

7. ブナハバチ食害によるブナ枯死とブナ林の衰退

山上 明¹⁾・谷 晋¹⁾・伴野 英雄²⁾

Death of Siebold's Beech Trees, *Fagus crenata*, and Decline of the Beech Forest Damaged by Feeding of a Saw Fly, *Fagineura crenativora* (Hymenoptera, Tenthredinidae), in the Tanzawa Mountains, Central Japan.

Akira Yamagami, Susumu Tani & Hideo Banno

要 約

丹沢山地のブナ林において、1997～2006年の10年間、ブナハバチ *Fagineura crenativora* Vikberg & Zinovjev 幼虫によるブナ葉の食害状況を目視により継続調査した。1997年および1998年にブナハバチ大量発生が起こり、丹沢山地の広域のブナ林に著しい食害が観察された。著しい食害は2000年に一度おさまったが、その後、毎年、主稜尾根部のあちこちで局所的に発生した。2006年、全域で食害はまったく沈静化した。

丹沢山堂平にある1997～1999年の3年連続してブナハバチの重大な食害を受けた林分において、ブナ個体の衰弱・枯死と林分衰退の状況を調査した。その結果、枯死個体数が指数関数的に増加してきたことが分かった。当該林分は、ギャップが拡大し、明るい開放的環境に移行しつつあるが、2000年以降、ブナハバチによる目立った食害がなく、枯死木数は頭打ちになりつつある。今後、ブナハバチが著しい食害を繰り返すと、新たなブナ枯死が進行し、林分は徐々に衰退し、ギャップが拡大するとともに、シカの採食による稚樹の生育阻害とあいまってやがて草地化していくと予想される。

丹沢山堂平から山頂にかけてのブナ林で、ブナハバチの激害を受けたブナ個体の衰弱・枯死の状況をモニタリングした。その結果、全失葉する激害を受けたブナは、指数関数的に枯死が進行していることが明らかになった。このままの速度で枯死木数が増加していった場合、2012年には、被激害木のすべてが立ち枯れる計算になる。

堂平林分と堂平から丹沢山頂にかけてマーキングした被激害ブナの春の芽吹き状況を調査した。その結果、ブナハバチによる全失葉をともなう激害を受けたブナは、翌年以降の春の芽吹きが遅れる傾向が認められた。

ブナハバチ食害が引き起こすブナ枯死のメカニズムを提唱した。ブナ個体の衰弱には、オゾンなどの大気汚染物質、シカの摂食圧による林床植生退行にともなう土壌の乾燥化およびブナハバチ食害などの複数のストレス要因が関与する。衰弱したブナ個体は、翌年春の芽吹きが遅れ、そこにブナハバチが集中して産卵する。集中産卵されたブナは高密度の幼虫に摂食され、全失葉する激害を受ける。翌年の芽吹きは再び遅れる。こうして短期間に繰り返しブナハバチによる激害を受け、枯死にいたる。

丹沢山地主稜尾根部における、1980年代のブナ林枯損・草地化にブナハバチの関与は考えにくい。しかし、丹沢山地広域のブナ林における1990年代以降の単木的なブナ枯死にはブナハバチ大量発生とそれに伴う著しい食害が強く関与していると考えられる。

(1) はじめに

丹沢ブナ林の衰退・枯損の問題は、今なお、丹沢再生の最重要課題である。1980年代に急速に進行した主稜尾根部のブナ林衰退は、前丹沢大山自然環境総合調査の実施をうながす直接的な原因になった。調査の結果から、酸性霧や高濃度オゾンなどの大気汚染物質が枯損の主要な原因であろうと推論された(丹沢大山自然環境総合調査団, 1997)。その後、多角的な研究成果が集積される中で、現在、光化学オキシダント(オゾンなど)の大気汚染物質に加え、風況、水分ストレスなどの生育条件およびブナハバチ被害など複数の要因が複合的に作用してブナ枯れを引き起こしていると考えられるようになった(丹沢大山総合調査実行委員会, 2006)。今後、それぞれの要因がブナ枯れにどのように結びついているかをさらに明らかにしていくとともに、諸要因の相互関係についての研究が求められている。

ブナハバチによる著しい食害がブナ枯死を招くことは、すでに越地ほか(2006)による年輪解析と被害木のモニタリングにより明らかされた。今や、丹沢におけるブナ枯れに

ブナハバチの関与を抜きにして考えることはできない。しかし、主稜尾根部にブナ枯れが進行した1980年代は、ブナハバチの存在はほとんど知られていなかったし、大量発生の記録もない。したがって、現在進行中のブナ枯死と以前主稜尾根部で起こった急激なブナ林枯損は、異なる原因と過程によって生じていると考えなくてはならない。

関東・東北のあちこちのブナ林でブナハバチの大量発生が起こり、食害による深刻な被害が知られるようになったのは1990年代になってからである(山上ほか, 2001)。最近では、紀伊半島のブナ林にも同様の被害が報告されている(木南, 2005)。丹沢におけるブナハバチの大規模な大量発生は1993年、1997年、1998年の3回あり、山地の広域のブナ林に大きな被害をもたらしたが、1999年以降もなお、主稜尾根部を中心に局所的に頻発している。現在も、主稜尾根部のブナ枯れは、徐々に進行しているが、堂平など、従来比較的健全と言われていた主稜尾根部北側斜面のブナ林にもブナ立ち枯れが目立ち始めている。

ここでは、丹沢山地の広域における1997年以後10年間にわたるブナハバチ被害状況を報告するとともに、1997～1999年に連続的にブナハバチ被害を受けたブナとブナ林のモニタリング調査の結果を報告する。調査結果から著し

1) 東海大学総合教育センター 2) 桜美林大学コア教育センター

いブナハバチ食害がブナ枯死を引き起こす事実を再確認し、ブナ枯死がブナ林衰退にどのように結びつくかを明らかにした。さらに、ブナハバチ食害がブナ枯死を引き起こすメカニズムについての仮説を提唱したい。

本報告をまとめるにあたり、貴重なご助言をいただいた神奈川県自然環境保全センター研究部越地正および田村淳両氏に厚くお礼申し上げる。また、川崎市立稲田中学校講師住谷幸一氏には、常日頃現地調査に同行していただき、ご協力いただいた。併せてお礼申し上げたい。

(2) 調査地域と調査方法

A. ブナハバチ食害状況の広域モニタリング

丹沢山地主稜尾根部および丹沢山堂平のブナの食害状況を調べた。2004 年は鍋割山稜の小丸付近、丹沢山、堂平、檜洞丸、熊笹ノ峰、大室山の 6 調査地としたが、2005 年はこれに三国山のブナ林を追加した。三国山以外の調査地では、1997 年以来、ほとんど同じ方法で食害状況調査を継続してきた。三国山の追加は 2004 年以降西丹沢大室山における食害が目立ち始め、山地西部へのブナハバチ被害拡大が懸念されたためである。また、1997～1999 年に蛭ヶ岳の山頂付近の登山道に沿ったブナ林において行った調査の結果も加えた。表 1 にこれらの調査地と観察ルートの概要をまとめた。

各調査地で、観察ルートの登山道に沿って歩きながら、任意に選んだ 100～400 本について、ルート沿いに生育しているブナ立木 1 本 1 本について、双眼鏡を用いて葉群をつぶさに観察し、ブナハバチによる食害状況を記録した。長期間調査を継続するために、毎年、歩くルートと距離をできるだけ変えないようにしているので、結果的に、ほとんど同じブナ立木を観察していることになる。

ブナハバチによる食害の程度は、ほとんど食害を被っていないものから、完全に葉を失って丸坊主になっているものまで連続的であり、これを目視により段階的に評価することはかなり熟練を要する。本調査では、目視に当たる特定の調査者を決めておき、評価に当たった。評価は次の基準に従い、1, 2, 3 の 3 段階とし、それぞれ被食度 1, 2, 3 とした。被食度 1：摂食痕が認められないか、枝先を中心に食痕はあるが、あまり食害が目立たないもの。被食度 2：激しく食害され、葉がすいて見えるもの。被食度 3：葉がほとんど食い尽くされて丸坊主になったもの。被食度 1, 2, 3 の実例を図 1 に示した。各調査地の平均被食度を食害指数とした。

表 1. ブナハバチによるブナ食害調査地と調査ルート

調査地	標高(m)	踏査距離(km)	ルート
鍋割山	1240～1340	0.8	小丸から鍋割山に向かう尾根
丹沢山	1340～1560	2.2	丹沢山山頂周辺と三峰に下る尾根
堂平	1050～1250	1.0	堂平内の遊歩道
蛭ヶ岳	1580～1670	0.5	山頂付近南側斜面
檜洞丸	1540～1600	1.1	檜洞丸山頂付近の登山道
熊笹ノ峰	1430～1520	1.0	熊笹ノ峰から檜洞丸へ向かう尾根
大室山	1420～1560	0.8	大室山山頂から犬越峠への尾根
三国山	1200～1320	0.6	明神峠から三国山への登山道

ブナハバチは春のブナの芽吹きに同調するように羽化し、すぐに交尾・産卵する。卵は 10 日ほどで孵化する。孵化した幼虫はブナ葉を摂食し、成長する。摂食を終え、成長しきった幼虫は樹冠から落下し、最後の脱皮をして土中浅く（L 層直下）潜り、繭を造る（Shinohara *et al.*, 2000; 山上ほか, 2001）。樹上における幼虫期間は 1 ヶ月前後である。もちろん、生活史の進行は、年により早遅があるし、標高により 1～2 週間ずれるなど、場所によって幾分異なるが、丹沢山地では、毎年、どの地域も 6 月下旬には樹上に幼虫は見あたらない。この時期以降、すなわち、樹上から幼虫の姿が消えてから、本調査を開始した。この調査は 9 月中旬まで可能であるが、雨天や霧など天候が不順な時は正しい評価ができないので、すべての調査は夏期（6 月下旬～9 月中旬）の晴天か比較的好天な日を選んで実施した。2004 年の調査は 6 月 29 日～8 月 12 日に、2005 年の調査は 6 月 26 日～9 月 3 日に実施した。

B. ブナハバチ食害に基づくブナ枯死モニタリング

a. 堂平の特定林分におけるブナ衰弱・枯死モニタリング

丹沢山堂平の中央部にある約 0.5 ha の平坦な土地（標高 1210m）はブナの純林であり、100 本を超えるブナが林立している（図 2）。この林分のブナは 1997 年、1998 年および 1999 年と 3 年連続してブナハバチによる顕著な食害が見られた。2003 年 5 月上旬、この林分のブナ一本一本に番号をつけ、ブナ個体の位置関係を測量し、胸高直径を記録した。その後、2006 年まで、毎年 5 月上旬にブナ個体の衰弱・枯死状況と芽吹きの早遅を観察・記録し、どのブナ個体が衰弱・枯死して行くか、モニタリング調査を実施した。芽吹き時期のチェックをしたのは、ブナハバチ産卵とブナ芽吹きが強く関係しているからである（山上ほか, 2005）。



被食度 1

被食度 2

被食度 3

図 1. ブナハバチ食害によるブナ葉の被食度



図 2. 丹沢山堂平の調査林分。写真は 2003 年春

b. ブナハバチ全失葉被害木の衰弱・枯死モニタリング

ブナハバチによって激害を受け、葉を完全に失って丸坊主になったブナ個体（被食度 3）のほとんどは、ブナハバチ幼虫が樹上から降りた後、盛夏になって二次開葉する。したがって、これらのブナ個体は過大なエネルギー消費を強いられることになり、その生理的ストレスは、再芽吹きをしない個体とは比較にならないほど重大であり、そのことが枯死に繋がると考えられる（桃澤, 1998; 鎌田, 2005）。本調査では、過去、被食度 3 の食害を被ったブナ個体が、衰弱・枯死するか否か、また、枯死に至るのであれば、何年要するかを調査した。

1997～1999 年に丹沢山で、被食度 3 の食害を受けたブナ合計 98 本に個体番号をつけ、携帯型 GPS を用いてその位置と標高を記録し、胸高直径を測定した。そのうち 91 本は、1997 年と 1998 年夏、堂平から三峰山稜を経て丹沢山に登る登山道沿いのブナ個体に番号をつけたものであり、残りの 7 本は、1999 年に堂平から三峰山稜にとりつく斜面にあるブナ個体について、新たに番号を追加したものである。その後 2006 年まで、毎年 5 月、これらの番号をつけたブナ個体 98 本について、衰弱・枯死の状況をモニタリングした。さらに 2003 年以降、これらの識別ブナ個体について芽吹きの手遅れもあわせて観察・記録した。

c. ブナ衰弱・枯死の過程におけるブナハバチ個体密度のモニタリング

丹沢山山頂近くの 1 本のブナについて、ブナハバチ密度と葉の数を経年的に計数し、ブナ個体が衰弱・枯死に到るまでのブナハバチ密度と葉密度の関係を調査した。この

ブナは例年、周囲のブナに比べてブナハバチ密度が高く、1997, 1998, 2002, 2005 年と過去 10 年間に 4 回全失葉（被食度 3）し、2004 年にも被食度 3 に近い食害が観察され、つごう 5 回の激害を受けた。その結果、2004 年より衰弱が目立つようになり、2005 年には枝先の枯れ込みも急速に進行し、2006 年は枯死寸前となった。このブナの北側に突き出ている特定の下枝の 1 本（直径 4 cm）をサンプルとして、この一枝についている葉の総数とブナハバチ個体数（卵数および若齢幼虫数）をカウントした。カウントは 1997～2005 年の間に 5 回、5 月下旬から 6 月上旬にかけて行った。年により産卵時期と産卵期間が異なるので、カウントするブナハバチのステージを統一することはできず、卵のみを数えた場合と、卵と孵化後間もない若齢（1, 2 齢）幼虫を合わせて数えた場合があった。なお、調査したブナは、先のブナハバチ被害木の衰弱・枯死モニタリング調査における N.84（表 5）のブナである。

(3) 結果

A. ブナハバチ食害状況の広域モニタリング

本総合調査期間である 2004 年と 2005 年のブナハバチの食害状況を表 2 に示した。2004 年で食害が最も著しかったのは檜洞丸であり、被食度 2 以上が全体の 39.2% を占め、食害指数（平均被食度）は 1.60 であった。全葉を失う激害を受けた個体（被食度 3）も 20.9% にのぼり、調査コース全体に重大な食害が見られた。大室山、熊笹ノ峰、丹沢山でも規模はやや小さいながら明らかな食害（食害指数 1.20～1.38）が確認され、被食度 3 の個体も所々に見られた。これらに対して、鍋割山稜や堂平では、ブナハバチ摂食痕は確認できるものの、目立った被害はなかった。

2005 年は大室山の被害が重大で、被食度 2 と 3 の個体が 43.0% を占めた。食害指数は 1.66 で前年の檜洞丸を上回る食害が発生したことになる。檜洞丸の食害（食害指数 1.38）はやや減少したが、丹沢山では食害指数が 1.41 と前年を上回り、かなり激しい食害が起きた。しかし、鍋割山稜、堂平、熊笹ノ峰および三国山での目立った食害は認められなかった。

表 3 に丹沢山地における 1997 年以降、過去 10 年間のブナハバチによる食害指数（平均被食度）をまとめた。1997 年には東丹沢から大室山に至る主稜尾根部を中心とした広範囲で一斉にブナハバチの大量発生が起こった。とくに丹沢山付近では食害指数 2.45 を記録した。被食度 2 の個体が 40.1%、被食度 3 の個体が 52.4% を占め、全体の 92.5% 以上が重大な食害を被るような大量発生が起こっ

表 2. 丹沢山塊におけるブナハバチによるブナ食害状況（2004 年, 2005 年）。数字は観察したブナ個体数

	鍋割山	丹沢山	堂平	檜洞丸	熊笹ノ峰	大室山	三国山
2004年							
被食度1	131	106	192	90	71	95	—
被食度2	3	10	7	27	26	18	—
被食度3	1	7	1	31	7	8	—
合計	135	123	200	148	104	121	—
2005年							
被食度1	155	166	397	133	111	73	246
被食度2	3	80	0	22	6	26	0
被食度3	0	13	0	23	6	29	0
合計	158	259	397	178	123	128	246

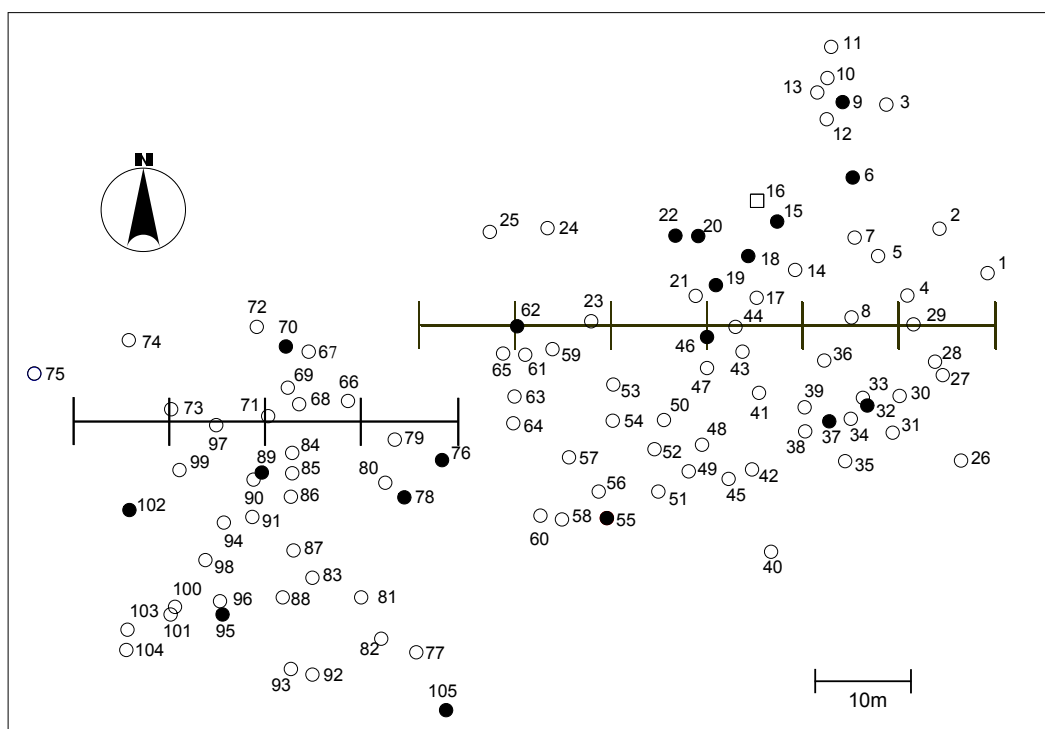


図 3. 堂平調査林分（標高 1210m）におけるブナの分布と枯死状況（2006 年 5 月現在）。○はブナ生木，●は立ち枯れ，□は衰弱木，数字は個体番号を示す

表 3. 丹沢山塊におけるブナハバチによるブナ食害状況（1997～2006 年）。数字は食害指数（平均被食度）を示す

	鍋割山	丹沢山	堂平	蛭ヶ岳	檜洞丸	熊笹ノ峰	大室山
1997年	1.22	2.45	1.54	1.78	1.79	1.56	1.32
1998年	—	1.94	1.54	1.55	2.11	1.81	1.08
1999年	1.01	1.21	1.45	1.01	1.08	1.01	1.00
2000年	1.00	1.00	1.00	—	1.00	1.00	1.00
2001年	1.00	1.29	1.00	—	1.00	1.00	1.00
2002年	1.00	1.29	1.00	—	1.47	1.15	1.00
2003年	1.00	1.19	1.00	—	1.16	1.09	1.00
2004年	1.04	1.20	1.05	—	1.60	1.38	1.28
2005年	1.02	1.41	1.00	—	1.38	1.15	1.66
2006年	1.00	1.00	1.00	—	1.00	1.00	1.00

た。堂平や熊笹ノ峰でも、2000 年以降の食害状況とは比較にならないほどの著しい食害状況が観察された。このような著しい食害は丹沢山と檜洞丸を中心に翌年（1998 年）も継続して起こった。1999 年は丹沢山と堂平にやや顕著な食害が観察されたが、他地域では、ほぼ沈静化した。2000 年は、ブナハバチの大量発生は丹沢山地全域で終息した。

2001 年～2005 年は丹沢山、檜洞丸、大室山などで局所的に著しい食害が観察されたが、丹沢山地全域にわたるブナハバチ被害は見られなかった。鍋割山稜および堂平では、2000 年以降目立った食害は観察されていない。また、大室山では 1999 年以降、食害を受けたブナはほとんど観察されなかったが、2004 年、再び食害が目立ち、2005 年には激害が発生した。2006 年は山地全体で沈静化した。いずれの地域でもブナハバチ食害は全く観察されなかったし、葉群にブナハバチの食痕を見出すこともできないくらい低い密度であった。

B. ブナハバチ食害に基づくブナ衰弱・枯死モニタリング

a. 堂平の特定林分におけるブナ衰弱・枯死モニタリング

個体番号をつけてマークキングしたブナの分布と 2006 年 5 月現在の枯死木の分布を図 3 に示した。ブナ 105 本のうち、枯死木が 9 本、衰弱木が 1 本ある。この林分では 1997 年以前、立ち枯れはほとんど目立たなかったが、ブナハバチが大量発生し、ブナが激しい食害を被った 1997 年～1999 年以降は立ち枯れが増加した。すなわち、ここ 10 年間にブナ枯死が林分全体に急激に進行した。現地は立ち枯れの増加と転倒・倒壊により林内にギャップが拡大し、明るい開放的な環境へと移行しつつある。

表 4 に、マークキングしたブナ 105 個体の胸高直径、枯死の記録、芽吹き時期の早遅を示した。マークキングした 2003 年 5 月の時点で、すでに 8 本のブナ立ち枯れがあった。その後、2003 年に 6 本、2004 年に 1 本、2005 年に 3 本、2006 年に 1 本の新たな枯死木が確認された。さらに、2002 年以前の枯死木増加を明らかにするために、2002 年以前に立ち枯れた 8 本それぞれについて、おおよその枯

表 4. 過去 (1997 ~ 1999 年) にブナハバチの著しい食害を受けた調査林分における全ブナ個体の胸高直径, 枯死状況, 春の芽吹ききの早遅の記録 (丹沢山堂平). ーは枯死, 遅は春の芽吹きが遅いことを示す

No	胸高直径 cm	春の芽吹ききの早遅			枯死の記録	No	胸高直径 cm	春の芽吹ききの早遅			枯死の記録
		2004 年	2005 年	2006 年				2004 年	2005 年	2006 年	
1	48					54	19			遅	
2	45	遅	遅			55	49	ー	ー	ー	2003年枯死
3	75	遅	遅			56	28		遅	遅	
4	46		遅	遅		57	47				
5	13					58	46				
6	34	ー	ー	ー	2002年枯死	59	14			遅	
7	56					60	23				
8	59					61	29				
9	45	ー	ー	ー	2003年枯死	62	46	ー	ー	ー	2003年枯死
10	76					63	50				
11	26			遅		64	38				
12	26	遅		遅		65	24			遅	
13	42	遅	遅			66	43				
14	60					67	17			遅	
15	38		遅	ー	2006年枯死	68	44	遅	遅	遅	
16	61	遅	遅		2005年から衰弱	69	48	遅	遅		
17	39					70	19	ー	ー	ー	2003年枯死
18	32	ー	ー	ー	1998~2001年枯死と推定	71	13				
19	35	ー	ー	ー	1998~2001年枯死と推定	72	53			遅	
20	37	ー	ー	ー	1998~2001年枯死と推定	73	55	遅			
21	45		遅			74	39		遅		
22	34	ー	ー	ー	1997年以前枯死と推定	75	94				
23	44					76	46	遅	ー	ー	2005年枯死
24	54					77	28				
25	71		遅			78	43	遅	ー	ー	2005年枯死
26	16					79	17	遅		遅	
27	10					80	25	遅			
28	13			遅		81	39				
29	66					82	42				
30	15					83	26			遅	
31	34			遅		84	22			遅	
32	16	遅	ー	ー	2005年枯損	85	42				
33	17			遅		86	34				
34	32	遅				87	53	遅			
35	14					88	51				
36	30					89	8	ー	ー	ー	2004年枯死
37	49	ー	ー	ー	1998~2001年枯死と推定	90	36				
38	60					91	40				
39	54					92	24			遅	
40	49					93	40				
41	41					94	34				
42	55	遅				95	46	ー	ー	ー	2003年枯死
43	47					96	15			遅	
44	37					97	21	遅		遅	
45	40					98	11			遅	
46	34	ー	ー	ー	2002年枯死	99	8		遅	遅	
47	28					100	39	遅			
48	34					101	17				
49	48					102	61	ー	ー	ー	1997年以前枯死と推定
50	28			遅		103	36				
51	34					104	22		遅	遅	
52	19		遅	遅		105	29	ー	ー	ー	2003年枯死
53	67										

死年の推定を試みた, 野外での観察から, ブナ立ち枯れは樹形, 大きさ, 風当たりなど, 諸々の条件により, 立ち枯れたブナの枯損進行の速度や状況が異なり, 一律に何年前に枯死したかの判断は難しい. ただ, 枯死して間もないブナは, 細枝が残っているの, 枯れて間もないと判断がつく. しかし, 複数年経たものは, 枯れて何年経っているかを特定することはかなり困難である. そこで, 2003 年 5 月時点で立ち枯れていた 8 本のうち細枝の付いている 2 本 (No.6, 46) を枯れて間もないと判断し, 2002 年に枯死と

した. また, 枯損がとくに著しく, 主幹のみが立ち上がっていて, 全体がボロボロの 2 本 (No.22, 102) は, 枯死後 6 年以上経ていると判断し, 1997 年以前枯死とした. そして, 残りの 4 本 (No.18, 19, 20, 37) を 1998 ~ 2001 年の間に枯死したと推定した. こうして得られたブナ枯死数と時間 (年) との関係を見ると, 積算枯死木数は, ブナハバチ激害後の時間の経過とともに指数関数的 ($r^2 = 0.9495$) に増加している (図 4).

調査林分のブナにおける胸高直径の平均値は $37.3 \pm$

表 5. ブナハバチによる著しい食害を受け失葉したブナ個体の胸高直径、枯死状況および春の芽吹きの日遅 (丹沢山東斜面, 1997 ~ 2006 年). ●は被害度 3.0 の激害により全失葉した記録, 枯は枯死, 衰は著しく衰弱, 未は未調査, 遅は春の芽吹きが遅いことを示す

No	胸高直径 cm	場所	標高 (m)	著しい食害と枯死の記録										春の芽吹きの日遅			
				1997年	1998年	1999年	2000年	2001年	2002年	2003年	2004年	2005年	2006年	2003年	2004年	2005年	2006年
1	62	堂平	1156	●		●			枯	—	—	—	—	—	—	—	—
2	60	堂平	1157		●	●									遅	遅	遅
3	64	堂平	1159	●	●										遅	遅	遅
4	40	堂平	1159			●						衰	衰			遅	遅
5	72	堂平	1161	●	●										遅		
6	87	堂平	1166	●													
7	55	堂平	1166	●													
8	68	堂平	1170	●													
9	53	堂平	1172		●												
10	77	堂平	1183		●										遅		
11	45	堂平	1203		●									遅	遅		
12	55	堂平	1207		●												
13	30	堂平	1209		●	●	枯	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
14	48	堂平	1212		●							枯	—			—	—
15	40	堂平	1212		●												遅
16	64	堂平	1212		●										遅	遅	遅
17	82	堂平	1212	●												遅	遅
18	73	堂平	1212		●									遅	遅	遅	遅
19	46	堂平	1217		●	●	枯	—	—	—	—	—	—	—	遅	—	—
20	60	堂平	1217	●	●	●							枯		遅		—
21	45	堂平	1217		●												
22	42	堂平	1217		●	●	枯	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
23	40	堂平	1217		●												
24	49	堂平	1217		●						枯	—	—		—	—	—
25	72	堂平	1218		●	●									遅		
26	34	堂平	1219		●	●			枯	—	—	—	—	—	—	—	—
27	76	堂平	1251		●	●								遅	遅		
28	64	斜面	1289	未	未	●								遅	遅	遅	遅
29	28	斜面	1296	未	未	●			●						遅	遅	遅
30	38	斜面	1297	未	未	●			●						遅	遅	遅
31	46	斜面	1298	未	未	●					枯	—	—			—	—
32	19	斜面	1303	未	未	●					枯	—	—	遅		—	—
33	57	斜面	1307	未	未	●			●					遅	遅	遅	遅
34	31	斜面	1318	未	未	●			●								
35	51	尾根	1342		●												
36	43	尾根	1343	●													
37	53	尾根	1359	●		●		枯	—	—	—	—	—	—	—	—	—
38	52	尾根	1365	●											遅	遅	遅
39	53	尾根	1366	●					●			枯	—	遅		—	—
40	33	尾根	1367	●					●					遅			遅
41	73	尾根	1367	●											遅		
42	75	尾根	1367	●													
43	49	尾根	1367	●													
44	55	尾根	1367	●											遅		
45	60	尾根	1367	●													
46	38	尾根	1367	●													
47	68	尾根	1369	●										遅	遅	遅	遅
48	43	尾根	1380	●					●					遅	遅	遅	遅
49	58	尾根	1382	●													
50	35	尾根	1382	●					●					遅	遅	遅	遅
51	48	尾根	1384	●					●						遅		
52	57	尾根	1385	●													
53	81	尾根	1436	●													遅
54	21	尾根	1437	●					●		枯	—	—		—	—	—
55	99	尾根	1438	●										遅		遅	遅
56	30	尾根	1438	●										遅			
57	64	尾根	1438	●													
58	49	尾根	1439	●										遅			
59	43	尾根	1439	●										遅			

16.7 SD cm, 最大は 94cm であった。これを越地ほか(2006)の樹齢推定式に当てはめると、この林分のブナの平均的な樹齢は 131 年、最大の樹齢は 371 年と推定された。このうち、枯死したブナ個体の平均胸高直径は 37.0 ± 12.1 SD cm で、全体の平均値に極めて近く、枯死木は高齢や若齢など特定の樹齢に偏っていない。

林分内のマークキングしたブナ個体では芽吹きの日遅れた個体の割合が、2004 年、19.8 % ; 2005 年、17.0 % ;

2006 年、27.9 % であった。個々の芽吹き時期を比較すると、芽吹きの日遅れたブナは毎年同じではない。2006 年まで生存したブナ 86 本のうち、3 年連続して芽吹きが遅れたブナは 1 本のみであり、2 年連続または隔年で遅れたブナが 11 本、3 年のうち 1 年遅れたのが 26 本であった。残りの 48 本 (55.8 %) の芽吹きは 3 年とも早かった。なお、2004 ~ 2006 年に枯死した 4 本のブナ個体をみると、いずれも枯死前年の芽吹きは遅かった。

表 5. (続き)

No	胸高直径 cm	場所	標高 (m)	著しい食害と枯死の記録										春の芽吹き of 時期			
				1997年	1998年	1999年	2000年	2001年	2002年	2003年	2004年	2005年	2006年	2003年	2004年	2005年	2006年
60	30	山頂	1445	●											遅		
61	65	山頂	1448		●	●			枯	—	—	—	—	—	—	—	—
62	26	山頂	1469			●			●						遅		
63	41	山頂	1471		●				●					遅	遅		
64	59	山頂	1472		●	●									遅	遅	
65	27	山頂	1474		●	●			●						遅	遅	遅
66	38	山頂	1476		●	●			●				衰	遅	遅		
67	34	山頂	1478		●									遅	遅		
68	52	山頂	1486	●													
69	34	山頂	1494		●				●					遅	遅	遅	遅
70	50	山頂	1518		●										遅	遅	遅
71	29	山頂	1520		●		枯	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
72	57	山頂	1522	●	●									遅		遅	
73	42	山頂	1533	●											遅	遅	
74	48	山頂	1537	●	●										遅		
75	48	山頂	1537	●											遅	遅	遅
76	49	山頂	1538	●										遅		遅	遅
77	48	山頂	1538		●												
78	48	山頂	1538	●													
79	44	山頂	1540		●										遅		
80	44	山頂	1541	●													
81	48	山頂	1544	●										遅			
82	75	山頂	1546	●													
83	48	山頂	1547	●													
84	39	山頂	1547	●	●				●			●	衰		遅	遅	遅
85	45	山頂	1548	●	●												
86	25	山頂	1549	●											遅	遅	遅
87	46	山頂	1549	●												遅	
88	50	山頂	1549	●	●											遅	
89	22	山頂	1549	●					●					遅			
90	30	山頂	1550		●										遅	遅	
91	61	山頂	1551	●	●							衰			遅	遅	
92	34	山頂	1551		●										遅	遅	
93	51	山頂	1552	●	●												
94	46	山頂	1554	●	●				●			●	衰		遅	遅	遅
95	70	山頂	1556	●	●	●					●	●			遅	遅	遅
96	31	山頂	1557	●	●				●		枯	—	—		—	—	—
97	36	山頂	1557	●													
98	59	山頂	1565	●											遅		

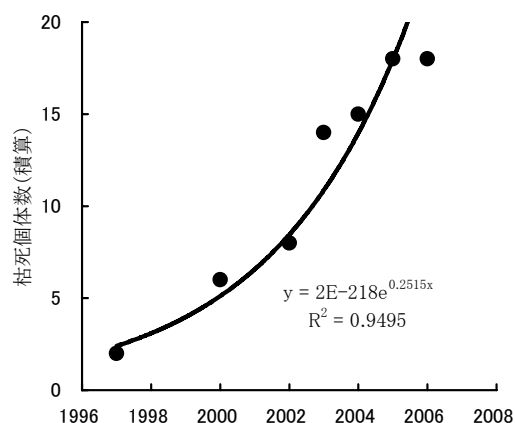


図 4. 丹沢山堂平の調査林分におけるブナ積算枯死数

b. ブナハバチ被害木の衰弱・枯死モニタリング

図 5 は堂平から三峰山稜をへて丹沢山山頂までの調査ルートと、モニタリングの対象とした 98 本のブナ個体の位置および 2005 年 5 月現在の枯死木の分布を示している。これらのブナは 1997 ～ 1999 年にブナハバチによる被害度 3 の被害を受け、少なくとも一度は葉を失って丸坊主になった経験を持つブナである。

マーキングしたすべてのブナ個体の胸高直径、標高、食害と枯死の記録および春の芽吹きの早遅を表 5 にまとめた。調査個体の胸高直径の平均値は 49.9 ± 15.8 SD cm で、平均樹齢は 185 年と推定された。このうち、生存木の胸高直径は 51.2 ± 15.8 SD cm、枯死木は 43.0 ± 14.3 SD cm であった。両者間に 8cm 程度の違いが認められたが、有意差はなかった ($p > 0.05$)。

図 6 は 2006 年 5 月までの 10 年間におけるマーキング個体の生存数と積算枯死数の推移を示している。この期間に枯死したブナ個体は 16 本、枯死率は 16.3% であった。積算枯死数は指数関数的に増加する傾向が認められた ($r^2 = 0.9534$)。このほか、2006 年 5 月現在、著しく衰弱した個体が 5 本 (No.4, 66, 84, 91, 94) 確認された。これらの衰弱個体は、この先 1 ～ 2 年で枯死すると予想される。枯死は着実に進行している。また、枯死木の分布は一樣ではなく、枯死率は高標高域の山頂で 7.7% と低く、標高

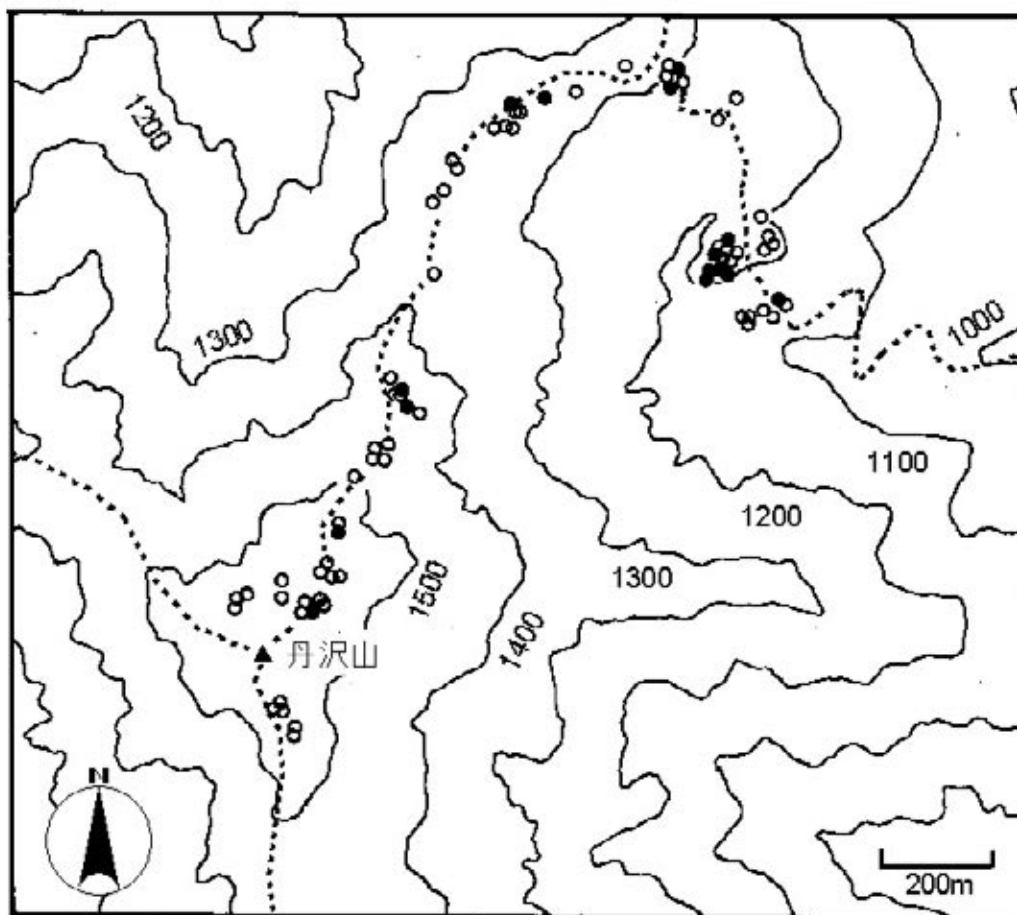


図 5. 丹沢山北斜面の登山道沿いにマーキングしたブナ個体の位置. 塗りつぶしたプロットは枯死したブナ (2005 年 5 月現在)

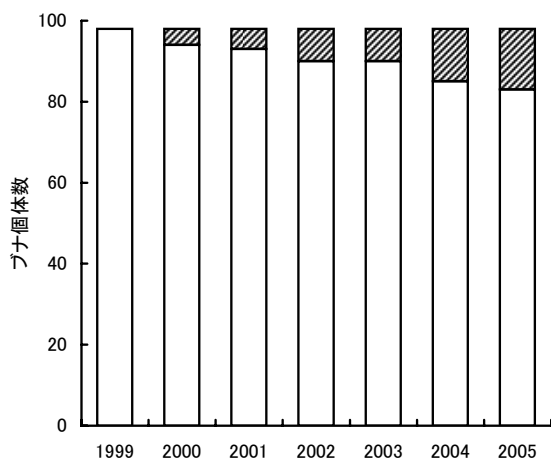


図 6. 丹沢山北東斜面の調査ルート (本文参照) 沿いにマーキングしたブナの生存数と枯死数の推移. 中抜きの部分は生存数. 斜線は枯死数

の低い堂平で 29.4%と著しく高かった (表 6)。

全葉を失う被食度 3 の激害を受けた回数が多いほど、枯死率が高い傾向が認められた。複数回激害を経験したブナ個体の 27.5%が枯死したのに対し、1 回のみの枯死率は 8.6%であった。この傾向は、まもなく枯死すると思われる衰弱個体を含めて見るとさらに顕著である (表 7)。このことから、ブナハバチの激害を単発的に受けても枯死する

ことは少なく、繰り返し激害を被ることが枯死に繋がると考えることができる。被激害回数の記録が 1 回のみの個体のうち、枯死したものが堂平で 2 本 (No.14, 24)、三峰山稜への斜面に 2 本 (No.31, 32)、山頂に 1 本 (No.71) あるが、これらは 1993 年のブナハバチ大量発生時に激害を受けている可能性もあり、さらに斜面の 2 本は未調査の 1997 年、1998 年に激害を受けている可能性が高い。なお、被激害回数が最も多いブナ個体は、山頂にある No.95 のブナであり、この 10 年間に全失葉 (被食度 3) を 5 回経験した。しかし、このブナ個体は、現在衰弱気味ではあるが立ち枯れる気配はない。激害を 4 回受けたブナが 2 本、これらも枯死に到っていないが、いずれも衰弱が著しく、まもなく枯死すると思われる。

2003 年から 2006 年までの調査木の春の芽吹きを比較すると、遅いものの割合は、それぞれ、25.6%、47.1%、39.8%、30.5%であった。堂平の調査林分に比べて芽吹きが遅れる個体の割合が高い。2006 年まで生存しているブナ個体 82 本のうち、芽吹きが 4 年つづけて遅れた個体が 7 本、4 年のうち 3 年遅れた個体が 13 本であり、これらを合わせると、例年芽吹きの遅れる個体の割合は 24.4%であり、芽吹きが遅い個体は、毎年遅れる傾向がある。この点は堂平の調査林分における芽吹き調査の結果とは異なる。なお、4 年のうち 2 年遅い芽吹きが観察された個体が 15 本 (18.3%)、1 年だけ遅い芽吹きが観察された個体は 22 本 (26.8%)、芽吹きの遅れの観察されなかった個体は

表 6. 過去ブナハバチにより全失葉した（被食度 3）のブナの標高別生存数、枯死数、枯死率（2006 年 5 月現在）

場所 標高(m)	堂平 1156～1318	三峰尾根 1342～1439	丹沢山頂 1445～1565	合計 1156～1565
調査数	34	25	39	98
枯死数	10	3	3	16
生存数	25	22	36	82
枯死率(%)	29.4	12.0	7.7	16.3

表 7. ブナハバチによる全失葉（被食度 3）の回数によるブナ個体の枯死・衰弱数と枯死・衰弱率（2006 年 5 月現在）

全失葉 回数	個体数	枯死数	衰弱数	枯死率（衰弱＋枯死） （%）	率（%）
5回	1	0	0	0.0	0.0
4回	2	0	2	0.0	100.0
3回	4	2	1	50.0	75.0
2回	33	9	1	27.3	30.3
1回	58	5	1	8.6	10.3
計	98	16	5	16.3	21.4

表 8. ブナの 1 枝における葉密度とブナハバチ個体密度。ブナハバチ数は卵と若齢幼虫の合計を示す。激害の発生は被食度 3（全失葉）またはそれに準ずる著しい食害を有、無で示す

調査年月日	1997	1998 5/26	1999	2000 5/26	2001 6/1	2002 6/7	2003	2004	2005 6/7	2006 6/1
ブナ葉数	—	1,954	—	2,019	1,702	—	—	—	778	214
ブナハバチ数	—	1,526	—	109	227	843	—	—	230	1
激害の発生	有	有	無	無	無	有	無	有	有	無

25 本（30.0％）であった。また、2002 年以降全失葉（被食度 3）の激害を受けたブナの翌年以後の芽吹きの高さを検討すると、ほとんどは翌年または翌々年の芽吹きが遅くなっていることが分かる。翌年以降芽吹きが遅延しなかったのはわずかに 1 本だけ（No.34）であった。以上の芽吹き調査の結果は、ブナハバチによる全失葉をともなう激害は被害ブナの翌年以降の芽吹きを遅らせることを示した。

c. ブナ衰弱・枯死の過程におけるブナハバチ個体密度のモニタリング

調査したブナの下枝 1 本の開葉数とブナハバチ寄生数（卵と若齢幼虫数の合計）を著しい食害の有無とともに表 8 に示した。このブナはブナハバチ被害木調査の対象木となっているため、葉数を数えなかった年も葉の状態を観察している。2003 年までは見かけ上は枯死を予測させるような変化は認められなかったが、2004 年度以降は急速に樹勢が衰えた。葉数から見ると、実際には 2001 年から数が減少し始めているため、この時点で衰弱が始まったと思われる。さらに 2002、2004 年に全失葉する激害を受け、2005 年には 2000 年の 1/3 近くまで減少した。さらに 2005 年も被食度 3 に準ずる大きな被害を受けたため、2006 年は 1/10 まで減少した。このような葉数の減少から衰弱は 2001 年から始まり、2004 年からの 2 年間で急速に樹勢が

衰退したことがわかる。衰弱は他の枝でも同時に進行した。

ブナハバチ寄生密度は、大量発生した 1998 年には 0.78 個体 / 1 葉、2005 年では 0.49 個体 / 1 葉であった。2002 年の密度は未調査であるが、2005 年とほぼ同様な密度であったと思われる。顕著な食害がなかった 2000 年および 2001 年はそれぞれ 0.05 個体 / 1 葉、0.11 個体 / 1 葉であった。さらに、2006 年は、0.005 個体 / 1 葉であった。

ブナハバチの幼虫の齢数は、メスでは 1 齢多いため、1 個体当たりの成長に必要な葉数はオスでは約 2 枚、メスでは約 5 枚と違いがあり、性比はほぼ 1 : 1 であるため雌雄平均で 1 個体当たり約 3 枚が必要となる（山上ほか、未発表）。この数値から、葉 1 枚当たりで成長を完了できるハバチ幼虫は平均 0.33 個体となるが、激害を受けた 1998 年、2002 年および 2005 年の密度はこれをはるかに上回る高密度であり、容易に全失葉を招く密度であったことがわかる。このように、産卵直後に一葉密度の簡易な調査をすると、その年のブナ個体の食害の程度を予測できる。また、この観察例は、健全木であっても繰り返しブナハバチの著しい食害を受けると、それが原因で衰弱・枯死にいたることを示した具体例である。なお、このブナは、例年芽吹き時期が周囲の個体に比べて遅いため、ブナハバチが集中して産卵し、強い食害を受けやすい。

(4) 考察

A. ブナハバチ大量発生と食害状況

丹沢山地におけるブナハバチ大量発生が最初に確認されたのは1993年で(山上ほか, 1997), 丹沢山堂平から山頂にかけてである。この年は東京都三頭山, 茨城県筑波山, 秋田県八甲田山など関東, 東北のあちこちのブナ林でブナハバチ被害が見られた(鎌田, 私信)。丹沢山地では丹沢山のほか檜洞丸山頂付近で著しい食害が報告されている(越地, 2002; 越地ほか, 2006)。1993年の丹沢山, 檜洞丸以外の丹沢山地他地域での被害状況について, 正確な情報があるわけではないが, この年は, くしくも前丹沢大山自然環境総合調査の年であり, 当時の調査員の話を経合すると, おそらく1997年, 1998年の大量発生と同等かそれに準ずるような丹沢山地広域に及ぶ大規模なブナハバチ発生が起こったものと思われる。翌年, 1994年は檜洞丸に局所的に大量発生が見られた(越地, 2002; 越地ほか, 2006)が, 他地域での大量発生はなかったようである。

越地ほか(2006)は丹沢山と檜洞丸のブナハバチの大量発生の状況を3期に分類している。1993~1994年に起きた第1期, 1997~1999年の第2期, 2002年以降の第3期である。このうち, 第2期が最大規模としている。しかし, 山地全体のここ10年間のブナハバチ発生状況から, 丹沢におけるブナハバチ発生に周期性は認めにくい。鍋割山稜や堂平では2000年以降が目立った食害が起きていないし, 2001年以降頻発している中規模の発生は丹沢山と檜洞丸の主稜尾根中央部を中心に局所的に起こっているにすぎない。なお, 1999年以降, 6年間沈静化していた大室山で2004年度から再び食害が目立ち始めていることは特記すべきである。ブナハバチ被害が, 西へ拡大していく可能性もあり, 今後も引き続き丹沢山地全域にわたるモニタリングを継続していく必要がある。

2006年, ブナハバチ被害は丹沢山地全域で沈静化した。沈静化は単に外観上ブナハバチ食害が見あたらないというだけではない。どの調査地でも, 樹上に卵や幼虫, または幼虫の食痕を確認することができないくらい低密度になった。筆者らは1997年以降毎年, 成虫, 卵, 幼虫の各ステージを採集して個体密度を確認しているが, 今まで, 被食度1.0で目立った食害がほとんど見られない年や場所でも, ブナハバチの卵や幼虫を採集するのに困ることはまずなかった。また, 丹沢山頂における一枝密度の観察結果も, 例外的な低密度を記録した(表8)。すなわち, 2006年は山地全体で1997年以降例を見ない低い密度になった。この低密度をもたらした要因として, 考えられることが二つある。一つはなんらかの原因で成虫の羽化が抑制されたことである。筆者等は毎年, 堂平の土壌から定量的にブナハバチ越冬繭を抽出する作業を継続しているが, 2006年4月に採集した繭からは1個体の成虫も羽化しなかった。このようなことは今まで経験がない。もう一つの要因は羽化した成虫が, 産卵時期(5月中下旬)に悪天候が続いたことにより, 産卵行動が妨げられたことである。2006年の丹沢山山頂の気象記録(神奈川県自然環境保全センター, 2006)を見ても, 5月中下旬の産卵時期に産卵可能と思える好天の日は2日か3日, あるかないかである。2006年はこの2つの要因が重なって低い密度になったと思われる。

B. ブナハバチによるブナ枯死とブナ林の衰退

ブナハバチによって被食度3の激害を受け, 全失葉した経験を持つブナ個体は数年後から次々に枯れ始めた。1997~1999年, 堂平から三峰山稜を経て山頂に至る調査ルート上にマーキングした被食度3の激害を受けた98本のブナは, 2006年までに枯死木数16本を数えた。モニタリング期間のブナ枯死木数の増加(生木数減少)はまったく指数関数的である。さらに, 1, 2年後には立ち枯れると予想できる著しい衰弱木が5本あり, 今後もしばらくこの枯死速度を維持しながら枯死木数を増加していくものと思われる。このまま枯死が進行すると, 2012年には98本すべてが枯死にいたる計算になる(図7)。さらに, 調査ルートの登山道沿いには, 1000本ほどのブナを数えるので, 被激害木はおおよそ森林全体の1割に相当する。したがって, 丹沢山北東斜面のブナ林は, これまでのブナハバチ大量発生により, 約1割のブナ枯損をまねく計算になる。とはいえ実際には, モニタリングした調査木には激害を繰り返し受けているものと, 単年のみのものがある。単年の被激害木の枯死率は明らかに低いので, 調査木すべてが枯死することにはならないだろうが, 数年内にブナハバチ大量発生による著しい食害が再発することがあれば, 調査木を含めたさらに多くのブナが枯死することになるだろう。

ブナ枯死率は標高の低い堂平で高く, 高標高の山頂で低い。標高と枯死率に関係があるとは考えにくい。山頂は1980年代にブナ林全体の枯損が進行して, すでに草地化している。そこに残存しているブナ個体は, もともと生理的にストレス耐性に優れた個体であると考えられる。しかし, 山頂付近には2002年以降に再び全失葉を繰り返した個体も多く, その影響が今後の枯死率増加に繋がる可能性がある。実際, 2006年現在, 山頂付近のブナにはまもなく枯死すると思われる衰弱木が4本ある。なお, 中間標高域の三峰尾根のブナのほとんどは, 1997年に激害を1回受けただけで, その後繰り返し全失葉食害を受けた個体は少ない。このことが, 低い枯死率の理由と考えられる。

堂平調査林分における105本のブナも同様に枯死木数が指数関数的に増加している。しかし, この林分でマーキングしたブナ個体がすべて被食度3の激害を受けたわけではない。食害をほとんど受けなかった個体も数多く含まれている。激害を繰り返し受けたブナの多くはすでに立ち枯れ

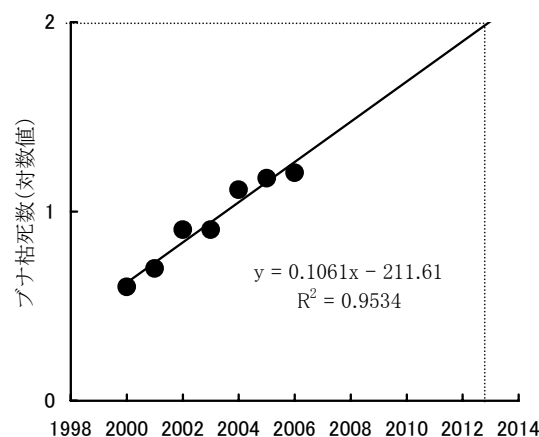


図7. 被激害ブナの積算枯死数の増加予測

てしまった。2006 年現在、衰弱木は 1 本だけであり、ブナハバチの大量発生が再発しない限り枯死木数増加は頭打ちになると思われる。ここでは激害後 8～10 年を経過して、被激害木の多くは枯死してしまい、激害を逃れたブナが、ギャップが拡大して明るくなった林分を維持している。すなわち、堂平林分におけるブナ枯死木数は、結果的には S 字曲線（ロジスティック曲線）を描くことになるだろう。調査林分は他の樹種をほとんど含まないブナの純林である。今後、ブナハバチ大量発生にともなう激しい食害が繰り返されれば、その都度枯死数が増加し、やがてこの林分は枯損し、シカの採食による稚樹の生育阻害とあいまって、草地化することになると考えられる。

C. ブナハバチによるブナ枯死のメカニズム

最近、主稜尾根部だけでなく、堂平など従来枯死木があまり見られなかったブナ林にも立ち枯れが目立ち始めた。越地ほか（2006）はブナハバチ食害がブナの樹勢を衰弱させ、枯死をもたらすことを明らかにしたが、今回のモニタリング調査の結果も、ブナハバチの激害が繰り返されることによりブナが枯死することを裏付けた。ブナハバチによる著しい食害を受けるブナ個体は、例年だいたい決まってい、繰り返し激害を受ける傾向が強い。この点は越地ほか（2006）も指摘しているところである。それは、ブナハバチが集中的に産卵する木がだいたい決まってしまうからにはほかならないが、このことにはブナハバチの産卵とブナの芽吹きとのフェノロジーの同調が強く関係している。

丹沢山地のブナは個体により芽吹く時期が著しく異なる。図 8 は、1999 年 4 月、堂平調査林分の樹冠を撮影したものである。写真中の樹木は 4 本とも個体の異なるブナである（手前左の一本は立ち枯れ）。個体により芽吹きの早遅が著しいことがよく分かる。芽吹き時期の個体差は、春先の気温や天候によって左右され、年によって著しく違うが、多くの場合、同じ場所でも 1～2 週間程度の早遅の差が生じる。ブナハバチは羽化直後に交尾し、産卵を開始する。ブナハバチの産卵は開葉中の新芽に限られ、開葉後は産卵しないので、必然的にブナハバチの成虫の羽化と同調して芽吹いたブナが産卵対象になる（山上ほか、2005）。ブナハバチ成虫の羽化は雌雄で異なり、オスでやや早い、同性では個体による羽化時期にばらつきが少なく、同一地域ではほぼ一斉に羽化する。丹沢山地におけるこの 10 年間の観察では、ブナの芽吹きに先立ってブナハバチが羽化した例はなく、芽吹きの早いブナの開葉にやや遅れて羽化が始まる場合が多かった。ブナハバチは羽化後、好天の昼間に開葉中のブナ芽吹きを求めて飛び交い、産卵する。また、野外におけるブナハバチの生存・産卵期間は長くて 2 週間と推定されている（山上ほか、2005）。以上のブナハバチ産卵に関する知見から、ブナハバチ成虫の出現が遅い年は、芽吹きの遅れたブナにブナハバチが集中的に産卵することになるし、成虫の出現が早い年でも、芽吹きの遅れたブナは産卵されるチャンスが多いと考えられる。

1997 年、1998 年のブナハバチ大量発生時は、激しい食害によりブナ林の樹冠が透けて、林床に陽が差し込むほどであった。おそらく、成虫の個体密度が高かった上に、ブナハバチ成虫の羽化がやや早く、早めに芽吹いたブナも産卵対象になったと考えられる。筆者らは 1998 年 4 月 29 日に丹沢山山頂で、産卵に集まった多数のブナハバチの

成虫をブナの樹冠から採集しているが、三峰山稜から山頂までの高標高域（標高 1400m 以上）でのその後の羽化記録をたどると、成虫の羽化はすべてゴールデンウィーク明けとなっている。丹沢山の高標高域では 1999 年以降も中程度の食害が繰り返されてきたが、1997、1998 年に見られたような著しい食害は起きていない。すなわち、ブナハバチ成虫の高密度の発生は、必ずしも大規模な食害に結びつくとは限らない。ブナハバチの羽化に比べてブナの芽吹きが早い年は、芽吹きの遅れた一部のブナに集中して、多くのブナは被害を免れることになる。1997～1998 年に見られたような著しい食害は、ブナハバチの大量発生とブナの芽吹きに対する羽化時期の同調、さらに、産卵期間中に産卵を妨げない比較的好天が続くことなど、フェノロジー上の条件が揃って初めて引き起こされると考えることができる。表 3 に示した丹沢山の食害状況を見ると、2001～2005 年まで被食度 1.19～1.41 の中程度の食害が毎年繰り返されているが、この期間、山頂および三峰山稜のブナに被食度 3 の激害が数多く記録されたのは 2002 年だけである。他の年は全くないか、あっても数本である（表 5）。たぶん、2002 年はブナハバチの発生が遅く、芽吹きの遅い限られたブナに産卵が集中したためであり、それ以外の年は、ブナのやや早い芽吹きにブナハバチの羽化が同調し、芽吹きの早めの個体を含む多くのブナに、ブナハバチ産卵が分散したために生じたパラドックスであろう。

ブナの病害虫として知られるもう一種の食害性昆虫ブナアオシヤチホコ *Quadralcarfera punctatella* (Motschulsky) は、東北地方において、漸進的な個体群密度増加により、8～11 年の周期で大発生を繰り返すとされている（Kamata, 2000）。しかし、ブナハバチの発生とそれにともなう食害には、上に述べたように、本種の個体群動態だけで説明できない諸条件が複雑に関係するため、ブナハバチ自体の発生周期と本種の食害によるブナ林の被害は切り離して考える必要がある。

田村ほか（2004）は開葉の遅れるブナにブナハバチが集中して産卵することに着目し、ブナの開葉時期のばらつきを調査した。その結果、開葉の遅れる個体ほどブナハバチの食害を強く受ける傾向があるというデータを得ている。また、越地ほか（2006）は、さまざまなストレスにより、衰弱状態にあるブナは芽吹きが遅くなる傾向があることを示唆



図 8. ブナの芽吹き。写真の樹木はすべてブナ。葉をつけている奥の 2 本は芽吹きの早いブナ。葉をつけていない 2 本のうち、右は芽吹きの遅いブナ。中央左は立ち枯れ。撮影は 2002 年 4 月 29 日、丹沢山堂平

している。

堂平の調査林分では、春の芽吹きは早遅はブナ個体により、必ずしも決まっていな事、および、毎年遅い芽吹きを繰り返す個体もほとんどないことを示した。ところが、堂平から山頂に至る調査ルートに番号をつけた激害群のブナには、全体的に芽吹きが遅れる傾向が顕著であり、毎年遅い芽吹きを繰り返している個体が多い。特に枯死寸前または外観上衰弱が認められるブナの芽吹きは、明らかに遅い。堂平調査林分は 2000 年以後、目立ったブナハバチ被害を受けていない。しかも、1999 年以前の被激害木の多くは枯死してしまった。したがって、現在、本林分を構成するブナに衰弱個体は少ないはずである。一方、丹沢山の尾根部では、2000 年以降も中程度の食害がつづき、再度全失葉する激害を受けた個体も多い。すなわち、ブナハバチによる激しい食害は、ブナの樹勢を低下させ、翌年以降の芽吹きを遅らせる原因になっていると言える。

最近になって明らかにされつつある以上のような知見から、ブナハバチ食害がブナを枯死させるメカニズムについて、次のような仮説を立てることができる。ブナが大気汚染物質や水分ストレスなどにより生理活性が低下し、樹勢が落ちると、芽吹き・開葉が遅れる。そこにブナハバチのメス成虫が集中し、産卵する。その結果このブナは高密度のブナハバチ幼虫に寄生され、著しい食害を被り、失葉する。失葉したブナは、盛夏に二次開葉するためにさらにストレスを増加する。こうして数年にわたりブナハバチ被害が連続的に繰り返されると、そのブナは枯死する。すなわち、ブナ枯死はブナハバチが衰弱したブナに激しい食害を繰り返し、とどめを刺すことによって生じると考えられる（図 9）。

最近、堂平など主稜尾根部をとりまくブナ林のあちこちに目立つ単木のブナ枯れの直接的な原因は、ブナハバチによる著しい食害によるものであると結論できる。1997、1998 年に起きた山地広域におよぶブナハバチ大量発生が、今後も繰り返されるようであれば、尾根部周辺域にも徐々にブナ枯れが拡大し、ブナ林衰退は山地全域の森に徐々に進行していくと考えられる。

D. ブナ林の保全とブナハバチ

檜洞丸や丹沢山の山頂付近の荒涼たる景観を目の当たりにすると、主稜尾根部には、過去ブナハバチの大量発生が頻発して、そのことがブナ林枯損・草地化に関係したのではないかとと思わせる。しかし、ブナハバチ大量発生の記録は 1993 年より前の記録はない。越地ほか（2006）の年輪変動の解析にもブナハバチ大量発生を裏付ける証拠は認められないようである。また、かつての主稜尾根部のブナ林にはオオイタヤメイゲツ、シナノキ、イタヤカエデなどがブナに混じって高木層を形成していた（大野ほか、1997）が、丹沢山、蛭ヶ岳、檜洞丸など、主稜尾根部山頂付近の南向き斜面のブナ林はすべての樹木が枯損して草地化している。これらの事実から、1980 年代に進行した主稜尾根部山頂付近の南向き斜面の枯損・草地化にブナハバチの関与は考えにくく、ブナハバチ食害とは独立した別の要因で引き起こされたと考えるのが妥当であろう。しかし、主稜尾根部のブナ林枯損は、現在もなお、徐々に進行している。もちろんそれには 1993 年以降のブナハバチ被害が関係している。

ブナハバチの生活史には、いくつかの有力な寄生者が

関与していることが分かっている。幼虫の寄生者として、2 種の寄生バチ（*Cteniscus* sp., *Glyphicnemis* sp.）と 1 種の寄生バエ（未同定）が記録されている（Shinohara et al., 2000）。また、土中菌からは 2 種の寄生菌類（*Metarhizium* sp., *Cordyceps* sp.）が確認された（山上ほか、2006）。さらに、樹上の幼虫は鳥や捕食性昆虫（主にジョウカイ科甲虫）により捕食され、土中の休眠菌には様々な捕食者に攻撃された痕跡が認められる（山上ほか、2004）。このようなブナハバチ生活史上の捕食や寄生によるコントロールが正常に機能している状態であれば、大量発生は起こらないと考えられる。丹沢ブナ林ではオゾンをはじめとする大気汚染物質の増加やシカの過密化による林床植生の退行とそれともなう土壌の乾燥・流出など、明らかな自然環境の荒廃が起こっている。ブナ林衰退が著しい場所は森のギャップが拡大し、土壌の乾燥化もさらに加速している。このような森林環境の劣化が、ブナの生理活性を低下させ、ブナハバチの大量発生を助長している可能性が高い。丹沢ブナ林における自然環境の急激な変化は、ブナハバチを巡る他の多様な生物種との複雑な相互関係を攪乱し、本来の自然のバランスを崩してしまっていることによるのではないだろうか。

近年の丹沢ブナ林における食葉性昆虫類の異常発生はブナハバチに止まらない。丹沢山堂平では、神奈川県 RDB 絶滅危惧 I B 類に指定されているシウリザクラには、1996 年以来、サクラスガ *Yponomeuta evonymellus* (Linnaeus) が大量発生を繰り返している（谷ほか、2001）。同じく堂平のヒコサンヒメシヤラには、ハバチの一種（未同定）の食害が 1999 年頃から観察されるようになった。越地ほか（2006）は、ここ 2、3 年の丹沢ブナ林におけるブナアオシャチホコ、マエアカスカシノメイガ *Palptia nigropunctalis* (Bremer)、ミヤマヒラタハムシ *Gastrolina peltoidea* (Gebler) など、複数種の食葉性昆虫がそれぞれの宿主植物を著し

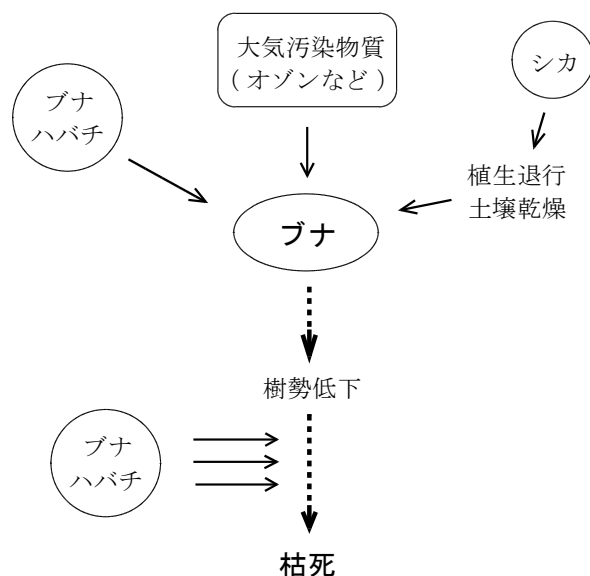


図 9. ブナハバチによるブナ枯死のメカニズム。大気汚染、水分ストレス、ブナハバチ食害などのブナの樹勢を低下させる要因が複合的に作用してブナを衰弱させる。衰弱したブナには、ブナハバチが集中し、著しい食害が繰り返される。やがて、そのブナは枯死する

く被害していることに触れ、森林生態系のバランスが崩れていることへの警鐘であると懸念している。

1997 年以降、奈良県大台ヶ原や大峰山系においてもブナハバチ大量発生が知られるようになった（日野，2004；木南，2005）。これらのブナ林は、丹沢山地ときわめて類似した環境変化が見られるという（横田，2006）。高密度のシカによる林床植生の過剰採食とそれとともなう土壌の乾燥化である。全国のおゾン濃度の分布を見ても（河野，2005），京阪地区を背景にした紀伊山地は全体にオゾン濃度が高く、大峰山や大台ヶ原の濃度は丹沢と同等である。丹沢で起こったブナ林衰退は、都市近郊の全国のブナ林に波及する勢いを見せ始めた。

丹沢ブナ林からブナハバチを除去する、あるいは密度を抑える具体的な方策を今のところ提案できない。大切なことは、丹沢ブナ林からブナハバチを一掃することではなく、ブナハバチの大量発生をまねかないような自然環境を保全することであり、丹沢ブナ林に元々あった鬱蒼（うっそう）として湿潤な、そして林床植生豊かなブナ林を一刻も早く回復することである。

文 献

- 日野輝明，2004. 鳥たちの森．日本の森林 / 多様性の生物学シリーズ④．244pp. 東海大学出版会，東京．
- Kamata N., 2000. Population dynamics of the beech caterpillar, *Syntypistis punctatella*, and biotic and abiotic factors. *Popul. Ecol.*, 42: 267-278.
- 鎌田直人，2005. 昆虫たちの森．日本の森林 / 多様性の生物学シリーズ⑤．329pp. 東海大学出版会，東京．
- 河野吉久，2005. C7 東アジアにおける酸性・酸化性物質の植生影響調査とクリティカルレベル構築に関する研究．環境省地球環境研究総合推進費 平成 16 年度成果報告．環境省．
- 木南正美，2005. 県下に発生したブナの食葉性害虫について．奈良県森林技術センターだより，84: 4.
- 越地 正，2002. 丹沢山地におけるブナハバチ大発生の経過とブナの被害実態．神奈川自然環境保全センター研究報告，29: 27-32.
- 越地 正・田村 淳・山根正伸，2006. 丹沢山地におけるブナハバチの加害と影響に関するブナ年輪幅変動の解析．神奈川自然環境保全センター研究報告，3: 11-24.
- 桃澤邦夫，1998. 落葉広葉樹更新試験（1）ブナ林現状把握調査．平成 10 年度東京都林業試験場年報，pp.73-76.
- 大野啓一・尾関哲史，1997. 丹沢山地の植生（特にブナクラス域の植生について）．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，丹沢大山自然環境調査報告書，pp.103-121. 神奈川県環境部，横浜．
- Shinohara, A., V. Vikberg, A. Zinovjev & A. Yamagami, 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 (3): 113-124.
- 田村 淳・越地 正・山根正伸・藤沢示弘・齋藤央嗣・内山佳美・笹川裕史，2004. 丹沢山地におけるブナの展葉時期の違いが葉食昆虫（ブナハバチ）の摂食に及ぼす影響．日本森林学会関東支部発表論文集，56: 127-130.
- 谷 晋・伴野英雄，山上 明，2001. 神奈川県丹沢山におけるサクラスガの大発生．自然環境科学，13: 127-130.
- 丹沢大山自然環境総合調査団，1997. 調査のまとめと自然環境保全のための提言．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，丹沢大山自然環境総合調査報告書，pp.1-11. 神奈川県環境部．
- 丹沢大山総合調査実行委員会，2006. ブナ林の再生．丹沢大山総合調査実行委員会調査企画部会編，丹沢大山自然再生基本構想一人も自然もいきいき「丹沢再生」一，pp.11-17. 丹沢大山総合調査実行委員会．
- 山上 明・林 長閑・谷 晋，1997. ブナ枯れ木穿孔性昆虫類の種組成と密度．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，丹沢大山自然環境総合調査報告書，pp.289-306. 神奈川県環境部．
- 山上 明・谷 晋・伴野英雄，2001. 丹沢のブナを食い荒らすブナハバチ．国立科学博物館ニュース，382: 5-7.
- 山上 明・谷 晋・伴野英雄，2004. ブナ葉を食い荒らすブナハバチの生活史から．第 27 回日本土壌動物学会大会講演要旨集．
- 山上 明・谷 晋・伴野英雄，2005. ブナハバチの性比と産卵数（予報）東海大学総合教育センター紀要，(25): 47-54.
- 山上 明・谷 晋・伴野英雄，2006. ブナハバチ土中繭の生存と死亡．第 29 回日本土壌動物学会大会講演要旨集．
- 横田岳人，2006. 林床からササが消える稚樹が消える．湯本貴和・松田裕之編，世界遺産をシカが喰うシカと森の生態学，pp.105-123. 文一総合出版，東京．

電子文献

- 神奈川県自然環境保全センター，2006. 丹沢山地の気象情報．神奈川県．Online. Available from internet: <http://web01.agri.pref.kanagawa.jp/SINRINKEN/index.asp> (downloaded on 2006-8-30).