



Title	河畔性ヤナギ科植物の分布、生活史と種の共存
Author(s)	新山, 馨
Citation	北海道大学. 博士(環境科学) 乙第4158号
Issue Date	1992-09-30
DOI	10.11501/3063963
Doc URL	http://hdl.handle.net/2115/49825
Type	theses (doctoral)
File Information	000000255499.pdf



[Instructions for use](#)

河畔性ヤナギ科植物の分布、生活史と種
の共存

新山 馨

1992

①

目次

河畔性ヤナギ科植物の分布，生活史と種の共存

第1章 序論	1
第2章 調査地	7
2.1 調査地としてのヤナギ科植物	7
2.2 調査地	10
2.3 1. 舟井川	10
2.4 2. 丸内川	10
2.5 3. 河津川	10
第3章 方法	11
3.1 1. 分布調査方法	11
3.2 2. 生活史調査方法	14
3.3 3. 河川の図解資料	15
第4章 結果	16
4.1 1. 分布パターン	16
4.2 2. 生活史特性	27
第5章 考察	34
5.1 1. ヤナギ科植物の分布	34
5.2 2. ヤナギ科植物の生活史特性と河川の本質的特徴	40
5.3 3. ヤナギ科植物の分布	47
5.4 4. 種の優占度は何によって決まるか	53
参考文献	55
謝辞	60
文庫	64
Table 1-22	23頁
Figure 51-34	24頁

新 山 馨

目次

第1章 序論	-----	1
1. 1. 研究の背景	-----	1
1. 2. 研究史	-----	2
1. 3. 研究の目的	-----	7
1. 4. 対象としたヤナギ科植物	-----	8
第2章 調査地	-----	10
2. 1. 石狩川	-----	10
2. 2. 札内川	-----	10
2. 3. 空知川	-----	10
第3章 方法	-----	11
3. 1. 分布の調査方法	-----	11
3. 2. 生活史特性の調査方法	-----	14
3. 3. 河川の流量変動	-----	15
第4章 結果	-----	16
4. 1. 分布パターン	-----	16
4. 2. 生活史特性	-----	27
第5章 考察	-----	34
5. 1. ヤナギ科植物の分布	-----	34
5. 2. ヤナギ科植物の生活史特性と河川の水文学的特徴	-----	46
5. 3. ヤナギ属植物の共存	-----	47
5. 4. 種の優占度は何によって決まるか	-----	53
要約	-----	55
謝辞	-----	65
文献	-----	66
Table 1-22		22枚
Figure 1-34		34枚

第1章 序論

1. 1. 研究の背景

北海道や東北地方の河川流域には、ヤナギ科植物から成る河畔林が広く分布している。特に北海道では人間による集約的な土地利用が本州ほど進んでおらず、河川に沿って比較的、手つかずのままの河畔林が残っている。このような河畔林は2種以上、多い場合には5種ないし6種のヤナギ科植物で構成されている。現在も新しい群落を更新しており、様々な齢の群落がみられる。このようにヤナギ科植物の豊富な北海道は、ヤナギ科植物の分布や生活史特性などの生態学的な研究に最適な調査地だと思われる。

しかし北海道においても、防災上やむをえないとはいえ、様々な人為的影響が進行している。各種のダムによる流量と土砂流失の安定化は、ヤナギ科植物の更新場所である河成堆積地を減らすだけでなく、遷移の進行によるヤナギ科植物から他の高木種への交代を促進する。河川改修による蛇行部のショートカット、コンクリート護岸と連続堤の建設は、ヤナギ科植物の更新場所を奪い、堤内地に河畔植生を閉じ込めることになる。このような状態ではヤナギ科植物の本来の分布パターンや個体群構造といったものが失われていく可能性が高い。したがって時期を逃さずヤナギ科植物の生態学的研究を行うべきだと考える。

近縁種の共存と、その結果としての群落の種多様性は、生態学の主要なテーマの一つである。ヤナギ科の中でもヤナギ属の種は、きわめて似かよった形態と生活史を持ちながら多くの種が河畔林の中に共出現している。したがって近

縁種の共存の研究にヤナギ科植物は適していると思われる。

ヤナギ科植物は開花期と展葉時期がずれているため、花と成葉を同時に見ることが難しく、葉の形態だけでは近縁種の同定は困難である。また種間交雑が容易なため雑種が形成されやすく、分類学者や植物同好者によって雑種がたびたび取り上げられ、必要以上にヤナギ科植物の分類の困難さが強調されてきた。そのためヤナギ科植物の生態学的研究はほとんど行われてこなかった。

1. 2. 研究史

ヤナギ科植物の研究はおもに河畔植生の研究の中であつかわれ、ヤナギ科植物を単独で研究対象としたものはまれである。古くは中野治房（1910）の利根川の河畔植生の分類の中にカワヤナギ、アカメヤナギなどを含む群落の記載がある。本格的な河畔植生の研究は猶原（1936 - 1937、1945、1951）、香川（1941）、栗田（1943）、館脇（1948）によって阿武隈川、北上川、荒川、十勝川などを対象にはじめられた。猶原は河畔植生を安定帯、中間帯、不安定帯の3つに分けた。この中でヤナギ科植物群落は安定帯の主要な群落として位置づけられた。戦後は奥田（1978）によって関東地方の河辺植生の植物社会学的集大成が行われるまでみるべき研究が少なく、この間に河川改修によって多くの河畔植生が失われたであろうことを考えると研究の断絶は残念なことである。数少ない研究例としては、館脇ら（1955）による石狩川源流調査の中でのドロノキ-オオバヤナギ林や、矢頭（1967）のケショウヤナギ林の研究がある。これらの研究はほとんどが群落の

記載と分類に主眼をおいた研究である。その後、石川（1979、1980、1982、1983）が独自の方法で、東北、北海道の主要な河川に沿った河畔植生の配列と河床勾配の関係をまとめた。ケショウヤナギ林については伊藤・春木（1985）と石川（1987）の研究がある。さらに最近では河川地形、土壌の粒径、洪水と植生動態といった環境条件の時空間的変動を考慮した研究（石川、1987、1988、1991；柳井ら、1980）が行われている。注目すべきは柳井ら（1980）の研究で、まれな大きな洪水により河道が変わり、河畔林の消滅と新生が起こることが具体的に明らかになった。

海外においても日本の場合と同様に、ヤナギ科植物の生態は河畔林研究の中で記述されてきた（Bliss & Cantlon, 1957; Fonda, 1974; Hefley, 1937; Johnson, W. B. et al., 1985; Johnson, W. C. et al., 1976; Lindsey, 1961; Nanson, 1977; Shelford, 1954; Weaver, 1960; Wilson, 1970; Wistendahl, 1958）。これらは遷移をテーマにした研究が多く、遷移の進行に伴う土壌の成熟や群落の種多様性の変化を論議したものもある。ヤナギ科植物は遷移系列の最初の侵入、定着種として位置づけられているが、ヤナギ科植物の生態や生活史そのもののに言及した研究はない。

次にヤナギ科植物の生活史の研究例について概観する。ヤナギ科の種はすべて雌雄異株性である。したがって自殖、他殖といった問題ではなく、性比や雌

雄の空間分布が繁殖システムの主要な研究課題となる。ヤナギ科植物の中でも特にヤナギ属の種で雌に偏った性比が多数報告されている (Aliende & Harper, 1989; Crawford & Balofur, 1983; Dawson & Bliss, 1989; Falinski, 1980; Takehara, 1989)。理由がはっきりしているのは、植食者が雄個体を選択的に食べる例 (Aliende & Harper, 1989; Elmqvist et al., 1988) だけである。雌が多いのは種子生産を最大にするためという理由 (Crawford & Balofur, 1983) は群淘汰になるので受け入れ難い。一方、少数ながら雄が多い種も報告されている (Takehara, 1989)。もちろん1:1の性比を示す種もある。繁殖のコストを調べた報告 (Fox & Stevens, 1991) もあるが、枝単位で繁殖と成長の関係を調べているため、明確な結論を得ていない。

ヤナギ科植物の種子生産数についてはほとんど研究がなされていない。ハコヤナギ属で胸高直径と種子生産数の関係が粗く推定されているだけである (Carvell & Korstian, 1955)。一般に莫大な数の小型風散布種子が生産されるということが知られているだけである。したがって、種子生産を開始する個体サイズや種子生産数の種間差などは不明である。

ヤナギ科植物の種子は1000粒で100mgから600mg (佐藤, 1955) ときわめて軽量である。種子は胎座の表皮細胞に由来する細毛とともに

散布され、通常は風により、まれには水に浮いて運ばれる。種子の落下速度は $10-20\text{ cm/s}$ (石川・内藤、1978) で、当然ながら重い種子は大きな落下速度を持っている。

ヤナギ科植物の種子は短寿命であることが古くから知られており (野原、1910、1913; 中島、1921; 内藤、1973; Moss、1938; Zasada & Viereck、1975; Zasada & Densmore、1977)、低温や乾燥剤などの薬剤を用いた保存以外では、数週間から1-2カ月で完全に発芽力を失ってしまう。例外的に、ツンドラに生育するわい性のヤナギ属の種は、秋に種子が散布され積雪下で翌春まで休眠することが知られている (Densmore & Zasada、1983)。このような休眠性の種を除けば、ヤナギ科植物の種子の発芽は数日で完了する (Krasny et al.、1988; Walker et al.、1986)。発芽した実生の生残や分布には水分と発芽床の土性が影響する (Dionigi et al.、1985; McBride & Strahan、1984; McLeod & McPherson、1973)。このように個々の種の生活史特性は断片的に明らかになってきたが、分布や近縁種の共存を説明できるよう、共出現するすべての種の生活史を網羅的に同じ方法で記述し比較したものはない。

いままで述べてきた生活史の諸特性は基本的にすべてのヤナギ科植物に共通で種間差は小さい。ヤナギ科植物に限らず、このように生態的に似た種、特に

同属種の共存は生態学の主要なテーマの一つである (Grubb, 1977; Harper et al., 1961; Shmida & Ellner, 1984; Werner, 1979; Werner & Platt, 1976)。動物群集における種の共存は、ニッチの分化とギルド構造により説明されてきた (Pianka, 1975, 1980, 1981; Schoener, 1974)。もちろん植物群集でもニッチの分化による種の共存の報告がある (Grace & Wetzel, 1982; Pickett & Bazzaz, 1978; Platt & Weis, 1977; Tilman, 1982, 1988; Werner & Platt, 1976)。しかし多くの植物生態学者は同属種や生態的に似た種の共存をニッチの分化で説明することに大きな困難を感じている (Rogers, 1983; Silvertown, 1983; Watson, 1981)。Mahadi et al. (1989) は植物種の共存にニッチの分化が不可欠かどうかは未決の問題であることを示唆した。

種の共存の解析方法の一つに個体群の更新や個体の新規加入の過程を重視する研究がある。Grubb (1977) は、成熟した植物個体の”生育地ニッチ (Habitat niche)” の違いよりも、実生の定着の際の”更新ニッチ (Regeneration niche)” の分化が種の共存にはより重要であると指摘した。Werner (1979) は競争による種の共存を重視し、個体間の直接の競争だけでなく、空いた場所に最初に到達してその場

所を占有する競争 ” Preemptive competition ” が存在することを強調した。ほかに攪乱や環境の異質性による共存も指摘されてきた (Connell, 1978; Levin & Paine, 1974; Levins & Culver, 1971; Whittaker & Levin, 1977)。一方、最近では全くニッチの分化を仮定しない、確率論的なモデルを用いた研究も提出されている。(Chesson & Warner, 1981; Shmida & Ellner, 1984; Yodzis, 1986)。このように、種の競争と共存を通じてどのように生物群集が集合化しているかを解析するには、多元論的な視点が必要である (Diamond & Case, 1986)。この論文ではヤナギ科植物の種の共存を上述べたような様々な視点から明らかにするつもりである。

1. 3. 研究の目的

この研究の目的は以下の3つである。

(1) ヤナギ科植物の分布と河川環境との関係を、異なった時間・空間スケールの中で明らかにする。

(2) ヤナギ科植物の分布や共存に関係する生活史特性を明らかにする。

(3) 似かよった生活史特性を持つヤナギ科植物の種の共存を、異なった時間・空間スケールの中で検討する。

ここでいう異なった時間・空間のスケールでの分布とは地理的、地域的、局所的、微地形的分布の4つである。地理的分布とは、ユーラシア大陸の東部と

樺太、朝鮮半島、日本を含む範囲でのヤナギ科植物の分布を指す。地域的分布とは一本の河川に沿ったヤナギ科植物の分布を指す。局所的とは一本の河川の扇状地帯などの特定の場所の中での分布を指す。微地形的分布とはさらにその局所的範囲の中の狭い部分での微地形の違いに対応した分布を指す。当然ながら考慮すべき時間と空間のスケールはここに述べた順に小さくなる。この論文では分布に限らず、水位変動や河川地形などの河川環境、ヤナギ科植物の生活史特性、種の共存のメカニズムも、これら4つの時間・空間スケールを意識しながら議論することにする。生態学における、このような時間・空間スケールの重要性は Wiens et al. (1986) も指摘している。

この論文では、まずヤナギ科植物の分布と生活史特性を明かにし、つぎに分布に関係する環境条件と、それに対応した個々の生活史特性の役割を考察する。最後に、これら環境条件、分布パターン、生活史特性を総合してヤナギ科植物の共存関係を考察する。

1. 4. 対象としたヤナギ科植物

日本に生育するヤナギ科は4属（ヤマナラシ属、オオバヤナギ属、ケショウヤナギ属、ヤナギ属）からなる。3つの主要な植物図鑑は、ヤナギ属以外では、ほぼ同じ種を取り上げている（木村、1989；北村、1979；大井、1978）。著者によって記載している種数や学名に少しの違いはあるが、少なくとも本研究で対象とした河畔性のヤナギ科植物については、ほぼ同じ学名が採用されている。この論文では学名と標準和名は木村（1989）に従った。本

研究の主要な対象としたヤナギ属の自生種は33種あり、河畔、丘陵から高山まで分布するが、河畔性の種が15種と多い。本研究で対象としたのは以下の4属17種の河畔性ヤナギ科植物である。

ヤマナラシ属: ドロヤナギ (*Populus maximowiczii*)

オオバヤナギ属: オオバヤナギ (*Toisusu urbaniana*)

ケシヨウヤナギ属: ケシヨウヤナギ (*Chosenia arbutifolia*)

ヤナギ属:

タチヤナギ (*Salix subfragilis*) ネコヤナギ (*S. gracilistyla*)

イヌコリヤナギ (*S. integra*) エゾノキヌヤナギ (*S. pet-susu*)

エゾヤナギ (*S. rorida*) オノエヤナギ (*S. sachalinensis*)

カワヤナギ (*S. gilgiana*) アカメヤナギ (*S. chaenomeloides*)

エゾノカワヤナギ (*S. miyabeana*) シロヤナギ (*S. jessoensis*)

ユビソヤナギ (*S. hukaoana*) コゴメヤナギ (*S. serissaefolia*)

ヨシノヤナギ (*S. yoshinoi*) ジャヤナギ (*S. eriocarpa*)

この中で北海道にふつうにみられるヤナギ属6種、エゾヤナギ、エゾノキヌヤナギ、エゾノカワヤナギ、オノエヤナギ、シロヤナギ、タチヤナギについて生活史特性や種の共存などの特に詳しい研究を行った。

第2章 調査地

2. 1. 石狩川

石狩川は大雪山系の石狩岳（1980m）に源を発し、総延長262kmをもって石狩湾にそそぐ、日本で第2位の流域面積を持つ大河川である（Fig. 1）。蛇行が激しく、1899年から1939年の間に15カ所の自然短絡が生じ（木下、1961）、1918年から1970年の間に29カ所の人工短絡工事が行われた（石狩川開発建設局、1980）。調査時点では連続堤が平野部でほぼ完成しており全くの自然河川とは言えない。したがって、ある程度の人為攪乱をへたヤナギ科植物の群落および個体群をここでは研究対象としていることになる。石狩川は河川形態からデルタ帯、蛇行帯、扇状地帯、谷帯の4つに区分できる（木下1961）。石狩川の河畔ではおもに一本の河川に沿ったヤナギ科植物の分布パターンと土壌との関係を調べた。

2. 2. 札内川

札内川は日高山脈の札内岳（1895m）に源を発し、帯広で十勝川に合流している。したがって蛇行帯とデルタ帯を欠き、札内川は扇状地帯と谷帯に二分できる。褶曲性山地である日高山脈は札内川のある東側が西側にくらべ著しく急傾斜で、現在も砂礫の供給が多い。札内川では石狩川流域に分布していないケショウヤナギを中心に、ヤナギ科植物の分布と土壌との関係を調べた。

2. 3. 空知川

空知川は石狩川の主要な支流で十勝岳に源を発し砂川市近くで石狩川に合流

する。調査した富良野付近は盆地で、周囲にくらべ河床勾配が緩やかである。そのため本来の扇状地帯の種に加え谷帯や蛇行帯のヤナギ科植物もこの付近に出現し、狭い範囲で多くの種の観察ができる。この利点を生かし、空知川の河畔ではヤナギ科植物の局所的分布、微地形的分布と生活史特性の調査を行った。

第3章 方法

3. 1. 分布の調査方法

河畔性ヤナギ科植物の地理的分布を文献によって確認し、分布パターンを整理した。大陸での分布は中井（1930）に、樺太は菅原（1975）、国内については北村・村田（1979）、大井（1978）、木村（1989）を参考にした。分布類型については堀田（1974）を参考にした。

河川地形、標高、河床勾配および河床幅とヤナギ科植物各種の分布パターンとの関係を見るため、石狩川および札内川本流沿いの河成堆積地にそれぞれ38調査区（Fig. 2）および26調査区（Fig. 3）を設置した。本論文では木下（1961）の研究にしたがい、河川形態によって石狩川流域をI—IVに区分した（Fig. 4）。Iはデルタ帯で勾配もゆるく蛇行も少ない。IIはデルタ帯と扇状地帯の中間で著しい蛇行を示し、蛇行帯と呼ばれる部分である。IIIは扇状地帯であるが、石狩川の場合は地形上、特異的な狭搾部があるためIIIはさらにIII—1：蛇行前の河道安定部分、III—2：狭搾部分、III—3：扇状地部分の3つに分けられる。IVは谷帯でいわゆる侵食河道を示す。同様に札内川は谷帯と扇状地帯に分けられる（Fig. 3）。河口から各調査区までの

距離と調査区の標高、および河床幅は Fig. 3、4 に示した。

石狩川に沿ったヤナギ科植物の分布を調べるため、土性の変化が少ないデルタ帯、中間帯の下部および谷帯では約 4 km 間隔で調査区を設置した。土性の変化の大きい中間帯上部と扇状地帯では 4 km 間隔の調査区のほかに、土性とヤナギ科植物の分布の関係を調べるため、調査区間の距離にこだわらない調査区も設置した。札内川では原則として 2 km 間隔で設置したが、土性や種組成が明らかに異なる場合には隣接した群落にも調査区を設置した。樹齢、土性および、微地形が変化しない範囲の群落からデータを得るため、方形区だけでなく帯状区も用いた。調査区に出現するすべての木本植物について、生枝下直径（生きている最下の枝の直下の幹の直径）か、樹高が高い場合は胸高直径を測定し、種ごとの基部断面積合計を求め各種の相対優占度（%）を算出した。

土壌条件と分布パターンとの関係を明らかにするため、各調査区で中央に 1 カ所、土壌断面を作成し、各層から土壌を採取した。土壌は 105° で 48 時間、乾燥後、0.053 mm および 2 mm のふるいで 3 つの分画、礫：2 mm 以上、粗砂と細砂：2 mm - 0.053 mm、および微砂と粘土：0.053 mm 以下に分け秤量した。なお土壌粒子の名称は日本農学会法にしたがった。

土壌を環境軸として種の分布パターンを定量化するため、土性の違いを資源状態の違いとしてニッチ幅およびニッチ重複度を定量化した。定量化のための土性区分は結果の項に述べる。ニッチ幅は Levins (1968) の式、

$$B_i = 1 / \sum p_{ij}^2 \quad (1)$$

$$p_{ij}^2 = N_{ij} / \sum N_{ij}$$

を用いて計算した。B_iは種iのニッチ幅、N_{ij}は資源状態j（土性j）での種iの平均相対優占度である。

ニッチ重複度はSchoener（1968）のニッチ重複指数、

$$O_{ih} = 1 - 1/2 \cdot \sum |p_{ij} - p_{hj}| \quad (2)$$

$$p_{ij} = N_{ij} / \sum N_{ij}$$

$$p_{hj} = N_{hj} / \sum N_{hj}$$

によって相対優占度をもとにニッチ重複度を計算した。O_{ih}は種iと種hの間のニッチ重複度、N_{ij}およびN_{hj}は資源状態jにおける種iおよび種hのそれぞれの平均相対優占度である。さらにこのニッチ重複度を用いてグループ・アベレージ法によるクラスター分析（Dunn & Everitt, 1982）を行い、生育地の土性が類似した種群を抽出した。

河畔の土壌は上流で粒径が大きく下流ほど小さい。しかし扇状地帯や蛇行帯では、河川地形や植被のあるなしで流速が変わり、狭い範囲に様々な土性の堆積地がモザイクにできる。このような環境の異質な場所での局所的なヤナギ科植物の分布と種の共存を明らかにするため、空知川の河畔に成熟個体、当年生実生を対象とした調査区を設置した（Fig. 5）。以下この論文で実生は当年生実生の意味で使うことにする。すでに有性繁殖を開始している成熟群落に11調査区（A1-A11）、実生群落に9調査区（S1-S9）を1980年10月に設置した。調査区のサイズは成熟群落で2m x 2mと5m x 5

m、実生群落では1 m x 1 mである。いずれの群落でも個体数の割合を相対優占度として用いた。実生方形区からは土壌サンプルを取り乾燥し、2 mmと0.25 mmのふるいで3つの分画に分け秤量した。河畔の土壌で土性は栄養塩と水分条件の良い指標となる (Johnson et al.、1976)。

さらに狭い空間、例えば水際の斜面では、土壌が均質でも種によって分布パターンが異なる。このような微地形の違いに対応した種の共存とすみわけを調べるため、空知川の2つの砂州の実生群落と、同様な石狩川の砂州の実生群落にそれぞれ2本ずつライントランセクト (So 1、So 2、Is 1、Is 2) をとり (Fig. 6)、各種の個体数と微地形を調べた。地域的分布の方法と同様に Schoener (1968) の指数を用いて、各トランセクトでの種の出現の重複度を定量化し、前述した方法でクラスター分析を行った。

3. 2. 生活史特性の調査方法

生活史特性の研究は繁殖と更新特性を中心に、ヤナギ属植物6種で行った。ヤナギ属植物は萌芽能力が高いといわれている。しかし萌芽は個体の成長の回復であり、ヤナギ林の更新には主要な現象ではない。したがって本論文では萌芽の特性は特に取り上げず、種子繁殖に重点をおいた。種子生産力の違いを比較するため、雌雄それぞれで個体当りの花序数と個体サイズ (高さとしげ下直径) を、さらに雌個体で花序当りの子房数と、子房 (さく果) 当りの胚株数を調べた。サンプル数は1種につき10個体、各個体それぞれ20花序と60さく果を数えた。種子寿命を調べるため成熟したさく果ごと種子を採取し、16

C°、湿度50%で保存した。この種子サンプルを用い、2-5日ごとに、発芽しなくなるまで発芽実験を繰り返した。直径9cmのシャーレに湿ったろ紙を3枚重ね50個の種子を播種し、これを各種ごとに毎回4シャーレで繰り返した。発芽条件は23C°、1000-2000luxで行い、発芽率は播種後5日目に求めた。健全種子は通常、1-2日で発芽を完了する。種子重量は1種につき7個体で、1000粒を選び乾燥重量を計った。

種子の散布能力を調べるため、気温25C°、相対湿度60%のファイトロンで、各種、12個の種子を2.2mの高さから落下させ、平均の落下速度を計った。同じ種子サンプルから1000粒をとり、85C°、24時間乾燥後、秤量した。開花と種子散布時期を調べるため、成熟群落の調査区A6からA8にかけて、決まった観察ルートを歩きヤナギ属植物の開花・結実を記載した。

実生の調査法の概略は3. 1. 局所的分布と微地形的分布の部分で述べた。さらに実生の成長と個体サイズを調べるため、実生調査区では根系の形態を直根から側根の著しいものまで4区分し、種ごとに記載した。さらに地下部と地上部の現存量を測定した。4本の実生トランセクトでは実生の高さを調べた。

3. 3. 河川の流量変動

水位の季節変動のパターンや洪水の頻度と強度は、それぞれの河川を特徴づけるだけでなく、ヤナギ科植物の分布や生活史に直接はたらく重要な環境条件である。この論文では流量年表（建設省河川局、1982、1983、1984）をもとに、調査した各河川の流量変動の特徴を調べた。

第4章 結果

4. 1. 分布パターン

地理的分布

河畔性の日本産ヤナギ科植物の分布と生育地をまとめてみた (Table 1)。大きく4つの種群に分けられた。第一は大陸から樺太、日本列島、朝鮮半島に広く分布する種群：タチヤナギ (*Salix subfragilis*)、ネコヤナギ (*S. gracilistyla*)、イヌコリヤナギ (*S. integra*)。第二は大陸やオホーツク沿岸または朝鮮半島にも分布するが、日本に南限がある種群：エゾノキヌヤナギ (*S. pet-susu*)、ケショウヤナギ (*C. arbutifolia*)、エゾヤナギ (*S. rorida*)、オオバヤナギ (*T. urbaniana*)、ドロヤナギ (*P. maximowiczii*)、オノエヤナギ (*S. sachalinensis*)。第三は中国中部や朝鮮半島と日本に分布し、日本国内での北限が明らかな種：カワヤナギ (*S. gilgiana*)、アカメヤナギ (*S. chaenomeloides*)。第四は日本に固有の種群：エゾノカワヤナギ (*S. miyabeana*)、シロヤナギ (*S. jessoensis*)、ユビソヤナギ (*S. hukaoana*)、コゴメヤナギ (*S. serissaefolia*)、ヨシノヤナギ (*S. yoshinoi*)、ジャヤナギ (*S. eiocarpa*)である。これらの種群の内、第二の種群は亜寒帯要素で、樺太を經由して南下した種群、第三の種群は朝鮮半島を經由して東進、北上した種群だと思われる。

地域的分布

石狩川の調査区に出現したヤナギ科植物はタチヤナギ、エゾノカワヤナギ、エゾノキヌヤナギ、オノエヤナギ、エゾヤナギ、シロヤナギ、ネコヤナギ、イ

ヌコリヤナギ、マルバノバッコヤナギ、オオバヤナギ、およびドロヤナギの3属11種であった。そのうち出現頻度の高いタチヤナギ、エゾノカワヤナギ、エゾノキヌヤナギ、オノエヤナギ、エゾヤナギ、シロヤナギ、ネコヤナギ、オオバヤナギ、およびドロヤナギの9種について調べた。イヌコリヤナギとマルバノバッコヤナギは1調査区にしか出現せず、典型的な河畔生の種ではないので除いた。ヤナギ科以外の木本植物では、ケヤマハンノキ (*Alnus hirsuta*) が9調査区に、ミヤマハンノキ (*A. maximowiczii*) が2調査区に、そしてイタヤカエデ (*Acer mono*) が4調査区に出現していた。このうち出現頻度が高く調査区32や34で優占種となっていたケヤマハンノキは、ヤナギ科植物との比較のため解析に加えた。

石狩川に沿ったヤナギ科植物の配列パターンは、大きく3つに分けることが出来た (Fig. 7)。(1) デルタ帯あるいは中間帯に分布の中心のある4種、タチヤナギ、エゾノカワヤナギ、エゾノキヌヤナギ、およびオノエヤナギ、(2) 扇状地帯に分布の中心のある3種、エゾヤナギ、シロヤナギ、およびネコヤナギ、(3) 谷帯に分布の中心のある3種、オオバヤナギ、ドロヤナギ、およびケヤマハンノキの3グループである。

デルタ帯の優占種であるタチヤナギと中間帯に優占する調査区が多いエゾノカワヤナギは扇状地帯にはほとんど出現せず、両種とも谷帯の調査区では出現していなかった。エゾノキヌヤナギとオノエヤナギは石狩川に沿って広く分布しており、特にオノエヤナギは中間帯での優占種でかつ、デルタ帯から谷帯ま

で広く分布していた。シロヤナギとネコヤナギは扇状地帯に分布が限られているのに対し、エゾヤナギは分布の中心が扇状地帯にあるものの、中間帯や谷帯にも出現していた。オオバヤナギは扇状地帯にも部分的に出現していたが、ドロヤナギは谷帯に分布が限定されていた。

全土壌サンプルの粒形組成を Fig. 8、a に示した。組成は、微砂と粘土が 100% のサンプルから礫の含量が 80% 以上のものまで多様であった。38 調査区の土壌断面を模式的に図示し、各層位土壌の土性を合わせて示したのが Fig. 9 である。各調査区の土壌は土性が調査区ごとに、かつ層ごとに異なる場合が多かった。さらに明かなグライ斑のみられる土壌や A 層の発達程度が大きく違う土壌がみられた。

デルタ帯の土壌はグライ斑の出現や、T1 や T2 という細かな土壌が特徴的であった。調査区 1、2、および 6 でみられたグライ斑は滞水しやすいデルタ帯の特徴をよく表している。特に調査区 1 では深さ 55 cm の所に地下水位があり、河川の増水の際には容易に滞水することが予想される。グライ斑のみられる 3 つの調査区のうち調査区 1 と 6 ではタチヤナギが、調査区 2 ではエゾノカワヤナギが優占していた (Table 2)。また、デルタ帯ではオノエヤナギとエゾノキヌヤナギも常に出現し、調査区 3、4、および 5 では両種あわせて約 80% の相対優占度を占めていた (Table 2)。このようにデルタ帯のヤナギ群落はタチヤナギ、エゾノカワヤナギ、エゾノキヌヤナギ、およびオノエヤナギの 4 種によって形成されていた。

中間帯の土壌はT1からT8までの様々な土性を示し、わずかな距離の間で土性は大きく変化していた。中間帯下部の土壌はデルタ帯と同様な土性を示し、細かな場合が多かった。一方、中間帯上部では砂が80%以上を占めるT5の土性を示す土壌や礫を多く含む土壌が出現しており、土性の面では扇状地帯の土壌に似かよった土壌が部分的に現れていた。中間帯ではオノエヤナギが圧倒的に優占しており、ほかにはエゾノカワヤナギとタチヤナギの優占する調査区が少数みられるだけだった。デルタ帯に出現した4種にエゾヤナギを加えた5種が中間帯のヤナギ林を形成していた。

扇状地帯の土壌は礫や砂が多いが、調査区25や28のような細かな土壌も出現していた。調査区28と29は隣あった群落に設置したが、調査区28ではオノエヤナギが優先しエゾヤナギは出現していなかった。それに対し、礫質な土壌を示す調査区29ではエゾヤナギが優占していた。また、表面まで多くの礫を含む調査区23や30では飛び地的にオオバヤナギが優占する群落となっていた。ドロヤナギを除くヤナギ科植物8種が扇状地帯に出現しており、石狩川の4つの流域区分の中で最もヤナギ科植物の出現種数が多かった。

谷帯の土壌は厚いA層を持つことが特徴的であったが、土性の面では扇状地帯と比較して大きな違いは認められなかった。なお、調査区37のようにT1やT4という細かな土壌が厚く堆積したところでは、オオバヤナギよりもオノエヤナギのほうが大きな相対優占度を示した。調査区3、16、25、および33には、堆砂により埋没したA層がみられた。これらは群落が成立しA層が

形成された後に、再び洪水によって新たな堆砂が生じたことを示している。

ヤナギ科植物の生存にとって土壌条件が最も重要なのは、発芽から実生の定着にかけての時期だと考えられる (McLeod & McPherson, 1973)。ところが前述したような埋没したA層やはっきりと土性の異なった土壌の層位は、ヤナギ科植物群落の成立後も洪水による堆砂がくりかえされたことを示している。したがって、実生の定着した層位を推定しなければならない。地表近くや埋もれた部分の幹の形態と不定根の位置から、層位の認められない調査区4、9、12、17、20、21、および23を除いて、最下層の土壌層が実生の定着した層位だと推定した。

各調査区の最下層の土性を、その調査区の土性の代表値として表示したのが Fig. 8、cである。さらにこの上にヤナギ科植物9種とケヤマハンノキの相対優占度を示したのが Fig. 10である。タチヤナギは礫質な土壌ではほとんど出現せず、微砂と粘土が合わせてほぼ100%の土壌でのみ優占していた。同じヤナギ属の中でも、エゾヤナギは明らかに礫質な土壌で優占しており、タチヤナギとエゾヤナギは土性の違いによってすみわけていた。同様に礫質な土壌にのみ出現しているシロヤナギやネコヤナギも、タチヤナギとは土性の違いによってほぼ完全にすみわけていた。一方、オノエヤナギやエゾノキヌヤナギは、礫質な土壌から微砂と粘土が合わせてほぼ100%を占める土壌まで広く分布していた。しかしオノエヤナギが様々な土性の土壌で優占種になっているのに対し、エゾノキヌヤナギはどの土壌でも50%以上の相対優占度を示す

ことがなかった。谷帯におもに分布するオオバヤナギ、ドロヤナギ、およびケヤマハンノキの3種と、扇状地帯におもに分布するエゾヤナギ、シロヤナギ、およびネコヤナギの3種の間には生育地の土壌の土性に大きな違いはなく、いずれも最下層が礫質な土壌にのみ生育していた。

本論文では資源利用の違いをニッチの違いとみなして (Colwell & Futuyama, 1971; Pianka, 1980)、ニッチの定量化を行った。まずニッチの幅をみると、大きく3つのグループに分けることができた (Table 3)。それらはニッチ幅が0.7以上で、T1からT2まで9つの土性区分 (Fig. 4, b) の全てに出現している2種、オノエヤナギとエゾノキヌヤナギ、ニッチ幅が0.33から0.46までの中間的な5種、エゾノカワヤナギ、エゾヤナギ、タチヤナギ、オオバヤナギ、およびシロヤナギ、そしてニッチ幅が0.2以下の3種、ケヤマハンノキ、ドロヤナギ、およびネコヤナギである。最もニッチ幅の広いのはオノエヤナギで、最もニッチ幅の狭いのがネコヤナギであった。

次に Schoener のニッチ重複度指数を用いニッチの重複度を定量化し (Table 4)、これらの重複度をもとにクラスター分析を行った。その結果、ヤナギ科植物9種にケヤマハンノキを合わせた10種は、3つの種群に分けることができた (Fig. 11)。種群Aは礫を含まない細かな土壌に出現する4種、タチヤナギ、エゾノキヌヤナギ、エゾノカワヤナギ、およびオノエヤナギから構成されていた。そして扇状地帯を中心に分布し、砂や礫を多く

含む土壌を好む3種、エゾヤナギ、シロヤナギ、およびネコヤナギが種群B₁を、最上流部の谷帯に分布の中心を持つ3種、オオバヤナギ、ドロヤナギ、およびケヤマハンノキが種群B₂を構成していた。

種群内および種群間の平均ニッチ重複度をみると (Table 4)、種群内の平均ニッチ重複度は種群Aが最も大きく、種群B₂が最も小さかった。種群間の平均ニッチ重複度はAとB₂の間で最も小さかった。オオバヤナギ以外の種では、最もニッチ重複度の大きい競争種はその種と同じ種群内に存在していた。エゾノキヌヤナギ、オノエヤナギ、エゾヤナギ、およびシロヤナギの4種はニッチ重複度の総計が3.3以上の値を示し、多種との重複が大きかった。一方、ネコヤナギとドロヤナギは他種との重複の総計は小さかった。

札内川の調査区に出現したヤナギ科植物は4属11種であったが、イヌコリヤナギとマルバノバッコヤナギは出現頻度、相対優占度とも小さかった。タチヤナギとエゾノカワヤナギは多くの河川の下流域に出現しているが、今回の調査ではそれぞれ1調査区にしか出現しなかった。そこで残りの4属7種、エゾノキヌヤナギ、オノエヤナギ、エゾヤナギ、ネコヤナギ、オオバヤナギ、ドロヤナギ、およびケショウヤナギの生態的特性について検討を加えることにする。ケヤマハンノキはヤナギ科植物ではないが、河畔林の重要な構成種でもあり、本調査では全26調査区のうち10調査区に出現して優占度も高いので解析に加えた。ミヤマハンノキも8調査区に出現していたが、その相対優占度の最高値は10%以下で3%を越えることはまれであったので解析に加えなかった。

川幅の狭い谷帯に分布の中心のあるドロヤナギ以外は、札内川に沿った明確な分布パターンを示す種はみられなかった (Table 5)。谷帯および十勝川との合流点付近にはケショウヤナギのまとまった群落はみられず、実生や孤立木のみが出現していた。他の部分では純群落に近いケショウヤナギ林がいたるところにみられた。踏査して確認した結果、ケショウヤナギの分布の最上流部は標高約600mの七の沢と札内川本流との合流点付近 (調査区24と25の間) であった。オオバヤナギの出現する流域の範囲はケショウヤナギと重なり、オオバヤナギ林とケショウヤナギ林が隣合う場合があった (調査区12と13や調査区17と18)。しかし上流部の谷帯でエゾマツやトドマツと混交した河畔林を形成しているのはケショウヤナギではなく、ドロヤナギとオオバヤナギであった。エゾノキヌヤナギやオノエヤナギの優占する群落は流域の特定の部分に出現するのではなく、流域全体に散在していた。エゾヤナギやネコヤナギの優占する群落はみられず、特にエゾヤナギは出現する範囲も狭く頻度も少なかった。

全土壌サンプルについての粒径分析の結果をFig. 12、aに示した。微砂と粘土が70%以上、あるいは礫が90%以上を占める土壌は存在せず、これらの中には多様な土性がみられた。ただし礫含量が20-30%の土壌は出現せず、土壌は礫をほとんど含まない砂質土壌と著しい礫質土壌に二分された。

便宜的に土性を9区分し (Fig. 12、b) 土壌断面に表したのがFig. 13である。表面まで礫が露出するようなきわて粗い土壌の調査区が多く、た

とえ表面は砂質な土壌でも下層には礫質な土壌がみられる場合が多かった。ケシヨウヤナギやオオバヤナギはこのようなきわめて礫質な土壌で優占していた。一方、オノエヤナギやエゾノキヌヤナギは、T3、T4、T5といった砂質な土壌が堆積している調査区で優占していた。このような砂質と礫質の土壌は、細かな河川地形に対応してモザイク状に分布していた。その結果として、オノエヤナギやエゾノキヌヤナギの優占群落と、ケシヨウヤナギやオオバヤナギの優占群落とがモザイク状に隣接する場合が多かった。土壌断面中に複数の堆砂層がある場合、堆砂の状況や不定根の位置からヤナギ科植物の発芽定着が行われた層位を推定し、その土性を調査区の土性の代表値とした (Fig. 12, c)。そこに各種の相対優占度を表示したのが Fig. 14 である。ケシヨウヤナギは礫含量が50%以上の土壌にしか分布しなかった。ただし、出現した場合には優占種となっていることが多かった。オオバヤナギの生育している土壌の土性はほぼケシヨウヤナギと同じであるが、砂質な土性にも出現していた。これら2種にくらべ、他のヤナギ科植物は様々な土性に出現し、特にオノエヤナギとエゾノキヌヤナギは生育地の土性が多様であった。タチヤナギとエゾノカワヤナギは全く礫を含まない一調査区にだけ出現していた。

このタチヤナギとエゾノカワヤナギを除き、土性の違いを資源状態の違いとして、ニッチ幅 (Table 6) とニッチ重複度 (Table 7) を定量化した。T3とT4の土性区分はそれぞれ1調査区にしかなかったので、2つを合わせて1つの土性区分として計算した。ニッチ幅はケヤマハンノキやケシ

ヨウヤナギ、ドロヤナギが狭く、オノエヤナギとエゾノキヌヤナギは広がった。最大のニッチ重複度はオノエヤナギとエゾノキヌヤナギの間の0.908であった。エゾヤナギはネコヤナギと、またケシヨウヤナギはオオバヤナギと、それぞれニッチ重複度が大きかった。他種とのニッチ重複度の総計はケシヨウヤナギが最も小さく、オノエヤナギ、エゾノキヌヤナギ、エゾヤナギおよびネコヤナギの4種は大きかった。ニッチ重複度をもとにしたクラスター分析の結果 (Fig. 15)、重複度0.3の水準で大きく2つの種群に分かれた。それは礫質な土性のみに出現するケシヨウヤナギおよびオオバヤナギと、他の6種である。さらにこの6種は重複度0.7の水準で3つに分けることができた。

局所的分布

局所的な分布の例として、ここでは空知川の河畔のような2-3kmの範囲でのヤナギ属植物の分布と土壌の土性との関係を述べる。成熟群落での各種の相対優占度はTable 8に示した。エゾヤナギ、エゾノキヌヤナギ、エゾノカワヤナギ、オノエヤナギ、タチヤナギの5種が出現し、優占種はオノエヤナギであった。シロヤナギは調査地付近に少数は分布していたが、A1-A11の調査区には出現しなかった。隣合った調査区でも種組成と相対優占度は大きく異なっており、一本の河川に沿った分布のような、空間的に方向性をもつ種の分布パターンはみいだせなかった。エゾノカワヤナギ、オノエヤナギ、エゾノキヌヤナギの3種はほとんどすべての調査区に共出現しているが、エゾヤナギとタチヤナギは明らかにすみわけている。実生群落でも成熟群落と同様な

分布パターンがみられた (Table 9)。エゾヤナギとタチヤナギはすみわける傾向があり、他のヤナギ属4種は共出現し、優占種はオノエヤナギであった。各調査区の土壌の粒径組成は、砂礫を60%以上含む調査区から全く含まない調査区まで、大きく異なっていた (Table 9)。各種の相対優占度と粒径組成との相関 (Table 10) をみると、エゾヤナギとエゾノキヌヤナギの優占度は小さな粒径の土壌分画の割合と負の相関があり、逆にタチヤナギは正の相関があった。さらにエゾヤナギの優占度は大きな粒径の土壌分画の割合と正の相関があった。

微地形的分布

上に述べた実生群落は比較的平坦で土壌が異なる場合であった。さらに狭い数mという空間スケールの川に面した斜面での実生の分布をみると、土壌の違いではなく微地形に対応したヤナギ科植物の分布が観察できた (Fig. 16、17)。エゾヤナギとエゾノキヌヤナギは明らかに相対的に水面から高い、水位が低下してすぐに出現した土壌面に分布し、さらに水位が低下してから種子散布するエゾノカワヤナギ、オノエヤナギ、タチヤナギ、シロヤナギは相対的に水面に近い場所まで分布していた。斜面が凸形か凹形か、近くに母樹が多いかどうかで分布パターンはやや異なるが、S01やI s2のトランセクトで明らかのように、散布の早い種、中間の種、遅い種の順で分布のピークが斜面上部から川に近い斜面下部に向かって並んでいた。ただし種子散布時期の重複する種、例えばエゾヤナギとエゾノキヌヤナギ、エゾノカワヤナギとオノエヤナ

ギ、タチヤナギとシロヤナギは実生の分布でも似たパターンを示した。このような分布パターンはクラスター分析の結果からも明かである (Fig. 18)。これは流量の季節変動パターン (Fig. 19) とヤナギ属植物の種子散布時期 (4. 2. で詳述する) から説明できる。

4. 2. 生活史特性

種子生産

ヤナギ属植物の種子生産数を推定するためには3つ要素が必要である。それは個体当りの花序数、花序当りの子房数、子房当りの胚珠数である。ヤナギ属植物は雌雄異株性の植物なので、個体当りの花序数についてはまず性差が、つぎに種間差が問題になる。個体サイズ、 $D_B^2 H$ (D_B : 生枝下直径、 H : 高さ) と花序数の関係を雌雄別にみたのが Fig. 20 と Fig. 21 である。シロヤナギの雌の場合を除いて、個体サイズと花序数の間にすべて正の相関があった (Table 11、12)。そこで得られた回帰直線が雌雄で異なるかどうかを、シロヤナギを除く他の5種で検定したが (Table 13)、すべて有意差がなかった。このことは個体当りの花序数では性差がないことを示している。つぎに回帰直線を種間で比較したところ (Table 14、15)、シロヤナギの雄の例をのぞいて、すべて回帰直線の傾きに種間差はなく y 切片の値でのみ有意差がみられた。エゾヤナギは y 切片の値が小さく、他の種にくらべより大きなサイズになって花序をつけはじめ、逆にタチヤナギは他の種にくらべより小さな個体から花序をつけはじめることが明らかになった。雌雄

どちらの場合も、中間的な y 切片の値を持つエゾノキヌヤナギ、オノエヤナギ、エゾノカワヤナギの3種の間には回帰直線の傾きはもちろん、 y 切片にも有意差はなかった。シロヤナギはサンプル数が少なく、雌でだけ有意な相関と回帰直線が得られたが、いずれにせよ他の種より大きなサイズで花序をつけはじめることはたしかであった。これらの回帰直線から x 切片、すなわち花序をつけはじめる最小の個体サイズ ($D_{0.2}^2 H$) が推定できる。実際に開花個体と非開花個体が混在する群落でのタチヤナギ、エゾノカワヤナギ、オノエヤナギの個体サイズと開花個体割合の関係をみたところ (Fig. 22)、前述した回帰直線から推定した最小開花個体サイズと実際の開花個体の出現とが、よく一致することが判った。これらの結果は、花序をつけはじめる個体サイズや、花序数と個体サイズの関係に雌雄差はないが、種間差はあることを強く示唆している。

花序当りの子房数をみると (Fig. 23)、最も多いエゾヤナギと最も少ないシロヤナギでは平均値で3倍以上の大きな差があった。オノエヤナギとエゾノキヌヤナギにはふつうの個体の2倍以上の多数の子房数/花序を持つ個体が種内変異として少数ながら出現した。これは倍数性を意味するのか、単なる変異なのか、いまのところ不明である。

一個の子房に含まれる胚珠の数は、全てが受精し充実種子になった場合の潜在的なさく果当りの種子数を意味する。この胚珠数/子房は種間差が大きく、最も少ないシロヤナギと最も多いタチヤナギでは8倍も違っていた (Fig. 24)。このように種子生産に関する3つの要素には種間差があるが、このま

までは個体当りの種子数をくらべることができない。そこで3要素を組み合わせ、個体サイズと個体当りの潜在的な（全ての胚珠が種子となった場合の）種子生産数との関係を推定したのがFig. 25である。これをみると、エゾヤナギとタチヤナギでは種子（花序）生産を開始する個体サイズはもちろん、大きな個体での推定される種子生産数も1桁以上異なっていた。

種子

種子数だけでなく種子の生産量を出すために種子重量を調べた（Table 16）。最も軽いタチヤナギの種は1000粒で38mg、最も重いエゾヤナギでも204mgと高等植物の中でもきわめて軽量小型の種子であった。種子重量が何によって決まるかをみるため、前述した種子生産数にかかわる3要素に種子重量をあわせ、種子生産にかかわる要素間の相関をみた（Table 17）。種子重量と子房当りの胚珠数との間に有意な負の相関が、花序をつける最小雌サイズ、最小雄サイズの間には有意な正の相関がみられたが、他の要素間に有意な相関はなかった。実際に胚珠数／子房と種子重量の関係をみると（Fig. 26）、シロヤナギの点がかけ離れる以外は、ほぼ傾き-1の直線にのり、胚珠数の増加と種子サイズの現象はトレードオフの関係になっていることが判った。シロヤナギの胚珠数は4で、対象としたヤナギ属植物の中で最も少なく、その種内変異も0に近い。したがってシロヤナギでは胚珠数がきわめて固定しており、胚珠数とは別な要因で種子重量が決まっていると考えられる。

種子散布

ヤナギ属植物の開花は4月中旬からはじまり6月下旬には終わる。種子散布は開花後、ほぼ1カ月ではじまり7月上旬に終わる(Fig. 27)。ヤナギ属植物6種はフェノロジーにより、散布の早い種、中間の種、遅い種の3つに分けられた。種子散布の早いエゾヤナギとエゾノキヌヤナギの中でも、特にエゾヤナギは開花・散布とも早く、タチヤナギとシロヤナギといった開花・散布の遅い種とは、開花・散布時期の重複がなかった。中間の種であるエゾノカワヤナギやオノエヤナギは互いに開花・散布時期が重なるだけでなく、他種との重複も大きかった。

種子トラップを用い種子散布量の季節変化を調べたところ(Fig. 28)、その年の春先の気候によって種子散布量の季節変動も異なっていた。5℃以上の日平均気温を積算した値が約150になると種子散布がはじまり、300になると散布のピークとなった。春先暖かかった1982年は5月中旬から散布量が多かった。平均すると1980年には1平米当り8900個の種子が、1981年、1982年には、それぞれ5300個、4800個の種子が散布されたことになる。この値を実生調査区の値(Table 9)とくらべると明らかに大きく、特に砂礫を多く含む調査区、S1やS2では発芽前後に高い死亡率がかかることをこれらの結果は示唆している。

散布された種子の平均の落下速度と種子重量の間には有意な正の相関があった(Fig. 29)。対象としたヤナギ属植物6種のなかで最も軽量なタチヤ

ナギの種子は10.6 cm/秒、最も重いエゾヤナギで25 cm/秒と大きな違いがあった。単純に考えると、同じ高さの母樹から一定の風速下で散布されると、タチヤナギはエゾヤナギの2.5倍の距離まで散布されることになる。他の4種は種子重量の差が小さく、落下速度の差も小さかった。

種子寿命

ヤナギ科植物の種子は寿命が短いことが知られている。ここで対象としたヤナギ属植物の種子を採取し発芽実験により確かめたところ、6種とも散布後、45日以内に発芽力を失うことがわかった(Fig. 30)。中でも種子散布の早いエゾヤナギ、エゾノキヌヤナギと、種子の最も軽いタチヤナギの種子寿命は他の種より短かった。しかし、どの種も2週間ほどは高い発芽率を持っていることや、水分さえあれば1日で発芽を完了することを考えると、この程度の種子寿命の差が実生の発芽・定着に大きな影響を与えるとは考えにくい。

実生の定着と生長

局所的分布と微地形的分布の結果では、実生の個体数で相対優占度や土性との関係のみてきた。ここでは実生のサイズを中心に、実生の定着、成長と共存について結果を述べる。実生調査区(S1-S9)の実生全体の高さの頻度分布をFig. 31に、種ごとの高さの頻度分布、個体数、現存量をTable 19、20、21に示した。9つの調査区は土性の違い(Table 9)により礫質の調査区(S1、S2)、砂質の調査区(S3、S4、S5)、シルト質の調査区(S6-S9)の3つに分けられた。礫質の調査区では全体の現

存量も少なく、高さ12cm以下の個体しかなかった。ここでの特徴は種子散布の早い種、特にエゾヤナギは個体数の割合に対し現存量が大きいことであった。砂質の調査区では、礫質の調査区より高さや現存量が大きいだけでなく、エゾノキヌヤナギやエゾノカワヤナギといったエゾヤナギについて種子散布の早い種が、個体数の割合にくらべ現存量が大きく、高さでもエゾヤナギをしのぐ個体があった。オノエヤナギ、タチヤナギ、シロヤナギはいずれも個体数の割合より現存量の割合が小さかった。シルト質の調査区ではエゾヤナギは個体数が少ないだけでなく、高さでも他の種に劣り、代わってエゾノカワヤナギ、オノエヤナギ、タチヤナギが最上層を占めていた。特にタチヤナギはヤナギ属植物5種中で最も種子が小さく、散布時期が遅いにもかかわらず、現存量の最も大きいS6で飛び抜けて大きな個体があり、個体数の割合に対し現存量が大きかった。これらの結果は、土壌の違いが種組成や個体数での優占種を左右するだけでなく、最終的に達成される実生の個体サイズにも大きな影響があり、相対的に大きな個体になり優占できる種は土壌により異なることを示している。

繁殖への投資を考えなくてもよい実生では、成長の最適化は地上部と地下部への物質の分配により決まる(Iwasa & Roughgarden, 1984)と考えてよい。そこでヤナギ属植物の根系の形態(Fig. 32)と地下部の割合を調べた(Table 21)。エゾヤナギは著しい直根性を示し、地下部の割合が他の種より大きかった。一方、タチヤナギは側根の発達が著しくエゾヤナギとは全く対照的であった。これに対しエゾノカワヤナギやオ

ノエヤナギは根系の形態の可塑性が高く、土性によって直根性の1型の優占から側根の著しい4型の優占まで変化した。直根性と地下部の割合から他の4種はエゾヤナギとタチヤナギを両端として配列できる。直根性の著しい順にエゾヤナギ>シロヤナギ>エゾノキヌヤナギ>エゾノカワヤナギ>オノエヤナギ>タチヤナギ、であった。これらの結果は、根系の形態においてもエゾヤナギやタチヤナギのように特殊化する方向と、オノエヤナギのように両者の中間的な形態を持ち、そのうえ可塑性も高いという特殊化しない方向とがあることを示している。

微地形的分布では、土壤が同じでも種子散布時期の違いにより、種ごとの空間的な分布パターンの違いがみられた (Fig. 16、17)。さらに個体サイズをみると (Fig. 33)、散布の早いエゾヤナギやエゾノキヌヤナギは平均の高さが他種より高く、逆にタチヤナギとシロヤナギでは明らかに平均の高さが低く、かつ低い個体ほど個体数の多い逆J字形の頻度分布を示すことが多かった。もちろん散布時期だけでなく土壤が実生の成長に大きく影響するため、S0 1のように全体がシルト質の土壤の場合はタチヤナギも大きなサイズまで成長していた。散布の遅い種ほど成長が劣り、サイズ分布の逆J字化が進む現象は、I s 2に典型的にみられた。

第5章 考察

5. 1. ヤナギ科植物の分布

地理的分布

河畔性ヤナギ科植物は地理的分布から4つの種群に分けられた (Table 1)。第一は大陸から樺太、日本列島、朝鮮半島に広く分布する種群。第二は大陸やオホーツク沿岸、または朝鮮半島にも分布するが日本に南限がある種群。第三は中国中部や朝鮮半島と日本に分布し、日本国内での北限が明らかな種。第四は日本に固有の種群である。これらの種群の内、第二の種群は亜寒帯要素で、樺太を経由して南下した種群、一方、第三の種群は朝鮮半島を経由して東進、北上した種群だと思われる。北海道では明らかに第一と第二の種群を中心に河畔林が構成されている。ここでは特にアジア大陸東部と関係が深いケシヨウヤナギとエゾヤナギの隔離分布を中心に考察する。

ケシヨウヤナギとエゾヤナギの隔離分布の由来は、上に述べたヤナギ科植物の分布経路をもとに2通りの説明が可能である。ひとつは、両種とも樺太を経由して南下したが、後に分布域が縮小し隔離分布するようになったと考えることである。現在、広く連続分布している種は、河畔以外の裸地にも生育する種 (オノエヤナギ、ドロヤナギ、イヌコリヤナギ) や河川の下流部におもに分布する種 (タチヤナギ、カワヤナギ)、また低木の種 (イヌコリヤナギ、ネコヤナギ) や多様な土性に生育できる種 (オノエヤナギ) に多い。それに対しケシヨウヤナギやエゾヤナギは生育地の土性が限られている。つまり隔離分布する

種は、大陸との共通要素のうち明らかに亜寒帯に分布の中心を持つ種で、過去に大陸から日本列島に南下し連続分布したが、現在の気候下では日本国内における分布域が制限され、さらにその特殊化した生態的特性のために生育地が著しく限定された種であると考えられることである。もうひとつの説明は樺太を經由したケショウヤナギやエゾヤナギの分布は北海道までで、梓川流域へは朝鮮半島を経て分布したと考えることである。この考えを支持する理由のひとつは、特殊化した生態的特性を持つケショウヤナギのような種が、気候の寒冷化だけで簡単に分布を広げることが可能だったかという点である。したがって地理的に近い朝鮮半島経由の方が考えやすいし、その後の気候の温暖化でこれらの種の分布が中国地方や近畿地方から失われたと考える方が、東北や北陸地方で分布が失われたとするより無理がない。なぜなら、ケショウヤナギやエゾヤナギの分布していない東北、北陸から関東にかけての地域は、決してヤナギ科植物の生育に適さない環境ではなく、現在もオオバヤナギやドロヤナギの山地溪畔林、あるいはシロヤナギやコゴメヤナギの河畔林が分布しているからである。例えばオオバヤナギはケショウヤナギと生育地の土性が似ているだけでなく、共に水中での挿し木からの発根能力がなく（東、1964）、ケショウヤナギと属間雑種ができる（Kimura、1936）など生態的にも系統的にもよく似ている。しかしオオバヤナギはケショウヤナギと違い本州中部から北海道、樺太にかけて連続的に分布している。またシロヤナギは石狩川流域でエゾヤナギと共に扇状地帯の河畔林を形成するだけでなく、東北地方の多くの河川の扇

状地帯にもみられる。このように生態的類似種が生育できる地域にもかかわらず、ケシヨウヤナギやエゾヤナギが梓川流域以外に分布しないのは、過去の連続分布が縮小したというだけでは説明が難しい。

北海道におけるケシヨウヤナギの分布は、褶曲性の山地である日高山脈の西側の一部と東側に広がる十勝平野を中心にした地方、およびオホーツク沿岸の一部に限られている（館脇、1948；伊藤、1986）。このような分布には主な要因が3つ考えられる。第一は十勝地方やオホーツク沿岸部では降水量が少ないことである。これらの地方は年平均降水量が1000mm以下で、場所によっては800mm以下の所もあり（札幌管区气象台、1973）、日本国内でも特に降水量の少ない地方である。現在、ケシヨウヤナギはバイカル湖以東の降水量の少ない内陸部の河畔に広く分布しているが（中井、1930；伊藤・春木、1985）、この地域は更新世以後の氷期には乾燥ステップとなり、間氷期には森林が発達するという繰り返しがあったと推定されている（Frenzel、1968）。したがってケシヨウヤナギは、このような内陸性の乾燥気候と低温に適応し生き延びてきた種だと考えられる。前述したように、ケシヨウヤナギの純群落が形成されやすいのは乾燥した砂礫地に他のヤナギ科植物に先駆けて定着する能力のためである。しかし、他のヤナギ属植物も同時に侵入できる場所では、ケシヨウヤナギの実生の生長は明かに他のヤナギ属植物より劣っている。これらの理由から、ケシヨウヤナギ群落の成立には、降水量の少ないことが好都合であると思われる。第二の要因は河川形態である。

札内川ではケシヨウヤナギの生育に好適な網状河道と礫質の氾濫原が広くみられる。しかしこのような特徴は、流域の地質や河床勾配およびその変動によって決まり、多くの河川に共通する形態ではない。石狩川には札内川のような網状河道や礫質な広い氾濫原はみられないし、扇状地帯が認めにくい釧路川の例もある。札内川をはじめ日高山脈に源を発する多くの河川に礫質の氾濫原が広がっているのは、南部日高山脈では前期更新世末から中期更新世に、中部日高山脈では最終氷期ウルム第一亜氷期頃に激しい上昇運動があり、膨大な礫が生産されたためと推定されている（北海道立地下資源調査所、1979）。第三の要因は火山活動である。ドロヤナギ、バッコヤナギ、オノエヤナギ、イヌコリヤナギは火山性裸地への最初の侵入種で（Yoshioka, 1969）、火山活動によって分布が妨げられるとは考えられないが、河畔にのみ生育する種にとっては火山活動が分布の障害になるであろう。北海道は第四期に多くの火山活動が知られており、日高山脈の東側のように年代の違う段丘面が火山噴出物に埋没せず広く残っているのは稀である（日本第四期学会、1987）。

以上のように河畔性ヤナギ科植物は異なった地理的分布の型の種群から構成されており、現在の河畔ヤナギ群落の種組成は過去の気候、地形変動の中で様々な変遷をへて成立してきたと考えられる。その過程で種ごとの生態的特性の違いにより、分布の拡大時期や速度、経路も異なり、ケシヨウヤナギやエゾヤナギのような隔離分布が生じてきたと推測する。札内川流域のヤナギ科植物の組成は、ケシヨウヤナギが著しく優占することやエゾノカワヤナギ以外はすべ

て大陸や樺太との共通要素であることから明らかなように、北海道の中でも特に大陸との関係が深い。ケシヨウヤナギを含む上高地のヤナギ科植物の由来についてはさらに検討が必要である。

地域的分布

総延長262 kmにわたる石狩川沿いの河畔の土壤は、全く礫や砂を含まない土壤から80%以上が礫で占められる土壤までその土性は多様で、この多様な土性に対しヤナギ科植物各種はそれぞれ特有の分布域を示した(Fig. 10)。事実、隣合った調査区でも土性の違いがヤナギ科植物の種組成や優占種の違いを左右しているとみなせる例(調査区28と29)や、部分的に出現する礫質な土壤に飛び地的にエゾヤナギやオオバヤナギが優占している例(調査区19と23)がみられた。このように石狩川の河畔林を構成するヤナギ科植物の分布は、大きくは生育地の土壤要因により説明できるだろう。

つぎに土性以外の立地特性も考慮して、流域ごとの種組成について考察する。デルタ帯ではタチヤナギ、エゾノキヌヤナギ、エゾノカワヤナギ、およびオノエヤナギの4種により河畔林が構成されており、他の5種のヤナギ科植物とケヤマハンノキは調査区に出現しなかった。その理由は細かな土壤のみがデルタ帯に広く分布していることや、グライ斑が示す土壤の嫌気条件が考えられる。広範囲に細かな土壤のみが分布しているデルタ帯では、礫質な土壤に分布の中心のある種は侵入する足がかりとなる礫質な土壤の生育地が存在せず、その分布が制限されていると考えられる。またグライ斑が生ずるような土壤の嫌気条

件に対するヤナギ科植物の耐性には大きな種間差がある (Green, 1947; Hall & Smith, 1955; Noble, 1978; Dionigi et al., 1985)。石狩川に分布している種の間にも水中での押し木からの発根能力に差があり、タチヤナギ、エゾノキヌヤナギ、およびオノエヤナギはほぼ100%の発根率を示すのに対し、オオバヤナギは発根率が0%である (東, 1964)。このような滞水への対応能力の違いがデルタ帯における種の分布と優占度を左右している可能性が高い。タチヤナギは東北地方や関東地方の河川でも下流域の泥質な土壤に良く出現しており (奥田, 1978; 石川, 1983)、河川に沿ったヤナギ科植物の配列では最も下流に位置する種だといえる。

中間帯ではデルタ帯に出現する4種に加え、扇状地帯で優占しているエゾヤナギも部分的に出現していた。それは、T5やT6、T8といった土性を示す粗い土壤が小面積ながら出現し、そこでのエゾヤナギの定着が可能になったためと考えられる。他の4種が中間帯に出現していないのは、種ごとの土性選好性の違いはもちろんであるが、蛇行が激しいという中間帯特有の性質にも原因があるだろう。中間帯では流路の移動によって新しい堆積地の形成と既存の群落の消滅が同時に起こったと考えられる。事実、激しい蛇行の結果、1899年から1939年の間に、中間帯では15カ所の自然短絡が生じたことが知られている (木下, 1961)。さらにデルタ帯の一部を含めると、1918年から1970年の間に29カ所の河川改修に伴う人工短絡工事が行われた (石

狩川開発建設局、1980)。このように、中間帯は流域の中でも特に不安定だということができる。したがって、種子散布時期や種子生産数、種子生産を開始する個体サイズの違いなど、不安帯な立地に対応した生活史特性の違いが中間帯におけるヤナギ科植物の出現種数や優占種を左右している可能性が高い。

4つの流域区分中、扇状地帯で最も出現種数が多いのは、T2からT9までの多様な土性をもつ土壌が出現し、しかも異なった土性をもつ土壌がモザイク状に出現するためだと考えられる。扇状地帯の土壌は全般に粗いが、その間に調査区25や28のように周辺とは不連続に細かな土壌が出現していた。したがって細かな土壌を好むタチヤナギ、エゾノキヌヤナギ、エゾノカワヤナギ、およびオノエヤナギも扇状地帯に分布することができると推測される。さらに本来、扇状地帯に分布の中心のあるエゾヤナギ、シロヤナギ、およびネコヤナギと、きわめて礫質な土壌に部分的に出現していたオオバヤナギ、それに谷帯に近い部分に出現していたケヤマハンノキが加わり、9種という多様な種の出現になったと考えられる。

谷帯の特徴は土壌に厚いA層がみられるような、年数をへた河畔林が多いことである。谷帯では中間帯のような連続的な流路の移動が起こるのではなく、不定期な大きな洪水によって河成堆積地の新生と消滅が起こり、流路も全く新しく形成されることがある（酒谷ほか、1980；柳井ほか、1980）。したがって、安定した堆積地に成立した河畔林の一部は100年を越えて存在することも珍しくない（館脇ほか、1955）。谷帯に分布が限定されるドロヤ

ナギはこのような立地の長い安定期間に結び付いている可能性が高い。

以上のように各流域区分は単に土壤の土性の違いだけでなく、土壤の平面的なモザイク性や流路変動の周期性、立地の安定期間でも違いがあり、それぞれが4つの質的に異なった生育地としてのまとまりをもっているともみなせる。

これまで述べてきた土壤要因のほかに、ヤナギ科植物の種の分布要因として、標高差による温度条件の違いがある。しかしながら、石狩川では谷帯に出現していたドロヤナギやオオバヤナギが、札幌市を流れる豊平川の河畔には標高が低いにもかかわらず出現していること（館脇、1930）や、デルタ帯で優占していたタチヤナギが樺太や中国北部まで分布している（北村、村田、1979）ことから、地理的分布はともかく、一本の河川に沿ったヤナギ科植物の種の配列には積算気温などの温度条件はあまり重要ではないと考えられる。

ニッチ幅、および土壤の土性と種の分布との対応関係から明らかなように、ヤナギ科植物の中には様々な土性の土壤に生育し広いニッチ幅を持つ方向と、限られた土性の土壤にのみ生育し狭いニッチ幅を持つ方向とがあるように思われる。土壤の土性ニッチの広いオノエヤナギとエゾノキヌヤナギは多種との重複が大きかった。ところが礫質土壤に分布が限られるエゾヤナギとシロヤナギも多種とのニッチ重複度の総計は大きかった。この例をみる限りでは、礫質土壤への分布の限定はニッチ重複度の減少に結び付いていない。これは礫質土壤に生育する種が多いためと思われる。むしろタチヤナギのように、過湿なシルト質土壤に強く結び付いた分布の方がニッチ重複度の全体的な減少に有効であ

る。最大のニッチ重複度はオノエヤナギとエゾノキヌヤナギの間で得られた。その理由は両種が同じ節に属する近縁種で（北村、村田、1979）、形態もその生活史の特性も似かよっているためと考えられる。他のヤナギ属5種はそれぞれ違った節に属している。

土壌の土性に関するニッチ重複度やクラスター分析の結果からみて、ヤナギ科植物9種およびケヤマハンノキは土壌の土性という環境軸に沿って均質あるいはランダムに分布しているのではなく、いくつかのニッチの似かよった（土性選好性の似かよった）種群としてまとまりを持つことは明かである。石狩川の河畔林を構成するこれらの種は生育地の土壌の土性によって大きくはAとBという2群に分かれ、さらにBは流域区分に対応したB₁とB₂という2つの種群から構成されていると、ここでは結論する。

札内川河畔の土壌の特徴は、土性の違いが不連続で砂質と礫質の土壌に二分できること、礫含量が50%を越える著しい礫質土壌が多いことである。石狩川ではデルタ帯を中心に細かな土性の土壌で優占していたタチヤナギやエゾノカワヤナギが、札内川ではまれにしか出現しないのは、このような土性の違いから良く説明できる。石狩川の場合と同様に札内川でもドロヤナギやオオバヤナギは礫質の土壌に、エゾヤナギとネコヤナギは砂質の土壌を中心に礫質の土壌にも出現していた。オノエヤナギとエゾノキヌヤナギは、ほとんど全ての土性に出現していた。これらのことから札内川に沿ったヤナギ科植物の分布も土性の違いによって指標される土壌環境の違いが大きく影響すると思われる。特

にケショウヤナギは、他のヤナギ科植物以上に生育地の土性が限られ、表面にまで礫の露出するような著しく礫質の土壌にのみ出現していた。土性の違いにもとづくニッチ幅やニッチ重複度の値からも明らかなように、ケショウヤナギはヤナギ科植物の中で最もニッチ幅が狭く、多種との重複が小さい特殊化した種だと思われる。

もう一つのケショウヤナギの特徴は、他のヤナギ科植物にくらべ、優占度の高い群落を形成していることである。これはIshikawa (1987) が指摘しているように、他のヤナギ科植物がすぐに侵入できない乾燥した砂礫地にいち早く発芽、定着できる特性をケショウヤナギが持っているためだと思われる。他のヤナギ科植物にくらべ直根性が著しいことが指摘されており(中井、1930; Sugaya, 1961)、これは乾燥しやすい礫質地での定着に有利な生態的特性の一つである。このようにケショウヤナギは生態的に特徴のある種であるが、他のヤナギ科植物の中ではオオバヤナギと生育地の土性が最も似ていた。ただし、オオバヤナギはドロヤナギと共に氾濫源の狭い谷帯に発達した河畔林を形成しているが、ケショウヤナギ群落は礫質の土壌が分布するにもかかわらず谷帯にはみられなかった。このことから谷地形の河畔では日射量が少ないことなど土壌以外の環境条件がケショウヤナギの分布を制限している可能性が考えられる。

札内川流域に生育するヤナギ科植物は、生育地の土壌の土性によりヤナギ属の4種：エゾノキヌヤナギ、オノエヤナギ、エゾヤナギおよびネコヤナギと、

他属の3種：ケショウヤナギ、オオバヤナギおよびドロヤナギに大別できる。

ただし石狩川でみられた谷帯、扇状地对等の大きな流域区分に対応したすみわけだけでなく、同じ流域区分の中での細かな河川地形に対応した土性の違いが、札内川の場合のヤナギ属とそれ以外のヤナギ科植物、特にケショウヤナギとのモザイク状の分布を引き起こす大きな要因であるといえるだろう。

局所的分布

局所的分布においても、地域的分布と同様に土壌の違いがヤナギ科植物の分布に最も重要と考えられる。石狩川の扇状地帯に出現するヤナギ科植物の種数が多いのは土壌の多様性により説明できるし、空知川の実生群落の種組成の違いも土性に代表される土壌の違いでよく説明できた。札内川でみられたようなケショウヤナギ群落とヤナギ属の群落が隣合っている現象も、両群落の土壌の土性の違いで説明がつく。このようにヤナギ科植物の分布に大きな影響を持つ土性（土壌の粒径組成）は、洪水の際の流速により決まる。当然、流速の遅いところほど細かな粒径の土壌が堆積し、流速が大きいほど大きな粒径の多い土壌が堆積する。流速は砂州の存在など河川地形により変化するだけでなく、植生の違いや植物の密度によっても変わる。したがって河川的作用でヤナギ科植物の分布が決まるだけでなく、ヤナギ科植物群落の存在そのものが流速と堆積土壌の粒径組成を変え、次に成立するヤナギ科植物の種組成に影響を与えることになるだろう。

微地形的分布

川に面した斜面での種ごとの分布パターンの違いは、流量の季節変動パターンとヤナギ属植物の種子散布時期から説明できる。春先の融雪洪水後の水位の低下と種子散布時期が一致しており、水位低下によって新たに出現する河成堆積地に種子散布の早い種から順に、種子の散布と発芽定着が行われる。したがって種子散布の早いエゾヤナギやエゾノキヌヤナギは相対的に水面から高く遠い場所に定着し、散布の遅いタチヤナギは水面ぎりぎりまで分布することになる。種子散布時期の重複する種ほど分布の重複も当然大きくなる。このような微地形に対応した空間的すみわけは重複が大きく不完全ではあるが、土壤の違いを全く必要としない点で重要な分布要因だと思われる。

分布論のまとめ

ここまで4つの時間・空間のスケールで、ヤナギ科植物の分布と分布を決める要因について考察してきたが、結局、ヤナギ科植物の分布パターンをまとめると地理的分布類型、土壤的分布類型、微地形的分布類型の3つになる。土壤的分布類型を河川に沿って展開したのが、いままで述べてきた地域的分布であり、土壤のモザイク性として狭い範囲に土壤的分布類型を展開したのが局所的分布ということになる。例えばオノエヤナギとエゾノキヌヤナギは、土壤的分布類型としてみれば、きわめて似かよっているが、地理的分布、微地形的分布は異なっている。同様に微地形的分布型（種子散布型といってもよい）が一致しているタチヤナギとシロヤナギは、地理的分布、土壤的分布が全く異なっ

いる。このようにヤナギ科植物の分布は4つの時間・空間スケールの中で記述でき、分布の要因からは3つの分布類型にまとめることができる。そして3つの分布類型は相互に独立しているところでは結論する。

5. 2. ヤナギ科植物の生活史特性と河川の水文学的特性

これまで述べてきたように、河畔のヤナギ科植物群落はヤナギ科植物だけで構成されることが多く、ヤナギ科植物の実生群落も調査地のいたるところにみられた。このようにヤナギ科植物の純群落がうまく更新できるのは、河川環境に適応した生活史特性のセットを、河畔性ヤナギ科植物の全ての種が基本的には持っているからだといえる。小型の風散布種子を多産する、河成堆積地に他の樹種、草本に先駆けて種子を散布をする、種子休眠がなく種子は短命である、初期成長が早い、耐陰性がない、滞水や堆砂に抵抗性がある、小さな個体サイズから繁殖を開始する、といった特性は程度の差はあれヤナギ科植物に共通のものである。特に春先の水位低下時期に他の植物に先駆けて種子を散布することは、北海道でのヤナギ属植物群落の更新に最も重要な特性だと思われる。なぜなら流量の季節変動パターンは地理的変異が大きく (Fig. 34)、融雪洪水とその後の水位の低下、そして比較的安定した夏場の少ない流量は、北海道、東北の河川に特有のパターンだからである。西日本の多くの河川ではヤナギ属植物の種子散布後に、梅雨や台風による大きな洪水がある。そのため春先の種子散布は必ずしも実生の定着には役だっていない。北海道の場合、水位の低下直後は土壌も十分湿っていて、ヤナギ属植物の発芽・定着に適している。

ヤナギ属植物の実生が水際の湿った土壤に集中して分布する例はすでに報告がある (McLeod & McPherson, 1973; Noble, 1979; Krasny et al., 1988)。微細なヤナギ科植物の種子の冠毛は風散布に直接役立つだけでなく、このような湿った土壤表面への付着に役立つ。その結果として水位線に沿った実生の帯状の分布がみられたのである (Fig. 16)。このようなヤナギ属植物の春先に集中した種子散布が維持されるのは、より早い種子散布は融雪洪水と低温のため定着に不利なこと、逆にもっと遅い種子散布では先に定着した実生との競争で不利になってしまうという、両方向からの制限があるためと考えられる。

このような環境条件による生活史特性の制限だけでなく、個々の生活史特性間の関係に起因する制限もある。ヤナギ属植物のさく果のサイズは種間差が小さい。したがって一個のさく果にはいる種子数 (胚珠数) が多い種では、さく果という限られた空間に詰め込まれる種子サイズが当然小さくなる。このように胚珠数と種子サイズ (種子重量) の間にはトレードオフの関係がある。

5. 3. ヤナギ属植物の共存

共存を議論すべき時間、空間のスケールはこれまでの研究で必ずしも明確ではなかった (Begon et al., 1990; Grubb, 1977; Werner, 1979; Werner & Platt, 1976)。したがって、これまで述べてきたような4つの時間・空間のスケールごとにヤナギ科植物の共存を議論することは原理的には可能である。しかし共存とは競争的

排除が生じないことであるなら、競争の起こる、あるいは検出できる時間・空間のスケールは自ずと決ってくる。地理的スケールでは種間の競争を捉えるには時間・空間スケールが大きすぎ、逆に微地形スケールでは複数の種の繁殖と生長をみるには空間が狭すぎる。ここでは地域的スケールと局所的スケールを中心にヤナギ科植物の共存を議論することにする。

地域的スケール、すなわち一本の河川に沿った河畔全域でのヤナギ科植物の共存は、まず種群のすみわけで説明できる。石狩川での土性の違いによるニッチ重複度からクラスター分析で得た3つの種群は、蛇行帯・デルタ帯、扇状地帯、谷帯に、それぞれ分布の中心があった。つまり分布する土壌の違いが空間的な種群のすみわけとなり、結果として複数の種群が一本の河川に沿った河畔で共存できることになる。札幌川においても同様な3つの種群が認められる。このような生態的地位の似た種群は”ギルド”(Pianka, 1980; Platt & Weis, 1977)と呼ばれてきた。

それでは1つの種群を構成する複数の種は、なぜ同じ生育地で共存できるのか。3つの種群に共通する説明は、良く似た種(競争力に差がない種)は互いに相手の種を排除できない、または競争的排除に長い時間がかかるということである(Agren & Fagerstrom, 1984; Hubbell & Foster, 1986; Shmida & Ellner, 1984)。同じ資源や生育地を利用する種が共存するためには、競争力が違いすぎてはいけないという概念は、”limiting dissimilarity”(

Agren & Fagerstrom, 1984) と呼ばれている。これは資源利用パターンが似ていると共存できないという概念、"limiting similarity" (MacArthur & Levin, 1967) とは対照的である。例えば種群Aのオノエヤナギとエゾノキヌヤナギは分類学的にも近縁で形態も良く似ているだけでなく、石狩川、札内川でも出現する土壌が良く似ていた。両種の間には種子生産数、種子散布時期、直根性の程度にやや差はあるが、この程度の差で競争的な排除がすぐに生ずるとは考えにくい。ただし、これらの生活史上の差異は、オノエヤナギが河川全体ではエゾノキヌヤナギより優占している理由となるだろう。エゾノカワヤナギはオノエヤナギやエゾノキヌヤナギより出現する範囲が狭く、優占している調査区もまれであったが、エゾノカワヤナギはタチヤナギほど過湿な土壌に依存しているわけではなく、オノエヤナギ、エゾノキヌヤナギとしばしば共出現している。エゾノカワヤナギの種子散布時期、直根性はオノエヤナギときわめて似ており、やはり短期間に競争的に排除されるとは考えにくい。タチヤナギはこれら3種にくらべると明らかに過湿な土壌に依存しており生態的地位の特殊化した種と考えられる。まとめると、デルタ帯と蛇行帯に分布の中心を持つ種群Aの4種では6通りの2種間の組合せができる。このうち3つの組合せは2種がよく似ているために共存でき、残りのタチヤナギを含む3つの組合せは生態的地位の分化によって共存していると説明できる。

扇状地帯を中心に分布する種群B₁の共存は生活形の違いによって説明できる

だろう。3種とも出現する土壤に大きな違いはないが、ネコヤナギは高さ5 m未満の低木、エゾヤナギは高さ15 mに達する高木、シロヤナギはエゾヤナギよりさらに大径木になる種である。したがって実生の定着が同時に起こっても、ネコヤナギはしだいに林縁や水際に生き残ることになり、次にエゾヤナギとシロヤナギの混在する群落に、最終的にはシロヤナギの優占する群落になると予想される。現実には、人為的な影響でシロヤナギの優占する群落は断片的にしか残っていない。

谷帯で優占するドロヤナギとオオバヤナギの共存はやはり生態的によく似ているからとしか説明できない。両種はヤナギ属植物より種子散布時期が遅く、ドロヤナギは7月下旬、オオバヤナギは8月下旬から散布を始める。この点で5月から6月に種子散布するヤナギ属植物との共存は難しいことが理解できる。

次に石狩川の扇状地帯や空知川の河畔でみられたような局所的分布におけるヤナギ属植物6種の共存について考察を加える。局所的分布におけるヤナギ属植物の種の共存は、まず更新過程でのニッチの分化によって説明できる。ヤナギ属植物6種の更新特性はTable 22にまとめた。更新特性には特殊化と一般化という大きく2つの分化の方向がある。両極端に特殊化したエゾヤナギとタチヤナギのすみわけは、2種の対照的な更新特性によって説明できる。すなわちエゾヤナギは種子散布時期が早く、大きな種子を他種にくらべ少数生産し、直根を発達させ、礫質な土壤で優占するといった特性を持つのに対し、タチヤナギは全てに反対の特性を持っている。礫質な土壤は乾燥しやすいだけ

でなく、表面に礫が露出している場合も多い。したがって実際の面積にくらべ、ヤナギ属植物の実生が定着できる部分の面積、いわゆる” Safe-site ” (Harper, 1977) が少ない。したがってエゾヤナギのように相対的に大きな種子を他種より早い時期に散布し、直根を伸ばすという更新の特性は礫質地への侵入にきわめて適している。このような、先に空き地を占有する競争は” Preemptive competition ” (Werner, 1979) と呼ばれる。一方、湿った微砂や粘土のみからなる土壤は、表面がすべてヤナギ属植物の” Safe-site ” といえる。事実、礫質な土壤に成立した実生群落よりも、このような細かな土性の土壤に成立した実生群落の方が個体密度が高かった (Table 9)。このような場所では礫質な土壤でみられた” Preemptive competition ” よりも発芽後の成長過程での競争が重要になる。このような水分と栄養塩の豊富な場所での相対成長率が高ければ、タチヤナギのように種子が小さく、散布時期の遅い種でも優占できる。実際、方形区全体の現存量が9つの実生方形区のなかで最も大きい方形区、S6での、最大サイズの個体はタチヤナギだった (Table 20)。これらの結果は、土壤によりヤナギ属の実生の種間競争に質的な違いがあり、礫質な土壤では” Preemptive competition ” の結果としてエゾヤナギが、細かな土性の土壤では” Interactive competition ” の結果としてタチヤナギが相対的に大きな個体になりやすいことを示している。このようにエゾヤナギとタチヤナギはそれぞれ礫

質土壌と細かな土壌に特殊化しすみわけることによって、局所的な範囲全体としては共存していることになる。もちろん、このような共存には土壌の異質性が不可欠である。

このように相対的に特殊化した更新特性を持つ種は全体としては優占せず、空知川の調査区ではオノエヤナギやエゾノカワヤナギのようなエゾヤナギとタチヤナギの中間的な更新特性を持った種が優占していた。両種は種子散布時期、直根性、種子の大きさが似ており、競争的排除が簡単に起こるとは考えにくい。このような生態的によく似た種の共存は確率論的なあつかいをする必要がある。すでに”パッチモデル”(Yodzis, 1986)、“ロッタリーモデル”(Warner & Chesson, 1985)などの確率論的に種の共存をあつかうモデルが提出されている。いままで述べてきた更新過程での生態的分化は”更新ニッチ”(Grubb, 1977)と呼ばれている。これに対し資源分割としてのニッチの分化は”生育地ニッチ”(Grubb, 1977)として区別されている。土性を資源軸としたヤナギ科植物のニッチ幅とニッチ重複度は”生育地ニッチ”の分化を述べたことになる。しかし生育地ニッチの違いもたらしているのは、結局、実生が定着できるかどうかという更新の過程での違いだとすれば、生育地ニッチの分化は更新ニッチの違いが資源軸に沿った空間的なすみわけとして捉えられたに過ぎないことになる。

第2の共存の説明は攪乱の重要性である(Connell, 1978)。しかし攪乱そのものがヤナギ科植物の共存を保証しているとは考えにくい。ヤナギ

科植物にとっての攪乱は河川の洪水による侵食や堆砂が主要なものである。侵食によるヤナギ科植物群落の破壊は種選択的ではなく、河畔性ヤナギ科植物が更新のために新たな河成堆積地を必要とする点はすべての種に共通である。このような意味で、洪水による攪乱は他の樹種の定着を妨げ、ヤナギ科植物群落の更新を保証するが、ヤナギ科植物の共存そのものを説明はできない。

5. 4. 種の優占度は何によって決まるか

ヤナギ属植物の共存がこれまで述べてきた様々な要因で説明できたとしても、種ごとの優占度の違いが何により決まるのかは不明のままである。個体数の少ない種は当然ながら偶然による絶滅の危険性が高まる。したがって種の多様性の維持の面からも、優占度を決める要因は重要である。相対優占度からみると空知川の河畔に生育しているヤナギ属植物6種は、優占種（オノエヤナギ）、普通種（エゾヤナギ、エゾノキヌヤナギ、エゾノカワヤナギ、タチヤナギ）、少数種（シロヤナギ）の3つに分けられる。McNaughton & Wolf (1970) は種ごとの相対優占度と生態的地位の特殊化について議論し、全ての範囲の環境に対応するか、広く分布する特定の環境に特殊化するかこの2つの優占の理由があると述べた。彼らは後者の例をみいだすことができた。しかし本研究の結果は、オノエヤナギの優占はむしろ前者の全ての範囲に適応する例を示唆している。中間的で長い種子散布時期、中間的種子サイズ、根系の可塑性、タチヤナギについて小さな個体サイズからの種子生産の開始など、ほとんどの生活史特性において中間、あるいは第2位の特性をオノエヤナ

ギは持っている。このような生活史特性がオノエヤナギの優占の最大の理由だと考えられる。普通種のうちエゾヤナギとタチヤナギは、何度も述べてきたように特殊化した生活史特性を持っており、それぞれ礫質と過湿なシルト質土壤で優占するが、全体としての優占種とはなっていない。エゾノキヌヤナギとエゾノカワヤナギは、優占種であるオノエヤナギとよく似た生活史の特性を持ち、これら3種は頻繁に共出現する。しかしこれら2種の種子生産数がオノエヤナギより劣るため優占できないことが考えられる。一方、少数種であるシロヤナギは同じ扇状地帯に分布するエゾヤナギより種子散布時期が遅く、礫質な土壤への定着に遅れをとることは明らかである。またシロヤナギは個体サイズが大きくなると種子生産を開始しないので、攪乱の間隔が短いと、十分な種子生産をしないまま個体群が失われる危険性がある。このような生活史の特性のため、人為的な原因で攪乱の間隔が短くなっている現在、シロヤナギが少数種となっていると考えられる。

優占度を決める重要な要因の一つである種子生産数は、胚珠数や子房数、花序数といった雌個体の特性だけで決まるのではない。雌雄異株のヤナギ科植物では、個体群の雌の割合や受粉成功率など、繁殖システム全体が種子生産数に関係している。この研究では性比や受粉などヤナギ科植物の繁殖システムの細部までは明らかにできなかった。これらの点が明らかになると、さらに種の優占度を決めている要因も明確になるであろう。

要約

第1章

河畔性ヤナギ科植物の豊富な北海道において、ヤナギ科植物の分布、生活史特性、および種の共存機構を異なった時間・空間スケールの中で調べた。空間スケールは地理的、地域的、局所的、微地形的スケールの4つである。地理的とは日本を含む東アジア、地域的とは一本の河川に沿った河畔全体、局所的とは扇状地帯などの河川の地形区分帯、微地形的とはさらに局所的範囲の中の一部である。対象とした河畔性ヤナギ科植物は以下の4属17種である。

ヤマナラシ属: ドロヤナギ (*Populus maximowiczii*)

オオバヤナギ属: オオバヤナギ (*Toisusu urbaniana*)

ケシヨウヤナギ属: ケシヨウヤナギ (*Chosenia arbutifolia*)

ヤナギ属: タチヤナギ (*Salix subfragilis*)、ネコヤナギ (*S. gracilistyla*)、イヌコリヤナギ (*S. integra*)、エゾノキヌヤナギ (*S. pet-susu*)、エゾヤナギ (*S. rorida*)、オノエヤナギ (*S. sachalinensis*)、カワヤナギ (*S. gilgiana*)、アカメヤナギ (*S. chaenomeloides*)、エゾノカワヤナギ (*S. miyabeana*)、シロヤナギ (*S. jessoensis*)、ユビソヤナギ (*S. hukaoana*)、コゴメヤナギ (*S. serissaefolia*)、ヨシノヤナギ (*S. yoshinoi*)、ジャヤナギ (*S. eriocarpa*)。

この中で北海道にふつうにみられるヤナギ属6種、エゾヤナギ、エゾノキヌヤナギ、エゾノカワヤナギ、オノエヤナギ、シロヤナギ、タチヤナギについて生活史特性や種の共存などの特に詳しい研究を行った。

第2・3章

調査地は石狩川、札内川、空知川の河畔である。地理的分布は文献を中心に整理した。地域的分布は石狩川と札内川に沿った調査区で調べた。各調査区で胸高直径の測定と土壌調査を行い、ヤナギ科植物の分布と土壌の土性との関係を調べた。局所的分布と生活史特性の調査は富良野市近郊の空知川の河畔で行った。成熟群落と当年生実生群落で、ヤナギ属植物の種組成、種子生産、種子散布から発芽定着にいたる更新過程での生活史特性を調べた。さらに空知川と石狩川で微地形に対応した分布として、水位線付近の実生の分布を調べた。

第4章

河畔性のヤナギ科植物は4つの地理的分布類型に分けられた。第一は日本海を囲んで広く分布する種群：タチヤナギ、ネコヤナギ、イヌコリヤナギ。第二は日本に南限がある種群：エゾノキヌヤナギ、ケショウヤナギ、エゾヤナギ、オオバヤナギ、ドロヤナギ、オノエヤナギ。第三は日本国内での北限が明らかな種：カワヤナギ、アカメヤナギ。第四は日本に固有の種群：エゾノカワナギ、シロヤナギ、ユビソヤナギ、コゴメヤナギ、ヨシノヤナギ、ジャヤナギである。

石狩川に沿ったヤナギ科植物の地域的分布型は、デルタ帯・中間帯に分布するタチヤナギ、エゾノカワヤナギ、エゾノキヌヤナギ、オノエヤナギ、扇状地帯に分布するエゾヤナギ、シロヤナギ、ネコヤナギ、谷帯に分布するオオバヤナギ、ドロヤナギ、ケヤマハンノキの3つに分けられた。デルタ帯の土壌はグライ斑や細かな土性、中間帯は多様な土性の土壌、扇状地帯は礫や砂が多い土

壤、谷帯は厚いA層がそれぞれ特徴的であった。タチヤナギは微砂と粘土の多い土壤で、エゾヤナギは礫質な土壤で優占し、両種は土性の違いによりすみわけていた。オノエヤナギやエゾノキヌヤナギは、礫質な土壤から細かな土性の土壤まで広く分布していた。この分布する土壤の違いをもとにニッチを定量化し、ニッチ幅の広いオノエヤナギとエゾノキヌヤナギ、ニッチ幅が狭いケヤマハンノキ、ドロヤナギ、ネコヤナギ、中間のエゾノカワヤナギ、エゾヤナギ、タチヤナギ、オオバヤナギ、シロヤナギの3つのグループに分けることができた。最もニッチ幅の広いのはオノエヤナギ、最も狭いのがネコヤナギであった。

次にニッチの重複度を定量化しクラスター分析を行った。種群Aは細かな土壤に出現する4種、タチヤナギ、エゾノキヌヤナギ、エゾノカワヤナギ、オノエヤナギから構成された。扇状地帯に分布し、砂や礫を多く含む土壤を好む3種、エゾヤナギ、シロヤナギ、ネコヤナギが種群B₁を、谷帯に分布の中心を持つ3種、オオバヤナギ、ドロヤナギ、ケヤマハンノキが種群B₂を構成していた。

札内川では砂質土壤と著しい礫質土壤に分かれた。ケショウヤナギやオオバヤナギはこのきわめて礫質な土壤で、オノエヤナギやエゾノキヌヤナギは砂質な土壤で優占した。ケショウヤナギは出現した場合には優占種となることが多かった。タチヤナギとエゾノカワヤナギは全く礫を含まない一調査区にだけ出現していた。

ニッチ幅はケショウヤナギ、ドロヤナギが狭く、オノエヤナギとエゾノキヌヤナギは広がった。最大のニッチ重複度はオノエヤナギとエゾノキヌヤナギの

間の0.908であった。他種とのニッチ重複度の総計はケショウヤナギが最も小さく、オノエヤナギ、エゾノキヌヤナギ、エゾヤナギ、ネコヤナギの4種は大きかった。ニッチ重複度をもとにしたクラスター分析で、礫質な土性のみに出現するケショウヤナギ、オオバヤナギと、他の6種の2つに分かれた。

空知川の河畔にはエゾヤナギ、エゾノキヌヤナギ、エゾノカワヤナギ、オノエヤナギ、タチヤナギ、シロヤナギの6種が出現し、優占種はオノエヤナギであった。隣合った調査区でも種組成と相対優占度は大きく異なっており、一本の河川に沿った地域的分布のような、空間的に方向性をもつ種の分布パターンは局所的分布ではみいだせなかった。当年生実生群落と成熟群落で同様な分布パターンがみられ、エゾヤナギとタチヤナギはすみわける傾向があり、他のヤナギ属4種は共出現し、優占種はオノエヤナギであった。

さらに狭い空間スケール、川に面した斜面での実生調査で、土壌ではなく微地形に対応したヤナギ科植物の分布が観察できた。エゾヤナギとエゾノキヌヤナギは水面から高い、早く出現した土壌面に分布し、さらに水位が低下してから種子散布するエゾノカワヤナギ、オノエヤナギ、タチヤナギ、シロヤナギは水面に近い場所まで分布していた。

ヤナギ属植物の種子生産数を推定するため、個体当りの花序数、花序当りの子房数、子房当りの胚珠数を調べた。個体サイズと花序数の間で得られた回帰直線が種内の雌雄で異なるかを検定したが、すべて有意差がなかった。種間では回帰直線のy切片の値に有意差がみられた。エゾヤナギは他の種にくらべ大

きなサイズになって花序をつけはじめ、逆にタチヤナギは他の種より小さな個体から花序をつけることが明らかになった。これらの回帰直線から推定した最小開花個体サイズと群落中に出現する開花個体サイズとはよく一致した。これらの結果は、最小開花個体サイズや花序数と個体サイズの関係に雌雄差はないが、種間差があることを示唆した。

花序当りの子房数は、最も少ないシロヤナギの61個と最も多いエゾヤナギの228個では3倍以上、子房当りの胚珠数は、最も少ないシロヤナギの4個と最も多いタチヤナギの31個では8倍の差があった。次に平均の花序数、子房数、胚珠数を掛け、個体当りの潜在的な種子生産数を推定した。エゾヤナギとタチヤナギでは開花開始個体サイズの違いだけでなく、大きな個体当りの種子生産数もタチヤナギは1桁以上エゾヤナギより多いことが推測された。

最も軽いタチヤナギの種は1000粒で38mg、最も重いエゾヤナギでも204mgと高等植物の中でもきわめて軽量小型の種子であった。種子生産数にかかわる3要素に種子重量も含め、要素間の相関をみた。花序をつける最小雌サイズと最小雄サイズの間には有意な正の相関が、種子重量と子房当りの胚珠数との間に有意な負の相関がみられた。

ヤナギ属植物6種は散布の早い、中間、遅い種の3つに分けられた。エゾヤナギとエゾノキヌヤナギは開花・散布とも早く、遅い種のタチヤナギ、シロヤナギとは重複が少なかった。中間種であるエゾノカワヤナギやオノエヤナギは互いに開花・散布時期が重なるだけでなく、他種との重複も大きかった。

種子散布は、5℃以上の日平均気温を積算した値が約150で種子散布がはじまり、300で散布のピークとなった。平均で1980年に1平米当り8900個の種子が、1981年、1982年には、それぞれ5300個、4800個の種子が散布された。これを実生の密度とくらべるとはるかに多く、礫質の調査区で発芽前後に高い死亡率がかかることが推測できた。

種子の平均の落下速度と重量の間に有意な正の相関があった。最も軽量なタチヤナギの種子落下速度は10.6cm/秒、最も重いエゾヤナギで25cm/秒であった。種子は散布後45日以内に発芽力を失った。中でも散布の早いエゾヤナギ、エゾノキヌヤナギと、種子の軽いタチヤナギの種子寿命は他の種より短かった。しかし散布後2週間はどの種も高い発芽率を持っていた。

9つの実生調査区は礫質、砂質、シルト質の3つに分けられた。礫質の調査区では種子散布の早いエゾヤナギが個体数の割に現存量が大きかった。砂質の調査区では、エゾヤナギの次に種子散布の早いエゾノキヌヤナギやエゾノカワヤナギが個体数の割に現存量が大きかった。シルト質の調査区ではエゾノカワヤナギ、オノエヤナギ、タチヤナギが最上層を占た。特にタチヤナギは最も種子が小さく、散布時期が遅いにもかかわらず、個体数の割に現存量が大きかった。これらの結果は、土壌の違いが種組成や優占種を左右するだけでなく、最終的に達成される実生の個体サイズに大きな影響があることを示している。

実生の直根性の著しい順はエゾヤナギ>シロヤナギ>エゾノキヌヤナギ>エゾノカワヤナギ>オノエヤナギ>タチヤナギ、であった。これらの結果は、根

系の形態においてもエゾヤナギやタチヤナギのように礫質、シルト質土壤に特殊化する方向と、オノエヤナギのように中間的な形態を持ち、そのうえ可塑性も高いという特殊化しない方向とがあることを示している。

第5章

5. 1. ヤナギ科植物の分布

ケシヨウヤナギとエゾヤナギの隔離分布は、すべて樺太経由で南下した、上高地には朝鮮半島から入ったという2通りの説明が可能であることを、ヤナギ科植物の地理的分布型と生活史特性をもとに議論した。北海道におけるケシヨウヤナギの分布要因は第一に十勝地方やオホーツク沿岸部で降水量が少ないこと、第2は河川形態、第3は火山活動が考えられる。

石狩川や札内川沿いの河畔の土壤の土性は多様で、この多様な土性に対しヤナギ科植物はそれぞれ特有の分布域を示した。石狩川と札内川に沿ったヤナギ科植物の地域的分布は、大きくはこの生育地の土壤要因により説明できるだろう。土性のほかにデルタ帯では土壤の嫌気条件、中間帯では蛇行の激しさ、扇状地帯では多様な土壤のモザイク状の出現、谷帯では厚いA層が示す立地の長い安定が分布要因となる。谷帯に分布するドロヤナギはこの立地の長い安定期間に結び付いている可能性が高い。各流域区分は土性の違いだけでなく、土壤の平面的なモザイク性や流路変動の周期性、立地の安定期間が違い、それぞれが4つの質的に異なる生育地としてのまとまりをもっているともみなせる。

ヤナギ科植物には広いニッチ幅を持つ方向と、限られた土性のみ生育し狭い

ニッチ幅を持つ方向とがあると思われる。土壌の土性に関するニッチ重複度やクラスタ分析の結果からみて、ヤナギ科植物は土壌の土性という環境軸に沿って均質あるいはランダムに分布しているのではなく、いくつかのニッチの似かよった種群としてまとまりを持つことは明かである。

札内川河畔でも土壌の違いがヤナギ科植物の分布を決める重要な要因と思われる。特にケショウヤナギは生育地の土性が限られ、表面にまで礫の露出するような著しく礫質の土壌にのみ出現していた。ニッチ幅やニッチ重複度の値からも明らかのように、ケショウヤナギはヤナギ科植物の中で最もニッチ幅が狭く、多種との重複が小さい特殊化した種だと思われる。

局所的分布でも、地域的分布と同様に土壌の違いがヤナギ科植物の分布に最も重要と考えられる。石狩川の扇状地帯でヤナギ科植物の種数が多いのは土壌の多様性により、空知川の実生群落の種組成の違いも土壌の違いによりよく説明できる。札内川でみられたようなケショウヤナギ群落とヤナギ属の群落が隣合っている現象も、両群落の土壌の土性の違いで説明がつく。

北海道では、春先の融雪洪水後の水位低下と種子散布時期が一致し、新たに出現した河成堆積地に種子散布の早い種から順に、種子の散布と発芽定着が行われる。よって種子散布の早いエゾヤナギやエゾノキヌヤナギは相対的に水面から高く遠い場所に定着し、散布の遅いタチヤナギは水面近くまで分布することになる。この微地形に対応した空間的すみわけは重複が大きく不完全ではあるが、土壌の違いを全く必要としない点で重要な分布要因だと思われる。

ヤナギ科植物の分布パターンをまとめると地理的分布類型、土壌的分布類型、微地形的分布類型の3つになる。土壌的分布類型を河川に沿って展開したのが、地域的分布で、土壌のモザイク性として狭い範囲に展開したのが局所的分布ということになる。このようにヤナギ科植物の分布は4つの時間・空間スケールの中で記述でき、分布の要因からは3つの分布類型にまとめることができる。そして3つの分布類型は相互に独立しているところでは結論する。

5. 2. ヤナギ科植物の生活史特性と河川の水文学的特徴

河畔のヤナギ科植物群落はヤナギ科植物だけで構成されることが多い。このようにヤナギ科植物の純群落がうまく更新できるのは、河川環境に適応した生活史特性のセットを、河畔性ヤナギ科植物の全ての種が基本的に持っているからだといえる。特に春先の水位低下時期に他の植物に先駆けて種子を散布することは、北海道でのヤナギ属植物群落の更新に最も重要な特性だと思われる。

5. 3. ヤナギ属植物の共存

一本の河川に沿った地域的スケールでのヤナギ科植物の共存は、まず種群のすみわけで説明できる。分布する土壌の違いが空間的な種群のすみわけとなり、結果として複数の種群が一本の河川に沿った河畔で共存できることになる。種群内での種の共存は、基本的には良く似た種（競争力に差がない種）は互いに相手の種を排除できない、または排除に長い時間がかかるということで説明される。扇状地帯に分布する種群の共存はさらに生活形の違いにより説明できる。

局所的スケールでのヤナギ属植物の種の共存は、更新過程でのニッチの分化

によりて説明できる。更新特性には特殊化と一般化の大きく2つの方向がある。エゾヤナギは種子散布時期が早く、大きな種子を少産し、直根を発達させ、礫質な土壌で優占するという特殊化した特性を持つが、タチヤナギは全てに反対の特性を持っている。オノエヤナギは両種の間での性質を持つ。この更新過程での生態的分化は”更新ニッチ”と呼ばれる。これに対し資源分割としてのニッチの分化は”生育地ニッチ”として区別される。しかし生育地ニッチの違いが、実生の定着という更新過程の結果なら、生育地ニッチは、更新ニッチの違いが空間的なすみわけとして捉えられたに過ぎないことになる。

第2の共存の説明は攪乱である。しかし洪水によるヤナギ科植物群落の破壊は種選択的ではなく、どの種も更新には新たな河成堆積地を必要とする。洪水による攪乱は他の樹種の定着を妨げ、ヤナギ科植物群落の更新を保証するが、ヤナギ科植物の共存そのものを説明できない。

5. 4. 種の優占度は何によって決まるか

種の共存が説明できても、種ごとの優占度が何で決まるかは不明である。少数種は偶然による絶滅の危険性が高まる。種の多様性の面からも優占度を決める要因は重要である。空知川の河畔に生育しているヤナギ属植物6種は、優占種（オノエヤナギ）、普通種（エゾヤナギ、エゾノキヌヤナギ、エゾノカワヤナギ、タチヤナギ）、少数種（シロヤナギ）の3つに分けられる。この優占度の違いは種の生活史特性の特殊化の程度によって説明できることを議論した。

謝 辞

この研究を行うにあたり、終始、御指導をいただいた北海道大学大学院環境科学研究科、伊藤浩司教授に謹んで感謝の意を表す。同福田弘己助教授、春木雅寛、東正剛両氏には、はげましと助言をいただいた。北海道大学農学部林学科造林学講座、五十嵐教授、ならびに北海道大学農学部農学科花卉・造園学講座、筒井教授には貴重な助言をいただいた。

野外調査に当たっては、北海道教育大学、並川寛司氏、札幌東高校教諭、矢部和夫博士に、実験では新山優子博士に協力いただいた。

北海道大学環境科学研究科生態系管理学講座の院生諸氏には批判とはげましをいただいた。

最後に、研究者としての道を歩くきっかけを与えていただいた弘前大学理学部（現神奈川大学）翠川文次郎教授ならびに同じく沢田信一教授に深く感謝する。

文献

- Agren, G.I. and Fagerstrom, T. 1984. Limiting dissimilarity in plants: randomness prevents exclusion of species with similar competitive abilities. *Oikos* 43:369-375.
- Alliende, M. C. 1989. Demographic studies of a dioecious tree. II. The distribution of leaf predation within and between trees. *J. Ecol.* 77: 1048-1058.
- Alliende, M.C. and Harper, J.L. 1989. Demographic studies of a dioecious tree. I. Colonization, sex, and age structure of a population of Salix cinerea. *J. Ecol.* 77:1029-1047.
- Begon, M., Harper, J. L. and Townsend, C. R. 1990. *Ecology: Individuals, Populations and Communities*, 2nd ed. 945pp. Blackwell Sci. Pub, Boston.
- Bliss, L. C. and Cantlon, J. E. 1957. Succession on river alluvium in northern Alaska. *Am. Midl. Nat.* 58:452-469.
- Carvell, K. L. and Korstian, C. F. 1955. Production and dissemination of yellow-poplar seed. *J. For.* 53:169-170.
- Chesson, P. L. and Warner, R. P. 1981. Environmental variability promotes coexistence in lottery competitive systems. *Am. Nat.* 117:923-943.
- Colwell, R.K. and Futuyma, D.J. 1971. On the measurement of niche breadth and overlap. *Ecology* 52:567-576.
- Connell, J. H. 1978. Diversity in tropical rain forest and coral reefs. *Science* 199:1302-1310.
- Crawford, R.M.M. and Balfour, J. 1983. Female predominant sex ratios and physiological differentiation in arctic willows. *J. Ecol.* 71:149-160.
- Dawson, T.E. and Bliss, L.C. 1989. Intraspecific variation in the water relations of Salix arctica, an arctic-alpine dwarf willow. *Oecologia* 79:322-331.
- Densemore, R. and Zasada, J.C. 1983. Seed dispersal and dormancy patterns in northern willows: ecological and evolutionary significance. *Can. J. Bot.* 3207-3216.
- Diamond, J. and Case, T.J. 1986. *Community ecology*, 665pp. Harper & Row, New York.
- Dionigi, C. P., Mendelssohn, I. A. and Sullivan, V. I. 1985. Effects of soil waterlogging on the energy status and distribution of Salix nigra

- and *S. exigua* (Salicaceae) in the Atchafalaya River basin of Louisiana. Am. J. Bot. 72:109-119.
- Dunn, G. and Everitt, B.S. 1982. An introduction to mathematical taxonomy, 152pp. Cambridge Uni. Press, Cambridge.
- Elmqvist, T., Ericson, L., Danell, K. and Salomonson, A. 1988. Latitudinal sex ratio variation in willows, *Salix* spp., and gradients in vole herbivory. Oikos 51:259-266.
- Falinski, J. B. 1980. Vegetation dynamics and sex structure of the populations of dioecious woody plants. Vegetatio 43:23-38.
- Fonda, R. W. 1974. Forest succession in relation to river terrace development in Olympic national park, Washington. Ecology 55:927-942.
- Fox, J. F. and Stevens, G. C. 1991. Costs of reproduction in a willow; experimental responses vs. natural variation. Ecology 72:1013-1023.
- Frenzel, B. 1968. The pleistocene vegetation of northern Eurasia. Science 161:637-649.
- Grace, J. B. and Wetzel, R. G. 1982. Niche differentiation between two rhizomatous plant species: *Typha latifolia* and *Typha angustifolia*. Can. J. Bot. 60:46-57.
- Green, W. E. 1947. Effect of water impoundment on tree mortality and growth. J. For. 45:118-120.
- Grubb, P. J. 1977. The maintenance of species richness in plant communities: the importance of the regeneration niche. Biol. Rev. 52:107-145.
- Hall, T. F. and Smith, G. E. 1955. Effects of flooding on woody plants, West Sandy Dewatering Project, Kentucky Reservoir. J. For. 53:281-285.
- Harper, J. L. 1977. Population biology of plants, 892pp. Acad. Press, London.
- Harper, J. L., Clatworthy, J. N., McNaughton, I.H. and Sager, G.R. 1961. The evolution and ecology of closely related species living in the same area. Evolution 15:209-227.
- Hefley, H.M. 1937. Ecological studies on the Canadian River flood plain in Cleveland country, Oklahoma. Ecol. Monogr. 7:347-402.
- 東三郎. 1964. 砂防植生工におけるヤナギ類導入に関する研究. 北海道大学農学部演習林研究報告. 23:151-228.
- 北海道地下資源調査所. 1979. 上札内(釧路-第58号) 5万分の1地質

- 図幅説明書. 50 p p. 北海道地下資源調査所, 札幌.
- 堀田満. 1974. 植物の分布と分化. 400 p p. 三省堂, 東京.
- Hubbell, S. P. and Foster, R. B. 1986. Biology, chance, and history and the structure of tropical rain forest tree communities. "Community Ecology" (ed. Diamond, J. and Case, T. J.), 314-329. Harper & Row, New York.
- 建設省河川局. 1982. 流量年表. 日本河川協会, 東京.
- . 1983. 流量年表. 日本河川協会, 東京.
- . 1984. 流量年表. 日本河川協会, 東京.
- 石狩川開発建設局. 1980. 石狩川治水史. 1015 p p. 北海道開発協会, 札幌.
- Ishikawa, S. 1979. Ecological studies of the plant communities on the Kitakami River floodplain. Ecol. Rev. 19:67-73.
- 石川慎吾. 1980. 北海道地方の河辺に発達するヤナギ林について. 高知大学 学術研究報告 29: 73-78.
- 石川慎吾. 1982. 東北地方の河辺に発達するヤナギ林について. 高知大学学術研究報告 31: 1-10.
- Ishikawa, S. 1983. Ecological studies on the floodplain vegetation in the Tohoku and Hokkaido districts, Japan. Ecol. Rev. 20:73-114.
- Ishikawa, S. 1987. Ecological studies on the willow communities on the Satsunai River floodplain, Hokkaido, with special reference to the development of the *Chosenia arbutifolia* forest. Mem. Fac. Sci. Kochi Univ. Ser. D(Biol.) 8:57-67.
- 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種の分布と立地環境. 日生態会誌(Jpn. J. Ecol.) 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(Jpn. J. Ecol.) 41: 31-43.
- 石川慎吾・内藤俊彦. 1978. ケシヨウヤナギの種子散布について. 種子生態 11: 10-15.
- 伊藤浩司. 1986. 北海道植物新産地報告(3). 植物研究雑誌 61: 375-376.
- 伊藤浩司・春木雅寛. 1985. ケシヨウヤナギの環境保全学的研究 (I) 分布と生態. 日本林学会北海道支部論文集 34: 53-56.
- Iwasa, J. and Roughgarden, J. 1984. Shoot/root balance of plants: the optimal growth of a system with many vegetative organs. Theor. Popul.

- Biol. 25:78-105.
- Johnson, W. B., Sasser, C. E. and Gosselink, J. G. 1985. Succession on vegetation in an evolving river delta, Atchafalaya Bay, Louisiana. J. Ecol. 73:973-986.
- Johnson, W. C., Burgess, R.L. and Keammerer, W.R. 1976. Forest overstory vegetation and environment on the Missouri River floodplain in North Dakota. Ecol. Monogr. 46:59-84.
- 香川匠. 1941. 河畔樹林の群落学的研究. 生態学研究 7: 89-107.
- Kimura, A. 1936. Symbolae Iteologicae II. Sci. Rep. Tohoku Uni. 11: 243-252.
- 木村有香. 1989. ヤナギ科. 「日本の野生植物」佐竹義輔・原寛・亘理俊次・富成忠夫 編. 31-51. 平凡社. 東京.
- 木下良作. 1961. 石狩川河道変遷調査. 138pp. 科学技術庁資源局, 東京.
- 北村四郎・村田源. 1979. 原色日本植物図鑑. 木本編(II). 545pp. 保育社. 東京.
- Krasny, M. E., Vogt, K. A. and Zasada, J. C. 1988. Establishment of four Salicaceae species on river bars in interior Alaska. Holarctic Ecol. 11:210-219.
- 栗田精一. 1943. 河原植物群落の生態学的研究. -特に洪水が植群に及ぼす影響に就いて-. 生態学研究 9: 125-138.
- Levin, S. A. and Paine, R. T. 1974. Disturbance, patch formation and community structure. Proc. Nat. Acad. Sci. USA 71:2744-2747.
- Levins, R. and Culver, D. 1971. Regional coexistence of species and competition between rare species. Proc. Nat. Acad. Sci. USA 68: 1246-1248.
- Lindsey, A. L., Petry, R. O., Sterling, D. K. and VanAsdall, W. 1961. Vegetation and environment along the Wabash and Tippecanoe River. Ecol. Monogr. 31:105-156.
- MacArthur, R. and Levins, R. 1967. The limiting similarity, convergence and divergence of coexisting species. Am. Nat. 101:377-385.
- Mahdi, A., Law, R. and Willis, A. J. 1989. Large niche overlaps among coexisting plant species in a limestone grassland community. J. Ecol. 77:386-400.
- McBride, J.R. and Strahan, J. 1984. Establishment and survival of woody

- riparian species on gravel bars an intermitent stream. Am. Midl. Nat. 112:235-245.
- McLeod, K.W. and McPherson, J.K. 1973. Factors limiting the distribution of *Salix nigra*. Bull. Torrey Bot. Club 100:102-110.
- McNaughton, S. J. and Wolf, L. L. 1970. Dominance and the niche in ecological systems. Science 167:131-139.
- Moss, E. H. 1938. Longevity of seed and establishment of seedling in species of *Populus*. Bot. Gaz. 99:529-542.
- 中井猛之進. 1930. 朝鮮森林植物編 第18号. 胡椒科, 金粟蘭科, 楊柳科. 218 pp. 朝鮮總督府林業試験場.
- 中島庸三. 1921. やなぎ属ノ種子ノ生存期間ニ就キテ. 植物学雑誌 35: 17-42.
- 中野治房. 1910. 中部利根河岸ノ植物生態ニ就テ. 植物学雑誌 24: 27-35.
- Nanson, G. C. and Beach, H. F. 1977. Forest succession and sedimentation on a meandering-river floodplain, northeast British Columbia, Can. J. Biogeography 4:229-252.
- 猶原恭爾. 1936. 阿武隈川河原植物群落の生態学的研究. 生態学研究 2: 180-191, 3: 35-46.
- 猶原恭爾. 1945. 荒川河原植物群落の生態学的研究並びに其治水植栽と高水敷牧場化. 資源研究所彙報 8: 1-55.
- 猶原恭爾. 1951. 急流河川に於ける河原植群の群落学的研究. 植物生態学会報 1: 63-70, 138-144.
- 日本第4紀学会. 1987. 日本第4紀地図. 119 pp. 東京大学出版会. 東京.
- Noble, M. G. 1979. The origin of *Populus deltoides* and *Salix interior* zones on point bars along the Minnesota River. Am. Midl. Nat. 102:59-67.
- 野原茂六. 1910. 柳ノ種子ノ発芽力. 植物学雑誌 24: 314-315.
- 野原茂六. 1913. 柳ノ種子ノ発芽ニ就キテ. 植物学雑誌 27: 23-34.
- 大井次三郎. 1978. 日本植物誌 顕花編 改訂増補新版. 1584 pp. 至文堂. 東京.
- 奥田重俊. 1978. 関東平野における河辺植生の植物社会学的研究. 横浜国大環境研紀要 4: 13-112.
- Pianka, E. R. 1975. Niche relations of desert lizards. "Ecology and

- Evolution of Communities" (ed. Cody, M.L. and Diamond, J.M.), 292-314. Harvard Uni. Press, Cambridge.
- Pianka, E.R. 1980. Guild structure in desert lizards. *Oikos* 35:194-201.
- Pianka, E. R. 1981. Competition and niche theory. "Theoretical Ecology" (ed. May, R.M. 2nd ed.), 167-196. Blackwell Sci. Pub., Oxford.
- Pickett, S. T. A. and Bazzaz, F.A. 1976. Divergence of two co-occurring successional annuals on a soil moisture gradient. *Ecology* 57:169-176.
- Platt, W. J. and Weis, I. M. 1977. Resource partitioning and competition within a guild of fugitive prairie plants. *Am. Nat.* 111:479-513.
- Rogers, R. S. 1983. Small-area coexistence of vernal forest herb: does functional similarity of plants matter? *Am. Nat.* 121:835-850.
- 酒谷幸彦・小野寺弘道・柳井清治. 1980. クウンナイ沢における流路変動と河畔林の構造 (I). -流路変動と流木の影響-. 日本林学会北海道支部講演集. 29: 188-190.
- 札幌管区气象台. 1973. 改訂版 北海道の気候. 283 pp. 札幌管区气象台. 札幌.
- 佐藤義夫. 1955. ヤナギ科種子の生存期間. 北海道大学農学部大演習林研究報告 17: 225 - 266.
- Schoener, T.W. 1974. Some methods for calculating competition coefficients from resource-utilization spectra. *Am. Nat.* 108:332-340.
- Shelford, V. E. 1954. Some lower Mississippi Valley flood plain biotic community; their age and evaluation. *Ecology* 35:126-142.
- Shmida, A. and Ellner, S. 1984. Coexistence of plant species with similar niches. *Vegetatio* 58:29-55.
- Silvertown, J.W. 1983. The distribution of plants in limestone pavement: tests of species interaction and niche separation against null hypotheses. *J. Ecol.* 71:819-828.
- 菅原繁蔵. 1939. 樺太植物誌 第2巻. 969 pp. 1975年復刻版. 国書刊行会. 東京.
- Sugaya, S. 1961. An account on the propagation of *Chosenia macrolepis* Komarov. *Ecol. Rev.* 15:149-154.
- Takehara, A. 1989. Flowering size, flowering age and sex ratio of willow populations along the Hirose River, northeast Japan. *Ecol. Rev.* 21:265-275.
- 竹原明秀・内藤俊彦. 1986. 宮城県内のユビソヤナギ. 植物研究雑誌 61

: 127-128.

- 館脇操. 1948. ケショウヤナギの分布と群落. 生態学研究 11: 77-86.
- 館脇操・内田丈夫・石川俊夫・鈴木兵二・楠宏・勝井義雄・高橋啓二. 1955. 带状区調査. 「石狩川源流原生林総合調査報告」. 石狩川源流原生林総合調査団編. 31-154. 旭川営林局. 旭川.
- Tilman, D. 1982. Resource competition and community structure, 296pp. Princeton Uni. Press, Princeton.
- Tilman, D. 1988. Plant strategy and the dynamics and structure of plant communities, 360pp. Princeton Uni. Press, Princeton.
- Walker, L.R., Zasada, J.C. and Chopin, F.S.III. 1986. The role of life history processes in primary succession on an Alaskan floodplain. Ecology 67:1243-1253.
- Watson, M. A. 1981. Patterns of microhabitat occupation of six closely related species of mosses along a complex altitudinal gradients. Ecology 62:1067-1078.
- Weaver, J.E. 1960. Flood plain vegetation of the central Missouri valley and contacts of woodland with Prairie. Ecol. Monogr. 30:37-64.
- Werner, P. A. 1979. Competition and coexistence of similar species. "Topics in plant population biology" (ed. Solbrig, O.T., Jain, G.B. and Raven, P.H.), 287-310. Columbia Uni. Press, New York. 1979.
- Werner, P. A. and Platt, W. J. 1976. Ecological relationships of co-occurring goldenrods (Solidago:Compositae). Am. Nat. 110:959-971.
- Whittaker, R. H. and Levin, S. A. 1977. The role of mosaic phenomena in natural communities. Theor. Popul. Biol. 12:117-139.
- Wiens, J. A., Addicott, J. F., Case, T. T. and Diamond, J. 1986. Overview: The importance of spatial and temporal scale in ecological investigations. "Community ecology" (ed. Diamond, J. and Case, T.J.), 145-153. Harper & Row, New York.
- Wilson, R. E. 1970. Succession in stands of Populus deltoides along the Missouri River in southeastern South Dakota. Am. Midl. Nat. 83: 330-342.
- Wistendahl, W.A. 1958. The flood plain of the Raritan River, New Jersey. Ecol. Monogr. 28:129-153.
- 柳井清治・酒谷幸彦・小野寺弘道. 1980. クウンナイ沢における流路変動

と河畔林の構造 (II) - 河畔林の生成と消滅 - . 日本林学会北海道支部講演集
29: 191-193.

矢頭献一. 1967. 本州中部地方森林植生の生態学的研究 (I) 長野県梓川流
域地方のケシヨウヤナギ群落. 三重大学農学部学術報告 35: 63-75.

Yoshioka, K. 1966. Development and recovery of vegetation since the 1929
eruption of Mt. Komagatake, Hokkaido. I. Akaikawa pumice flow. Ecol.
Rev. 16:271-292.

Yodzis, P. 1986. Competition, mortality, and community structure.
"Community ecology" (ed. Diamond, J. and Case, T.J.), 480-491. Harper
& Row, New York.

Zasada, J. C. and Densmore, R. 1977. Changes in seed viability during
storage for selected Alaskan Salicaceae. Seed Sci. Technol. 5:509-518.

Zasada, J. C. and Viereck, L. A. 1975. The effect of temperature and
stratification on germination in selected members of the Salicaceae in
interior Alaska. Can. J. For. Res. 5:333-337.

Table 1. Geographical distribution and habitat of riparian Japanese Salicaceous species (based on Nakai, 1930; Sugawara, 1975; Ohwi, 1978; Kitamura & Murata, 1979; Ishikawa, 1983, 1987, 1988; Takehara & Naito, 1987. Nomenclature follows Kimura, 1989). Symbols and marks are as follows, L: lower riverside, M: middle riverside, U: upper riverside, w: wetlands and environs of lake or pond, and d: open habitats disturbed by volcanic or human activity. S: Shrub less than 5m in height, M: short tree less than 10m, H: middle-sized tree ranging from 10m to 20m, and HH: tall tree higher than 20m. Ko: South and North Korea, Ky: Kyushu, Sh: Shikoku, CK: Chugoku and Kinki, CH: Chubu and Hokuriku, Ka: Kanto, To: Tohoku, SH: Southern Hokkaido, NH: Northern Hokkaido, Sa: Sakhalin, Am: Amur, Km: Kamchatka, and ES: East Siberia.

Species	Habitat	Soil texture	Tree form	Korea	Geographical distribution											
					Japan					USSR						
				Ko	Ky	Sh	CK	CH	Ka	To	SH	NH	Sa	Am	Km	Es
<i>Salix subfragilis</i>	L w	silt	S, M	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+		
<i>S. gracilistyla</i>	M	sand	S	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+		
<i>S. integra</i>	LM d	---	S	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+		
<i>S. pet-susu</i>	LMU w	si. sa. gr.	H							+	+	+	+			
<i>Chosenia arbutifolia</i>	MU	gravel	HH	+				+		+	+	+	+			+
<i>S. rorida</i>	M	sand	H	+				+		+	+	+	+			+
<i>Toisusu urbaniana</i>	U	gravel	HH					+	+	+	+	+	+			+
<i>Populus maximowiczii</i>	U d	gravel	HH	+				+	+	+	+	+	+			+
<i>S. sachalinensis</i>	LMU d	si. sa. gr.	H			+		+	+	+	+	+	+			+
<i>S. gilgiana</i>	L	silt	S, M	+				+	+	+	+	+	+			+
<i>S. chaenomeloides</i>	L w	silt	H	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+			+
<i>S. miyabeana</i>	L	silt	M							+	+	+	+			+
<i>S. jessoensis</i>	M	silt	H							+	+	+	+			+
<i>S. hukaoana</i>	MU	---	H							+	+	+	+			+
<i>S. serissaefolia</i>	M	---	HH					+	+	+	+	+	+			+
<i>S. yoshinoi</i>	w	---	H					+	+	+	+	+	+			+
<i>S. eriocarpa</i>	L	---	M					+	+	+	+	+	+			+

Table 2. continue

Plot No.	Size(m ²)	Species												
		S.sub	S.m	S.p	S.sac	S.r	S.j	S.g	T.u	P.m	A.h	others		
22	100	0	2.7	1.7	7.5	44.6	18.9	0	24.8	0	0	0	0	
23	25	0	0	0	2.6	0	0	0	97.4	0	0	0	0	
24	9	0	1.6	2.7	19.5	66.8	9.3	0	0	0	0	0	0	
25	375	2.0	7.4	0	33.2	57.4	0	0	0	0	0	0	0	
26	75	0.2	32.2	4.5	0.5	52.8	9.6	0.3	0	0	0	0	0	
27	50.4	0	0	9.7	33.7	40.5	0	16.1	0	0	0	0	0	
28	64.5	35.2	0	15.0	49.8	0	0	0	0	0	0	0	0	
29	18	0.7	0	11.3	17.4	65.8	0.4	4.3	0	0	0	0	0	
30	84	0	0.4	21.8	0	16.0	3.0	1.3	56.6	0	1.0	0	0	
31	120	0.4	0	5.7	0.4	64.2	16.8	0.4	0	0	11.8	0.3	0	
32	60	0	0	4.1	2.6	5.2	4.8	0	28.6	0	54.3	0.3	0	
33	50	0	0	2.8	6.4	14.6	0	0	67.4	0	7.7	1.1	0	
34	138	0	0	2.4	11.7	0	0	0	0	17.1	52.6	16.2	0	
35	180	0	0	0	0	0	0	0	74.6	14.1	9.3	1.9	0	
36	120	0	0	0	0	0	0	0	10.9	69.3	1.2	18.6	0	
37	87.5	0	0	0	36.0	22.8	0	0	27.3	0	13.4	0.5	0	
38	99	0	0	0	23.6	0	0	0	19.1	36.4	13.5	7.4	0	

Table 3. Niche breadth of salicaceous species and *Alnus hirsuta* in the Ishikari River. N is number of soil sections where each species occurred. B is the niche breadth index of Levins(1968).

Species	N	B
<i>Salix sachalinensis</i>	9	6.7
<i>S.pet-susu</i>	9	6.4
<i>S.miyabeana</i>	7	4.1
<i>S.rorida</i>	8	4.0
<i>S.subfragilis</i>	7	3.9
<i>Toisusu urbaniana</i>	5	3.7
<i>S.jessoensis</i>	4	3.0
<i>Alnus hirsuta</i>	4	1.8
<i>Populus maximowiczii</i>	3	1.6
<i>S.gracilistyla</i>	3	1.2

Table 4. Niche overlap indices of salicaceous species and *Alnus hirsuta* in the Ishikari River.

Niche overlap indices are calculated after Schoener(1968). Italics are mean niche overlaps within and between the three species group (Fig.11).

Species	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	Total
1 <i>Salix subfragilis</i>	----	.503	.662	.704	.202	.125	.012	.094	.051	.060	2.413
2 <i>S.miyabeana</i>	----	----	.700	.579	.322	.276	.132	.148	.059	.061	2.780
3 <i>S.pet-susu</i>	----	----	----	.734	.326	.324	.158	.264	.169	.177	3.514
4 <i>S.sachalinensis</i>	----	.647	----	----	.395	.227	.070	.286	.110	.204	3.309
5 <i>S.rorida</i>	----	----	----	----	----	.704	.474	.529	.271	.317	3.540
6 <i>S.jessoensis</i>	----	----	----	----	----	----	.591	.487	.383	.351	3.468
7 <i>S.gracilistyla</i>	----	.214	----	----	----	.590	----	.141	.084	.084	1.746
8 <i>Toisusu urbaniana</i>	----	----	----	----	----	----	----	----	.441	.519	2.909
9 <i>Populus maximowiczii</i>	----	----	----	----	----	----	----	----	----	.335	1.903
10 <i>Alnus hirsuta</i>	----	.140	----	----	----	.294	----	----	.432	----	2.108

Table 5. Plot size and relative basal area(%) of salicaceous species and *Alnus hirsuta* in the Satsunai River. *S.sub:Salix subfragilis*, *S.m:S.miyabeana*, *S.p:S.pet-susu*, *S.sac:S.sachalinensis*, *S.r:S.rorida*, *S.g:S.gracilistyla*, *S.i:S.integra*, *S.h:S.hultenii*, *C.a:Chosenia arbutifolia*, *T.u:Toisusu urbaniana*, *P.m:Populus maximowiczii*, *A.h:Alnus hirsuta*.

Plot No.	Size(m ²)	Species																	
		S.sub	S.m	S.p	S.sac	S.r	S.g	S.i	S.h	C.a	T.u	P.m	A.h	others					
1	2.5 x 8	0	0.9	71.7	22.0	4.2	1.2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
2	3 x 9	3.4	0	6.8	66.4	0	0.7	1.2	0	0	0	0	0	0	0	0	21.5	0	0
3	10 x 20	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	8.8	6.6
4	2 x 11	0	0	55.7	1.2	12.9	30.2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
5	5 x 10	0	0	0	0	0	0.3	0	0	0	0	0	0.1	74.5	22.5	2.7	0	0	0
6	2.5 x 14	0	0	0	1.5	0	0	0	0	0	0	0	0	96.0	0	2.4	0	0	0
7	5 x 8	0	0	53.4	31.0	2.9	12.8	0	0.03	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
8	5 x 14	0	0	0.6	0.6	0	0.01	0.06	0	0	0	0	0	93.5	4.7	0.6	0	0	0.09
9	2 x 9	0	0	29.8	68.1	1.7	0.4	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
10	1.7 x 20	0	0	4.9	6.5	1.6	5.4	0	0	0	0	0	0	79.3	0	0	2.3	0	0
11	2 x 15	0	0	0	2.9	5.7	0.2	0	0	0	0	0	0	63.7	27.0	0.1	0	0	0.4
12	5 x 8	0	0	1.0	14.6	15.4	3.7	0	0	0	0	0	0	64.2	0	1.0	0	0	0
13	6 x 25	0	0	0	2.2	0	1.0	0	0	0	0	0	0	19.5	77.1	0	0.2	0	0
14	1.5 x 3.5	0	0	34.5	62.4	0	3.1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
15	1.8 x 7	0	0	57.4	29.4	2.7	10.5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
16	2 x 19	0	0	0.2	0	2.1	3.7	0	0	0	0	0	0	85.2	8.5	0	0	0	0.3
17	3 x 5	0	0	2.5	0	2.4	7.4	0	0	0	0	0	0	0	86.3	1.3	0	0	0
18	1.5 x 3	0	0	0.5	29.4	3.8	2.3	0	0	0	0	0	0	61.9	0	0.2	1.8	0	0
19	8 x 15	0	0	0.9	0.7	0.4	0.1	0	0	0	0	0	0	83.7	14.0	0.04	0.02	0	0.14
20	5 x 20	0	0	2.3	8.9	0	0	0	0	0	0	0	0	65.6	22.4	0.8	0	0	0
21	7 x 12.5	0	0	0.2	1.3	0	0.03	0	0	0	0	0	0	78.2	18.2	0.6	0.1	1.4	0
22	5 x 22	0	0	9.2	2.5	0	0	0	0	0	0	0	0	59.2	18.2	9.6	0.2	1.1	0
23	3 x 15	0	0	37.7	4.6	0	0.4	0	0	0	0	0	0	0	0	41.3	7.0	9.0	0
24	10 x 30	0	0	0	6.7	0	0	0	0	0	0	0	0.1	0	6.1	77.2	8.3	1.7	0
25	10 x 40	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	61.1	0	38.9	0
26	10 x 10	0	0	0	17.7	0	0	0	0	0	0	0	0	0	57.4	21.2	2.5	1.1	0

Table 6. Niche breadth of salicaceous species and *Alnus hirsuta* in the Satsunai River. N is number of soil sections where each species occurred. B is the niche breadth index of Levins(1968).

Species	N	B
<i>Salix sachalinensis</i>	6	3.60
<i>S.pet-susu</i>	6	3.31
<i>Toisusu urbaniana</i>	3	2.77
<i>S.rorida</i>	4	2.57
<i>S.gracilistyla</i>	5	2.20
<i>Populus maximowiczii</i>	4	2.04
<i>Chosenia arbutifolia</i>	2	1.98
<i>Alnus hirsuta</i>	5	1.87

Table 7. Niche overlap indices of salicaceous species and *Alnus hirsuta* in the Satsunai River.

Niche overlap indices are calculated after Schoener(1968).

Species	1	2	3	4	5	6	7	8	Total
1 <i>Salix pet-susu</i>	-----	.908	.573	.570	.554	.408	.080	.327	3.420
2 <i>S.sachalinensis</i>		-----	.660	.627	.641	.448	.115	.363	3.762
3 <i>S.gracilistyla</i>			-----	.828	.818	.309	.156	.306	3.650
4 <i>Alnus hirsuta</i>				-----	.660	.289	.093	.135	3.202
5 <i>S.rorida</i>					-----	.286	.287	.467	3.713
6 <i>Populus maximowiczii</i>						-----	.225	.329	2.294
7 <i>Chosenia arbutifolia</i>							-----	.752	1.708
8 <i>Toisusu urbaniana</i>								-----	2.679

Table 8. Relative abundance of six *Salix* species in mature quadrats (A1-A11) in the Sorachi River. Relative abundance is indicated as a percentage of individual number. Quadrat sizes are 2 x 2 m and 5 x 5 m. *Salix jessoensis* occurred in the study area but did not appear in these 11 quadrats.

Quadrat	Size (m ²)	Density (No. m ⁻²)	Relative abundance (%)				
			<i>S. rorida</i>	<i>S. pet-susu</i>	<i>S. miyabeana</i>	<i>S. sachalinensis</i>	<i>S. subfragilis</i>
A1	4	11.3	17.8	24.4	8.9	48.9	0
A2	4	11.0	13.6	2.3	34.1	50.0	0
A3	4	25.5	4.9	10.8	15.7	68.6	0
A4	4	22.3	2.2	25.8	4.5	67.4	0
A5	4	15.8	1.6	1.6	1.6	54.0	1.6
A6	4	11.8	0	0	42.6	95.7	0
A7	25	2.1	0	13.4	13.4	57.7	15.4
A8	25	13.7	0	3.8	6.7	73.1	16.4
A9	25	0.9	0	8.7	21.7	39.1	30.4
A10	25	1.0	0	23.1	19.2	23.1	34.6
A11	25	1.2	0	12.9	6.5	41.9	38.7
		Mean(%)	3.6	11.5	15.9	56.3	12.5

Table 9. Relationship between relative abundance of six *Salix* species and soil texture in nine seedling quadrats (S1-S9). Relative abundance is indicated as a percentage of individual number. Quadrats size is 50 x 50 cm. There were individuals too small to identify, but almost all unidentified seedlings were *S. miyabeana* or *S. sachalinensis*. Soils were divided into three fractions, I > 2 mm, 2 mm > II > 0.25 mm, and III < 0.25 mm using sieves. *S.ror*: *S. rorida*, *S.pet*: *S.pet-susu*, *S.miy*: *S.miyabeana*, *S.sac*: *S.sachalinensis*, *S.sub*: *S.subfragilis*, *S.jes*:*S.jessoensis*.

Quadrat	Density (No.m ⁻²)	Soil fraction(%)			Relative abundance (%)							
		I	II	III	<i>S. ror</i>	<i>S. pet</i>	<i>S. miy</i>	<i>S. sac</i>	<i>S. sub</i>	<i>S. jes</i>	unidentified	
S1	204	45.3	48.5	6.2	19.6	27.5	13.7	39.2	0.0	0.0	0.0	0.0
S2	244	66.0	25.7	8.4	16.4	8.2	4.9	63.9	0.0	6.6	0.0	0.0
S3	440	0.9	53.8	45.3	12.7	15.5	10.9	31.8	1.8	25.5	1.8	1.8
S4	632	0.7	59.8	39.5	6.3	9.5	10.1	58.2	5.7	10.1	0.0	0.0
S5	3576	7.0	56.8	36.3	3.4	6.8	6.2	67.1	0.1	0.0	16.4	16.4
S6	436	0.0	38.5	61.5	2.8	1.8	6.4	42.2	12.8	0.9	33.0	33.0
S7	700	0.0	31.2	68.9	1.7	0.0	1.7	39.4	11.4	15.4	30.3	30.3
S8	2092	0.0	24.8	75.2	0.4	0.4	14.5	70.7	7.3	0.0	6.7	6.7
S9	608	0.0	39.7	60.2	0.0	0.0	4.6	58.6	13.8	23.0	0.0	0.0
			Mean(%)		7.0	7.7	8.1	52.4	5.9	9.1	9.1	9.8

Table 10. Correlation between the relative abundance of six *Salix* species and the percentage of three soil fractions in nine seedling quadrats. Original data, species name and percentage of soil fractions I, II, and III are shown in Table 9.

Soil fraction	Correlation coefficients					
	<i>S.ror</i>	<i>S.pet</i>	<i>S.miy</i>	<i>S.sac</i>	<i>S.sub</i>	<i>S.jes</i>
I	0.806**	0.516	0.037	0.091	-0.618	-0.310
II	0.169	0.494	0.228	-0.230	-0.338	0.133
III	-0.890**	-0.776*	-0.154	0.033	0.794*	0.234

*: $p < 0.05$; **: $p < 0.01$

Table 11. The correlation between plant size and catkin number per individuals in female.

Species	n	r	Regression line	
			Intercept	Slope
<i>S. rorida</i>	26	0.885*	-3.48	1.32
<i>S. pet-susu</i>	16	0.925**	-2.98	1.37
<i>S. miyabeana</i>	20	0.948**	-1.94	1.11
<i>S. sachalinensis</i>	43	0.896**	-2.29	1.22
<i>S. subfragilis</i>	32	0.918**	-1.61	1.13
<i>S. jessoensis</i>	9	0.217 ^{n.s}		

*: $p < 0.05$; **: $p < 0.01$

Table 12. The correlation between plant size and catkin number per individuals in male.

Species	n	r	Regression line	
			Intercept	Slope
<i>S. rorida</i>	26	0.827**	-2.75	1.10
<i>S. pet-susu</i>	18	0.957**	-2.55	1.30
<i>S. miyabeana</i>	29	0.843**	-1.87	1.06
<i>S. sachalinensis</i>	48	0.883**	-1.84	1.07
<i>S. subfragilis</i>	44	0.873**	-1.45	1.12
<i>S. jessoensis</i>	12	0.834**	-6.67	2.09

*: $p < 0.05$; **: $p < 0.01$

Table 13 Intra-species comparison between male and female regression coefficients in catkin number to plant size (D_B^{2H}) for five *Salix* species. All F-values are not significant in $P=0.05$.

Species	Sample number		Total	Slope	Intercept
	female	male			
<i>S. subfragilis</i>	32	44	0.850 ^{n.s}	0.008 ^{n.s}	1.716 ^{n.s}
<i>S. miyabeana</i>	20	29	0.288 ^{n.s}	0.094 ^{n.s}	0.491 ^{n.s}
<i>S. sachalinensis</i>	43	48	0.885 ^{n.s}	1.229 ^{n.s}	0.540 ^{n.s}
<i>S. pet-susu</i>	16	18	1.574 ^{n.s}	0.142 ^{n.s}	3.092 ^{n.s}
<i>S. rorida</i>	26	26	0.830 ^{n.s}	1.070 ^{n.s}	0.589 ^{n.s}

Table 14. Inter-species comparison of regression coefficients in the relation between female catkin number per individual and individual size (D_B^2H) for five *Salix* species. Italics are F-value for slope of regression line and other figures are F-value for intercept.

	<i>S. sub</i>	<i>S. miy</i>	<i>S. sac</i>	<i>S. pet</i>	<i>S. ror</i>
<i>S. subfragilis</i>	---	0.019	0.381	1.893	1.322
<i>S. miyabeana</i>	13.14**	---	0.472	2.393	1.311
<i>S. sachalinensis</i>	23.14**	0.286	---	0.837	0.428
<i>S. pet-susu</i>	17.99**	2.651	2.111	---	0.057
<i>S. rorida</i>	60.39**	29.21**	29.14*	17.57*	---

*: $P < 0.05$; **: $P < 0.01$.

Table 15. Inter-species comparison of regression coefficients in the relation between male catkin number per individual and individual size (D_B^2H) for six *Salix* species. Italics are F-value for slope of regression line and other figures are F-value for intercept.

Species	<i>S.sub</i>	<i>S.miy</i>	<i>S.sac</i>	<i>S.pet</i>	<i>S.ror</i>	<i>S.jes</i>
<i>S.subfragilis</i>	---	0.155	0.163	1.430	0.012	8.582**
<i>S.miyabeana</i>	34.39**	---	0.007	1.696	0.050	6.411*
<i>S.sachalinensis</i>	26.59**	0.246	---	2.210	0.399	8.796**
<i>S.pet-susu</i>	20.31**	0.582	0.067	---	1.000	5.015*
<i>S.rorida</i>	87.45**	21.62**	32.47**	37.48**	---	5.388*
<i>S.jessoensis</i>	51.47**	12.55**	19.55**	29.30**	0.061	---

*: $P < 0.05$; **: $P < 0.01$.

Table 16. Components of seed production for six *Salix* species. Minimum fertile size (D_B^{2H}) of male and female was estimated by regression coefficients in Table 12, 13.

Species	Seed weight (10^{-3} mg)		Ovules per ovary		Ovaries per catkin		Min.male D_B^{2H} (cm^3)	Min.female D_B^{2H} (cm^3)
	mean	s.d	mean	s.d	mean	s.d		
<i>S.subfragilis</i>	33.3	3.5	31.1	1.8	104.9	14.2	19.5	26.1
<i>S.miyabeana</i>	152.3	28.7	6.3	0.6	115.8	11.6	57.4	54.7
<i>S.sachalinensis</i>	99.1	9.1	11.5	0.7	221.2	119.0	90.7	151.3
<i>S.pet-susu</i>	114.1	17.3	8.9	1.1	175.1	74.1	52.5	76.7
<i>S.rorida</i>	200.0	29.5	5.5	0.6	228.1	25.3	314.9	432.9
<i>S.jessoensis</i>	108.0	19.5	4.0	0.0	61.1	6.7	1577.9	---
	(n=7	s=1000)	(n=10	s=60)	(n=10	s=20)		

n: individual number; s: sample number per individuals.

Table 17. Correlation coefficients between the means of five seed production components for six

Salix species.

	Seed weight	Ovules	Ovaries	Min.male	Min.female
Seed weight	---	-0.798*	0.450	0.055	0.773
Ovules per ovary		---	-0.167	-0.431	-0.517
Ovaries per catkin			---	-0.556	0.680
Min.male size (D_B^2H)				---	0.994**
Min.female size (D_B^2H)					---

*: $P < 0.1$; **: $P < 0.05$

Table 18. Height distribution and relative abundance of six *Salix* species seedlings in the gravel habitat (S1, S2).

Species	Height class (cm)							Total (%)	Biomass (%)
	2	4	6	8	10	12	12		
S1									
<i>S. rorida</i>		6	4					10 (19.6)	<< 50.0
<i>S. pet-susu</i>	2	9	2	1				14 (27.5)	25.9
<i>S. miyabeana</i>	4	3						7 (13.7)	6.7
<i>S. sachalinensis</i>	10	9	1					20 (39.2)	17.4
<i>S. subfragilis</i>								0 (0.0)	0.0
<i>S. jessoensis</i>								0 (0.0)	0.0
Total	16	27	7	1				51 (100)	100
S2									
<i>S. rorida</i>		2	3	4	1	1		10 (16.4)	< 27.9
<i>S. pet-susu</i>			1		3			5 (8.2)	< 11.5
<i>S. miyabeana</i>			1	1	1			3 (4.9)	< 6.0
<i>S. sachalinensis</i>		9	12	13	5			39 (63.9)	52.8
<i>S. subfragilis</i>								0 (0.0)	0.0
<i>S. jessoensis</i>	2	2						4 (6.6)	1.7
Total	2	13	17	18	10	1		61 (100)	100

Table 19. Height distribution and relative abundance of six *Salix* species seedlings in the sandy habitat (S3, S4, S5).

Species	Height class (cm)								Total (%)	Biomass (%)	
	4	8	12	16	20	24	28	28			
S3											
<i>S. rorida</i>		2	5	6	1			14	(12.7)	<	20.5
<i>S. pet-susu</i>			2	8	3	3	1	17	(15.5)	<<	38.5
<i>S. miyabeana</i>	2	2	5	2	1			12	(10.9)		10.7
<i>S. sachalinensis</i>	5	11	13	6				35	(31.8)		25.8
<i>S. subfragilis</i>	1	1						2	(1.8)		0.3
<i>S. jessoensis</i>	26	2						28	(25.5)		3.3
unidentified		1	1					2	(1.8)		0.9
Total	34	19	26	22	5	3	1	110	(100)		100
S4											
<i>S. rorida</i>		1	3	4	2			10	(6.3)	<	11.5
<i>S. pet-susu</i>			3	5	5	1	1	15	(9.5)	<<	26.3
<i>S. miyabeana</i>		2	8	3	2	1		16	(10.1)	<	13.7
<i>S. sachalinensis</i>	19	27	25	18	3			92	(58.2)		46.1
<i>S. subfragilis</i>	7	2						9	(5.7)		0.6
<i>S. jessoensis</i>	13	3						16	(10.1)		1.8
Total	39	35	39	30	12	2	1	158	(100)		100
S5											
<i>S. rorida</i>	5	22	3					30	(3.4)	<	5.2
<i>S. pet-susu</i>	7	31	21	2				61	(6.8)	<	13.4
<i>S. miyabeana</i>	3	47	5					55	(6.2)	<	7.9
<i>S. sachalinensis</i>	214	329	55	1	1			600	(67.1)		63.8
<i>S. subfragilis</i>		1						1	(0.1)		0.1
<i>S. jessoensis</i>								0	(0.0)		0.0
unidentified	69	75	3					147	(16.4)		9.5
Total	298	505	87	3	1			894	(100)		100

Table 20. Height distribution and relative abundance of six *Salix* species seedlings in the silty habitat (S6, S7, S8, S9).

Species	Height class (cm)										Total (%)	Biomass (%)			
	10	20	30	40	50	60	70	80	90	100			110	120	
S6															
<i>S. rorida</i>		1	1				1	1					3	(2.8)	1.5
<i>S. pet-susu</i>					1								2	(1.8)	4.0
<i>S. miyabeana</i>					1	2	1	2					7	(6.4)	9.6
<i>S. sachalinensis</i>			2	1	10	11	14	4	4				46	(42.2)	47.2
<i>S. subfragilis</i>			1	1	1	3	2	2	2		1		14	(12.8)	31.4
<i>S. jessoensis</i>	1												1	(0.9)	0.03
unidentified	7	7	8	9	7	5							36	(33.0)	6.3
Total	9	12	12	11	20	21	17	9	8	1	1	1	109	(100)	100
S7															
<i>S. rorida</i>			1	2									3	(1.7)	3.9
<i>S. pet-susu</i>													0	(0.0)	0.0
<i>S. miyabeana</i>			1	2									3	(0.0)	2.7
<i>S. sachalinensis</i>	1	8	26	30	4								69	(39.4)	58.4
<i>S. subfragilis</i>	1	3	9	6	1								20	(11.4)	16.0
<i>S. jessoensis</i>	2	18	7										27	(15.4)	8.4
unidentified	20	20	8	4	1								53	(30.3)	10.5
Total	24	49	52	44	6								175	(100)	100
S8															
<i>S. rorida</i>			1										2	(0.4)	0.4
<i>S. pet-susu</i>		1		1									2	(0.4)	1.1
<i>S. miyabeana</i>		9	47	19	1								76	(14.5)	27.1
<i>S. sachalinensis</i>	57	168	136	9									370	(70.7)	64.6
<i>S. subfragilis</i>	8	18	10	2									38	(7.3)	5.2
<i>S. jessoensis</i>													0	(0.0)	0.0
unidentified	21	12	2										35	(6.7)	1.6
Total	86	209	196	31	1								523	(100)	100
S9															
<i>S. rorida</i>													0	(0.0)	0.0
<i>S. pet-susu</i>													0	(0.0)	0.0
<i>S. miyabeana</i>		1			3	1	2						7	(4.8)	8.8
<i>S. sachalinensis</i>	5	13	16	12	22	12	3	1					84	(57.1)	62.3
<i>S. subfragilis</i>	1	2	3	3	4	5	3						21	(14.3)	21.9
<i>S. jessoensis</i>	4	15	12	4									35	(23.8)	6.9
Total	10	31	31	19	29	18	8	1					147	(100)	100

Table 21. Root types and the percentage of subterranean part of *Salix* seedlings on different soil textures. Gravely habitat: S1, S2. Sandy habitat: S3, S4, S5. Silty habitat: S6, S7, S8, S9. Root types 1-4 are as Fig. 32.

Species	Soil	Seedling number in each root type				Subterranean part (%)	
		1	2	3	4	Mean	s.d.
<i>S. rorida</i>	gravel	20	0	0	0	70.6	0.9
	sand	43	10	1	0	46.9	4.4
	silt	5	2	1	0	25.0	10.2
	total	68	12	2	0		
<i>S. pet-susu</i>	gravel	18	1	0	0	60.5	4.9
	sand	45	33	10	3	38.2	6.7
	silt	1	1	2	0	18.0	1.4
	total	64	35	12	3		
<i>S. miyabeana</i>	gravel	10	0	0	0	63.1	1.2
	sand	33	41	9	0	41.0	6.0
	silt	4	36	44	8	20.4	5.3
	total	47	77	53	8		
<i>S. sachalinensis</i>	gravel	40	19	0	0	58.4	4.9
	sand	80	272	289	75	37.6	4.8
	silt	2	112	265	188	18.5	3.3
	total	122	403	554	263		
<i>S. subfragilis</i>	gravel	0	0	0	0	---	---
	sand	0	5	3	4	30.5	6.6
	silt	0	6	20	67	19.9	3.2
	total	0	11	23	71		
<i>S. jessoensis</i>	gravel	3	1	0	0	61.2	---
	sand	20	18	3	1	49.9	1.4
	silt	8	10	17	26	25.8	5.6
	total	31	29	20	27		

Table 22 Comparison of seed dispersal and seedling traits among the six *Salix* species. Mean relative abundances in mature (A1-A11) and seedling quadrats (S1-S9), and seedling transects, are from Tables 8, 9 and Fig. 16. Start of seed dispersal is from Fig. 27. Single seed weight (SW) and falling velocity (FV) are from Fig. 29. Seed longevity (SL) means the duration for which germinability is higher than 50% in Fig. 30. The correlation between seedling distribution and soil fractions (I, II, III) is from Table 10. Seedling distributions on the slopes of bars from the water level are summarized from Fig. 16 and 17.

Species	Relative abundance (%)			Phenology	Seed traits			Seedling distribution				
	A1-A11	S1-S9	So 1		Transects So 1	So 2	Start of seed dispersal	SW (mg)	SL (days)	FV (cm s ⁻¹)	Correlation I	Correlation II
<i>S. rorida</i>	3.6	7.0	0.1	1.4	early May	0.204	16	24.9	++	ns	--	high
<i>S. pet-susu</i>	11.5	7.7	1.0	3.5	middle May	0.118	16	20.6	ns	ns	-	high
<i>S. miyabeana</i>	15.9	8.1	23.9	21.5	late May	0.117	28	21.9	ns	ns	ns	high-middle
<i>S. sachalinensis</i>	56.3	52.4	60.9	65.7	late May	0.108	30	19.9	ns	ns	ns	high-low
<i>S. subfragilis</i>	12.5	5.9	10.2	1.4	early June	0.038	21	10.6	ns	ns	+	middle-low
<i>S. jessoensis</i>	0	9.1	3.4	6.4	early June	0.108	29	16.3	ns	ns	ns	middle-low

Significance level, ++ and ---: $p < 0.01$; + and -: $p < 0.05$; ns: not significant.

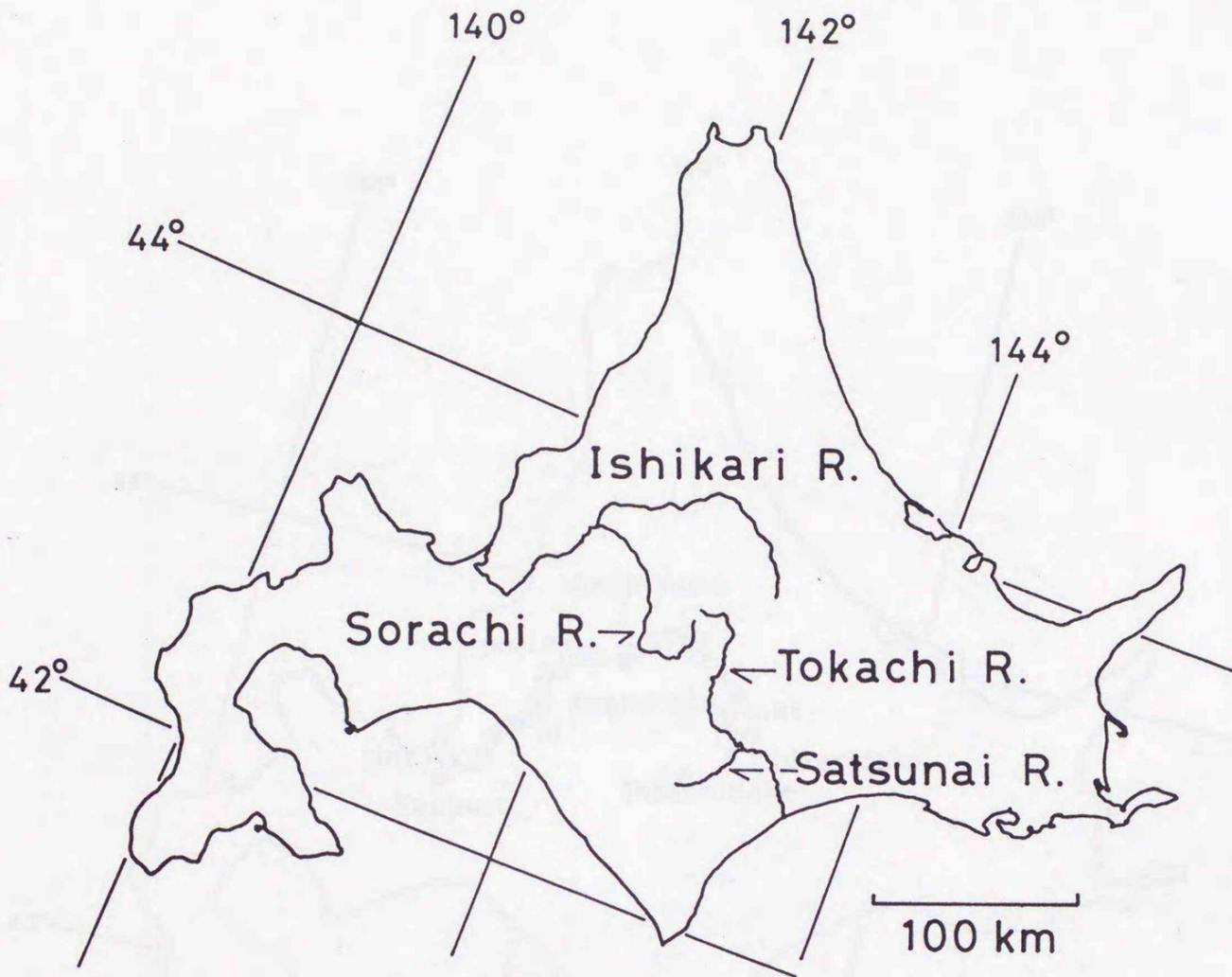


Fig. 1. Location of the Ishikari, Sorachi, Tokachi, and Satsunai Rivers in Hokkaido. The Sorachi River is one of the main tributaries of the Ishikari River. The Satsunai River is one of the main tributaries of the Tokachi River.

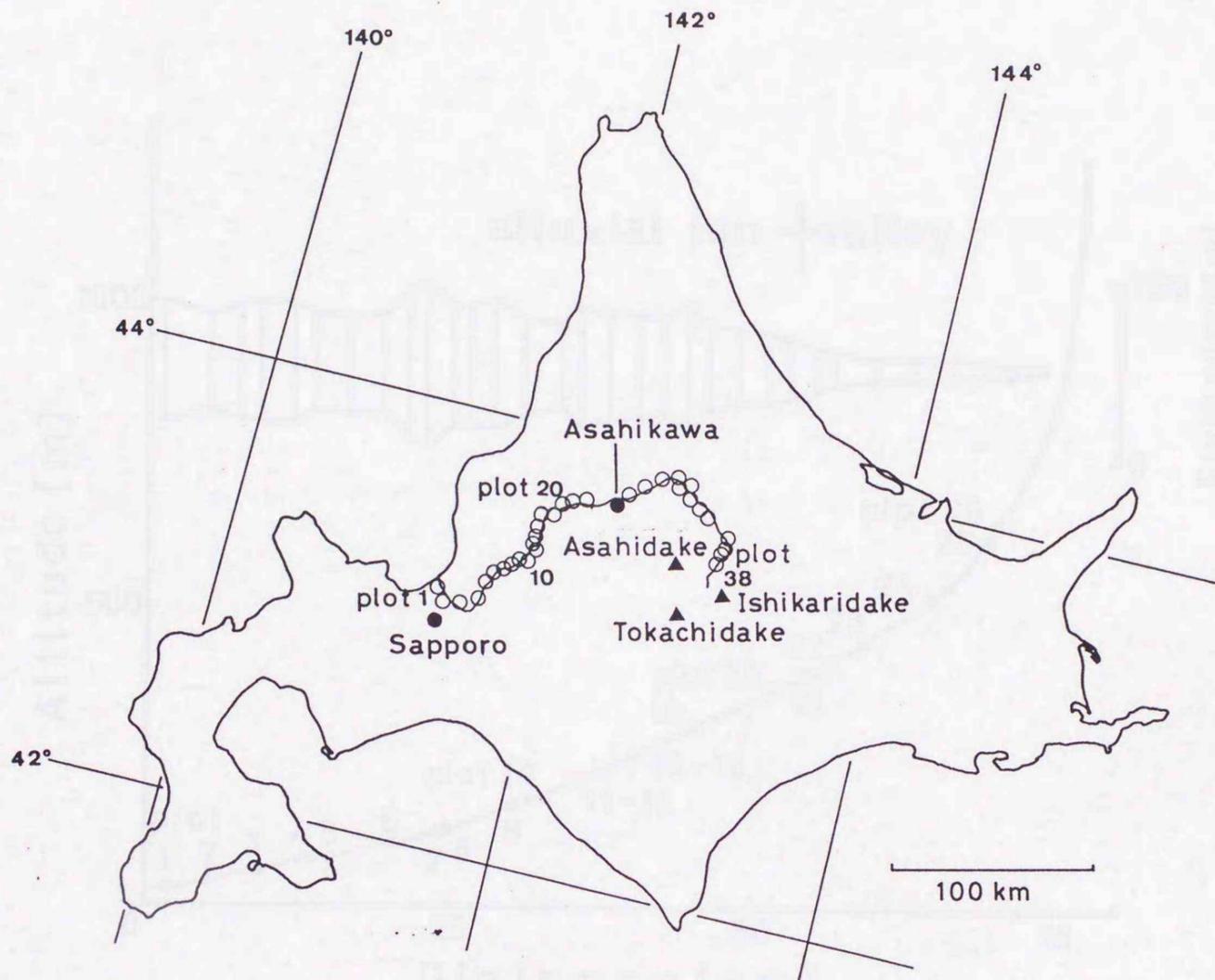


Fig.2. Location of the study plots along the Ishikari River.

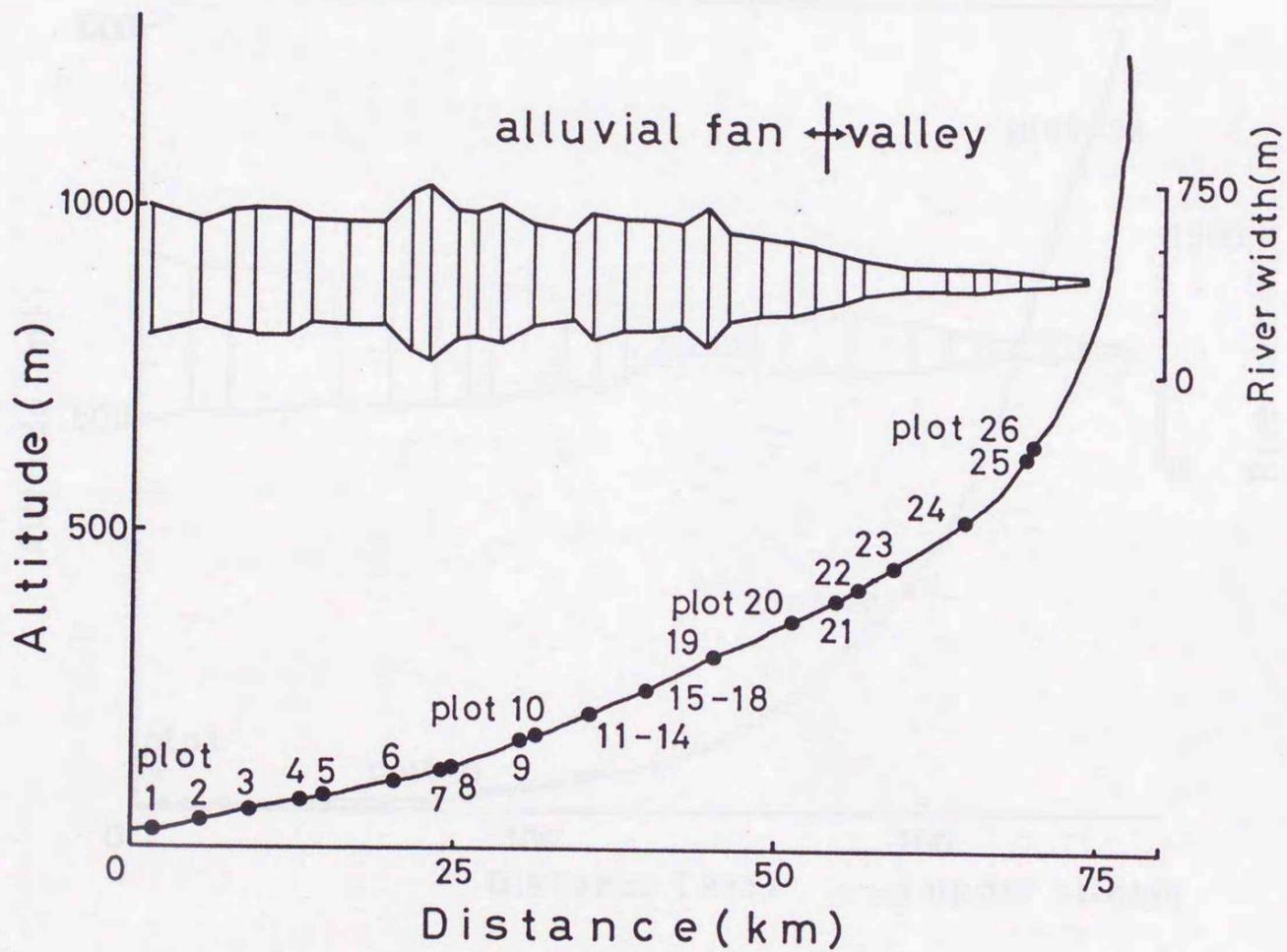


Fig.3. Profile of the Satsunai River and the location of study plots. An Alluvial fan zone and Valley zone are present in this river. Distance is measured from the meeting point with the Tokachi River.

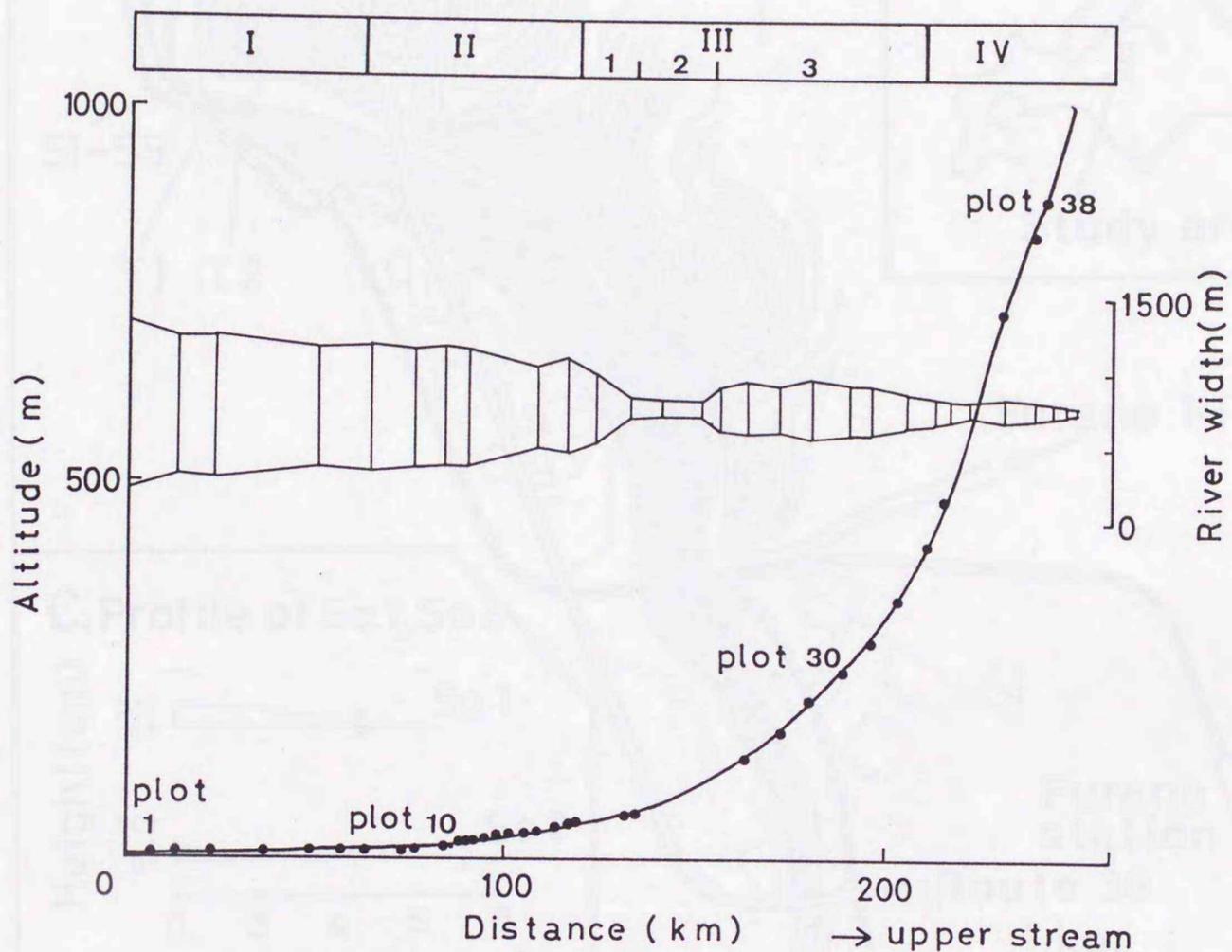


Fig.4. Profile of the Ishikari River and the location of study plots. I:delta zone, II:intermediate zone (meandering zone), III:alluvial fan zone, IV:valley zone. The alluvial fan zone is subdivided to III-1:stable channel just before meandering, III-2:Partly V-shaped valley, and III-3:alluvial fan.

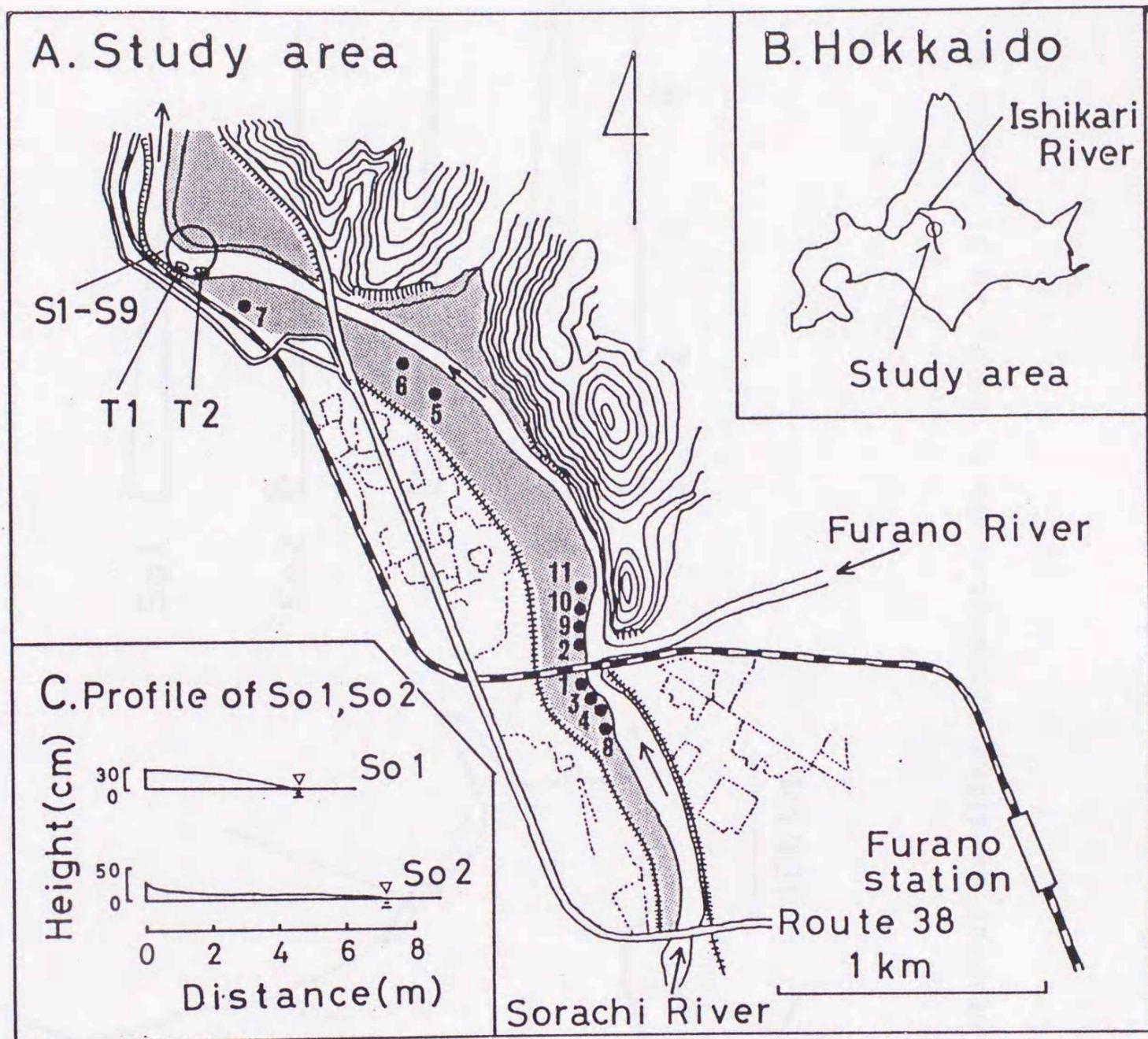


Fig. 5. Study area. A: Study area on the floodplain of the Sorachi River. Mixed *Salix* communities (shaded area) were widely distributed. Species composition and relative abundance were studied in quadrats A1-A11 (solid circles 1-11) in mature communities. Quadrats S1-S9 were taken within the clear circle shown in A. So 1 and So 2 were line transects to study the relationship between microtopography and seedling distribution. B: Location of the Sorachi River. C: Profile of two seedling transects, So 1 and So 2, which were set on two small bars.

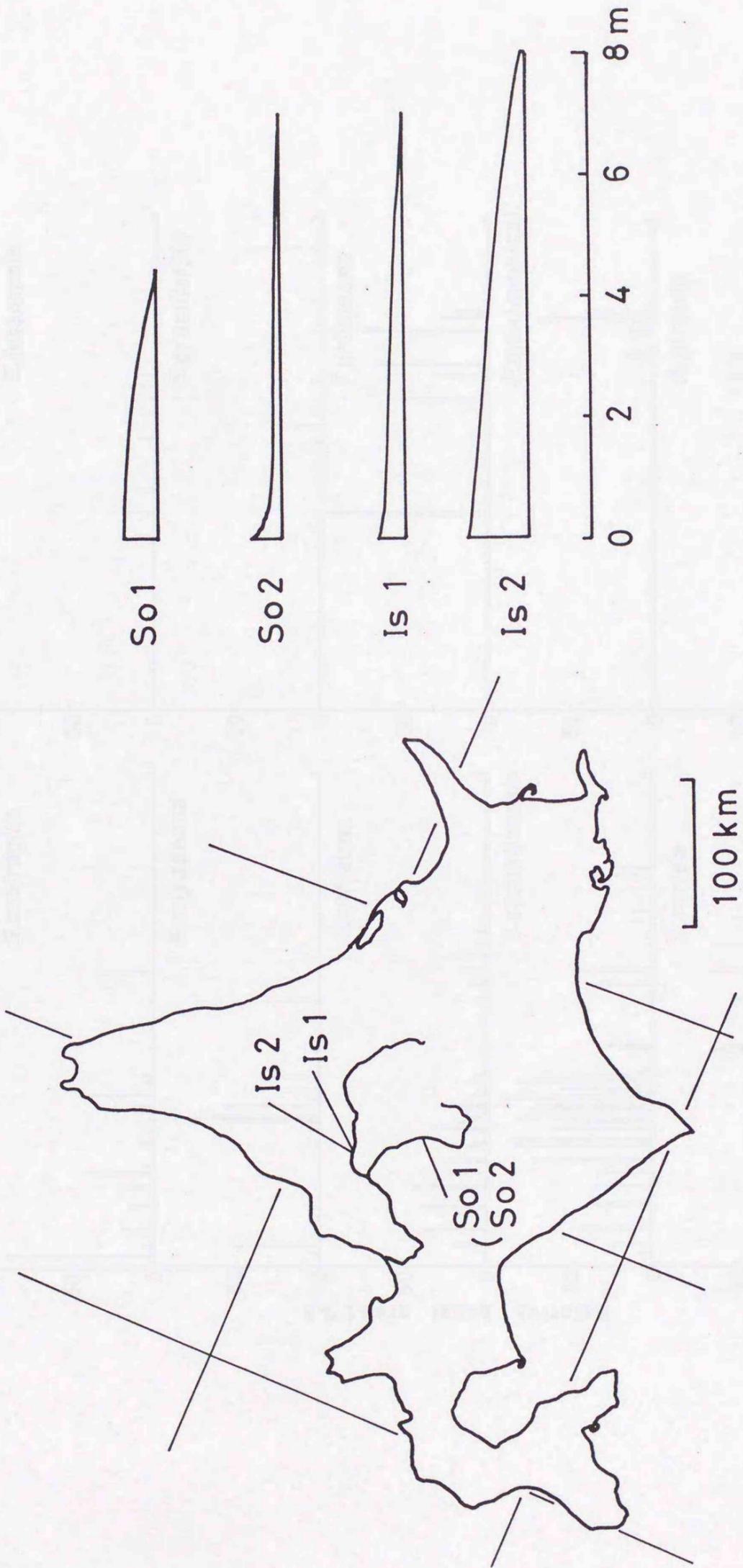


Fig.6. Location and profile of four seedling transects, So 1, So 2, Is 1, and Is 2.

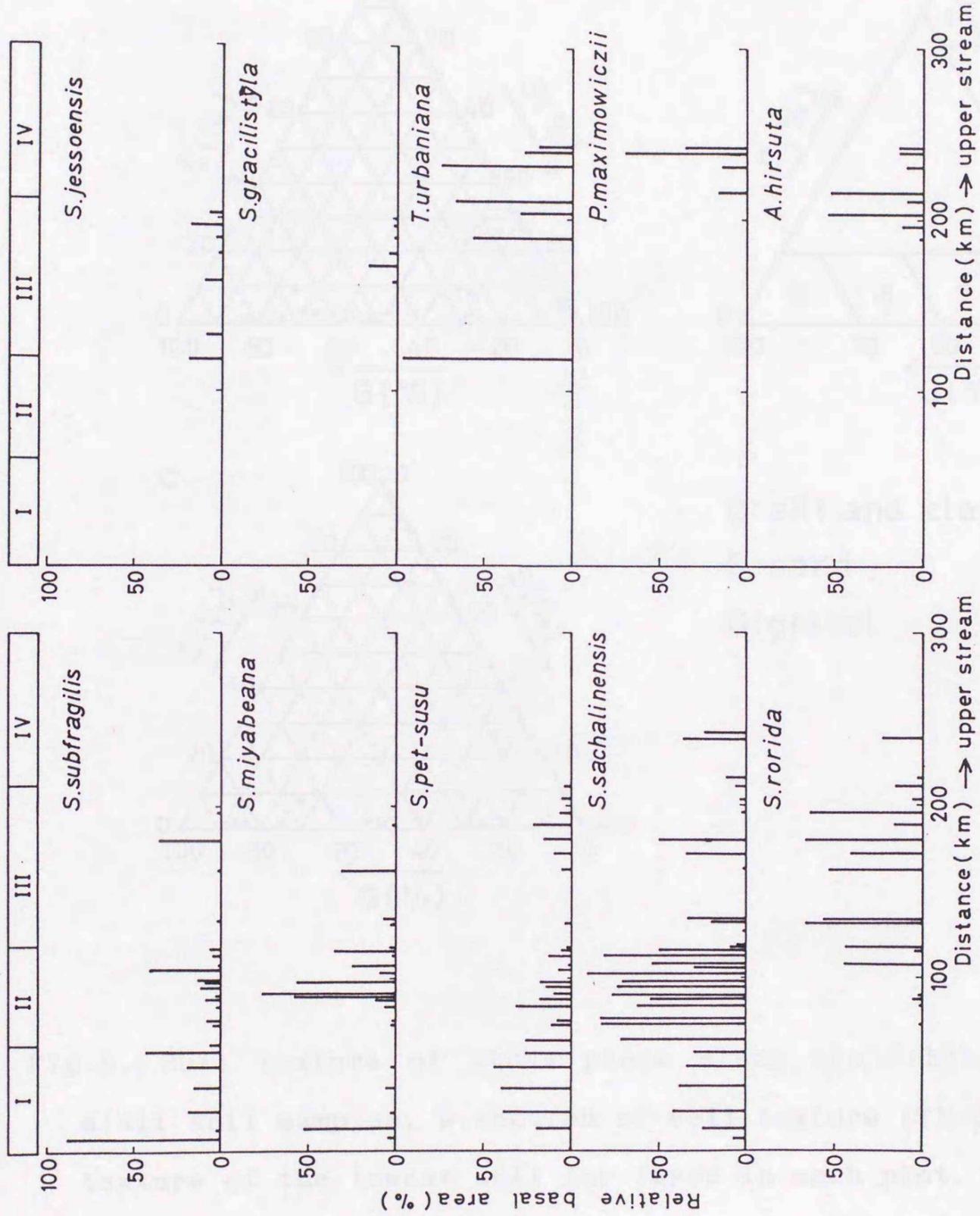
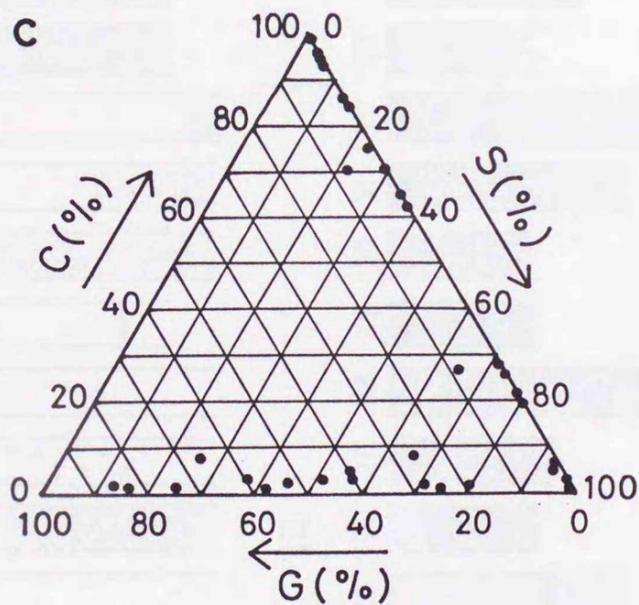
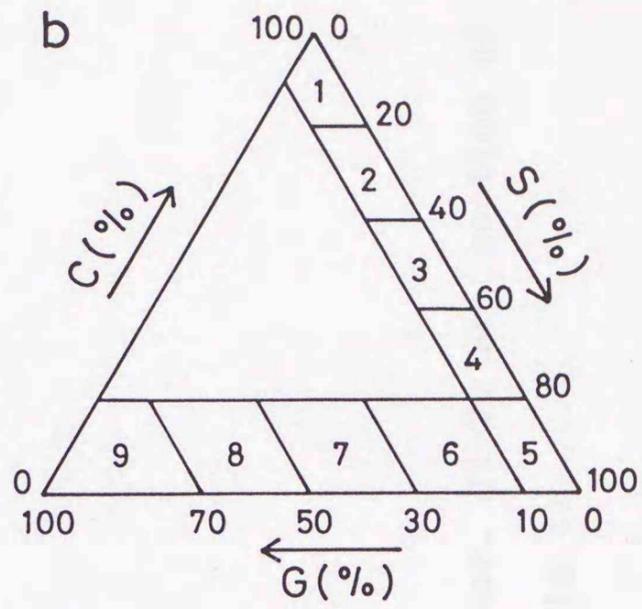
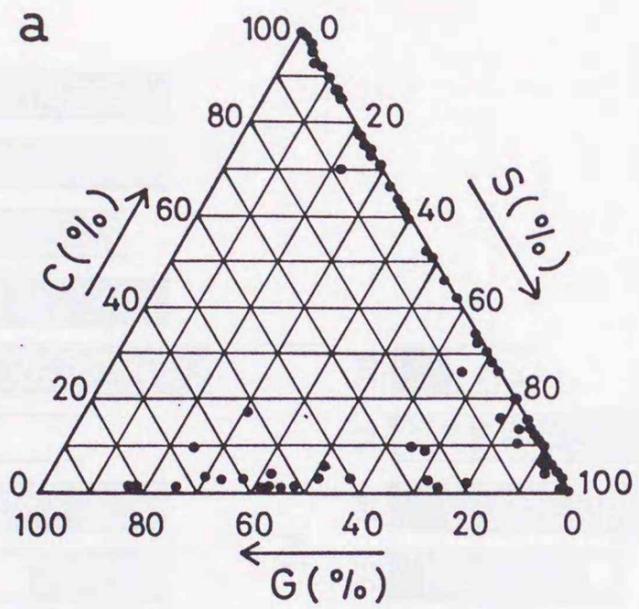


Fig. 7. Distribution of nine Salicaceous species and *Alnus hirsuta* along the Ishikari River.



C: silt and clay
 S: sand
 G: gravel

Fig.8. Soil texture of study plots along the Ishikari River.
 a: all soil samples, b: section of soil texture (T1-T9), c: soil texture of the lowest soil layer in each plot. G: gravel > 2 mm. S: sand, 2 mm - 0.05 mm. C: silt and clay < 0.05 mm.

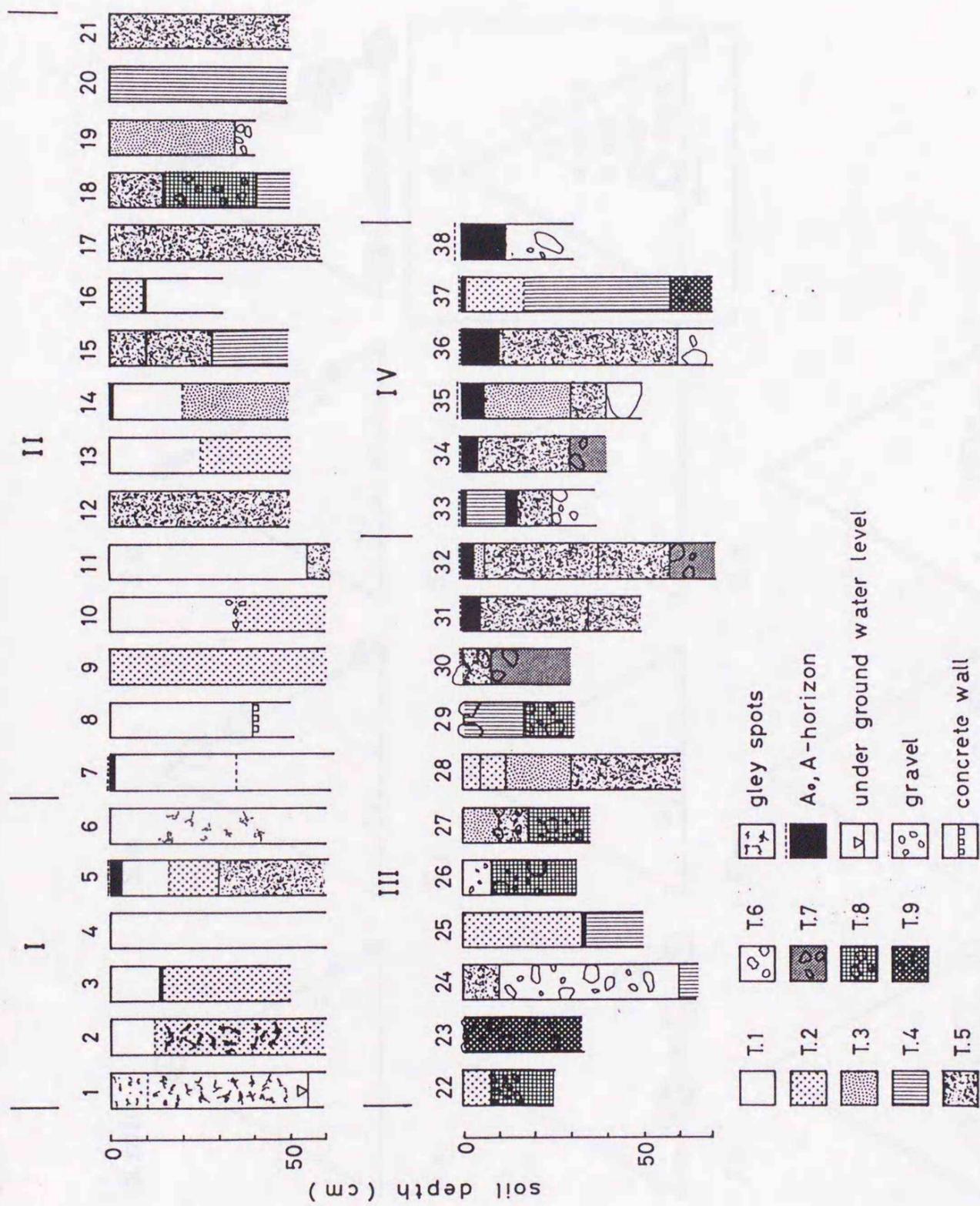


Fig.9. Soil profiles in 38 plots along the Ishikari River. T1-T9 are section of soil texture

(Fig.8,b). I-IV are four river morphological zones (Fig.4).

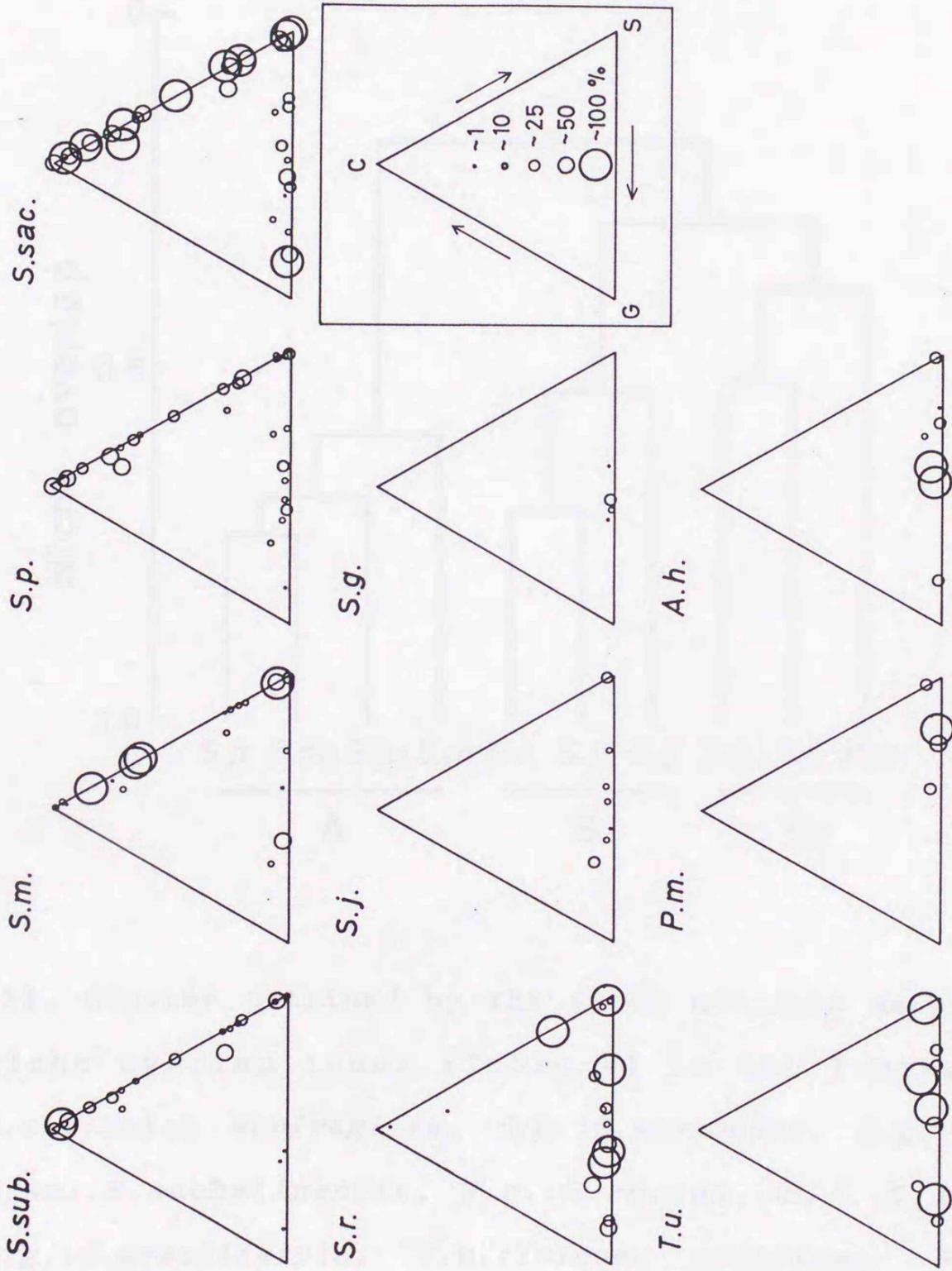


Fig.10. Relationship between the soil texture of the lowest soil layer and relative abundance of nine Salicaceous species and *Alnus hirsuta* in the plots along the Ishikari River. S.sub.:*Salix subfragilis*, S.m.:*S.miyabeana*, S.p.:*S.pet-susu*, S.sac.:*S.sachalinensis*, S.r.:*S.rorida*, S.j.:*S.jessoensis*, S.g.:*S.gracilistyla*, T.u.:*Toisusu urbaniana*, P.m.:*Populus maximowiczii*, A.h.:*Alnus hirsuta*.

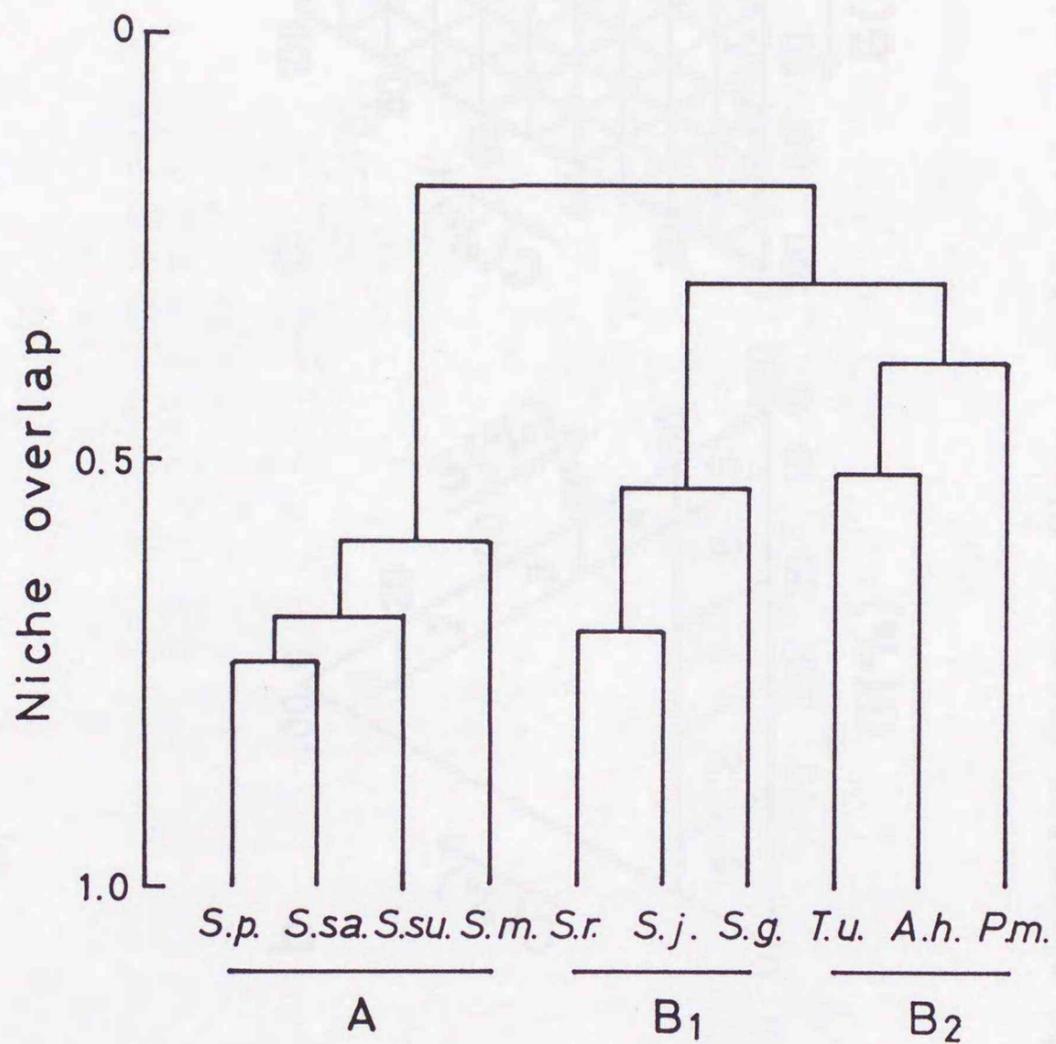


Fig.11. Cluster obtained by the group averaged method based on niche overlap index (Table 4) in the Ishikari River. *S.su.*:*Salix subfragilis*, *S.m.*:*S.miyabeana*, *S.p.*:*S.pet-susu*, *S.sa.*:*S.sachalinensis*, *S.r.*:*S.rorida*, *S.j.*:*S.jessoensis*, *S.g.*:*S.gracilistyla*, *T.u.*:*Toisusu urbaniana*, *P.m.*:*Populus maximowiczii*, *A.h.*:*Alnus hirsuta*. G,S and C are as Fig.8.

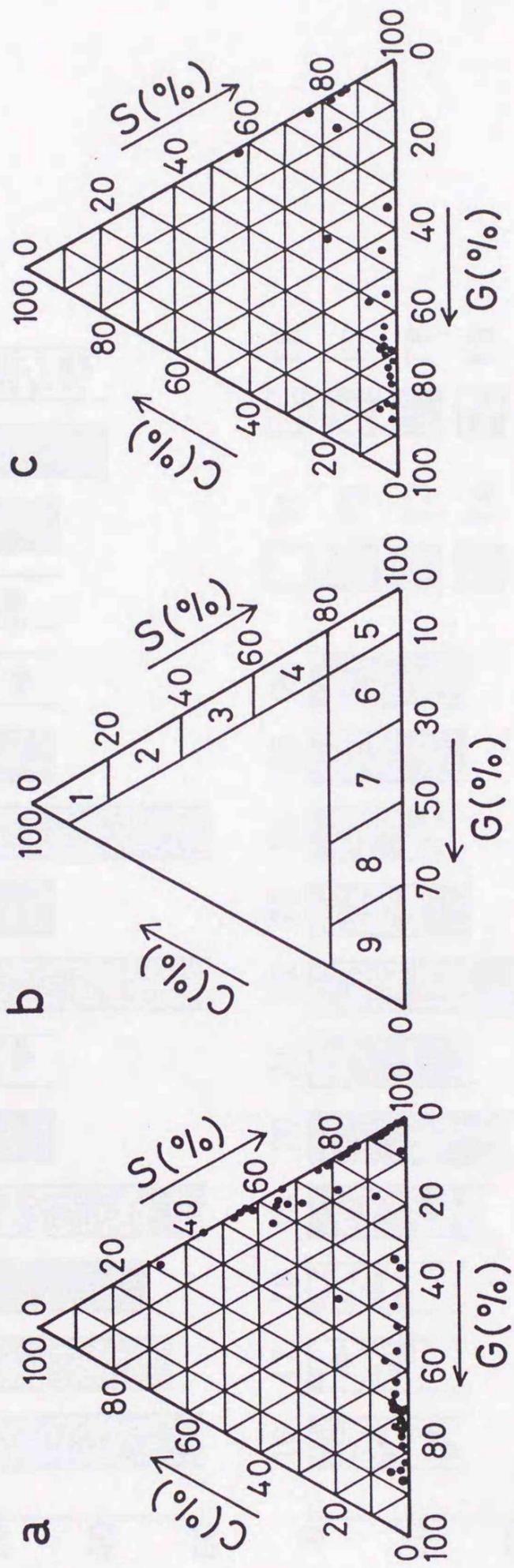


Fig.12. Soil texture of study plots along the Satsunai River. a:all soil samples, b:section of soil texture (T1-T9), c:soil texture of the lowest soil lay layer in each plot. G:gravel > 2 mm. S:sand2 mm-0.05 mm. C:silt and clay < 0.05 mm.

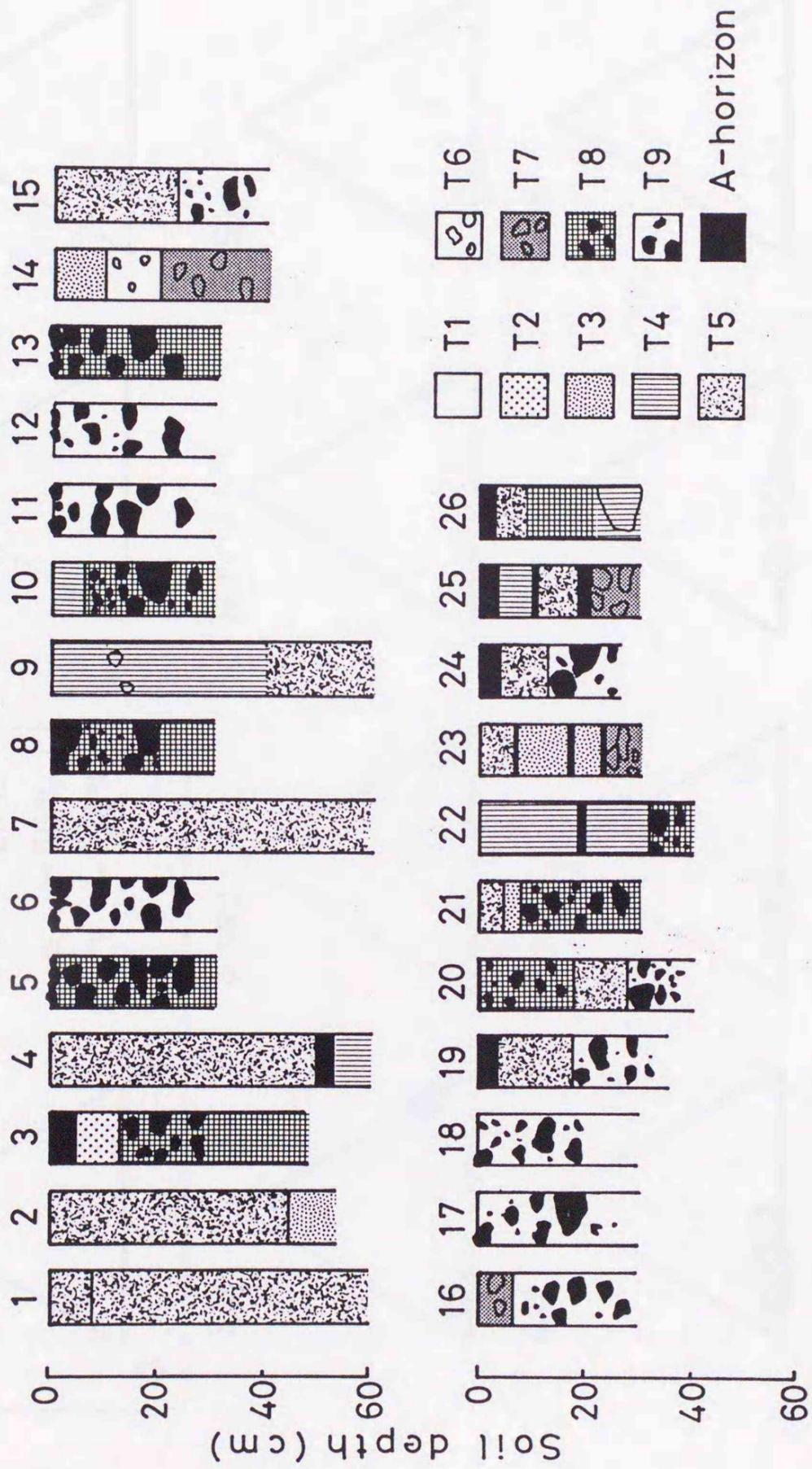


Fig.13. Soil profiles in 26 plots along the Satsunai River. T1-T9 are section of soil texture (Fig.12,b).

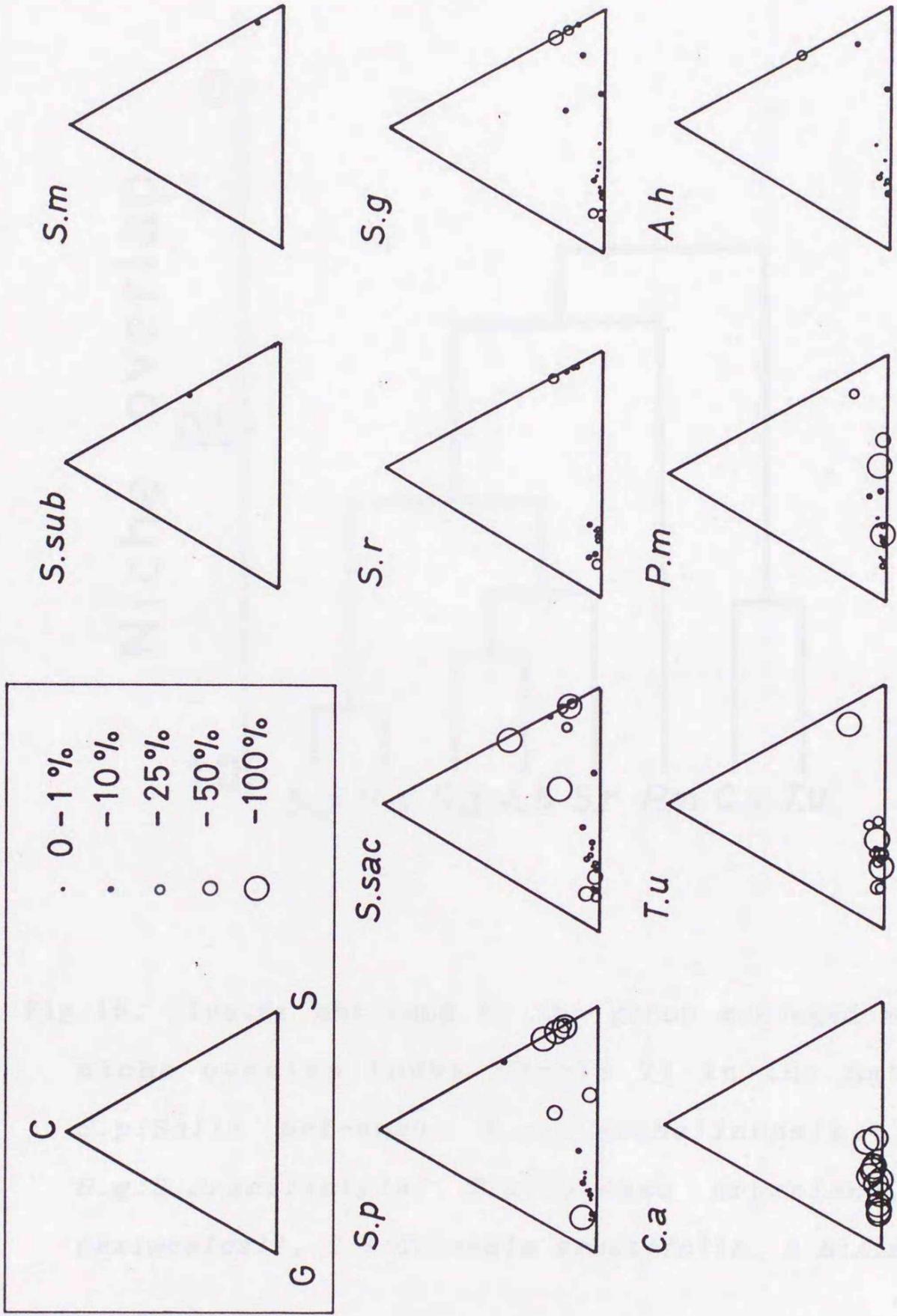


Fig.14. Relationship between the soil texture of the lowest soil layer and relative abundance of nine Salicaceous species and *Alnus hirsuta* in the plots along the Satsunai River. S.sub:*Salix subfragilis*, S.m:*Salix miyabeana*, S.p:*Salix pet-susu*, S.sac:*Salix sachalinensis*, S.r:*Salix rorida*, S.g:*Salix gracilistyla*, C.a:*Chosenia arbutifolia*, T.u:*Toisusu urbaniana*, P.m:*Populus maximowiczii*, A.h:*Alnus hirsuta*. G,S and C are as Fig.12.

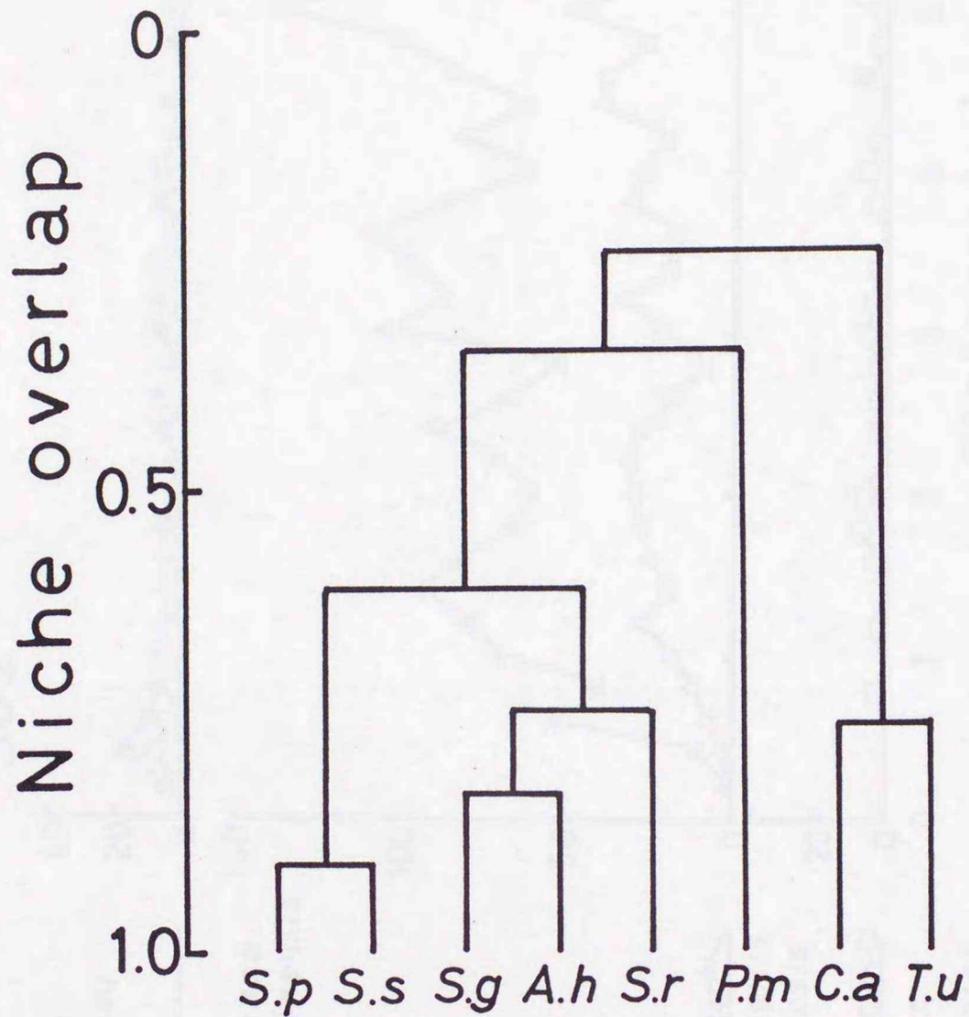


Fig.15. Cluster obtained by the group averaged method based on niche overlap index (Table 7) in the Satsunai River. *S.p*:*Salix pet-susu*, *S.s*:*S.sachalinensis*, *S.r*:*S.rorida*, *S.g*:*S.gracilistyla*, *T.u*:*Toisusu urbaniana*, *P.m*:*Populus maximowiczii*, *C.a*:*Chosenia arbutifolia*, *A.h*:*Alnus hirsuta*.

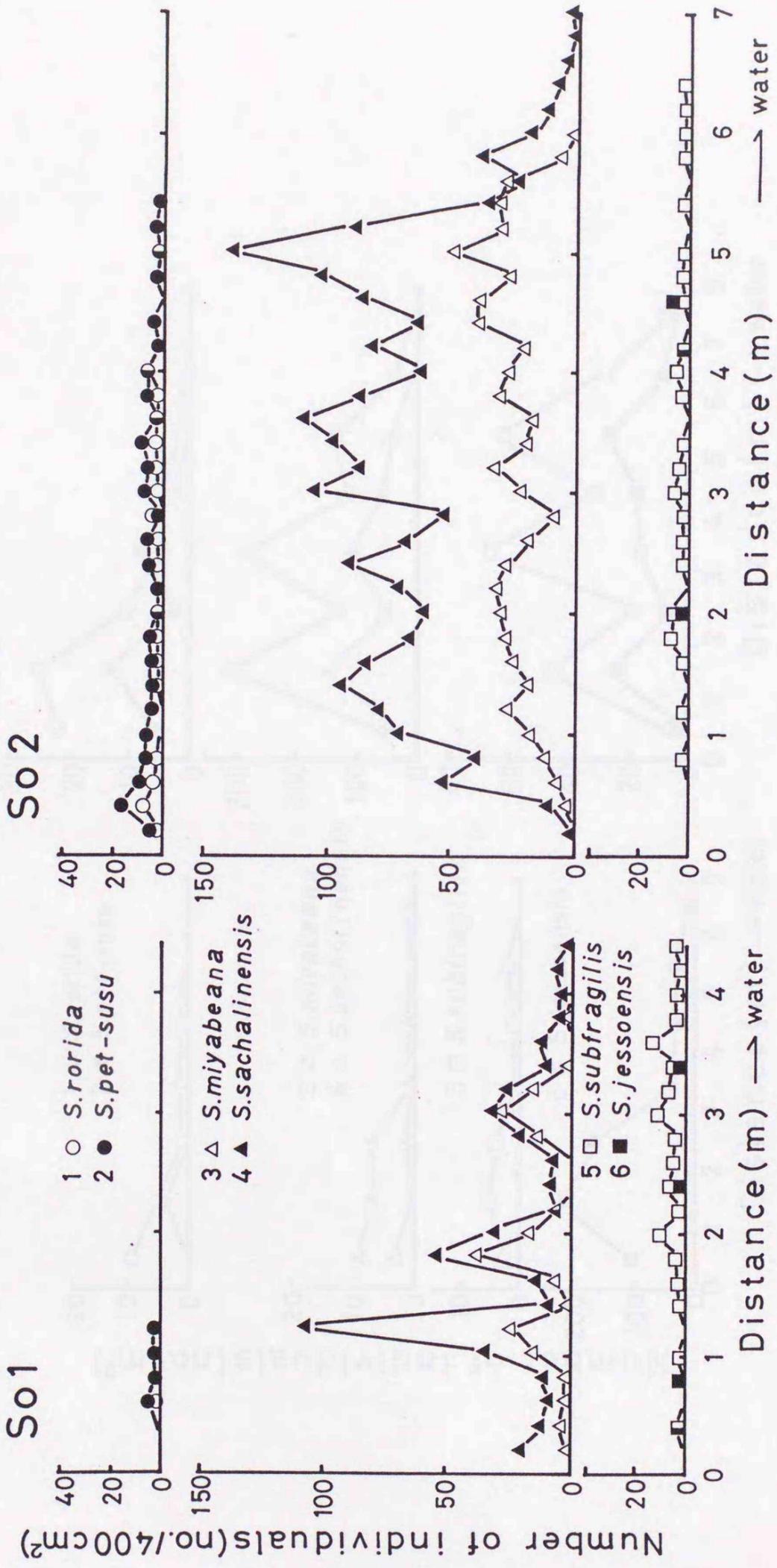


Fig. 16. Seedling distribution of six co-occurring *Salix* species along the two belt transects from top of the point bars to shoreline. So 1 (0.2m x 5m) and So 2 (0.2m x 8m) are set on the Sorachi River. Individual numbers are examined every 0.2 m.

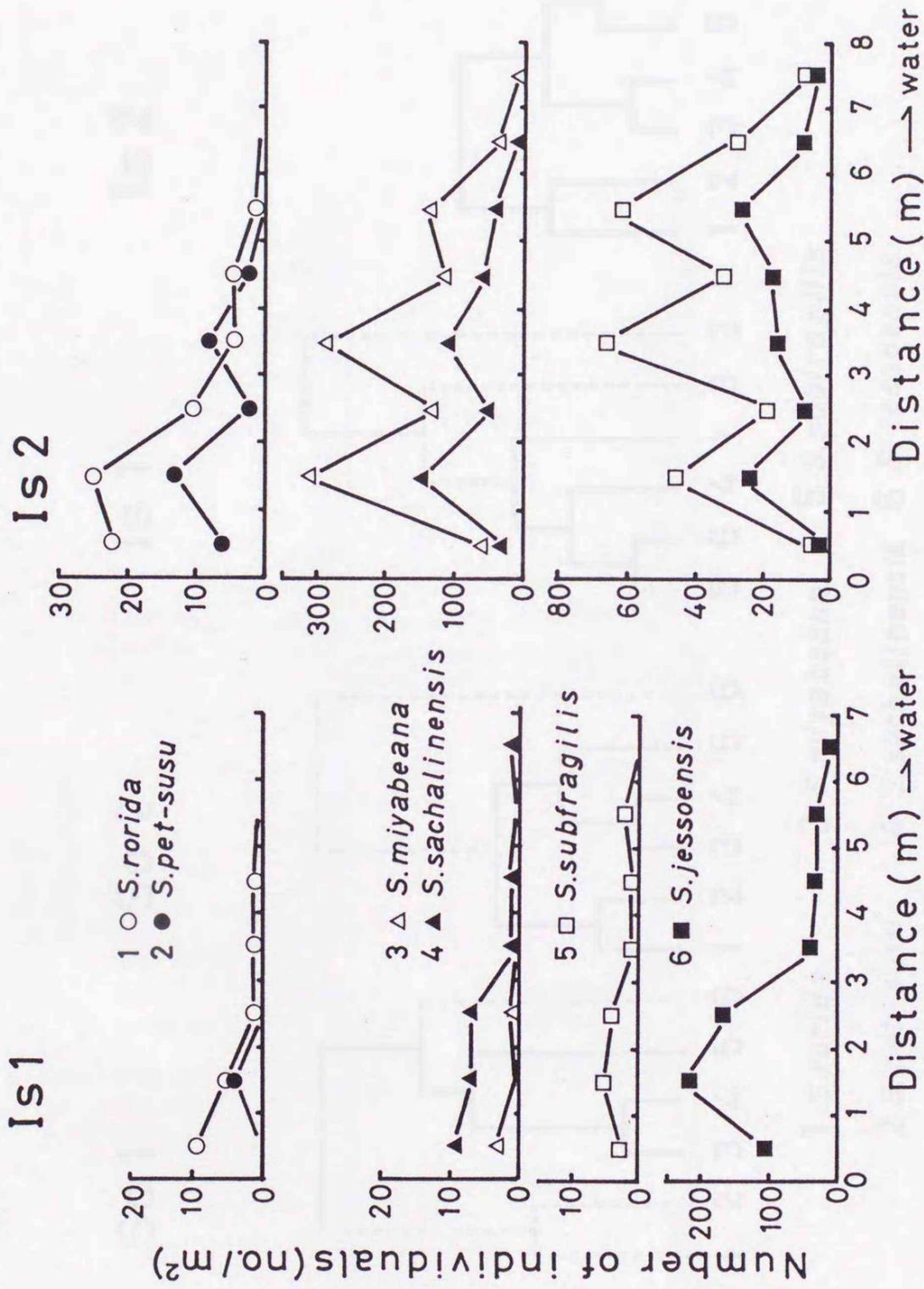


Fig.17. Seedling distribution of six co-occurring *Salix* species along the two belt transects from top of the point bars to shoreline. Is 1 (1m x 7m) and Is 2 (1m x 8m) are set on the Ishikari River. Individual numbers are examined every 1.0 m.

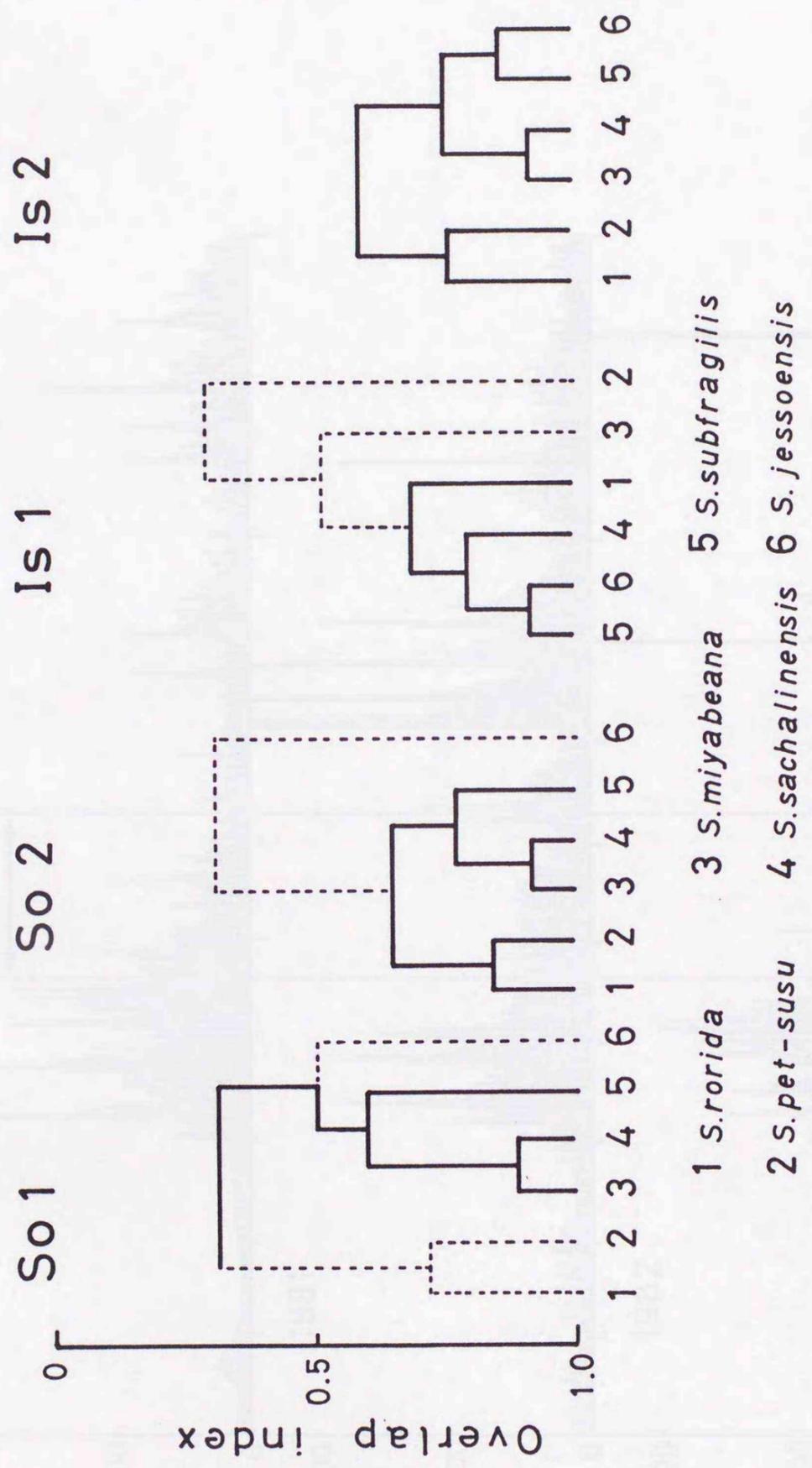


Fig.18. Similarity of seedling distribution in the four seedling belt transects (So 1, So 2, Is 1, and Is 2) based on the niche overlap index of Schoener (1968). Broken lines shows species less than five individuals.

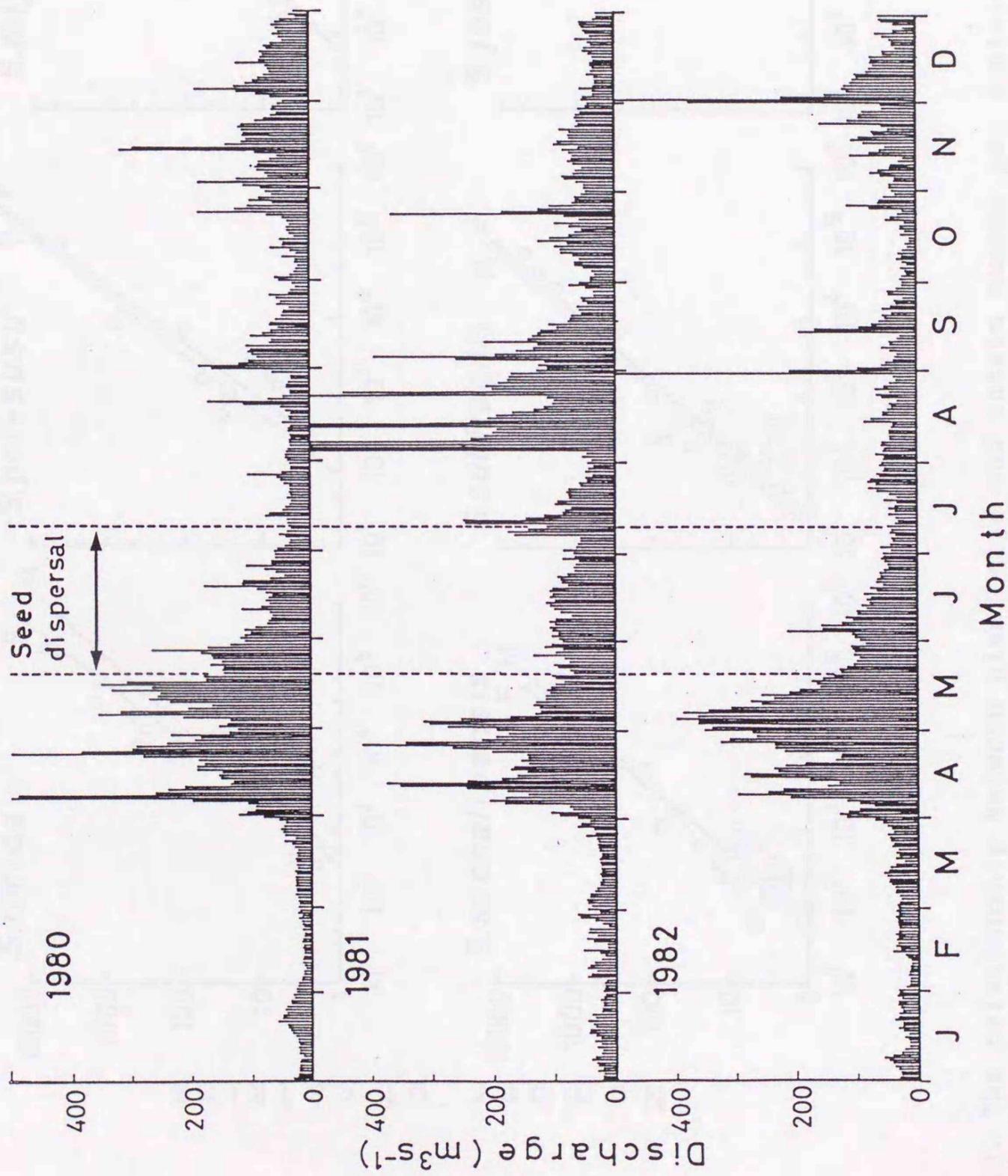


Fig.19. Relationship between the seed dispersal of *Salix* species and flooding seasonality of the Sorachi River. Mean daily discharge (m^3s^{-1}) was recorded at Akabira discharge station located 40 km downstream from the study area. Discharge data were obtained from the Annual Report of River Discharge (River Bureau, Ministry of Construction, Japan, 1982, 1983, 1984).

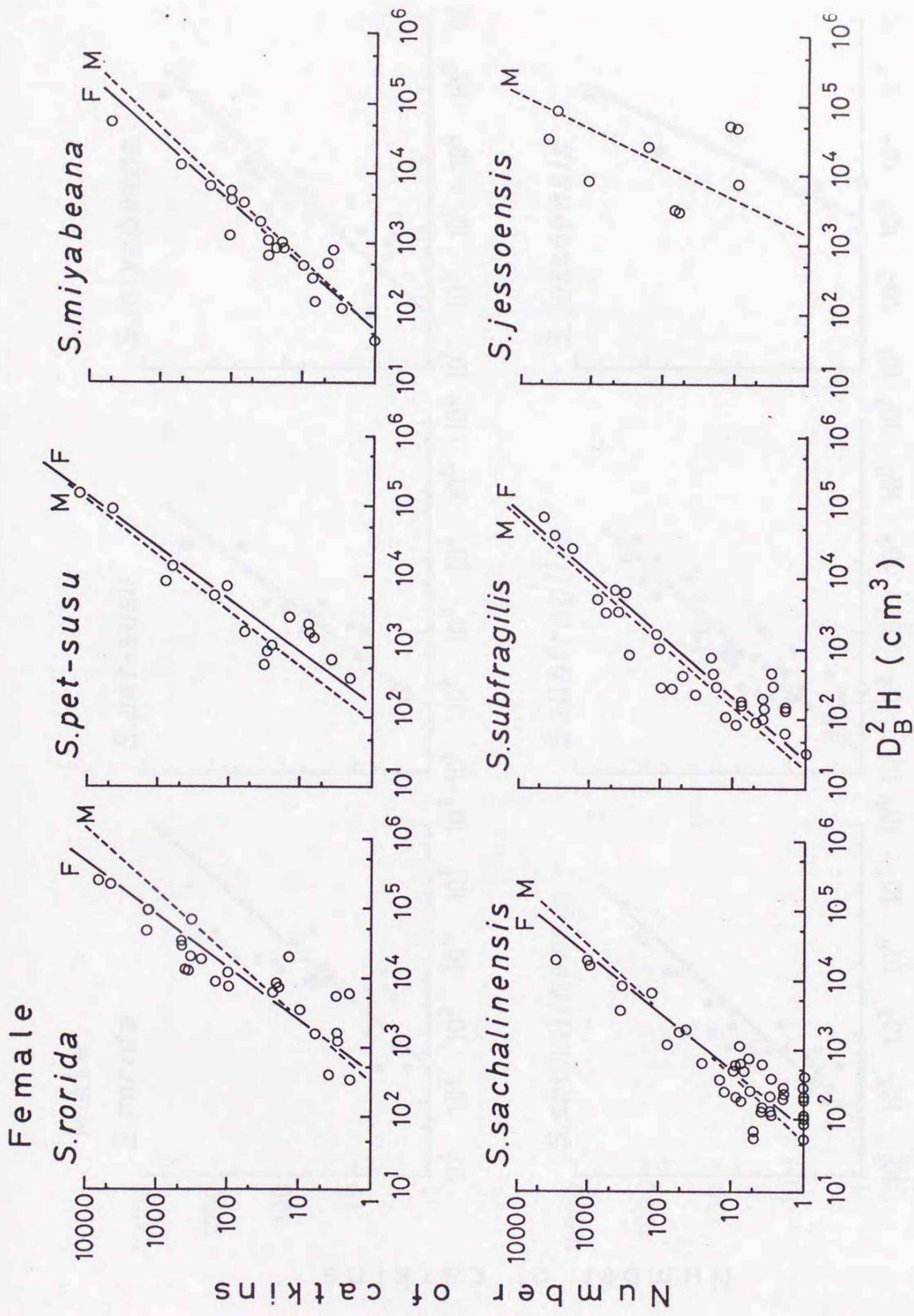


Fig.20. The relationship between plant size and catkin number per individuals in female. D_B is the stem diameter under the lowest living branch. F (solid line) and M (broken line) are regression lines in female and male.

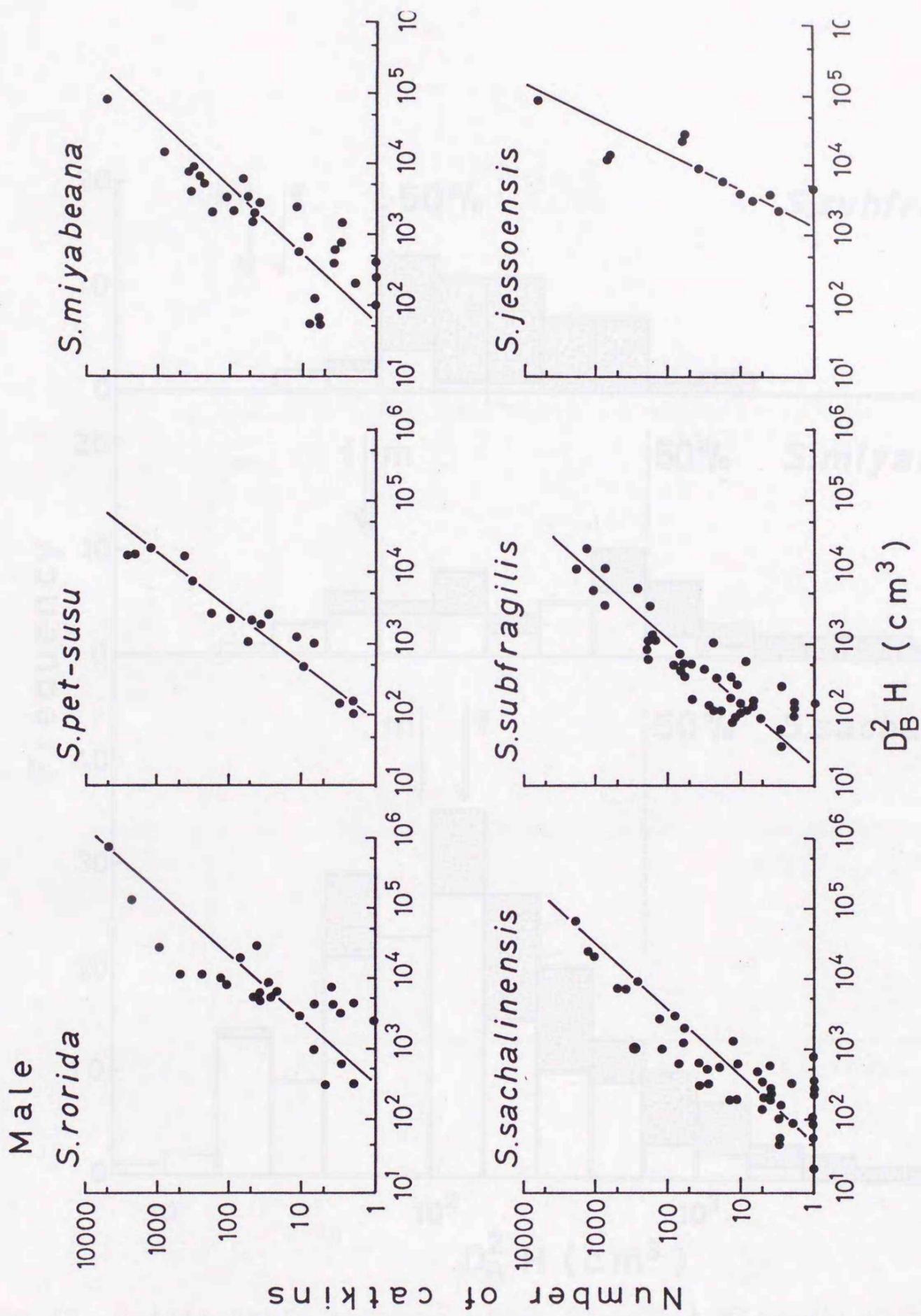


Fig.21. The relationship between plant size and catkin number per individuals in male. D_B is the stem diameter under the lowest living branch.

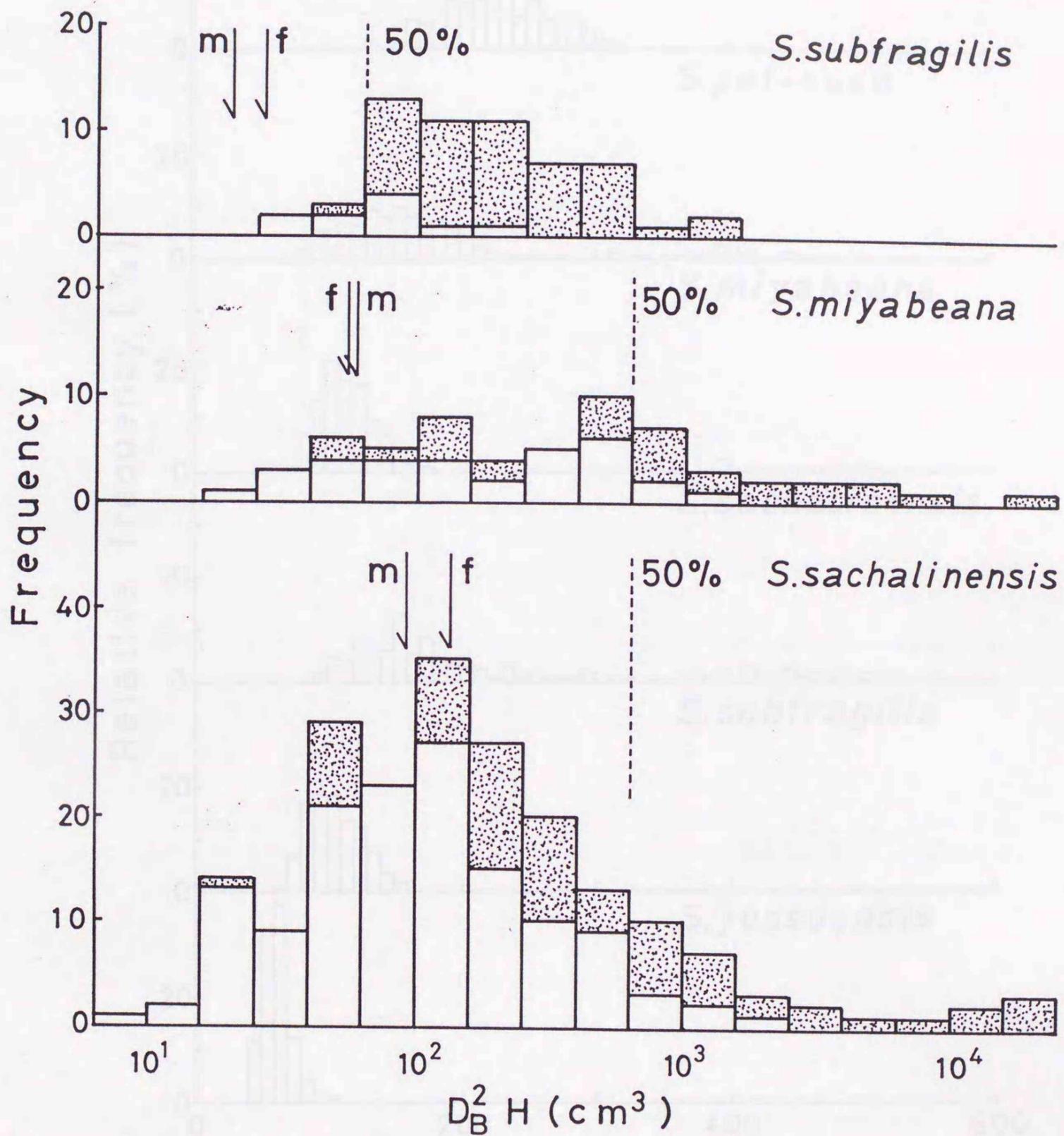


Fig.22. Relationship between plant size and frequency of fertile individuals in young populations of three *Salix* species. Dotted area shows fertile individuals. Vertical broken lines shows the size class having more than 50% fertile individuals. Arrows of m and f are estimated minimum fertile size in male and female.

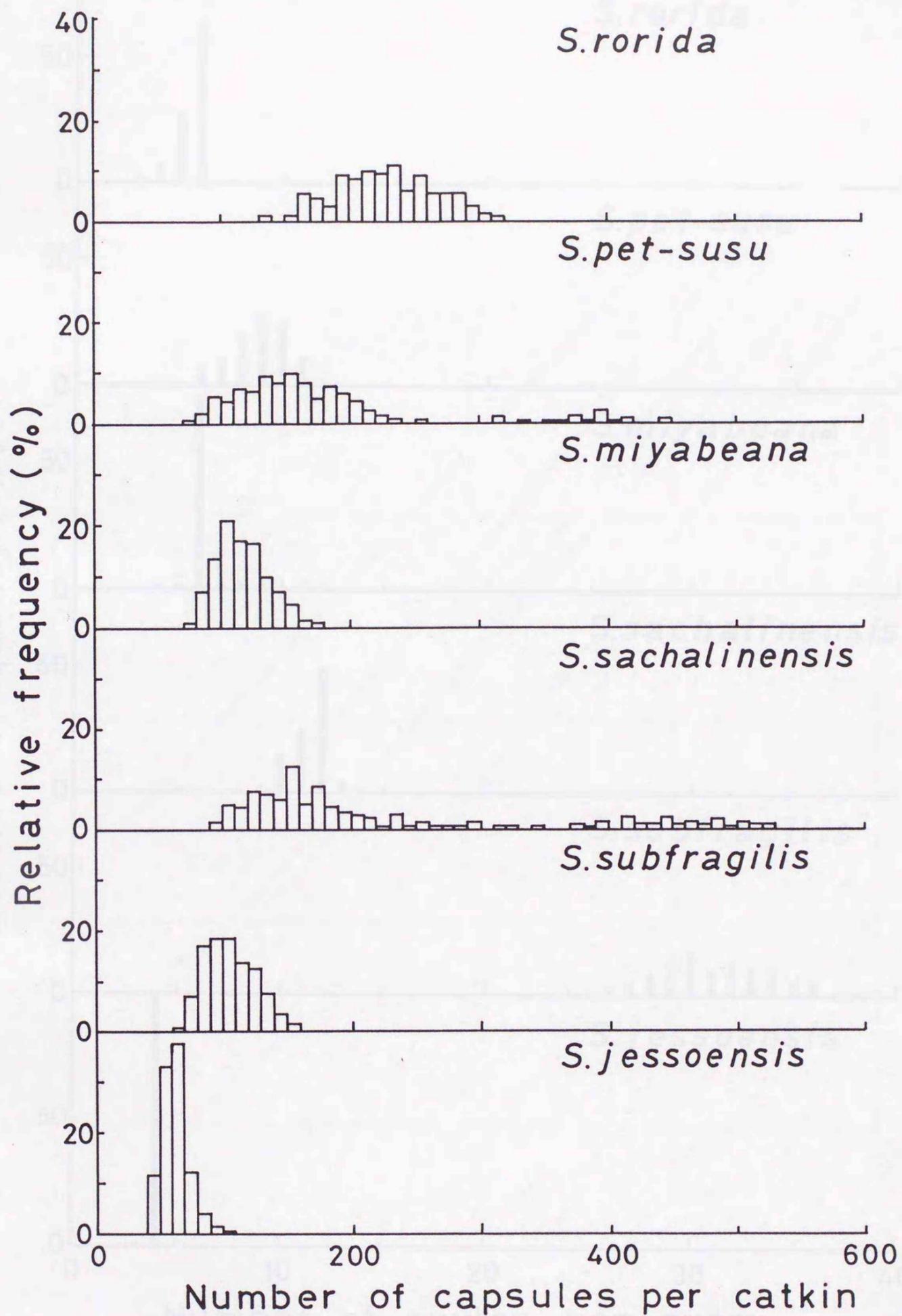


Fig.23. Frequency distribution of capsule (ovary) numbers per catkin.

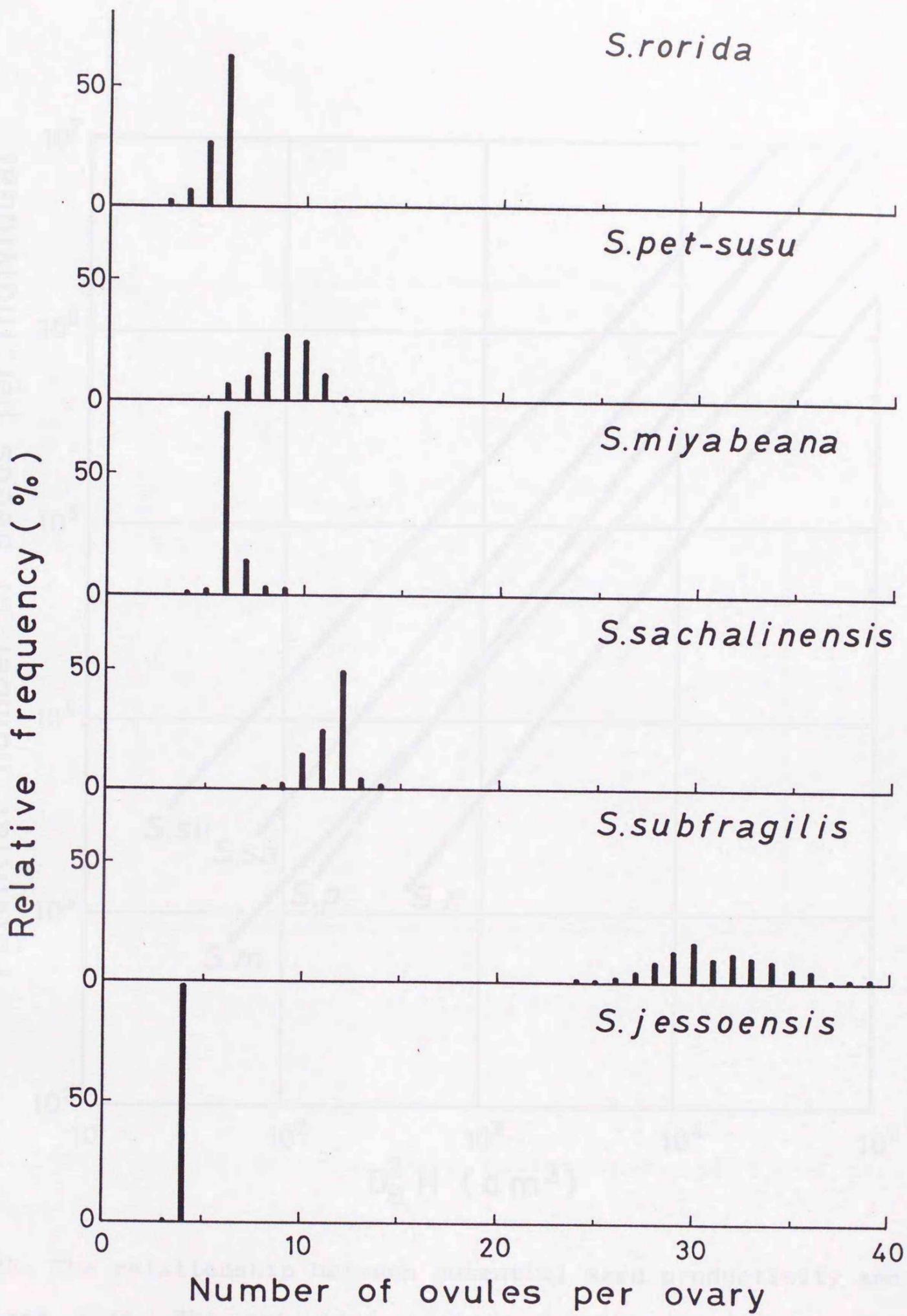


Fig.24. Frequency distribution of ovule numbers per ovary.

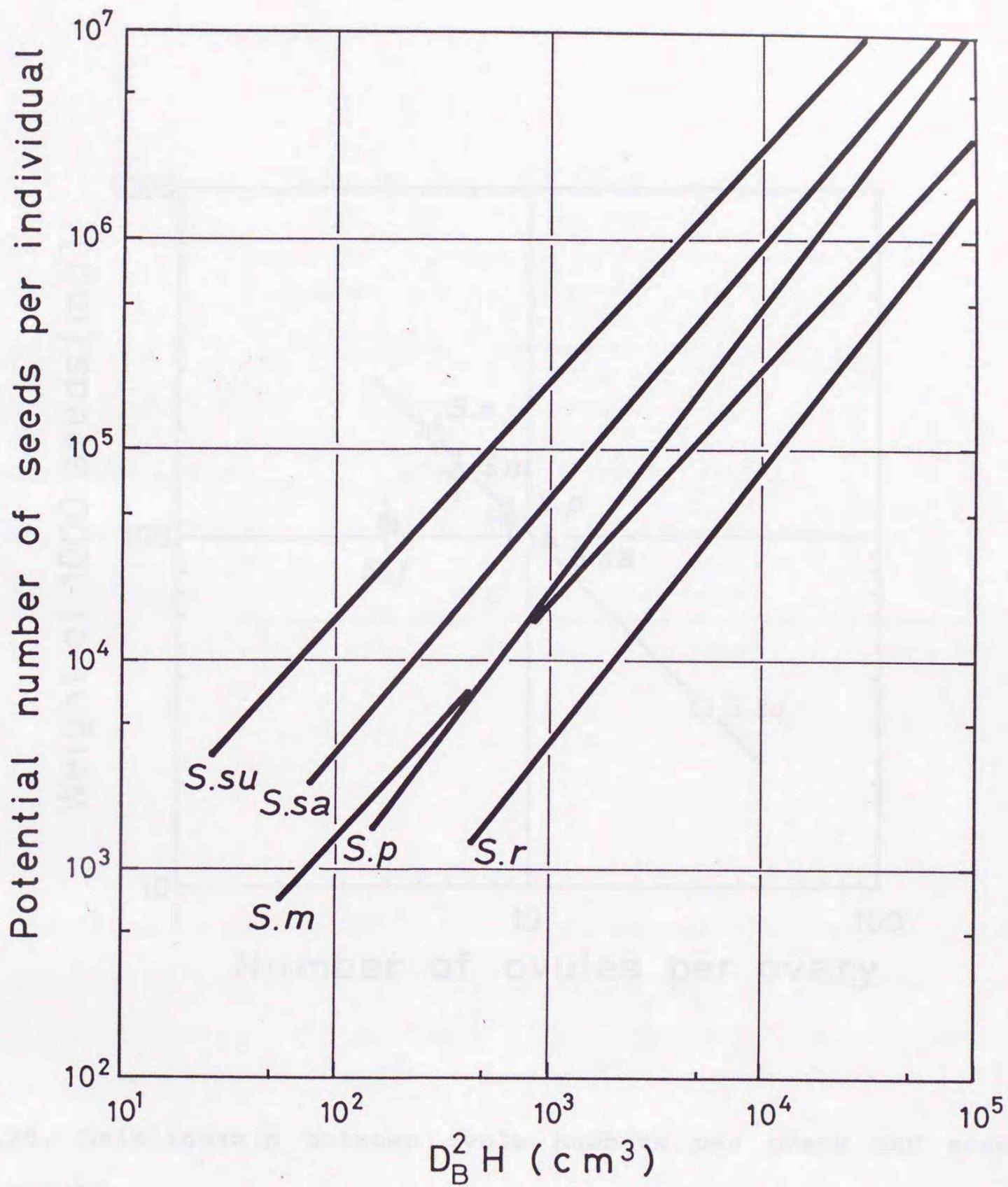


Fig.25. The relationship between potential seed productivity and plant size. The potential seed productivity was estimated from mean ovule number per ovary (Table 16), mean ovary number per catkins (Table 16) and the relation between plant size and catkin number per individuals in female (Fig.20).

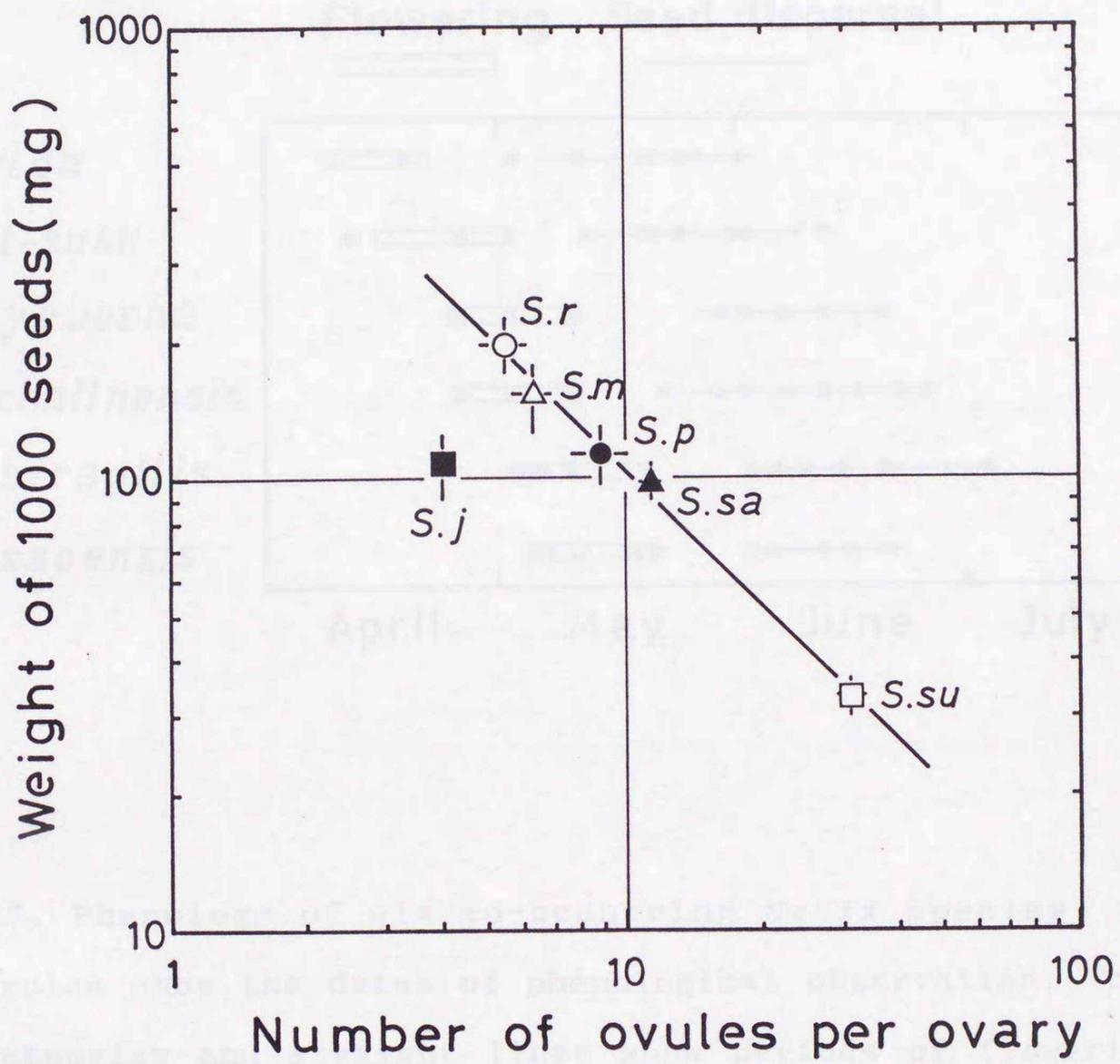


Fig.26. Relationship between ovule numbers per ovary and seed weight.

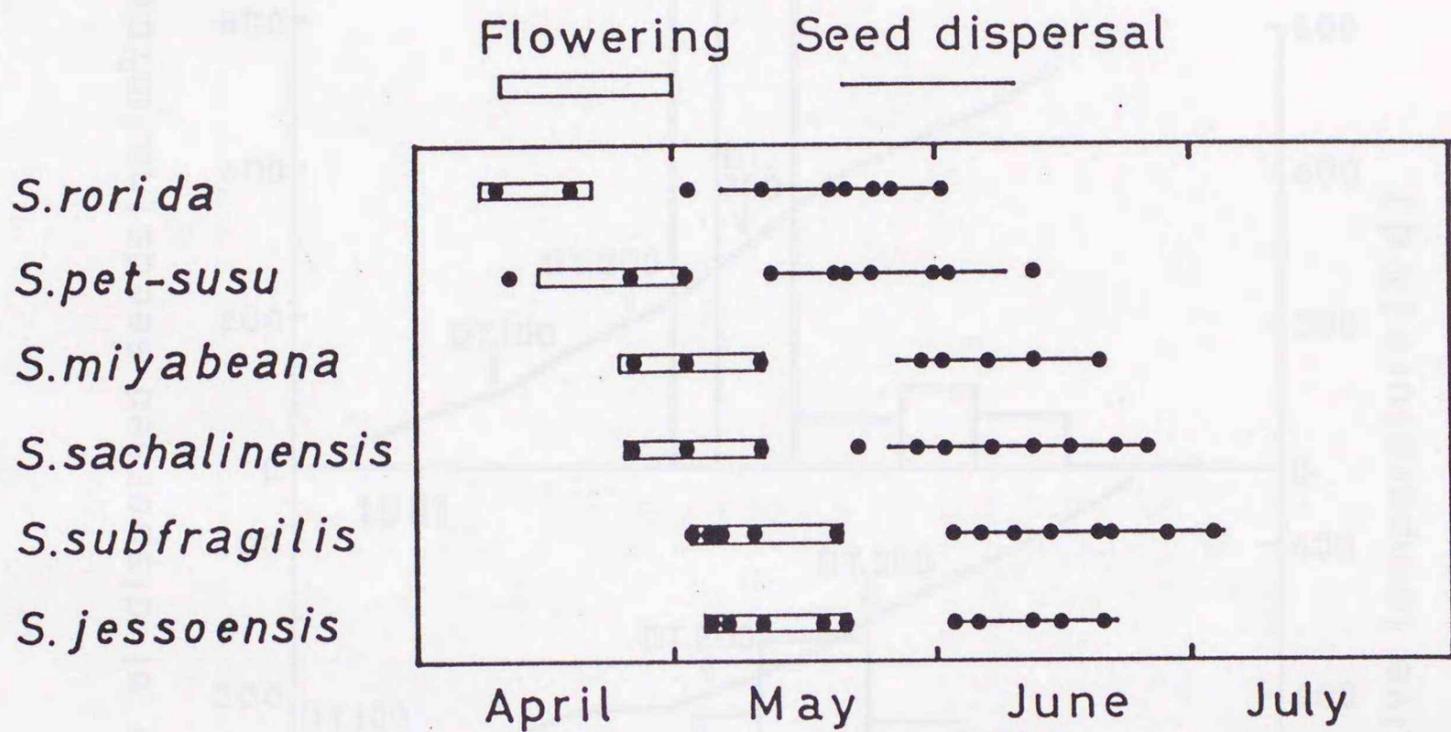


Fig.27. Phenology of six co-occurring *Salix* species. Closed circles show the dates of phenological observation. The long rectangles and straight lines show periods of flowering and seed dispersal, respectively. Phenology was observed every spring from 1980 to 1982.

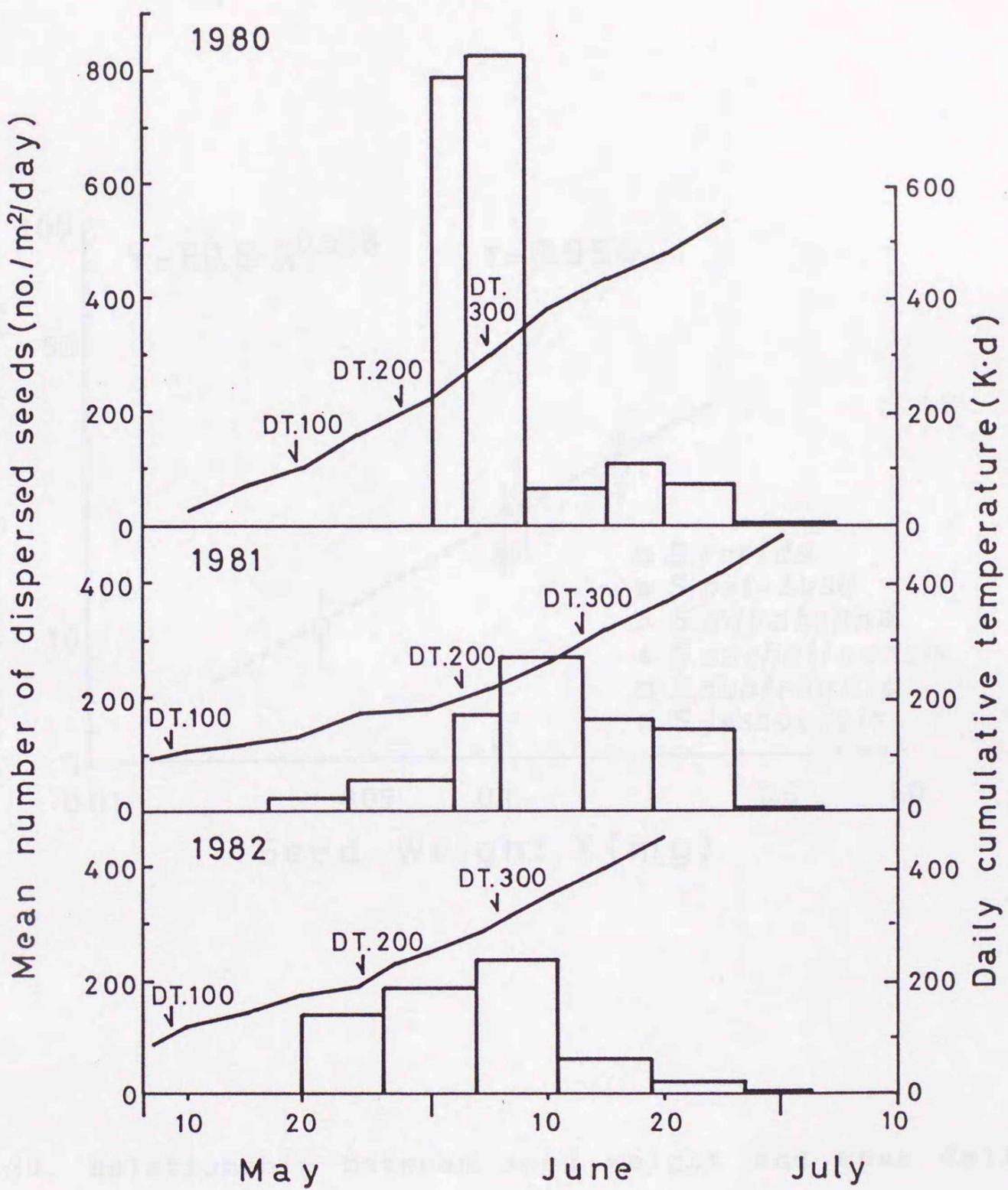


Fig.28. The relationship between the seed dispersal of six co-occurring *Salix* species and the thermal time (DT:daily cumulative temperature) which is summation of mean daily temperature more than 5 C.

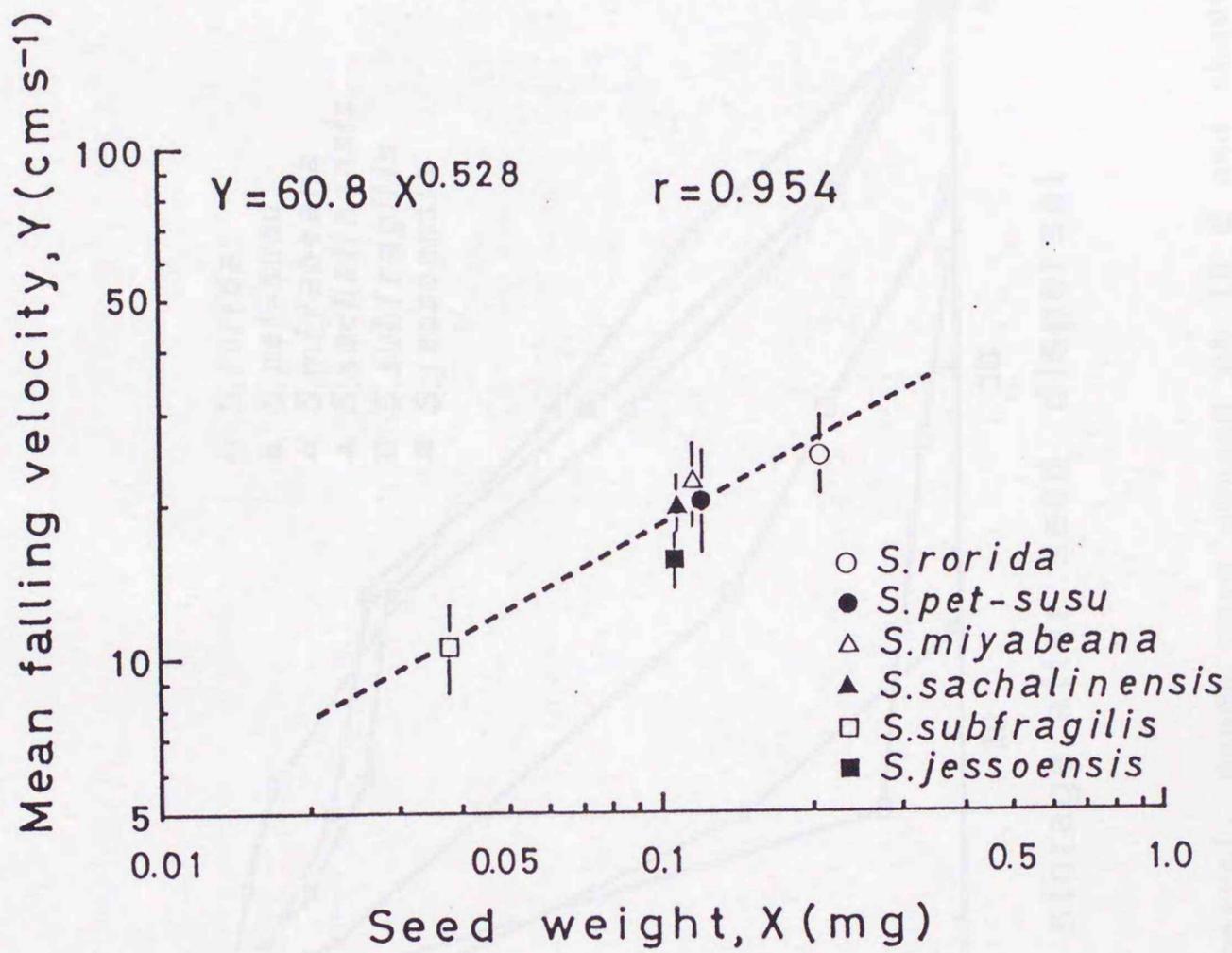


Fig.29. Relationship between seed weight and mean falling velocity of seeds.

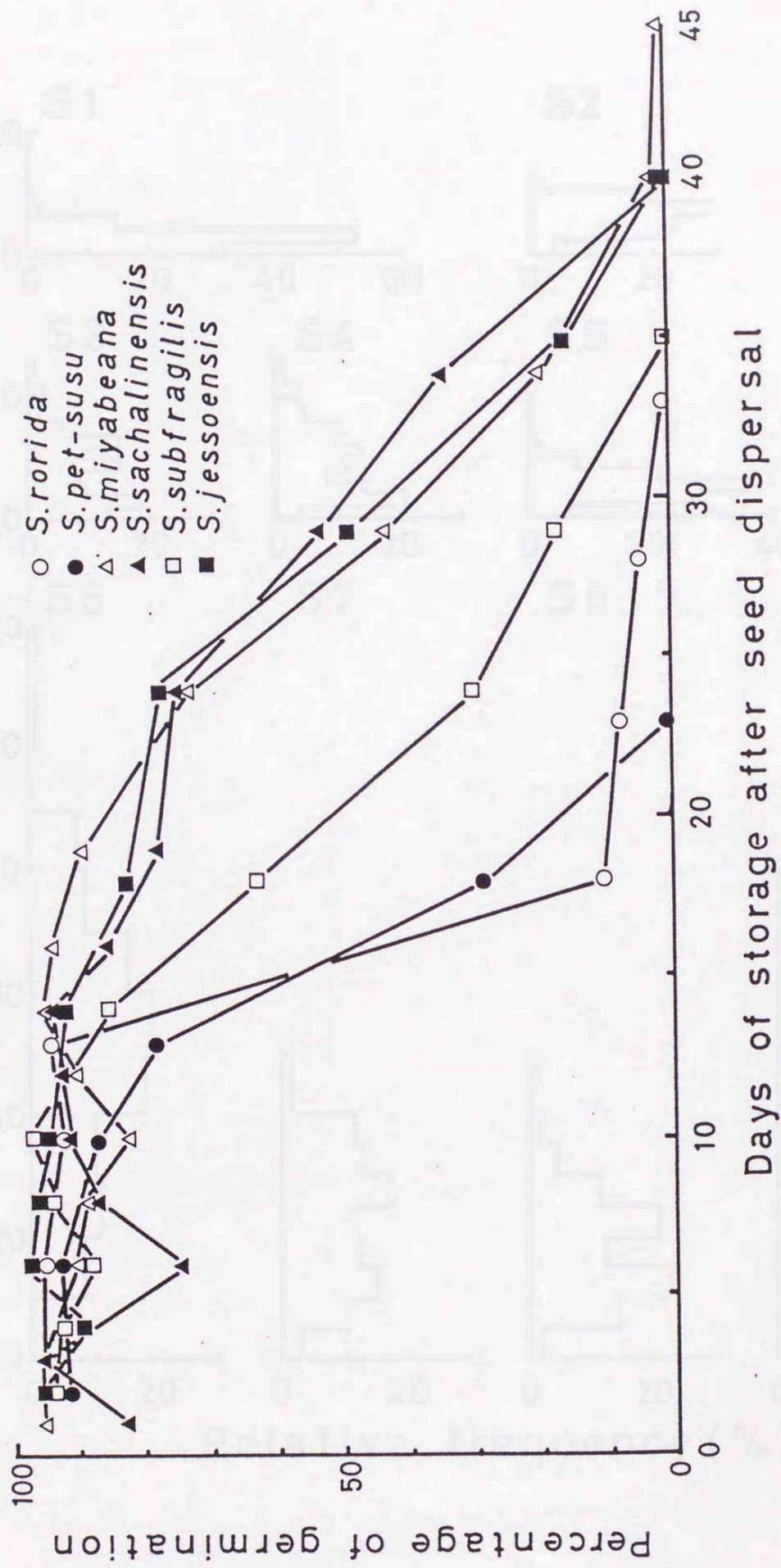


Fig. 30. Viability of seeds after dispersal. Seeds were stored at 16 C and about 50% humidity after dispersal.

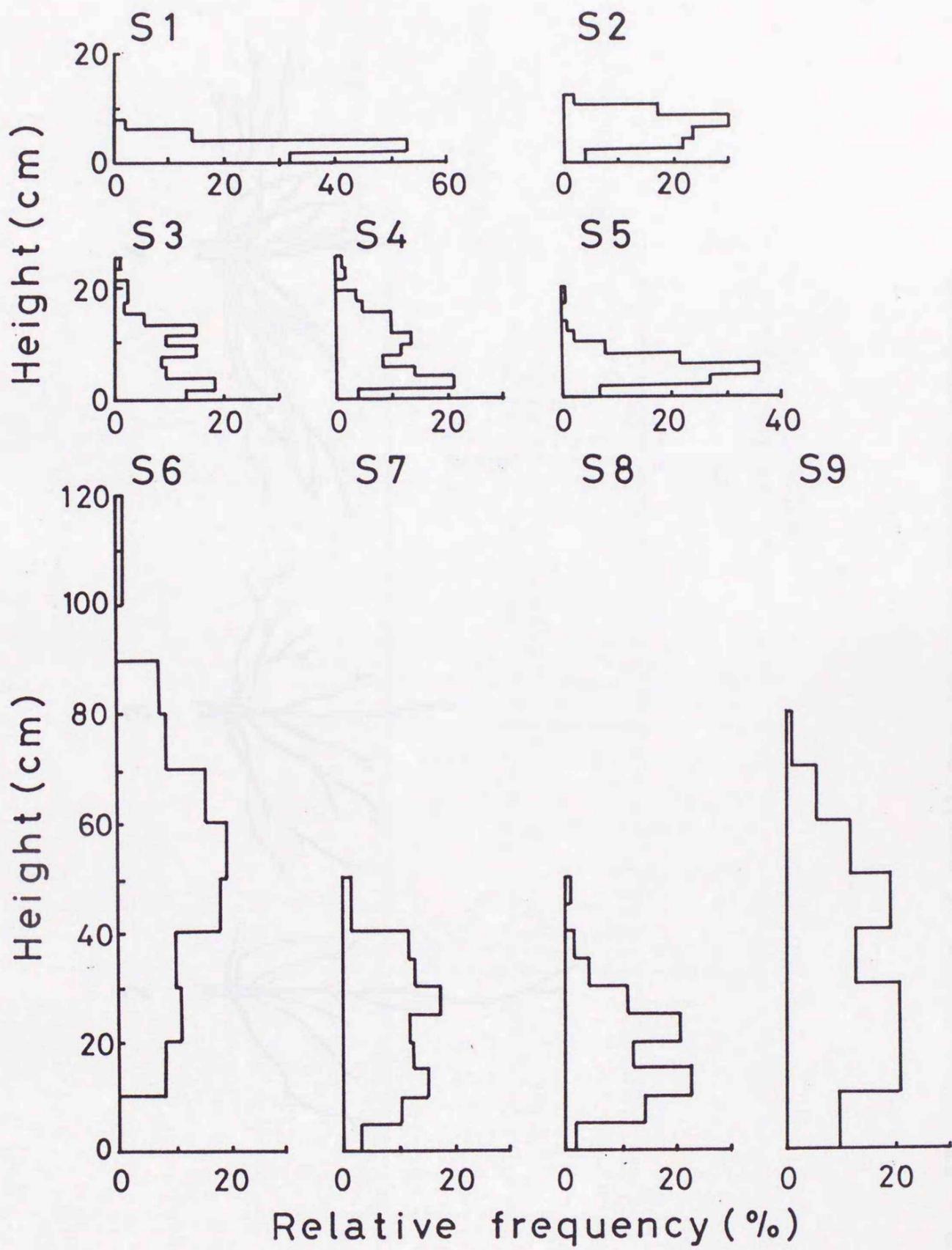


Fig.31. Height distribution of seedlings in nine seedling quadrats (S1-S9).

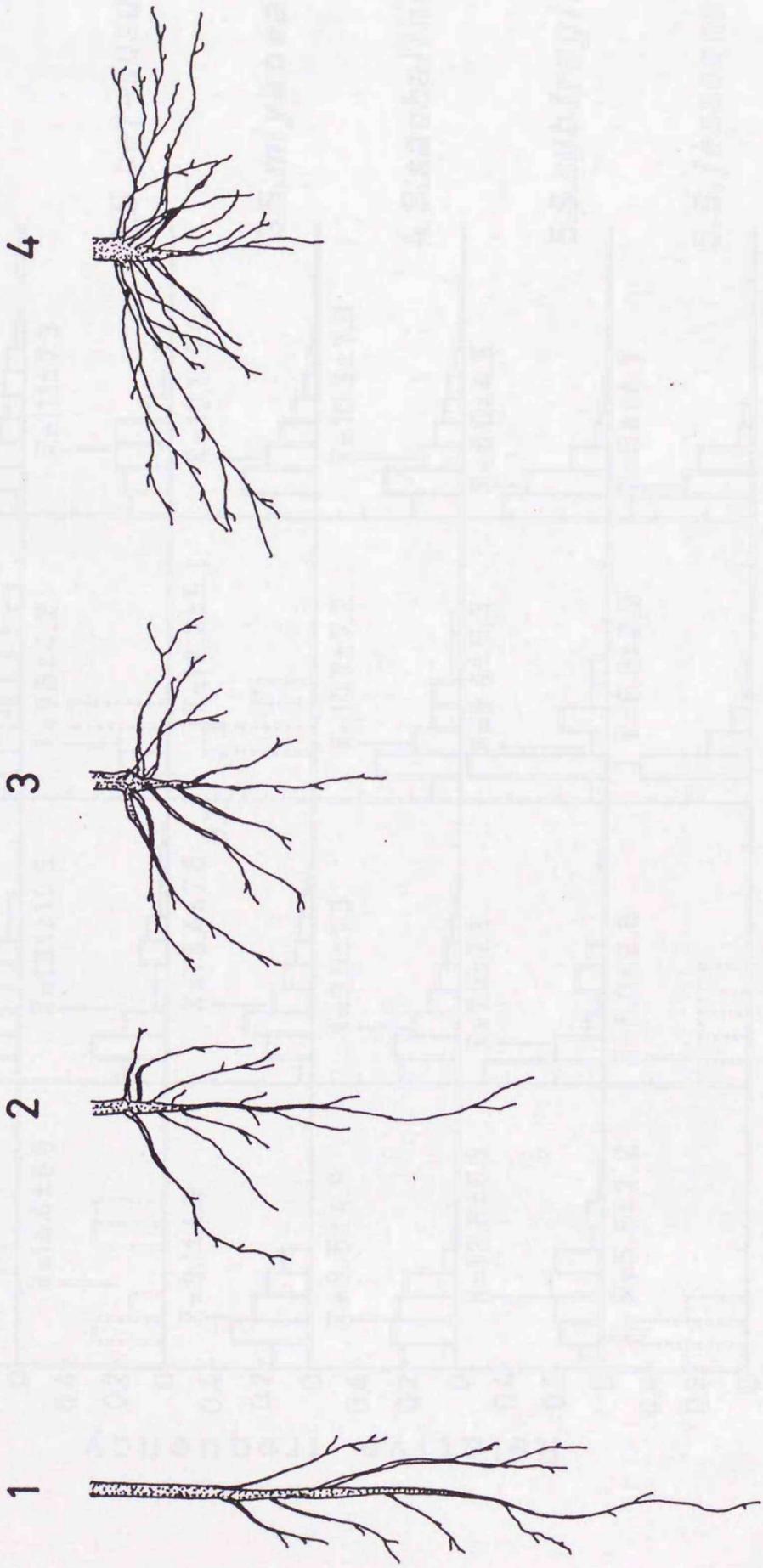


Fig. 32. Root types of seedlings in nine seedling quadrats.

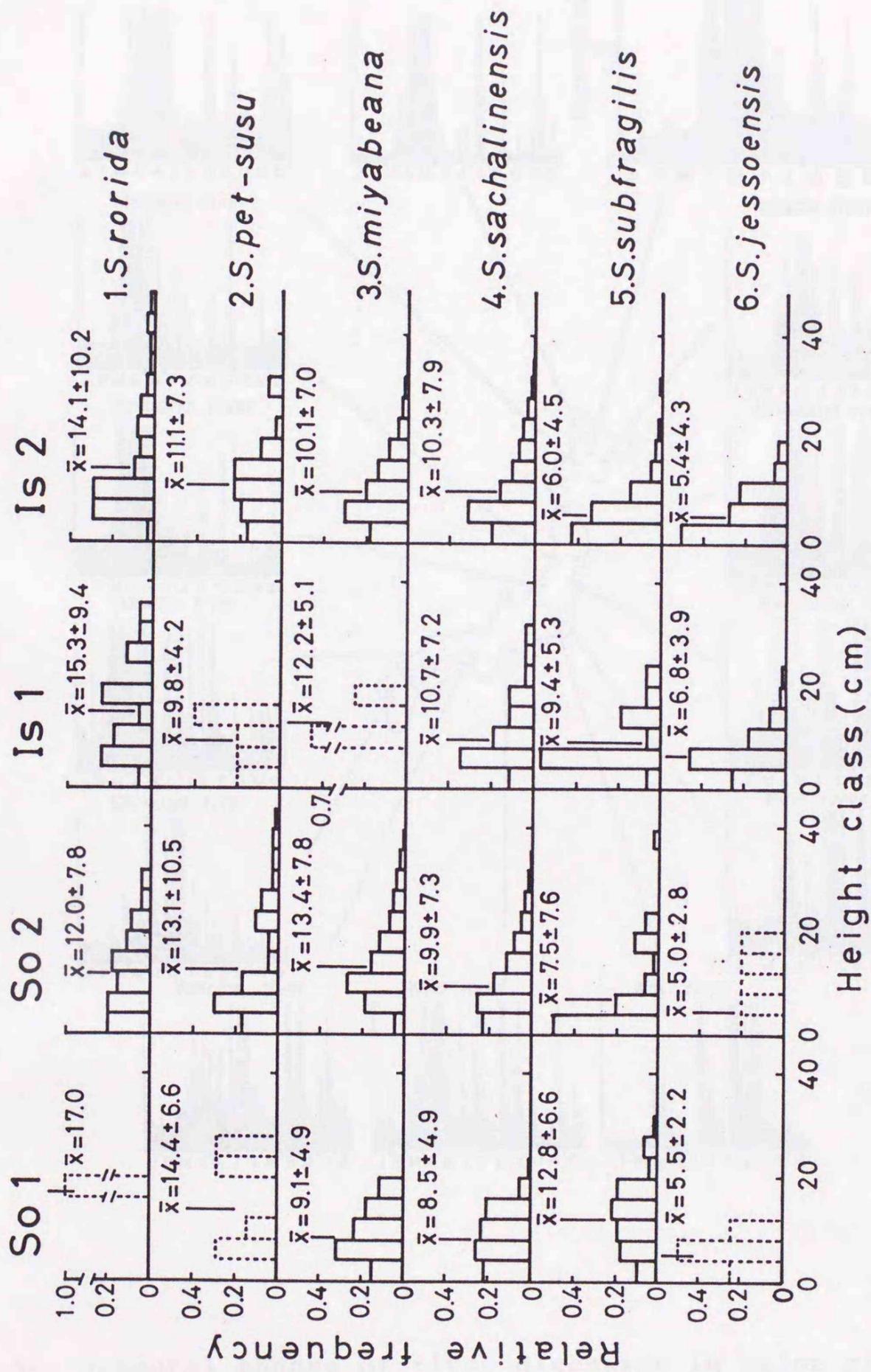


Fig.33. Height distribution of seedlings in four seedling belt transects. Broken bars are less than five individuals.

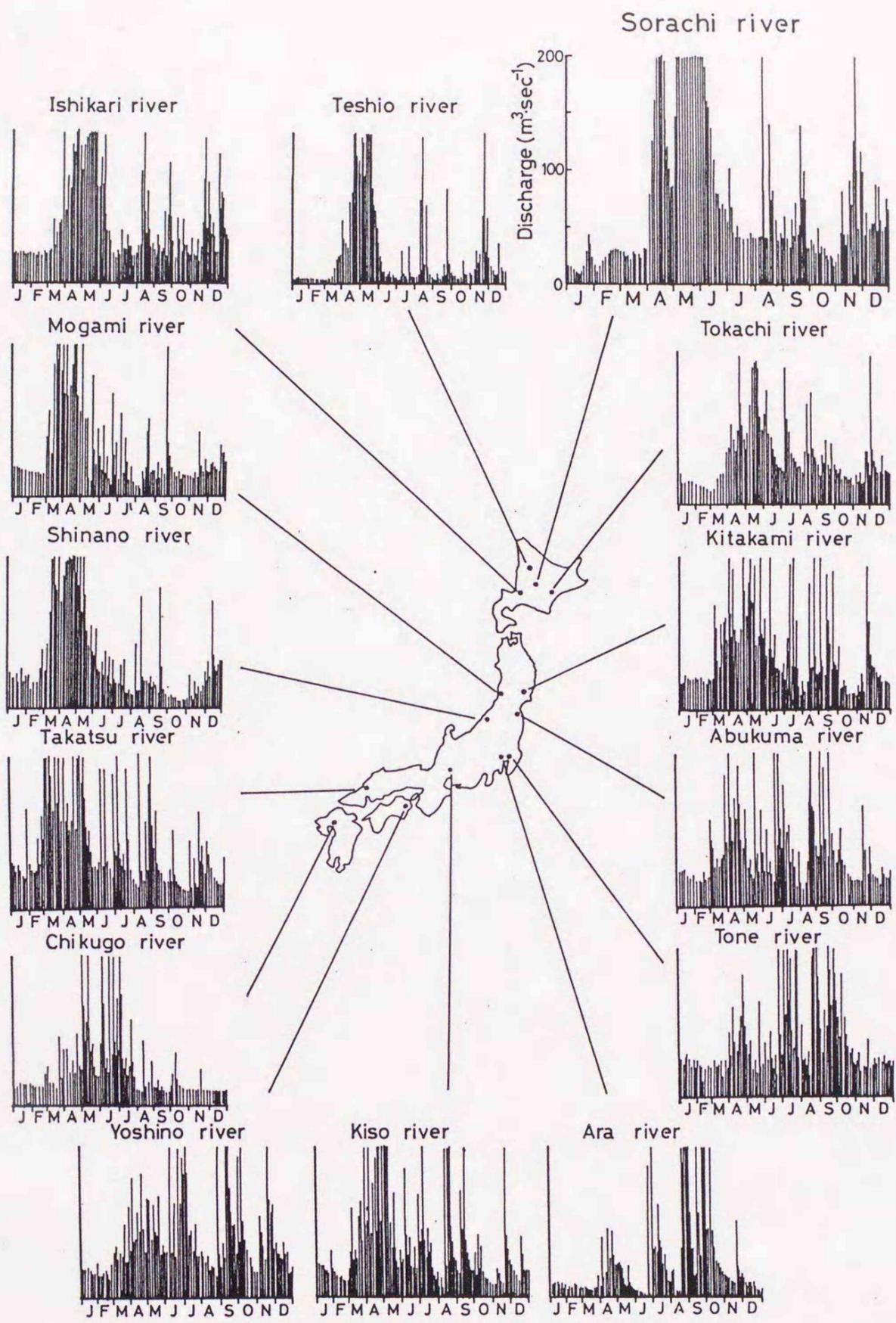
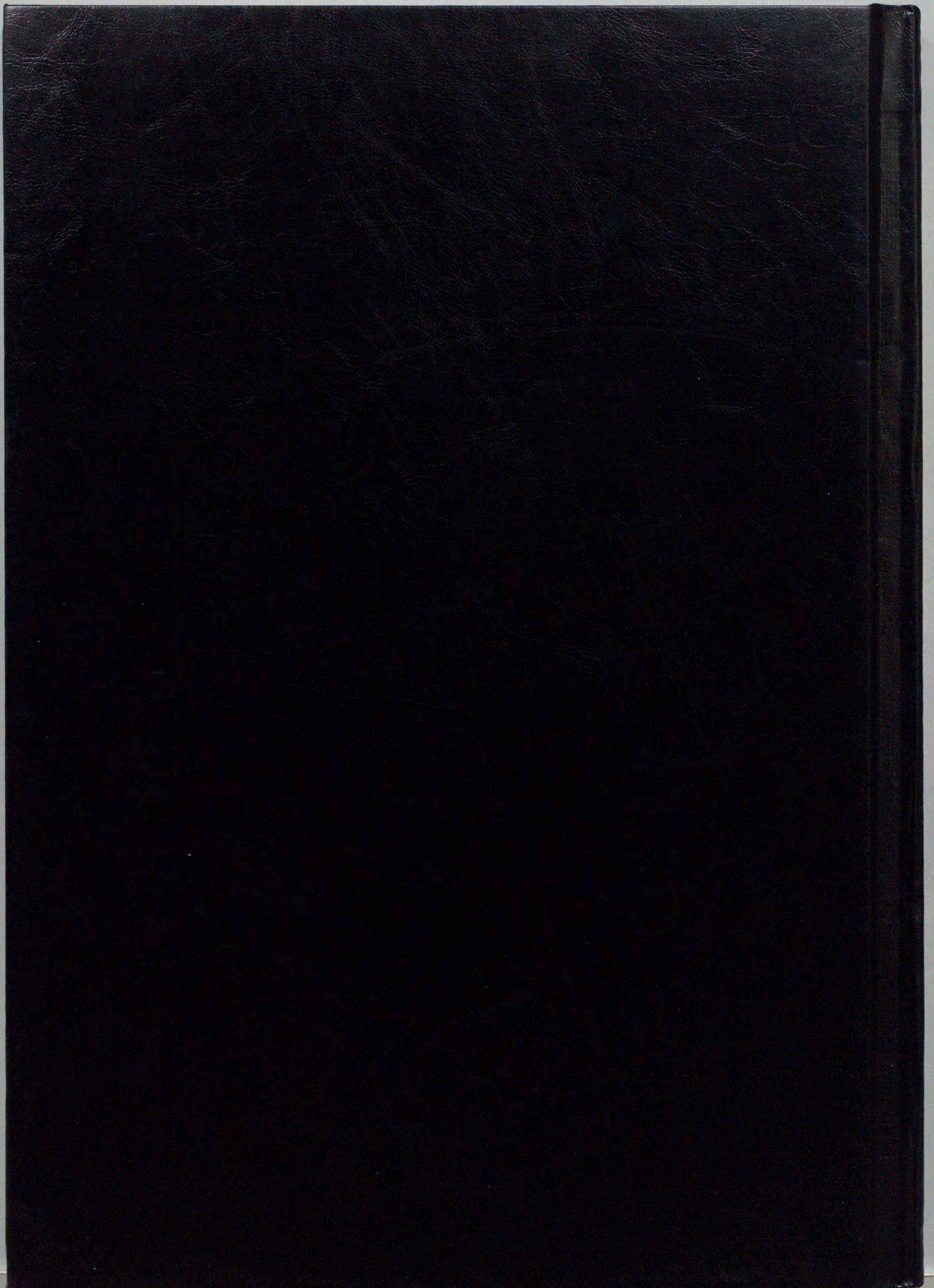


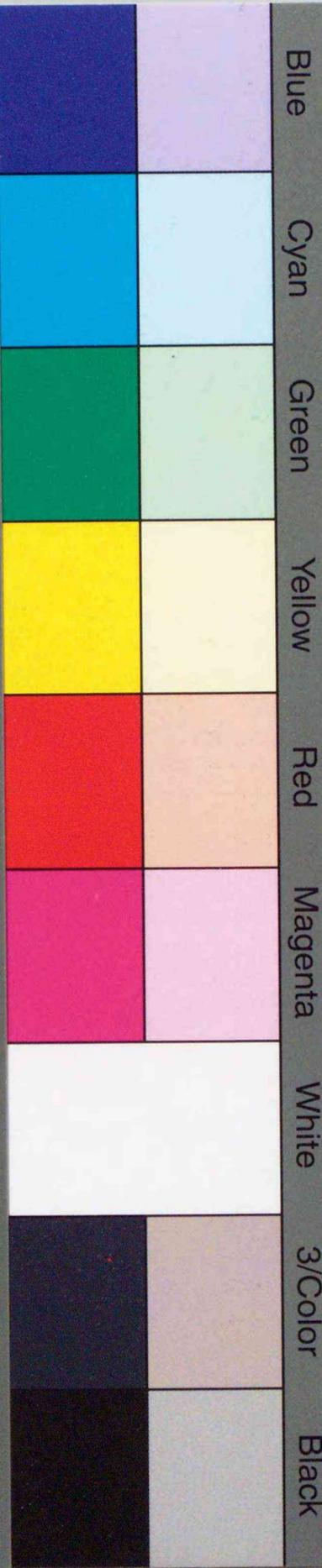
Fig.34. Seasonal change of river discharge in major rivers.



Inches 1 2 3 4 5 6 7 8
cm 1 2 3 4 5 6 7 8 9 10 11 12 13 14 15 16 17 18 19

Kodak Color Control Patches

© Kodak, 2007 TM: Kodak



Kodak Gray Scale



© Kodak, 2007 TM: Kodak

A 1 2 3 4 5 6 **M** 8 9 10 11 12 13 14 15 **B** 17 18 19

