

## 論文 (Original Article)

# 針葉樹人工林における落葉生産の年変動：間伐と気象条件の影響

稲垣善之<sup>1)\*</sup>・酒井 敦<sup>1)</sup>・倉本恵生<sup>1)</sup>・小谷英司<sup>1)</sup>・山田 毅<sup>1)</sup>・川崎達郎<sup>2)</sup>

## Inter-annual variations in leaf litter production in a conifer plantation: effects of thinning and climate

INAGAKI Yoshiyuki<sup>1)\*</sup>, SAKAI Atsushi<sup>1)</sup>, KURAMOTO Shigeo<sup>1)</sup>,  
KODANI Eiji<sup>1)</sup>, YAMADA Tsuyoshi<sup>1)</sup> and KAWASAKI Tatsuro<sup>2)</sup>

### Abstract

Inter-annual variations in leaf litter production were evaluated for 9 years, from 1991 to 1999, in a mixed coniferous plantation of hinoki cypress (*Chamaecyparis obtusa* Endlicher) and Japanese cedar (*Cryptomeria japonica* D. Don) in Kochi, southern Japan. The aim of the present study was to evaluate the effect of thinning and climate on the production and phenology of leaf fall. Thinning was conducted in March 1993 and the percent of tree removal was 30% by tree basal area. Leaf litter production in hinoki cypress before thinning (1991-92) was 330 g m<sup>-2</sup> yr<sup>-1</sup>, but had decreased to 197-250 g m<sup>-2</sup> yr<sup>-1</sup> three years after thinning. Decrease in litter production was equivalent to the percent of the tree basal area that had been removed. After 4 years, leaf litter production had recovered to the level before thinning. The time of 10% annual leaf fall from 1 July obtained by the Dixon's model was within a 33-day range from 23 September to 26 October during the study period. The time of 10% annual leaf fall was positively correlated with temperature during the growth period (March-October) ( $r_s=0.75$ ,  $P<0.05$ ), suggesting that trees retain their leaves longer and have higher productivity in warmer years. These results indicated that the changes in environmental conditions after thinning were not stressful for the remaining trees and the recovery of the crown was rapid in the study site.

**Key words** : hinoki cypress, inter-annual variation, leaf litter, phenology, temperature, thinning

### 要 旨

高知県のヒノキとスギが混在する人工林において落葉動態を1991年から1999年まで9年間にわたって調査した。本研究では、間伐と気象要因が落葉量と落葉開始時期の年変動に及ぼす影響を評価することを目的とした。間伐は1993年の3月に実施し、胸高断面積合計で30%の立木を伐採した。間伐前(1991~1992年)におけるヒノキの年間落葉量は約330g m<sup>-2</sup> yr<sup>-1</sup>であったが、間伐1~3年後に197~250g m<sup>-2</sup> yr<sup>-1</sup>に低下した。この減少量は間伐した胸高断面積の割合とほぼ同じであった。ヒノキの落葉量は4年後に間伐前の水準まで回復した。Dixonのモデルから求めた7月1日からのヒノキの累積落葉量が年間落葉量の10%になる時期は、9月23日から10月26日であり、年によって33日の差がみられた。累積落葉量が年間落葉量の10%になる時期と生育期間(3月~10月)の平均気温には正の相関関係がみられ( $r_s=0.75$ ,  $P<0.05$ )、気温の高い年ほどヒノキは葉を長い期間維持し、生産力が高いことが示唆された。以上の結果、本調査の林分では間伐による環境変化は残存木にとっての強いストレスではなく、速やかに林冠の葉量が回復していると考えられた。

原稿受付：平成15年1月27日 Received Jan. 27, 2003 原稿受理：平成15年5月9日 Accepted May. 9, 2003

\* 森林総合研究所四国支所 〒780-8077 高知市朝倉西町2-915

Shikoku Research Center, Forestry and Forest Products Research Institute (FFPRI), 915-2 Asakura-Nishimachi, Kochi, 780-8077, Japan; e-mail : yinagaki@affrc.go.jp

1) 森林総合研究所四国支所 Shikoku Research Center, Forestry and Forest Products Research Institute (FFPRI)

2) 森林総合研究所植物生態研究領域 Department of Plant Ecology, Forestry and Forest Products Research Institute (FFPRI)

キーワード：ヒノキ、年変動、落葉量、季節性、気温、間伐

### はじめに

森林生態系において落葉の生産は、地上部一次生産の大きな割合を占める (Vogtら, 1986; Berg and Meentemeyer, 2001)。したがって、森林生態系の炭素収支を理解するためには落葉生産に影響を及ぼす要因を明らかにすることが必要である。これらの要因として、気象条件 (Vogtら, 1986; Berg and Meentemeyer, 2001; Kouki and Hokkanen, 1992)、立地条件 (Vitousek, 1982; Pastorら, 1984; Reichら, 1997)、生育段階 (Bergら, 1995; 三浦, 2000; Berg and Meentemeyer, 2001)、人為的な影響、例えば施肥 (Vose and Allen, 1991) や間伐 (Hennesseyら, 1992; 金子ら, 1997) などがあげられる。これらの要因の中で人為的な影響である人工林における間伐に注目すると、間伐後には葉量が減少するため、林床への落葉の供給量が減少する (Hennesseyら, 1992; 金子ら, 1997)。間伐後、残存木の葉生産が増加し、樹冠が閉鎖するにしがって、落葉量は間伐前の水準まで次第に回復することが予想される。しかし、日本の代表的な造林樹種であるスギ (*Cryptomeria japonica* D. Don) やヒノキ (*Chamaecyparis obtusa* Endlicher) を対象として、実際に間伐後の落葉量の変化を観測した事例は限られている (金子ら, 1997)。樹木を伐採した場合、残存木に対する光、風、温度、水分などの物理的な環境条件が変化する (Bormann and Likens, 1979)。これらの環境要因の変化によって残存木にとって利用できる資源が増加し、残存木個体の成長量が増大することが予測される。一方、急激な環境変化は残存木にストレスを及ぼし、成長を阻害する可能性がある。樹木はストレスを受けた場合に、葉量を維持することができないために落葉量が増加することや落葉時期が早くなることが予測される。したがって、残存木に対するストレスの強さは、間伐後の落葉量や季節性の変化から判断できると考えられる。

本研究では高知市にある森林総合研究所四国支所構内のヒノキ人工林において、落葉動態を1991年から9年間にわたって測定した結果を報告する。本研究では、1) 間伐によって落葉量はどの程度減少しどのぐらいの時間で間伐実施前の水準まで回復するのか、2) 間伐は落葉の季節性に影響を及ぼすのかを明らかにすることを目的とする。これらから残存木に対するストレスの強さを評価することができ、適切な間伐を実施するための基礎的な情報を得ることができると考えた。

### 調査地と方法

#### 1) 調査対象

調査地は高知市に位置する森林総合研究所四国支所構内にあるヒノキとスギが混在する人工林である (33° 32' N, 133° 29' E)。この林分は1990年に林野庁の「酸性雨等モニタリングセンターステーション構築」にお

ける長期モニタリング林分に選定され、森林生態系に対する物質負荷量のモニタリングが実施されている (Yamadaら, 2001)。四国支所構内で観測された1991年から2000年の年平均気温は16.7°C、年平均降水量は2546mmであった (森林総合研究所四国支所年報に記載された観測値)。調査した林分は、1970年に段々畑であった場所に植えられたものである。調査林分の土壌はInceptisols、林野土壌分類では、赤色系褐色森林土偏亜乾型rB<sub>D</sub> (d) である (土じょう部, 1976)。A層の厚さは2~4cmと薄く、土壌の有機物蓄積は少ない (平井ら, 1991)。調査林分内に265m<sup>2</sup>の調査区を設置して林分調査を実施した。1990年から1998年にかけて2~3年に1度、成長が停止している冬季にプロット内の立木の樹高、胸高直径を測定した。立木幹材積表 (林野庁, 1970) により幹材積を算出した。調査林分では1993年3月に本数で40%の間伐が実施された。

#### 2) 方法

調査区内にプラスチック製の容器にネットを張って作成したリタートラップ (開口部の面積0.14m<sup>2</sup>) をランダムに15個設置した。1991年7月から2000年6月まで原則として月に一度リターフォールを回収した。回収したリターを葉、枝、繁殖器官に分け、乾燥重量 (70°C、5日間) を測定した。本研究では落葉の大部分を占めるスギとヒノキ落葉の結果についてのみ報告する。調査区内にある立木は、ほとんどがヒノキであり、スギの落葉は調査区周辺のスギ林から供給されていると考えられた。落葉量は5月から8月にかけて非常に小さかったために、7月から翌年の6月までを1年として年間の落葉量とした。落葉量に影響を及ぼす要因として温度と降水量の影響を評価した。3月から10月までを生育期間とし、四国支所構内で観測された気温と降水量の観測値を用いた。ヒノキの落葉の季節性は、以下に示すDixon (1976) のモデルを用いて解析を行った。スギでは落葉時期が不規則であったため、季節性を解析しなかった。

$$W(t) = P1 / (1 + \exp((2.2/P3)(P2-t)))$$

W: 累積落葉量

P1: 年間落葉量

P2: 落葉速度が最大になるまでの日数

P3: 累積落葉量が年間落葉量の10%から50%、50%から90%になるまでの日数

t: 7/1からの日数

### 結果

四国支所構内で観測された1991~1999年の生育期間 (3~10月) における降水量と平均気温の変動をFig. 1に示す。降水量は1994~1996年に2000mm以下と少なく、1998年は3500mmを越す多雨年であった。生育期間の平

均気温は最大で2.4℃の差がみられた。

調査区内の林況の変化をTable 1に示す。調査区内ではほとんどをヒノキが占めており、スギは2%以下の本数であった。間伐前の幹成長は、1990～1991年に $15.2\text{m}^3\text{ha}^{-1}\text{yr}^{-1}$ 、1991から1993年に $12.5\text{m}^3\text{ha}^{-1}\text{yr}^{-1}$ であり、間伐前に低下していた。幹成長が低下した1991から1993年に自然枯死が $400\text{ha}^{-1}$ あった。間伐により本数は $4260\text{ha}^{-1}$ から $2600\text{ha}^{-1}$ に40%減少した。幹材積は $220\text{m}^3\text{ha}^{-1}$ から $154\text{m}^3\text{ha}^{-1}$ に、胸高断面積合計は $35.1\text{m}^2\text{ha}^{-1}$ から $24.4\text{m}^2\text{ha}^{-1}$ に減少した。これらの減少率は約30%であった。間伐後の1993～1995年に幹成長は $14.5\text{m}^3\text{ha}^{-1}\text{yr}^{-1}$ であり、間伐直前よりも大きかった。

落葉量の9年間の平均値（範囲）はスギとヒノキを合わせると、 $398(290\sim 554)\text{g m}^{-2}\text{yr}^{-1}$ であり、約70%をヒノキが、30%をスギが占めていた（Fig. 2A）。ヒノキの落葉量は、間伐実施前の1991年および1992年に約 $330\text{g m}^{-2}\text{yr}^{-1}$ であった。間伐直後の1993年から1995年では $197\sim 250\text{g m}^{-2}\text{yr}^{-1}$ であり、間伐前の60～75%に減少した。落葉量は間伐後4～5年後には $310\text{g m}^{-2}\text{yr}^{-1}$ であり間伐前の水準に回復した。Dixon (1976) の式から7月1日を基準としたヒノキ落葉時期を推定した結果、すべての年で決定係数は0.98以上であった。ヒノキの7月1日からの累積落葉量が年間落葉量の10%、50%、90%に達する時期

の平均は、それぞれ10月14日、12月18日、2月21日であった（Fig. 2B）。ヒノキの落葉量が年間落葉量の10%になる時期は、9月23日から10月26日までであり、年によって33日の差がみられた。ヒノキの落葉量と気象条件には有意な関係はみられなかった（スピアマン順位相関係数 平均気温  $r_s=0.49$ , n.s.、降水量  $r_s=0.37$ , n.s）（Fig. 3A）。スギでも同様に落葉量と気象条件には有意な関係はみられなかった（平均気温  $r_s=-0.27$ , n.s.、降水量  $r_s=0.20$ , n.s）。ヒノキの落葉量が年間落葉量の10%に達する時期と平均気温には正の相関関係がみられたが（ $r_s=0.74$ ,  $P<0.05$ ）、降水量には有意な関係はみられなかった（ $r_s=-0.38$ , n.s）（Fig. 3B）。

### 考察

ヒノキの落葉量は、間伐後の3年間減少し、間伐4年後にはほぼ間伐前の水準に回復した。間伐によるヒノキ落葉の減少量は、間伐によって除去された立木の胸高断面積とほぼ同じ割合であった。これまでの研究で胸高断面積合計と落葉量に強い相関関係があることが報告されており（Hennesseyら, 1992 ; Bergら, 1995）、本研究でも間伐率と落葉の減少量はほぼ同じ割合であると考えられた。間伐後3年間落葉が低い水準で留まった理由としては、葉の寿命の影響があげられる。これまでの多くの研究で報告されているヒノキ林における葉の現存量は、平均値で $1400\text{g m}^{-2}\text{yr}^{-1}$ （斉藤, 1989）、落葉量は $320\text{g m}^{-2}\text{yr}^{-1}$ である（斉藤, 1981）。したがって、平均的なヒノキ林分では葉の平均寿命が4.4年であると推定される。間伐後に生産された葉の寿命が4年であると仮定すれば、間伐後に増加した葉の生産が落葉の増加になってあらわれるまでに4年間を要する。この場合、3年間落葉量は増加しないことが予想される。本研究において3年間落葉量が少なかった現象は、間伐後生産された葉の寿命と深い関連があると考えられた。一方、金子ら（1997）はスギの人工林において本数で55%の間伐を実施した際に、翌年に落葉量は間伐前の17%に減少し、3年後には50%に回復することを報告しており、回復するまでの時間は本研究の林分よりも長かった。金子ら（1997）のスギ林では伐採率が本研究よりも高いことや、スギでは枯死した枝と葉が樹冠に長期間付着すること（勝野ら, 1984）などの影響で本研究よりも落葉量の回復に時間を要したと推察される。以上の結果より、間伐後における落葉量の回復に対して、葉の寿命と間伐率が重要な影響を及ぼすことが示唆された。

落葉量が年間落葉量の10%になる時期は、生育期の温度が高いほど遅くなる傾向がみられた（Fig. 3B）。この結果は温度が高いほど、植物が光合成をする時間が長く、一次生産が大きいことを示唆する。これまでの研究で落葉時期は、乾燥条件などのストレスを受けた場合に早くなることが報告されている（Killingbeckら, 1990 ; Hennesseyら, 1992）。本研究では間伐直後の1993-94年に

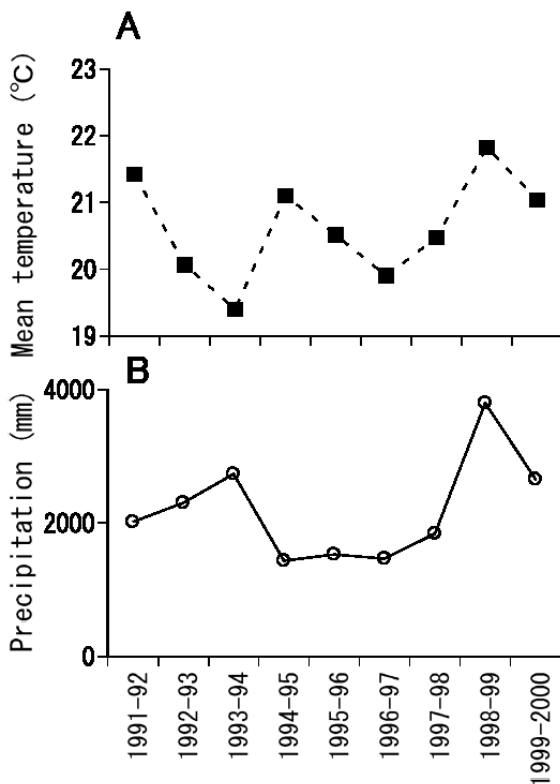


Fig.1. 生育期間（3-10月）の降水量（A）と平均気温（B）の年変動  
Annual variations of precipitation (A) and mean temperature (B) in growth period (March-October).

Table 1. 調査地の概要  
Stand characteristics of the study plot.

年		平均樹高	平均直径	Basal area	幹材積	幹成長	密度
Year		Mean Height	Mean DBH		Stem volume	Stem growth	Density
		(m)	(cm)	(m <sup>2</sup> ha <sup>-1</sup> )	(m <sup>3</sup> ha <sup>-1</sup> )	(m <sup>3</sup> ha <sup>-1</sup> yr <sup>-1</sup> )	(n ha <sup>-1</sup> )
1990		9.5 (1.9)	8.9 (2.8)	31.9	179.4		4679
1991		10.0 (1.8)	9.0 (2.9)	33.1	194.6	15.2	4679
1993	Before thinning	11.0 (1.7)	9.8 (2.9)	35.1	219.5	12.5	4264
1993	After thinning	11.3 (1.4)	10.6 (2.6)	24.4	153.5		2604
1995		12.1 (1.5)	11.4 (2.8)	27.5	182.5	14.5	2528
1998		12.9 (1.6)	12.3 (3.0)	31.6	221.9	13.1	2528
2001		13.3 (1.6)	13.0 (3.4)	34.9	251.3	9.8	2452

Trees were measured before the tree growth season.  
Values indicate means (SD).

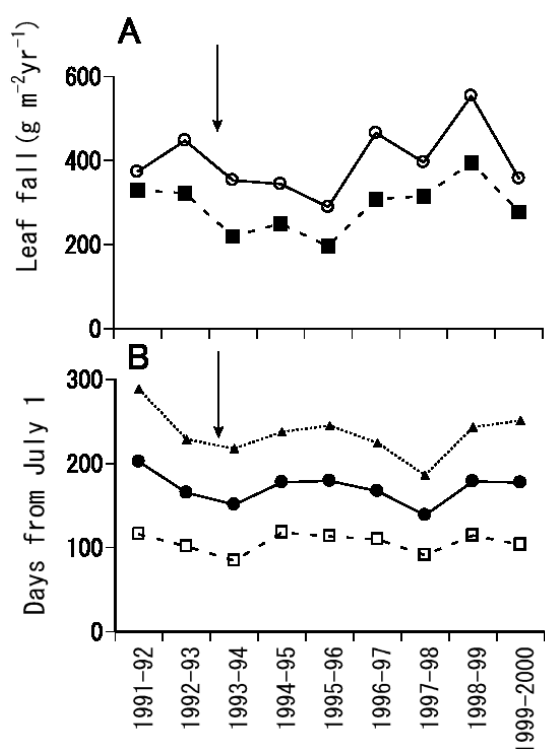


Fig.2. 落葉生産量 (A) と落葉時期 (B) の年変動  
Annual variations of leaf litter production (A)  
and time of leaf fall (B).  
ヒノキHinoki cypress (■)、ヒノキとスギhinoki  
cypress and Japanese cedar (○).  
ヒノキ落葉が年間落葉量の10% (□), 50% (●), 90%  
(▲)に達する時期.  
The time of annual leaf fall of hinoki cypress.  
矢印は間伐時期を示す。  
Arrows indicate the time of thinning.

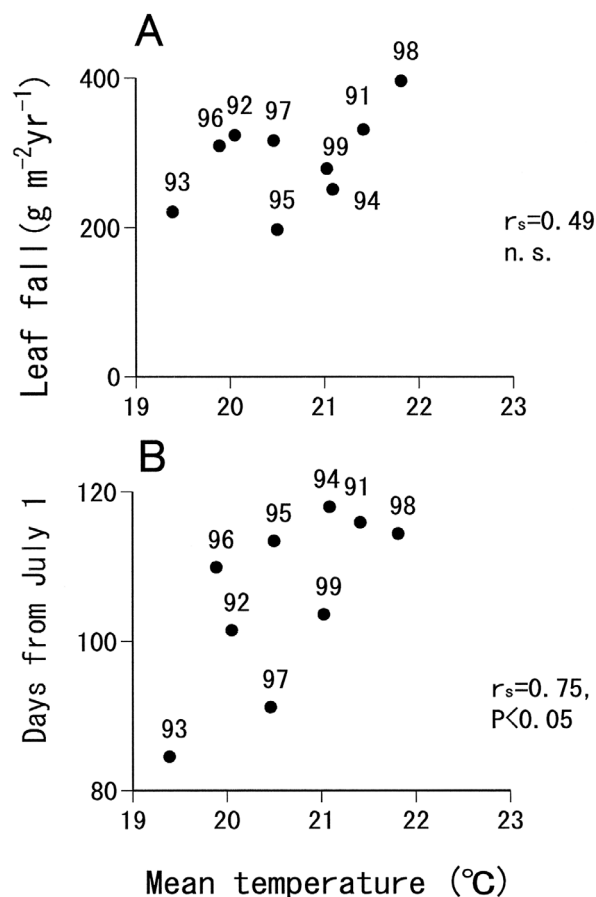


Fig.3. 生育期間の温度とヒノキの落葉生産量 (A) および累積落葉量が年間落葉量の10%になる時期 (B) の関係  
Relationships between mean temperature and leaf  
litter production (A), and date of 10% annual leaf  
fall (B) of hinoki cypress.

落葉量が年間落葉量の10%に達する時期が9月23日であり、観測した9年間の中で最も早かった (Fig. 2B)。この理由として間伐によって残存木がストレスを受けたために落葉開始時期が早くなった可能性があげられる。しかし、1993-94年における生育期間の平均気温は9年間で最も低かったため低温によって落葉時期が早くなることも考えられ、間伐の影響と低温の影響を区別することはできなかった。今回解析できたのは9年間のみであり、落葉動態に影響を及ぼす複数の要因をそれぞれ独立に評価することはできなかった。温度要因が落葉の季節性に及ぼす影響を評価するためにはより長期のモニタリングを実施することが必要である。間伐2~4年後の3年間では、落葉の開始時期は10月18日から26日であり、9年間の平均である10月14日より遅かった。したがって、間伐が落葉の開始時期を早める要因であったとしても、その影響は長期間持続するものではなく、間伐による樹木に対するストレスは小さいと考えられた。間伐によるストレスは、林分の幹成長の経時変化からも検討することができる。林分あたりの幹材積の年増加量は、間伐前(1991-93年)に $12.5\text{m}^3\text{ha}^{-1}\text{yr}^{-1}$ であったが、間伐実施後(1993-1995年)に $14.5\text{m}^3\text{ha}^{-1}\text{yr}^{-1}$ に増加した (Table 1)。この結果は、間伐による光環境の改善が、残存木の成長を促進したことを示している。間伐後に急速に成長量が増加していることから、残存木に対する環境変化のストレスは小さいと考えられた。

本研究の林分では、間伐によってヒノキ落葉の生産量は減少するが、4年程度で間伐前の水準まで回復することが明らかになった。胸高断面積合計で30%程度の間伐であれば、残存木に対するストレスは小さく、落葉の季節性にほとんど影響を及ぼさなかった。残存木は間伐によって改善した光資源を利用するために成長量が増加しており、間伐後に急速に葉量が回復することが示唆された。

#### 謝辞

本研究をとりまとめるにあたり、京都大学の館野隆之輔氏、森林総合研究所の鳥居厚志氏から有益なご助言を得た。本研究の一部は林野庁「酸性雨等モニタリングセンターステーション構築」「酸性雨等の森林生態系への影響モニタリング」による研究費の補助を受けた。ここに謝意を表す。

#### 引用文献

- Berg, B., McClaugherty, C., Virzo De Santo, A., Johansson, M. -B. and Ekblom, G. (1995) Decomposition of litter and soil organic matter. Can we distinguish a mechanism for soil organic matter buildup? *Scand. J. For. Res.*, **10**, 108-119.
- Berg, B. and Meentemeyer, V. (2001) Litter fall in some European coniferous forests as dependent on climate:

a synthesis, *Can. J. For. Res.*, **31**, 292-301.

- Bormann, F. H. and Likens, G. R. (1979) *Pattern and Process in a Forested ecosystem*, Springer-Verlag, 253 pp.
- Dixon, K. R. (1976) Analysis of seasonal leaf fall in north temperate deciduous forests, *Oikos*, **27**, 300-306.
- 土じょう部 (1976) 林野土壌の分類1975, *林試研報*, **280**, 1-28.
- Hennesy, T. C., Dougherty, P. M., Cregg, B. M. and Wittwer, R. F. (1992) Annual variation in needle fall of a loblolly pine stand in relation to climate and stand density, *For. Ecol. Manage.*, **51**, 329-338.
- 平井敬三・吉田桂子・岩川雄幸・加藤正樹 (1991) ヒノキ若齢林における土壌状態と根系の衰退度, *森林総研四国支年報*, **32**, 40-41.
- 金子信博・片桐成夫・山下博・北岡直樹・富永明良 (1997) 島根大学三瓶演習林におけるスギ人工林のリターフォール量の長期年変動, *島根大生物資源科学部研報*, **2**, 7-13.
- 勝野真澄・萩原秋男・穂積和夫 (1984) スギ人工林のリターフォール, *日林論*, **95**, 363-364.
- Killingbeck, K. T., May, J. D. and Nyman, S. (1990) Foliar senescence in an aspen (*Populus tremuloides*) clone: the response of element resorption to interramet variation and timing of abscission, *Can. J. For. Res.*, **20**, 1156-1164.
- Kouki, J. and Hokkanen, T. (1992) Long-term needle litterfall of a Scots pine *Pinus sylvestris* stand: relation to temperature factors, *Oecologia*, **89**, 176-181.
- 三浦覚 (2000) 表層土壌における雨滴侵食保護の観点からみた林床被覆の定義とこれに基づく林床被覆率の実態評価, *日林誌*, **82**, 132-140.
- Pastor, J., Aber, J. D. and McClaugherty, C. A. (1984) Aboveground production and N and P cycling along a nitrogen mineralization gradient on Blackhawk Island, Wisconsin, *Ecology*, **65**, 256-268.
- Reich, P. B., Grigal, D. F., Aber, J. D. and Gower, S. T. (1997) Nitrogen mineralization and productivity in 50 hardwood and conifer stands on diverse soils, *Ecology*, **78**, 335-347.
- 林野庁 (1970) 立木幹材積表—西日本編—, 日本林業調査会, 319pp.
- 斎藤秀樹 (1981) 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.
- 斎藤秀樹 (1989) 森林の葉量, 生産構造, 森林生態学, 堤利夫編, 朝倉書店, pp56-67.
- Vitousek, P. M. (1982) Nutrient cycling and nutrient use efficiency, *Am. Nat.*, **119**, 553-572.
- Vogt, K. A., Grier, C. C., and Vogt, D. J. (1986) Production, turnover, and nutrient dynamics of above- and

- belowground detritus of world forests, *Adv. Ecol. Res.*, **15**, 303-377.
- Vose, E. J. and Allen, H. L. (1991) Quantity and timing of needlefall in N and P fertilized loblolly pine stands, *For. Ecol. Manage.*, **41**, 205-219.
- Yamada, T., Yoshinaga, S., Morisada, K. and Hirai, K. (2001) Sulfate and nitrate loads on a forest ecosystem in Kochi in southwest of Japan, *Water Air Soil Poll.*, **130**, 1115-1120.