

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檜沢におけるアカガシの落葉パターン

蒲谷 肇*・鈴木貞夫**

Phenology of Tree Species by Measuring Litter Fall

I. Patterns of Leaf Fall of Evergreen Oak (*Quercus acuta*) in Two Stands of the University Forest in Chiba, University of Tokyo

Hajime KABAYA* and Sadao SUZUKI**

まえがき

我が国の森林のリター落下量の季節変化に関する研究は、一次生産量と物質循環の研究の一環として数多くの林分で行われてき (SAITO, 1977; 斎藤, 1981)。菊沢 (1986) によると、「従来の植物季節, 現存量, 落葉量などの調査は, 開葉・落葉などの個葉の生存様式に関する情報を得るには十分でなく, 生命表に進む必要性があり」, 生命表の作成は枝観察と落葉のデータの組み合わせによって可能 (KIKUZAWA *et al.*, 1984) である。著者は, 個葉を対象にしないが, 個体レベルで森林構成種の生活史を定量的にとらえるために, いくつかの林でリター落下量を長期間にわたって測定してきた (蒲谷, 1991)。

アカガシのリター量についての報告は, 佐々 (1972) によるモミ・ツガ林の下層木の一次生産量に関するものが唯一であるが, 測定期間が3年間と短いことによるためか十分な結論を得ていない。本報告は, 器官 (葉, 雄花, 種子) 別の落下量の5年間の変化から, アカガシの落葉パターンを明らかにする。

調査にあたっては, 大宮重雄元清澄作業所主任, 唐鎌 勇技官をはじめとする東京大学千葉演習林の方々, 東京農工大学の本谷 勳教授の協力を頂いた。また, 本報告を取りまとめるにあたって, 東京大学演習林研究部の渡邊定元教授からは論文の構成についての助言を頂いた。ここに厚くお礼申し上げる。

I. 調査地の概要と調査法

調査地は, 清澄寺から西方 0.6 km の地点 (図-1) で, 東京大学千葉演習林 (以下「演習林」という) の第 24 林班 B₂ 小班に属する。調査地に近い, ほぼ同じ標高 (300 m) の演習林清澄観測所の観測値 (千葉演習林 1987) から計算した暖かさの指数と寒さの指数は, それぞれ 108 m. d., -2 m. d. で, 森林帯は暖帯の北部に属する。地質は第 3 紀砂岩よりなる。

* 東京大学農学部附属演習林研究部

Research Division of the University Forests, Faculty of Agriculture, The University of Tokyo.

** 東京大学農学部附属千葉演習林

The University Forest in Chiba, Faculty of Agriculture, The University of Tokyo.

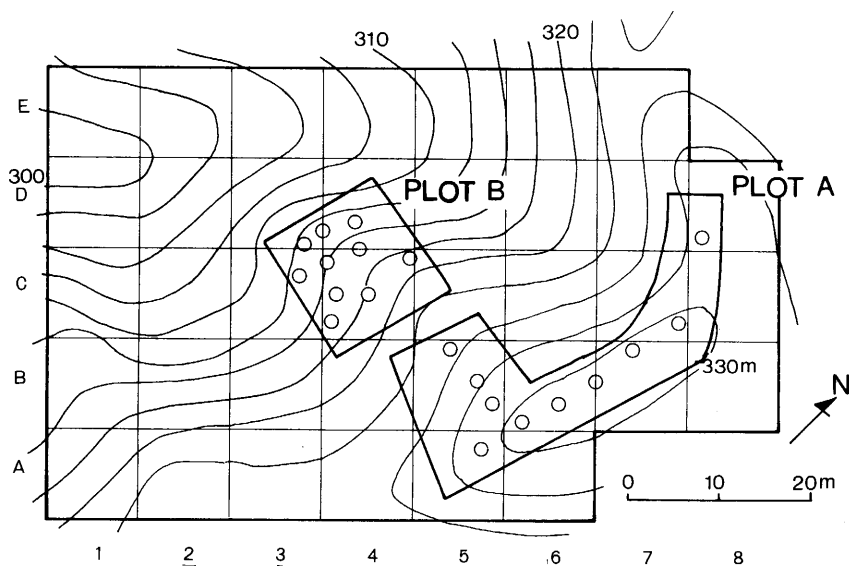
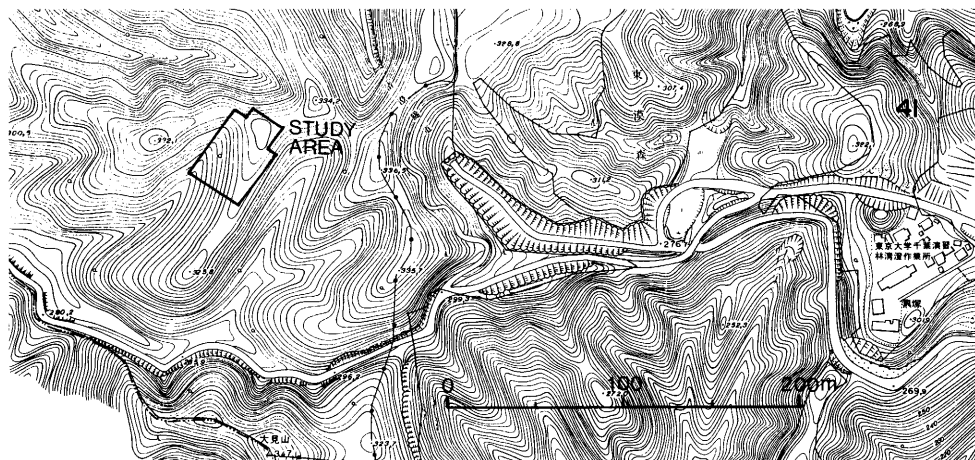


図-1 調査地とリタートラップの位置

Fig. 1. Location of the study area and litter traps.

○: Litter trap.

この林分は、1900年に萌芽更新によってつくられた薪炭林で、アカガシとスダジイが優占する。広葉樹用材林としての整理伐施業が1939年頃に行われたが、詳細は不明である。1986年の林高は、13m（尾根部）から21m（沢部）であった。1971年、1976年、1986年における、構成樹種の組成、密度、断面積合計、材積及び下層植生については、すでに報告した（蒲谷ら、1987；蒲谷、1988）。調査地の樹木位置を図-2のとおり、アカガシとその他の樹種に分け胸高直径の4倍の大きさの円で示す。

1971年4月10日に、調査地の尾根部（A区）と中腹部（B区）にそれぞれ10個のサラネット製のリタートラップ（直径80cm、円形）を図-1のように設置し、1972年5月25日までは毎

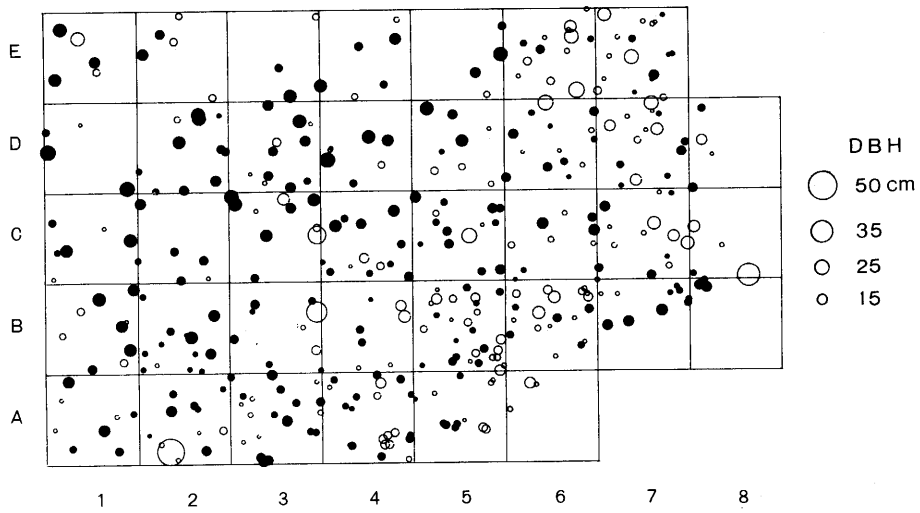


図-2 調査地全体の樹木位置図

●: アカガシ, ○: その他.

Fig. 2. Distribution map of all trees in study area.

●: *Quercus acuta*, ○: Other species.

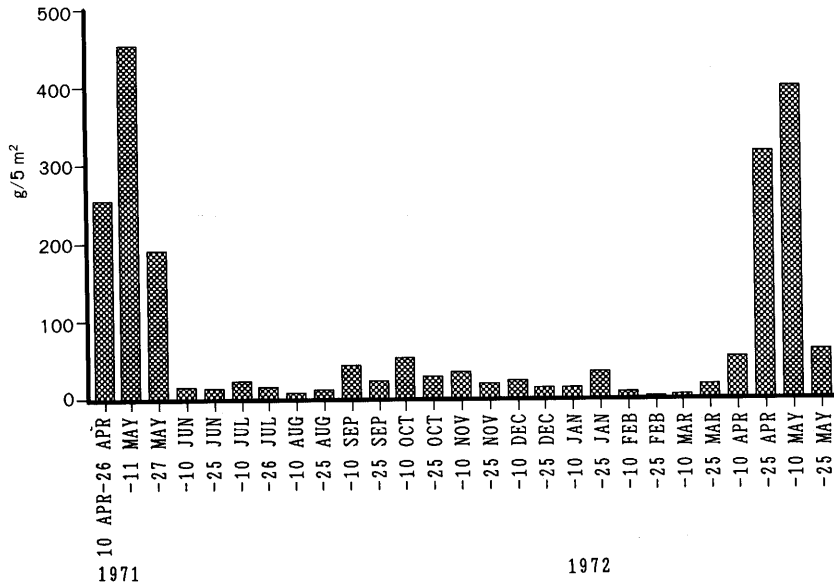


図-3 B区におけるアカガシの半月ごとの落葉量

Fig. 3. Changes of the leaf fall rate of *Quercus acuta* in half a month at plot B.

月2回(10日前後と25日前後),その後1976年3月までは毎月1回(25日前後)試料を回収した。試料は,室内で,樹種,器官ごとに仕分けしたのち,85°Cで熱風乾燥し,乾燥重量を求めた。

A, B 両区におけるアカガシの各年のリター落下量と各区内に生育するアカガシ個体の落葉の

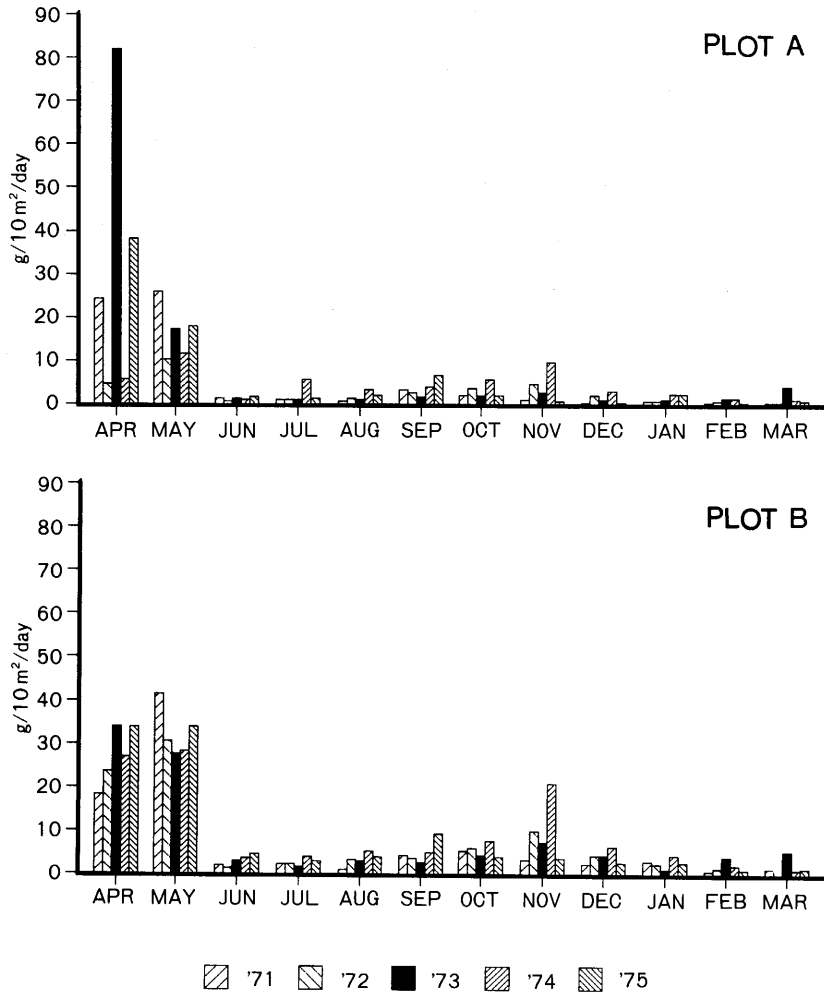


図-4 アカガシの落葉量の季節変化

Fig. 4. Seasonal changes of monthly leaf fall rate of *Quercus acuta*.

程度（以下「落葉度」という）との対応関係を明らかにするため、個体番号をつけて、1987年から1991年まで毎年5月に前年以前に展開した葉（以下「旧葉」という）の落葉度を目測で記録した。落葉度は 1. 旧葉の80%以上が落葉するもの、2. 旧葉の20~80%が落葉するもの、3. 旧葉の落葉が20%未満のもの3ランクに区分した。

II. 結果と考察

1. 落葉の季節変化

年間落葉量を求めるためには、1年間を区切るために期日設定をしなければならない。B区における1971年4月10日から1972年5月25日までの期間の半月あたりの落葉量の変化を図-

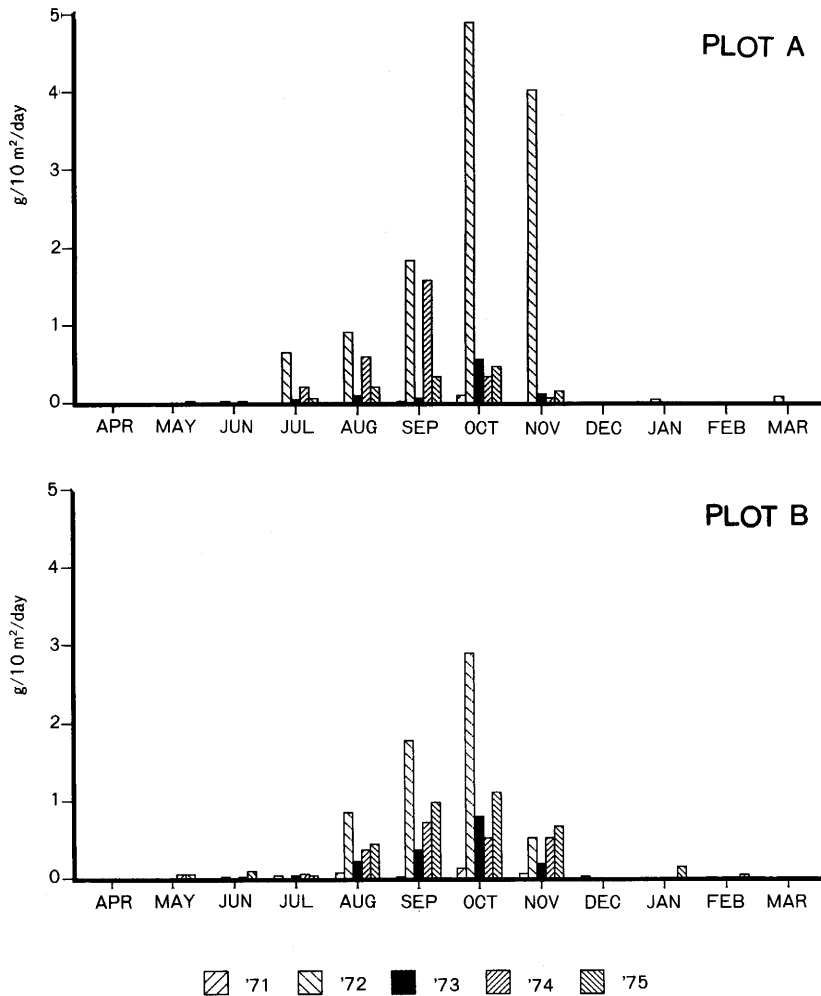


図-5 アカガシの種子の落下量の季節変化

Fig. 5. Seasonal changes of monthly seed fall rate of *Quercus acuta*.

3 示す。3 月 25 日以降に急激に増加していることから、リター落下量の測定開始日の 4 月 10 日以降で区切るよりは、3 月 25 日で区切る方が、アカガシの落葉パターンに対応したものと言える。そこで 3 月 25 日を始期として翌年の 3 月 25 日までを 1 年間の期間（以下「年度」という）として、1971 年度から 1975 年度までの 5 年分について、A 区と B 区のアカガシの葉、種子、雄花の落下量の季節変化を図-4~6 に示す。なお、1971 年 3 月 25 日から 4 月 10 日の欠測値は、1971 年 4 月 10 日から 4 月 26 日の値と 1972 年の対応する期間の値から比例計算で推定した。

落葉の大きいピークは、A 区の 1972 年度および 1974 年度の 4 月を除いて、両方とも毎年 4、5 月に見られた。これは、5 月に新しい枝の伸長と新葉の展開に伴って起こる落葉である（図-4）。

4、5 月以外の月では、小さいピークが両区とも 1974 年 11 月と 1975 年 9 月に見られた。1974 年 11 月の落葉量の増加は、二つ玉低気圧が同月 18 日早朝に本地域にもたらした強風に起

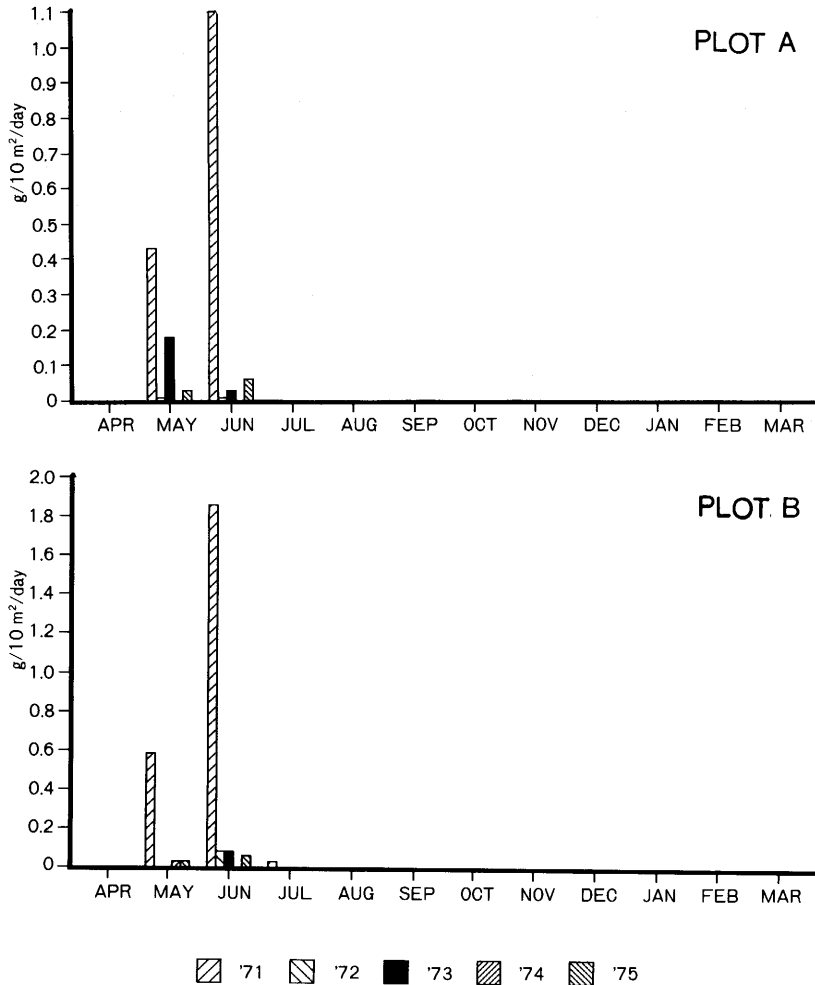


図-6 アカガシの雄花の落下量の季節変化

Fig. 6. Seasonal changes of monthly maleflower fall rate of *Quercus acuta*.

因していると推測される。気象庁(1975)の資料によると、勝浦、千葉の10分ごとに平均風速の最大値と風向はそれぞれ17.0 mSSW, 19.2 mSSWであった。1975年9月の落葉量の増加は、7月下旬から9月中旬にかけて関東地方及び東北地方南西部で発生した無降水と異常高温による土壌の乾燥に起因するものと推測された。演習林清澄観測所では8月24日から9月17日まで25日間が無降水で、8月の降水量は31 mmであった。土壌の乾燥は、サカキ(図-7)、ヤマモモ、タブノキ、モチノキなどの強風を直接受けない下層木の落葉量も増加していることから、このことが裏付けられた。また1972年11月には両区で、1973年11月にはB区で、僅かな落葉の増加が見られた。これらは、1972年11月5~6日の豪雨(清澄観測所の降水量132 mm)と1973年11月28日の暴風雨(勝浦の最大瞬間風速20.8 m(気象庁, 1974), 清澄観測所の降水量234 mm)に起因していると推測された。

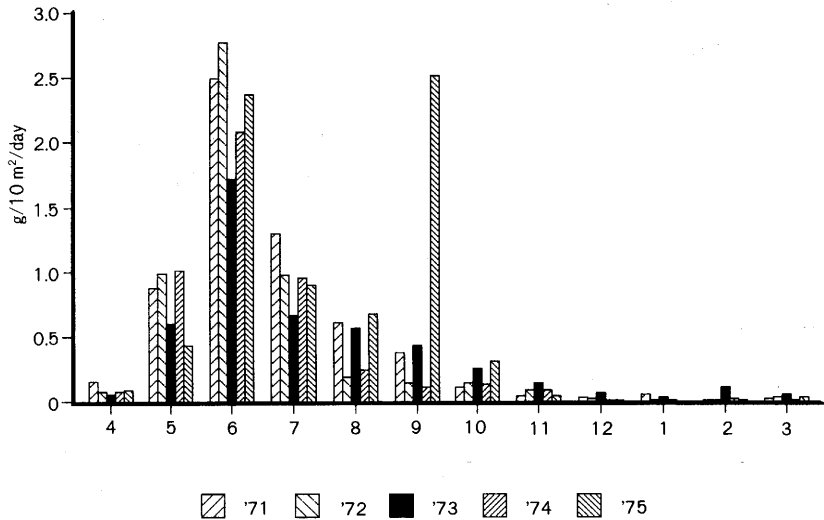


図-7 B区におけるサカキの落葉量の季節変化

Fig. 7. Seasonal changes of monthly leaf fall rate of *Cleyera japonica* at plot B.表-1 アカガシの葉, 種子, 雄花の年間落下量 (乾燥重 g/m^2) の5年間の変化Table 1. Annual changes of the rate of leaf fall, seed fall and maleflower fall (oven dry weight g/m^2)

	1971	1972	1973	1974	1975	平均 Average
葉 Leaf						
A区	192	98	348	162	235	205
B区	265	273	294	348	223	281
種子 seed						
A区	0.4	37.5	2.6	8.2	0.3	9.8
B区	1.0	18.5	4.8	6.7	10.9	8.4
雄花 Maleflower						
A区	4.6	0.0	0.6	0.0	0.3	1.1
B区	7.2	0.6	0.3	0.1	0.3	1.7

落葉は年間を通して見られるが、その大半は4月あるいは5月であった。4,5月(3月25日~5月25日)の落葉量が各年間の総落葉量に占める割合は、年によって変動があり、A区では最大値が86%(1973年度)、平均値が65%、B区では最大値が74%(1971年度)、平均値が64%であった。それ以外の月に落葉量が多い場合は、強風、豪雨、異常乾燥のような異常気象時であると推測された。

種子(堅果と殻斗)の落下は、大部分が7月から11月(図-5)に、雄花の落下は5月から6月(図-6)に起った。

表-2 6月から翌年5月までの林冠構成種の年間落葉量の経年変化

Table 2. Annual leaf fall rate of canopy species from June to May (oven dry weight g/m²)

			June 1971 May 1972	June 1972 May 1973	June 1973 May 1974	June 1974 May 1975	平均 Average	最大/最小 Max./Min.
A 区	アカガシ	<i>Q. acuta</i>	79	350	101	290	205	4.4
Plot A	その他	Other canopy species	135	178	143	165	155	1.3
B 区	アカガシ	<i>Q. acuta</i>	243	291	276	393	301	1.6
Plot B	その他	Other canopy species	73	91	118	50	83	2.4

2. 落葉の経年変化

葉、種子、雄花の落下量の経年変化を表-1 に示した。年間落葉量は、A 区においては 1973 年度と 1975 年度に多く、1972 年度と 1974 年度には少なく、2 年周期の増減がみられた。B 区においては、1974 年に幾分多い程度で、周期は見られなかった。最大値と最小値の比は、A 区で 3.6、B 区で 1.6 あった。A 区の値 3.6 は、B 区の値及び水俣のコジイ林 (Nishioka and Kirita, 1978) の 5 年間の値 (1.6) と比べると異常に大きい。

種子落下量は、A 区では 1972 年と 1974 年に多く、それ以外の年は極めて少ないが、B 区では極めて少ない 1971 年を除くと変動幅は小さい。

雄花の落下量は、A 区では 1971 年、1973 年、1975 年に多く、それ以外の年は極めて少ないが、B 区では 1971 年に多い他はほとんど無い。アカガシの雌花は、5 月に開花し、交配されたのちの若い堅果は当年にはほとんど 5 月の大きさのまま越年し、翌年の夏になって成長し始め、秋に成熟して落下する。これはツクバネガシ (八田, 1988) と同じパターンである。雌花は雄花と同時に開花することから、A 区では雄花の落下量が多い年 (1971, 1973 年) は種子の豊作年 (1972, 1974 年) の前年に対応している。また雄花の開花は開葉と同時に進行し、落葉は開葉に先だって起ることから、雄花の落下量の多い年 (1971, 1973, 1975 年) に落葉量も多い。また、種子を付けたアカガシの枝では冬芽が展開していない (佐藤 仁, 1989) ことから、種子の落下年には、ほとんど落葉しない枝の存在も知られている。

1971 年、1973 年及び 1975 年の 10 月と 11 月の A 区の落葉量は、同期間の B 区のそれぞれ 37%, 39% 及び 24% と少ない。このことは、A 区においてはこれらの年の春に落葉量が多かったことから残った当年葉は 10 月、11 月にはほとんど落葉しなかったことを意味し、この時期には 1 年葉が落葉していることを示している。

主な落葉が 4, 5 月の新葉の展開時に起り、5 月末には古い葉 (2 年生葉) のほとんどが落葉していることから、6 月から翌年の 5 月までの期間の量をもって年間の落葉量とすることが、アカガシの葉の生活史に対応している。6 月から翌年 5 月までの年間落葉量の経年変化を表-2 に示す。最大値と最小値の比は、B 区では 1.6 と 4 月から翌年 3 月までの比と同じであったが、A 区では 4.4 とわが国の森林における最も大きな値となった。同区のように葉の年落下量の変動が大きい場所もあることから、葉の一次生産量を求めるには、4 年以上の測定が必要であろう。

アカガシの年間落葉量の平均値は、A 区で 205 g/m²、B 区で 301 g/m² であり、アカガシ以外で林冠を形成するスダジイ、モミ、アカマツの年間落葉量の平均値は、A 区で 155 g/m²、B 区で

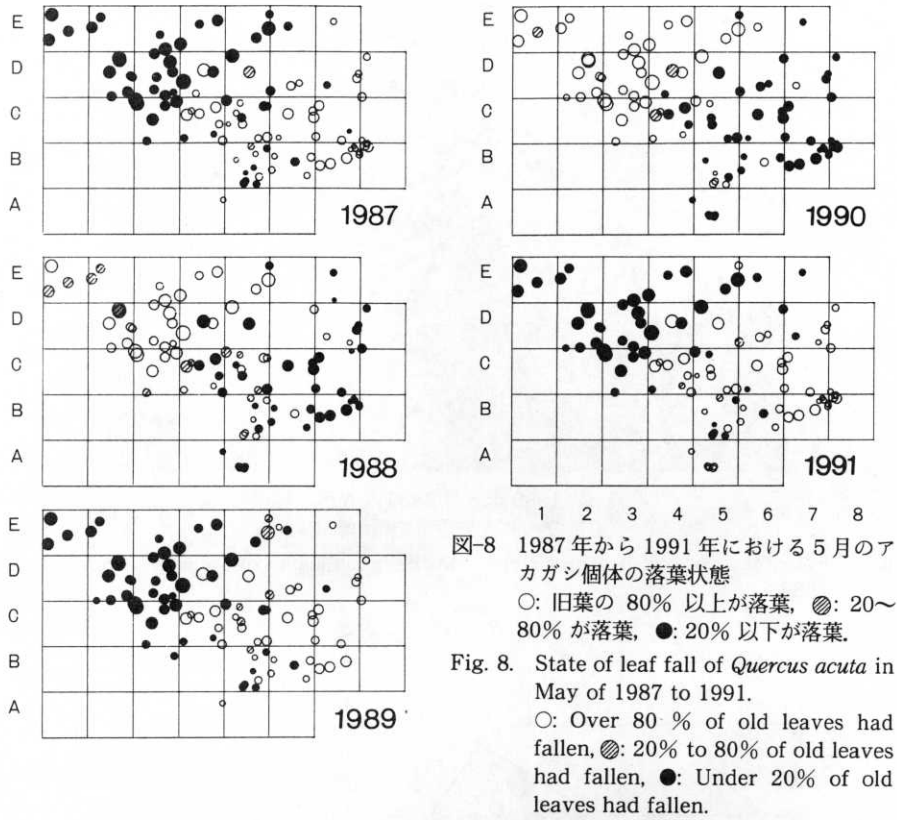


写真-1 1989年4月30日の調査地
 左遠方のアカガシ個体は全葉が落葉し、新しい芽が膨らんでいる。
 Photo. 1. *Quercus acuta* trees in the study area at April 30 in 1989.
 All leaves of a tree at the back of left side had fallen.



写真-2 1989年5月28日のA区の林床
アカガシの落葉で覆われている。

Photo. 2. Forest floor of plot A were covered with the fallen leaves of *Quercus acuta* at May 28 in 1989.

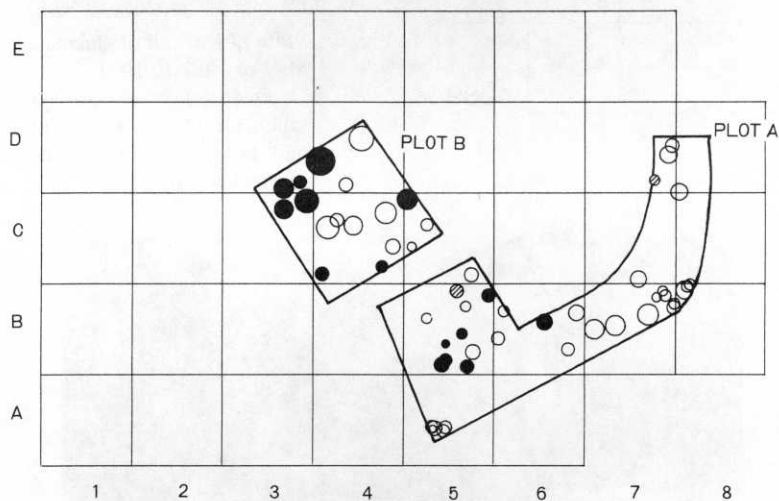


図-9 A, B区における落葉タイプの分布

○: 奇数年タイプ, ●: 偶数年タイプ, ⊘: その他.

Fig. 9. Distribution map of the type of leaf fall at plot A and B.

○: Odd year type, ●: Even year type, ⊘: Other year type.

83 g/m²であった(表-2)。アカガシの落葉量が林冠を形成する種全体の落葉量に占める割合(以下「アカガシの優占率」という)は、A区で0.57、B区で0.78となることから、アカガシ以外をすべてアカガシに換算して林分の林冠形成樹種の年間落葉量を求めると、それぞれは3.60 t/ha、3.86 t/haとなり、斎藤(1981)のわが国のカシ林の平均値の3.99 t/haに近い値を示した。

表-3 落葉タイプの構成
Table 3. Composition of the type of leaf fall

		幹数率 Ratio in number of stem	断面積率 Ratio in basal area
A 区	奇数年タイプ*	0.70	0.79
Plot A	偶数年タイプ**	0.10	0.14
	その他タイプ***	0.14	0.07
B 区	奇数年タイプ*	0.45	0.46
Plot B	偶数年タイプ**	0.40	0.50
	その他タイプ***	0.15	0.04

* Odd year type, ** Even year type, *** Other type.

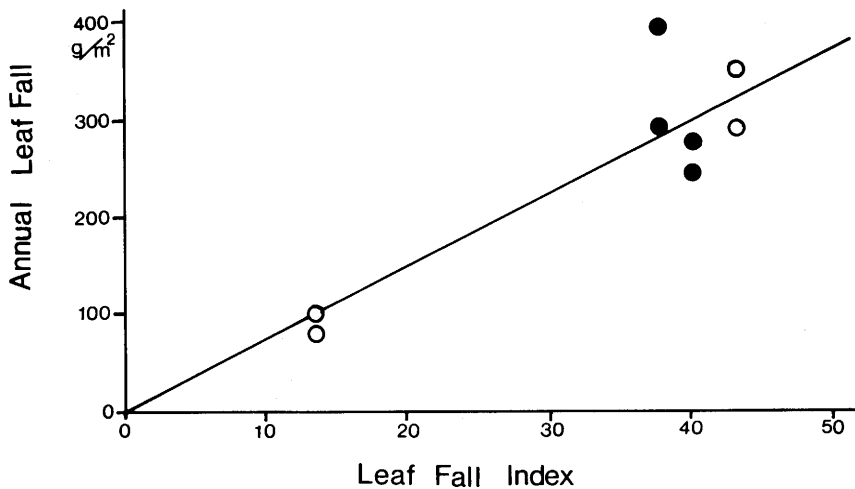


図-10 落葉量指数と年間落葉量との関係
○: A 区 ●: B 区.

Fig. 10. Relation between index of annual leaf fall rate and annual fall rate.
○: Plot A, ●: Plot B.

3. アカガシ個体の落葉パターン

A 区では落葉量の多少が2年の周期で起り、B 区では見られなかった。これには、各区を構成するアカガシ個体に質的な違いがあると考えられる。調査地の大部分のアカガシについて、各個体の1987年から1991年の5年間にわたって調査した落葉量の程度を図-8に示した。

これらの結果から、アカガシ個体の落葉パターンには以下のような3つのタイプがあることが分かった。1. 西暦奇数年に80%以上の旧葉を落し、その翌年の西暦偶数年に20%以下の旧葉を落すタイプ(以下「奇数年タイプ」という、写真-1の左後前方)。2. 偶数年に80%以上の旧葉を落し、その翌年の奇数年に20%以下の旧葉を落すタイプ(以下「偶数年タイプ」とする)。3. 何れのタイプにも属さないもの(以下「その他のタイプ」という)。A, B 区における各タイプの分布を図-9に示す。各タイプの構成は、表-3に示すように、A 区では奇数年タイプがアカガシの胸高断面積合計の80%を占めているが、B 区では奇数年タイプと偶数年タイプがほぼ二分し

ており、その他のタイプは1割に満たなかった。

年間落葉量は各タイプの平均落葉率と葉の現存量の積から求められる。ここで各タイプの平均落葉率は、目測による落葉率の中央値とした。つまり奇数年タイプの平均落葉率を西暦奇数年は0.9、西暦偶数年は0.1、偶数年タイプのそれを西暦奇数年は0.1、西暦偶数年は0.9、その他のタイプのそれを毎年0.5とした。同じ常緑広葉樹のクスノキにおいて胸高断面積合計と葉量は比例関係にある (Satoo, 1968) ことから、胸高断面積合計の割合からアカガシの葉量を求め、以下のように年間落葉量指数を計算した。

年間落葉量指数は各タイプごとの平均落葉率と断面積率 (表-3) の積算値とアカガシの優占率 (前出, A区は0.57, B区は0.78) の積で計算した。その値は、西暦奇数年の値はA区で43.3, B区で37.8, 西暦偶数年の値はA区で13.7, B区で40.2となった。

年間落葉量指数 (X軸) と年間落葉量 (Y軸, 表-2の値) の関係 (図-10) を求めると、原点を通る回帰式は

$$y=7.53x \quad (r=0.885)$$

となり危険率1%で有為な関係があった。

このことから、1971年から1975年の期間にあっても、A区では奇数年タイプの個体がおよそ80%あり、B区では奇数年タイプと偶数年タイプがほぼ等しい葉量であり、その傾向は1991年まで継続したことが推測できる。

晩春から初夏の開葉量が年間落葉量と等しいと仮定し、年間落葉量の平均値をアカガシの優占率で除すことによってアカガシの純林を想定すると、A調査区のアカガシは、1年目の春に約5.6 t/haの葉を開き、2年目の春に約1.6 t/haの葉を開く2年の周期をもち、夏期の葉の現存量は約7.2 t/ha (奇数年には当年葉5.6 t/ha 一年葉1.6 t/ha, 偶数年には当年葉1.6 t/ha 一年葉5.6 t/ha) であると推定される。同様に、B調査区のアカガシは、毎年春に約3.9 t/haの葉を開き、夏期の葉の現存量は約7.7 t/ha (当年葉3.9 t/ha 一年葉3.9 t/ha) であると推定される。これは只木 (1976) のわが国のカシ林の平均値8.4 t/haに近い値を示す。

この調査地のアカガシが、2年周期で落葉し、ほぼ同時に新葉を展開する現象は、同化生産物を2年周期で生殖器官に分配することに対応していることに因ると考えられる。本調査地の尾根部 (A調査区) と中腹部 (B調査区) では、奇数年タイプと偶数年タイプが多く、開葉2年後にはほとんどが落葉したが、沢部では中間的なタイプが比較的多い (図-8)。また東京都文京区弥生の東京大学キャンパスや静岡県須走の浅間神社には3年生以上の葉を持つ個体があることから、地域や環境条件による変異についての研究が今後の課題である。

要 旨

1. 千葉県南部のアカガシが優占するおよそ75年生の常緑広葉樹林のA, Bの2調査区で、5年間にわたりリター落下量を測定し、主にアカガシの落葉量の季節変化、経年変化に注目してとりまとめた。
2. 1年間のうちで落葉量が最大に達する月は、新葉の展開時の4, 5月であった。次に多い月は11月で、1972年、1973年、1975年には暴風雨がこの地方を襲った。また異常乾燥が観測された1975年9月にも多かった。
3. A区における年間落葉量は、西暦奇数年の1971年、1973年と1975年に多く、西暦偶数

年の1972年と1974年には少なく、2年周期の増減がみられ、最大値と最小値の比は3.6と大きい。B区における年間落葉量の最大値と最小値の比は1.6と小さく、年間落葉量の増減の周期は見られなかった。

4. 種子落下量は、A区では1972年と1974年に多く、それ以外の年は少ないが、B区では極めて少ない1971年を除くと変動幅は小さい。

5. この調査地のアカガシの多くは、「奇数年タイプ」と「偶数年タイプ」の2タイプに分類された。前者は西暦奇数年に開葉開花し、同時に旧葉の80%以上を落し、翌年は旧葉の落葉と開葉は20%以下であるが、一部に結実を伴う。後者は前者の周期を1年ずらしたものである。両タイプの構成比の違い(A区は4:1, B区で1:1)が、両区のリター落下量の経年変化を大きく異なったものとしたと推測される。

キーワード: アカガシ, 落葉の季節変化, 落葉の経年変化, 結実, 千葉演習林

引用文献

- 1) 千葉演習林: 千葉演習林気象報告(自昭和50年至昭和59年), 演習林, 25, 49-59, 1987.
- 2) 八田洋章: ツクバネガシ 常緑葉の寿命 その一例, 日本の生物, 4(11), 54-59, 1990.
- 3) 蒲谷 肇: 東京大学千葉演習林荒漣における常緑広葉樹林の下層植生の変化とニホンジカの食害による影響, 東大演報, 78, 67-82, 1988.
- 4) ———: ケヤキとミズギが優占する天然生林のリター落下量の季節変化と経年変化, 102回日林論, 491-493, 1991.
- 5) ———・小島克己・鈴木貞夫・山中征夫: 常緑広葉樹天然生林の樹種構成, 林分材積の15年間の変化, 98回日林論, 401-403, 1987.
- 6) 菊沢喜八郎: 葉の生存戦略 森林樹木を中心として, 日生態誌, 36, 189-203, 1986.
- 7) KIKUZAWA, K., ASAI, T. and FUKUCHI, M.: Leaf-fall production in a plantation *Alnus inokumae*, *Journal of Ecology*, 72, 993-999, 1984.
- 8) 気象庁: 気象要覧 890号, 54 pp. 気象庁, 東京, 1974.
- 9) ———: 気象要覧 903号, 48 pp. 気象庁, 東京, 1975.
- 10) NISHIOKA, M. and KIRITA, H.: Litterfall. in "Biological Production in a Warm-temperate Evergreen Oak Forest of Japan", *JIBP SYNTHESIS Vol. 18*, 231-238. University of Tokyo Press, 1978.
- 11) SAITO, H.: Litterfall. in "Primary Productivity of Japanese Forests", *JIBP SYNTHESIS Vol. 16*, 65-75. University of Tokyo Press, 1977.
- 12) 斎藤秀樹: 森林におけるリターフォール研究資料, 京都府大演報, 25, 78-89, 1981.
- 13) 佐々朋幸・佐藤大七郎: 常緑広葉樹の葉の寿命, 83回日林講, 112-114, 1972.
- 14) 佐藤 仁: 日本の野生植物 木本I 図版88-1, 平凡社, 東京, 1989.
- 15) SATO, T.: Primary Production and Distribution of Produced Dry Matter in a Production of *Cinnamomum camphora*, *Bull. Tokyo Univ. For.*, 64, 241-275, 1968.
- 16) 只木良也: 森林の現存量—とくにわが国の森林の葉量について—, 日林誌, 58, 416-423, 1976.
(1992年4月30日受理)

Summary

1. For five years, we measured the monthly amount of litter fall at two plots A and B, in the evergreen broad-leaved forest dominated by *Quercus acuta* aged about 75. We investigated the seasonal and annual distributions of litter fall rate, paying attention to *Quercus acuta*.

2. The peak of monthly leaf fall was in April or May, when a flush of new leaves and shoots appeared. A secondary peak was in November when this area was attacked by

storms and heavy rains. Many leaves fell in September 1975, when this area had no precipitation for a continuous 25 days and was extremely dry.

3. The annual leaf fall rate of plot A was 192 (1971), 98 (1972), 348 (1973), 162 (1974) and 235 g/m²/yr (1975). It changed sharply every other year and was high in the odd number years. However, that of plot B was nearly constant; 265 (1971), 273 (1972), 294 (1973), 348 (1974) and 223 g/m²/yr (1975). The ratio of the maximum rate to the minimum rate of plot A is 3.6, and that of plot B is 1.6.

4. The annual seed fall rate of plot A was 0 (1971), 38 (1972), 3 (1973), 8 (1974) and 0 g/m²/yr (1975), respectively, and high in the even number years.

However, that of plot B was 1 (1971), 19 (1972), 5 (1973), 7 (1974) and 11 g/m²/yr (1975), respectively, and annual fluctuation was not so high compared with that of plot A.

5. Based on the annual change of leaf fall rate, we classified each *Quercus acuta* tree as follows. One type we named the 'odd number year type tree' which puts forth new leaves and blooms mainly in odd number years.

The other type we named the 'even number year type tree' which does so mainly in even number years. The ratio of the dominance of the odd number year type tree to that of the even number type tree is 4 : 1 at plot A and 1 : 1 at plot B. We believe that the ratio caused the different rates of annual leaf fall.

Key word: *Quercus acuta*, Seasonal change of leaf fall, Annual change of leaf fall, Fruit bearing, The University Forest in Chiba