

論 文

冷温帯落葉広葉樹林における高木・亜高木種の
開葉・落葉フェノロジーの斜面位置による違い

相川高信*・館野隆之輔*・武田博清*

Leaf phenology along a slope in a cool temperate deciduous forest

Takanobu AIKAWA*, Ryunosuke TATENO*, Hiroshi TAKEDA*

京都大学芦生演習林内のブナ・ミズナラが優占する冷温帯落葉広葉樹林において、斜面上部・下部に優占する高木・亜高木種、それぞれ13種の開葉・落葉フェノロジーを観察により定性的に記載し、着葉期間を算出した。またスタンドレベルの開葉・落葉フェノロジーを把握するために、個体の胸高断面積を用いて重み付けを行った。開葉開始日の樹種平均は、上部では5月6日、下部では5月9日だった。開葉開始日の樹種間での最大較差は上部では18日間、下部では15日間だった。落葉開始日の樹種平均は、上部では10月6日、下部では10月14日だった。落葉開始日の樹種間での最大較差は上部では48日間、下部では46日間だった。調査樹種の着葉期間は開葉開始日とは有意な相関を示さず、落葉開始日と有意な正の相関を示した。開葉開始は雪解けの時期などの微気象により同調を余儀なくされ、着葉期間は落葉開始日により調節されていると考えられた。スタンドレベルでは、上部の方が開葉も落葉も早く、着葉期間は下部より19日間短かった。上部では雪解けが早いいため、開葉を早く開始できるが、落葉期の乾燥などの環境条件の悪化により、着葉期間はむしろ短縮していると考えられた。

キーワード：着葉期間、微地形、ブナ林、雪解け、多雪地帯

Phenological trends of leaf flushing and leaf fall were studied for 13 major tall tree species in both the upper and lower slopes, developed in a cool-temperate deciduous forest. To evaluate phenology at the stand level with reference to slope position, we calculated the weighted average with individual basal areas. For all species, the mean starting date of leaf flushing was May 6 in the upper, and May 9 in the lower side of the slope. The largest interspecific difference in the starting date of leaf flushing was 18 days in the upper, and 15 days in the lower slope. The mean starting date of leaf fall was October 6 in the upper, and October 14 in the lower slope. The largest interspecific difference in the starting date of leaf fall was 48 days in the upper, and 46 days in the lower. Leaf duration was not correlated with the starting date of leaf flushing, but was positively correlated with the starting date of leaf fall. Leaf flushing may be constrained by microclimate conditions, such as snow melting, so leaf duration is thought to be adjusted by the start of leaf fall. At the stand level, both leaf flushing and leaf fall were earlier, and leaf duration was shorter in the upper than in the lower slope. Earlier snow melting may enable earlier leaf flushing in the upper slope, but owing to climatic stress in autumn, such as drought, leaf duration was shorter in the upper side than in the lower.

Key words: Leaf duration, topography, beech forest, snow melting, heavy snow region

1. はじめに

落葉広葉樹林における樹木の開葉・落葉は気候とよく同調している。しかし、実際は同一林分内においても開葉・落葉のタイミングは樹種によって異なる (LECHOWICZ 1984, KIKUZAWA 1983, 1984, 丸山 1979, 丸山・佐藤 1990, 青木・橋本 1995)。落葉樹林においては温度や土壌水分などの環境条件が季節的に変動し、生育に好適な期間が制限されるため、開葉・落葉のタイミングが植物にとって重要な適応的な意義を持つと考えられている (HARADA and TAKADA 1988, SAKAI 1992)。

植物の有機物生産は葉の光合成を通じて行われる。そのため、開葉・落葉フェノロジーはその植物が生育している環境下において、光合成による炭素同化を最大化するように調節されていると考えられる (CHABOT and HICKS 1982, KIKUZAWA 1991)。樹種ごとの開葉・落葉フェノロジーはいくつかのパターンに類型化することができ、遷移系列との対応などが示されてきた (KIKUZAWA 1983, 1984, 平山・崙元 1999)。その一方で、同一樹種内においても開葉・落葉フェノロジーは様々な環境条件の影響を受けることが知られている。これまでに土壌養分 (CHAPIN 1980, JONASSON 1989)、光環境 (NILSEN 1986)、

* 京都大学大学院農学研究科地域環境科学専攻

* Division of Environmental Science and Technology, Graduate School of Agriculture, Kyoto University

地温 (FARNSWORTH *et al.* 1995) などの影響が報告されている。

地形は植物の生育場所の多様性を生み出す最も重要な環境傾度の一つである。なかでも尾根から谷部までの斜面が作り出す微地形の違いに応じて、水分 (YANAGISAWA and FUJITA 1999) や、風の強さ (LAWTON 1982, BELLINGHAM 1991), 気温 (MARCELO and WILLIAM 1995), 積雪深 (小野寺 2002), また土壌中の無機態窒素の可給性 (徳地 1996, HIROBE *et al.* 1998, TOKUCHI *et al.* 1999) などの様々な環境傾度が生じることが知られている。斜面が作り出すこれらの環境傾度と関連して、植生 (「天然林の生態」研究グループ 1972), 物質循環様式 (片桐・堤 1978), 森林構造と光環境 (CLARK *et al.* 1996) の違いなどが研究されてきた。日本の森林の多くは斜面に沿って成立するため、斜面に沿った森林生態系の研究は重要であると考えられる。

KUDO (1992) は北海道大雪山の斜面において、斜面に沿った雪解け傾度という微気象の違いが高山植物群落の開葉・落葉のタイミングに影響を与えることを明らかにした。日本海側の豪雪地帯の斜面においては、尾根筋から斜面下部に沿って積雪が深くなることが知られている (小野寺 2002)。したがって日本海側のような豪雪地帯の斜面に生息する森林樹木群落においても、積雪深の小さな斜面の上部では雪解けが早いいため、春先の開葉が斜面下部に比べて早まることが予想され、このことは着葉期間や葉寿命の延長に有利だと考えられる。一方、斜面下部は斜面上部に比べて土壌が肥沃であり、樹木の生長には好適な条件であると言われている (片桐・堤 1978, ENOKI *et al.* 1997, TOKUCHI *et al.* 1999)。貧栄養な土壌に生育する植物は葉寿命を延長することが知られており (CHAPIN 1980), 斜面上部では樹木は着葉期間や葉寿命を延長することにより、低い生産性を補償していることも予想される。

本研究は京都大学農学研究科付属芦生演習林の冷温帯落葉広葉樹林において、斜面の上部・下部で主要構成樹種の開葉・落葉フェノロジーを調査し、開葉・落葉タイミングと着葉期間の変化とその要因を明らかにすることを目的として行った。すでに本演習林においては、山中・玉井 (1986) が低木19種の伸長フェノロジーの調査を、平山・嵯元 (1999) が高木・亜高木24種の稚樹を用いて開葉・落葉フェノロジーの調査を行っている。低木や稚樹では個葉のマーキングによりシュート上の着葉数の把握が可能であり、これまで開葉・落葉フェノロジーの定量化が多く行われてきた (KIKUZAWA 1983, 1984, 平山・嵯元 1999)。しかし、多くの個体を対象に高木・亜高木個体のシュートをマークして開葉・落葉フェノロジ

ーを記載・定量化するのは困難が伴う。そこで本研究においては個体の樹冠の様子を観察することで、主要樹種の高木・亜高木を対象として、開葉・落葉フェノロジーを定性的な基準に従って記載した (丸山 1979, 丸山・佐藤 1992)。この方法により開葉の開始・終了と落葉の開始・終了を把握し、着葉期間を算出した。また、スタンドライベルでの落葉フェノロジーの定量化はこれまでリタートラップを経時的に回収することで行われてきた (DIXON 1976, KIKUZAWA *et al.* 1984)。しかし、この方法では開葉フェノロジーをスタンドライベルで把握することはできない。そこで、胸高断面積 (Basal area) と葉重量の間には比例関係があることが知られているので (e.g. OGINO 1977), スタンドライベルの開葉・落葉フェノロジーを把握するために、個体サイズの指標としてその個体の胸高断面積 (Basal area) 割合を用いて重み付けを行った。

2. 調査地と方法

2.1. 調査地

調査は京都市の北約40km (北緯35度18分, 東経135度43分) に位置する京都府北桑田郡美山町の京都大学農学研究科付属芦生演習林第19林班, 野田畑谷で行った。気候は冷温帯の日本海岸型気候である。調査地から約1km離れた長治谷作業所 (標高約640m) では年間平均気温が約10℃, 年降水量が約2800mmであり, 最深積雪深は約2~3m, 例年12月半ばから4月初めにかけて根雪に閉ざされる。図-1に演習林事務所 (標高356m) における2001年の月間降水量と月平均気温を示した。調査地周辺は高木層にブナ, ミズナラ, 林床にはチシマザサが優占する落葉広葉樹林となっている。

このような森林において、南西向き尾根から谷部にかけての斜面 (斜距離200m, 平均斜度約30度) の上下40mに幅10mのサブプロットをそれぞれ設置した。これら

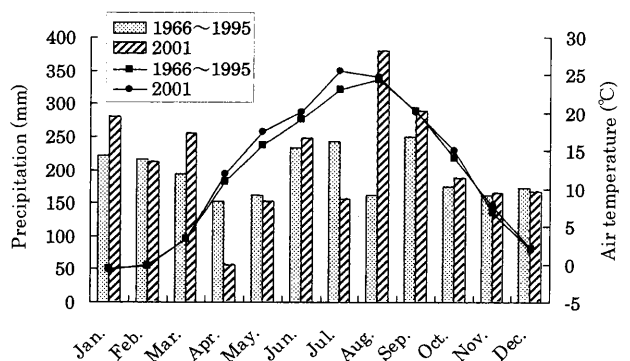


図-1. 芦生演習林の月間降水量と月平均気温
Monthly precipitation and monthly mean air temperature at Ashiu experimental forest

の二つのサブプロットを以下それぞれ斜面上部, 斜面下部と呼ぶ。斜面下部の標高は約650~665m, 斜面上部の標高は約725~740mであり, 二つのプロットの標高差は約60~90mである。斜面上部の土壌は乾性褐色森林土 (BB) 型であり, 鈹質土壌の上には土壌堆積腐植 (Ao) 層が厚く発達している。一方, 斜面下部においては適潤

性の褐色森林土 (BD) 型が発達し, 有機物は鈹質土壌に蓄積されている (武田・金子1988)。

2.2. 方法

サブプロット内に出現する胸高直径 (DBH) 5 cm以上の個体を高木・亜高木と定義し, 毎木調査を行い,

表-1. フェノロジー観察基準
The criterion of the phenological stages

Phenological stage	フェノロジー基準値			Phenological observation	観察基準
flush 0	開葉0			winter bud	冬芽の状態
flush 1	開葉1			bud break	芽が開いた状態
flush 2	開葉2	Start of leaf flushing	開葉開始	leaves half unfolded	小さいが葉身が確認可能
flush 3	開葉3			leaves fully unfolded	葉の色、厚みなどが未熟
flush 4	開葉4			leaves matured	葉が完成した状態
(fall 0)	(落葉0)	End of leaf flushing	開葉終了		
fall 1	落葉1	Start of leaf fall	落葉開始	20% leaves fallen	20% 落葉
fall 2	落葉2			40% leaves fallen	40% 落葉
fall 3	落葉3			60% leaves fallen	60% 落葉
fall 4	落葉4	End of leaf fall	落葉終了	80% leaves fallen	80% 落葉
fall 5	落葉5			100% leaves fallen	100% 落葉

表-2. 斜面上下のサブプロットの樹種構成 (DBH5cm以上)
Species composition of both subplots (≥ 5 cm in DBH)

Upper side of slope						
Species	Japanese name	Abbreviation	Tree number (/0.12ha)	%	BA (m^2/ha)	%
<i>Fagus crenata</i>	ブナ	FC	4	4.1	7.4	27.2
<i>Lyonia ovalifolia</i> var. <i>elliptica</i>	ネジキ	LO	14	14.3	5.2	19.0
<i>Clethra barbinervis</i>	リョウブ	CB	34	34.7	4.1	15.1
<i>Ilex macropoda</i>	アオハダ	IM	8	8.2	2.6	9.7
<i>Acer sieboldianum</i>	コハウチワカエデ	AS	3	3.1	1.9	7.1
<i>Sorbus alnifolia</i>	アズキナシ	SA	1	1.0	1.8	6.4
<i>Magnolia salicifolia</i>	タムシバ	MS	9	9.2	1.3	4.9
<i>Sorbus commixta</i>	ナナカマド	SC	4	4.1	0.9	3.4
<i>Quercus crispula</i>	ミズナラ	QC	3	3.1	0.7	2.4
<i>Acer micranthum</i>	コミネカエデ	AMI	4	4.1	0.6	2.0
<i>Evodiopanax innovans</i>	タカノツメ	EI	3	3.1	0.3	0.9
<i>Franxinus sieboldiana</i>	マルバアオダモ	FS	1	1.0	0.3	0.9
<i>Acanthopanax sciadophylloides</i>	コシアブラ	ASC	1	1.0	0.2	0.9
Total	計		89	100.0	27.3	100.0

Lower side of slope						
Species	Japanese name	Abbreviation	Tree number (/0.12ha)	%	BA (m^2/ha)	%
<i>Acer mono</i>	イタヤカエデ	AM	7	14.0	15.6	28.7
<i>Quercus crispula</i>	ミズナラ	QC	4	8.0	14.1	26.0
<i>Carpinus tschonoskii</i>	イヌシデ	CT	7	14.0	9.6	17.6
<i>Fagus crenata</i>	ブナ	FC	9	18.0	4.8	8.8
<i>Swida controversa</i>	ミズキ	SC	2	4.0	3.4	6.3
<i>Lindera erythrocarpa</i>	カナクギノキ	LE	1	2.0	1.5	2.8
<i>Pterostyrax hispida</i>	オオバアサガラ	PH	3	6.0	1.4	2.6
<i>Styrax obassia</i>	ハクウンボク	SO	2	4.0	1.0	1.8
<i>Aesculus turbinata</i>	トチノキ	AT	1	2.0	0.9	1.7
<i>Acer palmatum</i> var. <i>amoenum</i>	オオモミジ	AP	4	8.0	0.9	1.7
<i>Acer sieboldianum</i>	コハウチワカエデ	AS	4	8.0	0.6	1.1
<i>Cornus kousa</i>	ヤマボウシ	CK	4	8.0	0.3	0.5
<i>Acer japonicum</i>	ハウチワカエデ	AJ	2	4.0	0.2	0.3
Total	計		50	100.0	54.3	100.0

DBH, 樹種名を記録した。個体の樹冠の様子を観察することで、開葉・落葉フェノロジーを定性的に記載した。開葉については芽が開き、葉が広がる様子を5段階に、落葉については樹冠に残っている葉の量にもとづき落葉段階を5段階に分け、個体ごとに記録した(丸山1979, 丸山・佐藤1990, FARNSWORTH *et al.* 1995を参考)。観察基準を表-1にまとめた。

観察対象樹種の個体数, プロット中のBasal area合計に占める割合などを表-2に示した。斜面上部ではブナ, ミズナラ, コハウチワカエデ, ネジキ, リョウブなど13樹種89本を, 斜面下部ではブナ, ミズナラ, コハウチワカエデ, イヌシデ, イタヤカエデなど13樹種50本を観察対象とした。今回は対象をDBH 5 cm以上の高木・亜高木のうち落葉広葉樹のみとし, 斜面上部に出現する常緑樹種のアセビと斜面下部に出現するツル性のフジに関しては, 対象から除外した。

観察の頻度は一週間に一度とし, 開葉期は2001年4月20日から6月1日までの計9回, 落葉期は8月23日から12月5日までの計15回観察を行った。

2.3. スタンドレベルの開葉・落葉フェノロジー

スタンドレベルの開葉・落葉フェノロジーを把握し, 斜面上部・下部で比較するために, 観察個体のBasal areaを用いて重み付けを行った。胸高断面積(Basal area)と葉重量の間には比例関係があることが知られているので(e.g. OGINO 1977), 個体サイズの指標としてその個体のBasal area (BA:individual)がサブプロットのBasal area合計(Σ (BA:plot))にしめる割合を用いた。算出に用いた式は次の通りである。

$$Y = \Sigma \{ x \times (BA:individual) / \Sigma (BA:plot) \}$$

Y: スタンドレベルのフェノロジー基準値

x: 観察個体のスタンドレベルのフェノロジー基準値

この式を用いて斜面上部・下部におけるスタンドレベルのフェノロジーを定義・算出した。

2.4. データ解析

開葉開始日は開葉ステージ2(葉身を確認)を記録した日とし, 開葉終了日は開葉ステージ4(葉が完成)を記録した日とした(表-1)。また, 落葉開始日と落葉終了日はそれぞれ落葉ステージ1(樹冠の約20%が落葉)を確認した日と, 落葉ステージ4(樹冠の約80%が落葉)を確認した日とした(表-1)。着葉期間は開葉開始日から落葉終了日までの日数として算出した。これらの開葉・落葉フェノロジーの属性値は個体ごとに算出した後, サブプロット内において樹種ごとに平均した値を示した。

調査樹種の開葉開始日と着葉期間, 落葉開始日と着葉期間について, また落葉開始日と落葉期間について Pearsonの相関分析を行った。斜面上下において共通して出現する樹種の開葉開始・終了日, 落葉開始・終了日, 着葉期間はMann-WhitneyのU検定を用いて比較した。全ての統計解析にはSPSS 10.0J for Windows (SPSS Inc., Chicago, USA)を用いた。

3. 結果

3.1. 調査樹種の開葉・落葉フェノロジー

図-2に斜面上部・下部のサブプロット内に出現する樹種の開葉・落葉パターンを示す。表-3にそれぞれの樹種の開葉開始日・終了日, 開葉期間, 落葉開始日・終了日, 落葉期間, また着葉期間をまとめた。

3.1.1. 開葉フェノロジー

斜面上部において, 最も早く開葉したのはブナ(4月24日)であり, ナナカマド(4月27日)なども早く開葉していた。一方, 最も遅く開葉したのは, タカノツメ(5月13日), アオハダ(5月12日)であった。斜面上部の全ての樹種の平均開葉開始日は5月6日であり, サブプロット内における開葉開始日の樹種間における最大較差は18日間であった。開葉終了日はブナ, ナナカマド(5月15日)が最も早く, ミズナラ, タカノツメ(5月27日)が最も遅かった。開葉終了日の樹種平均は5月23日であり, 樹種間における最大較差は12日間であった。

斜面下部において, 最も早く開葉していたのはミズキ(5月2日)であり, ブナ(5月6日)がこれに続いた。一方, 最も遅く開葉したのはミズナラ(5月17日)だった。斜面下部における開葉開始日の全ての樹種の平均は5月9日であり, 樹種間における最大較差は15日間だった。開葉終了日はミズキ(5月17日)が最も早く, 次に早いのがブナ, イタヤカエデ(5月23日)だった。一方, 最も遅いのはミズナラ(5月30日)であり, 斜面下部における開葉終了日の平均は5月24日, 樹種間における最大較差は13日間だった。

3.1.2. 落葉フェノロジー

斜面上部において, 最も早く落葉を開始したのはブナ, アオハダ, アズキナシ(9月19日)であり, タムシバ(9月21日)も落葉開始が早かった。一方, 最も遅く落葉を開始したのはコミネカエデ(11月5日)だった。落葉開始日の全ての樹種の平均は10月6日, 樹種間における最大較差は48日間だった。最も早く落葉が終了したのはブナ(10月13日)だった。最も落葉終了が遅かったのは

a) 斜面上部の13種の開葉・落葉フェノロジー
Leaf phenology of 13 species in the upper side of slope

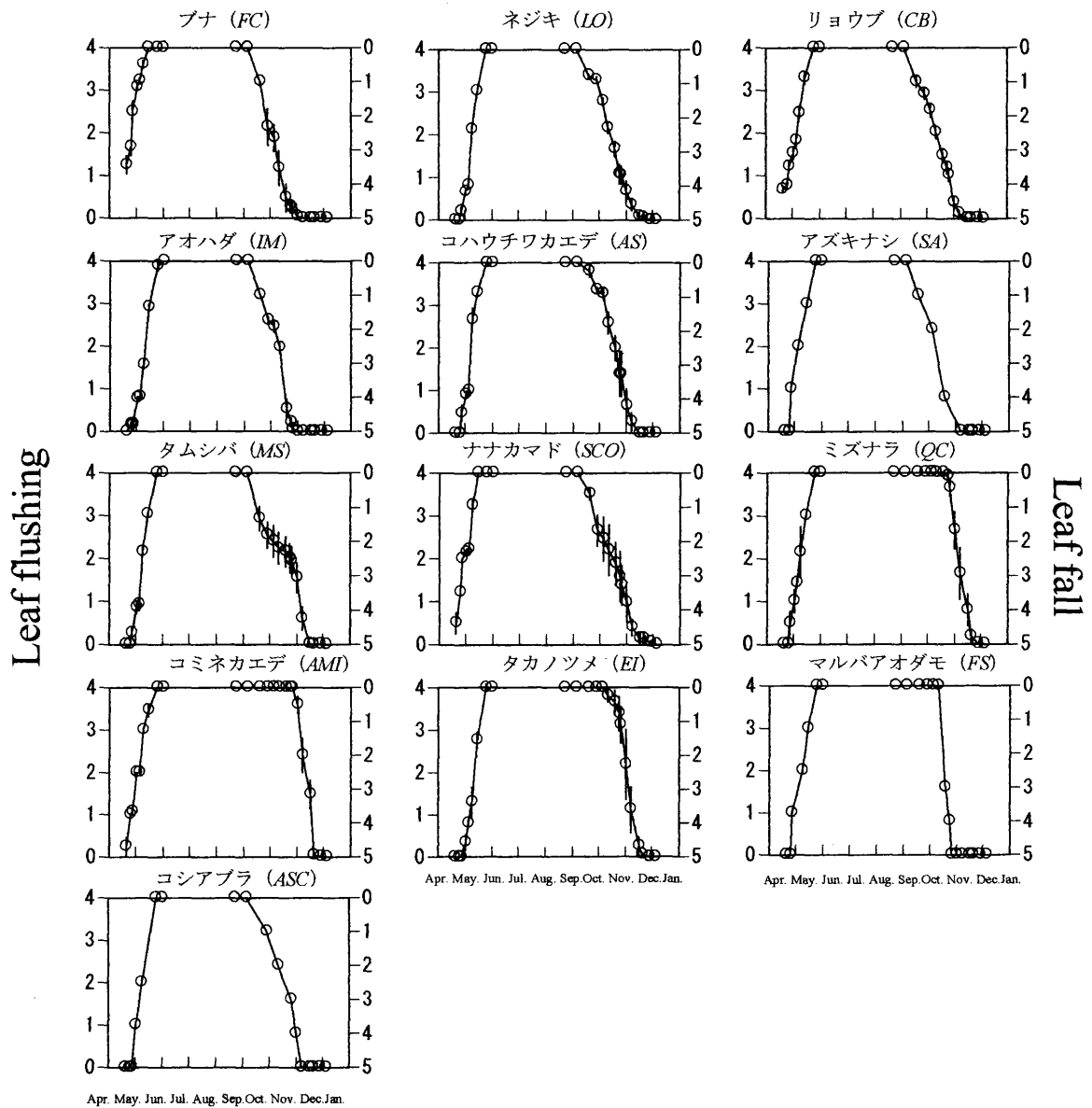


図-2. 出現樹種の開葉・落葉フェノロジー
Leaf phenology of all species of both subplots
誤差線は標準誤差を表す
Bars are S.E.

b) 斜面下部の13種の開葉・落葉フェノロジー

Leaf phenology of 13 species in the lower side of slope

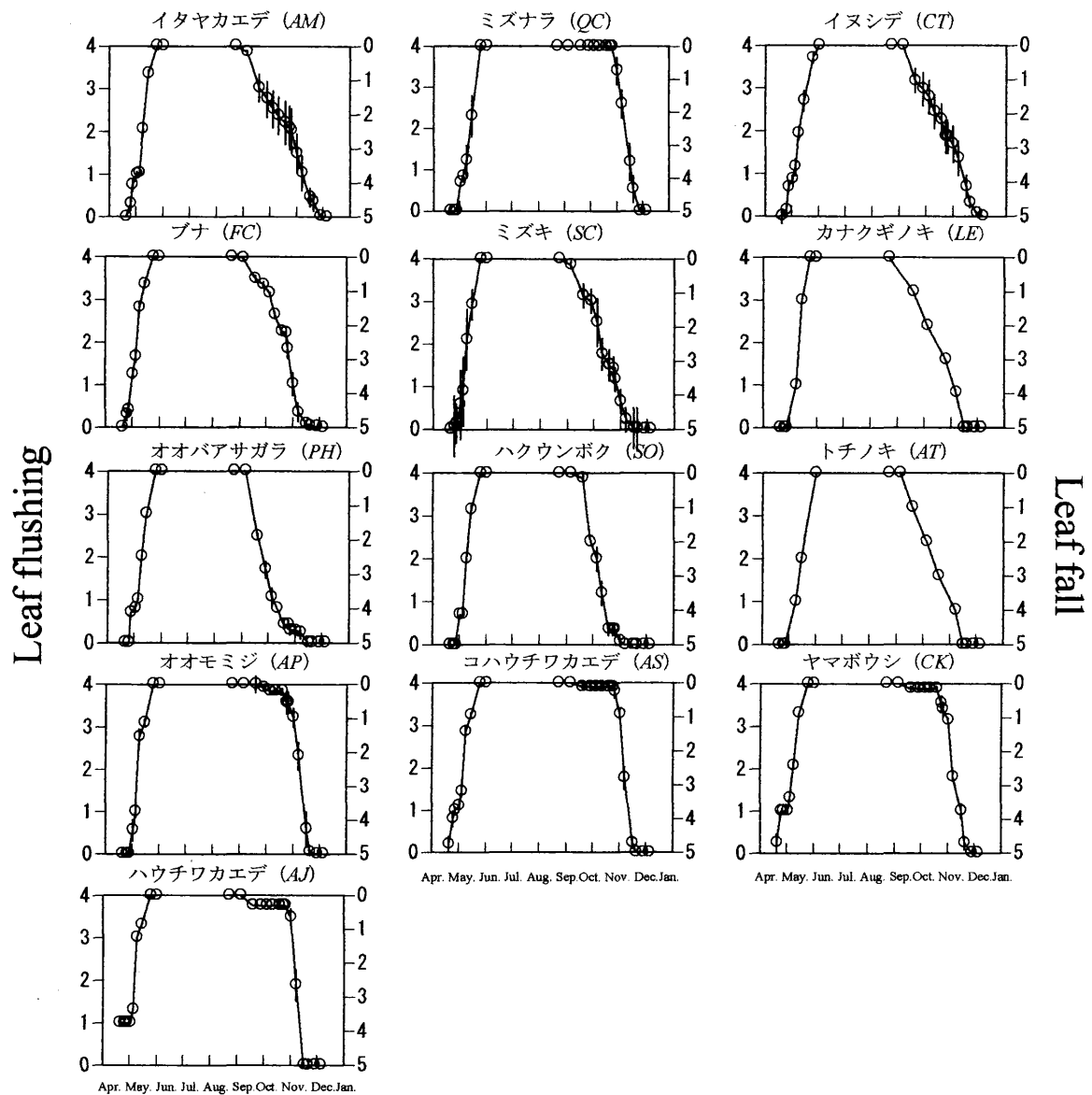


図-2. 出現樹種の開葉・落葉フェノロジー

Leaf phenology of all species of both subplots

誤差線は標準誤差を表す

Bars are S.E.

表-3. 斜面上下の樹種の開葉・落葉フェノロジー属性の値
Leaf phenology traits for all species of both subplots

Upper side of slope								
Species	Abbreviation	Leaf flushing (開葉)			Leaf fall (落葉)			Leaf duration ³
		Start ¹ (開始)	End ¹ (終了)	Duration ² (期間)	Start ¹ (開始)	End ¹ (終了)	Duration ² (期間)	(着葉期間)
ブナ	FC	23.8	44.0	20.3	171.0	195.0	24.0	171.3
ネジキ	LO	37.7	54.0	16.3	182.2	208.1	25.8	170.4
リョウブ	CB	33.6	49.3	15.7	179.9	205.9	25.9	172.3
アオハダ	IM	41.8	54.9	13.1	171.0	202.9	31.9	161.1
コハウチワカエデ	AS	38.0	54.0	16.0	188.7	211.7	23.0	173.7
アズキナシ	SA	34.0	54.0	20.0	171.0	201.0	30.0	167.0
タムシバ	MS	37.1	54.0	16.9	173.3	215.0	41.8	177.9
ナナカマド	SC	26.0	44.0	18.0	183.0	208.3	25.3	182.3
ミズナラ	QC	38.0	56.3	18.3	212.0	227.3	15.3	189.3
コミネカエデ	AMI	31.0	51.5	20.5	218.5	231.0	12.5	200.0
タカノツメ	EI	42.0	56.3	14.3	207.7	221.0	13.3	179.0
マルバアオダモ	FS	38.0	54.0	16.0	201.0	206.0	5.0	168.0
コシアブラ	ASC	38.0	54.0	16.0	193.0	214.0	21.0	176.0
樹種平均	Mean	35.3	52.3	17.0	188.6	211.3	22.7	176.0
スタンレベル	Stand level	39.0	61.0	22.0	180.0	208.0	28.0	170.0

Lower side of slope								
Species	Abbreviation	Leaf flushing (開葉)			Leaf fall (落葉)			Leaf duration ³
		Start ¹ (開始)	End ¹ (終了)	Duration ² (期間)	Start ¹ (開始)	End ¹ (終了)	Duration ² (期間)	(着葉期間)
イタヤカエデ	AM	39.3	52.9	13.6	185.3	212.4	27.1	173.1
ミズナラ	QC	46.0	59.3	13.3	217.0	233.0	16.0	187.0
イヌシデ	CT	39.1	57.0	17.9	178.3	218.3	40.0	179.1
ブナ	FC	35.4	52.9	17.4	181.9	216.7	34.8	181.2
ミズキ	SC	31.0	46.0	15.0	190.0	231.0	41.0	200.0
カナクギノキ	LE	38.0	54.0	16.0	214.0	229.0	15.0	191.0
オオバアサガラ	PH	38.0	54.0	16.0	171.0	186.7	15.7	148.7
ハクウンボク	SO	38.0	54.0	16.0	180.0	197.0	17.0	159.0
トチノキ	AT	38.0	54.0	16.0	187.0	229.0	42.0	191.0
オオモミジ	AP	38.0	54.0	16.0	214.0	230.3	16.3	192.3
コハウチワカエデ	AS	37.2	54.0	16.8	214.0	227.2	13.2	190.0
ハウチワカエデ	AJ	38.0	54.0	16.0	217.0	229.0	12.0	191.0
樹種平均	Mean	38.0	53.8	15.8	195.8	220.0	24.2	182.0
スタンレベル	Stand level	45.0	61.0	16.0	180.0	233.0	53.0	189.0

1 Days from April 1st

2 Duration=(End date)-(Starting date)

3 Leaf duration=(End date of leaf fall) - (Starting date of leaf flushing)

はコミネカエデ（11月18日）であり、ミズナラ（11月14日）も遅かった。落葉終了日の平均は10月29日、樹種間における最大較差は36日間だった。

斜面下部において、最も早く落葉を開始したのはオオバアサガラ（9月19日）であり、イヌシデ（9月26日）がこれに続いた。最も落葉開始が遅かったのはミズナラ、ハウチワカエデ（11月4日）だった。斜面下部において、落葉開始の平均は10月14日、樹種間における最大較差は46日間となった。落葉が最も早く終了したのはオオバアサガラ（10月4日）だった。最も遅く落葉が終了したのはミズナラ（11月20日）であり、ミズキ（11月18日）も落葉終了が遅かった。落葉終了日の平均は11月7日、樹種間における最大較差は46日間だった。

3.1.3. 着葉期間

斜面上部において、着葉期間が最も長かったのはコミネカエデの200日間であり、ミズナラの189日間が次に長かった。反対に、最も短かったのはアオハダの161日間

であり、アズキナシ（167日間）やマルバアオダモ（168日間）も短かった。着葉期間の全ての樹種の平均は176日で、樹種間における最大較差は39日間だった。

斜面下部においては、ミズキの着葉期間（200日間）が最も長く、続いてオオモミジ、ヤマボウシ（192日間）の着葉期間も長かった。最も短かったのはオオバアサガラ（149日間）で、ハクウンボク（159日間）が続いた。着葉期間の全ての樹種の平均は183日であり、樹種間における最大較差は51日間だった。

3.1.4. 着葉期間と開葉・落葉開始日

図-3に調査樹種の開葉開始日と着葉期間との関係を示す。開葉開始日と着葉期間の間には斜面上部においても（ $n=13$, $r=-0.25$, $p=0.41$ ）、斜面下部においても（ $n=13$, $r=-0.19$, $p=0.54$ ）有意な相関はなかった。

図-4に調査樹種の落葉開始日と着葉期間との関係を示す。落葉開始日は着葉期間との間に斜面上部（ $n=13$, $r=0.74$, $p<0.01$ ）、斜面下部（ $n=13$, $r=0.68$, $p<0.05$ ）とも

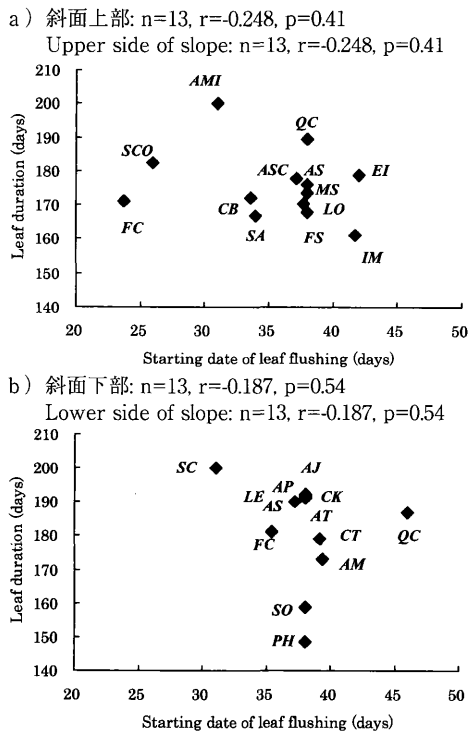


図-3. 開葉開始日と着葉期間の関係

Relationships between starting date of leaf flushing and leaf duration

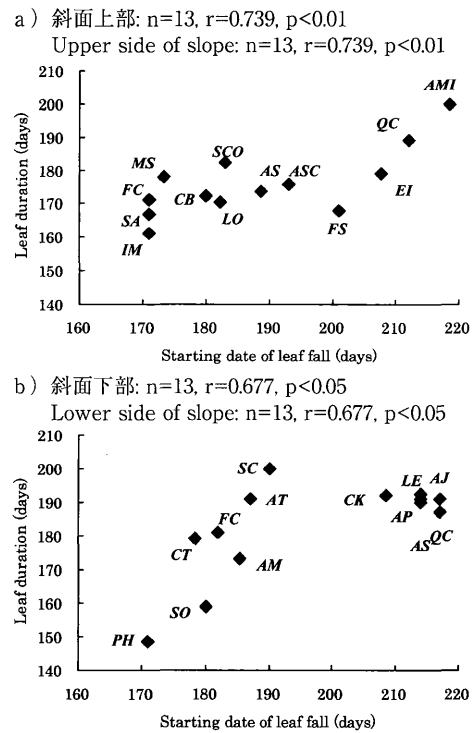
日数は4月1日からの積算 略号は表-1に示した
Days from April 1st Abbreviations are listed in Table1.

図-4. 落葉開始日と着葉期間の関係

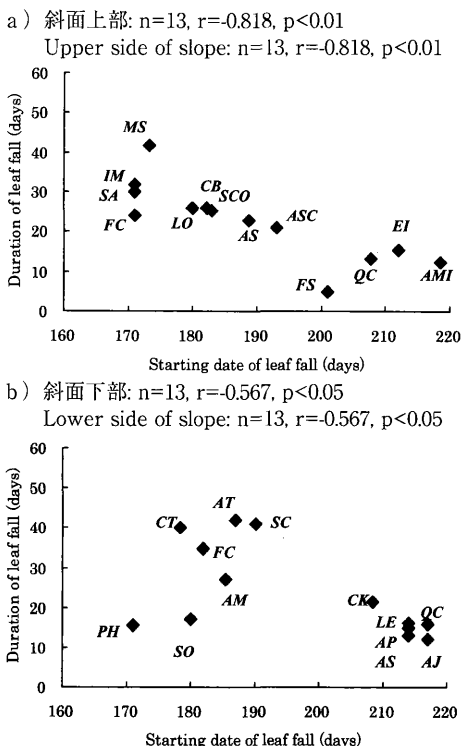
Relationships between starting date of leaf fall and leaf duration
日数は4月1日からの積算 略号は表-1に示した
Days from April 1st Abbreviations are listed in Table1.

図-5. 落葉開始日と落葉期間の関係

Relationships between starting date of leaf fall and duration of leaf fall

日数は4月1日からの積算 略号は表-1に示した
Days from April 1st Abbreviations are listed in Table1.

に有意な正の相関を示した。

図-5に調査樹種の落葉開始日と落葉期間との関係を示す。落葉開始日は落葉期間との間に斜面上部 ($n=13$, $r=-0.82$, $p<0.01$), 斜面下部 ($n=13$, $r=-0.57$, $p<0.05$) ともに有意な負の相関を示した。

3.2. 斜面位置による開葉・落葉フェノロジーの違い

3.2.1. 斜面上下に共通する樹種の比較

図-6に斜面上下に共通して出現するブナ、ミズナラ、コハウチワカエデの開葉・落葉フェノロジーを示す。

ブナでは斜面上部の方が開葉開始日 (U検定, 以下全て同じ, $p<0.05$), 開葉終了日 ($p<0.05$), 落葉開始 ($p<0.05$), 落葉終了日 ($p<0.05$) が早かった。また統計的には有意ではないものの, 着葉期間は斜面下部の方が10日程度長かった ($p=0.087$)。ミズナラでは斜面上部の方が早く開葉を開始し ($p=0.40$), 早く落葉を開始 ($p=0.23$), 終了 ($p=0.40$) していたが, 統計的にはその差は有意ではなかった。ミズナラの着葉期間は斜面上部と下部でほとんど変わらなかった ($p=0.63$)。一方, コハウチワカエデに関しては, 開葉開始日 ($p=0.78$), 終了日 ($p=1.00$) には有意な差はなかった。しかし, 落葉は斜面上部において早く開始し ($p<0.05$), 早く終了した ($p<0.05$)。そのため着葉期間は斜面下部の方が16日

程度長くなった ($p < 0.05$).

3.2.2. スタンドレベルの開葉・落葉フェノロジー

図-7にスタンドレベルの開葉・落葉フェノロジーを示す. 表-3にはスタンドレベルの開葉開始日・終了日, 開葉期間, 落葉開始日・終了日, 落葉期間, 着葉期間をまとめた.

斜面上部のスタンドレベルの開葉開始日は5月9日, 開葉終了日は6月1日となった. 斜面下部のスタンドレベルの開葉開始日は5月15日, 開葉終了日は6月1日となった. 斜面上部の方が6日ほど早く開葉を開始したが, 開葉終了日は同じになった. 斜面上部のスタンドレベルの落葉開始日は9月28日, 落葉終了日は10月26日となった. 斜面下部のスタンドレベルの落葉開始日は9月28日,

落葉終了日は11月20日となった. 落葉開始日は同じ日になったが, その後斜面上部において落葉は早く進行し, 25日ほど早く終了していることが明らかになった. スタンドレベルでの着葉期間を算出すると, 斜面上部は170日間, 斜面下部は189日間となり, 斜面下部の方が19日間ほど長かった. スタンドレベルでは斜面上部の方が早く開葉を開始するが, 早く落葉が終了するので着葉期間はむしろ斜面下部の方が長かった.

4. 考察

4.1. サブプロット内での樹種間比較

4.1.1. 開葉・落葉開始日と着葉期間の関係

落葉樹林の下層に生息する植物群の中には, 春先に上

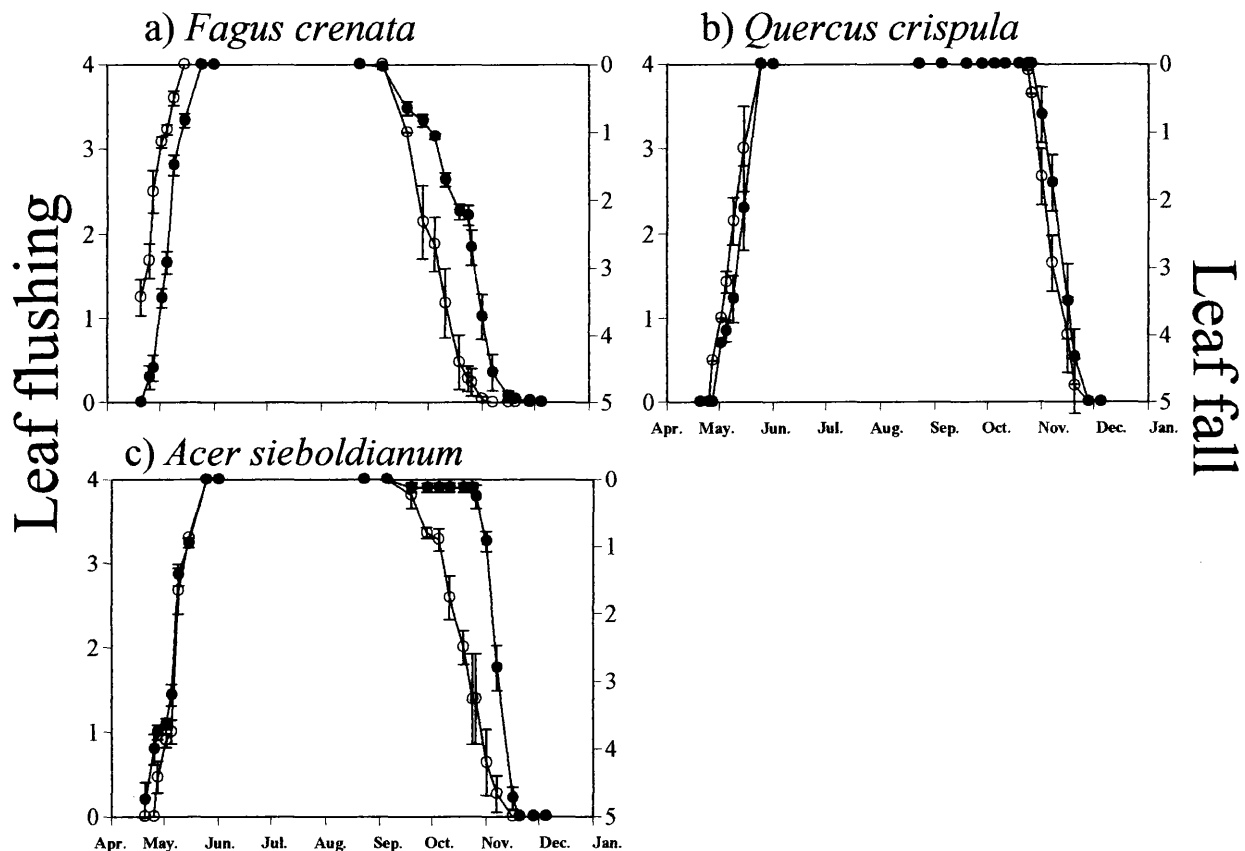


図-6. 斜面上下に共通して出現する, ブナ, ミズナラ, コハウチワカエデの開葉・落葉フェノロジー

Leaf phenology of common species, *Fagus crenata*, *Quercus crispula* and *Acer sieboldianum*

○: 斜面上部 ●: 斜面下部

○: upper side of slope ●: lower side of slope

a) ブナ (n=4:上部, n=8:下部)

b) ミズナラ (n=3:上部, n=4:下部)

c) コハウチワカエデ (n=3:上部, n=5:下部)

誤差線は標準誤差を表す

a) *Fagus crenata* (n=4: upper, n=8: lower)

b) *Quercus crispula* (n=3: upper, n=4: lower)

c) *Acer sieboldianum* (n=3: upper, n=5: lower)

Bars are S.E.

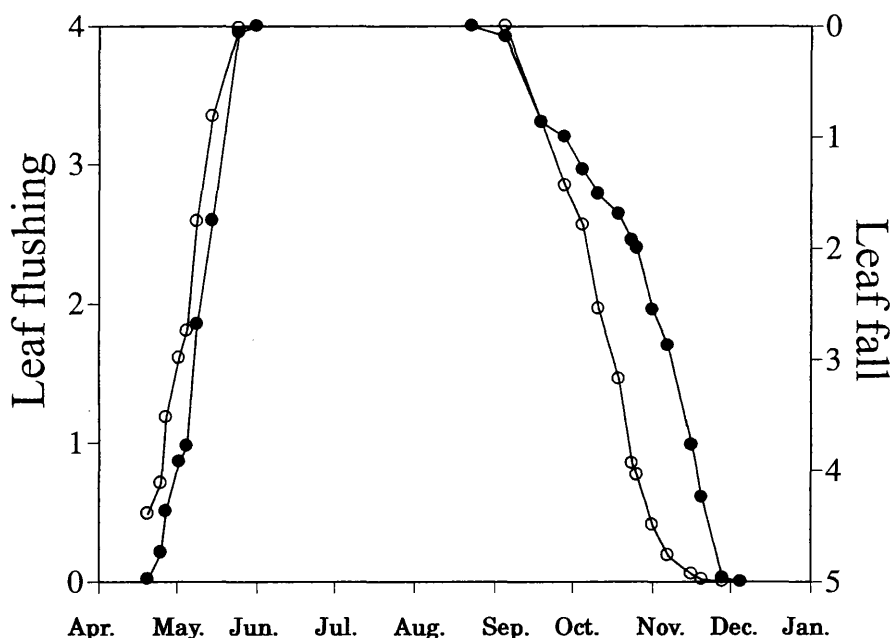


図-7. スタンドレベルの開葉・落葉フェノロジー

Stand level leaf phenology

○：斜面上部 ●：斜面下部

○：upper side of slope ●：lower side of slope

層の樹木が展葉し林内の光環境が悪化する前に開葉・展葉を完了するものがある (KIKUZAWA 1984, UEMURA 1994, 加藤ら 1999). HARADA and TAKADA (1988) は数学モデルを用いて、上層木の開葉の遅れが下層木にとって重要であることを示した。しかし、多雪地帯では春先に根雪が残るため、むしろ上層の樹木の開葉の方が早いことが知られている (丸山 1979, 加藤・小見山 1999)。本調査地においても、開葉開始が早かったのは斜面上部ではブナ、ナナカマドなどであり、斜面下部ではミズキ、ブナなどだった。開葉開始日の最大樹種間差は斜面上部で18日間、下部で15日間となり、山形県ぬくみ平における高木から低木層までを含めた開葉開始日に最大樹種間差が約14日間しかなかったのとよく対応していた (丸山・佐藤 1990)。一方、太平洋側に位置する岐阜県荘川村の例における樹種間差は最大約1ヶ月であった (加藤ら 1999)。開葉のタイミングは積算温度 (LECHOWICZ 1984, 丸山 1979)、雪解け時期 (KUDO 1992) などの微気象によって説明が可能であることが多い。したがって本調査地のような日本海側においては、春の残雪により樹木の開葉が制限され、樹種間で開葉が同調を余儀なくされている可能性がある。ただし本研究においては、調査対象がDBH 5 cm以上の高木・亜高木であり、実際は実生を含むより小さな個体の存在も考慮する必要があるだろう。

開葉開始日がプロット内において同調していた結果、調査樹種の開葉開始日と着葉期間との間には斜面上下と

も相関がなく (図-3)、開葉開始日が着葉期間に与える影響は小さかった。一方、調査樹種の落葉開始日は、斜面上部においても下部においても着葉期間と相関を示した (図-4)。したがって、本調査地においては調査樹種の着葉期間は開葉開始日ではなく、落葉開始日によって主に調整されていると考えられた。落葉樹林において開葉・落葉のタイミングは炭素同化量を確保するために調整されていると考えられる (HARADA and TAKADA 1988)。本調査地においては、開葉開始日は積算温度、雪解け時期などの気象要因によって比較的同調を余儀なくされるため、樹木は落葉開始日の遅延と落葉期間の長期化により着葉期間を調整し、限られた好適期間の中で炭素同化量を確保していることが示唆された。

4.1.2. 落葉様式による樹種の類型化

KIKUZAWA (1983, 1984) は開葉期間と落葉期間の関係を用いて、平山・寄元 (1999) は開葉期間と葉寿命の関係を用いて、樹種の類型化を行い遷移系列との対応を試みた。これらの研究はシュート上の着葉数を経時的に数えることで行われている。しかし、本研究においてはシュート上の着葉数を考慮していないため、開葉終了日の定義が上記の研究例とは異なっている。また、順次に展葉するミズキ、リョウブなど (平山・寄元1999) の樹種特性を考慮することができない。そこで本研究においては青木・橋本 (1995) に倣い、落葉開始日と落葉期間の関係 (図-5) を用いて樹種の類型化を行った。また、

本調査地においては開葉開始日の樹種間における最大較差（斜面上部：18日間，斜面下部：15日間）に比べて，落葉開始日の樹種間における最大較差（斜面上部：48日間，斜面下部：46日間）の方が大きかった．開葉開始日は雪解け直後の短い期間で，樹種間において比較的同調していた．樹種の特性は落葉開始日により強く現れており，落葉開始日を考慮した類型化は妥当であると考えられる．

樹種ごとの落葉開始日は200日前後で大きく2つのグループに分かれていた（図-5）．そこで，斜面上下とも以下のグループ1：落葉開始日が早く，落葉期間が長い樹種，とグループ2：落葉開始日が遅く，落葉期間が短い樹種，に分類した．

斜面上部において，グループ1にはブナ，コハウチワカエデ，ネジキ，リョウブなどが含まれ，グループ2にはミズナラ，タカノツメ，コミネカエデ，マルバアオダモが含まれていた．一方斜面下部においては，グループ1にはブナ，イタヤカエデ，イヌシデ，ミズキ，トチノキなどが含まれ，グループ2にはミズナラ，オオモミジ，コハウチワカエデ，コミネカエデ，ハウチワカエデなどが含まれていた．ただし，斜面下部に生息するオオバアサガラとハクウンボクのように，落葉開始日は早かったが落葉期間が短い樹種も見られた．

落葉開始日が遅い樹種（グループ2）は，落葉開始日の遅延により相対的に長い着葉期間を実現し，さらに樹冠に多くの葉を最後まで保持することにより，限られた生育期間をより有効に利用しているものが多いと考えられた．一方，落葉開始日の早い樹種（グループ1）は，落葉期間の延長により着葉期間を延長しているものの，グループ2の樹種に比べると着葉期間は短いものが多いと解釈できる．グループ間の着葉期間の違いは，落葉開始日と着葉期間は正の相関を示したことに対応している（図-4）．生育期間の限られた本調査地においては，大きく分けて以上のような2つのグループの樹種が共存していることが示唆された．

このようなグループ間の違いは，落葉期の気温低下や乾燥などの環境条件の悪化に対する落葉の反応の樹種ごとの違いを表しているのかもしれない．しかし，斜面下部ではグループ2に含まれる樹種はミズナラを除けば，オオモミジ，コハウチワカエデ，コミネカエデ，ハウチワカエデなどの亜高木層を構成している樹種だった．斜面下部では階層構造が発達しており，林冠木が開葉を完了した後，これらの樹種は劣悪な林内の光環境での生育を余儀なくされる．光資源の乏しい環境において葉寿命は延長されることが知られている（KIKUZAWA 1984, NILSEN 1986）．本調査地では開葉開始日は樹種間で比較

的同調しており，これらの亜高木層を構成している樹種では正の炭素収支を実現させるために，落葉開始日の遅延により着葉期間を延長し，林冠木が落葉した後の好適な光環境を利用しているのかもしれない．今後はこのような森林の階層構造が作り出す光環境の違い（CLARK *et al.* 1996）も考慮に入れていく必要があると思われる．

4.2. 斜面位置による開葉・落葉フェノロジーの違い

4.2.1. 斜面位置による開葉フェノロジーの違い

個体のBasal area割合を用いて算出したスタンドレベルのフェノロジーの結果，斜面上部の方が斜面下部よりも6日間早く開葉を開始し，開葉終了日は同じ日になったが，早く開葉が進行する傾向があった（表-3，図-6）．一般に森林では，階層構造が発達し，それにともない光環境が鉛直方向に変化する（e.g. YODA 1974）．亜高木層を構成する個体は光環境が林冠木と比較して悪いいため，着葉期間の延長などフェノロジーへの影響が予想される（KIKUZAWA 1984, NILSEN 1986）．林冠構成個体と亜高木層個体をAIBA and KOHYAMA (1997)に従って分類し，林冠構成個体のみでスタンドレベルのフェノロジーを算出した結果は，すべての個体を用いて算出した結果と同じ傾向だった．林冠構成個体がサブプロット内のBasal area合計に占める割合は，斜面上部においては87.3%，斜面下部においては82.6%と高い値を示した．したがって，個体のBasal area割合を用いて重み付けを行ったスタンドレベルのフェノロジーへの亜高木層構成個体の寄与は小さいと考えられた．

開葉のタイミングは樹種の特性としてとらえることができるので（LECHOWICZ 1984），このことは一つには斜面上下での構成樹種の違いと関係していると考えられる（表-2）．しかし，斜面上下の両方において出現する樹種においてはミズナラ，コハウチワカエデでは有意な差がなかったが，本調査地の代表的な樹種であるブナにおいて，斜面上部の方がそれぞれ11日間と9日間，開葉開始日と終了日が早かった（表-3，図-6）．したがって，本調査地においては斜面上部の早い開葉を可能にするなんらかのメカニズムが存在することが予想される．

開葉のタイミングに違いをもたらす影響としてまず考えられるのは，積雪深の違いとそれに伴う雪解けの時期の違いである．一般的に，尾根部や斜面上部の積雪深よりも斜面下部のそれの方が大きく（小野寺2002），雪解けの時期も斜面上部の方が早いと言われている．また，斜面下部の方が夜間に冷気が停滞するため気温が低い，という報告も存在する（MARCERO and WILLIAM 1995）．KUDO (1992)は北海道大雪山の斜面に沿って，雪解け時期の傾度が存在し，高山植物群落の開葉のタイミング

に影響を与えることを明らかにした。本調査地においても、開葉開始日はサブプロット内においては比較的同調しており、微気象による影響が考えられる。斜面に沿った積雪深・雪解け時期などの微気象の傾度の存在が、斜面上部の早い開葉開始を可能にしていることが示唆された。

4.2.2. 斜面位置による落葉フェノロジーの違い

斜面上部は斜面下部よりも早い雪解けなどの微気象の違いを利用して、早い開葉に成功していると考えられた。しかし、スタンブレベルの落葉フェノロジーにおいて(図-7), 落葉開始日では差がなかったものの、その後落葉は斜面上部の方が早く進行し、25日間程度落葉終了日が早かった(表-3)。斜面上下に共通して出現するブナでは、それぞれ11日間と22日間、落葉開始と終了日が早く(表-3)、コハウチワカエデにおいても、それぞれ25日間と16日間、落葉開始日と終了日が早かった(表-3)。その結果、スタンブレベルの着葉期間は斜面下部の方が19日間長かった(表-3)。共通樹種の着葉期間も、ブナでは10日間、コハウチワカエデにおいては16日間、斜面下部の方が長かった(表-3)。

一般に、貧栄養な土壌において葉寿命は延長されると言われている(CHAPIN 1980, JONASSON 1989)。斜面においては下部の土壌は湿潤であり(YANAGISAWA and FUJITA 1999)、植物にとって吸収しやすい硝酸態窒素が主に生成される(徳地 1996, HIROBE *et al.* 1998, TOKUCHI *et al.* 1999)。また、片桐・堤(1978)は本調査地と同じ芦生演習林野田畑斜面において、地上部純一次生産量は斜面上部が約7.4t/ha/yr、斜面下部が約15.9t/ha/yrと斜面下部の方が2倍以上大きいことを明らかにし、斜面上部の方が樹木の生育には不利な環境であることを示唆した。本調査地においても、貧栄養な土壌への適応として、光合成期間を延長するために着葉期間は斜面上部において長くなることが期待されたが、スタンブレベルにおいても、ブナ、コハウチワカエデといった共通樹種においても、むしろ斜面下部の方が着葉期間が長かった。

その理由として考えられるのは、斜面上部の方が落葉期に環境条件の悪化の影響を受けやすいということである。斜面上部は斜面下部に比べて乾燥しやすく(YANAGISAWA and FUJITA 1999)、風も強い(LAWTON 1982, BELLINGHAM 1991)。本調査地において、斜面上部は浅い積雪と早い雪解けの時期など、開葉期の微気象の違いにより斜面下部より早く開葉を開始することができても、落葉期における乾燥や強風などの環境条件の悪化の影響は斜面下部よりも厳しく、こうした落葉期の微気象の違いにより、着葉期間の短縮を余儀なくされてい

ると考えられた。これらの結果から、斜距離200m、標高差約60~90m程度の比較的小さなスケールの斜面においても、微気象の斜面位置による違いによって、森林樹木群落の開葉・落葉フェノロジーは変化することが示唆された。

謝辞

本研究を進めるのに便宜を図っていただいた京都大学農学研究科付属芦生演習林の皆様にご感謝します。同森林育成学研究室の徳地直子助教授、同森林生態学研究室の皆様にはさまざまな助言を頂き、同森林生物学研究室の皆様には演習林での調査や原稿をまとめる際にお世話になりました。また、Hugh J. BARCLAY博士には原稿の英文を直していただきました。この場を借りてお礼申し上げます。

引用文献

- 1) AIBA, S. and KOHYAMA, T. (1997) Crown architecture and life-history traits of 14 tree species in a warm-temperate rain forest: significance of spatial heterogeneity. *J. Ecol.* 85:611-624.
- 2) 青木享宏・橋本良二(1995) 冷温帯コナラ二次林における構成樹種の葉のフェノロジー. 岩大演報. 26:29-41.
- 3) BELLINGHAM, P. J. (1991) Landforms influence patterns of hurricane damage: evidence from Jamaican montane forests. *Biotropica* 23(4a): 427-433.
- 4) CHABOT, B. F. and HICKS, D. J. (1982) The ecology of leaf life spans. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 13: 229-259.
- 5) CHAPIN, F. S. (1980) The mineral nutrition of wild plants. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 11: 233-260.
- 6) CLARK, D. B., CLARK, D. A., RICH, P. M., WEISS, S. and OBERBAUER, S. F. (1996) Landscape-scale evaluation of understory light and canopy structure: methods and application in a neotropical lowland rain forest. *Can. J. For. Res.* 26: 747-757.
- 7) DIXON, K. R. (1976) Analysis of seasonal leaf fall in north temperate deciduous forests. *Oikos* 27:300-306.
- 8) ENOKI, T., KAWAGUCHI, H. and IWATSUBO, G. (1997) Nutrient-uptake and nutrient-use efficiency of *Pinus thunbergii* Parl. along a topographical gradient of soil nutrient availability. *Ecol. Res.* 12: 191-199.
- 9) FARNSWORTH, E. J., NÚÑEZ-FARFÁN, J., CAREAGA, A. and BAZZAZ, F. A. (1995) Phenology and growth of three temperate forest life forms in response to artificial soil warming. *J. Ecol.* 83: 967-977.
- 10) HARADA, Y. and TAKADA, T. (1988) Optimal timing of leaf expansion and shedding in a seasonally varying environment. *Pl. Sp. Biol.* 3: 89-97.
- 11) 平山貴美子・嵯元道徳(1999) 冷温帯スギ・落葉広葉樹林における高木・亜高木種の葉フェノロジーとその類型化. 森

林研究 71:19-25.

- 12) HIROBE, M., TOKUCHI, N. and IWATSUBO, G. (1998) Spatial variability of soil nitrogen transformation patterns along a forest slope in a *Cryptomeria japonica* D. Don plantation. *Eur. J. Soil Biol.* 34(3):123-131.
- 13) JONASSON, S. (1989) Implications of leaf longevity, leaf nutrient re-absorption and translocation for the resource economy of five evergreen plant species. *Oikos* 56: 121-131.
- 14) 片桐成夫・堤利夫 (1978) 森林の物質循環と地位との関係について (V) 斜面上部と下部の林分における物質循環の相違. *日林誌*. 60(6):195-202.
- 15) 加藤正吾・小見山章 (1999) ブナ林の上層木がもたらす散光環境と下層木の分布. *日生誌*. 49:1-10.
- 16) 加藤正吾・山本美香・小見山章 (1999) 落葉広葉樹林の上層と下層での葉フェノロジーー1997年の荘川村六所における解析ー. *森林立地*. 41(1):39-44.
- 17) KIKUZAWA, K. (1983) Leaf survival of woody plants in deciduous broad-leaved forests. 1. Tall trees. *Can. J. Bot.* 61: 2133-2139.
- 18) KIKUZAWA, K. (1984) Leaf survival of woody plants in deciduous broad-leaved forests. 2. Small trees and shrubs. *Can. J. Bot.* 62: 2251-2256.
- 19) KIKUZAWA, K. (1991) A cost-benefit analysis of leaf habit and leaf longevity of trees and their geographical pattern. *Am. Nat.* 138(5): 1250-1263.
- 20) KIKUZAWA, K., ASAL, T. and FUKUCHI, M. (1984) Leaf-litter production in a plantation of *Alnus inokumae*. *J. Ecol.* 72: 993-999.
- 21) KUDO, G. (1992) Effect of snow-free duration on leaf life-span of four alpine plant species. *Can. J. Bot.* 70: 1684-1688.
- 22) 京都大学農学研究科付属演習林：気象月報（芦生演習林）.1966-2001
- 23) LAWTON, R. O. (1982) Wind stress and elfin stature in a montane rain forest tree: an adaptive explanation. *Amer. J. Bot.* 69(8): 1224-1230.
- 24) LECHOWICZ, M. J. (1984) Why do temperate deciduous trees leaf out at different times? Adaptation and ecology of forest communities. *Am. Nat.* 124(6): 821-842.
- 25) MARCELO, A. and WILLIAM, P. (1995). Leaf phenology and herbivory along a temperature gradient: a spatial test of the phenological window hypothesis. *J. Veg. Sci.* 6:543-550.
- 26) 丸山幸平 (1979) 高木層の主要樹種間および階層間のフェノロジーの比較ーブナ林の生態学的研究 (33) ー. *新大演報*. 12:19-41.
- 27) 丸山幸平・佐藤智子 (1990) ブナ林の生態学的研究 (38) ーぬくみ平の夏緑林構成樹種の年生活様式について (予報) ー. *新大演報*. 23:49-84.
- 28) NILSEN, E. T. (1986) Quantitative phenology and leaf survivorship of *Rhododendron maximum* in contrasting irradiance environments of the southern Appalachian mountains. *Amer. J. Bot.* 73(6): 822-831.
- 29) OGINO, K. (1977) A beech forest at Ashiu - Biomass, its increment and net production *In* JIBP SYNTHESIS. Primary productivity of Japanese forest. SHIDEI, T. & KIRA, T. (eds.), 289pp, Univ. of Tokyo Press, Tokyo, 172-186.
- 30) 小野寺弘道 (2002) 積雪挙動と広葉樹の分布特性. (雪山の生態学 塚本卓也・大丸裕武・杉田久志編著, 289pp, 東海大学出版会, 東京) . 43-54.
- 31) SAKAI, S. (1992) Asynchronous leaf expansion and shedding in a seasonal environment: result of a competitive game. *J. Theor. Biol.* 154: 77-90.
- 32) 武田博清・金子信博 (1988) 森林の微地形と土壌堆積腐植の様式 I. 斜面地形の尾根部と谷部における土壌堆積腐植の様式. *京大演報*. 60:33-45.
- 33) 「天然林の生態」研究グループ (1972) 京都大学芦生演習林における天然生林の植生について. *京大演報*. 43:33-52.
- 34) 徳地直子 (1996) 竜王山森林試験地の斜面上の異なる位置における窒素循環機構. *京大演報*. 68:9-24.
- 35) TOKUCHI, N., TAKEDA, H., YOSHIDA, K. and IWATSUBO, G. (1999) Topographical variations in a plant-soil system along a slope on Mt Ryuoh, Japan. *Ecol. Res.* 14: 361-369.
- 36) UEMURA, S. (1994) Patterns of leaf phenology in forest understory. *Can. J. Bot.* 72: 409-414.
- 37) 山中典和・玉井重信 (1986) 京都大学芦生演習林のブナ天然林における低木の伸長生長について. *京大演報*. 58:64-72.
- 38) YANAGISAWA, N. and FUJITA, N. (1999) Different distribution patterns of woody species on a slope in relation to vertical root distribution and dynamics of soil moisture profiles. *Ecol. Res.* 14: 165-177.
- 39) YODA, K. (1974) Three-dimensional distribution of light intensity in a tropical rain forest of West Malaysia. *Jap. J. Ecol.* 24: 247-254.