

ブナにおけるマスティングの適応的意義とそのメカニズム

今 博 計

Evolutionary advantages and proximate factors of mast seeding in *Fagus crenata*

Hirokazu KON

要 旨

多くの植物では、花や種子の生産数が空間的に同調しながら大きく年変動する。本研究では、マスティングとよばれるこの現象がなぜ生じるのかを明らかにするため、北海道南西部のブナ林で種子生産の年変動を調べ、マスティングの究極要因と至近要因を検討した。

種子散布前の段階の種子食性昆虫相を把握するため、ガルトネル・ブナ林において、ブナ種子の落下量と品質を2000年から2002年までの3年間にわたって調べた。4種類の鱗翅目昆虫と1種類の双翅目昆虫がブナ種子を摂食していることが確認された。そのうち主要な種子捕食者は、葉食性昆虫のナナスジナミシヤクと種子食スペシャリストのブナヒメシクイの2種であった。ナナスジナミシヤクの食害は春先の短い時期に限られていた。一方、ブナヒメシクイの食害を受けた種子の落下は6月に始まり11月まで続いていた。これら2種による食害の割合は、虫害全体の85%以上を占めていた。

ブナにおけるマスティングの究極要因の解明のため、5カ所のブナ天然林において調査された13年間のブナの開花・結実データに対して、受粉効率仮説と種子捕食者飽食仮説の検証を行うとともに、変動主要因分析とシミュレーションモデルという2つの異なる方法を用いて、受粉効率の向上と種子捕食者からの回避のメリットを統一的に評価し、淘汰圧の強さの比較検証を行った。当年の開花数と受粉失敗率との間、および、開花数の前年比（当年の開花量／前年の開花量）と種子散布前の虫害率との間には、それぞれ負の相関があり、受粉効率仮説と種子捕食者飽食仮説をともに支持する結果を得た。しかし、ブナの繁殖成功（開花した雌花が充実種子に至る生存率）の変動に対する受粉失敗と種子捕食の相対的重要性を検討した変動主要因分析では、繁殖成功の変動は受粉失敗よりも種子捕食による死亡により強い影響を受けていることを示していた。また、毎年一定量が開花した場合に比べ開花量が変動することにより、どのように種子の受粉失敗率、虫害率、結果率が変化するかを調べた。シミュレーションモデルでは、現実のブナ林で生じている開花数の年変動の大きさが、散布前の種子捕食を回避し繁殖成功度を高めるのに最適な状態にあることを示していた。したがって、ブナにおけるマスティングは種子捕食を回避し繁殖成功度をあげるために進化した現象であると考えられた。

ブナにおけるマスティングの至近要因の解明のため、5カ所のブナ天然林において調査された13年間のブナの開花数データを、過去の繁殖量と気象条件に関連づけ解析した。マスティングへの資源動態の影響を検証した自己相関分析では、開花数と1年前の開花数との間に有意な負の相関があり、ブナの開花数の年変動が、体内の貯蔵資源量の変動によって引き起こされていることを示していた。開花数は開花前年の4月下旬～5月中旬の最低気温と高い負の相関があった。また、開花数と4月下旬～5月中旬の最低気温の関係からは、最低気温が平年値（1979～2000年の22年間の平均）より約1℃以上高いと開花が抑制されることを示していた。したがって、4月下旬～5月中旬の気温条件がブナの繁殖休止の合図になっていると考えられた。至近要因を検討した重回帰分析では、1年前の開花数と4月下旬から5月中旬の最低気温の2つの変数を組み込んだモデルが選択され、開花数の変動の57.1%～83.1%を説明した。したがって、体内の資源動態と気象の合図が、ブナのマスティングの至近要因であると考えられた。

4月下旬～5月中旬の最低気温がブナの花芽分化に及ぼす影響を検証するため、外気温より約2℃加温した袋を夜間だけブナの枝にかぶせる野外実験をおこなった。2001年の4月21日～5月20日（前半30日間）、5月21日～6月19日（後半30日間）、4月21日～6月19日（60日間）の夜間に加温処理をおこなった。雌花序の分化は前半30日間と後半30日間のいずれの処理によっても抑制された。しかし、ステップワイズのロジスティック回帰分析では、前半30日間の加温処理のオッズ比は後半30日間のオッズ比よりも非常に小さく、雌花序は前半30日間の加温処理に強い影響を受けていることを示していた。また、雄花序の分化も前半30日間の加温処理によって抑制されていた。したがって、ブナの花芽分化は開花前年の4月21日～5月20日の夜間の気温によって支配されていると考えられた。

キーワード：ブナ、マスティング、究極要因、至近要因、気象合図

目次

第1章 序論	
1. 1 研究の背景	55
(1) 種子生産の豊凶現象	
(2) マスティングの究極要因	
(3) マスティングの至近要因	
1. 2 問題提起	57
1. 3 ブナの生態的特性	57
1. 4 研究の目的と構成	57
第2章 北海道南西部のブナにおける種子食性昆虫の資源利用様式	
2. 1 はじめに	58
2. 2 研究方法	58
(1) 調査地の概況	
(2) 調査方法	
2. 3 結果	59
2. 4 考察	60
第3章 ブナにおけるマスティングの適応的意義	
3. 1 はじめに	61
3. 2 研究方法	62
(1) 調査地の概況	
(2) 調査方法	
(3) 雌花の開花数, 結果率, 虫害率, 受粉失敗率の定義	
(4) データ解析	
3. 3 結果	64
(1) 受粉効率と捕食者飽食	
(2) 変動主要因分析	
(3) シミュレーションモデル	
3. 4 考察	67
(1) 受粉効率	
(2) 捕食者飽食	
(3) 開花数の年変動の適応的意義	
第4章 ブナにおけるマスティングのメカニズム	
4. 1 はじめに	69
4. 2 研究方法	69
(1) データ解析	
4. 3 結果	70
4. 4 考察	72
(1) マスティングの変動と同調のメカニズム	
(2) ブナの繁殖戦略	
(3) 今後の課題	
第5章 気象合図の実証試験	
5. 1 はじめに	75
5. 2 研究方法	75
(1) 供試個体	
(2) 加温処理	
5. 3 結果	76
5. 4 考察	77
第6章 総合考察	
謝辞	79
引用文献	79
Summary	83

第1章 序論

1.1 研究の背景

(1)種子生産の豊凶現象

植物個体群の種子生産が空間的に同調しながら大きく年変動する現象 (masting) は、「種子生産の豊凶」あるいは「成り年現象」と言われてきたが、生態学では英語そのままに「マस्टィング」と呼ばれる。このマस्टィングは世界中のさまざまな植物に認められ (Kelly 1994; Kelly and Sork 2002)、特に、ブナ科やマツ科などの林業上の重要性の高い樹種や森林内の優占種では古くから知られていた (Matthews 1963; Maurer 1964; Nilsson and Wästljung 1987; Schmidt 2006)。

典型的なマस्टィングでは、群落で種子生産のある結実年とまったく異なる非結実年がはっきりと区別できる。しかしこのような現象は、タケ・ササなどの1回繁殖型の植物の一部だけでしか見られない。樹木をはじめとする多回繁殖型の植物では、個体群内に凶作年でも種子生産する個体があったり、豊作年でも種子生産をしない個体が混在する場合が多い。また、種子生産の変動幅や同調の強さは、種や個体群によってさまざまである (Koenig et al. 2003; 八坂 2007)。一般に、植物の種子生産量には多少なりとも年変動がみられるため、そのほとんどはマस्टィングとみなせるかもしれないが、どの程度の種子生産の変動性や同調性をマस्टィングと呼ぶかは、各研究者の恣意的な判断にまかされているというのが現状である。

種子による繁殖は、多くの樹種にとって重要な繁殖方法である。そして年々の種子の生産のしかたは重要な意味を持つ。意外かもしれないが、顕著なマस्टィングには繁殖上、不利な点が多いと考えられている。例えば、林床が暗い森林では、樹木の更新はまれに生じる台風、山火事、洪水などの自然撓乱に依存している (Watt 1947; 今・沖津 1999; 中静 2004)。このような場合、いつ撓乱が起こるか親木は予測できないので、特定の年にだけ大量の種子をつくるよりも毎年少量の一定数の種子をつくる方が有利である。また、マस्टィングでは繁殖のインターバルが広がるため、次の繁殖までに親植物が死亡してしまうリスクも高くなる。さらに、豊作年には、同じ年齢の実生が高密度になることから、混み合いによる競争や病気が原因で死にやすくなるデメリットもある。それにもかかわらず、マस्टィングが見られるのはなぜだろうか。

種子生産の豊凶現象を理解するためには、「なぜ (Why) 豊凶するのか？」という現象に対する適応的意義についての問い (究極要因ultimate factor) と、「どのようにして (How) 豊凶が生じるのか？」という現象が生じるメカニズムについての問い (至近要因proximate factor) を解明することが必要である。これまでも現象を説明する様々な仮説が提唱されてきたが (例えば、Kelly 1994)、これらは究極要因についての説明と至近要因についての説明に大別される。そこで、本章

ではマस्टィングにおける究極要因と至近要因について従来の研究をまとめ、現在提唱されている仮説について概説する。

(2)マस्टィングの究極要因

植物がマस्टィングをするのは、花や種子を一度に大量生産することが有利なために、特定の年だけに繁殖を同調させているからだと考えられている (Norton and Kelly 1988)。これには、ふたつの仮定が満たされる必要がある。ひとつめは、繁殖間隔とともに、1回の繁殖時の種子または、花粉の生産量は増大するという仮定である。これは一般に植物は自らの光合成産物を繁殖に投資するため、繁殖間隔が空くと1回当たりの繁殖投資量は増加するだろうという常識的な予測に基づいている。ふたつめは、1回の繁殖時あたりの種子または花粉の生産量が多くなると、繁殖成功率 (子の生存数または受粉数) が凹関数的に増加するという仮定である。これらの2つの条件が満たされていれば、繁殖間隔があくほど有利となる。そして実際には、1回の繁殖時あたりの種子または花粉の生産量と、繁殖成功率の曲線はどこかで頭打ちになるため、曲線の変曲点が最適の繁殖間隔となることが多いと考えられる。

大量生産の経済説 (economy of scale) と呼ばれるこの理論では、1回の繁殖時あたりの種子または花粉の生産量が多くなると、繁殖成功率が凹関数的に増加する必要がある。これを満たす状況は、受粉効率、種子散布、種子捕食などが関連して生じると考えられ、数多くの仮説が提案されてきた (例えば、Kelly 1994; 田中 1995)。このうち現在、マस्टィングの適応的意義として強い支持を受けているのは、以下に紹介する受粉効率仮説 (pollination efficiency hypothesis) と捕食者飽食仮説 (predator satiation hypothesis) である (Kelly and Sork 2002)。

受粉効率仮説 (風媒仮説) は、同調して開花することで、受粉効率が向上し結果率 (花の数に対する果実の数の比率) が高くなるという利点が得られるという考えである (Smith et al. 1990; Kelly et al. 2001)。この仮説を支持する根拠は、花粉制限 (pollen limitation: 花粉が足りないために種子をつくるができないこと) が多くの植物で働いていることがあげられる。この場合の花粉の不足は周囲に他個体の花があまり咲いていない場合に起こるので、より多く結実するためには、他の個体と同調して開花した方が有利となる。この仮説は動物媒植物より風媒植物で強く支持されてきた (Herera et al. 1994; Kelly and Sork 2002)。これは動物媒では運ばれる花粉の量が、開花量ばかりでなく花粉の運搬者である送粉者の数の制限を受けることによると考えられている。また、受粉効率仮説は、風媒仮説 (wind pollination hypothesis) とも呼ばれている。これは、豊凶を示す植物に風媒のものが多くこと、風媒花植物では、しばしば開花量や花粉量が高いと結果率が高くなるからである (例えば、Nilsson and Wästljung 1987; Smith et al. 1990; Shibata et al. 1998)。

捕食者飽食仮説は、花や種子の生産数を大きく年変動させることには、豊作年には捕食者を飽食させて種子の死亡率を抑えられる利点があるという説 (Janzen 1971; Silvertown 1980) である。この仮説を支持する根拠は、花や種子が多く動物たちにとって主要な餌資源となっていることである。こうした動物の存在により、もし、種子の生産数に年変動がなく、その個体数が天敵や気象によって制限されないならば、種子はほぼ毎年食べつくされてしまうと予想される。種子捕食から免れ種子の生存率を高めるためには、他の個体と同調して開花・結実すること、そして年変動を大きくすることが有利となる。捕食者飽食仮説は多くの植物個体群で研究されている。そしてこの仮説を支持する報告例は多い (例えば、Kelly and Sullivan 1997; Shibata et al. 1998; Shibata et al. 2002)。一方、種子捕食者が特定の植物に依存するスペシャリストではなく、幅広い食性をもつジェネラリストである場合では、種子の生産数が少ない年に餌の切り替えが生じるため、飽食効果がみられないこともあり、種子生産数の変動と捕食者との関係はそれほど単純ではないとする指摘もある (Kelly and Sork 2002)。

しかし、受粉効率仮説と捕食者飽食仮説は背反仮説ではない。したがって、これらがマस्टィングの究極要因として同時に作用していることも考えられる。この場合、受粉効率仮説と捕食者飽食仮説は、ともにマस्टィングの同調性と振幅を増加させることを予測する。その一方で、両仮説はマस्टィングの振幅に対し、異なる帰結をも予測する。なぜなら、捕食者を飽食させるには、大量開花の前年にまったく開花しないことが最も有効であるのに対して、このような開花戦略には受粉効率を上げるうえで直接的な利点はないと考えられるからである (Norton and Kelly 1988; Koenig et al. 1994)。

(3) マस्टィングの至近要因

至近要因に関する仮説のうちで、最も古くに提唱されたものは、同じ地域の植物は同じ気象環境のもとで育つため、植物体内の資源状態が揃い開花が同調するという考え (資源適合仮説 resource matching hypothesis; Buisson and Münch 1929) である。現在ではこの資源適合仮説はほとんど支持されていない。なぜなら、この仮説にしたがえば、異なる樹種間でもマस्टィングは同調するはずなのに、実際はそのようなことはないからである (Kelly 1994)。また、この仮説が正しいのであれば、マस्टィングとは単に環境変動が種子生産に反映されただけの現象にすぎないことになり、それ自体にはなんら適応的意義がないことになる。さらに、最近の研究では、豊作年には成長に使うべき資源をも繁殖に投資していることが報告され始めており (Koenig and Knops 2000)、気象条件の年変動以上に花や種子の生産数の変動幅が大きくなるようなしくみを植物自体が保持している可能性が示唆されている。

現在、マस्टィングには、花や種子の生産数を大きく変動させるメカニズムと、それを同調させるメカニズムが同時に

働いていると考えられている (佐竹 2007)。そして、前者のメカニズムを説明する仮説として最も有力視されているのが資源動態モデル (物質収支モデル) である。

変動性のメカニズムの説明についてのブレイクスルーは、植物の資源収支をモデル化し種子生産量の年変動を理論的に示した Isagi et al. (1997) の研究である。このモデルでは資源適合仮説と同じように、植物は利用可能な資源量に応じて種子生産を行うことを前提としているが、繁殖後に資源の枯渇が生じ、資源が回復するまで繁殖しないなど、いくつかの仮定を置くことで従来の仮説では説明できない現象、例えば種子生産のカオス性 (不規則な種子生産パターン) の説明を可能とした。最近ではマस्टィングのメカニズムを解明するため、このモデルを基礎としたいくつもの研究が行われ注目を集めている (Satake and Iwasa 2000; Rees et al. 2002; Satake and Iwasa 2002a, 2002b; Crone et al. 2005; Crone and Lesica 2006; 佐竹 2007; Satake and Björnstad 2008)。ただし、資源動態モデルの実証には、野外では収集が比較的難しい個体単位での開花量の長期連続データが必要であり、検証した例は限られている (例えば、Rees et al. 2002; Crone et al. 2005; Crone and Lesica 2006)。

一方、個体間の同調を引き起こす説明として最も支持されているのは、気象要因である。広域にわたって各個体が感受できる気象要因は、花芽分化や受精成功を通じて繁殖の同調を引き起こすと考えられている (Ashton et al. 1988; Sork et al. 1993)。そして気象要因の説明は、その働きから (1) 花芽形成期の気象要因が開花同調の合図として働いているという説 (気象合図説, Ashton et al. 1988; Rees et al. 2002; Sakai et al. 2006)、(2) 受精時期の気象要因が開花後の雌器官の中途脱落 (中絶) に影響しているという説 (気象による結実同調説 Sork et al. 1993; Masaka and Sato 2002)、(3) 夏の気温や日照時間が光合成同化産物の生産量に影響する結果、各個体の資源状態が揃い、開花量や結実量が同調するという説 (気象による資源同調説; Masaka and Maguchi 2001; Rees et al. 2002; Ranta et al. 2005) の3つに分類できる。

気象合図説を支持する報告は多く、様々なマस्टィング植物で同調開花の気象条件が見つかっている。花芽形成期の高温が開花の合図となる代表的な例としては、ナンキョクブナ *Nothofagus solandri* (Allen and Platt 1990)、ニュージーランドの高原に生育するイネ科植物 *Chionochloa* 属の数種 (McKone et al. 1998) が知られている。また、北アメリカ南西部に生育するマツ属植物 *Pinus edulis* では、夏期の異常低温が開花の合図である可能性や (Forcella 1981)、東南アジア熱帯のフタバガキ科植物では、エルニーニョ南方振動 (ENSO) にともなう数日間の気温低下や乾燥が一斉開花を引き起こしている可能性が指摘されている (Ashton et al. 1988; Numata et al. 2003; Sakai et al. 2006)。その他にも、ヨーロッパブナ *Fagus sylvatica* やアメリカブナ *F. grandifolia* の大量結実は乾燥によって引き

起こされていると考えられている (Piovanson and Adams 2001)。

気象による結実同調説は、コナラ属のように開花から種子成熟までの過程で大量の雌器官が未熟のまま中途脱落 (中絶 abortion) するタイプの樹種で支持されている。例えば、受精時期の高温が結実量に大きく関与している例としては、カシワ *Quercus dentata* (Masaka and Sato 2002), 北アメリカの *Q. velutina*, *Q. rubra*, *Q. alba* (Sork et al. 1993), *Q. lobata*, *Q. douglasii* (Koenig et al. 1996) が知られている。

気象による資源同調説は、植物が生産する資源量の年変動を考慮したものであり、資源動態モデルに含まれる。一般に、繁殖投資量の程度は、繁殖活動に配分できる同化産物量によって規定されると考えられることから、多くの植物で一般化できる。この説を支持する例としては、カバノキ属のシラカンバ *Betula platyphylla* var. *japonica* (Masaka and Maguchi 2001), 北欧のカバノキ属数種 (Ranta et al. 2005) で知られている。

また、気象要因以外に個体間の同調を引き起こす説明として、近年、花粉同調説 (pollen coupling) が提唱されている (Satake and Iwasa 2000, 佐竹 2007)。花粉制限が生じている場合には、他個体のつくる花粉量に結果率が制約されるため、結実量と資源量が個体間で同調するという説である。花粉同調説の検証例は少ないが、Crone et al. (2005) は北アメリカの草本種 *Astragalus scaphoides* で、花粉同調が繁殖の同調を引き起こす主要な要因であることを報告している。

1.2 問題提起

以上まとめた従来の知見は、「なぜ豊凶が生じるのか?」という問いと、「どのようにして豊凶が生じるのか?」という2つの問いをよく説明している。しかし、マスティングの究極要因と至近要因は、それぞれ独立に研究が行われてきたため、そして様々な樹種で断片的に行われてきたため、マスティングの総合的な理解には至っていない。マスティングが自然淘汰によってもたらされた進化的産物であるならば、そのマスティングを引き起こす生理的しくみもまた自然淘汰と密接な関係を持っていると考えられる。したがって、マスティングを本当に理解するには、それぞれの植物種でこの2つの問いを同時に答える必要がある。

1.3 ブナの生態的特性

ブナ科ブナ属 *Fagus* は、北半球の暖帯から温帯にかけて約11種が分布し、それぞれの地域において天然林の優占種となることが多い (Krüssmann 1977; 原 1992)。そのため生態系にとっては重要な種と位置付けられている。本研究対象のブナ *Fagus crenata* Blume は、北海道南西部の黒松内低地帯を北限として、本州、四国、九州に分布し、特に積雪の多い日本海側では純林を形成する (原 1992)。本州の関東・中部地方では標高700~1,600m付近に分布するが、北海道では平地から見られ標高900m付近まで分布する。スギなどの人工造林や

それ以外の土地利用によりその分布域は分断されてきたが、現在においても比較的広い地域を覆っている。

ブナの花は雌雄異花同株の単性花であり、北海道南西部では4月下旬から5月中旬にかけて開葉に先立って開花する (寺澤 1997)。雌花序は2個の雌花からなり、シュート先端近くの葉腋に着く。雄花序は6~15個の小花序からなり、雌花序よりも基部近くの葉腋に着く。花粉は風により媒介される。ブナの雌花は雄花よりも早く成熟する雌性先熟の傾向があり (橋詰 1975; 寺澤 1997)、自家受粉を避けているとされる。また、強制的に自家受粉させた種子の稔性は非常に低いため、自家不和合性であると考えられている (寺澤 1997)。殻斗果は開花後急速に成長して、6月上旬には成熟時とほぼ同じ大きさになる。種子も5月に急速に成長するが、胚はまだ形成されていない。受精時期は6月下旬から7月中旬頃であり、胚の完成は9月下旬である (橋詰 2006)。成熟した種子は、9月下旬から11月下旬に落下する。

ブナの種子生産には明瞭な豊凶があり、豊作は5~7年間隔で訪れ、その間はほとんど結実しない凶作や並作が続く (渡辺 1938; 樫村 1952; 菊池 1968; 橋詰 1987; 前田 1988; Hiroki and Matsubara 1995)。種子生産の年変動を規定する要因は2つあり、雌花の開花数の変動と、開花から種子成熟に至る過程での昆虫の食害である (Igarashi and Kamata 1997; 寺澤 1997)。昆虫による食害率は全種子の90%を越えることもあり、種子生産を阻害する大きな要因となっている (Igarashi and Kamata 1997; Yasaka et al. 2003)。主要な加害種は、ブナヒメシクイ *Pseudopammene fagivora* Komai (ハマキガ科) の幼虫である (Igarashi and Kamata 1997; 鎌田 2001; 小川 2003)。また、栄養価の高いブナ種子は、ブナ林に生息する野生鳥獣にとっても重要な餌資源となっている (箕口 1996; Hashimoto et al. 2003)。ブナの種子生産の変動が、野ネズミの個体数変動に大きな影響を与えることや (Hoshizaki and Miguchi 2005)、凶作年にはツキノワグマやヒグマの捕獲数が増えるなどクマ類の行動に影響を及ぼすことが報告されている (Oka et al. 2004; 今 2005)。このようにブナのマスティングは、動物を通じて森林生態系全体へ影響が波及する側面も持っている。

1.4 研究の目的と構成

本研究では、日本の冷温帯の主要な構成樹種であり、典型的なマスティング植物であるブナを対象にし、これまでに提唱されている究極要因と至近要因の仮説群を検証し、本種のマスティングが生じる原因を明らかにすることを目的とする。

本研究の構成は次のとおりである。第2章では、北海道南西部におけるブナ種子を摂食する昆虫の種組成とその割合を調べ、種子食性昆虫の資源利用様式を整理する。これまでに東北地方や関東地方ではブナ種子の加害種やその割合が報告されているが、北海道南西部でブナ種子がどのような昆虫によって利用されているかは、寺澤 (1997) の記載があるのみ

でほとんど議論されていない。マस्टィングの淘汰圧と予想される種子食性昆虫の確認が、マस्टィングの究極要因の検討に必要である。

第3章では、ブナのマस्टィングにおける究極要因の解明を試みる。ここでは北海道南西部の5カ所のブナ林で調査されてきた13年間の種子生産データを用いて、究極要因として予想される受粉効率仮説と捕食者飽食仮説の2つの仮説群について検証する。そしてこれら2つの仮説の相対的重要性を、「変動主要因分析」とKelly and Sullivan (1997) によって開発された「シミュレーションモデル」の2つの異なる解析法を用いて評価する。

第4章と第5章では、ブナのマस्टィングにおける至近要因の解明を試みる。第4章では前章と同じ13年間の種子生産データを用いて、花の生産数を変動させるメカニズムと、それを同調させるメカニズムを検討する。そして、ブナのマस्टィングにおける至近要因と究極要因の関係について論じる。第5章では、第4章で支持された気象合図説の検証を試みるため、ブナの枝を対象に加温処理試験を行った。これらの結果から、第6章では既存の研究結果とあわせてブナのマस्टィングについて総括する。

なお、本論文は、ブナのマस्टィングの解明を目的として筆者がこれまでに発表してきた究極要因の検証 (Kon et al. 2005a), 至近要因の検証 (Kon et al. 2005b; Kon and Noda 2007) に関する報告に、北海道南西部におけるブナの種子食性昆虫に関する新たな調査結果と考察を加え、ブナのマस्टィングをまとめたものである。

第2章 北海道南西部のブナにおける種子食性昆虫の資源利用様式

2.1 はじめに

植物の種子は栄養に富んでいるため、昆虫、ネズミ類、鳥類にとっては魅力的な餌となる。特に、開花から種子成熟に至る過程で摂食できる昆虫は、捕食者の中で利用時期が最も早く、種子を独占できるため、マस्टィングの淘汰圧として重要視されている (箕口 1995; Kelly and Sullivan 1997; 寺澤 1997; 鎌田 2001; Shibata et al. 2002)。しかし、種子を捕食する昆虫は種類が多く、また、昆虫種により食性の幅、生活史、移動能力、増殖力が異なるため、マस्टィングと種子食性昆虫の関係を検討する際には、どのような昆虫種が摂食しているのか明らかにする必要がある。例えば、種子捕食者の優占種が、その植物の種子だけを摂食するスペシャリストなのか、凶作年には餌を切り替えられるジェネラリストなのか、あるいは、1年生の生活史を持つのか、休眠性がある2年生の生活史を持つのか、あるいは移動能力が低く単木しか利用しないのか、移動能力が高く林全体を利用するのか、などによっ

て、種子生産の変動性や同調性にかかる淘汰圧は異なると予想される (例えば、Koenig et al. 2003)。

ブナ種子を摂食する昆虫の種類数は多く、現在までに27種類が報告されている (五十嵐 1994; Igarashi and Kamata 1997)。このうちスペシャリスト昆虫であるブナヒメシクイの加害程度が最も著しく、充実種子の生産に大きな影響を与えている (鎌田 1996; Igarashi and Kamata 1997; 小川 2003)。そのため、ブナのマस्टィングはブナヒメシクイによる種子の捕食を回避するために進化した現象であると考えられている (寺澤ほか 1995; 鎌田 1996; Yasaka et al. 2003; 杉田 2005)。しかし、ブナの加害種子を昆虫種ごとに分類し、定量的評価を行った研究は、東北地方 (Igarashi and Kamata 1997) および関東地方 (小川 2003) に限られ、本研究を行った北海道南西部を含め、多くの地域では行われていない。ブナの種子食性昆虫の種構成は、積雪傾度に沿って変化するとの報告もあり (鎌田 2001; 鎌田ほか 2001)、北海道では本州とは異なる種構成が存在する可能性もある。

本章では、北海道南西部のブナにおいて、マस्टィングの淘汰圧として働く種子食性昆虫を把握するため、同地域のブナ林で、ブナ種子を摂食する昆虫の種組成とその割合を調査した。

2.2 研究方法

(1)調査地の概況

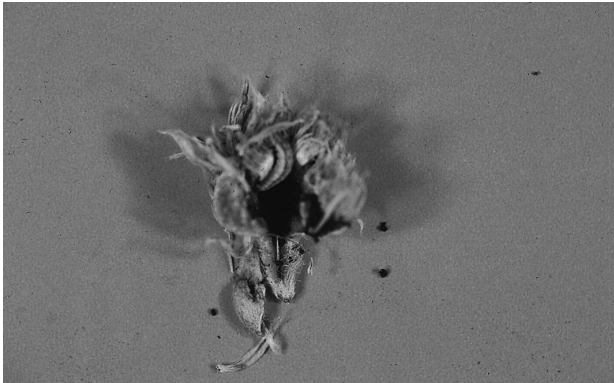
調査は、2000年から2002年までの3年間、北海道七飯町のガルトネル・ブナ保護林で行った。このブナ林は1869年～1870年 (明治2年～3年) に造成された人工林である。付近の山から採取した山引苗を植栽したとされ、2002年時点でのブナの平均樹高は22m (最小6m, 最大35m)、平均胸高直径は36cm (最小12cm, 最大72cm) である。

(2)調査方法

調査地内の約0.3haの範囲内にシードトラップ10個を設置した。シードトラップは開口部の面積が1m²のものをを用い、地上約1mの高さに木製支柱で固定した。ブナ種子の落下状況を把握するために、5月から11月までの採集期間に2000年は計11回、2001年は計7回、2002年は計14回、シードトラップの内容物を回収した。

回収した雌花序、殻斗、堅果 (本論文では以下、種子という) など雌花に由来する器官を取り出し、次の基準にしたがって分類し種子数を記録した。果皮がまだ淡緑色を呈している発達初期段階では、昆虫に食害された「虫害」と、食害のない「未成熟」の2種類に分類した。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」、果皮がヒメネズミや鳥類に破壊され食害された「鳥獣害」、果皮は存在するが胚が発達していない「シイナ」の4種類に分類した。さらに、「虫害」については、Igarashi and Kamata (1997) および鎌田直人 (私信)

(a) Beech cupules infested by *Venusia phasma*



(b) Beech seeds infested by *Pseudopammene fagivora*



Fig.2-1. Characteristics of infestation of the main insect species of *Fagus crenata* seeds.

(a) *Venusia phasma*, (b) *Pseudopammene fagivora*.

図2-1. ブナ種子を加害する主要昆虫2種の摂食痕 (a) ナナスジナミシャク, (b) ブナヒメシンクイ

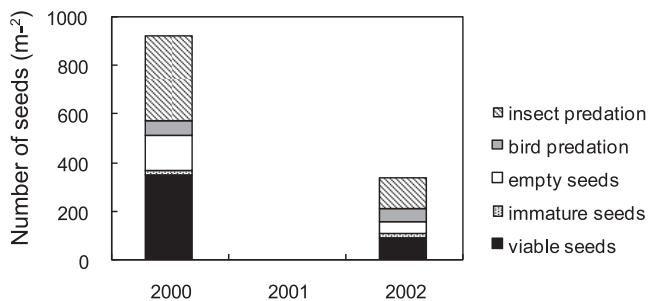


Fig.2-2. Annual variation in seedfall of *Fagus crenata* from 2000 to 2002 at the Gäertner beech stand.

図2-2. ガルトネル・ブナ林における2000年から2002年の種子生産数の変動

にしたがい、殻斗果と種子の摂食痕をもとに加害種を「ナナスジナミシャク」、「ブナヒメシンクイ」、「メムシガ科未同定種」、「キバガ科未同定種」、「タマバエ科未同定種」、「虫不明」の6種類に分類した。なお、分類は次の基準にしたがった。昆虫の仮称名は、五十嵐 (1996) および鎌田直人 (<http://kamatan.uf.a.u-tokyo.ac.jp/research/research02/guide/>) による。

- ①ナナスジナミシャク (*Venusia phasma* Butler)
殻斗の内部が黒く変色し、虫糞が残る (Fig. 2 - 1 a)。
- ②ブナヒメシンクイ (*Pseudopammene fagivora* Komai)
果皮を残し種子の内部だけが摂食される。殻斗内の2つの種子の接合面に、幼虫が移動した際にあけた直径1 mmほどの孔が残る (Fig. 2 - 1 b)。
- ③メムシガ科未同定種 (*Argyresthiidae*, Gen. et sp. 以下, ブナメムシガ (仮称) という)
殻斗の柄に孔が残る、ストロー状になる。
- ④キバガ科未同定種 (*Gelechiidae* Gen. et sp. 以下, ブナキバガ (仮称) という)
種子の稜部に孔が残る。
- ⑤タマバエ科未同定種 (*Cecidomyiidae* Gen. et sp. 以下, ブナ

Table.2-1. Number of beech seeds infested by insects at the Gäertner beech stand in 2000 and 2002.

表2-1. ガルトネル・ブナ林における2000年と2002年のブナ種子の種子食性昆虫別の落下数とその割合

Species	2000		2002	
	m ²	%	m ²	%
<i>Venusia phasma</i>	160.7	46.1	60.9	48.8
<i>Pseudopammene fagivora</i>	144.1	41.3	46.2	37.0
<i>Argyresthiidae</i> sp.	0.2	0.1	0.1	0.1
<i>Gelechiidae</i> sp.	3.8	1.1	0.1	0.1
<i>Cecidomyiidae</i> sp.	26.4	7.6	8.9	7.2
Others	13.3	3.8	8.5	6.8

ミタマバエ (仮称) という)

果皮の内側に白い米粒状の繭が付く。シイナ状を呈する。

2.3 結果

落下種子総数は、2000年が925±101個/m² (平均±SD)、2001年が0個/m²、2002年が319±120個/m²であり、年によって大きく変動した (Fig. 2 - 2)。繁殖が確認された2000年と2002年の充実種子数は、それぞれ355±112個/m²と85±46個/m²であった。2000年の充実率 (充実種子数/落下種子総数) と虫害率 (虫害種子数/落下種子総数) は38.4%と37.6%、2002年の充実率と虫害率は26.7%と37.6%であり、落下種子の64~76%を占めた。落下種子に占めるシイナ、未成熟種子、鳥獣害種子の割合は相対的に少なかった。

2000年と2002年における昆虫種別の虫害種子数および優占割合をTable 2 - 1に示す。ブナ種子を摂食する昆虫種として、ナナスジナミシャク、ブナヒメシンクイ、ブナメムシガ、ブナキバガ、およびブナミタマバエの5種が確認された。虫害種子に占める割合は、ナナスジナミシャクとブナヒメシンクイの2種が高く、優占していた。ナナスジナミシャクの割

合は2000年が46.1%，2002年が48.8%，ブナヒメシクイの割合は2000年が41.3%，2002年が37.0%であり，2種で虫害種子の85%以上を占めていた。ブナメムシガとブナキバガの割合は非常に小さく，1%以下であり，ブナミタマバエの割合は7%前後であった。

各種子食性昆虫により摂食された虫害種子の落下の季節変化をFig. 2-3に示す。ナナスジナミシヤクによる虫害種子は，5月から11月にかけて落下したが，落下のピークは5月上旬にあり，全体の94%が5月上旬から6月中旬に落下した。ブナヒメシクイによる虫害種子の落下は6月に始まったが，落下パターンは年により異なり，2000年には6月中にも29%が落下したのに対して，2002年は10月以降に91%が落下した。ブナメムシガ，ブナキバガ，およびブナミタマバエによる虫害種子は，いずれも7月以降に落下していた。

2.4 考察

シードトラップにより採集した虫害種子の摂食痕から，北海道南西部において，ナナスジナミシヤク，ブナヒメシクイ，ブナメムシガ，ブナキバガ，ブナミタマバエの5種がブ

ナ種子を摂食していることが確認された。これら5種は東北地方と関東地方（ブナミタマバエを除く）でも確認されている加害種であり（Igarashi and Kamata 1997; 小川 2003），東日本のブナ種子食性昆虫相は大きく一致していると推察された。ブナ種子を摂食する昆虫種としては，現在，鱗翅目を主体として27種が報告されている（五十嵐 1994; Igarashi and Kamata 1997）。そのうち加害程度が大きい種は，東北地方ではナナスジナミシヤク，ブナヒメシクイ，ブナメムシガの3種，関東地方ではナナスジナミシヤクとブナヒメシクイの2種であり，虫害全体の90%以上を占めている（Igarashi and Kamata 1997; 小川 2003）。本研究でもナナスジナミシヤクとブナヒメシクイの割合が85%以上を占めていて，優占種も東日本の他地域と大きく変わらなかった。

ナナスジナミシヤクとブナヒメシクイが優占する原因は，摂食時期の早さと産卵様式が関係している（鎌田 2001）。ナナスジナミシヤクは，成虫が夏から秋に出現，冬芽付近に産卵し，卵で越冬し，春に孵化した幼虫が穀斗や葉を摂食する（五十嵐 1994）。幼虫の摂食時期は，主要な種子食性昆虫の中で最も早く，他種に先駆けて種子を利用できる（Igarashi and

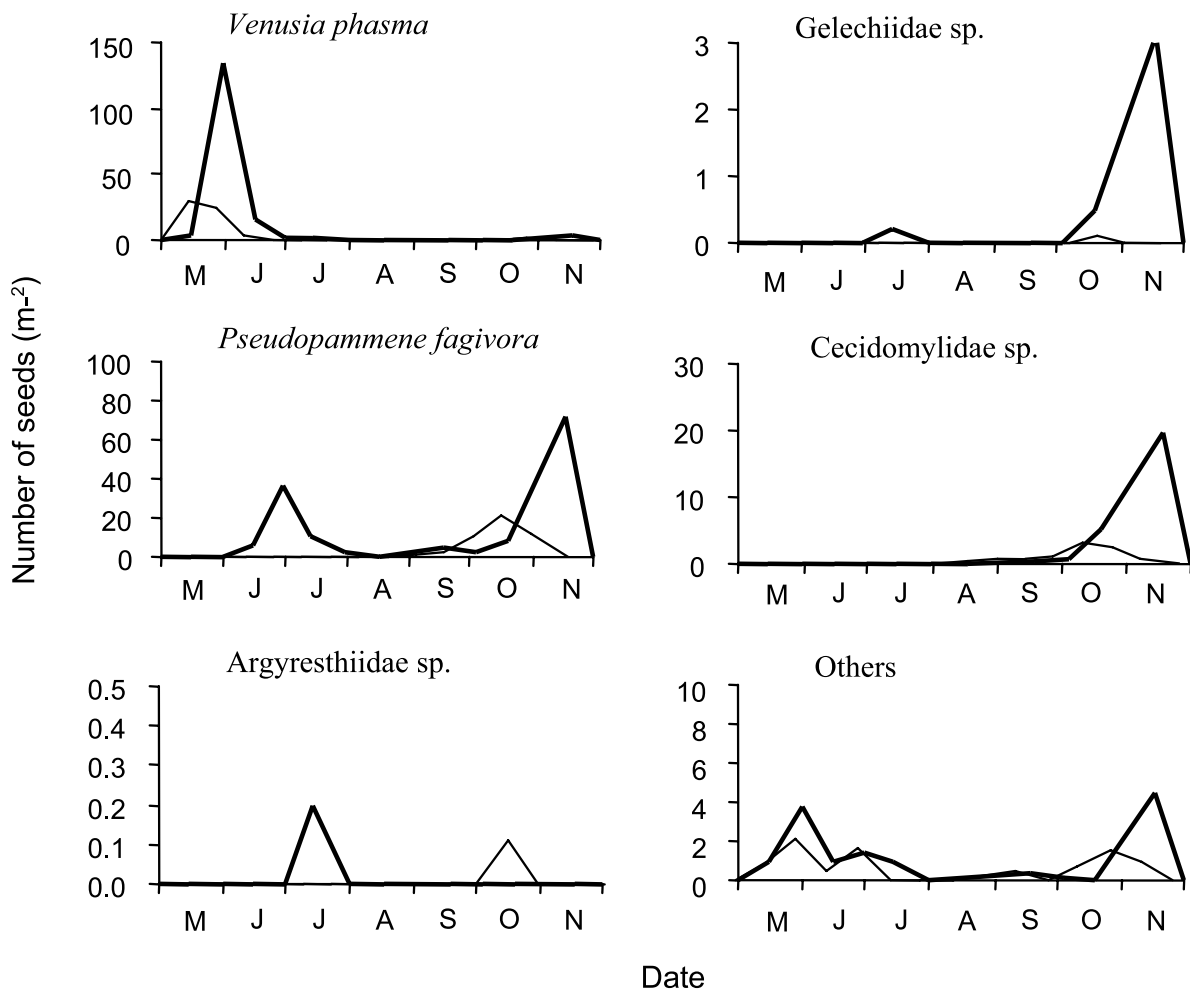


Fig.2-3. Seasonal changes in seedfall of *Fagus crenata* aborted by each of five insects at the Gärtner beech stand in 2000 (—) and 2002(—).

図2-3. ガルトネル・ブナ林における種子食性昆虫別虫害種子の落下の季節変化 2000年 (—)，2002年 (—)

Kamata 1997)。本研究でもナナスジナミシヤクによる虫害種子の落下が、最も早く観察されており (Fig. 2 - 3), 摂食が最も早く始まっていると考えられる。しかし、葉を食べても発育できる葉食性昆虫であるナナスジナミシヤクの産卵は冬芽にランダムに行われているため、幼虫による殻斗の摂食も機会的に行っているにすぎず、そのため種子をすべて食べ尽くすことがないとされる (鎌田 2001)。一方、ナナスジナミシヤクが食べ残した種子を優先的に利用する昆虫がブナヒメシンクイである。本種は種子食スペシャリストであり、加害種のなかで最も加害程度が大きいことが、東北地方 (Igarashi and Kamata 1997)、関東地方 (小川 2003)、関西地方 (駒井 1991) で報告されている。本研究でもブナヒメシンクイの割合はナナスジナミシヤクに次いで高く、優占種になっていた (Table 2 - 1)。ブナヒメシンクイは蛹が落葉層で越冬し、春に羽化した成虫が交尾を行い、ブナの殻斗に産卵後、孵化した幼虫が種子を摂食する。ブナヒメシンクイの摂食時期は、卵期間を経るため、ナナスジナミシヤクに比べ1カ月ほど遅れるとされる (Igarashi and Kamata 1997)。本研究でも、ブナヒメシンクイによる虫害種子の落下がナナスジナミシヤクより1カ月ほど遅れており (Fig. 2 - 3), 摂食開始時期の順序は東北地方 (Igarashi and Kamata 1997) や関東地方 (小川 2003) での報告と一致していた。この摂食開始の遅れは、ナナスジナミシヤクによって種子が先に利用されてしまうため、ブナヒメシンクイにとっては不利に働くとされる。しかし、その一方では開花後に成虫が羽化するため、殻斗を探索し直接産卵できる利点がある (鎌田 2001)。160個を越える産卵数を持つブナヒメシンクイは、ナナスジナミシヤクが残した種子を効率的に利用できるため、優占種になっていると考えられる。

ブナメムシガによる加害程度は低く、北海道南西部では同種は主要な加害種ではなかった。東北地方での研究によると、ブナメムシガはブナヒメシンクイとナナスジナミシヤクに次ぐ優占種であり、その割合は虫害の約30%に達することもある (Igarashi and Kamata 1997)。種子食スペシャリストであるブナメムシガの生活史は、ナナスジナミシヤクと同様に成虫が夏から秋に出現、産卵し、卵で越冬し翌春孵化した幼虫が種子を摂食するというものである。東北地方では、本種の摂食時期がブナヒメシンクイよりも早いとされ、このことがブナメムシガの割合が高い原因と考えられている (鎌田 2001)。本研究ではブナメムシガにより摂食された種子数が少なく、摂食時期の推定は難しいが、ブナヒメシンクイと比較すると種子落下の時期は遅かった。したがって、北海道南西部では、ブナメムシガの摂食時期が遅れブナヒメシンクイと重なることにより、餌資源をめぐる競争が働き、ブナメムシガによる虫害種子数が少なくなった可能性があると考えられる。

ブナキバガによる加害程度も低かった。種子食スペシャリストであるブナキバガの生活史は、ブナヒメシンクイと同様に、成虫が春に出現、産卵し、孵化した幼虫が種子を摂食し、

蛹が越冬するというものである。本種の摂食時期は7月から9月とされ、ブナヒメシンクイよりも遅いことが、東北地方 (鎌田 2001) や関東地方 (小川 2003) で報告されている。本研究でもブナキバガによる虫害種子の落下時期はブナヒメシンクイに比べて遅く、これらの報告と一致していた。ブナヒメシンクイよりも遅い時期に摂食を開始するブナキバガは、ブナ種子の主要な加害種になることはないと考えられる。

ブナミタマバエによる虫害種子は、ブナメムシガとブナキバガの2種に比べわずかに高かった。これはブナメムシガとブナキバガが1年生の生活史を持つものに対して、ブナミタマバエが1年以上の長期休眠の性質を持つことが関係していると考えられる。より摂食時期が早い昆虫によって餌資源が奪われてしまう条件下においては、1年生の生活史では、2001年に見られたような凶作年に、個体群が絶滅するリスクが高くなる。ブナメムシガとブナキバガの個体群サイズはこうした凶作年に小さくなるため、翌年利用可能な種子が残ったとしても、摂食量をそれほど増やすことができなかったと考えられる。それに対して、羽化年をばらつかせる生活史戦略をとるブナミタマバエは、餌資源の年変動の影響が小さく、凶作年の翌年においても一定数の種子の利用が可能だったと考えられる。

以上、北海道南西部でのブナの種子食性昆虫の資源利用様式を整理した。ただし、3年間の調査のうち2001年はブナの繁殖が確認できなかった凶作年であったため、種子食性昆虫のデータが得られなかった。種子食性昆虫の種構成や割合は、ブナ種子数の年変動に影響を受けるため、昆虫群集の把握にはより長い期間の調査が必要と考えられる。また、近年、鎌田 (2001) によって、ブナの種子食性昆虫の種構成が積雪傾度に沿って変化するという仮説 (積雪傾度仮説) が提唱されている。種子食昆虫の優占種であるブナヒメシンクイが、積雪量が多く融雪時期が遅い地域では羽化が遅れるため、他種に種子を奪われてしまうという説であるが、今後はこのことも考慮に入れて、資源利用様式や種構成を論じる必要があるだろう。

第3章 ブナにおけるマスティングの適応的意義

3.1 はじめに

現在、マスティングの究極要因として、野外データから強い支持を受けている仮説は、受粉効率仮説と捕食者飽食仮説の2つである (Kelly and Sork 2002)。しかし、これらの仮説は相反仮説ではないため、どちらの淘汰圧がマスティングを進化させたかの判断は難しく、多くの研究では仮説の検証は個別のものにとどまり (例えば、Shibata et al. 1998; Shibata et al. 2002)、仮説間の相対的重要性を比較した研究はほとんど行われていない (Nilsson and Wästljung 1987; Kelly and Sullivan 1997)。

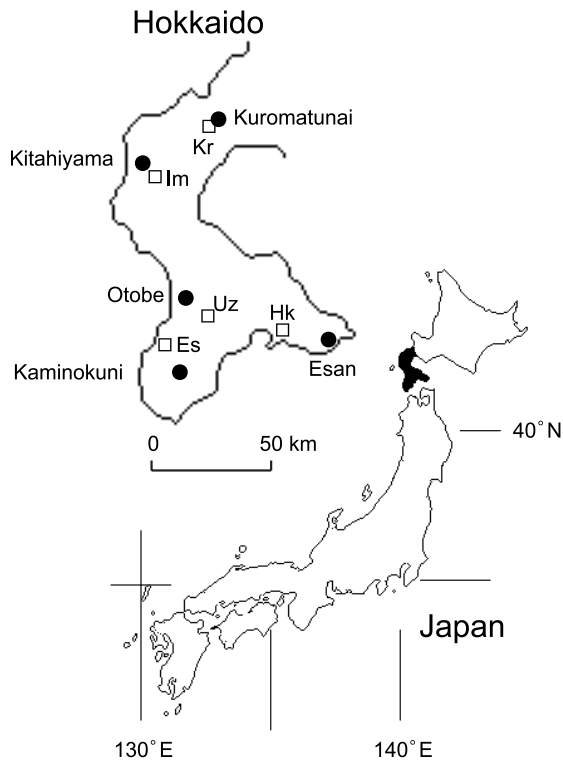


Fig.3-1. Map of Japan showing the location of southwestern Hokkaido, and map of southwestern Hokkaido showing five study sites (●) and meteorological stations (□). Locations of the meteorological stations are abbreviated as follows: Hakodate (Hk); Esashi (Es); Uzura (Uz); Imagane (Im) and Kuromatunai (Kr).

図3-1. 種子生産数の調査地(●)および最寄りの地域気象観測点(□)の位置
地域気象観測点の所在地は函館(Hk)、江差(Es)、鶉(Uz)、今金(Im)、黒松内(Kr)を示す。

典型的なマスティング植物であるブナは、開花から種子成熟に至る過程でブナヒメシクイなどの鱗翅目昆虫により種子が摂食される(第2章)。種子の虫害率は、開花数が前年に比べて増えると低くなることが報告されており、この関係からブナのマスティングは種子捕食を回避するために進化した現象であると説明されている(Igarashi and Kamata 1997; 寺澤 1997; Yasaka et al. 2003; 杉田 2005)。一方、風媒花植物で自家不和合性の強いブナは、周囲の個体と同調して開花することにより、受粉率を高めることができると予想されている(寺澤 1997; Shibata et al. 2002; 杉田 2005)。したがって、大量開花による受粉効率向上も、ブナのマスティングの進化の要因になっている可能性がある。

本章では、はじめに北海道南西部の5カ所のブナ林で調査されてきた13年間の種子生産データを用いて、ブナのマスティングにおける受粉効率仮説と捕食者飽食仮説の検証を行った。次いで、これら2つの仮説のうちどちらが淘汰圧としてより強く働いているかを、変動主要因分析と、Kelly and Sullivan (1997)により開発されたシミュレーションモデルを用いて検討した。

3.2 研究方法

(1)調査地の概況

調査は、北海道南西部の渡島半島の低山帯に位置するブナ天然林5カ所で行った(Fig. 3-1)。調査地の概要をTable 3-1に示す。各調査地に近い函館、江差、鶉、今金、黒松内のAMeDASの気象統計によると、調査地域の年平均気温は7.2~9.8℃、年間降水量は1,160~1,460mmである(<http://www.jma.go.jp/jma/menu/report.html>)。積雪期間は12月から4月までで、最深積雪深は約1~2mである。

Table.3-1. Description of study sites for fallen seeds of *Fagus crenata* in southwestern Hokkaido.

表3-1. 北海道南西部におけるブナ落下種子数の調査地の概要

Site	Location	Altitude (m)	Aspects	Slops (°)	Stand volumes (m ³ /ha)	Percent volumes of beech trees (%)	Dominant beech trees	
							Density (ha ⁻¹)	Mean DBHs (cm)
Esan	41°47'N, 141°01'E	230	N80°W	10	298	96	294	32.9
Kaminokuni	41°43'N, 140°10'E	320	N60°W	13	365	87	165	45.4
Otobe	42°01'N, 140°13'E	230	N10°E	30	209	69	110	40.0
Kitahiyama	42°31'N, 139°58'E	400	N30°W	35	207	95	193	35.7
Kuromatunai	42°42'N, 140°23'E	230	S	35	374	74	147	44.7

Note: Stand volume, percent volume of beech trees, density, and mean DBH of dominant beech trees were measured within a quadrat (0.1ha) situated in the each study site. Dominant trees were defined as individuals taller than 10 meters.

付記：林分材積、ブナの材積比率、ブナ上層木の本数、平均胸高直径については、調査地の中央部に面積0.1haの標準値を設定して測定した。上層木は樹高10mより高い個体とした。

調査地のうち恵山，上ノ国，黒松内では，ブナの優占度が高く，材積比率で87～96%である。この3林分に比べてブナの優占度の低い乙部では，ブナのほかにホオノキ，シナノキ，オヒョウ，イタヤカエデが，また黒松内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，ヤマモミジなどがほぼすべての調査地で出現する。草本層には黒松内ではオクヤマザサが優占し，その他の調査地ではクマイザサが優占する。

(2)調査方法

1990年から2002年までの13年間，調査地内の約0.3～0.5haの範囲内に，シートトラップを8～16個設置した。それぞれのシートトラップは林冠ギャップやブナ以外の樹冠の下は避け，必ずブナ上層木の樹冠下に設置した。シートトラップは開口部の面積が0.258m²と1m²の2種類のもを用い，地上約1mの高さに塩化ビニール製支柱で固定した。5月から11月の間は，1～2カ月ごとにシートトラップの内容物を回収した。12月から4月の積雪期間はシートトラップを支柱から外し地表に置いた。

回収した内容物からブナの雌花序，殻斗，種子を取り出し，次の基準にしたがって分類し種子数を記録した。果皮がまだ淡緑色を呈している発達初期段階では，昆虫に食害された「虫害」と，食害と異常のない「未成熟」の2種類に分類した。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発達していない「シイナ」の3種類に分類した。

(3)雌花の開花数，結果率，虫害率，受粉失敗率の定義

未成熟種子は何らかの理由で胚の成長を止めたものであり，多くの植物種では受粉もしくは受精の失敗がその一因であると考えられている（水井 1989; Kikuzawa and Mizui 1990; 水井・菊沢1992）。そのため，ここでは未成熟種子は受粉・受精過程での問題により生じたと仮定した。虫害種子については，加害種ごとに分類していないが，種子食性昆虫種の調査（第2章）から，調査地域ではナナスジナミシヤクとブナヒメシンクイが主要な捕食者と考えられる。これら2種による種子捕食は，それぞれ受粉後の5月中旬から6月上旬，6月上旬から7月下旬に生じる（Igarashi and Kamata 1997; 第2章）が，この時期にはまだ受粉種子，未受粉種子を判別できないため，昆虫の捕食は受粉の成否に関係せず生じていると考えられる。したがって，ここでは虫害種子には受粉種子と未受粉種子の両方が含まれていると仮定した。

以上の仮定にのっとり，雌花の開花数（以下，開花数という），結果率，虫害率，受粉失敗率を以下の式で算出した。

雌花の開花数 = 充実種子数 + 虫害種子数 + シイナ種子数 + 未成熟種子数 (式1)

結果率 = 充実種子数 / 雌花の開花数 (式2)

虫害率 = 虫害種子数 / 雌花の開花数 (式3)

受粉失敗率 = (シイナ種子数 + 未成熟種子数) / (充実種子数 + シイナ種子数 + 未成熟種子数) (式4)

(4)データ解析

受粉効率仮説は，花粉密度が高い年ほど受粉失敗率が低くなるという関係により支持される。しかし，本研究では雄花序数（花粉量）を調べていないため，ここでは雄花序数と高い正の相関関係がある雌花の開花数（Saito et al. 1991; 杉田 2005）を代わりに用いて，受粉効率仮説の検証を行った。捕食者飽食仮説は，開花数と虫害率との関係，開花数の前年比と虫害率との関係を調べることで検証した。ここで用いる開花数の前年比は，前年の開花数に対する当年の開花数の比である。ニュージーランドのイネ科植物の *Chinochloa pallens* での先行研究によると，開花数と受粉失敗率との間，開花数の前年比と虫害率との間に明瞭な関係があることが報告されている（Kelly and Sullivan 1997）。そこで受粉失敗率と虫害率を予測するため，以下の式を用いた。

$$P_i = l e^{(m \times S_i)} + n \quad (\text{式5})$$

$$R_i = o e^{(p \times S_i - q)} + q \quad (\text{式6})$$

ここで P_i は i 年の受粉失敗率， S_i は i 年の開花数， R_i は i 年の虫害率， l, m, n, p, o, q は定数である。式5と式6は，観察された現象をよく説明できる生物学的にも妥当な関係式である（Kelly and Sullivan 1997）。以上の解析は5カ所のブナ林から得たデータを一括して行った。解析では，開花数の前年比を算出するため，種子落下がみられなかった2001年の恵山，乙部，北検山では開花数を0.001個/m²とした。

充実種子率の変動をもたらす死亡要因として，受粉失敗と虫害のどちらが相対的に重要かを評価するため，変動主要因分析（Varley and Gradwell 1960; Morris 1963）を行った。変動主要因分析は，元々は害虫などの個体数変動が生じる要因を明らかにするために開発された解析手法であるが，ブナのデータに適用すれば，結果失敗率（開花した雌花が充実種子に至るまでの死亡率）の年変動をもたらす要因として受粉失敗率と虫害率のどちらが重要であるかを知ることができる。分析では，雌花あたりの種子の総死亡率 K_i を i 年の受粉失敗による死亡 k_{1i} と虫害による死亡 k_{2i} の合計として扱った。それから，総死亡率 K_i に対する各死亡要因 (k_1, k_2) の相対的な重要性は，Podler and Rogers (1975) の方法にしたがい， K_i に対する各 k_i の回帰係数を求めて比べることで検討した。 k_1, k_2 は以下の式により求めた。

$$k_{1i} = -\log(N_{pi}/N_{fi}) \quad (\text{式7})$$

$$k_{2i} = -\log(N_{vi}/N_{pi}) \quad (\text{式8})$$

ここで， N_{pi} ， N_{fi} ， N_{vi} はそれぞれ i 年の雌花数，受粉種子数，充実種子数である。また，受粉種子数は以下の式で求めた。

受粉種子数 = 開花数 × (1 / 受粉失敗率) (式9)

変動主要因分析は5林分全てのデータセットに対して行ったが，虫害率が高い年には受粉種子数を評価できないため，その場合にはその年を除き分析を実行した。

Table.3-2. Actual data of the annual total seed crop in *Fagus crenata* at Kuromatunai, Japan, and hypothetical rearrangements of standardised total seed crop to yield higher and lower CVs between years.

表3-2. 黒松内における現実のブナ開花数データと様々な大きさの年変動を生じさせるために標準化した仮想の開花数データ

Year	Actual total seed crop	Standardized total seed crop
1990	698	0.7
1991	16	-1.020
1992	792	1.0
1993	28	-0.98
1994	392	-0.01
1995	735	0.89
1996	4	-1.05
1997	906	1.34
1998	9	-1.03
1999	124	-0.73
2000	637	0.63
2001	4	-1.05
2002	844	1.18
Mean	399	0
CV	0.94	1

開花数の年変動の大きさが変化することによって、受粉失敗率、虫害率、結果率がどのように影響を受けるのかを検討するために、Kelly and Sullivan (1997) のシミュレーションモデルを用いた。開花数の年変動の大きさは、開花数の変動係数CV (分散/平均) によって評価した。様々な大きさのCVの影響を評価するため、次式を用いて仮想のデータセットを作成した。

$$Y_i = \mu + a \mu X_i \quad (式10)$$

ここで Y_i は*i*年の仮想の開花数、 μ は現実の開花数の平均値、 a は仮想開花数の年変動の振幅 (CV)、 X_i は平均値が0、標準偏差が1によって標準化された*i*年の現実の開花数である。仮想開花数のCVが現実のCVを越えた時、モデルでは開花数の少ない年の開花数が負の値になるが、ここでは開花数の前年比を求めるため0に近い値 (0.001個/m²) に置き換えた。そして、平均開花数が変わらないように調整するため、他年のすべての値を一定に減じた。

虫害は開花数の前年比に強く依存している (Yasaka et al. 2003)。したがって、仮想の開花数データの捕食率を求めるために、開花数が多い少ないという相対的な連続性についても、平均値やCVと同様、いくつか条件を設定した。現実の開花数の年変動は、環境条件の変動に対する植物の反応によって決まっていると考えられる。そのため仮想の開花数データにおいても、開花数の変動パターンは崩さないようにした。仮想

のデータ作成に用いる現実の開花数データは、調査地間の開花数の相関係数の平均が0.64と、いずれの調査地でも同様の変動をしていたことから、ここでは黒松内のデータを利用した (Table 3-2)。

開花数の年変動の大きさが、受粉効率と種子捕食に与える影響を評価するため、仮想の開花数データに対して、5つの調査地から得られた開花数と受粉失敗率との関係式 (式5) と開花数の前年比と虫害率との関係式 (式6) を当てはめた。そして、各データセットにおけるシイナ数、受粉種子の虫害率、充実種子の加重平均を求めた。

3.3 結果

(1) 受粉効率と捕食者飽食

開花数 (充実種子、虫害種子、シイナ種子、未成熟種子の合計) は、いずれの調査地でも大きな年変動を示し、開花数のCVは恵山では0.90、上ノ国では0.84、乙部では1.13、北松山では1.24、黒松内では0.94であり、5林分の平均は1.02であった (Fig. 3-2)。

開花数と受粉失敗率との関係、開花数の前年比と虫害率との関係をFig. 3-3とFig. 3-4に示す。受粉失敗率は開花数と有意な関係が認められ、開花数が13年間の平均開花数 (398個/m²; 5林分の平均) よりも少ない場合には、受粉失敗率は約75%に達したが、開花数が平均開花数よりも多い場合には、受粉失敗率は平均43%にまで減少した (Fig. 3-3)。虫害率は開花数 ($R^2 = 0.29, n = 62, P < 0.0001$) よりも開花数の前年比との間で明瞭な関係があった (Fig. 3-4)。開花数の前年比が20倍未満の場合には、虫害率は約87%であったが、開花数の前年比が20倍以上の場合には、虫害率は平均30%まで減少した。

(2) 変動主要因分析

各調査地における13年間の雌花あたりの種子の総死亡率 K 、受粉失敗による死亡 k_1 、虫害による死亡 k_2 をFig. 3-5に示す。全般的に虫害による死亡は、受粉失敗による死亡よりも高かった。乙部、北松山、黒松内の調査地では K に対する k_2 の回帰係数は0.69以上であり、 k_2 が変動主要因であるといえた (Table 3-3)。一方、恵山、上ノ国の調査地では、 K に対する k_2 の回帰係数は0.62以下であり、 k_2 は変動主要因とはいえなかった。しかし、全ての調査地において、 k_2 の回帰係数は k_1 の回帰係数よりも大きく、充実種子率の変動をもたらす死亡要因として、受粉失敗よりも虫害が相対的に重要であるといえた。

(3) シミュレーションモデル

シミュレーションモデルでは、開花数の変動係数CVが変化するとともに、シイナ数、受粉種子の虫害数、充実種子数の加重平均も変化した (Fig. 3-6)。受粉失敗率はCV=0で45.8%、CV=1.0で42.4%と、CVの増大とともに減少はわずかであった。一方、受粉種子の虫害率は、CV=0では

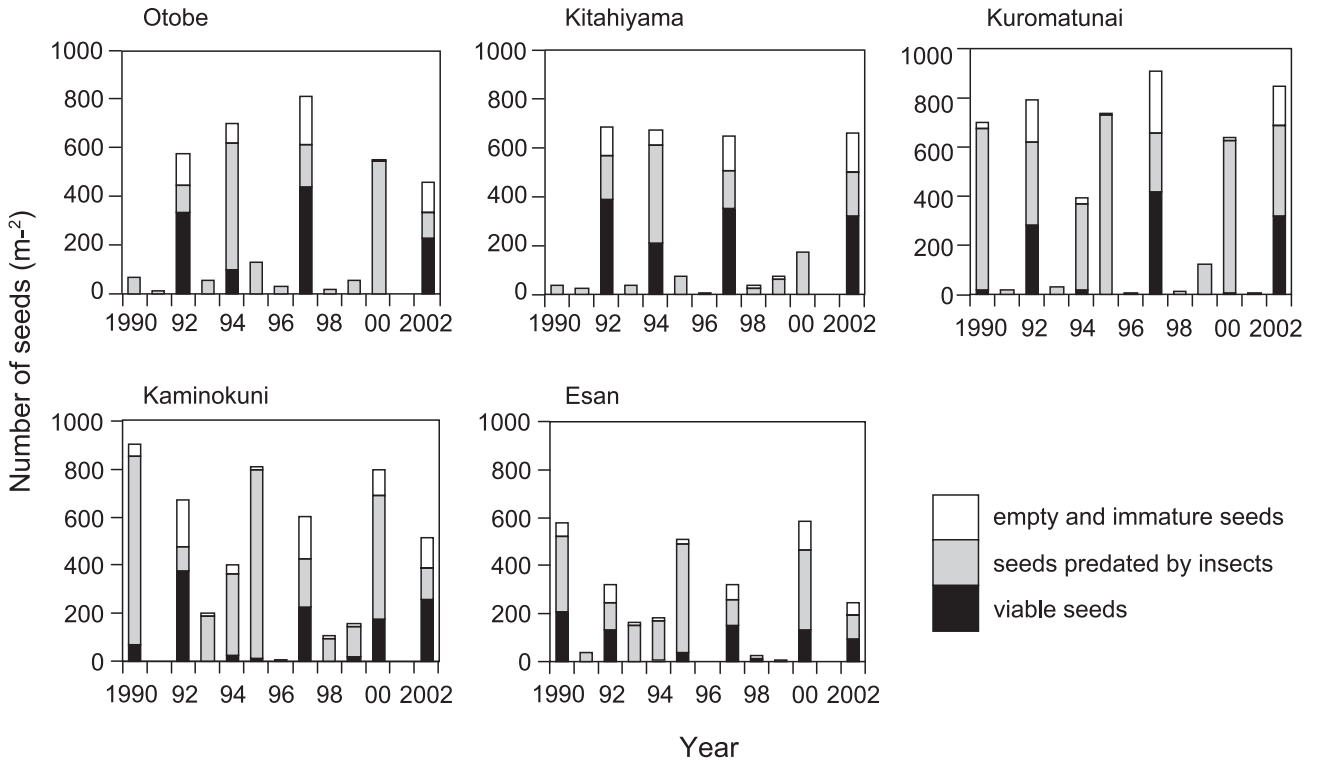


Fig.3-2. Annual variation in seedfall of *Fagus crenata* from 1990 to 2002 at five study sites in southwestern Hokkaido.

図3-2. 北海道南西部の5か所のブナ林における1990年から2002年の種子生産数の変動

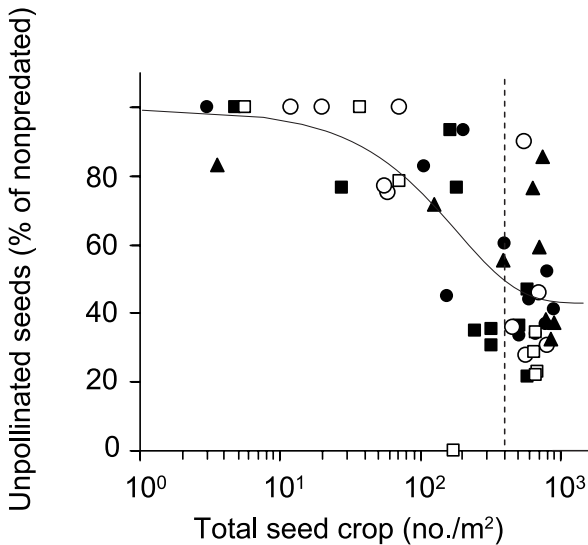


Fig.3-3. Factors affecting pollination efficiency in *Fagus crenata* in southwestern Hokkaido. Unpollinated seeds vs. annual total seed crop; $y = (59.27e^{-0.0063x}) + 41.1$, $R^2 = 0.56$, $n = 49$, $P < 0.0001$. Mean total seed production (398 seeds m^{-2}) is marked with a dashed line. Data from five forests and from 1990–2002 were pooled. ■: Esan; ●: Kaminokuni; ○: Otobe; □: Kitahiyama; ▲: Kuromatunai.

図3-3. 北海道南西部におけるブナの受粉効率に影響する要因 開花数と受粉失敗率の関係; $y = (59.27e^{-0.0063x}) + 41.1$, $R^2 = 0.56$, $n = 49$, $P < 0.0001$. 破線は平均開花数 (398 seeds m^{-2}) を示す。1990年から2002年の5林分のデータをプールしている。■: 恵山; ●: 上ノ国; ○: 乙部; □: 北桧山; ▲: 黒松内。

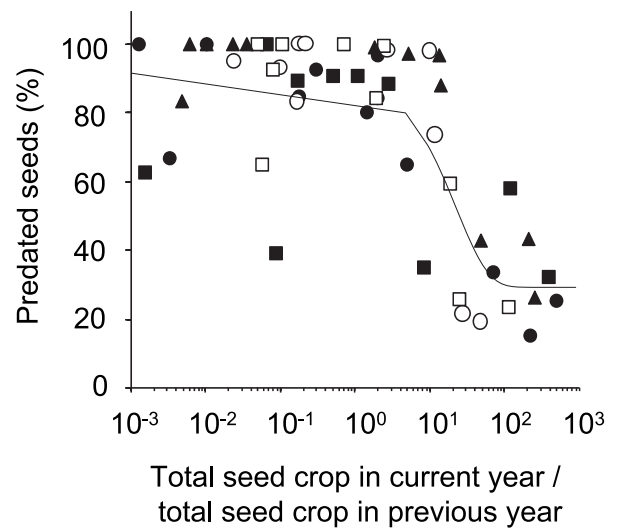


Fig.3-4. Factors affecting predator satiation in *Fagus crenata* in southwestern Hokkaido. Predation vs. ratio of successive total seed crops; $y = (62.42e^{-0.0413x}) + 29.4$, $R^2 = 0.71$, $n = 57$, $P < 0.0001$. Data from five forests and from 1990–2002 were pooled. ■: Esan; ●: Kaminokuni; ○: Otobe; □: Kitahiyama; ▲: Kuromatunai.

図3-4. 北海道南西部におけるブナの捕食者飽食に影響する要因 開花数の前年比と虫害率の関係; $y = (62.42e^{-0.0413x}) + 29.4$, $R^2 = 0.71$, $n = 57$, $P < 0.0001$. 1990年から2002年の5林分のデータをプールしている。■: 恵山; ●: 上ノ国; ○: 乙部; □: 北桧山; ▲: 黒松内。

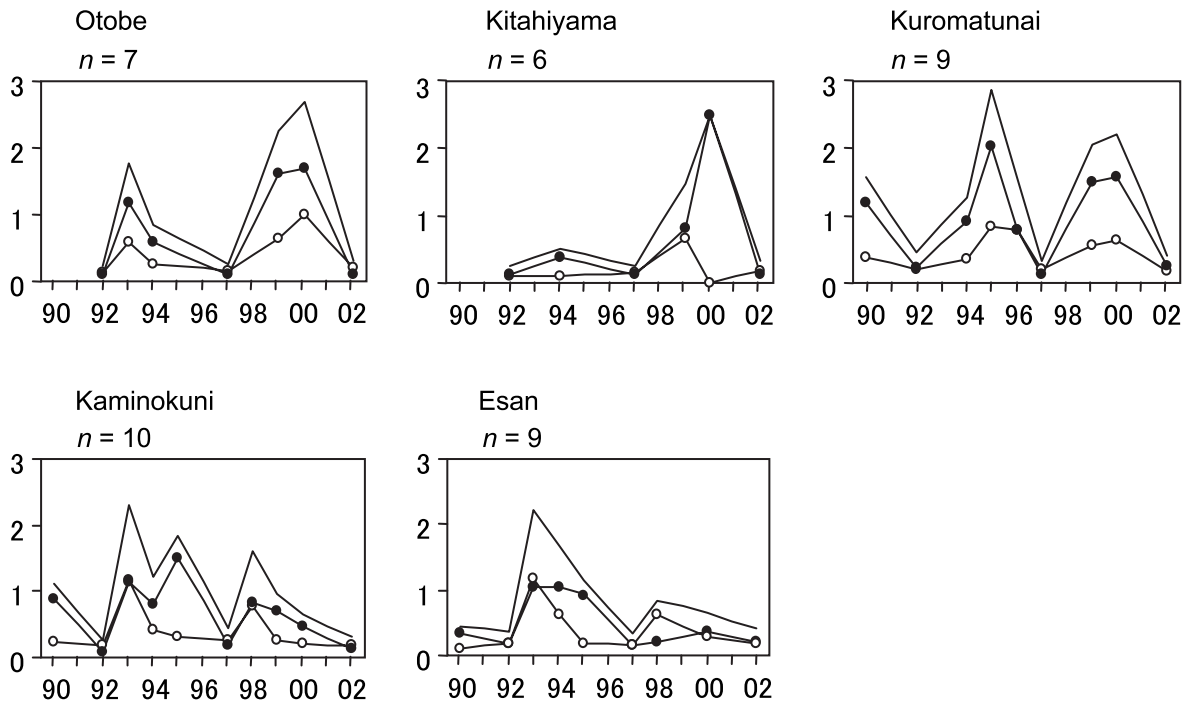


Fig.3-5. Relationship between total mortality and mortality due to pollination failure (○) or caused by predation (●) in seed production per flower in five beech forests. Key-factor analysis was performed excluding data sets with zero data or deficit values.

図3-5. 5か所のブナ林での、開花してから種子が成熟するまでの期間を通した総死亡率、受粉失敗率(○)、虫害率(●)の関係変動
 主要因分析では、開花数が0個/m²の年や虫害率が高く受粉種子数に欠損値のある年のデータは除外している。

Table.3-3. Values of the regression coefficient (*b*) and the coefficient of determination (*R*²) in the relationship between total mortality (*K*), mortality owing to pollination failure (*k*₁), and mortality owing to predation (*k*₂). The data points excluded from the analysis are 1991, 1996, 1999 and 2001 at Esan; 1991, 1996 and 2001 at Kaminokuni; 1990, 1991, 1995, 1996, 1997 and 2001 at Otobe; 1990, 1991, 1993, 1995, 1996, 1998 and 2001 at Kitahiyama; and 1991, 1993, 1998 and 2001 at Kuromatunai. All individual site data were used in the analysis of all sites (*n* = 41).

表3-3. 開花してから種子が成熟するまでの期間を通した総死亡率(*K*)と受粉失敗率(*k*₁)、虫害率(*k*₂)の関係における回帰係数(*b*)と決定係数(*R*²)
 恵山では1991年、1996年、1999年、2001年、上ノ国では1991年、1996年、2001年、乙部では1990年、1991年、1995年、1996年、1997年、2001年、北檜山では1990年、1991年、1993年、1995年、1996年、1998年、2001年、黒松内では1991年、1993年、1998年、2001年のデータを分析から除外している。全林分は5林分すべてのデータを含めている (*n* = 41)。

Site	Relation	<i>b</i>	<i>R</i> ²
All	<i>k</i> ₁ - <i>K</i>	0.281	0.57
	<i>k</i> ₂ - <i>K</i>	0.719	0.90
Esan	<i>k</i> ₁ - <i>K</i>	0.473	0.78
	<i>k</i> ₂ - <i>K</i>	0.527	0.82
Kaminokuni	<i>k</i> ₁ - <i>K</i>	0.382	0.65
	<i>k</i> ₂ - <i>K</i>	0.618	0.83
Otobe	<i>k</i> ₁ - <i>K</i>	0.307	0.95
	<i>k</i> ₂ - <i>K</i>	0.693	0.99
Kitahiyama	<i>k</i> ₁ - <i>K</i>	0.020	0.01
	<i>k</i> ₂ - <i>K</i>	0.980	0.94
Kuromatunai	<i>k</i> ₁ - <i>K</i>	0.258	0.82
	<i>k</i> ₂ - <i>K</i>	0.742	0.97

42.4%であったが、CV=1.0では16.9%となり大きな減少を示した。しかし、CVが1.0を越えると、受粉種子の虫害率は一定に落ち着いた。一方、充実種子率はCV=0では5.8%であったが、CV=1.0では40.7%と、急激な増大を示した。

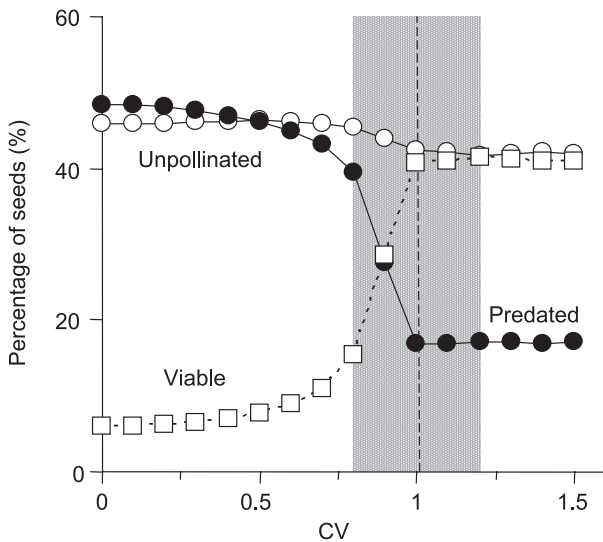


Fig.3-6. Effect of varying the CV of the total seed crop (at a constant mean total seed crop and constant qualitative pattern between years) on weighted mean pollination failure, predation of pollinated seeds and viable seeds. The various hypothetical data sets were constructed based on modifications of the real time-series data set for one site (Kuromatunai). The pollination failure rate and the seed predation rate were calculated from the equations for pollination and predation based on the combined data sets across all five sites (from Fig. 3-3, 4). The range of five field CVs (0.8-1.2) is marked with a band. The mean of the five CVs (1.02) is marked with a dashed line.

図3-6. 開花数の年変動の増大が、受粉失敗種子、虫害種子、充実種子の比率に及ぼす影響（平均開花数と年変動パターンを一定としている）
黒松内の開花数データを改変して、シミュレーションに用いる仮想のデータセットをつくった。各データセットにおける、受粉失敗率と虫害率はそれぞれ図3-3と図3-4の関係式から求めた。網かけの部分は5か所のブナ林の実際の開花数の変動幅（0.8-1.2）を示し、破線はその平均（1.02）を示している。

3.4 考察

(1) 受粉効率

ブナでは開花数が多いほど受粉失敗率が少なくなる負の関係がみられた (Fig. 3-3)。これは、多くの報告 (Nilsson and Wästljung 1987; Norton and Kelly 1988; Smith et al. 1990; Shibata et al. 1998, 2002; Houle 1999) と同様に、ブナには特定の年にまとまって開花することで、受粉効率を向上させるメリットがあることを示している。風媒花で自家不和合性の植

物であるブナでは、多くの個体がそろって開花することにより、他家受粉率が高まり、受粉失敗率は低下していると考えられる。

ブナにおける受粉効率仮説の検証は、茨城県小川 (Shibata et al. 2002)、岩手県雫石 (杉田2005) で行われている。しかし、いずれのブナ林でも、受粉効率仮説を支持する結果は報告されておらず、本研究とは一致しなかった。このように相反する結果が生じた原因としては、各研究で受粉失敗率（受粉率）の算出方法が異なっていることが関係していると考えられる。ブナでは種子の虫害率が高くかつ昆虫の種類により加害時期が異なるため、シードトラップによる調査では真の受粉失敗率を知ることは難しい。本研究では、北海道における種子食性昆虫の種類、摂食時期から、虫害種子には受粉種子と未受粉種子の両方が含まれていると仮定したが、Shibata et al. (2002) と杉田 (2005) はともに虫害種子を受粉種子とみなしている。ブナにおける受粉効率仮説の正確な検証のためには、真の受粉失敗率の算出が必要であり、この点に関しては今後検討が必要と考えられる。

ブナのマスティングには、受粉効率向上という適応的意義が存在することが示されたが、では大量開花によりどの程度のメリット向上があるのだろうか。そして、このメリットのために、マスティングが進化したと考えると良いのだろうか。ここでは、受粉効率仮説のさらなる検証のため、Kelly et al. (2001) によって提案された、受粉効率のメリットを評価するモデルを用いて検討してみたい。このモデルは、大量開花することで受粉率がどの程度高まるのかを、平均開花時（長期間で平均した時の開花数）の受粉率と比べることで評価するものである。平均開花時の受粉率が低く、大量開花時の受粉率が高い植物ほど、受粉効率向上のメリットが高いと考えられる。Fig. 3-3をもとにブナの受粉率を計算し、モデルに当てはめ、Kelly et al. (2001) が報告したマスティング植物5種と比較した (Fig. 3-7)。ブナの受粉率は開花数の変動係数CVが大きくなるにともなって増加していた。しかし、その増加率は他のマスティング植物5種と比べると、自家和合性のイネ科植物 *C. pallens* よりは高いものの、ナンキョクブナ属の2樹種 *Nothofagus solandri*, *N. menziesii* よりは低く、マキ科リムノキ属 *Dacrydium cupressinum*、カバノキ属 *Betula alleghaniensis* と同程度であり、受粉効率向上のメリットは相対的に中程度であった。Kelly et al. (2001) は、この程度のメリットではマスティングが進化したとは考えられず、捕食者飽食など別の自然淘汰圧が存在するのではないかと指摘している。したがって、受粉効率だけではブナのマスティングの進化を説明できないと考えられる。

近年、森林樹木におけるマスティングが、植物体内の資源動態と花粉制限により引き起こされているとの報告がある (Isagi et al. 1997; Satake and Iwasa 2000, 2002a,b; Iwasa and Satake 2004)。これらを説明する資源動態モデルでは、繁殖に

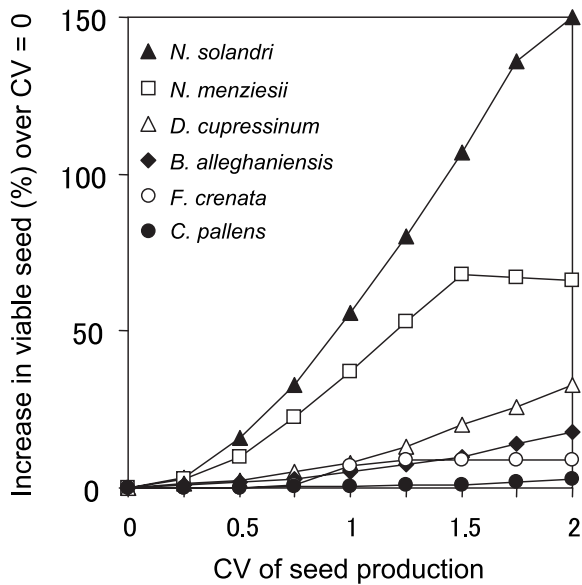


Fig.3-7. Effect of increasing levels of mast seeding (coefficient of variation of seed output) on relative pollination benefits (percentage increase in viable seed over CV = 0) in six plant species. In each case, the predicted pollination level at constant seed output is set as the baseline, and the percentage increase in viable seed with greater coefficients of variation is shown. Data for *Nothofagus solandri*, *N. menziesii*, *Dacrydium cupressinum*, *Betula alleghaniensis*, and *Chionochloa pollens* are presented from Kelly et al. (2001).

図3-7. マスティング植物6種における、開花数の年変動(CV)の増大が受粉率の増加に与える影響
開花数の変動による受粉率向上のメリットは、毎年一定数が開花した時(CV = 0)の受粉率との比較で評価している。*Nothofagus solandri*, *N. menziesii*, *Dacrydium cupressinum*, *Betula alleghaniensis*, *Chionochloa pollens* のデータはKelly et al. (2001) から引用。

利用できる資源は、体内に毎年蓄積されてゆき、その蓄積量があるレベル(閾値)を越えた時、蓄積量と閾値との差の資源が開花コストとして用いられ、個体は開花すると仮定している。花は引き続き結実にいたるが、その結実コストにより資源の蓄積量は閾値を下回ることになる。またモデルでは、結実とは他個体のつくる花粉量に制約されることを仮定しており、その結果、周囲の個体と資源状態がそろい、同調した不規則な大量開花結実現象が生じるとしている(佐竹 2007)。したがって、マスティングにおける受粉効率仮説のさらなる検証にあたっては、本研究で行った個体群レベルの受粉率の調査ではなく、個体レベルでの調査が必要と考えられる。

(2)捕食者飽食

虫害率は開花数よりも開花数の前年比と明瞭な関係がみられた(Fig. 3-4)。開花数が前年の20倍を越えると虫害率は著しい減少をした。これは不作年に種子捕食者を飢えさせ個体数を減らしていること、翌年の豊作年に捕食者が食べきれないほどの種子を生産して、種子の生存率を高くしているこ

とを示している。同様の関係は、青森県八甲田と秋田・岩手県境の八幡平(鎌田 1996)、岩手県雫石(杉田 2005)など東北地方のブナ林でも報告されており、ブナでは種子散布前の段階において捕食者飽食仮説が成り立つと考えられる。

ブナ種子を摂食する昆虫の種類数は、現在までに27種が明らかにされている(五十嵐 1994; Igarashi and Kamata 1997)。このうち、ブナヒメシクイの捕食が種子の生存にもっとも強い影響を与えている(Igarashi and Kamata 1997; 小川 2003)。ブナヒメシクイは1年に1世代が繰り返す1化性昆虫とされ、ブナ種子だけを食べるスペシャリストである。北海道を含め各地のブナ林でブナヒメシクイが主要な種子食者であることが報告されており(鎌田ら 2001; 小川 2003; 第2章)、ブナにおける開花の年変動はブナヒメシクイの捕食を回避するためにもたらされた可能性が高いと考えられる。これまで捕食者飽食仮説は、種子散布前に種子食スペシャリストによって捕食を受ける植物種で支持されている(Kelly and Sullivan 1997; Shibata et al. 2002)。ニュージーランドの高原に生育するイネ科植物*C. pallens*では、開花数の前年比と3種のスペシャリスト昆虫による虫害率との間に有意な負の関係がある(Kelly and Sullivan 1997)こと、日本の落葉広葉樹林の6樹種(アカシデ、イヌシデ、クマシデ、ミズキ、イヌブナ、コナラ)では、散布前の種子捕食昆虫を飽食させている(Shibata et al. 2002)ことが報告されている。増殖率が高く、また他の捕食者に比べ種子をより早く摂食できるスペシャリスト昆虫は、マスティングにおける重要な自然淘汰圧として働いていると考えられる。

(3)開花数の年変動の適応的意義

マスティングには、ある年に花を大量生産するという形質と連続する2年間の開花数を変化させるという形質が存在する。前者は受粉効率仮説と関係する形質であり、後者は捕食者飽食仮説と関係する形質である。この形質はよく似ているが異なる点を含んでいる。例えば、受粉効率仮説では2年続いて大量開花することは有利であるが、捕食者飽食仮説では有利でない。したがって、どちらの淘汰圧がマスティングにとって重要かで進化する形質は異なると予想される(Norton and Kelly 1988; Koenig et al. 1994)。そのため、マスティングの自然淘汰圧の相対的重要性を評価することは、マスティングが生じる生理学的なメカニズムを探る上においても重要と考えられる。

変動主要因分析により、充実種子率の変動をもたらす死亡要因として、受粉失敗よりも虫害が相対的に重要であることがわかった(Fig. 3-5, Table 3-3)。ブナの開花数の年変動は、種子捕食者から逃れるために進化した現象であり、ある年に花を大量生産するという形質よりも、連続する2年間の開花数を変化させるという形質に対して淘汰圧がかかっていると考えられた。それでは、ブナにおける開花数の年変動は、種子捕食を回避し結果率を高めるため、どのような状態

にあるのだろうか。ここではシミュレーションモデルの解析結果をもとに検討してみたい。

毎年一定量が開花した場合 ($CV = 0$) に比べ、開花数の年変動が大きくなることで、充実種子の比率は大きく向上していた (Fig. 3-6)。しかし、受粉失敗率と虫害率の変化の程度は大きく異なり、CVの増大にともない、受粉失敗率がわずかに減少しなかったのに対して、虫害率はCVが0.8を越えると急激な減少を示した。実際、本研究で調査したブナ林における開花数のCVが1.02 (範囲0.84~1.24) であることを考えると、ブナのマスティングには受粉効率を向上させることよりも種子捕食を回避することに強いメリットが存在するといえた。また、開花数の増大にともない虫害率は減少し続けるのではなく、CVが1.0を超えると減少は止まり、実際生じている変動以上に変動が大きくなって、捕食者飽食のメリットは向上しないことを示していた。したがって、ブナにおける開花数の年変動は、種子捕食を回避し結果率を高めるために最適な状態にあると考えられた。

一般に、淘汰圧が強かかっている植物ほど、種子生産の年変動が大きいとされ (Silvertown 1980; Kelly 1994; Koenig et al. 2003)、マスティングに対するメリットがほとんどない植物では、種子生産や開花数のCVがおおよそ0.85~1.35の範囲、強い淘汰圧がかかっている植物ではCVは1.35を上回ると考えられている (Kelly et al. 2001)。例えば、ブナ同様に淘汰圧として捕食者飽食が存在するイネ科植物 *C. pallens* は、開花数のCVが1.8と高く (Kelly and Sullivan 1997)、このことを支持している。しかしながら、ブナでは開花数のCVが1.02と、多くのマスティング植物の中でも中程度の大きさでしかなく (Kelly 1994; Kelly and Sork 2002; Koenig et al. 2003)、Kelly et al. (2001) の指摘とは一致しない。したがって、CVは必ずしも淘汰圧の強さに依存していない可能性が考えられる。この問題については、近年、Koenig et al. (2003) が、個体群内の種子生産パターンをこれまでの評価基準である個体群の変動性 CV_p だけでなく、個体の変動性 CV_i と個体間の同調性 r_p を加えて評価し直すことで整理しており、それぞれの仮説と仮説による予測を詳細に述べている。そこでは、淘汰圧が受粉効率や地域的な広がりを持った種子捕食者である場合では、植物は高い CV_p と CV_i と r_p を持つことを、そして淘汰圧が局所的にしか分布しない種子捕食者の場合や、局所的なスペシャリストと移動能力が高いジェネラリストの両方が存在する場合などでは、植物は中程度の CV_p と高い CV_i と低い r_p を持つことを予測している。したがって、ブナの開花数のCVがなぜ1.0であるのかを明らかにするためには、ブナにおける種子捕食者の移動能力、繁殖能力、 CV_i 、 r_p を調べる必要があると考えられる。

第4章 ブナにおけるマスティングのメカニズム

4.1 はじめに

前章では、ブナのマスティングが種子捕食者からの逃避により進化した現象であり、現在生じている開花数の年変動は、捕食を回避し種子の生存を高めるのに最適な状態にあることを明らかにした。では、こうした開花数の年変動はどのようなメカニズムによって引き起こされているのだろうか。現在、さまざまなマスティング植物でその原因となる要因が明らかになりつつあるが (第1章)、ブナでは未だに明瞭な解答は得られていない。

マスティングは花や種子の生産数が同調的に年変動することである。したがって、マスティングの至近要因の解明には、変動性と同調性のメカニズムの説明が必要となる。これまでの研究によると、種子生産の年変動には植物体内の貯蔵養分などの資源量の変動が関係し、個体間の同調には気象条件が関係すると考えられている (第1章)。

本章では、北海道におけるブナのマスティングの至近要因について、長期観測データの解析によって検証する。そして、ブナのマスティングにおける至近要因と究極要因の関係について考察する。

4.2 研究方法

(1) データ解析

開花や結実といった繁殖活動には、炭水化物やミネラルなどの資源が必要である (Larcher 1994)。そのため、数年に1度の豊作年に大量の花や種子を生産するマスティング植物では、繁殖のために必要な資源を体内に貯蔵していると考えられている (Sork et al. 1993; Koenig and Knops 2000)。しかし、植物体内の貯蔵資源の動態を調べ、マスティングとの関係を検証した研究は少なく (Ichie et al. 2005; 市栄 2006)、多くの研究では、花や種子生産数の長期データを自己相関分析することで、貯蔵資源がマスティングに及ぼす影響を評価している (Norton and Kelly 1988; Sork et al. 1993; Koenig et al. 1994; Koenig and Knops 2000; Masaka and Maguchi 2001; Ranta et al. 2005)。この方法は、マスティングへの資源の影響を示す直接的な証拠とはならないが、資源の動態が本質的に重要なことを示している。そこで本研究では、ブナのマスティングへの資源動態の影響を検証するため、北海道南西部のブナ天然林5カ所で調べられた13年間の雌花の開花数データ (第3章) を用いて、当年と1年前の開花数の自己相関係数および当年と2年前の開花数との偏自己相関係数 (1年前の開花数の影響を除いたもの) を求めた。また、開花数は対数変換 $\log(x+1)$ した後、解析に用いた。

ブナのマスティングへの気象変動の影響を検証するため、気象条件と開花数との関係を調べた。いつ頃のどんな気象条件が開花数に影響しているのかわからないため、解析では前

年の4月から6月までの10日間ごとに平均日最高気温、平均日平均気温、平均日最低気温、および10日間で最高の日最高気温、最低の日最低気温を対象とした。対象期間を4月から6月までとした理由は、(1)北日本では6月下旬頃にブナの花芽の原基がつくられること(三上・北上 1983)、(2)花芽分化の刺激となる気象条件は花芽の原基がつくられ始めるより前に作用すること(Owens 1995)による。解析では、恵山、上ノ国、乙部、北桧山、黒松内の調査地からそれぞれ23km, 14km, 14km, 11km, 8km離れたAMeDAS観測点(函館、江差、鶉、今金、黒松内)の気温データを用い、対数変換 $\log(x+1)$ した開花数と各気温値との相関係数を求めた。

ヨーロッパブナやアメリカブナでは乾燥がマस्टーイングのトリガーとなっているが(Piovanson and Adams 2002)、本研究では、開花数と乾燥の影響については調べなかった。その理由としては、すでに寺澤(1997)が1990~1993年の4年間について、Yasaka et al. (2003)が1990~2000年の11年間について、開花数と降水量、気候の乾湿度(蒸発散能/降水量)との関係を調べており、そのいずれにおいても明瞭な関係が得られなかったことによる。

ブナの開花数に及ぼす過去の繁殖量と気象条件の影響を同時に評価するため、重回帰分析を行った。独立変数は、当年と1年前の開花数との間にだけ有意な負の自己相関があったこと、4月下旬から5月中旬までの10日間の平均日最低気温(以下、最低気温という)と開花数の間に有意な相関関係があったことから、前年の開花数と4月下旬~5月中旬の最低気温とした。また、予備解析では、独立変数に用いる最低気温の期間を決定するため、4月下旬、5月上旬、5月中旬、4月下旬~5月上旬、5月上旬~中旬、4月下旬~5月中旬の組み合わせについて検討し、4月下旬~5月中旬の期間が開花数に最も影響を与えていることを確認した。開花数を説明する重回帰モデルの選択は、赤池の情報量基準(AIC)と自由度調整済みの決定係数(Adjusted R^2)により行った。AICが最も小さく、Adjusted R^2 が最も大きいモデルが、開花数を最も良くかつ単純に説明できるモデルである。解析では全ての変数を対数変換 $\log(x+1)$ して用いた。また、独立変数間の多重共線性の問題については、Quinn and Keough (2002)にしたがい、トレランス(tolerance)値が0.1以下にないことを確認した。開花数と4月下旬~5月中旬の最低気温は、調査地間の相関係数の平均がそれぞれ0.62, 0.92であり、いずれの調査地でも同じように変動していたことから、重回帰分析は調査地ごとに行った。

4.3 結果

開花数は、いずれの調査地においても年によって大きく変動し(変動係数CV = 0.84~1.24)、恵山では0~583個/m²、上ノ国では1~900個/m²、乙部では0~812個/m²、北桧山では0~683個/m²、黒松内では4~906個/m²が開花した

(Fig. 3-2)。全ての調査地で開花数が相対的に少なかった年(40個/m²未満)は、1991年、1996年、2001年であった。充実種子数もまた大きな年変動を示し、そのCVは1.26~1.83であった。全ての調査地で共通して充実種子数が多かった年は、1992年、1997年、2002年であった。

自己相関分析では、上ノ国、乙部、黒松内の3つの調査地で、当年と1年前の開花数との間に有意な負の相関が認められた(Table 4-1)。また、恵山と北桧山においても、有意ではないものの、開花数と1年前の開花数との間に負の相関があった。当年と2年前の開花数の偏自己相関係数は、有意ではないものの負の傾向があった。

Table 4-1. Temporal autocorrelation coefficients at 1-year time lags (ACF1) and partial autocorrelation coefficients at 2-year time lags (ACF2) in the total seed crop of *Fagus crenata* at five sites.

表4-1. ブナ5林分の開花数データにおける1年前の開花数との自己相関係数(ACF1)と2年前の開花数との偏自己相関係数(ACF2)

Site	ACF1	ACF2
Esan	-0.496	0.032
Kaminokuni	-0.564 *	-0.316
Otobe	-0.555 *	-0.268
Kitahiyama	-0.525	-0.327
Kuromatunai	-0.701 *	-0.513

Note: *, statistical significance at $P < 0.05$.

開花数と気温変数との相関関係は、いずれの調査地においても類似した傾向を示した(Table 4-2)。開花数は、4月下旬の最低気温(恵山, $r = -0.62, P < 0.05$; 黒松内, $r = -0.58, P < 0.05$)、5月上旬の最低気温(恵山, $r = -0.58, P < 0.05$; 上ノ国, $r = -0.67, P < 0.05$)、5月中旬の最低気温(恵山, $r = -0.71, P < 0.01$; 乙部, $r = -0.66, P < 0.05$; 黒松内, $r = -0.69, P < 0.01$)と負の相関があった。4月下旬、5月上旬、5月中旬の最低気温のうち、いくつかの期間では相関は有意でなかったが、全体的に見ると、この期間の相関が最も強かった。したがって、4月下旬~5月中旬の最低気温は翌年の開花数と密接な関係があると考えられた。

いずれの調査地においても、4月下旬~5月中旬の最低気温が平年値(1979~2000年の22年間の平均)より1℃以上高いと、翌年ほとんど開花しなかった(Fig. 4-1; ただし1999年の上ノ国、北桧山、黒松内を除く)。また、この平年値より1℃高い気温は、恵山で5.9℃、上ノ国で7.1℃、乙部で4.3℃、北桧山で4.3℃、黒松内で3.5℃であり、この気温値と年平均気温との間には有意な正の相関が認められた(Fig. 4-2; $r = 0.99, n = 5, P = 0.001$)。各AMeDASの1979~2000年の気温データをもとに、平年値より1℃高い気温値を越える年の発生確率を求めたところ、恵山、上ノ国、北桧山、黒松内では0.23、

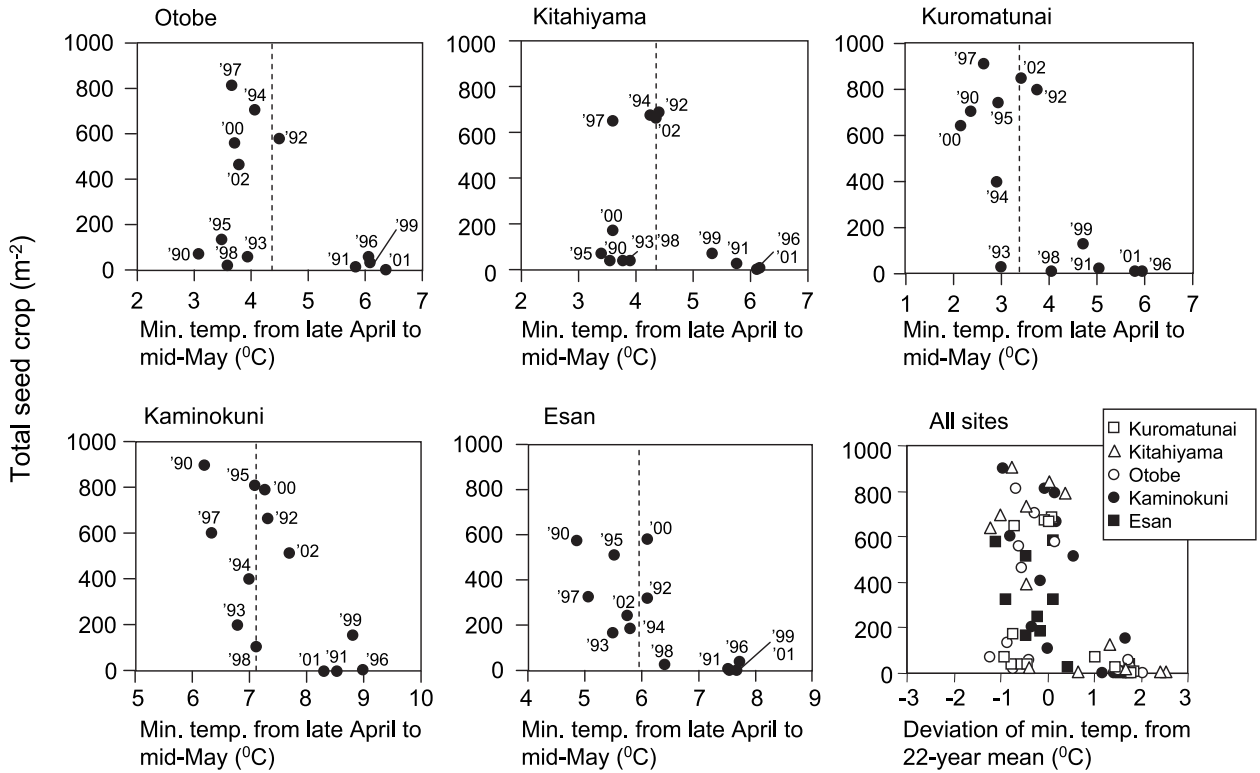


Fig.4-1. Relationships between total seed crop of *Fagus crenata* and mean of the minimum daily temperatures from late April to mid-May in the preceding year at the five study sites. The 22-year (1979–2000) means of the minimum temperatures from late April to mid-May at each site (5.9, 7.1, 4.3, 4.3, and 3.5 °C for Esan, Kaminokuni, Otobe, Kitahiyama, and Kuromatunai, respectively) are indicated by the broken lines. The graph at the lower right indicates the integrated trend for the five sites; note that the horizontal axis represents the deviation of min. temp. from the 22-year mean.

図4-1. 開花前年の4月21日から5月20日の日最低気温の平均値と開花数との関係

破線は各林分での4月21日から5月20日の日最低気温の22年平均（1979～2000年）を示す（恵山，上ノ国，乙部，北松山，黒松内でそれぞれ5.9℃，7.1℃，4.3℃，4.3℃，3.5℃）。右下のグラフは5林分をまとめたもので，横軸は22年平均からの偏差を示す。

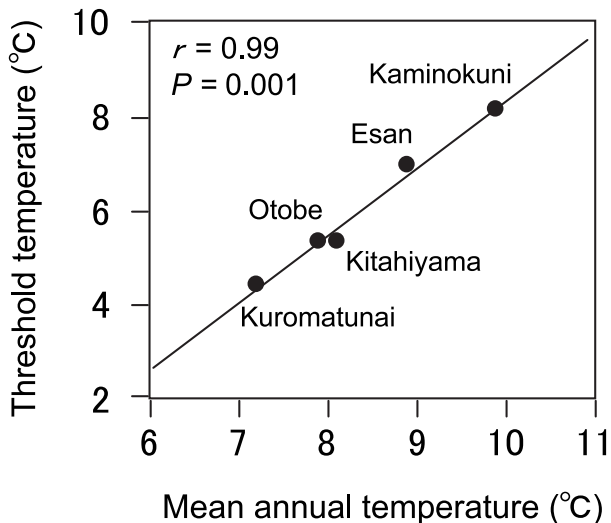


Fig.4-2. Relationships between mean annual temperatures and critical minimum temperatures for the total seed crop at the five study.

図4-2. 5か所のブナ林における年平均気温と開花に決定的な最低気温との関係

乙部では0.18となった。

重回帰分析では，上ノ国，乙部，北松山，黒松内の4つの調査地において，1年前の開花数（TSC1）と4月下旬～5月中旬の最低気温（Min. temp.）の2つの独立変数を組み込んだモデルが選択され，開花数の変動の58～83%を説明することができた（Table 4-3）。一方，恵山では，2つの変数を組み込んだモデルは，開花数を説明する最高のモデルではないものの，開花数の変動の66%を説明することができた。標準化回帰係数を比較すると，Min. temp.はTSC1の1.05～1.36倍の値を示し，開花数に与える変数の相対的寄与度はいずれの調査地においても同程度であった（Table 4-4）。

Table 4-2. Correlation coefficients between log(x + 1)-transformed total seed crop of *Fagus crenata* and temperatures from April to June of the year preceding flowering.

表4-2. 対数変換したブナの開花数と開花前年の4月から6月の諸気温値との相関係数

Site	April			May			June		
	Early	Middle	Late	Early	Middle	Late	Early	Middle	Late
10-day mean of mean daily temperatures									
Esan	-0.26	0.28	-0.37	-0.57*	-0.35	-0.10	0.22	-0.07	-0.09
Kaminokuni	-0.48	0.44	-0.21	-0.68*	-0.41	-0.12	0.01	-0.32	-0.13
Otobe	-0.46	0.24	-0.14	-0.56*	-0.45	-0.03	0.26	-0.13	-0.27
Kitahiyama	-0.29	0.28	0.02	-0.39	-0.14	-0.04	0.16	-0.05	0.00
Kuromatunai	-0.36	0.53	-0.36	-0.57*	-0.22	0.12	0.26	-0.01	-0.13
10-day mean of maximum daily temperatures									
Esan	-0.21	0.31	-0.10	-0.44	-0.14	-0.04	0.30	-0.05	-0.03
Kaminokuni	-0.45	0.46	-0.02	-0.65*	-0.44	-0.04	0.09	-0.34	-0.21
Otobe	-0.43	0.26	0.24	-0.49	-0.24	0.08	0.37	-0.28	-0.32
Kitahiyama	-0.32	0.24	0.29	-0.13	-0.03	0.01	0.21	-0.15	-0.03
Kuromatunai	-0.32	0.43	0.00	-0.38	0.03	0.17	0.47	-0.04	-0.12
10-day mean of minimum daily temperatures									
Esan	-0.10	0.20	-0.62 *	-0.58*	-0.71 **	-0.38	0.03	-0.10	-0.24
Kaminokuni	-0.37	0.42	-0.43	-0.67*	-0.50	-0.38	-0.16	-0.28	-0.11
Otobe	-0.13	0.07	-0.41	-0.26	-0.66 *	-0.16	-0.05	0.10	-0.19
Kitahiyama	-0.05	0.16	-0.30	-0.46	-0.40	-0.15	-0.04	0.15	-0.05
Kuromatunai	-0.18	0.39	-0.58 *	-0.43	-0.69 **	-0.20	-0.24	0.07	-0.07
10-day absolute maximum daily temperatures									
Esan	-0.40	0.31	-0.16	-0.21	-0.32	0.01	0.36	-0.08	0.01
Kaminokuni	-0.47	0.13	0.29	-0.37	-0.75 **	-0.04	0.18	-0.12	-0.17
Otobe	-0.45	0.18	0.04	-0.27	-0.50	0.02	0.40	-0.10	-0.30
Kitahiyama	-0.14	0.24	0.05	0.31	-0.30	0.08	0.30	-0.24	0.16
Kuromatunai	0.00	0.32	0.13	-0.12	-0.34	0.32	0.54	-0.21	0.23
10-day absolute minimum daily temperatures									
Esan	-0.34	0.03	-0.43	-0.58*	-0.41	-0.42	-0.19	0.16	-0.20
Kaminokuni	-0.07	0.28	-0.47	-0.64*	-0.50	-0.55	-0.03	-0.07	-0.30
Otobe	0.00	-0.07	-0.34	-0.36	-0.42	-0.43	-0.05	0.07	-0.38
Kitahiyama	-0.41	-0.21	-0.13	-0.49	-0.42	-0.12	-0.02	0.09	-0.24
Kuromatunai	-0.23	0.12	-0.22	-0.28	-0.39	-0.16	-0.12	0.02	-0.36

Note: *, statistical significance at $0.01 \leq P < 0.05$; **, statistical significance at $P < 0.01$.

4.4 考察

(1) マスティングの変動と同調のメカニズム

植物はある年に花や種子を大量生産するため、積極的な資源の年次配分を行っていると考えられる (Sork et al. 1993; Koenig et al. 1994)。大量の種子生産には多くの資源が必要なため、豊作年と豊作年間の凶作年に資源の蓄積を行っており、蓄えた資源を豊作年に投資していると考えられる。こうした考えは、近年研究が進んでいる植物個体の資源動態に関する理

論研究によっても説明されており (Isagi et al. 1997; Satake and Iwasa 2000; Rees et al. 2002; Satake and Bjørnstad 2008)、資源量の変動がマスティングを引き起こす原因のひとつであると理解されている。本研究で、当年と1年前の開花数との間に負の自己相関が認められた結果は、植物体内でのこうした資源動態を反映したものと考えられる。また、当年と2年前の開花数の偏自己相関係数も負の値であったこと (恵山を除く) からは、ブナでは枯渇した資源の回復に1年以上を要す

Table.4-3. Comparison of combinations of two predictor variables, that is, total seed crop of *Fagus crenata* in the preceding year (TSC1) and minimum temperatures from late April to mid-May, based on multiple regression analysis of the total seed crop ($n = 12$).

表4-3. 重回帰分析によるブナの開花数に対する2つの説明変数、前年の開花数(TSC1)と4月21日から5月20日の日最低気温の組み合わせの比較($n = 12$)

Note: The smallest AIC and largest adjusted R^2 values indicate the best subset of predictors. Significant predictor variables: *, $0.01 \leq P < 0.05$; **, $0.005 \leq P < 0.01$; ***, $P < 0.005$.

Model structure	R^2	Adjusted R^2	AIC
Esan			
Min. temp.***	0.709	0.680	7.45
TSC1 + min. temp.***	0.721	0.659	8.96
Kaminokuni			
TSC1 + min. temp.*	0.655	0.578	10.70
Min. temp.*	0.492	0.441	13.33
Otobe			
TSC1 + min. temp.***	0.752	0.697	5.49
Min. temp.*	0.441	0.386	13.23
Kitahiyama			
TSC1 + min. temp.***	0.797	0.752	0.07
Min. temp.*	0.384	0.323	14.38
Kuromatunai			
TSC1 + min. temp.***	0.862	0.831	-0.27
Min. temp.***	0.601	0.561	10.45

ると考えられる。したがって、ブナの開花数の年変動は、体内の貯蔵資源量の変動によって引き起こされていることが強く示唆される。

ブナの開花数は、開花前年の4月下旬、5月上旬、5月中旬の最低気温と高い負の相関があり (Table 4-2)、4月下旬～5月中旬の最低気温がブナの花芽分化と関係していることが示された。また、開花数と4月下旬～5月中旬の最低気温の関係 (Fig. 4-1) からは、開花を決定する気温の閾値が平年値 (1979～2000年の22年間の平均) の約+1℃にあることが示された。最低気温が平年の約1℃以上高いと開花が抑制されるのである。この反応はいずれの調査地でも同じであり、4月下旬～5月中旬の気温条件がブナの繁殖休止 (あるいは開花) の合図 (cue) になっていると考えられた。

ブナのマスティングと気象条件との関係については、これまで多くの研究者がブナの開花数や充実種子数と関係のある気象条件の探索を試みているが、開花の合図の有効な候補は見つかっていない。例えば、寺澤 (1997) は本研究のデータセットのうち1990年から1993年までの4年間のデータを用いて、開花数と前年5月から10月までの月平均気温、月降水量、および月ごとの気候的乾湿度 (蒸発散能/降水量) との関係

Table.4-4. Regression coefficients and standardized regression coefficients of determination from a multiple regression analysis of the total seed crop of *Fagus crenata* against the total seed crop in the preceding year (TSC1) and minimum temperatures from late April to mid-May.

表4-4. ブナの開花数に対する前年の開花数(TSC1)と4月21日から5月20日の日最低気温についての重回帰分析の回帰係数と標準化回帰係数

Site	Predictor variable	Regression coefficient	Standardized regression coefficient
Esan	Min. temp.	-13.411	-0.777
	TSC1	-0.123	-0.126
Kaminokuni	Min. temp.	-12.636	-0.574
	TSC1	-0.416	-0.423
Otobe	Min. temp.	-6.845	-0.651
	TSC1	-0.576	-0.557
Kitahiyama	Min. temp.	-8.123	-0.704
	TSC1	-0.684	-0.648
Kuromatunai	Min. temp.	-4.917	-0.575
	TSC1	-0.553	-0.549

調べたが、開花に関連した気象条件を発見できなかった。また、滋賀・三重県境の御在所山、飛騨山脈の穂高岳、福島県磐梯山での17年間の結実データ (Hiroki and Matsubara 1995) を解析したPiovanson and Adams (2002) や、東北全域レベルでの12年間の結実データを解析したSuzuki et al. (2005) でも同様である。このようにブナの開花の合図が見つからない原因の一つには、合図の検出に用いられてきた気象観測点の気象がブナの生息地を反映していなかった可能性が指摘されている (正木・柴田 2005)。従来の解析では、調査地に最も近いAMeDASのデータが用いられてきたが、その標高はブナの生息地としばしば大きく異なるからである。また、別の原因として、開花の合図の探索に開花数ではなく結実数 (充実種子数) のデータを用いてきたことがあげられる。ブナは開花後に虫害を受ける割合が高いため (Fig. 3-2)、結実数は開花数のバロメータとして不適である。本研究ではブナ林とAMeDASの標高差が小さかったこと、13年間におよぶ連続データが揃っていたことが、開花の合図の発見につながった可能性がある。

重回帰分析によって至近要因を検討した結果では、1年前の開花数と4月下旬～5月中旬の最低気温の2つの変数を組み

込んだモデルが選択された (Table 4-3, 4)。したがって、ブナの開花数は、資源動態と開花の合図となる気象条件が複合的に作用した結果、同調的に変動していると考えられる。このようにマスティングが、資源動態と気象要因によって生じていることは、ブナと同属のヨーロッパブナ *F. sylvatica* やアメリカブナ *F. grandifolia* (Piovanson and Adams 2002)、ニュージーランドに生育するイネ科植物 *Chinochloa pallens* でも報告されている (Rees et al. 2000)。資源動態が花や種子の生産量を大きく年変動させるメカニズムとして働き、開花の合図となる気象条件が生産量を同調させるメカニズムとして働いていると理解されている (Rees et al. 2002; Satake and Iwasa 2002b)。

(2) ブナの繁殖戦略

開花の合図の最も重要な働きは、数年に1度繁殖を同調して休止させることである。第3章でふれたように、ブナのマスティングには、種子食性昆虫を飽食させる大きなメリットが存在する。不作年に種子食性昆虫の密度を低下させ、翌年の豊作年に捕食者が食べきれないほどの花(種子)を生産して、種子の生存率を高くするのである。そのため合図による繁殖休止は、種子捕食者を飽食させるのに効果的に働いていると考えられる。また、繁殖休止によって、翌年の開花数はより大きくなると予想される。なぜなら、本来ならその年に繁殖に利用していた資源量をすべて翌年に回すことができるからである。したがって、繁殖休止年の翌年には、より多くの個体が開花し、さらに、個体あたりの開花数もより多くなると考えられる。したがって、繁殖停止を引き起こす合図は、ブナの繁殖成功を高めるために進化した可能性があるといえる。実際、本研究の13年間のデータを見ても、1992年、1997年、2002年の大量結実年の2年前は、例外なく4月下旬～5月中旬の最低気温が平年より1℃以上高くなっており (Fig. 4-1)、繁殖の停止が、種子捕食からの回避と繁殖成功に直結していることを示していた。

繁殖休止の発生確率が0.18～0.23 (4～6年に1回の頻度) であることも、進化的に重要と考えられる。隔年の規則的な繁殖に対しては、種子食スペシャリストが生活史の長さを変化させるという対応進化が可能になる。その場合、開花数の変動を大きくしても虫害は回避できない。繁殖休止の発生は、種子捕食者が予測できない頻度で生じる必要があると考えられる。一方、今以上に繁殖休止の間隔が長くなるのも問題となる。なぜならブナは種子捕食者からは逃れられるが、生涯に残せる種子の数は減少するからである。

以上のことから、ブナの開花メカニズムは、種子捕食者に対抗するために生み出された巧妙なしくみであるといえる。しかし、そのしくみは、気温を合図としているため、現在急速に進行中である地球温暖化に対しては脆弱である可能性がある。すでに、地球温暖化がマスティングに及ぼす影響評価が、一部の植物種では行われている (McKone et al. 1998; Rees

et al. 2002)。種子が多く野生動物の餌となるブナについても、地球温暖化の影響評価は必須である。ただし、実際に地球温暖化がブナとその種子食者に対してどのような影響を及ぼすかについては、4月下旬から5月中旬の最低気温をブナがどのように感受しているのかの把握が必要である。このような問題を解決するためには、さらなる長期的な観測を行い、マスティングと気象条件との関係を詳しく調べる必要がある。

(3) 今後の課題

北海道南西部のブナの開花数の年変動は、資源動態によって説明され、その同調には4月下旬～5月中旬の最低気温が開花の合図として働いていることが示唆された。そして、この開花数の調整メカニズムは、マスティングの至近要因である散布前の種子捕食の回避に対応した極めて巧妙な仕組みであることも示唆された。しかし、ブナのマスティングの至近要因については、まだ検討すべき重要な課題が残っている。第一の課題は、資源動態のより確度の高い検証である。その最も効果的な方法は、個体単位での開花数や樹体内の資源の実測である。すでに一部の樹種では、繁殖量と炭水化物や栄養塩など貯蔵物質との関係が検証され、貯蔵資源の動態がマスティングに影響していることが示されている (Miyazaki et al. 2002; Ichie et al. 2005)。ブナでも炭水化物量の計測が始まっており (市栄 2006)、今後の結果が期待される。また、ほかの検証方法としては、Isagi et al. (1997) や Satake and Iwasa (2000, 2002a, b) の資源動態モデルの検証である。Rees et al. (2000) は、ニュージーランドに生育するイネ科植物 *C. pallens* での12年間の個体単位の開花データをもとに、資源動態モデルのパラメーターを求め、得られたモデルの挙動と実際の開花・結実量の変動を比較しているが、今後はこのような方法により資源動態を評価することも有効と考えられる。

第二の課題は、ブナが4月下旬から5月中旬の最低気温をどのように感受しているのかについてである。一般に、花芽分化を引き起こす気温条件は、気温の絶対値ではなく生育地で経験する平均的な気温からの偏差であると考えられている (Schauber et al. 2002)。なぜなら温帯に生育する植物の場合、生育地の気温は標高や緯度によって大きく異なるからである。もし、ブナの花芽分化が気温の絶対値によって影響を受けているならば、10～100kmの広範囲にわたった開花や結実の同調 (Yasaka et al. 2003; Suzuki et al. 2005) は起こらないはずである。したがって、ブナは4月下旬～5月中旬の最低気温の平年値からのずれを認識していると考えられる。また、このことを解明できれば、急速に進行しつつある地球温暖化の影響を評価するうえで有益な情報を提供できるはずである。

第三の課題は、開花の合図以外の同調要因の検討である。個体間を同調させる要因には、開花の合図以外にも、(1)各個体の資源状態を揃えるような働きを持つ気象条件 (例えば夏の気温や日射量) の年変動 (気象による資源同調説: Masaka and Maguchi 2001; Satake and Iwasa 2002b; Ranta et al. 2005)、

(2)結実が他個体のつくる花粉量に制約されるため個体間の資源状態が揃う、という仮説がある(花粉同調説: Isagi et al. 1997; Satake and Iwasa 2002a,b)。特に花粉同調は、広範囲に開花を同調させるうえで、極めて効果的であることが、最近の理論研究により示されている(Satake 2004)。また、これを支持する野外の実証例も報告され始めた(Crone and Lesica 2006)。これらの仮説の検証も重要な検討課題である。

第四の課題は、他の地域におけるブナのマスティングの至近要因の解明である。本研究で提示された4~5月の最低気温(気温合図説)が、近年、東北地方(Suzuki et al. 2005)や石川県白山(矢田・小谷 2006)など各地のブナ林で検証され始めている。しかし、4~5月の最低気温が開花の合図になっていることを支持する結果は得られておらず、他地域では別の気象条件が合図になっている可能性も考えられる。先に述べたように、開花の合図の検出のためには、調査地の気象条件を反映した正確な観測が必要である。気温や降水量などの気象条件を長期的に観測するシステムを整えることが、この課題の解決につながるだろう。

第5章 気象合図の実証試験

5.1 はじめに

前章では、北海道南西部の13年間の長期観測データの解析により、ブナのマスティングが、1年前の開花数(資源)と4月下旬~5月中旬の最低気温(気象合図)によって引き起

こされていることを推定した。しかし、このようにして推定された気象要因が実際に開花や繁殖休止の合図であるかどうかは、環境要因を実験的に操作して開花数を観察することではじめて確かめられる。こうした合図の実験的検証はごく少ない。パナマのバロ・コロラド島に生育するスミレ科の低木 *Hybanthus prunifolius* は雨季の初めに開花するが、Augspurger (1981) は根元に散水することで乾季に開花させることに成功し、この植物の開花の合図が雨であることを示している。また、Holmsgaard and Olsen (1966) もヨーロッパブナの開花数が乾燥条件によって増えることを実験で示している。

本章では、春の夜間の気温条件を操作する野外実験を行い、第4章で推定された気象要因が繁殖休止の合図になっているかどうか検証した。

5.2 研究方法

(1) 供試個体

調査は、函館市桔梗町の北海道立林業試験場道南支場(41°50'N, 140°43'E; 標高50m) 構内に植栽されたブナ個体(樹高15.2m, 胸高直径53.3cm) で2001年と2002年に行った。調査に供した個体は孤立しているが、日当たりが良いため、樹冠全体に高い密度で着花することが確認されている(寺澤 1997)。しかし、他家受粉の不足のせいで、充実種子の割合は非常に低い。供試個体では2001年は雌花序の着生が認められなかったのに対して、2002年は多くの雌花序を着生していた。こうした2001年から2002年にかけての開花変動は、渡島

Time schedule (phenology)

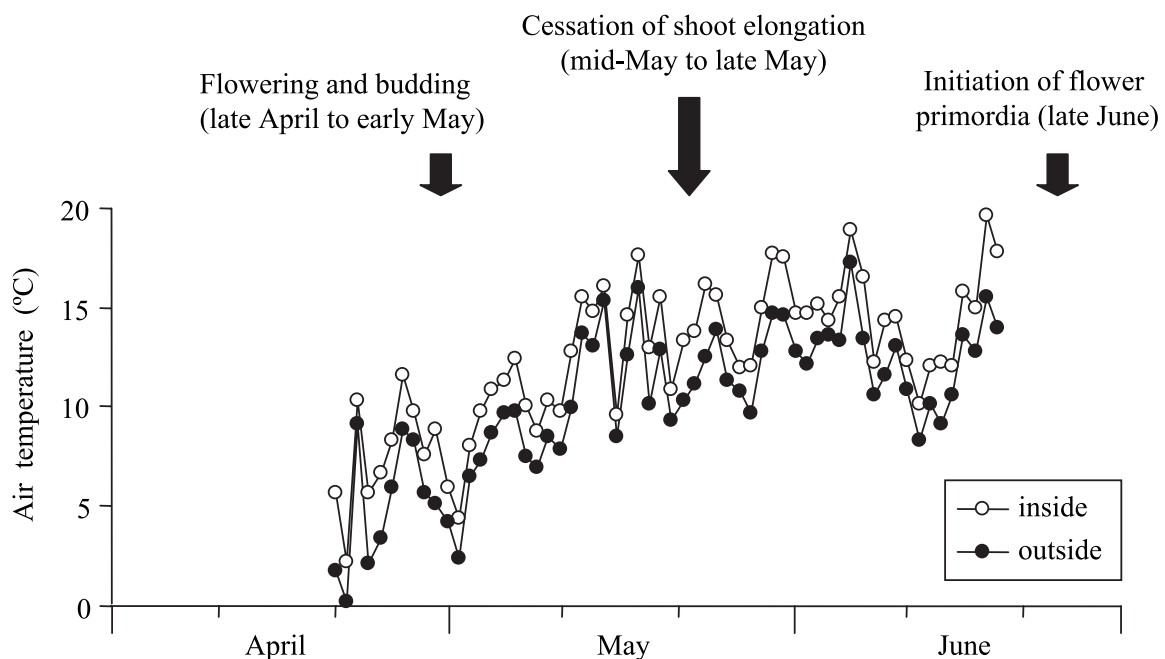


Fig. 5-1. Comparison of nighttime temperatures inside and outside of the polyethylene bags during 21 April to 19 June, and the time schedule of flowering and initiation of flower buds in *Fagus crenata*.

図5-1. 4月21日から6月19日のポリエチレン袋内と袋外(野外)の夜間の気温の比較とブナの開花と花芽分化のタイムスケジュール

半島のブナ林での変動とも一致していた（第2, 3章）。

(2)加温処理

4月下旬から5月中旬の最低気温がブナの開花の合図であることを検証するために、2001年の4月21日～5月20日（前半30日間）、5月21日～6月19日（後半30日間）、4月21日～6月19日（60日間）の夜間に加温処理を行った。加温処理は地上高約9mに位置する繁殖枝を対象に行った。繁殖枝の確認は、枝に残された雌花序痕の履歴から判断した。供試枝の2000年（処理前年）のシュート当たりの雌花序痕率は、75.3±15.2%（平均±標準偏差）である。植栽木に併設したツリータワーを利用して、人為的に加温した透明のポリエチレン袋（90×90cm）を夜間だけ枝にかぶせ、日中は袋を外した。市販品の40Wの電気ヒーター（ポゴナ社製PC-40）を用いて

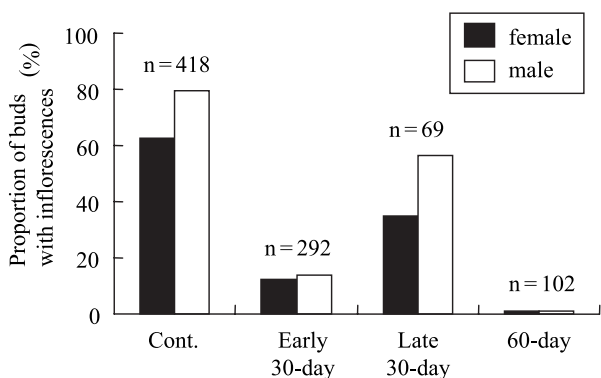


Fig.5-2. Effect of the duration of the nighttime heating treatment on the proportion of buds with female and male inflorescences on *Fagus crenata* branches. Cont, untreated control; early 30-day, heating from 21 April to 20 May; late 30-day, heating from 21 May to 19 June; 60-day; heating from 21 April to 19 June.

図5-2. 夜間における加温処理の期間が雌花序と雄花序を含む芽の割合に及ぼす影響
 対照：無処理，前半30日間：4月21日から5月20日に加温，後半30日間：5月21日から6月19日に加温，60日間：4月21日から6月19日に加温。

加温した。袋の内部と外部の温度差は2.3±1.4℃である（Fig. 5-1）。ポリエチレン袋内部の4月21日～5月20日および5月21日～6月19日の夜間の気温は、調査地から3.7km離れたAMeDAS函館観測点の気温データによると、同時期の平年値（1979～2000年の22年間の平均）よりもそれぞれ+2.1℃高かった。本実験ではポリエチレン袋を使用したため、気温以外の環境条件についてはコントロールできず、相対湿度が外気に比べ袋の内部で高まった。袋の内部の相対湿度は95%を越えたのに対して、外気の相対湿度は84.2±8.4%であった。しかしながら、相対湿度のような微気象とブナの開花では変動の空間スケールが異なるため、こうした微気象はマस्टィングに影響していないと判断し、この実験では相対湿度の違いは考慮しなかった。各処理とも同じ個体内の枝で3回反復を設けたが、後半30日間と60日間の処理では、2本の枝が風によって折られてしまった。したがって、前半30日間、後半30日間、60日間の加温処理を施した枝数は、それぞれ3本、1本、1本である。

各処理枝と比較対照の無処理枝3本について、雌花序および雄花序を含む芽の割合を、シュートが伸長途中で雄花序が落下する前の2002年5月に計測した。サンプル数は、無処理、前半30日間、後半30日間、60日間の処理それぞれで、418、292、69、102芽である。

(3)データ解析

加温処理が雌花序と雄花序に及ぼす影響を検証するため、ステップワイズのロジスティック回帰分析を行った。独立変数は、前半30日間の加温処理、後半30日間の加温処理、前半30日間と後半30日間の処理の交互作用である。独立変数の影響はオッズ比を用いて評価した。

5.3 結果

雌花序と雄花序を含む芽の割合は、無処理枝で高くそれぞれ62.3%、79.4%であった（Fig. 5-2）。加温処理した枝は、全体的に雌花序と雄花序を含む芽の割合が低く、前半30日間

Table.5-1. Significant test results from stepwise logistic regression models with the proportion of female and male inflorescences as the response variable and the heating treatments as explanatory variables.

表5-1. 雌花序と雄花序の着生率を目的変数、加温処理を説明変数とするステップワイズのロジスティック回帰分析の結果

Response variable	Explanatory variable	χ^2	Odds ratio (95% CI)	P
Female inflorescences	Early 30-day period (21 April-20 May)	154.19	0.072 (0.047-0.109)	<0.0001
	Late 30-day period (21 May-19 June)	19.69	0.327 (0.200-0.536)	<0.0001
Male inflorescences	Early 30-day period (21 April-20 May)	258.00	0.039 (0.026-0.058)	<0.0001
	Late 30-day period (21 May-19 June)	22.42	0.322 (0.202-0.515)	<0.0001

の処理では12.5%と14.0%，後半30日間の処理では34.8%と56.5%，60日間の処理では1.0%と1.0%であった。

雌花序に対するステップワイズのロジスティック回帰分析では、2つの独立変数が組み込まれた (Table 5-1)。前半30日間の加温処理 ($\chi^2=154.19$, $P<0.0001$) と、後半30日間の加温処理 ($\chi^2=19.69$, $P<0.0001$) である。しかし、前半30日間の加温処理のオッズ比 (0.07, 95%信頼区間=0.05-0.11) は、後半30日間の加温処理のオッズ比 (0.33, 95%信頼区間=0.20-0.54) よりも非常に小さかった。この結果は、雌花序は後半30日間の加温処理よりも前半30日間の加温処理に強い影響を受けていることを示していた。

一方、雄花序に対するステップワイズのロジスティック回帰分析でも、前半30日間の加温処理 ($\chi^2=258.00$, $P<0.0001$) と、後半30日間の加温処理 ($\chi^2=22.42$, $P<0.0001$) の2つの独立変数がモデルに組み込まれた (Table 5-1)。前半30日間の加温処理のオッズ比は0.04 (95%信頼区間=0.03-0.06) であり、後半30日間の加温処理のオッズ比は0.32 (95%信頼区間=0.20-0.52) であった。この結果は、雄花序もまた前半30日間の加温に強い影響を受けていることを示していた。

5.4 考察

本実験の結果は、開花前年春の高い最低気温がブナの花芽分化を抑制するという、気象合図説 (第4章) を支持していた。いくつかの植物では、花芽分化期の低温が種子生産数と高い相関を持つことが知られており (Forcella 1981; Ashton et al. 1988; Norton and Kelly 1988; Numata et al. 2003)、低温によって花芽分化が誘導されると考えられている。例えば、東南アジアの低地フタバガキ林で見られる一斉開花現象は、夜間の低温が合図になっていること (Ashton et al. 1988; Numata et al. 2003)、10年に1~3回大量結実する北アメリカのマツ属 *Pinus edulis* では、8月終わりから9月初めの低温を合図にしていることが報告されている。加えて、リンゴ属数種での加温実験では、ブナ同様に花芽分化が夜間の加温によって抑制されるとしている (Tukey 1956; Tromp 1980; 福井ほか 1983; 長内ら 1990)。したがって、植物には、高温によって花芽分化が抑制され、低温によって花芽分化が誘導される反応プロセスが存在すると考えられる。

雌花序は、後半30日間の加温処理よりも前半30日間の加温処理に強い影響を受けていた。これは、13年間のブナの開花数と気象条件との関係を解析した結果 (第4章) とも一致していた。すなわちブナの花芽分化の感受時期は、4月21日~5月20日頃にあると考えられる。このように花芽分化が種特有の時期に依存していることは、ジベレリンを用いた花芽分化の抑制試験や促進試験によって確かめられている (Junttila and Jensen 1988; 今・小山 2000; Yoshino 2000)。いくつかの温帯性針葉樹や広葉樹では、花芽分化の感受時期は、開葉前やシュートの伸び初めの頃 (Owens and Colangeli 1989)、シュ

ートが伸びきった頃 (Greenwood et al. 1991; Yoshino 2000) に存在するとされる。そこで、ブナでも花芽分化の感受時期が、開葉からシュート伸長停止の頃にあると仮定すると、その時期は4月下旬から5月中旬頃と考えられる。なぜなら、ブナの開葉時期は4月下旬~5月上旬、シュートの伸長停止時期は5月中旬~下旬頃であるからである (丸山 1979; Tomita and Seiwa 2004; Fig. 5-1)。この期間はまた、本実験の結果とも一致しており、花芽分化の感受がシュートの伸長時期に存在することを強く示唆していた。

雌花序と雄花序は加温処理によって同じ影響を受けていたが、これは、雄花序もまた雌花序と同じ気温条件を合図としていることを示していた。こうした雌花序と雄花序への気象条件の影響は、花芽分化時期と密接に関係しているとされる。マツ属、ツガ属、クロベ属、ヒノキ属などの北方の温帯性針葉樹 (Owens 1995) や、ハンノキ属、カバノキ属、コナラ属などの北方の広葉樹 (Merkle et al. 1980; Caesar and Macdonald 1984; Yoshino 2000) では、雌花序は雄花序よりも遅れて分化することが報告されており、そしてこのことが、花芽分化の感受時期が雌雄で異なることの原因になっていると考えられている。しかし、ブナでは雌花序と雄花序の分化はほぼ同時期に起こるため (橋詰 1983; 三上・北上 1983)、気温に対する反応に雌雄間で違いが生じないと考えられる。実際、ブナ林では雌花序数と雄花序数は同調的に変動しており (杉田 2005)、雌花序と雄花序がともに同じ気象条件を合図としていることを強く示唆している。また、こうした花芽分化プロセスは、雌花序と雄花序を同調させることで受粉効率が向上する究極要因と関係している可能性も考えられる。

各植物種は、開花を引き起こす種に特有の気象の合図を持っている (Kelly and Sork 2002)。しかし、その合図がなぜ選択されたのかについては、ほとんどわかっていない。本研究の結果では、ブナの花芽分化が春の低温によって引き起こされていることを示したが、同じブナ属でもいくつかの種では、初夏の乾燥が開花の合図であることが知られている (Piovesan and Adams 2001)。同様にマツ属の中でも、*P. edulis* が低温に反応している (Forcella 1981) のに対して、*P. ponderosa* は高温に反応している (Maguire 1956) など、合図は種によって異なっている。こうした結果は、合図の種類は系統的に分かれていないことを示している。一方、東南アジアの低地フタバガキ林では、森林群集を構成する多くの樹種が、同じ合図を選択している (Ashton et al. 1988; Numata et al. 2003; Sakai et al. 2006)。したがって、開花の合図は生育地の環境に関係している可能性が考えられる。モンスーン気候にある日本では、ヨーロッパ大陸や北アメリカ大陸に比べ、初夏に乾燥することはほとんどない (Piovesan and Adams 2001)。そのため、日本のブナは乾燥の代わりに合図として低温を選んだのかもしれない。前章でも述べたように、北海道以外の地域では開花の合図が最低気温であることを支持して

いない (Suzuki et al. 2005; 矢田・小谷 2006)。もしかするとブナの開花の合図は生育地で異なっている可能性もある。マスティングにおける合図の解明には、生育地の環境に関連づけた気象解析が必要と考えられる。

第6章 総合考察

本研究では、北海道南西部のブナ林での種子食性昆虫相の調査、種子生産の長期観測データの解析、および気象合図の実験的検証により、ブナのマスティングの適応的意義(究極要因)とそのメカニズム(至近要因)を明らかにしてきた。本章では、これまで報告されてきた仮説群を整理して、ブナのマスティングを総括する。

多くの植物では、開花および種子生産数が著しく年変動し、個体間で同調することが知られている。こうした豊凶現象は、環境の変動によると説明されていたこともあったが、現在では開花数を変動させ、ある年に集中させることが、種子生産数の増大あるいは種子の生存率の増加につながる、適応上の意義があるのだと考えられている (Norton and Kelly 1988)。究極要因については、受粉効率説、動物送粉説、捕食者飽食説、動物散布説、環境予測説など数々の仮説が提唱されてきたが (Kelly 1994; 田中 1995)、野外研究から最も強い支持を受けている説は、受粉効率仮説と捕食者飽食仮説である (Kelly and Sork 2002)。

受粉効率仮説と捕食者飽食仮説は、排他的な仮説でないため、同じ植物で同時に作用していることもある (Nilsson and Wästljung 1987; Kelly and Sullivan 1997; Kelly et al. 2001; 第3章)。しかし、これまで究極要因の仮説の検証は、個別のものにとどまり、どちらの淘汰圧がマスティングにより強く働いているかの検討は、ほとんど行われてこなかった。

本研究では、異なる2つの解析方法を用いることで、仮説の相対的重要性を評価できることを導いた(第3章)。受粉効率仮説と捕食者飽食仮説の重要性を比較する方法としては、開花から種子成熟に至る過程でのそれぞれの死亡率の比較がある (Nilsson and Wästljung 1987)。本研究で用いた変動主要因分析はその代表的な方法であるが、この解析からは、単年度ごとの繁殖成功度に対する各要因の貢献度が求められ、究極要因としてより重要な要因が推定できる。なぜなら、短期適応度への貢献の大きい要因が自然淘汰の要因として重要であることが多いためである。しかし、この解析はマスティングの最大の特徴である「長期間にわたる開花数変動」が繁殖成功度とどう関係するかを評価するものではない。このことを評価するための方法が、開花数の経年配分モデル (Kelly and Sullivan 1997) である。このモデルは、長期間の平均開花数(資源投資量の指標)を一定に保ったまま、経年の開花量の変動量をさまざまに変化させた場合に、受粉失敗率、虫害率および、結果率(繁殖成功度)がどう変化するかを評価

するものである。本研究では、仮説の相対的重要性についてより強固な証拠を得るため、これら2つの方法を併用して用いたが、今後のマスティング研究ではこれらの解析方法の善し悪しを含め、仮説の相対的重要性を検討する時期にきているといえよう。

以上、仮説の相対的重要性を比較検証した2つの解析からは、ブナのマスティングの究極要因として、受粉効率仮説よりも捕食者飽食仮説のほうがより重要であることが明らかになった(第3章)。また、現実のブナ林における開花数の年変動の大きさが、散布前の種子捕食を回避し繁殖成功度を高めるのに最適な状態にあることは、ブナのマスティングが種子捕食者からの淘汰圧によってもたらされた進化的産物であることを強く示唆していた。

マスティングに適応的意義があるならば、この淘汰圧はマスティングのメカニズムを進化させているはずである。受粉効率の向上にメリットがあるならば、「ある年に花を大量生産する」形質が進化すると考えられ、種子捕食者の回避にメリットがあるならば、「前年の開花数に対する当年の開花数の比を大きくする」形質が進化すると考えられる。マスティングの至近要因として強い支持を受けている資源要因説と気象要因説は、これらの形質を進化させるメカニズムである。

資源要因説は、資源を蓄積することで、繁殖に投資する資源の年次配分を変えているというものである。これにより、「ある年に花を大量生産する」とか「前年の開花数に対する当年の開花数の比を大きくする」といったマスティングの形質が生み出される。近年の理論的研究においても、種子生産に多くの資源を消費する植物では、毎年繁殖から隔年繁殖へと移行することが示されており (Isagi et al. 1997; Satake and Iwasa 2000)、花や種子の生産数の年変動を大きくするため、積極的な資源配分をおこなっていると解釈されている。本研究でも、ブナの開花数の変動は前年の開花数に強い負の影響を受けていることが明らかとなり、資源要因説を支持していた(第4章)。

一方、気象要因説は、近接する同種個体が感受できる気象要因によって、開花数や結実数を揃えているというものである。気象要因は、花芽分化、開花、受粉、受精、種子成熟などの段階でそれぞれ独自に影響する他、光合成生産物を通じて貯蔵資源の多寡に影響するなど、さまざまな形でマスティングに作用している。しかし、このうち種に特有の気象条件によって開花(花芽分化)が引き起こされるという現象(気象合図説)は、強い淘汰圧が作用した結果、生み出されたメカニズムであると考えられている (Kelly and Sork 2002)。例えば、東南アジア熱帯のフタバガキ林では、エルニーニョ南方振動(ENSO)による気象変動が一斉開花の合図になっているとされるが(例えば、Sakai et al. 2006)、これは多くの樹種が同調して開花することで森林群集全体として送粉者を誘因できるメリットがあるために、引き起こされたと考えられ

ている。本研究では、ブナの開花（繁殖停止）が花芽分化期前の4月下旬から5月中旬の日最低気温によって引き起こされていることが明らかになったが（第4, 5章）、これもまた種子捕食者を回避するためのメカニズムであると考えられる。個体が揃って繁殖を休止することで種子捕食者の密度を下げることができ、また、繁殖休止により資源が蓄えられることで翌年の大量開花が可能になり、種子捕食を回避できる。したがって、ブナは捕食者からの種子被害を最低限にとどめるための極めて巧妙なしくみを作り上げているといえる。

以上、本論文ではブナのマスティングについて究極要因と至近要因の両側面から検討し、ブナがなぜマスティングするのか、その疑問の解明に迫った。その結果、ブナのマスティングは一つの大きな力、自然淘汰によってもたらされたものであり、現象を引き起こす直接の要因も進化と密接に関連していることが明らかになった。マスティングの総合的な理解のためには、それぞれの植物でマスティングの持つ適応的意義とそのメカニズムを統合することが必要となるであろう。

謝 辞

本研究のとりまとめに際し、千葉大学大学院園芸学研究所 津津 進教授には、終始懇切なご指導とご助言をいただいた。また、千葉大学園芸学部西野栄正教授、今 久教授、百原新准教授、梅木 清准教授には、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る。

北海道大学大学院地球環境科学研究院の野田隆史准教授には、統計解析、論文の書き方など研究全般にわたって多くのご指導をいただいた。本論の第3章と第4章は野田先生のご協力に負う部分が多い。北海道立林業試験場の寺澤和彦博士、八坂通泰博士、小山浩正博士（現山形大学准教授）、長坂有氏、長坂晶子博士には、本研究の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。東京大学大学院農学生命科学研究科の鎌田直人准教授には、ブナの種子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道南支場の近藤和男元支場長、斎藤晶元支場長、橋本信弘元支場長、秋本正信前支場長には、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、早坂一文氏、斎藤由紀子さん、岸 真奈美さん、稲船和恵さん、斉藤晋子さんには調査、資料整理に際して多くのご協力をいただいた。

渡島森林管理署、松山森林管理署、渡島東部森づくりセンター、渡島西部森づくりセンター、後志森づくりセンターの関係各位には、落下種子の調査に関して便宜をはかっていただいた。

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申し上げる。

引用文献

- Allen, R.B., and Platt, K. H. 1990. Annual seedfall variation in *Nothofagus Solandri*(Fagaceae), Canterbury, New Zealand. *Oikos*, 57: 199-206.
- Ashton, P. S., Givnish, T. J., and Appanah, S. 1988. Staggered flowering in the Dipterocarpaceae: new insights into floral induction and the evolution of mast fruiting in the aseasonal tropics. *Am. Nat.* 132: 44-66.
- Augsburger, C. K. 1981. Reproductive Synchrony of a Tropical Shrub: Experimental Studies on Effects of Pollinators and Seed Predators in *Hybanthus prunifolius*(Violaceae). *Ecology* 62: 775-788.
- Büsgen, M., and Münch, E. 1929. The structure and life of forest trees. London: Chapman and Hall.
- Caesar, J. C. and Macdonald, A. D. 1984. Shoot development in *Betula papyrifera*. V. Effect of male inflorescence formation and flowering on long shoot development. *Can. J. Bot.* 62: 1708-1713.
- Corns, E. E., Polansky, L., and Lesica, P. 2005. Empirical model of pollen limitation, resource acquisition, and mast seeding by a bee-pollinated wildflower. *Am. Nat.* 166: 396-408.
- Crone, E. E. and Lesica, P. 2006. Pollen and water limitation in *Astragalus scaphoides*, a plant that flowers in alternate years. *Oecologia* 150:40-49.
- Forcella, F. 1981. Ovulate cone production in Pinyon: negative exponential relationship with late summer temperature. *Ecology* 62: 488-491.
- 福井博一・増田哲男・今河 茂・田村 勉 1983. リンゴの花芽分化に及ぼす果実発育期の温度の影響. 北大農邦紀 14: 159-165.
- Greenwood, M. S., Adams, G. W. and Gillespie, M. 1991. Stimulation of flowering by grafted black spruce and white spruce: a comparative study of the effects of gibberellin A 4 /7, cultural treatments, and environment. *Can. J. For. Res.* 21: 395-400.
- 原 正利 1992. ブナ的一生. 千葉県立中央博物館編「ブナの自然誌」p49-55. 千葉県立中央博物館友の会 千葉.
- Hashimoto, Y., Kaji, M., Sawada, H. and Takatsuki, S. 2003. Five-year study on the autumn food habits of the Asiatic black bear in relation to nut production. *Ecol. Res.* 18: 485-492.
- 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. 鳥取大農研報 X X VII

- : 94-107.
- 橋詰隼人 1983. ブナの花芽分化期及び花芽の発育経過について(予報). 広葉樹研究 2: 41-47.
- 橋詰隼人 1987. 自然林におけるブナ科植物の生殖器官の生産と散布. 広葉樹研究 4: 271-290.
- 橋詰隼人 2006. 大山・蒜山のブナ林－その変遷・生態と森づくりに－. 217pp. 今井書店鳥取.
- Herrera, C. M., Jordano, P., López-Soria, L. and Amat, J. A. 1994. Recruitment of a mast-fruited, bird-dispersed tree: bridging frugivore activity and seedling establishment. Ecol. Monogra. 64: 315-344.
- Hiroki, S. and Matsubara, T. 1995. Fluctuation of nut production and seedling appearance of a Japanese beech (*Fagus crenata* Blume). Ecol. Res. 10: 161-169.
- Holmsgaard, E. and Olsen, H. C. 1966. Experimental induction of flowering in beech. Forstl. Forogsvaes. Danmark 30: 1-17.
- Hoshizaki, K. and Miguchi, H. 2005. Influence of forest composition on tree seed predation and rodent responses: a comparison of monodominant and mixed temperate forests in Japan. Seed Fate: Predation, Dispersal and Seedling Establishment (eds. P. M. Forget, J. E. Lambert, P. E. Hulme & S. B. Vander Wall), pp. 253-267. CAB International, Wallingford, UK.
- Houle, G. 1999. Mast seeding in *Abies balsamea*, *Acer saccharum* and *Betula alleghaniensis* in an old growth, cold temperate forest of north-eastern North America. J. Ecol. 87: 413-422.
- 市栄智明 2005. 結実の豊凶はなぜ起こる? 種生物学会編「森林の生態学－長期大規模研究からみえるもの」p59-62. 文一総合出版 東京.
- Ichie, T., Kenzo, T., Kitahashi, Y., Koike, T., and Nakashizuka, T. 2005. How does *Dryobalanops aromatica* supply carbohydrate resource for reproduction in a mast year? Trees 19: 703-710.
- 五十嵐 豊 1994. ブナ種子の害虫ナナスジナミシヤクの生態と加害. 森林防疫 43: 172-176.
- 五十嵐 豊 1996. ブナ林・ミズナラ林の種子生産とその害虫. 森林総合研究所東北支所年報 37:39-44.
- Igarashi, Y., and Kamata, N. 1997. Insect predation and seasonal seedfall of the Japanese beech, *Fagus crenata* Blume, in northern Japan. J. Appl. Ent. 121: 65-69.
- Isagi, Y., Sugimura, K., Sumida, A., and Ito, H. 1997. How does masting happen and synchronize? J. Theor. Biol. 187: 231-239.
- Iwasa, Y. and Satake, A. 2004. Mechanisms inducing spatially extended synchrony in mast seeding: the role of pollen coupling and environmental fluctuation. Ecol. Res. 19: 13-30.
- Janzen, D. H. 1971. Seed predation by animals. Annu. Rev. Ecol. Syst. 2: 465-492.
- Junttila, O. and Jensen, E. 1988. Gibberellins and photoperiodic control of shoot elongation in *Salix*. Physiol. Plant 74: 371-376.
- 鎌田直人 1996. 昆虫の個体群動態とブナの相互作用－ブナアオシヤチホコと誘導防御反応・ブナヒメシクイと捕食者飽食仮説－. 日生態会誌 46: 191-198.
- 鎌田直人 2001. 変動する資源を利用する群集の共存機構－種子食性昆虫群集. 佐藤宏明・山本智子・安田弘法編著「群集生態学の現在」p169-186. 京都大学学術出版会 京都.
- 鎌田直人・長坂 有・今 博計・小谷二郎・澤田晴雄・大久保達弘 2001. 雪がブナの種子食性昆虫群集の構造に及ぼす影響－積雪傾度仮説の検証－. 第45回日本応用動物昆虫学会大会講演要旨 A223.
- 檜村大助 1952. ブナ種子結実の豊凶について. 青森林友 45: 39-41.
- Kelly, D. 1994. The evolutionary ecology of mast seeding. Trends Ecol. Evol. 9: 465-470.
- Kelly, D., Hart, D. E. and Allen. R. B. 2001. Evaluating the wind pollination benefits of mast seeding. Ecology 82: 117-126.
- Kelly, D., and Sork, V. L. 2002. Mast seeding in perennial plants: why, how, where? Annu. Rev. Ecol. Syst. 33: 427-447.
- Kelly, D. and Sullivan, J. J. 1997. Quantifying the benefits of mast seeding on predator satiation and wind pollination in *Chionochloa pallens* (Poaceae). Oikos 78: 143-150.
- Kikuzawa, K., and Mizui, N. 1990. Flowering and fruiting phenology of *Magnolia hypoleuca*. Plant Species Biol. 5: 255-261.
- 菊池捷治郎 1968. ブナ林の結実に関する天然更新論的研究. 山形大学紀要(農学) 5: 451-536.
- Koenig, W. D., Kelly, D., Sork, V. L., Duncan, R. P., Elkinton, J. S., Peltonen, M. S. and Westfall, R. D. 2003. Dissecting components of population-level variation in seed production and the evolution of masting behavior. Oikos 102: 581-591.
- Koenig, W. D., and Knops, J. M. H. 2000. Patterns of annual seed production by northern hemisphere trees: a global perspective. Am. Nat. 155: 59-69.
- Koenig, W. D., Knops, J. M. H., Carmen, W. J., Stanback, M. T. and Mumme, R. L. 1996. Acorn production by oaks in central coastal California: influence of weather at three levels. Can. J. For. Res. 26: 1677-1683.
- Koenig, W. D., Mumme, R. L., Carmen, W. J., and Stanback, M. T. 1994. Acorn production by oaks in central coastal California: variation within and among years. Ecology, 75: 99-109.
- 駒井古実 1991. ブナ堅果の害虫. 和泉葛城山ブナ林保護増殖委員会編「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.
- 今 博計 2005. ブナとミズナラの堅果生産の豊凶がヒグマに与える影響. 北海道ネイチャーマガジン モーリー 13: 22-25.
- 今 博計・小山浩正 2000. ジベレリン処理によるヒノキアスナロの種子生産. 日林誌 82: 148-153.
- Kon, H. and Noda, T. 2007. Experimental investigation on weather cues for mast seeding of *Fagus crenata*. Ecol. Res. 22: 802-806.
- Kon, H., Noda, T., Terazawa, K., Koyama, H. and Yasaka, M. 2005a. Evolutionary advantages of mast seeding in *Fagus crenata*. J. Ecol. 93: 1148-1155.
- Kon, H., Noda, T., Terazawa, K., Koyama, H. and Yasaka, M. 2005b. Proximate factors causing mast seeding in *Fagus crenata*: the effects of resource level and weather cues. Can. J. Bot. 83: 1402-1409.
- 今 博計・沖津 進 1999. 浅間山麓の冷温帯落葉広葉樹林におけるハルニレの更新に果たす地表攪乱の役割. 日林誌 81: 29-35.
- Krüssmann, G. 1977. Handbuch der Laubgehölze, 2. Auflage. Band II. 466pp Parey Berlin (in German).
- Larcher, W. 1994. Ökophysiologie der Pflanzen, 5. Auflage. 394pp Ulmer Stuttgart. (in German)
- 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.
- Maguire, W. P. 1956. Are ponderosa pine cone crops predictable? J. For. 54: 778-779.
- 丸山幸平 1979. 高木層の主要樹種間および階層間のフェノロジーの比較. 新潟大演報 12: 19-41.
- Masaka, K., and Maguchi, S. 2001. Modelling the masting behaviour of *Betula platyphylla* var. *japonica* using the resource budget model. Ann. Bot. 88: 1049-1055.
- Masaka, K., and Sato, H. 2002. Acorn production by Kashiwa oak (*Quercus dentata*) in a coastal forest under the fluctuated weather conditions. Can. J. For. Res. 32: 9-15.
- 正木 隆・柴田鏡江 2005. 森林の広域・長期的な試験地から得られる成果と生き残りのための条件. 日生態誌 55: 359-369.
- Matthewes, J. D. 1963. Factors affecting the production of seed by forest trees. For. Abst. 24: 1-13.
- Maurer, E. 1964. Buchen- und Eichensamenjahre in Unterfranken während der letzten 100 Jahre. Allg. Forst. 31: 469-470 (in German).
- McKone, M. J., Kelly, D., and Lee, W. G. 1998. Effect of climate change on masting species: frequency of mass flowering and escape from specialist insect seed predators. Glob. Change. Biol. 4: 591-596.
- Merkle, S. A., Feret, P. P., Croxdale, J. G. and Sharik, T. L. 1980. Development of floral primordia in white oak. For. Sci. 26: 238-250.
- 三上 進・北上彌逸 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.
- 箕口秀夫 1995. 森の母のきまぐれ-ブナのmastingはどこまで解明されたか-. 個体群生態学会会報 52: 33-40.
- 箕口秀夫 1996. 野ネズミからみたブナ林の動態-ブナの更新特性と野ネズミの相互関係-. 日生態誌 46: 185-189.
- Miyazaki, Y., Hiura, T., Kato, E. and Funada, R. 2002. Allocation of resources to reproduction in *Styrax obassia* in a masting year. Ann. Bot. 89: 767-772.
- 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.
- 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.
- Morris, R. F., ed. 1963. The dynamics of epidemic spruce budworm populations. Mem. Entomol. Soc. Can. 31: 1-332.
- 中静 透 2004. 森のスケッチ. 236pp 東海大学出版会 秦野.
- Nilsson, S. G. and Wästljung, U. 1987. Seed predation and cross-pollination in mast-seeding beech (*Fagus sylvatica*) patches. Ecology 68: 260-265.
- Norton, D. A., and Kelly, D. 1988. Mast seeding over 33 years by *Dacrydium cupressinum* Lamb. [rimu] [Podocarpaceae] in New Zealand: importance of economies of scale. Funct. Ecol. 2: 399-408.
- Numata, S., Yasuda, M., Okuda, T., Kachi, N. and Noor, N. S. M. 2003. Temporal and spatial patterns of mass flowering on the Malay Peninsula. Am. J. Bot. 90: 1025-1031.
- 小川 靖 2003. 同所的に生育するブナ属(ブナ, イヌブナ)における種子食昆虫の資源利用様式とその摂食が奇主植物の種子生産に及ぼす影響. 宇都宮大学農学部平成14年度修士論文 1-81.
- Oka, T., Miura, S., Masaki, T., Suzuki, W., Osumi, K. and Saitoh, S. 2004. Relationship between Changes in Beechnut Production and Asiatic Black Bears in Northern Japan. J. Wildl. Manage. 68: 979-986.
- 長内敬明・岡本道夫・小原信実 1990. リンゴ'ふじ'の花芽分化期と花芽分化に及ぼす光と温度の影響. 青森りんご試報 26: 159-170.
- Owens, J. N. 1995. Constraints to seed production: temperate and tropical forest trees. Tree Physiol. 15: 477-484.
- Owens, J. N. and Colangeli, A. M. 1989. Promotion of flowering in western hemlock by gibberellin A 4/7 applied at different stages of bud and shoot development. Can. J. For. Res. 19: 1051-1058.
- Piovesan, G., and Adams, J. M. 2001. Masting behaviour in

- beech: linking reproduction and climatic variation. *Can. J. Bot.* 79: 1039-1047.
- Podler, H. and Rogers, D. J. 1975. A new method for the identification of key factors from life table data. *J. Anim. Ecol.* 44: 85-114.
- Quinn, G.P., and Keough, M. J. 2002. *Experimental design and data analysis for biologists*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Ranta, H., Oksanen, A., Hokkanen, T., Bondestam, K., and Heino, S. 2005. Masting by *Betula*-species; applying the resource budget model to north European data sets. *Int. J. Biometeorol.* 49: 146-151.
- Rees, M., Kelly, D., and Bjørnstad, O. N. 2002. Snow tussocks, chaos, and the evolution of mast seeding. *Am. Nat.* 160: 44-59.
- Saito, H., Imai, H. and Takeoka, M. 1991. Peculiarities of sexual reproduction in *Fagus crenata* forests in relation to annual production of reproductive organs. *Ecol. Res.* 6: 277-290.
- Sakai, S., Harrison, R. D., Momose, K., Kuraji, K., Nagamasu, H., Yasunari, T., Chong, L., and Nakashizuka, T. 2006. Irregular droughts trigger mass flowering in aseasonal tropical forests in Asia. *Am. J. Bot.* 93: 1134-1139.
- Sakai, S., Momose, K., Yumoto, T., Nagamitsu, T., Nagamasu, H., Hamid, A. A., Nakashizuka, T. and Inoue, T. 1999. Plant reproductive phenology over 4 years including an episode of general flowering in a lowland dipterocarp forest, Sarawak, Malaysia. *Am. J. Bot.* 86: 1414-1436.
- Satake, A. 2004. Modeling spatial dynamics of episodic and synchronous reproduction by plant populations: the effect of small-scale pollen coupling and large-scale climate. *Popul. Ecol.* 46: 119-128.
- 佐竹暁子 2007. 理論と実証分析の相互フィードバック: 植物の繁殖同調モデルを例に. *日生態誌* 57: 200-207.
- Satake, A., and Bjørnstad, O. N. 2008. A resource budget model to explain intraspecific variation in mast reproductive dynamics. *Ecol. Res.* 23: 3-10.
- Satake, A., and Iwasa, Y. 2000. Pollen coupling of forest trees: forming synchronized and periodic reproduction out of chaos. *J. Theor. Biol.* 203: 63-84.
- Satake, A., and Iwasa, Y. 2002a. Spatially limited pollen exchange and a long-range synchronization of trees. *Ecology*, 83: 993-1005.
- Satake, A., and Iwasa, Y. 2002b. The synchronized and intermittent reproduction of forest trees is mediated by the Moran effect, only in association with pollen coupling. *J. Ecol.* 90: 830-838.
- Schauber, E. M., Kelly, D., Turchin, P., Simon, C., Lee, W. G., Allen, R. B., Payton, I. J., Wilson, P. R., Cowan, P. E., and Brockie, R. E. 2002. Masting by eighteen New Zealand plant species: the role of temperature as a synchronizing cue. *Ecology*, 83: 1214-1225.
- Schmidt, W. 2006. Zeitliche Veränderung der Fruktifikation bei der Rotbuche (*Fagus sylvatica* L.) in einem Kalkbuchenwald (1981-2004). *Allg. Forst- u. Jagdz.* 177: 9-19 (in German with English summary).
- Shibata, M., Tanaka, H., Iida, S., Abe, S., Masaki, T., Niiyama, K. and Nakashizuka, T. 2002. Synchronized annual seed production by 16 principal tree species in a temperate deciduous forest, Japan. *Ecology* 83: 1727-1742.
- Shibata, M., Tanaka, H. and Nakashizuka, T. 1998. Causes and consequences of mast seed production of four co-occurring *Carpinus* species in Japan. *Ecology* 79: 54-64.
- Silvertown, J. W. 1980. The evolutionary ecology of mast seeding in trees. *Bio. J. Linn. Soc.* 14: 235-250.
- Smith, C. C., Hamrick, J. L. & Kramer, C. L. 1990. The advantage of mast years for wind pollination. *Am. Nat.* 136: 154-166.
- Sork, V. L., Bramble, J., and Owen, S. 1993. Ecology of mast-fruiting in three species of north American deciduous oaks. *Ecology*, 74: 528-541.
- 杉田久志 2005. 岩手大学御明神演習林大滝沢試験地におけるブナの種子落下および実生発生・生残の11年間の年変動. *東北森林科学会誌* 10: 28-36.
- Suzuki, W., Osumi, K. and Masaki, T. 2005. Mast seeding and its special scale in *Fagus crenata* in northern Japan. *For. Ecol. Manage.* 205: 105-116.
- 田中 浩 1995. 樹木はなぜ種子生産を大きく変動させるのか? 個体群生態学会会報 52: 15-25.
- 寺澤和彦 1997. ブナの種子生産特性とその天然林施業への応用に関する研究. *北林試研報* 34: 1-58.
- 寺澤和彦・柳井清治・八坂通泰 1995. ブナの種子生産特性(I) 北海道南西部の天然林における1990年から1993年の堅果の落下量と品質. *日林誌* 77: 137-144.
- Tomita, M. and Seiwa, K. 2004. Influence of canopy tree phenology on understory populations of *Fagus crenata*. *J. Veg. Sci.* 15: 379-388.
- Tromp, J. 1980. Flower-bud formation in apple under various day and night temperature-regimes. *Sci. Hortic.* 13: 235-243.
- Turkey, L. D. 1956. Some effects of night temperatures on the growth of McIntosh apples I. *Proc. Am. Soc. Hortic. Sci.* 68: 32-43.
- Varley, G. C. and Gradwell, G. R. 1960. Key factors in population studies. *J. Anim. Ecol.* 29: 399-401.
- 渡辺福寿 1938. *ぶな林ノ研究*. 447pp 興林会 東京.
- Watt, A. S. 1947. Pattern and process in the plant community. *J. Ecol.* 35: 1-22.

- 矢田 豊・小谷二郎 2006. 前年の気象条件によるブナおよびスギの開花結実量の予測
 -石川県におけるブナ7年間、スギ15年間の解析結果から-. 第117回日本森林学会大会学術講演集PC36.
- 八坂通泰 2007. 森林植物の開花結実特性の解明とその保全管理に関する研究. 北林試研報 44: 1-44.
- Yasaka, M., Terazawa, K., Koyama, H., and Kon, H. 2003. Masting behavior of *Fagus crenata* in northern Japan: spatial synchrony and pre-dispersal seed predation. *For. Ecol. Manage.* 184: 277-284.
- Yoshino, Y. 2000. Inhibition of flower bud formation in *Betula platyphylla* and *Betula pendula* by gibberellin(GA3) application. *J. For. Res.* 5: 67-70.

Summary

Many plant species show mast seeding, intermittent and synchronized reproduction at population level. In this study, to test two factors for mast seeding, i.e., (1) ultimate factors and (2) proximate factors, I investigated annual fluctuation in seed crops of *Fagus crenata* in south-western Hokkaido.

1. Insect seed predators at the pre-dispersal stage were investigated at the Gäertner beech forest between 2000 and 2002. Four lepidopteran and one dipteran species were found. The principal seed predators were two lepidopteran species, a generalist (*Venusia phasma*) and a specialist (*Pseudopammene fagivora*). Predation by *V. phasma* was restricted to the early season after flowering. The seedfall caused by *P. fagivora* started in June and continued until November. Total levels of predation by the two species exceeded 85% of seeds, which were aborted as a result of insect damage.

2. To test the relative contributions of pollination efficiency and pre-dispersal predator satiation to mast seeding in *F. crenata*, I analyzed a thirteen-year (1990-2002) time series of seed crop from five old-growth beech forests. The negative relationship observed between the pollination failure rate and the total seed crop in the current year supports the pollination efficiency hypothesis. The predator satiation hypothesis was also supported by the fact that the predation rate showed a good fit to the ratio of successive total seed crops, suggesting that a numerical response (starving the predator in low seed years) operated in *F. crenata*. Key-factor analysis revealed that pre-dispersal seed predation had a larger effect on seed production per flower than did pollination efficiency. I used a simulation model to examine how the magnitude of fluctuation in the total seed crop would influence the pollination failure rate, the predation rate and the viable seed rate. The mean levels of fluctuation of total seed crops of *F. crenata* were just large enough to provide maximum benefits from

predator satiation at some sites. Mast seeding in *F. crenata* thus appears to be determined by selective pressures from its seed predators.

3. To examine the proximate factors causing mast seeding in *F. crenata*, I analyzed a thirteen-year (1990-2002) time series data in relation to both previous reproduction and weather conditions. In an autocorrelation analysis I observed a significant negative correlation in 1-year time lags for the log-transformed total seed crop. This indicates that internal resource dynamics are important for mast seeding. A strong negative correlation was observed between the total seed crop and minimum temperature from late April to mid-May in the year preceding flowering. The critical minimum temperature from late April to mid-May for total seed crop at all five sites was about 1.0 °C higher than the 22-year (1979-2000) mean of the minimum temperatures, above which very few seeds were produced. These results show that a weather cue triggers the cessation of reproduction in *F. crenata*. Regression models that included reproduction in the previous year and minimum temperature explained 57.8%-83.1% of the total seed crop at the five sites. Therefore, resource dynamics and weather cues are clearly involved in mast seeding in *F. crenata*.

4. I examined the effect of nighttime temperatures on flower-bud initiation in *F. crenata* by enclosing fruit-bearing branches in heated bags at night, thereby maintaining average nighttime temperatures of approximately 2 °C above the ambient temperatures. Heating was applied at night from 21 April to 20 May (early 30-day), 21 May to 19 June (late 30-day), and 21 April to 19 June (60-day) in 2001. Female inflorescence initiation was inhibited by the nocturnal heating in the early 30-day and late 30-day. However, nocturnal heating in the early 30-day was the more important based on the odds ratio of the former being much lower than that of the latter in a logistic regression model. Male inflorescence initiation was also inhibited by nocturnal heating in the early 30-day. I therefore conclude that flower-bud initiation in *F. crenata* was controlled by nighttime temperatures between 21 April and 20 May.

Key words : *Fagus crenata*, mast seeding, ultimate factors, proximate factors, weather cues