

丹沢山地ブナ林の衰退要因とその複合作用

谷脇 徹*・相原敬次*・齋藤央嗣*・山根正伸**

Factors and its interactive effects on beech forests decline in the Tanzawa Mountains

Tooru TANIWAKI*, Keiji AIHARA*, Hiroshi SAITO*
and Masanobu YAMANE**

要 旨

谷脇徹・相原敬次・齋藤央嗣・山根正伸：丹沢山地のブナ林の衰退要因とその複合作用 神奈川県自環保セ報告 14 : 1-12, 2016 丹沢山地のブナ林衰退の実態と、衰退要因と考えられるオゾン、水ストレスおよびブナハバチの影響に関する知見を整理し、衰退機構の要因連関仮説を検証した。丹沢山地のブナ林では、蛭ヶ岳から丹沢山にかけての主稜線や檜洞丸の山頂付近を中心に草地・裸地の拡大が生じていた。オゾンは高標高域で高い濃度が観測され、衰退地や風衝地を中心としてブナの成長抑制を引き起こしている可能性が高い。林冠ギャップ（以下、ギャップ）拡大などの環境変化による局所的な乾燥化はブナの慢性的な水ストレスを増大助長していると考えられた。ブナハバチの食害影響は、ギャップ周辺の水ストレスやオゾン影響を受けている個体に強く現れると考えられ、ギャップの拡大や林床植生の退行が進んだ地点では各要因の作用が助長されることが強く示唆された。衰退機構の要因連関仮説を支持・補強すると思われる知見に基づき、衰退リスク評価の基礎となる衰退要因と立地環境との関係を示す概念図を提案した。

キーワード：オゾン、水ストレス、ブナハバチ、立地環境、ギャップ

I はじめに

我が国における森林の衰退現象は、1970～1980年代頃から大気汚染との関係で注目されるようになる。代表的なものとして、関東地方や関西瀬戸内地方の平野部のスギ林（高橋ら 1986、1991；堀田 1991；梨本・高橋 1991 など）、奥日光のダケカンバ林（伊豆田・小川 2004）、大台ヶ原のトウヒ林（日野ら 2003 など）、英彦山のブナ林（猪上ら 2002）などが知られている。

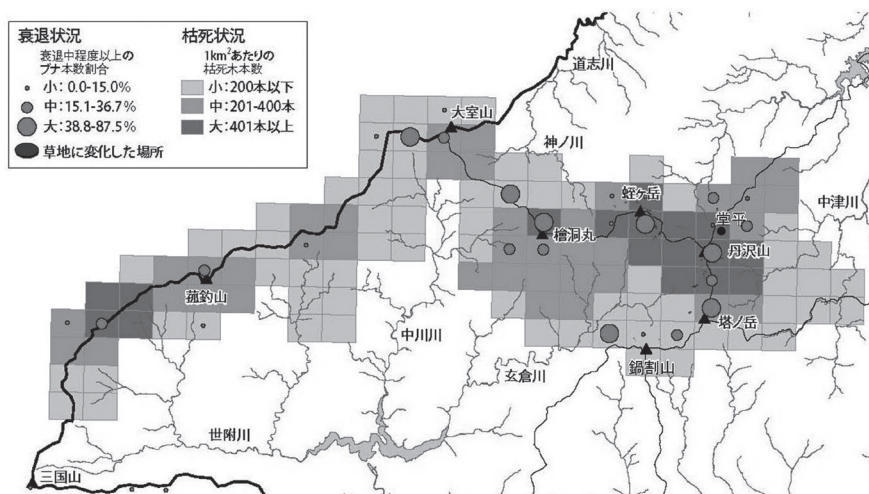
神奈川県丹沢山地でも 1970 年代から丹沢山地において森林衰退が生じており、原因解明のための

様々な調査が行われてきた。1960～1970 年代にかけて大山モミ林で集団的な立ち枯れが生じ、二酸化硫黄など大気汚染とハラアカマイマイ大量発生の影響が推測された（神奈川県環境部大気保全課 1994）。このときの大気汚染はブナの枯死・衰弱にも関与したとされる（相原ら 2004；越地ら 2012a）。1980 年代以降には増加したニホンジカ（以下、シカ）によるウラジロモミの樹皮剥ぎによる立ち枯れが目立つようになる（越地ら 2012a）。1990 年代からは、ブナハバチによるブナ葉の食害が顕在化した（越地 2002；山上ら 2001）。

このように、丹沢山地では年代によって影響す

* 神奈川県自然環境保全センター研究企画部研究連携課（〒 243-0121 神奈川県厚木市七沢 657）

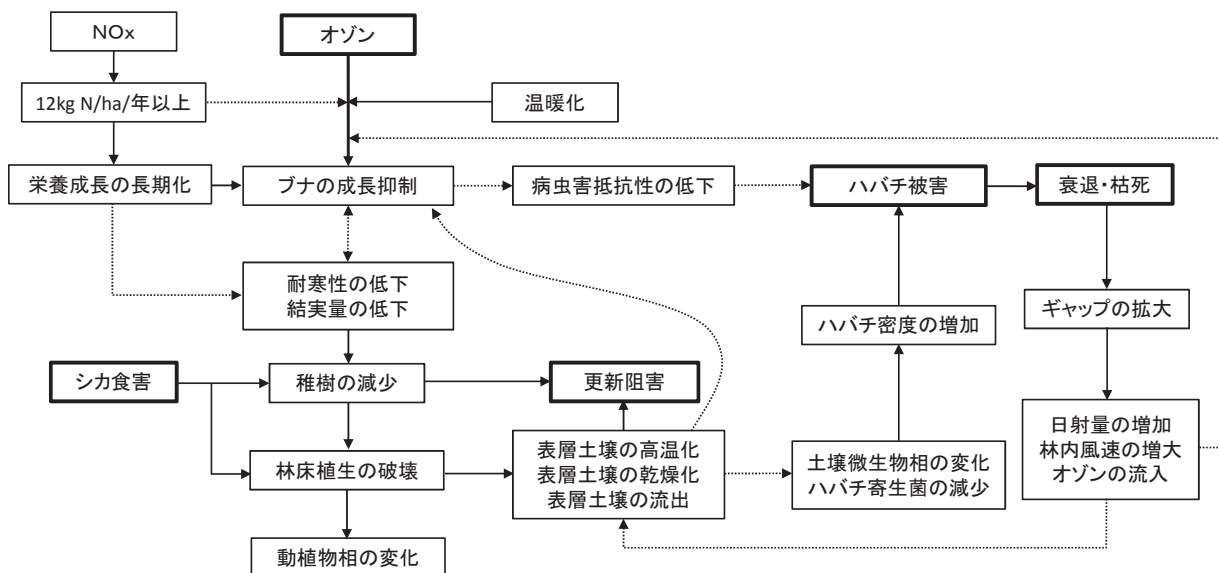
** 神奈川県自然環境保全センター研究企画部（〒 243-0121 神奈川県厚木市七沢 657）



このことを踏まえ神奈川県自然環境保全センターでは、ブナ林衰退機構解明プロジェクトにおいてこれら3要因の実態把握やブナ林への影響解明に取り

なお、本稿では衰退関連の用語として、単木単位で樹勢の低下が生じることを衰弱、枯れることを枯死とし、森林・林分で集団的に枯死や衰弱が生じることを衰退として統一する。

II ブナ林の衰退状況



山根 2013；本特集の鈴木ら 2016）や植生へのシカ採食影響調査（田村 2007、2008、2010、2013；田村ら 2013）などを通じて、蛭ヶ岳から丹沢山にかけての主稜線や檜洞丸の山頂付近で、更新阻害が生じるなかでブナ等高木の衰弱が進み枯死することで草地・裸地が拡大しており、ブナの枯死・衰弱の累積に伴って森林環境が変化していることが明らかにされてきている。

丹沢山地のブナ林の衰退実態に関しては、ブナ等の高木の枯死は 1970～1980 年代以降から目立ち始め（越地ら 1996）、1990 年代以降になると枯死に起因する林冠ギャップ（以下、ギャップ）地（草地・裸地）の増加と広葉樹高木林の減少傾向が明瞭になり、2000 年代以降もブナ林の衰退は継続している（山根・鈴木 2012；鈴木・山根 2013；本特集の鈴木ら 2016）。

衰退は、丹沢ブナ林で全面的に生じている訳ではなく、1990 年代以降では高標高域、とくに蛭ヶ岳から丹沢山・竜ヶ馬場にかけての主稜線と檜洞丸（山根・鈴木 2012；鈴木・山根 2013；本特集の鈴木ら 2016）の南～西向き斜面を中心に生じている（山根・鈴木 2012；鈴木・山根 2013）。

枯死や衰弱が目立つ樹種はおもにブナである。丹沢山地のブナ林は、カエデ類やシナノキなどの落葉広葉樹高木のなかにブナが 4～87% の割合で混交し、檜洞丸山頂付近の調査からは、樹勢と枝伸長量の低下、葉色の悪化、葉の壊死などの衰弱症状はブナを中心に観察される（山根ら 2009）。ただし、衰退が進んだ林分では立木密度が低下し、ブナ以外の高木樹種でも、衰弱症状が進行した個体が多くみられている（山根ら 2009）。

ブナ林衰退地では、更新が進んでおらず、森林がミヤマクマザサやシカ不嗜好性植物を中心とする草地へと移行している（写真 1）。通常、健全なブナ林では高木が枯死した後、ブナ等の次世代が更新することで森林として再生するが、シカの採食影響が大きい条件下では、後継樹が採食され減少・消失し、天然更新が阻害されている（本特集の田村ら 2016 など）。丹沢山地ではシカが全般に過密化しており、とくに、ブナ林の衰退が進んできた高標高域で高密度状態がみられ（藤森ら 2013；永田ら 2013）、過採食によるスズタケの退行やシカの不嗜好性植物の増加、希少植物の減少、ブナを含む各種高木の天然更新の阻害など、林床植生の退行が顕在化している



写真 1 シカ不嗜好性植物が優占する草原化が進む檜洞丸の山頂付近

（田村 2007、2008、2010、2013；Tamura 2016；田村ら 2011、2013）。このように、草地・裸地化が進んだブナ林の衰退地では、土壤侵食による森林の荒廃が懸念される状況が生じている（山根ら 2007）。ブナ等の高木の枯死・衰弱が進んでいる蛭ヶ岳では、樹木の消失にともない、リターや中～粗大な根、土壤有機物含有量の減少や土壤硬度の増加が観測され（Higashi *et al.* 2003）、ブナ林の消失が土壤環境にも影響を及ぼすことが示されている。

Ⅲ ブナを枯死・衰弱させる要因

丹沢山地において複合的に作用している主な衰退要因と指摘されたオゾン、水ストレス、ブナハバチの影響については、以下のような知見が集積されてきた。

1 オゾン

丹沢山地のブナ林では広範囲でオゾン濃度が高く、風衝地や衰退が進みギャップが形成された地点のブナに強く影響していることを示す知見が、現地観測や現地実験、シミュレーションを通じて集積されている。

オゾンは酸化力が強く、葉の気孔のガス交換により葉内に取り込まれると葉緑体の機能を阻害することが知られている（伊豆田ら 2001）。ブナはコナラやミズナラよりオゾン感受性が高く、国内外の 16 樹種（針葉樹 8 種、落葉広葉樹 8 種）を比較すると 3 番目の感受性の高さとされた（伊豆田ら 2001）。

神奈川県のおゾン濃度は近年上昇傾向にあり、オゾン影響の指標となる AOT40 は、1990 年代～2000

年代前半には日中が $10\text{ppm} \cdot \text{h}$ 前後、夜間が $2 \sim 3\text{ppm} \cdot \text{h}$ で推移したが、2000 年代後半になると日中が $15\text{ppm} \cdot \text{h}$ 前後、夜間は $5\text{ppm} \cdot \text{h}$ 前後で推移するようになった（若松ら 2013）。オゾン濃度の上昇傾向は特に春期と夏期で顕著であった（若松ら 2013）。現在の丹沢山地では硫黄酸化物 (SO_x) や窒素酸化物 (NO_x) 濃度が低い一方で、ブナの成長や光合成を低下させる高濃度オゾンが観測（丸田ら 1999；阿相ら 2007；河野ら 2007；若松ら 2013）され、シミュレーションによってもオゾンの暴露量 (AOT_{40})、気孔取込み量 (POD_1) とともにブナ林広域でクリティカルレベルを超えることが確認されている（斎藤ら 2013）。

丹沢の高濃度オゾンは関東地方からの輸送が多いが、東海地方からの輸送も認められる（松隈ら 2012；斎藤ら 2012b）。太平洋高気圧に覆われた夏期には南風が卓越し、夜間の陸風によりいったん相模湾に移送された大気汚染物質から日中に光化学反応でオゾンが生成され、海風により丹沢山地に移送される可能性が考えられている（丸田ら 1999；松隈ら 2012）。

山岳地のオゾン濃度は平地に比べて高く、鉛直分布をみるとブナが生育する標高帯に濃度のピークが認められる（斎藤ら 2012a, b）。とくに光化学反応によるオゾン生成が生じない夜間でも、山岳地では都市部と異なり高濃度が維持される傾向がある（斎藤ら 2012a；若松ら 2013）。これは、山岳地では夜間の風が弱いため移流や拡散が小さく、 NO_x 等との化学反応や湿性沈着等によるオゾン消失が少ないと、日中に生成されたオゾンが夜間もそのまま保たれ高濃度を維持しやすいためと考えられている（斎藤ら 2012a；若松ら 2013）。

丹沢山地でのオゾンのブナへの具体的な影響については、西丹沢の犬越路における3年間の累積的な大気オゾン影響をオープントップチャンバーを用いて観測した研究から、葉のクロロフィル含量や最大光量子収率の低下、全乾燥重量の61.3%の低下および早期の落葉が報告されている（武田・相原 2007）。また温室内の実験では、一成長期のオゾン暴露がブナ苗の葉面積や個体乾重量、相対成長率や純同化率を減少させ（清水・伊藤 2013）、翌年のブナ苗の展葉を遅延させる（Yonekura *et al.* 2004）ことも示されている。オゾンはまた、植物体内における光合成の同化産物の分配パターンを変化させ

（伊豆田 2001）、短時間の暴露でもブナ苗の光合成産物の転流パターンを変化させた（関 2012）。ただし、極めて高濃度の短期的な暴露（ 200ppb 、24 時間）では可視傷害や葉緑素含量、蒸散速度、光合成速度などには急性的な影響はみられていない（清水・伊藤 2013）。

オゾン濃度が高い高標高のなかでも、影響の程度は立地や森林の状態によって異なることも分かってきた。蛭ヶ岳から丹沢山・竜ヶ馬場にかけて確認されている衰退地は南向き斜面に集中しているが、これは地形に起因して風速が増加する地点と対応するものであり、衰退現象の局地性は局地風の影響を強く受けていることが示唆されている（河野ら 2007；Suto *et al.* 2008）。風とオゾン濃度の複合影響を評価する移流フラックスは、地表面に平行に輸送されるオゾンの量を表しており、衰退状況との対応は、濃度としてより移流フラックスとして評価したほうが良好であった（河野ら 2007；Suto *et al.* 2008）。さらにオゾン濃度は、周囲が開けた地点のほうが、周囲に樹木が多い地点より暴露量が増えることがパッシブサンプラーにより観測された（阿相ら 2007）。林床植生が破壊され、ギャップが拡大した地点では、林内風速が高くなるためオゾンの移流フラックスも増大し、加速的に衰退が進行すると考えられている（河野ら 2007）。このことは林内のオゾン濃度の水平分布が林縁より樹林の中心に向かって濃度が漸減する傾向を示し、物質密度が高い樹林のほうがオゾンの減衰効果が高くなる（荒木ら 1983）ことから裏付けられる。このように風の複合作用によりオゾン影響が大きい地点で、林床植生が退化したうえに林冠の閉鎖が崩れると、林内に高濃度オゾンが入り込むようになり、高木の枯死・衰弱が加速する可能性があることが示されている。

2 水ストレス

丹沢山地では環境変化による山地広域の乾燥化、風衝地での乾燥化、ギャップ拡大による局所的な乾燥化によりブナの慢性的な水ストレスが増大しており、水分通道の悪化が水ストレス症状を助長しているとする知見が集積されてきた。

ブナはコナラやミズナラと比較して水ストレスに敏感とされ（Maruyama & Toyama 1987）、大気飽差が上昇するとブナ樹冠における光合成速度や気孔コンダクタンスが低下し、蒸散速度が上昇するとされ

る（斎藤ら 2001）。実験的には水ストレス処理により 7 月以降にブナ苗の葉の水ポテンシャルが、8 月以降に純光合成速度、気孔コンダクタンスおよび蒸散速度がそれぞれ低下し（Yonekura *et al.* 2001）、ブナ苗の葉面積や個体乾重量、相対成長率、純同化率の減少を引き起こした（清水・伊藤 2013）。また、相原ら（2012）は、檜洞丸の衰退地でブナの樹液流を計測し、昼間の 1 割を超える過剰な蒸散量が夜間に算出される個体があり、水収支の不均衡による水ストレスが生じている可能性を指摘した。

さらに、上田ら（2016）が檜洞丸の衰退地と健全地に生育するブナで詳細な調査を行い、衰退地に生育する衰弱ブナでは水分通道組織について平均道管内径が小さく、木部のキャピテーション感受性が高い傾向にあり、葉の水ポテンシャルが低下し、顕著な水不足の状態にあることが確かめられた。蛭ヶ岳から丹沢山・竜ヶ馬場にかけての風衝地では卓越風による乾燥のストレス（星ら 1997；山根ら 2007a；Suto *et al.* 2008）が強く作用してブナ等高木が枯死する場合があると考えられる。山頂や稜線に位置するオオモミジガサブナ群集は、霧の影響により多湿でありながら風の影響を強く受けており、一度破壊された林分の回復は困難であることが、1964 年の時点ですでに指摘されていた（宮脇ら 1964）。

ただし、その背景には近年の環境変化も関わっていると考えられている（河野ら 2007；山根ら 2007a）。温暖化は将来のブナ林分布適域を減少させると予測しており（松井ら 2009）、丹沢のブナ林では 1990 年代以降、冬期の温暖化や少雪化傾向が見られ（山根ら 2007b；若松ら 2013）、それに伴う山地全体の相対湿度の低下・乾燥化が懸念されている（相原ら 2004）。

また、過密化したシカ採食により植生退行が顕在化し、それに伴う林内や土壌の乾燥化の可能性も指摘されている（山根ら 2007a）。2013～2014 年には山地広域でスズタケの一斉開花が確認され（永田・田村 2014、2015）、開花後の枯死に伴う林床植生のさらなる減少が懸念される。さらに、衰退地では気温や地温の上昇と相対湿度の低下が生じる（戸塚ら 1997a）ことから、衰退の進行が局所的な乾燥のストレスを助長すると考えられる。1990 年代以降、複合的な要因によりブナが受ける水ストレスが増大していることが窺える。これら要因が乾燥化にどの

程度寄与しているかは今後の課題であるが、森林内のサルオガセ類など懸垂性の地衣類に減少傾向が認められる（吉田ら 1997）ように、森林内の乾燥化が進んでいる可能性は高い。

このように水ストレスは、卓越風の影響を強く受ける場所があるなかで、1990 年代以降に顕在化した広域での温暖化や植生退行と局所的なギャップ拡大により慢性的な影響が増大したとみることができる。

3 ブナハバチ

ブナ林の衰退に関与していることが疑われていた新種のハバチについては、食害の発生実態とブナ枯死との関係や、生態と大発生機構に関する研究が進み、1990 年代以降のブナの枯死に最も寄与していることを示す知見が集積されている。

ブナハバチは幼虫がブナとイヌブナの葉を食べる葉蜂の仲間で、北海道、本州、四国、九州に分布する日本固有種であり、比較的最近の 2000 年に新属新種として記載されている（Shinohara *et al.* 2000）。

ブナハバチの突発的な食害は各地で散見されるが（桃澤 1999、野澤 2009、上田ら 2013 など）、度重なる食害により広域で枯死・衰弱症状が観察されているのは丹沢山地のみである。丹沢山地において初めてブナハバチの食害が確認されたのが 1993 年（山上ら 2001；越地 2002）であり、1997 年からは広域の食害調査が実施され、大規模な食害が 1997 年、1998 年、2007 年、2011 年、2013 年に観察された（山上ら 2007；谷ら 2008、2012a、2014）。食害には明らかな周期性はみられず、ほとんど被害のない年から激しい被害の年まで、その度合いは突発的に大きく変動する傾向があることが分かってきた（谷ら 2012）。食害の中心地域は、1990 年代は檜洞丸から丹沢山・堂平にかけてであったが、2010 年代には加入道山や大室山から檜洞丸で激しくなり、徐々に西方向に拡大している（谷ら 2012a；本特集の谷・伴野 2016）。

当初は、ブナハバチの食害でブナは枯死しないと思われていたが、調査が進むにつれ、食害や摘葉試験により年輪幅の減少（越地ら 2005、2006）や枝先枯れ（桃澤 1999；越地 2002）が生じることが分かり、さらに複数回の食害で枯死・衰弱する個体が確認された（山上ら 2007；越地ら 2012b）。一方、

複数回の食害でも衰弱症状が現れない個体もあり(越地ら 2012b)、激しい食害が必ずしも枯死を招く訳ではないことが示された。ブナハバチ食害によるブナ枯死・衰弱への影響を調べるため檜洞丸の南向き斜面の衰退地に設定した0.7ha固定試験地の観察からは、ギャップ周辺のブナの26%がブナハバチの食害影響などで枯死し、1997年に0.1haであったギャップが2010年には0.3haまで拡大しており、食害による枯死はギャップ周辺に多く発生している(越地ら 2012b)。このような観察から、上述のとおり高標高のギャップ周辺に生育するブナは、高濃度オゾンと水ストレス影響を強く受けており、そのような個体が、ブナハバチの食害を受けると枯死に至ることが示唆される。

ブナハバチの生態も徐々に明らかとなってきた。丹沢山地の高標高域において、メス成虫は5月中～下旬を中心に羽化する(谷脇 2015)。現地採取繭の飼育実験と地温測定により越冬後から羽化するまでの発育ゼロ点と有効積算温度を調べたところ、サンプル数は不十分ながら、発育ゼロ点が2.47℃、有効積算温度が242～268日度と算出された(谷脇未発表)。羽化した成虫の食物はブナの当年枝などに大あごで噛み傷をつけて滲出する樹液であり、これを摂取することにより卵生産と生存日数が増加し、本種本来の繁殖力が発揮されることが示唆されている(谷脇 2014a、b)。産卵は展開途中の若葉の葉裏葉脈沿いに1卵ずつ行われる(Shinohara *et al.* 2000)。1メスあたりの産卵数は平均25卵(山上ら 2005)や35卵(谷脇 2014a)とされる。

5月下旬～6月上旬に孵化した幼虫は葉を食べて成長し、6月中～下旬に摂食を完了して終齢になると土中に潜り繭を形成する(谷脇 2015)。幼虫の齢期はオスとメスで異なり、オスの終齢は5齢、メスでは6齢である(Shinohara *et al.* 2000)。発育速度の指標である発育ゼロ点と有効積算温度は、卵が6.7℃と57日度、オス幼虫が5.5℃と175日度、メス幼虫が4.4℃と256日度とされる(谷ら 2009)。幼虫の大発生時の食害による失葉は幼虫の体サイズが大きくなる6月中～下旬に一気に進行し、幼虫が消失する7月上旬までに終息する(谷脇 2015)。

繭形成後は前蛹となり、そのまま越冬して春に蛹化・羽化して成虫となる。大規模な食害は、繭が高密度化した地点で展葉期に大量のメス成虫が発生することで生じると考えられる(谷脇ら 2012、

2013)。特に展葉の遅い個体は、若葉の出現を待ち構えるメス成虫の産卵を受けやすいとされる(田村ら 2005；山上ら 2007)。前蛹の状態でも2年以上長期休眠する個体もあり、その割合は年によって異なるため、毎年同じ密度の繭が加わっても成虫の羽化数が3倍近く異なる場合があり得る(谷ら 2012b)。ブナハバチの突発的な大量発生は、長期休眠によって蓄積された繭の一斉羽化により生じている可能性がある(谷ら 2008)。

丹沢山地におけるブナハバチの高密度化の原因については当初不明であったが、調査の進展に伴い、ブナ林の衰退に伴う微気象や林内環境の変化、あるいはブナハバチを巡る生物間の相互関係の攪乱が関係することが示唆された(山上ら 2007；山根ら 2009；越地ら 2012b)。

このことについては土壤環境と土中に形成された繭との関係が推察されるに至る。植生被覆の減少とそれに伴うリター流出は、植生とリター双方の蒸発抑制効果を低下させ、表層土壤の乾燥化を生じやすくさせると考える(谷脇ら 2014)。また、衰退が進み、直射光が地表面に到達するようになり、地温が上昇する(戸塚ら 1997a)ことでも乾燥化が進むと考えられる。この点を検証するため、筆者が2011～2013年に丹沢山の閉鎖林冠下とギャップ下、ササ林床と退行林床(シカ採食影響の強い高茎草本群落)の組み合わせで表層土壤の地温を測定したところ、ギャップの退行林床で顕著に地温が高い一方で、ササ林床では林冠の状態にかかわらず同程度に低くなることが確認された(谷脇未発表)。

このような地温の上昇とそれに伴う土壤乾燥化は、繭の生存と発育を促進する可能性がある。まず土壤含水率が低いほど、ブナハバチの繭形成前後の生存率は上昇することが室内実験から明らかとなった(谷脇ら 2014)。林床植生が退行しギャップが拡大した森林では表層土壤の含水率が低下していると考えられ、ブナハバチ繭が生存しやすい環境となっている可能性がある。発育の促進に関しては、先に示した発育ゼロ点と有効積算温度を用いて地温から羽化時期を推定したところ、推定された羽化時期は現地の羽化期間とよく一致しており、そのなかでも林冠ギャップが形成されている場所の林床では、顕著に羽化の早期化があると推定された(谷脇未発表)。このことは、衰退地では地温上昇によりメス成虫の羽化が早まることで、これまで早期の展葉完

了により産卵を回避していたブナでも産卵・食害のリスクが高まることを示唆している。

このような知見は、ブナハバチによる食害影響が、とくにギャップ周辺で水ストレスやオゾン影響を受けている個体で強く現れる可能性があることを示している。また、ブナ林の衰退が進み、土壌の乾燥化や地温上昇が進むことで、ブナハバチの生存率が上昇し、羽化の早期化に伴って産卵・食害リスクが高まる可能性も示された。

IV 各要因の複合作用

ブナ林を衰退するそれぞれの要因は、複合的に作用し（河野ら 2007）（図 2）、それらの影響の度合いはブナ林が成立する立地により異なっていると考えられている。

例えば、山根ら（2009）は衰退要因の空間階層的關係を検討し、マクロ（高標高域全体）スケールでは大気汚染が広く影響し、メソ（山頂、主尾根）スケールではマクロスケールの濃度分布に応じて、小地形と関係した卓越風の強さによりオゾン影響が変わる（丸田ら 1999）ことに加えて、斜面方位や位置、傾斜などにより植生状態への水ストレスの程度が異なってくる。サイト（林分）スケールでは、微地形や微気象、植生状態などの林分環境によるブナハバチ大発生しやすい、本種による食害に対するブナの反応の個体差によって衰退が異なると考えている。

このような関係について、これまで本論で整理した知見に基づく、主要な衰退要因と立地環境との関係を重ね合わせて整理し、複合的な要因による影響の強さを概念的に描いたのが図 3 である。この図では、衰退にかかわる要因が強まる場所が重なり合った立地ほど衰退が進みやすいことを示している。

すなわち丹沢山地のブナ林は、広域で植生に対してシカ採食影響が強く出ており（田村ら 2013）、更新阻害や林床植生の退行・消失による土壌乾燥化が生じている。オゾンの影響は、高標高ほど強まり（斎藤ら 2013）、そのなかでも山頂や稜線では卓越風の影響が大きい地点（星ら 1997；Suto *et al.* 2008；本特集の斎藤ら 2016）で影響が増幅されると考えられる。

さらに、過去にブナ林が衰退しギャップが形成された場所や、1990 年代以降にブナハバチ食害によっ

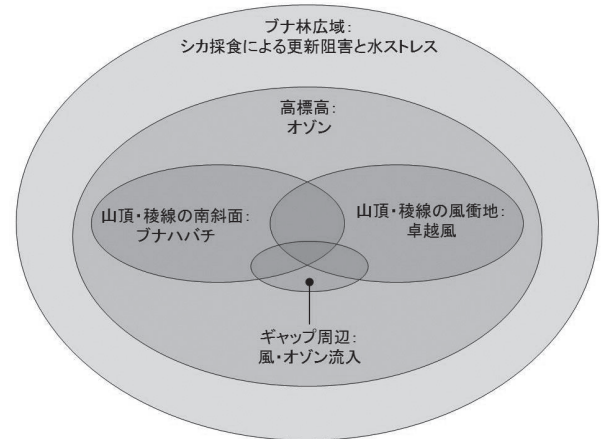


図 3 立地環境と複合影響の概念図

てブナの枯死とギャップ拡大が進んだ地点（山上ら 2007；越地ら 2012b）やその林縁部分では、乾燥やオゾン影響が助長されると考えられる。衰退地での影響拡大に関しては、戸塚らは、檜洞丸の衰退地では健全地より日中の気温や地温が高く相対湿度が低く（戸塚ら 1997a）、高濃度オゾンの出現頻度が高くなる（戸塚ら 1997b）ことを観測している。また、オゾン濃度は周囲が開けた地点のほうが、周囲に樹木が多い地点より暴露量が増えることも観測されている（阿相ら 2007）。

このように、ブナの衰退要因が強まる立地ほど衰退リスクが高まる。ただし、各要因の作用は年代ごとに程度が異なっていると考えられる。シカの採食や温暖化の影響は 1980 年代から目立ちはじめ 1990 年代中頃に顕在化し、ブナハバチの大規模な食害は 1990 年代後半以降に確認されるようになり、衰退地の分布はそのような時代変遷を映し出していると考えられる。

各要因の作用はまた、山地のなかでも地点によって程度が異なってくると考えられる。蛭ヶ岳から丹沢山・竜ヶ馬場にかけては、南西卓越風の影響が大きく（Suto *et al.* 2008；本特集の斎藤ら 2016）、拡大が続いているギャップ（本特集の鈴木ら 2016）周辺では卓越風やオゾン影響が大きいと考えられる。ブナハバチの食害の中心は西方向に移動しており、直近の大発生年である 2011 年と 2013 年では、大室山から檜洞丸にかけて食害の累積が多く、今後、ギャップが拡大していく可能性が高い（本特集の鈴木ら 2016）。南向き斜面では卓越風影響のほか、ブナハバチ食害が大きくなること（本特集の谷・伴野 2016）が指摘されている。

以上のように、丹沢ブナ林衰退機構の要因連関仮説（河野ら 2007；山根ら 2007a）に関する衰退要因の個別影響及び複合影響を立地環境との関係で整理したが、河野ら（2007）の要因連関図（図2）においては検証が不十分な項目も残されている。ブナハバチについては、表層土壌の高温化が羽化を早めることで、産卵密度の増加を引き起こす可能性があることが新たに分かった。ブナハバチと土壌との関係について河野ら（2007）は、表層土壌の高温化・乾燥化がハバチ寄生菌の減少につながることを指摘した（図2）が、実験的には土壌含水率が増加すると繭からのカビの発生は減少したことが示されており（谷脇ら 2014）、土壌環境と寄生菌との関係は慎重に検討する必要があることも分かった。また衰退地におけるより詳細な土壌含水率の解明も必要であった。衰退によるブナハバチを巡る生物間の相互関係の攪乱の可能性（山上ら 2007；山根ら 2009；越地ら 2012b）については、ヒメバチ科の捕食寄生蜂相が明らかになってきており（谷脇・渡辺 2012）、森林環境やブナハバチ発生量との関係を検討していく必要がある。

オゾン影響を助長する要因とされる窒素負荷（渡辺・山口 2011）については河野ら（2007）の要因連関図（図2）でも示されているが、丹沢山地の衰退地での実態についてほとんど分かっていないのが現状であり、今後のデータ蓄積が課題となっている。また、同様に要因連関図（図2）で示されたブナの成長抑制やその生理的な影響を衰退地において調査した文献はほとんどなく、病虫害抵抗性や耐寒性・結実量との関係は明らかになっていない。病虫害抵抗性については、ブナ苗での一成長期のオゾン暴露では翌年の展葉時期が遅延する（Yonekura *et al.* 2004）とされており、現地の成木でも同様のことが生じているとすれば、ブナハバチ被害のリスクが高まることになる。その他、葉のタンニンなどの防御物質の減少が生じているかなども検討する必要がある。Yonekura *et al.* (2004) の報告では、前年のオゾン暴露では冬芽の耐寒性は変化しなかったが、長期的・複合的な影響で衰弱が進行した成木の情報は無い。結実量については、ブナ種子の豊作年であった2006年の健全種子の割合は堂平が45%であったのに対して、丹沢山が5%、檜洞丸が1%に過ぎなかった（谷脇ら 2008）とする報告がある。しかし、結実量は年変動が極めて大きいという、ブナ

の花粉密度や虫害など様々な要因が関与する（島野ら 1998；小出・持田 2012）ため成長抑制との関係は明らかではない。最近になって水ストレスの実態解明が進んできたことから（上田ら 2016）、それと関連した成長抑制の影響の解明が望まれる。

V おわりに

丹沢のブナ林衰退要因として絞り込まれたオゾン、水ストレス、ブナハバチの3要因について、知見の集積が進み、ブナ林衰退の要因連関仮説（河野ら 2007；山根ら 2007a）が支持・補強され、複合作用による衰退機構について論考した。このため、とくに枯死・衰弱の進行によるギャップの拡大やシカ採食影響による林床植生の退行が進んだ地点では、各要因の作用が助長されることが強く示唆された。今後、現存するブナを保全するには、ギャップを閉鎖し、林床植生を回復させることにより、各種要因の影響を緩和する取り組みが必要となると考えられた。

VI 謝 辞

本研究は第3期ブナ林衰退機構解明プロジェクト（H24～28）に参画する愛媛大学、東海大学、桜美林大学、京都府立大学、酪農学園大学、北海道大学、神奈川県環境科学センターおよび農業技術センターとの共同研究で取り組みました。この場を借りて厚く御礼申し上げます。

VII 引用文献

- 相原敬次・阿相敏明・武田麻由子・越地 正（2004）
森林衰退の現状と取り組み（Ⅱ）神奈川県の丹沢山地における樹木衰退現象．大気環境学会誌 39：A29-A39.
- 相原敬次・越地 正・谷脇 徹・山根正伸・武田麻由子・田渕尚一・清水英幸（2012）丹沢山地におけるブナ樹液流計測による蒸散と環境要因に関する検討．神奈川県自然環境保全センター報告 9：61-72.
- 阿相敏明・内山佳美・山根正伸・越地 正・相原敬次（2007）丹沢山地のブナ着葉期におけるオゾン濃度分布．（丹沢大山総合調査学術報告書．

- 丹沢大山総合調査団編. (財) 平岡環境科学研究所). 396-399.
- 荒木眞之・佐々木長儀・本木 茂・岡上正夫 (1983) オゾン濃度減衰に及ぼす樹林の効果. 林業試験場報告 32 : 51-87.
- 藤森博英・末次加代子・池谷智志・小林俊元・永田幸志・羽太博樹・木佐貫健二 (2013) 神奈川県自然環境保全センター報告 11 : 27-36.
- Higashi T, Sohtome R, Hayashi H, Ohse K, Sugimoto T, Ohkawa Y, Tamura K and Miyazaki M (2003) Influences of forest decline various properties of soils on Mt. Hirugatake, Tanzawa Mountains, Kanto District, Japan. I. Changes in vegetation, soil profile morphology, and some chemical properties of soils. *Soil Science and Plant Nutrition* 49: 161-169.
- 日野輝明・古澤仁美・伊藤宏樹・上田明良・高畑義啓・伊藤雅道 (2003) 大台ヶ原における生物間相互作用にもとづく森林生態系管理. 保全生態学研究 8 : 145-158.
- 堀田 庸 (1991) 酸性雨と関東地方のスギの衰退. 森林科学 1 : 11-18.
- 星直斗・山本詠子・吉川菊葉・川村美岐・持田幸良・遠山三樹夫 (1997) 自然林の現状とその保護. 丹沢山地の自然林. (丹沢大山自然環境総合調査報告書. (財) 神奈川県公園協会・丹沢大山自然環境総合調査団企画委員会編、神奈川県環境部). 175-257.
- 猪上信義・野田 亮・佐々木重行 (2002) 福岡県英彦山におけるブナ林の衰退現象と立地との関係. 九州森林研究 55 : 54-57.
- 伊豆田 猛・松村秀幸・河野吉久・清水英幸 (2001) 樹木に対するオゾンの影響に関する実験的研究. 大気環境学会誌 36 : 60-77.
- 伊豆田 猛・小川和雄 (2004) 森林衰退の現状と取り組み (Ⅲ) 奥日光前白根山周辺のダケカンバ衰退と奥秩父亜高山帯のシラビソ立ち枯れ. 大気環境学会誌 39 : A65-A77.
- 神奈川県環境部大気保全課 (1994) 酸性雨に係わる調査研究報告書. 神奈川県. 286pp.
- 小出 大・持田幸良 (2012) 太平洋側ブナ個体群の更新に与える冬季気温およびシカの影響. 日本森林学会誌 94 : 68-73.
- 越地 正 (2002) 丹沢山地におけるブナハバチ大発生経過とブナの被害実態. 神奈川県自然環境保全センター研究報告 29 : 27-34.
- 越地 正・山根正伸・藤澤示弘・齋藤央嗣・田村 淳・内山佳美・笹川裕史 (2005) 丹沢山地産ブナ苗に対する摘葉処理の影響. 第 56 回日本森林学会関東支部論文集 : 221-222.
- 越地 正・鈴木 清・須賀一夫 (1996) 丹沢山地における森林衰退の調査研究 (1) ブナ、モミ等の枯損実態. 神奈川県森林研究所研究報告 22 : 7-18.
- 越地 正・田村 淳・山根正伸 (2006) 丹沢山地におけるブナハバチの加害と影響に関するブナ年輪幅変動の解析. 神奈川県自然環境保全センター報告 3 : 11-24.
- 越地 正・相原敬次・山根正伸・田村 淳・谷脇 徹 (2012a) 丹沢山地におけるブナ林衰退の現状. 神奈川県自然環境保全センター報告 9 : 1-12.
- 越地 正・谷脇 徹・相原敬次・山根正伸 (2012b) 檜洞丸におけるブナハバチの大発生によるブナの衰弱枯死. 神奈川県自然環境保全センター 9 : 95-104.
- 河野吉久・須藤 仁・石井 孝・相原敬次・内山佳美 (2007) 丹沢山地周辺のオゾン濃度の実態とブナに対する影響. (丹沢大山総合調査学術報告書. 丹沢大山総合調査団編. (財) 平岡環境科学研究所). 383-395.
- 松隈大亮・板橋秀一・鶴野伊津志・若松伸司 (2012) 丹沢山地における高濃度オゾンの広域移流現象の数値解析. 大気環境学会誌 47 : 173-178.
- 松井哲哉・田中信行・八木橋 勉・小南裕志・津山幾太郎・高橋 潔 (2009) 温暖化にともなうブナ林の適域の変化予測と影響評価. 地球環境 14 : 165-174.
- 丸田恵美子・志摩 克・堀江勝年・青木正敏・土器屋由紀子・伊豆田 猛・戸塚 績・横井洋太・坂田 剛 (1999) 酸性降下物と生態系影響. 丹沢・檜洞丸におけるブナ林の枯損と酸性降下物. 環境科学会誌 12 : 241-250.
- Maruyama K and Toyama Y (1987) Effect of water stress on photosynthesis and transpiration in three tall deciduous trees. *Journal of Japanese Forest Society* 69: 165-170.
- 宮脇 昭・大場達之・村瀬信義 (1964) 丹沢山塊の

- 植生. (丹沢大山学術調査報告書. (財) 国立公園協会編. 神奈川県). 54-102.
- 桃澤邦夫 (1999) 三頭山ブナ林における昆虫被害とその影響について. 日本森林学会関東支部論文集 50 : 87-88.
- 永田幸志・藤森博英・池谷智志・末次加代子・小林俊元・栗林弘樹 (2013) 神奈川県におけるニホンジカの分布. 神奈川県自然環境保全センター報告 11 : 21-26.
- 永田幸志・田村 淳 (2014) 丹沢山地におけるササ3種の2013年の開花記録. 神奈川県自然環境保全センター報告 12 : 43-45.
- 永田幸志・田村 淳 (2015) 丹沢山地におけるササ3種の2014年の開花記録. 神奈川県自然環境保全センター報告 13 : 65-68.
- 梨本 真・高橋啓二 (1991) 関東甲信・関西瀬戸内地方におけるスギの衰退現象. 森林立地 32 : 70-78.
- 野澤彰夫 (2009) 栃木県におけるブナハバチによるイヌブナの食葉被害. 関東森林研究 60 : 221-223.
- 斎藤秀之・須藤 博・角張嘉孝 (2001) ブナ樹冠の大気飽差が光合成速度と気孔開閉に与える影響. 日本緑化工学会誌 26 : 178-187.
- 斎藤正彦・若松伸司・岡崎友紀代・堀越信治・山根正伸・相原敬次 (2012a) 数値モデルを用いた丹沢山地のオゾンの挙動解析. 大気環境学会誌 47 : 217-230.
- 斎藤正彦・若松伸司・岡崎友紀代・國元浩平・松隈大亮・下村佳史・相原敬次・山根正伸 (2012b) 神奈川県丹沢地域の大気環境. 神奈川県自然環境保全センター報告 9 : 33-43.
- 斎藤正彦・若松伸司・相原敬次 (2013) 丹沢山地における樹木のオゾン取込み量の推定. 大気環境学会誌 48 : 251-259.
- 斎藤正彦・齋藤央嗣・相原敬次・谷脇徹 (2016) 丹沢山地の風況解析. 神奈川県自然環境保全センター報告 14 : 33-36. (本特集)
- 関達哉 (2012) 短時間のオゾン (O₃) 暴露がブナ苗の転流パターンおよび生理活性に及ぼす影響調査. 神奈川県自然環境保全センター 9 : 73-79.
- 島野光司 (1998) 何が太平洋型ブナ林におけるブナの更新をさまたげるのか?. 植物地理・分類研究 46 : 1-21.
- 清水英幸・伊藤祥子 (2013) ブナに及ぼす複合的なストレスの影響 (ブナ林の衰退—丹沢山地で起きていること—). 森林科学 67 : 14-17.
- Shinohara A, Vikberg V, Zinovjev A and Yamagami A (2000) *Fagineura crenativora*, a new genus and species of sawfly (Hymenoptera, Tenthredinidae, Nematinae) injurious to beech trees in Japan. *Bulletin of the National Science Museum*, Tokyo, Ser. A 26: 113-124.
- Suto H, Hattori Y, Tanaka N and Kohno Y (2008) Effects of strong wind and ozone on localized tree decline in the Tanzawa Mountains of Japan. *Asian Journal of Atmospheric Environment* 2: 81-89.
- 鈴木 透・山根正伸 (2013) 空中写真からわかるブナ林の衰退 (ブナ林の衰退—丹沢山地で起きていること—). 森林科学 67 : 6-9.
- 鈴木 透・谷脇 徹・山根正伸 (2016) 衰退リスクから見たブナ林の再生優先地マップの作成. 神奈川県自然環境保全センター報告 14 : 75-80. (本特集)
- 高橋啓二・梨本 真・植田洋匡 (1991) 関西・瀬戸内地方におけるスギ衰退とオキシダント指数, 降雨量との関係. 環境科学会誌 4 : 51-57.
- 高橋啓二・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.
- 武田麻由子・相原敬次 (2007) 丹沢山地の大気中オゾンがブナ (*Fagus crenata*) 苗に及ぼす影響. 大気環境学会誌 42 : 107-117.
- 田村 淳 (2007) ニホンジカの採食圧を受けてきた冷温帯自然林における採食圧排除後10年間の下層植生の変化. 森林立地 49 : 103-110.
- 田村 淳 (2008) ニホンジカによるスズタケ退行地において植生保護柵が高木性樹木の更新に及ぼす効果. 日本森林学会誌 90 : 158-165.
- 田村 淳 (2010) ニホンジカの採食により退行した丹沢山地冷温帯自然林における植生保護柵の設置年の差異が多年草草本の回復に及ぼす影響. 保全生態学研究 15 : 255-264.
- 田村 淳 (2013) シカによりスズタケが退行したブナ林において植生保護柵の設置年の差異が林床植生の回復と樹木の更新に及ぼす影響. 日本森

- 林学会誌 95 : 8-14.
- Tamura A (2016) Potential of soil seed banks in the ecological restoration of overgrazed floor vegetation in a cool-temperate old-growth damp forest in eastern Japan. *Journal of Forest Research* 21: 43-56.
- 田村 淳・藤森博英・末次加代子・永田幸志 (2013) 丹沢全域の相対的な植生指標としての植生劣化レベルと林床植被レベル. 神奈川県自然環境保全センター報告 11 : 37-43.
- 田村 淳・入野彰夫・勝山輝男・青砥航次・奥津昌哉 (2011) ニホンジカにより退行した丹沢山地の冷温帯自然林における植生保護柵による希少植物の保護状況と出現に影響する要因の検討. 保全生態学研究 16 : 195-203.
- 田村 淳・越地 正・山根正伸・藤澤示弘・齋藤央嗣・内山佳美・笹川裕史 (2005) 丹沢山地におけるブナの展葉時期の違いが葉食昆虫 (ブナハバチ) の摂食に及ぼす影響. 第 56 回日本森林学会関東支部論文集 : 127-130.
- 田村 淳・谷脇 徹・井田忠夫・中西のりこ・吉田直哉 (2016) 植生保護柵を用いた丹沢のブナ等冷温帯森林の再生一天然更新と植栽の試験から一. 神奈川県自然環境保全センター報告 14 : 67-73. (本特集)
- 谷 晋・伴野英雄・山上 明 (2008) 丹沢山地におけるブナハバチの大量発生の再発とその食害状況について. 東海大学総合教育センター紀要 28 : 35-61.
- 谷 晋・伴野英雄・山上 明 (2009) ブナハバチの卵期および幼虫期における温度と発育速度の関係. 東海大学総合教育センター紀要 29 : 107-113.
- 谷 晋・伴野英雄・山上 明 (2012a) 丹沢山地におけるブナハバチ幼虫のブナ葉への食害状況の経年変化 (2008-2011). 神奈川県自然環境保全センター報告 9 : 91-94.
- 谷 晋・伴野英雄・山上 明 (2014) 神奈川県丹沢山地におけるブナハバチ幼虫のブナ葉への食害状況 (2013 年). 東海大学総合教育センター紀要 34 : 159-162.
- 谷 晋・伴野英雄 (2016) 丹沢山地におけるブナハバチ幼虫のブナ葉への食害発生状況 (2014-2015). 神奈川県自然環境保全センター報告 14 : 37-40. (本特集)
- 谷 晋・山上 明・伴野英雄 (2012b) ブナハバチ雌の前蛹期における休眠期間. 神奈川県自然環境保全センター報告 9 : 105-109.
- 谷脇 徹 (2014a) ブナハバチ成虫の生存と卵生産に及ぼす温度および食物の影響. 昆虫 (ニューシリーズ) 17 : 1-7.
- 谷脇 徹 (2014b) ブナハバチ成虫で観察されたブナ樹液摂取行動. 日本環境動物昆虫学会誌 25 : 147-151.
- 谷脇 徹 (2015) 丹沢山地におけるブナハバチの大量発生と防除法の開発. 森林防疫 710 : 165-173.
- 谷脇 徹・田村 淳・藤澤示弘・齋藤央嗣・越地正 (2006) 丹沢山地において 2006 年に落下したブナ種子の品質. 神奈川県自然環境保全センター報告 5 : 79-84.
- 谷脇 徹・渡辺恭平 (2012) 神奈川県丹沢山天王寺尾根で確認されたブナハバチの捕食寄生蜂相. 昆虫 (ニューシリーズ) 15 : 2-14.
- 谷脇 徹・山根正伸・伴野英雄・谷 晋・山上 明 (2014) ブナハバチの繭形成期の死亡に及ぼす土壌条件の影響. 環動昆 25 : 75-80.
- 谷脇 徹・山根正伸・田村 淳・相原敬次・越地正 (2012) 丹沢山地において大量発生したブナハバチ対策への取り組み. 神奈川県自然環境保全センター報告 9 : 81-89.
- 谷脇 徹・山根正伸・田村 淳・相原敬次・越地正・谷 晋・伴野英雄・山上 明 (2013) ブナハバチ雌成虫の発生とブナ展葉の同時性が被食量に及ぼす影響. 昆虫 (ニューシリーズ) 16 : 218-224.
- 戸塚 績・青木正敏・伊豆田 猛・堀江勝年・志磨克 (1997a) 気象と大気. 檜洞丸山頂における南斜面ブナ衰退地と北斜面ブナ健全地の気象条件比較. (丹沢大山自然環境総合調査報告書. (財) 神奈川県公園協会・丹沢大山自然環境総合調査団企画委員会編. 神奈川県環境部). 89-92.
- 戸塚 績・青木正敏・伊豆田 猛・堀江勝年・志磨克 (1997b) 気象と大気. ブナ衰退地と健全地の葉の生理活性、葉の特徴および葉内元素濃度比較とブナ衰退原因について. (丹沢大山自然環境総合調査報告書. (財) 神奈川県公園協会・

- 丹沢大山自然環境総合調査団企画委員会編. 神奈川県環境部). 99-102.
- 上田明良・小坂 肇・高畑義啓・矢部恒晶 (2014) 平成25年の九州地域の森林病虫獣害発生状況. 九州の森と林業 108: 4-5.
- 上田正文 (2016) 神奈川県丹沢山地に生育するブナの水分生理状態. 日本森林学会学術講演集 127: 146.
- 若松伸司・斎藤正彦・神田 勲・岡崎友紀代 (2013) ブナ林の大気環境 (ブナ林の衰退—丹沢山地で起きていること—). 森林科学 67: 10-13.
- 渡辺 誠・山口真弘 (2011) 日本の森林樹種6種に対する窒素沈着を考慮したオゾンのリスク評価. 日本生態学会誌 61: 89-96.
- 山上 明・谷 晋・伴野英雄・篠原明彦 (2001) ハチが森を食い荒らす?—ハバチ類の大発生、最近の話題. 国立科学博物館ニュース 382: 4-7.
- 山上 明・谷 晋・伴野英雄 (2007) ブナハバチ食害によるブナ枯死とブナ林の衰退. (丹沢大山総合調査学術報告書. 丹沢大山総合調査団編. (財) 平岡環境科学研究所). 256-268.
- 山根正伸・相原敬次・鈴木 透・笹川裕史・原慶太郎・勝山輝男・河野吉久・山上 明 (2007a) ブナ林の再生に向けた総合解析. (丹沢大山総合調査学術報告書. 丹沢大山総合調査団編. (財) 平岡環境科学研究所). 703-710.
- 山根正伸・藤澤示弘・田村 淳・内山佳美・笹川裕史・越地 正・中嶋伸行・齋藤央嗣 (2007b) 丹沢山地における最近の気象の特徴. (丹沢大山総合調査学術報告書. 丹沢大山総合調査団編. (財) 平岡環境科学研究所). 375-382.
- 山根正伸・藤澤示弘・田村 淳・内山佳美・笹川裕史・越地 正・齋藤央嗣 (2007c) 丹沢山地のブナ林の現況—林分構造と衰退状況—. (丹沢大山総合調査学術報告書. 丹沢大山総合調査団編. (財) 平岡環境科学研究所). 479-484.
- 山根正伸・鈴木 透 (2012) 丹沢山地におけるブナ衰退の時空間的特性. 神奈川県自然環境保全センター報告 9: 13-21.
- 山根正伸・田村 淳・内山佳美・笹川裕史 (2009) 丹沢山地におけるブナ林衰退の衰退要因の空間階層的關係の検討. 景観生態学 13: 5-13.
- Yonekura T, Honda Y, Oksanen E, Yoshidome M, Watanabe M, Funada R, Koike T and Izuta T (2001) The influences of ozone and soil water stress, singly and in combination, on leaf gas exchange rates, leaf ultrastructural characteristics and annual ring width of *Fagus crenata* seedlings. Journal of Japanese Atmospheric Environment 36: 331-351.
- Yonekura T, Yoshidome M, Watanabe M, Honda Y, Ogiwara I and Izuta T (2004) Carry-over effects of ozone and water stress on leaf phenological characteristics and bud frost hardiness of *Fagus crenata* seedlings. Trees 18: 581-588.
- 吉田文夫・生出智哉・児玉規子・乙咩啓太郎 (1997) 蘚苔類・地衣類. (丹沢大山自然環境総合調査報告書. (財) 神奈川県公園協会・丹沢大山自然環境総合調査団企画委員会編・神奈川県環境部). 559-564.