ブナ個体群の初期更新段階における生残過程とそれを規定する要因

メタデータ	言語: Japanese 出版者: 公開日: 2019-09-09 キーワード (Ja): キーワード (En): 作成者: 本間, 航介, Homma, Kosuke メールアドレス: 所属:
URL	https://doi.org/10.24517/00055416

This work is licensed under a Creative Commons Attribution-NonCommercial-ShareAlike 3.0 International License.

J. Phytogeogr. & Taxon.
46 : 29–36, 1998

本間航介：ブナ個体群の初期更新段階における生残過程とそれを規定する要因

〒606-8502　京都市左京区北白川西町　京都大学生態学研究センター；現住所　〒060-0810　札幌市北区北19条西8丁目北海道大学低温科学研究所

Kosuke Homma : Seed Demography of Beech (*Fagus crenata* Blume) Populations during Early Regeneration Stage and Controlling Factors to the Demographic Patterns

Center for Ecological Research, Kyoto University, Sakyo-ku, Kyoto 606-8502, Japan ; Present address : The Institute of Low Temperature Science, Hokkaido University, Kita-ku, Sapporo 060-0810, Japan

Abstract

The reason why the early regeneration process of beech (*Fagus crenata*) are differed remarkably between snow-rich region and snow-poor region was discussed using the results of recent studies. The newest study of the auther's group made it clear that the density of sound nuts showed much difference between the two regions during post-dispersal stage, especially in wintering period. The predation pressure by insects during pre-dispersal were seemed effective but not strong enough to destroy the nuts more than critical amount in non-snowy region. The demografic factors which strongly affects during wintering period were classified into three categories, mouse, desiccation and fungi. Recent studies suggested that the predation pressure by rodents were much higher in poor snow region, and we conducted fine scale works to quantify seed death of desiccation and decaying. Results of such newest works implied as follows ; 1) desiccation arose in snow-poor regions and it sometimes killed 90% of nuts, 2) decayed nuts arose mainly in snow-rich region and killed more than 80% of nuts in snow-richest site, and the regeneration by basal sprouting compensated for the poor seedling regeneration, 3) the regeneration of beech is successful in many sites with moderate snowpack. Desiccation, decay and rodents were all thought to be strong demografic factors to form geographic difference of early regeneration process of *Fagus crenata*.

Key words : decay, desiccation, post-dispersal predation, pre-dispersal predation, snowpack.

はじめに

ブナ林の背腹性現象（ブナ林の組成・構造が日本海側と太平洋側の地域で大きく異なっている現象：藤田　1986）は日本の冷温帯植生における大きな特徴であり，近年では地球温暖化に対する影響予測や保全という現実的な視点からも，その形成メカニズムについての解明が求められてきている（Morikawa　1993；小島　1996）。ブナ林群集におけるブナの優占度が，北西季節風がもたらす積雪量の勾配と強い正の相関を持っていることは，これまでに複数の研究者によって指摘されてきている（大沢他　1986；藤田　1986）。また，ブナの若齢個体や実生が太平洋側少雪地帯の個体群で明瞭に少ないという報告もある（藤田　1986；Shimano　and Masuzawa 1998）。これらの研究結果から判断する限り，群集の優占種であるブナ自身の更新が積雪環境に大きく左右されている可能性は高く，また，これがブナ林群集の背腹性をもたらす主要因になっている可能性も高い。しかし，これまでの研究には，積雪とブナの更新過程との関係が示されていないこと，少数の調査地による事例的研究が多く手法も研究者間で統一されていないために一般化が難しいことなどの問題点が存在しており，「積雪が更新に影響する」という仮説に対しての直接的証拠に乏しかった。また，ブナの更新過程をコントロールする環境因子と考えられる積雪は，一般的には植物に対して一つの因子として作用するものではなく，雪圧などの物理的作用（紙谷　1984；Homma　1997），断熱効果（酒井 1976, 1982；Tranquillini 1979），光合成期間短縮（Kume and Ino 1993），水分条件

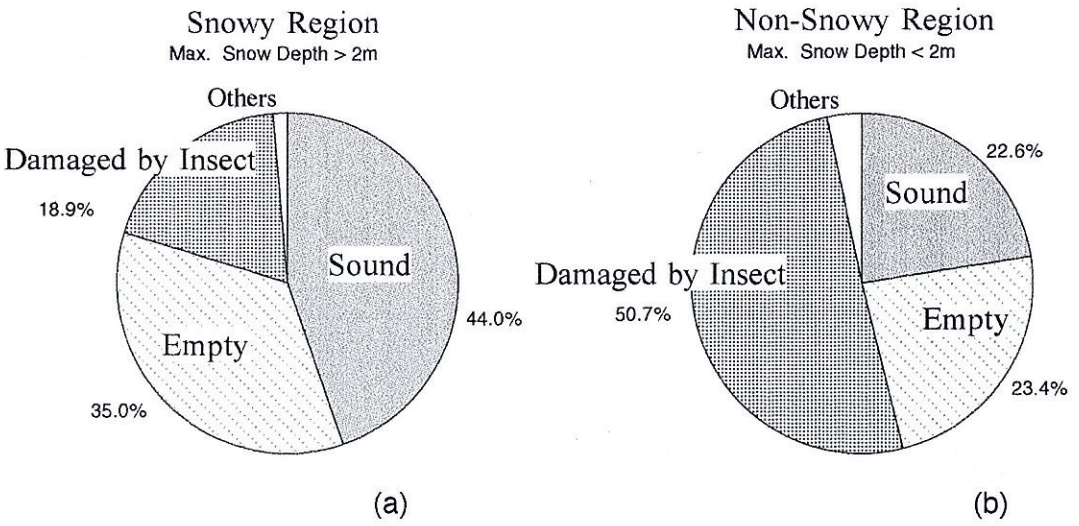

Fig. 1. Pre-dispersal predation of beech nuts under different snowpack condition (redrawn from Homma *et al.* submitted) ; (a) snowy region (eight regions, average), (b) non-snowy region (six regions, average).

の変化（酒井　1976），植食者の行動抑制（入江他 1998），雪腐れ病の感染（高橋　1991）など多くの作用を持つ環境因子の複合体であると考えられている。このため，積雪の植物に対する影響は複雑なものになることが予想される。本稿では，最近の筆者らのグループによる研究結果を中心として，ブナの堅果落下から実生定着にかけての初期更新過程に対象を絞り，1）ブナの初期更新過程は少雪地帯と多雪地帯で差が生じており，少雪地帯では更新が悪いと一般的に結論出来るか，2）また，差が生じているとすれば，少雪地で初期更新が悪い原因は何によっているかについて研究手法の検討も含めて議論を行う。

ブナ個体群の初期更新過程の地理変異

ブナの更新が少雪地で良くないことは上述の様に複数の事例により指摘されているが，事例的・間接的な研究がほとんどで一般化されるに至っていない。また，ブナの更新過程で，どの様にして地域間の差が生じるのかを詳しく調べた例はこれまでなかった。更新の地理変異は，実生の数が太平洋側で少なくなっていることから，堅果散布から実生バンクの形成までの初期更新過程に原因があると考えられてきた。ブナの初期更新に地理変異が生じる原因には，以下のように複数の可能性が考えられる。1：種子散布段階で健全堅果生産量・しいな率・昆虫による堅果加害率などに地域間の違いが生じている（pre-dispersal predation 仮説），2：一次散布後の越冬時の乾燥害・腐朽害・林床性の動物による堅果捕食及び定着後の枯死率などに地域間の差が生じている（post-dispersal predation 仮説）。これらの仮説を検証し，一般化するためには，環境傾度を網羅できる十分な数の調査場所において，統一された手法によってサンプルされたデータを用いた比較研究が必要である。筆者ら19名は，日本全国のブナ林の長期計測サイトをネットワークして共通のフォーマットによってブナの初期更新過程の地理変異を調査する研究グループ（Nutwork グループ代表：箕口秀夫　新潟大学農学部；以後 Nutwork と呼ぶ）を組織し，ブナの堅果生産から実生定着までの初期更新期間における生残過程を全国19個所のブナ林で継続的に調べている。本稿では，全国的なブナの豊作年であった1993年から翌94年にかけての結果（Homma *et al.* submitted）を用いて，まず，ブナの更新の地理変異がどの様にして生じているかを検討する。

Nutwork の調査は，堅果落下時・堅果発芽時・実生定着時の3つの時期にそれぞれ堅果の生残をカウントし，個体群統計学的手法によって pre-, post-dispersal 期の生存率・死亡率などを算出するものである。堅果落下時の測定は，シードトラップ法を用いた。堅果発芽時のデータは林床のリターはぎ取り調査によって，また，実生定着時のデータは林床の実生コドラートの調査によって取得した。

この結果によれば，ブナの堅果は pre-dispersal の段階で日本海側多雪地帯（最大積雪深2m以上）で50%，太平洋側少雪地帯（2m未満）で75%程度死亡している（Fig. 1）。また，しいな率には地

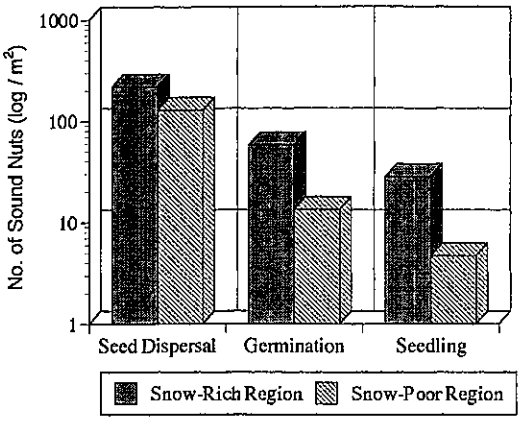

Fig. 2. Post-dispersal predation of beech nuts under different snow condition (redrawn from Homma *et al.* submitted). Snowy region; maximum snow depth > 2 m (eight regions, average). Non-snowy region; maximum snow depth < 2 m (six regions, average).

域間の違いが見られない反面，食植性昆虫による被害率は多雪地帯になるほど低くなり（Kruskal-Wallis の順位相関 p=0.0098），これが支配的に効くために健全堅果落下率と積雪深との間に有意な正の相関が生じる（Kruskal-Wallis の順位相関 p=0.034）。しかし，比率で見た場合には有意な相関が生じるにも関わらず，落下する堅果の量のばらつきが大きいために，この段階では健全堅果落下量の実数に有意性は認められなかった。また，少雪地ブナ林の多くで，pre-dispersal 期を無事に経過して林床に落ちてくる健全堅果の数は，100–300 個／m^2 ある。これは太平洋側ブナ林の実生密度に対し数十倍の値であり，この時期以後の生残率が高ければ十分に個体群が更新できる数値である。つまり，昆虫による pre-dispersal 期の堅果加害は，確かに地域間の差を持つのだが，この一因子のみでは太平洋側と日本海側の明瞭な差を生じさせることは出来ないことがわかる。

両地域の生残堅果数に決定的な違いが生じるのは，堅果落下後の越冬期間である。この期間の堅果死亡率（消失分を含む）は太平洋側少雪地で平均 90% 強となり，生存堅果数は 10 個／m^2 を割り込んで，発芽定着時にはさらに減少して，実生バンクとは呼び難い密度にまで低下する（Fig. 2）。一方，日本海側多雪地帯では平均して 50 個／m^2 以上の健全堅果数を確保しているため，生存率・生存堅果数は共に積雪深と有意な正の相関を見せるようになる。また，発芽後の実生の生存率には地域間の有意差は検出できない。

以上の結果から結論されるのは，1：ブナの初期更新過程には明瞭な地理的な違いが認められ，これは冬期の積雪深と相関を持っている，2：初期更新の違いが生じる時期は，pre-，post-dispersal のいずれとも言えるが，特に明瞭なのは post-dispersal 期の内，特に堅果の越冬期間である，という二点である。ただ，これらの結論にはいくつかの注釈が必要である。ひとつは，pre-dispersal の堅果加害昆虫による死亡は，積雪環境とは相関を持つが直接の因果関係を持たないのではないかという指摘があることである。梶・大久保（1996）は，ブナの堅果加害昆虫の代表的な種類であるブナヒメシンクイ（*Pseudopammae fagivora*）が，ブナだけではなくイヌブナもホストにすること，ブナとイヌブナの結実周期が一致しないことなどの理由から，ブナ・イヌブナが共に優占種となる太平洋側ブナ林の堅果加害昆虫の個体群はブナ一種優占の日本海側ブナ林のそれに比べて安定しているのではないかという見解を示している。これが真実ならば pre-dispersal の虫害率は積雪に直接的に支配されているというのではなく，少雪地のブナ林群集の組成に影響を受けているのであって，雪の影響は群集組成を通して間接的に生じているということになる（ただし，中部以西の太平洋側ブナ林では，イヌブナは必ずしも常在度が高くないことなど，この議論が適応される範囲は限られる可能性がある）。二つ目に，上記の結果は単年度のデータに基づいているために有意差が出なかったが，今後十年単位でデータサンプルを行った場合には並作年の差が効いて，健全堅果の生産量自体に地理的な違いが生じてくる可能性が残されているということである。特に，母樹密度の違いに由来する受粉効率の差が，長期的に見て堅果の生産量に影響してくる可能性（受粉効率仮説）については現時点では棄却できない。ブナの花粉の散布距離は 10 m–30 m 程度（橋詰・菅原 1985）とさほど広くないため母樹密度の低い太平洋側ブナ林でこれが制限要因の一つになる事態は十分予測されうるのである。もっとも，これらの残された可能性を考慮した上でも尚，post-dispersal 期の堅果死亡率が積雪量との明瞭な負の相関を持っていることは事実であり，この時期の堅果死亡率に実生の供給量が強く支配されていることも明らかである。ここで重要なのは，上記の結論を肯定した上で，越冬期の堅果死亡が積雪とどの様な因果関係を持っているのかを実証的に明らかにすることであろう。

ブナの堅果はなぜ越冬期間内に多く死亡するのか

越冬期間内の主要な種子死亡要因として考えられるのは，乾燥害・腐朽（腐朽害）・動物（特にネズミ）

害であるが，これらの全ての因子は積雪環境に直接左右されうる理論的な背景を持っている。

一般に，乾燥害に弱い種子が越冬する場合，その被害率が積雪の被覆によって大幅に緩和されるであろうことは論をまたない。特に発芽時期である4月から6月は幼植物体が最も乾燥に対して敏感な時期であることが予想される。大政（1951）は，このブナの発芽時期に乾燥風により土壌が乾燥しやすいことを指摘しており，残雪由来の水分の供給があるか否かは死亡率に強く関与する可能性がある。腐朽害は森林更新に時として支配的な影響を及ぼすことが知られており，アカエゾマツ（*Picea jezoensis*）の雪腐れ病など多雪環境に特異的に発生して初期更新過程の妨げになる場合があることも有名である（高橋　1991）。動物害は，日本では特にネズミを主たる捕食者として研究が行われてきているが，その冬期の行動が積雪によって妨げられている可能性は高い（Miyaki and Kikuzawa 1988；Shimano and Masuzawa 1998）。これらの影響が積雪環境とともにどの様に変化して行くのかを知ることが，越冬期の死亡要因を解明することに繋がるものと考える。

上に挙げた3つの因子の内，ネズミによる堅果捕食についての詳細は入江らの別稿にゆずり，ここでは特に，腐朽害・乾燥害の影響の定量化の手法論とその結果について議論したい。越冬期の腐朽害・乾燥害は，現場観察でデータをサンプルした場合には，ネズミによる捕食や持ち去り，堅果のプロット外への移動などの数字によってマスクされがちである。このため，ブナやミズナラなど堅果を作る種類の堅果死亡についてはネズミとの相互作用がクローズアップされてきた反面，腐朽害や乾燥害についてはきちんと定量化された例が少ない。死亡要因の定量化のためには個別の因子を分離した現場実験が必要で，腐朽・乾燥害といった死亡因子について調べる場合には，メタルネットなどでネズミの侵入を防いで実験するのが適当である。近年，この手法で行われた発芽実験の例が多くなってきた。

以下，こうしたネズミの影響を排除した形で行われた最近の複数の実験の結果について比較し，腐朽・乾燥害と積雪環境との関係について考察を行う。

Nutworkでは，1993年の豊作年から翌94年にかけて，全国15個所においてシードバックを用いた現場での発芽実験を行っている。
調査はブナ堅果各50粒をシードバック内に入れてリターで覆い林床に放置する方法で行われた。生存率は40%から94%と高く，積雪環境に伴う変化は示さなかった。また，死亡要因の中では腐朽が安定して高い値を示し，平均30%程度が被害を受けていた。乾燥枯死は一ヶ所のみ60%と非常に高く，他は確認できなかった。実験結果は同一の調査場所でのシードバック間での値の分散が大きく，地域間で比較した場合には有意な地域差は得られなかった。

上記の実験から明らかになったのは，まず，乾燥害が越冬期間内にはほとんど生じていないということである。これは，実験前の予想とは正反対の結果であり，この実験結果が本当に乾燥害の可能性を棄却するものであるか否かについては吟味してみる価値がある。Nutworkは発芽実験をシードバックで行っており，このシードバックは根雪の消失後の早い時期に回収されている。このため，このデータには多くの未発芽健全堅果が含まれていた。同じ93年にMaruta *et al*.（1997）は実験環境下でブナ堅果の耐乾燥実験を行ったが，これによれば実験的に含水率を大幅に低下させた堅果にも発芽能力は保持されていたという。同研究結果からは乾燥害が生じるのは発芽前ではなく発芽直後であることも示唆されている。これを考え合わせると，未発芽堅果が多い状態で回収されたNutworkの例では，乾燥害が確認できない設定で実験を行ってしまった可能性が高い。また，同じく93年に行われた紙谷他（1995）のブナの発芽実験でも，乾燥害による死亡は越冬期には確認されず，むしろ発芽定着初期に多く生じている。発芽実験で乾燥害を検出するには実験期間を長めにとることが必要であると思われる。

腐朽害についても実験設定と結果との関係を吟味してみよう。Nutworkのデータでは，腐朽害は越冬堅果の2割から7割程度の死亡を起こす強力な死亡要因となっているが地理的な違いは特に検出されなかった。しかし，シードバックを用いて発芽実験を行うことにはいくつかの問題点がある。シードバックの中では，堅果密度が高い場合に堅果同士が隣接していれば容易に水平感染を起こし，バックの中はカビだらけになってしまう（実験時の堅果密度は約0.1 /cm^2）。また，林床のリターを春先に剥がしてみると，多雪地のリター層はその多くが雪により圧縮されて数年分の未分解リターから成るパイ状の層となり，その中にリター分解菌と思われる菌糸束が広がってリター間を連結している様子が観察される。反面，少雪地のリター層は，リターの分布の仕方が不均一であり，鉱質土層が露出している場所とリターがたまっている場所との差が著しい。多雪地で見られたパイ状のリター層や菌糸束はほとんど認められない。このために堅果の越冬環境は現場観察ではかなり多様性があるように見える。リターをシードバックにかぶせた条件のみで多雪地と少雪地間の比較調査を行うことは本来多様なはずの越冬環境を強引に均質化したり，リターの処理の仕方によ

ってはノイズを増やすことにつながり，問題がある。

上に述べたように，堅果の越冬・発芽に関する現場での操作実験はその環境設定によって値が大きく変化する危険性を持っており，適切な実験のためには複数回の予備実験と手法の改良が行われることが必要である。また，既存の堅果発芽に関する論文のデータを見る場合にも結果だけではなく実験手法に対し特に注意をはらう必要があることをこれらの例は教えている。

筆者はこれまでに生じた問題点を解消するための試みとして，いくつかの点で実験手法の改良を行い，1995年及び96年のブナ堅果を用いて積雪環境の異なる6カ所において延べ30条件の発芽実験を行った（Homma *et al.* unpbl.）。実験手法の改良点は，(1) シードバック内での堅果密度を小さくし，自然状態での密度に近づけた，(2) 一つの調査地においてリター被覆のない乾燥条件・リター被覆条件・ネズミによる堅果のキャッシングを想定したA層埋土条件の3つの環境を作り，結果を調査地間で比較した，(3) 抗菌剤を用いて菌の感染の程度を弱めた系をつくり，この結果と自然条件の結果を比較することで，腐朽害に対する菌の関与を示した，の3点である。

95–96年の発芽実験は，群馬県内の積雪環境の異なる3カ所のブナ林で行った。実験を行った場所は標高1000 mから1300 mのブナ林で，実験年の根雪期間はそれぞれ3.5カ月，5カ月，5.5カ月，積雪深は0.7 m，4 m，5 mであった。実験には，各プロットにおいてシードトラップに落下した健全堅果を用いた。一つの処理区あたりの使用堅果数は25個，シードバック内の堅果密度は0.05個／cm^2程度とし，自然状態で落下する健全堅果の密度に近づけた。実験の繰り返しは5回，抗菌処理はリター層内で越冬する堅果について，多雪地の2カ所で処理区を設定した。抗菌処理は汎用の抗菌用農薬であるCaptan (N-trichloromethylthio-tetrahydrophthalimide；商品名，三共オーソサイド）を600倍希釈して使用し，これにブナ堅果を3時間程度浸けてから実験に供した。

地表の積雪が完全に消失した後にシードバックを回収し堅果の生残を調べたところ，太平洋側少雪地でA層内で越冬した堅果は90%程度が乾燥枯死していた（Fig. 3）。これらの枯死した堅果は発芽して下胚軸を数ミリ延ばしたところで死亡しているものが大半を占めた。また，根雪が6月まで残る豪雪地域では80%から90%の堅果が腐朽害で死亡した。腐朽害・乾燥害がもっとも少なかったのは5月に地表が露出する多雪地で，45–80%の堅果は健全な状態を維持していた。この立地では10%程度の枯死が観察され，残りは腐朽害による死亡であった。

96–97年の発芽実験は，太平洋側少雪地帯として熊本・五家荘，日本海側多雪地帯から群馬・玉原高原，日本海側の最多雪地帯として新潟・浅草岳の計3カ所で行った。実験を行った場所はいずれも標高1300 m前後のブナ林で，実験年の根雪期間はそれぞれ2.5カ月，4.5カ月，5.5カ月，積雪深は1 m，3 m，6 mであった。実験には，熊本調査地の林床よりサンプルした堅果を水洗後使用した。一つの処理区あたりの使用堅果数は25個，シードバック内の堅果密度，実験の繰り返しは3–5回，抗菌処理は95年の実験と同じ手続きで行い，抗菌処理区は

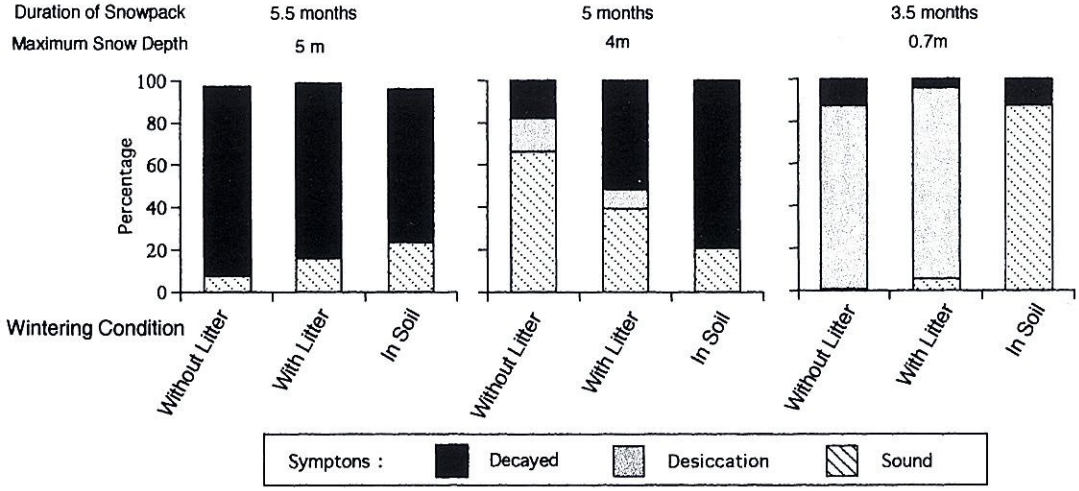

Fig. 3. Seed death by desiccation and decay during post-dipersal period in different wintering condition (Homma *et al.* unpbl.).

すべての条件について設定した。

地表から積雪の消失後2-3週間程度経過してからシードバックを回収し，堅果の生残を調べたところ，太平洋側少雪地ではいずれの条件でも80%以上の高い死亡率が認められ，特にリター中とA層内で越冬した堅果はほぼ全てが死亡した。死亡要因は枯死が30-35%，腐朽が40-60%と高い値を示した。多雪条件の2カ所では生残率はほとんどの処理区でが40-75%と高かった。多雪地の2カ所での死亡要因の大部分は腐朽によるもので，枯死は根雪期間4.5カ月の立地のリター被覆条件でのみ20%程度見られた。

抗菌処理を行った処理区は，行わない処理区に比べて10%から60%程度の生残率の上昇が見られ，2回の実験で通算10処理区のうち一処理区を除く全てが有意に高い生残率となった。実験に使用した抗菌剤は残留性が低い薬品であり，効果は2週間程度しか持続しない。腐朽害を引き起こす病原体は堅果の落下時にはすでに感染を始めていることが示唆される。

以上の発芽実験では，95年と96年で実験材料についての設定が異なるという問題点はあるものの，両者のデータを組み合わせることによって注目すべき結論をいくつか抽出できた。1）少雪地では越冬中のネズミ害以外の死亡要因は乾燥害と腐朽害により構成され，両者が複合する場合と乾燥害のみの場合があった。いずれの場合も堅果死亡率は非常に高く，ほとんどの堅果は越冬中に死亡した。乾燥要因の卓越した立地ではリターによる被覆効果は少なく，土壌中に埋めた場合にのみ生残率が飛躍的に上昇した。2）根雪期間が半年に及ぶ豪雪地域では，静的死亡要因は腐朽害一因子となっていた。これによる堅果死亡率は高く，半数から9割の堅果が死亡していた。3）静的死亡因子による影響がもっとも弱くなるのは積雪深3mから4m，根雪期間5カ月程度の平均的多雪地域の調査区であり，腐朽害と若干の乾燥害の組合わせにより半数程度の堅果が死亡する。これら結果をまとめると，腐朽害と乾燥害はそれぞれ多雪地と少雪地で健全堅果の数を大幅に減少させる役割を持っており，極端な少雪環境と多雪環境はいずれも初期更新過程，特に越冬時期から発芽初期にかけての生残率に重大な影響を与えていることが示唆される。

この予測と現場観察のデータとはよく符合する。この実験結果は少雪地と豪雪地でのブナの実生の少なさを予想させるが，実際，筆者の調査ではブナ実生は少雪地と豪雪地の両極で非常に少ないことが確認されている（Homma unpbl.）。豪雪地帯のブナ林で更新の問題が取りざたされないのは，こうした立地が山地帯のごく限られた面積に局在することや，この立地でブナの幹が倒伏することが多いために萌芽を盛んに発生し（Homma 1997）旺盛に更新が行われているためであろう。前述のNutworkの調査でもこのような極端な豪雪地帯は調査地に含まれていない。

はじめに述べたように，ブナの初期更新過程は積雪の有無によってもたらされる複数の環境因子によって支配されている可能性が高い。本稿で論じた乾燥害や腐朽害はpre-dispersal期の昆虫害，post-dispersalのネズミ害とともに，ブナの初期更新における強力な阻害因子として働いており，これら因子の組み合わせによってブナの更新における背腹性が生じているものと考えるのが現時点での妥当な解釈であろう（Fig. 4）。日本海側の平均的多雪環境はこれらの死亡因子による被害の総和を最小にするハビタットであると考えられ，太平洋側での共通傾向である更新の悪さについても今後は複数の強力な死亡因子の累積として捉えてゆくべきものであると考える。

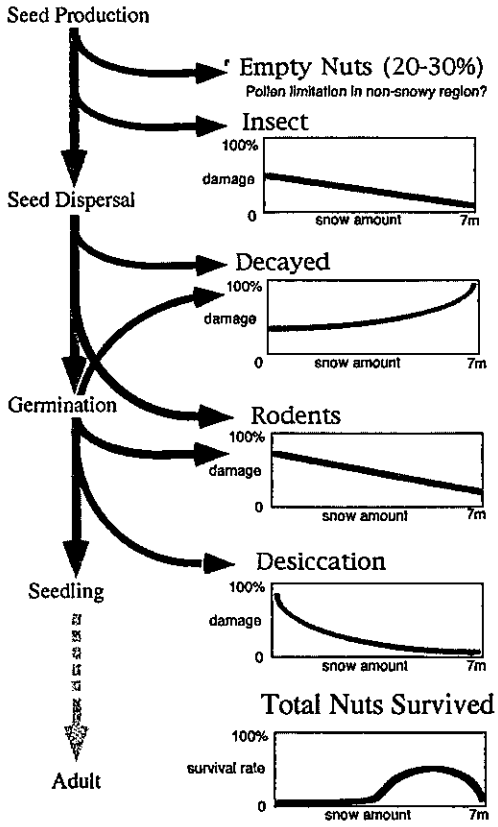

Fig. 4. Seed death and its effect to early regeneration process of *Fagus crenata* cohorts (Homma *et al.* unpbl.).

摘　要

日本海側多雪地帯と太平洋側少雪地帯でのブナの初期更新過程の違いがどの様に引き起こされるのかについて，最近の研究例を中心に，研究手法も含めて議論した。積雪深を環境傾度軸にとってブナの初期更新過程を比較した場合，堅果の越冬期間に多雪地と少雪地の堅果密度が大きく異なるようになる。pre-dispersal 期の昆虫による堅果捕食は少雪地で多いが，それだけでは両地域の更新に大差をもたらす直接的な要因にはなり得ない。越冬期の堅果死亡要因は，ネズミ害・腐朽害・乾燥害の3通りが識別されたが，3つの因子の関与の比率については正確な数字は分からなかった。既存の研究からネズミ害が少雪地で多くなる傾向が示されていることを考慮して，腐朽害・乾燥害の2つの因子について注目した実験結果からは，(1) 乾燥害が少雪地で発芽初期に多く生じること，(2) 腐朽害が多雪地で多く生じ，特に最多雪地（豪雪地）では大きな影響を及ぼすこと，(3) 両者ともに健全堅果の密度を大幅に低下させるだけの影響力を持つこと，(4) この結果，典型的少雪地と豪雪地では堅果更新確率が越冬期間中に大幅に低下するが豪雪地帯では萌芽更新によって実生更新の悪さが補われること，平均的な多雪地域で相対的に実生更新が良くなることが示唆された。腐朽害・乾燥害はネズミ害とともに，ブナ更新の背腹性を形成する重要な因子であるといえる。

謝　辞

本稿は，日本生態学会第44回大会で行われた自由集会での発表内容，質疑応答の内容に基づいて作成されたものである。集会を企画され，本稿の執筆を依頼してくださった島野光司・入江潔の両氏に感謝する。また，同集会で有意義な議論を行って頂いた参加者の皆様に感謝したい。

引用文献

藤田昇．1986．日本海型のブナ林と太平洋型のブナ林の構造と組成．種生物学研究 **10**：1–13.

橋詰隼人・菅原基晴．1985．ブナ播種林における生殖器官の生産と散布（II）花粉の生産と散布．広葉樹研究 **3**：75–81.

Homma, K. 1997. Effects of snow pressure on growth form and life history of tree species in Japanese beech forest. J. Vegt. Sci. **8**: 781–788.

Homma, K., Akashi, N., Abe, T., Hasegawa, M., Harada, K., Hirabuki, Y., Irie, K., Kaji, M., Miguchi, H., Mizoguchi, Y., Mizunaga, H., Nakashizuka, T., Natsume, S., Niiyama, K., Ohkubo, T., Sawada, S., Sugita, H., Takatsuki, S. and Yamanaka, N. Geographical variation of early regeneration process of Siebold's beech (*Fagus crenata* Blume) in Japan. Plant Ecol. (submitted)

入江潔・本間航介・増澤直・箕口秀夫・島野光司．1998．積雪量の異なるブナ林における野ネズミ個体群動態とブナ種子捕食量の推定．植物地理・分類研究 **46**：37–45.

梶幹男・大久保達弘．1996．ブナ類の堅果生産と実生の発生に関わる要因とその影響．「現代生態学とその周辺」（沼田真編），pp. 129–134．東海大学出版会，東京．

紙谷智彦．1984．豪雪地帯におけるブナ二次林の再生過程に関する研究（I）樹冠の曲がりとそれが階層構造の形成に及ぼす影響について．新大演報 **17**：1–16.

紙谷智彦・岡部みどり・丸田恵美子・飯野幹雄・井出雄二・浅間雅子．1995．日本海側と太平洋側におけるブナ実生の比較研究（I）ー融雪時期と地表温度が発芽・生残過程に及ぼす影響ー．第106回日本林学会大会講演要旨集．p. 302.

小島覚．1996．気候温暖化と北陸地方の植生．植物地理・分類研究 **44**：9–18.

Kume, A. and Ino, Y. 1993. Comparison of ecophysiolosical responses to heavy snow in two varieties of *Aucuba japonica* with different areas of distribution. Ecol. Res. **8**: 111–121.

Maruta, E., Kamitani, T., Okabe, M. and Ide, Y. 1997. Desiccation tolerance of *Fagus crenata* Blume seeds from localities of different snowfall regime in central Japan. J. For. Res. **2**: 45–50.

Miyaki, M. and Kikuzawa, K. 1988. Dispersal of *Quercus mongolica* acorns in broadleaved deciduous forest 2, Scatterholding by mice. For. Ecol. Manage. **25**: 9–16.

Morikawa, Y. 1993. Climate changes and forests. *In* Nishioka, N., Harasawa, H., Hashimoto, H., Ookita. T., Masuda, K. and Morita, T. (eds.): The Potential Effects of Climate Change in Japan, pp. 37–44. Environment Agency of Japan, Tsukuba.

大政正隆．1951．ブナ林土壌の研究（特に東北地方のブナ林について）．林土調 **1**：1–143.

大沢雅彦・滝口正三・遂良俊．1986．白神山地のブナ林の生態学的特性．日本自然協会編　白神山

地のブナ林生態系の保全調査報告書，pp. 88–105. 日本自然保護協会，東京.
酒井昭. 1976. 植物の積雪に対する適応. 低温科学生物編 **34**: 47–76.
酒井昭. 1982. 植物の耐寒性と寒冷適応. 469 pp. 学会出版センター，東京.
Shimano, K. and Masuzawa, T. 1998. Effects of snow accumulation on survival of beech (*Fagus crenata*) seed. Plant Ecol. **134**: 235–241.
高橋郁雄. 1991. エゾマツの生育過程と菌類相の遷移—特に天然更新に対する菌類の役割—. 東大農学部演習林報告 **86**: 201–273.
Tranquillini, W. 1979. Phisiological Ecology of the Alpine Timberline. 92 pp. Springer-Verlag, Berlin.

(Received July 29, 1997; accepted January 27, 1998)