

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良推定

著者	入江 潔, 本間 航介, 増澤 直, 箕口 秀夫, 島野 光司
著者別表示	Irie Kiyoshi, Homma Kosuke, Masuzawa Tadashi, Miguchi Hideo, Shimano Koji
雑誌名	植物地理・分類研究
巻	46
号	1
ページ	37-45
発行年	1998-06-30
URL	http://doi.org/10.24517/00055417



入江 潔¹・本間航介^{2,3}・増澤 直^{4,5}・箕口秀夫⁶・島野光司^{7,8}：
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推定

¹ 〒950-2102 新潟市五十嵐2の町 8050 新潟大学大学院自然科学研究科；² 〒606-0124 京都市下京区北白川西町 京都大学生態学研究センター；³ 現住所 〒060-2810 札幌市北区北19条西8丁目 北海道大学低温科学研究所；⁴ 〒183-8509 府中市幸町3-5-8 東京農工大学大学院農学研究科；⁵ 現住所 〒197-0003 福生市熊川850-1 福生市郷土資料室；⁶ 〒950-2102 新潟市五十嵐2の町 8050 新潟大学農学部附属演習林；⁷ 〒271-0092 松戸市松戸648 千葉大学園芸学部；⁸ 現住所 〒240-8501 横浜市保土ヶ谷区常盤台79-7 横浜国立大学環境科学研究センター

Kiyoshi Irie¹, Kosuke Homma^{2,3}, Tadashi Masuzawa^{4,5}, Hideo Miguchi⁶ and
Koji Shimano^{7,8} : Population Dynamics of Rodents in the Beech Forests
with Different Snow Accumulation and the Predation Number Estimation
of the Beech Masts

¹ Graduate School of Natural Science, Niigata University, Niigata 950-2102, Japan; ² Center for Ecological Research, Kyoto University, Kyoto 606-0124, Japan; ³ Present address: The Institute of Low Temperature Science, Hokkaido University, Kita-ku, Sapporo 060-2810, Japan; ⁴ United Graduate School of Agricultural Science, Tokyo University of Agriculture and Technology, Fuchu, 183-8509, Japan; ⁵ Present address: Fussa Municipal Museum, Fussa 197-0003, Japan; ⁶ Experimental Forest, Faculty of Agriculture, Niigata University, Niigata 950-2102, Japan; ⁷ Faculty of Horticulture Chiba University, Matsudo 271-0092, Japan; ⁸ Present address: Institute of Environmental Science and Technology, Yokohama National University, Hodogaya-ku, Yokohama 240-8501, Japan

Abstract

Beech forest in Japan has two types that Japanese sea type forest is high dominance of beech and Pacific Ocean type is low. It is well known that the snowfall participates them in a factor that beech forests of two types are distributed. Most studies, however, have not focused on due to snowfall dividing into an effect on regeneration. Rodents as a mast predator are major preventive factor of regeneration in beech. Thus the purpose of this study is to compare the effect of beech seed predation by rodents in three sites with different snowfall accumulation. For this purpose, we used the following investigation of rodents population dynamics in those sites to estimate predation ratios of beech masts by them, and based on this estimation, we discuss the effect of them upon the factor for two types of beech forest distributed in Japan. In period of starting emergence, both of rodents population and its total mass were not difference among sites, but increasing ratio from the period of seedfall was high in no-snowfall sites regardless of the others were a little. Estimated ratios of predation number of mast were not so much different among the sites, even so, its ratio toward seedfall was reduced as snowfall is many. For this result was caused that fluctuation of rodents population was not seen while snowfall. Although we recognize the importance of other factors in regeneration of beech, it is concluded that seed predation by rodents could not disregard it as a primary factor that it makes them change the dominance of the beech.

Key words: beech forest, reproduction, rodents, seed predation, snow accumulation.

1 はじめに

その地域の森林植生は、マクロスケールでは気候や土壌、自然撓乱などの環境要因によってある程度決定されることは古くから知られ、様々な研究がなされてきた。ミクロスケールにおいても、微地形要

因、積雪条件などを考慮した研究が行われてきている(杉田 1988; Nakashizuka 1989; Schaeztl *et al.* 1989; Walsh *et al.* 1994)。しかしながら、これら森林植生を利用し、同一群集としてとらえられるべき動物が、これら森林植生の構成に与えている

影響を評価した例は少ない (Janzen 1970; 由比 1989; 守山 1992)。

動物とくに、ほ乳類や鳥類の森林群集内での役割は、種子散布者あるいは捕食者である (Foster 1986; 可知 1993)。まず散布者である場合は、植物種の分布拡大や、定着に寄与する (Howe and Smallwood 1982; Murray 1986; 榊原 1989)。日本において、捕食者としては北海道における造林木被害や (太田 1984)、ブナなどの実生への啮害による更新阻害が知られる (Crawley and Long 1995; Ida and Nakagoshi 1996)。

ブナ林は日本の冷温帯林を代表する森林群集である。しかしながら日本海側ではブナの優占度が非常に高く純林に近い群集を形成するのに対し、太平洋側ではブナの優占度は低い (藤田 1987; 大沢・滝口 1987; 島野・沖津 1994)。この要因については明らかになっていない。ブナは6から7年おきに大量の種子を生産する (箕口 1995)。その翌春には種子捕食者である森林性野ネズミが大量に増加する (箕口 1988)。ブナに限らずに、野ネズミは落下した種子をほとんど捕食してしまうため、天然更新を阻害する (Rim and Shidei 1974; Donaldson 1993; Gurnell 1993)。堅果を生産する樹木は、ほとんどが大豊作時に種子が捕食されずに残った種子によって行われると考えられている (Kelly 1994; 沢田他 1995)。したがって、日本海側および太平洋側の森林におけるブナ優占度の差異が生じる理由として、野ネズミ個体群動態の差異に起因する種子捕食量の違いが考えられる。

このことを検証するため全国的にブナあるいはイヌブナが大豊作であった1995年および1996年に、日本海側、太平洋側およびその中間において野ネズミ個体群の動態を明らかにするとともに、ブナ種子の捕食量を推定した。

2 調査地

調査地は典型的な日本海型ブナ林と太平洋型ブナ林を選ぶとともに、位置的にも積雪条件からも中間である地域を調査地として設定した。また、林床の相対照度や草本層の植被率と生息する野ネズミの種には相関があることも知られているので (阿部 1966; 太田 1984)、極力同様な林床をもつ林分を選んだ。選定した林分の林床植生はいずれも貧弱であり、ブナの更新を阻害するササ類 (菊池 1935; 柳谷他 1971; Nakashizuka 1987) も少ない。各調査地は、日本海型ブナ林としては山形県小国町の温身平に、太平洋型ブナ林として東京都松原村の三頭山に、中間地帯として群馬県新治村の三国山を選定した。調査地の位置は Fig. 1 に、概況は Table 1



Fig. 1. Location of study sites.

および、以下に示した。なお、表中の1m²あたりの健全種子落下量は、ランダムに設置した種子トラップから得られた値ではないので、種子落下量をブナ *Fagus crenata*, またはイヌブナ *F. japonica* の胸高断面積占有率を乗じてから平均を求めた。

1) 温身平

斜面崩壊後の堆積土壌上に発達したと思われる林分で、調査地に傾斜は見られない。標高は約400mである。ブナを主とする林分であり、他の高木は、ホオノキ *Magnolia obovata*・イタヤカエデ *Acer mono* がみられる (箕口・丸山 1984)。積雪深は3-6mで、根雪期間は約6ヶ月である。1995年秋には、ブナ種子が467.7個/m²落下した (箕口 未発表)。

2) 三国山

薪炭林であったが、放棄された後発達した二次林分である。斜度は30-40度である。標高は約1000mである。ブナの他に、ミズナラ *Quercus mongolica var. grosseserrata*・クリ *Castanea crenata* 等が見られる。この林分より下の標高ではイヌブナも見られる。最大積雪深は1-2mで覆雪期間は3ヶ月程度である。1995年秋にはブナ種子が42.4個/m²落下した (Homma *et al.* submitted)。

3) 三頭山

斜面上部に発達した自然林分である。ブナとともにイヌブナが存在する。そのほかにミズナラ・ハウチワカエデ *Acer japonicum* がみられる。調査地内

Table 1. Summary of study sites

	Nukumidaira	Mikuni	Mito*
Altitude (m)	400	1095	1200
Snow cover			
Average depth(m)	4	1	0
Period(month)	6	3	0
Relative basal area (%)	98.6	36.9	49.38(25.34)
Number of sound mast (m ² ±SD)	467.7±233.8	42.36±54.478	90.1±154.62 (2.0±5.21)

* In this study area, *Fagus japonica* mixes with *F. crenata*. Therefore relative basal area and number of sound mast data include both species, and those for *F. crenata* are indicated within parentheses.

には浸食崩壊の痕跡と、現在進行中のものも見られる。標高は約 1200 m である。積雪は少なく、最大でも 30 cm 程度である。調査地は南向き斜面であるため、積雪は 1 週間以内で消失する。1995 年秋にはブナ種子が 2.0 個/m² 落下しただけであったが、イヌブナが豊作であり、88.1 個/m² 落下した(島野・増澤 未発表)。

3 調査方法

1) 各調査地の生物学的季節の把握

各調査地の生物学的季節の違いを把握するために、ブナ実生の発生調査をおこなった。各調査地に 1×1 m のコドラートを 20 から 50 個設置し、後述する野ネズミ個体群調査時にブナ実生の発生数を記録した。それらの数を用いて、ブナ実生の発生開始日(最初に発生が認められた日)を直線または対数曲線回帰によってもとめ、それによって、野ネズミ個体群の時間的推移を調査地間の生物学的季節で統一して比較することにもちいた。

2) 野ネズミの個体群動態調査

野ネズミの個体群を把握するために、生け捕りわなを各調査地とも原則として 50 個使用した。生け捕りわなは、10 m 間隔の正方形に設置し、1 調査回あたりの設置期間は、3 ないし 5 日間で、見回りは 1 日当たり 1 回、あるいは 2 回おこない、期間中に最低 4 回の見回りをおこなうようにした。捕獲量は 1 日あたり、昼間のみ、あるいは昼間および夜間の 2 回記録した。これらの間隔は、調査地へのアプローチの難易度によって決定した。

調査は各調査地ともにブナ種子落下終了後の 11

月、ブナ種子発生前の 4 月、発生中の 5 月、発生終了後の 6 月の、合計 4 回おこなった。ただし、温身平は積雪が多いために 4 および 5 月は調査地に入れなかったこと、ブナ種子の発生が 6 月であることなどから、6 月に 2 回、7 月に 1 回おこなった。

捕獲された野ネズミは、種類、体重、性別および繁殖状態を記録し、指切り法によりマーキングをした後に放逐した。密度の評価は 1 調査回あたりの、50 わな 1 日あたり (50 Trapnight-1) 捕獲個体数あるいは重量で評価した (Hanson and Henttonen 1988)。

3) ブナ種子の野ネズミによる被捕食量推定

ブナ種子の被捕食量の推定は以下の式を用いた。

(1) 1 日あたりの野ネズミ個体数: R_t は

$$R_t = \{ \log(P_t) - \log(P_0) \} / t \cdot R_{t-1}$$

ここで

P_t : ブナ種子落下終了後の野ネズミ個体数

P_0 : ブナ種子発生開始時の野ネズミ個体数

t : ブナ種子落下から発生開始までの日数である。

(2) 野ネズミ 1 匹あたりのブナ捕食粒数: F_t は

$$F_t = BMR / 0.85 J_f \cdot 0.8$$

ここで

BMR: 野ネズミの 1 日あたりの基礎代謝量

0.85 J_f : ブナ種子 1 個あたりの可食部分のエネルギー量

0.8: ネズミの必要接種エネルギー量に対するブナ

種子への依存率である。

BMR については前田 (1980) がエゾヤチネズミ *Clethrionomys rufocanus* から得た式を利用した。基礎代謝量は必要摂取エネルギー量と同じであるが、酸素量で示されるので森本 (1969) の呼吸商換算表を用いてエネルギー量, J (ジュール) に換算した。必要摂取エネルギー量は体重の -0.75 乗に比例するので種によって差がある。今回は野ネズミを群集としてとらえ、具体的な種間差を問題としないので、アカネズミ *Apodemus speciosus* 30 g, ヒメネズミ *A. argenteus* 15 g の値を算出し、その平均を用いた。また、この必要摂取エネルギー量は安静下で求められた物なので、野外には直接適用できない。そのために、中川 (1994) の指摘にしたがって 2 倍に補正して使用した。

ブナ種子の可食部分のエネルギーは胚重 1 g あたり 21.484 J である (菅原 1972)。また地域によって種子の形態が変わる (Maruta *et al.* 1997) ので、種子 1 g あたり胚重 0.4065 g (箕口 未発表) として計算した。捕食する際には表皮と内皮を剥いて食べるので、胚の重量だけを計算対象とした。各調査地の種子重量は以下の通りとした。温身平: 0.31 g (箕口・丸山 1984), 三国山: 0.26 g, 三頭山: 0.21 g (Shimano and Masuzawa 1995)。また定数項の 0.85 はブナ種子の可消化エネルギー率である。繊維質は消化できないのでその分のエネルギー量を差し引かなければならない。野ネズミの捕食している餌は 86-88% 程度が可消化エネルギーであるといわれている (Grodzinski and Wunder 1975) ので、今回は低めに見積もり、コムギ種子と同等の可消化エネルギー率 (亀高他 1989) とした。

ブナ種子への必要接種エネルギー量の依存率は、冬季はほとんどが堅果類にその餌を依存している (太田他 1959; 立川・村上 1976) ので 0.8 を使用した。

(3) ブナ種子落下終了後からブナ種子発生までの総捕食量: F_{total} は (1) および (2) の式で求めた値をブナ種子落下後から発生開始までの日数分積算すればよいから

$$F_{total} = \sum R_i \cdot F_i$$

となる。この式を用いてブナ種子の推定被捕食量を求めた。なお、野ネズミは、未成熟 (しいな) あるいは昆虫害をうけている種子は捕食しないので考慮していない。

積雪によって繁殖が遅延する傾向が知られる (太田 1984) ので、野ネズミ個体数の増加タイミン

グが各調査地間で異なる。また、野ネズミは積雪のあるときは主として積雪層と地表の間で活動する (芳賀 1954)。地温は積雪下にあるときは気温より高いので野ネズミの必要接種エネルギー量に差が生じる。したがって、温身平、三国山におけるブナ種子総捕食量: F_{total} の推定式は前述したものではなく、以下をもちいた。

$$F_{total} = \sum_{t=0}^{t_{max}} 1.2 R_i \cdot F_i + t_i \cdot F_i$$

ここで

1.2: 補正值

気温が低いと、反比例して必要摂取エネルギー量は増加する。したがって必要接種エネルギー量は補正が必要である。この値は桑畑 (1981) のエゾヤチネズミにおける夏期と冬季の餌捕食量の差をもちいた。

また、生捕りわなで捕獲されない大きさの野ネズミは、授乳期にあたりブナ種子は捕食しないので特に考慮しなかった。

3 結果および考察

1) 各調査地のブナ実生発生開始日の推定

ブナ実生の推定発生開始日は太平洋型ブナ林の三頭山では 4 月 28 日、中間地域の三国山では 5 月 9 日、日本海型ブナ林である温身平では 5 月 29 日であった。温身平は発生開始日を直線回帰式によってもとめ、その他の地域は対数曲線回帰によってもとめた (Fig. 2)。

2) 各調査地において捕獲された野ネズミ

温身平では、ヒメネズミ *Apodemus srgenteus*, アカネズミ *A. speciosus*, ヤチネズミ *Eothenomys andersoni*, ハタネズミ *Microtus montebelli* が捕獲された。三国山では、ヒメネズミ, アカネズミ, スミスネズミ *E. smithii* が捕獲された。三頭山では、ヒメネズミ, アカネズミ, スミスネズミ, その他に同じネズミ目のヤマネ *Glirulus japonicus* も捕獲された。

それらの種組成は各調査地間では有意な差が見られなかった (t-test, $p > 0.05$)。また、三国山、三頭山ではスミスネズミが春になってから捕獲された。これは他地域から侵入したか、密度の低い個体群が増加したかであると推測される (箕口 1988)。

3) 野ネズミの密度および現存量

ブナ種子落下終了後、発生直前、発生中および発生後の全ての時期において調査地間の野ネズミの密度には有意な差は見られなかった (Scheffe test, $P > 0.05$, Fig. 3)。また現存量についても同様であった

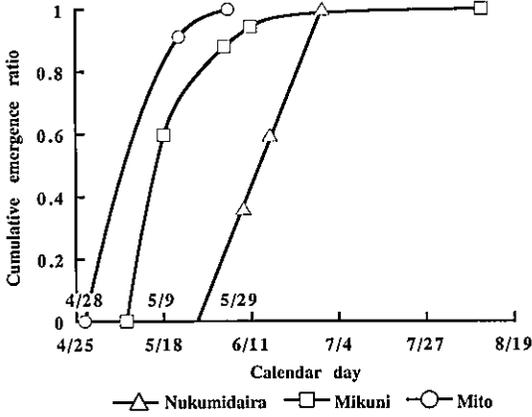


Fig. 2. Estimated date of emergence of *Fagus crenata* seedling in each forest. Starting dates are calculated by Liner and Log liner regressions.

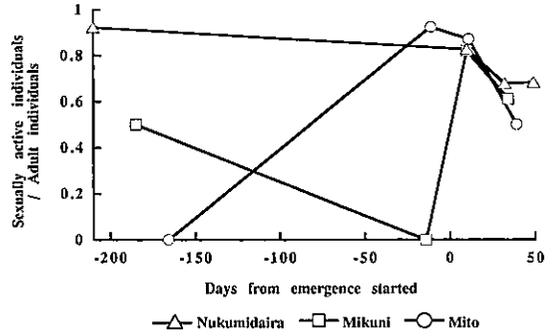


Fig. 5. Fluctuations of ratio of sexually active individuals.

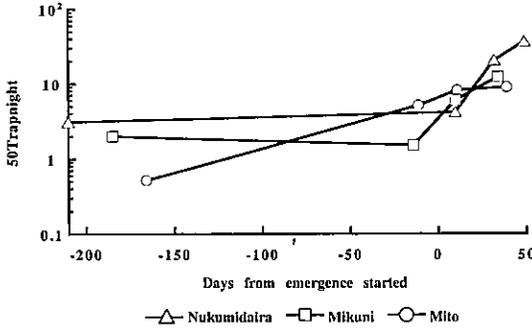


Fig. 3. Density fluctuations of rodents. Densities are indicated 50 trapnight⁻¹. This index is in use stand for rodents density. Zero value on the X axis is the date of started on emergence of *Fagus crenata* seedling in each forest.

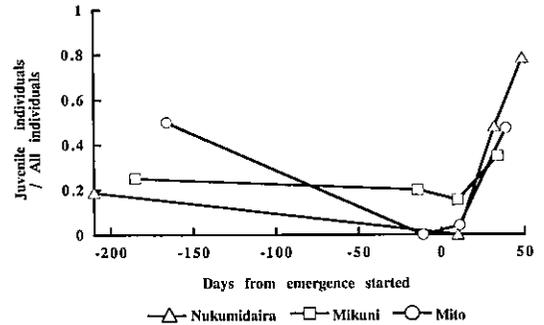


Fig. 6. Fluctuations of ratio of juvenile individuals.

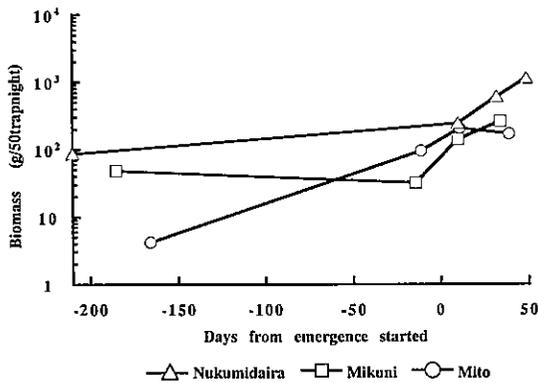


Fig. 4. Biomass fluctuations of rodents. Biomass is whole weight of captured rodents per 50 trapnight.

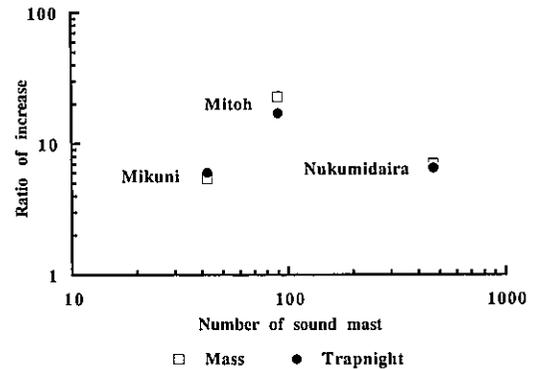


Fig. 7. Relationship between increasing ratio of rodents density and biomass, and number of sound mast of *Fagus crenata*.

(Scheffe test, $P>0.05$, Fig. 4)。三頭山では密度、現存量ともに、種子落下後とすべての調査期間で有意な差が認められた (Dunnett test, $p<0.05$) が、三国山、温身平では、密度、現存量ともに実生発生終了後の調査回から有意な差が認められた (Dunnett test, $p<0.05$)。すなわち、積雪のない三頭山に比べ、積雪のある温身平および三国山では密度と現存量の増加が遅延していたことが示唆された。Fig. 5 にしめした成体野ネズミにたいする繁殖可能個体数割合の推移を検討すると、積雪のある温身平、三国山では、ブナ種子落下後とブナ実生発生期の繁殖個体密度の割合があまり変化しておらず、減少はブナ種子発生後にはじまった。一方、三頭山では急激な増加を示し、減少はブナ種子発生直前より前にはじまった。繁殖可能な個体の割合の減少は、全捕獲個体数に対する幼体の割合が増加したからである (Fig. 6)。積雪のある温身平ではブナ実生発生前後に繁殖が開始し急激な個体数増加をはじめたと考えられるのに対し、三頭山ではその前から増加をはじめていたと考えられる。離乳する前の野ネズミはその体重や行動から、生捕りわなでは捕獲されないと考えられるので、実際には個体数の増加そのものは、捕獲された野ネズミによって得られた情報よりも早くはじまっている。したがって、三頭山と温身平の幼体割合の差はもう少し大きいと考えられる。積雪のある温身平、三国山ではブナ種子発芽直前にも積雪が残っていた。三頭山と温身平の幼体出現タイミングの差は、消雪時期が遅いことによる繁殖の遅延 (太田 1984) であると推測される。一方、三国山

ではブナ実生発生直前には繁殖個体密度の割合が減少しているが、これは他の調査地よりもブナ種子の落下密度が低く、その影響をあまりうけていなかったと推測される。

4) 野ネズミの密度および現存量の増加と種子落下量の関係

ブナ種子落下量とブナ実生発生終了直後の野ネズミ個体数密度と現存量には有意な相関関係は認められなかった (線形回帰分析, $P>0.05$, Fig. 7)。すなわち、豊作年のブナ種子の上限のない捕食者の増加を引き起こして被食されつくされる危険性は少ないことを示唆している。有意な相関関係が認められなかった理由として以下のことが考えられる。1) 低地では野ネズミの繁殖は春と秋の年2回行われ (今泉 1970; 村上 1974; 五十嵐 1980), 春の方が産仔数が多い (Fujimaki 1981) ために、自然増加とブナ種子による増加が分離できていない。2) 個体群の増加は、原因が明らかになっていない野ネズミに内包する要因にも左右される (斉藤 1983)。3) 野ネズミは、環境収容力をこえた個体数増加は起こらない (河田・斉藤 1987)。4) ブナ種子豊作の野ネズミ個体群への影響は、もっと長く続く、などがあげられる。また、サンプル数が少ないこともその要因である。

5) 野ネズミによるブナ種子の被捕食量推定

Table 2 に各調査地の計算結果および、その結果を利用した健全落下種子に対する推定被食割合を示

Table 2. Estimation of predeted masts duaring period from seedfall to emergence at each study site

	Nukumidaira	Mikuni	Mito
Number of consumed mast			
0.5ha ⁻¹	30639	34802	37445
1m ⁻²	6.25	17.59	30.90
Number of fallen sound mast			
0.5ha ⁻¹	2305761	83873	108340
1m ⁻²	143.1	42.4	90.1
Predation ratio (%)	1.33	41.49	34.53
Emergence ratio (%)	30.6	12.7	11.1

した。三頭山では41.5%，三国山では34.5%，温身平では1.3%であった。総被食量は太平洋側の方が多かった。すなわち、三頭山では単位面積当たりの種子生産量が少ないだけでなく、捕食圧も他の地域より高いことが明らかになった。この差は、三頭山が個体数を増加させ得たことによる。この結果は、各調査地間に野ネズミ増加の割合に差が無くとも、積雪のある地域では増加した個体が種子を捕食する期間が短いので捕食量の増加にはあまり寄与しないためである。また、温身平では、野ネズミ現存量が有意に増加しているが、前述したとおり個体の必要接種エネルギー量は体重の -0.75 乗に比例するので、2倍の体重の1個体より、同じ体重の2個体の方が総摂取エネルギー量は大きくなる。以上の様な機構が総被食量が太平洋側で多いという結果をもたらしたと思われる。

三頭山では三国山より被捕食率が低いにもかかわらず、発生率は低かった。これは、三頭山では捕食以外の死亡率も大きいことを示唆している。これは、種子の凍結・乾燥による死亡や、流失が考えられる。温身平では野ネズミによる捕食圧がさほど大きくないと推測されたが、実際はもっと捕食または貯食によって発芽が不可能になった個体は多いようである。これには、温身平の野ネズミは他地域に比べ個体重量が大きくなっていることによって推定がやや過小になったこと、野ネズミが捕食する以外にも、冬の餌資源の少ない時期に貯食することが関係していると考えられる。貯食は、地表下3 cm程度から、1 m近い深い巣穴の内部にされる(斉藤・宮木 1983; Van Der Wall 1987)。しかしながら、ブナ種子は地表下3 cmを越えたところからの発芽は著しく困難になる(Miguchi 1994)のために、深い場所に貯食されてしまった場合、捕食を回避しても発生はできない。アカネズミやヒメネズミは、1匹あたり24時間で30-50粒程度の種子を運搬することが知られており(Kikuzawa 1988; Miyaki and Kikuzawa 1988; Wada 1993)、本研究で推測された1日あたりの捕食量が30から40粒程度であったことから考えると、相当量の種子がこの様な間接的な野ネズミ害によって発生が不可能になっていると推測される。一方で、雪がある場合には視覚と嗅覚が遮られるために、捕食圧が下がっていることも考えられる。今回は検討することができなかったが、今後捕食だけでなく間接的な発生阻害をも加えることを考慮していく必要がある。

このように、太平洋側ブナ林では、積雪がないことが野ネズミの活動量と密度が種子捕食圧を高くしていることが明らかになった。太平洋側のブナ林において種子生産量が少ないことはさらに実生発生を

困難にしており、大雪など希に起こる現象の時に、実生による更新がおこなわれると推測される。

5 おわりに

野ネズミは嗅覚と視覚によって種子を探索する(Jennings 1976; Imaizumi 1979; Shimano and Masuzawa submitted)。同時に、成熟しているかどうかハンドリング(手で触って重量を確かめたり、種子害虫の脱出口を調べる行為)して確かめることが知られている(Kerly and Erasmus 1991)。すなわち、確実に発芽可能な種子を見つけだし捕食する。このように、ブナ種子に対する死亡要因としては、物理的な死亡や病害による死亡などに比べ、発芽可能な種子のみに害を与えるという点で、その影響は大きいと考えられる。実際に太平洋型ブナ林(三国山)では半分近い種子が捕食されていると推測された。

積雪がブナ林の日本海-太平洋傾度における2面性の原因に成っていることは、良く知られていたことでありながら、要因を分割し検討した例は少ない。野ネズミが積雪によって繁殖が抑制され、それが種子に対する捕食圧を変化させていることが、今回の研究によってあきらかとなった。つまり、動物が森林の構造を規定する一要因として機能することがあるということである。このように、ブナ林の日本海-太平洋傾度における2面性を説明するために、起こっている現象を段階的に明らかにしていくことが必要であろう。

謝 辞

本研究をまとめるに当たって、新潟大学農学部紙谷智彦助教授と造林学教室の学生諸氏には有益なアドバイスと議論をしていただいた。また本研究をおこなうに当たって、森林文化協会玉原朝日の森ロジの飯野幹夫所長、山本久仁男副所長には調査の際の宿泊等の便宜を図っていただいた。飯村京子・三谷亮子・橋本琢磨の諸氏には困難な調査を手伝っていただいた。この場を借りて感謝申し上げる。

引用文献

- 阿部永. 1966. 北海道産野ネズミ類の生息環境. 応動昆 10: 78-83.
- Crawley, M. J. and Long, C. R. 1995. Alternate bearing, predator satiation and seedling recruitment in *Quercus robur* L. J. Ecol. 83: 683-696.
- Donaldson, J. S. 1993. Mast-seeding in the cycad genus *Encephalartos*: a test of the predator satiation hypothesis. Oecologia 94: 262-271.

- Foster, S. A. 1986. On the adaptive value of large seeds for tropical moist forest trees: a review and synthesis. *Bot. Rev.* **52**: 260-299.
- Fujimaki, Y. 1981. Reproductive activity in *Clethrionomys rufocanus bedfordiae* 4. Number of embryos and prenatal mortality. *Jpn. J. Ecol.* **31**: 247-256.
- 藤田昇. 1987. ブナ林構成樹種の太平洋型分布と日本海型分布. *植物分類地理* **38**: 311-329.
- Grodzinski, W. and Wundr, B. A. 1975. Ecological energetics of small mammals. In I. B. P. 5. Small mammals their productivity and population dynamics, pp. 173-204.
- Gurnell, J. 1993. Tree seed production and food conditions for rodents in an oak wood in Southern England. *Forestry* **66**: 291-315.
- 芳賀良一. 1954. 融雪期の活動跡にみる野鼠の生態. *北大農邦紀要* **2**: 66-78.
- Hanson, L. and Henttonen, H. 1988. Rodent dynamics as community processes. *Trends Ecol. Evol.* **3**: 195-200.
- Howe, H. F. and Smallwood, J. 1982. Ecology of seed dispersal. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* **13**: 201-228.
- Ida, H. and Nakagoshi, N. 1996. Gnawing damage by rodents to the seedlings of *Fagus crenata* and *Quercus mongolica* var. *grosseserrata* in a temperate *Sasa* grassland-deciduous forest series in southwestern Japan. *Ecol. Res.* **11**: 97-103.
- 五十嵐豊. 1980. 四国のスギ, ヒノキ幼齢造林地におけるスミスネズミ個体群変動に関する研究. *林試研報* **311**: 45-64.
- 今泉吉晴. 1970. 新潟県におけるアカネズミの繁殖活動. *長岡市立博物館報* **6**: 33-37.
- Imaizumi, Y. 1979. Seed storing behavior of *Apodemus speciosus* and *Apodemus argenteus*. *Zool. Mag.* **88**: 43-493.
- Janzen, D. H. 1970. Herbivores and the number of tree species in tropical forests. *Am. Nat.* **104**: 501-528.
- Jennings, T. J. 1976. Seed detection by the wood mouse *Apodemus sylvaticus*. *Oikos* **27**: 174-177.
- 可知直毅. 1993. 植物と植食者との相互関係: 植物側の論理. 「動物と植物の利用しあう関係」(川那部浩哉・鷲谷いずみ・大串隆之編), pp. 254-263. 平凡社, 東京.
- 亀高正夫・堀口雅昭・石橋晃・古谷修. 1989. 基礎家畜飼養学. 293 pp. 養賢堂, 東京.
- 河田雅圭・齊藤隆. 1987. エゾヤチネズミの社会構造と繁殖抑制. *サイエンス (日本版)* **17**: 74-85.
- Kelly, D. 1994. The evolutionary ecology of mast seeding. *Trends Ecol. Evol.* **9**: 465-470.
- Kerly, G. I. H. and Erasmus, T. 1991. What do mice select for in seeds?. *Oecologia* **86**: 261-267.
- 菊池捷治郎. 1935. 会津御前山国有林に於けるブナ林の天然更新に関する二・三の考察. *日林誌* **17**: 851-876.
- Kikuzawa, K. 1988. Dispersal of *Quercus mongolica* acorns in a broadleaved deciduous forest 1. Disappearance. *For. Ecol. Manage.* **25**: 1-8.
- 桑畑勤. 1981. エゾヤチネズミの越冬を想定した飼育実験. *野ネズミ* **162**: 13-15.
- 前田満. 1980. トドマツ林におけるエゾヤチネズミのエネルギー代謝についての生態学的研究. *日林誌* **62**: 159-167.
- 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.
- 箕口秀夫. 1988. ブナ種子豊作後2年間の野ネズミ群集の動態. *日林誌* **70**: 472-480.
- Miguchi, H. 1994. Role of wood mice on the regeneration of cool temperate forest. *Proceedings of NAFRO seminar*: 115-121.
- 箕口秀夫. 1995. 森の母はきまぐれーブナのMastingはどこまで解明されたかー. 個体群生態学会会報 **52**: 33-40.
- 箕口秀夫・丸山幸平. 1984. ブナ林の生態学的研究 豊作年の堅果の発達とその動態. *日林誌* **66**: 320-327.
- Miyaki, M. and Kikuzawa, K. 1988. Dispersal of *Quercus mongolica* acorns in a broadleaved deciduous forest 2. scatterhoading by mice. *For. Ecol. Manage.* **25**: 9-16.
- 森本宏. 1969. 家畜栄養学. 496 pp. 養賢堂, 東京.
- 守山弘. 1992. 里山をつくる鳥 一鳥によって支えられた農村樹林の種多様性一. *生物科学* **44**: 73-80.
- 村上興正. 1974. アカネズミの成長と发育. *日生誌* **24**: 194-206.
- Murray, D. R. 1986. Seed Dispersal. 322 pp. Aca-

- demic Press, Australia.
- 中川尚史. 1994. サルの食卓. 288 pp. 平凡社, 東京.
- Nakashizuka, T. 1987. Regeneration dynamics of beech forests in Japan. *Vegitatio* **69**: 169-175.
- Nakashizuka, T. 1989. Role of uprooting in composition and dynamics of an old-growth forest in Japan. *Ecology* **70**: 1273-1278.
- 大沢雅彦・滝口正三. 1987. 植生帯の成立と分化. —日本のブナ林の生態地理学的考察—. 長野県植物研究会誌 **20**: 26-30.
- 太田嘉四夫. 1984. 北海道産野ネズミ類の研究. 400 pp. 北海道大学図書刊行会, 札幌.
- 太田嘉四夫・高津昭三・阿部永. 1959. 札幌藻岩山における小ほ乳類の数の変動: 個体群の季節的变化. 北大農邦紀要 **3**(2): 49-69.
- Rim, Y. and Shidei, T. 1974. Animal influence on Japanese red pine seeds of forest floor (1). *J. Jpn. For. Soc.* **56**: 122-127.
- 斉藤新一郎・宮木雅美. 1983. オニグルミの播種の深さ別試験. 日林北支論 **32**: 219-222.
- 斉藤隆. 1983. 動物の社会は個体数を制限しているのか —小哺乳類個体群の動態研究概観(上)—. 哺乳類科学 **46**: 1-10.
- 榊原茂樹. 1989. イチイ *Taxus cuspidata* S. and Z. の種子散布におけるヤマガラ *Parus varius* T. and S. の役割. 日林誌 **71**: 41-49.
- 沢田信一・千葉誠治・斉藤宗勝. 1995. ブナ林のギャップにおける稚樹個体群の動態. 弘前大学学術報告 **42**: 29-39.
- Schaetzl, R. J., Burns, S. J., Johnson, D. L. and Small, W. T. 1989. Tree uprooting: review of impacts on forest ecology. *Vegitatio* **79**: 165-176.
- Shimano, K. and Masuzawa, T. 1995. Comparison of seed preservation of *Fagus crenata* Blume. under different snow conditions. *J. Jpn. For. Soc.* **77**: 79-82.
- 島野光司・沖津進. 1994. 関東周辺におけるブナ自然林の更新. 日生態誌 **44**: 283-291.
- 菅原竜幸. 1972. 栄養はなかなか豊富. 科学朝日 **32**: 44-48.
- 杉田久志. 1988. 多雪山地浅草岳における群落分布に関わる環境要因とその作用機構 —ブナの生育状態に着目して— 積雪深と群落分布の関係. 日生態誌 **38**: 217-227.
- 立川賢一・村上興正. 1976. アカネズミの食物利用について. 生理生態 **17**: 133-144.
- Van Der Wall, S. B. 1987. Food hoarding in animals. 445 pp. The University of Chicago Press, Chicago.
- Wada, N. 1993. Dwarf bamboos affect the regeneration of zoochorous tree by providing habitats to acorn-feeding rodents. *Oecologia* **94**: 403-407.
- Walsh, S. J., Butler, D. R., Allen, T. R. and Malanson, G. P. 1994. Influence of snow patterns and snow avalanches on the alpine treeline ecotone. *J. Veg. Sci.* **5**: 657-672.
- 柳谷新一・金豊太郎・小西明. 1971. ブナ天然林の林床植相と更新の特性. 日林誌 **53**: 146-148.
- 由比正敏. 1989. 森に棲む野鳥の生態学. 237 pp. 創文社, 東京.

(Received July 29, 1997; accepted March 24, 1998)