

# ブナハバチの食害を模した摘葉がブナに与える影響

上田正文\*

Effects of artificial defoliation shortly after full leaf expansion, simulating insect damage, on the hydraulic properties of current year shoots of Japanese beech (*Fagus crenata*).

Masafumi UEDA\*

## 要 旨

上田正文：ブナハバチの食害を模した摘葉がブナに与える影響 神奈川県自環保セ報告 18：27-39, 2024 丹沢山地ブナ林の保全に資することを目的に、1) 昆虫食害を模した摘葉がブナ当年枝木部の水分通道組織構造に与える影響、2) ブナハバチの食害を模した展葉完了まもなくの摘葉がブナ苗木の当年枝木部水分通道能力と細根量に与える影響、3) 摘葉が圃場に生育する中型ブナの当年枝木部の水分通道組織構造に与える影響について調べた。ブナハバチの食害を模して展葉完了まもなくの5月に摘葉を行うと、平均道管内径と理論比水分通過度が低下し道管密度が上昇したことから、ブナハバチによる失葉がブナの当年枝木部の水分通道組織構造に影響を及ぼすことが推測された。展葉完了まもなくのブナ苗木に摘葉を行った結果、当年枝木部の比水分通過度と細根量が減少したことから、展葉完了まもなくの摘葉が、ブナの当年枝木部の水分通道と土壌からの水分吸収を低下させる可能性が示された。圃場に生育する10年生中型ブナに摘葉を行った結果、中型ブナにおいても展葉完了まもなくの失葉は、当年枝木部の水分通道組織構造に影響を及ぼし、その影響は摘葉後翌年まで及ぶことが明らかとなった。本研究により丹沢山地ブナ林の保全のため重要な知見が得られた。

キーワード：森林衰退、食葉性昆虫、道管、木部水分通過度、水分生理

## 1. はじめに

世界各国で森林・樹木の衰退・衰弱現象が報告されている (Manion and Lachance 1992)。日本においても各地で森林・樹木の衰退・衰弱現象が観察されており (堀田ら 1993)、近年では神奈川県丹沢山地におけるブナ林の衰退が報告されている (越地ら 1996)。丹沢山地は、都心からわずか50km程度の距離に位置し、生物多様性に富んだ豊かな自然をいまだ多く残す場所として貴重な存在である (丹沢大山総合調査団 2006)。しかし、1970～1980年以降にブ

ナ (*Fagus crenata* Blume) の衰弱枯死が目立ち始め (越地ら 1996)、2000年代以降もブナ林の衰退が進行している (鈴木・山根 2013; 山根・鈴木 2012)。

丹沢山地のブナ林の衰退原因として、オゾン等の大気汚染物質、森林環境の乾燥化および食葉性昆虫であるブナハバチ (*Fagineura crenativora* Vikberg and Zinovjev) の食害によるブナの失葉が複合的に影響しているとされている (山根ら 2007)。森林環境の乾燥化については、ニホンジカの採食による林床植生の退行やブナが枯死したことによる林冠ギャップの形成により生じている (山根ら 2007)。

\* 京都府立大学大学院生命環境科学研究科 (〒606-8522 京都市左京区下鴨半木町1-5)

ブナハバチのブナへの食害については、1990年代以降のブナ林衰退に強く関与しているとされる(谷脇 2015; 谷脇ら 2016)。丹沢山地のブナは、展葉完了まもなくに大量発生したブナハバチの摂食により著しく失葉すると枝先枯れを起し衰弱する傾向があり、繰り返し失葉することで、枯死する可能性が高まると考えられている(山上ら 2007)。しかしながら、ブナハバチの大発生時に生じるブナの失葉が、ブナにどのような影響を及ぼすのかについては、これまで明らかになっていない。

ブナは、ブナハバチの他に、ブナアオシャチホコ(*Quadricalcarifera punctatella* (Motschulsky))の大発生によっても激しい失葉を生じる(鎌田 1994)。しかし、ブナアオシャチホコの食害については、ブナを枯死させる例は報告されていない(鎌田 1994)。ブナハバチとブナアオシャチホコの幼虫の孵化時期は、それぞれ5月中下旬頃(Shinohara *et al.* 2000; 山上ら 2007)と6月中下旬頃(鎌田 1994)で、幼虫の発育日数はブナハバチでは12~20°Cの範囲でオスが12~26日、メスが16~32日(谷ら 2009)、ブナアオシャチホコが30~50日であり(鎌田 2006)、ブナを食害し失葉させる時期は、ブナハバチがブナアオシャチホコより1ヶ月程度早い。木部の水分通道組織である道管の形成は、展葉フェノロジーと密接に関係する(Suzuki *et al.* 1996; Suzuki *et al.* 2000; Takahashi *et al.* 2013; 2015)。そのため、ブナハバチの食害による展葉完了まもなくに生じる失葉は、ブナの木部水分通道組織構造に影響を及ぼす可能性が考えられる。また、展葉完了まもなくに生じる失葉が、ブナの木部水分通道組織構造に大きな影響を及ぼすとすると、展葉完了まもなくに生じるブナハバチの食害による失葉は、木部の水分通道能力にも影響を及ぼすことが予想される。また、失葉は、木部水分通道組織構造以外に、細根量にも影響を与えることも知られている(Gieger and Thomas 2002; Karolewski *et al.* 2010)。また、現在、丹沢山地のブナ林を保全するため、ブナハバチ幼虫の孵化発生前にジノテフラン液剤をブナに樹幹注入し、ブナハバチの食害を防除する方法が開発されている(谷脇 2015; 谷脇ら 2015)。しかし、ブナハバチの食害により失葉したブナを衰弱から回復させるために、ブナハバチの防除を何年間継続して行う必要があるかなど、防除を行う際に必要となる基礎的情報の蓄積は十分

とは言えない。

そこで本研究は、丹沢山地のブナ林の保全に資することを目的とし、2章において、昆虫食害を模した摘葉がブナの当年枝木部の水分通道組織構造に与える影響として、昆虫食害を模した摘葉を時期を変えてブナ苗木に行い、摘葉強度と摘葉時期の違いがブナの当年枝木部の水分通道組織構造に与える影響を明らかにした。そして、3章において、ブナハバチの食害を模した展葉完了まもなくの摘葉がブナ苗木の当年枝木部水分通道能力と細根量に与える影響として、ブナ苗木に展葉完了まもなくに摘葉を行い当年枝の水分通道能力と根茎に生じる影響を明らかにした。そして、4章として、摘葉が圃場に生育する中型ブナの当年枝木部の水分通道組織構造に与える影響として、野外に生育する中型サイズのブナに摘葉強度と摘葉時期を変えて摘葉を行い、摘葉完了まもなくの失葉が樹齢とサイズに無関係にブナに影響を与えるか否かを検証した。また、展葉完了まもなくの失葉の影響が失葉後、何年にわたり継続して生じるかについて明らかにした。

なお、本報告はこれまでの研究成果を概説したものである。2章は上田ら(2019)、3章は小沢ら(2019)、4章は植村ら(2019)にそれぞれ該当する。使用した図表については、日本森林学会誌および日本緑化工学会誌より転載の許諾を得ている。

## 2. 昆虫食害を模した摘葉がブナの当年枝木部の水分通道組織構造に与える影響

### 2.1. 緒言

ブナは、ブナハバチの他に、ブナアオシャチホコの大発生によっても激しい失葉を生じる(鎌田 1994)。しかし、ブナアオシャチホコの食害については、気象害などの他の要因と重なった場合を除き、ブナを枯死させる例は報告されていない(鎌田 1994)。ブナを食害し失葉させる時期は、ブナハバチがブナアオシャチホコより1ヶ月程度早い。そのため、展葉完了まもなくに生じる失葉は、展葉完了からしばらく後に生じる失葉と比較し、ブナの木部水分通道組織構造に影響を及ぼすことが考えられる。そこで、失葉時期の違いがブナの木部水分通道組織構造に与える影響を明らかにするため、ポット植えブナ苗木に、強度と時期を変えて摘葉処理を施して生育させ、当年枝の木部水分通道組織構造に生

じる違いについて調べた。

## 2.2. 材料と方法

### 2.2.1. 材料

材料として、神奈川県丹沢山系堂平で採取した種子を育成した3年生ブナ苗木(126本)を用いた。京都府立大学附属演習林苗畑(京都市左京区下鴨半木町)において、10Lポットに土壌(鹿沼土:赤玉土=1:2)を入れ、それぞれのポット毎にほぼ同じサイズのブナ苗木を3個体ずつ植栽した。作成したポット数とブナ供試個体数は、2015年11月に7ポット21個体および2016年11月に14ポット42個体である。ポットは、摘葉試験開始直前まで屋外に置き、2日に一度十分な灌水を行うとともに、試験終了まで2週間に一度の頻度で全てのポットに液体肥料(ハイポネックス(株ハイポネックス ジャパン, 大阪, N:P:K=6:10:5) 2,000倍希釈) 500ccを施した。展葉が完了した翌年5月上旬に、全てのポットをガラス室内へ移動させ、摘葉試験に供試した。

### 2.2.2. 摘葉処理日

摘葉処理日は、野外で生育するブナが展葉を完了する展葉完了日からブナハバチあるいはブナアオチャチホコの食害による失葉日までに経験する温度条件を再現するため、植物のフェノロジーの指標として用いられる積算温度(Hunter and Lechowicz 1992; Bednářová and Merkllová 2007)を考慮して決定した。基準温度は0°Cとブナ類で用いられる5°Cとし、積算温度は丹沢山系西丹沢の檜洞丸(標高1,601m)で観測された気象データを用い、展葉完了日から失葉日までの各日の日平均気温から、0°Cあるいは5°Cを差し引いた値を積算して求めた。檜洞丸山頂周辺でブナハバチの大規模な食害が確認された2011年と2013年(谷ら 2012;2014)の展葉完了日と失葉日は、5月25日と6月20日、および5月23日と6月14日であり(谷脇 未発表)、算出された各年の積算温度は、0°C基準で282.4~291.7日度、5°C基準で156.7~167.4日度であった。一方、2005年7月22日にブナアオチャチホコの食害と終齢幼虫(越地ら 2008)、2013年7月22日に終齢幼虫(谷脇 未発表)が確認された檜洞丸中腹(標高1,300m)付近では、ブナの展葉完了日を山頂周辺より1~2週間程度早い5月10日~5月20日と仮定し、失葉日を終齢幼虫が確認された日を参考に7月

20日~7月30日とし算出された積算温度は、0°C基準で952.2~1321.8日度、5°C基準で642.2~911.8日度であった。

試験を行った2016年と2017年の展葉完了日である4月下旬~5月上旬から、ブナハバチあるいはブナアオチャチホコによる失葉日までの積算温度を、京都地方気象台の気温データを用いて求めた。そして、ブナハバチ失葉については0°C基準の282.4日度と5°C基準の156.7日度を、ブナアオチャチホコ失葉については0°C基準の952.2日度と5°C基準の642.2日度を、それぞれ両方を超えた日以後、できるだけ早い日を摘葉処理日として決定した。

### 2.2.3. 摘葉処理

#### 1) 摘葉強度試験

2015年に作成した7ポットは、ブナハバチの積算温度を適用し2016年5月10日に、各ポットの3個体のうち1個体について葉長の1/2を、もう1個体については葉長の3/4を、全ての葉についてハサミを用いて摘葉処理した。残る1個体は摘葉処理しなかった。摘葉処理後、2日に1回、十分な灌水を行った。摘葉処理前の供試木サイズは、樹高が $21.1 \pm 7.7$ ~ $24.4 \pm 9.6$ (平均±SE)cm、地際直径が $5.3 \pm 1.0$ ~ $6.8 \pm 1.5$ (平均±SE)mmであった。

#### 2) 摘葉時期試験

2016年に作成した14ポットのうち、7ポットの各ポット3個体のうち2個体については葉長の1/2を、残り7ポットの各ポット3個体のうち2個体については葉長の3/4を、全ての葉についてハサミを用いて摘葉処理した。摘葉処理は、いずれの摘葉強度においても、摘葉処理する各ポットの2個体のうち1個体についてはブナハバチの積算温度を適用した2017年5月15日に、残る1個体についてはブナアオチャチホコの積算温度を適用した2017年6月19日に行った。2017年5月15日の摘葉処理後、2日に1回、十分な灌水を行った。各処理区の摘葉処理前の供試木サイズは、樹高が $52.4 \pm 6.2$ ~ $68.3 \pm 4.7$ (平均±SE)cm、地際直径が $8.2 \pm 0.6$ ~ $9.8 \pm 0.6$ (平均±SE)mmであった。

### 2.2.4. 水分通道組織構造の観察

当年枝木部横断面における水分通道組織構造を観察するため、摘葉処理した年の8月上旬に長さ1~3cm程度の当年枝を1個体あたり1試料ずつ採取し

た。採取した試料から厚さ 20 $\mu\text{m}$  の木部横断切片を作成した。直ちにトルイジンブルー 1% 水溶液で染色後、プレパラートを作成し、光学顕微鏡 (BX53, オリンパス, 東京) を用い 40 倍でデジタルカメラ撮影した。撮影した木部横断面の画像は、画像解析ソフト ImageJ1.45s (National Institute of Health, Wayne Rasband, USA) 上でペンタレットを用い、道管数、道管面積、髄を除いた木部面積を測定した。測定により得られた道管内径から平均道管内径 ( $\mu\text{m}$ )、道管密度 (個/ $\text{mm}^2$ ) を求めるとともに、道管面積合計を木部断面積で除して水分通道域 (%) を求めた。また、測定された道管面積と道管数から、Hagen Poiseuille の法則 (Sellin *et al.* 2008; Sperry *et al.* 1994; Tyree *et al.* 1994; Tyree and Zimmermann 2002) により木部の水分通道能力を示す理論水分通道度 ( $K_{ht}$ ) ( $\text{kg s}^{-1}\text{MPa}^{-1}\text{m}$ ) を次式より求めた。

$$K_{ht} = (\pi\rho/128\eta) \sum_{i=1}^n D_i^4$$

ここで、 $\rho$  は水の密度 ( $1000\text{kg m}^{-3}$ )、 $\eta$  は水の力学的粘性 ( $20^\circ\text{C}$  で  $10^{-9}\text{MPa s}$ )、そして  $D$  は  $i$  個の道管内径 ( $\mu\text{m}$ ) である。また、理論水分通道度 ( $K_{ht}$ ) を木部面積で除した理論比水分通道度 ( $K_{st}$ ) ( $\text{kg s}^{-1}\text{MPa}^{-1}\text{m}^{-1}$ ) (Tyree *et al.* 1994) を求めた。また、道管内径出現頻度分布 (%) および水分通道に貢献する道管の割合を示す  $K_{ht}$  頻度分布 (%) を各試料の道管内径を 5  $\mu\text{m}$  毎の内径階に分け算出した。

## 2.3. 結果

### 1) 摘葉強度試験

摘葉強度試験の結果を表-2-1 および図-2-1 に示す。摘葉強度が高くなるに従い、平均道管内径と  $K_{st}$  は低下し、道管密度と水分通道域は高くなる傾向を示した (表-2-1)。道管内径毎の道管出現頻度と  $K_{ht}$  頻度は、摘葉強度が高くなるに従い、小径内径の道管の頻度が高くなる傾向を示した (図-2-1)。

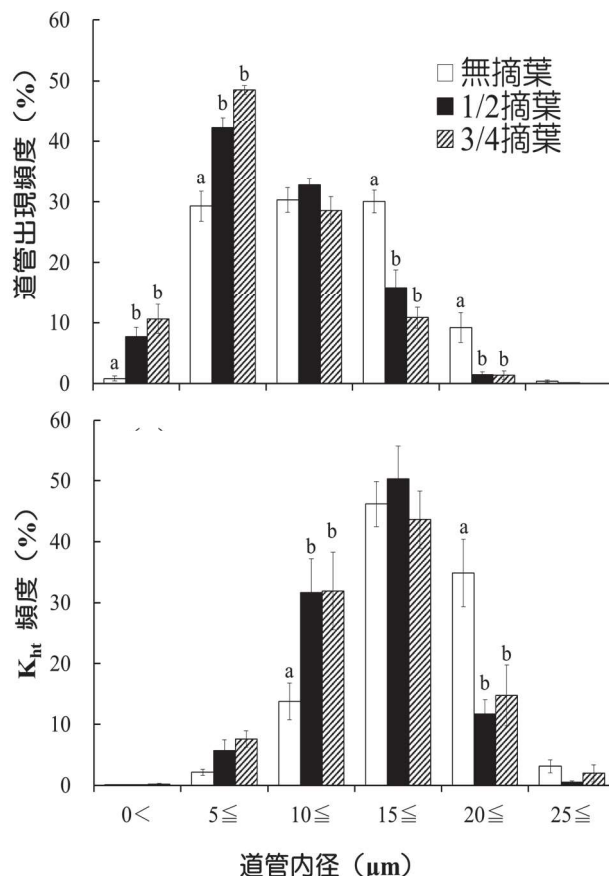


図-2-1 摘葉強度試験における道管内径および理論水分通道度 ( $K_{ht}$ ) 頻度分布  
エラーバーは標準誤差を示す。異なるアルファベットは各道管内径階で有意な差があることを示す (Tukey HSD test,  $p < 0.05$ ,  $n = 7$ )。 (上田ら 2019 改変)

### 2) 摘葉時期試験

摘葉時期試験の結果を表-2-2 および図-2-2 に示す。5月摘葉処理は、無摘葉よりも、平均道管内径と  $K_{st}$  は低い値を示し、道管密度は高くなった。また、道管内径階毎の道管出現頻度および  $K_{ht}$  頻度についても、5月摘葉処理は、無摘葉よりも小径内径の道管において出現頻度が高くなる傾向を示した (表-2-2, 図-2-2)。それに対し、6月摘葉処理は、無摘葉と明確な差は認められなかった。

表-2-1 摘葉強度試験における当年枝の水分通道組織構造を表すパラメータ (上田ら 2019 改変)

処理区	平均道管内径 ( $\mu\text{m} \pm \text{SE}$ )	道管密度 (個 $\text{mm}^{-2} \pm \text{SE}$ )	水分通道域 (% $\pm \text{SE}$ )	理論比水分通道度 ( $K_{st}$ ) ( $\text{kg s}^{-1}\text{MPa}^{-1}\text{m}^{-1} \pm \text{SE}$ )
無摘葉	13.22 $\pm$ 0.46 <sup>a</sup>	959 $\pm$ 103 <sup>a</sup>	14.36 $\pm$ 0.85 <sup>a</sup>	0.75 $\pm$ 0.08 <sup>a</sup>
1/2摘葉	10.24 $\pm$ 0.39 <sup>b</sup>	1455 $\pm$ 86 <sup>b</sup>	13.60 $\pm$ 0.63 <sup>ab</sup>	0.43 $\pm$ 0.09 <sup>b</sup>
3/4摘葉	9.74 $\pm$ 0.26 <sup>c</sup>	2090 $\pm$ 87 <sup>c</sup>	18.41 $\pm$ 1.01 <sup>c</sup>	0.42 $\pm$ 0.05 <sup>b</sup>

SEは標準誤差を示す。異なるアルファベットは有意な差があることを示す (Tukey HSD test,  $p < 0.05$ ,  $n = 7$ )。



表 -2-2 摘葉時期試験における当年枝の水分通道組織構造を表すパラメータ (上田ら 2019 改変)

処理区	平均道管内径 ( $\mu\text{m} \pm \text{SE}$ )	道管密度 (個 $\text{mm}^{-2} \pm \text{SE}$ )	水分通道域 (% $\pm \text{SE}$ )	理論比水分通道度 ( $K_{st}$ ) ( $\text{kg s}^{-1} \text{MPa}^{-1} \text{m}^{-1} \pm \text{SE}$ )
<b>1/2摘葉</b>				
無摘葉	12.82 $\pm$ 0.41 <sup>a</sup>	963 $\pm$ 97 <sup>a</sup>	13.77 $\pm$ 1.24	0.77 $\pm$ 0.17 <sup>a</sup>
6月摘葉	11.54 $\pm$ 0.36 <sup>ab</sup>	1310 $\pm$ 70 <sup>a</sup>	15.47 $\pm$ 1.16	0.55 $\pm$ 0.09 <sup>ab</sup>
5月摘葉	8.19 $\pm$ 0.41 <sup>c</sup>	2841 $\pm$ 521 <sup>b</sup>	16.95 $\pm$ 1.56	0.25 $\pm$ 0.04 <sup>bc</sup>
<b>3/4摘葉</b>				
無摘葉	12.90 $\pm$ 0.63 <sup>a</sup>	1087 $\pm$ 129 <sup>a</sup>	15.00 $\pm$ 0.79	0.62 $\pm$ 0.09 <sup>a</sup>
6月摘葉	11.10 $\pm$ 0.40 <sup>a</sup>	1765 $\pm$ 143 <sup>ab</sup>	18.90 $\pm$ 0.90	0.57 $\pm$ 0.05 <sup>ab</sup>
5月摘葉	7.49 $\pm$ 0.36 <sup>b</sup>	3312 $\pm$ 555 <sup>bc</sup>	17.16 $\pm$ 1.67	0.18 $\pm$ 0.04 <sup>c</sup>

SEは標準誤差を示す。異なるアルファベットは有意な差があることを示す (Tukey HSD test,  $p < 0.05$ ,  $n = 7$ )。

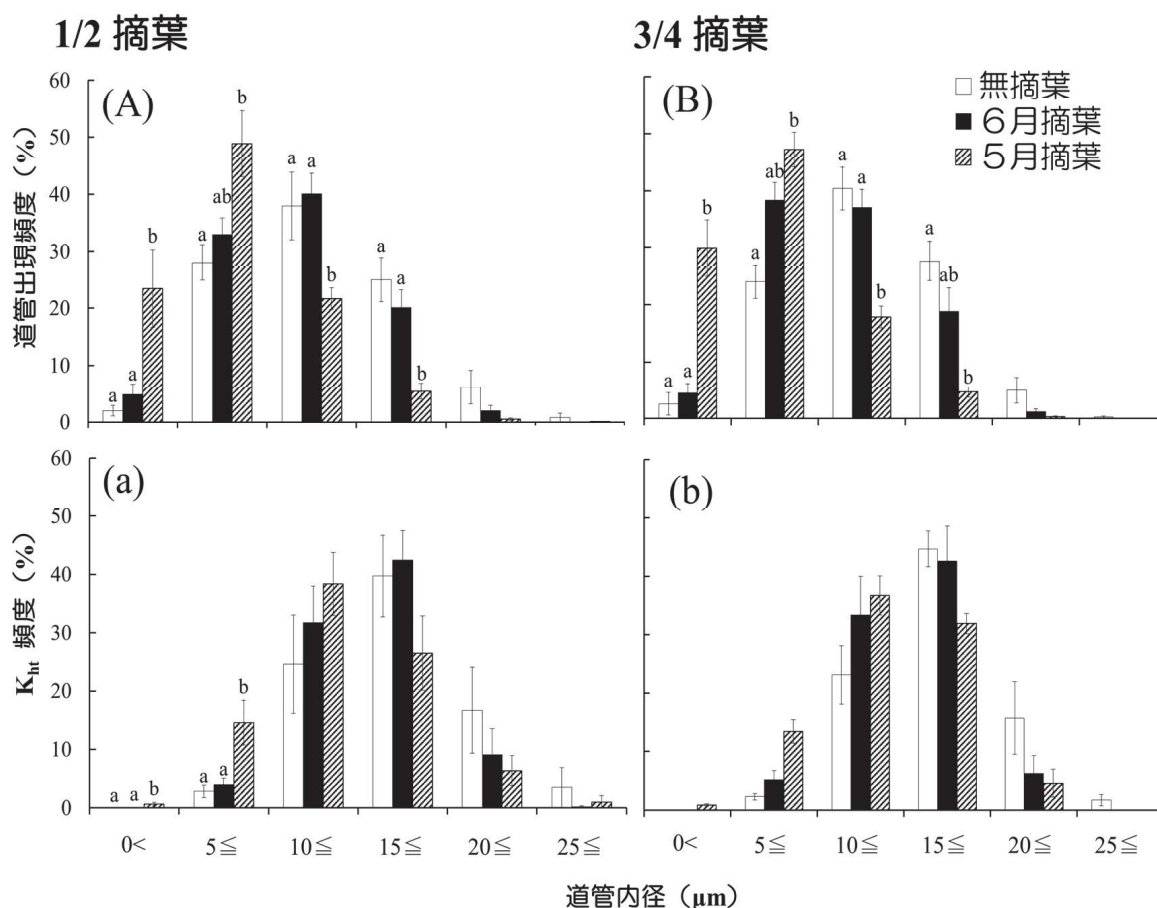


図 -2-2 摘葉時期試験における道管内径および理論水分通道度 ( $K_{st}$ ) 頻度分布  
1/2 摘葉区の道管出現頻度 (A) と  $K_{st}$  頻度 (a), 3/4 摘葉区の道管出現頻度 (B) と  $K_{st}$  頻度 (b)。エラーバーは標準誤差を示す。異なるアルファベットは各道管内径階で有意な差があることを示す (Tukey HSD test,  $p < 0.05$ ,  $n = 7$ )。(上田ら 2019 改変)

## 2.4. 考察

摘葉が及ぼすブナ当年枝木部の水分通道組織構造への影響は、摘葉時期、摘葉強度および水分条件により異なった。展葉完了まもなくの5月摘葉処理は、摘葉強度の上昇に従い、当年枝木部に小径内径の道管を増加させ道管密度を高めた。それに対し、展葉

完了からしばらく後の6月摘葉処理は、当年枝木部の水分通道組織構造に明確な影響を及ぼさなかった。これらのことから、展葉完了まもなくに生じる失葉は、ブナの当年枝木部の水分通道組織構造に大きな影響を及ぼすのに対し、展葉完了からしばらく後の失葉は、ほとんど影響を及ぼさないとと言える。

ブナの初形成道管列の木化は、枝では展葉前後2週間、幹では展葉後6~8週間後に生じる (Takahashi *et al.* 2013 ; 2015)。また、散孔材であるブナの道管は、展葉開始の1ヶ月以上後 (Suzuki *et al.* 1996) あるいは展葉終了前後1ヶ月に成熟する (Suzuki *et al.* 2000)。そのため、失葉時期の違いが当年枝木部の水分通道組織構造に与える影響の違いは、道管の木化時期や成熟時期と関係して生じた可能性が考えられる。

これまで、食葉性昆虫による落葉広葉樹への食害は、常緑針葉樹への食害とは異なり、深刻な食害を複数年にわたり連続して受けない限り、大きな影響はないとされてきた (柴田 1999)。しかし、本研究の結果から、食葉性昆虫の食害は、落葉広葉樹の木部水分通道組織構造に影響を与える可能性があり、その影響の大きさは、食害時期や強度および水分環境の違いにより異なることが考えられた。そのなかで、展葉完了まもなく失葉させるブナハバチの食害は、展葉完了からしばらく後に失葉させるブナアオシャチホコの食害と比較し、ブナの当年枝木部の水分通道組織構造に及ぼす影響が大きいとことが推測された。

### 3. ブナハバチの食害を模した 展葉完了まもなくの摘葉が ブナ苗木の当年枝木部水分通道能力と 細根量に与える影響

#### 3.1. 緒言

2章において、ブナ苗木を展葉完了まもなくに摘葉した場合、当年枝木部の水分通道組織構造に影響し、平均道管内径の低下や道管密度の上昇が生じることが明らかになった。そのため、展葉完了まもなくに生じるブナハバチの食害による失葉は、木部の水分通道能力を低下させることが予想される。また、失葉は細根量にも影響を与えることが知られている (Gieger and Thomas 2002 ; Karolewski *et al.* 2010)。そこで本研究は、ブナ苗木に強度の異なる摘葉処理を実施し、摘葉がブナ当年枝木部の水分通道組織構造と水分通道能力および細根量に与える影響を調べた。

#### 3.2. 材料と方法

##### 3.2.1. 材料

神奈川県丹沢山系堂平産種子による3年生ブナ苗木18個体を供試材料として用いた。2017年11月初旬に京都府立大学附属演習林苗畑において、10Lポットに土壌 (鹿沼土 : 赤玉土 = 1 : 2) を入れ、ほぼ同じサイズの苗木を3個体ずつ植栽し6ポットを作成した。ポット作成後から実験終了までのポットの灌水施肥等の管理は2章と同様に行った。

##### 3.2.2. 摘葉処理

摘葉処理は、2章同様、野外で生育するブナが葉の展開を完了した展葉完了日を起点としてブナハバチの食害により失葉する日を京都地方気象台の気温データを用いて再現し、2018年5月7日に行った。摘葉処理は、6ポットすべてをガラス室に移動させた後、各ポット3個体のうち、2個体については、すべての葉について、それぞれ葉長の1/2と3/4を摘葉した (1/2摘葉区と3/4摘葉区)。残る1個体については摘葉処理を行わなかった (無摘葉区)。実験開始前の2018年3月時点の苗木サイズは、平均地際直径については、無摘葉区  $10.2 \pm 0.7$  (平均  $\pm$  SE) mm, 1/2摘葉区  $10.1 \pm 0.6$  (平均  $\pm$  SE) mm, 3/4摘葉区  $10.1 \pm 0.7$  (平均  $\pm$  SE) mm, 平均苗高については、無摘葉区  $62.3 \pm 5.1$  (平均  $\pm$  SE) cm, 1/2摘葉区  $55.3 \pm 7.0$  (平均  $\pm$  SE) cm, 3/4摘葉区  $56.9 \pm 8.1$  (平均  $\pm$  SE) cm である。

##### 3.2.3. 測定項目と測定方法

###### 1) 比水分通道度 ( $K_s$ )

当年枝木部の水分通道能力を明らかにするために、木部面積当たりの水分通道能力 (比水分通道度 ( $K_s$ ;  $\text{kg s}^{-1} \text{MPa}^{-1} \text{m}^{-1}$ )) を測定した。2018年8月上旬にすべての個体から、それぞれ1本ずつ当年枝をイオン交換水中に浸けハサミを用いて切断し採取した。採取した当年枝はイオン交換水を張ったバットに素早く移し、枝の先端から数えて3節目約3cmをカミソリを用いて水切りし試料とした。試料の基部側から1気圧60秒間フラッシュした後、試料の基部にチューブを繋ぎKCl溶液を180秒間流し、先端側からの流出量 (g) を測定した。流出量の測定は値が安定するまで5~10回繰り返す。平均流出量  $Q$  (g) を求めた。測定終了後、試料長  $L$  (m) を測定するとともに、試料基部側と先端側断面積から平

均通道断面積  $A$  ( $m^2$ ) を算出した。また、試料から KCl 溶液の液面までの高さを水柱高  $H$  (m) として記録した。平均流出量  $Q$  (g), 測定時間  $t$  (s), 水柱高  $H$  (m) での静水圧 (kPa) を次式により、比水分通道度 ( $K_s$ ;  $kg\ s^{-1}\ MPa^{-1}\ m^{-1}$ ) を計算した。

$$K_s = Q \times L / (9.807 A \times t \times H)$$

### 2) 木部水分通道組織構造

比水分通道度 ( $K_s$ ) を求めた試料について、厚さ  $20\mu m$  の木部横断切片を作成し、前章 2.2.4 の方法により木部水分通道組織構造を観察し各パラメータを算出した。

### 3) 摘葉と根量の関係

実験が終了した 8 月下旬に、個体毎にすべての葉を採取するとともに、地下部をすべて掘り取った。葉については個体毎に乾燥重量 (全乾  $80^\circ C$  72 時間) を求めるとともに、地下部については、直径  $1mm$  未満の根を細根、直径  $1mm$  以上を粗根と定義し (野口ら 2017), 個体毎に細根と粗根に分け恒量に達するまで乾燥 ( $80^\circ C$ ) させ、細根量、粗根量および総根量を測定した。

## 3.3. 結果

### 1) 比水分通道度 ( $K_s$ )

比水分通道度の結果を図 -3-1 に示す。比水分通道度 ( $K_s$ ) は、摘葉強度の上昇に従って低下する傾

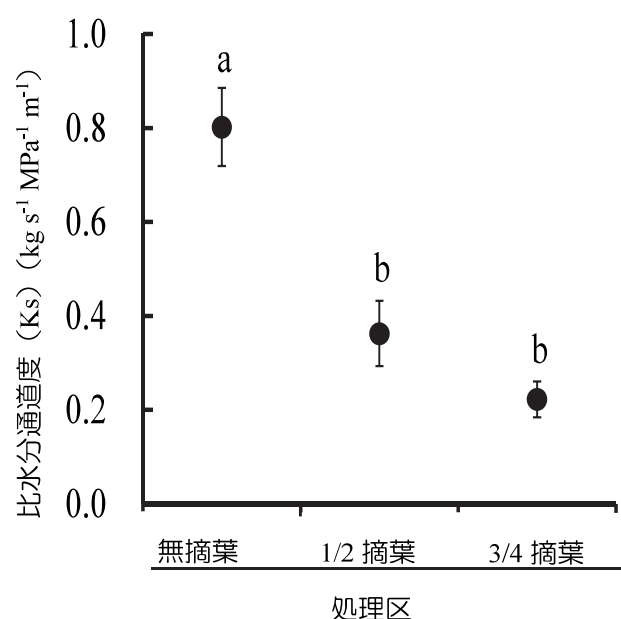


図 -3-1 各摘葉処理区における比水分通道度 ( $K_s$ ) エラーバーは標準誤差を示す。異なるアルファベットは有意な差があることを示す (Tukey HSD test,  $p < 0.05$ )。 (小沢ら 2019 改変)

向を示した。

### 2) 木部水分通道組織構造

2 章で得られた結果と同様、平均道管内径と理論比水分通道度 ( $K_{st}$ ) は、摘葉強度の上昇に従って有意に低下した。道管密度については、摘葉区は無摘葉区と比較し有意に高い値を示した。道管内径出現頻度および理論水分通道度 ( $K_{pt}$ ) の頻度分布についても 2 章と同様に摘葉強度の上昇とともに、小径内径の道管の割合が高くなる傾向を示し、小径内径の道管が水分通道を担う割合が高くなる傾向を示した (結果の図表は省略)。

### 3) 摘葉と根量の関係

総根量と粗根量の測定結果を図 -3-2 に、葉量と細根量の関係を図 -3-3 に示す。総根量と粗根量は、処理区間で差は認められなかった。一方、細根量については、摘葉区は無摘葉区と比較し有意に減少した (図 -3-2)。葉量と細根量の関係は、処理区と無関係に高い相関を示した (図 -3-3)。

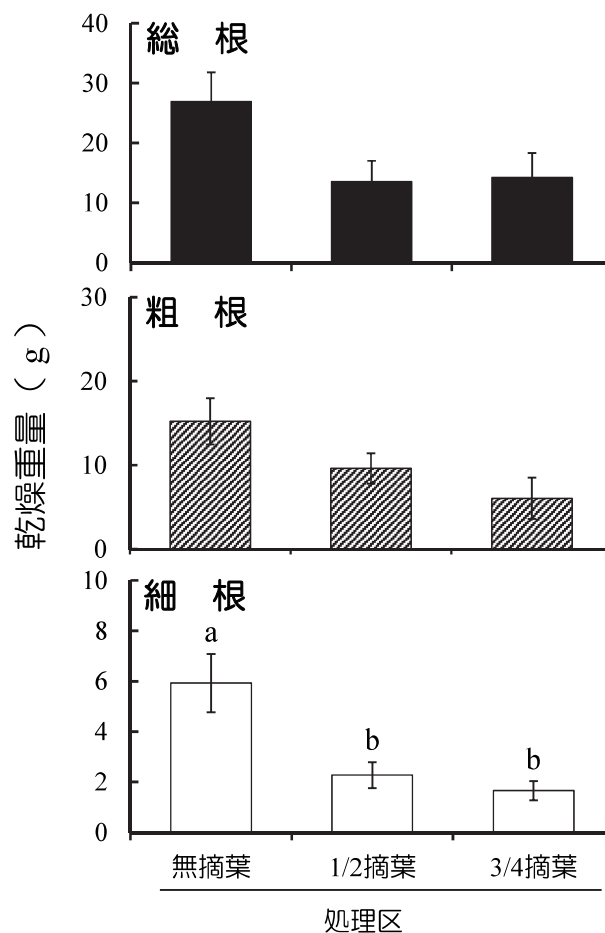


図 -3-2 各摘葉処理区における根量の分布 エラーバーは標準誤差を示す。異なるアルファベットは有意な差があることを示す (Tukey HSD test,  $p < 0.05$ )。 (小沢ら 2019 改変)

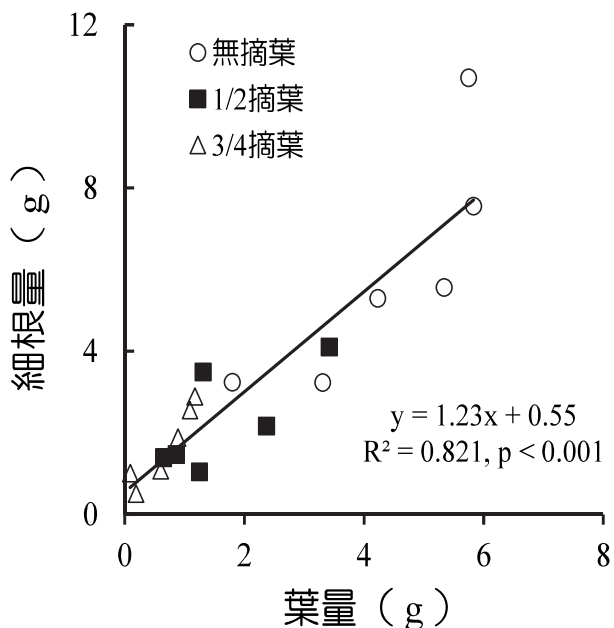


図-3-3 葉量と細根量の関係  
エラーバーは標準誤差を示す。異なるアルファベットは有意な差があることを示す (Tukey HSD test,  $p < 0.05$ )。 (小沢ら 2019 改変)

### 3.4. 考察

ブナの展葉完了まもなくの摘葉は、当年枝木部の水分通道組織構造に影響を与え、平均道管内径の低下と道管密度の上昇を生じさせ、小径内径の道管の割合を高くすることで小径内径の道管が水分通道を担う割合が増加し、理論比水分通道度 ( $K_{st}$ ) を低下させる (2章)。本章においても、展葉完了まもなくの摘葉は、当年枝木部の水分通道組織構造に同様の影響を与えることが確認された。

木部面積当たりの水分通道能力を示す比水分通道度 ( $K_s$ ) は、摘葉強度の上昇とともに低下する傾向を示した。また、摘葉強度の上昇とともに、小径内径の道管の出現頻度が増加し、 $K_{st}$  頻度も小径内径の道管で高くなる傾向を示した。道管の水分通道能力は「Hagen-poiseuille の法則」により、道管半径の4乗に比例することが知られている (Sellin *et al.* 2008 ; Sperry *et al.* 1994 ; Tyree *et al.* 1994; Tyree and Zimmermann 2002)。このことから、展葉完了まもなくの摘葉は、当年枝木部の水分通道組織構造に影響を与え、平均道管内径を低下させ、道管密度を上昇させることで、小径内径の道管が水分通道を担う割合が増加し、当年枝木部の比水分通道度 ( $K_s$ ) の低下を生じさせることが明らかとなった。

葉量と細根量の関係は、高い相関を示すことが知

られている (Gieger and Thomas 2002)。また、摘葉は、細根の量 (Gieger and Thomas 2002) や形態 (Quentin *et al.* 2011) に影響を及ぼすことも知られている。本研究においても、葉量と細根量は高い相関を示し、摘葉による葉量の減少により、細根量が減少した可能性がある。細根は、養水分の吸収を担うことが知られており (大橋ら 2012 ; Gieger and Thomas 2002)、摘葉を行うことで、ブナの土壤からの養水分の吸収能力を低下させる可能性が示された。

本研究の結果、展葉完了まもなくの摘葉は、ブナ当年枝木部の水分通道組織構造に影響を与え、当年枝木部の比水分通道度 ( $K_s$ ) を低下させるとともに、土壤からの養水分の吸収を担う細根量を減少させることで、ブナの水分生理に影響を与える可能性が示唆される。

## 4. 摘葉が圃場に生育する中型ブナの当年枝木部の水分通道組織構造に与える影響

### 4.1. 緒言

前章で、ポットに植栽された3年生のブナ苗木を用いた実験により、展葉完了まもなくの失葉は、ブナの当年枝木部の水分通道組織構造に影響を与えるとともに水分生理にも影響を及ぼす可能性があることを示した。しかしこの結果は、サイズが小さい3年生のポット苗木を用いて行った実験の結果であり、屋外に生育する大型のブナに該当するか否かは明らかでない。また、大型のブナにおいても展葉完了まもなくの失葉が当年枝木部の水分通道組織構造に影響を及ぼすとすると、その影響が失葉後何年間にわたり継続するかについても明らかではない。本章では、圃場に生育する10年生の中型サイズのブナに対し、摘葉時期と摘葉強度を変えて摘葉処理を施し、展葉完了まもなくの失葉が、ブナの当年枝木部の水分通道組織構造に影響を与えるか否かを検証した。また、摘葉処理後3年にわたり当年枝木部の水分通道組織構造を調べ、失葉の影響が何年にわたり継続して生じるかについて調べた。

### 4.2. 材料と方法

#### 4.2.1. 材料

神奈川県自然環境保全センター圃場に生育する丹沢山系堂平で採取した種子から育成した10年生ブ



ナ植栽木（平均胸高直径 4.44 ± 0.38（平均 ± SE）cm，平均樹高 4.08 ± 0.21（平均 ± SE）m）24 個体を用いた。24 個体のブナ植栽木を，各試験における処理区毎に，配置とサイズに偏りが生じないように 4 個体ずつ 6 グループに分けた。6 グループのうち 3 グループを摘葉時期試験に，残り 3 グループを摘葉強度および摘葉経過試験に用いた。

#### 4.2.2. 摘葉処理

##### 1) 摘葉処理日

摘葉処理は，2 章と同様，野外で生育するブナが葉の展開を完了した展葉完了日を起点としてブナハバチあるいはブナアオシヤチホコの食害によりブナが失葉する日を 2016 年と 2017 年の神奈川県自然環境保全センター苗畑の常時観測気温データを用いて予測し，2016 年 5 月 16 日，2017 年 5 月 18 日および 6 月 22 日に行った。

##### 2) 摘葉時期試験

6 グループのうち摘葉時期試験に用いる 3 グループについて，1 グループは 2017 年 5 月 18 日（5 月全摘葉区）に，残り 2 グループのうち 1 グループは 2017 年 6 月 22 日に（6 月全摘葉区）に，それぞれ葉柄のみを残し全葉をすべての葉についてハサミを用いて摘葉処理した。残り 1 グループについては，摘葉処理しなかった（無処理区）。

##### 3) 摘葉強度および摘葉経過試験

摘葉処理は，2016 年 5 月 16 日に行った。摘葉時期試験に用いなかった残り 3 グループうち，1 グループについては葉長の 3/4(3/4 摘葉区)を，もう 1 グループについては葉柄のみを残し全葉（全摘葉区）を，全ての葉についてハサミを用いて摘葉処理した。残り 1 グループは，摘葉処理しなかった（無処理区）。

##### 4) 水分通道組織構造の観察

当年枝の木部横断面における水分通道組織構造を観察するため，摘葉処理を実施した各年の 8 月上旬に，長さ 3cm 程度の当年枝を 1 個体あたり 3 試料ずつ採取した。また，摘葉処理後の経過を観察するために，摘葉強度および摘葉経過試験においては，摘葉処理翌年（摘葉処理 1 年後）と摘葉処理翌々年（摘葉処理 2 年後）の 8 月上旬に，長さ 3cm 程度の当年枝を 1 個体あたり 3 試料ずつ採取した。採取した試料から，厚さ 20μm の木部横断切片を作成し，前章 2.2.4 の方法により木部水分通道組織構造を観察し各パラメータを算出した。

### 4.3. 結果

#### 1) 摘葉時期試験

摘葉時期試験の結果を表 -4-1 および図 -4-1 に示す。5 月全摘葉区は，無処理区と比較し，平均道管内径と  $K_{st}$  は低い値を示し，道管密度は高くなった（表 -4-1）。また，道管内径階毎の道管出現頻度と  $K_{ht}$  頻度についても，5 月全摘葉区では，内径の小さな道管で出現頻度が高くなる傾向を示した（図 -4-1）。それに対し，6 月全摘葉区は無処理区と明確な差は認められなかった。

#### 2) 摘葉強度および摘葉経過試験

摘葉強度および摘葉経過試験の結果を表 -4-2 および図 -4-2 に示す。摘葉処理当年の当年枝木部は，摘葉強度が高くなるにしたがい，平均道管内径と  $K_{st}$  が低下し，道管密度は高くなる傾向を示した（表 -4-2）。また，道管内径階毎の道管出現頻度と  $K_{ht}$  頻度についても，摘葉強度が高くなるにしたがい，内径の小さな道管で出現頻度が高くなる傾向を示し

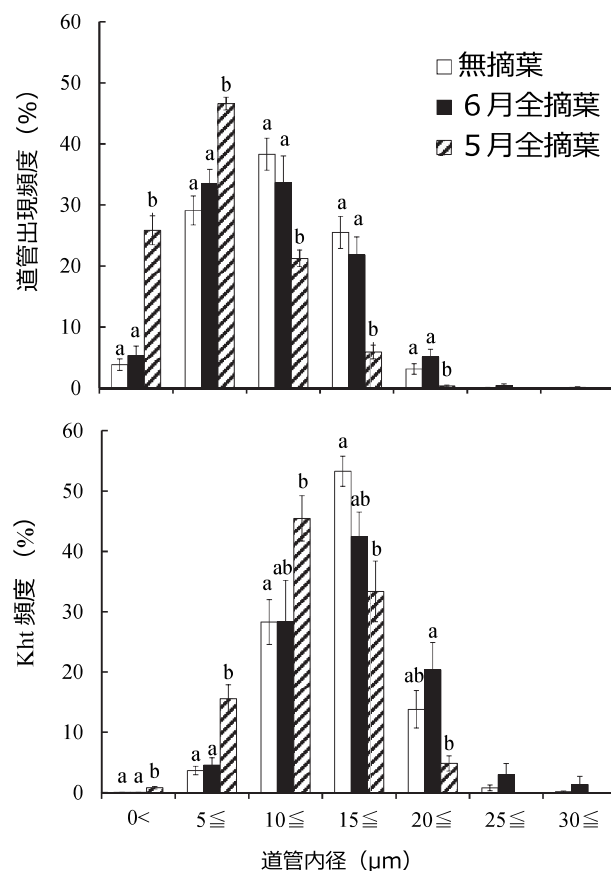


図 -4-1 摘葉時期試験における道管内径階毎の道管出現頻度及び理論水分通道度 ( $K_{ht}$ ) 頻度分布

エラーバーは標準誤差を示す。異なるアルファベットは各道管内径階で有意な差があることを示す (Tukey HSD test,  $p < 0.05$ )。 (植村ら 2019 改変)

表 -4-1 摘葉時期試験における当年枝木部の水分通道組織構造を表すパラメータ (植村ら 2019 改変)

処理区	平均道管内径 ( $\mu\text{m} \pm \text{SE}$ )	道管密度 (個 $\text{mm}^{-2} \pm \text{SE}$ )	水分通道域 (% $\pm \text{SE}$ )	理論比水分通道度 ( $K_{st}$ ) ( $\text{kg s}^{-1}\text{MPa}^{-1}\text{m}^{-1} \pm \text{SE}$ )
無摘葉	12.31 $\pm$ 0.38 <sup>a</sup>	1203 $\pm$ 64 <sup>a</sup>	15.84 $\pm$ 0.67 <sup>a</sup>	0.70 $\pm$ 0.07 <sup>a</sup>
6月全摘葉	12.08 $\pm$ 0.32 <sup>a</sup>	1560 $\pm$ 132 <sup>a</sup>	20.52 $\pm$ 1.61 <sup>b</sup>	0.81 $\pm$ 0.14 <sup>a</sup>
5月全摘葉	8.02 $\pm$ 0.26 <sup>b</sup>	3431 $\pm$ 200 <sup>b</sup>	20.87 $\pm$ 1.11 <sup>b</sup>	0.20 $\pm$ 0.03 <sup>b</sup>

SEは標準誤差を示す。異なるアルファベットは有意な差があることを示す (Tukey HSD test,  $p < 0.05$ )。

表 -4-2 摘葉強度および摘葉経過試験における当年枝木部の水分通道組織構造を表すパラメータ (植村ら 2019 改変)

摘葉処理	処理区	平均道管内径 ( $\mu\text{m} \pm \text{SE}$ )	道管密度 (個 $\text{mm}^{-2} \pm \text{SE}$ )	水分通道域 (% $\pm \text{SE}$ )	理論比水分通道度 ( $K_{st}$ ) ( $\text{kg s}^{-1}\text{MPa}^{-1}\text{m}^{-1} \pm \text{SE}$ )
摘葉処理当年	無処理	14.87 $\pm$ 0.92 <sup>a</sup>	1154 $\pm$ 193 <sup>a</sup>	23.04 $\pm$ 2.09 <sup>a</sup>	1.66 $\pm$ 0.21 <sup>a</sup>
	3/4摘葉	10.94 $\pm$ 0.91 <sup>b</sup>	1819 $\pm$ 325 <sup>ab</sup>	20.73 $\pm$ 1.25 <sup>a</sup>	0.98 $\pm$ 0.17 <sup>b</sup>
	全摘葉	9.64 $\pm$ 0.58 <sup>b</sup>	2493 $\pm$ 310 <sup>b</sup>	22.62 $\pm$ 1.38 <sup>a</sup>	1.00 $\pm$ 0.12 <sup>b</sup>
摘葉処理 1 年後	無処理	12.44 $\pm$ 0.41 <sup>a</sup>	1281 $\pm$ 116 <sup>a</sup>	16.78 $\pm$ 0.93 <sup>a</sup>	0.71 $\pm$ 0.08 <sup>a</sup>
	3/4摘葉	10.94 $\pm$ 0.66 <sup>ab</sup>	2136 $\pm$ 360 <sup>ab</sup>	19.34 $\pm$ 1.31 <sup>ab</sup>	0.61 $\pm$ 0.10 <sup>a</sup>
	全摘葉	10.45 $\pm$ 0.37 <sup>b</sup>	2378 $\pm$ 303 <sup>b</sup>	21.86 $\pm$ 1.65 <sup>ab</sup>	0.64 $\pm$ 0.07 <sup>a</sup>
摘葉処理 2 年後	無処理	13.07 $\pm$ 0.56 <sup>a</sup>	1253 $\pm$ 187 <sup>a</sup>	16.94 $\pm$ 1.39 <sup>a</sup>	0.81 $\pm$ 0.08 <sup>a</sup>
	3/4摘葉	13.23 $\pm$ 0.35 <sup>a</sup>	1025 $\pm$ 82 <sup>a</sup>	15.53 $\pm$ 1.04 <sup>a</sup>	0.88 $\pm$ 0.06 <sup>a</sup>
	全摘葉	13.76 $\pm$ 0.57 <sup>a</sup>	971 $\pm$ 91 <sup>a</sup>	15.73 $\pm$ 1.08 <sup>a</sup>	0.97 $\pm$ 0.11 <sup>a</sup>

SEは標準誤差を、異なるアルファベットは有意な差があることを示す (Tukey HSD test,  $p < 0.05$ )。

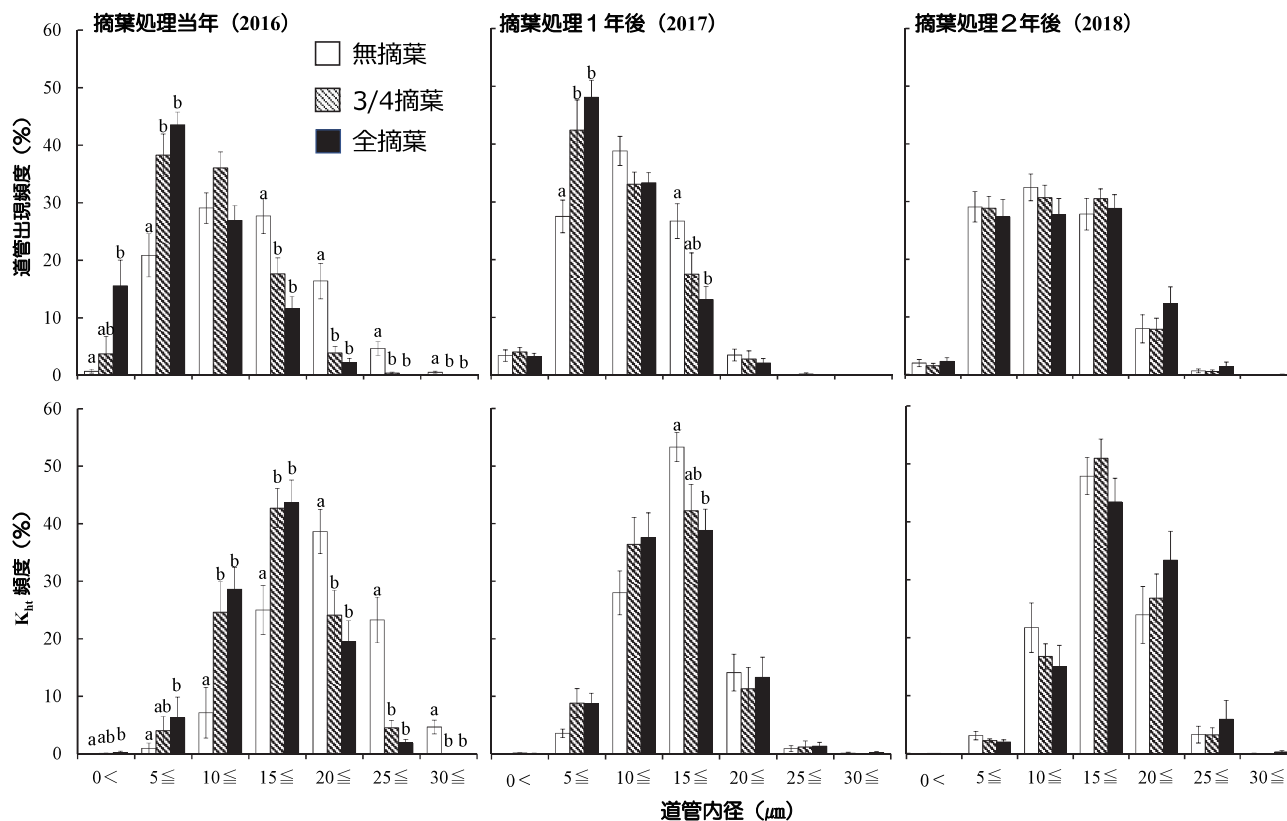


図 -4-2 摘葉強度および摘葉経過試験における道管内径階毎の道管出現頻度および理論水分通道度 ( $K_{ht}$ ) 頻度分布  
 エラーバーは標準誤差を示す。異なるアルファベットは各道管内径階で有意な差があることを示す (Tukey HSD test,  $p < 0.05$ )。(植村ら 2019 改変)

た(図-4-2)。摘葉処理翌年(摘葉処理1年後)の当年枝木部は、全摘葉区では、無処理区と比較し、平均道管内径は小さく、道管密度と内径の小さな道管の出現頻度は高い傾向を示した。それに対し、3/4摘葉区は無処理区と明確な差は認められなかった。摘葉処理翌々年(摘葉処理2年後)では、無処理区、3/4摘葉区および全摘葉区ともに、平均道管内径、道管密度および内径の小さな道管の出現頻度は、摘葉強度の違いによる差は認められなかった(表-4-2, 図-4-2)。

#### 4.4. 考察

屋外の圃場に生育する10年生中型サイズのブナにおいても、展葉完了まもなくの5月摘葉は、摘葉強度の上昇とともに、当年枝木部に内径の小さな道管を増加させ、道管密度を高めることが明らかとなった。それに対し、展葉完了からしばらく後の6月摘葉は、当年枝木部の水分通道組織構造に明確な影響を及ぼさなかった。これらのことから、ブナの樹齢やサイズに関わらず、展葉完了からしばらく後の失葉は、ブナの当年枝木部の水分通道組織構造にほとんど影響を及ぼさないのに対し、展葉完了まもなくの失葉は、大きな影響を及ぼすことが考えられた。また、展葉完了まもなくの摘葉は、苗木を用いた実験結果と同様に、野外に生育する中型のブナの当年枝木部においても内径の小さな道管を増加させ理論比水分通道度( $K_{st}$ )を低下させたことから、屋外に生育するブナにおいても、樹齢やサイズに関わらず、当年枝木部の水分通道を低下させ、ブナの水分生理状態に何らかの影響を及ぼす可能性が考えられる。

屋外に生育する中型のブナにおいて、摘葉によって生じた水分通道組織構造への影響(小径内径の道管の増加と道管密度の上昇)は、摘葉強度が高い場合には摘葉処理翌年においても継続して生じた。これらのことから、展葉完了まもなくの激しい失葉が、ブナの当年枝木部の水分通道組織構造に与える影響は、少なくとも失葉翌年まで続くことを示している。

## 5. まとめ

これまで、食葉性昆虫による落葉広葉樹への食害は、常緑針葉樹への食害とは異なり、深刻な食害を複数年にわたり連続して受けない限り、大きな影響

はないとされてきた(柴田1999)。しかし、本研究の結果から、展葉を完了まもなくに大発生しブナの葉を失葉させるブナハバチによる食害の影響は、小さくはないことが示された。

ブナハバチ大発生時に生じるブナハバチの食害による展葉完了まもなくの失葉は、ブナの樹齢やサイズに関わらず、ブナ当年枝木部の水分通道組織構造に影響を及ぼすことで当年枝木部の水分通道能力を低下させるとともに、土壌からの水分吸収を担う細根の量も減少させる可能性が考えられた。そのため、ブナハバチの食害による失葉は、ブナの通水コンダクタンスの低下を引き起こすとともに、土壌からの水分吸収についても困難となることで、ブナに生じる水ストレスを増大させ、ブナの水分生理状態に影響を与える可能性が考えられる。このことが、丹沢山地におけるブナ林の衰退に関係している可能性が考えられた。また、本研究結果は、丹沢山地におけるブナ林の保全のために、ブナハバチ大発生時にはブナハバチの防除が必要であること改めて示唆している。展葉完了まもなくの失葉が、ブナの当年枝木部の水分通道組織構造に与える影響は、少なくとも失葉翌年まで続くことが推測された。このことは、ブナハバチの食害により激しく失葉したブナに対し、翌年以降のブナハバチの食害を薬剤の樹幹注入により防除する際には、ブナ当年枝の水分通道組織の回復という視点から考えると、少なくとも2年間は防除を継続する必要があることを示唆している。このことは、丹沢山地においてブナハバチ防除を行う上で重要な知見となると考えられる。

## 引用文献

- Bednářová, E. and Merklová, L. (2007) Results of monitoring the vegetative phenological phases of European beech (*Fagus sylvatica* L.) in 1991-2006. *Folia Oecologica* 34 : 77-85
- Gieger, T. and Thomas, F. M. (2002) Effects of defoliation and drought stress on biomass partitioning and water relations of *Quercus robur* and *Quercus petraea*. *Basic and Applied Ecology* 3 : 171-181
- Hunter, A. F. and Lechowicz, M. J. (1992) Foliage quality changes during canopy

- development of some northern hardwood trees. *Oecologia* 89 : 316-323
- 堀田 庸・森川 靖・埜田 宏・松本陽介・松浦陽次郎・石塚和裕 (1993) 森林衰退. 101pp, 林業科学技術振興所, 東京.
- 鎌田直人 (1994) ブナアオシヤチホコ. 295-299. 森林昆虫. 小林富士雄・竹谷昭彦編, 567pp 養賢堂, 東京.
- 鎌田直人 (2006) ブナの食葉性昆虫ブナアオシヤチホコの密度変動. 日本生態学会 56 : 106-119
- Karolewski, P., Zadworny, M., Mucha, J., Napierala-Filipiak, A. and Oleksyn, J. (2010) Link between defoliation and light treatments on root vitality of five understory shrubs with different resistance to insect herbivory. *Tree Physiology* 30 : 969-978
- 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. 神奈川県林業試験場報告 22 : 7-18
- 越地正・谷脇 徹・田村 淳・山根正伸 (2008) 丹沢山地における 2007 年に発生したブナハバチ被害とこれまでのブナの衰退枯死経過. 神奈川県自然環境保全センター報告書 5:3-9
- Manion, P. D. and Lachance, D. (1992) *Forest decline concepts*. 249pp, APS Press, New York.
- 野口享太郎・韓 慶民・壁谷大介・稲垣善之・古澤仁美 (2017) 2015 年 - 2016 年における苗場山ブナ林の細根動態. 第 128 回日本森林学会大会学術講演集 DOI:10.11519/jfsc.128.0\_752.
- 大橋瑞江・中野愛子・平野恭弘 (2012) 土の中の根をみる方法 (樹木の根). *森林科学* 65 : 8-11
- 小沢真代・上田正文・古井真陽・植村恭子 (2019) ブナハバチの食害を模した展葉完了まもなくの摘葉がブナ苗木の当年枝木部水分通道能力と細根量に与える影響. *日緑工誌* 45 : 86-90
- Quentin, A. G., Beadle, C. L., O'Grady, A. P., and Pinkard, E. A. (2011) Effects of partial defoliation on closed canopy *Eucalyptus globulus* Labillardière: Growth, biomass allocation and carbohydrates. *Forest Ecology and Manage* 261: 695-702
- R Core Team (2018) R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- Sellin, A., Rohejarv, A. and Rahi, M. (2008) Distribution of vessel size, vessel density and xylem conducting efficiency within a crown of silver birch (*Betula Pendula*). *Trees* 22: 205-216
- 柴田叡弑 (1999) 樹木の虫害. 245-268. 樹木医学. 鈴木和夫編, 325pp 朝倉出版, 東京.
- Shinohara, A., Vikberg, V., Zinovjev, A. and Yamagami, A. (2000) *Fagineura crenativora*, a New Genus and Species of Sawfly (Hymenoptera, Tenthredinidae, Nematinae) Injurious to Beech Trees in Japan. *Bull. Natn. Sci. Mus., Tokyo, Ser. A* 26 : 113-124
- Sperry, J. S., Nichols, K. L., Sullivan, J. E. M. and Eastlack, S. E. (1994) Xylem embolism in ring-porous, diffuse-porous and coniferous tree of northern Utah and interior Alaska. *Ecology* 75: 1736-1752
- Suzuki, M., Yoda, K. and Suzuki, H. (1996) Phenological comparison of the onset of vessel formation between ring-porous and diffuse-porous deciduous trees in a Japanese temperate forest. *IAWA J* 17: 431-444
- Suzuki M, Hirano R, Yoda K (2000) Phenological analysis of wood formation in temperate deciduous ring and diffuse porous wood. In: *New Horizons in Wood Anatomy*. Kim YS (ed) Chonnam National University Press, 132-137
- 鈴木 透・山根正伸 (2013) 空中写真からわかるブナ林の衰退 (ブナ林の衰退 - 丹沢山地で起きていること -). *森林科学* 67 : 6-9
- Takahashi, S., Okada, N. and Nobuchi, T. (2013) Relationship between the timing of vessel formation and leaf phenology. *Ecological Research* 28: 615-624
- Takahashi, S., Okada, N. and Nobuchi, T. (2015) Relationship between vessel porosity and leaf emergence pattern in



- ring- and diffuse-porous deciduous trees in a temperate hardwood forest. *Botany-Botanique* 93 : 31-39
- 谷 晋・伴野英雄・山上 明 (2009) ブナハバチの卵期および幼虫期における温度と発育速度の関係. 東海大学総合教育センター紀要 29 : 107-113
- 谷 晋・伴野英雄・山上 明 (2012) 丹沢山地におけるブナハバチ幼虫のブナ葉への食害の経年変化 (2008-2011). 神奈川県自然環境保全センター報告 9:95-98
- 谷 晋・伴野英雄・山上 明 (2014) 神奈川県丹沢山地におけるブナハバチ幼虫のブナ葉への食害状況 (2013年). 東海大学総合教育センター紀要 34:159-162.
- 谷脇 徹 (2015) 丹沢山地におけるブナハバチの大発生と防除法の開発. *森林防疫* 64 : 165-173
- 谷脇 徹・相原敬次・齋藤央嗣・山根正伸 (2016) 丹沢山地ブナ林の衰退要因とその複合作用. 神奈川県自然環境保全センター報告書 14 : 1-12
- 谷脇 徹・猪野正明・鶴田英人・齋藤央嗣・相原敬次・岡田充弘 (2015) ブナ若木へのジノテフラン樹幹注入によるブナハバチの防除効果. *樹木医学研究* 19 : 139-148
- 丹沢大山総合調査団 (2006) 丹沢大山総合調査, アトラス丹沢第二集. 丹沢大山総合調査実行委員会 50pp.
- Tyree, M. T., Davis, S. D. and Cochard, H. (1994) Biophysical perspectives of xylem evolution: is there a trade-off of hydraulic efficiency for vulnerability to dysfunction? *IAWAJ* 15: 335-360
- Tyree MT, Zimmermann MH (2002) *Xylem structure and the ascent of sap*. 283pp, Springer-Verlag, Berlin.
- 上田正文・谷脇 徹・齋藤央嗣・相原敬次 (2019) 昆虫食害を模した摘葉と水分条件がブナの当年枝木部の水分通道組織構造に与える影響. *日本森林学会誌* 101:76-81
- 植村恭子・上田正文・谷脇 徹・齋藤央嗣・相原敬次 (2019) 摘葉が圃場に生育する中型ブナ (*Fagus crenata* Blume) の当年枝木部の水分通道組織構造に与える影響. *日緑工誌* 45 : 91-96
- 山上 明・谷 晋・伴野英雄 (2007) ブナハバチ食害によるブナ枯死とブナ林の衰退. (丹沢大山総合調査団編, 丹沢総合調査学術報告書. 財団法人平岡環境科学研究所)
- 山根正伸・相原敬次・鈴木透・笹川裕史・原慶太郎・勝山輝男・河野吉久・山上 明 (2007) ブナ林の衰退機構と再生に向けた総合解析. (丹沢大山総合調査団編, 丹沢総合調査学術報告書. 財団法人平岡環境科学研究所)
- 山根正伸・鈴木 透 (2012) 丹沢山地におけるブナ衰退の時空間的特性. 神奈川県自然環境保全センター報告 9 : 13-21