネギシギシ							0.1	1					
ヒメムカシヨモギ						0.1							
アメリカオニアザミ							0.1	0.1					

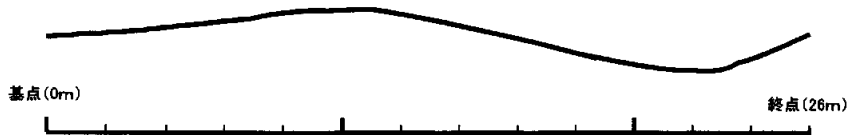


図 1. 調査地Bの植生区における微地形の模式図. Fig.1. Sketch of micro-topography along the vegetation plot of site B.

シ・ヤマアワは凸地のもっとも比高の高い部分に集中し、アッケシソウはその周辺に集中する傾向があった。

調査地Cの植生区には、アッケシソウ・ウシオツメクサ・チシマドジョウツナギの3種が出現し、それぞれの被度は30%・5%・0.1%だった。

(2) 個体群の構造

●生育密度・平均サイズ・形態

各プロットの結果概要を表3に示す。

生育密度が最も高かったのはプロットB-2の953個体/m²、次いでプロットCの725.0個体/m²だった。逆に最も低かったのはプロットB-1における2000年個体群の22.0個体/m²、次いでプロットA-2の28.2個体/m²だった。

平均高がもっとも高かったのは、プロットB-1における2000年の個体群の18.6cm、次いでプロットA-2の13.2cmだった。逆に最も低かったのはプロットB-1における2001年個体群の3.5cm、次いで

プロットB-2の4.4cmだった。各プロットにおける高さの頻度分布を図2に示した。

平均長径がもっとも大きかったのは、プロットB-1における2000年の個体群、次いでプロットA-2だった。逆に最も低かったのはプロットB-2、次いでプロットB-1における2001年個体群だった。

長径/高さ比の平均値がもっとも高かったのは、プロットA-2の0.70、次いでプロットB-1における2000年の個体群の0.57だった。逆に最も低かったのはプロットB-2の0.20、次いでプロットB-1における2001年個体群の0.22だった。

(3) 生育密度と個体サイズ・形態との関係

生育密度が高いプロットほど個体の平均高は低く(図3)、長径/高さ比は減少する傾向が見られた(図4)。

1つのプロット内(B-2)でも、生育密度が高いグリッドほど個体の長径/高さ比は減少する傾向が見られた(図5)。

表 3. 各プロットの個体群特性 Table.3. Traits of population structure for each plot.

調査地	環境	プロット番号	面積 (m ²)	生育密度 (/m ²)	平均高 (cm)	平均長径 (cm)	長径/高さ比の平均
湊沸湖畔	自然	A-1	1.0	127.0	7.5	2.3	0.30
		A-2	5.0	28.2	13.2	8.9	0.70
		B-1 (2001)	1.5	111.3	3.5	1.0	0.22
土置場	人工	B-1 (2000)	1.5	22.0	18.6	10.1	0.57
		B-2	0.75	953.3	4.4	0.9	0.20
能取湖畔	半自然 (耕耘)	C	0.04	725.0	10.2	—	—

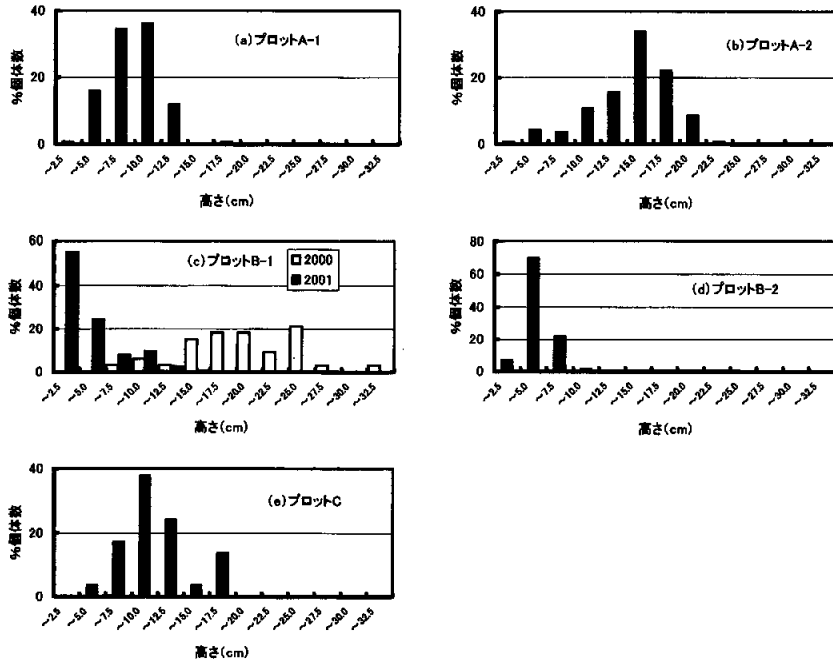


図2. 各プロットにおける高さの頻度分布.
Salicornia europaea plants in each plot.

Fig.2. Histogram of height of *Salicornia*

考察

(1) 浚渫土置場の植生

浚渫土置場（調査地B）ではアッケシソウをはじめとする塩湿地植物が見られたが、埋土種子（シードバンク）を形成していたものが人為的な攪乱をきっかけに発芽したと考えられる。同様の例として、淡水湿地の浚渫土を播き出すことにより多様な水湿地植物が出現することが報告されており、これらの植物も埋土種子集団を形成することが分かっている（大村ら 1999；池田ら 1999）。

調査地Bでは植生の空間分布に著しい不均衡が見られ、偶然できた地表の凹凸に対応した分布パターンが見られた。凸地（尾根状）部分だけにツルヨシなどの植生が発達し、これを取り巻くよう

にアッケシソウ・ウシオツメクサのパッチがまばらに生育し、凹地にはほとんど植物が分布していなかった。このような植生分布は、空間的に偏る物理ストレスの強度に反応したものと考えられる。ただし、雨水が安定的に溜まる池周辺にはドロイやエゾウキヤガラの群落が発達していることから、「乾燥-湿潤」の変動が大きいことが植物の定着を難しくしている可能性もある。また、比高の低い場所の方が土壤水分が多くなると考えられるが、塩湿地では土壤水分に塩分が含まれ生理的な乾燥状態になるので、比高が高い場所の方が一般の植物には生育しやすいと考えられる。似たような現象は調査地Aでも見られ、中州のもっとも比高が高い場所にヨシなどの高茎草本が繁茂していた。

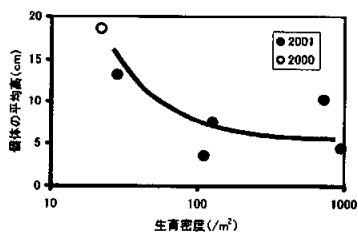


図3. 生育密度と平均高の関係.
Fig.3. Relationship between plant density and mean height.

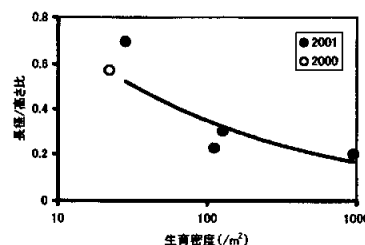


図4. 生育密度と長径/高さ比との関係.
Fig.4. Relationship between plant density and length of longest diameter of crown/height ratio in each plot.

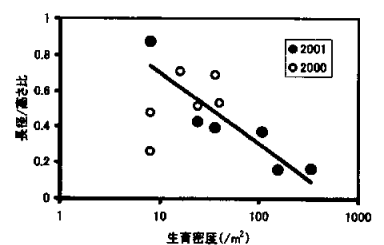


図5. 生育密度と長径/高さ比との関係（プロットB-1）.
Fig.5. Relationship between plant density and length of longest diameter of crown/height ratio in each grid of plot B-1.

調査地Bでは数種の耕地雑草が見られたが、これらはもともと浚渫上に含まれていた可能性と周辺から侵入した可能性の両方が考えられる。今後、雨によって土壌の塩分濃度が次第に低下していくと、これらが成長し繁茂するようになることが予想される。

(2) プロット間の構造比較

プロットによって生育密度と平均個体サイズは大きく異なっていた。また、同じ調査地においても、少し離れただけでしばしば大きな違いが観察されたほか、年によっても著しい違いを生じることが分かった。

平均個体サイズがもっとも大きかったのは土置場（プロットB-1）における2000年の個体群で、高さが30cmを超えるものもあったが、同プロットの2001年の個体群のそれは2000年に比べて著しく小さかった。一方、生育密度は逆にプロットB-1の2000年の個体群がもっとも低かった。プロット間およびプロット内における生育密度と個体サイズの間には負の相関が見られたことから、平均個体サイズの違いは密度効果が一因と考えられる。ただし、平均個体サイズが最小の調査地Bでは、2000年より分布範囲が狭まっていること、生育途中で全滅したとみられる当年生のパッチが数多く観察されたこと、低密度な場所でも個体サイズが大きいとは限らないこと（写真3）から、本種の成長に非密度依存的な抑制要因が働いた可能性にも考慮しなければならないだろう。成長期に乾燥や冠水などで成長が抑制されたか、物理ストレスがさらに強かった場合は発芽個体のほとんどが死滅し、その後本来よりかなり遅い時期に発芽した個体によって集団が構成されていることもありうる。なお、調査地Cでは生育密度が高いにもかかわらず個体サイズ（高さ）が大きく、耕耘が本種の成長を促進していることが示唆される。

生育密度の違いはどのようにして生じるのだろうか。調査地AおよびCでは各個体の分布はランダム分布に近かったが（写真4）、調査地Bでは著しい集中分布を示した（写真5）。埋土種子の分布の偏りと発芽期のセーフサイト（生育適地）の分布の偏りのいずれかが要因と考えられるが、今回の調査ではこれらの点を明らかにすることはできなかった。今後、春の発芽時期から成熟期にかけ



写真3. 調査地Bの著しく小さい個体. Plate 3. Small plants of *Salicornia europaea* in site B.



写真4. 調査地Aの個体分布. Plate 4. Spatial distribution of *Salicornia europaea* plants in site A.



写真5. 調査地Bの個体分布. Plate 5. Spatial distribution of *Salicornia europaea* plants in site B.

て定期的に観察し、生育密度・個体分布の偏り・個体サイズの変化のプロセスを明らかにする必要がある。

(3) 個体の形態変異について

昨年(2000年)、土置場に野生では見られない大きなアッケシソウの個体が数多く出現したとして話題になった(プロットB-1の2000年個体群)。とりわけ、枝張りの大きいツリー型(ほうき型)の形態が注目された。このような個体はどのようにして現われたのだろうか。

植物個体の形態に影響を与える要素としては、環境因子(光・水分・養分などの条件)と遺伝因子(個体間の遺伝的な違い)がある。前者(特に光条件)に対しては生育密度の違いが大きな影響を与えるため、この点から検討してみたい。

ツリー型の個体は、高さに比して枝張りが特に大きいことで特徴づけられる。今回の調査結果をもとに生育密度と長径/高さ比の関係をプロット間およびプロット内で検討したところ、ともに明瞭な負の相関が認められた。すなわち、高密度になるほど枝張りが小さくなった。したがって、形態に対しても生育密度の違いが影響していると考えられる。これは、密度効果が主軸より枝の成長に対してより強く働くことによる(ただし、枝の成長が抑制されると二次的に高さの抑制につながると考えられる)。

プロットB-1の2000年の個体群に加えてプロットA-2(涛沸湖中州)でも、ツリー型のアッケシソウ個体が多数見られた。両者は、生育密度と平均個体サイズにおいてもかなり近い値を示した。アッケシソウがツリー型になるためには、生育密度が低く抑えられるとともに、水分や塩分などの好条件がそろわなければならないと思われる。今後、人工制御下での栽培実験が行なわれれば、これらの条件が明らかになるだろう。

北海道のアッケシソウにはいくつかの形態変異がすでに知られており(北川1982)、今回観察された変異もこの中に含まれる可能性がある。狭いエリアに大きな変異が見られることを考えれば遺伝因子が関与している可能性も十分ありうるが、一般に一年草は表現型の可塑性が大きいことから、環境因子が重要であることはまちがいないであろう。

(4) 浚渫土置場のアッケシソウ群落の今後について

一年草のアッケシソウは塩湿地の初期相に現われる先駆種で、永続的な群落を作ることはできないと思われる。浚渫土置場では、現在見られる耕地雑草などが成長したり、ヤナギ類などを含む新たな種が侵入したりしてくることも考えられる。自然個体群でも短期間で衰退してしまうことを考えれば、1999~2000年に見られたような大群落が再び出現することは難しいだろう。ただし、土壌中には活性を持ったアッケシソウの埋土種子集団が維持されている可能性は高く、放置しておけば散発的な発生は今後も続くと思われられる。

浚渫土置場のアッケシソウ群落を本種の保護に役立てたいという意見もあるが(「民有地に群生、アッケシソウ保存を」、経済の伝書鳩2000年9月22日付)、上記のような理由によりあまり現実的ではない。むしろ今回の経験を踏まえ、アッケシソウの生育地の近隣で浚渫や埋立などを実施する場合には、たとえ地上植生にアッケシソウなどの稀少種が見られなくても埋土種子化している可能性が高いので、今後は十分な配慮をするように改めていくべきであろう。

また、卯原内地区で行なわれている塩湿地の耕耘についても、他の塩湿地植物にとってはあまり好ましいことではない。無秩序な耕耘面積の拡大など、行き過ぎた管理や利用がなされないようにしなければならない。

引用文献

- 北海道. 2001. 北海道の稀少野生生物・北海道レッドデータブック2001. 309pp. 北海道環境生活部環境室自然環境課, 札幌.
- 池田佳子・荒木佐智子・村中孝司・鷺谷いづみ. 1999. 浚渫土を利用した水辺の植生復元の可能性の検討. 保全生態学研究4: 21-31.
- 環境庁. 2000. レッドデータブック植物I. 662pp. (財)自然環境研究センター, 東京.
- 北川政夫. 1982. アカザ科. 佐竹義輔・大井次三郎・北村四郎・亘理俊次・富成忠夫(編), 日本の野生植物・草本・離弁花類. pp46-50. 平凡社, 東京.
- 日本自然保護協会(編). 1998. わが国において危機に瀕した植物群落(第1次リスト). 保全生

態学研究3：190-200.

- 大村理恵子・村中孝司・路川宗夫・鷺谷いづみ,
1999. 霞ヶ浦の浚渫土まきだし地に成立する
植生. 保全生態学研究4：1-19.
- 長田武正. 1989. 日本イネ科植物図譜. 759pp.
平凡社, 東京.
- 滝田謙譲. 1987. 東北海道の植物. 1116pp. カト
ウ書館, 釧路.