

## 総説

中静 透<sup>1</sup>: 冷温帯林の背腹性と中間温帯論Tohru Nakashizuka<sup>1</sup>: Reconsideration of cool-temperate deciduous forest types in northern Japan

要旨 森林型の分類と分布に関しては、これまで主として気候条件と優占種の生理生態的特性のみから議論されてきた。しかし、近年森林動態や更新、長期の植生変化に関する研究が進み、気候条件と関連性を持った動物と植物の相互作用や人間由来を含む攪乱などが重要であるとする指摘がなされている。日本の冷温帯落葉広葉樹林については、ブナの優占する森林帯が代表的とされてきたが、近年の研究を総合すると、ブナが優占する森林はもっとも湿潤（かつ多雪）な気候に特異的に現れるものであり、*Quercus* 属などを主体とした混交林が冷温帯では卓越していたと考えられる。中間温帯林として議論されてきた森林型もこれに含まれ、冬季の乾燥した気候、それに伴う山火事、あるいは人間活動などの影響を強く受けたものである。

キーワード：冷温帯落葉広葉樹林，中間温帯林，ブナ林，攪乱

**Abstract** Forest types and the ecological processes to form them have been discussed mainly by simple eco-physiological properties of the dominant species. Recent studies on cool-temperate forest in Japan, however, have demonstrated the importance of other processes like plant-animal interaction, natural and human disturbance, and geological history. Reviewing these papers, I propose three main types of cool-temperate deciduous forests, commonly distributing in East Asia; Mixed Deciduous Forest, Beech Forest and Mixed Conifer and Deciduous Broadleaf Forest. Beech forest distributes in most humid areas. The intermediate temperate forest, which was considered as inter zonal between Beech forest and Warm Temperate (Evergreen) forest, should be included into the Mixed deciduous forest, which commonly distributes in areas with relatively dry, and continental climate. Having drier climate, the Mixed deciduous forest is affected by fire disturbance, and human land use in recent several thousand years, while Beech forest has disturbance regime only with tree fall gap. Species composition and disturbance regime of them are analogous to those in eastern North America.

**Key Words:** disturbance, *Fagus crenata*, temperate deciduous forest, intermediate temperate forest

## 日本の植生の背腹性に代表される問題点

日本の植生が、脊梁山脈を境界に日本海側と太平洋側というふたつの明瞭なタイプに分類できることはよく知られている。日本海側の多雪な冬と太平洋側の乾燥した冬という明瞭な気候条件の差は、この気候条件によって植生タイプが形成されることを疑わせない。しかし、これまで植生タイプの成因は主に植物の気候条件に対する生理生態学的特性のみから説明されてきたため、その論理のみからでは説明のできない点をいくつか残すことになった。冷温帯林の背腹性に関係した、このような問題点は、1) 日本海側と太平洋側のブナ林という顕著な違いが生ずるメカニズム、2) 太平洋側におけるいわゆる中間温帯林（鈴木、1961）の位置付けとその成因、3) 北海道におけるブナを欠くブナ帯の森林の位置付けなどに集約できるだろう。この特集では、とくに1)と2)について最近の知見をもとに考えてみたい。

日本海側ではブナの優占度が高く、その反面樹木の多様性は太平洋側より低い（Nakashizuka & Iida, 1995）また、植生史としても最終氷期以降に日本海側で積雪量が増えるのと同様にブナの優占度が増加してきたとも言われている（安田、1985；内山、1998）。積雪の多寡がこのような森林の組成や構造を変える原因についてはいくつかの仮説があるものの（本間、1992）、多くは優占度や分布と気候条件の対応関係の解析やそこからの推測にとどまり、その生態学的メカニズムの検証例は少なかった。

従来、日本の植生は降水量による制限を受けることなく、あたたかさの指数（Kira, 1991）のような温度条件の差によってほぼ説明できるとされてきた。冷温帯を代表する樹木はブナであり、日本の冷温帯は優占する樹種で代表されてブナ帯とも呼ばれてきた。しかし、太平洋側の照葉樹林（暖温帯常緑広葉樹林）とブナ林の間にはブナの優占しないゾーン

<sup>1</sup> 〒 602-0878 京都市上京区丸太通り河原町高島町 335 総合地球環境学研究所

Research Institute for Humanity and Nature, 335 Takashima-cho, Kamigyo-ku, Kyoto, 602-0878, Japan

があり、吉良(1949)は暖かさの指数では暖温帯に属するものの気温の年較差が大きく、常緑樹林が成立しない暖温帯落葉広葉樹林とよび、寒さの指数を使って分類できるとした。鈴木(1961)はこれを中間温帯と呼び、山中(1979)もそれを踏襲している。このゾーンが中間温帯にほぼ相当し、クリ帯、モミ帯などと呼ばれたりもしてきた。しかし、野崎・奥富(1990)では、暖温帯や中間温帯という温度域を越えてさらに低温域まで同様の森林帯を認める見解が提出されている。同じように北海道の平野部では、あたたかさの指数では冷温帯に属する広い地域でブナを欠く(渡辺, 1994)ブナを欠く冷温帯林の成立には植生史的な要因もあるが(内山, 1992)、やはりブナの優占する地域よりはやや乾燥して最低気温の低い冬のある大陸的な気候下にある。

また、こうした問題が現在まで残されてきた理由のひとつとして、人間の土地利用がある。日本海側では比較的遅くまで原生林もしくはそれに近い状態の森林が残されてきたが、太平洋側ではそのような森林はすでに少なく、原植生を知る手がかり自体が限られている。このような土地利用には、気候条件と結びついた土地利用を考慮する必要もありそうだ(大住, 2003)

このように冷温帯の森林の背腹性には、いまだ解決されない問題点がある。近年、太平洋側の植生に対する理解や植生史の解析が進みつつあり、植生タイプが形成されるメカニズムなどについて新たな考察が可能となっている。そこで、この特集では本間氏に日本海側と太平洋側のブナ林の成立機構を、大住氏に太平洋側の冷温帯林の成立に関する人間活動の影響を、そして内山氏に中間温帯とよばれた地域の植生史についてそれぞれ最新の知見を紹介していただくことにした。

日本海側と太平洋側の冷温帯でどんな条件が異なるのか

ところで、日本海側と太平洋側で異なる条件、あるいはそれらの条件が植生タイプの形成に働くメカニズムを整理しておこう。両者で異なる条件は、1) 歴史性、2) 気候条件、3) 攪乱レジーム、そして4) 人間活動の影響にまとめることができる。

歴史的条件としては、大住(2003)が指摘しているように、山地の成立年代がまず異なっている。太平洋側の北上・阿武隈山地の成立は中生代に遡るが、日本海側の山地は火山が多いほか第三紀の地層やグリーンタフなど地質学的に新しい山地が多い。このことは、潜在的な種のプールそのものが異なっている可能性を示唆し、日本の植物区系にも反映されている(堀田, 1974; 前川, 1977)。さらに、氷期・間氷期を通じた気候変動のなかで種が経験してきた歴史も違う可能性がある。たとえば、日本海側のブナは遺傳的には均質で分化していないが、太平洋側のブナは産地ごとに遺傳的分化をしている傾向がある(Tomaru et al., 1998)。

気候条件としては、温度、降水パターン、積雪量が大きく異なっている。太平洋側はより大陸の気候となり、冬の最低気温が低く、乾燥して、積雪が少ない。このため、太平洋側のブナの種子が冬の乾燥で死亡したり、実生が低温によって枯死したりすると言われてきたが、太平洋側のブナは発芽時期などの適応で、実際には乾燥害があまり効かないという実験例もある(Maruta et al., 1997)。一方、日本海側では大量の積雪による雪圧に耐えきれない樹種は生育できない可能性が指摘されている(Homma, 1997)積雪の影響は、このような生理生態的、あるいは物理的な影響にとどまらない。雪があることによって冬の種子捕食活動が制限されたり、病菌に対する感染条件が変化するという生物間相互作用の変化ももたらしている(本間, 2003)。

気候条件が異なることは同時に攪乱レジームの違いを引き起こす(Nakashizuka & Iida, 1995)。冬季から春先にかけての乾燥は、太平洋側の森林で山火事の頻度を高める(井上, 1950)。山火事の頻度は日本海側のブナの優占する地域と太平洋側とでは明らかに異なっている(図1)。また、黒ボク土は火山灰を基質として草原植生が長期間維持されることで形成されるが(Kawamuro & Torii 1986, 石塚ほか1999)、その分布は太平洋側に偏っており、土壌形成が起こるような長期にわたって草原植生が維持されていたことを示唆する。この草原は、先史時代の人間活動による山火事の可能性があるが、日本海側ではこのような火事は起こせない。というのは、山火事は気候的に乾燥する2-4月に起こっており、日本海側の地域ではこの時期乾燥もしていないし、標高の高い地域ではまだ積雪に覆われているからである。

太平洋側の冷温帯ではコナラ、クリ、シデ類などいわゆる中間温帯要素の樹種からなる発達した林がまれに見られる(Masaki et al., 1992; Nakashizuka et al., 1992; 野崎・奥富, 1990)。しかし、これらの樹種の実生は発芽後1-2年の死亡率が高く、実生バンクはつくらないし、大きな林冠ギャップや伐採跡地などでない限り旺盛な更新はできない(Nakashizuka et al., 1992; Abe et al., 1995, 飯田, 2001)。したがって、これらの樹種は日本海側におけるブナのように、林冠ギャップのような穏やかな攪乱による更新ではなく、大規模な攪乱に依存した樹種ということが出来る。従来、日本の植生の形成には山火事の影響はあまり論じられなかったが(例外的に本多, 1912)、太平洋側では重要な役割を演じてきた可能性がある。

このように山火事頻度の高い太平洋側の気候は、人間によって容易に改変できたであろう。現在、原生状態に近い森林のほとんどが日本海側や高標高地域に限られるのは、このような理由が大きいのではないかと考える。中世から近世においては、農耕用の馬や牛の産地の多くが太平洋側にある。また、近代における針葉樹人工林への転換も日本海側より太

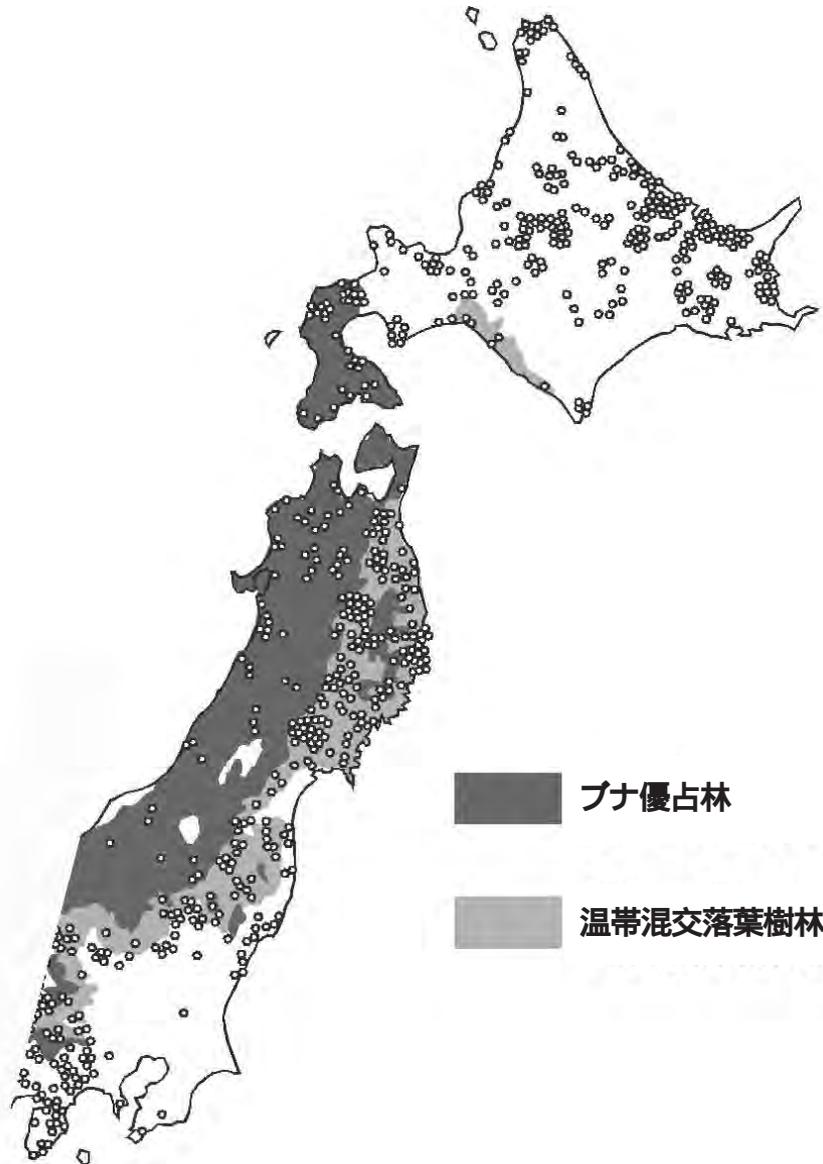


図1 冷温帯落葉広葉樹林の分布と山火事発生地。ブナ優占林は、日本海側のブナ林をさし、混交落葉広葉樹林はいわゆる中間温帯林を含む太平洋側の温帯落葉広葉樹林をさす。野高・奥富（1990）を参考に描く。山火事の記録は井上（1950）による。

平洋側でより容易であった。大住（2003）にみるように、明治後期の北上山地にはかなりの面積の草地や無立木地が存在したし、阿武隈山地でも藩営の牧草地が広く存在した（Suzuki, 2002）。現在、これらの草地や無立木地の多くは森林になっている。

このように、冷温帯林の背腹性を形成する要因は気候条件だけではなく、多くの要因が並行的に関わっている可能性が高い。また、気候条件が関わるメカニズムも生理生態学的なものだけでなく、生物間相互作用や攪乱などを通じた間接的なものである可能性がある。

#### グローバルな視点での冷温帯林

日本の冷温帯林を東アジア全体の視点から見ると、実はブナの優占する森林よりナラ類の優占する森林のほうが一般的であることがわかる。中国大陸、朝鮮半島、日本列島などの森林の種組成と気候条件、自然攪乱を比較すると、東アジアの冷温帯林は表1のようにまとめることができる。日本で冷温帯林の代表樹種と考えられているブナの優占林は、水平的な成帯分布としては日本の多雪地帯にあるだけである。中国大陸のブナ林の多くは、水平的には暖温帯の山地にあり、水平分布帯を形成しない。これらの地域は山地であることに起因する湿潤な気候をもち、日本海側の気候と共通性がある。

属レベルでの組成と気候、攪乱レジームの複合体は、東アジアと北米の冷温帯林とで共通性がある (Runkle, 1990)。北米でもブナの優占する森林は五大湖東岸の湿潤な地域だけであり、その更新は林冠ギャップを中心とする。その周辺にはブナ優占林地域よりずっと広い地域をカバーするナラを中心とした地域があり、ブナ優占林地域より乾燥し、山火事に依存した更新が起こる。属レベルの特性としてナラ属はブナ属より乾燥した地域に分布し、大規模な攪乱に依存した性質を持つことは共通している。山火事には人間の影響が強いことも共通し、ナラ属の繁殖開始が早く萌芽性に富む生活史上の特徴は、山火事などの攪乱に対する適応とも考えられる (Abrams et al., 1998)。

#### 「ブナ帯」という分類のもたらした誤解

したがって、冷温帯落葉広葉樹林をブナで代表させることは、グローバルな視点からはむしろ一般的でないと考えられる。本州の日本海側の気候は、一年を通じて湿潤であり、この緯度や年平均気温では例外的に多雪な気候である。ブナはこの気候に特殊化することで例外的な優占度を得た樹木であって、水平分布帯としての冷温帯はこの気候域よりもずっと広い。したがって、気候変動の中ではこの条件が実現されない時期が生じ、そのときには温度的には冷温帯でもブナが優占しない (内山, 1998)。現在の気候で、日本海側の森林で圧倒的にブナの優占度が高かったこと、ナラの優占する気候域ではすでに開発が進み、原始的な森林が消失してしまっていたことなどが、冷温帯 = 「ブナ帯」という誤解を生んだと考えられる。

中間温帯林あるいは暖温帯落葉広葉樹林とは、実は暖温帯の北部から冷温帯のやや乾燥する気候下でむしろ一般的に成立する森林であり、その成立には山火事などの大規模な攪乱

や先史時代の人間活動の影響が大きい、と考える。温度条件としては、吉良 (1991) のいう暖温帯落葉広葉樹林だけでなく、野寺・奥富 (1990) の論じるように、もっと温かさの指数が小さくても冬の降水量の少ない地域ではほぼ同様の植生タイプが成立する、と見るべきであろう。その意味では、このタイプの森林は温帯の温度条件で細分されるべきではなく、「温帯落葉混交樹林」とでも呼ぶべきなのかも知れない。あるいは、温帯落葉広葉樹林の中で、優占樹種が明確になる特異的な森林としてブナ林を位置づけるのがいいのかも知れない。

いずれにしても、ブナの優占しない落葉広葉樹林の更新は大きな攪乱に依存している。このような植生の場合には、極相林の考え方も微妙である。ナラ類、シデ類、クリなどの樹木はいずれも大きな攪乱を前提として優占している樹種であり、ブナのように実生バンクを形成して林冠ギャップで更新する極相種ではない (Masaki et al., 1992; Abe, et al., 1995, 飯田, 2001) では、この地域で大規模な攪乱を欠いた場合には、どのような樹種が優占するのか? もしかすると、先史時代の人間活動の弱かった地域には攪乱に対する依存度の小さな樹種の優占する林分が存在した可能性がある。私の個人的な推測になるが、カエデ類が有力だと思う。カエデ類は太平洋側の落葉広葉樹林にも出現頻度が高く、かつブナ以上に耐陰性が強いので実生バンク形成も行う (Masaki et al., 1992; Abe, et al., 1995) 北米でもサトウカエデ (*Acer saccharum*) の優占する場所は広い (Runkle, 1990)。北海道のブナを欠く冷温帯林でも、エゾイタヤやアカイタヤがある程度優占するのは、このアナロジーとして興味深い。ただ、カエデ属の場合には花粉化石としてはあまり出現しないため、花粉分析などによる確認がむずかしい。

ついでに根拠の薄い推測を許していただければ、モミ帯と

表 1 東アジアの冷温帯落葉広葉樹林の組成と攪乱レジームに関するまとめ

	混交落葉樹林	ブナ林	針広混交林
優占種	<i>Quercus</i> 属 <i>Carpinus</i> 属 <i>Acer</i> 属	<i>Fagus crenata</i>	<i>Quercus</i> 属 <i>Picea</i> 属 <i>Abies</i> 属 <i>Pinus</i> 属
種多様性	高い	低い	高い
攪乱レジーム	林冠ギャップ 山火事	林冠ギャップ	林冠ギャップ 山火事 大規模風倒
日本での分布	本州太平洋側 北海道低地	本州日本海側 北海道渡島半島	本州山地帯上部 北海道低地
東アジアでの分布	中国中北部低地 朝鮮半島低地	中国中部山地	中国北部 朝鮮半島山地帯上部

いう成帯構造が発想されたのは、太平洋側の暖温帯 冷温帯域の地質的特性によるのではないかと考えている。モミの更新は土壌攪乱を受けた場所に限られるため、阿武隈山地の下部の急峻な地形をもつ地域には出現するが、上部の土壌が発達した緩やかな斜面には出現しない。あるいは、仙台周辺では若くて地すべりの多発する地形域で出現する。つまり、阿武隈山地の下部は暖温帯常緑樹林、上部は冷温帯という温度的な境界域にたまたま急峻な地形があったために、成帯構造のような捉え方になったのではないかと思う。他の地域で見ても、モミ - ツガ帯の成立する温帯域は中央構造帯沿いにあって、地形的に不安定な山地に多いのではないだろうか。

このように、日本の冷温帯林の背腹性という問題点は、気候条件と樹木の生理生態という単純な説明だけではなく、気候条件によって生ずる生物間相互作用や、攪乱レジーム、人間活動の影響、地史などが複雑に関わっている問題である。まだ仮説の域を出ていない段階であり、今後の研究の方向として興味深い視点を数多く含んでいる、と考えている。

#### 引用文献

- Abe, S., Masaki, T. & Nakashizuka, T. 1995. Factors influencing sapling composition in canopy gaps of a temperate deciduous forest. *Vegetatio* **120**: 21-32.
- Abrams, M.D., Ruffner, C.M. & DeMeo, T.E. 1998. Dendrochronology and species co-existence in an old-growth *Quercus-Acer-Tilia* talus slope forest in the central Appalachians, USA. *Forest Ecology and Management* **106**: 9-18.
- 飯田滋生. 2001. コナラ林の生態的特性と保全に冠する基礎的研究. 東京農工大学博士論文.
- 石塚成宏・河室希公康・南 浩史, 1999. 黒色土および褐色森林土腐食の炭素安定同位体分析による供給源植物の推定 - 八甲田山南山麓における事例 -. *第四紀研究*, **38**: 85-92.
- 堀田 満. 1974. 植物の分布と分化. 400 pp. 三省堂, 東京.
- 本多静六. 1912. 改正日本森林植物帯論. 400 pp. 本多造林学前論ノ三浦書店, 東京.
- Homma, K. 1997. Effect of snow pressure on growth form and life history of tree species in Japanese beech forest. *Journal of Vegetation Science* **8**: 781-788.
- 井上 桂. 1950. 統計上から見た我国の山火事. 8 pp. 林野庁, 東京.
- 本間航介. 2003. ブナ林背腹性の形成要因. *植生史研究* **11**: 45-52.
- Kawamuro, K. & Torii, A. 1986. Past vegetation on volcanic ash forest soil I. Pollen analysis of the Black soils, Brown forest soils and Podzolic soil in Hakkoda mountain. *Bulletine of the Forestry and Forest Products Research Institute*, **337**: 69-89.
- Kira, T. 1991. Forest ecosystems of east and southeast Asia in a global perspective. *Ecological Research* **6**: 185-200.
- 吉良龍夫. 1949. 日本の森林帯. 林業解説シリーズ 17. 42 pp. 農林出版, 東京.
- 前川文夫. 1977. 日本の植物区系. 178 pp. 玉川大学出版部, 東京.
- Masaki, T., Suzuki, W., Niiyama, K., Iida, S., Tanaka H. & Nakashizuka, T. 1992. Community structure of a species-rich temperate forest, Ogawa Forest Reserve, central Japan. *Vegetatio* **98**: 97-111.
- Maruta, E., Kamitanim, T., Okabe, M. & Ide, Y. 1997. Desiccation-tolerance of *Fagus crenata* Blume seeds from localities of different snowfall regime in Central Japan. *Journal of Forest Science* **2**: 45-50.
- Nakashizuka, T., Iida, S., Tanaka, H., Shibata, M., Masaki, T. & Niiyama, K. 1992. Community dynamics of Ogawa Forest Reserve, a species rich deciduous forest, central Japan. *Vegetatio* **103**: 105-112.
- Nakashizuka, T. & Iida, S. 1995. Composition, dynamics and disturbance regime of temperate deciduous forests in Monsoon Asia. *Vegetatio* **121**: 23-30.
- 野寄玲児・奥富 清. 1990. 東日本における中間温帯性自然林の地理的分布とその森林帯的位置づけ. *日本生態学会誌* **40**: 57-69.
- 大住克博. 2003. 北上山地の広葉樹林の成立における人為攪乱の役割. *植生史研究* **11**: 53-59.
- Runkle, J. R. 1990. Gap dynamics in an Ohio *Acer-Fagus* forest and speculations on the geography of disturbance. *Canadian Journal of Forest Sciences* **20**: 632-641.
- 鈴木時夫, 1961. 日本の森林帯前論. *地理* **6**: 1036-1043.
- Suzuki, W. 2002. Forest vegetation in and around Ogawa Forest Reserve in relation to human impact. "Diversity and Interaction in a Temperate Forest Community" (Nakashizuka, T. & Matsumoto, Y. eds.), 27-41, Springer, Tokyo.
- Tomaru, N., Takahashi, M., Tsumura, Y., Araki, M. & Ohba, K. 1998. Intraspecific variation and phylogeographic patterns of *Fagus crenata* (Fagaceae) mitochondrial DNA. *American Journal of Botany* **85**: 629-636.
- 内山 隆. 1998. ブナ林の変遷. 「図説日本列島植生史」(安田喜憲・三好教夫編), 195-206, 朝倉書店, 東京.
- 内山 隆. 2003. 日本の冷温帯林および中間温帯林の成立史. *植生史研究* **11**: 61-71.
- 渡辺定元, 1994. 樹木社会学. 450 pp. 東京大学出版会, 東京.
- 安田喜憲. 1985. 東西二つのブナ林の自然誌と文明. 「ブナ帯文化」(梅原猛ほか編), 29-63, 思索社, 東京.
- 山中二男. 1979. 日本の森林植生. 219 pp. 築地書館, 東京.

(2002年12月25日受理)