



HOKKAIDO UNIVERSITY

Title	自然林における台風被害後8年間の落葉落枝・落下種子の動態
Author(s)	板羽, 貴史; 持田, 大; 大野, 祥子 他
Citation	北大植物園研究紀要, 17, 33-47
Issue Date	2019-05-10
Doc URL	https://hdl.handle.net/2115/74547
Type	departmental bulletin paper
File Information	BBG33-47.pdf



自然林における台風被害後 8 年間の落葉落枝・落下種子の動態

板羽 貴史ⁱ・持田 大ⁱ・大野 祥子ⁱ・永谷 工ⁱ・高田 純子ⁱ・富士田 裕子ⁱ

はじめに

2004 年 9 月 8 日に北海道付近を通過した台風 18 号の影響により北海道地方は大きな被害を受けた。札幌ではそれまでの記録を更新する最大風速 21.7m/s、最大瞬間風速 50.2m/s を観測するなど、北海道各地で猛烈な風が吹いた（気象庁 2004）。多くの人的被害、農業被害等のほか、広域の林業被害も発生し、北海道内の森林被害面積は約 37,000ha に及んだ（北海道立林業試験場 2004）。北海道大学植物園（以下本園と記す）においても、多数の樹木の倒壊に加え、柵や看板、橋の損壊など被害は広範囲に及び、復旧作業のため 2 か月間の臨時の休園を余儀なくされた（稲川 2006）。本園内の公開展示区画のひとつである「自然林」では、約 180 本の樹木のうち半数近くで根返り、幹折れなどが発生し、園内で最も大きな被害を受けた場所となった（大野 2006）。それまで薄暗かった自然林内の林床に太陽の光が直接差し込むギャップが形成されたほか、樹木の根返りなどにより土壌が攪乱され、一部で裸地が生じた。これらの林分構造と環境の変化は自然林内の植物群落の組成や構造に変化を及ぼすと予想された。

本園では、2004 年の台風 18 号による攪乱後の森林動態を明らかにすることを目的として、台風被害の翌年の 2005 年より自然林内で長期モニタリング調査を実施することとした（持田・大森 2008）。本報ではそれらの調査のうち、2005 年から 2012 年までの 8 年間の落葉落枝・落下種子調査を取り上げ、その動態について考察した。

調査地

自然林は本園のほぼ中央部に位置し、広さ約

0.6ha、高低差 3m ほどの不規則な楕円形をした区画である。1886 年の植物園設立以来、できるだけ人為的な整備等を実施しないようにしてきた場所である。かつては東側に細い川が流れていたが、今ではその川は枯れ、痕跡が残るだけとなっている。

図 1 は台風襲来後の 2009 年における自然林内およびその周辺の胸高直径 10cm 以上の樹木の分布を示した図である。自然林内には約 140 本の樹木が生育しており、そのうち最も多く生育していたのはイタヤカエデで約 40 本あり、全体の約 3 割の本数を占めていた。主に南側に散在しており、胸高直径が 10cm から 20cm のものが大半であったが、100cm を超えるものも存在した。次いで多く生育していたのはミズキ、オオモミジ、ヤマグワでそれぞれ全体の約 1 割ほどであった。ミズキは北側に、ヤマグワは南側にやや集中して分布する傾向があった。いずれの樹木も胸高直径が 10cm から 20cm のものがほとんどであった。ハリギリ、ハルニレ、ミズメ、シナノキについては本数は少ないものの、それらの多くが胸高直径 50cm 以上、樹高 15m 以上の高木であった。一部の樹木にはつる性植物のヤマブドウが絡んでいた。自然林の周辺部でもイタヤカエデが優占しており、次いでミズキやオオモミジ、ヤマグワが多かった。

調査方法

落葉落枝・落下種子調査は「モニタリングサイト 1000 森林・草原調査 落葉落枝・落下種子調査マニュアル」（環境省自然環境局生物多様性センター 2015a）に従って行った。リター・シードトラップは自然林内におよそ 20m 間隔で 11 個設置した（図 1）。4 月上旬から 12 月上旬は円錐状のトラップ（直径 80cm、受口面積 0.5m²）を地表から 110cm の高

ⁱ北海道大学北方生物圏フィールド科学センター植物園 Botanic Garden, Field Science Center for Northern Biosphere, Hokkaido University, 060-0003, Sapporo, Japan

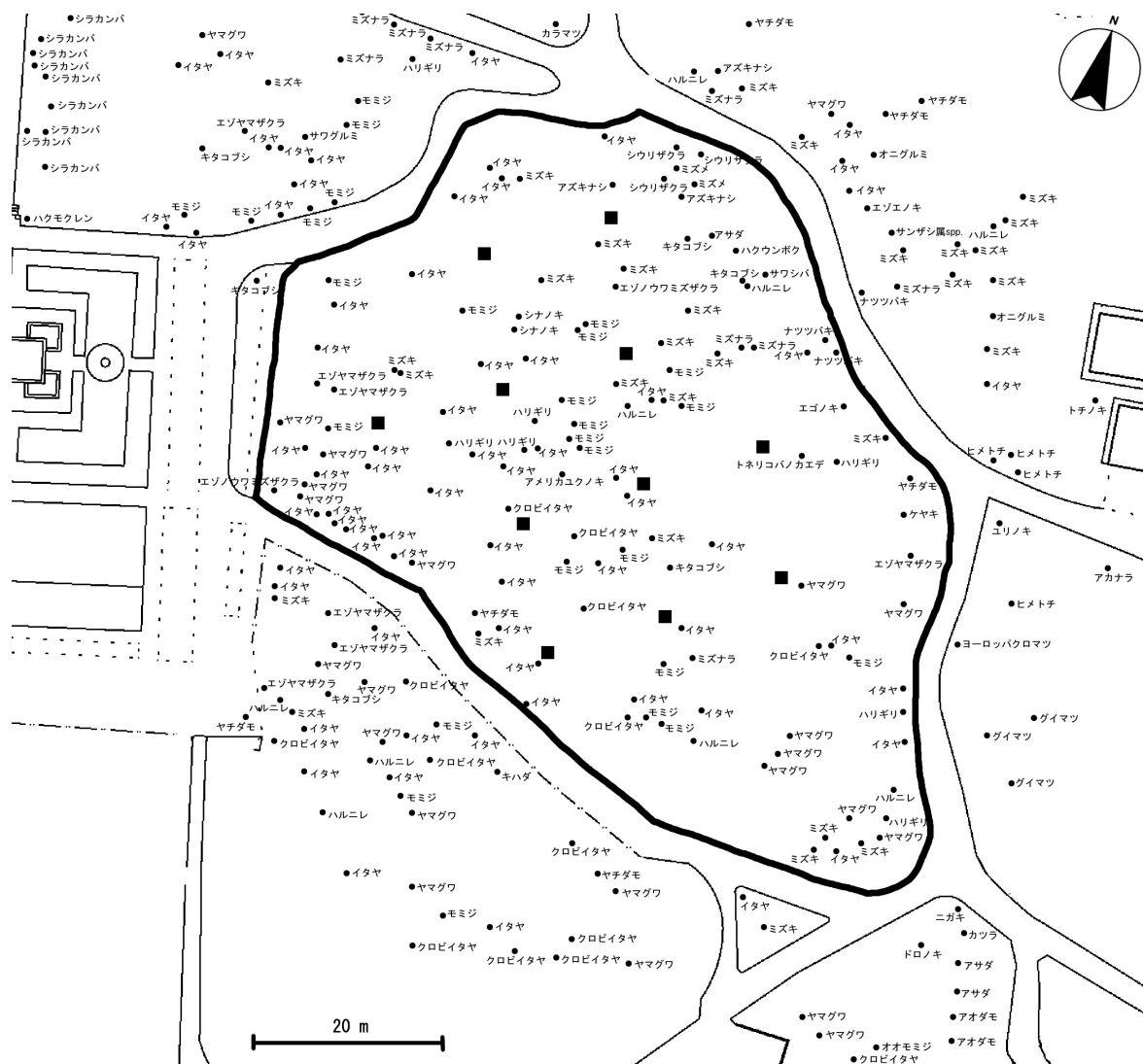


図 1. 自然林内とその周辺の樹木の分布とリター・シードトラップ設置場所（太線で囲まれた部分が自然林）。●：2009 年における胸高直径 10cm 以上の樹木の位置（イタヤ：イタヤカエデ、モミジ：オオモミジの略）■：リター・シードトラップ設置場所

さに設置し（図 2 左）、2 週間に一回、落下物を回収した。12 月上旬から 4 月上旬は積雪に耐えられるよう円柱状のトラップ（直径 80cm、受口面積 0.5m²）に付け替え（図 2 右）、4 月上旬に落下物をまとめて回収した。回収した落下物は自然乾燥させた後、種子、葉、枝、繁殖器官、その他に分別し、70℃、72 時間の条件で乾燥させ、重量を計測した。果実が落下した場合は果肉と種子に分けた。種子は種別に分類し、個数と重量を記録した。なお、シラカンバやミズメなどのカバノキ属数種は、種別の区別が難しく落下種子数が多かったことからカバノキ属 spp. としてまとめた。また、イタヤカエデには亜種のエゾイタヤとアカイタヤがあるが、区別せず

にイタヤカエデとしてまとめた。ヤマモミジはオオモミジに含めた。

結 果

落下種子の総数と種数の年変動

トラップ内に落下した樹木の種子数を種別・月別に集計し、2005 年から 2012 年まで年別に、種子の散布形態とともに付表 1 から付表 8 に示した。付表の散布形態は、佐々木（1984）、清和（1988）、勝田ら（1998）、小林（2007）等を参考にした。

図 3 は 2005 年から 2012 年に落下した樹木種子の総数と種数の年変動を示したものである。落下種子の総数が最も多かったのは 2008 年の 43,939 個、最



図 2. 設置したリター・シードトラップ (左: 4 ~ 12 月 右: 12 ~ 4 月).

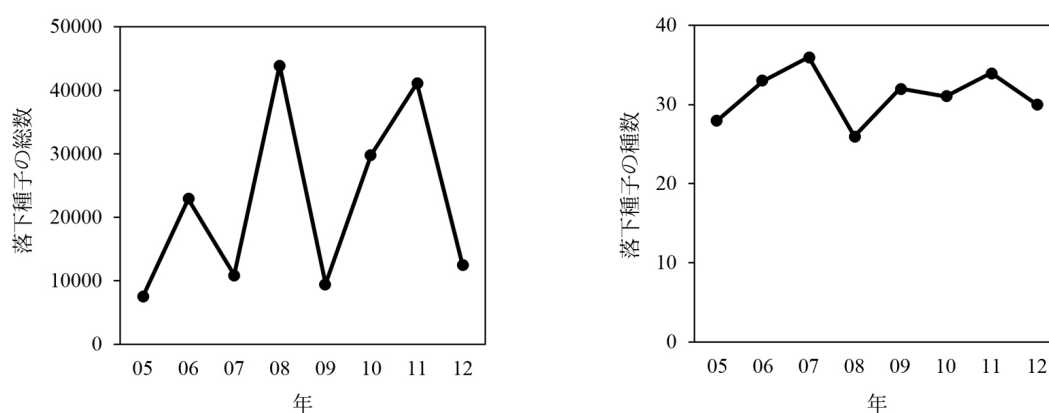


図 3. 落下種子の総数 (左) と種数 (右) の年変動. 総数、種数ともに全 11 トラップの合計値を示す.

表 1. 落下した樹木種子の散布形態別の種数と、総出現種数に対する割合.

調査年	風散布		動物散布		風および動物散布		重力および動物散布		総出現種数
	種数	割合 (%)	種数	割合 (%)	種数	割合 (%)	種数	割合 (%)	
2005	15	53.6	10	35.7	3	10.7	0	0.0	28
2006	17	51.5	11	33.3	3	9.1	2	6.1	33
2007	19	52.8	11	30.6	3	8.3	3	8.3	36
2008	14	53.8	11	42.3	1	3.8	0	0.0	26
2009	19	59.4	10	31.3	3	9.4	0	0.0	32
2010	18	58.1	10	32.3	1	3.2	2	6.5	31
2011	18	52.9	12	35.3	3	8.8	1	2.9	34
2012	16	53.3	11	36.7	2	6.7	1	3.3	30

も少なかったのは 2005 年の 7,543 個であった。落下種子の種数が最も多かったのは 2007 年の 36 種、最も少なかったのは 2008 年の 26 種であった。落下種子の総数の多かった樹種は、ほぼ毎年落下が確認された。落下種子の種数は台風襲来後から 30 種前後で推移しており、大きな変動はなかった。

表 1 は落下した樹木種子の散布形態別の種数および総出現種数に対する割合を示したものである。風散布型種子は 51 ~ 59%、動物散布型種子は 30 ~ 42% の間で推移した。

落下種子数の年変動

図 4 に 2005 年から 2012 年における落下種子の総数上位 12 種の樹木種子数の年変動を示した。総落下数はカバノキ属 spp. が非常に多く、年間で常に 4,000 個以上、多い年は 35,000 個余りに上った。次いでハルニレ、イタヤカエデ、エゾニワトコの順に多かった。アサダを除く樹種で年変動がみられた。シナノキは 1 年おきに、カバノキ属 spp. とハルニレは 1 ~ 2 年おきに明確な豊凶が認められた。カバノキ属 spp. とハルニレ、ヤマグワとツリバナ、イ

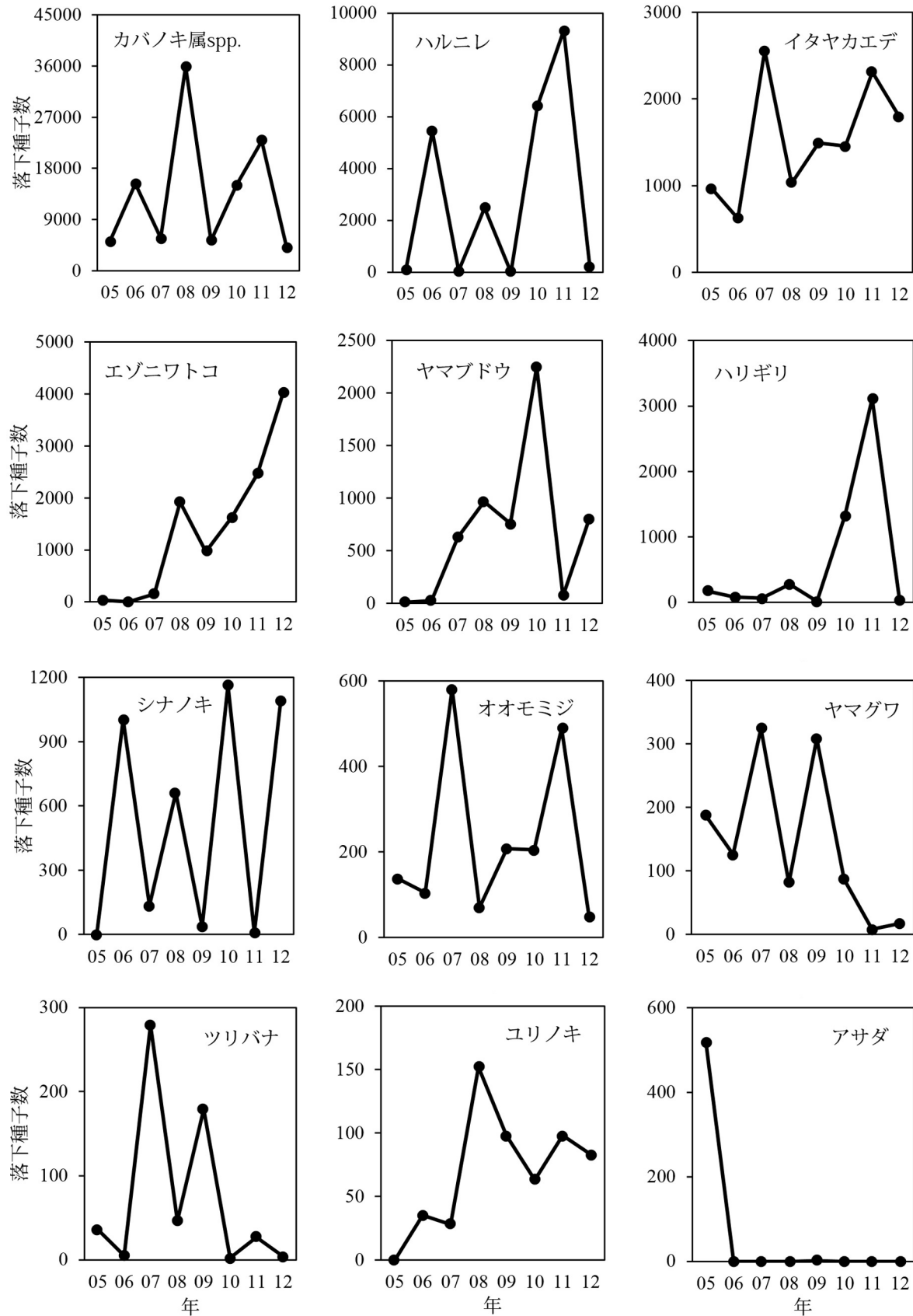


図4. 落下種子の総数上位12種の種子数の年変動。種子数は全11トラップの合計値を示す。

タヤカエデとオオモミジの豊凶には同調性がみられた。アサダは 2005 年に 519 個落下したが、それ以降は 0 個もしくはほぼ 0 個であった。

落下種子数の季節変動

図 4 で示した樹種それぞれについて、2005 年から 2012 年までの 8 年間に落下した総種子数に対する月別の落下種子数の割合を図 5 に示した。ハルニレは 6 月に、エゾニワトコは 8 月に、シナノキは 10 月に、ユリノキは 11 月に約 70% 以上が回収されており、各樹木の種子は成熟後決まった時期に短期間に落下する傾向がみられた。一方でツリバナ、ヤマブドウ、ハリギリは 10 月に 50% 程度落下していたが、9 月にも約 30% が落下していた。また、オオモミジやカバノキ属 spp. のように 3 ～ 4 か月とい

う長期間にわたって分散して落下したものもあった。カバノキ属 spp. は冬期に落下したものが半分を占めていた。

リター量の年変動と落葉量の季節変動

図 6 左に 2005 年から 2012 年におけるリター量の年変動を、図 6 右に 2005 年から 2012 年に落下した総落葉量の季節変動を示した。

落葉量は 1.1 ～ 2.6kg、落枝量は 0.03 ～ 0.53kg、繁殖器官は 0.04 ～ 0.31kg の間で変動した。葉、枝の落下量は 2012 年が最も多く、2005 年が最も少なかった。繁殖器官は 2008 年に最も多く落下した。落葉のピークは 11 月で、年間落葉量のほとんどが 10 月と 11 月に集中していた。

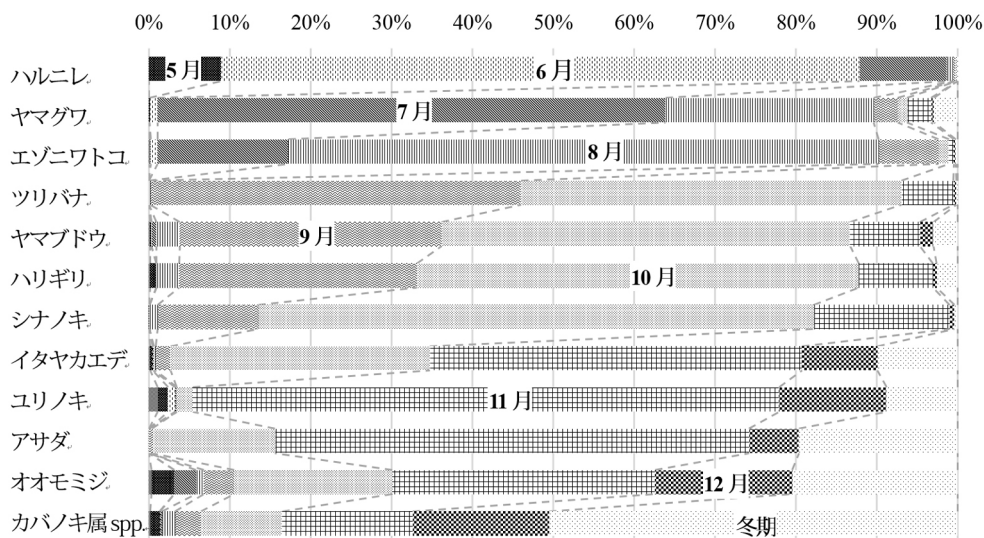


図 5. 2005 年から 2012 年に落下した全種子数に対する月別の落下種子数の割合。各月の 8 年間の総種子数を、すべての月の 8 年間の総種子数で割ったもの。

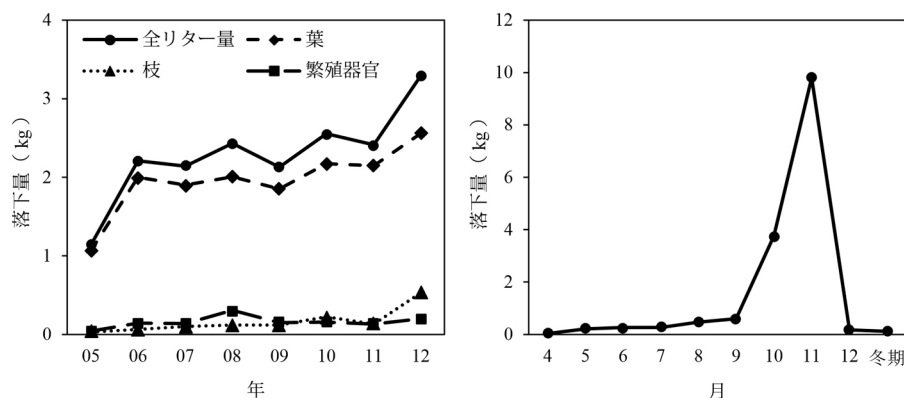


図 6. リター量の年変動（左）と 8 年間の総落葉量の季節変動（右）。落下量は全 11 トラップの合計値を示す。

落葉ピーク時期と気温の関係

落葉量が1年で最も多くなる時期と気温の関係性を調べた。図7は2005年から2012年の各調査年における9月の平均気温と落葉ピーク推定日の関係を示したものである。落葉ピーク推定日は、落葉量が最も多かった回収日とそのひとつ前の回収日の中間日とし、1月1日からの積算日数で示している。9月の平均気温には札幌管区気象台の観測データを用いた。

9月の平均気温が高いほど落葉ピーク時期が遅くなる傾向があった。平均気温が1℃高くなると落葉ピーク推定日は約2.9日遅くなることが明らかになった。

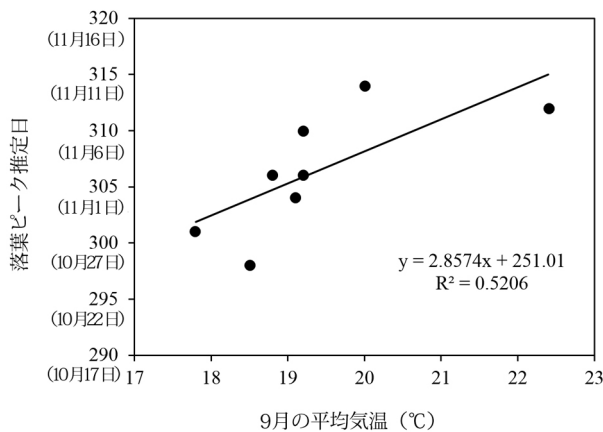


図7. 9月の平均気温と落葉ピーク推定日の関係。

考 察

リター量に対する台風攪乱の影響

全リター量のうち、落葉量の占める割合が最も多く、1年ごとの割合は78～93%の間で推移した。落葉量が多かったのは秋で、10月と11月の2か月間に年間落葉量の86%が落下した(図6)。一般的に落葉広葉樹林では、落葉量の割合が全リター量の60～90%になるという報告が多い(例えば河原1971; 橋詰1991; 西村ら1992)。また、落葉の最盛期は10月～12月であることが多く、年間落下量の6割～9割がその時期に落下する。落枝量は強風や豪雨などの気象要因の影響を受けやすく、落葉量に比べて年によるばらつきが大きいことが知られている(只木・香川1968; 片桐・堤1973; 酒井・堤1986; 西村ら1992; 長尾ら2003)。このように本調査の結果は従来のリターに関する報告と概ね一致

していた。

一方、落葉量、落枝量および種子を除く繁殖器官の落下量は8年間でそれぞれ増加する傾向がみられた(図6)。リター量は、台風や降雪、気温、昆虫などの外的な影響を受けて変動することが知られている(只木・香川1968; Liu et al. 2004; Sato et al. 2010; Lin et al. 2017; 中村ら2017)。落葉量は台風の襲来した年に平年より大きく増加し、その翌年には急激に減少する(只木・香川1968)。そして7年後には台風前の落葉量の90%以上に回復するという報告がある(Sato et al. 2010)。本調査においては2004年の台風の年の落葉量は不明であるが、調査期間の8年間で2005年の落葉量が最も少なく、その後年々増加し、従来の台風襲来後の落葉量の変化の報告と同様の推移をしていた。これは、台風によって林分は大きな被害を受けたが、その後毎年順調に回復し、落葉量が徐々に増加しているからと考えられる。今後も自然林とその周辺の林の成熟が進み、林冠ギャップが閉鎖するまで落葉量は増えていくと考えられる。

落下種子の種数に対する種子散布形態の影響

シラカンバやウダイカンバのような先駆種といわれるカバノキ属の風散布型種子は、山火事跡地や地剥ぎ地、皆伐地、斜面崩壊地など大規模に地表が攪乱された場所にいち早く進入し、林分を形成することが知られている(高橋ら1985; 長谷川・平2000; 津田ら2002; 杉田ら2008; 小川・沖津2010; 志津ら2012)。伐採地に散布される種子の大部分を風散布型が占めることもある(樋口・肥後1994)。一方で、落葉広葉樹林に隣接する伐採地内の残存木の樹冠下には鳥散布型種子が集中的に落下しており、鳥類が残存木を止まり木として利用した際に排出した糞に種子が含まれていたと示唆されている(樋口・肥後1994)。都市近郊の二次林においても残存木が鳥類の止まり木として機能しているという指摘がある(牧野ら2002; 阿部ら2005)。照葉樹二次林とスギ人工林に隣接する伐採地では、伐採からの時間の経過に伴って散布される鳥散布型種子の数と種数が増加する傾向がみられた(山川ら2013)。また、常緑広葉樹林に隣接するスギ人工林において鳥散布型種子が広く均一に散布されており、鳥類が人工林への種子散布者として重要な存在

であることが明らかにされている（平田ら 2006）。落葉広葉樹林に隣接するトドマツ人工林においては、風散布型種子よりも鳥散布型種子の落下数が多く、その落下場所は一部に集中する傾向があったという報告もある（今ら 2013）。

このように伐採地や人工林では、動物散布型種子、特に鳥被食型の種子が、森林更新における種組成や植生構造の多様性に大きく関与していることが明らかになっている。本調査において回収された種子の種数は 8 年間で大きく変動していなかった（図 3 左）が、これは台風の被害を受けた翌年からカバノキ属 spp.、ハルニレ、イタヤカエデなどの風散布型種子に加え、ハリギリ、ヤマグワなどの動物散布型種子も少なからず散布されたためであると考えられる。また、散布形態別の種数の総出現種数に対する割合をみても、8 年間で大きな変動はなかった（表 1）。自然林内の高さ 16m 以上の高木のほとんどが根返り等の著しい被害を受けた（大野 2006）が、そのなかで生き残っていた樹木を鳥類が止まり木として利用した可能性は一定程度あると思われる。

カバノキ属種子の飛散特性

トラップに落下した種子の総数が最も多かったのはカバノキ属 spp. であった（図 4）。カバノキ属の種子は非常に軽く、風によって広範囲に大量に散布される。基本的に種子の散布数は、母樹から離れるにつれて減少する（Greene and Johnson 1989）。ダケカンバの場合、全散布数のうち約 5 割が母樹から 10m 以内に、約 9 割が 40m 以内に散布されたという報告（中野・村井 1970）や、ウダイカンバでは母樹から 40m の地点での散布数が全散布数の 1 割程度であったという報告（樋口・肥後 1994）がある。ミズメの場合は母樹から 30m 以上離れた場所にはほとんど散布されなかったという報告（清野・河原 1989）がある。本調査ではカバノキ属の種子を種別に分別しなかったが、トラップ内に落下した可能性が高いカバノキ属の種子にミズメとシラカンバが挙げられる。自然林内の北側にはミズメが 2 本、自然林の縁から北西方向に約 30m 離れた場所にシラカンバが数本生育している（図 1）。シラカンバの種子はミズメに比べて軽く翼が大きいため落下速度が遅く（大住ら 1986）、ミズメの 2 倍程度の飛散距離があると推測されている（勝田ら 1998）。

しかし、本調査ではミズメの母樹近くのトラップ内にカバノキ属 spp. の種子が多く落下していた（データ未発表）ことから、回収されたカバノキ属 spp. の種子の多くはミズメであると思われる。

落下種子・落葉の 8 年間の動態

多くの樹木には、種子生産量が年によって大きく変動する豊凶現象（マスティング）が存在することが知られており（種生物学会 2006）、さまざまな樹種の種子の豊凶周期についての研究がなされている。本調査における主要な樹種について述べると、例えば佐々木（1986）は、シラカンバ、ウダイカンバ、ヤマグワ、ツリバナ、シナノキは 1 年おきに、ハルニレ、イタヤカエデ、オオモミジ、ハリギリは 3 年おきに、アサダは 6 年おきに並作以上の年が現れたことを報告している。水井（1993）は、シラカンバ、ハリギリ、オオツリバナ、シナノキは 1 年おきに、ウダイカンバは 2 年おきに並作以上に達したことを示している。本調査の結果も、カバノキ属 spp.、ハルニレ、シナノキは 1～2 年おきに、イタヤカエデ、オオモミジは 3 年おきに豊凶の年が出現しており、概ね従来の報告と同様の傾向を示していた（図 4）。したがって、豊凶現象に対する台風攪乱の影響は小さいとみられる。

種子の豊凶は同じ属だけでなく異なる科の間でも同調することが知られており（早柏 2005）、気象要因が影響しているとの指摘がある（Shibata et al. 2002）。本調査では、カバノキ属 spp. とハルニレ、ヤマグワとツリバナ、イタヤカエデとオオモミジの間に豊凶の同調が確認された（図 4）。先行研究では、ウダイカンバとアサダ、ケヤキの種子生産量は結実の前年 7 月の気温と相関関係があることが認められている（八坂ら 2000; 吉野 2003）。また、ウダイカンバとブナの豊凶パターンが同調したという報告もある（杉田ら 2013）。気象要因と種子の豊凶の関係を樹種ごとに検証した研究は多く、シラカンバは前年の 5～6 月の日照時間と月平均気温、ブナは前年 4～5 月の最低気温、アラカシは前年 7～8 月の降水量、コナラ・ナラガシワは前年 8～9 月の平均気温との関連性が報告されている（真坂 2007; 今 2009; 奥田・末広 2008）。多種間での種子豊凶の同調性および豊凶現象の原因を解明するためには、本調査の樹種についても気温、降水量、日照時

間などの気象条件との関連性を検討することが必要と思われる。

豊凶現象は、同じ林分内といった近い距離にある場所の間だけでなく（早柏 2005; 吉野 2003; 來住ら 2015）、遠く離れた地域の間でも同調することが確認されており、ミズナラでは 60 ～ 190km にわたって、ブナでは太平洋側、日本海側といった範囲で、クマシデ属では全国的に広い範囲で豊凶の同調が報告されている（正木・柴田 2005; 鈴木 1989; 環境省自然環境局生物多様性センター 2015b）。しかし、本調査の主要な樹種の落下種子数の変動を、同時期の他の地域の調査結果（環境省自然環境局生物多様性センター 2015b; 中村ら 2017）と比較したところ、その変動が一致するものは確認できなかった。狭い範囲でも豊凶の同調性にムラがみられることがあり（中村ら 2017; 鈴木 1989）、必ずしも常に広域で同調するわけではない（環境省自然環境局生物多様性センター 2015b）。樹種によって豊凶が同調する範囲に大きな違いがあることも予想される。10 年に満たない調査期間では豊凶特性を把握するのに不十分であるという指摘（正木・柴田 2005）もあることから、より長期のモニタリングが求められるであろう。

主要な樹木の種子 12 種の落下時期は樹種によって明瞭な差がみられた（図 5）。ハルニレは北海道内では 4 月下旬から 5 月上旬に開花し（北海道立林産試験場 1978）、成熟種子は 5 月から 8 月にわたって散布されるが、ほとんどの種子は 6 月上旬の短い期間に落下することが報告されている（清和 1992）。本調査の結果も同様であった。そのほか、北海道においてヤマグワは 7 月下旬から 8 月中旬に、エゾニワトコは 8 月上旬から中旬に、ツリバナは 9 月中旬から 10 月上旬に、ヤマブドウは 10 月上旬から中旬に、ハリギリは 9 月下旬から 10 月中旬に、シナノキは 9 月下旬から 10 月中旬に、イタヤカエデは 9 月中旬から 10 月中旬に、ユリノキは 9 月中旬から 10 月中旬に、アサダは 9 月中旬から 10 月上旬に、オオモミジは 9 月中旬から 10 月中旬に、シラカンバは 9 月中旬から 10 月上旬に、ミズメは徳島県では 9 月中旬から 10 月下旬に種子の成熟を迎えることが報告されている（北海道廳拓殖部 1917; 成田 1958; 佐々木 1985a; 佐々木 1985b; 横山・有井 1989）。本調査の結果と比較すると、種

子の成熟期と落下のピーク時期がほぼ一致するものが多かったが、イタヤカエデ、ユリノキ、アサダ、オオモミジ、カバノキ属 spp. は、落下ピーク時期が上記の成熟期より 1 ～ 2 か月程度遅くなっていた（図 5）。

種子の落下時期は、その年の豊凶の度合いによって大きく変動することが確認されており、豊作年および並作年の落下時期は、凶作年と比べて始まりが遅く、長期にわたる傾向がある（佐々木 1985b）。また、多くの樹木では開花が終わった後、種子（果実）は生長期、成熟期、乾燥期を経て散布が始まる（佐々木 1985a）が、何らかの理由でこの乾燥期の期間が長くなり種子の落下時期が遅くなった可能性もある。いずれにしてもはっきりとした原因は不明である。

落葉量が最も多くなる日の推定日と、落葉期の気温の指標として 9 月の平均気温の関係を調べたところ、9 月の平均気温が高いほど落葉ピーク時期が遅くなる傾向があった（図 7）。亜高山帯・亜寒帯針葉樹林、冷温帯落葉広葉樹林、中間温帯林では 9 月の平均気温が 1℃ 高くなると落葉ピーク日が約 4.3 日遅くなることが報告されている（環境省自然環境局生物多様性センター 2015b）。このように地球温暖化等に起因する気温の上昇によって、森林全体に広く影響が及ぶことが示唆されている。

おわりに

台風被害後 8 年間の落葉落枝・落下種子について調査を行った結果、それらの年変動や季節変動において明確な変動や傾向を示したものが確認された。本調査と同様にさまざまな種類の種子や落葉落枝の変動を長期にわたって観測している研究は存在するが、本園のように都市中心部にあり、周囲の森林から孤立した林の中での調査は少ない。また、攪乱の影響を検証するうえで、攪乱後だけでなく攪乱前の状態も重要になることから、本園での継続的な観測は必要であると思われる。さらに、森林更新のメカニズムを考察するときは、落下種子だけでなく埋土種子の存在や萌芽による更新なども考慮しなければならないであろう。落葉落枝・落下種子調査を実施するにあたっては、トラップの維持や落下物の回収、分別、計測等は非常に手間のかかる作業であり、効

率よく進めるために今後調査方法などの見直しが必要 継続してデータを蓄積することは、都市型の孤立林
要になるかもしれないが、このような調査を長期間 の動態を解明するための一端となりうるであろう。

引用文献

- 阿部 佑平・柴田 昌三・中西 麻美・大澤 直哉. 2005. ヒノキ林化した都市近郊二次林における木本種の埋土種子と散布種子. 日本緑化工学会誌, 31: 3-8.
- Greene, D. F., and Johnson, E. A. 1989. A model of wind dispersal of winged or plumed seeds. *Ecology*, 70: 339-347.
- 長谷川 幹夫・平 英彰. 2000. 多雪地帯のスギ造林地に侵入した広葉樹の種組成構造の特徴. 日本林学会誌, 82: 28-33.
- 橋詰 隼人. 1991. 鳥取大学蒜山演習林の落葉広葉樹林におけるリターフォールについて. 広葉樹研究, 6: 1-15.
- 早柏 慎太郎. 2005. 林内落下種子群集の変動パターンと長期モニタリング—雨龍研究林の 11 年間の観測結果から—, 北方森林保全技術, 23: 9-14.
- 樋口 高志・肥後 睦輝. 1994. 伐採跡地における落下種子の種組成. 岐阜大学農学部研究報告, 59: 1-10.
- 平田 令子・畑 邦彦・曾根 晃一. 2006. 果実食性鳥類による針葉樹人工林への種子散布. 日本森林学会誌, 88: 515-524.
- 北海道廳拓殖部. 1917. 樹木の発芽、開花、種実成熟、樹葉及び樹液の流動等の時期に関する調査. 林業試験報告, 7: 254-273.
- 北海道立林産試験場. 1978. 樹木の季節周期調査. 光珠内季報, 38: 16-37.
- 北海道立林業試験場. 2004. 2004 年台風 18 号被害に関する調査速報. 光珠内季報, 137: 1-12.
- 稲川 博紀. 2006. 平成 16 年台風 18 号被害への対応. 北大植物園技術報告・年次報告, 4: 18-23.
- 環境省自然環境局生物多様性センター. 2015a. 「モニタリングサイト 1000 森林・草原調査. 落葉落枝・落下種子調査マニュアル」 http://www.biodic.go.jp/moni1000/manual/litter_ver3.pdf, 2017 年 12 月 1 日確認
- 環境省自然環境局生物多様性センター. 2015b. 「森林・草原調査第 2 期とりまとめ解析報告書」 http://www.biodic.go.jp/moni1000/findings/reports/pdf/second_term_forests_and_grasslands.pdf, 2017 年 12 月 1 日確認
- 片桐 成夫・堤 利夫. 1973. 森林の物質循環と地位との関係について (I) Litter fall 量とその養分量. 日本林学会誌, 55: 83-90.
- 勝田 征・森 徳典・横山 敏孝. 1998. 日本の樹木種子 (広葉樹編). 林木育種協会, 東京.
- 河原 輝彦. 1971. Litter Fall による養分還元量について (II) 有機物量および養分還元量. 日本林学会誌, 53: 231-238.
- 來住 牧・宮 久史・吉田 俊也・植村 滋. 2015. ミズナラ堅果生産量の長期動態と豊凶仮説の検証. 低温科学, 73: 125-132.
- 気象庁. 2004. 「災害時自然現象報告書 2004 年第 3 号【災害時気象速報】平成 16 年台風第 18 号による 9 月 4 日から 8 日にかけての暴風と大雨」 <http://www.jma.go.jp/jma/kishou/books/saigaiji/2004ty18.pdf>, 2017 年 12 月 1 日確認
- 小林 正明. 2007. 花からたねへ—種子散布を科学する—. 全国農村教育協会, 東京.
- 今 博計. 2009. ブナにおけるマスティングの適応的意義とそのメカニズム. 北海道林業試験場研究報告, 46: 53-83.
- 今 博計・明石 信廣・南野 一博・倉本 恵生・飯田 滋生. 2013. 北海道中央部の広葉樹林に隣接するトドマツ人工林での種子散布. 日本生態学会誌, 63: 211-218.
- Lin, K., Hamburg, S. P., Wang, L., Duh, C., Huang, C., Chang, C., and Lin, T. 2017. Impacts of increasing typhoons on the structure and function of a subtropical forest: reflections of a changing climate. *Scientific Reports*, 7: 1-10.
- Liu, C., Westman, C.J., Berg, B., Kutsch, W., Wang, G.Z., Man, R., and Ilvesniemi, H. 2004. Variation in litterfall-climate relationships between coniferous and broadleaf forests in Eurasia. *Global Ecology and Biogeography*, 13: 105-114.
- 牧野 亜友美・森本 淳子・柴田 昌三・大澤 直哉・中西 麻美. 2002. 都市近郊二次林における小面積伐採直後の木本植物の多様性の変化. 日本緑化工学会誌, 28: 286-289.
- 真坂 一彦. 2007. 資源配分からみたシラカンバの開花戦略. 北海道林業試験場研究報告, 44: 45-96.
- 正木 隆・柴田 銃江. 2005. 森林の広域・長期的な試験地から得られる成果と生き残りのための条件. 日本生態学会誌, 55: 359-369.
- 水井 憲雄. 1993. 落葉広葉樹の種子繁殖に関する生態学的研究. 北海道林業試験場研究報告, 30: 1-67.
- 持田 大・大森 誠. 2008. 植物園自然林における長期モニタリングの取り組みについて. 北大植物園技術報告・年次報

- 告, 5: 2-5.
- 長尾 忠泰・原田 洋・目黒 伸一. 2003. 埋立地に造成された照葉樹環境保全林のリターフォール量の年変動と季節変化. 森林立地, 45: 7-12.
- 中村 琢磨・田代 直明・久保田 勝義・南木 大祐・村田 秀介・井上 幸子・緒方 健人・長慶一郎・山内 康平・馬淵 哲也・壁村 勇二・扇 大輔・大崎 繁・菱 拓雄・古賀 信也・内海 泰弘. 2017. 北海道東部の落葉広葉樹林における 11 年間の森林動態. 九州大学農学部演習林報告, 98: 1-12.
- 中野 実・村井 英夫. 1970. 北方林業叢書 46 造林樹種の特性 前編 カンパ類の更新. 北方林業会, 札幌.
- 成田 留五郎. 1958. 樹木の開花期、剥皮可能期間、種子採取期. 北海道の林木育種, 1: 4-7.
- 西村 尚之・山本 進一・千葉 喬三. 1992. 都市近郊コナラ林の構造と動態 (III) リターフォール量の年変動と季節変化. 日本緑化工学会誌, 18: 95-103.
- 小川 滋之・沖津 進. 2010. 外秩父山地におけるカバノキ林の立地環境と維持機構. 植生学会誌, 27: 73-81.
- 奥田 真弓・末広 喜代一. 2008. アラカシ林における落下種子数の年変動. 香川生物, 35: 45-56.
- 大野 祥子. 2006. 平成 16 年台風 18 号被害調査報告. 北大植物園技術報告・年次報告, 4: 2-17.
- 大住 克博・桜井 尚武・森 麻須夫. 1986. 北上山地産カンパ類の種子について. 日本林学会東北支部会誌, 38: 139-141.
- 酒井 正治・堤 利夫. 1986. 温帯落葉広葉樹林内の 2 タイプの土壌における炭素収支 (I) 落葉落枝量. 日本林学会誌, 68: 1-9.
- 佐々木 忠兵衛. 1985a. 道央自生樹種の果実および種子の植物季節学的調査. 日本林学会北海道支部講演集, 33: 111-115.
- 佐々木 忠兵衛. 1985b. 道央における広葉樹の結実豊凶の周期. 北海道の林木育種, 28: 20-25.
- 佐々木 忠兵衛. 1986. 道央自生広葉樹の着果の周期性. 日本林学会北海道支部論文集, 34: 130-132.
- Sato, T., Kominami, Y., Saito, S., Niiyama, K., Tanouchi, H., Nagamatsu, D., and Nomiya, H. 2010. Temporal dynamics and resilience of fine litterfall in relation to typhoon disturbances over 14 years in an old-growth lucidophyllous forest in southwestern Japan. *Plant Ecology*, 208: 187-198.
- 清野 嘉之・河原 輝彦. 1989. ミズメ埋土種子の母樹周囲における分布. 日本林学会大会発表論文集, 100: 327-328.
- 清和 研二. 1988. 広葉樹果実における資源配分と散布・定着との関係. 日本林学会北海道支部論文集, 36: 75-77.
- 清和 研二. 1992. ハルニレの種子散布と稚苗の出現. 日本林学会北海道支部論文集, 40: 77-79.
- Shibata, M., Tanaka, H., Iida, S., Abe, S., Masaki, T., Niiyama, K. and Nakashizuka, T. 2002. Synchronized annual seed production by 16 principal tree species in a temperate deciduous forest, Japan. *Ecology*, 83: 1727-1742.
- 志津 庸子・曾出 信宏・八代 裕一郎・小泉 博・大塚 俊之. 2012. 落葉広葉樹林皆伐後の初期遷移における林分構造の変化. 植生学会誌, 29: 15-26.
- 種生物学会 (編). 2006. 森林の生態学: 長期大規模研究からみえるもの. 文一総合出版, 東京.
- 杉田 久志・猪内 次郎・昆 健児・岩根 好伸・田口 春孝・大石 康彦. 2008. 強度間伐および重機による地表攪乱を行ったカラマツ人工林におけるウダイカンパの更新と成長. 東北森林科学会誌, 13: 8-15.
- 杉田 久志・高橋 利彦・成松 眞樹. 2013. ウダイカンパの種子落下および実生発生・生残の 15 年間の年変動. 東北森林科学会誌, 18: 29-36.
- 鈴木 和次郎. 1989. プナの実結実周期と種子生産の地域変異 (予報). 森林立地, 31: 7-13.
- 只木 良也・香川 照雄. 1968. 森林の生産構造に関する研究 (XIII) コジイほか 2, 3 の常緑樹林における落葉枝量の季節変化. 日本林学会誌, 50: 7-13.
- 高橋 康夫・柴田 前・佐藤 昭一・畑野 健一. 1985. エゾマツ・トドマツの天然更新に関する研究—林相のちがいによる地はぎ 5 年後の更新状況—. 日本林学会北海道支部講演集, 33: 68-70.
- 津田 智・後藤 晋・高橋 康夫・笠原 久臣・澤田 佳宏・安島 美穂. 2002. 北海道中央部の針広混交林における山火事から 87 年が経過した森林群落の植生. 植生学会誌, 19: 125-130.
- 山川 博美・伊藤 哲・中尾 登志雄. 2013. 照葉樹二次林に隣接する伐採地における 6 年間の種子散布. 日本生態学会誌, 63: 219-228.
- 八坂 通泰・寺沢 和彦・梅木 清・渡辺 一郎・水井 憲雄. 2000. 広葉樹 20 種の豊凶特性. 日本林学会大会学術講演集, 110: 191.
- 横山 利治・有井 俊夫. 1989. 落葉広葉樹林帯における有用広葉樹の開花結実に関する調査. 徳島県林業総合技術セン

ター研究報告, 27: 49-52.

吉野 豊. 2003. 15 年間のケヤキ種子生産量の変動と豊凶に関与する要因. 日本林学会誌, 85: 199-204.

付表 1. 2005 年に落下した樹木種子の種組成と落下種子数および散布形態.

	4 月	5 月	6 月	7 月	8 月	9 月	10 月	11 月	12 月	冬期	合計	散布形態
カバノキ属 spp.		3		6	603	336	701	608	152	2803	5212	風
イタヤカエデ		1	1		10	28	355	469	49	62	975	風
アサダ						2	79	304	32	102	519	風
ヤマグワ				129	51	8					188	動物
ハリギリ					2	162	10	4		1	179	動物
オオモミジ						3	10	88	17	20	138	風
ハルニレ			104	2	1						107	風
クロビイタヤ				6	2	2	12	19	4	2	47	風
ツリバナ						2	31	3			36	動物
エゾニワトコ					30						30	動物
ミズキ				2	17	8					27	動物
サワシバ						1		9	3		13	風・動物
ヤマブドウ						3	2			5	10	動物
カラマツ属 spp.		1					1	3	5		10	風
ナツツバキ								5	2	2	9	風
ドイツトウヒ										7	7	風
アズキナシ								1	1	4	6	動物
カジカエデ							4	1			5	風
ニワウルシ										4	4	風
エゾヤマザクラ				3	1						4	動物
スズカケノキ属 spp.		3								1	4	風
アカシデ									3		3	風・動物
シナノキ										2	2	風・動物
ハンノキ										2	2	風
カツラ										2	2	風
サンザシ属 spp.						2					2	動物
イチイ							1				1	動物
ヨーロッパクロマツ			1								1	風
合計	0	8	106	148	717	557	1206	1514	268	3019	7543	

付表 2. 2006 年に落下した樹木種子の種組成と落下種子数および散布形態.

	4 月	5 月	6 月	7 月	8 月	9 月	10 月	11 月	12 月	冬期	合計	散布形態
カバノキ属 spp.		282	16	160	598	1271	2875	5048	960	4094	15304	風
ハルニレ		270	4676	422	28	28	3	2			5429	風
シナノキ					2	251	600	135		14	1002	風・動物
イタヤカエデ					1	33	143	342	4	98	621	風
ヤマグワ		1	10	81	22	3	5	2		2	126	動物
オオモミジ				5		10	14	47		29	105	風
ハリギリ		1				46	21	2		11	81	動物
ユリノキ								29	1	5	35	風
ミズキ					16	13					29	動物
クロビイタヤ						9	4	4		7	24	風
ヤマブドウ					7		10	1		4	22	動物
トネリコバノカエデ							1	12		9	22	風
エゾヤマザクラ			3	9	2		2				16	動物
アズキナシ								3		11	14	動物
カジカエデ							1	2		11	14	風
ツリバナ						3	2				5	動物
カラマツ属 spp.		1				1	1	1		1	5	風
ニワウルシ		1						1		3	5	風
スズカケノキ属 spp.		3								2	5	風
ハンノキ		2									2	風
ドイトウヒ		1								1	2	風
ミズナラ						2					2	重力・動物
オオバボダイジュ						2					2	風・動物
エゾニワトコ				1							1	動物
サワシバ								1			1	風・動物
イチイ								1			1	動物
カツラ								1			1	風
ナツツバキ								1			1	風
ヤチダモ						1					1	風
ハクウンボク		1									1	動物
メグスリノキ							1				1	風
エゴノキ								1			1	動物
ブナ								1			1	重力・動物
合計	0	563	4705	678	676	1673	3683	5637	965	4302	22882	

付表 3. 2007 年に落下した樹木種子の種組成と落下種子数および散布形態.

	4 月	5 月	6 月	7 月	8 月	9 月	10 月	11 月	12 月	冬期	合計	散布形態
カバノキ属 spp.	15	20		4	27	182	928	1859	842	1826	5703	風
イタヤカエデ	1	10			15	40	693	1339	318	143	2559	風
ヤマブドウ	1	1			18	208	295	63	30	11	627	動物
オオモミジ	1	21		32	6	26	146	182	88	79	581	風
ヤマグワ			1	159	120	8	4	32			324	動物
ツリバナ						104	145	29	1		279	動物
ヤマナラシ属 spp.			163	1							164	風
エゾニワトコ				30	50	63	4				147	動物
シナノキ		1			4	8	92	24	7		136	風・動物
ハリギリ	1				4	39	16	4	1		65	動物
クロビイタヤ						5	34	19	3	2	63	風
ハルニレ		3	51	1	3						58	風
ハンノキ								2	1	29	32	風
ユリノキ	1							23	1	3	28	風
トネリコバノカエデ		6			1		5	6	3	6	27	風
スズカケノキ属 spp.		14	4							1	19	風
ウリカエデ								12	1	5	18	風
ミズキ					6	5					11	動物
アズキナシ								2		8	10	動物
イチイ	1					1	5	2		1	10	動物
サワシバ								9			9	風・動物
ニワウルシ								4	1	3	8	風
ドイトウヒ	4	2									6	風
エゾヤマザクラ			2	2							4	動物
カジカエデ									3	1	4	風
ミズナラ					3						3	重力・動物
ナツツバキ								1		1	2	風
カラマツ属 spp.							1				1	風
ハリエンジュ										1	1	風
ヤチダモ										1	1	風
アカシデ									1		1	風・動物
ヨーロッパクロマツ										1	1	風
シウリザクラ					1						1	動物
エゾノウワミズザクラ							1				1	動物
オニグルミ		1									1	重力・動物
アカナラ								1			1	重力・動物
合計	25	79	221	229	258	689	2369	3613	1301	2122	10906	

付表 4. 2008 年に落下した樹木種子の種組成と落下種子数および散布形態.

	4 月	5 月	6 月	7 月	8 月	9 月	10 月	11 月	12 月	冬期	合計	散布形態
カバノキ属 spp.	62	16	13	29	128	618	3467	5575	5923	20032	35863	風
ハルニレ		1747	638	32	18	12	23	1			2471	風
エゾニワトコ			84	215	1368	251					1918	動物
イタヤカエデ	8		1	1	1	8	497	438	14	62	1030	風
ヤマブドウ	1		1	4	5	125	753	47	2	29	967	動物
シナノキ		1			16	146	487	11			661	風・動物
ハリギリ					136	129	7	2		3	277	動物
ユリノキ	4	2	1				8	118	7	12	152	風
ミズキ				7	73	36	3				119	動物
ハンノキ	1	2						1		107	111	風
クロビイタヤ				4			62	9	4	3	82	風
ヤマグワ				29	18	5	2			27	81	動物
オオモミジ	5			2	2	2	37	13	3	6	70	風
ツリバナ					1	35	10				46	動物
トネリコバノカエデ	4	1					10	7	5	8	35	風
カラマツ属 spp.						4	1	3		5	13	風
ウリカエデ							2	11			13	風
アズキナシ	1									10	11	動物
イチイ							3	2			5	動物
カジカエデ								3			4	風
ハリエンジュ										3	3	風
ニワウルシ							1			1	2	風
カツラ									2		2	風
エゾヤマザクラ			1								1	動物
ハクウンボク										1	1	動物
エゾノウワミズザクラ								1			1	動物
合計	86	1769	739	323	1766	1371	5373	6242	5960	20310	43939	

付表 5. 2009 年に落下した樹木種子の種組成と落下種子数および散布形態.

	4 月	5 月	6 月	7 月	8 月	9 月	10 月	11 月	12 月	冬期	合計	散布形態
カバノキ属 spp.	29	49	2	9	50	324	207	363	709	3565	5307	風
イタヤカエデ		4	8	1	1	8	429	756	98	189	1494	風
エゾニワトコ			9	445	485	27		1			967	動物
ヤマブドウ	1			7	18	207	391	35	10	91	760	動物
ヤマグワ				245	55	8					308	動物
オオモミジ				5	1	6	30	73	27	66	208	風
ツリバナ						119	57	2		1	179	動物
ユリノキ		1						82	8	7	98	風
シナノキ					2	7	23	6			38	風・動物
クロビイタヤ				2			12	7		15	36	風
トネリコバノカエデ							3			30	33	風
ハリギリ						3	16	1			20	動物
ミズキ				1	16	1	1				19	動物
エゾヤマザクラ			1	5				1			7	動物
ヤチダモ										7	7	風
アオダモ										6	6	風
ハンノキ	2	2								1	5	風
スズカケノキ属 spp.		2									3	風
ハリエンジュ				1					1	3	5	風
ニワウルシ							1		1	2	4	風
イチイ				1	1		2				4	動物
ドイツトウヒ										4	4	風
ナツツバキ				1					3		4	風
アズキナシ	3										3	動物
サワシバ							1		1	1	3	風・動物
カラマツ属 spp.	1									1	2	風
ウリカエデ										2	2	風
アカシデ										2	2	風・動物
シウリザクラ							2				2	動物
アサダ								1			1	風
カツラ										1	1	風
ユクノキ										1	1	風
合計	36	58	20	723	629	710	1175	1328	858	3998	9535	

付表 6. 2010 年に落下した樹木種子の種組成と落下種子数および散布形態.

	4 月	5 月	6 月	7 月	8 月	9 月	10 月	11 月	12 月	冬期	合計	散布形態
カバノキ属 spp.	2	3	2	19	229	365	1289	1506	4819	6807	15041	風
ハルニレ			6110	238	36	9	11				6404	風
ヤマブドウ				21	109	1140	707	243	22	7	2249	動物
エゾニワトコ			3	239	1301	43	21	8	6	1	1622	動物
イタヤカエデ	3			6		49	103	944	270	84	1459	風
ハリギリ						742	543	30	1	4	1320	動物
シナノキ					17	61	811	268	4		1161	風・動物
オオモミジ		5		6	9	6	12	98	44	25	205	風
ヤマグワ				58	18		2		4	4	86	動物
クロビイタヤ							9	28	34	3	74	風
ユリノキ								45	15	3	63	風
ミズキ					14	14	1	2			31	動物
トネリコバノカエデ	3	2							7	10	22	風
カツラ									4	16	20	風
カラマツ属 spp.							2		7	5	14	風
イチイ				1	1	1	2	4	1	3	13	動物
ハンノキ									5	4	9	風
ニワウルシ							1		3	2	6	風
スズカケノキ属 spp.	5	1									6	風
アオダモ	5	1									6	風
ミズナラ						5					5	重力・動物
ツリバナ							2				2	動物
アズキナシ							1	1			2	動物
ハリエンジュ										2	2	風
ヤチダモ	1									1	2	風
ウリカエデ									1		1	風
エゾヤマザクラ					1						1	動物
ハクウンボク									1		1	動物
ヨーロッパクロマツ		1									1	風
キササゲ										1	1	風
ハシバミ属 spp.										1	1	重力・動物
合計	19	13	6115	588	1735	2435	3517	3177	5248	6983	29830	

付表 7. 2011 年に落下した樹木種子の種組成と落下種子数および散布形態.

	4 月	5 月	6 月	7 月	8 月	9 月	10 月	11 月	12 月	冬期	合計	散布形態
カバノキ属 spp.	95	51			58	137	866	1849	4246	15529	22831	風
ハルニレ		1	7314	1877	90	28	15	1		3	9329	風
ハリギリ	6	14				372	2163	423	22	111	3111	動物
エゾニワトコ	9	10		277	2009	87	8	31	9	23	2463	動物
イタヤカエデ	4	1				56	688	861	332	370	2312	風
オオモミジ						15	100	95	131	148	489	風
ユリノキ	1			1			2	90	1	3	98	風
ミズキ					70	16	2				88	動物
クロビイタヤ							51	17	7	3	78	風
ヤマブドウ	4	4			1	15	19	22	1	1	67	動物
サワシバ							33				33	風・動物
アズキナシ							1	2	15	13	31	動物
ツリバナ						2	22	2	1		27	動物
トネリコバノカエデ	1	3					3	1	6	7	21	風
カラマツ属 spp.		1				1		1	1	15	19	風
カツラ									1	17	18	風
ドイツトウヒ	1							1		9	11	風
ニワウルシ	1	1						1		7	10	風
シナノキ						5	2		2		9	風・動物
ヤマグワ				1	7						8	動物
イチイ						2	1	2	3		8	動物
エゾヤマザクラ			3	3	1						7	動物
ヌルデ										7	7	動物
ハンノキ	1	1									2	風
スズカケノキ属 spp.		2									2	風
アカシデ								1	1		2	風・動物
ウリハダカエデ										2	2	風
ミズナラ						1					1	重力・動物
カジカエデ										1	1	風
ハリエンジュ										1	1	風
ハクウンボク										1	1	動物
ヨーロッパクロマツ										1	1	風
エゾノウワミズザクラ									1		1	動物
キササゲ										1	1	風
合計	123	89	7317	2159	2236	737	3976	3400	4780	16273	41090	

付表 8. 2012 年に落下した樹木種子の種組成と落下種子数および散布形態.

	4 月	5 月	6 月	7 月	8 月	9 月	10 月	11 月	12 月	冬期	合計	散布形態
カバノキ属 spp.		793	53	47	51	239	698	822	806	570	4079	風
エゾニワトコ		3		601	2919	357	111	26	10	4	4031	動物
イタヤカエデ		20		2		4	1021	482	62	203	1794	風
シナノキ			1			33	802	244	11		1091	風・動物
ヤマブドウ		4	1			83	597	65	26	16	792	動物
ハルニレ		124	79	28	1		1				233	風
ユリノキ		4	4				1	17	41	16	83	風
クロビイタヤ							26	25	4	21	76	風
ミズキ					30	27	10			1	68	動物
オオモミジ		25				1	12	3	3	4	48	風
トネリコバノカエデ		2				3	15	5	4	19	48	風
ハリギリ		23	2			2					27	動物
ミズナラ						18	1				19	重力・動物
ヤマグワ				13	2	2					17	動物
ウリカエデ								14	2		16	風
コクワ										16	16	動物
ニワウルシ								3		11	14	風
ドイツトウヒ		12									12	風
イチイ			1			3	1			1	6	動物
アズキナシ							1	4			5	動物
カラマツ属 spp.		5									5	風
ツリバナ							3	1			4	動物
ハンノキ		2						1		1	4	風
エゾヤマザクラ				1	1						2	動物
ハクウンボク							2				2	動物
ヨーロッパクロマツ		2									2	風
サワシバ							1				1	風・動物
カツラ										1	1	風
スズカケノキ属 spp.							1				1	風
アオダモ									1		1	風
合計	0	1019	141	692	3004	772	3304	1712	970	884	12498	

