論文

水際からの比高が砂礫堆のネコヤナギ当年生実生の成長に及ぼす影響

中井亜理沙^{*1}・木佐貫博光¹

中井亜理沙・木佐貫博光：水際からの比高が砂礫堆のネコヤナギ当年生実生の成長に及ぼす影響 日林誌 89：1~6, 2007 水際からの比高に応じて異なる砂礫堆の浸水時間と基質の粒径組成がネコヤナギ実生の成長に及ぼす影響を解明するために、当年生実生の樹高、根の深さ、乾重、地上部と地下部の乾重比を宮川沿いの砂礫堆における複数の比高間で比較した。浸水時間が生育期間の半分以上を占めた低い比高の実生の乾重が小さかったことは、長い浸水時間が実生の成長を抑制することを示唆する。出水時の攪乱もまた低比高の実生の成長を抑制していた。浸水時間が数日間だけで短かった高い比高の実生は、高い樹高、深い根の深さ、重い乾重、低いTR率（地上部/地下部）を示した。高比高の基質は、細かな粒径の砂が占める割合が低比高の基質よりも高かったことから、保水性が高いと考えられる。高い比高の実生は、低い比高の実生よりも地下部への資源配分割合が大きいことにより深い根を持つため、基質の水分不足に耐えることができると推察された。比高ごとに異なる浸水時間、基質の粒径組成および攪乱は、ネコヤナギ実生の成長に影響すると推定された。

キーワード：浸水時間、成長、当年生実生、ネコヤナギ、水際からの比高

Nakai, A. and Kisanuki, H.: Effect of Elevation above the Waterline on the Growth of Current-year *Salix gracilistyla* Seedlings on a Gravel Bar. J. Jpn. For. Soc. 89: 1~6, 2007 To clarify the effect of the gradient in inundation duration and substrate particle size composition with elevation on the growth of *Salix gracilistyla* seedlings, we compared tree height, root depth, dry weight, and shoot/root biomass allocation of current-year seedlings at several elevations above the waterline on a gravel bar along the Miya River, Japan. Low dry weight at low elevations, where the inundation duration exceeded half of the growing season, suggests that the long inundation duration reduced seedling growth. Flooding disturbance also suppressed seedling growth at low elevations. Seedlings had high tree height, deep root depth, and low TR (shoot/root biomass) ratio at high elevations that were inundated for several days only during the growing season. The water retention of substrate at high elevations was higher than that at low elevations because of a higher proportion of small-diameter substrate. Seedlings at high elevations could endure drought because of the higher proportion of belowground tissue and deeper root depth than seedlings at low elevations. The inundation duration, substrate type, and disturbance intensity differed among elevations above the waterline, affecting the growth of *S. gracilistyla* seedlings.

Key words: current year seedlings, elevation above waterline, growth, inundation duration, *Salix gracilistyla*

I. はじめに

河川沿いの砂礫堆では基質の浸水と乾燥が頻繁に繰り返され、またしばしば出水による攪乱が発生する (Karrenberg *et al.*, 2002)。このような砂礫堆の立地環境は樹木の生育を困難にする。ヤナギ科樹木はこのような河川沿いの環境に適応し、国内の河川において普遍的にみられる (石川, 1980, 1982; 新山, 1987, 1989; Ishikawa, 1997; 吉川・福島, 1999)。ヤナギ科樹木は、不定根が発生しやすいことと柔軟な根や幹を持つことから、基質の浸水と乾燥が繰り返される場所や攪乱が高頻度で発生する場所においても生育可能である (Naiman and Décamps, 1997)。

国内の河川には17種のヤナギ科樹木が分布する (北村・村田, 1979)。なかでもネコヤナギ (*Salix gracilistyla* Miquel) は他の数多くのヤナギ科樹木とは異なり、主幹が不明瞭であり、柔軟な多数の萌芽幹で個体を形成する低木である (北村・村田, 1979)。同樹種は国内の河川の砂礫堆において普遍的に分布する (石川, 1980, 1982; 新山,

1987, 1989; 吉川・福島, 1999)。また、ネコヤナギ群落の地上部生産量は他種と比べて比較的高いため、同樹種は河川沿いの砂礫堆における物質生産に大きく貢献している (Sasaki and Nakatsubo, 2003)。したがって、ネコヤナギ群落は河川生態系の維持にとって重要な存在である。

ヤナギ科樹木では当年生実生の枯死率が80%以上に達する (e.g., McBride and Strahan, 1984; Sacchi and Price, 1992)。したがって、当年生実生はヤナギ科樹木の個体群の分布および維持の点で重要な生育段階であり、その成長は個体群動態に少なからず影響するであろう。河川生態系におけるネコヤナギ群落の維持機構を解明するためには、基質の浸水と乾燥の繰り返しが同樹種の初期成長に及ぼす影響を明らかにする必要がある。砂礫堆における浸水や乾燥の程度を規定する浸水時間は比高傾度に応じて異なる (Schaff *et al.*, 2003; 中井・木佐貫, 2004)。また、基質の保水性に深く関与する粒径組成は比高間で異なることが知られる (Cooper *et al.*, 1999; Schaff *et al.*, 2003)。国内の河川に生育するヤナギ科樹木の分布については、各樹種の種

* 連絡・別刷請求先 (Corresponding author) E-mail: 505D501@m.mie-u.ac.jp

¹ 三重大学大学院生物資源学研究科 (514-8507 津市栗真町屋町1577)

Graduate School of Bioresources, Mie University, 1577 Kurimamachiya, Tsu 514-8507, Japan.

(2006年2月1日受付; 2006年8月1日受理)

子散布時期、実生の根の形態ならびに基質の選好性によってある程度決定されることが知られている(新山, 1995)。ネコヤナギの実生の成長に及ぼす環境要因についてみると、基質の窒素含量によって実生の成長が規定されることが知られている(Sasaki *et al.*, 2001)。河川沿いに生育する植物にとってより重要な環境要因には浸水時間がある。しかし、浸水時間がネコヤナギの実生の成長に及ぼす影響についての知見は乏しい。

そこで本研究では、砂礫堆における浸水時間と基質の粒径組成がネコヤナギ当年生実生の成長に与える影響を明らかにすることを目的として、生育比高の異なる実生のサイズや資源配分を調査した。これらの成長に関するパラメータの比高間比較に基づき、(1) 浸水時間の長期化は実生の成長を促進するか、(2) 浸水時間の違いによって実生における地上部と地下部への資源配分の割合は異なるか、(3) 基質の粒径組成は比高間でどのように異なり、それは実生の成長に寄与するのか、の3点について考察した。

II. 調査地と方法

1. 調査地

本研究は、日本の三重県を流れる宮川中流域右岸の砂礫堆で行った(34°26'N, 136°32'E)。宮川の流域面積は920 km²、流路延長91 km、年間総流量は1445.91×10⁶ m³(建設省河川局, 2000)である。流量は台風のために9月に最も多い(建設省河川局, 2000)。

2. 水際線の決定

砂礫堆の微細な起伏を水際からの比高として表すために、調査地における年間の最頻水際線の高さを決定した。調査地の約6 km上流に位置する三重県七保水位観測所(34°25'N, 136°29'E)では1時間間隔で水位観測が行われている。観測所の水位データ(三重県, 2002)から、2002年の最頻水位を求めた。調査地における水際線の地盤高を30回測定し、調査時刻における七保水位観測所の水位データと比較した。次に、七保水位観測所の水位と調査地での水際線の地盤高との回帰式を求めた。

比高-0.4~0.9 m: $y = 0.248x^2 + 0.496x + 0.250$, $r^2 = 0.889$

比高1.0~2.4 m: $y = 0.596x + 0.337$, $r^2 = 0.998$

ここで x は調査地の地盤高, y は観測水位。

この回帰式から七保観測所での最頻水位に対応する調査地での地盤高を算出し、これを年間の最頻水際線の地盤高とした。

3. 当年生実生の成長

ネコヤナギ実生の成長を水際からの異なる比高間で比較するために、2002年8月2日と11月30日に当年生実生を地下部ごと採取した。実生の採取を行った砂礫堆では、発芽後半月間で大量の実生の枯死が観察されたことから、採取した実生は発芽直後の死亡圧から免れた個体である。また、同年8月の降水量は229 mmと比較的少なかった。さらに、同年8月29日に台風15号などの影響で調査地の

図-1. 調査地における発芽当年の日最高水位と日合計降水量(2002年)

—: 8月の実生採取比高(1: 比高-0.4 m, 2: 比高-0.2 m, 3: 比高0.2 m, 4: 比高0.5 m, 5: 比高1.4 m),: 11月の実生採取比高(1: 比高0.0 m, 2: 比高0.4 m, 3: 比高1.1 m)。下は水位, 上は降水量を示す。

約20 km上流に位置する三瀬谷ダムで放流がなされ、9月28日にも低気圧の影響で再び放流が行われた。その結果、調査地における水位が2.5 mと4.5 mまで上昇した(図-1)。よって、11月に採取した実生は夏季の乾燥ならびに出水から生残した個体である。

8月には五つの比高(比高-0.4, -0.2, 0.2, 0.5, 1.4 m)からそれぞれ54, 17, 18, 17, 34本の当年生実生を採取し、11月には三つの比高(比高0.0, 0.4, 1.1 m)からそれぞれ20, 16, 16本の当年生実生を採取した。実生の採取は川と直角方向に30 m, 平行方向に8 mの範囲で行った。両月で実生採取の比高が異なるのは、8月と同じ比高からまとまった本数の実生を11月に採取することが困難であったからである。これらの実生について、地上高, 根の深さ, 着葉数および葉痕数を測定した。着葉数と葉痕数の合計値に対する葉痕数の比として落葉率を算出した。また、当年生実生の資源配分を比高間で比較するために、実生を地上部と地下部に分け、さらに地上部を葉と幹に分けた。実生の各器官を80℃で48時間乾燥させた後、乾重を測定した。なお、すべての当年生実生において分枝は認められなかった。また、地下部に対する地上部の割合を知るためにTR率(地上部/地下部)を求めた。さらに、葉を維持するのに必要な根の量を推定するために、葉乾重に対する地下部乾重の比を求めた。

4. 砂礫堆における浸水時間と保水性

砂礫堆における浸水時間を水際からの比高間で比較するために、七保水位観測所の水位データ(三重県, 2002)と調査地における水際線の地盤高との回帰式を用いて、各採取比高における浸水時間を1時間単位で推定した。また、砂礫堆への水分供給には河川からの浸水と降雨があるため、砂礫堆に浸水や降雨からの水分供給がなかった期間として、連続非浸水・無降雨時間を算出した。ここで、連続非浸水・無降雨時間とは、砂礫堆が1時間以上連続して浸水せず、かつ時間雨量が0 mmである時間数である。期間中で最も長い連続非浸水・無降雨時間を最長連続非浸水・

無降雨時間とした。また、推定発芽日から実生の採取日までの連続非浸水・無降雨時間の合計値を合計非浸水・無降雨時間とした。なお、ネコヤナギ実生は発芽数日後に本葉が現れる(中井, 未発表)。本調査地では2002年5月3日には子葉だけの実生が数多くみられたこと、および5月中旬以降の実生の発芽はほとんど確認されなかったことから、実生の推定発芽日を5月1日とした。浸水時間の推定は、推定発芽日から実生の採取日である8月2日までの94日間と11月30日までの214日間について行った。

実生の採取地点における基質の保水性を推定するために、基質の粒径組成を調べた。各地点で3カ所ずつ、1カ所について地表面から深さ10 cmまでの粒径10 cm以下の砂礫を2 L採取した。砂礫を110℃で48時間乾燥させてから2 mmのふるいにかけ、粒径2 mm以下の砂を得た。この砂を75, 106, 250, 425, 850 μm のふるいを用いて六つの粒径階に分け、それぞれの絶対重量を測定した。

5. 出水に伴う攪乱の影響度の推定

ネコヤナギ実生の成長に対する出水に伴う攪乱の影響をみるために、採取した全ての実生に占める損傷個体の本数割合を求めた。なお、実生の幹が折れている個体を損傷個体とした。

なお、実生の成長に関するパラメータおよび基質の粒径組成に関する値の平均値を比高間で比較するための検定には一元配置の分散分析(ANOVA)を用いた。分散分析で有意差が検出された場合は、Tukey HSDで多重比較を行った。これらの統計解析にはSPSS (Ver. 10)を用いた。

III. 結 果

1. 砂礫堆の浸水時間

基質の水分条件を比高間で比較するために、実生を採取した各比高における浸水時間を推定した(図-2)。8月上旬までの合計浸水時間をみると、最低比高-0.4 mでは5/1~8/2の94日間の72%に該当する68日間が浸水していた。比高-0.2 mでの浸水時間は41日間であり、比高が0.2 m上昇するだけで4週間も浸水時間が減少した。一方、最高比高1.4 mにおける合計浸水時間はわずか0.1日だけだった。11月末までの浸水時間をみると、比高0.0 mでは5/1~11/30の214日間の45%にあたる97日間が浸水しており、比高0.4 mでは38日間、比高1.1 mではわずか5日間の浸水であった。このように、合計浸水時間には比高間で大きな差が認められた。

最長連続非浸水・無降雨時間には比高間で大きな差がみられなかった(表-1)。しかし、8月の実生採取地点の比高において推定発芽日から8月までの合計非浸水・無降雨時間をみると、比高0.5 m以上の高比高では80日間以上と長かったのに対し、比高-0.2 m以下の低比高では50日間以下と短く、連続して水分供給のない期間が短かった。11月の実生採取地点の比高をみると、比高0.4 mと比高1.1 mでは推定発芽日から11月までの期間の77%以上で浸水および降雨がみられなかった。

図-2. 実生採取比高における推定浸水時間(2002年)

推定期間は、推定発芽日(5/1)から実生採取日(8/2, 11/30)までである。

表-1. 実生を採取した各比高における連続非浸水・無降雨時間

	比高 (m)							
	8 月				11 月			
	-0.4	-0.2	0.2	0.5	1.4	0	0.4	1.1
連続非浸水・無降雨時間(日)								
0 ~ 0.5	13	33	33	38	44	48	51	93
0.5 ~ 1	2	5	6	7	6	4	10	9
1 ~ 2	2	5	5	6	6	8	8	8
2 ~ 5	3	5	8	8	9	10	17	20
5 ~ 10	1	1	2	2	2	0	6	7
10 ~ 20	0	1	1	2	2	2	2	2
20 ~ 30	0	0	0	0	0	0	1	1
最長連続非浸水・無降雨時間(日)	7.9	10.6	10.6	13.3	14.8	15.8	22.7	24.3
合計非浸水・無降雨時間(日)	23.6	49.5	67.7	80.5	84.8	80.9	166.5	191.2

数字は8月では推定発芽日の5/1から実生採取日の8/2までの94日間、11月では5/1から11/30までの214日間における非浸水かつ無降雨のそれぞれの長さの時間の回数を示す。

2. 基質の粒径組成

実生の採取地点における基質の粒径組成を表-2に示した。8月の実生採取地点では、比高が高いほど850 μm 未満の粒径の含有率が高くなる傾向がみられた(ANOVA, $F=11.4$, $p<0.001$)。75 μm 未満および75~106 μm の粒径の含有率は、最高比高1.4 mにおける値が他の3比高の値よりも大きかった(Tukey HSD, $p<0.01$)。106~250 μm と250~425 μm の粒径の含有率については、最低比高-0.4 mでの値よりも比高0.5 mと比高1.4 mにおける値の方が大きかった($p<0.01$)。

3. ネコヤナギ当年生実生の成長

当年生実生の個体サイズや成長に関するパラメータを図-3に示した。8月の実生における実生全体および地上部の乾重は、最低比高-0.4 mで最も軽かった(ANOVA, 実生全体 $F=12.5$, $p<0.001$, 地上部 $F=11.0$, $p<0.001$)。地下部の乾重は、最低比高で0.01 g, 比高0.5 mおよび最高比高1.4 mで約0.05 gを示し、両比高間で差がみられた($p<0.01$)。地下部に対する地上部の割合を示すTR率については、比高0.5 m以上における値が比高0.2 m以下における値よりも低かった($p<0.01$)。このように、より高い

表-2. 実生採取地点における基質の粒径組成

粒径区分 (μm)	比高 (m)							
	8 月				11 月			
	-0.4 (n=3)	-0.2 (n=3)	0.2 (n=3)	0.5 (n=3)	1.4 (n=3)	0.0 (n=3)	0.4 (n=3)	1.1 (n=3)
<75	1.26 $\pm$ 0.49 ^a	1.12 $\pm$ 0.67 ^a	0.81 $\pm$ 0.24 ^a	1.72 $\pm$ 0.21 ^{ab}	3.06 $\pm$ 0.49 ^b	0.95 $\pm$ 0.56 ^A	1.44 $\pm$ 0.26 ^A	2.89 $\pm$ 0.20 ^B
75 ~ 106	0.74 $\pm$ 0.25 ^a	0.69 $\pm$ 0.37 ^a	0.64 $\pm$ 0.19 ^a	1.29 $\pm$ 0.10 ^{ab}	1.70 $\pm$ 0.22 ^b	0.61 $\pm$ 0.31 ^A	0.98 $\pm$ 0.12 ^A	1.88 $\pm$ 0.20 ^B
106 ~ 250	3.89 $\pm$ 1.18 ^a	4.89 $\pm$ 2.11 ^{ab}	4.32 $\pm$ 0.90 ^{ab}	7.72 $\pm$ 1.97 ^b	8.61 $\pm$ 1.18 ^b	4.17 $\pm$ 2.04 ^A	6.69 $\pm$ 0.62 ^{AB}	9.85 $\pm$ 0.88 ^B
250 ~ 425	7.50 $\pm$ 1.74 ^a	11.57 $\pm$ 1.90 ^{ab}	10.99 $\pm$ 1.16 ^{ab}	14.27 $\pm$ 3.48 ^b	13.77 $\pm$ 2.09 ^b	13.27 $\pm$ 2.56	11.15 $\pm$ 1.24	16.24 $\pm$ 1.27 ^{ns}
425 ~ 850	22.69 $\pm$ 2.50 ^a	26.38 $\pm$ 1.94 ^{ab}	31.78 $\pm$ 6.14 ^b	30.18 $\pm$ 2.33 ^{ab}	27.74 $\pm$ 1.51 ^{ab}	30.64 $\pm$ 0.23 ^B	23.26 $\pm$ 1.60 ^A	28.66 $\pm$ 0.83 ^B
850 ~ 2000	63.93 $\pm$ 5.35 ^b	55.35 $\pm$ 4.97 ^{ab}	51.46 $\pm$ 6.09 ^{ab}	44.82 $\pm$ 7.68 ^a	45.12 $\pm$ 5.23 ^a	50.35 $\pm$ 5.17 ^{AB}	56.49 $\pm$ 1.90 ^B	40.48 $\pm$ 2.59 ^A

数値は各比高の基質に占める各粒径の割合の平均値 $\pm$ 標準偏差 (%)。各比高の各粒径区分につき $n=3$ 。月ごとに検定を行った。異なるアルファベットの比高間では有意差がある (Tukey HSD, $p<0.01$)。ns は有意差がないことを示す。

図-3. 各比高におけるネコヤナギ当年生実生の成長のパラメータ

平均値 $\pm$ 標準偏差を示す。異なるアルファベット間では有意差があることを示す (Tukey HSD, $p<0.01$)。8月：比高-0.4 m ($n=54$)、比高-0.2 m ($n=17$)、比高0.2 m ($n=18$)、比高0.5 m ($n=17$)、比高1.4 m ($n=34$)。11月：比高0.0 m ($n=20$)、比高0.4 m ($n=16$)、比高1.1 m ($n=16$)。

比高に生育する実生は地上部に比べて地下部の発達が顕著であった。葉乾重に対する地下部乾重の比は、最高比高1.4 mの値が比高-0.4~0.5 mにおける値よりも大きかった ($p<0.01$)。

11月の実生の乾重は、実生全体、地上部、地下部のいずれについても、比高が高いほど重かった (ANOVA, 実生全体 $F=41.0$, $p<0.001$, 地上部 $F=34.7$, $p<0.001$, 地下部 $F=41.7$, $p<0.001$)。葉乾重は、比高1.1 mの実生の値が比高0.0 mの値よりも大きかった ($p<0.01$)。また、実生のTR率は、比高1.1 mでの値が比高0.4 mでの値よりも小さかった ($p<0.01$)。比高0.4 mと比高1.1 mにおける葉乾重に対する地下部乾重の比は、落葉率の高かった比高0.0 mでの値よりも低い値を示した ($p<0.01$)。

8月の実生の地上高は、最低比高ならびに二つの高い比高において低い値を示した (ANOVA, $F=8.9$, $p<0.001$)。

根の深さの最大値は、最高比高1.4 mにおける30.9 cmであった。11月の実生の地上高および根の深さは、比高が高いほど大きい値を示した (ANOVA, 地上高 $F=13.4$, $p<0.001$, 根の深さ $F=94.4$, $p<0.001$)。比高0.4 mと比高1.1 mでの根の深さは、比高0.0 mでの値の3倍以上であった。根の深さの最大値は、最高比高における61.4 cmであった。

当年生実生の着葉数および落葉率を図-4に示した。8月の実生における着葉数は、最低比高-0.4 mで5.3枚、比高0.5 mでは8.6枚であり、比高が高い立地の実生の方が多かった (ANOVA, $F=5.0$, $p<0.001$)。8月の実生における落葉率は各比高で約60%を示し、比高間の違いは認められなかった。11月の実生における着葉数は、比高0.0 mではわずか1.9枚で、比高0.4 mの13.7枚や比高1.1 mの11.4枚に比べて非常に少なかった (ANOVA, $F=$

図-4. ネコヤナギ当年生実生の着葉数および落葉率

平均値±標準偏差を示す。異なるアルファベット間では有意差がある (Tukey HSD, $p < 0.01$) ことを, nsは有意差がない ($p > 0.05$) ことを示す。8月: 比高-0.4 m ($n=54$), 比高-0.2 m ($n=17$), 比高0.2 m ($n=18$), 比高0.5 m ($n=17$), 比高1.4 m ($n=34$)。11月: 比高0.0 m ($n=20$), 比高0.4 m ($n=16$), 比高1.1 m ($n=16$)。着葉数は全ての着葉している葉の枚数とした。展葉済み着葉数は、開芽してから時間が経過し葉が開いた状態にある葉の着葉数とした。

35.0, $p < 0.001$)。比高0.0 mの実生では出水時の攪乱によって葉が減少し、その後の萌芽によって葉数が増加したものの展葉が完了した葉はほとんどみられなかった。11月の実生における落葉率は、比高0.0 mの実生における91.3%が他比高の値よりも高かった ($p < 0.01$)。

4. 出水に伴う攪乱の影響度

出水に伴う攪乱による実生への影響度をみるために、採取した実生の地上部分が損傷した個体の割合である損傷率を比高別に求めた。8月の実生で損傷個体はいずれの比高においてもみられなかった。11月の実生については比高0.0 mの実生20個体のうち90.0%の個体で損傷がみられた。高比高1.1 mの実生16個体のうち6.3%の個体で損傷がみられただけであった。中比高0.4 mの実生16個体には損傷が認められなかった。

IV. 考察

1. 長い浸水時間の影響

砂礫堆の浸水は植物に水分を供給するが、浸水する場合は植物の葉の水ポテンシャルを低下させることから浸水ストレスをもたらす (Pezeshki *et al.*, 1998)。一般に、ネコヤナギは水際近くに分布するため (Ishikawa, 1997)、頻繁に浸水の影響を受けるであろう。ネコヤナギ実生の乾重は、8月と11月の両方で低い比高の値が小さかった。長期間の浸水は根の機能不全や成長停止をもたらす (Stepniewski *et al.*, 1991)。低比高の実生では浸水による根の機能不全や成長停止に伴い、地上部の成長抑制がもたらされたと考えられる。さらに、過剰な土壌水分は葉の気孔を閉鎖させ (Dawson, 1990)、光合成能力の低下をもたらす (Kozlowski, 1982)。また、浸水した *Populus deltoides* Bartr. の葉の拡散抵抗は浸水していない個体のそれよりも高い (Amlin and Rood, 2001)。したがって、低比高では浸水時間が長い場合、葉の光合成能力の低下が生じた可能性がある。

植物の地上部が浸水すると、光および二酸化炭素の不足によって光合成が制限される (Sand-Jensen, 1989)。浸水時間が長いほど、光合成が制限される期間が長くなるため、実生の成長は抑制されるであろう。また、低比高では

出水時の攪乱によって地上部を損傷した実生が少なくなったことも小さい実生サイズに寄与したと推察される。このように、長い浸水時間はネコヤナギ当年生実生の成長を抑制すると考えられる。

2. 浸水時間と地下部への資源配分

乾燥条件下に置かれた *Salix nigra* Marshall は、葉からの蒸散による水分の消失を防ぐために落葉し、遅い樹高成長速度や軽い地上部乾重量を呈する (Schaff *et al.*, 2003)。本研究の高い比高では、浸水時間が短いために砂礫堆への水分供給量が少なく、比較的乾燥していたと推測される。しかし、高い比高の実生の落葉率は高くはなく、実生サイズはより低い比高のそれと同程度以上であった。高い比高に生育する実生の成長は、基質の水分が少ない条件下での水分吸収能力に依存するであろう。一般に乾燥条件下におかれたヤナギ科樹木は水分不足を補うために地下部に資源を多く配分する (van Splunder *et al.*, 1996; Li *et al.*, 2004)。また、根の長さは水分を吸収できる範囲とよく関係しており (Newman, 1965)、乾燥下では長くなる (van Splunder *et al.*, 1996)。すなわち、より乾燥した立地に出現するヤナギ科樹木ほど根をより深く発達させることで乾燥を回避する (Ishikawa, 1994)。根が深くまで発達した実生は、より広範囲の基質からの水分吸収が可能である。本調査地における高い比高のネコヤナギ実生は、低い比高の実生よりも地下部に配分する資源の割合が大きく、またより深い根を持っていた。このことから、高い比高のネコヤナギ実生は広範囲の基質からの水分吸収が可能であり、短い浸水時間からもたらされる基質の乾燥に対処していると推察される。このように、ネコヤナギ実生では、浸水時間が短い高比高ほど地下部に対する資源配分の割合を大きくするものと考えられる。

3. 基質の粒径組成

粒径の細かな基質の方が粒径の粗い基質よりも保水力が高いため、利用可能な水分量が限られている条件下では、粒径の細かな基質の方が植物の成長に好適である (Mahoney and Rood, 1992)。ネコヤナギは河川に生育する他のヤナギ科樹木と比較して、より礫質な基質に生育する

(石川, 1980, 1982; 新山, 1987, 1989)。このため, 基質の粒径組成が関与する保水性は実生の成長にとって重要であると思われる。本研究では, 高い比高では浸水時間が短かったが, 細かい粒径の砂が基質に占める割合が高かった。これは, 比高が高いほど細かな基質の割合が高いというミシシッピー川の Twentymile Creek の氾濫原における報告 (Schaff *et al.*, 2003) を支持する。高い比高におけるこのような粒径組成が基質の保水性を高くし, 高い比高における基質の乾燥度が緩和された可能性がある。その結果, 高い比高においても実生は強い乾燥ストレスを受けることなく成長することができたと推測される。このように, 高い比高において実生サイズが大きかったことは, 基質の粒径組成が実生の成長に影響することを示すものと考えられる。

V. 結 論

ネコヤナギは繁殖開始齢が2~数年と早いため (中井, 未発表), 発芽当年の成長量は繁殖開始齢に大きく影響するであろう。短期間で繁殖可能な個体サイズに成長することは, 高頻度で出水に伴う攪乱が発生する河川沿いの砂礫堆におけるネコヤナギ個体群の存続にとって重要であろう。ネコヤナギ当年生実生の実生サイズや資源配分は, 生育地における浸水時間, 基質の粒径組成ならびに出水に伴う攪乱による影響を受けていた。なかでも長期間の浸水にさらされた低い比高における実生は顕著に小さかった。低い比高では浸水時間が長いことと出水時の攪乱を受けやすいことから, 実生が定着した場合でも繁殖可能な個体サイズに達するには, 長い時間を要すると考えられる。このように, 砂礫堆における浸水時間と出水に伴う攪乱はネコヤナギ個体群の存続に大きく影響するものと推定される。ネコヤナギ個体群を維持しつつ河川管理を行うためには, 河川沿いの砂礫堆に実生の成長を促進するような, 適度に浸水しつつ出水に伴う攪乱の影響を強く受けない場所の確保が必要である。そのためには, 水位が一定になる状態を長期間継続させないことが望ましい。

本研究に対して有益なご助言をくださった三重大学生物資源学部武田明正名誉教授および伊藤進一郎教授, 水位データをご提供くださった三重県県土整備部藤本佳久氏に厚く感謝いたします。

引用文献

- Amlin, N.A. and Rood, S.B. (2001) Inundation tolerances of riparian willows and cottonwoods. *J. Am. Wat. Resour. Assoc.* 37: 1709-1720.
- Cooper, D.J., Merritt, D.M., Andersen, D.C., and Chimner, R.A. (1999) Factors controlling the establishment of Fremont cottonwood seedlings on the upper Green River, USA. *Regul. Rivers Res. Manag.* 15: 419-440.
- Dawson, T.E. (1990) Spatial and physiological overlap of three co-occurring alpine willows. *Funct. Ecol.* 4: 13-25.
- 石川慎吾 (1980) 北海道地方の河辺に発達するヤナギ林について. 高知大学術研報 29: 73-78.
- 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. 高知大学術研報 31: 95-104.
- Ishikawa, S. (1994) Seedling growth traits of three salicaceous species under different conditions of soil and water level. *Ecol. Rev.* 23: 1-6.
- Ishikawa, S. (1997) Distribution behavior of riparian plants and species diversity of the vegetation on rocky river banks in the Yoshino River in Shikoku, Japan. *Mem. Fac. Sci. Kochi Univ. Ser. D (Biol.)* 18: 1-7.
- Karrenberg, S., Edwards, P.J., and Kollmann, J. (2002) The life history of Salicaceae living in the active zone of floodplains. *Freshwat. Biol.* 47: 733-748.
- 建設省河川局編 (2000) 流量年表第 51 回. 443 pp, 日本河川協会, 東京.
- 北村四郎・村田 源 (1979) 原色日本植物図鑑・木本編 II. 545 pp, 保育社, 大阪.
- Kozlowski, T.T. (1982) Water supply and tree growth. Part II. Flooding. *For. Abstr.* 43: 145-161.
- Li, S., Pezeshki, S.R., Goodwin, S., and Shields, F.D. (2004) Physiological responses of black willow (*Salix nigra*) cuttings to a range of soil moisture regimes. *Photosynthetica* 42: 585-590.
- Mahoney, J.M. and Rood, S.B. (1992) Response of a hybrid poplar to water table decline in different substrates. *For. Ecol. Manag.* 54: 141-156.
- McBride, J.R. and Strahan, J. (1984) Establishment and survival of woody riparian species on gravel bars of an intermittent stream. *Am. Midl. Nat.* 112: 235-245.
- 三重県 (2002) 宮川水系宮川七保観測所水位月表. 三重県.
- Naiman, R.J. and Décamps, H. (1997) The ecology of interfaces: riparian zones. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 28: 621-658.
- 中井重理沙・木佐貴博光 (2004) 宮川中流域の砂礫堆におけるネコヤナギの分布と水際からの比高との関係. 中森研 52: 51-54.
- Newman, E.I. (1965) Root and soil water relations. *In* The plant root and its environment. Carson, E.W. (eds.), University of Virginia Press, Charlottesville, 363-410.
- 新山 馨 (1987) 石狩川に沿ったヤナギ科植物の分布と生育地の土壌の土性. 日生態会誌 37: 163-174.
- 新山 馨 (1989) 札内川に沿ったケシヨウヤナギの分布と生育地の土性. 日生態会誌 39: 173-182.
- 新山 馨 (1995) ヤナギ科植物の生活史特性と河川環境. 日生態会誌 45: 301-306.
- Pezeshki, S.R., Anderson, P.H., and Shields, F.D.Jr. (1998) Effects of soil moisture regimes on growth and survival of black willow (*Salix nigra*) posts (cuttings). *Wetlands* 18: 460-470.
- Sacchi, C.F. and Price, P.W. (1992) The relative roles of abiotic and biotic factors in seedling demography of arroyo willow (*Salix lasiolepis*: Salicaceae). *Am. J. Bot.* 79: 395-405.
- Sand-Jensen, K. (1989) Environmental variables and their effect on photosynthesis of aquatic plant communities. General features of aquatic photosynthesis. *Aquat. Bot.* 34: 5-25.
- Sasaki, A. and Nakatsubo, T. (2003) Biomass and production of the riparian shrub *Salix gracilistyla*. *Ecol. Civil Eng.* 6: 35 - 44.
- Sasaki, A., Fujiyoshi, M., Shidara, S., and Nakatsubo, T. (2001) Effects of nutrients and arbuscular mycorrhizal colonization on the growth of *Salix gracilistyla* seedlings in a nutrient-poor fluvial bar. *Ecol. Res.* 16: 165-172.
- Schaff, S.D., Pezeshki, S.R., and Shields, F.D.Jr. (2003) Effects of soil conditions on survival and growth of black willow cuttings. *Environ. Manag.* 31: 748-763.
- Stepniewski, W., Pezeshki, S.R., DeLaune, R.D., and Patrick, J.W.H. (1991) Root studies under variable redox potential in soil or soil suspensions using laboratory rhizotrons. *Vegetatio* 94: 47-55.
- van Splunder, I., Voesenek, L.A.C.J., Coops, H., De Vries, X.J.A., and Blom, C.W.P.M. (1996) Morphological responses of seedlings of four species of Salicaceae to drought. *Can. J. Bot.* 74: 1988-1995.
- 吉川正人・福嶋 司 (1999) 鬼怒川河辺におけるヤナギ群落の分布と形成様式. 植生会誌 16: 25-37.