

表題：暖温帯の小扇状地に成立する溪畔林の動態に及ぼす地表変動攪乱の影響

英語表題：Effects of fluvial and geomorphic disturbances on forest dynamics of a sedimentation-dominated riparian forest in warm-temperate mountainous region in southern Japan

著者：井藤宏香¹・伊藤 哲^{2*}・中尾登志雄²・角本健一²

Authors: Hiroka Ito¹, Satoshi Ito^{2*}, Toshio Nakao², Ken-ichi Kadomoto²

所属¹：鹿児島大学大学院連合農学研究科

所属²：宮崎大学農学部

所属英語¹：The United Graduate School of Agricultural Science, Kagoshima University

所属英語²：Faculty of Agriculture, University of Miyazaki

所在地²：〒889-2192 宮崎市学園木花台西 1-1 宮崎大学農学部生物環境科学科

所在地英語²：Department of Biological Production and Environmental Science, Faculty of Agriculture, University of Miyazaki, 1-1 Gakuen Kibanadai Nishi, Miyazaki 889-2192, Japan

*連絡・別刷請求先 E-mail：s.ito@cc.miyazaki-u.ac.jp

*Corresponding author E-mail：s.ito@cc.miyazaki-u.ac.jp

和文要旨

霧島山系小池の小扇状地に成立する溪畔林において 7 年間における森林動態を調査し、既報で推定された河川縦断方向に沿った攪乱体制および地表面の安定性の変異を検証するとともに、扇状地内で多様な林分構造が形成・維持される過程を明らかにした。扇状地内の地表変動攪乱の空間分布を解析した結果、河川流下方向に沿って攪乱タイプは侵食型から堆積型へ変化し、攪乱サイズが大きくなる傾向が確認された。地表面の安定性の高い扇頂部および扇央部は他のゾーンと比べて枯死率が低く、林冠破壊を伴う大規模な土砂氾濫が発生しない限り、一度定着した個体の生残率は高いと考えられた。このことが、扇頂部および扇央部において小径から大径の個体を含む高密度の林分構造を維持している要因であると推察された。一方、地表面の安定性の低い扇端部では、落葉樹や扇端部に特徴的に出現する樹種の新規加入が他の樹種と比較して多かった。この結果から、扇端部の特殊な植生が成立し維持される上では実生稚樹の定着段階における弱度の攪乱の影響が重要であると考えられた。

英文要旨

Hiroka Ito, Satoshi Ito, Toshio Nakao, Ken-ichi Kadomoto : Effects of fluvial and geomorphic disturbances on forest dynamics of a sedimentation-dominated riparian forest in warm-temperate mountainous region in southern Japan

We investigated a 7-year dynamics of a sedimentation-dominated riparian forest in a warm-temperate region to examine the variations in disturbances regimes and its effect on diverse stand structure along the longitudinal stream gradient. The disturbance type varied from erosion-dominated to sedimentation-dominated with increasing size of disturbance from the upper to the lower stream. In the upper fan zone (UF-zone) and the middle fan zone (MF-zone) with high stability of soil surface, the survival rate of trees was higher than those in the other zones, indicating that established trees hardly disappear unless intensive disturbances associating with canopy destruction occur. This might be a factor in their high tree density with the wide range of tree size in the UF- and MF-zones. In lower fan zone (LF-zone) where the soil surface is unstable, we observed more recruitment of infrequent deciduous species and the characteristic species which had distributional bias in this zone. Thus, less intensive sedimentation in the stage of seedling establishment would be one of the important factors of the formation and maintenance of the differentiated species composition in the LF-zone.

1. はじめに

山地の下部斜面域では、斜面および河川で発生する攪乱などの攪乱体制が多様であり (Nilsson *et al.* , 1989 ; Baker , 1990 ; 伊藤・中村 , 1994 ; Sakio , 1997 ; Suzuki *et al.* , 2002) , 地形形成作用が植生の動態にもたらす影響が大きい (中村 , 1990 ; 伊藤・中村 , 1994 ; 菊池 , 2001) 。特に扇状地に成立する溪畔林では、複数の土砂堆積が複合して地表が形成されており、河川縦断方向に沿った攪乱のタイプ (侵食・堆積) , 頻度およびサイズの変化や、これに対応する植生のパターンが観察される (伊藤・中村 , 1994 ; 伊藤・丸谷 , 1993 ; Ito *et al.* , 2006) 。したがって、河川縦断方向に沿った攪乱体制の変異が扇状地内の森林に多様な構造をもたらす重要な動的要因のひとつと考えられる。

Ito *et al.* (2006) は霧島山系小池扇状地の溪畔林において、河川の縦断方向に沿った微地形および立地環境の変化と群集構造との対応を調査し、同じ扇状地の中でも扇頂部および扇中部と扇端部では林分構造が大きく異なることを報告している。このように同一扇状地内で多様な林分構造が形成される過程を、Ito *et al.* (2006) は次のように推察している。石礫型土石流の堆積が卓越する扇頂部および扇中部は、比高の高い土石流段丘と頻繁に侵食を受ける流路などの安定性の異なる立地環境が不均一に存在し、その上に高密度の樹木個体群を形成していた。一方、扇端部では頻繁に細粒土砂が堆積するため地表の安定性が低く、立木密度は低いものの、種組成は扇状地内で最も特殊化していた。扇端部において特殊な植生が維持される理由として、落葉広葉樹を主体とする地表変動攪乱に対する耐性を持つ樹種が扇端部に多く存在する可能性が示唆される。さらに、安定性の低い地表が均一

に広がる扇端部の立地条件，すなわち良好な水分条件および林床の光環境も扇端部特有の植生の形成・維持に影響している可能性が考えられる。以上の仮説を検証するためには，扇状地内の攪乱体制および地表面の安定性の違いを長期観察により検証し，地表変動攪乱に対する樹木の生残，枯死および成長といった反応特性を明らかにする必要がある。

本研究では，Ito *et al.* (2006) が対象とした暖温帯溪畔林において7年間の樹木の動態（攪乱のタイプおよび樹木個体の枯死，成長）を調査することにより，扇状地内の多様で不均一な林分構造が形成・維持される過程を明らかにすることを目的とした。そのために，扇状地内での地表変動攪乱の空間分布を解析し，1) 既報（Ito *et al.*, 2006）で推定された河川縦断方向に沿った攪乱体制および地表面の安定性の変異を検証するとともに，2) 各ゾーンのサイズ構造の形成・維持過程に及ぼす地表変動攪乱の影響，および3) 扇端部における組成の特殊化の要因を考察した。

2. 方法

2.1 調査地と調査方法

調査地は宮崎県都城市の霧島山系小池（130°57'E，31°51'N）のカルデラ内小扇状地とその上流部V字谷で（図 - 1），標高 330～400m の照葉樹林帯に属する。年平均気温は 15℃，最高気温は 35℃，最低気温は -5℃ であり，年降水量は 2260 mm である。調査地は霧島火山群の火山性降下物および火砕流の堆積域であり，土石流多発地帯である。火砕流については堆積時期を確定できる情報はないが，調査地近辺では御鉢岳で 1880 年代に比較的活発

な噴火が起きており（気象庁）、おそらくこの際に噴出した火山性降水物が、最後に堆積した降水物であると考えられる。

1997年6月に扇状地面からV字谷にかけて320m×40mのコドラートを設置し、胸高（1.3m）直径1cm以上の個体について、樹種名、直径および個体位置を記録した。なお、本研究では解析の単位を個体単位とし、地上高1.3m以下の位置で分幹している多幹株については最大直径の幹の測定値を個体の代表値として解析に用いた。地形の縦断形、河床勾配の変化、横断地形の凹凸度および地表面の堆積物組成に基づき調査コドラート内を4つのゾーン（V字谷、扇頂部、扇央部および扇端部）に区分し、コドラート内および周辺の流路（流水により侵食が確認された地点）および土石流堆積物による段丘状の地形（土石流段丘）の位置を記載した（図-1）。V字谷は、狭い谷底面と急峻な谷壁斜面により構成されている。一方、扇頂部は比高の高い土石流段丘面と明瞭な流路（流路幅2~4m）が存在し、扇央部は浅い流路が認められる。扇端部では、砂礫が平坦に広く堆積し、明瞭な流路が存在しない。7年後の2004年9-11月に樹木個体の再測定を行った。この間（1997-2004）、調査地内で林冠の破壊を伴うような大規模な土砂移動による攪乱はほとんど発生していない。調査においては、樹木の生残・枯死・新規加入および個体の根元位置の土砂の侵食・堆積の有無を記載した。侵食は、地表の削剥など斜面の地表プロセスに関連した侵食現象と、流水や土石流など河川のプロセスによる侵食現象を含み、堆積については掃流砂の堆積や土石流による土砂の集積と定義した。なお、根元位置の土砂の侵食・堆積の有無については、リターの移動を含む弱度の地表攪乱も含めて記載した。根元に土砂の侵食・堆積が観察され、これが原因で枯死に至ったと推察される個体を地表変動攪乱による個体の枯死とした。さら

に、それぞれの個体について、流路内に分布する個体を「流路内」、それ以外を「流路外」の個体として記録した。

2.2 解析方法

全個体のうち、観測期間（7年間）に地表変動攪乱を受けた個体の割合を「攪乱率」（ $\% \cdot 7 \text{年}^{-1}$ ）とし、ゾーン間および流路内と流路外で比較した。攪乱率の差を検定するために、攪乱個体の割合がゾーン間で変わらず、全てのゾーンの攪乱個体の割合に等しいという帰無仮説のもので、ブートストラップ確率を計算するリサンプリング法（Westfall and Young, 1993）を用いて、攪乱個体の割合を比較した。リサンプリング回数は1万回である。また、各ゾーンの攪乱率の空間分布を解析し、各ゾーンの攪乱率の空間的な広がりから攪乱サイズ（空間的に連続して攪乱を受けているひとまとまりの大きさ）を評価した。その際、調査プロットを $5 \times 5\text{m}$ グリッドに分割し、各グリッドの攪乱率を求め、20%ごとの5段階に区分した。攪乱率を求めるにあたっては、その連続的な変化を把握するために移動平均を用いた。具体的には、対象グリッドに周囲8個のグリッドも含めた領域内の攪乱率を求め、それを対象グリッドの値とした。なお、調査プロットの端に位置するグリッドの攪乱率を求める場合、周囲に存在する3個または5個のグリッドを含めた領域内の攪乱率から移動平均を求めた。

各ゾーンの攪乱タイプの違いを明らかにするために、直径階別頻度分布（以下、サイズ分布とする）を生残個体・枯死個体別、攪乱タイプ（侵食・堆積）別に比較した。さらに、

各ゾーンにおける7年間のサイズ分布の変動におよぼす地表変動攪乱の影響を評価するために、次の式に従って、直径階別に個体密度の増加率（%・7年⁻¹）を算出した。

$$Ir = (R + A - D) / S \times 100$$

Ir （%・7年⁻¹）は増加率、 R は新規加入個体の密度（ha⁻¹）、 A は進階個体の密度（ha⁻¹）、 D は枯死個体の密度（ha⁻¹）および S は1997年の生残個体の密度（ha⁻¹）を示す。

本調査地では、過去の調査分析により各ゾーンに好んで出現する種群（以降、ギルドとする）が既報の分析で特定されている（Ito *et al.*, 2006）（付表）。そこで、これら4つのギルド（V字谷ギルド、扇頂ギルド、扇央ギルドおよび扇端ギルド）を本研究にも適用した。また、暖温帯の山地溪畔林では主要構成種である常緑樹に加えて落葉樹が出現する 경우가多く（たとえば、伊藤・野上, 2005）、本研究で対象とした扇状地内においても、低頻度ではあるが落葉広葉樹が多く分布していた（Ito *et al.*, 2006）ことから、常緑樹および落葉樹に分けた個体群動態についても解析を行った。枯死率（1997年時点の生残個体に対する枯死個体の割合）（%・7年⁻¹）と、地表変動攪乱による枯死率（1997年時点の生残個体に対する地表変動攪乱で枯死した個体の割合）（%・7年⁻¹）をゾーン間、ギルド間および常緑樹・落葉樹間で比較した。枯死率の差の検定は、攪乱率の差の検定と同じ手順で、枯死個体の割合を比較した。また、平均直径成長量（cm・7年⁻¹）をゾーン間、ギルド間および常緑樹・落葉樹間で比較を行った。平均直径成長量についてはクラスカルウォリス検定による比較を行い、多重比較にはシェッフェの方法を用いた。

さらに、新規加入個体で確認された樹種についてギルド別および常緑樹・落葉樹別に分類し、新規加入個体に占める各ギルド、常緑樹・落葉樹の割合をゾーン間で比較した。割

合の差の検定は、攪乱率と同じ手順で 4 つのゾーンの組み合わせで比較を行った。ギルドについては、前述した 4 つのギルドに加えて、いずれのゾーンにも偏りがみられなかった普遍種と調査地全体で個体数が 10 以下の低頻度出現種も解析に用いた。なお、2004 年に新規加入個体のうち新しく侵入した種を「その他」の種として扱った。

3. 結果

3.1 ゾーン間、ゾーン内の地表面の安定性および攪乱体制の違い

攪乱率の空間分布を解析した結果、各ゾーンにおける攪乱率の移動平均が $50\% \cdot 7 \text{年}^{-1}$ 以上のグリッドの割合は、それぞれ、V 字谷で 45.8%、扇頂部で 7.5%、扇中部で 27.3%、扇端部で 85.9%であった。この結果に加えて、各ゾーンの攪乱率の空間的な配置から、扇状地内で流下方向に沿って地表変動攪乱を受ける個体の分布が広範囲になる傾向が確認された（図 - 2）。また、流路内で攪乱率が高い傾向がみられた（図 - 2）。

図 - 2

各ゾーンおよびゾーンにおける流路内・流路外の攪乱率および侵食攪乱を受けた個体の比率を表 - 1 に示す。扇端部で攪乱率が最も高かった ($p < 0.05$)。侵食攪乱を受けた個体の比率は、V 字谷で最も高く、ついで扇頂部、扇中部が高く、扇端部が最も低かった ($p < 0.05$)。流路内は流路外の個体と比べて攪乱率が高かった ($p < 0.05$)。また、侵食攪乱を受けた個体の比率についても流路外に比べて流路内が高かった ($p < 0.05$)。

表 - 1

各ゾーンにおける 1997 年の生存個体の直径階別頻度分布（2004 年の生残・枯死別）は、V 字谷、扇頂部および扇中部で L 字型であった（図 - 3）。扇端部では小径木の少ない緩や

図 - 3

かな L 字型のサイズ分布を示しており、いずれのゾーンにおいても 7 年間で枯死した個体のほとんどは直径階 10cm 以下の個体であった（図 - 3）。また、V 字谷および扇頂部では、いずれのサイズ階でも侵食攪乱を受ける個体の割合が高く、扇央部および扇端部は堆積攪乱を受ける個体の割合が高い傾向がみられた（図 - 3、表 - 1）。

3.2 7 年間の樹木個体群の動態

各直径階における個体数の増加率を 1997 年および 2004 年で比較した結果、いずれのゾーンにおいても直径階 10cm 以下の小径個体の増加率は $0\% \cdot 7 \text{年}^{-1}$ 以下となり、7 年間で個体数が減少する傾向がみられた（図 - 4）。特に扇端部でその傾向が強かった。直径階 10cm 以上の大径個体については、扇端部では直径階 40-50cm を除き、いずれの直径階においても個体数は増加する傾向がみられた。それ以外のゾーンでは、扇端部に比べての増加率は低かった。

図 - 4

各ゾーンにおける各ギルドの枯死率を表 - 2 に示す。全種で比較した場合、扇端部の枯死率は扇頂部および扇央部に比べて有意に高かった ($p < 0.05$) (表 - 2)。地表変動攪乱による枯死率は、扇頂部が他のゾーンに比べて有意に低かった ($p < 0.05$)。ギルド間で枯死率を比較した結果、扇頂部において扇頂ギルドが扇央ギルドおよび V 字谷ギルドに比べて有意に枯死率が低く、扇央部において扇央ギルドの枯死率が V 字谷ギルドおよび扇端ギルドに比べて有意に低かった ($p < 0.05$)。それ以外のゾーンについては、ゾーンに対応したギルドの枯死率は他のゾーンに比べて有意に低い傾向はみられなかった。地表変動攪乱による枯死率については、いずれのゾーンにおいてもギルド間で有意な差がみられなかった。扇央部

表 - 2

における落葉樹の枯死率は、常緑樹よりも高かったが ($p<0.05$), それ以外のゾーンについては統計的に有意な差はみられなかった。各ゾーンについて、ギルド間、常緑樹・落葉樹間で地表変動攪乱による枯死率を比較したが、有意な差はみられなかった。

次に、各ゾーンにおける平均直径成長量を表 - 3 に示す。全種で比較した場合、扇端部の平均直径成長量は他のゾーンと比較して有意に高かった ($p<0.05$) (表 - 3)。平均直径成長量をギルド間で比較した結果、扇中部と扇頂部において、扇央ギルドの直径成長量は他のギルドよりも有意に高かった ($p<0.05$) (表 - 3)。それ以外のゾーンについては、各ゾーンに対応したギルドの直径成長量が有意に高い傾向はみられなかった。常緑樹の平均直径成長量は、扇端部においてのみ落葉樹より有意に低かった ($p<0.05$)。

表 - 3

新規加入個体は扇端部で最も多く、扇頂部および扇中部で少なかった (図 - 5)。新規加入個体の密度 (ha^{-1}) に占める各ギルドの割合を比較した結果、扇中部を除いたすべてのゾーンでそのゾーンに対応したギルドの占める割合が他のギルドに比べて有意に高かった ($p<0.05$) (図 - 5a)。各ゾーンの落葉樹が新規加入個体の密度に占める割合は、V字谷で 5.3% (落葉樹の個体数/全個体数 = $4/75$)、扇頂部で 11.1% ($3/23$)、扇中部で 13.6% ($3/22$)、扇端部で 19.0% ($22/116$) であった。扇端部における新規加入個体に占める落葉樹の割合は V字谷に比べて有意に高かった ($p<0.05$) が、他のゾーン間で有意な差はなかった (図 - 5b)。

図 - 5

4. 考察

4.1 地表面の安定性および攪乱体制

本研究では、7年間ににおける森林動態の解析結果から、既報 (Ito *et al.*, 2006) で推定された各ゾーンの安定性、攪乱のタイプ (侵食・堆積) および規模を検証した。調査地では7年間に林冠破壊を伴う大規模な土砂氾濫が発生していないため、大規模・低頻度の攪乱まで含めた地表変動攪乱の頻度を検証するデータは得られなかったが、定常的に発生していると考えられる弱度の攪乱の発生状況については、次のようにまとめられる。扇状地内での地表変動攪乱の空間分布の解析を行った結果、河川流下方向に沿って攪乱タイプは侵食型から堆積型へ変化し、攪乱サイズが大きくなる傾向が確認された (図 - 2, 3)。V字谷では、攪乱率が比較的高い傾向がみられ (表 - 1)、これには明瞭な流路と急峻な斜面の二方向から発生する侵食攪乱が関与していると推察される。攪乱率の最も低かった扇頂部では、地表変動攪乱による枯死率も低い傾向がみられ (表 - 2)、これは土石流段丘面の安定性の高さを反映したものと考えられる。また、扇頂部および扇央部では、流路内の攪乱率が流路外に比べて高かった (表 - 1)。これらのゾーンでは、土石流段丘面と深い流路の高低差が大きく、凹凸度が最も高い (Ito *et al.* 2006) ことから、観測期間内に発生した比較的小規模な土砂移動は流路内におさまり、流路外の土石流段丘面における高い安定性が保持されていたと考えられる。その結果として、微地形が不均一に存在する扇頂部および扇央部では攪乱率が低い (表 - 1) と推察された。一方、攪乱率が最も高い扇端部では、地表変動攪乱による枯死率も最も高く (表 - 2)、頻繁な堆積攪乱が樹木の枯死に与える影響が大きいことが示唆された。これは、扇端部では流路が浅く不明瞭であることにより、土砂の氾濫・堆積が扇頂部および扇央部に比べて広い面積に及ぶ (すなわち攪乱のサイズが大きくなる) ためと推察され (図 - 2)、これらの結果は既報 (Ito *et al.* 2006) における推定とほぼ一致す

るものであった。

4.2 各ゾーンのサイズ構造の形成・維持過程に及ぼす地表変動攪乱の影響

侵食攪乱が卓越する V 字谷は樹木個体の枯死率が比較的高く、直径階 10cm 以下の個体に枯死の発生が限られていた（表 - 2, 図 - 3）。堆積攪乱が卓越する扇端部においても直径階 10cm 以下の小径個体の枯死率が高かった（表 - 2, 図 - 3）。一般に、地表変動攪乱に対する個体の抵抗性は下層個体ほど低い（金子, 1995）。加えて、V 字谷では流路近辺で侵食攪乱が頻繁に発生し、また扇端部では攪乱サイズが大きい（図 - 2）任意の地点が攪乱を被る頻度が高くなる。このような時間的あるいは空間的に高頻度な攪乱の発生が、抵抗性の低い小径個体の枯死・消失要因になっていると推察された。一方、V 字谷に比べて、扇端部では直径階 10cm 以上の大径個体の増加率が高かった（図 - 4）。これは、全体的に立木密度の低い扇端部で林冠個体の直径成長が高いという結果を反映している。この結果は、扇端部が V 字谷に比べてある程度大径個体に成長すれば生残率を高く維持できる立地であることを示している。このようなプロセスを通して、扇端部は低密度で大径木が多く成立する緩やかな L 字型のサイズ分布（図 - 3）をもつ林分構造が維持されていると考えられる。

地表の安定性の最も高い扇頂部および扇央部は、他のゾーンと比べて枯死率が低く（表 - 2）、林冠破壊を伴うような大規模な土砂氾濫が発生しない限り、一度定着した個体が生残する可能性は他のゾーンと比較して高いと考えられる。扇頂部および扇央部には比高の高い土石流段丘のように安定した地表面が存在するため（Ito *et al.*, 2006）、部分的に攪乱を受けるものの地表変動攪乱による物理的な枯死の発生はゾーン全体としては少なかった

(表 - 2)。このような地表面の安定性が、全体の枯死率が低い理由のひとつと推察される。扇頂部および扇央部では、他のゾーンに比べて直径階 10cm 以下の小径個体の枯死率 ($\% \cdot 7 \text{年}^{-1}$) が低かったことから (図 - 3; V 字谷: 20.3, 扇頂部: 17.0, 扇央部: 19.1, 扇端部: 32.7), 個体の新規加入 (直径階 1cm) 以降の段階において小径個体が生残しやすい立地であることが示された。以上のことから、扇頂部および扇央部では、一度定着した個体の生残率が高いため、小径から大径の個体を含む高密度の林分構造 (図 - 3) が維持されているといえる。

4.3 扇端部における種組成の特殊化の要因

扇端部の植生は、他のゾーンにほとんど出現しない扇端ギルドの構成種 (常緑樹 3 種, 落葉樹 1 種) と、個体数は少ないものの扇端部に集中的に分布する落葉性の低頻度出現種によって構成されている (Ito *et al.*, 2006)。このような扇端部特有の種組成を規定する要因には、以下の 3 つの扇端部の特徴が考えられる。すなわち、1) 他のゾーンに比べて立木密度が極めて低く林冠疎開部が多いこと、2) 巨礫が少なく水分条件の良い土壌基質であること (Ito *et al.* 2006), さらに、3) このような立地を形成・維持する頻繁な土砂堆積とそれによってもたらされる地表面の不安定性、の 3 点である。

本研究で得られた扇端部構成樹種 (扇端ギルドの構成種および落葉樹) の新規加入個体、生残・枯死および直径成長の解析結果から、扇端部における種組成を規定する要因を整理すると以下のようなになる。

扇端部における新規加入個体の密度が扇状地内で最も高く (図 - 5), 扇端部で小径木 (直

径階>1cm)の枯死率が高かった(表-2)。このことから、扇端部ではおそらく良好な物理環境(光環境および土壌基質)と高頻度の攪乱(Ito *et al.* 2006)の影響によって、多産多死型の初期更新動態を示している可能性がある。また、扇端部における落葉樹の新規加入個体の密度(本・ha⁻¹)の絶対値は(サンプル数が少なく統計的には有意ではなかったものの)他のすべてのゾーンに比べて著しく高い傾向にあった(図-5b, V字谷:4, 扇頂部:3, 扇中央部:3, 扇端部:22)。この結果は、扇端部で特に落葉樹の稚樹が定着しやすいことを示唆している。一般に落葉樹には常緑樹よりも耐陰性が低い陽樹が多い(只木, 1996)ことから、落葉樹実生の定着には、扇端部の林床の良好な光環境が影響しているかもしれない。また、扇端ギルドに関しても、新規加入個体に占める割合が他のギルドに比べて高く(図-5a)、扇端ギルド構成種も落葉性低頻度種と同様に定着しやすいことが示唆された。溪畔林を構成する種には土砂の埋没に対して不定根や萌芽を発生させるなど、溪畔林の物理的・生理的な環境ストレスに適応して生理機構を発達させている樹種が多くみられる(Everitt, 1968; 崎尾, 1995; Karrenberg *et al.*, 2002; 崎尾, 2002; Nakamura and Inahara, 2007)。扇端ギルド構成種についても、頻繁な土砂堆積に対応した何らかの樹種特性を持っている可能性が考えられる。ただし今回は、扇状地全体(1.28ha⁻¹)の7年間の新規加入個体は枯死個体の5分の1と少なく(新規加入個体:77本, 枯死個体:383本)、これはニホンジカによる稚樹の食害によるものと考えられる。このため、今回の結果では、食害が調査地全体で稚樹の定着を妨げている可能性があることを考慮する必要があるだろう。

一方、大稚樹から成木ステージ(直径>1cm)における個体の生残・枯死を調査した結果では、扇端部における扇端ギルドの枯死率および地表変動攪乱による枯死率は、全種およ

び他のギルドに比べて統計的に差はみられず，扇端部における落葉樹の枯死率および地表変動攪乱による枯死率についても常緑樹に比べて統計的に差はみられなかった（表 - 2）。つまり，大稚樹から成木ステージでの生残・枯死過程においては，扇端部は落葉性の低頻度種にとって必ずしも有利な状況にあるとはいえない。したがって，扇端部の特殊な植生の成立は，実生から小稚樹のステージ（発芽～直径<1cm）に大きく支配されている可能性が高いといえよう。ただし，扇端部での直径成長は全体的に他のゾーンより高く（表 - 3），これは扇端部における個体密度の低さによる競争の緩和を反映した結果であると考えられる。中でも，扇端部における落葉樹の直径成長は常緑樹と比べて有意に高かったことから（表 - 3），ある程度のサイズまで生残した落葉樹は扇端部で有利に成長しやすいことが示唆された。これらの結果を考慮すると，扇端部に特徴的に出現する落葉樹群の個体群の形成・維持にとって，高頻度の土砂堆積攪乱が必ずしも直接的に有利に働いているとはいえず，結果として形成される低い立木密度を通して間接的に寄与していると考えるのが妥当であろう。

5. 謝辞

本研究を進めるにあたって，宮崎森林管理署都城支署の関係者各位には様々な便宜をはかっていただいた。ここに厚く御礼申し上げます。なお，本研究の一部は日本学術振興会科学研究費（15380110）の補助を受けた。

引用文献

Baker, W.L. (1990) : Species richness of Colorado riparian vegetation. *Journal of Vegetation Science* 1:119 - 124.

Everitt, B.L. (1968) : Use of the cottonwood in an investigation of recent history of a flood plain. *American Journal of Science* 266:417 - 439.

Ito, H., Ito, S., Matsui, T. and Marutani, T. (2006) : Effect of fluvial and geomorphic disturbances on habitat segregation of trees species in a sedimentation-dominated riparian forest in warm-temperate mountainous region in southern Japan. *Journal of Forest Research* 11: 405 - 417.

伊藤 哲・丸谷知己 (1993) : 扇状地の土砂氾濫による攪乱体制と森林構造の多様性について . 日本林学会大会論文集 (短報) 104 : 743 - 744 .

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 .

伊藤 哲・野上寛五郎 (2005) : 屋久島低地におけるヤクシマサルスベリを含む溪畔林の組成と立地環境 . 植生学会誌 22 : 15 - 23 .

金子有子 (1995) : 山地溪畔林の攪乱体制と樹木個体群への攪乱の影響 . 日本生態学会誌 45 : 311 - 316 .

Karrenberg, S.P., Edwards, P.J. and Kollman, J. (2002) : The life history of Salicaceae living in the active zone of floodplains. *Freshwater Biology* 47:733 - 748.

菊池多賀夫 (2001) : 地形植生誌 . 216pp. , 東京大学出版会 , 東京 .

中村太士 (1990) : 地表変動と森林の成立についての一考察 . 生物科学 42(2) : 57 - 67 .

Nakamura, F. and Inahara, S. (2007) : Fluvial geomorphic disturbances and life history traits of riparian tree species. In: Johnson, E. A. and Miyanishi, K. (eds.) Plant Disturbance Ecology: The Process and the Response. pp283 - 310., Elsevier.

Nilsson, C., Grelsson, G., Johansson, M. and Sperens, U. (1989) : Patterns of plant species richness along riverbanks. Ecology 70:77 - 84.

大井次三郎・北川政夫 (1992) : 新日本植物誌 . 1716pp. , 至文堂 , 東京 .

崎尾 均 (1995) : 溪畔域の攪乱体制と樹木の生活史からみた溪畔林の動態 . 日本生態学会誌 45 : 307 - 310 .

Sakio, H. (1997) : Effects of natural disturbance on the regeneration of riparian forests in the Chichibu Mountains, central Japan. Plant Ecology, 132:181 - 195.

崎尾 均 (2002) : 溪畔林・山地河畔林 . (水辺林の生態学 , 崎尾均・山本福寿編 , 198pp. , 東京大学出版会 , 東京) 21 - 60 .

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 stand in the Kanumazawa Riparian Research Forest, northern Japan. Forest Ecology and Management 157:285 - 301.

只木良也 (1996) : 森林環境科学 . 164pp. , 朝倉書店 , 東京 .

Westfall, P.H. and Young, S.S. (1993) : Resampling-based multiple testing: Examples and methods

for p-value adjustment. 360pp., John Wiley & Sons Inc. New York.

図および表の表題

表 - 1 各ゾーンおよび流路内，流路外の攪乱率 ($\% \cdot 7 \text{年}^{-1}$)

下段（カッコ内）は，侵食攪乱による攪乱率を示す。

表 - 2 各ゾーンの枯死率 ($\% \cdot 7 \text{年}^{-1}$) および地表変動攪乱による枯死率 ($\% \cdot 7 \text{年}^{-1}$)

下段（カッコ内）は，地表変動攪乱による枯死率を示す。

表 - 3 各ゾーンにおける平均直径成長量 ($\text{cm} \cdot 7 \text{年}^{-1}$)

同一アルファベットは，各ゾーンにおけるギルド間，あるいは常緑樹・落葉樹間に有意な差がないことを示す。

図 - 1 調査地の位置

(a) 調査地の位置

コンター等高線の間隔は 10m である。

(b) 溪畔ゾーンの配置と微地形分布

図 - 2 攪乱率の空間分布

図 - 3 各ゾーンにおける直径階別頻度分布

図 - 4 各ゾーンにおける 1997 年および 2004 年のサイズ分布と各直径階における頻度の増加率

図 - 5 各ゾーンにおける新規加入個体の密度 (ha^{-1})

(a) ギルド別の新規加入個体の密度 (ha^{-1})

(b) 常緑樹・落葉樹別の新規加入個体の密度 (ha^{-1})

図1,井藤ら

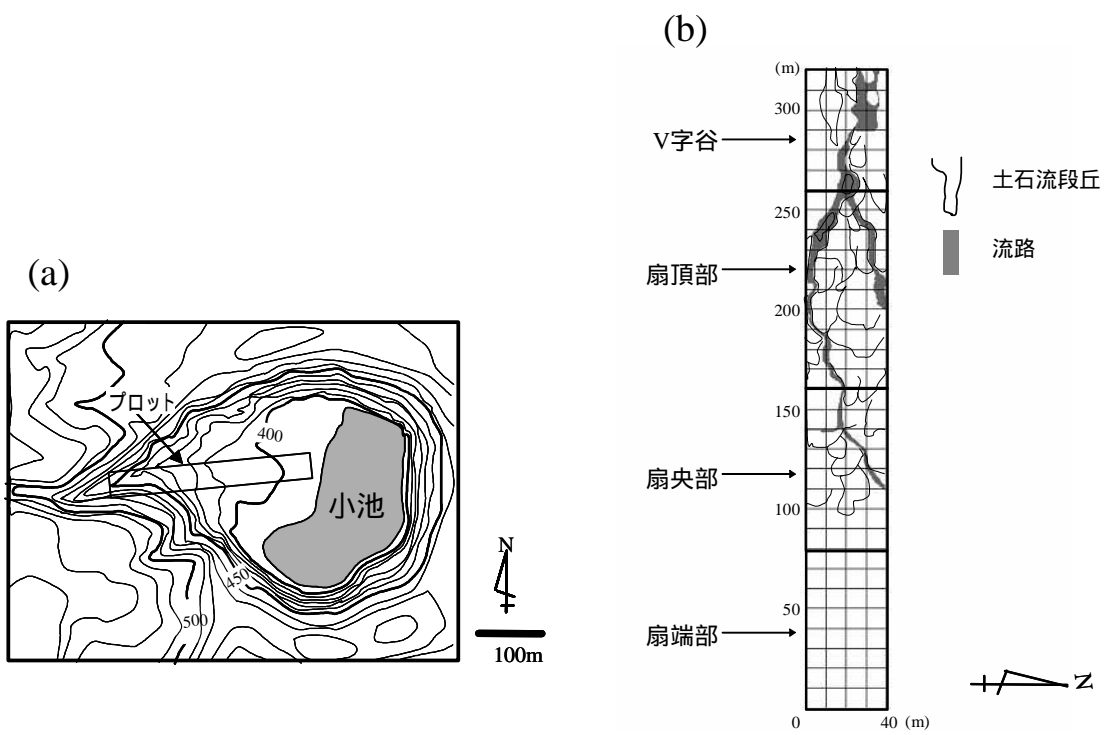


図2,井藤ら

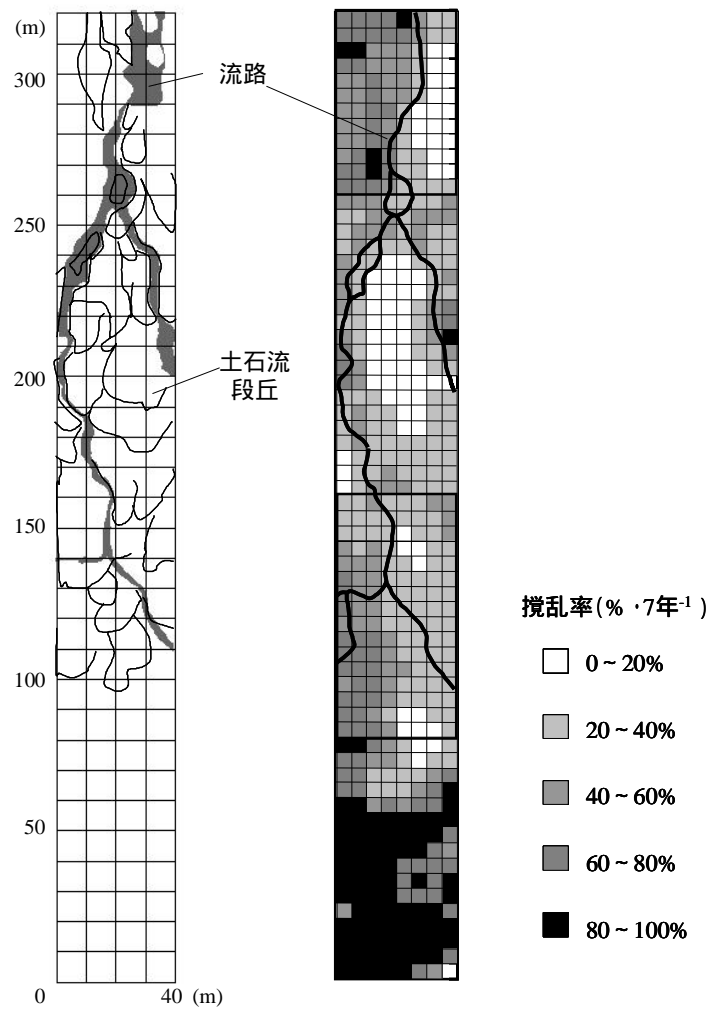


図3,井藤ら

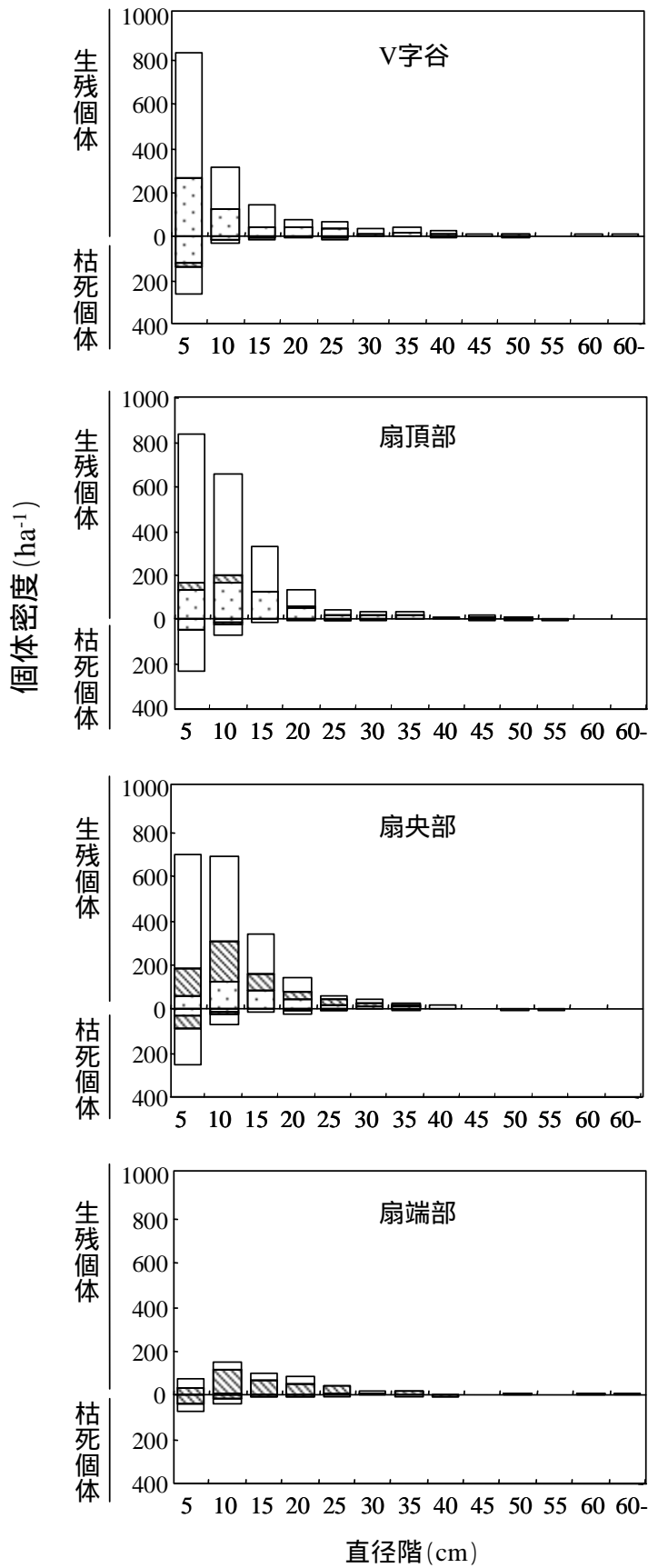


図4,井藤ら

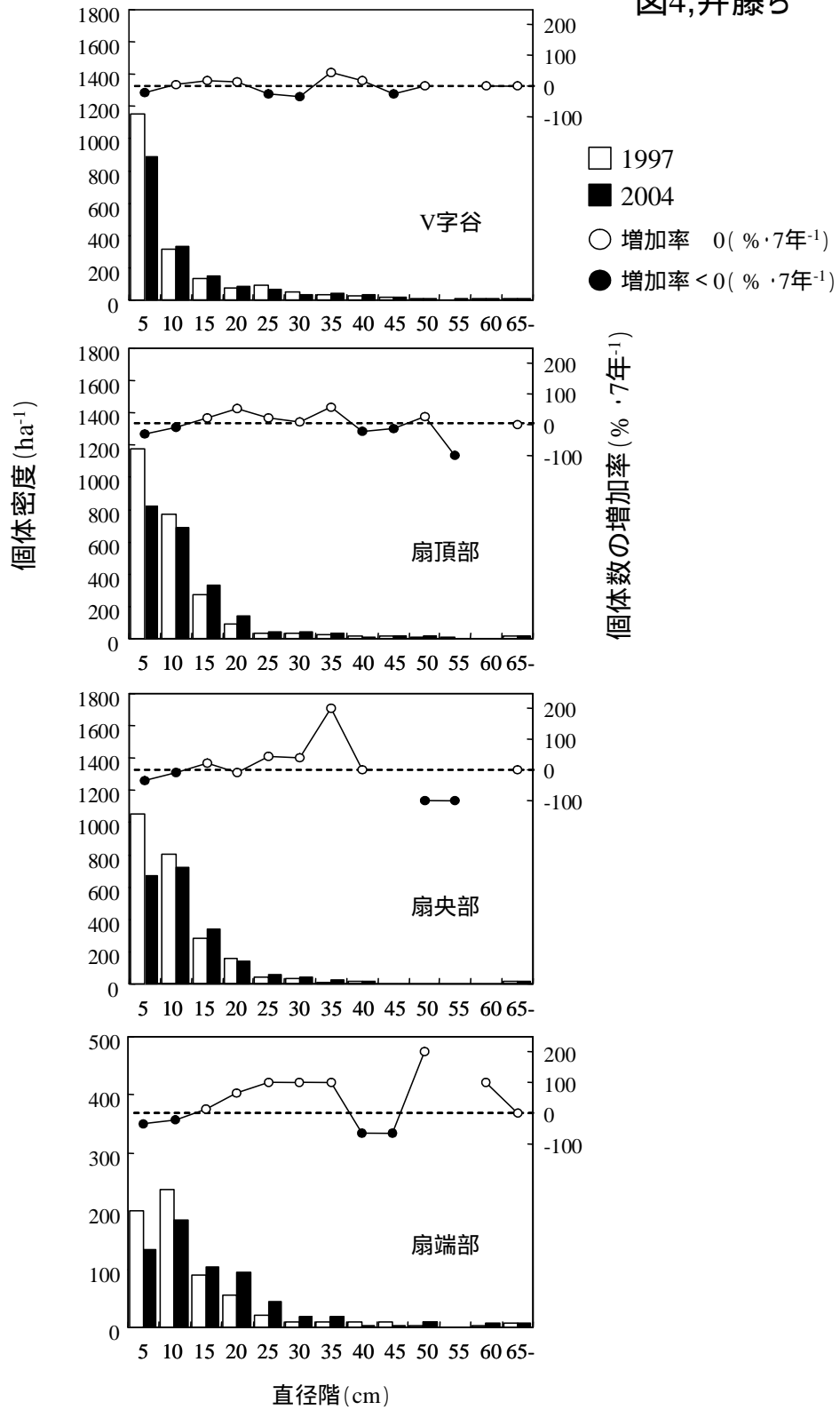


図5,井藤ら

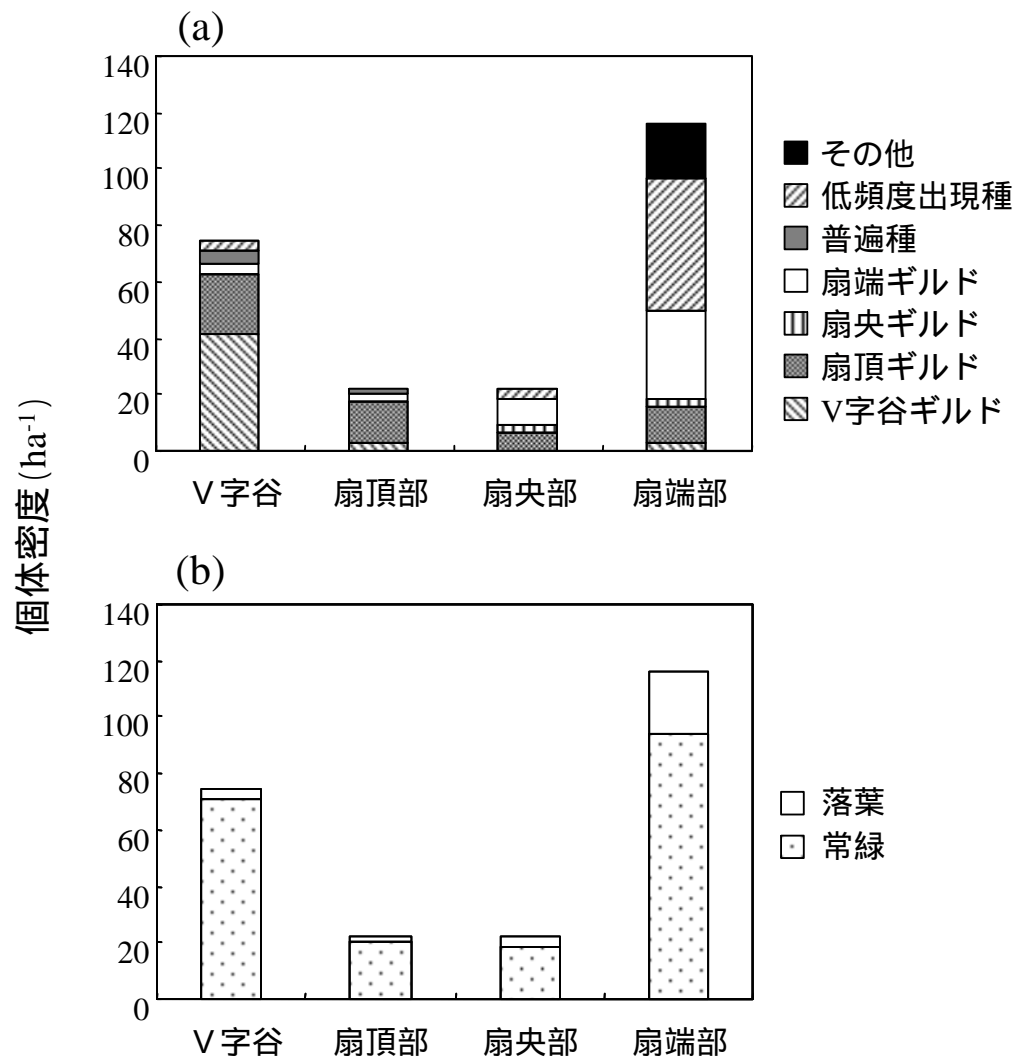


表 - 1 各ゾーンおよび流路内，流路外の攪乱率（%・7年⁻¹）
下段（カッコ内）は，侵食攪乱による攪乱率を示す。

ゾーン	全体	流路内	流路外
V字谷	34.1 (33.7)	76.3 (76.3)	30.3 (29.8)
扇頂	26.4 (23.6)	91.0 (88.3)	18.2 (15.4)
扇央	36.3 (16.2)	100.0 (100.0)	34.7 (14.1)
扇端	56.3 (1.9)	- -	56.3 (1.9)

表 - 2 各ゾーンの枯死率（%・7年⁻¹）および地表変動攪乱による枯死率（%・7年⁻¹）
 下段（カッコ内）は，地表変動攪乱による枯死率を示す。

ゾーン	全種	V字谷 ギルド	扇頂 ギルド	扇央 ギルド	扇端 ギルド	常緑樹	落葉樹
V字谷	17.3	18.7	10.6	7.1	16.7	17.0	23.5
	(2.0)	(2.0)	(2.7)	(0)	(0)	(9.2)	(2.9)
扇頂部	13.6	22.7	9.3	15.9	13.9	14.4	8.8
	(0.7)	(1.2)	(0.6)	(0.9)	(0)	(3.0)	(2.5)
扇央部	15.8	22.1	8.6	11.2	25.0	14.5	26.5
	(2.2)	(2.9)	(1.7)	(2.8)	(2.3)	(4.4)	(7.2)
扇端部	22.3	0	16.7	10.5	18.5	15.9	24.4
	(2.8)	(0)	(4.2)	(0)	(1.9)	(4.5)	(13.3)

表 - 3 各ゾーンにおける平均直径成長量 (cm・7年⁻¹)

ゾーン	全種	V字谷 ギルド	扇頂 ギルド	扇央 ギルド	扇端 ギルド	常緑樹	落葉樹
V字谷	0.7	0.6 ^a	0.6 ^a	1.4 ^a	0.6 ^a	0.7 ^a	1.1 ^a
扇頂部	0.9	0.7 ^b	0.8 ^b	1.4 ^a	0.6 ^b	0.9 ^a	1.4 ^a
扇央部	1.1	0.9 ^{ab}	0.8 ^b	1.9 ^a	0.5 ^b	1.1 ^a	1.4 ^a
扇端部	3.7	3.0 ^a	2.5 ^a	4.3 ^a	3.3 ^a	3.3 ^b	6.0 ^a

同一アルファベットは、各ゾーンにおけるギルド間、あるいは常緑樹・落葉樹間に有意な差がないことを示す。

付表 ギルド別の樹種名リスト

ギルド	樹種名	学名 (大井・北村, 1992)
V字谷ギルド	タブノキ	<i>Machilus thunbergii</i>
	アオキ	<i>Aucuba japonica</i>
扇頂ギルド	ホソバタブ	<i>Machilus japonica</i>
	サザンカ	<i>Camellia sasanqua</i>
	サカキ	<i>Cleyera japonica</i>
	バリバリノキ	<i>Litsea acuminata</i>
	シキミ	<i>Illicium anisatum</i>
扇央ギルド	イチイガシ	<i>Quercus gilva</i>
	ミズキ	<i>Cornus controversa</i>
扇端ギルド	イヌガシ	<i>Neolitsea aciculata</i>
	イヌガヤ	<i>Chephalotaxus harringtonia</i>
	イヌビワ	<i>Ficus erecta</i>
	クロガネモチ	<i>Ilex rotunda</i>
普遍種	ヒサカキ	<i>Eurya japonica</i>
	ウラジロガシ	<i>Quercus salicina</i>
	シロダモ	<i>Neolitsea sericea</i>
	エノキ	<i>Celtis sinensis</i>
	エゴノキ	<i>Styrax japonica</i>
	モッコク	<i>Ternstroemia gymnanthera</i>
低頻度出現種	イロハモミジ	<i>Acer palmatum</i>
	ネズミモチ	<i>Ligustrum japonicum</i>
	ムクロジ	<i>Sapindus mukorossi</i>
	ヤマグワ	<i>Morus bombycis</i>
	ハマクサギ	<i>Premna microphylla</i>
	エゾエノキ	<i>Celtis jessoensis</i>
	ニワトコ	<i>Sambucus racemosa</i> ssp. <i>Sieboldiana</i>
	モミ	<i>Abies firma</i>
	カヤ	<i>Torreya nucifera</i>
	クロキ	<i>Symplocos kuroki</i>
	ユズリハ	<i>Daphniphyllum macropodum</i>
	イヌシデ	<i>Carpinus tschonoskii</i>
	カゴノキ	<i>Litsea coreana</i>
	キハダ	<i>Phellodendron amurense</i>
	ケヤキ	<i>Zelkova serrata</i>
	サンゴジュ	<i>Viburnum odoratissimum</i> var. <i>awabuki</i>
	シラカシ	<i>Quercus myrsinaefolia</i>
	ハルニレ	<i>Ulmus davidiana</i> var. <i>japonica</i>

