

秩父山地のイヌブナ-ブナ林における 17年間のブナ類堅果落下状況^{*1}

梶 幹男^{*2}・澤田晴雄^{*3}・五十嵐勇治^{*3}・蒲谷 肇^{*3}・仁多見俊夫^{*3}

Study on the Nut Fall Fluctuation of Japanese Beech (*Fagus japonica* Maxim.) and Siebold's Beech (*F. crenata* Blume) for 17 Years in a Natural Beech Forest in the Chichibu Mountains, Central Japan^{*}

Mikio KAJI^{*2}, Haruo SAWADA^{*3}, Yuji IGARASHI^{*3},
Hajime KABAYA^{*3} and Toshio NITAMI^{*3}

I. は じ め に

ブナ科ブナ属の樹木は世界に10種あまりが知られている。それらのうち、わが国にはブナ (*Fagus crenata*) とイヌブナ (*F. japonica*) の2種が固有種として分布している。ブナは、北海道渡島半島黒松内低地帯から九州の高隈山までの広い範囲に分布し、山地帯(冷温帯)を代表する樹種として各地で優占林を形成する。イヌブナは、岩手県北部から本州、四国、九州にわたって分布するが、山陰の一部を除いては日本海側には出現せず、太平洋側に偏って分布し、モミ、ツガ、ブナ、ミズナラなどとともに中間温帯林ないし下部冷温帯林の主要な構成樹種となっている。

秩父山地の標高1,000 m前後における山腹斜面ではブナとイヌブナの2種が混生する、いわゆる太平洋側の山地に特徴的なブナ型林分が広く分布している。筆者らは、同山地のブナ型林分において、両種の更新および種生態的な特性を比較することを目的として、1984年から林内にシードトラップを設置して、イヌブナとブナの堅果落下量について調査を行ってきた。それらの一部については、すでに大久保ら(1989)、梶ら(1992)および梶・大久保(1995)によって報告された。

本報告では、同調査区における既往の報告に最近7年間(1994~2000年)のブナ類堅果の落下量を追加し、17年間の堅果落下量の変動および、ブナとイヌブナの豊作が同調した1993年および2000年における両種の堅果落下状況について比較し、若干の考察を加えた。

II. 調 査 地

調査地は、埼玉県秩父郡大滝村の荒川上流部に位置する東京大学秩父演習林のほぼ閉鎖したイヌブナ-ブナ天然林内の3ヶ所に調査区を設けた。調査地内の標高1,160 m地点の気象観測点に

^{*1} 本研究の一部は、文部省科学研究費補助金、基盤研究(B) 06454089 (平成6~平成8年度) による。

^{*2} 新領域創成科学研究科環境学専攻

^{*2} Institute of Environmental Studies, Graduate School of Frontier Sciences, The University of Tokyo

^{*3} 農学生命科学研究科附属秩父演習林

^{*3} University Forest in Chichibu, Graduate School of Agricultural and Life Sciences, The University of Tokyo

おける 1993～1999 年の平均気温は 8.9℃で、最寒月（1 月）の平均気温は -3.4℃、最暖月（8 月）のそれは 22.0℃であった。また、上記 7 年間の月平均気温から求めた暖かさの指数は 67.8℃・月、寒さの指数は -18.9℃・月であり、調査地付近は温量的にみて山地帯中部に位置している。1994～1999 年の年平均降水量は 1,416 mm で、月降水量は 7 月～9 月に最も多く、冬季に乾燥する典型的な太平洋型の気候区域に属する。また、冬季には 20～30 cm の積雪をみるが、調査地は南南西斜面に位置しているため根雪にはならない。

調査区は 1984 年～1990 年（以下、A 区とする）と 1991 年以降（以下、B 区とする）とで異なっている。B 区は A 区から西へ約 80 m に位置している。A 区のイヌブナの胸高断面積は 22.7 m²/ha、ブナは 8.8 m²/ha であり、イヌブナとブナの混生割合や林床植生は後述の B 区とよく似た林分であった。1993 年に B 区の西約 100 m に位置するブナ優占林分に C 区 (25 m×30 m) を設定して、ここでも調査を行った。C 区の胸高断面積および立木本数は、ブナが 29.0 m²/ha、160 本/ha、イヌブナが 8.1 m²/ha、920 本/ha であった。

B 区は、標高 1,170 m の斜面（南南西向、傾斜約 30°）の中部にあるイヌブナ-ブナ天然林内に

表-1 イヌブナ-ブナ林調査区 B の樹種構成

Table 1. Floristic composition of the sample plot B dominated by Japanese beech (*Fagus japonica*) and Siebold's beech (*F. crenata*)

Spp.	DBH _{max} (cm)	H _{max} (m)	N/ha	N%	BA (m ²)/ha	BA%
イヌブナ	61.7	23	492	50.4	21.972	50.92
ブナ	74.3	26	172	17.6	10.108	23.42
ツガ	95.4	24	20	2.0	6.412	14.86
イヌシデ	62.3	18	24	2.5	1.660	3.85
イロハモミジ	38.3	17	12	1.2	0.492	1.14
オオウラジロノキ	35.6	15	4	0.4	0.400	0.93
クマシデ	29.6	12	8	0.8	0.384	0.89
コハウチワカエデ	30.4	14	40	4.1	0.356	0.82
リョウブ	14.9	9	44	4.5	0.324	0.75
ハクウンボク	18.5	14	12	1.2	0.232	0.54
アワブキ	14.7	9	28	2.9	0.192	0.44
アオハダ	13.3	8	12	1.2	0.108	0.25
ミズメ	17.6	10	4	0.4	0.096	0.22
モミ	7.1	4	28	2.9	0.064	0.15
オオモミジ	11.6	9	12	1.2	0.060	0.14
ナツツバキ	13.6	9	4	0.4	0.060	0.14
ヒナウチワカエデ	10.9	8	12	1.2	0.056	0.13
アカシデ	12.4	15	4	0.4	0.048	0.11
オオヤマザクラ	10.0	8	4	0.4	0.032	0.07
コシアブラ	7.6	7	8	0.8	0.020	0.05
サワシバ	6.3	6	8	0.8	0.020	0.05
ミツバツツジ	5.8	4	8	0.8	0.020	0.05
ヤマボウシ	5.7	5	8	0.8	0.016	0.04
ハウチワカエデ	6.3	6	4	0.4	0.012	0.03
ウリハダカエデ	4.6	5	4	0.4	0.008	0.02
Total	—	—	976	100.0	43.152	100.00

N. B. All the trees with DBH larger than 4 cm were surveyed in Oct. 1994, plot area: 50×50 m, DBH_{max}: maximum DBH, H_{max}: maximum height, N: number of stems and BA: basal area.

設けた 50 m×50 m の方形区である。土壌は多少石礫の混じる B_{D(d)} 型である。方形区内はイヌブナ（胸高断面面積合計 22.0 m²/ha, 相対優占度 50.9%, 立木本数 492本/ha）が優占し、ほかにブナ（胸高断面面積合計 10.1 m²/ha, 相対優占度 23.4%, 立木本数 172本/ha）が林冠層を構成していた。下層はコハウチワカエデ (*Acer japonicum*), オオモミジ (*A. palmatum* var. *amoenum*), イロハモミジ (*A. palmatum*), ヒナウチワカエデ (*A. tenuifolium*) などのカエデ類やリョウブ (*Clethra barbinervis*), ハクウンボク (*Styrax obassia*), アワブキ (*Meliosma myriantha*), ナツツバキ (*Stewartia pseudo-camellia*) などの落葉広葉樹のほか、モミ (*Abies firma*) およびツガ (*Tsuga sieboldii*) の小中径木の混じる樹種構成からなっており、出現樹木の総種数は 25 種であった（表-1）。

林床は、スズタケ (*Sasamorpha borealis*) を欠き、クロモジ (*Lindera umbellata*), イヌシデ (*Carpinus tschonoskii*), アラゲアオダモ (*Fraxinus lanuginosa*) などの稚樹やコゴメウツギ (*Stephanandra incisa*), ナガバノコウヤボウキ (*Pteryx glabrescens*), イワガラミ (*Schizophragma hydrangeoides*) などの低木類と木本つる植物が高い頻度で出現する、いわゆる低木型の林床であった。草本類ではオクモミジハグマ (*Ainsliaea acerifolia*) が被度と出現頻度ともに高い値をとるほか、フクオウソウ (*Prenanthes acerifolia*) とハエドクソウ (*Phryma leptostachya*) の出現頻度が比較的高かった。

III. 調査方法

1. トラップの数と大きさ

B 区には、10 m の等間隔で 5 列 5 行の計 25 個のシードトラップを設置した。トラップはナイロン製 0.75 mm メッシュの網を漏斗状に成形したもので、口の広さが 0.5 m² になっており、3 本の塩ビパイプ製支柱で地上 70 cm の高さに固定した。トラップの口の面積合計は 12.5 m² で、調査方形区面積の 0.5% に相当する。A 区に設置したトラップの数と設置間隔は B 区と同じであった。C 区は 12.5×10 m のワクがコンター沿いに 2 列、斜面方向に 3 行の計 6 個からなり、各ワクの中央に 1 個と各ワクが相接する角に各 1 個の計 10 個のシードトラップを設置した。トラップの口の面積合計は 5 m² で、調査区面積の約 0.67% であった。

2. 試料の回収と分別

A 区におけるトラップの設置および内容物の回収は以下のようなものである。1984 年は 9 月下旬に設置、10 月初旬～11 月下旬に 5 回、1985 年は 8 月中旬に設置、9 月下旬～11 月下旬に 3 回、1986 年は 5 月下旬に設置、6 月下旬～11 月下旬に 11 回それぞれ内容物の回収を行った（大久保ほか、1989）。1987 年はトラップによる調査は行わなかった。1988 年は 9 月中旬に設置、9 月下旬～12 月中旬に 6 回、1989 年は 7 月中旬に設置、8 月下旬～12 月下旬に 6 回それぞれ回収した。1990 年は 7 月下旬に設置、8 月下旬～12 月中旬に 4 回それぞれ回収した（梶ほか、1992）。

B 区では 1991, 1992 年と 1994 年は、4 月中旬に、1993 年は堅果の豊作が期待されたので 2 月中旬に設置した。1991 年と 1992 年は 7 月中下旬～12 月中下旬にそれぞれ 7 回、1993 年は 4 月中旬～12 月下旬に 13 回、1994 年は 2 月初旬～11 月下旬に 9 回それぞれ回収を行った。1995 年以降は年間をとおして設置し、1995 年は 4 月中旬～12 月中旬に 9 回、1996 年は 1 月下旬～12 月下旬に 12 回、1997 年は 2 月中旬～12 月下旬に 12 回、1998 年は 3 月中旬～12 月初

旬に13回, 1999は1月初旬~12月初旬に9回, 2000年は4月初旬~12月下旬に12回, それぞれ回収を行った。回収間隔は回収初日~9月および12月以降は, ほぼ月1回, 堅果落下数の多い10月~11月は月2回とした。

C区では, 1993年は6月中旬に設置し, 7月初旬~翌年2月初旬に12回収した。1994年以降の回収間隔および回収回数はB区と同じであった。

トラップによって集められた各樹種の種子, 果実, 殻斗の数を記録した。イヌブナとブナについては, 橋詰ほか(1984)の調査法にしたがってすべての堅果をカッターナイフで切開して, 健全(胚が十分に発育して白色を呈しているもの), 未成熟(成熟堅果の2分の1未満の大きさで落下したもの), しいな(内部が空洞で未発達の胚珠が見られるもの), 虫害(内部に幼虫の糞あるいは侵入・脱出口が見られるもの)および鳥獣害(ネズミ, リスなどの小動物や鳥によって食害されているもの)に分類した。

さらに, 虫害堅果のうちブナヒメシンクイ(*Pseudopammene fagivora*)の幼虫に食害されたものは区別して記録した。ブナヒメシンクイ幼虫の食痕判定は小川(2001)と同様に, 堅果内部に糞が見られると同時に, 当該昆虫が殻斗内の2つの堅果間を移動した際にあけた孔が接合面に, また堅果側面および殻斗の一片に脱出孔がそれぞれ認められものとした。

IV. 結果および考察

1. ブナとイヌブナの堅果総生産量

A区およびB区における1987年を除く1984~1993年の9年分の堅果落下密度(個/m²) (以下, 落下量という)については, 大久保ほか(1989), 梶ほか(1992)および梶・大久保(1995)が既に報告している。これに1994~2000年の7年分を加えて, 16年間のイヌブナとブナの総堅果落下量を表-2に示した。また, C区でブナとイヌブナの総堅果落下量が20個/m²以上であった年の内容別堅果落下量も合わせて示した。なお, 1987年にはシードトラップによる調査を行わなかったが, 観察によって凶作であったことが確認されている。

ブナの最大総堅果落下量は, A区で1989年の92.8個/m², B区で1993年の282.6個/m², C区で1993年の992.4個/m²であった。一方, イヌブナのそれは, A区で1988年の943.9個/m², B区で2000年の867.8個/m², C区で2000年の618.0個/m²であった(表-2)。ブナの総堅果落下量については, 福島県会津地方で100~300個/m²(檜村ほか, 1953), 山形県で739±82個/m²(箕口・丸山, 1984), 同県の鶴岡で525個/m²(保坂・高野, 1972), 新潟県で895および497個/m²(紙谷, 1986), 中国地方の蒜山で503個/m², 大山で625個/m²(橋詰・山本, 1975)という報告がある。C区の1993年におけるブナの992.4個/m², A区の1988年におけるイヌブナの943.9個/m²とこれらを比べると, 秩父山地のブナ優占林分におけるブナの最大総堅果落下量は他地域と大きく違わないといえる。また, イヌブナの総堅果生産量もブナに匹敵すると言えよう。

2. ブナとイヌブナの結実周期

橋詰(1991)は, イヌブナの混じらないブナ優占林分では, 豊作年における健全・しいな・発育不全・虫害等を含む総堅果落下量は平均300~1,000個/m², 並作年の落下量は100個/m²以下, 凶作年のそれは10個/m²以下, 大凶作の年はまったく落下しないと述べた。この豊凶基準に照ら

表-2 イヌブナとブナの内容別堅果落下量 (個/m²) の 17 年間 (1984~2000 年) における変動
 Table 2. Fluctuation of the density of fallen nuts (no./m²) of Japanese beech and Siebold's beech in the sample plots for 17 years (1984~2000)

イヌブナ (*Fagus japonica*)

調査区	年	健全	%	未成熟	%	しない	%	虫害	%	鳥獣害	%	総堅果*3
A	1984	98.6	31.8	0.0	0.0	123.4	39.8	48.1	15.5	40.0	12.9	310.0
	1985	0.0	0.0	0.1	100.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.1
	1986	2.0	26.6	1.6	21.3	2.3	30.9	0.6	7.4	1.0	13.8	7.5
	1987*1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
	1988	573.9	60.8	113.3	12.0	112.3	11.9	72.7	7.7	72.7	7.7	943.9
	1989	0.0	0.0	0.0	0.0	0.1	33.3	0.0	0.0	0.1	66.7	0.2
	1990	0.1	0.4	2.5	12.5	5.4	26.8	10.1	50.2	2.1	10.3	20.2
B	1991	0.0	0.0	2.9	10.5	8.6	31.5	15.1	55.1	0.8	2.9	27.4
	1992	0.1	10.0	0.0	0.0	0.6	70.0	0.2	20.0	0.0	0.0	0.8
	1993	118.2	37.3	57.8	18.2	96.4	30.4	39.1	12.3	5.8	1.8	317.2
	1994	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.2	83.3	1.0	16.7	1.1
	1995	229.9	43.1	65.0	12.2	166.6	31.3	21.9	4.1	49.0	9.2	532.1
	1996	0.4	45.5	0.0	0.0	0.3	36.4	0.0	0.0	0.2	18.2	0.9
	1997	0.1	3.6	1.6	70.6	0.0	0.0	0.1	3.6	0.5	22.2	2.2
	1998	3.6	18.0	5.6	28.0	3.1	15.6	2.9	14.5	4.8	23.9	20.0
	1999	0.0	0.0	0.5	21.6	0.2	7.2	0.0	0.0	0.0	0.0	0.6
	2000	591.8	68.2	87.4	10.1	127.5	14.7	35.4	4.1	25.8	3.0	867.8
C*2	1993	103.2	59.0	—	—	56.1	32.1	10.4	5.9	5.1	2.9	174.8
	1995	105.7	53.1	30.1	15.1	25.0	12.6	26.2	13.2	12.3	6.2	199.2
	2000	411.0	66.5	53.1	8.6	99.8	16.0	23.9	3.9	31.2	5.1	618.0

ブナ (*Fagus crenata*)

調査区	年	健全	%	未成熟	%	しいな	%	虫害	%	鳥獣害	%	総堅果*3
A	1984	1.9	4.6	0.0	0.0	5.3	13.1	31.8	78.9	1.4	3.4	40.3
	1985	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.1	100.0	0.0	0.0	0.1
	1986	7.1	7.6	7.9	8.5	28.7	30.9	37.3	40.2	11.9	12.8	92.8
	1987*1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
	1988	0.3	4.1	0.3	4.1	0.0	0.0	5.6	91.8	0.0	0.0	6.1
	1989	0.0	0.0	2.2	7.0	4.1	13.0	22.0	69.5	3.0	9.5	31.6
	1990	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.5	100.0	0.0	0.0	0.5
B	1991	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	2.0	92.6	0.2	7.4	2.2
	1992	0.2	0.5	2.3	8.0	2.8	9.6	20.1	69.0	3.8	12.9	29.1
	1993	84.5	29.9	3.0	1.0	58.3	20.6	133.3	47.2	3.5	1.2	282.6
	1994	0.0	0.0	1.1	23.4	0.4	8.5	3.2	68.1	0.0	0.0	4.7
	1995	0.0	0.0	1.0	44.4	0.3	14.8	0.9	40.7	0.0	0.0	2.2
	1996	22.3	9.7	22.2	9.7	69.3	30.1	72.9	31.7	43.1	18.8	229.8
	1997	0.0	0.0	0.2	60.0	0.0	0.0	0.2	40.0	0.0	0.0	0.4
	1998	2.9	5.1	1.3	2.4	15.4	27.5	34.3	61.1	2.2	3.9	56.2
	1999	0.0	0.0	0.3	100.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.3
	2000	46.3	29.5	3.7	2.4	52.4	33.4	50.5	32.3	3.9	2.5	156.9
C*2	1993	226.8	22.9	—	—	184.0	18.5	551.2	55.5	30.3	3.1	992.4
	1995	2.6	1.8	2.2	1.5	34.3	24.7	98.4	70.9	1.4	1.0	138.8
	1996	5.8	2.2	50.1	18.9	59.3	22.3	124.8	47.0	25.7	9.7	265.7
	1998	28.2	5.9	55.8	11.6	121.8	25.4	253.2	52.8	20.6	4.3	479.6
	2000	32.3	17.6	1.2	0.3	30.7	16.7	109.5	59.5	10.4	5.6	184.1

*1 Survey using seed traps was not carried out in 1987, it was a lean year by observation.

*2 For plot C, only the years with total fallen nuts exceeded 20 nuts/m² were shown.
 Immatured nuts for plot C in 1993 were included in empty husks.

*3 The total fallen nuts exceeded 20 nuts/m² were shown by boldfaced type.

して、20個/m²以上の落下量のあった年を結実年として、それについてみると、ブナはこの17年間に総堅果落下量20個/m²以上の年が1984, 1986, 1989, 1992, 1993, 1996, 1998 および2000年の計8回現れた。同じくイヌブナのそれは、1984, 1988, 1990, 1991, 1993, 1995, 1998年および2000年の8回であった(表-2)。平均結実間隔(年)±標準偏差は、ブナが2.1±0.7年、イヌブナが2.3±1.0年となり、両種ともほぼ2年に1回は結実したことが分かる。ブナとイヌブナがともに20個/m²以上の堅果落下量を記録した年は、'84年, '93年, '98年および2000年の4回であった。このことから、ブナあるいはイヌブナのどちらか一方が20個/m²以上の堅果落下量に達した年の2回に1回は両種が同時に結実するものといえる。

3. ブナとイヌブナの豊作年出現回数と同調回数

橋詰(1991)が豊作年とした総堅果落下量100個/m²以上(以下、基準落下量とよぶ)に基づいて表-2のA区およびB区についてみると、ブナは1993, 1996および2000年の3回基準落下量を上回った。一方、イヌブナは、1984, 1988, 1993, 1995および2000年の5回それを上回った。ブナあるいはイヌブナが基準落下量を上回った年の合計6年のうち、両種ともに基準落下量を上回った年は1993と2000年の2年であった。また、豊作年の出現間隔は、イヌブナでは5年が2回、2年と4年が1回ずつで、平均して4年に1回、ブナでは10年以上が1回、3年および4年がそれぞれ1回の計3回で、平均して、5~6年に1回であった。豊作年の現れる間隔はブナに比べてイヌブナの方が短かった。

C区の結果を合わせると、上記の2回に加えて1995年が両種とも基準落下量を上回っており、合計3回となる。ブナあるいはイヌブナの豊作年が7回あったとすると、両種の豊作年が重なった年は3回となる。

4. 総堅果落下量と健全堅果量との関係

A, BおよびC区におけるイヌブナとブナそれぞれの総堅果落下量が20個/m²以上の年について、総堅果落下量と健全堅果落下量(以下、健全堅果量という)との関係をグラフに示した(図-1)。イヌブナとブナいずれにおいても総堅果落下量が増加するに伴って、健全堅果量が増加する傾向が認められた。イヌブナでは、総堅果落下量300個/m²以上では健全堅果量がほぼ直線的に増加する傾向にあった。一方、ブナでは全体的に健全堅果量が少なく、総堅果落下量が300個/m²以上の年が2回しかないので、明確な傾向は読み取れないが、総堅果落下量に対する健全堅果量の増加程度はイヌブナに比べて小さい傾向を示した。

5. 総堅果落下量と健全堅果率との関係

A, BおよびC区でイヌブナとブナそれぞれの総堅果落下量が20個/m²以上の年について、総堅果落下量とそれに占める健全堅果量の割合(%) (以下、健全堅果率とする)の関係を図-2に示した。イヌブナ、ブナともに総堅果落下量が増加するに伴って健全堅果率が増加するという傾向は認められるが、健全堅果率の範囲はブナで0.5~29.9%, イヌブナで0~68.2%と両種ともバラツキが大きい。そこで、総堅果落下量を100個/m²以上と200個/m²以上に分け、健全堅果率の平均値を、MANN-WHITNEYのU検定によって調べた結果、いずれの場合もイヌブナの方がブナよりも健全堅果率が有意に高かった($p < 0.01$) (図-3)。

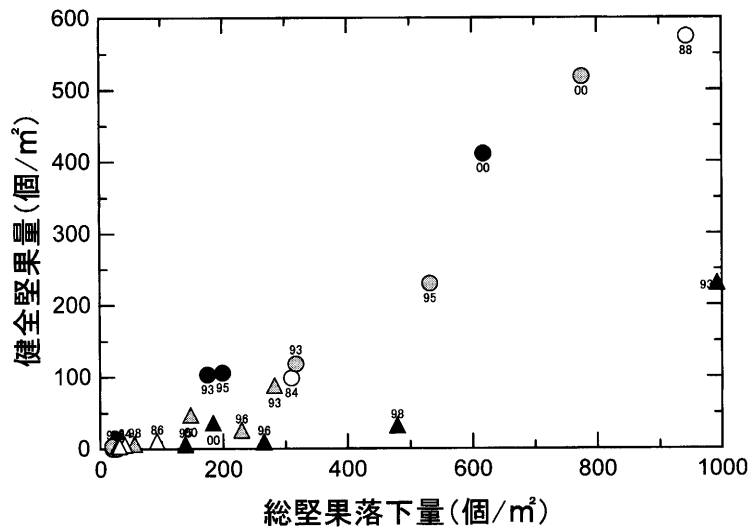


図-1 イヌブナおよびブナそれぞれの総堅果落下量が 20 個/m² 以上の年における両種の総堅果量と健全堅果量との関係

Fig. 1. Relationships between total fallen nuts (no./m²) and sound fallen nuts (no./m²) for the year when each of the total fallen nuts of Japanese beech and Siebold's beech exceeded 20 nuts/m²

N. B. Symbols; triangle: Siebold's beech, \triangle : plot A (1988-1990), \blacktriangle : plot B (1991-2000), \blacktriangle : plot C (1993-2000), circle: Japanese beech, \circ : plot A (1988-1990), \bullet : plot B (1991-2000), \bullet : plot C (1993-2000). Number attached to each symbol indicates the surveyed year.

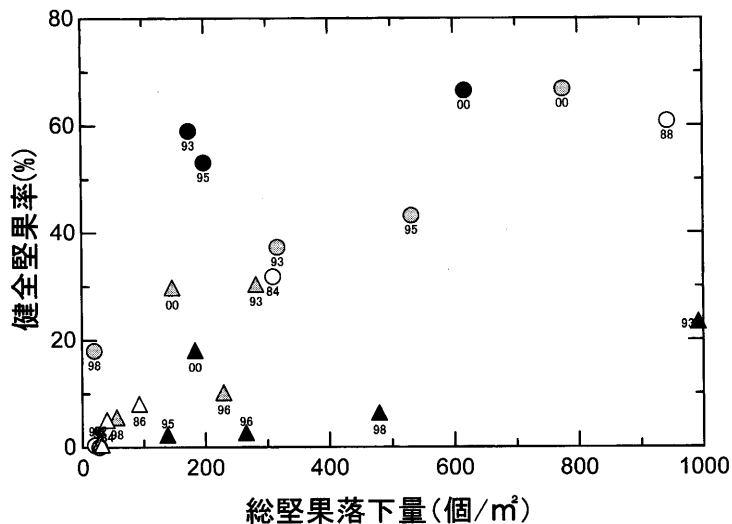


図-2 イヌブナおよびブナそれぞれの総堅果落下量が 20 個/m² 以上の年における両種の総堅果落下量と健全堅果率との関係

Fig. 2. Relationships between total fallen nuts and the ratio (%) of sound nuts for the year when each of the total fallen nuts of Japanese beech and Siebold's beech exceeded 20 nuts/m²

N. B. Symbols and numbers in the figure are the same as those in Fig. 1.

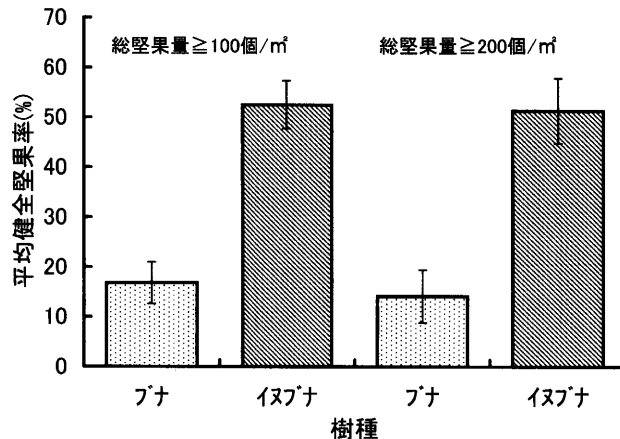


図-3 イヌブナおよびブナそれぞれの総堅果落下量が 100個/m² 以上と 200個/m² 以上の年における両種の平均健全堅果率の比較

Fig. 3. Comparison of the average ratio (%) of sound nuts to total fallen nuts (no./m²) for the year when each of the total fallen nuts of Japanese beech and Siebold's beech exceeded 100 nuts/m² and 200 nuts/m², respectively

N. B. Vertical bars indicate standard error.

落下した内容別堅果のうち、しいなが生じる原因は主に受粉時の気象条件によるところが大きく、未熟堅果の落下原因は主に生理的落下と強風による落下といわれている（橋詰，1991）。一方、虫害と鳥獣害堅果は受粉には成功したが、その後食害によって健全な成熟堅果になれなかったものである。したがって、これらの2つを潜在的には健全堅果になりうる可能性をもった堅果とみなしたとき、潜在健全堅果量 = 健全堅果量 + 虫害堅果量 + 鳥獣害堅果量となる。豊作年（100個/m²以上）における総堅果落下量に対する潜在健全堅果量の割合（%）（以下、潜在健全堅果率という）の平均値 ± 標準偏差を求めると、ブナが $70.3 \pm 9.8\%$ 、イヌブナが $66.9 \pm 9.7\%$ で、潜在健全堅果率には両種間で有意差が認められなかった（ $p > 0.05$, MANN-WHITNEY の U 検定）。

6. 総堅果落下量と虫害堅果量との関係

総堅果落下量と虫害堅果落下量（以下、虫害堅果量という）との関係を図-4に示した。ブナでは総堅果落下量が増加するに伴って、ほぼ直線的に虫害堅果量も増加する傾向を示した。一方、イヌブナでは総堅果落下量の増加に伴って虫害堅果量が増加する傾向は認められなかった。イヌブナの虫害堅果量は $3 \sim 72$ 個/m² の範囲にあったが、総堅果落下量 300 個/m² 以上では虫害堅果量はブナに比べて明らかに少なかった。

7. 総堅果落下量と虫害堅果率との関係

A, B および C 区でイヌブナとブナそれぞれの総堅果落下量が 20 個/m² 以上の年について、総堅果落下量とそれに占める虫害堅果量の割合（%）（以下、虫害堅果率とする）との関係を図-5に示した。虫害堅果率はイヌブナで $3.9 \sim 55.1\%$ 、ブナで $31.7 \sim 78.9\%$ であった。イヌブナの 1998 年を除いて両種ともに総堅果落下量 300 個/m² 前後まで総堅果落下量が増加するに伴って虫害堅果率が急激に低下する傾向を示したが、それ以上ではほぼ一定の範囲に収まる傾向を示した。

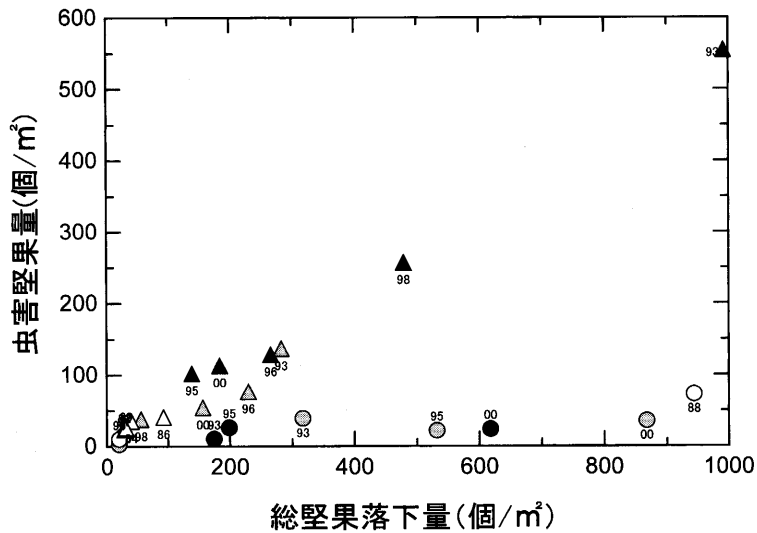


図-4 イヌブナおよびブナそれぞれの総堅果落下量が 20個/m² 以上の年における両種の総堅果量と虫害堅果量との関係

Fig. 4. Relationships between total fallen nuts (no./m²) and insect-damaged nuts (no./m²) for the year when each of the total fallen nuts of Japanese beech and Siebold's beech exceeded 20 nuts/m²

N. B. Symbols and numbers in the figure are the same as those in Fig. 1.

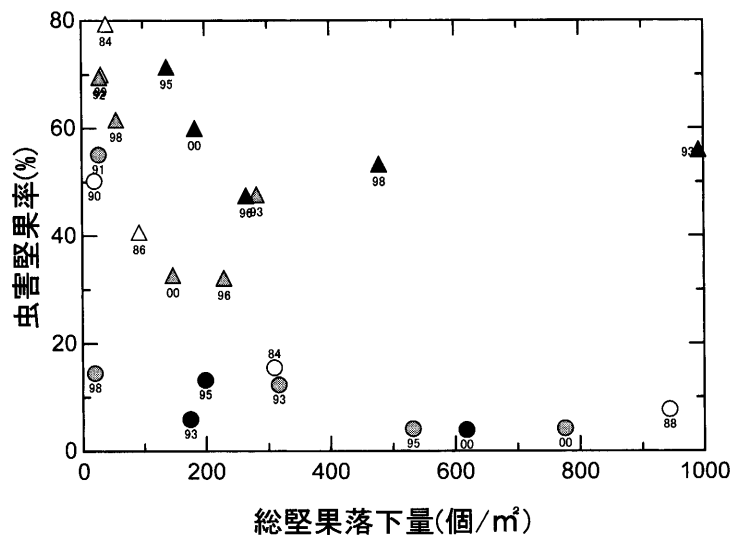


図-5 イヌブナおよびブナそれぞれの総堅果落下量が 20個/m² 以上の年における両種の総堅果落下量と虫害堅果率との関係

Fig. 5. Relationships between total fallen nuts (no./m²) and the ratio (%) of insect-damaged nuts to the total fallen nuts (no./m²) for the year when each of the total fallen nuts of Japanese beech and Siebold's beech exceeded 20 nuts/m²

N. B. Symbols and numbers in the figure are the same as Fig. 1.

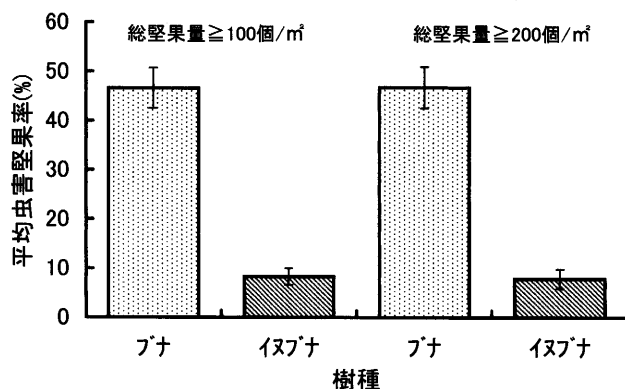


図-6 イヌブナおよびブナそれぞれの総堅果落下量が 100個/ m^2 以上と 200個/ m^2 以上の年における両種の平均虫害堅果率の比較

Fig. 6. Comparison of the average ratio (%) of insect-damaged nuts (no./ m^2) to total fallen nuts (no./ m^2) for the year when each of the total fallen nuts of Japanese beech and Siebold's beech exceeded 100 nuts/ m^2 and 200 nuts/ m^2 , respectively

N. B. Vertical bars indicate standard error.

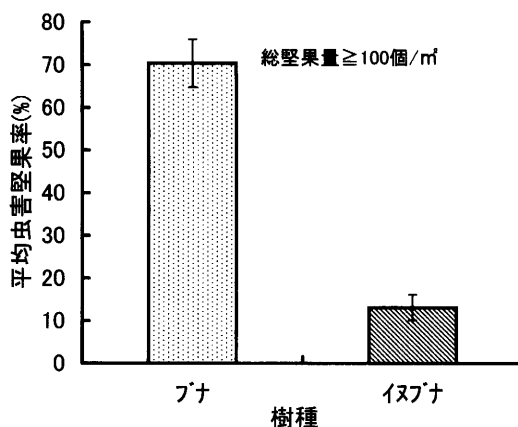


図-7 イヌブナおよびブナの豊作年（総堅果量 ≥ 100 個/ m^2 ）における両種の潜在健全堅果量に対する平均虫害堅果率の比較

Fig. 7. Comparison of the average ratio (%) of insect-damaged nuts to the potential sound nuts (no./ m^2) between Japanese beech and Siebold's beech for the mast year (total fallen nuts ≥ 100 / m^2) of each species

N. B. Vertical bars indicate standard error.

健全堅果率同様に総堅果落下量 100個/ m^2 以上と 200個/ m^2 以上の場合に分けて両種を比べたところ、有意差が認められ ($p < 0.01$, MANN-WHITNEY の U 検定), ブナの虫害堅果率がイヌブナに比べて高かった (図-6)。

潜在健全堅果量に対する虫害堅果量の割合 (%) から、両種の平均虫害堅果率 \pm 標準偏差を求めると、ブナが $70.4 \pm 15.9\%$ 、イヌブナが $13.1 \pm 8.3\%$ となり、両種の間には有意な差 ($p < 0.01$) があることが明らかになった (図-7)。

ブナとイヌブナの間で総堅果生産量に対する潜在健全堅果率には有意な差がないことから、両

種間で実際に落下した健全堅果率に大きな差を生じさせた主たる原因は、両種間で虫害堅果率に大きな違いがあることによるものといえる。

何故ブナの虫害堅果率が高いかという問題については、今後の課題であるが、後述するように、ブナはイヌブナに比べて堅果の成熟時期が2ヶ月ほど早いこともその一因と考えられる。また、ブナ堅果の虫害率は地域間の積雪深の違いによって有意な差が認められており、積雪の多い地域では虫害率が低く抑えられていることが知られている (HOMMA *et al.*, 1999)。先に述べたように、秩父山地のブナ型林分の発達する 1,000 m 前後の標高域は、冬期間の積雪は少なく、根雪になることは希である。一方、日本海側の多雪山地ではブナは林床に残雪のある時期に開花する場合も少なくない。それによって堅果を食害するガ類の羽化時期が遅れることや冬期間の多量の積雪がガ類の生息密度を低く抑える効果をもつであろうことも想像に難くない。樹木のなかには、生産する種子数に年次変動の激しいものが知られている。ブナもそのひとつで、ブナの堅果に何故豊凶ができるかという問題については、補食者飽食仮説が有力と考えられている (箕口, 1995; 鎌田, 1996)。しかし、この仮説はブナが単独で優占する日本海側や東北地方のブナ林では適用できるとも考えられるが、秩父山地のようにイヌブナの混じるブナ林でも同じように適用できるか否かについては今後の課題として検討を要する。ただ、秩父山地ではブナとイヌブナの豊作年が必ずしも同調しないことが、堅果を食害するガ類の生息密度を常に高い状態に保持する効果をもたらすことも考えられる。このことも、太平洋側と日本海側といった地域間でブナ堅果の虫害率に差を生じさせる一因になりうると推察される (梶・大久保, 1995)。

8. ブナとイヌブナの豊作同調年における堅果落下の季節変化

イヌブナとブナの豊作年がはっきり同調した 1993 年と 2000 年について両種の堅果生産の季節性を比較する。1993 年は4月中旬～1994年2月初旬、2000 年は4月下旬～12月下旬までの1日当たりの堅果落下量 (個/m²/日) を図-8 および図-9 に示した。イヌブナの健全堅果落下期間は9月下旬～12月初旬であるが、そのほとんどは10月下旬～11月中旬に落下した。また、そのピークは11月10日～11月18日 (6.0個/m²/日) であった。一方、ブナのそれは9月下旬～12月初旬であるが、そのほとんどは10月中旬～11月中旬前に落下し、ピークは10月13日～10月26日 (3.3個/m²/日) であった。このことから、ブナの方がイヌブナに比べて落下の集中する時期は約2週間、そのピーク時期は3～4週間ほど早かった。2000年のイヌブナの健全堅果落下期間は10月初旬～11月下旬であるが、そのほとんどは10月中旬～11月下旬に落下した。また、そのピークは10月16日～11月6日 (16.6個/m²/日) であった。ブナの健全堅果落下期間は10月中旬～11月下旬であり、落下のピークは10月16日～11月6日 (1.7個/m²/日) であった。落下期間とそのピークはブナとイヌブナでほぼ同じであり、1993年とは異なっていた。

1993年のしいなの落下は、イヌブナ、ブナともに8月初旬～12月初旬の間であったが、その多くはイヌブナでは9月下旬～11月中旬、ブナでは10月中旬～11月中旬であった。2000年は、イヌブナで8月中旬～11月下旬、ブナで7月中旬～11月下旬であった、落下の多くはイヌブナ、ブナともに10月中旬～11月下旬であった。

1993年の未成熟堅果の落下は、ブナではわずかしかなかったが、イヌブナではトラップ設置期間をとおしてみられた。2000年のそれは、ブナでは11月初旬にわずかに見られたが、イヌブナでは6月下旬～11月初旬にわたって見られた。

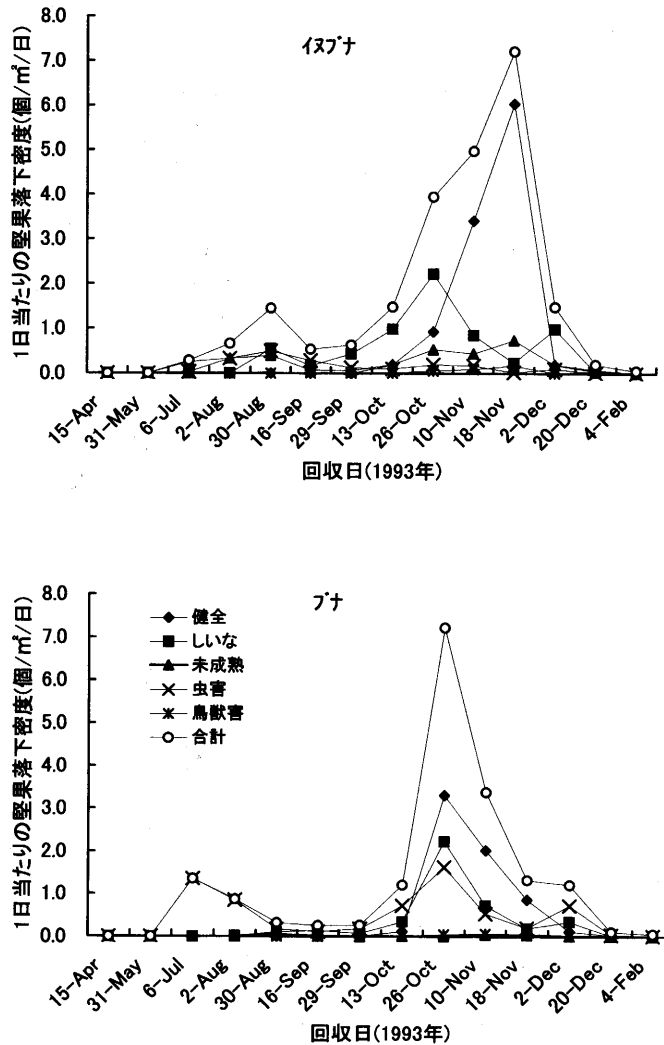


図-8 イヌブナとブナの豊作同調年（1993年）における堅果落下量（個/m²/日）の季節変化
 Fig. 8. Seasonal fluctuation of the daily amounts of fallen nuts (no./m²/day) of Japanese beech (top) and Siebold's beech (bottom) in 1993 of synchronized mast year of both species

1993年の鳥獣害堅果の落下は、イヌブナでは10月中旬～11月中旬、ブナでは10月下旬～11月中旬にそれぞれピークがみられるが、落下量に大きな差はなかった。2000年のそれは、イヌブナでは9月初旬～11月下旬に見られたが、ブナでは11月初旬にわずかに見られただけであった。

1993年の虫害堅果の落下は、イヌブナでは7月初旬～12月初旬で、8月初旬～下旬に不明瞭ではあるが、小さなピークが認められた。ブナでは5月下旬～12月初旬にかけて落下するが、5月31日～7月6日に明瞭なピーク（1.4個/m²/日）が認められた後、9月下旬まで一端低下するが、10月中旬から再び増加に転じ、10月13日～10月26日にもう一つの明瞭なピーク（1.6個/m²/日）が認められた。2000年の虫害堅果の落下は、イヌブナで8月中旬～11月下旬、ブナ

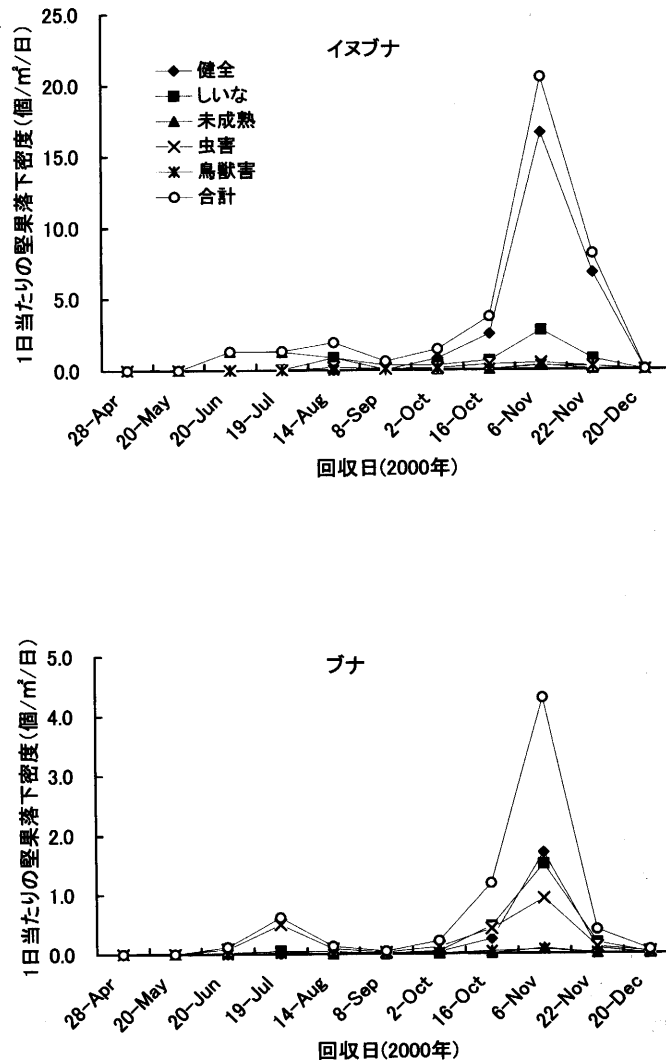


図-9 イヌブナとブナの豊作同調年(2000年)における堅果落下量(個/m²/日)の季節変化
 Fig. 9. Seasonal fluctuation of the daily amounts of fallen nuts (no./m²/day) of Japanese beech (top) and Siebold's beech (bottom) in 2000 of synchronized mast year of both species

で6月下旬～11月下旬であった。ブナでは6月20日～7月19日(0.5個/m²/日)と10月16日～11月6日(0.9個/m²/日)に二つのピークが認められた(図-9)。これらの点から、両種を比較すると、ブナの方が虫害堅果の落下開始時期が早い傾向にあること、ブナには虫害堅果落下時期に明瞭な二山型のパターンを示す点が、イヌブナと異なっていた。

小川ほか(2001)は、イヌブナよりもブナの方が虫害堅果の落下開始時期が早い原因は、ブナ堅果がイヌブナ堅果に比べて、2ヶ月ほど早く成熟時の堅果サイズに達することによるものと推察した。一方、ブナの虫害堅果落下時期が二山型になる現象は、1989年に岩手県国見および秋田県生保内のブナ林で知られている(金子, 1998)ほか、2000年に栃木県高原山のブナ・イヌブナ優

占林においても観察されている(小川ほか, 2001)。小川ほか(2001)によると, 高原山における堅果の食害はブナ, イヌブナともにブナヒメシクイ(五十嵐・鎌田, 1990a, 1990b, 1991; 鎌田, 1996)の幼虫による割合が高く, 虫害堅果に占める同幼虫による食害率はブナで78.3%, イヌブナで88.2%であった。かつて筆者らは, 秩父山地におけるブナおよびイヌブナ堅果の主要食害者としてブナヒメシクイが重要であることを指摘した(梶・大久保, 1995)。秩父山地における2000年の虫害堅果はブナヒメシクイ, ナナスジナミシヤク, メムシガ科およびキバガ科の一種など(鎌田ほか, 未発表資料)によるものであるが, そのうちブナヒメシクイ幼虫による食害率は, ブナで63.4%, イヌブナで75.4%であった(澤田ほか, 未発表資料)。このことから, ブナの虫害堅果落下時期が二山型になるのは東北地方および関東地方に共通する現象であり, その主たる食害者はブナヒメシクイであることが示唆された。

以上述べたところから, 太平洋側山地のイヌブナ-ブナ林における長期に亘るブナ類堅果の結実状況調査をとおして, ブナ類堅果生産過程における主要食害要因ならびに地域的特性が明らかになりつつある。今後もトラップによるブナ堅果落下状況のモニタリングを継続することで, 太平洋側山地のブナ類優占林の特性ならびにその群落維持機構を解明する基礎資料の蓄積を図って行きたい。

謝 辞

ブナヒメシクイ幼虫の食痕判定方法については金沢大学理学部鎌田直人助教授, 宇都宮大学農学部大久保達弘助教授より御教授頂いた。両氏に対して厚くお礼申し上げる。

要 旨

秩父山地のイヌブナ-ブナ林における17年間の堅果落下状況の推移から, イヌブナ, ブナともに2年に1回程度結実(総堅果落下量 ≥ 20 個/ m^2)することが明らかになった。最大総堅果落下量はブナで992.4個/ m^2 (1993年), イヌブナで943.9個/ m^2 (1988年)であった。ブナおよびイヌブナの豊作年(総堅果落下量 ≥ 100 個/ m^2)には明瞭な周期性は認められなかった。両種の豊作年が重なるのは2.3~3回に1回程度であると推定された。

ブナとイヌブナの豊作年における平均健全堅果率(健全堅果量/総堅果落下量)は, イヌブナの方がブナよりも有意に高かった。同じく豊作年における両種の平均虫害堅果率(虫害堅果量/堅果落下量)はイヌブナよりもブナが有意に高かった。豊作年における総堅果落下量に占める潜在健全堅果量(健全堅果量+虫害堅果量+鳥獣害堅果量)の割合は7割程度で, 平均値は両種間で有意な差がなかった。また, 潜在健全堅果量に占める虫害堅果量の割合, すなわち虫害堅果率の平均値はブナがイヌブナよりも有意に高かった。これらのことから, ブナの健全堅果率が低い原因は同種の虫害堅果率が高いことによるものといえる。

両種の豊作が同調した1993年と2000年の虫害堅果の落下時期はブナの方が早い傾向にあった。その原因として, ブナ堅果がイヌブナ堅果に比べて, 早く成熟時の堅果サイズに達することによるものと推察された。ブナの虫害堅果落下時期は6月初旬~8月初旬および10月中旬~10月下旬に二つのピークが認められた。ブナの虫害堅果落下時期が二山型を示す現象は, 東北地方と栃木県高原山においても観察されており, 少なくとも東北地方から関東地方に広くみられる現象である可能性が示唆された。ブナ, イヌブナ堅果に共通する主要食害者としてブナヒメシク

イが重要であることが示唆された。日本海側に比べて太平洋側のブナの虫害堅果率が高い原因として、後者は冬期寡雪であることおよびイヌブナとブナが混生しており、両種の豊作年が必ずしも重ならないことが重要であると推論された。

キーワード: イヌブナ, ブナ, ブナ類堅果落下量, 堅果捕食者, 秩父山地

引用文献

- 橋詰隼人(1991) ブナ林の生理生態(ブナ林の自然環境と保全, 村井 宏ほか編, 399 pp., ソフトサイエンス社, 東京.) 53-59.
- 橋詰隼人・菅原基晴・長江恭博・樋口雅一(1984) ブナ採種林における生殖器官の生産と散布種子の生産と散布. 鳥大農研報 36: 35-42.
- 橋詰隼人・山本進一(1974) 中国地方におけるブナの結実(II) 種子の稔性と形質について. 日林誌 56: 393-398.
- 橋詰隼人・山本進一(1975) ブナ林の成立過程に関する研究(I), 種子の落下・稚樹の発生および消失について. 86 回日林講: 226-227.
- HOMMA, K., AKASHI, N., ABE, T., HASEGAWA, M., HARADA, K., HIRABUKI, Y., IRIE, K., KAJI, M., MIGUCHI, H., MIZOGUCHI, N., MIZUNAGA, H., NAKASHIZUKA, T., NATUME, S., NIYAMA, K., OHKUBO, T., SAWADA, S., SUGITA, H., TAKATSUKI, S. & YAMANAKA, N. (1999) Geographical variation in the early regeneration process of Siebold's Beech (*Fagus crenata* BLUME) in Japan. Plant Ecology 140:129-138.
- 保坂良悦・高野憲一(1983) ブナノキ種子落下量の分布について. 日林東北支誌 34: 196-198.
- 五十嵐 豊・鎌田直人(1990a) ブナ種子害虫に関する研究(I) 青森県八甲田山におけるブナ種子の被害. 日林論 101: 521-522.
- 五十嵐 豊・鎌田直人(1990b) ブナ種子害虫に関する研究(II) ブナヒメシンクイに関する 2, 3 の知見. 日林東北支誌 42: 156-158.
- 五十嵐 豊・鎌田直人(1991) ブナ種子害虫に関する研究(III) 連年結実木に対するブナヒメシンクイの加害. 日林論 102: 273-274.
- 梶 幹男・大久保達弘(1995) ブナ類の堅果生産と実生の発生にかかわる要因とその影響—太平洋側のブナ型林分と日本海型ブナ林との比較—(現代生態学の周辺. 沼田 真編, 379 pp., 東海大学出版会, 東京.) 128-134.
- 梶 幹男・沢田晴雄・佐々木潔州・大村和也・大久保達弘(1992) 秩父山地天然林の更新に関する基礎的研究 I. —イヌブナ (*Fagus japonica* Maxim.) 天然林における堅果落下量と実生の消長—. 東大演報 87: 129-157.
- 鎌田直人(1996) 昆虫の個体群動態とブナの相互作用—ブナアオジャチホコと誘導防御反応・ブナヒメシンクイと捕食者飽食仮説—. 日生態会誌 46: 191-198.
- 紙谷智彦(1986) 豪雪地帯におけるブナ二次林の再生過程に関する研究(III), 平均胸高直径の異なるブナ二次林 6 林分における種子生産. 日林誌 68: 447-453.
- 金子 繁(1998) ブナの実と寄生菌類(ブナ林をはぐくむ菌類, 金子 繁・佐橋憲生編, 229., 文一総合出版, 東京.) 62-76.
- 樫村大助・斉藤久夫・貴田 忍(1953) ブナ林における傘伐作業試験(第 II 報), 種子の落下. 日林誌 35: 282-285.
- 菊池捷治郎(1968) ブナ林の結実に関する天然更新論的研究. 山形大紀要(農) 5: 451-536.
- 箕口秀夫(1995) 森の母は気まぐれ—ブナの masting はどこまで解明されたか. 個体群生態学会報 52: 33-40.
- 箕口秀夫・丸山幸平(1984) ブナ林の生態学的研究(XXXVI) 豊作年の果実の発達とその動態. 日林誌 66: 320-327.
- 小川 靖(2001) 栃木県高原山におけるブナ・イヌブナ同時結実年の堅果食性昆虫. 宇大農卒業論文.
- 小川 靖・大久保達弘・末次大海・鎌田直人(2001) 栃木県高原山におけるブナ・イヌブナ同時豊作年の種子食性昆虫害. 第 112 回日林学術講: 630.
- 大久保達弘・丹羽 玲・梶 幹男・濱谷稔夫(1989) 秩父山地イヌブナ (*Fagus japonica* Maxim.) 天然林における堅果落下量と実生の消長. 日生態会誌 39: 17-26.
- 山中典和(1994) 京都大学芦生演習林におけるブナの結実について. 日林関西支論 3: 83-86.

(2001 年 6 月 4 日受付)

(2001 年 11 月 5 日受理)

Summary

In order to investigate the long-term fluctuation of the seed production of beech species, the amounts of fallen nuts of Japanese beech (*Fagus japonica* Maxim.) and Siebold's beech (*F. crenata* Blume) were surveyed in sample plots of a natural beech forest in the Chichibu Mountains, Central Japan, for 17 years (1984–2000).

Both of the beech species bore fruit (nuts $\geq 20/\text{m}^2$) about half of the years. The maximum total fallen nuts were 992.4 nuts/ m^2 in Siebold's beech (1993) and 943.9 nuts/ m^2 in Japanese beech (1988), respectively. The mast year (nuts $\geq 100/\text{m}^2$) interval was irregular. The probability when mast year of both beech species synchronize was estimated about once in 2.3–3 times of the mast year.

The average ratio of sound nuts (SN) to total fallen nuts (TFN) of Japanese beech in the mast year was significantly higher than that of Siebold's beech. The average ratio of insect-damaged nuts (IDN) to TFN of Japanese beech in the mast year was significantly smaller than that of Siebold's beech. There was no significant difference between the species in the average ratio of potential sound nuts (PSN = SN + IDN + Animal-damaged nuts) to TFN. The average ratio of IDN to PSN of Siebold's beech was significantly higher than that of Japanese beech. The low average ratio of SN in Siebold's beech was mainly caused by high average ratio of IDN.

The falling time of IDN of Siebold's beech nuts tended to be earlier than that of Japanese beech, as the growth of the Siebold's beech nuts is about two month faster than that of Japanese beech. As to the falling time of IDN in the synchronized mast year of both species in 1993 and 2000, Siebold's beech showed two modes at early June–early Aug. and mid Oct.–late Oct. The bimodal pattern for the falling time of IDN in Siebold's beech was also observed at Kunimi, Obonai (northern Honshu) and Mt. Takahara (central Honshu). This fact suggests that the phenomenon of bimodal insect damage on Siebold's beech nuts might be common in Tohoku and Kanto district. *Pseudopammene fagivora* Komai is one of the most important nut predators, for both Siebold's and Japanese beech. Larger insect damage in Siebold's beech nuts in the Pacific Ocean side in comparison to the Sea of Japan side, might be caused by the two factors that there are much smaller snow in winter and that mast year of two beech species is not always synchronize each other.

Key words: Japanese beech, Siebold's beech, Nut fall amount, Nut predator, Chichibu Mountains

Abstract

Study on the Nut Fall Fluctuation of Japanese Beech (*Fagus japonica* Maxim.) and Siebold's Beech (*F. crenata* Blume) for 17 Years in a Natural Beech Forest in the Chichibu Mountains, Central Japan

Mikio KAJI, Haruo SAWADA, Yuji IGARASHI, Hajime KABAYA and Toshio NITAMI

To investigate the long-term fluctuation of the seed production of beech species, the amounts of fallen nuts of Japanese beech and Siebold's beech were surveyed in sample plots of a natural beech forest in the Chichibu Mountains, for 17 years. The probability when mast year of both beech species synchronize was estimated about once in 2.3–3 times of the mast year. The ratio of insect-damaged nuts to total fallen nut of Japanese beech was significantly smaller than that of Siebold's beech. *Pseudopammene fagivora* was one of the most important nut predators for both Siebold's and Japanese beech.

Assessment of Forest Fire in East Kalimantan, Indonesia, Based on Remote Sensing and GIS

Tsunashi YAMAGUCHI and Satoshi TSUYUKI

Satellite remote sensing and GIS were employed to assess the extent and damage of the large scale forest fire occurred in East Kalimantan Province, Indonesia, from 1997 to 1998, southern part of the Province was selected as the study site. From NDVI analysis using Landsat TM and JERS-1 OPS, 26.8% in the study area showed vegetation decrease during the fire, while 11.8% showed vegetation increase after the fire. By GIS analysis, the vegetation change caused by the fire was found to have strong relation to the conditions of vegetation management, distance from human activity zones, and terrain condition.