

発表番号 28 (0515)

沿岸森林植生における台風後の大規模塩害の研究

工藤 洋 (神戸大学理学部)

目的

兵庫県南部の沿岸森林植生において、台風後に観察された大規模な葉群の褐変と落葉について定量的に記録した。この現象は風台風(降水の少ない台風)期間中に海風によって葉面に塩分が付着することと、降水によってそれが洗い流されなかったことによって引き起こされた珍しいタイプの森林塩害である。この機会をとらえて、暴風雨中の降水量と海風に対する斜面の向きの影響を評価した。研究にあたり、以下の3つの問題を設定した。

1. 被害が重かった、あるいは軽かった樹種は何か？
2. 台風期間中の地域間の降水量の違いが、被害度の差をもたらしたか？
3. 海風に対する斜面の向きが、被害度の差をもたらしたか？

方法

2004年の台風16・18号後に、降水量・斜面の向きが

異なる3地域から9調査地点を選んで108樹種3,981個体の被害度を記録した。

結果

海風を直接受けた南向き斜面で被害が顕著であった。地域間に共通して生育する樹種の比較においては、全ての樹種が南向き斜面の地域でより大きな被害を受けていた。南向き斜面で降水量の違う地域間の比較では、被害の差は小さく、共に大きな被害を受けていた。これは、どちらの地域でも降水量がそれほど多くなかったためと考えられる。ただし、3樹種において降水量の多かった地域の方が被害が統計的に有意に軽かった。一般的に、落葉樹の被害が大きく、常緑樹で被害が小さかった。特に、海岸林を構成することが知られている樹種ではほとんど被害が見られなかった。

助成番号 0515

沿岸森林植生における台風後の大規模塩害

工藤 洋 (神戸大学理学部生物学科)

はじめに

台風とは太平洋北西部に発生する熱帯性暴風雨のうち風速 17.2 ms^{-1} を越えるものをさす [RSMC 東京台風センターの定義]。台風・サイクロン・ハリケーンなどの強い熱帯性暴風雨はしばしば植生に大きな被害をもたらす。被害の起こり方は様々で、倒木、枝折れ、風による落葉のような物理的被害(Naka 1982; Boucher et al. 1990; Walker et al. 1992; Bellingham et al. 1996; Vandermeer et al. 1997; Franklin et al. 2004)と主に塩水の冠水による塩害といった生理的被害がある(Gardner et al. 1991; McLeod et al. 1999)。

台風時の風が海から吹きつける場合、沿岸植生の葉群は風によって運ばれてくる塩にさらされる。通常、この吹き付けられた塩分は、台風に伴う多量の降水によって洗い流される。しかし、降水が少なく葉面から塩分が流れ落ちなかった場合(いわゆる「風」台風)、森林の葉群の一斉褐変・落葉がおこることがある。これまで風台風による森林の大規模落葉は、台湾(Chen and Horng 1993)とグアム(Kerr 2000)から報告されている。

本報告では、2004年の台風16号と18号の後に兵庫県南部で観察された稀有な森林の塩害現象について報告する。2004年は日本列島に影響を及ぼした台風の数が多かった。2004年の台風の総発生数は29(1971–2000の平均は26.7)、19(平均10.8)が日本列島に接近し、そのうち10が上陸した(平均2.6)。兵庫県南部に暴風をもたらした台風は6であった(図1Aと表1)。台風の中心に向かって風が吹くため、兵庫県の北側を約1週間の間隔で通過した台風16号と18号は(図1AとB)は、兵庫県南部に強い海からの南風をもたらした(表1)。一方、台風の強さと中心からの距離の関係により、両台風が兵庫県南部にもたらした降水はわずかであった(表1)。これらの台風が続いて、同地域の森林において大規模な葉の褐変と落葉がおこり(図1C)、それは9月下旬から10月にかけて顕著となった(図1D, E)。

この大規模な葉群の褐変と落葉は、強い海風によって葉に吹き付けられた塩分が雨で洗い流されることがなかったために発生したという仮説をたてた。兵庫県南部の気象データを調べたところ、六甲地域と姫路地域との間に降水量に差があることがわかり(表1)、台風に伴う降水

量と塩害との関係を調べる機会であると考えた。台風16号と18号の期間中、六甲地域に降った雨はそれぞれ16mmと0mm、姫路地域ではそれぞれ41.5mmと21mmであった(表1)。さらに、六甲地域の地形を利用して、風が直接当たる南斜面と風下の北斜面を比較することで、海風の影響を評価することができる。六甲山系が東西方向に発達しているため、海に面している斜面と面していない斜面を比べることができる(図1Bの南六甲と北六甲)。

本研究では、上記の仮説を検証するために、姫路・南六甲・北六甲の3地域で森林の葉の被害の程度を定量した。本研究の目的は、第一にまれであるが生態学的に興味深い事象である風台風後の塩害を定量的に記録することである。また、この機会を用いて、台風期間中の降水と海風に対する斜面の向き効果を評価した。特に次のような問題を設定した。(1)被害が大きかった樹種は何か、また、被害の少なかった樹種は何か?(2)台風期間中の降水量に違いのあった南六甲と姫路地域で被害の程度に差があったか?(3)海からの風が直接当たる南斜面と風下の北斜面である南六甲と北六甲とで被害の程度に差があったか?

方法

台風16号と台風18号

2004年の台風16号と18号は8月30日と9月7日に本州を通過した。台風16号は8月19日21時にマーシャル諸島近海で発生した。北西方向に進み、8月29日までに九州の南の海上に達した(図1A)。8月30日の朝に九州に上陸し、九州と本州を横切り、その日の夕方までに日本海に達した(図1A)。兵庫県の北部には8月30日の22時に達した。台風18号は8月28日9時にマーシャル諸島近海で発生し、北西方向に移動して9月5日までに沖縄付近に達した(図1A)。東シナ海で北東方向に進路を変え、9月7日の朝に九州に上陸した(図1A)。台風は、日本海へと進み、兵庫県北部には9月7日の16時に達した(図1A)。

2つの台風の勢力は強く、広範囲が暴風域となった。すなわち、台風16号と18号が姫路や六甲地域の北西約200~250Kmに位置していたとき、中心気圧と最大瞬間風速はそれぞれ970、950hPaと35、40 ms^{-1} であり、

風速 25 ms^{-1} 以上の地域は中心から南東方向に約 220 と 310 km に及んでいた。2つの台風は兵庫県北部を通過した後は、日本海上の本州沿岸を北上していった(図 1A)。

調査地

兵庫県南部の六甲 - 姫路地域は北緯 $34^{\circ}40' - 55'$ 、東経 $134^{\circ}35' - 135^{\circ}15'$ に位置している(図 1A)。六甲地域では神戸のすぐ北側に低山が連なっている(図 1B)。姫路地域は神戸の約 35 km 西方に位置しており、地域内に低山が連なっている(図 1B)。これらの六甲 - 姫路地域の低山はスギ(*Cryptomeria japonica*)の植林地であるか、コナラ類(*Quercus*)・アカマツ(*Pinus densiflora*)やそのほかの落葉樹・広葉樹が混じった二次林で覆われている(Kobayashi et al., 1998; 図 1D)。調査は域に降った雨はそれぞれ 16 mm と 0 mm、姫路地域ではそれぞれ 41.5 mm と 21 mm であった(表 1)。南六甲と姫路地域の林は南斜面に成立しており、台風の間は海風に直接さらされた。一方、北六甲の林は北斜面に成立している(表 2)。各地域について 3 地点の合計 9 地点の調査地を選び(南六甲:油こぶし・長峰・摩耶、北六甲:大倉・志久野峠・投げ町、姫路:増井・広峰・書写)、樹冠の被害の程度を調べた(図 1B、表 2)。

樹冠被害の定量

9 調査地点で、調査路沿いに樹冠を観察することができる木について被害の程度を記録した。個々の木について樹種を同定し、樹冠の被害の程度(個樹被害度)を以下の4つのカテゴリーに基づいて判定した。個樹被害度は樹冠の全葉面積のうち褐変または落葉している割合に応じて4段階に分類した。I: 5%未満、II: 5%以上・20%未満、III: 20%以上・50%未満、IV: 50%以上である。また、すべての個体について樹高を記録した。一部の被害の程度が大きい木では、翌春に開葉するはずであった葉芽から新葉が展開していることがあった。新葉の展開の有無についても個樹ごとに記録した。調査路の長さは1.0 ~ 2.8 km で、標高は海拔 50 - 500 m であった(表 2)。結果として、調査地あたり 37 - 58 種について 365 - 569 本の個樹についてのデータが得られた。調べた種類については落葉樹・広葉樹の別を記録した。樹種別に調査地での平均樹高にもとづいて分類し、3 m 未満を低木(L)、3 m 以上・10 m 未満を中木(M)、10 m 以上を高木(H)とした。ただし、つる性(Vine)のものは別とした。調査期間は2004年10月1 - 14日であった。調査した地域での秋の紅葉は例年10月下旬から11月におきる。被害の少なかった場所での紅葉の進行状況から判断すると、殆どの樹種に関して季節的紅葉による褐変が調査結果に

影響していないと考えられる。ただし、ヤマザクラ(*Prunus jamasakura*)とウラジロノキ(*Sorbus japonica*)に関しては影響は無視できないと思われ、記録した被害レベルは高いほうにバイアスがある可能性がある。

分析

樹種ごとに被害の程度を要約するために、調査地内の当該樹種の全個体の全葉面積のうち褐変または落葉した面積の割合を推定した。その推定値に基づき、樹種ごとに総被害度(LDT: levels of damages in the total leaves)を4段階であらわした(ND: <5%、+: 5% ≤ 20%、++: 20% ≤ 50%、+++ : ≥ 50%)。

さらに、樹種ごとに、個樹被害度別(I - IV)の相対頻度を計算した。個樹被害度の頻度をもとに、降水量の違った南六甲と姫路との間を、また、斜面方向の違う南六甲と北六甲との間を比較した。統計的比較は、各地域内の3調査地点中少なくとも2地点以上で10本以上の個樹についてデータがあるものについておこなった。統計的比較が可能であった普通種は10種で、南六甲 - 姫路間、南六甲 - 北六甲間それぞれについて8種および9種であった。同調査地内の3地点からのデータをプールし、自由度を調整したRXCカイ2乗テストをおこなった。

結果

南六甲地域では、油コブシ・長峰・摩耶でそれぞれ56・42・43種について被害を記録した(表2)。それぞれ17・15・17種について10本以上の個樹からのデータが得られた(表3)。それらの中で各調査地点でもっとも大きな被害を示していたのは油コブシと長峰ではニセアカシア(*Robinia pseudoacacia*)、摩耶ではコナラ(*Quercus serrata*)であった(表3)。3調査地点のうち少なくとも一箇所では80%以上の木が被害度IV(半分以上の葉に被害)を示した種はオオバヤシャブシ(*Alnus sieboldiana*)、アカシデ(*Carpinus laxiflora*)、ヤマザクラ、コナラ、アバマキ(*Q. variabilis*)、モチツツジ(*Rhododendron macrosepalum*)、ハリエンジュ(*Ro. pseudoacacia*)であった(表3)。3調査地点のうち少なくとも一箇所では80%以上の木が被害度Iしか示さなかったのは、アオキ(*Aucuba japonica*)・ヤブツバキ(*Camellia japonica*)・ヒサカキ(*Eurya japonica*)・ネズミモチ(*Ligustrum japonicum*)であった(表3)。

姫路地域では、増井・広峰・書写でそれぞれ41・47・37種について被害を記録した(表2)。それぞれ13・15・15種について10本以上の個樹からのデータが得られた(表3)。それらの中で各調査地点でもっとも大きな被害を示していたのは増井ではヤマウルシ(*Rhus trichocarpa*)、

広峰ではムクロジ(*Sapindus mukorossi*)、書写ではフジ(*Wisteria floribunda*)であった(表4)。3調査地点のうち少なくとも一箇所では80%以上の木が被害度IV(半分以上の葉に被害)を示した種はヤマザクラ、コナラ、アベマキ、モチツツジ、ヤマウルシ、ムクロジ、フジであった(表4)。3調査地点のうち少なくとも一箇所では80%以上の木が被害度Iしか示さなかったのは、ヤブツバキ、スギ、ヒサカキであった(表4)。

南六甲と姫路地域では、落葉樹が常緑樹に比べて被害が大きかった。落葉樹については、43の樹種 - 調査地組み合わせのうち、35・7・1がそれぞれ総被害度で+++++であった(表3と4)。南六甲と姫路においては、総被害度NDと判定された落葉樹種はなかった。常緑樹については、49の樹種 - 調査地組み合わせのうち、1・9・30・9がそれぞれ総被害度で+++++・NDであった(表3と4)。常緑樹で唯一総被害度++++と判定されたのは油コブシのシラカシ(*Q. mysinaefolia*)だけであった(表3)。10個樹以上の記録がない種においても(調査地点あたり26 - 39種、データは提示せず)、落葉樹のほうが常緑樹よりも被害が大きかった。樹高と被害度の間には、明瞭な関係は見られなかった。2地域6調査地点の計92の樹種 - 調査地組み合わせのうち、60・20・11が樹高H・M・Lに分類されたが、それぞれの樹高クラスで総被害度が+++と判定されたのは23・6・6であった(表3と4)。

北六甲地域では、大倉・志久野峠・投げ町でそれぞれ55・58・54種について被害を記録した(表2)。それぞれ18・19・18種について10本以上の個樹からのデータが得られた(表5)。北六甲地域では被害度は一般的に低く、大半の木が被害度IかIIであった(表5)。10個樹以上についてデータが得られた種類については、総被害度において+++や++と判定された種はなかった(表5)。大倉・志久野峠・投げ町それぞれで、総被害度が+と判定されたのは、6・5・0種であった(表5)。そのほかの10個体より少ない個樹しか現れなかった種においても(調査地点あたり38 - 39種、データは示していない)、総被害度は+かNDであった。

被害後の新葉展開は、南六甲と姫路地域ではよく観察され、特にハリエンジュ、ヤマザクラ、コナラ、アベマキ、モチツツジ、コバノミツバツツジ(*Rho. reticulatum*)、ヤマウルシ、ムクロジ、フジのような落葉樹でよくみられた(表3と4)。

統計的基準を満たすだけのデータが得られた樹種について、南六甲・姫路間、南六甲・北六甲間で被害度を地域間で比較した(図2)。南六甲・姫路間では、分析し

た8種のうち、アラカシ(*Q. glauca*)、アベマキ、モチツツジの3種が姫路のほうで統計的に有意に被害が大きかった(図2)。他の5種については、統計的有意差が検出されなかった。南六甲・北六甲間で比較した全9種で大きな有意差がみられ、全てが南六甲で被害が大きかった(図2)。

考 察

本研究の結果は、風台風であった2004年の台風16号と18号に引き続いて起こった兵庫県南部の森林における葉の褐変と落葉を定量的に示した。南六甲と姫路地域では、ヤブツバキやヒサカキなどの数種の例外を除いて、ほぼ全ての種が被害を受けていた。これらの南向き斜面では、多くの種が葉面積の半分以上を失った。風による直接的な物理的被害は少なく、ほとんどの被害は塩害によってもたらされたものであった。このような様式の風台風による大規模な森林被害は、過去に台湾(Chen & Horng 1993)とグアム(Kerr 2000)より報告されている。どちらの場合でも、被害の程度は今回の研究と同様であり、調査した木のほとんどで半分以上の葉に被害が出たことを報告している。風に運ばれた塩分による被害は、上記のような自然林におけるものに加えて、植林(Grieve & Pitman 1978; Gustafsson 1997; Hansen et al. 1998)や農耕地(Lomas & Gat 1967)における被害も報告されており、それには日本におけるイネに対する被害も含まれる(Yamamoto 1992)。

今回報告した森林被害は、強い海風によって葉面に吹き付けられた塩分が降水によって洗い流されなかったことが原因で起こったと考えた。調査結果では、葉群の被害は海風に直接さらされた南向き斜面で顕著であった。共通して生育する種間の比較では、南六甲の方が北六甲に比べて、有意に被害が大きかった。海からの距離は北六甲の方が遠かったが、距離よりも斜面の向きの方が被害の程度の差を生じさせたと考えられた。それは、北六甲よりもさらに北側に位置する南向き斜面において、スギの植林が大きな被害を受けていたからである。さらに、単木レベルにおいても、南側についている葉の被害が大きい場合がしばしば観察された。

南六甲と姫路の両地域で、大きな被害が観察された。姫路地域では台風16号と18号の通過中に41.5と21.0mmの降雨があったが、葉群の塩害が起こった。しかし、3樹種について、南六甲よりも姫路地域の方が被害の程度が小さかった。イネに対する塩害の研究においては、塩の吹きつけ後の降雨が効果的に被害を軽減することが実験的に示されている(Yamamoto et al. 1996, 1997)。

特に被害の程度が大きい樹種では、被害に引き続いた新葉の展開がみられた。初秋における予定外の落葉が、このような季節外れの新葉展開を引き起こしたと思われる。このように樹木の葉の季節消長を変更させたが、台風16号と18号による葉群被害は長期的効果は示さなかった。翌年の生育期間において、林分レベルでの樹木の死亡は観察されず、ほとんどの木が葉群を展開した。グアムにおける風台風の被害後においても同様の観察が報告されている(Kerr 2000)。これは、暴風による森林被害が物理的な被害であった時とは対照的であり、物理的被害で5%から50%近くまでの死亡率が報告されている(Bellingham et al. 1995; Lugo & Scatena 1996; Herbert et al. 1999; Burslem et al. 2000; Franklin et al. 2004)。

本研究の結果は、落葉樹に比べて常緑樹のほうが塩の吹き付けに対して高い耐性を持つことを示唆している。塩の吹き付けによる葉の褐変は、葉組織内の塩分濃度の増加に起因することが報告されている(Dowden et al. 1978; Griffiths & Orians 2003; Hunter & Wu 2005)。吹き付けられた塩はクチクラあるいは気孔を通して葉組織内に侵入する(Grieve & Pitman 1978)。どちらが主要な経路になるかは葉面構造に依存するが(Leece 1976)、一般的に落葉樹の耐性が低いという傾向は、葉のクチクラが薄いことで説明可能である。

本研究は、風台風後の森林植生の大規模塩害を定量的に報告した数少ない例の一つである。稀な現象であるために記録が少ないと考えら、いつどこで起きるかも予測不能である。しかし、台風を含む熱帯性暴風の数の経年変化を考えると、このような稀だけでも大規模な攪乱が植生の動態に及ぼす影響は無視できない(Gustafsson 1997)。海岸林や海岸植生のような、常に塩の吹きつけにさらされている生育地では、塩害耐性が植生の動態や種構成の主要な決定要因となるであろう(Oosting & Billings 1942; Oosting 1945; Sykes & Wilson 1988; Yura 1997; Wilson and Sykes 1999; Griffiths and Orians 2003; Munoz-Reinoso 2004; Conner et al. 2005)。実際、本研究で最も被害の程度が低かったヤブツバキ、ヒサカキ、ネズミモチは本州西部の海岸林の主要構成樹種である。

文献

Bellingham, P. J., Tanner, E. V. J. & Healey, J. R. 1995. Damage and responsiveness of Jamaican montane rain forest tree species after disturbance by a hurricane. *Ecology* 76: 2562-2580.

Bellingham, P. J., Kohyama, T. & Aiba, S. 1996. The effects of a typhoon on Japanese warm temperate

rainforests. *Ecol. Res.* 11: 229-247.

Boucher, D. H., Vandermeer, J. H., Yie K. & Zamora N. 1990. Contrasting hurricane damage in tropical rain forest and pine forest. *Ecology* 71: 2022-2024.

Burslem, D. F. R. P., Whitmore, T. C. & Brown G. 2000. Short-term effects of cyclone impact and long-term recovery of tropical rain forest on Kolombangara, Solomon Islands. *J. Ecol.* 88: 1063-1078.

Chen, T. & Horng, F. 1993. Survey on the present conditions of Peng Hu coastal forests and the recovery of trees damaged from salt-mist brought by typhoon. *Bull. Taiwan For. Res. New Series* 8: 129-142.

Conner, W. H., Mixon II, W. D. & Wood G. W. 2005. Maritime forest habitat dynamics on Bull Island, Cape Romain national wildlife refuge, following hurricane Hugo. *Forest Ecol. Manag.* 212: 127-134.

Dowden, H. G. M., Lambert, M. J. & Truman, R. 1978. Salinity damage to Norfolk Island pines caused by surfactants. II. Effects of sea water and surfactant mixtures on the health of whole plants. *Aust. J. Plant Physiol.* 5: 387-395.

Franklin, J., Drake, D. R., McConkey, K. R., Tonga, F. & Smith, L. B. 2004. The effects of Cyclone Waka on the structure of lowland tropical rain forest in Vava'u, Tonga. *J. Trop. Ecol.* 20: 409-420.

Gardner, L. R., Michener, W. K., Blood, E. R., Williams, T. M., Lipscomb, D. J. & Jefferson, W. H. 1991. Ecological impact of Hurricane Hugo – salinization of a coastal forest. *J. Coastal Res.* 8: 301-317.

Grieve, A. M. & Pitman, M. G. 1978. Salinity damage to Norfolk Island pines caused by surfactants. III. Evidence for stomatal penetration as the pathway of salt entry to leaves. *Aust. J. Plant Physiol.* 5: 397-413.

Griffiths, M. E. & Orians, C. M. 2003. Salt spray differentially affects water status, necrosis, and growth in coastal sandplain heathland species. *Am. J. Bot.* 90: 1188-1196.

Gustafsson, M. E. R. 1997. Raised levels of marine aerosol deposition owing to increased storm frequency; a cause of forest decline in southern Sweden? *Agr. Forest Meteorol.* 84: 169-177.

Hansen, J. K., Saxe, H., Raebild, A., Neilsen, C. N., Simonsen, J. P., Larsen, J. B. & Wellendorf, H. 1998. Decline and physiological response to foliar-deposited salt in Norway spruce genotypes: a comparative

- analysis. *Can. J. Forest Res.* 28: 1879-1889.
- Herbert, D. A., Fownes, J. H., & Vitousek, P. M. 1999. Hurricane damage to a Hawaiian forest: nutrient supply rates affect resistance and resilience. *Ecology* 80: 908-920.
- Hunter, K. A. M. & Wu, L. 2005. Morphological and physiological response of five California native grass species to moderate salt spray: implications for landscape irrigation with reclaimed water. *J. Plant Nutr.* 28: 247-270.
- Kerr, A. M. 2000. Defoliation of an island (Guam, Mariana Archipelago, Western Pacific Ocean) following a saltspray-laden 'dry' typhoon. *J. Trop. Ecol.* 16: 895-901.
- Kobayashi, T., Kurosaki, N. & Miyake, S. 1998. *Flora of the Rokko mountains in Hyogo Prefecture*. Koubeshi-koenryokka-kyokai, Kobe, Japan.
- Leece, D. R. 1976. Composition and ultrastructure of leaf cuticles from fruit trees, relative to differential foliar absorption. *Aust. J. Plant Physiol.* 3: 833-847.
- Lomas, A. & Gat, Z.. 1967. The effect of windborne salt on citrus production near the sea in Israel. *Agr. Meteorol.* 4: 415-425.
- Lugo, A. E. & Scatena, F. N. 1996. Background and catastrophic tree mortality in tropical moist, wet and rain forests. *Biotropica* 28: 585-599.
- McLeod, K. W., McCarron, J. K. & Conner, W. H. 1999. Photosynthesis and water relations of four oak species: impact of flooding and salinity. *Trees* 13: 178-187.
- Munoz-Reinoso, J. C. 2004. Diversity of maritime juniper woodlands. *Forest Ecol. Manag.* 192: 267-276.
- Naka, K. 1982. Community dynamics of evergreen broad-leaf forests in southeastern Japan. I. Wind damaged trees and canopy gaps in an evergreen oak forest. *Bot. Mag. Tokyo* 95: 385-399.
- Oosting, H. J. 1945. Tolerance to salt spray of plants of coastal dunes. *Ecology* 26: 85-89.
- Oosting, H. J. & Billings, W. D. 1942. Factors affecting vegetational zonation on coastal dunes. *Ecology* 26: 85-89.
- Satake, Y., Hara, H., Watari, S. & Tominari, T. (1989a) *Wild Flowers of Japan. Woody Plants I*. Heibonsha, Tokyo, Japan.
- Satake, Y., Hara, H., Watari, S. & Tominari, T. (1989b) *Wild Flowers of Japan. Woody Plants II*. Heibonsha, Tokyo, Japan.
- Stykes, M. T. & Willson, J. B. 1988. An experimental investigation into the response of some New Zealand sand dune species to salt spray. *Ann. Bot.* 62: 159-166.
- Vandermeer, J., Granzow De La Cerda, I. & Boucher, D. 1997. Contrasting growth rate patterns in eighteen tree species from a post-hurricane forest in Nicaragua. *Biotropica* 29: 151-161.
- Walker, L. R., Voltzow, J., Ackerman, J. D., Fernandez, D. S. & Fetcher, N. 1992. Immediate impact of Hurricane Hugo on Puerto Rican rain forest. *Ecology* 73: 691-694.
- Wilson, J. B. & Sykes, M. T. 1999. Is zonation on coastal sand dunes determined by sand burial or by salt spray? A test in New Zealand dunes. *Ecol. Lett.* 2: 233-235.
- Yamamoto, H. 1992. Agricultural damages in Kyushu by typhoon 9117 and 9119. *J. Agr. Meteorol.* 48: 77-83.
- Yamamoto, H., Hayakawa, S. & Suzuki, Y. 1996. Effects of salty wind on the yield and quality in rice using a wind tunnel. *Jpn. J. Crop Sci.* 65: 181-188.
- Yamamoto, H., Hayakawa, S., Suzuki, Y. & Ohya, M. 1997. Mitigation of salty water damage on rice through sprinkle water. *Jpn. J. Crop Sci.* 66: 499-500.
- Yura, H. 1997. Comparative ecophysiology of *Chrysanthemum pacificum* Nakai and *Solidago altissima* L. 1. Why *S. altissima* cannot be established on the seashore. *Ecol. Res.* 12: 313-323.

表 1 2004年に兵庫県南部に暴風をもたらした6台風の間の、六甲・姫路両地域における暴風の時間・降水量・海風の割合。両地域の値は、それぞれ神戸(34°41.8' N, 135°12.7' E)・姫路(34°50.3' N, 134°40.2' E)の気象観測所(気象庁)の観測データより求めた。

台風	日付	六甲 地域			姫路 地域		
		暴風の時間 (時間) ¹	降水量 (mm) ²	海風の割合 (時間%) ³	暴風の時間 (時間) ¹	降水量 (mm) ²	海風の割合 (時間%) ³
0406	Jun 21	15	42.5	25	14	9.0	20
0411	Aug 4-5	15	41.5	0	11	27.5	17
0416	Aug 30-31	17	16.0	39	21	41.5	86
0418	Sep 7-8	18	0.0	79	23	21.0	88
0421	Sep 29-30	31	100.5	6	27	92.0	0
0423	Oct 20-21	14	130.5	0	20	94.0	0

¹ 風速 7 ms^{-1} 以上が観察された最初の時間と最後の時間のあいだの間隔。² 1 で定義した時間内での総降水量。³ 南西～南東の風を海風とした。1 で定義した時間内で1時間おきに測定された風向きのうち海風の占める割合。

表 2 調査した3地域、9地点の概要。

地域	調査地点	緯度 (N)	経度 (E)	標高 (m)	斜面の向き	観察経路の 長さ (km)	観察木 の本数	種数
南六甲	油コブシ	34° 45'	135° 14'	300 - 500	SW	1.2	391	56
	長峰	34° 44'	135° 13'	300 - 500	S	1.1	365	42
	摩耶	34° 44'	135° 12'	280 - 460	S	1.0	374	43
北六甲	大倉	34° 48'	135° 11'	310 - 480	N	1.8	529	55
	志久野峠	34° 47'	135° 09'	340 - 450	N	2.8	569	58
	投げ町 i	34° 48'	135° 08'	370 - 440	W-NW	1.9	538	54
姫路	増位	34° 52'	134° 43'	140 - 260	S-SE	1.2	436	41
	広峰	34° 52'	134° 42'	140 - 250	S-SW	1.3	396	47
	書写	34° 54'	134° 39'	50 - 280	S	1.6	383	37

表 3 南六甲地域の3調査地点(油コブシ・長峰・摩耶)における台風14号と18号後の葉群の褐変および落葉被害。
調査地点につき10個体以上のデータが得られた樹種についてのみ表示している。樹種ごとに落葉(D)・常緑(E)の別、樹高[>10 m (H), 10 m ≥ >3 m (M), <3 m (L)]を示してある。個樹被害度別(I-IV)の相対頻度と総被害度(LDT)、新葉展開樹の割合を表示してある(本文参照)。

調査地	種名 [科名]	落葉(D)・ 常緑(E)	樹高	N	被害度別相対頻度				総被 害度	新葉展開樹 の割合 (%)
					I	II	III	IV		
油コブシ	<i>Quercus serrata</i> [Fagaceae]	D	H	30	0	0	16.7	83.3	+++	23
	<i>Prunus jamasakura</i> [Rosaceae]	D	H	24	0	0	25	75	+++	8
	<i>Robinia pseudoacacia</i> [Leguminosae]	D	H	22	0	0	0	100	+++	100
	<i>Celtis sinensis</i> var. <i>japonica</i> [Ulmaceae]	D	H	12	0	0	41.7	58.3	+++	0
	<i>Zelkova serrata</i> [Ulmaceae]	D	H	10	0	0	30	70	+++	20
	<i>Acer amoenum</i> [Aceraceae]	D	M	20	0	5	90	5	++	0
	<i>Alnus sieboldiana</i> [Betulaceae]	D	M	12	0	0	41.7	58.3	+++	17
	<i>Rhododendron macrosepalum</i> [Ericaceae]	D	L	12	0	0	16.7	83.3	+++	67
	<i>Pinus densiflora</i> [Pinaceae]	E	H	26	15.4	65.4	19.2	0	+	0
	<i>Quercus myrsinaefolia</i> [Fagaceae]	E	H	26	3.8	3.8	30.8	61.5	+++	23
	<i>Quercus glauca</i> [Fagaceae]	E	H	14	0	64.3	35.7	0	+	7
	<i>Quercus acuta</i> [Fagaceae]	E	H	13	61.5	23.1	15.4	0	+	0
	<i>Myrica rubra</i> [Myricaceae]	E	H	12	16.7	58.3	16.7	8.3	+	17
	<i>Distylium racemosum</i> [Hamamelidaceae]	E	H	11	45.5	54.5	0	0	+	0
	<i>Camellia japonica</i> [Theaceae]	E	H	10	90	10	0	0	ND	0
	<i>Eurya japonica</i> [Theaceae]	E	M	19	89.5	10.5	0	0	ND	11
<i>Pieris japonica</i> [Ericaceae]	E	L	10	40	50	10	0	+	0	
長峰	<i>Robinia pseudoacacia</i> [Leguminosae]	D	H	40	0	0	0	100	+++	100
	<i>Quercus serrata</i> [Fagaceae]	D	H	24	0	8.3	8.3	83.3	+++	38
	<i>Quercus variabilis</i> [Fagaceae]	D	H	22	0	0	18.2	81.8	+++	0
	<i>Prunus jamasakura</i> [Rosaceae]	D	H	11	0	9.1	36.4	54.5	++	0
	<i>Alnus sieboldiana</i> [Betulaceae]	D	M	27	0	0	18.5	81.5	+++	33
	<i>Rhododendron macrosepalum</i> [Ericaceae]	D	L	20	0	10	15	75	+++	60
	<i>Quercus glauca</i> [Fagaceae]	E	H	33	3	30.3	51.5	15.2	++	12
	<i>Camellia japonica</i> [Theaceae]	E	H	23	60.9	34.8	4.3	0	+	0
	<i>Myrica rubra</i> [Myricaceae]	E	H	15	0	0	73.3	26.7	++	13
	<i>Cinnamomum camphora</i> [Lauraceae]	E	H	14	14.3	28.6	57.1	0	++	7
	<i>Pinus densiflora</i> [Pinaceae]	E	H	11	27.3	45.5	27.3	0	+	0
	<i>Eurya japonica</i> [Theaceae]	E	M	26	30.8	50	15.4	3.8	+	42
	<i>Neolitsea sericea</i> [Lauraceae]	E	M	11	0	36.4	54.5	9.1	++	0
	<i>Ligustrum japonicum</i> [Oleaceae]	E	M	10	30	70	0	0	+	40
<i>Pieris japonica</i> [Ericaceae]	E	L	10	10	80	10	0	+	70	
摩耶	<i>Carpinus laxiflora</i> [Betulaceae]	D	H	36	0	2.8	11.1	86.1	+++	0
	<i>Quercus serrata</i> [Fagaceae]	D	H	23	0	0	4.3	95.7	+++	30
	<i>Quercus variabilis</i> [Fagaceae]	D	H	22	0	4.5	0	95.5	+++	59
	<i>Prunus jamasakura</i> [Rosaceae]	D	H	10	0	0	10	90	+++	30
	<i>Acer mono</i> var. <i>marmoratum</i> [Aceraceae]	D	H	10	0	0	50	50	++	10
	<i>Acer amoenum</i> [Aceraceae]	D	M	14	0	35.7	7.1	57.1	++	0
	<i>Alnus sieboldiana</i> [Betulaceae]	D	M	11	0	0	9.1	90.9	+++	36
	<i>Rhododendron macrosepalum</i> [Ericaceae]	D	L	13	0	15.4	23.1	61.5	+++	23
	<i>Quercus acuta</i> [Fagaceae]	E	H	23	13	52.2	30.4	4.3	+	9
	<i>Cinnamomum camphora</i> [Lauraceae]	E	H	22	54.5	31.8	13.6	0	+	0
	<i>Camellia japonica</i> [Theaceae]	E	H	20	55	40	5	0	+	0
	<i>Quercus glauca</i> [Fagaceae]	E	H	11	0	36.4	54.5	9.1	++	9
	<i>Quercus myrsinaefolia</i> [Fagaceae]	E	H	10	0	10	80	10	++	30
	<i>Pinus densiflora</i> [Pinaceae]	E	H	10	0	100	0	0	+	0
	<i>Eurya japonica</i> [Theaceae]	E	M	25	84	16	0	0	ND	24
	<i>Ligustrum japonicum</i> [Oleaceae]	E	M	11	100	0	0	0	ND	0
	<i>Aucuba japonica</i> [Cornaceae]	E	L	17	100	0	0	0	ND	0

表 4 姫路地域の3調査地点(増位・広峰・書写)における台風14号と18号後の葉群の褐変および落葉被害(表3の説明参照)。

調査地	種名 [科名]	落葉(D)・ 常緑(E)	樹高	N	被害度別相対頻度				総被害度	新葉展開樹 の割合 (%)
					I	II	III	IV		
増位	<i>Quercus serrata</i> [Fagaceae]	D	H	46	0	0	19.6	80.4	+++	52
	<i>Quercus variabilis</i> [Fagaceae]	D	H	19	0	0	15.8	84.2	+++	47
	<i>Prunus jamasakura</i> [Rosaceae]	D	H	14	0	7.1	0	92.9	+++	43
	<i>Lyonia ovalifolia</i> [Ericaceae]	D	M	34	0	2.9	20.6	76.5	+++	32
	<i>Rhus trichocarpa</i> [Anacardiaceae]	D	M	10	0	0	0	100	+++	80
	<i>Rhododendron macrosepalum</i> [Ericaceae]	D	L	23	0	13	21.7	65.2	+++	30
	<i>Rhododendron reticulatum</i> [Ericaceae]	D	L	21	0	0	28.6	71.4	+++	33
	<i>Pinus densiflora</i> [Pinaceae]	E	H	39	10.3	79.5	10.3	0	+	0
	<i>Ilex pedunculosa</i> [Aquifoliaceae]	E	H	36	0	50	36.1	13.9	++	31
	<i>Quercus glauca</i> [Fagaceae]	E	H	28	14.3	57.1	17.9	10.7	+	11
	<i>Castanopsis sieboldii</i> [Fagaceae]	E	H	26	15.4	84.6	0	0	+	0
	<i>Eurya japonica</i> [Theaceae]	E	M	24	12.5	79.2	4.2	4.2	+	25
	<i>Juniperus rigida</i> [Cupressaceae]	E	M	11	0	27.3	63.6	9.1	++	64
広峰	<i>Quercus serrata</i> [Fagaceae]	D	H	39	0	0	30.8	69.2	+++	100
	<i>Quercus variabilis</i> [Fagaceae]	D	H	37	0	2.7	45.9	51.4	++	81
	<i>Prunus jamasakura</i> [Rosaceae]	D	H	25	0	0	36	64	+++	32
	<i>Celtis sinensis</i> var. <i>japonica</i> [Ulmaceae]	D	H	18	0	0	38.9	61.1	+++	17
	<i>Zelkova serrata</i> [Ulmaceae]	D	H	15	0	0	33.3	66.7	+++	40
	<i>Sapindus mukorossi</i> [Sapindaceae]	D	H	13	0	0	15.4	84.6	+++	62
	<i>Rhododendron macrosepalum</i> [Ericaceae]	D	L	12	0	25	41.7	33.3	++	58
	<i>Rhododendron reticulatum</i> [Ericaceae]	D	L	12	0	8.3	8.3	83.3	+++	83
	<i>Chamaecyparis obtusa</i> [Cupressaceae]	E	H	32	31.3	59.4	9.4	0	+	0
	<i>Quercus glauca</i> [Fagaceae]	E	H	25	12	60	24	4	+	12
	<i>Camellia japonica</i> [Theaceae]	E	H	24	58.3	37.5	4.2	0	+	0
	<i>Pinus densiflora</i> [Pinaceae]	E	H	23	30.4	34.8	34.8	0	+	0
	<i>Ilex pedunculosa</i> [Aquifoliaceae]	E	H	10	0	70	30	0	+	40
<i>Eurya japonica</i> [Theaceae]	E	M	19	73.7	10.5	15.8	0	ND	0	
<i>Juniperus rigida</i> [Cupressaceae]	E	M	10	20	50	30	0	+	0	
書写	<i>Quercus serrata</i> [Fagaceae]	D	H	41	0	2.4	7.3	90.2	+++	93
	<i>Quercus variabilis</i> [Fagaceae]	D	H	40	0	10	35	55	++	75
	<i>Prunus jamasakura</i> [Rosaceae]	D	H	11	0	0	27.3	72.7	+++	91
	<i>Lyonia ovalifolia</i> [Ericaceae]	D	M	18	0	0	22.2	77.8	+++	0
	<i>Rhododendron macrosepalum</i> [Ericaceae]	D	L	10	0	70	30	0	+	90
	<i>Wisteria floribunda</i> [Leguminosae]	D	Vine	15	0	0	0	100	+++	100
	<i>Chamaecyparis obtusa</i> [Cupressaceae]	E	H	42	57.1	35.7	7.1	0	+	0
	<i>Castanopsis sieboldii</i> [Fagaceae]	E	H	29	79.3	20.7	0	0	ND	0
	<i>Quercus glauca</i> [Fagaceae]	E	H	21	9.5	28.6	42.9	19	++	14
	<i>Camellia japonica</i> [Theaceae]	E	H	20	95	5	0	0	+	0
	<i>Ilex pedunculosa</i> [Aquifoliaceae]	E	H	14	28.6	28.6	35.7	7.1	+	21
	<i>Cryptomeria japonica</i> [Taxodiaceae]	E	H	11	90.9	9.1	0	0	ND	0
	<i>Pinus densiflora</i> [Pinaceae]	E	H	10	30	50	20	0	+	0
<i>Eurya japonica</i> [Theaceae]	E	M	28	96.4	3.6	0	0	ND	0	
<i>Photinia glabra</i> [Rosaceae]	E	M	16	31.3	68.8	0	0	+	0	

表 5 北六甲地域の3調査地点(大倉・志久野峠・投げ町)における台風14号と18号後の葉群の褐変および落葉被害(表3の説明参照)。

調査地	種名 [科名]	落葉(D)・ 常緑(E)	樹高	N	被害度別相対頻度				総被害 度	新葉展開樹 の割合 (%)
					I	II	III	IV		
大倉	<i>Quercus serrata</i> [Fagaceae]	D	H	39	33.3	66.7	0	0	+	0
	<i>Prunus jamasakura</i> [Rosaceae]	D	H	24	29.2	37.5	20.8	12.5	+	0
	<i>Castanea crenata</i> [Fagaceae]	D	H	22	40.9	45.5	9.1	4.5	+	0
	<i>Carpinus laxiflora</i> [Betulaceae]	D	H	14	0	92.9	7.1	0	+	0
	<i>Clethra barvinervis</i> [Clethraceae]	D	M	28	64.3	28.6	3.6	3.6	+	0
	<i>Evodiopanax innovans</i> [Araliaceae]	D	M	24	87.5	12.5	0	0	ND	0
	<i>Alnus sieboldiana</i> [Betulaceae]	D	M	22	31.8	36.4	22.7	9.1	+	0
	<i>Rhododendron reticulatum</i> [Ericaceae]	D	L	25	72	28	0	0	ND	0
	<i>Rhododendron macrosepalum</i> [Ericaceae]	D	L	22	86.4	13.6	0	0	ND	45
	<i>Hydrangea hirta</i> [Saxifragaceae]	D	L	14	100	0	0	0	ND	0
	<i>Quercus glauca</i> [Fagaceae]	E	H	27	96.3	3.7	0	0	ND	0
	<i>Chamaecyparis obtusa</i> [Cupressaceae]	E	H	26	100	0	0	0	ND	0
	<i>Ilex pedunculosa</i> [Aquifoliaceae]	E	H	25	88	12	0	0	ND	0
	<i>Camellia japonica</i> [Theaceae]	E	H	23	100	0	0	0	ND	0
	<i>Pinus densiflora</i> [Pinaceae]	E	H	19	84.2	10.5	5.3	0	ND	0
	<i>Cryptomeria japonica</i> [Taxodiaceae]	E	H	13	92.3	0	7.7	0	ND	0
<i>Eurya japonica</i> [Theaceae]	E	M	29	96.6	3.4	0	0	ND	31	
<i>Pieris japonica</i> [Ericaceae]	E	L	21	95.2	0	4.8	0	ND	0	
志久野峠	<i>Quercus serrata</i> [Fagaceae]	D	H	42	28.6	61.9	9.5	0	+	0
	<i>Prunus jamasakura</i> [Rosaceae]	D	H	22	13.6	54.5	27.3	4.5	+	0
	<i>Castanea crenata</i> [Fagaceae]	D	H	12	83.3	8.3	0	8.3	ND	0
	<i>Clethra barvinervis</i> [Clethraceae]	D	M	21	23.8	66.7	9.5	0	+	0
	<i>Lyonia ovalifolia</i> [Ericaceae]	D	M	19	63.2	31.6	5.3	0	+	0
	<i>Alnus pendula</i> [Betulaceae]	D	M	19	42.1	52.6	5.3	0	+	0
	<i>Rhododendron reticulatum</i> [Ericaceae]	D	L	25	72	28	0	0	ND	0
	<i>Rhododendron macrosepalum</i> [Ericaceae]	D	L	21	85.7	14.3	0	0	ND	0
	<i>Lindera umbellata</i> [Lauraceae]	D	L	10	90	10	0	0	ND	0
	<i>Pinus densiflora</i> [Pinaceae]	E	H	45	95.6	4.4	0	0	ND	0
	<i>Ilex pedunculosa</i> [Aquifoliaceae]	E	H	31	90.3	9.7	0	0	ND	0
	<i>Camellia japonica</i> [Theaceae]	E	H	28	96.4	0	3.6	0	ND	0
	<i>Quercus myrsinaefolia</i> [Fagaceae]	E	H	20	100	0	0	0	ND	0
	<i>Quercus glauca</i> [Fagaceae]	E	H	13	92.3	7.7	0	0	ND	0
	<i>Chamaecyparis obtusa</i> [Cupressaceae]	E	H	12	100	0	0	0	ND	0
	<i>Eurya japonica</i> [Theaceae]	E	M	32	96.9	0	3.1	0	ND	3.1
<i>Juniperus rigida</i> [Cupressaceae]	E	M	29	96.6	3.4	0	0	ND	0	
<i>Ilex crenata</i> [Aquifoliaceae]	E	M	24	100	0	0	0	ND	0	
<i>Pieris japonica</i> [Ericaceae]	E	L	23	100	0	0	0	ND	0	
投げ町 i	<i>Quercus serrata</i> [Fagaceae]	D	H	32	68.8	28.1	3.1	0	ND	0
	<i>Castanea crenata</i> [Fagaceae]	D	H	12	83.3	16.7	0	0	ND	0
	<i>Lyonia ovalifolia</i> [Ericaceae]	D	M	24	87.5	8.3	4.2	0	ND	0
	<i>Evodiopanax innovans</i> [Araliaceae]	D	M	17	100	0	0	0	ND	0
	<i>Clethra barvinervis</i> [Clethraceae]	D	M	14	85.7	14.3	0	0	ND	0
	<i>Alnus sieboldiana</i> [Betulaceae]	D	M	13	69.2	30.8	0	0	ND	0
	<i>Rhododendron reticulatum</i> [Ericaceae]	D	L	31	74.2	25.8	0	0	ND	0
	<i>Rhododendron macrosepalum</i> [Ericaceae]	D	L	16	87.5	12.5	0	0	ND	0
	<i>Pinus densiflora</i> [Pinaceae]	E	H	42	76.2	23.8	0	0	ND	0
	<i>Quercus glauca</i> [Fagaceae]	E	H	28	100	0	0	0	ND	0
	<i>Chamaecyparis obtusa</i> [Cupressaceae]	E	H	28	100	0	0	0	ND	0
	<i>Ilex pedunculosa</i> [Aquifoliaceae]	E	H	26	84.6	11.5	3.8	0	ND	0
	<i>Camellia japonica</i> [Theaceae]	E	H	22	100	0	0	0	ND	0
	<i>Quercus myrsinaefolia</i> [Fagaceae]	E	H	20	95	5	0	0	ND	0
	<i>Eurya japonica</i> [Theaceae]	E	M	39	100	0	0	0	ND	0
	<i>Juniperus rigida</i> [Cupressaceae]	E	M	17	100	0	0	0	ND	0

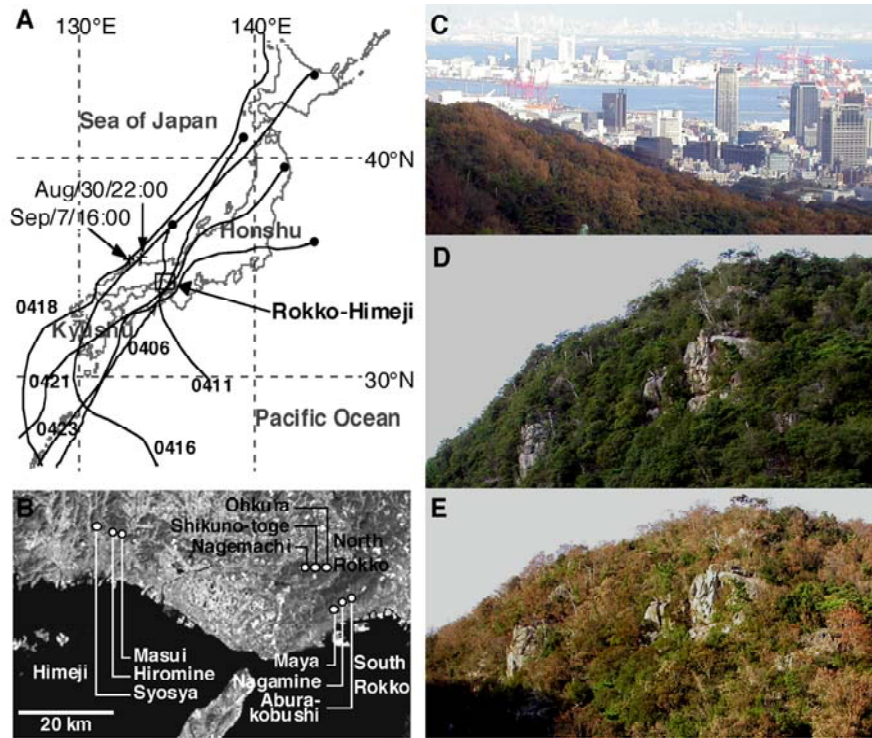


図1 2004年に日本に上陸した6個の台風(6, 11, 16, 18, 21, 23号)の経路(A)。兵庫県南部に強い海風をもたらした16号と18号の経路は太線で示されている。それぞれの台風は黒丸の地点で低気圧へと変わった。また、調査対象地域が四角で示してある。南六甲、北六甲、姫路の3地域から選ばれた9調査地点(B)。風台風16・18号後の南六甲地域における大規模な森林の褐変の様子を示した写真(C)。被害の前年(2003年10月, D)と風台風16・18号後(2004年10月, E)に撮影した南六甲地域の2次林の写真。

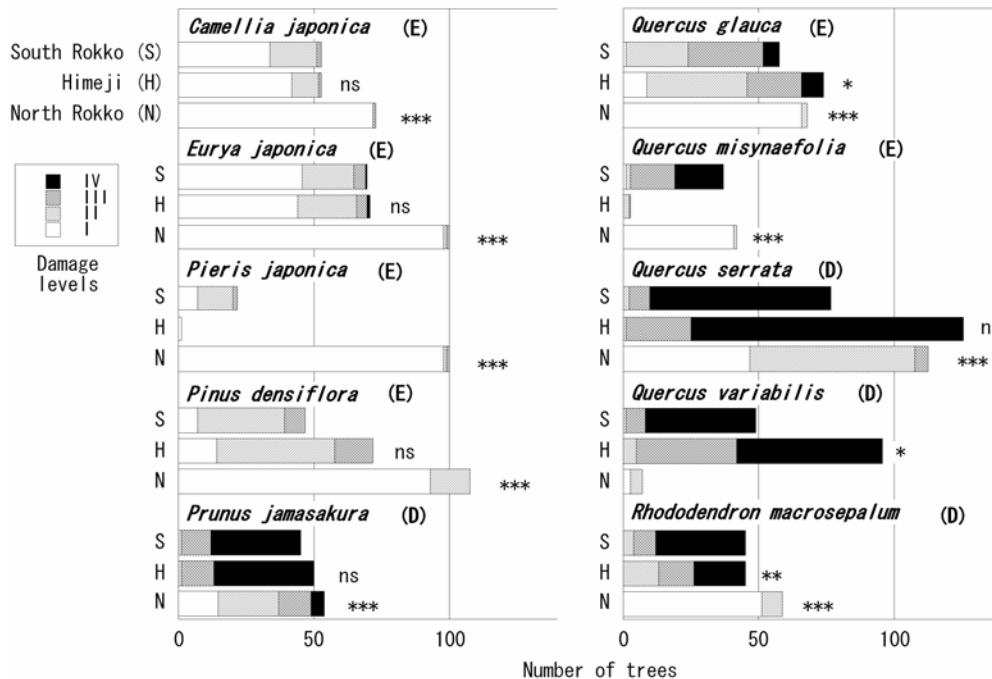


図2 南六甲(S)・姫路(H)・北六甲(N)の3調査地域における被害度別(I-IV,本文参照)の樹数を示した図。3地域に共通して見られた10樹種についての結果を示した。常緑樹は(E)、落葉樹は(D)と表してある。姫路・北六甲地域について、南六甲と比較したときの被害度の差をR X Cカイ二乗テストで検定した結果を、星印で示した(***, $P < 0.001$; **, $P < 0.01$; *, $P < 0.05$; and ns, $P > 0.05$)。十分な数の個体からデータが得られなかった場合は、統計検定の結果を示していない。

0515

Extensive defoliation of forests following salt-spray of ‘dry’ typhoons

Hiroshi Kudo
Kobe University

Summary

Questions: We report an unusual defoliation of forests observed after ‘dry’ typhoons. We used the opportunity to test the effects of precipitations during the storms and the effects of slope orientations against onshore winds, and asked following questions. 1. Which species received heavy damage and which species expressed less damage? 2. Were there differences in the damage levels between areas that received different amounts of precipitation? 3. Were there differences in the damage levels between forests that face and face back to onshore winds?

Location: Rokko-Himeji region on the south-western coast of the Honshu, Japan,

Methods: After typhoons 0416 and 0418, we recorded damage levels of 3,981 trees of 108 species from nine sites that were selected from three contrasting areas in terms of precipitation during the typhoons and slope orientation.

Results: Foliage damages were generally prominent at the sites on wind-facing slopes that directly received onshore wind. In comparisons of shared species, damage levels were significantly higher in the wind-facing area for all compared species. Although the differences in damage levels were not great between the areas with different amounts of precipitation, three species showed statistically heavier damages in the area with smaller precipitation. Deciduous species generally showed heavier damage compared with evergreen species. Some evergreen species that are common to natural maritime forests showed high tolerances.

Conclusions: The results indicated that the combination of the salt-spray by onshore wind and insufficient precipitation to dilute salt from foliage was the causal mechanisms of the extensive forest defoliation.