

湯檜曾川における3種のヤナギ科樹種の実生定着過程

指村奈穂子*¹・井出雄二*¹

Seedling establishment process of three Salicaceae species along the Yubiso River

Naoko SASHIMURA*¹ and Yuji IDE*¹

I. はじめに

ヤナギ科植物は水辺林において優占し、系統的にも生態的にも似通った数種が共存する (NIYAMA, 1990)。そうした共存は、水辺域における環境の異質性と、ヤナギ科樹種間の生活史特性の差によって可能とされている (NIYAMA, 1990)。前者に関する要因として、時間的に変化する水文環境と、空間的な位置によって異なる立地環境とが挙げられる。また、後者に関しては、種子の大きさ、種子散布のタイミング、実生の成長など、実生定着過程の生活史特性が特に重要である (NIYAMA, 1990)。

水文環境としては水位変動が植物の生育に大きな影響を与える。ヤナギ科樹種の多くは春先に種子を散布、発芽させるが、夏の乾燥によって死亡する実生が多く (JOHNSON, 2000; SHAFROTH *et al.*, 2002)、この水分の不足による影響はヤナギ属とポプラ属では異なる (AMLIN and ROOD, 2002)。また、増水時には洪水攪乱が植物に物理的影響を与えることも知られており、洪水による土砂の侵食や堆積によって、多くの実生が死亡、流失し (JOHNSON, 2000; LEVINE and STROMBERG, 2001)、埋積に対する耐性は属によって異なる (LEVINE and STROMBERG, 2001)。立地環境条件としては、土壤水分が重要である。土壤水分が豊富な立地では実生がよく生残すること (SACCHI and PRICE, 1992; ORIANS *et al.*, 1999)、土壤粒径が細かく水分を保持しやすい立地では、乾燥を免れて生残できることが知られている (GAGE and COOPER, 2004)。

ところで、群馬県湯檜曾川流域には、それぞれ生活史特性が異なる3種のヤナギ科樹種、ユビソヤナギ (*Salix hukaoana*)、オノエヤナギ (*Salix sachalinensis*)、オオバヤナギ (*Toisusu urbaniana*) が共存している。オノエヤナギは成長と繁殖開始が早く、寿命が短いのに対し、オオバヤナギは成長と繁殖開始が遅く、寿命が長く、ユビソヤナギはその中間的な特性を持っている (坂・井出, 2004)。3種は、分布特性にも違いがあり、オノエヤナギは全国の河川上流部から下流部まで広く分布するのに対して、オオバヤナギは東日本の河川上流部の谷帯に分布し (石川, 1982)、ユビソヤナギは、関東、東北の6か所の河川上流部の比較的広い氾濫原に隔離分布している (KIMURA, 1974; 竹原・内藤, 1986; 竹原, 1995; 坂・井出, 2005; 鈴木・菊地, 2006)。特に、ユビソヤナギは分布に限られ、かつ環境改変の著しい河川上流の限られた環境に生育するため、絶滅危惧IB類に指定されており (環境省自然保護局野生生物課, 2002)、その個体群維持は保全上重要である。

*¹ 東京大学大学院農学生命科学研究科
Graduate School of Agricultural and Life Sciences, The University of Tokyo

そこで本研究では、群馬県湯檜曾川流域におけるこれら3種のヤナギ科樹種の実生の消長に、水位変動と立地環境がどのように影響するかを調べ、それぞれの実生定着過程における生活史特性と併せて、時空間スケールにおける3種の共存機構を論じた。そして、これらの結果に基づいてユビソヤナギの個体群が維持されるために必要な環境について検討した。

II. 調査地と方法

1. 調査地

調査地は、群馬県水上町を流れる湯檜曾川の上流、マチガ沢出合付近から幽の沢出合付近までの約1km（標高約730～750m）の、人為攪乱がほとんど見られない区間に設定した（図-1）。地形的には河川拡幅部の氾濫原に位置し、平均河床勾配は約3%である。

湯檜曾川は、利根川水系の上流域に位置する一支流であり、朝日岳（1945m）を源として、群馬、新潟の県境に位置する谷川連峰を右岸として流れ、水上町湯原付近で利根川本流に合流する（図-1）。谷川連峰は国内有数の豪雪地帯であり、かつ群馬県側が地形急峻であり、山腹には雪崩斜面が発達する。そのため、湯檜曾川の谷底には側方斜面や上流からの土砂供給と堆積により広い埋積谷底面が発達し、河床の幅は広い部分で約150m～200mである。

最寄りの気象観測点である、国土交通省湯原流量観測所における年降水量（国土交通省河川局、2007）は1693mmで、台風や集中豪雨の8月から10月に最も多く、次いで降雪のある12月から3月、そして7月の梅雨期に多くなっており、氾濫原ではこれらによる増水で洪水攪乱がしばしば

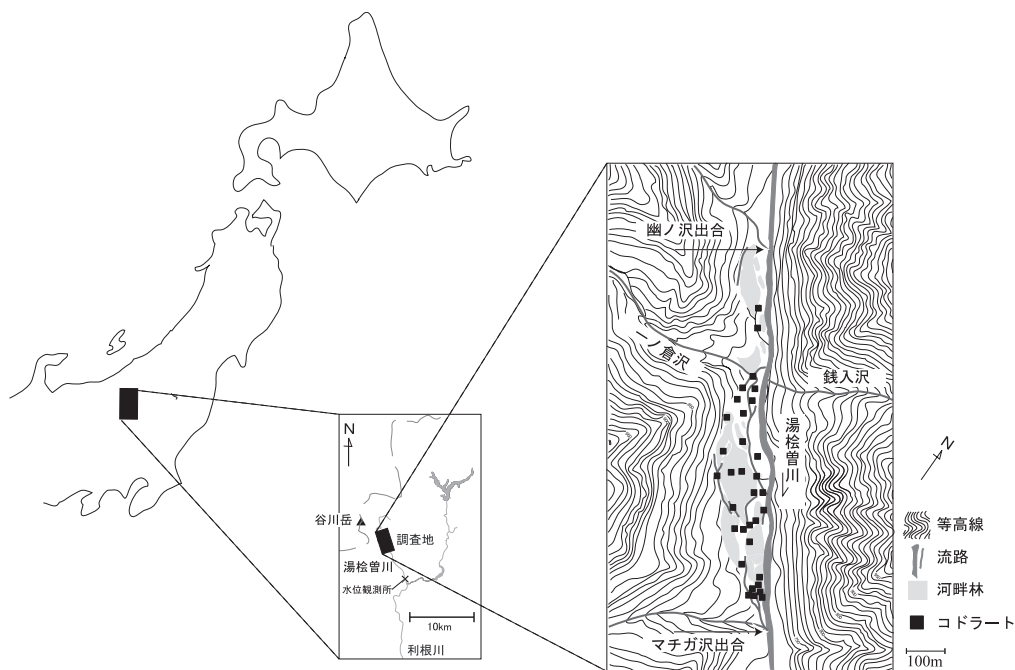


図-1 調査地及びコドラートの設置位置
Fig. 1. Location of study site and quadrats.

ば発生する。地理的には本州の脊梁山脈を挟んで太平洋側に位置しているが、冬季に西高東低の気圧配置になると、新潟県側から吹き下ろす季節風の影響を直接受けるため多雪であり（最大積雪深 = 146cm）、日本海型気候を示す。気象庁みなかみ観測所（標高531m）の気温を用い、標高差200m、気温減率100mあたり0.6°Cとして調査地の気温を推定すると、年平均気温は9.0°Cで（気象庁、2006）、暖かさの指数（WI）は71.6、寒さの指数（CI）は23.6となり、植生帯としては冷温帯落葉広葉樹林である。

調査地周辺の植生は、植物社会学的にはほぼブナクラス域、ヒメアオキープナ群集に含まれ、一部マルバマンサクブナ群集が分布する。主要な群落構成種はブナであり、雪崩斜面にはヒメヤシャブシ、ヤマモミジ、タニウツギの群落が見られる。また、河川周辺ではジウモンジシダーサワグルミ群集およびヤナギ群集が分布し（宮脇、1986）、川原で優占する主なヤナギ科樹種はオオバヤナギ、オノエヤナギ、ユビソヤナギの3種である。

2. 調査方法

調査対象は、湯檜曾川に生育するユビソヤナギ、オノエヤナギ、オオバヤナギのヤナギ科樹種3種とした。これらの実生の発生、消長を調べるために1m×1mのコドラートを、調査対象種の種子散布前にあたる1999年5月に、前年秋の洪水によって形成された裸地（林床植生の存在しない林地を含む）を選んで52個のコドラートを設置した。なお、コドラートは、林冠の疎開程度、低水時の流水面からの比高（0.0～2.8m）、基質の種類（細砂、粗砂、礫、リター）がさまざまになるように散在させた。また、1999年10月には同様の方法で、14個のコドラートを増設した。さらに、河川攪乱によって流失したコドラートはその都度同じ場所に再設置した（図-1）。コドラートの設置状況と数をまとめたものを表-1に示す。説明の便宜上、それぞれの調査日を順にアルファベットの太文字（A, B, C, …）で示し、調査日に続く次の調査日までの期間をアルファベットの細文字（a, b, c, …）で示した。

1999年6月から2002年6月まで、全コドラート内のヤナギ科樹種の実生数を、表-1に示す各時期に計測した。調査時期は便宜的に、早春（5月下旬～6月上旬）、夏（8月下旬～9月中旬）、秋（11月中旬～11月下旬）のように区分した。早春に出現した当年生実生は、発生時には種の判定が困難なため、ヤナギ属として一括計数し、本葉が展開した7月以降は種ごとに計数した。

1999年と2001年に散布種子をシードトラップにより採取、計数した。なお、1999年には粘着性シードトラップを、2001年には円錐形ネットトラップを用いた。粘着性シードトラップは、50cm×50cmのベニヤ板をビニール袋で包み、表面に粘着剤（フジタングル、富士薬品工業株式会社、日本）を塗って作成した。ベニヤ板の対角になる2隅に穴を開けて針金を通し、針金の端を適度な大きさの川原の礫に巻きつけて固定した。円錐形ネットトラップは、受け口面積が0.5平方メートルになるよう直径を79.8cmにし、深さは約80cmにした。円形の枠はポリエチレン製の中空パイプで、網の部分は園芸用の白色の寒冷紗を使用した。このシードトラップを3本の塩化ビニールパイプ（長さ1.8m）に銅線で取り付けた。風でトラップの中のリターが飛散しないよう、川原の石を入れた。トラップはそれぞれの樹種の種子散布開始時に各コドラートに接して設置し、1週間後に回収した。粘着性シードトラップはビニール袋ごと回収し、円錐形ネットトラップは中身をビニール袋に入れて回収し、各サンプル内の種子数を目視によって計数した。ユビソヤナギは5月上旬に種子散布を開始し、その一週間後にはオノエヤナギが散布を開始した。両種が重複して散布される期間もあるが、散布期間は両種ともに約2週間であり散布のピークはほぼ

1週間ずれている(坂・井出, 2004)ので, 2001年の春には1週間の間隔をあけて2回採取し, それぞれの種の散布ピーク時に回収した種子数をその種の散布種子数として用いた。オオバヤナギについては, 種子散布期の8月にトラップを設置し, 1週間後に回収した。

調査期間中の水文環境の指標として, 群馬県県土整備局河川課より提供された群馬県湯檜曾水位観測所(図-1)の1999年4月1日から2002年3月31日までの日平均水位データを使用した。この観測所は調査地より約5km下流にあり, 流路の細くなった部分に位置しているため, ここで計測されている水位の値は調査地内の水位よりも高く示されるが, 相対的な水位の変化として参考にすることができる。欠測あるいは明らかな計測不備と判断できる日が多くあった(2000年3~8月, 2001年3~7月)ため, これらを除いて確実に測定されたデータのみ検討に用いた。

実生の動態に影響を与える立地環境要因としては, 光環境の指標としての開空度, 流水面からの比高, 土壤水分, 礫間を充填する細粒のサイズ(マトリクス粒径), セーフサイトの指標として礫や砂, リターなどの構成(表層基質), 土壤表面の礫の大きさ(表層粒径), ヤナギ科樹種の優占パッチからの距離の7項目をコドラートごとに測定した。

開空度は1999年5月と2001年5月にコドラートの上で全天写真を撮影し, コンピュータプログラムWINPHOT VERSION 4.0によって算出した。比高は1999年にコンパス測量を行い求めた。2001年5月にコドラートごとに近接した地表面の3ヶ所から礫径1cm以下の表層土壤を約300g採取し, 重量を測定した後, 105°Cの熱風乾燥機で48時間乾燥後, 再度重量を測定し, 水分含有率(土壤水分)を算出した。また, 乾燥後の土壤サンプルを4mm, 2mm, 0.5mm, 0.063mmのふるいを使って, 礫, 粗砂, 細砂, 微砂, 粘土の5区分に分けて秤量し, マトリクスの粒径組成とした。表層基質は, 1999年と2001年に撮影したコドラート地表面の写真に, 縦10本×横10本の等間隔のラインをおとし, その交点, 100点)の点格子上を占める基質の比率を細砂(約2mm以下), 粗砂(約2mm~2cm), 礫(約2cm以上), リターの4区分に分けて計数した。また, 同画像において, 2cm以上の礫を大きい順に10個選び, その中径を測定し, 表層粒径とした。種子散布状況を考察するため, 3種のヤナギ科樹種の優占林分からコドラートまでの距離をコンパス測量により求めた。

3. 解析方法

現地での調査の際, 洪水攪乱による実生やコドラートの流失などが観察された場合, 観察時以前に日平均水位4.0m以上の水位が観測されていたため, 日平均水位4.0mの出現回数を, 洪水攪乱の頻度の指標として, 高水頻度を調査期間ごとに抽出した。さらに, 実生の出現と生残の状況を比高ごとにみるために, コドラートの比高を0.5m間隔で0mから3.0mまでに区分した。

コドラートごとの実生の出現と生残について検討した。調査年次により取得できたデータが限られるため, 季節ごと項目ごとに使用可能なデータの組を選んで検討を行った。そのため, 季節進行と実際にデータを取得した年次は一致しない。それぞれの検討項目と対応するデータは表-1に示すとおりである。

実生の出現については, 早春のヤナギ属(ユビソヤナギ+オノエヤナギ), 春のユビソヤナギ, オノエヤナギ, 秋のオオバヤナギにわけて検討した。ヤナギ属は2001年Hにおける実生数を, ユビソヤナギとオノエヤナギは, それぞれの種が同定できた2001年Jにおける実生数を, オオバヤナギは2001年Lにおける実生数をそれぞれ用いた。出現実生数と環境要因の関係を解析するため, まず, 出現実生数と種子散布数について回帰分析を行い, 有意となった場合には, その残

差を目的変数に、環境要因を説明変数とする重回帰分析を行った。今回の解析においては、説明変数は目的変数に対して線形性が期待できる。その理由として、一般にヤナギ科樹種は先駆性が非常に強く、発芽には十分な水分が必要であることから、開空度、土壌水分、また土壌水分と負の相関があると考えられる、比高、マトリクス粒径については、目的変数に対して線形性が予測される。また、発芽セーフサイトの面積を近似する表層基質、攪乱の強度を推定する表層粒径についても、セーフサイトが多く、攪乱が弱いほど実生は定着しやすいと考えられるため、線形性が予測される。次に、出現実生数の種間差を明らかにするため、環境要因に基づいて3種の出現実生を判別する判別分析を行った。さらに、比高に対する3種の出現位置を比較するため、種ごとの比高0.1m階級での出現頻度にガウス分布曲線のあてはめを行った。

実生の生残については、ユビソヤナギとオノエヤナギの、当年生実生の①早春～春、②春～夏、③夏～秋、④秋～翌春、⑤2年生実生の早春～夏、⑥夏～秋の期間について検討した。加えて、⑦大きな攪乱の前後の生残についても検討した(①～⑦は表-1中の数字に対応)。生残実生と消失実生がそれぞれどのような環境条件に生育していたかについて、環境要因に基づく判別分析を行った。また、種による生残環境の違いを把握するため、同様にユビソヤナギ、オノエヤナギを判別する判別分析を行った。

オオバヤナギの実生の生残についてはデータが少なく検討できなかった。

多変量解析において、マトリクス粒径と表層粒径は(KRUMBEIN, 1938)によって定義された ϕ スケール($\phi = -\log_2 D$, D は粒径mm)を用い、表層基質については、細砂、粗砂、礫、リターの割合を説明変数として主成分分析を行い、1軸の値で代表させた。

Ⅲ. 結 果

1. 実生数の推移および河川水位の時間的変遷

全調査期間における実生数の推移を図-2に示す。ヤナギ属の各年の早春(A, E, H, P)におけるコドラート平均実生数は、それぞれ6.9, 25.1, 24.0, 21.6/m²であった。しかし、その後、種子散布後約1ヶ月を過ぎると実生数は急激に減少し(B, F, I), 8月(C, K)あるいは9月(F)までには半数以下になった。夏季における実生数を種ごとにみると、1999年は(C), ユビソヤナギ6.7/m²に対してオノエヤナギが2.9/m², 2000年は(F), それぞれ1.4/m², 4.3/m², 2001年は(K), 4.4/m², 3.0/m²であり、1999年と2001年はオノエヤナギが、2000年はユビソヤナギが多かった。その後、11月までの個体数には大きな変化がなかった。オオバヤナギは、8月の終わりから9月にかけて種子を散布し、この間常に新しい実生の出現が見られた(C, F, L-N)。オオバヤナギの出現実生数のコドラート平均は、1999年0.6/m²(C), 2000年0.1/m²(F), 2001年2.7/m²(L)と年によって異なった。1999年の当年生実生の、秋から翌春までの生残率は(D-E), ユビソヤナギ65.8%, オノエヤナギ68.6%, オオバヤナギ78.6%であった。2年生実生については、1999年生の実生の2000年時点での生残率をみると、どの種も80%程度と高かった。

1999年9月には全コドラートの3分の1が流失する洪水に見舞われたが、流失したコドラートに生残していた実生はわずか数個体であったため、全体として実生数は大きくは変化しなかった。しかし、2001年8月には、全コドラートの85%が流失する洪水に見舞われ、それまで生残していた923個体のうち876個体が流失した。

比高区分ごとの実生数の推移を図-2に示す。

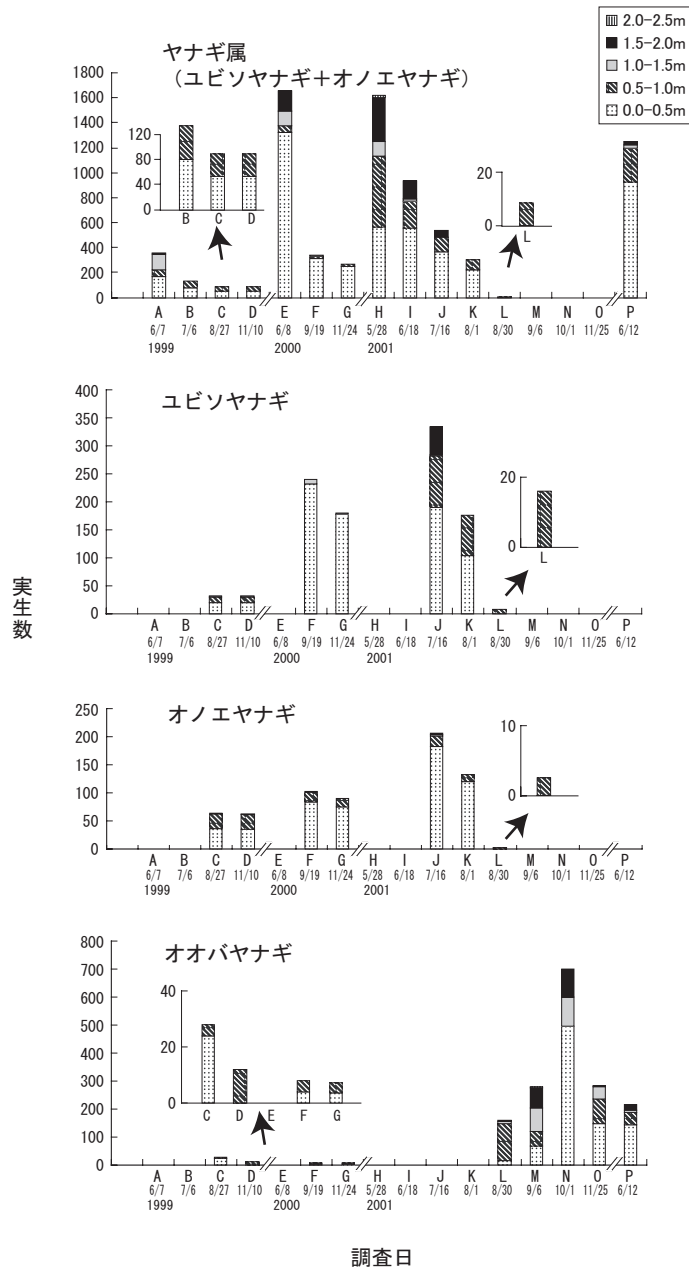


図-2 調査期間におけるコドラートの比高別実生数の推移
 図中のアルファベット(A~P)は調査日を表す記号
 縦軸の実生数はプロット合計値とする

Fig. 2. Demographic shift of seedlings on sites at different elevations during the observation period.

ヤナギ属の実生は、1999年と2000年の春に2.0m以下の各比高に出現し(A, E), 2001年は高い比高に多く出現し、2.0–2.5mにも出現した(H)。春から夏にかけて、比高1.0m以上の実生数は急激に減少した(期間 a, e, h, i, j)。また、この時期には、0.5m以下の実生が減少することもあった(期間 a, e, i)。夏から秋にかけて(期間 b, c, f)は、各比高で実生の減少の程度は小さかったが、2001年の期間kにはほとんどすべての実生が消失し、比高0.5m以上にのみわずかに残った。

各年のユビソヤナギとオノエヤナギの実生数を比較すると、1999年のC, Dは数は異なるが両者とも1.5m以下の各比高でわずかず減少する傾向にあったが、2000年のF, Gにおいてはオノエヤナギよりユビソヤナギのほうが0.5m以下での実生数が多かった。2001年のJ, Kにおいてはユビソヤナギが0.5m以上の高位で多く存在していた。

オオバヤナギの実生は、1999年と2000年には0–1.5mまでの比高に出現した(C, F)。一方、2001年には多くの実生が出現し、比高2.5mまでみられた(M)。8月下旬には比高0.5m以下に実生は少なかったが(L)、その後比高0.5m以下や1.0m以上で実生数が増加した(M, N)。2001年秋から2002年早春にかけての期間nには比高1.5m以上と0.5m以下の実生が減少した。

調査期間中の湯檜曾川観測所の日平均水位を図-3に示す。水位は、春に高く、秋冬は低下する傾向にあった。水位が4.0mを超える高水日は、春から秋にかけて観測された。特に5.0mを超える水位が期間cとkにおいて観測された。

2. 実生数の推移および立地環境要因の空間的变化

解析に供したデータ期間ごとの、実生の出現および生残の概要を表-2, 3に示す。

実生の出現については、早春(H)のヤナギ属実生は全体の70%程度のコドラートに出現し、実生数は多いコドラートで325個体であった。春(J)においては、ユビソヤナギ、オノエヤナギとも30%程度のコドラートに存在し、実生数は早春より減少していた。秋(L)のオオバヤナギ実生は全体の70%程度のコドラートに出現し、実生数は多いコドラートで141個体であった。

コドラートごとの実生の生残についてみると、当年生時には、①早春～春には実生の消失したコドラートの割合が高かったが、②春～夏には緩やかで、③夏～秋に再び高まった。④秋～春には実生がすべて消失したコドラートはなかった。2年生時には、⑤春～夏、⑥夏～秋ともに、実生の消失したコドラートの割合は低く、実生が生残したコドラートが多かった。⑦期間kには大きな洪水攪乱が生じ、ほとんどのコドラートの実生が流失した。

コドラートごとの環境要因の概要を表-4に示す。

開空度の平均は50.6%であるが、林内では10～30%程度、裸地では70%前後になり、林縁部ではその中間の値をとった。土壌水分は、最も乾いたコドラートで1.4%、最も湿ったコドラートで53.5%であり、平均で14.8%だった。なお、水分条件は季節や年によって変動すると考えられるが、この計測値を3年間の代表値として解析に用いた。流水面からコドラート面までの平均比高は0.9mであった。0.5mごとの比高区分におけるコドラート数は、それぞれ19(0.0–0.5m)、18(0.5–1.0m)、18(1.0–1.5m)、7(1.5–2.0m)、2(2.0–2.5m)、2(2.5–3.0m)であったが、2.5–3.0mの比高区分に含まれた2コドラートには全く実生が出現しなかったため、比高区分ごとの実生数の変化については5つの比高区分で検討した。

コドラートごとの表層粒径は、最小–29.83φ、最大4.42φ、平均は–9.0φであった。

マトリクス粒径は、最小–10.7φ、最大48.2φ、平均は11.7φであった。多くのコドラートで細砂と微砂が優占し、全てのコドラートでどちらかの占める割合が10%以上あり、多いところでは

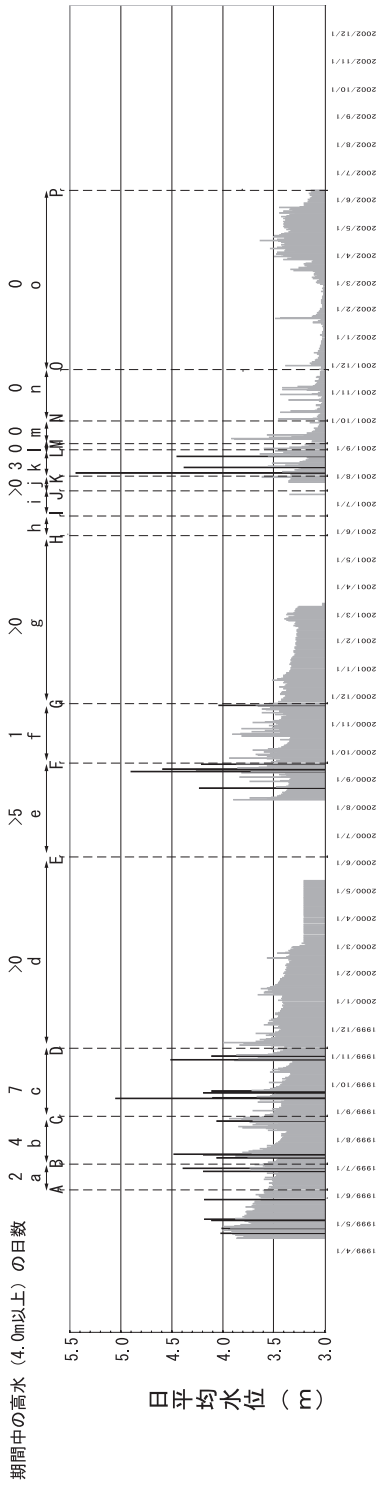


図-3 群馬県湯檜曾水位観測所における調査期間中の日平均水位

*期間 d, e, g, h, i, j には欠測日が存在

Fig. 3. Mean daily water height in Yubiso River.

表-2 季節ごとの実生の出現数

Table 2. Number of seedlings appearing in each season.

季節区分 対象種 調査時期*	早春		春		秋	
	ヤナギ属		ユビソヤナギ		オオバヤナギ	
	H	J	J	J	L	L
調査コードラート数	66	66	66	66	66	66
出現コードラート数	45	25	20	48	48	48
コードラート内の実生数	1	1	1	1	1	1
最小	325	88	57	141	141	141
最大	24	13	11	11	11	11
平均						

*表-1の記号を参照

表-3 季節の推移及び攪乱に伴う実生の生残動向
Table 3. The seasonal changes of surviving seedlings.

実生の齢 季節/攪乱 対象期間*	二年生								
	当年生		春→夏		夏→秋		秋→春		
	①h		②j		③f		④d		
対象種	ヤナギ属	ユビソヤナギ	オノエヤナギ	ユビソヤナギ	オノエヤナギ	ユビソヤナギ	オノエヤナギ	ユビソヤナギ	オノエヤナギ
期間前に実生が存在したコドラート数	45	25	20	21	19	18	20	20	
期間後に実生が存在したコドラート数	25	20	17	14	10	18	20	20	
期間前のコドラート内	1	1	1	1	1	1	1	1	
実生数	325	88	57	128	22	25	89	22	
	24	13	11	14	7	10	22	22	
期間後のコドラート内	1	1	1	1	1	1	1	1	
実生数	167	54	35	95	22	17	62	16	
	21	9	8	15	6	7	16	16	
実生の齢 季節/攪乱 対象期間*	二年生								
	春→夏		夏→秋		攪乱				
	⑤e		⑥f		⑦k				
対象種	ユビソヤナギ	オノエヤナギ	ユビソヤナギ	オノエヤナギ	ユビソヤナギ	オノエヤナギ			
期間前に実生が存在したコドラート数	18	20	17	18	20	17			
期間後に実生が存在したコドラート数	17	18	14	16	2	2			
期間前のコドラート内	1	1	1	1	1	1			
実生数	17	62	16	62	54	35			
	7	16	6	15	9	8			
期間後のコドラート内	1	1	1	1	0	1			
実生数	16	62	10	48	8	2			
	6	15	5	13	8	2			

*表-1の記号を参照

表-4 コドラートごとの環境要因の概要
Table 4. The range of environmental factors in each quadrat.

環境要因		調査 コドラート数	平均	標準偏差	最小値	最大値	測定年月日
開空度(%)		52	50.6	21.1	4.4	79.4	1999.6.7
		66	50.6	16.2	13.9	73.5	2001.5.21
土壌水分(%)		66	14.8	14.8	1.4	53.5	〃
比高(m)		52	0.9	0.8	-0.9	2.8	1999.6.7
表層粒径(ϕ)		66	-9.0	7.6	-29.8	4.4	2001.5.21
マトリクス粒径(ϕ)		66	11.7	14.4	-10.7	48.2	〃
表層基質 (第一主成分)		52	0.0	1.0	-2.0	2.0	1999.6.7
		66	0.0	1.0	-2.8	1.1	2001.5.21
各樹種の 優占林分 からの距離(m)	ユビソヤナギ	66	87.2	57.4	10.4	209.1	1999.6.7
	オノエヤナギ	66	184.6	125.3	21.6	385.6	〃
	オオバヤナギ	66	66.0	32.7	6.1	153.2	〃
種子散布数 (粒/m ²)	種子99-1	52	127	283	0	1588	1999.6.7
	種子99-2	52	21	41	0	231	1999.8.27
	種子01-1	66	183	366	0	1670	2001.5.21
	種子01-2	66	134	269	0	1406	2001.5.28
	種子01-3	66	19	40	0	208	2001.8.30

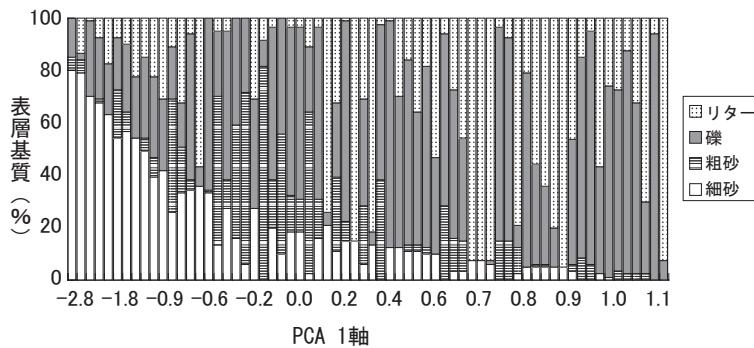


図-4 表層基質の主成分分析により得られた1軸の値に対する表層基質の構成

Fig. 4. Proportion of each component in surface ground substance calculated by principal component analysis.

70%前後であった。これに対して粘土の割合は平均3.1%と少なく、多くても19.5%であった。

表層基質は、調査を行った1999年と2001年の両年で近似していた。林内のコドラートはリターが60から100%を占め、裸地のコドラートは、細砂、粗砂、礫のそれぞれが0%から90%以上までさまざまな割合で占めていた。また、この細砂、粗砂、礫、リターの割合を説明変数として主成分分析を行ったところ、1軸の値が大きいかほど礫やリターが多く、小さいほど細砂、粗砂が多いという傾向を示した(図-4)。

各実生コドラートから、最も近いユビソヤナギ優占林分、オノエヤナギ優占林分、オオバヤナ

表-5 実生出現数と環境要因の重回帰分析の結果
 Table 5. Parameters obtained by multiple linear regression analysis for the relationship between number of seedlings and environmental factors.

		ヤナギ属	ユビソヤナギ	オノエヤナギ	オオバヤナギ
調査年		2001	2001	2001	2001
調査時期		H	J	J	L
実生出現数と 散布種子数の 回帰分析	重相関R	0.68	0.27	N.S.	0.32
	有意F	0.00	0.03	N.S.	0.01
	切片	6.73	3.16	N.S.	3.29
	X値1	0.13	0.02	N.S.	0.13
実生出現数の 重回帰分析	R	0.26	0.33	0.48	N.S.
	有意確率	0.03	0.01	0.00	N.S.
標準化係数	開空度	.	.	0.38	.
	水分	.	.	0.49	.
	比高
	マトリクス粒径
	表層粒径
	表層基質	-0.26	-0.33	.	.

種子数は表-4を参照
 N.S.は有意とならなかったモデル
 ・は投入されなかった変数

ギ優占林分までの距離を測定すると、実生コドラートからユビソヤナギ優占林分までの距離のコドラート間平均は87.2m、オノエヤナギ優占林分までの距離のコドラート間平均は184.6m、オオバヤナギ優占林分までの距離のコドラート間平均は66.0mであった。

1m²あたりの平均種子散布数(表-4)は、1999年春のヤナギ属がコドラートあたり127(0~1588)、同年秋のオオバヤナギが21(0~231)だった。2001年は、春のユビソヤナギが183(0~1670)、オノエヤナギが134(0~1406)、秋のオオバヤナギが19(0~208)だった。2000年と2002年の種子散布数は調査していない。

各実生出現数と種子数の回帰分析、環境要因との重回帰分析の結果を表-5に示す。ヤナギ属の出現数は種子数と有意な正の相関があり、その残差は、表層基質から負の影響を受けていた。ユビソヤナギの出現数は種子数と有意な正の相関があり、その残差は、表層基質から負の影響を受けていた。オノエヤナギの出現数は、種子数とは有意な相関はなく、出現数は開空度と土壤水分から正の影響を受けていた。オオバヤナギの出現数は種子数と正の相関があったが、その残差を目的変数とするモデルは有意にならなかった。3種の実生の出現は、判別分析の結果(表-6)、オノエヤナギは比高から負の、開空度と土壤水分から正の影響を受け、ユビソヤナギは種子数から正の影響を受け、オオバヤナギは種子数とマトリクス粒径から正の影響を受けていることが示された。3種の比高に対する出現頻度を図-5に示す。分布のピークは、オノエヤナギは低い比高に、オオバヤナギは高い比高にユビソヤナギは中程度の比高にあった。またオオバヤナギは広い範囲の比高に出現する傾向があった。

各調査期間において、生残実生と消失実生の判別分析を行った結果(表-7)、生残実生は、ユ

表-6 環境要因に基づく3種の出現実生を判別する判別分析の結果

Table 6. Parameters obtained by discriminant analysis based on environmental factors to identify the seedlings of three Salicaceae species.

グループ重心の関数	1	2
ユビソヤナギ	-0.98	-0.56
オノエヤナギ	-1.15	0.79
オオバヤナギ	0.64	0.02
標準化された正準判別関数係数	1	2
開空度	-0.17	0.59
水分	-0.19	0.32
比高	0.15	-0.28
表層粒径	-0.19	0.31
マトリクス粒径	0.18	0.04
表層基質	0.69	0.70
種子数01-1	-0.77	-0.70
種子数01-2	0.28	0.05
種子数01-3	0.43	0.30
ユビソヤナギ林	-0.62	-0.28
オノエヤナギ林	0.84	-0.04
オオバヤナギ林	0.80	-0.25
誤判別率	70.40	
	0.00	0.00

種子数は表-4を参照

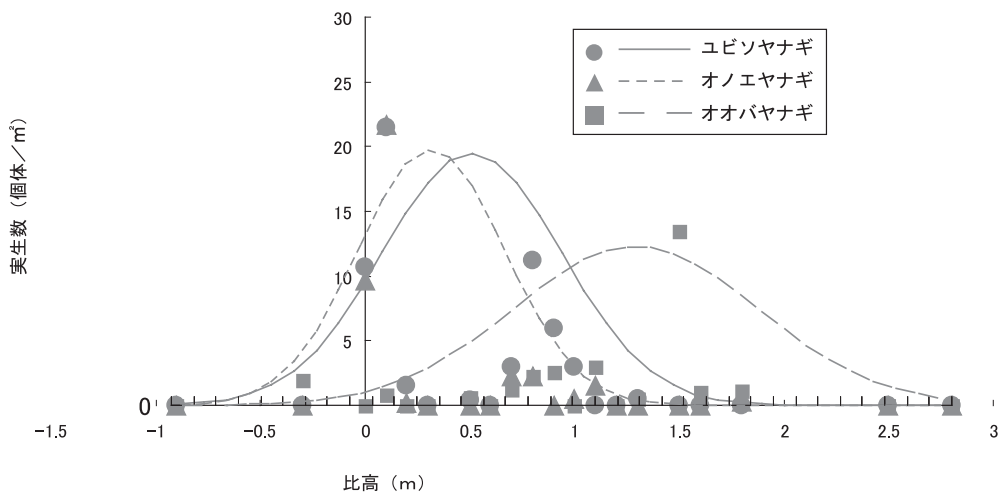


図-5 比高に対する3種のヤナギ科植物の出現頻度

Fig. 5. Frequency distribution of three Salicaceae species on sites at different relative heights.

表-7 環境要因に基づく生残実生と消失実生を判別する判別分析の結果
 Table 7. Parameters obtained by discriminant analysis based on environmental factors to identify seedling survival and mortality.

実生の齢 季節の推移／攪乱 対象期間*	標準化された正準判別関数係数						
	当年生			二年生			攪乱
	早春→春 ①	春→夏 ②	夏→秋 ③	秋→春 ④	早春→夏 ⑤	夏→秋 ⑥	
開空度	0.64	-0.10	-0.25	-0.82	-0.57	-0.62	-0.46
水分	0.36	ユ	-0.22	-0.03	0.51	-0.44	0.48
比高	ヤ	ビ	-0.29	0.14	0.61	-0.51	0.36
マトリクス粒径	ナ	ソ	0.56	-0.36	-0.18	-0.96	-0.39
表層粒径	ギ	ヤ	-0.17	1.36	0.41	-0.32	0.85
表層基質	属	ナ	0.62	0.54	0.35	-0.50	0.43
初期実生数		ギ	-1.19	0.16	0.12	0.10	0.28
誤判別率			0.00				-0.37
有意確率	79.7	70.6	73.9	62.6	64.2	70.9	98.2
	0.00	0.00	0.00	0.02	0.05	0.01	0.00
開空度		0.04	-0.28	-0.23	-0.39	-0.14	-0.15
水分		オ	0.54	0.29	0.37	-0.35	0.55
比高		ノ	-0.63	0.50	0.53	-0.13	0.38
マトリクス粒径		エ	0.43	-1.11	-0.72	-0.58	-0.73
表層粒径		ヤ	0.65	-0.45	0.33	-0.27	0.71
表層基質		ナ	1.13	0.14	-0.24	-0.51	0.09
初期実生数		ギ	0.17	0.07	-0.05	0.85	-0.55
誤判別率			64.4	84.0	73.2	61.2	85.4
有意確率			0.00	0.00	0.00	0.00	0.00

標準化された正準判別関数係数は生残実生が正になるように補正

*表-1の記号を参照

ビソヤナギ，オノエヤナギの両種とも，2年間を通じてマトリクス粒径と開空度から正の影響を受けていることが多く，比高については春～夏を除いて正の影響を受けていた。大きな洪水攪乱の前後での実生の生残は，両種とも比高，表層粒径，表層基質から正の影響を受けていた。

また，生残の種間差についての判別分析の結果（表-8），ユビソヤナギの実生は各期間を通して，土壌水分から負のマトリクス粒径から正の影響を受けており，比高からは秋（G）以外は負の影響を受けていた。

IV. 考 察

1. 実生の出現と生残に与える水位変動の影響

比高ごとの実生数の変化と河川水位の関係について考察する。ヤナギ属の実生は，各年によって各比高の出現数が異なっていたが，河川水位との関係については，種子散布時期の水位観測に欠測・不備が多いため評価できなかった。春季においては，期間 a に比高 1.0m 以上の実生の多く

表-8 環境要因に基づくユビソヤナギとオノエヤナギを判別する判別分析の結果
 Table 8. Parameters obtained by discriminant analysis based on environmental factors to identify *Salix hukaoana* and *Salix sachalinensis*.

実生の齢 季節区分 調査時期	標準化された正準判別関数係数					
	当年生			二年生		
	春 I	夏 J	秋 G	春 E	夏 F	秋 G
開空度	-0.75	-0.48	0.22	0.10	0.08	0.07
水分	-0.53	-0.85	-0.28	-0.42	-0.38	-0.66
比高	0.17	0.06	-1.33	0.21	0.19	-0.05
マトリクス粒径	0.23	0.52	0.25	0.22	0.19	0.45
表層粒径	-0.57	-0.69	-0.68	0.07	0.06	-0.07
表層基質	-0.77	-0.65	0.56	0.00	0.09	0.18
初期実生数		-0.12	-0.82	-0.37	-0.48	-0.29
種子数01-1	-0.44					
種子数01-2	0.06					
誤判別率	68.0	76.6	87.5	70.4	72.4	74.8
	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00

標準化された正準判別関数係数はユビソヤナギが正になるように補正
 種子数は表-4を参照

が消失したが、夏季においては、期間bに比高1.0–1.5mの実生はあまり減らなかった。実生の死亡要因としては、病気によるもの、草食昆虫等による食害、乾燥、物理的損傷などが挙げられるが、芽生えたばかりのヤナギ科樹種の実生は、特に乾燥に弱いことが知られている (TAYLOR *et al.*, 1999; JOHNSON, 2000; HORTON and CLARK, 2001; GAGE and COOPER, 2004; WOODS and COOPER, 2005)。そのため、本研究における春季の高い比高での実生の消失は、乾燥によって死亡したことが原因と推察される。夏季においては、それまでに実生が成長しているため、春季と同程度の乾燥には耐え得たのであろう。水位4.0m以上の高水日が2回観測された期間aや、高水日が5回観測された期間eでは、比高0–0.5mの実生の多くが消失していた。これは、低い比高に生育した実生が、洪水によって流失したことを示す。秋季にも、高水日(期間c7回, f1回)があったが、多くの実生が生残した。春季と同程度の高水条件にも関わらず実生が生残したのは、この時期にはすでに実生が成長していたためと推察された。しかしkには、水位5.0m以上の極端な高水があり、このときには比高0.5m以上にわずかな実生を残して、ほとんどすべての実生が洪水によって流出した。このように、湯檜曾川では定着した実生が流失する規模の洪水が数年間に1度は起きていると考えられる。春の期間jにおいて、ユビソヤナギはオノエヤナギより高位で多く生残していた。また、期間eとfの6回の高水を経ても、ユビソヤナギはオノエヤナギに比較して0.5m以下での生残数は高かった。実生の生残が種によって異なる原因については、病害や虫害への抵抗性が種によって異なるというケースもあるが (SACCHI and PRICE, 1992)、乾燥や洪水に対する耐性が種によって異なるという研究もある (HORTON and CLARK, 2001)。本研究では、乾燥に弱い春に高い比高で、夏の高水期間に低い比高でユビソヤナギが生残しやすかったことから、ユビソヤナギはオノエヤナギよりも乾燥や洪水に対する耐性があると考えられる。オ

オオバヤナギの出現数は2001年にのみ多かった。種子散布量については、1999年と2001年では異なったトラップを用いたため一概には比較できないが、1m²あたりのオオバヤナギの種子数を両年で比較すると大きな違いはなかった(表-4)。これと、2001年が1999年や2000年と比較して種子散布開始から調査時期までの間に高水が少なかったことを考え合わせると、1999年や2000年は、出現数を計数する前に高水によって実生が流出してしまっていたが、2001年は生残した多くの実生を確認できたと考えられる(期間c, f, m)。また、期間oで高比高に存在するオオバヤナギ実生が減っているが、この時期、水位は低く、まだ発芽したばかりのオオバヤナギの実生が乾燥により死亡したためと考えられた。このように、本調査地では、低い比高に出現した個体は高水時の洪水によって流失し、高い比高に出現した個体は低水が連続して生じる乾燥によって死亡していると推察された。また、水位変動は種ごとに異なった影響を与えることが示された。これらから、比高ごとのヤナギ科樹種3種の実生の生残は、河川の水位変動と密接に関係していることが明らかとなった。

2. 実生の出現と生残に与える立地環境の影響

3種の実生の出現や生残に影響を与えた立地環境要因のうち、種間差が顕著だったものは、マトリクス粒径と比高であった(表-5, 6, 7, 8)。オオバヤナギはヤナギ属に比較して、比高が高くマトリクス粒径の大きい立地に出現した(表-5, 6, 図-5)。オオバヤナギはヤナギ属よりも、種子が大きく、種子の寿命が長く、直根性が著しいという特性が、粗い土性に適応的であるとされ(NIIYAMA, 1990; 長坂, 1996; 倉橋ら, 2002)、本研究でも同様の結果が得られた。また、ヤナギ属2種、ユビソヤナギとオノエヤナギを比較すると、ユビソヤナギはオノエヤナギよりも比高が高く、マトリクス粒径の大きい立地で出現、生残しやすかった(表-8)。ヤナギ属内の生残率は、近縁種間でも給水頻度(ORIAN *et al.*, 1999)や食害抵抗性の違いで異なる(FRITZ *et al.*, 2001)ことがある。また、初期成長(倉橋ら, 2002)や種子の大きさ、種子散布のタイミング、根の形態、土性の適否などの生活史特性を違えることによって局所的スケール内ですみわけているといわれている(新山, 1995)。これらから、3種の実生は、出現生残する立地(マトリクス粒径や比高など)が少しずつ異なることによってすみわけ、同一空間内での共存が可能となると考えられた。

V. 結 論

以上より、環境の時空間的異質性に適応する3種の生活史特性についてまとめる。時間スケールにおいては、連続する乾燥によって高比高に発芽した実生は死亡し、洪水など極端な高水るときには、低比高に発芽した実生が流失する。またこのパターンは種によって異なり、極端な水位変動にはオオバヤナギ、ユビソヤナギ、オノエヤナギの順に強く、逆に安定した水位が保たれているときには、オノエヤナギが生残しやすい。

空間スケールにおいては、比高が高く粗い土性の立地にはヤナギ属よりもオオバヤナギが出現生残しやすく、ヤナギ属の中では、ユビソヤナギの方がオノエヤナギより、比高が高く、やや粗い土性の立地でも出現生残が可能である。

このように、3種のヤナギ科樹種の間には、生活史特性にわずかずつの違いがあり、そのことにより、狭い空間スケールの中で立地環境モザイクに対応してすみわけ、共存を実現しているも

のと考えられる。立地環境モザイクは、連続的に変化する水位変動パターンに大きく影響を受けており、こうした変動が維持されることが、3種の同所的生育を可能にするために最も重要と結論される。

一方、ユビソヤナギが生残するためには、オノエヤナギよりも比高の高い、乾燥ぎみの立地が必要であるが、これよりも比高が高く、より乾燥する立地には戦略的に優位なオオバヤナギが定着する。そのため、ユビソヤナギの生残できる立地や水位変動は、結果的にこれら2種の狭間に限られていると推察される。湯檜曾川は、氾濫原の比高やマトリクス粒径などの立地環境が多様であり、また、適度な水位変動が起きることによって水分条件は時間的に変化し、様々な攪乱が起きている。本調査地においてユビソヤナギ個体群が維持されるためには、このような時空間スケールの変動が極めて重要であるため、河川が本来持つ立地環境や水位変動パターンを維持すべきである。

謝 辞

本論文をまとめるにあたって、森林総合研究所の鈴木和次郎博士には調査方法についてご助言いただいた。東京大学大学院農学生命科学研究科、加藤和弘助教授および緑地植物実験所のみなさまには解析方法についてご助言いただいた。厚くお礼申し上げます。

要 旨

群馬県湯檜曾川流域に優占する3種のヤナギ科樹種（ユビソヤナギ、オノエヤナギ、オオバヤナギ）について3種の共存機構とユビソヤナギの個体群維持に必要な環境を検討するため、実生の消長に環境要因がどのように影響するかを調べ、3種の生活史特性を整理した。

1999年春から2002年春まで、湯檜曾川の河川拡幅部の氾濫原約1kmに、1m×1mのコドラート66個を設置して、実生数を追跡調査した。水位観測所の日平均水位のデータから湯檜曾川の水位変動の状況を把握し、コドラートの環境要因（種子散布量、開空度、流水面からの比高、土壌水分、マトリクス粒径、表層基質、表層粒径、ヤナギ科樹木の優占パッチからの距離）の測定した。

ヤナギ属のユビソヤナギとオノエヤナギは毎年多数の実生が出現し、新たな実生の出現は種子散布期間内に限られたが、オオバヤナギは調査を行った3年間のうち1年のみ多数の実生がみられ、種子散布終了後しばらくの間新たな実生が出現した。これらのことおよび種子の形状などから、ヤナギ属2種は先駆性が強く、春の融雪出水による高い地下水位を利用し、オオバヤナギは比較的先駆的性質が弱く、秋の降雨による地表水を利用していると考えられた。

河川水位と比高ごとの実生の消長から、発芽から日が浅い個体は、比高が低いほど洪水によって流失しやすく、逆に比高が高いほど乾燥によって死亡しやすく、実生の定着は水位変動と密接に関係していた。また、ユビソヤナギはオノエヤナギに比較して、洪水や乾燥にあっても生残しやすかった。

環境要因とコドラートごとの実生の消長から、比高が高く粗い土性の立地にはヤナギ属よりもオオバヤナギが出現しやすく、ヤナギ属の中では、ユビソヤナギの方がオノエヤナギより、比高が高く、やや粗い土性の立地でも生残が可能であった。これらから、3種の実生は定着する立地が少しずつ異なることが明らかになった。

湯檜曾川は、氾濫原の比高や土性などの立地環境が多様であり、適度な水位変動が起きることによって水分条件は時間的に変化し、様々な攪乱が起きている。3種は実生定着過程の生活史特性の違いによって、時空間的な変動に対応してすみわけ、共存していると考えられる。ユビソヤナギ個体群維持のためには、河川が本来持つ自然のプロセスを維持すべきである。

キーワード： ユビソヤナギ・オノエヤナギ・オオバヤナギ・実生定着・共存機構

引用文献

- AMLIN N.M., ROOD S.B. (2002) Comparative Tolerances of Riparian Willows and Cottonwoods to Water-table Decline. *Wetlands* 22, 338-346.
- 坂奈穂子, 井出雄二 (2004) 湯檜曾川流域におけるユビソヤナギの生活史特性. 東京大学農学部演習林報告 112, 35-43.
- 坂奈穂子, 井出雄二 (2005) 利根川最上流部にてユビソヤナギを確認. *プランタ* 97, 47-50.
- FRITZ R.S., HOCHWENDER C.G., LEWKIEWICZ D.A. (2001) Seedling Herbivory by Slugs in a Willow Hybrid System: Developmental Changes in Damage, Chemical Defense, and Plant Performance. *Oecologia* 129, 87-97.
- GAGE E.A., COOPER D.J. (2004) Constraints on Willow Seedling Survival in a Rocky Mountain Montane Floodplain. *Wetlands* 24, 908-911.
- HORTON J.L., CLARK J.L. (2001) Water Table Decline Alters Growth and Survival of *Salix gooddingii* and *Tamarix chinensis* Seedlings. *Forest Ecology and Management* 140, 239-247.
- 石川慎吾 (1982) 東北地方の河辺に発達するヤナギ林について. 高知大学学術研究報告自然科学 31, 95-104.
- JOHNSON W.C. (2000) Tree Recruitment and Survival in Rivers: Influence of Hydrological Processes. *Hydrological Processes* 14, 16-17.
- 環境省自然保護局野生生物課 (2002) ユビソヤナギ. 改訂 日本の絶滅のおそれのある野生生物: レッドデータブック 植物1 (維管束植物). 272. 財団法人自然環境研究センター, 東京.
- KIMURA A. (1974) De *Salicis Hukaoanae* Kimura Systematico Positu. *The Journal of Japanese Botany* 48, 321-326.
- 気象庁 (2006) 水上. 気象データベース地上観測. 財団法人気象業務支援センター, 東京.
- 国土交通省河川局 (2007) 湯原. 雨量・流量年表データベース. 社団法人日本河川協会, 東京.
- KRUMBEIN W.C. (1938) Size Frequency Distribution of Sediments and the Normal Phi Curve. *Journal of Sedimentary Research* 8, 84-90.
- 倉橋昭夫, 木村徳志, 岡村行治 (2002) ヤナギ属9種とオオバヤナギのさし木および実生の成長と着花. 北海道の林木育種 44, 16-18.
- LEVINE C.M., STROMBERG J.C. (2001) Effects of Flooding on Native and Exotic Plant Seedlings: Implications for Restoring South-western Riparian Forests by Manipulating Water and Sediment Flows. *Journal of Arid Environments* 49, 111-131.
- 宮脇昭 (1986) プナクラス域. *日本植生誌関東*. 7, 641. 至文堂, 東京.
- 長坂有 (1996) 河畔に生えるヤナギ類. *光珠内季報* 101, 12-17.
- 新山馨 (1995) ヤナギ科植物の生活史特性と河川環境<特集>河川・溪流域の森林動態. *日本生態学会誌* 45, 301-306.
- NIYAMA K. (1990) The Role of Seed Dispersal and Seedling Traits in Colonization and Coexistence of *Salix* Species in a Seasonally Flooded Habitat. *Ecological Research* 5, 317-331.
- ORIAN C.M., BOLNICK D.I., ROCHE B.M., FRITZ R.S., FLOYD T. (1999) Water Availability Alters the Relative Performance of *Salix sericea*, *Salix eriocephala*, and Their F1 Hybrids. *Canadian Journal of Botany* 77, 514-522.
- SACCHI C.F., PRICE P.W. (1992) The Relative Roles of Abiotic and Biotic Factors in Seedling Demography of Arroyo Willow (*Salix lasiolepis*, Salicaceae). *American Journal of Botany* 79, 395-405.

SHAFROTH P.B., STROMBERG J.C., PATTEN D.T. (2002) Riparian Vegetation Response to Altered Disturbance and Stress Regimes. *Ecological Applications* 12, 107-123.

鈴木和次郎, 菊地賢 (2006) 只見川水系における絶滅危惧種ユビソヤナギの分布と河畔林の組成・構造. 保全生態学研究 11, 85-93.

竹原明秀 (1995) 和賀川上流域のヤナギ林およびユビソヤナギの分布. 自然誌研究年報 1, 11-21.

竹原明秀, 内藤俊彦 (1986) 宮城県内のユビソヤナギ. 植物研究雑誌 61, 127-128.

TAYLOR J.P., WESTER D.B., SMITH L.M. (1999) Soil Disturbance, Flood Management, and Riparian Woody Plant Establishment in the Rio Grande Floodplain. *Wetlands* 19, 372-382.

WOODS S.W., COOPER D.J. (2005) Hydrologic Factors Affecting Initial Willow Seedling Establishment along a Subalpine Stream, Colorado, USA. *Arctic Antarctic and Alpine Research* 37, 636-643.

(2007年4月27日受付)

(2008年1月29日受理)

Summary

We investigated the relationships between environmental factors and the dynamics of seedlings of *Salix hukaoana*, *Salix sachalinensis* and *Toisusu urbaniana* along the Yubiso River in Gunma Prefecture to reveal the mechanisms which allow their coexistence and to clarify the environmental condition necessary to maintain a *S. hukaoana* population.

We installed 66 quadrates (1m²) in total on the fluvial plain of Yubiso River and monitored the appearance and disappearance of seedlings from 1999 to 2002. The data of daily average water level at the Yubiso metrological observatory were employed to estimate the trend of changing water levels. The environmental factors (amount of seed dispersal, openness, relative height from average water surface, soil moisture, soil texture of matrix, soil character, soil texture of gravel and distance from *Salicaceae* dominant forest patches) of each quadrat were measured.

While a lot of seedlings of *S. hukaoana* and *S. sachalinensis* appeared in each of the three years, the seedlings of *T. urbaniana* was abundant once in the three year period. The seedlings of *S. hukaoana* and *S. sachalinensis* appeared only within their seed dispersal period and the seedlings of *T. urbaniana* continued to appear for a while after seed dispersal. This indicates that the two *Salix* species have more of a pioneering character than *T. urbaniana*. It seemed that *Salix* species use high underground water levels caused by the spring snow melt and *T. urbaniana* utilises surface water from the rainfall during the autumn rainy season for their germination.

The dynamics of seedling were strongly related with the changes of water level. The young seedlings on the higher relative heights have died by drying and that on the lower relative heights have been flowed out by the over flood. Then the establishment of the seedlings was closely related to the water level changes. It was suggested that the survival pattern of the seedling by the water level changes was also different between each species.

The relationships between environmental factors and the dynamics of seedlings on each quadrats indicate that *T. urbaniana* appears in the sites with a coarser soil texture and higher relative heights than two *Salix* species, and that *S. hukaoana* survives in sites of a coarser soil texture and higher relative height than *S. sachalinensis*. Therefore, the site conditions of the seedling establishments are different between each species.

Yubiso River has a high diversity of site conditions, water level changes and disturbance

regime. The three Salicaceae species are coexisting as a result of habitat segregations brought about by the life-historical differences of the seedling establishment process in a spatio-temporally changing flood plane environment. In order to maintain *S. hukaoana* populations, it is necessary to conserve the natural process of the river itself.

Key words: *Salix hukaoana*, *Salix sachalinensis* and *Toisusu urbaniana*, seedling establishment, coexistence mechanism