

河川・沼沢地に成立する「水中林」の機能解析と 造成に関する基礎的研究

まえがき

要 約

I 鳥取県千代川におけるヤナギ類の分布と動態

1. はじめに
2. 調査地
3. 調査方法
4. 調査結果
5. 考 察

摘要

参考文献

II 北海道の冷温帯湿原に分布するハンノキ(*Alnus japonica*)の生育状況と環境

1. はじめに
2. 調査地と調査方法
3. 結果と考察
4. おわりに

III 立地適性の異なる広葉樹3樹種の冠水処理に対する生理的・形態的反応

1. はじめに
2. 材料と方法
3. 結 果
4. 考 察

参考文献

鳥取大学 農学部 山本 福壽
岡山大学 農学部 吉川 賢

まえがき

河川や沼沢地などには、しばしば滯水（冠水）耐性を持つ樹種が繁茂し、「水中林」とも呼び得るような森林を形成する。例えばミシシッピ河下流域やフロリダのオーキフェノーキー国立公園のヌマスギ（ラクウショウ）林、アマゾン河の水中に分布する熱帯雨林などでは、根系や根株が完全に水中や泥土に没した状態で森林が成立している。これに対して日本の河川は多くが急流であり、河畔や水中に大森林を成立させるような大河はほとんどない。しかしながら北海道の勇払原野や釧路湿原などにおけるハンノキ林、多くの河畔に現れるヤナギ林などは、水域の過湿土壤からなる立地環境に分布域を広げており、このため、水域の生態系に重要な位置を占めている。

一方、河川は地域住民の安全な生活や産業の安定的な発展のため、土木工学的なコンセプトのもとで長年にわたって管理が行われてきた。この結果、河川に分布する大型の植生は極力排除され、景観や生態系は単純化する一方であった。しかしながら最近、生態系を考慮した新たな河川管理技術の開発が模索されるようになり、水域の生物相と、流域の管理や水資源の確保とをどのように調和させることができるかが重要な課題となってきている。とりわけ、水辺に安らぎの場を設営したり、水禽や小鳥のサンクチュアリーとなるような自然度の高い河畔環境を人為的に回復させたり、豊かな水生動物相を復活させたりするには、水辺の植生の回復と維持管理が不可欠と考えられる。特に河川やダム湖岸における大型植物（樹木）の効果的な配置は、景観改善や自然度の回復といった面ばかりでなく、富栄養化した水質の浄化に極めて重要な役割を果たすものである。

以上の背景に基づき、筆者らは平成9、10年度の2年間にわたって「河川美化・緑化調査研究助成」を受け、標記のテーマに従い、生態学的、植物生理学的な解析方法を用いて、河川・ダム・湖沼などの水域に樹木を中心とした機能的な植生の回復や造成、およびその維持管理を行うための技術の確立を目的とした基礎的研究を展開した。一部は平成7年から、基礎的な調査を開始していたものもあるが、本報告は、それらの研究活動を通じて得られた知見を、下の3テーマに分けてとりまとめたものである。

I. 鳥取県千代川におけるヤナギ類の分布と動態

II. 北海道の冷温帯湿原に分布するハンノキ(*Alnus japonica*)の生育状況と環境

III. 立地適性の異なる広葉樹3樹種の冠水処理に対する生理的・形態的反応

なおテーマI、II、IIIそれぞれを遂行するにあたっては、鳥取大学を卒業した中村弘氏、川上秀樹氏、および南芳治氏の協力を得た。

これらの研究は、現在もなおさまざまな角度から継続中であり、完成を見たものではないが、それに一応の結論を得ている。これらの報告は、もとより不十分なものではあるが、河川の美化・緑化の一助となることを希望して止まない。

最後に本研究活動を支援していただいた「財団法人・河川環境管理財団」に対し、厚く御礼申し上げる。

要 約

本報告は、生態学的、植物生理学的な解析方法を用いて、河川・ダム・湖沼などの水域に樹木を中心とした機能的な植生の回復や造成、およびその維持管理を行うための技術の確立を目的とした基礎的研究の結果を以下の3テーマに分けてまとめたものである。

- I. 鳥取県千代川におけるヤナギ類の分布と動態
- II. 北海道の冷温帯湿原に分布するハンノキ(*Alnus japonica*)の生育状況と環境
- III. 立地適正の異なる広葉樹3樹種の冠水処理に対する生理的・形態的反応

I 鳥取県千代川におけるヤナギ類の分布と動態

鳥取県の千代川におけるヤナギ類の分布と動態を明らかにするために、4地点の5コドラートを主調査地として、出現樹種、1成長期間の成長量、繁殖形、生育域の土性、冠水状況等とそれら環境への適応状況を調査した。またヤナギ属4種について挿し木により発根特性を調査した。

① 調査地点では8種のヤナギ属が観察された。タチヤナギは下流から上流域下部の堆泥域に、マルバヤナギ、ヨシノヤナギは下流から中流の堆泥域に、カワヤナギは下流の堆泥域に、ネコヤナギは下流から上流域に至る広い範囲の堆砂・堆礫域に、ジャヤナギは中流域に、オノエヤナギ、キヌヤナギは上流の堆砂・堆礫域に出現した。

② 千代川においては、タチヤナギ、マルバヤナギ、ネコヤナギの3種は主として種子散布により繁殖し、裸地の存在と河川水位の動向が制限因子として大きく作用するものと考えられた。ネコヤナギは、その土壤選好性から独自の繁殖域を持つ。タチヤナギとマルバヤナギとは土壤選好性が似ており、両者間で競合が生じた場合には若齢期の成長量、最終樹形ともに大きいマルバヤナギが優占種の地位を占めてゆくものと考えられた。

③ ヤナギ類は土砂堆積、地表冠水に対しては不定根の伸長により、主幹の傾斜、倒伏に対しては、根系への障害、被陰がなければ潜伏芽の開芽伸長によって適応しており、成長阻害を受けることは少ない。

④ 挿し木による発根特性調査においてタチヤナギ、マルバヤナギ、ネコヤナギ、ヤマヤナギの4種は、何れも良好な発根性を示し、樹種間の差異は認められなかった。

II 北海道の冷温帯湿原に分布するハンノキ (*Alnus japonica*) の生育状況と環境

調査は、北海道勇払原野のウトナイ湖とその源流である美々川にプロットを設定し、立地条件とハンノキの生育状況を中心に生態学的な解析を行った。ウトナイ湖や美々川河畔のハンノキ林は、水の停滞による酸欠にともなって還元状態となった泥濁土に成立している。ハンノキはこのような環境に適応できるさまざまな能力を有することが本調査の結果、明らかとなった。

① ハンノキは主幹が衰弱し始めると、地際部位に多くの萌芽を発達させる。ハンノキは、個体の衰弱

後、萌芽の成長によって世代の交代を行っており、連続的、持続的に水辺の泥濘地に種を維持させることができる。

(2) 泥濘地のハンノキは、世代を重ねることによって根元に形成されるマウンド上に生育するようになる。

(3) ハンノキは滞水環境におかれると不定根の発達と根株部の肥大が速やかに生じ、根株や根系のガス交換が円滑に行われるような組織構造に変化する。

(4) 泥土中に展開するハンノキの根系は通気組織が発達したスポンジ状の構造となり、地上部にはマングローブの根のような通気機能を持つと考えられるアーチ状の根が現れる。

III 立地適性の異なる広葉樹3樹種の冠水処理に対する生理的・形態的反応

実験にはヤチダモ、ケヤマハンノキ、およびミズナラの苗木を用い、根に冠水ストレスを与えて形態的、生理的、組織解剖的解析をおこなうとともに、無機養分の分析を行った。

(1) 形態的反応については、ケヤマハンノキでは冠水区において伸長成長、直径成長の抑制、乾物重量の減少、葉の形成の抑制、気孔密度の増加などが認められた。またミズナラの直径成長が抑制された。

(2) 生理的反応については、3樹種とも冠水区で光合成の低下が認められた。ミズナラでは夜明け前の水ポテンシャルの低下が認められた。P-V曲線法による葉の水分生理特性は、3樹種とも、浸透ポテンシャル、限界原形質分離時の相対含水率の数値に有意な差は認められなかった。

(3) 組織構造については、ヤチダモではデンプン粒の量が冠水区において多い傾向が認められた。ケヤマハンノキの根のデンプン粒は冠水区で減少した。ミズナラでは篩部柔細胞に存在するデンプンの量は冠水区で多い傾向が認められた。

(4) 無機養分については、ヤチダモの葉では冠水によるPの減少が認められた。また根では逆に冠水区でのPが増加するようであった。さらに冠水区の根では、Kがやや低下した。ケヤマハンノキでは、冠水区での葉のNに顕著な低下、根ではPの増加とKの低下が認められた。ミズナラでは冠水区での葉のNは増加した。

I 鳥取県千代川におけるヤナギ類の分布と動態

1. はじめに

科学技術の発達普及によって人々の活動範囲が極限近くまで拡大された今日、貴重な野生生物から身近な小動植物にいたるまで自然の生物の生息場所を我々の身近なところにも確保していくことは極めて重要な事となってきている。比較的大きな河川の広い河原は、増水等の攪乱を頻繁に受けながらも比較的豊かに自然が残り多くの生物の生活が営まれている場所として今や貴重な存在となりつつある。特に人々の生活圏近くにあってはその存在価値は大きいものとなっている。

一方、河川の管理において洪水等の災害防止は、人々の生活圏が広がり生活が高度になるにつれますます重要になってきていることはいうまでもない。このため、河川敷内の自然植生は、これまで主として河川水の流下を妨げるかどうかという観点、即ち治水面からのみ見られてきたが、最近になってようやく河川の環境面に果たす役割の重要さにも注目されるようになり、組織的に植生調査なども行われるようになってきた。

ヤナギ科 (*Salicaceae*) 植物は世界で 5 属約 350 種が知られている代表的なバイオニア樹種の一つである。雌雄異株で低木から高木まであり、多くは日当たりのよい水湿地を好み、河畔などの身近にあって人々に親しまれてきた。ヤナギ類の分布と生態については、これまでに、河辺植生の一つとして、あるいはそれ自体を対象として分布、立地、動態などの研究が数多くなされてきた。しかし、ヤナギ類は河川敷にあって、繁殖力、成長力ともに旺盛でしばしば林を形成している最大級の生物体でありながら、その成長、繁殖等に伴う量的な変動についてはあまり目が向けられていないように思える。前述の視点に立つとき河川敷内におけるその量的な動きが重要な意味を持つてくる。いかに身近なところに自然環境を持ちたいといってもそれが災害を招く原因となってはならないからである。

この研究は以上の背景を踏まえ、千代川におけるヤナギ類の分布と生育状況、環境適応状況等の動きができるだけ量的に明らかにすることにより、河川植生管理のうえで、災害防止面と自然環境保全面との両立の接点を探り、できる限り自然を残した河川環境をつくるための基礎資料の一つとして役立てることを目的とした。

2. 調査地

2.1 千代川の概要

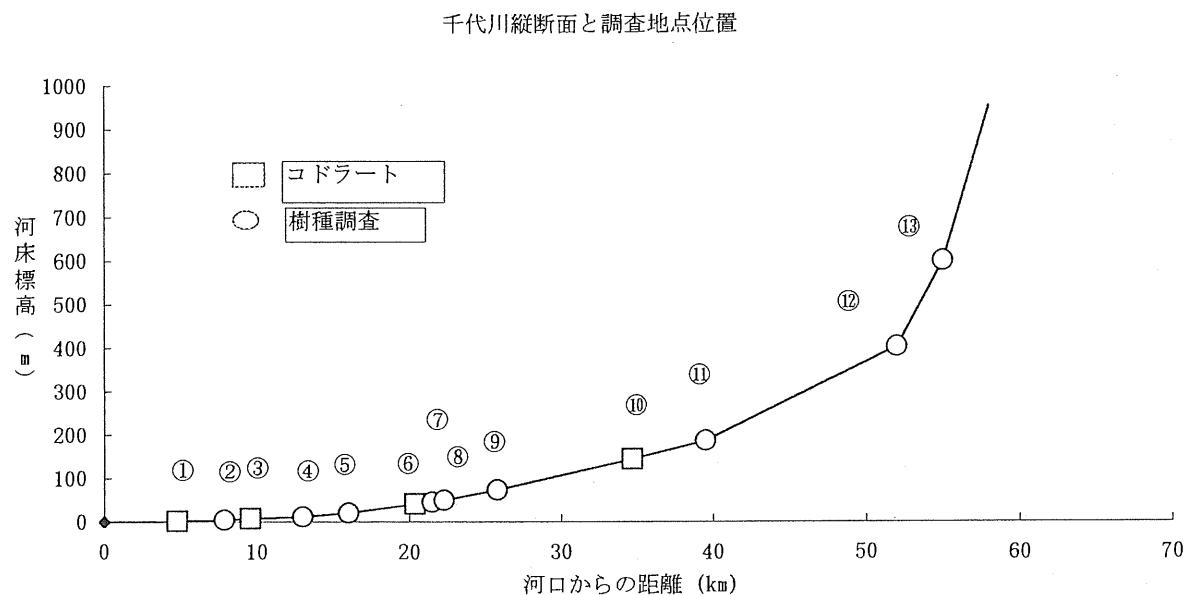
千代川は鳥取県八頭郡智頭町沖の山（標高 1,319 m）を源流とし、鳥取市西部で日本海に注いでいる。流域面積は 1,190 km²、本川流路にダムはなく、その延長は 52 km である。

2.2 主調査

主調査地は先代川本川の河口から上流にいたる間の河床においてヤナギ類の群生がみられる4地点に設定した5コドラーとその付近とした(図1)。以下コドラー名は図1のコドラー名による。コドラーは、調査地点の植生の状況、流路、滞水域との位置関係などを考慮して方形または長方形とし、可能な限りその林分内の環境の相違を含み得る寸法とした。

2.3 樹種調査

主調査地のほかに本川の河口から最上流にいたる間でヤナギ類の生育が比較的顕著にみられる9地点を選定した(図1)。



地点	距離(km)	標高(m)	調査種別	コドラー名	形状(m)	面積(m ²)
河口	0.0	0.0				
①鳥取市千代橋下流右岸低水敷	4.8	1.0	コドラー設定	千代橋 P	方形10×30	300[225]
②鳥取市因幡大橋上流左岸低水敷・中州	7.9	4.5	出現樹種			
③鳥取市源太橋上流左岸低水敷 同地点中州	9.6	7.1	コドラー設定	源太橋 P	方形20×20	400[289]
④鳥取市円通寺橋上流左岸・中州	9.6	7.1	出現樹種			
⑤河原町出合橋上流左岸低水敷・中州	13.0	12.0	出現樹種			
⑥河原町八日市橋上流左岸低水敷 同地点上流側低水敷	16.0	20.1	出現樹種			
⑦河原町釜口樋門右岸低水敷	20.4	40.7	コドラー設定	八日市橋(1) P	方形5×5	25[25]
⑧用瀬町和奈見橋上流左岸・中州	20.4	40.7	コドラー設定	八日市橋(2) P	方形5×10	50[28]
⑨用瀬町三角橋上流左・右岸 同地点用瀬樋門左・右岸	21.5	45.3	出現樹種			
⑩智頭町新市瀬橋上流右岸	22.3	50.0	出現樹種			
⑪智頭町南方橋上流中州	25.8	72.7	出現樹種			
⑫智頭町上田橋下流側	25.8	72.7	出現樹種			
⑬沖の山南麓祠下流	34.7	144.0	出現樹種			
最上流点	39.5	187.0	コドラー設定	南方橋 P	方形10×15	150[103]
	52.0	402.0	出現樹種			
	55.0	600.0	出現樹種			
	58.0	950.0				

(注)形状は河流方向×川幅方向、面積[]内は木本生育面積を示す。

図1 調査地の位置、形状、面積

2.4 発根特性調査

本調査で出現した主なヤナギ属3種と、対照樹種として岡山県真庭郡川上村鳥取大学蒜山演習林近傍に生育するヤマヤナギ(*Salix Sieboldiana* Blume)とを母樹とする挿し木苗の発根調査を、鳥取大学乾燥地研究センター内のガラス温室と本学構内の苗畑において行った。

3. 調査方法

3.1 主調査

3.1.1 ヤナギ類

(1) 毎木調査

コドラー内に生育するもの全数について位置、樹種、直径（生枝下または胸高のいずれか低い方、以下直径という）を調査した。

位置：開葉がほぼ完了した1995年5月7日～5月20日の間に地際と樹冠位置を調査した。

樹種：目視、拡大鏡、実体顕微鏡により花、枝、葉、樹皮の外観から同定したが、未着花等により花の確認ができなかった個体が一部生じた。

樹高：成長開始期（以下期初という）と成長終期（以下期末という）の2回、測竿により樹幹長を測定しそれを樹高とした。

期初は千代橋P：1995年4月17日～20日、源太橋P：4月19日～5月2日、八日市橋(1)・(2)P：4月24日～5月2日、南方橋P：5月2日～4日に、期末は千代橋P：同年11月10日～15日、源太橋P：11月9日～17日、八日市橋(1)・(2)P：11月5日～9日、南方橋P：9月28日～29日に測定した。

その場合、主幹が傾斜（地表に対し45度以下のもの。以下同じ）または倒伏（地表との距離50cm以下のもの。以下同じ）している個体で期末測定時に潜伏芽の伸長がみられるものについては、樹幹長とともにその個体の潜伏芽のうち最大のものの伸長量を測定した。

直径：樹高測定時に輪尺により測定した。測定は、期初、期末各1回で済ませた。その場合、期初の測定位置をマークしておき期末はそのマーク位置で測定した。

株立ち樹：最高樹高の幹を主幹としてその樹高、直径を上記により測定したほか、主幹以外の幹の本数とその地際位置を測定した。樹冠位置は特に主幹のそれと分離していない限り主幹の樹冠に含めた。

直径測定位置の断面積（以下基底面積という）：樹幹断面を円として直径に基づき算定した。その場合、株立ち樹については各コドラーで平均的な個体を数個体選定し主幹直径と主幹およびそれ以外の幹の直径を加えた全直径との比を算出し、それを用いて主幹以外の幹の断面積を含む基底面積を算定した。

(2) 標準木調査

各コドラーート付近でコドラーートの主体を構成する樹種の平均的な大きさのもの1個体（以下標準木という）を選定し、掘り取り等により層別器官別現存量、樹幹、根系の調査、解析を行った。現存量は、掘り取った標準木全量を層別、器官別に分別し80度C 48時間乾燥後計量した。根系は、掘り取りをしなかった個体については、主幹中心に地下水位付近まで扇形に掘り下げ、根の発達状況を観察した（表1）。

表1 標準木とその調査事項

地点	位置	樹種	樹高 (cm)	直径 (cm)	調査月日	調査事項			備考
						現存量	樹幹解析	根系	
千代橋P	区画2の下流3m	タチヤナギ	623	7.8	9月18日			○	
千代橋P	区画2の下流3m	タチヤナギ	670	5.4	9月18日			○	
千代橋P	区画12の上流4m	タチヤナギ	797	12.8	8月9日		○		
源太橋P	区画14の上流5m	マルバヤナギ	1108	13.6	9月12日		○	○	
源太橋P	区画14の上流5m	マルバヤナギ	455	6.4	9月12日			○	
八日市橋(1) P	区画の下流12m	タチヤナギ	549	2.5	8月21日	○	○	○	
八日市橋(2) P	区画1の下流4m	マルバヤナギ	235	1.8	9月22日	○	○	○	
南方橋P	区画1の下流1m	ネコヤナギ	135	1.6	8月30日	○	○	○	

3.1.2 ヤナギ類以外の木本

コドラーート内の全数について、樹種、位置、樹高、直径、基底面積をヤナギ類と同様の方法で調査した。

3.1.3 草本

1995年7月26日～29日にコドラーート内の出現種、優占度、群度をブラウン＝ブランケ法により調査した。

3.1.4 立地環境

(1) 地形

千代橋Pおよび源太橋Pは1995年6月17日に、八日市橋(1)・(2)Pおよび南方橋Pは同14日に、それぞれレベル測量により調査した。なお、コドラーート標識杭の流失に備えてコドラーート位置を堤防上の建設省設置距離標識等から光波測距儀により測定した。

(2) 土壤

前記3.1.1 (2) 根系調査場所において1995年8月22日～9月15日の間に、約1mの深さまでの土壤断面を調査するとともに層別に土壤標本を採取した。採取試料を用いて礫含量の調査およびピペット法による粒度分析を行い、土性を判定した。なお、粒度区分は国際土壤学会法によった。

(3) 水位と冠水状況

千代橋P、源太橋P、八日市橋(1)Pについて、建設省観測の千代川本川の水位データからコドラーートの水位の年変化を推定した。即ち、コドラーートの地形測量時等に記録したコドラーートの滞水域の水位（以下コドラーート水位という）と、コドラーート水位測定日と同日の建設省水位観測所の日平均水位（以下観測所水位という）とを対応させ、両者の変動幅の比でコドラーート水位が観測所水位に連動するとしてコドラーートの木本生育域の平均地高（以下コドラーート地高という）に相当する観測所水位を算出し、観測所

年水位図からコドラート水位の年変化を推定するとともに、観測所水位がこれを上回る日をコドラートが冠水する日と推定した。観測所水位は、千代橋Pには建設省行徳観測所、源太橋Pには同袋河原観測所、八日市橋（2）Pには同用瀬観測所の水位をそれぞれ用いた。

なお、八日市橋（1）Pはコドラートが滞水域から離れていてコドラート水位の記録がないため、また、南方橋Pは河床勾配が他の3地点に比べて大きく下流の同智頭観測所水位との対照が不適当と考えられたため水位の推定を行わなかった。

（4）光環境

林内地上50cmの積算照度と林外積算照度とにより林内の相対照度を算定した。測定は、千代橋Pと源太橋Pは1995年8月12日午前11時30分～午後0時45分の間に、八日市橋（1）P、同（2）P、南方橋Pは同11日午前11時30分～午後1時5分の間にそれぞれ行った。

3.2 樹種調査

コドラート内のほか、コドラート付近および前記2.3の各地点において生育しているヤナギ類について前記3.1.1（1）と同方法により樹種の同定を行った。

3.3 発根特性調査

コドラートにおいて出現数の多いタチヤナギ（*Salix subfragilis* Andersson）、マルバヤナギ（*S.chaenomeloides* Kimura）、ネコヤナギ（*S.gracilistyla* Miquel）の3種及び対照種としてヤマヤナギについて挿し木により発根特性を調査した。タチヤナギ、マルバヤナギ、ネコヤナギは1995年3月17日～20日に、コドラートおよび樹種調査地付近の母樹から採取した1～3年生の休眠枝を、鳥取大学乾燥地研究センター内のガラス温室において、無施肥鹿沼土、50%遮光、適時灌水の挿し床に3月23日挿し木し、5月31日まで69日間育成した。ヤマヤナギは同年6月10日鳥取大学蒜山演習林近傍の母樹から採取した当年生枝を鳥取大学内苗畠において上記3種と同条件の挿し床に6月10日挿し木し、8月18日まで69日間育成した。4種とも育成後抜き取り、発根、成長状況を調査した。試料数は各樹種20本以上とした。

4. 調査結果

4.1 主調査

4.1.1 コドラートの立地環境

（1）気象

1995年の鳥取地域の月平均気温はほぼ平年並に推移した。月別日照時間は成長期である5月～10月の間は8月を除いて平年より少なめに推移し、この間の合計日照時間は平年1,036時間に対し932時間と約10%少なかった。月別降水量は月毎の変動が大きく、1、5、7月が平年に比べて多く、6、9、

10月が少なかったが年合計では平年値1,949.5mmに対し2,087mmと平年並であった。智頭地域は、鳥取地域との地理的格差を別にすれば気温、日照時間、降水量ともに鳥取地域とほぼ同じ傾向を示した。

1995年には千代川に生育する木本類に大きな被害を及ぼすような台風、大雨はなかったが、1月の降雪深は平年値84cmに対し204cmに達した。とくに1月30日から2月3日まで5日連続して最深積雪が50cmを超える大雪があり、このときに後述するヤナギ類の多数の傾斜、倒伏木が発生したものと推定される。

(2) 地形、方位、植生等

各コドラーートの概況は次のとおりである。

千代橋P：デルタ帯に位置する平坦な氾濫原にあり、河流方位は北。10m×30m（河流方向×川幅方向。以下同じ）のコドラーートは、西端は本流路に、東端は分流路に面し、中央に南北方向に伸びる滞水域を持つ中州である。滞水域で二分されたコドラーートは双方ともタチヤナギが優占する低木～亜高木林である。7月の草本層はミゾソバが優占し、ヒナタイノコヅチ、オオイヌタデ、セリが多く、ヤブガラシが局所的に繁茂する。林内相対照度は17.2%である。

源太橋P：扇状地の最下流に位置する平坦な氾濫原にあり、河流方位は北。20m×20mのコドラーートは西端が高水敷の東端に位置し、すぐに低水敷への移行斜面、滞水域へと続く。滞水域の東側のコドラーートの東端は分流路に面している。マルバヤナギが優占する低木層から高木層まで階層構造がよく発達した林である。7月の草本層は、ミゾソバが優占し、イボクサ、ヒナタイノコヅチ、ツボクサ、ミツバ、ヤブガラシ、ヘクソカズラが多い。林内相対照度は4.3%である。

八日市橋(1)P：開けた平坦な谷に位置する氾濫原にあり、河流方位は北北西。5m×5mのコドラーートは周辺の滞水域から5m以上離れている。タチヤナギのみの低木林で、7月の草本層はヤマクルマバナ、オヤブジラミが多い。林内相対照度は23.6%である。

八日市橋(2)P：八日市橋(1)P上流約15mの凹地に設定した5m×10mのコドラーートで、西端部以外は渴水時を除いて滞水がある。タチヤナギが優占する樹高3m未満（期初測定値）の若い林である。コドラーートの東約四分の一はツルヨシの群落に覆われている。林内照度11.2%。

南方橋P：谷に位置するが勾配は比較的緩やか、河流方位ほぼ北北西、幅約27mの川の右岸寄り中州上にある。10m×15mのコドラーートは西端を本流路に、東端を分流路に接し、中央部はやや低くなつて増水時には流路となる。ネコヤナギが優占する低木林で、東西の水際はツルヨシの群落で覆われている。7月の草本層はツルヨシの他にヨモギが多い。林内照度は18.2%である。

(3) 土壌

各コドラーートの根系調査場所の土壌は次のとおりである。

千代橋P：各層の土性は地表から①砂壤土（厚さ5cm、重量比による礫含量0.1%）、②壤土（同25cm、0.9%）、③砂土（同25cm、69.7%）、④壤土（同5cm、5.3%）、⑤砂土（同40cm以上、73.5%）となっており、③と⑤の層中にそれぞれ3cm、10～15cm厚の斑鉄層が見られた。腐植含有状況は、①層は<含む>、②、④層は<すこぶる富む>と判定された。

源太橋P：各層の土性は、上記に同じく①壤土（20 cm、0 %）、②壤質砂土（10 cm、0 %）、③壤土（20 cm、0 %）、④砂壤土（20 cm以上、75.4 %）となっており、④層には斑鉄が見られた。腐植は①層は＜すこぶる富む＞、③層は＜あり＞であった。

八日市橋（1）P：各層の土性は、上記に同じく①砂壤土（1 cm、13.0 %）、②砂土（14 cm、68 %）、③砂土（35 cm、1.7 %）、④砂土（15 cm、0 %）、⑤壤土（35 cm、0 %）となっており、④と⑤の層界の上部に5 cm厚の斑鉄層、⑤の下部に2 cm厚のグライ層が見られた。グライ層の下は大型の円礫が堆積していた。腐植は①、⑤が＜含む＞、④が＜あり＞であった。

南方橋P：各層の土性はすべて砂土に区分されたが、含まれる礫の大きさと量により①（5 cm、58.5 %）、②（35 cm、79.2 %）、③（30 cm、77 %）、④（30 cm以上、64.3 %）の4層に見分けられた。腐植は①のみ＜あり＞と判定された。

（4）水位と冠水状況

千代川の水位は年により変動はあるものの大きくは3月の雪解けによる増水期、6、7月の梅雨による増水期、10月の秋雨による増水期と、それ以外の減水期という変化を繰り返し、これに降水の都度の短期的変動が重なっているとみることができる。降水による水位変化は降りかたにもよるが、増水は一般に急激で1～2日で水位はピークに達し、減水はこれより緩やかで3～7日程度で降水前の水位に復している。

1994年12月から1995年11月までの1年間においてコドラーートが冠水した日数は、千代橋Pでは25日、そのうち最長連続日数は7日（5月12日～18日）、源太橋Pで84日、そのうち最長連続日数26日（3月10日～4月4日）、夏期の連続日数9日（7月3日～11日）、八日市橋（2）Pでは191日、そのうち最長連続日数119日（2月13日～6月11日）、夏期連続日数34日（7月2日～8月4日）、と推定された。

また同期間内の最大水高は千代橋Pでコドラーート地高上1.09 m（7月3日）、源太橋Pで1.17 m（7月3日、5日）、八日市橋（2）Pで0.44 m（7月3日）と推定された。

4.1.2 木本の群落特性とその変化

（1）林分概況

各コドラーートの概況は次のとおりである。全体的に見てタチヤナギ、マルバヤナギに損傷木が多いのが特徴的である。傾斜、倒伏は大雪が主因であるがそれ以外の原因による主幹折れ、先枯れ等も多く、環境の厳しさが窺える（表2）。

千代橋P：期初の木本はタチヤナギ、マルバヤナギ、ヨシノヤナギ（*S. Yosinoi* Koidzumi）の3種、387本であったが期間中の8月9日工事業者により誤って伐採を受けた39本を期初に遡り調査対象から除外したため、調査対象木はタチヤナギ、マルバヤナギの2種、348本となった。なお、伐採を受けた箇所の林内環境（主として光環境）に変化を生じたが時期的に成長盛期を過ぎていたので期末までの残存木への影響は小さいと考えられる。さらに、タチヤナギに前述の大雪による傾斜、倒伏個体が多く、この中から多くの枯死が発生し期末生残木は、マルバヤナギを合わせて252本となった。

源太橋P：木本8種のうち、ヤナギ属はタチヤナギ、マルバヤナギ、ヨシノヤナギの3種、期初の総本数241本、うちタチヤナギとマルバヤナギの被圧木23本が期中に枯死した。

八日市橋（1）P：タチヤナギ60本の純林であるが大雪による傾斜、倒伏個体が多く、17本が期中に枯死した。

八日市橋（2）P：全木4年生程度までのタチヤナギ、マルバヤナギ、ネコヤナギの3種295本の林分密度の非常に高い林で、タチヤナギの小径木4本が期中に被圧により枯死した。

南方橋P：期中に人為攪乱（掘り取り）を受けた1本を除き、期初には木本6種、うちヤナギ属はタチヤナギ、ネコヤナギ、キヌヤナギ(*S.Kinuyanagi* Kimura)の3種、総本数220本であったが増水時の水流による洗掘、押し倒し等によるネコヤナギ、タチヤナギの枯死、消失により期末210本となった。

以上コドラート合計では期初11種1,204本、期中の人為攪乱を受けたもの40本、枯死・消失150本、期末11種、1,014本となった。

（2）林分密度と被度

各コドラートとも稚樹発生がなく、枯死、消失によって林分密度（算定はコドラート内の木本生育面積をベースとした。以下被度、相対被度とも同じ）は低下したが被度（基底断面積による）は増加した。

林分密度：タチヤナギの枯死によりとくに千代橋Pと八日市橋（1）Pで低下が著しかった。また八日市橋（2）Pは1平方メートル当たり10.5本と非常に高密度で、淘汰がまだ進んでいないことを示している。

被度：期初から35%と大きい値を示していた源太橋Pのマルバヤナギが期末には40%と更にその値を伸ばした。また、若い林分の八日市橋（2）Pでは高密度でありながら期初の9%から18%へと大きな伸びを示した。

相対被度：八日市橋（1）P、南方橋Pを除く3コドラートでタチヤナギの相対被度が低下し、その分マルバヤナギの相対被度が増加した。ネコヤナギは南方橋Pで枯死の影響により若干相対被度が低下した（図2）。

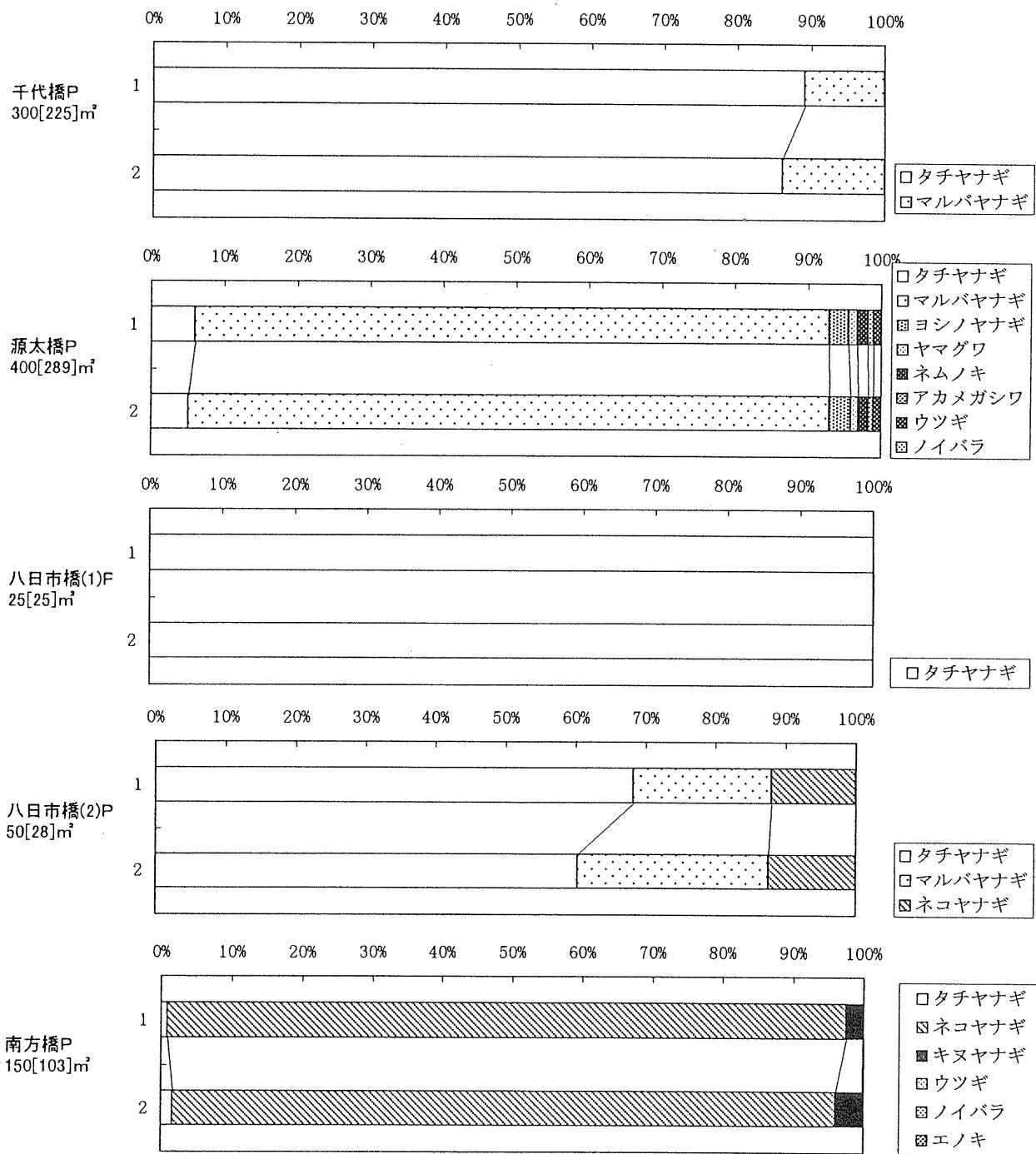
（3）ヤナギ類の樹高・直徑分布

コドラートで個体数の多い樹種の樹高および直徑分布は図3のとおりである。期初についてみると、樹高では八日市橋（1）Pのタチヤナギおよび八日市橋（2）Pのネコヤナギを除いて主体部分はほぼ正規分布をしている。直徑では分布の中心が左に偏った形のものが多い。

表2 ヤナギ類の損傷、枯死・消失個体数

コドラート	Spp	期初					期中枯死・消失					期末生残									
		傾斜	倒伏	主幹枯	折	先枯	折	傾斜	倒伏	主幹枯	折	先枯	折	その他	計	傾斜	倒伏	主幹枯	折	先枯	折
千代橋P	タチ	201	5	84				71	1	18	6	96			96	131	6	91			
	計	201	5	84				71	1	18	6	96			96	131	6	91			
源太橋P	タチ	28	3	5				4		1	2	7			7	25	3	7			
	マルバ	30	23	23				1	9	4	2	16			16	32	18	29			
	ヨシノ	1										0			0	1					
	計	59	26	28				5	9	5	4	23			23	58	21	36			
八日市橋（1）P	タチ	46		11				10		3	4	17			17	36	1	20			
	計	46	0	11				10	0	3	4	17			17	36	1	20			
八日市橋（2）P	タチ	1	2	28					1	1	2	4			4	4	3	39			
	ネコ		1									0			0		1				
	計	1	3	28				0	1	1	2	4			4	4	4	39			
南方橋P	タチ										1	1			1						
	ネコ		2								8	9			8		15	5	24		
	計	0	2	0				1	0	0	9	10			9	15	5	24			
コドラート計	タチ	276	10	128				85	2	23	15	125			125	196	13	157			
	マルバ	30	23	23				1	9	4	2	16			16	32	18	29			
	ヨシノ	1	0	0				0	0	0	0	0			0	1	0	0			
	ネコ	0	3	0				1	0	0	8	9			8	15	6	24			
	計	307	36	151				87	11	27	25	150			25	150	244	37	210		

（注）期初、期末の各内訳欄は互いに重複計算している（例：傾斜して先枯れしている個体は【傾斜・倒伏】と【先枯・折】の各欄に計上）
期中枯死は主原因の欄に計上し、重複計上はしていない



(注)相対被度(%)=種被度/種合計被度×100 被度(%)=基底面積/コドラー内木本生育面積×100
面積[]内:木本生育面積

図2 コドラー内木本の相対被度の消長 (1:期初、2:期末)

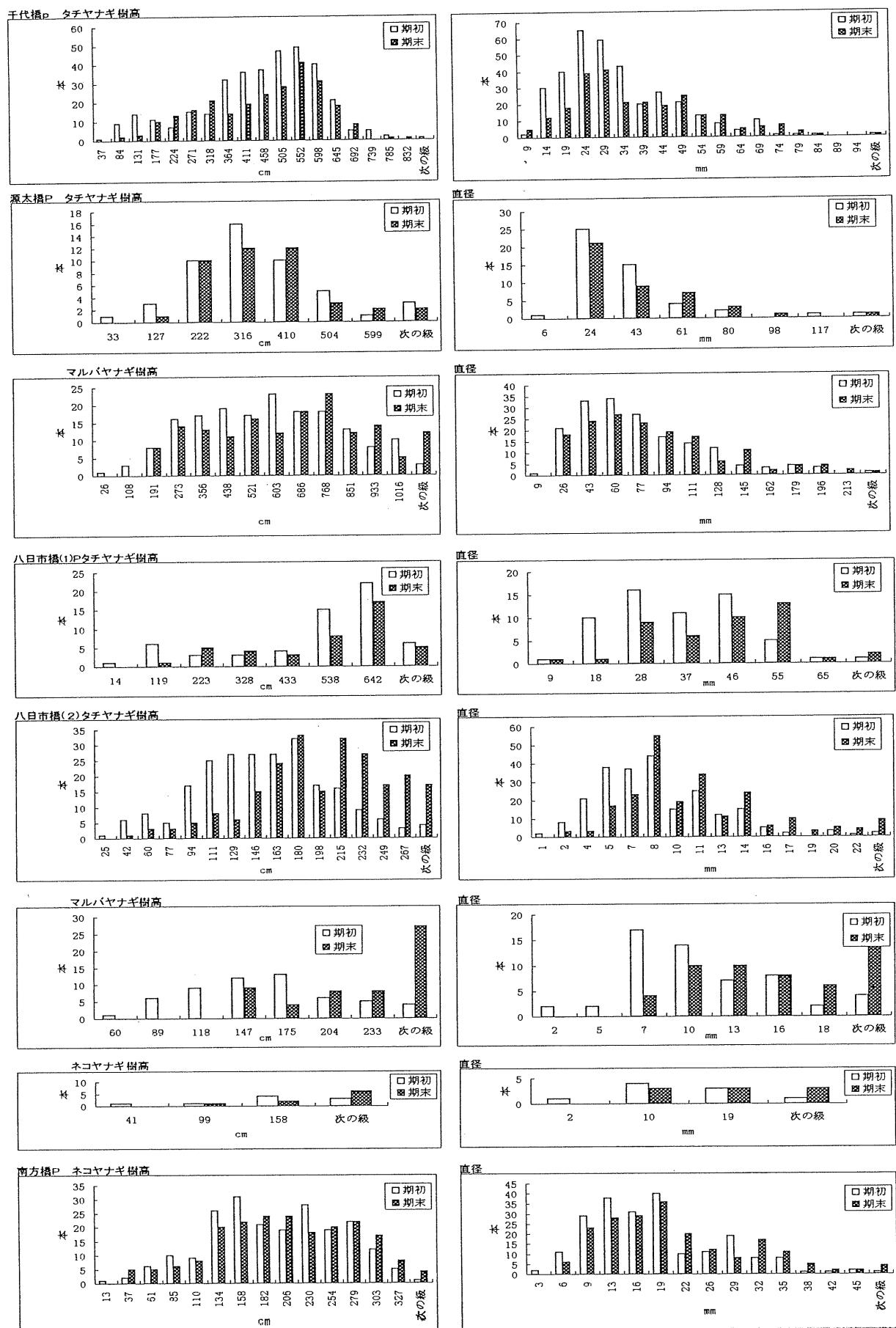


図3 タチヤナギ、マルバヤナギ、ネコヤナギの樹高、直径分布

4.1.3 ヤナギ類の成長量

(1) 総生長量

コドラートで個体数の多いタチヤナギ、マルバヤナギ、ネコヤナギについてコドラートにおける樹高成長の総量および直径成長の総量の変化を、期初1個体当たりでみると図4(1)、(2)のとおりである。期初1個体当たりとしたのは、コドラート間の面積の差を消去し、期中の枯死・消失減を含めるためである。また、期末の樹高は前述のとおり傾斜・倒伏木の潜伏芽伸長量を加えたものである。これによると、タチヤナギの枯死による減少が著しい。直径の減少は当然として樹高についても健全木の大きな潜伏芽伸長量（後記4.1.6参照）を加えてもなお減少が大きい。

(2) 健全個体の生長量

上記3種について枯死・消失個体を除く生残個体の成長量を表3に示した。これによると、個体差、コドラート間の環境差を無視しての比較ではあるが、コドラート合計の生長率は、樹高でマルバヤナギ、直径でネコヤナギが大きくなっている。

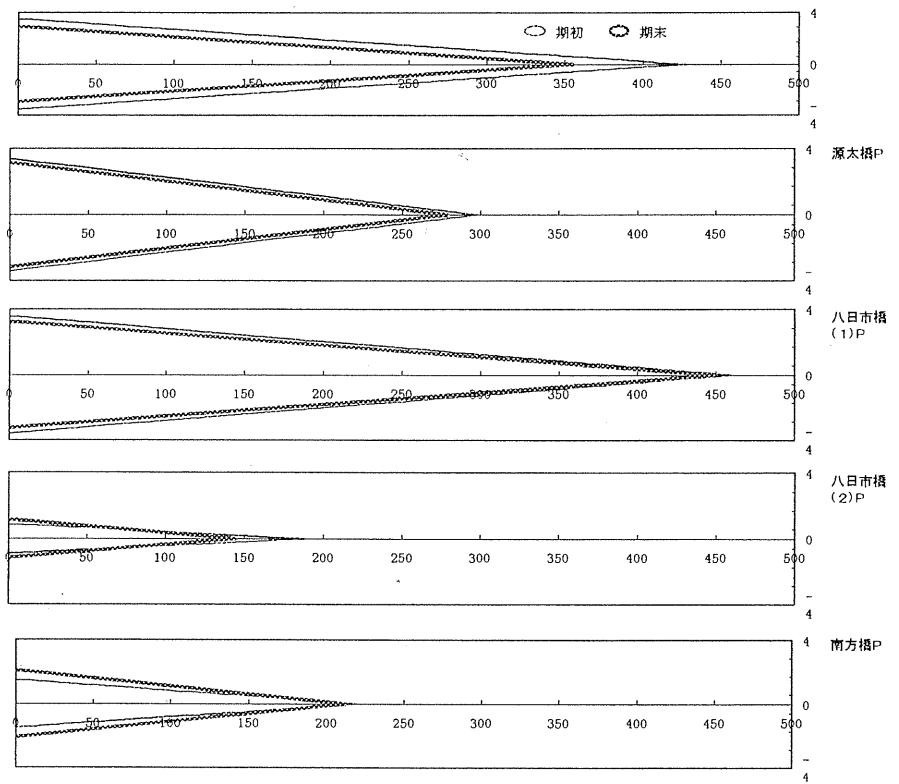
なお、樹高、直径、基底面積ともに最小成長量がマイナスを示すものが多い。これは、先枯れあるいは主幹枯れの進行による樹高減およびこれに伴う直径測定位置の変更（例えば主幹の先枯れに伴い側芽伸長した枝の直径を測定せざるを得ない等）による減少があることによる。

さらに、同一立地条件下で健全木のみの成長量比較をするために、八日市橋（2）Pのタチヤナギ、マルバヤナギの傾斜、倒伏、主幹枯れ、主幹折れの各個体を除く健全個体5について直径階別に成長量を比較した。成長量が必ずしも正規分布を示さないためMann-WhitneyのU検定により検定の結果、直径階1～5mmの樹高成長、同16～20mmの材積成長を除いて他はすべて有意差95%以上の水準でマルバヤナギの成長量がタチヤナギの成長量より大きいことを示した（図5）。この点については、目視でもマルバヤナギに比してタチヤナギは若齢期から枝の張りが小さく先枯れが多いことからはっきり認められる。

表3 タチヤナギ、マルバヤナギ、ネコヤナギ生残個体成長量

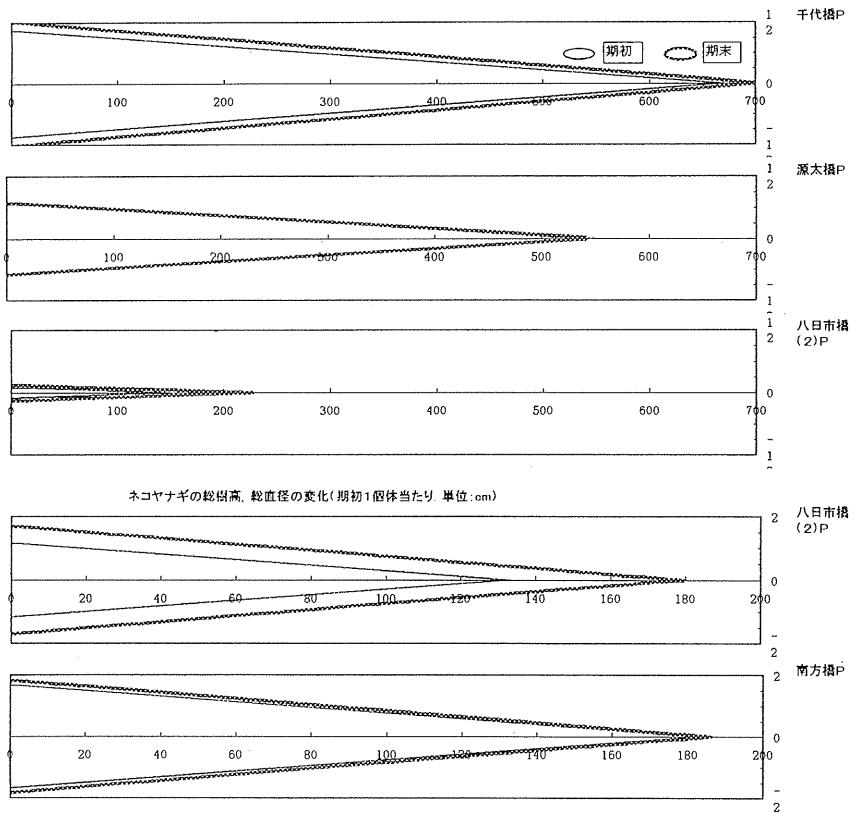
コドラート	タチヤナギ				マルバヤナギ				ネコヤナギ			
	個体数	樹高成長 (cm)	直径成長 (mm)	基底面積成長 (cm ²)	個体数	樹高成長 (cm)	直径成長 (mm)	基底面積成長 (cm ²)	個体数	樹高成長 (cm)	直径成長 (mm)	基底面積成長 (cm ²)
千代橋 P	合計	250	5806	495	494	2	65	33	142			
	平均		23	2	2		33	17	71			
	最大		341	49	37		58	19	127			
	最少		-286	-21	-4		7	14	16			
	標準偏差		107	5	4		36	4	79			
源大橋 P	合計	42	124	90	87	158	5142	858	1737			
	平均		3	2	2		33	5	11			
	最大		237	9	20		273	103	200			
	最少		-144	0	0		-403	-12	-7			
	標準偏差		60	2	4		88	11	25			
八日市橋（1）P	合計	43	4294	198	156							
	平均		100	5	4							
	最大		459	15	18							
	最少		-345	-8	-1							
	標準偏差		164	5	4							
八日市橋（2）P	合計	226	10458	574	125	56	4408	349	84	9	417	48
	平均		46	3	1		79	6	2		46	5
	最大		161	14	13		140	15	6		96	13
	最少		-47	-1	0		20	1	0		4	1
	標準偏差		33	2	1		29	3	2		27	4
南方橋 P	合計	2	43	17	12					203	1773	429
	平均		22	9	6					9	2	1
	最大		45	15	11					115	14	11
	最少		-2	2	1					-137	-3	-2
	標準偏差		33	9	7					27	2	2
コドラート合計	合計	563	5973	602	593	216	9615	1240	20	212	2190	477
	平均		37	2	2		45	6	9		10	2
	最大		459	49	37		273	103	200		115	14
	最少		-345	-21	-4		-403	-12	-7		-137	-3
	標準偏差		91	4	4		79	9	23		28	2
	生長率(%)		3	12	0		10	19	2		6	29

(注) 生長率は期初値に対する比率



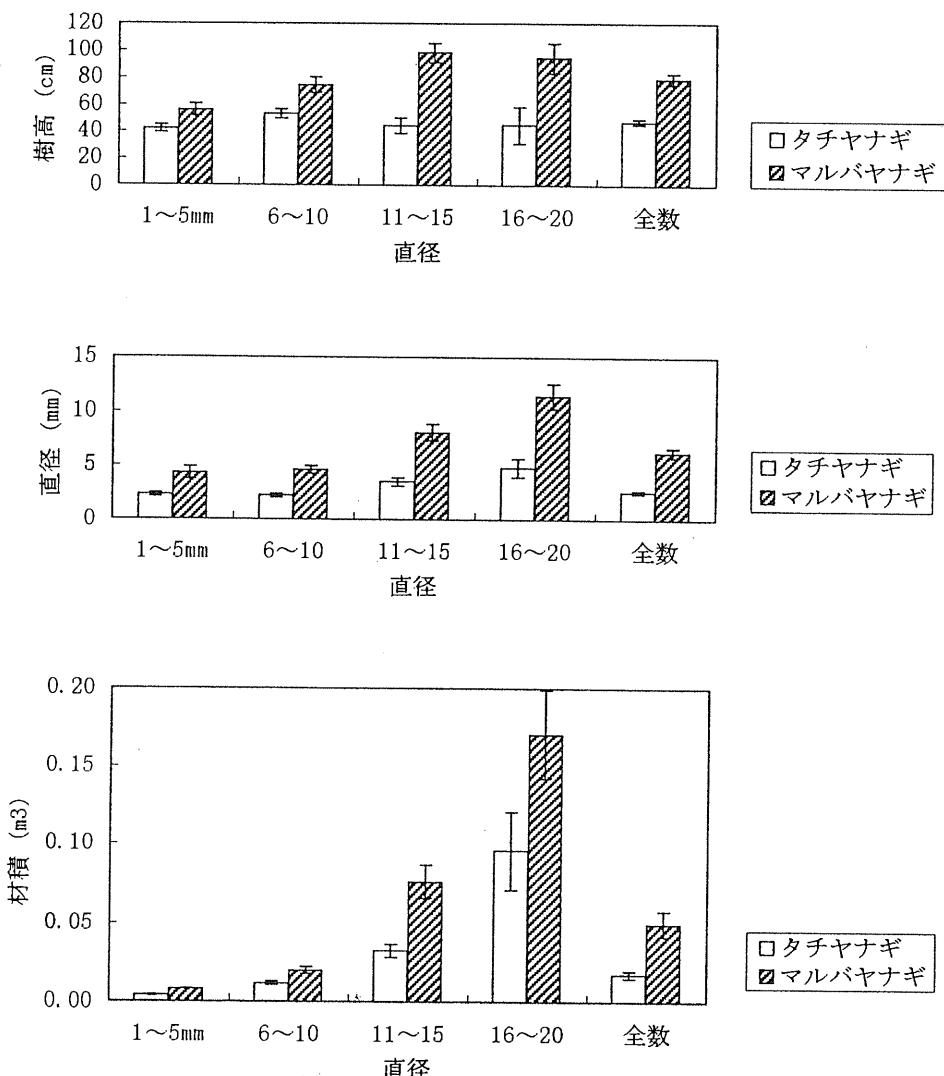
(注) 期初、期末とも期初個体数当たりの値、従って期末の値は期中の枯死等による減分を含む。
直径は生枝下または胸高の何れか低いほうによる。目盛りのマイナス表示は作図技法による。

図4 (1) タチヤナギの総樹高、総直径の変化 (期初1個体当たり 単位:cm)



(注) 期初、期末とも期初個体数当たりの値、従って期末の値は期中の枯死等による減分を含む。
直径は生枝下または胸高の何れか低いほうによる。目盛りのマイナス表示は作図技法による。

図4 (2) マルバヤナギの総樹高、総直径の変化 (期初1個体当たり 単位:cm)



(注) 対象: 傾斜、倒伏、主幹枯れ、主幹折れを除く健全個体。
但し、先枯れ、先折れはタチヤナギ固有の生態とみて対象に含む。

図5 八日市橋 (2) Pタチヤナギ、マルバヤナギ健全木成長量比較

4.1.4 ヤナギ類の繁殖

(1) 稚樹の発生

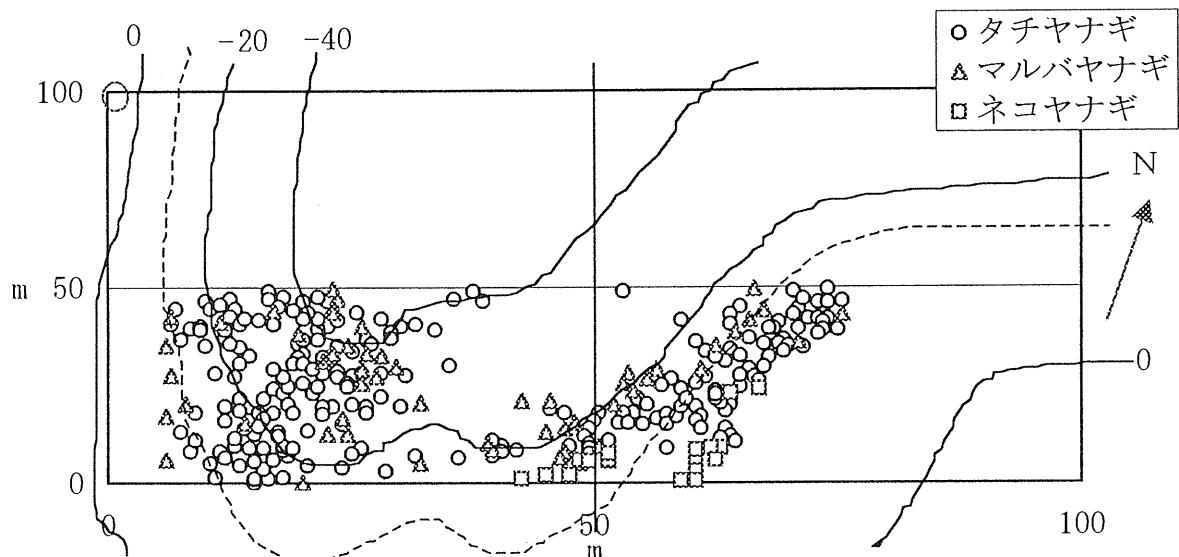
コドラート内で新たな稚樹の発生は認められなかった。コドラート外では、1995年5月9日、千代橋Pの上流側において、減水によって現れた4~5 m²の裸の泥湿地に、付近の種子飛散状況から推定してタチヤナギまたはカワヤナギ (*S.Gilgiana* Seemen) と思われる種子が一面に発芽しているのが観察された。しかし、この稚樹群は5月11日からの増水により5月末頃まで水没し、6月8日時点ではすべて消滅していた。

(2) 開芽・開花・結実期

開芽、開花、結実期は同一樹種にあっても個体によりあるいは個体内の着花位置により異なるが、環境が同じであれば樹種によってある幅を持ってほぼ定まっているとみられる。

(3) 種子散布期と河川水位による繁殖域の制限

八日市橋(2)Pにおいては、タチヤナギ、マルバヤナギ、ネコヤナギの3種の各個体位置の分布が、ほぼコドラーの等高線に沿って樹種毎に配置されており、その配置域が前記(2)の各樹種の種子散布期と河川水位の変化傾向とに符合していることが観察された。即ち、前記(2)の開花期から判断して最も種子散布期が早いネコヤナギがコドラーの最も高い場所に、次いで種子散布期の早いタチヤナギがその下方に、3種中最も種子散布期が遅いマルバヤナギが最も低い場所に分布していた(図6)。



(注) 等高線：基点(○)を0とする20cm間隔。
破線は'95.7.29.の汀線

図6 八日市橋(2)Pでの樹種分布

一方、千代川における水位は、前記4.1.1(4)のとおり3月に雪解けによる増水があった以後は、降雨によるその都度の短期的増水はあるものの長期的傾向としては6月の梅雨期までは減水が続く。本コドラーにおける水位の変化も大きくはこの傾向にしたがって推移しているものと推定される。

以上の2点から、本コドラーにおける種の繁殖域は種子散布期とその時点のコドラー水位により規定されたものと考えられた。

(4) 栄養繁殖

根系調査の範囲内では土砂堆積を受けた枝からの発根によってその枝が個体の一部としてそのまま成長を続けることはあっても、繁殖形としての伏条更新といえるものは認められなかった。また、後記4.1.6のとおり根、株に損傷がない傾斜、倒伏個体からは旺盛な潜伏芽の開芽伸長が見られたが、開芽部位は根、株位置から離れた位置のものが大部分であり、これらは、根系、光環境が維持されれば枝として成長を続けるもので、萌芽更新とは異なると考えられた。なお、株位置で伐採を受けた個体は伐採部位から旺盛な萌芽を示した。

4.1.5 標準木の解析

(1) 層別器官別現存量

試料の立地環境が異なるため樹種別比較は困難であるがタチヤナギのT/R比はマルバヤナギに比し大きかった。

(2) 成長経過

試料の年齢は4年～16年と開きはあるが、何れも平均成長は、樹高成長で漸減傾向を、材積成長で漸増傾向を示し、直径成長、断面積成長でその中間を示した。また、南方橋Pのネコヤナギは、過去2回の土砂堆積によって地際部となった位置の肥大が明瞭に認められた。

(3) 根系

根圏は、地表2～3cmの深さから調査時点の地下水位の深さ（1m前後）にまで及んでいる。主根はさまざまな深さから水平根を四方に出すとともに地下水位の深さに達してからはほぼ水平方向に伸びていた。年齢の若い八日市橋（2）Pのマルバヤナギを除き他はすべて土中に枝痕が認められ、量の差はあるものの過去に土砂堆積を受けていたことが判明した。とくに南方橋Pのネコヤナギは樹幹長の50%近い深さの土砂堆積を受けながら成長を続けていた。土砂堆積を受けた場合、先端まですべてが埋没した枝は枯死し、一部でも地上に出ている枝は、地中部分は盛んに不定根を伸ばし、地上部分はそのまま成長を続けているのが観察された。全体が埋没した個体または枝から、不定根とともに潜伏芽を伸ばすような事例は観察されなかった。

また、土砂堆積を受けた場合の反応はす早く、八日市橋（1）Pの標準木掘り取り場所での隣接個体（タチヤナギ）の例では、8月15日～22日の7日間排土中にあった間に主幹の埋土部分から多数の不定根を伸長させているのが観察された。

4.1.6 水流等による搅乱の影響

南方橋Pでは増水時の水流により根の洗掘、押し倒しを受けた個体が16あり、そのうち2が洗掘により枯死または消失した。根の洗掘は枯死の直接原因となり、洗掘により倒伏した幹からの発根、開芽は見られなかった。押し倒しでは主幹割れ、主幹折れを併発しているものもありその影響による衰弱あるいは押し倒しに伴う被圧によって枯死に至っている。

降雪による幹傾斜、倒伏による影響については、根系の損傷あるいは傾斜、倒伏による光環境の悪化がない限り旺盛な潜伏芽の開芽、伸長によって成長を続けるが、根に損傷を受けた場合は開芽、伸長量ともに小さく被圧により枯死に至っている。光環境が良くない場合も開芽伸長初期で環境改善がなされなければ成長が止まり枯死に至っている。潜伏芽の開芽、伸長はタチヤナギでとくに顕著であり、マルバヤナギでは比較的少なく、ネコヤナギでは全く見られなかった。ネコヤナギでは根に損傷がない場合には倒伏後も側芽による伸長が続けられ、潜伏芽の開芽はみられなかった。

4.2 ヤナギ類の樹種調査

4.2.1 出現樹種

千代川本川全域調査ではないが、前記2.2、2.3の13地点において以下の8種のヤナギ属が認められた。但しキヌヤナギは花が未確認である：タチヤナギ、マルバヤナギ、ヨシノヤナギ、カワヤナギ、ネコヤナギ、ジャヤナギ(*S.Pierotii* Miquel)、オノエヤナギ(*S.sachalinensis* Fr.Schmidt)、キヌヤナギ。

4.2.2 出現域

樹種別に出現域を概観すると、タチヤナギは下流から上流域下部までの土層中に壤土、壤質砂土、砂壤土など粒径の小さい土壤層を含む区域（以下堆泥域という）に出現した。マルバヤナギとヨシノヤナギは下流から中流域までの堆泥域に、カワヤナギは下流の堆泥域に出現した。

ネコヤナギは、下流から上流までの広い帶域に出現したが、出現域はいずれも礫含量の多い砂土（以下堆砂・堆礫域という）であった。ジャヤナギは中流域に出現した。オノエヤナギとキヌヤナギは上流の堆砂・堆礫域に出現した（図7）。

以上の調査結果のうちタチヤナギ、カワヤナギ、ネコヤナギ、オノエヤナギの土性選好性については石狩川および札内川における調査結果（新山、1987、1989）と同じ傾向を示している。

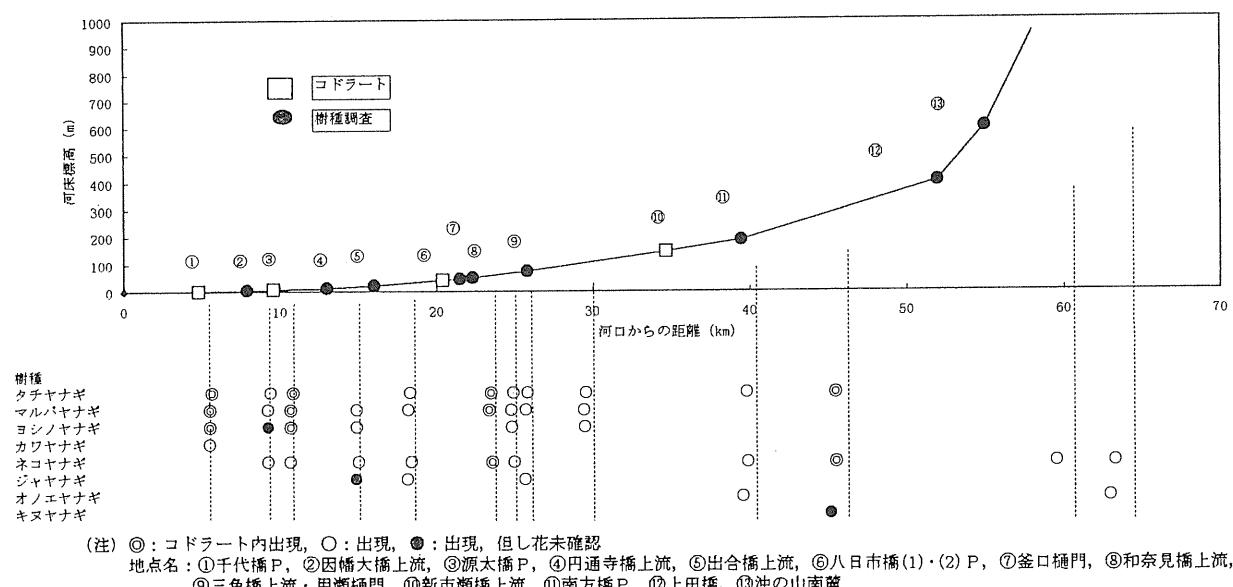


図7 千代川本川におけるヤナギ類の樹種分布

4.3 ヤナギ類の発根特性調査

タチヤナギ、マルバヤナギ、ネコヤナギの3種および対照樹種としてのヤマヤナギの発根成績については、全葉食害による枯死個体を除く他はすべて発根、活着して良好な生育を示し、4種間で差異は認められなかった。

5. 考 察

5.1 タチヤナギ、マルバヤナギ、ネコヤナギの繁殖

5.1.1 繁殖形

千代川の河床において、タチヤナギ、マルバヤナギ、ネコヤナギは主として種子散布により繁殖しているものと考えられる。発芽および稚樹の生育には水湿、光環境が大きく影響し（柳井・菊沢、1991）、既存の植生の中での発芽があったとしてもヨシ類をはじめとする旺盛な河床植生の被圧により生残は希なものとなると考えられる。従って、これら3種の繁殖には裸地の存在と河川水位の動向が制限因子として大きく作用するものと考えられる。河床に生育するヤナギ類の立地は洪水、河道シフト等による砂礫堆の変動に伴って変動することが指摘されている（石川、1991）が、千代川においても同じ状況にあると考えられる。加えて、それらの変動機会が土木機械を使って行われる河床整備工事によってより多くなっていると考えられる。各コドラーの主体を構成する個体群は、前記2.1.2（3）の分布の型および分布域の地形から判断して上記の制限因子の作用下においてごく短年間のうちに更新が行われたものと考えられる。

5.1.2 繁殖域

ネコヤナギはその土壤選好性から3種のうちでは独自の繁殖域を持つ。タチヤナギとマルバヤナギは互いに土壤選好性が似ており、現に中流以下の多くの調査地点でみられるとおり分布域が重なっている。前記3.1.4（3）にみられるように種子散布期の差異等によるミクロレベルの棲み分けがあるとしても、競合した場合には、若齢期の成長量、最終樹形ともに大きいマルバヤナギが優占種としての地位を占めてゆくものと考えられる。

5.2 タチヤナギ、マルバヤナギ、ネコヤナギの環境適応

5.2.1 土砂堆積に対する適応

前記3.1.5（1）にみられるように土砂堆積に対する適応力は大きく、その反応も素早いと考えられる。とくにネコヤナギは、その繁殖域の土壤の成因からして当然流水の影響を頻繁に受けるとともに樹体が水流を弱めその結果土砂堆積が多いことが既に指摘されている（石川、1988）。今回の調査結果からみても土砂堆積に対する適応力は大きいと考えられる。

5.2.2 水位変動と地表冠水に対する適応

前記3.1.1（4）にみられるとおりコドラーによっては地表に冠水する期間が相当長期にわたるものがある。また、コドラーの低い地点に生育している個体についても樹体の一部が水中にある期間が長い。このような長期間の地表冠水に対しては、幹、枝から水中に不定根を伸ばして適応しており、冠水に

に対する適応力も大きい。なお、各コドラーートの滞水域とも増水時には本流路または分流路との連絡があり、これが断たれた後の滞水期間は前記冠水期間よりかなり短く、地下水の流動も考えられるので、水中溶存酸素欠乏の事態に至るケースは少ないものと考えられる。

5.2.3 洗掘、倒伏等に対する適応

生育基盤を失う洗掘に対しては適応力を持たず、また、根系への障害、倒伏等による光環境の悪化には弱い。しかし、これらの障害を受けなければ主幹の傾斜、倒伏に対しても適応力は大きいと考えられる。

摘要

1. 鳥取県の千代川におけるヤナギ類の分布と動態を明らかにするために、千代川本川河床においてヤナギ類の生育がみられる4地点の5コドラーートを主調査地として、ヤナギ類を中心に出現樹種、1成長期間の成長量、繁殖形、生育域の土性、冠水状況等とそれら環境への適応状況を調査した。また、出現数の多いヤナギ属3種と対照種1種について挿し木により発根特性を調査した。

2. 調査地点では8種のヤナギ属が観察された。タチヤナギは下流から上流域下部の堆泥域に、マルバヤナギ、ヨシノヤナギは下流から中流の堆泥域に、カワヤナギは下流の堆泥域に、ネコヤナギは下流から上流域に至る広い範囲の堆砂・堆礫域に、ジャヤナギは中流域に、オノエヤナギ、キヌヤナギは上流の堆砂・堆礫域に出現した。

3. コドラーートにおける1成長期間の樹高、直径、基底面積の総量変化ではタチヤナギが減少し、マルバヤナギが増加した。これはタチヤナギに降雪による幹傾斜、倒伏に起因する枯死が多発したためである。しかしながら、健全個体間で比較した結果でもタチヤナギはマルバヤナギより成長量が小さかった。

4. 千代川においては、タチヤナギ、マルバヤナギ、ネコヤナギの3種は主として種子散布により繁殖し、裸地の存在と河川水位の動向が制限因子として大きく作用するものと考えられる。コドラーートの主体を構成する個体群は、その生育域、樹高分布の形からしてこれらの制限因子の作用下でごく短年間のうちに更新したものと考えられた。

5. ネコヤナギは、その土壤選好性から上記3種のうちでは独自の繁殖域を持つ。タチヤナギとマルバヤナギとは土壤選好性が似ており、両者間で競合が生じた場合には若齢期の成長量、最終樹形ともに大きいマルバヤナギが優占種の地位を占めてゆくものと考えられる。

6. 土砂堆積、地表冠水に対しては不定根の伸長により、主幹の傾斜、倒伏に対しては、根系への障害、被陰がなければ潜伏芽の開芽伸長により適応しており、成長阻害を受けることは少ない。

7. 挿し木による発根特性調査においてタチヤナギ、マルバヤナギ、ネコヤナギ、ヤマヤナギの4種は、何れも良好な発根性を示し、樹種間の差異は認められなかった。

謝 辞

この調査の実行にあたり、千代川の基礎的環境資料をはじめ詳細な観測データを快くご提供下さった建設省鳥取工事事務所調査設計課神田学係長および鳥取県郡家土木事務所工務第二課大河原禎親係長に厚く御礼申し上げる。

参考文献

- 1) 畑野健一, 佐々木恵彦:樹木の生長と環境, 東京; 養賢堂, 1993.
- 2) 飯泉茂, 菊池多賀夫:生物教育講座8 植物群落とその生活, 東京; 東海大学出版会, 1980.
- 3) 石川慎吾:揖斐川の河辺植生Ⅰ 扇状地の河床に生育する主な種の分布と立地環境, 日本生態学会誌, 38 (2) 73-84, 1988.
- 4) ———:揖斐川の河辺植生Ⅱ 扇状地域の砂礫堆上の植生動態, 日本生態学会誌, 41 (1) 31-43, 1991.
- 5) 岩城英夫:生態学への招待, 東京; 共立出版, 1971.
- 6) 新山馨:石狩川に沿ったヤナギ科植物の分布と生育地の土壤の土性, 日本生態学会誌, 37(3) 163-174, 1987.
- 7) ———:札内川に沿ったケショウヤナギの分布と生育地の土性, 日本生態学会誌, 39 (3) 173-182, 1989.
- 8) 大橋広好ほか:朝日百科 植物の世界68, 東京・大阪; 朝日新聞社, 1995.
- 9) Singo Ishikawa. Ecological studies of the plant communities on the Kitakami river floodplain; Ecological Review. 19 (2) 67-73, 1979.
- 10) 柳井清治, 菊沢喜八郎:播種実験によってみられたヤナギ属3種の発芽および生残特性, 日本生態学会誌, 41 (2) 145-148, 1991.

II 北海道の冷温帯湿原に分布するハンノキ(*Alnus japonica*)の生育状況と環境

1. はじめに

本邦における10種のハンノキ属(*Alnus*)のうち、ハンノキ(*Alnus japonica*)は、湿原における遷移の最終段階に出現する種であり、日本の冷温帯の湿地林の代表的構成樹種である。その分布は平面的には冷温帯から亜熱帯域まで、垂直的には平地から山地帶上部まで広範囲にわたる。そして、地下水位が高く、土壤水分が過剰で年間を通して、または一時的に地表水に覆われる立地条件を中心に分布している。しかし適潤地にも生育しており、土壤の水分条件に対する適応範囲は極めて広い。

筆者らのこれまでに行った実験により、ハンノキは強い滞水耐性を持つことが明らかになっている。さらにハンノキは放線菌(*Frankia*属)に寄生による根粒を形成しているために窒素の自給が可能であり、厚い泥炭層からなる貧栄養の湿原にも進出することができる。現在、大規模なハンノキ林として残っている地域は、本州以南では極めて少なく、河川の堤防や、水田の畦に並木状または小規模の林として点在する程度である。この理由は、ハンノキの適地が水田の開墾などによって失われたことによるものである。一方、北海道では釧路湿原や勇払原野などにハンノキ(ヤチハンノキ)の広い分布域がある。

ハンノキは木材資源として見た場合、ほとんど価値を認めることはできない。しかしながらこの樹種は湿原をはじめとする地下水位の高い場所に特異な森林を形成し、しかも貧栄養の土壤環境にも生育しうることから、水域の緑化に重要な樹種と考えることができる。さらに湿原のハンノキ林は釧路湿原やウトナイ湖のように野生動物のサンクチュアリーとして重要な役割を果たしており、これを保全する意義は大きい。しかしながら実際、ハンノキ林がどのような環境条件下に成立し、またどのような生育特性を有しているかについては、いまなお十分な研究成果が得られているとはいえない。

以上のことから本研究では、ハンノキ湿原林の保全やハンノキを用いた水辺の緑化を目的として、北海道の湿原におけるハンノキの生育状況を詳細に調べた。

2. 調査地と調査方法

調査対象地は、北海道の苫小牧市の北東に位置するウトナイ湖、およびウトナイ湖に流入、流出する美々川とした。ウトナイ湖は面積230ha、水深は2m以下、大部分が0.5~0.6mの浅い海跡湖である。湖とその周辺を含めた10haは、1962年に都市計画法に基づく「緑地」に、1981年には(財)日本野鳥の会が全国で最初の「サンクチュアリー」に指定し、更に1982年には、環境庁の「鳥獣保護区」(特別保護区併設)に設定されている。ウトナイ湖湖岸及び、美々川河岸にはハンノキ(*Alnus japonica*)が純林状に分布しており、本研究では各一ヵ所を調査対象地に選んだ。調査プロットはウトナイ湖、美々川にそれぞれ一ヵ所づつ帯状プロットを設定した。ウトナイ湖の調査地では湖岸から湖中に向かって5m×60mの帯状プロットを設定した。プロットの設定位置はウトナイ湖北東部である。美々川の調査地ではウトナイ湖より

約2km上流の河岸に10m×75mの帶状プロットを河岸から川向かって設定した。

2.1 ウトナイ湖プロット

プロット内の全てのハンノキについて樹高、胸高直径(または根元直径)、座標、及び分岐数を調査した。他の樹種については、樹高2m以上のものについて樹種、樹高、胸高直径、座標、及び分岐数を調査した。またプロット内のレベル測量を行い、滯水している部分では水深の調査も併せて行った。

2.2 美々川プロット

林分は樹高2m以上のものについて樹種、樹高、胸高直径、および位置を調べた。また泥濘土には樹木が生育している小丘(マウンド)が形成されているが、マウンドの位置、マウンド高、マウンドの幅(長径と短径)などを調査した。なおマウンド高は泥土層の上部からマウンドの最上部までを測定した。林床植生は同定を行い、ホザキシモツケとミズバショウの株数、被度の調査を行い、ホザキシモツケについては樹高の調査も行った。また、プロット内の各所で溶存酸素量(5mごとに10カ所)と酸化還元電位(Eh)(10mごとに10カ所)を測定した。泥土層の厚さも併せて測定した。そしてプロット内外を問わず任意にハンノキ4本と、随伴して出現するヤチダモ(*Fraxinus mandshurica*)を4本選び、成長錐により木部コアを採取して年輪幅を測定し、それにより成長曲線を作成した。

3. 結果と考察

3.1 ウトナイ湖プロット

まずレベル測量の結果を示す(図1)。水面は図中では0cmとしてあらわした。ウトナイ湖の年間平均水位は、苫小牧市による「ウトナイ沼自然環境調査報告書」(1987)によると、一時豪雨の影響などにより増加した年もあるが年々低下し、1969年から1985年までの期間に45cmも低下している。月別の水位の変化は4月と9月にピークがあり、このうち9月のピークが最高で2m、4月は191cm、最低は1月の181cmであった。調査を行った7月は185cmとなっており、水位は比較的低い時期にあることがわかる。これを本調査のレベル測量の結果に照らし合わせると水位の変化は起点より5mのところでは、地上高29cmの付近までの範囲を上下していると考えられる。

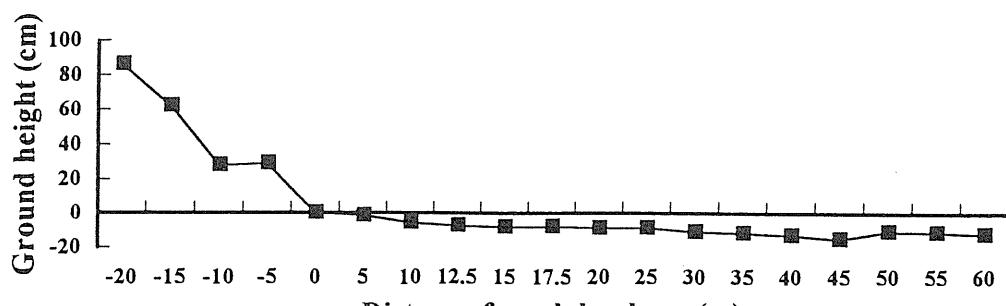


図1 調査地の高低差

ここで、起点からの距離と水深との関係をみると図2の様になる。相関係数は $R^2=0.7$ となり、距離と水深の関係、つまり湖岸から離れるほど水深は増すということがいえる。よって今後は水深との関係をす

べて距離との関係に置き換えて検討していく。

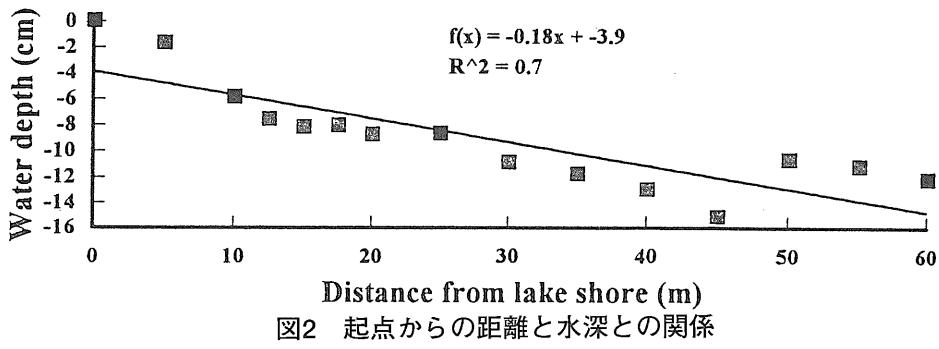


図2 起点からの距離と水深との関係

プロットの全体の分布を立体図（図3）と平面図（図4）で表す。平面図の○は健全な個体を、●は主軸が枯死した個体を表している。プロット中のすべてのハンノキは樹齢の測定は行わなかったが、樹高級別（図5）、直径級別（図6）に分布をみると、どちらも正規分布に近い一山型の図が得られた。この結果からハンノキは、水位の低下によって一斉に更新したものと考えられる。5 mごとに本数をみると、10 ~ 15 mでは多いが25 mを過ぎると急減する。その原因としては次の二つが考えられる。

1) 種子の散布能力：ハンノキの種子は翼がついており、飛翔距離は50 cm前後である。種子の表面はワックスで覆われており、水面浮遊時間は50 %が5日以上も浮遊する。ウトナイ湖における実際の散布距離はハンノキ林から15 m以内と、75 m付近が多く逆正規分布に近い様相を呈することが報告されている。これは風と水による散布の結果を示すものであろう。

2) 種子の発芽能力：発芽能は、実際の種子の散布数と本数に差ができる原因となる。母樹となるハンノキ林の近くに落ちた種子は乾燥により発芽能力を失い、水により運ばれたものは長期間の浸漬により発芽能力を失うようである。

これらの要因によりハンノキの分布は図4のようになると想われる。また主軸が枯死している個体の頻度は、起点から遠ざかるにつれて高くなっていた（図7）。これは滞水に起因する根系のストレスに関連するものと考えられる。

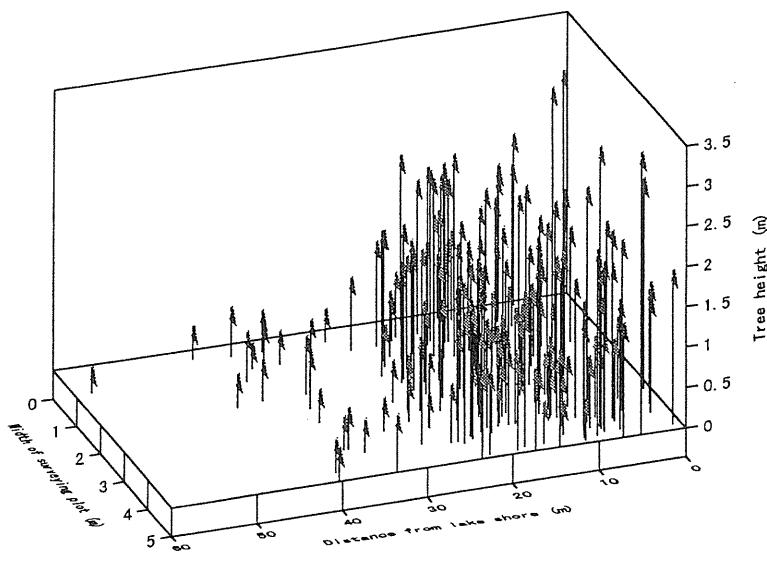


図3 プロットの全体の樹木分布（立体図）

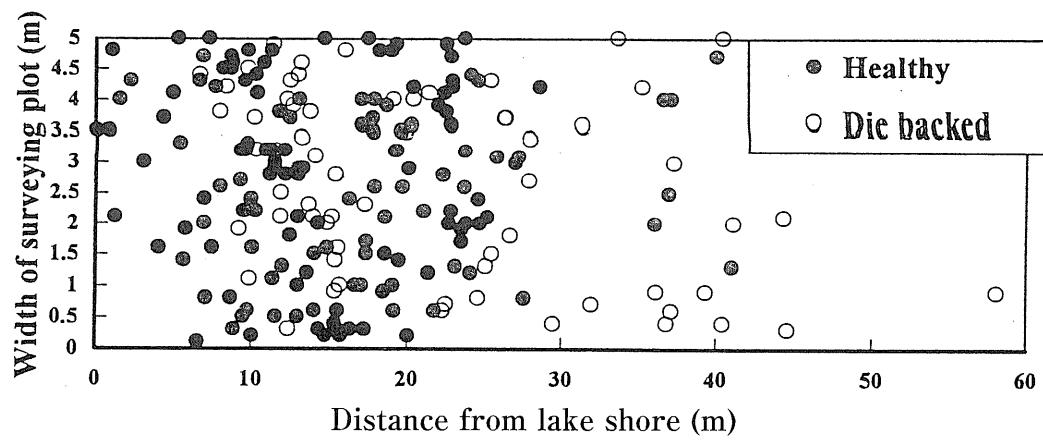


図4 プロットの全体の樹木分布（平面図）

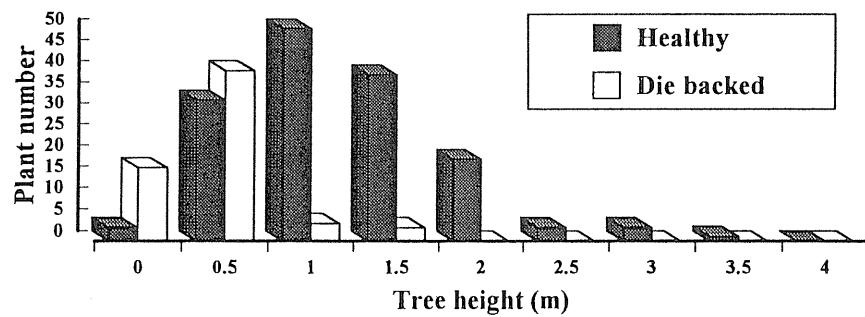


図5 樹高級別ハンノキの分布

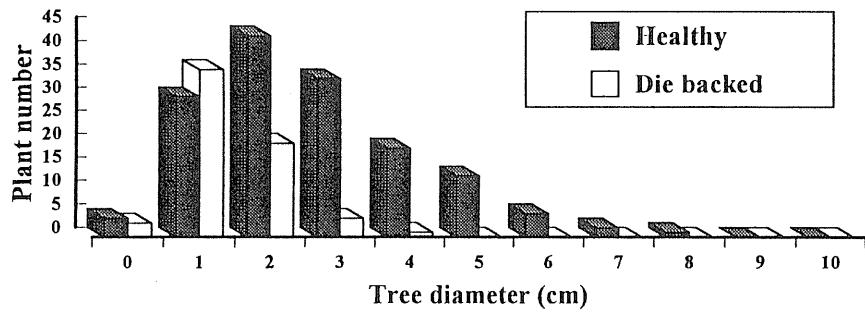


図6 直径級別ハンノキの分布

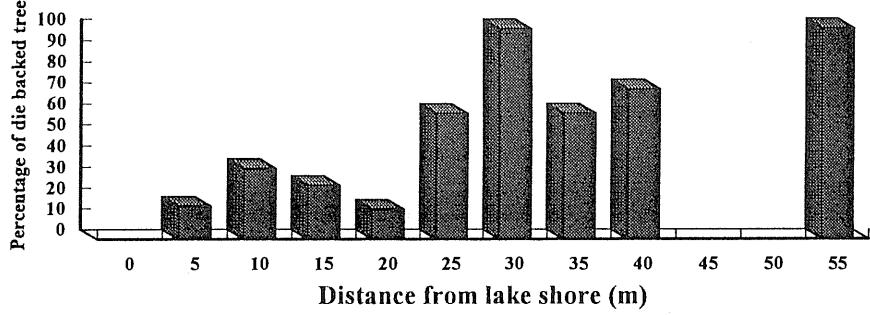


図7 主軸枯死個体の頻度

以後は主軸が生存している個体(Healthy)と枯れた個体(Die-back)それぞれについて述べる。まず主軸が生存している個体については、距離と樹高（図8）、距離と直径（図9）、距離と分岐数（図10）、樹高と直径（図11）、樹高と分岐数（図12）、および直径と分岐数（図13）の各図を示す。これらのうち相関が高いものは樹高と直径（図11）で、相関係数は $R^2=0.67$ であった。わずかに高い相関関係が認められるものは距離と樹高（図8）、および距離と直径（図11）との関係で、どちらも湖の中心に向かうほど減少している。これは滞水の影響によるものであろう。次に主軸が枯死しているものについても同様に距離と樹高（図14）、距離と直径（図15）、距離と分岐数（図16）、樹高と直径（図17）、樹高と分岐数（図18）、直径と分岐数（図19）の各図を示す。これらのうち相関関係がやや高かったものは樹高と直径（図17）、直径と分岐数（図19）の二つであり、相関係数はそれぞれ $R^2=0.26$ 、 $R^2=0.28$ である。主軸の生存している個体と枯死している個体のどちらも一様に根株部から新たなシートの形成が認められた。

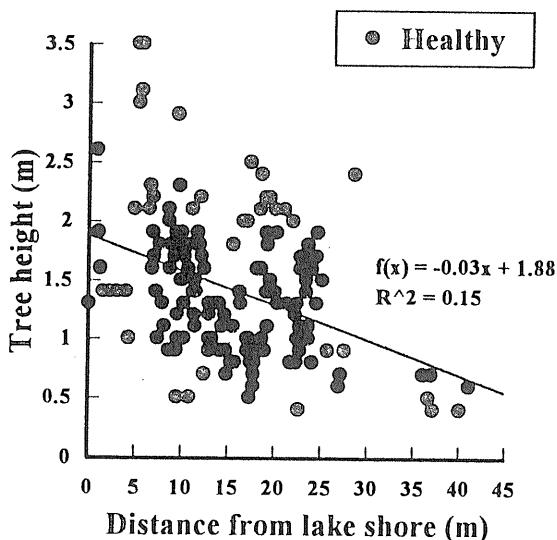


図8 (生存個体) 距離と樹高

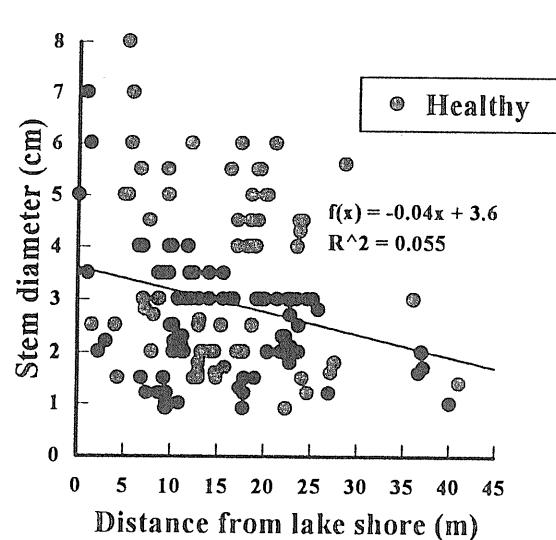


図9 (生存個体) 距離と直径

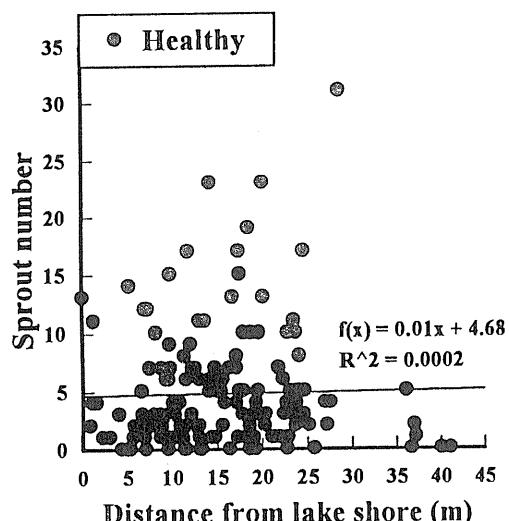


図10 (生存個体) 距離と分岐数

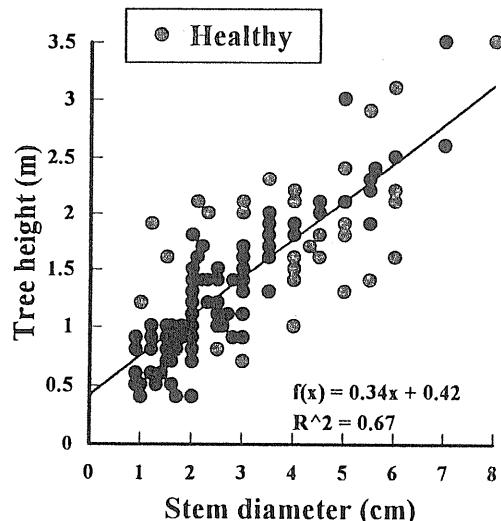


図11 (生存個体) 樹高と直径

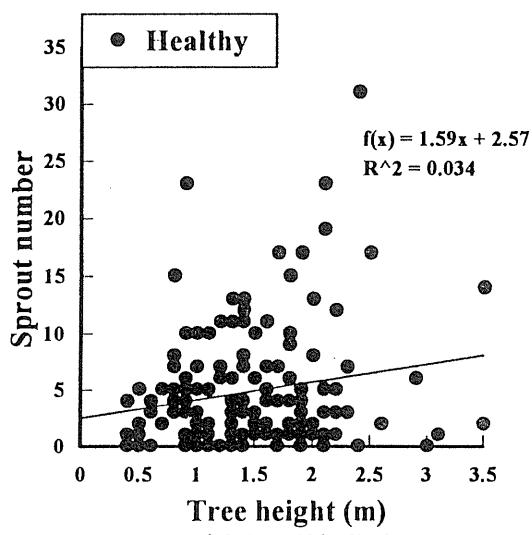


図12 (生存個体) 樹高と分岐数

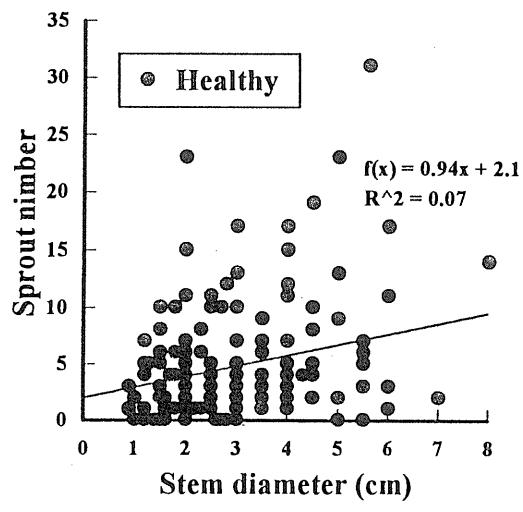


図13 (生存個体) 直径と分岐数

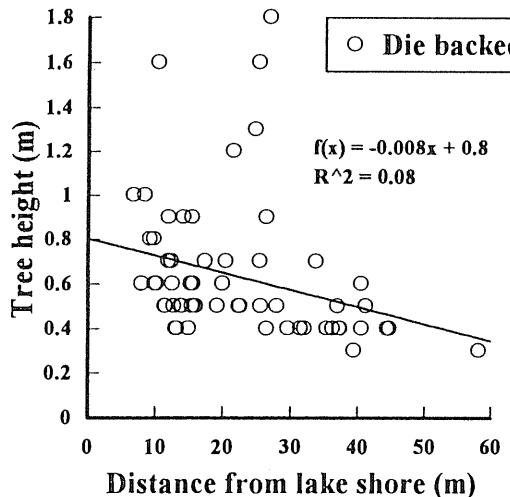


図14 (先枯れ個体) 距離と樹高

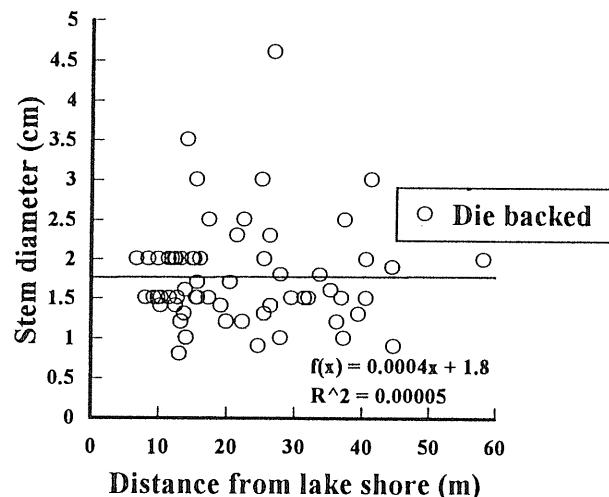


図15 (先枯れ個体) 距離と直径

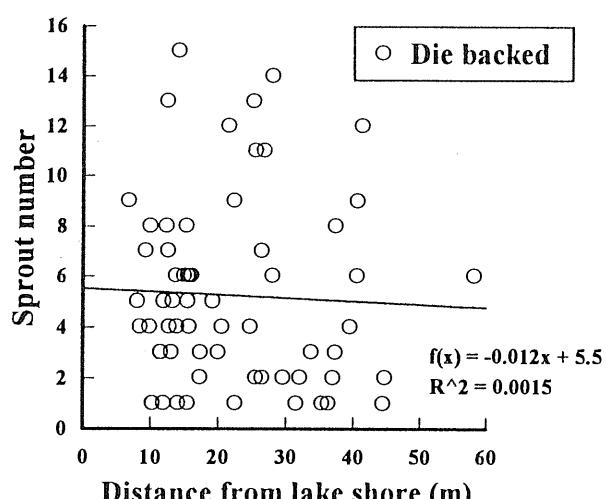


図16 (先枯れ個体) 距離と分岐数

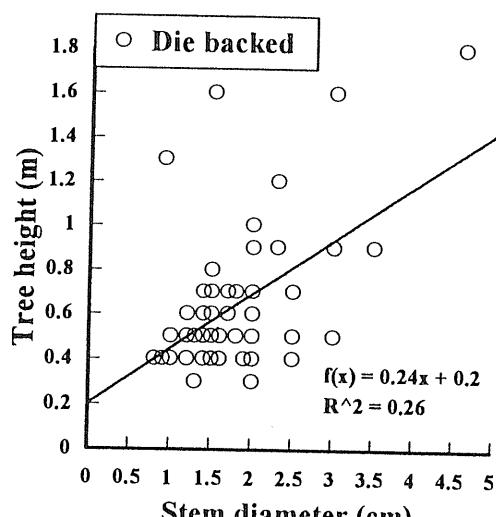


図17 (先枯れ個体) 樹高と直径

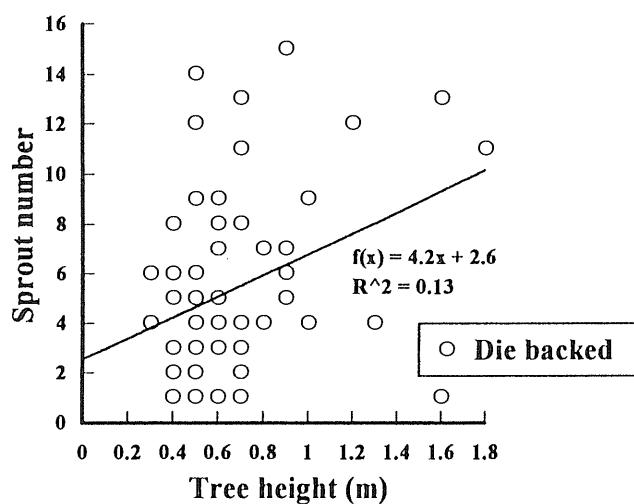


図18 (先枯れ個体) 樹高と分岐数

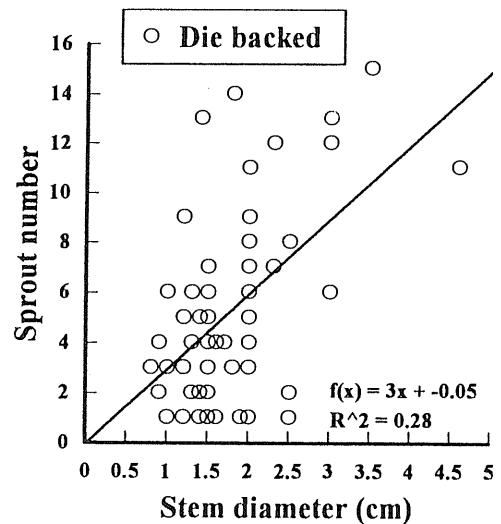


図19 (先枯れ個体) 直径と分岐数

3.2 美々川プロット

レベル測量の結果を図20に示す。土手上の起点からの距離が40 m以上の所は土壤が泥濘化しており測定が困難なため測量を行っていない。美々川の水流は起点から60 mのところにあるが、40 mの付近では地表水はほぼ停滞していた。次にプロット内の上層木の分布を示す(図21)。このプロット内の群落はその相観により大きく二つに分けることができる。すなわち起点から川方向に向かってハンノキとヤチダモを中心とする湿地林と、乾いた山側のミズナラ(*Quercus mongolica*)、サワシバ(*Carpinus cordata*)を中心とした広葉樹林である。前者は林床にホザキシモツケ、スゲ類をもつ。これは釧路湿原のハンノキ林と同様のハンノキ-ホザキシモツケスゲ類群落に相当する。またこの林分は新庄(1978)が報告しているようなヤチダモ-ハンノキ林により近いといえ、林内にハンノキの稚樹はほとんど認められなかった。ここでハンノキとヤチダモの樹高階別度数分布図(図22)と直径階別度数分布図(図23)を示す。ヤチダモは平均的な分布をしているのに対し、ハンノキは正規分布に近い形をしている。これらの結果は、ヤチダモが連續的に更新しているが、ハンノキは一斉に更新したことを示唆している。本調査地では、過去に人為的な伐採が行われていたものと考えられるが、伐採などによって搅乱が生じたのち、短時間にハンノキが更新したものであろう。

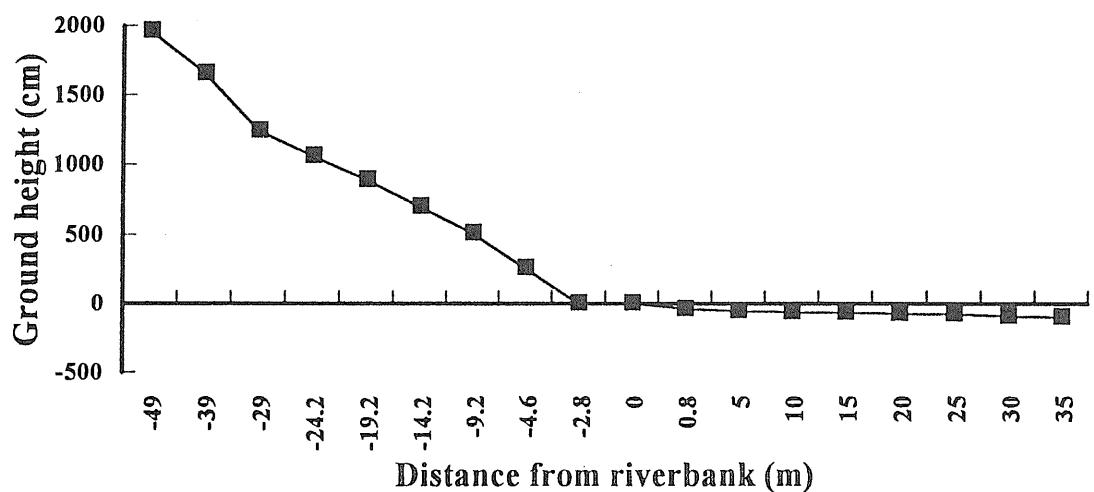


図20 調査地の高低差

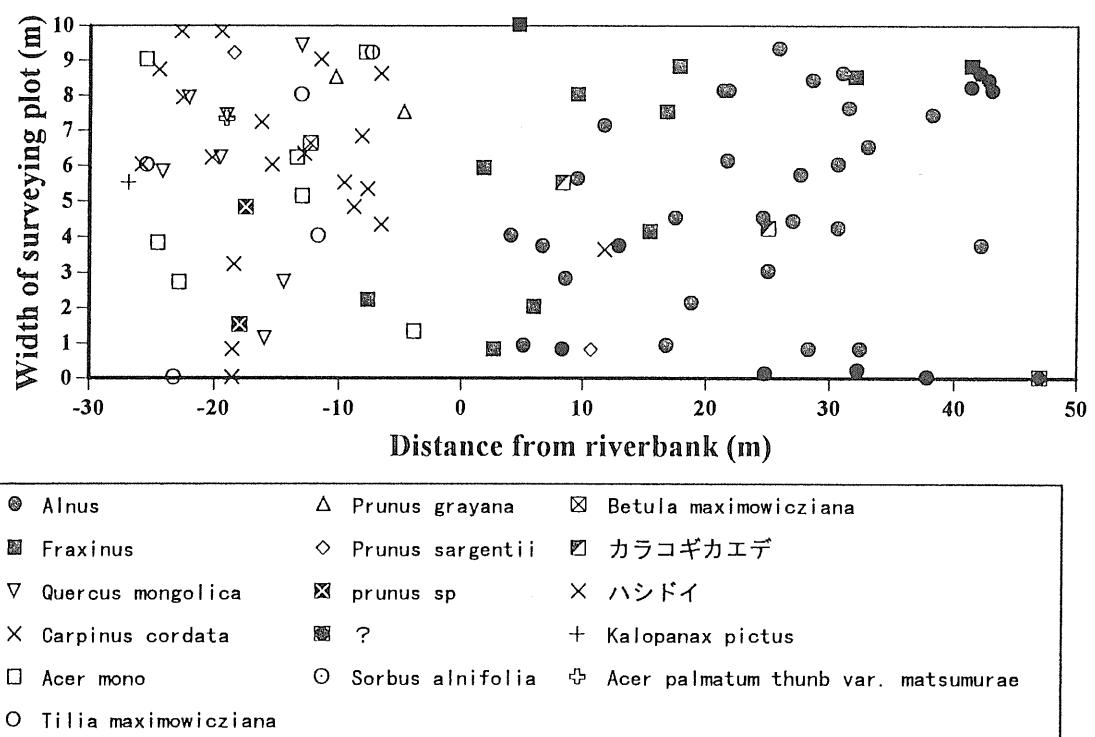


図21 プロット内の上層木の分布

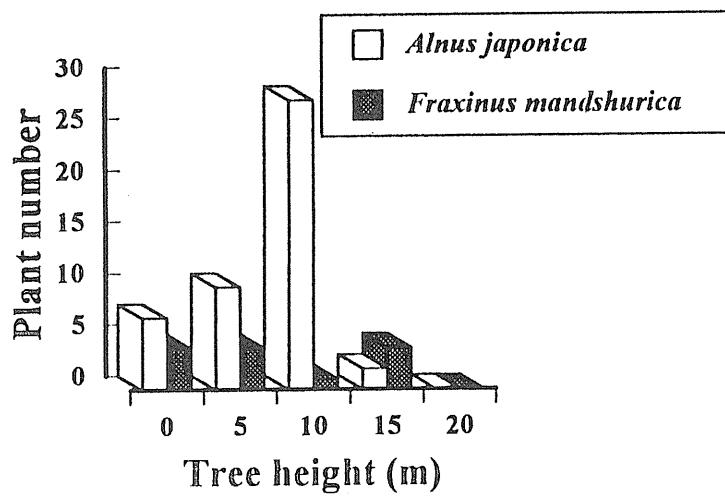


図22 ハンノキ、ヤチダモの樹高階別度数分布

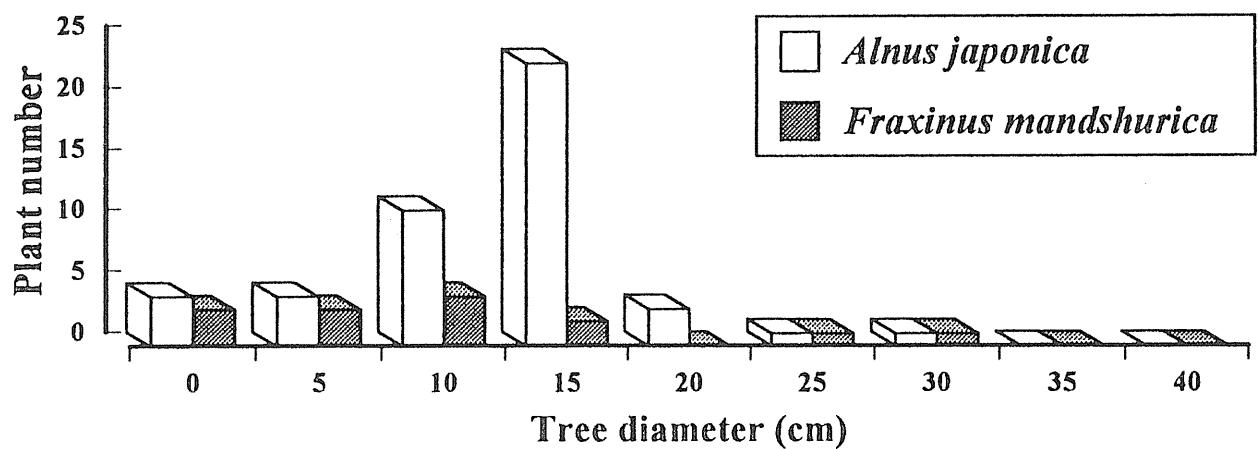


図23 ハンノキ、ヤチダモ直径階別度数分布

図24～26に調査地の泥土深、Eh、および溶存酸素量の結果を示す。泥土はプロット内に一様に存在し、その厚さは最高で55 cmであった。酸化還元電位は起点から川に向かって泥土が深くなるほど低下しており、泥中の酸素濃度の低下を示している。また溶存酸素量は40 mまでは低く、40 mを過ぎると川に向かうほど増加していた。溶存酸素量の増加は地表水の泥土層近くで測定したためであり、水流のある川に近くほど増加している。しかし実際に根系が展開する泥土層はかなり深いために、泥土内は酸欠状態になっているものと考えられる。

泥土の深いところに分布するハンノキやホザキシモツケは泥土や地表水上に根を展開しているのではなく、マウンド（小丘）上に生育していた。マウンドは最大で高さ70 cm、幅1 mにも達し、長年にわたってハンノキの根株やホザキシモツケ、あるいはスゲ類などの草本の根系などが堆積することによって形成されたものと考えられる。ホザキシモツケの根のフィルター効果はかなり高く、またヤチボウズを形成するスゲ類も土壤の堆積を促し、マウンドを形成する因子となっているようである。このようなマウンドの存在は釧路湿原の生態調査などにおいても確認されてはいるが、これに関するデータは少ないようである。

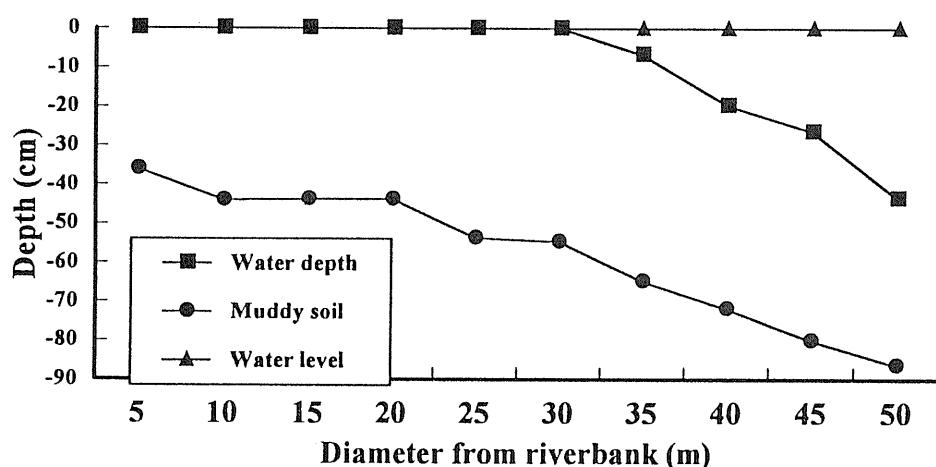


図24 調査地の泥土深分布

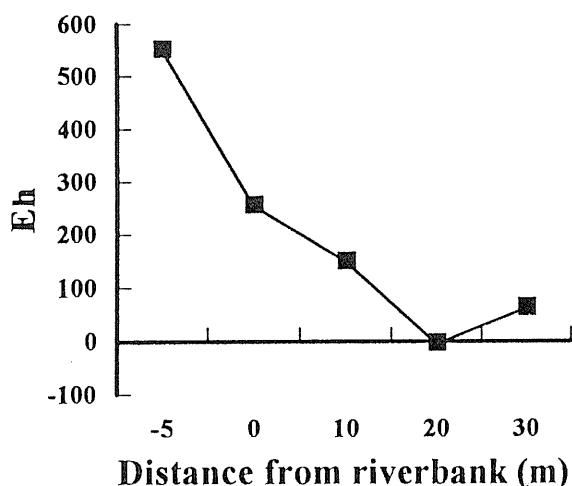


図25 調査地のEh分布

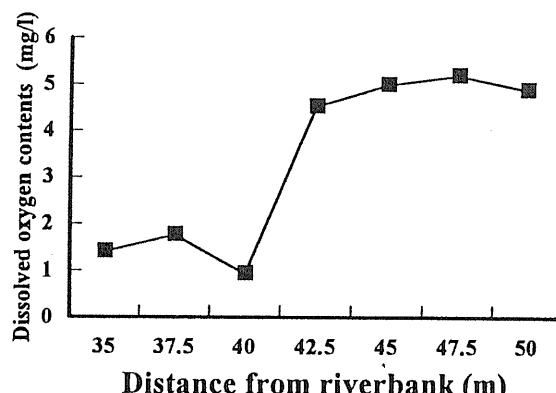


図26 調査地の溶存酸素量分布

図27～29に起点からの距離とマウンドの高さ、距離とマウンドの幅、およびマウンドの高さと幅との関係を示す。泥土の深いストレス過剰な環境になるほど、マウンドの高さや幅がともに大きくなっていることがわかった。またマウンドの高くなるほどマウンドの幅も大きくなっていた。プロット内の地盤が川に近づくほど下がっているので、マウンド頂部の高さはほとんど同じになっていた。つまりマウンド頂部は水面からほぼ一定の高さとなっており、水位の増減と関係が深いようである。

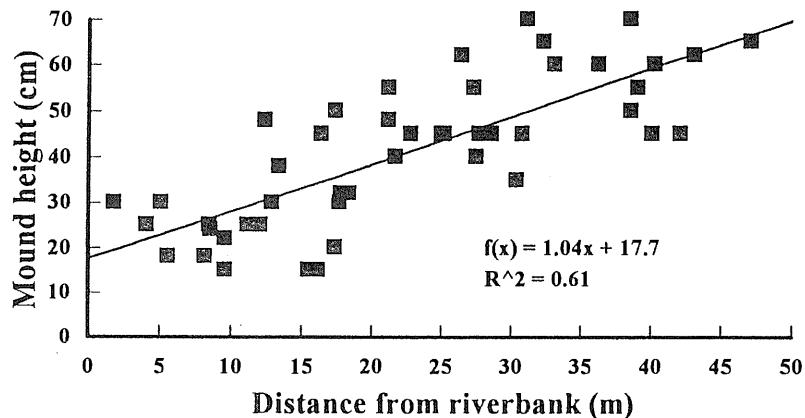


図27 起点からの距離とマウンド高

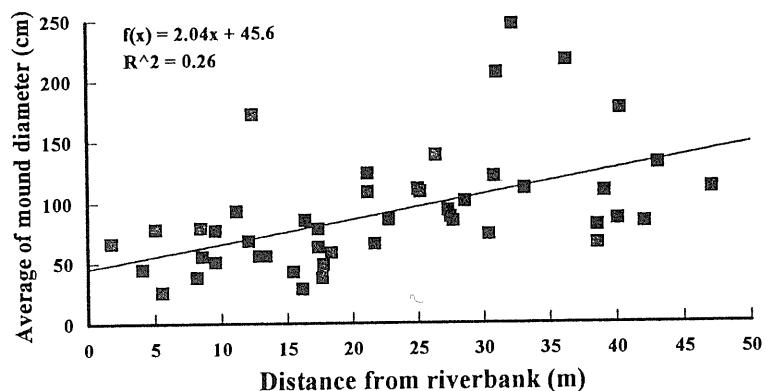


図28 起点からの距離とマウンド幅

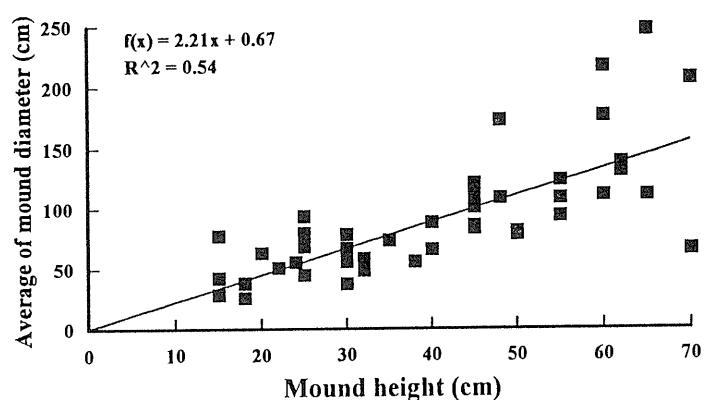


図29 マウンド高と幅

続いてプロット内のハンノキの樹高と直径、樹高と距離、直径と距離それぞれの関係を図30～32示す。またヤチダモの樹高と直径、樹高と距離、直径と距離それぞれの関係を図33～35に示す。あわせてプロット内および周辺部のハンノキの成長曲線（図36、37）とヤチダモの成長曲線（図38、39）を示しておく。ハンノキ、ヤチダモともに川に向かって泥土が深くなるほど樹高成長、直径成長とともに減少していた。この結果は、川に向かって土壤の栄養分が減少している可能性が考えられるものの、泥土が深くなるほど根圏に酸欠などの強いストレスが生じていることを示すものであろう。また成長曲線をみると、ハンノキは成長が鈍化し始めている。数年後にはハンノキの成長が停止し、その後、地際からの萌芽が成長する生じることによって、次の更新過程に移行するものと考えられる。

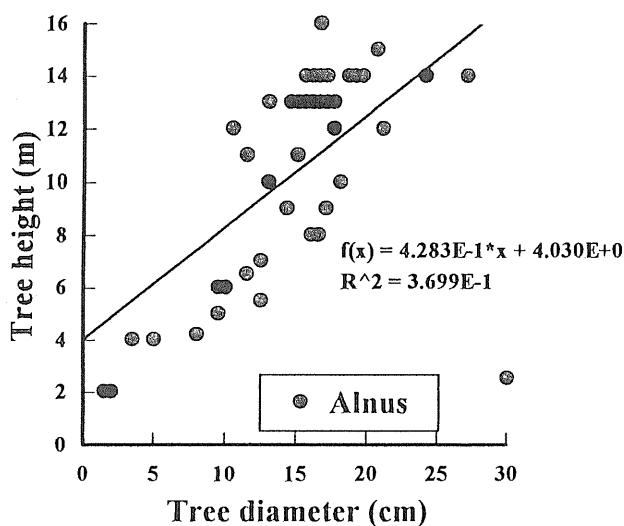


図30 ハンノキの樹高と直径

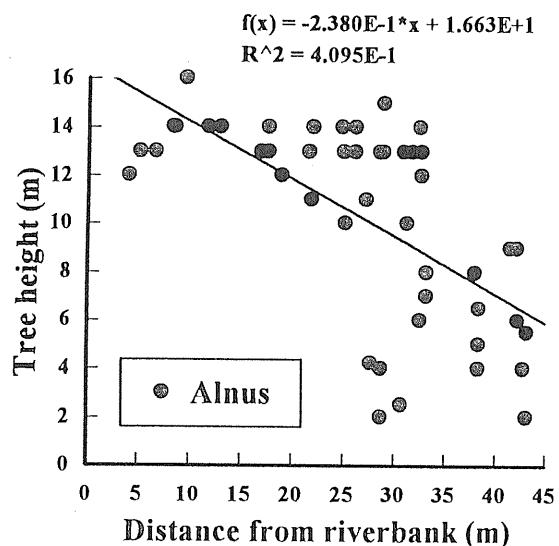


図31 ハンノキの樹高と距離

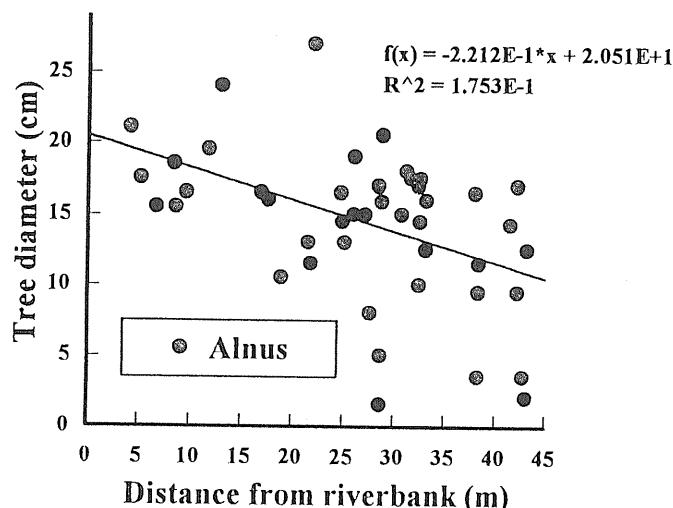


図32 ハンノキの直径と距離

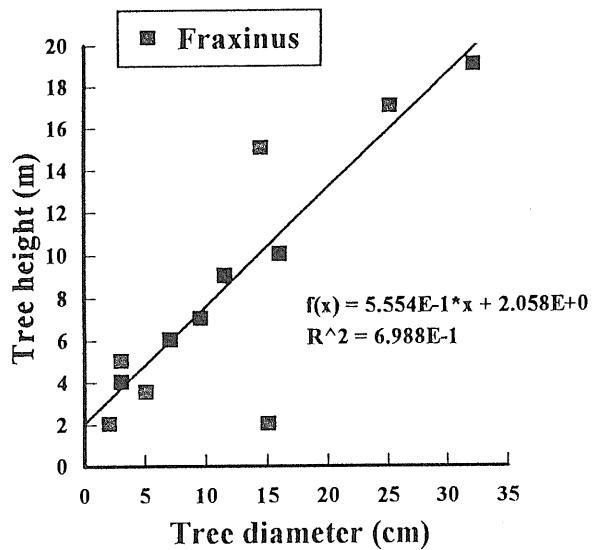


図33 ヤチダモの樹高と直径

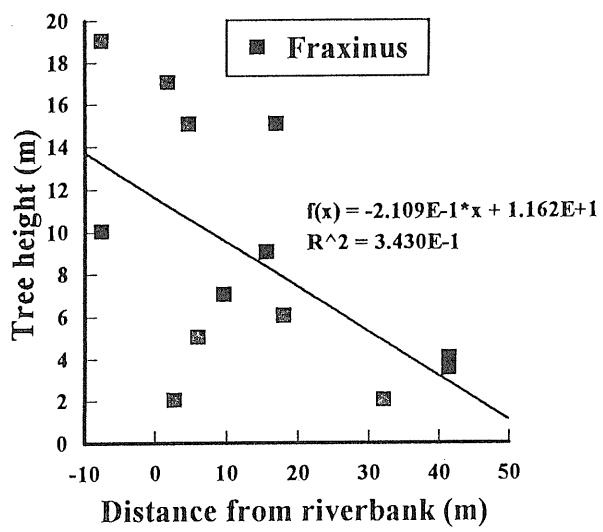


図34 ヤチダモの樹高と距離

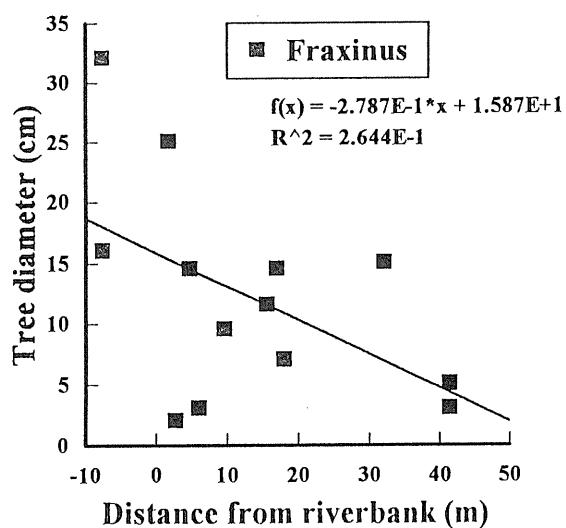


図35 ヤチダモの直径と距離

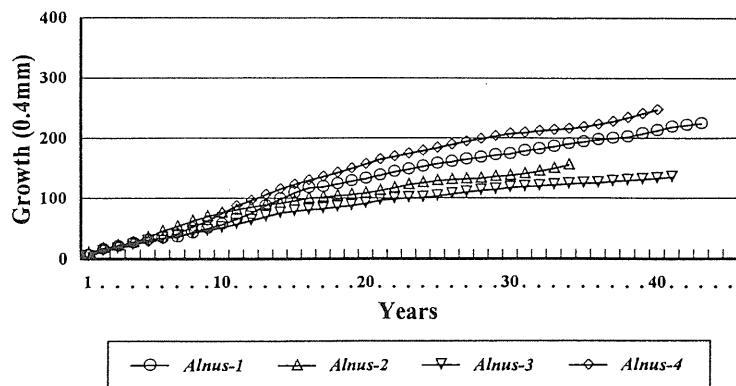


図36 ハンノキの成長曲線（1）

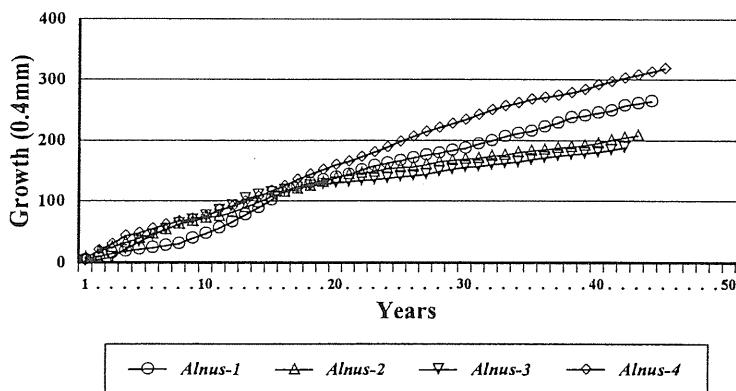


図37 ハンノキの成長曲線（2）

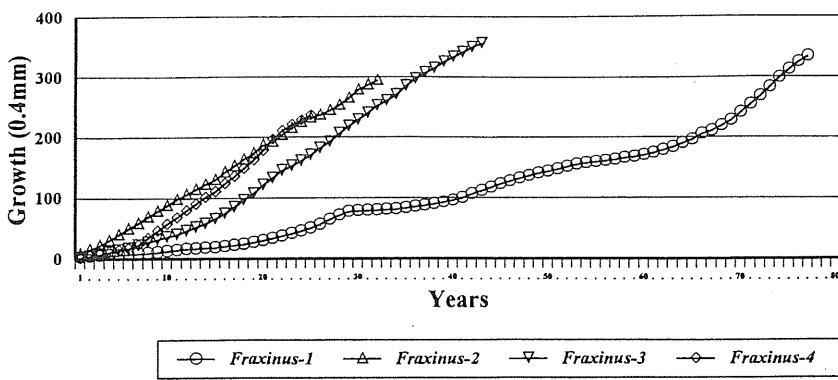


図38 ヤチダモの成長曲線（1）

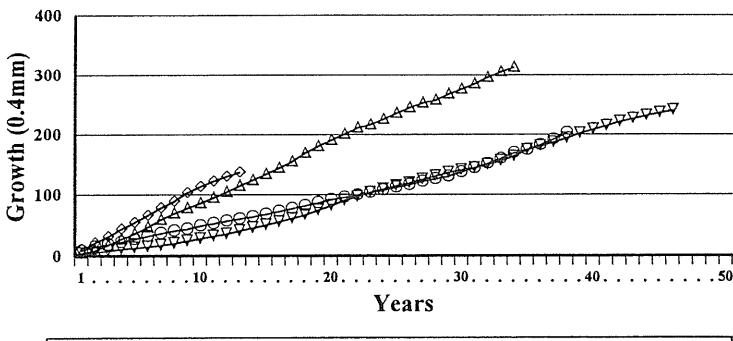


図39 ヤチダモの成長曲線（2）

図40および41にハンノキと林床植生との関係を見るため、ハンノキーホザキシモツケ、ホザキシモツケーミズバショウの度数分布図を示す。ハンノキとホザキシモツケの分布は、ほとんど重なっており、ホザキシモツケとミズバショウについては明確な分布域の違いが認められた。

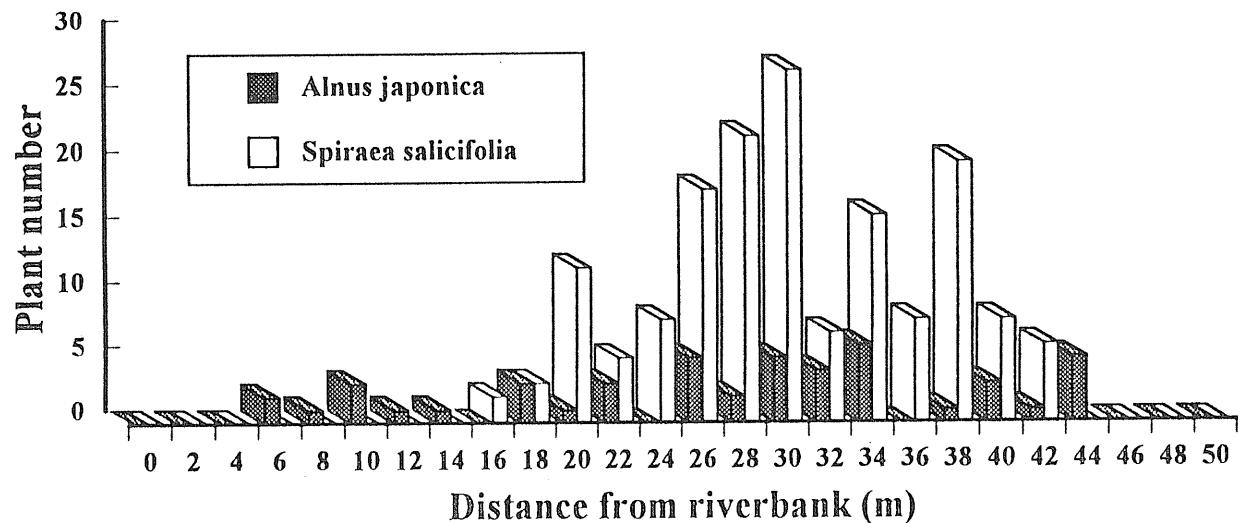


図40 ハンノキとホザキシモツケの分布

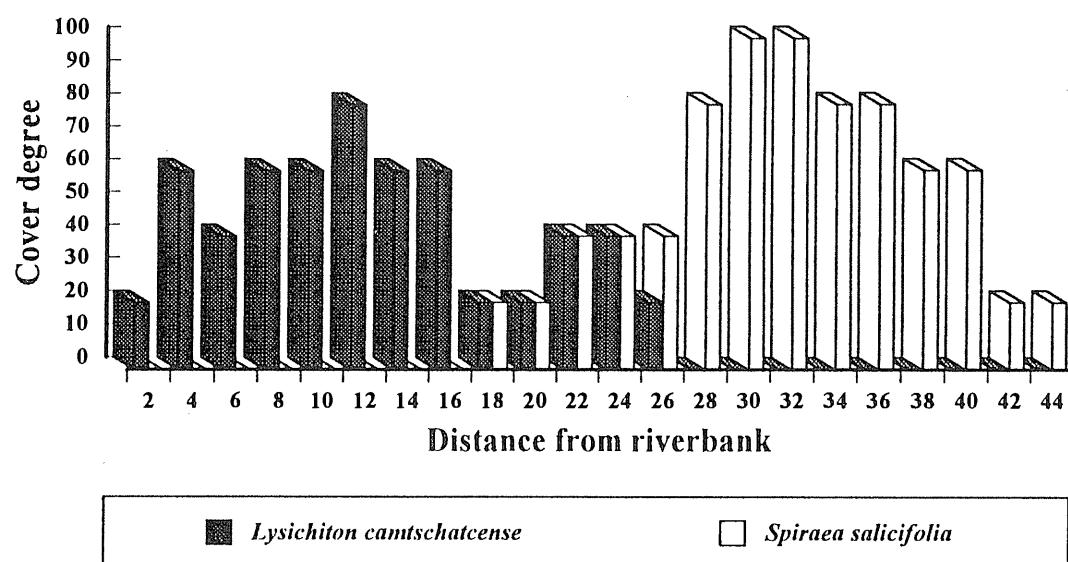


図41 ホザキシモツケとミズバショウの分布

4. おわりに

ウトナイ湖や美々川河畔のハンノキ林は、水の停滞による酸欠にともなって還元状態となった泥濘土に成立している。ハンノキはこのような環境に適応できるさまざまな能力を有することが本調査の結果、明らかとなった。まず（1）ウトナイ湖で認められたように、主幹が衰弱し始めると、地際部位に多くの萌芽を発達させる。ハンノキは、個体の衰弱後、萌芽の成長によって世代の交代を行っており、連続的、持続的に水辺の泥濘地に種を維持させることができる。次に（2）世代交代のしくみにも関連するが、泥濘地では世代を重ねることによって根元にマウンドが形成され、その上に生育するようになる（図42）。マウンド上の個体は滞水によるストレスを受けることが少なく、泥濘地での生育が可能となる。またこれまでに行った基礎的な実験から（3）滞水環境では不定根の発達と根株部の肥大が速やかに生じ、根株や根系のガス交換が円滑に行われるような組織構造に変化する。また本文では詳細に述べなかつたが、（4）泥土中に展開する根系は通気組織が発達した海綿（スポンジ）状の構造となり、地上部にはマングローブの根のような通気機能を持つと考えられるアーチ状の根が現れる。以上のような個体維持戦略や酸欠土壤に対する適応能は、ハンノキが水辺の泥濘地に優占して分布することを可能にしている。またハンノキは放線菌（*Frankia*属）の根粒を持ち、窒素を自給できることから、釧路湿原のような貧栄養の泥炭層からなる湿原にも分布域を拡げることができる。

このようにハンノキは、湿地に適応して生存するためのさまざまな能力を獲得しており、泥濘湿地をともなう水辺の緑化に最も適した樹種のひとつであることが明らかとなった。

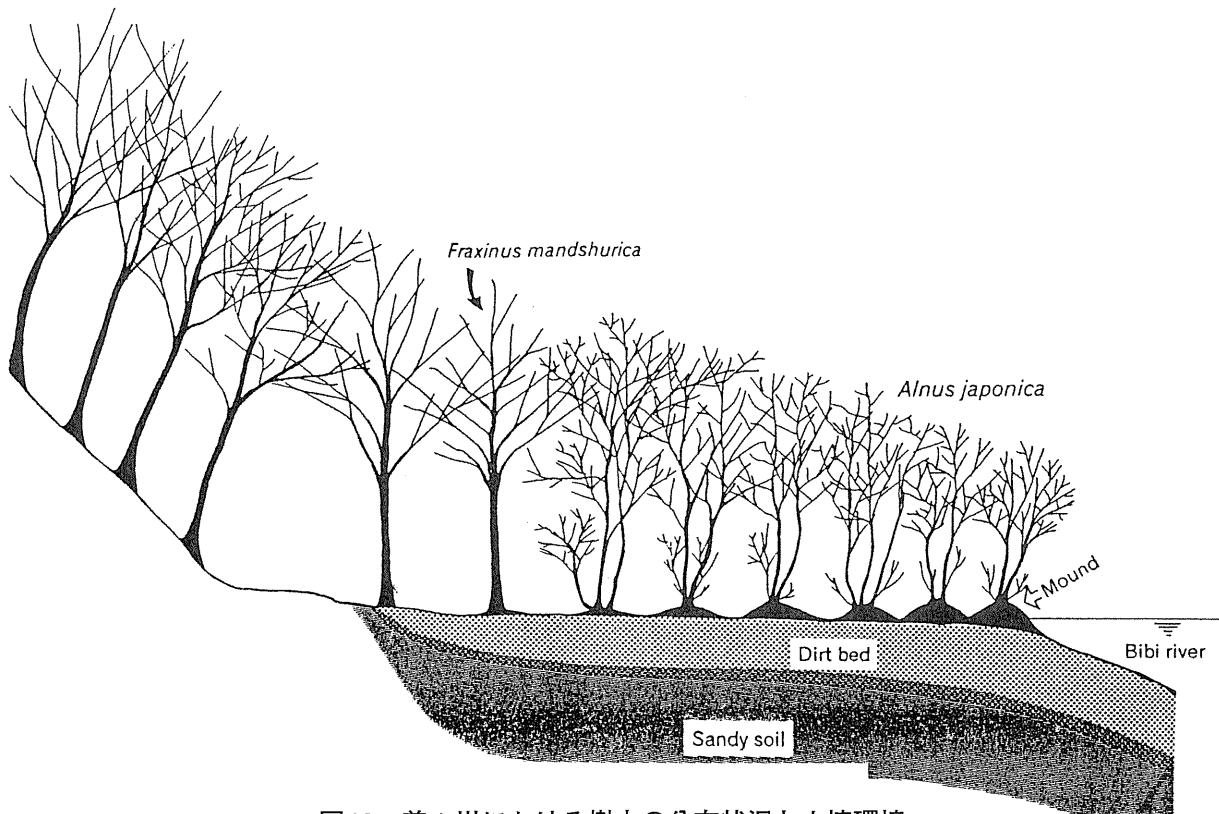


図42 美々川における樹木の分布状況と土壤環境

III 立地適性の異なる広葉樹3樹種の冠水処理に対する生理的・形態的反応

1. はじめに

これまでの河川改修は、両岸をコンクリートで固め、直線化するというのが一般的であったが、近年、自然環境に対する関心の高まりを受けヨーロッパなどから多自然型の河川改修技術を導入する動きが出てきている。また、生態学の分野においても水辺林が注目されはじめ、その構造や機能、河川との相互作用に関する研究が進められている。例えば、北海道の石狩川においてヤナギ科植物の分布を規定する要因の1つは、氾濫によってもたらされる土壌の性質にあるという（新山 1987）。山地渓谷林は河川への日射を遮断することによって水温の上昇と植物プランクトンの光合成を制限し、魚類の生息に影響を与える。また、湿原は流水が一時的に停滞する場所であり、上流から流れてきた窒素やリンなどの汚濁原因物質を除去するフィルター的役割を果たしていると考えられている。

このように近年注目を集めている水辺林であるが、原生的な姿を残した森林は非常に少なくなってきたのが現状である。今後水辺林の管理を考えていく上で、原生的水辺林は十分に保護する必要があるし、一度破壊された水辺林の再生に関しては地域の水辺林の種組成を十分に考慮する必要がある。そのためには水辺林の種構成、生活史特性、河川との相互作用に関する生態学的研究と同時に、多くの樹種を使ったモデル実験により各樹種の種特性を明らかにしていく必要がある。我が国では水辺林の植物社会学的研究はある程度進んでいるものの、生活史特性や河川との相互作用に関する研究は緒についたばかりである。また、寺沢や菊沢（1989, 1990）、高橋ら（1986, 1988）が北海道産の落葉広葉樹を用いて冠水ストレスに対する形態的・生理的反応について報告しているものの、国内において、それらに関する研究報告はまだまだ少ないので現状である。Kozlowski（1984）は植物の冠水抵抗性は樹種、生態型や樹齢といった植物側の要因だけでなく、同じ樹種であっても冠水の時期、冠水の期間、水の性質（停滞水または流水）などの環境要因によっても左右されると述べている。従って、植物の冠水抵抗性を正確に理解するためには耐性に影響を与える様々な要因に関する多くの知見が必要になるだろう。そこで今回は湿性土壌に生育するヤチダモ(*Fraxinus mandshurica*)、弱湿性土壌に生育するケヤマハンノキ(*Alnus hirsuta*)、乾性土壌に生育するミズナラ(*Quercus mongolica* var. *grossarrata*)の3樹種（柳沢 1974）を使用し、冠水ストレスがこれらの樹種に与える影響をいくつかの側面から調べた。

一般に水辺に生育している森林は高い頻度で洪水等の冠水ストレス (flooding stress) を受けると考えられる。とくに湿地は恒常的な冠水ストレスを受けており、その結果もたらされる土壌の酸欠と還元化は植物の生育を強く制限する。日本の湿地に生育する木本植物として、主にハンノキ (*Alnus japonica*)、ヤチダモ (*Fraxinus mandshurica*) といった種が上げられるが、これらは冠水ストレスに対して不定根の形成、皮目の肥大、通気組織の形成、根系土壌の酸化などの反応を示すことが知られている。これらの反応はコナラ (*Quercus serrata*)、シラカシバ (*Betula platyphylla* var. *japonica*)、ソメイヨシノ (*Prunus × yedoensis*) など、冠

水ストレスに弱い種には見られないことから、過湿土壤で生き抜くための適応的反応と考えられている。なかでも不定根は、機能の低下した元の根に代わって積極的に水分や養分を吸収して、体内の水分生理や光合成を改善しているとの報告があり、不定根の形成は重要な適応的反応と考えられる。しかし、不定根が体内の無機養分をどの程度改善しているのかという報告はほとんどされていない。そこで今回の実験では冠水耐性のことなる落葉広葉樹を3種類用いて、冠水ストレスが植物の無機養分に与える影響を調査した。

2. 材料と方法

2.1 形態的反応の解析

本研究では、実験材料として2年生のヤチダモ (*Fraxinus mandshurica*)、ケヤマハンノキ (*Alnus hirsuta*)、ミズナラ (*Quercus mongolica var grosserrata*) の実生苗を使用した。これらの苗木を1998年4月初旬12号のプラスチックポットを使って、マサ土とバーク堆肥の混合土壤（混合比=4:1）に移植した。苗木は実験開始まで鳥取大学苗畠（寒冷紗を設置）にて育苗した。以下すべての実験において、これら3樹種の苗木を用いた。

形態的反応の解析には対照区、冠水区の2実験区を設定し、各実験区にヤチダモ、ミズナラ、ケヤマハンノキの苗木を各10本、形質が同じになるように分配した。冠水区の苗木はプラスチック製のバットに10本ずつ入れ、ポット面から8cmのところまで水道水を満たした。実験期間中、水は交換しなかった。対照区の苗木は適時灌水した。計測は1998年5月10日から8月25日まで1週間ごとに行った。測定項目は、伸長成長、直径成長、葉の動態、葉の形質、および乾物重量である。

直径成長については、実験終了後、ポット枠の高さを0cmとし、そこから5cmごとに20cmの高さまで茎の直径を測定した。

葉の動態については、出現葉数、着葉数、落葉数とその位置を計測した。着葉数とは測定時に主軸に着いていた葉の枚数、落葉数とは主軸が展開してから測定時までに落葉した枚数、出現葉数とは着葉数と落葉数の和である。また、最初に展開した葉から順にその位置を第1葉位、第2葉位....とし着葉位置と落葉位置を記録した。

葉の形質については、以下の①～③の項目について計測した。

①葉面積、1枚当たりの葉面積：葉面積の測定は、ケヤマハンノキとミズナラは葉の長さと最大幅の積を、ヤチダモは葉の長さ×(最大幅+最小幅)/2の値を、あらかじめ葉面積計にて求めていた実際の葉面積と前述の値の間の相関式に代入することで求めた。また、実験開始時と終了時の葉1枚当たりの葉面積を算出した。

②比葉面積：実験終了後、葉面積を葉面積計で計測し、その後80℃48時間乾燥させ、比葉面積(cm^2/g)を算出した。

③気孔密度、気孔指数（SUMP法）：実験終了後SUMP法により葉の両面のレプリカを作成した。その後、顕微鏡にて気孔と気孔以外の表皮細胞の数を測定し、気孔密度と気孔指数を算出した。気孔指数は以

下に示す式で算出した。

$$\text{気孔指数} = \text{気孔数} / (\text{気孔以外の表皮細胞数} + \text{気孔数})$$

乾物重量については、1999年1月下旬、各樹種を茎と根に分け、根はさらに直径別に1mm以下、1～4mm、4mm以上の3つに分けた。その後それらの試料を80℃で48時間乾燥させ乾物重量を測定した。

2.2 生理的反応の解析

1) 光合成と水ポテンシャルの測定

この研究では対照区、冠水区の2実験区を設定し、ヤチダモ、ミズナラ、ケヤマハンノキの苗木を各10本、形質が同じになるように分配した。冠水区の苗木はプラスチックのバットに入れ、ポット面から8cmのところまで水道水を満たした。実験期間中、水の交換は行わなかった。対照区の苗木は適宜、灌水した。

光合成の測定は鳥取大学乾燥地研究センターガラス室内の一画に寒冷紗を張り、その下で午前9時から正午までの間に光合成測定装置（LI-COR社製 LI-6400）を使って行った。また夜明け前と日中の水ポテンシャルをプレッシャーチャンバー（PMS Instrument社製）を使って測定した。実験は7月14日から10日おきに8月24日まで行った。

光合成の測定条件は次の通りである：光量子密度, 1,500 $\mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$; CO₂濃度, 350 ppm; 流量, 500 $\mu\text{mol}/\text{s}$ 。

2) P-V法による葉の水分生理特性の解析

対照区、冠水区の2実験区を設定し、ヤチダモ、ミズナラ、ケヤマハンノキの苗木を各5本、形質が同じになるように分配した。苗木は光合成の測定の時と同じ方法で管理した。9月28日から9月30日までの期間、早朝の水ポテンシャルが最も高くなっているときに各樹種の葉を採取し、プレッシャーチャンバーを用いてP-V曲線を作成し、浸透ポテンシャル（ ψ s）、相対含水率（RW_{Ctlp}）を求めた。

2.3 組織構造の解析

対照区、冠水区の2実験区を設定し、ヤチダモ、ミズナラ、ケヤマハンノキの苗木を形質が同じになるように分配した。苗木は光合成の実験と同じ方法で管理した。冠水処理は1998年7月14日から12月初旬まで行った。実験終了後、各実験区から苗木を1本ずつ取り出し、水道水で根系の土壤をていねいに取り除いた後、苗木を茎と根系に分けた。根系は元の根と不定根に分け、元の根はさらに直径階別に1mm以下、1～4mm、4mm以上の3段階に分けた。それらの試料をFAA溶液（水：エタノール：酢酸：ホルムアルデヒド=30:60:5:5）で固定したのちパラフィンにより包埋した。包埋試料は平滑式ミクロトームによって切片を作成し、サフラニン・ファストグリーンによる2重染色、ヨウ素デンプン反応によるデンプンの染色を行ったのち、光学顕微鏡にて組織構造とデンプンの分布状況を調べた。

2.4 無機養分の解析

対照区と冠水区の2実験区を設定した。各実験区にヤチダモ、ケヤマハンノキ、ミズナラの苗木を形質が同じになるように10本ずつ選んだ。実験は鳥取大学乾燥地研究センター内のガラス室で行い、苗木は

光合成の実験と同様の方法で管理した。冠水処理は1998年7月14日から12月初旬までおこった。月日、各実験区から5本ずつ苗木をとりだし葉を採取した。実験終了後、残りの5本の根系の土壌を水道水でていねいに取り除いたあと茎と根系に分け、根系はさらに直径階別に4 mm以上、1~4 mm、1 mm以下の3段階に分けた。採取した試料は乾燥機にて80 °C、48時間乾燥させ、粉碎機とフードミルで粉碎したあと0.5 mmの篩にかけた。粉碎試料は実験開始までデシケーターに保存した。炭素(C)、窒素(N)は、C-Nコーダー(ヤナコ)により分析を行った。カリウム(K)、鉄(Fe)、マグネシウム(Mg)の分析は、硝酸法(試料100 mg当たり硝酸5 ml 温度180 °C)による湿式灰化を行った後、原子吸光法により分析を行った。さらにリン(P)は湿式灰化後、バナドモリブデン酸法にて定量した。

3. 結 果

3.1 形態的反応

- 1) 伸長成長(図1)：ヤチダモとミズナラは固定成長をする植物で、測定開始までにその年の成長をほぼ終えていたので両実験区とも伸長成長に有意な差は認められなかった。しかしケヤマハンノキでは冠水区において伸長成長が著しく抑制された。
- 2) 高さ別の直径成長(図2)：ヤチダモでは両実験区の間に有意な差は認められなかった。ケヤマハンノキでは0~20 cmのすべての範囲で冠水区の直径成長が著しく抑制された。ミズナラでは0~10 cmの範囲で冠水区の直径成長が抑制された。

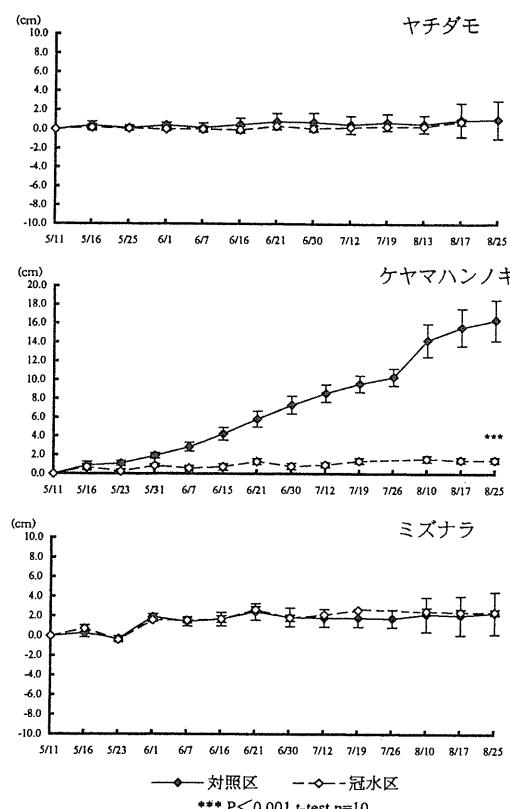


図1 伸長成長の経時的变化

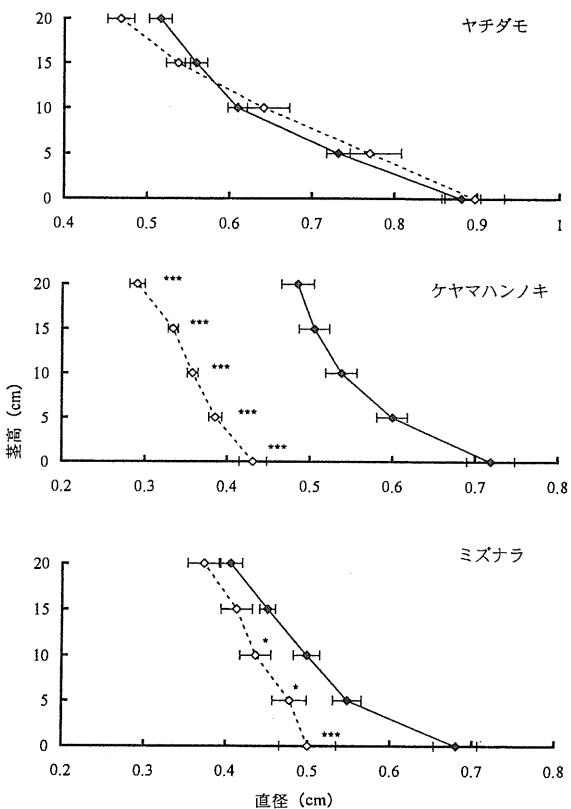


図2 実験終了後の直径分布

3) 乾物重量：表1に冠水処理が苗木の乾物重量に与える影響を示す。ヤチダモ、およびケヤマハンノキでは不定根の発生が認められたが、ミズナラでは不定根は形成されなかった。ケヤマハンノキではヤチダモやミズナラに比べて、茎、根とともに乾物重量が減少し、冠水によるストレスによって成長が強く抑制された。

表1 冠水処理が苗木の乾物重量 (g) に与える影響

	茎	根				合 計		
		$\phi > 1\text{mm}$	$\phi \leq 1\text{mm}$	根粒	不定根			
ヤチダモ	C	5.84 ± 0.35	5.05 ± 0.35	3.94 ± 0.21	-	8.99 ± 0.43	14.83 ± 0.76	
	F	6.01 ± 0.61	3.87 ± 0.53	3.45 ± 0.40	-	1.02 ± 0.23	8.34 ± 0.90	14.35 ± 1.47
ケヤマハンノキ	C	6.30 ± 0.69	1.63 ± 0.11	1.96 ± 0.14	0.35 ± 0.04	-	3.94 ± 0.24	10.24 ± 0.80
	F	1.97 ± 0.12**	0.63 ± 0.04***	0.38 ± 0.05***	0.03 ± 0.02**	0.18 ± 0.08	1.21 ± 0.12***	3.19 ± 0.14***
ミズナラ	C	6.32 ± 0.97	12.74 ± 2.86	1.33 ± 0.10	-	-	14.08 ± 2.86	20.24 ± 2.32
	F	5.89 ± 0.46	6.60 ± 0.59	1.05 ± 0.18	-	-	7.66 ± 2.76	13.55 ± 0.74*

C : 対照区 F : 冠水区 ***P < 0.001 **P < 0.01 *P < 0.05 t-test n=5

4) 葉の動態：ヤチダモは、実験期間中に新しい葉の展開、落葉といった現象は認められなかった（図3、図4）。ケヤマハンノキは、冠水区において葉の形成が抑制された（図3）。さらに、葉の出現と落葉が同調しており、結果として着葉数が一定で推移した。落葉した葉の位置を見ると葉位数の低い葉、すなわち古い葉が落葉していた（図5）。ミズナラは、両実験区とも実験期間中に新しい葉の展開、落葉といった現象は認められなかった（図3、図6）。

5) 葉の形質

①葉面積の変化：ヤチダモの葉面積は実験期間中ほぼ一定で推移し、両実験区に有意な差は認められなかった（図8）。また1枚当たりの葉面積にも有意な差は認められなかった（表2）。ケヤマハンノキの葉面積は、対照区では増加傾向を示したが、冠水区ではゆるやかな減少傾向を示し、6月7日以降は有意な低下が認められた。1枚当たりの葉面積について、対照区では実験終了までに有意な増加が認められたが、冠水区では有意な差は認められなかった。その結果8月17日の時点において両実験区に有意な差が認められた。ミズナラの葉面積は実験期間中ほぼ一定で推移し、両実験区に有意な差は認められなかった。また1枚当たりの葉面積にも有意な差は認められなかった。

②比葉面積（表2）：ヤチダモでは両実験区に有意な差は認められなかった。ケヤマハンノキでは冠水区で有意に低下した。ミズナラでは両実験区に有意な差は認められなかった。

③気孔密度、気孔指数（表2）：ヤチダモでは気孔密度、気孔指数ともに両実験区に有意な差は認められなかった。ケヤマハンノキでは冠水区において気孔密度が有意に増加したが、気孔指数には有意な差は認められなかった。ミズナラでは気孔密度、気孔指数ともに両実験区に有意な差は認められなかった。

表2 冠水処理が葉の諸形質に与える影響

		比葉面積	1枚当たりの葉面積	気孔密度	気孔指数
		(cm ² /g)	(cm ²)	(n/cm ²)	
ヤチダモ	C	206 ± 14.09	80.77 ± 6.59	181.26 ± 14.62	12.83 ± 0.84
	F	177.16 ± 12.45	98.81 ± 9.24	178.26 ± 17.19	13.60 ± 1.25
ケヤマハンノキ	C	270.28 ± 15.10	20.25 ± 1.32	162.37 ± 8.50	0.09 ± 0.00
	F	177.24 ± 10.50***	5.51 ± 0.61***	241.53 ± 23.64**	0.09 ± 0.00
ミズナラ	C	141.94 ± 3.11	26.89 ± 5.41	688.11 ± 36.92	18.87 ± 0.42
	F	173.10 ± 14.02	41.12 ± 9.89	698.07 ± 34.64	19.68 ± 0.83

C : 対照区 F : 冠水区 ***P < 0.001 **P < 0.01 t-test n=5

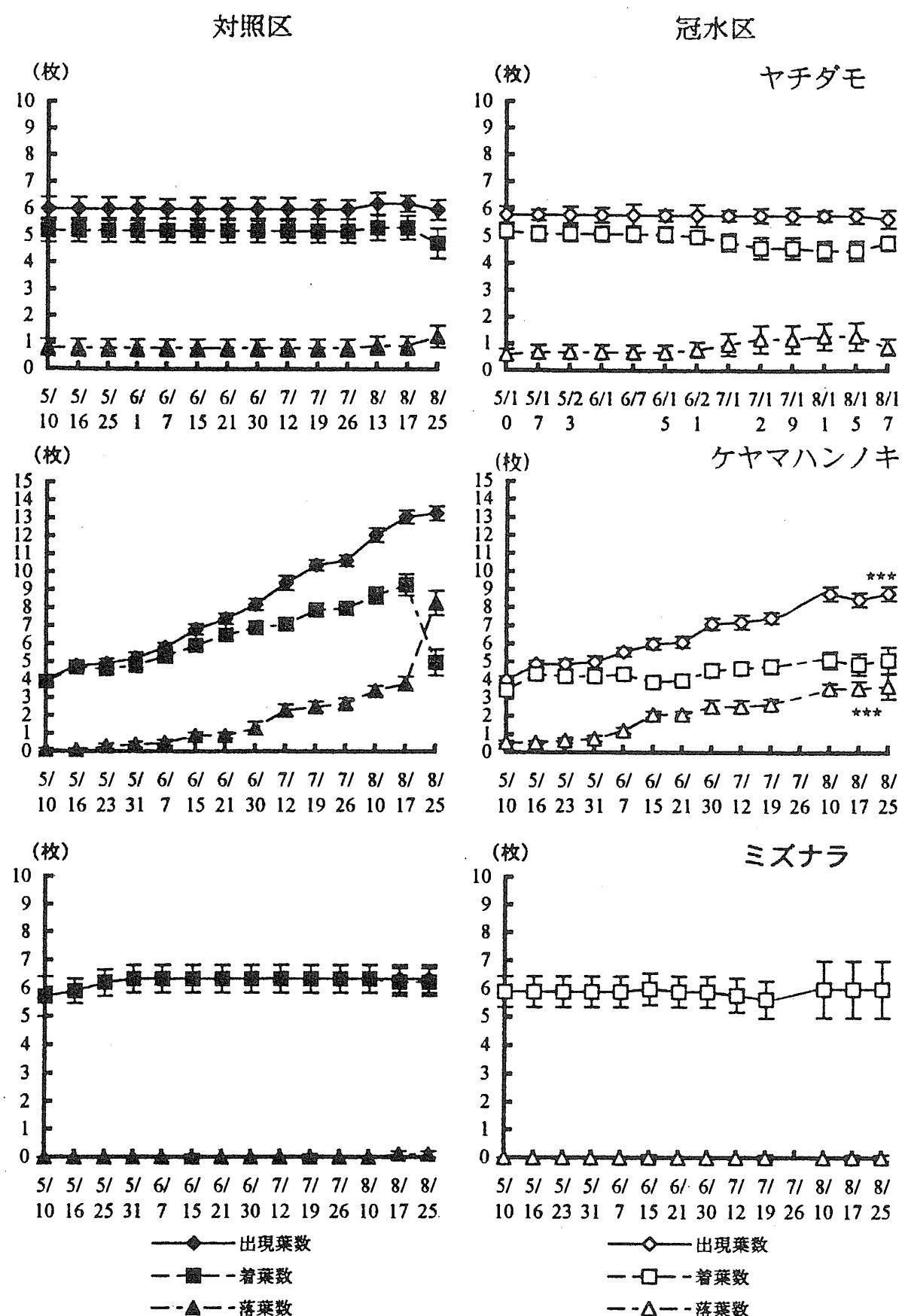


図3 冠水処理による葉の動態の変化

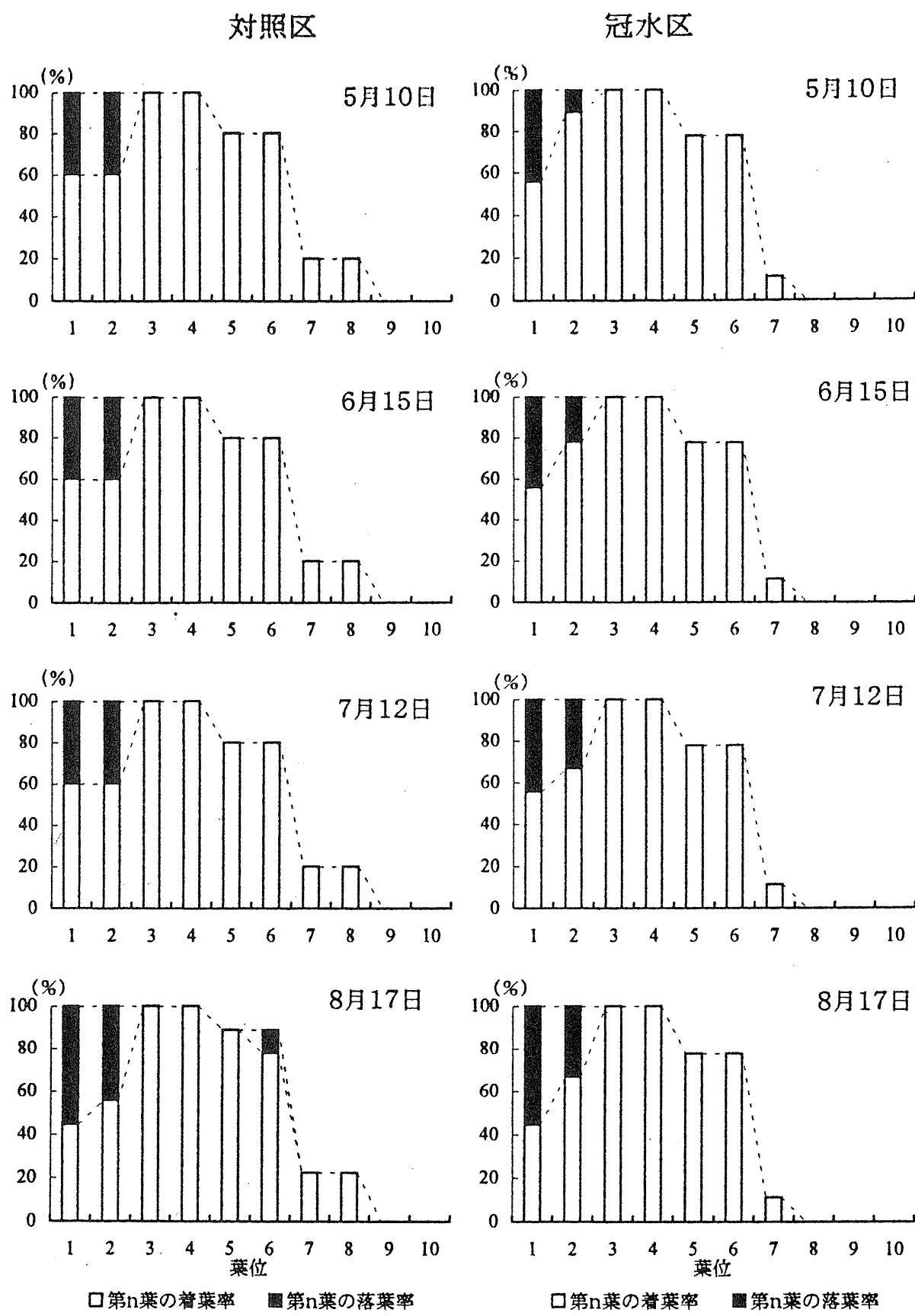


図4 ヤチダモの葉の動態

对照区

冠水区

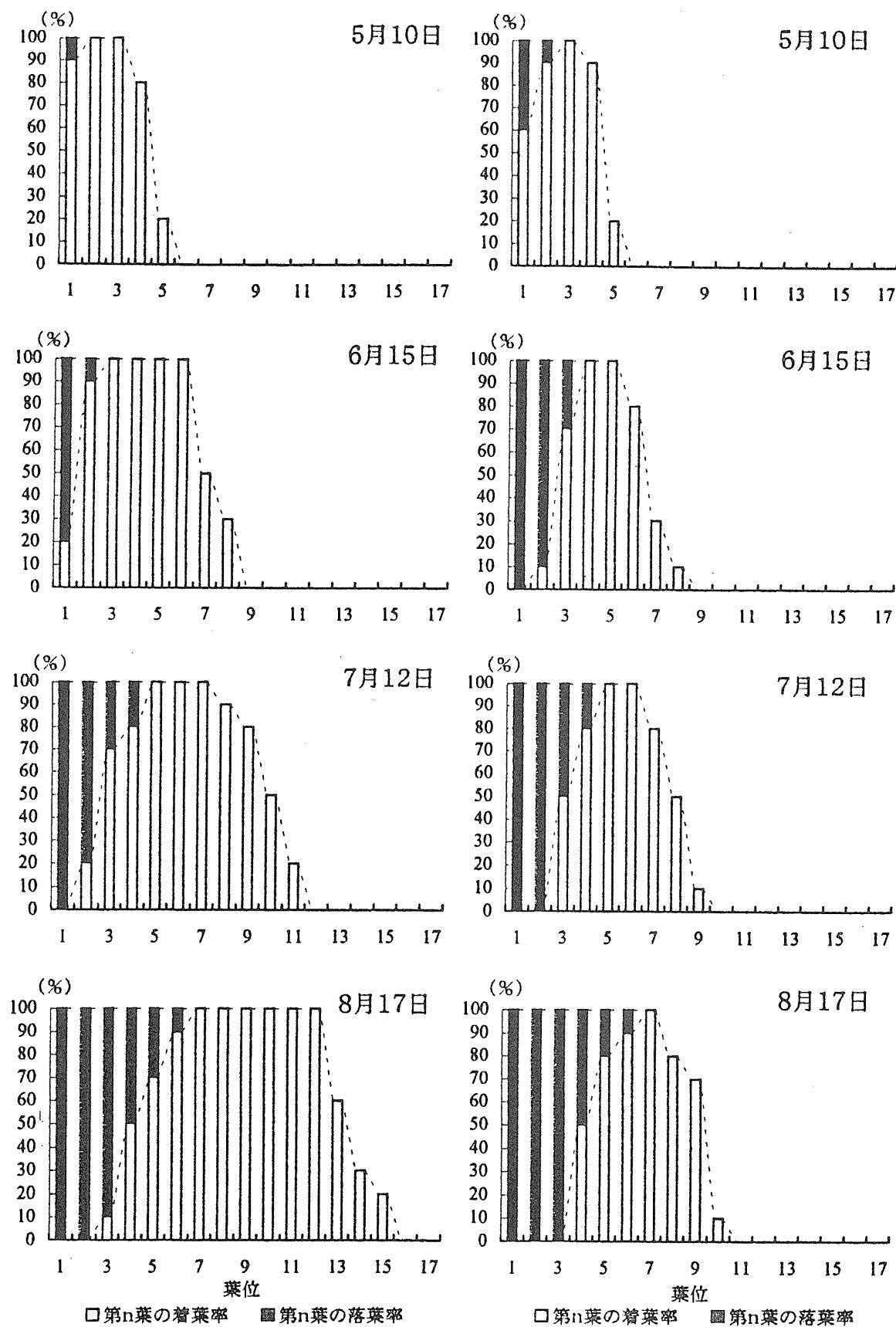


図5 ケヤマハンノキの葉の動態

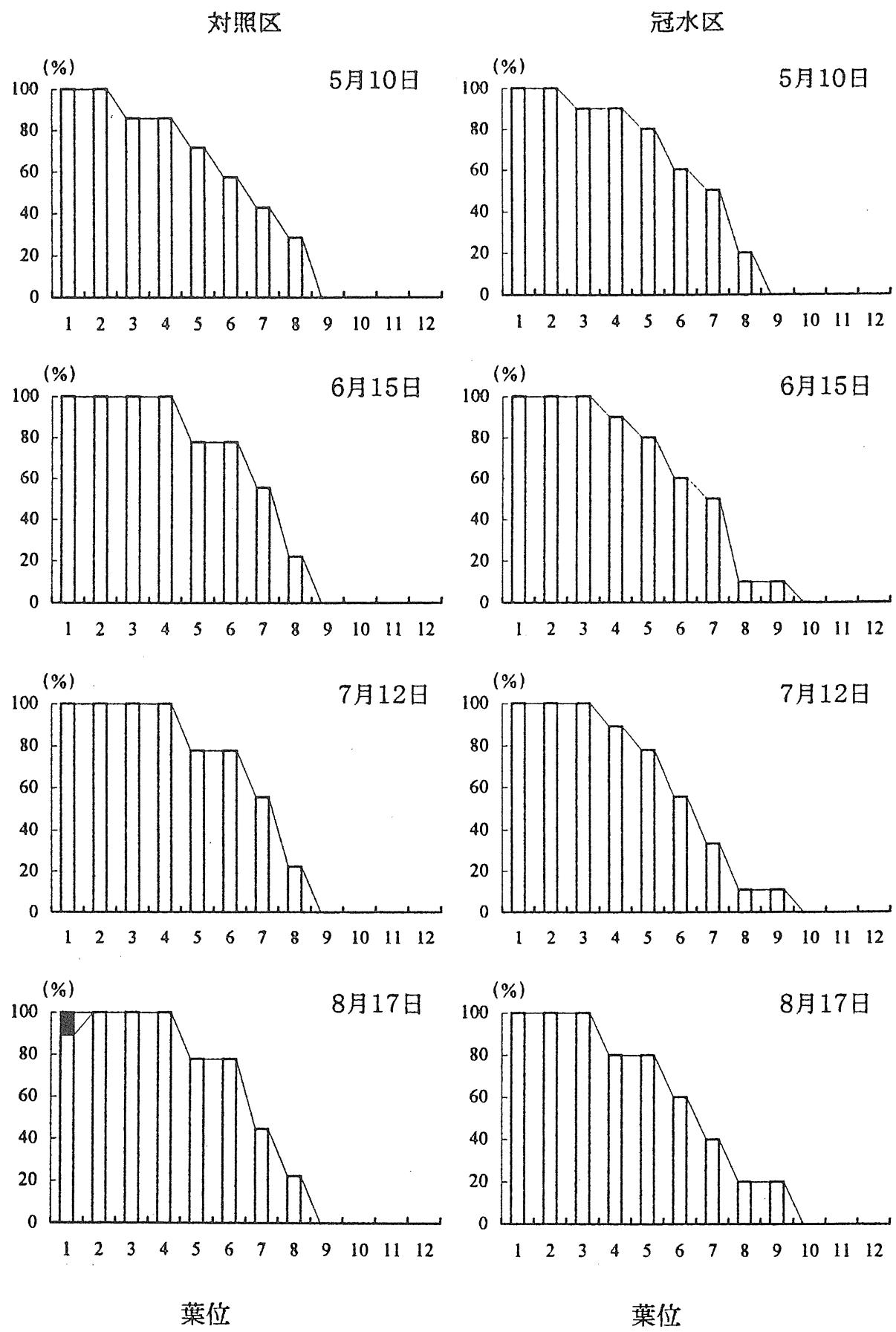


図6 ミズナラの動態

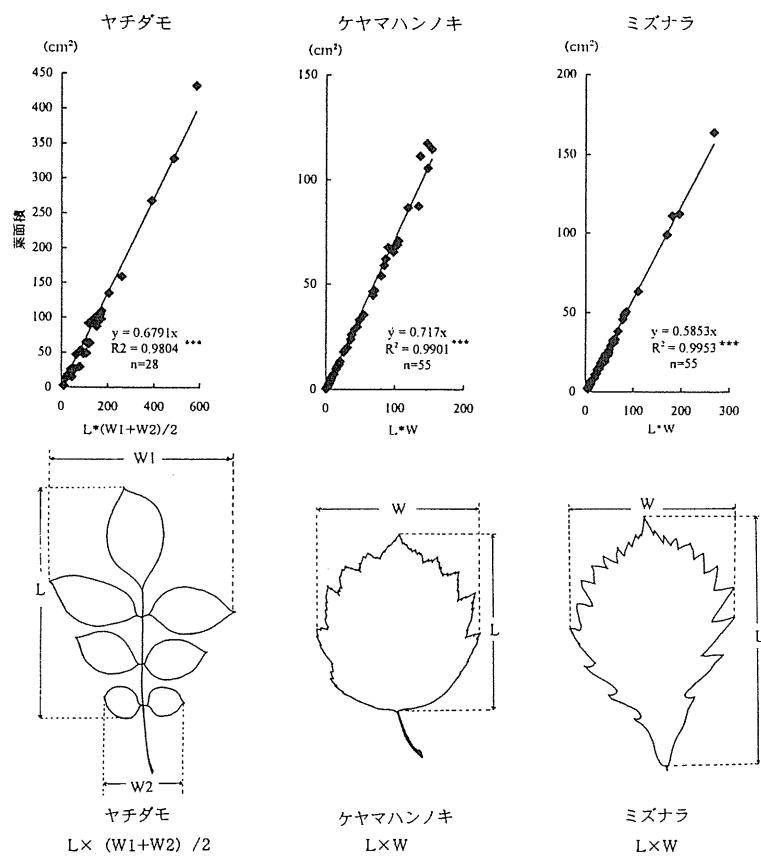


図7 葉面積の近似直線

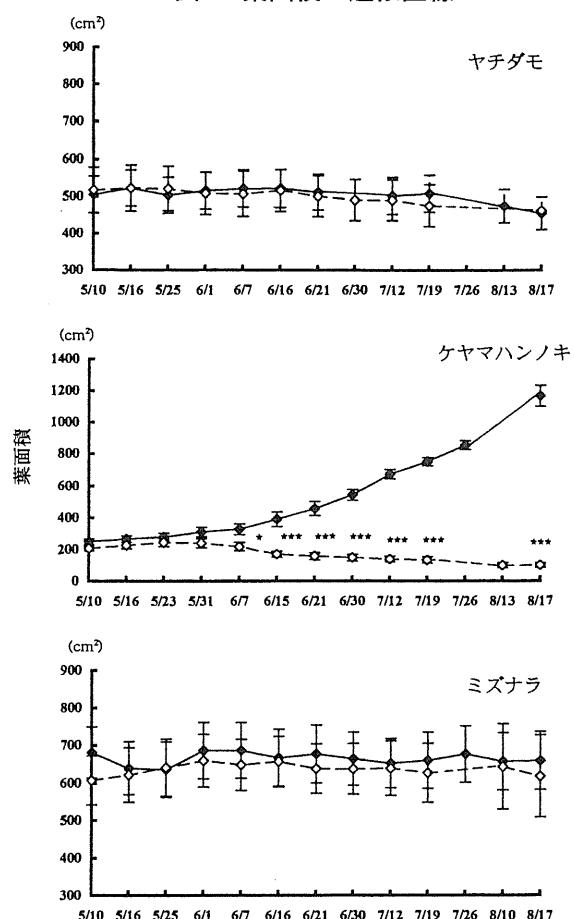


図8 葉面積の経時変化

3.2 生理的反応

1) 光合成

図9に光合成の計測結果を示す。ヤチダモでは10日目に冠水区で有意な低下が認められたが、それ以降は両実験区に有意な差は認められなかった。ケヤマハンノキとミズナラでは10日目と20日目に冠水区で有意な低下が認められたが、それ以降は両実験区で有意な差はなかった。

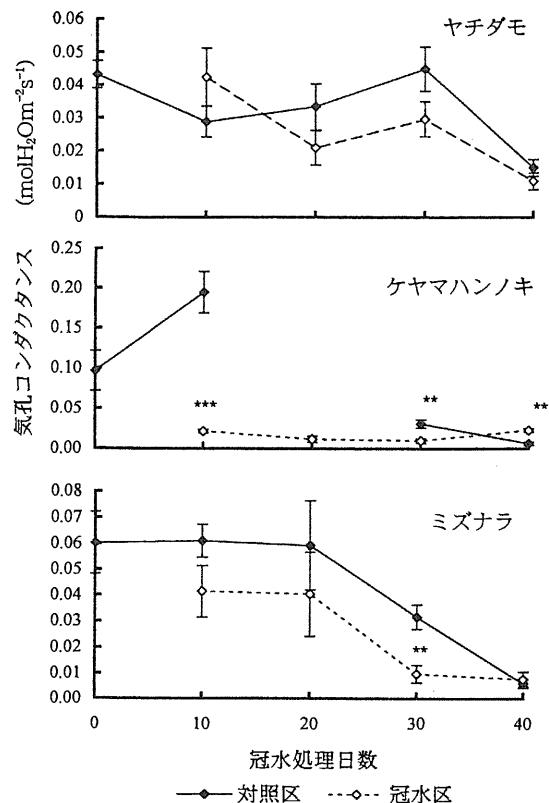
2) 水ポテンシャル

図10に水ポテンシャルの測定結果を示す。ヤチダモ、ケヤマハンノキでは夜明け前、日中とも両実験区に有意な差は認められなかった。ミズナラでは夜明け前の水ポテンシャルで20日目と30日目に冠水区で有意な低下が認められたが、それ以外は両実験区に有意な差は認められなかった。

3) P-V曲線法による葉の水分生理特性

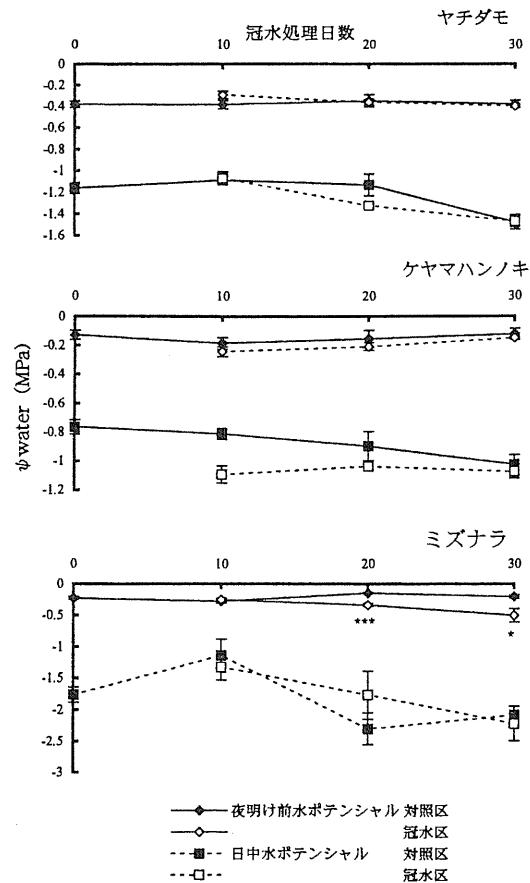
ヤチダモ、ケヤマハンノキ、およびミズナラの3樹種とも、浸透ポテンシャル (ψ_s)、限界原形質分離時の相対含水率 (RW_{Ctlp}) の数値に有意な差は認められなかった(表3)。

3.3 組織構造



***P<0.001 **P<0.01 t-test n=5

図9 気孔コンダクタンスの経時変化



***P<0.001 *P<0.05 t-test n=5

図10 水ポテンシャルの経時的変化

表3 葉の水分状態

		ϕ_s (MPa)	RWC-tlp
ヤチダモ	C	0.87 ± 0.07	1.23 ± 0.08
	F	0.92 ± 0.02	1.34 ± 0.01
ケヤマハンノキ	C	0.88 ± 0.08	0.90 ± 0.03
	F	0.89 ± 0.02	0.93 ± 0.02
ミズナラ	C	0.93 ± 0.16	0.93 ± 0.09
	F	0.92 ± 0.01	1.27 ± 0.01

C : 対照区 F : 冠水区

※ ϕ_s は浸透ポテンシャル (MPa)

※ RWC-tlp は限界原形質分離時の相対含水率 (RWC ≤ 1)

1) 根系

直径 4 mm 以上の根系についての結果を述べる。ヤチダモでは元の根の組織構造に大きな差異は認められなかった。デンプン粒は両実験区とも主に放射柔細胞と導管周辺の柔細胞に存在しており、その量は冠水区においてやや多い傾向が認められた（写真1(1)）。ケヤマハンノキでは形成層附近において冠水区の木部細胞のサイズが小さくなる傾向が認められた。デンプン粒は対照区では主に放射柔細胞と篩部柔細胞に存在しているのに対し、冠水区では篩部にデンプン粒の存在はほとんど認められなかった。また放射組織においてもその量は対照区に比べ少ない傾向が認められた。（写真2(1)）。ミズナラでは形成層附近において冠水区の木部細胞のサイズが小さくなる傾向が認められた。デンプン粒は両実験区ともに木部柔細胞と篩部柔細胞に存在しており、篩部柔細胞に存在するデンプンの量は冠水区でやや多い傾向が認められた（写真3(1)）。

続いて直径 1 ~ 4 mm の根系についての結果を述べる。ヤチダモでは元の根の組織構造に大きな差異は認められなかった。デンプン粒は両実験区とも主に放射柔細胞と導管周辺の柔細胞、篩部柔細胞に存在しており、その量は冠水区においてやや多い傾向が認められた（写真1(2)）。ケヤマハンノキでは形成層附近において冠水区の木部細胞のサイズが小さくなる傾向が認められた。デンプン粒は対照区では主に放射柔細胞と篩部柔細胞に存在しているのに対し、冠水区ではデンプン粒の存在はほとんど認められなかった。（写真2(2)）。ミズナラでは元の根の組織構造に大きな差異は認められなかった。デンプン粒は両実験区ともに木部柔細胞と篩部柔細胞に存在しており、その量は両実験区で大きな差は認められなかった（写真3(2)）。

さらに直径 1 mm 以下の根系について述べる。ヤチダモでは元の根と不定根の間に大きな組織構造の差異は見られなかった。デンプン粒は不定根の皮層でやや認められたが、冠水区には認められなかった。ケヤマハンノキでは不定根の皮層の細胞間隙が発達しており通気組織が多く観察された。対照区では皮層の細胞間隙は発達しているものの通気組織はほとんど認められなかった。冠水区では皮層の細胞が著しく萎縮しており、細胞間隙は認められなかった。デンプン粒はすべての根で認められなかった。ミズナラでは両実験区とも組織構造に大きな差は認められなかった。デンプン粒は両実験区ともに認められなかった。



写真1 (1) ヤチダモの根の組織構造とデンブン粒の分布状態 ($\times 10$) (直径4mm以上)

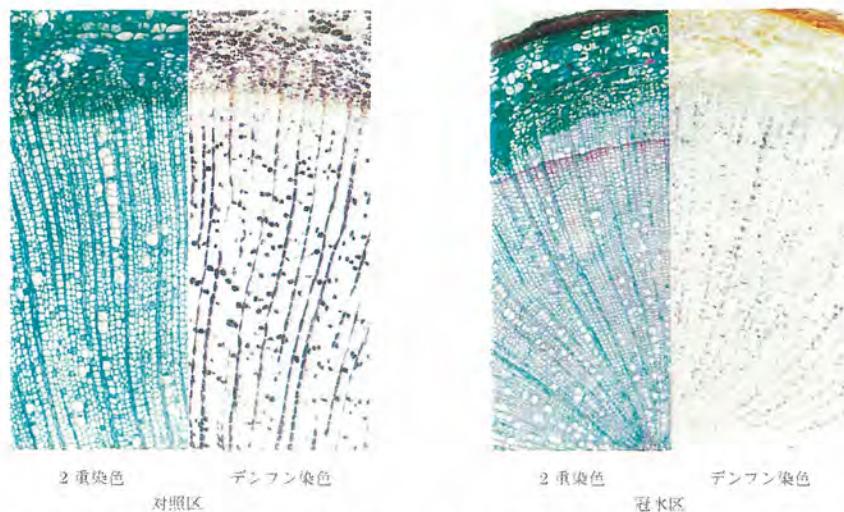


写真2 (1) ケヤマハンノキの根の組織構造とデンブン粒の分布状態 ($\times 10$) (直径4mm以上)

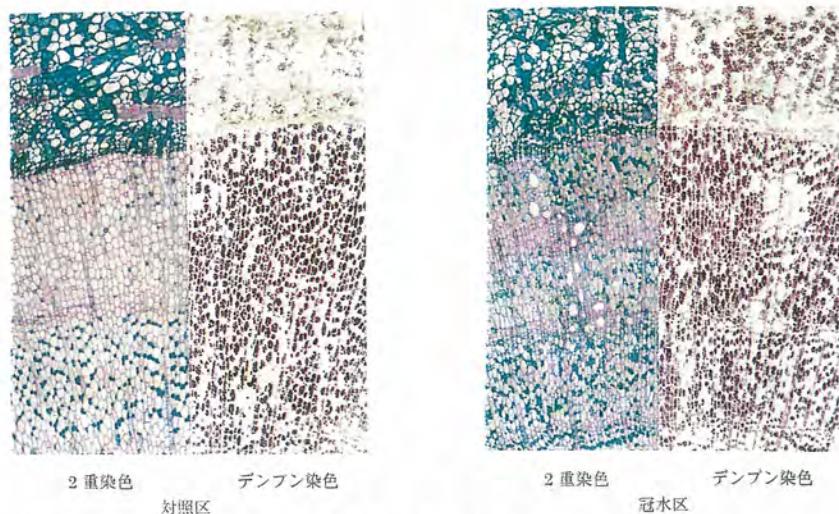


写真3 (1) ミズナラの根の組織構造とデンブン粒の分布状態 ($\times 10$) (直径4mm以上)

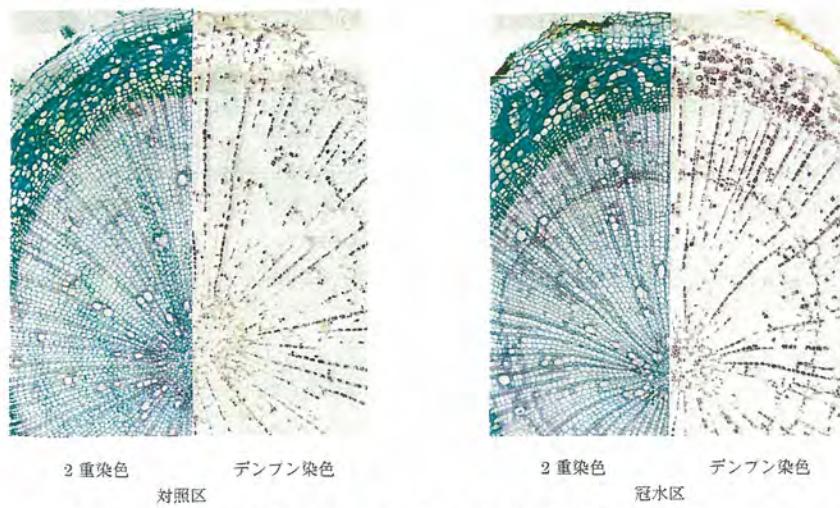


写真1 (2) ヤチダモの根の組織構造とデンプン粒の分布状態（直径1～4mm）

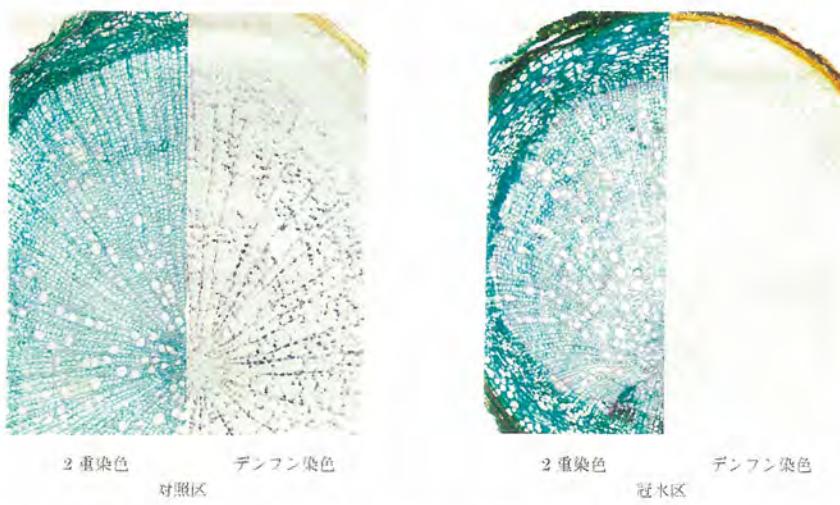


写真2 (2) ケヤマハンノキの根の組織構造とデンプン粒の分布状態（直径1～4mm）

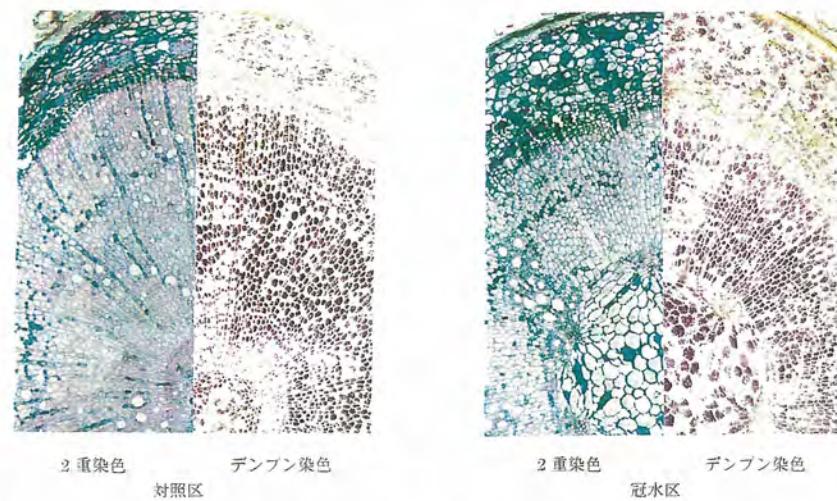


写真3 (2) ミズナラの根の組織構造とデンプン粒の分布状態（直径1～4mm）

3.4 無機養分

表4、5、6にヤチダモ、ケヤマハンノキ、およびミズナラの養分分析結果を示す。

ヤチダモの葉では冠水によるPの減少が認められた。また根では逆に冠水区でのPが増加するようであった。さらに冠水区の根では、Kがやや低下するようであった(表4)。

ケヤマハンノキでは、冠水区での葉のNに顕著な低下が認められた(表5)。根では、Pの増加とKの低下が認められた。

さらに、ミズナラでは冠水区での葉のNは増加した(表6)。

表4 ヤチダモの養分含有率(%)

	C	N	P	K	Ca	Mg
葉	対照区 冠水区	40.12 ± 0.72 41.81 ± 0.28	0.88 ± 0.01 0.85 ± 0.00	0.65 ± 0.01 0.35 ± 0.01	0.41 ± 0.02 0.52 ± 0.00	1.49 ± 0.19 1.07 ± 0.06
根 ($\phi \leq 1$)	対照区 冠水区	43.98 ± 0.54 37.82 ± 1.44	0.93 ± 0.03 0.77 ± 0.09	0.49 ± 0.02 1.13 ± 0.00	1.33 ± 0.00 0.95 ± 0.03	0.44 ± 0.03 0.46 ± 0.01
不定根		43.70 ± 0.13	0.86 ± 0.06	0.25 ± 0.00	1.12 ± 0.14	0.41 ± 0.02
						0.14 ± 0.02

表5 ケヤマハンノキの養分含有率(%)

	C	N	P	K	Ca	Mg
葉	対照区 冠水区	48.75 ± 0.53 49.83 ± 1.02	2.61 ± 0.02 1.38 ± 0.01	0.39 ± 0.01 0.30 ± 0.06	0.53 ± 0.01 0.46 ± 0.01	0.65 ± 0.05 0.75 ± 0.05
根 ($\phi \leq 1$)	対照区 冠水区	46.55 ± 1.09 37.91 ± 0.80	1.67 ± 0.00 1.50 ± 0.06	0.33 ± 0.01 0.60 ± 0.03	1.25 ± 0.03 0.95 ± 0.02	0.78 ± 0.06 0.90 ± 0.07
不定根		45.54 ± 1.68	1.16 ± 1.16	0.35 ± 0.03	0.26 ± 0.00	0.97 ± 0.05
						0.30 ± 0.01

表6 ミズナラの養分含有率(%)

葉	対照区 冠水区	44.72 ± 0.07 45.40 ± 0.02	1.18 ± 0.01 1.52 ± 0.00	0.30 ± 0.00 0.25 ± 0.01	0.32 ± 0.03 0.38 ± 0.01	0.59 ± 0.02 0.47 ± 0.09	0.11 ± 0.00 0.11 ± 0.00
根 ($\phi \leq 1$)	対照区 冠水区	43.67 ± 1.25 48.12 ± 0.07	0.91 ± 0.05 0.95 ± 0.08	0.20 ± 0.00 0.23 ± 0.04	0.20 ± 0.01 0.26 ± 0.06	0.66 ± 0.06 0.57 ± 0.05	0.19 ± 0.02 0.18 ± 0.02

4. 考 察

冠水状態は土壤の酸欠と同時にCO₂、エチレン、エタノール、アセトアルデヒド、Fe²⁺など植物に毒性を示す物質の集積を引き起こすことが知られている (Kozloski 1984)。したがって冠水状態のもとで生き抜くためには、酸欠や毒性物質によって引き起こされる生理的攪乱に対し何らかの適応的反応を示すことが必要である。

一般に冠水耐性を示す植物は、不定根の形成、皮目の肥大、通気組織の発達等の反応を示すことが知られている (Kozloski 1984)。これらの反応は冠水耐性の低い植物には見られない (Terazawaら 1994) ことから、冠水土壤で生き抜くための適応的反応と考えられる。特に不定根は、冠水による元の根の機能の低下を補償するとの報告があり (Sena Gomesら 1980a Regehrら 1975)、冠水状態で元の根の機能をどの位維持できるかといった問題と同時に、多くの不定根をいかに短期間に形成できるかといった問題はその後の植物の成長に大きな影響を与えると考えられる。今回の実験でヤチダモの不定根形成はケヤマハンノキより遅かったが、葉の水ポテンシャル、光合成に大きな低下は見られなかった。高橋ら (1986) は、ヤチダモは7日間の冠水でも光合成の低下がほとんど見らないのに対しケヤマハンノキ、ミズナラでは冠水前の60%以下に低下したと報告した。これらのことから、冠水処理による元の根の機能低下はケヤマハンノキよりヤチダモの方が小さいことが示唆された。この様に元の根が急激な冠水によってもその機能をある程度維持できることは不定根を発生させるまで植物の機能を維持するために重要であると考えられる。ヤチダモは固定成長をする植物であり、実験期間中に新たな葉の展開、落葉、伸長成長は認められなかった。また、気孔密度、比葉面積、光合成、水ポテンシャル、乾物重量にも大きな変化が見られなかった。これらのことから、ヤチダモは不定根が発生するまで光合成がやや抑制される可能性があるものの、不定根が発生した後は冠水による被害をほとんど受けないと考えられる。

ケヤマハンノキでは冠水区において10日後の日中の水ポテンシャルがやや低下したが、根における吸水阻害と葉からの蒸散が生理的乾燥をもたらし水ポテンシャルを低下させた可能性がある。Koike (1988) は、先駆性樹種の葉のクチクラ層は相対的に薄いと述べている。従って、ケヤマハンノキの葉はクチクラ蒸散によって葉内の水分が損失し易いと考えられる。また、冠水区では葉面積が著しく減少した。この葉面積の減少は古い葉の落葉促進と新葉の展開抑制による葉数の減少と、葉の相対的な小型化の両方によって引き起こされた。このような現象はシラカンバを使った冠水実験などでも認められている (Terazawaら 1944)。また冠水区では新たに展開した葉が厚くなる現象が認められた。葉面積の減少と葉の小型化、厚化は生理的乾燥に対する1種の回避的反応とも考えられるが、生育期間中常に葉を展開しながら伸長し、いちはやく生育場所を確保しようとする先駆性植物にとってこれらの反応は冠水ストレスを回避するために獲得した適応的反応であるとは言い切れない。また冠水区では葉の黄化、根粒の減少が観察された。Minchinら (1975) は冠水によってエンドウや他のマメ科植物の根粒形成が抑制され、窒素固定に関するニトロゲナーゼ活性が低下したと報告した。Sprennら (1976) は冠水や酸欠、多量のエタノール

(14 mol/m^3) によって、ダイズと根粒菌の間の物質の交換が減少すると報告している。また、エチレンや CO_2 も根粒形成や窒素固定を抑制するとの報告がある (Goodlassら 1979 Grobbelaarら 1971)。従って冠水処理はケヤマハンノキに対する根粒形成と根粒におけるニトロゲナーゼ活性を抑制し、窒素同化を著しく阻害し葉の黄化を引き起こしたと考えられる。これらのことから葉面積の減少や葉の黄化による光合成反応の量的・質的低下と根粒の減少による窒素同化の抑制がケヤマハンノキの伸長成長、直徑成長を著しく抑制したと考えられる。これらの実験結果から判断するとケヤマハンノキは冠水土壌に対し極めて感受性が高いといえる。しかし、柳沢 (1974) は北海道においてケヤマハンノキは弱湿性～湿性に生育すると述べているし、寺沢もケヤマハンノキの生育立地として同様の結果を得ている。また、高橋 (1998) らは、長期の (7週間) の冠水処理によっても光合成量はほとんど低下しないことから、ケヤマハンノキは比較的冠水耐性が高い種であると述べている。ケヤマハンノキは湿原周辺のやや湿った場所に生育しているのを見かけることから、ケヤマハンノキは本来、弱湿性～湿性の土壌に生育するが、今回の実験では何らかの要因がその成長を強く抑制したと考えられる。Kozlowski (1997) は冠水処理に対する木本植物の反応は冠水期間、冠水の深さ、冠水時期、樹齢などによって変化すると述べている。今回ケヤマハンノキの成長が強く制限された理由として、冠水のレベルが高すぎた事、冠水の開始時期が5月上旬で気温がまだ十分に高くなく不定根を十分に形成できなかったことが考えられる。またケヤマハンノキは陽樹であるが、今回の実験は寒冷紗による被陰下で行ったので光合成の低下が冠水耐性に影響した可能性もある。

ミズナラでは冠水区で皮目の肥大が観察されたが、不定根の形成は見られなかった。しかし夜明け前の水ポテンシャル (ψ_B) が冠水開始後徐々に低下し20日後と30日後に有意な差が認められた。また、統計的な差は認められなかったが葉の浸透ポテンシャル (ψ_s) が冠水区でやや低下した。小林 (1995) らは冠水処理によってコナラに浸透調節が認められたと報告しているが、同じコナラ属であるミズナラが生理的乾燥に対し浸透調節を行った可能性が高い。また、冠水区では日中の水ポテンシャルの低下は認められなかった。Pereiraらは (1975)、28日間の冠水によっても *Populus deltoides* の葉の水ポテンシャルは低下しなかったと述べている。また、Koike (1988) はミズナラのクチクラ層は相対的に厚いと述べている。従ってミズナラの葉はクチクラ蒸散による水分の損失が少ないと考えられ、日中は気孔を閉鎖して体内の水分を保持していると考えられる。今回の実験では伸長成長、葉面積に大きな変化は見られなかった。しかし固定成長をする植物ではストレスによる成長への影響は次ぎの成長期に現われるといわれている (Kozlowski 1997) ので、冠水ストレスの影響を知るために2生育期間を通じた観察が望ましいと思われる。

組織構造の解析において、本実験では3樹種とも1mm以下の根にはデンプン粒が確認できなかったことから、これらの樹種の根におけるデンプン粒の貯蔵場所は直徑が1mm以上の根系と判断された。樹木に貯蔵される物質にはアミノ酸やオリゴ糖のように単純な構造のものから多糖類や脂質のように複雑な構造のものまで存在するが、その中でもデンプンとショ糖は貯蔵性炭水化物として主要な物質である (Kozlowski 1997)。貯蔵物質の重要性についてはこれまで多くの報告がなされている。Kozlowski (1991) は樹体内の貯蔵物質は萌芽時や、食害や遅霜によって被害を受けた葉の再生に極めて重要であると述べている。また、落葉広葉樹では春先の成長のかなりの部分が貯蔵物質により支えられているとの報告がある

(Boscaglia 1983, Hansen 1977)。Waring (1987) は貯蔵物質は植物体がストレス環境にさらされたときに代謝を維持する上で重要であると述べている。

ヤチダモは固定成長 (fixed growth) をする植物であり、春先における根の伸長やシートの展開には大量の貯蔵物質を必要とすると考えられる。今回の実験では、両実験区間で根におけるデンプンの分布状態に大きな差異は認められなかった。また、デンプンの貯蔵場所となる直径1mm以上の根の乾物重量も両実験区の間に有意な差は認められなかった (表3) ことから、ヤチダモの根におけるデンプンの総量は両実験区間で大きな差はないものと推測された。

ケヤマハンノキでは冠水区において元の根におけるデンプンが著しく減少していることが認められた。また、地上部と地下部の乾物重量も著しく減少した (表3) ことから、冠水区において樹体内に存在するデンプンの総量は著しく減少したものと推測された。ケヤマハンノキは自由成長 (free growth) をする植物であり、光合成産物のほとんどをその年のシートの展開に使用する。したがって樹体内に貯蔵されるデンプン量はヤチダモやミズナラに比べると少ないと考えられる。しかし、葉がまだ十分に展開していない春先における成長は貯蔵物質に依存していると言われており (Boscaglia 1983, Hansen 1977)、デンプン量の減少は翌年の初期成長に大きな影響を与えると考えられる。

ミズナラでは両実験区間で根におけるデンプンの分布状態に大きな差異は認められなかった。しかし直径1mm以上の根の乾物重量は冠水区で有意に低下した (表3) ことから、冠水区において根に存在するデンプンの総量は低下したものと推測された。ミズナラは生育期間中に開芽と伸長を数回くり返す伸長様式 (recurrently flushing) をもっているが、その回数は環境条件によって異なる。そのような伸長様式の柔軟性が予測性の低い環境で生育することを可能にしていると考えられる。Hanson (1988a) らはnorthern red oakにおいて生育期間中に3回の開芽 (flushing) を認めたが、その際樹体内のデンプンが消費されると報告した。したがって、冠水処理による樹体内のデンプン量の減少は翌年のシートの成長に影響を与えると同時に、環境に対する柔軟性を低下させると考えられる。

参考文献

- 1) Boscaglia, A. 1983. The starch contents of *Fraxinus ornus* L.during the year cycle.Histological observation.G.Bot.Ital.116, 41-49.
- 2) Goodlass, G. Smith, K. A. 1979. Effects of ethylene on root extention and nodulation of pea (*Pisum sativum* L.) and white clover (*Trifolium repens* L). Plant Soil 51, 387-395.
- 3) Grobbelaar, N., Clarke, B., Hough, M. C. 1971. The nodulation of nitrogen fixation of isolated roots of L. III.The effects of carbon dioxide and ethylene. Plant Soil. special volume, 215-223.
- 4) Hansen, P. 1977. Environment Effects on Crop Physiology. (J. J. Landsberg and C. V. Cutting, eds) . Academic Press, London.
- 5) Hanson, P. J., Isebrands, J. G., Dickson, R. E., Dixon, R. K. 1988a. Ontogenetic patterns of CO₂ exchange of *Quercus rubra* L. leaves during three flushes of shoot growth. I. Median flush leaves. For. Sci. 34, 55-68.
- 6) Koike, T. 1988. Leaf structure and photosyntetic performance as related to the forest succession of diciduous broad-leaved trees. Pl. Sp. Biol.3, 77-87.
- 7) Kozlowski, T. T., Pallardy, S. G. 1997. Physiological Regulation of Vegetative Growth. In Growth Control In Woody Plants , pp73-165. Academic Press, New York.
- 8) Kozlowski, T. T., Pallardy, S. G. 1997. Physiology of Woody Plants Academic Press, New York.
- 9) Kozlowski, T.T. 1984. Effects of flooding on soil. In Flooding and Plant Growth (T.T. Kozlowski,ed.), pp.9-45. Academic Press, New York.
- 10) Minchin, F. R., Summerfield, R. J. 1976. Symbiotic nitrogen fixation in a nodulated legume-definition of an optimum root environment. J. Exp. Bot. 26, 60-69.
- 11) Regehr, D. L., Bazzaz, F. A., Boggess, W. R. 1975. Photosynthesis,transpiration and leaf conductanceof *Populus deltoides* in relation to flooding and drought. Photosynthetica 9, 52-61.
- 12) Srent, J. I., Gallacher, A. 1976. Anaerobiosis in soybean root nodules under water stress. Soil. Bio. Biochem. 8, 317-320.
- 13) Terazawa, K., Kikuzawa, K. 1994. Effects of flooding on leaf dynamics and other seedling responses in flood-tolerant *Alnus japonica* and flood-intolerant *Betula platyphylla* var. *japonica*. Tree Physiol.14, 251-261.
- 14) Witt, W. Sauter, J. J. 1994. Starch metabolism in poplar wood ray cells during spring mobilization and summer deposition. Physiol. Plant. 92, 9-16.
- 15) Wood, B. W. 1986. Cold injury susceptibility of pecan as influenced by cultivar, carbohydrates, and crop load. HortScience 21, 285-286.
- 16) 小林達明, 多賀敦司, 沖中健:立地適正の異なる4樹種の水分生理, 光合成, 成長に対する湛水処理の影響, 日緑工誌20 (3), 150-157, 1995.

- 17) 高橋邦秀, 藤村好子, 小池隆良: 北海道産落葉広葉樹の冠水耐性 (I), 日林北支論35, 159-161, 1986.
- 18) 高橋邦秀, 藤村好子, 小池隆良: 北海道産落葉広葉樹の冠水耐性 (II), 日林北支論 36, 99-101, 1988.
- 19) 寺沢和彦, 清和研二, 薄井五郎, 菊沢喜八郎: 滞水条件下での広葉樹稚樹の生育反応 (I), 100回日林論439-440, 1989.
- 20) 寺沢和彦, 清和研二, 菊沢喜八郎: 滞水条件下での広葉樹稚樹の生育反応 (II), 101回日林論, 353-354, 1990.
- 21) 柳沢聰雄: 北海道の主要広葉樹の特性.北方林業26, 259-263, 1974.
- 22) 新山肇: 石狩川に沿ったヤナギ科植物の分布と生育地の土壤の土性, 日生態誌37, 163-174, 1987.