

## 綾照葉樹林における主要構成樹種の落葉量と落下パターンの比較

### Annual and seasonal fluctuations in leaf litterfall in an old-growth lucidophyllous forest, southwestern Japan

佐藤保<sup>\*1</sup>・小南陽亮<sup>\*2</sup>・齊藤哲<sup>\*1</sup>・新山馨<sup>\*1</sup>・田内裕之<sup>\*3</sup>

Tamotsu SATO<sup>\*1</sup>, Yohsuke KOMINAMI<sup>\*2</sup>, Satoshi SAITO<sup>\*1</sup>, Koaru NIIYAMA<sup>\*1</sup> and Hiroyuki TANOUCHI<sup>\*3</sup>

\* 1 森林総合研究所

For. and Forest Prod. Res. Inst., 1 Matsunosato, Tsukuba, Ibaraki 305-8687

\* 2 静岡大学

Shizuoka Univ., 836 Ohya, Shizuoka, Shizuoka 422-8529

\* 3 森と里の研究所

Laboratory for development of farming and mountain area, 423-4 Okura, Toyono, Nagano 389-1102

**要旨：**宮崎県綾町の成熟した照葉樹林にて、大型台風による搅乱を含む7年間（1992年～1998年）にわたり、落葉量の季節および年々変動を計測した。計測した平均落葉量は、 $3.52 \text{ Mg} \cdot \text{ha}^{-1}$ であり、最大値と最小値の差は2.1倍であった。落葉の季節変動は、台風の有無に影響されていた。強い台風が記録されなかつた年では、春季（4～6月）のみに明瞭なピークを形成した。一方、強い台風が記録された年では、春季の他に7～9月の台風襲来時期にもピークを形成していた。主要樹種を対象に、これら落葉の季節変動パターンは、以下の3つに分類された。1) 春季落葉以外には目立ったピークを形成しない一山型（ウラジロガシ、マテバシイ、シイノキ）、2) 春季落葉の他に秋にもう一つのピークがある二山型（アカガシ、タブノキ、ホソバタブ、サカキ）、3) 10～11月に出現するピークが春季のピークより卓越する複数山型（イスノキ）。

**キーワード：**常緑広葉樹林、落葉の季節性、年々変動

**Abstract :** We examined leaf litterfall fluctuations on a seasonal and annual scale for 7 years (1992–1998) in an old-growth lucidophyllous (evergreen broad-leaved) forest within the Aya Research Site, southwestern Japan. The average annual leaf litterfall input was  $3.52 \text{ Mg ha}^{-1}$ , with the ratio of maximum to minimum input being 2.1. The annual input varied among years in relation to typhoon disturbances. The total leaf litterfall showed bimodal peak; leaf abscission in spring (April-May) and facultative peak in late summer (July-September) with typhoon disturbances. Based on 7 years monitoring data, seasonal patterns of leaf fall of dominant species were classified into 3 types: unimodal, bimodal, and multimodal type.

**Keywords :** evergreen broad-leaved forest, seasonal leaf fall pattern, annual fluctuation

#### I はじめに

照葉樹林を構成する常緑広葉樹は、1年を通じて葉を付けており、葉の寿命も複数年にわたっている（6, 7）。照葉樹林と同じく常緑広葉樹が主体である熱帯林において落葉の季節性に関する研究が数多く行われており、その結果、落葉の季節性が多様であることが示されている（3）。一方、日本の照葉樹林に分布する常緑広葉樹では、熱帯林との比較からシートのフェノロジーが単純であることが指摘されている（7）。

これまでに照葉樹林を対象とした落葉の季節性に関する研究は、分布の北限域の森林（1, 6）やコジイ二次林（5）を中心であり、成熟した照葉樹林における

研究例は、その残存面積の少なさ故か極めて少ない。本研究では、宮崎県綾町の成熟した照葉樹林にて大型台風による搅乱を含む7年間にわたり計測した落葉量の変動と主要樹種の落葉の季節性の違いについて報告する。

#### II 方法

**1. 調査地の概要** 調査は、九州森林管理局宮崎森林管理署中尾国有林内（宮崎県東諸郡綾町）の綾リサチサイトにて行なった。このサイト（109 ha）は、人為による伐採の記録がない成熟した照葉樹林であり、平均傾斜約30度の北向き斜面に位置している（8）。

林冠を構成する種（樹高 20~25m）は、イスノキ・ウラジロガシ・アカガシ・タブノキ・シイノキなどであり、亜高木層（樹高 10~15m）にはイスノキ・サカキなどが優占している。調査地の平均気温は 14.2°C であり、近接の綾北ダムの観測施設による年降水量は 3,070mm である（8）。

**2. リターフォール** サイト内の 1.2ha コアプロットには、落葉量および種子落下量を計測する目的で、合計 263 個のトラップ（受面積 0.58m<sup>2</sup>）が規則的に配置されている。本研究では、樹種別による落葉量の違いを見るため、1.2ha コアプロットの中から上部谷壁斜面に位置する 50 m×50 m の区画を抽出して 0.25 ha 方形区とし、その中に含まれる 25 個のトラップから得られたデータをもとに解析を行った。毎月末にトラップの内容物を回収し、葉を対象とした樹種ごとの選別を行った。対象とした樹種は林冠を構成する高木種と亜高木層とした。分別した試料を 105°C 24 時間の通風乾燥を行った後に乾燥重量を計測した。計測期間は、1992 年 1 月から 1998 年 12 月までの 7 年間である。なお、最初の 5 年間については、樹種ごとの葉の選別を通常で行ったが、1997 年および 1998 年では落葉が多い春季（4 月～6 月）に回収した試料のみを対象とした。計測期間中に複数回の台風が試験地周辺に上陸もしくは接近しているが、宮崎地方気象台での最大風速が 15 m·s<sup>-1</sup> を超えた台風を「強い台風」と定義した（1993 年 6 月および 9 月、1996 年 8 月の 3 事例）。

### III 結果と考察

**1. 落葉量の年々変動** 計測期間中の平均落葉量は、3.52 Mg·ha<sup>-1</sup> であり、最大値と最小値の差は 2.1 倍であった（表-1）。計測期間を通じては、台風攪乱による 1993 年の顕著な増加と翌年の急激な減少を経て、1995 年以降の落葉量は年々増加する傾向にあった。このような台風攪乱に伴う年々変動の傾向は、葉の寿命が複数年にわたる照葉樹林の特徴でもある。

**2. 樹種ごとによる春季落葉量の年変動** 落葉の季節変動は、台風の有無に影響されていた。強い台風が記録されなかつた年では、春季（4～6 月）のみに明瞭なピークを形成した。一方、強い台風が記録された年では、春季の他に 7～9 月の台風襲来時期にもピークを形成していた。春季の落葉（以下、春季落葉とする）のピークは、秋季に台風により形成されるピークとは異なり、自然落葉から形成されており、年落葉量の 35～54% を占めていた。また、これら春季落葉量は、隔年で増減を繰り返す傾向にあった。

年間の落葉量の中でも大きな割合を占めていた春季

落葉の年変動を樹種別に比較してみると、アカガシとウラジロガシの 2 種は明瞭な隔年変化を示していた（図-1）。一方、タブノキとシイノキの 2 種はほとんど変動を示さずにはほぼ一定の値を取っていた。全体の春期落葉量とカシ 2 種（ウラジロガシとアカガシ）の春期落葉量の隔年変動は同調していた。春季落葉量と同時期に落下した花の量の関係をみると、正の相関関係が得られた（表-1）。特に 1993 年の台風攪乱後の両者の間には有意な相関が得られた ( $r^2=0.9318$ ,  $p=0.0077$ )。

蒲谷・鈴木（1）は、アカガシは落葉量の多い年には落花量が多く、その年変動は隔年で増減を繰り返すことを示している。明瞭な隔年変化を取るウラジロガシとアカガシは、両種ともに堅果の成熟に 2 年を要する性質を持っている（2）。本研究では、落下した花を種ごとに選別することをしていないため、落葉量と落花量との関係を種別に検討することはできない。しかし、ウラジロガシとアカガシの落葉量が低下する年は、いずれも落花量のピークが見られた翌年であり、ほとんど年変動が見られないタブノキやシイノキとは大きく異なる（図-1）。これらのことは、蒲谷・鈴木（1）がアカガシで示した花の生産と翌年の落葉量の低下の傾向がウラジロガシにも存在する可能性があることを示している。

**3. 樹種ごとによる落葉の季節変化パターン** 主要樹種 8 種においては、落葉のピークの出現時期が樹種により若干異なる傾向が見られた（図-2）。いずれの樹種も春季に落葉のピークの他に、台風により不規則なピーク（図-2 の中の□）を形成していた。

主要な構成樹種の落葉の季節性を検討した結果、本研究では「一山型」、「二山型」および「複数山型」の 3 つを抽出することができた。

春季落葉以外には目立ったピークを形成しないタイプには、ウラジロガシ、マテバシイ、シイノキの 3 種が区分された。これら一山型の 3 種のうち、ウラジロガシとシイノキは 5 月を頂点とする 4 月から 6 月にかけての落葉が見られた。しかし、マテバシイはピークの時期が 6 月にずれ込んでいる点が他の 2 種と異なっていた。

一方、春季落葉の他に秋にもう一つのピークがあるタイプには、アカガシ、タブノキ、ホソバタブ、サカキの 4 種が該当した。これら二山型の種の秋のピークは、8 月から 11 月の間に出現するが、その量は春季落葉量に比べて少なかった。また、秋のピークは、台風期と重なることもあり、タブノキやホソバタブでは台風による攪乱を伴う年には増幅されていた。

イスノキは、落葉のピークが2つ存在することはアカガシなどの二山型と同じであるが、上記の2つのタイプとは異なり、10~11月に出現するピークが春季のピークより卓越する傾向にあった(図-2)。台風による搅乱を伴わない1994年にも、台風期に落葉のピークも見られることから年に3回のピークがある可能性がある。このことから、落葉のタイプとして複数山型に区分した。

照葉樹林における春季落葉は、新葉の展開とほぼ同時期に生じている。一方で、夏季から秋季にかけて出現する2つ目のピークはいわゆる「偶発的な落葉」であり、測定年による変動が大きい。NITTA and OHSAWA

(6)は、北限域の照葉樹林の枝の伸長の解析から、国内の常緑広葉樹の多くの種が年に1回の落葉を春に行っているが、気象条件により複数回の落葉が可能であろうことを指摘している。本研究では各樹種の開葉のフェノロジーを観察していないが、より気候の温暖な試験地周辺では複数回にわたる落葉が生じている可能性がある。つまり、秋季における落葉のピークは、台風などに代表される外部ストレスによる場合と落葉を伴う生理的な場合があると考えられる。

今回、複数山型の落葉パターンを示したイスノキは、南九州の照葉樹成熟林の代表的な優占種である。イスノキは、秋季の落葉のピークが春季のそれを上回っており、他の樹種には見られない季節性を示している。

熊本市で植栽されたイスノキの落葉の季節性を観測した結果、11月に落葉と展葉がほぼ同時に確認されており(佐藤、未発表)，調査地においても1年に春季と

秋季の2回の落葉を行っている可能性がある。常緑広葉樹においても冬季の低温が春季の落葉に必要であることが示されている(4)が、秋季における落葉を発生させるメカニズムは明らかではない。このことからも、今後は南西日本の照葉樹林においても落葉と落葉に着目した季節性のデータの蓄積を図る必要がある。

### 引用文献

- (1) 蒲谷肇・鈴木貞夫 (1992) リター落下量からみた樹木のフェノロジー I. 東京大学千葉演習林荒檉沢におけるアカガシの落葉パターン. 東京大学農業報 **88**: 135-148
- (2) 北村四郎・村田源 (1979) :原色日本植物図鑑木本編 [II] . 545pp, 保育社, 大阪.
- (3) LOWMAN, M.D. (1992) Leaf growth dynamics and herbivory in five species of Australian rain-forest canopy trees. *J. Ecol.* **80** : 433-447
- (4) 永田洋 (2002) 常緑広葉樹の休眠特性と分布域. (永田洋・佐々木恵彦編: 樹木環境整理学. 文永堂出版, 東京: 257pp) : 36-45
- (5) NISHIOKA, M. and KIRITA, H. (1978) Litterfall. In Biological Production in a Warm-Temperate Evergreen Oak Forest of Japan. (KIRA, T., ONO, Y. and HOSOKAWA, T. (Eds.) JIBP SYNTHESIS Volume 18. University of Tokyo Press, Tokyo: 288pp): 231-238
- (6) NITTA, I. and OHSAWA, M. (1997) :Leaf dynamics and shoot phenology of eleven warm-temperate evergreen broad-leaved trees near their northern limit in

表-1. 計測期間(1992年~1998年)における落葉量の変化

Table 1 Annual fluctuations in leaf litterfall during the measuring period (1992-1998)

	計測年							平均
	1992	1993	1994	1995	1996	1997	1998	
年落葉量	3.87	5.66	2.72	2.97	3.14	3.50	2.80	3.52
春季落葉量 (4月~6月)	1.75 (45.2)	2.69 (47.6)	1.16 (42.9)	1.61 (54.1)	1.11 (35.3)	1.31 (37.5)	1.31 (46.9)	1.56 (44.2)
台風時期の落葉量 (7月~9月)	1.34 (34.7)	2.28 (40.3)	0.83 (30.6)	0.51 (17.0)	1.22 (38.7)	1.06 (30.2)	0.66 (23.6)	1.13 (30.7)
春季の落葉量	0.05	0.19	0.05	0.22	0.08	0.12	0.13	0.12
強い台風の数	2	2	0	0	2	1	0	

単位: Mg ha<sup>-1</sup>

カッコ内の数値は年落葉量に対する割合(%)

強い台風の定義: 宮崎地方気象台の最大風速が15m s<sup>-1</sup>を超えた台風

central Japan. Plant Ecol. **130**: 71-88

- (7) OHSAWA, M. and NITTA, I. (1997) Patterning of subtropical/warm-temperate evergreen broad-leaved forests in east Asian mountains with special reference to shoot phenology. Tropics **6** : 317-334  
 (8) SATO, T., KOMINAMI, Y., SAITO, S., NIIYAMA,

K., MANABE, T., TANOUCHI, H., NOMA, N. and YAMAMOTO, S. (1999) An introduction to the Aya Research Site, a long-term ecological research site, in a warm temperate evergreen broad-leaved forest ecosystems in southwestern Japan: research topics and design. Bull. Kitakyushu Mus. Nat. His. **18**: 157-180

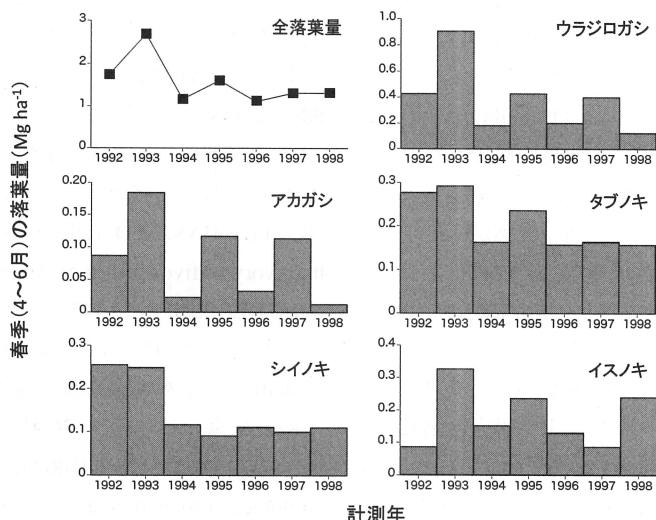


図-1. 計測期間（1992年～1998年）における主要樹種の春季落葉量の年々変化

Fig. 1 Annual fluctuations in vernal leaf litterfall (April - July) during the measuring period (1992-1998)

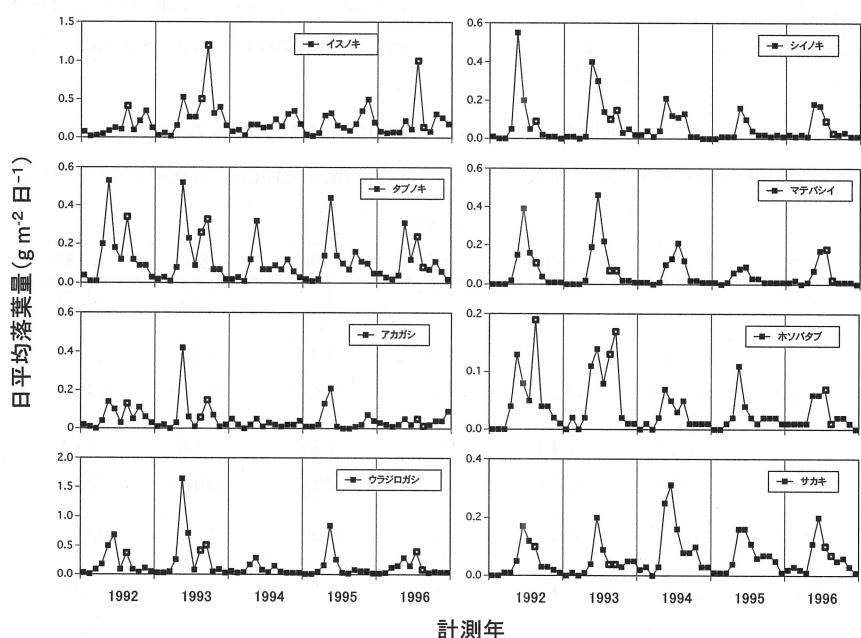


図-2. 計測期間（1992年～1996年）における主要樹種の落葉量の季節変化

Fig. 2 Seasonal fluctuations in leaf litterfall during the measuring period (1992-1996)