

京都市京北地域におけるナラ類集団枯損による林分構造の変化

伊東 宏樹^{*1}・五十嵐哲也²・衣浦 晴生²

京都市北部の京北地域の広葉樹二次林においてナラ類集団枯損被害により林分構造がどのように変化したのかを調査した。毎木調査の結果、胸高断面積合計でもっとも優占していたのはソヨゴで、以下、イヌブナ・ミズナラ・コシアブラ・タムシバの順だった。ミズナラは半数を超える個体が枯死していたが、その枯損木を含めると、ミズナラの胸高断面積合計がもっとも多くなり、ナラ類集団枯損発生以前にはミズナラがもっとも優占していたことが推定された。個体位置が枯損被害発生源に近いほど、また個体サイズが大きいほどミズナラの死亡率が高かった。ミズナラの枯損により発生したギャップで更新し、今後少なくとも短期的には林冠層で優占することが期待された樹種は、タムシバ・コシアブラ・イヌブナだった。マルバマンサク・ソヨゴも中層から下層で優占度が高まる可能性のあることが予想された。

キーワード：更新，広葉樹二次林，遷移，ナラ類集団枯損，ミズナラ

Hiroki Itô,^{*1} Tetsuya Igarashi,² and Haruo Kinuura² (2009) Changes in Stand Structure after the Mass Mortality of Oak Trees in Keihoku Area, Kyoto City, Japan. *J. Jpn. For. Soc.* 91: 15-20. The effect of mass mortality of oak trees, caused by the fungus *Raffaelea quercivora*, on the stand structure of a broadleaved secondary forest was investigated in a stand located in northern Kyoto City, in mid-western Japan. In the study stand after the epidemic, *Ilex pedunculosa* was the dominant species (basal area), followed by *Fagus japonica*, *Quercus crispula*, *Acanthopanax sciadophylloides*, and *Magnolia salicifolia*. More than half the *Q. crispula* individuals died during the epidemic. The number of dead *Q. crispula* trees suggested that the species would have been dominant in the tree layer before the epidemic. Individuals closer to the epidemic source and larger individuals suffered the highest mortality. *M. salicifolia*, *A. sciadophylloides*, and *F. japonica* had many stems expected to regenerate in the gaps resulting from death of *Q. crispula* trees, and these species are predicted to become more dominant in the tree layer at least in the short term. *Hamamelis japonica* var. *obtusata* and *I. pedunculosa* are also predicted to become more dominant in the middle and shrub layers.

Key words: broad-leaved secondary forest, mass mortality of oak trees, *Quercus crispula*, regeneration, succession

I. はじめに

1980年代以降、東北から近畿の日本海側を中心に拡大しているナラ類集団枯損により、ナラ類を主要構成樹種とする森林が大きな影響をうけている (Hijii *et al.*, 1991; 黒田・山田, 1996)。この被害は、穿孔性昆虫であるカシノナガキクイムシ (*Platypus quercivorus*) が媒介する病原菌 *Raffaelea quercivora* により引き起こされている (伊藤ら, 1998; Kubono and Ito, 2002; Kinuura and Kobayashi, 2006)。とくにミズナラとコナラに被害が多く、さらにそのなかではミズナラの枯死率が高い (塩見・尾崎, 1997; 小林・萩田, 2000)。この被害は1980年代より前にも発生していたことが知られているが、過去にみられた類似の被害が5年から10年程度で沈静化していたのに対し (伊藤・山田, 1998)、今回の被害は現在も拡大している (小林・上田, 2005)。被害発生要因としてさまざまな因子が挙げられているが、小林・上田 (2005) は、樹木の太径化をその一つとして有力視し、その理由として、実際の被害地のほとんどが薪炭林施業を放棄した広葉樹二次林であったこと、大径木ほどカシノナガキクイムシの穿入が多く、枯死しやすいことなどを挙げている。

ナラ類集団枯損被害地の多くが放置された旧薪炭林であり、そのなかで優占しているミズナラやコナラの大径木が被害を受けやすいことから、被害林分では林冠層の相当部分が枯死している可能性も考えられる。この結果、森林の公益的機能に影響が及ぶこともあると予想され、実際、松枯れ被害林分においては、被害発生後に水流出量が急増したり (阿部・谷, 1985)、あるいは斜面崩壊が発生した例 (中根, 2000) が知られている。一方で、森林の遷移という観点からみた場合、枯損被害地でもそのまま放置が続けば、いずれは遷移後期種が優占する森林が成立すると一般には考えられるが、人為的影響により遷移後期種がまれになっている場合や、あるいは土地的条件などにより遷移が進行しにくい場合もありうる。松枯れ被害林分についてみると実際にこのような例が報告されており (山瀬, 1998; 森下・安藤, 2002)、ナラ類集団枯損被害林分についてもやはり実態調査が必要であると考えられる。

ナラ類集団枯損被害林分はその多くが放置された状態にあるため、もはや十分な管理が行われておらず、枯損後の現状把握についても十分でない場合が多い。このような被害林分で公益的機能が維持されているか、あるいは今後すみやかに遷移後期種の優占する安定した森林が成立するか

* 連絡先著者 (Corresponding author) E-mail: hiroki@affrc.go.jp

¹ 独立行政法人森林総合研究所多摩森林科学園 〒193-0843 八王子市甘里町1833-81 (Tama Forest Science Garden, Forestry and Forest Products Research Institute, 1833-81 Todoriki, Hachioji 193-0843, Japan.)

² 独立行政法人森林総合研究所関西支所 〒612-0855 京都市伏見区桃山町永井久太郎68 (Kansai Research Center, Forestry and Forest Products Research Institute, 68 Nagaikyūtarō, Momoyama, Kyoto 612-0855, Japan.)

(2008年5月7日受付; 2008年9月2日受理)

などといった問題に答えるためには、少なくとも現状の把握を行う必要がある。しかしながら、ナラ類集団枯損被害により森林構造にどのような変化があったのかを研究した例はこれまであまり多くない。

本稿においては、京都市北部の京北地区の森林において、どのような樹種・サイズについて枯損が発生しやすいか、ナラ類集団枯損により林分構造がどのように変化したかについて分析し、また林分構造が今後どのように変化するかについても考察を加えた。

II. 方 法

1. 調査地および調査方法

調査は、京都府の中部にある京都市右京区京北上弓削地区内の二次林 (35°14.5' N 135°38.0' E) で実施した。調査地の標高はおよそ 480~550 m である。調査地からおよそ 8 km 西北西に位置するアメダス美山観測所 (35°16.5' N 135°33.0' E 200 m asl) における 2006 年の年平均気温は 13.1 °C、年降水量は 1,956 mm であった。ナラ類の樹幹形の多くが萌芽更新したと思われること、および炭焼き窯跡と思われる地形が認められたことなどから、この森林は薪炭林として利用されていたものと考えられた。本調査地においてナラ類集団枯損被害は 2002 年から発生した (衣浦ら, 2006)。

2006 年、この調査地の南から北に向かって伸びる尾根上に、50 m×10 m および 110 m×10 m の 2 本のベルトトランセクトをほぼ連続して、南側から北側に向けて設置した (図-1)。本地域においては、全体として南から北へナラ類集団枯損が進行したが、今回の調査地においても、ベルトトランセクト南端付近で発生しはじめ、北に進行していった

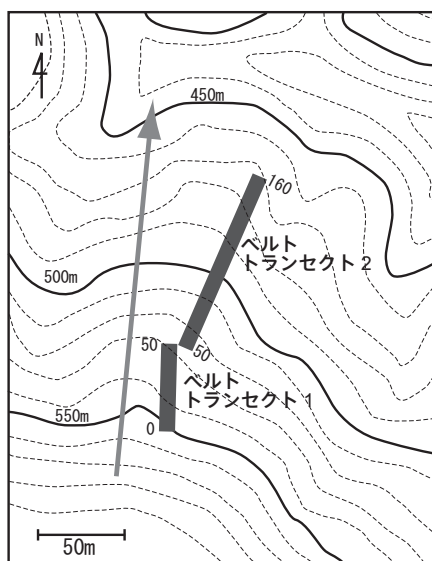


図-1. 調査地の位置図

ベルト横の数字は、ベルト南端からの距離 (m)。矢印は、ナラ類集団枯損が進行していったと考えられる方向。

と考えられる (衣浦晴生・小林正秀, 未発表)。カシノナガキクイムシは長距離的に分散することもあるものの、局所的には漸進的に分布を拡大させることが知られている (鎌田, 2002)。2006 年の段階では、2 本目のベルトの終端までカシノナガキクイムシによる穿入が進行していた。個体の根元位置がこのベルトトランセクト内にある、樹高が胸高 (1.3 m) 以上の生存している樹木について、樹種を同定し、個体の根元位置を記録し、胸高以上の各幹の樹高および胸高直径を測定した。ナラ類についてはさらに枯損木についても測定を行った。なお、本稿においては、根際を共有する幹の集団を個体と定義した。また、ナラ樹幹の枯死によってできたギャップそれぞれについて、ギャップ内で最も高かった樹幹をギャップ更新木 (山本・田内, 1991) として抽出し、その頻度を求めた。ギャップ更新木には、根元がベルトトランセクトの外にある幹も含めた。

ベルト内の、樹高が胸高未満の稚樹について、(1) 軸長が 50 cm 以上 130 cm 未満、(2) 萌芽幹である場合は、元の株とは地際で離れているもの、の二つの条件を満たすものを抽出し、樹種を同定のうえ、株や根際の形状などから萌芽由来であるか実生由来であるかを推定した。

2. 統計解析

ナラ類集団枯損幹については、すでに梢端部が欠けていたり、幹折れを起こしているものもあったため、胸高直径 (D (cm)) から生存時の樹高 (H (m)) の推定を行った。この推定は、生残幹の $D-H$ 曲線を求め、枯死木の胸高直径をこの曲線に当てはめることにより行った。ただし、測定値が推定値よりも高いときには、測定値をそのまま生存時の樹高として採用した。生存幹の $D-H$ 曲線には、拡張相対成長式 (Ogawa *et al.*, 1965; 荻野ら, 1967) $1/H = 1/(AD^h) + 1/H_{max}$ を用い、Gauss-Newton 法による非線形回帰によりパラメータの当てはめを行った。

ナラ類の枯死に関する要因として、個体の位置とサイズの二つを仮定し、これらが実際に個体の枯死と関係があるのかを一般化線形モデル (GLM) を使用して解析した。この解析では、ベルトトランセクト長辺方向での個体の位置 (ベルトトランセクト原点からの距離; 単位 m) と、その個体に属する最大の樹幹の胸高直径 (単位 cm) とを説明変数とし、個体の生死 (生=1, 死=0) を目的変数として、誤差構造を二項分布、連結関数をロジットとする統計モデルを作成した。個体位置については、値が小さいほど南側、すなわちより前から被害が発生していた場所に位置することを意味する。

以上の統計解析には、R 2.7.0 (R Development Core Team, 2008) を使用した。

III. 結 果

1. 林分の概況とナラの枯損状況

ベルトトランセクト内の樹木の胸高断面積合計および個体密度、幹密度を表-1 に示す。ベルト内では 38 樹種が確認された。胸高断面積合計は 36.45 m²/ha、個体密度は 4,225

表-1. 各樹種の胸高断面積合計および個体密度, 幹密度

| 和名 | 学名 | 胸高断面積 合計(m ² /ha) | 個体密度 (個体/ha) | 幹密度 (本/ha) |
|-----------|--|---------------------------------|-----------------|---------------|
| ソヨゴ | <i>Ilex pedunculosa</i> | 6.81 | 681.3 | 1293.8 |
| イヌブナ | <i>Fagus japonica</i> | 5.01 | 287.5 | 743.8 |
| ミズナラ | <i>Quercus crispula</i> | 3.71 | 131.3 | 168.8 |
| コシアブラ | <i>Acanthopanax sciadophylloides</i> | 3.45 | 193.8 | 225.0 |
| タムシバ | <i>Magnolia salicifolia</i> | 3.35 | 350.0 | 393.8 |
| ネジキ | <i>Lyonia ovalifolia</i> var. <i>elliptica</i> | 1.97 | 287.5 | 743.8 |
| コナラ | <i>Quercus serrata</i> | 1.93 | 62.5 | 75.0 |
| コバノミツバツツジ | <i>Rhododendron reticulatum</i> | 1.70 | 756.3 | 2131.3 |
| マルバマンサク | <i>Hamamelis japonica</i> var. <i>obtusata</i> | 1.74 | 175.0 | 487.5 |
| アセビ | <i>Pieris japonica</i> | 1.27 | 512.5 | 625.0 |
| イヌシデ | <i>Carpinus tshonoskii</i> | 0.85 | 25.0 | 25.0 |
| リョウブ | <i>Clethra barbinervis</i> | 0.80 | 150.0 | 187.5 |
| モミ | <i>Abies firma</i> | 0.62 | 43.8 | 43.8 |
| アカマツ | <i>Pinus densiflora</i> | 0.55 | 6.3 | 6.3 |
| ウラジロノキ | <i>Sorbus japonica</i> | 0.34 | 87.5 | 112.5 |
| クリ | <i>Castanea crenata</i> | 0.32 | 12.5 | 12.5 |
| アオハダ | <i>Ilex macrospora</i> | 0.31 | 37.5 | 75.0 |
| タカノツメ | <i>Evodiapanax innovans</i> | 0.29 | 31.3 | 31.3 |
| ツガ | <i>Tsuga sieboldii</i> | 0.24 | 18.8 | 18.8 |
| ホオノキ | <i>Magnolia obovata</i> | 0.20 | 6.3 | 18.8 |
| コハウチワカエデ | <i>Acer sieboldianum</i> | 0.19 | 43.8 | 50.0 |
| アカシデ | <i>Carpinus laxiflora</i> | 0.18 | 12.5 | 18.8 |
| ウラジロガシ | <i>Quercus salicina</i> | 0.17 | 25.0 | 31.3 |
| ウリカエデ | <i>Acer crataegifolium</i> | 0.12 | 31.3 | 31.3 |
| マルバアオダモ | <i>Fraxinus sieboldiana</i> | 0.10 | 50.0 | 50.0 |
| ナツツバキ | <i>Stewartia pseudo-camellia</i> | 0.06 | 25.0 | 31.3 |
| シキミ | <i>Illicium anisatum</i> | 0.05 | 62.5 | 75.0 |
| ザイフリボク | <i>Amelanchier asiatica</i> | 0.05 | 12.5 | 12.5 |
| タンナサワフタギ | <i>Symplocos coreana</i> | 0.03 | 12.5 | 25.0 |
| ヤマウルシ | <i>Rhus trichocarpa</i> | 0.02 | 12.5 | 12.5 |
| シラキ | <i>Sapium japonicum</i> | 0.02 | 12.5 | 18.8 |
| オオカメノキ | <i>Viburnum furcatum</i> | 0.01 | 18.8 | 25.0 |
| アズキナシ | <i>Sorbus alnifolia</i> | 0.01 | 6.3 | 6.3 |
| ガマズミ | <i>Viburnum dilatatum</i> | 0.01 | 6.3 | 6.3 |
| ミヤマガマズミ | <i>Viburnum wrightii</i> | 0.00 | 12.5 | 12.5 |
| ヒサカキ | <i>Eurya japonica</i> | 0.00 | 12.5 | 18.8 |
| カマツカ | <i>Pourthiaea vilosa</i> var. <i>laevis</i> | 0.00 | 6.3 | 6.3 |
| ナンキンナカマド | <i>Sorbus gracilis</i> | 0.00 | 6.3 | 6.3 |
| 小計 | | 36.44 | 4225.0 | 7856.3 |
| ミズナラ枯死木 | <i>Quercus crispula</i> (dead) | 7.57 | 193.8 | 243.8 |
| 合計 | | 44.01 | 4418.8 | 8100.0 |

ミズナラの枯死胸高断面積合計および枯死幹密度には、生残個体に付属する枯死幹の値を含む。

個体/ha, 幹密度は7,856.3本/haであった。胸高断面積合計でもっとも多かったのがソヨゴ(6.81 m²/ha)で、以下、イヌブナ(5.01 m²/ha)・ミズナラ(3.71 m²/ha)・コシアブラ(3.45 m²/ha)・タムシバ(3.35 m²/ha)の順で、2.0 m²/ha以上の胸高断面積合計を有していたのは以上の6樹種だった。

ベルトトランセクト内にはミズナラの枯損木(すべての幹が枯死していた個体)が31個体(193.8個体/ha)、生残木(少なくとも一部の幹が生残していた個体)が21個体(131.3個体/ha)確認され、枯死個体の割合は60%であった。幹数では、枯損幹が39本(243.8本/ha)、生残幹が27本(168.8本/ha)だった(表-1)。コナラについては、10個体(62.5個体/ha)の生残木が確認されたが、ベルトトランセクト内に枯損木は存在しなかった。ミズナラの枯損木はカシノナガキクイムシによる穿入を受けており、一連のナラ類集団枯損により枯死したものと推定された。

ミズナラ枯死幹の胸高断面積合計は7.57 m²/haで、生残

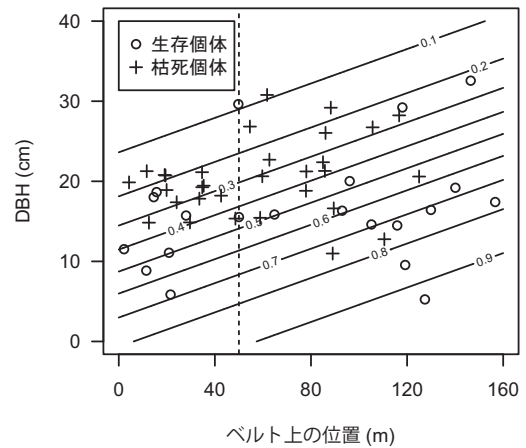


図-2. ミズナラの生存個体および枯死個体の、ベルト上の位置(ベルト原点からの距離)および個体サイズ(個体内の最大の幹の胸高直径)

等高線は、GLMにより予測された生存確率。点線はベルト1とベルト2との境界。

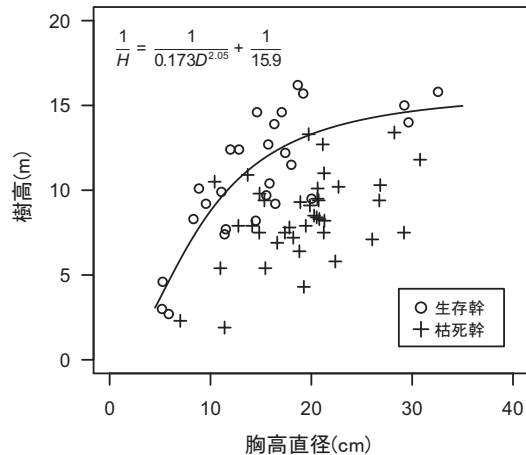


図-3. ミズナラの生残幹および枯死幹の胸高直径と樹高の関係

曲線は、生残幹についての回帰曲線。

幹とあわせた胸高断面積合計は11.28 m²だった。ミズナラの枯死木の値を含めると全体の胸高断面積合計と個体密度, 幹密度はそれぞれ43.81 m²/ha, 4,418.8個体/ha, 8,100.0本/haとなった(胸高断面積合計および幹密度の値には、生残個体に付属する枯死幹の値を含む)。

ミズナラについて、個体の生死と、位置およびサイズ(最大幹の胸高直径)との間に関係があるかを一般化線形モデルにより解析した結果、個体位置についての係数は0.0159(標準誤差0.0079)で、個体サイズについての係数は-0.148(標準誤差0.060)でもとに有意に0とは異なっていた(ともにp<0.05)。切片は1.29(標準誤差1.10)、残差デビアンスは60.1(自由度49)、ヌルモデルとのデビアンス差は10.1であった。図-2に、ベルト上の位置および胸高直径と、個体の生死およびGLMにより予測された生存確率との関係を示した。図の右下ほど、すなわちベルトトランセクトの

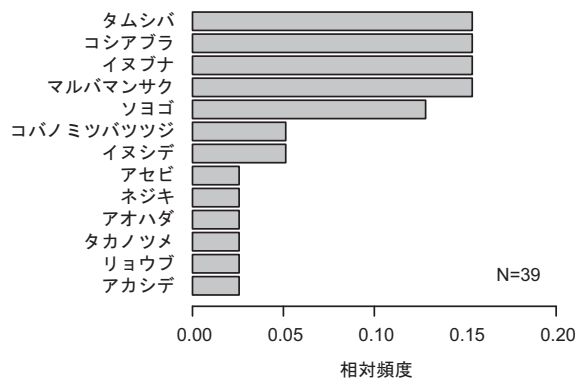


図-4. ギャップ更新木の樹種の相対頻度分布

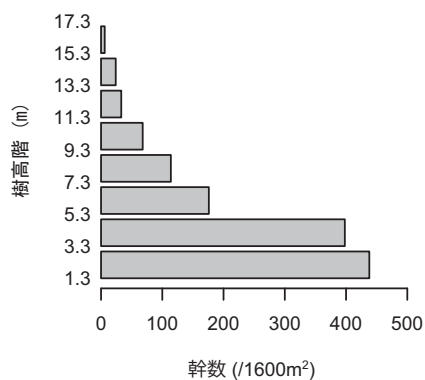


図-6. 全樹種を含めた幹の樹高階分布

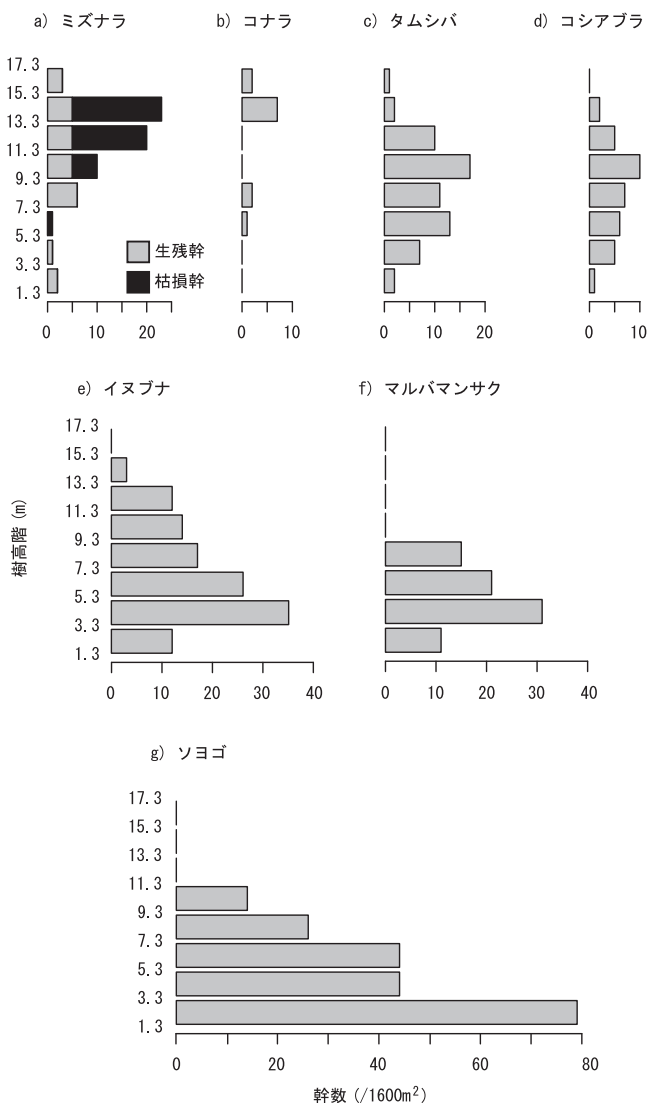


図-5. ミズナラ・コナラと、ギャップ更新木の主要樹種の幹の樹高階分布

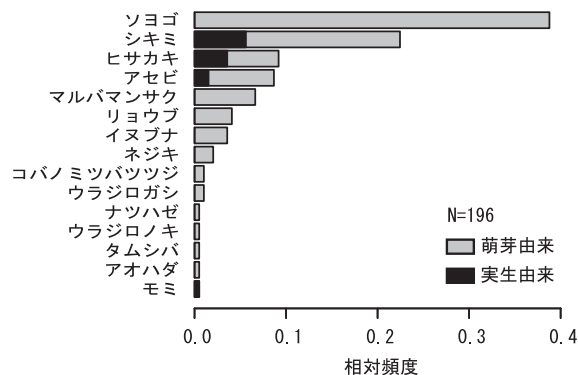


図-7. 稚樹として抽出された樹種の相対頻度分布

2. 林分構造

ミズナラの生残幹と枯損幹の胸高直径－樹高関係を図-3に示す。非線形回帰における残差の標準誤差は2.1mであった。この回帰曲線から、ミズナラ類集団枯損木の生存時の樹高を推定した。回帰による予測値よりも実測値が大きかった枯損幹は2本であった。

ギャップ更新木の頻度分布を図-4に示す。39本のミズナラ類集団枯損幹に対応するギャップ更新木として13樹種が抽出されたが、そのうち頻度が高かったのはタムシバ・コシアブラ・イヌブナ・マルバマンサク・ソヨゴであった。これら樹種と、ミズナラ・コナラとについて幹の樹高階分布を図-5に示した。13.3m以上の樹高階には、生残木全体では30本の幹があり、そのうちの8本がミズナラであった。D-H関係からの推定では、ナラ類集団枯損発生以前には、この樹高階にはさらに18本のミズナラの樹幹があったことが推定された。また、全樹種を含めた幹の樹高階分布を図-6に示した。樹高5.3m未満の階層に数が多かったが、特に多かったのはコバノミツバツツジ(340本)で、以下ソヨゴ(123本)、アセビ(100本)の順だった。

3. 下層の状態

ベルト内で196本の稚樹が抽出された。抽出された稚樹の樹種の相対頻度分布を図-7に示す。ソヨゴ(76本)とシキミ(44本)が多く、両者の合計で過半数に達していた。

原点から遠く、胸高直径が小さいほど生存確率が高いとの結果が得られた。

萌芽由来の稚樹と実生由来の稚樹の頻度を比較すると、前者が174本、後者が22本で、圧倒的に前者が多かった。

IV. 考 察

1. ナラ類の枯損状況

ミズナラの生死と個体サイズとの関係については、個体サイズが大きい（胸高直径が大きい）ほど枯死の確率が高いという結果が得られた（図-2）。この結果は、これまでに報告されている被害を受けやすい個体サイズの結果と同様であり（松本, 1955; 齊藤, 1959; 末吉, 1990）、小林・上田（2005）による大径化がナラ類集団枯損被害発生の一因となっているとの説を支持するものである。

ミズナラの生死とベルト上での位置には有意な関係が認められ、より前からナラ類集団枯損被害が発生している南側に枯死個体の割合が高いという結果が得られた。被害自体はベルト終端（北端）にまで達しているにもかかわらず、このような結果が得られた理由としては、初期にカシノナガキクイムシの穿入を受けたものの生残したナラ類が、何度めかのさらなる穿入により枯死しているという可能性も考えられる。しかし、穿入を受けた履歴のあるナラはカシノナガキクイムシの繁殖が不能であることが知られており（加藤ら, 2001, 2002; 鎌田, 2002）、この可能性は低いと思われる。それよりはむしろ、穿入を受けていなかった個体が、周囲の個体に遅れて穿入を受けて枯死したり、カシノナガキクイムシの穿入がストレスとなって何年か後に別の要因で枯死したりしている可能性が高いと考えられる。この場合、今後も枯死が継続するおそれがあるということになる。

調査時の生存木について、胸高断面積比からみて最も優占していたのはソヨゴでその値は18.7%であった。しかし、ナラ類集団枯損発生前には、ミズナラが胸高断面積合計の25.6%を占め、もっとも優占していたものと推測された（表-1）。ミズナラは胸高断面積合計でおおよそ3分の1に、個体密度・幹密度でそれぞれ約60%および40%に減少したが、調査林分全体の個体密度・幹密度の減少は、それぞれ4.4%および3.3%にとどまり、胸高断面積合計の減少も17.2%であった（表-1）。ナラ類集団枯損が本調査地に侵入し始めたのは2002年であり、調査した2006年までに、ナラ類以外の樹種の個体・幹がナラ類の枯死により生じたギャップですみやかに成長していることもあると考えられるので、これらの数字がいくらか過小評価になっている可能性もあるが、松枯れ激害地では林分の現存量の40~100%近くが枯死する例もある（山瀬, 1998）ことに比べると、本調査地における枯損状況はそれよりは軽く、少なくとも調査時点では、松枯れ激害地でみられたような重大な公益機能の低下がこの調査地においてもただちに懸念されるとまではいえないと考えられた。ただしナラ類の構成比のもっと高いような林分においては、ナラ類集団枯損による深刻な公益機能の低下が発生する可能性はある。

2. 更新樹の組成と今後の遷移

ミズナラの枯損により発生したギャップでのギャップ更

新木としては、タムシバ・コシアブラ・イヌブナ・マルバマンサク・ソヨゴの5種の頻度が比較的高かった（図-4）。このうち、タムシバとコシアブラは、本林分ではミズナラ・コナラに次ぐ樹高を有するが（図-5）、一般的には優占種となることは少ないと思われる。今後はこれらの樹種が少なくとも短期的には優占度を増すことが予想されるが、下層木や稚樹の幹数が少ないことから（図-5, 7）、それが継続するかは不明である。

イヌブナは、太平洋側の温帯域下部の森林において優占種となることが知られている（遠山, 1965; Ohkubo *et al.*, 1988; Ohkubo, 1992）。特に、ギャップ周辺に萌芽幹がある場合に萌芽から更新するとされているが（Ohkubo *et al.*, 1988）、本調査地におけるギャップ更新木もこのような状況に当てはまると考えられる。主に萌芽幹による下層木も比較的多いことから（図-5）、今後優占度を増し、比較的長期的にわたってそれを維持することが可能であると予想される。

マルバマンサクは、日本海側のブナ林などに出現するが（福嶋ら, 1995）、一般に樹高が低いことから、林冠層で優占するとは考えにくい。中層以下では、主に萌芽により幹数は比較的多く、当面の光環境の改善により中層以下で優占度を増す可能性がある。

ソヨゴは、原生的な常緑広葉樹林においてギャップ更新木として存在することが知られている（Yamamoto, 1994）。そのほか西日本の二次林にも広くみられ、松枯れによりアカマツ高木層の欠けた被害地で優占する例が知られている（山瀬, 1998）。しかし、本調査地においては、樹高13.3m以上の階級で枯損したミズナラは全樹種を含めた幹数の36%に留まり、松枯れの激害地ほど急激に高木層が欠けたわけではない。さらにはソヨゴは樹高が比較的低く（図-5）、林冠を構成してそれを維持する樹種とは一般にはみなされていない（山瀬, 1998）ことから、本調査地において胸高断面積合計で最も優占する樹種とはなったものの、高木層において優占することは難しいと思われる。ただし、それより下の階層においては、幹数も多いことや（図-5, 7）、耐陰性も落葉広葉樹よりは一般には高いと思われることから、中層・下層で優占し、ソヨゴが優占した松枯れ跡地と同じように（山瀬, 1998; 森下・安藤, 2002）高木性樹種の更新が阻害されるおそれはあるといえよう。

更新阻害要因としてはこのほか、ニホンジカもその一つと考えられる。本調査地ではニホンジカの糞や、ニホンジカによると思われる食痕が確認されており、稚樹（軸長50~130cm）に実生由来のものが少なく、また不嗜好性植物であるシキミが多いこと（図-7）、胸高以上の階層にもアセビの幹数が比較的多いこと（表-1）はニホンジカの採食による影響である可能性が高いと考えられる。実際、ニホンジカにより、二次林の更新が影響を受けている例も知られており（藤木ら, 2006）、今後更新が阻害されないか注意を要する。

以上のように、調査林分は今後、高木層を生き残ったミ

ズナラと萌芽によって優占度を増したイヌブナが優占し、亜高木層にタムシバやコシアブラ、中層以下ではソヨゴが優占する形で推移すると思われる。ナラ類集団枯損被害地においても、ナラ類以外の高木性のギャップ更新木がある程度存在していれば、すぐに高木層が欠けるといった事態は避けられるであろう。しかし、今後の更新や遷移が順調に進むかどうかは、ソヨゴの優占や、ニホンジカの食害といった要因に左右される可能性があると考えられる。

大住克博博士には、本論文の草稿を読んでいただき、貴重なご意見をいただいた。深く感謝申し上げます。

引用文献

- 阿部敏夫・谷 誠 (1985) 松くい虫による松枯れが流出に及ぼす影響. 日林誌 67: 261-270.
- 藤木大介・鈴木 牧・後藤成子・横山真弓・坂田弘志 (2006) ニホンジカ (*Cervus nippon*) の採食下にある旧薪炭林の樹木群集の構造について. 保全生態学研究 11: 21-34.
- 福嶋 司・高砂裕之・松井哲哉・西尾孝佳・喜屋武豊・常富 豊 (1995) 日本のブナ林群落の植物社会学的新体系. 日生態会誌 45: 79-98.
- Hijii, N., Kajimura, H., Urano, T., Kinuura, H., and Itami, H. (1991) The mass mortality of oak trees induced by *Platypus quercivorus* (Murayama) and *Platypus calamus* Blandford (Coleoptera: Platypodidae) —The density and spatial distribution of attack by the beetles—. J. Jpn. For. Soc. 73: 471-476.
- 伊藤進一郎・山田利博 (1998) ナラ類集団枯損被害の分布と拡大. 日林誌 80: 229-232.
- 伊藤進一郎・窪野高徳・佐橋憲生・山田利博 (1998) ナラ類集団枯損被害に関連する菌類. 日林誌 80: 170-175.
- 鎌田直人 (2002) カシノナガキクイムシの生態. 森林科学 35: 26-34.
- 加藤賢隆・江崎功二郎・井下田寛・鎌田直人 (2001) カシノナガキクイムシのブナ科樹種 4 種における繁殖成功度の比較 (予報). 中森研 49: 81-84.
- 加藤賢隆・江崎功二郎・井下田寛・鎌田直人 (2002) カシノナガキクイムシのブナ科樹種 4 種における繁殖成功度の比較 II —過去の穿入履歴が繁殖成功度に与える影響について—. 中森研 50: 79-80.
- Kinuura, H. and Kobayashi, M. (2006) Death of *Quercus crispula* by inoculation with adult *Platypus quercivorus* (Coleoptera: Platypodidae). Appl. Entomol. Zool. 41: 123-138.
- 衣浦晴生・小林正秀・野崎 愛 (2006) カシノナガキクイムシはミズナラ大径木を好む. 日本生態学会大会講演要旨集 53: 250.
- 小林正秀・萩田 実 (2000) ナラ類集団枯損の発生経過とカシノナガキクイムシの捕獲. 森林応用研究 9(1): 133-140.
- 小林正秀・上田明良 (2005) カシノナガキクイムシとその共生菌が関与するブナ科樹木の萎凋枯死—被害発生要因の解明を目指して—. 日林誌 87: 435-450.
- Kubono, T. and Ito, S. (2002) *Raffaelea quercivora* sp. nov. associated with mass mortality of Japanese oak, and the ambrosia beetle (*Platypus quercivorus*). Mycoscience 43: 255-260.
- 黒田慶子・山田利博 (1996) ナラ類の集団枯損にみられる辺材の変色と通水機能の低下. 日林誌 78: 84-88.
- 松本孝介 (1955) カシノナガキクイムシの発生と防除状況. 森林防疫ニュース 4: 74-75.
- 森下和路・安藤 信 (2002) 京都市市街地北部森林のマツ枯れにともなう林相変化. 森林研究 74: 35-45.
- 中根周歩 (2000) マツ枯れと斜面崩壊—1999 年 6 月広島地域の集中豪雨被害について—. 森林応用研究 9(2): 41-46.
- Ogawa, H., Yoda, K., Ogino, K., and Kira, T. (1965) Comparative ecological studies on three main types of forest vegetation in Thailand (II) Plant biomass. Nature and Life in Southeast Asia 4: 49-80.*
- 萩野和彦・Duongkeo Ratanawongs・堤 利夫・四手井綱英 (1967) タイ国森林の第一次生産力. 東南アジア研究 5: 121-154.
- Ohkubo, T. (1992) Structure and dynamics of Japanese beech (*Fagus japonica* Maxim.) stools and sprouts in the regeneration of the natural forests. Vegetatio 101: 65-80.
- Ohkubo, T., Kaji, M., and Hamaya, T. (1988) Structure of primary Japanese beech (*Fagus japonica* Maxim.) forests in the Chichibu Mountains, central Japan, with special reference to regeneration processes. Ecol. Res. 3: 101-116.
- R Development Core Team (2008) R: A Language and Environment for Statistical Computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <http://www.R-project.org>.
- 斉藤孝蔵 (1959) カシノナガキクイムシの大発生について. 森林防疫ニュース 8: 101-102.
- 塩見晋一・尾崎真也 (1997) 兵庫県におけるコナラとミズナラの集団枯損の実態. 森林応用研究 6: 197-198.
- 末吉政秋 (1990) 広葉樹に発生したカシノナガキクイムシ被害 (第 1 報). 森林防疫 39: 58-61.
- 遠山三樹夫 (1965) 大室山のイヌブナ林—富士山の森林植生 第 II 報—. 日生態会誌 15: 139-142.
- Yamamoto, S. (1994) Gap regeneration in primary evergreen broad-leaved forests with or without a major canopy tree, *Distylium racemosum*, southwestern Japan: A comparative analysis. Ecol. Res. 9: 295-302.
- 山本進一・田内裕之 (1991) 綾照葉樹林における林冠ギャップ特性とギャップ更新. 日林論 102:411-413.
- 山瀬敬太郎 (1998) 松枯れ激害地における里山管理に関する提言—姫路市牧野地区の生活環境保全林整備事業地を事例として—. 兵庫森林技研報 46: 1-7.

* をつけた文献は直接参照することができなかった。