

地下水経路の栄養素およびミネラル負荷を受けたプアフェンでの異なる地形空間における環境傾度上の群落傾度の評価

佐藤奏衣¹・矢部和夫¹・矢崎友嗣²・木塚俊和³・小林 重人¹

¹札幌市立大学大学院デザイン研究科, ²明治大学農学部農学科

³地方独立行政法人北海道立総合研究機構 産業技術環境研究本部 エネルギー・環境・地質研究所

要 旨

地下水経路の栄養素とミネラル負荷を受けたプアフェンで水文化因子と群落傾度の関係を明らかにするため、負荷区と対照区を設置し、各調査区で植物群落調査と地下水（飽和帯泥炭水）のpH、電気伝導度（EC）、無機イオン類を測定した。プアフェンは凸型のハンモックと凹型のホロウからなるモザイク地形とそれらが無い非モザイク地形から構成され、地下水表面から各地形表面までの距離の違いから、各地形に生育する植物に対し飽和帯泥炭水の影響が異なると予想した。本研究では異なる地形空間で植物群落解析を行った結果、モザイク-非モザイク地形から2つおよびハンモック上から1つ、それぞれワラミズゴケ優占群落型を一端とした群落傾度が抽出され、これら3つの群落傾度は無機イオン類の濃度変化を伴った。一方、ホロウ上では水文化因子の変化に伴う群落傾度は抽出されなかった。ハンモック（不飽和帯泥炭水）とホロウ（飽和帯泥炭水）の水質を調査区間で比較した結果、多くの無機イオン類の濃度は、ハンモックとホロウともに負荷区で概ね高かった。この結果から、地下水経路の栄養素等の負荷によりハンモック内の各イオン濃度が高くなり、ハンモック上のワラミズゴケ被度の低下を伴う群落傾度が生じたと推測された。

キーワード：プアフェン、群落傾度、栄養素およびミネラル負荷、モザイク-非モザイク地形、ハンモック、ホロウ

1. はじめに

農業地域における広域の汚染源に起因する河川の富栄養化が各地で報告されている（南部ら 1978, Lenat 1984, 長澤ら 1995, Johnson et al. 1997, Green and Galatowitsch 2002, Donohue et al. 2006）。北海道の平野部でも、流域に農業地域が広がる河川では栄養素（窒素, リン, およびカリウム等）の負荷が高いことが指摘されており（長澤ら 1995, 北海道立農業・畜産試験場家畜ふん尿プロジェクト研究チーム 2004）、地下水や表層水を介して流域の湿原群もその影響を受けている（橘・辰巳 2007）。

寒冷地に形成される泥炭地湿原では、主に草本やコケ類の遺体からなる泥炭の堆積による地表面の隆起によって、リッチフェンからプアフェンさらにポググへの植生遷移が起こり、この遷移はア

ルカリ性から弱酸性で栄養素やミネラル（カルシウム, マグネシウム, ナトリウム, 塩化物イオン等）の多い水質から強酸性で栄養素等の少ない水質への変化によって進行する（Rydin et al. 2013）。また、プアフェンからポググにかけての湿原表面には平坦地（lawns）や凹型の微地形（hollows）からミズゴケ属やその遺体の堆積によって10～50 cm隆起し、直径が1 m～数 mの凸型の微地形（*Sphagnum hummocks*）が多数みられる（Yabe and Uemura 2001）。なお、本研究ではミズゴケ属の形成する凸型の地形をハンモック（hummock）とし、ハンモックの周囲にみられる hollows と lawns をまとめてホロウとする（図1 (a)）。プアフェンはハンモックやホロウからなる凹凸型のモザイク地形と、ハンモックやホロウのない平坦な非モザイク地形から構

成される湿原である (図 2 (a), (b)).

ハンモック内はホロウを含む地表面に比べて、地下水面の上下変動や降水や蒸発散などの気象による影響が大きく、土壌水分量が変動しやすい。そのため、ハンモック内で根を張る維管束植物や根の無いミズゴケ属などの植物はホロウを含む地表面付近の土壌内に根を張る維管束植物よりも、乾燥ストレス (Yazaki and Yabe 2012, Bu et al. 2013) と水没による嫌気ストレス (Diamond et al. 2020) を受けやすく、その結果、ハンモックとホロウの種組成は大きく異なっている (Diamond et al. 2020)。ハンモック内部の水は地下水面より上の不飽和帯泥炭水であり (図 1 (a)), ハンモック表面の蒸発散に伴う毛管上昇によって飽和帯から上方に移動する溶質と、重力によって下降する雨水に含まれる溶質の混合によって、独自の水質を維持している (Yazaki et al. 2006, McCarter and Price 2014)。また、ハンモック上の植物は地下水面から離れて生育しているが、ホロウ上を含む地表面付近の植物は地下水面により近いところで生育するため、植物に対する地下水 (飽和帯泥炭水) の水質の影響はハンモック上で小さく、ホロウ上で大きい可能性がある。一方、ハンモックを形成するミズゴケ属は、一般的に水質の変化に弱いため (矢部ら 1999)、飽和帯泥炭水の水質変化に対して強く反応する可能性もある。以上のことから、ハンモック上とホロウ上の植物に対する飽和帯泥炭水の水質の影響は異なることが予想される。

湿原の種組成に対する地下水経由の栄養素およびミネラル負荷の影響について研究した事例は少ないが、van Dijk ら (2019) はオランダの湿原において、上流域で汚染された硝酸を豊富に含む地下水が地表に到達した地点と汚染の影響が無い地点ではミズゴケ属をはじめとする種組成が異なることを明らかにした。このように、湿原に対する地下水経由の栄養素およびミネラル負荷の影響を評価するためには、負荷を受けた場所と受けていない場所で、地下水の水文学因子の違いにより生じる種組成の違いを明らかにする必要がある。一般的に、ある空間内での種組成変化を群落傾度といい、それは環境変化 (環境傾度) に沿って生じる (Erdős 2011)。以上のことから、負荷を受けた湿原と受けていない湿原で

生じる地下水の水文学因子の変化を環境傾度とし、この環境傾度に沿った群落傾度を抽出することにより、地下水への負荷が群落傾度に及ぼす影響が明らかにされると予想される。なお、環境傾度に水文因子 (地下水位、地下水位変動幅) を含めた理由は、植物に対する飽和帯泥炭水の各水質因子の影響は、その濃度の増加だけでなく、地下水位の上昇や変動幅の増加によっても強まると予想されるためである。また、環境に対応して決まる種組成は一つの植物集団を形成し、このような集団は植物群落と定義される (石川ら 2010)。そのため、本研究では、個々の植物群落を群落型とし、地下水 (飽和帯泥炭水) の水文学因子の変化に沿って生じる複数の群落型による配列を群落傾度とした。

本研究では、北海道苫小牧市にある泥炭地湿原の勇払湿原群内に上流域から地下水を経由して栄養素およびミネラル負荷を受けた湿原に負荷区 (10000 m²) を、負荷を受けていない湿原に対照区 (10000 m²) を、それぞれ設置した。さらに、各調査区に計 36 の調査地点を設置し、各調査地点の周辺で群落および地下水 (飽和帯泥炭水) の調査を行った (図 2 (a))。両調査区はモザイク-非モザイク地形からなるプアフェンの湿原であり、これらの調査区ではワラミズゴケを優占とするハンモックが形成されている (佐藤ら 2022)。このようなプアフェンから水文学因子の変化に沿った群落傾度を抽出するには、植物に対する飽和帯泥炭水の影響が地形の違いにより異なる可能性を考慮することが重要である。そのため、プアフェン全体の群落傾度を明らかにするためにモザイク-非モザイク地形上で群落調査を行い、モザイク地形内の群落傾度を明らかにするためにハンモック上およびホロウ上でそれぞれ群落調査を行う必要がある (図 2 (c))。

さらに、ハンモック上の植物は、その地形の構造上、ハンモック内の不飽和帯泥炭水から直接影響を受け、さらに、不飽和帯泥炭水の水質の違いは群落型の違いを生じている可能性がある。そのため、ハンモック (不飽和帯泥炭水) およびその周辺のホロウ (飽和帯泥炭水) の水質を調査区間で比較し、飽和帯泥炭水に負荷された栄養素およびミネラル負荷が不飽和帯泥炭水を経由してハンモック上の群落型

にどのような影響を及ぼしているかを明らかにする必要がある。

本研究の目的は、地形の違いによって植物に対する飽和帯泥炭水の影響が異なる可能性を考慮し、ブアフェンに対する地下水経由の栄養素およびミネラル負荷の影響を評価する事である。そのため、本研究では負荷区と対照区での群落調査および地下水調

査の結果から、(1) 飽和帯泥炭水の水文学因子が各地形空間(モザイク-非モザイク地形上, ハンモック上, およびホロウ上)の群落傾度に及ぼす影響, (2) 飽和帯泥炭水に負荷された栄養素およびミネラルが不飽和帯泥炭水を經由しハンモック上の群落型に及ぼす影響について、それぞれ明らかにした。

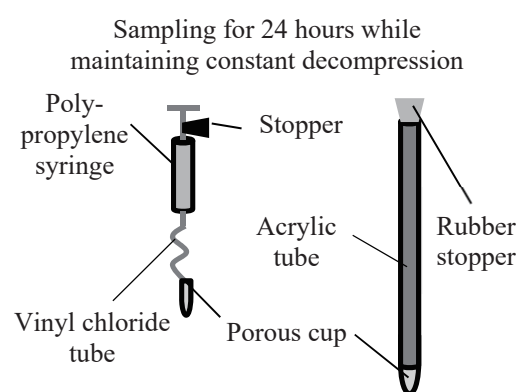
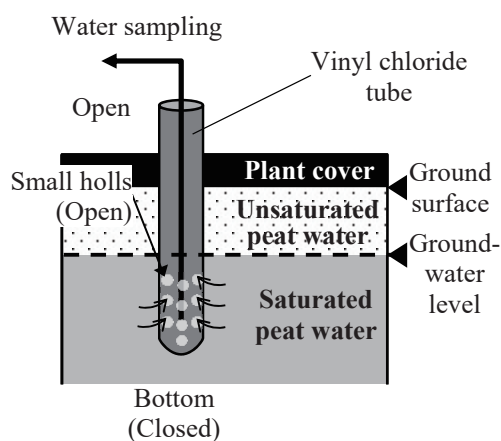
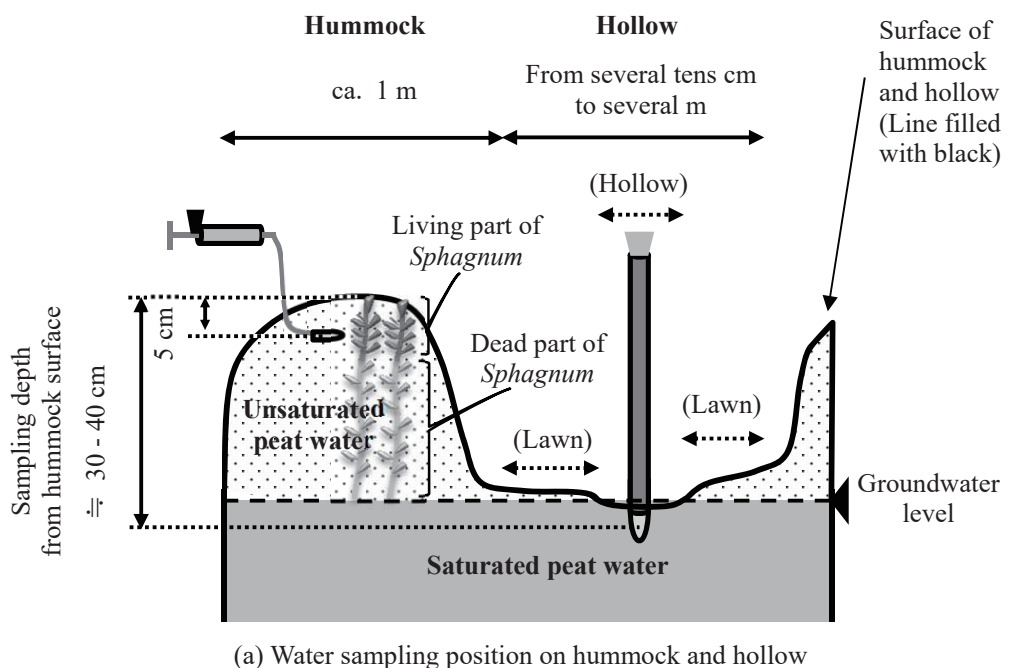


図1 ハンモック-ホロウの断面図および採水位置 (a), 各調査地点での飽和帯泥炭水の採水 (b), およびハンモックとホロウで使用した採水器(c)に関する模式図。本研究では lawn と hollow をあわせてホロウとした (Rydin et al. 2013, 矢崎 2017)。 (a) では、ハンモック表面は密集したミズゴケ頭状体の最上部。

Fig. 1 Schematic diagrams for cross section of hummock - hollow and water sampling position (a), sampling of saturated peat water at survey points (b) and water sampler used in hummock and hollow (c). Lawn and hollow are combined into hollow in this study (Rydin et al. 2013, Yazaki 2017). In (a), hummock surface is the top of dense capitula of *Sphagnum*.

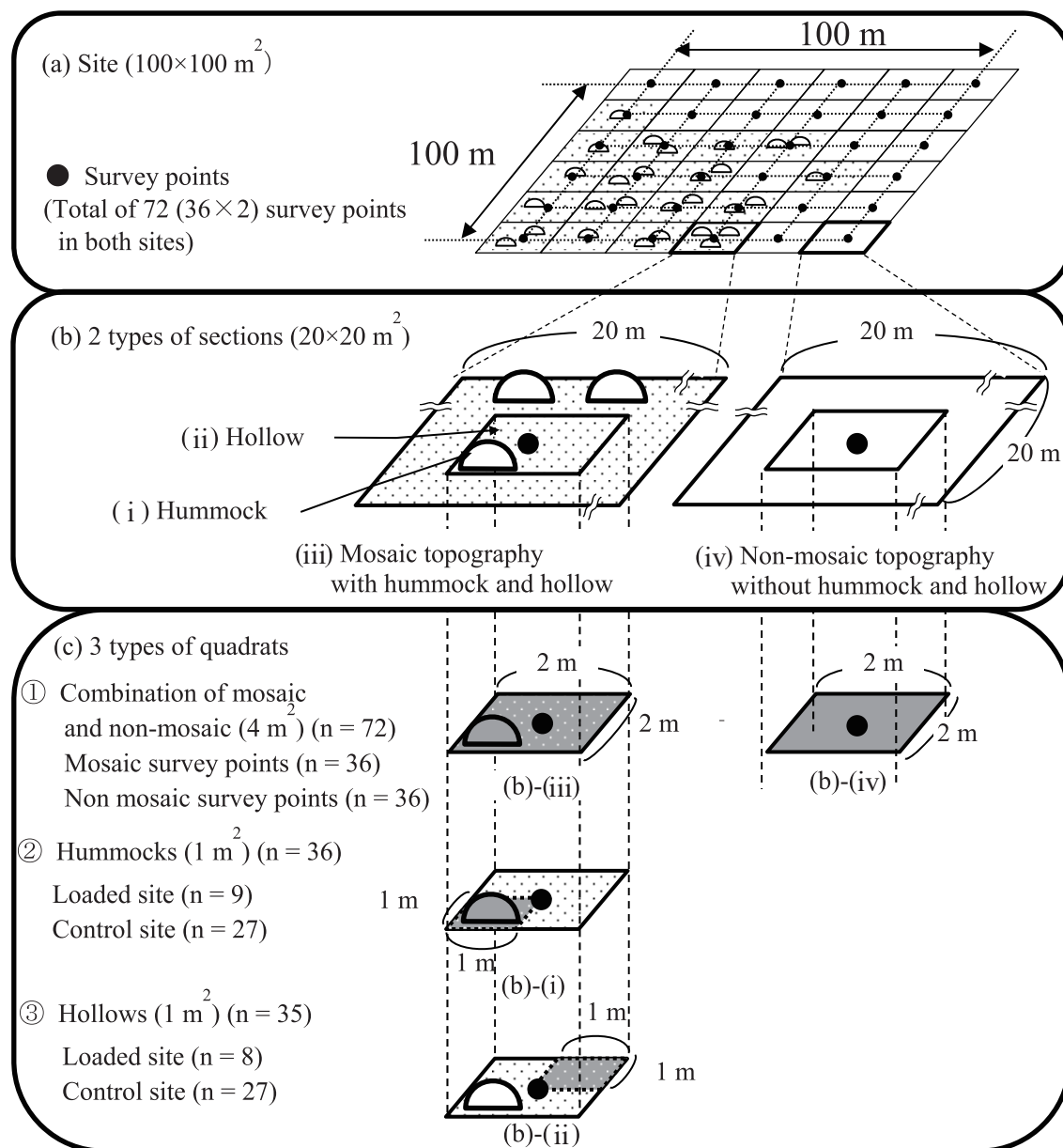


図2 地形により分類した調査区 (a), 2種類の区画 (b), および3種類の方角枠 (c) の模式図。各調査区はハンモックとホロウのあるモザイク地形と、これらのない非モザイク地形から構成される ((a), (b))。各調査区を20 m間隔で格子状に区分したときの交点を調査地点 (●) とし、各調査地点付近に方形区を設置した ((b), (c))。地下水 (飽和帯泥炭水) は各調査地点に設置した観測管から採水した。3種類の方角枠はそれぞれ灰色で塗りつぶした部分 ((c) の①, ②, ③) に設置し、群落調査に使用した。(c) のnは各群落調査の調査地点数とその内訳 (①モザイク地形または非モザイク地形, ②③負荷区または対照区における調査地点数) を示す。

Fig. 2 Schematic diagram of a site (a), two types of sections (b), and three types of quadrats (c) classified by topography. Each site consists of mosaic topography with hummocks and hollows and non-mosaic one without them in (a) and (b). Survey points (●) were set at the intersections of each site divided into grids at intervals of 20 m, and quadrats were set up near each survey point in (b) and (c). Groundwater (saturated peat water) were sampled from survey wells at each survey point. Each of the three types of quadrats was placed in the filled areas with gray (①, ②, ③ in (c)) for community surveys. "n" in (c) indicates the number of survey points for each community survey and its breakdown (① mosaic topography or non-mosaic ones and ②③ loaded site or control site).

2. 調査地および調査方法

2.1 調査地

調査地は石狩低地帯の最南端にある勇払平野の西部であり、保全上重要な湿地である勇払原野湿原群（環境省 2019）の中にある2か所の湿原である。調査地に近い気象庁厚真観測所（アメダス）によると、1991～2020年の30年間の年平均気温は7.0℃、年間降水量は平均1028.4 mm、および日降水量1.0 mm以上の年間日数は平均126.8日である（気象庁

2022）。また、気象庁苫小牧特別地域気象観測所によると、1991～2020年の30年間の年間の降雪量は平均約145 cmであり、降雪日数は平均約104日間である（気象庁 2022）。湿原の泥炭は1739年に噴火した樽前火山由来の軽石層（Oka and Takaoka 1996）の上に20～30 cm堆積している。

ウトナイ湖北東側に負荷区（北緯42度42分20秒、東経141度43分53秒、標高約5 m）を設定し、南東側の柏原東湿原に対照区（北緯42度40分52

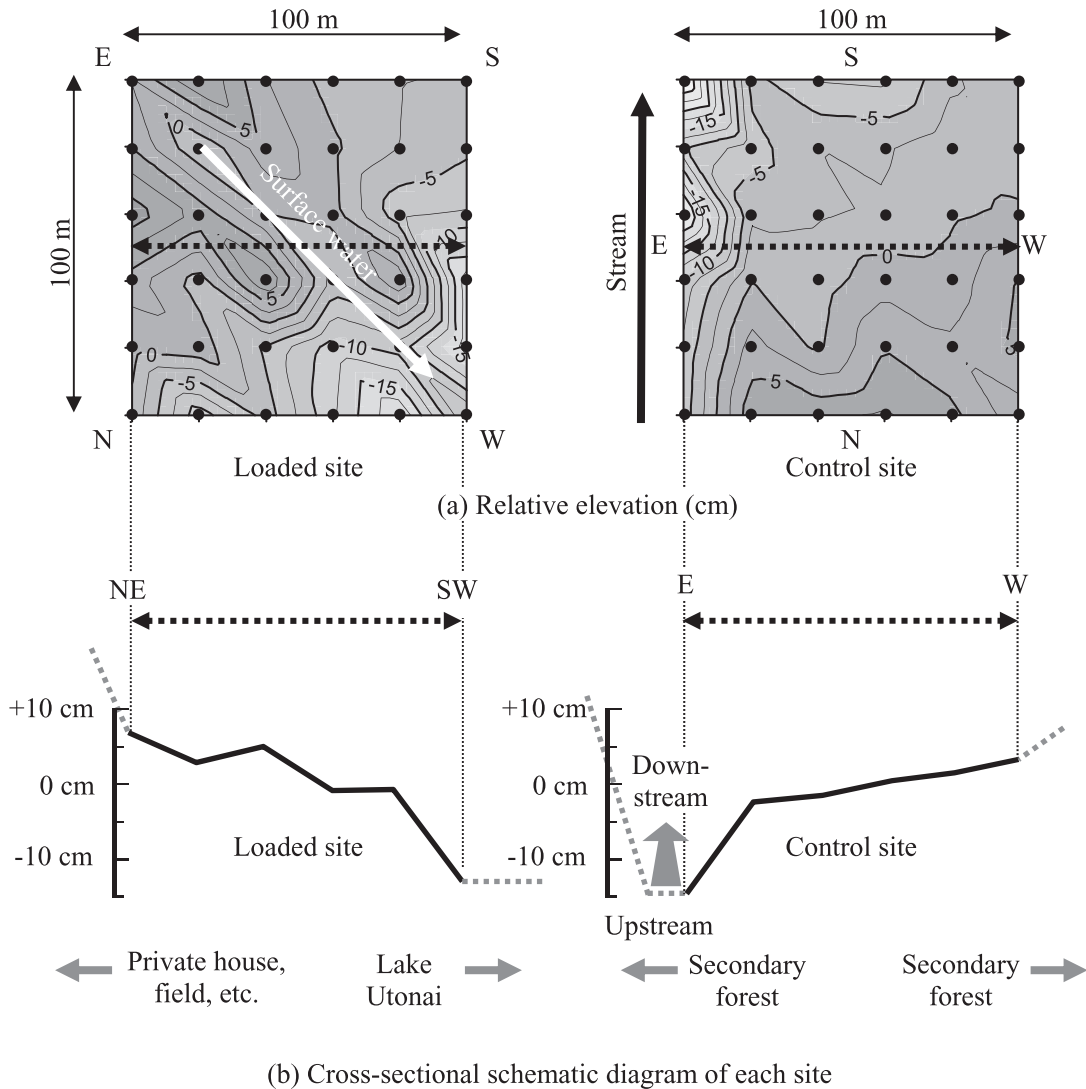


図3 各調査区の相対標高図 (a) および相対標高の断面図 (b). (a) は各調査区における相対標高 (cm) を示し、矢印は表層水または小川の流れる方向を示し、●は調査地点を示す。(b) は各調査区の中央部 (点線矢印) における相対標高 (cm) の断面図を示す。負荷区の北東上流に民家・畑地があり、南東にウトナイ湖がある。対照区の東西にはそれぞれコナラとミズナラの二次林からなる台地がある。

Fig. 3 Relative elevation (a) and cross section of relative elevation (b) of each survey site. In (a), relative elevation (cm) in each survey site and arrows indicate the flow direction of surface water or stream, ● indicates survey points. In (b), a cross section of the relative elevation (cm) at the center of each survey site (dotted arrow). In loaded site, there are private houses and fields in the upper northeast, and Lake Utonai in the southeast. On the east and west sides of control site, there are plateaus consisting of secondary forests of *Quercus serrata* and *Q. crispula*.

秒, 東経 141 度 46 分 15 秒, 標高約 6 m) を設定した。両調査区はいずれも安平川水系に属し, 海岸からの直線距離は負荷区で約 9 km, 対照区で 7 km であり, 2 区間の直線距離は約 4.5 km である。

現地測量に基づき作成した相対標高図 (図 3) によると, 負荷区は畑地や民家がある台地の下縁に位置しており, 北東側から南西側のウトナイ湖に向かって下向きに傾斜している。負荷区は斜面基部で湧出する多数の地下水によって常に冠水している調査地点が複数あり, 降水などにより一時的に冠水地から溢れた表層水が湿原を通して流出する。一方, 対照区は南北に細長い小支流の谷底に発達した湿原の一部であり, 周囲をコナラ (*Quercus serrata*) やミズナラ (*Quercus crispula* var. *crispula*) の二次林で覆われた台地で囲まれており農地はほとんどない。北側上流にある沼から対照区東側に流れ込む小川は, 夏季や冬季など降雨の少ない時期にはほとんど水の流れがない。なお, 負荷区の飽和帯泥炭水のイオン濃度は対照区よりも有意に高かった (佐藤ら 2022)。また, 両調査区の位置は近く, 気象条件, 地質, および海岸からの距離といった地理的条件が類似していることから, 両調査区の飽和帯泥炭水のイオン濃度の差は主に上記の調査地周辺の土地利用の違いにより生じていると推察される。

2.2 群落調査

各調査区を 20 m 間隔で格子状に区分し, その交点を調査地点 (n = 36) とし, 両調査区あわせて 72 地点で群落調査を行った (図 2 (a))。調査は 2015 年と 2016 年の 7 月から 8 月上旬に行った。対照区の群落は非常に安定しており, 負荷区の群落も 40 年間の観察中に大きな群落景観の変化は生じていない。モザイク-非モザイク地形上の群落調査では, 両調査区の各調査地点近傍に 4 m² の方形枠を設置し, 出現する種の被度 (%) を測定した (図 2 (c) ①)。この群落調査では, モザイク地形上の群落を反映する種組成として, ハンモック上とホロウ上のそれぞれの出現種がひとつの方形枠内に包括されるように方形枠を設置した。一方, ハンモック上とホロウ上の群落調査では, それぞれに 1 m² の方形枠を設置し, 枠内に出現する種の被度 (%) を測定し

た (図 2 (c) ②③)。また, ハンモック上の群落調査ではホロウ上の出現種が, ホロウ上の群落調査ではハンモック上の出現種が可能な限り含まれないように方形枠を設置した。群落調査の結果, モザイク地形の調査地点数は両調査区を合わせて 36 (負荷区で 9, 対照区で 27) であったが, そのうち負荷区の 1 地点のみ方形枠内がハンモックのみで占められたため, ハンモックの調査地点数は 36 (負荷区で 9, 対照区で 27), ホロウは 35 (負荷区で 8, 対照区で 27) となった。出現したミズゴケ属や一部の単子葉草本は数本のシュートを採集し, 実験室で同定した。なお, 本報における植物名は米倉・梶田 (2003) に準拠した。

2.3 水位観測および泥炭水の採水

2.3.1 水位観測および飽和帯泥炭水の採水

各調査地点 (n = 72) に直径 3 cm, 長さ 90 cm で側面に 10 cm 間隔で小孔を開けた塩化ビニル製の観測管を, 一端を管口から 10 cm 残して垂直に埋めた (図 1 (b))。水位は地表面から観測管内の水面までの距離を求め, 地表面を 0 cm とし, 上方を + で表記した。ハンモックがある場合は, その基底部分を地表面とした。水位は観測期間 (計 3 回) の平均値と水位変動幅 (3 回行った水位測定の最大値から最小値との差) を解析に使用した。飽和帯泥炭水の採水は 2014 年の 8, 9, 10 月の計 3 回実施した。採水する水が雨水の希釈を受けないように, 採水は降水後 1 日以上経過後とし, 採水の前日に観測管内の水をすべて換水した。各水質因子の 3 回の測定値は安定していたため (佐藤ら 2022), その平均値を解析に使用した。

2.3.2 ハンモックおよびホロウの泥炭水の採水

各調査区の中で代表的なハンモックとして高さ約 20 ~ 30 cm のワラミズゴケが優占するハンモックを, 調査区間における各水質因子の平均値の比較 (t 検定) のため 2 個を選択し, それぞれのハンモックおよびその周辺のホロウから専用の採水器で泥炭水の採水を行った (図 1 (a), (c))。なお, ハンモックから採水した泥炭水は不飽和帯泥炭水であり, ホロウで採水した泥炭水は, その採水位置が観測期間

中ほぼ冠水していたことから、観測管から採水した泥炭水と同じく飽和帯泥炭水とした。負荷区で選択したハンモックはL1とL2とし、対照区はC1とC2とし、全ての採水には必ず同一のハンモックを使用した。また、ハンモックおよびホロウの採水は両調査区で同一日に開始し、ハンモックの採水量が1時間あたり数ミリリットル以下であったことから、開始から採水量が水質分析の必要量に達する約24時間後に回収した。採水は、2017年6月から9月、および2018年6月から8月の間に毎月(計7回)行った。

ハンモックの採水は頂上から5 cmの位置で行い、採水には減圧ポーラスカップ法を用いて初期圧力は-50 kPaとした(図1(a))。ハンモックの頂点近くの表面から数 cm までは光が届くためミズゴケ属が盛んに光合成をして生活しているが、5~15 cm 以深はミズゴケ属が遺体となり泥炭の一部となっている(Rydin et al. 2013)。ハンモックの採水には、電子滅菌済みのポリプロピレン製シリンジ(ニプロ: DS50 mL, 大阪)の先端に長さ10 cmのファイバー式土壤溶液採取器(大起理化工業: DIK-301A-A1, 埼玉)を取り付けた採水器を使用した(図1(c))。ホロウの採水には、長さ約50 cm、直径約1.5 cmの亚克力製の管の先に長さ約5 cmのポーラスカップを取り付けた採水器を使用し、初期圧力は-50 kPaとした。

2.4 水質分析

各泥炭水は、採水後、速やかに0.45 μmメンブレンフィルター(ADVANTEC: DISMIC-25AS, 東京)で濾過した後、実験室に持ち帰り分析した。各泥炭水のpHはガラス電極法(堀場製作所: pH-22B, 京都)、電気伝導度(EC)は交流2極法(堀場製作所: EC-33B, 京都)、および陽イオン(NH₄⁺-N, Na⁺, K⁺, Mg²⁺, Ca²⁺)と陰イオン(Cl⁻, SO₄²⁻, NO₃⁻-N, PO₄³⁻-P)は札幌市立大学の実験室でイオンクロマトグラフィー(東亜: IA-300, 東京)によりそれぞれ測定した。その際、イオンクロマトグラフのサンプルループ容量の設定は、ハンモックの不飽和帯泥炭水とホロウを含む飽和帯泥炭水との濃度差を考慮し、前者は200 μL、後者は20 μLとした。なお、各イオ

ン濃度の上限値および下限値は200 μLループ容量よりも20 μLループ容量の方が10倍高い濃度であった。また、ハンモックおよびホロウの泥炭水中の窒素(NH₄⁺-NとNO₃⁻-N)とPO₄³⁻-Pはイオンクロマトグラフィーとは別に北海道立総合研究所機構エネルギー・環境・地質研究所で連続流れ分析(ビーエルテック: QuAAtro-2HR, 大阪)により測定し、その測定値を解析に使用した。ハンモックとホロウの窒素およびリンの濃度は観測管から採水した泥炭水よりも低濃度であることが事前に想定されたため、使用したイオンクロマトグラフよりも低濃度の窒素やリンを測定できる連続流れ分析装置を使用した。

飽和帯泥炭水のpHとECは、2014年8, 9, 10月の間、負荷区と対照区のそれぞれでほとんど一定であったため(佐藤ら2022)、各測定項目を解析に使用する際は3回の測定値の平均値を用いた。また、これらの泥炭水について、負荷区で検出された窒素のほとんどがNO₃⁻として存在したのに対し、対照区で検出された全ての窒素はNH₄⁺として存在していた。ミズゴケ属の窒素の取り込みは窒素の形態(NH₄⁺とNO₃⁻)に影響を受けにくいとされているため(Jauhainen et al. 1998, Paulissen et al. 2004)、本研究の解析では全ての泥炭水についてNO₃⁻とNH₄⁺の窒素量の合計である無機態窒素(以下、IN)を使用した。

2.5 解析

すべての統計解析はR(version 4.02)を使用した。2.5.1~2.5.4の統計解析は各地形空間の群落調査による種組成データ(出現種およびその被度(%))を対象とし、2.5.3~2.5.4の水文化学因子は2.3.1の水位と飽和帯泥炭水の水質データを用いた。

2.5.1 クラスタリングおよび指標種分析

はじめに、種組成の類似性に基づき各調査地点をいくつかの群落型に分類するため、クラスタリングを行った。クラスタリングでは、調査地点と種組成の行列データを用いて、veganパッケージ(R)のvegdist関数を用い、距離行列にはBray-Curtis非類似度を指定した。

つぎに、クラスタリングで得た各群落型を指標

種により評価するため、指標種分析 (INSPAN) を行った。INSPANとは各群落型の特徴的な種つまり指標種を抽出するための分析方法であり、種毎に各群落型に対する指標値 (indVal 値) を求める (Dufrene and Legendre 1997)。indVal 値は種の出現頻度と被度を乗じた値から構成され、特定の群落型の indVal 値が他の群落型より統計的に有意に高い場合は、特定の群落型に属する指標種として認められる (Dufrene and Legendre 1997, 佐々木ら 2015)。indVal 値の計算は labdsv パッケージ (R) の indval 関数を用いて行った。

2.5.2 出現頻度および平均被度の計算

指標種ごとに各群落型の出現頻度 F (%) と平均被度 C (%) を求めた。なお、A 群落型の指標種 a 種の F と C は以下のとおりである。

$$F (\%) = \frac{a \text{ 種の出現地点数}}{A \text{ 群落型の地点数}} \times 100 \quad \dots \text{式 (1)}$$

$$C (\%) = \frac{a \text{ 種の被度 (\%) の合計値}}{A \text{ 群落型の地点数}} \quad \dots \text{式 (2)}$$

2.5.3 群落型配列図の作成

プアフェン内の水文化因子の変化に沿った群落傾度を抽出するため、nMDS (nonmetric multidimensional scaling) による各調査地点の種組成データの序列化を行い、クラスタリングで得た群落型と組み合わせて群落型配列図を作成した。本研究のデータセットは地形間や調査区間の違いにより不連続であると予想されたことから、データの線形性を必要としない nMDS を序列化方法として採用した (Oksanen 2015, 佐々木ら 2015)。

はじめに、vegan パッケージ (R) の metaMDS 関数を用いて、距離行列には Bray-Curtis 非類似度を指定し、地点スコアを計算した。地点スコアを3次元まで求めた結果、すべての群落調査のストレス値は 0.2 未満となったため、nMDS の結果は適正である (佐々木ら 2015) と判断した。つぎに、同パッケージの envfit 関数を用いて、全地点の水文化因子データと地点スコアとの相関を求め、有意な相

関 ($p < 0.05$) が認められた因子をベクトル化した (Oksanen 2015)。なお、全調査地点から $\text{PO}_4^{3-}\text{-P}$ は検出されなかったため、群落傾度解析から除外した。最後に、各次元の地点スコアから作成した散布図に、有意な水文化因子のベクトルを重ね合わせ、さらに地点スコアのマーカーとして群落型を示し群落型配列図を作成した。

2.5.4 群落傾度と環境傾度の抽出

作成した群落型配列図から群落傾度と環境傾度の抽出を行った。群落型配列図上で密なプロットの塊をつくっている群落型の中から、そのプロットの塊が水文化因子ベクトルに貫かれている群落型を抽出した。このような群落型が2つ以上ある場合を群落型の配列とし、その配列を環境傾度に沿った群落傾度として抽出した。ただし、水文化因子ベクトルから群落傾度に対する適切な環境傾度の抽出は難しい場合がある。その理由は、群落傾度と環境傾度の相関が弱い場合は、これらのデータが群落傾度と環境傾度の関係を不明瞭にするためである。

群落傾度を引き起こした環境傾度をより明確に捉えるため、本研究では、群落傾度を構成する各群落型について、それぞれの各水文化因子の平均値を求め、それらの平均値を対応のないマンホイットニーの U 検定で有意差検定をした。U 検定は exactRankTests パッケージ (R) の wilcox.exact 関数を使用した。なお、1つの群落傾度を構成する群落型数は2つであったため U 検定を使用した。

2.5.5 ハンモックとホロウの泥炭水の比較 (t 検定)

ハンモック上の群落型の違いを調査区間の水質の違いから検討するため、各水質因子について、負荷区のハンモック ($L1_{\text{ハンモック}}$ の平均値と $L2_{\text{ハンモック}}$ の平均値の2反復) と対照区のハンモック ($C1_{\text{ハンモック}}$ の平均値と $C2_{\text{ハンモック}}$ の平均値の2反復) の2群に対し、負荷区のホロウ ($L1_{\text{ホロウ}}$ の平均値と $L2_{\text{ホロウ}}$ の平均値の2反復) と対照区のホロウ ($C1_{\text{ホロウ}}$ の平均値と $C2_{\text{ホロウ}}$ の平均値の2反復) の2群に対し、それぞれ t 検定を行った。本研究では、野外観測の都合上、各調査区から十分なハンモック数が確保で

まず、各 t 検定は 2 反復で行った。再現性を確保するには十分とは言えないが、各水質因子の傾向（高い・低い）を探索的に確認することにした（GraphPad Prism 2014）。

t 検定は対応のない t 検定とし、R の t.test 関数を用いて行った。また、L1, L2, C1, および C2 の平均値は観測期間（計 7 回）の平均値とした。なお、ハンモックの一部は採水量が少なく、再測定が不可能だったため、欠損値とした。4 つのハンモックのうちひとつでも欠損値のあった月のデータは検定対象から外し、残りのデータから平均値を求めた。さらに、定量下限値未満のデータについては、定量下限値を代替値として平均値を求めた。

3. 結果

3.1 各群落型を構成する種組成

指標種の出現頻度 (F) および平均被度 (C) を用いて各群落型を構成する種組成を評価した（表 1～3）。なお、本研究では、各群落型の種組成評価の対象を指標種に限定し種組成情報の要約を行った。

モザイク-非モザイク地形上から 6 つの群落型 C (Combination of mosaic and non-mosaic) がクラスタリングにより抽出された（表 1）。なお、6 つの群落型 C の有意な指標種は計 27 種検出されたが、そのうちワラミズゴケが本調査地でハンモックを形成する典型的な種であることから、ワラミズゴケの indVal 値である 0.36 を最小とし、この値より大きい indVal 値を示した 15 種をここでの指標種とした（表 1）。コイヌノハナヒゲ C1 では、コイヌノハナヒゲとハリコウガイゼキショウが指標種として属し、両種の F はともに 50% であったが、 C はコイヌノハナヒゲの方が高かった。また、この群落型では、ヒメシロネ、ヨシ、およびハンノキの F が 2 つの指標種より高かった。ワラミズゴケ C2 では、5 種が指標種として属し、そのうち、 F はヒメシロネが最も高く、 C はワラミズゴケが最も高かった。また、この群落型では、ムジナスゲ、ヨシ、ハンノキの F がヒメシロネより高く、ハンノキの C がワラミズゴケより高かった。ムジナスゲ C3 では、ムジナスゲおよびヨシが指標種として属し、両種ともに F は 100% であり、 C は約 30% であった。ヌマガヤ

C4 では、ヌマガヤが指標種として属し、この種の F は 100% であり、 C は 70% であった。また、この群落型では、ハンノキの F がヌマガヤと同じ 100% であった。ヤマドリゼンマイ C5 では、ヤマドリゼンマイが指標種として属し、この種の F は 100% であり、 C は 55% であった。また、この群落型では、ヨシおよびホザキシモツケの F がヤマドリゼンマイと同じ 100% であった。ハンノキ C6 では、4 種が指標種として属し、そのうち、ホザキシモツケ、ニッコウシダ、およびハンノキの F が 100% であり、ニッコウシダの C が最も高かった。

ハンモック上から 4 つの群落型 HUM (Hummock) が抽出された（表 2）。ワラミズゴケ HUM1 では、ワラミズゴケとハンノキが指標種として属し、両種ともに F は 100% であり、 C はワラミズゴケの方が高かった。クシノハミズゴケ HUM2 では、4 種が指標種として属し、そのうち、クシノハミズゴケ、シロネ、およびクロミノウグイスカグラの F が 100% であり、 C はクシノハミズゴケが高かった。タルマイスゲ HUM3 では、タルマイスゲが指標種として属し、その種の F は 50% であり、 C は 0.3% であった。また、この群落型では、ハンノキ、ワラミズゴケ、およびクロミノウグイスカグラの F と C およびシロネの F がタルマイスゲより高かった。オオミズゴケ HUM4 では、オオミズゴケが指標種として属し、その種の F が 50% であり、 C が 29.6% であった。この群落型では、ハンノキ、ワラミズゴケ、およびシロネの F がオオミズゴケより高く、クロミノウグイスカグラの F はオオミズゴケと同じであった。

ハンモック上の指標種のうちミズゴケ属はワラミズゴケ、クシノハミズゴケ、およびオオミズゴケが抽出され、ワラミズゴケのみ全ての群落型に出現した（表 2）。各群落型におけるワラミズゴケの被度は、ワラミズゴケ HUM1 では 71.5% であり、クシノハミズゴケ HUM2 およびオオミズゴケ HUM4 では 10% 以下であり、タルマイスゲ HUM3 では 52.5% であった。

ホロウ上から 3 つの群落型 HOL (Hollow) が抽出された（表 3）。シカクイ HOL1 では、6 種が指標種として属し、そのうち、シカクイ、ミカヅキグサ、およびヤチスゲの F が 100% であり、ヤチスゲの C

表1 モザイク-非モザイク地形上 (n = 72) における各指標種の出現頻度 (F, %) と平均被度 (C, %)。左の列から、指標種名, indVal 値, 所属群落型*, 群落型毎に示した全指標種の F および C を示す。太字の数値は所属群落型における各指標種における各指標種の F と C を示す。

Table 1 Frequency of occurrence (F, %) and mean cover (C, %) of each indicator species on mosaic-non-mosaic topography (n = 72). From the left column, names of indicator species, indVal value, belonging community types*, and F and C of all indicator species for each community type are shown. Bold numbers indicate F and C for each indicator species in belonging community type.

Indicator species	indVal Value	Belonging comm-unity types*	Community types												
			コイスノハナヒゲ <i>R. fujitana</i> C1		ワラミズゴケ <i>S. subnitens</i> C2		ムジナスゲ <i>C. lasiocarpa</i> C3		ヌマガヤ <i>M. japonica</i> C4		ヤマドリゼンマイ <i>O. cinnamomeum</i> C5		ハンノキ <i>A. japonica</i> C6		
			F %	C %	F %	C %	F %	C %	F %	C %	F %	C %	F %	C %	
コイスノハナヒゲ <i>Rhynchospora fujitana</i>	0.49	C1	50.0	8.9	6.5	0.1	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
ハリコウガイゼキショウ <i>Juncus wallichianus</i>	0.47	C1	50.0	0.4	3.2	0.0	10.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
チシマガリヤス <i>Calamagrostis stricta</i> subsp. <i>inexpansa</i>	0.58	C2	8.3	0.0	64.5	0.5	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	14.3	0.0	16.7	0.0
エゾノサワアザミ <i>Cirsium pectinellum</i>	0.47	C2	8.3	0.0	74.2	0.6	10.0	0.0	16.7	0.0	0.0	42.9	0.3	16.7	0.0
イソツジ <i>Ledum palustre</i> subsp. <i>diversipilosum</i>	0.45	C2	0.0	0.0	48.4	2.3	0.0	0.0	33.3	0.2	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
ヒメシロネ <i>Lycopus maackianus</i>	0.44	C2	58.3	0.1	77.4	0.5	70.0	0.2	33.3	0.0	0.0	0.0	0.0	16.7	0.0
ワラミズゴケ <i>Sphagnum subnitens</i> var. <i>nitidum</i>	0.36	C2	8.3	0.5	67.7	14.9	20.0	4.9	66.7	7.3	0.0	0.0	0.0	33.3	0.4
ムジナスゲ <i>Carex lasiocarpa</i> subsp. <i>occultans</i>	0.89	C3	33.3	0.1	83.9	2.9	100.0	30.8	50.0	0.1	42.9	0.3	33.3	0.5	0.5
ヨシ <i>Phragmites australis</i>	0.54	C3	100.0	2.7	96.8	9.9	100.0	30.5	83.3	1.7	100.0	5.4	83.3	6.5	6.5
ヌマガヤ <i>Moliniopsis japonica</i>	0.99	C4	8.3	0.4	32.3	0.4	0.0	0.0	100.0	70.0	42.9	0.0	0.0	0.0	0.0
ヤマドリゼンマイ <i>Osmundastrum cinnamomeum</i> var. <i>foktense</i>	0.93	C5	0.0	0.0	19.4	2.8	20.0	0.3	0.0	0.0	100.0	55.0	33.3	1.3	1.3
ホザキシモツケ <i>Spiraea salicifolia</i>	0.84	C6	0.0	0.0	58.1	2.1	50.0	0.2	16.7	0.0	100.0	2.3	100.0	24.0	24.0
ニッコウシダ <i>Thelypteris nipponica</i>	0.67	C6	8.3	0.1	48.4	4.4	20.0	2.4	16.7	0.3	85.7	12.4	100.0	40.0	40.0
ノリウツギ <i>Hydrangea paniculata</i>	0.44	C6	16.7	0.0	64.5	0.4	40.0	0.6	16.7	0.0	71.4	10.9	83.3	13.5	13.5
ハンノキ <i>Alnus japonica</i>	0.42	C6	66.7	0.7	100.0	21.1	80.0	4.3	100.0	13.8	57.1	4.7	100.0	33.0	33.0

* Belonging community types: the specific community type to which each indicator species belongs (C1 to C6, corresponding to the ending of the name of community types)

* 所属群落型: 各指標種が属する特定の群落型 (C1 ~ C6, 群落型名の語尾に対応)

栄養素等の負荷を受けたブアフェンでの地形空間毎の群落傾度評価

表2 ハンモック上 (n = 36) における各指標種の出現頻度 (F, %) と平均被度 (C, %)。左の列から、指標種名, indVal 値, 所属群落型*, 群落型毎の F および C を示す。太字の数値は所属群落型における各指標種の F と C を示す。
Table 2 Frequency of occurrence (F, %), mean cover (C, %) of each indicator species on hummocks (n = 36). From the left column, names of indicator species, indVal value, belonging community types*, and F and C of all indicator species for each community type are shown. Bold numbers indicate F and C for each indicator species in belonging community type.

Indicator species			Community types							
Name of indicator species	indVal Value	Belonging community types*	ワラミズゴケ <i>S. subnitens</i> HUM1		クシノハミズゴケ <i>S. imbricatum</i> HUM2		タルマイスゲ <i>C. buxbaumii</i> HUM3		オオミズゴケ <i>S. palustre</i> HUM4	
			F %	C %	F %	C %	F %	C %	F %	C %
			ハンノキ <i>Alnus japonica</i>	0.54	HUM1	100.0	29.3	60.0	7.0	62.5
ワラミズゴケ <i>Sphagnum subnitens</i> var. <i>nitidum</i>	0.50	HUM1	100.0	71.5	60.0	9.6	100.0	52.5	87.5	9.0
クシノハミズゴケ <i>Sphagnum imbricatum</i>	1.00	HUM2	6.7	0.1	100.0	72.4	0.0	0.0	25.0	0.3
シロネ <i>Lycopus lucidus</i>	0.71	HUM2	80.0	0.4	100.0	1.6	62.5	0.2	62.5	0.1
クロミノウグイスカグラ <i>Lonicera caerulea</i>	0.41	HUM2	93.3	2.3	100.0	3.0	87.5	1.4	50.0	0.8
ホロムイコウガイ <i>Juncus tokubuchii</i>	0.40	HUM2	0.0	0.0	40.0	0.2	0.0	0.0	0.0	0.0
タルマイスゲ <i>Carex buxbaumii</i>	0.50	HUM3	0.0	0.0	0.0	0.0	50.0	0.3	0.0	0.0
オオミズゴケ <i>Sphagnum palustre</i>	0.46	HUM4	13.3	2.6	0.0	0.0	0.0	0.0	50.0	29.6

* Belonging community types: the specific community type to which each indicator species belongs (HUM1 to HUM4, corresponding to the ending of the name of community types)

* 所属群落型: 各指標種が属する特定の群落型 (HUM1 ~ HUM4, 群落型名の語尾に対応)

表3 ホロウ上 (n = 35) における各指標種の出現頻度 (F, %) と平均被度 (C, %)。左の列から、指標種名, indVal 値, 所属群落型*, 群落型毎の F および C を示す。太字の数値は所属群落型における各指標種の F と C を示す。

Table 3 Frequency of occurrence (F, %), mean cover (C, %) of each indicator species on hollows (n = 35). From the left column, names of indicator species, indVal value, belonging community types*, and F and C of all indicator species for each community type are shown. Bold numbers indicate F and C for each indicator species in belonging community type.

Indicator species			Community types					
Name of indicator species	indVal Value	Belonging community types*	シカクイ <i>E. wichurae</i> HOL1		ムジナスゲ <i>C. lasiocarpa</i> HOL2		ヤチヤナギ <i>M. gale</i> HOL3	
			F %	C %	F %	C %	F %	C %
			シカクイ <i>Eleocharis wichurae</i>	0.93	HOL1	100.0	0.7	40.0
ミカヅキグサ <i>Rhynchospora alba</i>	0.86	HOL1	100.0	2.6	60.0	0.6	10.0	0.0
ヤチスゲ <i>Carex limosa</i>	0.80	HOL1	100.0	8.9	90.0	3.2	20.0	0.0
ツボスミレ <i>Viola verecunda</i>	0.66	HOL1	80.0	1.6	100.0	0.5	20.0	0.0
ヒメワタスゲ <i>Trichophorum alpinum</i>	0.54	HOL1	60.0	0.3	20.0	0.0	20.0	0.0
ナガボノシロワレモコウ <i>Sanguisorba tenuifolia</i>	0.47	HOL1	70.0	0.1	20.0	0.0	20.0	0.0
ムジナスゲ <i>Carex lasiocarpa</i> subsp. <i>occultans</i>	0.69	HOL2	46.7	0.4	100.0	5.4	60.0	1.2
ミズオトギリ <i>Hypericum crassifolium</i>	0.60	HOL2	53.3	0.4	93.3	1.3	13.3	0.1
ハンノキ <i>Alnus japonica</i>	0.57	HOL2	33.3	0.3	73.3	6.5	26.7	0.9
ヤチヤナギ <i>Myrica gale</i>	0.93	HOL3	40.0	0.5	70.0	2.6	100.0	27.9
オオアゼスゲ <i>Carex thunbergii</i> var. <i>appendiculata</i>	0.46	HOL3	0.0	0.0	30.0	0.0	50.0	0.2

* Belonging community types: the specific community type to which each indicator species belongs (HOL1 to HOL3, corresponding to the ending of the name of community types)

* 所属群落型: 各指標種が属する特定の群落型 (HOL1 ~ HOL3, 群落型名の語尾に対応)

が最も高かった。ムジナスゲ HOL2 では、3つの指標種のうち、ムジナスゲの F が 100% であり、ハンノキの C が最も高かった。また、この群落型 HOL2 では、ツボスミレの F がハンノキと同じ 100% であった。ヤチヤナギ HOL3 では、ヤチヤナギとオオアゼスゲが指標種として属し、 F と C はともにヤチヤナギの方が高かった。

3.2 群落傾度と水文化学因子

3.2.1 モザイク-非モザイク地形

モザイク-非モザイク地形上の群落型配列図より、第1軸と第2軸に対してすべての水文化学因子が、第1軸と第3軸では IN と水位を除く 8 因子が、それぞれ危険率 0.05 未満で有意性を示した (図 4)。

第1軸と第2軸の群落型配列図において、pH、全てのイオン (Na^+ , K^+ , Mg^{2+} , Ca^{2+} , Cl^- , SO_4^{2-} , および IN) のベクトル方向は右上方向を示し、水位では真上方向を示し、水位変動幅では左下方向を示した (図 4 (a))。これらの水文化学因子のベクトルに沿って、ワラミズゴケ C2 からムジナスゲ C3 の群落傾度が捉えられた。両群落型の水文化学因子の平均値を比較した結果、pH、水位、および IN を除くイオン (Na^+ , K^+ , Mg^{2+} , Ca^{2+} , Cl^- , SO_4^{2-}) はムジナスゲ C3 の方が有意に高く、水位変動幅はワ

ラミズゴケ C2 の方が有意に高かった (表 4)。

第1軸と第3軸の群落型配列図において、pH、 Na^+ , K^+ , Mg^{2+} , Ca^{2+} , Cl^- , SO_4^{2-} のベクトル方向は右下方向を示し、水位変動幅では左上方向を示した (図 4 (b))。これらの水文化学因子のベクトルに沿って、ワラミズゴケ C2 からヤマドリゼンマイ C5 の群落傾度が捉えられた。両者の水文化学因子の平均値を比較した結果、pH および 5 種のイオン (Na^+ , K^+ , Mg^{2+} , Ca^{2+} , および Cl^-) はヤマドリゼンマイ C5 の方が有意に高く、水位変動幅はワラミズゴケ C2 の方が有意に高かった (表 4)。

3.2.2 ハンモック

ハンモック上の群落型配列図より、第1軸と第2軸は水位変動幅、 K^+ , Mg^{2+} , Ca^{2+} の 4 因子が有意 ($p < 0.05$) な相関を示し、第1軸と第3軸は pH、水位変動幅、および 5 種のイオン (Na^+ , K^+ , Mg^{2+} , Ca^{2+} , および Cl^-) の 7 因子が有意な相関を示した (図 5)。

第1軸と第2軸の群落型配列図において、 K^+ , Mg^{2+} , および Ca^{2+} のベクトル方向は真下方向を示し、水位変動幅では真上方向を示したが、水文化学因子の変化に沿った群落傾度は見つからなかった (図 5 (a))。

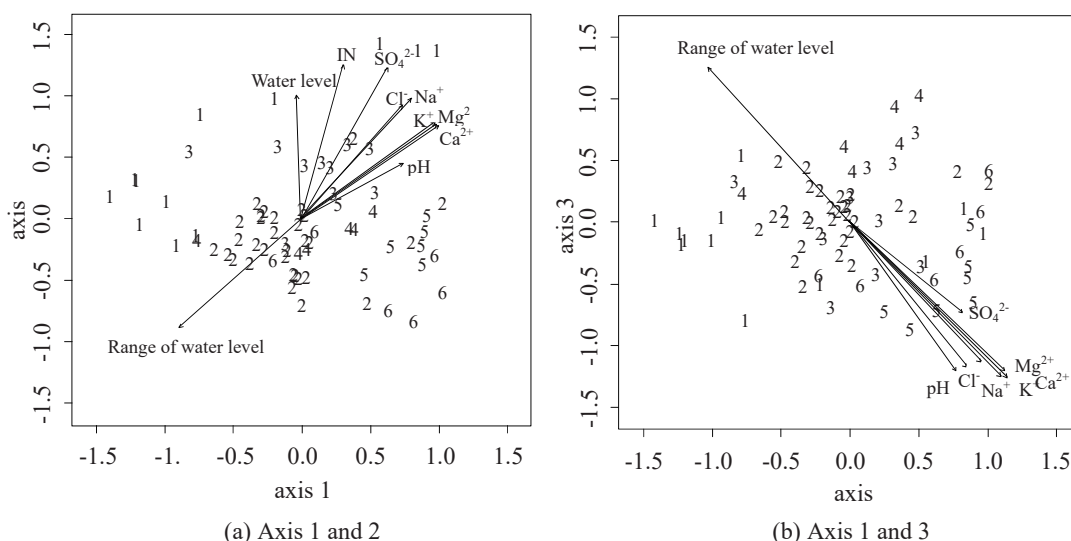


図 4 モザイク-非モザイク地形上 ($n = 72$) の群落型配列図。(a) : 第1軸と第2軸, (b) : 第1軸と第3軸。1 : コイスノハナヒゲ C1, 2 : ワラミズゴケ C2, 3 : ムジナスゲ C3, 4 : スマガヤ C4, 5 : ヤマドリゼンマイ C5, 6 : ハンノキ C6。図中の矢印は有意差 ($p < 0.05$) が認められた水文化学因子を示す。

Fig. 4 Graph of arrangement of community types on mosaic - non-mosaic topography ($n = 72$). (a): Axis 1 and 2, (b): Axis 1 and 3. 1: *R. fujitiana* C1, 2: *S. subnitens* C2, 3: *C. lasiocarpa* C3, 4: *M. japonica* C4, 5: *O. cinnamomeum* C5, 6: *A. japonica* C6. The arrows in the figure indicate the hydrochemical variables for which significant differences ($p < 0.05$) were found.

第1軸と第3軸の群落型配列図において、pHと5種のイオン(Na⁺, K⁺, Mg²⁺, Ca²⁺, およびCl⁻)のベクトル方向は真下方向を示し、水位変動幅では真上方向を示した(図5(b)). これらの水文化学因子のベクトルに沿って、ワラミズゴケ HUM1 からタルマイスゲ HUM3 への群落傾度が捉えられた. 両群落型

間の水文化学因子の平均値を比較した結果、pH, 4種のイオン(Na⁺, K⁺, Cl⁻, およびSO₄²⁻), および水位はタルマイスゲ HUM3の方が有意に高かった(表4).

3.2.3 ホロウ

ホロウ上の種組成から求めた nMDS の第1軸と

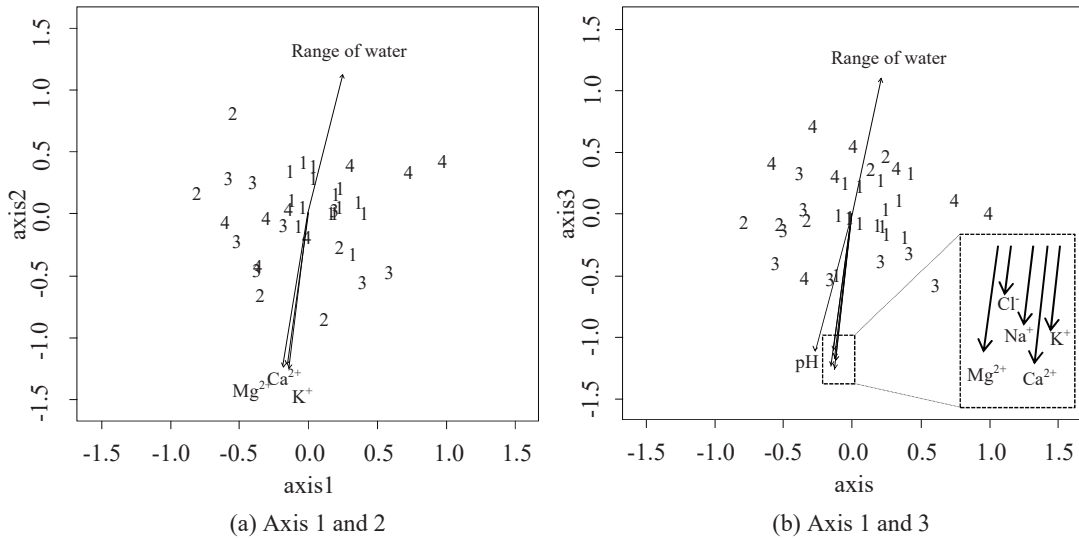


図5 ハンモック上 (n=36) の群落型配列図. (a): 第1軸と第2軸, (b): 第1軸と第3軸. 1: ワラミズゴケ HUM1, 2: クシノハミズゴケ HUM2, 3: タルマイスゲ HUM3, 4: オオミズゴケ HUM4. 図中の矢印は有意差 (p < 0.05) が認められた水文化学因子を示す.

Fig. 5 Graph of arrangement of community types on hummock topography (n = 36). (a): Axis 1 and 2, (b): Axis 1 and 3. 1: *S. subnitens* HUM1, 2: *S. imbricatum* HUM2, 3: *C. buxbaumii* HUM3, 4: *S. palustre* HUM4. The arrows in the figure indicate the hydrochemical variables for which significant differences (p < 0.05) were found.

表4 群落傾度を構成する各群落型の各水文化学因子の平均値 ± SD. p値はマンホイットニーのU検定による各平均値の差(ワラミズゴケ C2対ムジナスゲ C3, ワラミズゴケ C2対ヤマドリゼンマイ C5, ワラミズゴケ HUM1対タルマイスゲ HUM3)の検定結果を示す. 対応する和名群落名は表1~3を参照.

Table 4 Mean ± SD of hydrochemical variables for each community type that constitutes the community gradients. The p values show the results of Mann-Whitney U test the differences between the means, *S. subnitens* C2 vs. *C. lasiocarpa* C3 or *O. cinnamomeum* C5 and *S. subnitens* HUM1 vs. *C. buxbaumii* HUM3.

Community types	pH	Na ⁺ (mg L ⁻¹)	K ⁺ (mg L ⁻¹)	Mg ²⁺ (mg L ⁻¹)	Ca ²⁺ (mg L ⁻¹)	Cl ⁻ (mg L ⁻¹)	SO ₄ ²⁻ (mg L ⁻¹)	IN (mg L ⁻¹)	Water level (cm)	Range of water level (cm)
Mosaic-non-mosaic										
<i>S. subnitens</i> C2 (n = 31)	6.3 ± 0.2	6.41 ± 2.15	1.3 ± 1.8	1.76 ± 1.41	7.4 ± 7.2	5.7 ± 1.8	4 ± 5	0.246 ± 0.363	-9.3 ± 6.4	14.9 ± 3.9
<i>C. lasiocarpa</i> C3 (n = 10)	6.6 ± 0.1	9.70 ± 1.86	4.3 ± 1.4	4.57 ± 1.62	21.2 ± 7.9	7.9 ± 1.1	9 ± 7	0.333 ± 0.840	-1.3 ± 6.9	11.1 ± 3.7
<i>O. cinnamomeum</i> C5 (n = 7)	6.6 ± 0.1	9.23 ± 1.61	4.0 ± 0.5	4.29 ± 0.55	21.3 ± 3.6	8.0 ± 1.8	7 ± 7	0.359 ± 0.600	-4.3 ± 7.7	9.7 ± 2.1
p value for C2 vs. C3	0.001**	0.002**	<0.001***	<0.001***	<0.001***	<0.001***	0.007**	0.126	<0.001***	0.035*
p value for C2 vs. C5	0.003**	0.004**	0.009**	<0.001***	<0.001***	0.021*	0.084 [†]	0.466	0.082 [†]	0.002**
Hummock										
<i>S. subnitens</i> HUM1 (n = 15)	6.2 ± 0.1	5.53 ± 1.46	0.4 ± 1.1	1.14 ± 0.92	4.3 ± 4.3	4.8 ± 1.2	2 ± 4	0.098 ± 0.134	-12.3 ± 3.3	16.2 ± 3.6
<i>C. buxbaumii</i> HUM3 (n = 8)	6.5 ± 0.3	8.11 ± 2.33	3.0 ± 2.3	2.98 ± 1.83	14.0 ± 9.3	6.9 ± 1.6	7 ± 6	0.288 ± 0.397	-6.7 ± 5.4	13.8 ± 4.0
p value for HUM1 vs HUM3	0.007**	0.016*	0.004**	0.185	0.084 [†]	0.006**	0.029*	0.328	0.024*	0.127

***: p < 0.001; **: p < 0.01; *: p < 0.05; †: p < 0.1 (Mann-Whitney U test)

第2軸に対してすべての水文学因子が有意な相関を示し、第1軸と第3軸に対して Mg^{2+} および Ca^{2+} が有意な相関を示した (図6)。第1軸と第2軸および第1軸と第3軸の両方の群落型配列図で、シカ

クイ HOL1, ムジナスゲ HOL2, ヤチヤナギ HOL3 が順に第1軸に沿って左から右に配置されたが、これらの群落傾度は水文学因子に沿っていなかった。

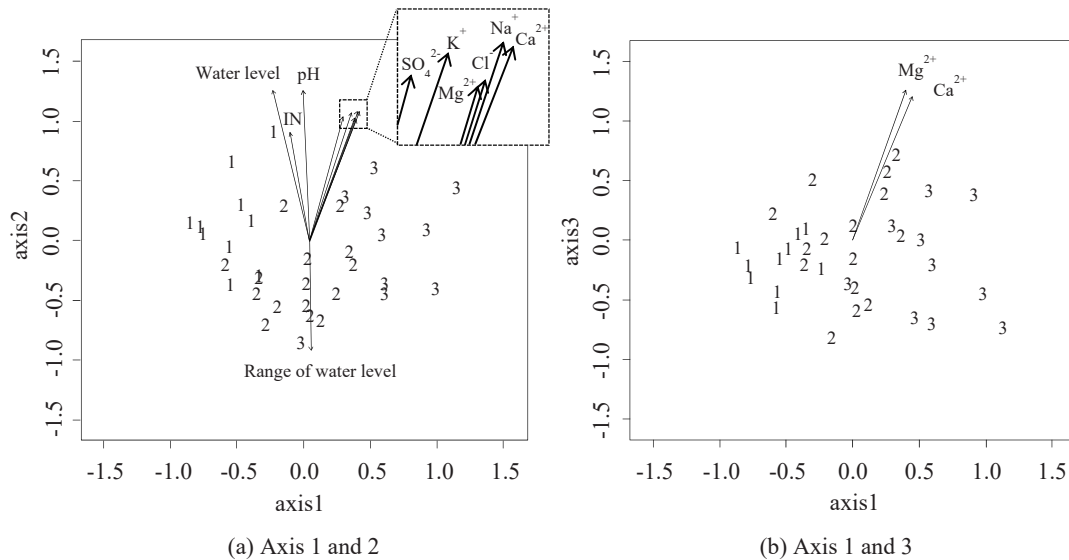


図6 ホロウ上 (n = 35) の群落型配列図。(a) : 第1軸と第2軸, (b) : 第1軸と第3軸。1 : シカクイ HOL1, 2 : ムジナスゲ HOL2, 3 : ヤチヤナギ HOL3。図中の矢印は有意差 ($p < 0.05$) が認められた水文学因子を示す。
 Fig. 6 Graph of arrangement of community types on hollow topography (n = 35). (a): Axis 1 and 2, (b): Axis 1 and 3. 1: *E. wichurae* HOL1, 2: *C. lasiocarpa* HOL2, 3: *M. gale* HOL3. The arrows in the figure indicate the hydrochemical variables for which significant differences ($p < 0.05$) were found.

3.3 各群落型の出現頻度とその割合

各群落型の出現状況を明らかにするため、群落調査毎に各群落型に属する出現頻度 (出現した調査地点数) と全調査地点数に対する出現頻度の割合 (%) を求めた。なお、全ての地形空間の群落型は調査区別に分類し、モザイク-非モザイク上のみ地形別に分類し、それぞれの出現頻度およびその割合を求めた。

3.3.1 調査区別による分類

モザイク-非モザイク地形上では、ムジナスゲ C3, ヤマドリゼンマイ C5, およびハンノキ C6 は対照区より負荷区で多く出現し、ワラミズゴケ C2 およびヌマガヤ C4 は負荷区より対照区で多く出現し、コイヌノハナヒゲ C1 の出現頻度の割合 (%) は両調査区の差がほぼ無かった (表5)。各調査区で最も多く出現した群落型は、負荷区ではワラミズゴケ C2 (13%) およびムジナスゲ C3 (13%) であり、対照区ではワラミズゴケ C2 (31%) であった。

ハンモック上では、タルマイスゲ HUM3 が対照区より負荷区で多く出現し、ワラミズゴケ HUM1 およびオオミズゴケ HUM4 は負荷区より対照区で多く出現し、クシノハミズゴケ HUM2 の出現頻度の割合 (%) は両調査区の差がほぼ無かった (表5)。各調査区で最も多く出現した群落型は、負荷区ではタルマイスゲ HUM3 (14%) であり、対照区ではワラミズゴケ HUM1 (39%) であった。

ホロウ上では、3つの群落型がすべて負荷区よりも対照区に多く出現し、対照区の各群落型の出現頻度は負荷区の2倍以上であった (表5)。3つの群落型のうち両調査区 (合計) で出現頻度の割合が最も高かったのはムジナスゲ HOL2 (43%) であった。

3.3.2 地形別による分類

表6で示したように、ワラミズゴケ C2 は非モザイク地形よりモザイク地形で多く出現し、コイヌノハナヒゲ C1, ムジナスゲ C3, およびハンノキ

表5 調査区別および地形空間別に分類した各群落型の出現頻度（出現した調査地点数）とその割合（%）。割合（%）は各地形空間での全調査地点数に対する出現頻度の割合。対応する群落型の和名は表1～3を参照。

Table 5 Occurrence frequency of each community type (number of survey points where it occurred) and its ratio (%) between loaded and control sites on topographies of mosaic-non-mosaic, hummock, and hollow. The ratio (%) is the ratio of the occurrence frequency to the total number of survey points in each topographical space.

Community types	Occurrence frequency and its ratio (%)					
	Loaded site		Control site		Total	
	frequency	%	frequency	%	frequency	%
Mosaic-non-mosaic						
<i>R. fujiana</i> C1	5	7%	7	10%	12	17%
<i>S. subnitens</i> C2	9	13%	22	31%	31	43%
<i>C. lasiocarpa</i> C3	9	13%	1	1%	10	14%
<i>M. japonica</i> C4	0	0%	6	8%	6	8%
<i>O. cinnamomeum</i> C5	7	10%	0	0%	7	10%
<i>A. japonica</i> C6	6	8%	0	0%	6	8%
Total of the above	36	50%	36	50%	72	100%
Hummock						
<i>S. subnitens</i> HUM1	1	3%	14	39%	15	42%
<i>S. imbricatum</i> HUM2	2	6%	3	8%	5	14%
<i>C. buxbaumii</i> HUM3	5	14%	3	8%	8	22%
<i>S. palustre</i> HUM4	1	3%	7	19%	8	22%
Total of the above	9	25%	27	75%	36	100%
Hollow						
<i>E. wichurae</i> HOL1	2	6%	8	23%	10	29%
<i>C. lasiocarpa</i> HOL2	3	9%	12	34%	15	43%
<i>M. gale</i> HOL3	3	9%	7	20%	10	29%
Total of the above	8	23%	27	77%	35	100%

表6 地形別に分類したモザイク-非モザイク地形上の各群落型の出現頻度（出現した調査地点数）とその割合（%）。割合（%）は全調査地点数に対する出現頻度の割合。対応する和名群落名は表1を参照。

Table 6 Occurrence frequency of each community type (number of survey points where it occurred) and its ratio (%) in mosaic and non-mosaic topographies. The ratio (%) is the ratio of the occurrence frequency to the total number of survey points in each community survey.

Community types	Occurrence frequency and its ratio (%)					
	Mosaic		Non-mosaic		Total	
	frequency	%	frequency	%	frequency	%
<i>R. fujiana</i> C1	2	3%	10	14%	12	17%
<i>S. subnitens</i> C2	27	38%	4	6%	31	43%
<i>C. lasiocarpa</i> C3	2	3%	8	11%	10	14%
<i>M. japonica</i> C4	4	6%	2	3%	6	8%
<i>O. cinnamomeum</i> C5	0	0%	7	10%	7	10%
<i>A. japonica</i> C6	1	1%	5	7%	6	8%
Total	36	50%	36	50%	72	100%

C6はモザイク地形より非モザイク地形で多く出現し、ヤマドリゼンマイ C5は非モザイク地形でのみ出現し、ヌマガヤ C4の出現頻度の割合(%)は両地形の差がほぼ無かった。各地形でもっとも多く出現したのは、モザイク地形ではワラミズゴケ C2 (38%)であり、非モザイク地形ではコイヌノハナヒゲ C1 (14%)であった。

3.4 ハンモックとホロウの泥炭水

ハンモックとホロウの水質を調査区間で比較した結果、ハンモックではECおよびK⁺が負荷区の方が有意($p < 0.05$)に高く、Na⁺、Mg²⁺、およびSO₄²⁻は負荷区の方が高いという有意差傾向($p < 0.1$)を示し、Ca²⁺、PO₄³⁻-P、およびINは負荷区の方が高かったが有意差は認められなかった(表7)。一方、ホロウではPO₄³⁻-Pを除く全ての水質因子が負荷区の方が有意($p < 0.05$)に高く、PO₄³⁻-Pは負荷区の方が高いという有意差傾向($p < 0.1$)を示した。

4. 考察

4.1 プアフェン内の群落傾度と水文化学因子の関係

本調査結果から、モザイク-非モザイク地形上から2つの群落傾度とハンモック上から1つの群落傾度が抽出された。なお、ホロウ上からは水文化学因子に沿った群落傾度は抽出されなかった。以下に、抽出された3つの群落傾度と水文化学因子の関係を検討する。

4.1.1 ワラミズゴケ C2 からムジナスゲ C3 の群落傾度

モザイク-非モザイク地形上から、水文化学因子ベクトルに沿ったワラミズゴケ C2 からムジナスゲ C3 の群落傾度が抽出された(図4(a))。この群落傾度はpHおよび6種のイオン濃度(Na⁺、K⁺、Mg²⁺、Ca²⁺、Cl⁻、およびSO₄²⁻)の上昇、水位の上昇、および水位変動の低下からなる環境傾度と対応

表7 各調査区におけるハンモック (n = 2) とホロウ (n = 2) の各水文化学因子の平均値と範囲(最小値-最大値)。p値はハンモックとホロウの各水文化学因子について負荷区と調査区の間で行ったt検定の結果を示す。

Table 7 Mean and range (min. - max.) of hydrochemical variables for hummocks (n = 2) and hollows (n = 2) in each study site. The p value shows the results of the t-test between loaded site and control site for each hydrochemical variable of hummock and hollow.

Hydrochemical variables	Sampling position	Mean values (min. - max.)		p value
		Loaded site	Control site	
pH	Hummock	5.0 (5.0 - 5.0)	5.0 (4.9 - 5.0)	0.445
	Hollow	7.0 (7.0 - 7.0)	6.4 (6.3 - 6.4)	0.007**
EC (mS m ⁻¹)	Hummock	6.7 (6.3 - 7.0)	4.2 (4.0 - 4.4)	0.025*
	Hollow	29.1 (28.8 - 29.4)	14.1 (11.8 - 16.3)	0.022*
Na ⁺ (mg L ⁻¹)	Hummock	1.97 (1.68 - 2.25)	1.38 (1.19 - 1.56)	0.074 [†]
	Hollow	12.41 (12.20 - 12.62)	4.99 (4.82 - 5.17)	0.002**
K ⁺ (mg L ⁻¹)	Hummock	4.3 (4.0 - 4.6)	1.3 (1.2 - 1.5)	0.014*
	Hollow	5.5 (5.3 - 5.7)	1.9 (1.8 - 2.0)	0.004**
Mg ²⁺ (mg L ⁻¹)	Hummock	0.93 (0.86 - 1.00)	0.64 (0.63 - 0.65)	0.053 [†]
	Hollow	4.92 (4.74 - 5.10)	2.72 (2.55 - 2.90)	0.012*
Ca ²⁺ (mg L ⁻¹)	Hummock	4.3 (3.8 - 4.9)	2.8 (2.6 - 2.9)	0.115
	Hollow	21.0 (21.0 - 21.1)	11.2 (10.7 - 11.7)	0.003**
Cl ⁻ (mg L ⁻¹)	Hummock	2.4 (2.0 - 2.8)	3.6 (3.6 - 3.6)	0.105
	Hollow	10.5 (10.5 - 10.6)	5.9 (5.5 - 6.2)	0.006**
SO ₄ ²⁻ (mg L ⁻¹)	Hummock	3.8 (2.7 - 4.9)	1.2 (1.1 - 1.3)	0.055 [†]
	Hollow	26 (26 - 26)	< 1	< 0.001***
PO ₄ ³⁻ - P (mg L ⁻¹)	Hummock	0.030(0.022 - 0.038)	0.013(0.011 - 0.015)	0.206
	Hollow	0.006(0.005 - 0.008)	< 0.001	0.076 [†]
IN (mg L ⁻¹)	Hummock	0.36 (0.07 - 0.64)	0.13 (0.08 - 0.19)	0.522
	Hollow	6.39 (6.26 - 6.51)	1.73 (1.68 - 1.77)	< 0.001***

*** : $p < 0.001$; ** : $p < 0.01$; * : $p < 0.05$; [†] : $p < 0.1$ (t-test)

していた(表4)。また、ワラミズゴケ C2 は対照区に多く分布し、ムジナスゲ C3 は負荷区に多く分布したことから、この環境傾度は対照区と負荷区のイオン濃度の違いを反映したと推察される(表5)。ヨーロッパの湿原で得られた群落傾度解析の結果によると、隆起泥炭地の中心部(mire expanse)に分布するハンモックとホロウからなるモザイク地形上の群落から、プアフェン辺縁部(lagg zone, 隆起泥炭地に分布するプアフェンやボグの縁を流れる流路沿い)に分布するオウシュウムジナスゲ(*Carex lasiocarpa* Ehrh.) 優占群落への変化が最大の固有値をもつ群落傾度であり、この群落傾度は pH や栄養素およびミネラル濃度の増加という水質変化と対応している(Bragazza et al. 2005)。このように、ヨーロッパでは負荷のない健全な湿原から水質変化に沿った中心部から辺縁部への固有値が最大の群落傾度が見つかっている。一方、本調査結果からも、対照区と負荷区のイオン濃度差から生じた pH およびイオン濃度の増加に沿って、モザイク地形に多いワラミズゴケ C2 から非モザイク地形に多いムジナスゲ C3 への群落傾度を捉えた(図4(a), 表6)。このことから、本調査地で起こった K^+ および主要なミネラル負荷は、他の健全な湿原で見られる中心部と辺縁部で起こる群落傾度と同様の群落傾度を発生させたと推察される。

各調査地点の水位は地下水表面から地表面までの距離として測定したが、ハンモックがある場合は地下水表面からハンモック基底部分までの距離として測定し、測定した水位は必ずしも地下水表面から各地形表面までの距離を反映していない。そのため、モザイク-非モザイク地形上の群落傾度に対し、水位の影響評価は難しく、その影響は不明である。

ワラミズゴケ C2 とムジナスゲ C3 の水位変動幅の平均値は、それぞれ 14.9 cm および 11.1 cm であり、両者には有意差があった(表4)。しかし、ミズゴケ属が安定して優占するためには乾燥と水没ストレスを受けない水位の安定、つまり水位変動幅が小さいことが不可欠である(Granath et al. 2010)。ワラミズゴケ C2 およびムジナスゲ C3 の水位変動幅と本調査区近隣に位置するトキサタマップ湿原内にあるミズゴケ属の出現するプアフェンの水位変動幅

(1.9 ~ 48.4 cm) を比較した結果(Yabe and Onimaru 1997), 両群落型の水位変動幅はトキサタマップのプアフェンの中でも水位変動幅の特に小さい地点に相当すると推察される(表4)。したがって、ワラミズゴケ C2 の水位変動幅はムジナスゲ C3 より有意に高いものの、ワラミズゴケ C2 ではワラミズゴケが高い被度で生育していることを考慮すると、ワラミズゴケの優占を確保できる程度に小さいと推察される。このため、この群落傾度に対する水位変動幅の効果は、pH や各イオン濃度に比べて小さいと推察される。

4.1.2 ワラミズゴケ C2 からヤマドリゼンマイ C5 の群落傾度

モザイク-非モザイク地形上からは、さらに、水文化学因子ベクトルに沿ったワラミズゴケ C2 からヤマドリゼンマイ C5 の群落傾度が抽出された(図4(b))。この群落傾度は水位変動幅の低下、pH および5種のイオン濃度(Na^+ , K^+ , Mg^{2+} , Ca^{2+} , および Cl^-)の増加に対応していた(表4)。また、ヤマドリゼンマイ C5 の出現は負荷区および非モザイク地形に限定されていた(表5, 表6)。以上のことから、ワラミズゴケ C2 からヤマドリゼンマイ C5 の群落傾度は、ワラミズゴケ C2 からムジナスゲ C3 と同様に、負荷区と対照区の水質の違いから生じる pH およびイオン濃度変化に沿った、モザイク地形から非モザイク地形への群落傾度であることが明らかとなった。なお、ワラミズゴケ C2 の水位変動幅はヤマドリゼンマイ C5 よりも有意に高いが(表4)、ワラミズゴケ C2 からムジナスゲ C3 の群落傾度の理由と同様に、この群落傾度に対する水位変動幅の変化は効果的でない可能性がある。

モザイク-非モザイク地形上から抽出された2つの群落傾度の違いは、傾度の一端を構成するムジナスゲ C3 およびヤマドリゼンマイ C5 の違いである。観測時の状況から、負荷区周辺のプアフェン内には小規模のハンノキ湿生林が複数存在し、それらの湿生林によりプアフェンとプアフェンの間に境界ができ、ヤマドリゼンマイ C5 はその湿生林がつくる境界付近に出現していた。一方、ムジナスゲ C3 はハンノキ湿生林よりやや離れた場所でプアフェンの一

部を構成していた。このようなムジナスゲ C3 とヤマドリゼンマイ C5 の出現パターンを反映する環境の違いにより、2つの群落傾度が生じた可能性がある。

4.1.3 ワラミズゴケ HUM1 からタルマイスゲ HUM3 の群落傾度

水文化学因子ベクトルに沿ってワラミズゴケ HUM1 からタルマイスゲ HUM3 への群落傾度を捉えた (図 5 (b))。この群落傾度は水位、pH、および4種のイオン濃度 (Na^+ , K^+ , Cl^- , および SO_4^{2-}) の増加からなる環境傾度と対応していた (表 4)。また、ワラミズゴケ HUM1 は対照区に多く分布し、タルマイスゲ HUM3 は負荷区に多く分布していたことから (表 5)、この環境傾度は対照区と負荷区のイオン濃度の違いを反映したと推察される。以上のことから、地下水経由の K^+ および主要なミネラルの負荷により生じた飽和帯泥炭水の環境傾度はハンモック上の群落傾度に影響を与えていることが示唆された。

タルマイスゲ HUM3 はワラミズゴケ HUM1 よりも水位が有意に高く、地表面と地下水面の距離が近かった (表 4)。さらに、タルマイスゲ HUM3 は負荷区に多く出現したことから (表 4)、負荷区ではハンモック上の植物に対し K^+ および3種のミネラルの負荷の影響が水位によってさらに強まった可能性がある。

4.1.4 ホロウ上の群落型

ホロウ上の群落型は全分散に対する寄与率が最大の第1軸に沿ってシカクイ HOL1、ムジナスゲ HOL2、およびヤチヤナギ HOL3 という群落型配列が抽出されたが、この配列はどの水文化学因子とも相関を示さなかった。したがって、当初、地形的にホロウ上の群落型は飽和帯泥炭水の水文化学因子の影響を受けやすいと予想したが、それとは別の環境因子がホロウ上の群落型を強く規定していると推察される。しかしながら、ホロウ上のみを対象にした群落調査の研究事例は無く、また、本研究の調査でも水文化学因子以外の測定は行っていないため、ホロウ上の群落型を規定する別の環境因子については

今後の検討が必要である。

4.2 ハンモックの不飽和帯泥炭水が群落型の違いに及ぼす影響

ハンモック上での植物の成長に必要な窒素などの栄養素は、大気中および地下水の両方から供給される (Rydin et al. 2013)。しかし、大気中からは十分な量が供給されないため、飽和帯泥炭水中の栄養素が毛管上昇することによって賄われていることが示唆されている (Graham and Vitt 2016)。また、Balliston and Price (2020) はハンモック内のイオン態物質の挙動を明らかにするため、ハンモックの底部にトレーサーとして高濃度の NaCl を添加し、そのうち一部の Na^+ および Cl^- イオンが毛管上昇によってハンモック表層に到達し、イオン態物質がハンモック底部から表層へと移動することを明らかにした。本研究結果から、ホロウでは全ての水質因子で負荷区の平均値が対照区より有意に高く、ハンモックでも5つの水質因子で負荷区の平均値が対照区より高く、平均値間に有意差または有意差傾向が認められた (表 7)。両調査区は地理的にも近く、降水などの大気からの流入による栄養素およびミネラル負荷の影響はほぼ同じであると推察される。そのため、ハンモック内の不飽和帯泥炭水における負荷区と対照区のイオン濃度の差は、降水等の影響ではなく、飽和帯泥炭水のイオン濃度の差により生じたと推察される。以上のことから、飽和帯泥炭水に負荷された栄養素およびミネラル負荷の影響は、毛管上昇によるイオンの移動によって、飽和帯泥炭水にまで及んでいる可能性が示唆された。

ハンモックの pH の平均値は負荷区と対照区で等しかった。pH の変動要因には、飽和帯泥炭水の影響以外に、ハンモック内部でのミズゴケ属による多量のプロトン放出および pH の低い降水の直接流入などがある (Clymo 1984, Bragazza et al. 1998)。このような複数の要因により、ハンモックの pH は両調査区でほぼ同程度になった可能性がある。ハンモックの Cl^- は計7回の採水のうち3回が欠損値となったため、他のイオンのように十分な比較は出来なかった。

ハンモックの Ca^{2+} および IN の平均値は、有意差

は無いが対照区より負荷区の方が高かった。サンプル数の少ないt検定による結果のため、探索的な解析結果となったが、他のイオンやECが対照区より負荷区の方で高い傾向を示したことを考慮すると、 Ca^{2+} およびINも同様の傾向を示す可能性が高いと推察される。なお、 $\text{PO}_4^{3-}\text{-P}$ は他の水質因子と同様にハンモックとホロウの両方で対照区より負荷区の方が高い傾向を示したが、他の因子と異なりハンモックの方がホロウより高い傾向を示した。 $\text{PO}_4^{3-}\text{-P}$ の濃度がハンモック（頂上から5 cm）で高い理由としては、外部（地下水や大気）から流入した $\text{PO}_4^{3-}\text{-P}$ がハンモック内で滞留したため、もしくは、ハンモック内の生物等による内部生産が挙げられるが、いずれの場合も検討するためのデータがなく、既往研究にも同様の報告は認められない。そのため、ハンモック表層の $\text{PO}_4^{3-}\text{-P}$ がホロウより高い理由は不明である。

以上のハンモック内の水質の違いが、対照区で多く分布するワラミズゴケ HUM1 と負荷区で多く分布するタルマイスゲ HUM3 の群落型の違いを生じたと推察される。また、HUM1 と HUM3 の優占種であるワラミズゴケの平均被度は、ワラミズゴケ HUM1 では71.5%、タルマイスゲ HUM3 では52.5%であった（表2）。このことから、負荷区では、飽和帯泥炭水に含まれる高濃度のイオンが、ハンモック内を經由して、ワラミズゴケの被度に対し負の影響を及ぼしている事が示された。

ミズゴケ属は水質変化に弱く、ミズゴケ属に対する直接的な水質の影響として、高濃度の栄養素による生産や成長の抑制や（Granath et al. 2009, Granath et al. 2012）、高濃度の炭酸塩と陽イオンの組み合わせによってオオミズゴケの白化した実験例が挙げられる（Koks et al. 2019）。さらに、ミズゴケ属に対する間接的な水質の影響として、ハンモック内に高濃度の窒素や他の栄養素が大気沈着したり流入したりすると、周囲の維管束植物の成長が促進され、維管束植物に被陰されたミズゴケ属は成長が抑制される（Vitt et al. 2003, Bragazza et al. 2004）。

道路からのミネラル汚染の影響により湿原植生が変化した例もあり（Wilcox 1986, 矢部ら 1999）、ミネラルもまた湿原植物に重大な影響を与える。欧米

に多い石灰岩地質上の湿原では、ミズゴケ属の多くが嫌石灰性であるために、ミネラルの中で特にカルシウムの濃度が湿原群落の分布に大きな影響を与えている（Wheeler and Proctor 2000, Hájek et al. 2006）。

以上のことから、地下水を經由した栄養素とミネラルの負荷がハンモック内のイオン濃度を高くし、その結果、ハンモック上のワラミズゴケ被度の低下および群落傾度（ワラミズゴケ HUM1 からタルマイスゲ HUM3）が生じた可能性が推測される。

5. 結論

本研究では、プアフェンに対する栄養素およびミネラル負荷の影響評価を行うことを目的に、地下水経由の栄養素およびミネラル負荷の影響を受けた負荷区と負荷を受けていない対照区において、水文化因子の変化に沿った群落傾度の抽出を行った。ただし、プアフェンはハンモック（凸型）とホロウ（凹型）からなるモザイク地形、およびそれらが非モザイク地形から構成され、地下水表面から各地形表面までの距離を考慮すると、各地形で生育する植物に対し飽和帯泥炭水の水質の影響が異なることが予想された。そのため、本研究では群落傾度の抽出を、モザイク-非モザイク地形上、ハンモック上、およびホロウ上の3つの異なる地形空間に基づき行った。その結果、モザイク-非モザイク地形上およびハンモック上から、それぞれ水文化因子の変化に沿った群落傾度が抽出されたが、ホロウ上からは抽出されなかった。また、ハンモック内の不飽和帯泥炭水とホロウの飽和帯泥炭水の水質比較の結果から、地下水を經由した栄養素およびミネラル負荷がハンモック内のイオン濃度を高くし、ハンモック上のワラミズゴケ被度の低下および群落傾度（ワラミズゴケ HUM1 からタルマイスゲ HUM3）が生じた可能性が示唆された。

本研究は、ハンモックやホロウといった地形の影響を考慮し、同じ調査地点で3つの異なる地形空間で群落調査を行い、プアフェンの群落傾度に対する地下水経由の栄養素およびミネラルの影響を明らかにしたはじめての研究である。

謝 辞

本研究に先立ち、負荷区の土地を所有されている方および対照区の土地を所有している北海道に調査許可を頂いた。また本研究は、一部、文部科学省科学研究費（16K08113, 19K12420）の助成を受けて行われた。ここに記して謝意を表する。

文 献

- Balliston NE, Price JS (2020) Heterogeneity of the peat profile and its role in unsaturated sodium chloride rise at field and laboratory scales. *Vadose Zone Journal*, 19 (1), e20015.
- Bragazza L, Alber R, Gerdol R (1998) Seasonal chemistry of pore water in hummocks and hollows in a poor mire in the southern Alps (Italy). *Wetlands*, 18(3), 320-328.
- Bragazza L, Tahvanainen T, Kutnar L, Rydin H, Limpens J, Hájek M, Grosvernier P, Hájek T, Hajkova P, Hansen I, Gerdol R (2004) Nutritional constraints in ombrotrophic *Sphagnum* plants under increasing atmospheric nitrogen deposition in Europe. *New Phytologist*, 163 (3), 609-616.
- Bragazza L, Rydin, H, Gerdol R (2005) Multiple gradients in mire vegetation: a comparison of a Swedish and an Italian bog. *Plant Ecology*, 177 (2), 223-236.
- Bu ZJ, Zheng XX, Rydin H, Moore T, Ma J (2013) Facilitation vs. competition: Does interspecific interaction affect drought responses in *Sphagnum*? *Basic and Applied Ecology*, 14 (7), 574-584.
- Clymo RS (1984) *Sphagnum*-dominated peat bog: a naturally acid ecosystem. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences*, 305 (1124), 487-499.
- Diamond JS, Epstein JM, Cohen MJ, McLaughlin DL, Hsueh Y, Keim RF, Duberstein JA (2020) A little relief: Ecological functions and autogenesis of wetland microtopography. *Wiley Interdisciplinary Reviews: Water*, 8(1), e1493.
- Donohue I, McGarrigle ML, Mills P (2006) Linking catchment characteristics and water chemistry with the ecological status of Irish rivers. *Water Research*, 40 (1), 91-98.
- Dufrêne M, Legendre P (1997) Species assemblages and indicator species: the need for a flexible asymmetrical approach. *Ecological Monograph*, 67(3), 345-366.
- Erdős L (2011) On the terms related to spatial ecological gradients and boundaries. *Acta Biologica Szegediensis*, 55(2), 279-287.
- Graham JA, Vitt DH (2016) The limiting roles of nitrogen and moisture on *Sphagnum angustifolium* growth over a depth to water Table gradient. *Plant and Soil*, 404(1), 427-439.
- Granath G, Wiedermann MM, Strengbom J (2009) Physiological responses to nitrogen and sulphur addition and raised temperature in *Sphagnum balticum*. *Oecologia*, 161(3), 481-490.
- Granath G, Strengbom J, Rydin H (2010) Rapid ecosystem shifts in peatlands: linking plant physiology and succession. *Ecology*, 91(10), 3047-3056.
- Granath G, Strengbom J, Rydin H (2012) Direct physiological effects of nitrogen on *Sphagnum*: a greenhouse experiment. *Functional Ecology*, 26(2), 353-364.
- GraphPad Prism (2014) Statistics with n=2. <<https://www.graphpad.com/support/faqid/591/>> (参照2022年8月13日)
- Green EK, Galatowitsch SM (2002) Effects of *Phalaris arundinacea* and nitrate-N addition on the establishment of wetland plant communities. *Journal of Applied Ecology*, 39 (1), 134-144.
- Hájek M, Horsák M, Hájková P, Dítě D (2006) Habitat diversity of central European fens in relation to environmental gradients and an effort to standardise fen terminology in ecological studies. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 8(2), 97-114.
- 北海道立農業・畜産試験場家畜ふん尿プロジェクト研究チーム (2004) 家畜ふん尿処理・利用の手引き. 北海道農業改善普及協会.
- 石川統・黒岩常祥・塩見正衛・松本忠夫・守隆夫・八杉貞雄・山本正幸 (編) (2010) 生物学辞典, 637-638. 東京化学同人. 東京.
- Jauhainen J, Wallén B, Malmer N (1998) Potential NH_4^+ and NO_3^- uptake in seven *Sphagnum* species. *New Phytologist*, 138(2), 287-293.
- Johnson L, Richard C, Host G, Arthur J (1997) Landscape influences on water chemistry in Midwestern stream ecosystems. *Freshwater Biology*, 37 (1), 193-208.
- 環境省 自然環境局 (2019) 日本の重要湿地～生物多様性の観点から重要度の高い湿地～(改訂版). <https://www.env.go.jp/nature/important_wetland/pdf/important_wetland.pdf> (参照 2022 年 2 月 27 日)
- Koks A, van Dijk G, Smolders AJP, Lamers LPM, Fritz C (2019) The effects of alkalinity and cations on the vitality of *Sphagnum palustre* L. *Mires and Peat*, 24 (25), 1-14.
- 気象庁 (2022) 過去の気象データ・ダウンロード. <<https://www.data.jma.go.jp/obd/stats/etrn/index.php>> (参照2022年5月17日)
- Lenat DR (1984) Agriculture and stream water quality: A biological evaluation of erosion control practices. *Environmental Management*, 8(4), 333-344.
- McCarter CRP, Price JS (2014) Ecohydrology of *Sphagnum* moss hummocks: mechanisms of capillary water supply and simulated effects of evaporation. *Ecohydrology*, 7 (1), 33-44.
- 長澤徹明・井上京・梅田安治・宗岡寿美 (1995) 北海道東部の大規模酪農地域における河川の水質環境. *水文・水資源学会誌*, 8 (3), 267-274.
- 南部祥一・Lee GF・国包章一・Rast W・Jones A (1978) 湖沼および貯水池における栄養塩負荷と富栄養化の関係に関する新しい評価手法. *水質汚濁研究*, 1 (3),

- 157-167.
- Oka S, Takaoka S (1996) A preliminary study on the effects of pyroclastic fall deposit on the forest ecosystem in southwestern Hokkaido, Japan. *Geographical Reports of Tokyo Metropolitan University*, 31, 149-156.
- Oksanen J (2015) Multivariate analysis of ecological communities in R: vegan tutorial. *Universidad de Oulu, Finlandia. Recuperado el*, 3.
- Paulissen MPCP, Van Der Ven PJM, Dees AJ, Bobbink R (2004) Differential effects of nitrate and ammonium on three fen bryophyte species in relation to pollutant nitrogen input. *New Phytologist*, 164 (3), 451-458.
- Rydin H, Jeglum JK (2013) *The biology of peatlands 2e*. Oxford University Press.
- 佐々木雄大・小山明日香・小柳知代・古川拓哉・内田圭 (2015) 植物群集の構造と多様性の解析, 59-62. 共立出版. 東京.
- 佐藤奏衣・矢部和夫・木塚俊和・矢崎友嗣 (2022) 地下水経路の栄養素およびミネラルの人為負荷がプアフェンのワラミズゴケハンモックの分布に与える影響. *応用生態工学*, 24 (2), 153-171.
- 橘治国・辰巳健一 (2007) 泥炭地環境保全と地下水質. *土壌の物理性*, 105, 99-109.
- van Dijk G, Wolters J, Fritz C, de Mars H, van Duinen G, Ettwig KF, Straathof N, Grootjans AP, Smolders AJP (2019) Effects of groundwater nitrate and sulphate enrichment on groundwater-fed mires: a case study. *Water, Air, & Soil Pollution*, 230(6), 122.
- Vitt DH, Wieder K, Halsey LA, Turetsky M (2003) Response of *Sphagnum fuscum* to nitrogen deposition: a case study of ombrogenous peatlands in Alberta, Canada. *The Bryologist*, 106(2), 235-245.
- Wheeler BD, Proctor MCF (2000) Ecological gradients, subdivisions and terminology of north-west European mires. *Journal of Ecology: Essay Reviews*, 88(2), 187-203.
- Wilcox DA (1986). The effects of deicing salts on water chemistry in Pinhook Bog, Indiana. *Water Resources Bulletin*, 22, 57-65.
- Yabe K, Onimaru K (1997) Key variables controlling the vegetation of a cool-temperate mire in northern Japan. *Journal of Vegetation Science*, 8(1), 29-36.
- 矢部和夫・中村隆俊・河内邦夫・高橋興世 (1999) 排水路と国道がミズゴケ湿原に与えた影響. *ランドスケープ研究*, 62 (5), 557-560.
- Yabe K, Uemura S (2001) Variation in size and shape of *Sphagnum* hummocks in relation to climatic conditions in Hokkaido Island, northern Japan. *Canadian Journal of Botany*, 79(11), 1318-1326.
- Yazaki T, Urano S, Yabe K (2006) Water balance and water movement in unsaturated zones of *Sphagnum* hummocks in Fuhregawa Mire, Hokkaido, Japan. *Journal of Hydrology*, 319(1-4), 312-327.
- Yazaki T, Yabe K (2012) Effects of snow-load and shading by vascular plants on the vertical growth of hummocks formed by *Sphagnum papillosum* in a mire of northern Japan. *Plant Ecology*, 213(7), 1055-1067.
- 矢崎友嗣 (2017) ミズゴケハンモックの形成と維持のプロセス. *湿地の科学と暮らし 北のウエットランド大全* (矢部和夫・山田浩之・牛山克巳監修), 173-182. 北海道大学出版会.
- 米倉浩司・梶田忠 (2003-) BG Plants 和名-学名インデックス (YList). <<http://ylist.info>> (参照 2022 年 2 月 1 日)

Evaluation of community gradients on environmental gradients at different topographical spaces in poor fen under nutrient and mineral loading via groundwater

Kanae SATOH¹, Kazuo YABE¹, Tomotsugu YAZAKI², Toshikazu KIZUKA³, Shigeto KOBAYASHI¹

¹ Graduate School of Design, Sapporo City University, ² School of Agriculture, Meiji University,

³ Research Institute of Energy, Environment and Geology, Industrial Technology and Environment Research Department,
Local Independent Administrative Agency Hokkaido Research Organization

Abstract: To clarify the relationship between hydrochemical variables and community gradients in poor fen under nutrient and mineral loading via groundwater, we set up loaded and control sites in poor fen and investigated plant community and pH, electrical conductivity (EC) and inorganic ions of peat water in both sites. Poor fen consists of mosaic topographies with raised hummocks and depressed hollows and non-mosaic topographies without hummocks and hollows. We expected that groundwater (saturated peat water) would have different effects on plants growing in each topography, because the distance from the water table to the surface of each topography is different. In this study, as a result of the plant community analysis in different topographical spaces, two community gradients were extracted from the mosaic-non-mosaic and one community gradient from the hummock, and one end of each community gradient consisted of a community type dominated by *Sphagnum* species. These three community gradients were accompanied by changes in concentrations of inorganic ions. On the other hand, no community gradient was extracted from the hollow along changes in concentrations of inorganic ions. As a result of comparing peat water in hummocks (unsaturated peat water) and hollows (saturated peat water) between loaded site and control site, concentration of most inorganic ions was generally higher in loaded site for both hummocks and hollows. From this result, it can be suggested that ion concentrations in hummocks increased due to the loading of nutrients and minerals via groundwater, and reduced in coverage of *Sphagnum* species, which arose community gradient on hummocks through loaded and control sites.

Key words: poor fen, community gradient, nutrient and mineral loading, mosaic-non-mosaic topography, hummock, hollow