

縞枯現象における樹木枯死の推移

稲垣雄一郎*¹・稲本龍生*²・中村昌有吉*²・
勝間田智之*³・五味亮*²・鈴木和夫*¹

The death of mature trees in wave regeneration

Yuichiro INAGAKI*¹, Tatsuo INAMOTO*², Masayuki NAKAMURA*²,
Tomoyuki KATSUMATA*³, Tohru GOMI*² and Kazuo SUZUKI*¹

I. はじめに

亜高山帯のシラベ (*Abies veitchii*) やアオモリトドマツ (*Abies mariesii*) が優占する林分において縞枯現象がみられることがある。とくに、長野県八ヶ岳連峰の縞枯山が有名で、等高線方向に帯状に樹木の立枯れが生じている (砂原・大久保, 1932)。縞枯林帯は一般的には弧状の枯死木帯を形成していることが多く、八ヶ岳連峰の蓼科山、茶臼山、横岳などのほか、八甲田山系、吾妻山系、奥日光山系、奥秩父山系、赤石山系、木曾山系、大峯山系にみられる (岡, 1983)。縞枯林帯では、枯死木帯の斜面上方の生立木が順に枯死することで、枯死木帯は時間の経過とともに斜面上方に移動する。また、枯死木帯部分では稚樹が上長成長するため、樹高・樹齢の様な林分が更新し、斜面を下るにしたがって稚樹帯から若木帯、成木帯へと徐々に樹高・樹齢が高まり、次の枯死木帯に続くという林分構造ができあがる (IWAKI and TOTSUKA, 1959; 稲本ら, 1989)。また、海外においては、北アメリカ北東部のバルサムモミ (*Abies balsamea*) の林分に同様な現象がみられ wave-regenerated forests と呼ばれている (SPRUGEL, 1976)。

枯死木帯の形成について、台風時あるいは春季の暴風による倒木 (甲斐, 1974)、冠雪荷重による枝や幹の折れ (鍛代・前田, 1987) などによって疎開穴が形成される。さらに、斜面を吹きぬける卓越風 (吉野, 1976; 木村, 1977) などの影響によって疎開穴が徐々に弧状に広がり、それらがつながって大きな帯状の枯死木帯が形成される (IWAKI and TOTSUKA, 1959) と推測されている。また、枯死木帯の移動方向については、斜面の方向とは直接関係せず (島津, 1959)、とくに夏季の風向と関連が強いこと (岡, 1983) が指摘されている。

また、一定方向の風のストレスによって樹木が枯死すると仮定し、樹高のランダムな配列から縞枯現象をシミュレートする格子モデルが組み立てられている (IWASA *et al.*, 1991; SATO and IWASA, 1993; YOKOZAWA *et al.*, 1999)。なお、縞枯山の枯死木帯の移動速度については、林分構造の解析から 1.0 ~ 1.3 m/年 (IWAKI and TOTSUKA, 1959; KOHYAMA and FUJITA, 1981)、空中写真から 2.61±0.26 m/年 (高橋, 1979) という推定がある。

しかしながら、今までに縞枯林帯の更新様式を広域に長期間継続した調査はなく、実際の成木

*¹ 東京大学大学院農学生命科学研究科森林科学専攻
Department of Forest Science, Graduate School of Agricultural and Life Sciences, The University of Tokyo.

*² 林野庁
Forestry Agency of Japan.

*³ 日本放送協会
Japan Broadcasting Corporation.

帯樹木の枯死と風との関係について明らかでない。本研究では、空中写真の濃淡と現地の林分構造の関係を調べ、過去に撮影された複数の空中写真から縞枯林帯の経年変化を測定した。また、縞枯林帯の更新様式について1992年から継続して同一区画を調査し、樹木の生理状態および、縞枯現象の発生機構について考察を加えた。

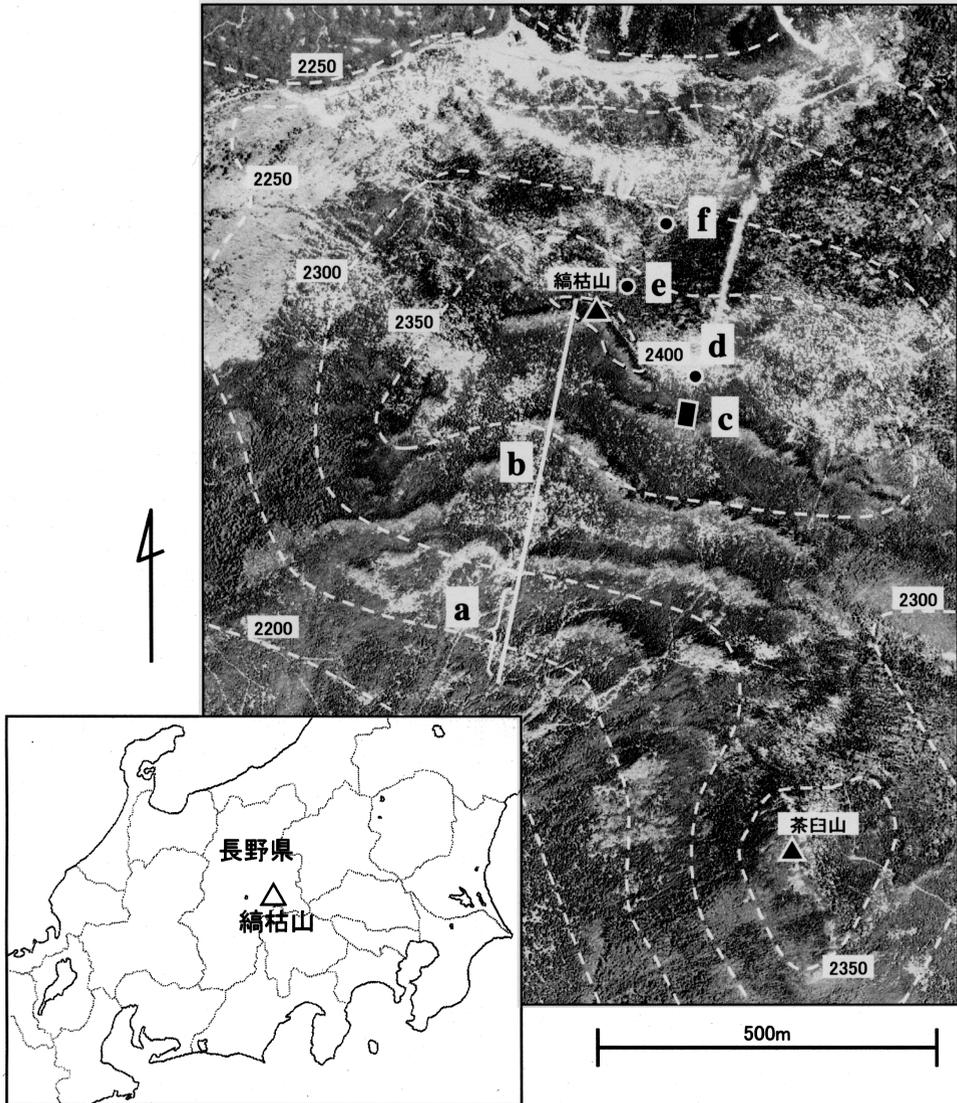


図-1 縞枯山の調査地

Fig. 1. Research sites of Mt. Shimagare in Nagano Prefecture

図中の破線は等高線を示す。a: 調査トランセクト, b: 空中写真における濃度走査線, c: 調査区 (A区, B区), d, e, f: 縞枯現象のみられない林分。なお、この図版は長野県知事より「15林政第301号, 平成16年1月26日付」の承認を得て、1985年撮影「第3諏訪伊那」を複製して作成した。

II. 材料および方法

1. 調査地の林分構造

調査地は長野県北八ヶ岳連峰縞枯山（標高 2403 m）の南西斜面に設定した（図-1）。現況を把握するために、1988年に標高2250 mの南西斜面下部において若木、成木、枯死木、稚樹の各立木帯にわたるトランセクトを設定した。トランセクトは幅 5 m、長さ 75 m で斜面方向に設定し、胸高（1.3 m）以上の樹木について樹種、樹高、胸高直径を計測し、胸高未満の樹木は樹種のみ調べて稚樹として取り扱った。

次に、空中写真（1985年5月撮影、縮尺3000分の1）を用いてトランセクトの林分構造を判読した。判読の手段として、濃淡計（GS-300, Hoeter社製）を用いて写真上を走査し、出力電圧を4.0Vから5.0Vに調整してペンレコーダで記録した。得られたグラフから一定間隔で数値を読み濃度指数とし、トランセクト内の区画（5 m × 5 m）ごとにその平均値と分散を求め、林分構造との関係を考察した。林分の空間分布の経年変化を調べるために、1947年、1962年、1966年、1980年、1985年の空中写真を用いて、各写真上に実地の位置が合うように任意に濃度走査線（図-1）を設定し、濃淡計で走査した。写真ごとに縮尺が異なるため（約1/6000～1/8000）、ペンレコーダで記録されたグラフの縮尺を統一した。さらに、写真によって気象、露光、印画処

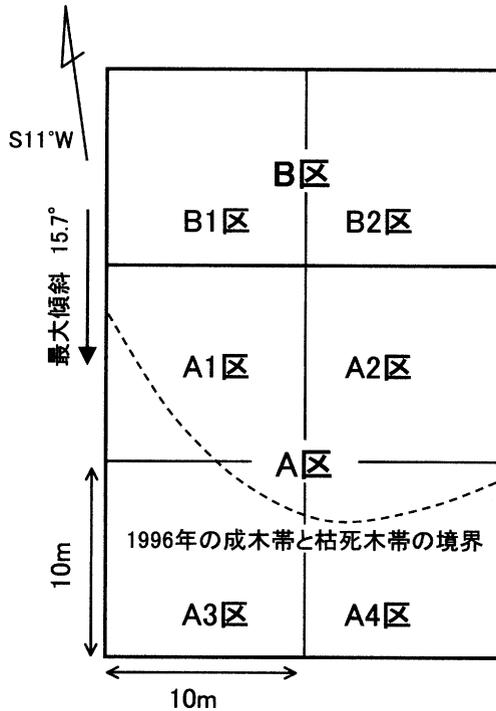


図-2 縞枯山調査区における小区画

Fig. 2. Subplots of the quadrat at Mt. Shimagare

成木帯と枯死木帯の含まれる A 区、および、枯死木帯の移動に伴い追加した B 区において経年調査を行った。A 区は 1992 年、B 区は 1994 年に設定した。

理などの条件が異なり、実測値そのものは意味をもたないと考え、濃度指数の最大値、最小値を基準に比較し、その変化パターンを調べた。

林分の動態を調査するために、20 m × 20 m の調査区 (図-2, A区, 標高約2380 m, 斜面方位S11° W, 傾斜15.7°) を成木帯と枯死木帯の一部が含まれるように設定し、1992年12月に調査区内の胸高以上の樹高を持つ全生立木について、樹種、立木位置、胸高直径、樹高、おもな枯死木について立木位置、胸高直径を測定した。また、新たに生じた枯死木を1993年6月、1994年6月、11月、1995年8月、1996年9月、1997年7月、11月に調査した。枯死木帯は徐々に斜面上方に移動していくため、A区の上辺に隣接した10 m × 20 m の調査区 (図-2, B区) を1994年10月に追加し、同様な調査を行った。2001年6月に調査区内の樹木について、樹高50 cm以上の稚樹を含めて、樹種、立木位置、胸高直径、樹高を調査し、同年11月に新たに生じた枯死木を記録した。また、過去の調査区の動態について、1966年、1985年、2000年の空中写真を判読し検討を加えた。

1995年は種子の豊作年であったので、8月に調査区内のシラベとアオモリトドマツの全成木に対して球果の数を調べた。1992年の毎木調査時には胸高未満の稚樹は調査しなかったが、2001年には多くの稚樹が見られた。そこで、これらの稚樹の成長過程を明らかにするために、2001年に調査区内 (A・B区) の稚樹をランダムに選び、主軸の節間長を測定した。シラベとアオモリトドマツは、毎年、主軸に節が一つ形成されるため、その節間長を測ることにより各個体の樹高を過去に遡って推定した。

2. 成木帯樹木の生理特性

シラベとアオモリトドマツの生理状態を検討するために、針葉の水分特性について1993年6月～12月に5回の測定を行った。測定に供した試料は、調査区の成木帯の林内、林縁、その間の移行帯、対照として縞枯現象の見られない北斜面 (図-1, e) の4ヶ所から、樹高5～9 m のシラベ、アオモリトドマツを1～3個体ずつ選び、地上約5 mの高さの南側 (卓越風のあたる側) の枝条から先端部を約20 cm採取した。試料は採取後、現地で直ちに水切りを行ない、ビニール袋に密閉し低温に保って実験室に持ち帰った。持ち帰った試料は一晩十分に吸水させ、枝の先端部の針葉を複数含むように、生重3～5gを切り取って、プレッシャーチャンバーを用いてP-V曲線を測定した (丸山・森川, 1983)。P-V曲線から圧ポテンシャル (ψ_p) が0になるときの水ポテンシャル (ψ_w^{dp}) と相対含水率 (RWC^{dp})、十分吸水したときの浸透ポテンシャル (ψ_s^{sat}) を求めた。細胞の体積弾性率 (ϵ) については、細胞体積比 (RCV) の変化に対する ψ_p の変化の割合を求め、その最大値 (ϵ_{max}) を代表値とした。これらの針葉の水分特性値をもちいて樹木の生理状態について検討した。

寒冷地に適応している樹木は気温が低下すると、耐凍性を得るために細胞内の溶質 (糖、核酸、タンパク質、リン脂質) が増大することが知られている (酒井, 1982)。そこで、調査区の成木帯の林内、林縁および北斜面 (図-1, d) の樹木の高さ約5 mの南側の部位から、当年枝を含む10 cm程度の枝条を試料として1994年10月に採取した。これらの試料を冷蔵して持ち帰り針葉の糖分含量を計測した。試料の調製は既報 (SUZUKI and CHIBA, 1973) に従い、分析にあたって、ガスクロマトグラフ (SHIMADZU社製GC-14A, カラムCBP-1) を使用した。

林縁部樹木の光化学系における生理状態について、クロロフィル蛍光反応による最大光量子収率 (F_v/F_m) を計測した (森, 1990)。B区から斜面上部へ約10 mの林内、B区内の林縁、北斜

面の林内（図-1, f）の3ヶ所から、シラベ、アオモリトドマツをそれぞれ3～4本選び、地上約4 mの光条件の良い葉について、MINI - PAM（Walz社製）を用いて最大光量子収率を測定した。測定は2001年10月15日の午前0時から3時頃に行った。

3. 成木帯樹木の枯死と風速

1992年～2001年の間に枯死木帯が通過した調査区内の枯死木の発生頻度の推移と、その時期の風速との関係を検討した。風速については、縞枯山南西斜面に吹く卓越風の風上に位置して、距離的に至近の諏訪測候所の風速データを用いた。なお、縞枯山調査地における実際の風速については、A区内稚樹帯の地上4.5 mの風をポケット風速計AK - 666（温度設備研究所社製）を用いて3分間隔で数値を読み、計測した。

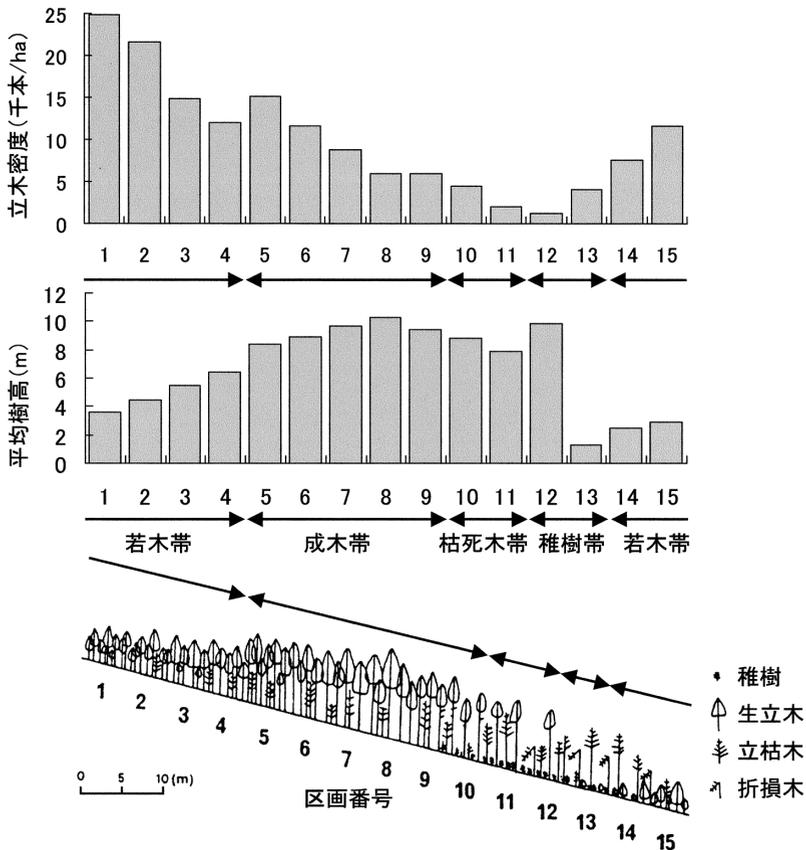


図-3 縞枯林の林分構造（1988年）

Fig. 3. Structure of wave-regenerated stands at Mt. Shimagare (1988)

調査トランセクトの断面模式図と、それに対応する区画毎（5 m × 5 m）の立木密度と平均樹高を示した。樹高が胸高（1.3 m）未満の樹木は含まない。

Ⅲ. 結果および考察

1. 調査地の林分構造

縞枯山南西斜面に設定した調査トランセクト(図-1)は、斜面上方から下方に向かって、若木、成木、枯死木、稚樹、若木という順に連続しており、区画番号1区~4区を若木帯、5~9区を成木帯、10区~11区を枯死木帯、12区~13区を稚樹帯、14区~15区を若木帯と位置づけた(図-3)。各区画の立木密度と平均樹高についてみると、若木帯~成木帯~枯死木帯(1区~11区)にかけて立木密度は減少した。平均樹高は8区の成木帯で最大となり、それより斜面下部(9区~11区)では、平均樹高が低下した(図-3)。枯死木帯~稚樹帯(10区~12区)の平均樹高が高いことは、残存している樹高の大きな成木によるものである。さらに斜面下部の稚樹帯~若木帯(13区~15区)では立木本数と樹高が再び増大した。

胸高直径分布についてみると(図-4)、斜面上方の若木帯から枯死木帯に向かって、全体的に胸高直径が増大する傾向が見られた。1区~2区では、3~5 cmに最頻値をもつ右に歪んだ分布であったが、3区以降は最頻値の度数が小さくなり、サイズのばらつきが大きくなった。3区~6区について、胸高直径が9 cm以上の樹木が増大する一方で、胸高直径が7 cm未満の樹木も比較的多く存在した。とくに5区~6区では、胸高直径分布が二峰型を示していたが、7区以降の区画では、胸高直径が9 cm未満の樹木は数本しか存在しておらず、また、9 cm以上の樹木の頻度もあまり大きくならなかった。

トランセクト調査によって、斜面上方から下方に向かって、若木帯~成木帯~枯死木帯~稚樹帯~若木帯という縞枯林の特徴である林分構造がみられた。このような縞枯林では、枯死木帯が斜面上方に移動しながら林分が更新し、斜面下方部の樹木ほど樹齢が大きいと考えられるため、調査トランセクトの区画番号を時系列として捉えることができる。トランセクトの8区(図-3)までは、樹齢とともに樹高が大きくなり成長し、9区以降で平均樹高が漸減したことは、相対的に樹高の大きな樹木の枯死が多かったためと推測された。また、胸高直径分布についてみると、若木帯の1~2区でみられた3~5 cmのピークが、3~4区では消失して胸高直径のばらつきが大きくなり、競争による成長速度に差異が大きくなったことが推測された。さらに、成木帯の5~6区では、胸高直径分布が二峰型を示し、被圧木が相当数存在したと考えられたが、7区以降の成木帯では直径9 cm未満の樹木が少数しかみられなくなり、被圧木は自己間引きによって(KOHYAMA and FUJITA, 1981)枯死したと推測された。

2. 空中写真からの解析

1985年撮影の空中写真から、1988年に調査したトランセクトの15ヶ所の区画(5 m×5 m)の濃度指数の平均値と分散値を図-5に示した。1区~4区、12区~13区の若木帯と稚樹帯では濃度指数が低く、6区~9区などの成木帯で濃度指数が高い傾向が認められた。また、10区~11区の枯死木帯では分散が大きかった。林齢が高いほど濃度が高くなり、とくに、樹冠と樹冠の間に樹木の影ができることで濃度が高くなると考えられた。分散の大きさは、成木、立枯れ木、稚樹などといった構成要素の多様性や、樹冠の孤立を反映していると考えられた。

1947年、1962年、1966年、1980年、1985年の空中写真における、濃度走査線上(図-1)の濃度指数の変化パターンを図-6に示した。写真によって濃度のレンジが異なるため、上述の濃度指数と林相との関係の結果に基づき、相対的に濃度指数の大きな部分を樹林部とした(図-6

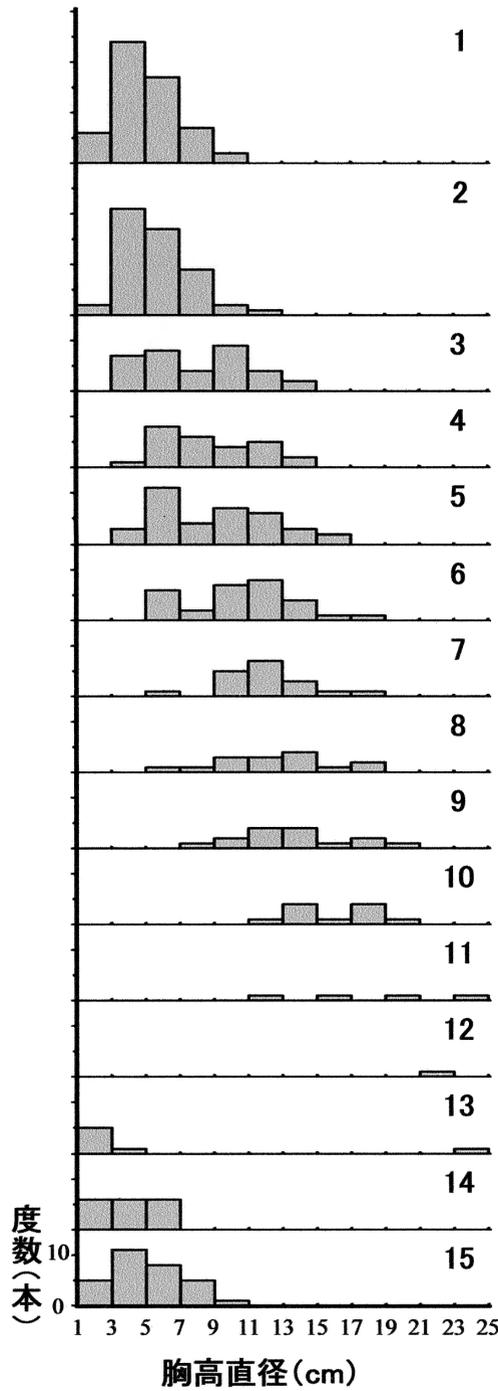


図-4 縞枯山調査トランセクトにおける胸高直径分布 (1988年)

Fig. 4. Frequency distribution of DBH of trees at Mt. Shimagare (1988)

図中の数字は区画 (5 m × 5 m) の番号を示す。樹高が胸高 (1.3 m) 未満の樹木は含まない。

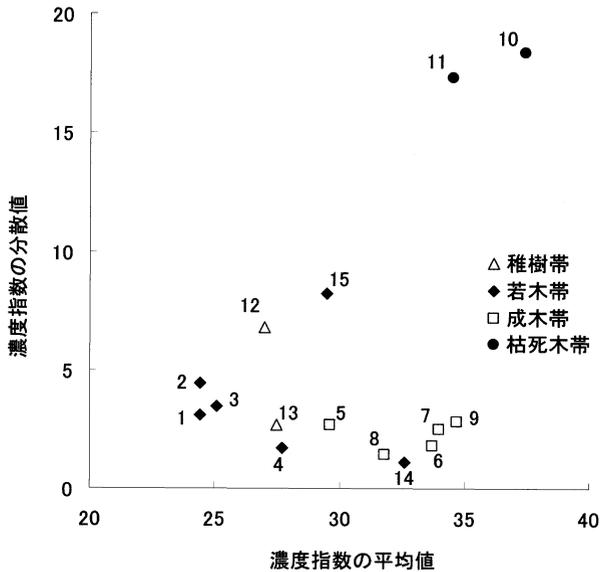


図-5 空中写真による調査トランセクト各区画の濃度指数

Fig. 5. Tone index and its variance of each subplot in an aerial photograph

図中の数字は区画 (5 m × 5 m) の番号を示す。空中写真 (1985年5月撮影, 縮尺1/3000) を用いて, 各区画の濃度指数を求めた。濃度指数とは, 便宜的に設定した白黒写真の濃淡の濃さを表す値である。

中, 影部分)。1947年では, 面積の大きな樹林部に小さな非樹林部が挿入されるパターンがみられたが, 1962年には, 樹林部の面積が小さくなった。1962年の空中写真の判読の結果から, 濃度指数の低い部分は密度の低い稚樹帯であり, 倒木が多く見られた。樹林部の減少は, 1959年の伊勢湾台風によって発生した大規模な風倒のためである (KOHYAMA and FUJITA, 1981)。樹林部の面積は1966年においてもあまり変化しなかったが, 1966年の非樹林部のうち, 濃度指数が比較的大きな部分は1980年には樹林部となった。1985年には, さらに樹林部が増大したが, 樹林部は不規則に断片化していた。このような大規模な風倒による枯死が発生すると, 枯死木帯における連続的な更新が起きずに, 風倒地において独立に更新が起きるため, 稚樹帯～若木帯～成木帯～枯死木帯という林分構造のパターンが崩れてしまうことがあると考えられた。

3. 縞枯林の更新様式

縞枯林調査区における樹高が胸高以上の生立木の樹種構成について見ると, 1992年12月のA区ではシラベ (120本/400 m²) とアオモリトドマツ (160本/400 m²) で生立木の96.6%を占めており, その他に, ナナカマド (*Sorbus commixta*), ダケカンバ (*Betula ermanii*), トウヒ (*Picea jezoensis* var. *hondoensis*) が混生していた。総本数は290本 (7250本/ha) であり, 1988年のトランセクトの8区～9区に相当する密度であった。

1992年以降の生立木の生残を図-7に示した。便宜上, A区とB区それぞれを10 m × 10 mの小区画に分けて取り扱った。1992年12月, A区内の胸高以上の立木本数は290本 (7250本/ha) であったが, その後, 林内部まで広範囲に枯死が発生し, 1994年11月には190本 (4750本/ha) に減少した。とくに, 林内部では比較的小さな樹木の枯死がみられ, 枯死木帯に面する林縁部で

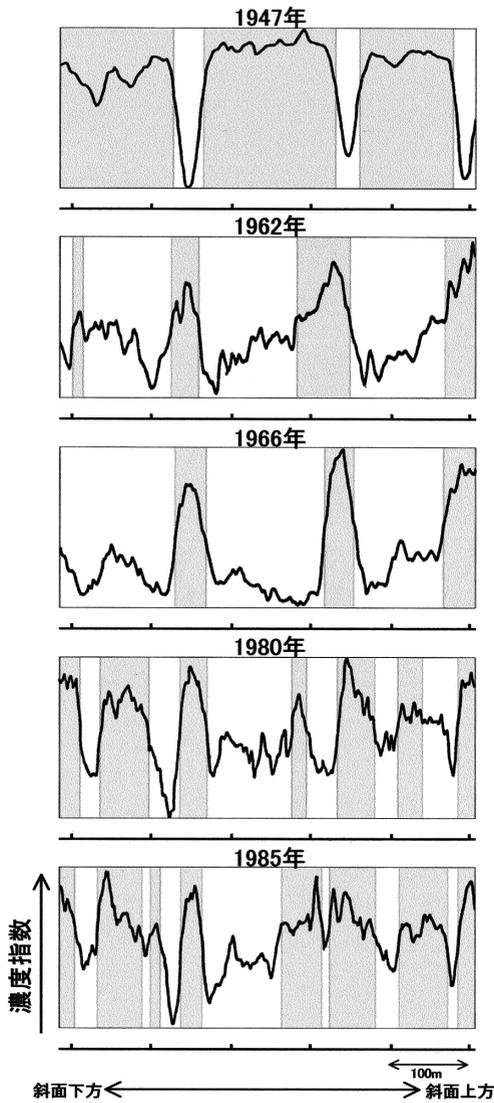


図-6 空中写真による濃度走査線上の濃度パターンを経年変化
 Fig. 6. Tone index patterns on each scanning line in aerial photographs

濃度指数は各写真の最大値と最小値を基準にした相対値である。影をつけた部分は相対的に濃度指数が大きく、樹林部と判定した。

は直径が大きな樹木が少数生存していた。その後、1997年11月には林縁部の大きな直径の樹木の多くが枯死し、枯死木帯がとくに西側の方向(A1区)に大きく進み、立木本数は104本(2600本/ha)となった。2001年11月には、成木帯と枯死木帯の境界線は、当初設定したA区を通り過ぎて、新たに設定したB区の斜面下部にまで進んだ。また、調査区下部のA3区、A4区には稚樹が多数みられ、樹高50cm以上130cm未満の稚樹の密度は、それぞれ7400本/ha、22700本/haであった。一方、A1区、A2区においては、稚樹は樹高50cm未満のものも含めて少数であり、

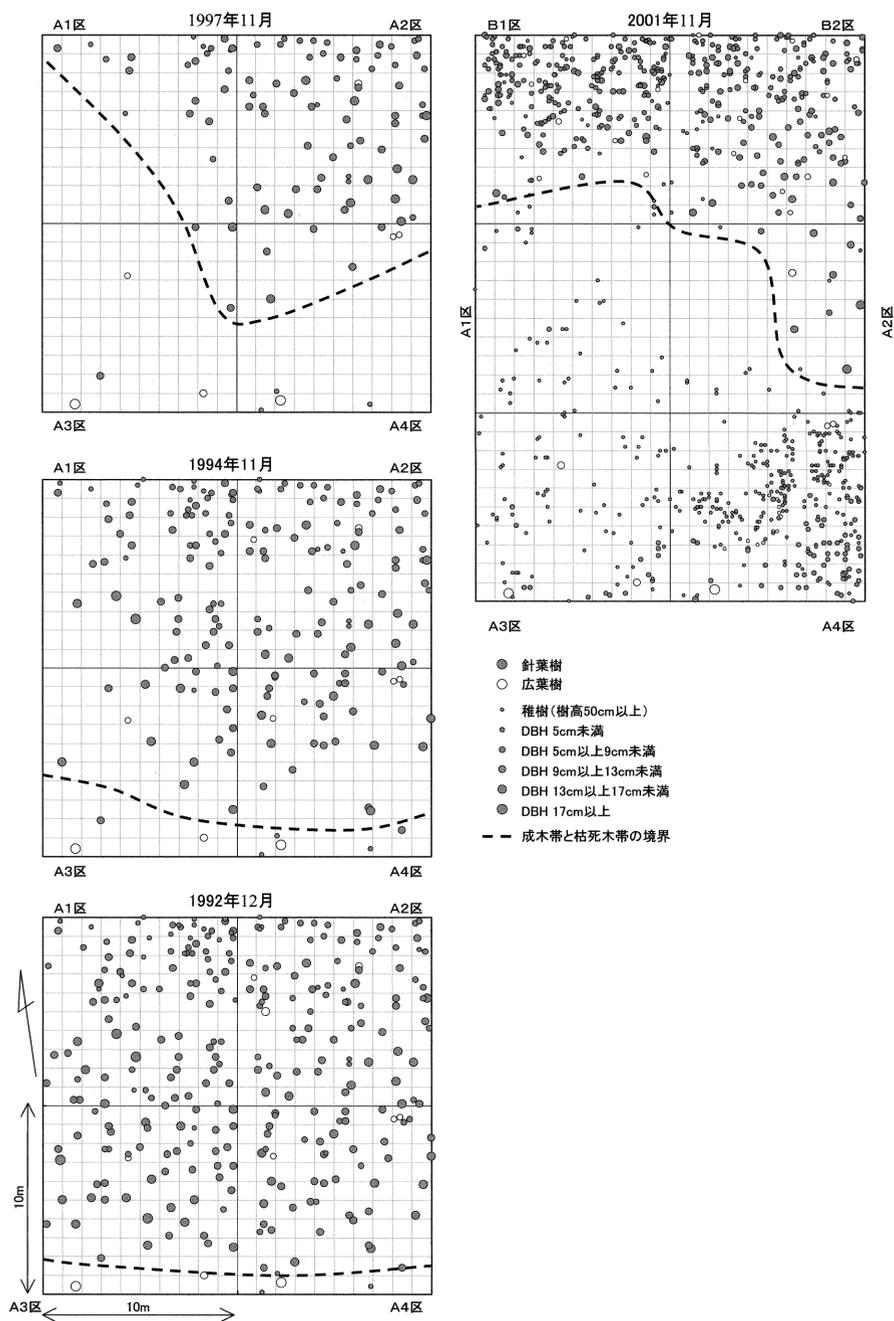


図-7 縞枯山調査区における生立木の生残

Fig. 7. Transition of living trees in the quadrat at Mt. Shimagare from 1992 to 2001
 1997年までの図は、1992年の調査時点の樹高が胸高（1.3 m）以上の樹木について示した。2001年11月の図は、樹高50 cm以上の稚樹についても示した。

スゲ類やシダ植物などの草本が優占していた。

これらの経年調査から、A区における樹木の生残と枯死木の発生頻度について図-8に示した。1997年から2001年までは調査に間隔があり、枯死木の発生の詳細は明らかでないが、1994年および1997年の夏季には、枯死木が多く発生していた。林縁部樹木の枯死による枯死木帯の移動速度について、成木帯と枯死木帯の境界線が、1992年から2001年にかけて進んだ部分の面積を、調査区の水平方向の距離（20 m）で除して求めた結果、平均的な移動速度は2.2 m/年であった。今までに報告された移動速度は、1.0 m/年（IWAKI and TOTSUKA, 1959）、1.3 m/年（KOHYAMA and FUJITA, 1981）、 2.61 ± 0.26 m/年（高橋, 1979）という報告がある。今回、測定された移動速度は、その範囲内であると考えられた。また、すべての枯死木調査時について、同様にその時点で枯死木帯の移動速度を計算した（表-1）。その結果、調査した期間によって大きな変動がみられ、1996年9月～1997年7月が最も遅く0.1 m/年であり、1994年6月～11月と1997年7月～11月では早くそれぞれ5.0 m/年、8.1 m/年であった。また、この期間は、A区における枯死木が

表-1 縞枯山における成木帯と枯死木帯の境界線の移動速度

Table 1. Movement speed of boundary between mature tree zone and dead tree zone at Mt. Shimagare

調査年月	期間（月）	移動距離（m）	移動速度（m/年）
'92年 12月～'93年 6月	6	0.9	1.8
'93年 6月～'94年 6月	12	1.4	1.4
'94年 6月～'94年 11月	5	2.1	5.0
'94年 11月～'95年 8月	9	1.8	2.3
'95年 8月～'96年 9月	13	2.4	2.2
'96年 9月～'97年 7月	10	0.1	0.1
'97年 7月～'97年 11月	4	2.7	8.1
'97年 11月～'01年 6月	43	6.8	1.9
'01年 6月～'01年 11月	5	1.9	4.6
'92年 12月～'01年 11月	107	19.9	2.2

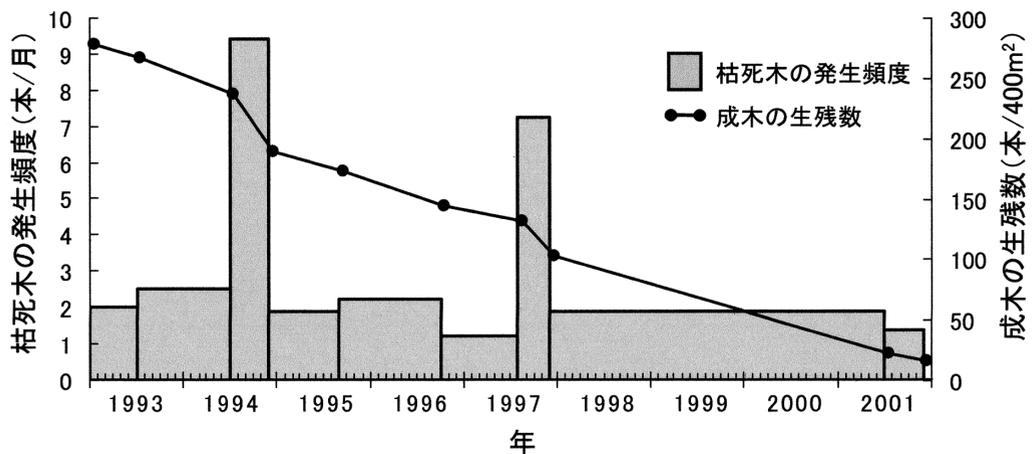


図-8 調査区（A区）の枯死木の発生頻度と成木の生残

Fig. 8. Mortality and number of living mature trees in the subplot A at Mt. Shimagare

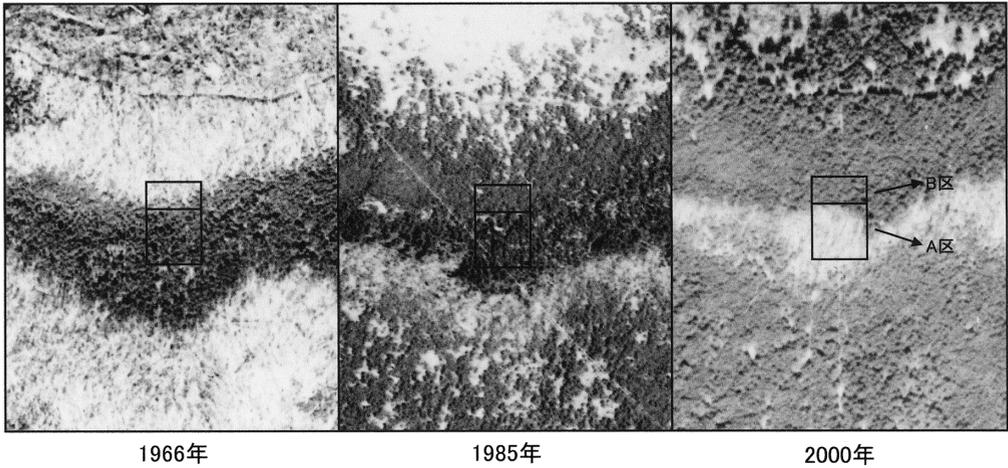


図-9 縞枯山調査林分の空中写真からの状況

Fig. 9. Aerial photographs around the quadrat at Mt. Shimagare

この図版は、「山-450-C21-10」(1966年撮影)、「第3諏訪伊那」(1985年撮影)および「第6諏訪伊那」(2000年撮影)を、それぞれ林野庁長官より「15林国経第42号,平成16年1月30日付」,長野県知事より「15林政第301号,平成16年1月26日付」の承認を得て複製し作成した。

表-2 縞枯山における球果生産(1995年)

Table 2. Cone production of *Abies veitchii* and *A. mariesii* at Mt. Shimagare (1995)

区画	樹種	成木数 (本)	球果をつけた成木数 (本)	比率 (%)	球果の総数 (個)	平均球果数 (個/本)
B1	シラベ	124	8	6.5	44	5.5
	アオモリトドマツ	104	6	5.8	81	13.5
B2	シラベ	83	12	14.5	157	13.1
	アオモリトドマツ	115	4	3.5	14	3.5
A1	シラベ	13	6	46.2	54	9.0
	アオモリトドマツ	34	5	14.7	20	4.0
A2	シラベ	21	15	71.4	299	19.9
	アオモリトドマツ	44	19	43.2	243	12.8
A3	シラベ	7	1	14.3	5	5.0
	アオモリトドマツ	7	0	0.0	0	0.0
A4	シラベ	16	3	18.8	25	8.3
	アオモリトドマツ	8	3	37.5	29	9.7

枯死木帯はA1区～A3区～A4区に渡って位置し、A2区は成木帯の林縁部にあたる。

多く発生した期間と一致する(図-8)。

調査区の過去の更新について、空中写真を用いて検討した結果(図-9)、最新の2000年の写真では、A区は色が淡く枯死木帯および稚樹帯であり、B区は成木帯に位置することが判読できる。1966年の写真では、A区は樹林部であったが、B区は1959年の伊勢湾台風による風倒地であり大きな樹木が見られなかった。1985年には、風倒地であったB区では色が濃くなり、樹木

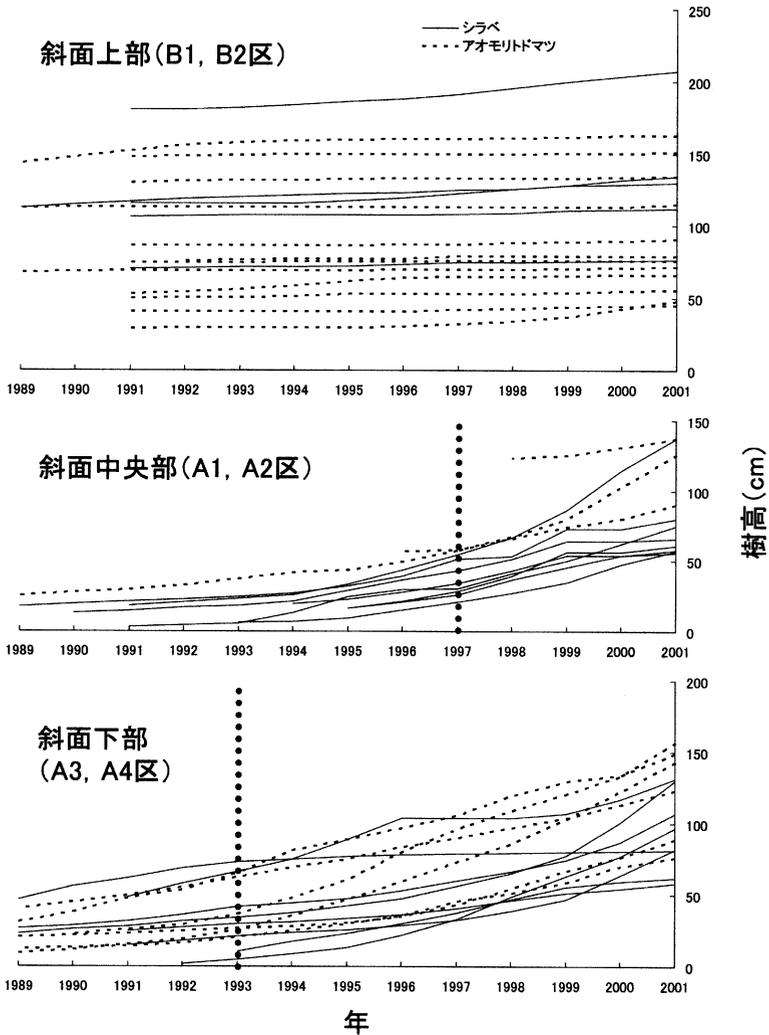


図-10 縞枯山調査区の稚樹の成長過程

Fig. 10. Height growth of saplings in the quadrat at Mt. Shimagare

斜面上部には2001年現在も上層木が存在し、斜面中部、斜面下部では上層木がそれぞれ1997年頃、1993年頃にはほぼ枯死した。上層木が枯死した時期は点線で示した。

が更新していることが判読できたが、A区とは異なり樹冠がはっきり読み取れないことから、B区の樹木のサイズは小さいと考えられた。

シラベとアオモリトドマツは、3～5年の間隔で、個体間、樹種間で同調して球果を生産することが知られている (KOHYAMA, 1982)。1995年は豊作年であり、球果をつけた成木の割合は、枯死木帯 (A1区、A3区、A4区) に隣接する成木帯林縁部のA2区において最も大きく、球果の総数も多かった (表-2)。成木帯林内に位置するB1区、B2区では、球果をつけた成木の割合が小さい傾向がみられたが、球果の総数は比較的多かった。また、樹種による差異は顕著ではなかった。

2001年現在調査区に存在するシラベ、アオモリトドマツの稚樹について、節間長の計測によって得られた樹高の推移を図-10に示した。稚樹帯である調査区斜面下部（A3区、A4区）に生育する稚樹は、上層木がほぼ枯死した1993年にはすでに定着しており、それ以前に発芽したものであることが明らかとなった。斜面中央部（A1区、A2区）では、草本が優占し、上層木・稚樹ともに小数しか見られない地点であった。この地点の稚樹も上層木がほぼ枯死した1997年にはすでに定着したものであった。また、斜面中央部・下部の稚樹は、上層木が枯死した時点より

表-3 縞枯山におけるシラベ、アオモリトドマツ針葉の水分特性値（1993年）
Table 3. Parameters of water relation in leaves of *Abies veitchii* and *A. mariesii* at Mt. Shimagare (1993)

	樹種	場所	測定日				
			6月15日	7月28日	9月15日	10月24日	12月4日
RWC^{tlp}	シラベ	林内	—	0.78	0.77	0.82	0.81
		移行帯	0.76	0.85	0.76	0.80	0.80
		林縁	0.76	0.80	0.76	0.72	0.73
		北斜面	—	0.85	0.76	0.78	0.77
	アオモリトドマツ	林内	0.81	0.89	0.84	0.82	0.81
		移行帯	0.81	0.86	0.80	0.82	0.79
		林縁	0.82	0.83	0.82	0.83	0.78
		北斜面	—	0.80	0.81	0.85	0.81
ψ_w^{tlp} (MPa)	シラベ	林内	—	-2.40	-2.23	-3.06	-3.27
		移行帯	-2.04	-1.69	-2.43	-3.17	-3.31
		林縁	-2.88	-2.24	-2.43	-3.07	-3.42
		北斜面	—	-2.34	-2.51	-3.04	-3.70
	アオモリトドマツ	林内	-2.82	-2.33	-2.32	-3.26	-3.70
		移行帯	-2.86	-2.76	-2.57	-3.28	-3.56
		林縁	-3.12	-2.06	-2.55	-3.29	-3.80
		北斜面	—	-2.46	-2.72	-3.03	-3.79
ψ_s^{sat} (MPa)	シラベ	林内	—	-1.69	-1.57	-2.14	-2.35
		移行帯	-2.02	-1.22	-1.68	-2.22	-2.29
		林縁	-1.92	-1.59	-1.66	-1.98	-2.21
		北斜面	—	-1.65	-1.80	-2.14	-2.55
	アオモリトドマツ	林内	-1.99	-1.42	-1.58	-2.34	-2.58
		移行帯	-1.93	-1.18	-1.69	-2.22	-2.59
		林縁	-2.31	-1.19	-1.85	-2.23	-2.70
		北斜面	—	-1.74	-1.86	-2.07	-2.60
e_{max} (MPa)	シラベ	林内	—	8.50	9.69	8.82	10.75
		移行帯	6.74	10.84	10.84	9.71	7.85
		林縁	7.03	7.61	8.16	8.92	7.32
		北斜面	—	7.07	10.24	9.18	10.35
	アオモリトドマツ	林内	9.72	2.98	8.29	7.34	9.28
		移行帯	8.16	9.10	7.45	7.57	7.99
		林縁	13.88	3.24	8.59	8.51	10.54
		北斜面	—	7.34	9.82	6.49	10.44

林内、移行帯、林縁は、調査区（A区、B区）から、北斜面は図-1、eから採取したサンプルである。それぞれ代表的な1個体の値を例として示した。

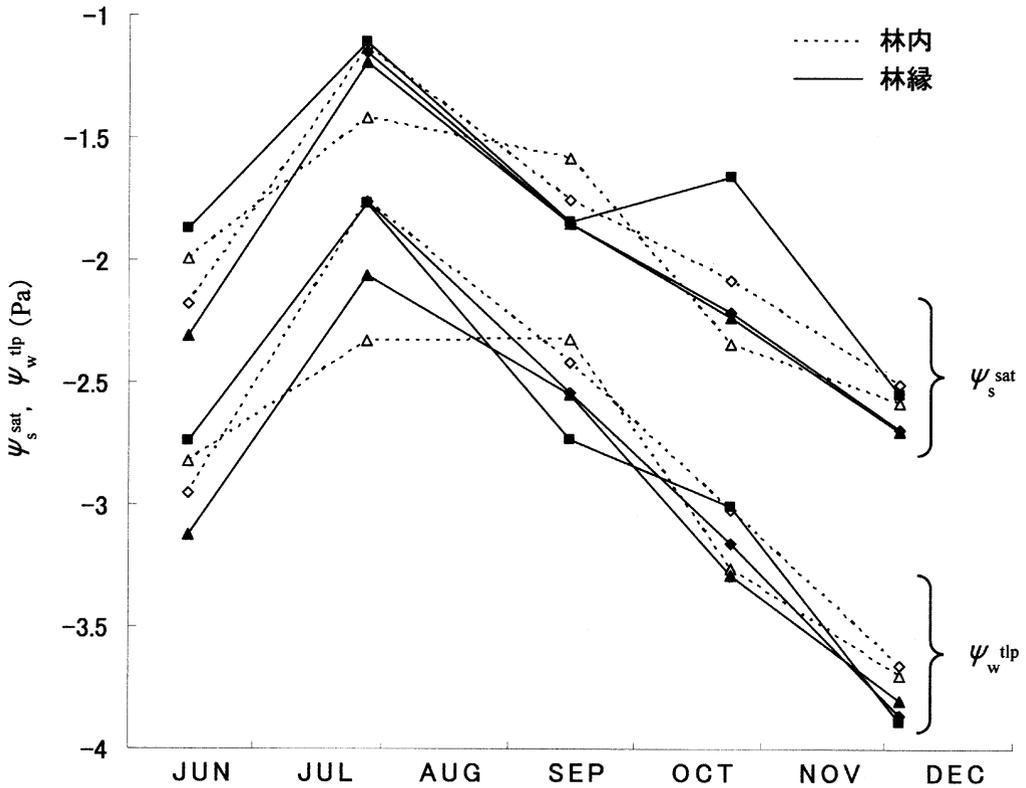


図-11 縞枯山におけるアオモリトドマツ針葉の ψ_s^{sat} と ψ_w^{tip} の推移 (1993年)
 Fig. 11. Seasonal changes in ψ_s^{sat} and ψ_w^{tip} of *Abies mariesii* leaves at Mt. Shimagare (1993)
 林内部と林縁部の樹木について示した。同じシンボルの ψ_s^{sat} と ψ_w^{tip} は同一サンプルである。

数年前から樹高の成長速度が増大していたが、シラベのいくつかの稚樹では、成長速度が増大した後、再び減少しているものが見られた。一方、上層木が生育する成木帯である斜面上部 (B1区, B2区) では、樹高 50 cm 未満のものも含めて稚樹は低密度であった。これらの稚樹の伸長過程をみると、過去 10 年以上ほとんど伸長していない傘型樹形のものであることから、上層木と同じ世代の被圧木であると考えられた。このように、上層木の存在する林床で発芽・定着した個体が稚樹帯を形成すると考えられるが、2001年現在、調査区の斜面上部や中央部においては、稚樹の密度が小さかった。このことについては、調査区の斜面上部の林分は、1959年の伊勢湾台風時に風倒し更新した若い林分であることが原因のひとつと考えられた。このような地点では、その後、密な稚樹帯が形成されにくいことが推測された。

4. 縞枯林の林縁部樹木の生理特性

林縁部樹木のストレスについて検討するため、プレッシャーチャンバーによって得られた針葉の水分特性値の例を表-3に示した。 RWC^{tip} および ϵ_{max} については、ばらつきが大きく生育場所や計測時期による一定の傾向は見られなかった。 RWC^{tip} は、環境条件の前歴による違いはみ

られないが、 ε_{\max} については値が大きいほど耐凍性が高いことが言われているため（丸山・森川，1984；丸山ら，1988），生育地点による耐凍性に大きな差異がないと考えられた。林内と林縁のアオモリトドマツについて ψ_s^{sat} と ψ_w^{tlp} の推移を図-11に示した。両者とも7月28日に値が大きくなり，12月4日まで低下する傾向がみられた。この季節変化は一般的な変化と考えられた（丸山・森川，1984；丸山ら，1988）。 ψ_s^{sat} と ψ_w^{tlp} ともサンプルごとにばらつきが大きかったが，林縁部樹木と林内部樹木を比較したところ，9月15日と12月4日では，林縁部樹木の値が低い傾向がみられた。また，シラベについては，サンプル数が少ないため場所ごとの傾向を検討できなかったが，それぞれの値の季節変化はアオモリトドマツと同様であった。これらの値が低いことは，耐凍性あるいは耐乾性が高いことを意味するため（丸山・森川，1984；丸山ら，1988；水永，1988），林縁部樹木は気温の低下に伴って耐凍性，耐乾性が増大していることが考えられた。この二つの値について，中村ら（1993）の同様の測定では，12月に林内部樹木よりも高い値を示す林縁部樹木がみられた。このような林縁部樹木は何らかの障害のため耐凍性を十分獲得できなかったと考えられた。

シラベとアオモリトドマツの耐凍性との関係について，針葉の糖分（グルコース，スクロース）の含有量を測定し，その値を表-4に例示した。グルコースについてみると，北斜面で含有量が

表-4 縞枯山におけるシラベ，アオモリトドマツ針葉のグルコースとスクロースの含有量(1994年10月)
Table 4. Content of glucose and sucrose in leaves of *Abies* species at Mt. Shimagare (Oct. 1994)

	グルコース (mg/生重g)	スクロース (mg/生重g)	比率 (グルコース/スクロース)
林縁	7.0	15.1	0.46
	10.2	15.2	0.67
	11.4	13.3	0.86
林内	12.4	14.7	0.85
	13.8	15.5	0.89
	16.3	15.7	1.04
北斜面	13.4	13.0	1.03
	16.6	9.4	1.77
	21.0	10.0	2.11

林縁，林内は調査区（A区，B区）から，北斜面は図-1，dから採取した。それぞれ3個体の値を示した。

表-5 縞枯山におけるシラベ，アオモリトドマツの最大光量子収率（2001年10月）
Table 5. Maximum photochemical efficiency in leaves of *Abies veitchii* and *A. mariesii* at Mt. Shimagare (Oct. 2001)

樹種	場所	サンプル数 (本)	最大光量子収率 (F_v/F_m)	標準偏差
シラベ	林縁	3	0.830	0.011
	林内	4	0.794	0.011
	北斜面	4	0.811	0.012
アオモリトドマツ	林縁	4	0.780	0.027
	林内	3	0.789	0.031
	北斜面	4	0.752	0.018

林縁はB1区から，林内はB区より斜面上方から，北斜面は図-1，fからそれぞれ採取した。

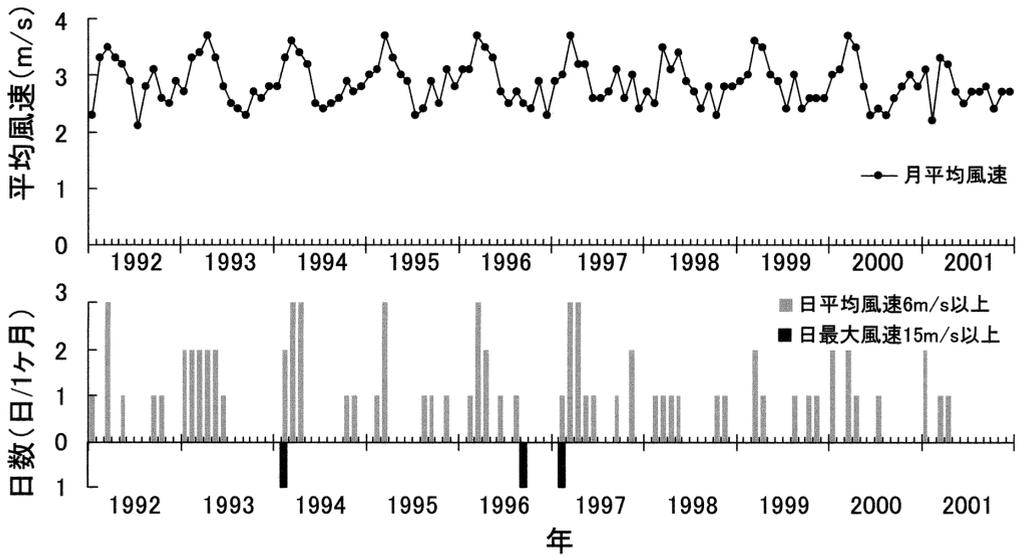


図-12 月平均風速、日平均風速が6 m/s以上の日数、日最大風速が15 m/s以上の日数の推移
 Fig. 12. Monthly average of wind velocity and days per month in which daily average was 6 m/s or more and daily maximum was 15 m/s or more
 縞枯山南西斜面に吹く卓越風の風上に位置すると考えられる諏訪測候所の風速データに基づいた。

大きい樹木がみられ、成木帯の林縁部では含有量が小さい傾向が見られた。スクロースについては、成木帯の林内部と林縁部は同程度であるが、北斜面で含有量が小さい傾向が見られた。スクロースに対するグルコースの比率をみると、北斜面の樹木は大きく、林縁部樹木は小さい傾向が見られた。樹木の耐凍性の獲得の過程において、糖類などの葉内の物質の含有量が変化することが知られている（酒井，1982）。したがって、生育地点によって樹木の耐凍性の獲得の度合い、または、獲得する時期に差異があることが示唆された。

2001年10月に測定したクロロフィル蛍光反応の最大光量子収率 (F_v/F_m) を表-5に示した。シラベに関しては、林縁部で最大光量子収率が若干大きい傾向が見られ、アオモリトドマツに関しては、北斜面で小さい傾向が見られたが、生育地点による大きな差異はないと考えられた。多くの樹種で健全な樹木では最大光量子収率が 0.83 ~ 0.85 であること (BJÖRKMAN and DEMMIG, 1987)、また、ドイツトウヒにおいて、気温の低下と最大光量子収率の低下により相関関係が見られること (LUNDMARK *et al.*, 1998) が報告されている。したがって、測定された最大光量子収率は通常の範囲内であり、これらの樹木に顕著なストレスは認められないと考えられた。

5. 成木帯樹木の枯死と風速との関係

枯死木が多く発生した1994年と1997年において、縞枯現象と関係が深いと推測される風との関係について検討するため、諏訪測候所の風速データを調べた。月平均風速は、毎年3月と4月に最も強く 3.3 ~ 3.7 m/s で、7月~9月で最も弱く 2.1 ~ 2.5 m/s であり、年変化は小さかった (図-12)。このことから、月平均風速と1994年と1997年の枯死率が高かった時期との関連性は

表-6 縞枯山において観測された風速
Table 6. Wind velocity measured at Mt. Shimagare

調査年月日	調査時間	平均風速 (m/s)	諏訪測候所の日 平均風速 (m/s)
2001年 11月24日	10:00-16:00	2.7	1.4
2002年 6月12日	9:00-15:00	3.1	2.7
2002年 8月14日	12:30-15:00	2.8	3.0

調査区稚樹帯において3分毎に計測した。

認められなかった。そこで、1日ごとの平均風速と最大風速について検討した。日平均風速（10秒毎の風速の平均値）が6 m/s以上の日を指標として、その一ヶ月あたりの日数を図-12に示した。その結果、1993年、1994年、1997年のそれぞれ1月～4月に強風の日が多い傾向が認められた。さらに、日最大風速（10分間毎の風速のうち最も大きい値）について検討すると、最大風速が15 m/s以上の日が、1994年の1月、1996年の9月、1997年の1月にそれぞれ1回観測された。成木の枯死率が高かった1994年と1997年に注目すると、いずれの冬季も平均風速が6 m/s以上の日数が多く、15 m/s以上の最大風速が1月に観測されており、他の時期に比べて風が強い時期であることが明らかになった。このことから、強風と枯死との直接の関係は明らかでないが、強風で樹幹の折損が生じるほかに、枝葉の脱落が多く発生し、翌夏に生産量が不足して枯死する可能性が考えられた。なお、実際の縞枯山調査地の実測された風速を表-6に示した。縞枯山調査地での計測は、3分毎の数値を読み取ったため、諏訪測候所のデータと直接比較することはできないが、2001年11月24日のように、諏訪では比較的緩やかな風速でも、縞枯山では風速が強いことがあるものと思われた。

以上の調査から、縞枯林樹木の針葉の生理状態に障害は認められなかったが、林内部の樹木に比べて林縁部の樹木は、冬季の耐凍性・耐乾性がより高いことが示唆された。したがって、林縁部の樹木は冬季にストレスを受けやすい状態にあることが推測された。また、冬季に強風条件が重なると、林縁部樹木にさらなるストレスがかかるために枯死率が増大すると考えられた。このように、林縁部樹木は、さまざまなストレスが複合して枯死に至るものと考えられた。

要 旨

大規模な縞枯現象がみられる長野県八ヶ岳連峰縞枯山の南西斜面の林分において、林分構造の推移と更新様式の詳細を明らかにした。過去の空中写真を解析した結果、1959年の台風によって発生した大規模な風倒地では、疎な稚樹帯を経て林分が更新したが、稚樹帯、若木帯、成木帯、枯死木帯という連続的な縞枯林の構造が崩れていることが明らかとなった。一方、縞枯現象の通常の更新様式についてみると、実生は成木帯林内で発芽・定着し、その後、成木が枯死すると成長速度が増大して、樹高に差のある密な稚樹帯を形成することが明らかになった。また、詳細な樹木枯死の発生を検討するために、1992～2001年の10年間について同一林分を調査した。その結果、成木帯林内部では比較的小さな樹木の枯死がみられ、枯死木帯に面する林縁部樹木において枯死が多く発生した。林縁部樹木の生理状態については、シラベ・アオモリトドマツの針葉に障害はみられなかったが、針葉の水分特性値からは、秋から冬にかけて耐凍性や耐乾性が他地点の樹木よりも高い傾向がみられ、林縁部は環境ストレスが高いと推測された。また、調査区内の

樹木の枯死頻度は一定ではなく、10年間の調査のうち二度枯死率が増大した期間がみられた。枯死率が増大した時期の直前の冬季には、15 m/s 以上の日最大風速が観測され、また、日平均風速が6 m/s 以上の日数も多い傾向がみられた。このような強風が林縁部樹木にさらなるストレスを与え、枯死を導いたものと推測された。

キーワード：縞枯現象、縞枯山、林縁、空中写真、強風

引用文献

- BJÖRKMÄN, O. and DEMMIG, B. (1987) Photon yield of O₂ evolution and chlorophyll fluorescence characteristics at 77 K among vascular plants of diverse origins. *Planta* 170: 489-504.
- 稲本龍生・鈴木和夫・濱谷稔夫・梶 幹男 (1989) 縞枯れ林帯における更新様式の空中写真からの推定. *日林論* 100: 347-348.
- IWAKI, H. and TOTSUKA, T. (1959) Ecological and physiological studies on the vegetation of Mt. Shimagare. II. On the crescent-shaped "Dead trees strips" in the Yatsugatake and the Chichibu mountains. *Bot. Mag. Tokyo* 72: 225-260.
- IWASA, Y., SATO, K. and NAKASHIMA, S. (1991) Dynamic modeling of wave regeneration (Shimagare) in subalpine *Abies* forests. *J. Theor. Biol.* 152: 143-158.
- 甲斐敬子 (1974) 関東地方・中部地方における亜高山帯林のしまがれ現象に関する若干の考察. *地理学評論* 47: 709-716.
- 木村 允 (1977) 亜高山帯の遷移. (群落の遷移とその機構. 沼田 真編, 306pp, 朝倉書店, 東京). 21-30.
- 鍛代邦夫・前田禎三 (1987) 縞枯山のシマガレ林帯における雪害疎開穴の出現について. *森林立地* 29(1): 1-8.
- KOHYAMA, T. (1982) Studies on *Abies* population of Mt. Shimagare II. Reproductive and life history traits. *Bot. Mag. Tokyo* 95: 167-181.
- KOHYAMA, T. and FUJITA, N. (1981) Studies on *Abies* population of Mt. Shimagare I. Survivorship curve. *Bot. Mag. Tokyo* 94: 55-68.
- LUNDMARK, T., BERGH, J. and STRAND, M. (1998) Seasonal variation of maximum photochemical efficiency in boreal Norway spruce stands. *Trees* 13: 63-67.
- 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・森川 靖・細貝 浩・金川 侃・堀内孝雄 (1988) 初冬におけるスギ耐凍性選抜木の葉の水分特性. *日林誌* 70: 518-524.
- 水永博巳 (1988) P-V 曲線法を用いたヒノキの耐乾性検定. *日林誌* 70: 362-366.
- 森 徳典 (1990) クロロフィル蛍光の測定による林木のストレス生理学的研究の試み. *日林誌* 72: 67-72.
- 中村昌有吉・福田健二・鈴木和夫 (1993) 秋～冬期における縞枯れ林帯の樹木の水分特性. *日林論* 104: 521-522.
- 岡 秀一 (1983) 縞枯れ現象の分布に関する再検討. *地学雑誌* 92: 1-12.
- 酒井 昭 (1982) 溶質の季節変化. (植物の耐凍性と寒冷適応. 酒井 昭編, 469pp, 学会出版センター, 東京). 134-136.
- SATO, K. and IWASA, Y. (1993) Modeling of wave regeneration in subalpine *Abies* forests: population dynamics with spatial structure. *Ecology* 74: 1538-1550.
- 鳥津 昭 (1959) ハヶ岳亜高山樹林の縞枯の成因 I. その分布と卓越風との関係. お茶の水女子大学 自然科学報告 10: 69-83.
- SPRUGEL, D. G. (1976) Dynamic structure of wave-regenerated *Abies balsamea* forests in the north-eastern United States. *J. Ecol.* 64: 889-911.
- 砂原英治・大久保寛一 (1932) 縞枯山に就て. *御料林* 55: 67-89.
- SUZUKI, K. and CHIBA, O. (1973) Studies on the susceptibility to poplar leaf rust influenced by different nutrient conditions. II. Effect of changes in sugar level in leaves. *J. Jap. For. Soc.* 55: 105-111.

高橋文敏 (1979) 縞枯山の森林帯の移動「しまがれ」28年間の移動量. 森林航測 122: 10-17.

YOKOZAWA, M., KUBOTA, Y. and HARA, T. (1999) Effects of competition mode on the spatial pattern dynamics of wave regeneration in subalpine tree stands. Ecol. Model. 118: 73-86.

吉野みどり (1976) 日本の亜高山帯におけるしまがれ現象の分布. (山岳・森林・生態学. 加藤恭安ら編, 473pp, 中央公論社, 東京). 183-202.

(2004年11月9日受付)

(2005年3月16日受理)

Summary

In the southwest slope of Mt. Shimagare, where wave regeneration (“Shimagare”) is common, the transition of forest regeneration, physiology of mature trees, and growth of saplings were investigated. From analysis of aerial photographs, it was clarified that windthrow occurred in a large area in 1959, and then saplings regenerated sparsely. In wave regeneration, it was clarified that seedlings germinated even under mature trees. After the mature trees died, the saplings increased their growth rate, and their height fluctuated due to saplings’ competition. To discuss the transition of mature trees, a quadrat was investigated from 1992 to 2001. While mature trees died mainly in the edge of the stand, relatively small trees died widely in the quadrat. There was no obvious damage in needles of *Abies* trees there, however their freeze and drought resistances tended to increase in autumn. Therefore, it seemed that environmental stress was high in the edge of the stand in that season. Mature trees’ mortality was not constant annually at the quadrat but increased at the particular periods. In the winters just before high mortality, the region was exposed to strong winds which are daily maximum speeds exceeding 15 m/s and daily average 6 m/s. It seemed that such a strong wind in winter might increase certain stress on the mature trees of the stand edge and then lead to death.

Key words: wave regeneration, Mt. Shimagare, stand edge, aerial photograph, strong wind