

研究種目：基盤研究 (C)
 研究期間：2006～2008
 課題番号：18580138
 研究課題名(和文) 個体レベルからみたブナの種子生産とその地域間比較＝豊凶予測と貯蔵技術への応用＝
 研究課題名(英文) seed masting behavior based on individual plants in beech trees (*Fagus crenata*). -seed mast forecasting and storage.
 研究代表者
 小山 浩正 (KOYAMA HIROMASA)
 山形大学・農学部・准教授
 研究者番号：10344821

研究成果の概要：

ブナの豊作は5～7年に1度とされ、その進化的要因としては、虫害回避のための適応(捕食者飽食仮説)と理解されている。しかし、実際には結実年の間に中規模な開花がみとめられることが多い。このような開花は繁殖成功確率を低めるので、豊凶性進化の理解のみならず森林の更新作業方法にも影響を及ぼす。中規模開花は、1) 林分全体の個体が同様に開花を起こす場合と、2) 特定の個体が開花する場合が考えられる。このため、個体をベースの観察が必要となる。本研究において、枝に残る雌花序痕をもとに個体ごとの開花履歴を復元した結果、中規模開花は後者のパターンであることが分かった。こうした特定個体は、豊作年にも他と同調する傾向があることから、より頻繁に開花する個体と言える。このような個体は、資源的に余裕があると考えられ、サイズの大きな個体ほど開花回数が多い傾向がみとめられた。繁殖投資が成長へ負の影響を及ぼす結果として、豊作当年および2年後まで、シュート伸長量や葉サイズの減少が観察された。これらの知見をもとに、本研究においては、さらに、従来北海道のブナ林で開発された豊凶予測手法が東北のブナ林においても適用可能であるか検討した結果、東北のブナ林においてより当てはまりがよい豊凶予測手法を開発した。さらに、豊作年以降の種子散布量、実生発生、齧歯類による捕食を調べ、ブナの更新には、種子を保護する積雪が齧歯類からの捕食を防いで更新に貢献していることが示された。このことは、ブナが日本海側の豪雪地域でブナが優占する原因のひとつであると考えられた。種子の貯蔵については、気候的に太平洋側の要素の強い北海道の種子では10年間の貯蔵が可能であることが確認できたが、日本海側の種子では1年以上の貯蔵が困難であることが分かった。

交付額

(金額単位：円)

	直接経費	間接経費	合計
2006年度	1,700,000	0	1,700,000
2007年度	700,000	210,000	910,000
2008年度	1,100,000	330,000	1,430,000
総計	3,500,000	540,000	4,040,000

研究分野：農学

科研費の分科・細目：林学・林学・森林工学

キーワード：ブナ、豊凶、種子、雌花序痕、開花履歴

1. 研究開始当初の背景

ブナ林の再生作業には、母樹を残して地表処理を施す「母樹保残法」と養成苗木による「人工植栽」が有効である。しかし、これらはどちらも確立した技術とは言えなかった。その原因は、同種の種子生産量が年間で著しく変動（豊凶性）し、豊作の間隔が長期かつ不規則なことにある。したがって、もし豊凶が予測できるならば、地表処理の時期や場所の選定などにおいて、確実な再生計画の立案できるので、その効果は大きいと期待される。また、苗木を安定的に生産するための種子確保にも結実予測と採集種子の長期保存する技術が不可欠である。

これまで研究代表者は、北海道渡島半島において、豊凶予測と種子貯蔵技術の開発に携わってきた。しかし、ブナの分布は広く、その中心はむしろ東北地方である。同種は形態や遺伝的特性が地理的変異を示すことが知られており、それには冬季の積雪環境が影響していると考えられている。したがって、豊凶現象を生じさせる至近要因（気象、食害等）や遺伝的・進化的背景（究極要因）は同じ積雪の少ない北海道南部と東北地方の豪雪地帯で異なる可能性が十分にある。このことは、豊凶の周期性や同調性に地域差があることを示唆しており、この場合には予測技術も一律とは限らない。また、種子の貯蔵性にも同様に地域的な違いがみとめられる可能性があり、貯蔵技術も画一とは限らない。

2. 研究の目的

従来、ブナ林の豊凶現象を調べた研究事例は、シードトラップを林内に設置することにより林分レベルの結実の年間変動をえるか、目視により主観的な判定がされてきたが、個体レベルで開花・豊凶現象を特定した例は極

めて少ない。しかし、個体ごとに開花・結実特性を見極めることは森林施業的にも生態学的にも重要な意義がある。

なぜならば、多産で開花結実頻度の高い個体があるならば、母樹保残を実施する際に機械的に一定密度の母樹を残すのではなく、多産な特定個体を選択的に残す必要があるからである。従来のシードトラップによる調査では、個体ごとの多産性を評価することができないが、研究代表者が開発した「雌花序痕」による評価方法は、枝に残る開花の痕跡を過去5～6年までさかのぼって評価することができるため、個体毎の開花量を特定することができる。この課題の第一の目的は、個体レベルの開花結実パターンを見極めることで、ブナの豊凶の実態をより明確にすることである。

次に、第2の目的として、以上の知見を踏まえたうえで、東北地方に適したブナの豊凶予測技術を開発することである。すでに、北海道では研究代表者が参画した共同研究チームによって、当年に500個/m²以上の大量開花があり、それが前年度の20倍であった場合に、ブナヒメシクイの被害から逃れ、豊作になることが明らかになっている。この条件が、東北地方のブナ林でも同一であるか否かを確かめて、同一ではない場合には、条件等の修正を加えて東北地方に適した予測手法を開発する必要がある。

第3の目的として、ブナ林の再生を図るには、豊作後の種子の消失、実生の発生、稚樹の生存を確認する必要がある。本課題では、母樹からの距離に応じた種子の齧歯類による持ち去りと、それによる生存率の影響を評価することで、東北日本海側における積雪がブナの更新に与える影響について評価する。

第4の目的としては、豊凶予測によって得られた種子を次ぎの豊作年まで貯蔵して、安定的な苗木の供給を実現するために、種子貯蔵技術の確立を目指す。

以上の4つの目標を実現して、東北地方におけるブナ林再生の技術的に発展に資することを本課題の目的とした。

3. 研究の方法

(1) 開花・結実・実生発生調査

2003～2008年にかけて山形県内11カ所のブナ天然林にシードトラップを設置し、林分レベルの開花・結実調査を行った。開花の始まる5月から1ヵ月毎にトラップの内部を回収し、雌花序（あるいは殻斗）、シイナ、虫害、充実種子に分別してカウントした。

上記のうち2林分については、2004年から個体レベルの開花・結実評価を行うために、成熟個体を70本選定し、毎木調査を行った。これら選定個体は固定調査木として、毎年、以下に示す開花・結実の観察を継続した。

各固定調査木に対して目視による開花評価と同時に、クレーン車のアームの先端に人が作業できるポケット式のアタッチメントを取り付け、固定調査木の地上高10m以上の陽樹冠から1個体10本を目安として採取した。採取した枝は芽鱗痕を手がかりに過去5年（可能な限り6年まで）の年枝を同定し、各年枝における雌花序痕の有無および数をカウントして開花評価を行った。

雌花序痕による開花データとシードトラップで得られた開花数との相関を解析し、雌花序痕による開花の量的評価が林分レベルの開花数の推定に有効であるか否かを確認した。さらに、個体ごとの雌花序痕データと目視による開花量判定との相関関係も比較することで、雌花序痕による個体レベルの開花評価に整合性があるかどうか検討した。

さらに採取した枝について芽鱗痕間の長さを測定して年枝伸長量を算出し、豊凶と枝

の成長量の関係を年別に解析した。同時に、葉を分離して、豊作が個体の成長や葉の形質（着葉数・葉重量・面積・厚さ）に与える影響を調べた。

(2) 東北地方に適した豊凶予測の開発

山形県の11林分において、採集した枝の冬芽を解剖し、葉芽と花芽を選別し、花芽率（総冬芽数に対する花芽の百分率で評価）を求めた。花芽率とシードトラップによって捕捉された次年度の開花数との関係を解析し、花芽率から開花数を推定する経験式を求めた。同様に、開花数と種子の虫害被害率の関係を解析し、それぞれの林分において、虫害からエスケープするためには、前年度に対して何倍の開花数かを算出した。既存の研究では、これらにより、次年度お豊凶予測が可能になるので、既存の北海道における豊凶予測手法の諸条件を、東北地方の予測に適した値に習性し、当地方に有効な予測手法を提示した。

(3) 実生発生調査

種子生産量と実生発生の関係を把握するために、2005年の豊作年から翌年にかけて、種子落下から実生発生の追跡調査を行った。シードトラップと0.25㎡の実生調査区を、19本の母樹の根元から外側に向かって3mまで設置して、距離ごとの種子落下量と実生発生数を調べた。この際に、豊作翌年(2006年)の春に、定期的に消雪の経時的变化（根元から消雪が状況の記載）と齧歯類による種子の持ち去りも観察した。

(4) 種子貯蔵性調査

北海道で1997年に採種した種子の貯蔵試験を継続して実施し、貯蔵10年までの発芽率の推移について明らかにした。さらに、山形県で2005年の豊作時に採種した種子について、上と同様の処理方法で貯蔵後、翌年以降

の発芽率を調べた。発芽率は苗畑に播種した種子の子葉展開率で評価した。

4. 研究成果

(1) 個体レベルの開花・結実と中規模開花の実態把握

シードトラップデータと年枝上の雌花序痕率(個体平均)には正の有意な相関があった。また、個体ごとの雌花序痕と目視による開花量評価にも正の相関がみられた。このことから、雌花序痕調査は林分および個体レベル開花特性の把握に有効であることが確認された。

雌花序痕調査の結果、調査地において過去7年間に大量開花が起きたのは2000年と2005年で、2002年には中規模開花年は起きていたことが判明した。雌花序痕により個体ごとの過去の開花履歴を調べた結果、中規模開花年には多数の個体が少量ずつ開花するのではなく、特定の少数個体が大量に開花していることが明らかとなった。また、これらの個体は豊作年にも他個体と同調して開花していることが明らかになった。したがって、中規模開花は少数の開花頻度の高い特定の個体により起こると結論できる。毎木調査により、こうした開花頻度の高い個体ほど他の個体よりもサイズが大きい傾向がみとめられた(ただし、統計的有意差はなし)。

結実が個体の成長に与える影響を調べるために、豊作年に結実した個体と結実しなかった個体について諸形質を比較すると、結実木のシュート成長は非結実木の半分以下と小さく、その傾向は豊作の翌々年まで続いていた。また結実しても、当年の葉の数は減少しないが、個葉サイズとLMA(葉の厚さの指標)が小さくなった。これを反映して、結実木の捕食防御能力は非結実木よりも低い傾向がみとめられた。このことは、ブナは結実により成長に投資する資源が減少するが、

その際に、被食防御能力を犠牲にして、可能な限り光合成能力を大きくして、成長の損失を補う戦略を取っていると考察した。

(2) 東北版豊凶予測の開発

山形県内の11林分における開花・結実データの結果より、当年開花数が350個/m²以上で、かつその前年比が10以上であれば豊作になることが明らかになった。これらは北海道で報告されている基準(当年開花数500個/m²以上、前年比が20以上)よりも低い値である。その理由は、東北日本海側の豪雪地帯では、主な種子捕食者であるブナヒメシクイの羽化が、晩春まで林床に残る積雪により妨げられるため、少ない開花数と前年比でも虫害を免れやすいのではないかと考えた。

また、開花数が350個/m²以上ならば、必ず前年比も10を超える関係にあったので、山形県で豊凶を予測するには開花数のみを考慮すれば良いことになる。

以上の結論をもとに、対象とする林分で秋に枝を採取し、観察した総冬芽に対する花芽の割合から翌年開花数を推定する式を次式によう求めた。

$$b = 9.9a \quad \text{式(2)} \quad (P < 0.01)$$

ここでbは翌年の推定開花数(個/m²)、aは花芽率である。式(2)から、花芽率が35%以上であれば翌年の開花数は350個/m²を超え(豊作が予想される)、10%以上ならば90個/m²を超える(並作と予想される)と推定された。そこで検証のため、2005年から2007年の各地の予測結果と実際の作柄を比較すると、高い確率で予測と実際の作柄が一致した(的中率95.2%)。

すでに示したように、上の方法は従来の方法のように開花の前年比を考慮に入れなくても良いので、連年データを取る必要がなく、枝を採取するだけで可能な点において、より

汎用性の高い方法といえる。このような東北独自の豊作予測手法を開発できたことは、広葉樹林化や野生生物管理など、この地域に特異的な問題に対する貢献度が高いと言える。山形県みどり自然課では、これらのブナの予測結果をホームページで公開しており (<http://www.pref.yamagata.jp/ou/bunkakankyo/050011/publicdocument200808046541346404.html>)、その方法も従来型から今回の予測に順次切り替えてゆく予定である。

(3) 結実が実生の発生に与える影響

ブナ二次林において、同種稚樹は母樹の根元付近で極端に少ないことが明らかになった。その原因は、根元周辺の消雪が他の場所よりも1ヵ月近く早いことによる。なぜなら、消雪した根元周辺では、野ネズミによる種子の持ち去りが多く、残存数は離れた場所と有意な差が認められたからである。このことは、積雪は野ネズミの捕食から種子を保護することで、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あること解釈された。

(4) 種子貯蔵性調査

北海道産種子の継続試験結果では、含水率を10%以下に抑えて-20℃で保管した乾燥冷凍貯蔵は、7年経過しても発芽率は50%前後で低下がなく、10年貯蔵後でも20%程度の発芽率を維持した。したがって、豊作年の平均的なインターバル(5~7年)をカバーすることが確かめられた。これはブナ種子の貯蔵期間として、最長の記録である。ただし、山形県において豊作年(2005年)に採種した種子は、同様の処理を施しても1年以上の貯蔵にほとんど耐えなかった。このことは、ブナ種子の貯蔵性には地理変異が存在することを示しており、今後は追試によりその原因

を見極めて、対処法を考案する必要がある。

5. 主な発表論文等

(研究代表者、研究分担者及び連携研究者には下線)

[雑誌論文] (計4件)

①小山浩正・竹内華純・高橋教夫・石井 健 (2008) 豪雪地帯のブナ林における母樹からの距離に応じた当年生実生の発生数—種子捕食に対する積雪の保護効果の検証—日本森林学会誌 90:309-312. (査読有)

②小山浩正・今 博計・紀藤典夫 (2007) ブナ林内におけるブナ稚樹の空間分布と他樹種の樹冠との関係. 植生学会誌24: 113-121. (査読有)

③小山浩正・八坂通泰・寺澤和彦・今 博計 (2007) 冬芽調査によりブナ林の2年後の凶作を予測する手法. 森林立地学会誌 森林立地 49: 35-40. (査読有)

④石井 健・小山浩正・高橋教夫 (2007) 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—日本森林学会誌. 89:53-60. (査読有)

[学会発表] (計11件)

①Koyama, H., Oyama, T., Takahashi, N. Masting in beech forest (*Fagus crenata* Blume) based on individual flowering behavior analysis. The 8th IUFRO International Beech Symposium. (2008.9.8~9.12 北海道七飯町)

②Terada, H., Takahashi, N., and Koyama, H. Relationship between leaf production and nut production in beech secondary forest. Joint International Symposium on Toward the Establishment of Multi-purpose and Long-term Forest Management Plants by Taiwan and Japan. (2008.8.27 山形県鶴岡市)

- ③大山智子・小山浩正・高橋教夫
個体からみたブナ林の豊凶現象—開花と年輪幅の関係. 第119回日本森林学会大会 (2008. 3. 14 東京都府中市)
- ④寺田浩隆・高橋教夫・小山浩正
ブナにおける豊作年以降3年間の枝の生長と葉の形質の変化. 第119回日本森林学会大会 (2008. 3. 14 東京都府中市)
- ⑤松井太郎・伊藤聡・小山浩正・高橋教夫
山形県におけるブナの豊凶予測. 第119回日本森林学会大会 (2008. 3. 14 東京都府中市)
- ⑥寺田浩隆・高橋教夫・小山浩正
ブナ林における結実豊凶と葉の生産量及び形質について. 東北森林科学会 第12回大会 (2007. 8. 20 山形県鶴岡市)
- ⑦松井太郎・伊藤 聡・小山浩正・高橋教夫
山形県におけるブナ豊凶予測の構築に向けた基礎研究. 東北森林科学会 第12回大会 (2007. 8. 20 山形県鶴岡市)
- ⑧大山智子・小山浩正・高橋教夫
個体の開花履歴からみたブナ林の豊凶現象と種子の生残. 東北森林科学会 第12回大会 (2007. 8. 20 山形県鶴岡市)
- ⑨寺田浩隆・高橋教夫・小山浩正
豊作年における結実がブナの枝葉に及ぼす影響. 東北森林科学会第11回大会 (2006. 8. 25 秋田県秋田市)
- ⑩竹内華純・小山浩正・高橋教夫・石井 健
ネズミによる食害と積雪がブナ稚樹の分布におよぼす影響—種子散布から実生発生までの推移—, 東北森林科学会第11回大会 (2006. 8. 25 秋田県秋田市)
- ⑪大山智子・小山浩正・高橋教夫
ブナ林における種子生産量の年次推移と個体ごとの開花履歴の関係. 第117回日本森林学会 (2006. 4. 3 東京都世田谷区)

[図書] (計5件)

- ①小山浩正・清和研二 (2009) 第14章 II.

発芽生態実験 (発芽生物学 種子発芽の生理・生態・分子機構 種生物学会 編 責任編集 吉岡俊人・清和研二、文一総合出版、東京) . 327-343.

- ②小山浩正 (2008) ブナの種子貯蔵方法の開発: 地元産種苗の安定供給のために、(ブナ林再生の応用生態学. 寺澤和彦・小山浩正 編著、文一総合出版、東京) . 235-252.

- ③小山浩正 (2008) フェノロジカルギャップの発見: 開葉のタイミングと稚樹の分布、(ブナ林再生の応用生態学. 寺澤和彦・小山浩正 編著、文一総合出版、東京) . 143-160.

- ④小山浩正 (2008) 豊凶予測の発展型: どこでもできる予測手法. (ブナ林再生の応用生態学. 寺澤和彦・小山浩正 編著、文一総合出版、東京) . 127-142.

- ⑤清和研二 (2007) 第4章 種子サイズと実生の成長パターン. (森の芽生えの生態学. 正木隆編、文一総合出版、東京) . 65-86.

[産業財産権]

- 出願状況 (計 0件)
○取得状況 (計 0件)

[その他]

小山浩正 (2007) ブナ林の再生と造成の技術. グリーン・エージ34: 32-34.

6. 研究組織

(1) 研究代表者
小山 浩正 (KOYAMA HIROMASA)
山形大学・農学部・准教授
研究者番号: 10344821

(2) 研究分担者
清和 研二 (SEIWA KENJI)
東北大学・農学研究科・教授
研究者番号: 40261474

(3) 連携研究者
なし

(4) 研究協力者
なし