

ブナの生理・生態調査

丹沢山地におけるブナのフェノロジー*1

田村 淳*1

I 目的

ブナ林衰退の要因として、大気汚染による光合成障害や土壌乾燥化、昆虫の過度な摂食などの複合要因が指摘されている。同一林分内でも枯死木と健全木がある事実は、これらの要因に対して個体間の生理生態的な差異があることを示唆する。本論では、同一林分におけるブナの展葉の差異を明らかにした上で、ブナの展葉の遅い個体がブナハバチ幼虫に摂食されやすい仮説を検証することとした。

そこで、まず同一林分内の隣接したブナ個体2本のフェノロジーの差異を調べ、それと摂食の程度との関係を検討した。次に、標高、方位の異なる4林分で、ブナ個体のフェノロジーの差異と摂食の程度との関係を調べた。なお、各年次における調査項目は次のとおりである。

II 研究方法

1 同一林分における2個体間のフェノロジー

清川村堂平地内の標高1150mの北斜面のブナ林を調査地とした。そこにツリータワー（高さ12m）を設置して、樹冠部を直接観察できるようにした。観察できるブナは4本

あり、うち1本は過去にブナハバチに過度に摂食されて枝の成長量が落ちたと推定される個体（以下、被害木 T3）、他3本はそのような形状が見当たらない個体（以下、健全木 T1、4、5）である。これらのうち、被害木（T3）1本、健全木（T1）1本を対象とした。

被害木と健全木1本から各5本（2003年は10本）の枝を選び、4月以降月に1回の頻度で展葉の状態を記録した。展葉を橋詰ほか（1996）にならい次のように6段階で評価した。また、記録の補助手段として展葉完了までの短期間に、インターバルタイマー付カメラを樹冠部に設置し、24時間間隔で枝を自動撮影した。

展葉のランク

0：冬芽は休眠状態で膨らまない。

1：冬芽が膨らみ、芽鱗の間から緑色の葉がすけてみえる。

2：冬芽は伸長し、縮んだ若葉が芽鱗から外側に出はじめる。

3：シュートは伸長し、縮んだ若葉が半分程度冬芽の外側に現れる。

4：シュートはさらに伸長し、縮んだ若葉が全部外側に現れる。葉は黄緑色を呈する。

5：若葉は伸長して緑色を呈する。縮んだ葉はみられない。

調査項目	2002	2003	2004	2005
同一林分における個体間のフェノロジー	○	○		
4林分における個体間のフェノロジー			○	○



写真1. 展葉ランク

*1：神奈川県自然環境保全センター研究部

また、展葉終了後に被害木と健全木の食痕数を調べた。食痕数は、樹冠の葉群層を5区分（14 m、12 m、10 m、8 m、6 m）して、各層で20枝を選び各10枚の葉、すなわち合計200枚の葉を対象として、食痕の数を調べた。

2 4 林分における個体間のフェノロジー

調査地は、天王寺尾根（標高1,330 m）、丹沢山山頂付近（1,500 m）の南北斜面に1箇所ずつ合計4箇所の林分調査枠を設置した。各林分あたり10～20本のブナを対象とした。

展葉フェノロジーはブナの展葉が開始する4月中旬から展葉が終了する6月上旬まで、約7日間隔で調べた。フェノロジーの進行は、上記の6ランクとした。

この基準により樹冠全体に対する展葉ランクの比率を10%単位で双眼鏡の使用および目視により記録し、各調査日について個体ごとに平均ランクを求めた。また、調査期間における各個体の平均ランクの積算値を展葉の早さとした。

ブナハバチによる摂食度については、ブナハバチの幼虫が地上から姿を消す6月下旬以降に、越地(2002)を参考に、次の5ランクで評価した。

摂食度のランク

- 0：摂食なし
- 1：摂食率1～25%（部分的に摂食されたもの）
- 2：摂食率25～50%（葉が大部分残るもの）
- 3：摂食率50～90%（葉が半分以上摂食されたもの）
- 4：摂食率90%以上（葉がほとんど摂食されたもの）

III 結果

1 同一林分における2個体間のフェノロジー

2002年、2003年ともに健全木と被害木において展葉の時期に差異はなかった（図1）。また、年による違いもなく、4月中旬に展葉が開始し、5月上旬には展葉が終了していた。展葉開始から終了まで約3週間かかっていた。

2002年は、展葉の時期に大きな差異はなく、被害木で約3日早かった。両者ともに展葉は4月中旬にはじまり、5月上旬に終了した。2003年は、調査開始時点の4月中旬ですでに展葉が開始しており、5月上旬には展葉が終了した。健全木と被害木は2ヶ年ともにブナハバチ幼虫の採食痕が認められたが、摂食度1と軽微であり、調査期間において

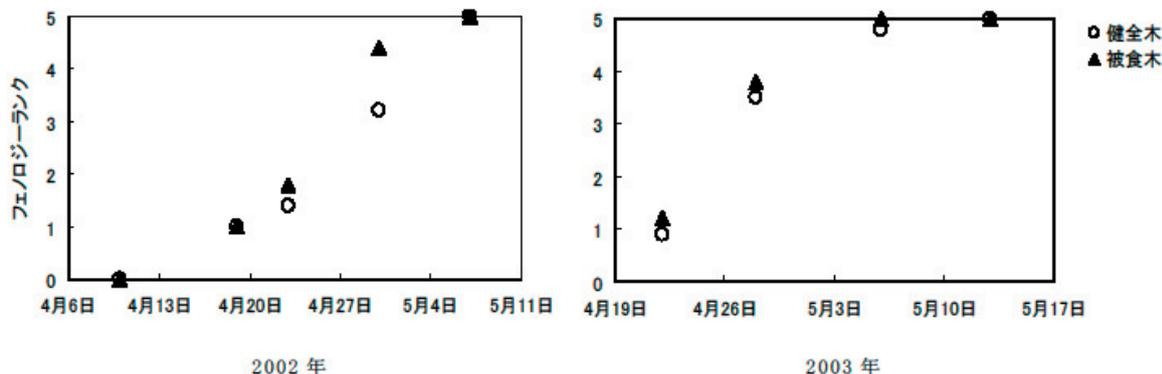


図1. 被害木と健全木のフェノロジー

ブナハバチの大発生を観察できなかった。

2002年に健全木と被害木について葉群層別に食痕数を比較したところ、被害木は樹幹上部ほど食痕数が多かったが、健全木では傾向を見出せなかった（図2）。ただし、両者ともに葉群層間で食痕数に統計的な有意差が認められた（ANOVA, $p < 0.001$ ）。

各葉群層で被害木と健全木の食痕数を比較すると、最上段（14 m）と2段目（12 m）の食痕数は被害木で有意に多く、5段目は健全木で有意に多かった（t検定, $p < 0.05$ ）。被害木の最上段の食痕数は平均1.5個/枚と他の葉群層と比較して多かった。

2 4 林分における個体間のフェノロジー

①展葉フェノロジー

2004年は4林分ともに展葉中頃に個体間のバラツキが大きくなり、進行の早い個体は5月中旬に展葉が終了し、遅い個体でも5月下旬に展葉が終了した（図3）。標高によらず展葉は北斜面で早い傾向が認められた（二標本t検定, $p < 0.01$ ）。また、斜面方位により個体間のバラツキの大きい時期は異なり、北斜面では南斜面よりも1週間早かった。ブナハバチに産卵されやすい期間（フェノロジーランク2～3）は、標高によらず南斜面で1～2週間長い傾向があった。

2005年は、4林分ともに展葉中頃から後期にかけて個体間のバラツキが大きくなった（図4）。1330 m地点では南北斜面ともに4月下旬に展葉を開始し、北斜面で5月中旬に、南斜面では5月下旬に展葉が終了した。1500 m地点では、北斜面で展葉を早く開始し、4月下旬には芽を膨らませた個体があった。展葉が終了したのは1330 m地点より1～2週間遅く6月上旬にずれこんだ。ブナハバチに

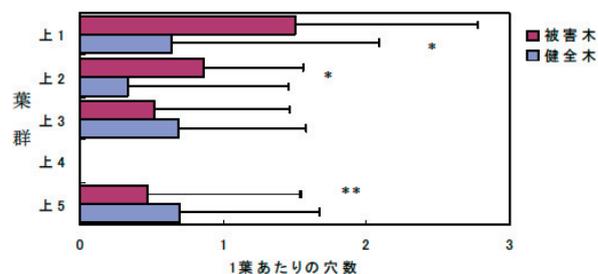


図2. 葉群層別のブナハバチ食痕数 *: $p < 0.001$, **: $p < 0.05$

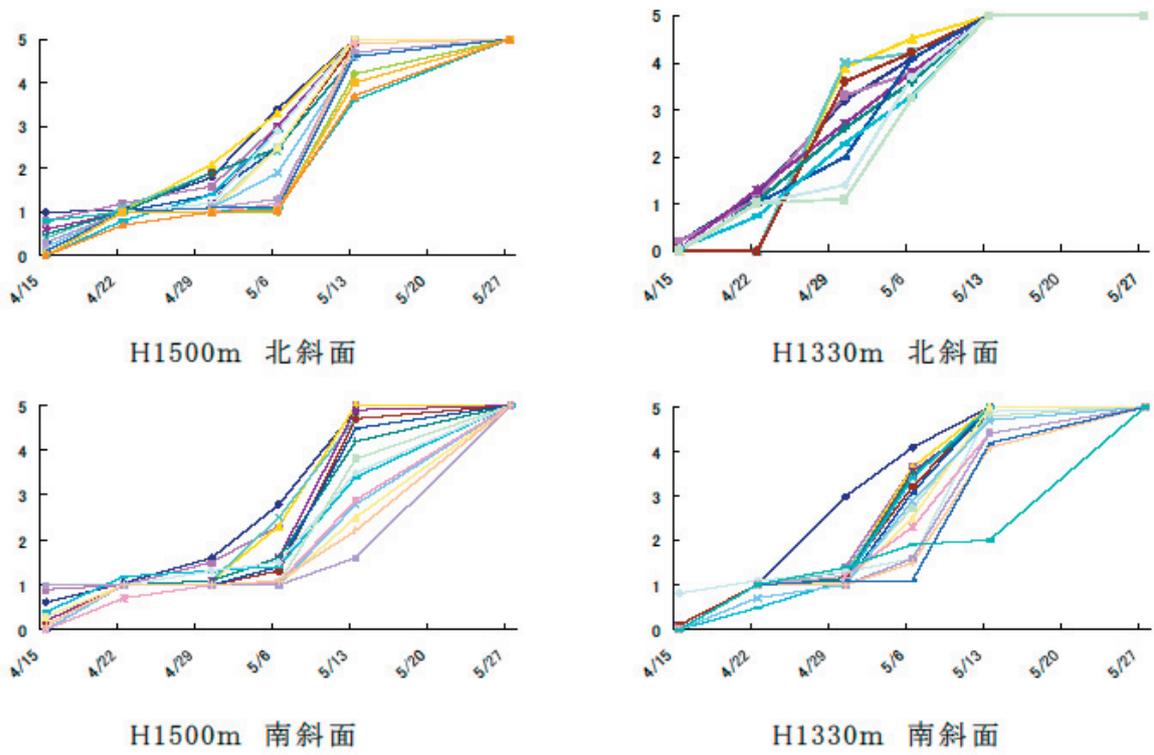


図 3. 2004 年のブナの展葉フェノロジー

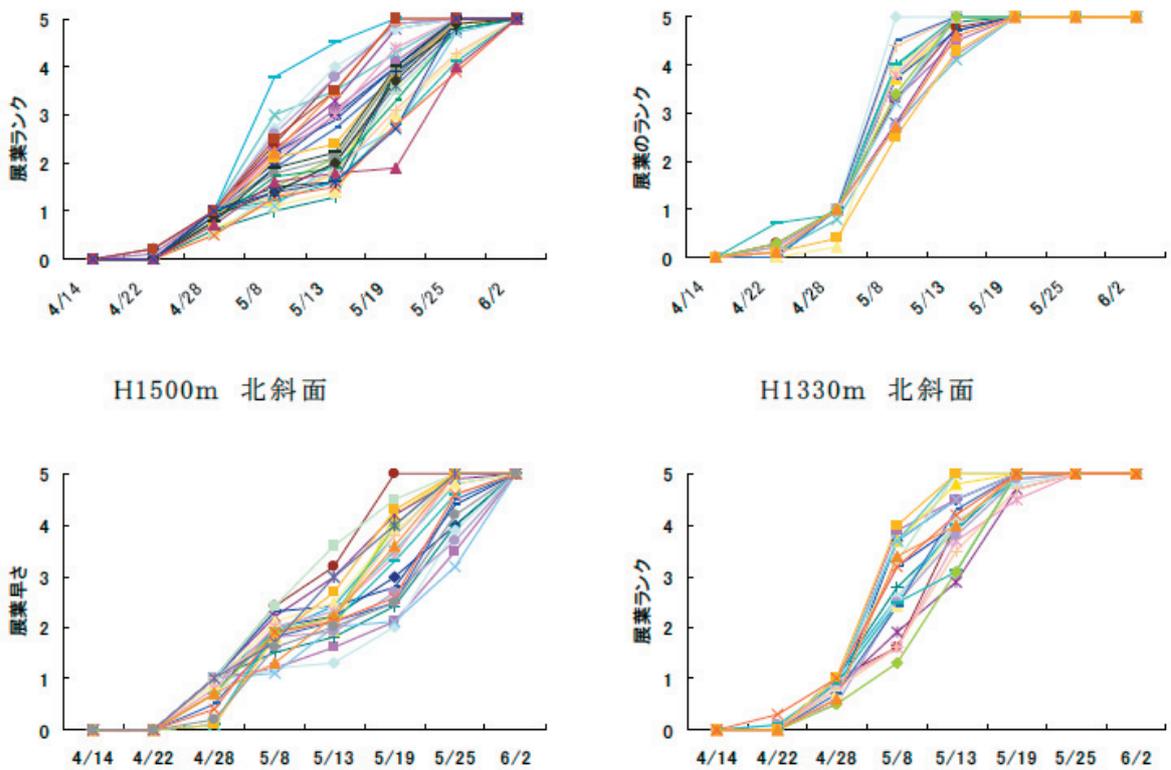


図 4. 2005 年のブナの展葉フェノロジー

産卵されやすい期間は、斜面方位によらず標高の高い方で長い傾向があった。すなわち、1500 m地点では南北斜面ともに約 20 日間、1330 m斜面では南北斜面ともに約 10 日間と 10 日の差があった。ブナハバチに産卵されやすい期間が 2004 年のように南斜面で長いという傾向は 2005 年には見受けられなかった。

年変動をみると、フェノロジーは標高および斜面に関わらず、2 年間で同調する傾向が見られた (図 5)。すなわち調査開始年に展葉の早かった個体は翌年も早く、遅い個体は翌年も遅かった。

②展葉フェノロジーと摂食度との関係

2004 年は標高 1500m 南斜面の林分では摂食度が 1 ~ 4 と個体間のバラツキがあった。一方、他の 3 林分ではいずれも摂食度が 2 以下で個体間のバラツキは小さかった (図 6)。個体間のバラツキの大きかった林分では、各摂食度に対する展葉の早さに統計的な有意差があり (ANOVA, $p < 0.001$)、摂食度が高い個体ほど展葉が遅い傾向が認められた。標高 1300m 南斜面においても、摂食度 2 と 1 の個体間で展葉の早さに統計的な有意差があり (ANOVA, $p < 0.001$)、摂食度 2 は 1 よりも展葉が遅い傾向が認められた。1300m 北斜面では展葉の早さが中程度の個体は摂食度 2 で、早い個体と遅い個体は摂食度が 1 であった。1500m の北斜面では摂食度がすべて 1 で、展葉の早さと摂食度に有意な関係を見出せなかった。

2005 年も 2004 年と同様に南斜面ほど摂食度が高く、また展葉の遅い個体で摂食度がばらつく傾向が認められた

(ANOVA, 図 7)。1500 m南斜面では展葉の遅い個体ほど摂食度も高く、摂食度 3 と 4 に該当するものがあつた。ほかの 3 林分では摂食度が最高で 2 か 3 であつたが、展葉の遅い個体で摂食度が高い傾向があつた。

IV 考察

ツリータワーを使ったブナ個体間の展葉フェノロジーは、2002 年、2003 年ともに被害木 (T3) の方が健全木 (T1) よりも 3 日程度早かった (図 1)。この 2 年間でブナハバチが大発生することはなかったが、樹冠部の摂食痕は被害木 (T3) で多かった (図 2)。これらのことは、展葉の遅い個体が葉食昆虫に摂食されやすいという仮説を支持しない。これには、展葉の差が 3 日と小さかったことと、葉の厚さや成分の個体差が影響している可能性がある。

標高と斜面方位の異なる 4 林分間でフェノロジーとブナハバチの摂食度との関係を 2004 年、2005 年と調べたところ、標高に関わらず南斜面の林分ではブナハバチに摂食されやすいフェノロジーランクが 2 ~ 3 の期間が北斜面の林分よりも 1 ~ 2 週間長かった (図 3、図 4)。また、南斜面の林分では展葉の遅い個体ほど強く摂食されていた (図 6、図 7)。とくに、1500 m南斜面の林分では他の林分と比較して 2 年連続して摂食度が高かった。これらのことは、展葉の遅い個体がブナハバチに摂食されやすいという仮説を支持するとともに、1500 m南斜面の林分は他の林分よりもブナハバチの個体群密度が高い可能性がある。越地 (2002) も、本論の調査と同じ斜面において、毎年同じ個

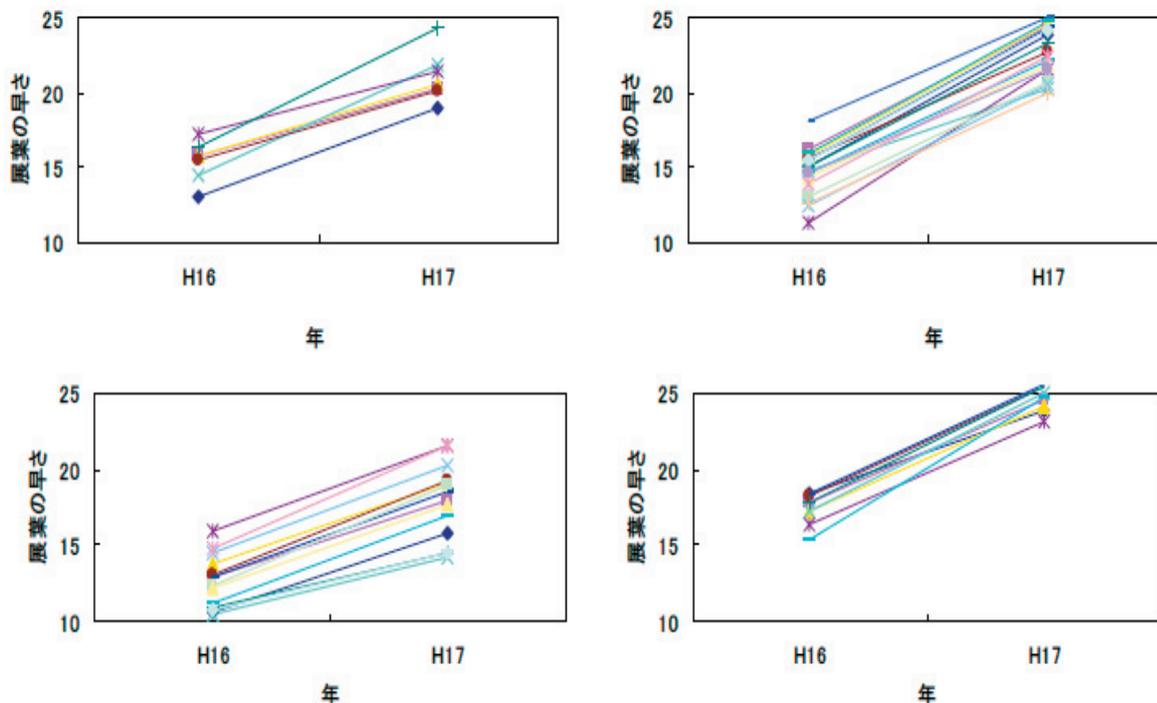


図 5. 展葉の早さの年変動

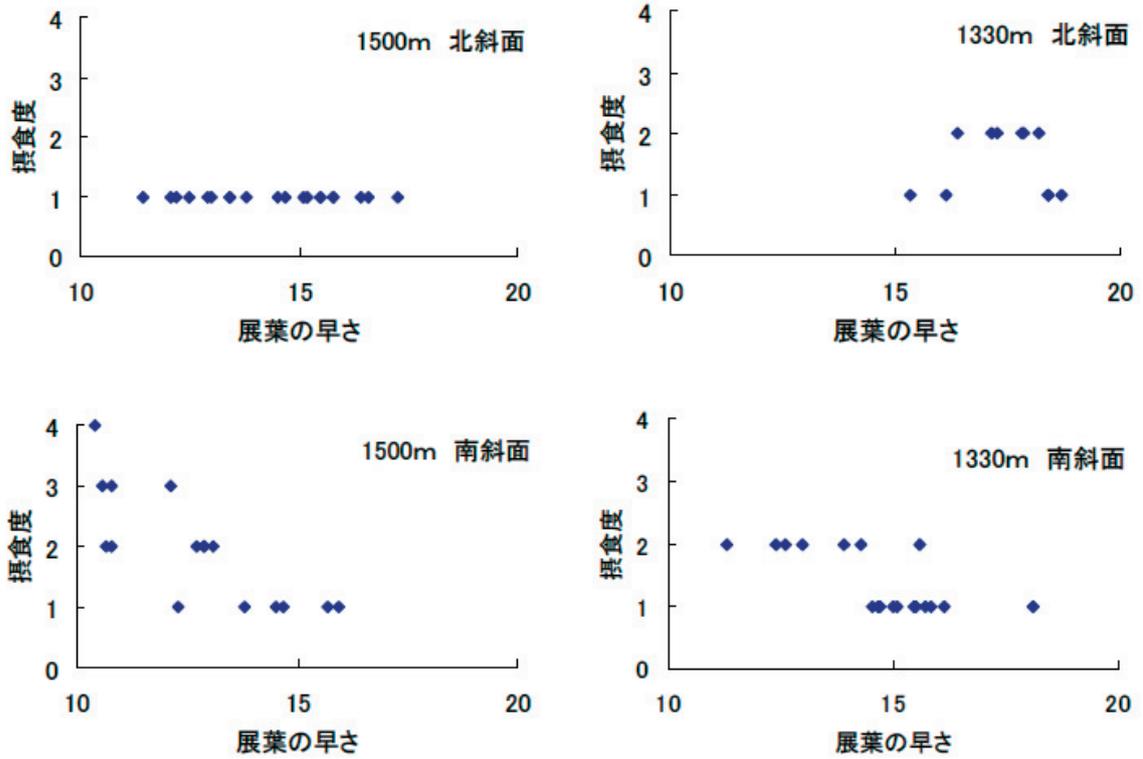


図6. 2004年の展葉の早さと摂食度との関係

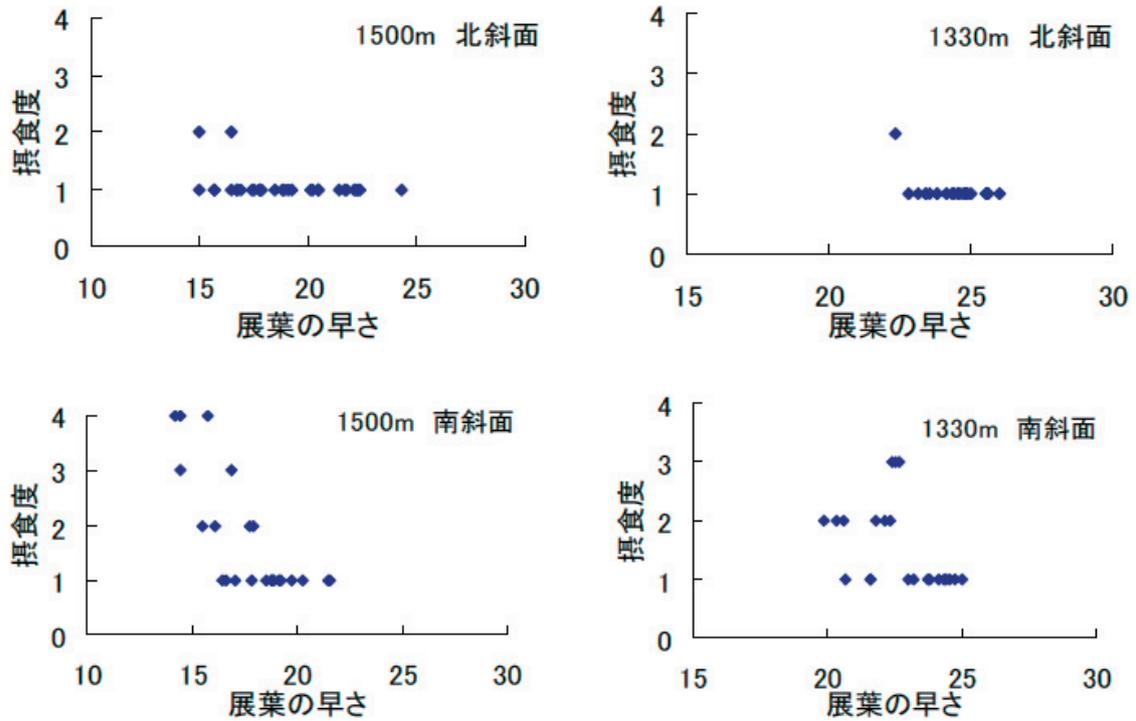


図7. 2005年の展葉の早さと摂食度との関係

体がブナハバチの被害を受ける傾向があることを指摘している。山上ほか（2007）はブナハバチによる激害をうけたブナの展葉は遅れる傾向があること、ブナハバチが集中的に産卵する個体が決まってしまうことを指摘している。これらのことから、本来同一林分で見受けられる展葉フェノロジーの個体差、すなわち展葉の遅い個体がブナハバチに摂食されると、次年度以降も展葉フェノロジーが遅れ、さらに産卵されやすくなって、産卵・摂食木の固定化という悪循環に陥ると考えられる。そして連年強く摂食される結果、ブナが枯死するに至る（越地，2002）のであろう。このようにブナハバチの密度が高いところでブナハバチによるブナの摂食害を受けていると想定されるが、ブナハバチの密度に影響する要因がブナのフェノロジーなのか、他の環境要因であるのか不明である。これについては、今後のブナハバチの個体群動態の研究を進める過程で解決すべき課題である。

引用文献

- 橋詰隼人・李 延鎬・山本福壽（1996）ブナの開花期の産地および家系による差異．日林誌 78(4): 363-368.
- 越地 正（2002）丹沢山地におけるブナハバチ大発生の経過とブナの被害実態．神自 環境セ研報 29:27-34.
- 山上 明・谷 晋・伴野英雄（2006）ブナハバチ食害によるブナ枯死とブナ林の衰退．丹沢大山総合調査実行委員会編，丹沢大山総合調査報告書，pp. 〇 - 〇. 神奈川県環境農政部緑政課，神奈川．