

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

寺 澤 和 彦*

Characteristics of seed production of beech (*Fagus crenata* BLUME)
and its application to improvement of natural regeneration.

Kazuhiko TERAZAWA

要 旨

北海道南部地域において、ブナ (*Fagus crenata* BLUME) の開花フェノロジー、花粉飛散、受粉形態と種子形成、および落下堅果の量と品質の年変動について調べ、その結果をもとに、ブナの天然林施業における更新技術を改善するための方策について論議と提案を行った。

開花フェノロジーは、3個体について冬芽単位で調査した。3月以降の0℃より高い日平均気温を積算した温度を積算気温と定義すると、混芽の約半数が開芽する時期、受容性を有すると考えられる雌花序が現れる時期、雌花序の約9割が受容性をもち雄花序の約8割が花粉飛散を行う時期、さらにほとんどの雌花序の柱頭と雄花序がしおれる時期は、それぞれ120~160℃、220~240℃、約290℃、および340~400℃であった。いずれの個体でも個体内で雌性先熟の傾向がみられたが、ほとんどの雌花序は、柱頭が受容性をもっている期間中に同じ個体内の雄花序からの花粉飛散を経験し、自家受粉の可能性もっていた。

花粉飛散については、着花したブナ孤立木の周囲における飛来花粉数を調べた。主風風下側における花粉源からの距離と飛来花粉数の関係はべき乗式でよく近似できた。そのべき乗式と拡散による浮遊微小粒子の濃度減少を表すSUTTONの式を用いて、花粉源の風下側の平面上における飛来花粉数分布を再現し、仮想的林分における母樹間距離と飛来花粉数の関係を求めた。

人工受粉試験を行い、他家受粉、自家受粉、無受粉など受粉形態の違いがブナ堅果の成熟過程における生残、稔性、形質に及ぼす影響を明らかにした。開花から果実成熟までの期間における殻斗果の枝上での生残率は85%以上と高く、受粉形態の違いによる差は認められなかった。自家受粉によって堅果の稔性は低下し、充実堅果が形成される比率は10%以下であった。無受粉においても殻斗と果皮は正常に発達し、単為結果することが確かめられた。

ブナ天然林5カ所において、開花終了時期からの堅果の落下量と品質を1990年から1993年までの4年間にわたって調べた。落下堅果総数に大きな年変動がみられた。堅果の発達過程では、主にガの幼虫によるとみられる堅果の捕食が堅果生産に関わる要因として重要であった。虫害堅果の多くは8月下旬までに未熟落下した。落下堅果総数に対する虫害堅果の比率は年によってことなり、落下堅果が少ない年を経過した後に落下堅果の多い年を迎えた場合には、虫害堅果の比率が低く充実堅果が多く生産され

*北海道立林業試験場 Hokkaido Forestry Research Institute, Bibai, Hokkaido, 079-01

る傾向がみられた。落下堅果総数は、1990年には調査地による差が大きかったが、1991～1993年には調査地間でほぼ同調して変動した。落下堅果総数と前年の夏の気温、降水量、蒸発散能／降水量比との間に明瞭な関係はみられなかった。

単位枝長あたりの冬芽に含まれる雌花序数から翌年の結実予測を行う手順を提案した。枝長 50cm あたりの雌花序数が平均 14 個以上あれば、更新に必要と考えられる 200 個/m²の充実堅果が生産される確立が高い。枝長 50cm あたりの雌花序数が平均 8 個に満たなければ充実堅果はほとんど生産されないが、更新のためには不十分な数しか生産されないと考えられた。母樹の保残によって天然更新を図る場合の保残母樹の必要密度について、受粉面から検討を加えた。20 本/ha 以上の母樹密度があれば、十分な量の開花があった年には受粉上の問題による極端な堅果の品質の低下は起こらないと考えられた。

キーワード：ブナ，天然更新，種子生産，開花フェノロジー，受粉

目 次

第1章 序 論	4
1. 1 研究の背景	4
1. 2 ブナの天然更新促進技術に関するこれまでの研究	6
1. 3 研究の目的と方向	8
第2章 ブナの開花フェノロジー	10
2. 1 花の発達・形態および開花程度	10
2. 2 材料と方法	10
(1) 調査木	10
(2) 調査方法	11
(ア) 開花フェノロジー調査	11
(イ) 雌花柱頭上の花粉粒数	11
2. 3 結 果	11
(1) 開花の進行過程	11
(ア) 調査木 A	12
(イ) 調査木 B	13
(2) 気温と開花の進行	13
(3) 開花段階ごとの経過日数	13
(4) 個体内における雌花序と雄花序の成熟時期の相互関係	14
(5) 同一混芽内の雌花序と雄花序の成熟時期の相互関係	15
(6) 孤立木の雌花柱頭上の花粉粒数	15
2. 4 考 察	16
第3章 ブナの花粉飛散	17
3. 1 調査方法	17
3. 2 結 果	17
(1) 花粉の飛散期間	17
(2) 飛来花粉数の水平分布	18

(3) 風下側における距離と飛来花粉数	18
(4) 風下側の平面上での飛来花粉数の再現	19
(5) 仮想的林分における母樹密度と飛来花粉数の関係	20
3. 3 考 察	20
第4章 ブナの果実の生残, 稔性, 形質に及ぼす受粉形態の影響	21
4. 1 材料と方法	21
(1) 材料	21
(2) 人工受粉処理	21
(ア) 自家受粉処理	21
(イ) 他家受粉処理	21
(ウ) 無受粉処理	22
(エ) 自然受粉	22
(3) 殻斗果の生残率	22
(4) 堅果の稔性	22
(5) 殻斗, 堅果等の形質	22
4. 2 結 果	22
(1) 殻斗果の生残率	22
(2) 堅果の稔性	23
(3) 殻斗, 堅果等の形質	24
4. 3 考 察	24
第5章 北海道南西部のブナ天然林における堅果の落下量と品質	26
5. 1 調査地と調査方法	26
(1) 調査地の概況	26
(2) 調査方法	26
5. 2 結 果	28
(1) 落下堅果量	28
(ア) 年変動のトラップ間の同調性	28
(イ) 落下堅果総数	28
(ウ) 充実堅果	29
(エ) 虫害堅果	29
(オ) 不稔堅果およびその他の堅果	29
(2) 堅果の品質ごとの落下時期	30
(3) 落下堅果総数の変動の少ないトラップにおける堅果の品質	30
(4) 4年間の落下堅果数の合計	31
(5) 堅果虫害の形質	31
5. 3 考 察	31
第6章 ブナ天然林施業における更新技術への応用	36
6. 1 結実予測の可能性	36
6. 2 結実予測手法の提案	37
(1) 予測の時期	37

(2) 調査方法	37
(3) 結実量の判定基準	39
6. 3 保残母樹密度についての検討	41
6. 4 天然更新促進技術の指針	43
(1) 更新方法の選択	43
(2) 母樹の密度・配置	44
(3) 地表処理の時期	44
(4) 地表処理方法	44
(5) 稚樹発生後の取扱い	45
(6) 天然更新不良林分取扱い	45
摘要	46
文献	48
付表	57

第1章 序 論

1. 1 研究の背景

地球上にブナ科 (Fagaceae) 植物は 8 属, 約 600 種が存在する。そのうち, ブナ属 (*Fagus*) 約 10 種は北半球の温帯林に分布し, 日本列島には, ブナ (*Fagus crenata* BLUME) とイヌブナ (*Fagus japonica* MAXIM.) の 2 種が分布する。とりわけ, 本研究の対象であるブナは, 日本の冷温帯の森林の表徴種として, 森林生態学あるいは植物地理学や植物社会学の上で重要な位置を占める樹種である。地史的にみると, ブナが日本列島におけるブナ属の優占種となったのは, 第四紀の前期更新世から中期更新世の末にかけてとされている (南木 1985)。その後, 気候の寒暖・乾湿の変動にともなってブナの分布域も変動するが, 北緯 38° 以南の低標高地から北方および高標高地へと現在の分布域に向けて生育地の拡大を始めたのは最終氷期が終了して以降であり, 今から約 1 万 2 千年前のことである (TSUKADA 1982)。その時代はヒトが北日本において縄文文化を営み始めた頃でもあり, ヒトとブナの関わりはそのころから始まったといえるだろう。

現在の自生分布の北限は北海道の黒松内低地帯, 南限は鹿児島県の高隈山であり, 本州においては主に脊梁山脈の日本海側に分布の中心をもつ。垂直分布の点からみると, 東北地方では平地から標高約 1500m 付近まで, 北海道においては平地から標高 900m 付近までに分布するが, 本州の関東・中部地方では, 標高 700m~1600m 付近の山地帯の森林を構成する主要樹種である。

このようにブナは東北・北海道では低地から分布しているものの, 関東・中部地方では山地帯に分布しているために, 明治時代に入るまではブナを主とする天然林は林業の対象とはならず, もっぱらその分布域周辺において薪炭材や一部の建築材として利用されていたにすぎない。ブナ材の用途が薪炭材以外に拡大し, 用材生産を目的として収穫されるようになったのは, 明治時代以降であり, とくにその収穫量が急増するのは 1950 年代半ばから 1960 年代に全国的に推進されたスギ, カラマツなど針葉樹の拡大造林の時期である (斎藤 1985; 片岡 1991)。1970 年代以降は, 造林対象地の高標高化にともなう造林成績の低下, 森林の公益的機能に対する社会的要請の高まり等によって拡大造林には歯止めがかかり, 本州中部地方では標高約 1000m 以上, 東北地方では標高約 600~700m 以上, 北海道南部では標高約 300m 以上のブナを主とする天然林については, 天然更新を補助する作業を伴った天然林施業がとられるようになり現在にいたっている。

ところで、遷移の終局相に位置する極相林では、林冠木の枯死や倒木によってできる林冠の欠除部（ギャップ）を下層から成長してきた個体群が埋める形で森林の維持がなされており、発達段階の異なる小林分（パッチ）がモザイク状に配置された空間構造をもつ（JONES 1945；WATT 1947；WHITMORE 1975）。このようなギャップ形成を契機として始まる森林の更新過程はギャップダイナミクスと呼ばれ（山本 1981）、日本のブナ極相林もそのような過程によって再生・維持されていることが明らかにされている（浅野 1983;YAMAMOTO 1989）。一般に、ギャップダイナミクスにおいてギャップを埋める個体群は、それまで閉鎖林冠下で生存していた実生バンクと呼ばれる稚樹群のほか、土壌中で休眠していた埋土種子と呼ばれる種子由来の実生（MARKS 1974）あるいは萌芽などの無性繁殖によって再生した個体（TANAKA 1985;JONES and RAYNAL 1986;OHKUBO et al.1988）によって構成される。

ギャップ内でのブナの再生様式に関しては、ブナの種子の休眠は通常ひと冬の越冬によって打破されるため（森 1991）、埋土種子から再生することはない。また、ブナの伐根からの萌芽能力のピークは樹齢 25～30 年にあり（紙谷 1986a）、萌芽能力は樹齢約 50 年を超えると急激に低下する（檜村ほか 1952）ため、特殊な立地に生育している個体群（杉田 1988;谷本 1993）を除けば、ギャップ内でのブナの再生は萌芽などの無性繁殖に依存することはない。すなわち、ギャップにおけるブナの再生は、ギャップ形成前から存在している実生バンクに依存することになる（浅野 1983）。しかし、日本のブナ林の林床植生として代表的なササ型の林床ではブナの実生の密度はきわめて低く、ササの存在が実生バンクの形成を妨げていると考えられている（前田・宮川 1971;浅野 1983）。

このようなブナ極相林の維持機構に関する知見にもとづいて、近年のブナの天然林施業における天然更新の補助作業としては、ササを主とする林床植生を除去する地表処理が必須の作業として取り入れられている。地表処理を伐採後に行い種子の散布を保残した母樹から行う「母樹保残法」と呼ばれる方法（前田・宮川 1971）と、伐採前に地表処理を行って実生バンクを形成してから皆伐する「先行地ごしらえによる前更皆伐更新法」と呼ばれる方法（片岡 1991）とが提案され、国有林や北海道有林では「母樹保残法」が実行されてきた。

「母樹保残法」を主とするブナの天然更新補助作業の有効性については、地表処理後の植生回復（柳谷・金 1976；金・柳谷 1981b）、稚樹の発生・消長（柳谷・金 1980；金・柳谷 1981a）や稚樹の成長（金・柳谷 1982）の面から検証され、適正な母樹の保残と母樹の結実に合わせた地表処理によって更新が達成されることが確認されてきた（柳谷・金 1984;鈴木 1986a, 1986b;前田 1988;KUDOH on 1994）。しかし一方では、更新補助作業を施したにも関わらず更新の成功していない事例も報告されており（鈴木 1986a;片岡 1991）、ブナの天然林施業における更新促進技術は未だ不確実性を払拭できていない現状にある。

ブナの収穫量は 1960 年代をピークとしてそれ以降は漸減をしている。とはいえ、確実に次代を更新させる技術が確立されていないまま、収穫が継続すればブナ資源の量と質の低下はまぬがれない。木材資源としての意義のみならず、近年ブナ林は、水土保持機能、野生生物の生息場所、自然的風土の醸成など多くの観点から社会的注目を集めているのは周知の事実である。今日、ブナ林の再生・維持は広範な社会的要請といえるだろう。

天然下種による樹木の更新は、花芽の形成に始まり開花、受粉、受精、種子成熟、種子散布、発芽、稚樹成長という多くの段階を経で達成されるものである。その過程でさまざまな要因によって花、種子、稚樹の数が減少するが、その数の減少をいかに回避して多くの数を生残させていくかということが更新の成功につながる。これらの過程は、種子の散布前と散布後の二つのフェーズに大きく区分できる。ブナに関しては、種子散布後のフェーズについては死亡要因や数の減少について天然林での観察結果を中

心としてかなり多くの知見が蓄積されてきた（橋詰・山本 1975;箕口・丸山 1984;前田 1988; NAKASHIZUKA 1988;SAHASHI et al.1994;谷本 1994;寺潭 1995）。これらの研究によると、種子や稚樹の主な死亡要因は、種子散布から発芽までの間では小哺乳類による捕食であり（箕口・丸山 1984;谷本 1994）、発芽後数カ月の間においては小哺乳類や昆虫による捕食、菌類の感染による立ち枯れである（橋詰・山本 1975;NAKASHIZUKA 1988; SAHASHI et al.1994;谷本 1994;寺潭 1995）。さらに林冠木や下層植生による被圧が強い場合には被陰による死亡（NAKASHIZUKA 1988; 谷本 1994）が加わる。

このように種子散布後から発芽・定着に至る段階において捕食による死亡率が高いことは、ブナ属やコナラ属など種子サイズの大きい樹種にとって共通的なことである（JENSEN 1985;WILLSON and WHELAN 1990;MIYAKI and KIKUZAWA1988）。しかし一方で、小哺乳類による捕食圧は攪乱の大きい場所やササなどの林床植生の少ない場所で低いことも知られている（長谷川 1984 ; MIYAKI and KIKUZAWA 1988 ; MYSTER and McCARTHY 1989;林田・五十嵐 1993）。したがって、ブナの天然更新補助作業として林床植生が除去された場所では、小哺乳類による種子や稚樹の捕食圧が軽減され、稚樹の定着環境は天然林に比べて好転している可能性もある。また、種子サイズの大きい樹種は種子サイズの小さい樹種に比べて散布場所の環境に対する種子や稚樹の適応性が高く（STRENG et al.1989;SEIWA and KIKUZAWA 1991S）、捕食を回避して一旦出現した後はかなり高い生残率が期待できると考えられている（清和 1994）。

一方、種子散布前のフェーズ、とくに開花から種子成熟までの間における花や成熟途上の種子の数の減少やその原因について、近年多くの生態学研究者の興味注がれるようになってきた（STEPHENSON 1981;水井 1989;KIKUZAWA and MIZUI 1990;MIZUI and KIKUZAWA 1991）。しかし、ブナに関しては、結実の豊凶がきわめて大きく、それが天然更新を図る上での大きな問題であることが古くから指摘されてきた（渡辺 1938;樫村 1952;菊池 1968;前田・官川 1971）にもかかわらず、開花から種子成熟に至るこのフェーズにおける種子の生産量や品質にかかわる要因についての知見はかならずしも十分ではないのが現状である。

そこで、本研究では、ブナの天然更新促進技術の向上を図り、ブナ資源の回復および持続的なブナ天然林施業の確立に資するため、開花から種子成熟に至る過程におけるブナの種子生産特性に焦点を当てることとした。

1. 2 ブナの天然更新促進技術に関するこれまでの研究

日本におけるブナの天然更新促進技術に関する研究は、1920年代後半、長野営林局が飯山地方に天然下種更新試験地を設定した頃に始まったとされる（片岡 1991）。したがって、今日まで約70年の研究の歴史があることになる。この間、戦争による研究の中断や林業施策の変化など社会状況の影響を受け、いくつかのエポックを経て発展してきた。ここでは、研究の背景や展開方法などによって第1期（1930年代を中心とする時期）、第2期（1950年代を中心とする時期）、第3期（1960年代を中心とする時期）および第4期（1970年代～現在）に分け、それぞれの時期における研究動向を概観する。

第1期（1930年代を中心とする時期）：この時期におけるブナの更新や施業に関する研究は、1920年代後半から国有林全般で推進された択伐天然下種更新施業（手東 1987）を背景として行われた。まず、青森・秋田・東京の各営林局においてブナの天然下種更新と施業に関する調査・研究が行われ、ブナ稚樹の発生と生育、結実の豊凶、種子散布などに関するデータが組織的に収集された（農林省山林局 1942）。一方、渡辺（1938）はそれまでのブナ林の施業に関する基礎的研究を総括し、ブナの分布、植生、樹種構成、成長、更新および施業に関するその時点での知見をまとめている。

第2期（1950年代を中心とする時期）：こめ時期には、第1期以降に本州の国有林で推進されたブナ林での傘伐作業や択伐作業を天然更新の面から検証する実証的研究が進められた。樫村ほかは岩手県

黒沢尻宮林署管内に林冠の疎開程度と各種地表処理の効果を調べるためのブナ傘伐作業試験地を設定し（樫村ほか 1951）、種子の落下時期と落下量、稚樹の発生を調査した（樫村ほか 1953、1954）。その中で、林冠の疎開によって単木あたりの落下種子量が増加することを明らかにし、傘伐作業において更新上必要な保残母樹の密度として胸高直径 30cm 以上の母樹を約 50 本/ha 残すことを提案した（樫村ほか 1953）。また、発生稚樹の本数は、無処理、刈払い、腐植層除去の各処理に比べて、かき起こしとトレンチング処理において多かったことを報告した（樫村ほか 1954）。樫村ほかによるこれら一連の報告は、その後の第 4 期以降に発展してきたブナの天然更新促進技術の基本的なスタイルを提示したという意味においてきわめて重要であろう。ブナ稚樹の発生と成長に地表処理が有効であることは、菊池（1950）も同様に報告している。菊池（1968）が集約したブナの種子生産に関する研究成果は、その後のブナの天然更新促進技術に関する研究の基礎をなした。

第 3 期（1960 年代を中心とする時期）：1950 年代後半からは、スギ、カラマツなど針葉樹の拡大造林の進行によって天然林施業が後退したことを背景として、ブナの天然更新促進技術に関する研究は一時期停滞した。しかし、IBP（国際生物学事業計画：1967～1972）を契機として、森林の生産構造や生産量を生態学の観点から明らかにする研究がブナ林についても広範に行われた。ブナ林の生産構造に関しては、山田・丸山（1962）、浅田ほか（1965）、湯浅・四手井（1965）、生産力に関しては、丸山・山田（1963）、丸山（1964）、丸山ほか（1968）、只木ほか（1969）、一次生産のエネルギー効率に関しては、只木ほか（1969）、MARUYAMA（1971）の報告がある。これらの研究は、その後に発展するブナの個体群動態の定量的解析（浅野 1983; YAMAMOTO 1989）を生み出す契機となり、ブナの更新過程の解析に生態学的な方向性を与えたといえよう。

第 4 期（1970 年代～現在）：ブナの天然更新に関する研究が再び活性化するのは 1960 年代の後半からである。この背景には、拡大造林にともなう不成績造林地の多発の反省に立ち、天然林施業が再び指向されてきたことがあるのは言うまでもない。前田・宮川（1971）は、林冠が閉鎖しかつササなどの林床植生におおわれたブナ林の林床には、ブナの前生稚樹すなわち実生バンクがほとんど存在しないことを明らかにし、前に述べた地表処理と母樹保残を組み合わせた「母樹保残法」による更新を提案した。閉鎖したブナ林の林床に更新を期待できるほどの前生稚樹が存在しないことは、その後浅野（1983）、YAMAMOTO（1989）によって確認された。ギャップダイナミクスによるブナ林の再生過程が明らかにされた（浅野 1983; YAMAMOTO 1989）ことにより、天然更新補助作業としての「母樹保残法」は生態学的にも合理的であることが認められたといえるだろう。片岡（1991）の提案した伐採前に地表処理を行って実生バンクを形成してから上木を伐採する方法も同様に合理的である。

その後、「母樹保残法」を主とする天然更新補助作業の有効性についてはさまざまな観点から検証され（柳谷・金 1976, 1980; 金・柳谷 1981a, 1981b 1982）、適正な母樹の保残と結実に合わせて地表処理により更新が達成されることが確認されてきた（柳谷・金 1984, 鈴木 1986a, 1986b, 前田 1988）。しかし、同時に、この方法によって更新が成功するためには、地表処理と母樹の結実のタイミングが一致することが重要であることが指摘されるに至っている（柳谷・金 1984; 鈴木 1986a, 1989）。

ブナの種子生産に関する研究もこの時期にさまざまな観点から行われた。すなわち、花芽および胚の発育過程（三上・北上 1983）、開花過程（橋詰 1975）、花粉生産量（橋詰 1975; 板鼻 1990; Saito et al. 1991）、花粉発芽条件（橋詰 1975）、果実・種子の発達過程（橋詰・福富 1978; 箕口・丸山 1984）、種子稔性と林分状況との関係（橋詰・山本 1974）、堅果落下量（橋詰ほか 1984; 箕口・丸山 1984; 紙谷 1986b; 大久保ほか 1989）、結実度合いの林分内での変異（橋詰 1986; 武田 1992）、結実の地域的同調性（鈴木 1989）、繁殖器官への投資量（河田・丸山 1986; KAWAGUCHI and TODA 1989; SAITO et al. 1991）など

である。また、KOMAI (1980) によって新属新種として記載されたハマキガ科ビメハマキガ亜科ブナヒメシクタイ (*Pseudopammene fagivora* KOMAI) の幼虫がブナの未熟果実を摂食し、ブナの種子生産量に大きな影響を与えることがあるという知見 (五十嵐・鎌田 1990b, 1991, 1992; 五十嵐 1992) は、ブナの種子生産特性を明らかにし天然更新促進技術を向上させる上できわめて重要なものと位置づけられる。

1. 3 研究の目的と方向

「母樹保残法」(前田・官川 1971) にせよ「先行地ごしらえによる前更皆伐更新法」(片岡 1991) にせよ、現行のブナの更新補助作業は、ササなどの地表植生の存在および閉鎖林冠下での低照度を更新阻害要因としてとらえ、地表処理と上木の伐採とによってこれらの更新阻害要因を取り除こうとするものである。ギャップダイナミクスによるブナ極相林の再生過程においては、地表処理に相当する現象はササの一斉枯死や大型草食動物による摂食によって発生すると考えられ、閉鎖林冠の破壊は林冠木の枯死・倒木によって発生すると考えられている (浅野 1983)。現行の更新補助作業は、極相林における再生過程を人為的に創出させるものであり、生態学的に合理的な作業とみなせるだろう。したがって、本研究を進めるにあたり、現行のブナの天然更新補助作業を方法的に妥当なものとみとめ、それをより成功度の高いものに改善するという立場をとる。

さて、ブナの天然林施業において、「母樹保残法」を主とする更新補助作業を施したにも関わらず更新が成功しない原因としては、地表処理と母樹の結実のタイミングの不一致 (柳谷・金 1984, 鈴木 1986b)、母樹の過伐 (谷本 1986)、母樹の衰退 (海老原ほか 1990) などが指摘されている。このうち、母樹の過伐は人為的なミスもしくは無理解にもとづく誤った作業であるから問題外であるが、残りの二つはいずれも地表処理によってササなどの地表植生が衰退している間に質・量ともに十分な種子が散布されないことが不成功の原因であると考えられる。

ブナ堅果の品質に関しては、数 100m 以内に他の母樹の存在しない孤立木や、ブナの優占度が低い林分や着果木の少ない林分でシイナが多く、受粉上の問題が堅果の品質に関与していることが示唆されている (橋本・山本 1974)。ブナの近縁種であるヨーロッパブナ (*Fagus sylvatica*) では、自家受粉で充実堅果が形成される比率は 10% 以下の場合が多いことが人工受粉試験や孤立木によって確かめられている (NIELSEN and DE MUCKADELI 1954)。これらのことから、風媒花であるブナの花粉の飛散距離はあまり大きくない (橋本・菅原 1985) ため、「母樹保残法」における保残母樹の密度や配置のしかたによっては母樹間の花粉の交換が十分に行われず、その結果、堅果の品質の低下をまねく可能性が考えられる。しかし、これまでには受粉の観点から保残母樹の適正密度について検討されたことはなく、自家受粉や無受粉などの受粉形態の違いがブナの堅果の稔性に及ぼす影響を人工受粉試験によって調べた例も報告されていない。そこで、第 2 章から第 4 章では、生産される種子の品質に影響する可能性のある受粉に関わる問題を取り扱うこととした。まず第 2 章においては、自然状態での自家受粉の可能性を雌雄の花の開花タイミングから確かめることを主目的として、ブナの開花フェノロジーについて検討する。第 3 章においては、着花したブナ孤立木を花粉源とし、花粉源からの距離と飛来花粉数との関係を調べた。さらに、この結果をもとに簡単な花粉拡散のモデルを作り、仮想的な林分における母樹密度と飛来花粉数との関係について考察する。第 5 章においては、自家受粉や無受粉などの受粉形態の違いがブナ堅果の成熟過程における生残、稔性、形質に及ぼす影響を明らかにするために、人工受粉試験を行った結果について報告する。

母樹が優良な品質の堅果をいくら大量に生産したとしても、堅果の散布と地表処理のタイミングがうまく一致しなければ、十分な数の稚樹は発生しない (柳谷・金 1984, 鈴木 1986b)。ササなどの地表植生が回復するまでの間に、十分な量の結実があることが更新成功のための重要な条件となる。ササの

回復速度については、開花後に自然枯死したササ (*Sasa ishizuchiana*) の場合には、地上部現存量が枯死前の量までほぼ回復するのに開放下で 10 年を要したという報告がある (SAKURAI 1984)。しかし、通常本州において地表処理の方法として行われている地上部の刈払いの場合では、チシマザザで長くても 3~5 年でその効果がなくなるとされている (柳谷・金 1989)。地表植生が落葉性低木である場合でも、地上部刈払いによる地表処理の効果は 2 年程度とされている (柳谷ほか 1990)。こめのような地表処理後の地表植生の回復速度に対して、ブナの結実の豊作年はおおむね 6~8 年に 1 回とその頻度が低い (渡辺 1938; 樫村 1952; 菊池 1968; 橋詰 1986; 前田 1988)。したがって、地表処理がまったく年次的に無作為に行われたとすると、その処理によって地表植生が衰退している間に豊作年が訪れる確率はせいぜい 1/4~1/2 しかないことになる。

地表処理と結実とのタイミングを一致させるには、人為的な結実促進または結実予測が必要になる。結実促進に関しては環状剥皮やジベレリン処理など人工的な着花促進法の効果について調べられた (暁・橋詰 1973, 佐々木ほか 1976) が、明瞭な着花促進効果を示す方法は見いだされておらず、地表処理に合わせて結実させることは現段階では不可能である。したがって、地表処理を更新補助手段とした天然林施業において更新の成功度を高めるためには、母樹の結実を予測する技術を開発することが必要と考えられる。

結実を予測する技術を開発するための第一歩は、種子生産量の年変動に関与している要因を見だし、各要因の変動の法則性や要因間の相互作用を明らかにすることであろう。そのためには固定調査地における長期にわたる結実調査が不可欠である。ブナの結実の豊凶の長期的観測や調査はこれまでも数多く行われてきた (渡辺 1938; 樫村 1952; 菊池 1968; 橋詰 1986; 前田 1988) が、これらは種子の成熟する秋の時点での観測や調査である。しかし、多くの落葉広葉樹でみられる果実の発達過程での未熟落下 (橋詰 1987; MIZUI and KIKUZAWA 1991; 清和 1994) が、ブナの場合でも生じることがある (橋詰ほか 1984; 五十嵐・鎌田 1990a; SAITO et al. 1991) ため、未熟果実の落下実態を明らかにできるような開花段階からの調査がなされなければ、種子生産量の年変動に関与している要因を明らかにすることはできないだろう。

そこで、第 5 章では、北海道南西部の 5 カ所のブナ天然林において、開花終了時期からの堅果の落下量と品質の調査を 4 年間行った結果から、ブナの種子生産量の年変動に関与している要因について検討する。

第 6 章では、これら一連の調査・研究によって得られた成果をブナの天然林施業における更新技術の改善方針に反映させるために、結実予測手法の提案、「母樹保残法」において堅果の品質を低下させないための保残母樹の密度の検討、および天然更新促進技術の指針の提示を行う。

本論文は、ブナ林の再生・維持を図るための天然更新促進技術の改善を目的として筆者がこれまでに発表してきた落下堅果量と品質 (寺渾ほか 1995)、結実阻害要因 (寺沢 1991; 寺沢・柳井 1991)、受粉と種子の稔性 (寺沢・柳井 1991; 寺沢・柳井 1992; 寺沢 1993b)、花粉飛散 (寺沢 1993a) に関する報告に、受粉形態が果実の生残、稔性、形質に及ぼす影響や開花フェノロジーに関する新たな調査結果、考察および論議をつけ加え、ブナの種子生産特性とその天然林施業への応用についてとりまとめたものである。

本研究のとりまとめに際し、京都大学農学部岩坪五郎教授には、終始懇切なご指導とご助言をいただいた。また、京都大学農学部川那辺三郎教授、渡辺弘之教授には、論文の校閲を賜り多くのご教示をいただいた。謹んで感謝の意を表す。

京都大学生態学研究センター菊沢喜八郎教授には、平素から研究全般にわたって多くのご教示をいた

だき、本研究のとりまとめにあたってはその契機を与えていただくとともに論文の校閲を賜り多くのご助言をいただいた。

北海道立林業試験場故水井憲雄博士、東北大学農学部清和研二助教授には、本研究遂行の当初から広葉樹の更新初期過程に関して多くのご教示をいただくとともに、論文の一部についてご校閲をいただいた。同じく東浦康友博士、黒丸亮博士、菊地健氏には論文のご校閲をいただいた。

北海道立林業試験場柳井清治博士、ハ坂通泰氏には、本研究に関する共同研究者として調査や議論を共にしていただき、本研究をとりまとめた今日まで終始多くの示唆を与えていただいた。

北海道立林業試験場道南支場の近藤和男元支場長、斎藤晶元支場長には、本研究を遂行する上で多くの便宜をはかっていただくとともにご助力と励ましをいただいた。おなじく吉野岩巳氏、斎藤由紀子氏には調査、資料整理に際して多くのご協力をいただいた。

函館営林支局、乙部営林署、東瀬棚営林署、函館道有林管理センター、松前道有林管理センター、倶知安道有林管理センターの関係各位には、落下堅果調査の調査地の選定と設定に関して便宜をはかっていただいた。大沼国定公園管理事務所の関係各位には、開花フェノロジーの調査に便宜をはかっていただいた。

上条一昭博士、大阪芸術大学駒井古実博士にはブナの果実を捕食する昆虫類の同定をしていただきその生態等についてご教示いただいた。

北海道立林業試験場の多くの上司、同僚には、本研究を遂行あるいはとりまとめる上で便宜をはかっていただくとともに、議論を通じて多くの示唆をいただいた。

以上の方々に心から感謝の意を表す。

第2章 ブナの開花フェノロジー

2・1 花の発達・形態および開花過程

「フェノロジー」の用語は、一般には生物季節学、あるいは生物気候学と訳されることが多いが、植物生態学の分野では、「季節の進展に伴う植物の芽、葉、花、果実などの器官の発達の可視的な推移」の意味で用いられる。そこで、本論文では、ブナの「開花過程における個々の花序の発達の推移」に対して「開花フェノロジー」の用語をあてた。

はじめに、ブナの花の発達・形態および開花過程について、これまでに報告されている知見を整理して記載しておく。

三上・北上(1983)によると、岩手山甫斜面の標高約1000m付近の個体における花芽分化の開始期は6月下旬と推定される。8月下旬に花被と雌ずい原基が分化するとともに雄花の小孢子嚢が形成され、10月下旬に花粉母細胞がつくられ、11月中旬には雌ずいが花柱と子房部に分化、四分子が観察される。

花芽は、ふつう葉芽とともにひとつの冬芽の中に形成されているので、花芽をもつ冬芽は混芽と呼ばれる。形成された花芽は、翌春に開花する。花は単性花であり雌雄同株である。雌花は、子房が隔壁によって3室に分かれ、各室に2個ずつの胚珠があるので、計6個の胚珠をもつ。雌花は二つが集まって総苞に包まれ直径約5~7mmの頭状花序を形成する。開花が進むにつれて総苞の先端から花柱が露出し、さらに花柱の先端が3つに裂開して柱頭を形成する。雄花は6~15個が集まって直径約10mmの頭状花序を形成し、開花の進行とともに花梗が伸長し、花粉飛散時期には花序が下垂する。

2・2 材料と方法

(1) 調査木

調査は1992年および1993年に行った。1992年には北海道立林業試験場道南支場(北海道函館市桔梗

町) 構内に植栽された1個体(以下, 調査木A)を調査対象とした。また1993年には大沼公園(北海道亀田郡七飯町)内の天然木2個体(以下, 調査木BおよびC)を調査対象とした。調査木Aは孤立木でありこの個体の周囲約3km以内には着花するブナは他に存在しない。いずれの調査木も, それぞれの調査年には樹冠上面から側面にかけて高い密度で着花した。そこで, 調査木Aでは1992年4月上旬から5月中旬までの間, また調査木BおよびCでは1993年4月中旬から5月中旬までの間, 2~6日間隔で, 雌花序と雄花序の開花段階を冬芽ごとに記録した。調査木A, B, Cの樹高はそれぞれ12m, 14m, 14m, 胸高直径はそれぞれ41cm, 42cm, 44cmである。

(2) 調査方法

(ア) 開花フェノロジー調査

高さ5~8mの位置にある枝5~7本をマーキングし, それぞれの枝の先端部約1mに着生しているすべての冬芽を観察の対象とした。観察した冬芽の数は, 調査木A, B, Cで, それぞれ543個, 444個, 561個である。そのうち, 葉芽はそれぞれ183個, 114個, 157個であり, 葉と花を含む混芽はそれぞれ360個, 330個, 404個であった。混芽のうち, 雌花序と雄花序ともに含むものがそれぞれ183個, 125個, 129個, 雌花序のみ含むものがそれぞれ52個, 18個, 57個, 雄花序のみを含むものがそれぞれ125個, 187個, 218個であった。したがって, 開花段階を調査した冬芽の数は, 雌花序を含む芽が235個, 143個, 186個であり, 雄花序を含む芽がそれぞれ308個, 312個, 347個であった。

開花段階の区分は, 雌雄ともに, 橋詰(1975)による5段階区分を基本とし, 未開花の段階および雄花序の落下した段階を付け加えた。すなわち, 雌花序については,

0. 未開花。

- I. 芽鱗が開き始める。
- II. 雌花序が外部から確認できる。
- III. 総苞が開き, 柱頭が外部に現れる。
- IV. 柱頭が外反する。
- V. 柱頭が黒褐色を呈し, しおれて不規則に曲がる。

雄花序については,

0. 未開花。

- I. 芽鱗が開き始め, 雄花の花被が見えるようになる。
- II. 花梗が伸長し, 個々の雄花序が外部から独立して確認できる。
- III. 雄花序が下垂する。莉が見えるようになる。
- IV. 靱が開き, 花粉が飛散する。
- V. 雄花序がしおれる。
- VI. 雄花序が落下する。

(イ) 雌花柱頭上の花粉粒数

孤立木である調査木Aの受粉実態を明らかにするため, この個体の雌花序のほとんどが開花段階IVにあった5月1日に樹冠の上・中部の雌花序を20個採取した。これらの花序に含まれる40個の雌花について, 切り取った柱頭をグリセリン-乳酸溶液(3:1, v:v)中ですりつぶし, 顕微鏡下で花粉粒数を数えた。

2・3 結果

(1) 開花の進行過程

(ア) 調査木A

調査木Aにおける雌花序と雄花序の開花過程を、日平均気温および積算気温の推移とともに図-1に示した。気温のデータは、調査木の生育場所から約5 km離れた函館海洋気象台における観測値を用いた。

雌花序については、調査を開始した4月7日にはすでに開花が始まっており、50%が開花段階Iになっていた。その後、低温傾向の続いた4月中旬は開花段階の進行は遅かったが、4月21日には開花段階IIのものが現れた。その後、短期間の開花段階IIIを経て、4月26日には開花段階IVの花序が現れた。5月1日には開花段階IVが86%を占めたが、その後、開花段階Vに順次移行し、5月13日には99%が開花段階Vとなった。

雄花序については、雌花序と同様に、調査を開始した4月7日に47%が開花段階Iになっていた。その後4月下旬に開花段階II、IIIへと進み、4月28日には花粉を飛散する開花段階IVの花序が現れ、5月1日には82%が開花段階IVにあった。5月6日には95%が花粉飛散を終了していた。

(イ) 調査木B

調査木Bにおける雌花序と雄花序の開花過程を、気温の推移とともに図-2に示した。気温は、調査地では測定しなかったため、調査地の北方約15kmの場所にある森測候所における観測値および気温低減率 $0.6^{\circ}\text{C}/100\text{m}$ から推定した。

調査木Bの雌花序については、調査を開始した4月15日には89%がまだ開花していなかった。その後、4月20日には開花段階Iのものが55%に達した。その後、開花段階II、IIIを経て、5月6日には開花段階IVが32%となり、さらに5月10日には開花段階IVが92%を占めた。その後、開花段階Vに順次移行し、5月18日には92%が開花段階Vとなった。

調査木Bの雄花序については、調査を開始した4月15日には90%が未開花であったが、4月20日には開花段階Iのものが53%に達した。その後4月下旬から5月上旬に開花段階II、IIIへと進み、5月10日には花粉を飛散する開花段階IVのものが35%となった。その後の開花段階の進行は速く、5月14

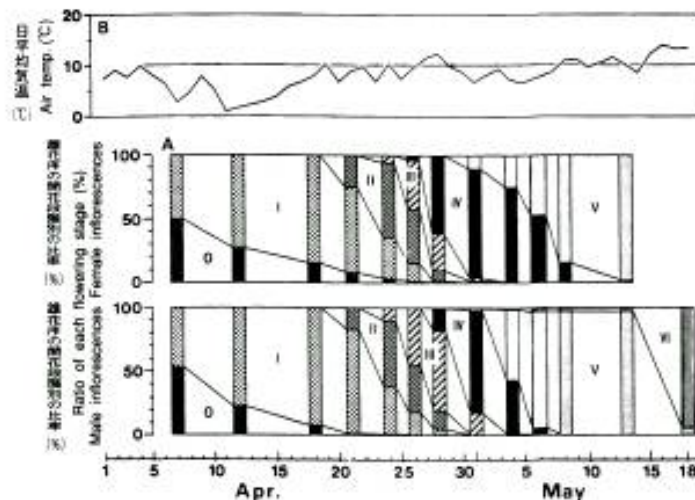


図-1 調査木Aの開花段階と日平均気温の推移

Fig.1. Transition of flowering stage in sample tree A(A) and daily mean air temperature during the flowering period in 1992(B)

Female flowering stage I, II, III, IV, and V are corresponding to bud burst, appearance of inflorescence, appearance of stigma, getting pollen-receptive, and withering of stigma, respectively.

Male flowering stage I, II, III, IV, and V VI are corresponding to appearance of anther, pollen release, withering of inflorescence, and shedding of inflorescence, respectively.

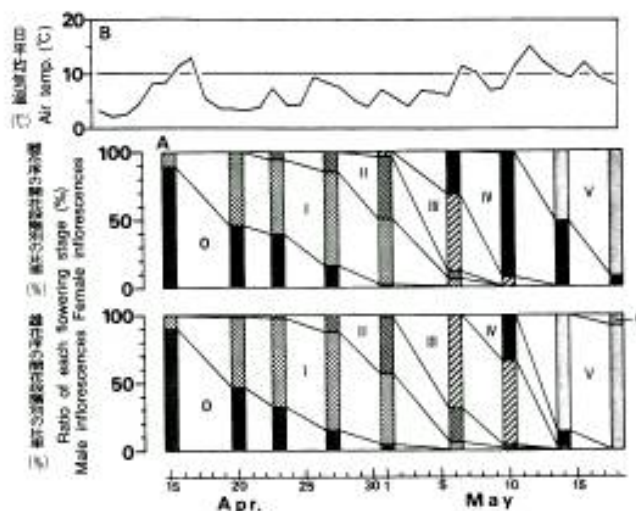


図-2 調査木Bの開花段階と日平均気温の推移

Fig.2. Transition of flowering stage in the sample tree B(A) and daily mean air temperature during the flowering period in 1993(B).

Meaning of each flowering stage is same as figure 1.

日には87%がすでに花粉飛散を終了していた。

(ウ) 調査木C

調査木Cにおける雌花序と雄花序の開花過程を、気温の推移とともに図-3に示した。気温は、調査木Bと同様に、調査地の北方約15kmの場所にある森測候所における観測値および気温低減率 0.6°C/100mから推定した。

調査木Cでは、調査木Bよりやや先行して開花過程が進んだ。雌花序については、調査を開始した4月15日には52%が開花段階Iとなっていた。開花段階II, IIIを経て、開花段階IVの花序が現れたのが5月1日であり、5月6日には開花段階IVが62%を占めた。5月14日にはすべてが開花段階Vとなった。

調査木Cの雄花序については、4月15日には開花段階Iのものが51%であり、その後4月下旬から5月上旬に開花段階II, IIIへと進み、5月10日には花粉を飛散する開花段階IVのものが83%となった。その後の開花段階の進行は速く、5月14日には99%がすでに花粉飛散を終了していた。

(2) 気温と開花の進行

開花過程のいくつかの特徴的な時点における積算気温を表-1に示した。ここでの積算気温の基準温度は0°Cとし、0°Cより高い日平均気温を積算した。積算の開始日については、函館における日別平滑平年値の日平均気温が0°Cを超えるようになるのは3月中旬以降である(札幌管区気象台1992)ことから、3月1日以降で初めて日平均気温が0°Cを超えた日から積算を開始した。

各時点の積算気温は、調査した3個体ともほぼ似たような値を示し、混芽の約率数が開芽するのは120~160°C、開花段階IVの雌花序が出現するのは220~240°Cであった。さらに、約290°Cで雌花序の約9割および雄花序の約8割が開花段階IVとなり、340~400°Cでは雌花序、雄花序ともほとんどが開花段階Vとなっていた。

(3) 開花段階ごとの経過日数

雌花序、雄花序の開花段階II, III, IVについて、それぞれの段階にあった日数を混芽ごとに求め、調査木ごとの平均値を表-2に示した。前述したように開花過程の調査は2~6日間隔で行った。そこで、

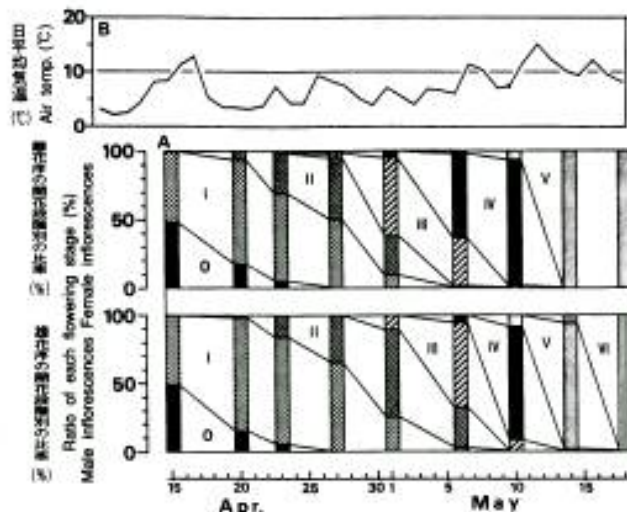


図-3 調査木Cの開花段階と日平均気温差の推移

Fig.3. Transition of flowering stage in the sample tree C(A) and daily mean air temperature during the flowering period in 1993(B).

Meaning of each flowering stage is same as figure 1.

表-1 開花過程の特徴的時点における積算気温 (°C)

Table 1. Thermal sums at the several phenological points in the flowering period of beech trees.

開花過程 Phenological observation	調査木 Sample tree		
	A	B	C
混芽の約半分が開芽	121.3	156.7	120.0
A ppearance of a part of male inflorescence in a half of flower buds.			
開花段階IVの雌花序が出現	241.7	226.8	221.2
A ppearance of pollen-receptive female inflorescence.			
雌花序の約9割が開花段階IVとなる	290.4	287.1	287.1
A pproximately 90% of female inflorescences get pollen-receptive.			
雄花序の約8割が開花段階IVとなる	290.4	314.1	287.1
A pproximately 80% of male inflorescences release pollen.			
ほとんどの雌花序、雄花が開花段階Vとなる	403.1	375.9	336.6
End of flowering period for both male and female inflorescences			

(注) 積算気温はその年の3月1日からの0°C以上の日平均気温の積算値である。

Note: Thermal sum is defined as cumulative values of daily air temperature above 0°C after March 1.

ある開花段階となった初日は、それが確認された調査日そのものではなく、その前の調査日との中間日であったと仮定して計算した。

各開花段階の日数は、雌花序、雄花序とも調査木によってややばらつきがみられるが、雌花序の開花段階Ⅱ、Ⅲ、Ⅳの平均経過日数は、それぞれ3.3~5.0日、1.9~4.1日および6.6~7.6日であった。また、雄花序の開花段階Ⅱ、Ⅲ、Ⅳの平均経過日数は、それぞれ3.0~6.2日、3.3~5.2日、および2.6~4.1日であった。

つぎに、個体として開花段階Ⅳの花序を着けている期間を求めた。ここでは、ある調査日と次の調査日の間の開花段階の比率が直線的に変化すると仮定して、5%以上の花序が開花段階Ⅳにある期間を、個体として開花段階Ⅳの花序を着けている期間とした。その結果、雌花序が開花段階Ⅳにある日数は、調査木Aでは15日間、調査木Bでは16日間、調査木Cでは13日間であった。また、雄花序が開花段階Ⅳにある日数は、調査木Aでは10日間、調査木Bでは10日間、調査木Cでは9日間であった。

(4) 個体内における雌花序と雄花序の成熟時期の相互関係

種子植物にとって花は有性生殖を行うための器官である。したがって、花が機能的に成熟するのは、雌花では受精を前提として受粉が可能になる時期、すなわち柱頭が受容性を有するようになる時期といえるであろう。花の形態や開花過程がブナに類似しているヨーロッパブナ (*Fagus sylvatica*) では、雌花の柱頭が外反している時期に受容性をもっていることが時期別の人工受粉試験によって確かめられている (NIELSEN & DE MUCKADELI 1954)。ブナの場合も、柱頭が外反している時期に柱頭表面に花粉がよく付着することが報告されており (橋詰 1975)、ヨーロッパブナと同様、柱頭が外反している段階、すなわち本研究における開花段階Ⅳが柱頭が受容性を有する段階と考えられる。一方、雄花が成熟するのは花粉を飛散する時期とみなされ、本研究における雄花序の開花段階Ⅳがこれに相当する。

さて本研究では、いずれの調査木においても、受容性を有すると考えられる開花段階Ⅳの雌花序が出現する時期は、花粉を飛散する開花段階Ⅳの雄花序が出現するよりも早かった。すなわち、調査木Aでは4月26日、調査木Bでは5月6日、また調査木Cでは5月1日の時点において、開花段階Ⅳの雄花序は現れていないが、雌花序ではそれぞれ4%、32%、5%がすでに開花段階Ⅳに達していた。

このように個体単位で見ると雄花序よりも雌花序が先に成熟段階に達する。しかし、開花段階Ⅳの雌花序が出現して2~5日後に、同じ個体内で花粉飛散を始める雄花序が出現した。前述したように雌花序が開花段階Ⅳにある平均日数は約7日であり、その間に雌花序のほとんどは、個体内の雄花序からの花粉飛散を経験した。個体内の雄花序から花粉が飛散する前に、すでに受容期を終了していたと考えられる雌花序、すなわち、調査木Bでは5月10日に開花段階Ⅳになっているもの、調査木Cでは5月6日に開花段階Ⅳになっているものは、それぞれ0.7%、2.2%にすぎない。逆に、開花段階Ⅳになる前に個体内の雄花序の花粉飛散が終了していた雌花序はいずれの調査木においてもみとめられなかった。したがって、いずれの調査木でも、ほとんどすべての雌花序が同じ個体内の雄花序の花粉を受粉する可能性をもっていたといえる。

表-2 雌花序および雄花序の開花段階Ⅱ、Ⅲ、Ⅳの経過日数
Table2. Mean duration of flowering stage Ⅱ,Ⅲ and Ⅳ of female and male inflorescence in beech trees.

	調査木 Sample tree	経過日数 (日) Duration (Days)		
		開花段階 Flowering stage		
		Ⅱ	Ⅲ	Ⅳ
雌花序 Female inflorescence	A	3.3±2.0	1.9±1.1	7.6±2.8
	B	3.6±2.6	3.3±1.7	6.6±3.2
	C	5.0±2.8	4.1±1.8	6.6±2.5
雄花序 Male inflorescence	A	3.0±1.9	3.3±1.7	4.1±1.7
	B	4.3±2.7	5.2±2.1	2.6±1.4
	C	6.2±3.2	3.8±2.0	3.6±1.4

(注) 値は平均±標準偏差を示す。

Note: Values are means ± standard deviations.

Female flowering stage Ⅱ,Ⅲ and Ⅳ are corresponding to appearance of inflorescence, appearance of stigma, and getting pollen-receptive, respectively.

Male flowering stage Ⅱ,Ⅲ and Ⅳ are corresponding to appearance of inflorescence, appearance of anther, and pollen release, respectively.

(5) 同一混芽内の雌花序と雄花序の成熟時期の相互関係

前述したように，調査した混芽のうち32~51%の芽が，ひとつの芽の中に雌花序と雄花序の両方をもっていた。そこで，これらの混芽について，同一混芽内での雌花序と雄花序相の成熟時期の相互関係について検討した。図-4に，雌花序が開花段階IVになった最初の日における同一混芽内の雄花序の開花段階の頻度分布，および雌花序が開花段階IVであった最後の日における同一混芽内の雄花序の開花段階の頻度分布を，調査木ごとに示す。

まず，同一混芽内の雌花序，雄花序のいずれが先に成熟するかについて検討する。雌花序が開花段階IVになった最初の日における同一混芽内の雄花序の開花段階の頻度分布でみると，調査木Aでは，開花段階IVになっているものは49%であり，残りの51%はまだ開花段階III以前の状態である。同様に，調査木B，Cでは，雌花序が開花段階IVになった最初の日における同一混芽内の雄花序は，それぞれ29%，40%が開花段階IVの状態にあるが，それぞれ70%，58%の雄花序がまだ開花段階III以前の段階にある。逆に，雌花序が開花段階IVになった最初の日にすでに雄花序が開花段階Vになっている混芽は，調査木B，Cでみられるが，それぞれ1%，2%にすぎない。これらのことから，個体内でみられたのと同様に，ひとつの混芽内においても雌花序の方が雄花序よりも先に成熟する傾向がみられる。

つぎに，雌花序が同一混芽内の雄花序の花粉を受粉する可能性がどのくらいあるかについて検討する。同一混芽内の雄花序の花粉を受粉しないのは，次の二つの場合が考えられる。ひとつは，雌花の柱頭が受容性を有すると考えられる開花段階IVになった最初の日に，雄花序がすでに花粉飛散を終了して開花段階Vになっている場合であり，もうひとつは，雌花序が受容性を有すると考えられる開花段階IVであった最後の日に，雄花序がまだ花粉を飛散しない開花段階III以前の状態にある場合である。調査木A，B，Cにおいて，前者はそれぞれ0%，1%，2%，後者はそれぞれ8%，21%，10%であり，両者をあわせてそれぞれ8%，22%，13%の雌花序では同一混芽内の雄花序の花粉を受粉しない可能性があった。しかし，残りのそれぞれ92%，78%，87%の雌花序では，同一混芽内の雄花序の花粉を受粉する可能性があった。

(6) 孤立木の雌花柱頭上の花粉粒数

調査木Aにおいて5月1日時点で雌花柱頭に付着していた花粉粒数の頻度分布を図-5に示す。柱頭上の花粉粒数は最小で4個，最大で188個，平均56.6個であった。この個体ではこの3日前から花粉飛散が始まっており（第3章），開花過程を調査した雄花序の82%が

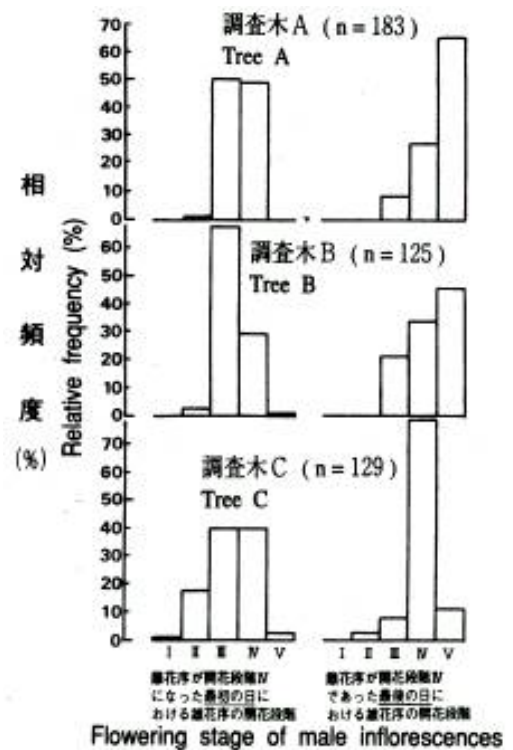


図-4 雌花序が開花段階IVになった最初の日(左図)，および開花段階IVであった最後の日(右図)における同一混芽内の雄花序の開花段階

Fig.4. Frequency distribution of flowering stage of male inflorescences at the beginning(left)and at the(right) of flowering stage IV of female inflorescences appearing from the same bud.Meaning of each flowering stage is same as figure 1.

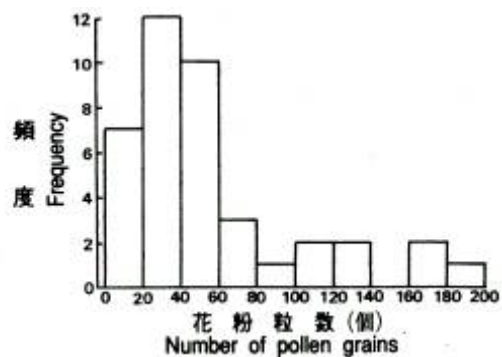


図-5 孤立木である調査木Aの雌花の柱頭上の花粉粒数
Fig.5. Number of pollen grains in a stigma in a isolated beech tree(sample tree A).

この時点で花粉飛散をしていた。この個体の周囲約 3 km 以内には着花していたブナは他に確認されず、他の個体から飛来する花粉はきわめて少ないと考えられることから、柱頭に付着していた花粉のほとんどはこの個体の雄花から飛散した自家花粉とみなされる。

2・4 考察

開花は、種子植物の繁殖にとって欠くことのできない受粉を行うための段階である。したがって、開花フェノロジーを明らかにすることは、有性繁殖に関する雅固有のふるまいを検討する上できわめて重要である。また、応用的には、育種を目的とした花粉採取、袋掛け、交配の適期を検討したり、花に産卵する種子害虫や球果害虫の防除法などを検討する上でも重要な情報を提供することになる。

開花の開始期、その期間、開花最盛期の時期が気温に密接に関係していることが多くの樹種で知られている (MATTHEWS 1963)。開花と気温との関係については、倉橋ほか (1966) は、20 種以上の樹木について長年調査された花粉飛散期と気温との関係を検討し、それぞれの樹種にとってある一定の積算温度に達しなければ花粉飛散が起こらないことを見いだしている。本研究においても、調査木 A と調査木 B、C では、調査年も調査地も異なるため、開花時期やその時期の気温には差がみられるが、積算気温で比較すると、開花過程のいくつかの特徴的な時点での積算気温はほぼ同じような値になった。このような開花過程の進行と積算温度の関係については、たとえば雌花の受容期や花粉飛散期など開花過程の予測に役立つと考えられる。

ブナ属の開花フェノロジー、とくに雌雄の花序の成熟時期の相互関係に関しては、NIELSEN & DE MUKADRLI (1954) がヨーロッパブナについて詳細な検討を行っている。彼らは、とくに雄花序の発達が乾燥した暖かい天候によって促進されるために、開花直前および開花期間中の気温や湿度によって雌雄花序の成熟時期の差は変動するものの、基本的には雌性先熟であることをみとめている。本研究では、調査したブナの 3 個体のいずれにおいても、花粉を飛散する雄花序が出現する時期よりも、受容性をもつ雌花序が出現する時期の方が早く、個体レベルでの雌性先熟の傾向がみられた。今回の調査は 2 年間しか行っておらず調査個体も 3 個体と限られているため、気象条件の影響や個体差を検討するには不十分であるが、山陰地方における開花過程の観察でもやはり雌性先熟の傾向が示唆されている (橋詰 1975) ことから、ブナもヨーロッパブナと同様に雌性先熟の傾向をもつと考えてよいであろう。

雌性先熟あるいは雄性先熟など雌雄同株の植物における雌雄異熟は、自殖をさけるための機構のひとつであり、雌雄の花の成熟期が完全に分離した場合には、自家受粉を避けられる (STOUT 1928)。しかし、今回の調査では、雌性先熟の傾向はみとめられたものの、いずれの調査木でもほとんどすべての雌花序の受容期は同じ個体の雄花序の花粉飛散期と重複しており、画家受粉する可能性をもっていた。したがって、ブナにおける雌性先熟の傾向は、雌雄の成熟期の完全な分離による画家受粉の抑制には寄与しないと考えられる。

ブナが自家受粉することは、他個体の花粉を受粉する機会の少ない孤立木において雌花の柱頭上に最小でも 4 個、最大で約 190 個もの花粉が付着していたことから確かめられた。画家受粉は、画家花粉が柱頭表面に付着することにより他家花粉が付着する面積を減少させる (BAWA and OURRAH 1975) という物理的な干渉だけでなく、他家花粉の花粉管の伸長を阻害することにより (OCKENDON and CURRAH 1997; BERTIN and SULLIVAN 1988) 他家受精を阻害する。このような自家受粉による他家受精の阻害 (clogging) が、植物の性的二型性を進化させた選択圧であるとする仮説も提出されている (BAWA 1980; LLOYD and YATES 1982; WYATT 1983; BERTIN and SULLIVAN 1988; KIKUZAWA)。このような観点からみると、自家不和合性の強い (第 4 章) ブナにおいて、個体内の雄花序が花粉飛散を始める前に多くの雌花序が受容性を有するようになることは、雌性としての繁殖成功度を高めることに寄与する可能性がある。

個体内での雌性先熟と同様に、同一冬芽から出現した雌花序と雄花序についても雌性先熟の傾向がみられた。ブナの花粉は風媒であるからこれらの雌花は距離的に最も近い同一冬芽から出現した雄花の花粉を最も多く受粉するであろう。もしこれらの雌雄の花序が同時に成熟するとすれば雌花の柱頭はこれらの雄花の花粉に被われて他家受精はさらに阻害されるであろう。その意味で、同一冬芽から出現した雌雄の花序における雌性先熟の傾向は、雌性の繁殖成功度の点からみて有利であると考えられる。本研究ではこの仮説を検証するためのデータは準備できなかった。今後、花序単位での開花フェノロジーが雌性繁殖成功度の指標としての種子形成率にどう影響を及ぼすかを明らかにし検証する必要がある。

第3章 ブナの花粉飛散

3・1 調査方法

調査対象木は北海道立林業試験場道南支場（函館市桔梗町）構内に植栽されたブナ個体である。第2章で開花フェノロジーを調査した調査木Aと同一個体である。孤立木であり、周囲約3km以内に他には着花するブナはない。胸高直径41cm、樹高12m、生枝下高4m、平均樹冠半径5mである。この個体は1992年春に樹冠上面から側面にかけて高い密度で着花した。開花後に落下した雄花序数は樹冠下で1,529個/m²であった。

調査対象木から飛散する花粉の分布は、ワセリンを塗布したスライドガラス（以下、花粉トラップ）を用いて調査した。花粉トラップは、調査対象木の樹冠下および調査対象木の周囲8方向に設置した（図-6）。そのうちライン1、2、3の3方向については80mの位置まで20m間隔で設置したが、残りの5方向については敷地上の制約のため20~35mの位置までとした。花粉トラップの設置高は、樹冠下では地上1.0m、その他の場所では地上3.6mとし、木柱の上に水平に固定した。調査地周辺の地形は平坦である。花粉飛散に影響を与える可能性のある建築物および立木については図-6に示したが、建築物の高さはいずれも6m未満である。花粉トラップは1992年4月28日（ただし樹冠下では4月27日）にセットし、5月8日までの間毎日17:00に回収・交換した。回収した花粉トラップは実験室に持ち帰り、花粉を染色するために酢酸カーミンを滴下してカバーガラスをかけた後、顕微鏡（60×）下で任意の20視野の花粉数を数え、1cm²当りの花粉数を求めた。

花粉飛散期間中の風向と風速は、調査対象木から約70m離れた庁舎屋上で、それぞれ矢羽根式風向計および三杯型風速計を用いて10分毎に測定し、データロガーに記録した。

3・2 結果

(1) 花粉の飛散期間

樹冠下での落下花粉数の推移を図-7に示す。図には第2章で調査した同個体の開花段階IV（花粉を飛散している段階）の雄花序の比率および日平均気温と日降水量の推移をあわせて示した。花粉飛

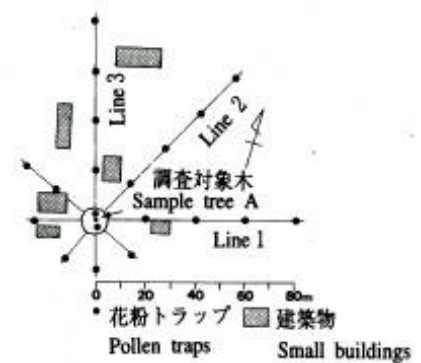


図-6 花粉トラップの配置図
Fig.6. Location of the pollen traps.

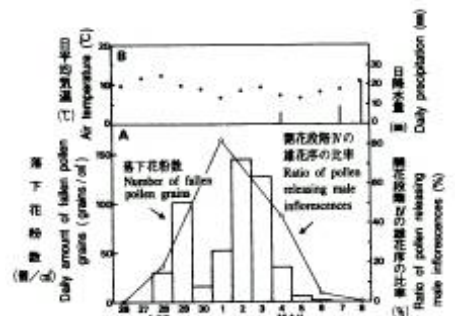


図-7 調査対象木における花粉飛散中の雄花序の比率および樹冠下における落下花粉数 (A) と日平均気温と日降水量の推移 (B)
Fig.7. TRAnSition of the ratio of pollen releasing male inflorescences in the sample tree A and daily amount of fallen pollen grains under the tree(A) and daily mean air temperature and precipitation during the pollen releasing period in 1992(B).

散は、4月28日から5月6日までの9日間観察されたが、開花段階IVの雄花序の比率が高くかつ気温が比較的高かった4月29日、5月2日、5月3日にとくに多く観察された。

(2) 飛来花粉数の水平分布

調査対象木の周囲の各花粉トラップに捕捉された花粉の数を、その地点への飛来花粉数とする。花粉飛散期間中の飛来花粉数の総数の水平分布を、この期間中10分ごとに測定した風向の頻度とともに図-8に示す。この期間の主風向は西であり、平均風速は1.5mである。飛来花粉数は主風向の風下側と風上側とで顕著に異なった。調査対象木から20~25mの位置の花粉トラップについて比較すると、主風向の風下側では300個/cm²を超えているのに対して、風上側では20個/cm²に満たない。

(3) 風下側における距離と飛来花粉数

花粉飛散の多かった4月29日、5月2日、5月3日は、いずれの日も風向頻度は西が40%以上であった。そこでこの3日間について、主風向を西とみなし、主風風下側にあたるライン1における対象木からの距離と各日の1日間の飛来花粉数の関係を図-9(A)に示した。なお、いずれの日も平均風速は1.6~2.0mであった。どの日も対象木から20mから40mの間での飛来花粉数の減少が顕著である。

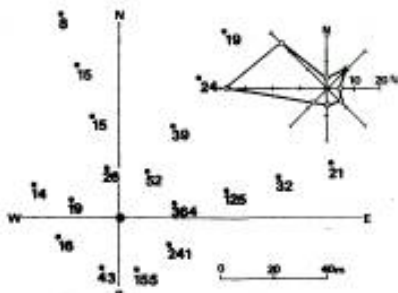


図-8 花粉飛散期間中に飛来したブナの花粉の総数(個/cm²)の水平分布とその期間中の風向別頻度(右図)

Fig.8. Distribution of the number of pollen grains(grains/cm²)caught by pollen traps during the entire period of pollen release of an isolated beech tree(sample tree A:large closed circle),and relative frequency of wind direction of the period(upper right).

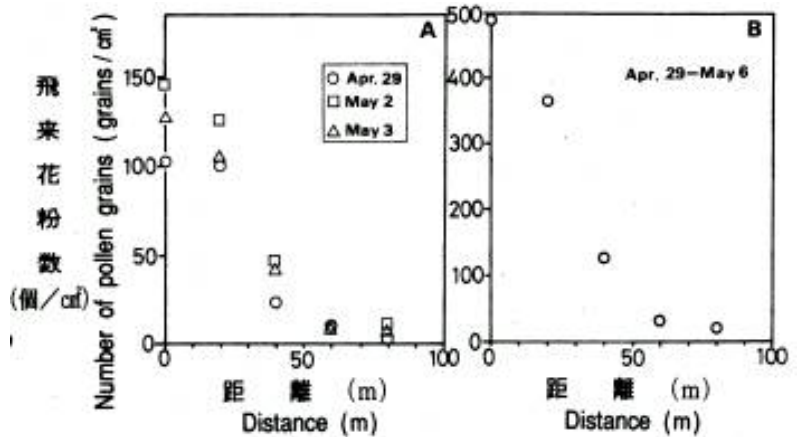


図-9 主風風下側における調査対象木からの距離と飛来花粉数

Fig.9. Relationship between distance and the number of pollen grains caught by pollen traps on the leeward of an isolated beech tree (sample tree A).Daily amount in April 29,May 2 nd May 3,1992(left),and total amount for the entire preiod of pollen release(april 29-May 6:right).

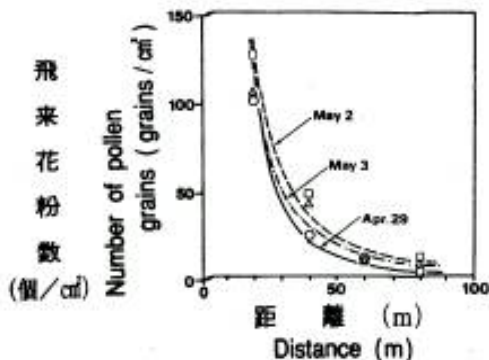


図-10 調査対象木から20m以遠における距離と飛来花粉数の関係の近似曲線

Fig.10. Relationship between distance and daily amount of pollen gaoons caught by pollen traps on the leeward of an isolated beech tree(sample tree A)in April 29,May 2 and May 3,1992.

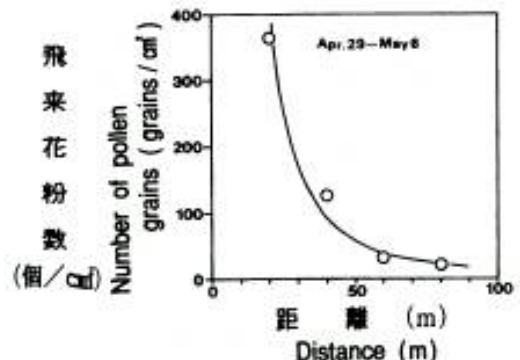


図-11 調査対象木から20m以遠における距離と飛来花粉数の関係の近似曲線

Fig.11. Relationship between distance and total amount of pollen grains caught by pollen traps in the leeward of an isolated beech tree(sample tree A)during the entire period of pollen release in 1992.

同様の傾向は花粉飛散期間中に飛来した花粉の総数についてもみられた (図-9 (B))。

調査対象木から 20~80m の位置については, 調査対象木からの距離 (D) と飛来花粉数 (P) の関係は次の各式で近似することができた (図-10, 図-11)。

$$4 \text{ 月 } 29 \text{ 日} \quad P = e^{13.11} \cdot D^{-2.77} \quad \dots \textcircled{1}$$

$$5 \text{ 月 } 2 \text{ 日} \quad P = e^{10.88} \cdot D^{-2.00} \quad \dots \textcircled{2}$$

$$5 \text{ 月 } 3 \text{ 日} \quad P = e^{11.10} \cdot D^{-2.11} \quad \dots \textcircled{3}$$

花粉飛散期間中の飛来花粉の総数

$$P = e^{12.41} \cdot D^{-2.14} \quad \dots \textcircled{4}$$

ここで, e は自然対数の底である。

(4) 風下側の平面上での飛来花粉数の再現

仮想的林分での飛来花粉数を推定するため, 主風向の風下側の平面上における飛来花粉数の再現を試みた。その手順は次の通りである。風下中心線を x 軸とし, これに直交する水平方向の軸を y 軸とする。風下側の平面上の座標 (x, y) における飛来花粉数 P (x, y) は, 拡散による浮遊微小粒子の濃度減少を表す SUTTON の式 (STRAND 1957; 井上 1966) を適用し, 次式で表した。なお, ここでは花粉源と飛来位置の高さは同じと仮定し, 鉛直方向への拡散による花粉数の拡散は考慮しなかった。

$$P(x, y) = P(x, 0) \exp\left(-x^{-m} \cdot \frac{y^2}{Cy^2}\right) \quad \dots \textcircled{5}$$

ここで, P (x, 0) は風下中心線上の座標 (x, 0) における飛来花粉数, Cy は SUTTON の一般化された水平方向の拡散係数である。

Cy は次の手順で求めた。花粉飛散期間中の主風向が西であったことから, 調査対象木から東方向を風下中心線と仮定した (図-12)。この風下中心線に対して垂直線上に並ぶトラップ 9 とトラップ 11 のそれぞれの座標と花粉飛散期間中の飛来花粉の総数を⑤式に代入して連立方程式をたてた。この連立方程式を解き Cy の値として 0.976 を得た。同様に, トラップ 7 とトラップ 12 のそれぞれの座標と飛来花粉の総数からは Cy の値として 1.014 を得た。そこで, ここでは両数値の平均 0.995 を Cy の値として用いることとした。

風下中心線上については④式, それ以外の平面上については⑤式を適用し, 主風風下側における飛来花粉の総数の

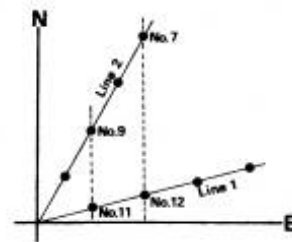


図-12 水平方向の拡散係数 Cy を求めるために用いた花粉トラップの位置関係

Fig.12. Location of the four pollen trap used for calculation of horizontal diffusion coefficient Cy.

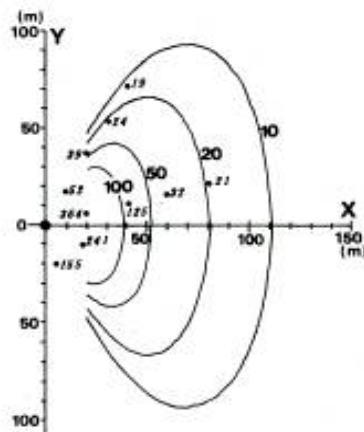


図-13 主風風下側における飛来花粉数の水平分布の再現
図中の曲線は計算によって求めた飛来花粉数 (個/cm²) の等値線をしめす。イタリック数字で示した値は各点における飛来花粉数 (個/cm²) の実測値をしめす。

Fig.13. Calculated pattern of pollen distribution on the leeward of an isolated beech tree (sample tree A). Italic numbers represent the observed numbers of pollen grains caught by pollen traps during the pollen releasing period. Curves with Gothic numbers represent the calculated isopleth of pollen grains.

水平分布を再現した(図-13)。再現された飛来花粉数の等値線は実測値に対してほぼ良好な適合をみた。

(5) 仮想的林分における母樹密度と飛来花粉数の関係
想定した林分は、図-14(A)に示したように格子間隔Sの格子点上にブナの母樹が配置されている林分である。すべての母樹は今回の調査対象木と同様に着花をして花粉源となり、花粉飛散期間中の主風向は図の左から右と仮定する。前項の④式と⑤式を用いて、*で示した風下側の定点へ各母樹から飛来する花粉数を推定し、飛来花粉数が1個/cm²以上の母樹について飛来花粉数を積算した。④式より、主風向線上で飛来花粉数が1個/cm²未満となるのは花粉源から320m離れた点となるので、風上側に約320mの広がりをもった林分を想定したことになる。

仮想的林分の母樹間距離(S)と飛来花粉数(P)との関係を図-14(B)に示した。母樹間距離が大きくなるにしたがって飛来花粉数は指数関数的に減少した。母樹間距離が20mの場合には約2,480個/cm²,50mの場合には約270個/cm²,100mの場合には約40個/cm²の花が飛来すると計算された。

3・3 考察

本章では、まず着花したブナ孤立木からの距離と飛来花粉数との関係を調べ、さらに花粉の飛散は乱流拡散現象によるとみなせる(WRIGHT 1953; STRAND 1957)ことから、水平方向だけの拡散を考慮したきわめて簡易な拡散モデルによって風下水平面上での飛来花粉数の再現を試みた。このうち、花粉源からの距離と飛来花粉数の関係に関しては、橋詰・菅原(1985)もブナの飛来花粉数は母樹から10mの範囲内に多く20~30m離れると急激に減少することをみとめており、本研究の結果もこれと一致する。上昇気流と偏西風に乗った場合にはブナの花粉粒は100km以上も離れた場所にまで運ばれることがある(IGARASHI 1987)が、花粉源のごく近くにおける花粉密度は20~40mあたりで急激に減少するようである。

風下水平面上での飛来花粉数の再現の過程では、花粉飛散期間中の風向別頻度において西からの風が約40%を占めたことから主風向を西とみなし、花粉源の東側の位置での飛来花粉数の分布から水平方向の拡散係数を求めた。しかし、図-8に示したように、実際には花粉飛散期間中に西以外の方向からも風は吹いているため、ここで求めた拡散係数は風向一定の条件下で飛散する花粉の拡散係数とは異なる。花粉飛散の正確なモデルを構築するためには、人工的な花粉源を用いた花粉の飛散試験が必要であろう。

計算によって求めた飛来花粉数の等値線(図-13)は、花粉トラップに捕捉された花粉数の実測値に比較的良好に適合しており、実際の飛来花粉数の分布がおおむね再現されているものと考えられる。等値線がx軸に対して横方向に広がった形状を示しているが、その理由としては、先にのべたように花粉飛散期間中の風向が一定ではないことのほか、次のことが考えられる。すなわち、図-7に示したように、花粉の飛散量はその飛散期間中つねに一定であるわけではなく、日による変動が大きい。また、1日の中でも気温が上昇し相対湿度が下降する時間帯に飛散量が多い(橋詰・菅原 1985)。したがって、花粉飛散期間を通じての主風向は西であったが、実際に花粉が飛散している時点での風向はそれ以外の方向であった可能性があり、そのために飛来花粉数の等値線がx軸に対して横に広がった形状を示したことが考えられる。

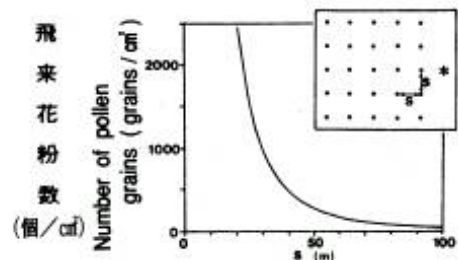


図-14 仮想的林分(A)における母樹間距離Sと風下側の定点(*)への飛来花粉数の関係(B)

Fig.14. Hypothetical relationship between spacing of Mother trees(S)and the number of pollen grains expected to be caught at a point (*)on the leeward of a beech stand(B).

孤立木からの花粉飛散のモデルをもとに、花粉源となる母樹が方形に配置された仮想的な林分における母樹間の距離と飛来花粉数との関係について試算した。この過程においては、すべての母樹は今回の調査対象木と同じ程度の着花をしたと仮定した。今回の調査対象木の雄花の着花程度は、樹冠下での落下雄花序数（橋詰・菅原 1985）から判断して、着花度の高い部類に属すると考えられる。しかし、実際には、同一林分内においても個体によって着花程度は異なり（橋詰・山本 1974）、樹冠の大きさにも違いがあるため花粉生産量は個体によってかなり差がある（橋詰・菅原 1985）。また、今回の試算では、花粉の飛散距離はほかの母樹によって影響を受けないと仮定したが、現実には花粉の飛散距離はこれらの母樹群の存在によって短縮されると考えられる。したがって、今回の試算で求められた飛来花粉数は、実際よりも過大である可能性がある。今後、現実の母樹保残施業地での花粉密度の測定によって検証する必要がある。

第4章 ブナの果実の生残、稔性、形質に及ぼす受粉形態の影響

4・1 材料と方法

（1）材料

ブナの場合、通常2個の堅果がひとつの殻斗に内包されて発達する。このように殻斗に包まれて発達する果実は殻斗果と称されるので、本論文においても、堅果（通常2個）がひとつの殻斗の包まれている状態のものを「殻斗果」と呼ぶ。また、本章の表題のように、殻斗果、堅果を包括して述べる場合に「果実」の用語を用いることにする。

この調査は、開花フェノロジーの調査（第2章）を行った調査木AとBを対象として、1990年、1992年および1993年に行った。すなわち、1990年には、北海道立林業試験場道南支場（北海道函館市桔梗町）構内に植栽された調査木Aを対象として、他家受粉処理と他家受粉処理を行い、殻斗果の生残と堅果の稔性に及ぼす影響を調査した。1992年には、同じく調査木Aを対象として、自家受粉処理、他家受粉処理および無受粉処理を行い、殻斗果の生残、堅果の稔性およびそれらの形質に及ぼす影響を調査した。1993年には、大沼公園（北海道七飯町）内の調査木Bを対象として自家受粉処理を行い、堅果の稔性に及ぼす影響を調査した。調査木A、Bの樹高はそれぞれ12m、14mであり、胸高直径はそれぞれ41cm、42cmである。いずれの調査木も、調査した年には樹冠上面から側面にかけて高い密度で着花した。また、調査木Aは孤立木であり、この個体の周囲約3km以内には着花した他のブナは存在しなかった。

（2）人工受粉処理

人工受粉処理は、いずれの場合も高さ5~8mの位置の雌花序を対象として行った。なお、以下の記述中の開花段階の内容については第2章に記載したとおりである。

（ア）自家受粉処理

この処理は、数個の混芽を含む枝先端部に二重交配袋（19.5cm×30.0cm）をかけることによって行った。袋内には複数の雌花序と雄花序が混在しているため、袋内の雌花は自家受粉をしたものとみなした。袋は、雌花序が開花段階ⅡないしⅢの状態にある時にかけ、調査個体の雌花序のほとんどが開花段階Ⅴになった時点で取りはずした。袋かけの期間は、1990年の調査木Aでは4月20日から5月1日まで、1992年の調査木Aでは4月24日から5月12日まで、1993年の調査木Bでは5月6日から5月25日までである。なお、1992年と1993年には袋内で花粉含拡散させることを目的として、調査個体のほとんどの雌花序が開花段階Ⅳの状態にあった時点で袋を大きく揺さぶった。

（イ）他家受粉処理

この処理は、調査木Aを対象に1990年と1992年に行った。いずれの年にも、枝先端部の数個の混芽を対象として、開花段階IないしIIの状態にある雄花序の花梗をピンセットで切断して除雄した後、二重交配袋をかけた。受粉処理は調査個体の雌花序のほとんどが開花段階IVの状態にある時期に行った。受粉の方法は年次によって異なり、1990年には花粉銃を用いて交配袋の内部に花粉を注入したが、1992年には袋をはずして雌花柱頭に他個体の花粉を綿棒を用いて受粉させ、その後再び袋をかけておいた。受粉に用いた花粉は、函館市近郊のブナ天然生林内の個体から枝ごと採取した混芽を室内で開花させ、受粉処理の前日に採取した。交配袋は調査個体の雌花序、雄花序ともそのほとんどが開花段階Vになった後に取りはずした。

(ウ) 無受粉処理

この処理は、調査木Aを対象に1992年に行った。枝先端部の数個の混芽を対象として、開花段階IないしIIの状態にある雄花序の花梗をピンセットで切断して除雄した後、二重交配袋をかけた。袋はこの個体のすべての雄花序が落下した後に取りはずした。

(エ) 画然受粉

調査木AおよびBにおいて、無処理の雌花序にマーキングをし、これらを自然受粉したものとして人工受粉処理の対照とした。

(3) 殻斗果の生残率

1990年と1992年に、調査木Aの人工受粉処理をした雌花序およびマーキングした自然受粉の雌花序について、殻斗果に発達して枝上に生残している数を9月上旬に数えた。

(4) 堅果の稔性

各年次とも、人工受粉処理をした殻斗果およびマーキングした自然受粉の殻斗果のうち、9月上旬に枝上に生残していたものをすべて採取した。実験室において殻斗を切開して堅果を取りだした。堅果の内容によって、胚が十分に発達した「充実」、胚珠が全く発達していない「シイナ」、胚の発達が不十分なまま褐変している「未成熟」、胚が黒変している「胚死亡」および昆虫に食害された「虫害」に分類し、それぞれ区分ごとの堅果数を数えた。

なお、「充実率」「シイナ率」の用語は、第5章において未熟な堅果も含めた落下堅果の年総数に対する充実堅果ならびにシイナの比率の意味で用いる。本章でも、採取した堅果のうちの「充実」「シイナ」の比率について記述するが、本章におけるこれらの比率は9月上旬に枝上に生残していた成熟堅果とみなせる堅果の数に対する値であり、第5章のものとは異なる。そこで、第5章における「充実率」「シイナ率」と区別するため、本章ではこれらの比率を「充実堅果の比率」「シイナの堅果の比率」と呼ぶこととする。

(5) 殻斗、堅果等の形質

1992年の調査木Aについては、9月上旬に採取した人工受粉処理の殻斗果およびマーキングした殻斗果について、殻斗から堅果を取り出す前に、殻斗果の長径、短径、長さを測定した。さらに堅果を取り出して堅果の幅と長さを測定した。その後、上述したように堅果の稔性を調べた。充実堅果については胚の長さを測定した。その後、殻斗、果皮、胚を80℃で48時間乾燥し、乾重を測定した。なお、果皮乾重については、他家受粉と自然受粉の処理では、無作為に抽出した約240~270個の堅果について測定した。同様に、充実堅果の胚長、胚乾重についても、他家受粉と自然受粉の処理では、無作為に抽出したそれぞれ207個、65個の堅果について測定した。

4・2 結果

(1) 殻斗果の生残率

調査木Aにおいて、開花時に受粉処理またはマーキングを行った殻斗果のうち、9月上旬まで枝上に着生していたものの比率を生残率とし、受粉形態別に表-3に示した。1990年の結果では、9月上旬における殻斗果の生残率は、画然受粉のもので85%、自家受粉処理を行ったもので90%であり、受粉形態の違いによる差はみとめられなかった(χ^2 検定: $p < 0.001$)。1992年の結果でも、殻斗果の生残率は、自然受粉のもので99%、自家受粉処理を行ったもので95%、他家受粉処理を行ったもので96%、無受粉処理を行ったもので96%であり、いずれの受粉形態の間でも有意差はみとめられなかった(χ^2 検定: $p < 0.001$)。

(2) 堅果の稔性

受粉形態別の堅果の内容を表-4に示す。

孤立木である調査木Aにおける1990年の結果では、充実堅果の比率は、自然受粉で12.9%、自家受粉で7.9%とともに低い値であったが、他家受粉では42.2%であった。一方、シイナの堅果の比率は、画然受粉では75.2%、自家受粉では87.2%とともに高かったが、他家受粉では51.0%であった。

同じ調査木Aにおける1992年の結果では、充実堅果の比率は、自家受粉では10.1%と1990年の結果とほぼ同様であったが、自然受粉では26.0%と1990年に比べてやや高かった。他家受粉では、充実堅果の比率は83.2%と自然受粉や自家受粉に比べて著しく高く、逆にシイナの堅果の比率は4.2%と低かった。

調査木Bにおいては、充実堅果の比率は画然受粉では22.7%であったのに対して自家受粉ではわずか2.2%であった。

ここでシイナと未成熟堅果と胚死亡堅果を一括して不稔堅果とし、充実堅果数に対する不稔堅果数の比(以下、不稔-充実比と記す)

を受粉形態別に図-15に示した。

調査木Aの1990年の結果では、不稔-充実比は他家受粉では1.27であるのに対して画然受粉では5.87、自家受粉では11.11に達した。いずれの受粉形態間でもこの比は有意に異なった(χ^2 検定: $P < 0.05$)。

調査木Aの1992年の結果では、不稔-充実比は他家受粉では0.19、自然受粉では2.80、自家受粉では8.90であり、すべての受粉形態間で有意差がみとめられた(χ^2 検定: $P < 0.001$)。

調査木Bの不稔-充実比は、

表-3 調査木Aにおける受粉形態別のブナ果実の9月上旬までの生存率

Table3. Survival ratio during maturing period of artificially pollinated female inflorescences in a beech tree(Sample tree A).

調査年 Year	受粉形態 Pollination type	調査果実数 Number of female inflorescences	生残率 Survival ratio (%)
1990	他家受粉 Cross pollination	83	89.2
1990	自家受粉 Self pollination	91	90.1
1990	自然受粉 Open	242	85.1
1992	他家受粉 Cross pollination	145	95.9
1992	自家受粉 Self pollination	95	94.7
1992	無受粉 Non pollination	54	96.3
1992	自然受粉 Open	269	99.3

表-4 受粉形態別のブナの堅果の内容

Table4. Comparison of nut quality between different pollination types.

調査木 Sample tree	調査年 Year	受粉形態 Pollination type	調査堅果数 Number of nuts	堅果の内容別の比率(%) Ratio				
				充実 Sound	シイナ Empty	未成熟 Undeveloped	胚死亡 Dead embryo	虫害 Insect- damaged
A	1990	他家受粉 Cross pollination	147	42.2	51.0	0.0	2.7	4.1
A	1990	自家受粉 Self pollination	164	7.9	87.2	0.0	0.6	4.3
A	1990	自然受粉 Open	411	12.9	75.2	0.0	0.5	11.4
A	1992	他家受粉 Cross pollination	286	83.2	4.2	11.9	0.0	0.7
A	1992	自家受粉 Self pollination	183	10.4	79.8	9.8	0.0	0.0
A	1992	自然受粉 Open	550	26.0	44.9	27.8	0.2	1.1
B	1993	自家受粉 Self pollination	90	2.2	96.6	1.1	0.0	0.0
B	1993	自然受粉 Open	278	22.7	62.9	2.2	0.0	12.9

表-5 受粉形態とブナの殻斗・堅果の形質

Table5. Comparison of size and weight of cupules, nuts, pericarps and embryos between different pollination types.

受粉形態 Pollination type	殻斗 Cupule					堅果 Nut			果皮 Pericarp		胚 Embryo		
	測定 個数 n*	長径 Maximum diameter (mm)	短径 Minimum diameter (mm)	長さ Length (mm)	乾重 Dry weight (mg)	測定 個数 n*	幅 Width (mm)	長さ Length (mm)	測定 個数 n*	乾重 Dry Weight (mg)	測定 個数 n*	長さ Length (mm)	乾重 Dry weight (mg)
他家受粉 Cross Pollination	139	18.6 ± 1.0a	14.0 ± 0.7a	17.8 ± 0.7a	610.8 ± 68.4a	286	7.1 ± 0.6a	12.7 ± 0.7a	239	51.2 ± 6.2a	207	9.4 ± 0.6a	74.6 ± 20.9a
自家受粉 Self pollination	88	18.6 ± 0.9a	13.9 ± 0.7a	18.0 ± 0.7a	603.2 ± 65.8ab	179	7.1 ± 0.4a	12.7 ± 0.7a	179	55.5 ± 4.4b	19	9.3 ± 1.0ab	66.3 ± 26.1a
無受粉 Non Pollination	52	18.0 ± 0.9b	13.7 ± 0.6a	17.9 ± 0.6a	554.1 ± 62.6c	306	6.9 ± 0.5b	12.9 ± 0.4b	106	52.6 ± 4.0a	—	—	—
自然受粉 Open	267	18.4 ± 1.2ab	13.9 ± 0.8a	17.5 ± 0.8b	579.9 ± 80.8bc	550	7.1 ± 0.7ab	12.2 ± 0.6c	271	49.2 ± 5.7c	65	9.2 ± 0.6b	47.1 ± 21.5b

注1) 数字は、平均値±標準値偏差を示す。

注2) 数字の後に付されたアルファベットは同じ列内における平均値間の有意差の有無を示し、共通の文字を含まない平均値間には危険率1%で有意差がみとめられる。

Note:n* means the number of samples.

Values are means ± standard deviations.

Means applied different alphabet within each column differ significantly at the 0.01 level using t-test.

自然受粉2.87に対して他家受粉では44.41と有意に高かった (χ^2 検定: $P < 0.001$)。

調査木Aにおける同じ受粉形態での不稔-充実比の年次間の比較では、自家受粉では年次間で有意差がみとめられなかった (χ^2 検定: $0.5 < P < 0.07$) が、他家受粉と自然受粉では1990年に比べて1992年のほうが低かった (χ^2 検定: $P < 0.001$)。

(3) 殻斗, 堅果等の形質

受粉形態別の殻斗, 堅果, 果皮, 胚の形質を表-5に示す。他家受粉と他家受粉との比較では、果皮の乾重を除いて、殻斗, 堅果等のサイズ, 乾重に差はみとめられなかった (t 検定)。しかし、無受粉のものは、他家受粉や他家受粉のものに比べて殻斗長径, 殻斗乾重, 堅果幅は小さく, 堅果長は大きかった (t 検定: $P < 0.01$)。自然受粉のものは、他家受粉や自家受粉のものに比べて概して小さい傾向がみられ、殻斗長, 堅果長, 果皮乾重, 胚乾重において両処理より有意に小さかった (t 検定: $P < 0.01$)。

4・3 考察

第5章で示すように、北海道南西部においてブナの充実堅果は主に10月に落下する。しかし、本章では、殻斗果の枝上での生残率を調べる必要があったことから、画然落下の始まる前の9月上旬に枝から殻斗果を採取した。そこで、殻斗果を採取した時点でこれらの殻斗果が成熟段階に達していたとみなせるかどうかについて、まず検討しておきたい。ブナの堅果は、胚長比 (胚長/堅果長) が約0.60を越えると発芽能力をもつとされている (橋詰・福富 1978)。また、東北地方における調査によると、胚

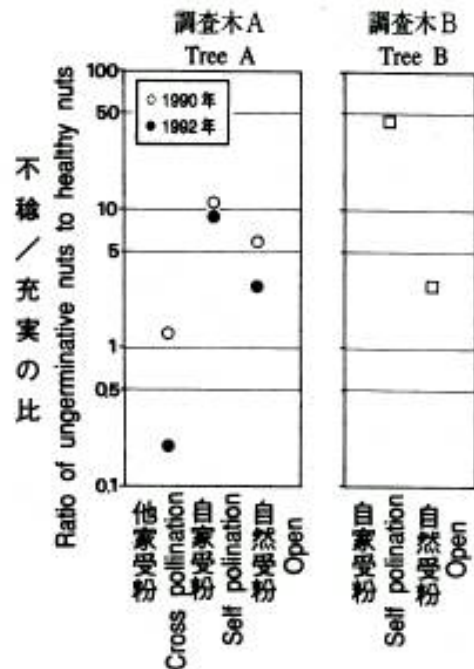


図-15 受粉形態別の不稔-充実比

Fig.15. Comparison of the ration of ungerminative nuts to healthy nuts between different pollination types. Ungerminative nuts include empty, dead and undeveloped nuts.

の発生は7月上旬に始まり、8月下旬には胚長比が0.7に達し、発芽能力をもつようになる(箕口・丸山1984)。本研究では、採取した段階で胚を有する堅果の胚長比は0.71~0.74に達していることから、この段階ですでに堅果は発芽能力を有し、種子として成熟段階に達していたと考えられる。

第5章において、ブナ天然林における落下堅果の量と品質の調査結果から、未熟堅果の虫害がブナ堅果の成熟過程での未熟落果の原因と七て重要であることを述べるが、また虫害を受けたもの以外で未熟落下する堅果はきわめて少ないことも逃べる。このことは、もしその成熟過程で虫害を受けなければブナ殻斗果の枝上での生残率はかなり高いものになることを示唆する。本章の結果で画然受粉の殻斗果の生残率が85~99%であったことは、これを裏付けるものであろう。

多くの核物種において、花から果実へ成熟する過程で未熟落果が起こるために、開花する雌花数に対する成熟果実数の比が低い値になることが知られている(STEPHENSON1981)。北海道に自生する広葉樹においても、未熟落果する樹種が多く、果実の生残率はエゾヤマザクラでは40%以下(水井1989)、ホオノキでは13~25%(KIKUZAWA and MIZUI1990)、ミズナラでは5%以下(菊沢1991)、キハダでは70~80%(MUZUI and KIKUZAWA1991)、キタコブシでは5~40%(水井・菊沢1992)である。これらの樹種に比べると、虫害による未熟落果を除いたブナ殻斗果の生残率は高い。また、これらの樹種のうちエゾヤマザクラ、ホオノキ、キタコブシでは、人工受粉によって果実の生残率が増加したことから受粉もしくは受精の失敗が果実の未熟落下の一因であると考えられている(水井1989; KIKUZAWA and MIZUI1990; 水井・菊沢1992)。受粉や受精の失敗を未熟落果の至近的要因とする報告は他にも多い(SCHEMSKE et al.1978; GROSS and WERNER1983; HAINSWORTH et al.1985)。しかしブナの場合は、無受粉や自家受粉の殻斗果の生残率は、他家受粉や自然受粉のものと比べて差がみとめられなかった。このことから、ブナの場合は受粉の有無や自家受粉は果実の未熟落下の原因にはならないと考えられる。

受粉形態の違いは、堅果の稔性に大きな違いをもたらした。自家受粉では自然受粉や他家受粉に比べて明らかに堅果の稔性が低下し、自家不和合性がみとめられた。他家受粉での充実堅果の比率は約10%以下であり、この値はヨーロッパブナで報告されている値(NIELSEN and DE MUCKADELI1954)とほぼ同じである。

ヨーロッパブナにおいては、開花時期に除雄して袋をかけておいた雌花序、すなわち無受粉の雌花序でも、子房が発達して堅果が形成される。ただし、胚は発達せず堅果はシイナである(NIELSEN and DE MUCKADELI1954)。このように、被子植物で子房だけが発達し無種子の果実が生じる現象は単為結果と呼ばれる。本研究においても、無受粉の果実は、他家受粉や自家受粉に比べて殻斗の長径や乾重などはやや小さかったものの、殻斗、果皮とも発達した。このことから、ブナもヨーロッパブナと同様に単為結果することが確かめられた。

このように他家受粉や無受粉のために充実種子を含まない果実であっても、充実種子を含む果実と同様に発達することは、次世代の生産に寄与しないと考えられる器官に多大な投資をしていることになる。どの程度の投資量になるかを1992年の調査木Aを例にとって求めてみた。樹冠下におけるこの年の落下堅果数は788個/m²であり、充実堅果は193.5個/m²(23.9%)、シイナ、未成熟、胚死亡を合わせた不稔堅果は579.0個/m²(73.5%)、虫害堅果が15.5個/m²(2.7%)であった(寺渾未発表)。堅果数の1/2を殻斗数とし、これに平均殻斗乾重0.58gを乗じて殻斗への投資量とした。堅果数に平均果皮乾重0.05gを乗じて果皮への投資量とした。さらに、充実堅果については堅果数に平均胚乾重0.05gを乗じて胚への投資量とした。このようにして果実への投資量を求めた結果、充実種子を含む果実に対しては74g/m²、充実種子を含まない果実に対しては197g/m²となり、後者は前者の2.7倍にもなった。次世代の生産に寄与しないと考えられる不稔の果実に対してこのように多くの投資をすることは、多く

の植物種が種子生産に配分できる資源が限られているために花や未熟な果実を選択的に落下させる (STEPHENSON 1981;STEPHENSON and WINSOR1986) こととは背反的である。ブナの不稔果実への投資に適応的意味があるのか、あるいは進化の過程で不稔果実の未熟落下が選択されてこなかった理由は何か、これらの点については今後の課題である。

自然受粉のものでは他家受粉や自家受粉のものに比べて殻斗長，堅果長，果皮乾重，胚乾重が小さかった。これは人工受粉した果実は枝先の約 20cm の部分の果実であったのに対して，自然受粉の果実は枝先約 1 m の範囲にある果実であったことが影響しているのかもしれない。すなわち，果実の発達に要する資源は最も近い葉から供給される (HANSEN 1969;MOONEY 1972) ため、枝の中での果実の位置の違いに基づく光環境の違いが，果実の発達に影響した可能性が考えられる。

第5章 北海道南西部のブナ天然林における堅果の落下量と品質

5・1 調査地と調査方法

(1)調査地の概況

調査は，1990 年から 1993 年までの 4 年間，北海道南西部の渡島半島の低山城に所在する天然林 5 ヶ所 (図-16)で行った。調査地の概要を表-6 に示す。

各調査地に近い函館，江差，瀬棚，黒松内における 1979 年から 1990 年までの観測値によれば、年平均気温はそれぞれ 8.7℃,9.7℃，8.5℃，7.0℃，年降水量はそれぞれ 1051 mm，1039 mm，980 mm，1430 mm である (札幌管区气象台 1992)。

調査地 No.1,No.2 および No.4 では、ブナの材積比率が 87~96%であり，ブナの純林状を呈している。この 3 林分に比べてブナの構成比率がやや低い No.3 では，ブナのほかにホオノキ，シナノキ，オビヨウ，イタヤカエデが、また No.5 ではブナのほかにミズナラ，ウダイカンバが高木層に達している。亜高木層や低木層には，ブナ，コシアブラ，イタヤカエデ，ハウチワカエデ，ヤマモミジ，ナナカマドなどがほぼすべての調査地で出現する。草本層には No.5 ではオクヤマザサが優占し，そのほかの調査地ではクマイザサが優占する。そのほかにオオカメノキ，オオバクロモジ，ツルシキミ，ハイイヌガヤ，ツタウルシなどがほぼ共通的に出現する。

(2) 調査方法

調査地内の約 0.3~0.5ha の範囲内に，シードトラップ (以下，トラップ) を 6~8 個設置した。それぞれのトラップは，必ずしも特定のブナ個体と対応させてその樹冠下に設置したわけではないが，高木層におけるブナの優占度の比較的低い No.3 や No.5 ではブナ上層木の樹冠下を選んで設置した。林冠ギャップの下には設置せず，隣のトラップとは最低でも 15m は離れるようにした。トラップは毎年同じ場所に設置した。

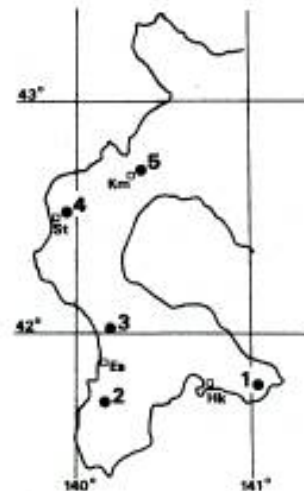


図-16 調査地 (●) および最寄りの地域気象観測所 (□) の位置

注：地域気象観測所の所在地については，Hk=函館，Es=江差，St=瀬棚，Km=黒松内を示す。

Fig.16. Location of the study sites(●)and the regional meteorological observing stations (□)near the study sites.

Note:Location of the regional meteorological observing stations are abbreviated as follows: Hakodate=Hk,Esashi=Es,Setana=St and Kuromatsunai=Km.

表-6 北海道南西部におけるブナ落下堅果数の調査地の概要

Table6.Description of study sites for fallen nuts beech stands in southwestern Hokkaido.

調査地 Study site	所在地 Locations	標高 Altitude	方位 Aspects	傾斜 slopes	斜面位置 Slope positions	材分材積 Stand volumes	ブナの材積比 率 Percent volumes of beech trees	ブナの上層木 Dominant beech trees		
								本数 Number of trees (/ha)	平均樹高 Mean height (m)	平均胸高直径 Mean DBHs (cm)
No.1	亀田郡恵山町女那川 Menagawa,Esan-cho Kameta-gun 41° 47' N, 141° 01' E	230	N80° W	10	斜面下部 Lower slope	298	96	294	20.7	32.9
No.2	檜山郡上ノ国町宮越 Miyakoshi,Kaminokuni-cho Hiyama-gun 41° 43' N, 140° 10' E	320	N60° W	13	斜面下部 Lower slope	365	87	165	22.7	45.4
No.3	爾志郡乙部町富岡 Tomioka,Otobe-cho Nishi-gun 42° 31' N, 140° 13' E	230	N10° E	30	尾根～ 斜面上部 Ridge top～ Upper slope	209	69	110	16.0	40.0
No.4	瀬棚郡北檜山町真駒内 Makomanai,Kitahiyama-cho Setana-gun 42° 31' N, 139° 58' E	400	N30° W	35	尾根～ 斜面上部 Ridge top～ Upper slope	207	95	193	17.6	35.7
No.5	寿都郡黒松内町白井川 Shiroigawa,Kuromatunai-cho Suttsu-gun 42° 42' N, 140° 23' E	230	S	35	斜面上部～ 中部 Upper slope～ Middle slope	374	74	147	23.0	44.7

(注1) 林分材積, ブナの材積比率, ブナ上層木の木数, 平均樹高, 平均胸高直径については, 調査地の中央部に面積 0.1ha び標準地を設定した。

(注2) 上層木は樹高 10m より高い個体とした。

Note:Stand volime,percent volume of beech trees,mean height and DBH of dominant beech trees were measured within a quadrats(0.1ha)situated in the cech study size.Dominant trees were defined

as individuals taller thller than 10 meters.

トラップは、一辺 1m の方形枠の周囲に 1mm メッシュの寒冷紗を取り付け、その下部を結束してじょうご状にしたもので、地上 0.7m の高さに塩化ビニール製支柱で設置した。落下後の堅果の鳥類による摂食や持ち去りを防ぐため、トラップ開口部を 3cm メッシュの金網で覆った。

調査地におけるブナの花の満開時期は 5 月中旬から下旬である。開花終了時期からのブナ堅果の落下実態を明らかにするため、トラップの設置は毎年 4 月上旬から 5 月下旬の間には完了するようにした。トラップに捕捉されたブナの殻斗果、殻斗、堅果の回収は、トラップ設置後 11 月中・下旬までの間、原則として 1 ヶ月に 1 回の頻度で行った。

回収した殻斗果、殻斗、堅果は実験室に持ち帰り、殻斗果は殻斗と堅果に分離し、次の規準にしたがって分類した堅果数を記録した。果皮がまだ淡緑色を呈しているような発達初期段階では、昆虫に食害された「虫害」、食害や異常のない「未成熟」に分類した。果皮が茶色を呈するようになった発達段階以降では、胚が十分に発達した「充実」、昆虫に食害された「虫害」、果皮は存在するが胚が全く発達していない「シイナ」、胚の発達が不十分なまま褐変している「未成熟」、胚が黒変している「胚死亡」、果皮が破壊された「鳥獣害」に分類した。折れた枝に付いたまま落下した殻斗果内の堅果は「枝折れ」に分類した。

なお、一般的には「堅果」は成熟した果実に対して用いられる単語であるが、本論文における「堅果」は、果実としてほとんど発達していない段階のものから完全に成熟したものまでを包括して指す。同様に、本論文における「落下堅果総数」は、未熟な堅果から成熟した堅果までを包括して、各調査地において各調査年のトラップ設置期間中に落下した堅果の総数を示す。また、一般的には、種子の「充実率」「虫害率」「シイナ率」は、成熟期に落下した種子のうちの各品質の種子の比率を指す場合が多いようであるが、本論文における「充実率」「虫害率」「シイナ率」は、上述の「落下堅果総数」すなわち未熟な堅果から成熟した堅果までを包括した落下堅果の総数のうちの充実堅果、虫害堅果、シイナの比率を示す。

5・2 結果

(1) 落下堅果量

(ア) 年変動のトラップ間の同調性

各調査地におけるトラップごとの落下堅果総数の年変動を図-17 に示す。調査地 No. 2, No.3, No.4 および No.5 では、各調査地内でのトラップ間の同調性が高かった。これらの調査地に比べて、調査地 No. 1 ではトラップ間の同調性が低い傾向がみられた。とくに No.1 に設置された 1 個のトラップ (以下、Tr#6 と記す) では、落下堅果総数の年変動が小さく、毎年 170~350 個/m² の堅果が落下した。

(イ) 落下堅果総数

堅果の品質を充実、虫害およびシイナほかに 3 区分し、各調査地における年次ごとの落下量 (調査地ごとのトラップ平均: 以下同様) を図-18 に示す。

落下堅果総数は、いずれの調査地においても年によって大きく変動した。4 年間のうち落下堅果

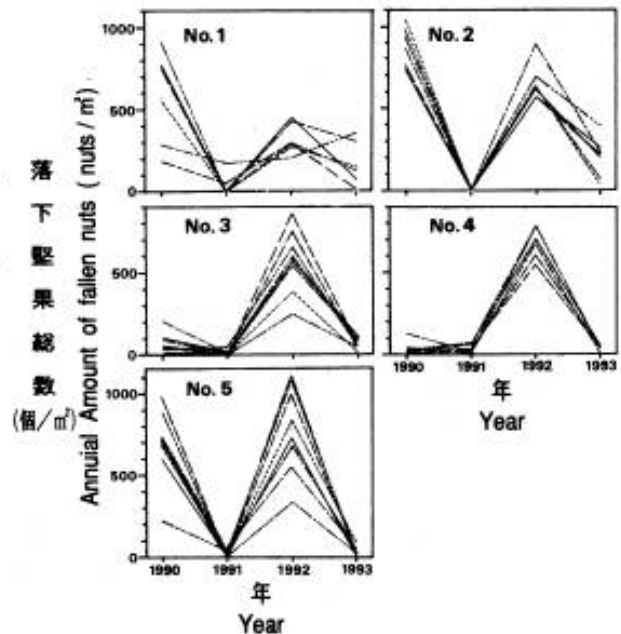


図-17 ブナの天然林における落下堅果総数の年変動
Fig.17 Annual variations of amount of fallen nuts of each trap in the five natural beech stands, from 1990 to 1993.

総数が最も多かった年は、No.1 と No.2 では 1990 年、No.3, No.4 および No.5 では 1992 年であり、575.1~899.7 個/m²が落下した。落下堅果総数が最も少なかった年は、いずれの調査地でも共通して 1991 年であり、2.7~38.0 個/m²が落下した。落下堅果総数の最多と最少の比は、15~333 倍に達した。

落下堅果総数を調査地間で比較すると、1990 年には調査地による差が大きかった。この年の落下堅果総数は、No.1, No.2 および No.5 では約 600 個/m²以上と多かったが、No.3 と No.4 では 100 個/m²に満たなかった。しかし、1991 年以降の 3 年間については、いずれの調査地においても、1991 年と 1993 年に少なく 1992 年に多いという同じパターンの変動を示した。

(ウ) 充実堅果

充実堅果数および充実率（充実堅果数/落下堅果総数:以下同様）は 1990 年には調査地によって差があった。この年に落下した充実堅果数は、No.1 では 206.3 個/m²と比較的多かったが、No.2 と No.5 ではそれぞれ 68.9 個/m², 17.6 個/m²と少なく、さらに No.3 と No.4 では皆無であった。充実率は、No.1 では 36%であったが、No.2, No.5 ではそれぞれ 8%, 3%, No.3, No.4 では 0%であった。しかし、1991 年以降の 3 年間については、充実堅果数と充実率の年変動はどの調査地でも類似していた。すなわち、いずれの調査地においても、1991 年と 1993 年には充実堅果は 0~1.4 個/m²ときわめて少なかったが、1992 年には 135.2~389.5 個/m²と多くの充実堅果が落下した。1992 年の充実率は 35~59%であり、いずれの調査地でも調査した 4 年間の中で最も高かった。

(エ) 虫害堅果

1990 年は堅果の虫害率（虫害堅果数/落下堅果総数：以下同様）が高かった。とくに、落下堅果総数そのものが少なかった No.3 と No.4 では、そのほとんどすべてが虫害を受けた。また、落下堅果総数が多かった No.2 と No.5 においても、虫害堅果がそれぞれ 782.9 個/m², 653.8 個/m²であり、虫害率は約 90%に達した。

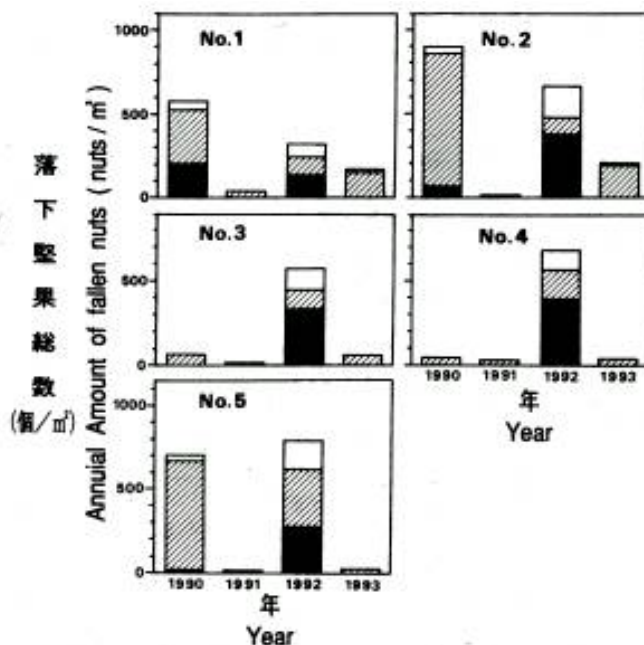
落下堅果総数が少なかった 1991 年には、虫害率はどの調査地でも高く、85~100%であった。

1992 年にはいずれの調査地でも多くの堅果が落下したが、虫害率は 15~43%と比較的低かった。虫害堅果数は、No.1, No.2 および No.5 では約 100 個/m², No.3 では 176.3 個/m²であり、No.4 では 337.4 個/m²とやや多かった。

1993 年には堅果の虫害率が高く、91~100%であった。

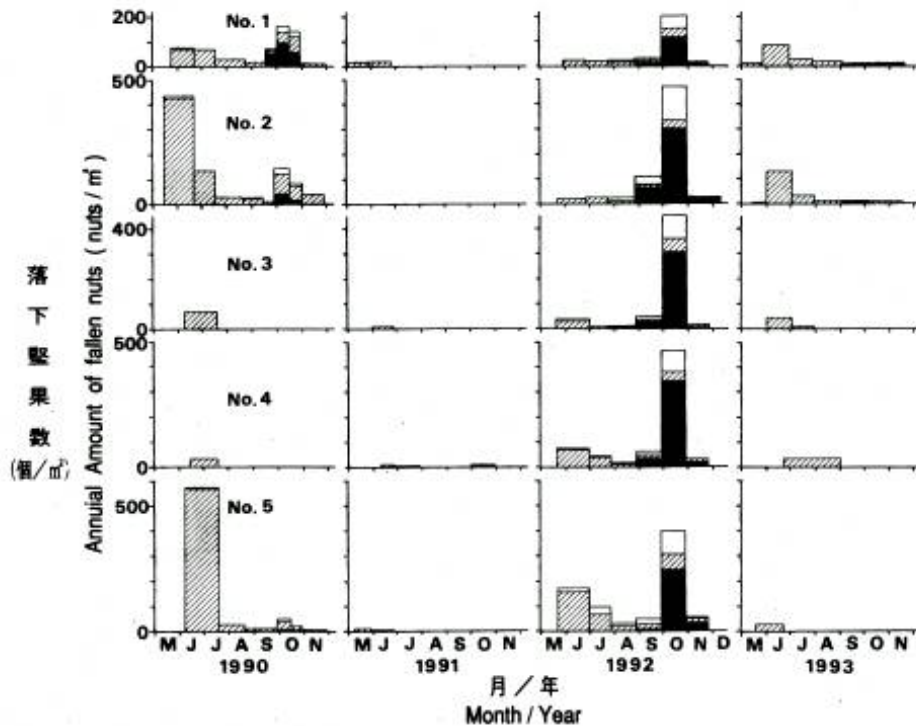
(オ) 不稔堅果およびその他の堅果

シイナ率（シイナ数/落下堅果総数）は、1992 年の No.2 での 23%を除けば、15%未満であり調査地や調査年による違いは明瞭ではなかった。未成熟、胚死亡の堅果は、つねに落下堅果総数の数パーセント以下であった。鳥獣害を受けた堅果は、落下堅果総数の 1%未満と少なかった。折れた枝ごと落下し



図一八 ブナ天然林における堅果の品質別の落下量
■, ▨ および □ は、それぞれ充実堅果、虫害堅果およびシイナほかを示す。

Fig.18. Annual variations of quantity and quality of fallen nuts in the five natural beech stands from 1990 to 1993. ■, ▨ and □ represent the sound nuts, insect-damaged nuts and empty and other nuts, respectively.



図一 19 ブナ天然林における落下堅果の量と品質の季節的推移
 ■、▨および□は、それぞれ充実堅果、虫害堅果およびシイナほかを示す。
 Fig.19. Seasonal variations of quantity and quality of fallen nuts in the five natural beech stands from 1990 to 1993. ■, ▨ and □ represent the sound nuts, insect-damaged nuts and empty and other nuts, respectively.

た堅果もきわめて少なく、最多でも 0.4% にすぎなかった。

(2) 堅果の品質ごとの落下時期

堅果の品質を充実、虫害およびシイナほかに 3 区分し、それらの落下時期を調査地ごとに図一 19 に示す。

充実堅果の落下は 9 月から始まったが、充実堅果のうち 9 月中に落下するものの比率は、1990 年の No.1 や 1992 年の No.2 のように約 20% に達する場合を除けば、10% 未満であった。10 月中に充実堅果の 74~95% が落下した。11 月以降の落下は、1992 年の No.5 を除けば数パーセント以下であった。

虫害堅果の多くは未熟落下した。1990 年の No.3 と No.4 や、1991 年と 1993 年におけるすべての調査地のように、落下堅果総数が比較的少なく虫害率が高い場合には、虫害堅果の落下のピークは 6 月にありそのほとんどすべてが 8 月下旬までに落下した。1990 年の No.1, No.2 および No.5 のように落下堅果総数が多く虫害率が高い場合にも、虫害堅果のうちそれぞれ 53%, 75%, 90% が 8 月下旬までに落下した。虫害率の低かった 1992 年には、虫害堅果のうち 8 月までに落下するものの比率は 36~71% とやや低くなった。

虫害を受けたもの以外で未熟落下する堅果はきわめて少なかった。1992 年の No.5 では虫害を受けていない未成熟堅果が他の年よりも多く落下する事例が観察されたが、この場合でも、8 月下旬までに落下した虫害を受けていない未成熟堅果は、落下堅果総数の 4% にすぎなかった。

(3) 落下堅果総数の変動が少ないトラップにおける堅果の品質

前述したように、No.1 には、落下堅果総数の年変動が他のトラップと同調せず、毎年 170~350 個/m² の堅果が落下したトラップ (Tr#6) があつた。この Tr#6 に落下した堅果の内容を年次別に図一 20 に

示す。他のトラップでも多くの堅果が落下した 1990 年と 1992 年には、Tr#6 の堅果の虫害率はそれぞれ 46%, 34% と比較的lowかった。それに対して、他のトラップでは落下堅果が少なかった 1991 年と 1993 年には、Tr#6 の堅果の虫害率はそれぞれ 100%, 90% に達し、充実堅果はそれぞれ 0%, 1% にすぎなかった。

(4) 4年間の落下堅果数の合計

1990年から1993年までの4年間の落下堅果数の合計は、No.3, No.4 ではそれぞれ 717.3 個/m², 788.0 個/m² と少なく、No.1 では 1102.5 個/m², No.5 では 1533.8 個/m² であり、No.2 では 1772.1 個/m² で最も多かった(付表-1)。これらの値は、調査地間で有意に異なった(Kruskal-Wallis法, P<0.001)。

4年間の落下堅果数の合計と各調査地におけるブナ上層木の平均樹高および平均胸高直径との関係を図-21に示す。

落下堅果数の合計とブナ上層木の平均樹高との間には明瞭な正の相関がみとめられた($r=0.943$; $0.01 < P < 0.05$)

(図-21 (A))。落下堅果数の合計とブナ上層木の平均胸高直径との関係では、統計的に有意な相関はみとめられなかったものの($r=0.703$; $0.1 < P$)、落下堅果数の合計が多かった No.2 と No.5 では他の3つの調査地に比べて平均胸高直径が大きい傾向がみられた(図-21 (B))。

(5) 堅果虫害の形態

虫害の形態としては、殻斗がまだ木質化していない段階では、殻斗内部と

未熟堅果のほとんど全部を食害されているものが多かった。殻斗が木質化した後では、堅果の果皮の基部に近い部分に直径約 1mm の円孔があげられ、内部を食害されて黒褐色の糞が詰まっている状態のものが多かった。これらは殻斗果内の堅果が2個とも同様に食害されていたが、そのほかに、ごく未熟な殻斗果内の1個の堅果の基部のみが食害されているものもあった。

5・3 考察

これまでに、ブナの結実の豊凶に関しては多くの長期的観測や調査が行われており、年による豊凶の差が大きく、豊作は5~7年間隔で訪れることが多いことが明らかになっている(渡辺 1938; 樫村 1952; 菊池 1968; 橋詰 1986; 前田 1988)。また、豊作年には林分内の多くのブナ個体が同調して結実することが報告されている(橋詰 1986; 武田 1992)。このように種子生産量の多い年が間欠的かつ個体群内で同調して訪れる現象は、"mastong" あるは "mast-seeding" と呼ばれ、多くの樹種で報告されている(JANZEN 1971; SILVERTOWN 1980)。しかし、"masting" を示す樹種において、種子生産量の年変動が、すでに開花段階から雌花数によ

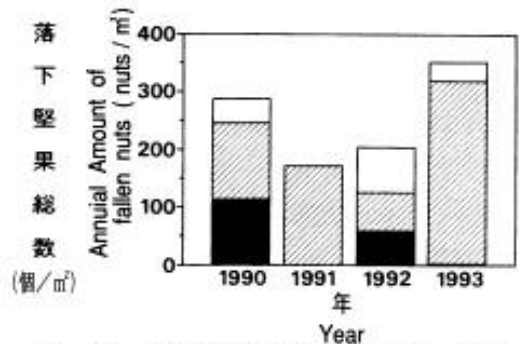


図-20 調査地 No.1 において毎年 (1990 ~ 1993 年) 150 個以上の堅果が落下したトラップ (Tr # 6) における堅果の落下量と品質
■, ▨ および □ は、それぞれ充実堅果、虫害堅果およびシナほかを示す。

Fig.20. Quantity and quality of nuts fallen into the traps, which caught more than 150 nuts every year from 1990 to 1993 in stand No.1. ■, ▨ and □ represent the sound nuts, insect-damaged nuts and empty and other nuts, respectively.

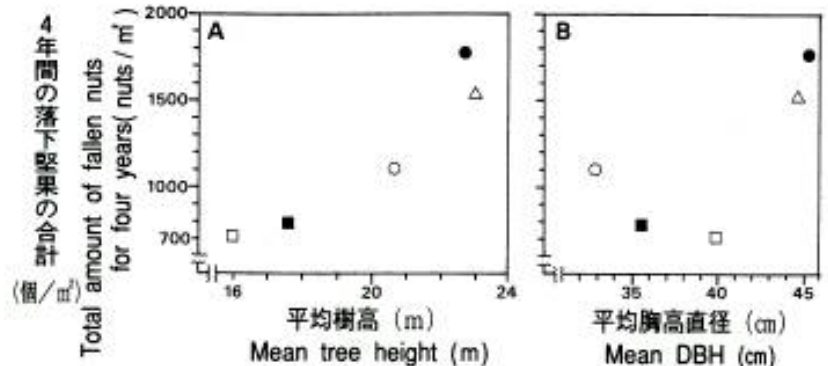


図-21 ブナ上層木の平均樹高 (A) および平均胸高直径 (B) と4年間 (1990 ~ 1993) の落下堅果数の合計との関係
○ No.1, ● No.2, □ No.3, ■ No.4, △ No.5

Fig.21. Relationship between mean tree height and mean tree diameter at breast height of dominant beech trees and total amount of fallen nuts for four years (1990 - 1993) in the five natural beech stands. ○ No.1, ● No.2, □ No.3, ■ No.4, △ No.5

て規定されているのか、あるいは開花から種子成熟に至る過程での生残率によって規定されているのかについて調べられた例は少なく、コナラ属についていくつかの報告があるにすぎない。ミズナラや北アメリカの *Quercus rubra*, *Q. velutina* では、雌花数の年による変動は小さいが、雌花のうち種子成熟に至る過程で未熟落果する比率が年によって大きく異なることから、雌花の生残率の違いが種子生産量の年変動に大きく関与していることが示唆されている (菊沢 1991; 倉本 1993; SORK et al. 1993)。*Q. ALBA* では、逆に雌花の数の方が種子生産量の年変動により大きく寄与していることが報告されている (FERET et al. 1982; SORK et al. 1993)。本研究では、落下堅果の総数において、最多の年と最少の年で 15~333 倍に及ぶ大きな年変動がみとめられた。トラップは毎年遅くとも 5 月下旬までには設置を完了したので、落下堅果の年総数は、その年に開花した雌花の単位面積あたりの数にほぼ相当するとみなせる。したがって、ブナにおいては、種子生産量の年変動を規定する第一義的要因として雌花数の年変動をあげることができる。

ブナにおける雌花数の年変動パターンは、そのまま結実の豊凶パターンに反映しているわけではなかった。それは、たとえば No.2 や No.5 における 1990 年と 1992 年の比較で明らかのように、同じように多くの雌花が開花しても、それらの雌花のうち充実堅果まで発達するものの比率が年によって異なるからである。開花から結実に至る過程で、充実堅果の生産を阻害する最も大きな要因は、発達途上の堅果の昆虫による食害であり、食害を受けた堅果の多くは成熟前に落下した。虫害を受けた未熟なブナの堅果が 5~6 月を中心として 8 月以前に大量に落下することは、近年本州各地でも報告されている (五十嵐・鎌田 1990a; SATIO et al, 1991)。したがって、ブナにおいては、結実の豊凶を支配する要因として、前述した雌花数の年変動が第一義的要因として関わり、その次に発達途上の堅果の虫害の多寡が関与する。

”masting” の適応的意味については、昆虫や脊椎動物など種子捕食者による捕食圧の回避、すなわち不作年には種子捕食者を飢えさせることによって捕食者の数を制限し豊作年には捕食者が消費しきれぬ量よりも多くの種子を生産することにより捕食を免れる種子を残す、いわゆる捕食者飽食仮説 (Predator satiation hypothesis) (JANZEN 1971; SILVERTOWN 1980; NILSSON and WASTLJUNG 1987)、および風媒花における他家受粉の増大の仮説 (NILSSON and WASTLJUNG 1989; NORTON and KELLY 1988) が提示されている。このうち、後者の他家受粉増大の仮説に関しては、ブナについてこれまでに論議されたことはなく、本研究の結果から若干の論議を後で行うこととする。一方、捕食者飽食仮説に関しては、ブナについてもその仮説を支持する調査結果が報告されている。すなわち、11 月に林床に人工的に散布しておいた堅果のうちゲッ歯類による捕食を免れて翌年の 5 月まで残存していたものの比率は、豊作年では 30% であったのに対して不作年ではゼロであったことから、不作年を数年間続けることによって捕食者の密度を低く抑え、さらに豊作年には多量の堅果を短期間に散布してすべての堅果が捕食されるのを回避している可能性が示唆されている (箕口・丸山 1984)。

ここでは、ブナの開花雌花数の年変動が未熟堅果の虫害回避に寄与しているかどうかについて検討してみたい。今回の調査地のうち No.2 を含む北海道有林・松前林務署管内一円では、本研究を開始する前年にあたる 1989 年はブナの豊作年であったことが記録されている (加藤ほか 1990)。この調査地では、1990 年も落下堅果総数の多い年であったので、開花した雌花数の多い年が 2 年連続して訪れたことになる。このように 2 年連続して雌花数の多い年となった 1990 年と、雌花数の少ない年を 1 年経過した後に雌花数の多い年となった 1992 年とを比較すると、1990 年には落下堅果の総数の約 90% に相当する 782.9 個/m² が虫害を受け充実堅果の生産は著しく制限されたのに対して、1992 年には虫害堅果は約 100 個/m² にとどまり充実堅果が大量に生産された。このように雌花数の少ない年を経過した後に雌花数の多い年を迎えた場合に虫害率が低下し充実堅果が多く生産されるという傾向は、他の 4 つの調査地でも 1992 年に同様にみられた。今回の研究ではブナの未熟堅果を摂食する昆虫の生息密度は調査はしていないが、虫害堅果数から推測すると、No.1, No.2, No.5 では 1992 年には 1990 年に比べて堅果摂食昆虫の密度が低かったと考えられる。これらのことから、ブ

ナにおける雌花数の大きな年変動, しかも個体群内で同調した年変動は, 雌花数が少ない年にはそれを捕食する昆虫の密度を低下させ, その後に訪れる雌花数の多い年における未熟堅果の捕食量を制限し, 充実堅果を間欠的ではあるが大量に生産することに寄与している可能性がある。これは”masting”の適応的意味としての捕食者飽食仮説 (SILVERTOWN 1980) を支持するものであろう。

雌花数の大きな年変動が散布前の未熟堅果の捕食を選択圧として進化してきたものであるとすれば, 当然それは個体レベルの繁殖の成功に寄与してきたものはずである。しかし, もしある地域のブナ個体群の中で個々の個体の雌花数の年変動が相互に同調していなければ, 捕食者にとっての餌資源の少ない年を経ることによる捕食者密度の低下を期待することはできまい。したがって, ”masting”を捕食者飽食仮説という進化的意味から考える場合, 周囲の個体と同調せずに多くの雌花を開花させる個体が出現した場合に, その個体の繁殖成功が同調的に開花する個体と比べて高いか低いかにという問題を検討する必要がある。そのような観点からみると, No.1 において他のトラップでは落下堅果総数が少なくこの周辺のブナ個体群としては雌花数の少ない年であったとみなせる 1991 年と 1993 年に, トラップ Tr#6 ではそれぞれ 170 個/m², 350 個/m² の堅果が落下したが, いずれの年も虫害率が 90% を超え充実堅果はほとんど落下しなかったという事実は, 未熟堅果の捕食が個体群内で同調的な開花を進化させた選択圧であろうという仮説を支持するものと考えられる。ブナにおいて個体群内の他の個体と同調しない開花が虫害のために種子生産に結びつかないことは, 五十嵐・鎌田 (1991) も同様に報告している。彼らの報告によれば, 東北地方のブナ林に連年開花する個体があり, 他個体と同調しないで開花した年には, 未熟堅果の虫害のために充実堅果は全く生産されなかった (五十嵐・鎌田 1991)。

ブナの堅果を捕食する昆虫としては, 鱗翅目を主体として数種 (種名不詳のものも含む) が報告されている (駒井 1991; 五十嵐・鎌田 1993)。そのなかでも, もっとも加害程度が大きく, ブナの堅果生産に及ぼす影響が大きいものは, 関西地方 (駒井 1991) においても, 東北地方北部 (五十嵐・鎌田 1990b) においてもハマキガ科 (Tonhidae) ヒメハマキガ亜科に属するブナヒメシンクイ (*Pseudopammene fagivora* KOMAI) の幼虫である。本種の幼虫は北海道南西部においても確認されている (寺沢 1991)。虫害を受けた殻斗果や堅果の被害形態や落下時期から判断して, 本報告におけるブナ堅果虫害の主要な加害種はブナヒメシンクイと推察される。

ヨーロッパブナ (*Fagus sylvatica*) の果実の捕食形態もブナにきわめて類似しており, 未熟な果実はハマキガ科のガである *Cydia fagig ladana* の幼虫に捕食され, 散布後の成熟堅果は小哺乳類など脊椎動物に捕食される (NILSSON 1985; NILSSON and WASTLJUNG 1987)。ヨーロッパブナにおける結実の豊作年 (秋における落下堅果量: 1,240 個/m²) および不作年 (同: 138 個/m²) の堅果の捕食率は, *Cydia fagig ladana* によるものがそれぞれ 3.1% と 38.3%, 脊椎動物によるものがそれぞれ 5.7% と 12.2% であり, 種子生産量の変動は脊椎動物による捕食よりも *Cydia fagig ladana* による捕食を軽減するほうにより効果があったとしている (NILSSON and WASTLJUNG 1987)。捕食の対象が特定の植物種の種子に限られ, しかもそれ自身の寿命が短い昆虫は, 間欠的な種子生産をする植物集団の中で地域的に消滅する可能性をもっている (SOLBRFCK and SILLEN-TULLBERG 1990)。散布前の種子の昆虫による捕食は”masting”を進化させた選択圧と考えやすい (DONALDSON 1993)。

”Masting”の適応的な意味として先に紹介した風媒花における他家受粉増大の仮説について, (NILSSON and WASTLJUNG 1987) は, 自家不和合性の強いヨーロッパブナでは集団内での同調的な開花が他家受粉の増加を通じて繁殖の成功に寄与すると述べている。ブナもヨーロッパブナと同様に自家不和合であり (第 4 章), 集団としての開花量の多寡や開花程度と同調性が個体の種子稔性に影響を与える可能性がある (橋詰・山本 1974)。しかし, 本研究では, 落下堅果総数が少なく開花量が少なかったとみなせる年にはそのほとんどが虫害を受けたため, 集団としての開花量の多寡は堅果のシイナ率には反映しなかった。同様に, No.1 において

林分内の他のトラップと非同調的に毎年多くの落下堅果があったトラップ Tr#6 においても、非同調年に落下堅果の充実率が低かったのは虫害率が 90%以上に達したためであり、シイナ率が増加したためではない。第 3 章、第 4 章で明らかにしたように、花粉源となる開花個体の密度はブナ種子の稔性に関わる重要な要因であるが、ブナの”masting”の進化に関わる要因としては、未熟堅果の捕食が第一義的であるように思われる。

ブナ科樹木の結実に関しては、豊凶の林分間、地域間での同調性が論議されることが多い(橋詰 1986;鈴木 1989;水井 1993)。たとえば、ブナの結実に関しては、太平洋側や日本海側というような広い範囲では同調するものの、山塊や流域というような狭い範囲ではかなりのばらつきがみられることが報告されている(鈴木 1989)。しかし、本研究で、ブナの結実の豊凶には、雌花数と堅果虫害の多寡という 2 つの要因が関わることが明らかになった。したがって、豊凶の同調性を論議する際にも、まず豊凶を支配する第一義的要因である雌花数の年変動が同調しているか否かという点を検討をしなければ本質的な論議はできないだろう。本研究の結果では、開花した雌花数にほぼ相当するとみなせる落下堅果総数は、1990 年のように林分による差が大きい年もあったが、1991 年以降の 3 年間のようになぜか林分でもほぼ同調した年変動を示す期間もあった。したがって、調査した 4 年間に関しては、雌花の開花程度は林分間で大略的には同調する傾向を示したといえるだろう。

一般に樹木の花芽分化にはある一定以上の温度が必要なようである (MATTHEWS1963)。ヨーロッパブナでは 6~7 月の気温が平均気温よりも高いことが花芽分化を促進するとされており、1 世紀以上にわたる調査から前年の夏の乾燥した天候と結実の豊作との相関関係が見いだされている (MATTHEWA1963)。そこで、本研究における 1990 年の落下堅果総数の林分間での違いや 1992 年の林分間での同調的な開花について天候との関係を検討するため、調査年の前年にあたる 1989 年から 1992 年までの 4 年間について、調査地に近い函館、江差、瀬棚における 5 月から 10 月までの月平均気温と月降水量ならびに月ごとに求めた気候的乾湿度* (Potential Evapotranspiration:Precipitation Ratio=EPR) (寺沢・薄井 1987) をそれぞれ図-22、図-23 および図-24 に示した。気温に関してはいずれの地点でも年次による違いはそれほど大きくない。しかし、降水量に関してはいずれの地点においても 1989 年の 7 月は他の年に比べて著しく少ない傾向がみられる。この傾向は気候的乾湿度 EPR でみるとさらに明瞭になり、1989 年の 7 月はかなり乾燥傾向があったことがうかがえる。翌年の 1990 年は No.1, No.2, No.5 においては落下堅果総数が多く、前述のヨーロッパブナでの開花・結実と前年の夏の天候との関係と類似した傾向がみられる。しかし、これらの調査地と地理的に近く天候の条件もほぼ同様と考えられる No.3, No.4 では 1990 年の落下堅果総数は少ない。また、すべての調査地で同調的に落下堅果総数が多かった 1992 年に関しては、前年の 1991 年の天候は、気温、降水量、気候的乾湿度 EPR とも他の年に比べてきわだった違いはみられない。したがって、夏の期間の乾燥は必ずしもブナの花芽の分化を一樣に促すわけではなく、また花芽分化の引き金として必ずしも夏の期間の乾燥が必要なわけではないようである。いずれにしても、本研究での調査期間はまだ 4 年であり、開花現象と天候との関係を統計的に解析するには調査期間として短い。今後、さらにデータを蓄積した上でそのような観点からの検討を行うべきであろう。

SORK et al. (1993) は、北アメリカの *Quercus* 属 3 種について、過去の堅果生産量が当年の堅果生産量に大きな影響を与えていることを報告している。そのパターンは樹種によって異なり、*Q.velutina* では 3 年前の堅果生産量と負の相関、2 年前の堅果生産量とは正の相関がみられ、*Q.rubra* では 1, 2, 3 年前の堅果生産量と負の相関、4 年前の堅果生産量とは正の相関がみられる。これらの結果から、彼らは、”masting”の種子生産特性をもつ樹種は種子生産のために資源を蓄積する期間が必要であり、そのことが”masting”の至近要因であろうとしている (SORK et al.1993)。ブナにおいても豊作年に繁殖器官へ配分される資源量はきわめて大きく、2.6~3.6ton/ha・年の値が報告されている(河田・丸山 1986;KAWAGUCHI and YODA1989;SAITO et al.

1991)。この値は、わが国のブナ林の葉リター量の平均値として報告されている $2.86 \pm 0.60 \text{ ton/ha} \cdot \text{年}$ (斉藤 1981) に匹敵あるいはそれを上回る。ブナの開花、結実には多くの資源を必要とすることが明らかである。ブナ個体の豊作年の年輪幅は凶作年の最大年輪幅と比較して約半分に低下する (橋詰 1991) こともこのことを裏付けるものであろう。光資源に関しては、林冠の疎開によってブナ単木の結実量が増加する (櫻村ほか 1953; 橋詰 1979a)。一方、土壌中の窒素やリンなどの多量元素についても、これらの施肥によりブナ個体の結実が促進される傾向がみられる (橋詰 1979a)。 *Fagus sylvatica* や *F. grandifolia* においても同様に窒素やリンの施肥が開花、結実に効果を示す (WATTHEWS 1963)。これらのことから、土壌中の多量元素を主とする可給態無機養分の資源量の違いが開花の頻度あるいは一定期間に生産される繁殖器官量に影響を与える可能性は十分に考えられるだろう。

土壌中の可給態無機養分量は地形内での位置によって大きく異なり、一般に斜面内における地形カタナでは下部から上部に向かうにしたがって資源量は低下する (河田 1971)。本研究において、1990年に多くの落

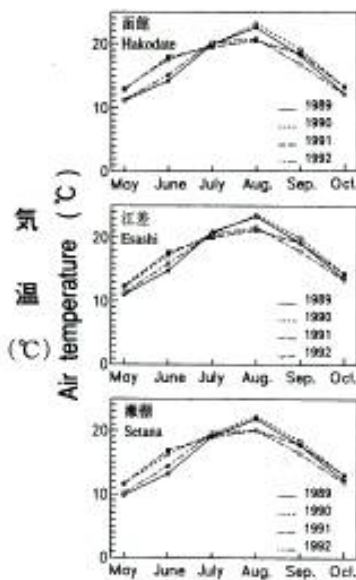


図-22 函館、江差、瀬棚における1989年~1992年の5月から10月までの月平均気温

Fig.22. Monthly mean air temperature from May to October at the regional meteorological observing stations near the study sites from 1989 to 1992.

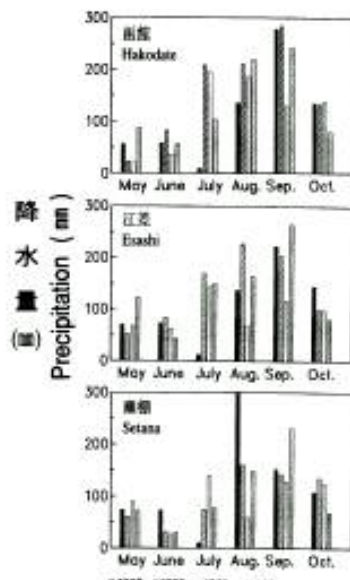


図-23 函館、江差、瀬棚における1989年~1992年の5月から10月までの月降水量

Fig.23. Monthly precipitation from May to October at the regional meteorological observing stations near the study sites from 1989 to 1991.

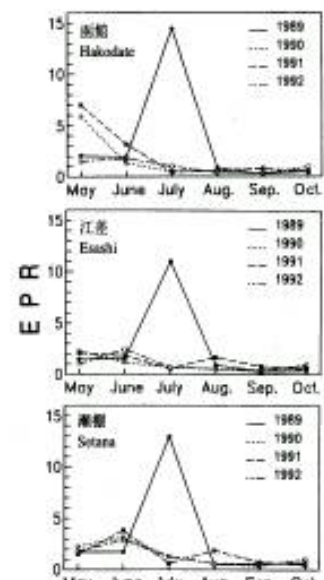


図-24 函館、江差、瀬棚における1989年~1992年の5月から10月までの蒸発散能・降水量比 EPR*

Fig.24. Monthly EPR (Evapotranspiration Precipitation Ratio) from May to October at the regional meteorological observing stations near the study sites from 1989 to 1992.

*蒸発散能/降水量比 (EPR=Potential Evapo-transpiration precipitation Ratio) 土壌水分に不足のない場合の各月ごとの蒸発散量 (蒸発散能) を月降水量で除した値であり、ある地点の気候的な乾湿度を示す。この値が大きいほど気候的な乾燥度が強く、0に近いほど湿潤度が強い。蒸発散能は、次の方法により求めた。

地表付近の熱現象のエネルギー源は純放射量と呼ばれ、短期間では全天日射量にほぼ比例するとされている。この純放射量は、地表が植生に被われているときには、潜熱、顕熱、貯留熱の3成分に分配される。多くの場合には貯留熱は無視できる。また土壌水分に不足のない状態では顕熱と潜熱の比は一定と考えられるので、土壌水分に不足のない場合の蒸発散量 (蒸発散能) は、純放射量にほぼ比例する。そこで、純放射量/全天日射量、潜熱/純放射量の二つの比を知ることによって、全天日射量のみから蒸発散能を推定できる。ここでは、北海道の落葉広葉樹林での熱収支観測の結果 (北海道立林業試験場 1976) から、純放射量/全天日射量として 0.67、潜熱/純放射量として 0.63 の値を用いて、蒸発散能を計算した。なお、月間の全天日射量は;平地における完全晴天時の可能日射量 (薄井 1981) と月平均日照率とから求めた。

下堅果があり4年間に2回の開花の多い年が訪れたNo.1とNo.2とNo.5(グループI)と、1990年に落下堅果が少なく4年間に1回しか開花の多い年がなかったNo.3とNo.4(グループII)とで調査地の斜面内での位置を比較すると、グループIは斜面下部～上・中部に位置しているのに対して、グループIIは尾根部～斜面上部に位置している(表-6)。また、林地の生産力と樹齢の関数であると考えられる上層木の樹高については、調査地内のブナ上層木の平均樹高は、上述のグループIに属する3林分(No.1, No.2, No.5)ではグループIIに属する2林分(No.3とNo.4)に比べて高かった(図-21(A))。4年間の落下堅果数の合計についても上層木の平均樹高との間に明瞭な正の相関関係がみとめられた(図-21(A))。ここでは上層木の樹高に関わるもうひとつのパラメータである樹齢に関して調査を行っていないので、上層木の平均樹高が各調査地の林地の生産力を正確に表現していないかもしれないが、1990年にみられたような林分間での開花量の非同調現象には、斜面上での位置の違いなどに起因する土壤の可給態無機養分に関する資源量の差が反映している可能性も考えられる。

上述した資源量の他に、樹木の結実量に関与する因子としては、個体のサイズや齢がある(MATTHEWS 1963)。ブナの場合でも、個体の胸高直径と種子生産量の間には正の相関関係がみとめられ(橋詰ほか1984)、胸高直径が大きい個体と小さい個体では前者の方が結実頻度が高い(武田1992)。本研究では、調査地内のブナ上層木の平均胸高直径は、グループIIに属するNo.3とNo.4に比べて、グループIに属するNo.2とNo.5で大きかった(図-21(B))。したがって、1990年のように林分間で開花量の年変動が同調しない年が生じる現象には、林分内の個体のサイズ分布や齢構成の違いが影響している可能性が考えられるだろう。

第6章 ブナ天然林施業における更新技術への応用

6・1 結実予測の可能性

「母樹保残法」を主とするブナの天然更新補助作業を有効に機能させるためには、地表処理を母樹の結実に合わせて行うことが重要である。そこで、ここではブナの結実予測の可能性について検討する。第5章で示したように、ブナの結実の豊凶には、開花する雌花の量と発達途上の堅果の虫害の多寡という二つの要因が関与する。したがって、ブナの結実の豊凶を予測するためには、この二つの要因について予測する必要がある。

開花する雌花の量については、ブナの花芽分化期が開花前年の6～7月であり9月には雌ざいが形成される(三上・北上1983;橋詰1986)ことから、秋以降の段階で冬芽を観察することにより、翌春の開花の程度を予測することが可能である。

一方、堅果虫害の程度の予測については、第5章で明らかにしたブナの落下堅果の量と品質に関する知見から次のように考えられる。すなわち、開花雌花数の年変動が大きく、開花雌花数の多い年が間欠的に訪れることが多いというブナの種子生産特性は、捕食昆虫

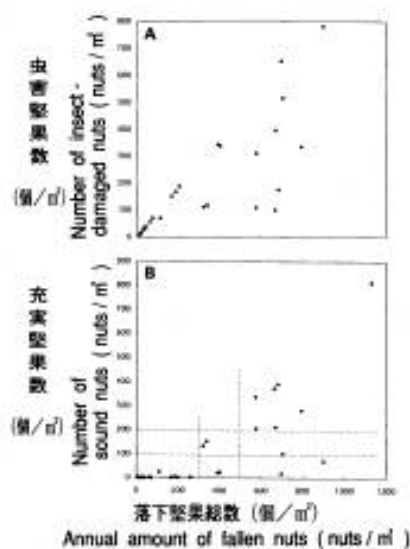


図-25 ブナ天然林における落下堅果総数と虫害堅果数(A)と充実堅果数(B)との関係

Fig.25. Relationship between annual amount of fallen nuts and the number of insect-damaged nuts(A)and the number of sound nuts in several natural beech stands.

が消費しつくせる量を超える花を間欠的に開花させることによって虫害を免れて充実堅果に発達する堅果数を多くすることに寄与すると考えられる (SILVERTOWN1980)。このようないわゆる捕食者飽食仮説を支持するような種子生産特性をもつ樹種では、間欠的に訪れる雌花数の多い年には、雌花数が多ければ多いほど虫害を免れる堅果も多く、充実堅果が多く生産されることが期待される (SILVERTOWN 1980; DONALDSON 1993)。このような観点から考えると、充実堅果の生産量を予測するためのパラメータとして開花する雌花数だけを用いたとしてもある程度予測が可能と考えられる。それを確かめるために、雌花数に相当するとみなせる落下堅果総数と虫害堅果数および充実堅果数の関係を図-25に示した。

ここで用いたデータは、第5章に示した北海道南西部の5ヵ所のブナ天然林における1990年から1993年までの落下堅果の調査結果、同じ調査地での1994年の落下堅果のデータ (八坂・寺滞未発表)、および本州日本海側のブナ天然林における落下堅果数の報告 (五十嵐・鎌田 1990a; SAITO et al. 1991) であり、いずれも開花直後からの落下堅果の数と品質が明らかにされているものである。落下堅果総数が300個/m²未満の場合にはつねに虫害率が高く、充実堅果はほとんど生産されない。落下堅果総数が300~500個/m²の範囲では充実堅果が130~150個/m²生産される場合が4例中2例あった。さらに落下堅果数が500個/m²以上になると、充実堅果が100個/m²以上および200個/m²以上生産されたのは10例中それぞれ8例と7例となった。このことから、落下堅果総数すなわち開花雌花数だけをパラメータとしても更新に十分な充実堅果が生産されるかどうかを比較的高い確率で予測することが可能であると考えられる。

未熟堅果の虫害の程度の予測に関しては、ブナヒメシンクイを主とする種子害虫の生息密度を直接調査する方法も考えられる。ブナヒメシンクイは、1年1世代であり、5月に羽化した後ブナの雌花や未熟果実に産卵し、孵化した幼虫がブナの果実を摂食して成長し、7~8月に地上に落下して、落葉層中で蛹となって越冬する (駒井 1991; 五十嵐 1992)。したがって、秋から翌春の間に落葉層中の蛹数を調査することにより、生息密度を調査することが可能である。さらに生息密度とブナ果実の捕食量との関係が明らかになれば、前述した開花予測のための冬芽調査と種子害虫の生息密度調査を秋に同時に行うことにより、翌年の結実予測がより精度高く可能になるものと考えられる。

このような結実予測が有効な空間的範囲に関しては、たとえば北海道南西部という同じ地域内でも、林地生産力や林分を構成する個体のサイズ分布や齢構成などの違いによって開花量に差が生じる可能性があるが、

当面はこれらの林分条件が類似した比較的狭い範囲に限定されるだろう。

6・2 結実予測手法の提案

上で検討した結実予測の可能性をふまえ、現段階で考えうるブナの結実予測手法について提案する。

(1) 予測の時期

国有林や道有林の管理部局において、次年度の事業計画におけるブナ天然更新補助作業の事業量や施行面積などに結実予測の結果を反映させるためには、予測の時期は早いにこしたことはない。前述したように、ブナの雌ずいは開花前年の9月頃に形成されるので、9月以降であれば翌春の開花程度の予測が可能である。

(2) 調査方法

開花前年の秋の段階で、花序を含む混芽は葉芽に比べて肥大して紡錘形を呈するので外観から両者を区別できる (橋詰 1986)。したがって、たとえば双眼鏡などを用いて樹冠を観察し冬芽の中での混芽の相対的な比率を求めることも不可能ではないだろう。しかし、葉芽だけに関しても着生している位置や含んでいる葉数によってその大きさには変動がある (丸山 1983; 寺渾未発表) ため、地上からの観察

のみによって混芽を確認するのはかなり困難であり、また不正確さをともなうものとなろう。したがって、樹冠部の枝を採取して冬芽を解剖し、単位校長あたりに含まれる雌花序の数を明らかにする方法が確実であろう。

調査する枝の樹冠内での位置に関しては、着花数が樹冠内の位置によって異なり樹冠上部ほど多いことがブナやミズナラについて報告されている（森 1977；倉本 1994）ことから、樹冠上部から下部まで均等に枝を採取し調査する必要がある。

樹冠の各部位において単位校長あたりの雌花序数の平均値を精度よく推定するために標本調査すべき枝の数については、次のように考えられる。すなわち、母平均 m 、変動係数 $c v$ の母集団から信頼度 90%、誤差 e （母平均に対する比率）で、母平均 m を推定するために必要な標本数 n はそれぞれ次のように表される。

$$n = \frac{(1.65 \cdot cv)}{(e/100)^2} \dots\dots ⑥$$

樹冠内のある位置における枝間での雌花序数のばらつきに関しては、本研究で調査の対象とした調査木 A で 1990 年に調べた例では、樹冠中部における枝 11 本の枝先 50cm あだりに着生した雌花序数は最小 11.6 個、最大 44.5 個、平均 27.4 個、標準偏差 9.23 個、変動係数 0.336 であった（寺澤未発表）。同様に、1990 年に天然生のブナ個体 2 本の樹冠下部の枝それぞれ 11 本、12 本で調査したところ枝先 50cm に着生していた雌花序数の平均はそれぞれ 9.3 個と 8.2 個、標準偏差はそれぞれ 3.02 個と 2.41 個、変動係数はそれぞれ 0.325 と 0.294 であった（寺澤未発表）。そこで、ここでは樹冠内のある位置での枝ごとの雌花序数の変動係数を 0.32 と仮定する。許容誤差に関しては、後述するように、更新のために必要な結実量が期待できるか否かの判断は、枝長 50cm あたりの平均雌花序数が 14 個以上あるか、それとも 8 個未満にとどまるかという数値的な基準に基づいて行われることから、両者のほぼ中間の 11 個付近で誤差 ±3 個、すなわち誤差率約 30% で推定する必要があるだろう。したがって、信頼度 90% で推定するための標本数 n は、式⑥に $c v$ として 0.32、 e として 0.3 を代入して、

$$n = 3.10$$

となり、樹冠の各部位あたり少なくとも 3～4 本の枝について雌花序数を調査する必要があるだろう。

林分あたりで調査すべき個体数に関しては、次のように考えられる。すなわち、豊作年には林分内の多くのブナ個体で同調して結実する傾向がみられるものの、一般に個体による結実度の変異はかなり大きく、個体サイズが大きいほど結実量が多い傾向がある（橋詰 1986；武田 1992）。また、母樹として保残された比較的サイズの大きい個体だけみた場合でも、結実量の個体間差はかなり大きい。たとえば、採種を目的として 0.8ha の面積に胸高直径 30cm 以上のブナ個体を 12 本保残した林分における個体ごとの秋の落下堅果数は、最小 268 個/m²、最大 1,703 個/m²、平均 899.6 個/m²、標準偏差 481.0 個/m²、変動係数は 0.54 である（橋詰ほか 1984）。同様に、2.8ha の面積に保残された胸高直径 38cm 以上のブナ個体 14 本の個体ごとの落下堅果総数は、最小 198 個/m²、最大 1,196 個/m²、平均 569.3 個/m²、標準偏差 272.1 個/m²、変動係数は 0.48 であった（寺澤未発表）。そこで、ここでは林分内における個体ごとの落下堅果総数の変動係数を 0.5 と仮定する。許容誤差に関しては、後述するように、結実予測を行

う場合には落下堅果総数と単位枝長あたりの雌花序数が直線関係であると仮定するので、雌花序数推定の場合の許容誤差と同様に 30%程度にとどめる必要がある。そこで調査枝数の推定の場合と同様に、信頼度 90%で推定するための標本数 n は、式⑥に $c v$ として 0.5, e として 0.3 を代入して、

$$n = 7.56$$

と計算され、林分あたりで調査すべき個体数としては 7～8 本は必要であろう。

(3) 結実量の判定基準

枝あたりの雌花序数調査によって天然下種更新に十分な種子が生産されるかどうかを判定をするには、①枝あたりの雌花序数と単位面積あたりに落下する堅果数との関係、②落下堅果の総数と充実堅果数との関係、③更新に必要な充実堅果数、について検討しなければならない。ここでは、まず③について検討した上で、①②について順次検討する。

ブナの天然更新完了の判断基準としては樹高 30cm 以上の稚樹が 50,000 本/ha 以上、すなわち 5 本/㎡以上成立していることが提案されている (前田 1988)。ブナの稚樹が発芽してから樹高 30cm に達するには、林縁の比較的明るい場所でしかもササが欠如している場合で約 6 年 (浅野 1983)、「母樹保残法」施業地のような開放地で約 4 年 (柳谷・金 1984) を要する。その間の稚樹の生残率としては約 50% (浅野 1983)、または 30～85% (柳谷・金 1984) の値が報告されていることを考慮すると、当年生稚樹数として概ね 10 本/㎡が更新成功のために必要であろう。さらに、落下した堅果からの実生発生率として「母樹保残法」施業地で 8.2～25% (前田 1988)、または 6.3～24.3% (弘田・紙谷 1993) の値が報告されていることから、天然更新を確実に成功させるためには充実堅果が概ね 100 個/㎡程度散布されることが必要であろう。地表処理をして稚樹を発生させてから林冠木を伐採する「先行地ごしらえによる前更皆伐更新法」(片岡 1991) による場合は堅果散布時に更新面全体が林冠に被われているので、母樹が個体として生産すべき充実堅果数も上にあげた 100 個/㎡でよいだろう。母樹保残後に地表処理をする「母樹保残法」の場合には、母樹の樹冠の外側 5 m (前田・官川 1971) の位置まで上記の数の充実堅果を散布させる必要がある。母樹の樹冠縁からの距離と落下堅果数の関係を調べた報告 (前田・官川 1971) から、母樹の樹冠の外側 5 m の位置での落下堅果数は樹冠中央部での落下堅果数の約 1/2 とみなせることから、更新面全体に十分な数の充実堅果を散布させるためには、母樹の樹冠中央部での落下充実堅果数としては約 200 個/㎡が必要になる。

次に、①の枝あたりの雌花序数と単位面積あたりに落下する堅果数との関係について検討する。これについては、水井 (1991) が落葉広葉樹 30 種について単位枝長あたりの種子生産量を 9 年間にわたって調べ、樹種ごとの平均種子重と単位枝長あたりの最多種子生産量や平均種子生産量との間に両対数軸上で負の直線関係を見だし、その回帰直線をもとに全樹種に共通的な結実豊凶評価の基準を作成している。水井 (1991) の結実豊凶の調査対象にブナは含まれていないが、種子重を基準にしたこの豊凶評価は、調査対象以外の樹種についても適応可能と考えられる。そこで、ブナの堅果の平均生重量を約 200mg (日浦ほか 1992) とし、この結実評価基準にしたがってブナにおいて最も多くの堅果が着生した場合の枝長 50cm あたりの着果数を求めると 54 ふという値が得られた。ブナの堅果は通常 1 雌花から 1 個生産され、2 つの雌花が集まってひとつの雌花序を形成しているので、上記の最多着果数は雌花序数に換算すると 27.3 個に相当する。一方、単位面積あたりのブナの落下堅果総数の最大値は、本論文の第 5 章で示した天然林 5 ヶ所における 4 年間の調査では 899.7 個/㎡、京都北部 m 芦生のブナ天然林で 1,131 個/㎡ (SAITO et al. 1991)、中国地方・蒜山の保残母樹 12 本の平均で 899.6 個/㎡ (橋詰ほか

1984) J 本研究の調査木Aで1,223個/m² (寺渾未発表) であり,概略的には1,000個/m²前後といえるだろう。そこで,枝長50cmあたりの雌花序数と1m²あたりの落下堅果総数を両軸にとり, 上述した両者の最大値を示す点と原点とを直線で結び,これを両者の関係を表す直線とした(図-26)。数この関係によれば落下堅果総数300/m²,500個/m²に相当する枝長50cmあたりの雌花序数はそれぞれ約8個,約14個である。

次に, ②の落下した堅果の総数と充実堅果数との関係に関しては, 図-25に示したように, 落下堅果総数が300個/m²未満では, ほとんどすべてが虫害を受け, 充実堅果は皆無もしくはきわめて少ない。落下堅果総数が300~500個/m²の場合には100個/m²程度の充実堅果が生産されることもあるが, その確率は低く4例中2例にどどまった。ところが落下堅果総数が500個/m²以上になると, 生産される充実堅果数が増加し, 100個/m²以上および200個/m²以上の充実堅果が生産されたのは, 10例中それぞれ8例, 7例あった。したがって, 100~200個/m²以上の充実堅果の落下をある程度確実に期待できるのは落下堅果総数が500個/m²以上ある場合と考えられる。

以上の①②の二つのプロセスによって, 更新に最低限必要な結実量が期待できるか否かを枝長50cmあたりの冬芽に含まれる雌花序数から予測することができる。前述したように, 更新に最低限必要な充実堅果数は「先行地ごしらえによる前更皆伐更新法」(片岡1991)による場合には100個/m²以上, 「母樹保残法」(前田・宮川1971)による場合には母樹の樹冠下で200個/m²以上である。これだけの充実堅果数がある程度の確率で確保するためには落下堅果総数として500個/m²以上は必要である(図-25)。図-26から落下堅果総数500個/m²に相当する雌花序数は枝長50cmあたり約14個である。したがって, 上記の調査方法によって冬芽に含まれる雌花序数を調べ, 枝長50cmあたり平均で14個以上あれば, 更新に必要な量の充実堅果が散布される可能性が高い。逆に, 枝長50cmあたり平均8個に満たなければ, 充実堅果はほとんど生産されないか, あるいは更新のためにはまったく不十分な数しか生産されないだろう。枝長50cmあたり平均8~14個の場合には, 平均100個/m²程度の充実堅果の生産が期待できる場合もあるが, その確率は高くない。とくに「母樹保残法」で更新を図る場合, 保残母樹の平均として100個/・の充実堅果が生産されたとしても母樹間でのばらつきがかなり大きいため, 発生する稚樹数にはかなりの空間的な不均一が生じる可能性がある。

この結実予測手法は, 捕食者飽食仮説(SILVERTOWN 1980)を支持すると考えられるブナの種子生産特性,すなわちブナ個体群として開花雌花数が多い年には, それが多ければ多いほど散布前の捕食を免れて充実堅果に発達する堅果が多くなるという傾向に基づいて導き出されたものである。ここでは個体群としての雌花数が重要であり, 図-25において落下堅果総数として表されている開花雌花数は, 単位面積あたりの平均値で示されているが, あくまでもそのブナ個体群としての開花雌花数の多寡を表現しているものである。個体群としての雌花数は個体群を構成する個体ごとの雌花数を積算したものである。したがって, 個体としては予測どおりの雌花数が開花したとしても, 予測時に比べて個体数が大幅に減少していたような場合には, 個体群としての開花雌花数は予測値よりかなり下回ることになるだろう。このような事例は, たとえば天然林において秋に結実予測を行い, 翌年に500個/m²以上の落下堅果総

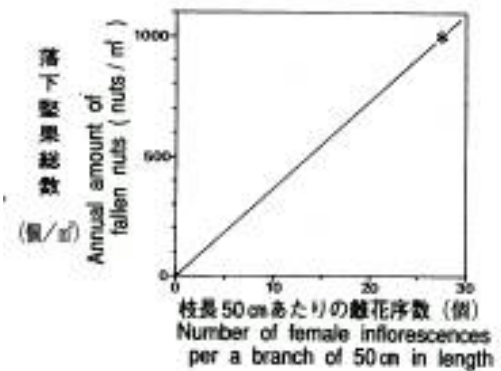


図-26 枝長50cmあたりのブナ雌花序数と1m²あたりの落下堅果総数との推定関係

Fig.26. Relationship between estimated maximum number of female inflorescences per a branch of 50cm long and the approximate maximum annual amount of fallen nuts per 1 m² in natural beech stands.

数が期待できそうなので翌春の開花時期までに保残母樹だけを残してそれ以外の立木を伐採・収穫したような場合に起こると考えられる。したがって、この手法による結実予測が成り立つためには、結実予測を行う時点と実際に開花する時点でのブナの着花個体数に大きな変化がないことが前提となる。

さらに厳密に言えば、この結実予測手法がブナ個体群としての開花雌花量とその散布前の捕食量との関係に基づいて導かれたものである以上、当年の捕食量や捕食者密度に大きな影響を及ぼすと考えられる前年の餌資源の存在時期、すなわち前年の開花時期から、当年の未熟堅果の捕食が終了する時期までの期間内で、個体群としての餌資源量に大きな影響を及ぼすようなブナめ着花個体数の変化があってはならない。ブナの充実堅果生産量に大きな影響を及ぼすブナビメシンクイが未熟堅果を捕食する時期はブナの開花後から概ね7月頃までであるから、結実予測調査を行う年の開花時期すなわち4月頃から秋の結実予測時期をはさんで翌年の7月頃までの期間に、伐採などによるブナの着花個体数の大幅な減少がないことが、この手法によって結実予測を行う場合の前提である。

6・3 保残母樹密度についての検討

「母樹保残法」によってブナの更新を図る場合、保残母樹の密度に関しては堅果の散布距離をもとに算出された目標密度が提案されてきた。すなわち、前田・官川（1971）は、ブナ堅果の有効飛散範囲を樹冠縁の外側5mとし、胸高直径と樹冠直径の関係から母樹の胸高直径と保残すべき本数との関係を導き、たとえば胸高直径50cmの母樹であればhaあたり32~33本を速正に配置して保残すればよいとしている。弘田・紙谷（1993）は、実生発生の不均一性を考慮すると保残母樹としては樹冠面積の大きい母樹をhaあたり50本残すべきであると提案している。

ブナの場合、個体内での雌花序と雄花序の開花時期の相互関係からみて自家受粉がふつうに起こる（第2章）。そして、自家受粉の場合、充実堅果が形成される比率は約10%以下であった（第4章）。したがって、保残母樹から充実した堅果を散布させるためには、保残母樹間での花粉の交換が不可欠となる。そこで、ここでは母樹間での花粉の交換が十分に行われるかどうかという観点から、保残母樹の密度について検討する。

受粉や受精に有効な花粉密度や花粉飛散範囲に関する研究は、従来おもに採種園の設計や管理方法に関連してカラマツ、スギなどの造林樹種を対象に行われてきた（高橋ほか1972;横山ほか1975）。オウゴンスギを標識遺伝子として調査された結果では樹高3mのスギ採種園での花粉の飛散範囲は半径約10mで、受精に有効な飛散範囲は半径5m以内である（古越1978）。ブナの花粉は、スギの花粉に比べてサイズが大きく（島倉1973）、空気中での落下速度も速い（横山1990）ことから、飛散距離は小さいと考えられる。ブナの保残母樹はこのスギ採種園の母樹よりも樹高が高いことを考慮しても、ブナに関しても受粉に有効な花粉の飛散範囲はさほど広くないと推測できる。

仮想的林分における母樹間距離と飛来花粉数の関係（第3章）から受粉に有効な母樹密度について論議するためには、この両者の関係に加えて、飛来花粉数と受粉率の関係あるいは飛来花粉数と充実堅果の比率との関係を明らかにしなければならないだろう。しかし、ブナに関してこのような観点からの研究は今までにまったく行われておらず、本研究においてもこの点については調査できなかった。そこで、まず、胚珠が受精して種子が形成されるためには雌花の柱頭が何個の花粉粒を受粉すれば十分かという問題を検討し、その結果と仮想的林分における、母樹間距離と飛来花粉数の関係（第3章）から、必要な保残母樹の密度を推定を試みる。その後で、現実のブナ天然林や「母樹保残法」施業地におけるブナ落下堅果の品質をブナの立木密度との関係で検討し、上記の方法によって推定した保残母樹密度の妥当性を検証する。

さて、ブナの雌花は6個の胚珠をもつが種子にまで発達するのは通常そのうちの1個である。1個の

胚珠内の雌性配偶子と接合するのは1個の花粉内の雄性配偶子であるが、このことは1個の胚珠が受精して種子に発達するためには1個の花粉粒を受粉すれば十分であるということの意味しない。なぜならば、劣性な雄性配偶子は母親の選択によって受精が避けられたり、受精してもその胚珠は発達しないことがあるからである (BREWBAKER and MAJUMDER 1961; WILSON and BURLEY 1983)。また、雌雄同株で自家不和合性が強い種の場合、画家花粉によって柱頭が被われることによって他家花粉の受粉が阻害されたり (Bxwx and Ormn 1975)、他家花粉による受精が阻害される (OCKENDON and CURRAH 1977; BERTIN and SULLIVAN 1988)。以上のことを考慮すると、ブナのように雌雄同株で自家受粉が避けられない場合、受精に必要な他家花粉粒数 P_c は次の式で表されるだろう。

$$P_c = P_f / F_i$$

ここで、 P_f は画家花粉の影響を考慮しない場合に1個の胚珠が受精して種子に発達するために受粉すべき花粉粒数、 F_i は自家花粉を受粉することによって他家花粉による受精が低下する率とする。 P_f 、 F_i ともブナについてのデータはないが、その他の植物種についていくつかの報告がある。*Jepsona parryi* は両性花には長い花柱をもつ "pin" 型と短い花柱をもつ "thrum" 型の二型があり、それぞれの型の P_f は 2.0 と 4.8 である (ORNDUFF 1970)。同様に *Jepsonia heterandra* の両性花にも "pin" 型と "thrum" 型の二型があり、それぞれの型の P_f は 1.3 と 5.2 である (ORNDUFF 1971)。CRUSEN (1977) は、 P_f として *Mirabilis jalapa* では 4、*Viola nephrophylla* では 6、*Triodanis leptocarpa* では 3.3 の値を報告している。中央アメリカの熱帯雨林のフル性植物である *Passiflora viifolia* 面陥では P_f は 1.6 である (SNOW 1982)。また多年生草本でやはり花柱の長さに二型性をもつ *Turnera ulmifolia* では P_f として 2 ~ 7 が報告されている (SHORE and BARRETT 1984)。これらの報告から、 P_f は樹種によってややばらつきはみとめられるもののおおむね数個あれば十分と考えられる。 F_i については P_f ほど報告が多くないが、SHORE and BARRETT (1984) は *Turnera ulmifolia* の花を用いて実験的研究を行っている。それによれば、さく果あたりの種子数は他家受粉だけのものでは 28.5 であったのに対して、他家花粉を受粉させる 3.5 時間前にその 5 倍量の画家花粉を受粉させておくと 16.5 に低下したことを報告している。以上のことから、ここでは P_f として 5、 F_i として 0.6 を代入し、 P_c として 8.3 の値を得た。柱頭上にこれだけの花粉粒をもたらすのに必要な花粉密度は、ブナの柱頭の表面積を 1 mm^2 とすると 830 個/cm^2 となる。図-14 に示した仮想的林分における母樹間距離と飛来花粉数の関係から、この 830 個/cm^2 の飛来花粉数に対応する母樹間距離を求めると約 31m となる。第3章で述べたように、図-14 に示した仮想的林分における飛来花粉数は、母樹による開花程度のばらつきや他の母樹による花粉飛散距離の短縮を無視しているため、現実よりもやや過大な値となっている可能性が高い。したがって、必要な母樹間距離はこれよりもやや小さくなるものと考えられる。

つぎに、ブナの天然林や「母樹保残法」施業地におけるブナの立木密度とブナ堅果の品質との関係から、受粉に有効な保残母樹の密度について検討する。用いた資料は、北海道南西部のブナ天然林 5 ヲ所における堅果の落下量と品質の調査結果 (第5章) の他に、図-27の (注) に示した「母樹保残法」施業地における落下堅果の品質に間する調査結果および既往の報告である。

図-27 にブナの立木密度と落下堅果の不稔/充実比との関係を示す。不稔/充実比は、天然林では 0.19~0.61 の範囲にある。「母樹保残法」施業地では、保残母樹の密度が 21~147 本/ha の林分では不稔/充実比は 0.19~0.29 と天然林での値の範囲内にある。それに対して、保残母樹の密度が 20 本/ha 未満の林分では不稔/充実比は 0.89~1.37 であり、天然林や保残母樹密度 20 本以上の林分に比べて明

らかに高い。母樹が格子状に配置されていると仮定すると、立木密度が 20 本/ha の林分では母樹間距離は約 22m となる。したがって、立木密度が 20 本/ha 未満になると不稔/充実比が上昇するという傾向は、胚珠の受精に必要な母樹間距離は大きく見積もって約 31m であるという仮想的林分での母樹間距離と飛来花粉数の関係から推定した結果と矛盾しない。

以上、雌花の柱頭が何個の花粉粒を受粉すれば胚珠の受精に十分かという検討、および現実の「母樹保残法」施業地でのブナ落下堅果の品質からの検討によって、受粉の面からみて必要な保残母樹の密度として約 20 本/ha という目安が示された。したがって、堅果の散布距離から算出された保残母樹の密度である 32~33 本/ha (前田・宮川 1971) あるいは 50 本/ha (弘田・紙谷 1993) が維持されていれば、十分な量の開花があった年には受粉上の問題による極端な堅果の品質の低下は起こらないと考えられる。

6・4 天然更新促進技術の指針

(1) 更新方法の選択

ブナ極相林においてはササなどの林床植生の存在がブナの実生バンクの形成を妨げている(前田・宮川 1971; 浅野 1983) ことから、ブナの天然林施業において天然下種更新を図るには、ササを主とする林床植生を除去する地表処理が不可欠である。地表処理を上木の伐採前に行う「先行地ごしらえによる前更皆伐更新法」(片岡 1991) (以下では略して「先行地ごしらえ法」と呼ぶ) と、地表処理を伐採後に行い母樹を保残する「母樹保残法」(前田・宮川 1971) とが提案されている。いずれも生態学的に合理的と考えられるが、林分構造や立地条件を考慮して現地に適する方法を選択する必要がある。

ブナの混交比率が低く、伐採後にブナの母樹を残したとしてもその密度が 20 本/ha 未満になったり、母樹間距離が約 25m を超えるような林分では、本研究で明らかにしたように他家受粉・他家受精の減少による種子稔性の低下がおこる可能性がある。したがって、このような林分では、「母樹保残法」による更新は確実性が低いと考えられ、上木伐採前に種子生産が行われる「先行地ごしらえ法」が望ましい。

「母樹保残法」では保残後の年数経過にともなう母樹の衰退がひとつの問題点として指摘されている(海老原ほか 1990)。したがって、孤立木化によって母樹の衰退がとくに危惧される風衝地形などでは「母樹保残法」より「先行地ごしらえ法」が適していると考えられる。

一方、「母樹保残法」では地表処理を実行する時点での立木密度が天然林よりかなり低いため、大型機械を導入してかき起こしなどの地表処理が可能である。したがって、更新を期待する面積が比較的大きい場合には「母樹保残法」の方が高能率な作業が期待できる。

以上、更新方法の選択についてまとめると、ブナの混交比率が高く、地形的には風衝の程度が弱いと考えられる林分で、比較的大面積に更新を図る場合には、「母樹保残法」が適している。一方、ブナの混交比率が低く、しかも孤立木化にともなう母樹の衰退が危惧される林分では、「先行地ごしらえ法」

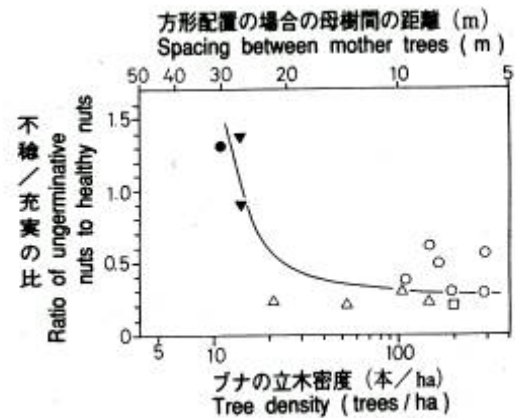


図-27 ブナの立木密度と落堅果の不稔—充実比

○北海道南西部のブナの天然林 (第5章) □山形県飯豊山麓のブナ天然林 (箕口・丸山 1984) △新潟県常浪川上流のブナ天然下種更新施業地の保残母樹 (弘田・紙谷 1993) ▼岡山県蒜山のブナ採種 (橋詰・福富 1977; 橋詰 1986) ●北海道函館市のブナ天然下種更新施業地の保残母樹 (寺澤 未発表)

Fig.27. Relationship between the density of dominant beech trees and the ration of ungerminative nuts to healthy nuts fallen in the several beech stands. Data are derived from the following references : ○TERAZAWA (chapter 5 in this study), □MIGUCHI and MARUYAMA (1984), △HIROTA nad KAMITANI (1993), ▼HASHIZUME and FUKUTOMI (1997) and HASHIZUME (1986), and ●TERAZAWA (unpublished data).

によって比較的小面積で更新を図るのが望ましい。

(2) 母樹の密度・配置

6・3で述べたように、「母樹保残法」における保残母樹の密度に関しては、これまでに堅果の散布や実生発生の面から検討され、胸高直径 50cm の母樹ならば 32~33 本/ha (前田・宮川 1971), または樹冠面積の大きな母樹を 50 本/ha (弘田・紙谷 1993) という値が提案されている。本研究で示した花粉飛散距離の面からの検討によって、上記の母樹密度が確保されていれば、十分な開花のあった年には受粉上の問題による種子稔性の低下は起こらないと考えられる。

ただし、密度としてはこの基準を満たしていたとしても、空間的な配置にかたよりがあれば受粉上でも堅果の散布上でも問題が生じることがあるのは当然のことである。更新面に均一に母樹が配置されるように留意する必要がある。

(3) 地表処理の時期

『先行地ごしらえ法』においても、「母樹保残法」においても、地表処理は母樹の結実に時期をあわせて実行しなければならない。したがって、6・2で記述した方法にしたがって更新対象となる林分の結実予測を行い、更新に十分な量の結実が予測された場合にのみ地表処理を行うのが原則である。さらに、当然のことながら、地表処理は十分な結実量が期待される年の種子散布時期までに行う必要がある。本研究で明らかにしたように、北海道術西部でのブナの成熟堅果の落下の中心時期は 10 月であるが、9月にもかなり量の充実堅果が落下する場合もあるので、地表処理は9月にはいるまでに完了させることが望ましい。

「母樹保残法」による場合には、伐採作業の時期と地表処理を行う時期との関係にも留意する必要がある。ここでの伐採作業とは、ブナ天然林において保残母樹以外の立木を伐採、収穫する作業を指す。すなわち、6・2で述べたように、本章で提案した結実予測手法は、ある年の開花時期から結実予測調査をはさんで翌春の7月頃までの間にブナ着花個体数に大きな変化がないことを前提としている。したがって、伐採作業は、地表処理の行われる前年の3月以前にすでに行われているか、結実が期待される年の7月からブナの充実堅果の落下の始まる9月までの短期間に地表処理とともに実行される必要がある。

(4) 地表処理の方法

一般に大型種子の場合は林床に腐植層があっても発芽・定着に支障はない(清和 1994)。ブナは大型種子であり、その天然更新補助作業としての地表処理は、基本的には地表植生の地上部の刈り払いだけで十分である(前田 1988)。しかし、後で述べるように発生した稚樹の生残、成長の点からみて地表植生の回復はできるだけ遅いほうが望ましいので、効果の持続性の高い地表処理方法がよりよいだろう。その点からみると、地上部の刈り払いだけでなくササなどの地下部をも除去するかき起こしの方が植生の回復速度が遅く(Kunon 1994) 効果的といえる。前述したように、「母樹保残法」による場合には立木密度が低いため、1 tton ブルドーザのような大型機械にササなどの根系をはぎ取るための爪(レーキ)を装着してのかき起こしが可能である。

かき起こしの問題としては、地表面を大きく攪乱して鉱質土壌面を露出させるために降雨にともなう土砂流出の危険が高いことである。現在、道有林におけるブナの天然林施業では傾斜 15° 以上の斜面についてはかき起こしは行われていない(青柳 1983;加藤ほか 1990)。しかし、傾斜が 15° 未満であっても小沢状のような局所的な地形では、大型機械の走行路削設による地表面の攪乱にともなって、土砂流出量がきわめて多くなる場合がある(柳井 1994) ことから、かき起こしの実行にあたっては、その作業適地の選定には十分な留意が必要である。

そのほかの地表処理方法としては、火入れ(小倉 1987;中山・瓜田 1988;菊地 1990)、林内放牧(山

口 1987) などが道有林で試行されている。これらの方法は地表処理効果の持続性が刈払いだけの場合よりも長いこと(菊地 1990) や、鉦質土壌表面の攪乱が大型機械を用いたかき起こしよりも少なく土砂流出をできる限り少なくするという観点から望ましいと考えられることから、今後ブナの天然更新補助作業としての有効性を検討する価値があると考えられる。

(5) 稚樹発生後の取扱い

「母樹保残法」によって更新したブナ稚樹の生残や成長は地表植生の回復の程度にきわめて大きく影響される(柳谷・金 1989, 1990)。「母樹保残法」による更新完了の目安を前述のように樹高 30cm 以上のブナ稚樹 50,000 本/ha 以上成立していること(前田 1988) とすると、稚樹が発生してからこの樹高に達するのに要する期間は、稚樹発生の前年に地表植生の刈払いが行われた場合には概ね 4 年であり(柳谷・金 1984)、この間には回復してくる地表植生の刈払いは実行しなくとも更新を完了させることが可能とされている(柳谷・金 1990)。したがって、6・2 で示した方法により母樹の結実予測が正しく行われ、地表処理直後に母樹から十分な量の充実堅果が散布された場合には、稚樹発生後の地表植生の刈払いは必要としない可能性が高い。しかし、地表処理から 2 年以上経過してから種子が散布された場合(柳谷・金 1990) や、地表処理の効果の持続性が短い場合に、回復してきた地表植生にブナ稚樹が被圧される状態になれば、ブナ以外の植生の刈払いが必要である。

一方、「先行地ごしらえ法」による場合は、閉鎖林冠下でのブナ稚樹の生存率や成長率はきわめて低い(浅野 1983; 前田 1988) ことから、更新に必要な稚樹が発生した後は早急に上木の伐採を行うべきである。更新に必要な稚樹数としては、上木伐採後の更新完了の目安を「母樹保残法」と同様に樹高 30cm 以上のブナ稚樹 50,000 本/ha 以上が成立していることとすると、当年生稚樹 100,000 本/ha すなわち 10 本/m²がひとつの目安となるだろう。

(6) 天然更新不良林分の取扱い

過去に「母樹保残法」によって天然更新を図った林分で、更新が成功せずにササなどの地表植生が回復し、そのままの状態では今後とも更新が期待できない箇所が存在する。このような箇所では、保残されている母樹の密度や配置が更新のために適正で、しかも母樹に樹冠の衰退などの徴候がみられず更新に必要な量の種子散布が期待できると考えられる場合には、あらためて結実予測を行った上で地表処理を行い、再度更新を図ることが可能であると考えられる。

保残されている母樹の密度や配置が更新成功のための条件を満たしていない場合や、孤立木化することによって母樹の樹冠が偏奇したり衰退して種子散布の機能を十分に果たせないとみなされる場合には、母樹の樹冠下やその周囲 5 m 程度の範囲については結実にあわせた地表処理でブナの更新を期待することができると考えられるが、更新面の全面にブナを天然更新させることはもはや不可能である。母樹からの種子散布の範囲外の部分については別の方法によって更新を図る必要がある。

ブナを主体とした林相を再生させようと意図する場合には、ブナの苗木の植栽が考えられる。現在までブナの造林は事業的規模ではほとんど行われていないが、試験的な植栽事例は本州・北海道ともに蓄積されており(斎藤ほか 1973; 柳谷・加藤 1983; 橋詰・福富 1983; 山本ほか 1987; 後藤 1992; 山口・井上 1992)、その多くは植栽後 8~25 年を経過して生存率約 50% 以上で成林している。それらの結果によれば、植栽に用いる苗木は苗畑で養成されたものでも山取りのものでも活着の良否やその後の成長に違いはない。苗木の大きさは概ね苗高 40~60cm のものが用いられることが多い。苗畑において苗木を養成した場合には 2~3 年生で山出しされる(橋詰 1979b)。山取りの場合は、ブナの天然林近くの林道法面などに適当な大きさの稚樹が群生していることがしばしば観察されるので、このような箇所と比較的に容易に苗木を調達できると考えられる。核栽密度については 3,000~40,000 本/ha までさまざまな事

例が報告されているが、植栽後の下刈りさえ確実に実行されればとくに高密度である必要はないと考えられる。下刈りは植栽後5～8年間にわたって年1～2回行われている事例が多い。

ブナとそのほかの樹種との混交林の再生を図る場合には、ブナの保残母樹からの種子散布の範囲外の部分について大型機械によるかき起こしを行って地表植生の除去と鉱質土壌面の露出を行い、カンバ類やイタヤカエデなどの稚樹を発生させることができる（山口・菊地 1988;加藤ほか 1990）。この際、大型機械によるかき起こしは地表面の攪乱の程度が大きいので、傾斜や微地形などによっては土砂流出の危険が高いということに留意しなければならないのは当然である。

摘 要

ツナ (*Fagus crenata* BLUME) の種子生産段階での樹種特性を明らかにすることにより、ブナの天然更新技術の向上を図り、ブナ資源の回復および持続的なブナ天然林施業の確立に資することを目的としてこの研究を行った。

第1章では、序論として、日本の冷温帯森林の表徴種であるブナの分布、林業的取扱いの経緯、天然更新補助作業の有効性、種子散布後の更新上の特性、天然更新技術に関する研究史、本研究の目的と方向について述べた。

第2章では、自然状態での自家受粉の可能性を雌雄の花の成熟時期の相互関係から確かめることを主目的として、冬芽単位での開花フェノロジーを北海道南西部に生育するブナ3個体について調査した。

混芽（花芽をもつ冬芽）の多くは4月上～中旬に開芽を始めた。雌花序、雄花序の多くは5月上旬にそれぞれ柱頭が受容性をもつ時期、花粉飛散をする時期を迎えた。

3月以降の0℃より高い日平均気温を積算した温度をここでの積算気温とすると、開花過程のいくつかの特徴的な時点での積算気温はどの個体でもほぼ同じような値になった。混芽の約半数が開芽するのは120～160℃、開花段階Ⅳの雌花序が出現するのは220～240℃であった。約290℃で雌花序の約9割および雄花序の約8割が開花段階Ⅳとなり、340～400℃では雌花序、雄花序ともほとんどが開花段階Ⅴとなっていた。

雌花序の開花段階ごとの平均経過日数は、開花段階Ⅱ（花序が外部から確認できる）は3.3～5.0日、開花段階Ⅲ（総苑が開き柱頭が外部に現れる）は1.9～4.1日、開花段階Ⅳは6.6～7.6日であった。雄花序の開花段階ごとの平均経過日数は開花段階Ⅱ（花梗が伸長し個々の雄花序が外部から独立して確認できる）が3.0～6.2日、開花段階Ⅲ（雄花序が下垂する。靱が見えるようになる）が3.3～5.2日、開花段階Ⅳ（靱が開き、花粉が飛散する）が2.6～4.1日であった。

個体として開花段階Ⅳの花序を着けている期間は、雌花序は13～16日、雄花序は9～10日であった。

いずれの個体でも個体内で雌性先熟の傾向がみられた。しかし、ほとんどの雌花序は、柱頭が受容性をもっている期間中に同じ個体内の雄花序からの花粉飛散を経験し、自家受粉の可能性をもっていた。

同一混芽から出現した雌花序と雄花序の関係においても雌性先熟の傾向がみられたが、それらの雌花序の78～92%が同一混芽内の雄花序の花粉を受粉する可能性があった。

開花最盛期における孤立木の雌花柱頭上の花粉粒数は最小で4個、最大で188個、平均56.6個であった。この個体の周囲約3km以内には着花していたブナは他に存在しなかったため、これらの花粉のほとんどは自家花粉とみなされた。

第3章では、保残母樹の密度を受粉の観点から論議するために、着花したブナ孤立木を花粉源とし、その周囲での飛来花粉数を調べた。この結果をもとに、仮想的な林分における母樹密度と飛来花粉数の関係を考察した。

花粉飛散期間中に飛来した花粉の総数は、風下側と風上側で顕著に異なった。

主風風下側の中心線上の花源から 20~80m の範囲において、花源からの距離と飛来花粉数の関係はべき乗式でよく近似できた。

そのべき乗式と拡散による浮遊微小粒子の濃度減少を表す SUTTON の式を用いて、花源の風下側の平面上における飛来花粉数の分布を再現した。

この飛来花粉数の分布の再現モデルを用いて、格子間隔 S の格子点上にブナの母樹が配置されている仮想的林分における母樹間距離 S と風下側の定点への飛来花粉数の関係を求めた。その結果、母樹間距離が 20m の場合には 2,480 個/cm²、50m の場合には 270 個/cm²、100m の場合には 44 個/cm² と計算された。

第 4 章では、自家受粉や無受粉などの受粉形態の違いがブナ果実の成熟過程における生残、稔性、形質に及ぼす影響を人工受粉試験を行って調べた。

開花から果実成熟までの期間における殻斗果の枝上での生残率は 85% 以上と高く、受粉形態（他家受粉、画家受粉、無受粉、画然受粉）の違いによる差は認められなかった。

自家受粉では堅果の稔性が明らかに低下した。画家受粉で充実堅果が形成される比率は 10% 以下であった。

他家受粉と画家受粉の比較では、果皮乾重を除いて殻斗、堅果等のサイズ、乾重に差はみとめられなかった。

無受粉では、他家受粉や画家受粉に比べて殻斗長径、殻斗乾重、堅果幅がやや小さいものの、殻斗、果皮は正常に発達し、単為結果することが確かめられた。

第 5 章では、ブナの堅果生産量の年変動に関わる要因を明らかにするために、北海道南西部の 5 ヶ所のブナ天然林において、開花終了時期からの堅果の落下量と品質を 1990 年から 1993 年までの 4 年間にわたってシートトラップを用いて調べた。

どの調査地でも雌花数に相当するとみなせる落下堅果総数には大きな年変動がみられ、堅果生産量の年変動を規定する第一義的要因は開花する雌花数であることを示した。

堅果の発達過程では、主にガの幼虫によるとみられる堅果の捕食が堅果生産に関わる要因として重要であった。虫害堅果の多くは 8 月下旬までに未熟落下した。

落下堅果総数に対する虫害堅果の比率は年によってことなり、落下堅果が少ない年を経過した後に落下堅果の多い年を迎えた場合には、虫害堅果の比率が低く充実堅果が多く生産される傾向がみられた。このことから、雌花数の年変動が大きいという種子生産特性は、発達途上の堅果に対する昆虫の捕食圧を減じて、充実堅果を間欠的ではあるが大量に生産することに寄与していることが示唆された。

開花した雌花数にほぼ相当するとみなせる落下堅果総数は、1990 年には調査地による差が大きかったが、1991~1993 年には調査地間でほぼ同調して変動した。

落下堅果総数と前年の夏の気温、降水量、蒸発散能/降水量比との間に明瞭な関係はみられなかった。

第 6 章では、これら一連の調査・研究によって得られた成果をもとに、ブナの天然林施業における更新技術を改善するための方策について論議と提案を行った。

ブナの天然更新補助作業を有効に機能させるために不可欠と考えられる結実予測に関しては、開花雌花数だけをパラメータとした予測の可能性を示した。

更新に必要な量の充実堅果が生産されるかどうかを、前年の秋以降に冬芽内の雌花序数を調べることによって予測する手法を提案した。すなわち、母樹となりうるブナの樹冠上部、中部、下部からそれぞれ 3~4 本の枝を採取し、冬芽を解剖して枝長 50cm あたりの含まれる雌花序数を求める。この調査

を林分あたり 7~8 本のブナについて行う。その結果、枝長 50cm あたりの雌花序数が平均 14 個以上あれば、更新に必要と考えられる 200 個/m²の充実堅果が生産される確率が高い。枝長 50cm あたりの雌花序数が平均 8~14 個/・の場合には、100 個/m²程度の充実堅果が生産される場合もあるがその確率は高くない。枝長 50cm あたりの雌花序数が平均 8 個に満たなければ充実堅果はほとんど生産されないか、更新のためにはまったく不十分な数しか生産されないと考えられた。

天然更新補助作業として広く実行されている「母樹保残法」における保残母樹の必要密度についての受粉面からの検討を加えた。まず胚珠の受精に必要なおよその花粉粒数を求め、仮想的林分における飛来花粉数の推定結果から、必要数の花粉粒が飛来するために必要な母樹間距離を求めたところ、大きく見積もって約 31m という値を得た。一方、ブナ天然林や「母樹保残法」施業地におけるブナの立木密度とブナ堅果の品質との関係を調べたところ、保残母樹の密度が 20 本/ha 未満の林分では、天然林や保残母樹密度 20 本/ha 以上の林分に比べて、堅果の不稔/充実の比が明らかに高かった。以上のことから、20 本/ha 以上の母樹密度があれば、十分な量の開花があった年には受粉上の問題による極端な堅果の品質の低下は起こらないと考えられた。

ブナの天然更新促進技術の指針として、更新方法の選択、母樹の密度・配置、地表処理の時期、地表処理の方法、稚樹発生後の取扱い、天然更新不良林分の取扱いについて提案した。

文 献

- 青柳正英 1983 道有林の「かき起こし」の実態. 北方林業 35 : 49-53.
- 浅田節夫・赤井龍男・野笹多久男 1965 北信地方のブナ林の生産機構について 76 回日林講 151-153.
- 浅野透 1983 ブナ林の再生過程. 大阪市立大学大学院理学研究博士論文 174p.
- BAWA,K.S.1980 Evolution of dioecy in flowering plants.Ann.Rev.Ecol.Syst.11:15-39.
- and OPLER,P.A.1975 Dioecism in tropical forest trees.Evolution 29:167-179
- BERTIN,R.I.and SULLIVAN,M.1988 Pollen interference and cryptic self-fertility in *Campsis radicans*. Amer.Jbot.75:1140-1147.
- BREWBAKER,J.L.and MAJUMDER S.K.1961 Cultural studies of the pollen population effect and the self-incompatibility inhibition.Amer.J.bot.48:457-461.
- CRUDEN,R.W.1977 Pollen-ovule ratios:a conservative indicator of breeding systems in flowering plants. Evolution 31:32-46
- DONALDSON,J.S.1993 Mast-seeding in the cycad genus *Encephalartos*:a test of the predator satiation hypothesis. Oecologia 94:262-271.
- 海老原 満・鍛代邦夫・垂水秀樹・片岡寛純 1990 母樹保残法によって 20 年経過したブナ母樹の状況. 101 回日林論 415-416.
- FERETP.P.,KREH,R.E.,MERKLE,S.A.and ODERWALD,R.G.1982 Follower abundance,premature acorn abscission, and acorn production on *Quercus alba* L.Bot.GAZ.143:216-218.
- 古越隆信 1978 スギ採種園の花粉管理に関する基礎的研究.林試研報 300 : 41-120
- 後藤光生 1992 ブナ人工造林地の現況について(第 2 報). 37 回函館営林支局業務研究発表集 6-10.
- GROSS,R.S.and WERNER,P.A.1983 Relationships among flowering phenology,insect visitors,and seed-set of individuals:experimental studies on four co-occurring species of goldenrod(*Solidago:Compositae*). Ecol.Monogr.53:95-117.
- HAINSWORTH,F.R.WOLF,L.L.and MERCIER,T.1985 Pollen limitation in a monocarpic species,*Ipomopsis*

aggregata.J.Ecol.73:263-270.

HANSEN,P.1969¹⁴ C-studies on apple trees.IV.Photosynthate consumption in fruits in relation to the leaf-fruit ration and to the leaf-fruit position.Physiol.Plant.22:186-198.

長谷川 栄 1984 北海道における天然生海岸林の保全に関する基礎的研究.一石狩海岸におけるカシワ林の構造と更新.北大演研報 41 : 313-422.

橋詰隼人 1975 ブナおよびコナラ属数種の開花,受粉,花粉の採集および花粉の発芽について.鳥大農研報X XVII : 94-107

———— 1979a ブナ採種林の結実. 90 回日林論 219-221

———— 1979b ブナ稚苗の生育特性と育苗の実際について. 鳥大演報 11 : 55-69

———— 1986 自然林におけるブナ科植物の生殖器官の生産と散布. 種子生態 16 : 17-39

———— 1987 トチノキの結実と果実の発達, 成熟. 広葉樹研究 4 : 29-37

———— 1991 ブナの種生態. 村井 宏・山谷孝一・片岡寛純・由井正敏編「ブナ林の自然環境と保全」 p53-64 ソフトサイエンス社 東京

————・山本進一 1974 中国地方におけるブナの結実(Ⅱ) 種子の稔性と形質について. 日林誌 56 : 393-398

————・———— 1975 ブナ林の成立過程に関する研究(Ⅰ) 種子の落下, 稚樹の発生および消失について. 86 回日林講 226-227.

————・福富 章 1978 ブナの果実および種子の発達と成熟. 日林誌 60 : 163-168

————・———— 1983 ブナの人工造林について. 94 回日林論 461-462.

————・菅原基晴 1985 ブナ採種林における生殖器官の生産と散布(Ⅱ) 花粉の生産と散布. 広葉樹研究 3 : 75-81

————・————・長江恭博・樋口雅一 1984 ブナ採種林における生殖器官の生産と散布(Ⅰ) 種子の生産と散布. 鳥大農研報 36 : 35-42

林田光祐・五十嵐恒夫 1993 地表処理が動物による種子の捕食に及ぼす影響. 第 104 回日本林学会大会講演要旨集 p168.

弘田 潤・紙谷智彦 1993 天然下種更新施業後のブナ林における結実と堅果散布に与える母樹密度の影響. 日林誌 75 : 313-320.

日浦 勉・小山浩正・五十嵐恒夫 1992 ブナ, ミズナラの種子と実生の形態の地理変異. 日林北支論 40 : 53-55.

北海道立林業試験場 1976 林木の生長と土壤水分(昭和 50 年度業務報告). 光珠内季報 30 : 12-13.

IGARASHI,Y.1987 Pollen incidence and wind transport in central Hokkaido(Ⅱ).Res.Bull.Coll.Exp.for. 44:475-506

五十嵐 豊 1992 ブナ種子の害虫ブナヒメシクイの生態と加害. 森林防疫 41 : 8-13

————・鎌田直人 1990a ブナ種子害虫に関する研究(Ⅰ) 青森県八甲田山におけるブナ種子の被害. 101 回日林論 : 521-522

————・———— 1990b ブナ種子害虫に関する研究(Ⅱ) ブナヒメシクイに関する 2, 3 の知見. 日林東北支誌 42 : 156-158

———— 1991 ブナ種子害虫に関する研究(Ⅲ) 連年結実木に対するブナヒメシクイの加害. 102 回日林論 : 273-274

———— 1992 ブナ種子害虫に関する研究(Ⅳ) ブナヒメシクイの発育経過.103 回

- ・————— 1993 ブナ種子害虫に関する研究 (V) ナナスジナミシヤクほか数種類の加害.
日林論 104 : 679~680
- 井上栄一 1966 耕地上の乱流拡散現象.農林省振興局研究部監修「農業気象ハンドブック」 P16-29
養賢堂 東京
- 板鼻直栄 1990 ブナ花粉の飛散期間と生存期間.日林東北支誌 42 : 232-234
- JANZEN,D.H.1971 Seed predation by animals.Ann.Rev.Ecol.Syst.2:2465-492.
- JENSEN,T.S.1985 Seed-seed predator interactions of European beech,*Fagus sylvatica* and forest rodents,
Clethrionomys glareolus and *Apodemus flavicollis*.Oikos 44:149-156
- JONES,E.W 1945 The structure and reproduction of the virgin forest of the Borth Temperate Zone.New Phytol.
44:130-148.
- JONES,R.H.and RAYNAL,D.J.1986 Spatal distribution and development of root sprouts in *Fagus grandifolia*
(Fagaceae).Amer.J.Bot.73:1723-1731.
- 紙谷智彦 1986a 豪雪地帯におけるブナ二次林の再生過程に関する研究(II)主要構成樹種の伐り株
の樹齢と萌芽能力との関係.日林誌 68 : 127-134.
- 1986b 豪雪地帯におけるブナ二次林の再生過程に関する研究 (III) 平均胸高直径の異なる
ブナ二次林6林分における種子生産. 日林誌 68 : 447-453.
- 櫻村大助 1952 ブナ種子結実の豊凶について.青森森林友 45 (5) : 39-41.
- ・斎藤久夫・貴田 忍 1951 ブナ林における傘伐作業試験 (第I報) 林分構造の統計的解析.
日林誌 33 : 265-268.
- ・—————・————— 1952 ブナ萌芽林に関する研究 (I) 伐採後の萌芽状況 (1). 61回
日林講 117-119.
- ・—————・————— 1953 ブナ林における傘伐作業試験 (第II報) 種子の落下. 日林誌
35 : 282-285.
- ・諏訪玲明・斎藤久夫・貴田 忍 1954 ブナ林における傘伐作業試験 (第III報) 稚樹の発生
について. 63回日林講 113-115.
- 片岡寛純 1991 望ましいブナ林の取り扱い方法.村井 宏・山谷孝一・片岡寛純・由井正敏編「ブナ
林の自然環境と保全」p351-394 ソフトサイエンス社東京.
- 加藤 清・松井弘之・須田 一 1990 道有林松前経営区のブナ林施業 (II). 北方林業 42 : 63-68.
- KAWAGUCHI,H.and TODA,K.1989 Carbon-cycling changes during regeneration of a deciduous broadleaf forest
after clear-cutting. II .Aboveground net production.Ecol.Res.4:271-286.
- 河田 弘 1971 森林生態系における養分循環 (総説).森林立地 13 : 1-16.
- ・丸山幸平 1986 ブナ天然林の結実がリターフォール量およびその養分量に及ぼす影響. 日
生態会誌 36 : 3-10.
- 菊地 健 1990 火入れ地ごしらえ地における林木の成長. 日林北支論 38:79-81.
- 菊池捷治郎 1950 ササ刈払および堆積層の除去によるブナ天然下種に就いて. 日林誌 32 : 110.
- 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.
- KIKUZAWA,K.1989 Floral biology and evolution of gynodioecism in *Daphne kamtschatica var.jezoensis*.
Oikos 56:196-202.
- 菊沢喜八郎 1991 樹木だより ミズナラ. 光珠内季報 85 : 23-25.

- KIKUZAWA,K.and MIZUI,N.1990 Flowering and phenology of *Magnlia hyoleuca*.Plant Species Biol.5:255-261.
- 金 豊太郎・柳谷新一 1981a ブナ皆伐母樹保残作業の更新初期の成績ーササ型植相ブナ林の例.日林東北支誌 33 : 13-15.
- ・————— 1981b ブナ林の伐採跡地における林床植生繁茂の経年変化ーササ型植相について. 日林東北支誌 33 : 16-19.
- ・————— 1982 ブナ皆伐母樹保残作業の更新初期の成績ー落葉低木植相における林床処理と稚樹の消長.日林東北支誌 34 : 199-201.
- KOMAI,F.1980 A new genus and species of Jaoanese Laspeyresiini infestation nuts of beech.Tinea11:1-7.
- 駒井古実 1991 ブナ堅果の害虫.和泉葛城山ブナ林保護増殖調査委員会編「和泉葛城山ブナ林保護増殖調査中間報告書」 p92-101 岸和田市教育委員会・貝塚市教育委員会.
- KUDOH,H.1994 Regeneration of beech at its northern limit by surface treatment of Chishimazasa-covered areas. J.Jpn.For Soc.76:84-77.
- 倉橋昭夫・佐々木忠兵衛・浜谷稔夫 1966 開花期と積算温度.北海道の林木育種 9 : 20-27.
- 倉本恵生 1993 ミズナラ堅果の生産過程とその年次変動.北海道の林木育種 35 : 12-15.
- 1994 北海道北部天然林におけるミズナラ堅果生産の林冠内変異. 日林論 105 : 353-356.
- LLOYD,D.G.and YATES,J.M.A.1982 Intrasexual selection and the segregation of pollen and stigmas in hermaphrodite plants,exemplified by *Wahienbergia albomarginata*(Campanulaceae).Evolution 36:903-913.
- 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輯 46 : 1-79
- ・宮川 清 1971 ブナの新しい天然更新技術. p180-252 創文 東京.
- MARKS,P.L.1974 The role of pin cherry(*Prunus pensylvanica* L.)in the maintenance of stability in northern haedwood ecosystems.Ecol.Monogr.44:73-88.
- 丸山幸平 1964 ブナ林分の生態学的研究 (8) ブナ天然林分生産力の変動について 75 回日林講 168-170.
- MARUAMA K.1971 Effect of altitude on dry matter production of primeval Japanese beech forest communities in Naeba Mountains.Mem.Fac.Agr Niigata Univ.9:85-171.
- 丸山幸平 1983 ブナの冬芽の大きさと新梢の形質との関連性について.日林誌 65 : 43-51.
- ・山田昌一 1963 ブナ林分の生態学的研究ーブナ天然林分の現存量,物質生産量におよぼす立地の効果. 74 回日林講 177-181.
- ・—————・中沢迪夫 1968 ブナ林の生態学的研究 (17) ブナ天然林光合成総生産量の試算. 79 回日林講 286-288.
- MATTHEWS,J.D.1963 Factors affecting the production of seed by forest trees.For.Abst.24:1-13.
- 箕口秀夫・丸山幸平 1984 ブナ林の生態学的研究 (X X X VI) 豊作年の堅果の発達とその動態.日林誌 66 : 320-327.
- 三上 進・北上弥逸 1983 ブナの花芽及び胚の発育過程とその時期.林育研報 1 : 1-14.
- 南木睦彦 1985 ブナ属の成立と種の変遷.「ブナ帯文化」p73-86 思索社 東京
- MIYAKI,M.and KIKUZAWA,K.1988 Dispersal of *Quercus mongolica* acorns in abroadleaved deciduous forest. 2.Scatterhoarding by mice.For.Ecol.Manage.25:9-16.

- 水井憲雄 1989 エゾヤマザクラの果実の未熟落下について. 日林北支論 37 : 33-35.
- 1991 種子重-種子数関係を用いた落葉広葉樹の種子の結実豊凶区分. 日林誌 73:258-263.
- 1993 広葉樹のタネの豊凶. 北方林業 46 : 117~120.
- MIZUI,N.and KIKUZAWA,K.1991 Proximate limitations to fruit and seed set in *Phellodendron amurense* var *sachalinense*.Plant species Biol.6:39-46.
- 水井憲雄・菊沢喜八郎 1992 樹木だより キタコブシ 光珠内季報 87 : 25-28.
- MOONEY,H.A.1972 The carbon balance of plants.Ann.Rev.Ecol.Syst.3:315-346.
- 森 麻須夫 1977 種子の豊凶がブナ天然林の現存量と生産量に及ぼす影響 (1) 豊作年の実態.日林東北支誌 29 : 86-87.
- 森 徳典 1991 北方落葉広葉樹のタネ-取扱いと造林特性.p139 北方林業会 札幌.
- MYSTER,R.W.and McCARTHY,B.C.1989 Effects of herbivory and competition on survival of *Carya tomentosa* (Juglandaceae)seedlings.Oikos 56:145-148.
- NAKASHIZUKA,T.1988 Regeneration of beech(*Fagus crenata*)after the simultaneous death of undergrowing dwarf bamboo(*Sasa kurilensis*).Ecol.Res.3:21-35.
- 中山俊行・瓜田善己 1988 火入れによる天然下種更新について.昭和 62 年度林業技術研究発表大会 論文集 80-81.
- 暁 芳孝・橋詰隼人 1973 ブナの着花・結実促進試験 (予報) .関西林木育種場山陰支場業務記録 12 : 76-78.
- MIELSEN,P.C.and DE MUCKADELI,M.S.1954 Flower observations and controlled pollinations in *Fagus*.Silvae Genetica 3:3-17.
- MILSSON,S.G.1985 Ecological and evolutionary interactions between reproduction of beech *Fagus sylvatica* and seed eating animals.Oikos 44:157-164.
- .and WASTLJUNG,U.1987 Seed predation and cross-pollination in mast-seeding beech(*fagus sylvatica*)patches.Ecology 68:260-265.
- 農林省山林局 1942 施業参考資料第 6 号,ブナ林施業法基礎調査経過報告. 109-110.
- NORTON,D.J.and KELLY,D.1988 Mast seeding over 33 years by *Dacrydium cupressinum* Lamb. (rimu)(Podocarpaceae)in New Zealand:the importance of economies of scale.Functional Ecology 2:399-408.
- OCKENDON,D.J.and CURRAH,L.1977 Self-pollen reduces the number of cross-pollen tubes in the styles of *Brassica oleraceae* L.New Phytol.78:675-680.
- 小倉勝弘 1987 ブナ林施業について-ブナ林における火入れ実施と更新状況.昭和 61 年度林業技術研究発表大会論文集 p15.
- OHKUBO,T.,KAJI,M.and HAMAYA,T.1988 Structure of primary Japanese beech(*Fagus japonica* Maxim.) forest in the Chichibu mountains,central Japan,with special reference to regeneration processes.Ecol.Res.3:101-116.
- 大久保達弘・丹羽 玲・梶 幹男・澁谷稔夫 1989 秩父山地イヌブナ(*Fagus japonica* Maxim.)天然林における堅果落下量と実生の消長.日生態会誌 39 : 17-26.
- ORNDUFF R.1970 Incompatibility and the pollen economy of *Jepsonia parryi*.Amer.J.Bot.57:1036-1041.
- .1971 The reproductive system of *Jepsonia heterandra*.Evolution 25:300-311.

- SAHASHI,N.,KUBONO,T.and SHOJI,T.1994 Temporal occurrence of dead seedlings of Japanese beech and associated fungi.J.Jpn.For Soc.76:388-345.
- 斎藤 功 1985 プナ材利用の変遷。「ブナ帯文化」p185-199 思索社 東京.
- 斉藤秀樹 1981 森林におけるリターフォール研究資料.京都府大農演報 25 : 78-89.
- SATO,H.IMAI,H.and TAKEOKA,M.1991 Peculiarities of sexual reproduction in *Fagus crenata* forest in relation to annual production of reproductive organs.Ecol.Res.6:277-290.
- 斎藤定雄・鈴木良悦・渡部房生 1973 ブナノキ人工植栽幼令林木の生長量について.日林東北支誌 24 : 23-24.
- SAKURAI,S.1984 The state of recovery and the biomass of *Sasa ishizuchiana* MAKINO in Mt.Kamegamori
ten years after death by flooring.Bamboo J.Tokyo 2:16-20(In Japanese).
- 札幌管区气象台 1992 北海道のアメダス統計 I. 417p 日本気象協会北海道本部札幌.
- 1992 北海道の気候 1991 年版. 359p 日本気象協会北海道本部札幌.
- 佐々木文夫・渡辺 操・寺田貴美雄・北上弥逸・伊藤克郎 1976 ブナの着花促進試験.東北林木育種場年報 6 : 109-117.
- SCHEMSKE,D.W.WILLSON,M.F.MELAMPY,M.N.,MILLER,L.J.,VERNER,L.,SCHEMSKE,K.Mand BEST,L.B1978 Flowering ecology of some sprong woodland herds.Ecology 59:351-366.
- 清和研二 1994 ハルニレの更新過程—花が咲いてから稚苗が定着するまで—.北方林業 46 : 29-32.
- 1994 落葉広葉樹の定着に及ぼす種子サイズと稚苗のフェノロジーの影響. 北林試研報 31 : 1-68.
- SEIWA,K.and KIKUZAWA,K.1991 Phenology if tree seedlings in relation to seed size.Can.J.Bot.69:532-538.
- SHORE,J.S.and BARRETT,S.C.H.1984.The effect of pollination intensity and incompatible pollen on seed set in *Turnera ulmifolia*(Turneraceae).Can.J.Bot.62:1298-1303.
- SLVERTOWN,J.W.1980 The evolutionary ecology of mast srrding in trees.Biological Journal of the Linnean
Sosiety 14:235-250.
- 島倉巳三郎 1973 日本植物の花粉形態.大阪市立大学自然科学博物館収蔵資料・第5集
- SOLBRECK,C.and SILLEN-TULLBERG,B.1990 Populaiton dynamics of a feeding bug.Lygaeus equwstrus.
1.Habitat patch structure and spatial dynamic.Oikos 58:199-209.
- SORK,V.L.,BRAMBLE,J.and SEXTON,O.1993 Ecology of mast-fruited in three species of north American deciduous oaks.Ecology 74:528-541.
- SNOW,A.A.1982 Pollonation intensity and potential seed set in *Passiflora vitifolia*.Oecologia(Berl)55:231-237.
- STEPHENSON,A.G.1981 Flower and fruit abortion:proximate causes and ultimate functions.Ann.Rev.Ecol
Syst.12:253-279.
- and WINSOR,J.A.1986 *Lotus corniculatus* regulates offspring quality through selective truit
abortion.Evolutuin 40:453-458.
- STOUT,A.B.1982 Dichogamy in Flowering plants.Torrey Bot.Club Bull.55:141-153.
- STRSND,L.1975 Pollen dispersal.Silvae Genetica 6:129-136.
- STRENG,D.R.GLITZENSTEIN,J.S.and HARCOTMBE,P.A 1989 Woody seedling dynamics in an east Texas

floodplain

forest. Ecol. Monogr. 59:177-204.

杉田久志 1988 多雪山地浅草岳における群落分布に関わる環境要因とその作用機構—ブナの生育状態

に着目して— I. 積雪深と群落分布の関係. 日生態会誌 38 : 217—227.

鈴木和次郎 1986a ブナ林における天然更新施業の検討. 奥只見地域の事例調査から. 林試研報 337 : 157—174.

鈴木和次郎 1986b 上部ブナ帯における天然更新施業とその成績. 奥鬼怒地域の事例調査から. 97 回日林論 309—311.

————— 1989 ブナの結実周期と種子生産の地域変異 (予報). 森林立地 31 : 7—13.

只木良也・蜂屋欣二・榎秋一延 1969 森林の生産構造に関する研究 (XV) ブナ人工林の一次生産. 日林誌 51 : 331—339.

高橋康夫・倉橋昭夫・浪谷稔夫 1972 カラマツの空中花粉密度と種子発芽率 (予報). 日林北支講 21 : 131—135.

武田 宏 1992 野々海ブナ林における 7 年間のブナの結実評価. 日林誌 74 : 55—59.

TANKA, N. 1985 Patchy structure of a temperate mixed forest and topography in the Chichibu mountains. Japan. Jap. J. Ecol. 35:153-167.

谷本丈夫 1986 ブナ林の天然更新. 浅川澄彦・黒田義治編「広葉樹林を育てる」 p10—20 全国林業改良普及協会 東京

————— 1993 萌芽によるブナの個体維持機構と立地環境. 森林立地 35 : 42—49.

————— 1994 ブナ林の復元・再生技術に関する基礎的研究 (I) 立山地域ブナ林の林冠疎開地における堅果の飛散と稚樹の消長. 宇大演報 30 : 1—18.

寺渾和彦 1991 ブナの結実を阻害する種子害虫. 光珠内季報 53 : 15—17.

————— 1993a ブナ孤立木からの花粉飛散. 日林北支論 41 : 181—183.

————— 1993b ブナにおける受粉と種子の稔性—母樹保残法による天然更新の成功率の向上に向けて. 北海林木育種 36 : 11—15.

————— 1995 ブナの更新過程における花・種子・稚樹の数の推移. 光珠内季報 98 : 1—9.

—————・薄井五郎 1987 北海道の 5—10 月における蒸発散・降水量比の分布と季節変化. 北林試研報 25 : 36—49.

—————・柳井清治 1991 ブナ果実の成熟過程における生残と稚子の稔性. 日林北支論 39 : 32—34.

—————・————— 1992 ブナの結実に及ぼす画家受粉の影響. 103 回日林論 333—334.

—————・—————・八坂通泰 1995 ブナの種子生産特性 (I) 北海道南西部の天然林における 1990 年から 1993 年の堅果の落下量と品質. 日林誌 77 : 137—144

手東平三郎 1987 森のきた道. 347p 日本林業技術協会 東京・

TSUKADA, M. 1982 Late-Quaternary development of the Fagus forest in the Japanese archipelago. Jap. Ecol. 32:113-118.

薄井五郎 1981 北海道の山地における日射量の推定. 92 回日林論 173—176.

渡辺福寿 1938 ブナ林の研究. 447p 興林会.

WATT, A. S. 1947 Pattern and process in the plant community. J. Ecol. 35:1-22

WHITMORE, T. C. 1975 Tropical rain forest of the Far East. Clarendon Press, Oxford.

- WILLSON, M. F. and BURLEY, N. 1983 Mate choice in Plants, mechanism and consequences. Princeton University Press, Princeton.
- and WHELAN, C. J. 1990 Variation in postdispersal survival of vertebrate-dispersed seeds: effects of density, habitat, location, season, and species. *Oikos* 57: 191-198.
- WRIGHT, J. W. 1953 Pollen-dispersion studies: some practical applications. *Journal of Forestry* 51: 114-118.
- WYATT, R. 1993 Pollinator-plant interactions and the evolution of breeding systems. In "Pollination biology (ed. by Real L.)" p. 51-95 Academic Press.
- 山田昌一・丸山幸平 1962 ブナ林分の生態学的研究—ブナ天然林分についての計量生態学的検討(予報)—. 72回日林講 245-248.
- 山口和久 1987 ブナ林施業について—林内における和種馬の放牧と天然更新. 昭和61年度林業技術研究発表大会論文集 P14.
- ・菊地 健 1988 かき起こしによる天然下種更新について. 昭和62年度林業技術研究発表大会論文集 82-83.
- 山口誠次・井上 純 1992 ブナ山引苗造林地の成育状況について. 37回函館営林支局業務研究発表集 133-139.
- 山本勝則・山口和久・菊地 健 1987 ブナ林施業について—施業別更新状況と今後の取扱い. 昭和61年度林業技術研究発表大会論文集 16-17.
- 山本進一 1981 極相林の維持機構—ギャップダイナミクスの視点から— 生物科学 33: 8-16.
- YAMAMOTO, S. 1989 Gap dynamics in climax *Fagus crenata* forests. *Bot. Mag. Toyo* 102: 93-114.
- 柳谷新一・加藤宏明 1983 十和田地方におけるブナ幼齡人工林の構造と成長—特に植栽木の萌芽性について. 日林東北支誌 35: 57-59.
- ・金 豊太郎 1976 ブナ林の伐採跡地における林床植生繁茂の経年変化—落葉低木型植相について. 日林東北支誌 28: 80-82.
- ・——— 1980 ブナ皆伐母樹保残作業の更新初期の成績—落葉低木型植相ブナ林の例. 日林東北支誌 32: 66-69.
- ・——— 1984 ブナ皆伐母樹保残作業の更新初期の成績—落葉低木型とササ型植相ブナ林の比較. 日林東北支誌 36: 124-127.
- ・——— 1989 ブナ天然更新地における林床植生の刈払い回数とブナ稚樹の樹高成長—ササ植相ブナ林について—. 日林東北支誌 41: 128-130.
- ・———・高木勇吉 1990 ブナ天然更新地における林床植生の刈払い回数とブナ稚樹の樹高成長—落葉低木植相ブナ林について—. 日林東北支誌 42: 101-103.
- 柳井清治 1994 森林の渓流水質保全機能と伐採の影響. 27回林業技術シンポジウム(全国林業試験研究機関協議会) 15-19.
- 横山敏孝 1990 樹木の花粉と花粉症. 林業技術 585: 17-20.
- ・金子富吉・伊藤昌司 1975 1日間の自然受粉でカラマツ雌花周辺に飛来した花粉粒数と胚珠の受粉率. 日林誌 75: 194-196.
- 湯浅保雄・四手井綱英 1965 芦生ブナ林の生産構造と生産量について. 76回日林講 153-155.

Summary

Flowering phenology, spatial distribution of dispersed pollen, influences of pollination types on the fruits development, and annual variation of quality and quantity of fallen nuts in the beech (*Fagus crenata* BLUME) stands were researched in the southwestern part of Hokkaido, Japan, and ideal programs for improvements of natural regeneration in beech stands are discussed.

Transitions of flowering stages were continuously observed in three beech trees for more than 330 flower buds in each tree. Thermal sum, which was defined as cumulative of daily air temperature above 0°C after March 1, was 120-160 cG for the beginning and 340-400 cG for the end of flowering period. Although protogyny was observed, pollen-receptive periods of most of female inflorescences were overlapped by pollen releasing periods of male inflorescences in the same tree.

Pollen dispersal was researched around an isolated beech tree. The number of pollen grains on the leeward of the tree decreased in inverse proportion to the approximate 2nd power of the distance. Using this relationship and SUTTON's equation, which expresses the decrease in concentration of small particles by turbulent diffusion, the horizontal distribution of pollen density on the leeward of the tree was well represented, and pollen density was calculated in a hypothetical stand as a function of tree spacing.

Fruit development were compared experimentally among various pollination types; i.e. open, cross, self and non pollination. Survival ratios of maturing fruits were more than 85% in every pollination types. Less than 10% of self-pollinated flowers developed to sound nuts, while more than 80% of those flowers got empty. Cupules and pericarps were developed even in non-pollinated flowers.

Fallen nuts, including immature ones, were collected by seedtraps in five natural beech stands from 1990 to 1993. Large annual variations were observed in the amounts of fallen nuts in all stands. During the period of nut maturation, the most important factor preventing nut production was predation on maturing nuts mainly by moth larvae. Most of insect-damaged nuts were aborted before late August. Ratios of insect-damaged nuts to the annual amounts of fallen nuts, which varied from year to year, were relatively small in the abundant nut-fall years which followed the poor nut-fall years. Although the annual amounts of fallen nuts varied greatly among the stands in 1990, they showed synchronous annual variations from 1991 to 1993 in all of the stands. No apparent correlation was observed between annual amounts of fallen nuts and climatic conditions of the previous summer; i.e. air temperature, precipitation and EPR (evapotranspiration precipitation ratio).

A practical method to predict fruits set for the following year by counting the number of female inflorescences in winter buds is proposed. Minimum density of mother trees for successful regeneration is discussed from an aspect of effective pollination.

Key words: *Fagus crenata*, Natural regeneration, Seed production, Flowering phenology, Pollination

付表-1 北海道南西部のブナ天然林における1990年から1993年のブナ落下堅果数
Appendix-1. Number of fallen nuts in natural beech stands in southwestern Hokkaido, from 1990 to 1993.

調査地 Study Site	トラップ数 Number of seed traps	調査年 Year	トラップ設置期間 Period of trap setting	落下堅果数 (個/m ²) Number of fallen nuts (no./m ²)											落下殻斗数 (個/m ²) Number of fallen cupules (no./m ²)	
				充実 Sound	虫害 Insect -damaged		シイナ Empty	未成熟 Undeveloped		胚死亡 Dead		鳥獣害 Bird/Mammal -damaged		枝ごと Twig snapping	合計 Total	
No.1	6	1990	May 24 - Nov.30	206.3 ± 121.0 (35.8)	313.8 ± 200.9 (54.4)		40.2 ± 8.7 (7.0)	0.5 ± 0.8 (0.1)		11.0 ± 6.2 (1.9)		3.3 ± 1.5 (0.6)		1.3 ± 1.5 (0.2)	576.5 ± 263.6 (100.0)	232.8 ± 129.6
		1991	Apr.20 - Nov.27	0.0 (0.0)	38.0 ± 62.0 (100.0)		0.0 (0.0)	0.0 (0.0)		0.0 (0.0)		0.0 (0.0)		0.0 (0.0)	38.0 ± 62.0 (100.0)	19.0 ± 31.0
		1992	Apr. 9 - Nov.25	135.2 ± 55.9 (42.0)	111.7 ± 62.1 (34.7)		45.5 ± 10.5 (14.1)	12.0 ± 4.3 (3.7)		15.8 ± 6.4 (4.9)		1.3 ± 2.2 (0.4)		0.0 (0.0)	321.7 ± 87.0 (100.0)	107.3 ± 46.6
		1993	Apr.30 - Nov.19	0.8 ± 1.2 (0.5)	150.7 ± 113.8 (90.6)		11.2 ± 9.7 (6.7)	3.0 ± 2.9 (1.8)		0.0 (0.0)		0.7 ± 1.1 (0.4)		0.0 (0.0)	166.3 ± 122.0 (100.0)	84.7 ± 60.8
		Total number for 1990 - 1993				342.3 ± 165.4 (31.1)	614.2 ± 301.3 (55.7)		96.8 ± 10.3 (8.8)	15.5 ± 6.4 (1.4)		26.8 ± 12.0 (2.4)		5.3 ± 3.9 (0.5)		1.3 ± 1.5 (0.1)
No.2	7	1990	May 15 - Nov.28	68.9 ± 56.8 (7.7)	782.9 ± 83.9 (87.0)		30.1 ± 18.9 (3.4)	0.7 ± 1.2 (0.1)		9.3 ± 4.7 (1.0)		6.7 ± 9.4 (0.7)		1.1 ± 1.5 (0.1)	899.7 ± 106.2 (100.0)	420.1 ± 51.4
		1991	May 8 - Nov.29	0.0 (0.0)	2.4 ± 4.4 (89.5)		0.3 ± 0.7 (10.5)	0.0 (0.0)		0.0 (0.0)		0.0 (0.0)		0.0 (0.0)	2.7 ± 5.1 (100.0)	1.6 ± 3.1
		1992	May 21 - Dec.11	373.4 ± 67.9 (56.0)	101.0 ± 26.3 (15.2)		150.7 ± 52.1 (22.6)	18.4 ± 4.7 (2.8)		22.6 ± 4.3 (3.4)		0.4 ± 0.7 (0.1)		0.0 (0.0)	666.6 ± 99.6 (100.0)	258.6 ± 56.6
		1993	May 14 - Nov.17	1.4 ± 1.4 (0.7)	187.9 ± 99.1 (92.5)		10.1 ± 8.2 (5.0)	2.6 ± 2.4 (1.2)		0.0 (0.0)		1.1 ± 1.7 (0.6)		0.0 (0.0)	203.1 ± 108.7 (100.0)	104.6 ± 203.1
		Total number for 1990 - 1993				443.7 ± 85.3 (25.0)	1074.1 ± 146.2 (60.6)		191.3 ± 71.5 (10.8)	21.7 ± 6.9 (1.2)		31.9 ± 6.4 (1.8)		8.3 ± 9.1 (0.5)		1.1 ± 1.5 (0.1)
No.3	8	1990	Jun.6 - Nov.28	0.0 (0.0)	70.4 ± 60.2 (99.6)		0.0 (0.0)	0.0 (0.0)		0.0 (0.0)		0.3 ± 0.7 (0.4)		0.0 (0.0)	70.6 ± 60.3 (100.0)	43.9 ± 28.4
		1991	Apr.19 - Nov.29	0.0 (0.0)	10.4 ± 14.3 (85.6)		1.1 ± 1.6 (9.3)	0.6 ± 0.9 (5.1)		0.0 (0.0)		0.0 (0.0)		0.0 (0.0)	12.1 ± 15.3 (100.0)	6.1 ± 8.1
		1992	Apr.10 - Nov.27	337.4 ± 136.3 (58.7)	110.1 ± 27.1 (19.1)		85.0 ± 29.0 (14.8)	17.4 ± 7.3 (3.1)		23.8 ± 6.6 (4.1)		1.5 ± 1.6 (0.3)		0.0 (0.0)	575.1 ± 181.6 (100.0)	204.1 ± 46.0

注：値は6～8個のトラップ平均値±標準偏差を示す。括弧内の値は、落下堅果年総数に対する百分率を示す。

Note: Values represent means ± standard deviations of 6 to 8 traps in each study site. Values in parentheses are percentages of annual total amount of fallen nuts.

付表-1 北海道南西部のブナ天然林における1990年から1993年のブナ落下堅果数
Appendix-1. Number of fallen nuts in natural beech stands in southwestern Hokkaido, from 1990 to 1993.

調査地 Study Site	トラップ数 Number of seed traps	調査年 Year	トラップ設置期間 Period of trap setting	落下堅果数 (個/m ²) Number of fallen nuts (no./m ²)										落下殻斗数 (個/m ²) Number of fallen cupules (no./m ²)	
				充実 Sound	虫害 Insect -damaged	シイナ Empty	未成熟 Undeveloped	胚死亡 Dead	鳥獣害 Bird/Manmal -damaged	枝ごと Twig snapping	合計 Total				
No.3	8	1993	May 7 - Nov.17	0.4 ± 0.7 (0.6)	55.3 ± 31.5 (93.1)	3.5 ± 2.1 (5.9)	0.0 (0.0)	0.0 (0.0)	0.0 (0.0)	0.0 (0.0)	0.3 ± 0.7 (0.4)	59.4 ± 33.1 (100.0)	30.9 ± 15.8		
		Total number for 1990 - 1993			337.8 ± 136.2 (47.1)	246.1 ± 94.7 (34.3)	89.6 ± 30.4 (12.5)	18.0 ± 7.8 (2.5)	23.8 ± 6.6 (3.3)	1.8 ± 1.5 (0.2)	0.3 ± 0.7 (0.04)	717.3 ± 226.3 (100.0)	285.0 ± 74.3		
No.4	6	1990	Jun.14 - Nov.29	0.0 (0.0)	36.8 ± 38.4 (97.8)	0.5 ± 0.8 (1.3)	0.0 (0.0)	0.0 (0.0)	0.3 ± 0.7 (0.9)	0.0 (0.0)	37.7 ± 39.3 (100.0)	23.3 ± 22.1			
		1991	Jun.10 - Nov.28	0.2 ± 0.4 (0.5)	26.5 ± 19.6 (84.6)	4.3 ± 2.1 (13.8)	0.2 ± 0.4 (0.5)	0.2 ± 0.4 (0.5)	0.0 (0.0)	0.0 (0.0)	31.3 ± 21.4 (100.0)	16.2 ± 12.0			
		1992	May 21 - Nov.26	389.5 ± 83.3 (57.0)	176.3 ± 23.8 (25.8)	71.3 ± 25.0 (10.4)	23.2 ± 3.7 (3.4)	19.5 ± 6.5 (2.9)	3.8 ± 3.0 (0.6)	0.0 (0.0)	683.2 ± 87.1 (100.0)	251.7 ± 55.4			
		1993	Jun.22 - Nov.16	0.0 (0.0)	34.5 ± 12.7 (96.3)	1.0 ± 1.2 (2.8)	0.0 (0.0)	0.0 (0.0)	0.3 ± 0.7 (0.9)	0.0 (0.0)	35.8 ± 12.2 (100.0)	20.8 ± 7.2			
		Total number for 1990 - 1993			389.7 ± 83.2 (49.5)	274.2 ± 36.2 (34.8)	77.2 ± 24.9 (9.8)	23.3 ± 3.6 (3.0)	19.7 ± 6.5 (2.5)	4.5 ± 2.9 (0.6)	0.0 (0.0)	788.0 ± 114.6 (100.0)	312.0 ± 62.8		
No.5	8	1990	Jun. 7 - Nov.29	17.6 ± 9.3 (2.5)	653.8 ± 196.5 (93.7)	14.8 ± 5.5 (2.1)	0.0 (0.0)	7.4 ± 4.6 (1.1)	4.3 ± 3.2 (0.6)	0.0 (0.0)	697.8 ± 210.3 (100.0)	337.8 ± 96.6			
		1991	May 9 - Nov.28	0.0 (0.0)	15.5 ± 18.2 (98.4)	0.0 (0.0)	0.3 ± 0.7 (1.6)	0.0 (0.0)	0.0 (0.0)	0.0 (0.0)	15.8 ± 18.7 (100.0)	8.3 ± 9.3			
		1992	May 22 - Nov.26	280.8 ± 105.1 (35.4)	337.4 ± 97.8 (42.6)	108.0 ± 57.3 (13.6)	52.3 ± 23.7 (6.6)	12.4 ± 7.5 (1.4)	1.8 ± 3.9 (0.2)	0.0 (0.0)	792.5 ± 255.2 (100.0)	279.0 ± 98.0			
		1993	May 19 - Nov.16	0.0 (0.0)	27.8 ± 27.1 (100.0)	0.0 (0.0)	0.0 (0.0)	0.0 (0.0)	0.0 (0.0)	0.0 (0.0)	27.8 ± 27.1 (100.0)	15.4 ± 15.8			
		Total number for 1990 - 1993			298.4 ± 99.5 (19.5)	1034.4 ± 208.9 (67.4)	122.8 ± 57.4 (8.0)	52.5 ± 23.4 (3.4)	19.8 ± 9.4 (1.3)	6.0 ± 3.4 (0.4)	0.0 (0.0)	1533.8 ± 262.4 (100.0)	640.4 ± 117.1		

注：値は6～8個のトラップ平均値±標準偏差を示す。括弧内の値は、落下堅果年総数に対する百分率を示す。

Note: Values represent means ± standard deviations of 6 to 8 traps in each study site. Values in parentheses are percentages of annual total amount of fallen nuts.