

# 落葉広葉樹林におけるウダイカンバ成木の衰退の要因解明に関する研究

大野 泰之

## Clarification of factors contributing to crown dieback of *Betula maximowicziana* canopy trees in deciduous broad-leaved forests

Yasuyuki OHNO

### 要 旨

ウダイカンバは北海道を代表する有用樹種の一つであり、径級の大きな個体は非常に高価格で取引される。そのため、北海道有林などでは、1960年代の後半からウダイカンバ大径材生産を目的とした保育管理が、多くのウダイカンバ二次林で進められてきた。しかし、北海道の一部の地域（網走地方、上川南部）では、1990年代の後半からウダイカンバの枝が樹冠の上部から枯れ下がる現象（以下、衰退と記す）が顕在化し、将来の大径材生産が危惧されるようになった。本研究では、ウダイカンバの衰退に関与した要因を明らかにするため、様々なストレス（土壌の養水分の不足や食葉性昆虫による食害、個体間競争など）に対するウダイカンバの応答を調査し、衰退に至るプロセスおよび衰退を回避・軽減するための施業方法について検討した。

ウダイカンバの衰退の発生に関与する潜在的な要因を抽出するため、衰退の進行している網走地方（興部町）のウダイカンバ二次林において、2つのプロットを設定し（プロット1：斜面上部、プロット2：斜面下部）、個体ごとの衰退の程度、幹の損傷・腐朽の有無、穿孔性昆虫による加害の有無を調査した。また、乾燥ストレスの程度、および窒素制限の程度を斜面位置間で比較するため、比較的、健全な個体を対象に葉組織の炭素安定同位体比（ $\delta^{13}\text{C}$ ）や窒素含有量など、個葉の諸性質を測定した。一般化線型モデルによる解析の結果、衰退木の出現確率に影響する要因として斜面位置が選択され、衰退木の出現確率は斜面下部に比べて斜面上部で高かった。斜面上部の個体の葉組織の $\delta^{13}\text{C}$ は斜面下部に比べて高く、斜面上部の個体が斜面下部に比べて相対的に強い乾燥ストレスの影響を受けていたことを示していた。一方、葉の窒素含有量（ $\text{mg g}^{-1}$ ）は斜面位置間で差は見られなかった。このことから、斜面位置間の乾燥ストレスの違いがウダイカンバの衰退の発生に関与したことが示唆された。

食葉性昆虫による激しい食害がウダイカンバの衰退（枝の枯れ下がり）に及ぼす影響を明らかにするため、激しい食害を受けた40年生のウダイカンバを対象に、食害後の当年生の枝（シュート）の応答と生残状況について調査を行った。7月の中～下旬に激しい食害を受けた当年生シュートは、シュートの着生する高さ（着生高）に関係なく、食害から約3週間後の夏季に二次開葉し、新しい葉（二次葉）を形成した。しかし、二次開葉したシュートの多くは、降水量が少なく、乾燥した時期に死亡した。二次葉を着けたシュートの枯死率は二次開葉しなかったものに比べて高く、その枯死率は着生高とともに急激に増加していた。観察された枯死パターンは、衰退木の特徴と一致しており、激しい食害が衰退を引き起こす誘因となり得るものと考えられた。

衰退が進行している網走地方や上川南部のウダイカンバ二次林では、衰退が顕在化（食葉性昆虫が大発生）する以前から、衰退木の直径成長が低下していたことが報告されている。そこで、衰退の進行している広葉樹二次林（南富良野町）における長期データを用いて、衰退の発生に先行する期間（1985–87年）の個体の胸高断面積（BA）成長量と1999年にウダイカンバが衰退木になる確率（衰退確率）との関係を解析した。また、先行期間のBA成長量の低下をもたらす要因について、個体間競争との関係から解析を行った。ウダイカンバの衰退確率には先行期間のBA成長量が影響しており、BA成長量の低下とともに衰退確率が増加していた。また、BA成長の低下には局所的な個体間競争が影響しており、競争効果の増加とともにBA成長量が低下していた。これらの結果は、長期間の個体間競争がBA成長量を低下させ、衰退の発生に影響したことを示していた。

衰退木となったウダイカンバがその後回復するのか、それとも衰退がさらに進行し、枯死に至るのか？を明らかにするため、衰退の程度（DC）と個体間の競争効果がウダイカンバのBA成長量と枯死率に及ぼす影響を解析した。ウダイカンバのBA成長量と枯死率は、ともに期首のDCと競争効果によって影響されており、DCの増加と競争効果の増加による複合的な効果がBA成長量を低下させ、枯死率を増加させていた。このことから、衰退の進行した個体を大径木に育成することは難しく、優先的に除・間伐の対象木として選定すべきであることを提案した。

以上の結果から、少なくとも3種類のストレス（土壌水分の制限、食葉性昆虫による激しい食害、長期間にわたる個体間競争）がウダイカンバの衰退に関与する要因として検出された。これらの結果をもとに、ウダイカンバが衰退に至るプロセスを考察し、衰退を回避・軽減するための施業方法について検討した。

キーワード：ウダイカンバ、衰退、素因、誘因

## 目次

<b>第1章 緒言</b>	
1-1 研究の背景と目的	3
1-2 既往の研究と課題	3
1-2-1 樹木の衰退	3
1-2-2 北海道におけるウダイカンバ二次林の衰退	5
1-2-3 樹種特性	5
1-2-4 ウダイカンバ二次林の施業技術	6
1-3 論文の構成	7
<b>第2章 ウダイカンバ二次林における衰退木の出現パターンと個葉の性質</b>	
2-1 はじめに	8
2-2 調査地と方法	9
2-3 結果	11
2-4 考察	12
2-5 まとめ	15
<b>第3章 ウダイカンバの衰退に及ぼす短期的ストレスの効果</b>	
—食葉性昆虫による食害の程度が当年生シュートの応答と枯死に及ぼす影響—	
3-1 はじめに	15
3-2 調査地と方法	17
3-3 結果	18
3-4 考察	20
3-5 まとめ	21
<b>第4章 ウダイカンバの衰退に及ぼす長期的ストレスの効果</b>	
—素因としての個体間競争の役割—	
4-1 はじめに	22
4-2 調査地と方法	22
4-3 結果	26
4-4 考察	28
4-5 まとめ	29
<b>第5章 ウダイカンバの衰退程度別の直径成長量と枯死率の予測</b>	
5-1 はじめに	29
5-2 調査地と方法	30
5-3 結果	30
5-4 考察	32
5-5 まとめ	34
<b>第6章 総合考察</b>	
6-1 ウダイカンバの衰退発生要因	34
6-2 ウダイカンバの衰退プロセス	35
6-3 衰退を軽減・回避するための施業技術	37
6-4 衰退木の取扱い方法	39
6-5 環境変化への対応	39
謝辞	40
引用文献	40
Summary	45

## 第1章 緒言

### 1-1 研究の背景と目的

ウダイカンバ (*Betula maximowicziana* Regel) はカバノキ科カバノキ属の高木性の落葉性広葉樹であり、本州中部以東、北海道までの冷温帯に分布する日本の固有種である(倉田1971)。北海道におけるウダイカンバの垂直分布は標高200~600mであり、天然林や成熟した天然生林を構成する主要な樹種の一つである(Tabata 1966, 渡辺 1994)。ウダイカンバは雌雄同株で単性花であり、花は尾状花序で開葉と同時に開く風媒花である(森 1991)。本種は翼のついた小型の種子を生産し、風散布型の種子散布である(森 1991)。また、耐陰性が低く、明るい環境下で旺盛な初期成長を示すことから、ウダイカンバは典型的な先駆性樹種として位置づけられているが(Kikuzawa 1982, Koike 1990)、寿命は250年以上に達し、発達した森林の構成種になる(渡辺 1994)。また、山火事跡地やかき起こし地、不成熟化した針葉樹人工林などで優占群落を形成しやすい(菊沢 1983a)。

ウダイカンバは北海道を代表する有用広葉樹の一つであり、その大きな特徴は材の色調にある。ウダイカンバの心材は淡い紅褐色を呈し、肌理が緻密で美しいことから、家具、内装材、楽器材として称揚されてきた(向出 1985, 畠山 2004)。とくに径級が大きく、心材部の割合が大きい丸太は「マカバ」と俗称され、非常に高価格で取引されるとともに、国内はもとより世界の木材マーケットにおいて高く評価されてきた(山本ら 1974, 小池 2009)。そのため、近年では、人工林の造成も行われている(星・遠藤 1971, 小池ら 1988)。

ウダイカンバを含む高品質の広葉樹素材の多くは、成熟した森林に蓄積された資源に依存してきた。しかし、過去数十年にわたる過度の伐採は、広葉樹の質的な低下をもたらした。例えば、1952年(昭和27年)の広葉樹素材生産量のうち、胸高直径(DBH)40cm以上の大径木の占める割合は65.2%であったのに対し、1985年には26.6%に低下した(北海道林務部 1987)。また、この期間に生産されたDBH40cm以上の広葉樹素材に占める高品質材(I・II等材)の割合は、46.6%から9.1%に低下した(北海道林務部 1987)。このように広葉樹の質的な低下にともない、将来の優良広葉樹資源の保続が危惧されるようになった(林業試験場 1978, 向出 1985)。

成熟した天然生林資源の質的な低下にともない、発達段階にある若齢の広葉樹二次林は、将来の優良な広葉樹資源として注目されるようになった(山本ら 1974, 林業試験場 1978)。北海道には、明治末期から大正時代に発生した山火事跡に発達してきた広葉樹二次林が各地に分布しており、ウダイカンバやミズナラなどの有用広葉樹が優占するものも多い(林業試験場 1978)。そのため、北海道有林などでは、1960年代の後半からウダイカンバ大径材生産を目的とした保育管理がこ

れらの二次林を対象に進められてきた(三好・新田 1986a)。当時の経営計画では、保育開始林齢を60年、主伐林齢および仕立て目標をそれぞれ100-130年、DBH40cmとし、10-20年回帰で保育間伐が行われてきた(北海道 1979, 三好・新田 1986c)。

これらのウダイカンバ二次林の多くは、現在、林齢90-100年に達しており、主伐期を迎えつつある。しかし、北海道の一部の地域(網走地方, 上川南部)では、ウダイカンバの樹冠部の枝が梢端部から枯れ下がる現象(以下、衰退と記す)が1980年の中頃および1990年代の後半から報告されるようになった(写真1-1)(三好・新田 1986a, 本阿彌ら 2000, 寺澤ら 2001, 渡辺ら 2002, 大野 2003)。そのため、施業を行う技術者からは、ウダイカンバの衰退原因を解明するとともに、衰退を回避・軽減するための施業技術についての研究が必要とされている(本阿彌ら 2000)。そこで本研究では、ウダイカンバの衰退に関与した要因を特定するとともに、衰退に関与する要因とこれまで行われてきた施業との関係を整理し、衰退を回避・軽減するための施業方法と衰退が進行している二次林の取り扱い方法を提示することを目的とする。このことは、今後、確実に増加するウダイカンバ人工林や、成熟しつつあるかき起こし地に発生したウダイカンバ二次林に対する施業を行っていくうえでも極めて重要である。

### 1-2 既往の研究と課題

#### 1-2-1 樹木の衰退

樹木の衰退とは、「物理的損傷、病気や昆虫による攻撃のような明確な単一の要因による明らかな標徴が見られないまま、樹木や林分の活力と健全性が、成熟前のある期間に徐々に失われるという特徴をもつ現象」である(FAO 1994)。衰退の特徴として、成長低下や樹冠の上部から始まる大枝と小枝の枯れ、節間長の低下、葉の変色や小型化などがあげられる(Manion 1991, 鈴木 2004)。樹木の衰退は、世界各国で報告されており、北アメリカでは*Acer saccharum* (Bauce and Allen 1991, Bernier et al. 1989, Kolb and McCormick 1993), *Quercus alba*や*Q. Velutina*などのナラ類(Wargo 1981, Shifley et al. 2006), *Fraxinus americana* (Houston 1987)などの衰退が報告されており、ヨーロッパでは*Abies alba*と*Picea abies*, そして、*Q. Ilex*と*Q. Suber*などのナラ類で衰退が報告されている(Kandler 1990, 1992, Brasier 1992)。我が国においてもスギ人工林(高橋ら 1986, 松本ら 1992, 鈴木 2004)やブナ林(野内 2001), トドマツ人工林(丸山ら 2004, 2005, 松井ら 2004), ダケカンバ林(渡辺ら 2009)などで衰退が報告されている。

樹木の衰退には人為的な影響を含め、様々な生物的・非生物的なストレスが関与していることが、数多くの研究から明らかにされてきた。例えば、北アメリカの*Acer saccharum*の衰退には、激しい乾燥(Duchesne et al. 2003)や大気汚染(Pell et al. 1999), 土壌の養分バランスの低下(Horsley et al. 2000,



写真 1-1 衰退木のみられる90-100年生のウダイカンバ二次林 (北海道興部町)

- a: 遠くから見たウダイカンバ衰退木
- b: 衰退木の樹冠 (樹冠部の枝が枯れ下がっている)
- c, d: 衰退木が存在する林内の様子

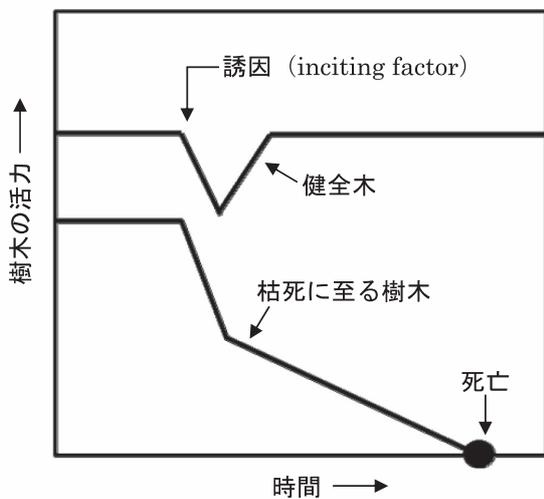


図 1-1 Manion (1991) の提唱した樹木の枯死プロセスモデル  
Pedersen (1998) に掲載された図を改変して使用

\* 枯死に至る樹木では、誘因を受ける前の活力は素因 (predisposing factor) によって低下する。誘因により、健全木の活力は一時的に低下するが、その後回復する。一方、枯死に至る樹木では、誘因の後、活力が激しく低下し、付加的要因 (contributing stress) により活力がさらに低下し、やがて枯死に至る。

Halett et al. 2006, St.Clair et al. 2008), 個体間競争 (Duchesne et al. 2003), 食葉性昆虫による食害 (Wargo 1972, 1981, Gross 1991), 菌害 (Bauce and Allen 1992), 土地の改変 (Roy et al. 2006) などのストレスが関与することが, 個葉および個体レベルの生理・生態学的な調査から明らかにされてきた (St.Clair et al. 2008)。また, 樹木の衰退には, 様々なストレスが複合的に影響するとともに, ストレス間における複雑な相互作用が存在する (Manion 1991)。そのため, これらのことが衰退に関与するストレスの種類の特定と衰退プロセスの理解を, しばしば困難にしている (Manion 1991, FAO 1994, St.Clair et al. 2008)。

Manion (1991) は樹木の衰退に関わる様々なストレスを3つに分類し, 樹木が衰退・枯死に至るプロセスを理解するためのフレーム (モデル) を提唱した (図1-1): ①素因 (predisposing factor) は, 個体間競争や大気汚染などの長期的なストレスであり, このストレスが樹木の活力を低下させ, その後の誘因に対する感受性を増加させる, ②誘因 (inciting factor) は食葉性昆虫による激しい食害や著しい乾燥などの短期的なストレスであり, 樹木の生理機能を低下させ, 活力のさらなる低下をもたらす, ③付加的要因 (contributing stress) は, 誘因の後に引き続いて起こるキクイムシや菌類などによる加害であり, 樹木の活力を加速的に低下させ, 最終的に枯死させる要因である。このような複数の生物的・非生物的要因が関与して樹木の衰退を引き起こす現象 (病害) は複合病害として提示されている (鈴木 2004)。

Manion (1991) が提唱したモデルは, 近年, 年輪解析を中心とした研究によって支持されている。この手法は, 直径成長とストレスとの間に認められる以下の関連性に基づいて行われている。様々なストレスは樹木の直径成長を低下させるため (Waring and Pitman 1985), 直径成長量は現在および過去の積算的なストレス強度を反映する (Kozlowski et al. 1991)。そのため, 直径成長量は樹木の活力を評価するための指標として使うことができる (Pedersen 1998)。*Acer saccharum* や *Quercus* spp., *Picea abies* などを対象に行われた年輪解析の結果は, 衰退木や枯死木の直径成長量が, 降水量の少ない年や食葉性昆虫の大発生した年付近に著しく低下し, その後, 成長量が回復せず徐々に低下したことを示した (Pedersen 1998, Bigler and Bugmann 2003, 2004, Bigler et al. 2004, Duchesne et al. 2003)。また, 乾燥や食葉性昆虫の大発生する以前の衰退木の直径成長量は, 健全木に比べて, 長期間, 低い値で推移していた。これらの結果は, 衰退の発生が長期的なプロセスによって生じることを示している。しかし, この解析手法は, 積算的なストレス強度と樹木の活力の変化を定量的に検出できる一方で, 個々のストレスと樹木 (個葉・枝) 間との相互作用を直接的に把握することができないため, 衰退の発生に及ぼすストレスの複合的な影響について理解することが難しい。そのため, 樹木の衰退に関与する様々な要因を明らかに

するためには, 衰退木の成長履歴を明らかにすると同時に, 個々のストレスと樹木間との相互作用を理解する必要があるだろう。

### 1-2-2 北海道におけるウダイカンバ二次林の衰退

本研究の対象であるウダイカンバ二次林の衰退については, これまでに以下の報告がなされている。ウダイカンバの衰退木は樹冠部の枝の枯れ下がりによって特徴づけられる (三好・新田 1986a, 本阿彌ら 2000, 寺澤ら 2001, 渡辺ら 2002)。衰退木の確認されている二次林の林齢は80-100年であり (三好・新田 1986a, 本阿彌ら 2000, 寺澤ら 2001, 渡辺ら 2002), ウダイカンバの潜在的な寿命 (約250年, 渡辺 1994) よりも若い。

ウダイカンバ衰退木の出現頻度は斜面下部に比べて尾根部や斜面上部で高い (三好・新田 1986a, 本阿彌ら 2000, 寺澤ら 2001, 渡辺ら 2002)。衰退木は間伐が行われてきた林分と無間伐で推移してきた林分の両方に認められる (渡辺ら 2002, Ohno et al. 2010)。ウダイカンバの衰退が進行している地域では, 衰退が確認される以前に食葉性昆虫が大発生し (原ら 1995, 1997, 伊藤ら 1997), ウダイカンバが激しい食害を受けた可能性が高い (本阿彌ら 2000, 渡辺ら 2002, Ohno et al. 2004)。また, 衰退木の直径成長は食葉性昆虫が大発生する以前から低下していたことが報告されている (本阿彌ら 2000, 渡辺ら 2002, Ohno et al. 2010)。その他の潜在的な要因として, 二次性の穿孔性昆虫による加害 (伊藤ら 1997) や病害 (田中ら 1987), 土壤養分の不足, 大量結実 (Gross 1972) などの影響も指摘されてきた (寺澤ら 2001)。

これらの結果は, ①複数のストレスがウダイカンバの衰退の発生に関与している可能性が高いこと, ②ウダイカンバの衰退が長期的なプロセスを経て発生した可能性が高いことを示している。しかし, ウダイカンバの衰退原因については十分に解明されておらず, とくに個々のストレスとウダイカンバの衰退との関係については, これまでに直接的な調査が行われてこなかった。

### 1-2-3 樹種特性

様々なストレスに対する耐性は樹種によって大きく異なる (Larcher 2003)。そのため, ウダイカンバの衰退に関与した要因を検出するうえで樹種特性の理解は不可欠である。そこで, これまでに明らかにされてきたウダイカンバの生理生態的特性について述べる。

ウダイカンバは比較的光要求性が高く (小池 1985), 開放地における初期成長が旺盛な樹種である (菊沢 1983a)。また, ウダイカンバの種子は散布能力が高いと同時に埋土種子となる性質をもつため (渡辺ら 2006), 攪乱地にいち早く侵入し, 優占群落を形成することのできる先駆性樹種として知られている (菊沢 1983a, 森 1991)。その一方で, ウダイカンバの潜在的な寿命は約250年とシラカンバの寿命 (約100年) に比べ

て長く、天然林を構成する主要な樹種の一つである (Tabata 1966, 渡辺 1994)。天然林におけるウダイカンバの分布は斜面下部の適潤で肥沃な立地に偏っている (Tabata 1966)。

ウダイカンバを含むカバノキ属 (シラカンバ, ダケカンバ) の乾燥に対する耐性については、個葉の水分生理特性や根系の発達様式から評価されてきた。乾燥状態にさらされたウダイカンバでは、水ポテンシャルの低下にともなう光合成速度の減少の程度がダケカンバに比べて大きく、その後、灌水されても、低下した気孔コンダクタンスと光合成速度の回復がシラカンバに比べて遅い (小池 1984)。また、ウダイカンバは他の樹種に比べて土壌の表層に根系を発達させる傾向にある (Koike et al. 2003)。このようにウダイカンバは他のカバノキ属に比べて乾燥に対する耐性・回避性が低く、その特性は天然林における分布パターンと対応している (小池 1984, Koike and Sakagami 1985)。

生物的ストレスとの関係については、植食者に対する被食防衛能力の観点から研究が進められてきた。ウダイカンバは異型葉性であり、春先に2~3枚の葉 (春葉) を開き、しばらくしてから順次、新しい葉 (夏葉) を開きながら当年生の長枝を伸ばしていく (菊沢 1983a)。ウダイカンバの春葉と夏葉は、形態だけでなく、食葉性昆虫に対する被食防衛能力 (葉内のタンニン・フェノール量や葉の硬さ、葉表面の毛の密度) も異なっている (松木 2003)。Matsuki et al. (2004) はウダイカンバの春葉と夏葉の被食防衛能力を調査し、夏葉の硬さや総フェノール量、葉表面の毛の密度が春葉に比べて大きく、防御形質が高いことを示した。この春葉と夏葉の被食防衛能力の違いは、ウダイカンバの成長に対する相対的な重要性が影響している (松木 2003)。このようにウダイカンバは、葉の生物季節 (フェノロジー) と対応した被食防衛能力を発達させている。その一方で、ウダイカンバに対する激しい食害も報告されており (原ら, 1995, 1997, Ohno et al. 2008)、ウダイカンバの衰退との関連性が指摘されてきた (本阿彌ら 2000, 寺澤ら 2001, 渡辺ら 2002, Ohno et al. 2004)。しかし、激しく食害されたウダイカンバにおける枝・葉の応答や枝の枯死パターンについては明らかにされておらず、衰退 (樹冠部の枝の枯れ下がり) に対する食害の影響については解明されていない。

#### 1-2-4 ウダイカンバ二次林の施業技術

ウダイカンバの衰退に関与する要因を特定し、そのプロセスを明らかにする上で、これまで行われてきた施業を無視することはできない。その理由は、施業が様々なストレスの強度と密接に関係するためである。例えば、間伐による密度管理は個体間の競争効果 (生物的ストレス) と密接に関係する (Kikuzawa and Umeki 1996, Umeki 2001, 2002, Masaki et al. 2006, Ohno et al. 2010)。また、ウダイカンバの成長には生育立地の土壌条件などが影響し (塩崎・真田 1985)、土壌の有

効水分量や土壌養分量は成長の良否を左右する制限要因 (非生物的ストレス) となる。さらに、樹木はこれらの資源をめぐって競争するため (Bazzaz 1996)、個体間競争と生育立地との間には相互作用が存在する。以上のことから、ここではウダイカンバ二次林で行われてきた施業技術に関する研究について検討する。

ウダイカンバの大径材生産を目的とした施業技術に関する研究は、大きく二つに分けることができる。その一つは密度管理についての研究である。密度管理は間伐により林分密度 (混み合いの程度) を調節し、立木を目標とする径級に仕立てるための技術である (佐藤 1983, Smith et al. 1997)。これまでに競争密度効果理論を基にした収量密度関 (渋谷・菊沢 1988) や林分密度管理関 (真邊 1986, 猪瀬ら 1991) がウダイカンバ林の密度管理のために構築されてきた。また、個体の葉量や樹形、直径成長データを基にした単木成長モデル (猪瀬 1985) も構築されている。これらは、ウダイカンバ林の混み合いの程度の評価や間伐計画、収穫予測を行う上で非常に有効なツールである。また、ウダイカンバ二次林を対象に数多くの間伐試験も実施されてきた。これらの試験では、林分成長量や林分葉量、および個体の直径成長・生残に対する間伐強度・時期の影響について明らかにされてきた (北海道 1979, 安達ら 1980, 菊沢ら 1981, 三好・新田 1986a, 1986b, 新田・菊沢 1987, 渋谷・菊沢 1988, 三好 1991, 滝谷ら 1996, 渡辺ら 2002, Takiya et al. 2006, 大野ら 2008)。このように、間伐による密度管理は大径材生産を目的としたウダイカンバ二次林における中心的な研究分野であると同時に、道内の多くの二次林で行われてきた (北海道 1979)。しかし、これまで行われてきた間伐 (競争効果の緩和) がウダイカンバの衰退と関係していたのか、関係していたとすれば衰退の発生に対してどのような効果をもたらしたのか、については十分な検証がなされてこなかった。

もう一つの主要な施業技術に関する研究は、成長量の良否を左右する生育立地の生産性の評価 (適地の選定) を目的としたものである。樹木は固着性であるため、その成長は生育立地の土壌条件 (理化学性) や気温、降水量などの物理的環境によって強く影響される (Larcher 2003)。一般に、樹高成長は直径成長と比較して密度効果の影響を受けにくく、生育立地の生産性の指標とされる (佐藤 1983)。そのため、ウダイカンバの上層木の樹高から生育立地の良否を判断するための地位指数曲線が作成されている (猪瀬ら 1991)。道央地域において調査された地位指数と土壌条件との関係から、ウダイカンバの地位指数が低い立地は、残積性の乾性土壌であることが示された (塩崎・真田 1985)。しかし、生育立地とウダイカンバの衰退状況との関係については、報告されているものの (本阿彌ら 2000, 寺澤ら 2001)、立地環境の違いがどのようにウダイカンバの衰退に影響したのかについては、十分に解明されていない。また、立地環境の違いと他のストレス

との複合的な作用が衰退の発生に対して、どのような効果をもたらすのかについて、これまで検討されてこなかった。

### 1-3 論文の構成

本論文は6つの章から構成されている(図1-2)。第1章では、研究の背景と目的を示し、樹木の衰退、ウダイカンバの樹種特性、ウダイカンバ二次林における施業技術についての既往の研究と課題を精査した。これまでの報告から、ウダイカンバの衰退の発生に関与する可能性のある要因として、地形(立地環境)の違いや施業にともなう幹の損傷、食葉性昆虫の大発生、長期間の個体間競争、穿孔性昆虫による加害、病害、土壌養分の不足などが指摘されてきた。そこで第2章から4章では、ウダイカンバの衰退と個々の要因との関係に

ついて検討を行う。

第2章では、衰退に関与する要因を検出することを目的として、衰退が進行している網走地方のウダイカンバ二次林において個体ごとの衰退状況を調査し、衰退木の出現確率と斜面位置、幹の損傷・腐朽の有無、穿孔性昆虫による加害の有無との関係を検討する。また、比較的健全なウダイカンバを対象に、個葉の諸性質[葉身長や葉組織の炭素安定同位体比( $\delta^{13}C$ )、窒素含有量、単位面積当たりの葉乾重(LMA)]を調査し、斜面位置間の乾燥ストレスおよび窒素制限の違いについて検討する。

第3章では、食葉性昆虫による激しい食害が衰退(梢端部からの枝の枯れ下がり)の発生要因となりえるのか否かを明らかにするため、激しい食害を受けたウダイカンバの当年生

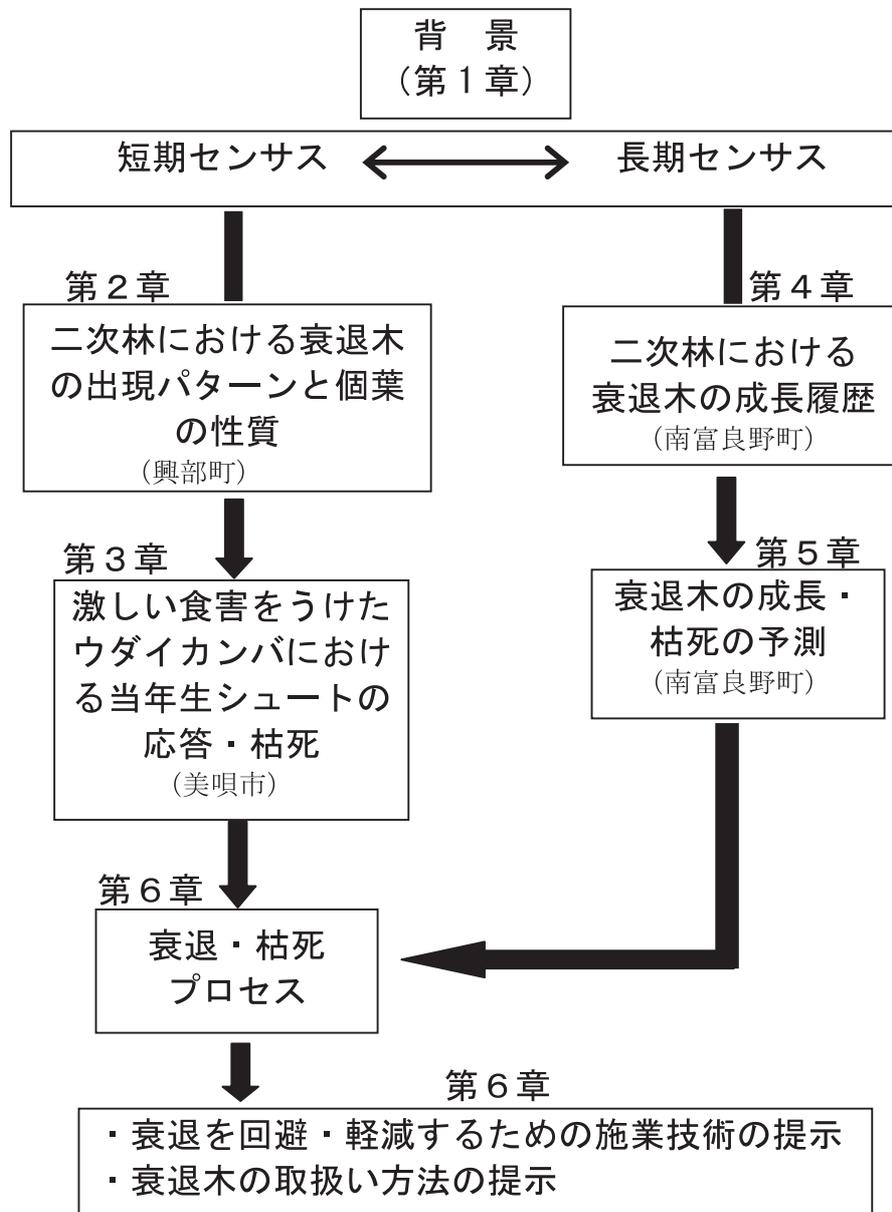


図1-2 論文の構成を示すフロー図

シュートを対象に、食害の程度、食害後の枝・葉の応答、個葉の水分特性、生残状況について調査した。この結果をもとに、食害の程度や食害後の枝・葉の応答、個葉の水分特性がどのように関係しながら、樹冠部の枝の枯れ下がりを生じさせるのかを検討する。

第4章では、衰退の発生要因としての個体間競争の可能性を明らかにすることを目的とする。衰退が顕在化している上川南部（南富良野町）のウダイカンバ二次林の固定試験地のデータを用いて、衰退に先行する期間（1985-87年）の個体の胸高断面積（BA）成長量と、その12年後の1999年にウダイカンバが衰退木になる確率（衰退確率）との関係を解析した。そして、先行期間のBA成長量に及ぼす個体間競争の影響について解析を行い、衰退の発生に及ぼす個体間競争の役割について考察する。さらに、衰退の発生に及ぼす間伐の効果を明らかにするため、異なる強度で間伐が行われた4つの林分について衰退確率を比較し、衰退の発生に対する間伐の有効性を検討する。

第5章では、衰退木となったウダイカンバがその後回復するのか、それとも衰退がさらに進行し、枯死に至るのかを明らかにするため、第4章と同じ試験地においてウダイカンバの4年間のBA成長量と枯死率を、衰退の程度と個体間競争との関係から解析した。この結果をもとに、BA成長量と枯死率に影響する要因を抽出し、衰退木の今後の取り扱い方法について提示する。

第6章では、総合考察として、第2～4章の結果をもとにウダイカンバの衰退に及ぼすストレスの複合的な作用について考察し、ウダイカンバの衰退プロセスをまとめる。そして、ウダイカンバの衰退に関与する要因とこれまで行われてきた施業との関係を整理し、衰退を回避・軽減するための施業方法と、衰退木の存在する林分の取り扱い方法について検討する。

## 第2章 ウダイカンバ二次林における衰退木の出現パターンと個葉の性質

### 2-1 はじめに

ウダイカンバの衰退（樹冠部の枝の枯れ下がり）に関与する可能性のある要因として、地形（立地環境）の違いや施業にもなう幹の損傷、食葉性昆虫の大発生、穿孔性昆虫による加害、病害、土壤養分の不足などがこれまでに指摘されてきた（本阿彌ら 2000, 寺澤ら 2001, 渡辺ら 2002, Ohno and Terazawa 2005）。しかし、これらの要因とウダイカンバの衰退との関係については、直接的な調査が行われておらず、十分な解明がなされていない状況にある。そこで本章では、ウダイカンバの衰退に関与する要因を抽出するため、衰退の進行が報告されている網走地方（興部町）のウダイカンバ二次林（本阿彌ら 2000, 寺澤ら 2001）を対象に、個体の衰退状況と、それと

関連する可能性のある要因について調査を行った。

現在、90-100年生に達する多くのウダイカンバ二次林では、大径材生産を目的とした保育間伐が1960年代の後半から開始され、その後、10-20年間隔で間伐が行われてきた（北海道 1979）。間伐作業で行われるチェーンソーなどによる伐採や造材、重機などを用いた土場への搬出は、他の樹木の幹や地際部に物理的な損傷を与えることがあり、これらの損傷は木材腐朽の原因の一つとなる（山口ら 1993, 1999, 山口 2001）。また、樹勢が衰えた個体では、二次性の穿孔性昆虫による加害により枯死に至ることがある（伊藤ら 1997）。このように、幹の損傷・腐朽や穿孔性昆虫による加害は、ウダイカンバの衰退に影響する可能性のある要因である（寺澤ら 2001）。

一方、ウダイカンバの衰退状況は斜面位置間で大きく異なり、尾根部や斜面上部で衰退木の出現頻度が高いことも報告されてきた（本阿彌ら 2000, 寺澤ら 2001, Ohno and Terazawa 2005）。一般に、土壤水分量や養分量は斜面上の位置によって大きく異なる（川口ら 1965, 中川ら 2009a, 2009b）。とくに窒素は緑色植物の光合成機能と密接に関係するため、水とともに植物にとって必須な資源である（Larcher 2003）。これらの資源は、しばしば不足しがちになり（Larcher 2003）、過度な不足は個葉の光合成速度の低下や根から個葉までの水分通導コンダクタンスの低下をもたらす、樹木の衰退に影響する要因の一つとなる（松本ら 1992, Kume et al. 2003, Bréda et al. 2006）。そのため、斜面位置間で認められるウダイカンバ衰退木の出現頻度の違いは、水や窒素の制限の違いを反映している可能性がある（本阿彌ら 2000, 寺澤ら 2001, Ohno and Terazawa 2005）。

個葉の光合成速度や気孔コンダクタンス、蒸散量、水ポテンシャルなどの生理的なパラメーターを測定することは、樹木の衰退に関与する要因や衰退のプロセスを理解する上で不可欠である（松本ら 1992, 丸山ら 2003, Kume et al. 2003, Bréda et al. 2006）。しかし、異なる立地において、樹高20mを超える複数の樹木を対象に、これらのパラメーターを樹冠の上部で測定することは、労力・安全面において難しい（半場 2007）。そのため、本研究では、長期間の水利用や窒素制限の影響を反映する個葉の諸性質について解析を行い、生理的なパラメーターの指標とした。

樹木個葉の様々な性質は、生育立地の長期間の環境（土壤水分や窒素量など）を反映するため、個葉の諸性質を用いて、斜面位置間の長期的な水利用や窒素の制限の程度を比較できる（Hanba et al. 2000, 松尾ら 2001）。例えば、水が制限された状態で生育した樹木の葉は小さく、単位面積当たりの葉乾重（LMA）が大きくなりやすい（北岡 2007）。また、 $C_3$ 植物における同一樹種、または同じ機能グループ（常緑性、落葉性）内で比較した場合、乾燥ストレス下で生育する樹木の葉は、湿潤な環境下で生育するものに比べて、大気と葉内の細胞間隙の $CO_2$ 分圧の比（ $C_i/C_a$ ； $C_i$ :細胞間隙の $CO_2$ 分圧, $C_a$ :大

気のCO<sub>2</sub>分圧)が低くなる傾向にあり[詳細については半場(2003)を参照],その結果,葉組織の炭素安定同位体比( $\delta^{13}\text{C}$ )が高くなりやすい(Farquhar et al. 1982, 1989, 半場 2003, 2007, 松尾ら 2001)。葉組織の $\delta^{13}\text{C}$ は水利用効率(WUE:蒸散速度と光合成速度の比)と強い相関を示すことが知られており, $\delta^{13}\text{C}$ はWUEの指標として数多くの研究で用いられてきた(Farquhar et al. 1982, 1989, 半場 2003, 2007, 松尾ら 2001, 2002)。一方,窒素の制限は葉のCN比を増加させやすく,水の制限と同様に葉のサイズやLMAに影響する(Tuomi et al. 1990, Niinemets et al. 2002)。また,窒素の大半は光合成系タンパク質に使用されているため,葉の窒素含有量は最大光合成速度と正の相関を示す(Evans 1989, Ellsworth and Reich 1992, Kitaoka and Koike 2004)。そのため,葉の窒素含有量は潜在的な光合成能力の指標の一つとなる(彦坂 2003)。

葉組織の窒素含有量やLMAは,食葉性昆虫に対する被食防衛能力とも密接に関連する。窒素が制限された環境下で生育する樹木では,光合成作用によって蓄積される炭素化合物由来の二次代謝物質の蓄積が促進され,結果的に植物の防衛能力が高まると説明されている(Tuomi et al. 1990)。また,葉の物理的な強度の指標であるLMAは,物理的(構造的)防御と関係する(大串 1990, 松木 2003, 松木・小池 2005)。このように個葉の様々な性質は,葉の生理的機能や被食防衛能力の指標となり,個葉の諸性質を調査することにより,衰退に関与する要因を理解するための手がかりが得られるものと考えられる。

そこで本章では,個体ごとの衰退の程度と個体の特徴(個体サイズ,幹の損傷・腐朽の有無,穿孔性昆虫による加害の有無)との関係について,斜面位置の違いを考慮して解析を行った。また,比較的健全なウダイカンバを対象に,個葉の性質(葉身長, LMA,  $\delta^{13}\text{C}$ , 窒素含有量)を測定し,斜面位置間で比較した。得られた結果をもとに,これらの要因と衰退との関連性について考察した。

## 2-2 調査地と方法

### 2-2-1 衰退状況調査

調査は興部町にあるウダイカンバ二次林(オホーツク総合振興局西部森林室管内11林班)で行った(北緯43°24',東経135°24')。この二次林は1911年の山火事跡に発達した山火再生林である(北海道 1979)。山火事が発生する以前のこの地域の森林は,エゾマツ,トドマツを主体とし,ミズナラやシナノキ,イタヤカエデなどを交えた天然林であり,山火事の跡地にウダイカンバが広い範囲に侵入したものと考えられる(山本ら 1974)。土壌は褐色森林土(B<sub>b</sub>)であり,調査地に最も近い測候所(興部町)における年平均気温および年降水量は,それぞれ5.3°C,820mmである。この二次林では,1980年代の中頃,および1990年代の後半にウダイカンバの衰退が報告されている(三好・新田 1986a,本阿彌ら 2000,寺澤

ら 2001)。

2000年6月に異なる斜面位置に存在する2つの林分を選定し,それぞれにプロット(P1:斜面上部,P2:斜面下部)を設定した(図2-1)。今回の調査では,衰退状況,個葉の性質を斜面位置間で比較するにあたり,試験地(プロット)の反復を設定することができなかった。この理由は,調査対象とした二次林では,衰退木がまとまって存在する林分(衰退林分)を対象に小面積の皆伐が行われ,衰退状況の経過を観察するための衰退林分が,一部,残されただけであり(本阿彌ら 2000),類似した条件をもつ他の林分をみつけることができなかったためである。

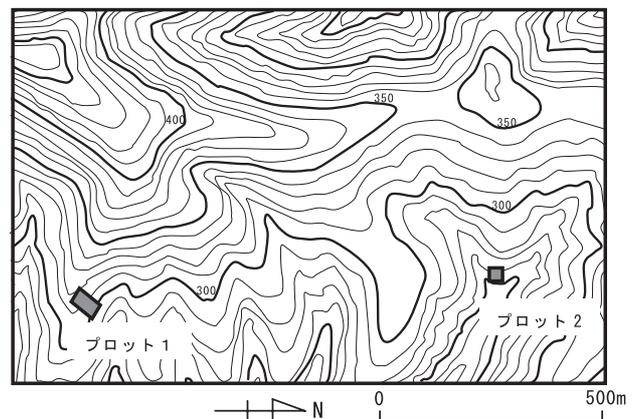


図2-1 プロット周辺の地形図

P1は東方向に伸びる尾根の北東向きの斜面に位置し,斜面上部から中部にかけて0.567haのプロットが設定された。P1の傾斜角は約20度である。P2の斜面方位は東向きであり,沢に落ち込む斜面下部に0.212haのプロットを設定した。P2の傾斜角は約25度である。P1とP2の標高はそれぞれ約310m,260mであり,プロット間の距離は約1kmである(図2-1)。どちらのプロットもウダイカンバが優占し,ダケカンバやミズナラ,ハリギリなどが混交した林分であった(表2-1)。

各プロットでは,胸高直径(DBH)6cm以上の立木を対象に,樹種名を記載し,DBHを測定した。各個体の材積は,中島(1948)の式を用いて,DBHのデータから算出した。また,各個体の材積データとウダイカンバ林で提示されているBポイント線(最多密度線と同義)の式(渋谷・菊沢 1988)を用いて,林分の混み合いの程度の指標である林分緊密度( $\alpha$ , Kikuzawa 1983, 菊沢 1983b)をプロットごとに計算した。 $\alpha$ は0~1までの値をとり, $\alpha$ が1の林分は最多密度の状態であることを示し,値が小さいほど,混み合いの程度が低いことを示す(Kikuzawa 1983)。

プロット内に出現したすべてのウダイカンバ(DBH>18cm)について,衰退(樹冠部の枝の枯れ下がり)の程度を,

表 2-1 調査プロットにおける樹種ごとの個体数 (N) と胸高直径 (DBH, 平均±標準偏差), 胸高断面積 (BA), 材積 (V), および林分緊密度 ( $\alpha$ )

樹種	プロット1 (斜面上部)				プロット2 (斜面下部)			
	N (ha <sup>-1</sup> )	DBH (cm)	BA (m <sup>2</sup> ha <sup>-1</sup> )	V (m <sup>3</sup> ha <sup>-1</sup> )	N (ha <sup>-1</sup> )	DBH (cm)	BA (m <sup>2</sup> ha <sup>-1</sup> )	V (m <sup>3</sup> ha <sup>-1</sup> )
ウダイカンバ	76	30.4 ± 6.1	5.7	52.3	142	33.1 ± 7.0	13.0	122.7
ダケカンバ	95	20.8 ± 7.5	3.7	30.2	19	28.0 ± 13.0	1.3	12.6
ハリギリ	62	21.9 ± 7.2	2.6	21.3	24	20.8 ± 3.6	0.8	6.4
ホオノキ	86	14.3 ± 5.2	1.6	10.9	19	10.1 ± 2.1	0.2	0.8
ミズナラ	28	21.6 ± 9.8	1.2	10.6	47	27.0 ± 10.6	3.1	28.0
オヒョウ	19	16.7 ± 7.6	0.5	3.9	9	30.8 ± 9.5	0.7	6.8
シナノキ	18	16.0 ± 6.1	0.4	3.0	94	10.3 ± 4.4	0.9	5.6
イタヤカエデ	34	10.8 ± 4.9	0.4	2.3	47	14.2 ± 8.5	1.0	7.6
ハウチワカエデ	60	9.6 ± 3.1	0.5	2.7	14	7.4 ± 0.6	0.1	0.3
その他	34	16.5 ± 6.8	0.8	6.3	16	21.2 ± 5.8	0.7	4.2
計	511		17.3	143.5	431		21.8	194.9
林分緊密度 ( $\alpha$ )		0.51				0.58		

林分緊密度 ( $\alpha$ ) は林分の混み合いの程度の指標であり, 0~1 の値をとる (Kikuzawa 1983)。 $\alpha$  が 1 の林分は最多密度の状態にあることを示し, 値が小さいほど, 混み合いの程度が低いことを示す。

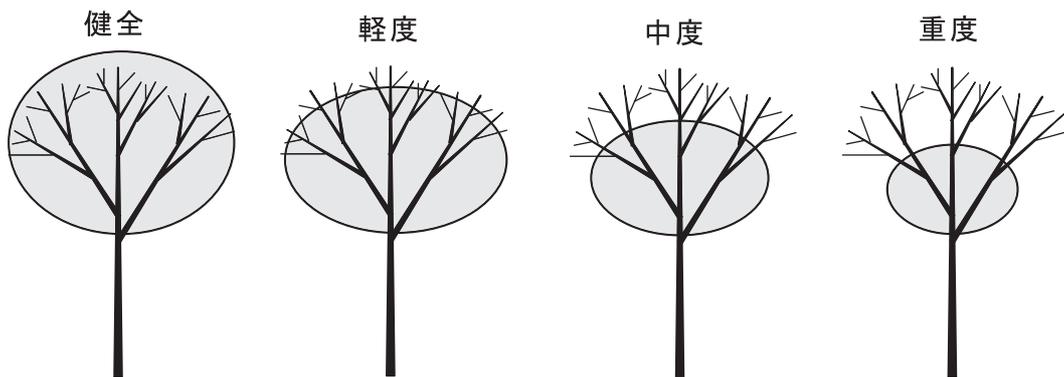


図 2-2 ウダイカンバの衰退の程度を示す模式図

衰退は樹冠部の枝が枯れ下がる現象であり, 衰退 (枝の枯れ下がり) の程度は, 目測による樹冠内での失業率 (DC) により分類した。

- 健全 : DC = 0 %
- 軽度 : DC = 1 ~ 20 %
- 中度 : DC = 21 ~ 50 %
- 重度 : DC = 51 ~ 99 %

樹冠内の失業率 (DC, %) により 4 つのクラスに分類した (図 2-2)。DC の調査は, Anonymous (1989) の方法に従い, 目測によって評価した。すなわち, DC による衰退度の区分は, (a) 健全 (DC = 0 %), (b) 軽度 (DC = 1 ~ 20 %), (c) 中度 (DC = 21 ~ 50 %), (d) 重度 (DC = 51 ~ 99 %) である (図 2-2)。また, ウダイカンバを対象に, 地際から高さ 1.5m の範囲で幹の物理的な損傷・腐朽の有無, 穿孔性昆虫の加害の有無を調査した。穿孔性昆虫による加害の調査は, 幹の表面を注意深く観察することによって行った。

### 2-2-2 個葉の性質

各プロットのウダイカンバの葉の諸性質を調査するため, 2005年の8月下旬に葉を採取した (P1 : 10個体, P2 : 10個体)。ウダイカンバの個葉 (春葉) の光合成速度は8月の下旬に最大に達することから (Koike 1990), この時期の葉を解析に用いることは適切であると考えられる。個葉の性質に対するプロット内の立地環境, および衰退の影響を少なくするため, 各プロットの中央部に位置する健全木および軽度の衰退木 (DC ≤ 20%) からサンプル個体を選定した。また, すべ

ての葉は日の良く当たっている樹冠の上部（高さ約18m）の枝から採取した。サンプル木の平均DBHはP1で31.5 ± 4.9 cm, P2で34.2 ± 5.7 cmである。

葉の性質に及ぼす葉齢の影響を小さくするため、春葉を用いて解析を行った。ウダイカンバは異型葉性であり、春に出現する葉（春葉）と、その後、順次に展葉しながら形成される葉（夏葉）をもつ（菊沢 1983a）。各個体から5枚の春葉を選び、葉身長を測定した。その後、リーフパンチを用いて各葉の中央部から3枚のリーフディスク（直径8mm）を打ち抜き、残った葉身とディスクを80℃のオープンで3日間乾燥した後、測定に供した。ディスクの乾燥重量を測定し、単位面積当たりの乾燥重量（LMA）を求めた後、NCアナライザー（EA1112, ThermoFinnigan社）を用いて、葉内の炭素（C）・窒素量（N）を測定した。

単位面積当たりの窒素含有量（ $N_{area}$ ）、単位重量あたりの窒素含有量は（ $N_{mass}$ ）、およびCN比については、個体ごとの平均値を代表値として解析に用いた。乾燥した残りの葉は個体ごとにまとめ、高速振動粉砕器（TI-100, 藤原製作所）を使用して粉末化し、そのうち0.5 mgについて質量分析計（Finnigan MAT Confro, Bremen, Germany）を用いて炭素安定同位体比（ $\delta^{13}C$ ）を測定した。

### 2-2-3 土壌含水率

2005年の6月中旬～8月下旬にかけて、各プロットの中央部の土壌含水率を測定した。表層からの深さ20cmの位置にセンサー（EC-20, Decagon Devices, Inc., United States）を注意深く設置した。データ（mmV）の読みとりにはデータロガー（UIZ3635, 日置, 上田, 日本）を用い、1時間ごとのデータを読み取った。このデータと各プロットで実測した土壌の体積含水率（VWC）との間でキャリブレーションをとり（ $VWC = 0.392 \times mmV - 0.088$ ,  $R^2 = 0.673$ ）、測定データをVWCに変換した。

### 2-2-4 解析方法

解析では、衰退度が中度・重度のウダイカンバ（DC>20%）を衰退木として扱った（表2-2）。ウダイカンバの衰退の発生に影響する要因を明らかにするため、ロジスティック回帰分析を行った。

$$PB(\%) = 100 / [1 + \exp \{-(a_0 + a_1 DBH + a_2 DAM + a_3 PLOT)\}], \quad (1)$$

ここで、PBは2000年の調査時までにはウダイカンバが中度または重度の衰退木（DC>20%）になる確率であり（以下、衰退木の出現確率と記す）、DAMは幹（高さ1.5 m以下）の損傷・腐朽の有無を示す質的変数である。PLOTはプロットの違いを示す質的変数であり、 $a_0 \sim a_3$ はパラメーターである。穿孔性昆虫による加害が確認された個体は2個体のみであったため、解析に用いなかった。パラメーターの決定には最尤法を

表2-2 衰退度(DC)別の個体数(N)と胸高直径(DBH±標準偏差)

プロット	DC (%)	衰退度	N (/プロット)	DBH (cm)
プロット1 (斜面上部)	0	健全	8	28.5 ± 7.3
	1-20	軽度	21	31.1 ± 6.4
	21-50	中度	8	31.5 ± 5.9
	51-99	重度	6	28.9 ± 4.1
	計		43	30.4 ± 6.1
プロット2 (斜面下部)	0	健全	15	33.4 ± 5.8
	1-20	軽度	14	33.9 ± 8.2
	21-50	中度	1	29.2
	計		30	33.1 ± 7.0

衰退度およびDCについては図2-2を参照。DCの大きな個体ほど樹冠部の枝の枯れ下がり（枯れ下がり）の程度が大きい。

用いた。モデル選択には赤池情報量基準（AIC）を用い、AICが最小となるモデルを選択した（Akaike 1973, Crawley 2005）。

幹への損傷・腐朽の有無は立地環境に依存して衰退に影響する可能性があるが、式（1）では、PLOTとDAMとの交互作用を含めていない。その理由は、説明変数が質的変数の組み合わせとなり、パラメーターの最尤推定ができなかったためである。そこで補助的に衰退木が多く存在するP1のデータのみを用いて同様の解析を行った。

$$PB(P1)(\%) = 100 / [1 + \exp \{-(b_0 + b_1 DBH + b_2 DAM)\}], \quad (2)$$

パラメーターの推定およびモデル選択の方法は式（1）と同じである。すべての解析は統計パッケージR（version 2.6.1）を用いて行った。

### 2-3 結果

調査プロットの林分密度と胸高断面積合計は、P1で511本  $ha^{-1}$ , 17.3  $m^2 ha^{-1}$ , P2で431本  $ha^{-1}$ , 21.8  $m^2 ha^{-1}$ であった（表2-1）。P1とP2の林分緊密度（ $a$ ）は、それぞれ0.51, 0.58であった（表2-1）。P1では、中・重度の衰退木（DC>20%）が計14個体確認され（表2-2）、その本数割合は33%であった。P2では、中度の衰退木が1個体、確認されただけであった。ウダイカンバの直径階別・衰退度別の頻度分布を図2-3に示す。P1, P2に共通して、ウダイカンバの頻度分布は一山型を示した。P1では、ほとんどすべての直径階に中度、または重度の衰退木が認められ（図2-3a）、衰退度ごとの平均DBHは、30cm前後であった（表2-2）。P2で確認された中度の衰退木のDBHは29cmであり（表2-2）、健全木と軽度の衰退木のDBHは、それぞれ33.4cm, 33.9cmであった。

P1では、幹の損傷・腐朽が健全木（DC≤20%）で15本、衰退木（DC>20%）で5本、確認された（表2-3）。P2で

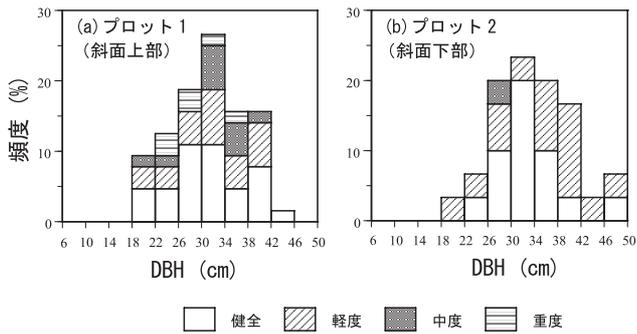


図2-3 ウダイカンバの胸高直径 (DBH) 別, 衰退度別の頻度分布

衰退度の定義については図2-2を参照

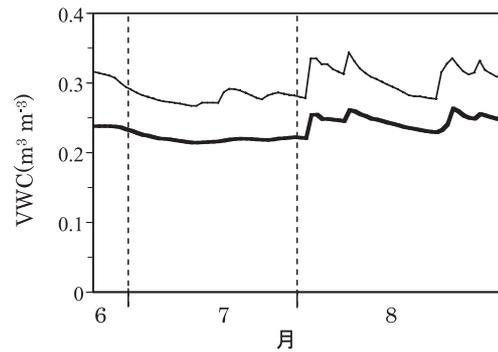


図2-4 土壌の体積含水率 (VWC) の推移の例

太線と細線は、それぞれプロット1 (斜面上部), プロット2 (斜面下部) を示す。

表2-3 衰退度 (DC) 別, 被害形態別の個体数 (N) と胸高直径 (DBH, 平均±標準偏差)

プロット	DC (%)	N	DBH (cm)	幹の損傷・腐朽	穿孔性昆虫害
プロット1 (斜面上部)	0-20	29	30.7±6.7	15	1
	21-99	14	29.8±4.9	5	1
プロット2 (斜面下部)	0-20	29	33.6±6.9	17	0
	21-99	1	29.2	1	0

は、健全木 (DC ≤ 20%) に17本, 衰退木 (DC > 20%) に1本, 幹の損傷・腐朽が認められた。穿孔性昆虫が確認された個体は、P1の健全木, 衰退木にそれぞれ1本ずつ認められた。

ロジスティック回帰による解析では、プロットの違いのみがウダイカンバ衰退木の出現確率に影響する要因として選択された (表2-4)。P2の係数は負の値であり、P2 (斜面下部) ではP1 (斜面上部) に比べて、衰退木の出現確率が低いことを示している。個体のDBHと幹への物理的損傷・腐朽の有無は選択されなかった。P1のデータのみを用いたロジスティック回帰では、いずれの変数も選択されなかった (表なし)。

測定期間 (2005年6月中旬~8月) における土壌の体積含水率 (VWC) の変動の範囲は、P1 (斜面上部) で0.21~0.26 m<sup>3</sup> m<sup>-3</sup>, P2 (斜面下部) で0.27~0.34 m<sup>3</sup> m<sup>-3</sup>であり (図2-4), P1のVWCはP2に比べて低い値で推移していた。

比較的健全なウダイカンバ (DC ≤ 20%) の葉の性質をプロット間で比較した結果、葉身長, LMA, 面積当たりの窒素量 (N<sub>area</sub>), 炭素安定同位体比 (δ<sup>13</sup>C) に有意な差が認められた (P < 0.01, 図2-5)。P1の個葉はP2に比べて、葉身長が短く, LMAとN<sub>area</sub>, δ<sup>13</sup>Cが大きかった。葉組織の単位重量当たりの炭素量 (N<sub>mass</sub>) とCN比はプロット間に有意な差は認められなかった (P > 0.05, 図2-5)。

## 2-4 考察

ロジスティック回帰による結果は、P2 (斜面下部) に比べて、P1 (斜面上部) でウダイカンバ衰退木 (DC > 20%) の出現確率が高いことを示していた (表2-4)。同様の結果は、この地域の二次林で行われた他の調査からも得られている (本阿彌ら2000)。網走地方 (佐呂間町, 遠軽町) のウダイカンバ二次林では、過密な林分で樹冠部の枝の枯れ下がりや枯死が発生したことが報告されている (林業試験場1978)。調査を行った2つのプロットの林分緊密度 (α) は、P1で0.51, P2で0.58であり (表2-1), このαは過密な状態ではない。また、衰退木が多く存在するP1のαはP2に比べて低く、衰退木の出現確率のモデルでは、個体のDBHは選択されなかった (表2-4)。そのため、プロット間の衰退木の出現確率の違いは、過密な林分状態や個体サイズに依存した被圧による影響とは考えにくい。このことから、斜面位置 (プロット) と関連した地下部の資源 (水や窒素等の養分量) の違いが、ウダイカンバの衰退に影響した可能性があることを示唆している (詳細については後述する)。

幹の損傷・腐朽の有無も同様に選択されなかった (表2-4)。幹の損傷は材の変色と腐朽を進行させる (山口ら1999) が、外見上の欠点 (傷など) が認められない個体でも木材の腐朽は進行していることが報告されている (山口2001)。ただし、今回の調査では、幹の損傷・腐朽の程度は調査していない。また、施業などによって激しく損傷を受けた個体は、衰退がいちはやく進行し、すでに死亡している可能性も否定

表2-4 ウダイカンバ衰退木の出現確率に影響する要因  
(ロジスティック回帰モデルの解析結果。AICが最小となるモデルにおけるパラメータ値)

a <sub>0</sub>	a <sub>1</sub>	a <sub>2</sub>	a <sub>3</sub>	AIC
		損傷・腐朽	プロット2	
-0.782 (0.325)	NS	NS	-2.639* (1.07)	67

a<sub>0</sub>: 切片,

a<sub>1</sub>: DBHの係数,

a<sub>2</sub>: DAM (損傷・腐朽あり)の係数,

a<sub>3</sub>: PLOT (プロット2)の係数.

NSは選択されなかったことを示す。

括弧内の数値は係数の標準誤差を示し,\*は5%水準で有意を示す。

衰退木は、樹冠部における失葉率が21%以上のウダイカンバであり、枝の枯れ下がりが、かなり進行した個体である(図2-2を参照)。

できないため、これらを考慮した調査を行なう必要がある。

穿孔性昆虫による加害は2個体のみで確認された。上川南部では、穿孔性昆虫(キクイムシ)が関与したウダイカンバの枯死が報告されているが、穿孔性昆虫の加害が起こる以前に食葉性昆虫が大発生していたことも報告されている(伊藤ら1997)。そのため、穿孔性昆虫による加害は衰退を発生させる素因・誘因として影響するよりも、衰退を促進させる付加的要因と考えられる(伊藤ら1997, Manion 1991)。

今回の調査では、葉の気孔コンダクタンスや蒸散量、光合成速度を測定していない。 $\delta^{13}\text{C}$ は葉齢や標高、大気飽差、周辺大気のコ<sub>2</sub>の炭素同位体比、葉内のCO<sub>2</sub>拡散コンダクタンスなどによっても影響されるが(Vitousek et al. 1990, Hanba et al. 1997, 1999), ①測定には春葉を用いているため、葉齢の違いは極めて小さい, ②測定した葉はすべて日の当たっている樹冠上部の枝から採取しているため、大気CO<sub>2</sub>の炭素同位体比と類似している(Hanba et al. 1997), ③プロット間の距離は約1kmと近く、標高差は小さい(約50m), ④類似した機能グループ内(常緑性、落葉性)では、CO<sub>2</sub>拡散コンダクタンスの変動は葉組織の $\delta^{13}\text{C}$ に大きな違いを与えない(Hanba et al. 1999)ため、今回測定された $\delta^{13}\text{C}$ 値は、おもに生育期間の葉内のCO<sub>2</sub>分圧を反映しているものと考えられる(松尾ら2001, 2002)。

これまで多くの研究が、乾燥条件下で生育する樹木の葉が大きな $\delta^{13}\text{C}$ (小さなCO<sub>2</sub>分圧)を示し、水利用効率(WUE)の増加と関係することを示してきた(半場2007)。今回の結果も同様であり、土壌含水率の低いP1(斜面上部)に生育するウダイカンバ(DC $\leq$ 20%)の葉は、P2に比べて大きな $\delta^{13}\text{C}$ を持っていた(図2-5c)。つまり、P1の個体では、個葉のWUEがP2に比べて高いことを示している。

P1のウダイカンバ健全木(DC $\leq$ 20%)の葉は、P2と比較

して、葉身長が短く、LMAとN<sub>area</sub>が大きかった(図2-5a, b, d)。観察されたこれらの違いもプロット間の土壌含水率の違いを反映した可能性が高い。北岡(2007)は乾燥処理を行った落葉樹広葉樹数種で比葉面積(SLA:LMAの逆数)の低下を確認し、とくに、乾燥ストレスに弱いサワシバで顕著なSLAの低下とN<sub>area</sub>の増加が認められたことを報告している。同様にウダイカンバも乾燥ストレスに対して高い感受性を持つ樹種であり、乾燥条件下では光合成速度が明瞭に低下し、その後、灌水されても低下した気孔コンダクタンスと光合成速度の回復が遅い(小池1984)。また、ウダイカンバは斜面下部などの適潤な立地を好み(Tabata 1966)、乾燥ストレスに弱い樹種である(Koike et al. 2003)。LMAは窒素の不足によっても影響されるが(Niinemets et al. 2002)、今回の調査ではプロット間で葉のN<sub>mass</sub>, CN比に差はなく(図2-5e, f), LMAに対する窒素の影響は水の制限に比べて小さいものと判断される。

P1(斜面上部)では、個葉のN<sub>area</sub>がP2(斜面下部)に比べて大きかった(図2-5d)。この違いは葉の構造(LMA)の違いを反映したものと推察される。一般に、LMAは柵状組織の発達の程度と関連する。つまり、P1の個葉はP2に比べて柵状組織が発達している可能性があり、その結果、単位面積あたりの窒素量が増加したものと推察される。一般に、N<sub>area</sub>は単位葉面積当たりの最大光合成速度と正の相関を示すことから(彦坂2003)、好条件下では、P1の葉の面積当たりの光合成速度がP2に比べて高くなることが予想される(北岡2007)。

P1(斜面上部)の個葉のLMAはP2(斜面下部)に比べて大きかった(図2-5b)。一般に、LMAの大きい葉は、物理的(構造的)防御能力が大きく、食害を受けにくい性質である(松木・小池2005)。一方、個葉のCN比はプロット間で差はなく(図2-5f)、食葉性昆虫に対する化学的防御能力がプロット間で大きな差がないことを示唆している。窒素が制限された環境下で生育する樹木では、光合成作用によって蓄積される炭素化合物由来の二次代謝物質の蓄積が促進される(Tuomi et al. 1990)、食葉性昆虫の消化作用を妨げるポリフェノールやタンニンの量が高まりやすい(松木2003)。しかし、観察された個葉の性質と食害の程度は、必ずしも対応していない。調査を行った二次林では、個葉の食害の程度は、P2に比べてP1で大きく、大きなLMAをもつ葉で食害の程度が大きかったことが確認されている(松木未発表)。この理由として、プロット間の窒素含有量(N<sub>area</sub>)の違いが考えられる。P1では、単位面積当たりの窒素量が多く、植食者には効率の良い葉であったと考えられる。その他の理由として、葉表面の毛状突起(トリコーム)の密度の違いを反映している可能性が考えられる(Matsuki et al. 2004)。高密度のトリコームは、食葉性昆虫による摂食や歩行を妨げることができる(大串1990, 松木・小池2005)。このことを明らかにするため

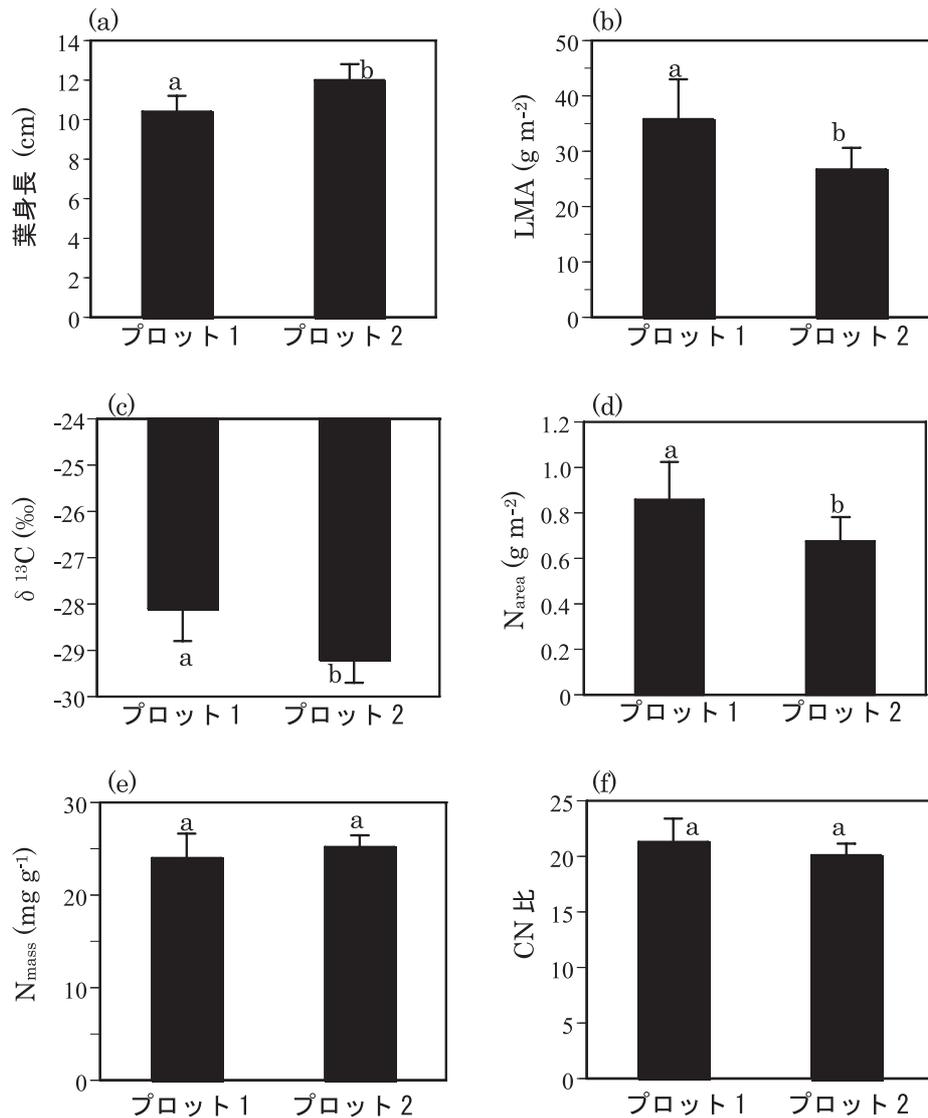


図2-5 葉の諸性質のプロット間比較

(a) 葉身長, (b) LMA (単位葉面積当たりの葉乾重), (c)  $\delta^{13}\text{C}$  (炭素安定同位体比), (d)  $N_{\text{area}}$  (単位面積当たりの窒素量), (e)  $N_{\text{mass}}$  (単位重量あたりの窒素量), (f) CN比。アルファベットの違いはプロット間に有意な差があることを示す ( $P < 0.05$ , t検定)。

には、葉表面のトリコームの密度や、葉組織のフェノールなど、葉の物理的・化学的性質と食害の程度について詳細に調査する必要がある。

今回の調査は、幹の損傷・腐朽の有無や個体サイズが、ウダイカンバの衰退に大きな影響を与えておらず、個葉の性質を用いた比較では、水の制限が斜面位置ともっとも関連する要因であることを示している。つまり、水の制限が衰退の発生に関与した可能性があることを示唆している。乾燥ストレスが樹木の衰退（樹冠部の枝の枯れ下がり）を引き起こす要因の一つとなることは、これまでも報告されてきた (Bréda et al. 2006)。強い乾燥ストレスにより個葉の水ポテンシャルが過度に低下した場合、通導組織が部分的に空洞化し（キャビテーション, 池田 2002）、根から葉までの水分通導コンダク

タンスが低下する (松本ら 1992, 丸山ら 2003)。乾燥ストレスが継続するとキャビテーションが修復されず、その後、水が供給されても通導機能が回復せず、その部分の枝が枯死する危険性が増加する (Bréda et al. 2006)。とくに樹冠の上部では、重力ポテンシャルの影響により葉の水ポテンシャルが低下しやすく (Ryan and Yoder 1997)、キャビテーションは先端に近い部位ほど発生しやすい (池田 2002)、結果として、樹冠上部の葉の枯死を通して枝の枯れ下がりが発生しやすくなる (Bréda et al. 2006)。観察したウダイカンバの衰退が、このようなメカニズムによって発生したのかどうかを明らかにするためには、個葉の水ポテンシャルや蒸散量、気孔コンダクタンスなどについて、詳細に調査する必要がある。

しかし、衰退の発生原因を乾燥ストレス（土壌水分の制限

や大気飽差の上昇)に限定することはできない。この二次林で衰退が顕在化した1990年代の後半には、著しく降水量の少ない年は報告されていない。そのため、他のストレスについても衰退との関係について検討する必要がある。調査を行った地域では、衰退が顕在化する以前に食葉性昆虫が大発生し、ウダイカンバの葉が著しく食害されたことが報告されており(原ら 1995, 1997)、ウダイカンバの衰退には、食葉性昆虫による激しい食害も影響している可能性がある(本阿彌ら 2000, 寺澤ら 2001, 大野ら 2004, Ohno et al. 2008)ことが指摘されている。そのため、ウダイカンバの衰退の発生要因を明らかにするためには、ウダイカンバの水分生理状態を考慮しながら、食葉性昆虫による食害と衰退との関係について検討していく必要がある。

## 2-5 まとめ

ウダイカンバ衰退木(DC>20%)の出現確率は、斜面下部に比べて斜面上部で高く、個体サイズ、幹の損傷・腐朽の有無、穿孔性昆虫の加害と衰退との関係は認められなかった。個葉の性質は、斜面上部に生育するウダイカンバが斜面下部に比べて、乾燥ストレスの影響を受けて生育していることを示していた。この結果は、斜面位置と関連した水の制限にもなう通導組織の低下が、斜面上部で起こりやすく、衰退の発生に影響した要因の一つである可能性を示唆していた。しかし、調査を行った地域では、ウダイカンバの衰退が顕在化する以前に、食葉性昆虫の大発生が報告されているため、衰退に関与する要因とそのプロセスを理解するためには、乾燥ストレスを考慮しながら、食葉性昆虫による食害と衰退との関係について検討する必要があると考えられる。

## 第3章 ウダイカンバの衰退に及ぼす短期的ストレスの効果

### 一食葉性昆虫による食害の程度が当年生シュートの応答と枯死に及ぼす影響一

#### 3-1 はじめに

野外調査の結果から(第2章)、土壌水分の制限がウダイカンバの衰退に関与する可能性のある要因の一つとして示された。また、ウダイカンバ衰退木は、樹冠部の枝の枯れ下がりによって特徴づけられる(本阿彌ら 2000, 寺澤ら 2001, 渡辺ら 2002, 大野ら 2004)。第2章の調査地である興部町、および他の地域のウダイカンバ二次林(南富良野町)では、衰退が顕在化する以前に食葉性昆虫(ナミスジフユナミシヤク)が大発生したことが報告されている(原ら 1997, 伊藤ら1997)。しかし、水の制限と樹冠部の枝の枯れ下がり、および食葉性昆虫による食害との関連性については、検討されてこなかった。

植物は食葉性昆虫による食害の影響を最小限にとどめるために、葉および枝レベルで様々な応答を示す。例えば、葉を部分的に被食された植物では、食べ残された葉の光合成速度や展葉回数の増加が認められる(Hoogesteger and Karlsson 1992, Ovaska et al. 1992, Collin et al. 2000, Hart et al. 2000, Mizumachi et al. 2004, 2006)。また、これらの植物は葉の化学的性質を変化させ、防御物質である縮合タンニン量を増加させたり、単位面積あたりの葉乾重(LMA)を大きくし、さらなる食害を回避する(Kudo 1996, Nabeshima et al. 2001)。激しい食害を受けた樹木におけるその後の開葉も一般的な応答である。食害によってほとんどの葉を失った樹木では、葉の消失から3~4週目にその年に造られた冬芽から新しい枝・葉を形成する(以下、二次開葉と記す, Wargo 1981, Gregory and Wargo 1986, Hoogesteger and Karlsson 1992, 大野ら 2004, Ohno et al. 2008)。

しかし、これらの応答が必ずしも食害からの回復に有効であるとは限らない。激しい食害とその後の二次開葉は、葉の生物季節や個体内の炭素バランスに大きく影響し、枝の枯死をもたらす可能性がある。二次開葉は食害後3~4週目に起こるため、二次開葉によって形成された葉(以下、二次葉と記す)は夏季に出現する可能性がある(Wargo 1981, Ohno et al. 2008)。もし、展葉直後の二次葉が食べ残された葉に比べて、夏季の乾燥や高温に対して高い感受性を持っているとすれば、葉が萎れやすくなり、結果として当年生シュートの枯死を通じて、衰退(枝の枯れ下がり)をもたらす可能性がある(Wargo 1981, Ohno et al. 2008)。また、激しい食害とその後の二次開葉は個体内の炭水化物量に影響する。北アメリカに生育する*Acer saccharum*では、根系内の炭水化物量が激しい食害後に低下しはじめ、二次開葉した後に最も低いレベルに達した(Wargo 1972)。そして、二次開葉後に形成された冬芽のほとんどは冬期間中に死亡した(Gregory and Wargo 1986)。この二つのメカニズムは、相互に関連するものと考えられる。

これまでの植食者-樹木間の研究結果をもとに、北海道内でみられるウダイカンバの樹冠部の枝が枯れ下がる(衰退に至る)プロセスについて次の仮説を提示する。この仮説は3つの部分から構成されており、1) 激しく食害された枝では、二次葉が形成されやすくなる、2) 二次葉は食べ残された葉(一次葉)に比べて乾燥ストレスに対して高い感受性をもつ、3) 乾燥条件下において、二次葉を形成した枝の枯死率は二次開葉しなかった枝に比べて高くなる。このプロセスを検証する上で重要な点は、樹冠内における食害後の枝の枯死率の空間的なパターンである。衰退(枝の枯れ下がり)が発生するためには、樹冠上部の枝の枯死率が重要である。そのため、本研究では、とくに樹冠内の空間的な違いを考慮し、解析を行った。木部の水ポテンシャルは、重力ポテンシャルや通導抵抗の影響により樹高とともに低下する(0.015-0.020 MPa m<sup>-1</sup>, Zimmermann and Brown 1971, Tyree and Ewers 1991)。そ

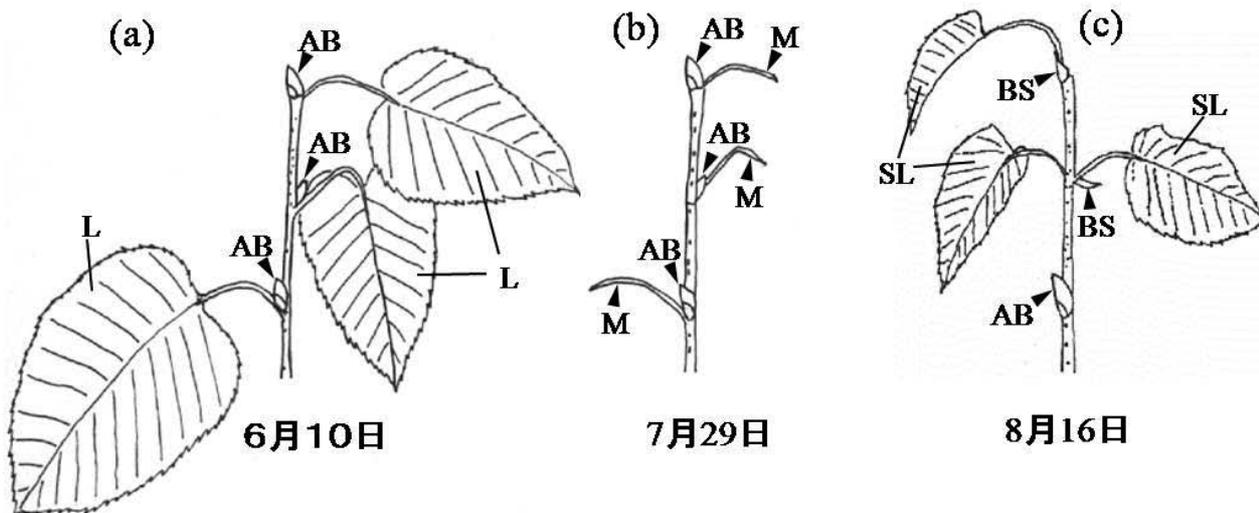


図3-1 激しい食害を受けたウダイカンバの当年生シュート

(a) 食害される前のシュート, (b) すべての葉が食いつくされたシュート,  
 (c) 食害から約3週間後に二次開葉したシュート

[大野ら, 北海道の林木育種 (2004) から改作]

L: 食害前に展開していた葉 (一次葉), AB: 側芽, M: 被食された葉の葉柄,  
 SL: 食害後に側芽から形成された短枝から出現した葉 (二次葉), BS: 芽鱗



写真3-1 激しい食害をうけたウダイカンバと食害後に観察された当年生シュートの状況

(a) ウダイカンバの葉を食べるクスサン, (b) 激しく食害されたウダイカンバの樹冠,  
 (c) 食害後に二次開葉した当年生枝, (d) 萎れた二次葉

のため、葉組織の水ポテンシャルは着生高にともなって低下する傾向があり（鍋嶋・石井 2008）、樹冠の上部に着いている葉は樹冠下部の葉に比べて乾燥ストレスが大きくなりやすい（Ryan and Yoder 1997）。もし、枝の枯死率が着生高とともに増加するとすれば、個体内における水ストレスの違いが枝の枯死に影響していることの状態証拠になるものと考えられる。

本研究では、激しい食害を受けた40年生のウダイカンバを調査対象とした。衰退（樹冠部の枝の枯れ下がり）の発生には、少なくとも樹冠上部の当年生シュートの高い枯死率ともなう。そこで、当年生シュートを対象に、食害の程度と二次開葉との関係、二次葉と一次葉の水分生理特性を調査するとともに、二次開葉した当年生シュートと二次開葉しなかったシュートの枯死パターンについて、シュートの着生高を考慮して解析を行った。

### 3-2 調査地と方法

#### 3-2-1 調査地

調査は北海道中央部の美瑛市にある40年生のウダイカンバ人工林で行った（北緯N43°、東経141°、標高40m）。美瑛市の年平均気温は7.2℃、年降水量は約1100mmである。調査林分の密度および胸高断面積合計は、それぞれ600本 ha<sup>-1</sup>、23m<sup>2</sup> ha<sup>-1</sup>であり、ウダイカンバの平均胸高直径と平均樹高はそれぞれ22cm、17mである。

調査を行った人工林では、2002年の7月中旬に食葉性昆虫であるクスサンとマイマイガが大発生し、葉が激しく食害された（図3-1, 写真3-1 a, b）。食害を受けた当年生シュートの中には、食害後に二次開葉し、短枝・二次葉を形成したものが確認された（図3-1, 写真3-1 c）。これらの短枝・二次葉は、通常、翌年の春に展葉する側芽から出現していた（図3-1）。

#### 3-2-2 当年生シュートのセンサス

2002年の6月中旬に高さ約12mの観察用のタワーを人工林内に設置し、食葉性昆虫が大発生する前の食害を受けていないウダイカンバ4個体を対象に、高さ8~16mの範囲に着生する当年生シュート100本に標識付けを行った。そして6月中旬から11月中旬に各シュートの葉数を3~5週間おきに記録した。また、この期間中に各シュートの生残状況も記録した。当年生シュートの生残状況は葉と冬芽の観察をもとに行い、すべての葉が消失し、かつ生きた冬芽がない場合、枯死と判定した。冬芽の生存状況は目視によって判断した。

食葉性昆虫の大発生が確認された直後の7月下旬に、観察シュートの食害の程度を個葉ごとに決定した。食害の程度は目測により行い、食害前の個葉の面積に対する食害によって失われた面積の比（被食率、%）とした。そして、当年生シュートごとに個葉の平均被食率（DD）を算出し、この値をシ

ュートの食害の程度を表す代表値として解析に用いた。

観察した当年生シュートは、次の二つのカテゴリーに区分された。一つは食害後に二次開葉し、新しい短枝と二次葉を形成したシュートであり、もう一つは食害後に二次開葉しなかったシュートである。

#### 3-2-3 個葉の水分特性の季節変化

食害後に新しく形成された葉（二次葉）と食べ残された葉（一次葉）の乾燥ストレスに対する感受性を評価するため、圧ポテンシャルを失うときの水ポテンシャル（ $\Psi_{lp}$ ）と十分給水されたときの浸透ポテンシャル（ $\Psi_{sa}$ ）をP-V曲線法（Tyree and Hammel 1972）によって測定した。P-V曲線は二次開葉した直後の8月中旬から10月下旬までの期間、2~5週間おきに作成した。

各測定では、高さ14m付近に着生する日当たりの良い枝2本を対象とした。1本は二次葉を着けた枝であり、もう1本は食べ残された葉（一次葉）の着いた枝である。長さ約50cmの枝をサンプリングした後、直ちに水切りを行い、実験室に持ち帰り、ビニールを被せて一晩給水させた。十分給水させた枝から、一次葉と二次葉をそれぞれ1枚切り取り測定に供した。測定にはプレッシャーチャンバー（PMS 600, LI-COR）を用い、各個葉についてP-V曲線を作成した。P-V曲線の作成方法とP-V曲線からの $\Psi_{lp}$ と $\Psi_{sa}$ の決定方法は丸山・森川（1983）の方法に従った。P-V曲線法は再現性が極めて高いため（丸山・森川 1983）、測定の繰り返しは行わなかった。

#### 3-2-4 解析方法

食害をうけた当年生シュートが二次開葉する確率（PS, %）とシュートの性質との関係を明らかにするため、ロジスティック回帰分析を行った。

$$PS = 100 / [ 1 + \exp \{ - (a_0 + a_1 HS + a_2 DD + a_3 HSDD) \} ], \quad (1)$$

ここで、 $a_0 \sim a_3$ : 回帰パラメーター、HS: 当年生シュートの着生高 (m)、DD: 各当年生シュートの平均被食率 (%), HSDD: HSとDDとの交互作用である。パラメーターの決定は最尤法を用い、赤池情報量基準 (AIC) が最小となるモデルを選択した (Akaike 1973, Crawley 2005)。

食害後の当年生シュートの枯死率 (M, %) とシュートの性質との関係についてもロジスティック回帰を行った。

$$M = 100 / [ 1 + \exp \{ - (a_4 + a_5 HS + a_6 SS + a_7 SSHS) \} ], \quad (2)$$

ここで、SSは当年生シュートが食害後に二次開葉したか否かを示す質的変数である（二次開葉した当年生シュート: SS = 1, 二次開葉しなかった当年生シュート: SS = 0）。SSHSはSSとHSとの交互作用である。 $a_4 \sim a_7$ はパラメーターである。変数選択の方法は、前述のロジスティック回帰と同様で

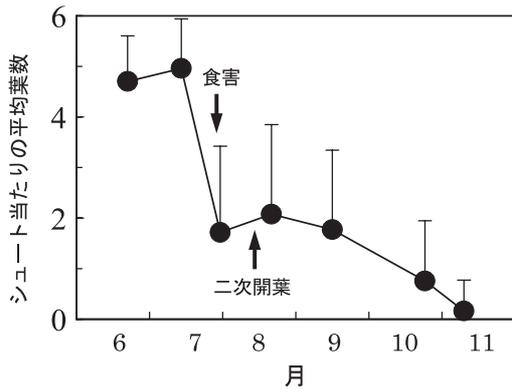


図3-2 当年生シュートの葉数の季節変化

縦棒は標準偏差を示す (n=100)。

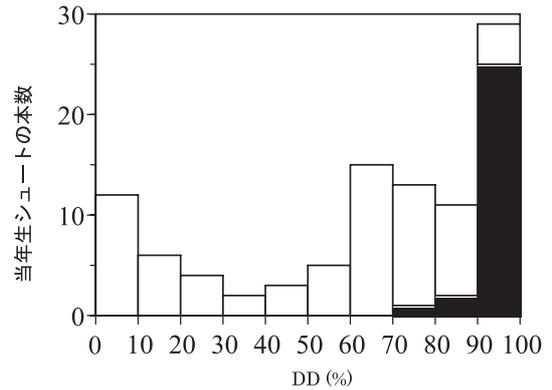


図3-3 食害の程度 (DD) 別の当年生長枝の本数 (n=100)

黒塗りは食害から約3週間後に二次開葉したシュートであることを示す。

表3-1 二次開葉したシュートの本数比率 (RN), および食害後に当年生シュートが二次開葉する確率に影響する要因

(ロジスティック回帰モデルの解析。AICが最小のモデルにおけるパラメーター値)

N	RN (%)	a <sub>0</sub>	a <sub>1</sub>	a <sub>2</sub>	a <sub>3</sub>	AIC
100	28	-20.681** (4.921)	NS	0.224** (0.052)	NS	47.6

a<sub>0</sub>: 切片,

a<sub>1</sub>: 着生高 (HS) の係数,

a<sub>2</sub>: 食害の程度 (DD) の係数,

a<sub>3</sub>: HSとDDの交互作用の係数

NSはモデルに選択されなかったことを示し, \*\*は1%水準で有意を示す。括弧内の数値は係数の標準誤差を示す。

表3-2 当年生シュートの枯死率に影響する要因

(ロジスティック回帰モデルの解析結果。AICが最小のモデルにおけるパラメーター値)

N	枯死	生存	枯死率 (%)	a <sub>4</sub>	a <sub>5</sub>	a <sub>6</sub>	a <sub>7</sub>	AIC
100	13	87	13.0	-12.132 (3.868)	1.070** (0.381)	NS	0.432** (0.144)	53.7

a<sub>4</sub>: 切片,

a<sub>5</sub>: 着生高 (HS) の係数,

a<sub>6</sub>: シュートのカテゴリ (SS) の係数,

a<sub>7</sub>: SSとHSの交互作用のための係数.

SSは当年生シュートが二次開葉したか否かを示す質的変数 [二次開葉したシュート (SS=1), 二次開葉しなかったシュート (SS=0)] である。NSはモデルに選択されなかったことを示し, \*\*は1%水準で有意を示す。括弧内の数値は係数の標準誤差を示す。

ある。

### 3-3 結果

#### 3-3-1 当年生シュートあたりの着葉数と食害の程度

2002年の6月中旬における当年生シュートの平均葉数は約

5枚であった(図3-2)。その後、7月中～下旬に食葉性昆虫(クスサンとマイマイガ)が大発生し、シュートあたりの葉数は急激に減少した(図3-2)。当年生シュートの被食率(DD)は0~100%の範囲に認められ(図3-3)、平均の被食率は66.2 ± 33.8%であった。その後、7月下旬から8月中旬

にかけて葉数は緩やかに増加した(図3-2)。多くの当年生シュートでは、7月下旬に夏葉の展葉がほとんど終了していたことから、食害後の葉数の増加は、主に食害後に形成された二次葉によるものである(図3-1, 図3-3)。

3-3-2 食害後の当年生シュートの二次開葉

食害から約3週間が経過した8月中旬に、観察した100本の当年生シュートのうち28本(28%)の枝で二次開葉が観察された(図3-3)。二次開葉した当年生シュートは、いずれもDDが70%以上のものであり(図3-3)、DDが90%を超えたとき二次開葉した当年生シュートの割合は急激に増加した。

食害後に当年生シュートが二次開葉する確率(PS)についてのロジスティック回帰の結果、PSに影響する要因として食害の程度(DD)が選択された(表3-1)。DDの係数は正の値であり、PSがDDにともなって増加することを示している。当年生シュートの着生高(HS)とDDとHSの交互作用(DDSS)はPSに影響していなかった。

3-3-3 当年生シュートの枯死パターン

当年生シュートの累積枯死率の季節変化を図3-4aに示す。最終的な累積枯死率はシュートのカテゴリー間で大きく異なり、二次開葉したシュートの枯死率は28%と二次開葉しなかったシュート(6.9%)に比べて高い値を示した。どちらのカテゴリーのシュートも9月中旬に枯死が発生していた(図3-4a)。9月上旬は降水がほとんどなく(図3-4c)、大気飽差(VPD)および日最高気温が急激に増加していた(図3-4b,c)。この期間に枯死した当年生シュートでは、褐変した二次葉と萎れた冬芽が観察された(写真3-1d)。その後の生育期間中に当年生シュートの枯死は確認されなかった。

3-3-4 樹冠内における当年生シュートの枯死パターン

ロジスティック回帰を行った結果、当年生シュートの着生高(HS)とHSSS(HSと二次開葉したか否かを示す変数(SS)との交互作用)が、シュートの枯死率(M)に影響する変数として選択された(表3-2)。得られたパラメーターを用いて、シュートのカテゴリー別に、着生高(HS)と枯死率との関係を示した(図3-5)。枯死率はHSとともに増加したが、HSにともなう枯死率の増加の程度はシュートのカテゴリー間で異なっていた。二次開葉した当年生シュートの枯死率はHSとともに急激に増加したのに対し、二次開葉しなかったシュートの枯死率はHSとともに緩やかに増加した。

3-3-4 一次葉と二次葉の水分特性

二次葉と一次葉の $\Psi_{wp}$ と $\Psi_{sm}$ の季節変化を示す(図3-6)。最初の測定を行った8月中旬の時点では、二次葉は発達途中であったのに対し、一次葉は十分に成熟していた状態であっ

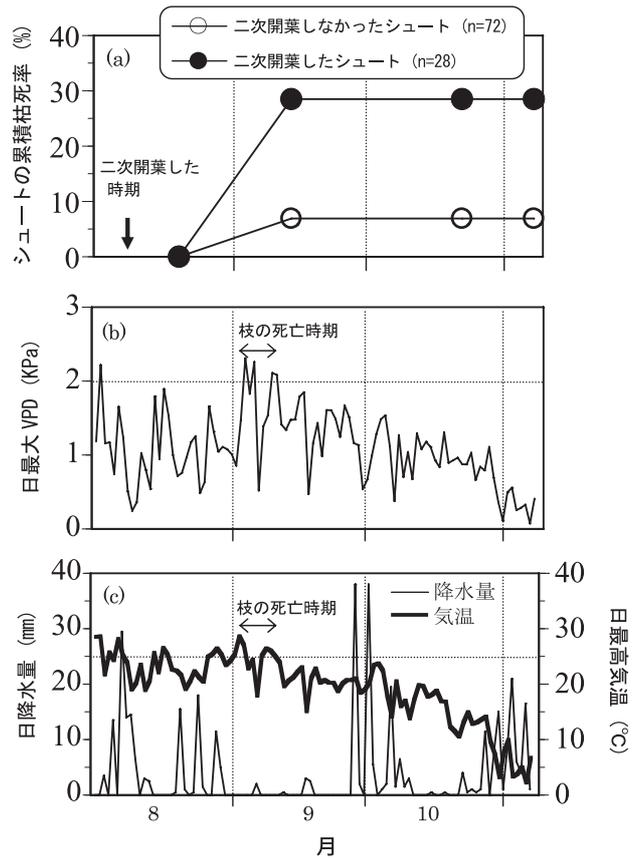


図3-4 当年生シュートの枯死率と気象条件  
 (a) 当年生シュートの累積枯死率,  
 (b) 日最大大気飽差 (VPD),  
 (c) 日最高気温と日降水量の季節変化

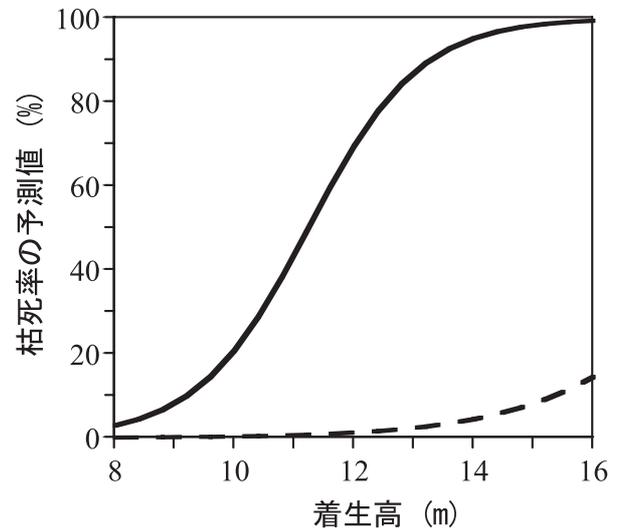


図3-5 着生高に対する当年生シュートの枯死率の予測値  
 破線は二次開葉しなかった当年生シュートを示し、実線は二次開葉したシュートを示す。予測値はロジスティック回帰によって得られたパラメーター(表3-2)を用いて算出した。二次開葉は食害の程度に依存するが、着生高に依存しない。当年生シュートの枯死率は着生高に依存し、また、二次開葉の有無に依存する。二次開葉した当年生シュートの空間分布は、ある階層に集中しているわけではない。

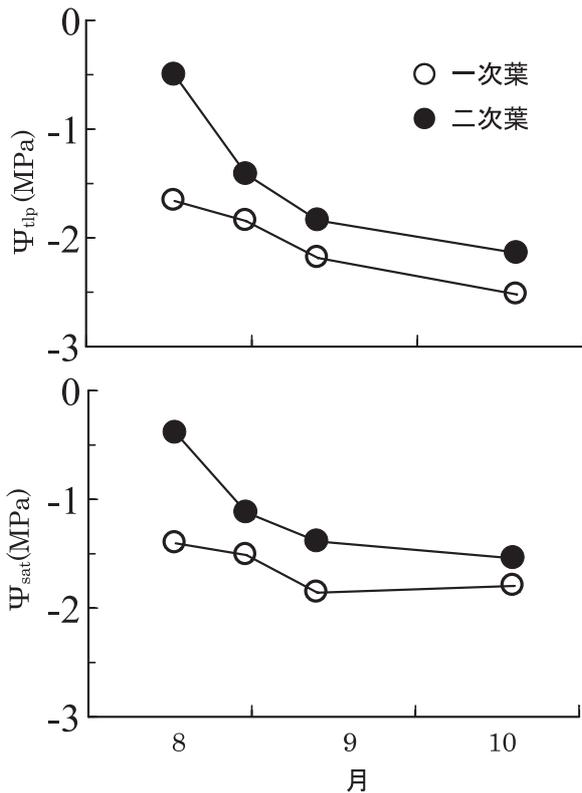


図3-6 圧ポテンシャルを失うときの水ポテンシャル ( $\Psi_{tip}$ ) と十分給水したときの浸透ポテンシャル ( $\Psi_{sat}$ ) の季節変化 (n=1)

○は食害を受けずに残存した葉（一次葉）を示し、●は食害後の二次開葉によって形成された葉（二次葉）を示す。

た。二次葉の $\Psi_{tip}$ と $\Psi_{sat}$ は測定期間を通して一次葉よりも高い値で推移していた。とくに、二次葉が出現した直後の8月中旬には、二次葉の $\Psi_{tip}$ と $\Psi_{sat}$ の値は最も高く、その後、葉齢の進行にともなって、それらの値は急速に低下した。

### 3-4 考察

#### 3-4-1 食害された当年生シュートからの二次開葉

ロジスティック回帰による結果は、食害の程度がその後の二次開葉に影響し（表3-1）、激しい食害が二次開葉を引き起こした要因であったことを示している。カンパ類を含む落葉広葉樹では、当年生シュートの通常な伸長様式として、休眠しない冬芽から同時枝（sylliptic shoots）を形成することが可能である（原2003）。しかし、食害後に新しく形成された枝（短枝）は、以下に述べるように、通常的同时枝とは異なる特徴を持っていた。①食害を受けた後にのみ、二次開葉は観察された（図3-2）。②二次開葉により形成された枝は、激しい食害を受けたシュート（多くは $DD \geq 90\%$ ）のみから出現していた（図3-3）。③新しく形成された枝はすべて短枝であった。一般に、食害は冬芽の休眠をコントロールするホルモンに影響するため（Larcher 2003）、激しい食害にともな

うホルモンバランスの変化により冬芽の休眠が解除されたものと考えられる。

観察した当年生シュートにおける二次開葉の有無と食害の程度との間には、明確な閾値（約90%）が認められた（図3-3）。同様の結果は、これまでに行われた摘葉試験からも報告されている。例えば、すべての葉を摘まれた若齢の*Betula pubescens*は、約一月後に新しい枝葉を形成したが、葉面積の50%を摘葉された個体では新しい枝葉が生産されなかった（Hoogesteger and Karlsson 1992）。摘葉により葉量の減少した個体では、残された葉の窒素量や気孔コンダクタンスが増加し、その結果、光合成能力が増加したことが報告されている（Hoogesteger and Karlsson 1992, Ovaska et al. 1992, Hart et al. 2000）。このように、食害を受けた当年生シュートの応答は、個体またはシュートレベルにおける補償可能な光合成産物量と関連するものと推察される。

#### 3-4-2 水欠差に対する葉組織の感受性

P-V曲線法によって得られた結果は、2番目の仮説を支持していた。つまり、食害されてから約3週間後の8月中旬に形成された葉（二次葉）は、食べ残された成熟した葉（一次葉）に比べて、乾燥ストレスに対して高い感受性を持っていた。一次葉、二次葉に共通して、 $\Psi_{tip}$ と $\Psi_{sat}$ は葉齢とともに低下していたものの、二次葉の $\Psi_{tip}$ と $\Psi_{sat}$ は一次葉に比べて高い値で推移しており、とくに二次開葉直後に非常に高い値を示した（図3-6）。葉齢にともなう $\Psi_{tip}$ と $\Psi_{sat}$ の低下のパターンは、他の正常な落葉広葉樹の個体においても報告されている（Tyree et al. 1978, 丸山・森川 1984）。一般に、展葉直後の新葉の $\Psi_{tip}$ と $\Psi_{sat}$ は高く、水欠差に対する新葉の圧ポテンシャルの維持が難しく、水ストレスを起こす可能性が高い（Tyree et al. 1978, 丸山・森川 1984）。このように高い $\Psi_{tip}$ と $\Psi_{sat}$ をもつ二次葉では、食べ残された葉に比べて水欠差に対する圧ポテンシャルの維持が難しく、夏季の乾燥ストレスに対して感受性が高いものと考えられる。

#### 3-4-3 当年生シュートの枯死原因

当年生シュートの枯死に対するロジスティック回帰の結果は（表3-2）、食害後に二次開葉したシュートが夏季の乾燥によって枯死に至ったことを意味している。食害後に二次開葉したシュートは、乾燥ストレスに対して感受性の高い葉をもち（図3-6）、その枯死率は二次開葉しなかった枝に比べて高かった（図3-4a）。また、二次開葉したシュートでは、着生高とともに枯死率が急激に増加していた（表3-2, 図3-5）。木部の水ポテンシャルは、重力ポテンシャルや通導抵抗の影響により樹高とともに低下するため（Zimmermann and Brown 1971, Tyree and Ewers 1991）、樹冠の上部に位置する木部や葉組織の水ポテンシャルは下部のものに比べて低くなりやすい（Ryan and Yoder 1997, 北橋ら 2003,

鍋島・石井 2008)。つまり、樹冠上部に着生し、高い $\Psi_{tp}$ と $\Psi_{sat}$ をもつ二次葉では、圧ポテンシャルを維持できずに萎れ、その結果、樹冠上部のシュートが死亡した可能性がある。

当年生シュートが死亡した期間も乾燥ストレスと関連していることを支持している。当年生シュートが死亡した期間（9月上旬）は、降水量が非常に少なく、VPDが高い日が認められた（図3-4）。この期間に枯死したシュートでは、褐変した二次葉と萎れた冬芽が観察された（写真3-1d）。シュートの枯死が観察される直前（8月下旬）の個葉の $\Psi_{tp}$ は、二次葉で $-1.4$  MPa、一次葉で $-1.8$  MPaであった（図3-6）。晴天日の日中には、樹冠上部の葉の水ポテンシャルが $-1.5$  MPa程度まで低下するのに対し、樹冠下部の葉の水ポテンシャルは、 $-1.1$  MPa程度までしか低下しないことが、北海道に生育する落葉広葉樹の林冠木で報告されている（寺澤 1990, 北橋ら 2003）。観察した樹冠上部と下部の二次葉の水ポテンシャルが、晴天日の日中に、それぞれ $-1.5$  MPa、 $-1.1$  MPaまで低下したと仮定すると、樹冠上部の二次葉では膨圧を維持できなかったのに対し、樹冠下部の二次葉と一次葉では膨圧を維持できたことになる。得られた結果は、二次開葉したシュートの枯死が乾燥ストレスと関係することを示しているものの、このメカニズムを明らかにするためには、さらに詳細な生理機能（水ポテンシャルや気孔コンダクタンスなど）を高さ別に測定する必要がある。

今回の結果は、二次開葉した当年生シュートの枯死が貯蔵資源の枯渇によって生じた可能性（仮説）を否定できない。しかし、この仮説において、当年生シュートの枯死率と着生高との関係を説明するためには、着生高にもなる水ストレスの増加によって光合成が制限され、さらにシュート間での養分の移動はないという仮定が必要である。つまり、水ストレスはこの仮説においても関連することになる。一方、水ストレスが当年生シュートの枯死に対して重要でないと仮定した場合、貯蔵資源の枯渇にもなるシュートの枯死は、樹冠上部に比べて樹冠下部で起こりやすくなると考えられる。一般に、樹冠下部の枝は樹冠上部の枝に比べて、利用可能な光資源が制限されやすく、その結果、炭素獲得量が制限されやすい。例えば、激しい乾燥ストレスに曝されていないシラカンバでは、枝の枯死率は着生高と負の関係を示し、樹冠下部の枝ほど枯死率が大きい（Umeki and Kikuzawa 2000, Umeki et al. 2006）。このように、激しい食害後に観察された当年生シュートの枯死が貯蔵資源の枯渇によって引き起こされたと結論づけるためには、木部組織内の炭水化物量を測定する必要がある。

#### 3-4-4 当年生シュートの枯死パターンと衰退との関係

今回の結果は、激しい食害がその後の当年生シュートからの二次開葉に影響し（図3-3）、二次開葉した当年生シュートの枯死率は、二次開葉しなかったシュートに比べて高い

ことを示した（図3-4a）。また、二次開葉した当年生シュートの枯死率は、着生高とともに急激に増加し、樹冠上部のシュートの枯死率は非常に高かった（図3-5, Ohno et al. 2008）。観察されたシュートの枯死パターン（樹冠上部におけるシュートの高い枯死率）は、網走地方や上川南部で報告されているウダイカンバの衰退木の特徴（樹冠部の枝の枯れ下がり, 本阿彌ら 2000, 寺澤ら 2001, 渡辺ら 2002, 大野ら 2004）と一致している。今回の調査では当年生シュートを対象としているが、観察では、二次開葉した後に枯死に至った当年生シュートの多くは、一年生・二年生の枝の枯死をともなっていた。これらのことから、激しい食害は、ウダイカンバの樹冠部における枯れ下がりを引き起こす誘因になりえるものと考えられる。

本章の結果と第2章の結果は、先に述べた網走地方のウダイカンバの衰退が、食葉性昆虫による激しい食害と土壌の水制限との複合的なストレスによってもたらされた可能性を示している。激しい食害とその後の二次開葉は、ウダイカンバの葉の生物季節（フェノロジー）と季節との関係を乖離させ、夏季に新葉を着けた状態をもたらした（図3-1, 写真3-1c）。そして、このことが乾燥ストレスに対する感受性を高め、乾燥ストレスの影響を受けやすい樹冠上部のシュートの枯死率を急激に増加させた。一方、網走地方の二次林では、衰退木の出現頻度が高い斜面上部のウダイカンバは、斜面下部の個体に比べて、相対的に強い水制限のもとで生育し、個葉レベルでも様々な環境応答が生じていた（第2章）。これらの二つの結果はともに乾燥ストレスに結びついている（詳細については第6章の総合考察で行う）。

#### 3-5 まとめ

激しい食害を受けた当年生シュートでは、食害から約3週間が経過した8月中旬に二次開葉し、二次葉を形成した。二次葉は一次葉に比べて、乾燥ストレスに対して高い感受性を持ち、二次葉を着けた当年生シュートの枯死率は、二次葉を着けなかったシュートに比べて高い枯死率を示した。また、シュートの枯死した時期は、降水量が少なく、VPDの高い時期であった。さらに、二次開葉した当年生シュートの枯死率は、乾燥ストレスの影響を受けやすい樹冠上部で急激に増加していたとともに、枯死に至った当年生シュートの多くは、一年生・二年生の枝の枯死をともなっていたことが観察された。このシュート（枝）の枯死パターンは、ウダイカンバの衰退木の特徴（樹冠部の枝の枯れ下がり）と一致しており、激しい食害がウダイカンバの衰退を引き起こす誘因となりうることを示していた。

## 第4章 ウダイカンバの衰退に及ぼす長期的ストレスの効果

### —素因としての個体間競争の役割—

#### 4-1 はじめに

激しい食害とその後の二次開葉は、樹冠上部に着生する当年生シュートの枯死率を著しく増加させた。この枯死パターンは、網走地方や上川南部で報告されているウダイカンバの衰退木の特徴（樹冠部の枝の枯れ下がり）と一致しており、激しい食害が樹冠上部のシュートの枯死を通して、枝の枯れ下がりを引き起こす誘因として影響する可能性を示した（第3章）。しかし、これまでに行われた年輪解析や長期間の観察データの結果は、食葉性昆虫の大発生に先行して、ウダイカンバの成長量が低下していたことを報告している（本阿彌ら 2000, 渡辺ら 2002, Ohno et al. 2010）。しかし、先行期間の個体の成長量と衰退の発生との関係、および成長量に影響する要因については明らかにされてこなかった。

様々なストレスは樹木の成長を低下させるため（Bazzaz 1996, Larcher 2003）、直径成長量は、現在および過去の積算的なストレスの強度を反映する（Kozlowski et al. 1991）。そのため、直径成長量はストレスの強度を示す有効な指標であると同時に、樹木の活力を評価するための指標となる（Waring and Pitman 1985, Pedersen 1998）。そこで、ストレスの強度を示す指標として直径成長量を用い、ウダイカンバの衰退の発生と、それに先行する期間の直径成長量との関係について解析を行った。本阿彌ら（2000）は網走地方のウダイカンバ29個体について年輪解析を行い、衰退が発生する40年程前から直径成長の低い状態が認められたことを報告している。しかし、この研究では先行期間の成長量とウダイカンバが衰退木になる確率（以下、衰退確率と記す）との関係が定量的に示されていない。そのため、本研究では、衰退が発生する以前の成長量と衰退確率との関係を定量的に検討した。

長期間の個体間競争は、樹木の衰退や枯死に関与する潜在的な素因の一つとして認識されてきた（Manion 1991）。そのため、本研究ではウダイカンバの直径成長に対する個体間競争の効果に注目した。混みあった状態のウダイカンバ二次林では、個体の下枝の枯れ上がりが促進され、樹冠の拡大が制限されることが、数多くの報告の中で指摘されてきた（林業試験場 1978, 三好・新田 1986c, 新田・菊沢 1987, 渋谷・菊沢 1988, 渡辺ら 2002, 大野ら 2008）。しかし、ウダイカンバの衰退（樹冠部の枝の枯れ下がり）の発生に個体間の競争効果がどのような効果を及ぼすのかについては明らかにされていない。もし、個体間競争が個体の直径成長を低下させ、成長量の低下が衰退確率の増加に影響するならば、競争効果が衰退の発生に対する素因とみなすことができる。また、衰退が発生する以前の個体間競争の程度から衰退確率を予測すること

が可能になる。

直径成長量と衰退確率との関係、および個体間競争と直径成長量との関係を定量的に明らかにすることは、ウダイカンバ二次林における施業においても重要である。これらの情報を用いることによって、施業計画を立てる技術者はウダイカンバ二次林における競争効果の軽減や直径成長の促進、衰退の回避・軽減を図るための適切な間伐計画を立案できる可能性がある。

直径成長量と衰退確率との関係、および個体間競争と直径成長量との関係を明らかにするため、ウダイカンバの特徴（サイズ、個体の成長量、隣接する他個体からの局所的な競争効果）を考慮した個体ベースの解析を行い、競争効果の低下にともなう直径成長量、および衰退確率の変化を推定した。また、衰退確率に対する間伐の効果を明らかにするため、プロットベースの解析も行った。

本研究では、とくに以下の4点を扱った。(1) 衰退の発生には、先行する期間の成長量が関係するののか、(2) 直径成長量は樹木間の競争によって影響されるののか、(3) 衰退確率は競争効果の低下によってどの程度、軽減できるののか、(4) 間伐にともなう立木密度の低下によって衰退確率は低下するののか、である。これらの解析結果をもとに、素因としての競争効果の役割と衰退の回避・軽減に対する間伐の有効性について考察した。

#### 4-2 調査地と方法

##### 4-2-1 調査地

調査は南富良野町にあるウダイカンバ二次林で行った（北緯43°9'、東経142°27'）。この二次林は1911年の山火事跡に発達した山火再生林である（表4-1、北海道 1979）。山火事が発生する以前のこの地域の林相は、エゾマツ、トドマツを主体とし、ミズナラやシナノキなどを交えた天然林であったことが報告されている（北海道造林協会 2006）。調査地の土壤型は褐色森林土（Bc）である。調査地に最も近い測候所（南富良野町金山）における年平均気温および年降水量は、それぞれ4.9℃、970mmである。調査地は斜面上部に位置し、標高は約450mである。この地域では、1990年代の後半にウダイカンバの衰退が確認され（渡辺ら 2002）、その要因として食葉性昆虫の大発生が指摘されてきた（伊藤ら 1997, 渡辺ら 2002）。

##### 4-2-2 調査方法

4つのプロット（50×40m）が1971年に設定された（表4-1）。調査プロットはいずれも南西斜面に位置し、傾斜度は5～15度である（北海道 1979, 渡辺ら 2002）。4つのプロットは隣接しており、プロット間の緩衝帯の幅は15mである。1984年の2月に3つのプロットで間伐が行われ、残りのプロットは無間伐区とされた。間伐が行われた林分では、優占木

表 4-1 南富良野町のウダイカンバ二次林の調査履歴

西暦	林齢(年)	調査履歴
1911	0	山火事の発生
1971	60	試験地の設定とセンサス
1980	69	センサス
1983	72	センサス
1984	73	4つのプロットの内、3つで間伐
1985	74	センサス
1987	76	センサス
1999	88	樹冠衰退の発見、センサス
2003	92	センサス

林齢は1911年の山火事からの年数である。

・被圧木を含む様々なサイズクラスの個体がランダムに選定され、伐採された。プロットごとに間伐の強度は異なり、林分材積の11~49%が伐採された(渡辺ら 2002)。各プロットは、材積間伐率に応じて、無間伐区(間伐率0%)、弱度間伐区(間伐率11%)、中度間伐区(間伐率26%)、強度間伐区(間伐率49%)とされた(渡辺ら 2002)。いずれのプロットも、ウダイカンバが優占し、ミズナラやホオノキ、キハダが混交する林分である(表4-2)。調査プロットの林分密度と胸高断面積合計は、それぞれ、580~965本 ha<sup>-1</sup>、16.1~28.4m<sup>2</sup> ha<sup>-1</sup>の範囲であった(表4-2)。

胸高直径(DBH) 5 cm以上のすべての個体に標識を付け、1971~2003年の間にDBHを7回測定した(表4-1)。また、

表 4-2 調査プロットにおける樹種ごとの個体数(N)と胸高直径(DBH, 平均±標準偏差), 胸高断面積(BA), および材積(V)

プロット	樹種名	N (ha <sup>-1</sup> )	DBH (cm)	BA (m <sup>2</sup> ha <sup>-1</sup> )	V (m <sup>3</sup> ha <sup>-1</sup> )
無間伐区	ウダイカンバ	345	23.0 ± 4.9	15.0	122.9
	ミズナラ	90	25.7 ± 7.6	5.1	44.3
	ホオノキ	270	14.3 ± 5.0	4.9	33.4
	キハダ	45	14.6 ± 3.0	0.8	5.1
	イタヤカエデ	20	6.9 ± 2.1	0.1	0.4
	ハウチワカエデ	150	10.7 ± 4.5	1.6	9.8
	その他	45	14.6 ± 10.3	1.1	8.9
	計	965	17.8 ± 7.7	28.4	224.7
弱度間伐区	ウダイカンバ	330	23.2 ± 3.8	14.3	116.2
	ミズナラ	20	22.5 ± 8.8	0.9	7.5
	ホオノキ	250	13.5 ± 5.0	4.1	27.3
	キハダ	140	13.2 ± 3.2	2.0	12.9
	イタヤカエデ	15	23.3 ± 2.8	0.6	5.2
	ハウチワカエデ	25	13.4 ± 2.6	0.4	2.3
	その他	55	21.9 ± 11.2	2.6	22.5
	計	835	18.2 ± 6.9	24.8	193.8
中度間伐区	ウダイカンバ	250	22.4 ± 4.2	10.2	82.2
	ミズナラ	10	20.3 ± 3.2	0.3	2.5
	ホオノキ	85	14.3 ± 4.8	1.5	10.2
	キハダ	30	14.0 ± 1.4	0.5	2.9
	イタヤカエデ	15	18.7 ± 6.5	0.5	3.4
	ハウチワカエデ	175	13.4 ± 4.9	2.8	18.7
	その他	15	15.0 ± 8.9	0.3	2.5
	計	580	17.7 ± 6.2	16.1	122.4
強度間伐区	ウダイカンバ	160	25.6 ± 3.4	8.4	71.0
	ミズナラ	15	21.3 ± 5.2	0.6	4.4
	ホオノキ	295	12.1 ± 5.4	4.1	26.9
	キハダ	115	13.1 ± 2.4	1.6	10.0
	ハウチワカエデ	45	14.6 ± 2.2	0.8	5.0
	その他	50	15.9 ± 8.1	1.2	9.6
	計	680	16.1 ± 7.2	16.6	127.0

表中の数値は、1999年のデータを用いた算出した。

個体の材積は、中島(1948)の式を用いて個体のDBHのデータから算出した。

表 4-3 ウダイカンバ二次林における衰退度 (DC) 別の個体数 (N)

DC (%)	衰退度	N (%)
0	健全	32 (15)
1 - 20	軽度	133 (61)
21 - 50	中度	35 (16)
51 - 99	重度	17 (8)
計		217 (100)

樹冠部の枝の枯れ下がりの状態を示す衰退度は、樹冠内の失業率 (DC) により分類した (図 2-2 を参照)。

この期間における個体の生残状況も記録された。樹高および樹冠直径の測定は1971年と2003年に行われた。

調査を行った二次林では、衰退の発生した正確な時期が不明であるが、1970~1980年代に行われたセンサス (1971年, 1980年, 1983年, 1985年, 1987年) では、衰退の発生についての報告がないことから (菊沢ら 1981, 渡辺ら 2002), 1990年代の後半に衰退が発生した可能性が高い (渡辺ら 2002)。

1999年のセンサスでは、樹冠部の枝が枯れ下がったウダイカンバが多く確認されたため、すべてのウダイカンバ (DBH > 12cm) を対象に、樹冠部の枝の枯れ下がりの状態を示す衰退の程度 (DC, 樹冠部の失業率) を調査した (渡辺ら2002, 図 2-2 を参照)。各個体のDCの評価は、Anonymous (1989) の方法に従って、目測によって行い、DCをもとに、各個体の

衰退度を4つに分類した (渡辺ら2002, 表 4-3, 図 2-2 を参照)。DCによる衰退度の区分は、(a) 健全 (DC = 0%), (b) 軽度 (DC = 1~20%), (c) 中度 (DC = 21~50%), (d) 重度 (DC = 51~99%) である (渡辺ら 2002)。

#### 4-2-3 解析方法

以下の基準により、個体の直径成長量を算出する期間を決定した。(1) 間伐が行われた1984年以降であること。つまり衰退の発生した時期の個体の競争状態をできるだけ反映している期間であること。(2) ウダイカンバの衰退が調査林分で初めて確認された1990年代の後半以前であること。以上の基準から、1985~1987年を適切な期間として選択し、この期間における各個体の胸高断面積成長量 (GB) を算出した。

算出したGBではマイナスの値を示す個体が認められた。これは測定誤差によって生じた可能性が高いが、これらのデータは除外せず、解析に用いた。その理由は、測定誤差には過大評価と過小評価が含まれるが、過大評価 (プラス方向の測定誤差) のデータを識別することが極めて難しいためである。つまり、マイナス成長を示した個体データのみを除外することは、偏った結果を生じさせる可能性を大きくする。

プロット間の環境要因は類似しており (渡辺ら 2002), 衰退木はすべてのプロットに出現していること、また、ウダイカンバのサイズ構造 (直径階別の頻度分布) はプロット間で類似していることから (渡辺ら 2002, 図 4-1), 各プロット

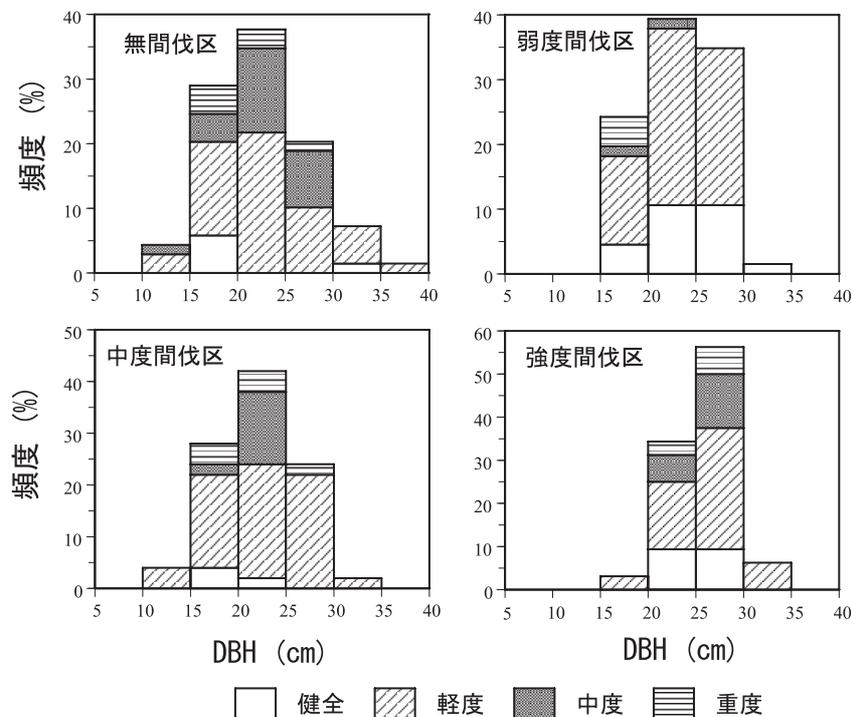


図 4-1 ウダイカンバの胸高直径 (DBH) 別, 衰退度別の頻度分布  
衰退度については表 4-3, 図 2-2 を参照。

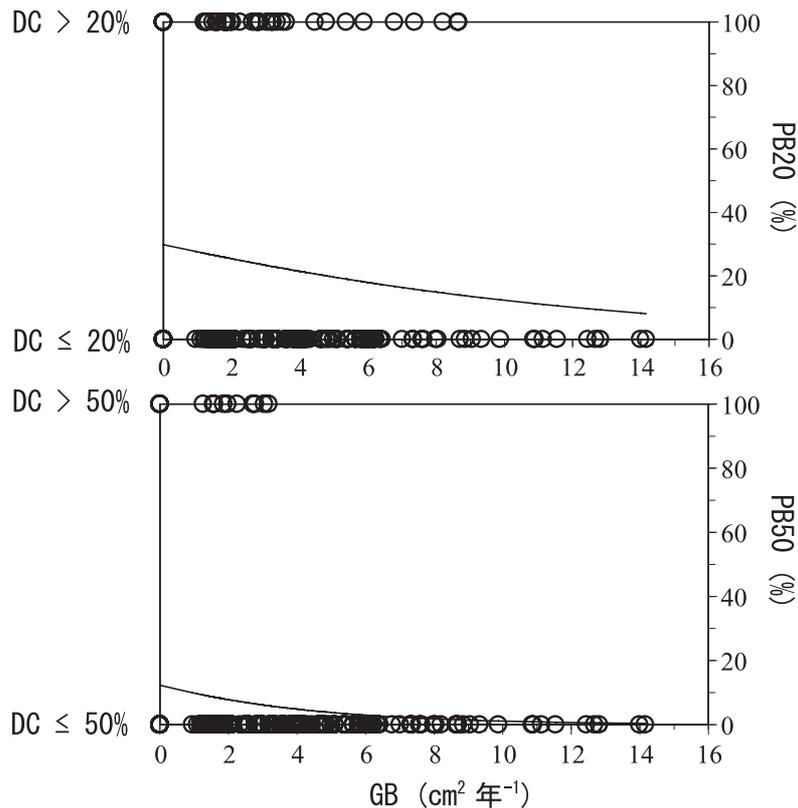


図4-2 ウダイカンバが中・重度の衰退木 (DC>20%), または重度の衰退木 (DC>50%) になる確率 (PB20, PB50) と先行期間の胸高断面積成長量 (GB) との関係

PB20: ウダイカンバが中・重度の衰退木 (DC>20%) になる確率.

PB50: ウダイカンバが重度の衰退木 (DC>50%) になる確率.

実線は選択されたモデルの係数 (表4-4) を用いて計算したPB20とPB50の予測値を示す。

の個体データをプールし、解析に用いた。GBと衰退確率との関係を解析するため、プロット内に出現したすべてのウダイカンバ (217個体, DBH>12cm) を解析に用いた。これらの個体は1985~1999年の間に生存していたものであり、この期間に死亡した個体は、死亡時期が特定できないことから、解析から除外した。すべての解析は統計パッケージR (version 2.6.1) を用いて行った。

#### 4-2-3-1 衰退に影響する要因

ウダイカンバが衰退木となる確率 (衰退確率) と先行期間における成長量との関係を明らかにするため、1999年における衰退の程度 (DC) と先行期間 (1985~1987年) における胸高断面積成長量 (GB) との関係を解析した。この解析では二つの目的変数が使われた。目的変数の一つは、1999年の調査時にウダイカンバが中度または重度の衰退木 (DC>20%) となる確率である。もう一つの目的変数は、1999年の調査時にウダイカンバが重度の衰退木 (DC>50%) となる確率である。衰退確率 (PB) とGBとの関係はロジスティック回帰によって行った。

$$PB = 100 / [1 + \exp \{- (a_0 + a_1 B + a_2 GB)\}], \quad (1)$$

ここで、PBはウダイカンバのDCが1999年の調査時に20%を超える確率 (PB20), またはウダイカンバのDCが1999年の調査時に50%を超える確率 (PB50) である。Bは期首 (1985年) における個体の胸高断面積であり、GBは対象とする期間 (1985~1987年) の胸高断面積成長量 ( $\text{cm}^2 \text{ yr}^{-1}$ ) である。 $a_0$ ,  $a_1$ , と  $a_2$  はパラメーターである。ロジスティック回帰モデルにおけるパラメーターは最尤法を用いて決定し、赤池情報量基準(AIC)が最小となるモデルを選択した (Akaike 1973, Crawley 2005)。

また、モデルにおける説明変数間の多重共線性の影響を調べるため、すべての説明変数 (BとGB) を含めたモデル (full mode) について、VIF (Variance Inflation Factor, 分散拡大要因) を計算した。VIFの値が10以下であれば多重共線性の影響は少ないと判断できる (Chatterjee et al. 1999)。

#### 4-2-3-2 直径成長に影響する要因

個体間競争がウダイカンバの直径成長に負の影響を与えるかどうかを明らかにするため、胸高断面積成長量 (GB) を期

表 4-4 ウダイカンバが衰退木となる確率 (PB20, PB50) に影響する要因

(ロジスティック回帰モデルの解析結果。AICが最小となるモデルのパラメーター値)

目的変数	a <sub>0</sub>	a <sub>1</sub>	a <sub>2</sub>	AIC
PB20	-0.856** (0.216)	NS	-0.111* (0.057)	234.9
PB50	-1.963** (0.318)	NS	-0.255* (0.112)	111.9

PB20: ウダイカンバが中・重度の衰退木 (DC>20%) になる確率。

PB50: ウダイカンバが重度の衰退木 (DC>50%) になる確率。

a<sub>0</sub>: 切片,

a<sub>1</sub>: 個体の期首の胸高断面積 (B) の係数,

a<sub>2</sub>: 衰退の発生に先行する期間の胸高断面積成長量 (GB) の係数。

括弧内の数値は係数の標準誤差を示し, \*, \*\* は, それぞれ 5%, 1% 水準で有意であることを示す。NSはモデルに選択されなかったことを示す。

首サイズ, 個体の競争状態と関連させて解析した。個体間競争の様式を検出するため, 二つの競争効果を示す変数を解析に含めた。一つは, 一方向的競争効果 (one-sided competition, Hara 1988), または非対称的競争効果 (asymmetric competition, Weiner 1990, Schwinning and Weiner 1998) と呼ばれる競争効果である。この競争効果の様式は, 対象とする個体に隣接するサイズの大きな他個体からの効果であり, サイズの小さな他個体からの影響は受けない (Hara 1988, Weiner 1990, Schwinning and Weiner 1998)。もう一つは, 二方向的競争効果 (two-sided competition, Hara 1988), または対称的競争効果 (symmetric competition, Weiner 1990, Schwinning and Weiner 1998) と呼ばれる競争効果である。この競争効果の様式は, 隣接するすべての他個体 (大きな個体と小さな個体) からの影響である。本章では, 競争効果の様式を示す用語として, Hara (1988) に従って一方向的・二方向的競争効果を用いる。

ウダイカンバのGBと競争効果の関係は, Yokozawa and Hara (1992) の成長の一般式を改変して解析を行った。

$$GB = b_0 + b_1 B + b_2 B \times \ln(B) + b_3 B \times C(B) + b_4 B \times C(B_0), \quad (2)$$

ここで b<sub>0</sub>, b<sub>1</sub>, b<sub>2</sub>, b<sub>3</sub>, b<sub>4</sub> はパラメーター, B は個体の期首 (1985年) の胸高断面積である。C (B) と C (B<sub>0</sub>) は, それぞれ一方向的競争効果, 二方向的競争効果を示す変数である。C (B) と C (B<sub>0</sub>) を決定するため, 各プロットを 20 個のサブプロット (10m×10m) にそれぞれ分割した。サブプロットの面積は, ウダイカンバの平均樹冠投影面積をもとに決定した。1971年と2003年の平均樹冠投影面積は, それぞれ 27m<sup>2</sup>, 42m<sup>2</sup> (健全木のみ) であり, 1985年のセンサス時に少なくとも数個体がサブプロット内に存在できたことを示して

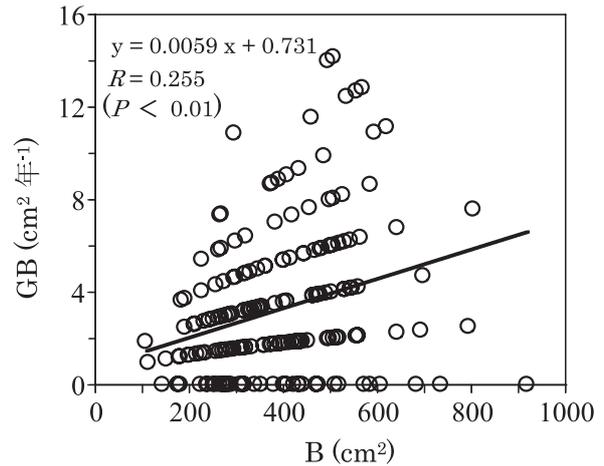


図 4-3 ウダイカンバの期首の胸高断面積 (B) と胸高断面積成長量 (GB) との関係

いる。局所的な競争効果の程度 [C (B), C (B<sub>0</sub>)] として, 対象とする個体と同じサブプロットに存在する他個体の胸高断面積合計を用いた。C (B) は対象個体の胸高断面積 (B) と同じか, それ以上の B をもつ他個体の胸高断面積合計 (m<sup>2</sup> 100m<sup>-2</sup>) であり, C (B<sub>0</sub>) はサブプロット内に存在するすべての他個体の胸高断面積合計である。B<sub>0</sub> はサブプロット内に存在する最小個体の B である。モデル選択はロジスティック回帰と同じ手法を用いて行った。

#### 4-2-3-3 衰退に対する間伐の効果

調査林分 (プロット) で行われた間伐が個体間競争の緩和を通して衰退確率を低下させたかどうかを明らかにするため, 説明変数を間伐の強度とするロジスティック回帰を行った。

$$PB20 = 100 / [1 + \exp \{- (c_0 + c_1 TI)\}], \quad (3)$$

ここで PB20 は, 1999年の調査時にウダイカンバが中度または重度の衰退木 (DC>20%) となる確率であり, TI はプロットにおける間伐の強度を示すカテゴリカル変数である。c<sub>0</sub> と c<sub>1</sub> はパラメーターである。モデル選択は, 前述のロジスティック回帰と同じ手法を用いて行った。プロットベースの解析は, 個体ごとの特徴の違い (個体サイズ, 成長量, 局所的な競争効果) を考慮することができない。しかし, 実際に行われる一般的な施業は林分単位で行われることから, プロットベースの解析は, 実際の施業において実用的な意味を持つと考える。

#### 4-3 結果

目的変数を PB20 と PB50 としたロジスティック回帰モデルでは, 先行期間の胸高断面積成長量 (GB) がそれぞれ選択さ

表 4-5 AICが最小となる成長モデルの決定係数 ( $R^2$ ) とパラメーター値

$b_0$	$b_1$	$b_2$	$b_3$	$b_4$	$R^2$	AIC
-3.468 (2.466)	0.090* (0.044)	-0.012 (0.006)	NS	-0.014* (0.006)	0.09	1091

$b_0$ : 切片,  
 $b_1$ : 個体の期首の胸高断面積 (B) の係数,  
 $b_2$ :  $B \times \ln(B)$  の係数,  
 $b_3$ : 一方向的競争効果 [ $B \times C(B)$ ] の係数,  
 $b_4$ : 二方向的競争効果 [ $B \times C(B_0)$ ] の係数,  
 $b_5$ : 衰退の程度 ( $B \times C$ ) の係数.

括弧内の数値は係数の標準誤差を示し, \*は5%水準で有意であることを示す。NSはモデルに選択されなかったことを示す。

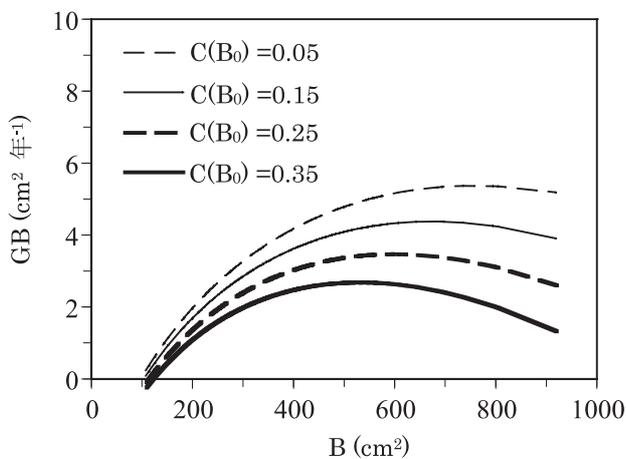


図 4-4 異なる二方向的競争効果 [ $C(B_0)$ ] のもとで予測された期首の胸高断面積 (B) と胸高断面積成長量 (GB) との関係

GBの予測値は選択された成長モデル(表4-5)の係数を使って算出した。

表 4-6 間伐処理区におけるウダイカンバの個体数 (N, Total) と衰退木の個体数 (N, DC>20%), および1985~1987年における胸高断面積成長量 (GB, 平均±標準偏差)

処理	N(Total)	N(DC > 20%)	GB (cm <sup>2</sup> yr <sup>-1</sup> )
無間伐	69	25 (36.2)	2.16 ± 3.13
弱度間伐	66	5 (7.6)	2.95 ± 2.76
中度間伐	50	13 (26.0)	3.17 ± 3.23
強度間伐	32	9 (28.1)	4.83 ± 3.36

DCの定義は表4-3, または図2-2を参照。

れた(表4-4)。期首における個体の胸高断面積 (B) は選択されなかった。選択されたモデルの係数を用いて, GBに対する衰退の発生確率 (PB) を計算し図4-2に示した。先行期間 (1985~1987) におけるGBが0のとき, PB20とPB50はそれぞれ30%, 12%であり (図4-2), これらの値はGBの増加とともに減少した。

Bがモデルに選択されなかった理由は, BとGB間の多重共線性によるものではなかった。BとGBの間には正の相関が認められるものの ( $R=0.255, P<0.01$ ; 図4-3), ばらつきが比較的大きく, また, BとGBを含めたモデル (full model) のVIFは10以下であった (PB20: 1.04, PB50: 1.01)。

先行期間 (1985~87) のGBを説明するためのモデル (成長モデル) ではBと [ $B \times \ln(B)$ ] が含まれた(表4-5)。Bと [ $B \times \ln(B)$ ] の係数はそれぞれ正, 負の値であり, このことは, Bが小さいときGBが直線的に増加し, Bが大きくなるとGBは頭打ちになり減少する成長パターンになることを示している (図4-4)。

成長モデルで選択された他の変数は二方向的競争効果 [ $B \times C(B_0)$ ] であり, その係数は負の値であった(表4-5)。つまり, 対象木に隣接するすべての個体 (対象木よりもBが大きな個体と小さな個体) からの競争効果の増加がGBを低下させたことを示している。観察されたBの範囲におけるGBの予測値を  $C(B_0)$  の4つのレベルで計算し, 図4-4に示した。GBの予測は選択された成長モデルの係数(表4-5)と二方向的競争効果の4つのレベル [ $C(B_0) = 0.05, 0.15, 0.25, 0.35$ ] を用いて行った。GBは  $C(B_0)$  の増加とともに低下した。

観察されたウダイカンバ衰退木 (DC > 20%) の本数比率は, PB20の予測値と類似したパターンを示した (図4-5)。つまり, 衰退木の本数比率は  $C(B_0)$  の増加とともに大きくなり, Bの増加とともにわずかに減少した。ウダイカンバの衰退に対する  $C(B_0)$  の効果は, サイズの小さな個体 (小さなBをもつ個体) に比べて, サイズの大きな個体 (大きなBをもつ個体) で大きかった。

表4-7 ウダイカンバが衰退木 (DC>20%) となる確率と間伐との関係  
(ロジスティック回帰モデルの解析結果。AICが最小のモデルにおけるパラメータ値)

C <sub>0</sub>	C <sub>1</sub>			AIC
	弱度	中度	強度	
-0.671*	-1.830*	-0.301	-0.267	228.4
(0.254)	(0.531)	(0.405)	(0.469)	

c<sub>0</sub>: 切片,

c<sub>1</sub>: 間伐の強度 (TI) のための係数.

括弧内の数値は係数の標準誤差を示し, \* は5%水準で有意であることを示す。

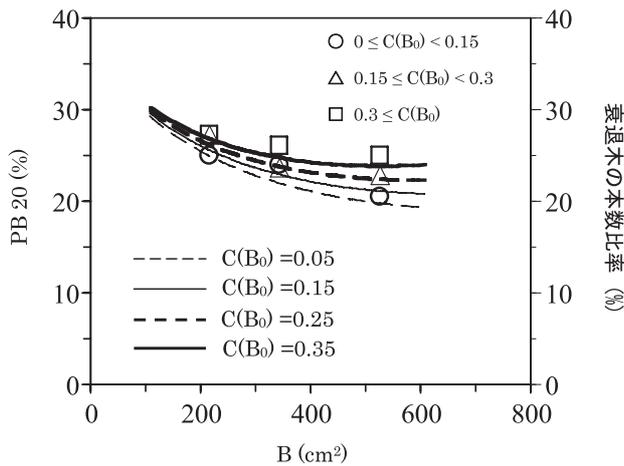


図4-5 期首の胸高断面面積 (B) に対する衰退確率 (PB20) の予測値, および中・重度の衰退木 (DC>20%) の本数比率の観察値

PB20は選択された個体の成長モデルと衰退確率モデル (表4-4, 4-5) を用い, 4つのレベルの二方向的競争効果 [C(B<sub>0</sub>) = 0.05, 0.15, 0.25, 0.35] について, それぞれ計算を行った。衰退木の本数比率は, 1985年の調査データを用いて各個体を9つのクラスに分け計算を行った。つまり, 個体を3つの期首胸高断面面積クラス (B = 108-268, 268-428, and ≥ 428) と3つの競争効果のクラス [C(B<sub>0</sub>) = 0-0.15, 0.15-0.3, and ≥ 0.3] によりクロス集計し, 9つのクラスごとに全個体数に対する衰退木 (DC>20%) の本数比率を計算した。

ウダイカンバの平均胸高断面面積成長量は間伐の強度とともに増加し (表4-6), 衰退木 (DC>20%) の本数比率は無間伐区で最も大きかった (36.2%, 表4-6)。

プロットベースで行われたウダイカンバの衰退確率 (PB20, DC > 20%) の解析では, 間伐の強度を示すカテゴリカル変数 (TI) を含むモデルが選択された (表4-7)。TIの係数は負の値であり, 間伐がPB20を低下させたことを示している。間伐が行われた3つの林分の中では, ウダイカンバ衰退木の本数比率は弱度の間伐が行われたプロットで最も低かった (表4-6, 4-7)。

#### 4-4 考察

ロジスティック回帰の結果は, 先行期間 (1985~1987) の成長量が低かった個体ほど衰退確率が高くなることを示していた (図4-2, 表4-4)。成長量の低下が何らかのストレスによってもたらされたと仮定したとき, ウダイカンバの衰退に対する感受性は, 直接的にストレスによって影響されていたことになる。このことは, ストレスが衰退の発生に対する素因 (predisposing factor) として機能したことを示唆している。本阿彌ら (2000) は網走地方のウダイカンバ29個体を対象に年輪解析を行い, 長期間にわたって衰退木の直径成長が低下していたことを明らかにした。今回の結果も成長量の低下が衰退に先行して起こっていたことを明らかにしたとともに, 先行期間の成長量と衰退確率との関係を定量的に示した (表4-4, 図4-2)。衰退の発生に対する素因の存在は, 北アメリカに生育する落葉広葉樹である *Acer saccharum* (Kolb and McCormick 1993, Duchesne et al. 2003) や *Populus tremuloides* (Hogg et al. 2002) においても報告されてきた。

調査を行った二次林では, 衰退確率の増加をもたらすGBの低下が, 衰退が発生する10年ほど前から認められた (図4-2)。このことは, 何らかのストレスが少なくとも10年間, ウダイカンバに影響していたことを示している。本阿彌ら (2000) は, 道内の他の地域におけるウダイカンバにおいて, 衰退の発生に先行する約40年前から, 成長量の低い状態が認められたことを報告している。また, カナダにおける *Acer saccharum* の衰退に関する研究では, 衰退が発生する35年前から成長量の低下が認められたことが報告されている (Duchesne et al. 2003)。

ウダイカンバの成長モデルは局所的な個体間の二方向的競争効果がGBの低下に影響していたことを示している (表4-5)。また, ロジスティック回帰による結果は, 先行期間における低成長がウダイカンバの衰退確率を増加させることを示した (表4-4)。この二つの結果は, 個体間の二方向的競争効果が成長量の低下をもたらし, ウダイカンバの衰退確率を増加させたことを示している。つまり, 局所的な個体間の競争効果が, ウダイカンバの衰退に影響していたことが明らかとなった。ウダイカンバの衰退確率に影響する個体間競争の重要性は, モデルからの予測値と観察された衰退木の本

数比率を用いて示された(図4-5)。個体間競争は樹木の成長・枯死に対して長期間にわたって影響するストレスである(Bazzaz 1996)。例えば, Lussier et al. (2002) は, 芽を加害する毛虫が大発生した *Picea mariana* 林を調査し, 加害後の枯死率が高密度の林分で高かったことを報告している。つまり, 強い個体間競争が素因として個体の活力を低下させ, その後の誘因(毛虫による加害)に対する感受性を増加させたことを示唆している。

ロジスティック回帰による結果では, 衰退確率に影響する要因として, 個体の期首の胸高断面積(B)が選択されなかった(表4-4)。この結果は, 第2章の二次林と同様であり(表2-4), ウダイカンバの衰退の発生は個体サイズに依存していなかったことを示している。この衰退の発生パターンは, 検出された二方向的競争効果(表4-5)と関連しているものと考えられる。二方向的競争効果では, 対象とする個体は, 隣接するすべての他個体(大きな個体と小さな個体)から影響される。つまり, サイズの大きな個体が隣接する小さな個体の成長を制限する一方, サイズの小さな個体も大きな個体の成長を制限する(Hara 1988, Weiner 1990, Schwinning and Weiner 1998)。そのため, 個体サイズが大きいウダイカンバでも, 二方向的競争効果の影響を強く受けていた個体では, 直径成長量が低下し(表4-5, 図4-4), 衰退に至ったものと推察される[二方向的競争効果についてのさらに詳細な考察は第5章で行う]。つまり, 様々なサイズの個体が, ともに衰退しやすくなる。一方向的競争効果(サイズの大きな個体から小さな個体のみへの影響)が優勢な状態を仮定した場合, サイズの大きな隣接個体が, 小さな個体の成長を制限(被圧)するため, 衰退は小さなサイズクラスの個体に集中して発生することが予想される。

選択されたモデルを使って予測した衰退確率は(表4-4, 4-5, 図4-5), 個体間競争(二方向的競争効果)を緩和することによって衰退の発生リスクを低下させることができることを意味している。個体間競争を緩和させることは, 一般的な間伐によって可能である。調査を行った二次林では, ウダイカンバ衰退木(DC>20%)の本数比率が二方向的競争効果[C(B<sub>0</sub>)]の減少にともない低下していた(図4-5)。また, プロット間の比較は(表4-6, 4-7), 間伐が胸高断面積成長量を増加させ, 衰退確率を低下させたことを示しており, 間伐が衰退の軽減・回避に対する有効な施業であることが確かめられた。個体間競争は長期間にわたって影響するストレスであり, また, 食葉性昆虫の大発生や激しい乾燥などの誘因を予測することは難しい。そのため, ウダイカンバ二次林に対する間伐は, 森林発達の初期段階から行うことが望ましい。

#### 4-5 まとめ

ウダイカンバの衰退が顕在化する以前(先行期間)に, 局

所的な個体間の競争効果(二方向的競争効果)がウダイカンバの胸高断面積成長量を低下させていた。そして, 先行期間における低成長はウダイカンバの衰退確率を増加させていた。この二つの結果は, 個体間の競争効果が成長量の低下を通じてウダイカンバの衰退確率を増加させたことを示しており, 局所的な個体間の競争効果が, 素因としてウダイカンバの活力を低下させ, 衰退(樹冠の枝の枯れ下がり)の発生に関与していた。

## 第5章 ウダイカンバの衰退程度別の直径成長量と枯死率の予測

### 5-1 はじめに

個体間の競争効果(二方向的競争効果)が素因としてウダイカンバの直径成長を低下させ, 衰退木(樹冠部の枝が枯れ下がった個体)となる確率を増加させたことを示した(第4章)。これらの衰退木が, 今後, 回復するのか, それとも衰退がさらに進行し, 枯死に至るのかについては, これまで明らかにされてこなかった。

森林を構成する樹木の成長速度や枯死率を推定することは, 環境ストレスに対する反応を理解したり, 個体群動態を予測したりするために不可欠である(Franklin et al. 1987, Kobe and Coates 1997)。また, それらの推定は, 適切な施業を行う上でも重要である。例えば, 周期的な間伐システムによって施業が行われている森林では, 林業技術者は間伐すべき木を適切に選定する必要がある。つまり, 樹木が次の間伐時あるいは主伐時まで正常に成長するのか, または枯死に至るのか, を判断しなければならない。林業技術者は, 立木の樹冠の状態などを基にこれらの判断を行うが, 正確な成長量や枯死率の予測は, 間伐木を決定するための判断を行う上で有効な情報となる(小池ら 1988, Roy et al. 2006, Ohno et al. 2009)。

樹木の衰退(樹冠の枝の枯れ下がり)は樹木の活力の低下を示す可視的な症状であり, その後の直径成長や生残と密接に関係する(Manion 1991)。そのため, 衰退木の成長・枯死を予測する上で, 衰退の程度(DC)を考慮することは重要である(Gross 1991, Dobbertin and Brang 2001, Roy et al. 2006, Tominaga et al. 2008, Ohno et al. 2009)。また, DCと直径成長量, および枯死率との関係を定量的に明らかにすることは, 衰退木の存在するウダイカンバ二次林に対する施業技術においても実用的な意味をもち, 間伐木を選定するための判断基準に対して有益な情報を提供するものと考えられる。そこで, 衰退木が存在するウダイカンバ二次林を対象に, 衰退が顕在化した後の個体の成長量と枯死率を解析した。

ウダイカンバの成長量と枯死率の解析は, 潜在的に関与すると考えられる複数の要因と関連づけて行った。樹木の個体群パラメーターは, 個体サイズ(Hamilton 1986)や局所的な個体間競争(Hara 1988, Kubota and Hara 1995, Kikuzawa and

Umeki 1996, Umeki 2001, 2002, Masaki et al. 2006, Ohno et al. 2010), 樹冠の状態 (Gross 1991, Dobbertin and Brang 2001, Roy et al. 2006, Ohno et al. 2009) など様々な要因によって決定される。本章での解析では、とくに個体間競争の方向性に注目した。すなわち、競争の方向性の程度によって個体が競争している資源の種類を類推することができる。一方向的競争効果 (one-sided competition, Hara 1988), または非対称的競争効果 (asymmetric competition, Weiner 1990, Schwinning and Weiner 1998) は、対象とする個体に隣接するサイズの大きな他個体からの効果であり、サイズの小さな他個体からの影響は受けない (Hara 1988, Weiner 1990, Schwinning and Weiner 1998)。地上部の資源 (例えば、光) をめぐり競争では、個体間競争は非対称的 (一方向) になりやすい (Weiner 1990, Schwinning and Weiner 1998)。二方向的競争効果 (two-sided competition, Hara 1988), または対称的競争効果 (symmetric competition, Weiner 1990, Schwinning and Weiner 1998) は隣接するすべての他個体からの効果であり、地下部の資源 (例えば水分や養分) をめぐり競争は、対称的 (二方向) になりやすい (Weiner 1990, Schwinning and Weiner 1998)。本章では、競争の方向性を示す用語として、Hara (1988) に従って一方向的・二方向的競争効果を用いる。

本研究では、個体サイズ、局所的な競争効果、DCを説明変数とするウダイカンバの成長・枯死モデルを構築する。その結果をもとに調査林分における個体間競争のメニズムを考察し、衰退木の存在するウダイカンバ二次林における間伐方法を提示する。

## 5-2 調査地と方法

調査地と調査方法は第4章と同じである。

### 5-2-1 解析方法

第4章で用いた南富良野町のウダイカンバ二次林の長期データのうち、1999年と2003年のセンサデータを用いて解析を行った (表4-1)。第4章と同様に、各プロットの個体データをまとめ、解析に用いた。解析では1999年のセンサ時に生存していた217個体 (DBH>12cm) のウダイカンバを対象とし (表5-1), 各個体の4年間 (1999-2003) の胸高断面積成長量と枯死率を解析した。

#### 5-2-1-1 成長モデル

ウダイカンバの成長解析は、Yokozawa and Hara (1992) の成長の一般式を改変し、ウダイカンバの衰退の程度 (DC) を組み込んだモデルとした。

$$GB = a_0 + a_1B + a_2f(B) + a_3B \times C(B) + a_4B \times C(B_0) + a_5B \times DC + a_6DC, \quad (1)$$

ここで $a_0, a_1, a_2, a_3, a_4, a_5, a_6$ はパラメーターである。GBは胸高断面積成長量 ( $cm^2 \text{年}^{-1}$ ), Bは個体の期首 (1999年)

表5-1 南富良野町のウダイカンバ二次林における衰退程度別の個体数 (N), 本数割合と胸高直径 (DBH; 平均±SD)

衰退の程度	N (本)	DBH (cm)
健全 (DC=0%)	32(14.7)	23.5±4.3
軽度 (DC=1-20%)	133(61.3)	23.5±4.4
中度 (DC=21-50%)	35(16.1)	23.4±3.9
重度 (DC=51-99%)	17( 7.9)	21.4±3.9
合計	217(100)	23.3±4.4

DCは衰退 (樹冠部の枝の枯れ下がり) の程度を示す樹冠内での失業率である (図2-2を参照)。

括弧内の数値は本数割合 (%) を示す。

の胸高断面積 ( $cm^2$ ) である。C (B) とC (B<sub>0</sub>)はそれぞれ1999年における一方向的競争効果、二方向的競争効果を示す変数で、第4章と同様に、各プロットを20個のサブプロット (10m×10m) に分割して、対象個体に対するC (B) とC (B<sub>0</sub>) を決定した。C (B) は対象個体のBと同じか、それ以上のBをもつ他個体の胸高断面積合計 ( $m^2 \text{100m}^{-2}$ ) であり、C (B<sub>0</sub>) はサブプロット内に存在するすべての他個体の胸高断面積合計である。DCの効果は個体サイズによって異なる可能性があるため、DCと期首Bとの交互作用をモデルに組み込んだ。

Yokozawa and Hara (1992) が構築した成長式の原型は、式1の第2項が $a_2w^m$ である。しかし、 $a_2w^m$ を用いた非線形モデルは収束せず、パラメーター mを推定できなかった。そのため、f (B) のための4つの候補 ( $B \times \ln (B), B^2, B^3, B^4$ ) を用いて、それぞれの候補を組み込んだモデル (4つの候補モデル) を構築し、この中から最良モデルを選択した。最良モデルの選択には赤池情報量基準 (AIC) を用い、AICが最小となるモデルを選択した (Akaike 1973, Crawley 2005)。

#### 5-2-1-2 ウダイカンバの枯死率

ウダイカンバの4年間 (1999-2003年) における枯死率 (M, %) に影響した要因を明らかにするため、ロジスティック回帰を行った。

$$M = 100 / [ 1 + \exp \{ - (c_0 + c_1B + c_2C(B) + c_3C(B_0) + c_4(DC) + c_5B \times (DC)) \} ], \quad (2)$$

ここで $c_0, c_1, c_2, c_3, c_4, c_5$ はパラメーターである。パラメーターの推定は最尤法を用い、モデルの選択は成長解析と同様の手法を用いて行った。すべての解析は統計パッケージ R (version 2.6.1) を用いて行った。

## 5-3 結果

### 5-3-1 直径成長

期首の胸高断面積 (B) クラス別の胸高断面積成長量 (GB) を衰退度 (枯れ下がり) の程度を示す樹冠内の失業率:DC) 別に示す (図5-1)。DCが健全、軽度、中度の個体では、最

表5-2 AICが最小となる成長モデルの決定係数 ( $R^2$ ) とパラメータ値

$R^2$ (%)	AIC	$a_0$	$a_1$	$a_2$ $\times 10^{-10}$	$a_3$	$a_4$	$a_5$ $\times 10^{-2}$	$a_6$
43.6*	1204	-5.159	0.037*	-0.146*	0.023	-0.024*	-0.027*	NS
( $2.2 \times 10^{-16}$ )		(1.454)	( $3.9 \times 10^{-3}$ )	( $5.2 \times 10^{-12}$ )	( $1.3 \times 10^{-2}$ )	( $8.0 \times 10^{-3}$ )	( $4.1 \times 10^{-5}$ )	

$a_0$ : 切片,

$a_1$ : 胸高断面積 (B) の係数,

$a_2$ :  $B^4$  の係数,

$a_3$ : 一方向的競争効果 [ $B \times C$  (B)] の係数,

$a_4$ : 二方向的競争効果 [ $B \times C$  ( $B_0$ )] の係数,

$a_5$ : 期首Bと衰退の程度 (DC) の交互作用の係数,

$a_6$ : DCの係数.

括弧内の数値は係数の標準誤差を示し, \*は5%水準で有意を示す。

NSはモデルに含まれなかったことを示す。

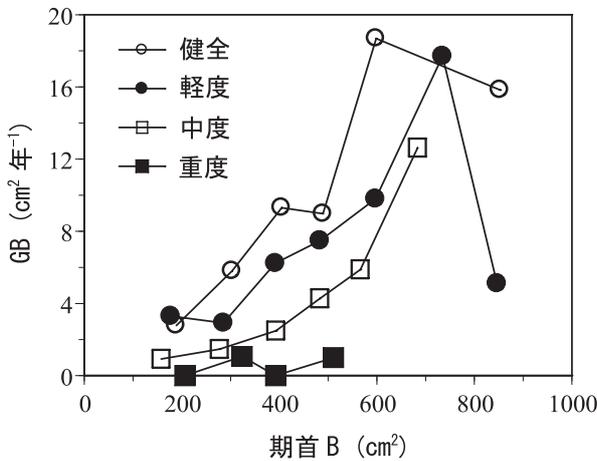


図5-1 ウダイカンバの衰退程度別の期首の胸高断面積 (B) と胸高断面積成長量 (GB) との関係

樹冠の枝の枯れ下がりの程度を示す衰退度は、樹冠内における葉の失業率 (DC) により区分し、健全 (DC=0%), 軽度 (DC=1-20%), 中度 (DC=21-50%), 重度 (DC=51-99%) である (図2-2を参照)。

平均GBは105 cm<sup>2</sup>間隔に区分した8つの期首Bクラスごとに算出した。

表5-3 衰退程度別のウダイカンバの生存木と枯死木の本数と枯死率

衰退の程度	生存	枯死	枯死率 (%)
健全 (DC=0%)	32	0	0
軽度 (DC=1-20%)	132	1	0.8
中度 (DC=21-50%)	33	2	5.7
重度 (DC=51-99%)	11	6	35.3
計	208	9	4.1

も大きな期首Bのクラスを除いて、期首Bが大きな個体ほど成長量は増加した。重度の衰退木のGBは期首サイズに関係なく、非常に小さかった (< 2 cm<sup>2</sup> 年<sup>-1</sup>)。同じBクラス内では、大きなDCをもつ個体ほどGBは低下しており、健全木のGBが最も大きく、重度の衰退木のGBが最も小さかった。

独立変数の一つであるf (B) に期首の胸高断面積の4乗 ( $B^4$ ) を当てはめたとき、成長モデルのAICは最も低くなった。このモデルで選択された説明変数は、Bと $B^4$ 、BとDCとの交互作用 [ $B \times (DC)$ ]、一方向的競争効果 [ $B \times C$  (B)], 二方向的競争効果 [ $B \times C$  ( $B_0$ )] であった (表5-2)。Bの係数は正の値であり、 $B^4$ の係数は負の値であった。このことは、期首Bが小さいときGBは直線的に増加するが (図5-1)、期首Bが大きくなると、GBは頭打ちになり、そして減少するパターンを示している。 $B \times C$  ( $B_0$ ) の係数は負の値であった。つまり、GBが隣接する他個体からの二方向的競争効果によって低下していたことを示している。 $B \times C$  (B) の係数は正の値であり、隣接するサイズの大きな他個体からの成長抑制効果がなかったことを示している。成長モデルでは期首BとDCとの交互作用 [ $B \times (DC)$ ] が含まれており、成長に対する衰退度の効果は期首Bに依存していたことを示している (図5-1)。 $B \times (DC)$  の係数は負の値であり、衰退度の程度が大きくなるとともにGBが低下することを示している。

### 5-3-2 枯死率

1999年から2003年の間に、観察個体 (217本) の4.1%が死亡した (表5-3)。ウダイカンバの枯死率はDC間で大きく異なっており、健全木の枯死率が0%であったのに対し、重度の衰退木では35.3%の個体が死亡していた。軽度および中度の衰退木の枯死率は、それぞれ0.8%, 5.7%であった。

ロジスティック回帰によって得られた枯死モデルでは、DCと二方向的競争効果 [ $C$  ( $B_0$ )] が選択された (表5-4)。ウダイカンバの生残状況 (生存・枯死) とC ( $B_0$ ) との関係

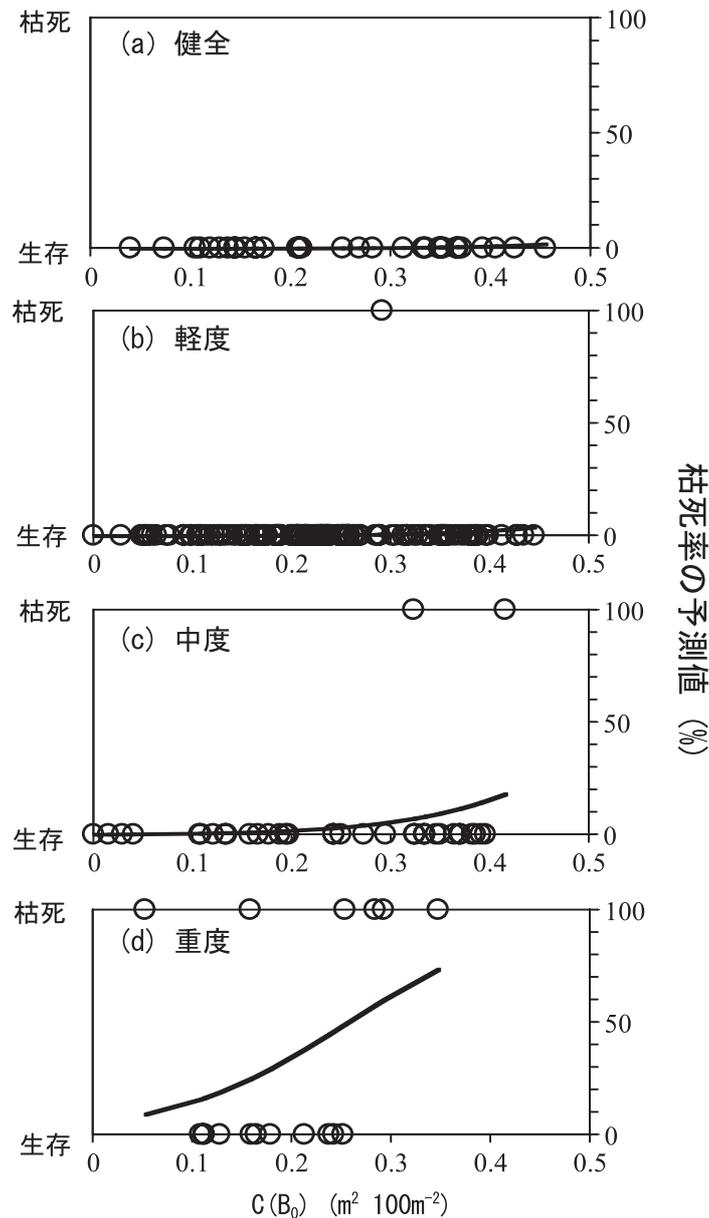


図5-2 二方向的競争効果  $[C(B_0)]$  に対するウダイカンバの4年間における枯死率の予測値 (a:健全, b:軽度, c:中度, d:重度)

実線は選択されたモデルの係数(表5-4)を用いて計算した枯死率の予測値を示す。衰退度については図2-2を参照。

を衰退度(DC)別に示す(図5-2)。また、図中には $C(B_0)$ に対する枯死率の予測結果も示した。この予測値は、得られた枯死モデルのパラメーター(表5-4)を用いて計算した。

健全木と軽度の衰退木では、 $C(B_0)$ にかかわらずウダイカンバの枯死率は非常に低かった(図5-2a, b)。中度の衰退木では、枯死率が $C(B_0)$ の増加とともに緩やかに増加した(図5-2c)。重度の衰退木では、枯死率が $C(B_0)$ の増加とともに急激に増加し、 $C(B_0)$ が0.26を超えたとき、枯死率が50%に達することが予測された(図5-2d)。

#### 5-4 考察

##### 5-4-1 成長に対する期首サイズ、個体間競争、衰退度の影響

ウダイカンバの胸高断面積成長量(GB)には、期首の胸高断面積(B)と競争効果、衰退度(枝の枯れ下がり程度:DC)が影響していた(表5-2)。期首Bが小さいとき、GBは直線的にBの増加とともに増加するが、期首Bが大きくなるとGBは頭打ちになり、そして減少するパターンを示す(図5-1)。GBはDCおよび二方向的競争効果の増加ともない低下した(表5-2)(競争効果に関する詳細については後

表5-4 ウダイカンバの枯死率に影響する要因

(ロジスティック回帰モデルの解析結果。AICが最小となるモデルにおけるパラメータ値)

N	枯死率(%)	AIC	c <sub>0</sub>	c <sub>1</sub>	c <sub>2</sub>	c <sub>3</sub>	c <sub>4</sub>	c <sub>5</sub>
217	4.1	50	-9.073** (2.214)	NS	NS	11.272* (5.337)	0.082** (0.012)	NS

c<sub>0</sub>: 切片,c<sub>1</sub>: 期首の個体の胸高断面面積 (B) の係数,c<sub>2</sub>: 一方向的競争効果 [C (B)] の係数,c<sub>3</sub>: 二方向的競争効果 [C (B<sub>0</sub>)] の係数,c<sub>4</sub>: 衰退の程度 (DC) の係数,c<sub>5</sub>: BとDCとの交互作用の係数.

括弧内の数値は係数の標準偏差を示し, \*, \*\*はそれぞれ5%, 1%水準で有意を示す。NSはモデルに含まれなかったことを示す。

述する)。GBに対する一方向的競争効果 [B×C (B)] はモデルに選択され (P>0.05), 正の係数 (a<sub>5</sub>) をもっていた (表5-2)。このことは、隣接する大きな他個体の存在がサイズの小さな個体の成長に対し正の効果を与えていたことを示している。この理由の一つとして、サイズの大きな個体が林床への直達光を遮断し、土壌の乾燥を軽減したことが考えられる。その他の理由として、調査林分内における環境条件の空間的な不均質性が影響している可能性がある。このことを明らかにするためには、地下部の資源 (土壌養水分) などを詳細に調査する必要がある。

#### 5-4-2 枯死率に影響する要因

ロジスティック回帰分析によって得られたモデルでは、DCと二方向的競争効果が含まれていた (表5-4)。このモデルは、DCの増加がウダイカンバの枯死率を増加させることを示していた (図5-2)。同様の結果はカナダの *Acer saccharum* でも報告されており、樹冠全体に占める枯死枝の割合が40%を超えた個体は枯死に至りやすかった (Gross 1991)。得られた枯死モデルでは、DCとC (B<sub>0</sub>) との交互作用を含めていない。しかし、C (B<sub>0</sub>) に対する枯死の反応は、衰退度 (DC) のレベルに依存しているものと推察される。観察されたC (B<sub>0</sub>) の範囲内では、大きなDCをもつ個体の枯死率はC (B<sub>0</sub>) の増加にともなって急激に増加した (図5-2d)。

#### 5-4-3 個体間競争

得られた成長モデルと枯死モデルに共通して、二方向的競争効果 [C (B<sub>0</sub>)] が含まれていた (表5-2, 表5-4)。また、第4章で示したように、この調査地では、二方向的競争効果が1985~1987年のウダイカンバの直径成長にも影響していた (表4-5)。つまり、個体間の二方向的競争効果が、調査期間 (1985~1987年, 1999~2003年) におけるウダイカンバの成長、または生残に影響する要因であったことを示している。このことは、ウダイカンバの成長・生残が、隣接す

るサイズの大きな他個体からだけでなく、サイズの小さな他個体によっても影響されていたことを示している。一般に地下部の資源 (水分・養分) をめぐる競争では、競争の方向性が対称的 (二方向) になりやすい (Weiner 1990, Schwinning and Weiner 1998)。調査を行った二次林では、以下の状況証拠から、個体が競争していた主要な資源は水であったものと推察する。調査地が位置する上川南部は、北海道の中で最も乾燥する地域の一つである (寺澤・薄井 1987)。すなわち、樹木の生育期間 (5~10月) の降水量に対する蒸発散能が高い。また、調査林分は南西斜面の斜面上部に位置し、乾燥しやすい立地条件である。さらに、個葉の水分生理特性や根系の発達様式から、ウダイカンバは乾燥に対する耐性・回避性が低い樹種と位置づけられている (小池 1984, Koike et al. 2003)。

調査林分で検出された二方向的競争効果は、この林分において固定したものではない可能性がある。この林分における他の報告では、1971~1981年におけるウダイカンバの枯死部は小径個体に偏っていたことが明らかにされている (菊沢ら 1981, 渡辺ら 2002)。このことは、光をめぐる個体間競争 (一方向的競争効果) が枯死に影響した要因であったことを示唆している。このように林分の発達にともなう構造の変化などが、競争の方向性に影響を与えたことが予想される。

調査林分のウダイカンバが、現在、水をめぐる激しい競争条件下で生育していたとすると、個体内の炭素バランスが成長量の低下と枯死率の増加に影響した可能性が高い。地下部の競争にともなう葉への水の制限は、個葉レベルの光合成速度を低下させ (Kume et al. 2003)、個体の炭素固定量に負の影響をもたらす。さらに、衰退にともなう葉量の減少もさらなる炭素固定量の低下をもたらす。例えば、Renaud and Mauffette (1991) は、*Acer saccharum* における根系内の炭水化物量が衰退の程度とともに減少したことを示した。そのため、葉量の減少と光合成速度の低下との複合的な効果は、個体内の炭素バランスに負の影響をもたらすものと推察される。このメカニズムを明らかにするためには、個体内の炭水化物

量や個葉の炭素獲得量など、さらなる調査が必要である。

#### 5-4-4 間伐木の選定方法

重度のウダイカンバ衰退木 (DC>50%) では、二方向的競争効果が軽微な場合 [C (B<sub>0</sub>)=0.1] でも、その枯死率は他の衰退度 (健全, 軽度, 中度) に比べて高く (図5-2), また, GBは極めて小さかった (図5-1)。そのため, これらの個体を大径木に育成することは難しいものと判断される。つまり, 優先的に重度の衰退木を間伐の対象として選定すべきである。重度の衰退木を間伐することにより, 個体間の競争効果が緩和され, 結果として, 残された個体の成長量が増加し, 枯死率が低下するものと考えられる。

#### 5-5 まとめ

衰退が顕在化した後のウダイカンバの直径成長量と枯死率には, 衰退度 (枯れ下がり) の程度) と他個体からの二方向的競争効果が影響していた。これらの複合的な効果が直径成長の低下と枯死率の増加をもたらしていた。このことから, 衰退の進行したウダイカンバを大径材に育成することは難しく, 間伐の対象として優先的に選定すべきであることを提案した。

### 第6章 総合考察

#### 6-1 ウダイカンバの衰退発生要因

本研究では, 樹幹の損傷・腐朽の有無, 水や窒素制限, 食葉性昆虫や穿孔性昆虫の被害, 個体間競争などの非生物的, 生物的ストレスと樹木間 (個葉, 当年生シュート, 個体レベル) との関係について調査を行い, ウダイカンバの衰退 (樹

冠部部の枝の枯れ下がり) の発生に影響する要因の抽出を行った (第2~4章)。その結果をもとに衰退の発生に対する個々のストレスの効果を表6-1にまとめた。

今回の調査では, 乾燥ストレス (土壌水分の制限, 第2章) と食葉性昆虫による激しい食害 (第3章), 長期間にわたる個体間競争 (第4章) が衰退に関わる要因として検出された。一方, 幹の損傷・腐朽の有無とウダイカンバの衰退との間に関連性は認められなかった (表6-1)。衰退木は間伐された林分と無間伐で推移した林分の両方に出現し (第4章), 渡辺ら (2002) は, ウダイカンバ二次林に敷設された集材路の配置と衰退木の位置に対応がみられなかったことを報告している。ただし, 今回の調査では, 幹の損傷・腐朽の程度を考慮していない。また, 施業などによって激しく損傷を受けた個体は, すでに死亡している可能性も否定できないため, これらのことを考慮した調査が必要である。

穿孔性昆虫による加害も衰退の発生に対する影響は小さかったものと考えられる。伊藤ら (1997) は, 上川南部のウダイカンバ二次林において穿孔性昆虫 (キクイムシ) が関与し, 1000本以上の個体が枯死したことを報告している。しかし, 穿孔性昆虫の加害が起こる以前に食葉性昆虫が大発生していたことも報告されており (伊藤ら 1997), 穿孔性昆虫による加害は衰退を促進する二次的なものと考えられる (伊藤ら 1997, Manion 1991)。

今回の調査では, 限られた種類のストレスを対象にウダイカンバの衰退との関係を調査してきた。しかし, ウダイカンバの衰退に関与する可能性のある他のストレスも存在する。そのため, それらのストレスとウダイカンバの衰退との関係についても, これまでの報告を基に検討する。土壌の養分バランスの低下は, ウダイカンバの衰退発生に影響している可

表6-1 ウダイカンバを中心としたカンバ類の衰退発生要因としてのストレスの効果

調査を行った要因	ストレスの種類	衰退の発生に対する影響	文献
調査を行った要因	乾燥	+	本阿彌ら (2000), 寺澤ら (2001), Ohno and Terazawa (2005)
	食葉性昆虫による食害	+	原ら (1995, 1997), 大野ら (2004), Ohno et al. (2008)
	個体間競争の増加	+	Ohno et al. (2010)
	幹の損傷・腐朽	NS	山口ら (1993, 1999), 渡辺ら (2002)
	穿孔性昆虫	NS	伊藤ら (1997)
他の潜在的な要因	土壌の養分バランスの崩壊	○	Kazda (1990), Halett et al. (2006)
	種子の大量結実	△	Gross (1972), Yasaka et al. (2008)
	大気汚染・環境変動	?	ST. Clair et al. (2008), 渡辺ら (2009)

+ : 衰退の発生に関与した要因

NS : 衰退の発生に対する影響が小さかった要因

○ : 衰退の発生に影響した可能性が高い要因

△ : 衰退の発生への影響が小さかったと考えられる要因

? : 不明

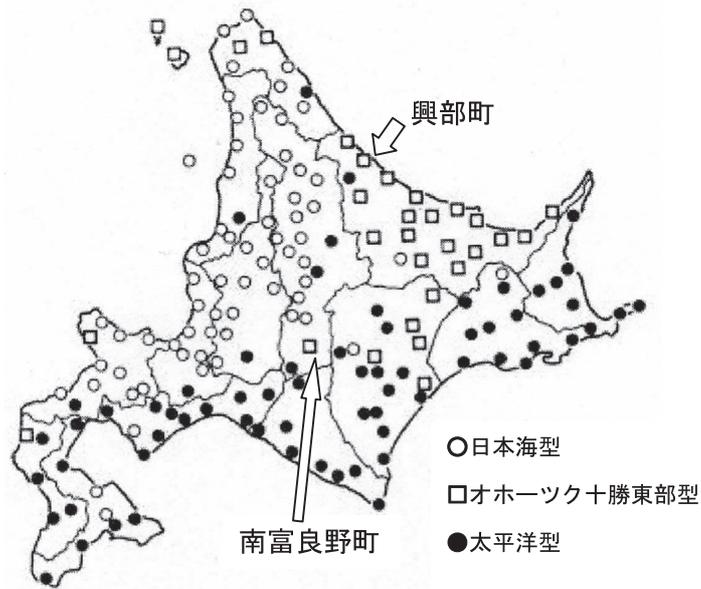


図6-1 気候的乾湿度（EPR：降水量に対する蒸発散能）の季節変化による地域区分

〔寺澤・薄井（1987）を改変〕

日本海型：5～7月に乾燥し，8～10月に湿潤

オホーツク十勝東部型：5～7月に乾燥し，8～10月の湿潤化の程度は弱

太平洋型：5～10月を通じて湿潤であり，季節変化は小

能性がある（表6-1）。例えば，衰退の進行している興部町の二次林では，土壤中の置換性カルシウムやマグネシウムが蘭越町や初山別村などの健全な二次林に比べて低い傾向にある（寺澤 未発表）。欧米で報告されている *Acer saccharum* や *Picea abies* の衰退には，養分含有量の低下が大きく影響していることが報告されている（野内 2001, Halett et al. 2006, St. Clair et al. 2008）。

種子の大量結実，個体内の資源バランスを低下させ，樹冠部の枝の枯れ下がりを生じさせることが，これまでも報告されている（Gross 1972）。他のストレスが影響しない場合，ウダイカンバの衰退に対する大量結実の影響は小さいものと考えられる（表6-1）。ウダイカンバの種子の大豊作は約5年間隔であり，また，個体間の同調性が非常に高い（Yasaka et al. 2008）。そのため，大量結実（大豊作）が衰退に影響するならば，ウダイカンバの衰退は周期的（約5年間隔）に起こるはずである。しかし，周期的なウダイカンバの衰退はこれまでに報告されていない。

網走地方や上川南部におけるウダイカンバの衰退と大気汚染などとの関係については，現在のところ不明である（表6-1）。しかし，北海道の摩周湖の外輪山では，比較的，成熟したダケカンバ林での衰退が報告されており，その要因として大陸からの越境大気汚染の可能性が指摘されている（渡辺ら 2009）。大気汚染にともなう過剰な窒素の供給は土壤の養分バランスに影響するため（Kazda 1990, St. Clair et al. 2008），

前述したように，衰退が進行している林分で確認されているカルシウムやマグネシウムの低い含有量との関連性について検討する必要があるだろう。

## 6-2 ウダイカンバの衰退プロセス

本研究の結果から，少なくとも3種類のストレス〔土壤水分の制限（第2章），食葉性昆虫による激しい食害（第3章），長期間にわたる個体間競争（第4章）〕がウダイカンバの衰退に関与する要因として検出された。これらの結果と既存の報告とを踏まえて，ウダイカンバが衰退に至るプロセスを以下にまとめる。そして，これらのストレスがどのように複合的に作用し，ウダイカンバの衰退を引き起こしたのかについて考察する。

上川南部（南富良野町）と網走地方（興部町）は，道内でウダイカンバの衰退が進行している地域である（本阿彌ら 2000, 寺澤ら 2001, 渡辺ら 2002, 大野 2003, Ohno and Terazawa 2005）。この二つの地域は直線距離で約150km離れているものの，これらの地域で確認されたウダイカンバの衰退は，類似した要因・プロセスを経て生じた可能性が高い。その理由は，気象条件や衰退の発生状況において，以下の①～⑤の共通点をもっているためである。①北海道の中で最も乾燥する地域である（寺澤・薄井 1987, 図6-1）。つまり，樹木の生育期間（5～10月）における降水量に対する蒸発散能（蒸発散能/降水量：EPR）が高い。②衰退木の出現頻度は斜面上

部で高い(本阿彌ら 2000, 寺澤ら 2001, 渡辺ら 2002, Ohno and Terazawa 2005)。③衰退が報告される以前に食葉性昆虫が大発生し、ウダイカンバは激しい食害を受けている(原ら 1995, 1997, 伊藤ら 1997)。④衰退木の直径成長は、衰退が発生する(食葉性昆虫が大発生する)以前から低下していた(本阿彌ら 2000, 渡辺ら 2002, Ohno et al. 2010)。⑤衰退の発生は個体サイズに依存していない(第2章, 第4章, Ohno et al. 2010)。そのため、網走地方と上川南部におけるウダイカンバの衰退原因が同じであると仮定し、以下にそのプロセスを考察した。

(1) 衰退が顕在化する10年程前から、ウダイカンバの直径成長は二方向的競争効果の影響により低下していた(第4章, Ohno et al. 2010)。二方向的(対称的)競争効果では、サイズの大きな個体が隣接する小さな個体の成長を制限する一方、小さな個体も大きな個体の成長を制限する(Hara 1988, Weiner 1990, Schwinning and Weiner 1998)。つまり、二方向的競争効果の影響によって、様々なサイズの個体の成長が低下し、個体サイズに関係なく、成長量の低い個体で衰退確率が増加した(第4章)。

(2) 斜面上部の土壌含水率は斜面下部に比べて小さく、葉組織の炭素安定同位体比( $\delta^{13}\text{C}$ )や葉身長、LMAの結果から、斜面上部のウダイカンバは、斜面下部の個体に比べて、相対的に大きな乾燥ストレスにさらされて生育していた(第2章)。また、地下部の資源(水分・養分)をめぐる競争では、競争の方向性が対称的(二方向)になりやすい(Weiner 1990, Schwinning and Weiner 1998)。つまり、尾根や斜面上部に生育するウダイカンバは、斜面下部の個体に比べて、土壌水分が制限された状態で生育していたとともに(第2章)、水をめぐる個体間競争が、乾燥ストレスをさらに増加させたものと推察される(Ohno et al. 2009)。

(3) 1990年代の中頃に食葉性昆虫が大発生し、ウダイカンバの葉は激しく食害された(原ら 1995, 1997, 伊藤ら 1997)。激しい食害とその後の二次開葉は、葉のフェノロジーと季節との関係を乖離させ、乾燥ストレスに対して感受性の高い葉(二次葉)を夏季に着けることとなった(第3章)。そして、二次開葉した当年生シュートの枯死率は二次開葉しなかったものに比べて高く、その枯死率は着生高とともに急激に増加した(第3章, Ohno et al. 2008)。この枯死パターンは、ウダイカンバの衰退木の特徴(樹冠部の枝の枯れ下がり)と一致している。食害後の枝の枯死は、樹冠上部の当年生シュートだけでなく、齢の進んだ枝にも及び、樹冠部の枝の枯れ下がりが生じたものと推察される。

斜面位置に関係なく、ウダイカンバが激しい食害を受けていたと仮定した場合、斜面上部に生育するウダイカンバほど、衰退が発生する可能性は高くなると考えられる。衰退木の出現頻度の高いP1(斜面上部)では、健全な林分(P2, 斜面下部)に比べて、土壌含水率が低かった(第2章)。つまり、斜面位置間における乾燥ストレス(土壌-植物-大

気間の水ポテンシャル勾配)の違いが、食害後の衰退の発生に影響するものと推察される。一般に乾燥した立地(斜面上部)では、土壌の水ポテンシャルが低下しやすく、植物は水を吸収するために、より低い水ポテンシャルを必要とする(Larcher 2003)。そこに生育する樹高の高い樹木では、重力ポテンシャルや通導抵抗などの水力学的制限の影響により(Zimmermann and Brown 1971, Tyree and Ewers 1991, Ryan and Yoder 1997)、高い位置に着生する葉の水ポテンシャルはさらに低下しやすくなる(北橋ら 2003, 鍋嶋・石井 2008)。そのため、斜面上部に生育するウダイカンバの樹冠上部の枝・葉ほど強い乾燥ストレスを受ける可能性が高くなる。その結果、斜面上部のウダイカンバでは、食害後に形成された二次葉(水欠差に対して感受性の高い性質, 第3章)の生理機能が低下し、枝の枯れ下がりが起こりやすくなる。このメカニズムを明らかにするためには、個葉の水ポテンシャルや気孔コンダクタンス、蒸散量、光合成速度などの生理機能を詳細に調査する必要がある。

斜面上部のウダイカンバが、斜面下部の個体に比べて、激しい食害を受けた可能性も否定できない。東北地方のブナ林では、個葉の窒素含有量が高い場所で食葉性昆虫(ブナアオシャチホコの幼虫)が局所的に大発生し、ブナの大量枯死を引き起こしたことが報告されている(鎌田 2005)。第2章の調査地では、個葉のCN比にプロット(斜面位置)間の違いがみられず、P1(斜面上部)の個葉はLMAが大きいため、窒素含有量( $N_{area}$ )がP2(斜面下部)に比べて高かった(図2-5)。この二次林では、斜面下部のウダイカンバに比べて、斜面上部の個体で、個葉の食害の程度が大きかったことが確認されている(松木 未発表)。また、斜面上部では、個葉のサイズが斜面下部に比べて小さく、個体の葉が食い尽くされやすい可能性があるものと考えられる。しかし、この観察では、構造的な防御能力の指標であるLMAと食害の程度との関係は対応していない。そのため、個葉の性質と食害の程度について、さらに詳細な調査を行う必要がある。

(4) 衰退が発生した後のウダイカンバの直径成長量と枯死率は、衰退の程度(DC)と、継続した個体間の競争効果(二方向的競争効果)によって影響されていた。二方向的競争効果の増加とDCの増加にともなう葉量の低下が複合的に作用し、ウダイカンバ衰退木の直径成長量を低下させ、枯死率の増加をもたらした。

本研究の結果は、ウダイカンバの衰退が長期的なプロセスを経て発生したことを示している。長期間にわたる二方向的競争効果と斜面位置と関連した土壌水分の制限が素因として、ウダイカンバの直径成長量(活力)を低下させ、その後の誘因(例えば、食葉性昆虫による食害)に対する感受性を高めたものと考えられる。また、土壌水分の制限がウダイカンバの個葉のサイズを制限し、 $N_{area}$ の増加をも

たらしめた。このことは、激しい食害をうけるリスクを高めたものと推察される。さらに、衰退の発生に対する複数のストレス（素因：二方向的競争効果、土壌水分の制限、誘因：激しい食害）による複合的な効果についても、その関連性を示すことができた。

### 6-3 衰退を軽減・回避するための施業技術

この節では、第4章の結果をもとに、当時の北海道有林の経営計画のもとで進められてきたウダイカンバ大径材生産を目的とした施業が、衰退の発生とどのように関連したのか、また、どのようなことに留意すれば衰退確率を低下させ、大径材の生産に貢献できるのか、について考察する。

調査を行った林分を含め、現在、林齢90~100年に達するウダイカンバ二次林の多くは、林齢60年を過ぎてから保育間伐が開始された（北海道1979）。ウダイカンバ衰退木の成長低下は、衰退が発生する約10年前から認められ、その成長低下は個体間競争（二方向的競争効果）によってもたらされていた。一方、間伐は直径成長量を増加させ、衰退確率を低下させていた（第4章）。このように、間伐による競争効果の緩和と直径成長の増加は衰退確率を低下させることが示された。つまり、ウダイカンバ二次林で行われてきた間伐は、ウダイカンバの衰退確率の低下に貢献したことを示している（Ohno et al. 2010）。

しかし、経営計画のもとで行われた間伐は、ウダイカンバの衰退確率の軽減に対して限られた効果しかもたらさなかった可能性が高い。林齢60年以上のウダイカンバ二次林で行われた間伐試験の多くは、間伐後の個体の直径成長量が無間伐で推移したものに比べて増加したものの、増加の程度は大きいものではなかったことを報告している（三好・新田1986c, 新田・菊沢1987, 渡辺ら2002）。その理由として、「間伐遅れ」がこれまでも指摘されてきた。間伐が開始された林齢（60年以降）に達したウダイカンバの樹高は最大サイズに達しつつあり、樹高成長が若齢時に比べて衰える（猪瀬1985）。また、それまで無間伐で推移したため下枝の枯れ上がりが進み、樹冠の発達に制限されていた可能性が高い（新田・菊沢1977, 渋谷・菊沢1988, 渡辺ら2002）。そのため、間伐が行われ、個体が獲得できる資源（光や水、養分）の量が増加しても、個体の葉量の増加が制限されていたため、直径成長の増加に反映されにくかったものと考えられる（大野ら2008）。

一方、若齢時からの間伐は、ウダイカンバの衰退確率をより効果的に回避・軽減するための方法である可能性が高い。その理由は、林分発達の初期段階から個体間の競争効果（素因）が緩和されるとともに、直径成長に対する間伐の効果が大きく、衰退確率の低下が期待できるためである。若齢（約30年生）のウダイカンバ二次林で行われた間伐試験では、間伐後の直径成長の増加が顕著に認められた事例が多い（安達ら1980, 三好1991, 滝谷ら1996, 大野ら2008）。このこと

から、若齢時からの間伐は、ウダイカンバの衰退の回避・軽減に効果的な施業であると同時に、大径材生産を目的とした育林技術とも矛盾しないものと思われる。

ウダイカンバは耐陰性の低い樹種であり、被圧されると著しく成長量が低下する（小池1985）。また、ウダイカンバは耐乾性の低い樹種の一つでもある（小池1984, Koike et al. 2003）。そのため、衰退確率を回避・軽減し、大径材を育成するためには、若齢時から間伐を実施するとともに、適切な密度管理により個体間競争（地上部と地下部の資源をめぐる競争）を緩和し、健全な成長を確保することが重要である。渋谷・菊沢（1988）は、若齢のウダイカンバ二次林を対象に、収量密度図を用いた成長予測を行い、低い林分緊密度（ $\alpha = 0.35 \sim 0.55$ ）での管理が、ウダイカンバの大径材生産において有効な施業であることを示している。

その一例として、異なる $\alpha$ で管理されたウダイカンバ二次林における、 $\alpha$ の推移、個体のDBHと直径成長量との関係を示す（図6-2）。調査対象の3つの林分のうち、2つの林分では、25年生時と36年生時に間伐が行われ（図6-2a）、一つは材積間伐率約40%の強度で間伐された林分（強度区）、もう一つは、間伐率約10%で間伐された林分（弱度区）である。残る一つは、無間伐で推移した林分である（無間伐区）。無間伐区の $\alpha$ は、0.63~0.96で推移した林分であり（図6-2a）、弱度区と強度区の $\alpha$ は、それぞれ0.48~0.70, 0.32~0.58の間で推移した林分である。間伐後、1年目（26年生時）を期首とし、その後16年間の個体の直径成長量をDBHクラス別に示す（図6-2b）。強度区の個体は、すべてのDBHクラスにおいて、無間伐区、弱度区に比べて高い直径成長を示している。また、この林分の期末時（42年生時）では、強度区の個体は、DBHに対する樹冠投影面積（CA）が、無間伐区、弱度区に比べて顕著に大きく（図6-3）、樹冠の発達が促進されていた（大野ら2008）。この結果は、低い林分緊密度（ $\alpha = 0.35 \sim 0.55$ ）での管理が、大径材生産に対する有効な施業であることを実証していると同時に、この施業方法が衰退を回避・軽減するためにも有効であると考えられる。

ウダイカンバの樹冠サイズと成長量との間には、正の関係が認められる（猪瀬・小木1978）。そのため、ウダイカンバの樹冠サイズを指標として、大径材生産や衰退を回避・軽減を図るための立木密度についても検討されてきた（小池ら1988, 猪瀬ら1993, 大野2003）。図6-4にウダイカンバの個体レベルのDBHとCAとの関係を示す。CAとDBHの間には正の関係が認められ（図6-4a）、DBHの大きな個体ほど大きなCAをもつことを示している（大野2003）。両者の関係を示す回帰直線（図6-4b）によると、例えば、DBH40cmの個体のCAは88m<sup>2</sup>と予測される（図6-4b）。つまり、DBH40cmのウダイカンバは、最大でも、ヘクタールあたり114本（10000/88=114）までしか成立できないことになる。この計算では、個体間の樹冠の隙間を考慮していないため、成

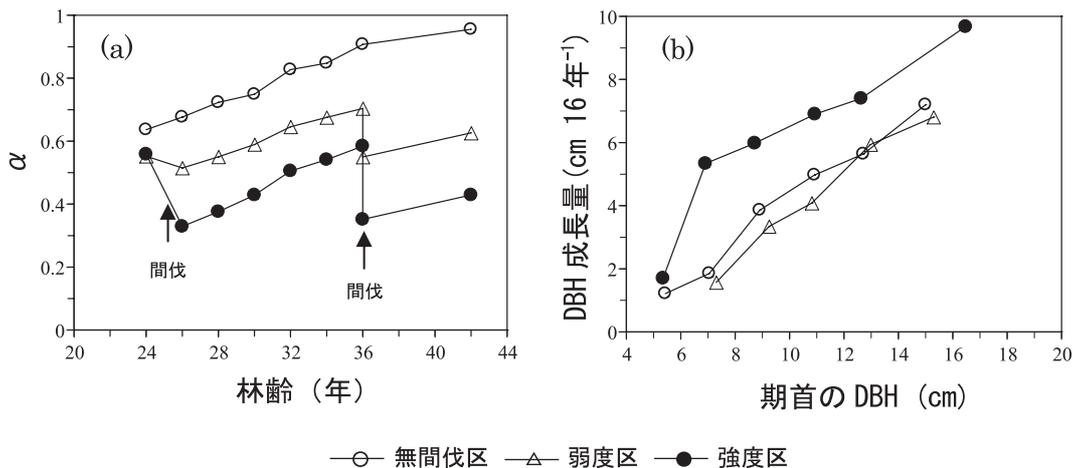


図6-2 異なる強度で間伐されたウダイカンバ二次林における、林分緊密度 ( $\alpha$ ) の推移 (a) と個体の期首の胸高直径 (DBH) とDBH成長量との関係 (b)

[図aは渋谷・菊沢 (1988) を改変するとともに、新たなデータを加えて作図。

図bは大野ら (2008) にデータを追加し、改変して作図。]

期首のDBHは、第一回目の間伐後、1年目の26年生時のものである。

○は無間伐で推移した林分、または、無間伐の林分の個体を示し、△は弱度の間伐 (材積間伐率約10%) が行われた林分 (弱度区)、または、その林分の個体を示す。●は強度の間伐 (材積間伐率約40%) の間伐が行われた林分 (強度区)、または、その林分の個体を示す。

成長量の計算は、DBH 4 cm以上の個体を対象とし、2cm間隔でDBHと成長量の平均値を算出した。DBH14 cm以上の個体については、まとめてDBHと成長量を算出している。

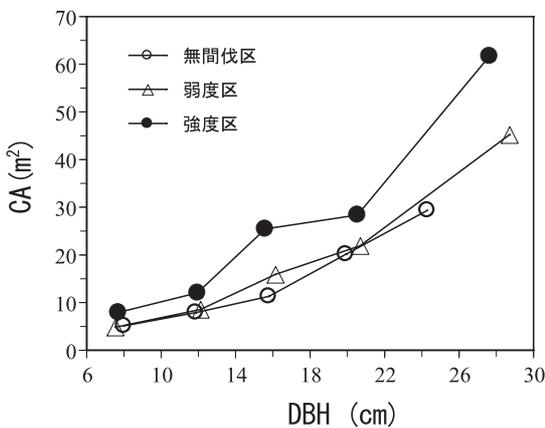


図6-3 異なる強度で間伐されたウダイカンバ二次林における、個体の胸高直径 (DBH) と樹冠投影面積 (CA) との関係

[大野 未発表]

対象とする林分と凡例の意味は図6-2と同じであり、42年生時のデータを用いている。CAの計算は、DBH 6 cm以上の個体を対象とし、4cm間隔の直径階ごとにCAの平均値を算出した。DBH22cm以上の個体については、まとめて平均のCAを算出した。

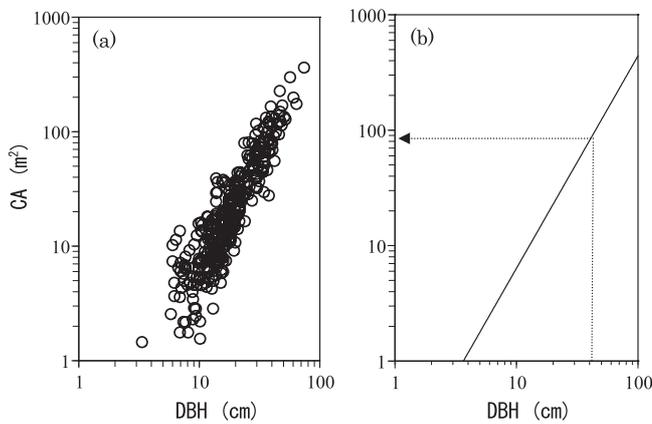


図6-4 ウダイカンバの個体の胸高直径 (DBH) と樹冠投影面積 (CA) との関係 (a) と、その回帰直線 (b)

[大野ら (2003) を改変]

矢印は、DBH 40cmの個体に対するCAを示す。

興部町と南富良野町、蘭越町、初山別村、および美瑛市のウダイカンバ二次林の個体データを用いて解析し、中度・重度の衰退木 (DC>20%) のデータは、解析に使われていない。

立可能な本数はこれよりも少なくなる。DBH40cmのウダイカンバを育成目標とする場合、立木密度を100本 ha<sup>-1</sup>以下とするのが妥当であるものと考え。すなわち、若齢時からの間伐の実施と低い林分緊密度での管理により、仕立て本数をこの密度に調節していくことが、大径材生産、および衰退の回避・軽減において有効であるものと考えられる。この密度は、林分内における個体のDBHやCAのばらつきを考慮していないが、ウダイカンバ二次林の多くは一斉林（同齢林）であるため（菊沢 1983a, 渡辺 1994）、目安として使うことができるものとする。

これまで、北海道有林で進められてきたウダイカンバ二次林に対する施業では、適地の選定については、あまり考慮されていなかったものと考えられる。つまり、立地環境にかかわらず、一律な仕立て目標や主伐林齢が適用され、間伐されてきた林分が多いと推察される。

本研究の結果は、ウダイカンバ大径材生産を目的とした施業を行う上で「適地の選定」の重要性を改めて示している。ここでの適地とはウダイカンバの成長量の良否だけでなく、衰退の起こりやすさや食葉性昆虫による激しい食害からの回復の良否も含むものである。第2章では、土壌水分の低い斜面の上部で衰退木の出現確率が高いことを示した。また、第3章で示したように、激しい食害とその後の二次開葉は、葉の生物季節（フェノロジー）と季節との関係を乖離させ、夏季に新緑を着けた状態をもたらした。そして、二次葉を着けた当年生シュートは、降水量が少なく、大気飽差の上昇した乾燥した時期に枯死に至りやすかった（図3-4）。

また、樹種特性としてウダイカンバは乾燥に対する耐性・回避性が低く（小池 1984, Koike et al. 2003）、残積性の乾性立地（尾根部や斜面上部）における生産性が低い（塩崎・真田 1985）。このように、少なくとも乾燥しやすい地域の尾根部や斜面上部は、ウダイカンバの生産性においても、激しい食害からの回復の良否においても適した立地とは言えない。このような立地では、仕立て目標とする径級を変更するなど、施業を行うべきか否かも含めて検討する必要がある（本阿彌ら 2000）。

#### 6-4 衰退木の取り扱い方法

第5章による結果では、ウダイカンバの直径成長と枯死率に影響する要因として、衰退の程度（DC）と個体間競争（二方向的競争効果）が検出された。重度のウダイカンバ衰退木（DC>50%）では、二方向的競争効果が軽微な場合でも、その枯死率は他の衰退度（健全、軽度、中度）の個体に比べて高く（図5-2）、また、直径成長量は極めて小さかった（図5-1）。つまり、重度の個体を大径木に育成することは難しいものと判断される。そのため、衰退度の大きな個体を優先的に間伐の対象として選定すべきである。それらの衰退木を間伐することにより、個体間の二方向的競争効果が緩和され、

結果として、残された個体の成長量が増加し、枯死率が低下するものと考えられる。ただし、今回の結果は4年間の観察にも基づいたものであり、今後、継続的にウダイカンバの衰退状況の変化を追跡していく必要がある。

#### 6-5 環境変化への対応

地球温暖化にともない、今後、北海道の環境は変動していくと予測されている（気象庁 2005）。このような環境変動に対して、今回得られた結果からどのようなことが想定されるのかを最後に考察する。今回の結果で示した、尾根部や斜面上部におけるウダイカンバ衰退木の高い出現頻度は（第2章）、今後、予測される環境変動に対して示唆を与えているものとする。研究対象とした二次林は約100年前（1911年）の山火事に由来するものであり、当時の山火事の多くは、火入れからの飛び火による人為的なものである（北海道 1953）。北海道の天然林では、ウダイカンバの分布は斜面下部に偏っているのに対し（Tabata 1966）、二次林では尾根や斜面上部でも優占群落を形成している（本阿彌ら 2000, 寺澤ら 2001, 渡辺ら 2002, Ohno and Terazawa 2005）。つまり、山火事によって木本植物の種組成が変化し（Masaka et al. 2000, Masaka et al. 2004, 真坂ら 2006）、耐乾燥性の低いウダイカンバ（小池 1984）が、尾根部や斜面上部に分布域を拡大したことを示している。このことは、結果として、生育立地と樹種特性（低い耐乾燥性）との間の乖離を大きくし、尾根部や斜面上部では衰退確率が増加した（第2章）。環境変動はこのような樹木の種特性・機能-環境間の関係を崩すものと予想する。

また、本研究では、激しい食害とその後の二次開葉が、夏季に新緑を着けた状態（“spring again” condition, Wargo 1981）をもたらした。結果として、この反応が樹冠上部のシュートの死亡率を著しく増加させた（第3章）。環境変動によりウダイカンバの開葉フェノロジーが変化し、同時に気温の急激な上昇（日変化）によって葉の性質と季節との関係が乖離した場合、衰退のリスクが増加すると予想される。また、開葉フェノロジーが変わった場合、ウダイカンバと食葉性昆虫間の相互作用も変化するものと予想する。

今後の降水量の変化も、土壌水分の変化を通じてウダイカンバの衰退確率に影響するものと推察される。中緯度地域では、今後、降水量が増加することが予測されている一方（小池 2006）、地域的に見ると降水量が減少することも予測されている。例えば、気象庁（2005）が報告した気候予測（2081～2100年）では、北海道の網走地方の7月の平均気温の上昇は道内の他の地域に比べて大きく、また、7月の降水量は現在よりも減少することが示されている。つまり、網走地方は北海道内の中で最も乾燥化が進むことが予想され、乾燥ストレスの増加にともないウダイカンバの衰退確率が増加することが予想される。そのため、ウダイカンバ二次林や人工林に対し、現在できることは、素因をいかに軽減するかである。そ

の一つは、環境変動を見据えた適地の選定技術を向上させることである。そのためには、土壌条件を含めた立地環境とウダイカンバの生態的・生理的機能との関係について、さらに知見を蓄積していく必要がある。

## 謝 辞

本論文をとりまとめるにあたりご指導を頂いた北海道大学大学院農学研究院の小池孝良教授に心から感謝いたします。また、同学院の秋元信一教授と渋谷正人准教授、同大学環境科学院・低温科学研究所の原登志彦教授、ならびに森林総合研究所北海道支所研究管理監の丸山温博士の皆様には、ご専門の立場から本論文の作成に多大なるご指導を賜りました。深く感謝いたします。

北海道立総合研究機構林業試験場の寺澤和彦博士には、本研究を行うきっかけを作って頂きました。また、野外調査はもとより、いつも適切にご指導を頂いたほか、本論文の草稿に的確なご助言を頂きました。本論文では、北海道立林業試験場の元場長であった浅井達弘博士をはじめ、諸先輩方が継続し維持してきた試験地のデータを使わせて頂きました。千葉大学園芸学部の梅木清博士には、野外調査を手伝って頂いたほか、データの解析方法や投稿論文の執筆の方法について、丁寧にご教授頂きました。北海道立総合研究機構林業試験場の原秀穂博士と岩手大学農学部の松木佐和子博士には、調査・研究を行うにあたり、多大な協力をして頂いたほか、植食者と樹木の相互関係について知見や、個葉の分析方法などについて教えて頂きました。京都工芸繊維大学の半場祐子博士には、個葉のガス交換特性における基本的な知見についてご教授して頂いたほか、葉の炭素安定同位体比の分析のご支援をして頂きました。北海道工業大学の柳井清治博士には、分析機器を利用させて頂きました。山形大学農学部の小山浩正博士には、参考文献を教えて頂いたほか、口頭発表の方法について、一からご教授頂きました。北海道オホーツク総合振興局西部森林室と上川総合振興局南部森林室の皆様には、試験地の設定や維持について便宜を図って頂いたほか、現地調査等で多大な協力をして頂きました。皆様に、深く感謝いたします。

朝ゼミ仲間である八坂通泰博士、佐藤弘和博士、渡辺一郎氏、真坂一彦博士、滝谷美香氏、今博計博士、南野一博氏には、ゼミを通して様々な意見やアドバイスを頂きました。山田健四氏、中川昌彦博士には、野外調査の協力のみならず、本論文の執筆において便宜を図って頂きました。徳田佐和子氏、山本健二氏（現、後志総合振興局森林室）、黒丸亮博士、来田和人氏、来田和子氏には、現地調査を手伝って頂きました。企画課（旧管理科）の皆様には、調査用のやぐらの設置と維持を行って頂き、安全に調査を行うことができました。ここに謹んで感謝の意を表します。

## 引用文献

- 安達 守・佐藤昭一・伊藤 務・金野 進(1980)ウダイカンバ再生林の立木度とその生長経過. 日林北支講 28:23-35.
- Akaike H (1973) Information theory and an extension of the maximum likelihood principle. In: Petrov BN, Csaki F (eds) Second international symposium on information theory. Akademiai Kiado, Budapest, pp 267-281.
- Anonymous (1989) Manual on methodologies and criteria for harmonized sampling, assessment, monitoring and analysis of the effects of air pollution on forests. United Nations Environment Program(UNEP) and United Nations Economic Commission for Europe(UN-ECE), Hamburg, Germany.
- Bauce E, Allen DC (1991) Etiology of a sugar maple decline. Can J For Res 21: 686-693.
- Bauce E, Allen DC(1992)Role of *Armillaria calvescens* and *Glycobius speciosus* in a sugar maple decline. Can J For Res 22:549-552.
- Bazzaz FA (1996) Plants in changing environments. Cambridge University Press, Cambridge.
- Bernier B, Pare D, Brazeau M (1989) Natural stresses, nutrient imbalances and forest decline in southeastern Quebec. Water Air Soil Pollut 48:239-250.
- Bigler C, Bugmann H (2003) Growth-dependent tree mortality models based on tree rings. Can J For Res 33:210-221.
- Bigler C, Bugmann H (2004) Predicting the time of tree death using dendrochronological data. Ecological Appl 14:902-914.
- Bigler C, Gričar J, Bugmann H, Čufar K (2004) Growth patterns as indicators of impending tree death in silver fir. For Ecol Manage 199:183-190.
- Brasier CM (1992) Oak tree mortality in Iberia. Nature 360:359.
- Bréda N, Huc R, Granier A, Dreyer E (2006) Temperate forest trees and stands under severe drought: a review of ecophysiological responses, adaptation processes and long-term consequences. Ann For Sci 63:625-644.
- Chatterjee S, Hadi AS, Price, B. (1999) Regression analysis by example. (Wiley Series in Probability and Statistics). John Wiley & Sons, N.Y.
- Collin P, Epron D, Alaoui-Sossé B, Badot PM, (2000) Growth responses of common ash seedlings (*Fraxinus excelsior* L.) to total and partial defoliation. Ann Bot 85:317-323.
- Crawley MJ (2005) Statistics: an introduction using R. Wiley, West Sussex.
- Dobbertin M, Brang P (2001) Crown defoliation improves tree mortality models. For Ecol Manage 141:271-284.
- Duchesne L, Ouimet R, Morneau C (2003) Assessment of sugar

- maple health based on basal area growth pattern. *Can J For Res* 33:2074-2080.
- Ellsworth DS, Reich PB (1992) Leaf mass per area, nitrogen content and photosynthetic carbon gain in *Acer saccharum* seedlings in contrasting forest light environments. *Funct Ecol* 6:423-435.
- Evans J (1989) Photosynthesis and nitrogen relationships in leaves of C<sub>3</sub> plants. *Oecologia* 78: 9-19.
- FAO (1994) Decline and dieback of trees and forests. FAO Forestry paper 120.
- Farquhar GD, O'Leary MH, Berry JA (1982) On the relationship between carbon isotope discrimination and the intercellular carbon dioxide concentration in leaves. *Aust J Plant Physiol* 9:121-137.
- Farquhar GD, Ehleringer JR, Hubick KT (1989) Carbon isotope discrimination and photosynthesis. *Ann Rev Plant Physiol Plant Mol Bio* 40:503-537.
- Franklin JF, Shugart HH, Harmon ME (1987) Tree death as an ecological process. *BioScience* 37:550-556.
- Gregory RA, Wargo PM (1986) Timing of defoliation and its effect on bud development, starch reserves, and sap sugar concentration in sugar maple. *Can J For Res* 16:10-17.
- Gross HL (1972) Crown deterioration and reduced growth associated with excessive production by birch. *Can J Bot* 50:2431-2437.
- Gross HL (1991) Dieback and growth loss of sugar maple associated with defoliation by the forest tent caterpillar. *For Chron* 67:33-42.
- Hallett RA, Bailey SW, Horsley SB, Long RP (2006) Influence of nutrition and stress on sugar maple at a regional scale. *Can J For Res* 36:2235-2246.
- Hamilton DA Jr (1986) A logistic model of mortality in thinned and unthinned mixed conifer stands of northern Idaho. *For Sci* 32:989-1000.
- 半場祐子 (2003) 光合成機能の評価 3:炭素安定同位体(種生物学会編)光と水と植物のかたち - 植物生理生態学入門一. 文一総合出版, 東京.
- 半場祐子 (2007) 生態学の視点からみた植物生理機能の環境応答 - 炭素安定同位体比を用いた解析 - . *日生態誌* 57:361-368.
- Hanba YT, Noma N, Umeki K (2000) Relationship between leaf characteristics, tree size and species distribution along a slope in a warm temperate forest. *Ecol Res* 15:393-403.
- Hanba YT, Miyazawa SI, Terashima I (1999) The influence of leaf thickness on the CO<sub>2</sub> transfer conductance and leaf stable carbon isotope ratio for some evergreen tree species in Japanese warmtemperate forests. *Funct Ecol* 13:632-639.
- Hanba YT, Mori S, Lei TT, Koike T, Wada E (1997) Variations in leaf  $\delta^{13}\text{C}$  along a vertical profile of irradiance in a temperate Japanese forest. *Oecologia* 110:253-261.
- 原 秀穂・東浦康友・洞平勝男・高橋儀昭 (1995) 道北地方の広葉樹林で大発生しているシヤクガ類について. *森林保護* 250:41-43.
- 原 秀穂・東浦康友・洞平勝夫・高橋儀昭 (1997) ナミスジフユナミシヤクの食葉被害によるウダイカンバの枝枯れ・枯損. *森林保護* 257:7-8.
- 原 襄 (2003) 植物形態学. 朝倉書店, 東京.
- Hara T (1988) Dynamics of size structure in plant populations. *Trends Ecol Evol* 3:129-133.
- Hart M, Hogg EH, Lieffers VJ (2000) Enhanced water relations of residual foliage following defoliation in *Populus tremuloides*. *Can J Bot* 78:583-590.
- 畠山末吉 (2004) 北海道に自生するカンバ類の分布域と種特性. *北海道の林木育種* 46:1-4.
- 彦坂幸毅 (2003) 群落光合成:葉の集合としての群落, 個体の集合としての群落(種生物学会編)光と水と植物の形 - 植物生理生態学入門一. 文一総合出版, 東京.
- Hogg EH, James PB, Kochtubajda B (2002) Growth and dieback of aspen forests in northwestern Alberta, Canada, in relation to climate and insects. *Can J For Res* 32:823-832.
- 北海道 (1953) 北海道山林史(山火に因る被害と林相の変化).
- 北海道 (1979) 林業経営試験 道有林における実践例 第三報.
- 北海道林務部 (1987) 広葉樹賦存状況調査報告書(業務資料).
- 北海道造林協会 (2006) 道有林百年の歩み. 北海道造林協会, 札幌.
- 本阿彌俊治・江良武雄・下間洋司・寺澤和彦・林直孝 (2000) 興部地方の山火再生林におけるウダイカンバ先枯れの現況とその成長. *北方林業* 52:173-176.
- Hoogesteger J, Karlsson PS (1992) Effects of defoliation on radial stem growth and photosynthesis in the mountain birch (*Betula pubescens* ssp. *tortuosa*). *Funct Ecol* 6:317-323.
- Horsley SB, Long RP, Bailey SW, Hallett RA, Hall TJ (2000) Factors associated with the decline disease of sugar maple on the Allegheny Plateau. *Can J For Res* 30:1365-1378.
- 星 司朗・遠藤嘉浩 (1971) マカバの人工林の生長と間伐. *北方林業叢書* 48. 北方林業会, 札幌.
- Houston DR (1987) Forest tree declines of past and present: current understanding *Can J Plant Pathol* 9:349-360.
- 池田武文 (2002) 水環境への適応: 樹木環境生理学(永田 洋・佐々木恵彦 編). 文永堂出版, 東京.
- 猪瀬光雄 (1985) 単木生長モデルを利用したウダイカンバ林の生長予測と密度管理. *北方林業* 37:187-192.
- 猪瀬光雄・小木和彦 (1978) ウダイカンバの生長モデル(II) - 樹冠表面積と材積成長量の関係 -. *日林北支論* 27:28-

- 29.
- 猪瀬光雄・小林文男・小木和彦・佐野 真 (1991) ウダイカンバの林分密度管理図. 北方林業 43:34-37.
- 猪瀬光雄・佐野 真・石橋 聡 (1993) カンバ類林分の形質に関する研究(1)－ウダイカンバ林分の形質分布－. 日林北支論 41:21-23.
- 伊藤賢介・福山研二・東浦康友・原 秀穂 (1997) 1996年に北海道で発生した森林昆虫. 北方林業 49: 8-11.
- 鎌田直人 (2005) 昆虫たちの森(日本の森林/多様性の生物学シリーズ⑤). 東海大学出版会, 神奈川.
- Kandler O (1990) Epidemiological evaluation of the development of Waldsterben in Germany. *Plant Disease* 74: 4-11.
- Kandler O (1992) Historical declines and diebacks of central European forests and present condition. *Environ Toxicology Chem* 11:1077-1093.
- 川口桂三郎・熊田恭一・青峰重範・古坂澄石・佐々木清一・高井康雄・山根一郎・船引真吾 (1965) 土壌学. 朝倉書店, 東京.
- Kazda M (1990) Indications of unbalanced nitrogen nutrition of Norway spruce stands. *Plant and Soil* 128:97-101.
- Kikuzawa K (1982) Leaf survival and evolution in Betulaceae. *Ann Bot* 50:345-353.
- Kikuzawa K (1983) Yield-density diagram ; compactness index for stands and stand components. *For Ecol Manage* 7: 1-10.
- 菊沢喜八郎 (1983a) 北海道の広葉樹林. 北海道造林振興協会, 札幌.
- 菊沢喜八郎 (1983b) 林分の緊密度とそれを応用した収量－密度図の改良－. 北林試研報 21: 1-7.
- Kikuzawa K, Umeki K (1996) Effect of canopy structure on degree of asymmetry of competition in two forest stands in northern Japan. *Ann Bot* 77:565-571.
- 菊沢喜八郎・高橋幸雄・水井憲雄・浅井達弘・福地 稔・水谷栄一 (1981) ウダイカンバ林の生長量 日林北支講 29:46-48.
- 気象庁 (2005) 地球温暖化予測情報第 6 巻:IPCCのSRES A 2 シナリオを用いた地域気候モデルおよび都市気候モデルによる気候予測.
- 北橋善範・丸山 温・市栄智明・小池孝良 (2003) 落葉広葉樹の樹冠部における着葉高の違いと個葉の水分特性. 日林北支論 51:39-41.
- 北岡 哲 (2007) カラマツ不成績造林地に侵入した落葉広葉樹雅樹の環境応答に関する研究. 北大演報 64:37-90.
- Kitaoka S, Koike T (2004) Invasion of broad-leaf tree species into a larch plantation: seasonal light environment, photosynthesis and nitrogen allocation. *Physiol Planta* 121: 604-611.
- Kobe RK, Coates KD (1997) Models of sapling mortality as a function of growth to characterize interspecific variation in shade tolerance of eight tree species of northwestern British Columbia. *Can J For Res* 27:227-236.
- 小池勲夫 (2006) 地球温暖化はどこまで解明されたか?－日本の科学者の貢献と今後の展望2006－. 丸善, 東京.
- 小池孝良 (1984) 6月におけるカンバ類3種の光合成に及ぼす乾燥の影響. 日林北支論33:33-35.
- 小池孝良 (1985). 弱い光, 強い光を上手に利用する樹種－広葉樹の光合成特性－.「天然林を考える」, 116-119. 北海道営林局, 札幌.
- Koike T (1990) Autumn coloring, photosynthetic performance and leaf development of deciduous broad-leaved trees in relation to forest succession. *Tree Physiol* 7:21-32.
- 小池孝良 (2009) 落葉広葉樹の紅葉—銘木を生む樹種を仕立てる鍵—. 山林 1506: 2-9
- Koike T, Sakagami Y (1985) Comparison of the photosynthetic responses to temperature and light of *Betula maximowicziana* and *Betula platyphylla* var. *japonica*. *Can J For Res* 15:631-635.
- 小池孝良・向出弘正・高橋邦秀・藤村好子 (1988) ウダイカンバ若齢人工林における衰退木の特徴. 北方林業 40:141-144.
- Koike T, Kitao M, Qureshi AM, Matsuura Y (2003) Growth characteristics of root-shoot relations of three birch seedlings raised under different water regimes. *Plant and Soil* 255:303-310.
- Kolb TE, McCormick LH (1993) Etiology of sugar maple decline in four Pennsylvania stands. *Can J For Res* 23:2395-2402.
- Kozłowski PJ, Kramer PJ, Pallardy SG (1991) The physiological ecology of woody plants. Academic Press, San Diego, California, USA.
- Kubota Y, Hara T (1995) Tree competition and species coexistence in a sub-boreal forest, northern Japan. *Ann Bot* 76:503-512.
- Kudo G (1996) Herbivory pattern and induced responses to simulated herbivory in *Quercus mongolica* var. *grosseserrata*. *Ecol Res* 11:283-289.
- Kume A, Satomura T, Tsuboi N, Chiwa M, Hanba YT, Nakane K, Horikoshi T, Sakugawa H (2003) Effect of understory vegetation on the ecophysiological characteristics of an overstory pine, *Pinus densiflora*. *For Ecol Manage* 176:195-203.
- 倉田 悟 (1971) 原色日本林業樹木図鑑 第一巻. 地球社, 東京.
- Larcher W (2003) *Physiological Plant Ecology* Springer Verlag, Heiderberg, New York, Tokyo, pp 513.
- Lussier J-M, Morin H, Gagnon R (2002) Mortality in black spruce stands of fire or clear-cut origin. *Can J For Res* 32:539-547.

- 眞邊 昭 (1986) ウダイカンバ林の本数・密度管理方法. 山林 1231:16-24.
- Manion PD (1991) Tree disease concepts. Prentice-Hall, Englewood Cliffs, N. J.
- 丸山 温・森川 靖 (1983) 葉の水分特性の測定 - P-V曲線法 -. 日林誌 65:23-28.
- 丸山 温・森川 靖 (1984) ミズナラ,ダケカンバ,ウラジロモミの葉の水分特性の季節変化. 日林誌 66:499-505.
- 丸山 温・石橋 聡・尾崎研一・中井裕一郎・山口岳広・飛田博順・黒田慶子 (2003) トドマツ人工林が枯れる? - 阿寒町に発生した大規模枯損被害 -. 北方林業 55:32-36.
- 丸山 温・石橋 聡・山口岳広・中井裕一郎・北尾光俊・飛田博順・松井崇史・高橋邦秀 (2004) 壮齢トドマツ人工林に発生した枯損被害 - (I) 被害発生林分と被害の特徴 -. 日林北支論 52:105-106.
- 丸山 温・石橋 聡・山口岳広・中井裕一郎・北尾光俊・飛田博順・松井崇史・高橋邦秀 (2005) 壮齢トドマツ人工林に発生した枯損被害 - (III) 被害要因と林分の取扱い -. 日林北支論 53:36-37.
- Masaka K, Ohno Y, Yamada K (2000) Fire tolerance and the fire-related sprouting characteristics of two cool-temperate broad-leaved tree species. Ann Bot 85:137-142.
- Masaka K, Ohno Y, Yamada K (2004) Recovery of canopy trees and root collar sprout growth in response to changes in the condition of the parent tree after a fire in a cool-temperate forest. J For Res 9:271-275.
- 真坂一彦・山田健四・大野泰之 (2006) 1998年に西興部で発生した山火事後の森林の再生動態. 北林試研報 43:36-47.
- Masaki T, Mori S, Kajimoto T, Hitsuma G, Sawata S, Mori M, Osumi K, Sakurai S, Seki T (2006) Long-term growth analyses of Japanese cedar trees in a plantation: neighborhood competition and persistence of initial growth deviations. J For Res 11:217-225.
- 松井崇史・丸山 温・石橋 聡・山口岳広・中井裕一郎・北尾光俊・飛田博順・高橋邦秀 (2004) 壮齢トドマツ人工林に発生した枯損被害 - (II) 過去の成長経過 -. 日林北支論 52:107-108.
- 松本陽介・丸山 温・森川 靖 (1992) スギの水分生理特性と関東平野における近年の気象変動 - 樹木の衰退現象に関連して -. 森林立地 34:2-13.
- 松木佐和子 (2003) カバノキ科樹木を中心とした落葉広葉樹の被食防衛の種特性に関する研究. 北海道大学農学研究科博士論文.
- 松木佐和子・小池孝良 (2005) 樹木の葉に見る防御戦略のいろいろ - 樹木の被食防衛能力が生物間相互作用に果たす役割とは? -. 森林科学 45:25-31.
- Matsuki S, Sano Y, Koike T (2004) Chemical and physical defence in early and late leaves in three heterophyllous birch species native to northern Japan. Ann Bot 93:141-147.
- 松尾奈緒子・小杉緑子・大手信人・木庭啓介 (2002) 炭素安定同位体比を用いた暖温帯性常緑広葉樹の水利用効率に関する解析. 水文・水資源学会 15:229-242.
- 松尾奈緒子・大手信人・木庭啓介・小杉緑子・壁谷直記・張 国盛・王 林和・吉川 賢 (2001) 中国内蒙古毛烏素沙地に生育する植物の水利用効率の考察 - 炭素安定同位体比を用いた解析 -. 日緑工誌 27:68-73.
- 三好英勝・新田紀敏 (1986a) 道有林興部経営区の広葉樹二次林施業 - 1 - - 施業の経過と現状 -. 北方林業 38:182-187.
- 三好英勝・新田紀敏 (1986b) 道有林興部経営区の広葉樹二次林施業 - 2 - - 林木の生長経過 -. 北方林業 38:275-279.
- 三好英勝・新田紀敏 (1986c) 道有林興部経営区における広葉樹二次林施業 - 3 - - 今後の施業 -. 北方林業 38:325-327.
- 三好英勝 (1991) ウダイカンバ更新林分の施業方法. 北方林業 43:327-330.
- Mizumachi E, Osawa N, Akiyama R, Tokuchi N (2004) The effects of herbivory and soil fertility on the growth patterns of *Quercus serrata* and *Q. crispula* saplings at the shoot and individual levels. Res Popul Ecol 46:203-211.
- Mizumachi E, Mori A, Osawa N, Akiyama R, Tokuchi N (2006) Shoot development and extension of *Quercus serrata* saplings in response to insect damage and nutrient conditions. Ann Bot 98:219-226.
- 森 徳典 (1991) 北方広葉樹のタネ - 取扱いと造林特性 -. 北方林業会, 札幌.
- 向出弘正 (1985) 北海道の広葉樹施業 - 広葉樹資源 -. 森林立地 37:13-18.
- Nabeshima E, Murakami M, Hiura T (2001) Effects of herbivory and light conditions on induced defense in *Quercus crispula*. J Plant Res 114:403-409.
- 鍋嶋絵里・石井弘明 (2008) 樹高成長の制限とそのメカニズム. 日林誌 90:420-430.
- 中川昌彦・大野泰之・山田健四・八坂通泰・寺澤和彦 (2009a) 森林の多面的機能に関わる土壌・生物要因の林相間比較 (I) - 表層土壌の理学的 -. 北林試研報 46:127-136.
- 中川昌彦・大野泰之・山田健四・長坂 有・八坂通泰 (2009b) 森林の多面的機能に関わる土壌・生物要因の林相間比較 (II) - 下層植生 -. 北林試研報 46:137-144.
- 中島広吉 (1948) 北海道立木幹材積表. 文永堂, 札幌.
- Niinemetts Ü, Portsmouth A, Truus L (2002) Leaf structural and photosynthetic characteristics, and biomass allocation to foliage in relation to foliar nitrogen content and tree size in

- three *Betula* species. Ann. Bot 89:191-204.
- 新田紀敏・菊沢喜八郎 (1987) 山火事跡広葉樹二次林の育成試験 - 成長量と間伐の効果 -. 日林北支論 35:153-155.
- 野内 勇 (2001) 大気環境変化と植物の反応. 養賢堂, 東京.
- 大串隆之 (1990) 昆虫と植物の相互関係. 遺伝 44:19-22.
- 大野泰之 (2003) ウダイカンバ衰退原因の解明に向けて - 樹冠の大きさからの検討 -. 光珠内季報 129: 6-10.
- Ohno Y, Terazawa K (2005) Habitats and water relations of birch species in Hokkaido, Japan. In: Terazawa M (ed) Tree sap III. Hokkaido University Press, Sapporo, pp 161-166.
- 大野泰之・勝矢晃敏・竹本 論 (2008) 樹冠長・枝下高を指標としたウダイカンバ大径材の生産技術. 光珠内季報 149: 1-5.
- 大野泰之・梅木 清・渡辺一郎・滝谷美香・寺澤和彦 (2004) ウダイカンバ衰退原因の解明に向けて - 当年生枝の枯死に及ぼす食葉性害虫の影響 -. 北海道の林木育種 46:29-32.
- Ohno Y, Umeki K, Watanabe I, Takiya M, Terazawa K, Hara H (2004) Mortality pattern of current-year shoot of *Betula maximowicziana* after insect herbivory: Importance of the timing of leaf emergence. Proceedings of the First EAFES inter national congress p173-174.
- Ohno Y, Umeki K, Terazawa K, Yasaka M, Watanabe I, Takiya M (2010) Competition as a predisposing factor of crown dieback in a secondary forest of *Betula maximowicziana* in Hokkaido, northern Japan. J For Res 15:161-168.
- Ohno Y, Umeki K, Watanabe I, Takiya M, Terazawa K, Hara H, Matsuki S (2008) Variation in shoot mortality within crowns of severely defoliated *Betula maximowicziana* trees in Hokkaido, northern Japan. Ecol Res 23:355-362.
- Ohno Y, Umeki K, Watanabe I, Takiya M, Terazawa K, Yasaka M, Matsuki S (2009) Basal area growth and mortality of *Betula maximowicziana* affected by crown dieback in a secondary forest in Hokkaido, northern Japan. J For Res 14: 37-43.
- Ovaska J, Walls M, Mutikainen P (1992) Changes in leaf gas exchange properties of cloned *Betula pendula* saplings after partial defoliation. J Exp Bot 43:1301-1307.
- Pedersen BS (1998) The role of stress in the mortality of midwestern oaks as indicated by growth prior to death. Ecology 79:79-93.
- Pell EJ, Sinn JP, Brendley BW, Samuelson L, Vinten Johansen C, Tien M, Skillman J (1999) Differential response of four tree species to ozone-induced acceleration of foliar senescence. Plant Cell Environ 22:779-790.
- Renaud JP, Mauffette Y (1991) The relationships of crown dieback with carbohydrate content and growth of sugar maple (*Acer saccharum*). Can J For Res 21:1111-1118.
- 林業試験場 (1978) 天然生広葉樹の保護・育成. 昭和52年度 国有林野事業特別会計技術開発試験成績報告書. 335-428.
- Roy G, Larocque GR, Anseau C (2006) Prediction of mortality in Appalachian sugar maple stands affected by dieback in southeastern Quebec, Canada. For Ecol Manage 228:115-123.
- Ryan MG, Yoder BJ (1997) Hydraulic limits to tree height and tree growth. Bioscience 47:235-242.
- 佐藤大七郎 (1983) 育林. 文永堂, 東京.
- Schwinning S, Weiner J (1998) Mechanisms determining the degree of size asymmetry in competition among plants. Oecologia 113:447-455.
- 渋谷正人・菊沢喜八郎 (1988) ウダイカンバ林の収量 - 密度図. 日林北支論36:124-126.
- Shifley SR, Fan Z, Kabrick JM, Jensen RG (2006) Oak mortality risk factors and mortality estimation. For Ecol Manage 229: 16-26.
- 塩崎正雄・真田悦子 (1985) ウダイカンバの生長と土壌条件. 北方林業 37:261-264.
- Smith DM, Larson BC, Kely MJ, Ashton PMS (1997) The practice of silviculture : Applied forest ecology. John Wiley & Sons, New York.
- St.Clair SB, Sharpe WE, Lynch JP (2008) Key interactions between nutrient limitation and climatic factors in temperate forests: a synthesis of the sugar maple literature. Can J For Res 38:401-414.
- 鈴木和夫 (2004) 森林保護学. 朝倉書店, 東京.
- Tabata H (1966) A contribution to the biology of Japanese birches. Mem Coll Sci Univ Kyoto Ser B 17:239-271.
- 高橋敬二・沖津 進・植田洋匡 (1986) 関東地方におけるスギの衰退と酸性降下物による可能性. 森林立地 28:11-17.
- 滝谷美香・梅木 清・小山浩正・寺澤和彦 (1996) ウダイカンバ間伐試験地における葉量および林分構造の10年間の推移. 日林北支論 44:86-88.
- Takiya M, Umeki K, Kikuzawa K, Higashiura Y (2006) Effect of leaf biomass and phenological structure of the canopy on plot growth in a deciduous hardwood forest in northern Japan. Ann. For. Sci. 63:725-732.
- 田中 潔・松崎清一・佐々木克彦・遠藤克昭 (1987) 昭和60・61年度・北海道に発生した樹木病害. 北方林業 39:128-131.
- 寺澤和彦 (1990) 乾燥年におけるミズナラ立木の直径成長パターンおよび葉の水ポテンシャルの日変化. 日林北支論 38:44-46.
- 寺澤和彦・薄井五郎 (1987) 北海道の5～10月における蒸発散能・降水量比の分布と季節変化. 北林試研報 25: 36-49.
- 寺澤和彦・小山浩正・渡辺一郎・江良武雄・本阿彌俊治・野村具弘 (2001) 興部地方の広葉樹二次林における樹冠の部分

- 枯損の実態. 日林北支論49:69-72.
- Tominaga K, Watmough SA, Aherne J (2008) Predicting tree survival in Ontario sugar maple (*Acer saccharum*) forests based on crown condition. *Can J For Res* 38:1730-1741.
- Tuomi J, Niemela P, Siren S (1990) The panglossian paradigm and delayed inducible accumulation of folia phenolics in mountain birch. *OIKOS* 59:399-410.
- Tyree MT, Hammel HT (1972) The measurement of the turgor pressure and the water relations of plants by the pressure-bomb technique. *J Exp Bot* 23:267-282.
- Tyree MT, Ewers FW (1991) The hydraulic architecture of trees and other woody plants. *New Phytol* 119:345-360.
- Tyree MT, Cheung YNS, MacGregor ME, Talbot AJB (1978) The characteristics of seasonal and ontogenetic changes in the tissue-water relations of *Acer*, *Populus*, *Tsuga*, and *Picea*. *Can J Bot* 56:635-647.
- Umeki K (2001) Growth characteristics of six tree species on Hokkaido Island, northern Japan. *Ecol Res* 16:435-450.
- Umeki K (2002) Tree mortality of five major species on Hokkaido Island, northern Japan. *Ecol Res* 17:575-589.
- Umeki K, Kikuzawa K (2000) Patterns in individual growth, branch population dynamics, and growth and mortality of first-order branches of *Betula platyphylla* in northern Japan. *Ann For Sci* 57:587-598.
- Umeki K, Seino T, Lim E, Honjo T (2006) Patterns of shoot mortality in *Betula platyphylla* in northern Japan. *Tree Physiol* 26:623-632.
- Vitousek PM, Field CB, Matson PA (1990) Variation in foliar  $\delta^{13}\text{C}$  in Hawaiian *Metrosideros polymorpha*: a case of internal resistance? *Oecologia* 84:362-370.
- Wargo PM (1972) Defoliation-induced chemical changes in sugar maple roots stimulate growth of *Armillaria mellea*. *Phytopathology* 62:1278-1283.
- Wargo PM (1981) Defoliation and tree growth. In: Doane CC, McManus ML (eds) *The Gypsy Moth: research toward integrated pest management*. Tech Bull U.S. Dep Agric No 1584, pp 225-245.
- Waring RH, Pitman GB (1985) Modifying lodgepole pine stands to change susceptibility to mountain pine beetle attack. *Ecology* 66:889-897.
- 渡辺一郎・滝谷美香・大野泰之 (2006) 厚真町広葉樹二次林での植生と埋土種子相の関係. 日林北支論 54:30-32.
- 渡辺一郎・寺澤和彦・八坂通泰・梅木清 (2002) ウダイカンバ二次林での間伐効果と樹冠衰退. 北林試研報告 39:55-68.
- 渡辺 誠・龍田慎平・斎藤秀之・小池孝良・稲田秀俊・久保島康行・江口将之・渡邊陽子 (2010) 摩周湖外輪山のダケカンバ衰退に関する生理生態学的調査. 日林北支論 58:13-16.
- 渡辺定元 (1994) 樹木社会学. 東京大学出版会, 東京.
- Weiner J (1990) Asymmetric competition in plant populations. *Trends Ecol Evol* 5:360-364.
- 山口岳広 (2001) 高齢のシラカンバ天然林における腐朽変色被害事例. 日林北支論 49:93-95.
- 山口岳広・佐々木克彦・坂本泰明 (1993) ウダイカンバ人工林における腐朽・変色被害 (I) - 札幌羊ヶ丘における被害例 -. 日林北支論 41:73-75.
- 山口岳広・佐々木克彦・坂本泰明 (1999) ウダイカンバ人工林における腐朽・変色被害 (II) - 腐朽・変色に関与する菌類 -. 日林北支論 47:73-75.
- 山本敏夫・武居 猛・宮岡治夫・半田秀雄・延堂二郎 (1974) 北海道における広葉樹林の取扱い. 北方林業叢書 54. 北方林業会, 札幌.
- Yasaka M, Takiya M, Watanabe I, Ohno Y, Mizui N (2008) Variation in seed production among years and among individuals in 11 broadleaf tree species in northern Japan. *J For Res* 13:1341-6979.
- Yokozawa M, Hara T (1992) A canopy photosynthesis model for the dynamics of size structure and self-thinning in plant populations. *Ann Bot* 70:305-316.
- Zimmermann MH, Brown CL (1971) *Trees: structure and function*. Springer-Verlag, New York.

### Summary

Since the late 1990s, crown dieback of *Betula maximowicziana* Regel, known as monarch birch, has been observed in 90-100-year-old secondary forests in various parts of Hokkaido, northern Japan. The observed phenomenon has caused serious forest management problems because *B. maximowicziana* is a commercially important tree.

To clarify the state of crown dieback in *B. maximowicziana*, I set up 2 plots (i.e., upper and lower parts of a slope) in a 90-year-old secondary forest in the Okoppe region. The degree of crown dieback, diameter at breast height (DBH), and state of physical and borer damage were investigated for *B. maximowicziana* in the 2 plots. I also determined leaf properties (leaf carbon isotope composition ( $\delta^{13}\text{C}$ ), nitrogen content, and leaf mass per area) for 22 healthy trees in the plots. Logistic regression analysis was performed to determine which parameters influence the probability of appearance of moderate-to-severe declines in *B. maximowicziana*. The selected model included the variable (i.e., plot) representing differences in slope position while other explanatory variables (i.e., DBH, physical and borer damage) were not included. The probability of a decline in trees was higher at the upper slope than at the lower slope. The mass-based nitrogen content of leaf tissue was constant between the plots.

Leaf  $\delta^{13}\text{C}$  was significantly higher at the upper slope than at the lower slope, indicating that the water use efficiency of trees was higher at the upper slope. These results show that at the upper slope, *B. maximowicziana* grew under comparatively more water-limited conditions than *B. maximowicziana* on the lower slope. Therefore, drought stress is attributed as a cause crown dieback.

To examine mortality patterns of current-year shoots in *B. maximowicziana* crowns after severe insect herbivory, the degree of defoliation, pattern of shoot development, shoot mortality, and leaf water relations were investigated. In June 2002, 100 current-year long shoots growing in a *B. maximowicziana* plantation were observed for defoliation and mortality. An outbreak of herbivorous insects (*Caligula japonica* and *Lymantria dispar praeterea*) occurred in the stand during mid- to late June, and the monitored shoots were defoliated to various degrees. Within 1 month of defoliation, some of the severely defoliated shoots had produced new leaves on short shoots that had emerged from axillary buds. Stepwise logistic regression indicated that the probability for current-year long shoots to produce axillary short-shoots with leaves is closely related to the degree of defoliation. To evaluate water relations of the leaves, pressure-volume curves were determined for leaves that survived herbivorous insect outbreak and for new leaves that emerged after defoliation. The water potential at turgor loss ( $\Psi_{tlp}$ ) and the osmotic potential at full turgidity ( $\Psi_{\pi sat}$ ) were higher for new leaves than for surviving leaves, indicating a lower ability to maintain leaf cell turgor against leaf dehydration in new leaves. Of the 100 shoots analyzed, 13 died after the emergence of new leaves. Stepwise logistic regression indicated a general increase in the probability of long shoots dying with the emergence of new leaves, as shoot height increased. This result suggests that the combined effect of the vulnerability of newly emerged leaves and low water availability associated with higher shoot positions within the crown caused shoot mortality. On the basis of my results, I discuss possible mechanisms for mortality in severely defoliated *B. maximowicziana*.

I analyzed the relationship between the probability that birch trees would suffer from crown dieback in 1999 (crown-dieback probability) and the basal area growth rate (GB) from a period before the occurrence of crown dieback (1985–1987), using a data set of repeated measurements on 217 trees in a secondary forest at Minamifurano. Logistic regression analysis revealed that monarch birch had a larger crown-dieback probability when GB was low in the preceding period. Hence, there were predisposed stress factors that reduced GB and continued to affect trees for at least a decade. Next, I analyzed GB in the same period in relation to symmetrical and asymmetrical competition between trees and

found that GB was reduced by symmetrical competition, suggesting that this was a predisposing factor for crown dieback.

To examine the effects of the degree of crown dieback (DC) and competition between trees on GB and the mortality of *B. maximowicziana*, I measured GB and the mortality of 217 trees during a 4-year period (1999–2003) at a secondary forest (in Minamifurano) with serious tree damage. I analyzed growth and mortality in relation to DC, symmetric and asymmetric competition from neighbors, and initial tree size. Individual basal area growth decreased with increasing DC, with increasing symmetric (two-sided) competition, and with decreasing initial tree size. During a 4-year period, 4.1% of the observed trees died. Logistic regression analysis revealed that the mortality rate increased with increasing DC and increasing symmetric competition. These results suggest that both growth and mortality rates were affected by the same factors (i.e., DC and symmetric competition).

Based on the above-mentioned results, I discuss a possible process of crown dieback till the occurrence of death in *B. maximowicziana* and propose a thinning method to reduce the risk of crown dieback.

**Key words:** *Betula maximowicziana*, crown dieback, predisposing factor, inciting factor