

河川植生の新たな評価手法に関する研究 —河川高水敷の植物種組成に影響を及ぼす 環境要因と攪乱要因の定量的評価—

要旨

1. はじめに
2. 調査地
3. 調査方法
 3. 1 植生調査
 3. 2 環境調査
 3. 3 解析方法
4. 結果
 4. 1 サイト間の出現植物種の類似性
 4. 2 環境要因及び攪乱要因間の相関関係
 4. 3 環境要因と攪乱要因が各植物種の出現に与える影響
 4. 4 環境要因と攪乱要因によって形成される河川域の植物種組成
5. 考察
 5. 1 ダム管理河川の高水敷における洪水の機能
 5. 2 河川高水敷における焼き払いの意義
 5. 3 植物の分布特性
 5. 4 今後の課題
6. まとめ

参考文献

新潟大学 農学部 紙谷智彦
総合地球環境学研究所 中静透

要旨

自然河川ではしばしば大規模な洪水が起きる。しかし、ダムによる流量管理が行われると、洪水の規模や頻度は小さくなる。そのような河川では、高水敷がしばしば農地や茅場等として利用され、人為的攪乱を受けることになる。その結果、高水敷は自然攪乱と人為攪乱を複合的に受ける条件に置かれる。本研究では、洪水による自然攪乱と焼き払いによる人為攪乱が共存する信濃川中流域の高水敷において、植物種組成とそれを制限する環境要因及び攪乱要因を定量的に評価することを試みた。

流路に沿った約 6.5km の高水敷は相観と空中写真から 5 種類の景観タイプに分類された。各タイプの代表的なサイトにベルトコドラートを置き、出現頻度法による植生調査と環境要因調査を行った。環境要因は、土壤水分・平水位からの比高・相対光合成有効光量子束密度・河川からの距離・土壤の粒径・焼き払いの有無・洪水による表層掃流の有無である。

高水敷中央部はヨシ・オギが優占しており、焼き払いサイトでも同様であった。景観タイプの違いにより、植物種組成と環境要因には相違が見られた。調査した 663 個のコドラートそれぞれに、各植物種の出現の有無と環境要因のデータを与え、ロジスティック回帰分析を行った。その結果、各要因が植物の出現に与える影響が種レベルで明らかになるとともに、ダム管理河川においても洪水は植物種組成を制限する最大の要因であることが示された。また、焼き払いは一年生草本に対して正に、木本に対して負に影響しており、植生遷移の進行をリセットさせている効果が示された。最後に、ベルト別の各植物種の出現頻度と各環境要因のデータをもとに **Canonical Correspondence Analysis** を行い、環境要因と攪乱要因によって形成される河川域の植物種の分布特性を明らかにした。これらの定量的データの解析結果をもとに、信濃川中流域の植物種組成の構造について考察した。

1. はじめに

陸域において、河川は生物にとって最も多様・動的・複雑なハビタットである¹⁾。河川域の植生は源流から下流にかけて段階的かつ極めて複雑に変化する。洪水はこのような河川植生に対して大きな影響を与えている。洪水によって河川植生が破壊されると同時に、河川域の植物は大量の繁殖体を長距離移動させ²⁾、攪乱跡地に移住する³⁾。このように洪水は、河川域の植生に環境的揺らぎ⁴⁾をもたらし、多様性の維持に貢献している⁵⁾。

日本は地形が急峻であるため、梅雨期や台風により頻発する集中豪雨で洪水が起りやすい条件下にある。治水環境が整う 1960 年頃までは、洪水による災害で数千人規模の犠牲者が出ることもあった。そのために、二十世紀後半には多くの河川でダム建設や護岸工事によって洪水が制御されるようになり、洪水被害は劇的に軽減された。

このような河川管理により洪水体制が制御されたことによって、河川域における植物相にも変化が生じた。ダムなどの河川構造物の建設に伴う流水の季節的変動の抑制や河川勾配の変化によって、河川域における種の多様性は失われ⁶⁾、またダムの直上流部と直下流部では異なる植物相が形成されるようになった⁷⁾。このようなダムによって流量管理された河川における生物群集の長期的な変化についてはほとんど明らかにされていないが⁸⁾、多数の植物種が絶滅や絶滅の危機に追いやられていることは明白になってきた⁹⁾。

中・下流域の河川高水敷は広く平坦であるため、農地や茅場として利用されている。日本の河川では古くから植物群落の研究が行われているが¹⁰⁾、高水敷利用の多様化に伴い、従来とは異なった植生パターンが存在している可能性が高い。特に茅場として利用される高水敷では定期的な焼き払いが行われるが、高水敷の焼き払いが植生に及ぼす影響に関する研究例はほとんどない¹¹⁾。

Whittakerは、互いに関連しながら同時に変化する環境要因の集合は植物群集に著しい影響を及ぼすことを指摘した¹²⁾。洪水の制御による複合的な河川環境の質的・量的変化に伴い、河川域の植物種組成も変化している可能性が高い。河川上流部の溪畔域における研究では、植生を決定する環境要因として水面からの比高¹³⁾⁻¹⁵⁾、光環境^{13) 15) 16)}、流路からの距離¹⁷⁾、土壌水分¹⁸⁾などの重要性を指摘しているが、それらの研究のほとんどは環境要因間の複合的影響を評価していない。また、ダム管理河川の中・下流部における植生を環境要因と結び付けて言及した研究は非常に少ない。

そこで本研究は、日本の代表的な治水ダム管理河川である信濃川中流域の高水敷を対象として、以下の 3 点を明らかにする。第一に、河川高水敷を取り巻く環境要因と攪乱要因

との相互関係を示す。第二に、これら環境要因と攪乱要因が植物種の分布に及ぼす影響を解析する。第三に、河川高水敷における特異的な人為攪乱である焼き払いが植物種の出現に及ぼす影響を明らかにする。

これらの結果をもとに、洪水による自然攪乱と焼き払いによる人為攪乱とが、河川高水敷の植物種組成に及ぼす影響について考察する。

2. 調査地

調査地は新潟県長岡市の信濃川中・下流域にあたる大河津分水上流部の高水敷である。調査は洗堰に隣接する可動堰の直上流部兩岸に沿った約 6.5kmの高水敷で行った。甲武信ヶ岳を源流とする信濃川は長さ 367km、流域面積 11,900km²の日本最長の河川であり、越後平野を経て日本海に注いでいる。信濃川本流は西浦ダム(長野県小諸市)、西大滝ダム(長野県飯山市)、宮中取水ダム(新潟県十日町市)の計 3 つの治水ダムによって流量管理されているために、豪雨時に生じる洪水の危険は緩和される。また、調査地の高水敷の一部は茅場として利用されており、毎年春に高水敷でカヤを生産する農家によって数haにおよぶ焼き払いが実施されている。

調査地の河川高水敷中央部では、大部分でヨシ、オギを優占種とする群落が分布している。河川沿いには主にヤナギ林が成立しているが、遷移が進行して多様な高木種が定着し、さらに森林化が進んでいる場所もある。河川幅は広く、約 300m~870m と不均一である。河川幅が広いところを中心に、大小約 10 個の中州や寄州があり、最大のものでは長さ 2km、幅 300m を超え、田畑として利用されている。また豪雨時には、高水敷全面(中州、寄州含む)が冠水する。

新潟地方気象台の資料によると、最寄りの観測地点である寺泊の最近 10 年間の平均年間気温は 13.8℃、平均年間降水量は 1,982mm である。最深積雪深は観測されていないが、1m を超える積雪はないと思われる。

3. 調査方法

相観と空中写真により、調査地を景観タイプ別に 5 つのサイトに分類した。高水敷中央部でヨシ・オギが優占している一帯を自然草地サイト、同様の条件で毎年焼き払いが行われている一帯を焼き払いサイト、河岸に沿った自然草地を水際サイト、河岸に沿って若いヤナギが優占している一帯を遷移初期林サイトとした。また、高水敷中央部で確認された

多樹種からなる高木林を遷移後期林サイトとした。自然草地サイト・遷移初期林サイト・水際サイトは最下流に位置し、遷移初期林を中心としてほぼ隣接している（図 3・1～3）。遷移後期林サイトは約 3km、焼き払いサイトは約 5km 離れた上流部に位置する。また、焼き払いサイトだけが右岸側に位置し、他の 4 サイトは左岸側にある。河川域は条件が複雑であるために調査可能な範囲は限られる。従って各サイトにおける調査ベルト、コドラートの数にはばらつきがある。

各サイトで複数の 100m の調査ベルトを設け、植生調査と環境調査を行った。水際サイトのみ、500m のベルトを設置した。ベルト内の環境は一様であるように配慮した。また、100m(500m)の連続ベルトが設置できない場合は分割した。植生調査は、一本のベルトにつき 1m×1m の正方形のコドラートを 1m 間隔で 50 個設置して行った。環境調査は植生調査のベルト上に 10m 間隔とし、各ベルト 11 箇所で行った。植生調査は 2005 年 6、7 月に、環境調査は 2005 年 10、11 月に行った。また、梅雨期の洪水により遷移後期林サイトへの進入が不可能になった。このため遷移後期林サイトでは植生調査数が少なく、且つ全ての環境調査が実施できなかった。実際に調査したサイト別の調査ベルト数、コドラート数を表 3・1 に示す。

3. 1 植生調査

植生調査は個体数、成長段階を問わず、コドラート内に出現した維管束植物の種名を記録し、サイト別、ベルト別に植物種ごとの出現頻度を求めた。遷移初期林サイトと水際サイトでは梅雨期の洪水の前後で植生が著しく変化したため、この 2 サイトでのみ 9 月に再調査を行った。植物種 a の出現頻度は次式で求められる。

$$\text{出現頻度 a} = \text{植物種 a が出現したコドラート数} / \text{ベルトの全コドラート数}$$

各植物種の生活型、繁殖型についても出現頻度と同様に計算した。生活型は原色日本植物図鑑他^{19) - 30)}に、繁殖型は沼田の繁殖型^{31) 32)}に、それぞれ準じた。

3. 2 環境調査

環境調査は、土壤水分、平水位からの比高、相対光合成有効光量子束密度、河川からの距離、土壤の粒径の 5 項目について行った。

土壤水分(体積水分比)

降雨から 5 日後の 2005 年 10 月 14 日に土壤水分センサー(HydroSense 土壤水分測定システム; 太陽計器株式会社)を用いて、土壤表層から深さ 20cm までの体積水分比(%)を求めた。

平水位からの比高

河川沿いの堤防上に設けられている国土交通省の水準点を基準に、トータルステーション(株式会社ニコン)を使用して調査コードラートの標高を求めた。その後、信濃川河川事務所提供の平水位データ(平水位; 1 年を通じて 185 日はこれより低下しない水位)を用いて比高(m)を算出した。尚、調査ベルトが分割されている場合は随時ベルトの始点及び終点のデータも採取した。従って本項目のデータ数は他の環境要因よりも 10 地点分多い。

相対光合成有効光量子束密度 (rPPFD)

2005 年 11 月 6 日 13 時~16 時の曇天時に光量子センサー(LI-190SA : LI-COR 社)を用いて、調査コードラートと近辺の裸地における光合成有効光量子束密度を同時に測定し、相対値(%)に換算して相対光合成有効光量子束密度(以下 rPPFD)を求めた。

河川(流水)からの距離

GPS(GeoExplorer CE : Trimble 社)により得られた調査コードラートの座標系を、Arc GIS9(ESRI)を媒体に数値地図 25,000(国土地理院)上に転送した。その後、GIS の計測コマンドを用いて数値地図上で河川から調査コードラートまでの距離(m)を求めた。

土壤の粒径

表層から 5cm の深さで約 125 立方センチメートルの土壤を採取し、研究室に持ち帰り乾燥後に粉碎し、篩い(試験用ふるい; エンデコッツ社)に入れ、振とう機 (Octagon 200; エンデコッツ社) を使って、シルト以下(粒径 < 0.074mm)を抽出し、計量した。全重量に対するシルト以下の比を求めて、シルトの含有率(%)とした。

3. 3 解析方法

サイト間の植物種組成の類似性

サイト間で出現植物種の類似性を解析するために、以下の 2 つの解析を行った。第一に、

各調査サイトの出現種数をもとに、各サイト間で Jaccard の共通係数($CC = S_{ab} / (S_a + S_b)$)、 S_a : サイト A に出現した植物種数、 S_b : サイト B に出現した植物種数、 S_{ab} : 両サイトに共通して出現した植物種数)を算出した。第二に、出現植物種の生活型組成と繁殖型組成をサイト間で比較するために、サイト別の生活型別出現種数と繁殖型別出現種数を用いて、それぞれについて独立性の検定を行った。また、遷移初期林サイトと水際サイトにおいては、洪水による表層掃流前後の植生間で上記 2 つの解析を同様に行った。なお、これら両サイトにおける表層掃流後の植生調査データは他の植生調査データとは調査した季節が異なるために、これ以降の解析には使用しない。第三に、出現植物種のサイト別の出現頻度を用いてクラスター分析を行った。

環境要因及び攪乱要因間の相関関係

各環境要因と攪乱要因間の相関関係を解析するために、以下の解析を行った。第一に、各環境要因のサイト間における違いを明らかにするため、各環境要因について全サイト間でマン・ホイットニーの U 検定をボンフェローニの不等式による修正で多重比較し、有意性の判定を行った。第二に、各環境要因と攪乱要因(洪水による表層掃流)の関係は、重回帰分析(ステップワイズ法)を行った。第三に、遷移初期林サイトと水際サイトで生じた洪水による表層掃流の発生への各環境要因の寄与の有無とその程度はロジスティック回帰分析で解析した。

なお、焼き払いが本研究で扱う環境要因に影響を与えているという報告はない^{11), 33)}ので、これらの解析から焼き払いの効果は除外した。

環境要因と攪乱要因が各植物種の出現に与える影響

各環境要因と攪乱要因が植物種の出現に与える影響を明らかにするために、以下の手順で解析を行った。植生調査で用いた 663 個のコドラートごとに、各植物種について出現したら 1、出現しなければ 0 の値を目的変数とし、環境要因と攪乱要因の属性データを説明変数として、ロジスティック回帰分析を行った。同様の方法で、植物の生活型別、繁殖型別についての解析も行った。

環境要因と攪乱要因によって形成される河川域の植物種組成

様々な環境要因と攪乱要因によって形成される河川域における植物種の分布特性を明ら

かにするために、ベルト別の各植物種の出現頻度と各環境要因のデータをもとに Canonical Correspondence Analysis (以下 CCA) を行った。

なお、CCA の解析には PC-ORD Version 4(MjM Software Design)を、その他の解析には SPSS for Windows. 11.0(SPSS)を用いた。

4. 結果

4. 1 サイト間の出現植物種の類似性

全体の出現植物種数は 201 種(草本種 176 種、木本種 25 種)であった。また、遷移初期林・水際サイトにおける洪水による表層掃流後のデータも含めた出現植物種数は 213 種(草本種 188 種、木本種 26 種)であった。なお、7 種の草本種については同定できなかった。各出現植物種のサイト別の出現頻度を表 4・1 に示す。Jaccard の共通係数を用いたサイト間の出現植物種の類似性の比較では、自然草地・焼き払いサイト間、遷移初期林・水際サイト間で相対的に高い類似性が示された(表 4・1)。また独立性の検定により、出現植物の生活型組成($p = 0.01$)と繁殖型組成($p = 0.031$)がサイトによって異なることが示された(表 4・2, 4・3)。また、遷移初期林サイトと水際サイトでは洪水前後における生活型・繁殖型組成に有意な違いは無かった($p = 0.054$, $p = 0.361$)。クラスター分析によって、各サイトは自然草地・焼き払い・遷移後期林と、遷移初期林・水際の大きく 2 つのグループに分類された(図 4・1)。この 2 つのグループ間の大きな違いは河川からの距離である。さらに前者のグループでは、自然草地・焼き払いと、遷移後期林に分けられた(図 4・1)。この違いは遷移の進行程度の相違によるものである。

4. 2 環境要因及び攪乱要因間の相関関係

各環境要因はサイト間で有意差があった(図 4・2; $p < 0.0125$)。土壌水分は遷移初期林サイトで最も高く、焼き払いサイトで最も低かった。平水位からの比高は焼き払いサイトで高かった。rPPFD は、自然草地と焼き払いサイト、遷移初期林と水際サイトで、それぞれ似た値を示したが、前者で低く後者で高かった。河川からの距離は、近い順に水際サイト、遷移初期林サイト、自然草地サイト、焼き払いサイトであった。土壌の粒径はサイト間で有意差がなかった。

各環境要因と洪水による表層掃流との関係(表 4・5)の重回帰分析から、土壌水分は平水

位からの比高と負の相関($p = 0.000$)、洪水による表層掃流($p = 0.005$)と正の相関があった($r^2 = 0.392$)。平水位からの比高は、土壌水分($p = 0.000$)と負の相関があった($r^2 = 0.364$)。rPPFDは、洪水による表層掃流($p = 0.000$)と正の相関があった($r^2 = 0.117$)。河川からの距離は、洪水による表層掃流($p = 0.000$)、土壌のシルト以下含有率($p = 0.000$)と負の相関、土壌水分($p = 0.005$)と正の相関があった($r^2 = 0.554$)。土壌のシルト以下含有率は、河川からの距離($p = 0.000$)、洪水による表層掃流($p = 0.004$)と負の相関、土壌水分($p = 0.015$)と正の相関があった($r^2 = 0.356$)。

4. 3 環境要因と攪乱要因が各植物種の出現に与える影響

各植物種、各生活型、各繁殖型の出現に対して有意に影響している環境要因と攪乱要因を表 4・7 に示した。環境要因では平水位からの比高、河川からの距離が相対的に多くの植物種に影響しており、その程度も大きかった。一方で、土壌水分や rPPFD、土壌のシルト以下含有率も多数の植物種に影響しているものの、その程度はいずれも小さかった。また、洪水と焼き払いの 2 つの攪乱要因は多数の植物の出現に非常に大きな影響を与えていた。

焼き払いは一年生草本の出現に対して非常に大きく貢献する一方で、木本の出現を抑制していた。洪水による表層掃流は、ナデシコ科をはじめとする越年生草本の出現を促していた。また、木本の出現は、ヤナギ林形成とそれに伴う森林化を意味していた。動物散布種は、比高の高いサイトで出現する確率が高かったが、洪水や焼き払いといった攪乱には弱かった。

ヨシ、オギは焼き払いにより大きく出現を促されるが、オギは洪水に対する適応力で著しく劣っていた。一方、ヨシは比高の低い水衝部ぎりぎりまで優占していた。洪水の強度が高い場所では、ミズ、ハルジョオン、ニガクサなどの植物が出現する可能性が低いが、タデ科植物(ヤナギタデ、オオイヌタデ、アキノウナギツカミなど)やアメリカセンダングサ、ヨモギをはじめとする多数の植物の出現確率が高かった。こうした植物の多くは重力散布種、もしくは他の散布様式と重力散布機能を併せもつ種であった。

4. 4 環境要因と攪乱要因によって形成される河川域の植物種組成

CCA の解析結果から複数の環境要因と攪乱要因をもとに導かれた新たな 2 つの環境軸上で、各植物種はそれぞれの分布特性を示した(図 4・3; 第 1 軸 $p = 0.01$, 第 2 軸 $p = 0.05$)。各調査ベルトは大きく 3 つのタイプ別(自然草地サイト、焼き払いサイト、遷移初期林・水

際サイト)に位置付けられた。相対的に、外側に配置される点は各サイトに局所的に出現した種を示し、内側に配置される点は各サイトに共通して出現した種を示している。例えば、焼き払いサイトに集中的に出現する種(ヒルガオ、ツユクサ、カラスウリ、ヤブマメ、イヌタデなど)は左上側に集中した。同様に、自然草地に集中して出現した種(コウヤワラビ、ヤブマオ、ハンゲショウ、アカバナなど)は中心下側に、遷移初期林・水際サイトに集中して出現したタデ科草本(ミゾソバ、オオイヌタデなど)、ナデシコ科越年生草本(ツメクサ、ハコベなど)、ヤナギ科木本(カワヤナギ、タチヤナギなど)などの植物は右上に高い密度で集中した。次に、自然草地・焼き払いサイトに共通して出現する種(ヨシ、オギ、ミズ、ニガクサ、ツリフネソウなど)は、中心左側に集中した。同様に自然草地・遷移初期林・水際サイトに共通な種(ハルジョオン、ヤナギタデ、アメリカセンダングサ、アキノウナギツカミ、ノイバラなど)は中心右-右下側に、焼き払い・遷移初期林・水際サイトに共通な種(タネツケバナ、ヨモギ、カナムグラなど)は中心上側に配置された。また、全サイトを通じて出現した植物種(スギナ、ミズタマソウ、セイタカアワダチソウ、ヒメナミキ)は中心付近に配置された。

5. 考察

5. 1 ダム管理河川の高水敷における洪水の機能

洪水による自然攪乱は植物の個体群サイズや種の多様性を空間スケールと時間スケールで維持している⁵⁾。本研究は、ダムで流量管理された信濃川中流域においてさえも、洪水は個々の植物種の出現に対して大きな影響を与えていることを明らかにした。

洪水により受ける攪乱の大きさは河川からの距離に関係していた。したがって、クラスター分析によって分類された自然草地・焼き払い・遷移後期林サイトグループと遷移初期林・水際サイトグループとのグループ間の高次の相違は、洪水によって受ける攪乱の大きさの違いが原因であると考えられる。また、氾濫原における植生は洪水により受ける攪乱に対する構成種レベルでの耐性の違いを反映している⁴⁾ことから、洪水から受ける攪乱の大きさの位置的な違いは、植生の優占種からも予測することができると考えられる。例えば、オギは洪水に出現を強く抑制されることが明らかであることから、河川からの距離がオギ出現地点以遠の場所では、洪水から受ける攪乱は比較的弱いとみなすことができる。

河川上流部の渓流域では、水面からの比高は洪水頻度や強度を指標する環境要因として一般的だが^{13) - 15)}、本研究の調査地である信濃川中流域では水面(平水位)からの比高は洪水

から受ける攪乱の大きさは相関がないようであった。これは、河川中・下流域では溪流域と河床地形が異なり、低水路から高水敷へと極めて急角度且つ階段状に変化するためだと考えられる。しかし、本研究においても平水位からの比高の違いが植物種の出現に与える影響は大きかった。ヌカキビやコモチマンネングサなど、洪水に出現を促されつつも高い比高を好む種は、定常的に水による攪乱を受けるような水衝部には出現しないと考えられる。したがって、特に水際部での比高の違いは定常時の水位変動から受ける攪乱頻度の違いに関係している可能性が高い。これらのことから、ダム管理河川における高水敷の植物種組成には、特に地形的な環境要因(平水位からの比高、河川からの距離)が強く影響していると考えられる。

水際・遷移初期林サイトのような河川に極めて近い場所では、全体として定常時にも水位変動による攪乱を受けている。このような場所には主に先駆種が定着し⁴⁾、高い回転率で多様な植物相が維持されていると考えられる。これは、水際・遷移初期林サイトでは高水敷中央部に位置するサイト(自然草地・焼き払い・遷移後期林)に比べて出現した植物種数が多かったこと、梅雨期の洪水を契機として春-夏期と秋期とでは異なる植物相が形成されていたこと、さらに生活型組成及び繁殖型組成が洪水前後で有意に違っていなかったこと、などからも明らかである。また、ナデシコ科やアブラナ科などの越年生草本や、タデ科草本が多く出現することも特徴である。ダムで管理された河川においても種子の水散布機能は重要な役割を果たし³⁴⁾、また溪畔域では洪水のない時期に素早く生活史を終了させる草本が存在すること^{13) 35)}から、水際・遷移初期林サイトで出現する越年生草本は梅雨期の洪水により種子を散布し、秋季に定着・発芽し、翌春-夏にかけて開花・結実するという生活史を持っていると考えられる。これらの植物のほとんどは5-6月に開花している上に、開花期も長い(例えばハコベならば3-9月)ので、梅雨期の洪水を繁殖手段としてうまく利用している可能性が高い。一方、タデ科植物は洪水前にすでに出現していたが、相対的な洪水後の生残率が非常に高かった。茎に逆刺がついており他個体に絡みつ়く形態のものが多く、さらに地上付近の茎は匍匐して根を出すことから、洪水による水圧に対する抵抗力が高いのかもしれない。また、梅雨前の遷移初期林サイトは一面ヤナギの実生で埋め尽くされていたが、梅雨期の洪水後には全ての実生が流されてしまっていた。このことから、遷移初期林サイトを優占するヤナギ林は、空梅雨の年に遷移初期林サイト以遠の高水敷が洪水による攪乱を受けなかったために実生が定着し成立した同齡林であると考えられる。その結果、水際サイトとは異なるタイプの植生が成立した。このように、洪水規模の時系列的な変動

によっても、水際周辺の植生は多大な影響を受けている。

高水敷植生の代表的な優占種であるヨシは水際サイトで高い出現頻度を示す一方、遷移初期林サイトでは全く出現しなかった。ヨシは一旦群落を形成した後は地下茎で繁殖するが、分布拡大は微細な風散布種子による裸地への侵入によるため、ヤナギ林形成によって裸地が少なくなった場所への侵入は困難であると考えられる。オギについても同様であるが、そもそもオギは水に弱く、水際・遷移初期林の両サイトには、ほとんど出現していない。ヨシ、オギは草丈 3m を超える高茎草本であり、また rPPFD は自然草地・焼き払いサイトで、遷移初期林・水際サイトよりも有意に低かったことから、他の植物にとって強い被陰要因になっていると考えられる。また地下茎が頑強で、さらに枯死によって大量のリターを蓄積するため、他植物に対して強い定着制限の要因となっている。洪水によってこれら高茎草本の定着が制限されることは、水際・遷移初期林サイトにおいて大部分の高水敷とは異なる種組成を形成する大きな要因となっている可能性が高い。

以上のように、水際・遷移初期林サイトでは多様で複雑な植物種組成が維持されている。これは、ダムで管理されている河川においても、水際付近では洪水が攪乱要因として機能していることを示唆している。また、遷移初期林サイトで見られるようなヤナギ林は、ダムによる流量管理が始まってから急速に拡大・増加した。今後も分布拡大が続くと考えられ、ヤナギ林の形成が高水敷の植生に与える影響を継続的に調査していく必要がある。

5. 2 河川高水敷における焼き払いの意義

植生パッチは大きいほど安定し、遷移速度は遅くなる³⁾。自然草地サイト、焼き払いサイトはヨシ、オギによって優占される大パッチである。景観的には非常に類似しており地表付近の光環境も同様だが、植物種組成は有意に異なっており、焼き払いサイトで種数が多かった。両サイトでは土壤水分や平水位からの比高といった環境要因が異なるために、植物種組成の違い全てを焼き払いの効果だけから説明することはできないが、ロジスティック回帰分析の結果より、その影響力の強さは明らかである。津田によれば、火入れは堆積したリターの除去及び灰の降下による栄養塩類の供給をもたらし、また地下及び地表付近に成長点を持つ草本植物は生育期間外の秋から春先にかけての火入れならばダメージをほとんど回避することが可能であるため、火入れ後の植生の再生には草本が主導的になるといふ³³⁾。本調査地における焼き払いは毎年四月に行われているため、植生はこのメカニズムにしたがった反応を示していると考えられる。焼き払いは、発芽後の一年間では繁殖サイ

ズに達することができない木本植物にとって不利に働くが、先駆性の草本植物にとっては最良の発芽・定着サイトを供給している。これが焼き払いサイトにおける出現植物数が多かったことの原因の一つであろう。また、ススキ草原での火入れによる地下部の温度上昇は、地下 1cm では 15°C 程度、地下 4cm ではほとんど上昇が見られないことから³⁶⁾、火入れが植物体の地下部を焼死させるようなことはないと考えられる³³⁾。ヨシ、オギはススキと同じ高茎イネ科草本であることから、本調査地における焼き払いも同様の温度変化を示すと思われる。したがって、地上部が焼失しても根系で生残するヨシ、オギは競争種が焼失した焼き払い後の環境において圧倒的に有利であり、さらに地下茎で繁殖するため、容易に優占を果たすと考えられる。また、ヒルガオが焼き払いサイトにのみ出現(出現頻度 41%)したことからも、焼き払いは栄養繁殖機能を持つ植物全般にとって有利に働いている可能性が高いと言える。しかし、栄養繁殖を行う植物は本研究の全コドラートで確認されていることから、このタイプの植物は河川域の環境そのものに対する適応力が高いと考えられる。

河畔域では膨大な数の繁殖体が流水により運搬・堆積される³⁷⁾。また、重力散布種には水に浮揚する能力を持つ種が相対的に多い³⁴⁾。本研究においても風・水散布種及び重力散布の要素を持つ植物種はほぼ全てのコドラートに出現した。これらのことから、高水敷の全面には洪水によって運ばれてきた水散布機能を持った種子による埋土種子集団が形成されていると考えられる。火入れは埋土種子の発芽に影響を与えることが明らかになっているため³⁸⁾、自然草地サイトと焼き払いサイトでの植物種組成の相違は埋土種子の発芽状況の相違から説明されるところが大きいと思われるが、操作実験を行ったわけではないためこれ以上の言及はできない。

遷移後期林サイトでは相対的に動物散布種が多かったが¹⁰⁾、他にも複数のシダ植物、ヤマフジ、ミヤマジュズスゲ、シラネセンキュウ、ノダケといった森林性の植物が出現する。遷移後期林サイトは自然草地サイトのようなヨシ、オギパッチが遷移した景観だと考えられることから¹⁰⁾、遷移進行の契機は大規模な洪水による裸地創出及び水散布機能を有した森林性植物の定着だと考えられる。一方焼き払いサイトでは、カラスザンショウ、ヤマハツカ、ミヤマヤブタバコなど遷移後期林サイトで確認されなかったような森林性の植物が確認されている。鎌田ら³⁸⁾は、森林中に休眠種子を持つ木本種は火入れによる温度上昇によって発芽が促進され、その結果、耕作放棄後の焼畑地において森林の回復に有効に働くとしている。また、工藤³⁹⁾の操作実験では、土壌表層のリター除去による地温上昇によってヌル

デなど森林性植物の休眠種子の発芽が促された。従って、焼き払いは火による直接的な地温上昇をもたらすだけでなく、リター焼失に伴う裸地創出によって間接的にも地温を上昇させていると考えられる。このことから、焼き払いサイトでは通常の高水敷では発芽しないような森林性植物の埋土種子の休眠が打破されている可能性が示唆される。焼き払いは毎年繰り返されることによって、経年的にはむしろ非常に安定した景観を維持しているが、本調査地においては焼き払いが放棄されることで逆にヨシ、オギパッチの均衡が破られ、植生遷移が進行する可能性が高い。自然草地サイトではヨシ、オギ群落の中にハリギリ、ヌルデ、ヤブデマリ、ゴマギなどの木本が点在していた。焼き払い放棄後の焼き払いサイトではこうした植物を中心として急速に木本種が増加すると考えられる。自然草地サイトのような草地の遷移進行には長期間を要する¹⁰⁾ことが知られているが、このような場所では焼き払い後の放棄によって遷移が大幅に短縮される可能性が高い。

5. 3 植物の分布特性

本研究では、各調査項目の定量的な評価と多変量解析によって植物の分布特性を明らかにした。解析に用いたCCAによって河川高水敷の植物種組成と環境要因との関係が視覚的に明らかになった(図4・3)。これまでの考察から、第1軸は右向きに洪水時と定常時に水から受ける攪乱の強さを表していると考えられる。河川からの距離を表す一次結合の軸とほぼ平行であること、また図の右側に水際・遷移初期林サイトに出現する種が集中的に配置されていること、さらに平水位からの比高を表す軸が左向きであることなどを判断の根拠とした。また第2軸は、焼き払いサイトに出現する種と水際・遷移初期林サイトに出現する種が画面上部に配置されていることから、攪乱全般を受ける頻度を示しているものと考えられる。別の見方をすれば、第2軸は植生の遷移段階(図の上部ほど遷移初期)を示しているとも考えることができる。CCAは環境条件に関するパラメータが適切に用意されている場合には他の序列化手法以上に有効だが、種組成の変化とは無関係なものが分析に用いられ、かつ他に種組成の変化を説明できるパラメータが組み込まれていない場合には、不適切な結果を生じさせる⁴⁰⁾。本研究では、あらかじめ調査対象とする環境要因を吟味し、パラメータの量も十分だったため、比較的精度の良い結果が得られたものと考えられる。

しかし、多変量解析の結果に調査地全ての環境が完全に集約されている訳ではない。調査の方法や統計学的な理由から、解析結果と事実が食い違う場合がある。例えば、ロジスティック回帰分析によって焼き払いはセイタカアワダチソウやシロネの出現にとって強い

抑制要因であるという結果が出た。しかし、実際には焼き払いサイトにはこれらのパッチが多く点在している。これは、統計学的な母比率が小さかったために生じた誤差だと考えられ、本研究で用いたコドラート数によるものであることが指摘される。十分な数のコドラートと調査経験に基づいた統計学的な分析が求められる。また、出現回数が少ない植物についてはどうしても解析結果の信頼性が低くなる。本研究においては、ハンゲショウ、タコノアシ、アカバナなどの絶滅危惧種⁹⁾⁴¹⁾がそれに該当する。逆に、十分な数のサンプルがある時にはロジスティック回帰分析は非常に有効な手法である。例えば、個々の植物種が好む環境条件を定量的に評価したデータが集積されれば、環境条件から植物種の出現確率を予測できるようになり、GISとの併用で各植物種についての確率分布図の作成も可能となる。

5. 4 今後の課題

本研究では、地下水位のデータを定量的に評価できなかった。湿原の高層化により起こる植物群落の遷移は地下水位の高低に対する根の生理的特性に基づくもので、地下水位の高低に伴い、その水位を最適とする種群が群落を構成するものと推定されている(伊藤、宮田ら 1977)¹⁰⁾。本研究で調査した土壤水分は地表から 20cmの深さまでのデータであるため、土壤水分が浅根性でない植物に対して与える影響について言及できない。大河津分水可動堰改築工事に伴う環境影響評価⁴²⁾において、本調査地の自然草地サイト周辺における地下水位が定性的に予測されており、河川の水位と連動することが示されている。このデータによれば、定常時の地下水位は標高 9.5-10mであり、洪水時で最大 12mまで上昇する。自然草地サイトの平均標高は 12.73mであることから、地下水位の時系列的な変動が大きいことがわかる。仮に地下水位と河川の水位が連動するならば、平水位からの比高のデータが地下水位のデータをそのまま反映することになる。自然草地サイトと焼き払いサイトの平均比高差は約 2mであるが、優占種は同様(ヨシ、オギ、ミズ、ニガクサ)であり、また湿潤な土壌を好み且つ浅根性であるミズは比高の高い焼き払いサイトの方で出現頻度が高かったことから、本調査地において地下水位が植物に対して与える影響はサイト間で大差はないと考えることもできる。今後の調査では、地下水位を十分な数の測点において定量的に評価することも必要である。

また、rPPFD の測定は焼き払い直後には実施できなかった。植物体の地上部及び土壤表層のリターが焼失する焼き払いサイトと、同じヨシ・オギ群落である自然草地サイトとで

は春先の光環境にかなり差があると考えられる。本研究では測定期が秋(ヨシ・オギの繁茂期)だったため両サイト間で光環境の差が生じなかったが、両サイト間における植物種組成の違いには春先の光環境の違いも反映されていると考えられる。

また、今回は人為攪乱として焼き払いに焦点を当てたが、高水敷において焼き払いが実施されることは少なく、通常の田畑としての利用の方が圧倒的に多い。本調査地も周囲に農耕地が多く、洪水によって農耕地周辺の植物の種子も運ばれているものと思われる。日本の河川環境を評価する際には、農業による攪乱の影響を考慮しなければならない。

6. まとめ

本研究は、信濃川の高水敷に出現する多様な植物種の分布特性を制限している環境要因及び攪乱要因を特定した。その結果、ダムで流量が管理された河川であっても、小規模の洪水は植物種組成を決定する重要な役割を果たしていたことが明らかになった。また、洪水から受ける攪乱の大きさの違いは河川からの距離に関係しており、その影響は優占種の変化に現れていた。なかでもオギやミズの反応は顕著であり、環境要因変動の目安となりうるだろう。また平水位からの比高が多く植物種の出現に対して影響していたのは、定常時の河川の水位変動から受ける攪乱の頻度、規模と関係しているためと考えられる。

焼き払いは毎年繰り返されることでヨシ、オギの優占を促しており、経年的には非常に安定した景観を維持する役割を果たしていた。このことから、焼き払いは河川高水敷においても景観維持を目的とした植生管理手段として有効であり、高水敷における茅場維持のために焼き払いを実施することは合理的であると考えられる。また、洪水によって運ばれてきて形成された埋土種子集団の休眠打破要因として働いている可能性が示されたことから、焼き払い放棄により森林への植生遷移が進行すると考えられる。

参考文献

- 1) Naiman, R. J., and H. Décamps. (1997): The ecology of interfaces: riparian zones. *Annual Review of Ecology and Systematics* **28**: 621-658.
- 2) Johansson, M, E., and Nilsson, C. (1993): Hydrochory, population dynamics and distribution of the clonal aquatic plant *Ranunculus lingua*. *Journal of Ecology*, **81**, 81-91.
- 3) Jäkäläniemi, A., Tuomi, J., Siikamäki, P. & Kilpiä, A. (2005): Colonization-extinction and patch dynamics of the perennial riparian plant, *Silene tatarica*. *Journal of Ecology*, **93**, 670-680.

- 4) Blom, C.W.P.M. & Vosenek, L.A.C.J. (1996): Flooding: the survival strategies of plants. *Trends in Ecology and Evolution*, **11**, 290-295
- 5) Lytle, D.A. & Poff, N.L.(2004): Adaptation to natural flow regimes. *Trends in Ecology and Evolution*, **19**, 94-100.
- 6) Nilsson, C., Jansson, R. & Zinko, U. (1997): Long-Term Responses of River-Margin Vegetation to Water-Level Regulation. *Science*, **276**: 798-800.
- 7) Jansson, R., Nilsson, C. & Renöfält, B. (2000): Fragmentation of riparian floras in rivers with multiple dams. *Ecology*, **81**, 899-903.
- 8) Nilsson, C., Ekblad, A. Gardfjell, M. & Carlberg, B. (1991): Long-Term Effect of River Regulation on River Margin Vegetation. *Journal of Applied Ecology*, **28**, 963-987.
- 9) 矢原 徹一ら (2000): 改訂・日本の絶滅のおそれのある野生生物 レッドデータブック, **8**, 植物 I (維管束植物). 環境庁.
- 10) 伊藤 秀三, 宮田 逸夫, 田川 日出男, 中西 哲, 矢野 悟道 (1977): 群落の組成と構造 植物生態学講座 2. 朝倉書店, 東京.
- 11) 津田 智 (1995): 火の生態学 —植物群落の再生を中心として—. 日本生態学会誌, **45**, 145-159.
- 12) Robert H, Whittaker. (1975): 生態学概説 生物群集と生態系 (第2版). 培風館, 東京.
- 13) Menges, E.S. & Waller, D.M. (1983): Plant strategies in relation to elevation and light in floodplain forest. *The American Naturalist* 122:454-473.
- 14) Hupp, C.R. & Osterkamp, W.R. (1996): Riparian vegetation and fluvial geomorphic processes. *Geomorphology* 14: 277-295.
- 15) Siebel, H.N. & Bouwma, I.M. (1998): The occurrence of herbs and woody juveniles in hardwood floodplain forest in relation to flooding and light. *Journal of Vegetation Science* 9:623-630.
- 16) Hughes, J.W. & Cass, W.B. (1997): Pattern and process of a floodplain forest, Vermont, USA: predicted responses of vegetation to perturbation. *Journal of Applied Ecology* 34:594-612.
- 17) Nakamura, F. & Kikuchi, S. (1996): Some methodological developments in the analysis of sediment transport processes using age distribution of floodplain deposits. *Geomorphology* 16: 139-145.
- 18) Gould, W.A. & Walker, M.D. (1999): Plant communities and landscape diversity along a

Canadian Arctic River. *Journal of Vegetation Science* 10:537-548.

- 19) 北村 四郎, 村田 源, 堀 勝 (1957): 原色日本植物図鑑 草本編[I]・合弁花類. 保育社, 大阪.
- 20) 北村 四郎, 村田 源 (1961): 原色日本植物図鑑 草本編[II]・離弁花類. 保育社, 大阪.
- 21) 北村 四郎, 村田 源, 小山 鐵夫 (1964): 原色日本植物図鑑 草本編[III]・単子葉類. 保育社, 大阪.
- 22) 北村 四郎, 村田 源 (1971): 原色日本植物図鑑 木本編[I]. 保育社, 大阪.
- 23) 北村 四郎, 村田 源 (1979): 原色日本植物図鑑 木本編[II]. 保育社, 大阪.
- 24) 佐竹 義輔, 大井 次三郎, 北村 四郎ら (1982): 日本の野生植物 I. 平凡社, 東京.
- 25) 佐竹 義輔, 大井 次三郎, 北村 四郎ら (1982): 日本の野生植物 II. 平凡社, 東京.
- 26) 佐竹 義輔, 大井 次三郎, 北村 四郎ら (1981): 日本の野生植物 III. 平凡社, 東京.
- 27) 長田 武正 (1989): 日本イネ科植物図譜. 平凡社, 東京.
- 28) 田中 徳久, 木場 英久, 勝山 輝男ら (2001): 神奈川県植物 2001. 神奈川県立生命の星・地球博物館, 東京.
- 29) 林 弥栄 (2001): 山溪ハンディ図鑑 1 野に咲く花. 山と溪谷社, 東京.
- 30) 畔上 能力 (2000): 山溪ハンディ図鑑 2 山に咲く花. 山と溪谷社, 東京.
- 31) 沼田 眞, 吉沢 長人 (1978): 新版・日本原色雑草図鑑. 全国農村教育協会, 東京.
- 32) 沼田 眞 (1990): 日本山野草・樹木生態図鑑. 全国農村教育協会, 東京.
- 33) 津田 智 (2001): 植生管理の手法としての火入れ. 環境技術, **30**, 450-453.
- 34) Jansson, R., Zinko, U., David M. Merritt & Nilsson, C (2005): Hydrochory increases riparian plant species richness: a comparison between a free-flowing and a regulated river, *Journal of Ecology*, **93**, 1094-1103.
- 35) Blom, C.W.P.M., Voesenek, L.A.C.J., Banga, M., Engelaar, W.M.H.G., Rijnders, J.H.G.M., Van de Steeg, H.M. & Visser, E.J.W. (1994): Physiological ecology of riverside species: adaptive responses of plants to submergence. *Annals of Botany* 74:253-263.
- 36) *Iwanami, Y. (1969): Temperatures during Miscanthus type grassland fires and their effect on the

- regeneration of *Miscanthus sinensis*. Rep. Inst. Agr. Res. Tohoku Univ., **20**, 47-88.
- 37) Nilsson, C. & Grelsson, G. (1989): The effects of litter displacement on riverbank vegetation. *Canadian Journal of Botany*, **68**, 735-741.
- 38) 鎌田 磨人, 中越 信和, 高橋 史樹 (1987): 焼畑の火入れが埋土種子の発芽に及ぼす影響. 日本生態学会誌, 第 37 巻 第 2 号, 91-100.
- 39) 工藤 萌絵子 (2006): クロマツ林の林縁・混交の有無による鳥散布種子と発芽実生との対応関係. 新潟大学農学部 2006 年度卒業論文.
- 40) 加藤 和弘 (1995): 生物群集分析のための序列化手法の比較研究. 環境科学会誌, **8** (4), 339-352.
- 41) 石沢 進ら (2001): レッドデータブックにいがた —新潟県の保護上重要な野生生物—. 新潟県.
- 42) 国土交通省 (2004): 大河津可動堰改築にかかる植物の定量把握調査 調査結果報告書. 財団法人リバーフロント整備センター, 東京.