

北海道のブナ

— その種特性と分布 —

渡邊 定元



わたなべ さだもと
 1934年静岡県生まれ
 北海道大学農学部卒 定
 山溪営林署長 熊本県自
 然保護課長 東京大学北
 海道演習林長など歴任
 現在東京大学附属演習林
 研究部長 東京大学教授
 農学博士
 主著に「北海道天然生
 木の樹木社会学的研究」
 「北限のブナ林」「自然
 保護ハンドブック」(共
 著) など

1 高所に散布されるブナ

北限界のブナ林は、黒松内低地帯以北の尻別川支流ツバメノ沢の標高六二〇米にある。温帯系樹木であるブナの北限が、なぜ標高の高い所にあるのか、いつごろブナは北限に到達したのか、など、筆者にとりかかって以来の課題であった。中村ら(一九六〇)による北海道ブナ林地帯の花粉分析に関する論文が発表され、ブナは、六〇〇〇年B. P. のヒブシサマール期には、黒松内低地帯に達したとされたので、ブナ北限についての関心は、もっぱら、太平山の九〇〇米やツバメノ沢の六二〇米へ生育域を拡大している期間、北限地帯の低地に生えているブナはどのような行動をとったか、についてであった。一九八五年、北限のブナ林を研究する機会に恵まれ、三〇年間温めてきた、この謎解きに挑戦することとなった。

黒松内低地帯以北である朱太川右岸の、ブナの生育地の分布域をみると、興味深いことに、北の生育地ほど海拔の高いところに生育している事実である(図1)。そこで、ブナの種子散布のパターンは

高所より行なわれるのではないか、との仮説をたて、八六年の日本生態学会においてブナ北限の態様と、その考えを発表した。

植物の生育域は、物理的な環境に支配されるもの

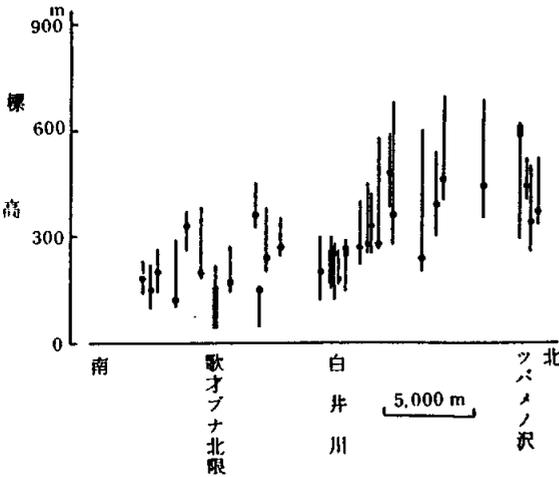


図1 朱太川右岸地域南北方向ブナ分布様式

の、個々の生育地は、実際に同じ環境に適応できる多くの種との、種間関係によって決まるものと、筆者は考えている。ブナの北限も、そのような種間関係によって決まるものとして、ブナ北限ニッチ境界説を提唱した(渡邊 一九八五、一九八六)。他種と異なつて、北限の生育地が標高六〇〇—九〇〇米にあり、黒松内を推移帯として一線を画したようにブナ林がなくなる事実は、種子散布のパターンと併せて、なぜ棲みわけが生ずるかの種社会学的な研究が必要であったからである。(注 ニッチ: ecological niche、生態的地位、群落のなかで他の種との関係における種の占める地位をニッチという。北海道の自然 二六号 三三ページ参照)

2 海峡を鳥で渡ったブナの種子

ブナの種子散布が、高所より行なわれている理由について、鳥、特にホンガラスやミヤマカケスを想定していた。最終氷期の最寒期にはブナは北海道に生育していなかった。仙台から新潟を結ぶ北緯三八度付近まで南に逃避していた、とされている(那須

一九八九)。この時期は、完新世の最暖期のピークをすぎた、いわゆるアトランテック期の末期である縄文初期に相当する。この時代、本州の大阪湾地域においては、温帯系のコナラ亜属が暖帯系のアカガシ亜属に移り変わった時代でもあった(前田一九八〇)。ブナは完新世の初期に本州の北端に達していたとすれば、北海道に定着するのに数千年を要したことになる。蓬掛山から北西に百キロの瀬棚のうぐい沼では八〇〇〜九〇〇年前(五十嵐ら一九八九)とされ、また、黒松内低地帯の歌才川湿原では六八〇年前(坂口一九八九)とされた。ブナの北限到達時期は、これまでの予測より大幅に年代が若返ったのである。ブナは室町時代のいわゆる小氷期の初めに黒松内低地帯の北限に到達したことになる。

ブナの寿命を二〇〇年(後述)とすれば、現在樹冠層を形づくる樹木の二代まえに初めて、森林を形成したことになる。何のことはない、一九〇〇年に田中壤が想定した歴史的沿革説に沿うものであった。ブナの北進速度は、ヨーロッパでは年一七五〜二五〇米、また、本州東北地方では年六二〜二三三米と想定している(塚田一九八二)。北海道での北進速度は、単純に蓬掛山〜うぐい沼間では二米、また、蓬掛山〜黒松内の一一〇キロは、二三米であると算定され、本州東北と比べ非常におそい。この北海道ブナ散布速度の遅れや、北限形成の理由について、塚田は降水量の減少によるものとしているが、筆者は種間の棲み分け、即ち、ニッチ境界が形成された結果によるものと考えている。

4 ブナの種特性の変化

そこで、ブナとはどんな樹種なのか、北海道で競合する他の樹種との関係はどのようになってきているのかについて整理して見よう。まず、他の樹種との比較において特徴づけられる種特性は、ブナ属植物は温・暖帯の湿潤から適潤気候に適応している種族であって、カンバ属のように、寒帯から熱帯までの湿潤から適潤のいろいろな立地に適応している樹種とは異なることである。ブナを気候帯の表徴種としているゆえんである。

北海道のブナは、オオバブナとよばれ葉が大きくて薄く、葉身のさく状組織は二列であるのに対し、本州西南部、表日本のブナは葉が小さくて厚く、さく状組織は二列である。生育地が南になるにしたがい、葉の大きさは漸次小さくなるので、これをクラインと呼んでいる。この種特性は光合成や気候に適応したものであろう。また、ブナは日長に強く反応する。一二時間日長では成長がとまり、一七時間日長では成長が速く、特に、温度が二五〜三〇度Cでは、冬芽を形成せずに二次成長をどんどん行なう、いわゆる蔓状のブナとなるものもある。一七時間の日長は、北限地帯の六月におけるブナ生育期の日長に相当する。実際に、北海道のブナは、成長が速く、本州中部の二倍となる。ところが興味深いことに、林冠木のブナの寿命は、北限地帯で平均二〇〇年前後、最大二五四年であって、北になるほど寿命が短くなる傾向があり、本州中部の最大四五〇年の二分の一程度である。分布域の北と南とは、ブナの種特性が変わってきているのである。

寿命二〇〇年の数値は、共存できる他種との比較でみると、ミズナラの三分の二程度で、本州での両者の関係とは逆転している。また、更新の仕方を見ても、地滑り地などに最初に侵入し、遷移の初期に生える先駆樹種の態様をなしている。

このように、ブナは日長の影響をうけ、成長は速く、寿命は短く、裸地に更新し、本州のブナのイメージと異なった先駆樹種の姿となる。

5 競合樹種との棲みわけの成立

ブナの最も好む立地は、湿潤から適潤の褐色森林土の土壌とされている。本州多雪地帯では、この土壌型で大面積の純林を形成する。しかし、北海道のブナ林では、より乾燥した土壌に成立する頻度が高い(渡辺ら一九八九)。これは降水量の減少、即ち乾燥気候が、ブナの北進を阻む、とする最もよく信じられている説を否定する大きな根拠となっており、この性質も北海道産のブナの特徴といえよう。

黒松内営林署管内の泊川の原生林で、三〇年前に調査した資料をもとに、ブナ林の空間的階層構造について解析してみた(渡邊ら一九八七)。一般にブナ林は林床にチシマザサなどが優占し、更新が悪いとされている。ところが、生育地が急になればなるほどブナは階層的に連続しているのである(図3)。この理由についてはよく解らないが、ブナの更新に適している下層植生が生育していることの他に、太陽光線の入射角度などが、総合的に関係しあっているものと考えられる。泊川や大平川での急傾斜地のブナ純林の形成と維持は、ブナの更新機構に根本的な問題を提起している。

このように、北海道のブナについての解析が進めばすむほど、ブナの様々の性質が浮きぼりにされてきた。そして、完新世になつての気候温暖化に伴う北進は、ブナそのものの性質を変えてきたものとして理解される。ブナがブナ本来の性質でなくなつたとき、温度・湿度的には適応範囲内であっても、北に生育域を拡大することができない。豪雪地帯のブナは、純林を形成し、他種の傘下では生きていけない

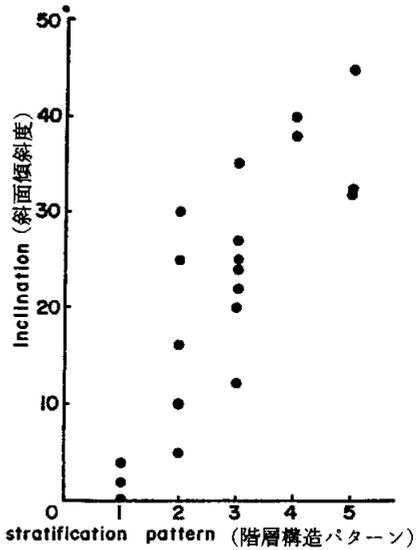


図3 斜面傾斜度とブナ林階層構造との関係
 断層構造パターン数値の高いほど、階層別個体数のモードが低い階層にあり、かつ、構造的に複雑 (Stratification Pattern 1-Mode is M_1 layer and its frequency is above 50%, 2-Mode: M_2 , and frequency is under 50%, 3-Mode: M_3 , 4-Mode: M_4 , 5- $M_5 \sim M_6$: average distributed.)

森林を包含するものであった。この鈴木の方々は、現在、宮脇ら(一九六四)によって、上級単位のブナチシマザサ群団として扱われ、鈴木らの示したブナチシマザサ群集は北海道のブナ林についてのみ用いられる。これは、近年、北海道ブナ林植生を詳細にわたり調査・分析してまとめた二つの研究(福島ら一九八四、武田ら一九八四)の結論である。北海道ブナ林の植生単位を示すと表1のとおりである。

群集の下級単位についての福島らの見解を表2にしめす。福島らは、分布地域、地形、土壌型とブナ林の種組成との関係に検討を加え、三亜群集、七変群集、四亜変群集に区分した。この植生区分は、実際に北海道のブナ林を探訪した場合の植生の違いを識別するのに便利である。

特性をもっている(渡邊一九八五)。北進していつても、もし競合する他種とのニッチが重なるようになると、棲みわけが生じる。ミズナラ、トドマツ、ダケカンバなどの競合する樹種が、ブナ北進を妨げ、その速度を遅らせ、現在の北限を形成させているのは、以上の理由によるものと考ええる。気候が著しく変動して、競合する他種とのバランスが壊れたとき、新たな北限界が成立しよう。

6 ブナ林の植生単位

函館から江差に至る街道の、峠部落から北方の鶴川上流のブナ林は、鈴木ら(一九四九)によって、ブナチシマザサ群集が記載されたところである。この報告は、現在、わが国の植生単位の調査によく用いられている、チューリッヒ・モンペリー学派の調査法に基づいた、裏日本ブナ林に関する最初のものである。鈴木らのブナチシマザサ群集は、北海道のみならず、裏日本全般にわたるチシマザサ優占の

7 北海道のブナ林分布

ブナの天然林は、函館管林支局管内の約半分を占める。最もすばらしいブナ林のあったところは、檜山管林署管内の厚沢部川流域ではなかったかとされている。館脇によると、支流のスガ沢が最高で巨木が林立していたという。一九五五年五月、館脇教授にお供して、支流の糠野川流域の代表的なブナ原生林を調査する機会にめぐまれた。ブナの樹冠は二八米に達し、おそらく北海道のブナ林としては最高の樹高に属するものであった。また、階層的にもブナが連続している林分であった(図4)。低木層は、オオカメノキがオクヤマザサを抜き顕著で、林床に

はオクヤマザサが優占し、ハイイヌガヤのほか、とくに、オオバクロモジが生育していた。この林型は典型的な裏日本ブナ林のタイプである。

図5は一九四六年、函館管林局が作図したブナ材積分布図である。この当時まで、国有林、道有林

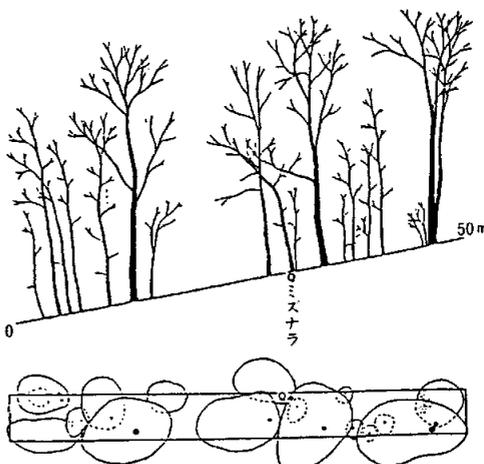


図4 厚沢部川上流大糠野ブナ林 (館脇 1956)

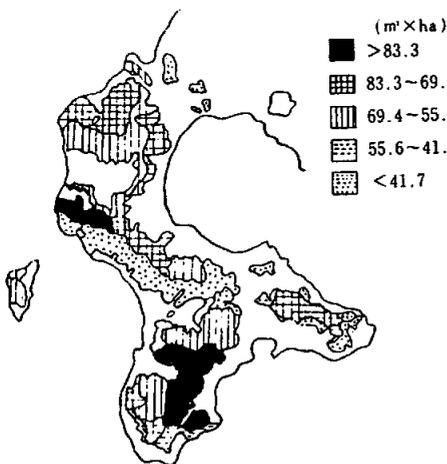


図5 ブナ材積分布図 (館脇 1948)

表1 北海道ブナ林の植生単位

ブナクラス (<i>Fagetea crenatae</i> Miyawaki, Ohba et Murase, 1964)
: 日本冷温帯林の植生
ブナーササオーダー (<i>Saso-Fagetalia crenatae</i> Suk-Tok, 1966)
: 日本の表日本・裏日本のブナ林植生
ブナーチシマザサ群団 (<i>Saso kurilensis-Fagion crenatae</i> Miyawaki, Ohba et Murase 1964)
: 裏日本のブナ林植生
ブナーチシマザサ群集 (<i>Saso kurilensis-Fagetum crenatae</i> Suz-Tok 1949)
: 北海道のブナ林植生

表2 北海道のブナーチシマザサ群集の下級単位

A. オシダ亜群集 (Subass. <i>dryopteridetosum</i> Hukusima et al. 1984)
識別種: オシダ, エゾアジサイ, ミゾシダ, トチバニンジン, タニギギョウ, フッキソウ
分布と立地: 狩場山を除く全域; 海拔75~470m, 斜面中部以下
A-a. ミヤマカンスゲ変群集 (<i>Carex dolichostachya</i> var. <i>glaberrima</i> variant)
識別種: ミヤマカンスゲ, トチノキ, アケボノシュスラン, スミレサイシン, ヒロハノユキザサ
分布と立地: 桧山, 知内; 海拔200m以下, 斜面中部以下
A-b. 典型変群集 (Typical variant)
分布と立地: 狩場山を除く全域; 海拔470m以下, 緩斜面中部~上部
B. 典型亜群集 (Typical subassociation (Hukusima, et al. 1984), emend)
Syn. ブナーチシマザサ群集のシラネワラビ亜群集, ハイイヌツゲ亜群集, 福嶋等1984, 千葉大・園芸・学術報告33: 127, 128, Table 2
分布と立地: 全域; 海拔95~720m, 斜面中部~上部, 平尾根
この亜群集は3つの変群集を含んでいる。シラネワラビ変群集とハイイヌツゲ変群集の識別種はそれぞれオシダ亜群集, ホツツジ亜群集に共通に出現している。しかも, シラネワラビ, ツルツゲを除くそれらの種の大部分は, その2亜群集に分布の中心をもっており, 2つの変群集へは, それら亜群集から進出してきたものとみることができる。事実, その傾向はハイイヌツゲの変群集の識別種に顕著である。
B-a. シラネワラビ変群集 (<i>Dryopteris austriaca</i> variant)
識別種: シラネワラビ, ユキザサ, タゲシマラン
分布と立地: 長万部, 狩場山, 知内; 海拔230~640m, 緩斜面中部以上, 平尾根
B-b. 典型変群集 (Typical variant)
分布と立地: 黒松内, 遊楽部岳, 桧山; 海拔95~460m (200m以下に分布の中心), 平地, 緩斜面中部以上, 平尾根
B-c. ハイイヌツゲ変群集 (<i>Ilex crenata</i> var. <i>paludosa</i> variant)
識別種: ツルツゲ, オオバスノキ, アクシバ, ハイイヌツゲ, ヤマウルシ, ハナヒリノキ, ムラサキヤシオ, コヨウラクツツジ
分布と立地: 全域; 海拔150~720m, 斜面中部~上部
C. ホツツジ亜群集 (Subass. <i>tripetaleietosum</i> (Hukusima et al. 1984) emend)
Syn. ブナーチシマザサ群集のキタゴヨウ亜群集, 福嶋ら1984, 千葉大・園芸・学術報告33: 129, Table 2
識別種: ホツツジ, アカミノイヌツゲ
分布と立地: 全域; 海拔90~560m, 尾根 (やせ尾根)
この亜群集は2つの変群集を含んでいるから, それら変群集は地理的に異なる分布域をもっている。2つの変群集の間では前亜群集のハイイヌツゲ変群集識別種はほとんど, ホツツジ, アカミノイヌツゲの勢力が強く, 生育立地も共通性が高いことにより1つの亜群集として再整理された。
C-a. 典型変群集 (Typical variant)
分布と立地: 桧山を除く全域; 海拔90~550m, 斜面上部~尾根
この変群集の中には, 次の2つの亜変群集が区分された。
C-a-(a). 典型亜変群集 (Typical subvariant)
分布と立地: 典型変群集と同じ
C-a-(b). オオイワカガミ亜変群集 (<i>Shortia soldanelloides</i> var. <i>magna</i> subvariant)
識別種: オオイワカガミ, マルバマンサク, リョウブ
分布と立地: 知内; 海拔235~360m, やせ尾根
C-b. キタゴヨウ変群集 (<i>Pinus parviflora</i> var. <i>pentaphylla</i> variant)
識別種: キタゴヨウ, ハクサンシャクナゲ
分布と立地: 桧山, 知内; 海拔90~560m, やせ尾根
この変群集の中には, 次の2つの亜変群集が区分された。
C-b-(a). ツルツゲ亜変群集 (<i>Ilex rugosa</i> subvariant)
識別種: ツルツゲ, カクミノスノキ, ツリバナ, ヒメカンスゲ, ヒノキアスナロ
分布と立地: 桧山, 知内; 海拔260~560m
C-b-(b). リョウブ亜変群集 (<i>Clethra barbinervis</i> subvariant)
識別種: オオイワカガミ, マルバマンサク, リョウブ, ツルアリドウシ
分布と立地: 知内; 海拔240m以下

をつうじて、ブナの伐採は少なかつたので、原生状態のブナの分布をしめす貴重な記録である。材積は林班を基準としているので、疎開地も含み、現存量は低く表示されている。現在、まとまったブナ林を見ることのできるものは、黒松内営林署管内であらう。大平山や狩場山の地域では、急傾斜地から平坦にかけてのブナ林を観察することができる。

奥尻島のブナ林はブナ林相としては普通で、注目

すべきものはないが、林床植物には温帯系の植物が多く、特筆すべきものがある。林床型としてはヤブコウジ群落など北海道本島ではみられない群落型で、また、蘭科植物の豊富なことも特徴的である。特記すべきは、温帯系日本要素のケンボナシ、アラゲヒヨウタンボク、シユンラン、オクシリエビネ、コアツモリや、日華要素のジャノヒゲ、ナガイモが隔離分布し、分布限界を形成していることである。

ブナはくさりやすく、狂いやすく、かつては価格もトドマツの二分の一以下と安く、木材が豊富であった時代には、燃料のほかは殆ど手が付けられなかった。北限の白井川道有林でのブナの伐採も一九六〇年代以降のことであった。それまでは、トドマツのほか広葉樹はミスナラなどに限定して伐採された。ブナが資源として見直されてきたのは、床板や家具、とくに曲げ家具としてはミスナラとともに最良の樹

種であること、パチンコの裏板としてはこれにまさるものはないこと等であり、また、パルプの収量が高く、下級材はパルプ材として大量の用途が開けたことによる。戦後わが国の高度成長は、ブナがその一翼をになったといっても過言でない。

わが国温帯を特徴する最も普遍的な自然であるブナ林の保全が意識されたのは、最近のことである。

欧州では、ブナの生ずるところ、その土地は常に美しいといわれ、森の母と呼ばれて、花言葉は、繁栄をあらわす「繁盛」、「成功」となっている。ここで、何故そうなのか、その理由について、森林立地の立場からの私見を述べよう。欧州でブナが優占する森林は、石灰岩か石灰分を含んだ地質の地域が多い。しかも、北に生育している場合ほど、この傾向はいちじるしくなる。北方になるにしたがい土壌は酸性化し、牧草や畑の生産力は、地質的にブナが生育するような石灰分を含んだところが高くなる。よって、ブナが生えている土地は繁栄をもたらすのである。

日本のブナも石灰質の立地でとくによく生育する。北限地帯の大平山周辺や、南限地帯の九州の五家庄の樅木などの分布限界地域では、特にその傾向が著しくなる。ブナ北限地帯において、筆者は、おそらく大平山地域にはブナが相対的にみて早い機会に定着できたものと考えている。ホシガラスによる貯食散布によった種子は、構造山地の石灰質の立地条件にめぐまれて、比較的容易に定着化がはかられた。その傍証として、うぐい沼と黒松内間の四七キロの北進速度は、単純に年二二三〜三九一米と計算された。これは、あまりにも散布速度が速い。うぐい沼と黒松内のちょうど中間地帯にある大平山地域にブナは相対的に早く生育していた、とする見解も成り

立とう。

引用文献

福嶋 司・梨本 真・渡辺 至：1984. 千葉大学園芸学部学術報告 33 : 117-131.
 萩原信介：1988. 国立科学博専報 21 : 99-106.
 五十嵐八枝子・安村史子：1989. 三六日生態会講演集74.
 前田保夫：1980. 日本の自然 : 192-201. 岩波書店
 宮脇 昭・大場達之・村瀬信義：1964. 丹沢大山庄術調査報告書 54-102. 神奈川県
 中村 純・塚田松男：1980. 高知大学研報14(3) : 25-28.
 那須考梯：1981. 第四紀研究 20-3 : 200.
 Sakaguchi, U. : 1989. Bull. Dep. Geography Univ. Tokyo 21 : 1-17.
 芝野伸策・渡邊定元：1988. 三五日生態会講演集 139.
 鈴木時夫：1949. 日本林学会誌 31 : 138-145.
 ・岡本省吾・本多啓七：1963. 日生態会誌 13 : 216-226.
 武田義明・中西哲夫：1984. 神戸大学教育学部研究収録72 : 145-154.
 田中 壤：1900. 大日本山学会報(209) : 11-22
 館脇 操：1948. 生態学研究11 : 1-6. ; 1954. 植物生態会報 3 : 250-270. ; 1956. 函館管林局 銀葉(3) : 1-22.
 ・辻井達一・河野昭一：1960. 日生態会誌 10 : 120-123.
 Tsukada, M. : 1982a. Bot. Mag. Tokyo 95 : 203-217. ; 1982b. Jap. J. Ecol. 32 : 113-118.
 Vander, S. B. & Balda, R. P. : 1977. Ecol.

Monogr. 47 : 89-111

渡辺至・福嶋司・梨本真：1989. 三六日生態会講演集75.
 渡邊定元：1985. 北海道天然生林の樹木社会学的研究1-157. 北海道管林局. ; 1986. 北海道の自然(26) : 28-33. 北海道自然保護協会
 ・芝野伸策：1987. 大平山自然環境保全地域調査報告書 173-211. 環境庁

