

## 科学研究費助成事業 研究成果報告書

平成 28 年 6 月 8 日現在

機関番号：14301

研究種目：基盤研究(C) (一般)

研究期間：2012～2015

課題番号：24580218

研究課題名(和文) 冷温帯林におけるブナ科樹木の衰退とその要因

研究課題名(英文) Decline of Fagaceae species on cool temperate forest and its causal factors

研究代表者

安藤 信 (Ando, Makoto)

京都大学・フィールド科学教育研究センター・准教授

研究者番号：00133132

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 4,200,000円

研究成果の概要(和文)：冷温帯林で優占する3種のブナ科樹木について、長期観測データの解析から衰退の様式を明らかにしその要因について考察した。天然林の過去20年のデータ解析により、ブナでは大径木が枯死しやすい状況が20年間続いていること、新規加入はあるものの胸高断面積合計は減少し続けていることが明らかとなった。同調査区で進行中のナラ枯れの解析では、ミズナラに被害を引き起こすカシノナガクイムシの直近には飛ばない特徴的な移動分散様式が示唆された。同様にナラ枯れ被害が進行中の二次林の過去30年のデータ解析からは、他の樹種ではみられない直径成長量の減衰がクリで認められ、被害発生以前からクリが衰退し始めていたことが示された。

研究成果の概要(英文)：Patterns of decline of 3 Fagaceae species and their causal factors were studied on cool temperate forests by analyzing the data of long term ecological research. It was clarified that the probability of mortality of Japanese beech increased with increase in DBH, and that the basal area of Japanese beech kept decreasing for 20 years in a primary forest of Kyoto. Analyses of the distribution pattern of attacked Japanese oak in a primary forest suggested that the ambrosia beetle *Platypus quercivorus*, vector of the pathogenic fungi which cause Japanese oak wilt, fly beyond suitable neighboring host trees when they disperse from the original host tree. Decrease in diameter growth was detected for Japanese chestnut over 40 cm in DBH by analyzing 30 years data of tree growth and mortality in a secondary forest of Kyoto, and it suggested that the decline of Japanese chestnut in this forest have been started before the occurrence of Japanese oak wilt.

研究分野：森林生態学

キーワード：ブナ ミズナラ クリ 毎木調査 胸高断面積合計 ナラ枯れ 天然林 二次林

## 1. 研究開始当初の背景

近年、ブナ科の特にコナラ属の樹木について、世界各地から衰退の報告がある。2010年にソウルで開催された IUFRO (国際森林研究機関連合) の大会においても、ブナ科樹木の衰退と集団枯死についてそれぞれセッションが設けられ、活発な議論がなされた。寿命を迎えたブナ科樹木が何らかのストレスにさらされ、最終的には菌類や食葉性昆虫、キクイムシの攻撃を受けて枯死に至るなど、衰退には複数の要因が関与していると考えられている。集団枯死は衰退よりも劇症型で、これには菌類とそれを運搬するキクイムシが関与しているが、日本各地で問題となっているナラ枯れもこれにあたる。

日本では現在ナラ枯れが猛威をふるいミズナラの衰退が注目されているが、衰退しつつあるブナ科樹木はミズナラだけではない。冷温帯の天然林と二次林に 20~30 年前に設定され今も計測が継続している毎木調査プロットのデータ解析から、ブナとクリにも衰退の兆しが見えてきた。

### (1) ブナの衰退

申請者らは、近畿圏では希少な原生的天然林が残存している京都大学の芦生研究林において、森林の長期動態を明らかにする目的で複数の調査プロットを維持し毎木調査を継続している。このうち、1992年に設定され(山中ら, 1993)5年ごとに調査を行っているモンドリ谷(16ha)では、優占樹種であるブナの大径木に枯死が目立ち(安藤, 2004)、実生や稚樹の更新もほとんどみられない(安藤, 未発表データ)。神奈川県丹沢山地におけるブナの衰退には、水分ストレス、大気汚染、食葉性昆虫(ブナハバチ)など複数の要因が関与していることが明らかにされているが、芦生のブナについてはその衰退の要因は不明である。芦生はブナの分布境界域に位置するので、温暖化などの気候変動は大きな影響を及ぼす可能性がある。また、芦生ではシカの過採食による下層植生の衰退が著しく、これに伴う土壌流出も衰退の要因となり得る。丹沢で見られるようなブナハバチの大発生は芦生では観察されないが、昆虫による加害も無視できない要因である。

### (2) ミズナラの衰退

芦生では 2002 年より、ミズナラを中心にナラ枯れの被害が見受けられるようになった。前述のモンドリ谷では 1992 年のプロット設定時にはおよそ 300 本のミズナラが生育していたが、2005 年に初めてナラ枯れの被害が確認されてからその後 6 年間で 70 本のミズナラが被害を受け(haあたり年間0.7本)、そのうち 60 本が枯死した(Yamasaki et al., 2016)。一方、京都府の東部に位置する高層湿原、八丁平の周辺二次林でも、申請者らは複数の毎木調査プロットを 1980 年より維持

している。八丁平では 2008 年よりナラ枯れの被害が見受けられるようになった。ミズナラとクリが優占する八丁平(93ha)では、その後 3 年間で 1902 本のミズナラが被害を受け(haあたり年間7本)、そのうち 781 本が枯死した(Yamasaki et al., 2014)。ミズナラの生育密度が異なるので単純に比較はできないが、芦生では被害拡大速度は遅いものの枯死率は高く、八丁平では被害拡大速度は早い枯死率は低い。両調査地はほぼ同じ標高に位置し、被害拡大に影響を及ぼす他の要因としては林分の構成樹種や密度が考えられる。

### (3) クリの衰退

八丁平ではクリにも衰退の兆しが見受けられる。1980 年からの調査でクリの本数が半減したプロットもあり、薪炭林放置後成熟したクリが本来の冷温帯林の構成樹種に置き換わっていく過程が明らかになりつつある(安藤, 2008)。クリもカシノナガキクイムシの攻撃を受けており、ミズナラと比べると少数だが枯死もしている(Yamasaki et al., 2014)。クリはミズナラと比べるとカシノナガキクイムシに好まれない樹種だが(Yamasaki and Futai, 2012)、今後ミズナラの密度が減少していくと一斉に攻撃を受け始める可能性もある(小林・上田, 2005)。調査を継続して今後の成長と枯死の過程を明らかにする必要がある。

## 2. 研究の目的

本研究では冷温帯林で進行中のブナ科樹木の衰退について、下記の 3 点を明らかにすることを目的とした。

### (1) 冷温帯の天然林におけるブナの衰退過程とその要因

- ・ブナの直径成長量、枯死率、新規加入は 20 年間でどのように変化しているか?
- ・そのパターンは他の優占樹種と異なっているか?
- ・どのような立地のどのような個体が枯死しているのか?

### (2) ミズナラの集団枯死被害の拡大と枯死率にみられる地域間差の要因

- ・冷温帯林において被害はどのように拡大していくのか?
- ・天然林と二次林で被害様式が異なるのは何故か?

### (3) 冷温帯の二次林におけるクリの衰退過程とその要因

- ・直径成長量に減衰はみられるか?
- ・衰退はナラ枯れ被害が発生する前から起こっていたのか?

### 3. 研究の方法

#### (1) ブナの衰退

冷温帯の天然林（京都大学芦生研究林のモンドリ谷、16ha）で DBH が 10cm 以上の樹木個体について 5 年ごとの毎木調査を継続した。本調査は 1992 年の調査から数えて 5 回目にあたり、これにより 5 年ごとの 4 期分の成長枯死データを得た。このデータを利用して、ブナの成長と生残、胸高直径 10cm 以上への進級状況を解析し、他の優占樹種と比較した。

調査地ではシカの過採食により下層植生が衰退し、土壌流出の傾向が見られる。このような変化がブナの衰退に影響を及ぼしているのであれば、急傾斜地で枯死確率が上がっている可能性がある。ブナ衰退の要因として、斜面傾度などの立地環境と立木密度に注目し、固定プロットの全域と一部を対象に異なるスケールで解析を行った。まず 16ha 全域を 256 個に分割する 25m 四方のサブプロット単位で、プロット境界の測量データから地形要素（標高・斜面傾度・斜面方位・凹凸指数）を算出した。これらとサブプロット単位の立木密度を説明変数とし、1992 年から 20 年間のブナの枯死確率をサブプロット単位で予測するモデルを構築し、モデル選択を行った。次に固定プロットの一部（1.5ha）を対象に、立木と枯死幹の位置と標高を DGPS とレーザ距離計を用いて測量した。この測量データから計算した地形要素と立木密度及び個体の胸高直径を説明変数とし、1992 年から 5 年毎のブナの枯死確率を個体レベルで予測するモデルを構築し、同様にモデル選択を行った。

#### (2) ミズナラの衰退

ナラ枯れは病原菌を媒介するカシノナガキクイムシが移動分散することで被害が拡大していく。被害拡大様式の解析からその最大飛翔距離は推定されているものの、どの距離階級にどれくらいの割合が飛翔しているかなど、その移動分散様式は明らかになっていない。そこで、一集水域内の 10 年間のナラ枯れ被害拡大様式を解析し、カシノナガキクイムシの移動分散様式を推定した。前年の被害木からのカシノナガキクイムシの分散カーネルが対数正規分布に従うと仮定し、平均と標準偏差を変化させることでピーク位置とばらつき具合の異なる 100 種類の仮想分散カーネルを準備した。前年被害木からの距離に応じてカシノナガキクイムシの移動分散確率を計算し、どのような分散カーネルを仮定した場合に被害発生確率を予測するモデルのあてはまりがよくなるのかを探索した。

カシノナガキクイムシは集団でブナ科樹木に穿孔することで健全木も枯死させるが、天然林と比較すると二次林では穿孔被害木の生存率が高い。穿孔生存木では繁殖成功率が低いので、このような状況はカシノナガキ

クイムシにとって適応的ではない。二次林において穿孔被害木の生存率が高くなる原因として、寄主木の密度が高い二次林ではマスマックが特定の樹木個体に集中しきらず、結果的に低密度の穿孔しか受けなかった樹木個体が生存している可能性があげられる。この仮説が正しければ、穿孔生存木は穿孔枯死木の周辺に集中して分布していると考えられる。これを検証するために、穿孔枯死木と穿孔生存木の分布パターンを解析した。京都府東部、八丁平湿原周辺のミズナラとクリが優占する二次林における 2008 年から 2014 年までの被害木の分布データを利用して、pair correlation 関数の一種である 0-ring statistic を計算し、各年について穿孔生存木が穿孔枯死木の周囲でどのように分布しているのかを解析した。

#### (3) クリの衰退

八丁平の二次林では、ナラ枯れによるミズナラの枯損以外に、カシノナガキクイムシの穿孔痕がないクリの枯損も目立つ。ここで 1980 年より 3 年毎に行っている毎木調査を継続し、DBH が 5cm 以上の樹木個体について、3 年ごとの 11 期分の成長枯死データを得た。このデータを利用して、胸高直径と直径成長量の関係を解析し、ブナ科の 3 樹種（ブナ・ミズナラ・クリ）で比較した。

### 4. 研究成果

#### (1) ブナの衰退

1992～1997 年を 1 期、1997～2002 年を 2 期、2002～2007 年を 3 期、2007～2012 年を 4 期とすると、スギの胸高断面積合計は 1 期から 4 期にかけて増大し続けたのに対し、ブナの胸高断面積合計は 1 期から 4 期にかけて徐々に減少した。直径の増大に伴う成長量の変化を考慮した上で比較すると、スギとブナの直径成長量は 1 期から 3 期にかけて減少し 4 期に増加した。同様のパターンはミズナラやミズメなど他の優占種でも見られた。また、スギの枯死確率は直径が細いほど高くなっていたのに対し、ブナの枯死確率は直径が太いほど高くなっていた。胸高直径 10cm 以上への新規加入個体数はブナでは 3 期にピークが見られた。多くの優占種の成長に同様の影響を及ぼすような長期的な変化が調査地で起こっていること、ブナでは大径木が枯死しやすい状況が 20 年間続いていること、新規加入はあるものの胸高断面積合計は減少し続けておりブナは衰退過程にあることが明らかとなった。

調査地全域を対象としたサブプロット単位の解析では、検討した地形要素と立木密度はいずれもブナの枯死確率を予測する最適モデルに説明変数として採択されず、ブナの枯死に影響を及ぼしている要因を明らかにすることはできなかった。一方、小面積を対象とした個体レベルの解析では、立木密度と

個体の胸高直径が最適モデルに説明変数として採択され、胸高直径が大きくなり周辺の立木密度が高くなるほどブナの枯死確率が上がっていることが明らかとなった。斜面傾度などの地形要素は説明変数として採択されず、下層植生の衰退がブナの衰退に及ぼす間接的な効果は検出されなかった。

## (2) ミズナラの衰退

調査地では 2004 年に初めてナラ枯れ被害が確認されたが、以後 2011 年までカシノナガキクイムシの穿孔による枯死がみられた。各年各個体の被害の有無を応答変数とした一般化線形モデルを構築したところ、説明変数の中では胸高直径が最も逸脱度を説明した割合が高く、次に高かったのがカシノナガキクイムシの移動分散確率だった。前年の被害木から 300m にピークがあり、比較的ばらつき具合の小さい分散カーネルを仮定した場合が最もモデルのあてはまりがよくなり、直近には飛ばないカシノナガキクイムシの移動分散様式が示唆された。また、最適モデルには、胸高直径と移動分散確率以外に周辺 10m のミズナラの密度も説明変数として採択され、局所的に集中分布する太いミズナラがカシノナガキクイムシに攻撃されやすいことが明らかとなった。

二次林における被害木の分布データを解析したところ、穿孔生存木は穿孔枯死木に近づくほど集中度合が高く、いずれの年も半径 50m 圏内ではランダム分布と比較して有意に集中していることが明らかとなった。二次林では近接して集中的に分布する数本の寄主木が同時期にカシノナガキクイムシに穿孔され、その中で穿孔がより集中した個体が枯死し、集中しなかった個体が生存していることが示唆された。

## (3) クリの衰退

二次林での 30 年間の毎木調査データを解析したところ、ブナとミズナラでは胸高直径 50cm までで直径成長量の減衰はみられなかったのに対し、クリでは胸高直径 40cm をピークに直径成長量の減衰がみられ、調査地においてはナラ枯れ発生以前からクリが衰退し始めていたことが示唆された。

## 5. 主な発表論文等

(研究代表者、研究分担者及び連携研究者には下線)

〔雑誌論文〕(計 1 件)

Yamasaki M, Kaneko T, Takayanagi A, Ando M (2016) Analysis of oak tree mortality to predict ambrosia beetle *Platypus quercivorus* movement. Forest Science, DOI: 10.5849/forsci.15-121, 査読有

〔学会発表〕(計 4 件)

山崎理正, 金子隆之, 高柳敦, 安藤信 (2013) 冷温帯林におけるブナの衰退 -20 年間の毎木調査の結果から-. 第 60 回日本生態学会大会

山崎理正, 鮫島悠甫, 金子隆之, 高柳敦, 安藤信 (2014) 冷温帯林におけるブナの衰退と立地環境. 第 61 回日本生態学会大会

山崎理正, 金子隆之, 高柳敦, 安藤信 (2015) 直近には飛ばないカシノナガキクイムシの移動分散様式. 第 62 回日本生態学会大会

山崎理正, Pham Duy Long, 伊東康人, 安藤信 (2016) 二次林ではなぜカシノナガキクイムシに穿孔されても生き残る木が多いのか. 第 63 回日本生態学会大会

〔図書〕(計 1 件)

安藤信, 山崎理正 (2016) 第 2 章 調査結果 II. 森林植生. 京都市編「八丁平植生継続調査報告書」, pp.29-119, 京都市産業観光局農林振興室林業振興課.

〔その他〕

ホームページ

[http://www.forestbiology.kais.kyoto-u.ac.jp/risei/kakenhi\\_24580218/index.html](http://www.forestbiology.kais.kyoto-u.ac.jp/risei/kakenhi_24580218/index.html)

## 6. 研究組織

### (1) 研究代表者

安藤 信 (ANDO, Makoto)  
京都大学・フィールド科学教育研究センター・准教授  
研究者番号：00133132

### (2) 研究分担者

金子 隆之 (KANEKO, Takayuki)  
京都大学・大学院農学研究科・助教  
研究者番号：20233877

高柳 敦 (TAKAYANAGI, Atsushi)  
京都大学・大学院農学研究科・講師  
研究者番号：70216795

山崎 理正 (YAMASAKI, Michimasa)  
京都大学・大学院農学研究科・助教  
研究者番号：80263135

### (3) 連携研究者

なし