

# 植生帯の成立と分化 —日本のブナ林の生態地理学的考察—

大沢雅彦\*・滝口正三\*\*

M. Ohsawa & S. Takiguchi: Differentiation and Biogeography of Fagus Climax in East Asia

## 1. はじめに

ここ40万年ほどの第四紀更新世中期以降の気候変動のパターンからすると現在は極く短い間氷期のピーク後の気温の下降期にさしかかっている。5万年から10万年ほど続く氷期のあと、間氷期はせいぜい1万年から2万年程度の極く短い暖候期とされている(Emilliani, 1966)。このような気候変動のパターンから現生の地球上、とくに非熱帯地域での植生分布は気候条件との間で平衡状態に達してはいないという見解がある(Davis, 1976)。現在の植生パターンの成立と分化を考える上で、このような事実が明らかになるとアメリカ東部の落葉広葉樹林帯の植生の多様性と分化について地史的な観点から論じたLucy Braunの研究の再評価がなされるべきであろう。彼女は北米東部で現在、冷温帯落葉広葉樹林が分布する地域は氷期に氷河が被覆した地域の末端付近に位置しており、その被覆を受けた地域とそうでない南側の地域とは森林の多様性が全く異なることに注意している(Braun, 1935)。その後の花粉分析の成果にもとづいて多くの樹種で氷期後の移動速度やルートに差異があり、それに応じて落葉樹林の組成、構造が異なっているということもわかってきた(Davis, 1976)。氷期の植生変動が現在の植生内容に影響を与えているのである。

現生の落葉広葉樹林域では日本でもよくみられるように相互に異質の極相林型が隣接して共存する現象がよくみられる。彼女はこのような現象についても association-segregate という概念で、植生の分化を地史的スケールで動的にとらえることによって説明できると考えた。すなわち未分化な第三紀型の多様性の高い極相林(“未分化極相林” undifferentiated climax)が異なる環境傾度に沿って複数の異なる林型に分化する。このように多様性の高い祖型から、第三紀以降の地球環境の大きな変化に伴う乾燥や寒冷という環境条件の多様化にともなって種が選択され単一種優占の群落型が分離してくる

と考える。現生の植生の直接的な起源は第三紀にあるが(棚井, 1971), その当時の森林は化石の記録によると現在よりは、はるかに多様な種組成を持っていた。なぜ第三紀の環境下では多くの種が共存できたのかということも重要な問題点であるが、いずれにせよ第四紀に入ってから気候変動にともなって生じた環境条件の差異に対応してそれぞれに適応的な優占種の単一種優占群落が分化、形成された。塚田(1974)は日本のブナ林の森林帯としての成立は約80万年前としている。その後、氷期-間氷期のサイクルにともなって分布域が変動したが、最終的に現在のような分布パターンが成立したのは最終氷期後、北上を開始したブナ個体群が約9000年前に青森県付近で太平洋側と日本海側の個体群が会合してからとされている(Tsukada, 1982)。とするとブナ林の太平洋側と日本海側の地域的分化は氷期との関連でかなり古くから成立していたことが考えられる。おそらくそれに伴って現在の植生パターンや群落構造においてもその形跡が読み取れるであろう。そこで既存の資料とその再検討を通して、日本のブナ林の特性を生態地理学的に明らかにすることを試みた。

## 2. ブナ林の植生地理学的位置づけ

現在ブナ林が発達するのは冷温帯-暖温帯の海洋性気候域で、ヨーロッパ、東アジア、東アメリカの3地域を主領域とし、隔離分布する。ブナ属11種のうち7種が東アジアに分布しており、この地域が種分化の中心である。特に中国には4種が分布するが(3種とする見解もある)、いずれも分布域は黄褐色土が発達する暖温帯上部の領域である。ヨーロッパ、日本の日本海側などでは純林に近いブナ林が広域的に発達するが中国ではブナが純林を作ることはなく、常緑広葉樹のユズリハ、アラカシなどのカシ類、マテバシイ類など日本の暖温帯常緑広葉樹林を構成する種やその近縁種と混交した非常に多様性の高い森林を形成している。植生帯としては日本でいうとこ

\* 千葉大学理学部生態学研究室 (Laboratory of Ecology, Chiba University) \*\* 日本自然保護協会 (Nature Conservation Society of Japan)

ろの冷温帯落葉広葉樹林帯と暖温帯常緑広葉樹林帯が未分化な状態にあるような形になっており、この中にブナが散生している (Wang, 1961; 中国植被, 1980)。

ところで日本のブナ林でも太平洋側のものは日本海側のものに較べて、純林的なものは少なく針葉樹や常緑樹と混生しているものがよくみられる。また日本海側のブナ林では冬期積雪下に保護される林床には暖温帯から派生した常緑広葉樹のわい生型の種 (ヒメアオキ、ヒメモチ、エゾユズリハ) を持ち、階層を違えてはいるが常緑樹と共存している。

このように東アジアのブナ林ないし、ブナを含む森林では、中国の場合のように常緑広葉樹林と落葉広葉樹林が未分化な状態から日本列島の背腹性に対応したブナ林の分化で見られるように常緑広葉樹をまじえる程度、さらに極端になるとブナが純林化する場合までいろいろな段階がみられる。

### 3. 日本のブナ林の気候的位置づけ

ブナ生育地の温度条件を見ると、中国の種は年平均気温  $7 \sim 12^{\circ}\text{C}$  付近で日本やヨーロッパの場合の  $3 \sim 10^{\circ}\text{C}$  に較べるとやや温暖側にずれて分布しているが、植生帯を違えるほどではない。日本のブナの分布南限の九州高隈山から北限の北海道大平山まで全国29箇所のブナ林域で、ブナの分布上限 (北限を含む) の標高、気候条件 (温量指数と最寒月平均気温)、また下限についてはその標高と温量指数をおもな報告に示されたデータをもとに調べた。分布下限については、自然状態の植生が少なくはっきりしない場合が多い。ブナ林の分布上限、北限を温度条件との

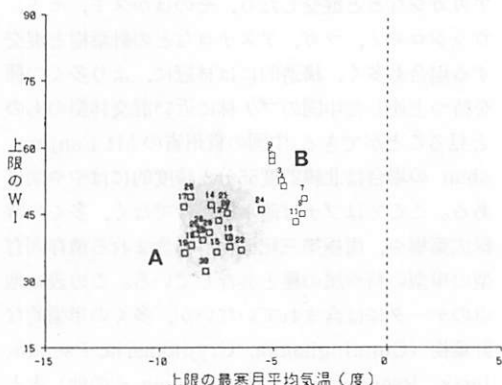


図1. 日本におけるブナ林北限地域の温度条件 陰影をつけたAグループは日本海側の地点。Bは太平洋側の地点。数字は地点番号を示すが、図2の番号とは異なる。具体的な地点名と原報告については大沢ほか (1986) を参照。

関係で検討してみたのが図1である。横軸を最寒月の平均気温、縦軸を温量指数にとってある。分布北限や上限は一般に低温限界で決まっている場合が多いが、ブナ林の場合は  $-9^{\circ}\text{C}$  付近が限界になっている。その限界内で森林の物質生産を保証しているのは温量指数などで表現される温熱の量である。これは大平山が極限で31.8度月で吉良の言うブナ林の限界の45度月を大きく超えている。図の左側に集まったAグループと右上に集まったBグループとが区別できる。Aグループは日本海型のブナ林で、Bグループは全て九州から南アルプス、関東にかけたいわゆる太平洋型のブナ林である。この2つのグループは前者はより寒冷な側に、後者はより温暖な側に偏っていることがわかる。このように日本海側と太平洋側のブナ林は、気候条件としての積雪量だけでなく、分布域の温度条件に関しても差異がみられる。しかし、この場合も当然のことながら植生帯を違えるほどの差異があるわけではない。

### 4. 東アジアのブナ林の組成的、構造的特性

上述の日本のブナ林についての調査報告にもとづいて日本各地のブナ林 (ここではブナ帯のうちでブナが優占している林分に限定した) の分布と組成を調べた (地点と原報告については大沢ほか, 1986 を参照)。全国でみると出現種は林冠が54種、亜高木層、低木層が147種、全体で約200種にのぼる。このうちで出現頻度が50%以上の種は林冠でブナ、コシアブラ、ハウチワカエデ、ナナカマド、イタヤカエデ、ハリギリ、ミズナラ、ウリハダカエデ、ホウノキの

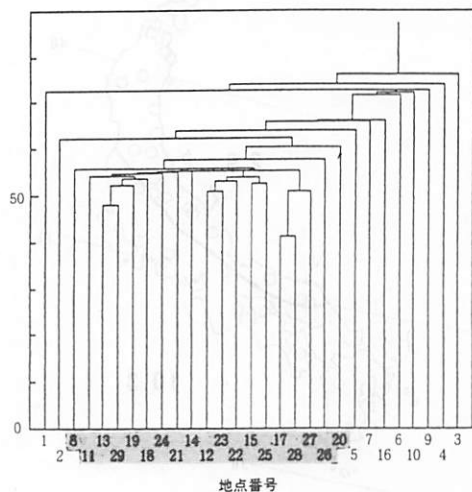


図2. 日本のブナ林、29箇所の木本種の組成の類似度にもとづくデンドログラム。陰影をつけた番号は日本海側の地点。

9種、下層ではオオカメノキ、リョウブ、オオバクロモジ、コミネカエデ、ノリウツギ、ヒメモチの6種であった。個々の調査地についてみると67から8種までにおよび、平均30.5種であった。中国貴州省のブナをまじえる森林での出現種は全体で160種 (Zhu & Yang, 1985) という報告があるので日本のほうが多いが、調査範囲を考慮にいとそれほど大きな差異はない。

Jaccard の共通係数をもとにしてこの全国29ヶ所のブナ林の関係をデンドログラムで見たのが図2である。はっきりまとまったグループとして抽出できるのは、日本海側のブナ林で氷ノ山から日本海側を通して、東北地方、北海道大平山まで一つのグループになる。それ以外は組成的なまとまりとしてはグループ化できないが、地域的には太平洋側の地域に出現するブナ林としてまとめられる。図3は上述の組成にもとづくブナ林の区分に種の存否にもとづく反復平均法による区分の結果も考慮にいれて日本のブナ林域を2地域に区分してみたものである。これら2つのグループで林冠の構成種数を見ると日本海側のグループは平均2.9種 (n=15, SD=1.77) と少なく、それ以外の地域のブナ林の平均10.3種 (n=11, SD=7.14) と大きく異なる。同一の階

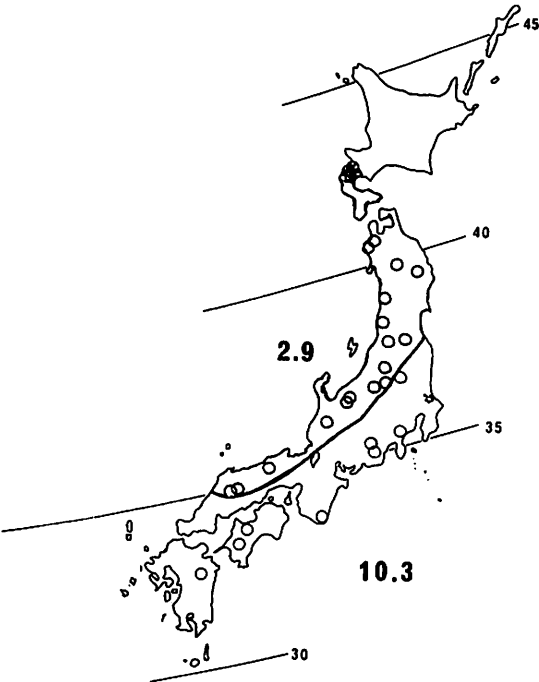


図3. 日本海側、太平洋側のブナ林の領域と林冠の平均構成種数。地域区分は図2のデンドログラムと反復平均法にもとづく。

層にどのくらいの種数が共存できるかは森林の成立、維持機構とも関連した、極めて生態学的な問題である。しかし、また同時に歴史性にも大きく依存した現象であり、この点の解明には両方からのアプローチが不可欠である。

表1 は日本海側と太平洋側とのブナ林の組成の違い

表1. 中国、日本の太平洋側、日本海側のブナ林の林冠の種組成。中国はHuang et al. (1982)、秩父は前田・吉岡 (1952)、苗場は滝口ほか (1975) による。

| 地域              | 中国<br>Mt. Fanjingshan | 日本<br>秩父山地<br>(太平洋側) | 苗場山<br>(日本海側) |
|-----------------|-----------------------|----------------------|---------------|
| 標高範囲 m          | 1435-2100 m           | 1100-1530 m          | 1310-1500 m   |
| 落葉広葉樹           |                       |                      |               |
| Fagus           | 1                     | 2                    | 1             |
| Acer            | 1                     | 1                    |               |
| Quercus         |                       | 1                    |               |
| Betula          | 1                     |                      |               |
| Tilia           |                       | 1                    |               |
| Aesculus        |                       |                      | 1             |
| Sorbus          | 1                     |                      |               |
| Enkianthus      | 1                     |                      |               |
| Liquidamber     | 1                     |                      |               |
| 常緑広葉樹           |                       |                      |               |
| Castanopsis     | 1                     |                      |               |
| Cyclobalanopsis | 1                     |                      |               |
| Schima          | 1                     |                      |               |
| 常緑針葉樹           |                       |                      |               |
| Abies           |                       | 1                    |               |
| Tsuga           | 1                     |                      |               |
| 合計              | 10                    | 6                    | 2             |

いを中国の場合と較べてみたものである。それぞれ一地点についてのデータだけなので多くの重要な種が欠けてはいるが、これら3つの地域の特徴はよくでている。組成的には日本海側ブナ林の特徴は林冠がブナのみ、あるいはその他にせいぜい、日本のブナ林の広分布種である、ミズナラ、ホウノキなどの種を僅かに交えるブナ純林に近くなっている点にある。太平洋側から南西日本のブナ林は常緑広葉樹のアカガシなどと混交したり、そのほかスギ、モミ、ウラジロモミ、ツガ、アスナロなどの針葉樹と混交する場合も多く、構造的には林冠に、より多くの種を持つ上述した中国のブナ林に近い混交林型のものと見ることができる。中国の貴州省の Mt. Fanjingshan の場合は北緯27度55分と緯度的にはやや南にある。ここではブナは落葉樹だけでなく、多くの常緑広葉樹や、周極第三紀植物群に含まれる遺存固有型の単型の科や属の種と共存している。この表の地点のデータには含まれていないが、多くの単型的な針葉樹 (Cunninghamia, Cryptomeria, Pseudolarix, Pseudotsuga, Metasequoia その他) とともに出現するのも特徴的である。

第三紀の周北極地方に分布していた周極第三紀植物相はよく知られているように、Acer, Betula, Carpinus, Cercidiphyllum, Fagus, Fraxinus, Juglans, Zelkova などに、日本では絶滅してしま

った Ginkgo, Sequoia などまじえたもので、(Chaney, 1947), 日本の第三紀から三木 (1953) が報告しているメタセコイアと共存する植物群に対応する。上述の組成からわかるように、いくつかの日本での絶滅属を除けば、現在の日本の冷温帯落葉広葉樹林とよく似ている。この周極第三紀植物群と南方にあった旧熱帯第三紀植物群とが接する地域にはそれぞれ落葉性、常緑性の両方の要素がまじりあった移行帯があった (Chaney, 1947)。この移行帯はユーラシアの範囲では中部ヨーロッパで北緯48~50度、中国東北部で42度付近にあった。現在中国で混交中生林 (mixed mesophytic forest) と呼ばれている森林は、落葉樹をまじえており、第三紀に知られているこの移行帯とよく似た組成をもっている。また現在の植生帯の配列の上からもちょうど熱帯と温帯の移行部に発達している。現在ではこの移行帯が約10~15度は南にずれていることになる。このように見てくると東アジアで、現在ブナを要素として含む森林は、中国の混交中生林と呼ばれる第三紀の移行帯から直接由来する森林、日本の太平洋側に分布するそれと関連の深い混交型のブナ林、そして日本海側に発達する、純林化して、下層にしか常緑樹が出現しない北限のブナ林へと傾度的な変化が見られることになる。上述した Braun の北米における植生の多様性に関する考え方から類推すると日本の場合も何度かの氷期-間氷期のサイクルを通じて、太平洋側ではなんらかの形で多くの第三紀要素が残り得て間氷期の植生発達に関与できたのに対して、日本海側ではかなりの要素がなんらかの理由で絶滅してしまったために、その後の植生発達に影響を与えてブナの純林が形成された可能性がある。

## 5. おわりに

もう15年も昔になるが筆者のひとり大沢がはじめてヒマラヤに行った時、冷温帯に相当する領域であっても明確な落葉広葉樹林の分布は限定されていたのが印象的であった。それ以後、何度か見てゆくうちにこの冷温帯の領域には常緑樹が100%優占している森林から、常緑樹と落葉樹がさまざまな割合で混交している森林、それにツガ、ヒマラヤゴヨウマツなどの古型の針葉樹が挺出した森林、さらに乾燥したブタンなどでは針葉樹のみが優占した林まで、実に多様性に富んでいることがわかった (大沢, 1983)。その時 Wang や Braun の論文を読んで現生の植生帯が分化して形成されたという考えに大変魅力を感じた。Braun が北米東部で混交中生林としたものは実際は、ほとんど常緑樹を欠いており、

彼女が考えたような第三紀の直接的な由来物とはみなせないことが分かっている。Wang (1961) は現在北米に見られる混交中生林と第三紀の未分化極相林との最も著しい差異は、常緑広葉樹の混交割合で、北米の現在の森林ではこれが全く排除されてしまったのに対し、東アジアでは部分的に排除されただけで、より第三紀型の森林に近いとしている (種によっては絶滅してしまったもの、より南方の常緑樹林の構成要素として残っているものなどがある)。これらの点を考え合わせるとむしろその南に分布する常緑広葉樹を交えた、現在、中国、ヒマラヤから日本の太平洋側の一部で見られるような常緑、落葉、針葉樹をまじえた、移行帯的な複雑な内容を持った森林のほうが第三紀の森林に近い組成を持っていると考えられる。ここでは日本列島の背腹性に対応したブナ林の分化に第三紀以来の植生分化の影響が反映されているとの考えについて述べた。これは植生帯内部での分化のパターンに関する議論であるが、当然のことながら植生帯そのもの、あるいは種そのものが気候変化にともなって動的に変化している。植生帯や種はあくまでも操作上の単位であるということは大沢 (1983) での議論についてもあてはまる。このような時間-空間的な植生分化に関連して多種が共存できる場合と単一種優占になる場合を分けている群落の成立、維持機構、あるいは種の生態地理学的特性について今後さらに研究を進めることによって、植生帯の成立と分化のようなマクロなスケールでの大変興味深い植生現象について、より確実な知見としてゆくことができる。

謝辞 本研究の一部に日本自然保護協会ブナ原生林基金を使用させて頂いた。

## 引用文献

- Braun, E. L., 1935. The undifferentiated deciduous forest climax and the association-segregate. *Ecology*, 16: 514-519.
- Chaney, R. W., 1947. Tertiary centers and migration routes. *Ecol. Monogr.*, 17: 141-148.
- 中国植被編集委員会編著, 1980. 中国植被. 科学出版社. 北京.
- Davis, M. B., 1976. Pleistocene biogeography of temperate deciduous forests. *Geoscience and Man*, XIII: 13-26.
- Emilliani, C., 1966. Isotopic palaeotemperatures. *Science*, 154: 851-857.

Huang, W. L., Tu, Yang, L., Fang, S. Z. & Li, J. L. (1982) Vegetation in the Fanjingshan Mountain Preserve. In Scientific Survey of the Fanjingshan Mountain Preserve, 93 - 130. Guizhou Province.

前田楨三, 吉岡二郎, 1952. 秩父山岳林の研究 (第2報). 東京大学演習林報告, 第42号: 129 - 150.

三木茂, 1953. メタセコイア. 日本礦物趣味の会.

大沢雅彦, 1983. 東アジアの比較植生帯論. 現代生態学の断面, 206 - 213. 共立出版.

大沢雅彦, 滝口正三, 達良俊, 1986. 白神山地のブナ林の生態学的特性. 白神山地のブナ林生態系の保全調査報告書, 88 - 105. 日本自然保護協会.

滝口正三, 大沢雅彦, 梶幹男, 入倉清次, 木村陽子, 1975. 苗場山におけるブナ林域の森林植生. 奥清

津ダムに関する学術調査報告書, 71 - 136. 日本自然保護協会.

棚井敏雅, 1971. 北半球の第三紀植物地理について. 松下久道教授記念論文集, 201 - 216.

塚田松雄, 1974. 古生態学II - 応用論 -. 共立出版.

Tsukada, M. 1982. Late-Quaternary shift of *Fagus* distribution. Bot. Mag. Tokyo 95: 203 - 217.

Wang, C. W., 1961. The forests of China with a survey of grassland and desert vegetation. Maria Moors Cabot Foundation Publ. No. 5. Harvard University.

Zhu, S. Q. & Yang, Y. Q., 1985. The structure and dynamics of *Fagus* forests of Guizhou Province. Acta Phytocologia et Geobotanica Sinica, 9: 183 - 191.

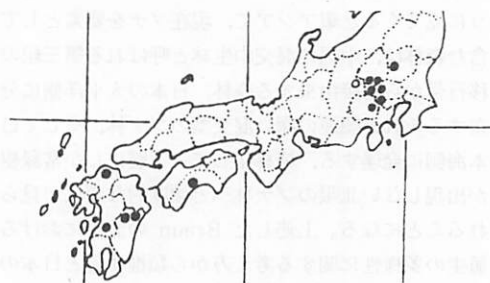
〔植物ニュース〕 99. キンモウワラビ *Hypodematum fauriei* Tagawa

キンモウワラビは、根茎と葉柄の基部に長さ25mmに達する文字通り金色の細長い鱗片が密生する。植物体全体は、やや硬めのしっかりしたシダである。

県内では、杉本(1966)に「信濃の報告がある。多分群馬県境方面と推測する。」とある。横内(1983)には、同書を引用したと思われる同じ文があるのみで、確かな採集報告は、ないようである。

昨年夏(1986年8月17日)小諸市新町で、ヒメウラジロの写真を撮影中、畑の石垣で1株発見した。花里先生、奥原先生に同定していただいたところ、キンモウワラビであることが確定。さらに大塚氏にお聞きした所、長野県では、まだはっきりした報告がないとのことがわかった。その後、秋に佐久の植物委員会でも再調査したところ、10株ほど同じ石垣に生育していることが確認された。

キンモウワラビは、全国的にも特異な分布をしている(図)が、関東山地の東側に、その分布の中心



キンモウワラビの分布 (倉田・中池 1979)

があるようである。この分布状況からみて、佐久では、まだ、他に分布地が見つかる可能性がある。今のところ、当地だけであるので、大事に保護していきたい。(山崎 惇)

100. ユキツバキ *Camellia rusticana* Honda

戸隠山麓では、野生のユキツバキの分布が以前から話題となっていた。西側の鬼無里の谷でも見つかっていないが、最近奥裾花の吉池のブナ林に生えている。調べてみると昭和55年に地元の鬼無里村が新潟県から苗木を取り寄せて、約50本を植樹したものだという。既に翌年から花をつけたといい、吉池の近くでは自然のものと思われるほどブナ林になじんでいる。

前号で清水氏がハケ岳のウワウルシのことを紹介されているが、最近、各地の湿原にミズバショウが植わったり自然分布が乱れている。後々のために、わかっていることは記録しておくことを提案したい。

奥裾花のユキツバキ資料は村役場の徳高周二氏に教えていただいた。(和田 清)

