

分布最北限ツバメの沢ブナ林の林分構造

小林 誠* 渡邊 定元**

I. はじめに

1. 研究目的

ブナは日本における冷温帯の標徴種とされ、冷温帯において代表的な優占種である。現在ブナ林の分布の北限は、北海道南部黒松内低地帯に存在し、黒松内低地帯以北はブナを欠く広葉樹林、および広葉樹と針葉樹とが混交する汎針広混交林が成立する(図-1)。北海道の平野部において、その気候は冷温帯領域であることから(渡邊1967)、北海道における冷温帯域と冷温帯の標徴種であるブナの北限が一致しない(図-2)。温度的環境からみれば、さらに北方の立地にもブナは生育可能であるが、最北限の「ツバメの沢ブナ保護林」以北にはブナ林は存在しない。この黒松内低地帯を境にしてブナが突如姿を消す現象については、明治以来さまざまな研究アプローチがなされてきているが、いまだ定説は存在しない。このように植物の分布域の拡大・縮小、分布の限界域の形成に関わる問題に関しては、地史的な観点からの

アプローチも重要であるが、本研究では、ブナの分布北限域におけるブナ個体群の構造と動態の視点からの知見を得、分布最北限のブナ林の明確な位置づけを試みることを目的とする。また日本列島のような湿潤気候下において、植物の分布を決定付ける支配的な環境要因は気候レベルでの温度環境傾度であり、多くのブナ林の生育域が暖かさの指数45-85の範囲内である冷温帯に成立し、気候帯を指標することからも、気候変動の指標種としても捉えることができる。よって地球温暖化が予測される中で、日本の冷温帯を指標するブナ林の動態を明らかにすることは、気候変動を捉える上で重要な課題である。

2. 北限のブナ林について

(1) 研究小史

ブナの北限が黒松内低地帯に位置する事実は、1900年にはすでに知られており(本多1900)、以来黒松内低地帯を境にブナが突如姿を消す原因について、様々な分野からの研究アプローチがなされてきている(本多1900、

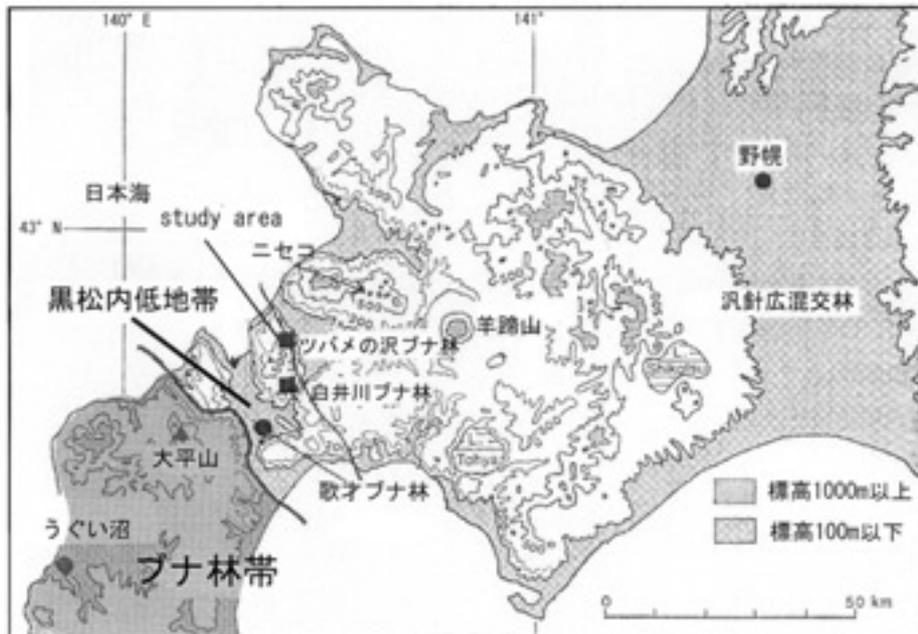


図-1: ブナ北限地域図

* 立正大学地球環境科学研究科大学院生

** 立正大学地球環境科学部

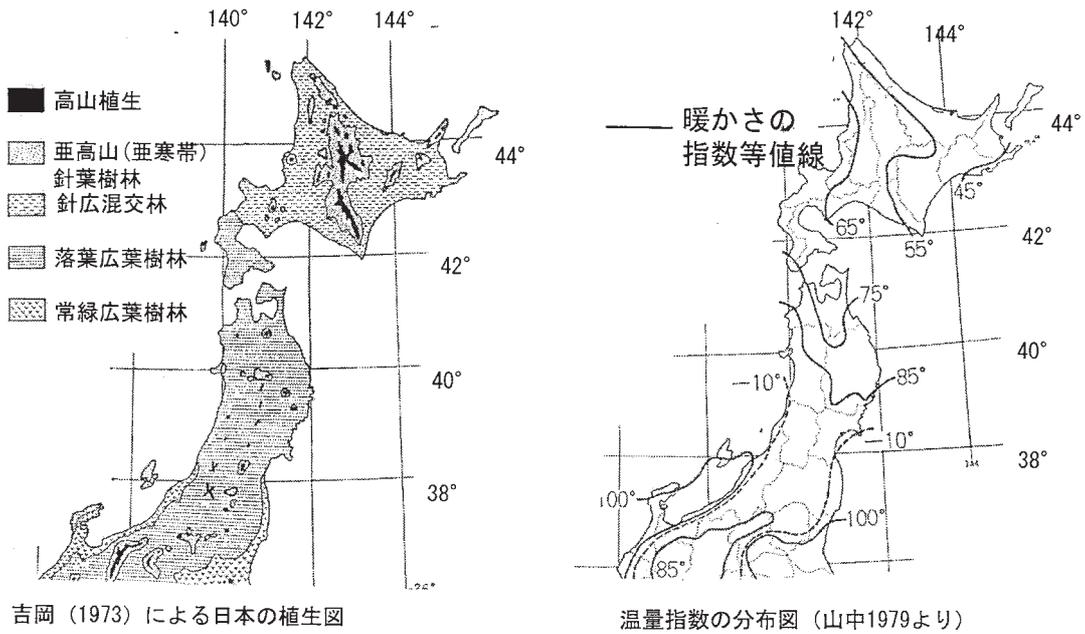


図 - 2 : 北日本の植生図と暖かさの指数 (WI) の分布図

田中1900、南部1927、古畑1932、塚田1982、植村ほか1983、武田・中西1984、吉良ほか1976、渡邊1985、大森・柳町1988、林1996、梶・北畠1999、北畠2002)。ブナ北限域において、館脇 (1948、1958) は渡島半島におけるブナの分布状態を示し、分布北限域において主な隔離分布するブナ林の位置を示すとともに、それらの林分について群落学的研究を行った。現在における北限域のブナ林の分布状況は、紀藤 (2001) の報告に詳しい。館脇ほか (1958) は、ブナ北限域大平山における調査から、標高900mの森林限界付近にブナ林の存在を明らかにした。加えて渡邊・芝野 (1987) は、大平山の急傾斜地におけるブナ林の階層構造を報告した。また、黒松内低地帯の連続分布以北に隔離分布するブナ個体群の分布高度は、北にいくほど高標高に分布していることから (図 - 3) (渡邊1987)、これをホシガラスなどの貯食行動による高標高域への不連続な種子散布によるものとし、ブナは山岳から分布域を広めるという見解を示した (渡邊1987)。五十嵐 (1994) は、渡島半島における花粉分析から、大平山 (大平沼：標高200m) のブナ林成立年代は、約40 km 南東のうぐい沼 (標高10m) よりも約200年程度早いとし、渡邊の見解を支持した。またこれに通じる研究事例として星野 (1998) は、大平山に近い狩場山塊においては約3000BP にすでにブナ林が成立していたことを明らかにした。北海道道南におけるブナ林の変遷としては、花粉分析から約6000年前には渡島半島南部にブナ林が存在し (五十嵐1994)、黒松内低地帯における最大のブナ個体群歌オブナ林に近い歌オ湿原立正にブナ林が成

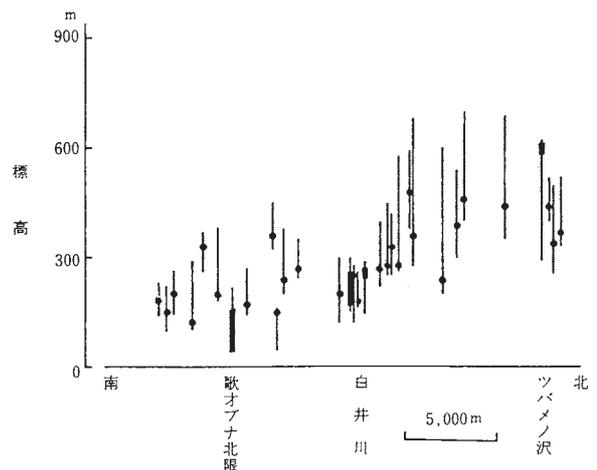


図 - 3 : ブナ分布北限域朱太川右岸地域南北方向のブナ林分布高度 (渡邊1987)

立したのは、約680年前 (Sakaguchi1989)、または1000年前後 (紀藤2001) とのことが明らかとなった。現在ブナ林分布の最北限は、歌オブナ林よりさらに北へ約17 km に位置する「ツバメの沢ブナ保護林」 (図 - 4) であり、黒松内低地帯以北に隔離分布する個体群のひとつである。ブナ北限域におけるブナ林の概況・林分構造・諸説略解については渡邊 (1987) に詳しいが、詳細な研究事例としては真山・渡邊 (1988) などがあげられ、ツバメの沢ブナ林においてその林分構造および立地環境について報告し、良好にブナが更新する様や急傾斜地での卓越を示した。最近の研究では、黒松内低地帯における夏季の高温や晩霜害などの環境因子にブナの北進阻害要因を求めた説 (大森・柳町1988、林1996) や、種子散布



図 - 4 : ツバメの沢ブナ林位置図

歴史的沿革説 (田中1900、南部1927) を支持する立場から、ブナがさらに北進する可能性を示した研究や (五十嵐1994、紀藤・瀧本1999、紀藤2001)、ニッチ境界説の支持的立場から、捕食者の生息地選択の面からの考察や (北畠・梶2000)、群集構造変異説 (北畠2002) などが提唱されている。また、北限域のブナの肥大成長速度は本州のものに比べ速いことも指摘されている (萩原1988)。いずれにしても、調査地における「ツバメの沢ブナ林」は、黒松内低地帯をさらに北進し、高標高に成立したブナ林の姿であり、1986年の真山・渡邊らによる調査以後は、その林分構造について研究した事例は存在しない。

(2) 北海道の冷温帯領域について

エネルギーや物質の循環を通して、生物と無機的環境が一体となったものが生態系 (Ecosystem) であり、地球上の陸上生態系を概観すると温度環境傾度では熱帯雨林から極地のツンドラ、乾湿環境傾度では熱帯雨林から砂漠といったように、生物社会は様々な環境傾度のもとで特色ある生態系を形成している。その中でも森林は地球上で最も発達した生態系であり、それは同時に環境の影響を最もよく反映するものであるといえる。指標植物 (Indicator Plant) の概念を広げていくと、個々の植物ばかりではなく植生も環境の指標とみなすことができ、森林の場合は特に広域的な気候指標として重要なものと

認識される (山中1979)。植物の生育は温度と乾湿度によって定義され、日本のような湿潤環境下において、植物の分布を決定付ける支配的な環境要因は温度環境傾度であり、森林帯というのは気候レベルでの樹木の棲み分け・配列である。吉良 (1949) は温度環境傾度をもって森林帯を区別する基準として、暖かさの指数 (月平均気温 - 5 の積算温度) を用いた。その中で冷温帯落葉広葉樹林帯は、暖かさの指数で45 - 85の範囲内と位置づけられ、ほとんどのブナ林がその範囲内に成立していることからブナは冷温帯の標徴種とされてきた。

北海道の温帯領域については、本多 (1900) は北海道の西半分を温帯領域とした。ずいぶん長い間この北海道の西半分は冷温帯、東半分は亜寒帯と考えられてきた。しかし暖かさの指数からみると北海道の平野のほとんどすべてが45以上であり、また北見の平野に水稻が実り、石狩低地帯には温帯系の植物が広く分布し、温帯系の樹種ウダイカンバ、ミズナラ、カツラ、シナノキ、エゾイタヤがオホーツク海側の山地を彩る姿から、そこを亜寒帯 (北方林帯) と呼ぶにはふさわしくない (渡邊1967) との見解は、妥当である。館脇 (1955) は、道南黒松内低地帯以南は冷温帯、以北の地域は冷温帯系広葉樹と亜寒帯系針葉樹の混交する冷温帯から亜寒帯への推移帯と考え、これを汎針広混交林と命名し、広い意味での冷温帯とした。北海道において平野のほとんどがブナの分布範囲である暖かさの指数45 - 85の条件を満たしており、生育期間の温度に関してみてもブナの生育可能範囲に入る。しかしブナは北海道の平野部全域には分布しておらず、黒松内低地帯で分布が途切れ、以北は汎針広混交林が成立している。冷温帯の標徴種であるブナの分布が黒松内低地帯で途切れ、北海道における冷温帯領域とブナの分布北限が一致しない事実は、分布が何かしらの要因によって制限されているとみることができる。

(3) ブナ北限形成要因諸説

(ア) 山火事説 (本多1900)

ブナの生育限界を年平均気温6 と考え、この限界線にあたる石狩低地帯までブナが分布していないのは、ブナが野火に弱いために、石狩低地帯以南に生育していたものが現在の地点まで後退してきたとの推論であり、山火事による後退現象にブナ林の欠落原因を求めた説である。

(イ) 種子散布歴史的沿革説 (田中1900、南部1927)

黒松内低地帯をブナが北限とする要因を、温度、風、

湿度のような環境要因では説明できないことに着目し、氷期に本州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史的な沿革に原因を求めた説である。

(ウ) 羊蹄火山群阻害説 (古畑1932)

古畑は、森林調査の際、渡島駒ヶ岳の噴火により駒ヶ岳周辺に生育していたブナが絶滅した事実に接し、ブナが火山の噴火に弱く、活火山による有珠山や羊蹄火山群の噴火によりブナの北進が阻害されたとする説である。

(エ) 降水量制約説 (Tsukada1982a、b、植村ほか1983、武田ほか1984)

冷温帯の標徴種であるブナの北限が温度要因では説明できないことから、植物の生育に不可欠な水環境、乾湿の環境傾度によってブナの北限が形成されているとした説である。黒松内低地帯の北には生育の限界とされる降水量を満たさない分布阻害地域があることから、分布上のひとつのバリアーとなって北上分布の停滞が起こっていると説である。

(オ) 気候特性反映植生配置説 (吉良ほか1976)

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帯落葉広葉樹が現れるのは、冷温帯の北部にやはり大陸系のブナ欠如型落葉広葉樹林が出現するのと平行した現象であるとし、海洋に囲まれながら日本は大陸寒気団の影響を強く受けることに着目し、冷温帯落葉広葉樹林 (ブナ林) とブナ欠如型落葉広葉樹林が成立するという日本固有の植生配列によるものとする説である。

(カ) ニッチ境界説 (渡邊1985、1986、1987)

温度、乾湿等の物理的な環境要因をもってブナ北限の成立が説明しがたいのは、植物の分布限界が物理的な環境要因だけではなく、同じような生態的地位を持つ樹木の種間関係で棲み分けが生じているとする説。黒松内低地帯のエコトーン (推移帯) において、優占種であるブナと東北アジア要素を主とする混交林帯構成種やトドマツとが、棲み場を選択するうえで類似したニッチを持つようになり、お互いに棲み分けしているとする説で、種間関係を重視した説である。

(キ) 黒松内低地帯高温説 (大森・柳本1988)

黒松内低地帯の低標高域における夏季高気温域がブナ

の生育限界を超えているためとする説である。ブナ帯の上限および下限は、夏季平均気温と最も密接な関係をもっていることから、黒松内低地帯の標高200m以下の低地帯は、夏季平均気温が高温なりブナ林帯下限の温度領域に入り、植生も平衡状態になっていることから、この低地帯をブナが北進することは確率的に難しかったとした。

(ク) 晩霜害説 (林1996)

ブナの開葉は温度に依存しており、温量指数が113 (度・日) 前後になると開葉をはじめ。冬芽の段階ではほとんど低温の被害は受けないが、開葉を開始したブナにとって晩霜は致命的な害を及ぼすため、ブナが開葉を開始する温量113・日を超えてから霜害がある地域が、黒松内低地帯より東方 (岩内・倶知安) に存在するために、霜に弱いブナは北進できないとした説である。

(ケ) 北方ブナ集団の開芽特性原因説 (内因説) (梶・北畠1999)

日本列島各地産のブナ個体の開花フェノロジーが実験圃場 (富良野) に移植後も固定的であり、北海道産の個体がかつても早い開花スケジュールを示すことや、北限地域由来の個体ほど霜害率が高いこと (梶・高橋1999) をふまえ、北限域のブナ個体群は早く展葉することによって得られる利得とともに、霜害に遭いやすいという不利益を内在しており、このことが分布北限域でのブナの生存を左右しているとした説である。

(コ) 群集構造変異説 (北畠2002)

北限のブナ林の更新初期動態に着目し、平坦地と急傾斜地における捕食者 (ネズミ類) の生息地選択と、急傾斜地におけるブナ林の連続的な階層構造から、急傾斜地においては更新速度が速いとし、黒松内低地帯の平坦地においては更新速度の低下が起こり、分布が停滞しブナ帯の北限が形成されたとする説である。

II. 調査地および調査方法

1. 調査地概要

(1) 位置と立地

ツバメの沢ブナ保護林は、北海道後志支庁管内蘭越町の西方、北緯42°47'44"、東経140°23'47"、尻別川水系目名川支流に位置し、保護林の面積は3.04haである。保護林は標高550~620mに位置し、ツバメの沢流域の南尾根北西斜面に広がっており、傾斜角度は20~35°

のやや急峻な地形である。地質は第三紀凝灰角礫岩で、土壌はBD型（適潤褐色森林土）である。保護林での気象観測データはないが、東方11km、標高19mの蘭越観測所の観測データによれば、蘭越の平均値は、年平均気温が7.4、平均気温の最高月は8月で20.9（平均最高気温26.4）、平均気温の最低月は1月で-5.0（平均最低気温-9.8）であり、また年間降水日数は171日、降水量は1、324mm、最深積雪は3月が最高で277cmである。これをもとに気温の減率0.6 / 100mとして算出した保護林の温量指数は、暖かさの指数が41.3~43.7、寒さの指数が-53.6~-56.0である。また最寒月の平均気温は-8.2~-8.6である。本州において、太平洋-日本海傾度におけるブナ林の分布高度幅は、日本海側で暖かさの指数45-85の範囲を上下とも広げて分布している（田中1981）。これは豪雪という環境下における現象と考えられており、日本海側に位置する本調査地で、求めた暖かさの指数が45を下回ったのは、冬季の豪雪が影響していることが考えられる。

ツバメの沢ブナ保護林の林分構成として、尾根部にミズナラ林、ミズナラ・ダケカンバ・ブナ林が成立し、北西斜面の急傾斜地にブナ林が成立している。また、両者の間にはミズナラ・ブナ林が成立し、ブナ林の斜面下部の沢筋に近くにはシナノキ・エゾイタヤ林が成立し、5林型に区分される。また保護林周辺の林型は、尾根の南斜面は高密度にチシマザサが繁茂したダケカンバ・エゾイタヤ林、尾根の東側はダケカンバ・ササ林、北西下部はシナノキ・エゾイタヤ林、西側はダケカンバ・ミズナラ林となっている。このことからブナ林は、他の群落に囲まれ、0.8haにわたり団地状またはモザイク状に生育している（図-5）。

(2) 沿革

ツバメの沢ブナ林は、当初内務省所管の国有林であったが、明治39年に模範林として北海道庁に譲渡された。明治45年の第一次検討案当初より施業対象外地として扱われ、本調査地は現在に至るまで施業はされていない。昭和12年には本邦ブナ自生の最北限地で純林を形成していることから、道有林模範林30周年記念事業として永久保存林に指定され、昭和45年には水源涵養を目的として保安林に指定された。昭和50年10月に、植物生態学上極めて重要な森林であることから、道有林野保護林設定要領に基づき、保護林に指定された。

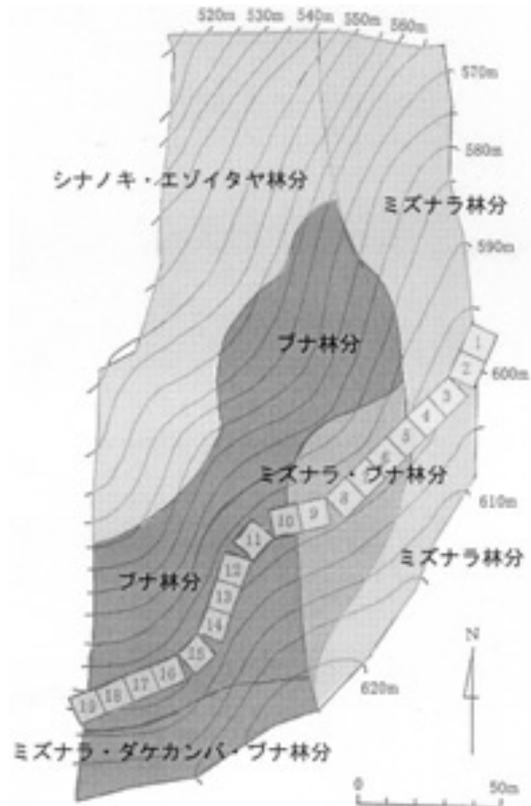


図-5：ツバメの沢ブナ保護林における林型区分と水平推移帯状区位置図

(3) 調査方法

(ア) 水平推移帯状区

ツバメの沢ブナ林において、真山・渡邊（1986）は尾根部から600mの等高線上に水平推移帯状区を設けた。水平推移帯状区はミズナラ林が成立する尾根部から、等高線方向にブナ林が成立する斜面に向かい伸びる10×190mの帯状区であり、10×10mのプロットが19個設定されている。この帯状区は、プロット番号1~4がミズナラ林分、プロット番号5~9がミズナラ・ブナ林分、プロット番号10~19がブナ林分となっている（図-5）。調査は2002年6月、この水平推移帯状区を用いて行った。帯状区の位置の設定に関しては、北海道上川支庁真山良氏から1986年当時の調査資料をご提供いただき、樹木位置図を元にこの帯状区の正確な位置を再現した。この水平推移帯状区を用い、林床植生の植生調査、毎木調査を行った。

林床植生の植生調査は、19個に区分した水平推移帯状区のプロットごとに、2m高未満の下層植生について、出現植物名およびBraun-Blanquet法による被度の記載を行った。また毎木調査は、樹高2m以上の全樹種について、樹高・胸高直径・生枝下高・樹木位置等を測定した。ブナに関しては2m未満の幼樹も含めすべて

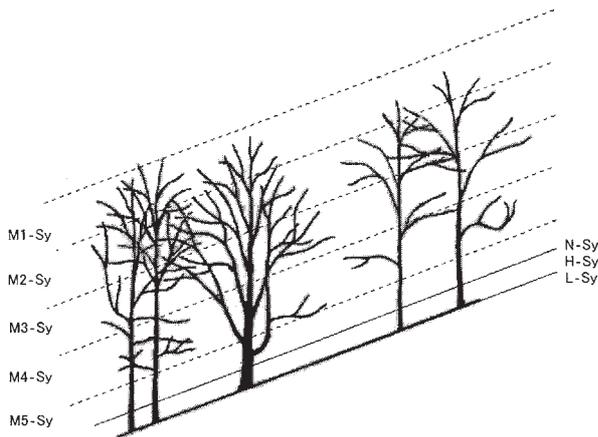


図 - 6 : 森林群落の Synusia 区分 (館脇1948原図を改変)

の個体を測定した。なお胸高直径は地上130cm 高で測定した。

また、この水平推移帯状区を永久プロットにするために、北海道庁・後志森づくりセンターの方から便宜を図っていただき、ナンバー付杭をプロットの区画に設置した。

(イ) 全林調査

1986年真山・渡邊らにより、ブナ生育域の胸高直径6 cm 以上の全個体について、位置および胸高直径が測定された。2002年6月、北海道上川支庁真山良氏からご提供いただいた調査資料をもとに、その樹木位置図によって各個体を識別し、1986年に調査された保護林内のブナ全個体の胸高直径の再測を行った。なお胸高直径は地上130cm で測定した。

2. 解析方法

(1) 空間分布特性 (Synusia の概念)

階層構造、および植物の空間分布特性による分類に際して、渡邊 (1985) による Synusia の概念を用いた。

高木層の種間関係を捉える場合、高木層を一グループにまとめるよりも、空間的に利害を同じくするいくつかの層に分け、層ごとに種および種間関係を分析することが实际的である。よってその調査プロットにおける最高樹高の個体の樹高を100%とし、高木・亜高木などを最高樹高に対する相対値を求め、上層のものより M1 - Sy ~ M5 - Sy の5層の Synusia、および草本植物の H - Sy、つる植物の L - Sy に層化したものである (図 - 6)。

(2) 限界樹高と土地生産力の捉え方

原生林において限界樹高は、その生育環境の土地生産力を表している (渡邊1985)。樹木の樹高成長は限界があり、限界樹高は種により、または立地の環境により応じて異なる。ひとつの群落において、到達できる限界の樹高はその群落における地位、すなわち土地生産力を表す。

(3) 最大樹高区分と階層区分

階層構造の解析に際して、各プロットでの最大樹高の個体の値を用い、その最大樹高の分布から水平推移帯状区の19プロットを、12m 区 (プロット番号1 ~ 3)・14m 区 (プロット番号4 ~ 5)・16m 区 (プロット番号6 ~ 8)・20m 区 (プロット番号9 ~ 13)・22m 区 (プロット番号14 ~ 19) と、プロット数はそれぞれ異なるが、5つに区分した (図 - 8)。なお、限界樹高に達した個体の存在しないプロットについては、隣接プロットの個体を用いて区分した。階層構造の解析の対象としたのは、本調査地に生育し北海道針広混交林帯における林冠構成種 (M1 - Sy 構成種)、ブナ・ミズナラ・ダケカンバ・シナノキである。これらの樹種の選定には、渡邊 (1985) の資料を参考にした。各 Synusia におけるそれらの樹種の出現頻度を求め、階層構造を解析した。

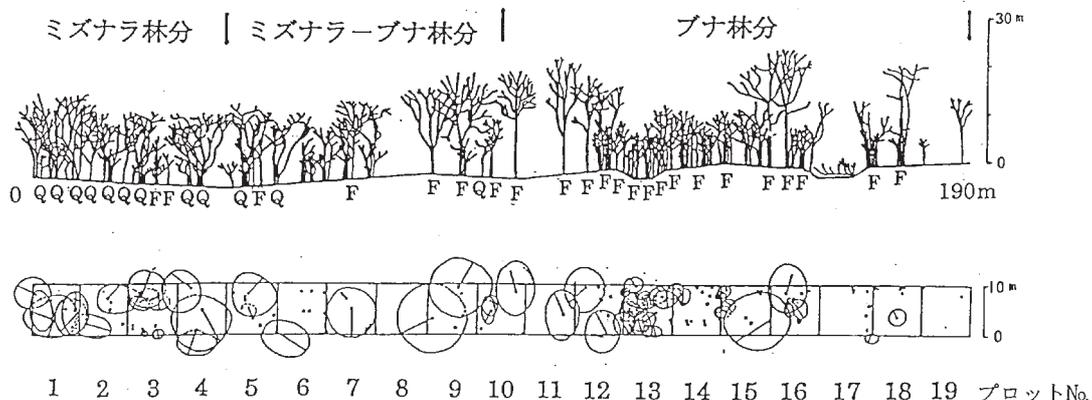


図 - 7 : ツバメの沢ブナ林水平推移帯状区における樹木位置図 (真山・渡邊1988) F はブナ, Q はミズナラを表す。

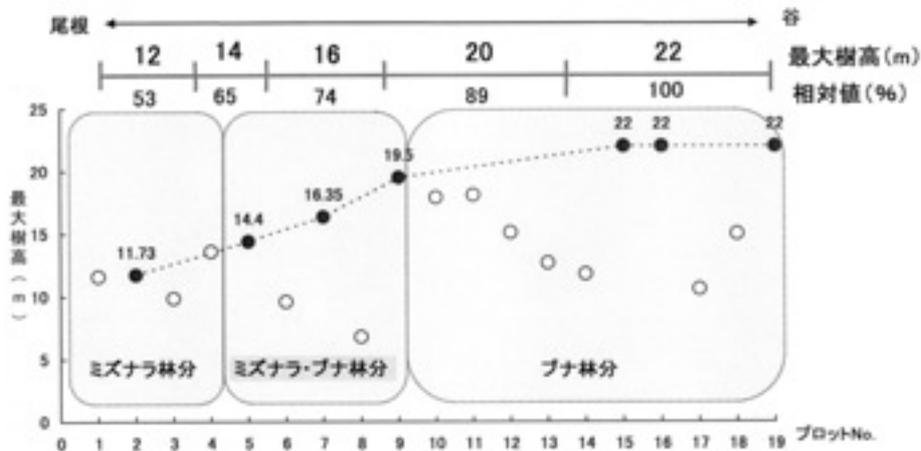


図 - 8 : 水平推移帯状区における各プロットの最大樹高の推移

III. 結果および考察

1. 林床植生

(1) 林床植生の分類

鈴木 (1949) は、北海道のブナ林の植生についてブナ - チシマザサ群集と記載した。その後、福島ほか (1995) により新たにブナ - チシマザサ群団、ブナ - チシマザサ群集と整理された。北海道のブナ林は現在、日本列島における植生単位のうち、ブナクラス (日本冷温帯林の植生)、ブナ - ササオーダー (日本の表日本・裏日本のブナ林の植生)、ブナ - チシマザサ群団 (裏日本のブナ林植生)、ブナ - チシマザサ群集 (北海道のブナ林植生) として位置づけられている。今回の植生調査の結果によると、ツバメの沢ブナ林は福島らによるブナ - チシマザサ群集の典型亜群集に属する。なおこの典型亜群集の中で尾根に近いミズナラ林分およびミズナラとブナの混交林分ではハイヌツゲ変群集、谷沿いに近いプロットでは典型変群集に相当した。

(2) 16年間の林床植生の变化

2002年の植生調査の結果、水平推移帯状区全体で48種が確認された。これに16年前の調査では出現したが、今回の調査では確認できなかった6種を入れ、54種をそれぞれの種の空間分布特性により分類し、それらの16年間の变化をみた。北海道におけるそれらの種の空間分布特性は、渡邊 (1985) の資料を参考にした。

M1 - Sy 構成種に分類される種はブナ、ミズナラ、ダケカンバ、シナノキの4種が林床に現れた。1986年の調査でブナの更新の著しかったプロットは、今回の調査において2m以下の個体が少なくなっていた。これらのブナは林床植生の2mから成長して進界していったこ

とにより被度が減少したと考えられる。後で述べる多数のブナ進界木の存在はこれを支持している。2002年の調査においてブナの幼樹は、1986年の調査時のような局所的に被度が高いプロットの存在はなく、希少局所的な更新という形ではみられなかったが、帯状区全体にブナは出現していた。ブナ以外の樹種ではミズナラがミズナラ林分の林床で出現するが、全体的にみて M1 - Sy 構成種は林床から減少していた (表 - 1)。

M2 - Sy 構成種に分類される種はエゾイタヤ、アズキナシ、ナナカマド、シウリザクラの4種が林床に現れた。この4種は特に被度の高いプロットはなく、1986年の調査時と同様の分布傾向を示した。しかし出現するプロットに若干の移動がみられた (表 - 2)。

M3 - Sy 構成種に分類される種はコシアブラ、チシマザクラ、ヒロハツリバナ、ホオノキ、エゾヤマザクラ、ヤマウルシの6種が林床に現れた。この階層の構成種はどの樹種も出現頻度が少なく、16年前の調査で確認されたホオノキ、エゾヤマザクラ、ヤマウルシが2002年には確認されず、1986年には確認されなかったコシアブラ、チシマザクラ、ヒロハツリバナへと種がすべて入れ替わっていた。ツバメの沢ブナ林の本帯状区において、林床に現れる M2 - Sy、M3 - Sy 構成種が貧弱であることが特徴である (表 - 3)。

M4 - Sy 構成種に分類される種はオオカメノキ、エゾユズリハ、ミネカエデ、ハウチワカエデ、コマユミ、ツノハシバミ、ノリウツギの7種が林床に現れた。オオカメノキは16年前の調査と比べ被度の増加がみられた。この他にも、ミネカエデがミズナラ - ブナ林分で増加、エゾユズリハ、ハウチワカエデ、コマユミなどの樹種でも増加の傾向がみられた (表 - 4)。

M5 - Sy 構成種に分類される種はチシマザサ、ハイイ

表 1 : 林床における M1-Sy 構成種の16年間の被度の変化

種名	年次	プロット No																		
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19
ブナ	1986		+	+	+	1	+	+	2	3	3	4	5	4		1			+	+
	2002	+	+	+	+	+	+	+	+	1	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
ミズナラ	1986																			
	2002		+		+															
ダケカンバ	1986													+					+	
	2002																			
シナノキ	1986				+		+	+		+	+					+			+	
	2002						+									1				

表 2 : 林床における M2-Sy 構成種の16年間の被度の変化

種名	年次	プロット No																		
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19
エゾイタヤ	1986						+				+			+		+			+	
	2002	+	+					+					+	+	+				+	+
アズキナシ	1986					+	+	+	+											
	2002						+	+	+		+									
ナナカマド	1986								+					+					+	+
	2002										+		+		+	1				
シウリザクラ	1986																			
	2002														+	1	+			

表 3 : 林床における M3-Sy 構成種の16年間の被度の変化

種名	年次	プロット No																		
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19
コシアブラ	1986																			
	2002									+			+							
チシマザクラ	1986																			
	2002	+	+	1																
ヒロハツリバナ	1986																			
	2002																		+	
ホオノキ	1986														+					+
	2002																			
エゾヤマザクラ	1986		+	1				+			+							+		
	2002																			
ヤマウルシ	1986								+	+										
	2002																			

表 4 : 林床における M4-Sy 構成種の16年間の被度の変化

種名	年次	プロット No																		
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19
オオカメノキ	1986	4	1	1	+	2	+	+	+	+	1	+	+	+	1	+		+	1	1
	2002	3	2	1	2	3	3	2	1	2	2	1		+		2	+	+	3	3
エゾユズリハ	1986	+	+	+	+	+	+	+	+					+		+	+	+		
	2002	+	1	+	+	+	+		+	1		+		+	1	+		+	+	1
ミネカエデ	1986					+	+	+		+	+	+	1	+	+		+	+	+	
	2002		+	+	+		+	1	1	1		+			+	+			+	
ハウチワカエデ	1986																			
	2002	+	+			+	+	+		+	+		+	+		+		2		+
コマユミ	1986									+	+									
	2002		+	+			+	+	+		+			+	+					
ツノハシバミ	1986	+	+	+	+	+	+	+	+		+			+	+			+	+	
	2002	+	+	+		+			+										+	+
ノリウツギ	1986	+			+						+									+
	2002										+									+

表 5 : 林床における M5-Sy 構成種の16年間の被度の変化

種名	年次	プロット No																		
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19
チシマザサ	1986	2	4	3	2	1	3	2	2	2	+	+	+	1	4	2	1	5	5	4
	2002	2	3	1	3	3	3	2	3	3	2	1		1	2	3	2	2	3	2
ハイヌガヤ	1986	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+		+	+	+	
	2002	1	1	+	1	1	1	1	+		1	+	+	+	+	+				+
オオバクロモジ	1986	+		+	+	+		+		+	+	+	+	+	+		+	+	+	
	2002	1	1	+	1	+		1		1	+	+	+		2	+	+		+	+
ハイヌツゲ	1986	1	+		+															
	2002	1		+											+	+		+		+
エゾカクミノスノキ	1986	+	+	+	+	+	+	+		+	+	+			+					
	2002	1	+	1	+			+	1											
オオバスノキ	1986				+	+	+			+										
	2002	1	+			+	+	+		2		+		+						
コヨウラクツツジ	1986																			
	2002	3	+		+	+			+	1	+									
クロウスゴ	1986																			
	2002								+			+								
アクシバ	1986																			
	2002								1	+	+	+	+		+				+	+

表 6 : 林床における N-Sy 構成種の16年間の被度の変化

種名	年次	プロット No																		
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19
ツルシキミ	1986	+	+	+	+		+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
	2002	2		1	+	1	1	1	+	+	+	+	+	+			1	+	+	+
ツルツゲ	1986	+	+	+	+	+		+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
	2002	1	+	+		+	+		+		+		+		+		+		+	+
ハナヒリノキ	1986						+			+	+									
	2002	+				+				1			+							

表 7 : 林床における H-Sy 構成種の16年間の被度の変化

種名	年次	プロット No																		
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19
シラネアオイ	1986												+							
	2002											+	+				+	+	+	+
カタクリ	1986																			
	2002			+	+		+	+	+	+		+					+	+		+
キクサキイチゲ	1986																			
	2002		+	1	1	+	+	+		+			+		+	+		+	+	+
ギョウジャニンニク	1986																			
	2002				1	1	+	+	+	+	+		+	+	1	+	+		+	+
オクエゾサイシン	1986																			
	2002										+		+				+			+
オオバタケシマラン	1986												+			+			+	
	2002												+							+
シシガシラ	1986												+	+	+		+	+	+	+
	2002								+				+	+	+	+		+	+	+

* その他
 アキノキリンソウ, イチャクソウ, エゾヨツバムグラ, ツクバネソウ, ホソバトウゲシバ,
 マイズルソウ, ミヤマシダ, ミヤマワラビ, ルイヨウボタン, アカミノルイヨウショウマ
 エゾデンダ

ヌガヤ、オオバクロモジ、ハイヌツゲ、エゾカクミノスノキ、オオバスノキ、コヨウラクツツジ、クロウスゴ、アクシバの9種が林床に現れた。チシマザサは1986年の調査時と比べ被度の高いプロットはなくなっていたが、

帯状区を覆う分布傾向は変わっていなかった。ハイヌガヤ、オオバクロモジも1986年の調査時に比べて被度の増加がみられた。2002年の調査では、この階層には新たに出現してきたツツジ科の植物が多かった。エゾカクミ

表 8 : 林床における L-Sy 構成種の16年間の被度の変化

種名	年次	プロット No																		
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19
イワガラミ	1986																			
	2002			+					+			+	+	+	+	1				
ツタウルシ	1986																			
	2002														1	+		+		+
ツルウメモドキ	1986																			
	2002													+						

ノスノキ、オオバスノキ、コヨウラクツツジ、クロウスゴなどツツジ科植物が尾根近くのミズナラ林で多く、谷のブナ林に近づくにつれ漸次減少していった。これらの樹種の分布から、尾根付近のミズナラ林分が帯状区の中では相対的に乾燥していることが示唆された (表 - 5)。

N - Sy 構成種に分類される種はツルシキミ、ツルツゲ、ハナヒリノキの3種が林床に現れた。林床植物の N - Sy 構成種とは、草本層に生育する低木をさす。この3種の中では、ツルシキミが16年前の調査と比べ被度が高くなっていったが、ツルツゲ、ハナヒリノキの2種については大きな変動はなかった (表 - 7)。

草本植生の H - Sy 構成種に分類される種は、シラネアオイ、カタクリ、キクザキイチゲ、ギョウジャニンニク、アキノキリンソウ、イチヤクソウ、エゾヨツバムグラ、オオバタケシマラン、オクエゾサイシン、シシガシラ、ツクバネソウ、ホソバトウゲシバ、マイズルソウ、ミヤマシダ、ミヤマワラビ、ルイヨウボタン、アカミノルイヨウショウマ、エゾデングの18種が林床に現れた。草本層で特徴的な種は、カタクリ、キクザキイチゲ、ギョウジャニンニクなど春植物が2002年の調査では捉えることができた。またキクザキイチゲ、ギョウジャニンニクなど、ブナ林の構成種の被度が高くなっていった。今回は草本層の出現種のうち7割近くは新規加入種となっていた。また、ブナ林構成種といわれる種も増加してきていたことより、ブナ林としての多様性が高くなり安定してきていることが伺えた (表 - 8)。

つる植物の L - Sy 構成種に分類される種は、イワガラミ、ツタウルシ、ツルウメモドキの3種が林床に現れた。これらの種は、1986年の調査時には確認されなかった種である。出現頻度は少ないが、イワガラミはどの林分においても出現し、ツタウルシはブナ林下でのみ出現する傾向を示した。

2. 樹高分布

(1) 土地生産力と階層構造

各プロットの最大樹高は、今回の調査においても尾根

部から谷部 (ミズナラ林分からブナ林分) へと最大樹高が増大した (図 - 7、8)。林分で見ると、ミズナラ林分は12~14m 区、ミズナラ - ブナ林分は14~20m 区、ブナ林分は20~22m 区に位置した。全プロットでの最大樹高はブナの22m であり、館脇 (1958) の調査時においてもブナの最大樹高が22m であったことから、ツバメの沢ブナ林におけるブナの限界樹高は22m 程度であると推定された。この22m を100%とし、各区分での最大樹高をその相対値で見ると、尾根から谷にかけて53・65・74・89・100%となり、土地生産力は尾根部から谷部にかけて次第に高くなっていることが示された。このことから、ミズナラよりブナは土地価の高いところに生育していることが示唆された。また、M1 - Sy 構成種の最高樹高分布は、12m 区・14m 区においてミズナラ、ダケカンバが林冠層に位置するが、16m~22m 区においてはブナが林冠層に位置し、ミズナラ、ダケカンバは中間層に位置していた。

次に、土地価の異なる各区分の M1 - Sy 構成種の階層分布を表すと、ミズナラ林の成立する12m・14m 区では、ミズナラおよびダケカンバが林冠層を構成し、ブナは M3 - Sy の中間層にまで階層を占めていない。また12m 区においては、ミズナラは各 Synusia に存在していたが、後継木は少なかった。それに対しブナの個体数が多い16~22m 区では M1 - Sy ~ M5 - Sy の各 Synusia を占めていた。すなわち尾根から谷にいくにつれ、上層にブナが出現していることが明らかになった (図 - 9)。また、ブナの幼樹を含めたブナの階層構造を表すと、各区分にブナの幼樹は多数存在し、すべて M5 - Sy に存在した。よって、ブナが林冠層に存在している16~22m 区においては、各 Synusia にブナが連続して存在していることが明らかになった (図 - 10)。

3. 直径界分布

(1) 主要高木樹種の個体数分布

水平推移帯状区における、樹高 2m 以上の主要高木種 (北海道における M1 - Sy 構成種) の個体数分布を

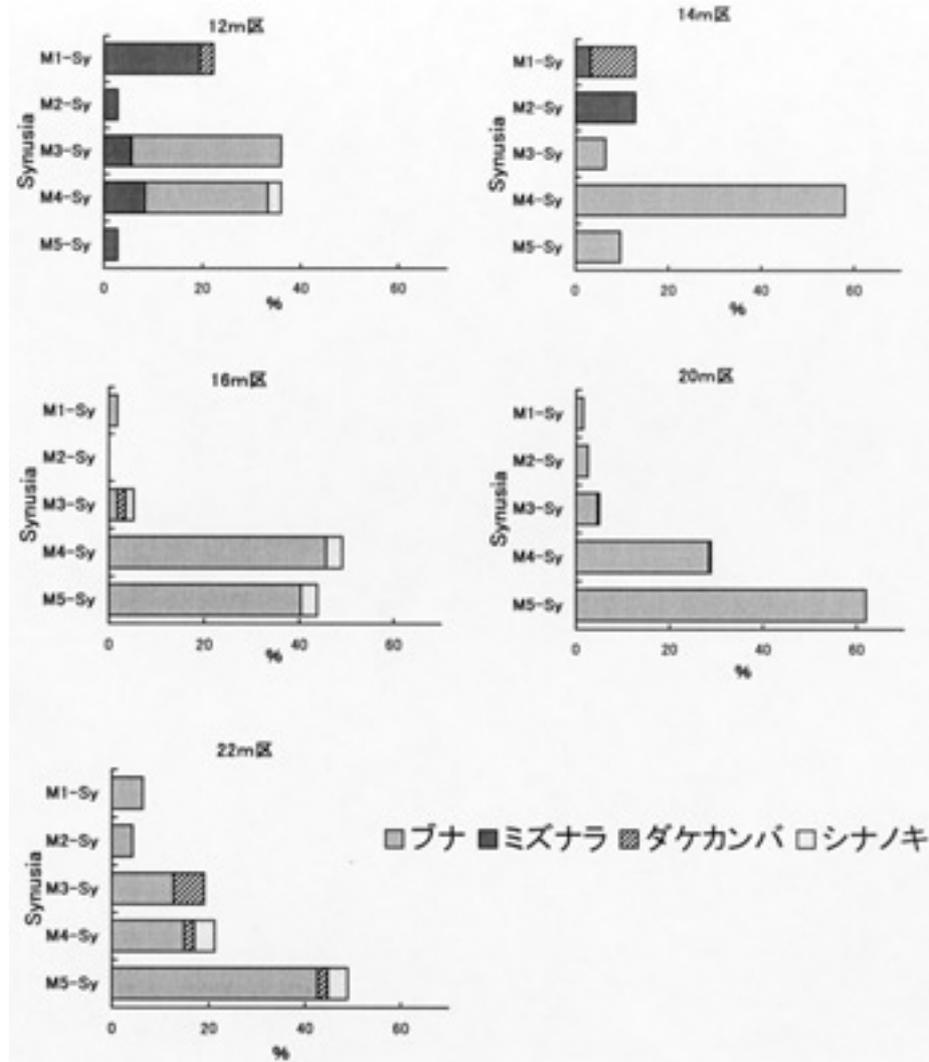


図 - 9 : 水平推移帯状区における各区の M1-Sy 構成種の階層分布

みてみると、帯状区がミズナラ林分の成立する尾根部から、ブナ林分の成立する斜面に伸びるに従い、ミズナラの本数は尾根部の7個体を最高に漸次減少した。また、ダケカンバ・シナノキは帯状区の伸びに従う漸次的な変化はみられなかったが、ブナ林が成立する付近においてはブナ以外の主要高木樹種はほとんど入り込んでいなかった(図-11)。逆にブナの個体数は、帯状区が斜面方向に伸びるに従い増加し、最もブナの個体数が多いプロットでは82個体、19プロット平均で17個体が存在し、圧倒的にブナが多く存在していた(図-12)。林分ごとにブナの個体数をみると、ミズナラ林分では平均8.5個体、ミズナラ・ブナ林分では平均17.8個体、ブナ林分では平均20.4個体と各林分にブナは出現していたが、ブナ林分における個体数が最も多かった。渡邊(1987)は、ブナ原生林における調査結果と福嶋ら(1984)の資料から、北海道ブナ林118群落において、群落生育種数は最大40種、最低5種、モードは17~20種とし、安定したブナ林

において、そこに生息する植物種数は少数であり、極相森林群落において生息種数が少ないことを示した。これはブナが他種を排除する種特性をもつためと考えられ、本帯状区においてブナ林の成立する付近で他の主要高木種がほとんど存在しないのは、このためと考えられる。

(2) 胸高断面積合計 (BA) の比較

森林群落調査において、胸高断面積合計 (BA) は種の優占度を表す一つの指標として有効な尺度である。ブナとミズナラにおいて各プロットでのBAをみると、個体数同様帯状区が斜面方向に伸びるに従いミズナラは減少、ブナは増加と漸次的変化を示した(図-13)。プロット番号4においてミズナラのBAが突出して大きな値を示しているのは、このプロットに胸高直径110cmのミズナラの大径木が存在しているためである。ブナは個体数が多いにもかかわらず、ミズナラのBAの平均 $68.98\text{cm}^2/\text{m}^2$ に対し、ブナは平均 $26.41\text{cm}^2/\text{m}^2$ とミズ

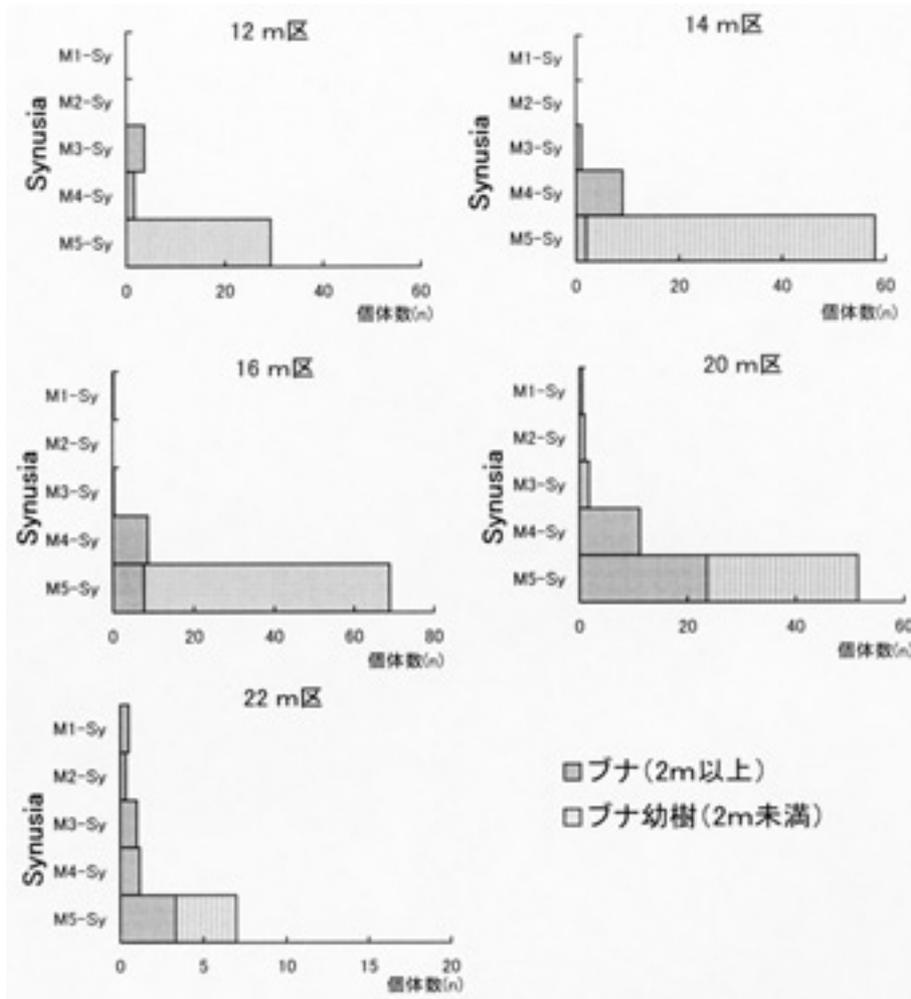


図 - 10 : 水平推移帯状区における各区のブナの階層分布

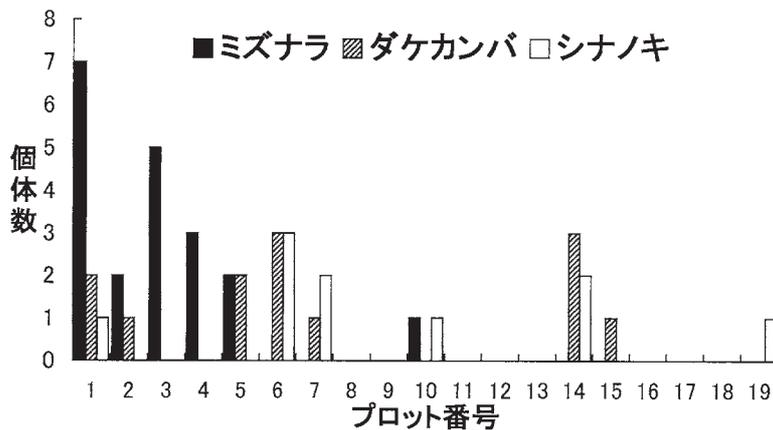


図 - 11 : 水平推移帯状区における M1-Sy 構成種 (ブナ以外) の個体数分布

ナラに比べ小さな値を示した。ブナの個体数は他種に比べ圧倒的に多いにもかかわらず、BA の値はミズナラに比べ小さな値を示したのは、ブナの小径木が多数存在していることを示している。また、各プロットにおける出現樹種それぞれの BA の Share をみると、ミズナラ林

分においてはミズナラが、ブナ林分においてはブナがそれぞれ多くの割合を占めている (図 - 14)。

(3) 直径界分布の変化

毎木調査から胸高直径のデータを用い、水平推移帯状

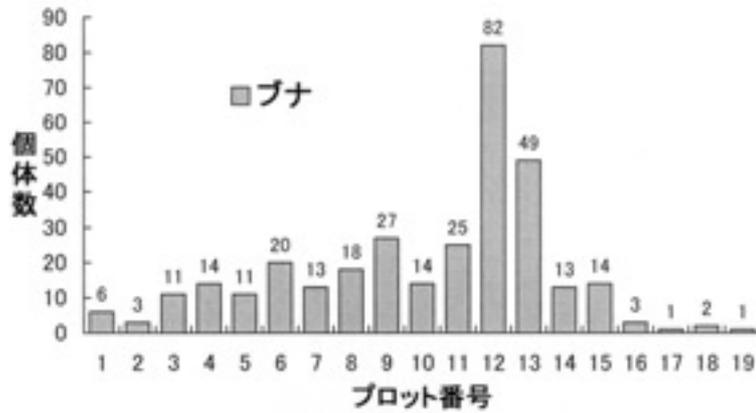


図 - 12 : 水平推移帯状区におけるブナの個体数分布

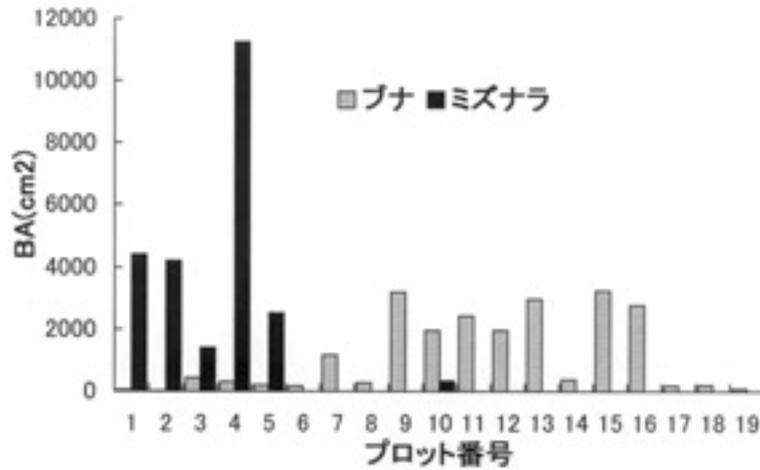


図 - 13 : 水平推移帯状区におけるブナ・ミズナラの胸高断面積合計 (BA)

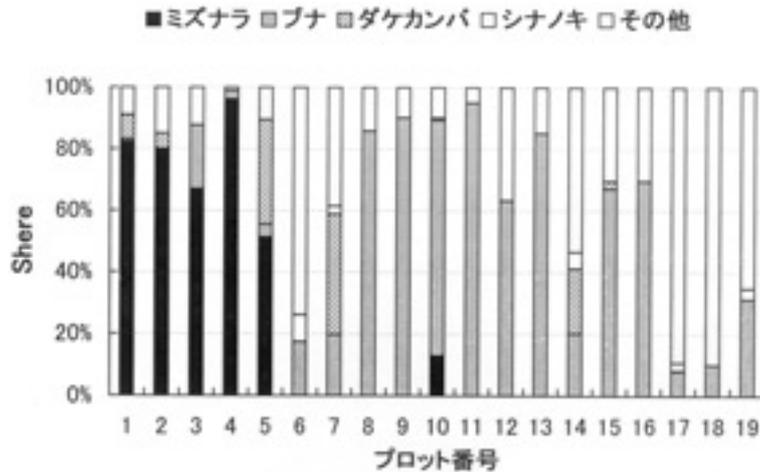


図 - 14 : 水平推移帯状区における各プロットの樹種別 BA の割合

区における2002年現在の直径分を求め、真山の1986年の調査資料から、水平推移帯状区における1986年の直径分布を求めた。直径分布・進界成長の解析の対象樹種はブナとミズナラである。今回直径分布の解析に用いるのは、1986年データと比較するために、1986年の調査時の対象木である胸高直径6 cm以上の個体を今回の解析の対象

木とした。

ツバメの沢ブナ林における1986年の調査によると、相観的にミズナラ林は安定林型を形成し、ブナ林は林相の変化が激しいと報告されている(真山・渡邊1988)。水平推移帯状区におけるブナとミズナラの概況として個体数は、ブナが1986年に46個体、2002年に72個体と26個体

表 9：水平推移帯状区における1986年・2002年のブナ・ミズナラのプロット別直径界分布表

1986年

樹種	直径階 (cm)	距離番号																			計
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	
ブナ	6~8			3		1								14	1	3	1	1	1		25
	10~18									1			1	6	1	1	2				12
	20~28											1									1
	30~38							1													1
	40~48									1	1										2
	50~58									1						1	1				3
	60~68									1			1								2
	70~78																				
80以上																					
計			3		1		1		2	2	1	2	20	2	5	4	1	1			46
ミズナラ	6~8																				
	10~18			1																	1
	20~28	2		1	1						1										5
	30~38	2	1	1	1	1															6
	40~48	1				1															2
	50~58																				
	60~68		1																		1
	70~78																				
80以上				1																	1
計	5	2	3	3	2					1											16

1986年

樹種	直径階 (cm)	距離番号																			計
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	
ブナ	6~8			7	5		1		1	1	3	1	4	13	1	3	2				42
	10~18					1			1		1		2	8	2	2	1	1	1	1	21
	20~28												2								2
	30~38							1					1								2
	40~48										1										1
	50~58											1					1	1			3
	60~68										1										1
	70~78																				
80以上																					
計			7	5	1	1	1	2	2	5	2	7	23	3	6	4	1	1	1		72
ミズナラ	6~8			1																	1
	10~18			2																	2
	20~28	1	1								1										3
	30~38	3		1	2	1															7
	40~48	1				1															2
	50~58																				
	60~68		1																		1
	70~78																				
80以上				1																	1
計	5	2	4	3	2					1											17

が新規進界個体であった。ミズナラは1986年に16個体、2002年に17個体と1個体が新規進界個体であった。共に個体数は減少することなく増加傾向を示したが、ミズナラは16年間で1個体が新規進界個体であったのに対し、ブナは26個体と多く、ブナ林においては林相の変化が激しいという真山・渡邊 (1988) の報告を確認することができた (表 - 9)。水平推移帯状区におけるブナとミズナラの胸高直径を、10cm 階ごとの直径分布で表すと、ブナは6cm 以上10cm 未満の個体が最も多く、直径分布は直径階が大きいほど個体数が減少する L 字型分布を示した。また6cm 以上10cm 未満の個体数は、1986年には25個体、2002年には42個体であった。ミズナラは

小さな径の個体がほとんど存在せず、各直径階における個体数に多少の変動はあるものの、1986年と2002年においても30cm 以上40cm 未満の個体が最も多く、最大で80cm 以上の個体が1個体存在し、胸高直径は110cm であった。また帯状区におけるブナの最大個体は、60cm 以上70cm 未満の直径階に存在した (図 - 15)。1986年当時のデータと比べ、ブナが10cm 未満の直径階、または20cm 未満の直径階に多数新規加入してきている。1986年の植生調査のデータを見ると、局所的にブナの被度が高いプロットが存在したが、2002年では被度が減少してきていた。よってブナにおける新規加入個体は、1986年当時のブナ幼樹が成長してきた結果と類推するこ

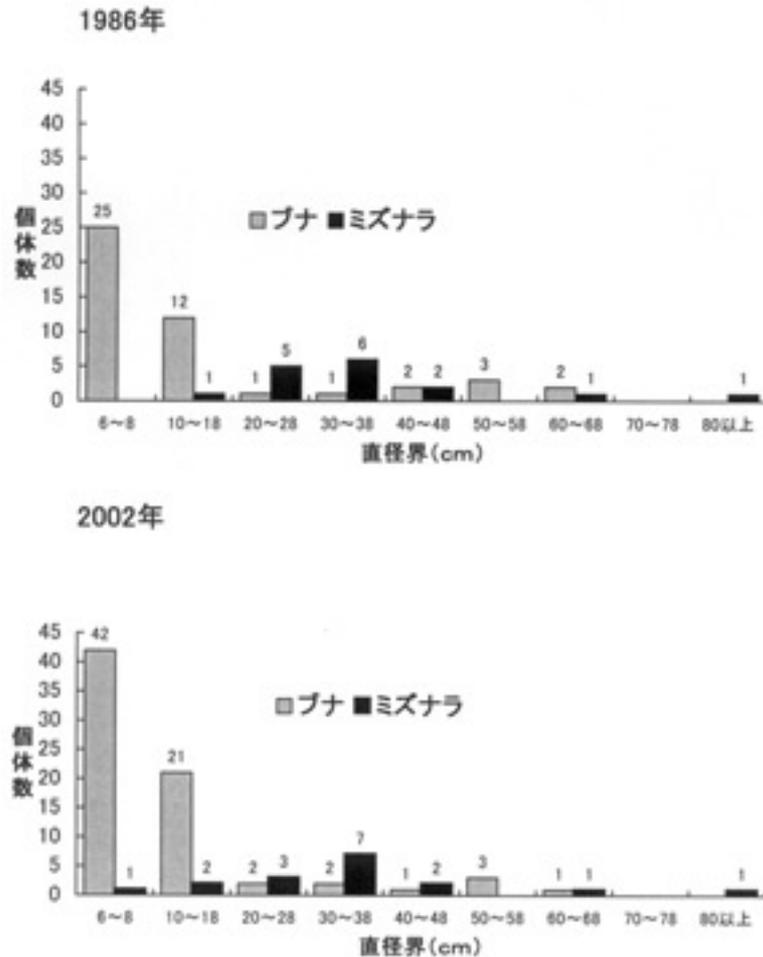


図 - 15 : 水平推移帯状区における1986年・2002年のブナ・ミズナラの直径界分布

とができる。またブナの幼樹はミズナラ林分では多少少ないものの、水平推移帯状区全体に出現してきていたが、ミズナラの幼樹はほとんど存在していなかった。ミズナラの直径分布は小径木をほとんど欠いた分布型をしていた。

4. ブナ個体群の16年間 (1986 - 2002) の動態

(1) 直径界分布の特徴

ツバメの沢ブナ保護林内におけるブナの直径分布は、1986年・2002年ともに中径木に小さな山をもつ二山型のL字型分布を示し、大・中・小径木と各直径階に連続して存在していた (図 - 16)。1986年における最大個体は、胸高直径84cmであり、60cm以上の大径木は4個体存在した。2002年において60cm以上の個体は11個体が増え、また1986年当時の最大個体は、今回93.6cmに肥大成長しており、大径な個体にもかかわらず旺盛な成長力を示していた。1986年の調査時の対象木は胸高直径6cm以上ブナであったため、そのサイズ以下の個体の動態は追えないが、森林の動態を把握するには差し支え

ないものとする。また、前回の調査木を対象としたため、6cm以上の新たな新規加入個体については把握できないが、直径界分布の特徴、および筆者らの踏査から判断して、ブナ後継木は多数存在していた。

(2) 直径成長量の頻度分布

16年間における成長量の頻度分布を表すと、モード5.5、中央値5.4、歪度0.162と、正規分布に近い頻度分布の形を示した (図 - 17)。16年間における平均成長量は5.205cmであり、10cm以上成長した個体は7個体存在した。モードは5.5cmであり、成長量4~6cmの個体が最も多く存在した。年平均成長量は0.325cm、年平均標準偏差は0.168cmであった。

小径木 (20cm未満)・中径木 (20cm以上40cm未満)・大径木 (40cm以上) ごとに、成長量の頻度分布を表すと、16年間の平均成長量は小径木5.800cm、中径木4.943cm、大径木5.197cmであった。小径木の成長量が最も大きく、中径木の成長量は小さくまた標準偏差も小さいことから、中径木になると成長が衰える傾向を示し

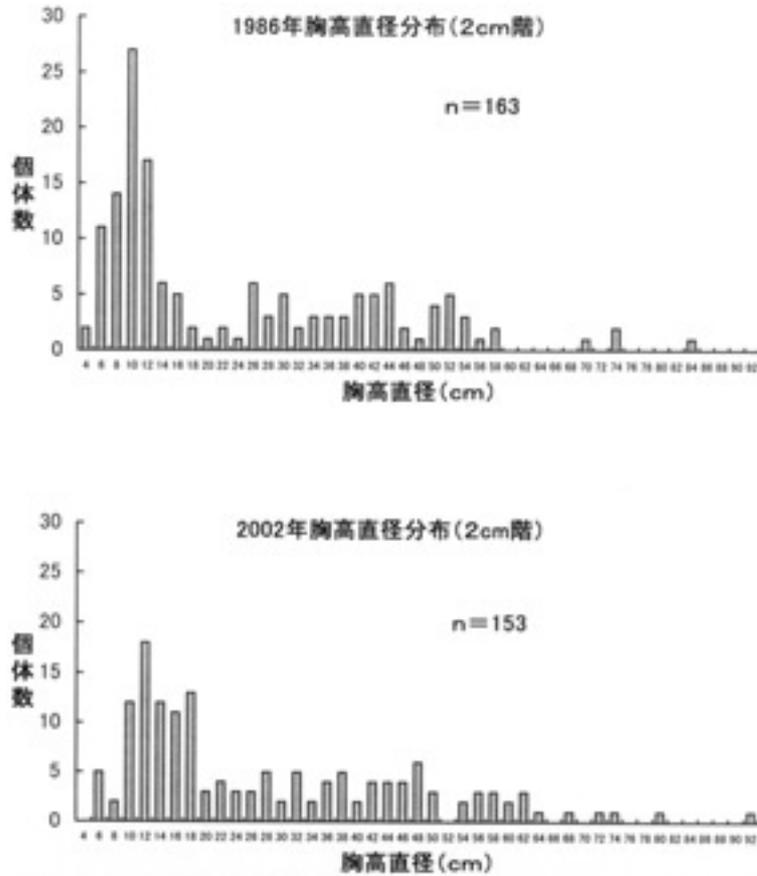


図 - 16 : ツバメの沢ブナ保護林内における1986年・2002年のブナの直径界分布

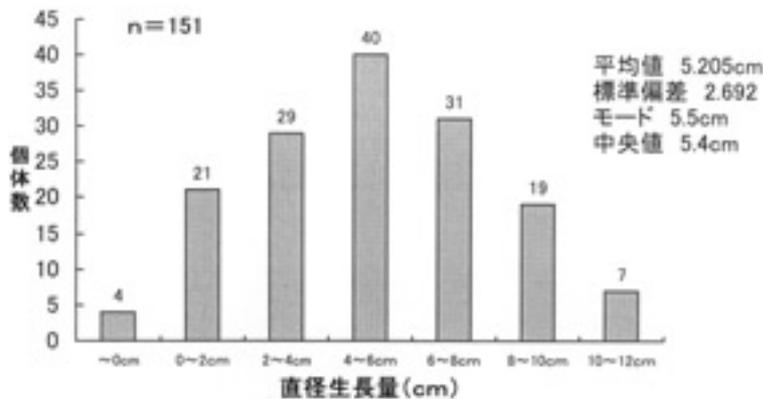


図 - 17 : ツバメの沢ブナ個体群の16年間における直径成長量の頻度分布

た。また頻度分布の形をみると、小径木と大径木の頻度分布は類似した形を示した (図 - 18、19、20)。

(3) 直径推移の推定

ブナの胸高直径を10cm 階ごとに、16年間における成長量の平均値・標準偏差を示すと、各直径階における成長量はほとんど5 cm 付近にあり、ツバメの沢ブナ林におけるブナの肥大成長は、生涯を通じてほぼ一定の成長をすることが明らかになった (図 - 21)。ただし、50cm

以上の成長量の平均値はやや変動し、かつ個体数が少ないため標準偏差は大きな値を示した。このことより、生涯を通じて一定の肥大成長をするとみなし、平均成長量 / yr を0.325cm、標準偏差 / yr を0.168とし、標準偏差の上限 ($\mu+1\sigma$)、平均値 (μ)、標準偏差の下限 ($\mu-1\sigma$) の3つの成長パターンにおいて、2002年現在における直径推移の推定を試みた (表 - 10)。1937年保存林に指定された当時の、最大胸高直径76cmの個体の直径推移を算出すると、108.0cm 97.1cm 86.2cm

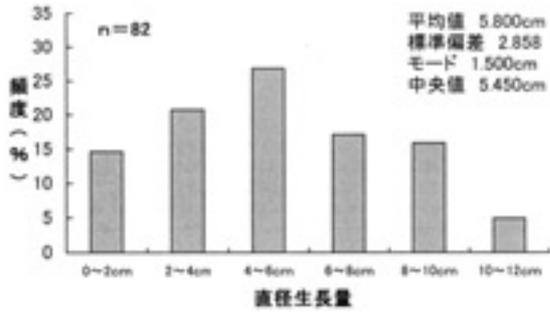


図 - 18 : プナ小径木 (D < 20cm) の16年間における直径成長量の頻度分布

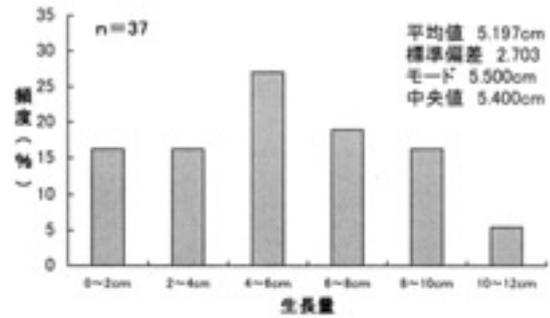


図 - 20 : プナ大径木 (D > 40cm) の16年間における直径成長量の頻度分布

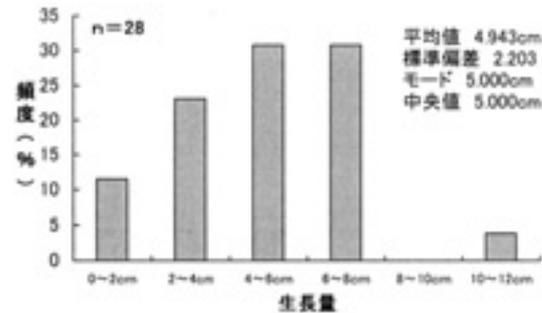


図 - 19 : プナ中径木 (20cm < D < 40cm) の16年間における直径成長量の頻度分布

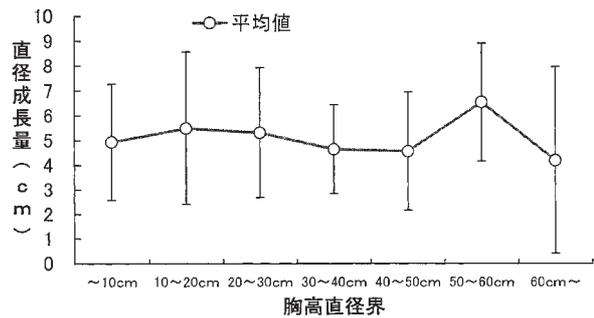


図 - 21 : ツバメの沢ブナ個体群の16年間の直径成長量の平均値と標準偏差 (10cm 界ごと)

表 10 : 2002年度に予想された過去の大径木の直径推移

当時の胸高直径 (cm)	経過年数	$\mu + 1\sigma$	μ	$\mu - 1\sigma$	
保存林指定(1937年)	73	65年	105.0	94.1	83.2
館脇 (1947年)	82	55年	109.1	99.9	90.6
	62	55年	89.1	79.9	70.6
	58	55年	85.1	75.9	66.6
	54	55年	81.1	71.9	62.6
	42	55年	69.1	59.9	50.6
	40	55年	67.1	57.9	48.6
	40	55年	67.1	57.9	48.6
	38	55年	65.1	55.9	46.6
	36	55年	63.1	53.9	44.6
	32	55年	59.1	49.9	40.6
	32	55年	59.1	49.9	40.6

(単位:cm)

表 11 : 各直径界における樹齢の推定

直径階 \ 成長量	(単位 : 年)		
	$\mu + 1\sigma$	μ	$\mu - 1\sigma$
10cm	20.3	30.8	63.7
20cm	40.6	61.5	127.4
30cm	60.9	92.3	191.1
40cm	81.1	123.1	254.8
50cm	101.4	153.8	318.5
60cm	121.7	184.6	382.2
70cm	142.0	215.4	445.9
80cm	162.3	246.2	509.6
90cm	182.6	276.9	573.2
100cm	202.8	307.7	636.9

となった。この個体の位置は記されていないが、との中間的な成長をした場合、2002年現在の最大胸高直径 93.6cm の個体ではないかと推測可能である。また館脇 (1948) のツバメの沢ブナ林における調査で記録された最大82cm の個体の直径推移を算出すると、109.1cm、99.9cm、90.6となり、この個体は館脇 (1958) のベルトランセクトの投影図からみて、今回確認されたツバメの沢ブナ林における最大個体93.6cm であることから、との成長パターン間の成長をしてきたことが示された。

(4) 樹齢の推定

上記の $(\mu + 1\sigma)$ (μ) $(\mu - 1\sigma)$ の3つの成長パターンにおいて、直径階ごとの樹齢の推定を試みた (表 - 11)。胸高直径20cm の個体の樹齢は 40.6年、61.5年、127.4年、胸高直径40cm の個体は 81.1年、123.1年、254.8年、胸高直径60cm の個体は 121.7年、184.6年、382.2年となった。ツバメの沢ブナ林における最大クラスである90cm になると 182.6年、276.9年、573.2年となった。ツバメの沢ブナ林においてみられる枯死個体は胸高直径70~80cm であり、90cm オ-

パーで生存している個体は一個体のみであった。直径推移では と の間、もしくは に近い成長がみられたが、生涯を通じて の成長パターンを持続するとは考えにくく、また60cm オーバーでは標準偏差の値が大きくなる。また、ブナ北限域の大平山で計測された最大個体は、胸高直径100cm でその樹齢は203年であり、確認された最大樹齢は254年であった (渡邊・芝野1987)。また大千軒岳では樹齢283年 (日浦1987) の個体が確認されている。ツバメの沢ブナ林における最大胸高直径93.6cm の個体は 189.9年 288年 596.2年であり、多くのブナ個体が胸高直径70cm ~ 80cm で枯死していくことから、ツバメの沢ブナ林におけるブナの樹齢は190 ~ 250年程度であると推定された。また、ツバメの沢ブナ林で確認された胸高直径93.6cm の最大個体は、16年間に於ける直径成長量が9.6cm と、60cm オーバーの個体の中で最も大きい値を示した。この個体は他個体と異なり、側枝を低い位置から多数出し着葉量が多いため、旺盛な成長が可能であったと思われる。この最大個体の成長量から求められる平均成長量 / yr は0.600cm で、この値を元に算出したこの個体の予測樹齢は156年であり、比較的若い個体である可能性も考えられた。

IV. 総合討論

1. 齢の連続性

林床植生の16年間の動態を解析した結果、1986年にみられたブナの局所的な更新はみられなかったが、プロット全体にブナが出現してきており、更新の連続性が示唆された。また、林床におけるブナ林構成種は充実してきており、ブナ林らしくなっていることが特徴であった。

ツバメの沢ブナ林における直径分布の解析から、個体数は圧倒的にブナが多く存在していたが、BA はミズナラの約40%であった。ブナの個体数は他種に比べ圧倒的に多いにもかかわらず、BA の値はミズナラに比べ小さな値であることから、ブナの小径木が多数存在していることが示された。また同様に樹高分布の解析から、樹高2 m 以下の幼樹はすべて M5 - Sy に存在し、ミズナラ林分、ミズナラ - ブナ林分、ブナ林分においても多数存在していた。

またブナとミズナラの直径分布は、ブナは6 cm 以上10cm 未満の個体が最も多く、ブナは各直径階に連続して存在し、直径階が大きいほど個体数が減少する L 字型分布を示したが、ミズナラは小さな径の個体がほとん

ど存在しない代わりに、最大胸高直径110cm の個体が存在し、30cm 以上40cm 未満の直径階にモードを持つ直径分布を示した。また、Synusia の概念を援用した林冠層構成種の階層構造の解析からは、ミズナラ林が成立する尾根付近においてブナは中間層までしか階層を占めておらず、林冠層はミズナラ、ダケカンバが占めているのに対し、ブナ林が成立する谷部においてブナは連続的に各 Synusia を占めていることが明らかになった。これに加え、尾根から谷部にかけての最大樹高の推移から、土地生産力は尾根部のミズナラ林分に比べ谷部のブナ林分のほうが高いことが示され、土地生産力の高い谷部の急傾斜地において、ブナは連続的に各階層に存在していることが明らかになった。これらのことにより、ブナは急傾斜地においてサイズ構造が連続することが明らかになった。

またツバメの沢ブナ林水平推移帯状区における16年間に於ける変化として、ブナとミズナラ両種とも個体数は減少することなく増加傾向を示したが、ブナが26個体が新規進界個体であったのに対し、ブナは多数の新規進界個体が存在した。16年間に於ける林床植生の動態の解析から、ブナ以外の高木種の幼樹は林床から減少、もしくは消滅といった傾向がみられたが、ブナに関しては局所的に被度の高いプロットは消えたものの、ブナの直径分布からみた多数の新規加入個体の存在は、この被度の減少による1986年当時のブナ幼樹が成長してきた結果と類推することができる。また局所的に被度の高いプロットは消えたものの、林床におけるブナ幼樹はミズナラ林分、ミズナラ - ブナ林分下においても確認されたことから、ブナは連続的に更新してきている可能性が示された。

以上のことから、ツバメの沢ブナ林において、ブナは連続して更新しており齢構造が連続し、かつ林相の変化が激しいことが明らかになった。ツバメの沢ブナ林において、ブナは北西斜面の急傾斜地に成立するが、齢の連続性については「急傾斜地」が一つのキーワードであると思われる。ブナ分布北限域である大平山において、渡邊・芝野 (1987) は館脇ら (1958) のデータにもとづき、傾斜別にブナ群落の階層構造を調べた (図 - 22)。ブナ群落の階層を5 Synusia に区分し、それぞれの階層におけるブナの出現頻度を調べた。それによると、急傾斜地ほど各階層に連続してブナが存在し、平坦地・緩斜面においては上層に頻度分布のモードが偏るが、急傾斜地においては頻度分布のモードがより下層に存在することが明らかになった。よって急傾斜地ほど階層構造の発達したブナ林が存在し、更新が連続的であることが報告され

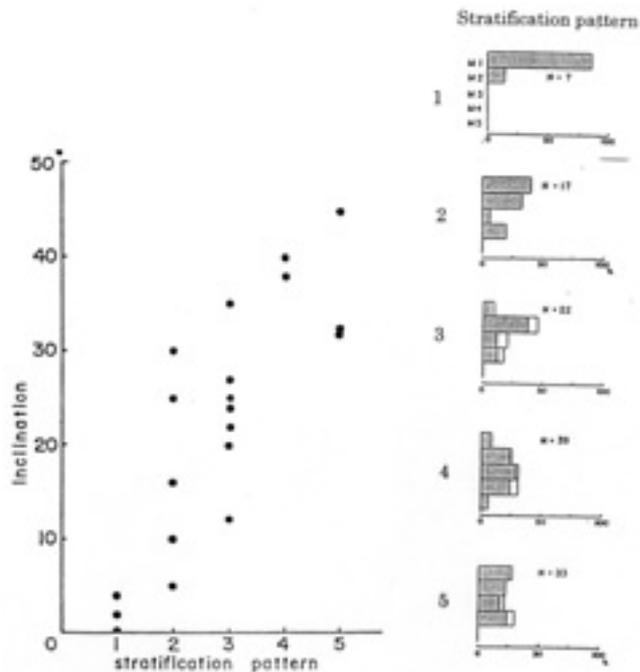


図 - 22 : 大平山における生育地の傾斜度とブナ林の階層構造の関係 (渡邊・芝野1987)

Stratification pattern 1 - Mode is M1 layer and it's frequency is above 50%, 2 - Mode: M1 and frequency is under 50%, 3 - Mode: M2, 4 - Mode: M3, 5 - M1 ~ M4: average distribution.

ている。また蛭間・福嶋 (2001) は、長野県烏海山において平坦面、傾斜面においてブナ林の林分構造を調べ、更新様式を比較した。それによると、傾斜面においてはブナの幼樹・稚樹が多く、ササの被度が低く、また倒木が多くそのサイズが小さい傾向を示した。よって傾斜面では、立地が不安定なためギャップが頻繁に形成されやすく、またササの被度が低いいため後継木の育ちがよく、頻繁に起こる倒木の直後に林冠をうめることが可能なことから、更新が連続的であるとした。ツバメの沢ブナ林においてブナ林は北西斜面の急傾斜地に成立し、各 Synusia、各直径階に連続してブナが存在し、後継木も多数存在していた。しかも、肥大成長の解析から、生涯を通じた成長の持続性が明らかになり、年齢構造が連続していることが明らかになった。ブナ林の年齢構造はある年齢階級にモードを持つことが多いとされているが、渡邊・芝野 (1987)、蛭間・福嶋 (2001) の事例を含め、ブナ林は急傾斜地では連続的に再生が行われ、年齢構造が連続することが明らかになった。日本のブナ林の構造、更新については、複数の異なる発達段階からなるモザイク状の再生パターンが存在し、ギャップの形式に起因して更新していることが明らかにされている (例えば、中静 1984)。これらの研究のほとんどが平坦地や緩斜面など

の安定立地で行われているが、ブナ林が分布する日本の山地では、谷、斜面、尾根といった地形の変化に富み、傾斜が急峻な立地がほとんどである (蛭間・福嶋2001)。よって急傾斜地においてその林分構造、更新形式は変化する可能性があり、急傾斜地における年齢の連続性は、ブナの更新機構に根本的な問題を提起すると考えられる。

ツバメの沢ブナ林において、尾根部にはミズナラ林が成立し、北西斜面の急傾斜地ではブナ林が成立し、地形に対応した環境要因が急傾斜地におけるブナ年齢構造の連続性に影響を与えている可能性がある。蛭間・福嶋 (2001) は、傾斜面においては倒木のサイズが小さく、立地が不安定なため頻繁にギャップが形成されやすいとした。また北畠・梶 (2000) はブナ北限域において、ブナ実生の強度の捕食者であるエゾヤチネズミの生息地選択の面から、急傾斜地がブナ実生にとってのセーフサイトとなることを示唆した。

以上のことから、ツバメの沢ブナ林の急傾斜地におけるブナは更新が連続的であり、年齢構造が連続していることや、肥大成長の持続性、北限域におけるブナの短命化から推察して、ツバメの沢ブナ林では個体群の再生期間が早いことが示唆される。

2. ツバメの沢ブナ林の成立年代の推定

ツバメの沢ブナ林における、16年間のブナの肥大成長の解析から、ブナの胸高直径を10cm階ごとに、16年間における成長量の平均値・標準偏差を示すと、各直径階における成長量はほとんど5cm付近にあり、ツバメの沢ブナ林におけるブナの肥大成長は、生涯を通じてほぼ一定の成長をすることが明らかになった。ブナは耐陰性が高く、ギャップが形成されるまで被圧に耐え、弱光のもとで成長可能であることから、胸高直径から樹齢を推定することはかなりの誤差を持つことが予想される。しかし、本調査地において6cm以上の各直径階におけるブナの平均成長量はほぼ一定であり、かつ急傾斜地においてブナのサイズ構造が連続することから、ツバメの沢ブナ林において胸高直径からブナの樹齢を推定することは可能と考える。このことより、平均成長量 / yr を 0.325cm 、標準偏差 / yr を 0.168 とし、 $(\mu + 1\sigma)$ 、 (μ) 、 $(\mu - 1\sigma)$ の3つの成長パターンにおいて、2002年現在における樹齢の推定を試みた結果、ツバメの沢ブナ林においてみられるブナ枯死個体はほとんどが胸高直径70~80cmであることから、胸高直径70cmの個体の樹齢は 142.0年 215.4年 445.9年、80cmの個体の樹齢は 162.3年 246.2年 509.6年となり、ツバ

メの沢ブナ林におけるブナの樹齢は190～250年程度であると推定された。

北海道道南におけるブナ林の変遷としては、花粉分析から約6000年前には渡島半島南部にブナ林が存在し(五十嵐1994)、黒松内低地帯における最大のブナ個体群歌オブナ林に近い歌オ湿原にブナ林が成立したのは、約680年前(Sakaguchi 1989)、または1000年前後(紀藤2001)とのことが明らかとなった。現在ブナ林分布の最北限は、歌オブナ林よりさらに北へ約17kmに位置する「ツバメの沢ブナ保護林」であり、黒松内低地帯を越え、隔離分布する個体群のひとつである。ツバメの沢ブナ林の成立年代は、その周辺に湿原が存在しないことから、定量的に把握することはできないが、林内にブナの朽ちた倒木や根倒れした後に生じたマウンド地形がみられることから、現在の林冠木の前の世代が存在していたことが考えられる。ブナ枯死木の樹齢を基準に考え、仮にツバメの沢ブナ林のワンサイクル(発芽 定着 林冠木 枯死)を200年とした場合、現在の林冠木が2世代目、もしくは3世代目であるならば、ツバメの沢ブナ林の林齢は約400年以上と推測される。ツバメの沢ブナ林において、ブナ林は周囲を他樹種の群落に囲まれ、団地状またはモザイク状に面積約0.8haと個体群の広がり小さいことや、黒松内低地帯からさらに約17km北に位置することから、黒松内低地帯におけるブナ林の成立年代よりも遅いことが考えられる。また、孤立した標高600mに存在することから、ホシガラスやミヤマカケスなどの採餌行動による種子散布によるものと考えられる。

ツバメの沢ブナ林において、ブナの生息地は北西斜面の急傾斜地であり、林床にはブナはみられたものの、ミズナラは殆ど全くみられなかった。尾根部のミズナラの生息地において、ブナは林床に出現するにもかかわらず安定したミズナラ林が保たれており、かつブナはミズナラ林内において林冠木になれず中間層を占めるのみである。また樹高からみて、土地価の低い所をミズナラが占め、逆に土地価の高い所をブナが占めていた。北海道においてミズナラの最高樹齢は600年以上と、北限域におけるブナの約2.5倍であるにもかかわらず、ツバメの沢においてミズナラは風衝作用が大きく、風害を受けやすい尾根部に存在する。ミズナラの萌芽更新という特性は、風衝作用のような環境ストレスの大きい立地において有効な手段である。逆にブナは土壤の移動性が増す急傾斜地に生息の本拠地があり、かつ北西斜面は相対的に湿潤で、北半球において風害の受け方が比較的弱い立地である。ツバメの沢ブナ林において、ミズナラがブナの領域

に能動的に侵入できないことや、ブナがミズナラの領域で林冠木になれないこと、また北限域におけるブナの先駆種的な様態(渡邊1987、萩原1988)などから判断して、現在のブナ林の領域は、過去においてミズナラの領域ではなくシナノキ・ダケカンバ等の領域だと考えられる。ツバメの沢において、ブナの分布領域の下部にシナノキ、上部にダケカンバが生じ、またブナの領域においても数は少ないが両者はブナと混交する。土壤の移動性の大きい急傾斜地に侵入可能な樹種は、先駆性のある樹種と考えられ、冷温帯における北西斜面には萌芽性と湿生の樹木が卓越することから、ブナはシナノキ等の領域に侵入し、生息域を拡大していったものと推測される。ツバメの沢ブナ林は、黒松内低地帯からさらに北へ位置し、標高約600mの高標高域に隔離分布するため、ホシガラスなどの貯食行動により、種子が散布されたものと考えられる。特に尾根頂部は、雪解け後早い段階で地面が露出するため、種子の貯食はその尾根頂部の無植被の貯食敵地、もしくは北西斜面のいずれか、または両方であったと推定される。ホシガラスの貯食特性(Vanderら1977)などからみて、そうした貯食敵地の一つがツバメの沢であったものと推定され、ここに北限ツバメの沢のブナ林が誕生したものと考えられる。

3. 分布拡大の検討

五十嵐(1994)は渡島半島における花粉分析から、完新世における森林変遷の中でみると北海道のブナ林は、蓬摘山の約6000年前に始まり、うぐい沼の800-900年前、黒松内低地帯の680年前(Sakaguchi 1989)と確実に時代とともにブナは北上しているとし、今後も気候や人為的な変化がなければ、ブナはさらに北上を続ける可能性があるとした。また紀藤・瀧本(1999)は、黒松内低地帯周辺の花分析から、ブナ分布北限域周辺ではブナが到着したのは約1000年前と最近のことであり、現在の分布北限への到達は渡島半島におけるブナの北進の一環と捉えられるとした。このように花粉分析から得られたデータは、ブナの一世代にせまるような精度の時間スケールではその挙動を追えないものの、地史的な時間スケールにおいて、ブナがさらに北へと分布を拡大する可能性を示唆している。一般に植物は、分布の北縁部に近づくと暖かな南斜面などの低地に生じ、高地にはより寒冷な気候に適應する種が生じる。しかし、最北限のツバメの沢ブナ林は標高600mの高標高に存在するブナ林であり、本研究によってブナ林としての充実や齢の連続などが明らかになり、ブナにとって生育の阻害はみられず発達し

たブナ林が存在した。ツバメの沢ブナ林においてブナ個体群の占める面積は約0.8haと、黒松内低地帯における最大個体群歌才のブナ林の92.43haに比べ小規模であるが、林内にブナの朽ちた倒木や根倒れした後に生じたマウンド地形がみられることから、現在の林冠木の前の世代が存在していたことが考えられた。本研究においてツバメの沢ブナ林の林冠層構成個体群の林齢は約200年程度と予測したが、更新若齢個体群や倒木のマウンドから推定すると、ブナ個体群は少なくとも1回の再生期間(regeneration term)を経過していることが推定される。よって、ツバメの沢ブナ林の成立は400年以上前(680年未満)と推定され、またツバメの沢程度の広がり個体群であれば、ブナは個体群の再生産を持続し、ツバメの沢ブナ林は拡大していくものと考えられる。2002年度の調査において確認された南斜面におけるブナ個体群は、林齢が約70年と若齢なことから、ツバメの沢ブナ林における個体群の拡大にともなう南斜面への進出と捉えることができる。ただし、こうしたツバメの沢のブナ林の様態はニセコアンヌプリなど新しい立地に散布・定着する問題とは分離して捉える必要があり、ニセコなど新天地への分布拡大は立証する手がかりがつかめず、依然未解決な課題である。

謝 辞

本研究の調査遂行にあたり、北海道庁上川支庁 真山良氏には、本研究の必須資料であった1986年時の調査資料を快くご提供して頂きました。また北海道黒松内町ブナセンター 齊藤均氏、高橋興世氏およびセンターの皆様には宿泊所のご提供など、黒松内での滞在に関して、数々の便宜を図って頂きました。また元北海道水産林務部森林環境研究室道有林課道有林整備グループ 川勝久章氏をはじめ北海道庁の皆様、後志森づくりセンターの皆様には、入林許可並びに永久プロットの設置にあたりナンバー付杭を提供して頂き、遠いところ設置作業に同行して頂きました。さらに東京大学大学院農学生命科 北畠琢郎氏には、現地調査に同行頂き、数々の有益な御助言を頂きました。以上の方々に厚く御礼申し上げます。最後に、現地調査に同行して頂き、学会発表をはじめ様々な面でご協力頂いた、立正大学大学院地球環境研究科 環境システム学専攻 尾澤彰氏、金子泰子氏、齋藤範子氏、森山輝久氏、立正大学地球環境科学部環境システム学科 神戸友子氏、森林環境研究所 原島高氏、並びに立正大学地球環境科学部環境システム学科森林生態学研究室の皆様にご感謝申し上げます。

引用文献

萩原信介(1988) 北限界林におけるブナの肥大成長速度. 国立科博専報, 21: 99 - 106.

- 林 一六(1996) ブナ 王者の森をつくる. 植物の生き残り作戦, 井上健編, 平凡社, 東京, 43 - 52.
- 蛭間 啓・福島 司(2001) 長野県北東部におけるブナ林の構造と更新に関する平坦面と斜面間の差異. 植生学会誌, 18: 23 - 29.
- 日浦 勉(1987) ブナの分布北縁部における混交林の構造と動態. 北海道大学卒業論文.
- 本多静六(1900) 日本森林植物帯論. 大日本山林会報, (255) 4 - 35. (206): 8 - 39. (207): 1 - 25.
- 星野フサ(1998) 「1 北海道の植生史(2) - 北海道」. (図説日本列島植生史. 三好教夫・安田喜憲編, 302pp, 朝倉書店, 東京). 51 - 61.
- 福嶋 司・高砂裕之・松井哲哉・西尾孝佳・喜屋武 豊・常富 豊(1995) 日本のブナ群落の植物社会学的新体系. 日本生態学会誌, 45: 79 - 98.
- 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.
- 五十嵐八枝子(1994) 北上するブナ. 北海道の林木育種37, (1): 1 - 7.
- 梶 幹男・北畠琢郎(1999) ブナの北限問題の解決に向けての二つの新仮説. 植生学会第4回大会講演要旨集: 6 - 6.
- 梶 幹男・高橋康夫(1999) 東大北海道演習林におけるブナ産地別フェノロジー～1998年の開葉期と晩霜害～. 日林北支論, 47: 54 - 57.
- 吉良竜夫(1949) 日本の森林帯. 林業解説シリーズ17. 日本林業技術協会. 42p.
- 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.
- 紀藤典夫(2001) ブナは北進しているか?. 第4回(1999年度)黒松内自然科学奨励事業ブナセンター賞研究報告書, 23pp.
- 紀藤典夫・瀧本文生(1999) 完新世におけるブナ個体群増加と移動速度. 第四紀研究, 38: 297 - 311.
- 北畠琢郎(2002) 日本の冷温帯森林植生の境界域特性に関する生態学的研究. 東京大学大学院農学生命科学研究科博士論文.
- 北畠琢郎・梶 幹男(2000) ブナ・ミズナラの移植実生の生存過程における補食者ネズミ類の生息地選択の影響. 日本林学会誌, 82: 57 - 61.
- 真山 良・渡邊定元(1988) 北限界ブナ林の様態. 日林北支論, 36: 66 - 68.
- 中静 徹(1984) ブナ林の更新. 遺伝, 38-4: 62 - 66.
- 南部一男(1927) 林木の垂直分布に関する二三の資料. 北海道林業会報, (292): 232 - 239.
- 野上道男・大場秀章(1991) 暖かさの指数からみた日本の植生. 科学, 61: 36 - 49.
- 大森博雄・柳町 治(1988) ブナ帯上限および下限の温度領域と更新世末期から完新世中期にかけての夏季気温変化. 第四紀研究, 27: 81 - 100.
- Sakaguchi, Y. (1989) Some pollen record from Hokkaido and Sakhalin. Bulletin of the Department of Geography, University of Tokyo, 19: 29 - 41.

- 鈴木時夫 (1949) 北海道檜山地方のブナ林に就いて. 日林誌, 31 : 138 - 145.
- 武田義明・中西哲夫 (1984) 北海道のブナ林に関する植物社会学的研究. 神戸大学教育学部研究収録, 72 : 145 - 154.
- 田中 壤 (1900) 北海道の植物帯に就いて. 大日本山学会報, (209) : 11 - 22.
- 田中信行 (1981) 本州の太平洋 日本海傾度におけるブナ林の高度分布幅. 千葉生物誌, 30(2) : 67 - 69.
- Tsukada, M. (1982a) Late Quaternary development of the Fagus forest in the Japanese Archipelago. Jap. Jour. Ecol. Tokyo, 32 : 113-118.
- Tsukada, M. (1982b) Late Quaternary shift of Fagus distribution. Bot. Mag. Tokyo, 95 : 203-217.
- 館脇 操 (1948) ブナの北限界. 生態学研究, 11 : 1 - 6.
- 館脇 操 (1955~1957) 汎針広混交林帯. 北方林業, 7 - 9 : 26pp.
- 館脇 操 (編) (1958) 北限地帯のブナ林の植生. 日本森林植生図譜 (IV), 164pp 函館営林署.
- 館脇 操・五十嵐恒夫・渡邊定元 (1958) 西島牧泊川流域のブナ林 (北限地帯のブナ林の植生, 日本森林植生図譜 (IV), 164pp + 13pls, 函館営林局) 74 ~ 164 + 13pls.
- 植村 滋・武田義明・中西 哲 (1983) 北海道冷温帯落葉樹林の組成分化と積雪. 日本植物分類学会会報, 5 - 1 : 30 - 32.
- Vander, S. B. and Balda, R. P. (1977) Coaditions of the Clark's Nutcracker and the pinon pine for efficient seed harvest and dispersal. Ecol. Monogr. 47 : 89 - 111.
- 渡邊定元 (1967) 東亜温帯林の位置づけについて. 森林立地, 8 - 11 : 13 - 15.
- 渡邊定元 (1985) 北海道天然性林の樹木社会学研究. 北海道営林局.
- 渡邊定元 (1986) ブナ北限に関する諸説略解. 北海道の自然, 26 : 28 - 33.
- 渡邊定元 (1987) 北限のブナ林 (北海道林務部編). 180pp.
- 渡邊定元・芝野伸策 (1987) 大平山自然保護環境保全地域及び周辺地域のブナ林の群落構造. 313pp, 大平山自然環境保全地域調査報告書. 環境庁自然保護局, 東京. 173 - 211.
- 渡邊定元 (1994) 樹木社会学. 東京大学出版会, 450pp.
- 山中二男 (1979) 日本の森林植生. 築地書館, 東京, 233pp.

Stand Structure of the Northern Bound Population of *Fagus crenata*, Located at Tsubamenosawa, Hokkaido, Japan

Makoto KOBAYASHI* and Sadamoto WATANABE**

* Graduate Student of Geo-environmental Science, Rissho University

** Faculty of Geo-environmental Science, Rissho University

The beech, *Fagus crenata*, is a characteristic species of the cool-temperate zone in Japan, with the northern bound of its distribution in Kuromatunai lowland, southern Hokkaido. The northern most population locates as an isolated population at Tsubamenosawa, Shiribeshi province, at the elevation of 600m. In this site, two species dominate according to topographical gradient: *Quercus mongolica* dominates in mountain-ridge area while *Fagus crenata* are abundant in steep northwestern slopes. Our analysis on stand-structure changes for 16 years (1986-2002) revealed that (1) seedlings of canopy-composing species except for *Fagus crenata* have decreased in the cover degree, in forest floor, and that (2) the compositing species of *Fagus* forest has increased. Size-distribution of diameter differed between *Fagus crenata* and *Quercus mongolica*: the former showed a L-shaped distribution while the latter lacks small-size classes. During the 16 years, only one tree of *Quercus mongolica* has successfully recruited (diameter being larger than 6cm), compared to *Fagus crenata* which has shown a drastic change in the population structure with 26 recruits. Stratification structure is continuous in steep slope *Fagus* stands with many saplings growing. In *Quercus* stands in ridge area, however, no *Fagus* has invaded into the canopy layer. Diameter increment of *Fagus crenata*, during the 16 years, was almost constant in respect to the age classes, with the mode of 5.5cm. This indicates sustained thickening growth of *Fagus crenata* in this population. Ages of dead *Fagus* tree were estimated to be 190-250 years, which may be lower than those recorded for central populations at Honshu, central Japan. These lines of evidence together suggest a short regeneration cycle and future expansion of Tsubamenosawa *Fagus* population.

Keywords: northern bound, steep-sided habitat, continuous age structure,
keeping thickening growth, regeneration of *Fagus crenata* population