

論文 (Original article)

平坦な河畔林における2次元の落葉散布シミュレーション

阿部 俊夫^{1)*}、山野井 克己²⁾、倉本 恵生³⁾

要旨

河川への落葉供給源の範囲を明らかにするという観点から、2次元で面的に落葉散布を推定できる新たなモデルを開発した。このモデルは河畔林の風向・風速や葉の落下速度、樹冠中央部の高さなど物理的パラメータに基づいて落葉散布をシミュレートするものである。2箇所の平坦な河畔林で調査したヤナギ落葉散布データを利用してモデルの検証をおこなったところ、樹冠近傍を除いて、新モデルは観測された落葉散布を比較的良好に再現することができ、既存の1次元モデルよりも有効な評価ツールと考えられた。次に、単純な構造の河畔林を想定し、本モデルを用いて河畔林帯の落葉散布を試算したところ、林帯幅が広がっても河道への落葉供給はあまり増加しないことが明らかとなった。これは、河岸に近い樹木ほど河道への落葉供給に大きく寄与するためであった。ただし、河畔林が河道の風上側にある場合は、風下側にある場合よりも落葉供給は増加すると評価され、風上側の河畔林が落葉供給源としてより重要であることが明らかとなった。また、河道形状によっても河道への落葉供給は変わると考えられ、河道が大きく蛇行している場合には谷長あたりの落葉供給は直線河道よりも増加すると評価されたが、河畔林の立木密度が低いとかえって落葉供給が減る場合もあると考えられた。

キーワード：落葉散布、モデルシミュレーション、風速、河畔林、蛇行

1. はじめに

森林から供給される落葉などのリターは、河川の水生動物にとって重要なエサ資源の一つと考えられている (Cummins et al. 1973, Fisher and Likens 1973, Hicks 1997, Wallace et al. 1999, 阿部・布川 2005, 阿部ら 2006a)。特に、川幅の狭い上流部では河川内での付着藻類による1次生産が少なく、森林からの有機物供給が一層重要となっている (Kochi et al. 2004, 阿部ら 2006a)。また、河川内の落葉・落枝は水生昆虫のような底生動物の微生物息場所としても機能することが知られている (加賀谷 1990, Kobayashi and Kagaya 2004)。河畔林のような河川周辺の森林は、ほかにも多くの生態学的機能を有しているが (中村 1995)、落葉などの有機物供給源という観点からも重要な存在であり、保全が求められる。

落葉供給源として保全すべき林帯幅を考える場合、河畔林の樹木からどれほどの範囲に落葉が散布されるのか、すなわち落葉の移動距離に関する知見が必要である。落葉移動は樹冠から落下する際の移動 (Ferrari and Sugita 1996, Staelens et al. 2003, 阿部ら 2014a)、落下後の林床での再移動 (Orndorff and

Lang 1981, France 1995, 阿部ら 2009) の2プロセスに分かれており、急斜面では後者も活発であるが、緩斜面や平坦地では前者の移動がより重要である (Kochi et al. 2004, 阿部ら 2014a, 2014b)。しかし、多くの研究事例はケーススタディに止まっており、様々な河畔林に適用可能な物理モデルにより河畔林全体の落葉散布を明らかにしようとした研究は少ない。阿部ら (2006b) は樹冠から落下する葉の散布距離を風速変動により推定する1次元モデルを提案し、観測された森林内の落葉散布データで一定の有効性も確認した。ただし、このモデルでは一度に1方向の落葉散布しか計算できず、無風時の落葉発生を評価できない欠点もあるため、面的予測の可能な2次元モデルの開発が求められていた (阿部ら 2014b)。

そこで本研究では、現地の風速データから面的な落葉散布を計算できるシミュレーションモデルを新たに開発し、阿部ら (2014a) が調査した2箇所の平坦な河畔林のヤナギ落葉散布データを用いてモデルの検証をおこなった。さらに、このモデルを用いて、河畔林帯全体での落葉散布についても試算をおこない、林帯幅や

原稿受付：令和2年7月1日 原稿受理：令和3年5月7日

1) 森林総合研究所 東北支所

2) 森林総合研究所 北海道支所

3) 森林総合研究所 森林植生研究領域

* 森林総合研究所 東北支所 〒020-0123 岩手県盛岡市下厨川字鍋屋敷 92-25

河道形状によって河道への落葉供給がどう変化するかを検討した。

2. 研究方法

2.1 調査地の概要

調査は北海道にある赤川河畔林（北海道樺戸郡月形町）、勇払川河畔林（北海道苫小牧市）の2箇所でおこなった。両者とも地形は平坦で河川とほぼ平行に林道が通っている。赤川は水面幅3 m前後で、幅120 mの谷底面に樹高12～16 mのヤナギ類やケヤマハンノキ（*Alnus hirsuta*）、ハルニレ（*Ulmus davidiana* var. *japonica*）などが生育していた。勇払川は水面幅4～5 mで、幅480 mの広い平坦地に樹高10～15 mのヤナギ類やケヤマハンノキ、カエデ類（*Acer* spp.）、シラカンバ（*Betula platyphylla* var. *japonica*）などがまばらに生育していた。調査個体は、赤川では樹高14.5 mのエゾノキヌヤナギ（*Salix pet-susu*）、勇払川では樹高12.3 mのオノエヤナギ（*Salix sachalinensis*）であり、いずれも林道脇に位置していた。これは、落葉散布を追跡できるよう、林道から高所作業車を利用して落葉直前の葉に着色をおこなったためである（阿部ら 2014a）。

風向・風速および降雨量の観測は、調査個体から約20 m離れた林内のギャップでおこなった。風向・風速は樹冠層から林床付近まで4高度（11.0 m、7.7 m、4.3 m、1.0 m）で5秒おきに瞬時値を測定した。使用した観測システムは阿部ら（2008）とほぼ同様で、風向を4高度すべてで計測した点のみ異なる。雨量の観測には、Onset社の転倒マス雨量計RG3-Mを用いた。なお、調査期間は阿部ら（2014a）と同一で、赤川河畔林では2010年10月14日～11月18日、勇払川河畔林では2011年10月7日～11月7日である。

2.2 既存の落葉散布モデルの概要と問題点

阿部ら（2006b）の1次元モデルは、風散布種子の散布モデル（Greene and Johnson 1989）を改良したものである。これらのモデルでは葉や種子の移動距離 x (m) は次のような簡単な弾道学の公式で表現できるとしている。

$$x = Hw / F \quad \dots \dots (1)$$

ここで、 H は地表までの落下高 (m)、 w は風速 (m/s)、 F は物体の落下速度 (m/s) である。式 (1) は落下中の物体が風速と同じ速度で移動すると仮定しており、広葉樹の落葉や風散布種子ではおおそ成立すると考えられる。落下高 H と落下速度 F を一定値と考えれば、移動距離 x は基本的に風速 w に依存する。風速 w は、頻度分布が対数正規分布に従うことから、観測した風速データから対数正規分布のパラメータを求めれば、移動距離 x の頻度分布を計算することが可能である。この際、阿部ら（2006b）では風向を16方位に分けて風速分布を求めることで、特定方向への落葉散布を推定した。

しかし、どの方位へ何枚の落葉が散布されるかまでは分からないため、このモデルを用いて面的散布を予測することは難しい。さらに、予測される移動距離 x は基本的に対数正規分布となるが、樹冠近傍では実際の落葉分布と大きく異なっている。これは無風時に発生する落葉を評価できないためである。

また、このモデルでは、予測したい方位の風速データのみを抽出して計算するが、実際の落葉移動は落下中に刻々と変化する風の合力によって決まるため、1方位の風速分布だけで説明できるとは限らない（阿部ら 2014b）。葉の落下速度 F についても、個々の葉によって相当バラつきがあるが（阿部ら 2006b）、平均値で代表させているため、落葉の散布距離 x の変動が過小に推定されている可能性もある。

2.3 新たな落葉散布モデルの開発

そこで本研究では、風速の頻度分布を前提とせず、観測された風向・風速の時系列データを直接利用して、樹冠から落下する葉の移動をシミュレートする方法を考案した。すべての落葉が樹冠中央部から発生すると仮定し（ポイントソースモデル）、樹冠中央の座標を $(0, 0, H)$ とすると、式 (1) より落下中の葉の座標 (x, y, z) は以下のように表される。なお、 x 軸は東西方向（東側が正）、 y 軸は南北方向（北側が正）とする。

$$x = \sum W_x \quad \dots \dots (2)$$

$$y = \sum W_y \quad \dots \dots (3)$$

$$z = H - \sum F \quad \dots \dots (4)$$

ここで W_x 、 W_y はそれぞれ x 軸方向と y 軸方向の風速成分である。風向・風速の詳細な時系列データが得られていれば、葉の座標 (x, y, z) を例えば5秒おきに逐次計算することが可能であり、 $z = 0$ となった時の x 、 y が葉の落下地点の座標となる（Fig. 1）。

ただし、風速は高度によって異なるため（阿部ら 2008）、葉の落下にともない計算に用いる風速データの高度も下げていく必要がある。阿部ら（2014a）の調

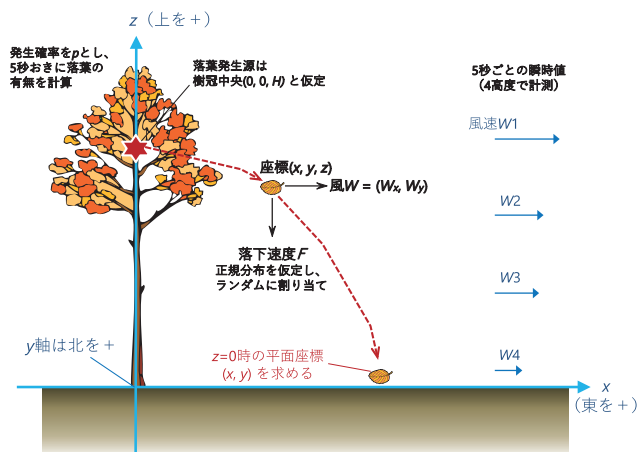


Fig. 1. 風速の時系列データを用いた落葉散布モデルの概略

査では、河畔林内の風向・風速は樹冠層から林床付近まで4高度(11.0 m、7.7 m、4.3 m、1.0 m)で5秒おきに瞬時値を測定しており、これらから4高度の風速ベクトル(W_x 、 W_y)の時系列データを得ることができる。そこで、式(2)、(3)の計算では、 z の値に応じて4高度の風速ベクトルを順次切り替えて計算をおこなった。すなわち、 $z \geq 9.35$ の範囲では高度11.0 mの風速、 $9.35 > z \geq 6.0$ では高度7.7 mの風速、 $6.0 > z \geq 2.0$ では高度4.3 mの風速、 $2.0 > z$ では高度1 mの風速を用いた。

落葉発生(樹冠からの落下開始)については、確率 p でランダムに生起すると仮定し、風速の測定間隔と同じ5秒ごとに落葉の有無をシミュレートした。ただし、落葉数は落葉期中でも時期によって大きく変化するため、約1週間おきにリタートラップで調べた落葉数を調査期間の長さ(5秒を1単位とする)で除して、それぞれの調査期間内の相対的な発生確率 p を求めた。なお、落葉が発生した場合、その葉の落下速度 F を決定する手順については次節で説明する。

2.4 落葉の落下速度 F の決定

落下速度 F は個々の葉によって異なり、風速と並んで、落葉散布距離の変動を大きくする要因になっていると考えられる。落下速度 F の頻度分布は正規分布に近い形を示す(阿部ら 2006b)ことから、本研究では落下速度 F を正規分布で近似し、発生した落葉に対して正規乱数を用いてランダムに F 値を割り当てた。このとき、分布形を決める平均値、標準偏差の2パラメータは、次のようにして落下速度の実測データから求めた。

落下速度の測定方法は、阿部ら(2006b)と同様である。すなわち、屋内の高さ7 mから葉を落下させ、高さ4 mから床に到達するまでの時間から落下速度を算出した。ただし、葉が雨で濡れると乾燥時よりも落下は速くなるため、調査地の雨量データに基づいて降雨中は“湿潤状態”、降雨終了から7時間は“半湿潤状態”(夜の降雨では7時間以上経過しても夜明けまで半湿潤状態)、それ以外は“乾燥状態”にあると便宜的に区分

し、計算に用いる落下速度 F を変えた。まず風乾した落葉サンプルについて測定をおこなった後、同じサンプルを5分間水に漬け、ザルで水を切ってから再度測定することで、Fig. 2のように乾燥状態と湿潤状態における落下速度 F の頻度分布が得られた。使用した落葉はリタートラップから無作為に抽出したもので、各個体とも着色ありの葉が100枚、着色なしの葉が60枚である。半湿潤状態のパラメータについては、平均値、標準偏差ともに乾燥状態と湿潤状態の中間(平均)とした。なお、頻度分布の正規性について検定をおこなったところ、乾燥状態のエゾノキヌヤナギ着色葉を除いて、正規分布から外れるものはなかった(Kolmogorov-Smirnov検定、乾燥状態のエゾノキヌヤナギ着色葉： $P=0.002$ 、それ以外： $P>0.05$)。エゾノキヌヤナギに関しても、湿潤状態の葉や無着色の葉ではおおそ正規分布に従うことから、基本的に落葉の落下速度 F は正規分布とみなせると考えられた。

2.5 計算に用いたパラメータと落葉数の補正

以上の手順により、モデル計算に必要なパラメータを求めるとTable 1のようになった。樹冠中央部の高さ H は、落葉直前に根元から30 m離れた位置から見て、樹冠を平面に投影した際、重心に相当する箇所の高さを計測した値である。重心位置の判断は、現地で見目にておこなった。樹冠内の葉は、2個体とも下部より上部に多く分布していたため、樹冠上端・下端の中間点(エゾノキヌヤナギ10.25 m、オノエヤナギ7.65 m)よりも H の方が高くなっている。葉の落下速度 F については、塗料による着色は葉の重量を微増させるため落下速度が増す可能性もあるが、勇弘川河畔林のオノエヤナギでは、予想通り着色した葉の方が F は大きかった。一方、赤川河畔林のエゾノキヌヤナギでは着色のない葉の方がわずかに値は大きかったが、この差は統計的に有意といえるほどではなかった(等分散を仮定した t 検定、乾燥状態の葉： $P=0.10$ 、湿潤状態の葉： $P=0.64$)。また、樹木は葉を落とす前に葉中の物質を樹体へ引き戻すが(Nordell and Karlsson 1995)、樹種や個体によって引き戻し率は異なることが知られている(Niinements and Tamm 2005)。着色なしの葉で比較すると、落下速度 F はオノエヤナギよりもエゾノキヌヤナギの方が大きく(等分散を仮定した t 検定、乾燥状態の葉： $P=0.02$ 、湿潤状態の葉： $P=0.02$)、赤川河畔林のエゾノキヌヤナギよりも勇弘川河畔林のオノエヤナギの方が物質の引き戻し率が高かった可能性も考えられる。落葉の発生確率 p は時期によって大きく異なり、赤川河畔林では11月5日から12日が落葉最盛期であったが、勇弘川河畔林では10月12日から31日まで比較的長い期間で落葉が活発であった。赤川河畔林の調査は11月18日まで実施しているが(阿部ら 2014a)、最後の調査期間については、降雪があったため計算から除外した。

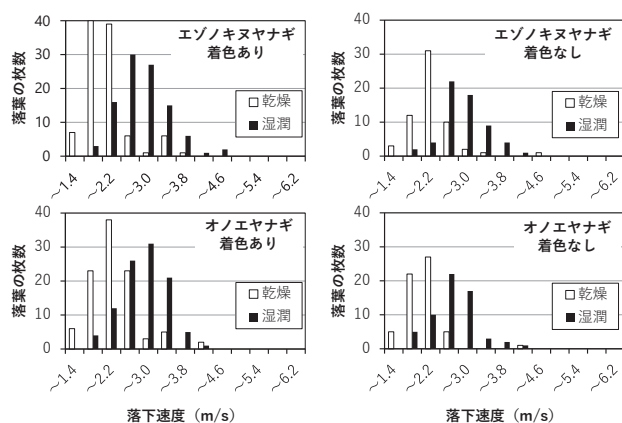


Fig. 2. エゾノキヌヤナギ(赤川)とオノエヤナギ(勇弘川)の落葉落下速度

Table 1. 落葉散布モデルの計算に用いたパラメータ

調査地	赤川河畔林		勇払川河畔林	
調査個体の樹種	エゾノキヌヤナギ		オノエヤナギ	
樹高 (m)	14.5		12.3	
樹冠中央部の高さ H (m)	10.6		9.2	
落下速度 F (m/s)	着色あり	着色なし	着色あり	着色なし
＜乾燥状態＞				
平均値	1.92	2.04	2.06	1.85
標準偏差	0.48	0.48	0.50	0.40
＜湿潤状態＞				
平均値	2.65	2.69	2.71	2.48
標準偏差	0.53	0.49	0.48	0.50
落葉の発生確率 p (%) *				
＜赤川＞				
2010 年				
10 月 14 日～19 日	6.1	同左		
10 月 19 日～24 日	3.2	同左		
10 月 24 日～29 日	8.2	同左		
10 月 29 日～11 月 5 日	9.5	同左		
11 月 5 日～12 日	29.4	同左		
＜勇払川＞				
2011 年				
10 月 7 日～12 日			9.8	同左
10 月 12 日～18 日			38.4	同左
10 月 18 日～24 日			31.3	同左
10 月 24 日～31 日			20.0	同左
10 月 31 日～11 月 7 日			5.8	同左
落葉数の補正係数 c (SD)	3.96 (0.30)	同左	5.26 (0.28)	同左

* 観測された落葉数を、観測期間の長さ (5 秒単位) で除した値。

なお、Table 1 の一番下に記した落葉数の補正係数 c とは、モデルで計算される落葉数をリタートラップの実測値と合致するよう補正するパラメータである。落葉の発生確率 p はどの期間に落葉が多かったかを示す相対的な指標であるが、これのみで落葉数を正しく推定できない。そこで、着色ありの葉についてモデルで計算された各地点の落葉数 (単位面積あたりの枚数) に補正係数 c を乗じた値を求め、これらがリタートラップの実測値ともっとも合致するよう最小2乗法を用いて c 値を決定した。ただし、本モデルでは根元付近の落葉数が過大推定されることから、根元のリタートラップのみは補正係数 c の計算から除外した。着色のない葉についても、補正係数 c は着色ありの場合と同じとして計算した。

本モデルでは落葉発生のタイミングや落下速度 F の割り当てなど確率に基づくシミュレーションをおこなうため、計算の度に予測結果がわずかに変化する。本研究では、まずモデルの予測精度を調べるため、着色された葉に対して100回の試行をおこない、観測値と比較した。ついで、着色なしの葉に対して10回の試行をおこない、平均を求めた。後述のように、試行回数10回でも、平均値については100回の場合と同様であった。

2.6 河畔林全体に対する落葉散布の試算

調査個体に対するモデル予測を実施した後、河畔林帯全体での落葉散布についても試算をおこなった。本研究では計算を容易にするため、均一で単純なヤナギ同齢一斉林を想定し、調査個体と同じ樹高の同種個体が平坦地に等間隔で格子状に並んでいると仮定した。具体的には、先に求めた単木の計算結果 (着色なしの葉) を河畔林内の全個体に一律に当てはめ、個々の個体から散布される落葉数を地点ごとに合計した。ただし、ポイントソースモデルの特性上、樹冠下の落葉数を精度よく予測することは困難なため、根元から5 m未満の範囲についてはリタートラップの観測値を用いた (トラップ間は、距離の逆数を重みとした重みづけ平均で補間)。樹木の間隔は赤川河畔林では5 m、勇払川河畔林では樹木がまばらなため10 mとした。

まず、河畔林帯の幅を変化させた場合、川に供給される落葉数がどう変化するかを検討した。河畔林の幅は、河道に平行に並んだ樹木の列数によって幅5 mから30 mまで段階的に変化させた。河道は幅5 mの直線形状とし、もっとも河道に近い樹木と川岸との距離は1 mとした。また、川の流れる方向は、実際の状況とおおよそ合致するよう、赤川は真北から真南へ、勇払川は真西から真東へ流れているとした。

次に、蛇行のような河道形状の違いによって、川に供給される落葉数がどう変化するかについても検討した。河道幅は5 mとし、河道形状は直線河道と2種類の

蛇行河道を検討した。蛇行河道については、線形を正弦曲線で表現し、波長は河道幅の5倍 (25 m) とした。蛇行の振幅は、河道幅の1倍 (5 m)、2倍 (10 m) の2種類とした。川は幅30 mの河畔林帯の中央部を流れ、河道内に樹木は生育しないとした。川の流れる方向は、大局的には赤川は南北方向、勇払川は東西方向であるとした。なお、蛇行河道については、正弦曲線の位相によって立木との位置関係が変化するため、位相を5 mずつ変えて5回試行をおこない平均を求めた。

3. 結果と考察

3.1 調査個体に対するモデル予測と観測値の比較

リタートラップによる落葉散布調査をおこなった4方向について、モデルで予測された着色ありの落葉数と観測値を比較した (Fig. 3、4)。モデル予測値については、100回試行した結果を小さい順に並べたとき5%と95%の位置に来る値を示している (2本のラインの間に予測結果の90%が含まれる)。赤川河畔林 (Fig. 3) では、東側と西側については距離5 m以遠では観測値

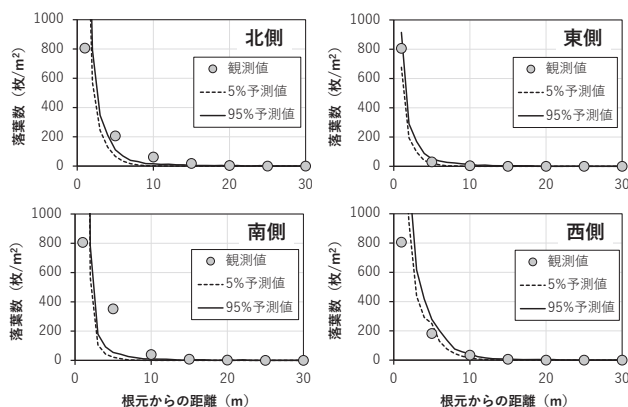


Fig. 3. 赤川河畔林の調査個体に対する落葉数のモデル予測と観測値の比較
予測値は、100回試行結果のうち小さい順に5%および95%の値を示した。葉の落下速度は、着色した葉のデータを使用した。

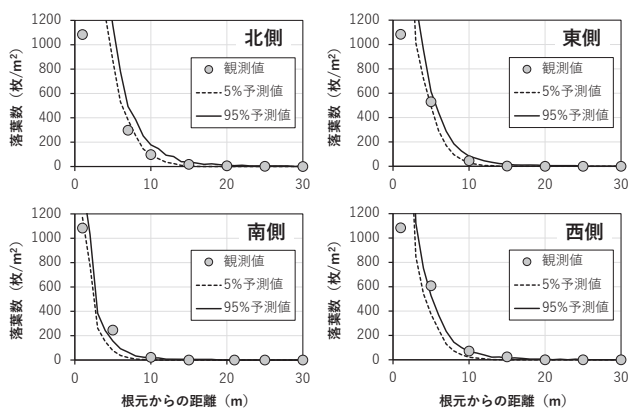


Fig. 4. 勇払川河畔林の調査個体に対する落葉数のモデル予測と観測値の比較
予測値は、100回試行結果のうち小さい順に5%および95%の値を示した。葉の落下速度は、着色した葉のデータを使用した。

に近い予測結果が得られたが、林道沿いとなる北側と南側への落葉散布については過少推定となった。勇払川河畔林 (Fig. 4) では、距離5 m以遠では4方向ともおおむね観測値に近い予測結果が得られた。ただし、両者とも根元付近については誤差が大きかった。本モデルはポイントソースを仮定しているため、根元付近に落葉が集中する性質があるが、実際の樹木では根元から3~4 mまで樹冠が広がっており、無風時でも多くの落葉が散布されると考えられる。距離5 m未満については、樹冠下となる可能性が高いため、本モデルで精度よい予測を行うことは困難といえる。

距離5 m以遠のデータについて、予測値と観測値の関係を調べると Fig. 5 のようになった。勇払川河畔林では、林道以外の方向について傾き1.100、林道方向については傾き0.869の回帰直線が得られ、 R^2 はそれぞれ0.782および0.954と高かった。しかし、赤川河畔林では林道方向 (南北方向) は明らかに予測値が過小であり、回帰直線の傾きは0.172と小さく、 R^2 も0.517と低めであった。林道以外の方向では傾きが1.434と大きいものの、 R^2 が0.987と高い回帰直線が得られた。本研究では風向・風速を林内で観測したが、林道上は風を遮る樹木がないため、林内より風が強く、より遠方のトラップまで散布される落葉数が多くなった可能性が考えられる。実際、赤川河畔林では、樹冠層に相当する

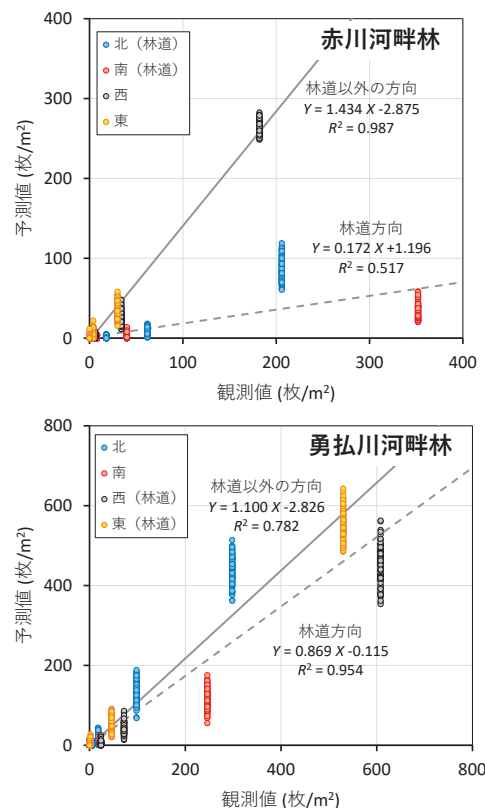


Fig. 5. モデルで予測された落葉数と観測値との関係
図中の直線は、林道方向とそれに直交する方向の回帰直線である。なお、ポイントソースモデルの特性上、樹冠下となる距離1 mのデータは除外している。

高度11.0 mで林道方向に近い風が多く観測された(阿部ら 2014a)。一方、勇払川河畔林では南風が多く、林道方向(東西)の風が少なかった(阿部ら 2014a)ため、林道の影響が明瞭に表れなかったものと推察される。なお、Fig. 5において落葉数の多い点はいずれも距離5 m(一部7 m)のデータであり、樹冠に近いため、予測値と観測値の差がやや大きい、より遠方については観測値に近い予測となっている。このように、林道の影響がない林内であれば、樹冠下を除き、本モデルは実際の落葉散布を比較的良好に再現できると考えられる。

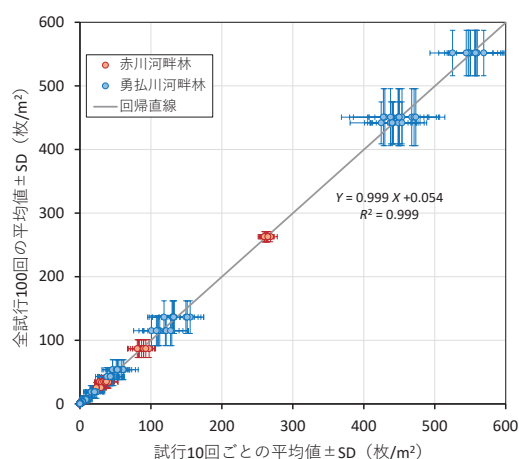


Fig. 6. シミュレーションの試行回数による予測結果の差異

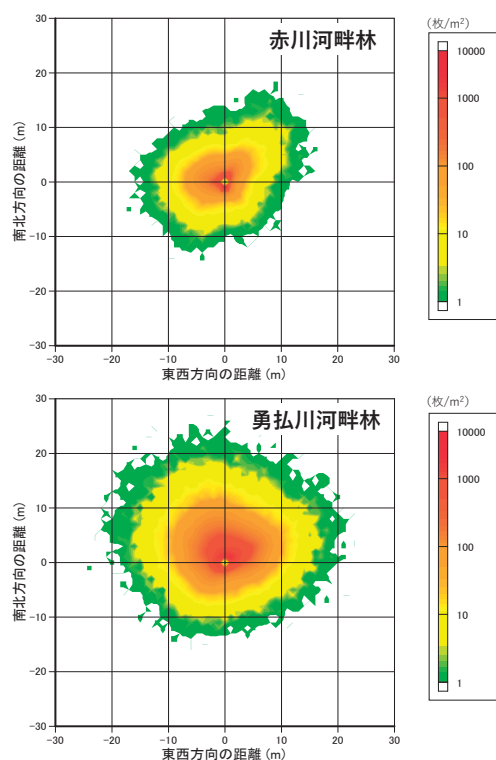


Fig. 7. モデルで予測された調査個体の面的な落葉散布状況
10回試行の平均値。葉の落下速度として、着色のない葉のデータを使用した。

同様に、着色のない葉についてもモデル予測をおこなった。これまで述べたように本モデルによる予測には幅があり、本来であれば十分な回数の試行をおこなって予測結果の変動範囲も示すべきであるが、以降の解析では計算を容易とするため、10回試行の平均値を全個体に当てはめて計算をおこなった。平均値については、試行回数が10回でも100回試行の場合とほぼ変わらなかった(Fig. 6)。着色のない葉の散布状況を面的に表示した図がFig. 7である。着色された葉の予測結果とほぼ同じであるが、落下速度 F の違いを反映して、赤川河畔林では落葉散布範囲がわずかに狭く、勇払川河畔林ではわずかに広がっている。

3.2 河畔林から河川に供給される落葉数への影響

河畔林の林帯幅を変えて、河川に供給される落葉数がどう変化するのか試算した結果をFig. 8に示す。樹木が2列以上の場合、1列しかない場合に比べれば落葉供給がわずかに増加するものの、林帯幅が広がっても河道への落葉供給はほとんど増加しない試算結果となった。単木レベルの落葉散布は根元から10~20 mの範囲に及んでおり(Fig. 7)、単純に考えれば、河畔林の幅も20 m程度までなら、広いほど落葉供給が増加するように思われる。しかし、落葉数が極めて多いのは樹冠に近い距離5 m程度までであり、10 mより遠方へ散布される落葉数はわずかなため、河道に落下する落葉についても、その大部分が河岸近くの樹木から供給されていると考えられる。

Fig. 8によれば、むしろ林帯幅より河畔林と河道の位置関係によって、河道への落葉供給が大きく異なることが分かる。赤川では河畔林の東側よりも西側に河道があった場合の方が供給数は1.3倍多く、勇払川では南

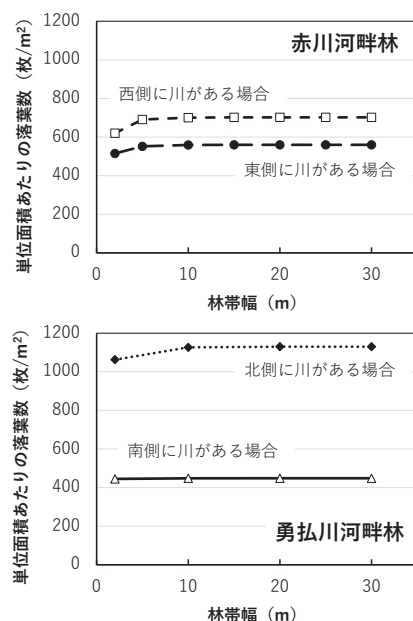


Fig. 8. 河川に供給される落葉数と林帯幅の関係
河道形状は、赤川は南北方向、勇払川は東西方向の直線(幅5 m)とした。

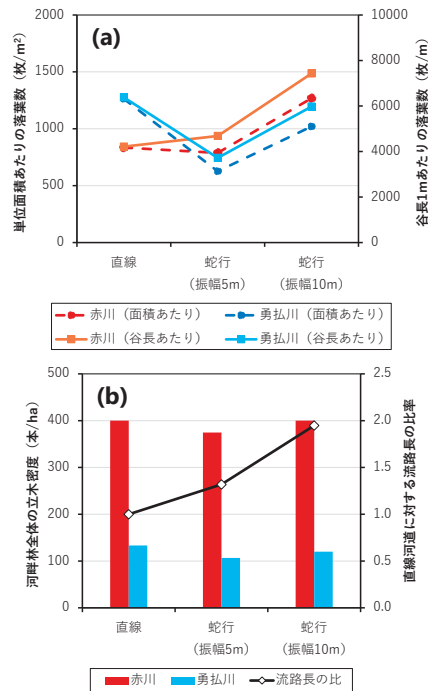


Fig. 9. 河道形状による河川への落葉供給数 (a)、河畔林の立木密度と流路長比 (b) の変化

幅 30 m の均質な河畔林の中央部に幅 5 m の川が流れているとした。蛇行河道の線形は波長 25 m の正弦曲線とし、位相を 5 m ずつずらして 5 回計算をおこない平均を求めた。

側より北側に河道があった場合の方が 2.4~2.5 倍多くなった。これは落葉期の主風向の影響であり、河畔林が河道の風上側にあると、より遠方の樹木からも落葉が供給されるため、落葉供給が増えたと考えられる。当然、河道の両側に河畔林が存在することが望ましいが、風上側の河畔林の方が、落葉供給源としての重要性はより高いといえる。

次に、河道形状の違いで河道へ供給される落葉数がどう変化するかについて検討した (Appendix Fig.1~6)。Fig. 9 は、単位面積あたりと谷長 1 m あたりの落葉数 (a)、河畔林の立木密度と流路長の比 (b) を示したものである。赤川では直線よりも振幅 10 m の蛇行河道の方が落葉供給は多かった。河道が蛇行しているほど河道長は長くなるため、基本的に蛇行には区間全体の落葉供給を増加させる効果があると考えられる。しかし、勇払川では蛇行による落葉供給の増加は認められなかった。立木間隔が 10 m と広い勇払川では、直線河道の場合がもっとも河畔林の立木密度が高く、河道を蛇行させると配置した樹木が河道に重なり、立木密度の低下、特に落葉供給に重要な河道近くの樹木が少なくなった (Appendix Fig.5, 6)。実際の河畔林では樹木の配置はもっとランダムに近く、河道の蛇行も正弦曲線のような規則的な形状とは限らないが、河道上には樹木は通常生育できず、その面積は河道が蛇行しているほど大きくなる。このため、樹木がまばらな河畔林で

は、河道と樹木の位置関係により、偶然、河道近くの樹木が少なくなることは起こりうると考えられる。

なお、今回のシミュレーションでは、蛇行河道の位相をずらしても結果は大きく変わらなかった。単位面積あたりの落葉数については変動係数が 0.03~0.62 % と小さく、立木本数も計算エリア全体で 1 本程度の違いであった。

4. まとめと残された課題

本研究では、落葉発生を確率的に表現し、個々の落葉の動きをシミュレーションすることで面的な落葉散布を予測できる新たな落葉散布モデルを開発した。本モデルにより実際の河畔林で観測されたヤナギ 2 個体の落葉散布状況をおおよそ再現することができた。阿部ら (2006b, 2014b) の 1 次元モデルは特定方向のみの予測で、無風時に発生する落葉は評価できないという問題があったが、本モデルでは無風時も含めて面的な落葉散布予測が可能であり、樹冠下を除けば、比較的精度よく予測できるという利点がある。計算をおこなうためには、現地の詳細な風向・風速データ、対象とする樹木の葉の落下速度分布、落葉数の季節変化など多くの調査・観測データが必要であるものの、この点は既存の 1 次元モデルでもほぼ同様である。このことから、本モデルは河畔林の落葉散布を評価するためのより有効なツールと考えられる。

本モデルを用いた河畔林の落葉散布数の試算では、林帯幅を広くしても河道内への落葉供給はあまり増加しないが、河畔林が河道の風上側にあるか風下側にあるかは落葉供給に大きく影響することが明らかとなった。また、河道の蛇行によって同じ谷長あたりの落葉供給が増加する可能性も示唆されたが、河畔林の立木密度が小さいと、かえって落葉供給が減少する場合もあると考えられた。ただし、これらの試算は極めて単純化したモデル林分を想定したものであり、林帯幅を変化させた場合も林内風速は変化しないとして試算をおこなっている。複雑な構造を有する実際の河畔林を模してシミュレーションをおこなうのは計算のハードルがかなり高いため、現実的には林分構造をある程度単純化することはやむを得ないが、試算結果がどの程度普遍的なものかについては慎重に判断する必要がある。

また、本モデルは、実際の風速データを必須とすることから、樹木の成長にともなって樹高が高くなった場合に落葉散布範囲がどう変化するかといった将来予測に関しては不向きである。河畔林の平均的な樹木サイズが大きくなった場合、立木密度の低下によって、林内の風が強まる可能性もあり、林内の風速プロファイルがどう変化するかを正確に推定することは困難と考えられる。

なお、本研究では平坦な河畔林を対象としたため、樹冠中央部から林床までの落下高は常に一定であっ

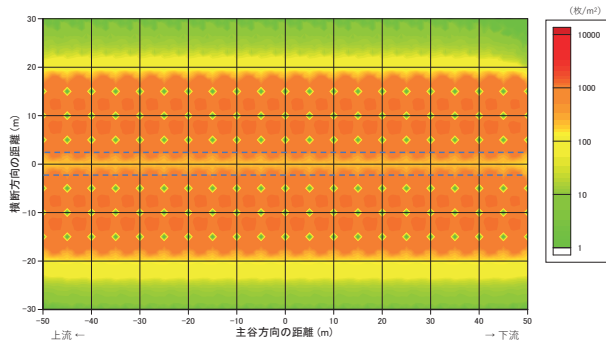
た。ただし、山地溪流のように斜面上の森林が落葉供給源となるケースでは、根元から河道方向へ離れるほど落下高は大きくなるため、平坦地に比べ、より遠方まで落葉が散布されやすい(阿部ら 2006b, 2014b)。斜面傾斜など地形条件によっては、林帯幅が広いほど落葉供給が増える可能性もあると考えられるが、こういった複雑地形の河畔林・溪畔林においても、3次元地形データが得られれば、本モデルを用いて落葉散布を推定することは原理的に可能である。

謝辞

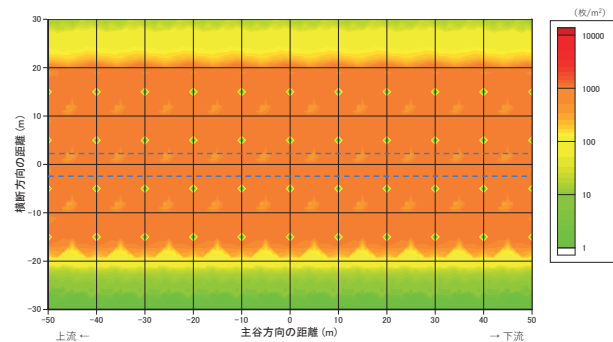
本研究の実施にあたり、月形町役場、苫小牧市役所、胆振東部森林管理署の関係各位には調査地の設定に際してお世話になった。また、森林総合研究所北海道支所の関係各位には現地観測でお力添えをいただいた。これらの方々に感謝の意を表します。なお、本研究は科学研究費補助金(課題番号22580171)の助成を受けておこなわれたものである。

引用文献

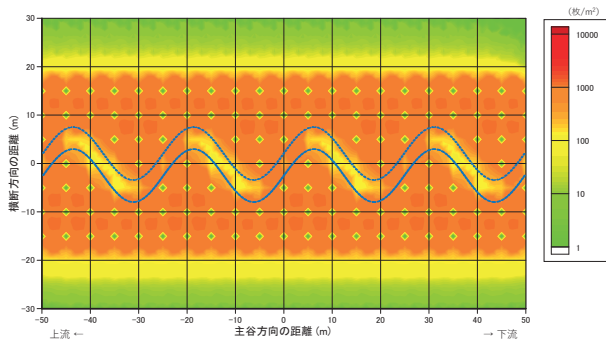
- 阿部 俊夫・倉本 恵生・山野井 克己(2014a) 北海道の平坦な河畔林における高所作業車および落葉模型を用いたヤナギ落葉散布範囲の解明. 日林誌, 96, 132-140.
- 阿部 俊夫・布川 雅典(2005) 春期の溪流における安定同位体を用いた食物網解析. 日林誌, 87, 13-19.
- 阿部 俊夫・布川 雅典・藤枝 基久(2006a) 森林からの有機物供給と溪流生態系. 水利科学, 292, 1-23.
- 阿部 俊夫・坂本 知己・壁谷 直記・萩野 裕章・延廣 竜彦・野口 宏典・田中 浩(2014b) 北関東の山地斜面における希な樹種を用いた落葉移動距離の解明. 森林総研研報, 13 (1), 1-11.
- 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(2009) 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. 日林誌, 91, 104-110.
- 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 (2), 147-156.
- Cummins, K. W., Petersen, R. C., Howard, F. O., Wuycheck, J. C., and Holt, V. I. (1973) The utilization of leaf litter by stream detritivores. *Ecology*, 54, 336-345.
- Ferrari, J. B. and Sugita, S. (1996) A spatially explicit model of leaf litter fall in hemlock-hardwood forests. *Can. J. For. Res.*, 26, 1905-1913.
- Fisher, S. G. and Likens, G. E. (1973) Energy flow in Bear Brook, New Hampshire: an integrative approach to stream ecosystem metabolism. *Ecological Monographs*, 43, 421-439.
- France, R. L. (1995) Empirically estimating the lateral transport of riparian leaf litter to lakes. *Freshw. Biol.*, 34, 495-499.
- Greene, D. F. and Johnson, E. A. (1989) A model of wind dispersal of winged or plumed seeds. *Ecology*, 70, 339-347.
- 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.
- 加賀谷 隆(1990) 山地小渓流における落葉の分解過程と大型無脊椎動物のコロニゼーション. 東大農学部演習林報告, 82, 157-176.
- 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.
- 中村 太士(1995) 河畔域における森林と河川の相互作用. 日生態誌, 45, 295-300.
- Niinemets, Ü. and Tamm, Ü. (2005) Species differences in timing of leaf fall and foliage chemistry modify nutrient resorption efficiency in deciduous temperate forest stands. *Tree Physiol.* 25, 1001-1014.
- Nordell, K. O. and Karlsson, P. S. (1995) Resorption of nitrogen and dry matter prior to leaf abscission: variation among individuals, sites and years in the mountain birch. *Funct. Ecol.*, 9, 326-333.
- Orndorff, K. A. and Lang, G. E. (1981) Leaf litter redistribution in a West Virginia hardwood forest. *J. Ecol.*, 69, 225-235.
- Staelens, J., Nachtergale, L., Luyssaert, S. and Lust, N. (2003) A model of windinfluenced leaf litterfall in a mixed hardwood forest. *Can. J. For. Res.*, 33, 201-209.
- Wallace, J. B., Eggert, S. L., Meyer, J. L. and Webster, J. R. (1999) Effects of resource limitation on a detrital-based ecosystem. *Ecol. Monogr.*, 69, 409-442.



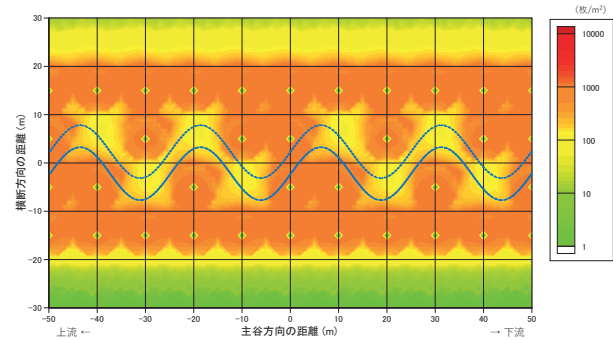
Appendix Fig.1. 赤川河畔林における直線河道の場合の試算結果
青い破線は河岸を表す。



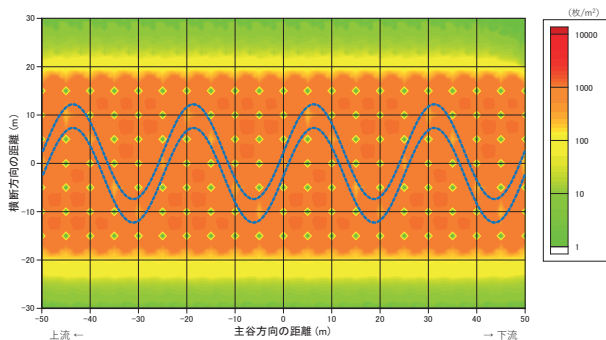
Appendix Fig.4. 勇払川河畔林における直線河道の場合の試算結果
青い破線は河岸を表す。



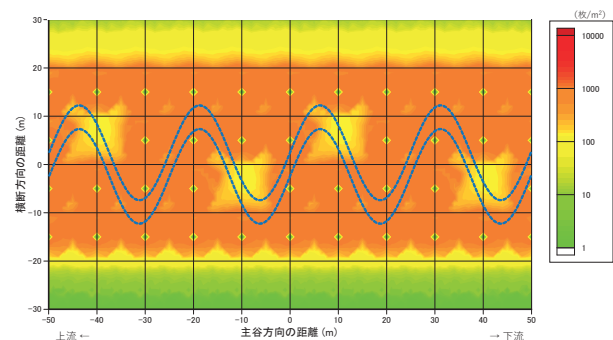
Appendix Fig.2. 赤川河畔林における蛇行河道 (振幅5 m) の場合の試算結果
青い破線は河岸を表す。河道は波長25 m の正弦曲線とした。



Appendix Fig.5. 勇払川河畔林における蛇行河道 (振幅5 m) の場合の試算結果
青い破線は河岸を表す。河道は波長25 m の正弦曲線とした。



Appendix Fig.3. 赤川河畔林における蛇行河道 (振幅10 m) の場合の試算結果
青い破線は河岸を表す。河道は波長25 m の正弦曲線とした。



Appendix Fig.6. 勇払川河畔林における蛇行河道 (振幅10 m) の場合の試算結果
青い破線は河岸を表す。河道は波長25 m の正弦曲線とした。

Model simulations of two-dimensional leaf-litter dispersion in lowland riparian forests

Toshio ABE^{1)*}, Katsumi YAMANOI²⁾ and Shigeo KURAMOTO³⁾

Abstract

To elucidate source areas of leaf-litter that enters river streams, a new model was developed for predicting leaf-litter dispersion. This model simulates falling-leaf motion based on physical parameters such as riparian forest wind data, leaf-falling velocity, and tree-crown central height. The new model was applied in two lowland riparian forests to two willow trees. The model estimates fitted in well with the observed willow-leaf dispersion data, except for the vicinity of tree crown. Thus, we considered the new model as more effective than the existing models describing leaf-litter dispersion. Then, the leaf-litter dispersion of two riparian buffer strips was estimated using the new model. It was assumed that each tree belongs to the same species with equal height as other trees and equal distance from the other trees. The strip width had almost no effect on leaf-litter supply for the stream channel because the trees near stream banks had a strong leaf-litter supply into the streams. The riparian forest strips in upwind parts of the streams supplied more litter to the stream channels than the downwind strips. Thus, the upwind strips were considered more important for leaf-litter supply into the streams. Furthermore, the channel form was also considered to influence the leaf-litter supply into the streams. A highly meandering channel located in the same valley as a straight channel probably receives more litter than the latter. However, in a riparian forest with low tree density, the effect of channel form was lesser.

Key words : leaf-litter dispersion, model simulation, wind velocity, riparian forest, meandering stream

Received 1 July 2020, Accepted 7 May 2021

1) Tohoku Research Center, Forestry and Forest Products Research Institute (FFPRI)

2) Hokkaido Research Center, FFPRI

3) Department of Forest Vegetation, FFPRI

* Tohoku Research Center, FFPRI, 92-25 Nabeyashiki, Shimo-kuriyagawa, Morioka, Iwate 020-0123, Japan; E-mail: toshioa@ffpri.affrc.go.jp