ブナの更新過程における花・種子・稚樹の数の推移

寺　澤　和　彦

はじめに

雪解け後の茶褐色の山肌にいち早く現れるその新緑，白い木肌とのコントラストが鮮やかな秋の黄葉，あるいは降り積もった雪塊を支える太い枝ぶり。四季おりおりのブナの表情を，道南の山を知る人は思い浮かべることができるに違いない。道南の山は，まさにブナによって特徴づけられている。

この道南のブナを統計上の数字でみると，渡島・桧山の両支庁管内において1,453万m^3の蓄積を有し，この地域の広葉樹蓄積の43％を占める筆頭広葉樹といってよいだろう（平成3年度北海道林業統計）。これに後志支庁管内の若干の蓄積を加え，北海道におけるブナの蓄積は1,586万m^3である。

このブナ資源を将来にわたって維持・増強していくために，その更新技術の確立がのぞまれている。ブナ林の更新は，1970年代からかき起こしなどの地表処理と母樹の保残とを組み合わせた天然下種更新法によって図られてきた。最近5年間の資料（道有林野事業実績）によれば，道有林では函館・松前の両経営区を合わせて，毎年60～270 haのかき起こしが実行されている。かき起こしと母樹の結実とのタイミングが一致し，十分な数の種子が更新面に散布されれば，多くの稚樹が発生する。しかし，ブナは結実の豊作年が6～8年に1回とその頻度が低く，結実予測も困難なため，結実に合わせた地表処理を実行するのは事実上難しい。カンバ類の更新にはかき起こしは有効な方法であるが，ブナの場合は必ずしも確実な更新方法とはいいがたいようである。

一般的に，天然下種更新が成功するためには，母樹が開花し，種子が散布され，稚樹が発芽し，さらにはそれらが生き残っていく必要があるのはいうまでもない。植物でも動物でも，次世代が生まれ発達していく過程で，その数は次第に減少していく。たとえば，身近な例では，卵・孵化・降海・回遊・母川回帰というサケの一生における個体数の減少あたりがイメージしやすいだろうか。ブナの場合，花から種子，種子から稚樹へと発達していく過程で，その数はどのように減少していくのだろうか？　また，どのような要因がその数の減少に関わるのだろうか？　ここでは，私たちが道南のブナ林で調べた結果を中心とし，補足的に本州での研究例も参照しながら，検討してみたい。

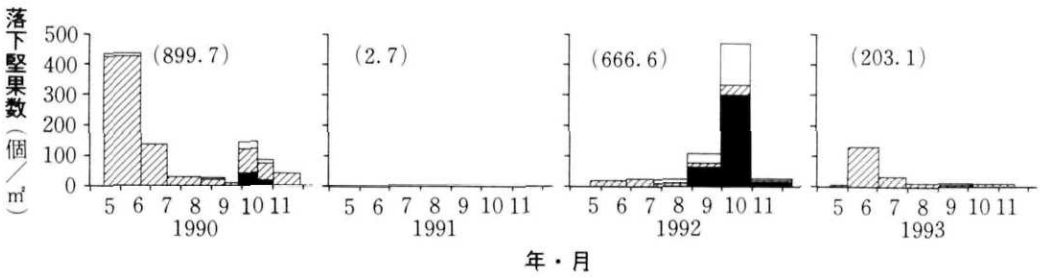
開花から種子成熟まで

開き始めた芽鱗のすき間から灰色の羽毛のようなブナの雄花序が顔をのぞかせるようになる（写真－1）のは，函館近郊では4月上～中旬である。気温の上昇とともに開花が進み，雄花

から花粉が飛散したり雌花が受粉する時期はだいたい5月上～中旬になる。その後，雌花は発達し，その年の10月前後に成熟した種子が落下する。

花が咲いてから種子が成熟するまでの約6カ月間に，その数はどのように推移するのだろうか？　上ノ国町の道有林にあるブナ保護林内に，落下してくる堅果を採取するためのトラップを設置して，5月から11月まで定期的に落下堅果を集め，いつ頃，どんな堅果が，どのくらい落下するのかを調べた（図－1）。この調査は，1990年から1993年までの4年間行ったが，年によって，落下する堅果の数や品質，あるいは落下する時期が大きく異なった。まず，落下した堅果の総数についてみてみたい。トラップはいずれの年にも開花直後から設置しているので，落下した堅果の総数はその年に咲いた雌花の数にほぼ相当するとみてよいだろう。1990年には約900／m²と多くの堅果が落下したが，1991年にはほとんど皆無であった。1992年には約670個／m²と再び多くの堅果が落下したが，1993年には約200個／m²と少なくなった。つまり，ブナは開花する雌花の数そのものが年によって大きく変動する。

写真－1　ブナの冬芽から現れた雄花序



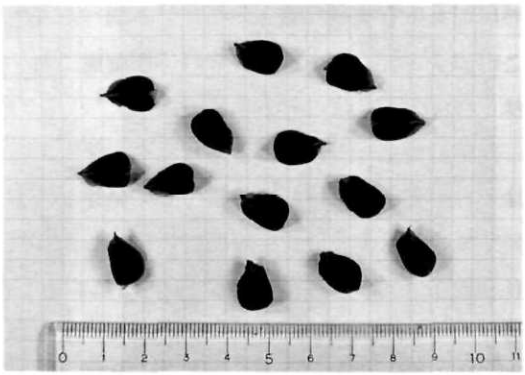
図－1　ブナ保護林（上ノ国町）における落下堅果数の季節的推移
（　）内の値は各年に落下した堅果の総数を示す。
■ 充実堅果，▨ 虫害堅果，□ シイナほか

では，咲いた雌花のうち種子まで発達するのはどのくらいあるのだろうか？　まず，1990年と1992年についてみると，雌花がたくさん咲いたという点では同じであるが，堅果の品質や落下時期が両年の間で大きく異なり，健全な種子をもった充実堅果の比率にも大きな差があった。つまり，1990年には5月から7月にかけて未熟な堅果が虫害を受けて大量に落下してしまい，充実堅果は落下した堅果の総数の10％にも満たなかった。それに対して，1992年には虫害による未熟堅果の落下は少なく，秋に充実堅果が約370個／m²落下した。これはこの年に落下した堅果の総数の56％に相当する。一方，ほとんど堅果が落下しなかった1991年や約200個／m²しかなかった1993年には，そのほとんどすべてが虫に食害され，種子まで発達したものはなかった。開花数そのものが少ない年には種子まで発達するものの比率も低くなるようである。

この調査の結果からわかるように，樹上で生産されるブナの種子の数には，主に２つの要因が関わっている。すなわち，春に咲く雌花の数および花から種子に発達する途上での虫害である。２つの要因とも，年による変動がきわめて大きいため，生産される種子の数もその組み合わせによって大きく年変動するのである。咲いた雌花のうち，種子まで発達したものの比率は，紹介した上ノ国の例では0～56％であり，同様の調査を行った道南の他の４林分でもほぼ同じ値であった。

種子の散布から発芽まで

豊作年の10月頃にブナ林を訪れると，林床には多くの堅果（写真－２）が落ちている。充実した堅果ならば，こげ茶色の果皮をむくと，クリーム色をした種子が中につまっている。かじってみるとさながらアーモンドかピーナッツのような歯ざわりと味覚だ。栄養的にも，ブナの種子は脂肪分を約30％も含んでおり，アーモンドやピーナッツとおなじ脂肪種子である。種子のもつエネルギー（カロリー）は，日本のブナでは調べられていないようだが，アメリカブナやヨーロッパブナでは約7 kcal／g とされている。ピーナッツやアーモンドは約6 kcal／g であるから，ブナの種子は栄養価がきわめて高いことがわかる。これほどの栄養源を自然の動物が利用しないわけがない。かくして，秋に林床に落下した種子は，翌春に発芽するまでの約半年の間，捕食者の脅威にさらされることになる。



写真－２　ブナの堅果

では，捕食をまぬがれその場で発芽することができるのは散布された種子のどのくらいの割合なのだろうか？　この点については，本州のブナ林で調べられた結果を紹介したい。箕口・丸山（1984）の両氏は，山形県・飯豊山麓のブナ林で，落下後のブナ堅果の動態に及ぼすネズミ類の影響を調べるため，ペンキでマークした充実堅果を林床においておき，定期的に回収して数の減少や食害の有無を調べた。ブナの豊作年の11月中旬に置いた堅果のうち，翌春の雪解け時期に発芽可能な状態で残っていたのは，約30％であったという。ヨーロッパブナでも，大豊作年の例ではほぼ同じ値が報告されているらしい。不作年に同様の実験を行うと，発芽可能な堅果はまったく残らなかったという。谷本（1994）も，富山県・立山で豊作年に同様の試験を行い，人工播種した堅果からの翌春の稚樹発生率として約10％の値を得ている。また，前田（1988）は新潟県・苗場山で，並作もしくは豊作の秋に落下した充実堅果数に対する翌春の実生発生率として8～25％という値を報告している。落下後の堅果の捕食率は，豊作年と不作年とで変わるし，同じような豊作年であっても捕食者の密度や彼らの食糧となる他の木の実のなり方などの違いによって捕食率は異なってくるだろう。ここでは，上述の本州各地での研究

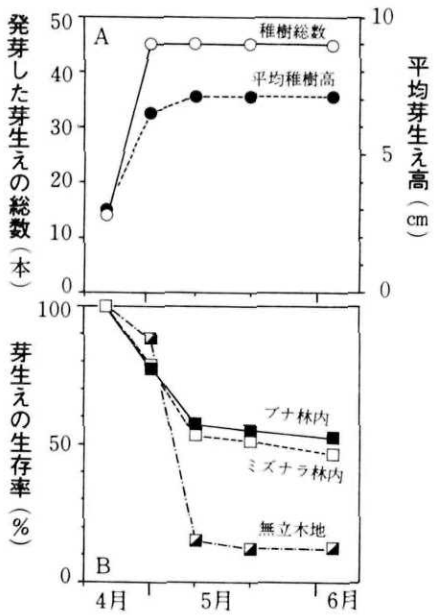
結果にしたがい，落下した充実堅果のうち，翌春にその場所で発芽できるものの割合としては0～30％の範囲と考えておきたい。

発芽から約1カ月目まで

春，雪が解けたまだ明るい林床にブナの芽生えが現れる。まず約4～5cmの胚軸が伸長して子葉が展開し，さらに上胚軸が3～4cm伸長して2枚の第一葉が展開する（写真－3）。発芽直後のこの時期，芽生えはどのような試練をうけるのだろうか？下層植生を刈り払った林床に堅果を秋に播種しておき，翌春に発芽した芽生えの消長を調べた。芽生えの枯損の原因を推察するため，枯損形態も調べた。この調査を行ったのは，戸井町の広葉樹二次林と隣接する帯状の無立木地である。

写真－3　ブナの芽生え

発芽したブナの芽生えの総数と平均芽生え高の推移を図－2Aに示した。ほとんどの芽生えは4月下旬からの短期間に集中して発芽し，4月の終わりにはすべての芽生えが出そろった。発芽後の芽生えの伸長も短期間に完了し，5月上旬には第一葉を展開し，伸長を停止した。これらの芽生えの生存率の推移を図－2Bに示した。林内，無立木地ともに生存率の推移には共通したパターンがみられた。すなわち，生存率は発芽後5月上旬までの期間に急激に低下するが，その後は緩やかに低下するようになる。この生存率の低下のパターンを図－2Aの発芽過程と見比べれば，生存率が急激に低下する時期は，芽生えがちょうど子葉，第一葉を順次展開しつつある時期に相当することがわかる。わずか2週間ばかりのこの時期に，林内では発芽総数の43～47％が，無立木地ではその85％が枯損した。その後のわずかな枯損を加え，発芽から6月2日までに，芽生えの生存率は，林内では46～52％，無立木地では12％となった。



図－2　広葉樹二次林におけるブナの発芽過程（A）と芽生えの生存率の推移（B）

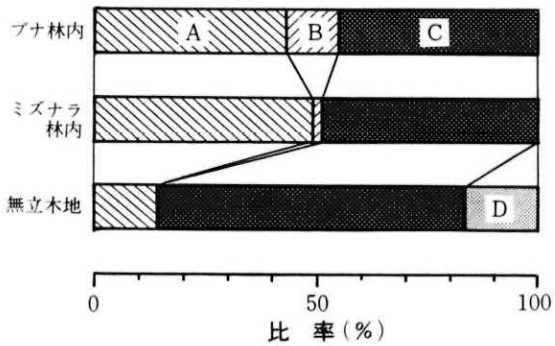
さて，これらの芽生えは，どのような原因で枯損してしまったのであろうか？　芽生えの枯損形態からさぐってみよう。この調査地で見られた枯損形態はつぎのようなものであった。（A）胚軸の

上部を切断されたもの（写真－4），(B) 子葉をすべて食害されたもの，(C) 子葉以上の部分が褐変して枯死しているもの（写真－5），(C') 胚軸の上部または地際部が褐変して枯死に至るもの，である。これらのうち，(A) と (B) は昆虫か小動物による食害とみられる。(C) は一種の立ち枯れ症状であるが原因は不明である。(C') は典型的な首腐れ型と倒伏型の立ち枯れ症状である。これら枯損形態別の比率を図－3 に示した。(C) と (C') は複合してみられる個体が多かったので，図では一括して (C) として示した。また，発芽はしたがその後の調査時に見つからなかったものは (D) と区分して示した。そのほかに子葉の一部や本葉を食害されたものがあったが，後で述べるようにこのような食害は必ずしも枯死にはつながらないので，ここには含めていない。林内では，昆虫もしくは小動物による食害とみられる (A) (B) と立ち枯れの (C) とがそれぞれ枯損形態の約半分ずつを占めた。一方，無立木地では，食害が林内に比べて少なく，立ち枯れが約 7 割を占めた。

写真－4　胚軸の上部を切断されたブナの芽生え

写真－5　子葉以上の部分が褐変して枯死したブナの芽生え

発芽後の稚樹の消長については，本州のブナ林でもかなり調べられている。枯損が発芽直後の短期間に集中して発生することや，推測される主な枯損原因は食害と立ち枯れであることについては，橋詰・山本（1975），中静（Nakashizuka, 1988），佐橋ら（Sahashi et al., 1994），谷本（1994）など多くの研究者によって報告されている。しかし，集中的な枯損がほぼ終了した時点での生存率については，私たちの得た結果とほぼ同様の約 10～50 %という値（Sahashi et al., 1994）から約 80 %（谷本，1994）までさまざまであ



図－3　発芽後6月2日までに枯死したブナの芽生えの枯損形態別の比率
(A) 胚軸の上部を切断されたもの
(B) 子葉をすべて食害されたもの
(C) 立ち枯れ　(D) 消失

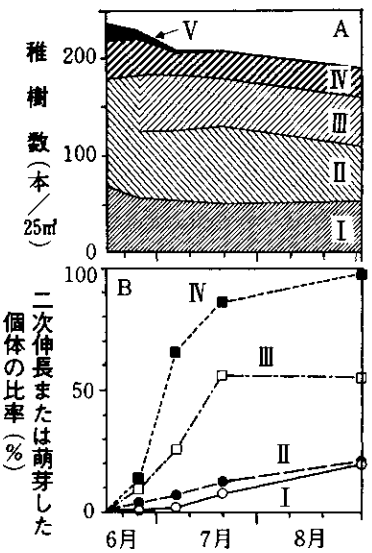
る。発芽後の稚樹の生存率は，発芽した場所を取り巻く物理的あるいは生物的な環境により大きく異なるものなのであろう。

発芽後１カ月から夏の終わりまで

発芽直後の食害や立ち枯れをまぬがれた稚樹に，次に訪れるハードルは何だろうか？　豊作年の翌年に，函館市松倉川源流の標高約 600 m 付近のかき起こし跡に発生した当年生稚樹の動態を調べた結果からみてみたい。調査を開始した６月中旬の時点ですべての稚樹は第一葉を展開しており，前項で述べた発芽直後の個体数の減少の時期はもうすでに終了していたとみられる。この時点で第一葉を食害されている個体がかなりみとめられたので，第一葉の食害程度によって４つのグループに区分した上で，その後の稚樹数の推移を図－4A に示した。稚樹の総数についてみると，６月中旬以降の稚樹数の減少はきわめて緩やかで，前項でみた５月中旬以降の稚樹生存率の緩やかな低下傾向はその後も継続することがわかる。６月中旬に確認された稚樹の８月末における稚樹の生存率は，81 ％と高かった。

稚樹の状態を観察すると，第一葉を食害されている個体の比率がたいへん高い。調査を開始した時点で，まったく食害をされていない個体は約 30 ％にすぎず，第一葉をすべて食害されていた個体も約 17 ％もあった。しかし，この時点での食害程度のグループ別の比率は，その後７～８月にかけてそれほど大きく変化しなかった。ブナの食葉性昆虫のうち，種数，個体数ともに圧倒的に多いのはガ類であり，そのなかでも多くの種は開葉間もない柔らかい葉を摂食するという。つまり，６月頃は食葉性昆虫の種数，個体数とも多いため，多くのブナの稚樹が第一葉を食害されるが，その後の食害程度の進行はほとんどない，といえるようである。

さて，いよいよ葉を展開し，これから成長をとげていこうというこの時期に，展開したばかりの葉を食害された稚樹の行く末はどうなるのだろうか？　図－4B を見ていただきたい。第一葉の食害程度によって区分したグループ別に，二次伸長や萌芽によって新しく葉を展開した稚樹の比率の推移を示した。第一葉の食害の程度が高くなるほど，新しく葉を展開する個体の比率は高くなった。つまり，まったく食害されなかった個体や食害された部分が葉面積の１/２以下のグループでは，８月末の段階で二次伸長したり萌芽の発生した個体は 20 ％程度であったが，葉面積の１/２以上を食



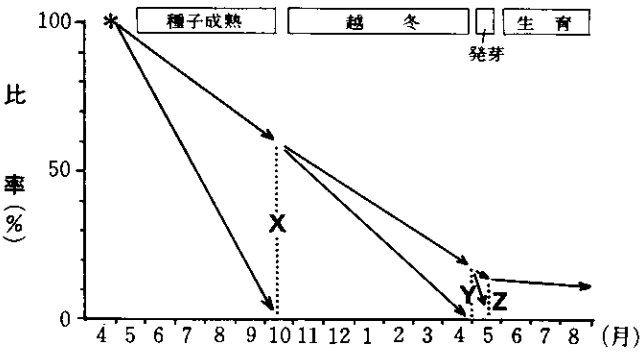
図－４　夏期におけるブナ当年生稚樹数(A)とこれらのうち二次伸長または萌芽した個体の比率の推移(B)

Ⅰ：第１葉を食害されていないグループ
Ⅱ：第１葉の1/2未満を食害されたグループ
Ⅲ：第１葉の1/2以上を食害されたグループ
Ⅳ：第１葉をすべて食害されたグループ
Ⅴ：子葉・第1葉を正常に展開できなかったグループ

害されたグループでは55％，さらに第一葉をすべて失ったグループではほぼすべての個体が新しい葉を展開させた。第一葉の食害は，二次伸長や萌芽を促すようである。花，堅果，芽生えと，これまで述べてきたいずれの段階でも食害によって致命的なダメージを受けてきたブナであるが，ついにこの段階で，食害をうけても生き延びるたくましさを身につけたといえるのかもしれない。

次世代数の推移からみたブナの天然更新

さて，これまでに，ブナの更新を担うべき次世代の数の推移を，花から種子成熟までの樹上での期間，林床に落下してからの翌春までの越冬期間，そして発芽後について，順次述べてきた。これら一連の過程をつなぎ合わせて，開花当年の4月から翌年の8月末までの数の推移を図－5にまとめてみた。この数の推移は，ひとつの調査地で追跡して得られたものではなく，天然林やかき起こし跡，あるいは文献からの引用などそれぞれ別々の場所での調査結果を集めたものであるが，だいたいの傾向は表現できているだろう。



図－5　開花した雌花数を100とした場合の種子，稚樹の数の推移

咲く花の数自体に年次変動があるので，スタートとなる点の実際の数はそれこそ数十倍から数百倍の違いがあるわけだが，とりあえずここでは咲いた花の数を100として，その後の数の推移を表してみた。まず，種子として成熟するまでの間に生き残る率は，おもに虫害の多寡によって0～約60％の範囲で大きく変動する（図中のXの範囲）。成熟種子が林床に落下してから翌春に発芽するまでの生残率については，文献から見たように，豊作年の約30％から不作年の0％まで，これまた年による変動が大きいようである（図中のYの範囲）。発芽後の稚樹は，おもに子葉や第一葉の展開時期にその個体数を減少させるが，この時期の稚樹の生残率も環境条件によって大きく変動する（図中のZの範囲）。この段階までクリアーすれば，被圧のないような環境ではその後の生残率の低下はきわめて緩やかになるようだ。

このようにそれぞれの段階で，花，種子，稚樹の生残率の変動の幅は大きい。かりに，すべての段階で生残率が最も高く推移した場合を考えてみると，咲いた雌花数の1割強の数の稚樹が，発芽当年の秋に樹冠下で生存していることになる。私たちが調べた結果では，雌花数は最大で約900個／m^2であったから，生残率が最も高く推移した場合には約130本／m^2の当年生稚樹が残っていることになる。秋田県森吉山のブナ林での前田らの調査（前田，1988）によれば大豊作年の翌年の秋に最大で100本／m^2あまりのブナ稚樹が確認されているので，上で述べた試算はあながちありえないものではないだろう。これを他の樹種と比べてみると，たとえばハ

ルニレでは，咲いた花のうち当年生稚樹として翌秋まで生き残るのは最も条件の揃った場合でも，1／1000～2／1000にすぎないという報告がある（清和，1994）。種子の散布様式や樹種特性が違うので一概には比較できないが，ブナは実生による更新の効率が高く，条件さえ揃えば天然下種による更新が十分に期待できる樹種であるといえるかも知れない。

もっとも，すべての段階で生残率が最高で推移するようなケースはめったに訪れるものではないだろう。しかも，そもそもスタート地点ともいうべき開花数そのものが毎年たくさんあるわけではなく，開花数の少ない年には成熟種子に発達する過程や散布後翌春までの間にそのほとんどが食害されるようである。やはりブナの天然更新は，開花というチャンスに恵まれた上に，発達の各段階における捕食を主とするいくつものふるいをくぐりぬけて，ようやく達成されるもののようである。

開花以降の過程を考えれば，開花から種子成熟まで，種子散布から発芽まで，発芽直後，そのいずれの段階でも90－100％というきわめて高い率で数の減少が起こり得る。しかし，数の上からみると，当然のことながら，種子成熟過程での減少が最も大きい。せっかく咲いた花を，できるだけ数を減らさずに稚樹まで発達させ，更新の成功に結び付けるためには，この過程，つまり花から種子に発達する過程での数の減少をいかに最小限にとどめるかがポイントとなるのではないだろうか。

おわりに

次世代の数の推移から，ブナの天然更新の上でネックとなる段階について考えてみた。種子成熟段階での数の減少を低くおさえるための種子害虫の被害軽減方法の開発は，ブナの天然更新をより確実にするために重要な課題であろう。そのほか，開花数と虫害という2つの要因の組み合わせによって大きく年次変動する種子生産量をいかに予測し，豊作にあわせた地表処理を可能にするか？あるいは，効果の持続性，更新稚樹の生育，さらには林地の保全というさまざまの観点からみて理想的な地表処理方法はどのようなものか？　など，ブナの天然更新をより確実なものにするための課題は多い。さらに，母樹として残すべき優良な個体の少ない林分や，母樹が衰退したりその密度が低いために今後もブナの更新が期待しにくいかき起こし跡地などでは，植栽による更新を図る必要があるだろう。そのためには，植栽用の苗木を恒常的かつ大量に確保するための種子貯蔵法や増殖法，事業規模で実行可能な植栽方法などを検討しなければならない。

道南の山の象徴ともいうべきブナ林・ブナ資源を，質・量ともに豊かな状態で将来へ引き継ぐために，更新に関わるこれらの課題をひとつひとつ解決する努力を続けていく必要があるだろう。

引用文献

橋詰隼人・山本進一(1975)　86回日林講：226－227

前田禎三(1988)　宇大農学術報特輯　46：1－79
箕口秀夫・丸山幸平(1984)　日林誌　66：320－327
Nakashizuka, T.（1988）Ecol. Res. 3：21－35
Sahashi, N., Kubono, T., and Shoji, T.（1994）J. Jpn. For. Soc. 76：338－345
清和研二(1994)　北方林業　46：1－4
谷本丈夫(1994)　宇大演報　30：1－18

（経　営　科）