

河川と河畔の植生

Riparian Vegetation

石 川 慎 吾
Shingo Ishikawa

1. はじめに

日本列島には、本来は暖温帯照葉樹林、冷温帯夏緑樹林、亜寒帯針葉樹林などの原生林が広く発達していたといわれている。しかし、現在は様々な人間活動によって原生林が残っている地域は限られたものになってしまった。日本の原植生であるこれらの森林は、それぞれが成立するのに適した気候のもとで遷移の最終段階に位置し、気候が変化しない限り安定して維持される極相林であり、植生帯を形成する主要な森林である。

ところで、河川という環境系は植物にとって非成帯的な立地として存在する。すなわち、河川はそれぞれの気候帯に成立している植生帯を連続して横切っていくことができる。しかも、その形状や変動の様式が変化する中で、それに伴って展開する河床の複雑な立地には、それぞれに対応した多彩な植物群落が発達する（猶原，1945；奥田，1978）。このような特性をもった河川という環境と植物群落の関係を検討するためには、まず複数の植生帯を含む広い範囲にわたって、河川を持つ諸々の特性を考え合わせながら、河辺植生を総合的にとらえておく必要がある。そのようなとらえ方をふまえた上で、個々の流域の河川と植生の相互作用とそれらの織りなす動態を明らかにしていくべきであろう。そうすることによって、対象としている流域の特殊性や一般性が分かり易くなり、調査研究あるいは管理がより効率的で効果的になることが期待される。

2. 河川・河畔の植生と温度要因・地形要因とのかかわり

2. 1. 気候帯と河川の植生

一般に植物群落は、主に気候的要因と土地的要因によってその成立が決定されている。河辺に成立している植物群落が、この2つの要因について受けている影響の程度を明らかにしておくことは、河辺植生を総合的に把握していく場合、まず第一に必要なことである。

1) 異なる気候帯における河辺植生の比較

それぞれの河川における河辺植生の縦断方向の変化の例として、図1に阿武隈川と十勝川の調査結果を示す。縦の点線で示したのが一つの調査地域であり、河床形態及び植生の概況が変わらない範囲内で、最小1 km、最大でも10 kmの長さにおさめてある。また、各調査地域の氾濫原に成立するそれぞれの植物群落を、その占有面積によって、3つの階級に分けて示してある。すなわち、調査地域の全植被の20%以上を占める卓越群落（大）、5~20%を占める大きな群落（中）、5%に満たない小さな群落（小）の3つである。

阿武隈川は東北地方南部にあり、植生帯としては暖温帯から中間温帯に位置する。一方、十勝川は北海道東部で、植生帯としては冷温帯から亜寒帯に位置する。両河川の河辺植生を比較すると、構成群落の種類やその占有面積に大きな相違があることが分かる。

2) 気候帯を越えて分布する植物群落

ヨシ群落、オギ群落、オノエヤナギ群落、タチヤナギ群落、イヌコリヤナギ群落、ネコヤナギ群落のように両河川に共通して出現する群落も多く、これらは気候帯を越えて分布する群落であると考えられる（低木林と高木林に分けたものはこれらをまとめて群落としている）。特に、ヨシ、クサヨシ、マコ

モ、ガマ、オギ、チガヤ、ツルヨシなどの草本群落は世界的に分布するコスモポリタンや、東アジアに広く分布する種が多く、日本の河川でも南から北まで広く分布する。ヤナギ類ではネコヤナギの分布範囲が広く、日本全国のどの河川にも分布する種である。しかし、オギ群落やタチヤナギ群落の占有面積は阿武隈川では広いが十勝川では狭く、明らかに気候的な影響を受けている。北方の河川ほどヤナギ類群落の占める面積の割合が大きくなる傾向があり、北海道の河川では、オノエヤナギ、エゾノキヌヤナギ、エゾノカワヤナギなどの群落の発達がよく、広い面積を占有する。オギはこれらのヤナギ類との競争の結果、群落の面積が狭くなったものと判断できる。タチヤナギは寒い地方ほど少なくなる傾向があり、オギと同様に、北海道では他のヤナギ類との競合の結果、占有面積が狭められていると考えられる。

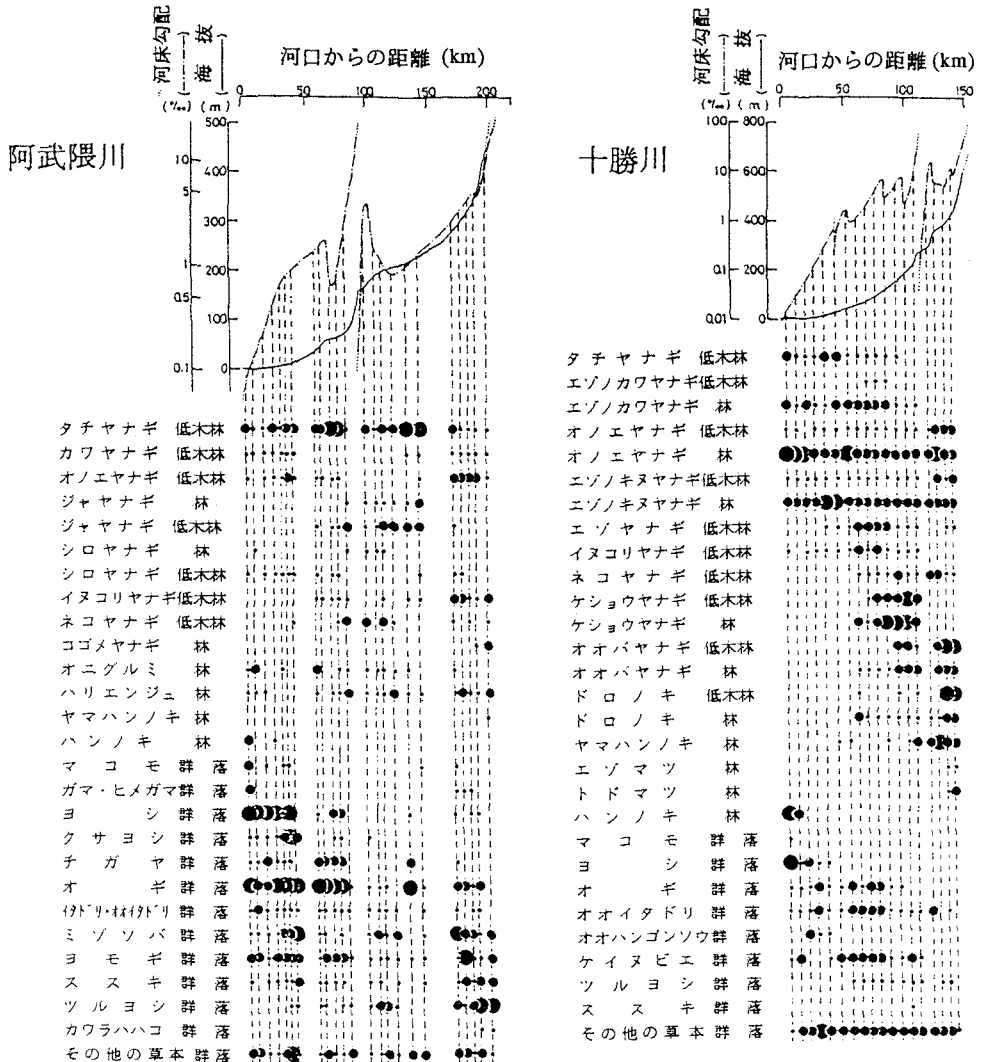


図1 阿武隈川と十勝川にみられる植物群落の分布 (Ishikawa, 1983) .

3) 気候的な分布範囲の狭い植物群落

気候帯を越えて広く分布する群落がある一方、気候的な分布範囲の狭い群落も認められる。カワヤナギ、エゾノカワヤナギ、ドロノキ、ケショウヤナギ、エゾヤナギ、コゴメヤナギなどの群落がそれにあたる。カワヤナギとエゾノカワヤナギは近縁なヤナギで気候的にすみ分けているものと考えられる。ドロノキ、ケショウヤナギ、エゾヤナギはより寒い地方に、コゴメヤナギはより暖かい地方に分布する。ヤナギ科の植物は分布範囲の限られている種が多く、西日本では図1に示したヤナギ類はほとんど見られなくなり、アカメヤナギ、ヨシノヤナギなど別の種のヤナギが多くなる。

2. 2. 河川の地形的要因と植物群落

植物群落の分布は、大きくは気候的要因と地形的要因によって決定されているが、河川の植物群落も同様である。上に挙げた群落の多くが、河川の地形的要因によって分布が規定されている。すなわち、上流域に多い群落（オオバヤナギ、ドロノキなど）、上流から中流域に多い群落（ネコヤナギ、エゾヤナギ、ケショウヤナギなど）、中流から下流域に多い群落（カワヤナギ、エゾノカワヤナギ、オギなど）、下流域に多い群落（ヨシ、マコモ、タチヤナギなど）などである。しかし、これらの群落の中には気候的要因に対して、分布の幅の広いものと狭いものがある。これら2つの環境要因に対する分布の傾向を明らかにするために次項のような検討を行った。

2. 3. 気候的要因と地形的要因による主要な植物群落の配分

気候的要因を代表させる環境軸として、暖かさの指数（吉良，1948）を、河川の地形的要因を代表させる環境軸として河床勾配を考えた。

暖かさの指数（WI; Warmth Index）は月平均気温で5°Cを超えた部分だけの年間積算温度であり以下の式で表される。

$$WI = \sum_{n} (t - 5)$$

ただし、nは $t > 5^{\circ}\text{C}$ である月の数

基数とした月平均5°Cは経験的に決められた閾値であるが、暖かさの指数の等値線は植生帯の境界と良く一致することが知られている。

地形要因として河床勾配を用いた理由は、河辺植生を把握するために用いた精度が1～10 kmと大まかなスケールであり、河床勾配はこのスケールに近いためである。河川の形態などの環境条件とその地域に成立している河辺植生との関連性を導き出す場合、それらのとらえ方の精度が一致している必要がある。また河床勾配は、植物の生育に直接影響を与える堆積物の粒径組成などを指標できるものであることも、これを河川の地形的要因として用いた理由の一つである。この2つの環境軸に関して、河辺植生を構成する代表的な植物群落を配分した結果を図2に示す。ここでは、関東地方の一部と東北地方と北海道地方の主要河川（那珂川、阿武隈川、北上川、雄物川、岩木川、石狩川、十勝川、釧路川、湧別川）の河辺植生について、上流から下流まで通した調査結果（Ishikawa, 1983）をもとに示してある。

2つの環境軸に対する関連性の強さによって、各群落を表1のように分類した。気候要因にも地形要因にも強く関連して分布する群落として、ドロノキ、エゾヤナギ、ケショウヤナギ、コゴメヤナギなどがある。またそれと反対にどちらにも関連性の弱い群落として、オノエヤナギ、イヌコリヤナギなどがある。その中間には表に示したそれぞれの群落があたるが、調査河川の範囲を更に広げていけば、この分類は当然のことながら少しずつ変わってくる。例えば、西日本まで含めて考えれば、オノエヤナギやイヌコリヤナギも気候要因に関連して分布すると判断される。しかし、河床勾配との関係は、競争関係にある群落の増減によって多少の変化はあるものの、どの群落も大きく変化しないと思われる。いずれにしても、このように河辺植生を構成する群落の分布をとらえておくことは、一つの地域の河辺植生の

現状と動態をとらえ、更に管理の方策を検討していく場合に大きな拠り所になると考えられる。

2. 4. 群落複合型による河川の地域分類

上述のように、植物の生育範囲は種類によって異なるが、それぞれの種は一定の生態的最適域を有しており、各地域に発達する河川の植生を植物群落の組み合わせの型、つまり、群落複合型としてとらえることは、それらの植物群落の立地の複合をとらえることでもある。一つの地域の河川の植生をとってみても、多くの植物群落によって構成されており、出現する群落の種類とその量的なバランスは、その地域の河川環境によって変化する。一つの地域に出現する植物群落は、一つの生態系の構成要素として相互にかかわり合いを持って存在しているものであり、それぞれの地域の河辺植生を、構成群落の複合型としてとらえておくことは重要である。東北地方と北海道地方の河辺植生を、群落複合型によってまとめた結果を図3に示す。大文字で示したものが卓越群落、小文字で示したものはその他の主要な構成群落である。

図3では16の地域にまとめられたが、河床勾配の軸に関して0.7~1.5%付近で、大きく上、下2つに分かれ、それが更に細かく分類された形になっている。その一つ（上部）は扇状地河川に、もう一つ（下部）は移化帯河川と三角州河川にあたると考えられる。移化帯河川では、オギ群落やヤナギ類

群落が広い面積を占めるのに比べ、三角州河川では、ヨシが圧倒的な卓越群落になるが、これらの違いは、各群落の占める面積の広さの違いであり、出現する群落の種類は共通するものが多い。このように、河川の縦断方向に沿った植物群落の大きな変化が、河川の大きな性格の変化に、どの河川においても一致しているのは興味ある結果である。

横軸の暖かさの指数に関しては、上下それぞれが4~5の地域に分かれている。この分類の主な基準となったのは、ヤナギ類群落の種類の相違であり、気候の変化によって河辺植生を構成するヤナギの種類が変化していくことが反映された結果である。

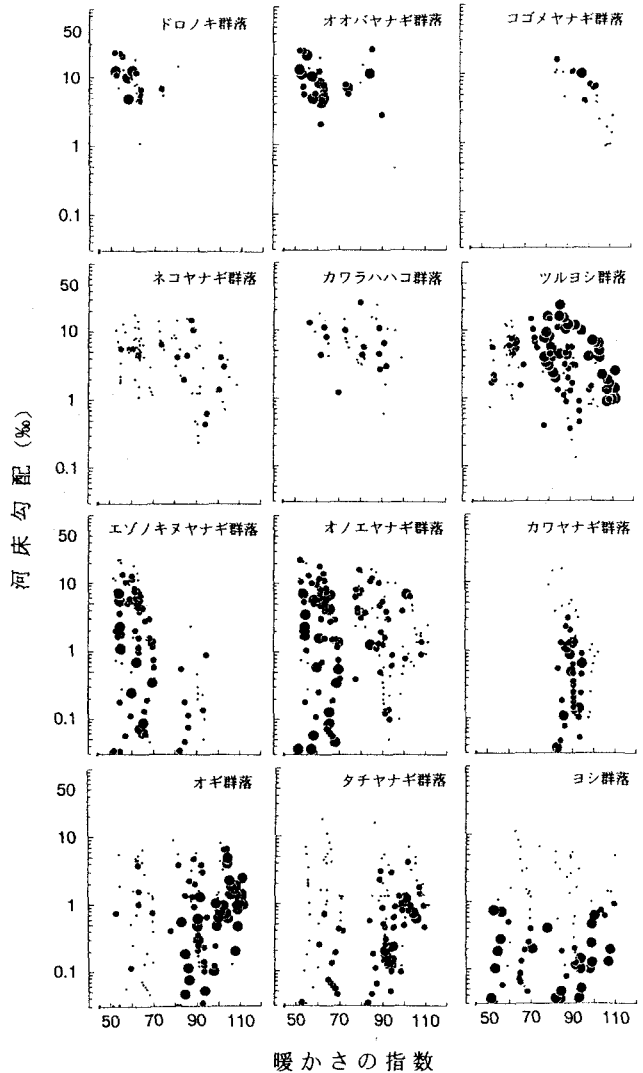


図2 河床勾配と暖かさの指数による各植物群落の配分 (Ishikawa, 1983)。

このように植生帯を構成しない非成帯な立地である河川にも、気候要因に対応して変化していく植生が認められる。しかし、それはカシ類やシイ類などの照葉樹が優占する常緑広葉樹林や、ブナが優占する落葉広葉樹林などの気候的極相林とは全く別のものであり、河川の攪乱作用の影響を大きく受ける立地に特有の、ヤナギ類など特殊な分類群によって構成される群落に限られている。原始河川には、ヤナギ類などの河川に特有の群落から気候的極相林まで遷移していく各発達段階の植生が成立していたと考えられる。平野部には、それらの群落

が、河川によって形成される立地の配列と洪水による破壊の頻度に応じて、複雑に配分されていたと思われる。しかし、現在の河川は人為的に狭められているために、気候的極相林が成立するほどの長い時間にわたって洪水の破壊作用から解放されている部分はなく、攪乱作用に強い植物群落のみで構成されているため、植生帯に代表される成帯的な現象が明瞭でないと考えられる。

表1 各群落の分布と河床勾配・暖かさの指数との関係

暖かさの指数との関係			
河床勾配との関係	強	中	弱
	ドロノキ群落 エゾヤナギ群落 ケショウヤナギ群落 コゴメヤナギ群落	オオバヤナギ群落 マコモ群落 ハンノキ群落 ヤマハンノキ群落	ヨシ群落 ツルヨシ群落 カワラハハコ群落 ガマ・ヒメガマ群落 ネコヤナギ群落 タチヤナギ群落
	シロヤナギ群落 カワヤナギ群落 エゾノカワヤナギ群落	オギ群落 ススキ群落	クサヨシ群落
		エゾノキヌヤナギ群落	オノエヤナギ群落 イヌコリヤナギ群落

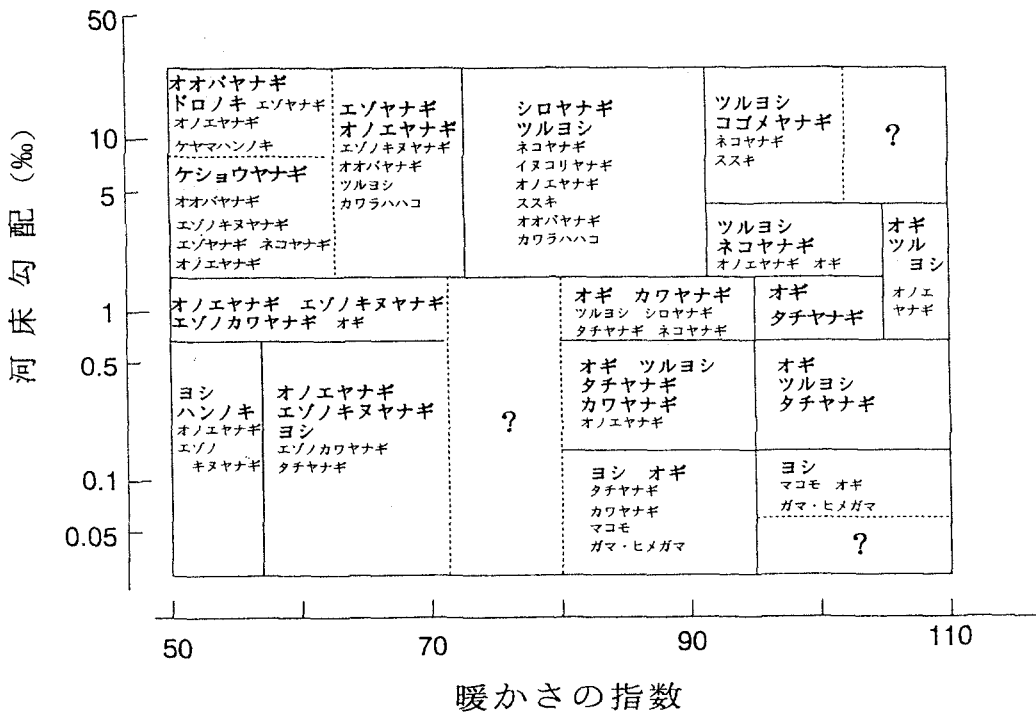


図3 群落複合型による各地域の分類と河床勾配・暖かさの指数に関する配分 (Ishikawa, 1983) .

3. 河辺植生の動態と河川植物の生態学的特性

3. 1. 遷移と変動

遷移とは、ある植物共同体が他の植物共同体に移り変わっていく過程をいい、遷移の進行に伴って優占種や他の構成種が変化し、一般的には階層構造などの群落構造が複雑になっていく。最終的にはその地域の気候的極相群落（日本の暖温帯ではシイ・カシ類の照葉樹林、冷温帯ではブナ林などの夏緑広葉樹林）に到達して安定するとされている。しかし、特殊な母岩や土壌の場所では気候的極相群落にはならず、それぞれの場所にあった土地の極相群落で安定することが多い。

遷移を動かす要因は様々である。群落の構成種間の競争によって優占種は交替していくが、それが進行していく過程では、立地の土壌や日照条件などの環境を変えていく（環境形成作用）ことが大きな動因となり、この様な遷移を自動遷移（又は自発的遷移）という。これに対して群落の外からの環境作用が強く働くことによって引き起こされる遷移のことを他動遷移（又は他発的遷移）という。その環境作用には、立地の隆起や沈降に伴う水位の変化、火山の噴火に伴う降灰や泥流、洪水、野火、台風などがある。草食獣や昆虫による踏みつけや被食圧等の生物要因による遷移もあり、これは生物性遷移として区別されることもある。

一方、変動は一般的には方向性を持たず、可逆的であり、典型的な場合には種組成が安定しているような植物共同体の変化を指している。変動は遷移よりも短い時間単位で起こる植生の動態に対して用いることが多いが、両者を区別する基準は明確でない（van der Maarel, 1988）。

河辺植生の動態は、遷移と変動が複雑に絡み合ったものと考えられる。その解明には構成種の生理・生態学的特性と環境条件との対応関係を研究するだけでは不可能であり、河川の地形形成プロセスとその動態の解明、水理学的研究など学際的な取り組みが不可欠である。

3. 2. 河辺植生の動態

ところで、氾濫原など河川周辺の立地は、常に洪水という大きな攪乱作用を被る可能性のある場所であり、洪水に伴う様々な質と規模の違う攪乱作用が植物群落の遷移と変動を支配している。河辺植生の動態を理解するためには、河川のどのような攪乱作用が、河辺の植物群落にどのように影響を与えているのかを整理してとらえる必要がある。しかし、それはそれぞれの流域の河床形態、洪水の規模・頻度と、そこに成立している河辺植生（様々な植物群落の複合体としての）との相互関係で検討されるべきもので、一般化することは困難である。ただし、河辺植生を以下に述べるような動態を示す植生であると認識しておくことは必要である。

1) 動態の周期の多重構造

現在の日本の河川は堤防によって狭められているので、一度大洪水が起きれば、そこに成立している植生の大部分は破壊されたり、大きな損傷を受ける。また、大洪水の頻度は数十年を超えることはない。つまり河辺は、そこに成立した植物群落が遷移して気候的極相群落まで到達しないうちに、遷移の初期段階あるいは元の裸地にもどされてしまうという特性を持った場所である。とすれば、河辺に生育する植生全体を、大洪水から大洪水までの期間を一つの時間単位として動いている植生としてとらえることが可能である。一方、洪水によって形成される立地は場所によって土壌や水分条件などが異なり、それぞれの立地には異なる種組成や構造をもった群落が成立することになる。そして、その一時間単位（大洪水から大洪水まで）の動きの中に、より小規模な洪水や増水などによって引き起こされる時間的に短い変動や、洪水の破壊作用から解放された場所で進行する遷移といった現象が組み込まれており、河辺植生の動態は時間的にも空間的にも多重な構造を持ったものであると考えることができる。したがって、河辺植生は多くの異なる種組成の、しかも様々な発達段階の群落によって構成されるモザイク

構造を呈することになる。

2) 動態とそれに関わる河川植物の生態学的特性の把握

遷移や変動が絡み合った複雑なモザイク構造を示す河辺植生の動態を把握するためには、以下の視点に立った調査研究が必要である。

- ① 個々の植物が河川の諸々の環境作用にどのように対応して生活しているかということを、生活史全体を通して明らかにすること。
 - ② 植物の生活様式と、それに影響を与えている河川の諸環境作用が、群落の遷移や変動にいかに関連しているかを明らかにすること。
 - ③ 植物群落が水流や河床の地形形成にいかに関わっているかを明らかにすること。
- ① に関する補足説明を以下に記す。

氾濫原など河川周辺の立地は、洪水という大きな攪乱作用を常に被る可能性のある場所であり、洪水に伴う様々な質と規模の違う攪乱作用が植物の生活に大きくかかわっている。また、河川に発達する植物群落の遷移や変動といった動態を特徴づけるのも、河川の攪乱作用である。したがって、河川に生育する植物の生活を理解するためには、河川のどのような攪乱作用が、河川の植物にどのように影響を与えているのかを整理してとらえる必要がある。

洪水や増水が植物に及ぼす作用を整理すると次の4つにまとめることができる。

- ① 流水やそれによって運搬される掃流物質による植物体の破壊。
- ② 流水による立地の破壊。
- ③ 掃流物質あるいは浮流物質による植物体の埋没。
- ④ 沈水状態による光合成や呼吸といった植物体の生理的活性に及ぼす悪影響。

河川に生育する植物にとっても、2番目の立地の破壊は、致命的になることが多い。しかし、立地の破壊は常に新しい立地の形成が伴っており、新しく形成された裸地に真っ先に侵入するいわゆる先駆植物（パイオニアプラント）にとっては、次に侵入すべき立地が近くに必ず用意されているということになり、立地の破壊はマイナスの作用だけではない。その他の1、3、4番目の作用には少なからぬ耐性を持っている種が多い。しかし、種によってこれらの環境作用に対する耐性の強さや反応の仕方が異なるので、主要な種についてこれらの作用に対する耐性と反応を調べておく必要がある。更に、植物は成長と共にサイズが劇的に大きくなるので、その個体あるいは群落が依存している立地のサイズもそれに伴って大きくなる。例えば、実生の成長にはごく表層4～5 cmの土壌や水分条件が重要なものに対して、大きく成長した個体では2～3 m下の伏流水の変動なども成長に関係してくる。更に成長と共に河川の攪乱作用や環境ストレスに対する耐性が変化することも考慮に入れなくてはならない。

実際の河川工事に関わる緑化作業などでは、個々の種の生態学的特性に関する知見が最も重要であると思われるが、残念ながらこれらの資料はまだまだ不足していると言わざるを得ない。

3. 3. 河辺植生の動態の実例と河川植物の生態学的特性

河辺植生の動態には、構成種の違いと河床の形態や動態の違い等によって、様々なパターンが見られ、それらを統一的に理解することは難しいが、比較的よく見られるパターンがあることも事実である。以下に上流、中流、下流のそれぞれに見られる代表的な動態の例を示す。

1) 上流域における動態

山間部を流れる上流域では、一般に氾濫原は狭く、成立している植生も貧弱である。しかし、氾濫原が比較的広く、河辺林が発達するような場所では、周囲の山地に生育する樹種との関係で興味深い遷移現象が見られる。

(1) 同齢林分のモザイク構造

図4, 5は氾濫原の中で流路が蛇行し、新しい裸地が順次下流側に形成される場合を想定した模式図である(井上・谷口, 1955)。裸地が形成された年代順に、林分の林齢や高さが変化し、この図では流路に近いほど若く、低い林分が配置される階段状の森林となる。その一方で発達した林分の立地が流路の移動に伴う浸食作用によって破壊されるので、氾濫原の内部では、常に新しい林分の形成、その後の発達・成熟、そして破壊というサイクルが繰り返されることになる。

しかし現実の河川では、河床の勾配や幅が場所によって変化したり、流路が網の目状に乱流することもあり、堆積物の粒径も場所によって異なり、全体の植生は複雑なモザイク構造を示すことが多く、図4, 5のように規則正しいサイクルが繰り返されることは少ない。

図6, 7は信濃川の支流、梓川上流にある上高地の谷底に発達した河辺林の植生図と横断面図である(進ほか, 1996)。この流域に発達する河畔林は、頻繁に起こる網状流路の流路変動によって部分的な破壊と回復を繰り返しており、大規模攪乱によって一斉に破壊されることはない。河畔林は種組成や林分構造の異なるいくつかの群落型からなり、これらの群落は流路変動に対応してモザイク状に分布している。また、河畔林のモザイク構造は、裸地の成立場所による環境条件の相違と、攪乱時期の違いによる林分の成熟度の違いによって形成されている。

(2) 先駆樹種

この流域では新しい裸地が形成されると、先駆樹種である、ケショウヤナギ、ドロノキ、エゾヤナギ、オオバヤナギなどのヤナギ類やケヤマハンノキ、ダケカンバなどのカバノキ科の種が真っ先に侵入する。その後、これらの樹種が成長し、低木林から高木林に発達する過程で、ハルニレやウラジ

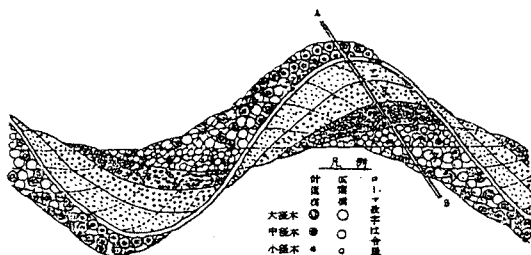


図4 流路の蛇行による河辺林形成の想定平面図(井上・谷口, 1955)。

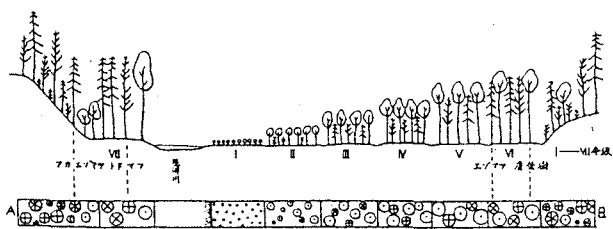


図5 流路の蛇行による河辺林形成の想定側面図(井上・谷口, 1955)。

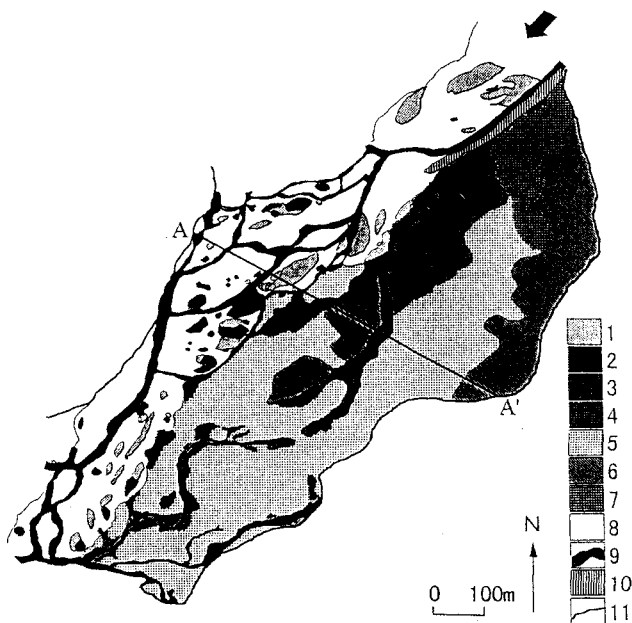


図6 上高地梓川における河床の植生図(進ほか, 1996)。

- 1, ヤナギ類の一斉林; 2, ケショウヤナギードロノキ林;
- 3, エゾヤナギーケヤマハンノキ林; 4, ケヤマハンノキ林;
- 5, ケショウヤナギードロノキーダケカンバ林; 6, ハルニレ
- ウラジロモミ林; 7, カラマツ林; 8, 河床砂礫部; 9, 流
- 路; 10, 護岸, 11, 山腹

ロモミなどが侵入し、ヤナギ類の下層で成長を続ける。やがてこれらの混交林になり、最終的には寿命が短いヤナギ類は先に枯死し、ハルニレやウラジロモミが優占する林分になってしまう。

日本の冷温帯から亜高山帯に位置し、山地の間を流れる比較的広い氾濫原では、この例のように先駆樹種から途中相や極相に出現する樹種に遷移していく系列がみられる。しかし、氾濫原の堆積環境は一様ではなく、湿性で細粒な堆積物の場所から乾燥して粗粒な堆積物の場所まで様々であり、それぞれの場所によって遷移系列が異なる。

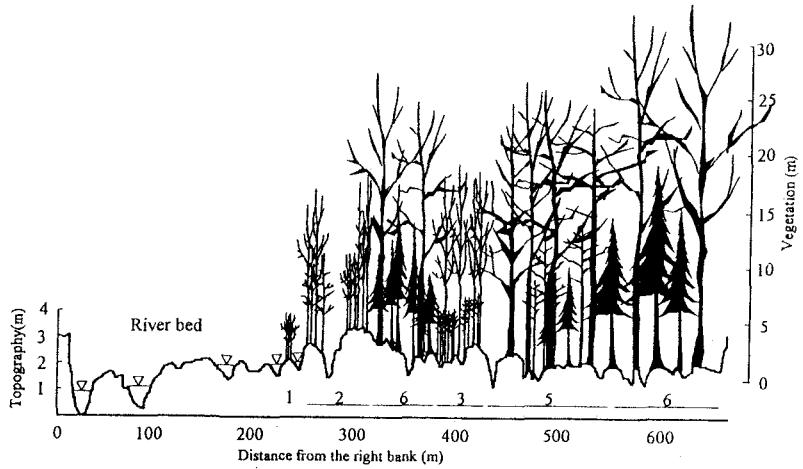


図7 上高地梓川における河床の横断面図（進ほか、未発表）。

- 1, ヤナギ類の一斉林；2, ケショウヤナギードロノキ林；3, ケヤマハンノキ林；
- 5, ケショウヤナギードロノキダケカンバ林；6, ハルニレーウラジロモミ林；

（3）先駆樹種としてのヤナギ類の生態学的特性

前述のように日本の冷温帯から亜寒帯にかけての河川にはヤナギ類などが種数、量共に多く、それら先駆樹種が、新しく形成された裸地にまず最初に侵入・定着し、同齡林分を形成することが多い。ヤナギ類等の先駆樹種が裸地に最初に侵入・定着できる理由として、以下のような生態学的特性を備えていることがあげられる（Hall & Smith, 1955; Hosner, 1960; Gill, 1970; White, 1979; Kozlowski, 1984; Niiyama, 1990）。

- ① 軽くて風や水によって運ばれる膨大な数の種子を毎年生産する。
- ② 種子の発芽率が高い。
- ③ 成長が速い。
- ④ 損傷を受けた時萌芽を出す能力がある。
- ⑤ 砂礫によって埋没した時、茎から不定根を出す能力がある。
- ⑥ 沈水状態に対する耐性が高い。

しかし一方、図8に示したように種子の寿命が短く、散布されてから約2週間は90%以上の発芽率を保つものの、それ以後は急激に発芽率を落とし、40日を過ぎるとほとんどの種は0%になる。したがって、この短い種子の散布布期間に発芽に適し

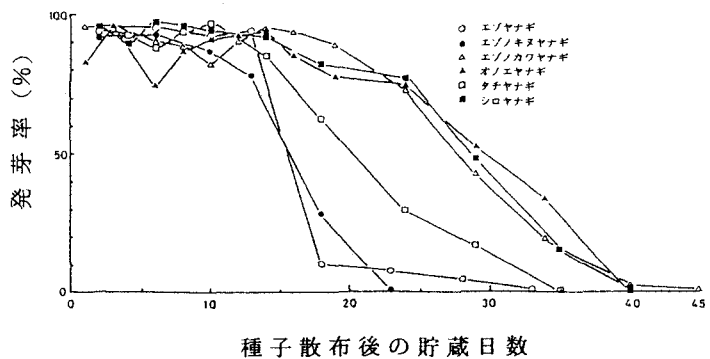


図8 ヤナギ類の種子の寿命（Niiyama 1990）。

横軸は16°C、相対湿度50%での保存日数、縦軸は発芽率を示す。

た場所にだけ、新しい群落が形成されることになる。また図9に示したように、ヤナギ類は種類によって種子を散布させる時期が少しずつ異なるので(竹原, 1984), 種子の発芽と実生の定着に適した立地があっても、その時に種子を散布させているヤナギだけが定着できることになる。しかも、ヤナギ類は種によって定着に適した立地環境(地下水位や堆積物の粒径組成等)が違い、侵入・定着の段階でそれぞれの種の立地が規定されることが多いので、同じ流域の河床でも数種類のヤナギ群落がモザイク状に発達することが多い。

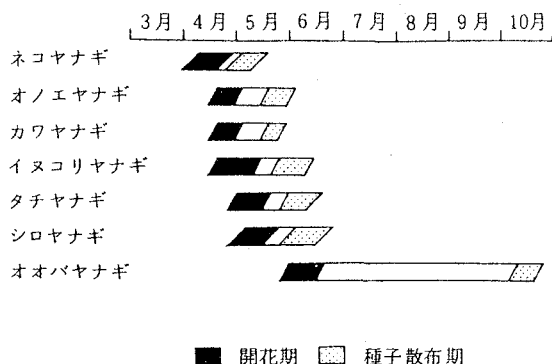


図10, 11はタチヤナギ, シロヤナギ, ケショウヤナギを異なる粒径の土壌と水位とを変えて実生

図9 仙台近郊における各種ヤナギの開花・散布期 (竹原, 1984)

の成長実験を行った結果 (Ishikawa, 1994)である。タチヤナギは下流域に、シロヤナギとケショウヤナギは中流域から上流域にかけて分布するヤナギであり、特にケショウヤナギは乾燥した礫質な河原にだけ生育し、分布も北海道と長野県の梓川水系だけに限られている種である。実験の結果によると、ケショウヤナギの実生は通気性の悪い細粒な堆積物(細砂)では主根がすぐに腐り、不定根の成長も極端に抑制された。粗砂で育てた実生の成長はどれも良好であり、特に根の伸長速度が速かった。一方、湿地性のタチヤナギは細粒な堆積物では主根の先端は腐るものの、不定根を旺盛に出して土壌表層の根の密度が高くなり、地上部の成長も極めて良好であった。粗粒な堆積物では主根が腐ることにはないもの側根は発達せず地上部の成長は極めて悪かった。このような実生の成長特性を持つことが、タチヤナギが下流域に多い理由の一つであろう。シロヤナギはタチヤナギとケショウヤナギの中間的な成長様式を示しているが、通気性の悪い細粒な土壌ではケショウヤナギと同様に根が黒く変色し腐るものが多かった。

礫床河川のヤナギの種子重は、

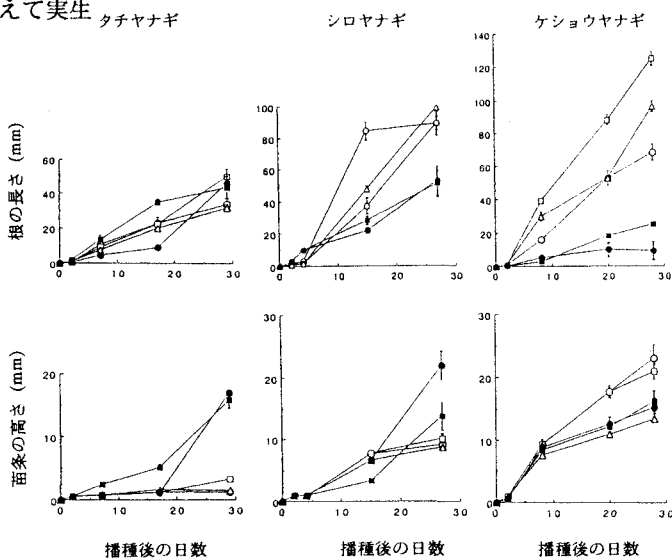


図10 異なる土壌条件(水位と粒径組成)で育てたヤナギ科植物3種の根と苗条の成長 (Ishikawa, 1994)。

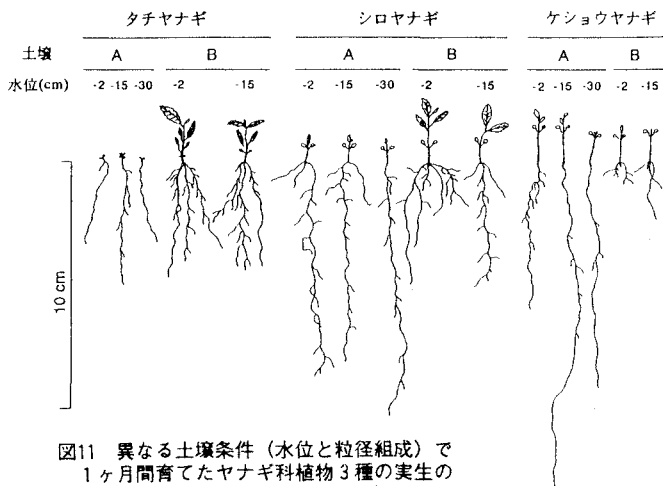


図11 異なる土壌条件(水位と粒径組成)で1ヶ月間育てたヤナギ科植物3種の実生の根と苗条の形態 (Ishikawa, 1994)。

湿地性のヤナギのその5～10倍で、初期成長速度をより速くすることが可能であり、表層が乾燥しやすい礫床河川での定着に有利である。そのなかでもケショウヤナギは乾燥しやすい河床に定着する能力が特に高いと考えられる。

また、河床は増水によって沈水状態におかれることがあり、これも実生の生残率に影響を与える。そこで、数種類のヤナギを用いて、植物栽培用のポットで約1ヶ月育てた実生を1週間おきに最長で2ヶ月間完全な沈水状態に置き、沈水状態に対する耐性を調べるため実験を行った。その結果、種類による沈水状態に対する差はあるものの、ヤナギ類ではほとんどの種で強い耐性を示した。これも水辺で生活していくのには好都合な特性である。

以上のような生態学的特性を備えているので、ヤナギ類等は河辺における遷移の初期段階で優占することができる。しかし、実生や稚樹の耐陰性が低いので、同じ場所で世代交代をすることができない。寿命も他の樹種と比べて短かいので、最終的に極相樹種へと置き変わっていくことになる。つまり、先駆樹種が個体群を維持していくためには、河床内で立地の破壊と形成が繰り返されることが不可欠であるといえる。

2) 中流域における動態

中流域の河辺植生の動態の例として、揖斐川の扇状地河川の調査結果(石川, 1988,1991)を例にとって説明する。

(1) 植物群落のモザイク構造

扇状地を流れる河川では、河床全体の比高が小さく、河道は網目状に分流し、様々な形状の砂礫堆が配分されている。そこには、堆積物や水分条件の異なる立地が狭い範囲にモザイク状に配列され、それぞれの立地に適した群落はモザイク状に成立している。それらの群落は遷移の各段階としてつながるものもあるが、それぞれに適した立地に棲み分けていて、遷移段階としてつながらないものも多い。

図12, 13は揖斐川の1つの砂礫堆の1982年と1986年の植生図とその横断面図である。4年間に流水による侵食を受けたり、洪水時に浮流物質や掃流物質が堆積し、微地形や堆積物が変化した場所があり、それぞれの植物群落は成立している範囲もかなり変化しているのがわかる。

この砂礫堆の植生は、ネコヤナギ群落(A)、ツルヨシ群落(B)、アカメヤナギカワヤナギ群落(C)、ヤナギタデ群落(D)、クズ群落(E)、カワラハハコカワラヨモギメマツヨイグサ群落(F)、

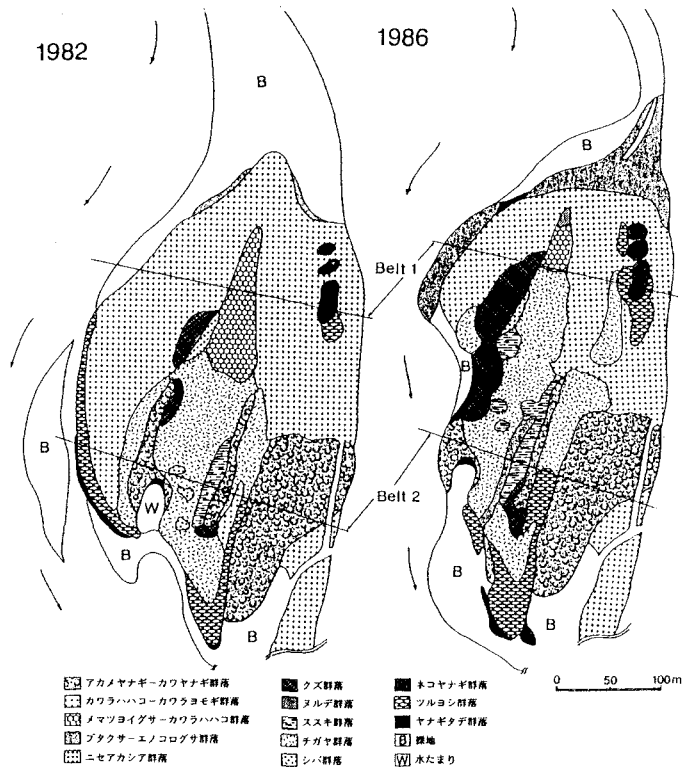
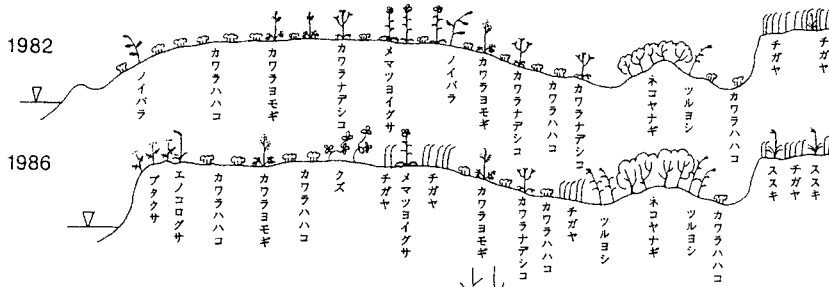


図12 揖斐川中流域における砂礫堆の1982年と1986年の植生図 (石川, 1991) .

Belt 1



Belt 2

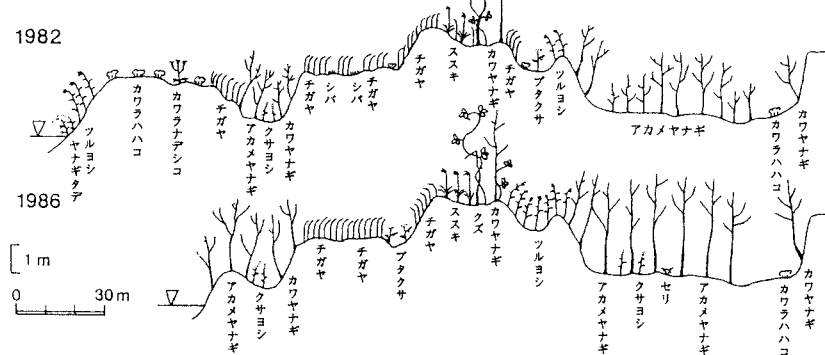


図13 図12のBelt 1とBelt 2における横断模式図(石川, 1991)。

カワラサイコ群落(G), ブタクサーエノコログサ群落(H), ススキ群落(I), チガヤ群落(J), シバ群落(K)の11の群落型に区分できた。これらはA～DとE～Kの2つの大きなグループにまとめられ、前者は河道の縁辺や砂礫堆の中の河道跡など、流水面からの比高が小さいところに、後者は比高が大きいところに分布の中心がある。つまり、前のグループと後のグループは棲み分けている群落であると考えられ、つるやランナーによる侵入以外には遷移の各段階としてつながらない群落であると推定できる。

図14はこの流域の植生の構成要素として重要な、ツルヨシ、ネコヤナギ、カワラハハコ、チガヤ、アカメヤナギ、カワヤナギ、ススキ、クズ、ヨモギ、メマツヨイグサ、メドハギ、ヤナギタデの12種の立地環境を比較したものである。流水面からの比高を縦軸に、表層堆積物の平均粒径を横軸（軸の左側は細粒、右にいくほど粗粒になる）にとって、上記の12種のそれぞれの調査地における被度を丸の大ききで区別して示してある。平均粒径は深さ別に3つの層（左から順に0～2 cm, 2～10 cm, 10～30 cmの層）に分けて示した。この図から、流水面からの比高（地下水位）と堆積物の粒度組成によって、それぞれの種の立地環境が分かる。例えば、ススキ、クズ、メドハギなどは堆積物の粒径には関係なく比高が比較的大きい場所に多く、カワラハハコ、メマツヨイグサは比高が中程度で、粗い粒径の立地に多い。逆にアカメヤナギ、ツルヨシ、ヤナギタデなどは比高の小さい場所に多く、堆積物の粒径に関してはそれぞれ違った分布の幅を持っている。チガヤは比高が中程度で、細粒な堆積物の厚い場所で大きな群落を形成する傾向があり、更に堆積物の粒度が揃った（分級性の良い）場所で旺盛に生育する。

上述のように個々の植物群落の分布域の違いは、立地の流水面からの比高、それに関連した地下水位、更に堆積物の性質の相違によってよく説明できる。このように種によって生育する立地環境が違うのは、土壌の乾湿に対する適応範囲の違い、破壊作用、埋没作用など洪水による攪乱作用の違い、更に

は群落の拡大様式の違いが反映されたものであると考えられる。更に、ここに示したデータはすでに成立している群落の立地から採集した堆積物を分析したものであるが、河川に生育する植物をそれらの生活史全体を通してみた場合には、このような立地の環境条件のとらえ方のみでは不十分である。河川における植物の生育地は常に破壊生成を繰り返しているため、河川に生活する植物にとっては、新しくできた裸地に侵入するときの条件が重要になる。深さ別に見ると、堆積物の粒径が異なっていることに気がつくと思うが、それぞれの種が侵入したときの地表がどの層であったかは、植物の根茎の状態を丹念に調べてみないと分からないし、侵食や再堆積を繰り返した立地では初期条件を知ることは不可能である。それぞれの種が侵入する時に好都合な水分条件、堆積物の粒径の検討は実験的に確かめる以外にないであろう。したがって、それぞれの群落の分布や動態をより詳細に明らかにするためには、上述のような実験に加え、河川による破壊作用や埋没作用といった、植物の生育に直接関わってくる河川の環境条件に対する植物側の耐性や反応を調べておく必要がある。

表2は4年間の各植物群落の占有面積の変化を示したものである。この表を横に積算すると、左に示した群落の1982年における合計の面積が、縦に積算すると上に示した群落の1986年における合計の面積がわかる。すなわち、左に示した群落が4年間に数値の上の群落に、そこに示された数値の広さだけ遷移したことが分かる。

表2 揖斐川の砂礫堆における各植物群落の占有面積の4年間の変化(石川, 1991)。

群 落 名	群 落 名														1982年の 合計面積
	S.g.	P.j.	S.c.- S.g.	P.h.	P.I.	A.m.- A.c.	O.h.- A.in.	A.a.- S.v.	M.s.	I.c.	Z.i.	R.p.	R.j.	流失	
ネコヤナギ群落 (S.g.)	8.8	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	8.8
ツルヨシ群落 (P.I.)	0	19.3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	16.2	15.5
アカメヤナギ・カワヤナギ群落 (S.c.-S.g.)	0	0	119.8	0	1.7	0	0	0	0	0	0	0	0	5.7	127.2
ヤナギタデ群落 (P.h.)	0	0.7	0	0.8	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3.6	5.1
クズ群落 (P.I.)	0	0	0	0	13.0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	13.0
カワラハハコ・カワラヨモギ群落 (A.m.-A.c.)	2.0	15.1	0	0	23.8	233.4	0	27.9	0	29.1	0	0	0	74.2	405.5
メマツヨイグサ・カワラハハコ群落 (O.h.-A.in.)	0	0	0	0	0	0	10.0	0	0	28.6	0	0	1.4	0	40.0
ブタクサ・エノコログサ群落 (A.s.-S.v.)	0	0	0	0	0	0.9	0	1.9	0	0	0	0	0	0	2.8
ススキ群落 (M.s.)	0	0	0	0	0	0	0	0	9.9	0	0	0	0	0	9.9
チガヤ群落 (I.c.)	0	0	0	0	9.9	0	0	6.8	11.8	76.7	0	0	0	17.7	122.9
シバ群落 (Z.i.)	0	0	0	0	0	0	0	0.3	0	2.3	0.3	0	0	0	2.9
ニセアカシア群落 (R.p.)	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3.2	0	0	3.2
アルダ群落 (R.j.)	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
裸地	0	14.8	2.8	9.7	0	2.0	0	31.6	0	0	0	0	0	0	60.9
1986年の合計面積	10.8	49.9	122.6	10.5	48.4	236.3	10.0	68.5	21.7	136.7	0.3	3.2	1.4	117.4	

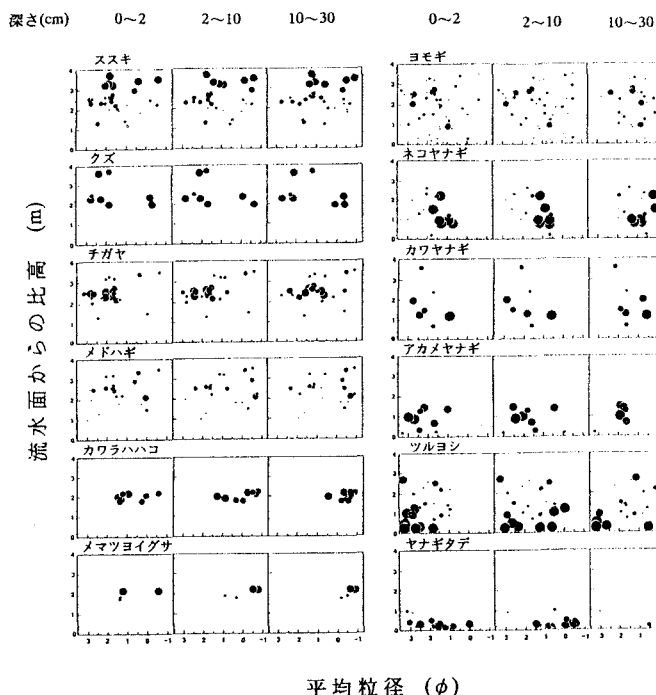


図14 流水面からの比高と表層堆積物の粒径組成からみた各種の分布行動

(2) 植物群落の動態

これらの群落の動態は、その動因の違いによって以下のように整理できる。

① 自動遷移

- ・植物体の成長に伴う競争によるもの（シバ群落からチガヤ群落、チガヤ群落からススキ群落）
- ・つるやランナーによる隣接群落への侵入（クズとツルヨシ）

これらの自動遷移は、ごく初期のものであるが、洪水による大きな攪乱がなければ、西日本ではアカメガシワ等の低木林を経て、エノキームクノキ林に遷移していく。エノキームクノキ林は、更に下流の蛇行帯の自然堤防上に成立する群落である（山中，1981）が、扇状地など砂礫流送河川の安定地にも見られ、更に立地の安定が続けばアラカシ、クスノキ、タブノキなどを構成種とする照葉樹林に遷移していく（Yamanaka, 1962）。また、東日本ではアカマツ林が成立するという報告もある（香川，1941）。

② 他動遷移

- ・中砂や細砂等の堆積によるもの（カワラハハコ・カワラヨモギ・メマツヨイグサ群落からチガヤ群落）

このような河川的环境作用による他動遷移は、河辺植生の動態をみていく場合に一つの重要なポイントになると考えられる。チガヤは地下茎によって群落を拡大するので、中砂や細砂などの細粒な物質が堆積する立地は、チガヤにとって好都合であると考えられる。図15はチガヤの地下茎の密度と堆積物の粒径組成との関係を示したものである。棒グラフはチガヤの地下茎の密度、実線は堆積物の平均粒径で、 ϕ 値が大きいほど細粒である。破線は淘汰度を示し、 ϕ 値が小さいほど分級性がよく、粒径の揃った堆積物である。チガヤの地下茎は、平均粒径が中砂から細砂で分級性が良い堆積物の立地で高くなり、そのような堆積物が厚くなるほど地下茎が深くまで達していることが分かる（西山，1988）。一方、粗砂や細礫が卓越する砂礫堆の上流側ではチガヤは分布を拡大できず、カワラハハコなどが優占する群落が維持される。

③ 変動

- ・河道の移動や流水による群落の破壊、新しい立地の形成とそこへの侵入（ツルヨシ群落、ヤナギタデ群落など）。
- ・種組成の可逆的な変化（アカメヤナギ・カワヤナギ群落、カワラハハコ・カワラヨモギ・メマツヨイグサ群落等）。

変動した群落には成立している場所が移動したものや、群落の種組成や遷移度が無方向的に変化したものがある。アカメヤナギ・カワヤナギ林は優占種は変わらないが、その林床の構成種は洪水や増水に大きく影響を受けて変動するし、砂礫堆上流側のカワラハハコやカワラヨモギが優占する群落も、砂礫の埋没作用の強度の違いによって遷移が進んだり、退行したりする。

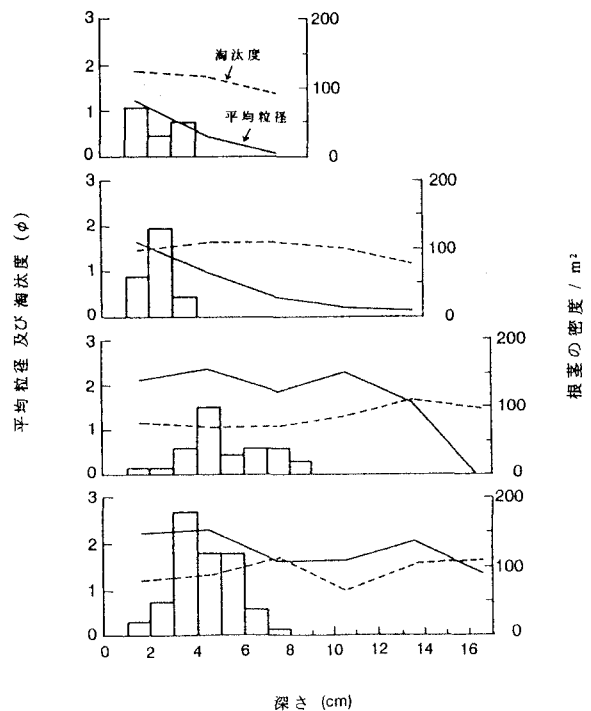


図15 チガヤの地下型の密度と表層堆積物の粒度組成との関係（西山，1988）。棒グラフはチガヤの地下茎の密度、実線と破線はそれぞれ堆積物の平均粒径と淘汰度を示す。

3) 下流域における動態

沖積平野を構成する大きな地形単位は、中流から下流にかけて、扇状地、自然堤防地帯（蛇行帯）、三角州地帯と変化する。それに伴って河辺植生も大きく変化するが、関東地方以西では自然堤防地帯で、オギ、セイタカアワダチソウ、チガヤ等の優占する群落が高水敷を広く覆い、ツルヨシは少なくなりヨシが見られるようになる。また三角州地帯ではヨシが卓越し、マコモ、ガマなどの抽水植物群落が広く成立するようになる。

ここでは、下流域の植生の優占種であるオギ、ヨシ、マコモ、更に帰化植物の中で最も目立つセイタカアワダチソウの種間関係と遷移について、江戸川河川敷における調査結果（沼田他，1957）等を例にとって説明する。

(1) 水位の違いによるすみわけ

表3は出水時と平水時の水位とオギ、ヨシ、マコモの密度及び草丈の関係を示したものである。平水時の水位より低い立地でマコモが優占し、出水時の水位より高い立地でオギが優占する。ヨシはその中間で優占し、両種と混生する場所も広い。この3種の帯状分布の形成過程を、Yamasaki & Tange(1981)が実験的に明らかにした結果を以下に述べる。

表3 江戸川河川敷における水位の変化とオギ、ヨシ、マコモの密度と草丈との関係（沼田ほか，1958）

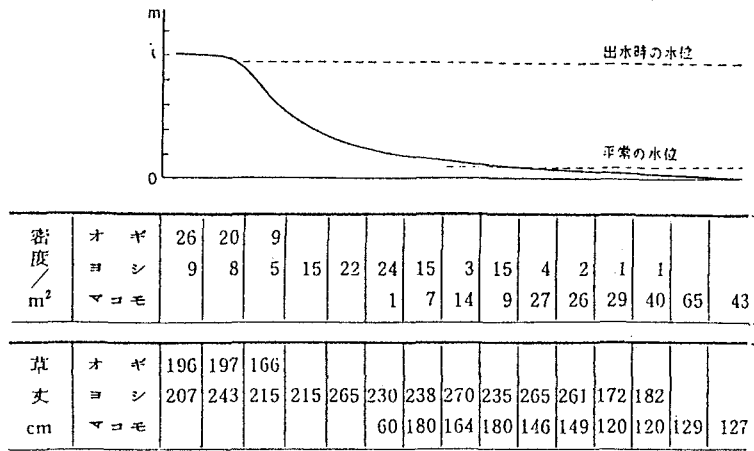


図16は3種の水位変化による密度と草丈の分布を示したものであり、水位0 cmを境に左側が乾いている状態、右側が湛水状態にある。3種とも水位の深いところから乾燥した状態まで幅広い水分条件で別々に育てた場合には、最終的にはより乾燥状態で育てたシュートの生育が良かった。マコモは湛水状態でのシュートの成長は早く頭打ちになるのに、乾燥した所では成長を続け、最終的には湛水状態の所のシュートより大きくなった。これは自然状態の個体群の分布と成長状態からは予想できない結果であった。一方オギは、湛水状態では新しいシュートの出芽はほとんどなく、成長も著しく悪かった。ヨシの成長は全体に良かった。これらの結果からだけでは3種の帯状分布を説明することはできない。

4月の終わりから7月の終わりにかけてのマコモ、ヨシ、オギの推定現存量を図17に示す。別々に育てた場合には、生育後期には3種のいずれもが、より乾燥した立地で生育が良いことが分かる。しかし、4月終わりから5月初めにかけての生育初期には、マコモは湛水状態で、オギはより乾燥状態で、ヨシはその中間で高い値を示した。つまり、3種が混生した状態を考えた場合、4月から5月の時期にそれぞれの優占する場所で混生している他の種を被圧することによって、競争に勝り、3種の帯状分布が確定していくと推定できる。

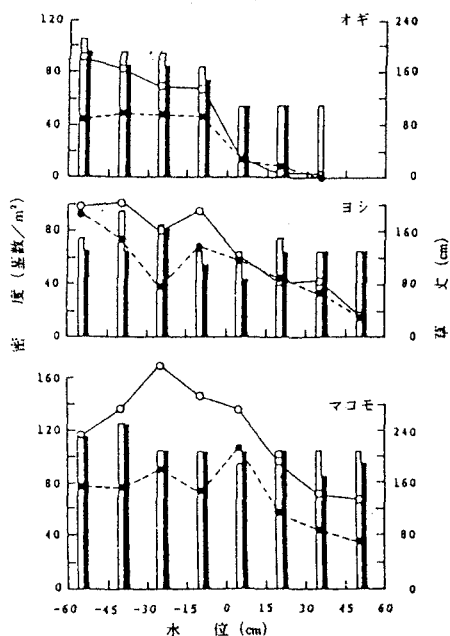


図16 マコモ、ヨシ、オギの水位の変化による密度と草丈の分布 (Yamasaki & Tange, 1981).
黒バー、1976年8月の草丈；白バー、1977年7月の草丈；
黒丸、1976年8月の密度；白丸、1977年7月の密度。

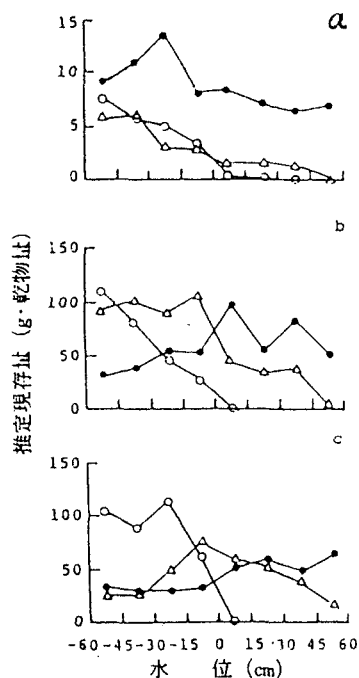


図17 マコモ、ヨシ、オギの水位の変化による推定現存量の分布 (Yamasaki & Tange, 1981).
a, 1977年7月終わり；b, 1977年4月
終わり；c, 1978年5月初め；黒丸、
マコモ；白三角、ヨシ；白丸、オギ。

(2) 地下部でのすみわけ

一方、ヨシ、オギ、セイタカアワダチソウは地下部ではかなり明瞭なすみわけが見られる。地下5 cmまではセイタカアワダチソウ、5～15 cmまではオギが優占し、ヨシの地下部は1 m以上の深さまで一様に分布している。しかも、この深さは種間関係によって変動しないことも観察されている。しかし、表4に示したように、セイタカアワダチソウとオギの地下部の現存量には特異的な関係が見られ、オギが存在すればセイタカアワダチソウの地下部の現存量は半減し、オギの量が変化しても、その値は変化しない。このように地上部は互いに排除しあう関係にあっても、地下部にすみわけ関係が成立していれば、遷移の進行速度は遅くなると考えられる。

また、ヨシはオギの混在によって密度を減少させるが、オギはヨシが侵入してきても密度を減少させることはなく、小さいシュートを多数出すようになる。またオギはヨシによって被圧されるが、その程度は小さく、むしろ水分条件の影響を強く受けるようである。ヨシはオギの密度が高くなっても草丈の高いシュートは同じ高さを保ち、低いものはオギの圧迫を受けて、丈が不揃いになっていく。このようにオギとヨシは反応の仕方は異なるものの、お互いに競合しあいながら生育しており、遷移は立地の水位の変化によって進行する。

以上のように下流域の植物群落は立地の水位によってすみわけが成立していることが多いが、群落内部に浮流物質などが堆積したり、逆に侵食されることによって立地の比高が変化する。このような河川的环境作用や人為的な攪乱作用によって遷移が進行するが、図18は淀川の下流域で観察された遷移系列の一例である(村岡他, 1993)。

表4 セイタカアワダチソウとオギの現存量（生重量 g）の密度比による変化（沼田ほか，1958）

両者の 密度比	セイタカアワダチソウ				オ ギ				合 計			
	地上部	茎	葉	地下部	地上部	茎	葉	地下部	地上部	茎	葉	地下部
	全量			全量	全量			全量	全量			全量
148 : 0	3557	2361	1093	1939	0	0	0	0	3557	2361	1093	1937
102 : 31	2681	1589	1092	922	1486	1065	421	1626	4167	2654	1513	2548
123 : 46	1857	1143	714	970	1935	1530	405	5126	3792	2673	1119	6096
68 : 66	937	519	418	1012	4257	3200	1057	4404	5194	3719	1475	5416
0 : 62	0	0	0	0	3346	2520	826	4674	3346	2520	826	4674

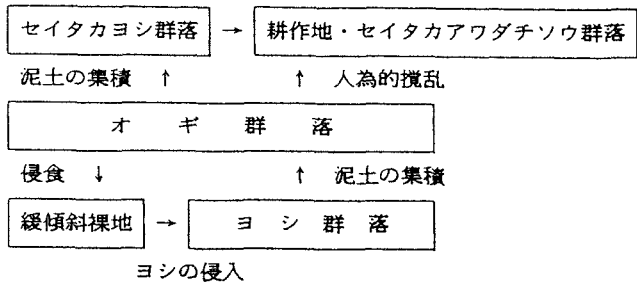


図18 淀川下流域の河辺植生の遷移系列（村岡ほか，1993）

4）人為的攪乱による遷移

（1）刈り取りによる遷移

刈り取りによる遷移の例としては、オギとセイタカアワダチソウの関係をあげることができる。オギとセイタカアワダチソウは自然堤防などの中流域から下流域にかけての高水敷に大きな群落を形成し、混生することが多い。しかし、採草の激しいところではオギはしだいに姿を消し、セイタカアワダチソウにかわる（沼田他，1957）。表5は刈り取り後の芽生えの出る率であるが、セイタカアワダチソウの芽生えは、他の種よりも多く、刈り取りを繰り返すことによってセイタカアワダチソウの優占度が高まることが分かる。

表5 刈り取りがヨシ、オギ、セイタカアワダチソウの萌芽率に及ぼす影響（沼田ほか，1958）

		刈取前密度/m ² (5月15日)	一ヶ月後の 萌芽率(%)	二ヶ月後の 萌芽率(%)			刈取前密度/m ² (6月15日)	一ヶ月後の 萌芽率(%)	二ヶ月後の 萌芽率(%)			刈取前密度/m ² (8月15日)	一ヶ月後の 萌芽率(%)	二ヶ月後の 萌芽率(%)
ヨ	シ	25	92.0	92.0	オ	ギ	28	50.0	57.1	セイタカアワダチソウ	シ	20	30.0	30.0
		82	97.6	103.7			142	90.1	92.0			14	35.1	35.1
		15	100.0	200.0			273	83.5	92.0			48	50.3	55.0

（2）過窒素化に伴う遷移

日本の平野部にはほとんど大都市が発達しており、そこを流れる河川は当然のことながらその影響を被っている。つまり都市化に伴う自然環境の悪化であり、河川には大量の生活雑排水や、工場排水が流れ込む。水質の変化に伴い、栄養塩が増加するが、高等植物にとっては窒素含有量の増加が最も大きく影響する。河床は植物にとって貧栄養な立地であり、そこに多数の種がバランスを保って生育してい

る。しかし、栄養塩が増加することによってそのバランスが崩れ、富栄養化された立地で旺盛に生育するわずかな種によって群落が単純化し、画一的で不安定なものになることが指摘されている（奥田，1978）。過窒素化に伴う植物群落の変化の例を図19に示す。また、図20に多摩川流域における好窒素性植物の占める割合を示す。上流から下流に行くに従ってその割合が増加しているのが分かる。

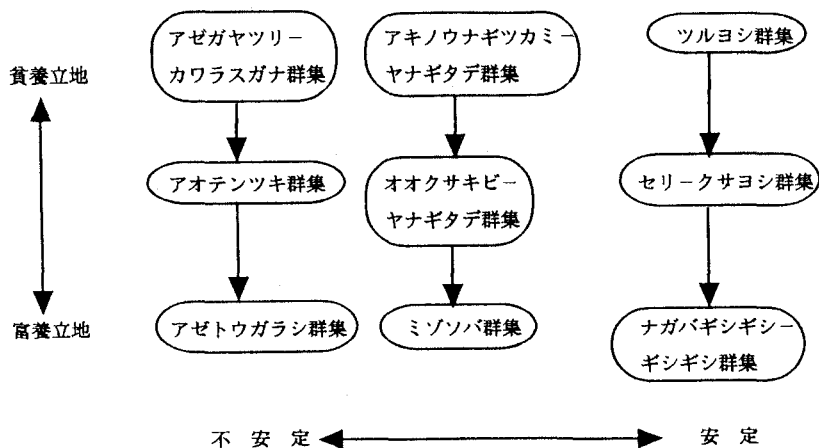


図19 過窒素化に伴う植物群落の変化の例（奥田，1978）

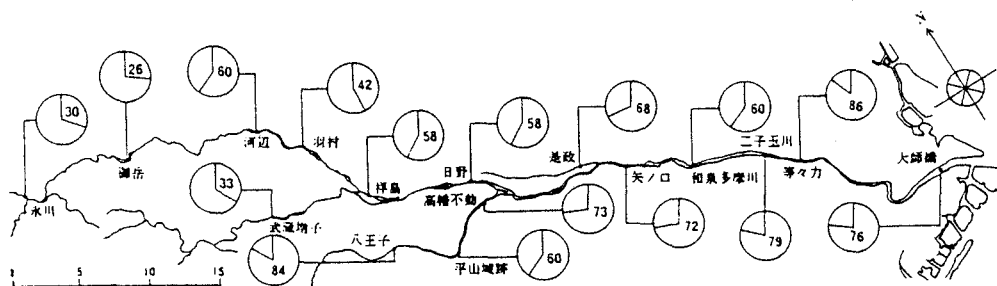


図20 多摩川流域の各地点における植物群落構成種に対する好窒素性植物の占める割合（%）（奥田，1972）

4. おわりに

以上述べてきたように、河川という環境は常に変化しており、そこに生育する植物たちはその変化に対応した生活様式を持っている。それぞれの流域の河川地形とそこに成立する植生の動態は複雑で、一般化することはかなり難しいことと思われる。しかし、河川の規模と変動パターン、さらに植生を構成する主要な群落及び個体群の維持機構が明らかになれば、その維持・管理の手法もいずれ確立されてくるものと期待される。その時に、河川本来の動きを大きく規制してしまうような河川改修をすれば、河川に本来成立すべき植生は消滅してしまい、多様な植物的自然とそれに依存している動物群集を維持することはできないであろう。治水という目的を達成しながら、河川をどこまで自由に動かしてやるのが可能なのか、学際的な英知の結集が望まれるところである。

5. 引用文献

- Gill, C.J. (1970) The flooding tolerance of woody species — A review. *Forest. Abstr.*, 31: 671-688.
- Hall, T.F. & Smith, G.E. (1955) Effect of flooding on woody plants, West Sandy Dewatering Project, Kentucky Reservoir. *J. Forest.*, 53:281-285.
- Hosner, J.F. (1960) Relative tolerance to complete inundation of fourteen bottomland tree species. *Fore. Sci.*, 6:246-251.
- 井上由扶・谷口信一 (1955) 林分構成. 石狩川源流原生 林総合調査報告書, 71-161.
- Ishikawa, S. (1983) Ecological studies on the floodplain vegetation in the Tohoku and Hokkaido Districts, Japan. *Ecol. Rev.*, 20:73-114.
- 石川慎吾 (1988) 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. *日生態会誌*, 38:73-84.
- 石川慎吾 (1991) 揖斐川の河辺植生. II. 扇状地域の砂礫堆上の植生動態. *日生態会誌*, 41:31-43.
- Ishikawa, S. (1994) Seedling growth traits of three salicaceous species under different conditions of soil and water level. *Ecol. Rev.*, 23:1-6.
- 香川 匠 (1941) 河畔樹林の群落学的研究. *生態学研究*, 7:89-107.
- 吉良龍夫 (1948) 温度指数による垂直的な気候帯のわかちかたについて. *寒地農学*, 2(2):143-173.
- Kozłowski, T.T. (1984) Response of woody plants to flooding. In "Flooding and plant growth" ed. Kozłowski, T.T. p. 129-163, Academic Press, San Diego.
- 村岡浩爾・多田博登・波田善夫 (1993) 河川水草帯における水の滞留特性の把握と適正水草帯規模の提案に関する研究. *河川美化・緑化調査研究論文集第2集*, 211-229.
- 猶原恭爾 (1945) 荒川河原植物群落の生態学的研究並びに其の治水植栽と高水敷牧場化. *資源科学研彙報*, 8:1-155.
- Niiyama, K. (1990) The role of seed dispersal and seedling traits in colonization and coexistence of *Salix* species in seasonally flooded habitat. *Ecol. Res.*, 5:317-331.
- 西山泰 (1988) 河床におけるチガヤ群落の発達について. 一特に表層堆積物との関係—高知大学理学部生物学科卒業論文.
- 沼田真・延原肇・三寺光雄 (1957) 河川の高水敷群落の構造. 「生態学体系 I. 植物生態学」 pp. 540-549. 古今書院.
- 奥田重俊 (1972) 多摩川の現状—河辺植生. *Urban Kubota*, 7:22-23.
- 奥田重俊 (1978) 関東平野における河辺植生の植物社会学的研究. *横国大環境研センター紀要*, 4: 43-112.
- 進 望・石川慎吾・岩田修二 (1996) 上高地における河畔林のモザイク構造. *森林航測*, 179:14-17
- 竹原明秀 (1984) ヤナギ類の生態. *植物と自然*, 18(1):11-15.
- van der Maarel, E. (1988) Vegetation dynamics: pattern in time and space. *Vegetatio*, 77:7-19.
- White, P.S. (1979) Pattern, process and natural disturbance in vegetation. *Bot. Rev.*, 45:229-299.
- Yamanaka, T. (1962) Warm temperate forests in Shikoku (Forest climaxes in Shikoku, Japan 1). *Res. Rep. Kochi Univ. (Nat. Sci. I)*, 11:1-8.
- Yamasaki, S. Tange, I. (1981): Growth responses of *Zizania latifolia*, *Phragmites australis* and *Miscanthus sacchariflorus* to varying inundation. *Aquat. Bot.*, 10:229-239.