

博士論文

Doctoral Thesis

亜高山帯溪流域における溪畔林の
種組成と成立に及ぼす地表環境の影響

**Woody species composition and establishment of riparian forest
affected by geo-environment in subalpine headstream area.**

国立大学法人 横浜国立大学 大学院

環境情報学府 環境生命学専攻

近藤博史

KONDO Hirofumi

責任指導教員：酒井暁子

目次

要旨	3
第 1 章 目的と背景	3
第 2 章 南アルプス亜高山の V 字谷の溪畔域における高木性木本種と微地形との対応.....	3
第 3 章 亜高山帯の渓流域における森林群落の成立と地表攪乱の影響 ...	4
第 4 章 地質構造に規定される谷床地形と樹木分布パターン：南アルプス亜高山帯 2 次谷での事例	5
第 5 章 総合考察.....	6
第 1 章：研究目的と背景	7
1-1. 水辺林の重要性.....	7
1-2. 地表攪乱と群落の構造・更新、構成種的生活史特性.....	8
1-3. 地表攪乱を反映した地形構造と森林群集の関係.....	9
1-4. 本研究の目的と構成.....	10
1-5. 参考文献	11
第 2 章：Micro-landform Structure and Tree Distribution in Subalpine Riparian Area of V-shaped Valley, Minami Alps, Central Japan.....	15
2-1. Introduction.....	15
2-2. Methods	17
2-2-1. Study Area	17
2-2-2. Core-plot	19
2-2-3. Belt transects.....	20
2-3. Results	20
2-3-1. Core-plot	20
2-3-2. Belt-transects	22
2-4. Discussion.....	23
2-4-1. Micro-landform structure	23
2-4-2. Species composition and distribution.....	25
2-5. Acknowledgement	29
2-6. References.....	30

第3章 亜高山帯の渓流域における森林群落の成立と地表攪乱の影響	37
3-1 はじめに	37
3-2. 調査地と調査方法	38
3-3. 結果	39
3-4. 考察	41
3-4-1. 亜高山帯の溪畔林の遷移動態	41
3-4-2. 溪畔域におけるシラビソの成長促進	42
3-5. 参考文献	43
第4章 地質構造に規定される谷床地形と樹木分布パターン：南アルプス亜高山帯2次谷での事例	45
4-1. はじめに	45
4-2. 調査地	45
4-3. 調査方法	46
4-4. 結果	46
4-4-1. 地質と河床地形について	46
4-4-1. 樹木の分布について	47
4-5. 考察	47
4-6. 参考文献	49
第5章 総合考察	50
5-1. 亜高山帯の溪畔林	50
5-2. 参考文献	53
謝辞	55

要旨

第1章 目的と背景

溪流や河川沿いには周辺とは異なった独自の樹木群落が発達する。そこでは、浸食・堆積による土砂移動や斜面崩壊など、様々な頻度・強度の攪乱が生じている。地表攪乱は地形形成作用として様々な立地環境を生み出すことで、それぞれに対応した様々な植生が発達する。このような場所に成立する水辺林は、森林と河川が相互に影響を及ぼす空間域と定義され、重要な生態系とされている。しかし、近年、人的攪乱などで急速に失われ、自然状態のまま残存する水辺林は非常に少なく、重要なものになっている。こうした水辺環境が次々と失われていく状況や今後拡大しつつある環境修復事業の為に水辺林について詳細な基礎知識を取りまとめる必要がある。現在、水辺林を研究した例は数多く存在し、水辺林の分布、群集組成、攪乱体制や更新機構の解明が多く行われており、水辺林の生態的機能や管理手法など応用分野へ広がりつつある。その為にも基礎的な知見の蓄積が重要となってくるが、こうした研究は全国各地で行われているにもかかわらず、亜高山針葉樹林帯では研究例が乏しい。また、広域的に水辺林やその周辺斜面を含めた森林の群集組成や分布・立地環境を対象に研究した例は殆どない。さらに近年は、洪水などによる地表攪乱と植生動態といった時空間変動を考慮した研究も行われるようになってきているがまだ数は少ない。本研究では、亜高山針葉樹林帯の渓流域における森林群集の分布、種組成、森林成立のメカニズムについて、この地域の攪乱体制や地理学的な観点から解明した。さらに、この地域の亜高山針葉樹林帯における地形・地質構造が水辺林の群集組成や構造に与える影響、そして既存研究や特殊環境下での水辺林研究の比較を行いながら、亜高山帯針葉樹林帯に成立する水辺林の特徴を検討した。

第2章 南アルプス亜高山のV字谷の溪畔域における高木性木本種と微地形との対応

本章では、亜高山帯の水辺林における微地形構造と高木性木本種の分布との関係を明らかにし、それらを既存の温帯で行われた研究と比較して、これらの水辺林の特性を比較することを目的とした。南アルプスの北岳から流れる野呂川源流域にて、微地形構造と樹木の分布パターンを把握する為にコアプロットと16本のベルトトラントを設置した。

コアプロットでは、流路から山腹斜面にかけて地表条件の異なる5つの微地形単位

に区分された。そこに出現した木本種は 15 種を記録し、そのうち優占種である、シラビソ、オオシラビソ、コメツガ、オオバヤナギ、ヤハズハンノキについてそれら微地形単位で規定された分布傾向を示した。ベルトトランセクトでは、木本種 16 種が出現し、そのうち 8 種の分布パターンは、流路からの比高と隣接斜面の傾斜度で説明することができた。

本章では、亜高山帯における溪畔林の特徴について以下の結論をした。微地形構造は明確に区別され、氾濫原は単層化し、至って単純であった。樹木分布パターンは、その微地形構造に対応し、木本種のハビタットの分化は他の植生帯と比較して明確であった。具体的には、谷底面から隣接斜面にかけての植生の配列は非常に単純なものであった。それらの理由としては、この地域の亜高山帯の地質条件、植生の分布に関する地史条件などが要因として考えられ、これらが亜高山溪畔林における植生配列パターンの特殊性を生み出していると考えられた。

第 3 章 亜高山帯の渓流域における森林群落の成立と地表攪乱の影響

日本の亜高山帯では、亜高山性針葉樹が広く優占している。亜高山性針葉樹の種特性は地表攪乱が少なく、比較的安定した立地で有利であると一般的に言われている。第 2 章において、亜高山帯溪畔林の組成と微地形との関係性を調査し、その特性を明らかにした。亜高山帯の溪畔域では、先駆種であるヤナギ・ハンノキ属が優占種とする水辺林が形成されているが、そのような溪畔域にも亜高山性針葉樹が優占林を形成していた。これは、亜高山性針葉樹が安定した斜面や尾根だけでなく、地表攪乱の多い溪畔域でも同様に生育していると考えられる。しかし、これまで溪畔域に生育する亜高山性針葉樹の個体群構造や成長量などに関する研究は行われてなく、亜高山帯の溪畔域が遷移後期種の亜高山性針葉樹にとってどのようなハビタットなのかについてはわかっていない。本章では亜高山帯における溪畔林の森林発達に着目し、斜面域に成立する群落と溪畔域に成立する群落、またそれぞれの発達段階の異なる群落においての群落構造と主要な樹種の成長速度調べ、両者の森林発達についての違いを検証した。そして、斜面域と溪畔域における溪畔林の成立する立地環境の違いを明らかにし、先駆種との初期侵入過程や成長の比較により、亜高山帯の溪畔域における遷移メカニズムを解明した。現地調査は 2 章と同様に野呂川源流域で行った。流域を踏査しながら、10m×10mのプロットを斜面域、溪畔域の森林達状態の異なる場所に計 51 ヶ所設置した。そしてプロット内の樹木種組成の把握の為に毎木調査、各プロットのエッジを把握する為に年輪コアの採取、土壌環境の把握の為に地表面の礫の計測や土壌採取を行った。斜面は、殆ど林冠層が針葉樹によって構成され、一部でカラマツとダケカンバの優占するタイプ(林齢 28 年)が

見られた。溪畔域は、オオバヤナギが優占するタイプ(林齢 20~80 年)と針葉樹が優占するタイプ(林齢 80 年以上)のに大きく分けることができた。攪乱直後の立地では先駆種であるオオバヤナギとヤハズハンノキ、カラマツの稚樹が多く見られる一方で、遷移後期種であるシラビソ、コメツガの稚樹も多く存在した。溪畔域と斜面域において、シラビソの成長速度には明確な差が存在し、溪畔域の方で成長速度が速い結果となった。土壌環境については、斜面と溪畔域では土壌の質が全く異なる結果となり、溪畔域では粒径が粗く、斜面域では細くなる傾向が見られた。粒径の粗い土壌はより乾燥しやすく、養分も低い傾向にあると考えられる。しかし、シラビソはそのような乾燥しやすい裸地では定着し難いが、溪畔域の様な湿潤環境が加わることや、先駆種であるハンノキ等の窒素固定作用等により攪乱直後の裸地でも定着でき、生育促進を可能にしているのではないかと考えられた。これらより、地表攪乱の多いはずの溪畔域はシラビソにとって成長を阻害する不敵な環境ではなく、むしろ成長を促進させる環境の可能性が示唆された。したがって、亜高山帯の溪畔域では地表攪乱によって形成された裸地から極相状態に至る為に要する時間が斜面域に比べ短いと推測できる。さらにこの地域の溪畔林を構成する種数も少なく、攪乱の頻度やドロノキの生態から遷移中期種としてのドロノキが優占林を形成しにくい可能性などにより、オオバヤナギ優占段階と針葉樹優占段階の 2 パターンしか目立たなくなり、結果的に亜高山帯の溪畔域はオオバヤナギ林か斜面植生と同様な針葉樹林となり、流域レベルで見ると貧相な植生景観になると結論した。

第 4 章 地質構造に規定される谷床地形と樹木分布パターン：南アルプス亜高山帯 2 次谷での事例

日本において、ヤナギ・ハンノキ属樹種は河川植生を形成する主要な要素となっている。それらの分布に関する研究は、東日本の主要な河川において、主にヤナギを対象として行われており、河川勾配や河川堆積物に良く対応する。本章では、亜高山帯の渓流域において、地質の河川勾配と河川環境への影響、およびそれらの河川植生分布への影響を検討した。調査は、野呂川の源流部、両俣から左俣大滝において行った。その区間で詳細な河床勾配を計測するために河川の縦断測量を行った。同時に測量地点周辺の河床において優占するヤナギ・ハンノキ属樹種を記録した。立地環境を把握する為に、任意の地点で河床の様子、河床幅を記録し、河床において基盤岩が露出している場所では、その岩石の種類を記録した。地質の河床勾配への影響として、地質の境界において河床勾配が変化する傾向があった。これは、チャートが他の岩石に比べて硬く、侵食されにくい性質が関係していた。特に、チャートで構成された場所から下流側のメランジュにかけての地質の境界で、河床勾配

が急になった。同時に、河川幅も狭く、河床に基盤岩が露出している所が多かった。そのような場所では、ミヤマハンノキ、ヤハズハンノキが優占する傾向にあった。一方で、地質の境界から上流側では河床勾配が緩くなった。河床に基盤岩が露出していることは少なく、多くが土砂堆積地となっていた。これは、チャートがダム役割を果たし、上流からの土砂を堰き止め、堆積地となりやすいからであると考えられた。そのような場所では、オオバヤナギやオノエヤナギが優占していた。ヤハズハンノキとオノエヤナギは、全域には分布せず、それぞれ特定一定箇所より上流では分布しなかった。これは河床幅や標高的な分布上限が考えられた。特に、オノエヤナギに関しては、河床幅の広い下流のみの分布が顕著であった。このように、地質と、河川環境と河川地形の関係は密接であり、植生分布を考える上で重要であると示された。

第5章 総合考察

本研究によって、亜高山帯の溪畔林について、地形学的観点から様々なことが明らかになった。特に亜高山帯の溪畔林は、谷底に形成される単層氾濫原の様な微地形構造や、地質が河床縦断地形を規定し、それが樹木分布に影響していたことから、斜面からの側方攪乱よりも上流からの縦断方向への地表攪乱が非常に大きな影響を与えている可能性が考えられた。更に、溪畔林構成種の定着・成長特性に加え、攪乱体制の影響により中間遷移種ドロノキの優占に制限がかかっている可能性から、攪乱による裸地形成から速やかに周辺植生と同様の針葉樹林へと遷移すると考えられた。これらが急峻な亜高山帯の渓流域に成立する森林群落の特徴と結論付けた。

第1章：研究目的と背景

1-1. 水辺林の重要性

溪流や河川沿いには周辺の森林とは異なった独自の樹木群落が発達する。そのような場所では、浸食・堆積による土砂移動や斜面崩壊など、様々な頻度・強度の攪乱が生じている(Nilsson et al. 1989, Baker 1990, 伊藤・中村 1994, 崎尾ほか 1995)。そうした地表攪乱は、地形形成作用として働き、様々な立地環境を生み出し、それぞれに対応した植生が発達することが知られている(Johnson et al. 1976, 伊藤・中村 1994)。水辺林とは、森林と河川が相互に影響を及ぼす空間域と定義され、その中でも、河川の上流域に位置する水辺林は溪谷林・溪畔林と呼ばれている(中村 1995, 崎尾・山本 2002)。

そうした水辺林は一般的に種多様性が高いことが知られており(Duncan 1993, Pollock et al. 1998)、例えば、北米西海岸の水辺林では隣接する斜面林よりも種数が2-3倍多く(Gregory & Ashkenas 1990)、スウェーデンの一河川の水辺域でスウェーデンに分布する全校用植物13%が出現している(Nilsson 1992)。そのような水辺林の種多様性の高さの要因としてはいくつかの報告がある。河床から斜面へと変化する林分構造と立地環境の対応関係を調べた有賀ほか(1996)は、水辺林では1つ1つのパッチ内の多様度は低いが、先駆種から極相種までがモザイクを作って混交することでパッチ間の多様度が高まると述べている。また、Suzuki et al.(2002)は、多様な攪乱によって形成された複雑な立地環境が、優占樹種の他に稀に出現する種や、非溪畔性の樹種が混交可能な状態にし、斜面林よりも高い種多様性を示すと述べている。

さらに水辺林は陸域と水域の接点として様々な生態的機能を有しており、重要な生態系とされている(Brinson 1990, 中村 1995, Naiman and Decamps 1997)。例えば、樹木の日射遮断による水温上昇制御、リター供給や昆虫落下による水域への栄養供給(柳井・中村 2000)、栄養塩の除去による水質の安定化(Peterjohn and Correll 1984)、土砂の捕捉や流路変更などを通じた河川地形形成や景観形成(Ward et al. 2002)などがあげられる。

しかし、近年までに過度な土地利用政策や河川改修、造林、道路開設、ダム建設などで急速に失われつつある。現在、完全な自然状態のまま残っている水辺林は非常に少なく、学術的にも重要なものになっている。こうした、水辺環境が次々と失われていく状況や今後拡大していくであろう環境修復事業の為にも水辺林の生態について正確な基礎的知識を取りまとめ、保全・管理・修復をしていく必要がある。

1-2. 地表攪乱と群落の構造・更新、構成種の生活史特性

水辺域は、土石流や洪水、斜面崩壊など多種多様な強度、頻度の自然攪乱が発生する(Nilsson et al. 1989, Baker 1990, 伊藤・中村 1994, 崎尾ほか 1995)。そうした地表攪乱が植生動態に与える影響は大きく(伊藤・中村 1994)、地表攪乱と植生動態に関して多くの研究が行われてきた。

日本の水辺林における攪乱や群落構造・更新について研究は Kukichi(1968)による青森県奥入瀬のケヤマハンノキ・サワグルミ・トチノキで構成された群落を解析したのが最初だと言われている(崎尾・山本 2002)。同じくして、植物社会学的研究により、水辺林の分布や種組成が明らかにされてきた(奥田 1978, Ohno 1982)。また、Ishikawa(1979, 1983)や石川(1980, 1982)により、東北地方や北海道の河川において水辺植生の分布パターンを河床勾配との関係から研究している。しかし、それ以上の研究は、群集構造や攪乱の評価においての調査・解析が当時困難であったことから、ほとんど行われてこなかった。本格的に水辺林の研究が開始されたのは 1980 年代後半になってからである。

新山(1987, 1989)は北海道の河川においてヤナギ科植物の分布と土壤環境の関係を詳細に報告した。さらに、ヤナギ科植物の共存機構について洪水攪乱と種子散布様式や定着条件から解析した(Niiyama 1990)。佐藤(1988)は北海道のサワグルミ林の分布について、河川における地表攪乱を反映した地形との関連性から解析を行った。また、佐藤(1992)においては、サワグルミ林遷移初期における稚樹の分布や成長、生育環境要因について研究を行った。そして、佐藤(1995)においてそれらを含め、北海道南部のサワグルミを主体とする溪畔林の維持機構を地表攪乱との観点から総合的に報告した。

1990 年代以降、溪畔林構成種の生活史に焦点を当てた研究が各地で盛んに行われ始めた。特に、埼玉県秩父山地のシオジ・サワグルミ・カツラが優占する溪畔林における種特性や立地環境をテーマとした研究は数多い。崎尾(1993)では、シオジとサワグルミの稚樹において成長特性を比較する為に葉の展葉とシュートの伸長について研究を行った。とくに Sakio (1997)において、優占樹種であるシオジの更新と攪乱体制の関係性について詳細に述べられている。Sakio et al. (2002)は、シオジ・サワグルミ・カツラの共存機構について、攪乱体制と種特性との関係から明らかにしている。カツラについては、実生の発生と定着条件について(久保ほか 2000)や、萌芽に着目した種特性や生存戦略(久保ほか 2001)が詳しい。さらに、溪畔林構成種の中でも高木性優占樹種であるシオジ・サワグルミ・カツラの生育立地と下層植生単位との関係性も明らかにした研究(久保ほか 2001)、シオジとサワグルミの共存機構や成長比較を詳細に研究されている(Ann & Ohshima 1996)。また、

東京都奥多摩地域においては、シオジ林とサワグルミ林の分布が地質に起因する土壌の攪乱体制の違いによって規定されていることも示唆されている(赤松・青木 1994)。

京都府の芦生においても溪畔林優占種であるトチノキやサワグルミを対象に行われている。大嶋ほか(1990)では、トチノキとサワグルミの分布特性について地形要因から種間比較を行った。また、攪乱体制が異なる地形上におけるの個体群構造の解析も行われている(Kaneko et al. 1999, Kaneko & Kawano 2002)。

長野県の上高地においても研究例は多い。例えば、植物の定着過程と地形の形成過程の関係を地形横断面、堆積相、堆積物の粒径組成、植物個体群のサイズ構成から解析した研究(岩船 1995)、ヤナギ林やハルニレ林がモザイク状に分布する河畔林における更新動態(進ほか 1999, 和田・菊地 2004)やウラジロモミ林の種組成について地形要因との関係から解析された例(長岡・奥田 2000)がある。

このように今まで水辺林の分布、群集組成、攪乱体制や更新機構の解明が多く行われ、それら研究は、水辺林の生態的機能や水辺域の管理手法など応用分野へ広がりがつつある。その為にも基礎的な知見の蓄積が重要となってくるが、全国各地で行われているにもかかわらず、亜高山針葉樹林帯や多雪環境下では研究例が乏しいのが現状である。

1-3. 地表攪乱を反映した地形構造と森林群集の関係

房総半島の丘陵地においては、集水域レベルで地形解析や樹木の分布特性を詳細に調べ、尾根上には遷移後期種が分布し、谷付近には攪乱に適応したと考えられる種が分布していることを明らかにしている(Sakai & Ohsawa 1993, 1994)。特に崩壊地などに一斉林を形成するフサザクラについては、萌芽特性や個体群構造を解析した(Sakai et al. 1995)。

その他地域においても、集水域レベルにおける微地形要因と樹木の分布を研究した例もいくつか見られるようになってきた(Hara et al. 1996, Enoki 2003)。急峻な地形の発達する神奈川県丹沢山地において集水域レベルの森林構造の空間パターンとその決定要因を調べた研究では、地表面の安定性が森林構造を規定し、複雑な地形構造を反映した不均質な森林構造の空間パターンが形成されると結論している(Kitagawa et al. 2014)。鈴木ほか(2012)は、源流から扇状地にかけて成立する水辺林の群集組成を類型化し、流域内での群集の分布を明らかにした上で、種組成が立地環境の対応を報告している。Ito et al. (2012)では、九州山地のモミ・ツガ林－夏緑広葉樹林移行帯において蛇行河川の V 字谷溪岸植生タイプと斜面形状、土壌深度および、洪水頻度との関係を解析し、長期的な側方浸食の影響を通じた河川の

蛇行と受け盤、流れ盤の影響で形成されていると指摘している。

しかし、このような広域的に水辺林やその周辺斜面を含めた森林の群集組成や分布・立地環境を研究した例は非常に少ない。さらに近年は、北海道や北関東において、洪水などによる地表攪乱と植生動態といった時空間変動を考慮した研究(Nakamura et al. 1997, Nakamura et al. 2007) も行われるようになってきているがまだ数は少ない。

1-4. 本研究の目的と構成

本研究では、亜高山針葉樹林帯の水辺域における森林群集の分布、および攪乱を反映した地形との対応関係を明らかにし、この地域における溪畔林成立のメカニズムと地形要因との関係を把握することを目的とした。以下に本研究の構成を記す。

第2章では、亜高山針葉樹林帯における流域全体の水辺林の群集組成の把握、および群集組成と微地形の関係を明らかにすることを目的とした。第3章では、亜高山針葉樹林帯における水辺林の成立メカニズムについて、優占樹種の詳細な成長速度や立地環境を把握した上で検討した。第4章では流域の縦断方向における河床地形の変化と地質構造の関係に着目し、水辺域に優占する木本樹種の分布パターンを明らかにすることを目的とした。第5章では、2～4章の結果をもとにこの地域の亜高山針葉樹林帯における地形・地質構造が水辺林の群集組成や構造に与える影響、そして既存研究や特殊環境下での水辺林研究の比較を行いながら、亜高山帯針葉樹林帯における水辺林の特徴について総合的な考察を行った。

1-5. 参考文献

- Ann, S.W. and Oshima, Y. 1996. Structure and regeneration of *Fraxinus spaethiana* - *Pterocarya rhoifolia* forests in unstable valleys in the Chichibu Mountains, central Japan. *Ecological Research* 11: 363-370.
- Baker, W. L. 1990. Species richness of Colorado riparian vegetation. *Journal of Vegetation Science* 1: 19-124.
- Brinson M. M. 1990. Riverine forests. In: *Forested Wetlands. Ecosystems of the World*, 15. pp. 87-141, Elsevier Science Publishing Co., New York.
- Duncan R. P. 1993. Flood disturbance and the coexistence of species in a lowland podocarp forest, south Westland, New Zealand. *Journal of Ecology* 81: 403-416.
- Enoki T. 2003. Microtopography and distribution of canopy trees in a subtropical evergreen broad-leaved forest in the northern part of Okinawa Island, Japan. *Ecological Research* 18-2: 103-113.
- Gregory S., Ashkenas L. 1990. *Riparian management guide*, Willamette National Forest. U.S. Department of Agriculture, Forest Service, Willamette National Forest. 120p.
- Hara, M., Hirata, K., Fujihara, M. and Oono, K. 1996. Vegetation structure in relation to micro-landform in an evergreen broad-leaved forest on Amami Oshima Island, south-west Japan. *Ecological Research* 11: 325-337.
- Ishikawa, S. 1979. Ecological studies of the plant communities on the Kitakami River floodplain. *Ecological Review*, 19, 67-73.
- Ito, S., Marutani, T. and Simizu, O. 2012. Patch mosaic distribution of overstory vegetation in a riparian buffer strip along a meandering V-shaped valley of Oyabu creek, central Kyushu, southwestern Japan. *Japan Journal Forest Environment* 54: 7-17.
- Johnson W. C., Burgess R. L. and Keammerer W. R. 1976. Forest overstory vegetation and environment on the Missouri river flood plain in north Dakota. *Ecological Monographs* 46: 59-84.
- Kaneko Y., Takada T., Kawano S. 1999. Population biology of *Aesculus turbinata* Blume: A demographic analysis using transition matrices on a natural population along a riparian environmental gradient. *Plant Species Biology* 14: 47-68.

- Kaneko, Y. and Kawano, S. 2002. Demography and matrix analysis on a natural *Pterocarya rhoifolia* population developed along a mountain stream. *Journal of Plant Research* 115: 341-354.
- Kikuchi T. 1968. Forest communities along the Oirase Valley, Aomori Prefecture. *Ecological Review*, 17-2: 87-94.
- Kitagawa, R., Kondo, H. and Sakai, A. 2014. Spatial pattern of forest structure mediated by topography in a steep mountain basin in West Tazawa, Japan. *Journal of Forest Research* 19: 205-214.
- Naiman, R.J., and H. Decamps. 1997. The ecology of interfaces - riparian zones. *Annual Review of Ecology and Systematics* 28:621-658
- Nakamura F, Shin N, Inahara S. 2007. Shifting mosaic in maintaining diversity of floodplain tree species in the northern temperate zone of Japan. *Forest Ecology and Management* 241:28–38.
- Nakamura, F, Yajima, T, Kikuchi, S. 1997. Structure and composition of riparian forests with special reference to geomorphic site conditions along the Tokachi River, northern Japan" *Plant Ecol* 133: 209-219
- Niiyama, 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
- Nilsson C. 1992. Conservation management of riparian communities. In: *Ecological Principles of Nature Conservation*. Hansson L (ed) Elsevier, 352-372
- Nilsson, C, Grelsson, G, Johansson, M, Sperens, U. 1989. Patterns of plant species richness along riverbanks. *Ecology* 70: 77-84
- Ohno K. 1982. A phytosociological study of the valley forests in the Chugoku Mountains, southwestern Honshu, Japan. *Jap. J. Ecol.*, 32 : 303-324.
- Peterjohn W. T. and Correll D. L. 1984. Nutrient dynamics in an agricultural watershed: Observations on the role of a riparian forest. *Ecology* 65: 1466-1475.
- Pollock M. M., Naiman R. J. and Hanley T. A. 1998. Plant species richness in riparian wetlands: A test of biodiversity theory plant species richness in riparian wetlands: Atest of biodiversity theory. *Ecology* 79: 94-105.
- Sakai A, Ohsawa T, Ohsawa M. 1995. Adaptive significance of sprouting of *Euptelea polyandra*, a deciduous tree growing on steep slopes with shallow soil. *Journal of Plant Research* 108: 377–386.

- Sakai A., Ohsawa M. 1993. Vegetation pattern and microtopography on a landslide scar of Mt Kiyosumi, central Japan. *Ecological Research* 8: 47–56.
- Sakai A. and Ohsawa M. 1994. Topographical pattern of the forest vegetation on a river basin in a warm-temperate hilly region, central Japan. *Ecological Research* 9: 269–280.
- Sakio H. 1997. Effects of natural disturbance on the regeneration of riparian forests in a Chichibu Mountains, central Japan. *Plant Ecology* 132-2:181-195.
- Sakio H., Kubo M., Shimano K. Ohno K. 2002. Coexistence of three canopy tree species in a riparian forest in the Chichibu Mountains, central Japan. *Folia Geobot.* 37: 45–61.
- Suzuki, W., Osumi, K., Masaki, T., Takahashi, K., Daimaru, H., and Hoshizaki, K. 2002. Disturbance regimes and community structures of a riparian and an adjacent terrace stand in the Kanumazawa Riparian Research Forest, northern Japan. *Forest ecological and management* 157: 285-301.
- Ward J. V., Tochner K., Arscott D.B. and Claret C. 2002. Riverine landscape diversity. *Freshwater Biology* 47: 517-539.
- 伊藤哲・中村太士. 1994. 地表変動に伴う森林群集の攪乱様式と更新機構. *森林立地* 36-2: 31-40
- 奥田重俊. 1978. 関東平野における河辺植生の植物社会学的研究. *横浜国立大学環境科学研究センター紀要* 4: 43-112 ,
- 岩船昌起. 1995. 上高地, 横尾谷の谷底平野における地形形成作用の規模・頻度に対応した先駆相森林群落の動態. *季刊地理学* 47, 163-181.
- 久保満佐子・島野光司・大野啓一. 2000. 溪畔域におけるカツラ実生の発生サイトと定着条件. *日本林学会誌* 82: 349-354
- 久保満佐子・島野光司・大野啓一・崎尾均. 2001. 秩父・大山沢溪畔林における高木性樹木の生育立地と植生単位の対応. *植生学会誌* 18: 75-85.
- 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: 1-9.
- 佐藤創. 1992. サワグルミ林構成種の稚樹の更新特性. *日本生態学会誌* 42: 203-214
- 佐藤創. 1995. 北海道南部のサワグルミ林の成立維持機構に関する研究. *北海道林業試験場研究報告* 32: 55-96.
- 崎尾均. 1993. シオジとサワグルミ稚樹の伸長特性. *日本生態学会誌* 43: 163-167
- 崎尾均・山本福寿. 2002. 水辺林の生態学. 東京大学出版. 東京.

- 崎尾均・中村太士・大島康行. 1995. 河畔林・溪畔林研究の現状と課題. 日本生態学会誌 45(3):291-294.
- 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. 日本生態学会誌 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. 日本生態学会誌 39: 173-182
- 進望・石川慎吾・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. 日本生態学会誌 49: 71-81
- 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. 高知大学学術研究報告 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. 高知大学学術研究報告 31: 1-10.
- 石川慎吾. 1983. 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, 31: 95-104
- 赤松直子・青木賢人. 1994. 秋川源流域ブナ沢におけるシオジ-サワグルミ林の分布・構造の規定要因-地表攪乱と森林構造の関係について-. (三頭山における集中豪雨被害の緊急調査と森林の成立条件の再検討. 小泉武栄編, 東京学芸大学, 東京). 31-77.
- 大嶋有子・山中典和・玉井重信・岩坪悟郎. 1990. 芦生演習林の天然林における溪畔林優占高木種-トチノキ, サワグルミ-に関する分布特性の種間比較. 京都大学農学部演習林報告 62: 15-27
- 中村太士. 1995. 河畔域における森林と河川の相互作用. 日本生態学会誌 45: 295-300,
- 長岡総子・奥田重俊. 2000. 上高地梓川河畔におけるウラジロモミ林の種組成と地形要因. 植生学会誌 17: 55-72.
- 柳井清治・中村太士. 2000. 水辺域の構造と機能. 「水辺域管理、その理論・技術と実践」(砂防学会編), pp. 4-40. 古今書院. 東京.
- 有賀誠・中村太士・菊池俊一・矢島崇. 1996. 十勝川上流域における河畔林の林分構造および立地環境-隣接斜面との比較から-. 日本林学会誌 78: 354-362
- 鈴木和次郎・中村香織・正木隆. 2012. 鬼怒川流域における水辺林の群集組成と成立環境. 日本森林学会誌 94: 1-9.
- 和田美貴代・菊池多賀夫. 2004. 上高地梓川氾濫原におけるハルニレ実生の発生と定着. 植生学会誌 21: 27-38.

第 2 章 : Micro-landform Structure and Tree Distribution in Subalpine Riparian Area of V-shaped Valley, Minami Alps, Central Japan

(南アルプス亜高山の V 字谷の溪畔域における高木性木本種と微地形との対応)

Accepted by “Geographical review of Japan series B Vol. 88 No. 1”

If you want to cite this content, please refer this paper.

本章の内容を引用する場合は、こちらの学術誌を参照してください。

2-1. Introduction

Ecosystems in riparian areas have been focused on because of their unique contributions to biodiversity in forested regions (Gregory et al. 1991, Naiman and Decamps 1997, Sakio and Tamura 2008). Riparian areas include a variety of habitats associated with both fluvial processes and dissecting processes of valleys: For fluvial processes, erosion and sedimentation of shifting rocks and sandy gravel disturb the ground during floods at various frequencies and intensities. As dissecting processes, shallow and rapid slope failures occur on lower sideslopes of valleys, a major topographical component of riparian areas, which are disturbances that are remarkably frequent compared with those at upper slopes (Hupp and Osterkamp 1985, 1996, Nilsson et al. 1989, Baker 1990, Poff et al. 1997, Sakio 1997, Suzuki et al. 2002, Sakio et al. 2002, Osterkamp and Hupp 2010, Ito et al. 2012). These land-surface disturbances generate highly dynamic environments in riparian areas (Naiman and Decamps 1997, Suzuki et al. 2002, Sakio et al. 2002, Sakio and Tamura 2008, Osterkamp and Hupp 2010). Here, as such disturbances function as land-forming processes, structurally complex micro-landforms often develop in riparian areas. Examination of the micro-landform structure can provide a framework for understanding the spatial pattern of heterogeneous local habitat conditions in riparian areas (Osterkamp and Hupp 2010).

In lower montane and hilly regions, micro-landform units at a scale of 101–102 m² (Gregory et al. 1991, Tamura 1996) have been used as a basis for vegetation classification as well as units for analyzing local environmental conditions (Tamura 2008). In other words, when understanding patterns and processes of riparian vegetation, defining the composition and rules of arrangement of micro-landform units has been given priority. Tamura

established a topographical classification for valley heads using a method based on the work of Savigear (1965) and Curtis et al. (1965) (Tamura 1969), extended it to downstream areas (Tamura and Takeuchi 1980), and after it was updated by other researchers, he presented a systemized general landform classification (Tamura 1996): For riparian areas, micro-landform units such as lower sideslope, footslope, small terrace surface, bottomland and channel way were defined, which are roughly arranged from upper to lower elevations. Above the lower sideslope, the upper sideslope was recognized as being situated outside riparian areas. However, this generalization was established in temperate hilly regions. Components and arrangements of micro-landform units have not been examined in subalpine zones, where there might be a pattern that differs from Tamura's scheme due to the different climatic and geo-historical conditions (Suzuki et al. 2012).

Investigations of vegetation based on micro-landform units have revealed that the distributions of woody species tend to be restricted to certain units (Hara et al. 1996, Nagamatsu and Miura 1997). For example, so-called riparian species like *Fraxinus platypoda* and *Pterocarya rhoifolia* were found to be locally distributed on footslopes and bottomlands (Kikuchi 1968, Sakio 1997, Sakio et al. 2002). These units are generally strongly influenced by debris flows and floods, so these species were interpreted to be specialists at adapting to such types of disturbance (Sakio 1995, 1997, Sakio et al. 2002, Kawanishi et al. 2004, 2006, Ito et al. 2006, etc.). Similarly, *Euptelea polyandra* was found to be mainly distributed on lower sideslopes (Sakai and Ohsawa 1993, 1994), which is generally the unit most frequently subjected to slope failures, with high disturbance tolerability via re-sprouting (Sakai et al. 1995). On the other hand, it has been repeatedly reported that late successional, or climax species in Clements' sense, dominate outside riparian units (Hara 2006). For example, the habitat preferences of *Fagus crenata* and *Abies firma* were found to be biased to upper sideslopes on hills (Kikuchi and Miura 1991) and ridges on mountains (Kitagawa et al. 2014), both of which are characterized by relatively stable ground.

However, these vegetation studies were mainly conducted in cool-temperate montane zones or focused on cool-temperate species. In subalpine and subarctic or northern temperate zones where conifers dominate, detailed studies on riparian forests have been limited to large flooded areas (e.g., Shin et al. 1999, Nagaoka and Okuda 2000, Wada and Kikuchi 2004),

which are rather rare geomorphological landscapes in subalpine zones on the main island of Japan, Honshu. Because of the geological conditions in Japan, the subalpine zones of Honshu are usually located in areas of steep relief, where stream topography is basically regulated by excavating processes that prevail over debris accumulation, which latter is recognized as the collateral process (Tsukamoto 1998). This causes a typical landscape of well-dissected V-shaped valleys in the subalpine areas of Honshu (Yonekura et al. 2001), including Minami Alps (Matsuoka et al. 2013). Little is known about riparian forests in such typical subalpine valleys, such as species composition and forest structure, or about the composition and arrangement of micro-landform units.

In this study, I thus examined micro-landform structure and distribution patterns of woody species in the valley of Norogawa River, Minami Alps, central Japan, as a case of a riparian forest in a subalpine V-shaped valley.

2-2. Methods

2-2-1. Study Area

Field surveys were carried out at 35° 40' N and 138° 12' E at 2,000–2,200 m a.s.l. along Norogawa River (Figure 1) in 2010. Norogawa River is the uppermost stream of the Hayakawa River and runs from Mt. Kitadake of the Akaishi Mountains. Norogawa River branches into two streams at the head, Hidarimata and Migimata, and the study sites were located along these streams and near their confluence. The water catchment areas of Hidarimata and Migimata are 360 ha and 466 ha, respectively. Stream gradient is approximately 1/10, meaning that it is extremely steep.

According to 1-km-mesh climatic data for the past thirty years (National Information Division, Climate Mesh 2010 data ver. 2.1, MLIT of Japan 2012a; grid square code: 5338-41-06; 2,120 m a.s.l. on average), the annual mean air temperature is 2.6 °C, and 13.4 °C from June to September and -8.4 °C from December to February. The annual mean precipitation is 1,884

mm. Maximum snow depth is observed during December to March and, according to annual records, it is 43 cm on average.

The Norogawa catchment area is underlain by Mesozoic sedimentary rocks of the “Shimanto group”, which consists of Mesozoic sedimentary rocks including hard sandstone, shale, chart, acidic tuff, slate, greenstone and *mélange* in this area. These rocks intermingle, and the type of bedrock changes along streams, affecting the local gradient and width of streams (Kondo, unpublished). The section of streams examined in this study is dominated by *mélange*, which can cause a relatively steep stream because of its susceptibility to corrosion (Kondo, unpublished). The Akaishi Mountains were formed by rapid uplifting of seafloor sediments that began ca. two million years ago. The current speed of this uplift is about 4 mm/year (Dambara 1971), which is one of the fastest globally. This area is near the Median Tectonic Line and the Itoigawa-Shizuoka Tectonic Line, where many faults and shatter zones have been identified. Because of the geological conditions and abundant rainfall, deep valleys have developed. Deep-seated large landslides adding shallow and rapid slope failures frequently occur as one of the most active mass-movement areas in Japan (MLIT Japan 2012b, Matsuoka et al. 2013). Basements of valleys are sometimes covered with thick deposits originating from the deep-seated landslides (Matsuoka et al. 2013); however, exposed bedrock is continuously observed in this study site, namely, bedrock in 60–90% of the total length of the stream segments studied, indicating a “bedrock channel”, a major type of topographical feature for mountain streams (Tsukamoto 1998).

Natural vegetation is conserved well as this area is included in the Minami Alps National Park and Minami Alps Biosphere Reserve of UNESCO. The subalpine zone ranges from 1,500–1,600 m up to 2,500–2,600 m and is dominated by subalpine conifers, *Abies veitichii*, *Abies mariesii* and *Tsuga diversifolia* (Gansert 2004). Phytosociological studies identified *Toisusu urbaniana* (old name of *Salix cardiophylla* var. *urbaniana*) - *Populus suaveolens* community and *Larix kaempferi* communities as the types of vegetation in valley bottoms in this area (Miyawaki 1985)

2-2-2. Core-plot

To examine spatial patterns of micro-landforms and wood communities in this riparian region and connected areas, I set a plot of 60 m × 70 m beside Hidarimata Stream (core plot; Figure 1). A small valley cuts into the main valley at this point, which is a common and important geomorphological feature of mountain riparian areas (Tsukamoto 1998). Therefore, I simultaneously treated two general types of micro-landform set along this denuded V-shaped valley, namely, set with and without the contribution of a tributary. The riverbed was exposed *mélange* with little debris.

Using a laser range finder with an electromagnetic compass (Impulse 200 and Mapstar, Laser Technology Inc.), I first measured every corner of 10 m grids as 56 reference points and then added survey points: horizontal and vertical distances and the azimuth of a survey point from a reference point were recorded. The survey points were placed in order to detect slope changes in as much detail as possible, keeping the distance from a survey point to its nearest neighbor as less than 1 m. Offset surveying was conducted for points that could not be collimated directly from any reference point. Survey points were also placed outside the core plot within 5 m from the edge. A total of 1,996 points were measured.

On the basis of landform survey data, a Digital Elevation Model (DEM) was generated with 1 m as the spatial resolution. A contour map was drawn from the DEM using the Kriging method (Oliver 1990) (Figure 2a). Terrain variables, that is, relative elevation and slope inclination (Figure 2b), were extracted for each 1 m grid from the DEM. ArcGIS (ver. 10, ESRI Inc.) was used for these procedures. I made a geomorphological explanation map (Figure 2c): small cliffs, shallow channels and convex/concave breaks of slopes were recorded on the contour map in the field, and micro-landform units were detected (Figure 2d). Although Tamura's general description for micro-landform units (Tamura 1996) was referenced, because it could not be adopted instantly as denoted in the Introduction, I gave priority to our field observations.

The range and average of slope inclination were calculated from the DEM and the land-surface conditions were recorded for each micro-landform unit. Species name, location and diameter at 130 cm in height (DBH) were

recorded for all stems with DBH larger than 5 cm. Total basal areas and stem density were calculated for each species and micro-landform unit. Dominant species were determined using dominance analysis (Ohsawa 1984).

2-2-3. Belt transects

To confirm the generality of the forest structure described in the core plot, I set belt transects along the streams (Figure 1), where vegetation had developed fully from the edge of the stream to the upper slopes. Each transect was orthogonal to a stream that was 10 m in width, and the length ranged from 30 m to 105 m depending on the site. The transects were segmented into sub-plots at intervals of five meters in horizontal distance. At the center of each sub-plot, the elevation from the stream and the slope inclination were measured. All plant stems with DBH larger than 5 cm were recorded.

The distribution pattern of each species was analyzed for eight abundant species using a generalized linear mixed model (GLMM); the dependent variable was binary data of the presence (1) or absence (0) of the species concerned, using binomial distribution and logit link function. Independent variables were elevation from the stream, slope inclination and elevation above sea level (altitude) of each sub-plot. Belt transect number was used as a random effect. The best models were selected from models for all combinations of independent variables based on the Akaike Information Criterion (AIC). R ver. 3.1.0 (R Core Team 2014) was used for the analyses.

2-3. Results

2-3-1. Core-plot

Five kinds of micro-landform unit were identified: "mountain slope", "terrace", "scarp of terrace", "floodplain" and "channel," which were arranged roughly from higher to lower elevations from the stream. These units differed in terms of slope inclination and ground-surface conditions (Figure 2, Table 1).

Mountain slopes were steep slopes located at the highest parts connecting directly to main ridges above the plot. At these sites, humus and

moss covered rocky gravel and bedrock (Appendix 1), indicating relatively stable ground despite the steepness. Under the mountain slopes, terraces were identified. They had relatively flat ground delimited from mountain slopes by concave breaks. Although this shape naturally means it had been under the influence of flooding in the past, it could be considered that the ground surface had been stable for a long time; land-surface condition was similar to mountain slopes and there were humus and moss, although more sandy gravel appeared instead of rocky gravel, adding more soil, and rich understory vegetation was observed. The past flooding that had created these terraces could be considered as events occurring along the main stream for the left bank and originating from the tributary for the right bank. On the right bank, there was also a terrace-like topography between steep slopes (scarps of terraces) at the east end of the plot; however, it was completely covered by a new flood (alluvial), could not be identified with slope change and thus was regarded as a part of the floodplain (alluvial fan).

As lower borders of the terraces, scarps of terraces were recognized with convex breaks of slopes separating them from the terraces. Unfixed rocky gravel was present, indicating instability of the ground. A similar steep slope was also identified in the floodplain area as a fringe, which I also classified as scarp of terrace. Floodplains were relatively flat and covered with deposited materials, mainly exposed rocky gravel. They were separated from scarps of terraces by concave breaks of the slopes. Many shallow channels and small cliffs were observed, indicating active temporal drainage and frequent ground-surface disturbances. Floodplains included an alluvial fan on the right bank, which was considered to have originated from the tributary, beside the bottomland, which was assumed to have been subjected to direct fluvial processes of the main stream. The approximate border is shown in Figures 2 and 3; however, I did not separate them here because their differences in topographic features and substrata were unclear. Channel was the minimum level of the water surface during our field investigations.

For the left bank, the approximate elevation of each unit was 0 to 1 m for floodplain, up to 5 m for scarp of terrace, up to 6 m for terrace and more for mountain slope. For the right bank, floodplain (alluvial fan) reached over 10 m and the other upper units also tended to be located higher than those on the left bank, although they sometimes showed similar elevations. Terraces, which were accompanied by the tributary, were located at 9–13 m from the main

stream on the right bank.

Fifteen species were recorded and they showed biased distributions topographically (Figure 3, Table 1). On floodplains, there were only three species, which were all deciduous trees and were dominated by *Salix cardiophylla* var. *urbaniana*. On scarps of terraces, the highest tree density was observed across all units owing to abundant *Alnus matsumurae*, while total basal areas in unit areas were minimal. Evergreen conifers, deciduous broad-leaved trees and a deciduous conifer, *Larix kaempferi*, co-dominated there. Terraces were dominated by evergreen conifers, *Abies veitchii*, *Tsuga diversifolia* and *A. mariesii*, which shared 83.2% of total basal areas. Mountain slopes had a similar composition to terraces, but these three evergreen conifers shared more of the RBA and tree density. Total BA per unit area was the greatest among the units.

2-3-2. Belt-transects

Sixteen species were recorded (Table 2) on the belt transects. *A. veitchii* and *S. cardiophylla* var. *urbaniana* were the most abundant, accounting for more than half of the individuals observed. Other major species were *T. diversifolia*, *A. matsumurae*, *L. kaempferi*, *Betula ermanii*, *Cercidiphyllum magnificum* and *A. mariesii*. The distributions of these eight species could all be explained significantly by the elevation from the stream (Table 3, Figure 4). Evergreen conifers were biased to higher sites; they were nearly absent at streamside, rapidly increased with elevation, and reached 50% at 4.9 m for *A. veitchii* and 4.4 m for all evergreens pooled. Meanwhile, deciduous species were more abundant at lower sites: they often appeared even on valley bottoms, rapidly decreased with elevation, and diminished to 50% at 3.9 m in the case of *S. cardiophylla* var. *urbaniana* and 7.3 m for all deciduous species pooled. For the other variables (Table 3), *S. cardiophylla* var. *urbaniana* and *C. magnificum* tended to be distributed more at lower and higher altitudes, respectively. Slope inclination was not a significant factor for the distribution of any species.

2-4. Discussion

2-4-1. Micro-landform structure

I identified mountain slope as a non-riparian micro-landform unit, and terrace, scarp of terrace, floodplain and channel as riparian micro-landform units, which were arranged from higher to lower elevations, partly with lack of terrace and scarp of terrace units. This composition and arrangement of units were generally found in this study site, although each area and inclination varied (Appendix 2). As characteristics of the subalpine riparian micro-landform in this study area of a V-shaped valley, I identified 1) probable lack of lower sideslopes, 2) conspicuous terrace segments (terrace and scarp of terrace) and 3) single-layer floodplains (i.e., higher floodplain was not recognized), as follows.

1) Lack of lower sideslopes: In Tamura's general framework (Tamura 1996), there are lower sideslopes that are separated from upper sideslopes by convex breaks of slopes, called erosion fronts. Erosion fronts have been a focal component to understand the landform structure in accordance with topographical processes, especially in hilly regions subjected to active mass movements (Kikuchi and Miura 1991, Sakai and Ohsawa 1993, 1994, Nagamatsu and Miura 1997). Lower sideslopes have been attributed to unstable and/or denuded ground, often with rapid and shallow landslides. Also in mountainous areas, lower sideslopes with erosion fronts have sometimes been recognized. For example, Takaoka (2001) reported habitat separation of temperate deciduous trees and subalpine conifer trees at erosion fronts, inhabiting erodible lower and stable upper slopes, respectively, in Kita Alps climatic transition area. Thus, erosion fronts can exist on not only temperate hilly regions, at which Tamura's framework was derived, but also in other climatic and mountainous regions. However, such a slope-breaking line between ridges and riparian units was not observed along the stream segments studied here (data not shown). It might be embedded under terrace segments; however, I could not confirm this in the field. Small and shallow hollows suggest slope failures on the mountain slopes (Figure 2); however, these are probably very old scars because edges were unclear and the land was covered by a developed matrix of humus and moss (Appendix 1), also within such hollows. This suggests that slope failures are infrequent, at least at present.

Thus, if adopting Tamura's framework, the mountain slope can be regarded as upper sideslopes rather than lower sideslopes because of relatively stable land-surface conditions.

2) Distinguished terrace segments: The same as in the general definition (Machida et al. 1981, Hupp and Osterkamp 1985, 1996), terraces in this study can be interpreted as ground surfaces established by large and infrequent debris flows and/or old floodplains at which the ground is what is left behind after streams dissect valley bottoms. While terraces are features commonly described in riparian studies (Suzuki et al. 2002, Nakamura et al. 2007, Suzuki et al. 2012), they are minor units in Tamura's schema (Tamura 1996). This is probably related to the large-scale topographical conditions. For temperate regions, Suzuki et al. (2012) surveyed riparian forests from mid- to upper streams of the Kinugawa watershed, and showed that relative areas of terraces among micro-landform units increased at the uppermost parts of streams located in dissected valleys. In addition, Kaneko and Kawano (2002) recorded that terraces had a similar size to floodplains in a mountainous narrow valley in Ashiu, Kyoto. These findings suggest that clear terrace components of our study are common for V-shaped valleys in mountainous regions, irrespective of the climatic zone; besides, terrace segments were more conspicuous, which was caused by scarps of terraces being detectable as clear units. Rocky debris assumed to have been supplied by infrequent deep-seated landslides as noted to be relevant to Minami Alps geology (Matsuoka et al. 2013) may reinforce this morphological attribute. Tsukamoto (1998) also remarked on the contribution of debris flow to the emergence of terrace segments in mountain valleys.

3) Single-layer floodplains: The floodplains identified in this study were combined segments that originated from the main stream and tributary, and thus their elevation was over 10 m; however, they were basically uniform in terms of land-surface conditions, exhibiting the deposition of rocky gravel that was assumed to have been exposed to seasonal floods of the main stream or tributary. Floodplains have often been classified into two types: lower and upper ones, in riparian studies, based on the step morphology and differences in deposited materials coinciding with the frequency of exposure to flooding, for example, 50% probability per year for lower floodplains but 5% for upper floodplains, as estimated in the Rekifune Watershed, southern Hokkaido (Shin and Nakamura 2005, Nakamura et al. 2007). Nevertheless, many of these

studies were conducted in alluvial fan zones that typically emerge in regions intermediate between mountain valleys and plain river zones. Fluvial processes of both aggradation and degradation function significantly there, leading to wide bottomland and complex micro-landforms including multiple layers of floodplain. Meanwhile, in mountain valleys, especially narrow V-shaped uppermost valleys as in this study area, degradation basically exceeds aggradation (Tsukamoto 1998), and upper floodplains would probably easily disappear if they formed. Single-layered floodplains have been distinguished (Suzuki et al. 2012) or used as micro-landform units (Tamura 1996) for upstream riparian forests in temperate climate zones. I confirmed that they can also be applied to this study segment of a subalpine V-shaped valley.

The micro-landform attributes observed here can be summarized as follows: the riparian area is smaller (from 1) and simpler (1, 3) while having an extra unit (2) compared with fully developed riparian topography in the temperate zone.

2-4-2. Species composition and distribution

I found that relative height from the valley bottom was a key factor to explain the overall pattern of tree distributions, and that this elevation dependence arose from the fact that each species tended to be restricted to certain micro-landform units. The elevational arrangement of woody species being linked to micro-landform structure has been reported in various regions (Sakai and Ohsawa 1993, Kubo et al. 2001, Suzuki et al. 2002, Ito et al. 2007, Nakamura et al. 2007, Suzuki et al. 2012). I confirm that this also basically holds for our study site of a subalpine V-shaped valley. I can also assert, as indicated repeatedly in other regions, that riparian areas contribute to the biodiversity of mountain forests by providing unique habitats. The significance of this function is emphasized, given the general tendency that species richness and diversity are lower at higher elevations (Ohsawa 1984, Stevens 1992), as reflected in the short species list obtained in this study.

Despite the basic consistency, there are some differences between this riparian area and riparian areas in temperate climate zones or alluvial rivers in subalpine/subarctic areas: the riparian area of our study site is characterized

by low species diversity, especially in floodplains, and by being much smaller in terms of areas occupied by a riparian community, as follows:

Floodplains were occupied by almost pure stands of *Salix cardiophylla* var. *urbaniana*. Although the extent to which this species has adapted to unstable ground and the mechanisms used have not been examined, it is known to establish itself as a pioneer just after riparian disturbances in upper temperate (Ishikawa 1983, Shin et al. 1999, Sakai et al. 1999, Sashimura and Ide 2007) and subarctic regions (Niiyama 1987, Ishikawa 1987, Nakamura et al. 2007). Salicaceae is a clade that mainly consists of early successional species, with adaptive radiation to various land-surface conditions along rivers (Niiyama 1987, Sashimura and Ide 2007). The texture of land-surface materials is the key factor for niche separation, and across the riparian Salicaceae, *S. cardiophylla* var. *urbaniana* is a species known to prefer mostly rocky ground without clay (Niiyama 1987). This niche is explained by its development of vertical roots alongside a lack of tolerance to submersion in groundwater (Honma et al. 2002). Accordingly, along long rivers, *Salix* communities dominated by *S. cardiophylla* var. *urbaniana* have been recorded typically in mountain valley zones, especially at the uppermost streams, but not in alluvial plain rivers (Shin et al. 1999, Sakai et al. 1999, Sashimura and Ide 2007, Ishikawa 1987, Nakamura et al. 2007). Despite the trend for upper regions to be colder, and in fact *S. cardiophylla* var. *urbaniana* shows the cold-end distribution among multiple examined species, Niiyama (1987) revealed that distribution was controlled more edaphically than climatically. Thus, only this species may inhabit this subalpine V-shaped valley owing to its traits and the topographical properties mentioned above. Low species diversity has often been recorded for communities dominated by *S. cardiophylla* var. *urbaniana* in studies on other areas (Suzuki et al. 2012).

Alnus matsumurae is another typical species reported as a pioneer on rocky surfaces near valley bottoms (Suzuki et al. 1956, Kikuchi 1975, Yoshikawa and Fukushima 1997). In these previous studies, *A. matsumurae* was often found to co-dominate with *S. cardiophylla* var. *urbaniana*, but they were markedly separated in terms of micro-landform units in this study: *A. matsumurae* could be labeled as the species of scarps of terraces. Scarps of terraces were considered to be subjected to ground-surface disturbances as slope-dissecting processes, rather than fluvial processes that dominate where *S. cardiophylla* var. *urbaniana* is located. These species might share the same

sites where the ground conditions are intermediate, but their habitat differentiation is clear in this study, probably because of sharper features of the topographic structure. Of the other species showing a biased distribution to lower elevations in belt transects, *Larix kaempferi* and *Cercidiphyllum magnificum* were also distributed on scarps of terraces. Although evergreen conifers, *A. veitchii*, *T. diversifolia* and *A. mariesii*, which were species showing biased distributions to more elevated sites in transects, were detected as co-dominants, the deciduous species shared larger basal areas than these evergreen conifers. Accordingly, scarps of terraces as well as floodplains can be regarded as riparian zones in terms of vegetation, and scarps of terraces are considered to be more advanced in terms of their successional stage than floodplains.

Terraces are a riparian segment topographically, but are occupied by upland communities that are basically the same as those on mountain slopes, which were dominated by *A. veitchii*, *T. diversifolia* and *A. mariesii*, the major canopy species of climatic climax forests in this region. This phenomenon, that is, a smaller riparian zone in relation to vegetation, is relevant to the properties of succession as follows:

Micro-topographical differences in composition and structure of wood communities around valleys have generally been explained by differences in successional status after disturbances (Suzuki et al. 2002, Sakio 2005, Shin and Nakamura 2005, Nakamura et al. 2007). In this context, *S. cardiophylla* var. *urbaniana* and *A. matsumurae* are typical species reported to be the earliest immigrants in upper temperate and subalpine/subarctic valleys (Niiyama 1987, Yoshikawa and Fukushima 1997). Because the phase that a community can reach depends on the duration between disturbances, much earlier communities tend to be located much nearer to a stream center, often resulting in *Salix* communities being arranged at the vegetation front. This interpretation is also relevant for our study sites; however, there is a difference regarding the subsequent phase. Many studies have pointed out that middle successional communities are then established, after which climax communities emerge. On the other hand, this study area has a dearth or absence of a middle successional phase, namely, succession instead proceeds directly from pioneer to climax communities.

This shortcut in succession can be explained by 1) topographical simplicity, 2) a poor species pool in the regional flora and 3) the characteristics

of subalpine climax species:

1) For subarctic and subalpine large flooded valleys, the middle successional phase is often described as communities that develop on higher floodplains, typically dominated by *Ulmus davidiana* var. *japonica*, *Fraxinus mandshurica* and *Quercus mongolica* (Kon and Okitsu 1995, 1999, Wada and Kikuchi 2004). In our species list, *Larix kaempferi* and *Populus maximowiczii* could occupy this niche (Shin et al. 1999, Shin and Nakamura 2005, Nakamura et al. 2007); however, the lack of a central habitat, higher floodplains, may prevent the development of these communities.

2) In temperate mountain valleys, riparian species such as *Pterocarya rhoifolia*, *Cercidiphyllum japonicum*, *Fraxinus platypoda* and *Aesculus turbinata* occupy large areas as pioneers, or middle or edaphic late successional. Once established, these species can persist via their long life spans, namely, 100–150 years for *P. rhoifolia* (Ann and Ohsima 1996, Sato 1988, Kaneko 2009), over 200 years for *C. japonicum* (Kubo et al. 2005), over 250 years for *F. platypoda* (Sakio 1997) and over 400 years for *A. turbinata* (Hoshizaki 2009). There is no such ecological guild in this subalpine V-shaped valley. The life span of *S. cardiophylla* var. *urbaniana* is about 45 years (Ban and Ide 2004). Although I could not find such life span data for *A. matsumurae*, *Alnus* is generally short-lived, that is, a few decades (Kastuta et al. 1998). This suggests that, if the ground surface is stable for only 50 years, the next successional community can emerge. As a result, the succession time from bare ground to climax forests in the subalpine zone that I studied may be shortened.

3) Three major subalpine climax conifers seem to accept disturbed and thin-soil ground, which is also common outside riparian areas in the Minami Alps. In fact, abundant seedlings and saplings can be observed even on floodplains under *S. cardiophylla* var. *urbaniana* (Figure 5). This contrasts with representative climax species in the temperate zone of Japan (e.g. *Fagus* sp., *Abies* sp. and *Castanopsis* sp.), which inhabit relatively stable and moderate slopes with deep soil across major species in regional flora.

The attributes of the vegetation in this study area of a V-shaped subalpine valley can be summarized as follows: Riparian communities were established on floodplains and scarps of terraces, but not on terraces. Terraces were occupied by upland communities. There were two types of riparian community, namely, pure stands of a species of *Salix* on floodplains and mixed stands with abundant *Alnus* on scarps of terraces. Upland evergreen conifers,

Abies and *Tsuga*, co-dominated on the scarps of terraces in terms of RBA. The two representative species of riparian communities were short-lived pioneer trees, and these communities would succeed directly to climax stands with the upland conifers in a short time if the land surface is stabilized. This may be because of the lack of the ecological guild of riparian trees having a persistent niche, which has been identified in temperate mountains and subarctic/subalpine alluvial valleys in Japan, and also possibly because the upland conifers have more or less adapted to unstable ground on these geologically active mountains.

2-5. Acknowledgement

I am deeply grateful to Dr. Ryo Kitagawa and Dr. Nobuhiko Wakamatsu whose field surveys, comments and suggestions were of inestimable value for our study. I also thank Dr. Akira Mori and Dr. Keiichi Ohno whose comments contributed enormously to our work, and Ms. Michiko Hoshi for her assistance during fieldwork in the Minami Alps. This study was supported by a JSPS Grant-in-Aid for Scientific Research (C) 19570017. Special thanks also go to the anonymous editor and reviewers for their useful comments on our manuscript.

2-6. References

- Ann, S.W. and Oshima, Y. 1996. Structure and regeneration of *Fraxinus spaethiana* - *Pterocarya rhoifolia* forests in unstable valleys in the Chichibu Mountains, central Japan. *Ecological Research* 11: 363-370.
- Baker, W. L. 1990. Species richness of Colorado riparian vegetation. *Journal of Vegetation Science* 1: 19–124.
- Ban, N. and Ide, Y. 2004. Life Historical Traits of *Salix hukaoana* along Yubiso River, *Bulletin of the Tokyo University Forests*, 112: 35-43. (JE)
- Curtis, L.F., Doornkamp, J.C. and Gregory, K. J. 1965. The description of relief in field studies of soils, *Journal of Soil Science* 16: 16-30.
- Dambara, T. 1971. Synthetic vertical movements in Japan during the recent 70 years. *Journal of the Geodetic Society of Japan* 17: 100–108. (JE)
- Gansert, D. 2004. Treelines of the Japanese Alps – altitudinal distribution and species composition under contrasting winter climates. *Flora* 199: 143-156.
- Gregory, S. V., Swanson, F. J., Mckee, W. A. and Cummins, K. W. 1991. An ecosystem perspective of riparian zones, *Bioscience* 41: 540-551.
- Hara, M. 2006. Ecogeography of forest vegetation including Seibold's beech (*Fagus crenata* Blume) in the Pacific side of eastern Japan. *Vegetation Science* 23: 137-152.(JE)
- Hara, M., Hirata, K., Fujihara, M. and Oono, K. 1996. Vegetation structure in relation to micro-landform in an evergreen broad-leaved forest on Amami Ohshima Island, south-west Japan. *Ecological Research* 11: 325–337.
- Honma, M., Yajima, T. and Kikuchi, S. 2002. Allometry and the root structure of *Chosenia arbutifolia*, *Toisusu urbaniana*, and *Populus maximowiczii* Sapling. *Japan Forestry Society* 84: 41-44.
- Hoshizaki, K. 2009. Tochinoki (*Aesculus turbinata*). In *Nihon Jyumokushi* 1, ed. Nihon Jyumokushi henshu inkai, 497-527. Tokyo: Japan forestry investigation committee. (J)
- Hupp, C. R. and Osterkamp, W. R. 1985. Bottomland vegetation distribution along passage creek, Virginia, in *Relation to Fluvial Landforms*. *Ecology* 66: 670–681.
- Hupp, C. R. and Osterkamp, W. R. 1996. Riparian vegetation and fluvial geomorphic processes. *Geomorphology* 14: 277-295.
- Ishikawa, S. 1983. Ecological studies of the floodplain willow forests in the Tohoku district. *Research Reports of Kochi University* 31: 95-104. (JE)

- Ishikawa, S. 1987. Ecological studies on the willow communities on the Satsunai River floodplain, Hokkaido, with special reference to the development of the *Chosenia arbutifolia* forest. Memoirs of the Faculty of Science, Kouchi University, Series D (Biology) 8: 57-67
- Ito, H., Ito, S., Matsui, T. and Marutani, T. 2006. Effect of fluvial and geomorphic disturbances on habitat segregation of tree species in a sedimentation-dominated riparian forest in warm-temperate mountainous region in southern Japan. Journal Forest Reserch 11:405–417.
- Ito, H., Ito, S., Matsuda, A., Mitsuda, Y. and Buckley, G. P. 2007. The effect of micro-topography on habitat segregation and tree species diversity in a warm temperate evergreen broadleaved secondary forest in Southern Kyushu, Japan. Vegetation Science 24, 171-182.
- Ito, S., Marutani, T. and Simizu, O. 2012. Patch mosaic distribution of overstory vegetation in a riparian buffer strip along a meandering V-shaped valley of Oyabu creek, central Kyushu, southwestern Japan. Japan Journal Forest Environment 54: 7–17.
- Kaneko, Y. 2009. Sawagurumi (*Pterocarya rhoifolia*). In Nihon Jyumokushi 1, ed. Nihon Jyumokushi henshu iinkai, 353-386. Tokyo: Japan forestry inverstigation commitee. (J)
- Kaneko, Y. and Kawano, S. 2002. Demography and matrix analysis on a natural *Pterocarya rhoifolia* population developed along a mountain stream. Journal of Plant Research 115: 341-354.
- Katsuta, M., Mori, T. and Yokoyama, T. 1998. Tree seeds of Japan (hardwood) [Nihon no jyumoku shushi (kouyoujyu-hen)]. Tokyo: Rinbokuikushukyokai. (J)
- Kawanishi, M., Sakio, H., Kubo, M., Shimano, K. and Ohno, K. 2006. Effect of micro-landforms on forest vegetation differentiation and life-form diversity in the Chichibu Mountains, Kanto District, Japan. Vegetation Science 23: 13-24.
- Kawanishi, M., Sakio, H. and Ohno, K. 2004. Forest floor vegetation of *Fraxinus platypoda* – *Pterocarya rhoifolia* forest along Ooyamazawa Valley in Chichibu, Kanto District, Japan, with a special reference to ground disturbance. Vegetation Science 21: 15-26. (JE)
- Kikuchi, T. and Miura, O. 1991. Differentiation in vegetation related to micro-scale landforms with special reference to the lower sideslope. Ecological Review 22: 61–70.

- Kikuchi, T. 1968. Forest communities along the Oirase Valley, Aomori Prefecture. *Ecological Review* 17-2: 87-94.
- Kikuchi, T. 1975. Vegetation of Mt. Iide. *Ecological Review* 18: 65-91.
- Kitagawa, R., Kondo, H. and Sakai, A. 2014. Spatial pattern of forest structure mediated by topography in a steep mountain basin in West Tanizawa, Japan. *Journal of Forest Research* 19: 205-214.
- Kon, H. and Okitsu, S. 1995. Structure and regeneration of *Ulmus davidiana* var. *japonica* forest at Mt. Asama and Mt. Togakushi, Central Japan. The technical bulletin of faculty of horticulture Chiba University 49: 99-110. (JE)
- Kon, H. and Okitsu, S. 1999. Role of land-surface disturbance in regeneration of *Ulmus davidiana* var. *japonica* in a cool temperate deciduous forest on Mt. Asama, central Japan. *Journal of Japan forestry society* 81: 29-35. (JE)
- Kubo, M., Shimano, K., Ohno, K. and Sakio, H. 2001. Relationship between habitats of dominant trees and vegetation units in Chichibu Ohyamasawa riparian forest. *Vegetation Science* 18: 75-85.(JE)
- Kubo, M., Sakio, H., Shimano, K. and Ohno, K. 2005. Age structure and dynamics of *Cercidiphyllum japonicum* sprouts based on growth ring analysis. *Forest Ecology and Management* 213: 253–260.
- Machida, T., Iguchi, M., Kaizuka, S., Sato, M., Kayane, I. and Ono, Y. eds. 1981. *Encyclopedia of Geomorphology (Chikeigaku Jiten)*, Tokyo: Ninomiya shoten. (J)
- Matsuoka, N, Imaizumi, F. and Nishii, R. 2013. Geomorphic dynamics and sediment budget in the southern Japanese alps: Recent studies and prospects. *Journal of Geography (Chigaku Zasshi)*122: 591-614.(JE)
- Miyawaki, A. ed. 1985. *Vegetation of Japan: Chubu*. Tokyo: Shibundo. (J)
- Ministry of Land, Infrastructure, Transport and Tourism (MLIT of Japan). 2012a. Climate Mesh 2010 data ver. 2.1. (J) <http://nlftp.mlit.go.jp/ksj/gml/datalist/KsjTmplt-G02.html> (last accessed 16 June 2015)
- Ministry of Land, Infrastructure, Transport and Tourism (MLIT of Japan). 2012b. Regional map of the density of deep-seated landslides. (J) <http://www.mlit.go.jp/common/000223656.pdf> (last accessed 29 September 2014)
- Nagamatsu, D. and Miura, O. 1997. Soil disturbance regime in relation to micro-scale landform and its effects on vegetation structure in a hilly area

- in Japan. *Plant Ecology* 133: 191-200.
- Nagaoka S, Okuda S. 2000. Species composition of *Abies homolepis* forests in relation to landforms along the Azusa River around Kamikochi, Central Japan. *Vegetation science* 17: 55-72. (JE)
- Naiman, R.J., and H. Decamps. 1997. The ecology of interfaces - riparian zones. *Annual Review of Ecology and Systematics* 28: 621-658.
- Nakamura, F., Shin N. and Inahara, S. 2007. Shifting mosaic in maintaining diversity of floodplain tree species in the northern temperate zone of Japan. *Forest Ecology and Management* 241:28–38.
- Niiyama, K. 1987. Distribution of Salicaceous species and soil texture of habitats along the Ishikari river. *Japan journal of ecology* 37: 163-174.
- Nilsson, C., Grelsson, G., Johansson, M. and Sperens, U. 1989. Patterns of plant species richness along riverbanks. *Ecology* 70: 77-84.
- Ohsawa, M. 1984. Differentiation of vegetation zones and species strategies in the subalpine region of Mt. Fuji. *Vegetatio* 57: 15-52.
- Oliver, M. A. 1990. Kriging: A method of interpolation for geographical information systems. *International Journal of Geographic Information Systems* 4: 313 – 332.
- Osterkamp, W.R. and Hupp, C.R. 2010. Fluvial processes and vegetation — Glimpses of the past, the present, and perhaps the future. *Geomorphology* 116: 274–285.
- Poff, N.L., Allan, J.D., Bain, M.B., Karr, J.R., Prestegard, K.L., Richter, B.D., Sparks, R.E. and Stromberg, J.C. 1997 The natural flow regime. *Bioscience* 47-11: 769-784.
- R Core Team. 2014. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <http://www.R-project.org/>. (last accessed 10 June 2014)
- Sakai, A. and Ohsawa, M. 1993. Vegetation pattern and microtopography on a landslide scar of Mt Kiyosumi, central Japan. *Ecological Research* 8: 47–56.
- Sakai, A. and Ohsawa, M. 1994. Topographical pattern of the forest vegetation on a river basin in a warm-temperate hilly region, central Japan. *Ecological Research* 9: 269–280.
- Sakai, A., Ohsawa, T. and Ohsawa, M. 1995. Adaptive significance of sprouting of *Euptelea polyandra* a deciduous tree growing on steep slopes with shallow soil. *Journal of Plant Research* 108: 377–386.

- Sakai, T., Tanaka, H., Shibata, M., Suzuki, W., Nomiya, H., Kanazashi, T., Iida, S., and Nakashizuka, T. 1999. Riparian disturbance and community structure of a *Quercus-Ulmus* forest in central Japan. *Plant Ecology* 140: 99-10.
- Sakio, H. and Tamura, T. eds. 2008. *Ecology of riparian forests in Japan-disturbance, life history, and regeneration*. Tokyo: Springer.
- Sakio, H. 1995. Dynamics of riparian forest in mountain region with respect to stream disturbance and life-history strategy of trees. *Japanese Journal of Ecology* 45: 307-310. (JE)
- Sakio, H. 1997. Effects of natural disturbance on the regeneration of riparian forests in the Chichibu Mountains, central Japan. *Plant Ecology* 132: 181-195.
- Sakio, H. 2005. Effects of flooding on growth of seedlings of woody riparian species. *Journal of Forest Research* 10: 341-346.
- 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.
- Sashimura, N. and Ide, Y. 2007. Seedling establishment process of three Salicaceae species along the Yubiso River. *Bulletin of the University of Tokyo Forests* 118: 45-64. (JE)
- Sato, H. 1988. The structure and habitat of *Pterocarya rhoifolia* forest in Matsumae Peninsula, Southern Hokkaido, Japan. *Japan society of forest environment* 30: 1-9. (JE)
- Savigear, R. A. G. 1965. A technique of morphological mapping. *Annals of the Association of American Geographers* 55: 514-538.
- Shin, N. and Nakamura, F. 2005. Effects of fluvial geomorphology on riparian tree species in Rekifune River, northern Japan. *Plant Ecology* 178: 15-28.
- Shin, N., Ishikawa, S. and Iwata, S. 1999. The mosaic structure of riparian forest and its formation pattern along the Azusa River, Kamikochi, central Japan. *Japan Journal of Ecology* 49: 71-81. (JE)
- Stevens, G. C. 1992. The elevational gradient in altitudinal range: an extension of Rapoport's latitudinal rule to altitude. *The American Naturalist* 140: 893-911.
- Suzuki, T., Yuki, Y., Oki, M. and Kaneyama, T. 1955. Gassan no syokusei. *Gassan Asahi sankei sougou chousa houkokusyo*: 144-199. (J)
- Suzuki, W., Osumi, K., Masaki, T., Takahashi, K., Daimaru, H., and Hoshizaki,

- K. 2002. Disturbance regimes and community structures of a riparian and an adjacent terrace stand in the Kanumazawa Riparian Research Forest, northern Japan. *Forest ecology and management* 157: 285-301.
- Suzuki, W., Nakamura, K. and Masaki, T. 2012. Tree Species Composition of Riparian Forests and their Habitat Conditions along the Kinugawa River, Central Japan. *Journal of Japan forest society* 94: 1-9. (JE)
- Takaoka, S. 2001. Mountain slope evolution controlling the distribution of *Fagus crenata* in the Kamikochi Valley, central Japan. *Vegetation science* 18: 87-97. (JE)
- Tamura, T. and Takeuchi, K. 1980. Land characteristics of the hills and their modification by man -With special reference to a few cases in the Tama Hills, west of Tokyo-. *Geographical reports of Tokyo Metropolitan University* 14/15: 49-94.
- Tamura, T. 1969. A series of micro-landform units composing valley heads in the hills near Sendai: Science Reports of Tohoku University. The science reports of the Tohoku University, 7th series, *Geography* 19: 111-127.
- Tamura, T. 1996. Micro-landforms classification and chronology of hillslopes with reference to valley-head. In *Hydrogeomorphology: The Interaction of Hydrologic and Geologic Processes*, ed. Y. Onda, K. Okkunishi, T. Iida and M. Tsujimura, 177-189. Tokyo: Kokon Shoin.(J)
- Tamura, T. 2008. Occurrence of hillslope processes affecting riparian vegetation in upstream watersheds of Japan. In *Ecology of Riparian Forest in Japan: Disturbance, Life History and Regeneration*. ed. H. Sakio and T. Tamura, T, 15-30. Tokyo: Springer.
- Tsukamoto, Y. 1998. *The Hydro-Geomorphology on the Monsoon Asian Tectonic Mobile Belt*, Tokyo: Asakura Publisher. (J)
- Yonekura, M., Kaizuka, S. Nogami, M. and Chinzei, K. eds. 2001. *Regional geomorphology of the Japanese islands vol.1 introduction to Japanese geomorphology*. Tokyo: University of Tokyo press. (J)
- Yoshikawa, M. and Fukushima, T. 1997. Succession on the debris flow deposits in a subalpine area of the Oku-Nikko region, in relation to the subsequent movement of depositional materials. *Vegetation Science* 14: 91-104.
- Wada, M. and Kikuchi, T. 2004. Establishment, regeneration and habitat of Japanese elm (*Ulmus davidiana* planch. var. *japonica* (Rehder) Nakai) in Kamikochi, central Japan. *Vegetation science*, 21: 27-38. (JE)

(J) written in Japanese
(JE) written in Japanese with English abstract

Captions of figures and tables

Figure 1

Location of study area.

Black bars and squares indicate the position of the belt transects and core plot, respectively. Altitude of belt transect is 2,000–2,200 m.

Figure 2

Topographical information of core plot.

a) Contour map

The contour interval is 1 m.

b) Slope inclination

c) Geomorphological explanation

d) Micro-landform classification map

Figure 3

Micro-landform classification map and location of the trees in the core plot.

The contour interval is 1 m.

Figure 4

Relationship of the appearance ratio and relative elevation from the stream of eight major species, all evergreen conifers and all pioneer species in the belt transects.

Figure 5

There are young trees of evergreen conifer (*Abies veitchii*) in the lower layer of the *Salix cardiophylla* var. *urbaniana* community.

Table 1

Micro-landform parameters and tree species composition in the core plot.

C: conifer, B: broad-leaved, Ev: evergreen, De: deciduous, *: dominant species (Ohsawa 1984), **: area does not include the channel (0.022 ha)

Table 2

Tree species composition in belt transects.

C: conifer, B: broad-leaved, Ev: evergreen, De: deciduous

Table 3

Results of variable selection of the best model by AIC for presence/absence of eight major species, all evergreen conifers and all pioneer species in the belt transects by GLMM.

E: Elevation above sea level, RE: relative elevation from stream, SI: slope inclination. Verification of the effectiveness of the explanatory variables by Wald test (***: $\Pr(>|z|) < 0.001$, **: $\Pr(>|z|) < 0.01$, *: $\Pr(>|z|) < 0.05$).

Appendix 1

Measured cross sections of belt transects.

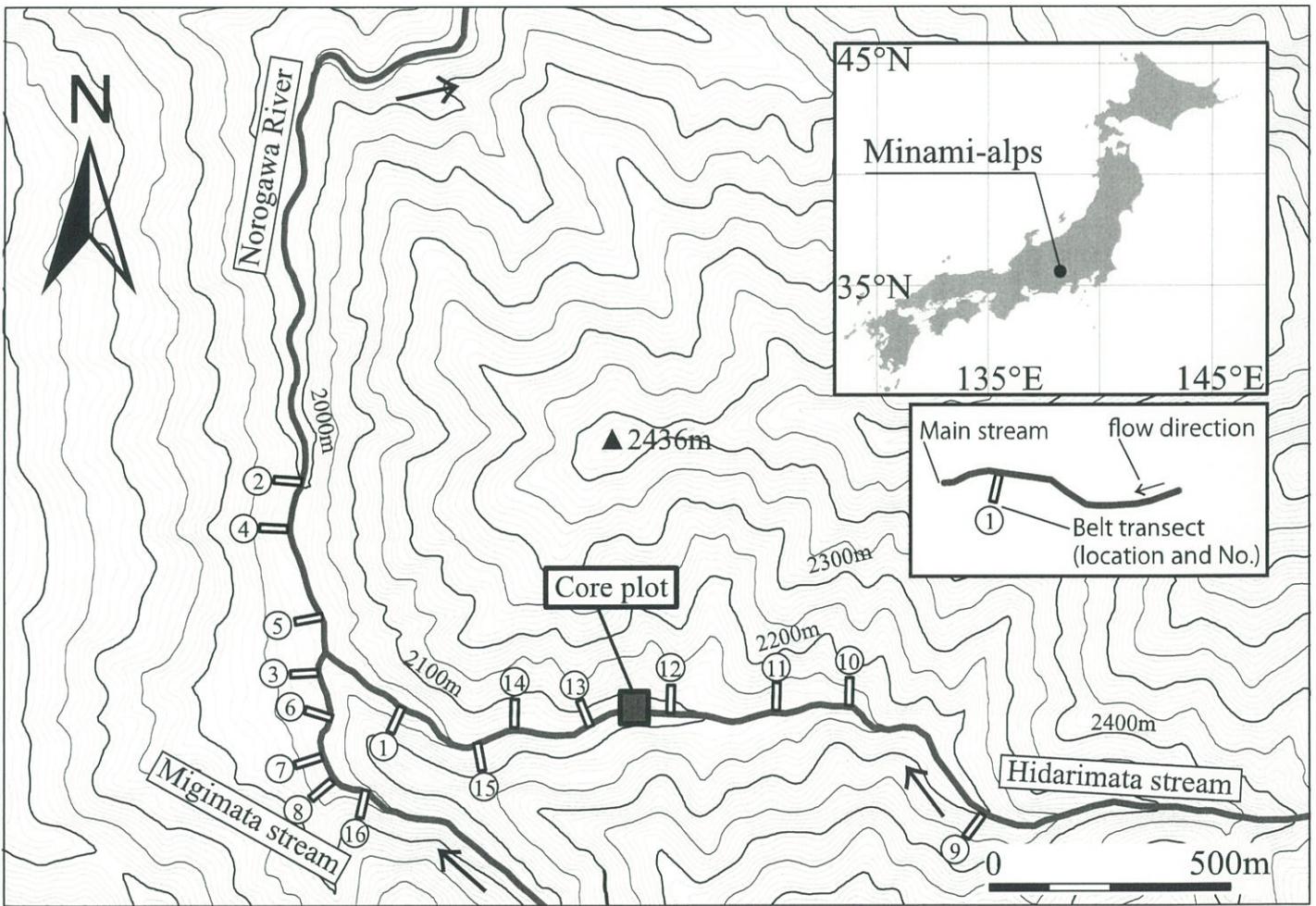
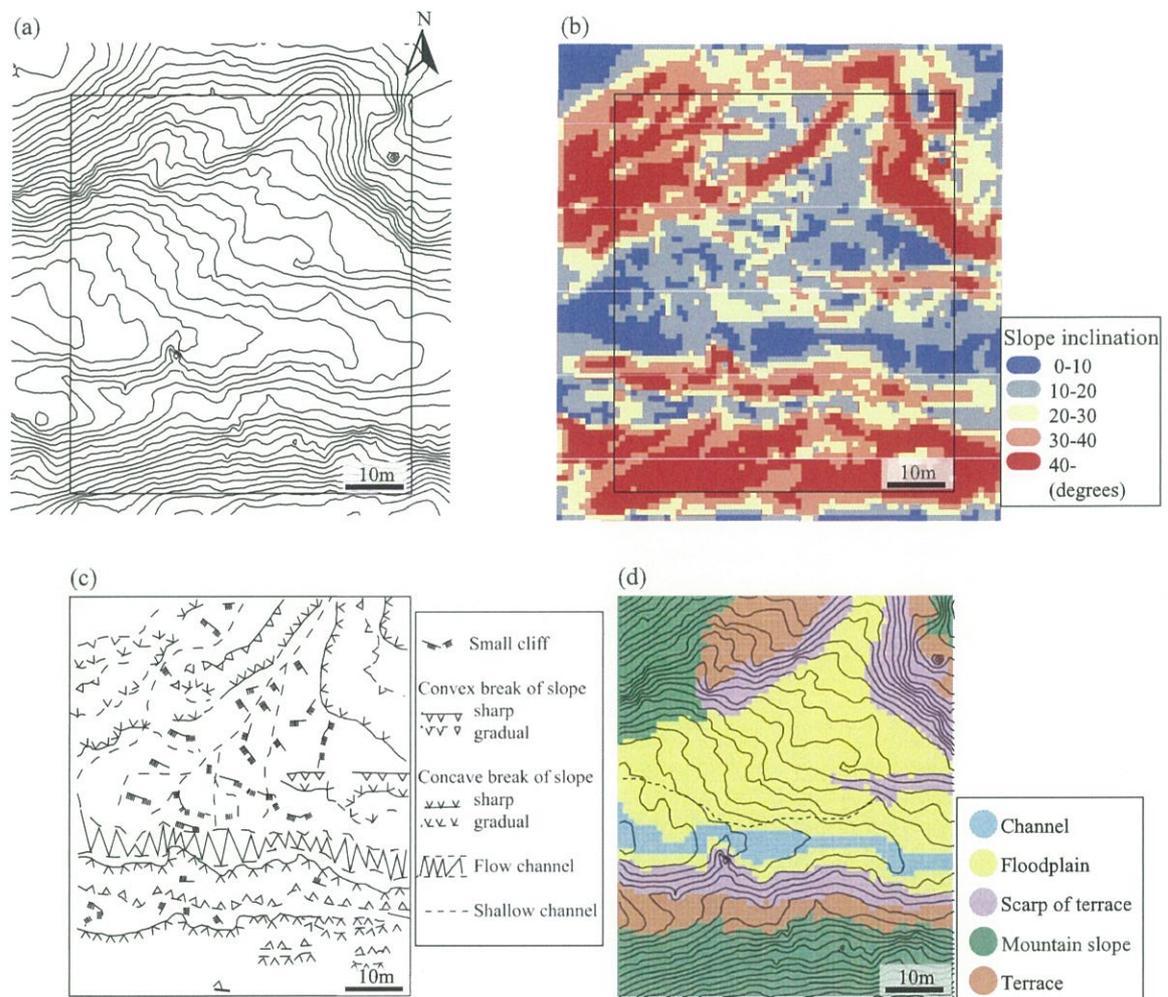


Figure. 1

Figure 2



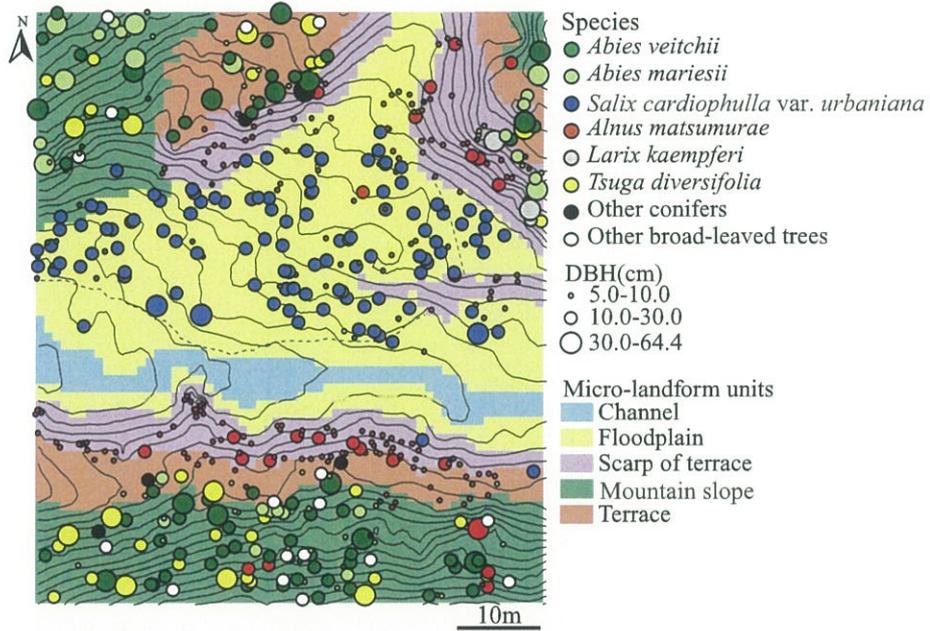


Figure 3: Micro-landform classification map and location of the trees in the core plot.

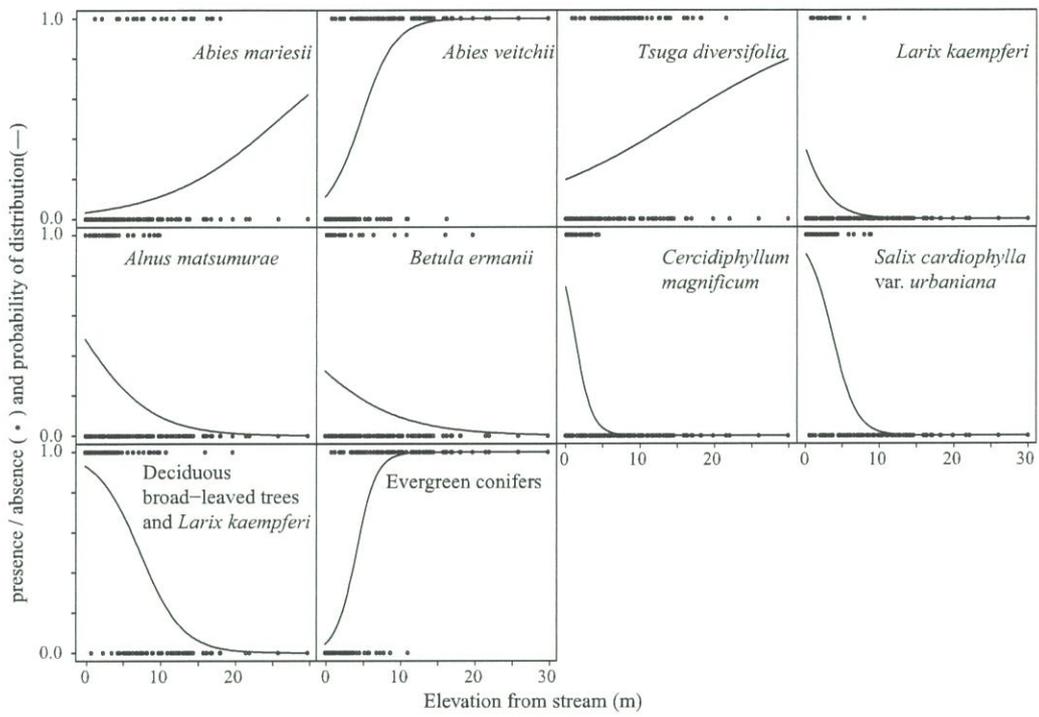


Figure 4



Figure 5

Table 1

Species	Lifform	ALL			Floodplain			Scarp of terrace			Terrace			Mountain slope		
		BA (m ² /ha)	RBA (%)	Density (stems/ha)												
<i>Abies veitchii</i>	C Ev	8.1	28.07% *	467.1	-	-	-	0.5	11.08% *	106.2	1.9	39.80% *	453.7	5.7	41.41% *	507.4
<i>Salix cardiophylla</i> var. <i>urbaniana</i>	B De	6.2	21.52% *	376.7	5.7	95.32% *	873.0	0.3	7.61% *	132.8	0.0	0.87%	18.1	0.1	0.84%	43.7
<i>Tsuga diversifolia</i>	C Ev	5.7	19.73% *	158.2	-	-	-	0.4	9.11% *	106.2	1.4	29.27% *	254.1	3.9	28.26% *	358.7
<i>Abies mariesii</i>	C Ev	4.0	13.98% *	82.9	-	-	-	0.7	15.78% *	79.7	0.7	14.17% *	145.2	2.7	19.42% *	166.2
<i>Alnus matsumurae</i>	B De	2.5	8.81% *	467.1	0.3	4.51%	195.4	1.4	34.11% *	1620.2	0.2	4.01%	381.1	0.6	4.60%	113.7
<i>Larix kaempferi</i>	C De	0.7	2.31%	7.5	-	-	-	0.7	15.79% *	39.8	-	-	-	-	-	-
<i>Picea jezoensis</i> var. <i>hondoensis</i>	C Ev	0.7	2.29%	20.1	-	-	-	0.2	5.58%	39.8	0.3	6.40%	54.4	0.1	0.88%	17.5
<i>Acer ukurundiense</i>	B De	0.3	1.21%	35.2	-	-	-	-	-	-	0.0	0.18%	18.1	0.3	2.46%	113.7
<i>Betula ermanii</i>	B De	0.2	0.83%	7.5	-	-	-	-	-	-	0.2	5.09%	54.4	-	-	-
<i>Sorbus commixta</i>	B De	0.2	0.66%	15.1	-	-	-	-	-	-	0.0	0.21%	18.1	0.2	1.31%	43.7
<i>Betula corylifolia</i>	B De	0.1	0.26%	5.0	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0.1	0.55%	17.5
<i>Cercidiphyllum magnificum</i>	B De	0.0	0.15%	7.5	-	-	-	0.0	0.12%	13.3	-	-	-	0.0	0.27%	17.5
<i>Pinus koraiensis</i>	C Ev	0.0	0.10%	2.5	-	-	-	0.0	0.65%	13.3	-	-	-	-	-	-
<i>Populus maximowiczii</i>	B De	0.0	0.03%	2.5	0.0	0.17%	6.5	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Alnus viridis</i>	B De	0.0	0.02%	2.5	-	-	-	0.0	0.16%	13.3	-	-	-	-	-	-
total		28.8	100%	1418.9	6.0	100%	1074.9	4.2	100%	2164.7	4.7	100%	1397.5	13.9	100%	1399.8
Number of Species		15			3			10			9			10		
Area(ha)		0.3982**			0.154			0.075			0.055			0.114		
Relative elevation from main stream, Average (range) (m)		9.2 (0-24.3)			3.3 (0-11.6)			7.2 (0.2-18.3)			9.2 (2.6-20.4)			11.8 (2.5-24.3)		
Slope inclination, average (range) (degree)		27.5 (0.5-63.8)			15.5 (0.5-36.3)			39.5 (13.9-60.9)			20.5 (1.1-46.4)			41.4 (17.7-63.8)		

The lifeforms are C. conifer, B. broad-leaved, Ev. evergreen, De. deciduous * dominant species (Ohsawa 1984) ** Area does not include channel (0.022ha)

Table 2

Species	Lifeform		DBH (cm)		n
			mean (min-Max)		
<i>Abies veitchii</i>	C	Ev	24.8	(4.2 - 59.6)	259
<i>Salix cardiophylla</i> var. <i>urbaniana</i>	B	De	11.8	(4.1 - 58.6)	226
<i>Tsuga diversifolia</i>	C	Ev	28.5	(5.0 - 89.1)	69
<i>Alnus matsumurae</i>	B	De	8.9	(4.1 - 27.6)	61
<i>Larix kaempferi</i>	C	De	9.3	(4.2 - 98.3)	42
<i>Betula ermanii</i>	B	De	11.4	(4.0 - 30.6)	42
<i>Cercidiphyllum magnificum</i>	B	De	11.0	(4.2 - 27.2)	42
<i>Abies mariesii</i>	C	Ev	27.6	(7.5 - 51.5)	41
<i>Sorbus commixta</i>	B	De	14.7	(5.5 - 25.3)	22
<i>Acer ukurunduense</i>	B	De	11.1	(4.4 - 30.8)	21
<i>Alnus viridis</i>	B	De	6.5	(4.2 - 17.4)	18
<i>Populus suaveolens</i>	B	De	29.6	(5.5 - 91.3)	14
<i>Cerasus nipponica</i>	B	De	14.5	(4.8 - 25.7)	10
<i>Betula corylifolia</i>	B	De	11.2	(6.3 - 16.1)	6
<i>Salix udensis</i>	B	De	5.2		1
<i>Acer micranthum</i>	B	De	5.1		1
Total					875

The lifeforms are C: conifer, B: broad-leaved, Ev: evergreen, De: deciduous

Table 3

Species		Intercept	E	RE	SI
<i>Abies mariesii</i>	coefficient	-2.4209 ***	-	0.7668 **	-
<i>Abies veitchii</i>	coefficient	1.0880 **	-	2.6140 ***	-
<i>Tsuga diversifolia</i>	coefficient	-0.7398 ***	-	0.5522 **	-
<i>Larix kaempferi</i>	coefficient	-3.8240 ***	-	-2.6010 **	-
<i>Salix cardiophylla</i>	coefficient	-2.2283 ***	-1.0364 *	-3.6693 ***	0.7771
<i>Betula ermanii</i>	coefficient	-1.8481 ***	-	-0.9141 **	-
<i>Alnus matsumurae</i>	coefficient	-1.6223 ***	-	-1.2779 ***	0.4708
<i>Cercidiphyllum magnificum</i>	coefficient	-5.1150 ***	1.4600 *	-5.0740 ***	-
Evergreen conifers	coefficient	2.2750 **	-	4.4080 ***	-
Broad-leaved trees + <i>Larix</i>	coefficient	0.0745	-	-2.0955 ***	-

E: Elevation above sea level, RE: Relative elevation from stream, SI: Slope inclination. Verification result of the effectiveness of the explanatory variables with Wald test (***: $\Pr(>|z|) < 0.001$, **: $\Pr(>|z|) < 0.01$, *: $\Pr(>|z|) < 0.05$).

Appendix1



(a)



(b)



(c)



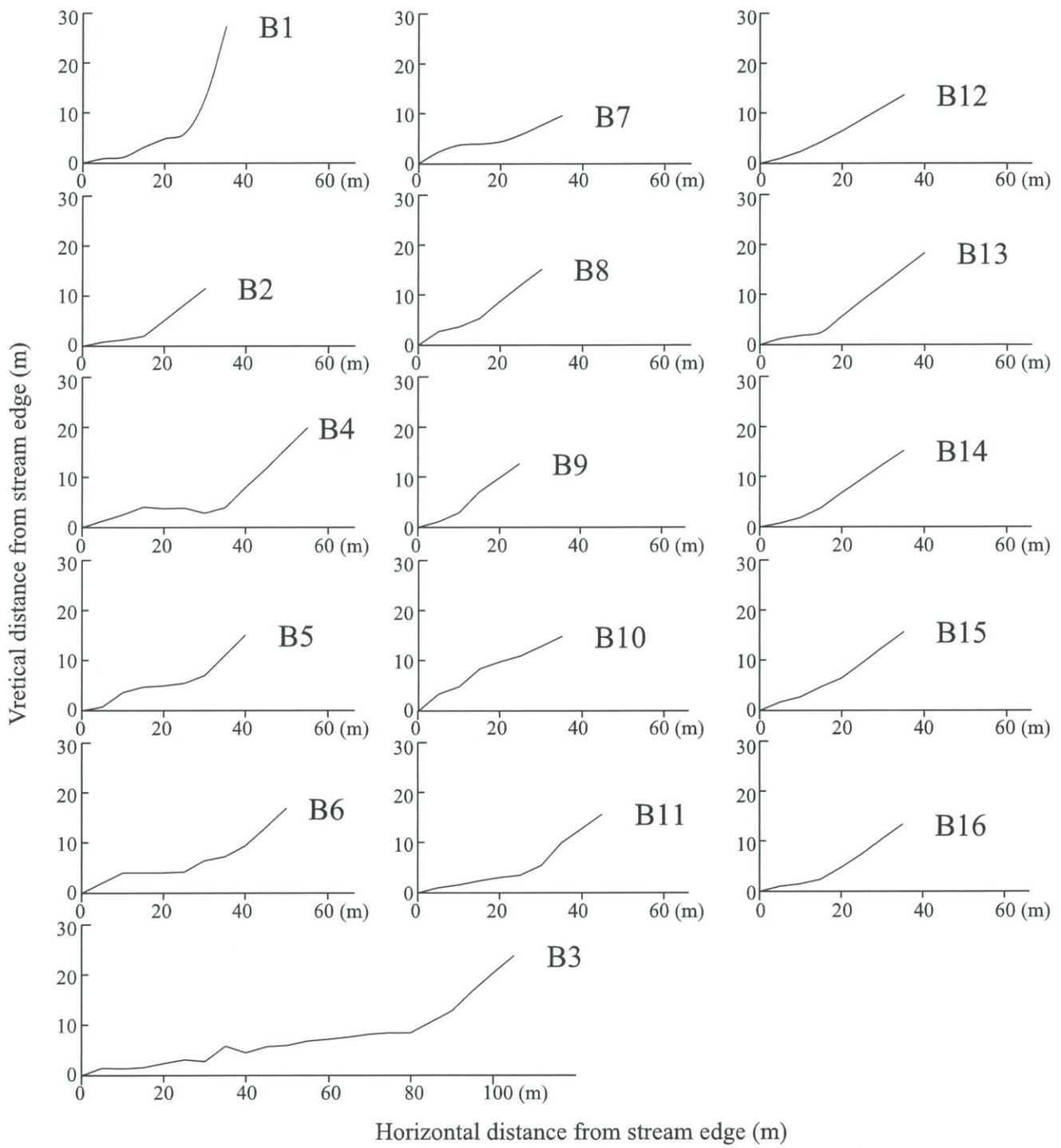
(d)



(e)



(f)



Appendix 2

第3章 亜高山帯の渓流域における森林群落の成立と地表攪乱の影響

3-1 はじめに

森林は、気候的条件、土地的条件、攪乱体制などと密接に関連し、それぞれの場所に適した森林が成立する(中静 2004)。攪乱は森林群落の種組成や構造を決定するうえで重要な役割を持っており(White 1979, 中静 2004)、水辺林の場合、洪水などの攪乱によって、周期的に遷移初期状態に戻され、立地の安定とともに再び遷移が進行する(Decamps et al. 1988, Swanson et al. 1998)。

北米大陸の針葉樹林が発達する地域の水辺林で行われた研究では、攪乱後の時間経過とともに立地の比高の上昇、土性の変化、リター層の発達など、それら立地環境に変化が生じ、その影響により、ヤナギ属、ハンノキ属、ハコヤナギ属、トウヒ属の順に遷移が進んでいくことが明らかにされている(Viereck et al. 1993, Pelet et al. 2006)。これら各々のステージに達するまでのおおよその時間は5-10年でヤナギ・ハンノキ属、20-40年でハンノキ・ハコヤナギ属、80-100年でハコヤナギ属にトウヒ属の低木が目立つようになり、125-175年でトウヒ-ハコヤナギ属の混交林となり、それ以上はトウヒ属純林となることが明らかにされている(Viereck et al. 1993)。また、別の場所で行われた研究では、50年程度でヤナギ属、100-150年でハコヤナギ属、ニレ属、サクラ属などで構成された群落が形成され、それ以降はナラ属、トネリコ属などの土地的極相群落へと遷移する(Carbiener and Schnitzler 1990)。このように、亜高帯と気候が類似した亜寒帯から冷温帯にかけて分布する水辺林では、ヤナギ・ハンノキ属などの遷移初期群落からトネリコ属やハコヤナギ属の中間種を経て最終的には針葉樹などの遷移後期種やナラ属やトネリコ属の土地的極相へ遷移が進行することが知られている(Johnson et al. 1976, Decamps et al. 1988, Carbiener and Schnitzler 1990, Viereck et al. 1993, Pelet et al. 2006, Nakamura et al. 2007)。

日本の亜高山帯では、シラビソ・オオシラビソ・コメツガなどの亜高山性針葉樹が広く優占している(逢沢・梶 2003, Gansert 2004)。これらの種は遷移後期的であり、同じ植生帯に分布するダケカンバなどの陽樹に比べ、耐陰性が高く、成長速度が遅い事が知られている(谷本ら 1996)。また、林冠に生じたギャップを使って更新(甲山 1984, Mori and Takeda 2004)を行ったり、縞枯れ更新(岡 1983)を行ったりすることが知られている。このように亜高山性針葉樹の種特性は地表変動攪乱が少なく、比較的安定した立地で有利であると考えられる。これまでに、亜高山性針葉樹の個体群維持機構などに関する研究の大部分は安定した斜面域や尾根などで行われており、水辺林の様な、地表攪乱が多く発生する立地において研究された

例はあまり見られない。

第2章において、亜高山帯溪畔林の組成と微地形との関係性を調査し、その特性を明らかにした。亜高山帯の溪畔域では、先駆種であるオオバヤナギ・ヤハズハンノキが優占種とする水辺林が形成されているが、そのような溪畔域にも亜高山性針葉樹が優占林を形成していることが明らかになった。これは、亜高山性針葉樹が安定した斜面や尾根だけでなく、地表攪乱の多い溪畔域でも同様に生育している可能性が考えられる、しかし、これまで溪畔域に生育する亜高山性針葉樹の個体群構造や成長量などに関する研究は行われてなく、亜高山帯の溪畔域が遷移後期種の亜高山性針葉樹にとってどのようなハビタットなのかについてはよくわかっていない。溪畔域が亜高山性針葉樹にとってどのようなハビタットなのかを明らかにすることは、亜高山性針葉樹の分布と地形や攪乱との関係を明らかにする上でも重要な基礎情報となる。

本章では亜高山帯における溪畔林の森林発達に着目し、斜面域に成立する群落と溪畔域に成立する群落、またそれぞれの発達段階の異なる群落における群落構造と主要な樹種の成長速度調べ、両者の森林発達についての違いを検証した。そして、斜面域と溪畔域における溪畔林の成立する立地環境の違いを明らかにし、先駆種との初期侵入過程や成長の比較により、亜高山帯の溪畔域における遷移メカニズムを解明した。

3-2. 調査地と調査方法

現地調査は、2014年7月～9月にかけて野呂川上流域から左俣沢、右俣沢にかけて行った(Figure 6)。流域を踏査しながら、10m×10mのプロットを斜面域、溪畔域の森林達状態の異なる場所それぞれに計51ヶ所設置した。斜面域のプロットは流路からの比高が少なくとも15m以上で洪水や斜面崩壊などの地表攪乱の影響が見られない場所に設置した。溪畔域のプロットは、流路からの比高が5m以内で洪水などにより砂礫が堆積した地形上に設置した。そしてプロット内に出現したDBH 5cm以上の木本個体においてDBHと樹種の同定を行った。また、DBH5cm未満の木本個体については、高さ15cm以上の全ての個体数を種別にカウントした。プロット内の表層土壌及び岩石の露出度を目視で判断し記録した。プロットの位置はGPSに記録した。

各プロットのDBH5cmの木本個体が出現した全てのプロットにおいて、できるだけDBHが大きく、林冠に達している優占樹種を3～6本選定し、根元から1.3mの位置で成長錐を用いて、可能な限り中心までの年輪コアを採取した。採取した年輪コアは、できる限り速やかに研究室へ持ち帰り、年輪読み取り機を用いて0.1mm

単位で年輪幅を計測した。中心まで採取できた個体については樹齢を算出した。最も樹齢の大きかった個体をそのプロットの Stand Age とした。樹齢に関しては、成長錐を採取した高さに達するまでに要した時間は考慮していない。採取した年輪コアを用いて、溪畔域と斜面での出現数が多かった樹種(シラビソ・オオシラビソ)の成長量の比較を行う為に、年輪幅のデータを用いて、溪畔域と斜面のそれぞれにおいて直近 30 年間の絶対成長速度と相対成長速度を以下の式により求めた。

$$GR = (DBH_{2014} - DBH_{1984}) / (30 \text{ years})$$

$$RGR = (\ln(DBH_{2014}) - \ln(DBH_{1984})) / (30 \text{ years})$$

2014 年の DBH は現地調査によって実測した値、1984 年の DBH については、年輪コアによって測定された年輪幅より推定した。RGR と 2014 年の DBH の値は対数変換を行い、溪畔域と斜面域の個体とで成長速度に差が見られるかを種別に検定した。

各プロットの特徴づける情報として、各プロットにおいて、礫のサイズの計測及び個数のカウント、礫間充填物の粒度分析を行った。土壌の粒径組成を調べる為にプロットの中心において、表層のリターを除去した状態から更に深さ 20cm の地点において土壌を約 200g 採取した。

採取した土壌試料は、1 週間風乾させた後に 2mm のフルイを用いて礫を取り除いた。そして、6%の過酸化水素水溶液を用いて有機物を取り除いた後、乾燥機に入れ 105℃で 24 時間乾燥させた。その後、レーザー回折式粒度分析測定装置 (SALD-3100:島津製作所製)を使って粒度分析を行い、各プロットにおいての土壌に対する各粒径区分の体積が占める割合(シルト・粘土:0.075mm 以下、細粒砂:0.075-0.25mm、中粒砂:0.25-0.85 μ m、粗粒砂:0.85-2mm)と土壌粒径のメディアン径値(μ m)を測定した。

日本において、一部の集中豪雨を除くと、洪水攪乱を起こす要因のほとんどは台風によるものである。したがって、この地域における洪水攪乱イベントの周期を調べる為に、既存資料を用いて 1985 年以降の大規模な気象災害の履歴をまとめた。

3-3. 結果

斜面のプロットでは林冠層がほとんどシラビソ・オオシラビソ・コメツガによって構成され、ダケカンバやオガラバナが多少含まれる種構成であった(Figure 7. Table 4)。遷移初期プロットはこの流域ではほとんど見つけることができず、林齢 28 年のプロットが 1 ヶ所あるのみで、そのプロットはカラマツとダケカンバで構

成されていた。溪畔域のプロットは、オオバヤナギが優占するタイプと針葉樹が優占するタイプとに大きく分けることができ、前者は林齢が約 20～80 年、後者は約 80 年以上であった(Figure 8, Table 4)。

攪乱直後の立地では先駆種であるオオバヤナギとヤハズハンノキ、カラマツの稚樹が多く見られる一方で、遷移後期種であるシラビソ、コメツガの稚樹も多く存在していた(Figure 9)。オオシラビソの稚樹個体数は比較的遷移後期から増加傾向にあった(Figure 10)。

溪畔域と斜面域において、シラビソの成長速度には明確な差が存在した(Figure 11)。しかし、オオシラビソでは有意な差が見られなかった。シラビソは、年であった(Figure 12)。また、両者にはサイズに依存した成長の変化は見られず、周囲の環境の変化に合わせて成長速度を変化させていた。

1896 年以降の気象災害の起こった時期と林齢の頻度分布を照らし合わせた結果、両者はおおよそ対応していた。大規模台風が観測された 1982 年・1983 年に対応して林齢 30 年付近、1935 年・1945 年・1947 年・1959 年・1966 年に対応して、林齢 50～70 年付近、1896 年・1898 年・1907 年・1910 年に対応して、林齢 100～110 年付近の林齢の立地が欠如しているのが確認できた(Figure 13, Table. 5)。

斜面と溪畔域では土壌の質が全く異なる結果となった。溪畔域では粒径が粗く、斜面域では細くなる傾向が見られた(Figure 14)。

3-4. 考察

3-4-1. 亜高山帯の溪畔林の遷移動態

一般的に、水辺林は立地の安定化によって陸域の植生へと遷移する(Decamps et al. 1988)。それは、攪乱後の時間経過とともに立地の比高の上昇、土性の変化、リター層の発達など、それら立地環境に変化が生じ、その影響により、パイオニアステージ、中間遷移ステージ、周辺の植生と類似した極相ステージの順に遷移が進んでいくことが明らかにされている(Viereck et al. 1993, Pelet et al. 2006)。これら各々のステージに達するまでのおおよその時間は5-10年でヤナギ・ハンノキ属、20-40年でハンノキ・ハコヤナギ属、80-100年でハコヤナギ属にトウヒ属の低木が目立つようになり、125-175年でトウヒ-ハコヤナギ属の混交林となり、それ以上はトウヒ属純林となることが明らかにされている(Viereck et al. 1993)。別の場所で行われた研究では、50年程度でパイオニアステージのヤナギ属の群落、100-150年でハコヤナギ属、ニレ属、サクラ属などで構成された中間遷移群落が形成され、それ以降はナラ属、トネリコ属などの土地的極相群落へと遷移する(Carbiener and Schnitzler 1990)。

このように、亜高帯と気候が類似した亜寒帯から冷温帯にかけて分布する水辺林では、ヤナギ・ハンノキ属などの遷移初期群落からトネリコ属やハコヤナギ属の中間種を経て最終的には針葉樹などの遷移後期種やナラ属やトネリコ属の土地的極相へ遷移が進行することが知られている(Johnson et al. 1976, Decamps et al. 1988, Carbiener and Schnitzler 1990, Viereck et al. 1993, Pelet et al. 2006, Nakamura et al. 2007)。

しかし、本研究の結果、シラビソの様な極相ステージに相当する樹種が、遷移初期の段階から、ヤナギ属やハンノキ属の樹種と同時に共存していた(Figure 9)。林冠の閉鎖したパイオニア種の林分の下層は既に次の遷移段階の稚樹・幼木があるとの報告はあるが(Viereck et al. 1993)、攪乱直後の裸地の状態から侵入・定着しているとの報告例は今の所見られない。さらに、本地域は、中間遷移群落を形成するとされる、ハコヤナギ属のドロノキの分布が非常に少なく、一部のプロットで見られる程度であった(Figure 8, Table 4)。北海道の水辺林において、遷移初期種、中間種の寿命は攪乱頻度と対応することが報告されている(Nakamura et al. 2007)。この地域の主な大規模攪乱要因は主に台風によるものであり、その周期は過去のデータから、30年程度であることが分かった(Table 5)。ドロノキの寿命は比較的長く、繁殖開始齢も50年程度であるとの報告がある(Nakamura et al. 2007)。さらに、先駆種の分布は主流路の河道付近や中州に多く、それ以外では中間種、後期種が優占する(Carbiener and Schnitzler 1990)。しかし、本流域では、上流方向からの洪

水の影響がおそらく強い為に、溪畔域は単層氾濫原(Kondo and Sakai, in press)の様な地形になってしまう為に、中間遷移種が優占できるような立地が少ないことも考えられる。よって、ドロノキが本地域でほとんど分布できない理由としては、この地域の攪乱体制の影響による可能性が高く、そもそものドロノキの生育に適した立地が少ないことや、林分を破壊するような大規模な洪水攪乱がドロノキの定着から繁殖開始までの時間よりも短く、後継樹を残していくことが困難である可能性が考えられた。このような理由から、中間遷移種のステージの欠如が起り、パイオニア群落のステージから、ダイレクトに極相ステージへと遷移する傾向があるのではないかと考えられた。

3-4-2. 溪畔域におけるシラビソの成長促進

この地域の極相種の代表であるシラビソは亜高山針葉樹の中でも際立って旺盛な成長をする種であることが知られている(杉田ほか 2008)。また、シラビソの成長は他の亜高山針葉樹に比べて周辺環境の変化に敏感であり、周辺で林冠ギャップなどの攪乱が発生すると著しく成長速度が変化するとしている(Kimura et al. 1986)。溪畔域では、攪乱が比較的高頻度で発生する可能性があることや、開放的な流路に隣接している為に光環境が良いと考えられる為にシラビソの成長をより促進させる可能性がある。さらには、遷移初期種による遷移後期種の保護・促進効果の可能性もある。ヤナギ属やハンノキ属は窒素固定などの種特性を持っており、攪乱直後の貧栄養な裸地において、植生回復に貢献していることが知られている(Endo et al. 2008, Clark and Clair 2011)。つまり、斜面上や尾根上のヤナギ属・ハンノキ属がほとんど見られない立地よりも、溪畔域の方が植物の成長は有利になる可能性がある。

また、シラビソは乾燥耐性が弱い為に裸地では定着できないとされている(Yura 1988, 1989)。しかし、それは斜面や尾根の様な場所でのことを想定している為に、今回の溪畔域の様な湿潤環境な場所では、当てはまらない可能性がある。よって、溪畔域においては乾燥耐性が比較的弱いとされるシラビソの実生や稚樹でも湿潤環境が保たれることにより、攪乱直後の裸地で定着・成長を可能にしているのではないかと考えられた。実際、土壤環境については、斜面と溪畔域では土壤の質が全く異なる結果となり、溪畔域では粒径が粗く、斜面域では細くなる傾向が見られた(Figure 14)。粒径の粗い土壤はより乾燥しやすく、養分も低い傾向にあると考えられる。それにもかかわらず溪畔域で定着し、速い成長を見せていたことから、以上の様な理由は十分考えられる。

このように地表攪乱の多いはずの溪畔域はシラビソにとって成長を低下させる

不敵な環境ではなく、むしろ成長を促進させる環境である可能性があると結論付けた。したがってこれらの事より、亜高山帯の溪畔域では地表攪乱によって形成された裸地から極相状態に至る為に要する時間が斜面域に比べ短縮されると考えられる。さらに、攪乱頻度などの理由により、そもそもの構成種数も少ないことから、オオバヤナギ優占段階と針葉樹優占段階の 2 パターンしか目立たなくなることも拍車をかけ、結果的に亜高山帯の溪畔域はオオバヤナギ林か斜面植生と同様な針葉樹林となり、流域レベルで見ると貧相になってしまうと考えられる。

3-5. 参考文献

- Carbiener R. & Schnitzler A. 1990. Evolution of major pattern models and processes of alluvial forest of the Rhine in the rift valley (France/Germany). *Plant Ecology* 88: 115-129.
- Clark A. L. and Clair S. B. S. 2011. Mycorrhizas and secondary succession in aspen-conifer forests: Light limitation differentially affects a dominant early and late successional species. *Forest Ecology and Management* 262, 203-207.
- Decamps H., Fortune M., Gazelle F. and Pautou G. 1988. Historical influence of man on the riparian dynamics of a fluvial landscape. *Landscape Ecology* 1: 163-173.
- Endo, M., Tanaka, A. Nakano, T., Yasuda, T. and Yamamura, Y. 2008. Nurse-plant effects of a dwarf shrub on the establishment of tree seedling in a volcanic desert on Mt. Fuji, Central Japan. *Arctic, Antarctic and Alpine Research*, 40: 335-342.
- Gansert, D. 2004. Treelines of the Japanese Alps – altitudinal distribution and species composition under contrasting winter climates. *Flora* 199: 143-156.
- Johnson W. C., Burgess R. L. and Keammerer W. R. 1976. Forest overstory vegetation and environment on the Missouri river flood plain in north Dakota. *Ecological Monographs* 46: 59-84.
- Kimura M, Kimura W, Honma S, Hasuno T, Sasaki T. 1986. Analysis of development of a subalpine *Abies* stand based on the growth processes of individual trees. *Ecological Research* 1:229-248.
- Mori A, Takeda H. 2004. Effects of mixedwood canopies on conifer advance regeneration in a subalpine old-growth forest in central Japan. *Ecoscience* 11:36-44.

- Nakamura F, Shin N, Inahara S. 2007. Shifting mosaic in maintaining diversity of floodplain tree species in the northern temperate zone of Japan. *Forest Ecology and Management* 241:28–38.
- Pelt R.V., O'Keefe T. C., Latterell J. J., and Naiman R. J. 2006. Riparian forest stand development along the Queets River in Olympic National Park, Washington. *Ecological Monographs* 76-2: 277–298.
- Swanson F.J., Gregory S.V., Sedell J. R. and Campbell A. G. 1998. Flood disturbance in a forested mountain landscape. *BioScience* 48: 681-689.
- Viereck, L.A., Dyrness C.T., Foote M.J. 1993. An overview of the vegetation and soils of the floodplain ecosystems of the Tanana River, interior Alaska. *Canadian Journal of Forest Research*, 23: 889-898.
- White P.S. 1979. Pattern, process, and natural disturbance in vegetation. *The Botanical Review* 45: 229-299.
- Yura H. 1988. Comparative ecophysiology of *Larix kaempferi* (Lamb.) Carr. and *Abies veitchii* Lindl. 1. Seedling establishment on bare ground on Mt. Fuji. *Ecological Research* 3: 67-73.
- Yura H. 1989. Comparative ecophysiology of *Larix kaempferi* (Lamb.) Carr. and *Abies veitchii* Lindl. II. Mechanisms of higher drought resistance of seedlings of *L. kaempferi* as compared with *A. veitchii*. *Ecological Research* 4: 351-360.
- 逢沢峰昭, 梶幹男. 2003. 中部日本における亜高山性針葉樹の分布様式. 東京大学農学部演習林報告 110: 27-70.
- 岡秀一. 1983. 縞枯れ現象の分布に関する再検討. *地学雑誌* 92: 1-12.
- 甲山隆司. 1984. 亜高山帯シラビソ、オオシラビソ林の更新. *遺伝* 38-4: 67-72.
- 杉田久志・岩本宏二郎・森澤 猛・齋藤智之・壁谷大介・岡本 透・酒井寿夫. 2008. 御嶽山における密なチマキザサ林床をもつ亜高山帯針葉樹林の構造と動態. *森林総合研究所研究報告* 7: 81-89.
- 谷本丈夫, 劉岩, 里道 知佳, 大久保 達弘, 二瓶 幸志. 1996. 奥日光・足尾・赤城山地における森林衰退と立地環境(講演会特集関東北部山地における森林の衰退現象). *森林立地* 38: 1-12.
- 中静透. 2004. 森のスケッチ. 東海大学出版会. 東京.

第 3 章 图表

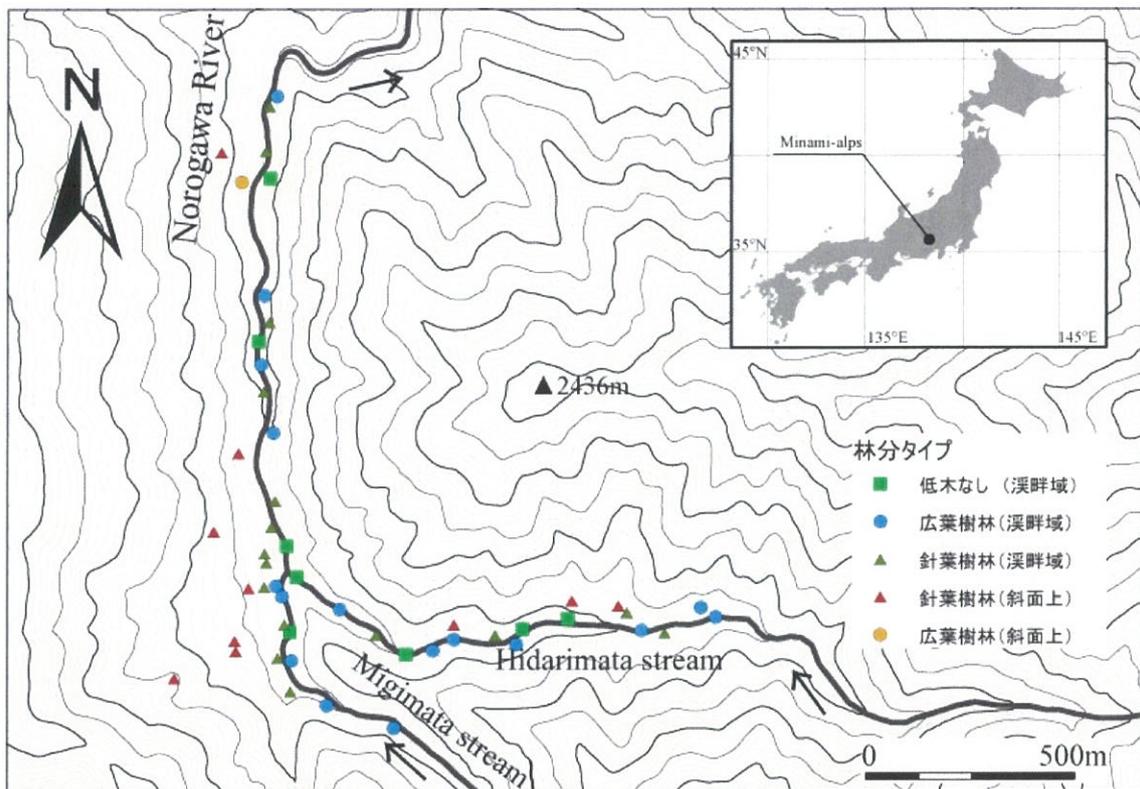


Figure 6. 調査地とプロットの位置図

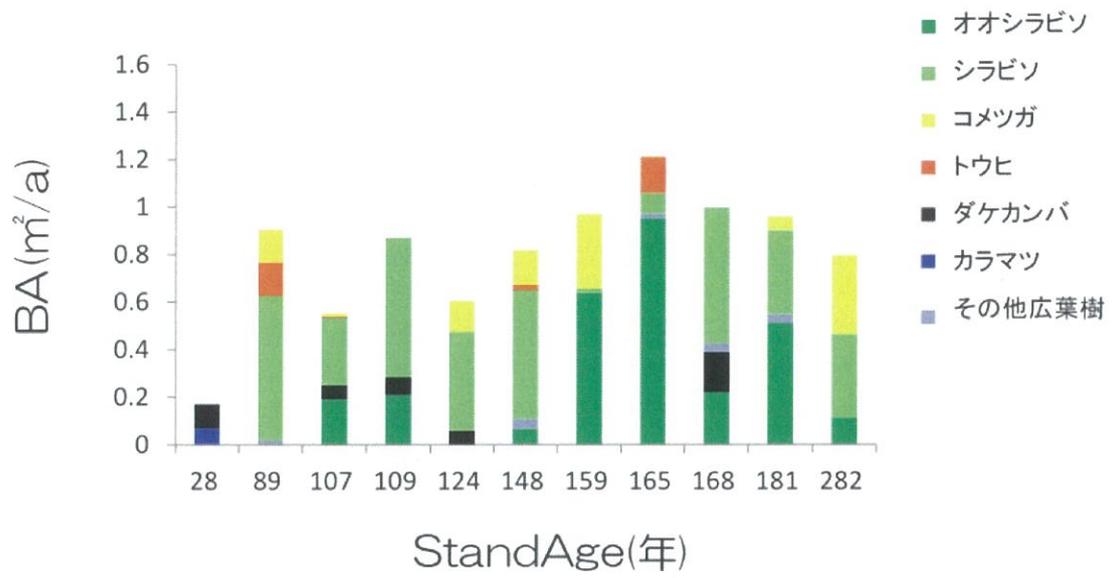


Figure 7. 斜面域の各プロットにおける林齢と BA の関係

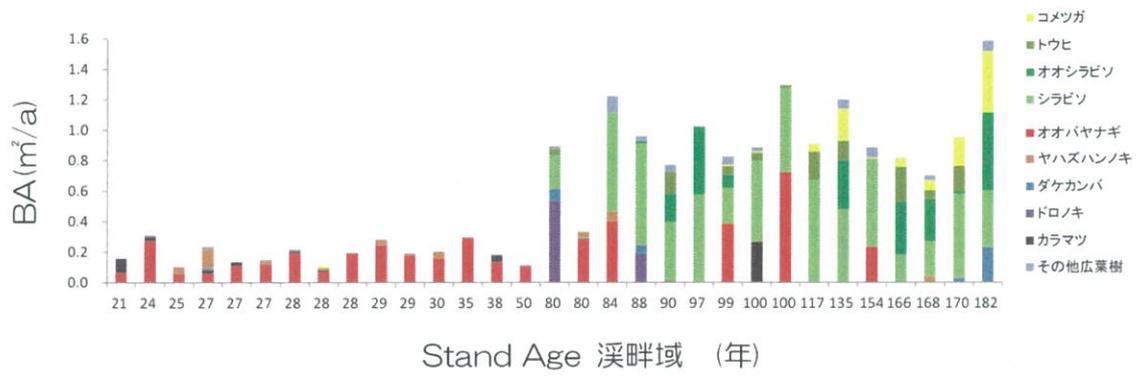


Figure 8. 溪畔域の各プロットにおける林齢と BA の関係

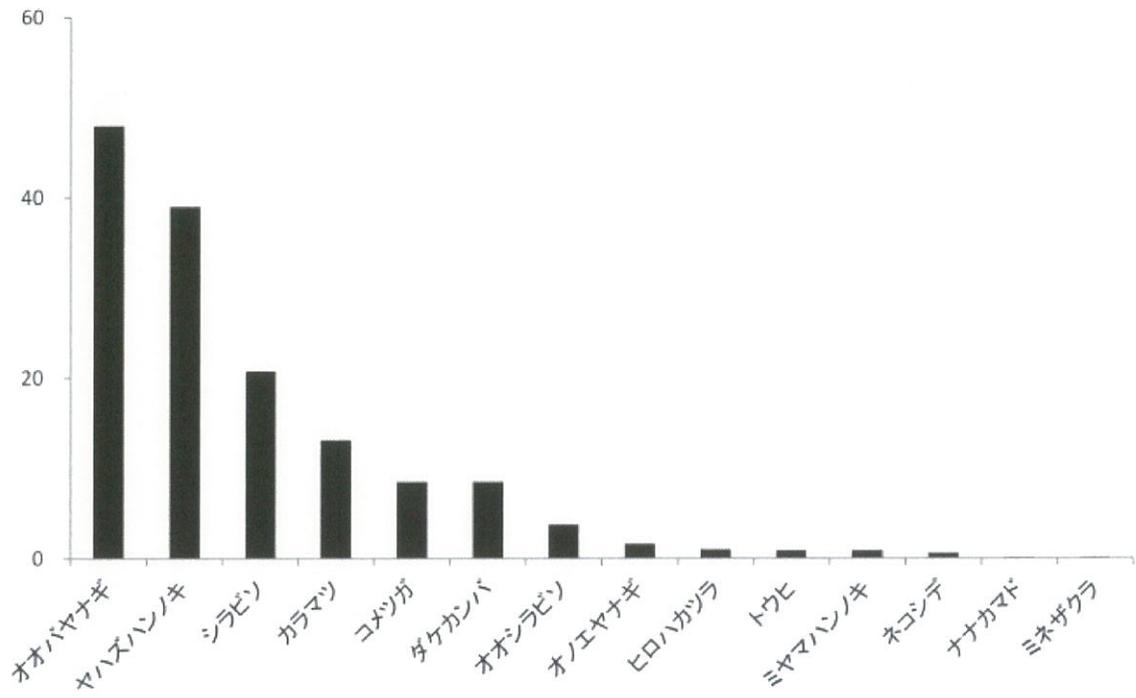


Figure 9. 遷移初期プロットに出現した稚樹・幼木の個体数

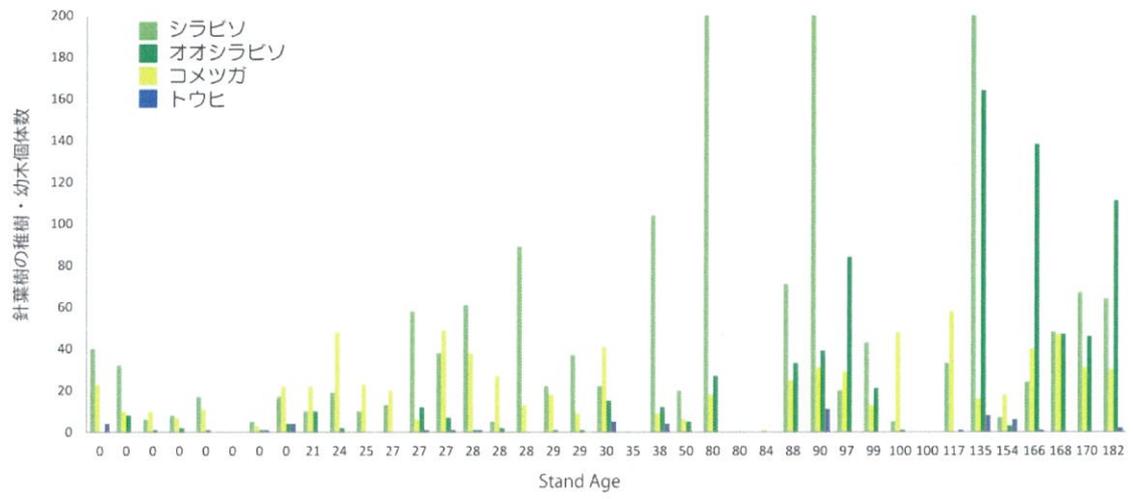


Figure 10. 林齢ごとの針葉樹4種の出現個体数

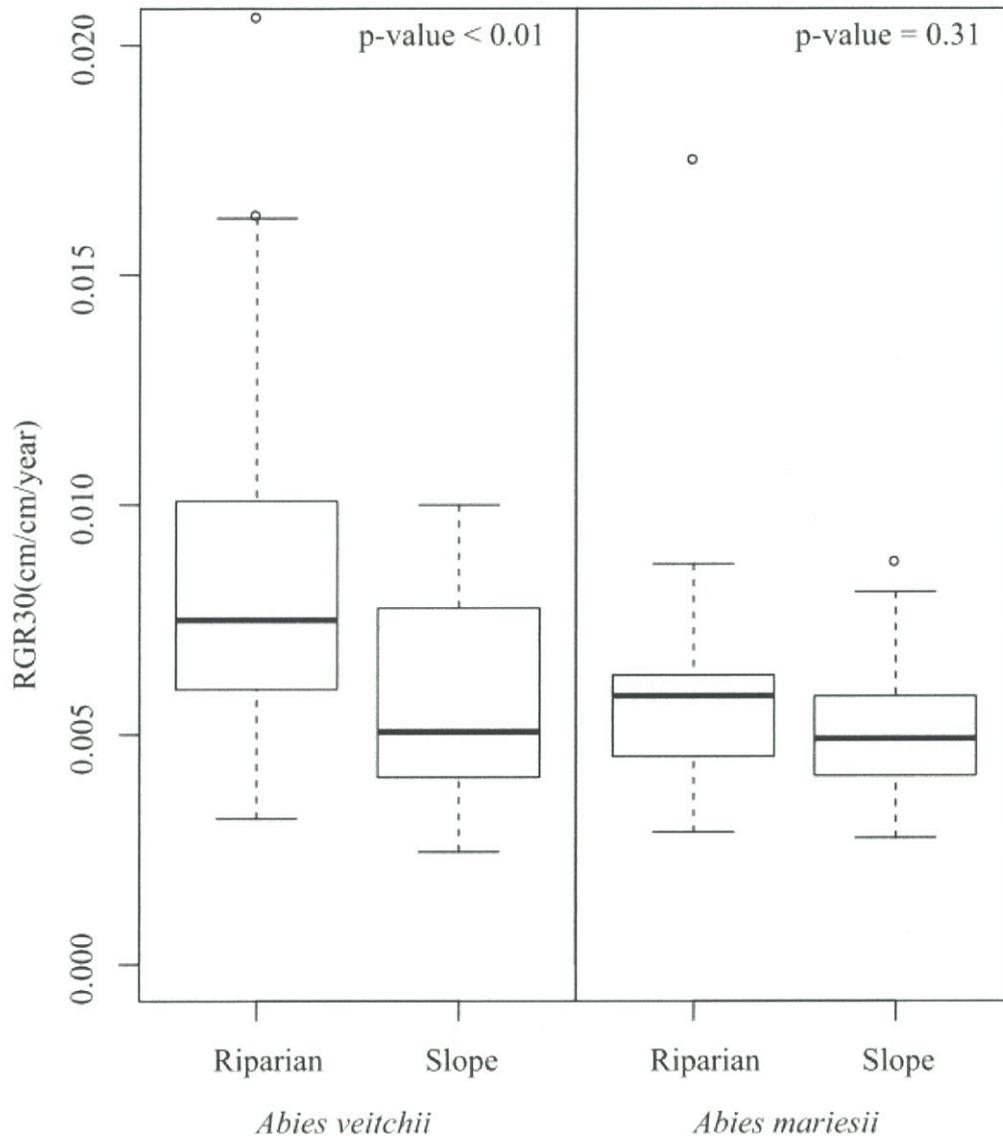


Figure 11. シラビソとオオシラビソの
 溪畔域と斜面域における最近 30 年間の相対成長速度(RGR)の比較

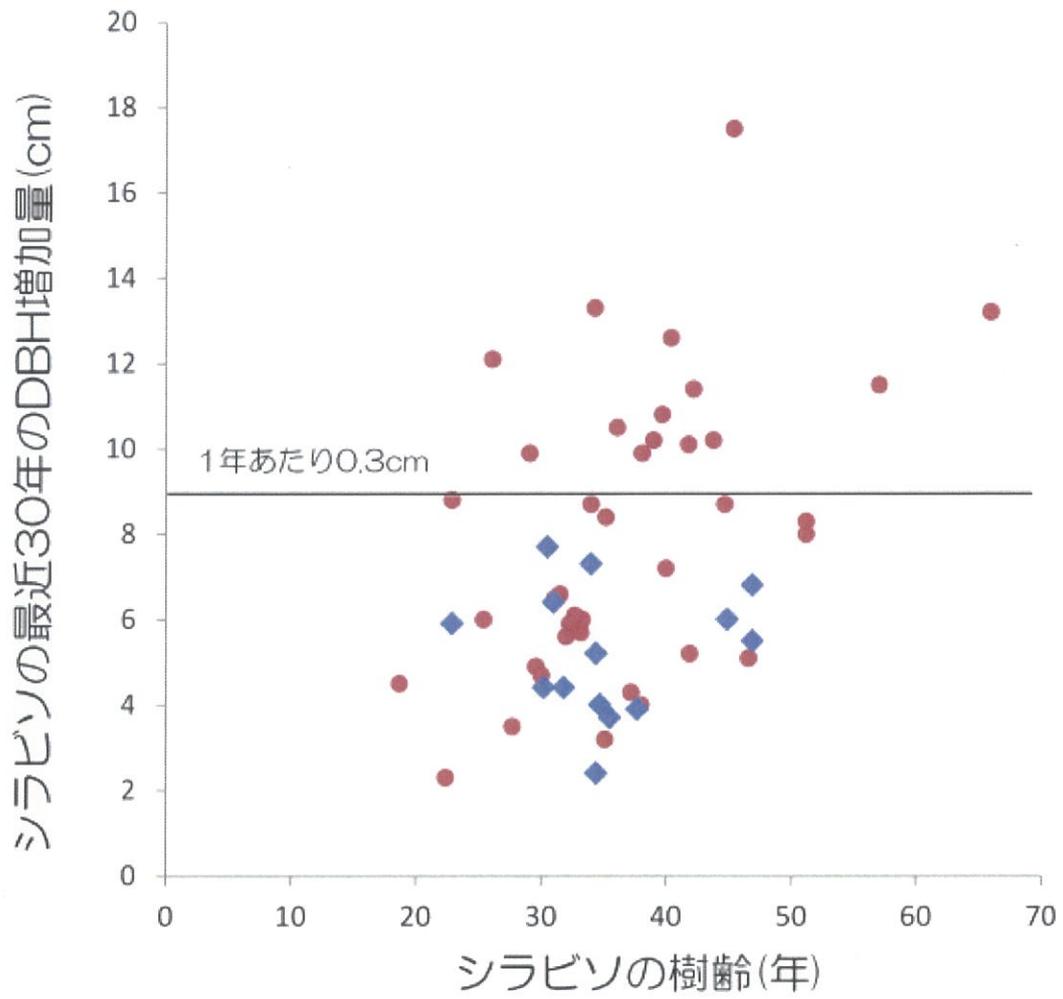


Figure 12. シラビソの樹齢(X)と最近 30 年間の DBH 増加量(Y)の関係
 赤：溪畔域 青：斜面域 を示す。

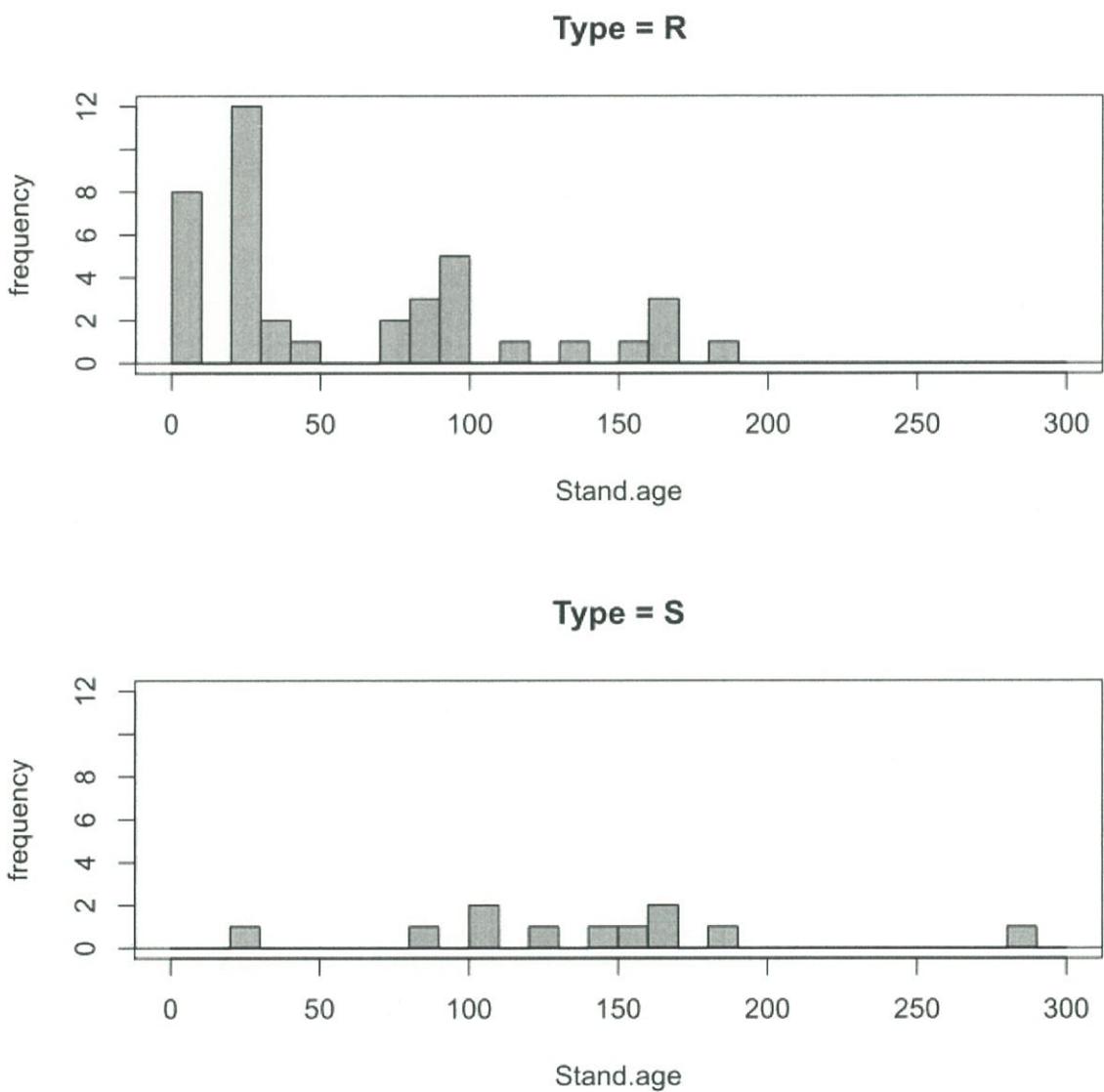


Figure 13. 溪畔域(R)と斜面域(S) のプロットにおける林齢の頻度分布

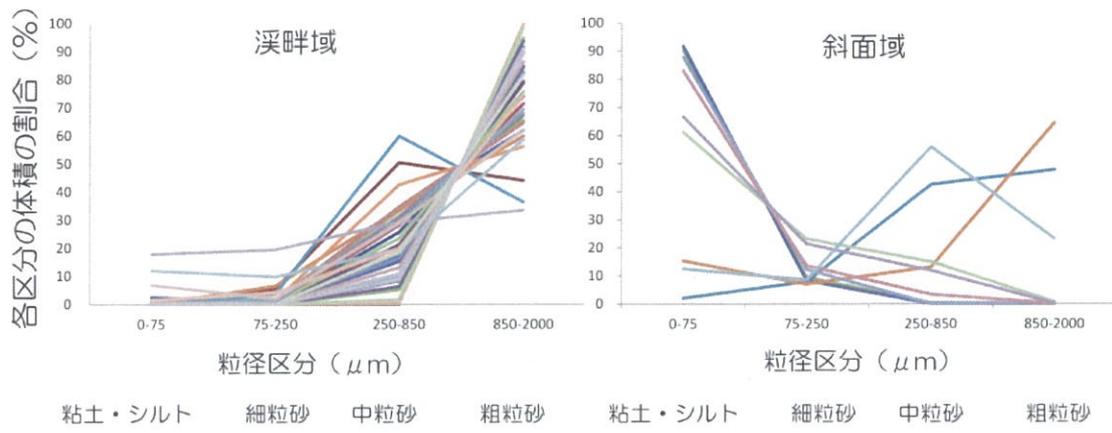


Figure 14. 溪畔域と斜面域における土壌の粒径区分
ラインが各プロットの粒径組成を示す。

Table 4. 各プロットの林齢と胸高断面積比 (RBA)

Riparian Stand	PlotID	Type	オオハヤナギ	ヤハズハンノキ	カラマツ	トノキ	ダケカンバ	ヒロハカツラ	オオシラビソ	シラビソ	トウヒ	コメツガ	ナナカマド	ミネザクラ	オガラバナ	ネコシデ	
21	216	RA	0.42		0.38												1.00
24	204	RA	0.89		0.08												1.00
25	207	RA	0.55	0.45		0.02											1.00
27	203	RA	0.26	0.52	0.09		0.07										1.00
27	211	RA	0.81		0.19												1.00
27	213	RA	0.78	0.14	0.01				0.03								1.00
28	205	RA	0.89	0.03	0.04		0.03			0.01							1.00
28	208	RA	0.71	0.10	0.07						0.12						1.00
28	209	RA	0.97	0.03													1.00
29	202	RA	0.87	0.12		0.01											1.00
29	212	RA	0.93	0.07													1.00
30	201	RA	0.80	0.20													1.00
35	215	RA	1.00														1.00
38	214	RA	0.75		0.25												1.00
50	210	RA	1.00														1.00
80	206	RA	0.86	0.11		0.03											1.00
80	12	RL				0.60	0.08	0.02		0.25	0.05						1.00
84	11	RL	0.33	0.05					0.02	0.53			0.09				1.00
88	3	RL				0.20	0.06		0.02	0.69			0.03				1.00
90	9	RL		0.01					0.24	0.50	0.19		0.02	0.03			1.00
97	10	RL							0.43	0.56			0.03				1.00
99	1	RL	0.24		0.21	0.09			0.04	0.32	0.03	0.00	0.04	0.03			1.00
99	8	RL	0.47						0.11	0.28	0.07		0.01		0.06		1.00
100	6	RL			0.30				0.01	0.60	0.05	0.01	0.02				1.00
100	16	RL	0.56					0.03		0.43	0.02						1.00
117	15	RL								0.74	0.21	0.05					1.00
135	2	RL							0.40	0.40	0.11	0.17	0.00			0.05	1.00
154	5	RL	0.26						0.27	0.64	0.01	0.01		0.02		0.05	1.00
166	14	RL							0.42	0.22	0.28	0.08					1.00
168	4	RL		0.06					0.40	0.33	0.08	0.10	0.04				1.00
170	7	RL					0.03		0.02	0.58	0.17	0.20					1.00
182	13	RL					0.15		0.32	0.23	0.26	0.02	0.02				1.00
Slope Stand																	
28	401	SA			0.39		0.59								0.02		1.00
89	105	SL								0.79	0.18				0.02		1.00
107	109	SL					0.09		0.28	0.41	0.21	0.02					1.00
109	110	SL					0.08		0.24	0.67	0.01						1.00
124	106	SL					0.10			0.69							1.00
148	108	SL							0.08	0.68		0.21				0.05	1.00
159	104	SL							0.64	0.02	0.02	0.32					1.00
165	103	SL							0.89	0.08	0.00						1.00
168	102	SL					0.15		0.19	0.50	0.13		0.03		0.02		1.00
181	101	SL							0.53	0.37	0.06	0.04					1.00
282	107	SL							0.14	0.44	0.42						1.00

Table 5

甲府気象台創立以降(1895年)に山梨県地域で発生した主な気象災害

西暦	主因	総雨量(甲府気象台)	備考	BP(年)
1983	台風5号・6号	306mm		31
1982	台風10号	143mm	南部地域637mm	32
1982	台風18号	290mm	南部地域601mm	32
1966	台風26号	179mm	身延地域で367mm	48
1959	台風7号	194mm		55
1959	台風15号	82mm	早川地域で439mm	55
1947	台風	310mm		67
1945	台風	308mm		69
1935	台風	419mm		79
1910	台風	583mm		104
1907	台風	327mm		107
1989	台風	310mm		116
1896	台風	394mm		118

山梨県(1986)を編集

第 4 章 地質構造に規定される谷床地形と樹木分布パターン：南アルプス亜高山帯 2 次谷での事例

4-1. はじめに

日本において、ヤナギ、ハンノキ属樹種は河川植生を形成する主要な要素となっている。それらの分布に関する研究は、北海道や東日本の主要な河川において、主にヤナギを対象として行われており、河川勾配や河川堆積物に良く対応することが知られている(Ishikawa1983, 新山 1987, 新山 1995 など)。また、河床勾配は河畔植生の縦断方向での分布を決める上で重要であるとされている。

河川地形においては、主に断層などの地質構造に大きく影響を受けながら、上流から下流に至るまで勾配の変化に応じて地形や土壌の特徴、冠水条件などが変化し、それに応じた植生が分布する(Sorriso and Sylvester 1993)。河床勾配の変化の要因は、河床の岩質や堆積状況によることが多い(池田 1970, 小玉 1994)。また、流域の地質により堆積物の質が変化することによってヤナギの分布は規定される(Schnitzler et al. 1992)。

このように、地質・河川勾配・植生分布は密接に関係していると考えられる。しかし、それらを総合的に扱った研究例はほとんどない。本研究では南アルプスの亜高山帯に位置する河川の源流域において、河川縦断方向での地質構造と河床地形の関係を明らかにし、谷底面に優占する樹木の分布にどのように関係しているのかを検証する。

4-2. 調査地

山梨県南アルプス市に位置する北岳(標高 3193m)の西部に位置する野呂川の源流域を調査地とした(Figure 15)。調査区間は両俣から左俣大滝までの 1.8km の区間(標高 2020~2230m)である (Figure 15)。

この周囲の地質は中生代の白根層群であり、大部分は粘板岩や砂岩などの堆積岩で、局所的にチャートや凝灰岩などの岩石も見られる(山梨県地質図編纂委員会 1970)。この周辺の地質は、緑色岩、チャート、メランジュからなる白根層群で形成され、南アルプスの中でも地形は特に険しい。

周辺に見られる人工物は、両俣小屋と調査地から 2km 程度下流に位置する砂防堰堤が存在するだけで、調査範囲内の植生はほぼ原生状態のままである。周辺植生は、シラビソ等の亜高山性針葉樹が優占し、河川沿いには、オオバヤナギ、ヤハズハンノキ、ダケカンバなどのパイオニア種が分布している。

4-3. 調査方法

調査は、2011年8月に野呂川の上流部、左俣沢流域(両俣出合～左俣大滝：約1600m)において行った。その区間で詳細な河床勾配を計測するためにレーザー測量機器と電子コンパス(Impulse200 and Mapstar, Laser technology Inc)を用いて、10～20m程度の間隔で河川の縦断測量を行った。同時に測量起点から測点までの河床部において優占する先駆性の落葉広葉樹(ヤナギ科、カバノキ科)樹種を記録した(Figure 16)。河床部はおおよそで傾斜30度未満の谷底面とした。

立地環境を把握するために、各測量区間の周辺斜面域においての崩壊跡の有無、河床において基盤岩が露出している場所では、その岩石の種類を記録した。堆積物などで露岩が見られない場所での地質の把握には、地質調査総合センター発行の5万分の1地質図幅「市野瀬」を参考にした。

河床幅については、現地で得られた測量データを用いて調査区間を20mのセグメントに加工し、その中心において、5m×5mのDEMを用いて、流行ベクトルに対して直角に河床幅を計測した。DEM上での河床の範囲は、流路から周辺斜面に向かって傾斜度30度未満の範囲とした。

各セグメントにおける河床勾配と河床幅との関係をスピアマンの順位相関係数の無相関検定を用いて検定した。また、各セグメントにおける地質と河床勾配、河床幅に差があるかどうかについて、Steel-Dwass法の多重比較を用いて検定した。そして、各セグメントにおける出現種の在不在と河床勾配、河床幅との関係について、GLMを用いて解析した。

空間的自己相関を考慮する為に、各セグメントの在不在に対する在不在の最近傍までの距離を算出した。AICによる変数選択を行い、各樹種の出現と河床勾配、河床幅、最近傍距離の影響度を推定した。

4-4. 結果

4-4-1. 地質と河床地形について

調査範囲内では、チャート、スレート、酸性凝灰岩の3つの異なる地質が交互に繰り返し見られる地質構造が確認された。特に、下流側ではスレートの割合が高く、上流側ではチャートの割合が高かった(Figure 17)。

河床勾配と河川幅において弱い負の相関が見られた(Figure 18)。地質と河川幅の関係では、酸性凝灰岩とチャート、スレートとチャートとの間に有意な河床幅

の差がみられ、何れもチャートの見られるセグメントで狭かった(Figure 19)。地質と河床勾配の関係では、酸性凝灰岩とスレート、チャートとスレートの間で河床勾配に差がみられ、何れもスレートの見られるセグメントで河床勾配が緩くなっていた(Figure 20)。

地質別にみた斜面崩壊の多さでは、酸性凝灰岩とスレートの見られるセグメントで比較的多く発生しており、特に酸性凝灰岩の見られるセグメントでは必ず斜面崩壊が発生していた(Table 6)。一方で、チャートの見られるセグメントではほとんど斜面崩壊は見られなかった(Table 6)。

4-4-1. 樹木の分布について

溪畔域における主要樹種（オオバヤナギ、オノエヤナギ、ヤハズハンノキ、ミヤマハンノキ、ダケカンバ）の出現傾向と河川幅、河床勾配の関係について GLM を用いて AIC による変数選択を行った。その結果、各樹種についてそれら変数の選択に特徴があった。

オオバヤナギ、オノエヤナギは河床勾配が負の係数で選択された。特にオオバヤナギは河床幅に対して正の相関があり、河床勾配が緩く、河床幅が広い場所に出現する傾向があった(Table 7)。また、両者は調査範囲の中では、上流側にはほとんど出現が見られなかった(Figure 17)。

ヤハズハンノキは河床勾配、河床幅ともにベストモデルには選択されず、ベストモデルには近傍距離変数のみが選択された。しかし、その変数の有意性は低かった。ダケカンバは河床幅が正の係数で選択され、河床幅が広くなる場所に出現する傾向にあった(Table 7)。

ミヤマハンノキは、全ての変数が Best モデルに選択されたが、変数の有意性は近傍距離のみであったことから、河床幅、河床勾配で出現傾向を説明することができなかった(Table 7)。

4-5. 考察

地質の河床勾配への影響として、地質の境界において河床勾配が変化する傾向があった。これは、チャートが他の岩石に比べて硬く、侵食されにくい性質が関係していると考えられた。特に、チャートで構成された場所から下流側のスレートにかけての地質の境界で、河床勾配が急になった。同時に、河川幅も狭く、河床に基盤岩が露出している所が多かった。そのような場所では、ミヤマハンノキ、ヤハズハンノキが優占する傾向にあった。

一方で、その地質の境界から上流側では河床勾配が緩くなった(Figure 17)。河床に基盤岩が露出していることは少なく、多くが土砂堆積地となっていた。これは、チャートがダム役割を果たし、上流からの土砂を堰き止め、堆積地となりやすいからであると考えられた。そのような場所では、オオバヤナギやオノエヤナギが優占していた。

ヤハズハンノキとオノエヤナギは、全域には分布せず、それぞれ特定一定箇所より上流では分布しなかった。これは河床幅や標高的な分布上限が考えられた。特に、オノエヤナギに関しては、河床幅の広い下流のみの分布が顕著であった。

ダケカンバに関して、全体的に河床幅が広がるほど分布しやすい傾向がみられたが、河床勾配は有意ではなかった(Table 7)。ダケカンバは様々な環境ストレスに柔軟に対応できる種であり(石田ほか 2014)、多数の萌芽幹を発生させる機能があることが知られている(沖津 1991, 1992)。また、それが個体群維持に大きく関わっており(沖津 1991, 1992)、亜高山帯において様々な攪乱が発生しやすい立地ではダケカンバが成立しやすい(Ohsawa 1984)。以上の事から、河床におけるダケカンバの分布には、洪水などによって流路変動などの地表攪乱が起こりやすい比較的広い立地が重要であることが考えられた。

このように地質と河川環境と河川地形の関係は、密接であり、植生分布を考える上で重要であると示唆された。特に、地質の境界地点に見られる河床勾配の変換点が複雑な河川環境を生み出し、それぞれに対応した植生が分布していたことから、河川縦断方向では河床勾配が樹木分布パターンを規定する重要な要因となり、それは河床面の地質の性質を反映したものであると考えられた(Figure 21)。

4-6. 参考文献

- Ohsawa, M. 1984. Differentiation of vegetation zones and species strategies in the subalpine region of Mt. Fuji. *Vegetatio* 57: 15-52.
- Schnitzler A. Carbiencr R. Tremolieres M. 1992. Ecological segregation between closely related species in the flooded forest of the upper Rhine plain. *New Phytol* 121: 293-301.
- Sorriso V. M. Sylvester A. G. 1993. The relationship between geology and landforms along a coastal mountain front, northern Calabria, Italy. *Earth Surface Processes and Landforms* 18:257-273
- 沖津進. 1991. 本州中部山岳森林限界付近のダケカンバ萌芽株. 千葉大学園芸学部学術報告 44: 141-146.
- 沖津進. 1992. 本州中部山岳森林限界付近に分布するダケカンバ林の更新. 千葉大学園芸学部学術報告 45: 1-6.
- 山梨県地質図編纂委員会. 1970. 山梨県地質誌 10 万分の 1 図幅山梨県地質図および同説明書. 山梨県.
- 小玉芳敬. 1994. 渡良瀬川下流における河床勾配の急変と河床表面砂礫の堆積状況. *地理学評論* 67-5: 311-324.
- 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. *日本生態学会誌* 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. *日本生態学会誌* 39: 173-182
- 新山馨. 1995. ヤナギ科植物の生活史特性と河川環境. *日本生態学会誌* 45: 301-306.
- 石川愼吾. 1983. 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*, 31: 95-104
- 石田祐子・武生雅明・中村幸人. 2014. 南アルプス北岳におけるダケカンバ林の種組成と分布パターン. *植生学会誌* 31: 129-142.
- 池田宏. 1970. 三重県, 朝明川・三滝川・内部川の河床縦断形について. *地理学評論* 43-3: 148-159.

第 4 章 图表

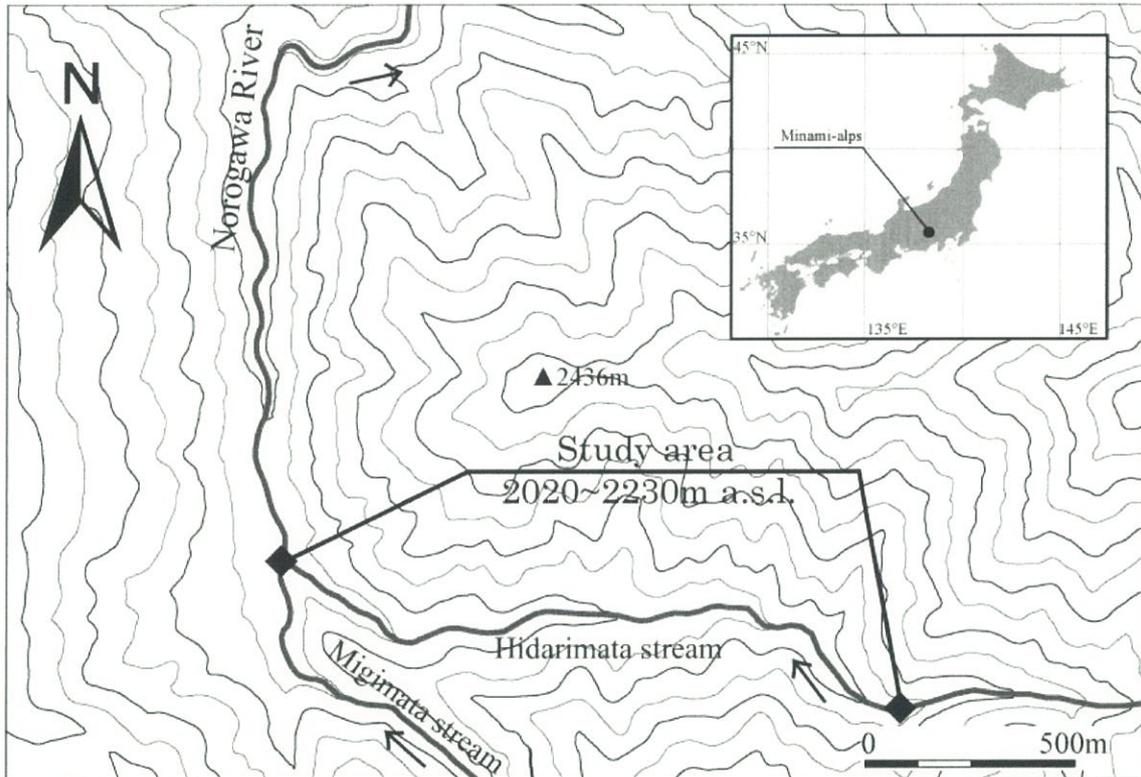


Figure 15. 調査地と調査区間

ヤナギ属
●オノエヤナギ



●オオバヤナギ



ハンノキ属
●ヤハズハンノキ



●ミヤマハンノキ



カバノキ属
●ダケカンバ



この渓流域において優占種となっている5種

Figure 16. 調査対象種

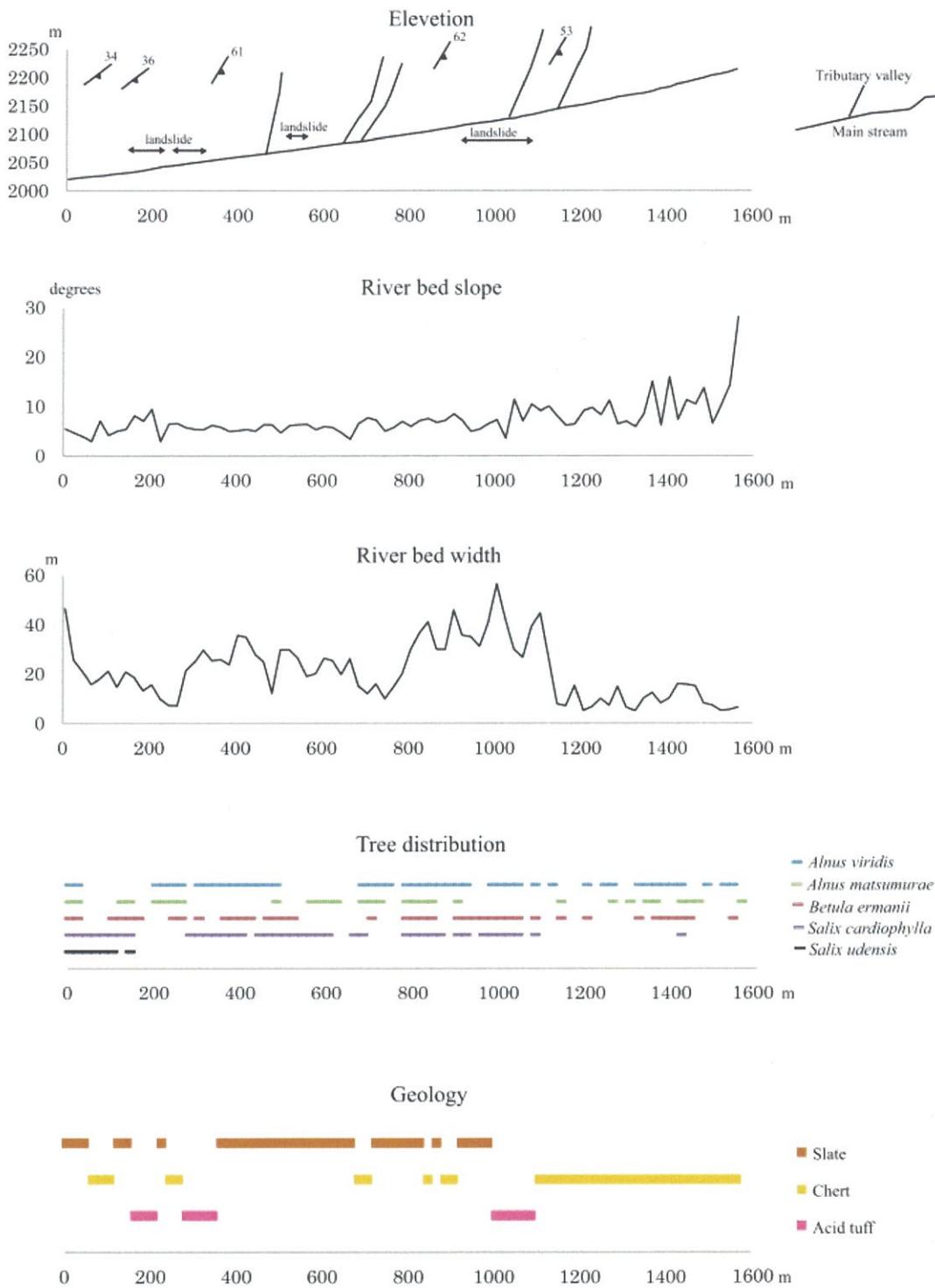


Figure 17. 調査地における河川縦断面図、河床勾配、河床幅、樹木分布、地質

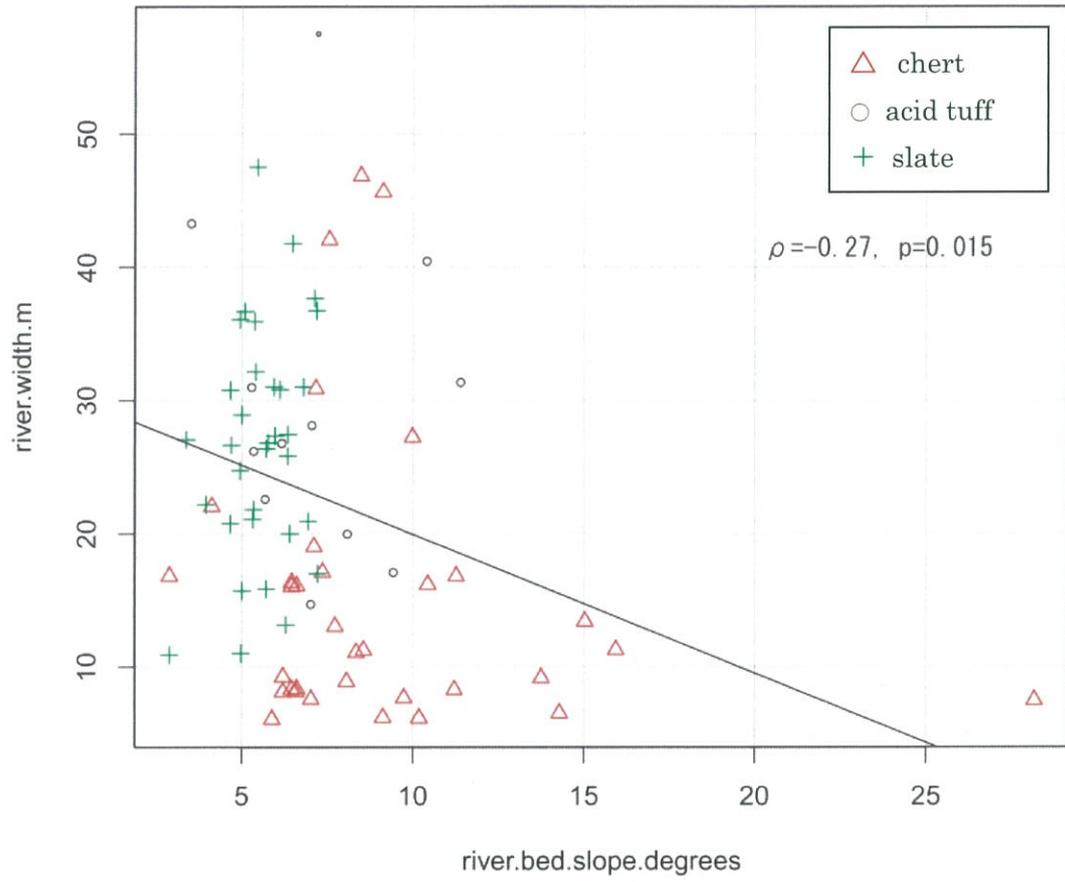


Figure 18. 河床勾配と河床幅・地質の関係

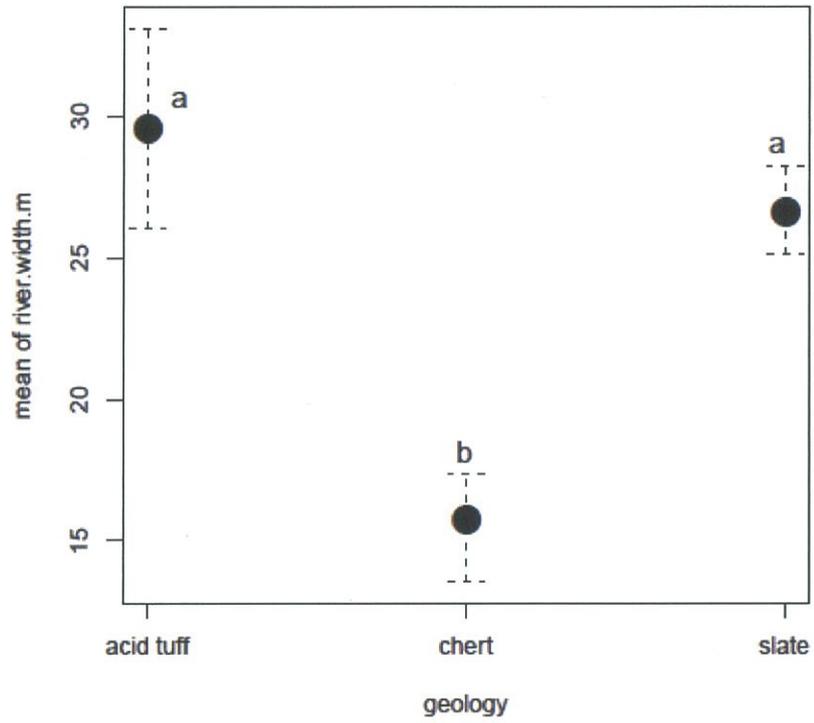


Figure 19. 地質と河床幅の関係
異文字間で有意に差がある($p < 0.05$)

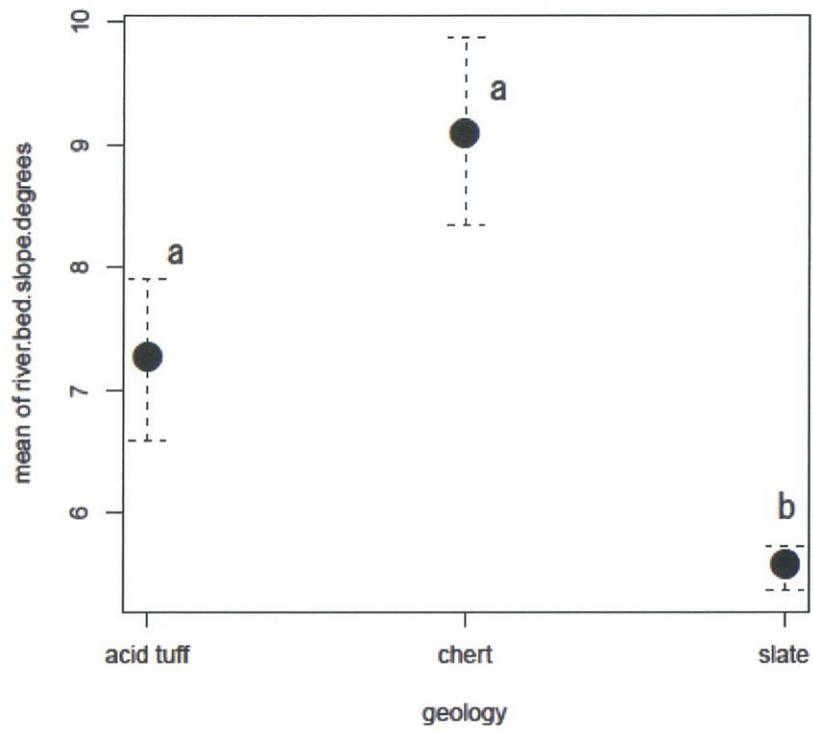


Figure 20. 地質と河床勾配の関係
異文字間で有意に差がある(p<0.05)

Table 6. 各地質における斜面崩壊の確認件数

各セグメントにおいて確認されたかどうかを記録

The number of segments in the presence or the absent of landslide each geology unit.

geology	Landslide	Non-Landslide
acid tuff	12	0
chert	2	32
slate	11	22

Table 7. GLM の結果

AIC の低い順に集計。ベストモデルから Δ AIC が 2 以下のモデルを太字で示す。

	intercept	河床幅	河床勾配	近傍距離	AIC	Δ AIC
オノエヤナギ	-3.753***	-	-3.302**	-	40.67	-
	-5.852**	-	-3.334*	1.931	41.16	0.49
	-3.798***	0.178	-3.313**	-	42.55	1.86
	-6.140**	0.303	-3.388*	2.104	42.84	2.17
	-4.942**	-	-	2.471	48.92	8.25
	-5.135**	0.324	-	2.616	50.28	9.61
	-2.358***	0.255	-	-	50.85	9.69
Null	-	-	-	-	49.29	8.62
ダケカンバ	0.038	0.631*	-	-	106.64	-
	-0.455	0.702**	-	0.386	107.09	0.45
	0.041	0.667*	0.108	-	108.44	1.80
	-0.436	0.718**	0.057	0.372	109.04	2.40
	-0.223	-	-	0.193	113.06	6.42
	0.025	-	-0.076	-	113.39	6.75
	-0.263	-	-0.113	0.224	114.82	8.18
Null	-	-	-	-	111.50	4.86
ヤハズハンノキ	-1.915*	-	-	1.224	101.13	-
	-1.852*	-0.250	-	1.164	102.16	1.03
	-1.868*	-	0.161	1.190	102.89	1.76
	-1.829*	-0.233	0.082	1.149	104.10	2.97
	-0.507*	-0.352	-	-	106.78	5.65
	-0.494*	-	0.317	-	107.16	6.03
	-0.504*	-0.282	0.237	-	107.89	6.76
Null	-	-	-	-	106.90	5.77
ミヤマハンノキ	2.349*	0.381	0.634	-1.716*	105.50	-
	2.190*	-	0.501	-1.579	105.68	0.18
	1.411*	-	-	-0.901	106.54	1.04
	1.375*	0.227	-	-0.869	107.64	2.14
	0.338	0.269	-	-	110.05	4.55
	0.335	-	0.171	-	110.88	5.38
	0.346	0.347	0.277	-	110.91	5.41
Null	-	-	-	-	109.40	3.90
オオバヤナギ	-0.217	1.629***	-1.723**	-	73.17	-
	-0.249	1.630***	-1.731**	0.020	75.14	1.97
	0.154	1.749***	-	-	81.12	7.95
	0.154	1.749***	-	0.000	83.12	9.95
	-0.164	-	-1.645**	-	96.42	23.25
	-0.199	-	-1.647**	0.024	98.37	25.20
	-0.017	-	0.031	113.43	40.26	
Null	-	-	-	-	111.50	38.33

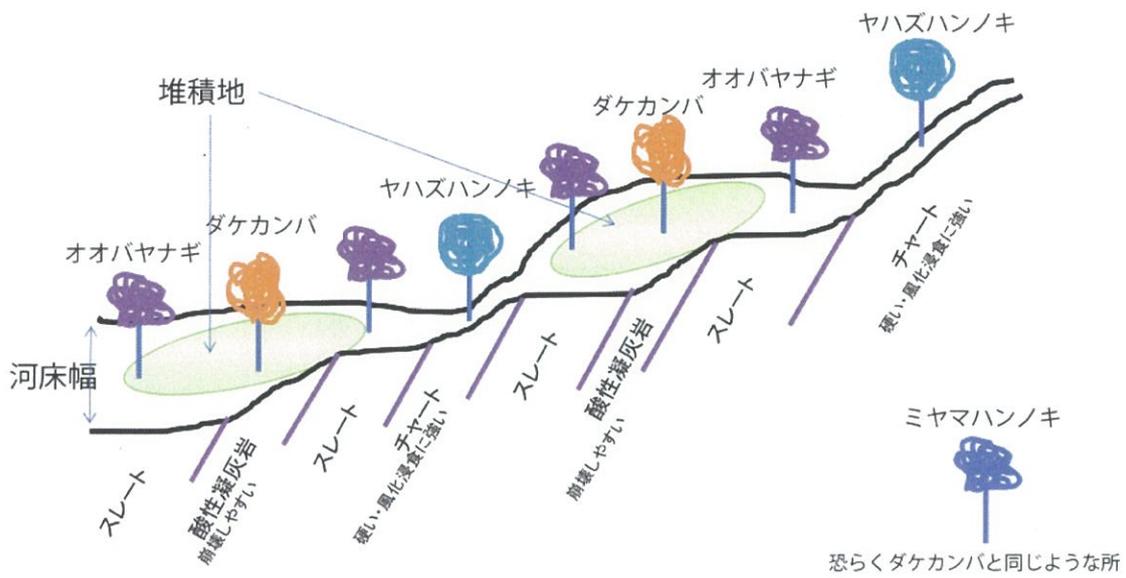


Figure 21. 河川縦断方向での樹木分布と河床地形・地質との関係

第5章 総合考察

5-1. 亜高山帯の溪畔林

本研究によって、亜高山帯の溪畔林について、地形学的観点から様々なことが明らかになった。渓流域関連の微地形区分は既存研究によりいくつか行われている (Table 8)。丘陵地帯では、田村(1996)が微地形を目的とした調査により詳細に区分している。それによると、遷急線を境界としてその上部に上部谷壁斜面が位置し、その下部より急傾斜の下部谷壁斜面や下部谷壁凹斜面が位置している。下部谷壁斜面は、斜面中では最も急傾斜となっており、表層崩壊であることが多い。下部谷壁斜面の下部には、遷緩線を隔てて麓部斜面や小段丘面が位置する。麓部斜面は、下部谷壁斜面の脚部に位置する緩傾斜の地形であり、これには枝谷から水流で運ばれた土砂が堆積した沖積錐的なものが多い。小段丘面は、かつての谷底面が段丘化した平坦面であり、下方では下部谷壁斜面(段丘崖)に接する。そして、比高の最も低い場所には水路が形成され、そこは横断方向には平坦な微地形である明らかに流水の浸食・堆積作用によって形成された谷底面が出現する。上部谷壁斜面と麓部斜面、谷底面と遷緩線は遷急線で明瞭に区分される。

本研究の結果から、第2章の様に地形の単純さはあるものの、亜高山帯でもそれら温帯域で見られるものとはほぼ同種の微地形単位がみられることが明らかになった。山地冷温帯の渓流域においては、樹木の分布特性を明らかにする目的で微地形区分がされており(大嶋ほか 1990, 佐藤 1995, Sakio 1997, 久保ほか 2001 など)、それらについては、本研究と田村(1996)の区分よりも区分が粗めだが、根本的な相違は認められなかった。特に、斜面下部域において、遷急線で区分される溪畔域と非溪畔域の境界は(田村(1996)の上部谷壁斜面と下部谷壁斜面の境界)、全ての研究で認識されていたと考えられる。これらのことから、亜高山帯渓流域にも、山地冷温帯や丘陵地帯と類似した微地形単位が存在すると言える。しかし、急峻な山岳地帯であり、河床勾配が急である事から、蛇行河川が形成されづらく、下谷作用が卓越している為に亜高山帯の溪畔域には単層氾濫原の様な特異的な微地形構造が見られることが特徴として挙げられた。また、地質が河床縦断地形を規定し、それが樹木分布に影響していたことから、斜面からの側方攪乱よりも上流からの縦断方向への地表攪乱が非常に大きな影響を与えている可能性が考えられた。

亜高山帯の溪畔域を温帯域の溪畔域とで比較した結果、樹木の分布パターンは異なっていた(Table 8, 9)。溪畔域にのみ優占している種を溪畔種と定義すると、山地冷温帯では、地形的な溪畔域と非溪畔域の境界である上部谷壁斜面と下部谷壁斜面(田村 1996)を境に植生が入れ替わりそれより上部では非溪畔種の気候的極相種であるブナ、イヌブナ、ミズナラなどが優占する傾向にある。その下部では溪畔域の

環境に特化したシオジ、サワグルミ、カツラ、トチノキなどの土地的極相種と呼ばれる溪畔種が優占し、斜面下部は流路際までこれらの植生によって覆われている。この地形的境界で種構成が著しく変化することは、丘陵地の研究でもしばしば強調されている(Sakai and Ohsawa 1994, Nagamatsu and Miura 1997)。一方、本研究を行った亜高山帯の溪畔域ではこの地形境界に対応する植生分化は不明瞭であった。すなわち前述のように、気候的極相種であるシラビソ、オオシラビソ、コメツガの分布は田村(1996)の上部谷壁斜面域に相当する山腹斜面に分布が限定されず、谷壁斜面の一部にも侵入し、テラスのような溪畔域では優占種となっていた。さらに、オオバヤナギが林冠に優占する堆積地や氾濫原の様な林床では、亜高山性針葉樹の稚樹が繁茂していた(Figure 5, 10)。したがって、亜高山帯では、山地帯とは異なり、非溪畔性の樹種が、斜面下部の地形的な溪畔域まで下りてきていると解釈できる。ベルトランセクトでは主要5樹種以外に、カラマツ、ダケカンバ、ヒロハカツラの出現が多かった(Table 2)。カラマツは河畔域以外にも斜面崩壊跡地などの攪乱地へ先駆的に侵入し、耐乾性もありやせた土壌でも群落を形成でき環境適応能力が高い(Ishikawa et al. 1987)。ダケカンバは、谷部以外にも林冠ギャップや雪崩跡地で群落を形成することが多いとされている(大場 1973)。さらにカラマツとダケカンバは亜高山帯では雪崩などの攪乱跡地に先駆的に侵入する種であることが指摘されている(梨本・石井 1999)。よってこれらは非溪畔性のパイオニア種であると考えられる。ヒロハカツラは、亜高山帯の崩壊性の強い崖錐などを主な立地とし、冷温帯のカツラに相当する溪畔種としている(Kubo et al. 2010)。ドロノキについては出現数が少なかったが、ドロノキはオオバヤナギと同じく、河川にできた礫質の堆積地に分布することから(新山 1989)、亜高山帯の溪畔域に分布する樹種であることわかる。北海道や北アメリカの針葉樹林帯の溪畔林ではドロノキの仲間であるヤマナラシ属が遷移中期にしばしば優占する樹種として知られている(Viereck et al. 1993, Pelet et al. 2006, Nakamura et al. 2007)。しかし、本流域では、ドロノキはほとんど優占せず、局所的に単木で存在するにすぎなかった。この理由として、この地域の攪乱が起こる間隔がドロノキの寿命や繁殖年齢に到達するまでの時間より短く、結果としてドロノキが優占種として分布できない可能性があげられた。

以上をまとめると本流域において溪畔域に特化した溪畔種と呼べる樹種は主要5樹種ではオオバヤナギとヤハズハンノキであると言える。その中でも、オオバヤナギは洪水や土石流など、流路に対して縦方向の攪乱を受けやすい立地に、ヤハズハンノキは斜面崩壊や落石など流路に対して横方向の攪乱を受けやすい立地に分布の中心があると考えられる。それらの環境は同じ河川内でも周辺の地質構造やそれに規定される河床勾配によって著しくことなり、樹木の分布に関して重要な要因となっていると考えられる。

このように急峻な亜高山帯の溪畔域では、洪水や土石流に依存した樹種であるオオバヤナギ、崩壊や落石などの攪乱に依存したヤハズハンノキを含め、一部でヒロハカツラ、ドロノキなどで構成されていた。山地冷温帯と比較すると、斜面から谷底部までの植生配列は、山地帯冷温帯とは明らかに異なっており、シラビソ、オオシラビソ、コメツガなどの気候的極相樹種も溪畔域で優占種として分布していることが特徴としてあげられた(Table 8. 9)。これら極相群落を形成するような針葉樹が溪畔域で優占できる理由の1つとして、亜高山性針葉樹の溪畔域での定着・成長の視点から検証した結果、亜高山性針葉樹の中でも特にシラビソは、斜面の様な安定した立地よりもむしろ、地表変動攪乱の影響を受けやすい溪畔域の方がよりよい環境である可能性が示唆された。一般に地表攪乱に弱いとされている山地冷温帯の気候的極相種のブナ等に対し、亜高山帯のシラビソ、オオシラビソ、コメツガのような気候的極相種は溪畔域の様な地表攪乱の卓越する立地に対応した種特性を持っているのではないかという視点で検証した結果、それら樹種は溪畔域での成長速度が速いことや攪乱跡地への早期定着が可能などの種特性が明らかになり、溪畔域で定着し、優占種となることが可能であることがわかった。

これまで、日本で亜高山帯や亜寒帯の水辺林を研究した例は、ほとんどなく、上高地や北海道など河床が発達する特殊な地域に限られていた(Nakamura et al. 1997, 進ほか 1999, 長岡・奥田 2000, 和田・菊池 2004, Shin and Nakamura 2005, Nakamura et al. 2007)。海外でもそういった傾向が強く(Stolnack and Naiman 2010)、急峻な亜高山帯の山岳地帯で行った研究例は皆無である。本研究において、急峻な亜高山帯渓流域における地形構造、植生分布、遷移動態から、亜高山帯の溪畔林の特徴が明らかになった。しかし、本研究成果は南アルプス・亜高山帯の溪畔林の一事例に過ぎず、これら現象が他の地域でも言えるのかどうかに至っては十分ではないと考えられる。今後は、様々な地域でこういった基礎研究の積み重ねにより、日本の溪畔林を体系化していくことが課題である。

5-2. 参考文献

- Ishikawa, S. 1987. Ecological studies on the willow communities on the Satsunai River floodplain, Hokkaido, with special reference to the development of the *Chosenia arbutifolia* forest. *Memoirs of the Faculty of Science, Kouchi University, Series D (Biology)* 8: 57-67
- Kubo, M., Shimano, K., Sakio, H., Isagi, Y., Ohno, K. 2010. Difference between sprouting traits of *Cercidiphyllum japonicum* and *C. magnificum*. *Journal of Forest Research* 15:337-340.
- Nagamatsu, D. and Miura, O. 1997. Soil disturbance regime in relation to micro-scale landform and its effects on vegetation structure in a hilly area in Japan. *Plant Ecology* 133: 191-200.
- Nakamura, F, Yajima, T, Kikuchi, S. 1997. Structure and composition of riparian forests with special reference to geomorphic site conditions along the Tokachi River, northern Japan" *Plant Ecol* 133: 209-219
- Nakamura, F., Shin N. and Inahara, S. 2007. Shifting mosaic in maintaining diversity of floodplain tree species in the northern temperate zone of Japan. *Forest Ecology and Management* 241:28–38.
- Pelt R.V., O'Keefe T. C., Latterell J. J., and Naiman R. J. 2006. Riparian forest stand development along the Queets River in Olympic National Park, Washington. *Ecological Monographs* 76-2: 277–298.
- Sakai, A. and Ohsawa, M. 1994. Topographical pattern of the forest vegetation on a river basin in a warm-temperate hilly region, central Japan. *Ecological Research* 9: 269–280.
- Sakio H. 1997. Effects of natural disturbance on the regeneration of riparian forests in the Chichibu Mountains, central Japan. *Plant Ecol* 132: 181-195
- Shin, N. and Nakamura, F. 2005. Effects of fluvial geomorphology on riparian tree species in Rekifune River, northern Japan. *Plant Ecology* 178: 15-28.
- Stolnack, SA, RJ Naiman. 2010. Patterns of conifer establishment and vigor on montane river floodplains in Olympic National Park, Washington, USA. *Can. J. For. Res.* 40(3):410-422.
- Viereck, L.A., Dyrness C.T., Foote M.J. 1993. An overview of the vegetation and soils of the floodplain ecosystems of the Tanana River, interior Alaska. *Canadian Journal of Forest Research*, 23: 889-898.
- 久保満佐子・島野光司・大野啓一・崎尾均. 2001. 秩父・大山沢溪畔林における高木性樹木の生育立地と植生単位の対応. *植生学会誌* 18: 75-85.

- 佐藤創. 1995. 北海道南部のサワグルミ林の成立維持機構に関する研究. 北海道林業試験場研究報告 32: 55-96.
- 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. 日本生態学会誌 39: 173-182
- 進望・石川慎吾・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. 日本生態学会誌 49: 71-81
- 大場達之. 1973. 日本の亜高山広葉草本-低木群落. 神奈川県立博物館研究報告自然科学 6: 61-93.
- 大嶋有子・山中典和・玉井重信・岩坪悟郎. 1990. 芦生演習林の天然林における溪畔林優占高木種-トチノキ, サワグルミ-に関する分布特性の種間比較. 京都大学農学部演習林報告 62: 15-27
- 長岡総子・奥田重俊. 2000. 上高地梓川河畔におけるウラジロモミ林の種組成と地形要因. 植生学会誌 17: 55-72.
- 田村俊和. 1996. 微地形分類と地形発達-谷頭部斜面を中心に(水文地形学-山地の水循環と地形変化の相互作用. 恩田裕一・奥西一夫・飯田知之・辻村真貴編, 古今書院, 東京):177-189.
- 梨本真・石井孝. 1999. 森林の再生過程に関する研究-亜高山帯林のシラベ前世稚樹による再生様式-. 電力中央研報 U98062 : 1-29.
- 和田美貴代・菊池多賀夫. 2004. 上高地梓川氾濫原におけるハルニレ実生の発生と定着. 植生学会誌 21: 27-38.

5 章図表

Table 8. 本研究で区分された微地形と、田村(1996)の微地形分類および温帯域での溪畔林の微地形区分の比較

Tamura (1996)	Oshima et al. (1990)	Nagamatsu & Miura (1997)	Nagamatsu et al. (2003)	Kawanishi et al. (2004)	The present study
Upper sideslope	-	Upper side slope	Upper side slope	Upper part of slope	Upper sideslope
Upper side-hollow		Head hollow	Head hollow		
Lower sideslope (Lower side-hollow)	Sloping area	Lower hill slope	Lower sideslope	New landslide Old landslide Talus	-
Foot slope	Fluvial area	Foot slope	Foot slope	Alluvial fan	Flood plain (Alluvial fan)
Small terrace surface	Terrace area	Flood terrace		Terrace of debrisflow	Terrace
-	-	-	-	Scarp of terrace	Scarp of terrace
Bottom land	Fluvial area	River bed	River bed	Abandoned channel	Flood plain (Bottom land)
Channelway				Activ channel	Channel

Table 9. 本研究と既存研究での微地形と優占樹種の比較

	Oshima et al. (1990)	Nagamatsu & Miura (1997)	Nagamatsu et al. (2003)	Kawanishi et al. (2004)	The present study
vegetation zone	Deciduous broad-leaved forest	Temperate-mixed forest	Temperate-mixed forest	Deciduous broad-leaved forest	Subalpine conifers forest
Upper sideslope	<i>Fagus crenata</i> <i>Quercus crispula</i>	<i>Quercus serrata</i> <i>Sapium japonica</i> <i>Acer mono var. marmoratum f. dissectum</i> <i>Fagus japonica</i> <i>Acer japonicum</i>	<i>Fagus japonica</i> <i>Abies firma</i> <i>Fagus japonica</i> <i>Abies firma</i> <i>Meliosma myriantha</i>	<i>Fagus crenata</i> <i>Fagus japonica</i>	<i>Abies veitchii</i> <i>Abies mariesii</i> <i>Tsuga diversifolia</i>
Lower sideslope	<i>Aesculus turbinata</i>	<i>Fagus japonica</i> <i>Idesia polycarpa</i> <i>Meliosma myriantha</i>	<i>Fagus japonica</i> <i>Idesia polycarpa</i> <i>Meliosma myriantha</i>	<i>Pterocarya rhoifolia</i> <i>Fraxinus platypoda</i> <i>Cercidiphyllum japonicum</i>	-
Alluvial fan	<i>Pterocarya rhoifolia</i>	<i>Fagus japonica</i> <i>Idesia polycarpa</i> <i>Meliosma myriantha</i>	<i>Swida controversa</i> <i>Abies firma</i> <i>Carpinus tschonoskii</i>		<i>Salix cardiophylla var. urbaniana</i>
Terrace	<i>Aesculus turbinata</i>				<i>Abies veitchii</i> <i>Abies mariesii</i> <i>Tsuga diversifolia</i>
Scarp of terrace	-	-	-		<i>Alnus matsumurae</i>
Bottom land	<i>Pterocarya rhoifolia</i>	<i>Fagus japonica</i> <i>Idesia polycarpa</i> <i>Meliosma myriantha</i> <i>Carpinus tschonoskii</i>	<i>Swida controversa</i> <i>Idesia polycarpa</i> <i>Carpinus tschonoskii</i>		<i>Salix cardiophylla var. urbaniana</i>

謝辞

本研究を行うにあたり、博士課程前期より、丁寧にご指導して頂いた横浜国立大学環境情報研究院の酒井暁子准教授には心から感謝いたします。また、ご多忙中にも関わらず、本論文の審査を下さった、横浜国立大学環境情報研究院の持田幸良教授、小池文人教授、吉田圭一郎教授、森章准教授に深く感謝いたします。新潟大学農学部の崎尾均教授には、遠方にもかかわらず本論文の審査を引き受けて下さったこと、また本審査のみに留まらず、予てより生態学会や溪畔林研究会などでも様々な有益な助言を下さいましたことに深く感謝いたします。元横浜国立大学環境情報研究院教授の大野啓一博士、故菊池多賀夫博士には、植物種の同定や研究への貴重なご助言を頂きました。横浜国立大学環境情報研究院の金子信博教授と岡山大学大学院環境生命学研究科の森也寸志准教授には、現地で採取した土壤サンプルの処理や分析に関して、快く分析できる環境を提供して下さいました。

また、本研究の成果は、現地調査なしには達成することができませんでした。現地調査にご協力頂いた、若松伸彦博士をはじめとする横浜国立大学大学院環境情報研究院及び環境情報学府の皆様、森林総合研究所の北川涼博士、東京農工大学大学院農学研究科の深町篤子氏、国土館大学文学部史学地理学科地理・環境専攻の小俣寛国氏に深く感謝の意を表します。また、南アルプス両俣小屋の星美知子氏には、ご厚意により現地調査中に大変充実したサポートをして頂き、快適かつ安全に調査を行う事が出来ました。

最後に、今まで支えてくれた両親や家族をはじめ、これまでに本研究に関わった全ての皆様に深く感謝を申し上げます。

本研究を行うに当たって、科学研究費補助金基盤研究(C) 研究課題番号：19570017の一部、および平成26年度横浜国立大学共同研究プロジェクト 課題Cの助成金を使用いたしました。