

目 次

第1章 序論.....1  
1. 研究の背景と目的.....1  
2. 上高地の概要.....3

第2章 実生の定着様式.....4  
はじめに.....4  
調査地.....4  
調査方法.....5  
調査地点の選定と方形区の設定.....5  
環境因子の測定.....5  
全炭素と全窒素含有量.....5  
シルト・粘土分画百分率.....6  
相対光量子密度.....6  
樹齢の測定.....6  
結果.....7  
ハルニレおよびヤチダモの実生と稚樹の立地タイプ.....7  
立地の特性とハルニレ, ヤチダモの実生, 稚樹の分布.....8  
実生の消長および成長速度.....9  
林冠個体と稚樹の年齢.....9  
考察.....10  
立地と河川攪乱.....10  
実生の発生.....11  
実生の定着.....11

第3章 ハルニレ林の更新.....14  
はじめに.....14  
調査地と調査方法.....14  
結果.....15  
ハルニレのサイズ構造.....15  
ハルニレの齢構造.....15  
若齢個体の樹冠被陰率.....16  
若齢個体の樹冠被陰率と樹高の関係.....16  
考察.....16

横浜国立大学附属図書館



11468110

第4章 ハルニレ林の立地特性	19
はじめに	19
調査地と調査方法	20
ハルニレ林とその隣接林分の調査	20
調査区の設定	20
植生調査	20
樹齢の測定	20
堆積構造と土壌粒径	20
土壌の還元状態	20
広域調査	21
ハルニレ林の分布	21
方形区の設定	21
堆積構造と土壌粒径	21
土壌炭素含有量	21
地下水位の測定	22
結果	22
ハルニレ林とその隣接林分の調査	22
林分の配列	22
樹齢	22
堆積構造と土壌粒径	23
立木の埋まり具合	23
広域調査	23
堆積構造と土壌粒径	23
地下水位	24
考察	24
ハルニレ林の土性と地下水位	24
攪乱体制	27
第5章 総合考察	29
摘要	32
謝辞	34
引用文献	35
Summary	40

# 第1章 序論

## 1. 研究の背景と目的

これまで森林の更新や動態に関する多くの研究が行われ、森林の更新には自然攪乱が重要な役割をはたしていることが明らかになってきた。さらに、自然攪乱は、群集の組成や構造を左右する傾度のひとつとしてさえ認識されるようになってきている (White 1979, Denslow 1980)。

安定した山腹斜面に成立する、いわゆる気候的極相といわれる森林の主な攪乱体制は、風倒や枯死による樹木の破損に起因する林冠ギャップの形成であり、それにとまなう樹種の更新が議論されてきた (Nakashizuka 1983, 中静 1984, 中静・山本 1987, 鈴木 1984, 甲山 1984, 山本 1984, Yamamoto 1989, 1992 など)。一方、急傾斜の山地に見られる V 字谷沿いの溪畔域では、谷壁下部に表層崩壊がたびたび発生し、まれには谷全体が攪乱されるような大規模な攪乱が生じている (Sakio 1997, Sakio et al., 2002)。渓流域にみられるシオジやサワグルミは、このような大規模攪乱に伴い一斉更新する (佐藤 1988, 1992, 1995, Sakio et al., 2002)。そのような更新特性に加えて、耐陰性の高いシオジは林冠下で前生稚樹として存在することができ、ギャップ形成などの光環境の好転によって林冠木まで生長することが報告されている (Sakio 1997, Sakio et al., 2002)。しかし、その場合も、若齢個体が見られるのは放棄水路や氾濫原の一部に限られており (Sakio 1997)、実生の定着には地表攪乱が関与している。

沖積平野は、山地・丘陵地に刻まれた谷を流下してきた河川が平地に達し、堆積作用がさかんになることで形成された地形で、広く開いた谷では谷底平野の形をとる。そこには、山腹斜面や溪畔域とは異なる、独特な種組成を持った森林が成立する。ハルニレやヤチダモの優占する森林はブナクラス域におけるその典型的な例である (宮脇 1987, 1988)。沖積平野は、いうまでもなく洪水によって運搬されてきた物質が堆積してできた地形であるが、そこには、独特の堆積環境や攪乱体制を伴う。沖積平野の主な攪乱体制は河川流路の変動や洪水による植生の部分的な破壊である。たとえば、上高地の谷底平野では、氾濫原の植生全体が破壊されるような攪乱は過去数十年では起きておらず、調査地全体の森林面積の延べ 50% に相当する部分が、破壊と再生を繰り返しているという報告がある (進 1999)。

沖積平野では、このような独特の攪乱体制が、森林の成立や更新に直接、間接に役割を果たしていることが予想されるが、実態はあきらかになっていない。そこで著者は、沖積平野を代表する森林群落のひとつであるハルニレ

前述のように、ハルニレは、多様な立地に生育する種であることが示唆されるが、このような種の生態を明らかにするためには、広い範囲で多様な林分を選んで調査を行なう必要があると考えられる。しかし、ハルニレの生育地の中心と考えられる沖積低地は、人が古くから利用してきたため、森林はほとんど残されていない。残った森林の多くも人為の影響を強く受けているが、幸いにも長野県上高地には自然度の高いハルニレ林が広く残されている。この研究の目的は、この地域のハルニレ林について、①実生の定着様式、②更新動態、③立地特性を調査し、ハルニレ林の成立を規定する物理的環境条件および更新と地表攪乱体制との関係を明らかにすることである。

## 2. 上高地の概要

上高地は標高約 1500m、梓川に沿った広い谷底平野で、平均河床幅約 500m の谷底（百瀬 1993）が約 15km にわたって延びる（図 1-1）。上高地を取り囲む山々は、中部山岳の主稜部を構成し、起伏量が大きいため浸食作用がはげしい。高山から崩れた岩屑は梓川に多量の砂礫を供給している。上高地の谷の西側にそびえる穂高連峰は、穂高安山岩類と呼ばれる古第三紀の安山岩質容結凝灰岩類から成り、明神から上流では、奥又白花崗岩が分布する。一方、東側の山々の大部分は中・古生界の砂岩、粘板岩からなるが、六百山－霞沢岳の主稜部は穂高安山岩類より構成されている（亀山 1984）。上高地は、南西に位置する焼岳火山の噴出物によるせき止めの作用で古くから堆積環境にあった。現在も、周囲の山々からの土砂供給に加え、大正爆発以来の焼岳からの土砂の流入も加わり、梓川の河床は徐々に上昇している（岩田 1992）。上高地を流れる梓川は槍ヶ岳（標高 3180m）を源流とする山地河川であるが、上高地における平均勾配は 9.6% ときわめて緩く（百瀬 1993）、標高 1500m に位置しながら網状流河川という極めてまれな形態をもっている。その氾濫原には、本州ではここだけに分布するケショウヤナギに代表されるヤナギ林や、カラマツ林、ハルニレ－ウラジロモミ林などが、モザイク状に配列した森林がよく発達している（進 1995）。また、支流の谷口に形成された沖積錐上には、シラビソ－ウラジロモミ林、カラマツ林、サワグルミ－ハルニレ林などが、山地斜面には、コメツガ林、ダケカンバ林、クロベ林などが成立している（亀山 1984）。1969 年から 1974 年までの上高地木村小屋（海拔 1520m）における気温の年平均値は 4.6℃、1983 年から 2002 年までの気象庁上高地観測所における年平均降水量は 2317mm である。

林をとりあげ、この点の解明をめざす研究を行った。

ハルニレについてはこれまで、後継樹をもたない林分構造を示し（春木ほか 1992, 館脇 1961, 館脇ほか 1966, 館脇ほか 1967, 中江ほか 1960, 菊地・遠山 1989, 遠山・持田 1978), 更新には林冠の破壊をともなう大規模な地表攪乱が必要である（今・沖津 1999) という報告や, マスマーヴメントによって形成された立地上に成立しているという報告がある（牧田他 1976)。また Sakai et al. (1999) は, 中善寺湖畔の沖積地において, ハルニレの樹齢と大規模な洪水の時期が一致していること, ハルニレは, オノエヤナギやヤマハンノキと混じって地表攪乱地に侵入するが, 寿命の短いヤマハンノキやオノエヤナギが欠落することによりハルニレ優占林が成立すると考えられることなどを報告している。これらの報告は, ハルニレが大規模攪乱を更新の機会としており, 先駆樹種的な性格の強い樹木であることを示唆している。これに反して進 (1999) は, 長野県上高地の広い谷底平野の氾濫原に成立した森林について, ハルニレやヤチダモ, ウラジロモミが優占する森林はヤナギ林やケヤマハンノキ林から遷移したものであり, 立地の安定化にともない, 先駆樹種の森林に, ハルニレ, ヤチダモ, ウラジロモミなどが遷移後期樹種として侵入して成立すると述べている。小池 (1988) は, ハルニレの光合成特性が, 先駆樹種と極相種の間間型を示すことを報告している。これらのことは, ハルニレ林の成立には, かならずしも大規模な地表攪乱を必要としないことを示唆している。

ハルニレ林の立地特性については, 土壌の通気性が悪く, 液相が多く, 過湿である（越前谷 1976) という報告がある一方で, 土壌は砂質で排水の良好な沖積土壌で, 含水率が低く, 気相率が高いという報告もある（Fujita & Kikuchi 1984)。このように, ハルニレ林については, 更新動態, 立地特性ともに, 調査者ごとに異なった報告がなされている。このことは, ハルニレが多様な立地に生育する種であることを示唆しているとも考えられるが, いずれにしても, ハルニレについての研究例は少なく, これまでの研究を総合しても, ハルニレ林の生態が十分明らかになっているとはいえない。さらに, 森林の成立や更新を考える上で重要である実生の定着様式についての研究がなされていない。Seiwa (1997) は, ハルニレの種子の発芽は, 暗黒条件と近赤外光の照射で阻害されること, ハルニレの実生は草本層の植被率が高く, リター層が厚いところでは発生できず, 発生のためには, 鉍質土壌が露出するような地表攪乱が必要であることを報告している。しかし, この研究は実生の発生に焦点がおかれていて, 発生した実生がどこで生き残るかという定着までは明らかにしていない。

高地の背後から山腹斜面下に広がる幅 400m ほどのやや低い面には、ヤナギ-ハルニレ林、カラマツ林、ハルニレ林などの森林植生が発達する。この部分には、氾濫原を浅く切り込む新・旧の流路跡がところどころに見られ、ハルニレ林内の旧流路に沿っては、タニガワハンノキが生育する地点もみられる。上流部の一部に 1978 年頃から護岸のための蛇籠が設置されているが、この部分を除けば、砂防工事などによる人為攪乱の影響はほとんど及んでいない。上記の沖積錐は末端部が梓川本流により浸食され、段丘化（比高約 1m）しているが、ヤナギ林はこの段丘の下から現在の本流流路の間に幅約 100m にわたって広がっている。沖積錐を形成した支谷は現在も活発に土砂を運んでおり、流路周辺の林床植生は、花崗岩の風化により生成された粗砂（マサ）の堆積により破壊されている。支谷の上流部には砂防堰堤が造られているが、調査地とした範囲には人工構造物は設置されていない。本流に近づくにつれてマサの堆積はみられなくなり、堆積物は氾濫原の森林同様に本流由来の砂礫となる。

## 調査方法

### 調査地点の選定と方形区の設定

調査は 1998 年 8 月から 2003 年 8 月にかけて行なった。

調査地を全体にわたって踏査し、ハルニレおよびヤチダモの実生または稚樹を確認した地点に方形区を設置し、方形区内の実生と稚樹の個体数、草本層の植被率を記録した。また、方形区をおいた地点の高木層、亜高木層の優占樹種とその樹高、さらに微地形を記録した。方形区の大きさは、実生については  $0.25-4 \text{ m}^2$ 、稚樹については  $8-16 \text{ m}^2$  とした。樹高 20cm 以下の個体を実生、20cm から約 700cm までの個体を稚樹と区分した。

一部の方形区については、実生数を一定期間ごとに数えて実生の消長を追跡し、観察終了年の夏季には草本層の植被率を記録した。また、実生の追跡調査を行なったハルニレ林内の新流路部において、ハルニレおよびヤチダモの実生について、発芽から 1 年後の実生の高さを記録した。

### 環境因子の測定

実生および稚樹の生育地の土壌について、礫質であるか砂質であるかを記録し、試料を採取して次のように土壌分析をおこなった。また、相対光量子密度（RPPFD）を測定した。

## 第2章 実生の定着様式

### はじめに

序論でのべたように、ハルニレ林の更新や成立には、地表攪乱が直接関与する、または、直接は関与しないという、相反するふたつの見解が示されており、その実態は明らかになっていない。Seiwa (1997)は、ハルニレ林における野外実験から、ハルニレの実生は草本層の植被率が高く、リター層が厚いところでは発生できず、発生のためには、鉦質土壌が露出するような地表攪乱が必要であると報告している。これによれば、ハルニレ実生の発生に当たって、なんらかの地表攪乱が先行していると考えられ、実生の発生、定着と地表攪乱の関係を明らかにすることが、ハルニレ林の成立や更新を理解するうえで、重要であると考えられる。しかし、自然状態でどのような地表攪乱がハルニレ実生の定着に間与しているかは明らかになっていない。

本研究の目的は、氾濫原におけるハルニレの実生の定着立地を明らかにし、定着立地の形成に、河川攪乱が果たす役割を明らかにすることである。本研究の調査地である上高地は幅が最大で1kmにもなる山間の沖積平野である。ここには梓川に沿ってヤナギ林、ハルニレ-ヤチダモ-ウラジロモミ林、カラマツ林などの森林植生が広く成立している。この森林において、ハルニレの実生と稚樹がどのような立地および林分に発生、生育しているかを、共存樹種であるヤチダモのそれと比較して、1) 実生の発生や定着を規定する物理的環境要因はなにかを明らかにし、2) 河川による地表攪乱がハルニレ実生の発生、定着にどのようにかかわっているかを考察することを目的とする。

### 調査地

調査地は、徳沢と明神の間の梓川本流左岸の氾濫原に長さ約1.5km、幅約450mにわたって発達する森林と（一部右岸のヤナギ林を含む）、その前面に広がる河原の砂礫堆、および、六百沢支谷の谷口に形成された沖積錐の末端付近から梓川本流の間に広がるヤナギ林に設定した（図2-1）。河床の幅はこの付近で最大で600mに達する。砂礫堆には、林齢の異なるヤナギ類の一斉林がパッチ状に成立している。調査地の主要部をなす氾濫原の植生について、進（1995, 1999）を再編し、一部については地形断面図を加えて図2-1に示した。

氾濫原には、本流に沿って幅50mほどの自然堤防状の微高地が形成され、ヤナギ類の若齢林やタニガワハンノキ-ヤナギ林、亜高木層にハルニレが優占するヤナギ林（ヤナギ-ハルニレ林）などが成立している。自然堤防状微

### 全炭素と全窒素含有量

実生生育地については、方形区に隣接した地点の土壌表層を、リターを除いて約 5cm の深さまで採取した。稚樹生育地については、根系の範囲を定着層とみなし、この深さにおいて、堆積物の礫間を充填している細粒物質を方形区内において約 5cm の厚さで採取した。稚樹のなかには、砂の堆積により根元が埋められている個体があり、根系の上限は地表面下 2cm 程度の深さのものから 40cm 程度の深さのものまで様々であった。採取後 4 日以内に研究室に持ち帰り、測定まで冷蔵庫で保存した。研究室に持ち帰るまでは室温に放置した。測定に際して、試料を 27℃ で 48 時間風乾し、測定に供した。全炭素、全窒素含有量を C/N アナライザー (SUMIGRAPH 住化分析センター 東京) で測定した。さらに、風乾した土壌を 105℃ で 48 時間乾燥させ (絶乾)、風乾土中の水分含有率を求めた。全炭素・窒素含有量は、絶乾土 100g あたりの重量に換算して示した。

### シルト・粘土分画百分率

全炭素・窒素測定に用いたものと同じ風乾土 100-300g を測定に供した。乳鉢で塊を壊したあと、0.075mm のふるいを通し、ふるいを通した粒子をシルト・粘土とみなして電子上皿天秤により秤量し、土壌全重量に対する百分率で示した。粒径区分は、土質工学会の基準 (>2mm: 礫, 2-0.425mm: 粗砂, 0.425-0.075mm: 細砂, 0.075mm> : シルト・粘土) に従った。

### 相対光量子密度 (RPPFD)

測定は、上層木の葉が展開する前の 5 月下旬から 6 月初旬にかけてと、上層木の葉が展開した後の 8 月初旬から 9 月中旬の 2 回、実生または稚樹の直上で行った。測定には、光合成有効光量子センサーとして、Li-cor 社の LI-190SA と小糸製作所の IKS-27 を用いた。測定は曇天日に行なった。全天の河原と林内で同時に測定し、河原の光量子密度に対する相対値を調査地の相対光量子密度とした。また、各方形区内の 10 ヶ所で測定を行ない、その平均値を各方形区の相対光量子密度とした。

### 樹齢の測定

稚樹が生育する方形区のうち 7 ヶ所を対象とし、方形区とその周囲、約 10m 四方の同質の林分において、稚樹と林冠木の樹齢を測定した。稚樹は樹高を記録した後、根元付近で伐採し、切り口の年輪を数えた。林冠木については、生長錘により高さ 1m 付近で年輪コアを採取して年輪を数えた。



## 結果

### ハルニレおよびヤチダモの実生と稚樹の立地タイプ

前述のとおり、ハルニレおよびヤチダモの実生、稚樹の生育地をとりあげて方形区を設置した結果、ハルニレ実生について 28 個、ヤチダモ実生について 9 個、ハルニレ稚樹について 16 個、ヤチダモ稚樹について 23 個、合計 76 個の方形区が得られた。ヤチダモの実生はすべて 1999 年 8 月に確認した当年生のものであった。ハルニレについては 1998 年から 2002 年までの毎年、当年生実生を確認した。

方形区設置地点の立地特性を、進ほか (1999) の群落区分を参考にして、高木層、亜高木層の優占樹種と微地形の状況にもとづいて検討し、11 の立地タイプに区分した。それぞれの概要を表 2-1 に示し、実生、稚樹の密度を立地タイプ別に表 2-2 に示す。

立地タイプ a と b は河原の砂礫堆である。a はほぼ無植生である (若干の草本が生育する地点もある) のに対して、b は、樹高 2m 程度のヤナギ類が生育する。c から k は、連続した林冠に覆われ、少なくとも最近数十年間は、林冠層まで破壊がおよぶほどの洪水に見舞われていない氾濫原および沖積錐である。そのうち、c は、樹高 12m 程度のヤナギ類が優占する氾濫原の林分である。d と e は樹高 15m ほどのタニガワハンノキとヤナギが優占する森林であり、前者は氾濫原に後者は沖積錐末端部に成立する。f は樹高約 17m のヤナギ類が優占する林分で、沖積錐末端部に成立する。g と h は、樹高約 18m のヤナギ林の亜高木層に樹高 12m ほどのハルニレが優占する林分で、氾濫原に成立している。i, j および k は、樹高 25m ほどのハルニレが優占する林分である。このうち i は、幅数メートル程度の凹地が帯状に連続する地形であること、草本層がほとんど発達していないことから、最近まで流水が存在していた新しい流路跡と判断された。j は、i と同様の地形であるが、植生の発達が見られることから、古い流路跡と判断した。k は地表攪乱を受けていない、氾濫原の原面そのものと判断できる立地である。

ハルニレの実生は、主として砂礫堆の 2 つの立地タイプ (a, b) とハルニレ林内 (i, j, k) および沖積錐末端部にあたる土石流堆積地のタニガワハンノキ-ヤナギ林 (e) に顕著にみられた。一方、稚樹はヤナギ類の若齢林 (c) と、タニガワハンノキ-ヤナギ林内 (d, e)、沖積錐末端部のヤナギ林 (f) に主に生育していた。また、ハルニレ林内の旧流路跡 (j) にも若干生育していた。ヤチダモの実生はハルニレ林内の 2 つの立地タイプ (i, k) にのみ確認された。稚樹は、各種のヤナギ林 (c, f, g, h)、タニガワハンノキ-ヤナギ林 (d, e)、

ハルニレ林内の旧流路跡(j)にみられたが、無植生の砂礫堆(a)とヤナギの幼齡林(b)には生育していなかった(表 2-2)。

### 立地の特性とハルニレ、ヤチダモの実生、稚樹の分布

調査した 76 の方形区から、ハルニレ実生について 16 方形区、稚樹について 8 方形区、ヤチダモ実生について 8 方形区、稚樹について 14 方形区を選び、土壌の全炭素(C量)、全窒素含有量(N量)、シルト・粘土分画百分率、基質、春および夏の RPPFD、草本層の植被率を調べた。それぞれの平均値を立地タイプ別に表 2-3 に示す。

上記の環境因子を変数として主成分分析(PCA)を行い、表 2-4 に示す結果を得た。第 1 主成分と第 2 主成分の寄与率の合計は 69%となった。第 1 主成分は土壌の C 量、N 量、シルト・粘土分画の百分率と正の相関が高く、春の RPPFD と負の相関が高かった( $P < 0.0001$ , ピアソンの相関係数の検定)。また、第 2 主成分は春、夏の RPPFD と正の相関が高かった( $P < 0.0001$ ; 表 2-5)。

第 1 および第 2 主成分の得点による座標付けの結果を、立地ごと、実生・稚樹ごとに図 2-2 に示す。立地ごとにみると、RPPFD が高くシルト・粘土分画百分率および C 量、N 量と草本層の植被率が低い側(第 2 象限)に無植生(a)、ヤナギ幼齡林(b)および沖積錐末端部のタニガワハンノキ-ヤナギ林の土砂堆積地(e)の一部が位置し、対極の RPPFD が低くシルト・粘土分画百分率および C 量、N 量と草本層の植被率が高い側(第 4 象限)に後背地のハルニレ林(k)が位置した。その他の方形区はおおむね中央部に配置されたが、そのなかで自然堤防状地形上のタニガワハンノキ-ヤナギ林(d)は、RPPFD が高く、土壌のシルト・粘土分画百分率および C 量、N 量が多い側に、沖積錐末端部のヤナギ林(f)は、RPPFD が低く、土壌のシルト・粘土分画百分率および C 量、N 量が低い側に片寄る傾向を示した(図 2-2A)。

実生・稚樹別では、ハルニレの実生を含む方形区は、座標のほぼ全域にわたって配置され、実生は環境因子の広い範囲にわたって発生するとの結果が得られた。これに対して稚樹は、座標の第 2 象限と第 4 象限では欠落し、中央部に集中する傾向が示された(図 2-2B)。稚樹が欠落する領域はそれぞれ、無植生の砂礫堆(a)やヤナギ幼齡林(b)と、後背地のハルニレ林(k)に相当した(図 2-2A)。ヤチダモの実生を含む方形区は、第 2 象限側で欠けていた(図 2-2B)。稚樹は、第 1 象限と第 3 象限にまたがりながら座標中央部に集中し、ハルニレの稚樹と同様第 2 および第 4 象限には欠落する傾向が強かった(図 2-2B)。

## 実生の消長および成長速度

ハルニレの実生が顕著に見られた無植生の砂礫堆(a)から5方形区、ヤナギ幼齡林(b)から2方形区、ハルニレ林の新流路跡(i)から4方形区、後背地のハルニレ林(k)から7方形区を選び、実生の消長について追跡調査を行った。ヤチダモ実生については、ハルニレ林の新流路跡(i)から3方形区、後背地のハルニレ林(k)から4方形区を選び、同様に追跡調査を行った。追跡調査の結果を、方形区内の草本層の植被率とともに表2-6に示す。

無植生の砂礫堆(a)では、5方形区のうち3方形区が恒常的な流路に変わり、ハルニレの実生は1年後までにすべてが消失していた。他の2方形区は、草本層の植被率はいずれも低く、観察3年後まで実生の43%以上が生残していたが、4年後にはほぼすべてが流失した。ヤナギ幼齡林(b)の2方形区のうち1方形区では、草本層の植被率は低かったが、実生個体数は毎年減少し、3年後にはすべて消失した。他の1方形区では実生は4年後まで26%が生残した。前者の実生は他の地点に発生したものと異なり、当年生のサイズからまったく伸長しなかったことが観察された。ハルニレ林内の新流路(i)4方形区のうち1方形区では、実生を確認した当年の草本層の植被率は10%と低かったものの、2年後には90%に増加し、実生はすべて消失した。しかし、草本層の植被が30-50%に抑えられていた他の3方形区では、1年後まで実生の50%前後が生残した。後背地のハルニレ林(k)では草本層の植被率が高く、実生は2ヶ月後までにはすべて消失した。ヤチダモの実生は、草本層の植被率が低いハルニレ林内の新流路跡(i)では、10%から30%が4年後まで生き残った。一方、後背地のハルニレ林(k)の草本層の植被率は90%と高く、実生は発生した翌年までにすべて消失した。

ハルニレ林内の新流路跡における、ハルニレの1年生実生の高さは4.0 cmと、ヤチダモの1年生実生の高さの約半分で、その差は有意であった(スチューデントのT検定,  $p < 0.001$ )。(図2-3)。

## 林冠個体と稚樹の年齢

表2-7にハルニレ、ヤチダモの稚樹とその上層に生育するヤナギ類およびタニガワハンノキの樹齢を示す。ハルニレの稚樹の樹齢は、ヤナギ若齡林(立地タイプc)では、8-10年前後であったのに対して、林冠のヤナギ類の樹齢は15-20年前後であった。沖積錐末端部のヤナギ林(立地タイプf)では、ハルニレ稚樹の樹齢は10年前後であったのに対して、ヤナギ類が40年前後であった。ハルニレ稚樹は林冠木より10年から30年ほど若かった。ヤ

チダモ稚樹の樹齢は、タニガワハンノキ-ヤナギ林（立地タイプ d）では 22 - 23 年前後であったのに対して、林冠のタニガワハンノキ、ドロノキが 27 年前後であった。沖積錐末端部のヤナギ林（立地タイプ f）では、ヤチダモ稚樹の樹齢が 25 年前後であったのに対して、ヤナギ類は 54 年であった。ヤチダモ稚樹は林冠木より 5 から 30 年程度若齢であった。このように、ハルニレ、ヤチダモは、林冠層の個体の定着に遅れてその下に発生、生育することを示す結果が得られた。

## 考察

### 立地と河川攪乱

PCA による座標付け（図 2-2A）の第 2 象限に配置される無植生の砂礫堆 (a) は、C 量、N 量が少ない砂礫質の堆積物の特徴から判断して、砂礫を運搬するような流水の影響下にしばしばさらされ、侵食や堆積作用を頻繁にうけていると考えられる立地である。ヤナギ幼齢林 (b) は、同様の立地に、洪水の影響がやや軽減されて、植生が形成され始めたものである。その対極の第 4 象限に配置される後背地のハルニレ林 (k) は、成熟した森林で、草本層の植被率および C 量、N 量が高いことから、氾濫を長い期間受けていないと考えられる。これら 3 群に対して、中央領域に配置された立地のうち、自然堤防状地形上のタニガワハンノキ-ヤナギ林 (d) の多くは、草本層の植被率が高く、礫間を C 量、N 量が高い細粒のマトリックスが充填することから、林冠樹種の定着後は、浮流物質が搬入されるような、非常に穏やかな流水の影響下におかれた時期があったが、現在は安定していると考えられる。自然堤防状地形上のヤナギ若齢林 (c)、ヤナギ-ハルニレ林 (g)、ヤナギ林 (f) は、草本層の植被率が高く、比較的 C 量、N 量の低い砂が堆積していることから、成林後、林床に砂の堆積をもたらすような洪水の作用を受けた時期があったが、現在は安定していると考えられる。沖積錐末端部のタニガワハンノキ-ヤナギ林 (e) は、草本層の植被率および C 量、N 量が極めて低いことから、現在も林床に砂の堆積がしばしば起こっていると考えられる。これら先駆樹林を形成するケショウヤナギ、オオバヤナギ、ドロノキなどのヤナギ類やタニガワハンノキは、礫質の土壌を好んで定着することが報告されている（新山 1987, 1989；坪井・沖津 1991）。当調査地でも、ヤナギ幼齢林 (b) は礫質の堆積物上に成立していた。(c) から (f) は、その後先駆樹林が発達していく過程で、洪水の作用を受け、砂が堆積したものと判断される。

ハルニレ林内の新流路跡 (i) は、草本層の植被率が低く、C 量、N 量が比較的少ない砂礫質の堆積物が特徴で、比較的最近まで流水の影響下にあった

と判断される。ハルニレ林内の旧流路跡(j)は、草本層の植被率が高く、C量、N量の高い細粒のマトリックスが礫間を充填するという堆積物の特徴から判断して、流水の影響から開放されて相当の期間が経過したと判断される立地である。

### 実生の発生

ハルニレの実生の方形区は、図 2-2 の座標の全般にわたって配置され、実生は、広い範囲の立地条件に、地表攪乱の如何にかかわらず発生することが示唆された。ハルニレについては、草本層の植被率が高く、リターが厚く堆積した立地には実生の発生がきわめて少なく、実生の発生には鉍質土壌の露出につながるような地表攪乱が必要であること(清和 1992 a, 1992 b, 1994)、種子の発芽は暗黒条件および近赤外光照射で阻害されること (Seiwa 1997) が報告されている。この指摘は、草本層が破壊され、鉍質土壌が露出している、砂礫堆や林内の新しい流路跡のような立地におけるハルニレ実生の発生に合致する。しかし、今回の調査では、ハルニレの実生は後背地のハルニレ林にも高密度で発生していた(表 2-2)。この立地は、コチャルメルソウのような広葉草本が地表を面的に被うために草本層下の RPPFD が低く、堆積物の C 量、N 量が多いことからみて、非攪乱的な立地と推定され、これまでの報告と一致しない。ただし、ハルニレ林のこの立地にリターの厚い堆積は観察されず、リターによる実生発生の阻害はないものと考えられる。ハルニレ林内の草本層下の光条件では、種子の発芽率の低下は避けられないにしても、散布される種子の絶対数が多いために、発生する実生の数が相応に多くなっているものと考えられる。

ヤチダモの実生は図 2-2 の第 2 象限では欠ける傾向を示した。この領域は、堆積物のシルト・粘土分画が少なくかつ RPPFD が高い立地、すなわち、粗粒物質が堆積した明るい立地を意味し(表 2-5)、河床の砂礫堆やヤナギの幼齡林、沖積錐末端部の土砂(マサ)堆積地等に相当する(図 2-2)。ヤチダモの種子は秋に散布され翌々年の春に発芽するが、これは、種子が散布された時点では胚が未成熟でかつ種皮に休眠物質が含まれているためであり(浅川 1956 a, 1956 b, 1956 c, 1957)、胚が成熟して発芽するためには 1 年半のあいだ湿った環境が維持される必要がある。上記の立地では保水力が低い上に、光が強く、地表面は乾燥しやすいと考えられる。ヤチダモ種子は水分不足のために胚が成熟する前に死亡してしまうことが推察される。

## 実生の定着

稚樹が生育する地点の立地条件は実生にくらべて狭い範囲に限定されていた（図 2-2）。

砂礫堆の無植生部分に発生したハルニレの実生は、観察した 5 地点すべてで消失したが、その原因は洪水の直接の作用によるものであった。砂礫堆上のヤナギ幼齢林に発生した実生の消失の原因は乾燥による枯死と推定される。砂礫堆では、光条件は十分でも、洪水による削剥や砂礫の堆積の頻発、あるいは乾燥のため、実生の定着は困難なものと考えられる。

一方、上記の立地とは対照的に、洪水の作用から開放された安定な立地で、草本層の植被率が高いために林床の光条件が極めて悪い後背地のハルニレ林（表 2-3）に発生したハルニレの実生も、2 ヶ月以内にすべて消失した。また、ヤチダモの実生も、後背地のハルニレ林に発生したものは、観察開始から 1 年後までにすべて消失していた。一方で、草本層の植被率が低いハルニレ林内の新しい流路跡に発生した両樹種の実生は、1 年後の時点でほぼ半数以上が生き残った（表 2-6）。これらの事実は、草本層の被陰による光不足が実生の定着の阻害要因になることを示唆している。

実際のハルニレ稚樹の存在は、ヤナギ若齢林、タニガワハンノキ-ヤナギ林、ヤナギ林のような先駆樹種の林内に限られる傾向を示した（表 2-2、図 2-2）。実生の消長を観察した結果によれば、ヤナギ類の幼齢林に発生したハルニレの実生が、4 年後でなお相当数が生き残っている事例があり（表 2-6）、このような立地では、限られた一部にしてもハルニレの実生が稚樹に成長できる機会があるものと考えられる。

ヤチダモの稚樹は先駆樹種の林分に加えて、ヤナギ-ハルニレ林にも見られた。また、稚樹としてハルニレ林内の旧流路跡に生育しているのも、もっぱらヤチダモであり、ハルニレの稚樹はほとんど観察されなかった（表 2-2）。林床植生が部分的に破壊されても、ハルニレ林内では、ハルニレの定着は困難であると考えられるが、この原因を単純に林冠の閉鎖による光不足に帰することはできない。稚樹の高さで測定した RPPFD の値から見ると、ハルニレ林内の光条件は、ハルニレ稚樹が多く生育するヤナギ林内などに比較して差がみられないからである。ハルニレの当年生実生サイズはヤチダモに比べ明らかに小さかった（図 2-3）。また、ハルニレの実生はヤチダモの実生に比べ耐陰性が低いことが報告されている（小池 1987, 1988）。このような種特性の違いが、林内の流路跡での両樹種の定着の違いの原因になっているのかもしれないが、ハルニレの実生の定着機構を明らかにするためには、草本層の動態や洪水の作用なども含めた、さらに詳しい研究が必要である。

林内に生育するハルニレおよびヤチダモの稚樹の樹齢は、上層木の樹齢に比べてそれぞれ 10 から 30 年、5 から 30 年ほど若齢であった（表 2-7）。上層木の樹齢は地上 1m における測定値であり、この高さまでに成長する年数を考慮するとこの差はさらに大きいものになる。この事実は、ハルニレ、ヤチダモの稚樹としての定着は、先駆樹種が若齢林を形成した後であることを示している。進ほか（1999）は、本調査地のハルニレ林について、ヤナギ林から遷移することにより成立したと考察しているが、本調査結果はそれを支持している。ただし、進ほか（1999）がいうように、ヤナギ林の立地が安定することでハルニレが侵入したとは考えにくい。先駆樹林に安定した林床植生が形成されることで、実生の定着が阻害されてしまうからである。実生の定着にとっては、林床植生が破壊されるような地表攪乱が先行することがむしろ期待される。この点で、ヤナギ若齢林やヤナギ林、沖積錐末端部のタニガワハンノキ-ヤナギ林などで、ハルニレの稚樹が炭素および窒素含有量の低い、砂質の土壤に定着している事実が注目される（表 2-3）。

前述のように、本調査地では、礫質の立地に先駆樹林が発達する過程で、洪水の作用をうけ、林床に砂の堆積が進んでいる。これは、林冠層を破壊しない、林床植生のみを破壊するような相対的におだやかな攪乱である。砂の堆積により草本層が破壊された林床は、直射日光に曝される砂礫堆などに比べて、土壤が乾燥しにくく、光条件も比較的よいと推定される。このような立地に発生したハルニレの実生は、相当数が生き残り、稚樹にまで成長することができると考えられる。先駆樹林の林床に砂の堆積をもたらし、林床植生を破壊するような洪水の作用がハルニレの実生の定着にあたっては、重要な役割を果たしているものと考えられる。

### 第3章 ハルニレ林の更新

#### はじめに

すでに序章で述べたように、ハルニレは後継樹をもたない林分構造を示す（春木ほか 1992, 舘脇 1961, 舘脇ほか 1966, 舘脇ほか 1967, 中江ほか 1960, 菊地・遠山 1989, 遠山・持田 1978), 大規模な地表攪乱の後に先駆樹として定着する (Sakai et al., 1999), 更新には林冠層まで破壊されるような大規模な地表攪乱が必要であるという報告がある。これによればハルニレは同所的に更新することはないことになる。しかし, 第2章にあった, 実生の定着に関する研究の結果によれば, ハルニレは, ヤナギ類などから成る先駆樹林が一旦成立した後, 小規模な洪水による砂質の堆積があり, 林床が破壊されるような攪乱とともに定着することが示唆された。これによれば, ハルニレ林が成林した後もハルニレの実生が定着することもありえるものと考えられる。その場合はハルニレの同所的な更新が可能となる。本章は, この点を確認するために行った研究の結果について述べる。

#### 調査地と調査方法

調査地は, 大正池—徳沢の間, 約 12km の範囲とした (図 3-1)。

調査は 2002 年の 10 月と 2003 年の 5 月から 10 月にかけて行った。ハルニレが高木層に被度 4 以上で優占する林分またはヤナギ林の亜高木層に被度 3 以上で優占する林分を選んで, 広さ 400 m<sup>2</sup>~1600 m<sup>2</sup> の方形区を 14 個設置した (図 3-1)。方形区内において, 樹高 1.5m 以上のすべての立木の樹高と胸高直径を記録した。

ハルニレについて, 高さ 1m の位置で成長錘によりコアを採取し, 樹齢を解析した。林冠に達している個体はすべて採取の対象としたが, 中心部が腐っている個体および胸高直径が 1m 以上の個体については採取できなかった。コアが採取できなかった個体については, コアを採取した個体の胸高直径と樹齢から求めた関係式 (図 3-2) に胸高直径をあてはめて樹齢を求めた。若齢個体については, 年輪コアを胸高直径順に, ほぼ 1 本おきに採取した。そして, 採取しなかった個体については, 胸高直径の大きさが直前の個体の樹齢階を与えた。ヤナギ林においては, ヤナギ類やタニガワハンノキからも, 年輪コアを胸高直径順にほぼ 1 本おきに採取した。

ヤナギ林の亜高木層にハルニレが優占する林分と, ハルニレの後継樹が林内に生育している林分については, ハルニレの若齢個体が林冠木からどの程度被陰されているかを調べた。すなわち, ハルニレ若齢個体の樹冠が林冠層



個体の樹冠に覆われる部分の正投影面積を若齢個体の樹冠面積に対する百分率として、個体ごとに記録した。

## 結果

### ハルニレのサイズ構造

表 3-1 に、各方形区において出現した樹種とその胸高断面積合計を示す。ヤナギ林に設置した 2 つの方形区を除けば、ハルニレは胸高断面積合計の 50~90%を占めていた。ヤナギ林ではケショウヤナギ、エゾヤナギ、ドロノキ、オオバヤナギなどのヤナギ類が胸高断面積合計の 38.3%、47.7%を占めたのに対して、ハルニレは 18.3%、36.3%を占めていた。

林床は、氾濫原に設置した方形区③、④、⑥、⑭においてはフッキソウ、コチャルメルソウ、オオバコウモリ、フキ、サラシナショウマ、アズマヤマアザミなどの草本が優占していた。沖積錐末端部に位置する方形区⑭は、林床の約半分がシナノザサに被われていたが、残りの部分は土砂が堆積し草本層が破壊されていた。それ以外の方形区はいずれもシナノザサが被度 5 で林床を被っていた。

胸高直径階分布からみると (図 3-2)、今回調査したハルニレ林の林分構造はつぎの 4 タイプに大別される。すなわち、胸高直径 40cm 未満のハルニレが優占する林分 (①、②：若齢林タイプ)、胸高直径 60cm 前後のヤナギ類から成る林分に胸高直径 40cm 未満のハルニレが生育する林分 (③、④：ヤナギ林タイプ)、胸高直径 60cm 以上のハルニレから成る林分に、胸高直径 30cm 以下のハルニレが多く生育する林分、(⑤、⑥、⑦：後継樹タイプ)、胸高直径 30cm 未満のハルニレがほとんど生育しない林分 (⑧~⑭：後継樹不在タイプ) である。ヤナギ林タイプ、後継樹タイプとも、ハルニレの胸高直径 30cm 以下の個体は、林冠層に達しているものもあったが、ほとんどのものは亜高木層に生育していた。⑦~⑨の方形区ではサワグルミが、⑥、⑫~⑭の方形区ではウラジロモミが小径木として多く生育していた。成立地形面としては、①、②、⑤、⑦、⑩、⑪、⑫は沖積錐の末端部に、⑧、⑨は沖積錐の比較的上流部に、③、④、⑥、⑬、⑭は氾濫原に成立していた。

### ハルニレの齢構造

図 4-3 に各方形区におけるハルニレの齢構造を示す。

若齢林タイプのハルニレ林では、ハルニレの樹齢はいずれも 45~60 年に集中していた (①、②)。ヤナギ林タイプでは、林冠を構成するヤナギ類の樹齢が 90~120 年であったのに対して、ハルニレの樹齢は 45~60 年 (③)

または、30～60年に集中していた(④)。後継樹タイプでは、胸高直径30cm以下のハルニレの樹齢は、45～60年(⑤、⑥)または、30～45年(⑦)に集中していた。胸高直径60cm以上のハルニレについては、⑤、⑦において、150年付近と260年付近の2箇所樹齢のモードが存在し、⑥においては120年付近に1箇所、樹齢のモードが存在した。後継樹不在タイプのハルニレ林では、樹齢のモードが1箇所に集中し、それより若い個体がまったく存在しないもの(⑬、⑫)、樹齢のモードは1箇所に集中するが、若い個体が断続的に若干存在するもの(⑧、⑨、⑩)、2つ以上のモードをもつもの(⑪、⑭)、が存在し、2つ以上のモードをもつものでは、樹齢の間隔は60年程度であった。

### 若齢個体の樹冠被陰率

ヤナギ林タイプ(③、④)と後継樹タイプの林分(⑤、⑥、⑦)において、ハルニレの若齢個体(樹齢30～60年)の樹冠が、どの程度林冠個体の樹冠により被陰されているかを被陰率クラス別の頻度分布として図3-4に示す。全体としての高木層の植被率は、③、④、⑥においては60%程度、⑤、⑦では80%程度であった。③、④、⑥の若齢個体は樹冠を被陰されていないもの(0%のもの)が多く見られる一方、90～100%被陰にされているものが多いという頻度分布を示した。⑤、⑦では、被陰率90～100%への分布が顕著にみられた。

### 若齢個体の樹冠被陰率と樹高の関係

図3-5に方形区③～⑥におけるハルニレ若齢個体の樹冠被陰率と樹高との関係を示し、同関係の相関係数および樹齢と樹高の相関係数を表3-2に示す。③、④においては樹高と樹齢の間には相関関係は認められなかったが、⑤、⑥においてはそれらの間に弱い相関関係が認められた。一方、被陰率と樹高の間には、いずれの林分においても強い負の相関関係が認められた(表3-2)。被陰率が0%の個体は、全体的に成長がよく、樹高は、低いものでも10m以上に達しており、高いものでは28mと、林冠層に達しているものも見られた。被陰率が100%の個体は全体的に成長が悪く、低いものでは2mほどにしか成長していなかった。一方、高いものでは、樹高が15mほどに達している個体もみられた。

### 考察

ハルニレの齢構造は、いずれの方形区でも断続的であった。また、ハルニ

レの小径木（30～40cm）の樹齢が広い範囲で一致していた（図 3-3）。これらのことは、ハルニレがなんらかのイベントに伴って更新していることを示唆させる。ハルニレの実生は草本の被陰下では枯死してしまうこと、ハルニレ林内の流路跡のような、林床植生が小規模に破壊された立地では発生しても、稚樹にまで成長することができず、稚樹まで成長できるのは、林床植生が比較的広範囲に破壊されたとみられる先駆樹種の林内に限られることが第 2 章において示されている。このことから、ハルニレの更新を引き起こすイベントとは、林床植生が広範囲に破壊されるような比較的規模のおおきな地表攪乱であると考えられる。しかし、後継樹タイプの林分でも、ヤナギ林タイプの林分でも、林冠層が破壊されている様子は観察されていないことから、その地表攪乱は、林冠の破壊を伴わない、林床植生のみを破壊するようなものであったと考えられる。第 2 章でも、ハルニレの実生が、先駆樹種林の林床への砂のかぶり堆積にともない定着したことが報告されている。今回調査した小径木の樹齢は 30 年～60 年に集中していた。上高地では 1938 年（今から 65 年前）に、大雨のため、方形区①が位置する沖積錐で土石流が発生し、方形区のすぐ上流に位置するホテルの 1 階部分が土砂で埋まったことが記録されている（菊地 2001）。小径木の定着はこの大雨による土石流や河川の増水などによる地表攪乱に対応している可能性がある。

今（1995）は、ハルニレの更新について、ハルニレの若齢個体は、林冠が閉鎖し被圧される環境になると、成長が著しく悪くなり枯死すると指摘している。そして、更新には林冠層の破壊を伴う大規模な地表攪乱が必要であると考察している（今 1999）。今回の調査でも、ハルニレ小径木の樹冠被陰率と樹高の間には強い負の相関関係が認められ（表 3-2）、樹冠の被陰率が 0% の個体の中には樹齢 50 年程度で林冠層（28m 程度）にまで達しているもの見られた。しかし、被陰率 100% の個体でも同様の樹齢で 15m ほどの樹高に達しているものも見られた（図 3-5）。小池・肥後（1987）は、ハルニレは稚苗段階では強光をあまり利用しないと述べている。これらのことは、ハルニレは被陰下でもある程度成長できる種であることを示している。このことから、ハルニレの更新には、林冠層の破壊を伴うような大規模な地表攪乱を必ずしも必要としないと考えられる。林床攪乱にともない定着した個体は、それが林冠木の非被陰下であった場合、そのまま林冠木に成長し、また林冠木の樹冠下に定着した個体も、台風などによる林冠木の枝折れや幹折れ、あるいは根返りなどによる林冠層の開放にともない、林冠木に成長できるチャンスがあると考えられる。ハルニレの被圧個体のなかには 70 年程度生存するものがあることが報告されている。（今 1999）また、今回調査した、ヤナ

ギ林あるいはハルニレ成熟林内に生育していたハルニレ若齢個体の樹齢も60年程度であった。さらに、ハルニレ林の立地は、繰り返しおこる地表攪乱をともなうことが指摘されている(第4章)。したがって、実生が定着する機会は繰り返し訪れると考えられ、そのように後継樹の世代を交代させながら、林冠が開くのをまって、更新するとことも可能であると考えられる。また、今回は調査対象としなかったが、上高地には、ハルニレの大径木のみで構成される、疎林化したハルニレ林が存在する。このようなハルニレ林の林床植生が地表攪乱により破壊されれば、定着した後継樹の多くが林冠木に成長できると考えられる。今回の方形区の大きさは400 m<sup>2</sup>~1600 m<sup>2</sup>と比較的狭いにも関わらず、ハルニレの樹齢に、2つ以上のモードが存在する方形区がみられたことは(図 3-3 ⑤⑥⑦⑪⑭)、ハルニレの更新が同所的に起こったことを示している。また、ヤナギ林に定着したハルニレは、ヤナギ類の樹齢が100年程度と短いため、ヤナギ類が枯死したあと林冠優占樹種となると考えられる。

ハルニレが林冠層の破壊を伴う地表攪乱にともなって更新しているという報告があり、また今回の調査でもハルニレの若齢個体の一斉林(図 3-4①②)が見られたことから、ハルニレの更新にそのような様式があることも事実であろう。しかし、今回の調査結果によれば、森林の林床にハルニレの後継個体が発生定着し、更新が行なわれる仕組みが存在することも事実である。

## 第4章 ハルニレ林の立地特性

### はじめに

ハルニレは、沖積低地や扇状地、山間部の沖積地などに優占林をつくることが報告されている（宮脇 1987, 1988 山中 1979）。ハルニレ林は地下水位が高く土壤水分が過剰な立地に成立する（宮脇 1967）土地的極相林といわれ（山中 1979）、その立地特性は、これまで、ハンノキ林やヤチダモ林との比較において議論されてきた。Fujita & Kikuchi (1984) は、ハンノキ林が、通気性が悪く、還元状態の強い、PEAT または粘土質の土壤に成立するのに対して、ハルニレ林は、通気性がよく、排水の良好な砂質の沖積土壤に成立することを報告している。また、恒屋 (1996) は、泥炭土にハンノキ、ヤチダモが優占するのに対して、ハルニレ林は、河成の埴土や埴壤土との結びつきがよいことを報告している。Fujita & Kikuchi (1986) は、地下水が、時に地表面に現れることがあり、かつ水位の変動が小さい立地にはハンノキ林が成立しているのに対して、常時冠水することがなく、地下水位の変動が大きい立地にはハルニレ林が成立することを報告している。牧田ほか (1976) は、ハルニレ林が、表層まで、おそらく短時間に生じたと思われる堆積物におおわれた高燥な立地、すなわち Massmovement の押出しによる扇状地状地形や谷底斜面下部の崩壊地など、角礫や亜円礫を含む堆積物からなる立地に分布の中心をもつものに対して、ハンノキ林は、氾濫原の砂や粘土など細粒の物質が堆積した低湿な立地に分布するとし、両者の立地には、地形の成り立ちに由来する、表層物質のあきらかな違いが認められると報告している。

これまでの研究により、ハルニレ林の成立を制限する湿性側の条件が明らかになるとともに、立地環境の違いを生み出す要因として、地形形成プロセスが深くかかわっていることが示唆されるようになった。しかし、これは、ハルニレ林の成立を規定する立地条件の一つの側面を捉えたものに過ぎず、ハルニレ林の立地の全体象は依然として明らかではない。

ハルニレ林の隣接群落はハンノキ林に留まらない。例えば、広い谷底平野である長野県上高地には、同じ比高の平坦面にハルニレ林、カラマツ林、ウラジロモミ林が隣接して成立している。これらの林分配列は、何らかの立地条件に対応したものと考えられるが、それがなにかは明らかでない。ハルニレ林の立地特性を明らかにするためには、隣接群落との立地の比較を積み重ねることが重要と考えられる。この研究の目的は、①上高地のこの地域において、ハルニレ林とそれに隣接するカラマツ林、ウラジロモミ林の立地を調査しそれぞれを比較すること、②上高地の広域に分布するハルニレ林の立地

を調査することにより、ハルニレ林の立地特性を明らかにすることである。

## 調査地域と調査方法

調査地域は、徳沢から大正池にかけての約 12km の範囲とした。

調査は、2002 年と 2003 年のいずれも 5 月から 10 月にかけて行なった。

## ハルニレ林とその隣接林分の調査

### 調査区の設定

梓川支流の下又白谷沖積錐末端部から本流の氾濫原にかけては、ハルニレ、カラマツ、ウラジロモミがそれぞれの優占林をつくっている。ここにそれぞれの林分を含むように 3.94ha の調査区を設置した（図 4-1）。調査区を 25×25m のグリッドに分割し、林道が通るグリッドを除いた 64 個のグリッドを調査対象とした。以後この調査地を下又白調査地と呼ぶ

### 植生調査

64 のすべてのグリッドにおいて、林冠木の樹種とその被度を記録した。被度の判定は、植物社会学的植生調査（Braun-Blanquet 1964）の手法にしたがい目視で行なった。

### 樹齢の測定

ハルニレ優占林、カラマツ優占林、カラマツ・ウラジロモミ優占林において、生長錘により高さ 1m 付近で林冠木の年輪コアを採取して年輪数を数えた。

### 堆積構造と土壌粒径

スコップを用いて直径 50 cm 程度の簡易試坑を掘り、堆積構造と層ごとの土壌粒径を記録した。土壌粒径の判断は、触感による粘着性・可塑性で行なった。

調査対象のすべてのグリッドにおいて、検土杖を用い細粒堆積物の厚さ（礫層までの深さ）を測定した。測定はひとつのグリッドあたり 5 箇所以上で行い、その平均値を各グリッドの値とした。さらに、立木の埋まり具合を目視により記録した。

### 土壌の還元状態

下又白調査地において、土壌の還元状態を  $\alpha$ - $\alpha'$  ジピリジル溶液を用い

て調べた。試薬は、 $\alpha$ - $\alpha'$  dipyridyl (Wako 特級)1g を 10%酢酸溶液 500ml に溶解して作成した(土壌調査法編集委員会 1978)。現地において、採取した土壌に試薬を掛け、透明な試薬が赤色を呈するまでの反応速度と、呈色の鮮明さから還元状態の程度を判定した。

## 広域調査

### ハルニレ林の分布

徳沢から明神の区間においては安曇村撮影のカラー空中写真(1994年10月25日撮影, 1:8000)の判読と現地調査により、明神から下流においては現地調査によりハルニレ林の分布図を作成した。ハルニレの樹冠は今回用いた空中写真では赤みを帯びた薄茶色に見える。写真判読では、この樹冠が連続して見える部分をハルニレ林と判断した。現地調査では、沖積錐と氾濫原を踏査し、ハルニレが林冠層において被度4以上で優占する林分および、ケショウヤナギ、エゾヤナギ、ドロノキ、オオバヤナギなどからなるヤナギ林の亜高木層において被度3以上で優占する林分をハルニレ林として記録した。

### 方形区の設定

更新特性の調査を行うために設置した14個の方形区(第3章, 図3-1参照)を対象とし、土性および堆積構造の調査を行なった。

### 土壌粒径と堆積構造

各方形区において、スコップを用いて直径約50cmの簡易試坑をそれぞれ1つ掘り、堆積構造と層ごとの土壌粒径を記録した。堆積構造および土壌粒径の記載はハルニレ林とその隣接林分の調査と同様に行なった。

### 土壌炭素含有量

簡易試坑の各土壌層より堆積物を採取し全炭素含有量測定した。採取は、礫間を充填している細粒物質について行なった。土壌は採取から4日以内に研究室に持ち帰り、測定まで冷蔵庫で保存した。研究室に持ち帰るまでは室温に放置した。試料として、土壌を27°Cで48時間風乾したものを測定に供した。全炭素含有量の測定はC/Nアナライザー(SUMIGRAPH 住化分析センター 東京)で行なった。

## 地下水位の測定

下又白調査地のハルニレ優占林に5箇所、明神右岸のハルニレ・ヤチダモ優占林に7箇所、直径(外径)25mm、長さ2m、下部約半分の部分に直径3mmの穴をランダムにあけた塩ビ管を埋設し、地下水位を2002年と2003年のいずれも5月から10月のあいだ、2週間から1ヶ月おきに測定した。また、明神右岸のハルニレ・ヤチダモ優占林1箇所に直径30mm長さ2m、下部約半分の部分に直径3mmの穴をランダムにあけた塩ビ管を埋設し、その中にデータロガー(miniTROLL SSP-100 In-Situ Inc., USA)を設置し、1時間おきに測定した。塩ビ管を埋設する穴は、ハンドボーラー(大起理化工業)を用いて掘削した。なお、下又白沖調査地のハルニレ林は、ハルニレが被度4以上で林冠を優占する林分であるのに対して、明神右岸のハルニレ・ヤチダモ優占林は、ハルニレが被度4で林冠を優占する1箇所をのぞけば、ハルニレ、ヤチダモがともに被度2程度で、林冠を構成するハルニレの優占度がやや低い林分である。

## 結果

### ハルニレ林とその隣接林分の調査

#### 林分の配列

下又白調査地の各グリッドにおけるハルニレ、カラマツ、ウラジロモミの林冠層における被度を図4-2に示す。調査区の(梓川本流に沿って)上流側では、沖積錐寄りにハルニレが、氾濫原寄りにカラマツが優占していた。ウラジロモミ優占林は前2樹種に挟まれるように成立していた。

#### 樹齢

ハルニレ優占林では、20×40mの方形区を設置し(図4-3)方形区内に成育するすべてのハルニレ24個体について、カラマツ優占林では2個のグリッド内に成育するすべてのカラマツ16個体のうち、中心が腐るなどして年輪コアを抜くことができなかった4個体を除く12個体と、グリッドに接して成育する3個体の合計15個体について、カラマツ・ウラジロモミ優占林では、2個のグリッド内に成育するカラマツ、ウラジロモミからそれぞれ5個体をランダムに選び樹齢を測定した。ハルニレ優占林におけるハルニレの樹齢は123-203年、平均167年であった(表4-1)。カラマツ優占林におけるカラマツの樹齢は79-193年、平均140年であった。カラマツ、ウラジロモミ優占林におけるカラマツの樹齢は60-116年、平均74年、ウラジロモミの樹齢は60-102年、平均76年であった。



## 堆積構造と土壌粒径

ハルニレが優占する林分で5箇所、カラマツまたはウラジロモミが優占する林分で4箇所、3樹種が混交し、優占樹種がみられない林分で1箇所、計10箇所（図4-3）で簡易試坑を掘り、土壌断面を観察した（図4-4）。ハルニレ優占林では、粘土・シルト、細砂、中砂、粗砂などの粒径組成の異なる砂質の土壌が交互に厚く堆積していた。斑紋やグライ層がみられる地点もあったが、 $\alpha$ - $\alpha'$  ジピリジル溶液は赤変せず、土壌は還元状態ではなかった。

カラマツ優占林、ウラジロモミ優占林では、円礫に富む堆積物が地表面付近まで堆積していた。また、礫間を充填するマトリックスは粗砂であった。

各グリッドにおける細粒堆積物の厚さ（礫層までの深さ）（図4-5）は、ハルニレ優占林では0.6m~1.5mであったのに対し、カラマツやウラジロモミ優占林では0.6m以下であった。

## 立木の埋まり具合

各グリッドにおける立木の埋まり具合を図4-6に示す。ハルニレ優占林では、立木は細粒の堆積物で埋められており、地表面付近には不定根が観察された。埋められている深さは約1mであった。一方、カラマツ優占林、ウラジロモミ優占林では立木が深く埋められている様子は見られなかった。

## 広域調査

### ハルニレ林の分布

ハルニレ林の分布を地形分類図上に示した（図4-8）。ハルニレが高木層に被度4以上で優占する林分は、おもに梓川の氾濫原と沖積錐上に分布していた。大規模な沖積錐ではハルニレ林は末端部に分布する傾向を示した。小規模の沖積錐では比較的上流部までハルニレ林の分布が認められた。大規模な沖積錐では、ハルニレの個体としての分布も末端部に限られる傾向を示し、上流部に行くに従いハルニレにかわって、シナノキが落葉高木としてみられるようになっていた。ヤナギ林の亜高木層にハルニレが被度3以上で優占する林分は、明神一徳沢間の左岸の氾濫原と小梨平の氾濫原に分布していた。

## 堆積構造と土壌粒径

方形区的位置をハルニレ林の分布図上に示す（図4-8）。

ハルニレが優占する14の各方形区の堆積物（図4-9）は、粘土・シルト、細砂、中砂、粗砂など、砂質の層が交互に重なって厚く（60cm~100cm以上）堆積し、斑紋が見られる場合から、礫質の物質が表層付近まで堆積している

場合まで様々であった。砂の堆積が厚かったのは、沖積錐末端部に位地する方形区①②⑤⑫と氾濫原の方形区③⑬⑭であった。礫質の物質が表層まで堆積していたのは小沖積錐上の方形区⑨であった。方形区④⑥⑦⑧⑩では、礫質の物質の上に砂質の堆積物が 25~40cm ほど堆積していた。このうち氾濫原に位置する④では礫は淘汰のよい円礫で梓川本流由来のものであった。小沖積錐に接した氾濫原に位置する⑥と小沖積錐上の⑦⑧⑩および⑨では、礫は亜角礫、マトリックスは粘土~粗砂が混在する土石流性の堆積物であった。沖積錐末端部に位地する⑩では、粘土・シルト質の堆積物の上を砂礫が 30cm ほど覆っていた。

層ごとの全炭素含有量を図 4-10 に示す。40cm 程度しか掘削できなかった④⑨⑩を除けば、いずれの方形区も炭素含有量の多い層と少ない層が交互に重なって堆積していた。

## 地下水位

地下水位の観測地点をハルニレ林の分布図上に示す（図 4-8）。

図 4-11 に地下水位の各月ごとの観測結果（A）とデータロガーによる連続観測の結果（B）を示す。地下水位は観測地点ごとで大きく異なり、雪解け直後の 5 月を例にとれば、高い地点で約 15cm、低い地点で 150cm であった（図 4-11A）。ただし、冠水する地点はみられなかった。

データロガーによる観測では、地下水位は雪解け直後に高く、また、降水量に対応して上下していることが示された。例えば、大きな台風が襲来した 2002 年の 7 月 15 日には、雪解け直後にも約 50cm ほどに留まっていた地下水位が、15cm ほどに上昇した。その後は降水量の減少に伴い、70cm ほどに低下した。また、2003 年は、夏季の多雨に対応して、地下水位は雪解け直後の 5 月から 9 月の初旬頃まで 50cm ほどで維持されたがその後は 70cm ほどに低下した。

## 考察

### 土性と地下水位

梓川の上下流、約 12km の範囲に分布する 14 箇所のハルニレ林のうち最も湿性側にあたるのは、砂が厚く堆積し、斑紋やグライ化傾向を示す層の存在から、排水や通気性が悪いと推定される立地であり、沖積錐の末端部にみられた。その対極の最も乾性側にあたるのが、砂礫層の上を砂層が数十センチ被い、排水や通気性がよいと推定される立地であり、氾濫原にみられた。それらの中間に、斑紋などが見られず、砂層が厚い氾濫原の立地や、礫間を細

粒の物質が充填する小沖積錐上の立地が見られた (図 4-9). 上高地でみられたこのような堆積物の特徴は, これまでハルニレ林の立地として報告されたもののそれぞれとよく一致する. 越前谷 (1976) は, 幅 500m ほどの谷底低地の, 自然堤防から押し扇状地に成立したハルニレ林について, 河川に近い側では, 下層に砂礫層があって乾燥型の土壌であるが, 自然堤防の凹地では, 還元斑, 斑鉄があり, グライ化作用を受けている. しかし, 常時停滞水の存在している立地ではないと述べている. Fujita & Kikuchi (1984) は, 丘陵地の幅 100m ほどの谷底に成立したハルニレ林について, 土壌は砂質であり, 地表面下 40~50cm の位置にマンガンや鉄の集積斑がみとめられると述べている. また, ハンノキ林が泥炭土や停滞水のある立地にも成立するのに対して, ハルニレ林はそのような立地には成立しないことも述べられている. 恒屋 (1996) は, 北海道の沖積低地において, ハンノキが泥炭土と強く結びついて出現するのに対して, ハルニレは河川性の堆積物と結びついて出現することを報告している. 牧田他 (1976) は, ハルニレ林が Massmovement の押しによる扇状地状地形上に分布の中心をもち, その堆積構造は, 腐植層下に亜円礫主体の礫の集中層があるものと, 礫は全体に分布しているが, 集中層を持たないものがあること, また礫間を埋めるマトリックスは loam であることを報告している. このような堆積物の特性はハルニレ林の立地に普遍的なものと考えられる.

ハルニレ林に隣接するカラマツ林では, 本流由来の砂礫が地表付近まで堆積していた (図 4-5). この堆積物は, 礫間を細粒物質の少ない粗砂が充填していることから, 上述のどのハルニレ林の堆積物よりも保水性が低いと考えられる. カラマツは裸地にいち早く侵入する先駆樹種であることから, カラマツ林の立地もその初期には裸地であったと考えられる. カラマツ林は隣接するハルニレ林より若齢である (表 4-1) ことから, 裸地が形成された時期には, ハルニレ林がすでに成立しており, それに隣接する裸地へのハルニレの種子供給は十分に行なわれたものと推定される. したがって, この立地では, ハルニレの種子の発芽, 実生の定着, 個体の成長のいずれかの段階において, ハルニレを排除する要因が働いたものと考えられる. カラマツ林の堆積物は, 明らかに梓川本流由来の堆積物であり, 裸地は砂礫堆として形成されたと推定される. カラマツの実生は根を地中深くまですばやく伸ばすことができるため (Yura 1989, 1993) 火山のスコリア堆積物のように, 乾燥した立地にも定着できることが報告されている (Yura 1988,). 梓川でも, 流水の影響がしばらくおよんでいない砂礫堆上に実生がまとまって定着している様子が見られた. 一方, ハルニレの実生は, 砂礫堆に発生したものは増

水や乾燥によりほとんどが消失してしまうことが明らかになっている(第2章). このようなことから, 砂礫堆として形成されたカラマツ林の立地の初期段階においては, ハルニレの実生は発生したとしても, 乾燥のため枯死してしまい, 定着できなかったと考えられる. 今回調査したカラマツ林の立地は, ハルニレ林の成立を制限する乾性側の条件を示していると考えられる.

ハルニレの実生の定着にあたっては, 林冠木までを破壊しないが, 林床植生のみを破壊し, 細粒の堆積物をもたらすような相対的におだやかな洪水の作用が重要な役割をもっていることが明らかになっている(第2章). 氾濫原においてヤナギ林の林冠下にハルニレが優占する林分で, 砂礫層の上を砂層が数十センチメートル覆う堆積物が観察されたことは, 実生の調査結果とよく一致していた.

地下水位については, ハルニレ優占林内でも地点ごとに大きく異なっていた. また, 季節ごとに, または降水量に連動して大きく変化していた(図4-11). Fujita & Kikuchi(1984)は, ハルニレ林の地下水位について, 高さは地表面下40cm以下であり, 水位の季節変動が大きいと述べている一方で, ハンノキ林については, 地下水位の季節変動が小さく, 常時冠水する立地もあることを報告している. 今回の調査では, ハルニレ林で, Fujita & Kikuchi(1984)の報告より高い地下水位が観測された(図4-11). しかし, 常時冠水することはなく, 変動性が大きい点では, 今回の調査結果はFujita & Kikuchi(1984)の報告と一致していた.

これまでの報告や, 今回の調査結果から, 地下水位が常に高い立地では, ハルニレ林の成立が困難であると結論付けられる. しかし, そのような立地以外では, 地下水位がハルニレ林の成立にとっての制限要因になることはないように考えられる. 今回の調査で明らかになったハルニレ林の地下水位は雪解け直後の5月を例にとれば, 高い地点で約15cm, 低い地点で150cmであった(図4-11A). ブナの分布と地下水位の関係を調べた研究では, ブナの分布地点の地下水位は, ほぼ20cmから120cmの範囲にあり, おもに40cmから80cmに集中すること, その変動係数は41%で, 水位の上下は雪解けや, 降水量に影響されていることが報告されている(丸山・戸貝 1995). 今回のハルニレ林での地下水位の測定結果は, このブナ林での測定結果と大きな違いは認められない.

しかし, 依然として, ハルニレ林の分布が, 沖積低地や扇状地などにみられるという事実がある(宮脇 1987, 1988 越前屋 1976, 牧田ほか 1976 Fujita & Kikuchi 1986 恒屋 1996). 上高地でも, ハルニレ林は, 氾濫原や沖積錐末端部, あるいは小沖積錐上に限られていた(図4-8). このよう

な立地は、一般的には地下水位が高いとみなされている立地であり、常時冠水することはないにしても、ハルニレ林の分布が高い地下水位、すなわち湿性の立地環境に対応していると説明されてきた（宮脇 1967）。しかし、ハルニレ林が、湿性から乾性まで幅広い土性の立地に成立する事実からみて、ハルニレ林が沖積地に成立するのは、水分条件以外の環境要因に対応している可能性が考えられる。ハルニレの更新は、地表攪乱に依存していることから、その環境要因とは、沖積地に特有な地表攪乱体制であるかもしれない。しかし、ハルニレと同属の *Ulmus ameridama* が土壌の高い水分含有量に対応して分布しているという報告もあり（Caplenor 1968）、ハルニレ林の沖積地への分布を規定する環境要因を解明するためには、土壌水分や地下水位の継続的なデータを、様々な林分と比較するなど、さらなる検討をしていく必要がある。

### 攪乱体制

牧田他（1976）は、ハルニレ林は、ハンノキ林に対してより高燥な地をしめるといふことのほかに、両者の立地の表層物質に明らかな差異があり、ハンノキ林とハルニレ林では、地形の成り立ちが異なっていることを指摘している。これに関連して、ハルニレ林では、埋没 A 層と見られる有機物の多い層をはさむという調査結果が注目され、本研究でも、地下に有機物を多く含む層の存在が確認された（図 4-10）。ハルニレ林の立地は、土砂の堆積がある間隔をもって繰り返していると考えられる。埋没 A 層の存在は、越前谷（1976）にも Fujita & Kikuchi (1986) にも指摘されており、土砂の堆積が繰り返しおこるといふ現象は、ハルニレ林の立地では、普遍的であると考えられる。樹木が深く埋められると、根圏の溶存酸素は低下し、根は酸素不足におちいる（Kozłowski et al. 1991）。このような根圏の低酸素状態に対抗する有効な手段として、不定根を出すという能力がある（Pezeshki, 1991, Vartapetian B. B. & Jackson M. B. 1997）。ハルニレは、不定根を出す能力が高いという報告があり（Yoshikawa & Hukusima 1997）、今回の調査でも、埋没したハルニレがさかん不定根出している様子が観察された。すなわち、細粒物質による埋没はハルニレにとっては致命的でないと考えられる。反対に、土砂の堆積はハルニレにとって、むしろ歓迎される現象である。ハルニレの実生は草本層の被陰下では短期間に消失してしまい、更新には林床植生が破壊されるような地表攪乱が必要である（第 2 章参照）。また、幹の埋没は、不定根を出す能力の低い樹種にとっては致命的であり、繰り返す土砂の堆積は、そのような樹種がハルニレ林の立地に侵入することを阻止することにもつながるであろう。

ある間隔をもっておこる土砂の堆積は、ハルニレ林の維持や更新に重要な役割をはたしているといえる。

## 第5章 総合考察

森林の形成や更新は、自然攪乱と密接に結びついている。安定した山腹斜面に成立する森林の主な攪乱体制は、風倒や枯死による樹木の破損に起因する林冠ギャップの形成である。林冠木1個体の枯死によってできた小さなギャップでは、その周辺の林冠木の側方成長によってギャップが閉鎖されたり、耐陰性の高い陰樹類がその場所の次世代の林冠木となる(山本 1984)。小集団の林冠木の枯死によってできた大きなギャップ内では、耐陰性の低い陽樹がまず次世代の林冠木となり、その後、より耐陰性の高い陰樹類へ置き換わるというプロセスをたどる(山本 1984)。亜高山帯のシラビソ・オオシラビソ林で知られている縞枯れ現象も、林冠層の暗い光条件下で前生樹集団が形成され、風の影響で林冠木が枯死することにより、前生樹集団が順次林冠木に成長するという更新様式である(甲山 1984)。これらはすべて植物群落そのものの内部に発生攪乱による更新で、土地的攪乱は直接の係わりをもっていない。

一方、地形形成プロセスに起因して地表攪乱が恒常的に卓越する立地が存在し、そのような立地では、地表攪乱が森林の更新に重要な役割を果たしている。

急傾斜の山地に見られるV字谷沿いの溪畔域では、谷壁下部に表層崩壊がたびたび発生し、まれには大規模な山腹崩壊とそれに伴う土石流により谷全体が埋められるような大規模な地表攪乱が生じている(Sakio 1997, Sakio et al., 2002)。渓流域にみられるシオジやサワグルミは、このような大規模攪乱に伴い一斉更新する(佐藤 1988, 1992, 1995 Sakio et al., 2002)。そのような更新様式に加えて、耐陰性の高いシオジは、林冠下で前生稚樹として存在することができ、ギャップ形成などの光環境の好転によって林冠木まで生長することが報告されている(Sakio 1997, Sakio et al., 2002)。その場合も、稚樹が定着できるのは、旧流路跡や、大雨による増水で新たに生じる、砂礫堆積地のような林床攪乱地である(Sakio 1997)。サワグルミは、同様の小規模攪乱サイトに実生が定着するものの(佐藤 1992, 崎尾 2002)、閉鎖林冠下ではしだいに成長が低下し、枯死してしまう(崎尾 2002)。一方、山腹斜面の崩壊や土石流などで出現した大きな裸地に侵入したサワグルミは、同時に侵入した他の種よりも速く成長し、林冠木を形成することができる(崎尾 1993, Ann & Oshima 1996, 崎緒 2002)。したがって、サワグルミの更新には林冠層までもが広く破壊されるような地表攪乱を必要とする。

これらの立地の成立に直接かかわる地形形成プロセスは、いずれも重力を

動因とするマスマーブメントである。これに対して、本研究で取り上げたハルニレ林の立地は、氾濫原および沖積錐で、立地に作用する直接の攪乱要因は河川による沖積作用で立地の成立機構からして、明らかに性格の異なるものである。

山地に刻まれた谷を流下してきた河川が平地に達し、堆積作用がさかんになり、沖積平野が形成される。広く開いた谷では谷底平野の形をとる。流水による運搬物質のうち、洪水によって河道の外へあふれた水は、流速が低下し、運んできた物質を落すが、このうち、掃流物質として運ばれてきた粒径の大きな物質は上流側で堆積し、扇状地の形成にかかわり、浮流物質として運ばれてくる細粒の物質は氾濫にともなって氾濫原の表層に堆積するが、さらに下流側まで運ばれ、自然堤防や三角州の形成にかかわる。その結果、沖積平野は、通常、上流から下流に向かって、扇状地帯、自然堤防帯、三角州帯が配列する（森山・小野 1981）。上高地の谷底平野は、梓川が網状流路を呈することや、砂礫層を覆って砂質物質が堆積しているという堆積物の特徴から判断して、扇状地に対比される。また、支流の谷口にひろがる沖積錐は、その概形は土石流の作用により形成されるにしても、一方で、沖積作用を強く受ける地形である。ここでは、土砂は、既存の植生を破壊しながら堆積するが、破壊の規模は、林床植生のみが破壊されるようなものから、林冠木までもが破壊されるものまで、洪水の大きさや流路からの距離により様々である。また、流路が移動することで、かつて流路であった場所が、植物の新たな立地となることもある。

これらの立地において、ハルニレは、同所的に更新し、更新には林床植生のみを破壊するような比較的ゆるやかな地表攪乱が重要な役割をはたしていることが本研究により明らかになった。ただし、その地表攪乱は、林内の流路に限って発生するような小規模なものではなく、洪水や土石流に起因し広範囲にわたる砂や土砂の堆積であることが推定された。また、ハルニレの前生樹としての定着を可能にした地表攪乱が、60～100年間隔で起こっていることが、樹齢の調査から推定された（第3章）。ハルニレは、林冠木の破壊を伴うような地表攪乱に依存して更新するという見方がある（今 1999, Sakai et al.），今回の調査でも、裸地に成立したと考えられる、ハルニレの若い一斉林分が認められ、そのような更新様式も存在するものと考えられる。しかし、河原の砂礫堆など、砂礫質の物質が表層まで堆積し、乾燥しやすいと推定される裸地には、ハルニレは定着できなかった事実があった（第2章）。この立地には、かわって、礫質の土壌を好む、ケショウヤナギ、オオバヤナギ、エゾヤナギ、ドロノキ（新山 1987, 1989, 坪井ほか 1991）な



どからなるヤナギ林や、カラマツ林（第4章）が成立することとなる。

河原の砂礫堆は、強度の地表攪乱を受ける頻度が高いという属性がある。従って、そこを生活の場とするヤナギ類の生態は、高強度で頻度の高い攪乱に適応したものとなっている。すなわち、ヤナギ類は成長が非常に速く、2～3年目から繁殖を開始し、毎年大量の種子を散布することができる（新山2002）。その一方で、耐陰性が非常に低く、一旦森林が成立してしまえばそこに実生は定着できない。また、寿命が100年程度と短いため、個体群の維持のためにはある程度頻繁に裸地が形成される必要がある。一方のハルニレは、成長が遅く（上高地では、樹高成長速度8.4cm/年というデータが得られた。第2章）、種子を生産するようになるまでに数十年を要する。従って、砂礫堆のように強度の地表攪乱を頻繁に受ける立地では、繁殖開始前に流出してしまい、個体群を維持することができない。すでに述べたように、ハルニレの定着にも地表攪乱は密接に関係している。しかしそれは、林床植生のみが破壊されるような相対的におだやかなものと考えられる。ハルニレ実生の耐陰性は比較的高く、林冠下でもある程度生育できるので、そのような攪乱機会をとらえて、林下に定着し、前生樹となることができるものと考えられる。

ハルニレが、土砂の堆積をともなう地表攪乱を実生の定着の機会としている一方で、幹基部の埋没には、不定根を形成することにより対抗することができるという事実がある（第4章）。反面、幹基部の埋没は、不定根を出す能力の低い樹種にとっては致命的であり、繰り返す土砂の堆積は、そのような樹種がハルニレ林の立地に侵入することを阻止することにもつながるであろう。したがって、土砂の堆積をともなう地表攪乱は、ハルニレの定着立地を出現させるというだけでなく、ハルニレの優占を継続させるうえで重要な役割を果たしているといえる。

このように、ハルニレの更新動態は、氾濫原の攪乱体制によく適応したものであった。その立地は、マスマーブメントを主要プロセスとして形成されるシオジ林やサワグルミ林とは明らかに違っており、同じく河川流水の作用下に成立するヤナギ林とも異なっていた。ハルニレは、林下に発生するよりおだやかな地表攪乱をよりどころに成立、更新していることが明らかになった。

## 摘要

1. 河川の作用による攪乱体制が、森林の成立や更新にどのように係わっているかを明らかにするためハルニレ林をとりあげ、長野県上高地の梓川氾濫原と支流谷口の沖積錐において、ハルニレ実生の定着様式、更新動態、立地特性を調査し、ハルニレ林の成立を規定する物理的環境条件、更新と地表攪乱体制との関係を追求した。
2. ハルニレの実生は地表攪乱地、非攪乱地にかかわらず広い範囲の環境条件に対応して発生していたが、河川攪乱を受けず、草本層の植被率が高い後背地のハルニレ林内、反対に、増水や乾燥にさらされる河原の砂礫堆に発生した実生は、ほぼすべてが消失した。
3. ハルニレの稚樹はヤナギ類やタニガワハンノキなどの林内に限って生育しており、その齢は、林冠のヤナギ類やタニガワハンノキより 10 年から 30 年ほど若く、ハルニレ実生の定着は、先駆樹種の林分が形成された後であった。
4. 稚樹は砂質の土壤に定着しており、先駆樹種の成林後、砂の堆積をもたらし、林床植生を破壊するような地表攪乱が稚樹の定着に先行しているものと考えられた。
5. ハルニレの齢構成は、断続的であり、また、樹齢に 2 つ以上のモードを示す林分が認められたことから、ハルニレには、同所的な更新が存在することが示された。
6. 樹齢が 45 年～60 年に集中する、若齢個体を含む林分が、上高地の広い範囲にわたって認められたことから、実生の定着にあたっては、広域で発生するような地表攪乱がその機会をつくっているものと考えられた。
7. ハルニレ若齢個体の樹高と樹冠層による被陰率との間には、強い負の相関関係が認められたが、被陰率 100%でも樹高は 10m 程度に達しており、ハルニレは被陰下でもある程度成長でき、更新には、林冠層の破壊を伴うような大規模な地表攪乱を必ずしも必要としないと考えられた。
8. ハルニレ林の立地のうち、湿性側の限界は、砂質の物質が厚く堆積し、斑紋やグライ化傾向を示す層の存在から、排水や通気性が悪いと推定される立地であり、地形としては、沖積錐の末端部にみられた。乾性側の限界は、砂礫層の上を砂層が数十センチ被い、排水や通気性がよいと推定される立地であり、氾濫原にみられた。それらの中間に、斑紋などが見られず、砂層が厚い氾濫原の立地や、礫間を細粒の物質が充填する小沖積錐上の立地があった。

9. ハルニレ林の地下水位は季節ごと、地点ごとの差が大きいが、通常、冠水することはなかった。
10. ハルニレ林の立地では、地下に埋没 A 層の存在が確認され、ある間隔をもって土砂の堆積を繰り返していることが示唆された。
11. 根元が埋没したハルニレは盛んに不定根を出しており、埋没はハルニレにとっては致命的ではなかった。この性質は、土砂の堆積を繰り返す氾濫原の立地において、ハルニレ林の維持や更新あるいは、他種との競争に重要な役割をはたしているものと考えられた。
12. ハルニレの立地は、マスマーブメントを主要プロセスとして形成されるシオジ林やサワグルミ林の立地とも、河川流水の作用下に成立するヤナギ林の立地とも異なり、林床に発生するよりおだやかな地表攪乱を特徴としていた。ハルニレの更新動態は、氾濫原のこの攪乱体制によく適応したものであった。

## 謝辞

本研究を行うにあたり多くの方々からご指導，ご助言，ご助力を頂いた。横浜国立大学大学院環境情報研究院の菊地多賀夫教授には本文の取りまとめをはじめ，終始ご指導，ご助言を頂いた。横浜国立大学大学院環境情報研究院大野啓一教授，横浜国立大学名誉教授奥田重俊先生，高知大学理学部の石川慎吾教授には有益なご指導を頂いた。安曇村教育委員会地域資料室の山本信雄氏，東京都立大学地理学研究室の岩田修二教授，立正大学地球環境科学部の島津弘助教授，専修大学文学部人文学科の高岡貞夫助教授には，現地調査にあたり，多くの便宜をはかって頂き，また有益なコメントを頂いた。筑波大学大学院地球科学研究科の尾方隆幸氏，北海道大学北方生物圏フィールド科学センター植物園の富士田裕子氏には，地下水位の測定についてご指導頂いた。森林総合研究所群落動態研究室の野宮治人氏には有益なアドバイスを頂いた。現地調査では，井上百合子氏をはじめとし，東京学芸大学教育学部自然史ゼミの卒業生の方々，水野市郎氏，長岡綾子氏，横浜国立大学大学院環境情報学府植生生態学研究室の土畑正和氏，川西基弘氏，若松伸彦氏，山口史枝氏，小沼祐子氏，矢内晃子氏，許琴蘭氏，上野めぐ氏，平塚雄三氏，土壤動物研究室の，内田氏，橋本氏，中日新聞上高地支社の池田氏，上高地活動ステーションの若林氏にご助力頂いた。横浜国立大学大学院環境情報学府植生生態学研究室の学生の皆様には，有益なコメントを頂いた。土壌の全窒素・炭素含有量の測定にあたっては，土壤動物研究室の豊田鮎氏，神谷氏にご指導頂いた。ここに深く感謝し，お礼申し上げます。

## 引用文献

- 浅川澄彦 1956a. ヤチダモのタネの発芽遅延についての研究 (第1報)  
これまでの研究のあらましとトネリコ属植物のタネの比較観察.  
林業試験場研究報告, 83: 1-18.
- 浅川澄彦 1956b. ヤチダモのタネの発芽遅延についての研究 (第2報)  
ヤチダモのタネの前発芽についてトネリコ属植物のタネの胚の生理学的性質一. 林業試験場研究報告, 83: 19-28.
- 浅川澄彦 1956c. ヤチダモのタネの発芽遅延についての研究 (第3報)  
トネリコ属植物のミにふくまれる成長阻害物質. 林業試験場研究報告,  
83: 30-38
- 浅川澄彦 1957. ヤチダモ種子を中心とした林木種子の発芽生理に関する研究. 林業試験場研究報告, 159: 1-67.
- Ann, S.W. & Oshima, Y. 1996. Structure and regeneration of *Fraxinus spaethiana*-*Pterocarya rhoifolia* forest in unstable valleys in the Chichibu Mountains, central Japan. *Ecological Research*, 11: 363-370
- Braun-Blanquet, J. 1964. *Pflanzensoziologie*, 3 Aufl. Springer, Wien
- Caplenor, D. 1968. Forest Composition on Loessal and non-loessal soils in west-central Mississippi. *Ecology*, 49(2): 322-331
- Denslow, J.S. 1980. Patterns of plant species diversity during succession under different disturbance regimes. *Oecologia* 46: 18-21
- 土壤調査法編集委員会編 1987. 野外研究と土壌図作成のための土壌調査法, 博友社 東京
- 越前谷 康 1976. 秋田県玉川におけるハルニレ林とその立地.  
秋田自然史研究, 7: 1-6
- Fujita, H. and Kikuchi, T. 1984. Water table of alder and neighbouring elm stands in a small tributary basin. *Jap. J. Ecol.*, 34: 473-475
- Fujita, H. and Kikuchi, T. (1986) Differences in soil condition of alder and neighboring elm stands in small tributary basin.  
*Jap. J. Ecol.*, 35: 565-573
- 春木雅寛・板垣恒夫・並川寛司 1992. 北海道大学中川地方演習林銅蘭川流域の森林構成. 北大演研報, 49: 121-184.
- 岩田修二 1992. 上高地の地形変化と環境保全. 地形, 13(4): 283-296.
- 菊地克子・遠山三樹夫 1989. 大門川の溪畔林. 横国大野外教育研報,

(7) 25-36.

- 菊地俊朗 2001. 釜トンネル 信濃毎日新聞社 長野
- 小池孝良 1987. 夏期における有用広葉樹稚苗の光-光合成速度関係  
日林北支講, 36: 135-137
- 小池孝良 1988. 落葉広葉樹の生存に必要な明るさとその成長に伴う変化  
森林の育種, 148: 19-23
- 甲山隆司 1984. 亜高山帯シラビソ・オオシラビソの更新. 遺伝, 38(4):  
67-72
- Kozłowski, T. T., Kramer, P. J. & Pallardy, S. G., 1997. Soil aeration  
and flooding. The physiological Ecology of woody Plants  
(eds. T. T. Kozłowski, P. J. Kramer & S. G. Pallardy) pp. 303-337.  
Academic Press, San Diego.
- 今博計・沖津進 1999. 浅間山麓の冷温帯落葉樹林におけるハルニレの更  
新に果たす地表攪乱の役割. 日林誌, 81(1) : 29-35.
- 牧田肇・菊池多賀夫・三浦修・菅原啓 1976. 丘陵地河辺のハンノキ林・  
ハルニレ林とその立地にかかわる地形. 東北地理, 28(2) : 83-92.
- 丸山幸平・戸貝純夫 1995. ブナ林の生態学的研究(41) -ブナ,  
サワグルミ, ヤチダモ高木の分布と地下水位との関係- 新大演研報,  
28 : 1-16
- 宮脇昭編著 1967. 現色現代科学大事典第3巻植物 学研, 東京.
- 宮脇昭編著 1987. 「日本植生誌 東北」 至文堂, 東京.
- 宮脇昭編著 1988. 「日本植生誌 北海道」 至文堂, 東京.
- 百瀬斐敏 1993. 上高地ハンドブック 自由国民社, 東京.
- 中江篤記・酒瀬川武五郎・辰巳修三 1960. 京都大学北海道演習林におけ  
るヤチダモの育林学的研究, ヤチダモの育林に関する基礎研究(第I報).  
京大演報, 29 : 33-64.
- Nakashizuka, T 1983. Regeneration process of climax beech (*Fagus*  
*Crenata* Blume) forests III. Structure and development processes of  
sapling population in different aged gaps, Jap. J. Ecol 33: 409-418
- 中静 透 1984. ブナ林の更新 遺伝, 38(4): 62-66
- 中静 透・山本進一 1987. 自然攪乱と森林群集の安定性, 日生態会誌  
37: 19-30
- 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
- Pezeshiki, S. R. 1991. Root responses of flood-tolerant and flood-sensitive tree species to soil redox conditions. *Trees*, 5 (3): 180-186
- Sakai, T., Tanaka, H., Shibata, M., Suzuki, W., Nomiya, H., Kanazashi, T., Iida, S. & Nakashizuka, T. 1999. Riparian disturbance and community structure of a *Quercus-Ulmus* forest in central Japan. *Plant Ecology*, 140: 99-109.
- 崎尾 均 1993. シオジとサワグルミの稚樹の伸長特性. 日生態会誌, 43: 163-167.
- Sakio, H. 1997. Effect of natural disturbance on the of riparian forest in a Chichibu Mountains, central Japan. *Plant Ecology*, 132: 181-195
- Sakio, H., Kubo, M., Shimano K. and Ohno K. 2002. Coexistence of three canopy tree species in a riparian forest in the Chichibu Mountains, central Japan. *Folia Geobotanica*, 37: 45-61
- 佐藤 創 1988. 道南松前半島におけるサワグルミ林の構造と成立地形. 森林立地, 30 (1) : 1-9
- 佐藤 創 1992. サワグルミ林構成種の稚樹の更新特性. 日生態会誌, 42: 203-214
- 清和研二 1992a. ハルニレ. 光珠内季報, 88: 22-24.
- 清和研二 1992b. ハルニレの種子散布と稚苗の出現. 日林北支論, 40: 77-79.
- 清和研二 1994. ハルニレの更新過程 (花が咲いてから稚苗が定着するまで). 北方林業, 539: 1-4.
- Seiwa, K. 1997. Variable regeneration behaviour of *Ulmus davidiana* var. *japonica* in response to disturbance regime for risk spreading. *Seed Science Research*, 7: 195-207.
- 進 望 1995. 梓川の流路変化と植生. 「上高地自然史研究会報告書」 (上高地自然史研究会編), 7-17. 上高地自然史研究会, 松本.
- 進 望・石川慎悟・岩田修二 1999. 上高地・梓川における河畔林のモザイク構造とその形成過程. 日生態会誌, 49: 71-81.
- 鈴木英治 1984. 暖温帯におけるモミ・ツガ林の更新. 遺伝, 38(4): 56-61
- 館脇操 1961. オホーツク海沿岸の落葉広葉樹林植生. 「日本森林植生図譜

- (VI)」(館脇操編著), 2-92. 北見営林局, 北見.
- 館脇操・伊藤浩司・遠山三樹夫・横溝康志 1966. 奥日光の森林植生, 日本森林植生図譜(X). 北大農研演報, 24(2): 292-453.
- 館脇操・遠山三樹夫・五十嵐恒夫 1967. 網走湖畔鉄道防雪林の植生. 北大農学部邦文紀要, 6(2): 284-323.
- 遠山三樹夫・持田幸良 1978. 北海道胆振東部の落葉広葉樹林. 「吉岡邦博士追悼植物生態論集」(吉岡邦治博士追悼論文集出版会編), 134-149. 東北植物生態談話会, 仙台.
- 坪井聡・沖津進 1991. 河畔におけるタニガワハンノキ分布地の立地条件. 植物地理・分類研究, 39(2): 117-123.
- 恒屋冬彦 1996. 北海道石狩町生振の低地に成立する森林群落について—主な樹種の分布様式と生育地の特性. 日生態会誌, 46: 21-30
- 山本進一 1984. 森林の更新 —そのパターンとプロセス—. 遺伝, 38(4): 43-50
- Yamamoto, S. 1989. Gap dynamics in climax *Fagus crenata* forest. Bot. Mag. Tokyo, 102: 93-114
- Yamamoto, S. 1992. Gap characteristics and gap regeneration in primary evergreen broad-leaved forest of Western Japan. Bot. Mag. Tokyo, 105: 29-45
- 山中二男 1979. 日本の森林植生. 築地書館, 東京
- Yoshikawa, M. & Hukusima, T. 1997. The impact of extreme run-off events from the Sakasagawa river on the Senjogahara ecosystem, Nikko National Park. V. The importance of adventitious root system for burial tolerance of different tree species. Ecological Research, 12: 39-46
- Yura, Hiroshi. 1988. Comparative Ecophysiology of *Larix kaempferi* (Lamb.) Carr. and *Abies veitchii* Lindl. 1. Seedling Establishment on Bare Ground on Mt. Fuji. Ecol. Res. 3: 67-73
- Yura, Hiroshi. 1989. Comparative Ecophysiology of *Larix kaempferi* (Lamb.) Carr. and *Abies veitchii* Lindl. II. Mechanisms of Higher Drought Resistance of Seedlings of *Larix kaempferi* as compared with *Abies veitchii*. Ecol. Res. 4: 351-360
- Yura, Hiroshi. 1993. Comparative Ecophysiology of *Larix kaempferi* (Lamb.) Carr. and *Abies veitchii* Lindl. III. Analysis of factors



deter-mining the differences in root depth. Ecol. Res. 8: 73-80

Vartapetian, B. B. & Jackson, M. B. 1997. Plant Adaptation to Anaerobic Stress. Annals of Botany 79 (Supplement A): 3-20

White, P.S. 1979. Pattern, process, and natural disturbance in vegetation, Bot. Rev. 45: 229-299

## Summary

### Introduction

Natural disturbances have been emphasized as key factors in maintaining and regenerating forests. On alluvial plains, particularly on valley-bottom plains, destruction of vegetation by floods or river-channel shifts constitutes a major form of natural disturbance. Although the establishment and regeneration of forests on alluvial plains is thought to be associated with such disturbances, this has not been empirically demonstrated. In this study, I focused on Japanese elm (*Ulmus davidiana* var. *japonica*) forests, which are considered to be a major forest type on alluvial plains in the *Fagetea crenatae* region of Japan. Seedling recruitment of Japanese elm, as well as regeneration traits and soil properties of elm forests, were studied to determine how flood disturbances influence the establishment and regeneration of this species on a valley-bottom plain in Kamikochi, central Japan.

### Seedling establishment

The emergence, survival, and establishment of elm seedlings and coexisting ash trees (*Fraxinus mandshurica* var. *japonica*) were investigated in relation to environmental traits. The role of fluvial disturbance in the establishment of these species on a flood plain was examined along the Azusagawa River in Kamikochi. Elm seedlings emerged across a wide range of environments and disturbance regimes, from arid, disturbed sites with high levels of sunlight and coarse deposits, such as sandbars, to undisturbed sites with thick vegetation cover, such as mature elm forests; ash seedlings, however, were not observed at the former sites. Elm seedlings on sandbars were washed away by floods or died as a result of desiccation. Seedlings of both species that had emerged under the thick herbaceous layer in mature elm forests also disappeared within a year because of light shortages. Seedlings survived only at sites that had a thin herbaceous layer, such as recently abandoned channels in mature elm forests and young willow forests (which included *Chosenia arbutifolia*, *Salix rorida*, and *Populus maximowiczii*, among other species).

The occurrence of elm saplings was mostly restricted to willow and alder (*Alnus inokumae*) forests, while ash seedlings occurred in partly disturbed elm forests as well as in the forests mentioned above. In willow and alder forests,

elm and ash saplings were 10-30 years younger than the canopy trees. This suggests that both species emerged in pioneer forests dominated by willows and/or alder, and did not directly colonize bare land. Elm saplings in willow forests were supported by sandy deposits, suggesting that the establishment of elm followed flood disturbances that brought sandy deposits and extensively destroyed the herbaceous layer.

#### Regeneration traits of Japanese elm forests

I investigated the size and age structure of Japanese elms and the height of young elm trees in relation to crown coverage by canopy trees. Fourteen study stands dominated by Japanese elm were selected within a range of 12 km along the Azusagawa River. One to three modes were observed in the age distributions of Japanese elm trees in each stand. Moreover, young individuals were concentrated in the 45-60-year age class throughout the study area, suggesting that Japanese elm regenerated synchronously after major disturbances. Young individuals in each stand were distributed both in canopy gaps and underneath the crowns of canopy trees, although tree heights were negatively correlated with the rate of coverage by canopy crowns. Several of the young individuals, not affected by crown cover from canopy trees, reached the canopy layer (about 28 m). However, there were some individuals, growing beneath 100% crown cover, that reached a height of up to 15 m, suggesting that Japanese elm is relatively shade tolerant and can grow under the canopy layer. This suggests that the regeneration of Japanese elm is associated with soil disturbances that destroy the herbaceous layer but leave the canopy intact.

#### Soil properties of Japanese elm forests

Soil profiles were investigated in Japanese elm forests, as well as in an adjacent larch (*Larix kaempferi*) forest, that were established on the distal part of an alluvial cone from a tributary stream to the flood plain of the main stream. In the elm forests, the soil profiles were complicated: layers of clay and silt, fine sand, medium sand, and coarse sand were deposited alternately. Mottling and a gley horizon were seen at a depth of 50-80 cm in some stands, but the soils were not in an anaerobic condition. The bases of Japanese elm trunks were buried in sandy deposits, and the formation of many adventitious roots was observed in these individuals.

Differences in the substratum between the larch forest and the elm forests were evident, although they were established on the same level. In the larch forest, soils consisted of cobbly deposits filled with very coarse sand. Larches with buried bases were not observed.

Soil profiles were investigated in 14 stands dominated by Japanese elm, selected within a range of 12 km along the Azusagawa River. The wettest soils in these stands consisted of sandy deposits containing mottling and/or gley horizons, located in the distal part of the alluvial cone. The driest soils consisted of cobbly deposits covered with sand about 40 cm deep, located on the flood plain. Soils of intermediate moisture characteristics were also observed, i.e., sandy deposits without mottling and gley horizons on the flood plain, and cobbly and pebbly deposits filled with relatively fine sand on the alluvial cone. Elm stands investigated in this study did not show soil profiles similar to the larch forest, which consisted of cobbly deposits filled with very coarse sand. The soils in the larch forest were considered to have particular characteristics that did not allow for the establishment of Japanese elm forest, including poor water availability.

In the elm stands, several layers with high carbon content were observed within the soil profile, suggesting that the stands had intermittently experienced sedimentation, most probably associated, in turn, with disturbances in undergrowth. Such disturbance seems to be favorable for the establishment of Japanese elm forests. Repeated sedimentation would not only create a bare soil surface essential for the establishment of elm seedlings, but would also exclude tree species that lacked the ability to resist oxygen shortages in their root system. Sedimentation at certain intervals probably played a significant role in the establishment and regeneration of the Japanese elm forest.

Ground water levels in the elm stands varied between seasons, and among observation points, from 0.17 to 1.5 m. This suggests that ground water levels were not a key factor in the establishment of elm forests as long as it did not reach the ground level.

Evidently, the establishment and regeneration of elm forests at this site are associated with moderate flood disturbance, a type of disturbance that brings sandy deposits and destroys the herbaceous layer but leaves the canopy intact.

表2-1 立地タイプの概要

立地タイプ	群落	地形	優占樹種	群落高(m)	方形区数
a	無植生	砂礫堆		—	6
b	ヤナギ幼齡林	砂礫堆	ヤナギ類*	2	2
c	ヤナギ若齡林	氾濫原 (自然堤防状)	ヤナギ類*	12	7
d	タニガワハンノキ-ヤナギ林	氾濫原 (自然堤防状)	タニガワハンノキ, ヤナギ類*	15	6
e	"	沖積錐末端部(土砂堆積地)	タニガワハンノキ, ヤナギ類*	15	9
f	ヤナギ林	沖積錐末端部	ヤナギ類*	18	8
g	ヤナギ-ハルニシ林	氾濫原 (自然堤防状)	ヤナギ類*, ハルニシ (亜)	18, 12 (亜)	2
h	"	氾濫原 (旧流路跡)	ヤナギ類*, ハルニシ (亜)	18, 12 (亜)	1
i	ハルニシ林	氾濫原 (新流路部)	ハルニシ, ウラジロモミ (亜)	25, 15 (亜)	9
j	"	氾濫原 (旧流路部)	ハルニシ, (タニガワハンノキ (亜) )	25, 15 (亜)	14
k	"	氾濫原 (後背地)	ハルニシ, ウラジロモミ (亜)	25, 15 (亜)	12

(亜) は亜高木層を指す。その他は高木層。  
\*ヤナギ類にはボロノキを含む

表2-2 各立地タイプにおける実生および稚樹の出現方形区数と密度. 立地タイプa~Kについては表2-1参照

立地タイプ	実生		ハルニシ		実生		ヤチダモ	
	方形区数	密度 (/100m <sup>2</sup> ) 平均 (最低-最高)	方形区数	密度 (/100m <sup>2</sup> ) 平均 (最低-最高)	方形区数	密度 (/100m <sup>2</sup> ) 平均 (最低-最高)	方形区数	密度 (/100m <sup>2</sup> ) 平均 (最低-最高)
a	6	3210 (2100-5000)	0	-	0	-	0	-
b	2	6200 (5600-6800)	0	-	0	-	0	-
c	2	170 (80-270)	3	285 (105-533)	0	-	2	45 (37-53)
d	0	-	3	98 (13-175)	0	-	3	138 (123-150)
e	4	2940 (930-4500)	3	71 (20-163)	0	-	2	28 (5-50)
f	0	-	4	88 (35-150)	0	-	4	138 (20-313)
g	1	150	0	-	0	-	1	110
h	0	-	0	-	0	-	1	114
i	5	2970 (2000-5300)	0	-	4	2800 (1600-3800)	0	-
j	1	2530	3	21 (19-25)	0	-	10	253 (61-383)
k	7	5370 (1160-10800)	0	-	5	890 (300-1750)	0	-
計	28		16		9		23	

表2-3 立地タイゾゴとの環境特性 (平均値±標準偏差) . 立地タイゾa~Kについては表2-1参照

立地 タイゾ	炭素含有量 (mg/100g)	窒素含有量 (mg/100g)	シルト・粘土 分画百分率 (%)	RPPFD 春 (%)	RPPFD 夏 (%)	礫質/砂質 (1/0) *	草本層被度 夏 (%)
a	161.5±106.0	13.8±8.6	4.8±4.4	42.7±0.9	25.6±15.3	0.7±0.6	20.0±17.3
b	429.3	32.1	15.7	44.8	56.5	1	20.0
c	975.2±27.9	85.4±4.4	25.1±7.8	20.7±5.2**	8.4±2.4**	0.3±0.6	95±5
d	3130.2±1749.5	229.4±89.3	41.4±9.7	27.6±3.7**	13.9±6.6**	0.8±0.5	88.8±6.3
e	41.8±1.4	3.4±0.2	1.2±0.9	25.8±8.0	11.3±9.5	0	8.3±2.9
f	288.7±166.9	25.0±16.1	2.4±1.5	18.1±5.1**	6.4±3.8**	0	80
g	450.8	35.5	33.8	20.8**	9.4**	0	95
h	-	-	-	-	-	-	-
i	1253.1±1407.2	95.2±105.7	19.5±22.9	9.2±2.9	4.8±3.1	0.8±0.5	28.8±27.4
j	2301.6±1484.8	190.0±119.3	35.2±16.1	18.8±7.7**†	7.3±6.2**†	1	75.9±12.6
k	3610.7±3706.4	252.8±233.6	38.1±18.6	2.7±1.9	1.0±0.5	0.1±0.4	78.6±30.2

\* 礫質の場合1, 砂質の場合0を与える.

\*\* 稚樹の高さで測定, それ以外は実生の高さで測定

† 他に1方形区, 実生の高さでの測定で25.1 (春), 2.5 (夏) が得られた.

表2-4 実生および稚樹生育地の環境因子を変数とした  
主成分分析における固有ベクトルと固有値

	第1主成分	第2主成分
炭素含有量 (mg/100g)	0.511	0.241
窒素含有量 (mg/100g)	0.518	0.256
シルト・粘土分画百分率 (%)	0.475	0.292
RPPFD春 (%)	-0.303	0.509
RPPFD夏 (%)	-0.276	0.588
礫質/砂質	-0.079	0.394
草本植被率 夏 (%)	0.265	-0.178
固有値	3.153	1.666
寄与率	0.450	0.238
累積寄与率	0.450	0.688

表2-5 主成分得点と環境因子との相関係数

	第1主成分	第2主成分
炭素含有量 (mg/100g)	0.908 *	0.302
窒素含有量 (mg/100g)	0.921 *	0.323
シルト・粘土分画百分率 (%)	0.844 *	0.371
RPPFD春 (%)	-0.537 *	0.662 *
RPPFD夏 (%)	-0.489	0.761 *
礫質/砂質	-0.139	0.511
草本植被率 夏 (%)	0.469	-0.232

\* $P < 0.0001$



表2-6 方形区ごとの実生の消長と草本層の植被率。立地タイプa, b, i, kについては表2-1参照

実生	立地タイプ	開始時 実生密度 (本/100㎡)	開始年	実生生残率 % (草本層の植被率)				
				初年	1年後	2年後	3年後	4年後
ハルニレ	a	2200	1998	100 (30)	0 (0)			
	"	5000	"	100 (5)	0 (0)			
	"	2100	1999	100 (10)	-	43 (-)	43 (50)	5 (5)
	"	3600	"	100 (10)	-	50 (-)	47 (30)	0 (0)
	"	3960	2001	100 (0)	0 (0)			
	b	5300	1998	100 (10)	77 (-)	36 (-)	0 (30)	
	"	6800	1999	100 (30)	-	35 (-)	26 (30)	26 (30)
	i	2600	1999	100 (10)	54 (-)	0 (90)		
	"	2000	2002	100 (30)	50 (30)			
	"	2800	"	100 (50)	43 (60)			
	"	2150	"	100 (40)	72 (50)			
	k	1600	2002	100 (90)	0 (90)*			
	"	1600	"	100 (90)	0 (90)*			
	"	5200	"	100 (90)	0 (90)*			
	"	5200	"	100 (90)	0 (90)*			
"	8000	"	100 (90)	0 (90)*				
"	5200	"	100 (90)	0 (90)*				
"	10800	"	100 (90)	0 (90)*				
ヤチダモ	i	2700	1999	100 (10)	78 (-)	-	44 (50)	19 (60)
	"	3600	"	100 (10)	50 (-)	-	17 (30)	11 (40)
	"	1600	"	100 (10)	81 (-)	-	34 (30)	34 (30)
	k	1700	"	100 (90)	0 (90)			
	"	300	"	100 (90)	0 (90)			
	"	700	"	100 (90)	0 (90)			
	"	600	"	100 (90)	0 (90)			

\* : 観察開始から 2ヵ月後の結果

表2-7 林冠木と稚樹の樹齢. 立地タイプc,d,fについては表2-1参照

立地タイプ	林冠個体		稚樹	
	被検樹種	樹齢(サンプル数)	被検樹種	樹齢(サンプル数)
c	フロノキ	20.0±2.2 (4)	ハルニシ	9.5±1.3 (4)
	フロノキ	20.2±2.3 (6)	ハルニシ	8.7±1.5 (6)
	フロノキ, ケシヨウヤナギ	14.5±3.1 (4)	ハルニシ	8.0±2.0 (3)
d	タニガワハンノキ	27.5±3.0 (4)	ヤチダモ	22.3±2.5 (3)
	タニガワハンノキ, フロノキ	27.2±1.8 (7)	ヤチダモ	23.7±2.9 (3)
f	ケシヨウヤナギ	40.0±7.1 (4)	ハルニシ	10.3±2.1 (3)
	ケシヨウヤナギ	54.0 (2)	ヤチダモ	25.0±9.5 (3)

\*林冠樹種は地上1mの位置でコアを採取

表3-1 各方形区における各樹種の胸高断面積合計 (m<sup>3</sup>/ha)

方形区No. 傾斜	① ② ③ ④ ⑤ ⑥ ⑦ ⑧ ⑨ ⑩ ⑪ ⑫ ⑬ ⑭													
	①	②	③	④	⑤	⑥	⑦	⑧	⑨	⑩	⑪	⑫	⑬	⑭
ハルニシ	27.1	19.1	9.8	18.0	49.9	38.2	48.8	41.8	26.4	41.4	52.7	56.7	41.8	48.8
ヤナギ類			8.3	11.8										
フロノキ			12.1	11.8	0.0									
ウラジロモミ			8.0											
タニガワハンノキ				2.8	0.1	11.4	0.6	9.2	16.2	5.5	11.3	8.7	4.8	12.9
ヤチダモ														
サワグルミ				2.1		0.9	10.5	8.8	4.3	1.0	1.8	0.0	0.4	2.4
カツラ							5.3	8.2	7.4	0.7	0.5		1.0	
シラノキ								8.2	4.1	2.9	2.9		1.0	
シラカンバ	18.3	4.3	0.1					0.4	0.1	0.5	0.1		0.4	0.4
ダケカンバ			3.1											
サクラ類														
キハダ	0.2	2.0	6.2	1.0	0.1	2.6	1.5		0.1	2.2	0.0	1.3	3.1	1.2
カラマツ				1.9	5.2						1.7			1.5
落葉高木			5.4											
常緑針葉樹			0.0											
落葉低木			0.1	0.1	0.0	16.4	3.2	0.6		0.0	0.0	0.0	0.3	8.6
合計	45.6	25.5	53.2	49.5	55.3	69.5	66.1	63.0	52.2	62.0	71.0	71.7	60.5	75.9
ハルニシ優占度%	59.5	75.2	18.3	36.3	90.2	55.0	73.9	66.3	50.5	66.7	74.1	79.0	69.0	64.2

表3-2 ハルニシ若齡個体の被陰率と樹高の相関関係

	③	④	⑤	⑥
樹冠被率-樹高	-0.6060 **	-0.7885 **	-0.7274 **	-0.7031 **
樹齡-樹高	0.374	0.2056	0.3747 *	0.5954 *

\* : p<0.05, \*\* : p<0.001

表4-1 ハルニシ優占林とカラマツ優占林におけるハルニシ、カラマツ、ウラジロモミの樹齡

林分タイプ	樹種	サンプル数	樹齡 (平均値±標準偏差)	樹齡幅
ハルニシ林 カラマツ林	ハルニシ	24	167±23	123-203
	カラマツ	15	140±30	79-193
カラマツ・ウラジロモミ林	カラマツ	5	74±21	60-116
	ウラジロモミ	5	76±15	60-102

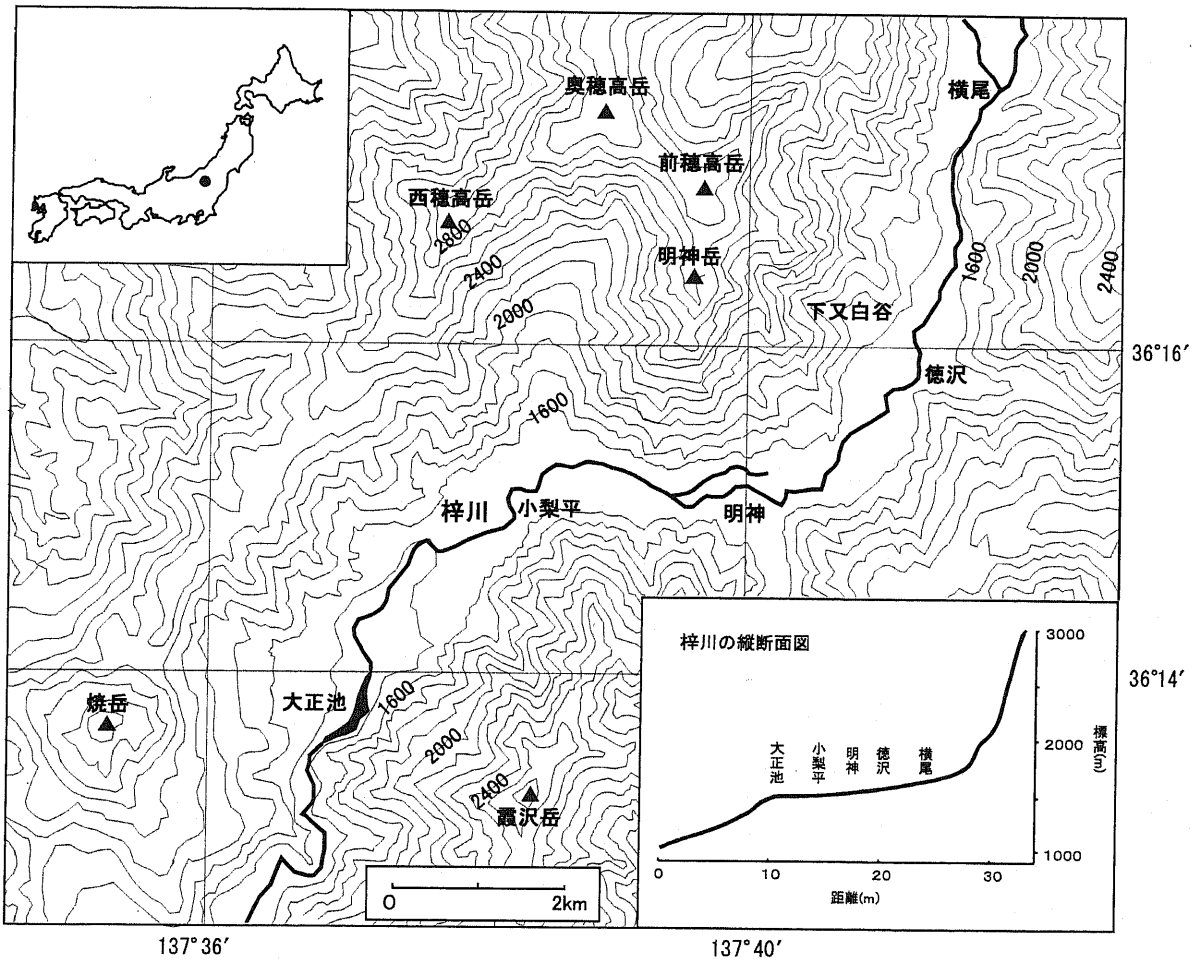


図1-1 調査地(上高地)

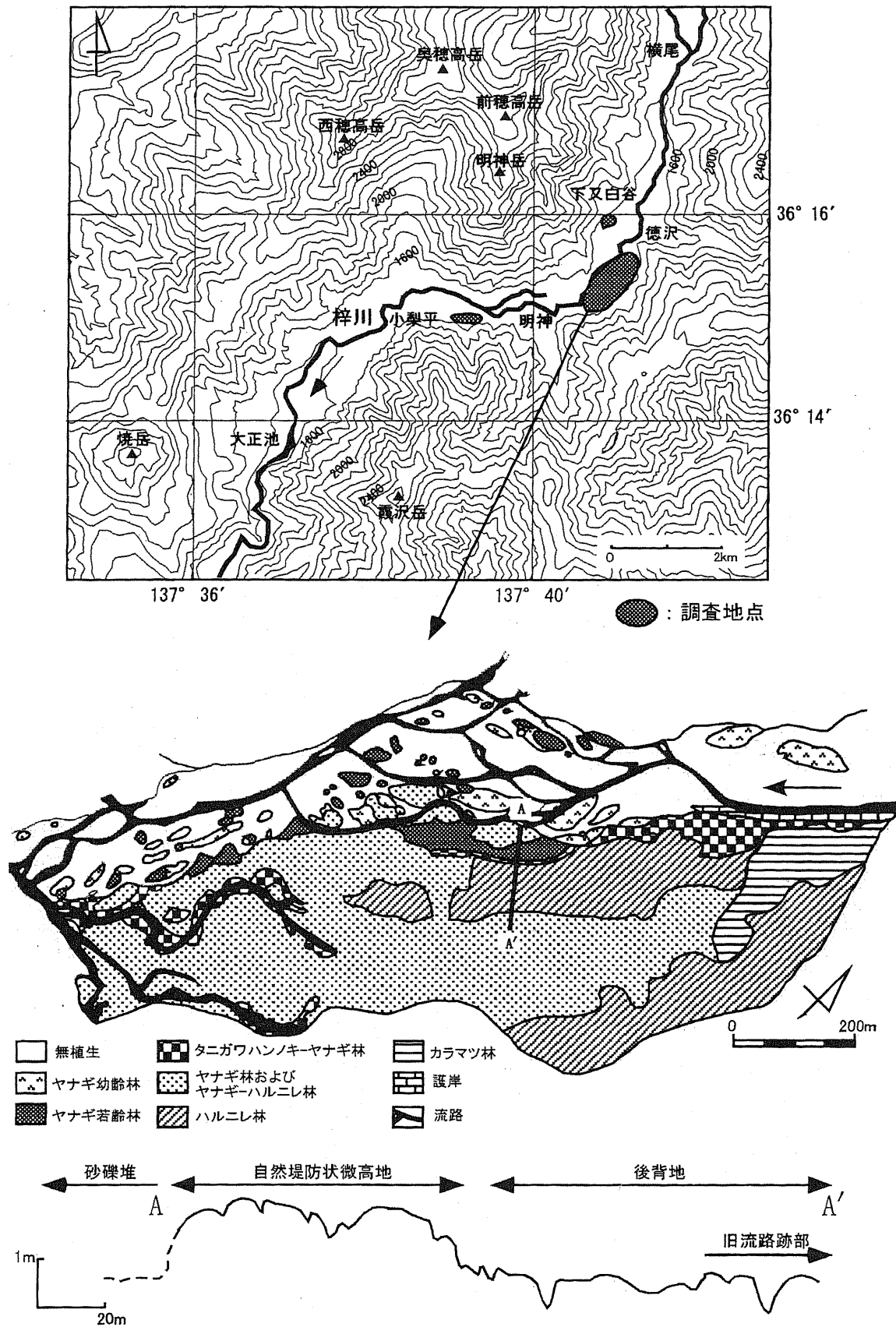


図2-1 調査地点(上)と主要調査地の氾濫原における林分配置(中)  
(進1995, 進ほか1999を改変)と地形断面(A-A')(下)

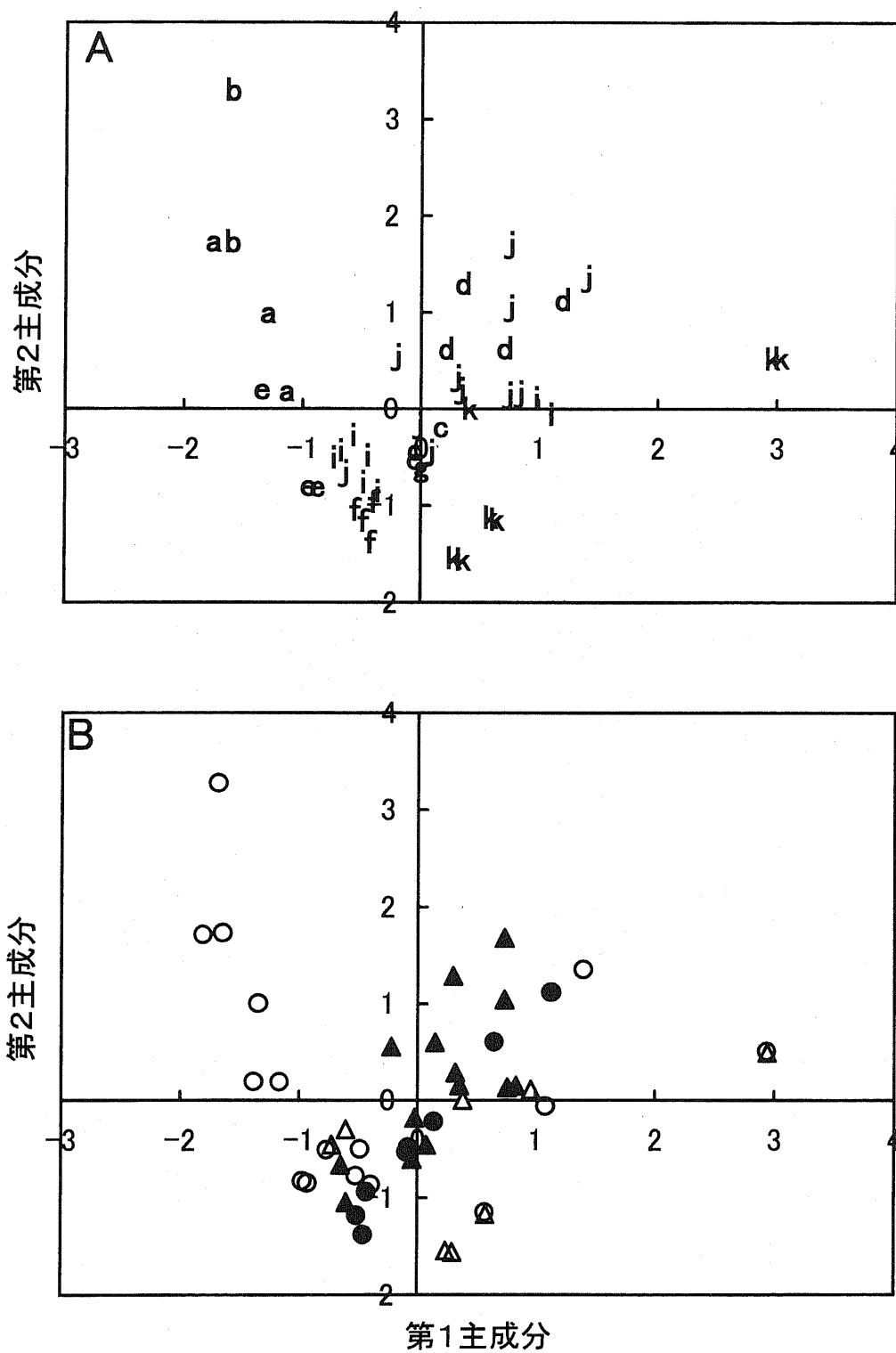


図2-2 立地の環境因子を変数とした主成分分析による方形区の座標付け。  
 (A):立地タイプごと, (B):稚樹, 実生ごとの座標付け。  
 a~k:立地タイプ(表1参照). ○:ハルニレ実生, ●:ハルニレ稚樹,  
 △:ヤチダモ実生, ▲:ヤチダモ稚樹



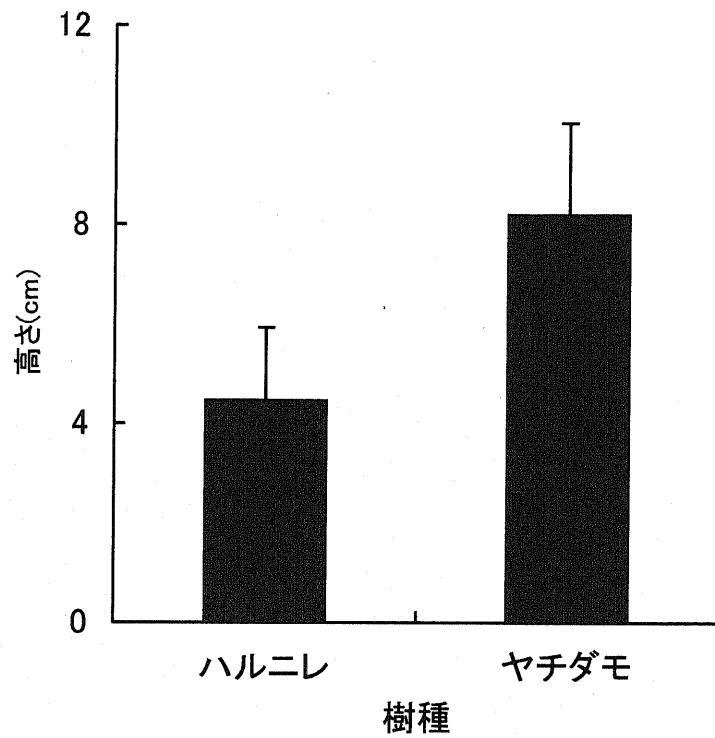


図2-3 発生から1年後のハルニレおよびヤチダモの実生の高さ  
スチューデントのT検定,  $p < 0.01$ , バーは標準偏差

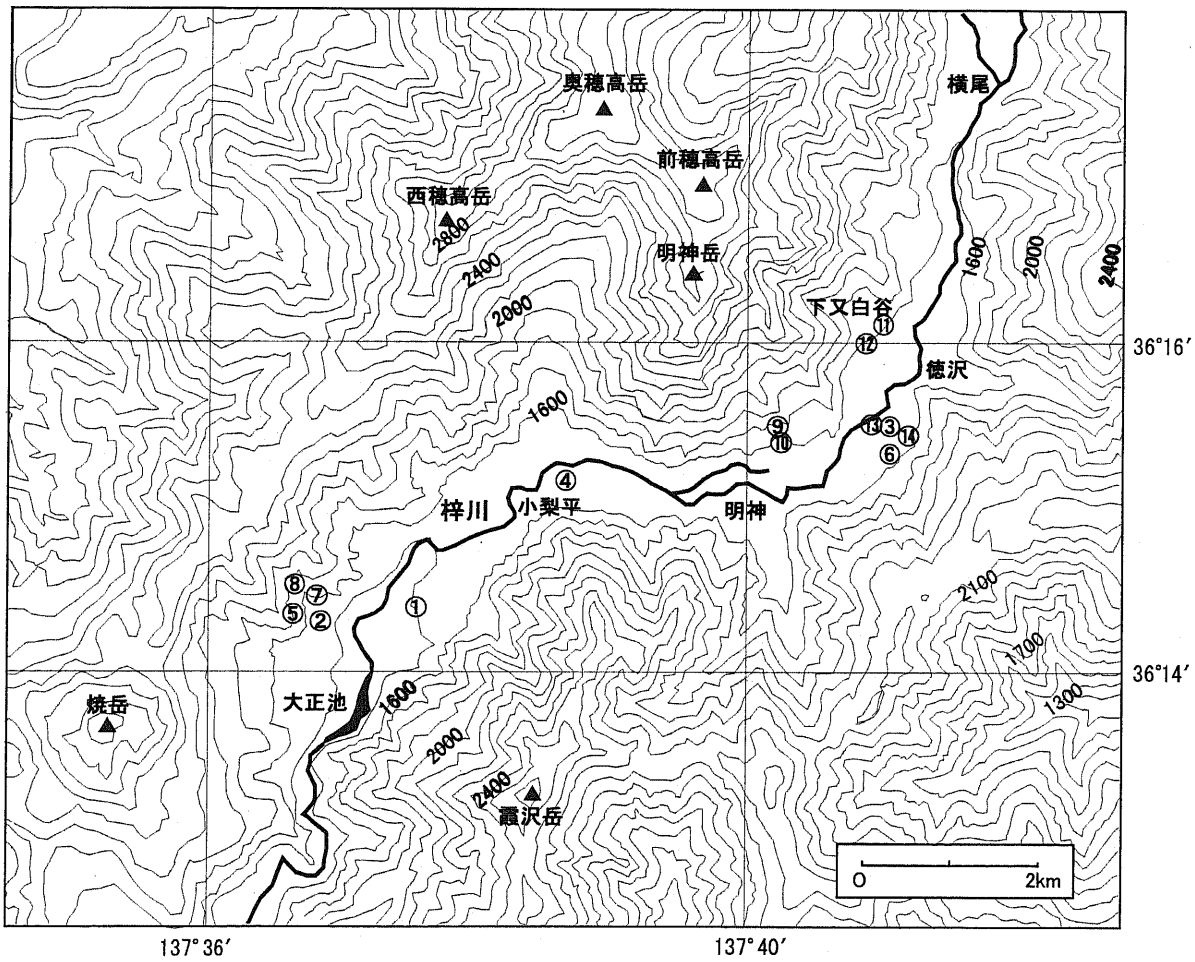


図3-1 調査方形区設置地点(①~⑭)

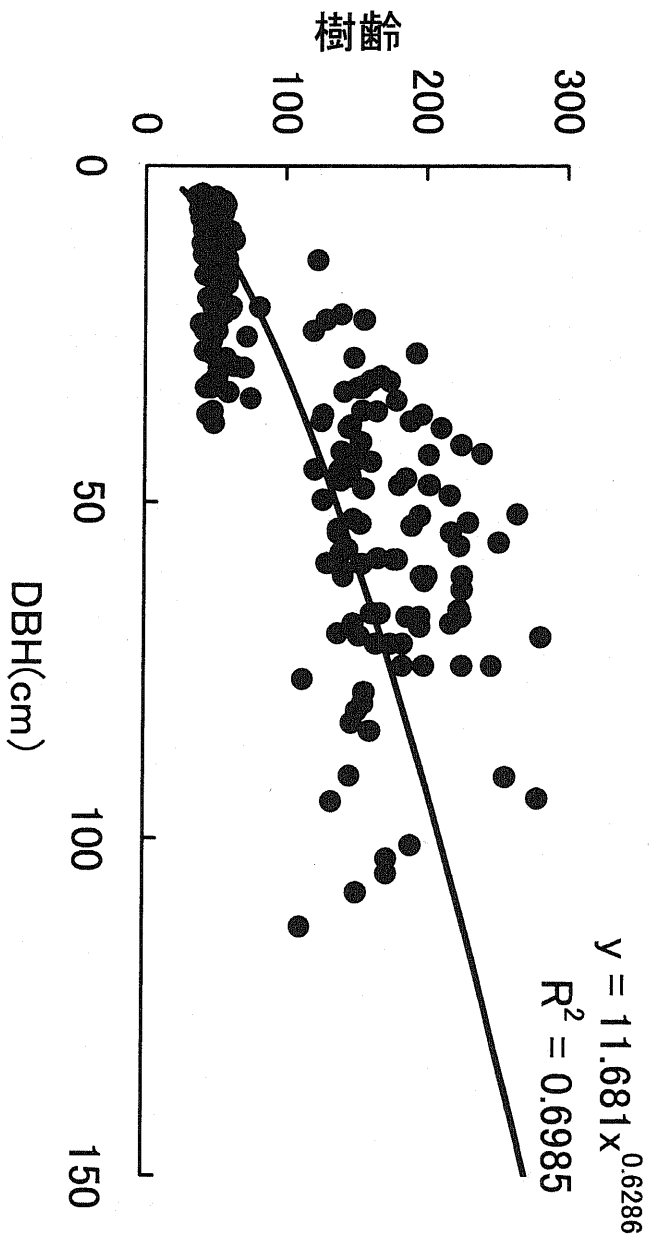


図3-2 樹齡とDBHの関係

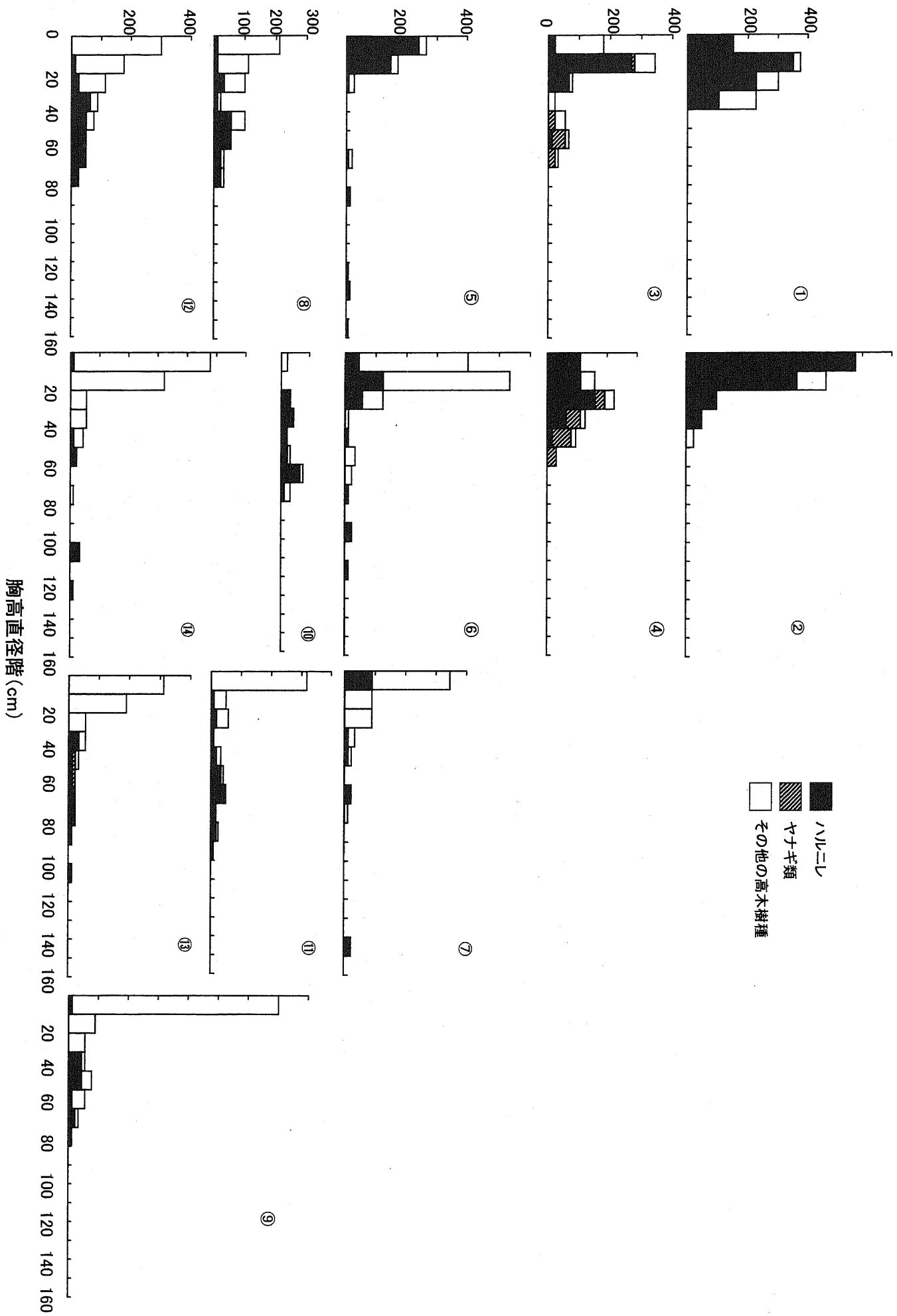
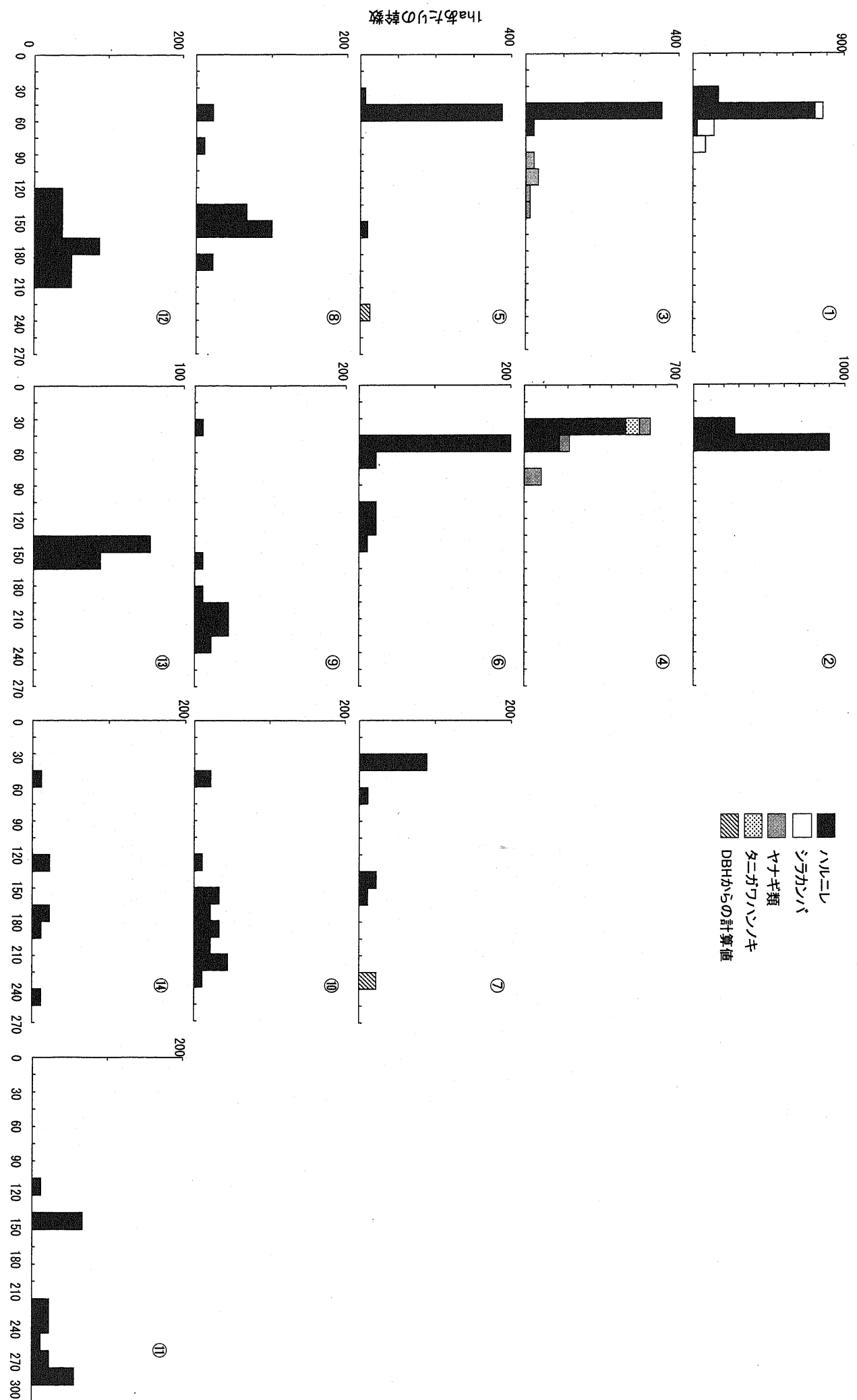


図3-3ハVLニシおよびその他の樹種の胸高直径階分布  
①~⑭: 方形区No.



■ ハルミシ  
 □ シラカシバ  
 ▨ ヤナギ類  
 ▩ タニガワハンノキ  
 ▧ DBHからの計算値

1haあたりの株数

樹齢

図3-4 ハルミシの樹齢階分布

①~⑭: 方形区No.

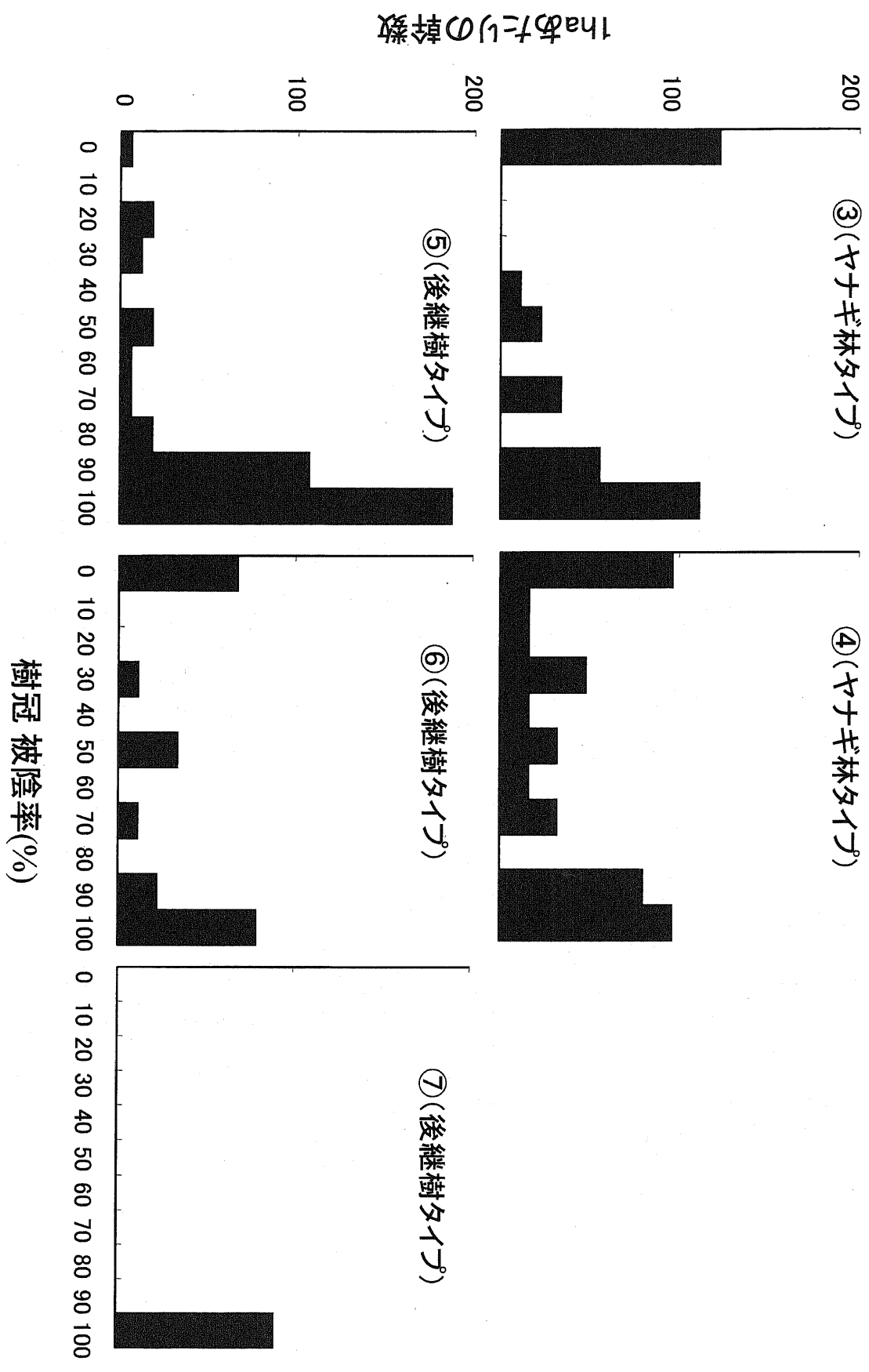


図3-5 林冠木の樹冠によるハルニシ若齢個体の樹冠被陰率

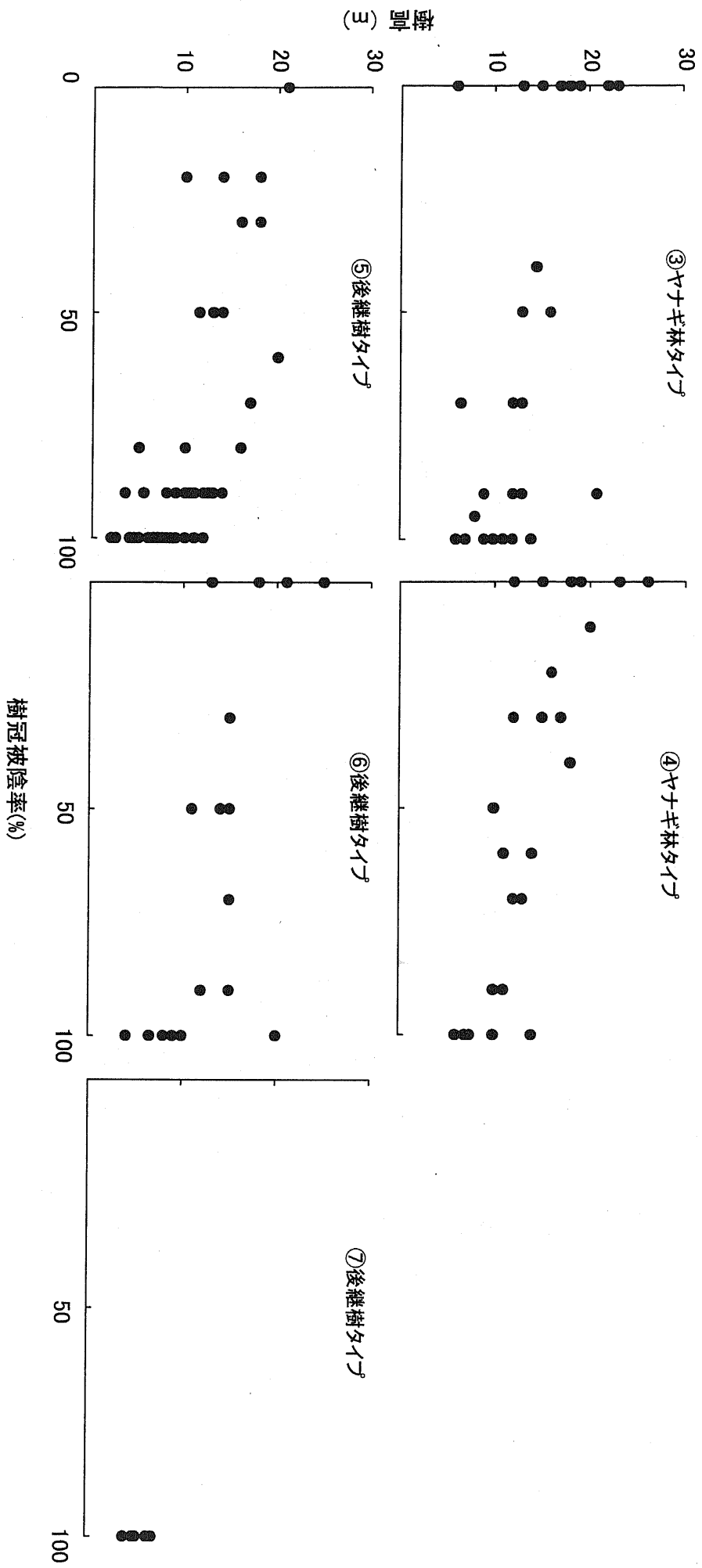


図3-6 ハルニシ若齢個体の樹冠被陰率と樹高の関係

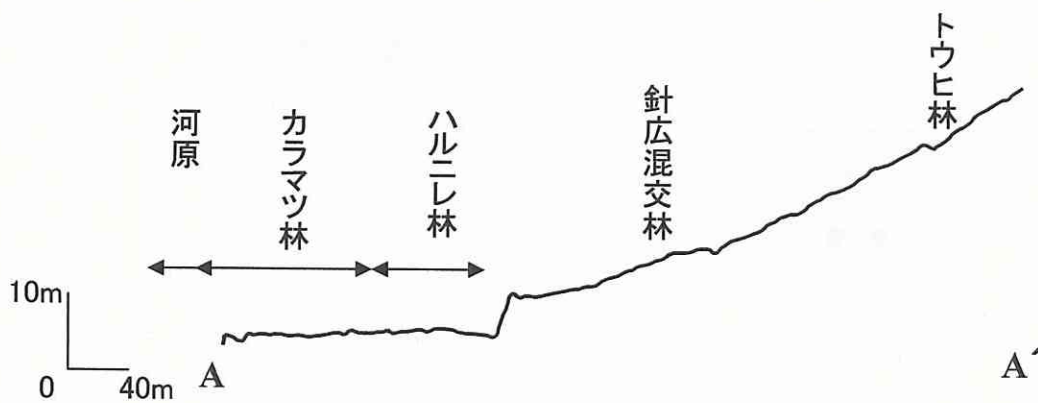
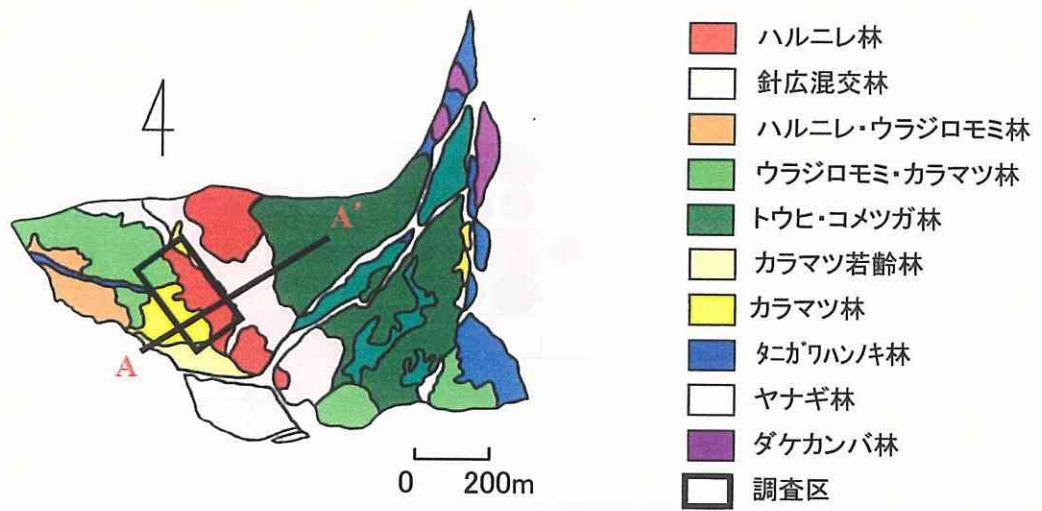
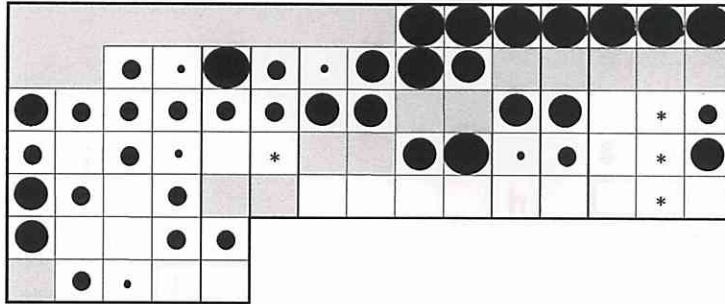


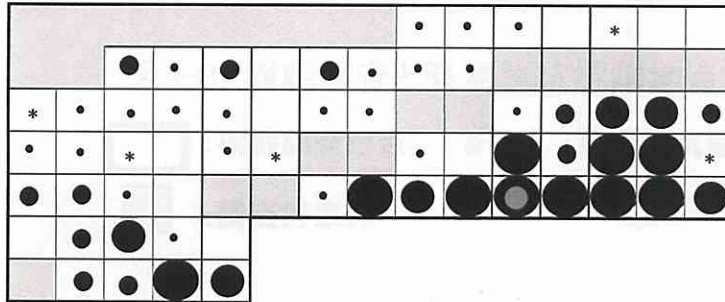
図4-1 下又白谷沖積錐の相観植生図と縦断面図



a ハルニレ



b カラマツ



c ウラジロモミ

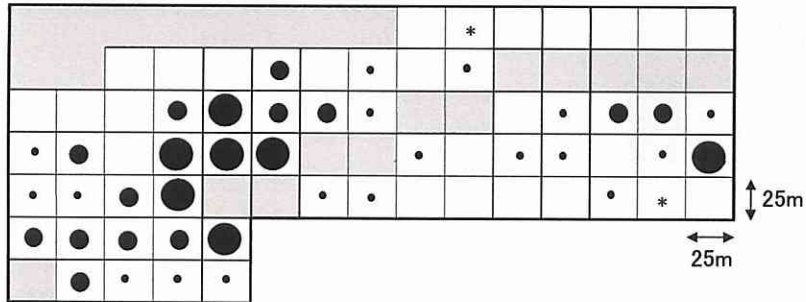


図4-2 各グリッドにおけるハルニレ、カラマツ、ウラジロモミの高木層での被度

高木層の被度階級: □ : 0, \* : +, ● : 1, ● : 2, ● : 3,  
 ● : 4, ● : 5, □ : 調査対象外

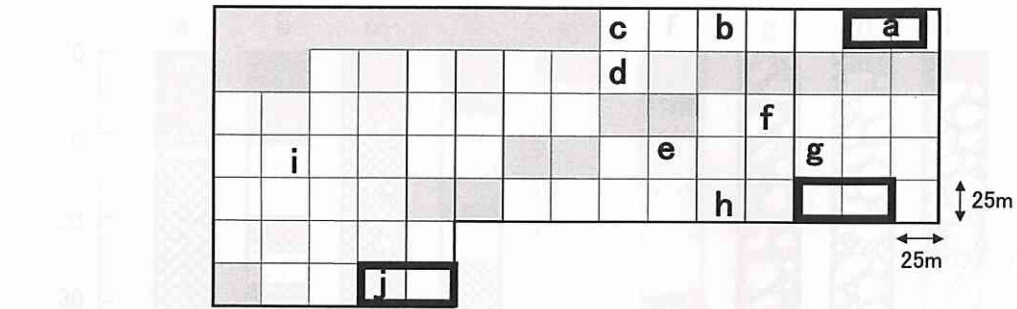


図4-3 樹齢調査と簡易試坑掘削地点

- : 樹齢調査地点
- a~j : 簡易試坑掘削地点
- : 調査対象外

図4-4 ハルニレとカラマツモミ占林における土層断面図  
 ①: ハルニレ占林 ②: カラマツモミ占林 ③: カラマツモミ占林

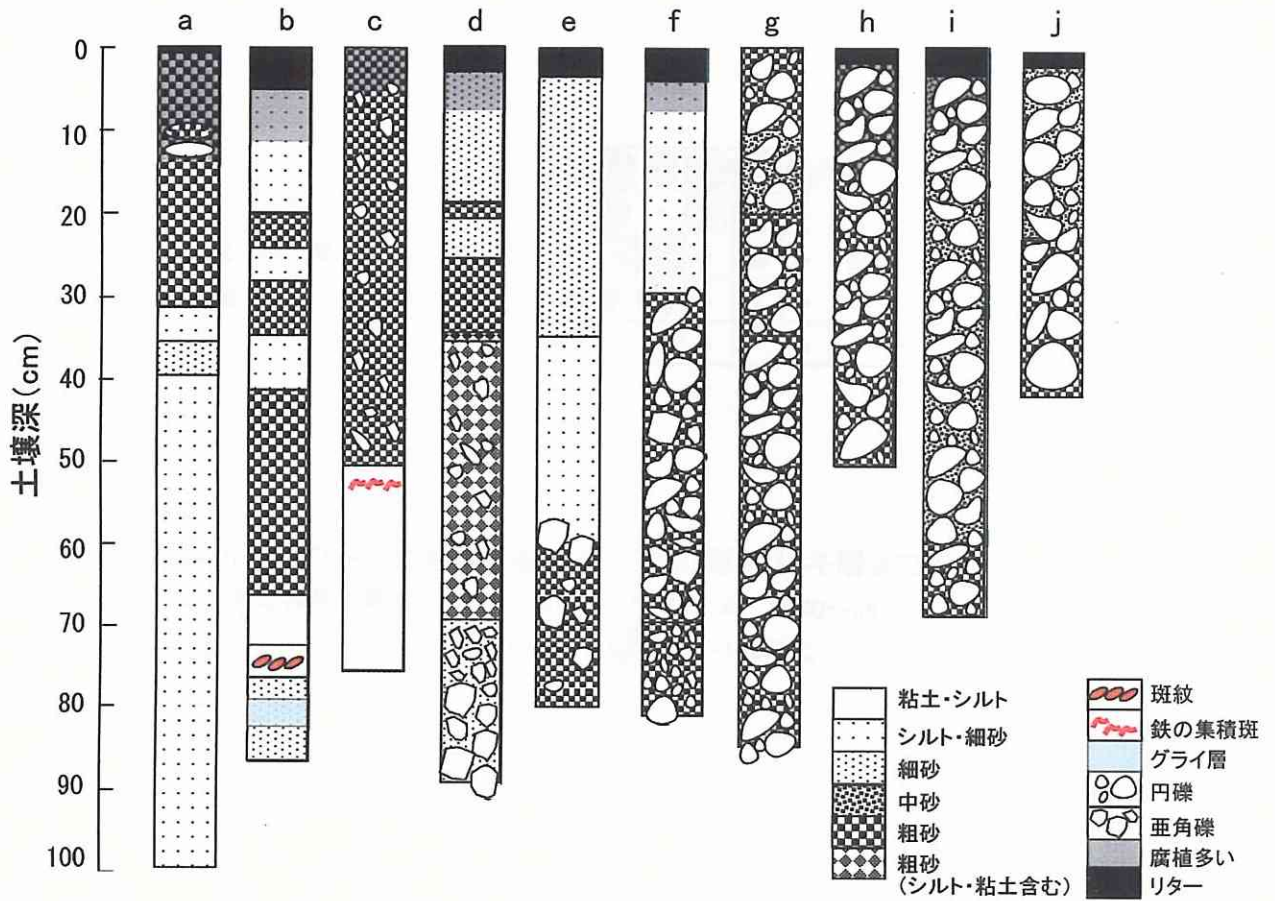


図4-4 ハルニレまたはカラマツ, ウラジロモミ優占林における土壌断面図  
 a~e: ハルニレ優占林, f: 優占樹種なし, g~j: カラマツまたはウラジロモミ優占林

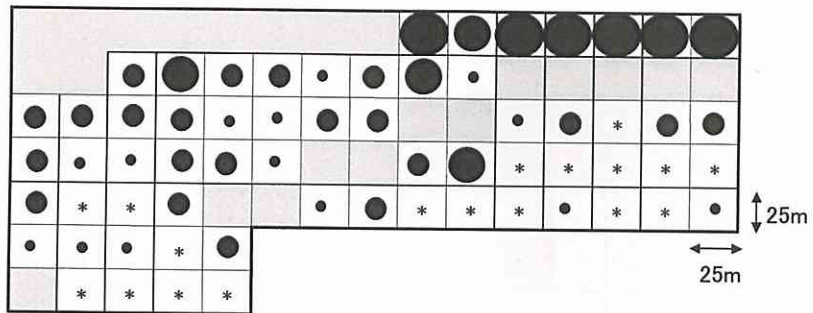


図4-5 各グリッドにおける細粒堆積物の厚さ(レキ層までの深さ)

細粒堆積物の厚さ(cm): \* 0~19 ● 20~39 ● 40~59

● 60~79 ● 80~100以上

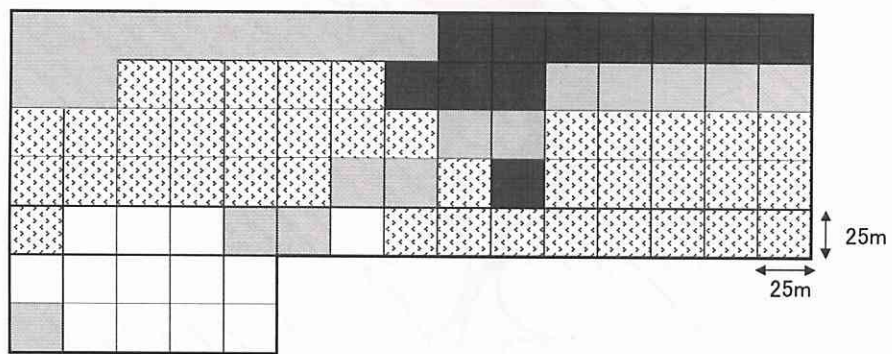






図4-6 各グリッドにおける立木の埋まり具合

- |  |   |
|--|---|
|  根張りが完全に隠れる |  根張りがやや隠れる |
|  埋まらない      |  調査対象外     |



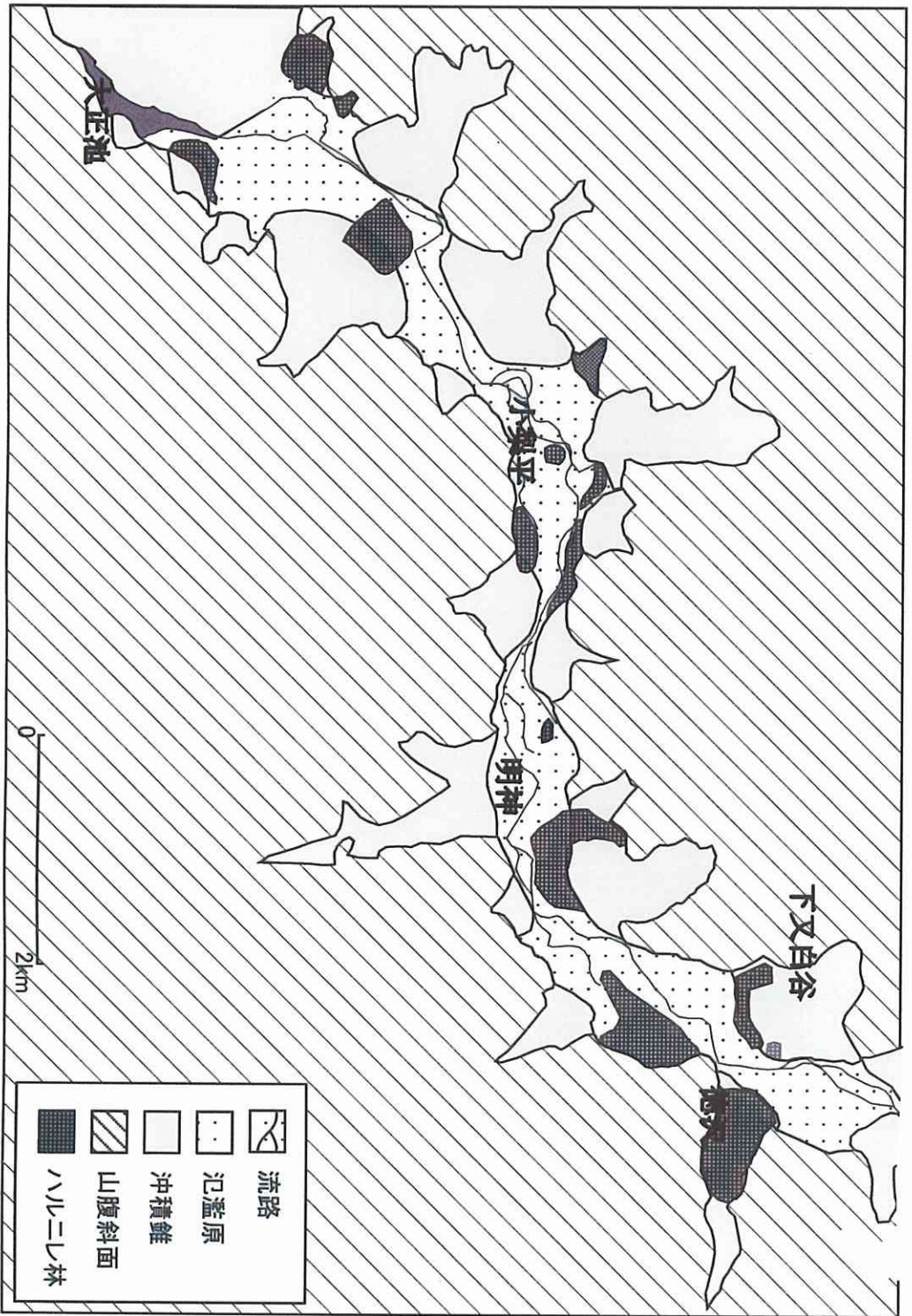


図4-7 ハルニシ林の分布

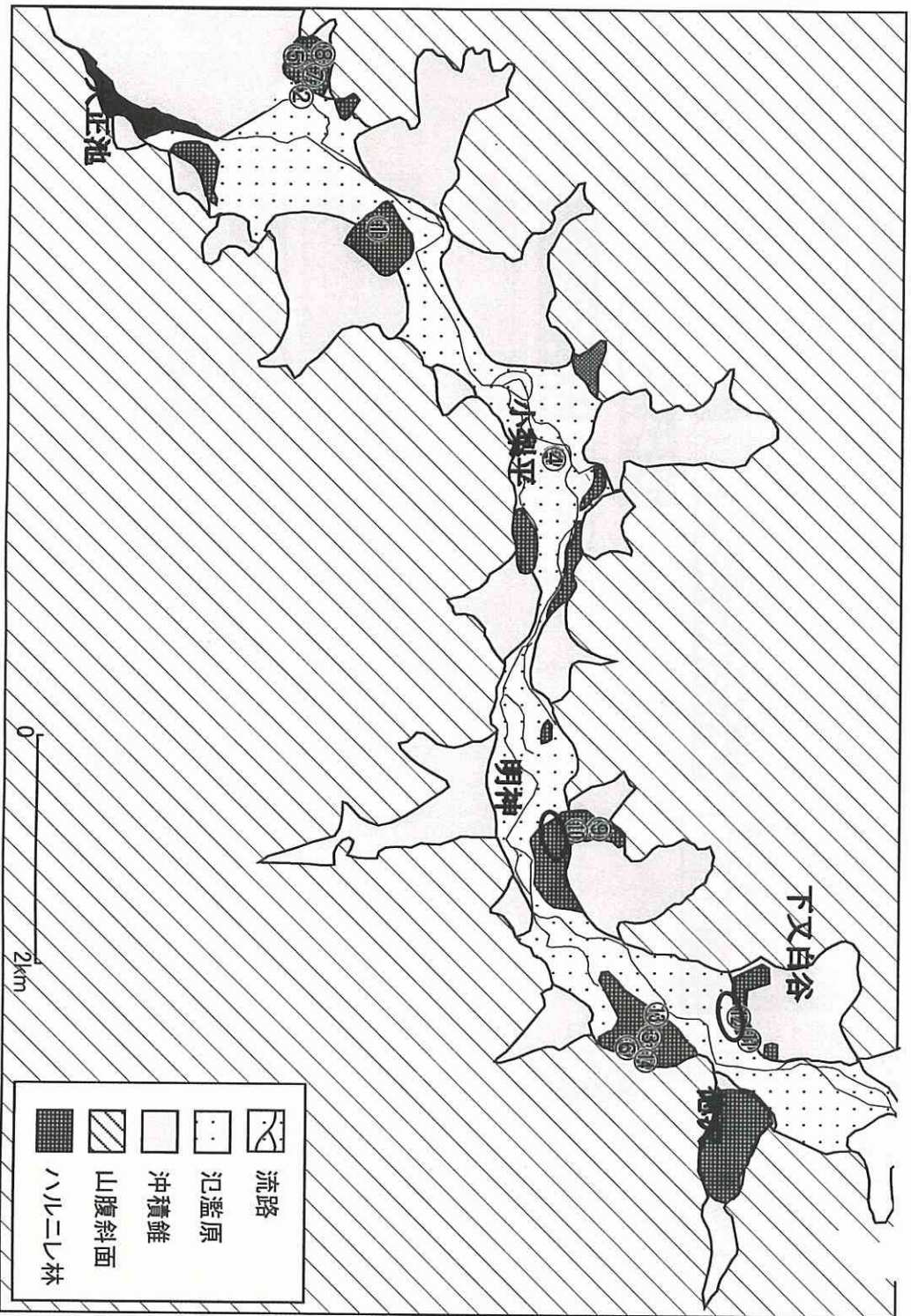


图4-8 方形区設置地点および地下水水位測定地点  
 ①~⑭: 方形区 ○: 地下水水位測定



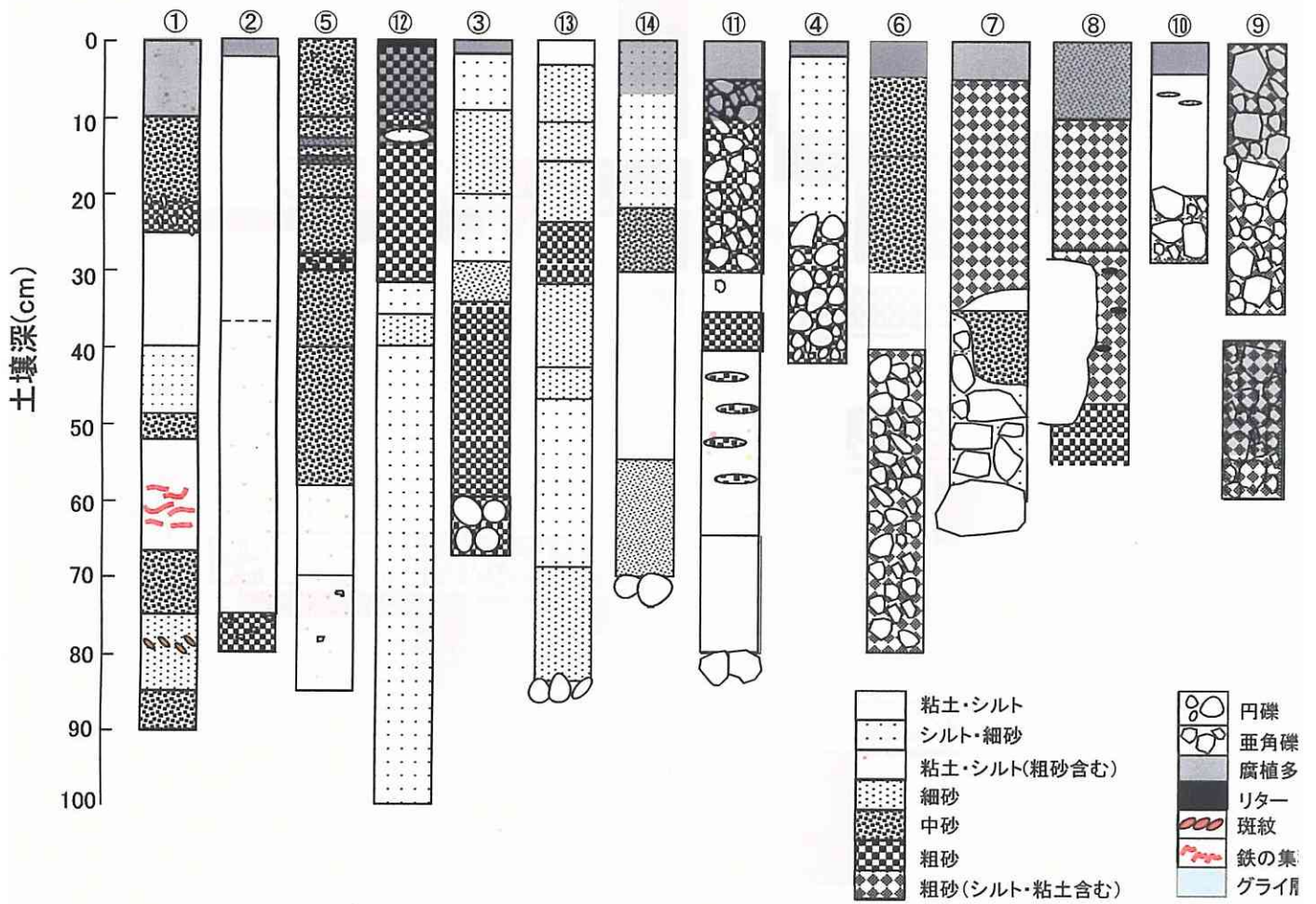


図4-9 各方形区における土壌断面図  
①～⑭は方形区番号



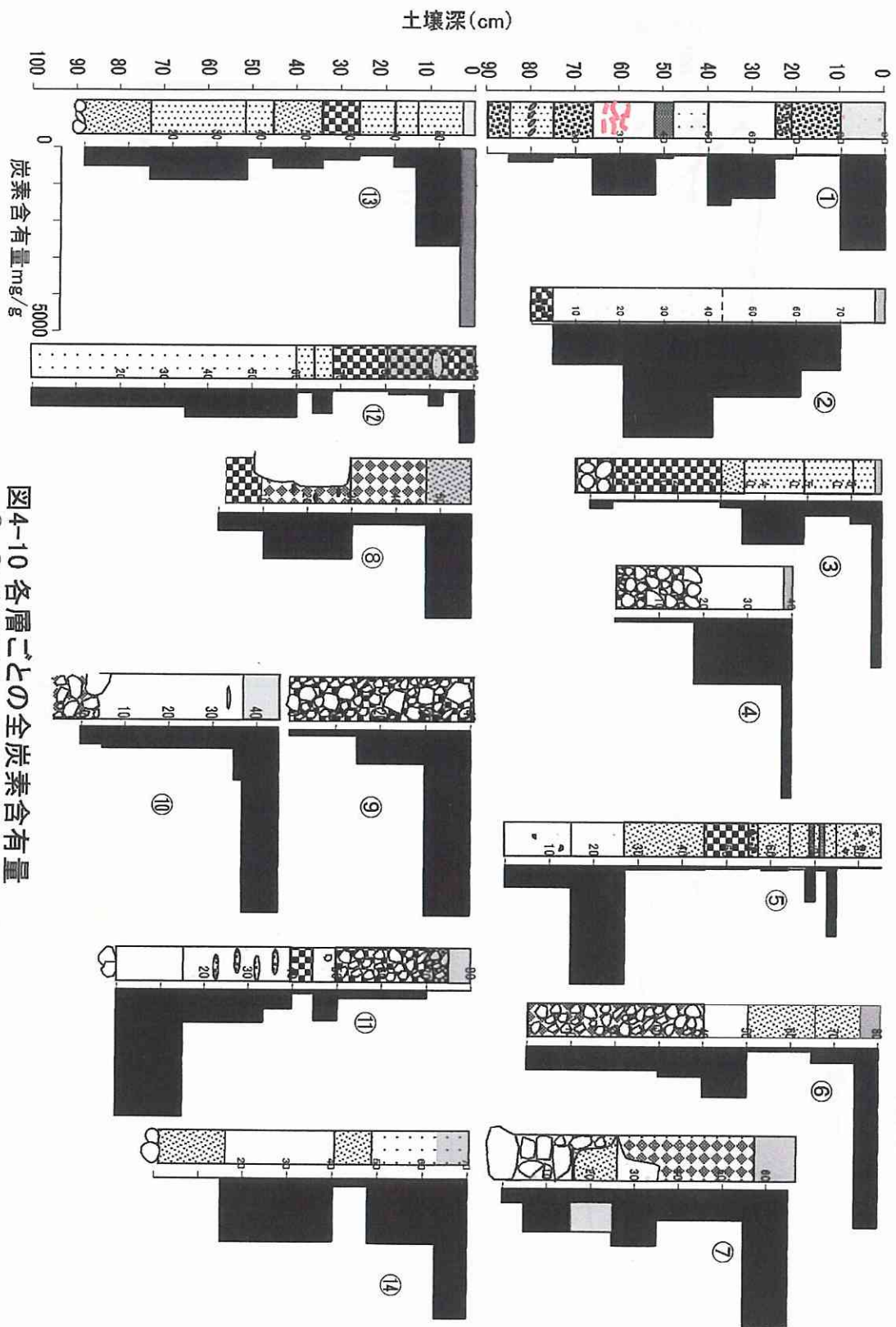


図4-10 各層ごとの全炭素含有量  
 ①～⑭は方形区番号  
 土壤の凡例については、図4-9参照

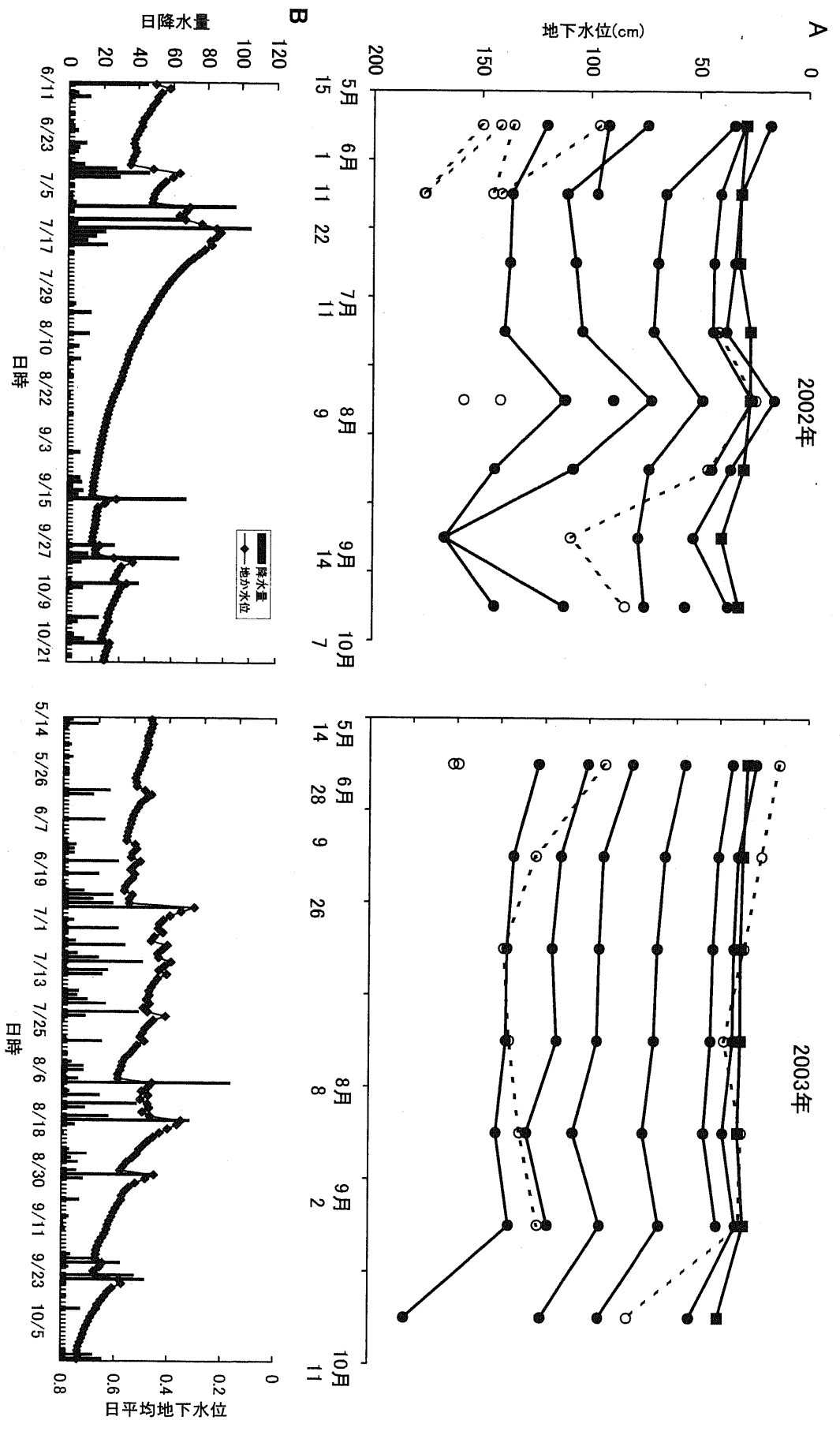


図4-11 ハルニシ林の地下水位

A: 手作業による観測, B: データロガーによる観測

---○--- 下又白沖積錐末端における観測 —●— 明神周辺の氾濫原における観測