

ブナの豊凶を左右する個体ごとの性質

- 気温に対する開花応答の違い -

山形大学農学部 ○須藤泰典 小山浩正 高橋教夫

1 はじめに

日本の冷温帯林を代表する樹種であるブナの種子生産は顕著な豊凶性を示し（橋詰, 1987）、5~7年の間隔で豊作になるとされる（前田, 1988）。また、豊作年には比較的広範囲で個体間の同調した開花がみられるのが特徴である（鈴木, 1989）。

ブナの豊凶現象の進化的意義として複数の仮説が提案されているが、中でも捕食者飽食仮説を支持する報告が多い（寺澤, 1997；八坂ら, 2001；Yasaka *et al.*, 2003；Kon *et al.*, 2005a；杉田, 2005）。これは開花数を年間で変動させることで、開花数の少ない年に捕食者の密度を低下させ、翌年の大量開花時に捕食を免れ、多くの健全な種子が残るとする仮説である（Janzen, 1971）。この仮説が成り立つためには、捕食者がスペシャリストである必要があるが、寺澤ら（1995）は、ブナの結実を阻害する最大の要因がブナの花を専ら摂食するブナヒメシンクイによる食害であると報告している。さらに、豊作年の前年は必ず開花数が少ない傾向にあることから、ブナヒメシンクイの個体数が減少した結果、翌年の大量開花年には多くの花が捕食の回避に成功しているといえる（Yasaka *et al.*, 2003；杉田, 2005）。

ところが、Yasaka *et al.*（2003）や杉田（2005）のデータをみると、豊作年以外にも大規模な開花は起きている。しかし、このときの花は大部分が捕食を受けて健全種子はほとんど残っていない。こうした年の前年には中規模な開花が起きているので、種子捕食者の密度を十分に低下させることができずに捕食の回避に失敗したと考えられる（八坂ら, 2001；Yasaka *et al.*, 2003）。このような現象は他の地域のデータにもみとめられるため（梶ら, 2001；杉田, 2005）、ブナ林に共通する現象と考えられる。したがって、小中規模開花年に注目すれば、ブナは必ずしも捕食の回避に成功していない。従来このような小中規模開花はほとんど報告されてこなかった（ただし大山, 2006）。このような開花がなければ、おそらくブナはより頻繁に繁殖を成功させていると予想される。また、ブナ種子は動物の餌資源として生態系に及ぼす影響が大きく（正木・柴田, 2005；Kon *et al.*, 2005a）、特にげっ歯類や（星崎, 2006）、ツキノワグマ（Oka *et al.*, 2004）の行動との関係が指摘されている。そのため豊凶の生態的意義やメカニズムを明らかにしようとするときに、小中規模開花を無視することはできない。

小中規模開花の実態は既に大山（2006）によって明らかにされている。これによれば、小中規模開花年には林分の多くの個体が少量ずつ開花するのではなく、むしろ林分の一部の個体が比較的多くの花を咲かせていた。これらの個体は大規模開花年にも周囲の個体と同調して開花していたため、他よりも頻繁に開花するものと言える。このことから大山（2006）は、小中規模開花はより開花頻度の高い特定の個体が起こすと結論した。本報告ではこの結果を踏まえて、ブナ林で小中規模開花が

起こるメカニズムを明らかにすることを目的とした。

ブナ林で顕著な豊凶が起きるメカニズムとして、気象合図説が必要と理解されている（今，2009）。気象合図説とは、広範囲で感知できるなんらかの気象条件が開花の合図となっているとする仮説である（Ashton *et al.*, 1988; Piovesan and Adams, 2001; Richardson *et al.*, 2005; Kon *et al.*, 2005b; Masaki *et al.*, 2008）。ブナでは、花芽分化時期の気温の高低が翌年の開花を誘導すると報告されている（Kon *et al.*, 2005b; Masaki *et al.*, 2008）。東北のブナ林では、Masaki *et al.* (2008) が夏（7～8月）の例年よりも高い気温が翌年の開花を誘導する気象合図であるとしている。Masaki *et al.* (2008) は夏の高温の指標に HTSM (daily hottest temperature in summer; 7～8月の日最高気温の平均値からの偏差が連続して正になった日数分の積算温度が最高の値，単位℃) を提案し、これが 58.8℃を上回ると翌年に大規模開花する確率が高いとした。

しかし、開花基準を林分で一律に評価する Masaki *et al.* (2008) の気象合図では、一部が開花する中規模開花を説明できない。つまり HTSM が 58.8℃に達していなくとも特定の個体が開花することを説明できない。一部の特定個体が頻繁に開花する現象を説明するには、開花に必要な気温の閾値が個体ごとに異なっている可能性がある（以下、閾値仮説とよぶ）。同一林分で同じ環境を経験しているにもかかわらず個体によって開花頻度が異なるのは、個体によって開花に必要な HTSM の閾値が異なっているとする考えである。この場合は閾値が低く開花しやすい個体は HTSM が 58.8℃に届かない年にも開花できるため、小中規模開花を起こすと言える。

本研究では、ブナ林で小中規模開花が起きるメカニズムを明らかにすることを目的とした。最初に、本研究で対象とした山形県の調査林分においても Masaki *et al.* (2008) が提案した気象合図説が支持されることを示した上で、小中規模開花を実現している特定個体の抽出を個体レベルの開花履歴を復元することで行った。その結果と気象データを検証することで閾値仮説が成り立つか検証した。

2 研究方法

調査地

山形県鶴岡市（旧東田川郡櫛引町）の樹齢約 100 年のブナ二次林（北緯 38 度 37 分 16 秒，東経 139 度 55 分 17 秒，標高約 580m，以下櫛引林分）と山形大学農学部附属やまがたフィールド科学センター上名川演習林の樹齢約 90 年のブナ二次林（北緯 38 度 33 分 4 秒，東経 139 度 53 分 7 秒，標高約 810m，以下谷地幅林分）で開花・結実調査を行った。両林分は直線距離にして約 6 km 離れており、これらは演者らが継続して林分開花量を調査している林分である。各年度における両林分の開花数には、有意な正の相関関係があるため ($P < 0.001$, $R^2 = 0.93$)、本報告の以下の解析では両林分を同じ地域のブナ林とみなした（大山，2006）。

対象林分の各年の開花数を調べるため、開口部 0.5 m²のシードトラップを 50 基、1999～2007 年の 6 月下旬から 11 月下旬まで設置した。9 月中旬から 11 月下旬までに約 3 回落下物の回収を行い、回収した殻斗果と種子は実験室に持ち帰り、八坂ら（2001）の手法に従って未成熟、健全、虫害、シイナに分類した。これらを合計し

たものは、開花雌花数とほぼ等しいと考えられるので、以下ではこれらの合計を開花数とした。ただし 1999 年と 2000 年は殻斗果、種子の分類が行われなかった。また、本研究では松井 (2009) の作柄基準に従い、350 個/m² 以上の開花を大規模開花、90 個/m² 以上 350 個/m² 未満の開花を中規模開花、90 個/m² 未満の開花を小規模開花と定義した。

(1) 枝の採取と雌花序痕による過去の開花の推定

小中規模開花年に開花する個体を調べるため、対象林分の林道沿いからランダムに 72 個体を開花履歴調査木として選出した。これらは演者らが継続して開花調査している個体である (大山, 2006)。

個体ごとの開花量とその履歴の評価には雌花序痕を利用した (小山ら, 2001; 大山, 2006; 小山, 2008)。雌花序痕とはブナの年枝に残る雌花序の痕跡のことで、採取した枝の芽鱗痕を手がかりに年枝を過去に遡ることで過去 5~6 年程度までの開花状況を推定することができる (小山ら, 2001; 小山, 2008)。また、雌花序痕を利用すると、シードトラップと異なり個体ごとに開花特性を調べることができる利点がある (小山ら, 2001; 大山, 2006; 小山, 2008)。雌花序痕をカウントするため、2004 年、2005 年および 2007 年の 11 月に上記の 72 個体から 1 個体当たり 30cm 以上を目安に枝を採取した。個体の開花量の多少は小山ら (2001) の手法に従い、以下のように評価した。個体においてそれぞれ対応する年枝ごとに観察した全ての年枝数を母数として、このうち雌花序痕が一つでも確認された年枝数の割合を百分率で計算し、年ごとの個体の推定開花数の指標 (雌花序痕率, %) とした。大山 (2006) により、72 個体の雌花序痕率の平均値とシードトラップで計測した林分開花数には有意に正の相関があり ($R^2=0.95$)、開花数の推定に雌花序痕率は有用であることが確認されている。本研究では大山 (2006) にしたがって、個体の雌花序痕率が 10% 以上であった年については開花したものと定義した。以上の方法によって 72 個体の 1999~2007 年までの 9 年間における開花状況を復元した。

(2) 鶴岡地域のブナ林における気温による開花の合図の検証

気象合図説が対象林分においても妥当かどうか確認するため、Masaki *et al.* (2008) の方法を当てはめて検証した。Masaki *et al.* (2008) によれば東北地方におけるブナ林は前年の夏の高温により開花が誘導され、その指標である HTSM がある閾値 (58.8°C) を上回って高くなると大量開花が起こるとされる。そのため Masaki *et al.* (2008) の解析手法と同様に、対象林分から最寄りの鶴岡気象観測所の AMeDAS から気温のデータを入手して HTSM を算出した。先に述べたように本研究で対象とした開花年は 1999~2007 年であるが、Masaki *et al.* (2008) によれば当年の開花は前年の HTSM の影響を受けるので、HTSM の解析は 1998~2006 年を対象に行った。

(3) 個体の開花に必要な HTSM の暫定閾値の設定

閾値仮説を検証するため、開花に必要な HTSM の閾値を個体ごとに求めた。1999~2007 年の 9 年間に対象とする個体が開花した前年の HTSM のうち最も低い値を少なくとも開花に必要な閾値を上回っていると仮定して、9 年間で開花した 65 個

体に開花に必要な閾値として設定した。ただし実際の閾値は、開花した前年の HTSM の値よりも低い可能性が考えられるため、暫定的に設定した閾値である。また、9 年間で一度も開花しなかった 7 個体には閾値を設定できないため、解析の対象から除外した。

3 結果

(1) シードトラップで評価した調査林分における種子生産の年次推移

シードトラップで捕捉した調査対象林分の開花数の年次推移を図. 1 に示す。同林分では 2000 年に 397.6 個/m²、2005 年に 689.1 個/m²の大規模開花があり、そのうち 2005 年は健全種子が 430.6 個/m²と豊作になっていた（2000 年は仕分けを行っていないため、健全種子数は不明である）。一方、2001 年と 2006 年は開花がみられなかった（0 個/m²）。その他の 1999、2002、2003、2004 および 2007 年には 5.7~83.2 個/m²の小規模開花があった。

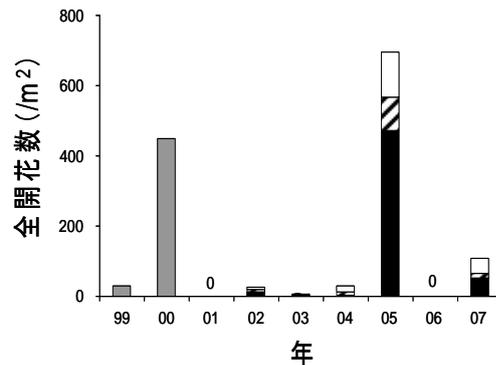


図. 1 シードトラップによる対象林分の開花数の年次推移
 図中の ■ は健全種子, ▨ は虫害, □ はシイナ+未成熟, ▨ は未分別を示す

(2) 雌花序痕で評価した個体の開花挙動

72 個体のうち、1 回以上開花した 65 個体の年ごとの開花履歴を開花回数別に示すと（図. 2）、1 回開花した個体の多くは林分レベルで大規模開花がみられた 2005 年に開花しており（22 個体中 21 個体が開花、以下 21/22 個体と表記）、残りの 1 個体は同じく大規模開花年であった 2000 年に開花していた。2 回開花した個体はやはり 2000 年と 2005 年に開花していた（25/30 個体）。残りの 5 個体は 2 回のうち 1 回は 2005 年に多くが開花し、他は 2002、2003、2007 年のいずれかに開花していた。3 回以上開花した個体は、主に 2000 年と 2005 年に開花するとともに（9/13 個体）、他に 2007 年（8/13 個体）、2002 年（7/13 個体）、1999 年（3/13 個体）、2003 年（3/13 個体）および 2004 年（3/13 個体）にも開花していた。

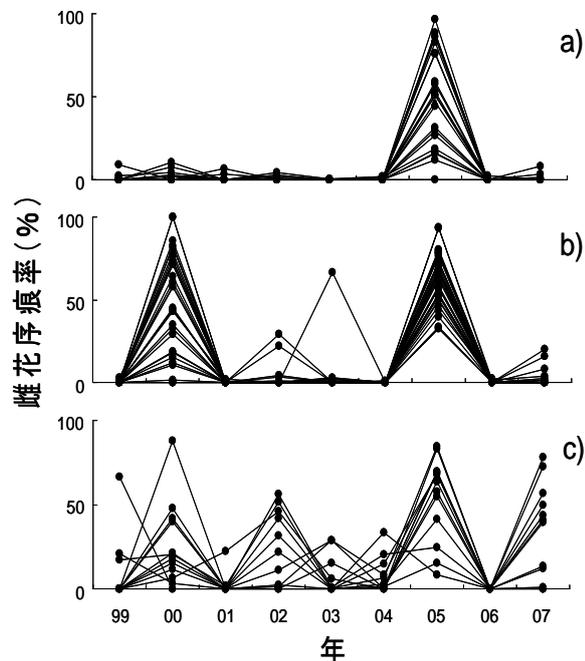


図. 2 開花回数別の個体の開花履歴

上から, a: 1回 (n=22), b: 2回 (n=30), c: 3回以上 (n=13) 開花した個体を示す

(3) 鶴岡地域のブナ林における気温による開花の合図の検証

各年の HTSM と対象林分の翌年の開花数の関係を示す (図. 3)。Masaki *et al.* (2008) の示した HTSM が 58.8°C を上回ったのは 1999 年と 2004 年で (それぞれ 63.0, 79.7°C)、その翌年は両年とも大規模開花年になっていた。(図. 1)。一方、その他の 58.8°C を下回った年の翌年に大規模開花は起きていなかった。

(4) 個体の開花に必要な閾値と開花頻度の関係

図. 4 に 65 個体ごとに設定した暫定閾値 (HTSM, °C) と開花頻度の関係を示す。両者には有意に負の相関関係があり (Spearman, $P < 0.01$, $R^2 = 0.63$)、開花に必要な暫定閾値が低いほど開花頻度が高かった。65 個体が 9 年間のうちで閾値を上回ったときに、実際に開花した割合は 0.66 (128/193) だった。

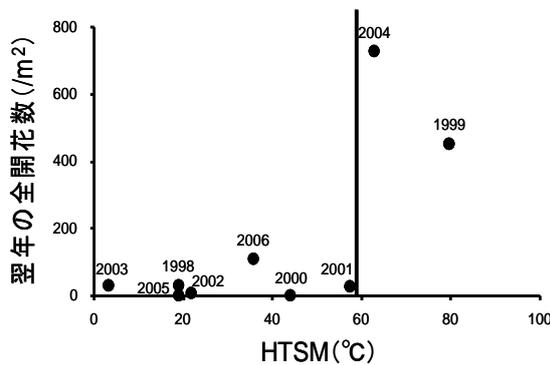


図. 3 対象林分のHTSMと翌年の開花数の関係

縦線はMasaki *et al.* (2008) が報告する大規模開花の合図である58.8°Cを示す

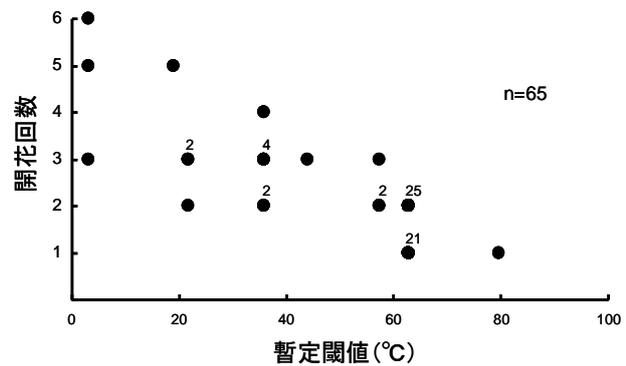


図. 4 暫定閾値と開花頻度の関係

図中の数字は、同じ値の数を示す。Spearman, $P < 0.01$

4 考察

(1) 鶴岡におけるブナの豊凶現象と開花の気象合図の検証

対象林分では、2000年と2005年に350個/m²以上の大規模開花が起きており(図. 1)、その間隔は5年と既存の報告結果とほぼ同様であった(菊池, 1968; 前田, 1988)。一方で1999年、2002年、2003年、2004年および2007年は90個/m²未満の開花数が観測される小規模開花であった。このように、他の地域のデータでみとめられた小規模な開花は鶴岡でも起きていた(梶ら, 2001; Yasaka *et al.*, 2003; 杉田, 2005)。

鶴岡では1999年と2004年にHTSMが58.8°Cの閾値を上回り、それぞれ翌年の2000年と2005年に大規模開花が観測された(図. 3)。一方で、その他の年にはHTSMが58.8°Cを上回ることはなかった。したがって、Masaki *et al.* (2008) が報告する気象合図によって、本調査地における大規模開花の発生も説明でき、HTSMはその指標になるといえる。

(2) 小中規模開花が起きるメカニズム

林分レベルの大規模開花を説明できても、開花状況を林分ごとに評価するMasaki *et al.* (2008) の気象合図では、一部が開花する中規模開花を説明できない。調査個体は全て日当たりの良好な林道沿いにあり、ほぼ同じ環境を経験していると考えられる。気温は同じであるにもかかわらず一部の個体の開花頻度が高くなるメカニズムとして、閾値仮説が考えられた。開花に必要な気象合図の閾値

が個体によって異なる可能性である。開花に必要な HTSM の暫定閾値を個体ごとに設定した結果、個体の開花頻度を閾値で説明できることが示唆された (図. 4)。例えば 1999 年と 2004 年は HTSM が 63.0°C より高く、72 個体のうちの 80% 以上の閾値を上回るため、翌年に大多数の個体が開花して大規模開花が起きたと考えられる。それに対し、例えば 1999、2002、2003、2004 および 2007 年は HTSM が 63.0°C に届かなかったため、最大でも 65 個体のうちの 25% しか開花せず小規模開花になったと考えられる。この仮説では少なくとも HTSM が 58.8°C を上回った場合でのみ大規模開花が起きると考えられるため、Masaki *et al.* (2008) の報告する林分レベルでの大規模開花の合図とも矛盾がない。したがって、開花に必要な気象合図の閾値が個体によって異なるために、開花のしやすさに個体差が生じ、開花しやすいものは大規模開花年以外にも開花することで、小中規模開花が起こると考えられる。したがって、ブナ林の小中規模開花は、個体の開花特性に依存すると言えるだろう。本発表会の演者の清野の報告によれば、開花頻度が葉の虫害の程度に影響を与えるとされており、今後は個体の性質に配慮した森林管理が必要になるかもしれない。

5 引用文献

- Ashton, P. S., Givinish, T. J. and Appanah, S. (1988) Staggered flowering in the Dipterocarpaceae : new insights into floral induction and the evolution of mast fruiting in the seasonal tropics. *Amer. Nat.* 132:44-66.
- 橋詰隼人 (1987) 自然林におけるブナ科植物の生殖器官の生産と散布. *広葉樹研究* 4:271-290.
- 星崎和彦 (2006) トチノキの種子とネズミとの相互作用—ブナの豊凶で変わる散布と捕食のパターン—. (森林の生態学長期大規模研究からみえるもの. 種生物学会編, 383pp., 文一総合出版, 東京). 63-82.
- Janzen, D. H. (1971) seed predation by animals. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 2:465-492.
- 梶幹男・澤田晴雄・五十嵐勇治・蒲谷肇・仁多見俊夫 (2001) 秩父山地のイヌブナ—ブナ林における 17 年間のブナ類堅果落下状況. *東京大学農学部演習林報告* 106:1-16.
- 菊池捷治郎 (1968) ブナ林の結実に関する天然更新論的研究. *山形大学紀要 (農学)* 5:451-536.
- Kon., H., Noda, T., Terazawa, K., Koyama, H. and Yasaka, M. (2005a) Evolutionary advantages of mast seeding in *Fagus crenata*. *J. Ecol.* 93:1148-1155.
- Kon, H., Noda, T., Terasawa, K., Koyama, H. and Yasaka, M. (2005b) Proximate factors causing mast seeding in *Fagus crenata* : the effects of resource level and weather cues. *Can. J. Bot.* 83:1402-1409.
- 今博計 (2009) ブナにおけるマスティングの適応的意義とそのメカニズム. *北海道林業試験場研究報告*. 64:53-83.
- 小山浩正・今博計・八坂通泰・寺澤和彦 (2001) どこでもできるブナの豊凶予測. *北海道の材木育種* 44:15-19.

- 小山浩正 (2008) 豊凶予測の発展型—どこでもできる予測手法—. (ブナ林再生の応用生態学, 寺澤和彦・小山浩正著, 310pp., 文一総合出版, 東京). 127-141.
- 前田禎三 (1988) ブナの更新特性と天然更新技術に関する研究. 宇都宮大学農学部学術報告特集 46:1-79.
- 正木隆・柴田銃江 (2005) 森林の広域・長期的な試験地から得られる成果と生き残りのための条件. 日本生態学会誌 55:359-369.
- Masaki, T., Oka, T., Osumi, K. and Suzuki, W. (2008) Geographical variation in climatic cues for mast seeding of *Fagus crenata*. *Popul. Ecol.* 50:357-366.
- 松井太郎・小山浩正・伊藤聡・高橋教夫 (2009) 山形県のブナ林における豊凶予測手法の適用と改良の可能性. 森林立地 51:49-55.
- Oka, T., Miura, S., Masaki, T., Suzuki, W., Osumi, K. and Saitou, S. (2004) Relationship between changes in beechnut production and Asiatic black bears in northern Japan. *J. Wildl. Manage.* 68:979-986.
- 大山智子 (2006) 平成 17 年度森林・林業技術交流発表集.
- Piovesan, G. and Adams, J.M. (2001) Masting behaviour in beech : linking reproduction and climatic variation. *Can. J. Bot.* 79:1039-1047.
- Richardson, S., J. Allen, R. B., Whitehead, D., Carswell, F. E., Ruscoe, W. A. and Platt, K. H. (2005) Climate and net carbon availability determine temporal patterns of seed production by *Nothofagus*. *Ecology* 86:972-981.
- 杉田久志 (2005) 岩手大学御明神演習林大滝沢試験地におけるブナの種子落下および実生発生・生残の 11 年間の年変動. 東北森林科学会誌 10:28-36.
- 鈴木和次郎 (1989) ブナの結実周期と種子生産の地理変異 (予報). 森林立地 31:7-13.
- 寺澤和彦・柳井清治・八坂通泰 (1995) ブナの種子生産特性 (I) 北海道南西部における 1990 年から 1993 年の堅果の落下量と品質. 日林誌. 7:137-144.
- 寺澤和彦 (1997) ブナの種子生産特性とその天然林施業への応用に関する研究. 北海道林業試験場研究報告 34:1-58.
- 八坂通泰・小山浩正・寺澤和彦・今博計 (2001) 冬芽調査によるブナの結実予測法. 日林誌. 83:322-327.
- Yasaka, M., Terazawa, K., Koyama, H. and Kon, H. (2003) Masting behavior of *Fagus crenata* in northern Japan : spatial synchrony and pre-dispersal seed predation. *For. Ecol. Manage.* 184:277-284.