

## 落葉模型を用いた林床における斜面下方への落葉移動距離の推定

阿部俊夫<sup>\*1</sup>・坂本知己<sup>2</sup>・田中 浩<sup>3</sup>・壁谷直記<sup>2</sup>  
延廣竜彦<sup>2</sup>・萩野裕章<sup>2</sup>

林床での落葉移動距離を推定するため、冬期の落葉広葉樹林において落葉の模型を用いた現地実験を行い、模型の移動速度を予測する2モデルを作成した。重回帰分析より得られた統計的モデルでは、説明変量として高さ1mの風速の傾斜方向成分、林床植生の被度、斜面傾斜の3変量が採択された。経験的モデルは、落葉移動プロセスに関する考察をもとに、同じ変量をもつモデルを作成した。AICの比較から、これら2モデルでは経験的モデルの方が優れていると考えられた。さらに、9樹種の落葉と模型の移動速度を比較したところ、模型に対する比は0~6.1であり、広葉樹落葉については、葉が大きく、落下速度が遅い樹種ほど移動の速い傾向が認められた。以上より、本調査地と似た条件の森林では、経験的モデルと模型に対する各樹種の速度比を用いて、落葉のおおよその移動距離が推定できると考えられた。この成果は、溪流に対する落葉供給源の範囲を評価することに役立つと期待される。

キーワード：風、斜面傾斜、落葉移動、落葉模型、林床植生

Toshio Abe,<sup>\*1</sup> Tomoki Sakamoto,<sup>2</sup> Hiroshi Tanaka,<sup>3</sup> Naoki Kabeya,<sup>2</sup> Tatsuhiko Nobuhiro,<sup>2</sup> and Hiroaki Hagino<sup>2</sup> (2009) Estimation of Downslope Leaf-litter Transport on a Forest Floor Using Artificial Leaves. *J. Jpn. For. Soc.* 91: 104-110. To estimate the downslope distance of leaf-litter transport in a given time on the forest floor, we conducted a field experiment with artificial leaves and used the data to construct two models for the transport rate of those leaves. A statistical model with three independent variables was derived from stepwise multiple regression analysis of the field experiment data: the component of wind speed at 1 m height that was perpendicular to the contour line, the forest floor vegetation cover, and slope gradient. An empirical model having the same variables was developed with additional consideration given to the process of leaf movement. The empirical model is regarded as more accurate than the statistical model, because it has a lower Akaike Information Criterion (AIC) value. To derive the transport rates of real leaves, we calculated the ratio of transport rate between the real and artificial leaves for nine species. These ratios ranged from 0 to 6.1. For leaves of deciduous species, the ratio tended to be higher the larger was the area and the lower was the falling velocity. The empirical model and the ratios of the transport rates promise to be useful for predicting leaf transport on a forest floor similar to our research site and for determining the size of the area that contributes leaf-litter to streams. **Key words:** artificial leaves, forest floor vegetation, leaf-litter redistribution, slope gradient, wind

## I. はじめに

森林から溪流に供給される落葉は、溪流の食物網を支える基礎的エサ資源として重要であるだけでなく (Hicks, 1997; 阿部・布川, 2005), 水生昆虫の微生息場所 (Kobayashi and Kagaya, 2004) や巣材 (丸山・高井, 2000) としても利用されている。しかし、落葉の供給源として森林を保全しようと考えた場合、溪流に対して供給源となりうる森林の範囲は必ずしも明らかとはいえない (高橋ら, 2003; 阿部ら, 2006b)。落葉供給源の範囲は落葉の移動距離により決まるため、落葉移動距離の解明が重要である。

落葉の移動には、「リターフォール中の移動」とその後の「林床での移動」という力学的に異なる二つのプロセスが存在するが (阿部ら, 2006b), リターフォールは落葉広葉樹林では秋に集中するのに対し、林床での落葉移動は、積雪が

ない限り、秋から翌春まで比較的長期にわたって活発である (Orndorff and Lang, 1981; Boerner and Kooser, 1989; Benfield, 1997; 阿部ら, 2006a)。このことから、林床における落葉移動は、溪流への落葉供給を増加するのみならず、溪流における有機物資源量の季節的変動を緩和する効果も発揮していると考えられる。

林床における落葉の移動距離については、個々の落葉の移動を直接計測することが困難なため、あまり解明されていない。林床での移動を調査する場合、トラップを用いて落葉移動量を計測する手法が一般的であり (Boerner and Kooser, 1989; Tsukamoto, 1991; Lee *et al.*, 1999; 古澤ら, 2003; Kochi *et al.*, 2004), 移動距離を観測した研究としては、ペイントした落葉 (Orndorff and Lang, 1981; France, 1995) やICタグを装着した落葉 (船田ら, 2006, 2007) を用いた事例が少数あるのみである。また、移動に影響する要因と

\* 連絡先著者 (Corresponding author) E-mail: toshioa@ffpri.affrc.go.jp

<sup>1</sup> 独立行政法人森林総合研究所北海道支所 〒062-8516 札幌市豊平区羊ヶ丘7 (Hokkaido Research Center, Forestry and Forest Products Research Institute, 7 Hitsujigaoka, Toyohira-ku Sapporo 062-8516, Japan)

<sup>2</sup> 独立行政法人森林総合研究所 〒305-8687 つくば市松の里1 (Forestry and Forest Products Research Institute, 1 Matsunosato, Tsukuba 305-8687, Japan)

<sup>3</sup> 独立行政法人森林総合研究所九州支所 〒860-0862 熊本市黒髪4-11-16 (Kyushu Research Center, Forestry and Forest Products Research Institute, 4-11-16 Kurokami, Kumamoto 860-0862, Japan)

(2008年5月12日受付; 2008年11月19日受理)

して、林床植生 (France, 1995; Lee *et al.*, 1999; Yoo *et al.*, 2001), 斜面傾斜 (Orndorff and Lang, 1981; France, 1995), 斜面部位 (Welbourn *et al.*, 1981; Boerner and Kooser, 1989) などが報告されているものの、いずれも定性的な解析に留まっており、移動距離の予測には不十分である。筆者らも、以前の研究 (阿部ら, 2005) において、トラップの調査から、傾斜方向の風と林床植生、斜面傾斜が林床の落葉移動に影響することを明らかにしたが、移動距離については明確にはならなかった。

そこで、本研究では、林床における落葉移動距離と環境要因との関係を解明し、モデル化することを目的として、落葉移動が活発となる冬期に、落葉の模型を用いた現地実験を行った。落葉の模型は、林床上で発見しやすく、個々の識別も容易なため、移動の詳細な調査に有効である。また、溪畔林構成樹種などの実際の落葉についても、おおまかな移動速度を推定できるようにするため、模型と比較する形で本物の落葉の移動速度を調査した。なお、斜面上の落葉は、基本的に下方へ移動することが知られており (Orndorff and Lang, 1981; Welbourn *et al.*, 1981; Boerner and Kooser, 1989), 本研究では、溪流に対する落葉供給という観点から、斜面下方への移動についてのみ検討した。

## II. 研究方法

### 1. 調査地

茨城県北部にある小川群落保護林は、コナラ (*Quercus serrata*) やイヌブナ (*Fagus japonica*), ブナ (*Fagus crenata*) を主体とした落葉広葉樹の自然林である (Suzuki, 2002)。胸高断面積合計と幹密度は、それぞれ 32.3 m<sup>2</sup>/ha, 822.7 本/ha と見積もられており (Masaki, 2002), 林冠木の樹高はおおよそ 15~25 m である。この地域は降雪が少なく、冬期間でも積雪のないことが多いため、強風時には斜面を移動する落葉を目にする。

まず、落葉模型の移動実験を行うために、保護林内の小溪流を挟んでほぼ向かい合う 2 斜面を利用した (図-1, 2)。

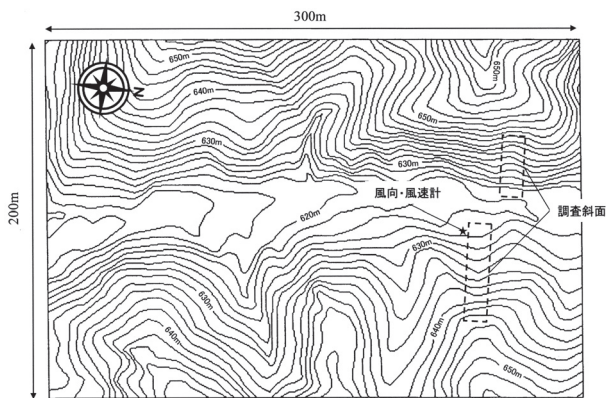


図-1. 小川群落保護林に設けた調査斜面と風向・風速計の位置

図示した範囲は、森林動態研究のため設けられた 6 ha の調査プロットである (森林総合研究所, 2003)。

左岸側の調査斜面は西に約 20°, 右岸側では東へ約 30° 傾斜しており、冬期の林床植生は高さ 0.5~1 m のササ類 (*Sasamorpha borealis*, *Sasa nipponica* など) が主である。斜面上に倒木は存在しない。この 2 斜面は、阿部ら (2005) の調査斜面と同一で、阿部ら (2006b) の調査斜面とも 0~数十 m 離れているのみである。

一方、本物の落葉の移動速度を調べるために、別の斜面を利用した。この斜面は、図-1 の調査斜面から 350 m 上流に位置する南東向きの平行斜面で、平均傾斜が 21° である。日当たりがきわめてよく、降雪があっても、ほとんどの場合は数日以内に雪がなくなる。地元住民による落ち葉かきが行われており、林床の落葉堆積は少なく、林床植生もほとんど存在しない。このため、この斜面では林床植生や積雪による移動障害はほとんど起こらないと考えられる。

### 2. 材 料

落葉模型の作成にあたっては、一般的な高木種の葉で模型の作成が行いやすい形状という観点から、ブナの葉を参考として模型の型を作った。ブナは調査地に多く生育しており、葉の形状も比較的単純である (単葉で複製しておらず、鋸歯もあまり発達していない)。型の大きさは、おおよそ長さ 8.5 cm, 幅 4.5 cm である。模型は、型に合わせて防水紙 (コクヨ耐水野帳, セ-Y11) から切り抜いた後、加熱して本物の葉のような起伏をつけた。さらに、現地で発見



図-2. 左岸側調査斜面の様子

林床の横向きリタートラップは、阿部ら (2005) で使用したものである。手前のワイヤーは風観測タワーのステーである。



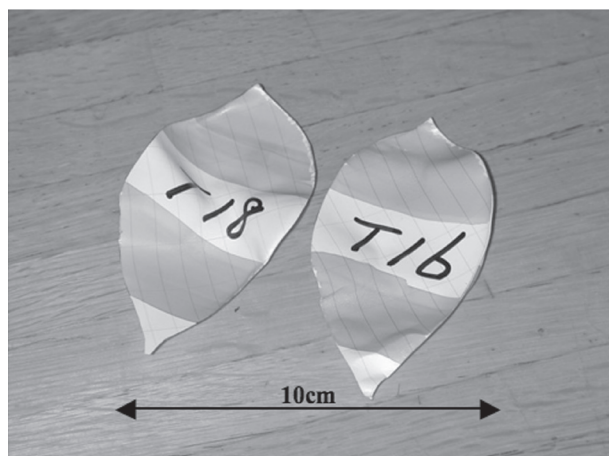


図-3. 防水紙で作成した落葉の模型

が容易なように蛍光ピンクの着色をほどこし、個々の識別のための番号を記入した(図-3)。

本物の落葉と模型との移動速度の比較では、落葉広葉樹8種と針葉樹1種の落葉を用いた。広葉樹の落葉は、現地にある他の落葉と識別できるようにピンクのスプレーを用いて着色を行った。この際、着色により移動速度が変化しないよう、できるかぎり薄く噴霧することを心がけた。

広葉樹8種としては、調査地周辺に多いコナラとイヌブナ、溪畔域でよくみられるイタヤカエデ (*Acer mono*)、ホオノキ (*Magnolia obovata*)、オノエヤナギ (*Salix sachalinensis*)、ハルニレ (*Ulmus davidiana* var. *japonica*)、トチノキ (*Aesculus turbinata*, 小葉)、サワグルミ (*Pterocarya rhoifolia*, 小葉)を選定し、針葉樹としては谷筋に植栽されることの多いスギ (*Cryptomeria japonica*)を選定した。ほとんどの広葉樹落葉は、調査地周辺に自生する樹木の落葉を採集したが、ハルニレ、サワグルミ、トチノキについては茨城県つくば市内の植栽木から採取した。スギ落葉は茨城県城里町(旧桂村)内の国有林で採取を行った。なお、スギ落葉は針葉と枝が一体となった状態で落下するが、枝部分が大きいと林床での移動を極端に阻害すると考えられるため、採取にあたっては、できるだけ枝部分の小さい落葉を採取した。

### 3. 調 査

#### 1) 落葉模型の移動実験

本調査地では、林床から溪流へ供給される落葉量は、11～4月の冬期間にもっとも多いことが知られており(阿部ら, 2006a)、これには、冬期間に林内の風が強まること(阿部ら, 2008)、林床植生が減少すること、降水量が少なく林床が乾燥していることなどが関係しているものと推察される。春以降は落葉移動が不活発になる上、気温上昇や降水量増加にともない落葉の分解が速まると考えられる(Ishizuka *et al.*, 2006; Luo and Zhou, 2006)。そこで、本研究では、冬から春までの約4カ月間(2003/12/25～2004/04/22)に実験を行った。

落葉模型は、調査斜面上の最大傾斜方向に沿って斜距離で約10mおきに10枚ずつ設置し(図-4)、その後、個々の

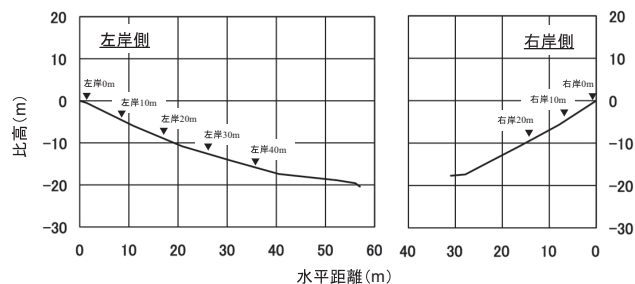


図-4. 調査斜面の地形と落葉模型の設置位置

模型の位置を、積雪がない限り2週間～1カ月おきに追跡した(01/07, 02/25, 03/26, 04/22の4回、1月下旬は積雪のため調査不能であった)。また、移動に影響しうる要因として、林内の風、降水量、斜面傾斜、林床植生の被度を調査した。

風については、調査斜面付近の谷底部において、2高度(1mおよび4.3m)の風向と風速を観測した(図-1)。高さ1mには風向・風速計(Lufft社, L-8352W)、高さ4.3mには風速計(Campbell Scientific社, 03101)が設置されており、それぞれ1分おき、5秒おきに瞬間値を記録した。記録間隔が異なるのは、データロガーの記憶容量の制約によるものである。なお、高さ4.3mについては、風向計が設置されていないため、高さ13mで観測した風向を用いた(Campbell Scientific社, 03001風向・風速計)。

降水量については、調査地から南南東へ約1km離れた林外に転倒ます雨量計(1転倒0.5mm)を設置して観測を行った。ただし、降雪となった場合は計測できないため、もっとも近いアメダス観測所(茨城県花園)の日降水量データ(気象庁提供資料)を用いて推定を行った。

斜面傾斜と林床植生については、落葉模型を設置した各地点から斜距離で10m下方までの範囲を調査した。傾斜の計測には、超音波樹高測定器(Haglof社, Vertex III)を用いた。林床植生は、1m×1mの範囲ごとに植生の占有する面積率を目視にて5%単位で評価し、斜距離10mの平均値を求めた。

#### 2) 本物の落葉と落葉模型の移動速度の比較

前述した南東向き斜面の一地点(直径1mの円内)に、各樹種の落葉と模型をそれぞれ約30枚設置し、その後の移動を追跡した。実験は2005/02/09に開始し、約2カ月後の2005/04/07に個々の落葉や模型の位置を再調査した。なお、広葉樹落葉については、着色を行う前に、風乾重量と落下速度(終端速度)を計測しておき、移動速度との関係を調べた。スギ落葉は、枝と一体になっており大きさもさまざまなことから、乾重と落下速度については検討しなかった。落下速度は、阿部ら(2006b)と同様の手法により風乾状態についてのみ計測した。

### 4. 解 析

#### 1) データ処理

斜面上の落葉は、基本的には下方へ移動するものが多い

と考えられるが、同一地点の落葉であっても、移動する方向は個々の葉によって多少異なると予想される。本研究では溪流へ向かう斜面下方への移動に注目する立場から、落葉や落葉模型の移動距離を斜面の最大傾斜方向の水平距離で評価し、これを観測日数で除して移動速度 (m/d) を算出した。

移動距離については斜距離で評価する方法も考えられるが、本研究で用いたような一般的な風向・風速計では風の水平成分しか計測することができない。落葉移動において風はもっとも重要な営力と予想されるため、本研究では、観測の容易な水平風速と対応させる意味で水平距離を用いた。

林内の風については、落葉模型の移動調査の期間ごとにベクトル平均風速 (m/s) を計算し、斜面の最大傾斜方向と同じ方位の風速成分 (斜面下方へ向かう方位を正とする)、それに直交する方位 (等高線方向) の成分 (絶対値で評価) とに分離して解析に用いた。なお、風速の測定値は、起動風速 0.5 m/s 以下の値を 0 とみなし、風洞での検定結果に基づいて補正を行ってから計算に用いた。

2) モデルの作成

落葉模型の平均移動速度を予測するモデルとして、統計的モデルと経験的モデルの二つを作成した。まず、ステップワイズ法による線形重回帰分析を用いて統計的モデルを作成した。説明変数の候補としては、ベクトル平均風速の傾斜方向成分および等高線方向成分 (それぞれ高さ 1 m と 4.3 m の値がある)、降水量 (mm)、斜面傾斜 (°)、林床植生の被度 (%) を解析に用いた。分析にあたっては、変量の正規性を得るため、落葉模型の移動速度についてのみ、0.1 を加えてから対数変換を行った。

重回帰分析は落葉移動に影響する要因を抽出する上でもきわめて有効な分析であるが、得られるモデルは説明変数の線形結合となる。しかし、林床の落葉移動に関するモデルは、こういった単純な線形結合とは異なる可能性が高い。たとえば、説明変数の有力候補の一つである林床植生は、茎などの接触による落葉固定と林床面の風速減少という物理的に異なる二つの作用をもつと推察される。そこで次に、重回帰分析の結果も参考にしつつ、移動プロセスに関するいくつかの考察を基にして経験的モデルの構築を行った。モデル内のパラメータについては、実測データに合致するよう最小二乗法を用いて決定した。

作成した二つのモデルに対しては、モデル選択の指標として用いられる AIC (赤池ら, 2007) を計算し、どちらがより適当かを検討した。

3) 本物の落葉の移動速度

9 樹種の落葉の移動速度は、モデルを用いて移動速度のおおまかな推定ができるように、落葉模型の移動速度に対する比 (以後、速度比と記す) で表現した。また、樹種による速度比の違いについて、落葉の乾重、落下速度との関係を重回帰分析を用いて調べた。この際、速度比と乾重については、正規性を得るため対数変換を行った。

III. 結果および考察

1. 落葉模型の移動距離と斜面の状況

観測期間を通じた落葉模型の移動距離には、設置地点によって大きな違いがあった (図-5)。もっとも移動の活発な左岸 0 m 地点では冬期の 4 カ月間で 13.1 m の移動が観測されたが、左岸 20 m, 30 m および右岸側では移動がきわめて不活発であった。

林床での落葉移動では、林床植生が少なく、急傾斜なほど移動は活発となるが (France, 1995)、林床植生の種類によっても阻害効果は異なっており、草本よりもササによる阻害が大きい (Lee *et al.*, 1999; Yoo *et al.*, 2001)。左岸 0 m 付近は、林床植生が少なく、傾斜は 28° と左岸側ではもっとも急であり (図-6)、落葉の移動しやすい条件であったと考えられた。左岸 20 m, 30 m 付近については、ササの被度が 20% 以上と高い (図-6) ことから、ササが模型の移動を阻害していたものと考えられた。

しかし、右岸側斜面では、ササの被度があまり高くなく、傾斜は 30~36° と左岸側より急であった (図-6)。林床植生と傾斜から考えれば、右岸側では落葉模型の移動が活発であると予想されるが、実際には、設置した模型はほとんど移動しなかった (図-5)。右岸側については、以前の研究 (阿部ら, 2005) でも同様な傾向が認められており、林床植生以外にも移動を妨げる要因があると考えられた。

2. 統計的モデル

落葉模型の移動速度に対するステップワイズ重回帰分析の結果、有意な重回帰モデルが得られた (表-1)。モデルに選択された説明変数は、以前に行った定性的な解析 (阿部ら, 2005) とほぼ同様で、高さ 1 m の風速の傾斜方向成分、林床植生の被度、斜面傾斜の 3 変量となった。林床植生と斜面傾斜の効果については、前述したとおりであり、風についても、落葉移動を引き起こす主要な営力と考えられることから (Orndorff and Lang, 1981; Welbourn *et al.*, 1981; Boerner and Kooser, 1989; Lee *et al.*, 1999)、これらは妥当な説明変量といえる。

Welbourn *et al.* (1981) と Lee *et al.* (1999) は、斜面方位によって、落葉移動の活発さに違いがあることを報告して

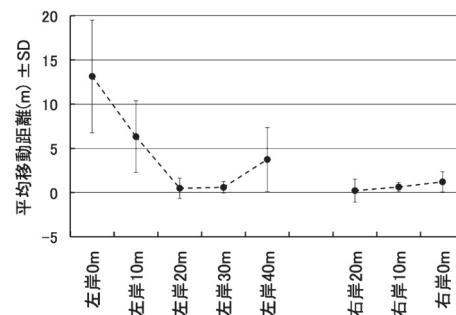


図-5. 落葉模型が 4 カ月間に移動した距離

図中の数字は、回収できた模型の枚数。



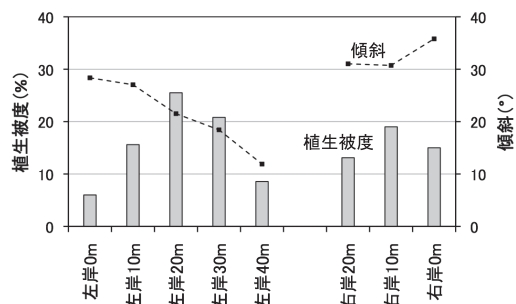


図-6. 調査斜面の傾斜および林床植生被度

いるが、このおもな原因は主風向と斜面の傾斜方向との関係にあると考えられる。基本的には、斜面下方へ向かう風がもっとも落葉移動を活発化すると考えられることから、重回帰モデルにおいて、等高線方向でなく、傾斜方向の風速成分が選択されたことは理にかなっているといえる。本調査地では冬期の主風向がほぼ東であり、風速の傾斜方向成分は、左岸側では正の値、右岸側では負の値であった。このことは、右岸側斜面において移動が不活発（図-5）となる原因の一つと考えられる。また、高さ1mの風速成分が選択されたことから、風速は高さ4.3mよりも、林床に近い1mで計測する方が好ましいと考えられる。

一方、Boerner and Kooser (1989)、船田ら (2007) は、林床の乾燥度合いが落葉移動に影響する可能性も示唆しているが、本研究では降水量は説明変数として選択されなかった。本研究の観測間隔は1カ月前後と降水イベントの起こる間隔より長かったため、降水による影響が不明瞭になったものと思われる。

### 3. 経験的モデル

経験的モデルの作成にあたっては、重回帰分析の結果を参考に、いくつかの仮定を行った。まず、落葉の移動速度は、風速の傾斜方向成分と重力の斜面に平行な分力が増すほど速くなると仮定した。林床植生については、茎などとの接触で落葉を固定する機能と、林床の風速を弱める機能の二つを想定した。接触による落葉固定の効果は、植生被度が高いほど大きいと考えられることから、落葉の移動速度は被度が高いほど遅くなると仮定した。風速を弱める効果については、被度が100%のとき林床面の風速が0になると仮定した。以上より、落葉模型の平均移動速度  $V$  について次のようなモデルを考案した。

$$V = A - B$$

$$A = a \cdot W \cdot \left(1 - \frac{M}{100}\right) + b \cdot \sin(S)$$

$$B = c \cdot M + d$$

ただし、 $A < B$  のとき  $V = 0$  とする ( $A \geq 0$ )。

ここで、 $W$  は風速の傾斜方向成分 (m/s)、 $M$  は林床植生の被度 (%)、 $S$  は斜面傾斜 (°) である。また、 $a \sim d$  は定数 (正) である。

上式の第一項  $A$  は移動を引き起こす営力 (風、重力) の効果を、第二項  $B$  は移動に抵抗する林床植生や林床面摩擦

表-1. 落葉模型の平均移動速度に対するステップワイズ重回帰分析の結果

説明変数	回帰係数	標準回帰係数	モデル		
			$R^2$	$F$	$p$
高さ1mの風速の傾斜方向成分(m/s)	2.549	0.786			
林床植生の被度(%)	-0.031	-0.606	0.739	26.48	<0.001
斜面傾斜(°)	0.020	0.479			
定数項	-2.147				

データ数は32。目的変数は、 $\ln(\text{速度} + 0.1)$  とした。

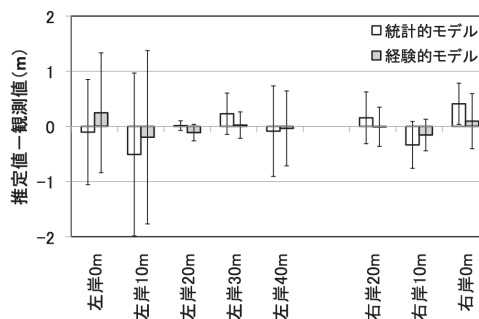


図-7. モデルにより推定した移動距離と観測値とのずれ (平均 ± SD)

の効果を表している。 $A$  中の  $(1 - M/100)$  の部分は、林床植生による風速通減の効果を表したものである。風速と被度の関係が直線的とは限らないが、本研究では、単純に、被度  $M$  が0%のときに1 (風速の通減なし)、100%のときに0 (風速が0) となる直線を仮定した。また、被度  $M$  が大きいと、 $(A - B) < 0$ 、すなわち移動速度  $V$  が負となることがある。これは、落葉が斜面上方へ移動することを意味する。しかし、移動の営力が斜面下方へ作用しているのに ( $A \geq 0$ )、移動を阻害する効果 ( $B$ ) が大きいからといって、斜面上方に落葉が移動することはありえないため、このような場合は  $V = 0$  とした。

このモデルは、当初、水に濡れた落葉は移動しにくくなるという仮定に基づき、上式の  $a$ 、 $b$  を、それぞれ  $a$ /降水量、 $b$ /降水量と置いて解析を試みたが、解は得られなかった。これは、前節で述べたように、観測間隔が長く、降水の影響が隠れてしまったのが一因と思われる。

$W$  として高さ1mと4.3mの風データを用いた場合について、それぞれモデル定数を求めると、高さ1mの風を用いた場合では、 $a = 0.613$ 、 $b = 0.254$ 、 $c = 0.005$ 、 $d = 0.014$ 、高さ4.3mの風を用いた場合では、 $a = 0.241$ 、 $b = 0.246$ 、 $c = 0.005$ 、 $d = 0.013$  となった。AICを計算すると、前者が-234、後者が-230であった。AICが小さいほど当てはまりがよいと評価されることから、風については、統計的モデルと同様に、高さ4.3mよりも、高さ1mのデータを用いた方がよいといえる。

次に、統計的モデルと経験的モデル (風は高さ1mのデータを使用) について、モデルで推定された移動距離と観測値との差を比較してみると、全般に、経験的モデルの方が統計的モデルより観測値とのずれが少ないことがわかった

(図-7)。特に、経験的モデルは、左岸 20 m, 30 m のようにササの被度が 20% 以上の地点において落葉がほとんど移動しないことをうまく再現できた。一方、統計的モデルでは、左岸 10 m や右岸側斜面のように、比較的急傾斜でササの被度が 10~20% の地点での推定に難があった。統計的モデルの AIC は -108 であるので、AIC から判断しても、経験的モデルの方が優れていると結論された。この経験的モデルは、物理モデルのように力学的な正確さは有さないが、移動プロセスに対する考察を基に構築したものであり、落葉移動を予測する上で有効なツールになりうると考えられる。

#### 4. 本物の落葉の移動速度

9 樹種の落葉と落葉模型の移動速度を、速い順に表-2 に示した。表中の速度比とは、落葉模型の移動速度を 1 とした場合の各樹種の落葉移動速度である。本研究では林床植生のほとんどない斜面を用いたが、林床植生が存在する場合、樹種によっては移動阻害の効果に違いが出ることも予想される（たとえば、ホオノキのような大型葉は、小型葉より、林床植生にトラップされやすいなど）。このように、条件によって速度比が変化する可能性はあるものの、仮に、各樹種の速度比が一定とすれば、前述のモデルで推定した落葉模型の移動速度に、各樹種の速度比を乗じることで、おおまかな落葉の移動速度を見積もることが可能と考えられる。

まず、落葉模型の平均移動速度は 0.103 m/d であり、これは図-5 において最も移動の速かった左岸 0 m と 10 m の中間的な速度である。この斜面では風の観測は行わなかったが、観測期間中に数回現地へ行った際の観察では、風はやや斜めではあるが斜面下方に向かって吹くことが多く、落葉移動の起こりやすい条件であったと思われる。調査した 9 樹種のなかでは、ホオノキの落葉はきわめて移動が速く、模型の約 6 倍の速度であった。次に速い樹種はコナラ、イヌブナで、これらは模型に近い移動速度を示した。一方、スギ落葉では全く移動が認められず、オノエヤナギとサワグルミ小葉もほとんど移動しなかった。

針葉樹落葉については、France (1995) もマツ類の落葉は広葉樹（ヤマナラシとカンバの一種）より移動が遅いことを報告しているが、スギ落葉の場合、枝と一体になっているために一層移動しにくいものと考えられた。

広葉樹落葉について、乾重、落下速度との関係を重回帰分析で調べたところ、以下のように、乾重 (g) と落下速度 (m/s) による有意な重回帰式が得られた ( $F=20.343$ ,  $p=0.002$ )。

$$\ln(\text{速度比}) = 1.107 \cdot \ln(\text{乾重}) - 3.603 \cdot \text{落下速度} + 6.044$$

$$(R^2 = 0.871)$$

落葉の乾重は、一般に大きな葉ほど重いと考えられることから、葉の大きさの指標とみなすこともできる。すなわち、落葉の移動速度は、葉面積が大きく、落下速度が遅いほど速いと予想される。船田ら (2007) によると、林床での移動には落葉の受風面積が重要である。林床上の落葉は、林床植生や微地形、他の落葉などの影響で、風を受けるチャ

表-2. 落葉模型と 9 樹種の落葉の平均移動速度の比較

樹種	移動速度(SD) (m/d)	速度比	乾重 (g)	落下速度 (m/s)
ホオノキ	0.629 (0.260)	6.10	1.98	1.21
コナラ*	0.134 (0.228)	1.30	0.25	1.29
<b>落葉模型</b>	<b>0.103 (0.170)</b>	<b>1.00</b>	<b>0.22</b>	<b>1.25</b>
イヌブナ	0.095 (0.156)	0.92	0.11	1.09
トチノキ (小葉)	0.067 (0.133)	0.65	1.21	2.06
イタヤカエデ*	0.028 (0.120)	0.27	0.13	1.49
ハレニレ	0.021 (0.057)	0.20	0.25	1.58
オノエヤナギ	0.012 (0.060)	0.11	0.17	1.89
サワグルミ (小葉)	0.001 (0.006)	0.01	0.14	1.97
スギ	0.000 (0.000)	0.00	—	—

\*塗料の落ちが早く、発見できない葉が 20% 以上あった。他の樹種は 87~100% の落葉を回収した。

ンスが制限されるため、小さな葉では移動に十分な風を受けにくいものと考えられる。また、落下速度は、空気抵抗と自重のバランスで決まり、落下の遅い葉ほど風に対する応答性はよいと考えられる。

ただし、落葉のなかには乾燥にもなって変形するものも多いため、葉の大きさについては注意が必要である。たとえば、トチノキ小葉はホオノキに次ぐ大型葉であるが、移動速度は 5 番目と中程度であった (表-2)。本研究で用意したトチノキ落葉は主脈と平行に丸まっており、落下速度は調査した樹種のなかでもっとも速かった (表-2)。トチノキの移動速度が比較的遅かったのは、葉の変形により風を受けにくくなったためと考えられる。このような乾燥にもなう変形は、肉厚なコナラとホオノキの落葉では軽微であったが、トチノキ、イヌブナ、イタヤカエデでは顕著であった。

#### IV. まとめと残された課題

現地実験の結果より、林床における落葉模型の平均移動速度を予測する二つのモデルを作成し、経験的モデルの方がより適当であることを示した。このモデルの予測結果に、各樹種の速度比と落葉移動が起きやすい期間 (落葉から開葉までで積雪のない期間) の日数を乗じることで、落葉のおおまかな移動距離を推定できると考えられた。経験的モデルは、地域ごとに定数の値を検討する必要があるものの、本研究で用いた定数は、林床植生や斜面傾斜など落葉移動に関わる条件が本研究の調査地と類似していれば、構成樹種の異なる森林であっても適用可能と考えられる。

ただし、このモデルにも問題が残っていることには留意すべきである。まず、本研究では、林床の乾燥度合いの違いによる影響については十分な検討ができなかった。濡れた落葉は落下速度が大きくなる (阿部ら, 2006b) ことから考えても、林床が濡れた状態では落葉移動は起こりにくいと推察される。林床の乾燥度合いは、そのときの降水量だけでなく、斜面方位によっても大きく異なる可能性があり、日当たりのよい南向き斜面では、北向き斜面に比べ、林床が乾燥しやすく、積雪地では融雪も早まると思われる。Lee *et al.* (1999) と Yoo *et al.* (2001) は、北東向き斜面に比べ、



南西向き斜面において落葉移動が活発なことを報告しているが、この一因として林床の乾燥度合いが関係している可能性もある。林床の乾燥度合いをどのような変量で表すか、またどのようにモデルへ組み組むかに関して、現時点で十分な情報はないが、今後、林床の乾燥度合いを考慮したモデルの改良を行う必要はあるであろう。

また、モデル定数を決定するためのデータも必ずしも十分とはいえない。本研究の調査斜面は傾斜が12~36°であるが、林地にはより急傾斜な斜面も多いため、できれば、そのような急傾斜地のデータも含めて定数を決定することが望ましい。林床植生のタイプが本研究と異なる場合は、さらに問題である。植生の種類が違ったり（たとえば、常緑の低木）、本研究と同じササ類であっても群落高が異なれば、落葉移動を阻害する効果も変わってくると予想される。その場合、モデル定数自体も変わってしまうと推察されるため、林床植生タイプごとに、調査を行いモデル定数を求める必要がある。群落高が高い場合では、風向・風速計の設置位置についても問題となる。本研究のモデルでは高さ1mの風速を説明変量として用いているが、林床植生の群落高がこれを超えると、近傍の林床植生の影響を受けて局所的に風の吹き方が変わる可能性がある。このような状況では、高さ1mに固執せず、群落高よりやや上で風を観測するのがよいと考えられる。

以上のように、モデルにはまだ改良の余地があるものの、本研究で示した手法は、落葉移動距離の評価だけでなく、林床の落葉移動プロセスへの理解を深める一助にもなると考えられる。

本研究を行うにあたり、森林総合研究所の新山 馨室長と柴田鏡江チーム長には、小川群落保護林での調査に際しさまざまな情報とご助言をいただいた。同研究所の島田和則主任研究員には林床植生の被度調査の手法について、山野井克己グループ長からは林内の風速分布についてご教授いただいた。また、元自然環境研究センターの故大島康行先生と信州大学の北原 曜先生には、多くのご助言と激励をいただいた。これらの方々には心よりお礼を申し上げる。本研究の多くは、森林総合研究所運営費交付金プロジェクト(200102)として行われ、一部は科学研究費補助金(17780133)の助成を受けた。

## 引用文献

- 阿部俊夫・布川雅典(2005)春期の溪流における安定同位体を用いた食物網解析。日林誌 87: 13-19。
- 阿部俊夫・布川雅典・藤枝基久(2006a)森林からの有機物供給と溪流生態系。水利科学 292: 1-23。
- 阿部俊夫・坂本知己・延廣竜彦・壁谷直記・萩野裕章・田中 浩(2008)小川群落保護林における風向・風速の観測資料(2003年11月~2006年4月)。森林総研報 7(4): 245-266。
- 阿部俊夫・坂本知己・田中 浩・壁谷直記・延廣竜彦・萩野裕章(2005)落葉広葉樹林の林床における冬期の落葉移動性。日林関東支論 56: 247-248。
- 阿部俊夫・坂本知己・田中 浩・延廣竜彦・壁谷直記・萩野裕章(2006b)モデルによる河畔域の落葉散布パターンの評価。応用生態工学 8: 147-156。
- 赤池弘次・甘利俊一・北川源四郎・樺島祥介・下平英寿(2007)赤池情報量規準 AIC —モデリング・予測・知識発見—(室田一雄・土谷 隆編)。160pp, 共立出版, 東京。
- Benfield, E.F. (1997) Comparison of litterfall input to stream. *J. North Am. Benthol. Soc.* 16: 104-108.
- Boerner, R.E.J. and Kooser, J.G. (1989) Leaf litter redistribution among forest patches within an Allegheny Plateau watershed. *Landsc. Ecol.* 2: 81-92.
- France, R.L. (1995) Empirically estimating the lateral transport of riparian leaf litter to lakes. *Freshw. Biol.* 34: 495-499.
- 船田 晋・森杉貴紀・吉村千洋・石平 博(2006)RFID技術を利用した環境動態観測手法の提案: 落葉追跡システムの開発を事例として。環境システム研究論文集 34: 591-598。
- 船田 晋・吉村千洋・石平 博・竹内邦良(2007)ICタグによる個体識別技術を用いた落葉動態観測。水工学論文集 51: 1159-1164。
- 古澤仁美・宮西裕美・金子真司・日野輝明(2003)ニホンジカの採食によって林床植生の劣化した針広混交林でのリターおよび土壌の移動。日林誌 85: 318-325。
- Hicks, B.J. (1997) Food webs in forest and pasture streams in the Waikato region, New Zealand: A study based on analyses of stable isotopes of carbon and nitrogen, and fish gut contents. *NZ. J. Mar. Freshw. Res.* 31: 651-664.
- Ishizuka, S., Sakata, T., Sawata, S., Ikeda, S., Takenaka, C., Tamai, N., Sakai, H., Shimizu, T., Kan-Na, K., Onodera, S., Tanaka, N., and Takahashi, M. (2006) High potential for increase in CO<sub>2</sub> flux from forest soil surface due to global warming in cooler areas of Japan. *Ann. For. Sci.* 63: 537-546.
- Kobayashi, S. and Kagaya, T. (2004) Litter patch types determine macroinvertebrate assemblages in pools of a Japanese headwater stream. *J. North Am. Benthol. Soc.* 23: 78-89.
- Kochi, K., Yanai, S., and Nagasaka, A. (2004) Energy input from a riparian forest into a headwater stream in Hokkaido, Japan. *Arch. Hydrobiol.* 160: 231-246.
- Lee, D., Yoo, G., Oh, S., Shim, J.H., and Kang, S. (1999) Significance of aspect and understory type to leaf litter redistribution in a temperate hardwood forest. *Kor. J. Biol. Sci.* 3: 143-147.
- Luo, Y. and Zhou, X. (2006) Soil respiration and the environment. 316pp, Academic Press, New York and London.
- 丸山博紀・高井幹夫(2000)原色 川虫図鑑(谷田一三監修)。244pp, 全国農村教育協会, 東京。
- Masaki, T. (2002) Structure and dynamics. *In* Diversity and interaction in a temperate forest community. Nakashizuka, T. and Matsumoto, Y. (eds.), Springer, New York, 53-65.
- Orndorff, K.A. and Lang, G.E. (1981) Leaf litter redistribution in a West Virginia hardwood forest. *J. Ecol.* 69: 225-235.
- 森林総合研究所(2003)森林動態データベース。http://fdb.ffpri-108.affrc.go.jp/
- Suzuki, W. (2002) Forest vegetation in and around Ogawa Forest Reserve in relation to human impact. *In* Diversity and interaction in a temperate forest community. Nakashizuka, T. and Matsumoto, Y. (eds.), Springer, New York, 27-41.
- 高橋和也・林 靖子・中村太士・辻 珠希・土屋 進・今泉浩史(2003)生態学的機能維持のための水辺緩衝林帯の幅に関する考察。応用生態工学 5: 139-167。
- Tsukamoto, J. (1991) Downhill movement of litter and its implication for ecological studies in three types of forest in Japan. *Ecol. Res.* 6: 333-345.
- Welbourn, M.L., Stone, E.L., and Lassoie, J.P. (1981) Distribution of net litter inputs with respect to slope position and wind direction. *For. Sci.* 27: 651-659.
- Yoo, G., Park, E.J., Kim, S.H., Lee, H.J., Kang, S., and Lee, D. (2001) Transport and decomposition of leaf litter as affected by aspect and understory in a temperate hardwood forest. *Kor. J. Biol. Sci.* 5: 319-325。