論 文

多雪地における積雪環境がブナ堅果の生残と稚樹の分布に与える影響
—堅果捕食に対する積雪の保護効果の検証—石 井 健¹・小山 浩正^{*1}・高橋 教夫¹

石井 健・小山浩正・高橋教夫：多雪地における積雪環境がブナ堅果の生残と稚樹の分布に与える影響—堅果捕食に対する積雪の保護効果の検証— 日林誌 89: 53~60, 2007 ブナ林の組成は日本海側と太平洋側で大きく異なり、稚樹バンクは前者においてより発達しやすい。この理由として、日本海側では積雪が野ネズミによる捕食から堅果を保護していると考えた。そこで、春先に消雪速度の異なる母樹の根元付近と根元から離れた場所において、消雪過程と稚樹の分布、および播種試験による堅果の持ち去り程度を観察した。根元周辺の消雪は他の場所よりも1カ月近く早かった。これに応じて、実生は根元周辺で少なく、離れた場所で多かった。野ネズミによる堅果の持ち去りも、根元周辺で多く発生し、残存数は離れた場所と有意な差が認められた。したがって、根元で稚樹が少ないのは、消雪が早いことで春先に堅果捕食が多くなったためと推察された。このことは、積雪は野ネズミの捕食から堅果を保護することで、ブナの更新に有利に働いていることを示唆している。したがって、日本海側でブナの更新が良好なことも、積雪の保護効果が一因ではないかと考えられる。

キーワード：堅果捕食，更新，積雪，稚樹バンク，ブナ

Ishii, T., Koyama, H., and Takahashi, N.: Effects of Snow Cover on Seed Survival and Seedling Distribution of Beech: Protection from Seed Predation by Rodents. J. Jpn. For. Soc. 89: 53~60, 2007 Beech trees often dominate the natural forests in northeast part of Japan. This is partly attributable to heavy snow environment in these districts. Deep snow cover during winter season may contribute to protect seeds on the ground from wood mice otherwise they totally feed or remove seeds. To verify this hypothesis, at sites around and far from stems of canopy trees, we compared snow disappearance date, seedling densities and seed removal rate by rodents. Snow cover around stems disappeared earlier than far sites. Correspondingly, seedlings were scarcely found around stems, while seedling banks established 2~3 m apart from mother stems. Moreover, seed predation rate by mice were higher around stems than sites far from stems. However, experimental addition of snow pack around stems depressed the predation rate significantly. These results suggest that snow cover prevents rodents from seed feeding and plays an important role for successful regeneration. This may also be one of the reasons why beech tree can establish at high density level in snowy regions.

Key words: beech tree, regeneration, seed predation, seedling bank, snow cover

I. は じ め に

ブナ (*Fagus crenata* Blume) は日本の冷温帯林を代表する極相種で、北海道南部から九州まで分布する。一般に、日本のブナ林は大きく日本海型ブナ林と太平洋型ブナ林の2タイプに分類され、日本海側ではブナの優占度が高く、ほぼ純林に近い状態を呈し、林床には比較的多くの稚樹が生育するのに対し、太平洋側では他の高木種と混交して樹冠を構成し、林床の稚樹も少ないとされている(島野・沖津, 1993; 福嶋ら, 1995; Homma *et al.*, 1999; Homma, 2001)。このような違いが生じる原因として、両者の積雪環境の違いが指摘されている (Shimano and Masuzawa, 1998; Homma *et al.*, 1999)。例えば、ブナは幹が柔軟であるゆえに雪害に対する耐性が他種に比べて高いことから、幼樹期から成木期に幹折れなどの被害が生じにくいので、結果として積雪量の多い日本海側で優占しやすいとされている (Homma, 1997; 前田, 1988; 本間, 2002)。しかし、樹木の分布や優占度は種子散布から実生定着にかけて

の初期動態が大きく影響している場合が多い (上島ら, 1997; Wada and Ribbens, 1997; Shimano and Masuzawa, 1998; Homma *et al.*, 1999; Hoshizaki and Miguchi, 2005)。したがって、この段階においても積雪がブナの更新に有利に働いている可能性は高いと考えられる。

ブナの更新初期の特性として、実生期の耐陰性が高いことから、林床に稚樹バンクを形成し、ギャップ形成を待機することが知られている (Nakashizuka and Numata, 1982; 山本, 1990; Abe *et al.*, 1995)。しかし、稚樹の分布は必ずしも均一ではなく、局所的に集中するのが普通である (Akashi, 1997)。その理由として、堅果の散布量に空間的な偏りがあることが考えられる。なぜなら、一般に植物種子の散布数は母樹からの距離に応じて指数関数的に減少するので (Harper, 1977)、稚樹も母樹の周辺に偏在することになる (Akashi, 1997; 小山ら, 2000; 正木ら, 2003)。また、種子から稚樹期における死亡も稚樹の分布に大きな影響を与える。この時期の死亡要因は様々にあげられるが (橋詰, 1991; Tomita *et al.*, 2002)、中でも特に重要なのが

* 連絡・別刷請求先 (Corresponding author) E-mail: hkoyama@tds1.tr.yamagata-u.ac.jp

¹ 山形大学農学部生物環境学科 (997-8555 鶴岡市若葉町 1-23)

Department of Biological Environment, Faculty of Agriculture, Yamagata University, 1-23 Wakaba-machi, Tsuruoka 997-8555, Japan.
(2006年3月17日受付; 2006年10月4日受理)

林床で活動する小動物による食害である (Wada, 1993; Akashi, 1997; 箕口, 1996; Abe *et al.*, 2001; Seiwa *et al.*, 2002; Iida, 2004; 杉田, 2005)。特に、アカネズミ (*Apodemus speciosus*) やヒメネズミ (*Apodemus argenteus*) を始めとする野ネズミ類はブナ堅果の主要な捕食者であることが知られている (Wada, 1993; Shimano and Masuzawa, 1995, 1998)。したがって、野ネズミの活動習性はブナの更新成功や稚樹バンクの分布パターンに大きな影響を及ぼしていると考えられる。

野ネズミの活動はギャップや林床植生、リターの有無など様々な微環境に影響を受けるとされているが (Kikuzawa, 1988; Miyaki and Kikuzawa, 1988; 箕口, 1996; Wada, 1993; Tanaka, 1995; Abe *et al.*, 2001; Iida, 2004; Seiwa *et al.*, 2002), 日本海側の冷温帯の多雪地帯では、冬期の積雪も大きな影響を与えるであろう。なぜなら、この地域の積雪期間は場所によっては半年以上に及ぶ場合もあり、この間の野ネズミの活動量は強く制限されるからである。さらに、積雪は野ネズミの嗅覚、視覚を障害するので、餌の探查効率も低下させると指摘されている (Shimano and Masuzawa, 1998)。したがって、積雪の存在は発芽前の堅果を捕食者から保護することで残存率を高め、ブナの更新の成功に大きく貢献していると予想される。実際に、堅果の残存率を比較した例では、日本海側の方が太平洋側よりも残存率が高い結果で共通している (Shimano and Masuzawa, 1995, 1998; Homma *et al.*, 1999)。これらの実験結果は積雪が更新成功に効果的に機能していることを示唆している。しかし、これらの研究は、環境条件の異なる日本海側と太平洋側で比較しているために、発芽定着時の水分、温度などの環境条件や野ネズミの活動や他の餌に対する嗜好性など積雪以外の他の要因を完全に排除していない。野ネズミの摂食活動の制御を介して積雪の効果を直接的に評価するためには、他の環境条件が等しい同一林分内で積雪環境の異なる場所を選定するか、人工的に作り出して、野ネズミによる堅果の捕食パターンの違いを比較し、かつ、それが実際の稚樹の定着パターンを矛盾なく説明できるか確認する必要がある。

多雪地帯の同一林分内でも春先の融雪期においては、積雪環境の空間的異質性が極めて大きくなる。なぜなら、林床の微地形などの影響を受けて、消雪時期は場所によって大きく異なるからである。このように、同一林分内においても融雪時期の異なる場所の堅果の持ち去り率や稚樹の定着量を比較することで、積雪の有利性を明確に確認することができると思われる。春先に林床で最も早く消雪するのは樹木の根元周辺である (Kimmins, 1987)。仮に、積雪が、野ネズミの堅果捕食を障害して確実に稚樹の定着を促すのであれば、雪解けが極めて早い根元周辺は、他の場所に比べて堅果の食害率が極めて高く、その結果、稚樹の定着数が少ないと考えられる。

そこで、本研究では豊作年から4年経過したブナ二次林において、母樹の根元から周囲に向かって進行する消雪の

様子を調べて記載し、定着している稚樹本数がこれと合致した傾向にあるか調べた。さらに、稚樹の多少は堅果の野ネズミによる食害によることを確かめるために、根元周囲が消雪した時期に、人工的に雪を埋め戻したり、掘り起こす場所を造り、それぞれの場所において播種実験を行い、野ネズミによる持ち去りを評価した。さらに、稚樹の分布に影響を与える他の要因として考えられる堅果の散布量や光環境の違いも同時に調べ、これらに比べて野ネズミの捕食と積雪による障害がどの程度ブナ稚樹の定着に影響を与えているか検討した。

II. 材料と方法

1. 調査地

調査は山形県月山山麓の鶴岡市黒川町にある樹齢約100年のブナ二次林 (海拔570~580 m) で行った。この地域は冷温帯に位置し、年間の最深積雪深は3 m以上、積雪期間は11月中旬から5月下旬までである典型的な豪雪地である。調査林分は平均傾斜 5° の北向きの緩傾斜地である。この林分に設定された固定調査地 (0.17 ha) では、上層木の平均樹高は 20.9 ± 1.3 m (平均値 $\pm$ 標準偏差, 以下同じ)、平均胸高直径は 31.6 ± 8.5 cmで、ブナが本数で98%、胸高断面積合計で95%を占める純林を形成している。ブナは1 haに換算して約530本あり、その平均幹距は4.3 mであった。また、本調査地は1992年に下層間伐が実施されていたため、通常のブナ林に比べて下層の散光量は高いが、上層には大きなギャップはなく林冠は閉鎖状態である。下層植生はユキツバキが多く、その他にヤマウルシ、オオバクロモジ、ハウチワカエデ、オオカメノキ等がみられるが、林床を完全に覆うほど多くは密生していない。また、この林分では日本海側ブナ林に多く伴うとされるササ類はみられない。この林分は2000年にしいな、虫害も含めた全堅果数が 1 m^2 当たり平均で630個程度の大豊作となり (壇ら, 2003)、このときの堅果に由来する稚樹が林床に定着している。

2. ベルト調査区設定

母樹の根元からの距離に伴う積雪や光環境、定着稚樹本数や堅果の供給量の違いを把握するため、2004年6月2日に上層を形成する個体の中で比較的大きなものを51本選んだ (上記の固定調査地内から31本、固定調査周辺から20本選定)。これらの胸高直径は 43.0 ± 23.2 cmであった。各母樹の根元から外に向かって $0.5 \text{ m} \times 3.0 \text{ m}$ のベルト調査区を設置し、これを $0.5 \text{ m} \times 0.5 \text{ m}$ のコドラートに6分割した。前述のように、調査地内の平均幹距は4.3 mであったが、ベルトの設定にあたっては、隣接した母樹の影響がでないように、母樹の根元が互いに6 m以上離れている箇所を設定した。各コドラートはそれぞれ母樹からの距離に応じて0~0.5, 0.5~1.0, 1.0~1.5, 1.5~2.0, 2.0~2.5, 2.5~3.0 mと呼ぶことにする。

3. 母樹からの距離と稚樹数

根元からの距離と定着稚樹本数の関係を確認するため、

2004年6月2日に設置した51個のベルト調査区を用いて、これらを構成している全306個のコドラート内に定着している稚樹をすべて数えた。対象としたのは、2000年の大豊作の堅果に由来する3年生の稚樹である。

4. 母樹からの距離と堅果の散布

2005年は豊作になったので、ブナが純林を形成している本調査地において根元からの距離と堅果の落下数の関係を調べるために、上記の51個のベルト調査区から10個を任意に選び、各コドラートに隣接させてシードトラップ(0.5 m×0.5 m)を根元から3 mまでに6個ずつ列状に設置した。シードトラップは堅果の散布が始まる直前の9月21日から完全に終了した11月18日まで設置し、それぞれのトラップ内に落下した全ての堅果を採取した。採取した堅果は健全堅果、しいな、虫害堅果の3通りに分類した。堅果の分類は、杉田(2005)と同様に、果皮を割って内部が充実しているものを健全堅果とし、内部に胚が充填していなかったものをしいなとした。さらに、果皮に鱗翅目幼虫によると思われる脱出孔があり、中部に虫糞が詰まっていたものを虫害堅果とした。

5. 母樹からの距離と秋の堅果残存数

豊作年の秋に林床に積雪が積もる直前に、根元から距離と堅果の生残数の関係を確かめるため、2005年の降雪直後の11月18日に、シードトラップを設置した10個のベルト調査区から8個を任意に選び、トラップ横の各コドラートにおいて林床に残っている堅果数を数えた。採取した堅果は先述したように、健全堅果、しいな、虫害堅果に分類し、このうち健全堅果数のみを残存数とした。

6. 母樹からの距離と林床の雪解け

母樹からの距離ごとの消雪速度を把握するため、ベルト調査区から31個を任意に選び、そのベルト調査区上にある残雪の消雪過程を2~3日置きに観察した。測定方法は、設置したコドラートの中心が確認できた日をそのコドラートの消雪日とした。調査期間はまだ林床の積雪深が約2.5 mだった2005年4月15日から消雪が完全に終了した5月30日まで行った。

7. 母樹からの距離と光環境

稚樹の死亡要因の一つである光環境が根元からの距離によって異なるか把握するために、51個のベルト調査区から10個を任意に選び、各コドラートの中心付近において量子計(LI-COR社 LI-250 Light Meter)を用いて平均稚樹高(約20 cm)に相当する高さで光合成有効放射量子密度(PPFD)を曇天時に測定し、開放地のPPFDに対応する百分率で算出した。測定数は各コドラートにつき5回行った。測定はすでに上層木の開葉が終了した2005年6月1日の11:00から13:00の間に行った。

8. 母樹からの距離と野ネズミの巣穴数

2004年の10月2日に、根元からの距離ごとに野ネズミの巣穴分布を調べた。調査は、先述の雪解け調査に使用した31個のベルト調査区を対象として、各コドラート内にある野ネズミの巣穴を数えた。瀬戸口(1981)は、野ネズ

ミの巣穴は直径約1.5~2 cmでほぼ円形をしており、約3~4 cmで楕円形をしているモグラの巣穴と区別できるとしている。本調査においても、これに準じて両者を区分した。

9. 野ネズミによる堅果の食害実験

母樹からの距離の違いと積雪の有無が野ネズミによる堅果の捕食活動に与える影響を調べるために、以下の4通りの処理区に堅果を設置した。

- 1) 「近い・雪なし」根元周辺で自然に融雪していた場所
- 2) 「近い・雪あり」根元周辺で、雪を被せた場所
- 3) 「遠い・雪なし」根元から3 m離れて、雪を取り除いた場所
- 4) 「遠い・雪あり」根元から3 m離れて、雪のある場所

上記のうち、1)と4)は自然状態、2)と3)は人工的に作り出した状態である。それぞれ10反復、計40個設置した。この際、処理区が互いに1カ所に集中しないように配置した。設置した堅果数は一つの処理につき200粒とし、設置後その上にリターを被せた。設置に際しては、Tanaka(1995)の方法に準じてエポキシ樹脂の接着剤で堅果を50 cm×50 cmの寒冷沙に貼り付けた。ただし、本調査地のブナ林は2001~2004年の期間に大豊作は訪れず、その期間に多量の堅果を収集することができなかったために、実験に使用した堅果は2000年の豊作に採取し、約2℃で保存していた堅果を用いた。実験には、健全堅果のみを利用した。予備調査として2004年の10月23日にこれらの堅果のうち50粒を林床に設置したところ、2日後には全ての堅果が消失したことから、これらの堅果は野ネズミの食害実験として使用可能であるといえる。また、上記の処理で4)では、一度積雪を取り除き、堅果を設置してから再び埋め戻した。

堅果の設置は、1)と2)の処理区を設置した母樹20個体全てが根元周囲から消雪が確認された2005年5月3日に行った。また、堅果の回収は林床の消雪が完了する直前の5月15日(全40カ所の平均積雪深が50 cmになった日)に行った。

堅果捕食者の同定を行うため、センサーカメラ(麻里府商事社 Field note IIa)を上記の1)「近い・雪なし」に設置した。このカメラはレンズの上部にあるセンサーが動く物体を感知したと同時にシャッターが降り、10秒間待機したのち再びセンサーの待機状態に戻る設定になっている。

III. 結 果

1. 距離別の稚樹本数

林床に設置した306個のコドラート内にある定着稚樹数は、平均 23.9 ± 21.2 本/0.25 m²であり、最小で0本/0.25 m²、最大で94本/0.25 m²であった。これらを母樹からの距離ごとに示したのが図-1である。平均稚樹数は、母樹からの距離が0~0.5 mで 2.8 ± 4.3 本/0.25 m²と最も少なく、0.5~1.0 mで 14.8 ± 17.0 本/0.25 m²、1.0~1.5 mで22.2

図-1. 母樹からの距離に応じた平均稚樹本数

異なるアルファベットはお互いに有意に差があることを示す (Tukey-Kramer, $p < 0.05$)。調査したコドラートの数はどの距離も 51 個である。縦線は標準偏差を表す。

図-2. 母樹からの距離に対応した落下堅果数

調査したコドラートの数はどの距離も 10 個である。縦線は標準偏差を表す。

± 18.6 本/0.25 m² と距離に応じて多くなっていた。一方、1.5 m 以上のコドラートではどの距離も平均 30 本/0.25 m² 以上と多かった。0 ~ 0.5 m と 0.5 ~ 1.5 m と 1.5 m 以上の三つの距離クラスにおける稚樹数には互いに有意な違いが認められた (Tukey-Kramer 検定, $p < 0.05$)。このことから、林床に定着した稚樹は、母樹から 2.0 m 以上離れた場所に多く、根元周辺で極めて少ないことがわかる。

2. 距離別の堅果の散布量

2005 年には 106.6 ± 41.5 個/0.25 m² の健全堅果が落下した。これは 1 m² に換算すると 426.4 個である。小山ら (2000) が 200 粒/ m² 以上の年を豊作年としていることからみて、この林分において 2005 年は豊作年であったと考えてもよいであろう。図-2 に健全堅果数を母樹からの距離ごとに示した。堅果数は、0.5~1.0 m のコドラートで 126.9 ± 46.1 個/0.25 m² と最も多く、最も少なかったのは 2.0~2.5 m のコドラートにおける 93.9 ± 40.6 個/0.25 m² であったが、これらは距離による有意な違いがみられなかった (ANOVA, $p > 0.05$)。

3. 秋期における堅果の生残

2005 年の豊作年において、林床に残った堅果数を母樹からの距離ごとに示す (図-3)。平均堅果残存数は全体で 142.5 ± 52.2 個/0.25 m² で、これらには母樹からの距離に

図-3. 秋期における母樹からの距離ごとの残存堅果数

調査したコドラートの数はどの距離も 8 個である。縦線は標準偏差を表す。

図-4. 母樹からの距離に対応した消雪時期

縦軸はどの距離も、積雪のあるコドラート/31 コドラート $\times 100$ (%) を表す。×は 4/15, ○は 5/2, ●は 5/16, △は 5/21, ▲は 5/23, ◇は 5/30 を示す。

よる有意な差は認められなかった (ANOVA, $p > 0.05$)。すでに図-2 でみたように、2005 年の調査林分は豊作年であり、堅果供給量は距離による違いはみられなかったことから、堅果散布の開始から根雪になるまでの野ネズミの堅果食害は母樹の近くで特に多いわけではないといえる。

4. 距離に応じた林床の雪解け

2005 年の春に林床において雪解けが進行する過程を母樹からの距離別に示した (図-4)。この図はそれぞれの調査日において、各距離にある全てのコドラート (31 個) の中で地表面が裸出せずに雪が残っているコドラートの割合を示している。4 月 15 日にはまだどの距離でも積雪に覆われていた。5 月 2 日には、0~0.5 m の距離でほとんどのコドラートで完全に消雪した。しかし、同じ調査日において、母樹から 1 m 以上離れたコドラートではまだ完全に積雪が残っていた。5 月 16 日には根元の付近のコドラートでは残雪が確認される割合は極めて低くなるが (0~0.5 m で 3.2%, 0.5~1.0 m で 9.6%), 2 m 以上ではまだ完全に雪に覆われていた。2 m 以上離れたコドラートでも地表面が裸出するものが生じたのは 5 月 21 日からで、5 月 23 日で約半数のコドラートで完全に消雪し、林床から完全に消雪したのは 5 月 30 日であった。したがって、林床において最初に消雪がみられた日から完全に消雪が完了す

図-5. 母樹からの距離に対応した光環境

調査したコドラートの数はどの距離も 10 個である。縦線は標準偏差を表す。どの距離間にも有意な差はない (ANOVA, $p>0.05$)。

図-6. 母樹からの距離別におけるネズミの巣穴数

異なるアルファベットはお互いに有意に異なることを示す (Tukey-Kramer, $p<0.05$)。調査したコドラートの数はどの距離も 31 個である。縦線は標準偏差を表す。

るまでの期間は 39 日間であった。以上のことから、母樹からの距離が近いほど消雪時期が早い傾向が確認され、根元周辺と根元から 2.0 m 離れた場所では、積雪期間に約 1 カ月の差があることがわかった。

5. 各距離の光環境

2005 年 6 月 1 日に測定した母樹からの距離別の rPPFD を図-5 に示した。rPPFD は $7.87 \pm 7.72 \sim 4.62 \pm 1.27\%$ の値を示し、距離別により有意な差はみられなかった (ANOVA, $p>0.05$)。したがって、根元周辺と根元から離れた場所の光環境に大きな差はないといえる。

6. 距離別の野ネズミの巣穴数

図-6 に母樹からの距離別のネズミの平均巣穴数を示した。平均巣穴数が最も多かった距離は 0~0.5 m の 6.5 ± 5.4 個/0.25 m² であったが、その他の距離のコドラートではどこも 1.0 個未満となっており、0~0.5 m と 0.5 m 以上における平均巣穴数に有意な差がみられた (Tukey-Kramer 検定, $p<0.05$)。

7. 春先における野ネズミの堅果捕食

2005 年春に行った堅果食害実験において、設定した 200 粒の堅果のうち 5 月 15 日まで残存していたのは「近い・

図-7. 母樹からの距離と積雪の有無がネズミの堅果捕食に与える効果

どの処理も反復 10 個である。●は積雪あり、○は積雪なしを示す。縦棒は標準偏差を表す。母樹からの距離 ($p<0.001$)、積雪ありなし ($p<0.001$)、母樹からの距離×積雪ありなし ($p<0.001$) において有意な差がある (Two way ANOVA)。

図-8. ブナの堅果を捕食しようとしているアカネズミ (2005 年 5 月 6 日に撮影)

雪なし」で 28.8 ± 44.3 個と最も少なく、次に「遠い・雪なし」の 134.8 ± 70.7 個、「近い・雪あり」では 141.4 ± 77.7 個、「遠い・雪あり」では 188.0 ± 17.7 個であった (図-7)。母樹からの距離と積雪の有無は堅果の残存数に有意な影響を与えていた (Two way ANOVA, $p<0.001$)。したがって、堅果は母樹からの距離が近くて、地表面が裸出しているところがより持ち去られやすいといえる。また、センサーカメラが捕えた全 96 枚の写真のうち、雪などの落下物と同定不可能だった鳥類 1 枚を除いた 71 枚にアカネズミ (*Apodemus speciosus*; 図-8) またはヒメネズミ (*Apodemus argenteus*) が写っていたことから、主要な捕食者は野ネズミであると示された。さらに、これらの野ネズミは消雪時期が早い根元周辺で活動を行っていることが確認された。

IV. 考 察

本研究の対象とした山形県の日本海側ブナ二次林では、2000 年に豊作となり、調査林分で設定した固定調査地では、この年に 1 m² 当たり平均で 630 個程度の堅果が林床

に散布された(壇ら, 2003)。本調査の306個のコドラート結果から、現在の林床にはこの年の堅果に由来する3年生の稚樹バンクは 1 m^2 に換算して 95.6 ± 84.6 本あることが明らかになった。通常のブナは豊作の翌年に発生した実生は、その年のうちにほとんどが消失することが知られているので(Akashi, 1997)、これに比べるとこの林分ではかなり多くの稚樹が残存しているといえる。Nakashizuka (1988)はブナ林の林床においてササが枯れた場所では、そうでない場所に比べて稚樹が残存しやすいとしていることから、おそらく、この林分では林床にササが存在しない上に、他の下層植生も少ないことが稚樹バンクの残りやすい原因であると考えられる。

しかし、稚樹密度は場所によって大きなばらつきが認められた(1 m^2 に換算して最小0本から最大376本)。稚樹が多かったのは母樹の根元から2~3m程度離れた場所で、逆に、根元周辺には極めて少ない傾向がみられた(図-1)。このような空間パターンが生じる理由として散布された堅果量が根元付近で少ないことも考えられるが、2005年の豊作年における調査では、母樹からの距離と落下堅果数の間に有意な関係はみられずほぼ一定数であった(図-2)。閉鎖した純林では、種子供給量に場所による違いが生じないことが他の種でも報告されている(Ramio and Javier, 2000)。したがって、この空間パターンは、堅果散布以降において実生の定着を阻害する何らかの要因がとりわけ母樹根元付近で多く発生していたことによると考えられる。

林床における実生の定着阻害要因としては光不足が指摘されるが(Kamitani and Yoshida, 1991; Hoshizaki *et al.*, 1999; 加藤・小見山, 1999; Abe *et al.*, 2002)、この林分における林床のrPPFDはどこも6%前後で、根元周辺で特に低いことはなかった(図-5)。したがって、林床の光環境はブナの稚樹が母樹の根元で少ない理由にはなっていないと考えられる。

更新初期のブナのその他の主要な死亡要因として、野ネズミなどの林床で活動する小動物による堅果の捕食が指摘されている(箕口, 1996; Akashi, 1997; Tomita *et al.*, 2002; 杉田, 2005)。ブナ堅果は脂質、タンパク質に富み、栄養価が高いので(橋詰, 1979; Jensen, 1982)、野ネズミの選好性は高いとされる(箕口, 1996)。このため、実生の定着成功は、秋~冬期間に齧歯類の堅果食害をどれだけ回避できたかに依存するという報告がある(Akashi, 1997; Tomita *et al.*, 2002; 杉田, 2005)。したがって、野ネズミの活動はブナの稚樹の空間分布に大きく影響を及ぼすと考えられる。

日本海側のブナ林の林床では積雪量が多く、これに応じた積雪期間も長い。このことが野ネズミによる食害から堅果を保護する効果を持っていると考えられる。野ネズミは視覚と嗅覚を頼りに餌を探す、積雪下では両者ともに阻害されるので探査効率は著しく低下する(Shimano and Masuzawa, 1998)。本調査地のような豪雪地帯では、11

月~5月下旬にかけて林床は積雪に覆われるため、散布直後の堅果の多くが冬期間に捕食を免れることができるであろう。しかし、春先になると、樹木の根元は他の場所に比べて早く消雪する(図-4)。つまり、根元付近にある堅果はこの時期に露出して、越冬直後の野ネズミに発見されやすい状態にある。本研究の実験でも、消雪直後の根元周辺に堅果を置くと、まだ雪が残っている場所(根元から3m離れた場所)に埋めた場合に比べてより多くの堅果が持ち去られていた(図-7)。設置したセンサーカメラによる撮影の結果から(図-8)、堅果は主にアカネズミとヒメネズミに摂食されたことが確認された。これらの巣穴は樹木の根元に多いとされ(瀬戸口, 1981)、本調査地においても同様の傾向がみられた(図-6)。したがって、野ネズミの活動を阻害する積雪が最も早く消失する場所が、採餌活動の起点となる巣穴が多い場所でもあることが、母樹の根元で堅果の発見確率を高め、捕食の程度を強くしたと推察される。根元から3m離れた場所では、人為的に雪を掘って堅果を裸出させても、根元に比べて堅果の残存数が多かったことがこれを示唆している。しかし、一方で、母樹からの距離に関わらず、雪のある場所はない場所に比べて捕食率が有意に低い傾向がみられた(図-7)。特に母樹の根元でも、人工的に雪を被せると残存する堅果数は多くなった(図-7)。このことは、本来、野ネズミが活動しやすい場所でも、積雪があると餌の探査効率を強く抑制することを示唆している。

以上のことから、積雪は野ネズミの捕食から堅果を保護することで、ブナの稚樹バンク形成に貢献していることが示された。また、これにより母樹付近で稚樹本数が少ない理由も、春先に野ネズミの巣穴が多い根元周辺から雪が溶けることで、この場所での堅果の捕食圧が高くなることによると考えられた。母樹根元から離れた場所でも時間の経過とともに消雪が進行し地表面の堅果が現れるので、ここでも野ネズミの食害は生じるはずである。しかし、消雪により露出する地表面は母樹の根元を中心に同心円状に拡大する。したがって、露出面積は根元からの距離の二乗に比例して増加する。一方、堅果密度は母樹からの距離による偏りがなかったことから(図-3)、地表面に現れる堅果の絶対数は消雪の進行とともに急速に増大するはずである。野ネズミの単位時間当たりの摂食量には限界があるとする、母樹から離れた場所ほど野ネズミの摂食が追いつかないうちに発芽・定着に至るものが多くなると推察される。また、根元に近い場所が消雪する時期に比べて離れた場所が消雪する時期には季節の進行に伴い外気温も上昇しているので、堅果が発芽に要する時間も短いと考えられる。したがって、根元から遠い場所ほど捕食を免れ、定着に至る稚樹数が多くなると考えられる。発芽したばかりの実生も野ネズミの捕食にあうが、その数が堅果のそれに比べると少なかった。

ただし、自然状態において、越冬前の秋の段階ですでに根元で捕食率が高ければ、積雪がブナの更新に貢献してい

ることにならない。しかし、2005年の調査結果では、堅果の散布から降雪までの晩秋から初冬にかけては、根元に多くの食害が集中する傾向はみられなかった(図-3)。このことは、堅果の消失が根元で特に起きるのが春の融雪後であることを示唆するとともに、秋のように雪による活動制限がない場合には、野ネズミは必ずしも巢穴近くだけで摂食するわけではないことを示唆している。

これまでの捕食者の活動に与える積雪の影響に関する研究(Homma *et al.*, 1999; Shimano and Masuzawa, 1995, 1998)では、環境条件が異なる日本海側と太平洋側と比較しているため、積雪以外の要因もその結果に影響を与えている可能性があった。しかし、本研究で、環境条件に大差がない同一林分内で、積雪環境の異なる場所を自然状態の中で選定をしたり(すなわち母樹の根元周辺とその他の場所)、雪の掘り出しや埋め戻しをすることで人工的に作り出して播種実験を行ったことから、積雪が捕食者の行動と堅果の残存に与える影響を直接的に示すことができたといえる。

ただし、本研究では稚樹の分布パターンの検出から、仮説を提示して、実験的に播種等をしたもので、実際に豊作年において堅果の散布から実生発生、稚樹生残にかけて経年的に調査をしたものではない。堅果捕食と積雪の保護効果が稚樹の分布様式に違いをもたらす有力な要因であると断定するためには、今後は豊作年の堅果供給から時間的に追跡しながら確認する必要がある。

本研究を遂行するにあたり、東北大学大学院農学研究科の清和研二教授には草稿に対してご批評をいただいた。また、森林総合研究所東北支所の岡 輝樹氏には野ネズミの播種実験に関する指導と励ましの言葉をいただいた。また、野ネズミの生態については山形大学農学部の林田光祐教授、北海道林業試験場の雲野 明氏に、春先における融雪調査については山形大学農学部の小野寺弘道教授に、統計解析については北海道大学大学院の野田隆史助教授に、ブナの更新論については北海道林業試験場の寺澤和彦氏、今 博計氏に有益なご助言を賜った。ここに記して厚く御礼を申し上げる。

引用文献

- Abe, M., Miguchi, H., and Nakashizuka, T. (2001) An interactive effect of simultaneous death of dwarf bamboo, canopy gap, and predatory rodents on beech regeneration. *Oecologia* 127: 281-286.
- Abe, M., Izaki, J., Miguchi, H., Masaki, T., Makita, A., and Nakashizuka, T. (2002) The effects of Sasa and canopy gap formation on tree regeneration in an old beech forest. *J. Veg. Sci.* 13: 565-574.
- Abe, S., Masaki, T., and Nakashizuka, T. (1995) Factors influencing sapling composition in canopy gaps of a temperate deciduous forest. *Vegetatio* 120: 21-32.
- Akashi, N. (1997) Dispersion pattern and mortality of seeds and seedlings of *Fagus crenata* Blume in a cool temperate forest in western Japan. *Ecol. Res.* 12: 159-165.
- 壇 武・高橋教夫・小山浩正・安保真彦 (2003) ブナ結実豊作年と翌年の凶作年における葉の変化について。東北森林科学会講演要旨集 8: 28.
- Harper, H.L. (1977) *Population biology of plants*. 892 pp, Academic Press, London.
- 橋詰集人 (1979) ブナ堅果の発育にともなう化学成分の変化。日林誌 61: 342-345.
- 橋詰集人 (1991) 稚樹の発生と消長。(ブナ林の自然環境と保全, 村井 宏・山谷孝一・片岡寛純・由井正敏編, ソフトサイエンス社, 東京). 61-63.
- Homma, K. (1997) Effects of snow pressure on growth form and life history of tree species in Japanese beech forest. *J. Veg. Sci.* 8: 781-788.
- Homma, K. (2001) Effects of snowfall on the species composition and population structure of Siebold's beech (*Fagus crenata* Blume) forest in Echigo Mountains, Central Japan. *Res. Bull. Niigata Univ. For.* 34: 1-16.
- 本間航介 (2002) 雪が育んだブナの森。(雪山の生態学 東北の山と森から. 梶本卓也・大丸裕武・杉田久志編著, 東海大学出版会, 東京). 57-73.
- Homma, K., Akashi, N., Abe, T., Hasegawa, M., Harada, K., Hirabuki, Y., Irie, K., Kaji, M., Miguchi, H., Mizoguchi, N., Mizunaka, H., Nakashizuka, T., Natume, S., Niiyama, K., Ohkubo, T., Sawada, S., Sugita, H., Takatsuki, S., and Yamanaka, N. (1999) Geographical variation in the early regeneration process of Siebold's beech (*Fagus crenata* Blume) in Japan. *Plant Ecol.* 140: 129-138.
- 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. *In* Seed fate: predation, dispersal and seedling establishment. Forget, P.M., Lambert, J.M., Hulme, P.E., and Vander Wall, S.B. (eds.), 410 pp, CABI Publishing, Oxfordshire, 253-267.
- Hoshizaki, K., Suzuki, W., and Nakashizuka, T. (1999) Evaluation of secondary dispersal in a large-seeded tree *Aesulus turbinata*: a test of directed dispersal. *Plant Ecol.* 144: 167-176.
- 福島 司・高砂裕之・松井哲哉・西尾孝佳・喜屋武豊・常富 豊 (1995) 日本のブナ林群落の植物社会学的新体系。日生態誌 45: 79-98.
- Iida, S. (2004) Indirect negative influence of dwarf bamboo on survival of *Quercus* acorn by hoarding behavior of wood mice. *For. Ecol. Manage.* 202: 257-263.
- Jensen, T.S. (1982) Seed production and outbreaks of non-cyclic rodent populations in deciduous forests. *Oecologia* 54: 184-192.
- Kamitani, T. and Yoshida, T. (1991) The growth response of beech (*Fagus crenata* Blume) seedling to the cutting of the overstory. *J. Jpn. For. Soc.* 73: 154-157.
- 加藤正吾・小見山章 (1999) ブナ林の上層木がもたらす散光環境と下層木の分布。日生態誌 49: 1-10.
- Kikuzawa, K. (1988) Dispersal of *Quercus mongolica* acorns in a broad leaved deciduous forest. 1: Disappearance. *For. Ecol. Manage.* 25: 1-8.
- Kimmins, J.P. (1987) *Forest Ecology*. 531 pp, Macmillan Publishing Company, New York.
- 小山浩正・八坂通泰・寺澤和彦・今 博計 (2000) かき起こしのタイミングがブナ天然更新の成否に与える影響—豊凶予測手法の導入の有効性—。日林誌 82: 39-43.
- 前田禎三 (1988) ブナ林の更新特性と天然更新技術に関する研究。宇都宮大農学術報告特輯 46: 1-79.
- 正木 隆・杉田久志・金指達郎・長池卓男・太田敬之・櫃間 岳・酒井暁子・新井伸昌・市栄智明・上迫正人・神林友広・畑田 彩・松井 純・沢田信一・中静 透 (2003) 東北地方のブナ林天然更新施業地の現状—二つの事例と生態プロセス—。日林誌 85: 259-264.
- 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.
- Miyaki, M. and Kikuzawa, K. (1988) Dispersal of *Quercus mongolica* acorns in a broadleaved deciduous forest. 2: Scatterhoarding by mice. *For. Ecol. Manage.* 25: 9-16.
- Nakashizuka, T. and Numata, M. (1982) Regeneration process of cli-

- max beech forest I. Structure of a beech forest with undergrowth of *Sasa*. Jpn. J. Ecol. 32: 57-67.
- Nakashizuka, T. (1988) Regeneration of beech (*Fagus crenata*) after the simultaneous death of undergrowing dwarf bamboo (*Sasa kurilensis*). Ecol. Res. 3: 21-35.
- Ramio, O.B. and Javier, A.S. (2000) Seed predation and recruitment in plants: the effect of the distance between parents. Plant Ecol. 147: 173-183.
- Seiwa, K., Watanabe, A., Irie, K., Kanno, H., Saitoh, T., and Akasaka, S. (2002) Impact of site induced mouse caching and transport behavior on regeneration in *Castanea crenata*. J. Veg. Sci. 13: 517-526.
- 瀬戸口美恵子 (1981) ヒメネズミの巣穴利用とホームレンジ. 日生態誌 31: 385-391.
- 島野光司・沖津 進 (1993) 東京郊外奥多摩, 三頭山に分布するブナ・イヌブナ林の更新. 日生態誌 43: 13-19.
- Shimano, K. and Masuzawa, T. (1995) Comparison of preservation of *Fagus crenata* Blume under different snow condition. J. Jpn. For. Soc. 77: 79-82.
- Shimano, K. and Masuzawa, T. (1998) Effect of snow accumulation on survival of beech (*Fagus crenata*) seed. Plant Ecol. 134: 235-241.
- 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堅果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.
- Tanaka, H. (1995) Seed demography of three co-occurring *Acer* species in Japanese temperate deciduous forest. J. Veg. Sci. 6: 887-896.
- Tomita, M., Hirabuki, Y., and Seiwa, K. (2002) Post-dispersal changes in the spatial distribution of *Fagus crenata* seeds. Ecology 83: 1560-1565.
- 上島信彦・日浦 勉・原 拓史 (1997) 北方針広混交林におけるトドマツとミズナラの実生の定着に及ぼす要因. 森林立地 39: 86-93.
- Wada, N. (1993) Dwarf bamboos affect the regeneration of zoochorous trees by providing habitats to acorn-feeding rodents. Oecologia 94: 403-407.
- Wada, N. and Ribbens, E. (1997) Japanese maple (*Acer palmatum* var. *matsumurae*, Aceraceae) recruitment patterns: seeds, seedlings, and saplings in relation to conspecific adult neighbors. Am. J. Bot. 84: 1294-1300.
- 山本進一 (1990) 生態学的に見たブナ林の更新機構. 林業技術 579: 7-10.