

富山県有峰のブナの豊凶を決める気象因子は何か

佐藤 卓

日本海植物研究所

〒939-3553 富山県富山市水橋的場195

What kind of weather factor is related with the fruition of the Japanese Beech
in Arimine, Toyama, Japan?

Takashi Sato

Nihonkai-shokubutsu Research Institute, Matoba 195, Toyama-shi, Toyama, 939-3553 Japan

Abstract: The relationship between the fruition of the Japanese Beech (*Fagus crenata*) and weather factor observed at Toyama meteorological station was analyzed using the discrimination formula analysis. The previously year's monthly data of mean air temperature, amount of solar radiation, sunshine duration and precipitation were used. It was presumed that the temperature of June and precipitation of February in previous year was significantly important trigger whether the year is mast year or not.

Key Words : Japanese Beech, fruition, weather factor

はじめに

ブナがこのように豊作年と不作年を作るきっかけやメカニズム（至近要因）と、なぜこのような性質が進化したのかという原因（究極要因）についてはいくつもの仮説が提案されている（今・野田2008）。

究極要因については、果実の生産量を大きく変動させることによって、凶作年に果実の捕食者を減少させておき、次にくる豊作年に食べきれないほどの果実を作ることによって、生き残る果実数を確保しているという捕食者飽食仮説（Jansen 1971）が有力視されている（原1996, 柴田2006）。ブナの落下した果実を食べる動物として、これまでネズミとの関係（箕口・丸山1984, 鈴木1988, 星崎2006）やツキノワグマの関係（斎藤1999, 三浦・堀野1999, 斎藤・岡2003, 谷口・尾崎2003）を想定して、考察してきた。また、ブナの殻斗が形成される5月頃に卵を産み付け、8月頃に巣立っていくブナヒメシンクイとの関係（箕口1995）

でもこの捕食者飽食説が支持されている。最近ではブナヒメシンクイの食害を利用して、ブナが生殖器官への投資を効率化しているという考えも提案されている（Isagi et al. 1997）。

ブナの場合には、どの仮説がもっとも適切なのは、まだ議論が続いている。

至近要因については、豊凶を引き起こす変動メカニズムとして、資源要因説（橋詰1987）と、豊凶を同調させるメカニズムとして気象要因説（Matthews 1955, Ashton et al. 1988, Sork et al. 1993）などがある。

資源要因説の一つである資源収支モデルは、結実豊凶（マスティング現象）が起こる植物種では、豊作年には種子生産のために貯蔵資源が枯渇し、その再蓄積に一年以上かかるため、マスティング現象が起こると考える（Isagi et al. 1997）仮説である。

同調させるメカニズムとして、特に花芽分化期の気象条件が開花同調の合図として働いているという気象合図説（Ashton et al. 1988）がある。

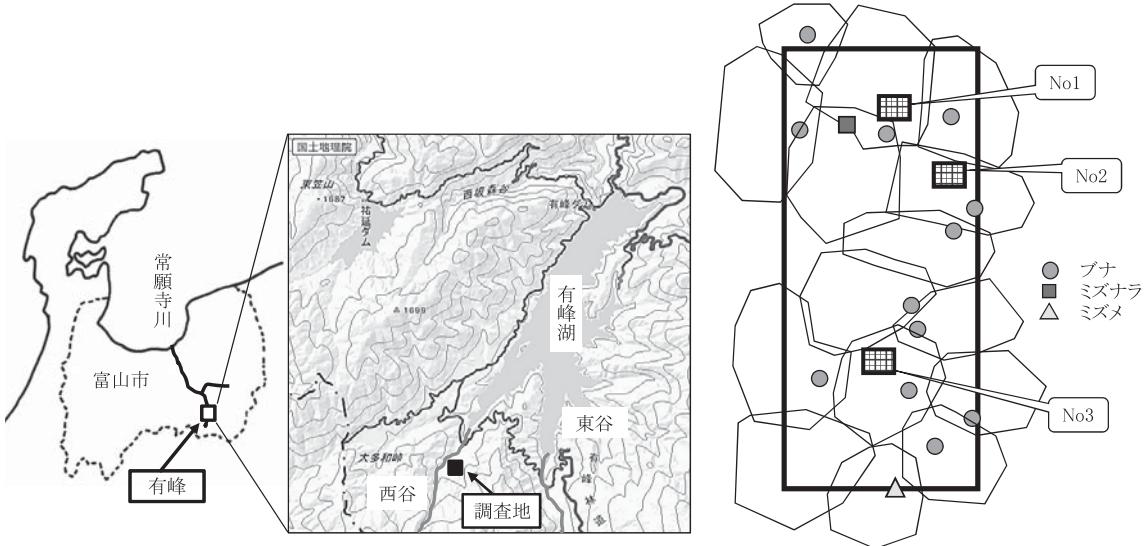


図1 リータートラップ調査を行った地点と定方形区内のリータートラップ（No1–3）設置場所

今（2009）は北海道のブナ林では、開花数と前年の4月下旬、5月上旬、5月中旬の最低気温との間に高い負の相関があることを報告している。

佐竹（2007）は花や種子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が同時に働いていると考えている。

そこで、有峰西谷で1990年～2014年までリータートラップ調査を行った結果（野外教材研究委員会1991, 2001, 佐藤2008, 2014）を基に、豊凶の至近要因の内、どのような気象要因が関係しているのかを明らかにすることにした。

調査地点と調査林分の概要

調査を行ったブナ林は、富山市有峰の有峰湖の西側に位置する西谷に沿って、唐峠を越えて神岡へ至る旧道沿いのブナ林（斜面方向N60°E、斜度20°）で、そこには直径1m前後、樹齢100年を超えるブナが生育している（図1）。

富山県高等学校教育研究会生物部会野外教材研究委員会では、1990年にこのブナ林（標高1200m）に定方形区（20×50m²）を設け、林分構造、実生の動態、落葉量、落下果実数、落下果実量を観察し、その結果を発表してきた（野外教材研究委員会1991, 2001, 佐藤2008, 2014）。定方形区内に出現した樹高2m以上の種数は14、多様度指数 α =

3.1、密度は2900本/haであった。山地型ブナ林の α 値は2.4～4.8（佐藤1998）であるから、この西谷林分の値は山地型ブナ林の平均に近いものと考えられる。

高木層の高さは22～28mで、構成種はブナとミズナラ、ミズメの3種であった。ブナの個体数密度は高く、高木層の中で77%を占めていた。

基底面積合計は40.2m²/haで、富山県内のブナ林（31.1～92.3m²/ha）の平均値（65m²/ha）より小さい値であった。基底面積合計に占めるブナの割合は86%で、標高1000m前後に発達する富山県内の山地型ブナ林の平均値（90%）に比べて、やや小さい値であった。

樹冠面積合計（計測した樹冠の短径と長径から橢円面積を算出し、合計した値）は2.4ha/haで、県内ブナ林の平均値（2.3 ha/ha）とほぼ同じであった。

調査方法

ブナ林定方形区内にリータートラップを1990年～2014年まで設置し、落葉量と落下果実数、落下果実量を計測した。リータートラップは5mm×5mmメッシュの防風ネットを用いて作ったかご状のトラップで、開口部の高さが地上1mになるように設置した（図1）。トラップは、1990～1992年までは

表1 富山市有峰西谷ブナ林におけるブナのリター量

西暦	落葉量 (ton/ha)	落下果実数 (個/m ²)	落下果実量 (ton/ha)	豊凶判断
1990	2.24	980	1.12	豊作
1991	2.12	0	0.00	凶作
1992	1.96	42	0.02	凶作
1993	2.41	565	0.60	豊作
1994	2.32	0	0.00	凶作
1995	1.77	216	0.18	豊作
1996	2.73	0	0.00	凶作
1997	2.30	9	0.00	凶作
1998	2.20	2	0.01	凶作
1999	2.74	177	0.13	豊作
2000	2.97	25	0.00	凶作
2001	2.92	21	0.01	凶作
2002	2.37	36	0.02	凶作
2003	3.73	88	0.05	凶作
2004	2.82	8	0.00	凶作
2005	2.51	543	0.37	豊作
2006	3.03	0	0.00	凶作
2007	3.13	17	0.01	凶作
2008	4.29	5	0.00	凶作
2009	3.05	150	0.11	豊作
2010	3.53	1	0.00	凶作
2011	2.75	902	1.32	豊作
2012	3.04	0	0.00	凶作
2013	2.99	178	0.21	豊作
2014	2.59	0	0.00	凶作

豊作は落下果実数100個/m²の時、凶作はそれ未満の時

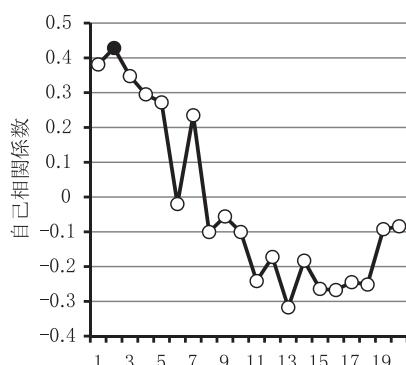


図2 ブナの結実数の自己相関係数

横軸は周期(年)で、●は有意な相関($p < 0.05$)があることを示す。

開口部の大きさが0.12m²のものを2個、1993～1996年までは0.90m²のものを2個、1997年からは0.5m²のものを3個用いてリターを集めた。

リタートラップは毎年6月に設置し、落葉が終わる11月まで1ヶ月に1回の割合でリターを回収した。回収したリターの内、ブナの葉と果実は乾

燥した後、重量を計測した。ブナの果実については正常な果実数と虫くいあるいは“しいな”を区別して落果数を計測した。

気象因子として、富山気象台が発表している1989年～2013年の月平均気温と年平均気温、月日射量、月日照時間、月降水量及び年間値を用いた。

結果と考察

(1) ブナの落葉量、落下果実数、落下果実量の経年変化

ブナの落葉量、落下果実数、落下果実量の経年変化を表1に示した。25年間のブナの落葉量は1.77～4.29ton/haで、平均は2.74ton/haであった。只木(1976)がまとめた日本産ブナ林の平均値3.8±1.6ton/haの範囲内であった。リタートラップを用いた落葉量の平均値は斎藤(1981)によると2.86±0.60ton/haであるから、西谷ブナ林は平均的なブナ林と考えられる。

落下果実数は0～980個/m²で、平均は159個/m²であった。変動係数は178%で、豊凶の変動が非常に大きいことを示した。落下果実量は0～1.32ton/haで、平均0.17ton/haであった。

落下果実数が100個/m²を越えた場合、豊作とし、それ未満の時を凶作と判断すると、25年間に豊作は8回、凶作は17回であった。豊作の内、500個以上の落下果実が観察された年は1990年、1993年、2005年、2011年の4回であった。豊作年の割合は平均すると3年に1回で、大串(1989)の白山山麓や、橋詰(1991)の大山山麓での報告と同様の結果であった。

ブナの結実数の年変動の自己相関を解析した結果を図2に示した。この結果から2年周期で結実周期の変動があることが示された。このことは至近要因の資源収支モデルを間接的に支持することになる。

(2) ブナの落葉量、落下果実数、落下果実量と気象因子との関係

ブナの落葉量と落下果実数、落下果実量と、西暦、前年の富山気象台で観測された月平均気温、月日射量、月日照時間、月降水量との関係を図3に示した。

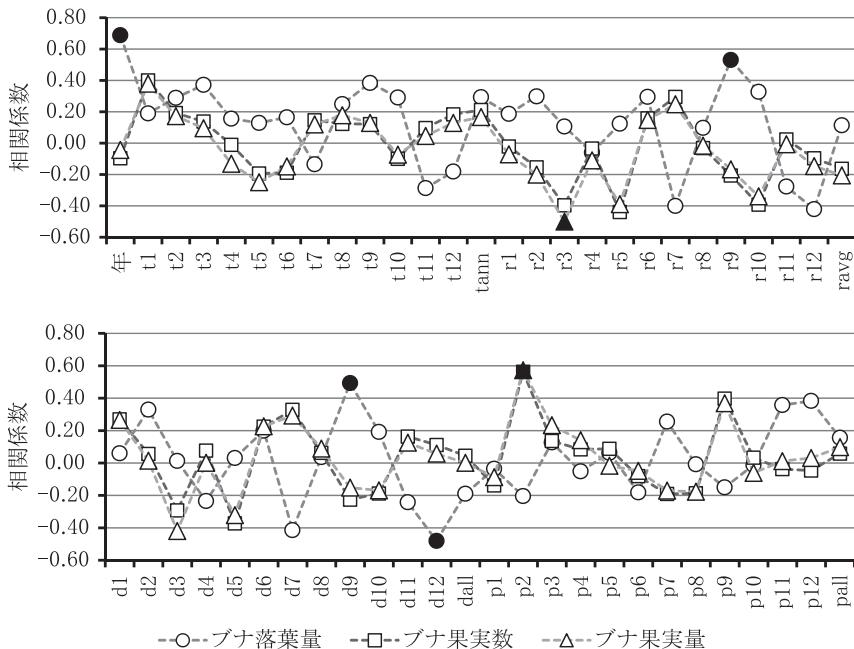


図3 富山気象台の前年気象観測値とブナの落葉量、果実数、果実量との相関係数

年は西暦、 $t_1 \sim t_{12}$ は1月～12月の月平均気温、 t_{ann} は年平均気温、 $r_1 \sim r_{12}$ は1月～12月の月日射量、 r_{avg} は月平均日射量、 $d_1 \sim d_{12}$ は1月～12月の日射時間、 d_{all} は日射時間合計、 $p_1 \sim p_{12}$ は1月～12月の降水量、 p_{all} は年降水量、●▲■は有意な相関が認められた変数を示す。

ブナの落葉量は西暦と正の相関 ($r=0.69$, $p<0.05$) が認められたことから、この調査林分のブナの葉量が年々増加していることが示された。また、前年9月の日射量と日射時間が多いと落葉量が増加する傾向が認められた。前年12月の日射時間が多くなると落葉量が少なくなる傾向が認められた。ブナの資源量は葉量と関係すると考えられるので、資源量の変動に気象因子が影響していると言える。

ブナの果実数は前年2月の降水量と正の相関 ($r=0.56$, $p<0.05$) が認められた。果実量も同様 ($r=0.57$, $p<0.05$) であった。ブナの花芽形成は前年の5～6月と考えられているので、ブナの果実数がそれより早い2月の降水量と関係しているのは、花芽数を決めるのは5～6月の花芽形成時の土壤水分量に影響すると思われる2月の降水量である可能性を示唆する。ブナの果実量は前年3月の日射量と負の相関 ($r=-0.50$, $p<0.05$) が認められた。これは、3月の日射量が多いと融雪量が多くなり、花芽数を決める5～6月の花芽形成

時に、土壤水分量を減少させるためではないかと考えられる。

次にブナの豊凶と気象因子との関係を、前年の月平均気温、月日照量、月日射時間、月降水量を用いて、判別関数解析した。気象因子の内、前年月日射量と月日射時間を用いた判別関数解析では判別された豊凶2つのグループ間に有意な差が認められなかった。そこで、判別正答確率が高く、2つのグループ間の差が大きい、前年の月平均気温と月降水量を用いた解析結果を表3に示した。前年1月～12月の月平均気温を用いるより、前年4月～12月の月平均気温を用いる方が、有意確率が高いことが分かった。これを基に考察すると、前年6月の月平均気温の判別寄与率が最も大きい(標準化された正準判別関数係数の絶対値が大きい)ことから、豊凶の判別には前年6月の月平均気温が重要な役割をしていることが分かった。前年6月の月平均気温が高いと凶作に、低いと豊作になる傾向があることを意味する。この結果は今(2009)が北海道のブナ林で示した、5月か6月

表2 ブナの豊凶と富山地方気象台の気象観測値を用いた判別関数解析結果

	固有値	正準 相関	wiksの ラムダ	有意 確率	予想 確率	豊作の 平均	凶作の 平均	標準化された正準判別関数係数											
								1月	2月	3月	4月	5月	6月	7月	8月	9月	10月	11月	12月
前年の月平均気温	1.961	0.814	0.338	0.179	91.3	1.83	-0.98	0.10	0.07	-0.02	0.46	-0.83	-1.28	0.97	-0.33	0.92	0.45	0.94	0.41
前年の4月～12月の平均気温	1.866	0.807	0.349	0.031	91.7	1.85	-0.92				0.57	-0.84	-1.35	0.86	-0.25	0.92	0.42	0.87	0.57
前年の月降水量	1.96	0.814	0.338	0.179	95.7	-2.02	0.88	0.06	-2.11	0.38	0.01	-0.34	1.46	1.06	-0.50	1.02	0.39	-0.48	0.64
前年の2月、3月、5月～12月の降水量	1.956	0.813	0.338	0.067	95.7	-2.02	0.88		-2.12	0.38		-0.32	1.49	1.09	-0.48	1.03	0.40	-0.44	0.66

下線で示した値は用いた気象観測値で最も大きな係数となった値を示している。

の最低気温が、平年より低い場合、豊作になると
いう結果とほぼ同じであった。

月平均降水量を用いた解析では、前年2月、3
月、5～12月の値を用いた場合、正答確率が高く、
2つのグループ間の差が最も大きかった。この場
合、前年2月の月降水量の寄与率が最も大きく、
前年2月の降水量が大きいと豊作になる傾向があ
ることを示した。

結論として、有峰西谷のブナは前年2月の降
水量が多く、前年6月の平均気温が高いとブナは豊
作になり、逆の場合は凶作になる可能性が高いこ
とが示唆された。これはブナの豊凶変動を引き起
こす至近要因として、気象因子が重要な役割を果
たしていることを示す例となる。

引用文献

- Ashton, P. S., T. J. Givnish & S. Appanah. 1988. Suggested flowering in the Dipterocarpaceae: new insights into floral induction and the evolution of mast fruiting in the asseasonal tropics. *American Naturalist* 132: 44-66.
- 原正利. 1996. ブナ林の自然誌. pp.76-96. 平凡
社. 東京.
- 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. 1991. ブナ林の生理・生態, pp.55-56.
- 村井浩ら編「ブナ林の自然環境と保全」, ソフ
トサイエンス社, 東京.
- 星崎和彦. 2006. トチノキの種子とネズミとの相
互作用. In 種生物学会編. 森林の生態学,
pp.63-82. 文一総合出版. 東京.
- Isagi, Y., K. Sugimura, A. Sumida & H. Ito. 1997.
How does masting happen and synchronize?
J. Theoretical Biology 187: 231-239.
- Jansen, D. H. 1971. Seed predation by animals.
Annual Review of Ecology and Systematics
2: 465-492.
- 今博計・野田隆史. 2008. ブナにおけるマスティ
ングのメカニズム. 寺沢・小山編『ブナ林再生
の応用生態学』pp.35-51. 文一総合出版. 東京.
- 今博計. 2009. 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. 北海道林業試験場研
究報告(46): 53-83.
- Matthews, J. D. 1955. The influence of weather
on the frequency of beech mast years in
England. *Forestry* 28: 107-116.
- 箕口秀夫. 1995. 森の母はきまぐれ. 個体群生態
学会, 52: 33-40.
- 箕口秀夫・丸山幸平. 1984. ブナ林の生態学的研
究. XXXVI. 豊作年の堅果の発達とその動態.
日林誌 66: 320-327.
- 三浦慎吾・堀野真一. 1999. ツキノワグマは何頭
以上いなければならないか. 生物科学 51:
225-238.
- 大串龍一. 1989. ブナ林の生態学. In 石川の自
然ブナ林編集委員会編. 石川の自然ブナ林.
pp.74-78. 橋本確文堂. 金沢.
- 斎藤秀樹. 1981. 森林におけるリターフォール研
究資料. 京都府大演報 25: 78-89.
- 斎藤正一. 1999. 山形県におけるニホンツキノワ
グマの生息数と狩猟圧. 東北森林科学 4(2):
19-23.
- 斎藤正一・岡輝樹. 2003. 山形県におけるニホン
ツキノワグマの有害駆除数変動に関連する要因.
東北森林科学 8(2): 94-98.
- 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. 日本生
態学会誌 57: 200-2007.

- 佐藤卓. 1998. 富山県のブナ林. 富山県高等学校
教育研究会生物部会報 21: 23-29.
- 佐藤卓. 2008. 有峰ブナ林について(9). 富山県高
等学校教育研究会生物部会報 31: 10-18.
- 佐藤卓. 2014. 有峰ブナ林について(10). 富山県高
等学校教育研究会生物部会報 37: 1-6.
- 柴田銃江. 2006. 多くの樹種が同時に結実する意
味を考える. In 種生物学会編. 森林の生態学
pp.39-57. 文一総合出版. 東京.
- Sork, V. L., J. Bramble & O. Sexton. 1993.
Ecology of mast-fruiting in three species of
north America deciduous oaks. Ecology 74:
528-541.
- 鈴木一生. 1988. ツキノワグマとブナ科種子. 林
業試験場東北支場たより, 314: 1-4.
- 只木良也. 1976. 森林の現存量ーとくにわが国の
森林の葉量について. 日本林学会誌, 58: 416-
423.
- 谷口真吾・尾崎真也. 2003. 兵庫県氷ノ山山系に
おけるブナ・ミズナラの結実とツキノワグマの
目撃頭数の関係. 森林立地 45: 1-6.
- 野外教材研究委員会. 1991. 有峰のブナ林につい
て. 富山県高等学校教育研究会生物部会報 14:
15-31.
- 野外教材研究委員会. 2001. 有峰の生き物たち.
pp.7-43. 富山県高等学校教育研究会生物部会