

2022 年度

博士論文

北海道における蛇紋岩土壌の化学的多様性に関する研究

A study on chemical variety of serpentinite soils in Hokkaido, Japan

21933002 畑中 朋子

Hatanaka Tomoko

指導教員 植物資源生産学 教授 保原達

酪農学園大学大学院酪農学研究科

目次

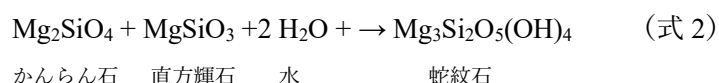
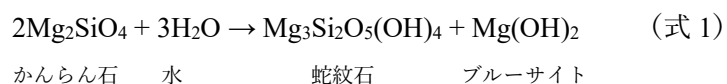
1 章	蛇紋岩地帯における土壌と植物に関する概論	P1
2 章	北海道の蛇紋岩および蛇紋岩土壌における金属存在形態	P11
3 章	北海道蛇紋岩地帯における固有植物を含む草本植物の養分吸収特性	P37
4 章	北海道蛇紋岩地帯における森林形成が土壌に及ぼす影響	P71
	総括	P103
	謝辞	P106
	引用文献	P107

1章 蛇紋岩地帯における土壌と植物に関する概論

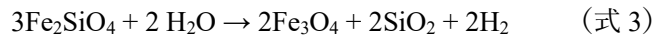
超塩基性岩 (Ultrabasic rocks) は世界中の地表面のわずか 3% 程度の岩石であるが、その起源は地球内部に存在するマントルであり、その成り立ちは他の岩石と比較してやや稀有なものになる。これらの岩石が母材となる土壌地帯は世界中のいたるところ、例えばツンドラから熱帯雨林まで、様々な気候区分にわたり、特別な植生を支えていることが古くから知られている (Whittaker 1954; Proctor and Woodell 1975; Kruckeberg 1986; Brooks 1987; Baker et al. 1992; Roberts and Proctor 2012; Kruckeberg 2004; Rajakaruna and Baker 2004; Kay et al. 2011; Anacker 2014; Galey et al. 2017)。この「特別な植生」は、実際にフィールドにいと唐突に現れて、突然終わる。周囲の植生とは明白に異なるので、地質図や土壌図を確認することなく、そこに超塩基性岩が存在していることを我々に知らせてくれるのである。そこは、固有植物や高山植物のホットスポットであると同時に、植物にとっても非常に過酷な環境でもある (Brooks 1987)。そのどちらの原因もほとんどが、土壌ないしはその起源である超塩基性岩に由来することがわかっている。この事実は多くの植物学者の興味を引いてきたが、それは植物の固有性や種構成、生理学的特性に対してであった (Proctor and Woodell 1975; Brooks 1987; Brady et al. 2005 ; Harrison and Rajakaruna 2011; Roberts and Proctor 2012; Strauss and Cacho 2013; Palm and Van Volkenburgh 2014)。特に植物の固有性に関する研究は、近年の遺伝子調査法の発展により爆発的に数が増加しており、重要な研究モデルとして取り上げられることもしばしばである。

蛇紋岩は、かんらん岩などの超塩基性岩が変成したものである。超塩基性岩は SiO_2 含有量が

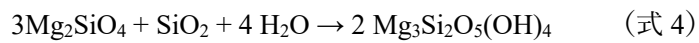
45%以下の岩石のことを示すが (Susaya et al. 2010)、苦鉄鉱物 (Ferromagnesian minerals) 含有量が 70%以上の岩石である超苦鉄性岩 (Ultramafic rocks) の定義も含むことが多い (Brooks 1987; Kruckeberg 2004)。蛇紋岩の元となるかんらん岩は、地殻のさらに地下の上部マントルに由来する (Proctor and Woodell 1975; Brooks 1987; Alexander et al. 2007; Harrison and Rajakaruna 2011; Deschamps et al. 2013; Guillot and Hattori 2013)。地殻を構成する岩石と比較し、マグネシウムや重金属の含有量が多く、ケイ素の含有量が少ないという化学的な特徴がある。これらの特徴は、変成後の蛇紋岩にも引き継がれる (Lee et al. 2001)。かんらん岩の主要な構成鉱物のかんらん石、輝石、クロマイトなどで、蛇紋岩はこれらの鉱物が加水反応により変成した鉱物の集合体である。この変成作用のことを、特に蛇紋岩作用と呼ぶ。蛇紋岩作用は 100°C~300°Cの比較的低温で起きる反応であり、蛇紋岩の主要構成鉱物は蛇紋石 (クリソタイル・アンチゴライト・リザータイト)、ブルーサイト、磁鉄鉱などが上げられる (O'Hanley 1996)。一般的な蛇紋石の構造式は $\text{Mg}_3\text{Si}_2\text{O}_5(\text{OH})_4$ であり、蛇紋石生成時の蛇紋岩化作用の反応式は以下のような例がある (式 1) (式 2) (Brooks 1987; 平内・片山 2015)。



また、主要鉱物である磁鉄鉱生成時には鉄かんらん石（マグネシウムの一部が鉄に置換した固溶体）から鉄が排除される（式 3）。それに伴う余剰 SiO_2 が十分であった場合も理論式では蛇紋石が生成される（式 4）（横田ら 1998）。



鉄かんらん石 水 磁鉄鉱 二酸化ケイ素 水素



かんらん石 二酸化ケイ素 水 蛇紋石

このように変成後の鉱物には結晶水としての OH 基が含まれており、岩石の変成に流体中の水が関わる時、加水軟化による強度低下や比重軽減が生じることが知られるが、蛇紋岩もかんらん岩と同様の変化がみられる（Post and Tullis 1998）。海洋プレートの沈み込みなどの地球規模の動きに伴い、大陸プレートの地下深くに存在する上部マントルに水が供給されることで蛇紋岩化作用が引き起こされ、その比重が減少することで、地下から地表方面に浮上する。このような特異的な変成作用の結果、蛇紋岩は構造帯などのプレートの境界や断層の跡地に分布することが多い（Lee et al. 2001; Garnier et al. 2009）。北海道には、およそ 300 km にわたり中心を南北に貫くよう広がる神居古潭帯とそれに続く日高山脈に沿って広く断続的に蛇紋岩が分布している（磯崎ら 2010）。

蛇紋岩上に生成される土壌は、母岩である蛇紋岩のあらゆる特性を引き継いでいることが分かっている。上記の通り、蛇紋岩は元のかんらん岩と比較し、蛇紋岩化作用の影響により物理

的に脆弱である。したがって、風化に弱い地盤として地すべりなどの問題を内包している（横田ら 1998）。しかしながら、岩石中の鉱物により風化耐性は微妙に異なることがわかっており、土壌形成に至るまでに様々な変化を繰り返す。風化初期、蛇紋岩の主要鉱物のひとつであるブルーサイトや含有傾向が高いタルクなどの鉱物は、優占して溶脱していく。これらの鉱物は硬度が非常に低く、人間の爪で傷つけることも可能であるが、化学的にも不安定であり、中性以下の pH 値を有する地表水中に溶けだす（横田ら 1999）。ブルーサイトなどが溶脱した後の蛇紋岩には、アスベストとして知られるクリソタイルなど繊維質な鉱物が残存し、鉱物の隙間を水分が浸透しやすい状態に変化する。このように、岩石の表面から多孔化が進行していくことで、素早く岩石中心まで風化が進行していく（Ulven et al. 2017）。蛇紋石そのものの風化への耐性も含有する元素の割合により様々であり、具体的な溶解速度は速い順に、鉄に富む蛇紋石>マグネシウムに富む蛇紋石>アルミニウムに富む蛇紋石とされる（Casey and Westrich 1992）。これらの元素含有はもとのかんらん岩にほぼ依存しているが、かんらん石の割合が 90% 以上のかんらん岩であるダナイトのアルミニウム含有量は鉄の 1/50 未満であることから、アルミニウムの含有量は蛇紋岩においても比較的少ない（Brooks 1987）。鉄に富む蛇紋石のほうで溶解しやすい要因の一つとして鉄酸化細菌の影響があげられ、蛇紋岩の脆弱さには生物学的な風化の関与も示唆されてきた（Baumeister et al. 2015）。風化および土壌の生成が進行してもなお風化に耐える鉱物は、磁鉄鉱やクロム鉄鉱である。これらの鉱物は非常に安定的で難溶であることから、粘土鉱物になりにくいことが分かっている（横田ら 1999; 水野・水野 2018）。

このような風化を繰り返して生成される蛇紋岩土壌は、風化前の母岩よりもカルシウム、鉄、

カリウム、ナトリウムなどの元素を多く含む傾向にある (Oze et al. 2008)。しかしながら、非蛇紋岩地帯で生成される土壌と比較すると、母岩の影響は色濃く、化学特性も非常に特異的である (Walker et al. 1954; Proctor and Woodell 1975; Kruckeberg 1985; Brooks 1987; Lee et al. 2001; Burt et al. 2003; Ehrenfeld et al. 2005; Oze et al. 2007; McGahan et al. 2008; 2009; Krám et al. 2009; Rajapaksha et al. 2012; 2013; Vithanage et al. 2019)。Brooks (1983) によって挙げられる蛇紋岩土壌の特性は以下のとおりである：(1) 鉄、クロム、ニッケル、コバルトなどの金属元素が高濃度である、(2) 窒素、リン、カリウムなどの植物栄養素が低濃度である、(3) 非蛇紋岩土壌と比較して低い交換態 Ca/Mg 比 (<1)、(4) 粘土含有が低い傾向にあり、発生した粘土鉱物は交換容量が低い傾向にある。これらの特性が複雑に関与することで、植物に対して不利な影響を与えるとされている。ひとつは重金属過多による生育阻害である。蛇紋岩に含まれる重金属はほとんどが微量元素として必須要素ではあるが、過剰に存在すると植物の生育を阻害する (Kazakou et al. 2008)。蛇紋岩土壌に比較的多い重金属は上記に示す通りであるが、一般的に蛇紋岩に含まれる重金属の総量はニッケル \geq クロム $>$ コバルトの順であり、全量に対する交換態陽イオンとしての含有量はニッケルが最も多く、コバルトは周囲に影響を与えるほどの含有量ではないとされている。さらに、クロムは一次鉱物であるクロマイトが非常に難溶であることから、植物の利用可能な状態にはなりにくい。これらのことから、植物への影響としてこれまで多く研究されてきたのはニッケルについてであった。蛇紋岩中のニッケルは、蛇紋石のマグネシウムが置換する形で鉱物となることが多く、pH 値低下に伴い可溶化する (水野・水野 2018)。ニッケルの植物に対する過剰症状は葉にクロロシスやネクロシスなどとして現れ、重

度になると致命的になるとされている (Brooks 1987)。植物に対して不利な 2 つの土壌特性は、貧栄養であることが挙げられる。植物の 3 大栄養素である、窒素、リン、カリウムは蛇紋岩土壌中に極めて低濃度である。また、微量必須元素である硫黄、ホウ素、アルミニウムなども比較的少ない。これは母岩である蛇紋岩に元々含まれる量が少ないことと、植物が育ちにくい環境であるがゆえに植物遺骸の供給が乏しく土壌有機物からの養分の再利用が困難であることが原因である (Burt et al. 2001)。また、交換態容量が低いことから保肥力も低く、栄養素を留めにくい (Brooks 1987)。さらに、高濃度マグネシウムの存在自体も植物の生育に害を及ぼすことが分かっている。蛇紋岩土壌のマグネシウムは直接的な毒性は確認されていないが (Ghaderian and Baker 2007)、他の陽イオン吸収と拮抗してしまうことで間接的に栄養不足に関与している。特にカルシウムと強く拮抗することが分かっており (Brady et al. 2005; O'Dell et al. 2006; Kay et al. 2011; O'Dell and Rajakaruna 2011)、交換態 Ca/Mg 比が 1 未満の場合、植物は十分に生育しないとされる (Loew 1901)。その他の間接的な影響として、ニッケル濃度が高いと生じる鉄欠乏も生育不良の一因であることが分かっている (Nishida et al. 2012)。さらに、蛇紋岩土壌は一般的に非常に排水性がよく、生育する植物は重度の乾燥に耐えなければならない場合が多い (Brooks 1987)。以上のような様々な要素を蛇紋岩土壌は内包しており、気候や地形などのその他の要素とさらに複雑に影響しあうことで蛇紋岩地帯の特異的な植生が成り立っている。

冒頭で述べた通り、蛇紋岩地帯の植生は周りの植生と比較し明瞭な景観の違いがある。特徴として、植物生産性が低い (植被率が低く裸地が多い)、蛇紋岩や超塩基性岩地帯に固有な植物

が多い、低地であっても通常は高山で観察される植物が生育するなどがあげられる（Whittaker 1954; Brooks 1987; Brady et al. 2005; Kazakou et al. 2008; Isnard et al. 2016）。北海道の蛇紋岩地帯には多くの固有植物が生育しており、堀江（2002）によると北海道における超塩基性岩固有植物は日本産のもの内 70.8%を占めるとされる。これらの植物は、蛇紋岩に耐性のない近縁種と比較して、形態や生態に違いが認められる場合がほとんどであり、いわゆる乾燥形態に近い。地上部の形態は、葉の硬質化、狭葉化、有毛化、サイズの減少などの特徴がある。これらは乾燥が著しい蛇紋岩土壌において、蒸発散を最小限に抑えるなど水資源を効率よく利用するためであるとされる。地下部においても、吸収効率の増加のため根系の発達もしくは光合産物の根への投資増加が認められることがある。また、土壌中の少ない資源を節約するための生育速度低下などの生態的特徴も認められる（Aerts and Chapin 1999; 堀江 2002; Westoby et al. 2002; Brady et al. 2005; Springer et al. 2006）。このように、蛇紋岩地帯に生育する植物は過酷な蛇紋岩土壌で生育するためにあらゆる戦略をとっていることが分かっている。

前述したように、蛇紋岩を取り巻く生態系は特異的な植物の生育環境を中心に研究が発展してきた。しかしながら、その基盤となる土壌が生成される過程は複雑かつ、途方もない時間がかかる。風化後の母材が土壌に至るまでのプロセスを特に土壌生成作用と呼ぶことがあるが、これに係る因子は時間、地形、生物、気候、人為的影響などが上げられる。これらの影響は場所や時期により様々であり、蛇紋岩土壌においても例外ではないと考えられる。そこで本研究は北海道の蛇紋岩地帯という南北に広い地域を対象にそこで生成されうる土壌の多様性を検討することを目的とした。各章の概要は以下のとおりである。まず 2 章において、蛇紋岩に多

量に含まれる金属が土壌へと変化する際の存在形態に着目した。このとき、蛇紋岩の特殊な植生を生成する要因の一つである重金属が蛇紋岩から土壌となるとときにどのような形態で存在しているのか、その後の生態系内での金属動態や植物利用可能性を知ることを目的とし、北海道の蛇紋岩地帯複数個所で岩石と土壌の金属化学特性を比較検討した。次に3章において、蛇紋岩地帯に特有な植生に生育する固有植物を含めた13種の植物が重金属過多と中心に蛇紋岩特性に対する耐性戦略を明らかにすることを目的とし、土壌－植物間における、元素の移行の面から、調べた。次の4章において、蛇紋岩地帯に広がる特殊な植生としての露頭とその周辺に広がる一見して普遍的な森林の土壌を比較することで植生形成と土壌生成の関係を明らかにすることを試みた。固有植物などが生育する蛇紋岩露頭と土壌や植物に対する影響はどのように異なるのか、同じ地盤から全く異なる景観が形成され維持されるメカニズムはどのようなのかを知ることが目的として研究を行った。

2章 北海道の蛇紋岩および蛇紋岩土壌における金属存在形態

1. はじめに

土壌中には、様々な金属元素が様々な形態で存在している。鉄や亜鉛、マンガンなど生物に過不足なく供給が求められる微量必須元素や、水銀やカドミウムなど少量の存在が毒となる有害重金属など、生態系内における役割や作用は様々である。これらの金属が各系内でどのような動きをしているのか把握することは、その生態系の状態を知る上で非常に重要である（和田 2010）。陸上生態系の基盤とも呼べる土壌は、生物学的もしくは非生物学的な金属循環の基盤になりうる存在である。このことは、蛇紋岩地帯という特殊な環境においても例外ではない。北海道には、蛇紋岩地帯が南北に広い範囲で断続的に分布しており、そこに広がる特殊な生態系は露頭や裸地などが多く、低植被率であるという共通の特徴が挙げられる（Anacker 2014）。これらのことは、蛇紋岩土壌地帯の物理的な脆弱性（横田ら 1999）と、植物が育ちにくい蛇紋岩の様々な毒性が原因の一つであるとされている（Kazakou 2008）。毒性の一つにあげられる高濃度の金属の存在は、無視することができない。しかしながら、植物が利用可能な金属元素は、蛇紋岩土壌に含まれる全体のうちほんの一部であるといわれている（Brooks 1987）。蛇紋岩が母材となる土壌では、どのようにして生物利用可能性の高い金属を保持し、植物をはじめとする生物に対する影響はどのようなものなのかなど、不明瞭な部分が多い。そこで本章では、北海道数か所の露頭で採取した蛇紋岩および蛇紋岩土壌について、金属を中心とした詳しい元素分析と比較を行なうことで、現存の蛇紋岩土壌がどのような金属をどのような形態で持ち、現在

の生態、すなわち植生のない露頭のような景観と結びついているのかを検討することを目的とした。

2. 材料方法

2-1. 岩石試料採取および分析法

岩石試料は、北海道の蛇紋岩地帯 8 か所で採取した。地点名は北から順に、問寒別、添牛内、藤巻山、下幌加内、幌内山、近文山、奈江川、坊主山とした（図 1）。調査地にて地表面の露出が確認される箇所を露頭とし試料採取を行った。岩石試料は地表面にある蛇紋岩のうちから全長が 20cm 程度のものを無作為に 1 つ選択し採取した。研究室に持ち帰った試料は、表面を水道水で洗浄し室温にて 1 週間以上風乾後、鉄製乳鉢およびめのう乳鉢を用いて粒径 700 μ m 以下に粉砕したものを分析用試料とした。岩石試料の全分析は、エネルギー分散型蛍光 X 線分析装置（日本電子／JSX-3100RII）を用いて行った。なお本研究における岩石全分析では、炭素および水素（結晶水）は評価に含んでいない。

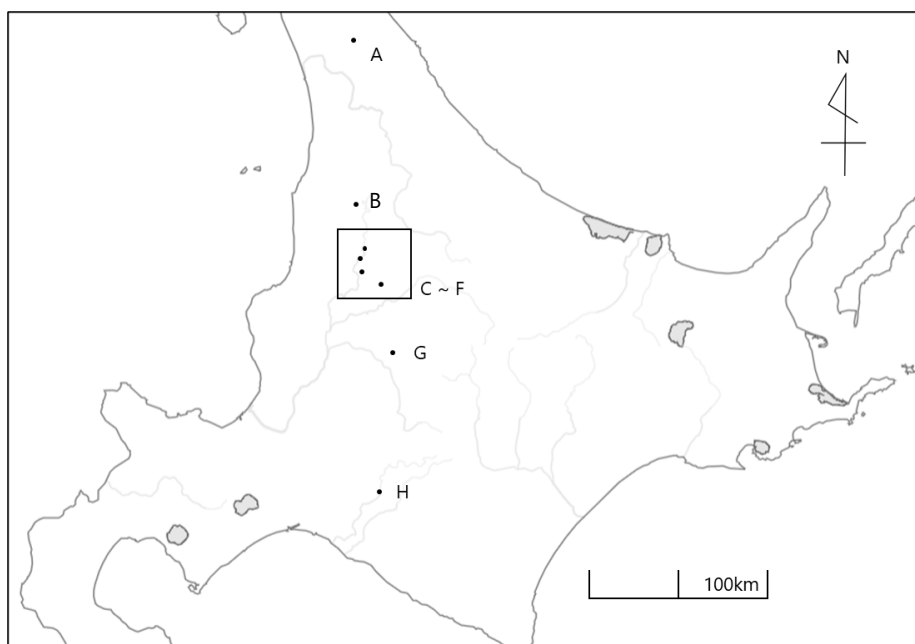


図1 岩石採取地の位置。地点名は北から順に以下のとおりである：A 問寒別、B 添牛内、C 藤巻山、D 下幌加内、E 幌内山、F 近文山、G 奈江川、H 坊主山。

2-2. 土壌採取

土壌試料は北海道の蛇紋岩地帯9か所の露頭で採取した。地点名は北から順に、問寒別、添牛内、幌加内、温根別、和寒、鉄甲山、藤巻山、水銀山、坊主山とした（図2）。採取は各地点1試料毎とし、各地点において土壌断面を切り出し、層位判別が可能な場合は層毎に採取した。層位が同じであっても性質（土色や土質）が異なると判断したものは、深度が浅いものからナンバリングし、異なる試料として採取した。採取した土壌試料は研究室に持ち帰り、2 mm の目開きの篩に通して細土とした。その際、植物遺骸等の粗大有機物を取り除いた。含水率測定用の試料を除いて、50～60℃に設定した恒温乾燥機（AS ONE／DO-600FA）にて、1週間以上乾燥させたものを分析用土壌試料とした。また、土壌試料は乾燥前後でそれぞれ新版標準土色帖を用いて土色を調べた（表1）。

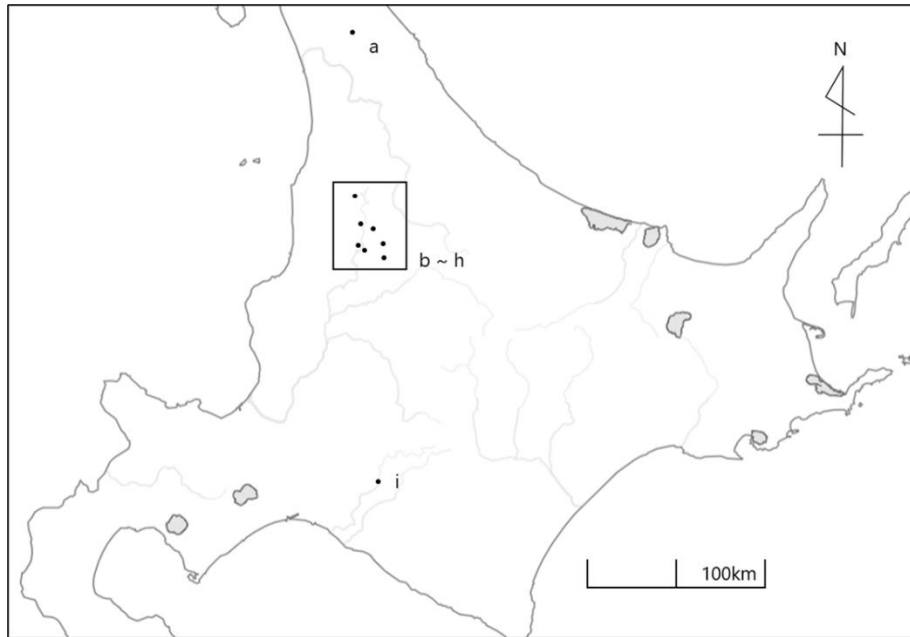


図2 土壌採取地の位置。地点名は北から順に以下のとおりである：a 問寒別、b 添牛内、c 幌加内、d 温根別、e 和寒、f 水銀山、g 藤巻山、h 鉄甲山、i 坊主山。

表1 採取された土壌試料の土色

採取地	層位	湿土壌色		乾土壌色	
		マンセル値	色名	マンセル値	色名
問寒別	B層	7.5Y2/1	黒	7.5Y6/1	灰
	C1層	10G6/1	緑灰	10Y7/1	灰白
	C2層	2.5GY4/1	暗オリーブ灰	7.5Y7/1	灰白
	C3層	10BG6/1	青灰	N8/0	灰白
	C4層	10BG5/1	青灰	N8/0	灰白
添牛内	AB層	2.5Y3/2	黒褐	2.5Y6/3	にぶい黄
幌加内	B層	5Y2/2	オリーブ黒	2.5Y4/2	暗灰黄
温根別	AB層	10YR4/4	褐	2.5Y4/6	オリーブ褐
	B層	10YR4/4	褐	2.5Y4/3	オリーブ褐
和寒	AB層	10YR4/4	褐	2.5Y4/3	オリーブ褐
	B層	2.5YR4/3	オリーブ褐	2.5Y6/4	にぶい黄
鉄甲山	AB層	2.5Y6/6	明黄褐色	5Y6/4	オリーブ黄
	B層	5Y5/4	オリーブ	2.5Y7/6	明黄褐
藤巻山	AB層	2.5Y4/3	オリーブ褐	2.5Y5/3	黄褐
	B層	7.5Y5/3	灰オリーブ	5Y6/3	オリーブ黄
水銀山	AB層	5Y4/3	暗オリーブ	5Y5/3	灰オリーブ
	B層	2.5GY4/1	暗オリーブ灰	5Y5/3	灰オリーブ
坊主山	B層	2.5Y3/3	暗オリーブ褐	5Y6/3	オリーブ黄
	C1層	7.5Y5/3	灰オリーブ	7.5Y6/3	オリーブ黄
	C2層	7.5Y5/3	灰オリーブ	10Y7/2	灰白

2-3. 土壌化学分析

2-3-1. 含水率

2 mm の目開きの篩に通した湿土壌試料 10 g を既知の質量の土壌缶にはかり取り、50°C に設定した恒温乾燥機にて 1 週間以上乾燥させた。得られた乾燥土壌重との差分から水分量を算出し、含水率を割り出した。

2-3-2. 土壌 pH(H₂O、KCl)

50 mL 遠心管に細土土壌試料 4 g をはかり取り、超純水もしくは 1 M 塩化カリウム溶液 10 mL を添加した。振盪機（EYELA /MMS-210）を用いて 200 rpm で 30 分間振盪した後、1 時間静置した。その後、pH 計（HORIBA/D-51AC）を用いて pH 測定を行った。

2-3-2. 形態別重金属（Fe、Zn、Cu、Ni、Mn、Mg）

分析方法には、定本ほか（1994）の土壌重金属逐次抽出法を用いた。まず、土壌試料 4 g に 0.05 M 硝酸カルシウム溶液 40 mL を加え、30°C で恒温した乾燥機内に設置した振盪機を使用して 24 時間振盪を行った（150 rpm）。その後、3000 rpm で 15 分間遠心分離し、上澄み液を 5B のろ紙（ADVANTEC）で濾過を行い、得られた濾液を交換態画分の分析試料とした。次に、交換態画分抽出後の残渣に 2.5% 酢酸 40 mL を加え、同様の方法で振盪、濾過を行った。ここで得られた濾液を無機結合態画分の分析試料とした。3 つ目の有機結合態画分はまず、無機結合態画分抽出後の残渣中有機物を分解するために、抽出後の残渣を 300 mL ビーカーに移し入れ、

超純水 30 mL 程度と過酸化水素 20 mL を加えた。一夜静置後、ホットプレートを用いて 200°C で加熱した。激しい反応が終了し次第、30%過酸化水素 10 mL の再度添加して再び加熱を行った。試料表面の色が灰色や褐色になるまで繰り返し分解操作を行い、分解終了後の試料を 50 mL 遠心管に移し、超純水を加えて 15 分間遠心分離 (3500 rpm) することで洗浄を行った。得られた残渣を無機結合態画分と同様に 2.5%酢酸 40 mL で抽出した。残渣を 250 mL 遠心ボトルに移し入れ、シュウ酸 2 水和物とシュウ酸アンモニウム 1 水和物で調製した 0.2 M 酸性シュウ酸溶液 120 mL とアスコルビン酸 4 g を添加した。遠心ボトルを沸騰水中で 1 時間湯浴させながら時折攪拌した後、3500 rpm で 25 分間遠心分離を行った。上澄みを 5B のろ紙で濾過し、得られた濾液を遊離酸化物吸蔵態画分の分析試料とした。残渣試料を蒸発皿に集めてから 50°C で十分に乾燥させた後、磁器製またはめのう乳鉢を用いて粉末にしたもの約 1 g を残渣画分の分析試料とした。残渣画分の分解処理には、フッ化水素酸分解法を用いた。テフロン製ビーカーに試料 1 g、過塩素酸 5 mL およびフッ化水素酸 10 mL を添加し、1 時間ほどかけ徐々に温度を上昇させ、最終的に 200°C のホットプレートで加熱した。試料の色が黄色味を帯び、シロップ状に粘度が出てきたところでフッ化水素酸 10 mL を再度添加した。その後、完全に蒸発乾固するまで加熱し、フッ化ケイ素を揮散させた。乾固した試料に 6 M 塩酸 5 mL および濃硝酸 1 mL を加えてから時計皿で蓋をして 200°C で加熱を続け、液量が減少してきたところで超純水 30 mL を加えてさらに約 2 時間沸騰させた。放冷後、5B のろ紙で濾過したものをメスフラスコに移し入れ、100 mL に定容した。各画分の金属測定には、原子吸光光度計 (株式会社島津製作所/AA-7000) を用いて行った。測定元素は金属元素の鉄、ニッケル、マンガン、銅、亜鉛に

加え、蛇紋岩に高含有のマグネシウムも測定した。

3. 結果

3-1. 岩石元素組成

表 2 に、岩石の酸化物としての全分析結果を示した。今回の分析法では、検出されたすべての要素合計を 100%としており、対象でない元素については考慮されていない。平均 10%を超える元素は SiO_2 、 MgO 、 Fe_2O_3 であった。 SiO_2 は概ねどの地点においても 50%前後であったが、これは地殻を構成する一般的な岩石である花崗岩の値（結晶水含め約 70%～80%）と比較して、かなり低い値であった。 CaO は下幌加内以外では検出されず、さらにアルミニウムやカリウム、ナトリウムは、いずれの岩石試料からも検出されなかった。重金属類の Cr_2O_3 、 MnO 、 NiO は、これらのほとんどが 1%未満であり、この 3 種の重金属の中では MnO の存在割合が最も低かった。ほぼすべての試料において Cr_2O_3 の含有量は NiO を下回っていたが、近文山の蛇紋岩では同程度の含有量であった。

表2 蛇紋岩全分析結果

採取地	MgO	SiO ₂	CaO	Cr ₂ O ₃	MnO	Fe ₂ O ₃	NiO
% (w/w)							
問寒別	33.1	50.2	-	0.16	0.24	14.9	1.20
添牛内	37.2	49.3	-	0.18	-	12.4	0.80
藤巻山	32.1	49.6	-	0.15	0.25	16.5	1.13
幌内山	35.6	51.4	-	0.48	0.15	11.5	0.76
下幌加内	37.2	50.6	1.71	0.25	0.10	9.36	0.69
近文山	33.4	50.5	-	0.88	0.07	14.2	0.82
奈江川	35.3	50.9	-	0.70	0.26	11.1	1.57
坊主山	36.0	46.3	-	0.53	0.13	16.1	0.79
平均	35.0	49.9	-	0.42	0.17	13.3	0.97
標準誤差	0.67	0.57	-	0.10	0.03	0.90	0.11

-は未検出を示す。

3-2. 土壌含水率、pH 結果

各地点の土壌含水率および土壌 pH の結果を表3に示した。含水率が最も高い地点は温根別でおよそ30%程度であり、30%を超えた土壌はこの温根別のものであった。最も低い地点は水銀山（B層）であり、10%を下回りかなりの乾燥が認められた。20%を超える土壌を含む土壌断面では、下層のほうがやや含水率が上昇する傾向があった。しかしながら、10%～20%の範囲にある土壌も少なくなく、全体的に乾燥した環境であった。

土壌 pH は、どちらの抽出方法においても問寒別で極端に高い結果となった。9以上の値を示した土壌は問寒別のみで、他の土壌は pH(H₂O)で7.12（温根別）～7.63（和寒）、pH(KCl)で5.83（和寒）～8.21（坊主山）であった。和寒B層の土壌は2つの手法でpHの差が大きく1.8であった。一般的にpH(KCl)は、pH(H₂O)よりも土壌コロイドに吸着したH⁺が評価に含まれやすくpHが低くなりやすいことから、この差が大きい和寒の土壌には陽イオン吸着サイトが多

いことが示唆された。また、問寒別や坊主山において pH(KCl)値が pH(H₂O)値を上回る土壤が散見されたことも同様の理由であり、陽イオンの吸着サイトが少ないことが分かった。

表3 蛇紋岩土壤の含水率および土壌 pH (H₂O・KCl)

採取地	層位	含水率 (%)	pH	
			(H ₂ O)	(KCl)
問寒別	B層	17.5	9.02	8.95
	C1層	16.7	9.12	9.23
	C2層	19.5	9.41	9.30
	C3層	21.2	9.30	9.33
	C4層	24.2	9.37	9.32
添牛内	AB層	19.3	7.33	6.50
幌加内	B層	14.9	7.15	6.42
温根別	AB層	32.1	7.12	6.45
	B層	35.4	7.40	6.33
和寒	AB層	27.6	7.52	5.90
	B層	29.2	7.63	5.83
鉄甲山	AB層	18.8	7.33	6.83
	B層	20.8	7.42	6.53
藤巻山	AB層	16.0	7.27	6.20
	B層	12.3	7.36	6.48
水銀山	AB層	13.1	7.50	6.43
	B層	9.70	7.41	6.64
坊主山	B層	14.9	7.30	7.41
	C1層	12.3	7.45	8.07
	C2層	14.8	7.52	8.21

3-3. 土壌中金属全濃度

形態別分析から得られた金属元素の全量を図 3～8 に示した。最も高い濃度だった金属は鉄であり、その中でも温根別で最も高濃度であった。次に含有割合が高い元素はニッケル (1.14~2.32 g/kg) とマンガン (0.49~2.06 g/kg) であったが、ニッケルは他の金属元素と比して

地域による差異は小さい傾向にあった。銅は、測定された金属元素の中で最も含有の少ない重金属となった。最も高い地点は水銀山、最も低い地点は問寒別であり、これらの濃度差はおよそ5倍程度であった。亜鉛は、地点間および地点内の層位ごとでもっともばらつきの大きい金属となった。マグネシウムは各地点で高濃度に検出されたが、和寒で低い傾向が認められた。また、すべての土壌試料を比較した場合、土壌全分析結果では鉄とマンガンとの間に強い正の相関関係 ($p < 0.001$) があることが分かった (図9)。

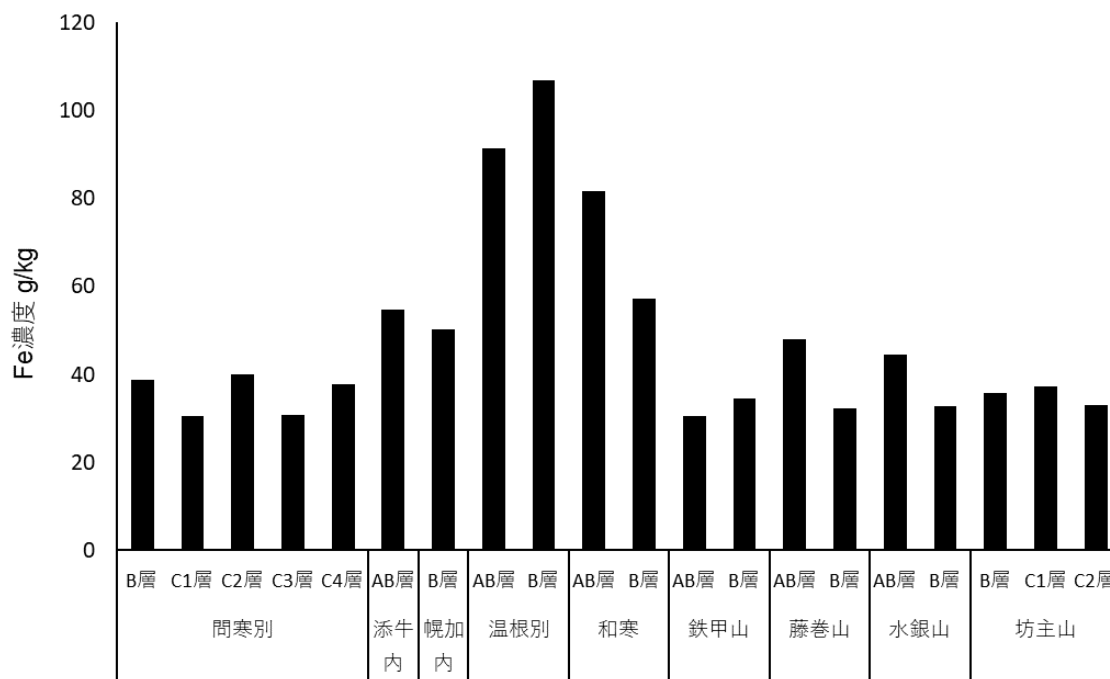


図3 土壌全鉄濃度

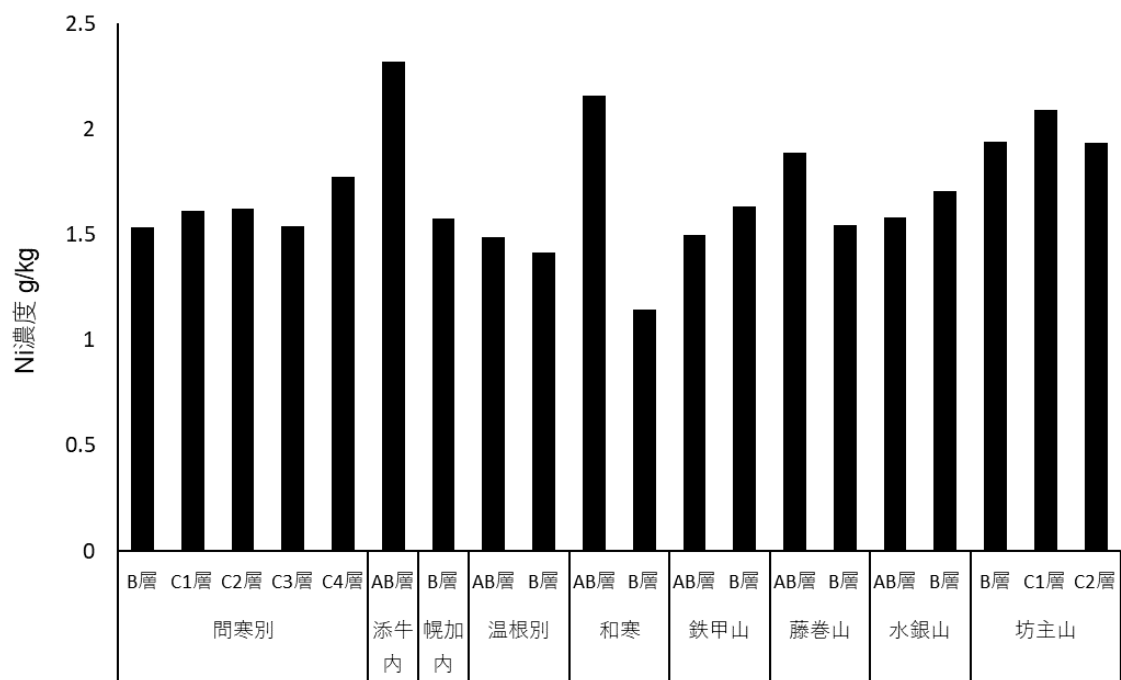


図4 土壌全ニッケル濃度

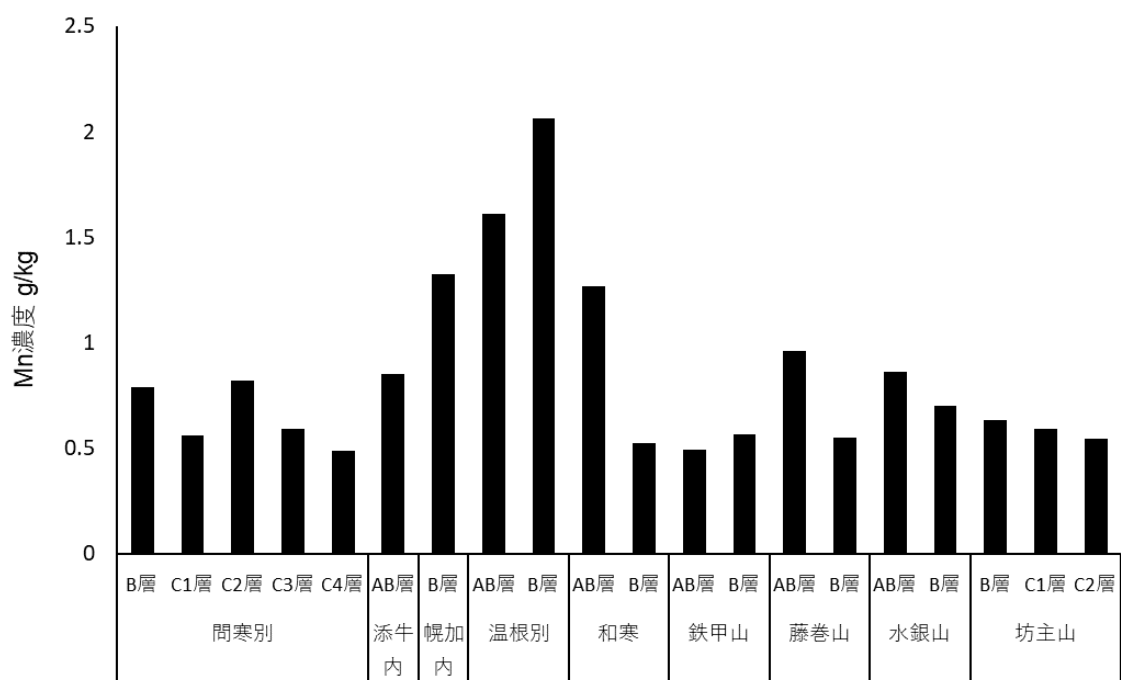


図5 土壌全マンガン濃度

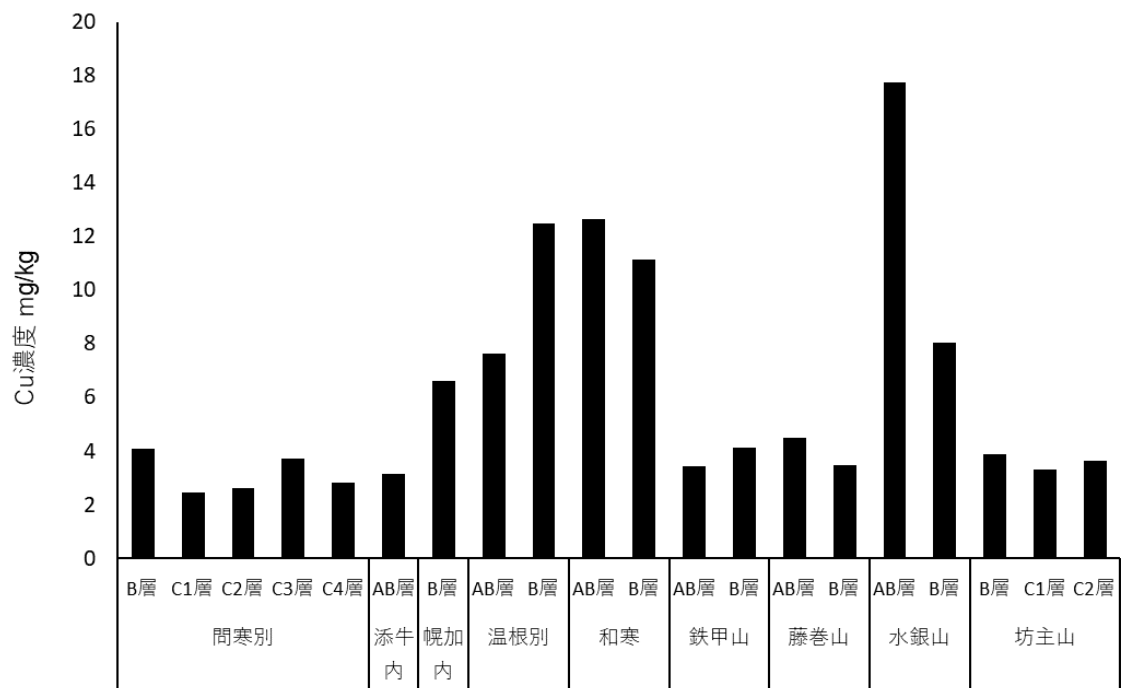


図6 土壤全銅濃度

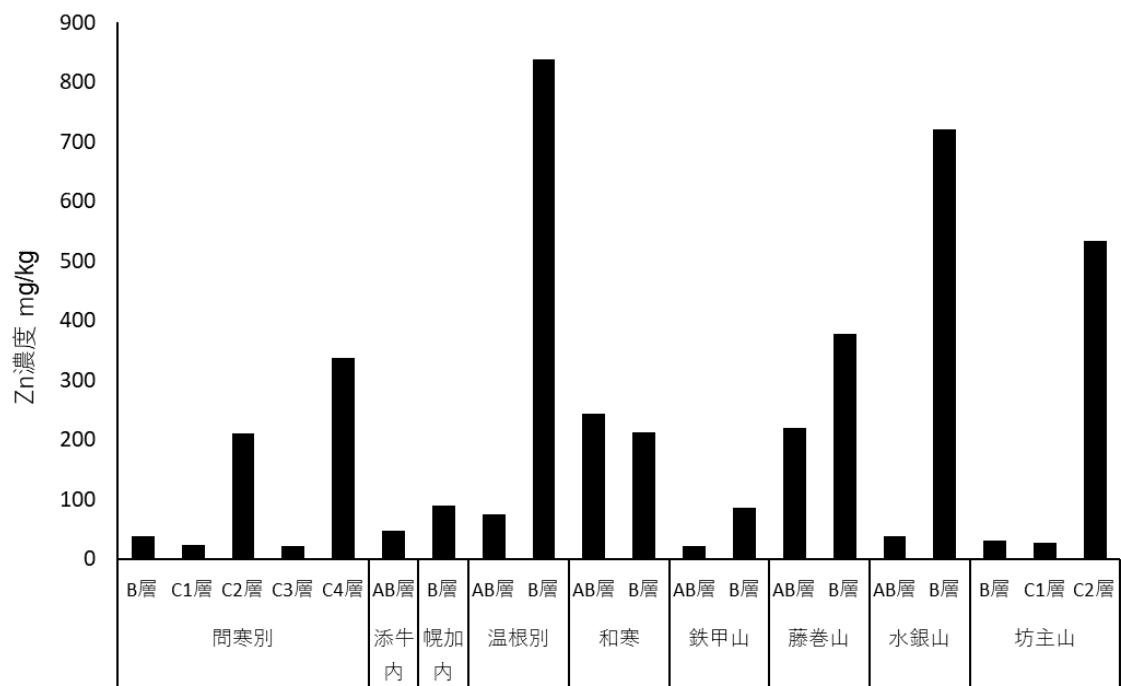


図7 土壤全亜鉛濃度

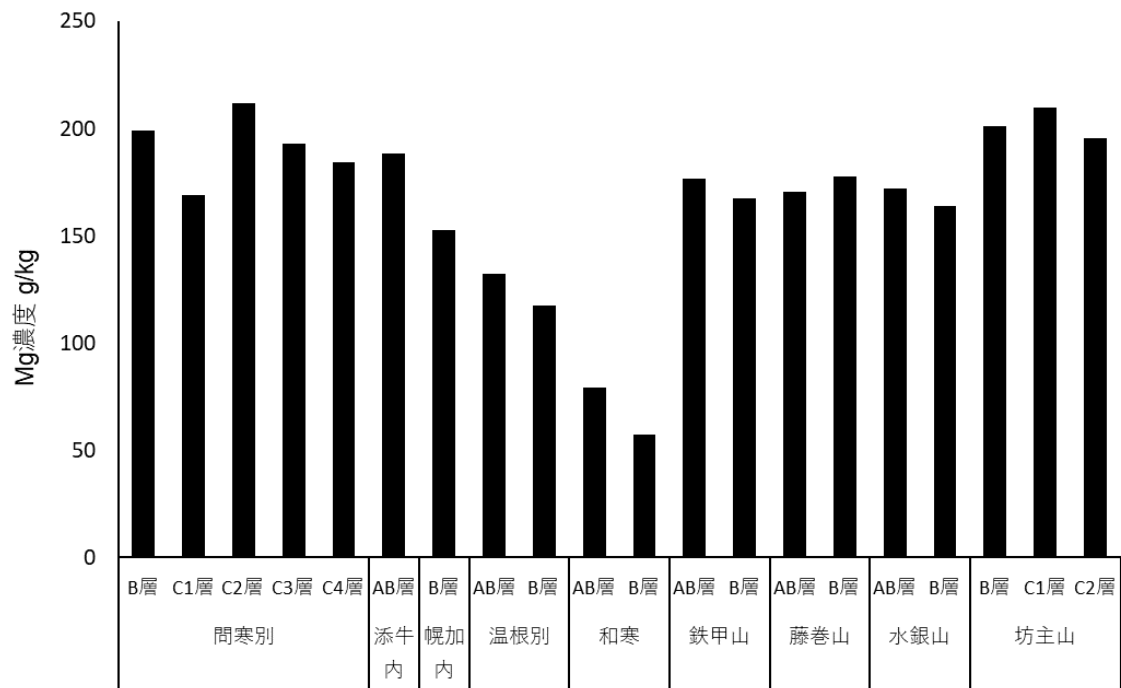


図8 土壤全マグネシウム濃度

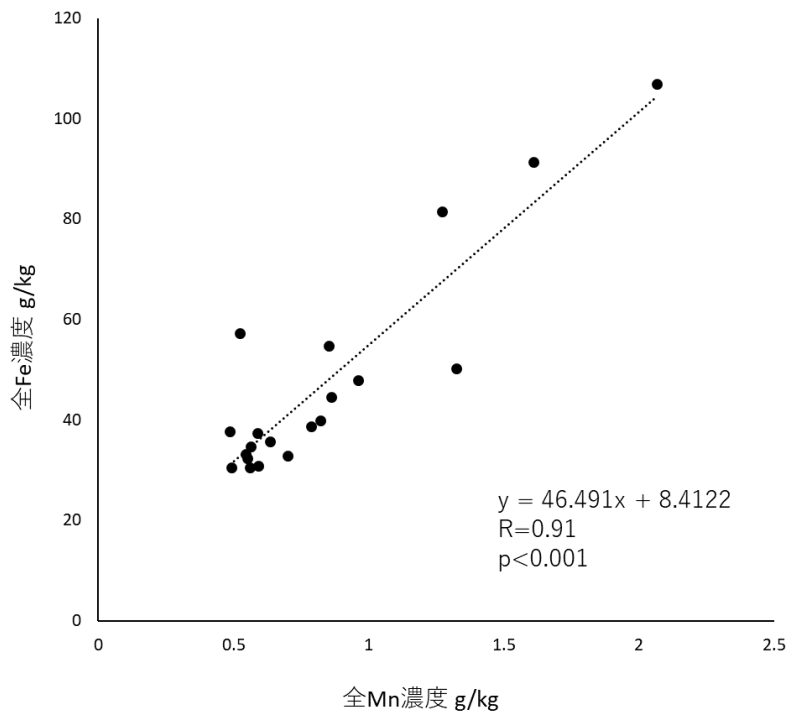


図9 土壤全鉄濃度と全マンガン濃度の関係図。

同じ地点で採取された岩石および土壌の全分析結果を比較したものを図 10～13 に示した。

岩石の値は、水野ほか（2000）を参照し、H₂O が一律 15%と仮定した場合の換算結果を図示した。マグネシウムは、岩石と土壌でほぼ同等の割合で含まれていた。対して鉄、ニッケル、マンガンは、岩石と比較して土壌には蓄積されていないことが分かった。特にニッケルは、現在の土壌になる過程でかなりの量が溶脱してしまっていることが考えられる。

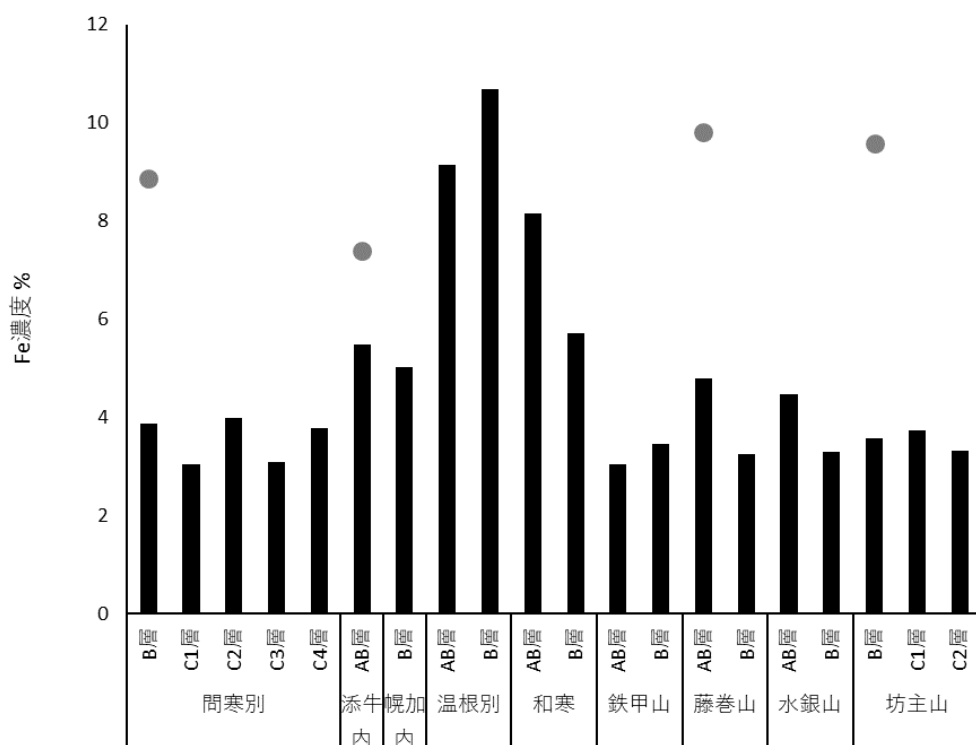


図 10 同地点で採取された岩石と土壌の全鉄濃度。灰色の点が岩石の全濃度、黒色のバーが土壌全濃度を示す。

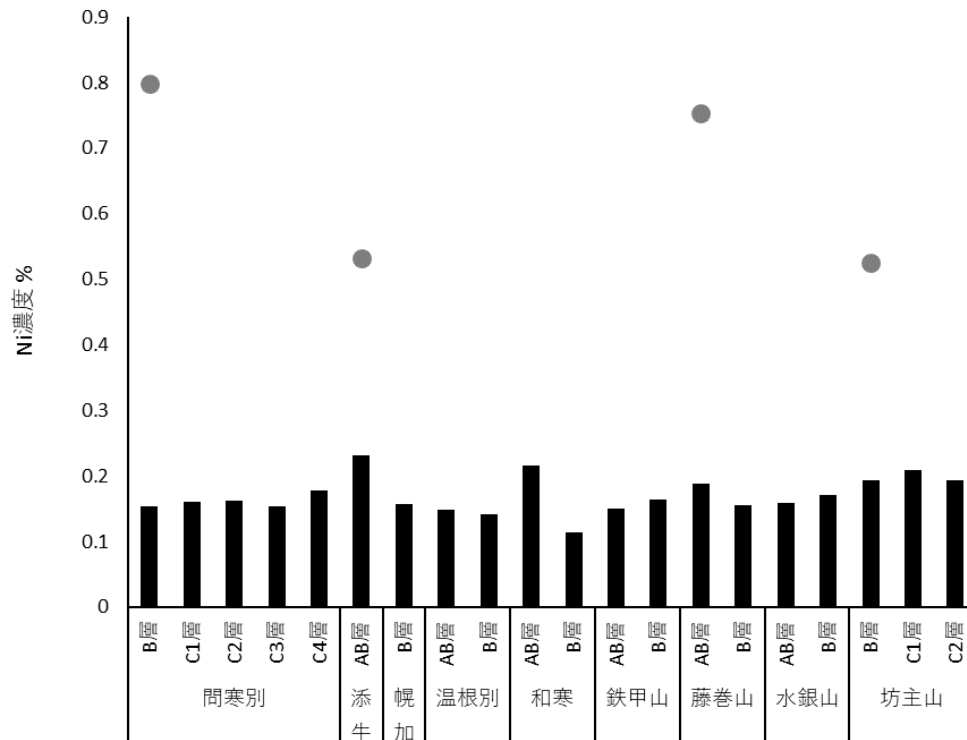


図 11 同地点で採取された岩石と土壌の全ニッケル濃度。灰色の点が岩石の全濃度、黒色のバーが土壌全濃度を示す。

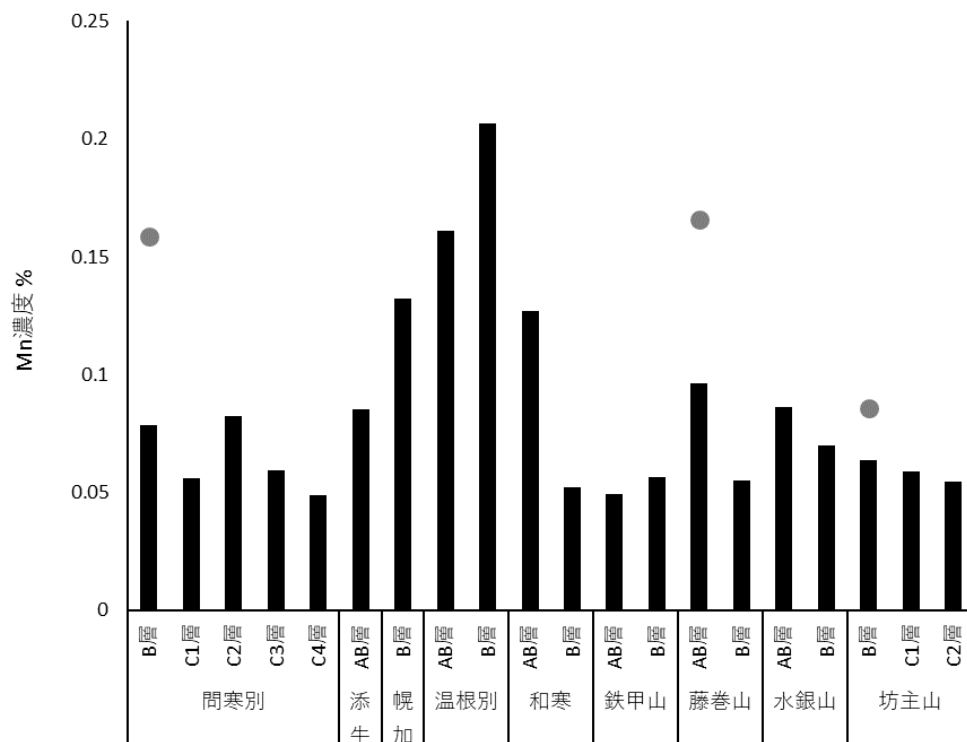


図 12 同地点で採取された岩石と土壌の全マンガン濃度。灰色の点が岩石の全濃度、黒色のバーが土壌全濃度を示す。

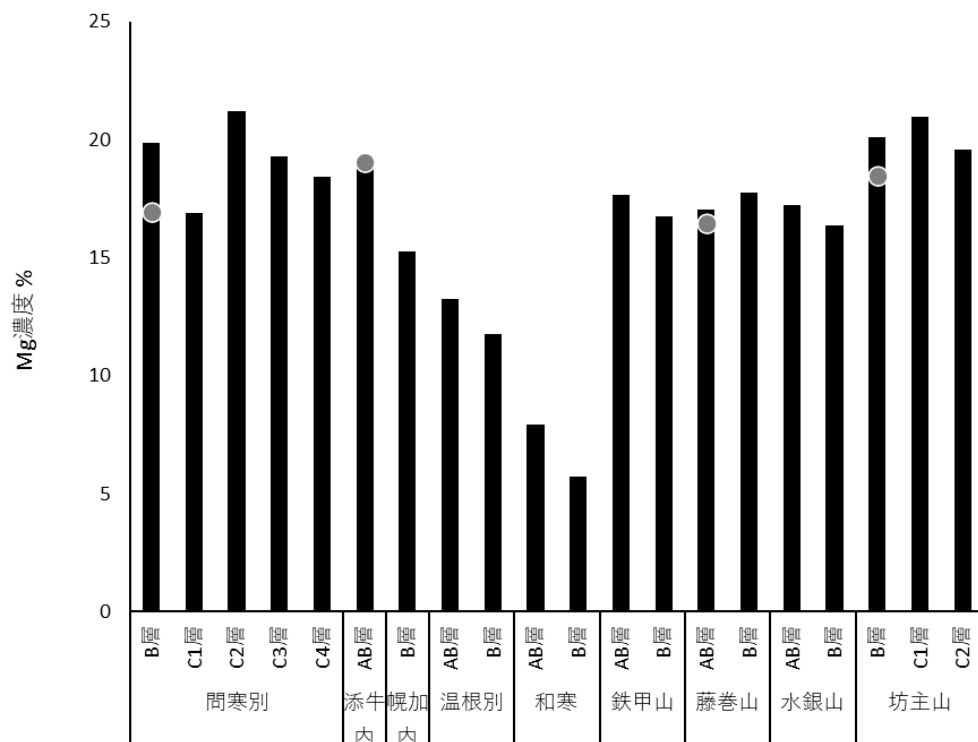


図 13 同地点で採取された岩石と土壌の全マグネシム濃度。灰色の点が岩石の全濃度、黒色のバーが土壌全濃度を示す。

3-3. 土壌中形態別金属濃度

形態別分析から得られた形態別金属元素の濃度と割合を図 14～19 に示した。形態は交換態、無機結合態、有機結合態、遊離酸化物吸蔵態、残渣の 5 画分ある。交換態は、土壌粒子表面の負荷電に静電的に吸着した金属の画分であり、すべての画分の中で最も遊離しやすい。次に遊離しやすい無機結合態は、土壌中の遊離酸化物の表面に化学的に結合（配位結合）した無機結合態金属の画分である。有機結合態は、土壌中の有機物とキレート結合した金属の画分であり、有機物が安定的である場合かなり難溶である。遊離酸化物吸蔵態は、土壌中の遊離酸化物としての金属の構造に完全に取り込まれた金属の画分である。非晶質の遊離酸化物が風化の過程で壊れない限り溶脱はされない。最後は残渣に含まれる金属の画分である。これが最も難溶で、

一次鉱物を含む結晶体の一部を構成する金属である。

ほとんどの元素および地点で残渣画分の割合が高かったが、それ以外の画分は元素ごと、地域ごとに特徴がみられた。全濃度が最も多かった鉄は、遊離酸化物吸蔵態画分が高濃度であった。この画分の抽出には酸性シュウ酸を用いているため、遊離酸化鉄そのものが評価されている。濃度が最も高かったのは水銀山 B 層の土壌 (8.60 g/kg) であったが、割合が高いのは坊主山の土壌で約 15%~20%程度であった。他に 1%を超えた画分は一部地点の無機結合態のみであり、特に坊主山の C 層土壌は 10%を超えていた。ニッケルは残渣と同等もしくはそれ以上に無機結合態画分の濃度が高い傾向にあった。特に、問寒別および坊主山においては 40%~50%になる土壌を含むこともあった。無機結合態の割合が 10%以下の土壌では、ニッケルの全濃度に関わらず残渣画分が 8 割近くを占めていた。マンガンはニッケルと同様に、無機結合態画分の割合が比較的高い傾向にあったが、有機結合態画分の割合も全地点を通して高かった。無機結合態の割合は問寒別および坊主山で有機結合態を上回る土壌があり、それ以外是有機結合態マンガンが高い傾向がみられた。銅は全量が最も高い水銀山の表層土においても 20 mg/kg に満たないという低濃度であるが、形態も溶脱の可能性が極めて低い残渣画分および遊離酸化物吸蔵態画分で 9 割以上を占めることがわかった。採取地点ごとで最も濃度のばらつきが見られた亜鉛もまた形態的には安定的であった。ほとんどの土壌で 9 割以上が残渣画分となり、問寒別および坊主山でおおよそ 1 割程度の他の画分が確認された。しかしこれらの試料は全量が比較的に低濃度の試料であった。

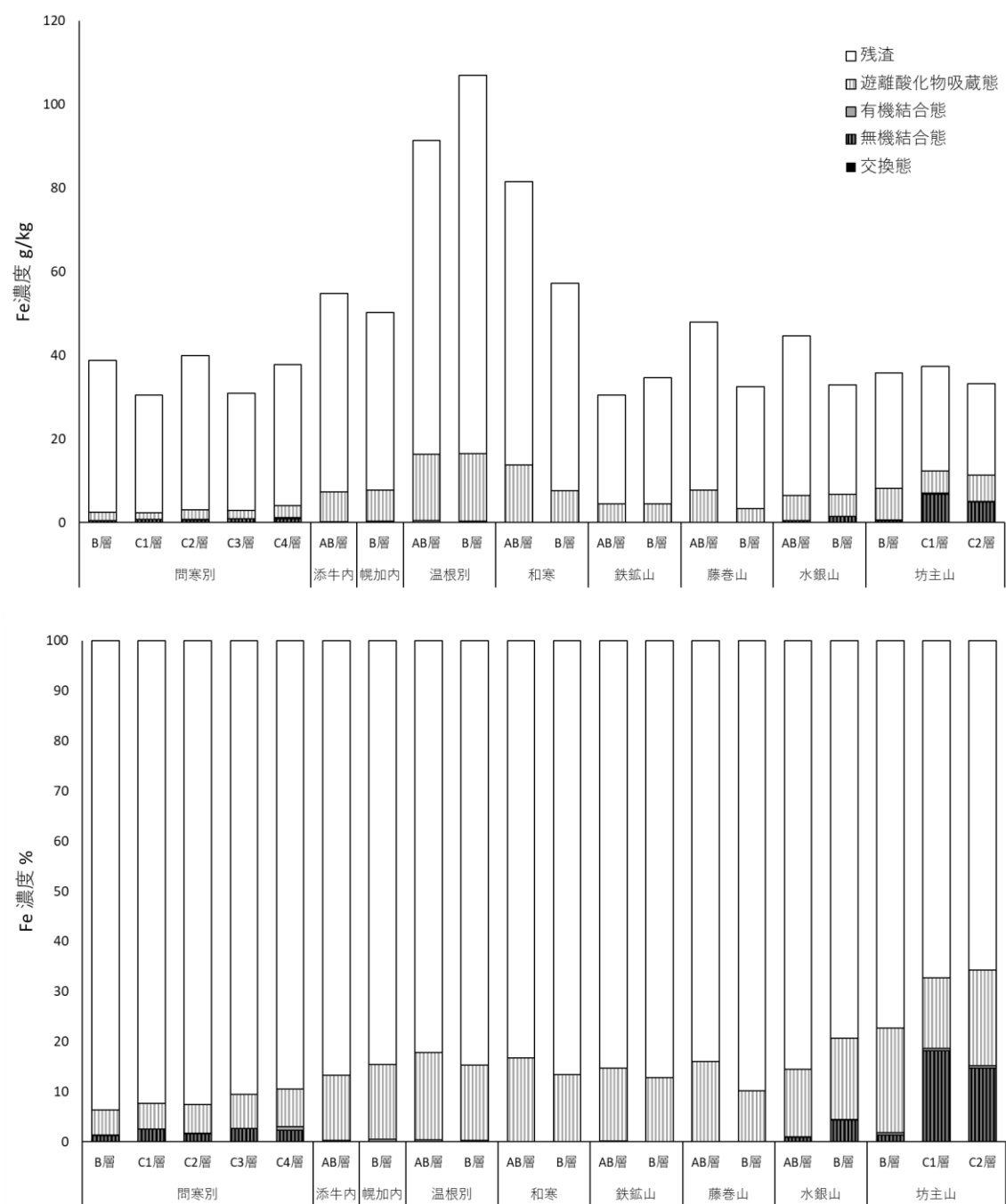


図 14 土壤中の鉄の形態別濃度 (g/kg) (上図) および形態別割合 (%)。

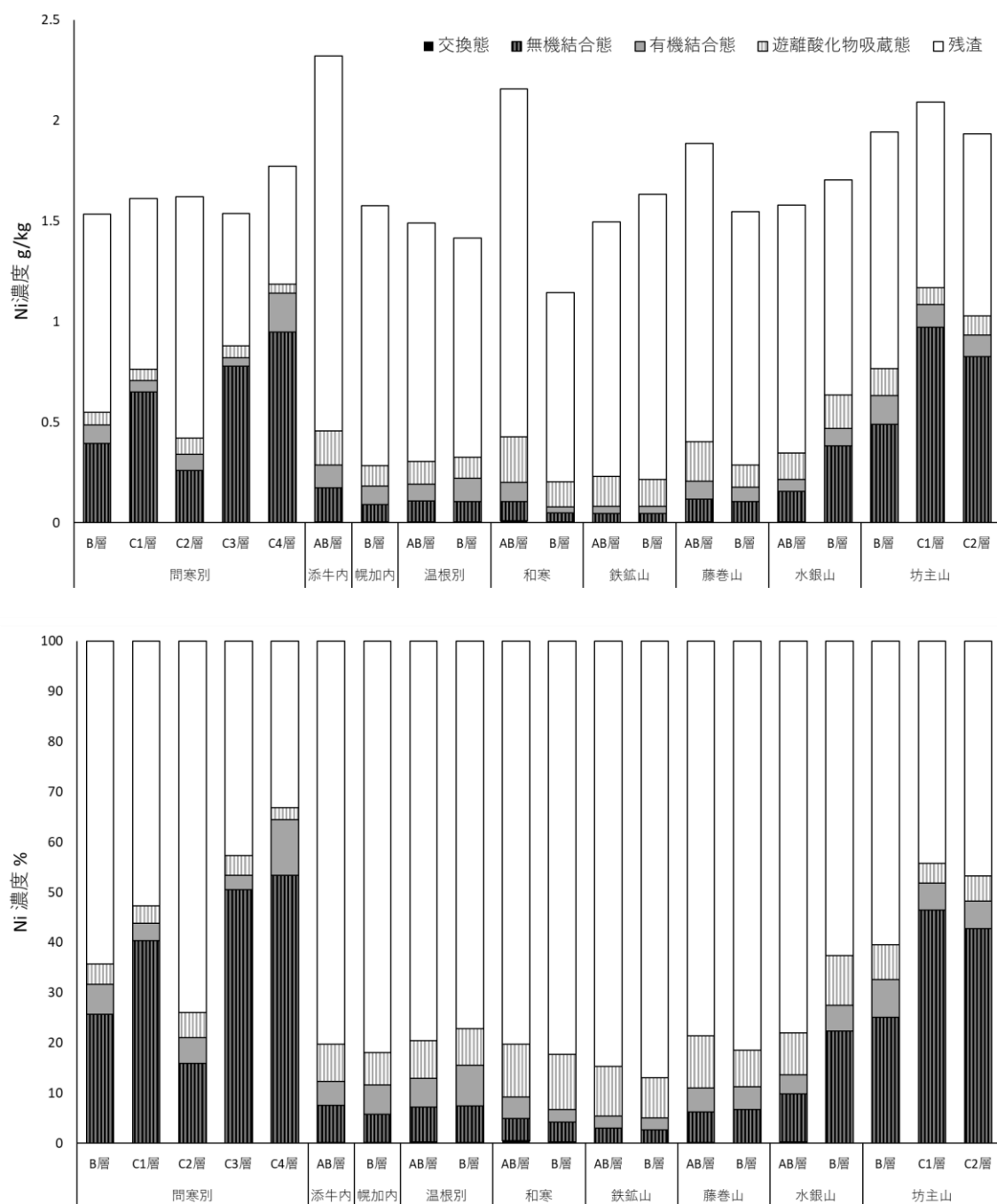


図 15 土壤中のニッケルの形態別濃度 (g/kg) (上図) および形態別割合 (%)。

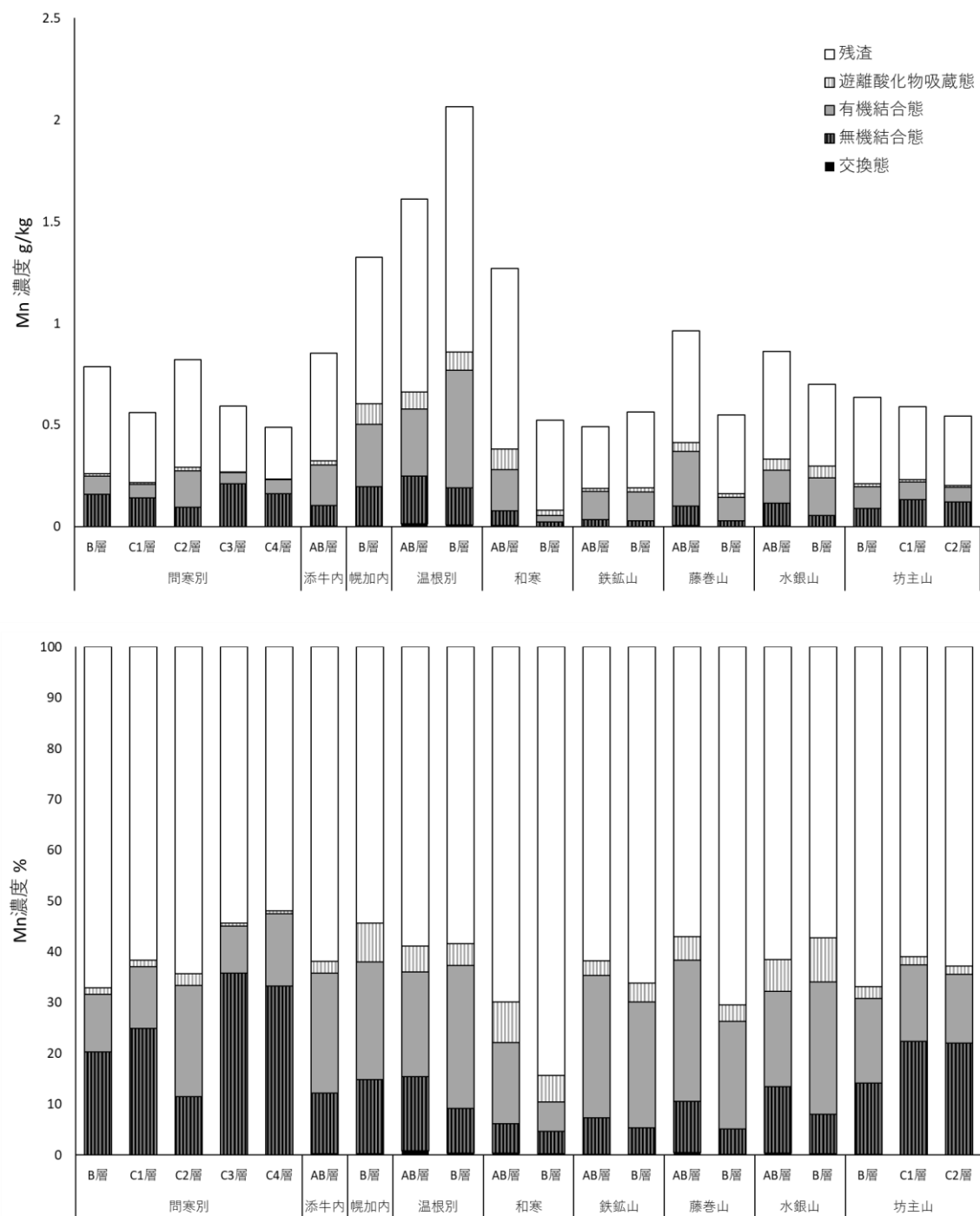


図 16 土壤中のマンガンの形態別濃度 (g/kg) (上図) および形態別割合 (%)。

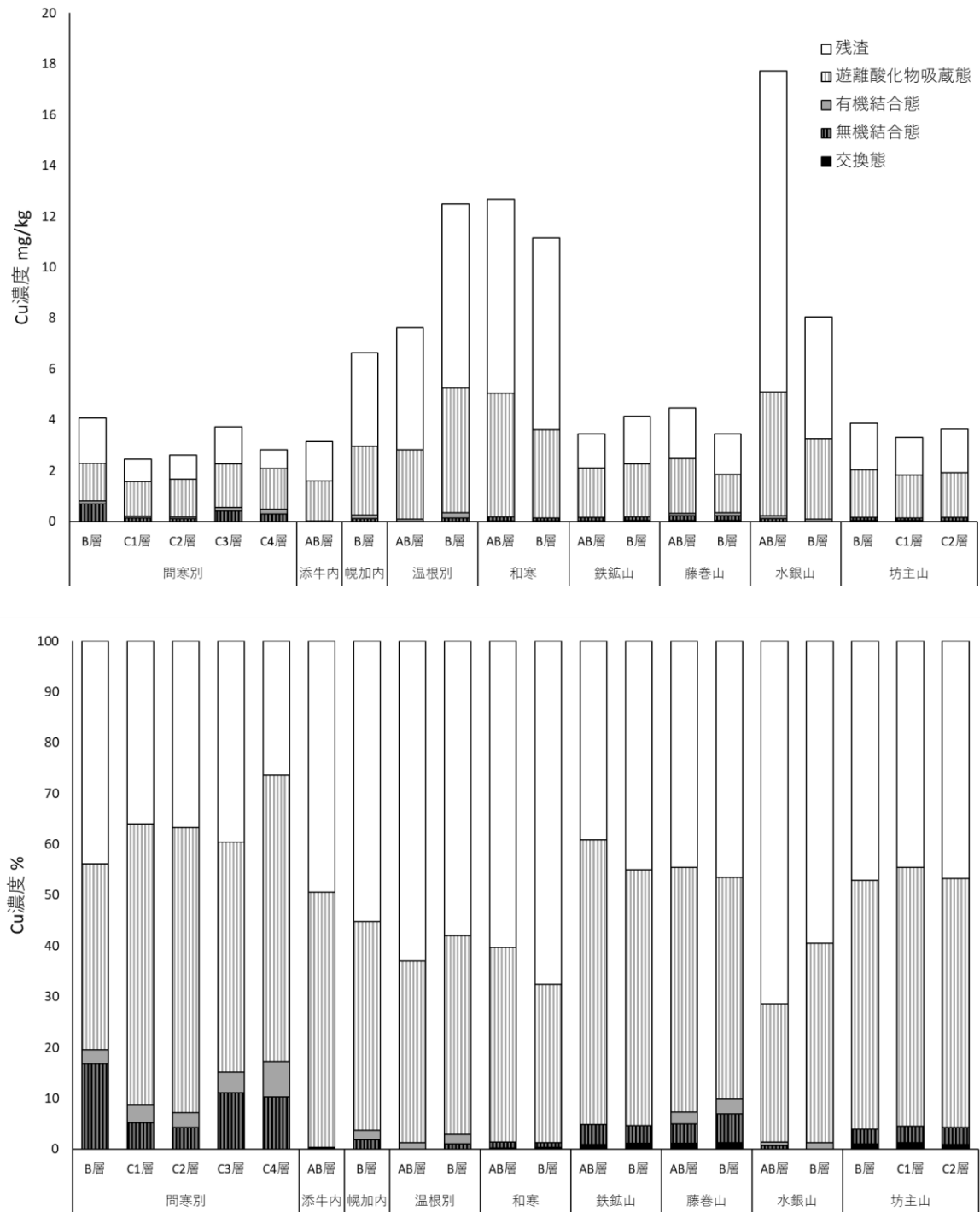


図 17 土壤中の銅の形態別濃度 (g/kg) (上図) および形態別割合 (%)。

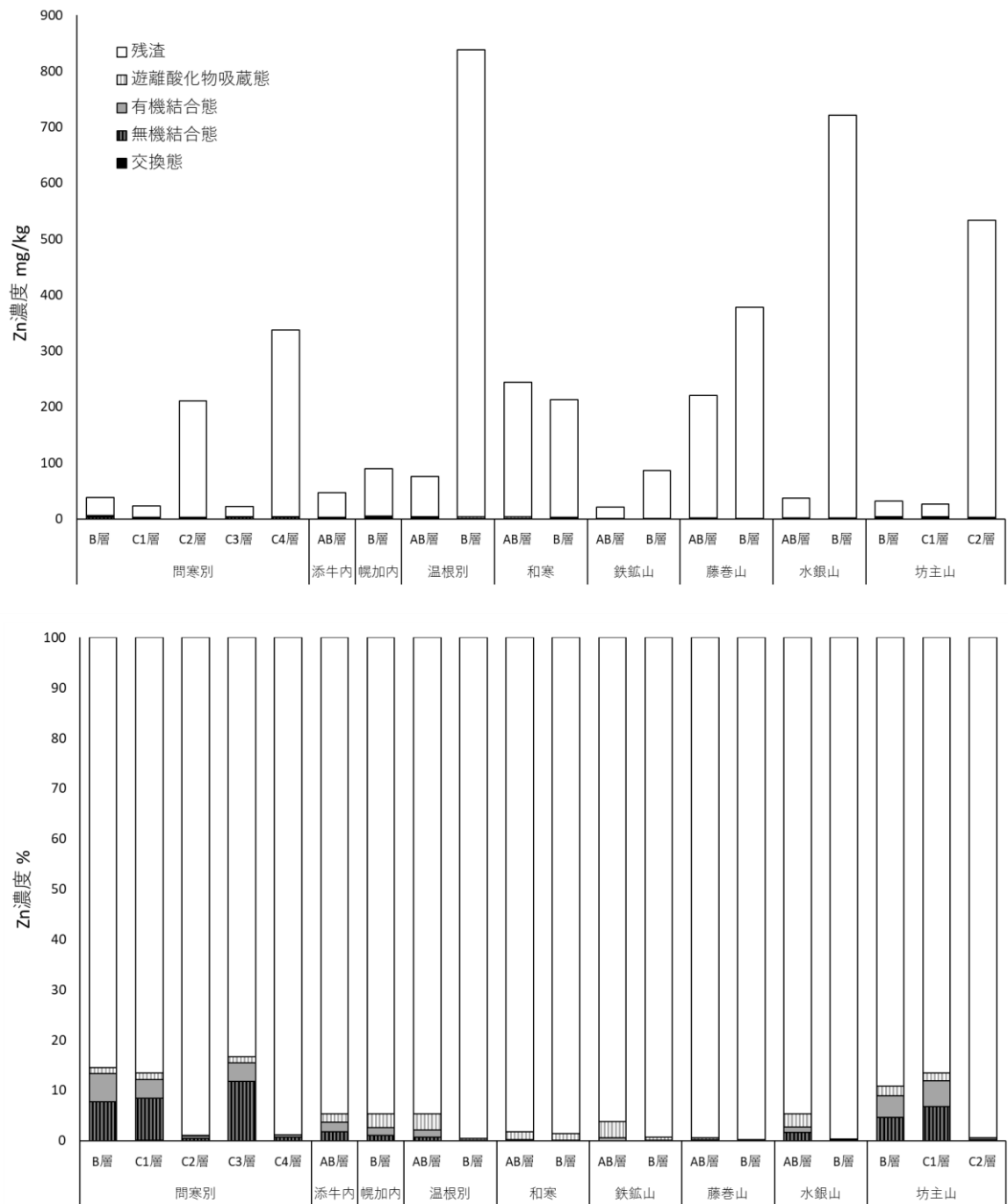


図 18 土壤中の亜鉛の形態別濃度 (g/kg) (上図) および形態別割合 (%)。

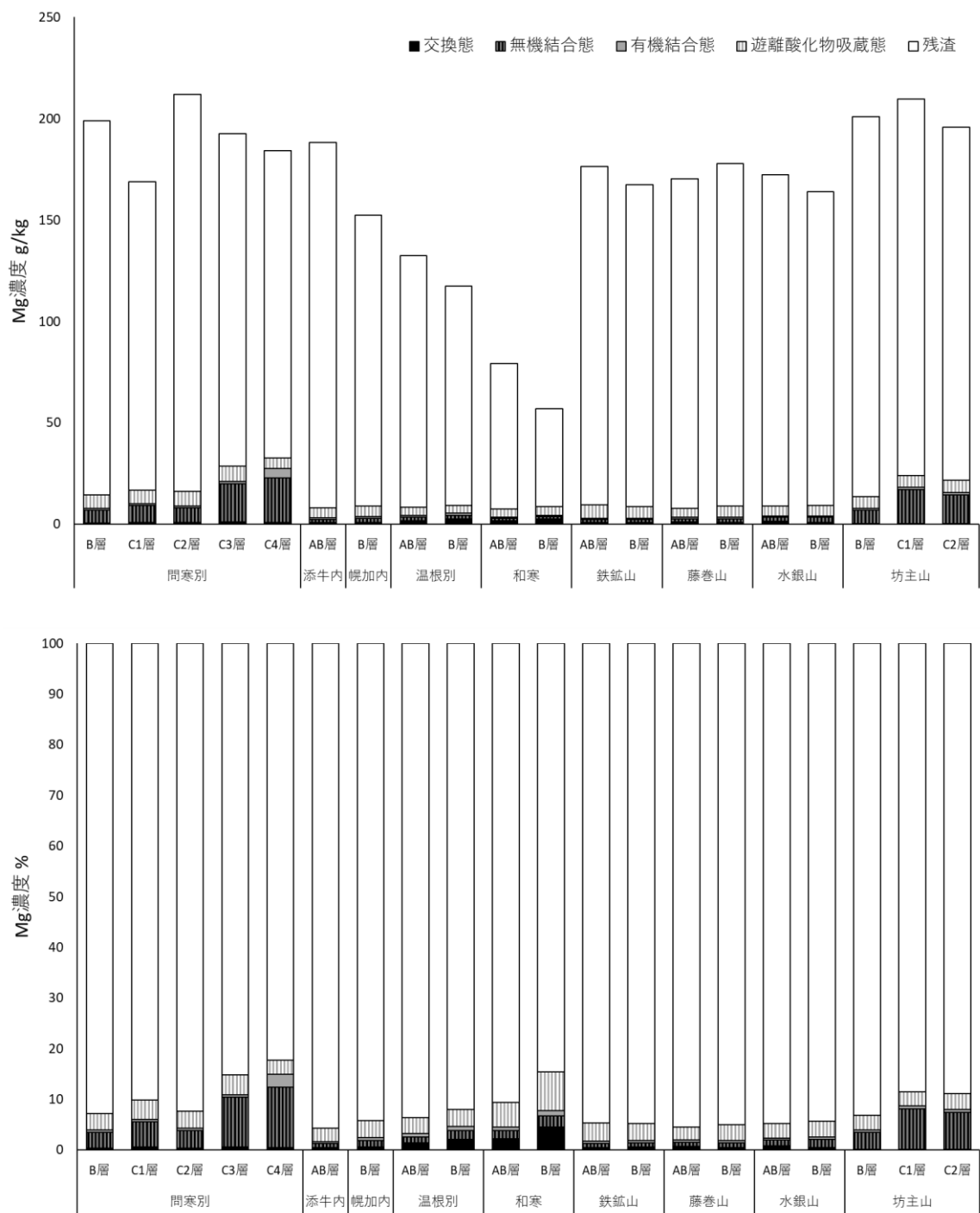


図 19 土壤中のマグネシウムの形態別濃度 (g/kg) (上図) および形態別割合 (%)。

4. 考察

本研究の結果から、蛇紋岩から土壌が生成されるとき、マグネシウムの増減は見られないが金属は存在率が低下することが分かった。これは、特に岩石と土壌の全濃度の比較(図 10~13)から明らかであった。また、土壌 pH も全体的に比較的高く、金属形態も 1 次鉱物を含む残渣画分の割合も高い土壌が多い結果となった。一般的に、風化の進行した蛇紋岩土壌は鉄などの元素が濃縮し、溶脱しやすいマグネシウムは逆に減少することが知られるが (Oze et al. 2008)、今回露頭で採取された土壌は風化初期、すなわち母材から元素の溶脱が進行している段階である可能性がある。風化が進んでいない土壌は粘土鉱物の含有量が少ないことから、土壌の粘着性および可塑性が低く物理的に不安定な土壌が生成されやすいことが示唆される。さらに、有機物堆積のきわめて低い土壌における陽イオン吸着サイトは粘土鉱物の表面荷電にある程度依存することが知られている (佐藤 2001)。このことから、本研究で得られた土壌試料においてすべての元素で交換態画分が少ないという結果も粘土鉱物の少なさを裏付けている。

また本研究での測定結果において、土壌中の全鉄量と全マンガン量に強い正の相関関係が認められた。一般的な日本における土壌中の鉄およびマンガンの平均含有量は、それぞれ 53 g/kg および 0.93 g/kg であるとされているが (Takeda et al. 2004)、今回採取した蛇紋岩土壌ではどちらの元素も日本平均値から最小値は約 0.5 倍、最大値は約 2 倍と大きく逸脱した値ではないものの、土壌試料毎の濃度の増減は類似した傾向がみられた。鉄とマンガンは風化進行すると土壌中で酸化物形態となり、この形態が他の重金属が土壌に吸着または吸蔵されるサイトになることが分かっている (須田・牧野 2015)。そのため、鉄やマンガンの酸化物形態の存在量は、

蛇紋岩地帯のような、重金属含有量が多い土壤環境中での重金属の挙動・動態を知るために非常に重要な要素であると考えられる。

さらに、岩石試料及び土壤試料採取地は蛇紋岩地帯に多く形成される露頭に限定して行ったが、採取地点間により異なる結果が得られた。採取地点は、図 1 および 2 に示すように、最北端の間寒別から最南端の坊主山まで直線距離で 200 km 以上あるが、採取地点の地理的位置による傾向は岩石試料および土壤試料の化学性においてともに見られなかったことから、地点間の差異はその場所での地形形成過程や生成された土層の多さ、すなわち土壤の厚みにより生じていると考えられる。実際、土壤採取の際に切り出された土壤断面にて 3 層以上の土層が観察されたのは間寒別および坊主山のみであったが、この 2 地点以外の土壤中金属形態は最も難溶な残渣形態が多かったのに対して、この 2 地点での土壤中金属存在形態は様々であり、違いが明白であった。露頭のような景観では、土壤は斜面で形成されるが、斜面の安定性は植生により増加することが分かっている (Eab et al. 2005)。土壤は、長い時間をかけて物質の溶脱と集積を繰り返すことで層位が生成されるが、植物の生育が制限されている蛇紋岩土壤の露頭においては、植生の侵入が非蛇紋岩地帯と比較して少ないために再崩落に対する安定性が低く、垂直方向への土層生成も非常に困難である可能性が高い。崩落をくり返す斜面なのか、崩落により土砂堆積がなされた斜面なのかにより、土壤の厚みが異なっていると考えられる。実際間寒別の土壤では、深度に応じた単純な土壤層形成傾向は土壤化学性の面から見られず、特に C2 層の土壤は他の層と比較して化学性がやや逸脱していた。例えば、ほとんどの地点において下層土壤中亜鉛濃度は高くなる傾向にあったが、間寒別の C2 層から C3 層の間で唐突に濃度が

減少していた。つまり問寒別の地点では、性質の異なる土壌が層と層の間に差し込まれているような形で現存していることを示唆している。これに上記で述べたような風化の進行度の差が加わっている場合、物理的に不安定な土層が中腹に存在することで、それなりに土壌の深さがある地域でも何らかのきっかけで再崩落を引き起こしてしまう可能性がある。このように、蛇紋岩地帯の露頭は、土壌の風化進行と崩落が繰り返されることで維持されている可能性が示唆された。しかしながら、本研究では風化の進行度合を調べる分析を行っていない。今後は、蛇紋岩露頭の物理的な強度や土壌の風化度合を調べることで蛇紋岩生態系土壌の生成や遷移について理解がより深まると考えられる。

3 章 北海道蛇紋岩地帯における固有植物を含む草本植物の養分吸収特性

1. はじめに

蛇紋岩とその上に生成される土壌の化学的特性は、そこに生育しようとする植物にとって非常に不利な環境を提供する。これを古くは「蛇紋岩症候群」(Serpentine syndrome) と呼ばれていたが (Brooks 1977)、これにはいくつかの原因が挙げられる。まず一つ目としては、蛇紋岩土壌が貧栄養となりやすいことが挙げられる。蛇紋岩土壌では、植物にとって必須な窒素、リン、カリウムの三大栄養素をはじめとして、複数の要素が致命的に不足している。これは、これらの元素が母材の蛇紋岩に少ないということに加え、植物が育ちにくい環境がゆえにこうした養分元素の循環や蓄積が起こりにくいことも原因に挙げられる (Brooks 1987; Burt et al. 2001)。植物遺骸などを通して植物から土壌への有機物供給が少ないと、結果として植物は栄養素の再利用も困難になる。

次に挙げられるのが、低 Ca/Mg の影響である。蛇紋岩に高濃度に存在するマグネシウムは土壌中栄養素としての陽イオンの中で支配的になり、結果として同じ陽イオンとなるカルシウムの吸収を妨げてしまうことで間接的に栄養不足を引き起こしてしまう (O'Dell et al. 2006)。

そしてさらに、重金属過多による生育阻害がある。蛇紋岩に含まれる重金属としてニッケル、コバルト、クロムなどが挙げられるが、これらの中で植物の利用可能性が最も高いのはニッケルであるとされている。このニッケルが土壌中に高濃度で存在すると植物に対して毒性を生じ、過剰症状として葉のクロロシスを引き起こす (Brooks 1987)。この症状が進行すると植物体は

壊死が始まり、場合によっては致命的な症状を引き起こすことも分かっている。

蛇紋岩地帯に生育するために植物はこれらの土壤環境条件に耐性を有するか、近縁種と比して生態的に適応している必要がある。植物種の蛇紋岩への適応として最もよく知られたものが「超集積植物」(Hyperaccumulator plants) の存在である。超集積植物は、組織内に 1,000 $\mu\text{g/g}$ (乾燥重量) を超えるニッケル、コバルト、銅、クロム、鉛、または 10,000 $\mu\text{g/g}$ (乾燥重量) 以上の亜鉛、マンガンを含む植物として定義される (Baker and Brooks 1989)。超集積植物は世界でも 400 種以上確認されており (van der Ent et al. 2013b)、蛇紋岩地帯には稀にニッケルを超集積する植物が分布する。北海道においてはタカネグンバイ (*Noccaea japonica*) などが挙げられる (水野ら 2001)。超集積植物に関しては、植物を用いた環境浄化技術であるファイトレメディエーション (Phytoremediation) の観点から注目が集まり、様々な研究がなされてきた (例えば、Reeves 2003; Reeves et al. 2007; van der Ent et al. 2013a)。しかしながら、このような特殊な生態を有する植物は蛇紋岩地帯においてもごく一部であり、ほとんどの植物は金属を集積する傾向にないことが分かっている (Proctor 1999)。また、土壤から植物への元素移動は、陸上生態系の物質循環において非生物から生物方向への数少ない流れの一つである。この一連の流れを知ることが、蛇紋岩生態系においても特に重要であると考えられる。そして、蛇紋岩土壤における植物利用可能な元素の存在量がそこに生育する植物に対してどのような影響を及ぼすのかわかっていないことが多い。2 章の結果から、北海道内の蛇紋岩土壤の元素含有量は地域ごとの差が大きいことは明らかとなったが、これらの地域に生育する植物相は同じ種を含むこともある。

そこで本章では、蛇紋岩の異なる化学的土壌環境で生育する様々な植物の養分吸収特性を調べることで、蛇紋岩土壌地帯での元素移動の一端を把握することを目的とした。そのため、2章で調べた北海道内の複数の蛇紋岩地域において、植物およびその直下の土壌を採取し、それらの化学分析と比較を行った。

2. 材料方法

2-1. 試料採取

試料採取は、北海道内の蛇紋岩地帯 5 か所にて、13 植物種 3 個体ずつ行った（図 1）。採取した植物種と各植物種の採取地は、表 1 にまとめて示した。採取した植物は、可能なかぎり個体サイズの違いによる影響を抑えるため、地上部の高さが同程度のものを選択し、さらに昆虫等の生物による食害のあるものや周辺の同種と比較して著しく葉色が悪いものは除外した。試料は、植物の根本からおよそ 15 cm 離れた位置でスコップを刺し込み、根を含んだ土壌ごと立方体に切り出して採取した。採取した試料は研究室に持ち帰り、研究室内で土壌、植物地上部、植物地下部に分けた。より分けた土壌は、目開き 2 mm の篩に通して礫と粗大有機物を取り除いた。その後、含水率用試料をとりわけ 60℃ に設定した恒温乾燥機にて 1 週間以上乾燥したものを分析用試料とした。植物体の地上部は水道水、続いて超純水の順で軽く洗い、土壌試料と同様に乾燥させた。地下部は水道水で軽く洗ったのち、超純水を満たしたビーカーに浸して、ビーカーごと超音波洗浄機に 15 分間、2 回洗浄したものを地上部と同様に乾燥させた。これら植物体試料はそれぞれ十分に乾燥させたのち、粉碎機を用いて粉碎した。粉末になったものを

分析用試料とした。

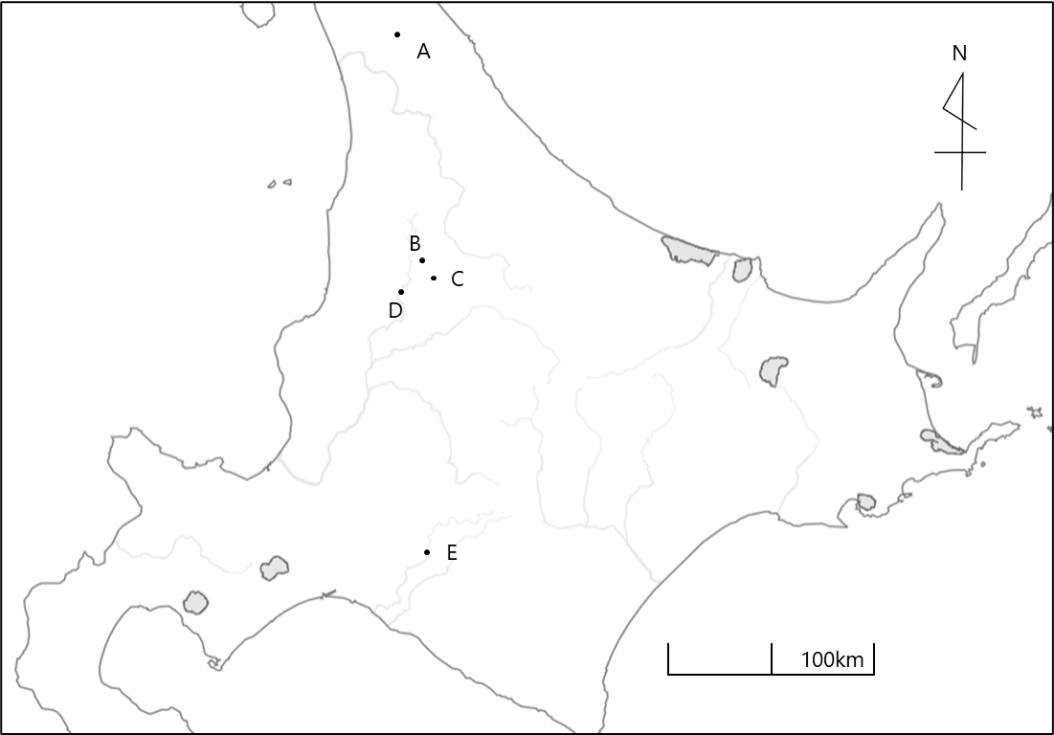


図 1 試料採取地点の位置。採取地は北から以下のとおりである：A 問寒別、B 温根別、C 和寒、D 下幌加内、E 坊主山。

表 1 対象植物種と採取地

科名	種名	学名	採取地
ヒガンバナ	シロウマアサツキ	<i>Allium schoenoprasum</i> var. <i>orientale</i>	温根別、問寒別
セリ	ホソバトウキ*	<i>Angelica acutiloba</i> ssp. <i>Lineariloba</i>	坊主山
アブラナ	エゾノイワハタザオ	<i>Arabis serrata</i> var. <i>glauca</i>	坊主山、温根別、下幌加内
ナデシコ	カトウハコベ*	<i>Arenaria katoana</i>	坊主山
キク	エゾタカネニガナ*	<i>Crepis gymnopus</i>	坊主山、問寒別
モウセンゴケ	モウセンゴケ	<i>Drosera rotundifolia</i>	問寒別
トウダイグサ	ヒメナツトウダイ*	<i>Euphorbia sieboldiana</i> var. <i>montana</i>	坊主山、問寒別
オトギリソウ	クロテンシラトリオトギリ*	<i>Hypericum watanabei</i>	坊主山、問寒別、温根別、和寒
サクラソウ	オゼソウ*	<i>Japonolirion osense</i>	問寒別
イネ	ススキ	<i>Miscanthus sinensis</i>	坊主山、問寒別
サクラソウ	テシオコザクラ*	<i>Primula takedana</i>	問寒別
オオバコ	エゾミヤマクワガタ	<i>Veronica schmidiana</i> subsp. <i>senanensis</i> var. <i>yezoalpina</i>	坊主山、問寒別
スミレ	アボイタチツボスミレ*	<i>Viola sacchalinensis</i> var. <i>alpina</i>	坊主山、問寒別

*は蛇紋岩固有植物を示す（堀江 2002）。

2-2. 土壌化学分析

2-2-1. 含水率

2 章 2-3-1. 含水率と同様の方法で行った。

2-2-2. pH (H₂O)

2 章 2-3-2. 土壌 pH(H₂O、KCl)と同様の方法で行った。

2-2-3. 交換態陽イオン

100 mL のポリプロピレン製瓶に土壌試料 2 g を量り取り、1 M 酢酸アンモニウム溶液 40 mL を添加した。振盪機を用いて 200 rpm で 1 時間振盪した後、ろ紙（5B）で濾過したものを分析用試料とした。原子吸光光度計を用いて、マグネシウム、カルシウム、カリウム、ニッケル、マンガンについて測定した。

2-2-4. 0.1 M塩酸可溶性金属

100 mL のポリプロピレン製瓶に土壌試料 10 g を量り取り、0.1 M塩酸 50 mL を添加した。振盪機を用いて 200 rpm で 1 時間振盪し、ろ紙（5B）で濾過した濾液を分析用試料とした。測定には原子吸光光度計を用いた。測定対象元素は、銅と亜鉛とした。

2-3. 植物体化学分析

2-3-1. 前処理（硝酸-過塩素酸湿式灰化处理）

各植物体粉末試料を標線付き試験管に 0.1 g を量り取り、湿式灰化处理に供した。試料入り試験管に濃硝酸 2.5 mL を添加し、一晚ドラフト内に静置した。この試験管をアルミブロックヒーターにセット後、80℃ で加熱を開始し、加熱 1 時間後 130℃、さらに 30 分後 160℃ と徐々に設定温度を上げて分解した。160℃ での加熱時に試験管内の液体の色が透明になり、反応煙が見られなくなるまで濃硝酸の再添加を行い、その後放冷した。放冷した試験管に十分な量の硝酸が残っていることを確認した上で過塩素酸 1.5 mL を添加し、また徐々に温度を上げながら加熱を行った。200℃ で白煙処理を十分に行なった後、ヒーターから下ろして放冷した。試験管の標線により超純水で 25 mL に定容したものを 5B のろ紙で濾過した。得られた濾液を分析用試料溶液とし、リン測定を除いて、原子吸光光度計にて測定した。測定対象元素は、マグネシウム、カルシウム、カリウム、鉄、ニッケル、マンガン、銅、亜鉛とした。

2-3-2. 植物体リン

湿式灰化处理で得られた分析用試料溶液を pH 調整した後に希釈したものをリン測定用試料溶液とした。pH 調整には、滴定用 *p*-ニトロフェノール溶液、1 M 水酸化ナトリウム溶液、2 M 塩酸を用い、pH 4.8 前後に調整した。測定は、モリブデンブルー法にて分光光度計（JASCO/V-630）を用いて行った。

3. 結果

3-1. 土壌化学特性

3-1-1. 含水率、土壌 pH(H₂O)

含水率と土壌 pH(H₂O) の測定結果をそれぞれ図 2 および図 3 に示した。含水率は問寒別、温根別の土壌で最も高い値であった。pH(H₂O)の平均値はすべての地点で 7.3～7.4 程度であり、地点間の有意差は認められなかった。2 章で示したように、問寒別の土壌 pH 値は同地点の植物が生育していない土壌断面のもので 9 近くであったことから、植物直下の土壌はそれに対して中性となっていることが示された。

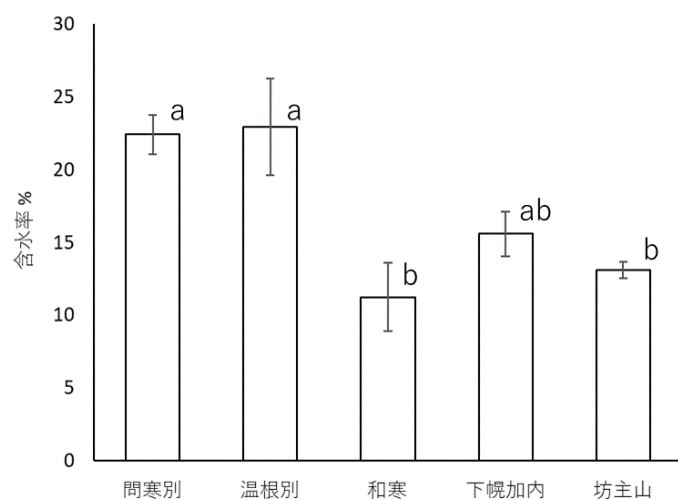


図 2 土壌含水率の結果。棒は平均値、エラーバーは標準誤差を示す。アルファベットの違いは多重比較の結果有意差 ($p < 0.05$) があったことを示す。

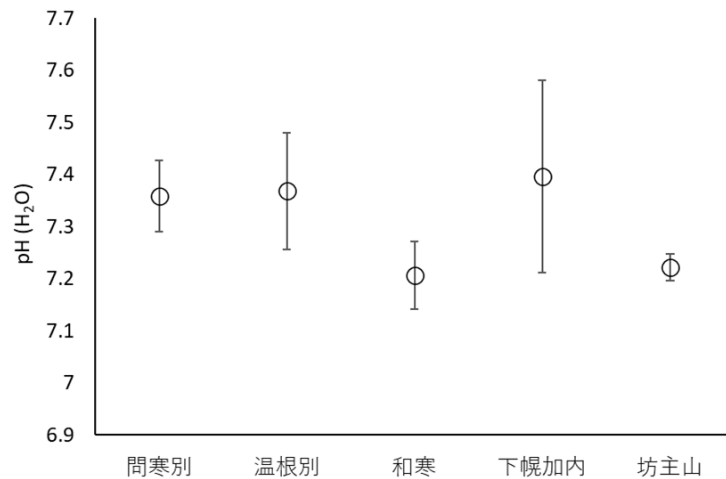


図3 土壌 pH (H₂O) の結果。白丸は平均値、エラーバーは標準誤差を示す。

3-1-2. 交換態陽イオン (Mg、Ca、K、Ni、Mn)

植物利用可能な元素形態として、交換態陽イオンを評価した。測定した元素の中で蛇紋岩に最も含有されている交換態マグネシウムは、特に温根別および和寒で高い値が示された(図4)。交換態カルシウムは非常に低い値であり、最も高い値であった和寒の土壌であっても、交換態マグネシウムと比較すると値が低かった下幌加内や坊主山の濃度とほぼ同等程度であった(図5)。蛇紋岩土壌の指標の一つである Ca/Mg 比は、すべての地点で 0.5 未満と極めて低い値であった(図6)。特に温根別は、0.07 とマグネシウムの割合が非常に高く、植物の生育に必要とされる Ca/Mg 比のおよそ 1/15 程度の値であった。植物の三大栄養素に数えられるカリウムはすべての土壌試料で最大値 0.5 g/kg、最小値<0.01 g/kg と非常に低濃度という結果となった(図7)。本研究で測定した交換態陽イオンとしての重金属であるニッケルおよびマンガンの結果を図8と9示した。ニッケルは問寒別で特に高く、マンガンは坊主山で特に低い結果となった。これ

らの重金属の可給性を確認するため、測定したすべての陽イオンの和（Mg+Ca+K+Ni+Mn）に対する交換態ニッケルまたは交換態マンガンの比を図 10 および 11 に示した。どちらの重金属も問寒別で比が高い傾向にあり、特にニッケルは著しく高かった。

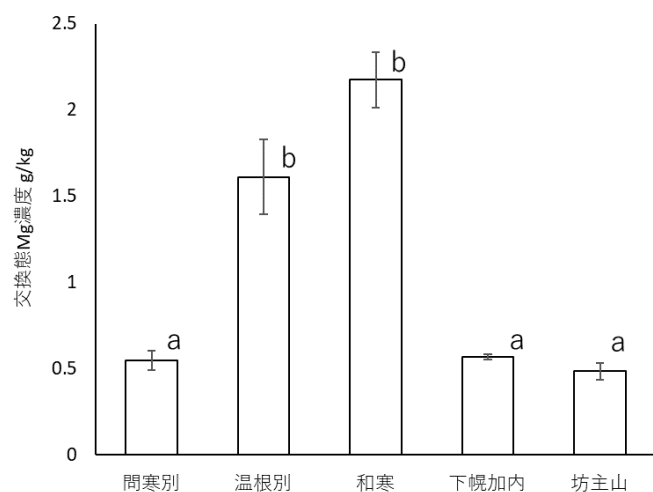


図 4 交換態マグネシウム濃度の結果。棒は平均値、エラーバーは標準誤差を示す。アルファベットの違いは多重比較の結果有意差 ($p<0.05$) があったことを示す

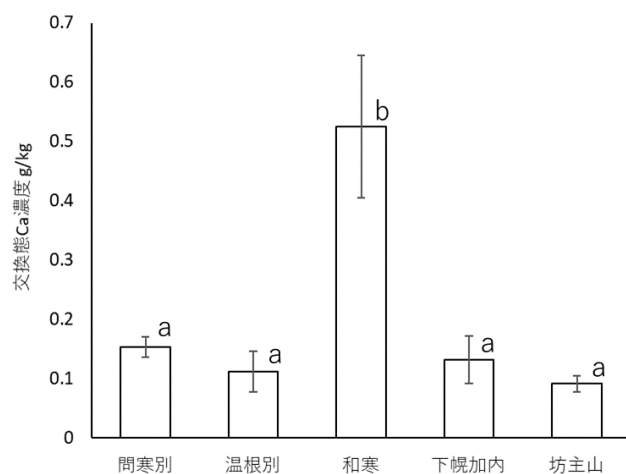


図 5 交換態カルシウム濃度の結果。棒は平均値、エラーバーは標準誤差を示す。アルファベットの違いは多重比較の結果有意差 ($p<0.05$) があったことを示す

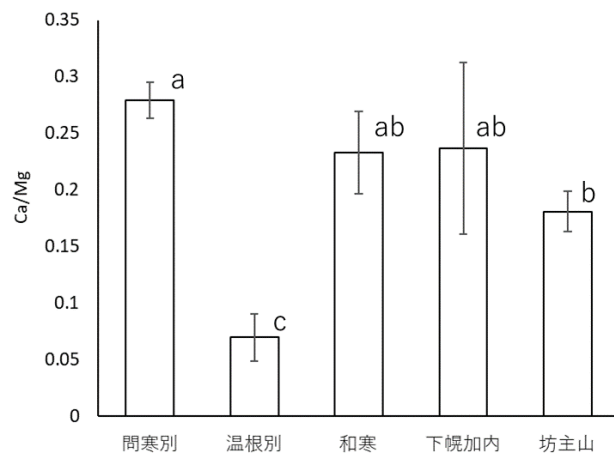


図 6 交換態 Ca/Mg 比の結果を示す。棒は平均値、エラーバーは標準誤差を示す。アルファベットの違いは多重比較の結果有意差 ($p<0.05$) があったことを示す

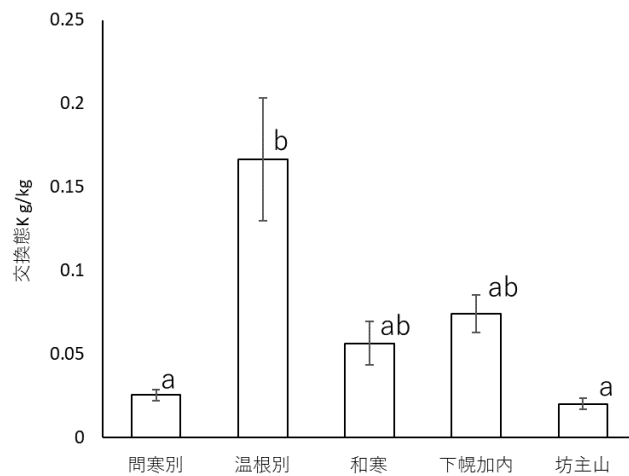


図 7 交換態カリウム濃度の結果。棒は平均値、エラーバーは標準誤差を示す。アルファベットの違いは多重比較の結果有意差 ($p<0.05$) があったことを示す

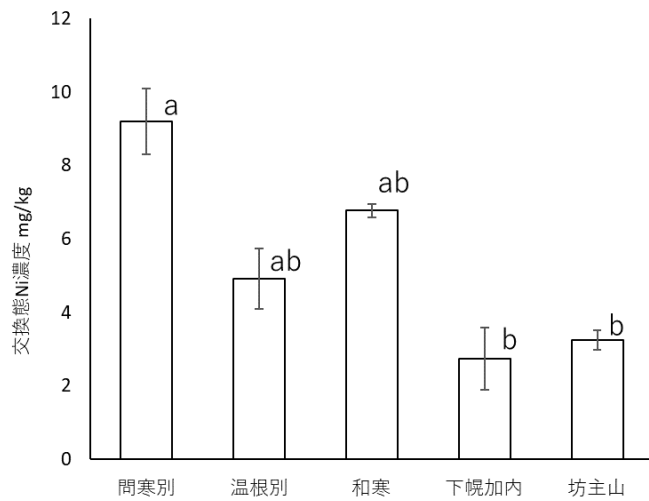


図 8 交換態ニッケル濃度の結果。棒は平均値、エラーバーは標準誤差を示す。アルファベットの違いは多重比較の結果有意差 ($p<0.05$) があったことを示す。

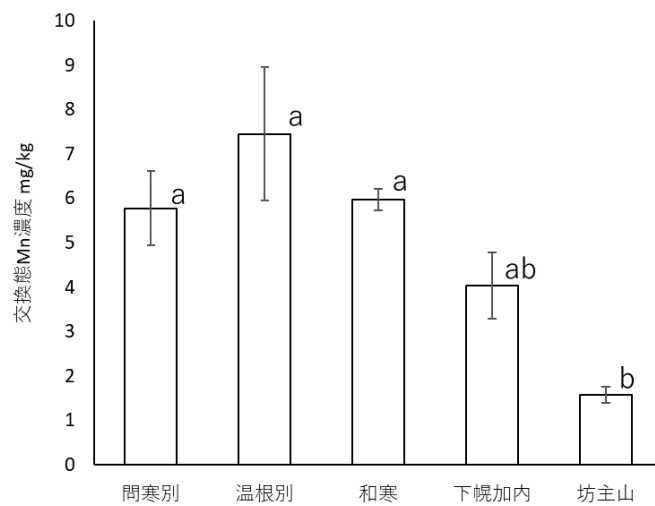


図 9 交換態マンガン濃度の結果。棒は平均値、エラーバーは標準誤差を示す。アルファベットの違いは多重比較の結果有意差 ($p<0.05$) があったことを示す。

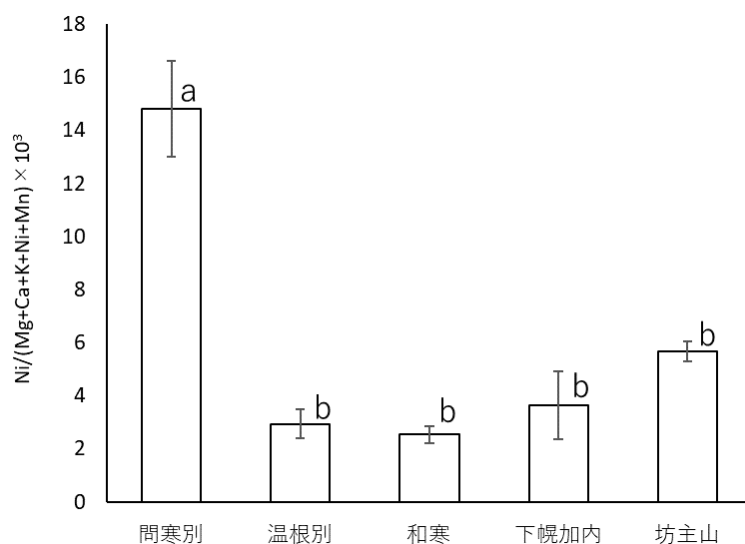


図 10 交換態 Ni/(Mg+Ca+K+Ni+Mn)濃度の結果。棒は平均値、エラーバーは標準誤差を示す。アルファベットの違いは多重比較の結果有意差 ($p<0.05$) があったことを示す

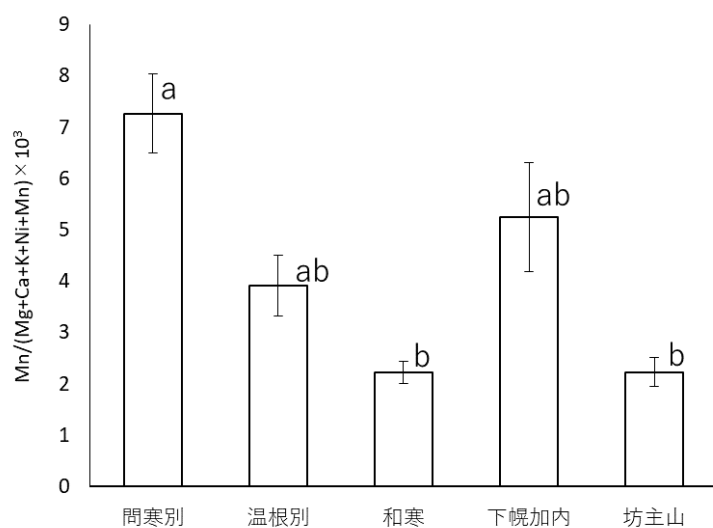


図 11 交換態 Mn/(Mg+Ca+K+Ni+Mn)濃度の結果。棒は平均値、エラーバーは標準誤差を示す。アルファベットの違いは多重比較の結果有意差 ($p<0.05$) があったことを示す。

3-1-3. 塩酸可溶性金属元素 (Cu、Zn)

塩酸可用性重金属としての銅と亜鉛について、図 12 および 13 に示した。どちらの元素も地

点により異なる傾向はみられたが、地点間の有意差は認められなかった。

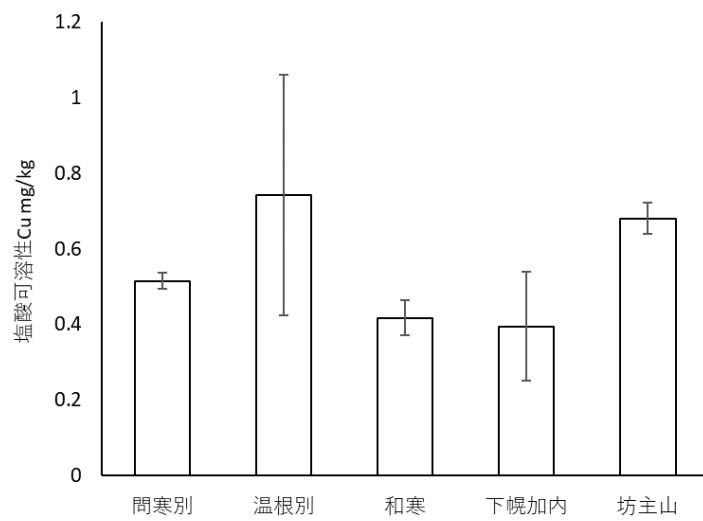


図 12 塩酸可用性銅濃度の結果。エラーバーは標準誤差を示す

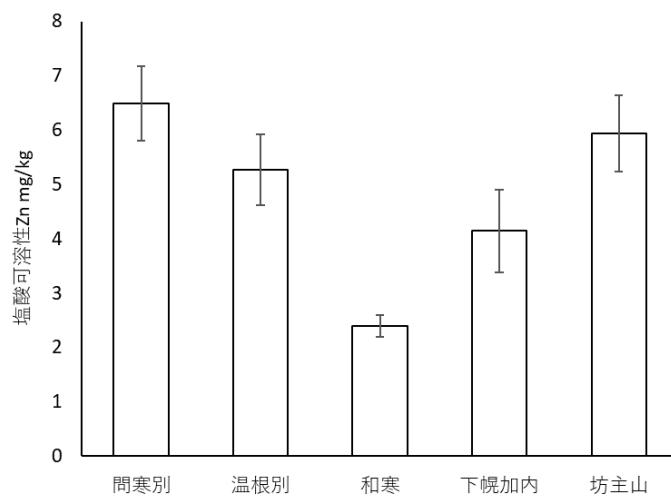


図 13 塩酸可用性亜鉛濃度の結果。エラーバーは標準誤差を示す

3-2. 植物体化学特性

3-2-1. マグネシウム、カルシウム

植物体中のカルシウム濃度はマグネシウム濃度と比較して、多くの植物で非常に低濃度であった(図 14~15)。カルシウムは、ほとんどの植物で地下部より地上部で高い傾向にあったが、マグネシウムはその限りではなかった。植物体の Ca/Mg 比を図 16 に示した。地上部の値が 1 を超える試料があった植物は、ホソバトウキ、オゼソウ、エゾノイワハタザオのみで、特にオゼソウが最も高い値であった。これらの結果から、ホソバトウキやオゼソウは、採取された試料の中でカルシウムの積極的吸収が可能であると同時に、地上部への余分なマグネシウム転流も抑制できていることが示唆された。

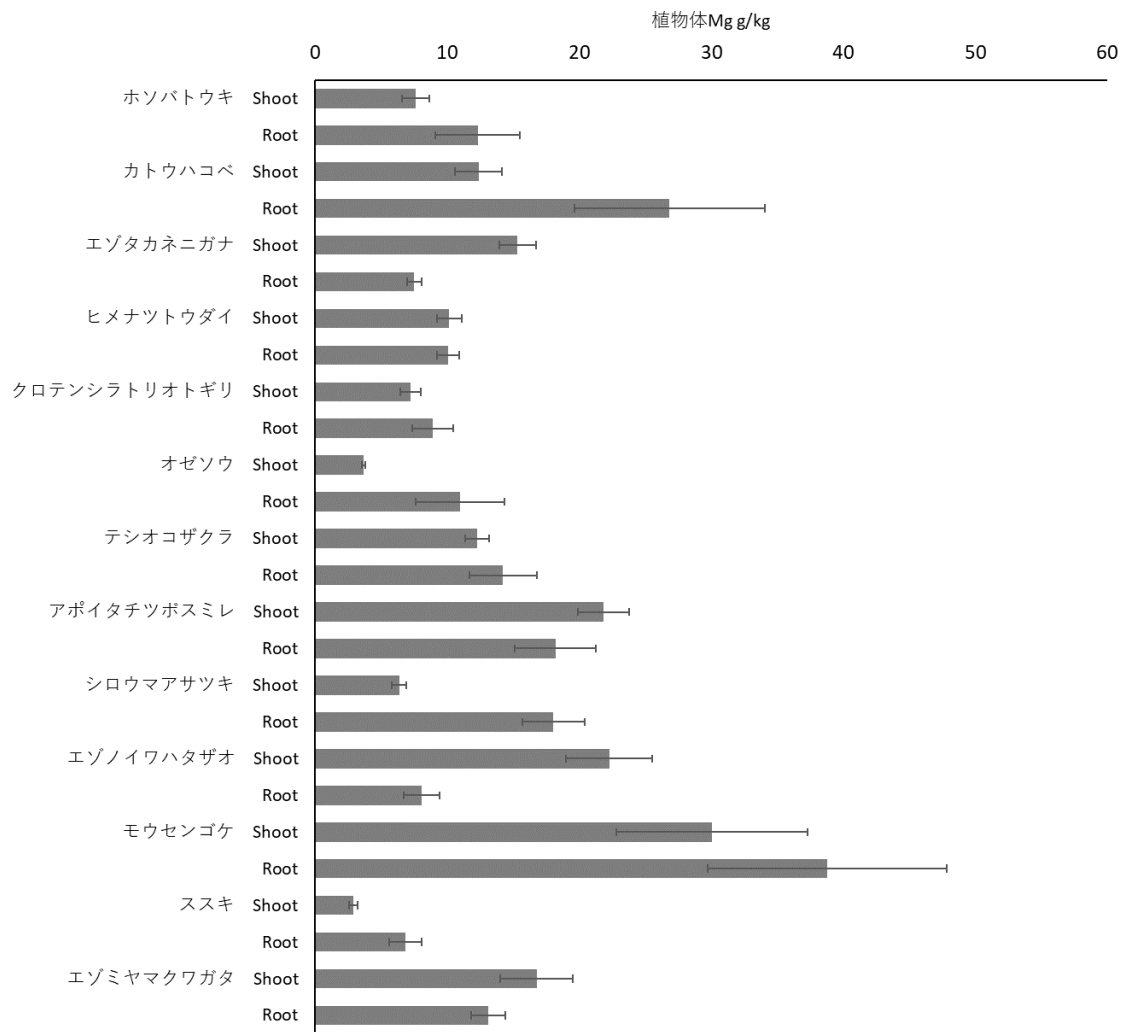


図 14 植物体マグネシウム濃度。エラーバーは標準誤差を示す。

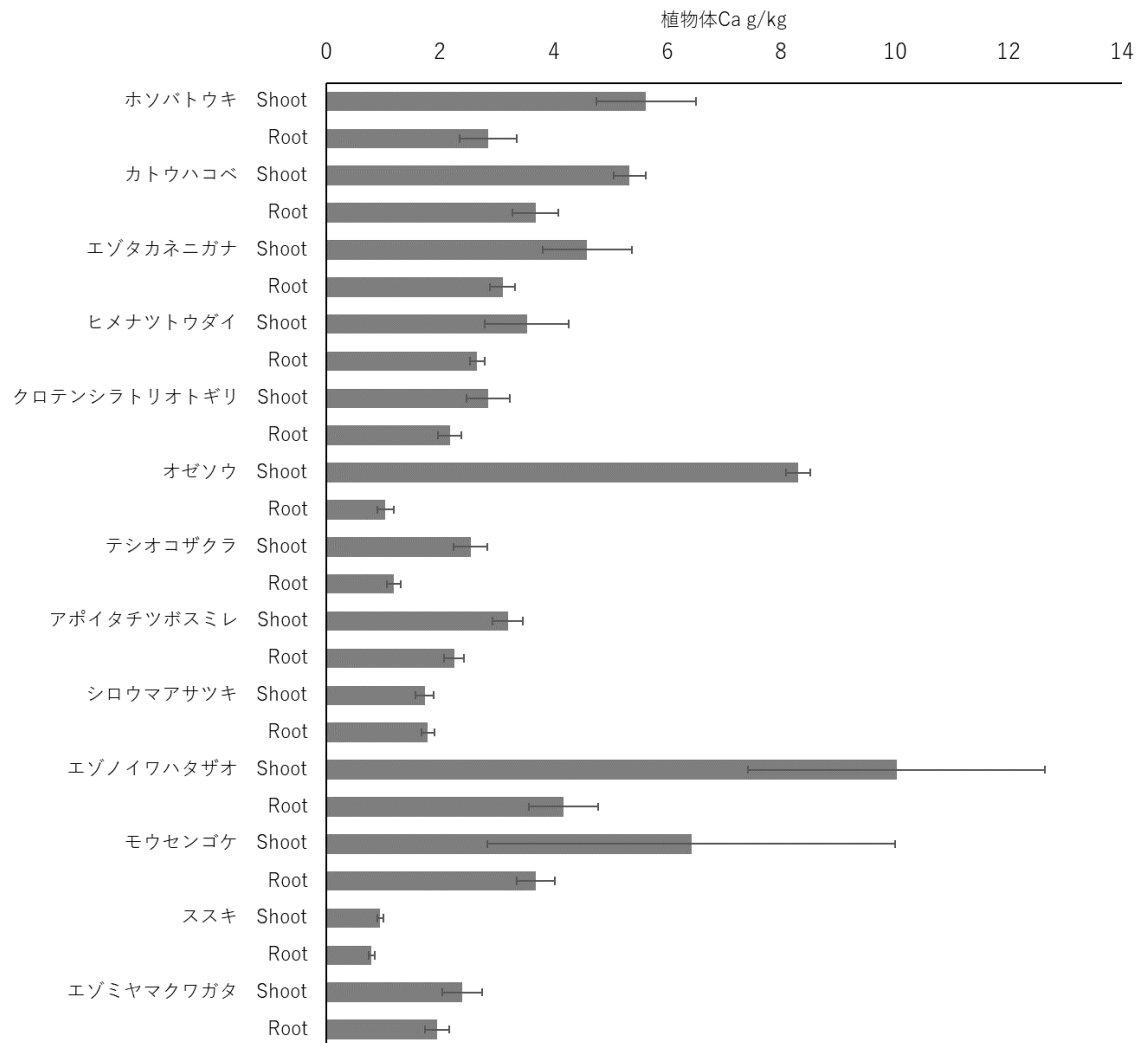


図 15 植物体カルシウム濃度。エラーバーは標準誤差を示す。

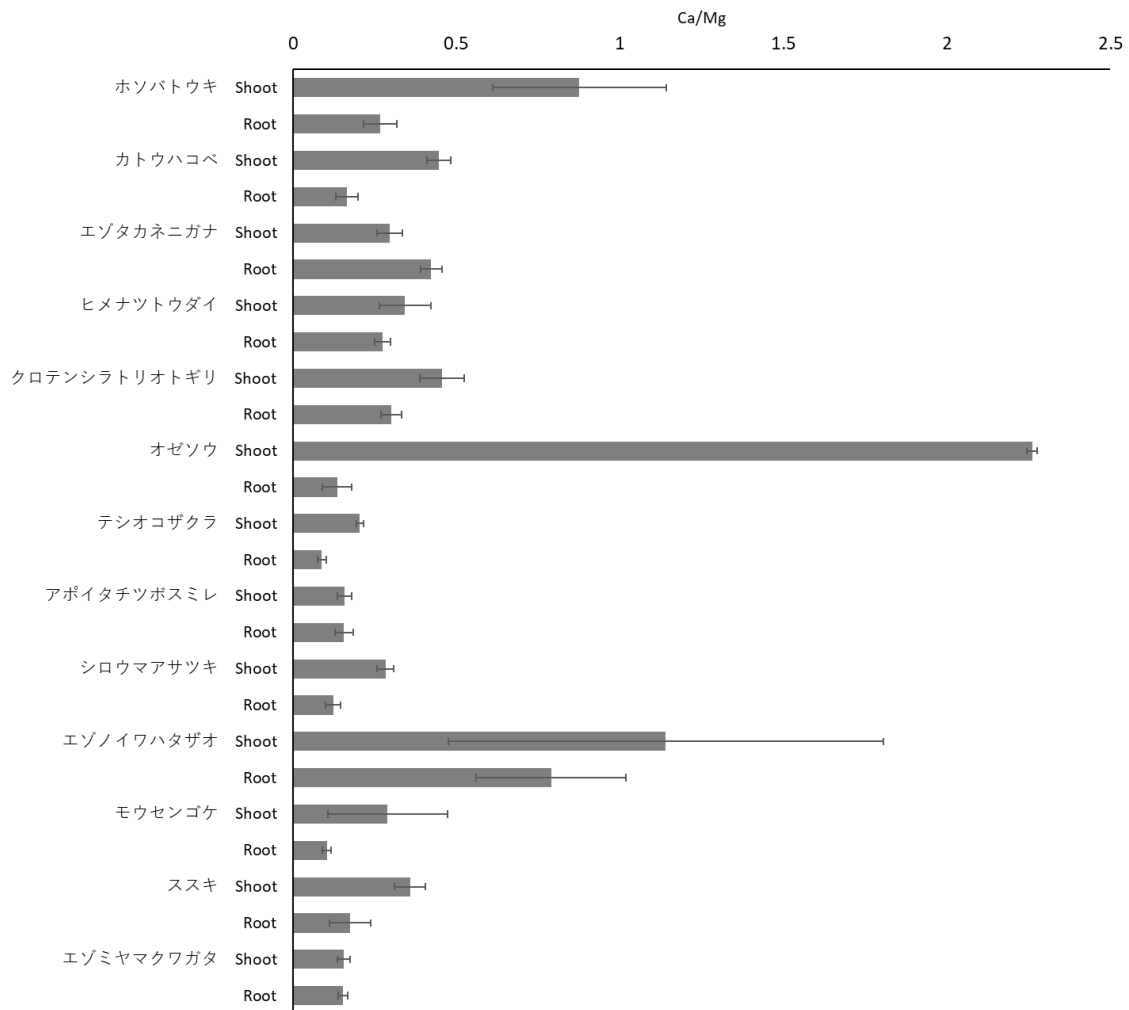


図 16 植物体 Ca/Mg 比。エラーバーは標準誤差を示す。

3-2-2. カリウム、リン

カリウムは、すべての植物で地下部よりも地上部で高濃度であった（図 17）。最もカリウムを多く含んでいるのはエゾタカネニガナの地上部であり、比較的高いアポイタチツボスミレなどの植物より 2 倍近い濃度であった。カリウムと同じ三大栄養素であるリンは植物体の部位ごとに大きな差がある植物は少なく、比較的高濃度なのはホソバトウキの地上部およびヒメナツトウダイの地下部であった（図 18）。

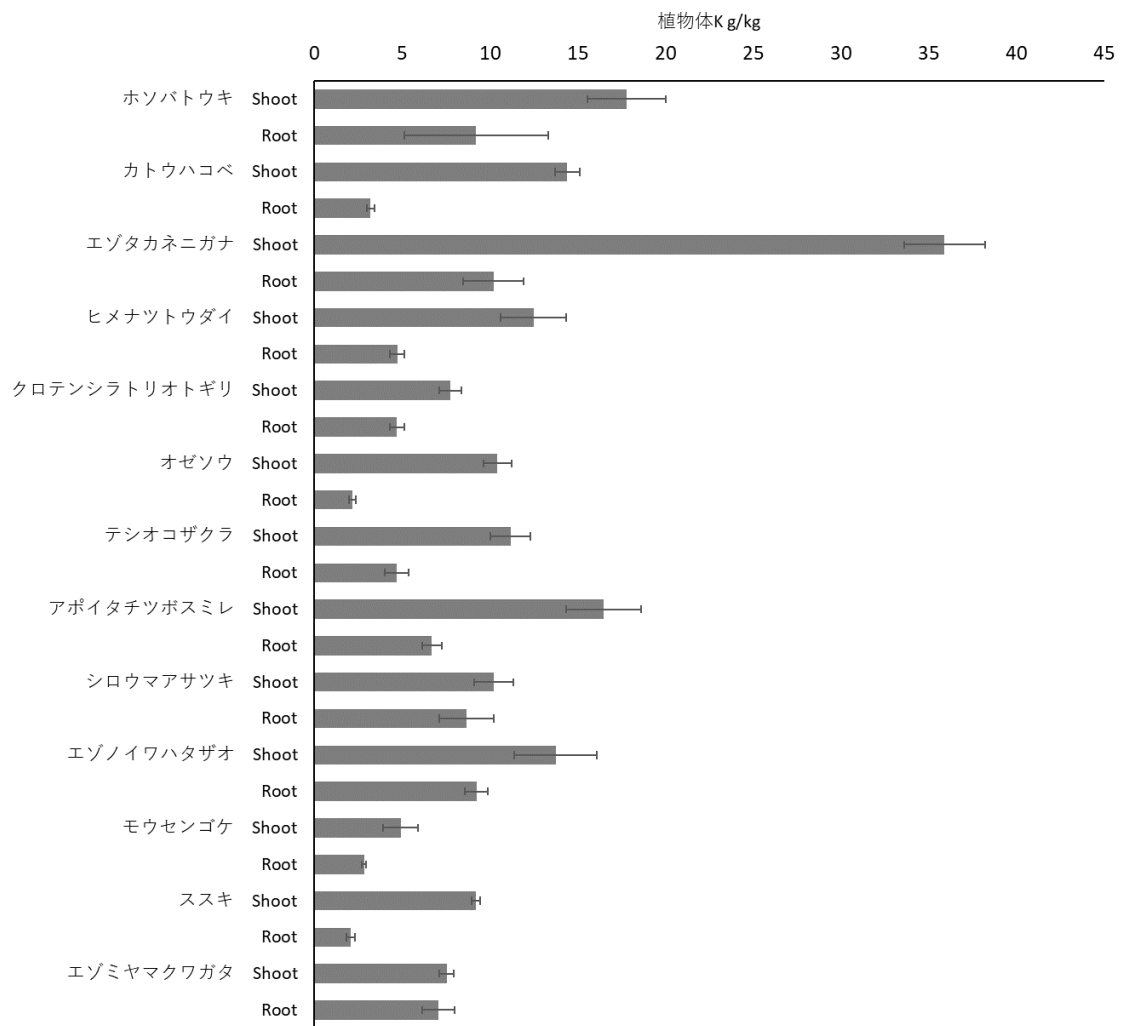


図 17 植物体カリウム濃度。エラーバーは標準誤差を示す。

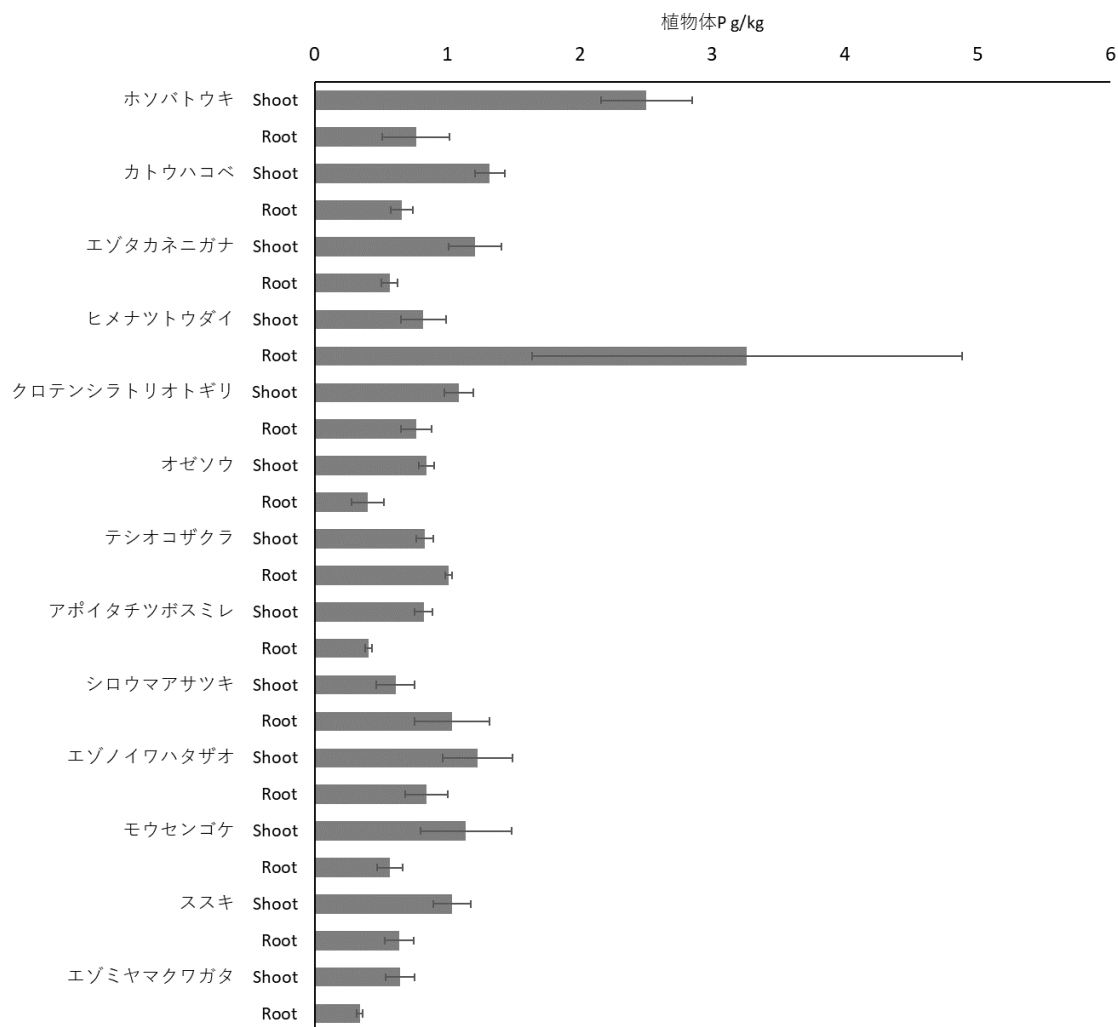


図 18 植物体リン濃度。エラーバーは標準誤差を示す。

3-2-3. 鉄、ニッケル、マンガン

ニッケルはほとんどの植物で根に蓄積される傾向がみられたが、鉄とマンガンは植物種により部位ごとの蓄積において差がみられた（図 19～図 21）。しかしながら、土壤の交換態陽イオンの結果と同様にニッケルとマンガンについて比で確認すると、どちらの重金属も根に含有する割合が高いことが分かった（図 22 および図 23）。また、これらの元素は全て植物体中のマグ

ネシウム濃度との間に正の相関関係が見られた（図 24～図 26）。そのため、植物体内における金属蓄積には多量に吸収されたマグネシウムが関係している可能性が示唆された。

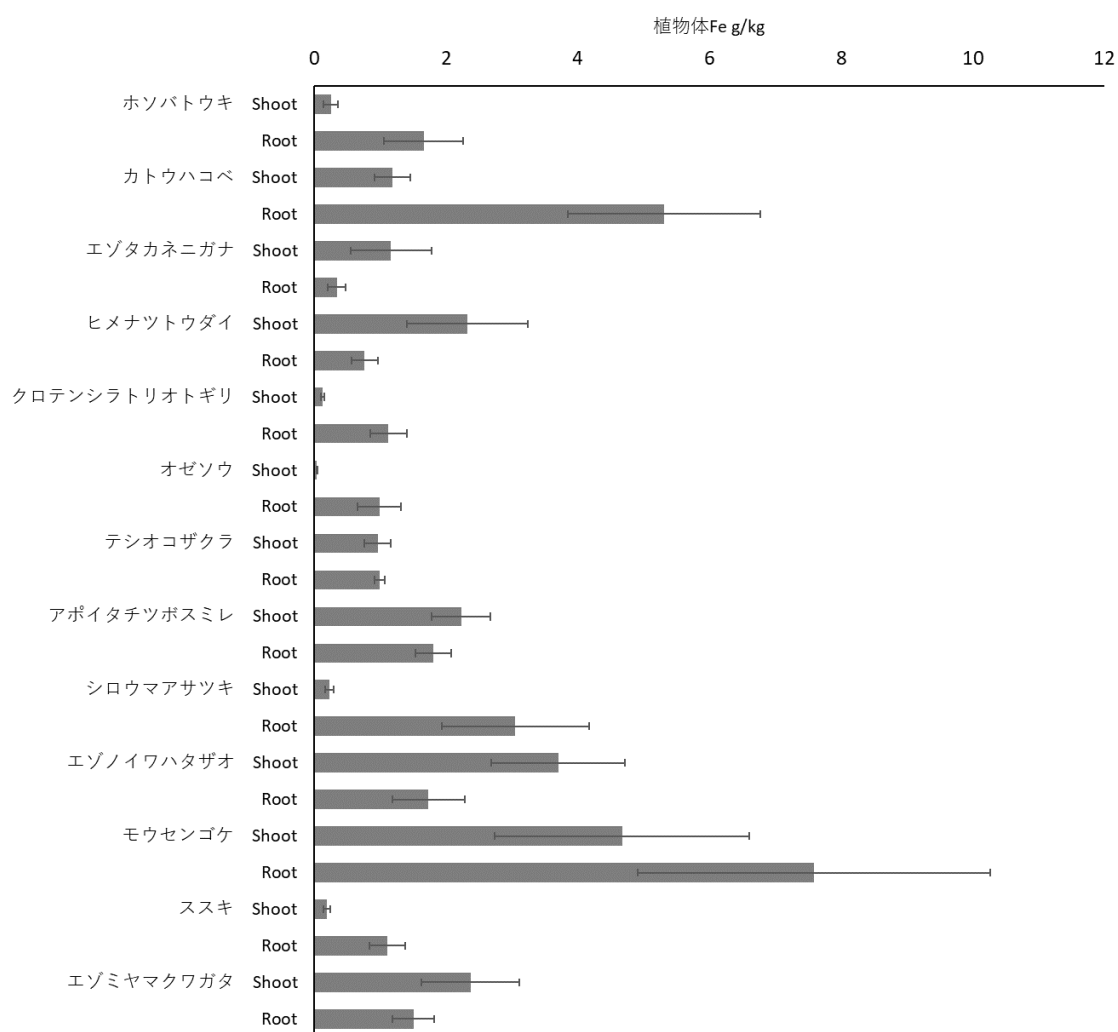


図 19 植物体鉄濃度。エラーバーは標準誤差を示す。

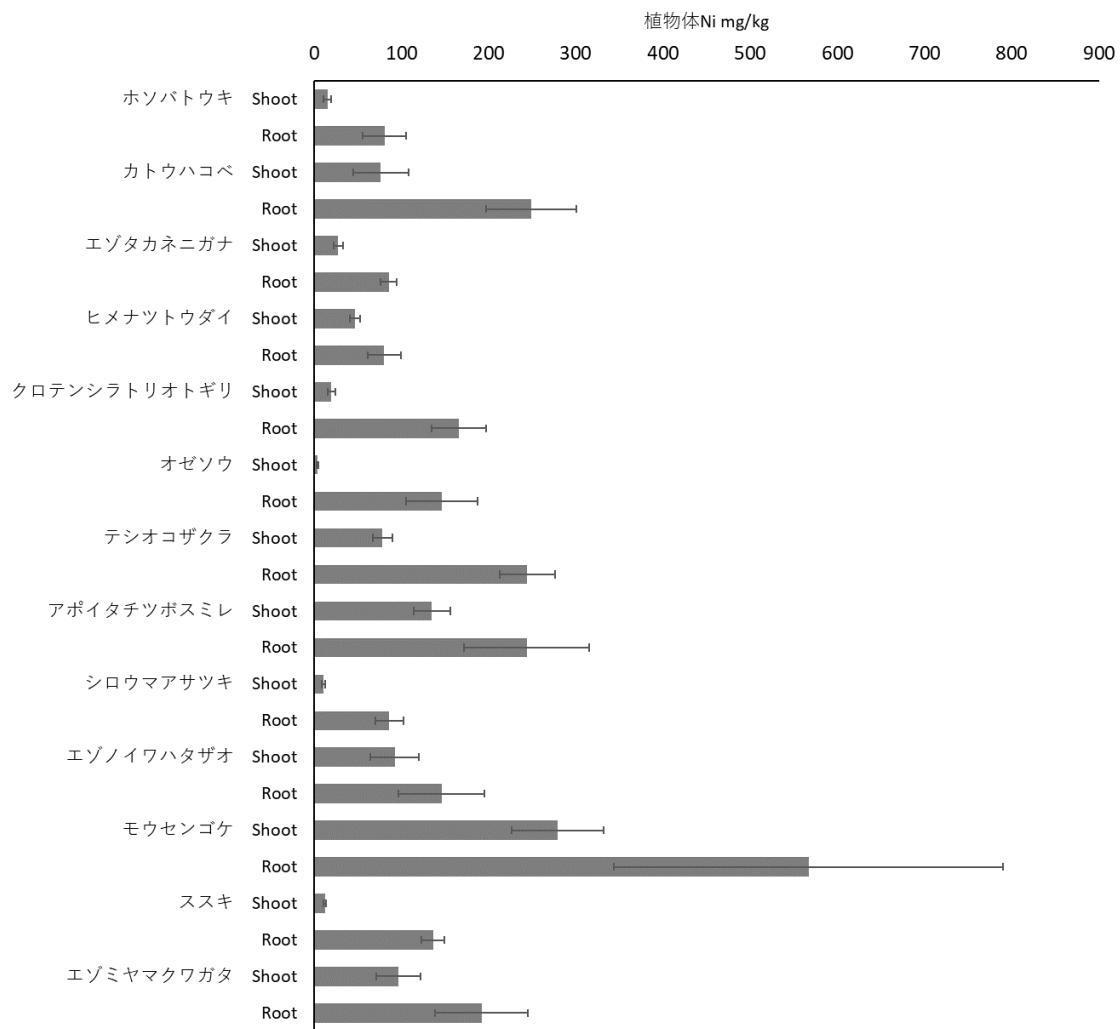


図 20 植物体ニッケル濃度。エラーバーは標準誤差を示す。

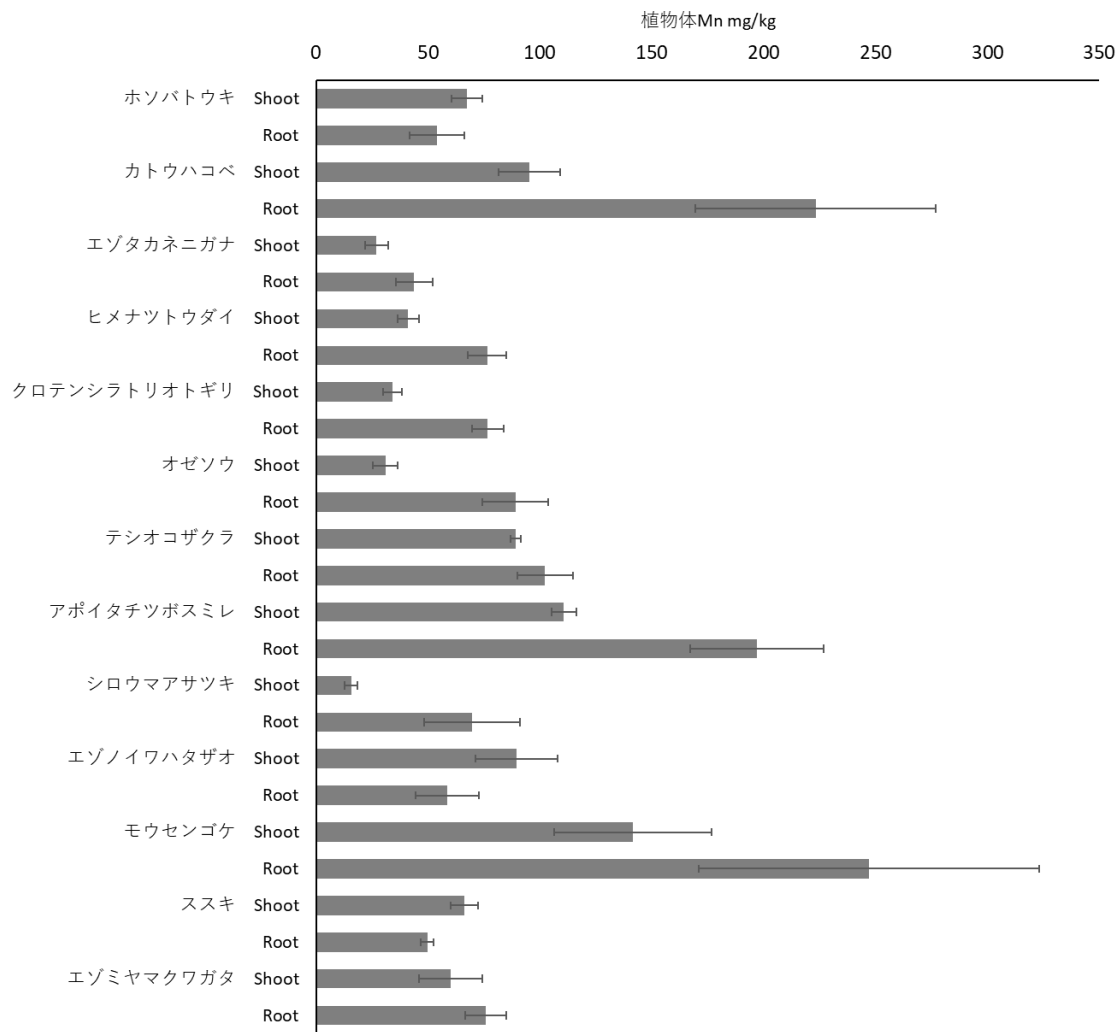


図 21 植物体マンガン濃度。エラーバーは標準誤差を示す。

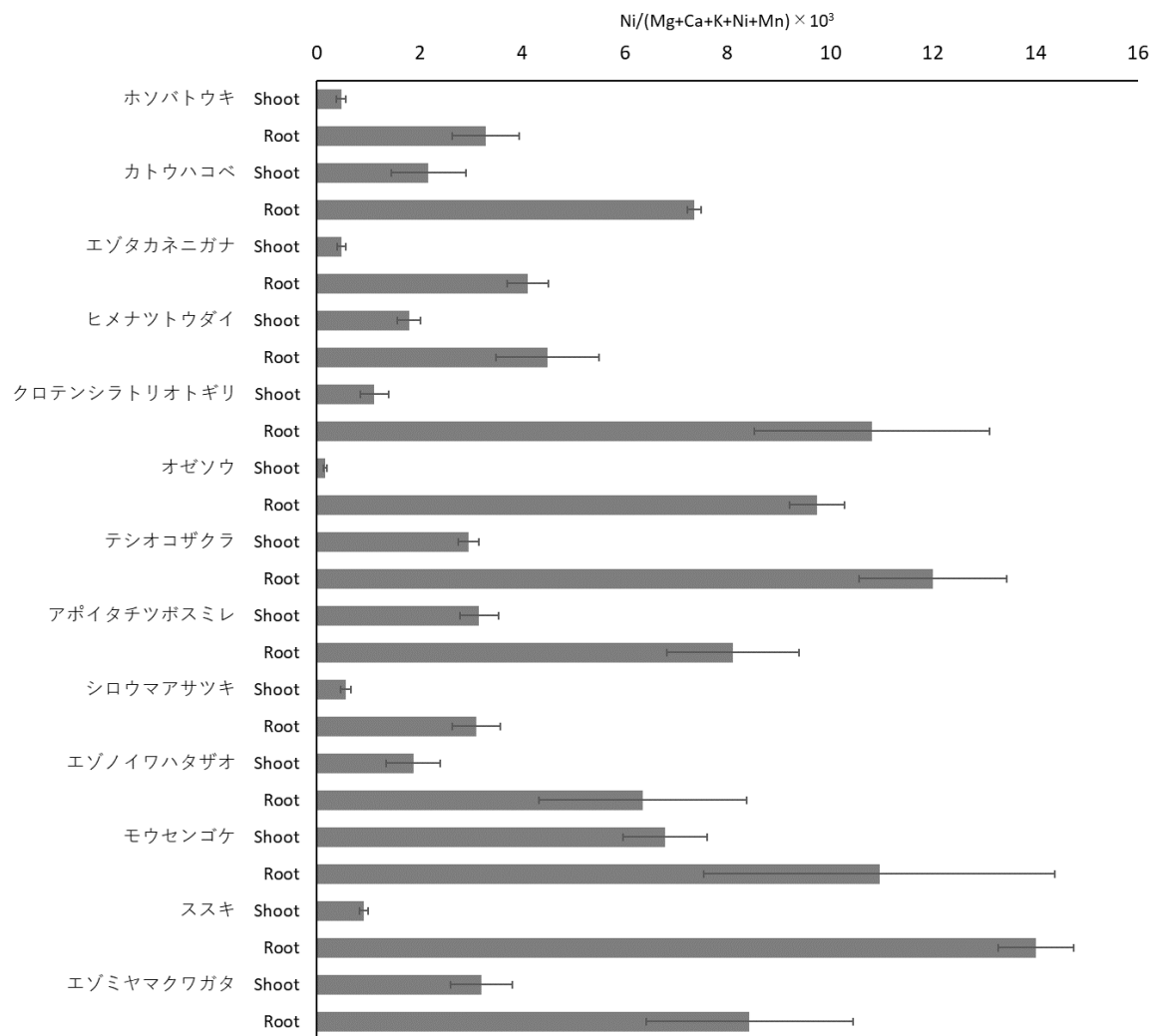


図 22 植物体 Ni/(Mg+Ca+K+Ni+Mn)比。エラーバーは標準誤差を示す。

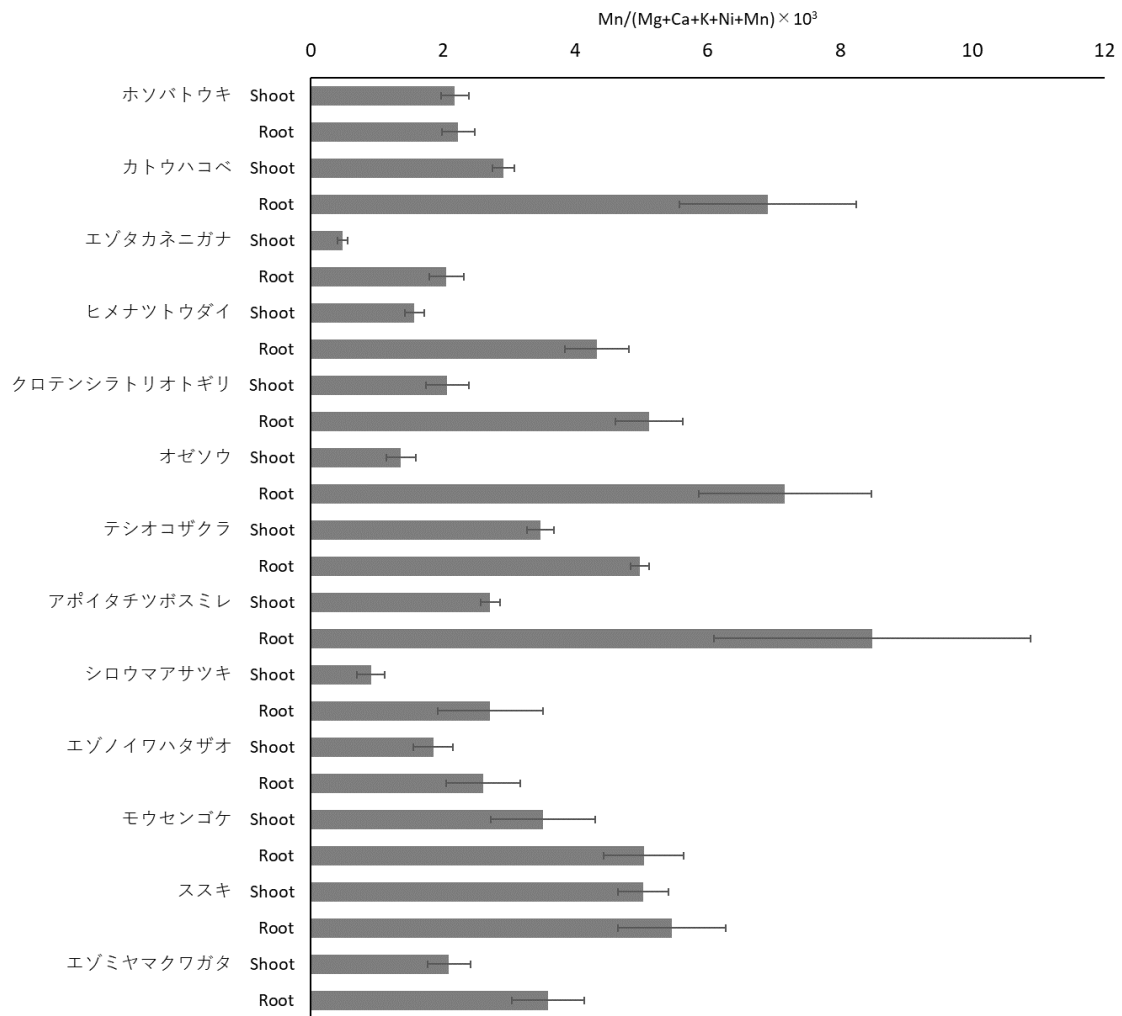


図 23 植物体 Mn/(Mg+Ca+K+Ni+Mn)比。エラーバーは標準誤差を示す。

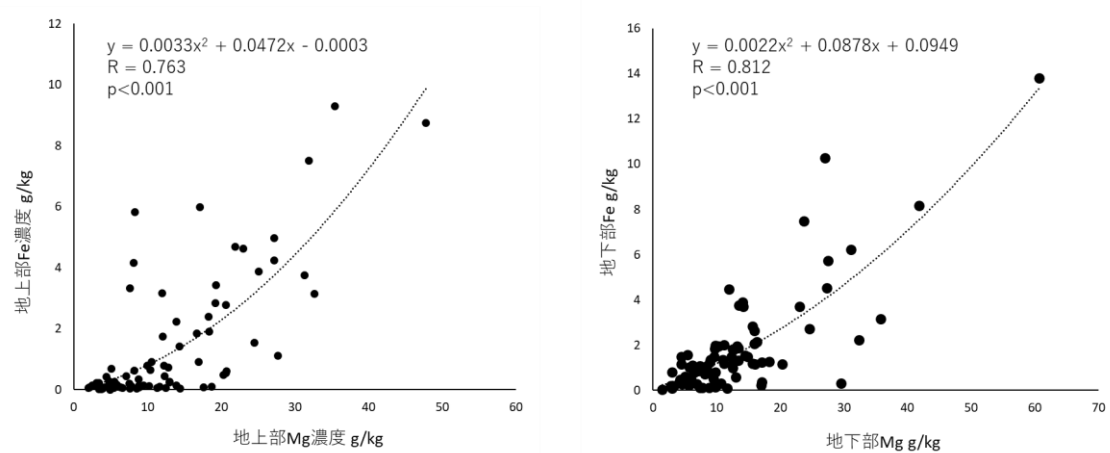


図 24 植物体 Mg と鉄の関係図（左：地上部、右：地下部）。

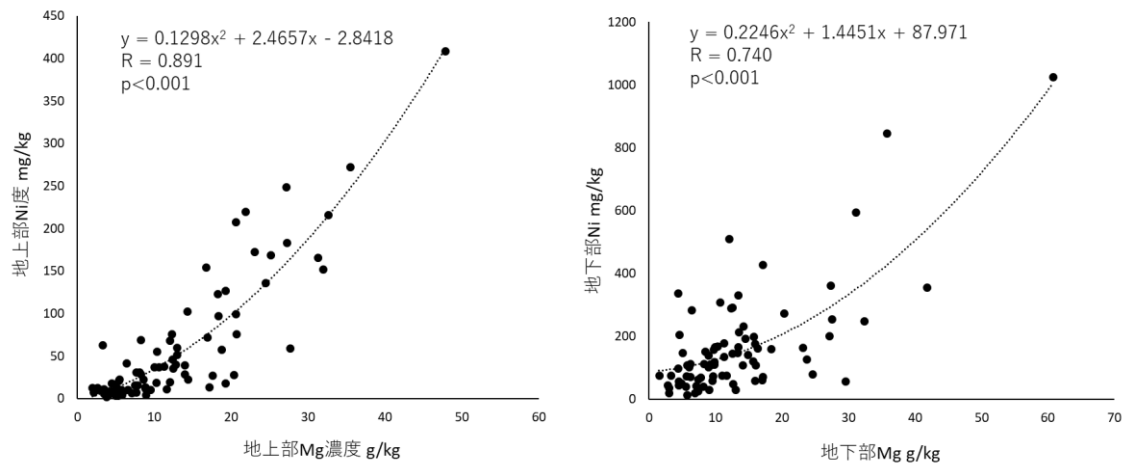


図 25 植物体 Mg とニッケルの関係図（左：地上部、右：地下部）。

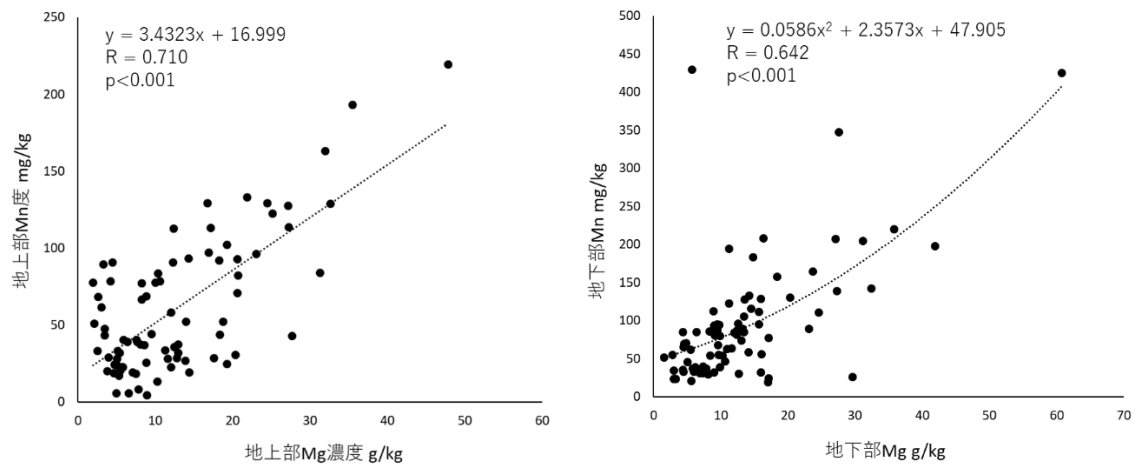


図 26 植物体 Mg とマンガンの関係図（左：地上部、右：地下部）。

3-2-4. 銅、亜鉛

銅および亜鉛の結果を図 27 および図 28 に示した。これらの重金属は、ほとんどの植物で部位ごとの違いは見られなかった。銅は吸収傾向のある植物種であっても個体差がかなり大きく、

数値はかなりばらついた。最も高い値はホソバトウキ地下部の 523.21 mg/kg であるが、同種
 他の個体地下部の最小値は 6.08 mg/kg であった。亜鉛においても個体差の大きいテシオコザク
 ラの地上部など比較的高い傾向にあったが、ばらつきがかなり大きかった。これらの重金属は
 お互いに、あるいは鉄と競合することが知られているが（磯崎ら 2010）、今回分析した植物種
 の中ではそれぞれの元素間での干渉は確認されなかった。

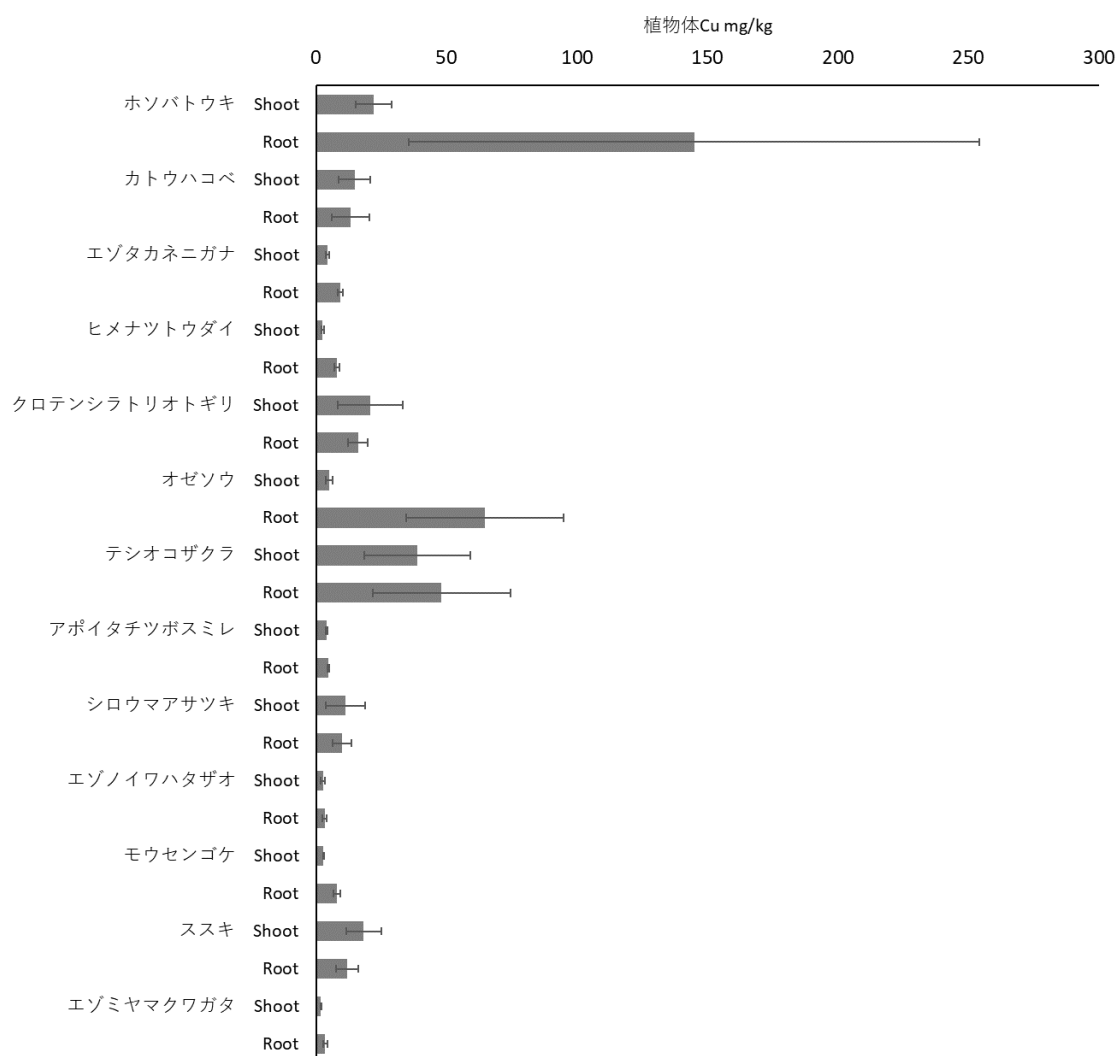


図 27 植物体銅濃度。エラーバーは標準誤差を示す。

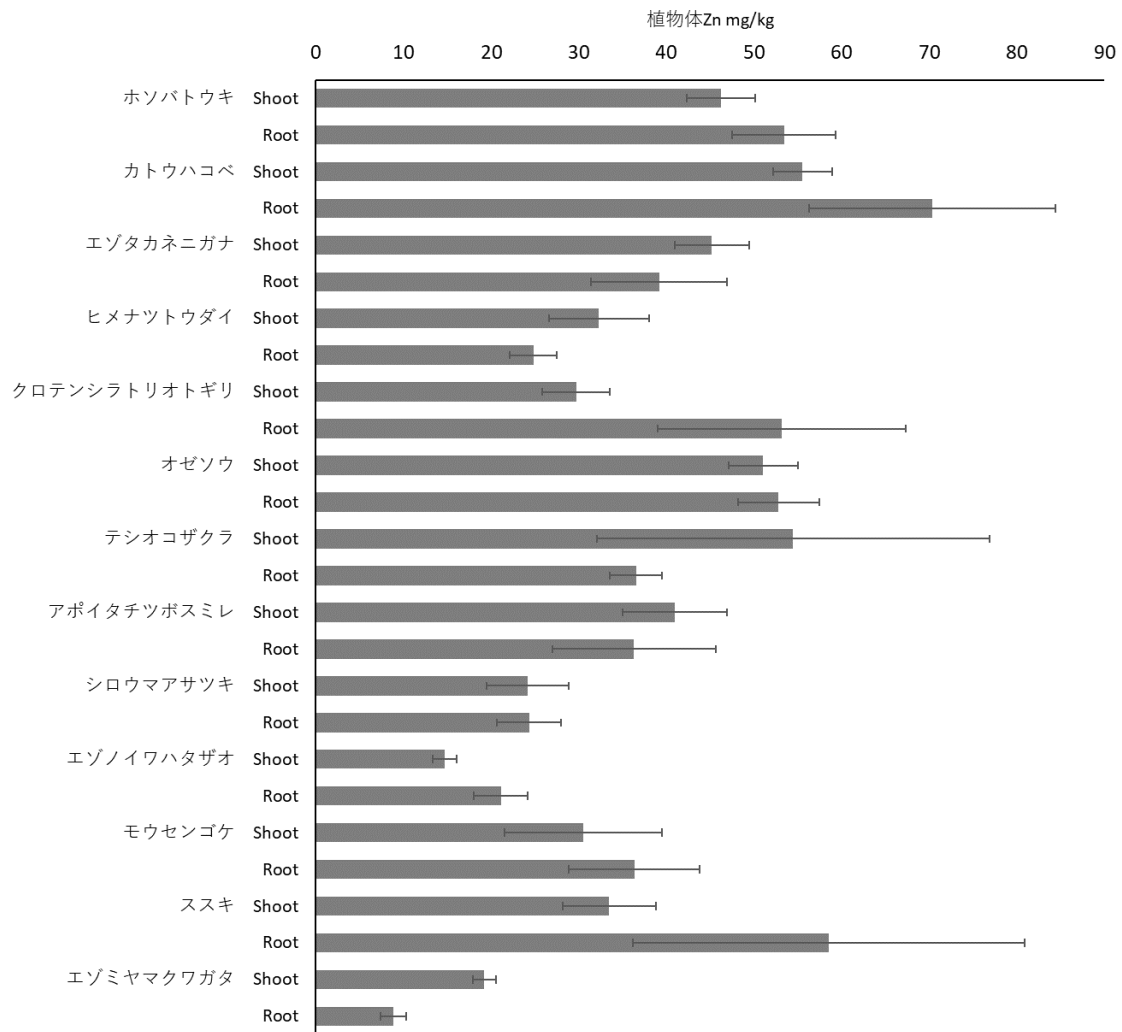


図 28 植物体亜鉛濃度。エラーバーは標準誤差を示す。

3-3. 土壌-植物の関係

土壌化学的特性の地域差が植物に与える影響を検討するために、植物利用可能な元素として分析した交換態陽イオンおよび塩酸可溶性金属と植物の元素分析結果との関係を調べた。まず、蛇紋岩の特徴のひとつである低 Ca/Mg 比についての関係を図 29 に示した。土壌中の交換態 Ca/Mg 比はいずれの試料においても全て 1 未満であったことから、一般的な植物の生育にとっ

て不利な環境であることには変わりなく、また植物体の Ca/Mg 比との関係は認められなかった。オゼソウなどの植物種は、土壌交換態 Ca/Mg 比の値に関係なく、カルシウムをバランスよく吸収できていることが示された。また、ニッケル濃度は植物種によって差異が認められたが、これは土壌中交換態ニッケル量（図 30）との間よりも、交換態ニッケル比（ $\text{Ni}/(\text{Mg}+\text{Ca}+\text{K}+\text{Ni}+\text{Mn})$ ）との間において正の関係が確認できた（図 31）。図 32～34 に植物種ごとの体中ニッケル濃度と交換態ニッケル比の関係を示した。ほとんどの植物は交換態 Ni 比の濃度に関係なく、植物体の濃度はある程度で一定になる傾向が見られたが、固有植物であるクロテンシラトリオトギリの植物体中ニッケル濃度のみ、交換態ニッケル比との間に正の相関関係が認められた。

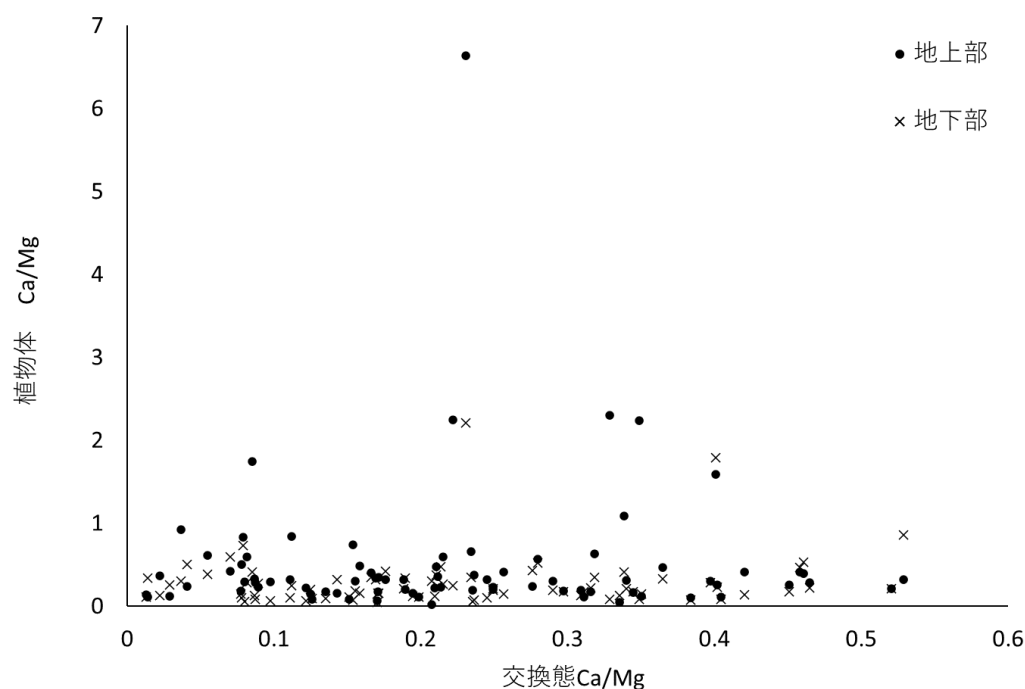


図 29 交換態 Ca/Mg 比と植物体 Ca/Mg 比の関係。

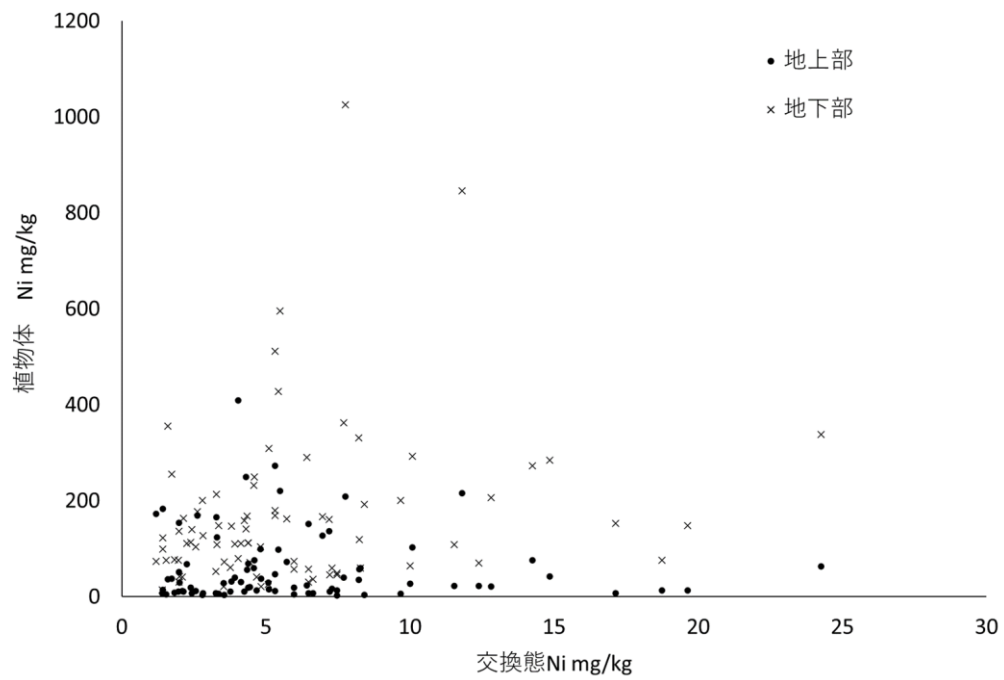


図 30 交換態ニッケルと植物体ニッケルの関係。

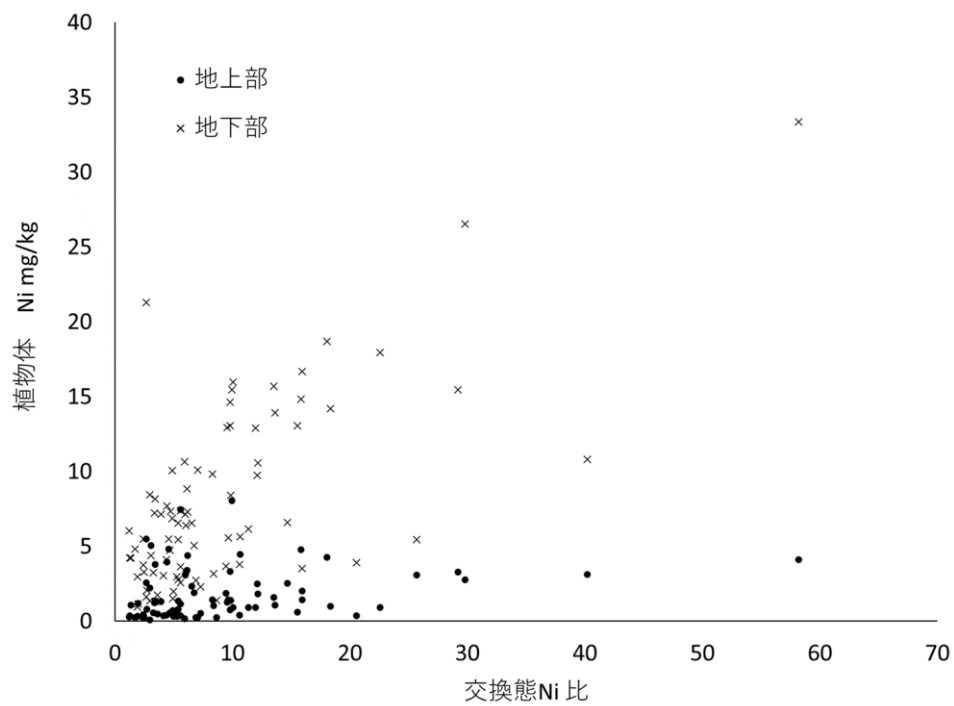


図 31 交換態ニッケル比 ($\text{Ni}/(\text{Mg}+\text{Ca}+\text{K}+\text{Ni}+\text{Mn})$) と植物体ニッケルの関係。

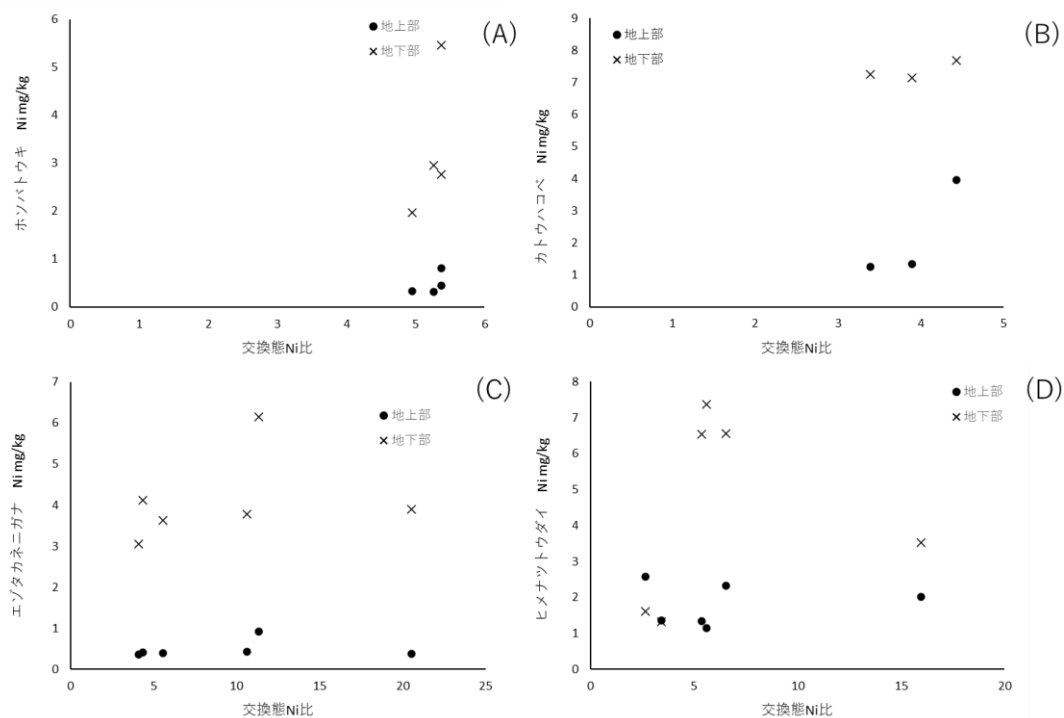


図 32 植物種ごとの交換態ニッケル比(Ni/(Mg+Ca+K+Ni+Mn))と植物体ニッケルの関係:(A) ホソバトウキ、(B) カトウハコベ、(C) エゾタカネニガナ、(D) ヒメナツトウダイ

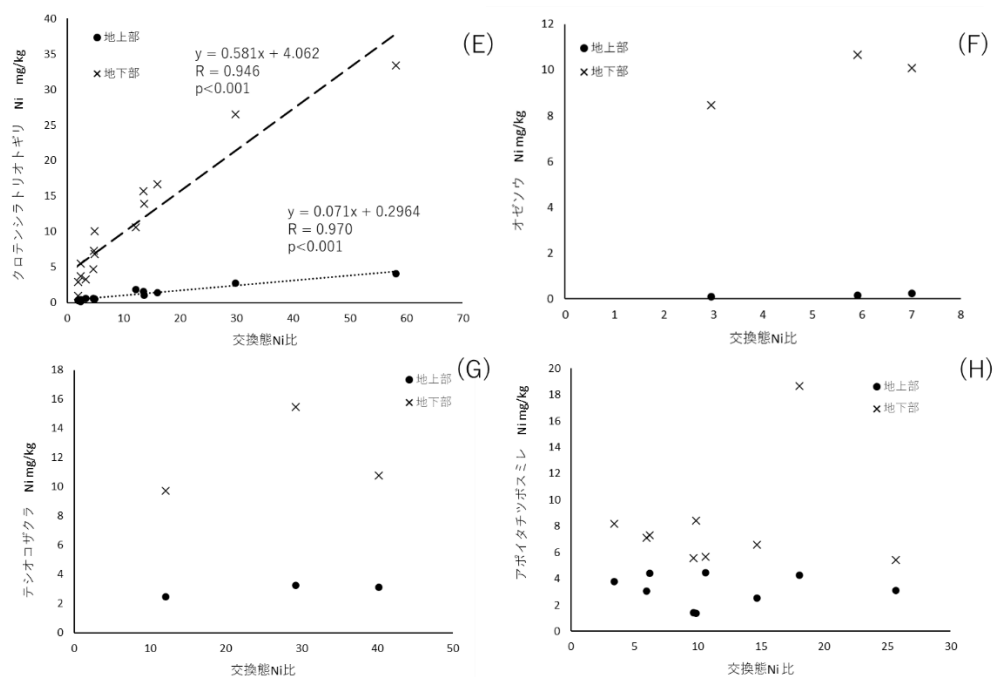


図 33 植物種ごとの交換態ニッケル比(Ni/(Mg+Ca+K+Ni+Mn))と植物体ニッケルの関係:(E) クロテンシラトリオトギリ、(F) オゼソウ、(G) テシオコザクラ、(H) アポイタチツボスミレ

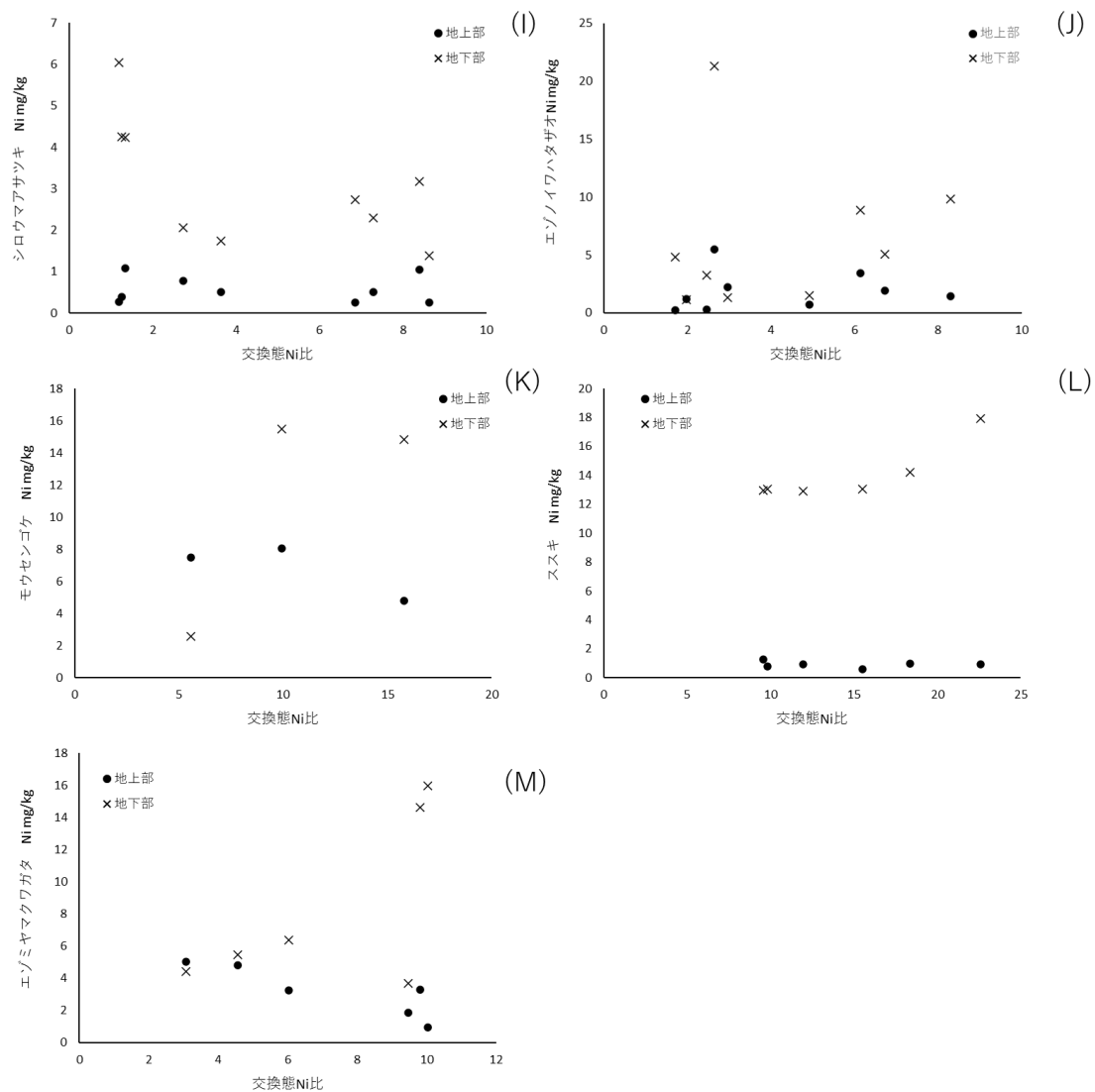


図 34 植物種ごとの交換態ニッケル比 ($\text{Ni}/(\text{Mg}+\text{Ca}+\text{K}+\text{Ni}+\text{Mn})$) と植物体ニッケルの関係: (I) シロウマアサツキ、(J) エゾノイワハタザオ、(K) モウセンゴケ、(L) ススキ、(M) エゾミヤマクワガタ

4. 考察

本研究の結果から、蛇紋岩地帯に生育する 13 種の植物における栄養吸収特性が明らかになった。今回採取された植物種は、いずれも蛇紋岩地帯に生育することが可能な、蛇紋岩耐性を持つ植物である。劣悪な環境に耐えるために植物はあらゆる策を講じて生きていることが伺えた。たとえば、植物の 3 大栄養素である交換態カリウム濃度は文献値と比較してもかなり低く（図 7）、栄養条件的にもよくないことが分かった（Moritsuka et al. 2003）。この少ない資源を植物は積極的に活性の強い地上部に転流させていることも示された（図 17）。同様に、蛇紋岩土壌の Ca/Mg 比の低さもすべての地点で顕著であった。この特徴的な化学的土壌環境に対し、オゼソウなど一部の植物は蛇紋岩土壌の低 Ca/Mg 比に適応することでバランスよくカルシウムを吸収し、地上部に転流させる能力を持つことが示唆された。さらに多くの植物種では Ca/Mg 比は 1 未満であった。これらの植物種は、蛇紋岩土壌に多量に存在するマグネシウムをある程度多く吸収して体内の塩基バランスが崩れていても生育に問題が生じない耐性メカニズムを有することが考えられる。しかしながら、交換態 Ca/Mg 比はすべての地点において平均値が 0.3 前後であり、約半数の植物種が地上部の Ca/Mg 比がこれを上回った。このことから、必ずしも蛇紋岩土壌の Ca/Mg 比がそのまま植物体内に反映されるのではなく、ある程度の影響が緩和される必要があるかもしれない。

さらに、植物体マグネシウムと鉄、マンガン、ニッケルの金属元素の間には正の相関関係があることが分かった。このことは結果的に、マグネシウム吸収や転流が抑制されているオゼソウなどの植物種において金属の吸収や転流が抑えられている傾向がみられるが、今回の結果の

みからでは因果関係までは見いだせなかった。しかしながら、前述した通り、高マグネシウムと重金属過多はそれぞれ蛇紋岩の植物に対する不利な特性にあげられる。このことから、植物は一方の不利な特性（例えば、重金属過剰）を抑制するときに、もう一方の特性（例えば、マグネシウム過多）も同時に抑制することが可能であることが示唆された。

また1章で述べたとおり、蛇紋岩中に含まれ得る数多の重金属の中で最も植物に対して影響が大きいとされる元素はニッケルであるとされている。本研究で分析されたほとんどの植物において、ニッケルは植物体の地下部に蓄積される傾向がみられた。ニッケル過剰症の症状は葉に現れることが分かっており、このことから地下部へのニッケル蓄積は植物体中を移動させないことで影響を避ける植物の生存戦略である可能性が示唆される。また、このようなメカニズムを有すると推測される植物のうち、クロテンシラトリオトギリにおいては、植物体のニッケル濃度が土壤中交換態ニッケル含有量ではなく、交換態全陽イオンに対するニッケルの存在割合（ニッケル比）によって決定されていることが示された。このクロテンシラトリオトギリは、本研究で最も多い4地点で採取された植物種であり、採取地点ごとの交換態ニッケル比が植物体中に反映されている唯一の種であった。これらのことから、この植物種は蛇紋岩地帯の化学的土壌環境を反映した指標植物としての潜在的な有用性が示唆される。そのほか、エゾミヤマクワガタおよびススキの地下部においても同様の傾向がみられたが、これらの植物種において地上部ニッケル濃度の増加は見られなかった。そのためこの2種の植物は、根からのニッケル吸収はある程度あるものの、地下部から地上部への転流を制限している可能性が考えられる。これらのように、北海道の蛇紋岩露頭に生育する植物は、土壌中の高ニッケルに対して、2パ

ターンの耐性メカニズムを有していることが示唆された。

以上のことから、露頭という蛇紋岩地帯に形成されやすい景観に生育する植物たちは、多くの場合、蛇紋岩の有する特性を体内に持ち込ませないことで生存しているということが示された。逆に、効率の良い資源利用と、有害元素による毒性から回避することが可能な能力を有する植物のみが優占することが可能ということは、こうした蛇紋岩土壌は外からの他の植物の侵入と繁茂を阻害していることを暗示している。そして、このことが蛇紋岩地帯に特有の植被率の低い植生の維持につながっていると考えられる。また、前章の結果から蛇紋岩の露頭土壌は物理的に不安定であり、崩落しやすい環境であることが示唆された。このこともまた、植物が根付く機会を減らしている要因として十分であると思われる。しかしながら、土壌から植物へ吸収された元素は、その植物の生存のために選択利用されたものであり、蛇紋岩の特性が必ずしもそのまま植物体に反映されているものではなかったことから、これらの遺骸が順調に堆積し、植物が再利用できる形態になるまで安定的な地盤であった場合、土壌はより植物にとって生育しやすいものに作り替わる可能性があると考えられる。

4 章 北海道蛇紋岩地帯における森林形成が土壤に及ぼす影響

1. はじめに

これまでの章でも述べてきたとおり、蛇紋岩地帯には植被率の低い露頭や裸地が形成されやすい。このような露頭には、蛇紋岩に固有な植物や低地であっても高山性の植物が生育することが知られ、特殊な植生を支持する地質として世界的に注目されてきた。このような蛇紋岩の特別な植生は日本各地でも、例えば新城（愛知県）、蓮台（高知県）、菅島（三重県）、夕張岳（北海道）などでしばしば見られ、様々な研究がされてきた（Brooks 1987; Yokoo et al. 2009; Mizuno and Kirihata 2015）。このような植生の生成は、蛇紋岩土壤のいくつかの化学特性に起因することが分かっている。具体的には、植物の三大栄養素（窒素、リン、カリウム）等の欠乏、ニッケルを主とした重金属過多、マグネシウムが過剰にあることに起因する低 Ca/Mg 比などが挙げられる（1 章を参照）。これらの土壤特性が植物に対して不利に働き、生育する植物相を制限することで特有の露頭や裸地が形成される。このような所謂蛇紋岩植生は、周辺の植生と明確に異なるだけでなく、極端にその占有面積が狭いことが分かっている（Proctor and Woodell 1975; Harrison 1997; 1999; Harrison and Inouye 2002; Freestone and Inouye 2006; van der Ent et al. 2015; Teptina et al. 2018）。

しかしながら、蛇紋岩地帯にはこのような植生以外にも草地や森林など様々な植生がより広く存在している。これらの植生は、上記のような露頭や裸地に隣接するように存在しており、非蛇紋岩地帯に生育する植物種が分布している。これらの植生は、蛇紋岩地帯と隣接する地質

地帯との間に形成される緩衝地帯として機能しているとされている (Thorne et al. 2011)。この緩衝地帯は、露頭などに見られる特異的植生よりもさらに広大に分布しているが、母材が蛇紋岩であるにも関わらず、形成される植生が極端に変化する理由についての研究はほとんどない。植生が移り変わる境界で起こる蛇紋岩土壌の変遷に関する知見は、蛇紋岩生態系の現状を理解する上で非常に重要であると考えられる。以上のことから、本章では蛇紋岩生態系の植生に伴う土壌化学特性の多様性や、結果として蛇紋岩地の植生変遷に伴う土壌の変化を知ることを目的とした。そのため、北海道 2 か所の蛇紋岩地帯における特異的な植生である露頭とその周辺に展開する林縁または森林の土壌を対象として、これらの土壌特性を比較検討した。

2. 材料方法

2-1. 調査および試料採取

調査は 2020 年 6 月から 7 月にかけて、北海道むかわ町穂別坊主山および、幌延町問寒別に行った (図 1)。まず、現地で対照的な異なる植生を選択し 10 m×10 m の調査区を 3 個ずつ設定した。選択した植生は穂別で露頭、森林、問寒別で露頭、林縁とした。植物相を把握するため、各調査区内に 5 つのコドラート (1 m×1 m) を設置し、おおよその植被率と出現種の記録を行った。土壌試料は、各調査区において無作為に 3 地点を設定し、深さ 50 cm 前後で土層ごとに採取した。層位判別できなかった調査区では、0~15 cm を表層、15~30 cm を下層とした。採取した土壌試料は研究室に持ち帰り、2 mm の目開きの篩に通した。その後、含水率測定用の土壌試料をより分けて、残りを 60℃に設定した恒温乾燥機内にて 1 週間以上乾燥させたも

のを分析用試料とした。また、採取した土壌試料は新版標準土色帖を用いて土色を調べた。

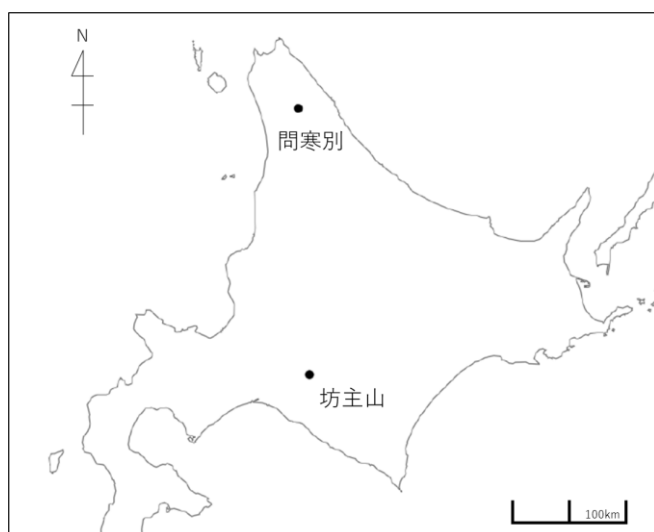


図1 調査地図。

2-2. 植生タイプおよび土壌断面概要

2-2-1. 坊主山露頭

坊主山は北海道有数の蛇紋岩大規模崩落地を有する山岳であり、蛇紋岩固有植物をはじめとする植物が生育していることが分かっている（村田 1980; 水野ら 2000）。すべての調査区で植被率は 10%程度であり、被植のない箇所が非常に目立つ植生であった。植物相は、クロテンシラトリオトギリ（*Hypericum watanabei*）やホソバトウキ（*Angelica stenoloba*）などの蛇紋岩固有植物の他に、イブキジャコウソウ（*Thymus quinquecostatus* var. *ibukiensis*）やミヤマアキノキリンソウ（*Solidago virgaurea* subsp. *leiocarpa*）などの通常は高山に生育する植物も観察された（表 1）。高木は存在せず、周辺の木本植物はヒロハノヘビノボラズ（*Berberis amurensis*）な

どの低木や灌木類であった。土壌は表層から礫を多く含み、層位の判別が困難であったため 0～15 cm を表層、15～30 cm を下層の土壌試料として採取した（図 2）。土色は、ほとんどの湿土壌で暗オリーブ色を示し、乾燥後は灰オリーブを呈していた（表 2）。

表 1 坊主山露頭における各調査区の出現植物一覧

科名	種名	学名	在/不在（各プロット）		
			1	2	3
シソ	イブキジャコウソウ	<i>Thymus quinquecostatus</i> var. <i>ibukiensis</i>	○	○	-
オトギリソウ	クロテンシラトリオトギリ*	<i>Hypericum watanabei</i>	○	-	-
イネ	ススキ	<i>Miscanthus sinensis</i>	○	○	○
キク	タカネヤハズハハコ*	<i>Anaphalis alpicola</i>	○	○	-
	ミヤマアキノキリンソウ	<i>Solidago virgaurea</i> subsp. <i>leiocarpa</i>	○	○	-
セリ	ホソバトウキ	<i>Angelica stenoloba</i>	○	○	○
アカネ	エゾノカワラマツバ	<i>Galium verum</i> subsp. <i>asiaticum</i> var. <i>trachycarpum</i>	-	○	-
ナデシコ	カトウハコベ*	<i>Arenaria katoana</i> var. <i>katoana</i>	-	○	-
スマレ	アボイタチツボスマレ*	<i>Viola sacchalinensis</i> f. <i>alpina</i>	-	-	○
オオバコ	エゾミヤマクワガタ	<i>Veronica schmidtiana</i> subsp. <i>senanensis</i> var. <i>yezoalpina</i>	-	-	○

*は蛇紋岩固有植物を示す。

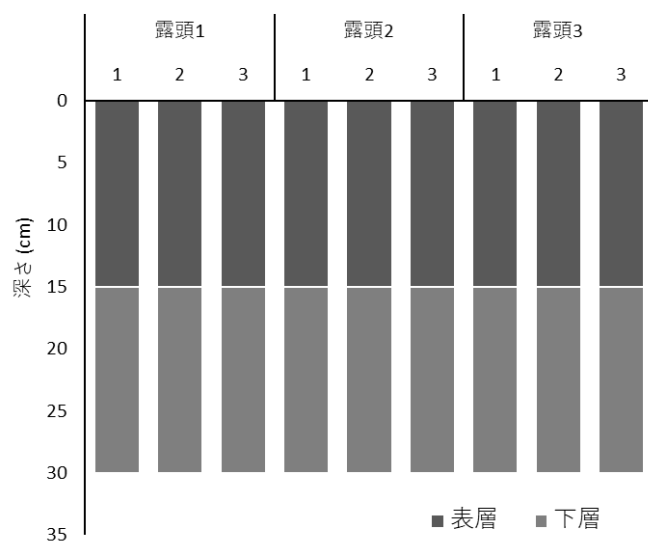


図 2 坊主山露頭における各採取地点の土層の厚さ（cm）。

表2 坊主山露頭における土壌試料の土色

植生	採取断面	層位	湿土壌色		乾土壌色	
			マンセル値	色名	マンセル値	色名
露頭1	1	表層	5Y4/3	暗オリーブ	5Y5/2	灰オリーブ
		下層	5Y4/3	暗オリーブ	5Y5/3	灰オリーブ
	2	表層	5Y4/4	暗オリーブ	5Y5/3	灰オリーブ
		下層	5Y4/3	暗オリーブ	5Y5/3	灰オリーブ
	3	表層	5Y4/3	暗オリーブ	5Y5/3	灰オリーブ
		下層	5Y4/4	暗オリーブ	5Y5/3	灰オリーブ
露頭2	1	表層	5Y4/3	暗オリーブ	5Y5/3	灰オリーブ
		下層	5Y4/3	暗オリーブ	5Y5/3	灰オリーブ
	2	表層	5Y4/4	暗オリーブ	5Y6/3	オリーブ黄
		下層	7.5Y4/3	暗オリーブ	5Y5/3	灰オリーブ
	3	表層	5Y4/3	暗オリーブ	5Y5/3	灰オリーブ
		下層	7.5Y4/3	暗オリーブ	5Y5/3	灰オリーブ
露頭3	1	表層	7.5Y4/3	暗オリーブ	5Y5/3	灰オリーブ
		下層	7.5Y3/2	オリーブ黒	5Y5/3	灰オリーブ
	2	表層	7.5Y4/3	暗オリーブ	5Y5/3	灰オリーブ
		下層	7.5Y4/3	暗オリーブ	5Y5/3	灰オリーブ
	3	表層	7.5Y4/3	暗オリーブ	5Y5/3	灰オリーブ
		下層	7.5Y4/2	灰オリーブ	5Y5/2	灰オリーブ

2-2-2. 坊主山森林

坊主山森林の調査区は、露頭を囲むように広がる落葉広葉樹林に設定した。高木層はシラカ
ンバ (*Betula platyphylla* var. *japonica*)、ハシドイ (*Syringa reticulat*)、ミツデカエデ (*Acer cissifolium*)、
ミズナラ (*Quercus crispula* var. *crispula*) などからなり、林冠はほぼ閉鎖していた。下層植生の
植被率は 50～80%程度で、フッキソウ (*Pachysandra terminalis*)、ヨブスマソウ (*Parasenecio*
robustus)、オククルマムグラ (*Galium trifloriforme*) などの北海道の森林によくみられる植物が

繁茂していた（表3）。地表にはリターの堆積が認められ、最表層は有機質なA層が1～5cmの厚みで観察され、土色は湿土で黒色から黒褐色を呈し、乾燥後は黒褐色からオリーブ黒色を呈していた。その下は10～20cmのB1層、それ以下がB2層と鈹質土層が重なっていた。A層より下の土壌は、露頭のように礫や岩が多く含まれる土壌であった。どちらの層位の土色も湿土でオリーブ黒色から暗オリーブ褐色、乾燥後は暗灰黄色を呈する試料がほとんどであった（図3および表4）。

表3 坊主山森林における各調査区の出現植物一覧。○が在、- が不在を示す。

科名	種名	学名	在/不在（各プロット）		
			1	2	3
ムクロジ	イタヤカエデ	<i>Acer pictum</i> subsp. <i>dissectum</i>	○	○	○
	ミツデカエデ	<i>Acer cissifolium</i>	○	○	○
イネ	イネ科sp.	<i>Poaceae</i> sp.	○	○	○
	クマイザサ	<i>Sasa senanensis</i>	○	○	○
セリ	ウマノミツバ	<i>Sanicula chinensis</i>	○	○	○
	セントウソウ	<i>Chamaele decumbens</i>	○	○	○
	ミツバ	<i>Cryptotaenia canadensis</i> subsp. <i>japonica</i>	-	-	○
イラクサ	エゾイラクサ	<i>Urtica platyphylla</i>	○	○	○
アカネ	オククルマムグラ	<i>Galium trifloriforme</i>	○	○	○
	クルマバソウ	<i>Galium odoratum</i>	○	○	○
ガマズミ	ガマズミ	<i>Viburnum dilatatum</i>	○	-	-
	レンブクソウ	<i>Adoxa moschatellina</i>	-	-	○
ツリフネソウ	キツリフネ	<i>Impatiens noli-tangere</i>	○	○	○
コウヤワラビ	クサソテツ	<i>Matteuccia struthiopteris</i>	○	○	-
ユキノシタ	ズダヤクシュ	<i>Tiarella polyphylla</i>	○	-	-
	チシマネコノメソウ	<i>Chrysosplenium kamschaticum</i>	-	○	-
バラ	ダイコンソウ	<i>Geum japonicum</i>	○	○	○
スマレ	タチツボスマレ	<i>Viola grypoceras</i> var. <i>grypoceras</i>	○	-	-
モクセイ	ハンドイ	<i>Syringa reticulata</i>	○	-	-
センリョウ	フタリシズカ	<i>Chloranthus serratus</i>	○	-	-
ツゲ	フッキソウ	<i>Pachysandra terminalis</i>	○	○	○
ブナ	ミズナラ	<i>Quercus crispula</i> var. <i>crispula</i>	○	-	-
タデ	ミズヒキ	<i>Persicaria filiformis</i>	○	○	○
	ハナタデ	<i>Persicaria posumbu</i>	-	○	-
ケシ	ムラサキケマン	<i>Corydalis incisa</i>	○	○	○
キク	モミジガサ	<i>Japonicalia delphinifolia</i>	○	-	○
	ヨブスマソウ	<i>Parasenecio robustus</i>	○	-	-
シソ	ヤマタツナミソウ	<i>Scutellaria pekinensis</i> var. <i>transitra</i>	○	○	○
キンボウゲ	エゾトリカブト	<i>Aconitum sachalinense</i> subsp. <i>Yezoense</i>	-	○	-
オンダ	オンダ	<i>Dryopteris crassirhizoma</i>	-	○	-
アブラナ	コンロンソウ	<i>Cardamine leucantha</i>	-	○	○
マメ	イヌエンジュ	<i>Maackia amurensis</i>	-	-	○
カタバミ	コミヤマカタバミ	<i>Oxalis acetosella</i>	-	-	○
ウルシ	ヤマウルシ	<i>Toxicodendron trichocarpum</i>	-	-	○

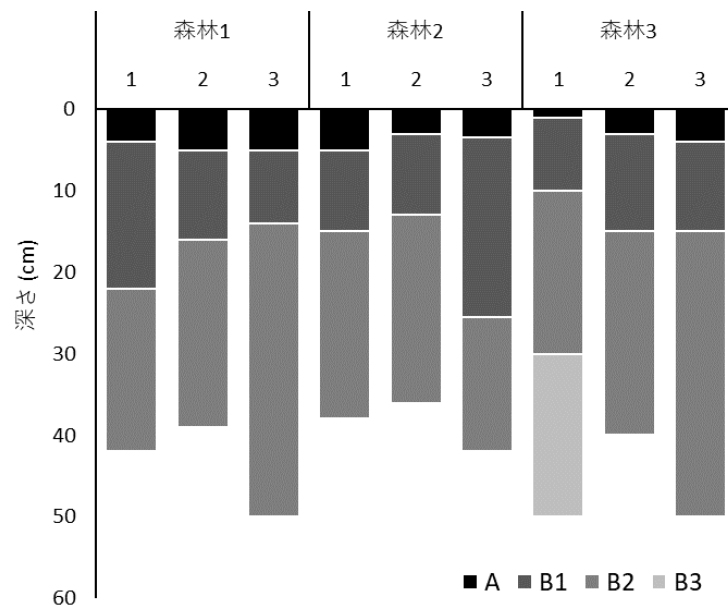


図3 坊主山森林における各採取地点の土層の厚さ (cm)。

表4 坊主山森林における土壌試料の土色

植生	採取断面	層位	湿土壌色		乾土壌色	
			マンセル値	色名	マンセル値	色名
森林1	1	A層	10YR1.7/1	黒	2.5Y3/3	暗オリーブ褐
		B1層	2.5Y3/3	暗オリーブ褐	2.5Y4/2	暗灰黄
		B2層	2.5Y3/3	暗オリーブ褐	2.5Y5/2	暗灰黄
	2	A層	10YR2/3	黒褐	2.5Y3/2	黒褐
		B1層	5Y2/2	オリーブ黒	2.5Y4/2	暗灰黄
		B2層	2.5Y3/3	暗オリーブ褐	2.5Y5/2	暗灰黄
	3	A層	10YR1.7/1	黒	2.5Y3/2	黒褐
		B1層	2.5Y3/2	黒褐	2.5Y4/2	暗灰黄
		B2層	5Y3/2	オリーブ黒	2.5Y6/2	灰黄
森林2	1	A層	2.5Y2/1	黒	5Y2/1	黒
		B1層	5Y3/2	オリーブ黒	2.5Y4/2	暗灰黄
		B2層	2.5Y4/2	暗灰黄	2.5Y5/2	暗灰黄
	2	A層	7.5YR1.7/1	黒	5Y2/1	黒
		B1層	5Y2/2	オリーブ黒	2.5Y4/2	暗灰黄
		B2層	5Y3/2	オリーブ黒	2.5Y4/2	暗灰黄
	3	A層	10YR1.7/1	黒	5Y2/2	オリーブ黒
		B1層	2.5Y3/3	暗オリーブ褐	2.5Y5/2	暗灰黄
		B2層	5Y3/2	オリーブ黒	2.5Y5/2	暗灰黄
森林3	1	A層	5Y2/2	オリーブ黒	5Y3/2	オリーブ黒
		B1層	2.5Y3/3	暗オリーブ褐	2.5Y4/2	暗灰黄
		B2層	2.5Y3/3	暗オリーブ褐	2.5Y5/2	暗灰黄
		B3層	2.5Y3/2	黒褐	2.5Y5/2	暗灰黄
	2	A層	10Y2/2	黒褐	2.5Y3/2	黒褐
		B1層	2.5Y3/3	暗オリーブ褐	2.5Y5/2	暗灰黄
		B2層	2.5Y4/2	暗灰黄	2.5Y5/2	暗灰黄
	3	A層	10Y2/2	黒褐	2.5Y4/2	暗灰黄
		B1層	2.5Y3/3	暗オリーブ褐	2.5Y5/2	暗灰黄
		B2層	5Y2/2	オリーブ黒	2.5Y5/2	暗灰黄

2-2-3. 問寒別露頭

問寒別の露頭は、この地域の固有植物であるテシオコザクラ (*Primula tookadana*) の群生地に

て行った。植被率は 30～50%程度であり、ほとんどテシオコザクラとオゼソウ (*Japonolirion*

osense) の混群落により覆われていた。また、坊主山と同様にクロテンシラトリオトギリやア
 ポイタチツボスミレなどの固有植物や、ミヤマアキノキリンソウやエゾミヤマクワガタ
 (*Veronica schmidtiana* subsp. *senanensis* var. *yezoalpina*) などの高山植物も観察された (表 5)。
 さらに、湿生植物であるモウセンゴケ (*Drosera rotundifolia*) も散生していることが分かった。
 調査区内に高木種は見られなかった。土壌の層位は確認されたが、調査区によってやや有機質
 の AB 層から C2 層まで観察された層位は様々であった。土色はかなり特徴的で、AB 層や B 層
 の土壌は湿土でオリーブ黒色を呈したが、C 層以下は暗青灰色、青灰色、灰色、明緑灰色など
 青味の強い土壌であった (図 4 および表 6)。土壌は母材をそのまま軟化させたような質感で、
 下層に行くほど蛇紋石などの一次鉱物が単体で確認された。

表 5 問寒別露頭における各調査区の出現植物一覧

科名	種名	学名	在/不在 (各プロット)		
			1	2	3
オオバコ	エゾミヤマクワガタ	<i>Veronica schmidtiana</i> subsp. <i>senanensis</i> var. <i>yezoalpina</i>	○		
オトギリソウ	クロテンシラトリオトギリ*	<i>Hypericum watanabei</i>	○		○
イネ	ススキ	<i>Miscanthus sinensis</i>	○	○	○
	クマイザサ	<i>Sasa senanensis</i>		○	○
メギ	ヒロハノヘビノボラズ	<i>Berberis amurensis</i>	○		
バラ	ヤマブキショウマ	<i>Aruncus dioicus</i> var. <i>kamtschaticus</i>	○		○
	ナガボノシロワレモコウ	<i>Sanguisorba tenuifolia</i>	○	○	○
	マルバシモツケ	<i>Spiraea betulifolia</i> var. <i>betulifolia</i>			○
サクラソウ	テシオコザクラ*	<i>Primula takedana</i>	○	○	○
モウセンゴケ	モウセンゴケ	<i>Drosera rotundifolia</i>	○	○	○
ゼンマイ	ゼンマイ	<i>Osmunda japonica</i>	○		
ツツジ	イソツツジ	<i>Ledum palustre</i> subsp. <i>diversipilosum</i> var. <i>nipponicum</i>	○		
トウダイグサ	ヒメナツトウダイ	<i>Euphorbia tsukamotoi</i>	○	○	
サクラソウ	オゼソウ*	<i>Japonolirion osense</i>	○	○	
ニシキギ	ウメバチソウ	<i>Parnassia palustris</i> var. <i>palustris</i>	○	○	○
キク	エゾタカネニガナ	<i>Crepis gymnopus</i>	○	○	○
	ミヤマアキノキリンソウ	<i>Solidago virgaurea</i> subsp. <i>leiocarpa</i>		○	
ラン	ホソバナキソチドリ	<i>Platanthera tipuloides</i>	○		
スミレ	アポイタチツボスミレ*	<i>Viola sacchalinensis</i> f. <i>alpina</i>		○	○
ヒガンバナ	シロウマアサツキ	<i>Allium schoenoprasum</i> var. <i>orientale</i>			○

*は固有植物を示す。

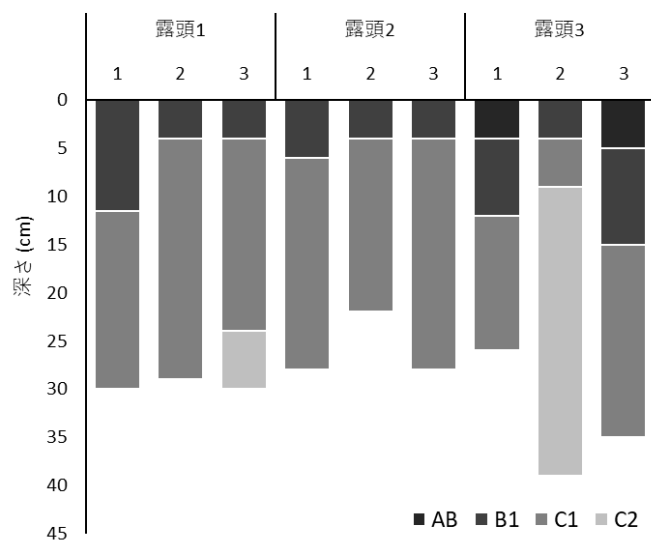


図4 問寒別露頭における各採取地点の土層の厚さ (cm)。

表6 問寒別露頭における土壌試料の土色

植生	採取断面	層位	湿土壌色		乾土壌色	
			マンセル値	色名	マンセル値	色名
露頭1	1	B1層	5Y3/1	オリーブ黒	2.5Y6/1	黄灰
		C1層	7.5Y5/1	灰	5Y6/1	灰
	2	B1層	5Y3/1	オリーブ黒	7.5Y5/1	灰
		C1層	5B5/1	青	2.5GY8/1	灰白
	3	B1層	7.5Y3/1	オリーブ黒	5Y6/1	灰
		C1層	10Y4/1	灰	5Y7/1	灰白
C2層		10BG6/1	青灰	2.5GY8/1	灰白	
露頭2	1	B1層	2.5GY2/1	黒	5Y5/1	灰
		C1層	10GY7/1	明緑灰	2.5GY8/1	灰白
	2	B1層	5Y3/1	オリーブ黒	2.5Y5/1	黄灰
		C1層	10BG5/1	青灰	7.5GY8/1	明緑灰
	3	B1層	5Y3/1	オリーブ黒	7.5Y5/1	灰
		C1層	10BG5/1	青灰	2.5GY8/1	灰白
露頭3	1	AB層	5Y2/2	オリーブ黒	2.5Y4/1	黄灰
		B1層	2.5GY4/1	暗オリーブ灰	10Y6/1	灰
		C1層	5BG6/1	青灰	7.5GY8/1	明緑灰
	2	B1層	5Y4/1	灰	5GY6/1	オリーブ灰
		C1層	10G6/1	緑灰	2.5GY8/1	灰白
		C2層	5B6/1	青灰	2.5GY8/1	灰白
	3	AB層	2.5YR3/3	暗オリーブ	10YR4/1	褐灰
		B1層	5BG4/1	暗青灰	5Y5/1	灰
		C1層	10BG5/1	青灰	5G7/1	明緑灰

2-2-4. 問寒別林縁

問寒別の露頭周辺の森林地帯は人が立ち入るのが困難な急斜面であったため、森林の端に位置する林縁部に調査区を設けた。下層植生は背の高いチシマザサ (*Sasa kurilensis*) が繁茂し、植被率は9割を超えていた。他にも植物高が高いヨシ (*Phragmites australis*) やエゾノシシウド (*Coelopleurum gmelinii*) などの植物が生育し、ササ林床の合間に森林性草本植物、マイヅルソウ (*Maianthemum dilatatum*) やツクバネソウ (*Paris tetraphylla*) が確認された (表7)。高木はホオノキなどの落葉広葉樹が生育していたが、林冠はやや開き気味であった。土壌は10~20 cmのAB層が観察され、その下のB層より下の土層判別は困難であった。土色はAB層で黒色から黒褐色、B層で黒褐色を呈した (図5および表8)。

表7 問寒別林縁における各調査区の出現植物一覧

科名	種名	学名	在/不在 (各プロット)		
			1	2	3
イネ	ススキ	<i>Miscanthus sinensis</i>	○		
	チシマザサ	<i>Sasa kurilensis</i>	○	○	○
	ヨシ	<i>Phragmites australis</i>		○	○
キク	ミヤマアキノキリンソウ	<i>Solidago virgaurea</i> subsp. <i>leiocarpa</i>	○		
	オオヨモギ	<i>Artemisia montana</i>	○	○	○
	アキタブキ	<i>Petasites japonicus</i> subsp. <i>Giganteus</i>		○	
	ノコギリソウ	<i>Achillea alpina</i> subsp. <i>alpina</i> var. <i>longiligulata</i>			○
コバノイシカグマ	ワラビ	<i>Pteridium aquilinum</i> subsp. <i>japonicum</i>	○		○
スマレ	エゾアオイスミレ	<i>Viola collina</i>	○		
アカネ	ホソバノヨツバムグラ	<i>Galium trifidum</i> subsp. <i>columbianum</i>	○		
	クルマバソウ	<i>Galium odoratum</i>		○	
セリ	エゾノシシウド	<i>Coelopleurum gmelinii</i>	○		○
ウルシ	ツタウルシ	<i>Toxicodendron orientale</i> subsp. <i>orientale</i>	○		
クサスギカズラ	マイヅルソウ	<i>Maianthemum dilatatum</i>		○	○
ツツジ	カラフトイソツツジ	<i>Ledum palustre</i> subsp. <i>Diversipilosum</i> var. <i>diversipilosum</i>		○	○
ツゲ	ハイイヌツゲ	<i>Ilex crenata</i> var. <i>radicans</i>		○	
シュロソウ	ツクバネソウ	<i>Paris tetraphylla</i>		○	
ナヨシダ	ウサギシダ	<i>Gymnocarpium dryopteris</i>			○
ウコギ	タラノキ	<i>Aralia elata</i>			○
モクレン	ホオノキ	<i>Magnolia obovata</i>			○

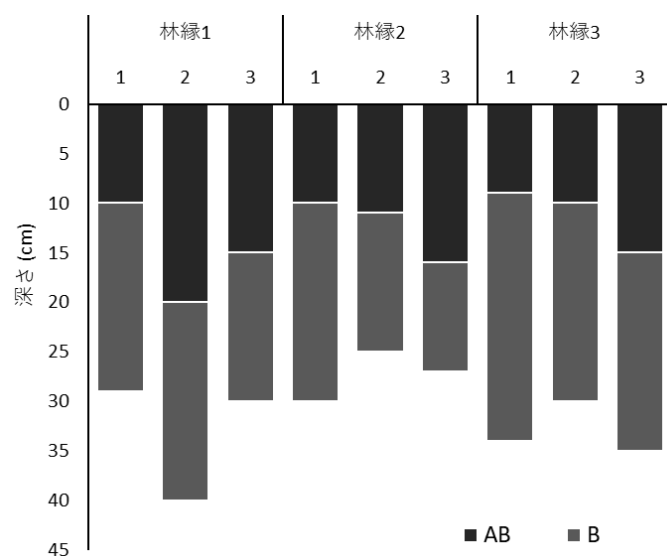


図5 問寒別林縁における各採取地点の土層の厚さ (cm)。

表8 問寒別露頭における土壌試料の土色

植生	採取断面	層位	湿土壌色		乾土壌色	
			マンセル値	色名	マンセル値	色名
林縁1	1	AB層	10YR2/2	黒褐	2.5Y3/2	黒褐
		B層	10YR3/1	黒褐	2.5Y5/2	暗灰黄
	2	AB層	10YR2/2	黒褐	2.5Y4/2	暗灰黄
		B層	2.5Y3/2	黒褐	2.5Y4/2	暗灰黄
	3	AB層	10YR2/3	黒褐	2.5Y3/2	黒褐
		B層	10YR2/3	黒褐	2.5Y4/2	暗灰黄
林縁2	1	AB層	10YR1.7/1	黒	2.5Y2/1	黒
		B層	10YR2/3	黒褐	10YR4/3	にぶい黄褐
	2	AB層	5YR1.7/1	黒	2.5Y3/1	黒褐
		B層	10YR2/2	黒褐	2.5Y4/1	黄灰
	3	AB層	10YR2/2	黒褐	10YR3/1	黒褐
		B層	10YR2/3	黒褐	2.5Y4/2	暗灰黄
林縁3	1	AB層	10YR1.7/1	黒	10YR3/2	黒褐
		B層	10YR2/2	黒褐	10YR4/2	灰黄褐
	2	AB層	10YR2/2	黒褐	2.5Y3/3	暗オリーブ褐
		B層	10YR2/2	黒褐	2.5Y4/2	暗灰黄
	3	AB層	10YR1.7/1	黒	2.5Y2/1	黒
		B層	10YR2/2	黒褐	2.5Y4/1	黄灰

2-3. 土壌化学分析

2-3-1. 含水率

2 章 2-3-1. 含水率と同様の方法で行った。

2-3-2. pH(H₂O)

2 章 2-3-2.土壌 pH(H₂O、KCl)と同様の方法で行った。

2-3-3. 全炭素、全窒素

分析用土壌試料を磁器製乳鉢もしくはめのう乳鉢を用いて粉碎したものを、全炭素、全窒素用の試料とした。粉末試料 300 mg を専用の石英ボートに量り取り、NCアナライザー（株式会社住化分析センター／NC-22F）にて分析した。

2-3-4. 交換態陽イオン

3 章 2-2-3.交換態陽イオンと同様の方法で行った。測定元素は、マグネシウム、カルシウム、カリウム、マンガン、ニッケルとした。

2-3-5. 形態別金属元素

2 章 2-3-2.形態別重金属と同様の方法で行った。測定項目は鉄、亜鉛、銅、ニッケル、マンガン、アルミニウム、クロムとした。測定には原子吸光光度計または ICP 発光分光分析装置（株

式会社島津製作所／ICPE-9000) を用いた。ICP-AES を使用したサンプルに限っては、親水性 PTFE シリンジフィルター (0.45 μm) にて濾過を行い、液中濃度がおよそ 0.5 M になるように濃硝酸を添加した。

3. 結果

3-1. 含水率、土壌 pH(H₂O)

図 6 および図 7 に、土壌含水率と pH(H₂O)の結果を示した。含水率は坊主山の露頭で最も乾燥しており、10%を下回る試料もあった。どちらの調査地においても露頭の土壌は層位ごとに傾向はみられなかったが、森林と林縁の土壌では表層 (A 層、AB 層) で含水率が上昇していることが分かった。pH(H₂O)は、坊主山も問寒別もほとんどの調査区で露頭が高い結果となった。多くの調査区にて、下層に行くほど pH が上昇する傾向も確認された。

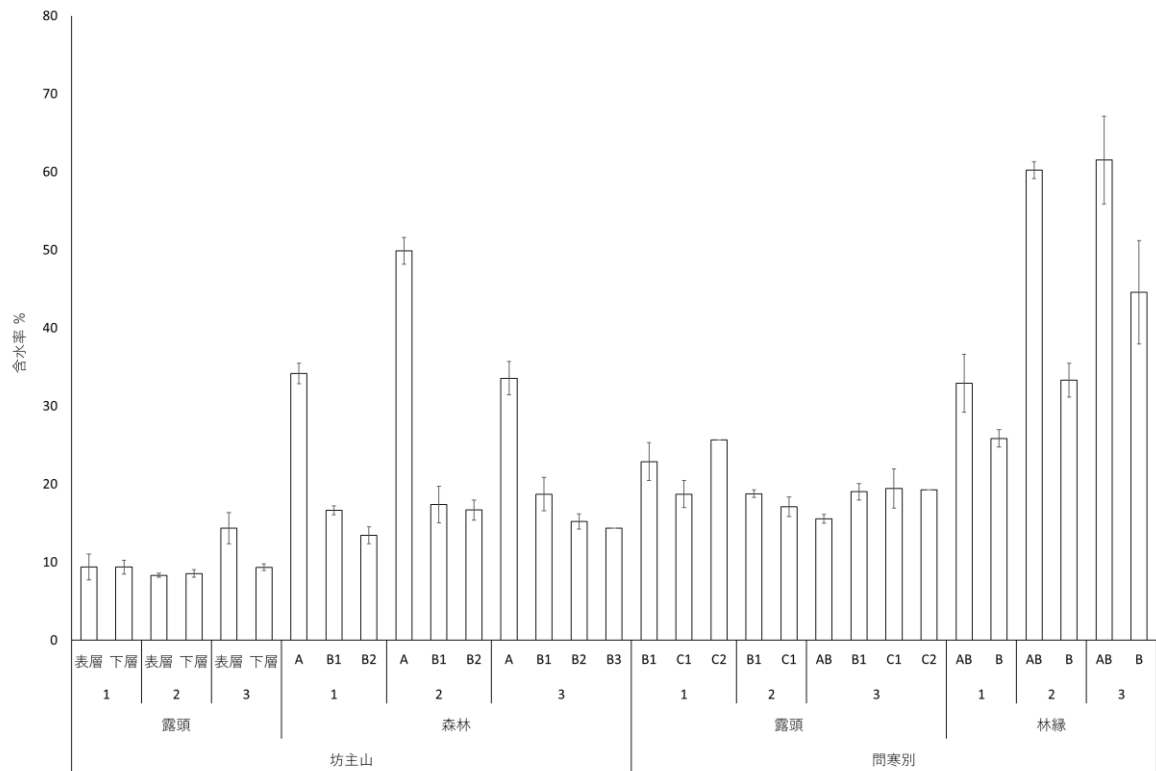


図 6 土壌含水率の結果。棒は各調査区の平均値、エラーバーは標準誤差を示す。

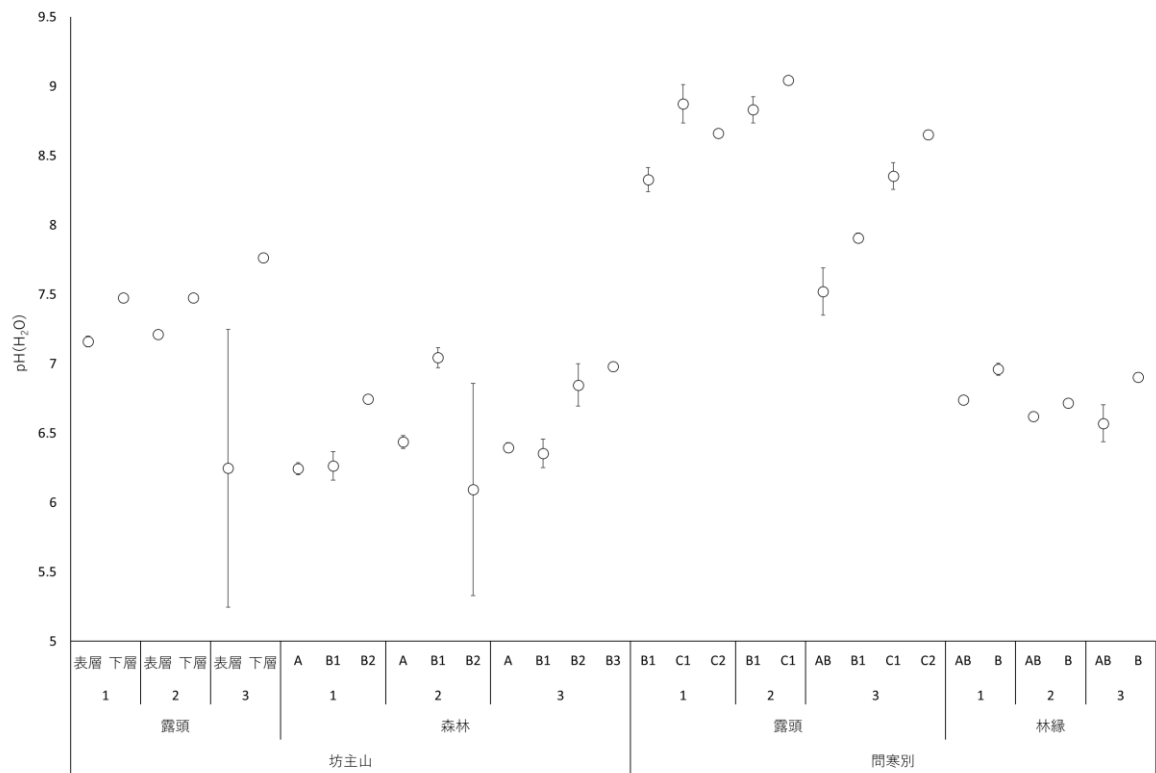


図 7 土壌 pH(H₂O) の結果。円は各調査区の平均値、エラーバーは標準誤差を示す。

3-2. 全炭素量、全窒素量

全炭素量と全窒素量の結果は非常によく似た結果となった（図 8 および図 9）。すべての調査区で最表層の値が下層の土壌の値よりも高い傾向があったが、特に林縁と森林の表層土壌で全炭素と全窒素の濃度が極めて高いことが分かった。各調査地内で植生間を比較すると 10 倍近い値をとる試料もあった。最表層より下の層に違いは見られず、これらの元素は土壌の一番表面により多く蓄積されていることが分かった。

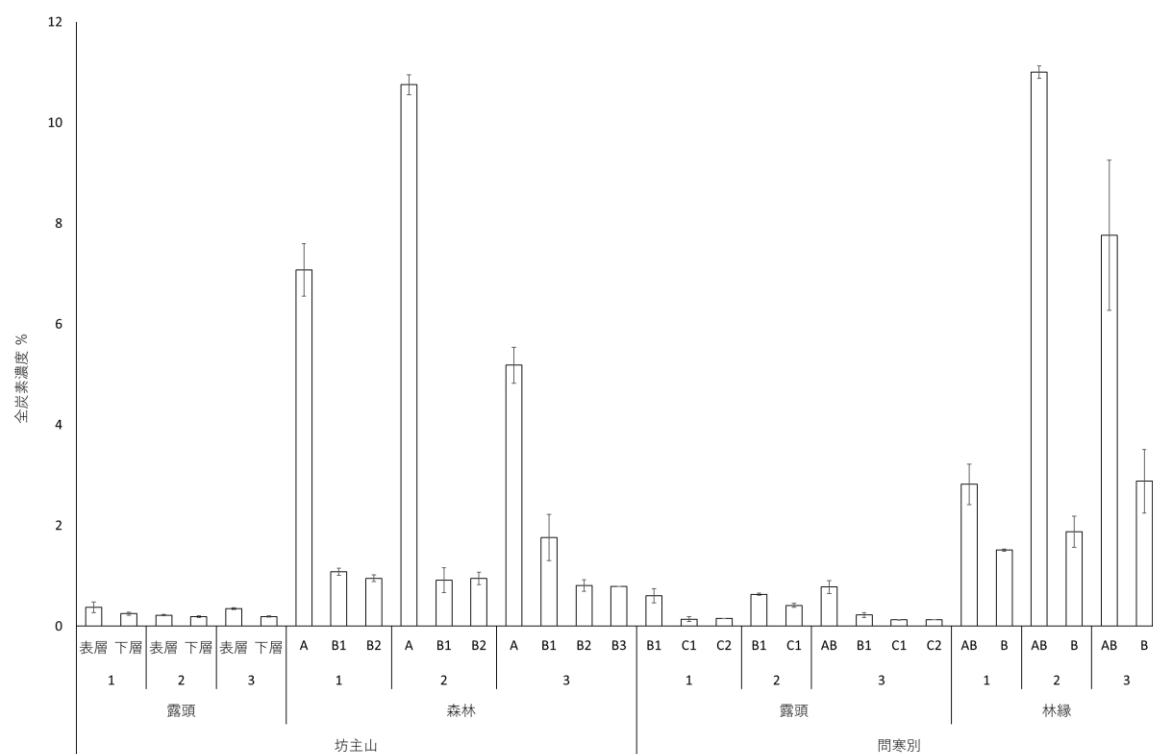


図 8 土壌中全炭素の結果。棒は各調査区の平均値、エラーバーは標準誤差を示す。

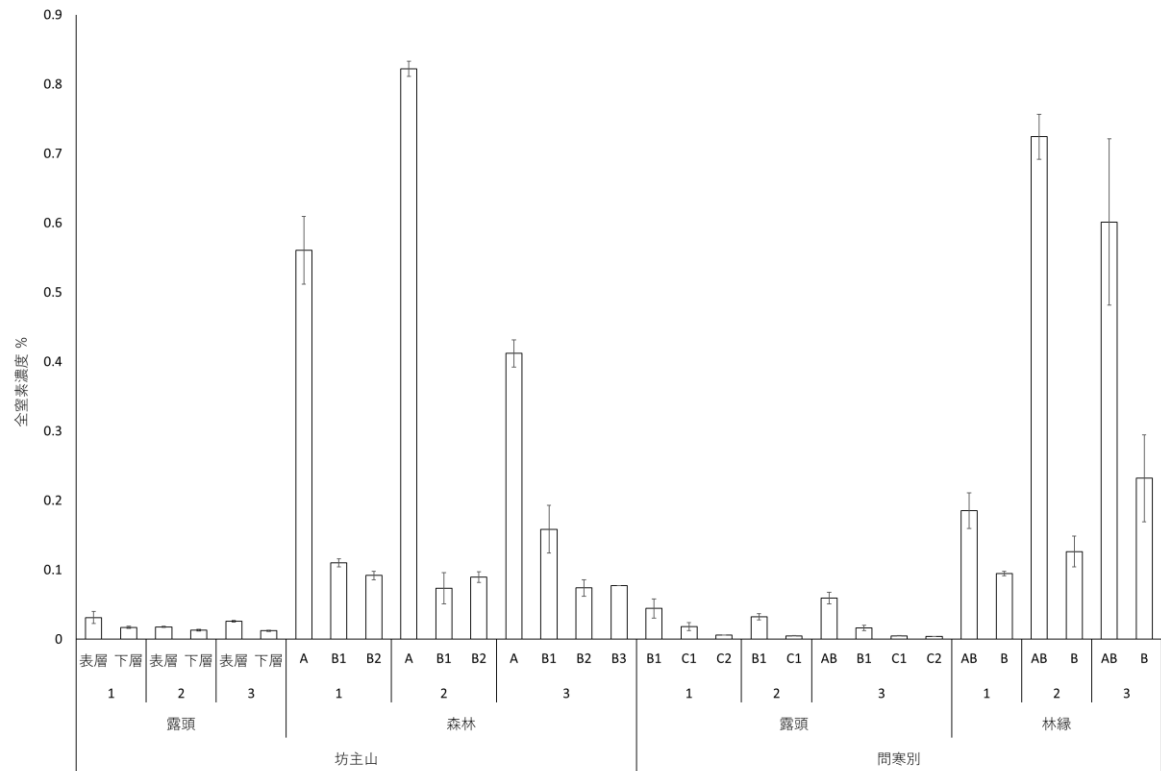


図9 土壌中全窒素の結果。棒は各調査区の平均値、エラーバーは標準誤差を示す。

3-3. 交換態陽イオン

交換態陽イオンの結果においても、植生ごとに傾向がみられた。植物の三大栄養素の一つであるカリウムは、調査地内で比較すると森林や林縁で濃度が高いことが分かった（図 10）。坊主山の森林 A 層土壌で最も高濃度の傾向がみられ、問寒別においても林縁の AB 層で濃度が高かった。どちらの調査地の露頭においてもカリウム濃度は比較的低いが、最表層でやや濃度が高かった。交換態カルシウムは、森林および林縁ではカリウム濃度と同様の結果であったが、露頭の土壌では層位による一連の傾向はみられなかった（図 11）。森林と林縁の表層は特に濃度が高く、ほんの数 10 cm 地下に存在する下層の土壌の 2~3 倍の交換態カルシウム

ムが存在していることが分かった。森林や林縁の土壌が交換態陽イオンを保持している傾向は、蛇紋岩に比較的多く存在しているマグネシウムでも確認された（図 12）。蛇紋岩土壌の特徴である交換態 Ca/Mg 比の結果を図 13 に示した。すべての調査区で Ca/Mg 比が 1 を上回ったのは坊主山の森林 A 層のみであった。問寒別の林縁土壌は AB 層で高い傾向にはあるが、平均値で 0.5 未満でありマグネシウムの割合が依然として高いことが分かった。交換態マンガン濃度の濃度は問寒別の林縁表層土壌で最も高濃度であったが、坊主山においても森林の A 層で高い傾向にあった（図 14）。坊主山の露頭では検出されなかった。交換態ニッケルの濃度は、問寒別の C 層に極めて高い土壌があることが分かった（図 15）。この結果は、坊主山の交換態ニッケル濃度の最大値のおよそ 50 倍以上の値を示していた。坊主山の交換態ニッケル濃度は露頭の土壌と森林の B 層以下の土壌が同程度の値であったが、測定されたすべての交換態陽イオン中のニッケルの割合（ニッケル比）は露頭でやや高い傾向がみられた（図 16）。これまでの結果から、坊主山の露頭は交換態陽イオンを保持する能力が極めて低く、反対に坊主山森林や問寒別林縁では特に表層で陽イオン濃度が高い傾向にあった。

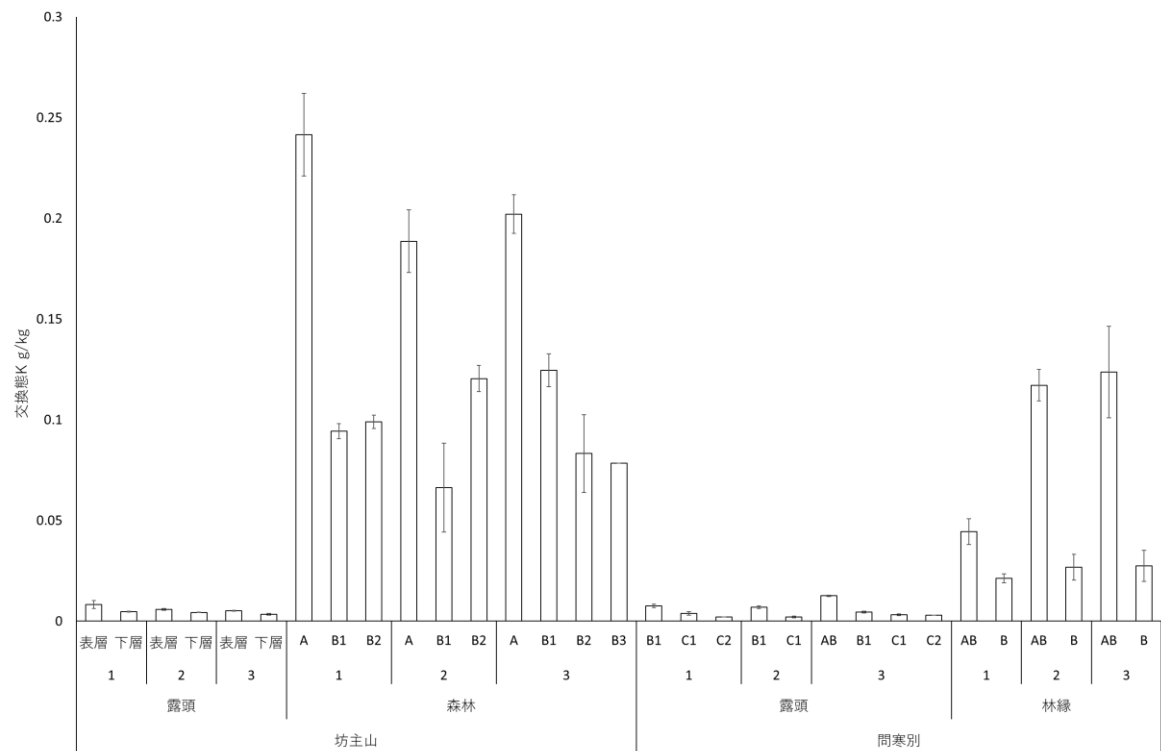


図 10 土壤中交換態カリウムの結果。棒は各調査区の平均値、エラーバーは標準誤差を示す。

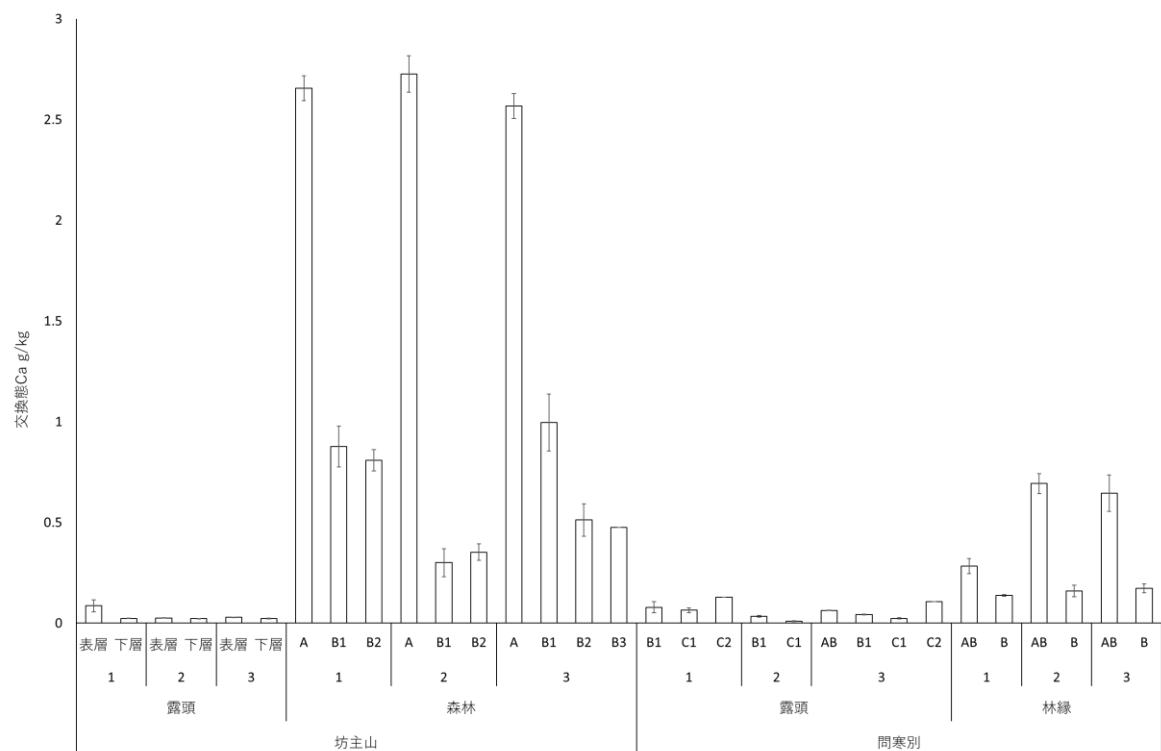


図 11 土壤中交換態カルシウムの結果。棒は各調査区の平均値、エラーバーは標準誤差を示す。

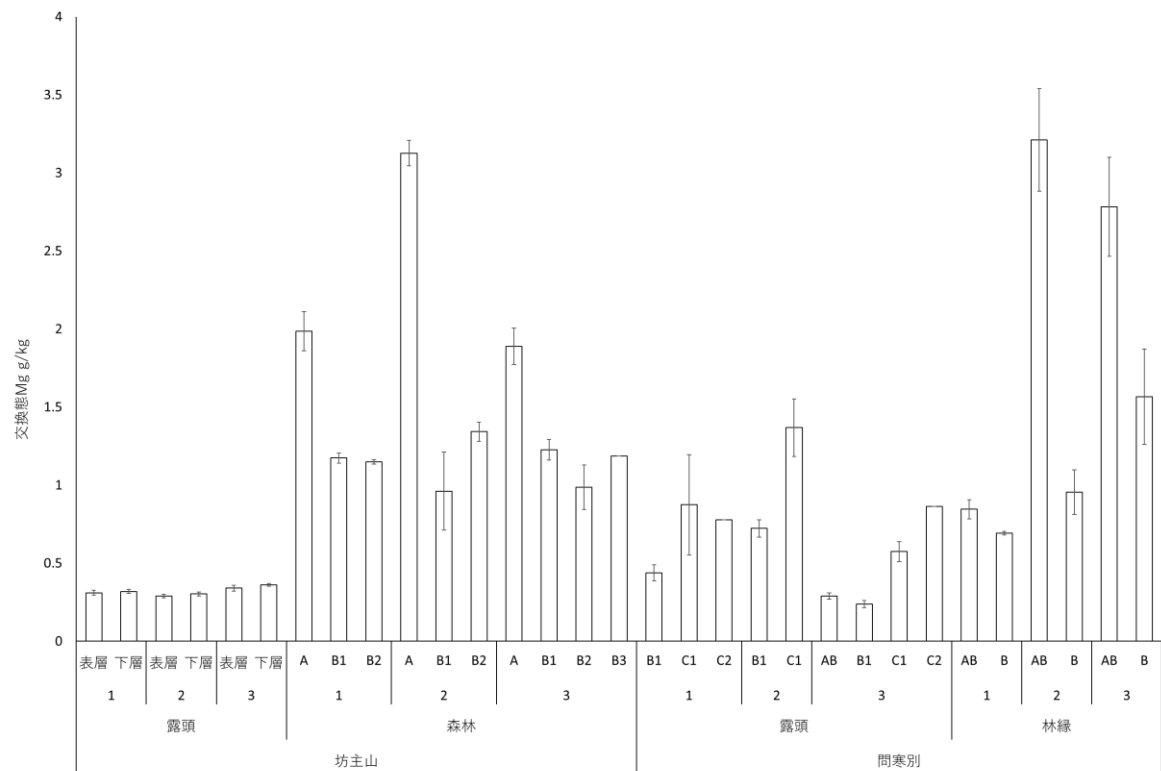


図 12 土壤中交換態マグネシウムの結果。棒は各調査区の平均値、エラーバーは標準誤差を示す。

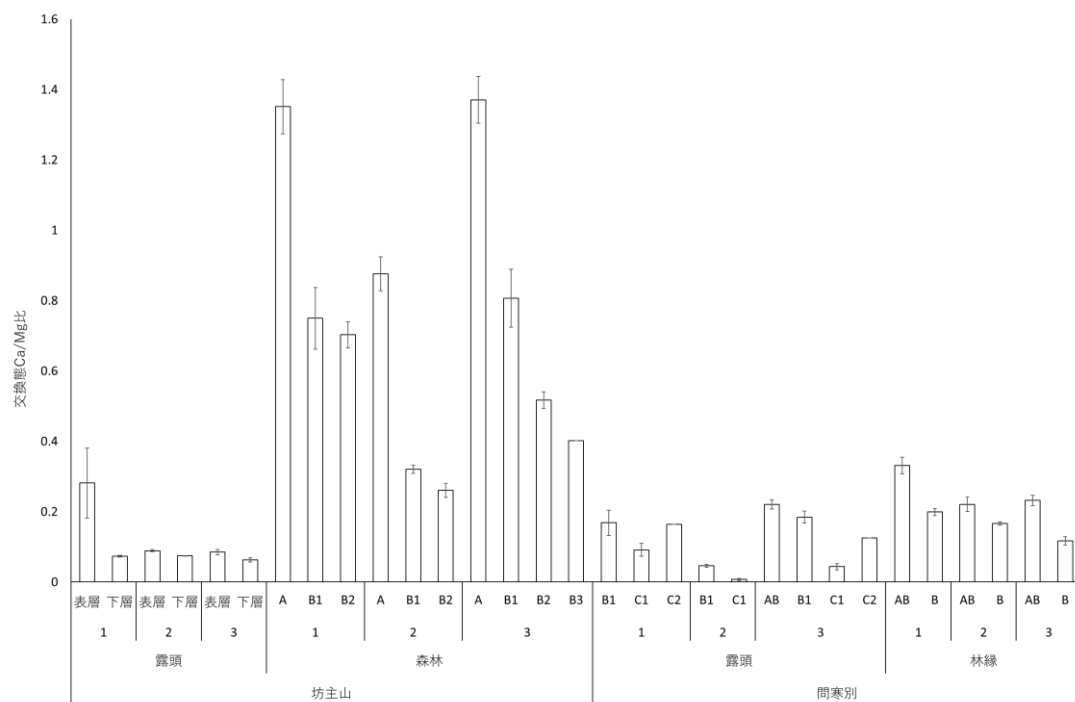


図 13 土壤中交換態 Ca/Mg 比の結果。棒は各調査区の平均値、エラーバーは標準誤差を示す。

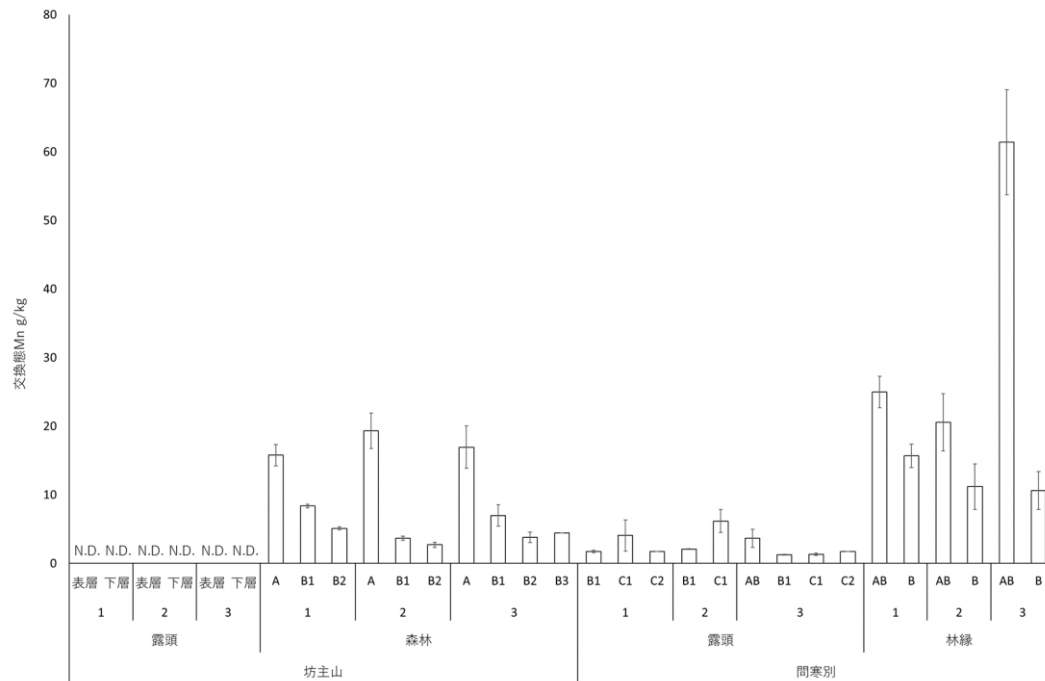


図 14 土壌中交換態マンガンの結果。棒は各調査区の平均値、エラーバーは標準誤差を示す。

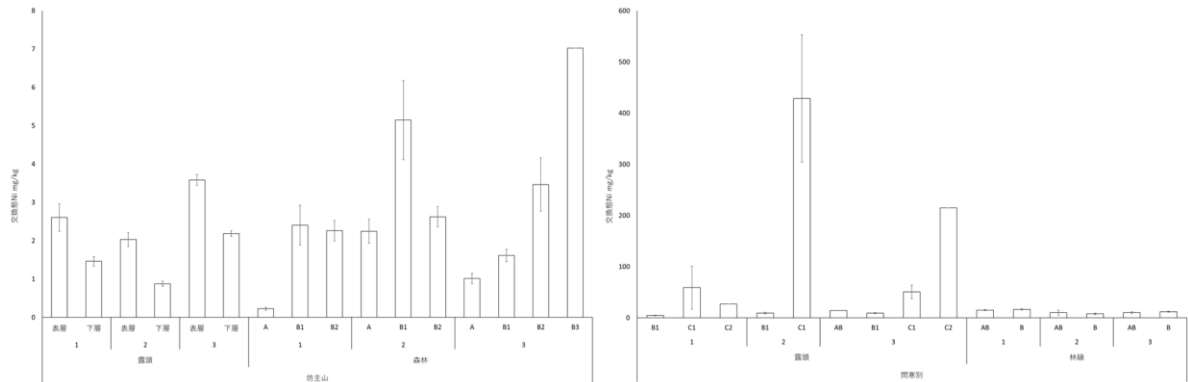


図 15 土壌中交換態ニッケルの結果（左図：坊主山、右図：間寒別）。棒は各調査区の平均値、エラーバーは標準誤差を示す。

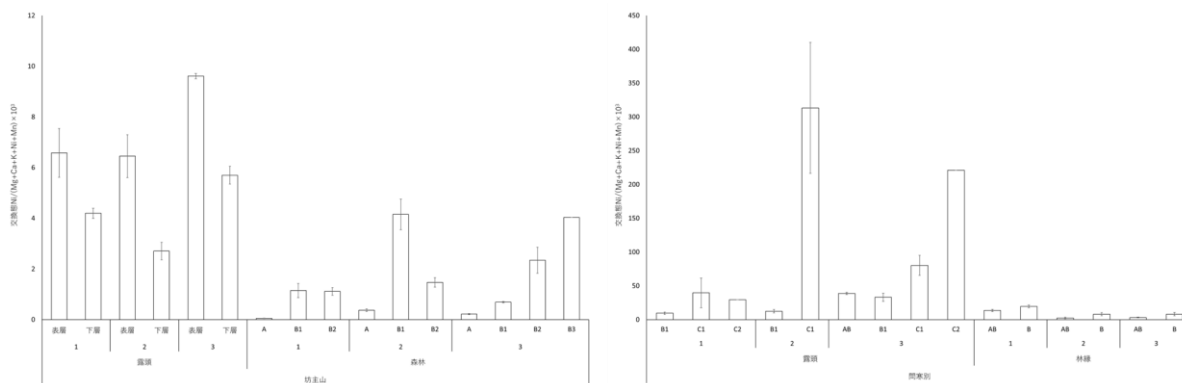


図 16 土壤中交換態ニッケル比 $(\text{Ni}/(\text{Mg}+\text{Ca}+\text{K}+\text{Mn}+\text{Ni})) \times 10^3$ の結果 (左図：坊主山、右図：問寒別)。棒は各調査区の平均値、エラーバーは標準誤差を示す。

3-4. 全炭素と各分析項目の関係

前述したいくつかの分析結果を用いて解析した結果、土壤中の全炭素濃度との間に関係性があることが示された (図 17~19)。まず、含水率および全窒素濃度は全炭素濃度との間に強い正の相関関係が認められた。反対に $\text{pH}(\text{H}_2\text{O})$ は全炭素濃度の増加に伴い減少する傾向がみられた。また、ニッケル以外の交換態陽イオンも全炭素濃度と正の相関関係が認められた。マグネシウムは坊主山と問寒別で極めてよく似た増加傾向がみられたが、それ以外の元素は調査地で増加率に差がみられた。例えば、問寒別では全炭素濃度増加に伴い、マンガンとカリウムが増加しやすいが、坊主山ではカルシウムが増加しやすいという結果である。交換態ニッケルと交換態ニッケル比はこれらの傾向とは異なり、全炭素濃度が増加すると直ちに 0 付近まで減少するという傾向がみられた。

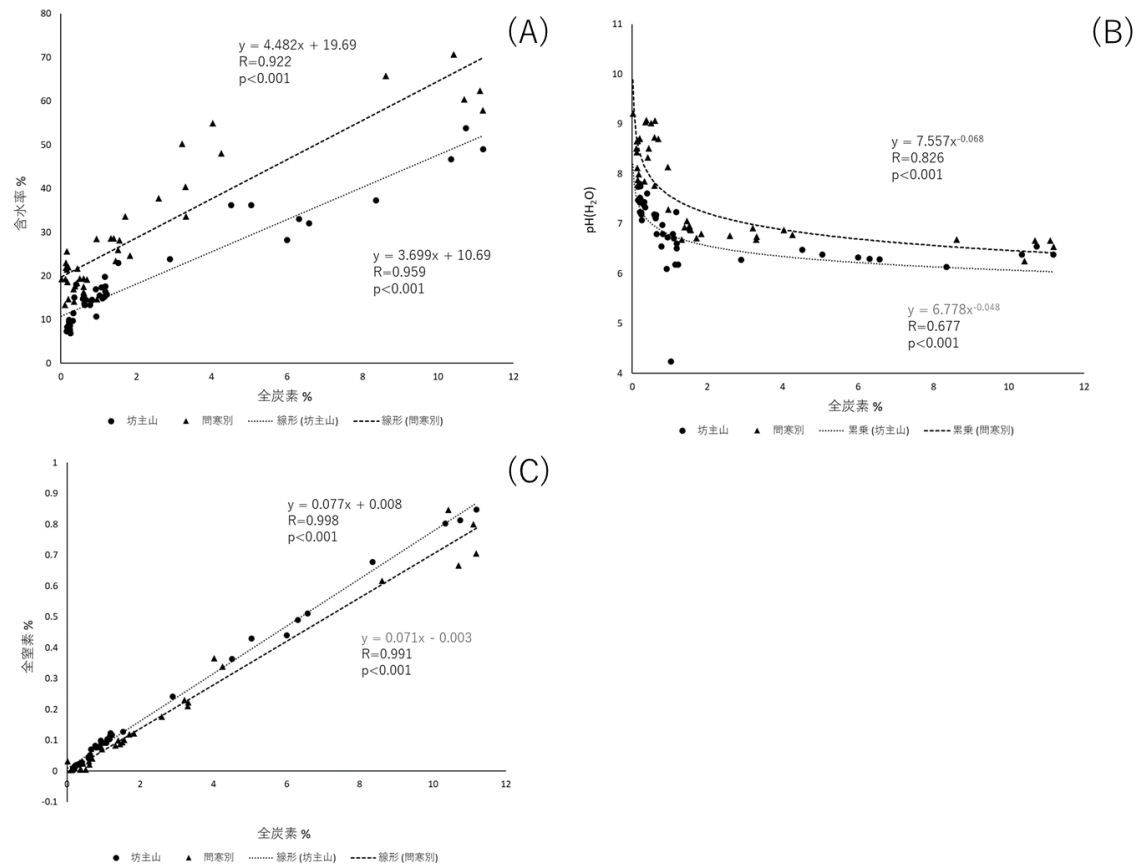


図 17 土壤中全炭素濃度と分析結果の関係：(A) 含水率、(B) pH(H₂O)、(C) 全窒素濃度

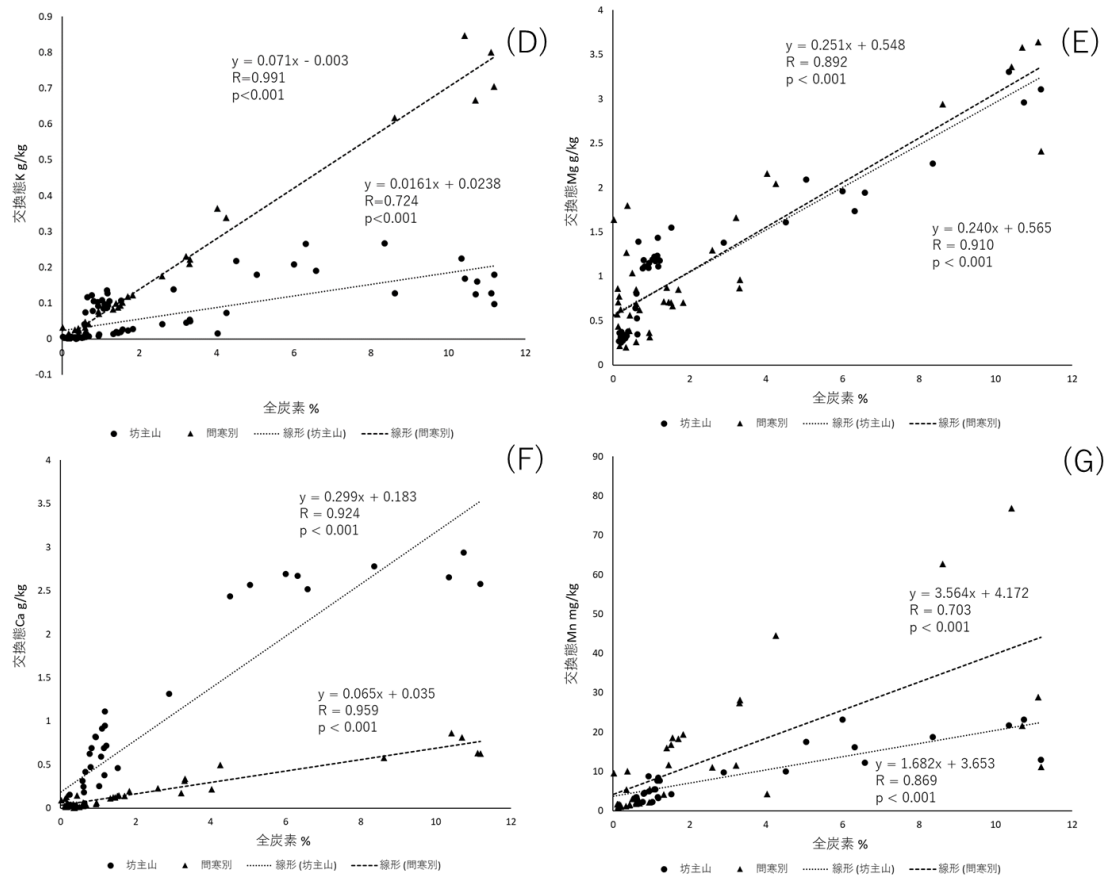


図 18 土壌中全炭素濃度と分析結果の関係：(D) 交換態カリウム、(E) 交換態マグネシウム、(F) 交換態カルシウム、(G) 交換態マンガン

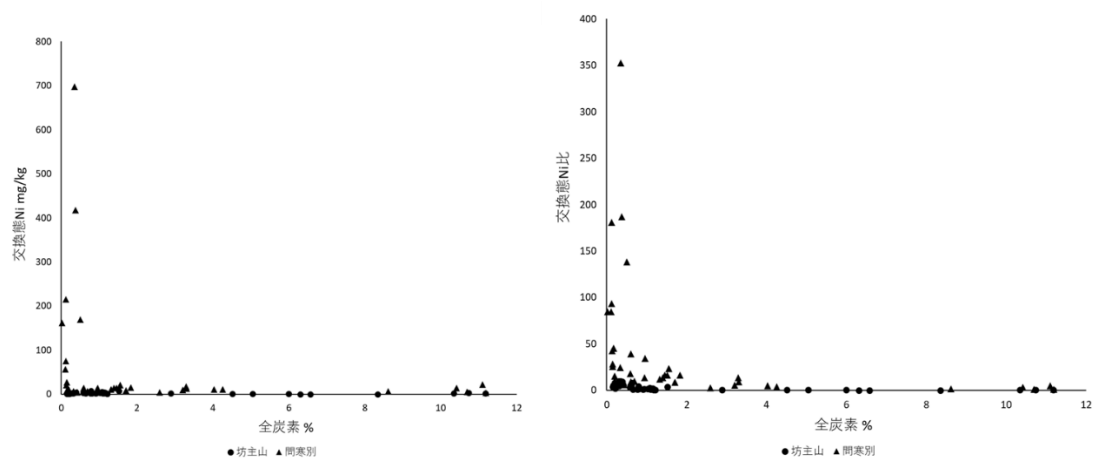


図 19 土壌中全炭素濃度と交換態ニッケル（左図）と交換態ニッケル比（右図）の関係

3-5. 土壌中形態別金属濃度

土壌中金属の形態別分析の結果は、元素や植生により違いがみられた。ニッケルの全濃度は、坊主山森林で低い結果となった（図 20）。坊主山では残渣画分を除くと、露頭では無機結合態の割合が高いが、森林ではより難溶な有機結合態および遊離酸化物吸蔵態のニッケルがわずかに増加していることが分かった。問寒別では露頭では無機結合態ニッケルが多いが、林縁では残渣画分の割合が高い傾向にあった。クロムは、ほとんどの調査区で遊離酸化物吸蔵態画分および残渣画分の難溶な形態で存在しているが、問寒別露頭においては無機結合態画分の割合が増加している（図 21）。マンガンは調査区内で比較したとき、露頭より森林や林縁で交換態や無機結合態などの比較的吸着の弱い画分が割合高いことが分かった（図 22）。特に、問寒別の交換態マンガンはおよそ 7%含有していた。全鉄濃度は調査地や層位による違いは見られなかったが、坊主山の森林で有機結合態および遊離酸化物吸蔵態画分の割合が増加した（図 23）。また、アルミニウムは全量のうち 7~9 割とほとんどが遊離酸化物吸蔵態画分であり、坊主山の森林で最も高濃度であった（図 24）。銅は森林や林縁の土壌で全量が高く、遊離酸化物吸蔵態画分の割合が残渣の次に高いという結果となった（図 25）。亜鉛は調査区間や層位による濃度や割合の傾向がみられず、試料間のばらつき大きく濃度差が出やすい元素であることが分かった（図 26）。

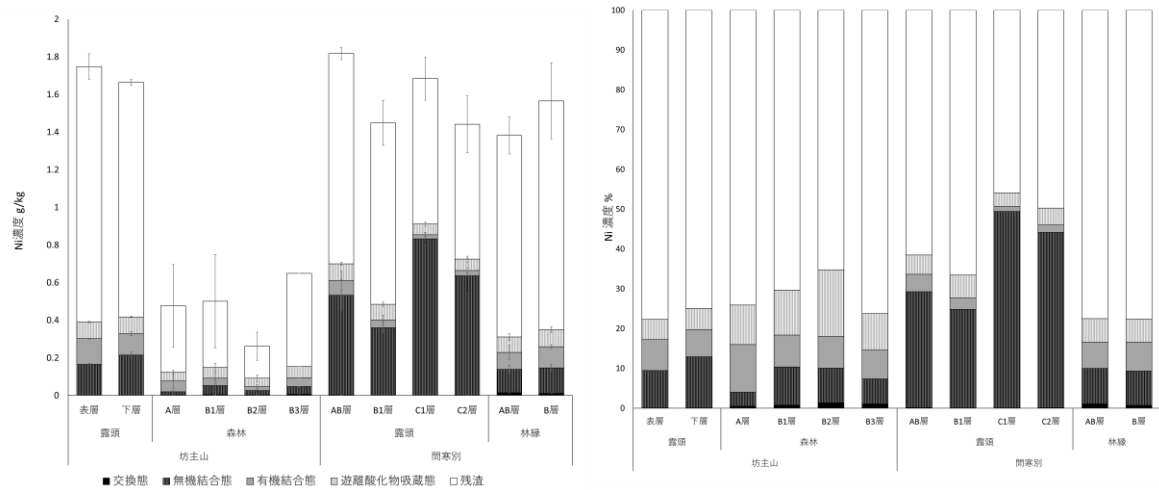


図 20 土壤中ニッケルの形態別濃度 (g/kg) (左図) および形態別割合 (%) (右図)。

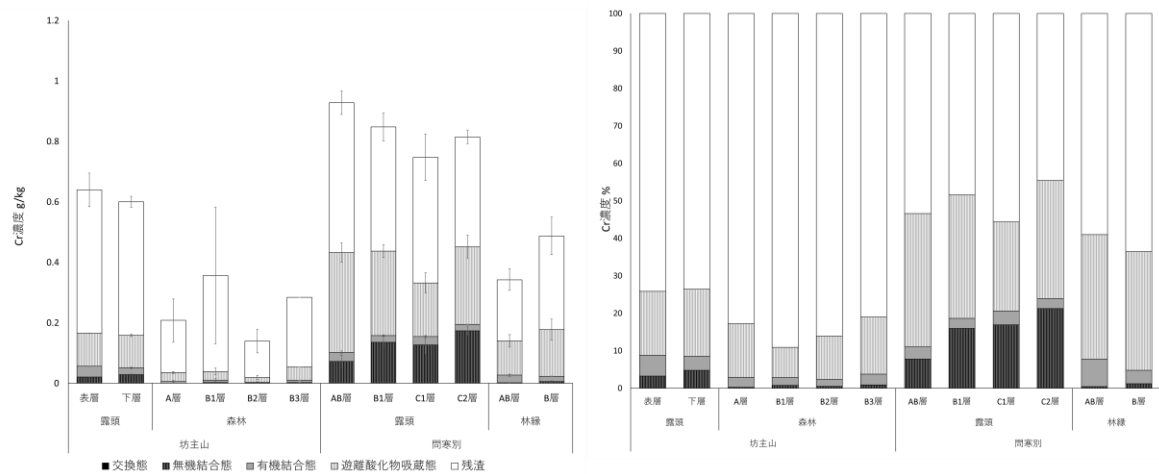


図 21 土壤中クロムの形態別濃度 (g/kg) (左図) および形態別割合 (%) (右図)。

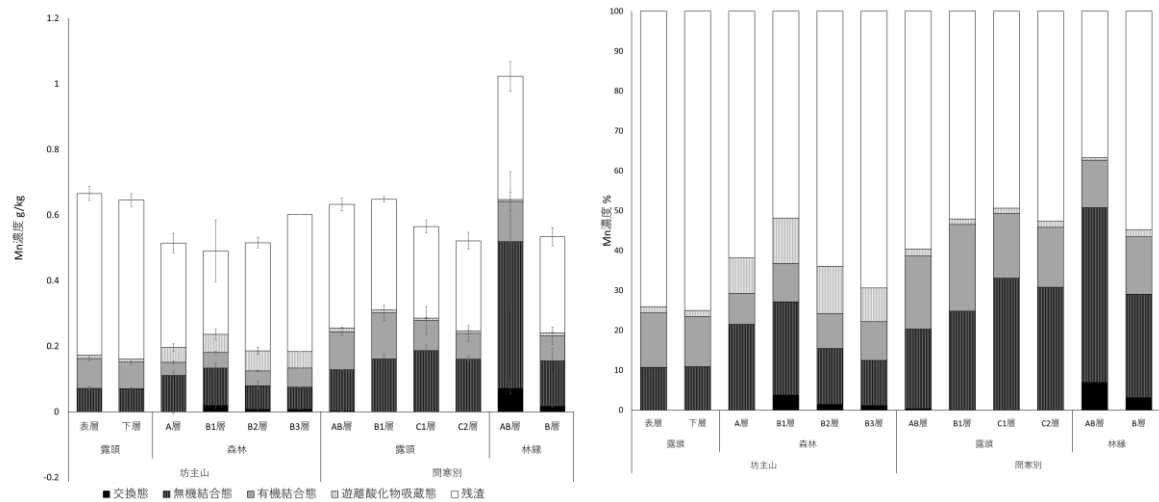


図 22 土壌中マンガンの形態別濃度 (g/kg) (左図) および形態別割合 (%) (右図)。

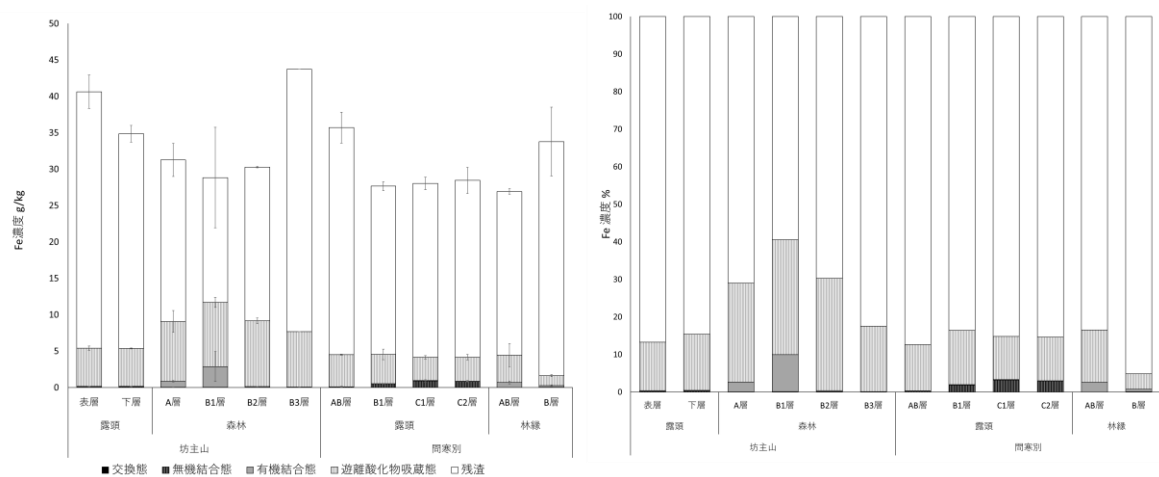


図 23 土壌中铁の形態別濃度 (g/kg) (左図) および形態別割合 (%) (右図)。

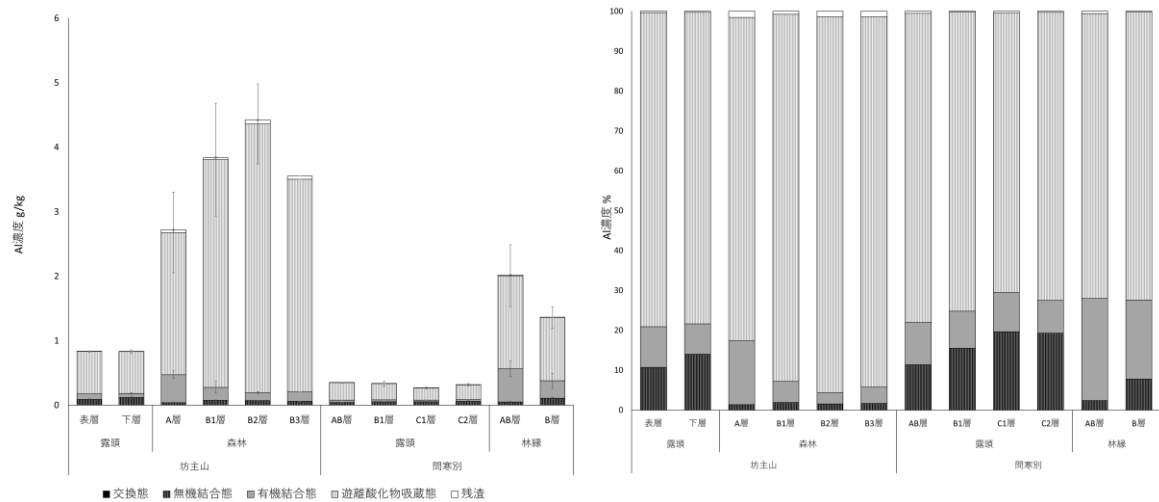


図 24 土壤中アルミニウムの形態別濃度 (g/kg) (左図) および形態別割合 (%) (右図)。

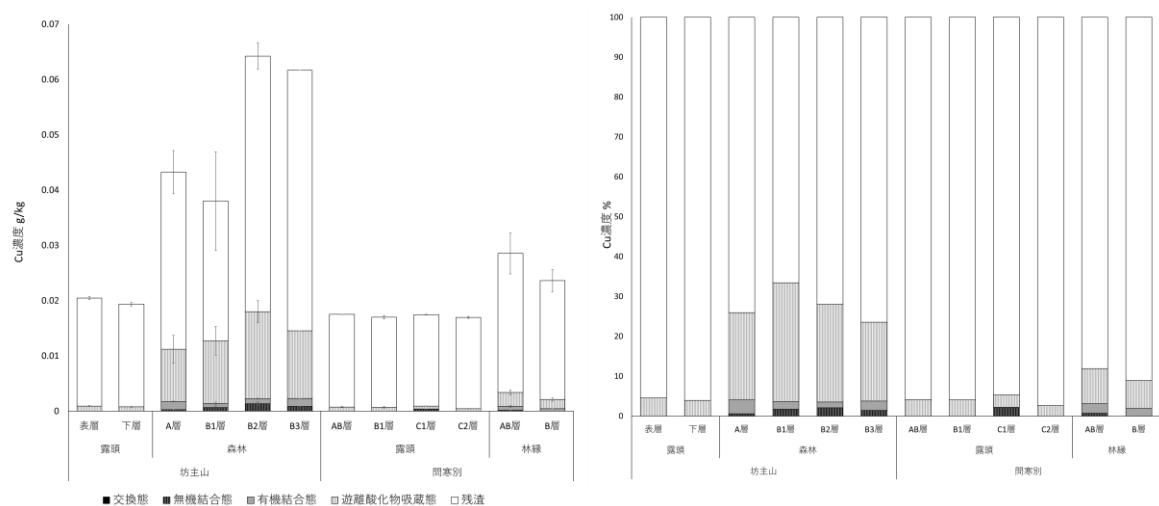


図 25 土壤中銅の形態別濃度 (g/kg) (左図) および形態別割合 (%) (右図)。

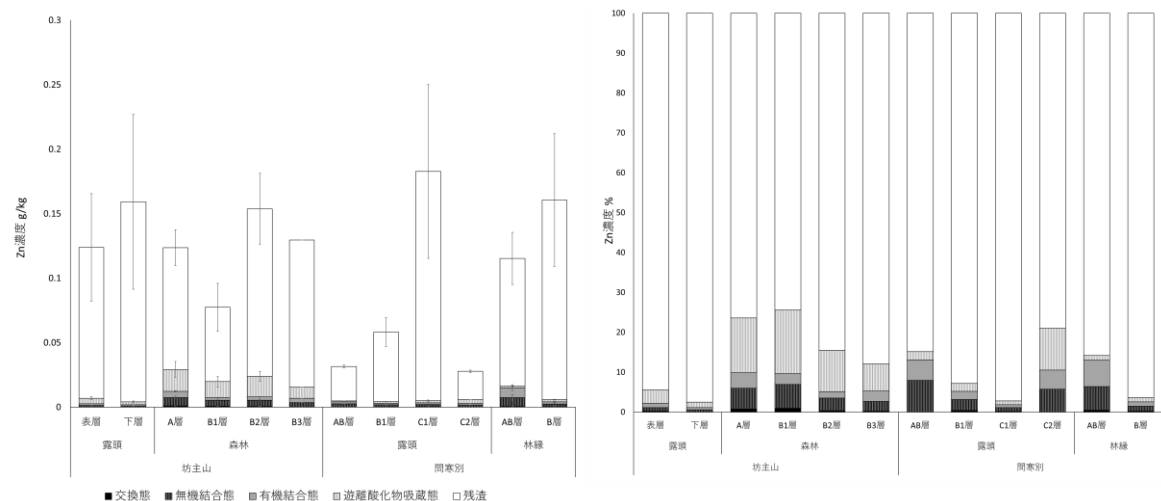


図 26 土壌中亜鉛の形態別濃度 (g/kg) (左図) および形態別割合 (%) (右図)。

4. 考察

本研究の結果から、蛇紋岩地帯に生成されるいくつかの植生間で土壌化学特性に違いがあることが分かった。特に、森林や林縁の高木種や森林性植物が繁茂する土壌の表層では、その差異が顕著であった。これらの違いは土壌中の全炭素濃度、すなわち土壌有機物量にある程度依存する可能性が示唆された。まずは、土壌有機物が蛇紋岩土壌に及ぼした影響について言及していく。蛇紋岩土壌は、排水性が良いと同時に保水力も弱いため土壌はしばしば乾燥にさらされることが知られる (Proctor and Woodell 1975; Kruckeberg 2002; Brady et al. 2005; Rajakaruna et al. 2009)。今回、森林と林縁の土壌では保水性の改善が確認され、これは有機物量との関係も認められた (図 17)。有機物は、土壌に堆積されることで団粒構造を形成し、土壌間隙を増やすことで液相を増加させる働きを持つことが知られており (Hudson 1994)、蛇紋岩土壌においても保水力の改善が起きたものと考えられる。この土壌に含まれる有機物の主な供給源は、お

そらく森林・林縁を構成する高木層からのリターフォールだと考えられる。木本植物のリターは草本植物のそれらと比べリグニンなどの難溶性物質を含むことから、分解されにくく、土壌への有機物蓄積が促進されることが分かっている (Taylor et al. 1989; Chapin et al. 2011)。木本植物中心の森林植生自体が、土壌の水分環境に大きな影響を与えている可能性が示唆される。さらに、この森林の高い植被率が土壌中の根の密度を増加させ、根の呼吸や根からの滲出物が土壌 pH を低下させている可能性がある。土壌酸性化の影響が生物由来であるとする、本来蛇紋岩露頭などでは起きない生物が供給する酸（炭酸や有機酸）による生物学的な風化プロセス (Schlesinger and Bernhardt 2013) により、土壌はさらに作り替えられることになる。また、交換態陽イオン濃度も土壌有機物量との間に正の相関関係が認められた (図 18)。腐植といわれる高分子有機物質は、その構造の末端に負の荷電を有することがあり、これが交換態陽イオンの保持サイト増加の原因の一つであると考えられる (松中 2018)。

さらに、交換態マグネシウムも有機物量の増加に伴い増加していたが、坊主山の森林では Ca/Mg 比の増加も認められた。これは植物による養分の再利用に選択性があり、カルシウムはマグネシウムよりも再利用されやすいという傾向が影響していることが考えられる (Jobbagy and Jackson 2001)。また、蛇紋岩土壌のマグネシウムは溶脱しやすいことが分かっており (Oze et al. 2008)、系外への流出が起りやすいことも関係がある可能性がある。以上のことから、植物の働きにより Ca/Mg 比の上昇の可能性が示唆されたが、坊主山森林の Ca/Mg 比 1 前後という値は、非蛇紋岩土壌と比較し依然として低い (Iwasaki et al. 2017; Gondwe et al. 2019)。また、Loew (1901) は植物の最適な生育のためには、土壌中の交換性 Ca/Mg 比は少なくとも 1.0

以上であるべきであると報告している。しかしながら、十分な有機物量が観察され、高木も存在する問寒別の林縁では Ca/Mg 比の改善が確認されなかった。したがって、これは高木を含む森林や林縁の植物が蛇紋岩土壌の影響を受けた状態で生存し、森林の形成と維持ができることを示唆するものである。

土壌有機物はニッケルなどの重金属の存在形態にも大きく影響を与える。重金属は有機物とキレート結合することにより難溶化することが分かっており、問寒別の表層土壌ではこの形態のニッケル割合が増加した。また、遊離酸化物吸蔵態重金属が森林で増加したが、これは依り代となる遊離酸化物の生成に依存している。鉄およびアルミニウムが代表的な酸化物であるが、どちらも森林と林縁で割合が増加している。遊離酸化物は風化が促進されると生成されることから、森林植生との相互作用により土壌が酸性化し遊離酸化物吸蔵態画分の難溶性重金属の量が増加したことが考えられる。根密度の高い森林の地下における生物学的風化作用による土壌生成が、蛇紋岩土壌の重金属を無毒化する可能性が示唆される。

以上のことから、有機物堆積による蛇紋岩毒性の緩和、非蛇紋岩地帯の植物が生育可能になることによる植被率の増加、それに伴う木本植物の侵入、植生からの影響による土壌生成作用によるさらなる無毒化といった過程が蛇紋岩土壌地帯においても森林形成を可能にしていることが示唆される。しかしながら、これは長い時間をかけて有機物が安定的に堆積することがはじまりである。前述した通り、蛇紋岩地帯は非常に脆弱で地すべりなどの問題が起こりやすい環境でもある。地形の安定性は、基盤の質だけでなく、土壌の間隙水圧や斜面のせん断抵抗など、様々な要因が関係していることが分かっている (Anderson and Richards 1987)。地形が崩

落するサイクルが短い蛇紋岩地帯に森林が形成される条件を知るためには、安定的な蛇紋岩の地盤がどのようなものを調べる必要があり、今後もさらなる研究が求められる。

総括

本研究は、北海道の蛇紋岩地帯を対象にそこで生成されうる土壌の多様性を検討することを目的とした。1章では、まずその大枠となる研究背景について述べた。蛇紋岩地帯に生成される土壌の特性は母材の影響を化学的にも物理的にも色濃く受けており、周辺の地質帯と比較し特殊な稟性をもつとされる。それらは、重金属、特にニッケルの毒性、必須栄養素の欠乏、偏った塩基バランス、過度の乾燥、不安定な地形保持能など植物に対して非常に不利なものであることも分かっている。しかしながら、土壌生成に係る複雑な過程に関して配慮された蛇紋岩土壌の特性はあまり知られていない。そこで本研究は、現存する蛇紋岩土壌が多様な特性をもつ可能性に着目し3つの研究を展開することとした。

2章においては、特に蛇紋岩に多量に含まれる複数の金属が土壌へと変化する際の存在形態に着目した。蛇紋岩の特殊な植物相を生成する要因の一つである重金属が現在どのような形態で存在しているのか、これから生態系内でどのような移動をするのか、また植物利用可能性に違いがあるのかなどを知ることを目的とし、北海道の蛇紋岩地帯複数個所で岩石と土壌の金属化学特性を比較検討した。結果から、岩石と土壌のいくつかの金属全濃度を比較するとほとんどの試料で金属類の集積は認められなかった。それに対し、マグネシウムは増減が比較的少なかったことから、採取された露頭の土壌は元素溶脱が未だ進行中の風化が進んでいない土壌であることが示唆された。また、調査地ごとに土壌中金属形態に違いがみられたが、これは土層の多さに起因する可能性が考えられた。蛇紋岩の露頭は物理的に脆弱であり、崩落による地形

の変化が起こりやすい。風化や土壌生成の進度が浅いうちに崩落した土壌が堆積した調査地で採取された土壌試料の金属形態は遊離しやすいものが多かったことから、土壌の厚みが金属動態に影響を与えている可能性が示唆された。これらのことから、地形の安定性が蛇紋岩土壌における金属の生物利用可能性に大きく寄与していることが考えられた。

次に 3 章において、蛇紋岩地帯の露頭に生育する固有植物を含めた 13 種の植物が蛇紋岩に対する耐性戦略を明らかにすることを目的とし、土壌－植物間における元素移動を調べた。結果から、劣悪な蛇紋岩土壌に生育する植物のほとんどが、その土壌特性を植物体に反映していないことが分かった。植物は少ない養分を積極的に獲得し、活性の強い地上部で利用していることに対し、毒性あるニッケルは吸収や地上部への転流を抑制している可能性が示唆された。これらのことから、蛇紋岩地帯の露頭の植物相を形成する植物は固有性に関わらず蛇紋岩土壌の不利な特性を回避することで生育を可能にしていることが分かった。すなわち、耐性を持たない非蛇紋岩地帯の植物は「露頭」においての繁茂が困難であることが予想された。

最後の 4 章では、蛇紋岩地帯に広がる特殊な植生としての露頭とその周辺に広がる一見して普遍的な森林の土壌を比較することで植生形成と土壌生成の関係を明らかにすることを試みた。固有植物などが生育する蛇紋岩露頭と土壌や植物に対する影響はどのように異なるのか、同じ地盤から全く異なる景観が形成、維持されるメカニズムはどのようなのかを知ることを目的として研究を行った。結果から、蛇紋岩地帯の森林土壌は表層ほど蛇紋岩の特性（貧栄養、高割合の植物利用可能な重金属、乾燥、低 Ca/Mg 比）が緩和されていることが分かった。これらは土壌中の有機物含有量と密接な関係があることが示唆され、森林の形成には腐植の堆積が

必須である可能性が考えられた。さらに、森林の土壌には風化産物である遊離酸化物に吸蔵されている難溶重金属が高い割合で存在しており、露頭とは異なる過程で土壌生成が進行していることが分かった。これらのことから、蛇紋岩地帯においても有機物の安定的な堆積による蛇紋岩毒性の緩和、非蛇紋岩耐性植物の侵入と繁茂による被植率の増加や高木層の形成、植生からの影響による土壌生成作用の変化、土壌のさらなる無毒化というサイクルが成立することで森林形成を可能にしていることが示唆された。

以上のことから、蛇紋岩地帯という特殊な地質帯であっても、土壌生成に係る様々な要因によりその性質は多様化することが分かった。土壌から植物への養分移動、すなわち非生物から生物への元素動態は選択的に蛇紋岩の要素を排除する傾向が強く、また蛇紋岩生態系では安定的な地盤であれば長期間の物質循環を通じて徐々に蛇紋岩の特徴が希薄になっていくことが考えられる。その一方で、蛇紋岩地帯における露頭のような特殊な景観は古くから世界中に確認され、今もなお様々な地域で維持され続けている。これは、蛇紋岩地帯の物理的脆弱性により時間をかけた土壌生成がしばしば阻害されている可能性が考えられ、不安定な地形保持能が希少な蛇紋岩植物相を支持する要因であることが示唆される。このように本研究では、蛇紋岩生態系はある特異性を有した一括りの生態系ではなく、特異性が変異しつつある動的な生態系であり、その時間軸上で様々な特徴を表すことが示された。今後、そうした蛇紋岩生態系の動的变化のメカニズムがより詳しく明らかになることで、蛇紋岩地帯の理解や保全が一層深まるものと期待される。

謝辞

本研究を遂行するにあたり、長きに渡りあたたかいご指導賜りました酪農学園大学大学院生態系物質循環研究室 保原達教授に心より御礼申し上げます。副査として水質化学研究室 中谷暢丈教授には論文の添削や日頃適切なご助言賜りましたこと深く感謝いたします。環境植物学研究室 松山周平准教授も副査としてご指導を頂き、また投稿論文作成時に多大なるご助力賜りましたこと深謝の意を表します。北海道大学 環境科学院 小林真 准教授および北方生物圏フィールド科学センター 天塩研究林の皆様には安全で円滑なフィールドワークにご協力賜りましたこと厚く御礼申し上げます。北邦野草園 園長 堀江健二 博士および酪農学園大学元教授 水野直治 博士には研究者として若輩者の私に熱心な調査や化学分析に関しましてご指導と激励をくださいましたこと心より感謝いたします。お忙しい中、化学分析にご協力賜りました土壤環境学研究室 澤本卓治 教授および作物栄養学研究室 小八重善裕 准教授に誠意を表します。また、環境共生学類助手 金子命 博士および生態系物質循環研究室の皆様による日頃のサポートに助けられ研究を無事に遂行することができました。感謝申し上げます。

引用文献

- Aerts, R., & Chapin III, F. S. (1999). The mineral nutrition of wild plants revisited: A re-evaluation of processes and patterns. *Advances in Ecological Research*, 30, 1-67.
- Alexander, E. B., Coleman, R. G., Keeler-Wolfe, T., & Harrison, S. P. (2007). *Serpentine geoecology of western North America: geology, soils, and vegetation*. Oxford University Press, USA.
- Anacker, B. L. (2014). The nature of serpentine endemism. *American Journal of Botany*, 101(2), 219-224.
- Anderson, M. G., & Richards, K. S. (Eds.). (1987). *Slope stability: Geotechnical engineering and geomorphology*. John Wiley & Sons.
- Baker, A. J. M., & Brooks, R. R. (1989). Terrestrial higher plants which hyperaccumulate metallic elements. A review of their distribution, ecology and phytochemistry. *Biorecovery*, 1(2), 81-126.
- Baker, A. J. M., Proctor, J., & Reeves, R. D. (1992). *The Vegetation of Ultramafic (Serpentine) Soils*. Andover, Hampshire, UK: Intercept.
- Baumeister, J. L., Hausrath, E. M., Olsen, A. A., Tschauner, O., Adcock, C. T., & Metcalf, R. V. (2015). Biogeochemical weathering of serpentinites: An examination of incipient dissolution affecting serpentine soil formation. *Applied Geochemistry*, 54, 74-84.
- Brady, K. U., Kruckeberg, A. R., & Bradshaw Jr, H. D. (2005). Evolutionary ecology of plant adaptation to serpentine soils. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 36, 243-266.

- Brooks, R. R., Lee, J., Reeves, R. D., & Jaffré, T. (1977). Detection of nickeliferous rocks by analysis of herbarium specimens of indicator plants. *Journal of Geochemical Exploration*, 7, 49-57.
- Brooks, R. R. (1987). *Serpentine and its vegetation: A multidisciplinary approach*. Dioscorides press.
- Burt, R., Fillmore, M., Wilson, M. A., Gross, E. R., Langridge, R. W., & Lammers, D. A. (2001). Soil properties of selected pedons on ultramafic rocks in Klamath Mountains, Oregon. *Communications in Soil Science and Plant Analysis*, 32(13-14), 2145-2175.
- Burt, R., Wilson, M. A., Mays, M. D., & Lee, C. W. (2003). Major and trace elements of selected pedons in the USA. *Journal of Environmental Quality*, 32(6), 2109-2121.
- Casey, W. H., & Westrich, H. R. (1992). Control of dissolution rates of orthosilicate minerals by divalent metal–oxygen bonds. *Nature*, 355(6356), 157-159.
- Chapin III, F. S., Matson, P. A., Mooney, H. A., & Vitousek, P. M. (2002). Principles of terrestrial ecosystem ecology. Springer.
- Deschamps, F., Godard, M., Guillot, S., & Hattori, K. (2013). Geochemistry of subduction zone serpentinites: A review. *Lithos*, 178, 96-127.
- Eab, K. H., Likitlersuang, S., & Takahashi, A. (2015). Laboratory and modelling investigation of root-reinforced system for slope stabilisation. *Soils and Foundations*, 55(5), 1270-1281.
- Ehrenfeld, J. G., Ravit, B., & Elgersma, K. (2005). Feedback in the plant-soil system. *Annual Review of Environment and Resources*, 30, 75-115.
- Freestone, A. L., & Inouye, B. D. (2006). Dispersal limitation and environmental heterogeneity shape

- scale-dependent diversity patterns in plant communities. *Ecology*, 87(10), 2425-2432.
- Galey, M. L., van der Ent, A., Iqbal, M. C. M., & Rajakaruna, N. (2017). Ultramafic geoecology of South and Southeast Asia. *Botanical Studies*, 58(1), 1-28.
- Garnier, J., Quantin, C., Guimarães, E., Garg, V. K., Martins, E. S., & Becquer, T. (2009). Understanding the genesis of ultramafic soils and catena dynamics in Niquelândia, Brazil. *Geoderma*, 151(3/4), 204-214.
- Ghaderian, S. M., & Baker, A. J. M. (2007). Geobotanical and biogeochemical reconnaissance of the ultramafics of Central Iran. *Journal of Geochemical Exploration*, 92(1), 34-42.
- Gondwe, R. L., Kinoshita, R., Aiuchi, D., Suminoe, T., Palta, J., & Tani, M. (2019). Influence of slope direction on soil properties and potato yield potential in hilly upland fields of Hokkaido. *Pedologist*, 63(2), 61-72.
- Guillot, S., & Hattori, K. (2013). Serpentinites: Essential roles in geodynamics, arc volcanism, sustainable development, and the origin of life. *Elements*, 9(2), 95-98.
- Harrison, S. (1997). How natural habitat patchiness affects the distribution of diversity in Californian serpentine chaparral. *Ecology*, 78(6), 1898-1906.
- Harrison, S. (1999). Local and regional diversity in a patchy landscape: Native, alien, and endemic herbs on serpentine. *Ecology*, 80(1), 70-80.
- Harrison, S., & Inouye, B. D. (2002). High β diversity in the flora of Californian serpentine 'islands'. *Biodiversity and Conservation*, 11(10), 1869-1876.

Harrison, S., & Rajakaruna, N. (Eds.). (2011). *Serpentine: The evolution and ecology of a model system*.

Univ of California Press.

平内健一, 片山郁夫. (2015). 蛇紋岩の力学的性質とそのテクトニックな意義. *地学雑誌*, 124(3), 371-396.

堀江健二. (2002) 北海道・超塩基性岩植物の化学的特性に関する研究. *酪農学園大学紀要 自然科学編*, 26 (2), 261-264.

磯崎行雄, 丸山茂徳, 青木一勝, 中間隆晃, 宮下敦, 大藤茂. (2010). 日本列島の地体構造区分再訪—太平洋型 (都城型) 造山帯構成单元および境界の分類・定義—. *地学雑誌*, 119(6), 999-1053.

Hudson, B. D. (1994). Soil organic matter and available water capacity. *Journal of Soil and Water Conservation*, 49(2), 189-194.

Isnard, S., L'huillier, L., Rigault, F., & Jaffré, T. (2016). How did the ultramafic soils shape the flora of the New Caledonian hotspot? *Plant and Soil*, 403(1), 53-76.

Iwasaki, S., Endo, Y., & Hatano, R. (2017). The effect of organic matter application on carbon sequestration and soil fertility in upland fields of different types of Andosols. *Soil Science and Plant Nutrition*, 63(2), 200-220.

Jobbagy, E. G., & Jackson, R. B. (2001). The distribution of soil nutrients with depth: global patterns and the imprint of plants. *Biogeochemistry*, 53(1), 51-77.

Kay, K. M., Ward, K. L., Watt, L. R., & Schemske, D. W. (2011). Plant speciation. In Harrison, S. &

- Rajakaruna, N. (eds.) *Serpentine: the evolution and ecology of a model system*, p. 71-95.
University of California Press.
- Kazakou, E., Dimitrakopoulos, P. G., Baker, A. J. M., Reeves, R. D., & Troumbis, A. Y. (2008).
Hypotheses, mechanisms and trade-offs of tolerance and adaptation to serpentine soils: From
species to ecosystem level. *Biological Reviews*, 83(4), 495-508.
- Krám, P., Oulehle, F., Štědrá, V., Hruška, J., Shanley, J. B., Minocha, R., & Traister, E. (2009).
Geoecology of a forest watershed underlain by serpentine in central Europe. *Northeastern
Naturalist*, 16(sp5), 309-328.
- Kruckeberg, A. R. (1985). *California serpentes: Flora, vegetation, geology, soils, and management
problems*. University of California Press.
- Kruckeberg, A. R. (1986). An essay: The stimulus of unusual geologies for plant speciation. *Systematic
Botany*, 11(3), 455-463.
- Kruckeberg, A. R. (2004). *Geology and plant life: The effects of landforms and rock types on plants*.
University of Washington Press.
- 久保井徹. (1989). 植物における有害元素間の相互作用. *日本土壌肥科学雑誌*, 60(3), 246-256.
- Lee, B. D., Graham, R. C., Laurent, T. E., Amrhein, C., & Creasy, R. M. (2001). Spatial distributions of
soil chemical conditions in a serpentinic wetland and surrounding landscape. *Soil Science
Society of America Journal*, 65(4), 1183-1196.
- Loew, O. (1901). *The Relation of Lime and Magnesia to Plant Growth: I. Liming of Soils from a*

Physiological Standpoint (No. 1). US Government Printing Office.

松中照夫. (2018). *土壌学の基礎：生成・機能・肥沃度・環境*. 農山漁村文化協会

McGahan, D. G., Southard, R. J., & Claassen, V. P. (2008). Tectonic inclusions in serpentinite landscapes contribute plant nutrient calcium. *Soil Science Society of America Journal*, 72(3), 838-847.

McGahan, D. G., Southard, R. J., & Claassen, V. P. (2009). Plant-available calcium varies widely in soils on serpentinite landscapes. *Soil Science Society of America Journal*, 73(6), 2087-2095.

水野直治, 水野隆文. (2018). 蛇紋岩質土壌地帯のイネとエンバクのニッケル過剰障害. *農業および園芸*, 93(3), 202-211.

水野直治, 堀江健二, 野坂志朗. (2000). 穂別町坊主山における超塩基性岩, 土壌および超塩基性岩特生植物の化学的特性. *日本土壌肥科学雑誌*, 71(6), 816-825.

水野直治, 堀江健二, 水野隆文, 野坂志朗. (2001). 超ニッケル集積植物 "タカネグンバイ *Thlaspi japonicum*" の化学組成とニッケル化合物の結晶. *日本土壌肥科学雑誌*, 72(4), 529-534.

Mizuno, T., & Kiriata, Y. (2015). Elemental composition of plants from the serpentine soil of Sugashima Island, Japan. *Australian Journal of Botany*, 63(4), 252-260.

Moritsuka, N., Yanai, J., Fujii, A., Sano, S., & Kosaki, T. (2003). Evaluation of readily available nonexchangeable potassium in soil by sequential extractions with 0.01 molar hydrochloric acid. *Soil Science and Plant Nutrition*, 49(4), 631-639.

村田源. (1980). 北海道勇払郡坊主山蛇紋岩崩壊地の植物相. *植物分類, 地理*, 31(1-3), 79-81.

- Nishida, S., Aisu, A., & Mizuno, T. (2012). Induction of IRT1 by the nickel-induced iron-deficient response in Arabidopsis. *Plant Signaling and Behavior*, 7(3), 329-331.
- O'Dell, R. E., James, J. J., & Richards, J. H. (2006). Congeneric serpentine and nonserpentine shrubs differ more in leaf Ca: Mg than in tolerance of low N, low P, or heavy metals. *Plant and Soil*, 280(1), 49-64.
- O'Dell, R. E., & Rajakaruna, N. (2011). Intraspecific variation, adaptation, and evolution. In Harrison, S. & Rajakaruna, N. (eds.) *Serpentine: the evolution and ecology of a model system*, p. 97-137. University of California Press.
- O'Hanley, D. S. (1996). *Serpentinities: records of tectonic and petrological history*. Oxford University Press
- Oze, C., Bird, D. K., & Fendorf, S. (2007). Genesis of hexavalent chromium from natural sources in soil and groundwater. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 104(16), 6544-6549.
- Oze, C., Skinner, C., Schroth, A. W., & Coleman, R. G. (2008). Growing up green on serpentine soils: Biogeochemistry of serpentine vegetation in the Central Coast Range of California. *Applied Geochemistry*, 23(12), 3391-3403.
- Palm, E. R., & Van Volkenburgh, E. (2014). Physiological adaptations of plants to serpentine soils. In Rajakaruna, N., Boyd, R. S., Harris, T. B. (eds.) *Plant ecology and evolution in harsh environments*, p.129-148. Nova Science Publishers.
- Post, A., & Tullis, J. (1998). The rate of water penetration in experimentally deformed quartzite: implications for hydrolytic weakening. *Tectonophysics*, 295(1-2), 117-137.

- Proctor, J. (1999). Toxins, nutrient shortages and droughts: the serpentine challenge. *Trends in Ecology and Evolution*, 14(9), 334-335.
- Proctor, J., & Woodell, S. R. (1975). The ecology of serpentine soils. *Advances in Ecological Research*, 9, 255-366.
- Rajakaruna, N., & Baker, A. J. (2004). Serpentine: a model habitat for botanical research in Sri Lanka. *Ceylon Journal of Science*, 32, 1-19.
- Rajakaruna, N., Harris, T. B., & Alexander, E. B. (2009). Serpentine geoecology of eastern North America: a review. *Rhodora*, 111(945), 21-108.
- Rajapaksha, A. U., Vithanage, M., Ok, Y. S., & Oze, C. (2013). Cr (VI) formation related to Cr (III)-muscovite and birnessite interactions in ultramafic environments. *Environmental Science & Technology*, 47(17), 9722-9729.
- Rajapaksha, A. U., Vithanage, M., Oze, C., Bandara, W. M. A. T., & Weerasooriya, R. (2012). Nickel and manganese release in serpentine soil from the Ussangoda Ultramafic Complex, Sri Lanka. *Geoderma*, 189, 1-9.
- Reeves, R. D. (2003). Tropical hyperaccumulators of metals and their potential for phytoextraction. *Plant and soil*, 249, 57-65.
- Reeves, R. D., Baker, A. J. M., Becquer, T., Echevarria, G., & Miranda, Z. J. G. (2007). The flora and biogeochemistry of the ultramafic soils of Goiás state, Brazil. *Plant and Soil*, 293, 107-119.
- Roberts, B. A., & Proctor, J. (Eds.). (2012). *The ecology of areas with serpentinized rocks: a world*

view (Vol. 17). Springer Science & Business Media.

定本裕明, 飯村康二, 本名俊正, & 山本定博. (1994). 土壤中重金属の形態分別法の検討. *日本*

土壌肥科学雑誌, 65(6), 645-653.

佐藤努. (2001). 粘土の特性と利用. *粘土科学*, 41(1), 26-33.

Schlesinger, W. H., & Bernhardt, E. S. (2013). *Biogeochemistry: An analysis of global change*.

Academic press.

Springer, Y. P., Hardcastle, B. A., & Gilbert, G. S. (2007). Soil calcium and plant disease in serpentine

ecosystems: a test of the pathogen refuge hypothesis. *Oecologia*, 151(1), 10-21.

Strauss, S. Y., & Cacho, N. I. (2013). Nowhere to run, nowhere to hide: the importance of enemies and

apparency in adaptation to harsh soil environments. *The American Naturalist*, 182(1), E1-E14.

須田碧海, 牧野知之. (2015). 土壌における Mn/Fe 酸化物と重金属との関係. *日本土壌肥科学*

雑誌, 86(4), 324-331.

Susaya, J. P., Kim, K. H., Asio, V. B., Chen, Z. S., & Navarrete, I. (2010). Quantifying nickel in soils

and plants in an ultramafic area in Philippines. *Environmental Monitoring and*

Assessment, 167(1), 505-514.

Takeda, A., Kimura, K., & Yamasaki, S. I. (2004). Analysis of 57 elements in Japanese soils, with special

reference to soil group and agricultural use. *Geoderma*, 119(3-4), 291-307.

Taylor, B. R., Parkinson, D., & Parsons, W. F. (1989). Nitrogen and lignin content as predictors of litter

decay rates: a microcosm test. *Ecology*, 70(1), 97-104.

- Teptina, A., Paukov, A., & Rajakaruna, N. (2018). Ultramafic vegetation and soils in the circumboreal region of the Northern Hemisphere. *Ecological Research*, 33(3), 609-628.
- Thorne, J. H., Huber, P. R., & Harrison, S. P. (2011). Systematic conservation planning. In Harrison, S. & Rajakaruna, N. (eds.) *Serpentine: the evolution and ecology of a model system*, p. 309-328. University of California Press.
- Ulven, O. I., Beinlich, A., Hövelmann, J., Austrheim, H., & Jamtveit, B. (2017). Subarctic physicochemical weathering of serpentized peridotite. *Earth and Planetary Science Letters*, 468, 11-26.
- Van der Ent, A. J. M. M. J., Baker, A. J. M., Van Balgooy, M. M. J., & Tjoa, A. (2013a). Ultramafic nickel laterites in Indonesia (Sulawesi, Halmahera): mining, nickel hyperaccumulators and opportunities for phytomining. *Journal of Geochemical Exploration*, 128, 72-79.
- Van der Ent, A., Baker, A. J., Reeves, R. D., Pollard, A. J., & Schat, H. (2013b). Hyperaccumulators of metal and metalloid trace elements: facts and fiction. *Plant and Soil*, 362(1), 319-334.
- Van Der Ent, A., Jaffré, T., L'Huillier, L., Gibson, N., & Reeves, R. D. (2015). The flora of ultramafic soils in the Australia–Pacific Region: state of knowledge and research priorities. *Australian Journal of Botany*, 63(4), 173-190.
- Vithanage, M., Kumarathilaka, P., Oze, C., Karunatilake, S., Seneviratne, M., Hseu, Z. Y., Gunarathne, V., Dassanaake, M., Ok, Y. S. & Rinklebe, J. (2019). Occurrence and cycling of trace elements in ultramafic soils and their impacts on human health: A critical review. *Environment*

International, 131, 104974.

和田信一郎. (2010). 土壌中における重金属類の動態. *地球環境*, 15(1), 15-21.

Westoby, M., Falster, D. S., Moles, A. T., Vesk, P. A., & Wright, I. J. (2002). Plant ecological strategies: some leading dimensions of variation between species. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 33, 125-159.

Whittaker, R. H. (1954). The ecology of serpentine soils. *Ecology*, 35(2), 258-288.

Yokoo, T., Kobayashi, S., Oginuma, K., Fujikawa, K., Mitsui, Y., Ikeda, H., & Setoguchi, H. (2009). Genetic structure among and within populations of the serpentine endemic *Heteropappus hispidus* ssp. *leptocladus* (Compositae). *Biochemical Systematics and Ecology*, 37(4), 275-284.

横田公忠, 矢田部龍一, 八木則男. (1998). 蛇紋岩地すべりに対する鉱物学的一考察. *地すべり*, 35(3), 15-23_1.

横田公忠, 矢田部龍一, 八木則男, & 夕部雅丈. (1999). 蛇紋岩地すべりの素因としての蛇紋岩の風化特性に関する検討. *地すべり*, 36(2), 32-38_1.