

ブナ北限に関する諸説略解

渡邊 定元

1 ブナ北限の不思議

明治時代、日本の森林帯の調査研究を行った田中環、ハインリッヒ・マイ

ル、本多静六博士が、ブナ北限は黒松内低地帯にあり、温度条件によって説明できない異常に気付いて以来、温帯の北限界をどこに置くのかの論議とともに、ブナ北限の成立条件について多くの学者・技術者から興味を持たれてきた。しかし、北海道森林生態学の重鎮であった館脇操博士等の報告（一九五八）以来、現地に踏みこんだ調査はなされていまいと云ってよい。

また、大雪・日高・知床といったすばらしい自然に恵まれているためであろうか、北海道の人々は本州の者のようにブナ林に対する興味を示さないのが普通であって、この三〇年間、北限のブナに関する注目すべき知見を聞いていない。しかし、ブナの北限には植物の生育

を支配する水・温度・土壌条件等環境要因よりみて説明できない不思議さがあって、その北限の生態には尽きない興味をそそられている。

ブナ北限の最大の特徴は、北限の黒松内低地帯に程近い大平山において海拔九三〇mにまで達していることである。貧弱なダケカンバ林を経てハイマツ林と接している事実は、ブナ北限が、暖かさとか寒さといった温度要因を否定する最大の根拠を与えている。そしてまた、この事実に対して新たに提示された環境要因にかかる代替説も納得できるものでない。

そこで、こうしたブナ北限の成立要因に関する計説を紹介し、その解説を試みたい。

2 山火事説

温度要因でブナの北限が決まらないとすると、他に成立を求めなければならない

らない。この原因を山火事であると推論したのは本多博士（一九二二）でブナの分布について次のごとく記述している。

「温帯の主木たるブナ林は渡島の全部及び後志の半分に於て、至るところ繁茂せる森林をなすも、後志の歌葉郡辺より胆振の長万部を境とし、石狩原野の中央に頓に其の跡を絶し、石狩平野の如きも全くブナを認むること能わざるを以て一見吾人をしてブナ帯の已に終れるかの観あらしむ。然れどもブナ帯に固有なる数種の他の林木歴々尚存在するあり。且つ氣候其の他試植の上の成績ブナ帯に異ならざるものある故、ブナ帯に算入せざるを得ず。蓋し石狩原野はブナ帯の終りにして、寒帯林と互に相接する所なりしが、地勢平坦にして風強く、古来野火の屢々入りしが爲めに、野火に弱きブナ及びトドマツ・エゾマツの類は全く消滅して、互に其の故郷、殊に野火の入らざる山岳に

退き、其の跡地には今日の如き野火に強きカシワ・ナラ・カツラの類のみを生ぜしものなるべし。故に北海道に於ては、ブナ帯の終りを定むること頗る困難なるものあり。マイル氏の如きも一回は今日ブナ林の終り即ち長万部を以て温帯の終りとせしが、又温帯固有の樹種をお北方まで連生するを見て、北海道全部をブナ帯に算入せり。

故に予は海岸並に低地に於ては、凡そ摂氏六度の同温線の通ずる所を以て温帯の終りとなし、内部に於ては、総て山地にしてエゾマツ・トドマツ類の盛に繁茂し完全なる針葉樹林の林相を呈する所を以て温帯の終りとすなり」

要するに、本多博士はブナが野火に弱いため、元来石狩低地帯以南に生育していたのが、黒松内低地帯にまで後退したものと推論した。人為による森林の後退遷移は無視できないくらい大きい。現在、地球規模での緑の危機はまさにこのことを指している。極相に生育するブナが、人為または自然火災によって後退したとしても決して不思議ではない。最初にわが国の森林帯を調査し、「校正大日本植物帯調査報告」を著した田中環が人為による森林の後退遷移を記述しているので、気候的にみてブナ林が成立して不思議でない石狩平野においての欠落原因を山火による後退現象に求めたことには理解できる。本多博士の石狩低地帯ブナ北限説を

補強するものとして山崎次男博士（一九五一）の江利泥炭地の花粉分析、守田益宗氏（一九八五）の石狩雨龍沼湿原の花粉分析がある。守田の報告には後氷期の初期八九〇〇年BP以来、ごく微量のブナ花粉が検出されている。しかし、この花粉が黒松内低地帯以南のものか否かについては確定できない（注・山崎は、黒松内以南のものとして定めている）。

本多は、森林帯が形成された要因は平均気温であると考え、年平均気温六度Cを温帯の限界とし、この限界線にあたる石狩低地帯以南を温帯とした。しかし、大平山の海拔九三〇mを推定分布に置き換えてみると、北海道全域がブナ帯の領域となつてしまひ、平均気温六度Cによつてブナの北限が決まるとする説では説明できなくなり、山火事説は平均気温説明のための単なる推論であると考察される。なお、津村昌一氏（一九三二）は山火の発生原因について羊蹄山・有珠山等の噴火活動に伴うものと推論している。

山火事説についての根本的な問題点は、山火によつてすべてのブナ林が消失するか、否かについてである。早春、枯草に火を付けるとガソリンを撒いたごとく燃え広がる乾燥の激しい道東においては、広大な山火再生林がみられるが、このような地域においても必ず団地状の山火事をまぬがれた森林が

散在し、すべての森林が焼き尽くされることはない。火山噴火に伴う山火事についても同様で、黒松内低地帯以北の生態系をすべて変えてしまう要因とはならない。

3 種子分布歴史的沿革説

種子分布沿革説を最初に想定したのは田中環（一九〇〇）等であるが、この考えは同年発表した本多博士の山火事説によつて陽の目をみなかった。本多博士が黒松内低地帯のブナ北限地帯の生育限界を一五〇〇尺（標高五〇〇m）以下であるとし、年平均気温六度Cに当てはめた矛盾を指摘したのは、北海道国有林施業案の基礎を築いた北海道庁南部一男技師である。南部（一九二七）は長万部岳のブナ林にふれて、「胆振国長万部付近はブナの北界に近く本多博士も日本植物帯論に於て『ブナ林は（中略）長万部を境とす』と記述されたり。然らば此の付近に於けるブナの分布は高きに及ばざるべく、早く寒帯樹種に代わるものと想像せらる。然るに事實は著しくこれに反し、長万部岳の海拔九七二メートルなる絶頂偃松の発生ありと雖、此の下方僅少なダケカンバ林を経て、直ちにブナ林の発生を見るなり。これを陸地測量部発行五万分の一地図により按ずるに、ブナの発生は少くとも海拔八〇〇メートルには達するもの如し。而して此

の地方に於ける海拔八〇〇メートルの温度を（中略）算出するに次の如し。

一、平地（八雲に於ける自大正七年至大正十三年平均）

午前十時年平均 九度二分

同上六、七、八、三ヵ月平均十九度八分

二、海拔八〇〇メートル

午前十時年平均 四度九分

同上六、七、八、三ヵ月平均十五度二分

今これを本道森林氣象観測所の成績と比較するに斯の如き低温を示せるもなく、本道の北端たる稚内附近に於てさへ年平均温度七度六分、六、七、八、三ヵ月間平均温度十九度五分（自大正十二年至大正十四年平均による）にして、遙かに長万部八〇〇メートルの其れを超過す。

果して然らば、若し植物の分布にして年平均気温若しくは夏期平均気温により定まるべくんば、ブナは当然全道に分布して然るべきなり。而も事實は著しくこれに反しただ渡島後志胆振の一部に限り他に痕跡を示さず。これ後日論議せらるべき興味ある問題なりと雖も、而かも（中略）単に該樹種の霜害鋭敏を以て説明し難きに非ざるか。何となれば長万部岳に於て海拔八〇〇メートル内外まで進み得るブナは北海道に於ても相當の高所まで発生し得べく、低地が霜害大なるを事実とするも、これを以て片付け難ければなり。また最高最低温度の振幅小なる海洋性

氣候を好まむかなれども、海岸山岳必ずしも本道南部に限らざるなり。雨量もまた全年に見るも及至年の一部に付き見るも、遙かに最小必要量を超過せる本道に於て、これが原因たり難しとせむ。風、湿度、土地等についても、未だ特異の点を見出されず。果して然らば単純なる種子分布の歴史的沿革か。吾人は多大の興味を以て将来に於ける此の問題の解決を見むとす」

と記述している。このように温度・風・湿度のごとき環境要因で説明できない点に着目して、氷期に本州にまで後退していたブナが、後氷期になって北進する種子の散布速度による自然的な沿革に原因を求めた。

ブナの散布速度については、自然落下・動物散布によるもの等が考えられる。

前田禎三博士（一九八六）によると、自然落下の最大飛散距離は、樹冠縁から三〇mまで、更新に必要な有効飛散範囲は約五〜一五mとしている。ブナの種子が落下し着床して成木となり種子を付ける迄に最低五〇年と仮定すると、自然落下による年散布距離は、前田の最大値をとつても〇・六mにすぎない。この速度であると後氷期一万年間に六kmしか進まないことになり、現実的でない。

動物による散布はカケス・ネズミ・リス等の鳥獣が考えられる。このうち

最大とみられるカケスの散布距離を五〇〇mと仮定すると、年一〇m、函館—長万部間約一〇〇kmを一万年で北進したことになる、略現実に近い値となる。中村純博士(一九六八)によると、ブナは後氷期の温暖期(RII)に渡島大野に近い熊ノ湯に現れる(注・中村塚田(一九六〇)は一二〇〇年BPと推定したが、この分析結果に基づいてこれを訂正している)が、さらに黒松内にも温暖期に達したものと推定している。

南部の種子散布の歴史的沿革説は、それなりに説明付けられるが、花粉分析による一層の研究成果をまたなければ結論が出せない。いずれにしても、ブナが黒松内低地帯に達したのち、大平山(九三〇m)や長万部岳(八〇〇m)の上部限界に達する時間、さらに北進していったのか、停滞していたのかの動向は歴史的沿革説では説明できない。

4 羊蹄火山群阻害説

地質と植生との関係は興味深い。一般に植物は分布限界付近になると暖かさ・寒さといった気候要因でなく表層地質の違いによって生育が制限されることが多い。温帯系灌木のコゴメウツギの北限が、ハイマツ・ミヤマムラサキ・タカネグンバイなど高山植物の隔離遺存している日高山脈パンケテツ

プのチャートの岩壁であり、十勝更別のヤチカンバ・シコタンヨモギの生育地は温帯系ヒメナミキの北限となっている。

ブナ北限をさまざま上げる原因として羊蹄火山群噴火によるものとの仮説を提起したのは、北海道庁古畑葉二技師である。古畑(一九三二)は、一九二九年噴火した渡島駒ヶ岳の森林に対する影響を調査した津村の報告(一九三二)を踏まえて、

「第三紀以降の気候の変遷が本道に於ける一般植物の南進或は北退に至大の影響を与え、現時示すが如き温暖寒、各性の植物が相交雑し極めて複雑なる分布状態を現出せる一大原因なるも、亦是に伴ひ羊蹄山安山岩群の如く大面積に渡り低平なる陸地の一部が隆起して山地を形成せし如き場合にありては津村技師の調査による如く熔岩又は其の抛出物によつて其の付近の植生に大なる変化を起し、該地方の植物分布に重大なる役割を演ずることは否めない事実で(中略)『ぶな』は渡島地方より北進せるも全く長万部、寿都間を連ねる地帯に於て羊蹄山安山岩群の為に完全に其の北上を遮断され、僅かに界線以北にありては尻別川流域に於けるツバメの沢及び禮文地方に於けるオプケス川上流の第三紀層上に極めて少量他樹種に交わり分布するに過ぎず。(中略)斯の如く羊蹄山安山岩群は本道に於け

る植物分布に至大なる関係を有するものにして、現同安山岩群中に『ぶな』の分布を認めず、僅かに『くり』『とち』『こなら』等が局部的出現せる狩太付

近、辨邊付近其の他の第三紀層付近のみに多く生育せるは、土地の隆起による気候の変化と共に往事の噴出並びにこれに伴ふ山火によつて殆ど絶滅に瀕

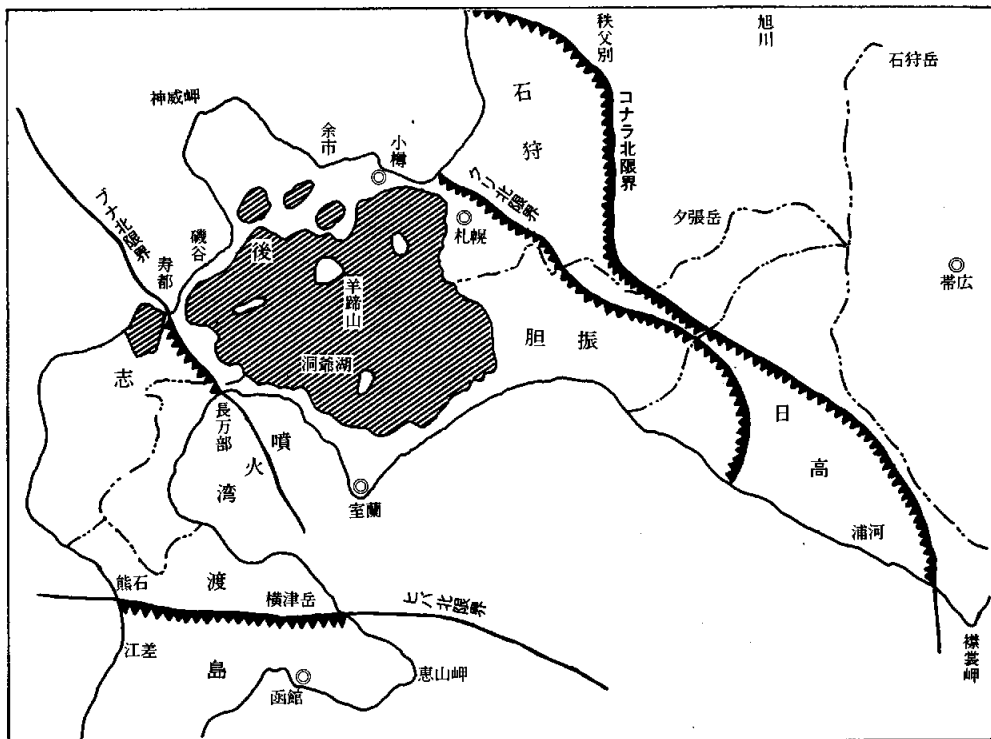


図1 北海道における主な樹種分布境界(斜線部は羊蹄山安山岩群の区域、古畑1932による) 著者注 コナラの東限は十勝南部丘陵地帯に及ぶ

し「くり」「こなら」等は多少の萌芽を認むるも『ぶな』の如きは津村技師の駒ヶ岳の調査によるも、極めて是等の被害に対する抵抗力弱く、僅少なる火山礫の打撃を受くるも腐朽し易く、漸次枯損絶滅するが如き傾向あるを以て、同安山岩群にこれが分布を認めざるは、土地の隆起による気候の変化と共に首肯し得るべきである」と述べている。

植物の分布について、羊蹄火山群とその周辺の第三紀層の存在に着目した古畑の指摘は評価できるが、これをブナ北限の直接的制限要因とみるのには難点がある。その第一の理由は、有珠山・樽前山・羊蹄山のごとき後氷期に成立した活火山が半島の全体を覆っているのならば理解できるが、ニセコ山群北部の火山は洪積世の火山で、噴火による影響の方向性を考慮に入れると羊蹄・有珠山噴火によって森林を壊滅するだけの被害を与えらるゝと考えられず、第二に、ニセコ山系雷電岳と同時期の火山である黒松内低地帯以南の狩場山等では八〇〇mにまでブナ林が成立しておりニセコ山系に対し地質的要因によりブナが侵入できないことはな

5 降水的大陸度説

冷温帯湿润気候の標徴種であるブナの北限が、温度要因によらないとする乾燥要因と考えるのが一般的である。しかも、ブナ林以北の北海道針広混交林を構成する主要広葉樹の多くが中国東北・アムールと同じ種によって構成される事実をみると、一層この考えを支持したくなる。ブナ北限が降水量によって決まると記述した文献もみられるが、その資料・根拠を示していない。ヨーロッパのブナの分布限界は降水的大陸度によると提唱したには、オーストリアの生態・地理学者H・ガムス(一九三二—一九三三)である。大陸気候の程度を示す指数、即ちその土地の気候が陸地の影響を受ける程度を表す数値を大陸度というが、一般には水陸分布の影響を最も大きく受ける気温の較差を用いている。降水量の年変化も影響を受けていることが多いので、これから算定する大陸度を降水的大陸度と呼んでいる。ガムスは西アルプス中央部、オーストリアアルプスの植物景観と次の指数との間に密接な関係があることを知り、kを降水的大陸度と呼んだ。

$$\text{cotan } k = \frac{\text{年降水量 (mm)}}{\text{海抜高度 (m)}}$$

そして、この地域のブナ林の生育限界が略大陸度四〇度(海拔一八〇〇m)一五〇度(一五〇〇m)の範囲にあることを見いだしている。

わが国の降水量説は、この説を援用したものかも知れない。しかし、気候の乾湿の程度を表すラングの雨量因子(年間降水量を年平均気温で割った値、高いほど湿润気候)より北海道のブナ帯とその以北を比較すると、函館一三九に對し、札幌一四六、旭川一八七となり、またケツペンの指数よりみても北海道は多雨林の領域となり、湿润度からみてブナが生育して不思議ではない気候下にある。よって降水的大陸度説では説明できない。

6 気候特性反映植生配置説

大阪市立大学名誉教授吉良竜夫博士等(一九七六)は、ブナ林分布の限界条件について、「日本のブナ林の分布が黒松内低地帯を北限とし、その北に大陸系のブナ欠如型落葉広葉樹林が位置するとすれば、当然其の間に気候の大陸度の落差が期待される。Lunders arth(1953)によると、上記のようなヨーロッパのブナの分布限界は一月の平均気温マイナス二度Cの等温線にほぼ一致するといふ。日本のブナはもうすこし耐寒性が強いようで、黒松内低地の一月の平均気温はマイナス三・五マイナス四度Cくらいであろう。しかし、渡島半島の等温線は夏冬ともに半島の軸と平行に走り、黒松内低地とは直交する。また、大陸性気候の特徴である冬の寒さをどのような方法で表現して

も、それだけでは北海道のブナの分布は説明しきれない。というのは、室蘭から浦河をへてエリモ岬にいたる沿岸地方が、ブナが分布していないにもかかわらず温和な冬をもち、冬の寒さに関するかがり渡島半島南部と同等なブナの分布可能域に入ってしまったからである。(中略)いづれにせよ、北海道の平野部のほとんど全部は、さきにも述べたようにおんまゝの条件をみたしており、生育期間の温度に関してはブナの生育可能範囲に入る。したがって、現実のブナの分布の北限は、それ以外の条件によってきままっているものと考えるべきでない」とし、「日本の暖温帯の北部で、気候の大陸化のために、大陸の植生に近縁な暖温帯落葉広葉樹があらわれるのは、冷温帯の北部にやはり大陸系のブナ欠如型落葉樹林が出現すると、平行した現象である。海洋にかこまれながら、冬の強力な大陸寒気団の影響をうける日本の気候の特性を反映した、特異な植生配置といえよう」と結び、暖帯落葉樹林とともに冷温帯針広混交林をわが国固有な植生と論じ、この独特の植物配置によりブナ北限界が形成されているとしている。

暖帯と温帯の平行現象の指摘は、日本の植生を説明するうえで極めて注目すべきものであるが、暖帯落葉樹林は冬の寒さで説明できるのに対し、北海道の針広混交林は吉良等が指摘してい

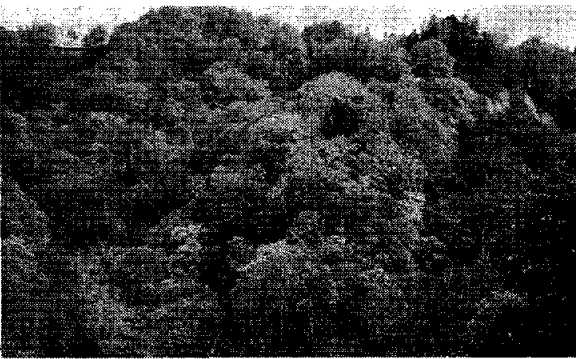
るように寒さや湿潤度では説明できないことである。また、ブナ帯と北方針葉樹林帯との中間の針広混交林はヨーロッパにも存在しスウェーデン南部はこの森林帯に入り東亜に特別な森林帯ではない。吉良等と同様に高知大学教授中山二男博士(一九七九)は、温・亜寒帯の推移帯である針広混交林について「ブナを欠く冷温帯の林となると日本では特殊な例であり、これが大陸的な冬の厳しい低温または乾燥という現在の気象条件と関係が深いとはいっても、ほかにもなお検討の余地はあると思われる」とし、温・湿度要因外に要因を求めている。

7 ブナ北限の態様

北限地帯のブナ林の態様について館脇等の調査結果および筆者の踏査に基づいて北限のブナ林について要約すると、ブナは黒松内低地帯以東の山地、即ち、朱太川右岸山地、一部尻別川左岸山地にも生育しているが、低地帯以西と以東のブナ林の態様は図2に示したとおり基本的に異なっている。以西の山地ではブナ一斉林が連続するが、以東では団地状・点状に生えているのみである。このためブナと競合するミズナラ・シナノキ・ダケカンバ・トドマツの態様は、以西では従属的、以東ではパッチ状に棲み分けていることである。

ブナとトドマツ・ミズナラ等の樹種がモザイク状に生育している以東の山地は、羊蹄火山に属さず、以西山地と同様な第三紀鮮新世黒松内統の相当層並びにこの地層に貫入した花崗岩等である。こうした移行地帯の森林をみると、羊蹄火山群阻害説をもつても説明できない証となっている。

ブナ林の態様よりみてこれまで紹介した諸説では、その成立要因についてうまく説明できない。吉良等が指摘したように東亜の湿潤気候下において何故林型の併行現象が起こっているのか、ここで環境要因を副次的にみた新たな仮説の検討を試みたい。



パッチ状に混交する白井川北限地帯のブナ林(1985年10月、筆者写す)

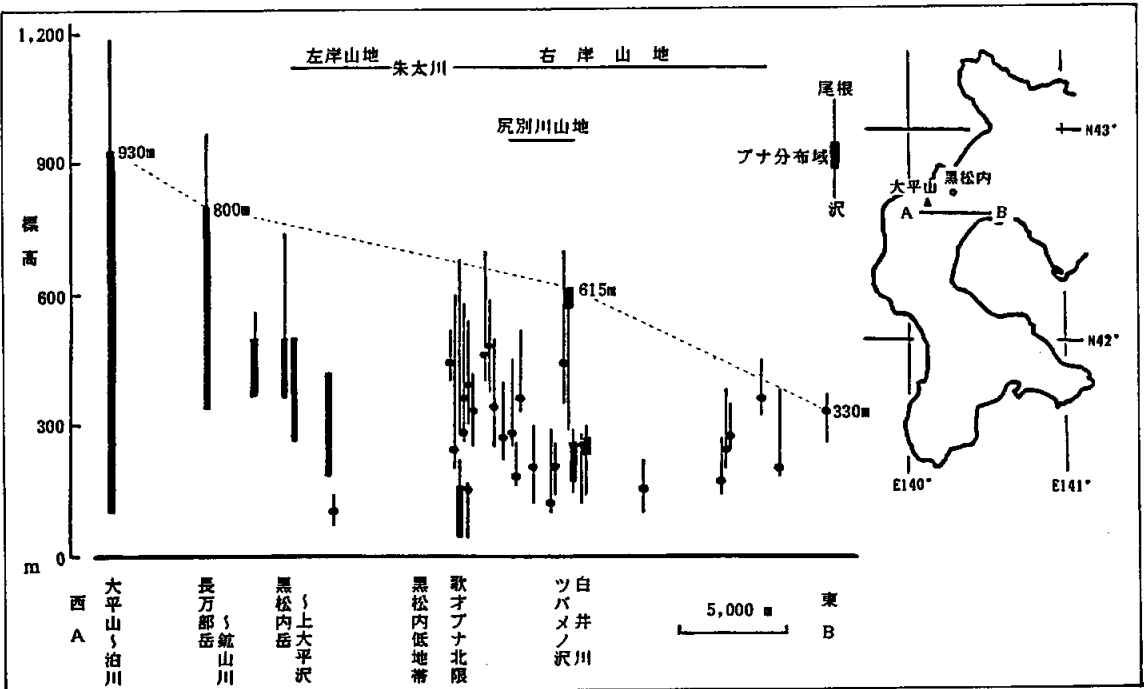


図2 黒松内低地帯周辺におけるブナの標高別分布

プナ北限が環境要因により説明しきれない実態を踏まえ、筆者(一九八五)は、プナ北限がプナと競合関係にある類似のニッチを持つ他の樹木との棲み分けによるものでないかと考え、プナ北限ニッチ境界説を提唱した。

ニッチとは、一つの群落で他の種との関係における種の占める地位をいう。一つひとつ立地において、その立地を占めている群落内の時間的・空間的・機能的関連において種の役割を明らかにすることができ、種の役割は種の特性を他種との関係によって捉えらる。ニッチについて人間社会にたとえらると、生活している住所・場所が立地(habitat)であるとすれば、職業がニッチであると考えればよい。人々は地域社会の中で色々な職業に付いている。職業といっても、小さな町でも大きな町でも町長はいるが、医者数は町の人口によって制限をうける。このように一つの群落において構成種それぞれの個体群が互いのニッチで作用しあい、相手の個体群を制限し、安定させるような働きをしている。種ごとのニッチが異なっているのでそれぞれの種は共存できるのである。

しからば、同一群落において同じニッチを占める二種が出会うとどうなるか。一方が滅亡するのである。生物学

ではガウスの原理と呼んでいるのである。この結果、モザイク状に、又は、大きな種個体群どうしではエコトーン状に棲み分ける。同一種であってもニッチは環境の違いにより異なってくるため、類似のニッチを持つ二種よりなる群落は、環境の違いにより、共存・排他等様々な群落型が生まれるだろう。

プナと同じような環境空間を占めるミズナラは、プナの生育域の本州冷温帯においては遷移の途中相の地位を持ち、多雪地においてはミヤマナラとして特殊な立地の優占種となっている。しかし、ミズナラはプナの棲めない乾燥(適潤)気候や、温度的にも北方林帯に属する温度指数三五度に近い環境にも生育できる適応範囲の広い種である。しかも、北海道においては、平均寿命プナ二〇〇年程度に対し二五〇年に達し、単木的には五〇〇年余となる。

プナもミズナラも充分極相優占種となりうる北海道の低山地において、本州においては従属的なミズナラが、いずれかの地点で棲み場的にみて類似のニッチのうえよりプナとの間で棲み分けが生じてよい。

極相において、プナはいつも優占木でなければ生きていけない種特性を持つ。しかも、真日本のプナ林は純林を形成する。こうしたプナの種特性によって、黒松内低地帯は、水平分布からみたわが国最大のエコトーンを形成し

ているのである。北限のプナ林は、黒松内に達したのち留まっているのか、前進しようとしているのか、また、後退しているのかこの答えは、黒松内低地帯の森林構成種の種特性を明らかにし、ニッチが明らかになれば、自ずから解明されるものと期待している。

(東京大学教授)

引用文献

福井英一郎：1938。気候学。古今書院。566P

古畑葉二：1932。本道植物分布上に於ける羊蹄山を中心とする安山岩群に就いて。北海道林業会報。(358)

.. 17-20

Gans, H.: 1931-32. Die klimatische Begrenzung von Pflanzenarealen und die Verteilung der hygrischen Kontinentalität in den Alpen. Z. Ges. erdk. Berlin. 1931: 321-346, 1932: 52-68, 178-198

本多静六：1912。改訂日本植物帯論

本多造林学前論(三)。三浦書店。400P

吉良竜夫・四出井綱英・沼田真・依田恭二：1976。日本の植生。科学。46：235-247

前田嶺三：1986。プナの更新特性と天然更新技術に関する研究。東京大学大学院農学研究科博士論文

守田益宗：1985。暑寒別岳雨龍沼湿原の花粉分析的研究。東北地理。37

.. 166, 172

中村 純：1968。北海道第四紀堆積

植物の花粉分析学的研究V ウルム水期以降の植生変遷。高知大学研報。17(3) 39, 51

中村 純・塚田松男：1960。北海道第四紀堆積植物の花粉分析学的研究 I 渡島半島(一)。高知大学研報。14(3) 25-28

中山二男：1979。日本の森林植生。築地書館。219P

南部一男：1927。林木の垂直的分布に関する二三の資料。北海道林業会報(292) 232, 239

田中 壤：1900。北海道植物帯に就て大日本山学会報(209) 11, 22

館脇 操編：1958。北限地帯のプナ林の植生。日本森林植生図譜IV。函館宮林局。177P

津村昌一：1932。渡島駒ヶ岳爆発三年後に於ける植生状態に就て。北海道林業会報(349) 3, 12

津村昌一(編)：1953。北海道山林史余録1。51。北海道造林振興協会

渡邊定元：1985。北海道天然林生の樹木社会学的研究1。157。北海道宮林局

山崎次男：1951。花粉分析法による南樺太及び北海道の森林並に気候の変遷に関する研究。京都大学演習林報。21: 1, 79