

札内川中流域におけるケシヨウヤナギ3林分の推移

渡辺 展之¹⁾・丹羽 真一¹⁾・渡辺 修¹⁾

Dynamics of three *Chosenia arbutifolia* forests in the Satsunai River, Northern Japan

WATANABE Nobuyuki¹⁾, NIWA Shin-ichi¹⁾ and WATANABE Osamu¹⁾

はじめに

ケシヨウヤナギは、本州の上高地と北海道の十勝・日高・北見地方の一部の河川に隔離分布をするヤナギ科の高木種で、しばしば純林を形成する(川辺・斎藤 1991)。またレッドデータブック(環境庁 2000)の絶滅危惧Ⅱ類、北海道版レッドリストの希少種(R)に指定されている稀少植物である。河道の変動によって生じる氾濫原に種子が供給されて一斉林を形成し、成熟後の林床には実生が定着できないため、更新には氾濫原の形成が不可欠である。そのため、ダム建設によって氾濫原の形成頻度が低下することや、堤防の造成・高水敷の利用による個体数の減少が懸念される。

本種の保全策は急務であるが、繁殖・成長特性などの生態情報の集積はいまだ不十分である。そのため、著者らは、札内川中流域において発達段階の異なるケシヨウヤナギ4林分のモニタリング調査を行ない、その形成過程を明らかにしようとしている。

これまでの筆者らの調査から、(1)ヤナギ類の稚樹は氾濫原内の礫の分布に対応して分布しており、本種は大きな礫のある立地に分布すること(渡辺ほか 1999b)、(2)発達した林分ほど本種の優占度が高いことが明らかになっている(渡辺ほか 1999a)。(2)の結果から、初期段階では複数種のヤナギが混生するが、林分の発達に伴って本種が他種との競争に勝ち残り、ケシヨウヤナギ林が形成されると考えられた。この理由として、本種が他のヤナギよりも速く成長するためと予想した。

今回、3林分について調査区内の個体の再調査を行ない、3シーズンの推移を明らかにした。本論では、各生育段階での死亡率・成長量・新規加入個体の比較から、この点について検証する。

調査地

調査地は札内川とトツタベツ川との合流部から上流に約10km遡った中札内村常盤地区の河畔域である。流路の幅は約20mで堤防が造成されている。右岸の堤外にある氾濫原とケシヨウヤナギ林に調査区を設定した。

堤外ではこれまで比較的自然状態が保たれてきたが、一部の河畔で整備が開始され、整地や芝生の張り付けに加えてケシヨウヤナギの伐採と移植が行なわれている。なお、上流には札内川ダムが建設されているため(札内川ダム環境アセスメント委員会 1986)、近年の河道の動態はこの影響を受けていることが予想される。

調査方法

1997年4月26～29日に調査区の設定及び調査を行ない、1997年8月2日に補足調査を行なった。氾濫原を横断するように長さ50mの帯状区を2本設定した(帯状区①②)。両帯状区ともに稚樹と成木の分布は明瞭に分かれており、稚樹の分布する氾濫原の部分(稚樹区=S1区, S2区)とそれ以外の部分(成木区=A1区, A2区)に分割した(渡辺ほか 1999a)。

帯状区①では流路から35mの地点までを稚樹区とした。境界付近では樹高2～5mの個体が多く、

1) さっぽろ自然調査館 〒004-0052 札幌市厚別区厚別中央2条5丁目4-35-705 Sapporo Nature Research & Interpretation Office, 4-35-705, Atsubetsu-chuo 2-5, Atsubetsu-ku, Sapporo 004-0052, Japan. e-mail: chosakan@cho.co.jp

流路から離れるにしたがい樹高10m以上の個体が分布するようになる。带状区②では10mの地点までを稚樹区とした。境界付近では樹高2～5mの小径木が多く、ネコヤナギとエゾノキヌヤナギが優占し、河道から離れるにしたがい樹高10～30mのオノエヤナギやケショウヤナギが分布するようになる。

稚樹区は幅を1mとして1m×1mの方形区に分割した。調査区内の全個体についてビニル製の標識をつけ、種名・樹高・根元位置の方形区番号を記録した。成木区は幅を5mとして、5m×5mの方形区に分割した。調査区内の全個体を対象に標識をつけ、種名・胸高直径・樹高・根元位置（方形区番号）を記録した。

1999年10月22日に再調査を行なった。各個体の生死を確認し、樹高1.3m未満の個体は樹高・基部直径を測定し、樹高1.3m以上の個体は樹高・

胸高直径を測定した。標識の損傷が激しい個体については標識を付け替えた。また、新規に加入した個体（稚樹区では新たに進入した個体、成木区では樹高1.3m以上に達した個体）は、ビニル製の標識をつけ、種名・樹高・根元位置の方形区番号を記録した。さらに、初回調査時に測り洩らした個体は同様の計測を行ない、未調査個体として扱った。

なお、S2区は、河畔の整備事業によって整地されてしまい、消失していた。そのため分析からは除外した。

ここではケショウヤナギ・オオバヤナギ・ドロノキのヤナギ高木種（以下、高木種）、それ以外のエゾヤナギ・オノエヤナギ・エゾノキヌヤナギ・ネコヤナギの亜高木ヤナギ種（以下、亜高木種）、その他の落葉広葉樹（以下、落葉広葉樹種）の3つに分類して検討する。

表1. 各調査区における出現種の材積量 (cm³/m²) の変化

分類	種名	S1区		A1区		A2区	
		1999年	1997年	1999年	1997年	1999年	
ヤナギ 高木種	ケショウヤナギ	36	12962	17985	40917	47815	
	オオバヤナギ	390					
	ドロノキ	1					
	小計	427	12962	17985	40917	47815	
ヤナギ 亜高木種	エゾヤナギ	22	6421	14777	88	153	
	オノエヤナギ	602	2159	5109	1390	1116	
	エゾノキヌヤナギ	31	100	357	218	468	
	ネコヤナギ	11	168	493	63	451	
	小計	666	8848	20736	1758	2188	
落葉 広葉樹種	ウダイカンバ	<1			6	272	
	ハルニレ	<1					
	ヤチダモ				9	25	
	エゾニワトコ				7	24	
	ヤマグワ				6	25	
	ケヤマウコギ				<1	52	
	シラカバ				<1	89	
	小計	0	0	0	59	488	
合計	1093	21800	38720	42761	50496		

S1区・1997年は直径を計測していないため1999年のみ算出。

結 果

種組成の変化

S1区では1997年に高木種3種・亜高木種4種・落葉広葉樹種1種が出現し、1999年には、それに加えてハルニレが出現した(表1)。1997年の全体の個体密度は6.06本/m²で、高木種の本数比での優占度は11.3%だった。1999年に全体の個体密度は3.54本/m²に減少したが、高木種の優占度(材積密度)は39.1%と増加した(表2)。

A1区では1997年に高木種1種(ケショウヤナギ)・亜高木種4種が出現した(表1)。個体密度は高木種が0.13本/m²、亜高木種が0.38本/m²だった。材積密度は1997年に21800cm³/m²で、1999年には38720cm³/m²に増加した。ケショウヤナギは12962cm³/m²から17985cm³/m²と増加したが、優占度は59.5%から46.5%に減少した(表2)。

A2区では高木種1種(ケショウヤナギ)・亜高木種4種・落葉広葉樹種5種が出現した(表1)。個体密度は高木種が0.04本/m²、亜高木種が0.09本/m²、落葉広葉樹種が0.06本/m²であった。材積密度は1997年に42761cm³/m²で、1999年には50496cm³/m²と増加した。ケショウヤナギは40917cm³/m²から47815cm³/m²に増加したが、優占度は95.7%から94.7%に微減した。また、落葉広葉樹の優占度は0.1%から1.0%に増加した(表2)。

各調査区のサイズ構造の変化

S1区の1997年の平均高は16.0cmであったが、1999年には95.1cmと増加した。

A1区では、1997年のサイズ分布はL字型を示したが、1999年には5cm以下の個体と10-15cmにモードをもつ逆J字型分布へと変化した(図1)。ケショウヤナギは、1997年には直径5-10cm階

表2. 各調査区における出現種の優占度(%)の変化

分類	種名	S1区		A1区		A2区	
		1997年	1999年	1997年	1999年	1997年	1999年
ヤナギ 高木種	ケショウヤナギ	11.3	3.3	59.5	46.5	95.7	94.7
	オオバヤナギ	6.6	35.7				
	ドロノキ	0.9	0.1				
	小計	18.9	39.1	59.5	46.5	95.7	94.7
ヤナギ 亜高木種	エゾヤナギ	10.4	2.0	29.5	38.2	0.2	0.3
	オノエヤナギ	26.4	55.1	9.9	13.2	3.3	2.2
	エゾノキヌヤナギ	32.1	2.8	0.5	0.9	0.5	0.9
	ネコヤナギ	11.8	1.0	0.8	1.3	0.1	0.9
小計	80.7	60.9	40.6	53.6	4.1	4.3	
落葉 広葉樹種	ウダイカンバ	0.2	<0.1			<0.1	0.5
	ハルニレ		<0.1				
	ヤチダモ					<0.1	0.1
	エゾニワトコ					<0.1	<0.1
	ヤマグワ					<0.1	0.1
	ケヤマウコギ						0.1
	シラカバ						0.2
	小計	0.2	0.0			0.1	1.0
合計	100	100	100.0	100	100	100.0	

S1区・1997年の優占度は本数比、それ以外は材積比によって算出した。

表3. S1区の個体数の変化

分類	種名	1997年		1999年						
		個体数	生存 個体	死亡個体				新規加入 個体		未調査 個体
				全体	死亡率 (%)	流失	乾燥	種子 由来	萌芽 由来	
ヤナギ 高木種	ケショウヤナギ	24	1	23	95.8	20	3	1	1	0
	オオバヤナギ	14	11	3	21.4	1	2	1	2	1
	ドロノキ	2	2	0		0	0	0	0	0
	小計	40	14	26	65.0	21	5	2	3	1
ヤナギ 亜高木 種	エゾヤナギ	22	16	6	27.3	1	5	2	0	0
	オノエヤナギ	56	35	21	37.5	1	20	0	0	0
	エゾノキヌヤナギ	68	33	35	51.5	12	23	1	1	0
	ネコヤナギ	25	10	15	60.0	14	1	2	2	0
	小計	171	94	77	45.0	28	49	5	3	0
落葉 広葉樹 種	ウダイカンバ	1	1	0		0	0	0	0	0
	ハルニレ	0	0	0		0	0	1	0	0
	小計	1	1	0		0	0	1	0	0
合計		212	109	103	48.6	49	54	8	6	1

の個体が多かったが、1999年には全て10cm以上となった。

A2区では、1997年の全体のサイズ分布はL字型を示した。落葉広葉樹種は直径5cm以下の個体が47%を占めた。ケショウヤナギはすべて10cm以上の個体で平均25.6cmだった(図1)。1999年には、10-15cm階以外のサイズ階は増加し、逆J字型に変化した。ケショウヤナギの個体のほとんどが20cm以上で平均28.7cmだった。

死亡率

S1区では212個体のうち2年間で103個体が枯死し、死亡率は49%であった(表3)。このうち、河道に面した0~8mの調査区が流失したことによる死亡個体が49個体を占めた。高木種と亜高木種によって死亡率は異なっていた。乾燥による死亡率は、高木種(26.3%)よりも亜高木種(34.2%)で若干高かった。

A1区では38個体のうち7個体が枯死し、死亡率は18.4%であった(表4)。このうちケショウヤナギが4個体、亜高木種が3個体であった。死亡率はケショウヤナギが40%で最も高かった。

A2区では35個体中6個体が枯死し、死亡率は17.1%であった(表5)。このうちケショウヤナ

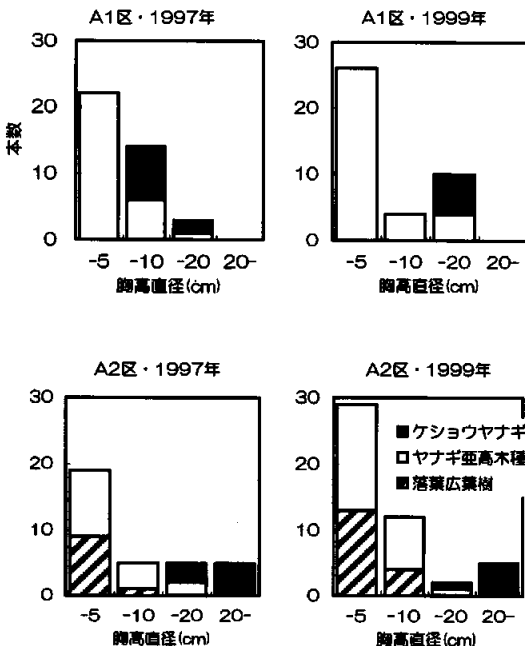


図1. 成木区の1997年と1999年のサイズ分布

表4. A1区の個体数の変化

分類	種名	1997年		1999年				
		個体数	生存 個体	死亡 個体	死亡率 (%)	新規加入 個体		未調査 個体
						種子 由来	萌芽 由来	
ヤナギ 高木種	ケショウヤナギ	10	6	4	40.0	0	0	0
	エゾヤナギ	8	7	1	12.5	0	0	0
ヤナギ 亜高木種	オノエヤナギ	6	5	1	16.7	0	0	0
	エゾノキヌヤナギ	6	5	1	16.7	0	0	1
	ネコヤナギ	8	8	0	0.0	0	4	4
	小計	28	25	3	10.7	0	4	5
	合計	38	31	7	18.4	0	4	5

表5. A2区の個体数の変化

分類	種名	1997年		1999年				
		個体数	生存 個体	死亡 個体	死亡率 (%)	新規加入 個体		未調査 個体
						種子 由来	萌芽 由来	
ヤナギ 高木種	ケショウヤナギ	8	6	2	25.0	0	0	0
	エゾヤナギ	1	1	0	0.0	0	0	0
ヤナギ 亜高 木種	オノエヤナギ	4	1	3	75.0	0	1	0
	エゾノキヌヤナギ	4	3	1	25.0	0	0	0
	ネコヤナギ	8	8	0	0.0	0	6	5
	小計	17	13	4	23.5	0	7	5
落葉広葉樹 種	ウダイカンバ	4	4	0	0.0	0	0	0
	ヤチダモ	2	2	0	0.0	1	0	0
	エゾニワトコ	1	1	0	0.0	0	0	0
	ヤマグワ	2	2	0	0.0	1	0	0
	ケヤマウコギ	0	0	0		2	0	0
	シラカバ	1	1	0	0.0	0	0	0
	小計	10	10	0	0.0	4	0	0
	合計	35	29	6	17.1	4	14	5

ギは2個体、亜高木種は4個体であった。

絶対成長量

S1区では種によって平均樹高成長量は異なっていた(表6)。樹高の平均成長量はケショウヤナギ(363cm)やオオバヤナギ(220cm)などの高木種で高く、亜高木種の2倍以上だった。

A1区では、種によって平均直径成長量は異なっており、ケショウヤナギが2.5cmと最も高く、ネコヤナギが0.8cmと最も低かった(表6)。直径

の大きい個体ほど直径成長量が高かった($R^2=0.79$; $P<0.001$, 図2)。

A2区では種によって平均直径成長量は異なっており、ケショウヤナギが1.7cmで最も高く、シラカバが0.9cmで最も低かった。直径の大きい個体ほど直径成長量が高かった($R^2=0.36$; $P<0.1$, 図2)。

新規加入個体

S1区では種子由来の新規加入が6個体、萌芽

表6. 各調査区における種別の初期サイズと成長量

分類	種名	S1区			A1区			A2区		
		N	平均樹高 (cm)	平均樹高成長量 (cm)	N	平均直径 (cm)	平均直径成長量 (cm)	N	平均直径 (cm)	平均直径成長量 (cm)
ヤナギ 高木種	ケシウヤナギ	1	37.0	363.0	6	9.2	2.5	6	28.7	1.7
	オオバヤナギ	11	26.0	220.0						
	ドロノキ	2	9.0	42.0						
	小計	14	24.4	204.8	6	9.2	2.5	6	28.7	1.7
ヤナギ 亜高木種	エゾヤナギ	16	12.6	85.5	7	7.1	1.9	1	5.7	1.1
	オノエヤナギ	35	37.5	97.4	5	4.5	1.7	1	7.2	1.6
	エゾノキヌヤナギ	33	14.1	55.9	5	1.8	0.9	3	5.6	1.4
	ネコヤナギ	10	9.4	73.1	8	1.6	0.8	8	2.0	1.2
	小計	94	22.1	78.2	25	3.8	1.3	13	3.5	1.3
落葉広葉 樹林	ウダイカンバ	1	7.0	25.0				2	3.3	1.3
	ヤチダモ							2	2.2	0.9
	エゾニワトコ							1	2.7	1.3
	ヤマグワ							2	1.8	1.6
	シラカバ							1	5.0	0.9
	小計	1	7.0	25.0				8	2.9	1.2
合計		109	22.2	94.0	31	4.8	1.5	26	8.5	1.4

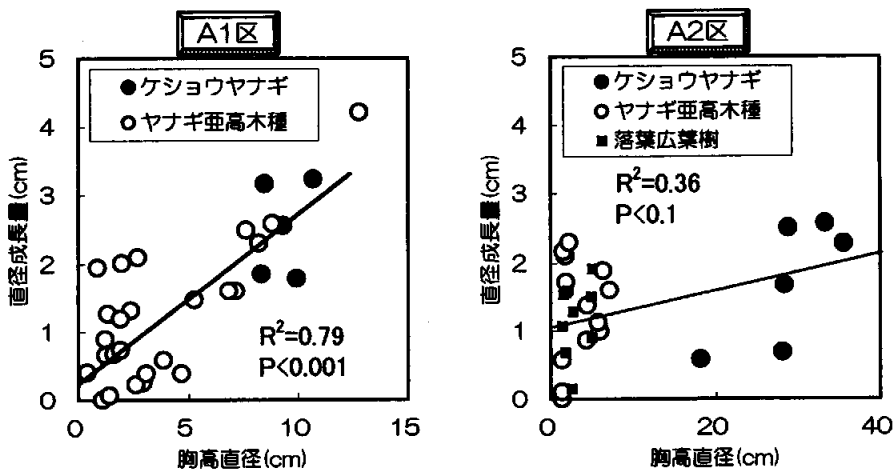


図2. 成木区における胸高直径と直径成長量の関係

由来は8個体だった(表3)。このうち高木種が5個体(種子由来2個体, 萌芽由来3個体), 亜高木種が8個体(種子由来5個体, 萌芽由来3個体)だった。A1区では種子由来, 萌芽由来それぞれ0, 4個体で全てネコヤナギであった(表4)。

A2区では, 種子由来, 萌芽由来それぞれ4, 7個体だった。萌芽由来は全て亜高木種で, 種子由来は全て落葉広葉樹種であった(表5)。

考 察

ケショウヤナギ林の死亡要因

稚樹の主な死亡原因は、増水による流失と乾燥だった。河道からの距離が近くて比高が低い氾濫原は流失しやすく、今回流失したS1区の部分もこの条件に該当していた。個体のほとんどが5 cm未満の実生であったため、冠水や流水の物理的な衝撃への耐性が低かったことも要因である。流失後の堆積地に新たな稚樹は見られず、その後も頻りに冠水や土砂の移動が生じていると思われる。一方、河道からの距離が遠く比高が高い氾濫原では強い乾燥を受けやすい。設定から3ヶ月後の7月に補足調査を行なった際、S1区の河道から離れた場所では、乾燥によると思われる枯死個体が多数観察された。このことから夏季の乾燥は稚樹の生残に強く影響を与えていると考えられる。長坂・新谷(1989)は、亜高木種よりも高木種で乾燥耐性が高いことを報告しており、本論で乾燥による死亡率が高木種でやや低かった要因は、乾燥耐性の違いかもしれない。また、今回S2区が消失したように土砂の採取や護岸によって氾濫原が破壊されて枯死する場合も少なくない。一方で、光を巡る競争による枯死は、稚樹期には個体間の接触は小さいため、少ないと思われる。

成木区の枯死木は、他個体と接している個体であったことから、主な死亡要因として光を巡る競争ストレスが考えられた。死亡率は個体密度の高いA1区で高く、特にケショウヤナギは4割の個体が枯死していた。亜高木種の死亡率が低かったことについては、これまでの発達の過程で多数が枯死しており、現在生き残っている個体の多くが、光条件に恵まれた林縁部に分布しているためと考えられる。A2区でもケショウヤナギの林冠木が枯死しており、発達した林分においても種内競争が続いていることを示唆している。

ケショウヤナギ林の成長量

高木種と亜高木種の稚樹の樹高を比較すると、1997年には違いが小さかったが、1999年には大きくなっており、高木種の成長速度が高かった。これは、高木種が生育しやすい乾燥した立地であったことが考えられる。また、1997年時点において

高木種は複数の1次枝があるのに対して亜高木種にはなく、こうした樹高にあらわれない個体サイズの違いも要因と考えられる。したがって、両者の成長速度の違いは種子の発芽直後から生じると考えられ、詳細を調査する必要があるだろう。

成木区では個体サイズが大きいほど直径成長量大きい傾向が見られた。また個体サイズは種によって異なっており、高木種(ケショウヤナギ)と亜高木種の成長量の違いとなって表れた。個体サイズの大きいケショウヤナギは両区ともに亜高木種より大きい成長量を示していた。稚樹期に生じた成長の差が個体サイズの差を引き起こした結果と思われる。

ケショウヤナギと亜高木種の成長量の違いは、若齢のA1区で大きかった。A1区ではケショウヤナギの枯死木が多く生じ、光環境が好転したことも影響していると考えられる。

新規加入個体の特徴

ケショウヤナギを含む高木種の新規加入は、稚樹区では見られたが成木区では全くなかった。大径木や幹折れ木からの萌芽は観察されないことから、萌芽による更新は全く行なわないようである。またドロノキは根萌芽を行なうが、ケショウヤナギとオオバヤナギについては、成木周辺に小径木が見られないため行なわないと思われる。

ヤナギ類の新規加入個体には種子由来と萌芽由来体があり、稚樹区では両者が見られたが、成木区では後者のみが見られた。稚樹区は堆積地が形成されてから3~4年と思われたが、リターの堆積が少ないためこの時点では種子の発芽が可能であった。一方、すでに定着している個体は十分な光資源を得られるため、活発に萌芽状の分枝を行ない樹冠を拡大しようとする。このため稚樹期には両方の新規加入が見られる。しかし、種子由来の個体は、進入時期が遅くなるため、周辺個体からの被陰によって枯死していく可能性が高い。

成木区で見られた萌芽個体は、林縁部の明るい環境に分布している亜高木種で、十分な光資源を利用して、生産構造を拡大したものと考えられる。また成木区での実生由来の個体は全て落葉広葉樹種であり、林分の発達に伴ってリターの堆積や種子散布者の利用が進んでいると考えられる(丹羽

表7. 各発達段階のヤナギ高木種と亜高木種のデモグラフィーのまとめ

	幼齡林 (稚樹)		高木種	亜高木種
幼齡林 (稚樹)	死亡率	流失	(53%)	(16%)
		乾燥	26%	34%
	樹高成長量		100cm/年	40cm/年
	新規加入率		0.14本/m ²	0.22本/m ²
成木林	死亡率(競争)		25, 40%	11, 24%
	直径成長量		0.6, 0.7cm/年	0.9, 1.3cm/年
	新規加入率		0本/m ²	0.04, 0.09本/m ²

ほか 2001を参照)。加えて、ケショウヤナギ林冠木の枯死によって光環境が好転し、こうした広葉樹の侵入が促進されていくものと思われる。

まとめ

各調査区のケショウヤナギの優占度は全て減少しており、発達とともに優占度が高くなるという予想とは異なる結果になった。これは枯死木が多かったためであるが、材積は増加し増加量も他種に比べて高いため枯死木が減少する今後は優占度が高まっていくと思われる。長い調査期間をとり、死亡個体による材積量の変動を小さくすることで、より傾向は明らかになるだろう。

今回の結果から、各発達段階でケショウヤナギの成長速度が他のヤナギよりも速いことが示された。特に稚樹期の成長量の差が、その後の林分構造に強く反映されると考えられた(表7)。

今後は、ケショウヤナギと同様のニッチェを占めるオオバヤナギとの生態的差異を明らかにし、ケショウヤナギの生態を明らかにしていきたい。

謝 辞

ひがし大雪博物館の川辺百樹学芸員には研究報告への掲載と校閲でお世話になった。深く感謝申し上げます。

引用文献

- 環境庁自然保護局野生生物課編(2000) レッドデータブック植物Ⅰ. 662pp.
- 川辺百樹・斎藤新一郎(1991) 十勝地方におけるケショウヤナギの分布とその要因. ひがし大雪博物館研報. 13, 25-31.
- 長坂 有・新谷 融(1989) 初期侵入条件から見た河畔林の形成. 日林北支論, 42: 155-157.
- 丹羽真一・渡辺 修・渡辺展之.(2001) 札内川中流域の植物相: ケショウヤナギ林分の発達に伴う変化. ひがし大雪博物館研報, 23: 53-66.
- 札内川ダム環境アセスメント委員会(1986) 札内川ダム環境調査報告書. 346pp. 札内川ダム環境アセスメント委員会事務局. 札幌.
- 渡辺展之・丹羽真一・渡辺 修(1999a) 札内川中流域におけるケショウヤナギ林の形成機構(Ⅰ). 帯広百年記念館報告, 17. 17-25.
- 渡辺展之・丹羽真一・渡辺 修(1999b) 札内川中流域におけるケショウヤナギ林の形成機構(Ⅱ). 帯広百年記念館報告, 17. 27-31.

Summary

To reveal developmental process of *Chosenia arbutifolia* forests, we resurveyed trees in the three sites where had been set two years before in the middle area of Satsunai River, Northern Japan. In seedlings site, *Salix* species were is predominant, and in two forest sites, *C. arbutifolia* is predominant.

In the seedlings site, absolute height growth rates were large in all species, especially, that of *C. arbutifolia* was 363 cm/2yrs in mean. The value was 3.7-6.5 times as large as those of the *Salix* species. However, mainly by flooding and soil desertion, the seedlings remarkably decreased from 229 to 105. Dominant rate of *C. arbutifolia* changed from 11 to 0.9% for two years on the density basis. This reason is that 83% of *C. arbutifolia* seedlings were died by flooding by chance.

In two forest sites, absolute dbh growth rate of *C. arbutifolia* was 2.5 and 1.7cm/2yrs in mean. Both values were the largest of the co-occurring species in each site. By competitive stress for light, the mature trees also decreased from 73 to 60. Dominant rate of *C. arbutifolia* changed from 25 to 20% on the density basis.

C. arbutifolia is much better in growth rate than the other species, growing in place with high risk.