

砂礫地における堆積物の粒度組成が植生構造に及ぼす影響 —高山風衝砂礫地・河床・海浜に共通する要因について—

塩野 貴之¹・持田 幸良²

¹ 琉球大学理学部・² 横浜国立大学環境情報学府

Influence of grain-size distribution of sediment on vegetation, in wind-beaten bare ground, river bed and beach

Takayuki Shiono¹ and Yukira Mochida²

¹ Faculty of Science University of the Ryukyus,

² Graduate School of Environment and Information Sciences, Yokohama National University

要旨：砂礫地では、表層堆積物の粒度組成が植生の植被率や種組成を決定付けており、多くの立地において共通する要因があることを明らかにした。本研究では高山風衝砂礫地、河床、海浜を対象とした。各調査地において植被率、種組成、生活型と表層堆積物の粒度組成および細粒の充填粒子の粒度組成との関係を分析した。その結果、風衝砂礫地では表層礫の粒径が大きいほど植被率が増加した。海浜では、粒径が小さい立地と比して粒径が大きい立地において植被率が高い傾向があった。河床では、河道からの比高が高く乾燥した川原においては充填粒子の粒径が小さいほど草本植生の植被率が高く、比高が低い河道沿いでは植被率と粒度組成には相関が見出せなかった。以上より風衝砂礫地や海浜では表層堆積物の粒径が大きいほど堆積物の移動量が減少すること、すなわち攪乱強度が減少するため植被率が増加すると推察された。一方、川原では充填粒子の粒径が小さいほど適潤になるため、植被率が高まると考えられた。攪乱が卓越する風衝砂礫地、河道沿い、海浜の種組成は表層堆積物の粒径により明瞭に区分された。また粒径が大きい立地ほど休眠芽の位置が高い種が優占していた。地下器官型は粒径の小さい立地では地下茎を持つ種が優占するが、粒径が大きいと匍匐茎を持つ種が増加した。このことから各粒径に適応可能な植物の生活型が異なるため、粒径により種組成に相異が生じるものと考えられた。

キーワード：攪乱、水分条件、植被率、種組成、粒度組成

Abstract: We clarified that the grain-size distribution of the surface sediments influenced the vegetation cover and species composition in different sampling areas where sand and gravel were found. We studied wind-beaten bare ground, river beds, and beaches. We analyzed the relationships of vegetation cover, species composition, and life forms with the soil grain-size distribution of the surface sediments and the interstitial particles in gravel. On wind-beaten bare ground, the vegetation cover increased where the soil grain size was larger. On beaches, the vegetation cover tended to be high where the grain size was larger. On the upper floodplain, more herbaceous vegetation developed where the interstitial soil was finer. On the wind-beaten bare ground and beach, vegetation developed well on coarse gravel, since the larger gravel was relatively stable. The species composition on the wind-beaten bare ground and river channels differed significantly depending on the surface sediments. The life forms of plants differed, depending on the grain size of the mineral soil. The species composition also differed with the soil grain size.

Keywords: disturbance, soil water condition, vegetation development, species composition, grain-size distribution

はじめに

高山や河床、海浜、砂漠など植物が生育する限界立地は、土壌層が発達していないため表層に堆積する砂礫の粒度組成が植生に大きな影響を及ぼしていると考えられる。

砂礫地では、粒度組成が攪乱強度や頻度など攪乱体制に影響する。これは粒径サイズによって表層堆積物の移動のしやすさが異なるためである。例えば高山砂礫地において凍結融解作用に伴う土砂移動では粒径が小さいほど移動量が多い (Iwata 1983)。河川の運搬作用では粒径 $0.1 \sim 0.5 \text{ mm}$ の粒子が移動する最低速度が最も小さく、それより大きな粒子あるいは小さな粒子は相対的に移動しにくい (Hjulstrom 1935)。風による運搬作用では粒径 0.06 mm の砂の粒子が風により最も移動しやすく、それより大きな粒子あるいは小さな粒子は相対的に移動しにくい (Chepil and Woodruff 1963)。このことから粒径は攪乱強度や頻度を通じて植被率に影響を及ぼすと考えられる。高山風衝砂礫地では、表層堆積物の粒径が大きいほど立地が安定するため植被率が增大することが明らかにされている (水野 1989)。しかしそれ以外の砂礫地では、粒径が攪乱体制を通じて植被率に与える影響は明らかにされていない。

また粒径が小さいほど水分保持力が上昇する (Yabashi et al. 1995)。このため砂礫地では、粒径が小さく水分保持力が高いほど植被率が高いと考えられる。既存研究では、河床において細粒な土壌の立地よりも礫質の立地のほうが裸地が多いことが報告されている (倉本ほか 1993)。しかし、粒径が土壌水分を通じて植被率に与える影響は検証されていない。

粒度組成が植物群落の種組成に影響することを示唆した研究は数多い。例えば高山風衝砂礫地における植物群落について小泉 (1979) は、それぞれの植物群落の成立には、表層堆積物の粒度と密接に関係した斜面構成物質の移動量が関与していることを示唆した。河川植生の分布について菊池 (1981) は、最大礫径によって大まかに植物群落が分類できることを示した。また河川では、水分保持力を反映する細粒土砂の粒径が植物種の分布に影響したり (石川 1988)、植物群落の種組成に影響したり (Robertson et al. 1978) することが報告されている。しかし、粒度組成が種組成に影響を及ぼすメカニズムはわかっていない。

攪乱が卓越する砂礫地では、植物種は攪乱に応じた形態を取ることが明らかにされている。例えば高山砂礫地では、砂礫の移動に対する植物地下器官の形態は、移動

順応型と移動半抵抗型、移動抵抗型の3つに類型化されることが報告されている (中条 1983)。また砂丘では立地が安定するにつれ、根系の分布は浅く狭くなることが明らかにされている (Yano 1962)。攪乱体制と粒径サイズが関連しているならば、粒径サイズと植物種の形態にも関係があるものと考えられる。しかし、粒径と植物の形態や生活型の関係は検証されていない。

以上のように砂礫地という共通性を持ったそれぞれの立地では、表層堆積物と細粒土砂の粒度組成が植生構造および組成を規定していると考えられる。しかし、これまでの研究はそれぞれの立地における特定の調査地で行われたものであり、粒度組成が植生構造および組成に与える影響は部分的にしか明らかにされていない上に、粒度組成の影響を統一的に示した研究はない。そこで本研究では、各砂礫地において (1) 粒度組成と植被率の関係、(2) 粒度組成に応じた植物の生活型の違い (3) 粒度組成と種組成の関係について、それぞれの立地の共通点と差異を明らかにする。その上で、粒度組成が植生構造に与える影響を総合的に解明することを目的とした。

方法

調査地

高山風衝砂礫地、河床、海浜において、砂礫が地表に露出している地点を調査地として選定した。

高山風衝砂礫地は、中部山岳飛驒山脈の北部と南部、八ヶ岳、赤石山脈の北部と南部の計5地域に $1 \text{ m} \times 1 \text{ m}$ のコドラート調査区をランダムに94箇所設置した (図1)。標高は、2300 m から 2900 m までの間である。各調査区は、残雪砂礫地や近年形成されたと考えられる岩塊斜面を避けて設置した。なお積雪が最も多い3月中旬から4月中旬に、各調査区の積雪深を、棒 (ゾンデ棒) またはアイスパイルを突き刺すことで測定し、積雪深 50 cm 以下を風衝砂礫地とみなした。

河床は、山梨県から東京湾に至る全長 138 km の多摩川の上流域から下流域まで 59 調査区、山梨県から相模湾に至る全長 113 km の相模川の中流域から下流域にかけて、21 の調査区を設置した。調査区は群落高 1 m 以下の立地および無植生の立地では、 $1 \text{ m} \times 1 \text{ m}$ のコドラートを、1 m 以上の立地では群落高を一辺とするコドラートをランダムに設置した (図1)。なお調査区は人為的影響が少なく、自然の営力により形成された立地であり、河道からの比高がおおむね 3 m 以下で表層に砂礫もしくは泥炭が堆積した立地に設定した。川辺における木本群落の代表的構

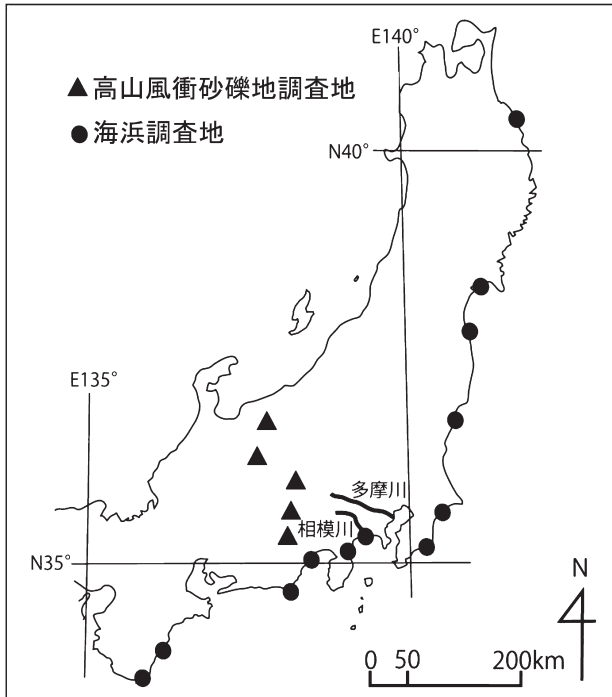


図1. 調査地位置図。

成種であ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されている (McLeod and McPherson 1973)。このため、現在の表層堆積物の粒度組成はヤナギ科植物に代表される木本群落の植被率とは関連がないと考えられる。よって木本群落を調査対象から除外した。

海浜は青森県から和歌山県に至る外洋に面した太平洋沿岸を調査地とした。また調査地は、堤防などの人工物が海岸線に設置されていない人為的影響の少ない海浜であり、かつ草本群落から木本群落へ人工物で遮られることなく移行する地点とした。海浜の調査地には砂質海岸と礫質海岸の両方を含んでいる。この基準に基づき 12 の地域に、植生最前面から土壌層が発達する低木群落の手前まで計 44 本のベルトトランセクトを設置した (図1)。その上で 2 m 置きに 1 m × 1 m のコドラート調査区を設置した。コドラートは 1 本のベルトトランセクトにつき 3 から 14 個設置し、44 本のベルトトランセクトで合計 344 個のコドラートを設置した。なお、太平洋沿岸で外洋に面した地点に限定したのは、波浪の高さが同程度の立地とするためである。

調査方法

植生のあるコドラートでは、植物社会学的植生調査

(Braun-Blanquet 1964) を実施した。高山での植生調査は 8 月上旬～9 月上旬、河床での植生調査は 9 月上旬～10 月中旬、海浜での植生調査は 6 月中旬～9 月中旬に実施した。

粒度組成の分析は以下に行った。

粒径 8 mm (−3φ) 以上の堆積物が地表を覆う調査区では、面格子法 (河村・小沢 1970) によるサンプリングを行った。面格子法とは適当な大きさの木枠を用いて、測定対象の砂礫地の最大礫径間隔程度に糸を張り、糸の交点直下の礫を採取する方法である。河村・小沢 (1970) はサンプリング必要粒子数を 50 個以上としていることから、本研究では各調査区において 50 個の礫を採取し、その長径と中径、短径をノギスで測定し、三軸長の算術平均により中軸長を求めた。

粒径 8 mm (−3φ) 以下の表層堆積物のみの立地、あるいは混在する調査区では、平面採取法を採用し表層 0～3 cm の約 300 g の堆積物を採取した。

採取した試料を風乾後、電熱乾燥器に入れ 105℃ で 6 時間乾燥させた後に、ふるいを用いて分析した。ふるいは −3φ から 4φ まで 1φ 間隔に揃え、合計 8 個のふるいを用いた。なお粒径を示す尺度 (φ) は (1) 式により求められる。

$$\phi = -\log_2 X \quad (1)$$

ただし、X は粒径であり、単位は mm である。

−3φ より粗粒な礫は除外し、ふるい分けした試料は電子天秤を用いて ± 0.005 g の誤差で計量した。

面格子法によってサンプリングを行なった調査区では、面格子法による粒度組成の算出数値から平面採取法による算出数値に変換するため、山本 (1974) に従い (2) 式によって変換を行なった。

$$b(X_n) \cdot \Delta X \div S(X_n) \cdot X_n / \sum_{n=1}^{n=n_{\max}} S(X_n) \cdot X_n \quad (2)$$

ただし、 $b(X_n)$ は河床面に存在する重量による石の粒度分布、 X は粒径 (mm)、 $S(X_n)$ は粒径 X の石が河床面に存在する個数分布確率密度である。面格子法を用いて礫を採取し、個数分布密度をつくれれば $S(X_n)$ の推定値となる。また $b(X_n)$ は、平面採取法による篩い分けの結果に相当する。

平面採取法による測定値と面格子法に基づく算出値を合計し、それぞれの試料について、中央粒径 ($\bar{X}$) を求めた。

なお、この計算にはFriedman (1961) の積率公式である (3) 式を用いた。

$$\bar{X} = 1/100 \sum f_i x_i \quad (3)$$

ただし、 x_i は各粒度階の中央値、 f_i は各粒度階の重量パーセントである。今回はふるいを 1ϕ 間隔に揃えたので、各粒度階の中央値は粗粒側から -2.5ϕ 、 -1.5ϕ 、 -0.5ϕ 、 0.5ϕ 、 1.5ϕ 、 2.5ϕ 、 3.5ϕ となる。もっとも細粒側については、 4ϕ のふるいを通過した物質は少なく、かつシルトより細かい物質はほとんど含まれていなかったため、便宜上 4.5ϕ を中央値として用いた。

また、粒径の小さな堆積物は水分の保持力や通気性などと相関がある (山根 1978; 石川 1988) とされるため、直径 4 mm 以下の物質に限った粒度分析を各調査区で行なった。本研究では 4 mm 以下の物質を「充填粒子」と呼ぶこととする。また海浜や河床で表層に充填粒子がない場合は分析を実施しなかった。分析には表層堆積物と同じ試料を用いた。

なお本研究では粒度組成の指標として中央粒径のみを用いた。中央粒径は風や水による堆積物の運搬堆積作用、ひいては立地の攪乱頻度と強度を反映している。また充填粒子の中央粒径は水分条件を反映している。このため中央粒径は、粒度組成が植物種に与える影響を考える上で最も重要な指数と考えられる。さらに河川や海浜の堆積物は、中央 (平均) 粒径は淘汰度と正の相関があり、尖度とは負の相関がある (太井子 1977; 石川 1988; 内山 2003)。すなわち砂礫地では、中央 (平均) 粒径が淘汰度や尖度の指数をも反映していることから、中央 (平均) 粒径により砂礫地の粒度組成を代表できると考えた。また歪度は、植物の立地環境としての堆積物の性質を比較する指数として重要ではないことが示唆されている (石川 1988)。

粒度組成以外の環境要因として、高山風衝砂礫地では各調査区の高海拔、傾斜、傾斜方位を測定し、地質を記録した。河床では河道からの距離と比高を、巻尺とハンドレベル、ポールを利用して測定した上で、調査区の最寄りの水位観測所のデータを用いて、平均水位からの比高と河道から距離を求めた。

解析方法

高山風衝砂礫地と河床では、表層堆積物または充填粒子の中央粒径と植被率の単回帰分析を行った。

海浜では海岸から内陸部に向けて帯状構造を形成し、

また植被率も増加するため、粒度組成と植被率の関係を単一のコドラートで比較することができない。ここで海浜植生群落は、成瀬ほか (1992) により、打ち上げ帯、草本帯、矮低木帯、低木帯に区分されている。さらに砂質海岸では中西・福本 (1987) により、草本帯はコウボウムギ帯、ケカモノハシ帯の 2 つに区分されている。そこで植生最前面に成立する群落をその海浜を代表する群落と見なした。ただし打ち上げ帯は一時的に植物が定着した群落であり、著しく植被率が低いため除外した。その上で、植生最前面の群落に設置したコドラートの植被率の平均値を海浜の植被率とした。例えば、植生最前面のコウボウムギ帯に 5 つのコドラートが含まれている場合、5 つのコドラートの植被率の平均値をその調査区の植被率とした。その上で中央粒径と植被率の単回帰分析を行った。

なお海浜の中央粒径は植生タイプごとに測定したが、粒度組成と植被率、粒度組成と種組成の関係を解析する際には最前面の植生タイプで測定した中央粒径を用いた。

各立地において植生の成立していた調査区を対象に、植生調査で得られた結果を用いて、TWINSPAN による植生分類を行なった。ただし海浜では、植生最前面の植生タイプに設置したコドラートのうち中央に位置するコドラートのデータを用いた。また河床では、後述する理由により、河道 (平均流水面) からの比高 80 cm 以下を河道沿い、80 cm 以上を川原として立地区分した上で、植生分類を行なった。

高山風衝砂礫地では 77 調査区、河道沿いでは 35 調査区、川原では 40 調査区、海浜では 44 調査区の結果を用いた。なお階級値には優占度を用い、優占度 0、+、1、2、3、4、5 をそれぞれ階級値 0、1、2、3、4、5、6 の 7 段階に区切った。解析には、解析プログラム PC-ORD (McCune and Mefford 1999) を用いた。

さらに、各立地において出現回数の多い上位 10 種を対象に、それぞれの種が生育している立地の中央粒径について、植物種間の差を多重比較法を用いて検証した。

ラウンケアの休眠型は Raunkiaer (1934) の類型に基づいた。地下器官型は沼田・浅野 (1969, 1970) を参考として、以下のように 4 つに類型化した。

・地下器官型

広範囲の地下茎

狭い範囲の地下茎

匍匐茎; ただし匍匐茎は持たないが匍匐型の生育型をとるものを含む (横臥茎、平伏茎)

単立

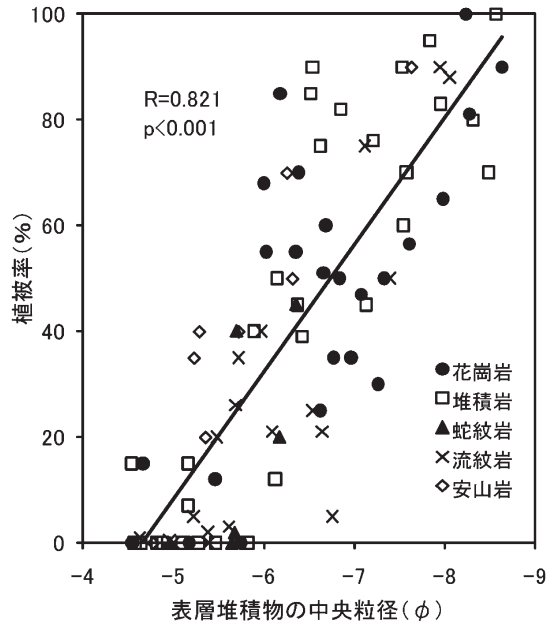


図2. 高山風衝砂礫地における表層堆積物の中央粒径と植被率の関係。

ラウンケアの休眠型と地下器官型は、沼田・浅野（1969, 1970）、沼田・吉沢（1975）、佐竹ほか（1982a, 1982b, 1982c）、宮脇ほか（1983）を参考に判定した。

結 果

粒度組成と植被率

高山風衝砂礫地において、表層堆積物の中央粒径が大きくなるほど植被率が増加した（図2）。また、地質の差異は植被率には影響を及ぼさなかった。

河床では、表層堆積物の中央粒径と植被率の相関は低かった（ $R=0.04$, $p=0.35$ ）。また充填粒子の粒径と植被率との相関は有意な相関があったものの弱い相関だった（ $R=0.63$, $p<0.01$ ）。そこで図3に示すとおり、河道（平均流水面）からの比高 80 cm 以下を河道沿い、80 cm 以上を川原として立地区分した上で、充填粒子の中央粒径と植被率の関係を解析した。ここで、80 cm で立地を区分したのは充填粒子の中央粒径と植被率の相関が高くなるのが 80 cm 以上とした時だったためである。川原における中央粒径と植被率の相関係数は $R=0.89$ （ $p<0.001$ ）となった。なお川原では調査日から過去 3 日間雨の降らなかった調査区 20 地点について、充填粒子の粒径と含水率の相関を取ったところ有意な正の相関があった（ $R=0.69$, $p<0.001$ ）。しかしいずれの調査区においても含水率は 1% 以下であり、裸地の含水率は 0.4% 前後だった。一方で、

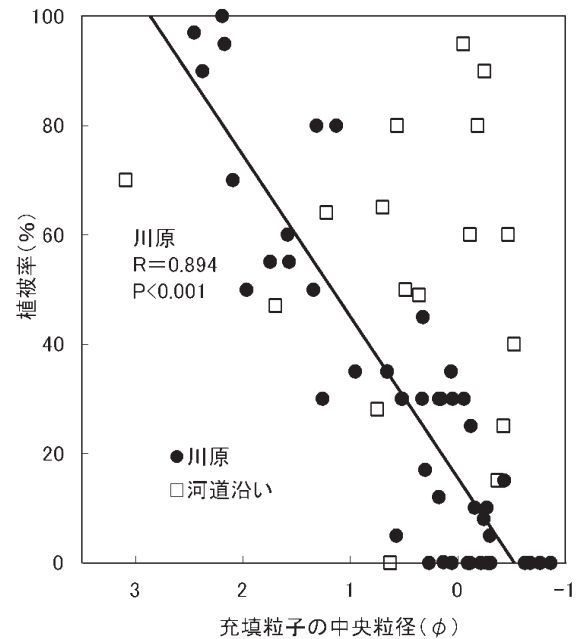


図3. 河床における充填粒子の中央粒径と植被率の関係。河道（平均流水面）からの比高 80 cm 以上が川原、80 cm 以下を河道沿いと区分した。

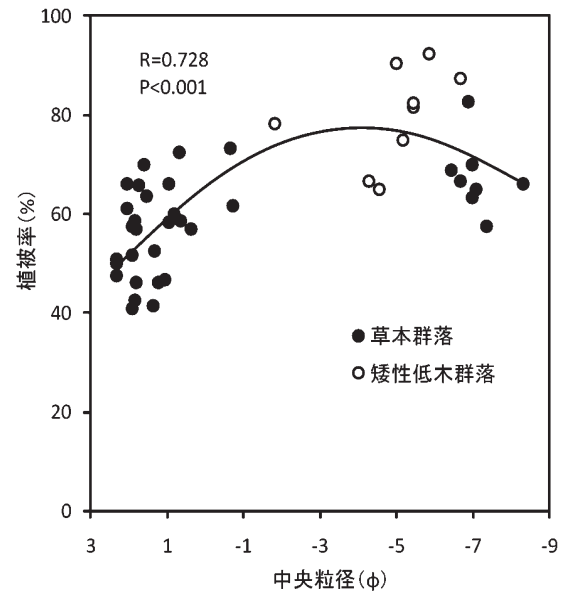


図4. 海浜における表層堆積物の中央粒径と植生最前面の植被率の関係。

河道からの比高が低い河道沿いでは充填粒子の粒径に関らず植被率が決まっていた（ $R=0.07$, $p=0.77$ ）。なお、河道沿いと川原では表層堆積物の中央粒径と充填粒子の中央粒径には相関がなかった（ $R=-0.23$, $p=0.09$ ）。

海浜では、全体として粒径が大きいほど植生最前面の

植生タイプの植被率が增加する傾向があった(図4)。1φより小さな中粒砂や細粒砂で構成される砂質海岸では、植被率は50%前後と低いが、粒径が0φ程度の粗粒砂で構成される砂質海岸では植被率は60%前後となり、-5φ程度の中礫で構成される礫質海岸では植被率は80%に達した。しかし粒径が-6φより大きな大礫で構成される礫質海岸では、植被率は中礫の立地に成立する矮低木群落よりも若干低かった。また、砂質海岸と大礫で構成される礫質海岸の最前面は草本帯であり、中礫で構成される礫質海岸の最前面は矮低木帯だった(図4)。

粒度組成と種組成

高山風衝砂礫地において、TWINSPANによる植生分類の結果、77調査区は8つの群に区分された(図5a; 付表1)。区分された各調査区の表層堆積物の中央粒径を、調査区群ごとに図示した。第1分割で、ミヤマキンバイ(*Potentilla matsumurae*)とイワスゲ(*Carex stenantha*)で区分される調査区群(A~E群)と、地下茎を持つコマクサ(*Dicentra peregrina*)とシコタンハコベ(*Stellaria ruscifolia*)で特徴づけられる調査区群(G, H群)に大別される。A~F群に区分された調査区は、G, H群の調査区より表層堆積物の中央粒径が大きかった。またE群とF群を除いて、表層堆積物の中央粒径によって調査区群がおおよそ区分されていた。

河床の河道沿いにおいては、35調査区が4つの群に区分された(図5b; 付表2)。地下茎を発達させるヨシ(*Phragmites australis*)により区分されるA群は、下流の粒径の小さい立地にもみ成立していた。匍匐茎を持つツルヨシ(*Phragmites japonicus*)によって区分されるD群は、中央粒径が大きい立地にもみ成立し、ほとんどの調査区でツルヨシ1種のみ出現であった。オオイヌタデ(*Persicaria lapathifolia*)が多く出現するB, C群は、粒径が中間的な大きさの立地であり、群落構成種が多い。

川原においては、40調査区が5群に区分された(図5c; 付表3)。川原の植被率は充填粒子の中央粒径との相関が高いため、各調査区の充填粒子の中央粒径を調査区群ごとに図示した。ヤナギタデ(*Persicaria hydropiper*)で区分されるE群は充填粒子の粒径が小さい立地にもみ成立し、ツルヨシで区分されるA群は粒径が大きい立地で成立するが、B, C, D群は粒径により種組成が区分されなかった。また川原では、表層堆積物の中央粒径によっても調査区群は区分されなかった。

海浜では、44調査区が6群に区分された(図5d; 付表4)。地中植物であるケカモノハシ(*Ischaemum*

anthephoroides)、ハマニガナ(*Ixeris repens*)、オニシバ(*Zoysia macrostachya*)で特徴づけられるB群、同じく地中植物であるコウボウシバ(*Carex pumila*)によって特徴づけられるC群は粒径の小さい立地に成立していた。地上植物であり匍匐型の形態を取るハマゴウ(*Vitex rotundifolia*)によって特徴づけられるD群、E群は粒径が中程度の立地に成立していた。一方、直立型の形態のホソムギ(*Lolium perenne*)により区分されるA群、匍匐型のハマエンドウ(*Lathyrus japonicus*)やママコノシリヌグイ(*Persicaria senticosa*)の出現回数が多いF群は、粒径が大きい立地に成立していた。

高山砂礫地、河道沿い、海浜では、種ごとに生育する立地の粒径が有意に異なっていた(図6a; b; c)。各々の立地において粒径の大きい立地では、ハイマツ(*Pinus pumila*)やママコノシリヌグイ、ツルヨシなど地表を匍匐する種が生育し、粒径の小さい立地ではコマクサやコウボウムギ(*Carex kobomugi*)、ヨシなど地下茎を持つ種が生育していた。しかし、各々の種の粒径に対する適応幅は様々だった。例えば高山風衝砂礫地のクモマスマレ(*Viola crassa* subsp. *alpicola*)、海浜のハマヒルガオ(*Calystegia soldanella*)は粒径が大きい立地から小さな立地まで生育しているが、高山風衝砂礫地のシコタンハコベ、海浜のコウボウムギなどは特定の粒径をもつ立地にしか生育していなかった。

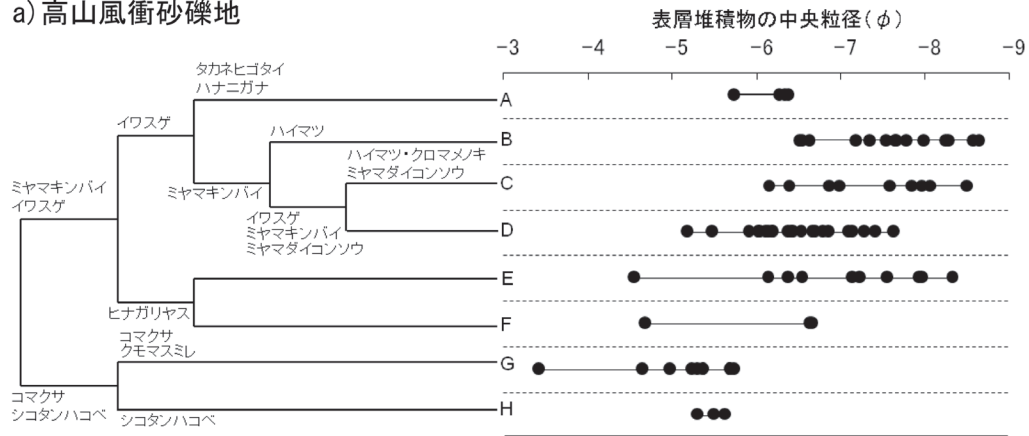
粒度組成と生活型

表層堆積物の中央粒径によって種組成が区分される、高山風衝砂礫地、河道沿い、海浜において、各調査区の中央粒径と、出現した植物種の生活型との関係を解析した。ただし海浜ではベルトトランセクト調査を実施したため、最前面の植生タイプに出現した全種を解析に用いた。

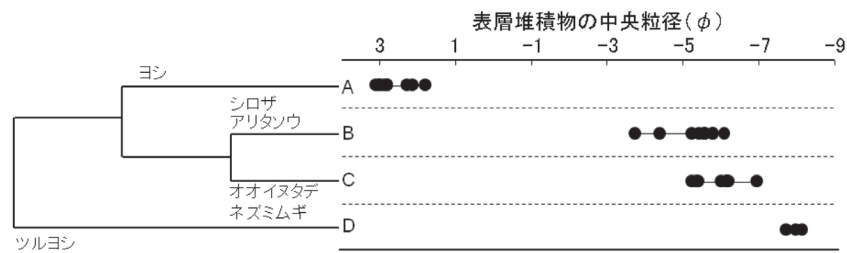
休眠芽の位置で区分されるラウンケアの休眠型に着目し、各立地の中央粒径ごとに比較した(図7)。その結果、いずれの立地においても粒径が小さい立地では地中植物の出現割合が高いが、粒径が大きい立地ほど地上植物が多くなる傾向が見られた。すなわち粒径が小さい立地ほど、休眠芽の位置が低い種が優占していた。

次に地下器官型と中央粒径との関係を解析した(図8)。中央粒径が小さい立地において、海浜や河道沿いでは広範囲の地下茎を持つ種が多く、高山風衝砂礫地では狭い範囲の地下茎を持つものが多かった。また中央粒径が大きくなるのに従い地下茎を持つ種の割合が減少するとともに、匍匐茎を持つ種の割合が増大した。

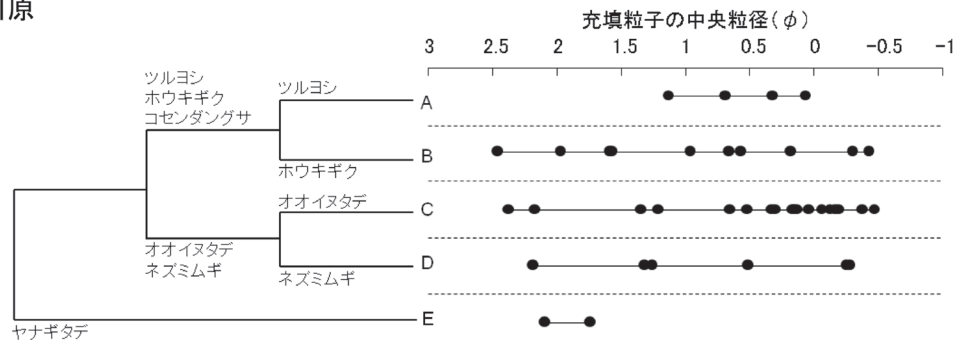
a) 高山風衝砂礫地



b) 河道沿い



c) 川原



d) 海浜

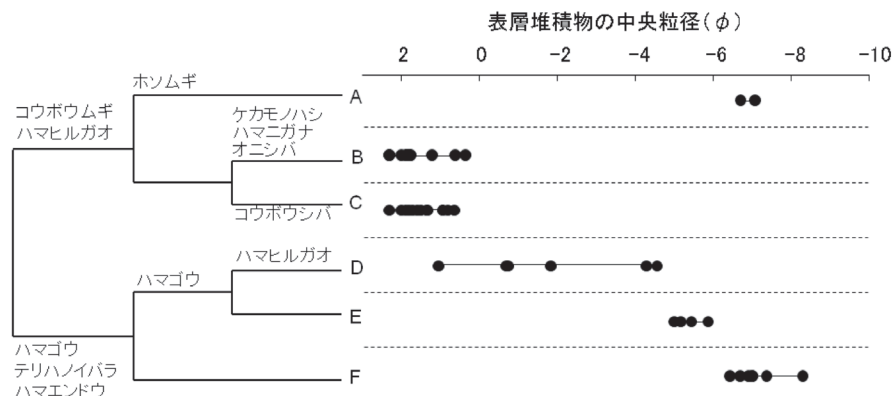


図 5. 各立地における TWINSPLAN による分割過程と分割に使用された種、および分割された調査区群の生育立地における表層堆積物または充填粒子の中央粒径。

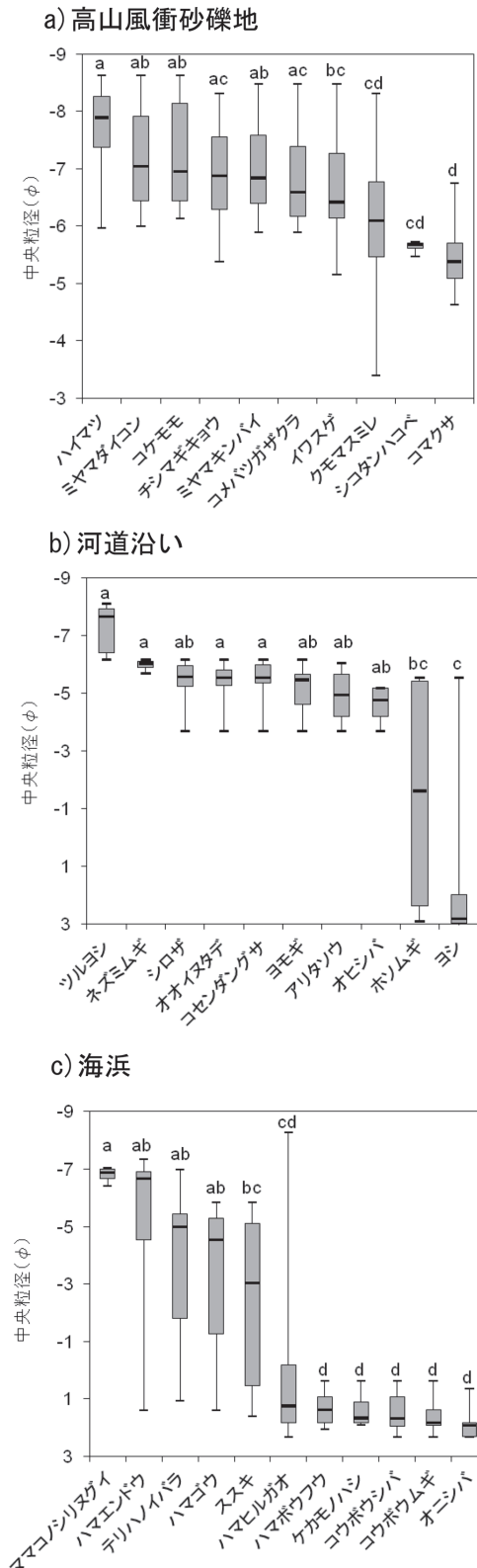


図 6. 各立地における中央粒径に対する種の生育立地。図中の p 値は Kruskal-Wallis test による結果を示す。またアルファベットが同じ種は生育立地の中央粒径に有意差がないことを示す。

考 察

粒度組成と植被率

高山風衝砂礫地と海浜では表層堆積物の中央粒径が、川原では充填粒子の中央粒径が植被率との相関が高かった（図 2；図 3；図 4）。この理由は以下のように考察される。

高山風衝砂礫地では、表層堆積物の粒径が大きいほど植被率が高くなることは、水野（1989）がすでに指摘しているが、本研究においても同様の結果が示された（図 2）。高山風衝砂礫地の粒径が小さい表層堆積物の斜面では、ジュリフラクションが頻繁に生じ、表層堆積物の移動量が大きくなる。一方で粒径が大きい斜面ではこれらのマスマーブメントがほとんど生じず、表層堆積物の移動量が小さくなる（Iwata 1983；鈴木 1992）。そのために、表層堆積物の中央粒径が小さいと立地が不安定となり、植物の生育にとって不適な環境となるため植被率が低下するものと考えられる。小泉（1979）、Iwata（1983）、中条（1983）、鈴木（1992）による日本の高山風衝砂礫地で行われた表層砂礫の粒径と砂礫の年間移動量の計測をもとに、粒径（x）と年間移動量（d）の近似直線を描いた（ $d=8.53x+68$, $n=33$, $R=0.66$ ）。この近似直線に基づき、粒径から求めた年間移動量を、図 2 における粒径と植被率の関係に代入することで、年間移動量と植被率の関係を推定した。その結果、年間移動量 0 cm のとき植被率 79%（95% 信頼区間 72～86%）、年間移動量 10 cm のとき植被率 51%（信頼区間 47～55%）、年間移動量 20 cm のとき植被率 23%（信頼区間 18～27%）、年間移動量 25 cm のとき植被率が 8%（信頼区間 3～15%）となった。このように年間移動量が大きいほど植被率が低いこと、年間移動量 20 cm 以上になると植被率は 25% を下回ることが確認された。

川原では充填粒子の中央粒径と植被率には高い相関があることが明らかになった（図 3）。川原では地下水位が低く乾燥しやすい。そのため充填粒子が粗く水分を保持しない立地では、極度の乾燥と貧栄養により植物が生育できないと考えられる。植物によって有効に利用できる土壌水分量は、pF 値が約 1.8～2.8 の範囲にあるとされている（中野 1977）。また砂土の pF 値が 1.8～2.8 の範囲は、含水率が約 9～18% である（中野 1977）。しかし結果に示したとおり、川原表層の充填粒子の含水率は調査区の全てで 1% 未満だった。また 5 調査区で 20 cm 深の充填粒子の含水率を測定したが、いずれも 1% 未満だった。このように川原は表層から 20 cm 深までは非常に

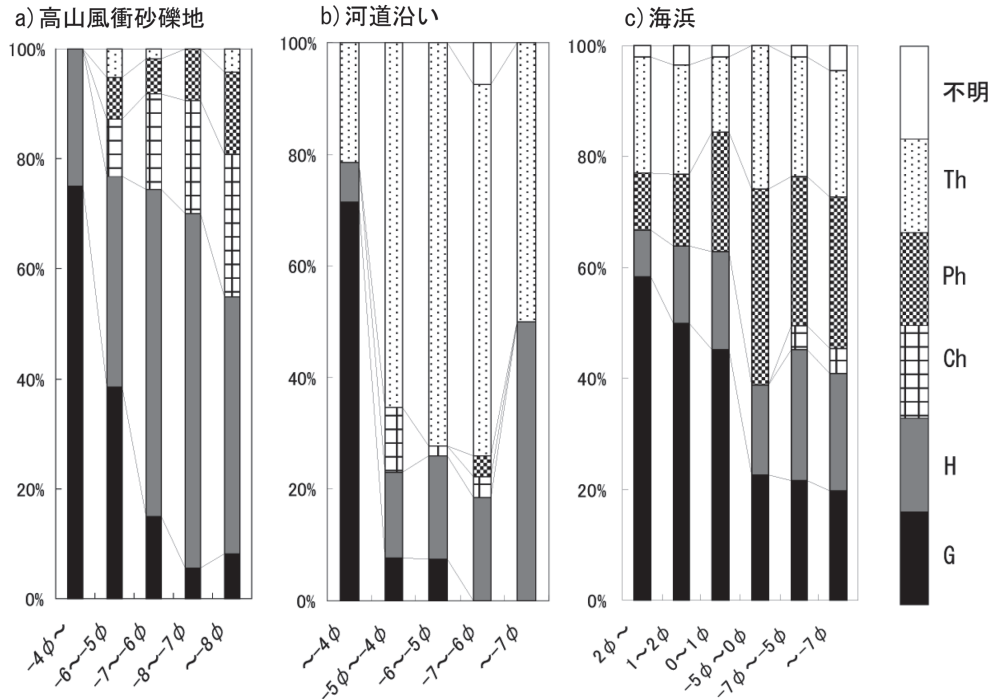


図7. 表層堆積物の中央粒径別のラウンケア休眠型組成。Th：一年草・越年草、Ph：地上植物、Ch：地表植物、H：半地中植物、G：地中植物。なお、湿地中植物（HH）は地中植物に含めた。

乾燥した状態にあり、植物は降雨時とその直後のみ土壌水分を利用できると考えられる。

一方、河道沿いでは地下水位が高く乾燥しないため、充填粒子の大きさは影響しないものと考えられた。しかし河道からの比高と植被率には、弱い負の相関があった。これは河道沿いにより近く、より湿潤な立地ほど、植被率が高まることを示している。ただし河道沿いの植被率には、流速や地形条件など様々な要素も強く影響しているものと推察される。

海浜では、粒径と植生最前面の植被率には相関があるが、粒径 -5ϕ 前後で植被率がピークとなる非線形の関係であることが明らかになった（図4）。砂質海岸から粒径 -5ϕ 程度の中礫の礫質海岸まで粒径が大きいほど植被率が増加するのは、風による砂礫の運搬堆積量が減少するためと考えられる。Chepil and Woodruff (1963) は、風による運搬では粒径が 0.06 mm (4.06ϕ) の砂が最も動きやすく、それより粒径が大きくなるほど移動しにくいことを報告している。さらに砂礫の運搬堆積量が多すぎると、植物は生育できないことが報告されている。例えば Maun and Perumal (1999) は、湖畔植物の上に砂を堆積させるほど生育する種数は減少し、一度に 80 cm 以上堆積させると植物の生育は不可能になるとしている。よって粒径

2ϕ 程度の細砂で構成される砂質海岸は、風による砂の運搬堆積量が多いために植物の生育が難しく、その結果、植被率が低いと考えられる。

しかし粒径が -6ϕ より大きな大礫で構成される礫質海岸の植生最前面に成立する草本群落は、粒径が大きいにも関わらず植被率は中礫の立地に成立する矮低木群落よりも若干低かった（図4）。これらの立地は、大礫で構成されるために非常に安定した立地と考えられるが、汀線から植生最前面までの距離が $5 \sim 15 \text{ m}$ と著しく近く、大潮の満潮時には植生最前面まで波浪が遡上しているのが確認された。また延原（1985）によれば、礫質海岸は波によって礫が移動し、そのたびに植物群落に大きな変化がみられるという。このことから粒径が大きな礫で構成される礫質海岸では、汀線に近いために植物が生育する立地まで遡上波が到達する回数が多いと推察される。そのために、植生最前面では矮性低木が生育できず、匍匐状の形態を取る草本植物が生育し、しかも植被率が低いと考えられた。

以上のように、高山風衝地だけではなく川原や海浜においても、粒度組成が攪乱体制や水分条件を通じて各砂礫地の植被率に大きな影響を及ぼしていることが本研究により解明された。しかし河畔林のように、定着した時

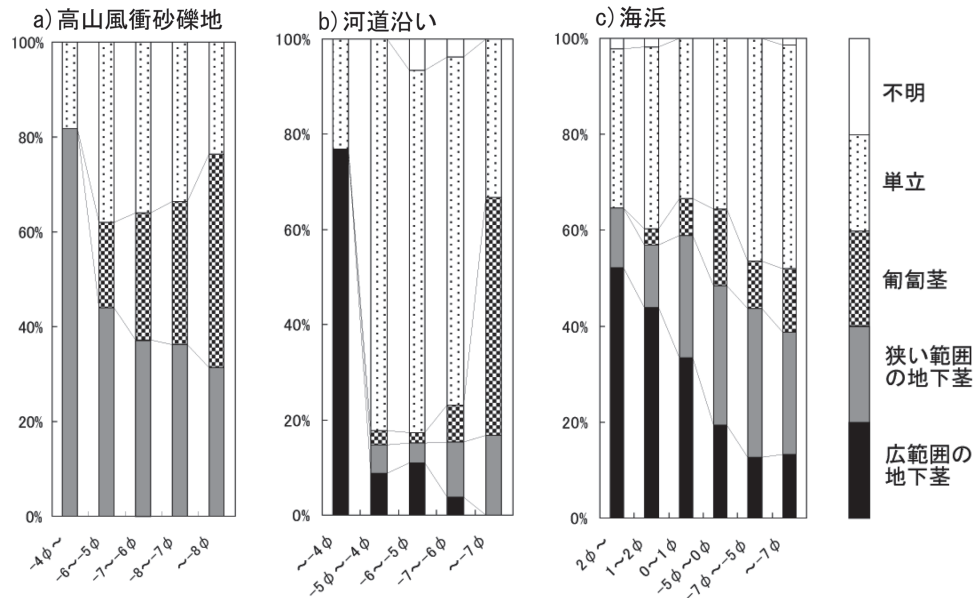


図8. 表層堆積物の中央粒径別の地下器官型組成。

点での粒度組成が重要な場合があり、現在の表層堆積物粒度組成だけでは植被率を論じられない立地もある。また本研究では、緯度や標高が異なる立地に調査地を設置したが、気候の差異が植被率に及ぼす影響は考慮していない。しかし、いずれの立地においても年平均気温と植被率には相関がなかった。これは、気候要因により砂礫地が形成されているのではなく、強度の攪乱、貧栄養、乾燥により砂礫地が形成されているためである。

粒度組成と生活型

図7のとおり、高山風衝砂礫地、河道沿い、海浜のいずれにおいても表層堆積物の粒径が小さい立地ほど、休眠芽の位置が低い種が増加することが本研究により明らかになった。この理由は次のように考えられる。

第1に粒径が小さい立地ほど表層堆積物の移動が激しく地上部が破壊されやすいことが、粒径の小さい立地で休眠芽の位置が低い種が多い要因と考えられる。高山と海浜の粒径が小さい立地では、表層砂礫が移動しやすいために、植生高のごく低い植物のみが疎らに生育している。このような立地に生育する植物は砂礫に埋没しやすく、埋没により植物体が枯死することが報告されている(小泉 1979; Maun and Perumal 1999)。このため砂礫の移動に伴い休眠芽が埋没しても、地中で発芽することが可能な地中植物の方が有利と考えられる。また地中植物は地上部が破壊されても、地中にある休眠芽から再生する

ことが可能なため、地上植物や接地植物よりも有利であると考えられる。ただし粒径が小さい砂質海岸において、砂の移動が少ない内陸側では地上や地表面に休眠芽を持つ単立型の植物が多く生育している。よって、地中植物は粒径そのものではなく表層堆積物の移動に適応した形態であると考えられる。

第2に粒径が大きい立地では、立地が安定し木本種が生育可能なために、休眠芽の位置が高い種が優占すると考えられた。

図8のとおり、表層堆積物の粒径が小さい立地では地下茎を持つ種が多く、粒径の大きい立地では匍匐茎を持つ種や匍匐型の形態を持つ種が多くなることが本研究により明らかになった。この理由は次のように考えられる。第1に粒径が小さい立地では地下茎を伸長させることが可能であるが、粒径が大きい立地ではそれが不可能になることが考えられる。第2に粒径が小さく植物体が埋没しやすい立地では匍匐茎が不利となり、粒径が大きく安定した立地では礫の隙間に匍匐茎を伸長させる種が有利になると推察される。第3に Nobuhara (1973) が、海浜植物の砂の堆積に対する耐性が地下茎繁殖型、匍匐型、叢生型、直立型の順に弱くなるため、海側から内陸側へとその順に分布すると述べているとおり、地下茎を持つ種は表層堆積物の移動に対して耐性があるので、粒径が小さい立地で優占すると考えられる。

粒度組成と種組成の関係

これまで高山風衝砂礫地や河床、海浜では表層堆積物の粒径により種組成が異なることが示唆されている（例えば小泉 1979；菊池 1981；中西・福本 1987）が、本研究でも高山風衝砂礫地と河床の河道沿いでは、粒径により種組成が区分されることが確認された（図 5a；5b；5d）。ただし河床において粒径により種組成が明瞭に区分されるのは、河道沿いのみであることが本研究により明らかになった（図 5b；5c）。

高山風衝砂礫地、河道沿い、海浜において、種組成が粒度組成によっておおそ区分されたのは、攪乱の激しい砂礫地では、それぞれの植物種が粒径に応じた適応戦略を取っているためと考えられる。これらの砂礫地では、粒径により生育する植物種の生活型組成が異なり（図 7；図 8）、多くの植物種が特定の粒径サイズ領域に生育していた（図 6）。この結果は、多くの植物種は特定の粒径や粒径と密接に関連した攪乱体制に特化した生活型や生活史を持つために、粒径サイズに対する適応幅が狭いことを示唆している。

例えば、砂質海岸に生育するコウボウムギは砂の堆積が生じない立地では生長できない（笹木・根平 1991）。そのため礫質海岸には生育していない。また本研究で示したとおり、地下茎を持つ種は礫質な立地では生育が難しい。とりわけ河道沿いに生育するヨシ、海浜のオニシバ、コウボウムギ、コウボウシバなど地下走出枝で繁殖する種は、礫質な堆積物上では極めて不利であることが指摘されている（石川・市川 2001）。このためこれらの種の生育立地は、粒径 0φ（1 mm）以下の細粒な土壌にはほぼ限られていた（図 6）。ただし地下茎を持つ種であっても海浜に生育するハマヒルガオは、粒径の小さな立地だけではなく、幅広い粒径の立地に生育していた（図 6c）。これは、ハマヒルガオは地表を匍匐して伸長するという粒径が大きい立地で有利な形態も有しているためと考えられる。また匍匐型の形態を持つ高山のコケモモ、コメバツガザクラ（*Arctericia nana*）、イワスゲ、海浜のハマエンドウ、テリハノイバラ（*Rosa luciae*）、ハマゴウ、ハマヒルガオなどは粗粒な立地から細粒な立地にまで比較的幅広く生育している（図 6）。しかし、表層堆積物の移動が激しく植物体が埋没にさらされるごく細粒な立地ではこれら匍匐型の種も生育していなかった。河道沿いに生育するツルヨシは匍匐型の形態を持つにも関わらず、粗粒な立地でのみ生育していた。これはツルヨシの実生は細砂で育てると極端に生長が悪くなる（石川・市川 2001）ため、粗粒な礫地でのみ繁茂すると考えられた。

以上のように、砂礫地に生育する多くの植物種は特定の粒径に特化した生活型を持つために粒径サイズに対する適応幅が決まっており、その結果、粒径により種組成が区分されることが本研究により明らかにされた。

本研究では粒径が種組成に影響することを示したが、種組成は地域フロラの違いや、岩質の化学成分など固有の環境条件の影響も受けている。例えば図 5a における高山風衝砂礫地の調査区群 E は、粒径が大きな立地から小さな立地まで様々な粒径の調査区が含まれたが、これらの調査区は蛇紋岩地であり蛇紋岩地特有の植物が多く生育していた。また高山風衝砂礫地の調査区群 G の区分種とされたコマクサ、クモマスミレは調査地のひとつである赤石山脈には分布していない。赤石山脈では、飛騨山脈や八ヶ岳においてコマクサやクモマスミレが生育するような中央粒径である -3ϕ から -5.5ϕ の立地は裸地だった。しかし、ここに例をあげた以外の調査区では、地域フロラや地質の影響により区分される調査区群はなかった。また海浜は青森県から和歌山県まで広範囲で調査を行ったが、図 5d 海浜の調査区群 D には福島県から和歌山県までの調査区が含まれるなど、地域フロラの影響で区分されたと考えられる調査区群はなかった。もっとも、さらに調査範囲を広げれば地域フロラの影響で種組成が区分されるだろう。以上のことから砂礫地では、粒径が種組成に与える影響が大きいと結論付けられる。

まとめ

定常的な攪乱が生じる砂礫地において、表層堆積物と充填粒子の粒度組成が植物群落に及ぼす影響は以下のよう

に総括される。

第 1 に植被率について、川原では充填粒子の粒径が水分条件を通じて植被率を規定する。これに対し高山風衝砂礫地、河道沿い、海浜では、表層堆積物の粒径が地表面の安定性を決定し、攪乱強度や攪乱頻度を通じて植被率に影響する。第 2 に植物の生活型について、高山風衝砂礫地、河道沿い、海浜では、表層堆積物の粒径そのものと粒径と密接な関係を持つ攪乱体制が、その立地に生育可能な植物種の生活型を規定する。第 3 に種組成について、表層堆積物の粒径が生活型を規定する高山風衝砂礫地、河道沿い、海浜では、種組成は表層堆積物の粒径によって明瞭に異なる。これに対し川原では表層堆積物の粒径も充填粒子の粒径も生活型を規定せず、種組成にも影響を及ぼさない。

川原は数年から数 10 年スケールで大規模な攪乱が生じ広大な裸地となる（例えば藤田ほか 2007）ため、攪乱直

後を除くほとんどの期間、植被率には水分条件を反映する充填粒子が強く影響していると考えられる。川原に関わらず、稀な大規模攪乱で砂礫地となった立地では、水分条件を反映した充填粒子の大きさが植被率に影響していると推察される。一方、表層堆積物の粒径が植被率や種組成に影響する立地である高山風衝砂礫地では、日周期の凍結融解サイクルが年に数十回から100回以上も生じており（例えば松岡1992）、河道では河川流量が短期間に大きく変動し（例えば山本ほか2005）、海浜では砂が恒常的に移動しており（例えば有働2009）、これらの立地は日単位ないしは週単位で定常的な小規模攪乱が生じている砂礫地である。そのために水分条件を反映する充填粒子よりも表層堆積物の安定性を反映する表層堆積物の粒径の方が、植被率や種組成に多大な影響を及ぼしていると考えられた。

引用文献

- Braun-Blanquet J (1964) *Pflanzensoziologie* 3 Aufl (3rd ed.). Springer, Wien & New York
- Chepil WS, Woodruff NP (1963) The physics of wind erosion and its control. *Advances in Agronomy*, 15:211-302
- 中条 広義 (1983) 木曾御嶽山高山帯における表面礫の移動と植生—ミヤマタネツケバナ群落の成立要因について—。日本生態学会誌, 33:461-472
- Friedman GM (1961) Distinction between dune, beach, and river sands from their textural characteristics. *Journal of Sedimentary Petrology*, 31:514-529
- Hjulström F (1935) Studies of the morphological activity of rivers as illustrated by the river fyris. *Bulletin of the Geological Institute of the University of Uppsala*, 25:221-527
- 藤田 正治, 広重 敬嗣, 檜谷 治, 梶川 勇樹 (2007) 千代川における砂州上の植生管理に関する研究。京都大学防災研究所年報B, 50:603-614
- 石川 慎吾 (1988) 揖斐川の河辺植生: I. 扇状地の河床に生育する主な種の分布と立地環境。日本生態学会誌, 38:73-84
- 石川 慎吾, 市川 和紀 (2001) ツルヨシ, オギおよびスキの成長特性と沈水状態に対する耐性。奥田重俊先生退官記念論文集「沖積地植生の研究」, 85-92。奥田重俊先生退官記念会, 横浜
- Iwata S (1983) Physiographic conditions for the rubble slope formation on Mt. Shirouma-dake, the Japan Alps. *Geographical Reports of Tokyo Metropolitan University*, 18:1-51
- 河村 三郎, 小沢 功一 (1970) 山地河川における河床材料のサンプリング方法と粒度分布。土木学会誌, 55:53-58
- 菊池 多賀夫 (1981) 仙台市名取川河川敷の植物群落の配列について。Hikobia, 1:293-296
- 小泉 武栄 (1979) 高山の寒冷気候下における岩屑の生産・移動と植物群落: I. 白馬山系北部の高山荒原植物群落。日本生態学会誌, 29:71-81
- 倉本 宣, 井上 健, 鷺谷 いづみ (1993) 多摩川中流の流水辺における河辺植生構成種の分布特性についての研究。造園雑誌, 56:163-168
- 松岡 憲知 (1992) 凍結融解作用の機構からみた周氷河地形。地理学評論, 65A:56-74
- Maun MA, Perumal J (1999) Zonation of vegetation on lacustrine coastal dunes: effects of burial by sand. *Ecology Letters*, 2:14-18
- McCune B, Mefford MJ (1999) PC-ORD. Multivariate analysis of ecological data for windows, ver. 4. MjM Software Design, Gleneden Beach, Oregon
- McLeod KW, McPherson JK (1973) Factors limiting the distribution of *Salix nigra*. *Bulletin of the Torrey Botanical Club*, 100:102-110
- 宮脇 昭, 奥田 重俊, 望月 睦夫 (編) (1983) 改訂版日本植生便覧。至文堂, 東京
- 水野 一晴 (1989) 北アルプス三ツ岳周辺の風衝地における斜面構成物質との関係から見た高山植物群落の立地。日本生態学会誌, 39:97-105
- 中西 弘樹, 福本 紘 (1987) 南日本における海浜植生の成帯構造と地形。日本生態学会誌, 37:197-207
- 中野 秀章 (1977) 森林水文学。共立出版, 東京
- 成瀬 敏郎, 福本 紘, 中西 弘樹 (1992) 日本の海浜にみられる植生帯と地形断面系および堆積物の関係。地形, 13:203-216
- Nobuhara H (1973) Sand dune formation by coastal plants and their mode of reproduction. *Journal of Narashino High School*, 1:39-120
- 延原 肇 (1985) 海岸砂丘と礫質海岸。(沼田眞監修) 現代生物学大系生態A, 108-112。中山書店, 東京
- 沼田 真, 浅野 貞男 (1969) 日本植物生態図鑑1。築地書館, 東京
- 沼田 真, 浅野 貞男 (1970) 日本植物生態図鑑2。築地書館, 東京
- 沼田 真, 吉沢 長人 (編) (1975) 新版日本原色雑草図鑑。全国農村教育協会, 東京
- Raunkiaer C (1934) The life forms of plants and statistical plant geography. The Clarendon Press, Oxford
- Robertson PA, Weaver GT, Cavanaugh JA (1978) Vegetation and tree species patterns near the northern terminus of the southern floodplain forest. *Ecological Monographs*, 48:249-267
- 笹木 義雄, 根平 邦人 (1991) 海岸砂丘地における飛砂が植生におよぼす影響。広島大学総合科学部紀要IV, 17:59-71
- 佐竹 義輔, 大井 次三郎, 北村 四郎, 亘理 俊次, 富成 忠夫 (編) (1982a) 日本の野生植物 草本 I 離弁花類。平凡社, 東京
- 佐竹 義輔, 大井 次三郎, 北村 四郎, 亘理 俊次, 富成 忠夫 (編) (1982b) 日本の野生植物 草本 II 離弁花類。平凡社, 東京
- 佐竹 義輔, 大井 次三郎, 北村 四郎, 亘理 俊次, 富成 忠夫 (編) (1982c) 日本の野生植物 草本 III 離弁花類。平凡社,

東京

- 鈴木 郁夫 (1992) 谷川連峰の強風砂礫地における表面礫の移動一周氷河作用と非周氷河作用のかかわりについて. 地理学評論, 65A:75-91
- 太井子 宏和 (1977) 石狩海岸砂質地における砂質堆積物の環境区分と堆積環境. 北海道大学地球物理学研究報告, 36:1-15
- 内山 清 (2003) 大湊海岸・上下浜海岸における海浜底質の粒度組成—ビーチカスプの性質と粒度組成の相関関係—. 京都大学防災研究所年報B, 46:637-649
- 有働 恵子 (2009) 現地海岸における飛砂量の高頻度観測. 海岸工学論文集, 56:546-550
- Yabashi S, Amemiya Y, Takahashi S (1995) Relation between size fraction component of soil and soil water retentivity especially water content in the green space irrigation. The Technical Bulletin of Faculty of Horticulture Chiba University, 49:143-148
- 山根 一郎 (1978) 水と空気の保持. (山根一郎, 松井 健, 入沢周作, 岡崎 正規, 細野 衛 著) 図説日本の土壌, 164-167. 朝倉書店, 東京
- 山本 晃一 (1974) 急流河川の河床材料調査法と表面粒度特性. 土木研究所報告, 147:1-20
- 山本 晃一, 白川 直樹, 大塚 士郎, 伊藤 英恵, 内田 士郎 (2005) 流量変動と流送土砂量の変化が沖積河川生態系に及ぼす影響とその緩和技術. 河川環境管理財団河川環境総合研究所資料, 16:1-237
- Yano N (1962) The subterranean organ of sand dune plants in Japan. Journal of Science of the Hiroshima University Series B. Division 2. Botany, 9:139-184

付表1. 高山風衝砂礫地における TWINSpan 分類法により区分された調査区群と種群。休眠型は Th: 一年草・越年草、Ph: 地上植物、Ch: 地表植物、H: 半地中植物、G: 地中植物。地下器官型は、Br: 広範囲の地下茎、Nr: 狭い範囲の地下茎、C: 匍匐茎、S: 単立。

調査区群				A	B	C	D	E	F	G	H	
調査区数				(4)	(14)	(9)	(22)	(10)	(3)	(12)	(3)	
Species	種名	休眠型	地下器官型									種群
<i>Agrostis flaccida</i>	ミヤマスカボ	H	Nr	3	・	・	・	・	・	・	1	000
<i>Vaccinium uliginosum</i> var. <i>japonicum</i>	クロマメノキ	Ph	S	・	II	III	I	I	・	I	・	000
<i>Carex stenantha</i>	イワスゲ	H	C	・	・	III	IV	I	・	I	・	001
<i>Carex tenuiformis</i>	オノエスゲ	H	Nr	・	・	・	I	・	・	・	・	001
<i>Leontopodium japonicum</i> var. <i>shiroumense</i>	ミネウスユキソウ	H	S	・	・	・	I	・	・	・	・	001
<i>Loiseleuria procumbens</i>	ミネズオウ	Ch	C	・	I	I	II	・	・	・	・	001
<i>Gramineae</i> sp.	イネ科の1種			・	・	・	III	・	・	・	・	001
<i>Distortia officinalis</i> subsp. <i>japonica</i>	イブキトラノオ	H	S	・	・	I	I	・	・	・	・	001
<i>Diapensia lapponica</i> subsp. <i>obovata</i>	イワウメ	Ch	C	・	・	II	II	・	・	・	・	001
<i>Aconogonon weyrichii</i>	ウラジロタデ	G	Nr	・	・	・	I	・	・	・	・	001
<i>Harrimanella stelleriana</i>	ジムカデ	Ch	C	・	・	I	・	・	・	・	・	001
<i>Carex</i> sp.	スゲ属の1種			・	・	I	・	・	・	・	・	001
<i>Juniperus communis</i> var. <i>hondoensis</i>	ホンドミヤマネズ	Ph	S	・	・	・	I	・	・	・	・	001
<i>Euphrasia insignis</i>	ミヤマコゴメグサ	Th	S	・	・	I	・	・	・	・	・	001
<i>Arctostaphylos alpinus</i> var. <i>japonicus</i>	ウラシマツツジ	Ch	Br	2	I	II	I	・	・	・	・	001
<i>Vaccinium vitis-idaea</i>	コケモモ	Ch	C	2	III	I	II	・	・	・	・	001
<i>Euphrasia matsumurae</i>	コバノコゴメグサ	Th	S	1	・	・	I	・	・	・	・	001
<i>Carex blepharicarpa</i>	ショウジョウスゲ	H	S	1	・	・	・	・	・	・	・	001
<i>Anthoxanthum japonicum</i>	タカネコウボウ	G	Nr	2	・	・	・	・	・	・	・	001
<i>Saussurea triptera</i> var. <i>minor</i>	タカネヒゴタイ	H	S	2	・	・	I	・	・	・	・	001
<i>Ixeridium dentatum</i> subsp. <i>nipponicum</i>	ハナニガナ	H	Br	2	・	・	・	・	・	・	・	001
<i>Kobresia myosuroides</i>	ヒゲハリスゲ	H	S	1	・	・	I	・	・	・	・	001
<i>Tilingia tachiroei</i>	ミヤマウイキョウ	H	S	1	・	・	・	・	・	・	・	001
<i>Empetrum nigrum</i> var. <i>japonicum</i>	ガンコウラン	Ch	C	・	I	I	・	・	・	・	・	001
<i>Arctostaphylos nana</i>	コメバツガザクラ	Ch	C	・	II	IV	II	・	・	・	・	001
<i>Betula ermanii</i>	ダケカンバ	Ph	S	・	I	・	I	・	・	・	・	001
<i>Gentiana algida</i>	トウヤクリンドウ	H	S	2	・	II	II	I	・	・	・	001
<i>Pinus pumila</i>	ハイマツ	Ph	C	・	V	IV	・	I	・	・	・	001
<i>Calamagrostis sesquiflora</i> subsp. <i>urelytra</i>	ミヤマノガリヤス	H	S	・	II	I	III	・	1	・	・	001
<i>Potentilla matsumurae</i>	ミヤマキンバイ	H	Nr	・	II	V	V	IV	・	・	・	001
<i>Geum calthaeifolium</i> var. <i>nipponicum</i>	ミヤマダイコンソウ	H	Nr	・	I	V	II	I	・	・	・	001
<i>Schizocodon soldanelloides</i> f. <i>alpinus</i>	コイワカガミ	H	C	・	・	II	I	I	・	・	・	001
<i>Campanula chamissonis</i>	チシマギキョウ	H	Nr	・	I	I	II	IV	・	・	・	010
<i>Arenaria arctica</i> var. <i>hondoensis</i>	タカネツメクサ	G	S	・	・	・	II	IV	・	・	・	010
<i>Parnassia palustris</i> var. <i>mulutseta</i>	ウメバチソウ	H	Nr	・	・	I	・	I	・	・	・	010
<i>Scabiosa japonica</i> var. <i>alpina</i>	タカネマツムシソウ	Th	S	・	・	・	I	I	・	・	・	010
<i>Avenella flexuosa</i>	コメススキ	H	S	・	I	・	I	II	・	・	・	010
<i>Stellaria nipponica</i>	イワツメクサ	G	S	・	・	・	I	・	3	・	・	011
<i>Tilingia holopetala</i>	イブキゼリ	H	S	・	・	・	・	II	・	・	・	011
<i>Pedicularis yezoensis</i>	エゾシオガマ	H	S	・	・	・	・	I	・	・	・	011
<i>Gaultheria miqueliana</i>	シラタマノキ	Ch	S	・	・	・	・	I	・	・	・	011
<i>Senecio takedanus</i>	タカネコウリンカ	H	S	・	・	・	・	I	・	・	・	011
<i>Luzula oligantha</i>	タカネスズメノヒエ	H	S	・	・	・	・	I	・	・	・	011
<i>Anaphalis lectea</i>	タカネヤハズハハコ	H	S	・	・	・	・	II	・	・	・	011
<i>Sieversia pentapetala</i>	チングルマ	Ch	C	・	I	・	・	I	・	・	・	011
<i>Phyllocladus nipponica</i>	ツガザクラ	Ch	C	・	・	I	・	II	・	・	・	011
<i>Veronica serpyllifolia</i> subsp. <i>humifusa</i>	テンクワガタ	H	C	・	・	・	・	I	・	・	・	011
<i>Solidago virgaurea</i> subsp. <i>leiocarpa</i>	ミヤマアキノキリンソウ	H	S	・	・	・	・	II	・	・	・	011
<i>Pedicularis chamissonis</i> var. <i>japonica</i>	ヨツバシオガマ	H	S	・	・	・	・	I	・	・	・	011
<i>Calamagrostis nana</i> subsp. <i>nana</i>	ヒナガリヤス	H	Br	・	I	II	・	IV	1	・	・	011
<i>Anemone narcissiflora</i> var. <i>nipponica</i>	ハクサンイチゲ	H	Nr	1	・	I	・	III	・	・	・	011
<i>Oxytropis japonica</i>	オヤマノエンドウ	Ch	C	・	・	・	・	II	・	・	・	011
<i>Sanguisorba hakusanensis</i>	カライトソウ	H	Nr	・	・	・	・	I	・	・	・	011
<i>Dianthus superbus</i> var. <i>speciosus</i>	タカネナデシコ	H	S	・	・	・	・	I	・	・	・	011
<i>Rhodiola rosea</i>	イワベンケイ	H	Nr	1	・	・	・	II	・	・	・	011
<i>Bistorta vivipara</i>	ムカゴトラノオ	H	Nr	1	・	・	・	II	・	・	・	011
<i>Campanula lasiocarpa</i>	イワギキョウ	H	Nr	1	・	・	・	I	・	・	・	011
<i>Pedicularis verticillata</i>	タカネシオガマ	H	S	1	・	・	・	I	・	・	・	011
<i>Dryas octopetala</i> var. <i>asiatica</i>	チョウノスケソウ	Ch	C	1	・	・	・	I	・	・	・	011
<i>Brittrichium nipponicum</i>	ミヤマムラサキ	H	Nr	・	・	・	I	II	・	I	・	100
<i>Tilingia tachiroei</i>	ミヤマウイキョウ	H	S	・	・	I	I	II	・	I	・	101
<i>Arabis serrata</i> var. <i>japonica</i> f. <i>grandiflora</i>	ウメハタザオ	Th	S	・	・	・	I	II	・	I	・	101
<i>Erigeron thunbergii</i> subsp. <i>glabratus</i>	ミヤマアズマギク	H	S	・	・	・	・	I	・	・	1	101
<i>Tymus serpyllum quinquecostatus</i>	イブキジャコウソウ	Ch	C	・	・	・	I	II	・	I	・	101
<i>Lagotis glauca</i>	ウルップソウ	G	Nr	・	・	I	・	III	1	II	1	110
<i>Viola crassa</i> subsp. <i>alpicola</i>	クモマスミレ	G	Nr	・	I	II	I	III	2	III	・	111
<i>Arenaria sajanensis</i>	ハイツメクサ	G	S	・	・	・	I	II	・	I	・	111
<i>Dicentra peregrina</i>	コマクサ	G	Nr	・	・	・	・	・	・	V	・	111
<i>Stellaria ruscifolia</i>	シコタンハコベ	H	S	・	・	・	・	・	・	II	3	111
<i>Anthoxanthum monticola</i>	ミヤマコウボウ	G	Nr	・	・	・	・	・	・	・	1	111

堆積物の粒度組成が植生に及ぼす影響

付表2. 河道沿いにおける TWINSpan 分類法により区分された調査区群と種群。休眠型は Th:一年草・越年草、Ph:地上植物、Ch:地表植物、H:半地中植物、G:地中植物、HH:水湿性植物。地下器官型は、Br:広範囲の地下茎、Nr:狭い範囲の地下茎、C:匍匐茎、S:単立。

調査区群				A	B	C	D	種群
調査区数				(9)	(10)	(12)	(3)	
Species	種名	休眠型	地下器官型					
<i>Phragmites australis</i>	ヨシ	HH	Br	V	・	II	・	000
<i>Carex scabrifolia</i>	シオクグ	G	Br	I	・	・	・	000
<i>Spergularia bocconii</i>	ウシオハナツメクサ	Th	S	I	・	・	・	001
<i>Lolium perenne</i>	ホソムギ	H	S	II	・	II	・	001
<i>Elymus racemifer</i>	アオカモジグサ	H	S	・	I	・	・	010
<i>Festuca arundinacea</i>	オニウシノケグサ	H	Nr	・	I	・	・	010
<i>Rosa luciae</i>	テリハノイバラ	Ph	Nr	・	I	・	・	010
<i>Persicaria thunbergii</i> var. <i>stoloniferum</i>	オオミゾソバ	Th	C	・	I	・	・	010
<i>Poa annua</i>	スズメノカタビラ	Th	S	・	I	・	・	010
<i>Veronica arvensis</i>	タチイヌノフグリ	Th	S	・	II	・	・	010
<i>Agrostis clavata</i> subsp. <i>matsumurae</i>	ヌカボ	H	Nr	・	I	・	・	010
<i>Lolium multiflorum</i>	ネズミムギ	Th	S	・	III	・	・	010
<i>Sonchus oleraceus</i>	ノゲシ	Th	S	・	II	・	・	010
<i>Arenaria serpyllifolia</i>	ノミノツヅリ	Th	S	・	I	・	・	010
<i>Rumex japonicus</i>	ギシギシ	H	S	・	I	I	・	010
<i>Oenothera rosea</i>	ユウゲショウ	H	S	・	I	I	・	010
<i>Ambrosia trifida</i>	オオブタクサ	Th	Nr	・	I	・	・	010
<i>Humulus scandens</i>	カナムグラ	Th	S	・	I	・	・	010
<i>Persicaria lapathifolia</i>	オオイスタデ	Th	S	・	V	V	・	010
<i>Oenothera glazioviana</i>	オオマツヨイグサ	Th	S	・	I	I	・	010
<i>Solidago altissima</i>	セイタカアワダチソウ	G	Nr	・	I	I	・	010
<i>Artemisia indica</i> var. <i>maximowiczii</i>	ヨモギ	H	Br	・	II	III	・	010
<i>Bidens pilosa</i>	コセンダングサ	Th	S	・	II	IV	・	011
<i>Eclipta alba</i>	アメリカタカサブロウ	Th	S	・	・	II	・	011
Polygonaceae sp.	タデ科の1種			・	・	II	・	011
<i>Persicaria posumbu</i>	ハナタデ	Th	S	・	・	I	・	011
<i>Chenopodium ambrosioides</i>	アリタソウ	Ch	S	・	・	III	・	011
<i>Cyperus microiria</i>	カヤツリグサ	Th	S	・	・	II	・	011
<i>Echinochloa crus-galli</i> var. <i>crus-galli</i>	イヌビエ	Th	S	・	・	II	・	011
<i>Setaria viridis</i>	エノコログサ	Th	S	・	・	II	・	011
<i>Panicum dichotomiflorum</i>	オオクサキビ	Th	S	・	・	II	・	011
<i>Chamaesyce nutans</i>	オオニシキソウ	Th	S	・	・	II	・	011
<i>Eleusine indica</i>	オヒシバ	Th	S	・	・	II	・	011
<i>Chamaesyce maculata</i>	コニシキソウ	Th	S	・	・	I	・	011
<i>Oenothera laciniata</i>	コマツヨイグサ	Th	S	・	・	II	・	011
<i>Chenopodium album</i>	シロザ	Th	S	・	I	III	・	011
<i>Trifolium repens</i>	シロツメクサ	H	C	・	・	II	・	011
<i>Rorippa palustris</i>	スカシタゴボウ	Th	S	・	・	I	・	011
<i>Portulaca oleracea</i>	スベリヒユ	Th	S	・	・	I	・	011
<i>Lycopersicon esculentum</i>	トマト	Th	S	・	・	II	・	011
<i>Plantago lanceolata</i>	ヘラオオバコ	H	Nr	・	・	II	・	011
<i>Amaranthus hybridus</i>	ホソアオゲイトウ	Th	S	・	・	II	・	011
<i>Ipomoea coccinea</i>	マルバルコウ	Th	S	・	・	I	・	011
<i>Aster subulatus</i> var. <i>subulatus</i>	ホウキギク	Th	S	・	・	II	1	011
<i>Phragmites japonicus</i>	ツルヨシ	H ~ G	C	・	・	・	3	1

付表3. 川原における TWINSpan 分類法により区分された調査区群と種群。休眠型は Th：一年草・越年草、Ph：地上植物、Ch：地表植物、H：半地中植物、G：地中植物、HH：水湿性植物。地下器官型は、Br：広範囲の地下茎、Nr：狭い範囲の地下茎、C：匍匐茎、S：単立。

調査区群				A	B	C	D	E	
調査区数				(4)	(10)	(18)	(6)	(2)	
Species	種名	休眠型	地下器官型						種群
<i>Plantago lanceolata</i>	ヘラオオバコ	H	Nr	・	I	・	・	・	000
<i>Bidens pilosa</i> var. <i>minor</i>	コシロノセンダングサ	Th	S	・	I	・	・	・	000
<i>Aster kantoensis</i>	カワラノギク	H	Nr	・	I	・	・	・	000
<i>Oxalis dillenii</i>	オッタチカタバミ	Ch	Nr	・	I	・	・	・	000
<i>Conyza canadensis</i>	ヒメムカシヨモギ	Th	S	・	I	・	・	・	000
<i>Miscanthus sinensis</i>	ススキ	H	Nr	・	I	・	・	・	000
<i>Ixeris tamagawaensis</i>	カワラニガナ	G	S	・	I	・	・	・	000
<i>Desmodium paniculatum</i>	アレチスズビトハギ	Th	Nr	・	I	・	・	・	000
<i>Aster subulatus</i> var. <i>subulatus</i>	ホウキギク	Th	S	2	V	I	・	・	000
<i>Bidens pilosa</i>	コセンダングサ	Th	S	2	III	I	・	・	000
<i>Phragmites japonicus</i>	ツルヨシ	H ~ G	C	4	I	・	・	・	000
<i>Aster microcephalus</i> var. <i>ovatus</i>	ノコンギク	H	Nr	2	・	・	・	・	000
<i>Setaria viridis</i>	エノコログサ	Th	S	1	III	I	・	・	000
<i>Chenopodium album</i>	シロザ	Th	S	・	II	I	・	・	001
<i>Kummerowia stipulacea</i>	マルバヤハズソウ	Th	S	1	I	II	I	・	001
<i>Panicum dichotomiflorum</i>	オオクサキビ	Th	S	・	II	II	・	・	001
<i>Artemisia indica</i> var. <i>maximowiczii</i>	ヨモギ	H	Br	・	II	II	I	・	001
<i>Trifolium repens</i>	シロツメクサ	H	C	・	I	I	I	・	001
<i>Agrostis clavata</i> subsp. <i>matsumurae</i>	ヌカボ	H	Nr	・	I	・	I	・	001
<i>Oenothera lacinata</i>	コマツヨイグサ	Th	S	・	I	・	II	・	001
<i>Solidago altissima</i>	セイタカアワダチソウ	G	Nr	・	I	I	III	・	010
<i>Rosa luciae</i>	テリハノイバラ	Ph	Nr	・	I	・	II	・	010
<i>Lolium multiflorum</i>	ネズミムギ	Th	S	・	・	II	V	・	010
<i>Lepidium virginicum</i>	マメゲンバイナズナ	Th	S	・	・	I	II	・	010
<i>Sedum bulbiferum</i>	コモチマンネングサ	Th	C	・	・	・	II	・	010
<i>Paederia scandens</i>	ヘクソカズラ	Ph	Nr	・	・	・	I	・	010
<i>Sagina japonica</i>	ツメクサ	Th	S	・	・	・	I	・	010
<i>Veronica arvensis</i>	タチイヌノフグリ	Th	S	・	・	・	I	・	010
<i>Avena fatua</i>	カラスムギ	Th	S	・	・	・	I	・	010
<i>Persicaria thunbergii</i> var. <i>stoloniferum</i>	オオミゾソバ	Th	C	・	・	・	I	・	010
<i>Geranium carolinianum</i>	アメリカフウロ	Th	S	・	・	・	I	・	010
<i>Lespedeza cuneata</i>	メドハギ	H	S	・	・	I	I	・	010
<i>Commelina communis</i>	ツユクサ	Th	S	・	・	II	III	・	010
<i>Persicaria lapathifolia</i>	オオイヌタデ	Th	S	・	・	V	・	・	010
<i>Gnaphalium affine</i>	ハハコグサ	Th	S	・	・	I	・	・	010
<i>Festuca arundinacea</i>	オニウシノケグサ	H	Nr	・	・	I	・	・	010
<i>Chamaesyce nutans</i>	オオニシキソウ	Th	S	・	・	I	・	・	010
<i>Chenopodium ambrosioides</i>	アリタソウ	Ch	S	・	・	I	・	・	010
<i>Setaria faberi</i>	アキノエノコログサ	Th	S	・	・	I	・	・	010
<i>Elymus racemifer</i>	アオカモジグサ	H	S	・	・	I	・	・	010
<i>Lolium perenne</i>	ホソムギ	H	S	・	・	I	・	・	010
<i>Phragmites australis</i>	ヨシ	HH	Br	・	・	I	・	・	010
<i>Amaranthus hybridus</i>	ホソアオゲイトウ	Th	S	・	・	I	・	・	010
<i>Lycopersicon esculentum</i>	トマト	Th	S	・	・	I	・	・	010
<i>Artemisia selengensis</i>	タカヨモギ	H	Br	・	・	I	・	・	010
<i>Rumex japonicus</i>	ギシギシ	H	S	・	・	I	・	・	010
<i>Eleusine indica</i>	オヒシバ	Th	S	・	・	I	・	1	011
<i>Echinochloa crus-galli</i> var. <i>crus-galli</i>	イヌビエ	Th	S	・	・	I	・	1	100
<i>Humulus scandens</i>	カナムグラ	Th	S	・	・	I	・	1	101
<i>Bidens frondosa</i>	アメリカセンダングサ	Th	S	・	・	・	・	1	110
<i>Persicaria hydropiper</i>	ヤナギタデ	Th	C	・	・	・	・	2	110
<i>Persicaria thunbergii</i>	ミゾソバ	Th	S	・	・	・	・	2	110
<i>Cynodon dactylon</i>	ギョウギンバ	Ch	C	・	・	・	・	1	111

堆積物の粒度組成が植生に及ぼす影響

付表 4. 海浜における TWINSpan 分類法により区分された調査区群と種群。休眠型は Th：一年草・越年草、Ph：地上植物、Ch：地表植物、H：半地中植物、G：地中植物。地下器官型は、Br：広範囲の地下茎、Nr：狭い範囲の地下茎、C：匍匐茎、S：単立。

調査区群				A	B	C	D	E	F	種群
調査区数				(2)	(11)	(13)	(6)	(5)	(7)	
Species	和名	休眠型	地下器官型							
<i>Oenothera laciniata</i>	コマツヨイグサ	Th	S	・	II	・	I	・	・	000
<i>Oenothera glazioviana</i>	オオマツヨイグサ	Th	S	・	I	・	・	・	・	000
<i>Zoysia macrostachya</i>	オニシバ	G	Br	・	III	I	・	・	・	000
<i>Ischaemum antheophoroides</i>	ケカモノハシ	G	S	・	III	・	・	・	・	000
<i>Ixeris repens</i>	ハマニガナ	G	Br	・	III	・	・	・	・	000
<i>Melanthera prostrata</i>	ネコノシタ	H	C	・	・	I	・	・	・	001
<i>Carex kobomugi</i>	コウボウムギ	G	Br	・	V	V	・	・	・	001
<i>Chenopodium acuminatum</i>	マルバアカザ	Th	S	・	I	・	・	・	I	010
<i>Elymus mollis</i>	ハマニンニク	H-G	Br	・	I	I	I	・	・	010
<i>Carex pumila</i>	コウボウシバ	G	Br	・	I	II	II	・	・	010
<i>Calystegia soldanella</i>	ハマヒルガオ	G	Br	2	V	V	V	・	I	011
<i>Imperata cylindrica</i> var. <i>koenigii</i>	チガヤ	G	Br	・	・	I	I	・	・	100
<i>Pueraria lobata</i>	クズ	Ph	S	・	・	・	・	I	・	100
<i>Miscanthus sinensis</i>	ススキ	H	Nr	・	・	・	II	・	・	100
<i>Toxicodendron radicans</i> subsp. <i>orientale</i>	ツタウルシ	Ph	S	・	・	・	・	I	・	100
<i>Cirsium maritimum</i>	ハマアザミ	H	S	・	・	・	・	II	・	100
<i>Vitex rotundifolia</i>	ハマゴウ	Ph	C	・	・	I	V	V	・	100
<i>Rosa luciae</i>	テリハノイバラ	Ph	Nr	・	・	・	III	III	I	100
<i>Fallopia japonica</i> var. <i>japonica</i>	イタドリ	G	Br	・	・	・	・	I	I	100
<i>Lathyrus japonicus</i>	ハマエンドウ	G	Br	・	・	・	II		IV	101
<i>Bromus catharticus</i>	イヌムギ	G	Nr	・	・	・	・	・	II	101
<i>Persicaria senticosa</i>	ママコノシリヌグイ	Th	S	・	・	・	・	・	III	101
<i>Gnaphalium affine</i>	ハハコグサ	Th	S	・	・	・	・	・	I	101
<i>Gramineae</i> sp.	イネ科の 1 種			・	・	・	・	・	I	101
<i>Tetragonia tetragonoides</i>	ツルナ	Ch-H	C	1	・	・	・	・	II	101
<i>Raphanus sativus</i> var. <i>raphanistroides</i>	ハマダイコン	Th	S	1	・	・	・	・	II	101
<i>Peucedanum japonicum</i> var. <i>japonicum</i>	ボタンボウフウ	G	Nr	・	・	・	・	・	II	101
<i>Lolium perenne</i>	ホソムギ	H	S	2	・	・	・	・	I	11