

# 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

## 学位論文内容の要旨

ウダイカンバは北海道を代表する落葉広葉樹であり、発達した森林の主要構成種でもある。また、明治末期から大正時代の山火事跡地に成立したウダイカンバ二次林が北海道内の各地に存在する。ウダイカンバは有用樹種であり、その大径高品質材は高価格で取引され、国内外の木材市場において高く評価されてきた。しかし、過去数十年にわたる過度の収穫はウダイカンバ材の質的な低下をもたらし、将来の高品質材の生産が危惧され始めた。このため、北海道有林ではウダイカンバ二次林を対象に、大径材生産を目的とした保育管理を1960年代から進めてきた。しかし、1990年代にはウダイカンバ成木の樹冠の枝が枯れ下がる現象(以下、衰退と記す)が網走地方と上川南部の二次林で顕在化してきた。

ウダイカンバの衰退に関与する要因として、強い乾燥、食葉性昆虫の大発生、個体間の競争、施業時に生じる幹の損傷と腐朽被害などの影響が指摘された。しかし、衰退の発生要因とその進行過程については十分に解明されていない。そこで、本研究ではウダイカンバの衰退を軽減するための施業方法を検討するため、ウダイカンバの衰退の発生と進行に関与する要因を特定することを目的とした(第1章)。このため、北海道中央部と東部各地において山火事による攪乱後に成立したウダイカンバ二次林で調査を実施した。

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において斜面上部と下部に試験地(斜度約25度、標高差約50m)を設定し、試験地ごとに43、30個体を対象として各個体の衰退度、幹の損傷・腐朽の有無などを調査した。胸高直径はどちらも約30cmであった。個体ごとの衰退度(枯れ下がり)の程度は樹冠内での失葉率(DC)を基に、次の4つのレベルに分類した:健全(DC=0%)、軽度(DC=1~20%)、中度(DC=21~50%)、重度(DC=51~99%)。また、健全と判断できるウダイカンバ(DC<21%)を対象に、個葉の諸性質[葉身長、葉組織の炭素安定同位体比( $\delta^{13}\text{C}$ )、窒素含有量、単位葉面積当たりの葉乾重(LMA)]を調査し、乾燥ストレスの程度と窒素制限の程度を本試験地間で比較した。衰退木(DC>20%)の出現確率と個体の特徴(幹の損傷・腐朽の有無、直径)、および斜面位置との関係をロジスティック回帰によって解析した結果、個体の特徴と出現確率との間に関係性は認められず、衰退木の出現確率は斜面下部に比べて上部で大きかった。斜面上部のウダイカンバでは、個葉の $\delta^{13}\text{C}$ および葉面積当たりの窒素含有量が斜面下部に比べて高かった。これらのことから、衰退木の出現確率が高い斜面上部では、窒素の制限に比べて水の制限が大きく、乾燥ストレスが衰退の発生に影響することが示唆された。(第2章)

ウダイカンバの衰退が進行している網走地方に加え、上川南部でも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。そこで、ウダイカンバの衰退(枝の枯れ下がり)に及ぼす被害

の影響を明らかにするため、激しく食害された40年生のウダイカンバを対象に、食害後の当年生の枝葉（シュート）の応答と枯死の仕方について調査し、食害の程度とシュートの着いている高さ（着生高）と関連して解析を行った。また、個葉の水分生理特性も調査した。7月後半に激しい食害を受けた当年生シュートは、着生高に関わらず食害から約一月後の8月中旬に二次開葉し、新しい葉（二次葉）を形成した。二次葉は食べ残された葉に比べて水欠差に対して感受性の高い性質をもち、二次葉を着け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20%以上高く、特に樹冠の上部で著しく高かった。さらに、シュートの枯死は降水量が少なく気温の高い乾燥した時期に集中して発生した。これらの結果は、激しい食害後に形成された二次葉では、季節が進行しても十分に成熟しておらず乾燥耐性に乏しいと同時に、乾燥ストレスの影響を受けやすい樹冠上部の二次葉では脱水症状が現れ、シュートの死亡率が増加したことを示す。つまり、激しい食害はウダイカンバの衰退を引き起こす誘因となり得ると考えられる。（第3章）

網走地方や上川南部のウダイカンバ二次林では、食葉性昆虫が大発生して衰退が顕在化する以前から、衰退木の直径成長の低下が報告されている。そこで、同様な衰退木が存在する南富良野町の固定試験地のデータを用いて、衰退の発生に先行する期間（1985-87年）の個体の胸高断面成長量（GB）と1999年にウダイカンバが衰退木（DC > 20%）となった確率（衰退確率）との関係を解析した。また、先行期間における個体のGBに及ぼす局所的な個体間競争の影響についても解析を行った。さらに、衰退確率に及ぼす間伐の効果を解明するため、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た。ウダイカンバの衰退確率には、先行期間のGBが影響しており、GBの低下にとともに衰退確率が増加した。また、GBには個体間競争が影響しており、競争効果の増加とともにGBが低下していた。これらの結果は、局所的な個体間競争が素因としてGBを低下させ、衰退確率を増加させたことを示した。間伐が行われた林分では、平均のGBが無間伐で推移した林分比べて大きく衰退確率が低かった。このように、間伐による個体間競争の緩和はGBを増加させ、衰退確率を軽減させる有効な施業であることが示された。（第4章）

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、南富良野町の試験地においてウダイカンバの4年間（1999-2003年）のGBと生残状況を調査し、個体のGBと枯死率（確率）に及ぼす期首（1999年）の衰退度（DC）と局所的な個体間競争の影響を解析した。ウダイカンバのGBと枯死率は、ともに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GBを低下させ、枯死率を増加させていた。これらの結果から、衰退の進行した衰退木を大径材に育成することは難しく、優先的に間伐の対象木として選定し、残された個体の成長を促すべきことを提案した。（第5章）

本研究の結果は、ウダイカンバの衰退・枯死が長期的な過程を経て発生したことを明らかにした。得られた結果をもとに、ウダイカンバ成木が衰退・枯死に至った過程を以下にまとめた。長期的な個体間競争が、素因としてウダイカンバのGBを低下させ、その後の誘因（例えば、激しい食害）に対する感受性を増加させた。激しい食害とその後の二次開葉は、乾燥が厳しくなる夏期に未成熟な葉（二次葉）が着生する現象を引き起こした。これらによって二次葉を着けた樹冠上部の枝では枯死率が増加し、結果として個体の衰退が生じた。斜面上部と下部の間における衰退木の出現確率の違いは、食害の程度と乾燥ストレスの違いが影響したものと考えられた。衰退にともなう葉量の低下と継続した個体間競争が、GBをさらに低下させ枯死率の増加をもたらした。

ウダイカンバの衰退を回避・軽減するうえで、食葉性昆虫の大発生（誘因）を事前に予測することは非常に難しい。そのため、森林発達の初期段階から適切な間伐作業を行い、個体間の競争効果（素因）の緩和と直径成長の促進を図ることが、ウダイカンバの衰退を回避・軽減するための有効な施業であると考えられる。

# 学位論文審査の要旨

主 査 教 授 小 池 孝 良  
副 査 教 授 秋 元 信 一  
副 査 准教授 澁 谷 正 人  
副 査 教 授 原 登志彦 (低温科学研究所)  
副 査 研究管理監 丸 山 温 (森林総合研究所)

北海道支所)

## 学位論文題名

### 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

本論文は6章からなり、図 25、表 18、引用文献数 178 を含む総頁数 138 の和文論文であり、別に8編の参考論文が添えられている。

本論文は、北海道の代表的な有用広葉樹であるウダイカンバを対象に、道内各地の90~100年生の落葉広葉樹二次林で顕在化している衰退(樹冠部の枝の枯れ下がり)の問題を取り上げ、衰退の発生と進行に関与した要因を解明し施業法を検討することを目的とした。本研究では、衰退木の出現パターンと個葉レベルの環境応答、植食者-樹木(シュート)間の相互作用、および個体間の相互作用など、各スケールからの調査を行った。その結果、ウダイカンバ成木が衰退・枯死に至った過程を総合的にまとめ、衰退を回避・軽減するための森林施業方法を提言した。

ウダイカンバ衰退木の出現頻度と個体の特徴(胸高直径、幹の損傷・腐朽の有無)、および斜面位置(上部、下部)との関係を解析した結果では、衰退木の出現頻度が、斜面下部に比べて斜面上部で高いことが明らかにされた(第2章)。また、個葉の諸性質[葉身長、葉組織の炭素安定同位体比( $\delta^{13}\text{C}$ )、単位面積当たりの葉乾重(LMA)、窒素含有量]を斜面位置間で比較し、長期間にわたる水の制限が斜面位置と最も関連する要因であることを解明し、斜面上部における水の制限が衰退の発生に影響した要因であることを示した。斜面位置間における衰退木の出現頻度の違いは、これまでも報告例があるが、斜面位置と関連した制限要因を特定した。また、ウダイカンバ成木を対象に個葉の性質について調査された例は極めて少なく、成木の環境応答についての知見を増やした。

また、衰退(樹冠部の枝の枯れ下がり)の発生に対する食葉性昆虫による食害の影響

については、食害後の当年生シュート（枝・葉）の応答と生残状況の詳細な調査・観察を基に、激しい食害が衰退の発生に対する誘因となり得ることを示した（第3章）。激しい食害を受けた当年生シュートは、食害から約一月後の夏季に二次開葉を行い、新しい葉（二次葉）を形成したものの、二次葉は食べ残された葉に比べて、乾燥ストレスに対する感受性が高く、萎れやすい性質であったことを明らかにしている。そして、食害後のシュートの枯死が乾燥した時期に発生し、二次開葉しなかったシュートに比べて、二次開葉したシュートの枯死率は高く、特に樹冠上部の枯死率が高いことを明らかにした。成木における衰退の発生をシュートの枯死率として定量的に示した研究例は極めて少なく、また、植食者と樹木間の相互作用のみならず、激しい食害とその後の二次開葉が「季節と個葉の性質との関係の乖離」をもたらし、乾燥ストレスと関連して衰退の発生に影響することを見出した。

さらに、衰退が顕在化する以前のウダイカンバの個体サイズ、胸高断面積成長量と衰退木になる確率（衰退確率）との関係についての解析では、個体サイズに関わらず成長量の低かったウダイカンバほど衰退木になりやすいことを定量的に示している（第4章）。そして、低成長をもたらした要因が、局所的な個体間競争（二方向的競争）であり、サイズの大きな個体が小さな個体の成長を抑制する一方で、サイズの小さな個体も大きな個体の成長を抑制していたことを明らかにしている。これらの結果は、衰退の発生に対する長期間の競争効果の影響を明らかにしているとともに、個体サイズに非依存的な衰退の発生を理解するための有益な成果として評価できる。さらに、衰退確率の低下に対する間伐の効果についても解析が行われ、間伐による競争効果の緩和が衰退確率の低下に貢献したことを明らかにしている。ここでは、間伐がウダイカンバの大径材生産のみならず、衰退の回避・軽減においても有効な施業であることを示した。

衰退が顕在化した後のウダイカンバの胸高断面積成長量と枯死に対する個体の衰退の程度、個体サイズ、局所的な競争効果の影響についての解析では、衰退の程度と二方向的競争効果の増加が、成長低下と枯死率の増加をもたらしたことを解明した（第5章）。この結果は、衰退木の存在する二次林の取扱い方法を検討するための有益な成果であり、間伐すべきウダイカンバ個体を選定するための指標として、衰退の程度が有効であることが示された。

これらの詳細な野外調査と観察により、衰退の発生および進行に関与した要因が解明されているとともに、衰退に対する虫害、乾燥害など様々な要因の複合的な影響に対する生理学的応答についても示されている。また、衰退の発生・進行に関与した要因と施業との関連性について検討し、衰退林分の取扱い方法はもとより、衰退を回避・軽減するための森林施業方法について貴重な提言がなされており、学術研究としても応用研究としても有益である。よって、審査員一同は、大野泰之が博士（農学）の学位を受けるのに十分な資格を有するものと認めた。