

集団枯損が発生したオオシラビソ林の
衰退リスクの評価と更新促進方法の検討

岩手大学大学院
連合農学研究科
地域環境創生学専攻

千葉 翔

(山形大学所属)

目次

第1章 序論

1-1	研究の背景	1
	(1) 森林で発生した集団枯損	
	(2) オオシラビソの生態的特徴	
	(3) ササ類と樹木の天然更新	
	(4) 集団的に枯損した森林の管理と対策	
1-2	研究の目的と構成	6
1-3	研究対象地	8

第2章 集団枯損のハザード評価

2-1	背景と目的	13
2-2	方法	14
	(1) 集団的に枯損した林地の把握	
	(2) 集団枯損に対する林地の脆弱性	
2-3	結果	17
	(1) 枯損林の分布と立地条件	
	(2) 集団枯損のハザード評価モデル	
2-4	考察	19
	(1) オオシラビソ林で発生した集団枯損	
	(2) ハザード評価による枯損予測	

第3章 林地衰退のリスク評価

3-1	背景と目的	29
-----	-------	----

3-2	方法	30
	(1) 調査区の選定	
	(2) 毎木および植生調査	
	(3) 地藏岳西側斜面の更新予測	
	(4) 統計解析	
3-3	結果	32
	(1) 林分構造	
	(2) 後継樹密度とササの被度の関係	
	(3) 標高とササの被度および後継樹密度の関係	
3-4	考察	34
	(1) 集団枯損後のオオシラビソの更新	
	(2) 林地衰退のリスク評価とマップ化	

第4章 天然更新の促進方法の検討

4-1	背景と目的	43
4-2	方法	44
	(1) 地表処理と野ネズミによる捕食が実生の発生に与える影響	
	(2) ササ地からの距離と野ネズミの捕食圧の関係	
	(3) オオシラビソの結実豊凶周期	
	(4) 統計解析	
4-3	結果	49
	(1) 地表処理と被食防止の有無別の実生の発生と生残	
	(2) ササ地からの距離に応じた種子に対する捕食圧	
4-4	考察	52
	(1) ササ型林床のオオシラビソ林における更新阻害要因	

(2) 種子に対する野ネズミの捕食圧の変動

(3) オオシラビソの更新促進方法

第 5 章 総合考察・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・ 65

(1) 蔵王連峰のオオシラビソ林における集団枯損対策

(2) 森林で発生した集団枯損に対するアプローチの体系化

謝辞・・ 71

引用文献・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・ 71

第 1 章 序論

1-1 研究の背景

(1) 森林で発生した集団枯損

森林の大規模な衰退は世界的に確認されている。例えば、ドイツでは国立公園内のトウヒ林が 1996 年の 1 年間で 800 ha 以上枯損したと報告されている (Müller *et al.* 2008)。カナダ西部ではマツ類の枯死被害が 1990 年以降、1,300 万 ha を超えており (Raffa *et al.* 2008)、アラスカやアメリカ南西部の針葉樹林においても集団的な枯損はみられる (Shaw *et al.* 2005 ; Allen *et al.* 2006)。これらのほとんどは、樹皮下穿孔性キクイムシ (bark beetles) が原因とされる。その他では、暴風雨や干ばつ (Negrón-Juárez *et al.* 2010 ; Choat *et al.* 2018)、林野火災といった気象害による集団枯損や (Fairman *et al.* 2015)、大気汚染等の複合的要因により森林が衰退した事例が知られている (Wang *et al.* 2007)。

集団枯損に至った林地では、林分構造や優占種が変化する (Allen *et al.* 2006)。また、枯死木の増加により林床の光条件が変わり、下層植生のバイオマス量が増加したとの報告もある (Stone and Wolfe 1996)。衰退した森林が人工林である場合は、木材生産量や材質に負の影響があり、レジャーやレクリエーションに利用される天然林では、枯死に伴う景観の悪化は観光資源的価値の低下に繋がるとされている (Flint *et al.* 2009)。このように、集団的な樹木の枯死は、林地に直接的な影響を及ぼすだけでなく、森林が有する多様な生態系サービスの損失をもたらす (Dale *et al.* 2001)。

日本の森林では、奥日光および奥秩父の縞枯れによる亜高山性針葉樹林の枯損や（谷本ら 1996；Ohtaka *et al.* 2002）、丹沢山地のブナ林の衰退がよく知られている（越地ら 1996；星ら 1997）。また、キクイムシが原因となった事例では、北海道で発生したエゾマツやカラマツの立木枯損（古田ら 1981；上田 2006）、ナラ類の集団枯損について多くの報告がある（黒田・山田 1996；斉藤ら 2001 など）。近年では、東北地方の蔵王連峰において、オオシラビソ（*Abies mariesii*）の集団的な枯死が確認されている（齋藤・千葉 2017）。

(2) オオシラビソの生態的特徴

オオシラビソの属するマツ科モミ属（*Abies*）は、北半球に分布する約 50 種で構成されており、日本には 5 種が分布している。トドマツ（*A. sachalinensis*）を除く 4 種（モミ *A. firma*, ウラジロモミ *A. homolepis*, シラビソ *A. Veitchii*, オオシラビソ）は日本の固有種であり、このうち、オオシラビソのみ系統的に大きく異なることが明らかにされている（Suyama *et al.* 2000）。

同種は本州中部以北の亜高山帯針葉樹林を構成する樹木のひとつである（石塚 1987；Suyama *et al.* 1997）。分布の北限は奥羽山脈の八甲田山（北緯 40 度 39 分，東経 140 度 52 分，標高 1,585m）であり，南限は明石山脈の大無間山（北緯 35 度 15 分，東経 138 度 9 分，標高 2,329m），東限と西限はそれぞれ北上高地の薬師岳（北緯 39 度 31 分，東経 141 度 29 分，標高 1,645m），両白山地の三ノ峰（北緯 36 度 5 分，東経 136 度 45 分，標高 2,128m）とされる（林 1960；梶 1982）。湿潤で積雪の多い環境に適応した樹木であるため（梶 1982；杉田 1990），特に日本海側の多雪山地で優占しており（杉田 2002a），八甲田山や八幡平，蔵王連峰の高標高

域では純林を形成する（杉田 2002b）。また、これら山岳のオオシラビソ林でしかみられない樹氷（アイスモンスター）は（矢野 1989）、同種が着氷と雪片に覆われたものであり（矢野 1990）、東北地方の重要な観光資源に位置づけられている（中野・五木田 2014）。

オオシラビソの結実周期は2～3年に1度とされており、大部分の個体が同調して開花・結実する（酒井 2001）。雌花は6月上旬から下旬にかけて樹冠上部で発達し、球果は8月下旬に完熟する（Seki 1994）。生産された種子の1,000粒重は18g程度であり、そのサイズはトドマツやシラビソより大きく、モミ・ウラジロモミよりも小さい（浅川ら 1981）。また、種子には休眠性があり、積雪下の冷温・湿潤環境を経験することで打破される（千葉・林田 2020）。

オオシラビソの成長は緩慢であるが（倉橋ら 1974）、耐陰性が高く（濱尾・大沢 1984）、その更新は林床植生に大きく左右される。少雪山地の亜高山帯の林床はコケ型が優勢となり、多雪山地ではササ型となることが多い（杉田 2002b）。同種の実生や稚樹は、前者の場合に多く（前田・宮川 1975；佐原ら 2018）、後者ではササの被度が低い同種樹冠下（濱尾・大沢 1984；Sugita *et al.* 2019）や、根返りで形成されたマウンド（杉田ら 2008）、倒木上（中村 2017）などにその分布が限られる。

(3) ササ類と樹木の天然更新

集団的な枯損が確認された蔵王連峰のオオシラビソ林では（齋藤・千葉 2017）、チシマザサ (*Sasa kurilensis*) が優占している（青森営林局 1998）。ササが密生する林床では、樹木の実生や稚樹の生育が阻害され（齋藤 2013）、堆積したリターは発芽や定着の支障となる（濱尾・

大沢 1984)。さらに、種子捕食者である小動物の捕食圧も高まることが知られている (Ida and Nakagoshi 1996 ; Iida 2004)。このことから、ササ類は一般に樹木の天然更新の阻害要因とされている (Nakashizuka 1988 ; Narukawa and Yamamoto 2002 ; 保坂ら 2008)。それゆえに、繁茂するササに対しては、目的とする林地の造成に向けてその除去方法が検討されてきた。早川ら (2020) は、チマキザサが繁茂する木曽ヒノキ林において、複数回のササ抑制剤の散布と漸伐によりヒノキの天然更新が促進可能であることを実証した。北海道ではササ原を森林として再生させるために、重機を用いてササを除去し、硬質土壌を裸出させる地表処理 (かき起こし) が広く実施されている (梅木 2003)。この処理の有効性はカンバ類やブナで確かめられており (小山ら 2000 ; 伊藤ら 2018)、林内をかき起こした事例では、多様な広葉樹の更新が図られることが確認されている (林田ら 1991)。近年では、地表処理後に土壌養分や埋土種子が含まれる土層を敷き戻す作業 (表土戻し) や (Aoyama *et al.* 2009)、ササの除去と地表面の攪乱を刈り払い機で行う簡易なかき起こし等 (坂井・吉田 2020)、その応用手法に関する知見も集積しつつある。

(4) 集団枯損が発生した森林の管理と対策

枯損した林地を広域に把握することは、枯死傾向や森林生態系への影響評価 (Meddens *et al.* 2012)、対応方針および管理計画を策定する際に重要である (Wulder *et al.* 2006a)。森林の大規模な衰退に関する研究において、デジタルリモートセンシング (衛星・航空画像等) の有用性は広く認識されており (Wulder *et al.* 2006a ; Meddens *et al.* 2012 ; Kärverno *et al.* 2014 など)、日本でもいくつか報告がある (菅

野・加藤 2002 ; 龍原ら 2006 ; 木下ら 2013)。様々な空間スケールのリモートセンシング調査をレビューした *Wulder et al.* (2006a) では、枯損範囲が地域レベルの場合、高解像度の衛星画像で衰退した森林を正確に把握できるとしている。蔵王連峰のオオシラビソの分布は高標高域に限られることから (環境省自然環境局 生物多様性センター 2013)、衛星データによる枯損地のマップ化は容易と思われる。

Kärvemo et al. (2014) は、キクイムシが原因で枯損した林地を衛星データと空中写真で把握し、発生傾向の解析から枯損に対して脆弱な林分を抽出して可視化した。このようなハザード評価や被害予測マップは、林分単位に防除を実施する場合の優先順位の決定に寄与する (*Kärvemo et al.* 2014)。キクイムシ類による枯損の発生およびその程度に関係する要因は、一般に宿主となる樹木のサイズや立木密度、標高や地形等であり (*Wulder et al.* 2006b ; *Fetting et al.* 2007)、これらを予測因子として多くの針葉樹でリスク評価やハザードマップが作成されている (例えば、*Pinus contorta* [*Bentz et al.* 1993], *Pseudotsuga menziesii* [*Wulder et al.* 2006b], *Pinus sylvestris* [*Kärvemo et al.* 2014] など)。オオシラビソにおいても、衛星画像で枯損箇所を把握後、林況調査や国土交通省国土地理院 (2016) が提供する数値標高モデルを活用して発生要因を特定すれば、先行研究と同様に林分の脆弱性の評価が可能だろう。

キクイムシ被害の軽減方法には、林地の間伐や枯損木および周辺立木の伐倒 (*Fetting et al.* 2007)、トラップツリーと殺虫剤による誘因駆除等があるが (*Bentz and Munson* 2000)、大部分が国定公園の特別保護地区である蔵王連峰のオオシラビソ林では (国土交通省国土政策局 2010)、伐採や薬剤の使用が制限される。このため、発生した集

団枯損に対して直接的な防除は難しく、林地再生を図ることが主要な対策となる。枯損した森林の更新動態を理解することは、その回復過程を予測し、理想とする林況へ誘導するための管理方針を決める際に有用である (Collins *et al.* 2011)。被害林内の実生数や種組成を調べた研究では、枯損した樹木の更新が図られる場合と (Jonasova and Prach 2004)、他樹種が優占すると推測された事例とがある (Collins *et al.* 2011)。これに対し、多雪山地のオオシラビソ林では、樹木の更新を阻害するササ類が繁茂するので (Nakashizuka 1988 ; 杉田 2002b)、林地の再生は期待できないかもしれない。この場合には、梅木 (2003) で報告されている地表処理を応用する等、天然更新を促進する手法の検討が不可欠だろう。

1-2 研究の目的と構成

先述のように森林の集団枯損に林分単位で対応するためには、図 1-1 で示す手順でアプローチすることが有効である。すなわち、防除技術の開発に先行して、枯損箇所を広域に把握し、発生の傾向と要因を明らかにする (図 1-1, ①)。次に、特定された条件を用いて林分の脆弱性を評価し、優先的な対処が必要となる場所を可視化する (図 1-1, ②)。枯損原因の動態が予測できれば (図 1-1, ③)、ハザードモデルとの統合により枯損するリスクの評価が可能になり (Bentz *et al.* 1993)、マップの精度も向上することから、早急に対策すべき林地がより明確になる (図 1-1, ②+③)。ただし、これらのアプローチは枯損に対して直接的な対策が可能な場合に適用され、蔵王連峰のオオシラビソ林のように伐採や薬剤の使用が制限されるケースを想定してはい

ない。主な対応が林地再生となる場合は、今後衰退する可能性が高く、かつ、更新の難しい林分から対処するのが望ましい。そのためには、更新を促進する手法開発の前段として、林床にある稚樹・実生の定量化により各林分の更新予測を行い、図 1-1 の②+③のように、ハザード評価と組み合わせて林地が衰退するリスクを推定し、マップ化を図る必要があるだろう。しかし、枯損の発生とは対照的に、対策の優先順位付けに更新の難易を加味した事例は少ない。枯損した単一林分を対象に後継樹を定量化し、更新が図られるか否かを推察した報告は多くあるが (Jonasova and Prach 2004; Collins *et al.* 2011; 伊東ら 2011 など)、健全林も含め広域に将来の林況を予測しなければ、集団枯損に対する包括的な再生対策は困難と考えられる。

そこで本研究では、集団的な枯損が確認された蔵王連峰のオオシラビソ林を対象に、林地衰退のリスク評価と同種の更新を促進する方法について検討し、森林の再生を対策とする場合に有効となるアプローチやその手順を明らかにすることを目的とした。各章の具体的な展開は、以下のとおりである。

第 2 章では、枯損後の衛星画像と GIS を用いて衰退したオオシラビソ林がどのような立地に多く分布するのかを広域に調査した。さらに、発生要因の解析から各林地の枯損に対する脆弱性を評価し、作成したハザードマップの妥当性を検証した。第 3 章では、林分構造とササの林床被度を調べるとともに、標高傾度に応じた後継樹密度の関係を明確にし、各林分の衰退リスクの評価とマップ化について考察した。第 4 章では、同種の更新阻害要因を明らかにすることを目的に、野ネズミの種子に対する捕食圧の季節・年次変動を追跡し、その更新を促進する方法を検討した。これらの結果から、第 5 章では、蔵王連峰のオ

オシラビソ林における枯損対策を総括し、森林で発生した集団枯損に対するアプローチの体系化について、議論する。

1-3 研究対象地

研究対象地である奥羽山脈の蔵王連峰は、山形および宮城県南部の県境に位置している(図 1-2)。中央蔵王は熊野岳(北緯 38 度 8 分, 東経 140 度 26 分, 標高 1,840m)を主峰とし, 刈田岳(北緯 38 度 7 分, 東経 140 度 26 分, 標高 1,758m)や地蔵岳(北緯 38 度 9 分, 東経 140 度 25 分, 標高 1,736m)から構成される。森林植生は, 標高 450m 未満ではコナラが優占し, 以高 1,100m 付近までミズナラ林が広がり, 1,100m~1,400m はブナ林帯となる(青柳 1985)。標高 1,400m 以上はオオシラビソが分布する亜高山帯となり, 1,600m 以上は高山低木林および高山植物群落が成立する(菊池・菅原 1978)。亜高山帯の林床にはチシマザサが密生し(青森営林局 1998), 同種以外にもコメツガやクロベ, ダケカンバやウダイカンバ等の高木性樹木が生育する(青柳 1985)。

1/25,000 植生図 GIS データによれば, 蔵王連峰にはオオシラビソ群集に区分される森林がおよそ 1,900 ha あり(環境省自然環境局 生物多様性センター 2013), 大部分は国定公園の特別保護地区に指定されている(国土交通省国土政策局 2010)。本研究では, このうち山形県側に分布する約 550 ha のオオシラビソ林を対象とした(図 1-2)。1 km×1 km の平年値(気候)メッシュ(国土交通省国土政策局 2012)によると, 対象森林と重複する 26 メッシュの 1981 年~2010 年までの年平均気温の推定値は 3.3℃~6.5℃, 年降水量は 1,423 mm

～1,598 mmである。また、地蔵岳山頂付近で観測された1997年から2018年までの最深積雪深の平均は250 cmである(沖田ら 2019)。なお、主な種子捕食者である野ネズミ類として、山形県内にはアカネズミ (*Apodemus speciosus*)、ヒメネズミ (*Apodemus argenteus*)、ハタネズミ (*Microtus montebelli*)、ヤチネズミ (*Eothenomys andersoni*) の4種の生息が確認されている(大津 1969)。

地蔵岳の西側斜面にはスキーコースが敷設されており、標高1,660 mにはロープウェイの終点駅がある(図 1-2)。2016年に確認された同種の集団枯損は、この山頂駅付近で顕著である(齋藤・千葉 2017)。枯損林は2013年に食葉性昆虫のトウヒツヅリヒメハマキ (*Epinotia piceae*) によって多くの立木の針葉が褐変している(大澤 2016)。その後、トドマツノキクイムシ (*Polygraphus proximus*) による多数の穿孔が衰弱木の幹や枝に確認され、直後に落葉して枯死する個体が増加した(齋藤・千葉 2017)。同種の集団枯損は、2018年には刈田岳周辺でも発生し(図 1-2)、枯死立木には同キクイムシの穿孔が確認されている(仙台森林管理署 2018)。なお、刈田岳では1970年代にも小規模の枯損が発生しており、枯死木は1990年代まで増加傾向にあったと報告されている(青森営林局 1998)。青森営林局(1998)ではその発生原因を不明としているが、枯損木にはキクイムシによる多数の穿孔が観察されている。

トドマツノキクイムシは主にマツ科モミ属の衰弱木を穿孔して枯死させる(四手井 1987; 小泉 1994)。日本以外にも朝鮮半島や極東ロシアに分布しており(野淵 1966)、ロシアではモミ類の天然林が大規模に衰退した原因とされている(Kerchev 2014)。日本ではオオシラビソと同科同属のシラビソにおいて、集団枯損の要因となり得

ることが示唆されている (Takagi *et al.* 2018)。このことから、他の多雪山地の同種の森林でも、蔵王連峰と同規模の枯損が発生する可能性がある。

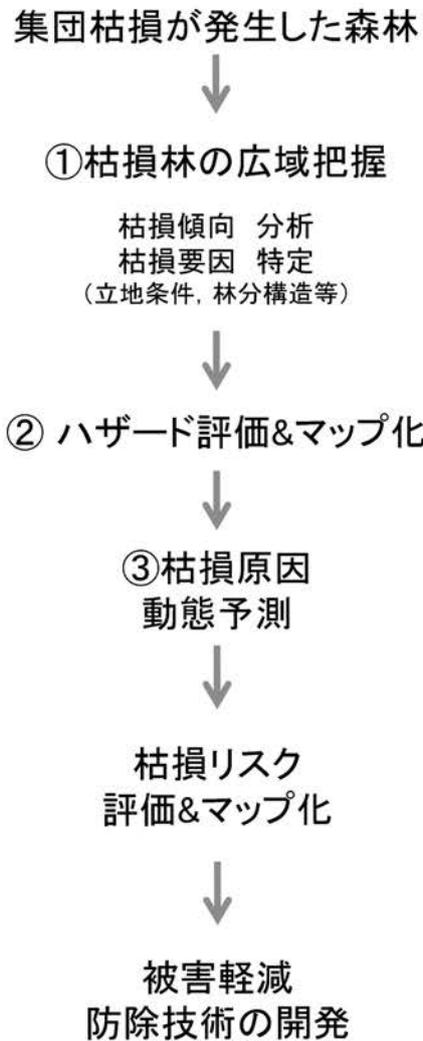


図1-1 集団枯損が発生した森林への対応手順

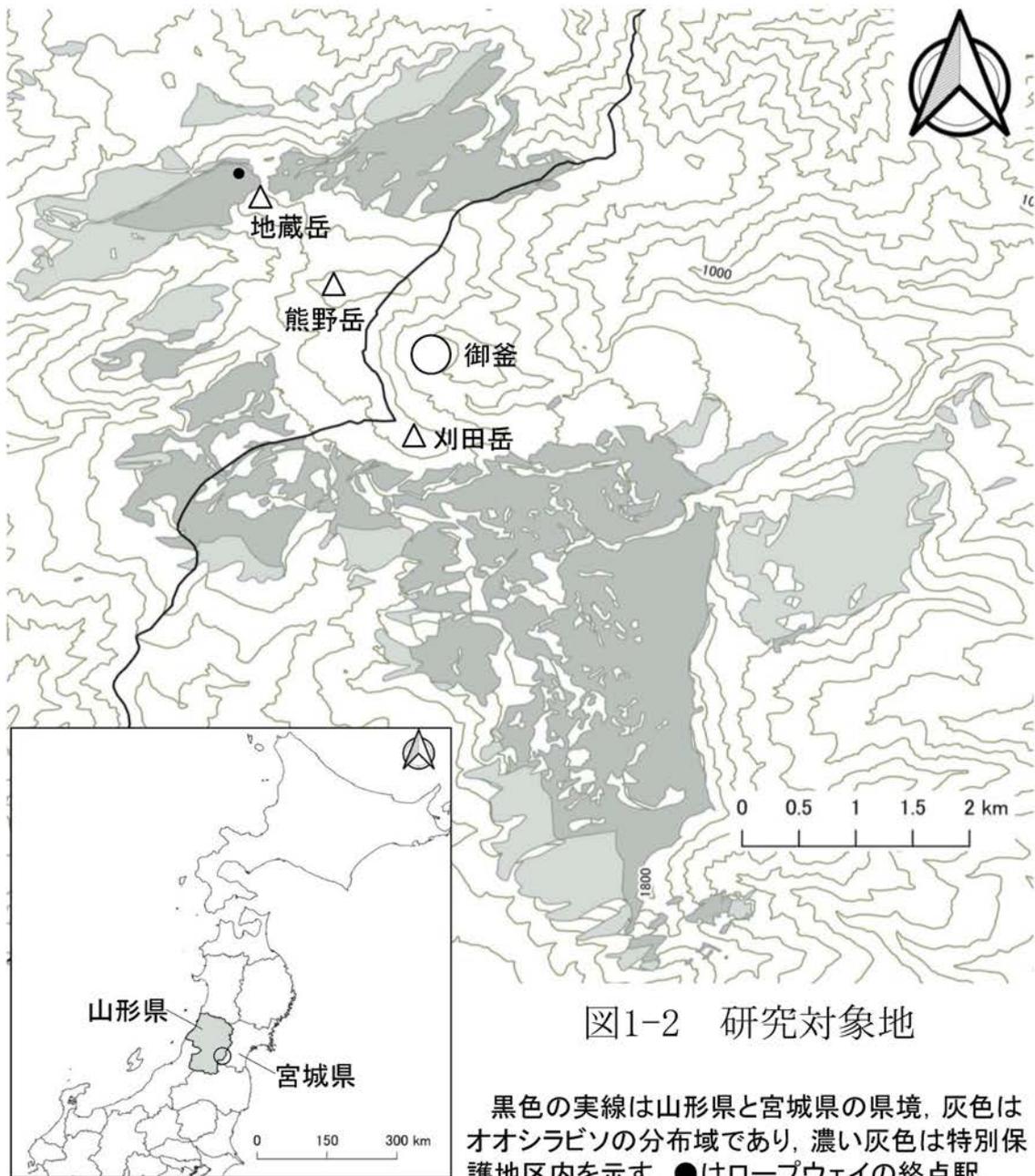


図1-2 研究対象地

黒色の実線は山形県と宮城県の県境，灰色はオオシラビソの分布域であり，濃い灰色は特別保護地区内を示す。●はロープウェイの終点駅。

第2章 集団枯損のハザード評価

2-1 背景と目的

森林被害の広域把握には、GIS やリモートセンシング技術の活用が有効とされており（菅野・加藤 2002）、枯損林分の抽出方法や地形的要因と被害との関係を示した報告は多い（平野 1998；龍原ら 2006；木下ら 2013）。森林限界に近い亜高山帯に分布する樹木は、生育期間の短縮や強風といった環境ストレスの影響を受けやすく（丸田・中野 1999；酒井 2001）、風衝害による当年枝の枯死や樹勢の衰萎が報告されている（Maruta 1996；谷本ら 1996）。トドマツノキクイムシは衰弱木を穿孔して枯死させるので（四手井 1987；小泉 1994）、蔵王連峰のオオシラビソ林で確認された集団枯損には（齋藤・千葉 2017）、高標高域や風衝地に位置する等の立地条件が関係している可能性がある。

枯損の発生要因を明確にすることは、今後衰退する林地の検出とハザードマップの作成に寄与する。そのためには、枯損林を広域に把握し、対応する立地とともに林況も調べる必要があるだろう。なぜなら、キクイムシによる集団枯損の発生には、穿孔対象となる樹木のサイズや胸高断面積合計、立木密度といった林分構造が関係することが知られているからである（Fetting *et al.* 2007）。このうち、穿入の成功確率を左右する宿主の本数は、最も重要な因子とされており（Kärvemo *et al.* 2014）、オオシラビソと同じマツ科の *Picea abies* や *Pinus sylvestris* が優占する森林では、立木密度の高い林分を重点的に管理する必要性が示されている（Kärvemo *et al.* 2014）。

そこで本章では、蔵王連峰のオオシラビソ林で確認された集団的な

枯損の発生傾向を明確にし、さらにその要因を検討することで、今後の枯損動態の予測が可能か明らかにすることを目的とした。そのために、まず、枯損後の衛星画像と GIS を用いて、衰退した森林がどのような立地に多く分布するのかを調べた。次に、枯損の発生に関わる要因を立地条件および立木密度から検討し、キクイムシに対する各林分の脆弱性の評価と作成したハザードマップの妥当性を検証した。これらの結果から、同種の森林で確認された集団枯損の発生要因を検討し、その予測手法について考察する。

2-2 方法

(1) 集団的に枯損した林地の把握

集団枯損したオオシラビソ林の位置とその規模を明らかにするために、1/25,000 植生図 GIS データ(環境省自然環境局 生物多様性センター 2013)から山形県側のオオシラビソ林の分布域のみを抽出し、QGIS (OSGeo, ver2.18) にデータを格納した。その後、プラグインからインストールした Japan Mesh(Digital Energy, ver0.0.2)を用いて、対象森林を内包するようにメッシュ図を作成し、クリップ作業によりその分布域を 50mメッシュに分割した。作成された 2,868 個のメッシュのうち、1,605 個は 50m×50mの 0.25 ha であり、1,263 個は分布域の末端やスキーコースに分断されるために 0.25 ha 未満となった(図 2-1)。枯損箇所の判読には、Quick Map Services (Next GIS, ver0.19.10.1) の Google.cn satellite を利用した。集団枯損発生後の 2017 年 5 月 29 日に撮影された衛星画像では、林床に繁茂するササよりも樹高の高い立木は、葉色や樹形から樹種を容易に判

別することが可能である。そこで、画像をモニター上で 1/300 に拡大し、暗緑の葉色で円錐形をしている樹冠幅およそ 4m 以上の立木をオオシラビソと判断した。同種の枯損木は円錐形の樹形であり、かつ、完全に落葉して枝幹部のみとなった個体と定義した。メッシュ内にある枯損木を数えた後、下記の式からメッシュ毎に枯損率を算出した。

$$\text{枯損率 (\%)} = \text{メッシュ内枯損木数} / \text{メッシュ内立木数} \times 100$$

なお、衛星画像では樹高がササの植生高よりも低い立木や樹冠下に生育する小サイズの個体を検出することが不可能であったため、本研究ではそれらをメッシュ内の立木数に含めてはいない。また、他種の優占度が高い林分やメッシュサイズが小さいために、オオシラビソが 5 個体以下だった 413 メッシュは、サンプル数が少ないため対象から除外し、空間的な解析は 0.25 ha のメッシュが 1,591 個、0.25 ha 未満のメッシュが 864 個の合計 2,455 メッシュ (528 ha) で行った。

それぞれのメッシュの立地条件の値には、基盤地図情報の数値標高モデル (5mDEM) を利用した (国土交通省国土地理院 2016)。5mDEM を GIS に格納後、上述した分布図でのクリップにより標高情報を抽出し、地域統計で各メッシュ内にある標高値を平均してメッシュ単位に一括した。斜面方位と傾斜は、DEM データの地形解析から両値を算出し、標高と同手順でメッシュ毎に集約した。その後、斜面方位は 4 方位にカテゴリ化し、 $315^{\circ} \sim 45^{\circ}$ は北、 $45^{\circ} \sim 135^{\circ}$ は東、 $135^{\circ} \sim 225^{\circ}$ を南、 $225^{\circ} \sim 315^{\circ}$ を西に区分した。各メッシュの立地条件と枯損程度の関係は、枯損木の割合が 60% 以上のメッシュ (90 個) を対象に、標高、斜面方位、傾斜のそれぞれにおいて一様に分布した場合のメッ

シュ数の期待値を算出し、観測値との比較により特定の立地に偏って分布しているか否かを χ^2 検定で確かめた。

(2) 集団枯損に対する林地の脆弱性

集団的な枯損の発生に関係する要因は、一般化線形混合モデル (GLMM) を構築して、AIC 基準のモデル選択により解析した。応答変数は各メッシュの枯損木本数、説明変数はメッシュ毎に集約した標高、斜面方位、傾斜の各値および立木数とした。応答変数はポアソン分布に従うと仮定し、リンク関数は \log を、ランダム効果はメッシュ差とした。解析ソフトウェアには R ver3.6.2 (R Core Team 2020) を使用し、glmmML package によりパラメータを推定した。なお、解析は 1,591 個の 0.25 ha メッシュのうち、立木数が 30 本以上の 1,389 個で行った。

結果で詳述するように、最も予測のよいモデルに選択されたのは、枯損木の数を 4 つの変数で説明したものだ (表 2-1)。そこで、集団枯損に対する林地の脆弱性は、以下の回帰式から枯損木数を予測して評価した。

メッシュ内枯損木数

$$= \exp(0.01a + 0.09b + (0 \sim 0.70)^* + 0.01c - 16.22)$$

a : 標高, b : 傾斜, c : 立木数

*斜面方位が東の場合は 0, 南 0.35, 北 0.64, 西 0.70

ハザードマップは、脆弱性を評価した 1,591 メッシュのうち、実測した枯損木数が 3 本未満だった 943 メッシュを対象として作成した。枯損に対して脆弱な林分は、モデルにより枯損木数が 3 本以上と予測されたメッシュと定義した。これに対し、予測値が 3 本未満

のメッシュを枯損の可能性が低い林分とした。作成したマップの精度は、2017年以降に撮影された画像を用いて、実際の増加本数を確かめることで検証した。ただし、解析のために購入した解像度50cmの衛星画像(2018年11月14日 Maxar社撮影, NTT DATA Corporation)では、立木の陰影が多く枯損個体の頂部も不明瞭であったため、単木レベルの判読が不能だった。そこで、解析はUAV(DJI, Phantom3 Advanced)により地蔵岳の山頂付近を2019年6月13日に空撮したもので行った(東北森林管理局 2020)。このオルソ画像では、対象とした943個のメッシュ中69個を確認可能であり、枯損する可能性が低いと定義されたメッシュが21個、枯損に対して脆弱なメッシュが48個あった。それぞれのメッシュ内にある枯死個体を数えた後、両方で枯損木数が異なるかどうかをMann-Whitney検定で検証した。

2-3 結果

(1) 枯損林の分布と立地条件

図2-1に各メッシュの枯損率を5段階に区分した分布図を示す。全2,455個のメッシュ中2,250個は枯損率20%未満のメッシュであり、枯損木の割合が20%以上40%未満は94個、40%~60%は21個、60%~80%は32個であった。枯損率が80%を超えるメッシュは58個あり、このうち56個が地蔵岳西側斜面の山頂付近に集中していた。また、地蔵岳の東方や南方にも枯損率の高いメッシュが小規模ながら隣接して位置している地点があり、それぞれには枯損木の割合が20%以上のメッシュが東方25個、南方には18個みられた。

枯損率を5段階に区分した標高別の総メッシュ数に対する割合を

図 2-2 上段に示す。枯損率が 20%を超えるメッシュは、1,300m以上の標高帯にしかなかった。このうち、枯損率 60%以上のメッシュは 1,500m 以上のみ確認され、標高 1,600m～1,700m に有意に偏って分布しており ($\chi^2=485.90$, $p<0.001$)、枯損率 80%以上のメッシュが占める割合も 22.8%と最も高かった。

図 2-3 中段に斜面方位別の総メッシュ数に対する 5 段階に区分した枯損率の割合を示す。枯損木の割合が 60%以上のメッシュは一律に分布しておらず ($\chi^2=58.97$, $p<0.001$)、西側斜面が 6.6%と最も高く、次いで北向きの斜面が 3.1%を占めていた。両者のうち、西側斜面は枯損率 80%以上のメッシュが占める割合が 4.3%と高く、58 メッシュ中 52 メッシュが西向きの斜面に位置していた。

傾斜別の総メッシュ数に対する 5 段階に区分した枯損率の割合を図 2-3 下段に示す。枯損木の割合が 60%を超える 90 メッシュは傾斜角 30° 未満にしかなく、このうち 20°～30° に有意に偏って分布していた ($\chi^2=66.51$, $p<0.001$)。

(2) 集団枯損の発生要因とハザード評価

GLMM による解析の結果、一定モデルの AIC は最も大きく、その係数は切片が 0.63 ± 0.06 (最尤推定値 \pm 標準誤差; 以下同じ)、 s は 1.77 ± 0.04 となった (表 2-1)。枯損木数を単一の変数で説明した場合の AIC は、標高が最小であり、2 変数では標高と傾斜、3 変数では標高、傾斜、立木本数のモデルが最も小さかった。すべての組み合わせの中で AIC が最小となったのは、3 つの立地条件に各メッシュの立木数を加えて枯損木の数を説明したモデルだった (表 2-1)。そのパラメータは切片が -16.22 ± 0.72 、標高の傾きが 0.01、傾斜 0.09、斜面方

位 0.35~0.70, 立木数 0.01, s は 1.09 ± 0.03 であった。

図 2-3 に各メッシュのハザード評価別の分布図を示す。2017 年時点で枯損木が 3 本未満だった 943 メッシュのうち, 356 メッシュ (37.8%) は枯損に対する脆弱性が高いと予測された。その分布は, 2017 年時点で枯損率が高かったメッシュから (図 2-1), それほど遠くない位置に多かった。一方, 今後も枯損する立木が少ないと推測された 587 メッシュ (62.2%) は, 主に低標高域や地蔵岳の東方に集中していた。

枯損木数別のメッシュ数を図 2-4 に示す。枯損する可能性が低いと予測された 21 個のメッシュのうち, 85.7%にあたる 18 個では 2019 年時点でも枯損木が 3 本未満であった。一方, 枯損に対して脆弱な 48 メッシュのうち, 72.9%を占める 35 メッシュで 3 本以上枯損していた。両者の枯損木数は統計的に異なり, 後者の方で有意に多かった (Mann-Whitney, $p=0.000$)。

2-4 考察

(1) オオシラビソ林で発生した集団枯損

蔵王連峰のオオシラビソ林が集団的に枯損したことは, これまで宮城県の刈田岳周辺や (青森営林局 1998), 最近では山形県の地蔵岳で報告されていたが (齊藤・千葉 2017), その位置や地形との対応関係は広域的に把握されてこなかった。衛星画像と GIS を用いた本章の手法により, 対象としたオオシラビソ林の分布域には, 枯損率の高いメッシュが集中する地区が大別して 3 か所あることが明らかになった (図 2-1)。さらに, 枯損林の大部分は傾斜角 30° 未満の

高標高に位置しており（図 2-2 上，下），斜面方位では西側に多く分布していた（図 2-2 中）。丹沢山地でみられるブナ林の衰退は，山頂付近や主稜線部といった高標高域で確認されており（越地ら 1996；星ら 1997），特に南向き斜面で著しいとされている（平野 1998；鈴木・山根 2013）。この要因として河野ら（2007）および Suto *et al.* (2008) は，局地風の影響を示唆している。蔵王山系においても冬季は西風が卓越し（矢野 1989），森林限界付近では，強風により旗型や頂芽交替型となった不健全樹形のオオシラビソが多く確認されている（斎藤・斎藤 1981）。トドマツノキクイムシは衰弱木を穿孔して繁殖するので（小泉 1994），西側斜面の標高の高い林分は，キクイムシが選好する衰弱した個体が多かった可能性がある。ただし，枯損率の高いメッシュが集中する地蔵岳西側の林地では（図 2-1），トウヒツヅリヒメハマキによる針葉の褐変が先行して確認されている（大澤 2016）。このことから，食葉性昆虫の大発生に伴い，穿孔性昆虫の繁殖源である不健全木が増え，集団的に枯損したということもあり得る。本章で判読した衛星画像では，どちらのシナリオが正しいのか二律背反的に立証することは難しいが，同種の集団枯損の発生傾向を定量化した初めての事例といえる。

一方，各メッシュの枯損木数を説明する変数のうち，標高に次いで AIC が小さかったのは立木本数であり，最も予測のよいモデルに選択されたのは，地形的要因に立木密度を加えた 4 変数で説明したものだった（表 2-1）。この結果は，オオシラビソの集団枯損にみられる局所性に，立地条件だけでなく林分構造も影響していることを示している。キクイムシによる枯損の発生に関連する要因として，宿主となる樹木の直径や本数密度，胸高断面積合計などが知られて

おり (Fetting *et al.* 2007), トドマツノキクイムシでは, オオシラビソと同科同属のシラビソにおいて, 幹直径の細い個体への選好性が明らかにされている (Takagi *et al.* 2018)。したがって, 枯損の発生が局所的である要因を明確にするためには, 林況に関わる指標について立木本数を含めて検討し, 立地条件も加えた多角的なアプローチが必要だろう。

(2) ハザード評価による枯損予測

枯損に対して脆弱と予測された林分は, 2017 年時点で枯損率の高い林地の近辺に分布していた (図 2-1, 2-3)。枯損林からそれほど遠くない位置に, 立地条件や林分構造が類似する林地がまだあることは, 部分的に枯損が拡大することを示唆している。キクイムシによる針葉樹林の衰退を長期間追跡した研究では, 新規の立ち枯れは既存の枯損林から 500 m 以内で発生することが確認されている (Wichmann and Ravn 2001; Kautz *et al.* 2011)。実際に, 脆弱性が高いと予測されたメッシュでは, 2019 年時点で枯損木が増加したものが多かった (図 2-4 上)。一方で, ハザード評価を行ったメッシュの 6 割は衰退しにくい林分と推測され, その分布は低標高帯や地蔵岳の東方に集中していた (図 2-3)。これらメッシュの枯損木数は, 2017 年以降も 3 本未満の場合が多かったことから (図 2-4 下), オオシラビソの分布域の下限付近や地蔵岳の東側は, 高標高域と比較して集団的に枯損する可能性は低いと予測される。

2019 年時点の枯損木数を実測できたメッシュのうち, 一定数は予測とは異なり, 特に枯損に対して脆弱と評価された場合の的中率は 7 割程度と低かった (図 2-4 下)。本章ではハザード評価のために, メ

メッシュ間の差異をランダム効果として組み込んだ統計モデリングを行ったが、近接するメッシュの類似性（空間自己相関）を考慮してはいなかった。空間自己相関を加味しない場合、各説明変数の効果が過大・過少評価されることや（深澤ら 2009）、モデルの精度自体が低下することが指摘されている（Latimer *et al.* 2006）。また、予測精度が低い要因には、枯損率の高いメッシュが少ないことも挙げられる。2017 年時点では、高標高域や斜面方位が西側のメッシュは、半数以上が枯損率 20%未満であった（図 2-2 上、下）。これらのメッシュにおいて、今後、枯損個体が増加するようであれば、各メッシュと対応する地形条件との関係はより明確になると思われる。

林地衰退のハザードを再評価する場合は、地形的要因に加えて前述した樹木サイズ等の林分構造に関する予測因子も検討すべきだろう。空中写真や高解像度の衛星画像上では、樹冠幅や樹冠被覆率といった森林情報の判読ができる（朝廣ら 1998）。近年は航空機 LiDAR（Light Detection And Ranging）および UAV により取得した樹冠データをもとに、胸高直径や材積の推定が行われている（中武ら 2018；小林 2020）。これらリモートセンシング技術を応用することで、林況に関係する複数の指標をメッシュ単位に算出すれば、評価モデルにおいて枯損程度を説明する変数として扱うことが可能と思われる。

さらに、各林分の脆弱性の評価に加えて、トドマツノキクイムシの動態も予測する必要がある。なぜなら、枯損の発生は両者を反映した結果であり、精度向上のためには、それぞれの要因を含んだリスク評価モデルの構築が理想とされているからである（Bentz *et al.* 1993）。キクイムシ個体数の増減および分布パターンを評価システム

に組み込むことは難しいが (Fetting *et al.* 2007), 前年に枯損した林分との距離やその規模を定量化し, 間接的な説明変数として扱った報告がいくつかあり (Kautz *et al.* 2011 ; Lausch *et al.* 2011 ; Kärverno *et al.* 2014), 枯損原因の移動分散プロセスを含むモデルは, 空間自己相関が生じる要因を考慮しているとみなされる (深澤ら 2009)。本章では, 高解像度の衛星画像を用いてメッシュ単位に立木の生死を識別しているので (図 2-1), 今後の枯損動態を LiDAR 搭載の航空機等で広域に追跡すれば, 先行研究と同様の時系列的解析から, 同種においてもリスク評価を行うことが可能だろう。

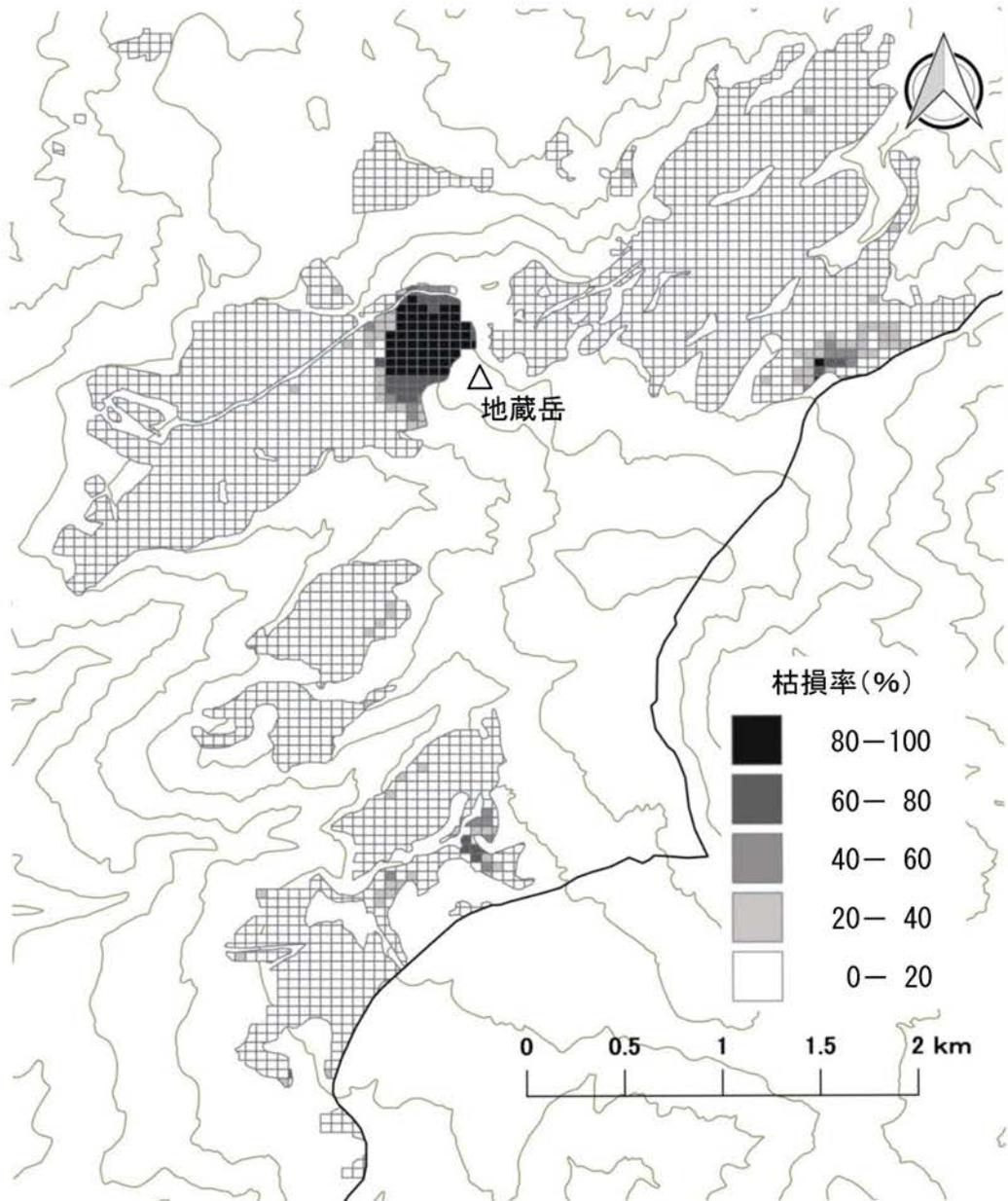


図2-1 各メッシュの枯損率を5段階に区分した分布図

枯損率は黒色の濃淡で分類しており、□は枯損率20%未満、■は枯損率80%以上のメッシュを示している。

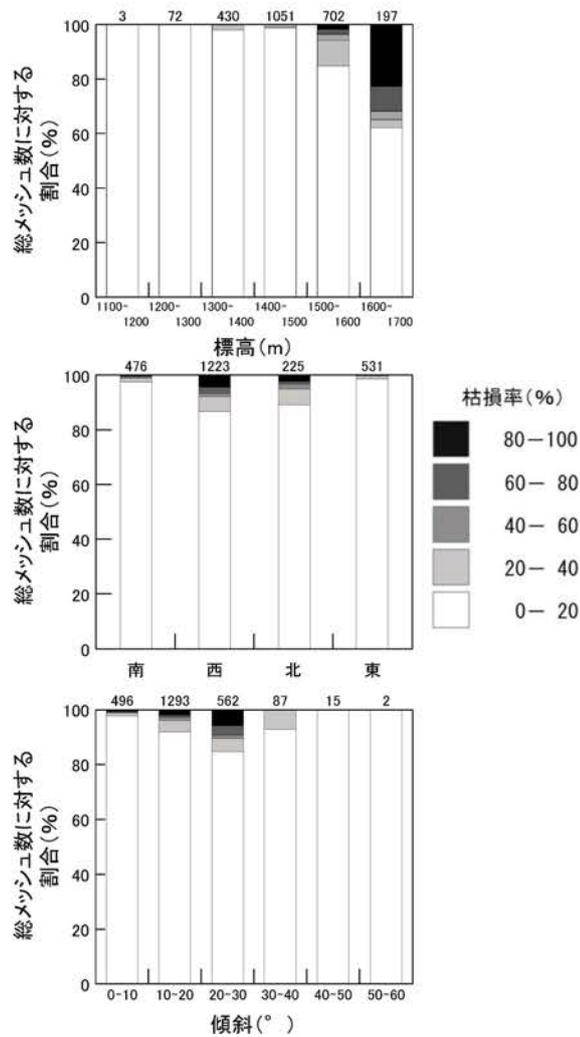


図2-2 枯損率を5段階に区分した標高別（上段）、斜面方位別（中段）および傾斜別（下段）の総メッシュ数に占める割合

枯損率は図2-1と同様に黒色の濃淡で分類しており、棒グラフ上部の数字は、各メッシュ数を示している。

表2-1 各説明変数のモデル別パラメータとAICの比較

説明変数		最小推定値	標準誤差	AIC
一定 (null)	切片	0.63	0.06	4468
	s	1.77	0.04	
標高	切片	-18.27	0.83	4012
	傾き	0.01	0.00	
	s	1.37	0.04	
	切片	-0.81	0.14	4340
傾斜	傾き	0.10	0.01	
	s	1.67	0.04	
斜面方位	切片	-0.13	0.11	4373
	傾き (北)	1.24	0.22	
	傾き (南)	0.50	0.16	
	傾き (内)	1.23	0.13	
s	1.67	0.04		
立木本数	切片	-0.74	0.12	4309
	傾き	0.02	0.00	
s	1.60	0.04		
標高+傾斜	切片	-18.94	0.78	3862
	傾き (標高)	0.01	0.00	
	傾き (傾斜)	0.08	0.01	
	s	1.27	0.03	
標高+斜面方位	切片	-17.67	0.81	3956
	傾き (標高)	0.01	0.00	
	傾き (北)	0.98	0.18	
	傾き (南)	0.50	0.13	
	傾き (内)	0.80	0.11	
s	1.31	0.04		
標高+立木本数	切片	-16.80	0.81	3952
	傾き (標高)	0.01	0.00	
	傾き (立木本数)	0.01	0.00	
	s	1.30	0.04	
傾斜+斜面方位	切片	-1.37	0.16	4249
	傾き (標高)	0.09	0.01	
	傾き (北)	0.89	0.21	
	傾き (南)	0.28	0.15	
	傾き (内)	1.12	0.12	
s	1.57	0.04		
傾斜+立木本数	切片	-2.79	0.18	4076
	傾き (傾斜)	0.12	0.01	
	傾き (立木本数)	0.02	0.00	
	s	1.42	0.04	
斜面方位+立木本数	切片	-1.47	0.15	4208
	傾き (北)	1.24	0.20	
	傾き (南)	0.65	0.14	
	傾き (内)	1.19	0.12	
	傾き (立木本数)	0.02	0.00	
s	1.50	0.04		
標高+傾斜+斜面方位	切片	-18.17	0.77	3816
	傾き (標高)	0.01	0.00	
	傾き (傾斜)	0.08	0.00	
	傾き (北)	0.67	0.17	
	傾き (南)	0.29	0.12	
	傾き (内)	0.70	0.10	
s	1.22	0.03		
標高+傾斜+立木本数	切片	-16.98	0.73	3723
	傾き (標高)	0.01	0.00	
	傾き (傾斜)	0.10	0.01	
	傾き (立木本数)	0.01	0.00	
s	1.14	0.03		
標高+斜面方位+立木本数	切片	-16.19	0.80	3888
	傾き (標高)	0.01	0.00	
	傾き (北)	0.99	0.17	
	傾き (南)	0.58	0.12	
	傾き (西)	0.82	0.10	
	傾き (立木本数)	0.01	0.00	
s	1.24	0.03		
傾斜+斜面方位+立木本数	切片	-3.24	0.18	3982
	傾き (傾斜)	0.11	0.01	
	傾き (北)	0.81	0.18	
	傾き (南)	0.41	0.13	
	傾き (西)	1.04	0.11	
	傾き (立木本数)	0.02	0.00	
s	1.34	0.04		
標高+傾斜+斜面方位+立木本数	切片	-16.22	0.72	3671
	傾き (標高)	0.01	0.00	
	傾き (傾斜)	0.09	0.01	
	傾き (北)	0.64	0.15	
	傾き (南)	0.35	0.11	
	傾き (西)	0.70	0.09	
	傾き (立木本数)	0.01	0.00	
s	1.09	0.03		

応答変数は各メッシュの枯損立木数。

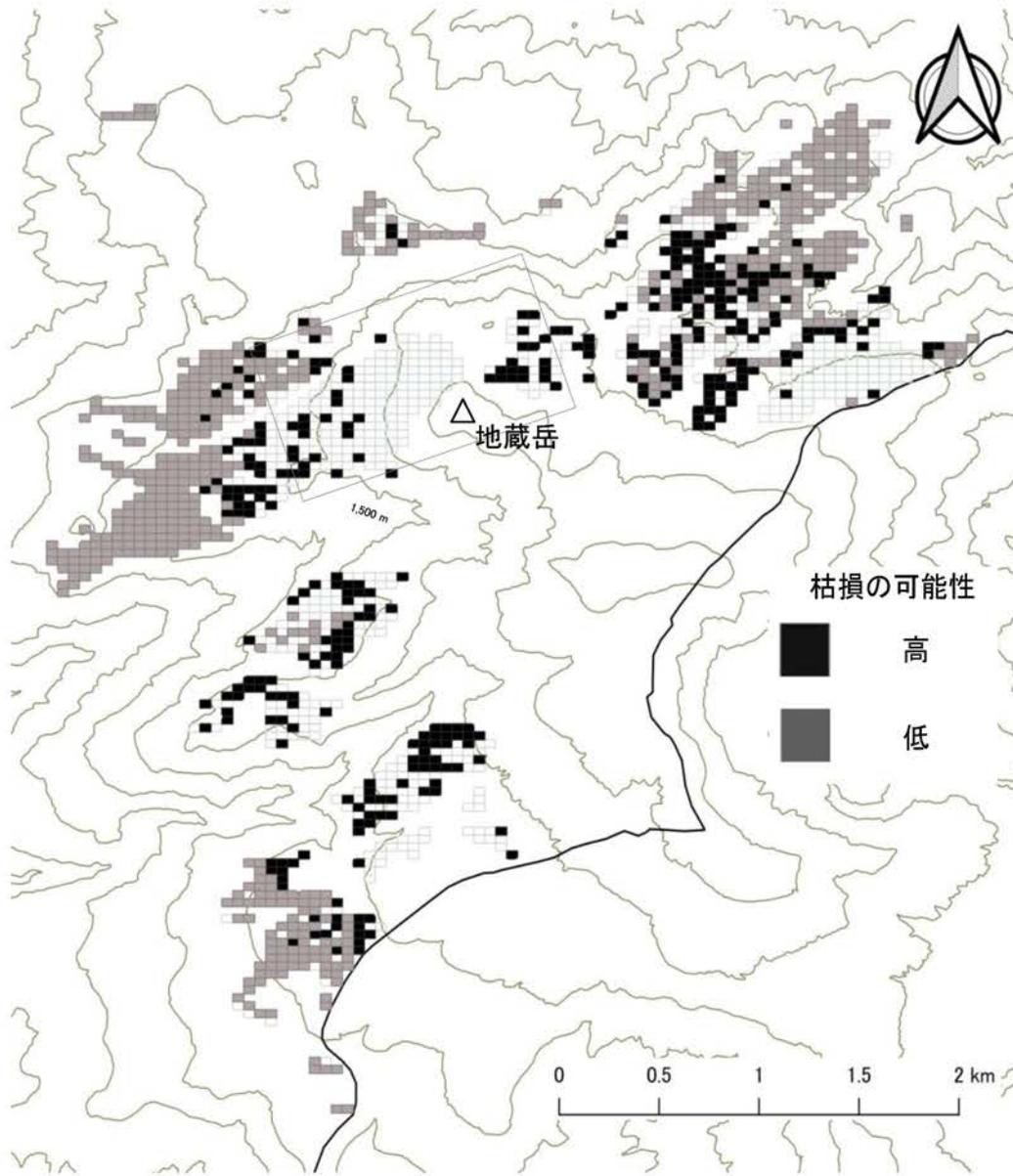


図2-3 各メッシュのハザード評価別分布図

2017年時点で枯損木数が3本未満だった943メッシュが対象。四角で囲んだ部分は、評価モデルの精度検証に使用した画像の撮影範囲。

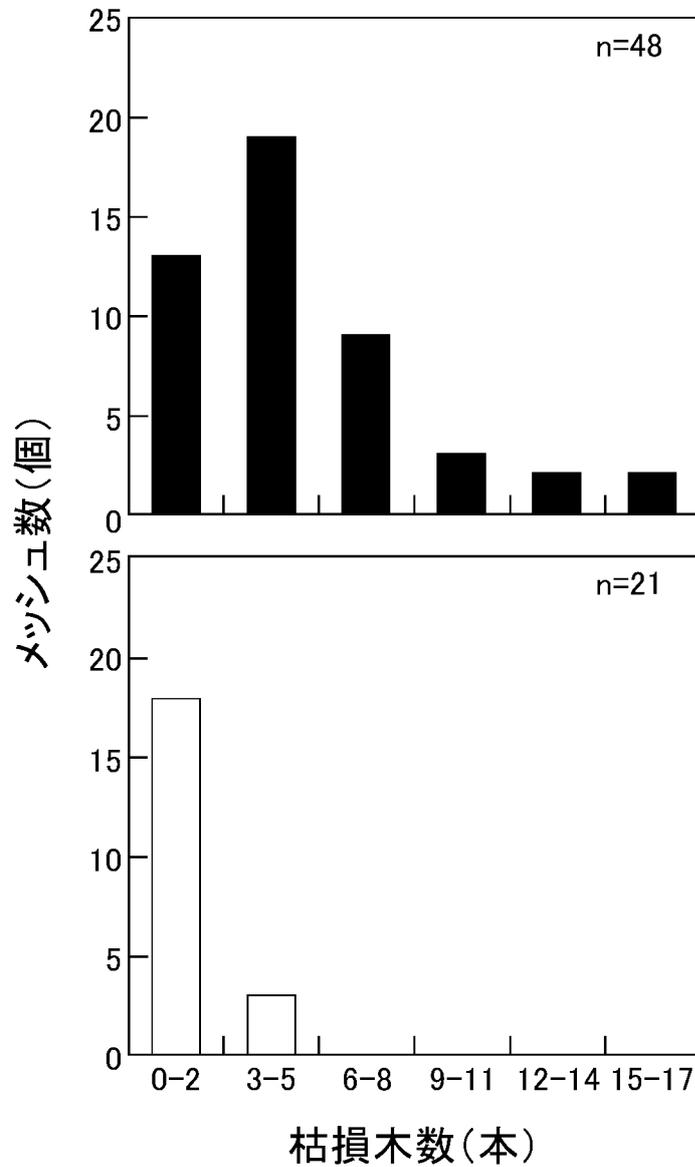


図2-4 枯損木数別メッシュ数

2019年の枯損木数を実測した69メッシュが対象。□は枯損木3本未満と予測されたメッシュ（下段），■は3本以上のメッシュを示している（上段）。右上の数字はサンプル数。

第3章 林地衰退のリスク評価

3-1 背景と目的

枯損した森林の更新動態を理解することは、その回復過程を予測し、理想とする林況へ誘導するための管理方針を決める際に有用である (Collins *et al.* 2011)。キクイムシが原因で枯損した針葉樹林の再生状況を調べた研究では、穿孔対象樹木の更新が図られる場合と (Jonasova and Prach 2004)、他樹種が優占すると推測された場合とがある (Collins *et al.* 2011)。このうち、トドマツノキクイムシでは前者の事例が報告されており (Debkov 2019)、オオシラビソと同じマツ科モミ属の *Abies sibirica* 林は、後継樹が豊富なためにその再生は容易と予測されている。一方、蔵王連峰の同種の森林ではチシマザサが優占している (青森営林局 1998)。ササ類は一般に樹木の更新を阻害することから (Nakashizuka 1988 ; Narukawa and Yamamoto 2002 ; 齋藤 2013 など)、枯損林の再生は困難となる可能性がある。

林分単位に枯損対策を講じる場合は、衰退するリスクが高く、かつ、更新の難しい林地から対応するのが望ましい。このため、特に薬剤の使用や伐採が制限される条件下では、各林分の枯損に対する脆弱性の評価に加え、再生の難易を考慮したゾーニングが重要となる。これまで枯損の発生予測を行った研究は多くあるが (Bentz *et al.* 1993 ; Wulder *et al.* 2006b ; Kärvement *et al.* 2014 など)、更新動態を含めたモデルの構築や広域にマップ化した報告は少ない。したがって、枯損したオオシラビソ林を対象にハザード評価を行った後、林床の稚樹によって再生が図られるか否かを林分単位に調べる意義はある。多雪

山地の高標高域では密なササ型林床が発達し（杉田 2002b），その現存量や被度は閉鎖した林冠下では低く（河原・只木 1978；河原・鈴木 1981），ギャップ下で高いと報告されている（齋藤ら 2000）。このため，ササが卓越するオオシラビソ林では，その被度の低い同種樹冠下に実生や稚樹が多く分布する（濱尾・大沢 1984；Sugita *et al.* 2019）。また，純林を形成する樹種では，林分の最大樹高や胸高直径は標高が高いほど低下することが知られている（Nakashizuka *et al.* 1992；笹岡ら 1999；酒井 2001）。このことから，オオシラビソ林でも標高傾度に応じて林床のササや同種の稚幼樹の密度が変わる可能性がある。

そこで本章では，第 2 章の枯損箇所の把握と同一スケールで標高帯の異なる調査地を選定し，林分構造とササの林床被度を調べるとともに，標高に応じた後継樹密度の関係性を明らかにした。これらの結果から，ササが優占するオオシラビソ林の集団枯損後の更新をメッシュごとに予測し，ハザードマップに再生の難易を加味した林地衰退のリスク評価について考察する。

3-2 方法

(1) 調査区を選定

オオシラビソ林が位置する地形傾度に合わせて調査区を選定するために，第 2 章でメッシュ単位に集約した地形情報（標高，斜面方位，傾斜）のヒストグラムを作成した。いずれも一山型の分布を示したので，各階級に設ける調査区の数もこれらの分布型に従って設定した。候補となるメッシュの中から登山道や林道が隣接するものを抽出するために，QGIS（OSGeo, ver2.18）の Quick Map Services

(Next GIS, ver0.19.10.1) を利用して衛星画像 (Google.cn satellite) を確認した。その後、現地踏査によりアクセスが可能であった 28 メッシュを選んだ (図 3-1)。

(2) 毎木および植生調査

林分構造を把握するための毎木調査は、選定したメッシュ内に 10m × 10m の調査区を設置して行った。区画の中にある胸高直径 5 cm 以上の樹木を対象に樹種を同定し、地上から 1.3m の位置で直径を計測した。調査区およびその周辺で最も高い樹高を林冠高とし、目測により 1m 単位で記録した。後継樹の生育状況は、調査区内に 2m × 2m の方形区を 3 か所設けて調べた。方形区的位置は、調査区内の林床において局所的に下層植生が異なる場所や露岩等の特異な立地を避け、標準的な地点を選んで設定した。方形区では枯死個体および当年生実生を除いた胸高直径 5 cm 未満のオオシラビソを対象に、樹高を 1 cm 単位で測定した。その後は石橋 (1998) に従い、樹高 30 cm 未満を実生、30 cm 以上 130 cm 未満を稚樹、130 cm 以上を幼樹としてそれぞれの本数を数え、本章ではこれらすべてを後継樹と定義した。林床に繁茂するチシマザサの被度は、目視により 10% 単位で記録した。調査期間は 2018 年 8 月下旬から 10 月中旬である。なお、解析に使用する調査区の標高値は、それぞれを設置したメッシュの平均値を用いた。また、各調査区の後継樹密度は区内に設けた 3 方形区の平均値を 1m² に換算して推定し、チシマザサの被度は 3 方形区の値を平均した。

(3) 地蔵岳西側斜面の更新予測

結果で詳述するように、標高とオオシラビソの後継樹密度の関係

は、地蔵岳西側に位置する 19 調査区でのみ有意な負の相関があった ($p=0.001$; 図 3-4)。そこで、地蔵岳の西側斜面に分布する 719 メッシュを対象に、各メッシュの標高値を説明変数とした以下のモデル式から 1m^2 あたりの後継樹の本数を予測して更新の難易度を評価した。

$$\text{後継樹密度 (本/m}^2\text{)} = \exp (27.24 - 0.016 x)$$

x : 各メッシュの標高値

(3) 統計解析

28 調査区および 84 方形区の各説明変数と目的変数の関係は、Spearman の順位相関で検定した。地蔵岳西側斜面の 19 調査区の解析には、R ソフトウェア (R Core Team 2020, ver3.6.2) を使用した。モデル式にべき乗関数を使用し、説明変数を調査区ごとの標高、応答変数を各調査区のチシマザサの被度および後継樹密度として、nls 関数による非線形回帰分析を行った。

3-3 結果

(1) 林分構造

28 調査区の毎木調査を行った結果、各調査区の立木密度は最小で 300 本/ha、最大は 1,800 本/ha であり、林冠高は最小 5~最大 18m だった。調査区内のオオシラビソの胸高断面積合計 (BA) は 5.5 ~79.4 m^2/ha であり、BA を基準とした同種の優占度は、28 か所のうち 24 か所で 80% 以上を占めていた。調査した 28 か所の標高と林冠高の関係は、相関係数は小さいが標高が上がるにつれて林冠高が低くなる有意な負の相関がみられた ($r_s = -0.38$, $p = 0.046$)。

(2) 後継樹密度とササの被度の関係

方形区あたりのオオシラビソの後継樹密度は最小 0 本/m²、最大 11.8 本/m²であり、樹高は最小 2 cm～最大 245 cm だった。調査した 367 個体のうち、81.2%は樹高が 30 cm 未満の実生であり、30 cm 以上 130 cm 未満の稚樹は 17.7%、130 cm を超える幼樹は 1.1%であった。図 3-2 に各方形区のチシマザサの被度とオオシラビソの後継樹密度の関係を示す。ばらつきは大きいですが、ササの被度が低い林床では後継樹が多く、ササが密生するほど稚樹や実生の数は減少した ($r_s = -0.60$, $p = 0.000$)。84 個の小プロットのうち、チシマザサの被度が 40%を超える 58 プロットでは、オオシラビソの後継樹密度は 3 本/m²以下であり、このうち 35 プロットには実生や稚樹がまったくなかった。

(3) 標高とササの被度および後継樹密度の関係

調査区の標高とチシマザサの被度と後継樹密度の関係を図 3-3 に示す。調査した 28 か所のうち、4 か所にはササが分布していなかったが、標高とササの被度には中程度の相関があり ($r_s = 0.43$, $p = 0.022$)、地蔵岳西側斜面に位置する 19 調査区でも標高が上がるにつれて林床のササは増加傾向であった ($y = 100 / (1 + \exp(15.58 - 0.011x))$, $p = 0.005$)。一方、28 調査区の標高とオオシラビソの後継樹密度には有意な負の相関関係はなく ($r_s = -0.27$, $p = 0.159$)、後継樹は 1,500m 付近に位置するササのない調査区が多かった。ただし、地蔵岳西側においては、標高が高くなるほど稚樹や実生の密度は低下した ($y = \exp(27.24 - 0.016x)$, $p = 0.001$; 図 3-4)。

図 3-5 に各メッシュの後継樹密度を 4 段階に区分した分布図を示す。

地蔵岳西側斜面にある 719 メッシュのうち、494 メッシュ (69%) は後継樹密度が 0~1 本/m² と予測された。1m² あたりの後継樹本数が 1~3 本のメッシュは 173 個 (24%)、3~5 本は 46 個 (6%)、5~7 本は 6 個 (1%) であり、それらは低標高帯に集中していた。

3-4 考察

(1) 集団枯損後のオオシラビソの更新

ササの被度が高い林床では、オオシラビソの後継樹はほとんど確認されなかった (図 3-2)。このことは、チシマザサが同種の更新を阻害することを示唆している。ササ型林床の亜高山帯針葉樹林において、後継樹が少ない傾向は他の地域でも確認されており (杉田ら 2008)、本章の結果はこの報告とも一致した。

調査区を標高別にみると、県境付近に設定した 4 か所の林床にはササがまったくなかったが (図 3-1, 図 3-3)、標高が上がるほどササの被度は高い傾向があり、特に地蔵岳西側の 19 調査区でその傾向が顕著であった (図 3-3)。この結果を反映するように、19 調査区の後継樹密度は高標高域で低かった (図 3-4)。一般的に樹木サイズは標高が上がるにつれて低下し、高標高に生育する個体ほど樹高が小さいことが知られており (Nakashizuka *et al.* 1992 ; Srutek and Leps 1994 ; 酒井 2001)、蔵王連峰のオオシラビソ林においても、林冠高は標高が高いほど低かった。ササ型林床のオオシラビソ林では、ササの被度が低い同種樹冠下に実生や稚樹が多く分布するとされている (濱尾・大沢 1984 ; Sugita *et al.* 2019)。このことから、サイズの小さな個体からなる高標高帯の林分は、低標高と比べて樹冠の占有面積が小さく、ササの林

床被度が高いため、同種の実生や稚樹が少ないと考えられる。

第2章で示したように、地蔵岳西側斜面の高標高域は、枯損率の高いメッシュが最も集中する地点であり、種子供給源となる母樹は大部分が既に枯損している（図 2-1）。さらに、地蔵岳の枯損林内に設定した調査区にはチシマザサが密生しており（図 3-1）、実生や稚樹はまったく確認されなかった（図 3-4）。これに対し、林床にササのない調査区の後継樹密度は、1ha に換算すると 20,000 本/ha 以上と多かった（図 3-4）。林床に後継樹の多い林分が必ずしも更新するとは限らないが、現時点で実生や稚樹のない林地は、更新に成功する可能性はほとんどない。したがって、少なくとも地蔵岳西側斜面の枯損林は、今後の更新が困難と予測される。地蔵岳山頂付近の林分は、冬季に樹氷原となることで知られており（矢野 1989）、枯損木となった現在も着氷と雪片に覆われる現象は観測されている。しかし、融雪後には多くの枯死木に樹皮の剥離や腐朽が観察されるので、いずれは幹折れや倒木が発生すると思われる。このことから、観光資源である樹氷林を再生する必要性が求められた際には、苗木の植栽などの対策が必要だろう。

（2）林地衰退のリスク評価とマップ化

先に考察したような、現地調査により枯損後の森林動態を推測した報告は多くあるが（Jonasova and Prach 2004 ; Collins *et al.* 2011 ; 齊藤・柴田 2012 ; Debkov 2019）、広域を対象とした更新の予測モデルやマップを示した研究はこれまで少なかった。本章では、標高と後継樹密度に負の相関関係があった地蔵岳の西側斜面において（図 3-4）、得られた回帰式と各メッシュの標高値からその密度を広域的に予測して可視化した（図 3-5）。その結果、対象とした 719

メッシュのうち、494メッシュ（69%）は、 1m^2 あたりの後継樹が1本未満と推定された（図3-5）。このことは、山頂付近の枯損林以外にも、再生が困難な林分がある可能性を示している。林床にある後継樹の実測から、今後の更新は難しいと予測したメッシュの枯損率は80%以上であり（図3-4）、第2章で示したように、地蔵岳の高標高域には該当するメッシュが56個確認されている（図2-1）。これら周辺には枯損率が60%~80%のメッシュが22個あり（図2-1）、その合算は図3-5で示す後継樹密度が0~1本/ m^2 と推定されたメッシュの15.8%に達する。このような枯損林では、半数以上の母樹が既に枯死しているため、種子供給はほとんど見込めないと考えられる。一方、残りの84.2%にあたる416個のメッシュのうち、386個は枯損率が20%未満であることから（図2-1）、高標高域に比べ散布種子の供給が期待できる。ただし、これらメッシュが分布する1,400m~1,600mの標高帯では、ササの被度が50%を超える林分が多かった（図3-3）。林床のササはオオシラビソの更新を阻害していたので（図3-2）、ササを除去しない限り林地の再生は困難な可能性がある。

森林で発生した集団枯損に対し、林分単位で再生対策を講じる場合は、枯損する可能性が高く、かつ、更新が難しい林地ほどその優先度は高い。地蔵岳西側斜面のオオシラビソ林では、後継樹密度が1本/ m^2 未満の494個のメッシュのうち（図3-5）、13.0%にあたる64個が枯損に対して脆弱と評価された（図2-3）。これらの林分は枯損林と比較的近い位置に分布しており（図2-1, 2-3）、枯損率の低いメッシュの中で最も衰退するリスクが高いと考えられる。したがって、集団枯損が発生する前に、優先的に更新を図る必要があるだろう。一方、後継樹密度の推定対象とした719個のメッシュのうち（図3-5）、

235 個 (32.7%) は枯損する可能性が低いメッシュと評価された (図 2-3)。これらのメッシュは地蔵岳西側斜面の低標高域に集中しており (図 2-3), このうちの 122 個は 1 本/m² 以上の後継樹があると予測される (図 3-5)。このような林分は, 林地衰退のリスクが低いと思われるので, 高標高域に比べ天然更新は容易と思われる。

以上のように, 環境傾度に応じた林床植生や更新を左右する稚幼樹の密度を明らかにすることは, 森林の動態予測の広域化に寄与し, 枯損に対するハザード評価と組み合わせることで, 林地衰退のリスクをマクロスケールに推定可能と思われる。ただし, 地蔵岳の西側斜面以外のオオシラビソ林は, 標高と後継樹密度とに明確な関係性がなく (図 3-4), 本章ではこれら林分の将来の更新状況を推測できなかった。林地の衰退に関する研究で有用なデジタルリモートセンシング技術は (Wulder *et al.* 2006a ; Kärverno *et al.* 2014), ササ群落の増減の把握にも活用されており (高田ら 2006), 衛星データと数値標高モデルを用いて潜在的な分布図も作成されている (牧ら 2008)。これらの手法を用いた画像解析により, メッシュ単位にササの被度を定量化すれば, その被度と同種の後継樹密度には負の相関があったので (図 3-2), より広範囲の更新予測が可能になるだろう。また, ササが少ない場合に後継樹の数は大きくばらついたことから (図 3-2), その変動を説明する要因を検討し, 更新が図られる林分の抽出精度を高めることも今後の課題である。以上の検討事項が明らかになれば, 集団枯損のハザード評価と同一スケールで林地衰退のリスク評価が可能になり, そのマップ化は適切かつ緻密な管理計画の立案や対策の効率的な実施に貢献すると思われる。

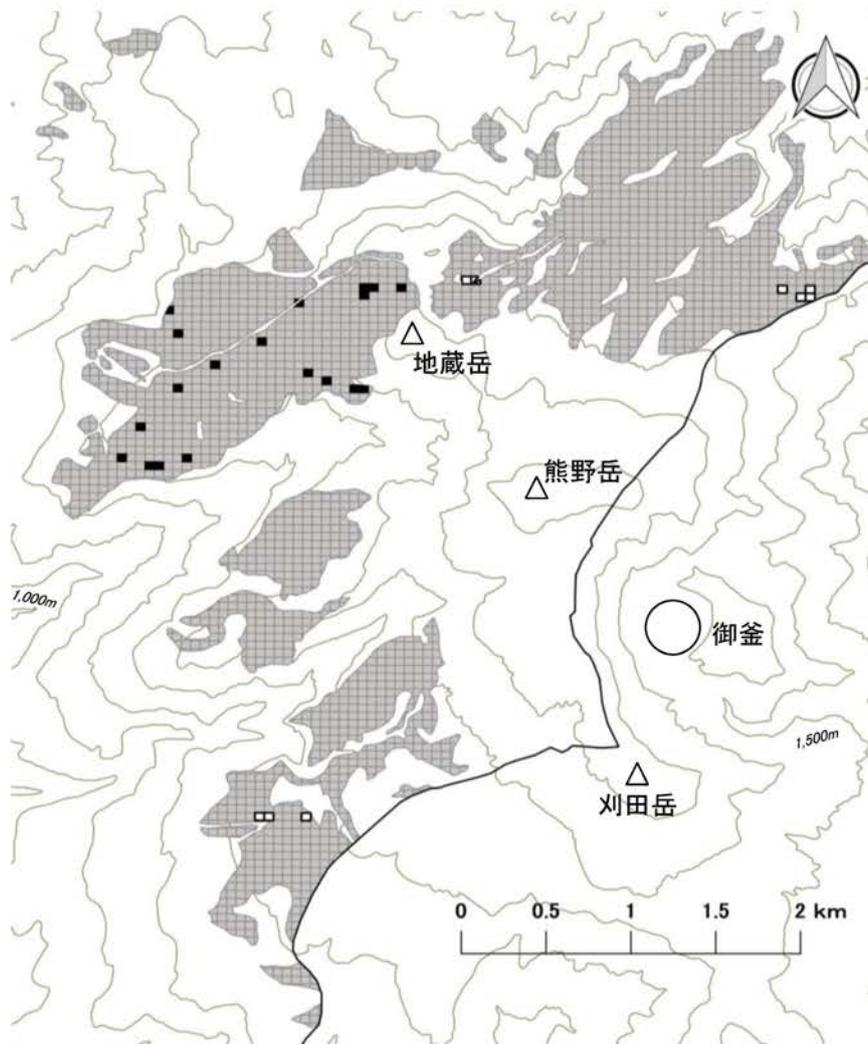


図3-1 調査区を選定したメッシュ位置図

■は地藏岳西側に設定した19調査区，□は地藏岳以外の9調査区を設定したメッシュを示している。

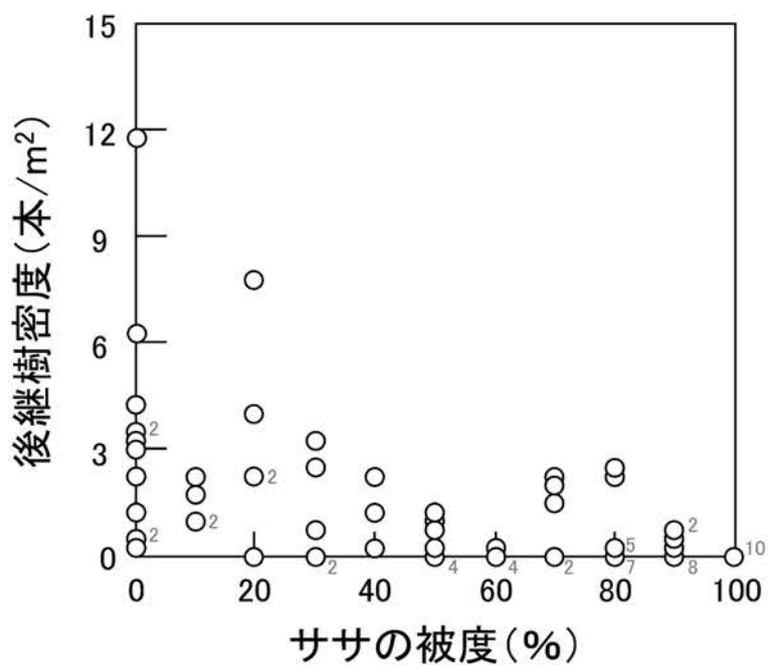


図3-2 各方形区のチシマザサの被度とオオシラビソの後継樹密度の関係

○に隣接する数字は、値が同じで重複してプロットしているデータ数を示す。

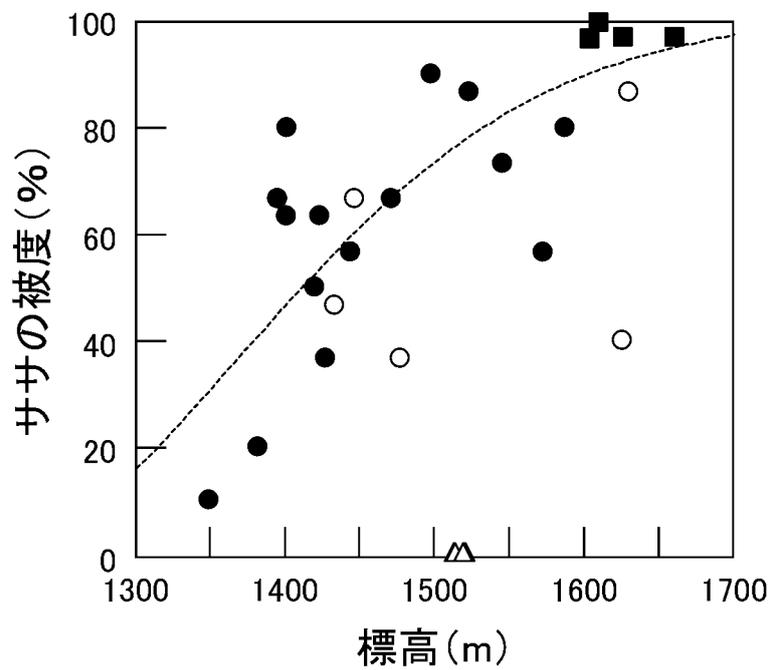


図3-3 標高とチシマザサの被度の関係

黒色の凡例は地蔵岳西側斜面の19調査区であり、点線はそのべき乗関数の回帰式を示す。■は枯損率80%以上のメッシュ内に設定した4調査区、白抜きの凡例は地蔵岳以外に選定した調査区を示しており、△はチシマザサの被度が0%の調査区。

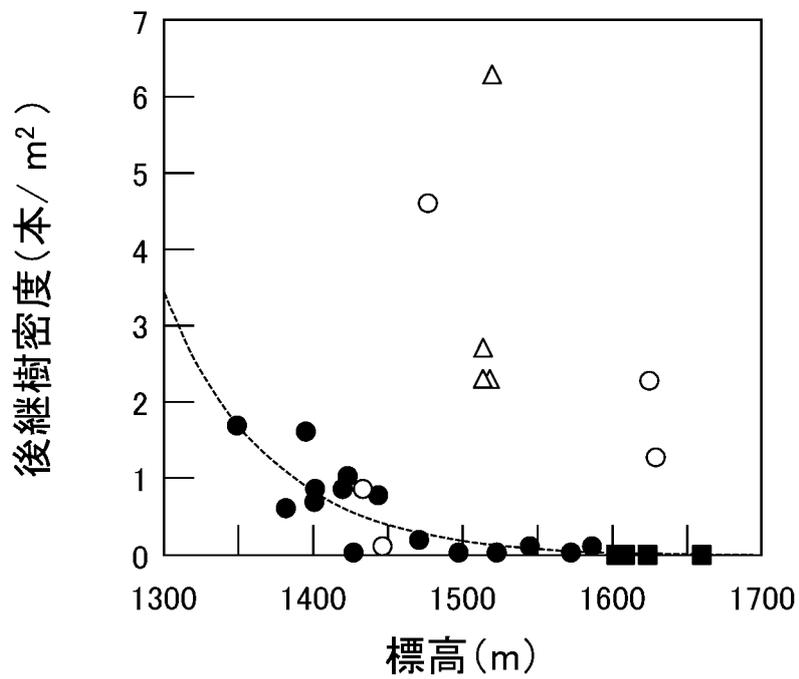


図3-4 標高とオオシラビソの後継樹密度の関係

黒色の凡例は地蔵岳西側斜面の19調査区であり、点線はそのべき乗関数の回帰式を示す。■は枯損率80%以上のメッシュ内に設定した4調査区、白抜きの凡例は地蔵岳以外に選定した調査区を示しており、△はチシマザサの被度が0%の調査区。

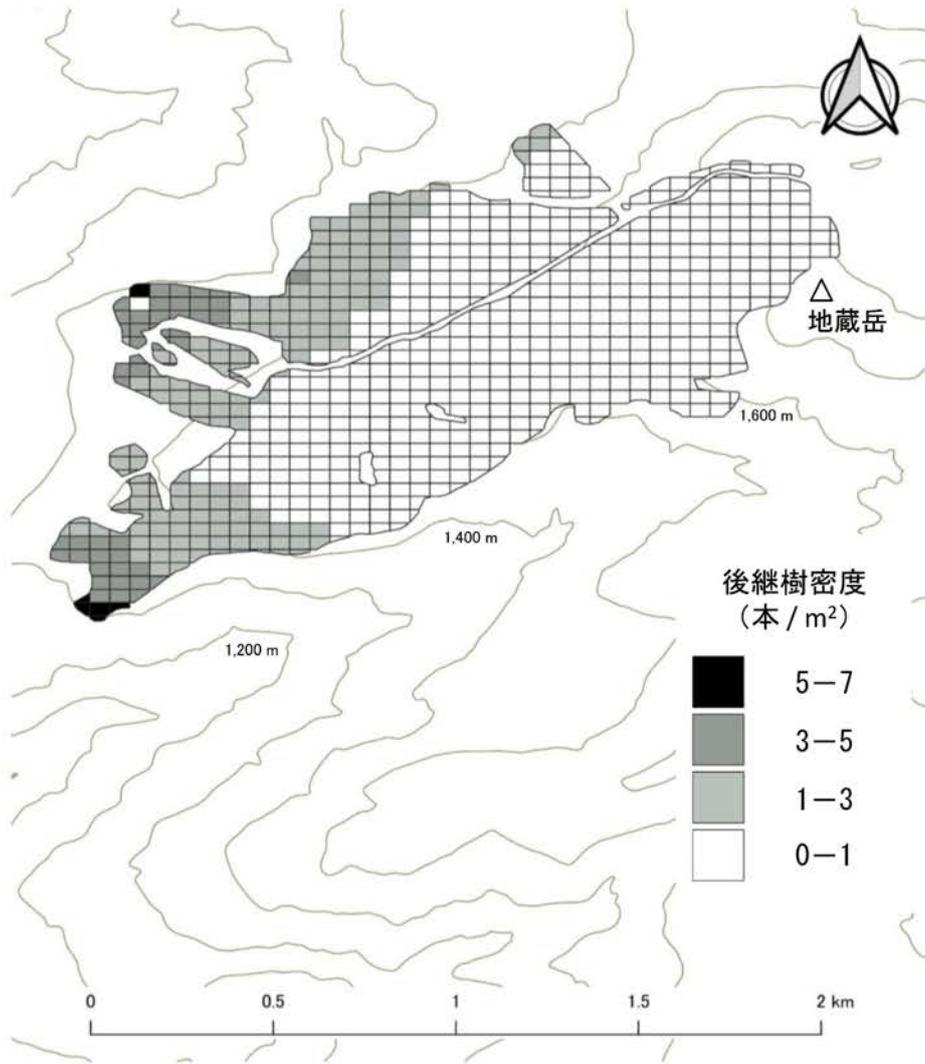


図3-5 各メッシュの後継樹密度を4段階に区分した分布図

地藏岳西側に分布する719メッシュが対象。後継樹密度は回帰式による推定値であり，黒色の濃淡で分類している。□は0-1本/m²，■は5-7本/m²のメッシュを示す。

第4章 天然更新の促進方法の検討

4-1 背景と目的

集団枯損林や衰退するリスクの高い林分の更新を図ることは、景観や防災機能、観光資源的価値を維持する観点から重要である。第3章では、枯損林の林床にはチシマザサが優占しており、同種の稚樹や実生がまったくないことから、今後の更新は難しいと考察した。密生するササ類は、一般に樹木の更新阻害要因とされている (Nakashizuka 1988 ; Narukawa and Yamamoto 2002 ; 保坂ら 2008)。繁茂するササの除去方法のうち、重機を使用した地表処理 (かき起こし) は、手法が確立された北海道において一定の成果が得られている (梅木 2003)。かき起こしにより密生するササは根系ごと除去され、硬質土壌が露出するので (伊藤ら 2018)、地表面は実生の発生や定着に好適環境となる (小山・林田 1990 ; 小山ら 2000)。オオシラビソにおいても、林床に堆積するササのリターが発芽や定着を阻害すると指摘されており (濱尾・大沢 1984)、ササ地上部による被陰は、実生の生育の支障となる (杉田ら 2008)。したがって、リターの除去を伴う地表処理は、同種の更新に対しても促進的に働く可能性がある。

林床にササが優占する森林では、生息する野ネズミ類を把握し、生産された種子や発生した実生に対するその捕食程度も調べる必要があるだろう。なぜなら、野ネズミは種子の捕食者や散布者として、森林の更新動態に強く関与することが知られているからである (Ida and Nakagoshi 1996 ; 箕口 1996 ; Sone *et al.* 2002 ; Nakamura *et al.* 2013)。森林性のネズミによる種子や実生の捕食は、個体が定着するまでの主

要な死亡要因とされており (Akashi 1997 ; 上島ら 1997 ; Abe *et al.* 2001), その捕食圧はササの群落内で特に高い (林田・五十嵐 1995 ; Ida and Nakagoshi 1996 ; Iida 2004)。また, いくつかの野ネズミでは, 林内の生息密度が優占種の結実周期に応じて増減することが確認されている (King 1983 ; Jensen 1985 ; 箕口 1996)。このため, 日本では明確な豊凶性のあるブナ科樹木を対象に, 野ネズミとの相互関係を調べた報告が多い (箕口 1988 ; Wada 1993 ; Seiwa *et al.* 2002 ; Nakamura *et al.* 2013)。一方, オオシラビソが分布する亜高山帯針葉樹林でも, 野ネズミ類の生息は確認されているが (岸元 2001 ; 立石 2007), 森林の動態に対する影響を定量化した事例は少ない。同種の結実には 2~3 年の豊凶周期があり (酒井 2001), 蔵王連峰では純林を形成するほど優占している (杉田 2002 b)。このことから, ササ型林床の亜高山帯林においても, 野ネズミは森林の構成種と密接に関係している可能性があり, その更新に及ぼす影響は大きいと予想される。

そこで本研究では, 林床にササが卓越するオオシラビソ林において, 同種の更新を阻害する要因を明らかにすることを目的とした。具体的には, まず, 種子の被食を防止した場合としない場合とを比較した播種実験を行い, 実生の発生や生残に与える地表処理の効果と, 野ネズミによる被食程度を調べた。次に, 野ネズミ類の種子に対する捕食圧がササ地からの距離に依存するのか検証し, その季節変化および年次変動を同種の結実量とともに追跡した。これらの結果から, 野ネズミの捕食圧とオオシラビソの豊凶周期との関係を考察し, ササが優占するオオシラビソ林での更新促進方法について検討した。

4-2 方法

(1) 地表処理と野ネズミによる捕食が実生の発生に与える影響

オオシラビソ実生の発生に与える地表処理の効果を明らかにするために、地蔵岳の西側斜面に分布する同種の森林を対象として、標高の異なる3か所に実験地を設定した(図4-1)。地蔵岳の西側斜面にはスキーコースが敷設されており、標高1,660mにはロープウェイの終点駅がある。索道の直下は同種の林内を通る幅約4mの管理道があり、林分は分断されている。

消雪した2018年5月中旬に、林縁部に繁茂する稈高約1.5mのチシマザサを刈り払い、30m×4mの刈り払い地をそれぞれの実験地に設けた。その後、ササ地と刈り払い地との境界から3mの位置に1m×1mの実験区を6つ設定した。実験区間も3mの距離をとり、リター層を含む地表約10cmを採掘した実験区(以下、地表処理区)と刈り払い区を3つずつ交互に設置した。実験区内の四隅のいずれか2か所に30cm×30cmの播種プロットを設定し、一方には30cm四方の金属製の枠に網目1cmの亀甲金網を側面と上面に張ったカゴを埋め込み種子の被食を防いだ。実験に使用する種子は、2017年9月29日に21個体の樹上から球果を採取し、精選後に4℃で保存したものをを用いた。供試種子は千葉・林田(2020)に従い、水選により充実率を約8割に高め、30日間の低温湿層処理(4℃、暗条件)を施して発芽を促進した。播種は2018年5月25日に行い、深さ約1cmの溝に100粒/プロットの種子を蒔き、地表処理区は覆土、刈り払い区はリターでそれぞれ被覆した。実生の発生は、地表に出芽した個体の子葉が完全に展葉した時点とし、発生に至った実生の生残数を1回/週の間隔で計測した。観察は降雪直前の10月30日まで継続し、設置

したカゴは実験終了後にすべて回収した。

実生の発生に対する野ネズミの捕食の影響は、発生までに枯死した個体の死亡要因を判別することで評価した。発生前の出芽段階では、種皮付きの子葉部が損傷・消失した実生や、胚軸が切断され根系が地表面に露出していたものを野ネズミの摂食に伴う死亡と判断した。子葉が褐変した実生は乾燥に伴う枯死、下胚軸が屈折したものは立ち枯れとし、風雨等でプロット内から無くなった個体は消失に分類した。出芽前の種子段階での死亡原因は、発生が概ね完了した7月25日に各プロット内に散在する種子をピンセットで採集し、その外観と内包する胚の有無を確認して識別した。正常に発生した実生の子葉から脱落した種皮には、発芽時に形成された直径2 mmほどの穴隙がその末端のどちらかにある（写真4-1下）。一方、種子が野ネズミに摂食された際には、種皮中央付近に食痕が残り、その穴も大きい（写真4-1上）。そこで、内包する胚がなかった種子は、種皮の形態からそれぞれを正常発芽と捕食に区別し、両痕跡がない場合をシイナとした。また、包含する胚の変色や萎縮、伸長した幼根が枯死した種子は菌害・乾燥とし、死亡原因が不明のものは未発芽とした。

実験地の周囲に野ネズミが生息することを確認する目的で、出芽した実生への摂食が認められた6月25日にシャーマン式生け捕り罠を設置した。実験地あたりの罠数は、刈り払い地が3個、周辺のササ地内が6個の計9個である。調査期間は27日までの2日間であり、トラップに捕獲された野ネズミの個体数と種を同定して記録後、各罠の位置で放獣した。

(2) ササ地からの距離と野ネズミの種子に対する捕食圧の関係

ササ地からの距離と種子に対する野ネズミの捕食圧の関係は、各実験地の刈り払い幅を 30m×7m に拡張して検証した。オオシラビソの種子散布が終了した 2018 年 10 月上旬に、ササ地と刈り払い地の境界部 0m から 1m, 3m, 5m の位置に林田・五十嵐(1995)に従って作成した 20 cm 四方の木製皿を設置した。捕食を受けた後の翌春に発生する実生を定量化するために、木製皿の隣には 30 cm×30 cm の播種プロットを作成した。それぞれの反復は 3 回であり、プロット内にある散布種子は播種までに可能な限り目視で取り除いた。供試種子は同年 9 月 25 日に樹上から採取したものを使用し、千葉・林田(2020)の水選方法により充実率を 86% に高めた後、実験まで 4℃ の冷蔵庫で保管した。播種は 10 月 9 日に行い、木製皿の場合は 100 粒を皿の上に置き、プロットには同数を播種してリターで覆った。2018 年秋期の観察は、降雪直前の 10 月 24 日まで行い、皿上に生残する種子の数を 3 日間隔で計測した。その後、種子皿は一度回収し、3 か所の実験地で消雪が確認された 2019 年 5 月 22 日に再び設置した。このとき、各皿上には前年の回収時の生残種子数と同数を置いた。春期の観察頻度は週に 2 回であり、播種プロットにおいて実生の出芽が初めて確認された 6 月 14 日まで続けた。また、プロット内で発生した実生数のカウントは、2019 年 10 月 23 日まで 1 週間に 1 度とし、実験期間内におけるプロットごとの最大発生数で評価した。

野ネズミによる種子の捕食圧の年変動を調べるために、2019 年の晩秋から翌春にかけても、上述の検証を同様の手順で実施した。実験期間は秋期が 10 月 7 日～10 月 25 日であり、春期が 2020 年 5 月 25 日～6 月 12 日である。ただし、結果で詳述するように、2019 年の

秋期は野ネズミの捕食圧が高く、ササ地からの距離に関わらず木製皿に置いた種子のほとんどが捕食された（図 4-5）。このため、翌春に再度設置した各皿上には 100 粒を置き直し、新たなプロットを作成して同数を播種した。なお、これらの実験においても、種子や実生への摂食が認められた際に、野ネズミが実験地の周囲に生息することを確かめる目的で、前述の実験と同様にシャーマン式生け捕り罠を仕掛けた。調査期間は 2018 年が 10 月 22 日～24 日、2019 年は 5 月 27 日～29 日および 10 月 16 日～18 日、2020 年の 6 月 1 日～3 日である。

（3）オオシラビソの結実豊凶周期

野ネズミの捕食圧の変動とオオシラビソの豊凶周期との関係を明らかにするために、実験前年にあたる 2017 年から 2020 年まで同種の球果量を調査した。対象とする個体は地藏岳西側斜面のスキーコース沿いに生育するオオシラビソから選定し、標高 1,340m～1,670mにかけて 172 個体を選んだ。2017 年時点での対象個体の胸高直径は最小 6.5 cm～最大 51.6 cm であり、樹高は 2.5m～15.2m である。調査は地上からの球果の目視が容易となる 7 月下旬から 8 月中旬にかけて行い、双眼鏡を用いて各個体の樹冠上部をくまなく見渡した後、それぞれの球果数を数えて記録した。

（4）統計解析

地表処理と被食防止の有無が実生の発生に与える影響は、処理別の最大発生数と最終生残数を実験地ごとに t 検定で解析した。ササ地からの距離と野ネズミの捕食圧の関係は、皿上に置いた個々の種子が消

失するまでの平均日数を算出し、距離に応じてその値に違いがあるかを一元配置の分散分析で確かめた後、Tukey-Kramer 法による多重比較で検定した。同様に、距離別の播種プロットの最大発生実生数も分散分析を行い、播種した時期ごとに多重比較検定を行った。これらの解析には R ソフトウェア (R Core Team 2020, ver3.6.2) を使用し、それぞれの関数には t.test, aov, TukeyHSD を用いた。

4-3 結果

(1) 地表処理と被食防止の有無別の実生の発生と生残

処理別の発生および生残実生数の推移を実験地ごとに図 4-2 に示す。実生の発生は 3 か所ともに播種から約 1 ヶ月後に確認され、そのピークは 7 月から 8 月上旬にかけてみられた。種子の被食を防止した場合の刈り払い区の最大発生数は、標高 1,400m の実験地では 26.0 ± 13.8 本 (平均値 \pm 標準偏差; 以下同じ), 1,485m は 43.0 ± 22.6 本, 1,650m では 47.3 ± 20.1 本であった。一方、地表処理区の発生数は最小 30.0 ± 4.0 本 ~ 最大 46.3 ± 10.0 本であり、どの実験地においても両区間で統計的な違いは認められなかった (t 検定, $p > 0.05$)。発生した実生の生残数は 8 月下旬頃まで減少し、その後は緩やかに漸減傾向で推移した。観察を終了した 10 月までに生き残った実生は、刈り払い区 20.0 ± 17.7 本 ~ 38.3 ± 20.1 本, 地表処理区 21.7 ± 7.5 本 ~ 37.3 ± 24.5 本であり、両区の生残数は 3 か所ともに有意な差がなかった (t 検定, $p > 0.05$)。

一方、被食を防止しない場合の発生数は、1,485m の地表処理区を除いて 30 本未満であり、1,400m ではいずれの区も 10 本以下と低か

った。1,650mの両区および1,485mの地表処理区の生残数は、被食を防いだ場合と同様の傾向で推移し、発生数が10本以下であった3実験区は10月まで緩やかに漸減した。両区間の最大発生数の統計的な違いは、1,485mの実験地でのみ認められ(t検定, $p=0.02$)、最終的に生残した実生の数はどの実験地も両区で違いはなかった(t検定, $p>0.05$)。

図4-3 下段に被食防止の有無ごとの採集した総種子数に占める各死亡要因の割合を示す。種子の被食を防いだ実験区では、3実験地ともに正常発芽に分類された種子の割合が高く、標高1,400mでは90.6%、1,485m79.7%、1,650m67.2%であった。これに対し、非被食防止区における正常発芽の割合は20%未満と低かった。最も割合が多かったのはいずれの実験地も捕食された種子であり、特に1,400mおよび1,485mでは8割以上を占めていた。出芽後に死亡した実生の各死亡要因の割合を図4-3 上段に示す。出芽段階においても、金網カゴで囲わない場合は捕食により死亡した実生が多く、被食防止区の死亡要因の半数以上が消失や乾燥害であったのに対し、非被食防止区では52.1%~53.3%の実生が摂食され枯死していた。これら出芽実生の被食が確認された時点で設置した各実験地のトラップには、ヒメネズミ計8個体、ハタネズミ計2個体、アカネズミ計3個体が捕獲された。

(2) ササ地からの距離に応じた種子に対する捕食圧

図4-4 にササ地からの距離別の生残種子数の推移を実験地ごとに示す。ササ地と刈り払い地との境界0mに設置した皿上の種子は、実験開始直後から3か所中2か所で大きく減少し、一度観察を終了す

る 10 月 24 日までの間に 1,485m は 3.0 ± 3.5 粒/皿, 1,650m は 0.3 ± 0.6 粒/皿となった。皿上には粉碎された種皮や野ネズミの糞が残されていたことから, ほとんどの種子は木製皿の近傍で捕食されたと判断した。一方, ササ地から 3m および 5m の位置では, どの実験地でも積雪まで 85 粒/皿以上の種子が生残しており, 再び実験を始めた翌春以降も, ササ地から離れるほど生残種子数は多い傾向がみられた。皿上に残っている種子は, 6 月 12 日にはどの距離でも 5 粒/皿以下になったが, すべての種子が消失するまでの期間は, ササ地から遠いほど長い場合が多かった (Tukey-Kramer 検定, $p < 0.001$)。この実験期間内においても, 各実験地周辺のトラップには前述した野ネズミ 3 種が捕獲された。捕獲数は 2018 年秋期が計 12 個体, 2019 年春期が計 19 個体だった。

2019 年から 2020 年までの, ササ地からの距離別の生残種子数の推移を図 4-5 に示す。皿上に置いた種子は, 実験を始めた 3 日後にはすべての位置で 25 粒/皿以下に減少し, 1,650m の実験地の 5m を除き (Tukey-Kramer 検定, $p < 0.001$), 10 月 25 日までに 5 粒/皿以下となった。この期間にそれぞれの実験地ではヒメネズミ計 3 個体, ハタネズミ 1 個体が捕獲された。再度 100 粒/皿の種子を置いた 2020 年春期の種子の消失期間は, ササ地から遠い場合に長い傾向がみられたが (Tukey-Kramer 検定, $p < 0.001$), 1,485m にある実験地の 5m を除き, 5 月末までに 5 粒/皿未満となった。春期の実験期間においても, それぞれの実験地で計 15 個体の野ネズミが捕獲された。

図 4-6 にササ地からの距離別の最大発生実生数を示す。2018 年の秋期に播種したプロットのうち, ササ地からの距離に応じた発生数の違いが検出されたのは, 1,650 m の実験地のみであり

(Tukey-Kramer 検定, $p < 0.05$), 5m の位置で 14.3 ± 14.6 本の実生が発生した。2019 年の各実験地の発生数は最大でも 1.3 ± 2.3 本 $\sim 7.3 \pm 6.4$ 本と少なく, 距離ごとの発生に有意差があったのは 1,650m だけであった。一方, 2020 年の春期に作成した播種プロットからは, それぞれの実験地で最大 0.7 ± 0.6 本 $\sim 21.0 \pm 18.4$ 本の実生が発生したが, ササ地から遠いほど発生数が多い傾向があったのは, 1,485m の実験地のみであった (Tukey-Kramer 検定, $p < 0.001$)。

調査した年ごとの合計球果数を図 4-7 に示す。選定した 172 個体の球果数の合計は, 実験前年の 2017 年は 527 個だったのに対し, 2018 年は 10,247 個と 19.4 倍に増加した。以降は 2019 年が 300 個で前年比 0.03 倍となり, 2020 年は球果が全く確認されなかった。

4-4 考察

(1) ササ型林床のオオシラビソ林における更新阻害要因

林床にササが卓越するオオシラビソ林では, 同種の実生や稚樹はササの被度が低い樹冠下に集中的に分布する (濱尾・大沢 1984; Sugita *et al.* 2019)。この要因を Sugita *et al.* (2019) は, 樹冠下への種子散布量が多いことから説明し, 濱尾・大沢 (1984) は, 林床に堆積するササのリターが発芽や定着を阻害するためと考察した。本研究で行った種子の被食を防止した播種実験では, どの実験地でも刈り払い区と地表処理区の間で実生の発生数に違いがなかった (図 4-2)。さらに, 両区の実生は発生当年の 10 月までに同程度が生き残った (図 4-2)。このことは, 同種実生の発生や生残に与えるリターの影響が小さいことを示唆している。被陰や堆積リターといった林床環境の定着阻害要

因に対しては，一般に種子サイズの大きな樹種ほど耐性が高いとされている（清和・菊沢 1989；Molofsky and Augspurger 1992；Seiwa and Kikuzawa 1996）。北海道の多くの地表処理跡地で優占するカンバ類は（梅木 2003；伊藤ら 2018），生産する種子が 1,000 粒あたり 0.2～0.5 g と小さく（森 1998），定着の成否は林床に堆積するリターの有無に大きく依存する（Yoshida *et al.* 2005）。これに対し，オオシラビソ種子は 18 g /1,000 粒ほどもある（浅川ら 1981）。このことから，種子サイズが大きいために，同種実生の発生がリターに阻害されなかった可能性がある。

金網カゴを設置した播種プロットに比べ，種子の被食を防止しなかったプロットでは，実生の発生数が両区ともに少ない場合が多く，実生がほとんど発生しない実験区もみられた（図 4-2）。これら非被食防止プロットでは，発芽前に野ネズミに摂食された種子の割合が高く（図 4-3 下），出芽段階においても，被食により死亡した実生が半数程度を占めていた（図 4-3 上）。したがって，金網カゴのないプロットで発生する実生が少なかった主な原因は，野ネズミによる捕食と考えられる。実際に，実生への摂食が確認された時点で設置した実験地周辺のトラップには，3 か所ともに 3 種の野ネズミが捕獲された。本章では，野ネズミ別に種子および実生の被食程度を評価してはいないが，捕獲数が多かったヒメネズミやアカネズミは，日本では主にブナ科樹木の捕食者として知られており，両者による種子や実生の捕食は，個体が定着するまでの主な死亡要因とされている（丸田・紙谷 1996；上島ら 1997；北畠・梶 2000；Abe *et al.* 2001）。その捕食程度は実生定着の成否や（Sone *et al.* 2002），稚樹の分布パターンを決定するなど（小山ら 2008），樹木の更新に大きな影響を及ぼすことが明らかにされて

いる (Ida and Nakagoshi 1996 ; 箕口 1996 ; Nakamura *et al.* 2013)。亜高山帯針葉樹林においても，野ネズミ類の生息は確認されていたものの (岸元 2001 ; 立石 2007)，森林の更新動態への関与を指摘した報告は限られていた。特に林床にササが繁茂する同種の森林では，その被度と後継樹密度との負の関係性に主眼が置かれていた (濱尾・大沢 1984 ; Sugita *et al.* 2019)。本研究の結果は，野ネズミはオオシラビソの主要な捕食者であり，ササ型林床の同種の森林において，更新を阻害する要因のひとつになり得ることを明らかにした。

(2) 種子に対する野ネズミの捕食圧の変動

林床にササが優占する森林では，野ネズミの捕食圧はササ地内で高く，裸地等のササを欠く場所で低いとされている (Wada 1993 ; Ida and Nakagoshi 1996 ; Iida 2004)。本研究で行った 2018 年の秋期の実験でも，ササ地から遠い位置にある種子のほとんどは降雪直前まで生残していた (図 4-4)。一方，2019 年の秋期は，ササ地までの距離にかかわらず大半の種子が捕食された (図 4-5)。このことは，種子に対する野ネズミの捕食圧が年次によって変動することを示している。この要因のひとつに，種子捕食者を取りまく餌資源の多寡が挙げられる。本章で調査したオオシラビソの球果数は，2018 年に前年の約 20 倍と大きく増えたことから (図 4-7)，地蔵岳の同種の森林ではこの年が豊作だったと考えられる。一方，2019 年の結実量は 2020 年に次いで少なく (図 4-7)，林内の餌資源は乏しかったと推察される。このことから，2019 年の秋期やその翌春にほとんどの種子が捕食されたのは (図 4-5)，野ネズミが林内に限らず刈り払い地でも活発に種子を探索したためかもしれない。また，森林性のネズミの大発生は，樹木の結実周期と密

接に関係することが知られており (king 1983 ; Jensen 1985), 日本では豊凶性が顕著なブナ (*Fagus crenata*) 林において, 豊作の翌年に野ネズミの生息密度が高まると報告されている (箕口 1988)。本章では野ネズミの個体数を調査してはいないため, 同種の種子に対する捕食圧の変動要因は不明であるが, 更新補助作業を行う場合には, 少なくともそのことを考慮する必要があるだろう。

(3) オオシラビソの更新促進方法

オオシラビソと同じマツ科のアカエゾマツ (*Picea glehnii*) では, ササ地から離れるに従って野ネズミに捕食される種子は減少すると報告されている (林田・五十嵐 1995)。本章においても, ササ地から遠い位置に置いた種子ほど, 生残期間が長い場合が多かったが, 6月中旬までにほとんどの種子が捕食された (図 4-4, 4-5)。この結果を反映するように, 発生する実生は一貫して少なく, ササ地からの距離に応じた発生数の違いも不明瞭であった (図 4-6)。このことは, オオシラビソの豊作年に合わせてササを広範囲に刈り払っても, 同種の更新は促進されないことを示している。一般に野ネズミは, 身を隠すことができない植生の乏しい環境に対する選好性が低く (Kikuzawa 1988 ; Nishikata 1988), 林内にササが優占する森林では, ササを欠く場所で種子や実生に対する捕食圧が減少する (Wada 1993 ; Abe *et al.* 2001 ; Iida 2004)。本章の実験は, ササを含む灌木類をすべて刈り払った後に実施しているので, 野ネズミの選好性は低い条件下であったと思われる。ただし, 林床に散在する伐根や倒木等を除去してはいない。岩塊や倒木といった遮蔽物は野ネズミの移動経路として利用されることから (三浦・沖津 2006), これらの存在が刈り払い地での活動に寄与

した可能性がある。実際に、重機を用いて裸地化した場所では、野ネズミの活動が大きく抑制されると指摘されている(林田・五十嵐 1995)。本章では、地表処理による種子の被食防止効果は検出されなかったが(図4-2)、これはおそらくその規模が小さいためだろう。このように、オオシラビソの更新を促進するためには、刈り払い地に堆積するリターや倒木等を除去する整地作業を行い、種子に対する野ネズミの捕食圧をさらに低減する手法の検討が必要と思われる。

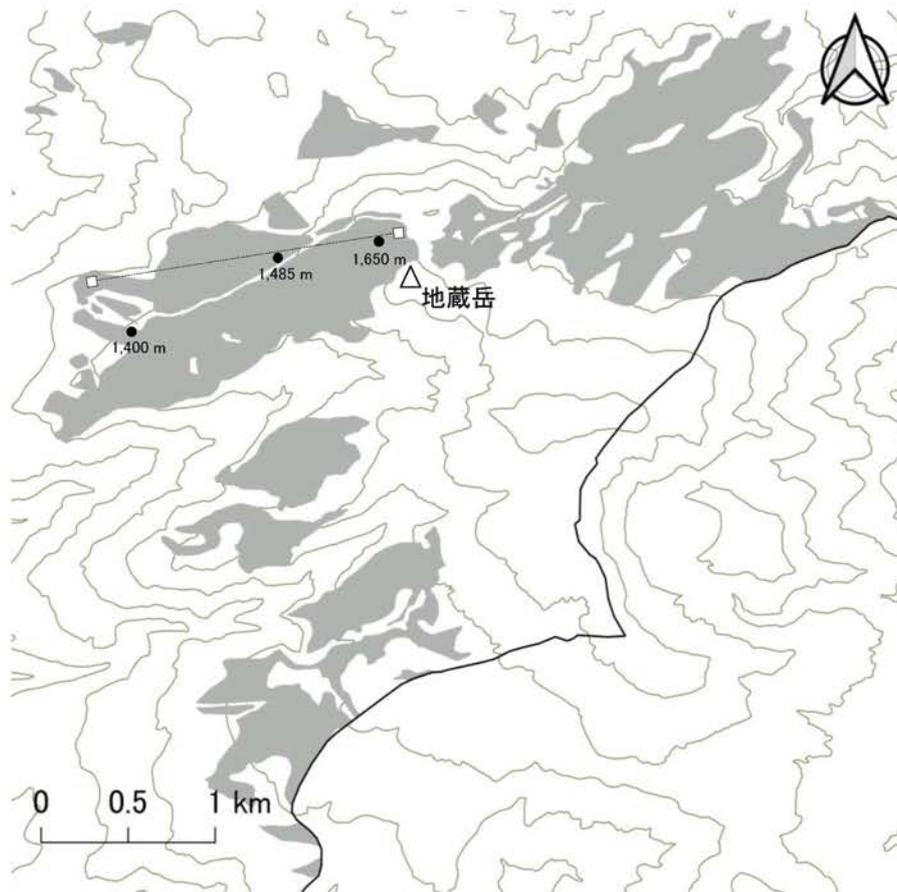


図4-1 実験地概要

黒色の実線は山形県と宮城県の間境。灰色はオオシラビソの分布域，●は地藏岳西側斜面に設定した実験地を示している。□はロープウェイの駅，点線は索道。



写真4-1 野ネズミに摂食された種皮（上段）と
実生の子葉から脱落した種皮（下段）

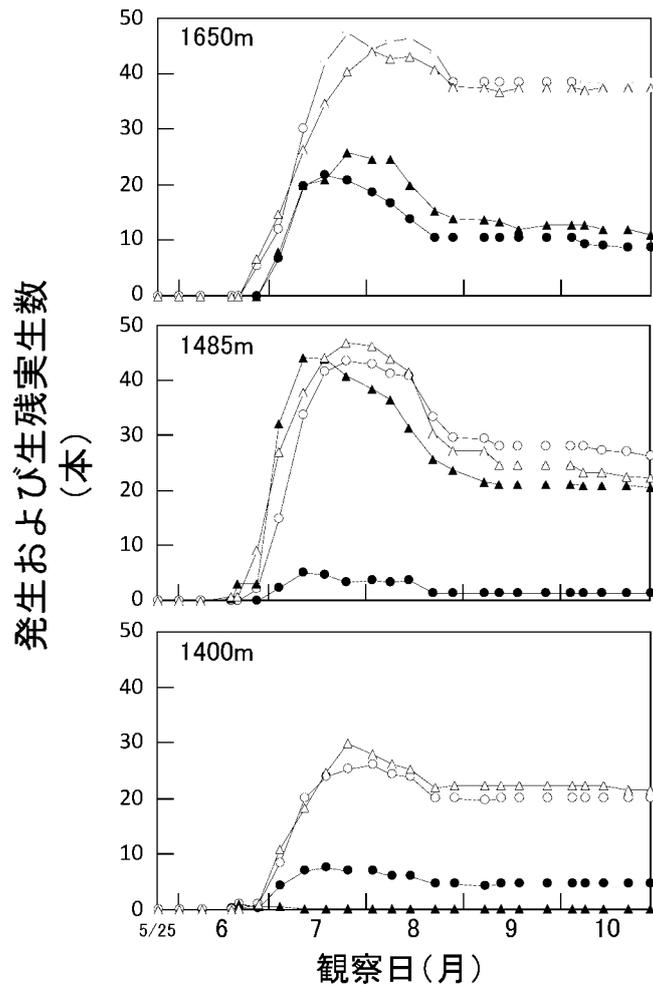


図4-2 各実験地における処理別の発生および生残実生数の推移

白色は金網により種子の被食を防止した実験区，黒色は防がなかった場合を示す。○および●は刈り払い区，△と▲は地表処理区。グラフ左上の数字は実験地のある標高を示している。

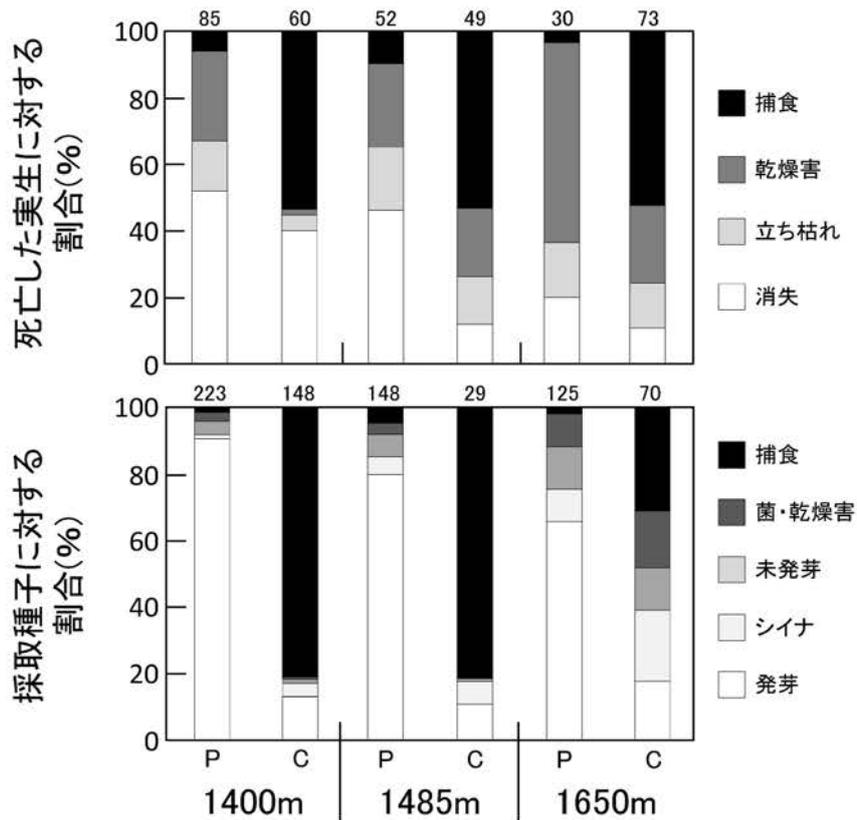


図4-3 計測した総数に占める各死亡要因の割合

下段は種子段階、上段は出芽段階を示しており、Pは種子の被食を防止した実験区、Cは非被食防止実験区。上部の数字は各サンプル数。

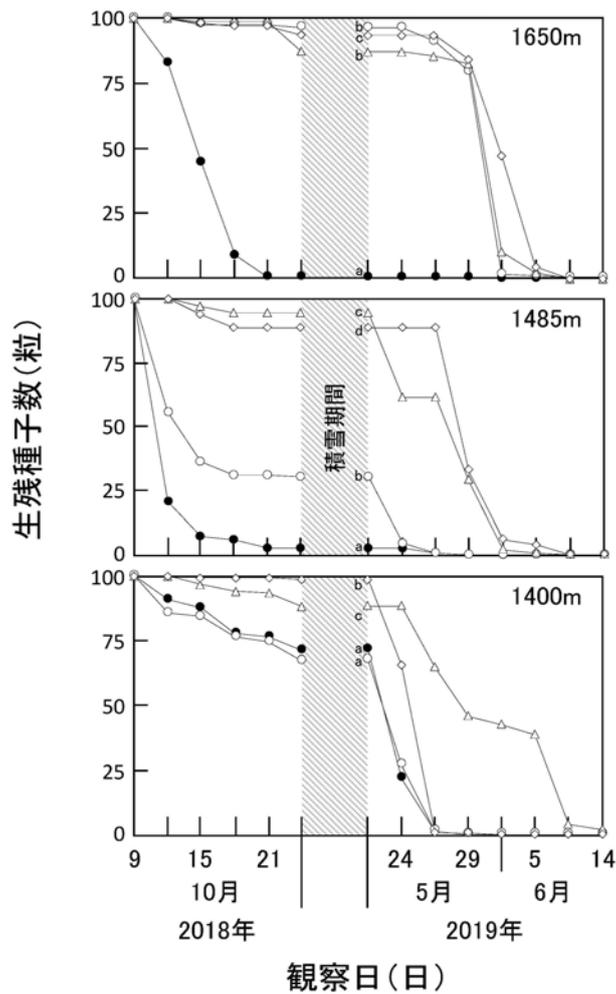


図4-4 各実験地におけるササ地からの距離別の生残種子数の推移 (2018年～2019年)

●はササ地と刈り払い地の境界部0mに置いた場合, ○はササ地から1m, △3m, ◇5mを示している。網掛け部分は積雪により実験を行わなかった期間であり (11月～5月下旬), グラフ左上の数字は実験地のある標高。

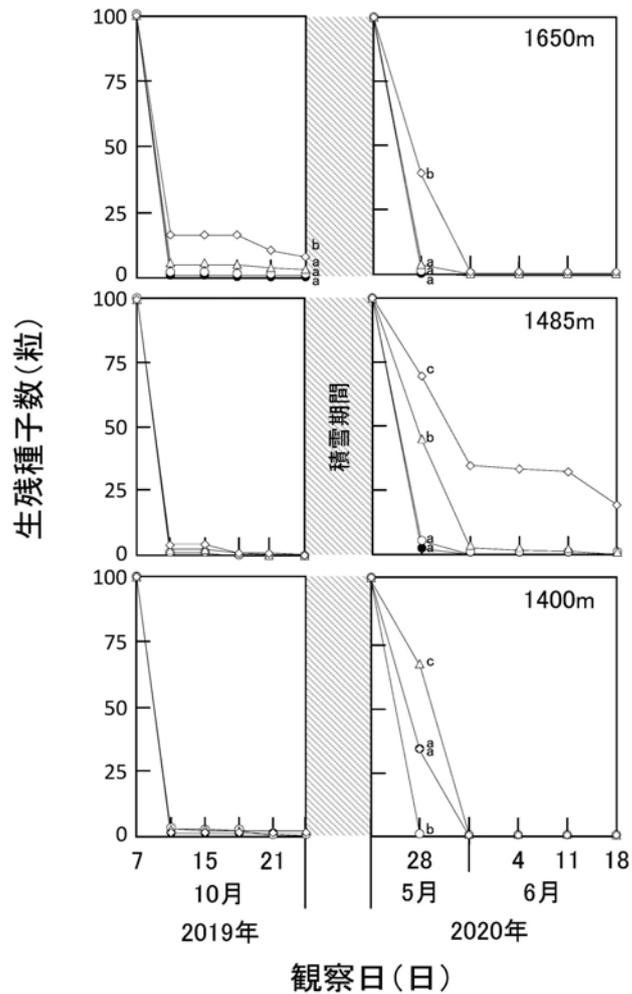


図4-5 各実験地におけるササ地からの距離別の生残種子数の推移 (2019年～2020年)

●はササ地と刈り払い地の境界部0mに置いた場合，○はササ地から1m，△3m，◇5mを示している。網掛け部分は積雪により実験を行わなかった期間であり（11月～5月下旬），グラフ左上の数字は実験地のある標高。

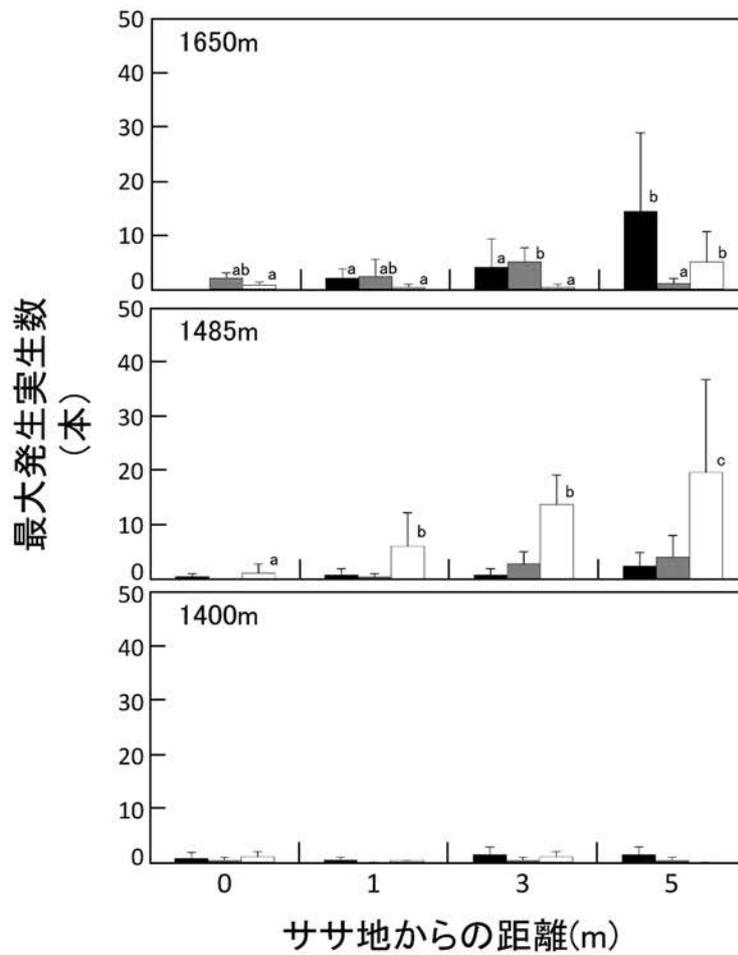


図4-6 各実験地におけるササ地からの距離別の最大発生実生数

黒色は2018年10月に播種，灰色は2019年10月，白色は2020年5月播種を示している。エラーバーは標準偏差，グラフ左上の数字は実験地のある標高。

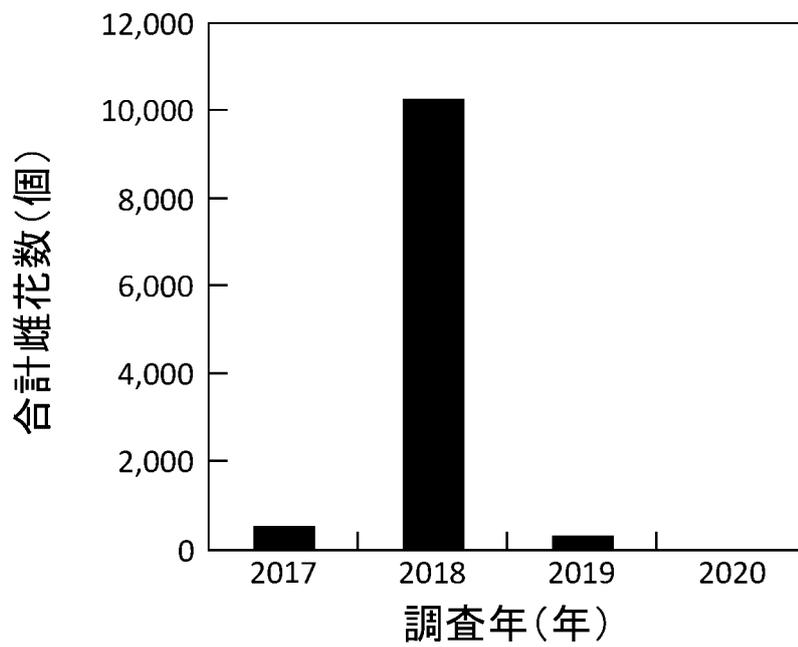


図4-7 調査年別の合計雌花数

第5章 総合考察

(1) 蔵王連峰のオオシラビソ林における集団枯損対策

本研究では、オオシラビソ林で発生した集団的な枯損に対して図5-1の手順でアプローチを試みた。各章で得られた結果から、蔵王連峰の同種の森林における枯損林と衰退リスクの異なる林分について、それぞれの講じるべき対策とその優先度を議論する。

第2章で示したように、高解像度の衛星画像とGISを活用することにより、蔵王連峰のオオシラビソ林で確認された集団枯損は、高標高の西側斜面に集中することが明らかにされた(図5-1, ①)。次に、それら立地条件に立木密度を含めて発生要因を解析し、枯損に対して脆弱な林分の評価とマップ化が相応の精度で可能であることを示した(図5-1, ②)。作成したハザードマップによれば、衰退する可能性が高い林分は、既に枯損した林地の周辺に多く分布しており、大部分は伐採や薬剤の使用が制限される特別保護地区に該当していた(図1-2)。したがって、林地再生を主体とする対策が適切と考えられる。

第3章では、集団枯損が顕著な地蔵岳の山頂付近の林分について、林床に同種の実生や稚樹が全くないことを示し(図5-1, ③)、その更新は困難と予測した。枯損林を把握すると同時に後継樹を定量化しなければ、第3章の考察において、樹氷林の再生が求められた場合に、植栽の必要性を強調することはできなかつたと思われる。また、地蔵岳の西側斜面に限り、その他の林分の後継樹密度も標高傾度に応じた関係性から推定可能であった。考察では後継樹の本数と枯損に対する脆弱性を予測したマップを照合し、メッシュ単位に林地衰退のリスクを評価した(図5-1, ②+③)。

今後衰退するリスクの高い林分は、種子供給源となる母樹が枯損しやすく、かつ、林床の後継樹も乏しいと予測される。したがって、枯損が発生する前に、速やかに更新を促進する必要があると考えられる。第4章では、その具体的な手法を提案するまでに至らなかったが、繁茂するササの刈り払いのみでは、同種の更新を阻害する野ネズミの捕食圧は軽減されなかった。北海道において、事業規模で実践されている地表処理（かき起こし）は（梅木 2003）、種子捕食者の活動を大きく抑制すると報告されている（林田・五十嵐 1995）。同種の森林が特別保護地区内にあることを考慮すると、北海道と同規模の作業を行うことは難しい。第4章で今後の課題とした林床に散在する伐根や倒木の除去は、実施の見込める現実的な手法であり、簡易な地表処理の有効性は検討に値するだろう。

一方、林地衰退のリスクが低い林分は、枯損する可能性が低く、林床には一定数の後継樹があると推測されるので、対策の優先度は高くないと考えられる。ただし、亜高山帯に生育するマツ科モミ属では、実生の定着には林床の光環境が重要とされており、暗条件では成長が著しく阻害される場合もある（鶴川ら 2010）。このことから、個体群が衰退する可能性が低い林地においても、後継樹の刈り出し等の更新の確実性を高める取り組みは必要だろう。オオシラビソは造林樹種ではないため、苗木が流通してはいないが、実生や稚樹のある低リスク林分での刈り出しは、枯損した林地へ植栽する稚苗の確保にも貢献する可能性がある。このように、各林分の優先順位付けや管理方針の提示を可能にしたのは、更新技術の開発に先行して、林地の脆弱性と再生の難易を広域に評価したことによるものと総括する。

(2) 森林で発生した集団枯損に対するアプローチの体系化

序論で述べたように、森林で発生した集団枯損に対して、直接的な防除が可能な場合に有効となるアプローチやその手順は確立されている。本研究により、対応が林地再生に限られる場合においても、各林分の衰退リスク評価に基づくゾーニングの有効性が示された。したがって、森林で発生した集団枯損に対するアプローチは、図 5-2 のとおり体系化が可能だろう。両場合ともハザードマップを作成するまでの手順は同様であるが（図 5-2, ①～②）、対策の優先順位を決定するための各林分の評価方法が異なる。伐採や薬剤の使用が可能な場合は、枯損が発生しやすい林分の優先的な防除が望ましいので、発生予測の精度向上に寄与する枯損リスクの評価が適切である（図 5-2, ②+③）。これに対し、対策の主体が林地再生となる場合は、更新の難しい林分から対処する必要があり、枯損発生の予測精度よりも、更新動態を加味したリスク評価を重視すべきだろう（図 5-2, ②+④）。今後の課題として、ハザード評価の精度検証方法は改善の余地がある。枯損木の把握に用いた衛星画像は、単木レベルでの判読が容易なものの、更新頻度が不定期であるために時系列的な解析が難しかった。このため、本研究では解像度 50 cm の衛星画像を購入したが、枯損木の判読が不能であった。したがって、広域スケールを対象にハザード評価の妥当性を検証するためには、航空機 LiDAR 等による高解像度の森林情報の取得が不可欠と思われる。このほか、より広域を対象とした更新予測手法の開発や他樹種に対するその応用範囲も検討すべき課題である。

国内の森林で発生した集団枯損のうち、養菌性キクイムシによるナラ類の枯損被害（ナラ枯れ）は、全国的に問題視されるほど拡大しており（日本森林技術協会 2012）、薬剤の予防効果（斉藤ら 2008；斉藤

ら 2014), 防除方法の有効性 (齊藤ら 2015), 枯損後の更新動態 (伊東ら 2011; 齊藤・柴田 2012; 西川ら 2020) 等, 多くの知見が集積している。しかし, 被害に対して図 5-2 の手順のアプローチが重要と指摘した報告は少なく, 整備されたマニュアルにおいても (日本森林技術協会 2012), 林分別に管理方針を決定する手法は提示されていない。枯損林の分布や発生予測に関する研究もあることから (佐藤ら 2004; 近藤 2012; 山中・近藤 2014), ナラ林の枯損リスクの評価は, 地域の実態を反映した管理計画の策定や防除の効率化に寄与するだろう。

現在進行している地球温暖化に伴い, キクイムシによる森林の集団枯損は増加傾向にある (Bentz *et al.* 2010; Sambaraju *et al.* 2012)。気候変動に対しては, 一般に高標高域にある森林ほど脆弱であり (IPCC 2007), 八甲田山のオオシラビソの分布変化を追跡した報告では, 気温の上昇により低標高域の個体群が衰退したと指摘されている (田中ら 2014)。第 2 章で示したように, 同種の集団枯損は標高の高い林地で発生していたことから, 気候変動に伴う分布域の上昇は, 集団枯損に対して脆弱な林分の増加をもたらすかもしれない。枯損の原因とされるトドマツのキクイムシは全国的に分布しているため (四手井 1987; 小泉 1994), 多雪山地の同種の森林において, 蔵王連峰と同様の局所的な枯損が発生することはあり得る。本研究で体系化したアプローチは, 直接的な防除対策の可否を問わず, 森林の管理方針を林分単位に決定する際に有益な知見となるだろう。

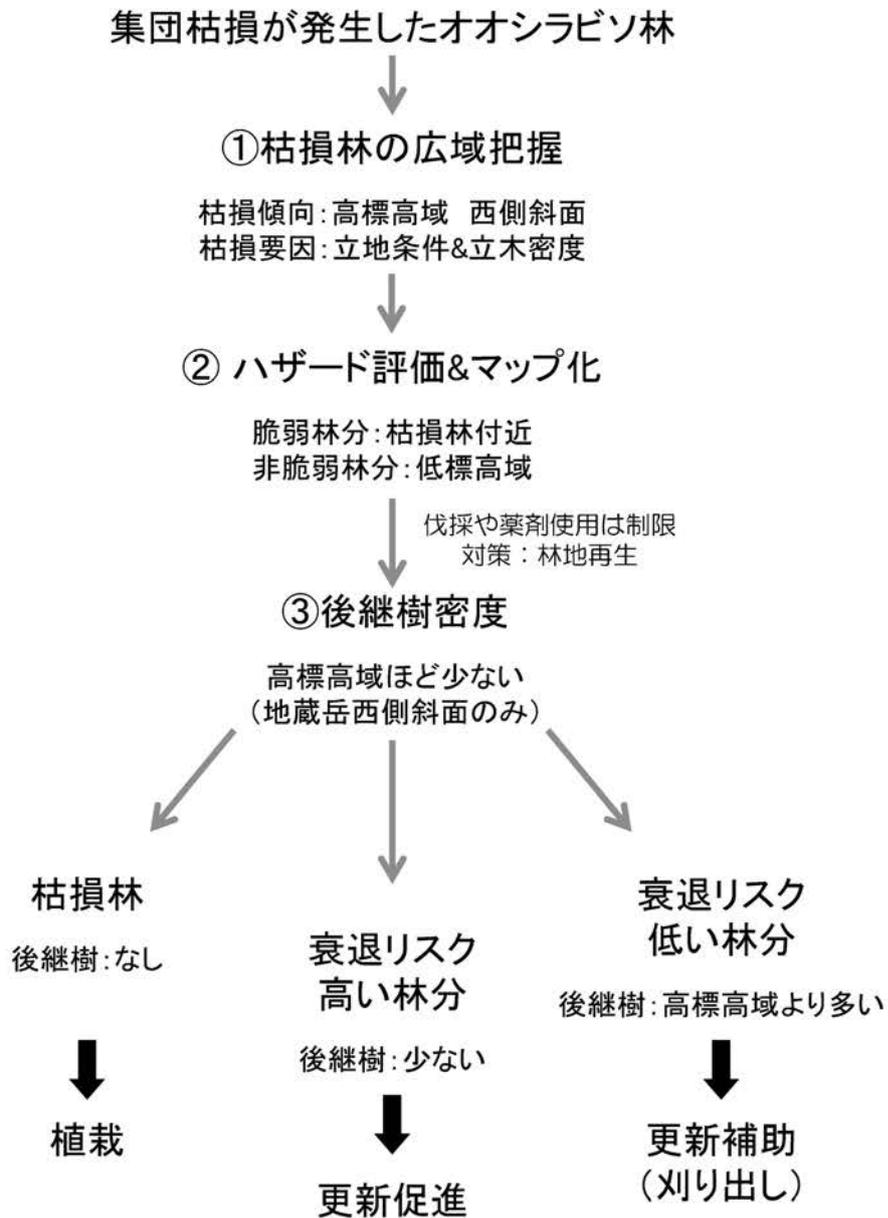


図5-1 集団枯損に対する本研究のアプローチ手順と各林分の対策方針

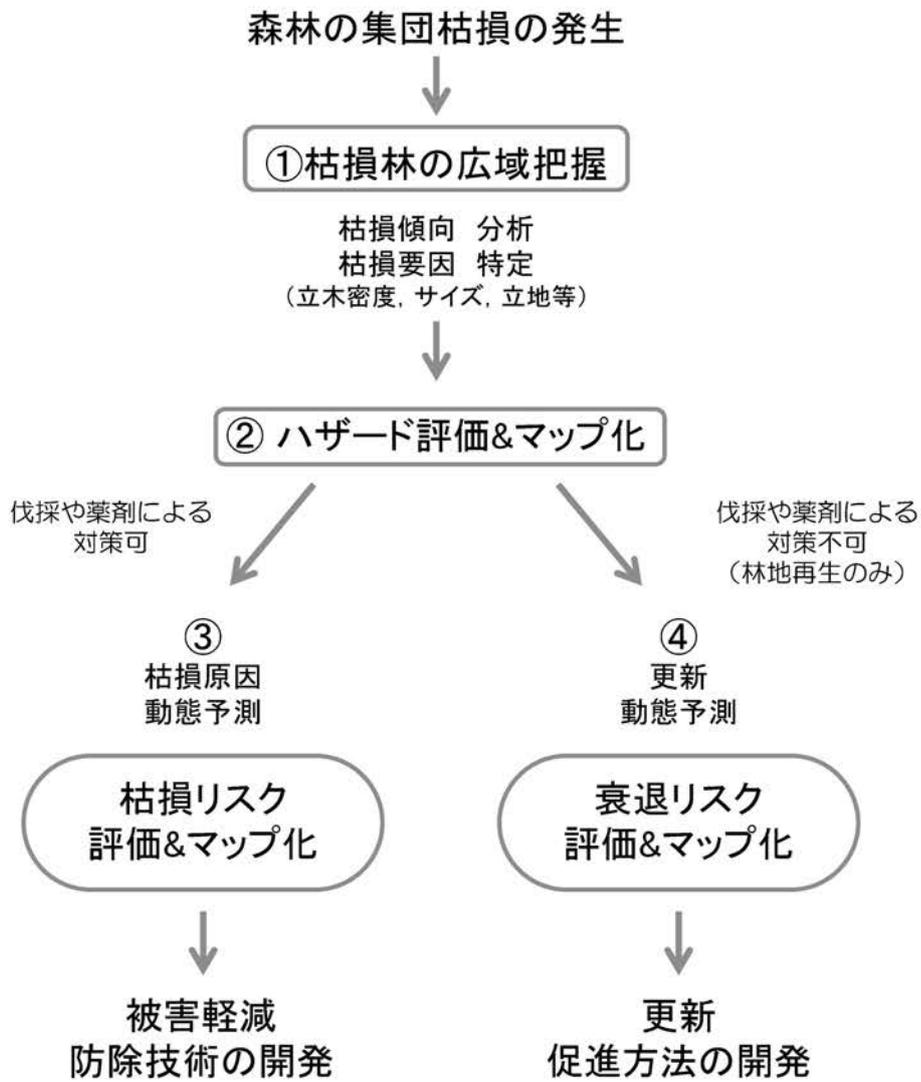


図5-2 森林で発生した集団枯損に対するアプローチの体系化

謝辞

本研究をまとめるにあたり，山形大学農学部のエ田光祐教授をはじめ，弘前大学農学生命科学部の石田 清准教授，山形大学農学部のエ成広斗准教授，岩手大学農学部のエ坂一彦教授には，原稿の校閲をしていただき，ご批判をいただいた。山形大学農学部のエ谷竜矢教授，雪森研究所のエ田久志氏，神奈川大学理学部の丸田恵美子教授には学会や報告会を通じて終始ご助言いただいた。東北森林管理局 山形森林管理署のエ津浩章氏をはじめ，多くの職員の方々には，現地において球果の採取や播種作業にご協力いただいたほか，第2章の解析で使用したオルソ画像を提供いただいた。第3章のエ木および植生調査には，論文の共著者である現 広島県農林水産局のエ津祥太郎氏をはじめ，森林保全管理学分野の学生の方々にご協力頂いた。ここに篤く御礼申し上げる。

引用文献

- Abe M, Miguci H, Nakshizuka T (2001) An interactive effect of simultaneous death of dwarf bamboo, canopy gap, and predatory rodents on beech regeneration. *Oecologia* 127: 281-286
- Akashi N (1997) Dispersion pattern and mortality of seeds and seedlings of *Fagus crenata* Blume in a cool temperate forest in western Japan. *Ecol Res* 12: 159-165
- Allen JL, Wesser S, Markon CJ, Winterberger KC (2006) Stand and landscape level effects of a major outbreak of spruce beetles on forest vegetation in the Copper River Basin, Alaska. *For Ecol Manag* 227: 257-266

- 青森営林局 (1998) 宮城蔵王における亜高山帯針葉樹の枯損実態 緊急調査報告書. 東北森林管理局, 秋田
- 青柳和良 (1985) 蔵王連峰の森林植生. (蔵王連峰. 山形県総合学術調査会編, 山形県総合学術調査会). 196-222
- Aoyama K, Yoshida T, Kamitani T (2009) An alternative of soil scarification treatment for forest restoration: effects of soil replacement. *J For Res* 14: 58-62
- 朝廣和夫・小川 剛・重松敏則・瀬戸島政博・牧田史子 (1998) 樹冠・立木密度・樹林高からみたヒノキ人工林の森林構造及び林内環境に関する研究. *ランドスケープ研究* 61: 659-662
- 浅川澄彦・勝田 柁・横山敏孝・小林義雄 (1981) モミ属 *Abies* Mill. (日本の樹木種子 針葉樹編. 浅川澄彦・勝田 柁・横山敏孝編, 林木育種協会). 23-33
- Bentz BJ, Amman G, Logan J (1993) A critical assessment of risk classification systems for the mountain pine beetle. *For Ecol Manag* 61: 349-366
- Bentz BJ, Munson AS (2000) Spruce beetle population suppression in Northern Utah. *West J Appl For* 15: 122-128
- Bentz BJ, Régnière J, Fettig CJ, Hansen EM, Hayes JL, Hicke JA, Seybold SJ (2010) Climate change and bark beetles of the western United States and Canada: direct and indirect effects. *Bioscience* 60: 602-613
- 千葉 翔・林田光祐 (2020) オオシラビソの種子精選と効果的な発芽促進方法. *日林誌* 102: 372-375
- Choat B, Brodribb Tj, Brodersen CR, Duursma RA, López R, Medlyn

- BE (2018) Triggers of tree mortality under drought. *Nature* 558: 531-539
- Collins BJ, Rhoades CC, Hubbard RM, Battaglia MA (2011) Tree regeneration and future stand development after bark beetle infestation and harvesting in Colorado lodgepole pine stands. *For Ecol Manag* 261: 2168-2175
- Dale VH, Joyce LA, McNulty S, Neilson RP, Ayres MP, Flannigan MD, Hanson PJ, Irland LC, Lugo AE, Peterson CJ, Simberloff D, Swanson FJ, Stocks BJ, Wotton MB (2001) Climate change and forest disturbance: Climate change can affect forests by altering the frequency, intensity, duration, and timing of fire, drought, introduced species, insect and pathogen outbreaks, hurricanes, windstorms, ice storms, or landslides. *Biosciences* 51: 723-734
- Debkov N (2019) Natural regeneration in Siberian fir (*Abies sibirica* Ledeb.) forests subjected to invasion of the four-eyed fir bark beetle (*Polygraphus proximus* Blandf.). *For Stud* 77: 44-57
- Fairman TA , Nitschke CR , Bennett L (2015) Too much, too soon? A review of the effects of increasing wildfire frequency on tree mortality and regeneration in temperate eucalypt forests. *Int J Wildland Fire* 25: 831-848
- Fettig CJ, Klepzig KD, Billings RF, Munson AS, Nebeker TE, Negrón JF, Nowak JT (2007) The effectiveness of vegetation management practices for prevention and control of bark beetle infestations in coniferous forests of the western and southern

- United States. For Ecol Manag 238: 24-53
- Flint CG, McFarlane B, Müller M (2009) Human dimensions of forest disturbance by insects: an international synthesis. Environ Manage 43: 1174-86
- 深澤圭太・石濱史子・小熊宏之・武田知己・田中信行・竹中明夫 (2009) 条件付自己回帰モデルによる空間自己相関を考慮した生物の分布データ解析. 日生態誌 59: 171-186
- 古田公人・高橋郁雄・安藤祥一・井上 真 (1985) ヤツバキクイムシ (*Ips typographus japonicus* Niijima; Coleoptera) の風害後の繁殖と大量誘殺による枯損防止. 東大演報 74: 39-65
- 濱尾章二・大沢雅彦 (1984) 尾瀬におけるオオシラビソ林の更新. 森林立地 26: 20-24
- 早川幸治・黒田 誠・森澤 猛 (2020) 事業規模での木曾ヒノキ天然更新実証試験について: 除草剤によるササ抑制試験の 20 年間の調査から. 中森研 68: 1-4
- 林 弥栄 (1960) 「日本産針葉樹の分類と分布」. 農林出版, 東京
- 林田光祐・福田仁士・秋林幸男・松田 疆 (1991) 樹冠下のかき起こしによる天然下種更新: かき起こし後 11 年間の経過 (会員研究発表論文). 日林北支論 39: 35-37
- 林田 光祐・五十嵐恒夫 (1995) かき起こし後の林床における野ネズミによる種子の捕食. 日林誌 77: 474-479
- 平野勇二郎 (1998) GIS を用いた丹沢山塊, 桧洞丸山頂付近のブナ林衰退と地形条件の解析. 地理学評論 71A-7: 505-514
- 保坂太郎・尾張敏章・後藤 晋 (2008) 北海道中央部の択伐天然林におけるトドマツ実生, 稚樹, 幼樹の分布と立地環境の関係. 日林誌 90:

357-363

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)
第4章 森林とその保護 III. 自然林の現状とその保護 1. 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, 神奈川環境部).

175-257

Ida H, Nakagoshi N (1996) Gnawing damage by rodents to the seedlings
of *Fagus crenata* and *Quercus mongolica* var. *grosseserrata* in
a temperate *Sasa* grassland-deciduous forest series in
southwestern Japan. *Ecol Res* 11: 97-103

Iida S (2004) Indirect negative influence of dwarf bamboo on
survival of *Quercus* acorn by hoarding behavior of wood mice.

For ecol Manag 202: 257-263

石橋 聰 (1998) 北方系針広混交林における天然更新と地況・林況要
因との関係. *日林誌* 80: 74-79

石塚和雄 (1987) 亜高山帯の森林と低木林. (日本植生誌 東北. 宮脇
昭編, 至文堂). 131-133

伊東宏樹・衣浦晴生・奥 敬一 (2011) ササ型林床を有するナラ類集
団枯損被害林分の林分構造. *日林誌* 93: 84-87

伊藤江利子・橋本 徹・相沢州平・石橋 聰 (2018) 北海道における
地がき更新補助作業と今後の課題. *森林立地* 60: 71-82

IPCC (2007) *Climate Change 2007, The Physical Science Basis*.
Cambridge University Press, Cambridge, UK

Jensen TS (1985) Seed-seed predator interactions of European beech,
Fagus sylvatica and forest rodents, *Clethrionomys glareolus* and

- Apodemus flavicollis*. Oikos 44: 149-156
- Jonasova M, Prach K (2004) Central-European mountain spruce (*Picea abies* (L.) Karst.) forests: regeneration of tree species after a bark beetle outbreak. Ecol Eng 23: 15-27
- 梶 幹男 (1982) 亜高山性針葉樹の生態地理学的研究－オオシラビソの分布パターンと温暖期気候の影響－. 東大演報 72: 31-120
- 環境省自然環境局 生物多様性センター (2013) 植生図 GIS データ (1/25,000). (<http://gis.biodic.go.jp/webgis/>)
- 菅野正人・加藤正人 (2002) 衛星データによる 2000 年有珠山噴火の降灰と森林被害の把握. 日本リモートセンシング学会誌 22: 89-95
- Kärveemo S, VanBoeckel TP, Gilbert M, Grégoire JC, Martin Schroeder M (2014) Large-scale risk mapping of an eruptive bark beetle - Importance of forest susceptibility and beetle pressure. Forest Ecol Manag 318: 158-166
- Kautz M, Dworschak K, Gruppe A, Schopf R (2011) Quantifying spatio-temporal dispersion of bark beetle infestations in epidemic and non-epidemic conditions. For Ecol Manag 262: 598-608
- 河原輝彦・只木良也 (1978) ササ群落に関する研究 (Ⅲ) 明るさとミヤコザサの現存量. 日林誌 60: 244-248
- 河原輝彦・鈴木健敬 (1981) ササ群落に関する研究 (Ⅵ) チシマザサとチマキザサの現存量. 日林誌 63: 173-178
- Kerchev IA (2014) Ecology of four-eyed fir bark beetle *Polygraphus proximus* Blandford (Coleoptera; Curculionidae, Scolytinae) in the West Siberian region of invasion. Russ J Biol Invasions 5:

176-185

菊池多賀夫・菅原亀悦（1978）自然公園蔵王連峰の植生．（蔵王国定公園・県立自然公園蔵王連峰学術調査報告．自然公園蔵王連峰学術調査委員会編，宮城）． 52-66

Kikuzawa K（1988）Dispersal of *Quercus mongolica* acorns in a broadleaved deciduous forest. For Ecol Manag 25: 1-8

King CM（1983）The relationships between beech (*Nothofagus* sp.) seedfall and populations of mice (*Mus musculus*), and the demographic and dietary responses of stoats (*Mustela erminea*), in three New Zealand forests. J Anim Ecol 52: 141-166

木下篤彦・神野忠広・服部 保・岩間基巳・金 宗煥・細見温子・鈴木淳司（2013）六甲山系におけるナラ枯れの現状—被害把握におけるリモートセンシング活用への取組み—．砂防学会誌 66: 58-61

岸元良輔（2001）乗鞍岳における野ネズミ類の垂直分布．長野県自然保護研究所紀要 4: 41-44

北畠琢郎・梶 幹男（2000）ブナ・ミズナラ移植実生の生残過程における捕食者ネズミ類の生息地選択の影響．日林誌 82: 57-61

小林裕之（2020）撮影高度と DTM の違いが UAV-SfM による森林計測に及ぼす影響．森林計画誌 53: 69-79

小泉 力（1994）トドマツノキクイムシ．（森林昆虫．総論・各論．小林富士雄・竹谷昭彦編，養賢堂）． 178

国土交通省国土政策局（2010）国土数値情報（自然公園地域）．
（<http://nlftp.mlit.go.jp/ksj/index.html>）

国土交通省国土政策局（2012）国土数値情報（平年値気候メッシュ）．
（<http://nlftp.mlit.go.jp/ksj/index.html>）

国土交通省国土地理院（2016）基盤地図情報ダウンロードデータ.

(<https://fgd.gsi.go.jp/download/mapGis.php?tab=dem>)

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

近藤洋史（2012）ナラ枯れ被害発生予測（特集 ナラ枯れの原因と防除対策）．グリーン・エージ 39： 12-14

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

小山浩正・林田光祐（1990）針広混交林内かき起こし跡地の埋土種子と実生の発生．日林北支論 38： 41-43

小山浩正・八坂通泰・寺澤和彦・今 博計（2000）かき起こしのタイミングがブナ天然更新の成否に与える影響—豊凶予測手法の導入の有効性—．日林誌 82： 39-43

小山浩正・竹内華純・高橋教夫・石井 健（2008）豪雪地帯のブナ林における母樹からの距離に応じた当年生実生の発生数—種子捕食に対する積雪の保護効果の検証—．日林誌 90： 309-312

倉橋昭夫・佐々木忠兵衛・高橋康夫・濱谷稔夫（1974）本州産モミ属3種の導入適応性—北海道演習林における苗の生育—．東大演報 66： 239-250

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

Latimer AM, Wu SS, Gelfand AE, Silander JA（2006）Building

- statistical models to analyze species distributions. *Ecol Appl* 16: 33-50
- Lausch A, Fahse L, Heurich M (2011) Factors affecting the spatio-temporal dispersion of *Ips typographus* (L.) in Bavarian Forest National Park: a long-term quantitative landscape-level analysis. *For Ecol Manag* 261: 233-245
- 前田禎三・宮川 清 (1975) 尾瀬地方の亜高山帯森林植生と更新. 森林立地 17: 18-33
- 牧 雅康・後藤誠二郎・石原光則・西田顕郎・児島利治・秋山 侃 (2008) 衛星データと数値標高モデル (DEM) を用いた潜在的ササ分布図の作成. 日本リモートセンシング学会誌 28: 28-35
- Maruta E (1996) Winter water relations of timberline larch (*Larix leptolepis* Gord.) on mt. Fuji. *Trees* 11: 119-126
- 丸田恵美子・紙谷智彦 (1996) 太平洋型ブナ林におけるブナ実生の定着過程 I - 三国山における当年生実生の消長 -. 森林立地 38: 43-52
- 丸田恵美子・中野隆志 (1999) 中部山岳地域の亜高山帯針葉樹と環境ストレス. 日生態誌 49: 293-300
- Meddens AJH, Hicke JA, Vierling LA, Hudak AT (2012) Evaluating methods to detect bark beetle-caused tree mortality using single-date and multi-date Landsat imagery. *Remote Sens Environ* 132: 49-58
- 三浦優子・沖津 進 (2006) ササ群落と岩塊地の境界部における野ネズミのミズナラ堅果運搬・貯蔵行動と実生の分布. 森林立地 48: 25-31

- Molofsky J, Augspurger CK (1992) The effect of leaf litter on early seedling establishment in a tropical forest. *Ecology* 73: 68-77
- 森 徳典 (1998) カバノキ属 *Betula* Linn. (Birch). (日本の樹木種子広葉樹編. 勝田 柁・森 徳典・横山敏孝編, 林木育種協会). 39-47
- 箕口秀夫 (1988) ブナ種子豊作後 2 年間の野ネズミ群集の動態. *日林誌* 70: 472-480
- 箕口秀夫 (1996) 野ネズミからみたブナ林の動態ーブナの更新特性と野ネズミの相互関係ー. ブナ林生態系のダイナミクスー最新の研究成果からー. *日生態誌* 46: 185-189
- Müller J, Bußler H, Goßner M, Rettelbach T, Duelli P (2008) The European spruce bark beetle *Ips typographus* in a national park: from pest to keystone species. *Biodivers Conserv* 17: 2979-3001
- Nakamura M, Hirata R, Oishi K, Arakaki T, Takamatsu N, Hata K, Sone K (2013) Determinant factors in the seedling establishment of *Pasania edulis* (Makino) Makino. *Ecol Res* 28: 811-820
- 中村俊彦 (2017) 日本中部亜高山帯林の遷移とコケ群落の動態. *蘚苔類研究* 11: 247-259
- 中野文彦・五木田玲子 (2014) 観光資源の今日的価値基準の研究. *観光文化* 222: 20-28
- Nakashizuka T (1988) Regeneration of beech (*Fagus crenata*) after the simultaneous death of undergrowing Dwarf Bamboo (*Sasa kurilensis*). *Ecol Res* 3: 21-35
- Nakashizuka T, Yusop Z, Nik AR (1992) Altitudinal zonation of forest

- communities in Selangor, Peninsular Malaysia. *J Trop For Sci* 4: 233-244
- 中武修一・山本一清・吉田夏樹・山口 温・宇野女草太 (2018) 航空機 LiDAR による単木樹種分類手法の開発. *日林誌* 100: 149-157
- Narukawa Y, Yamamoto S (2002) Effects of dwarf bamboo (*Sasa* sp.) and forest floor microsites on conifer seedling recruitment in a subalpine forest, Japan. *For Ecol Manage* 163: 61-70
- Negrón-Juárez RI, Chambers JQ, Guimaraes G, Zeng H, Raupp CFM, Marra DM, Ribeiro GHPM, Sattchi SS, Nelson BW, Higuchi N (2010) Widespread Amazon forest tree mortality from a single cross-basin squall line event. *Geophys Res Lett* 37: 1-5
- 日本森林技術協会 (2012) ナラ枯れ被害対策マニュアル. 一般社団法人日本森林技術協会, 東京
- Nishikata S (1981) Habitat preference of *Apodemus speciosus* and *A. argenteus*. *J Jpn For Soc* 63: 151-155
- 野淵 輝 (1966) マツ類を加害するキクイムシについて. *林試報告* 185:1-49
- 西川祥子・久保満佐子・尾崎嘉信 (2020) ナラ類集団枯損が発生したコナラ二次林における 17 年間のナラ類の生残と枯死. *日林誌* 102: 1-6
- 沖田圭右・山谷 睦・沼澤喜一・小林英則・原田俊明 (2019) 山形蔵王における雪氷現象の観測(平成 30 年度). 雪氷研究大会講演要旨集: 257
- 大澤正嗣 (2016) 亜高山帯針葉樹林の害虫, トウヒツヅリヒメハマキ (*Epinotia piceae*(isshiki)) の個体群密度の変動. 森林防疫

65: 22-27

- Ohtaka N, Masuya H, Kaneko S, Yamaoka Y, Ohsawa M (2002) Ophiostomatoid fungi associated with bark beetles on *Abies veitchii* in wave-regenerated forests. *J For Res* 7: 145-151
- 大津正英 (1969) 山形県の森林内の野ネズミについて 第 I 報 各山地における野ネズミの分布. *日本応用動物昆虫学会誌* 13: 5-8
- Raffa KF, Aukema BH, Bentz BJ, Carrol AL, Hicke JA, Turner MG, Romme WH (2008) Cross-scale drivers of natural disturbances prone to anthropogenic amplification: The dynamics of bark beetle eruptions. *Bioscience* 58: 501-517
- R Core Team (2020) R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. (<https://www.r-project.org/>)
- 佐原奈々美・中村俊彦・逢沢峰昭・大久保達弘 (2018) 日本中部亜高山帯林の伐採後に成立した落葉広葉樹優占林の実生の発生・定着におけるコケ群落の役割. *日林誌* 100: 102-109
- 斉藤正一・中村人史・三浦直美・三河孝一・小野瀬浩司 (2001) ナラ類の集団枯損被害の枯死経過と被害に関与するカシノナガキクイムシおよび特定の菌類との関係. *日林誌* 83: 58-61
- 斉藤正一・市原 優・衣浦晴生・猪野正明 (2008) 集合フェロモン剤および協力剤の併用によるカシノナガキクイムシの誘引. *東北森林科学会誌* 13: 1-4
- 斉藤正一・柴田銃江 (2012) 山形県におけるナラ枯れ被害林分での森林構造と枯死木の動態. *日林誌* 94: 223-228
- 斉藤正一・中村人史・岡田充弘・本間航介 (2014) 殺菌剤ベノミル水

- 和剤の樹幹注入によるナラ類集団枯損被害に対する予防効果. 日本農薬学会誌 39: 10-17
- 齊藤正一・箕口秀夫・加賀谷悦子 (2015) 丸太の大量集積によるカシノナガキクイムシの誘引効果. 日林誌 97: 100-106
- 齋藤智之・清和研二・西脇亜也・菅野 洋・赤坂臣智 (2000) ブナ天然林におけるギャップ周辺の光環境とチマキザサの分布. 日林誌 82: 342-348
- 齋藤智之 (2013) 林床植物としてのササの管理. 森林科学 69: 2-3
- 齊藤雅哉・千葉 翔 (2017) 蔵王オオシラビソ被害林の現況把握と再生に向けた取り組みについて. (平成 28 年度森林・林業技術交流発表集. 東北森林管理局技術普及課編, 東北森林管理局). 168-171
- 斎藤享子・斎藤員郎 (1981) 八甲田山および蔵王山の森林限界付近におけるアオモリトドマツ群落の林相. (アオモリトドマツ林の生態学的研究. 飯泉 茂編, (有) 明倫社). 80-90
- 酒井暁子 (2001) 亜高山帯針葉樹オオシラビソにおける標高にともなう生活史スケジュールの変化—山を上がるにしたがって木が小さくなる理由に関する新説—. 日生態誌 51: 137-142
- 坂井 励・吉田俊也 (2020) 刈り払い機による人力かき起こしとルートカッターによるササ地下茎の切断が天然更新に及ぼす効果. 日林誌 102: 300-305
- Sambaraju KR, Carroll AL, Zhu J, Stahl K, Moore RD, Aukema BH (2012) Climate change could alter the distribution of mountain pine beetle outbreaks in western Canada. *Ecography* 35: 211-223
- 笹岡英二・矢島 崇・渋谷正人・高橋邦秀・中村太士・清水 取 (1999)

北海道駒々岳における天然生カラマツ林の林分構造と成立過程.

日林誌 81: 22-28

佐藤 明・野堀 嘉裕・高橋 教夫・斉藤 正一 (2004) GIS を用いた山形県朝日村におけるナラ類集団枯損の地理的特徴解析. 東北森林科学会誌 91: 13-20

清和研二・菊沢喜八郎 (1989) 落葉広葉樹の種子重と当年生稚苗の季節的伸長様式. 日生態誌 39: 5-15

Seiwa K, Kikuzawa K (1991) Importance of seed size for establishment of seedlings of five deciduous broad-leaved tree species. *Vegetatio* 123: 51-64

Seiwa K, Watanabe A, Irie K, Kanno H, Saitoh T, Akasaka S (2002) Impact of site-induced mouse caching and transport behavior on regeneration in *Castanea crenata*. *J veg Sci* 13: 517-526

Seki, T (1994) Dependency of cone production on tree dimensions in *Abies mariesii*. *Can J Bot* 72: 1713-1719

仙台森林管理署 (2018) 宮城蔵王におけるアオモリトドマツの立枯について. (<https://www.rinya.maff.go.jp/tohoku/syo/sendai/news/oshirase.html>)

Shaw JD, Steed BE, DeBlander LT (2005) Forest inventory and analysis (FIA) annual inventory answers the question: what is happening to pinyonjuniper woodlands? *J For* 103: 280-285

四手井綱英 (1987) トドマツキクイムシ *Polygraphus proximus* Blandford (Saghalien fir bark beetle). (森林保護学 (改訂版). 四手井綱英編, 朝倉書店). 84-85

Sone K, Hiroi S, Nagahama D, Ohkubo C, Nakano E, Murao S, Hata K

- (2002) Hoarding of acorns by granivorous mice and its role in the population processes of *Pasania edulis* (Makino) Makino. *Ecol Res* 17: 553-564
- Srutek M, Leps J (1994) Variation in structure of *Larix olgensis* stands along the altitudinal gradient on Paektu-san, Changbai-shan, North Korea. *Arct Antarct Alp Res* 26: 166-173
- Stone WE, Wolfe ML (1996) Response of understory vegetation to variable tree mortality following a mountain pine beetle epidemic in lodgepole pine stands in northern Utah. *Vegetatio* 122: 1-12
- 杉田久志 (1990) 後氷期のオオシラビソ林の発達史—分布特性にもとづいて. *植生史研究* 6: 31-37
- 杉田久志 (2002a) 第3章 バラエティ豊かな植生景観. (雪山の生態学 東北の山と森から. 梶本卓也・大丸裕武・杉田久志編, 東海大学出版会). 27-39
- 杉田久志 (2002b) 第6章 亜高山帯林の背腹性とその成立機構—コメツガとアオモリトドマツの実生定着と積雪環境—. (雪山の生態学 東北の山と森から. 梶本卓也・大丸裕武・杉田久志編, 東海大学出版会). 74-88
- 杉田久志・岩本宏二郎・森澤 猛・斎藤智之・壁谷大介・岡本 透・酒井寿夫 (2008) 御嶽山における密なチマキザサ林床をもつ亜高山帯針葉樹の構造と動態. *森林総合研究所研究報告* 7: 81-89
- Sugita H, Nishio Y, Takahashi T, kajimoto T, Ichihara Y, Kunisaki T (2019) Regeneration process biased toward under crown *Sasa*-lacking habitat of sparse *Abies mariesii* forest with

- dense undergrowth of dwarf bamboo on a snowy mountain, northern Japan. *J For Res* 24: 178-186
- Suto H, Hattori Y, Tanaka N, Kohno Y (2008) Effects of strong wind and ozone on localized tree decline in the Tanzawa Mountains of Japan. *Asian J Atmospheric Environ* 2: 81-89
- Suyama Y, Tsumura Y, Ohba K (1997) A cline of allozyme variation in *Abies mariesii*. *J Plant Res* 110: 219-226
- Suyama Y, Yoshimaru H, Tsumura Y (2000) Molecular phylogenetic position of Japanese *Abies* (Pinaceae) based on chloroplast DNA sequences. *Mol Phylogenet Evol* 16: 271-277
- 鈴木 透・山根正伸 (2013) 空中写真からわかるブナ林の衰退 — 丹沢山地で起きていること —. *森林科学* 67: 6-9
- 高田雅之・布和敷斯尔・棗 庄輔・齋藤健一・加藤晃司 (2006) 衛星リモートセンシング技術を用いた北海道サロベツ湿原の植生区分. *景観生態学* 11: 3-14
- Takagi E, Masaki D, Kanai R, Sato M, Iguchi K (2018) Mass mortality of *Abies veitchii* caused by *Polygraphus proximus* associated with tree trunk diameter in Japan. *For Ecol Manag* 428: 14-19
- 田中孝尚・嶋崎仁哉・黒川紘子・彦坂幸毅・中静 透 (2014) 気候変動が森林動態に与える影響と将来予測：八甲田山のオオシラビソを例として. *地球環境* 19: 47-55
- 谷本丈夫・劉 岩・里道知佳・大久保達弘・二瓶幸志 (1996) 奥日光・足尾・赤城山地における森林衰退. *森林立地* 38: 1-12
- 龍原 哲・君野雄規・鵜川 信・福田健二 (2006) IKONOS データを利用したマツ枯れ被害林分の抽出. *森林計画誌* 40: 203-210

- 立石 隆 (2007) 尾瀬地域におけるアカネズミの繁殖活動. 哺乳類科学
47: 215-220
- 東北森林管理局 (2020) 林野庁業務資料 国有林野の空中写真撮影デ
ータ. 承認番号 2 東計第 89 号
- 上田明良 (2006) 大規模風倒後のヤツバキクイムシ類による生立木被
害とその予防法—2004 年 18 号台風とこれまでの台風の比較—.
日林北支論 54: 156-159
- 上島信彦・日浦 勉・原 拓史 (1997) 北方針広混交林におけるトドマ
ツとミズナラの実生の定着に及ぼす要因. 森林立地 39: 86-93
- 鶴川 信・橋本 徹・岩本宏二郎・金子真司・福田健二 (2010) 亜高
山帯モミ属林における林分の発達と実生の定着の関係. 森林立地
52: 79-86
- 梅木 清 (2003) 北海道における天然林再生の試み—かき起こし施業の
成果と課題—. 日林誌 85: 246-251
- Wada N (1993) Dwarf bamboos affect the regeneration of zoochorous
trees by providing habitats to acorn-feeding rodents.
Oecologia 94: 403-407
- Wang Y, Solberg S, Yu P, Myking T, Vogt RD, Du S (2007) Assessments
of tree crown condition of two Masson pine forests in the acid
rain region in south China. For Ecol Manag 242: 530-540
- Wichmann L, Ravn HP (2001) The spread of *Ips typographus* (L.)
(Coleoptera, Scolytidae) attacks following heavy windthrow in
Denmark, analysed using GIS. For Ecol Manag 148: 31-39
- Wulder MA, Dymond CC, White JC, Leckie, DG, Carroll AL (2006a)
Surveying mountain pine beetle damage of forests: A review of

- remote sensing opportunities. For Ecol Manag 221: 27-41
- Wulder MA, White JC, Bentz B, Alvarez MF, Coops NC (2006b)
Estimating the probability of mountain pine beetle red-attack
damage. Remote Sens Environ 101: 150-166
- 山中武彦・近藤洋史 (2014) 最新 ICT を活用したナラ枯れリアルタイム被害発生予測システムの開発 (特集 ナラ枯れ研究最前線). 森林防疫 63: 36-39
- 矢野勝俊 (1989) 蔵王山のアイスモンスター (樹氷). 日雪工誌 5: 23-32
- 矢野勝俊 (1990) アイスモンスター [スノーモンスター]. (雪氷辞典. 日本雪氷学会編, 古今書院). 2
- Yoshida T, Iga Y, Ozawa M, Noguchi M, Shibata, H (2005) factors influencing early vegetation establishment following soil scarification in a mixed forest in northern Japan. Can J For Res 35: 175-188