

## 総説

本間航介<sup>1</sup>: ブナ林背腹性の形成要因

Kosuke Homma<sup>1</sup>: Controlling factors of the geographic difference in Siebold's beech (*Fagus crenata* Blume) forest vegetation between the Pacific Ocean side and the Sea of Japan side region

**要旨** ブナ林植生が日本海側多雪地と太平洋側少雪地で大きく異なる現象(背腹性)が引き起こされる過程について、積雪の包含する環境因子の影響をメカニスティックアプローチにより解析した。

(1) ブナ林植生の種多様性・個体群構造と気候パラメーターの相関関係を日本海型-太平洋型ブナ林の植生推移帯で解析したところ、ブナ林背腹性は積雪傾度に対して異なった反応を示す3つの種群、すなわち、ブナ、汎存種群(ブナを除く)、少雪地偏在分布種群の組み合わせによって生じていることが明らかになった。(2) ブナが多雪環境下で生じる雪の物理的圧力に強いことが日本海型ブナ林におけるブナの優占理由であるとする「雪圧仮説」について検証した。ブナは極めて高い雪圧まで直立した形状を維持することができ、雪害を受ける率も明らかに低いために多雪地でも最大サイズが制限されない。(3) 太平洋側でブナの優占度が低くなる原因はブナの少雪地における初期更新の悪さに起因するとする「初期更新仮説」について検証した。1993年の全国同調型豊作年に全国15サイトでブナの種子生産から実生定着までの生残過程を比較したところ、1) 種子散布時点では、しいな率・堅果落下量には地域間の違いが見られず、種子生産量は背腹性の原因とは考えられない、2) 昆虫による被害率は多雪地帯で有意に低くなり、背腹性形成の一因と考えられる、3) 堅果落下後の越冬期間に乾燥・菌害(およびバクテリア害)・ネズミ害によって少雪地の健全種子密度が大幅に低下し、実生バンクが機能していない、4) 乾燥害・ネズミ害はともに積雪深と負の相関を持つ因子で背腹性形成に強く関与している、ということが明らかになった。(4) 以上の結果より、積雪とブナ個体群更新の関係性は緊密なものであり、後氷期の分布変遷と日本海側地域の多雪化との関係性を強く支持するものであると結論された。

**キーワード:** ブナ林, 雪圧, 野ネズミ, 種子捕食性昆虫, 感染, 間接効果, 環境指標性

**Abstract** We reviewed our recent studies on the cause of geographic difference of Siebold's beech (*Fagus crenata*) forest vegetation in Japan with special reference to the effect of snow-pack on tree regeneration.

(1) A direct gradient analysis of forest vegetation along snowfall gradient showed that the species diversity index declined clearly along the snow depth gradient. One third of the tree species was not distributed in the snow-rich region (> 2.0-m in snow depth). Other species were distributed from snow-poor region (< 2.0-m in snow depth) to snow-rich region. However, they lost their relative importance in snow-rich conditions except *F. crenata*, which was the only species that gained very high dominance in snow-rich region. (2) Regarding the snow pressure tolerance hypothesis, traits of beech forest species; i.e. trunk bend, trunk height decrease, trunk damage and basal sprouting rate were compared along the snow pressure gradient. General trends recognized are 1) trunk bend and trunk height decrease; 2) trunk injury increase; and 3) maximum size decrease. However, *F. crenata* was the only species whose trunk form and maximum size were hardly influenced by snow pressure. (3) The causes and timing of seed death in early regeneration of *F. crenata* was studied at 15 sites along a snowfall regime in countrywide scale. Seed production did not significantly differ between snow-rich regions and snow-poor regions. Pre-dispersal seed mortalities by insects were higher in snow-poor regions than those in snow-rich regions, but this only seemed to be a minor factor influencing the population. A large proportion of the viable seeds were killed in winter. Mortality in winter was much higher in snow-poor regions than that in snow-rich regions, and this factor was strongly correlated with the geographic variation of seedling regeneration probability. Germination experiments made clear the reason of high mortality of beech nuts in winter, and suggested that effects of desiccation, rodents, fungi and bacteria were very strong. (4) These results showed the close relationships between the snowfall regime and *F. crenata* regeneration, and are consistent with its distributional and environmental development since Last Glacial time.

**Key words:** *Fagus crenata* forest, decaying, indirect effect, insect damage, rodents, snow pressure

<sup>1</sup> 〒 952-2206 新潟県佐渡郡相川町大字小田 94-2 新潟大学農学部附属フィールド科学教育研究センター  
Field Center for Sustainable Agriculture and Forestry, Niigata University, Koda 94-2, Aikawa, Niigata, 952-2206, JAPAN

## 1. はじめに

日本海型ブナ林と太平洋型ブナ林の植生が大きく異なるという問題、いわゆるブナ林の「背腹性」については、日本の冷温帯植生や中間温帯論の根幹に関わる問題としてこれまで多くの議論がなされてきた。ブナ林植生の地理的変異パターンが日本列島スケールでの気候区分や積雪環境のパターンと非常に良く似ていることから、日本特有の冬季北西季節風によってもたらされる積雪傾度が植生規定要因として注目されてきた。これまでも気候・植生対応の議論は複数存在し、また、いくつかの研究はブナ林植生と積雪環境の因果関係を前提として行われてきている（小島, 1975; 大沢ら, 1986; 藤田, 1986, 1987; 武田ら, 1986; Uemura, 1989; 野寄ら, 1990）。

植生史研究においては、後氷期以後の *Fagus* の増加が対馬暖流の流入やその引き起こす多雪化と関連づけて議論されてきたが、多雪化によってなぜブナが増えるのかという具体的な原因が不明のために、この分野の研究におけるミッシングリンクになっていた。また、海外においても、積雪と植生の対応まではデータが提出されていても、具体的に植生をコントロールする仕組みについては仮説提示の段階に留まっている（例えば, Barbour et al., 1991）。

研究が進まなかった理由の一つに、積雪の環境因子としての複雑性がある。積雪は植物に対して、物理的害害、光合成期間の短縮、種子捕食動物の行動抑制、水分条件の変化、菌・バクテリアの感染促進など多彩な効果を包含した環境因子複合体として作用する（酒井, 1976）。それゆえ、積雪の植生コントロール機構を明らかにするためには、これら個々の因子に対する解析を行った上で結果を統合化するメカニスティックアプローチが不可欠となるのである。

本稿では、上記の問題を解決するために筆者らがこれまで行ってきた研究を中心にして、ブナ林植生が積雪によって影響を受けるプロセスについてまとめる。また、植生史研究の現場ではブナを冷温帯気候の代表的な指標植物として利用してきた経緯があるが、筆者による一連の研究結果は冷温帯性落葉樹林におけるブナという植物の特異性を強調するものとなった。このことから、今後の植生史研究においてブナという植物をどう捉えるかという点についても若干の考察を行いたい。

## 2. ブナ林背腹性と積雪傾度のメソスケールでの対応関係

ブナ林植生の背腹性の成因を直接論じた既存の研究の多くは日本列島スケールでの植生データを用いた間接傾度分析手法を採用している（例, 大沢, 1986; 藤田, 1987）。これらの先行研究は分類または序列アプローチによって整理された群集データを温かさの指数や寒さの指数、気象台計測の積雪深などに対応させているために分解能が不足し、定性的に積

雪の重要性を指摘するに留まっていた。このため、筆者はブナ林植生と積雪環境の関係性を解析するための最初の作業として、本州中部の太平洋型ブナ林から日本海型ブナ林への移行帯（新潟・群馬県境の国境稜線を中心にした半径約 35km の範囲）において冬季積雪深を実測し、直接傾度分析法によってブナ林植生と環境条件の対応を解析した（Homma, 2001）。

調査プロット 15 カ所の植生と気象データを対応させたところ、以下のことが明らかになった。

- 1) ブナ林群集の本木植物の種多様性は積雪深の増加に伴って単調減少する。
  - 2) ブナ林の背腹性はメソスケール（地域内レベルの範囲）で見した場合も積雪環境と極めて良く対応する。降水量や気温が積雪より強い影響力を持つ可能性は少ない。
  - 3) 林冠構成種の背腹性は積雪傾度に対して異なった反応を示す以下の 3 つの種群の組み合わせによって生じている（図 1-a, b）。a) 汎存分布種群（多雪地から少雪地まで連続的に分布するが多雪地で優占度が低下する）、b) 少雪地偏在分布種群（少雪地では高い優占度を示すが多雪地には出現しない）、c) ブナ（少雪地から多雪地にむけて優占度が明瞭に増大する）。
  - 4) ブナの個体群構造は積雪傾度に伴って大幅に変化する。積雪 2 m 以下の少雪地では小径個体を欠いたスプラディック型、2 m 以上の多雪地では安定した逆 J 字型のサイズ構造となり、積雪深の増大に伴って萌芽幹の割合が増大する。
- すなわち、ブナ林背腹性は、第一優占種であるブナ自体の個体群構造が積雪環境に伴って変化する（多雪環境下の個体群で明らかに更新状態が良くなる）現象と考えることも可能であるし、積雪深増大に伴って競合種の脱落や個体群サイズの縮小が起こる現象と捉えることも可能である。ブナ林の背腹性形成要因を包括的に明らかにするためには、少なくともこの 2 つの側面からの解明が必要であるといえよう。

## 3. ブナ林背腹性形成要因に関する仮説群

さて、ブナ林の背腹性が雪によって形成される理由については、これまでに多くの仮説群が提示されてきている。これらを前項の調査結果を参考にして筆者なりに整理すると以下のようになる。

＜群集内での種差に基づく仮説＞

ブナ林構成種の積雪に対する耐性・分布特性の差から背腹性が生じると考える仮説群である。

- 1) 雪圧説：多雪地ではブナはほかの種と比べて雪害に強いという指摘が多く（紙谷, 1984; 前田, 1988）、これがブナの多雪地での優占を規定しているという仮説。
- 2) フェノロジー説：ブナの豪雪地における開葉が群集内で最も早く、落葉は逆に遅い傾向があることから、これがブ

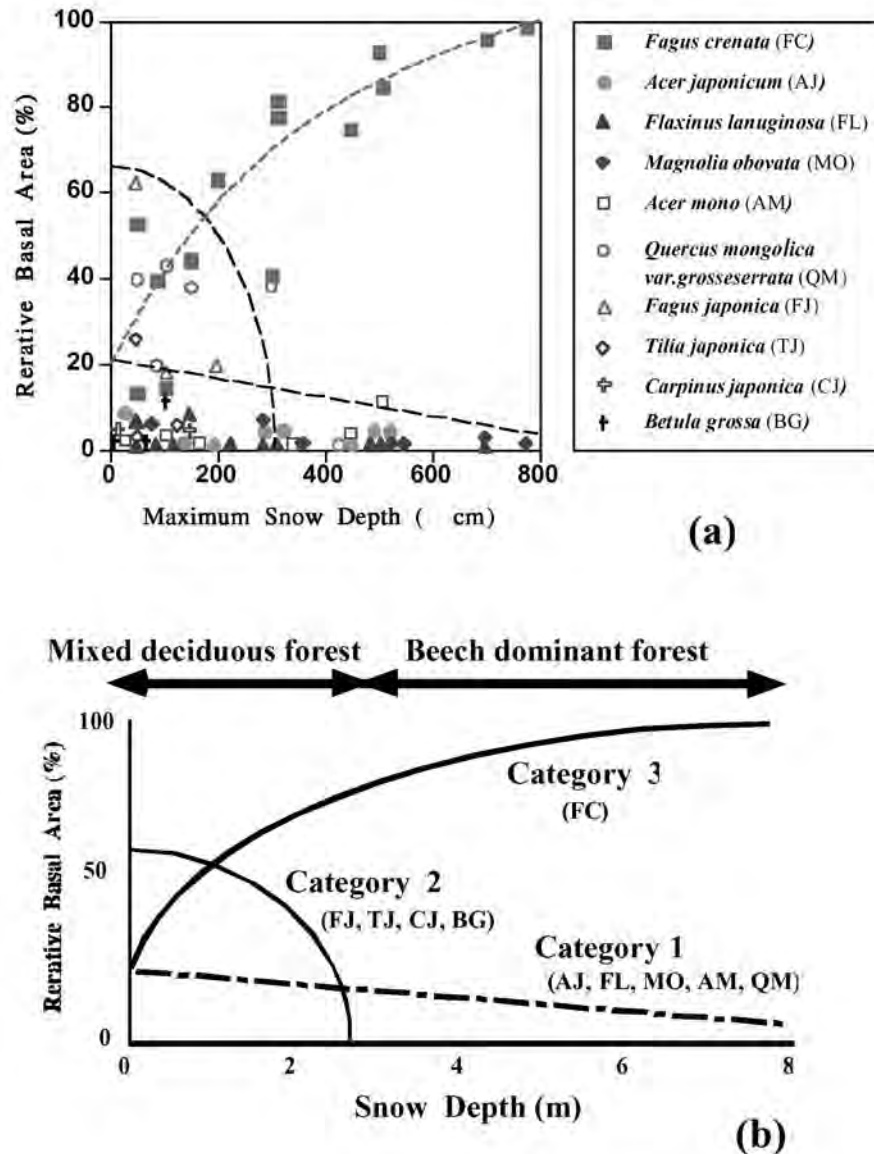


図1 ブナ林構成種の雪圧傾度軸上での出現パターンの変化 (Homma, 2001 を改変). (a) 本州の新潟群馬県境のブナ林における主要 10 種類の出現パターン. (b) ブナ林の林間構成種の雪圧傾度軸上での出現パターンをカテゴライズして模式図化したもの.

**Fig. 1** Species' distribution patterns along the gradient of snowfall (arranged from Homma, 2001): (a) Distribution patterns of major 10 species at Echigo Mountains in central Honshu; (b) a schema of the distribution patterns of canopy composers along snowfall gradient. FC; *Fagus crenata*, FJ; *Fagus japonica*, TJ; *Tilia japonica*, CJ; *Carpinus japonica*, BG; *Betula grossa*, AJ; *Acer japonicum*, FL; *Fraxinus lanuginosa*, MO; *Magnolia obovata*, AM; *Acer mono*, QM; *Quercus mongolica* var. *grosseserrata*.

ナの多雪地での優占に貢献しているとする仮説 (丸山, 1979; 丸山・佐藤, 1990) である。

- 3) 植物間相互作用説: 太平洋側ブナ林の林床のササ密度が日本海側に比べて相対的に高く, また, ギャップ内再生パッチの高木種数も太平洋側で明瞭に大きいことから太平洋側ではブナの競争力は相対的に低下するという仮説である (藤田, 1986)。

＜ブナの個体群動態の変異に基づく仮説＞

ブナ林群集の第一優占種であるブナ自身の個体群更新が積雪環境により大きな影響を受けるために背腹性が生じるとする仮説群である。

- 4) 初期更新説: 太平洋側のブナ林ではブナ当年性実生の供給量が極端に少ないために, 同種の個体群更新過程において重要な実生バンク (Nakashizuka, 1983, 1984 a,



1984b) が機能せず、これが太平洋側での優占度低下を引き起こすとする仮説(島野, 1993; 島野・沖津, 1994)である。ブナ実生の供給量が制限されるプロセスによって以下の3仮説に細分できる。

- 4-a) production 説: ブナの種子生産量が太平洋側で少なくなるために当年性実生供給量も小さくなるという説。
- 4-b) pre-dispersal 説: 種子生産から種子散布までの間に種子加害性昆虫や樹上性動物に捕食を受けて発芽可能な種子の密度が低下するという説。
- 4-c) post-dispersal 説: 種子散布から当年性実生の発生・定着までの期間に種子が太平洋側で多く死亡するために実生密度が下がるという説。

以下では、上記仮説群の中で特にブナ林構成種の個体群更新の成否と密接に関係する仮説一言い換えれば、雪の影響をデモグラフィックパラメーターで表現できるもの一に絞って解説する。対象とするのは1, 4-a-cの4つである。仮説2と3についてはここでは割愛する。筆者の別稿(本間,

2002)を参照されたい。

#### 4. 雪圧説の検証

雪圧説は以前から有力な仮説の一つであるが、これを定量的に検証することは最近までなされてこなかった。雪圧は現場計測することが難しいため、定量的な解析に踏み込めなかったのである。そこで筆者は斜面の上に乗った積雪が斜面方向に発生させる雪圧(斜面雪圧の横成分)を防雪工学で用いられる算定式(日本建設機械化協会, 1987)で数値化し、これと幹の変形を示すパラメーター(幹曲がり・幹折れ・萌芽)の相関を解析した(Homma, 1997)。

ブナ林の広葉樹では、雪圧に比例して屈曲度が増すのではなく、ある特定の雪圧(閾値)を境に幹曲がりが発生していた(図2)。幹曲がりを起こした幹の地際部分にはテコの原理によって巨大な破壊応力が発生するため、雪の沈降力による幹割れや幹折れが生じる。この幹の破壊は幹が細い若齢個体ではほとんど生じていなかったが、幹の肥大に伴って増加し

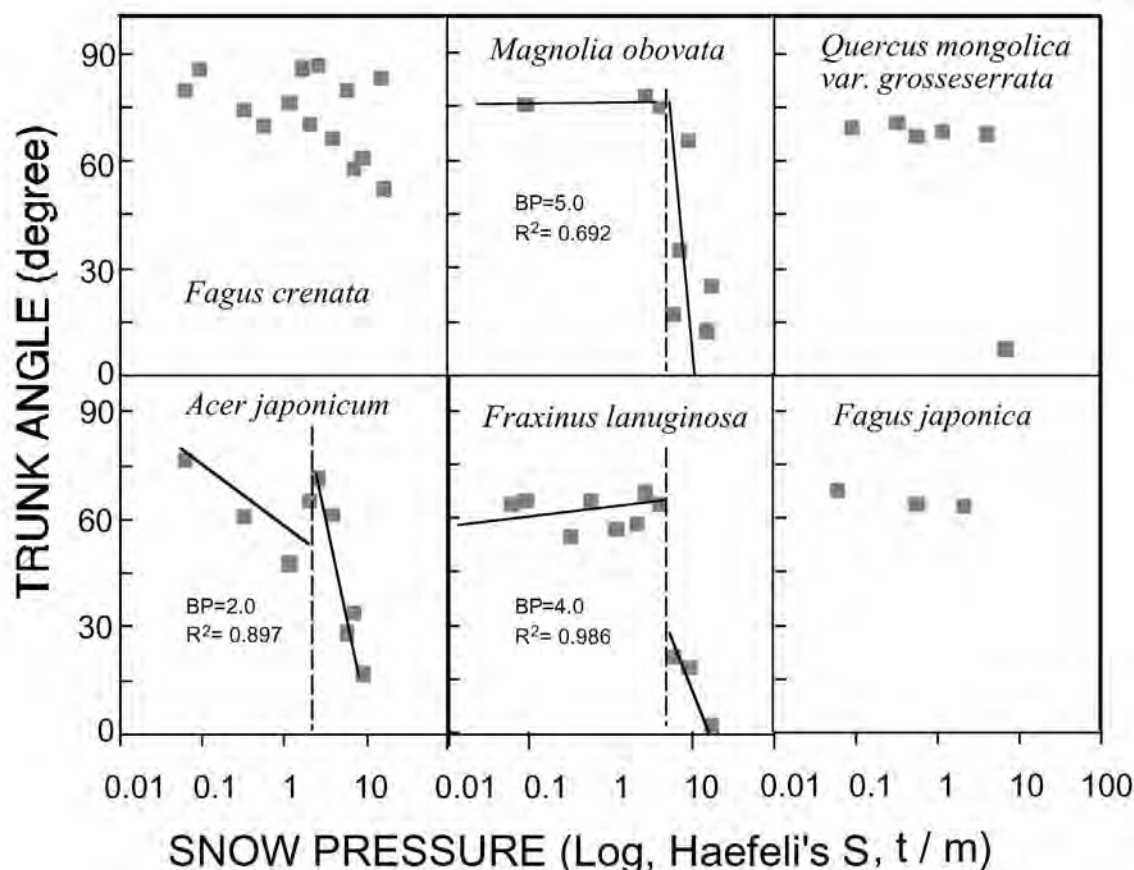


図2 雪圧傾度と幹角度の関係(Homma, 1997)。図中の縦点線はピースワイズ線形回帰法で判定されたブレイクポイント(BP)で、回帰線が不連続に折れ曲がるx軸の値を示す。個々の点は各サイトにおける幹角度の平均値。

Fig. 2 Relationships between the snow pressure gradient and trunk angle (Homma, 1997). Dotted lines indicate the break point (BP) as calculated with piecewise linear regression. Each plot represents the mean value of the site.

て胸高直径 15 cm から 20 cm で被害率最大となっていた。ハウチワカエデ・ケアオダモ・ホオノキでは多雪地での被害率が 50 % 以上に達しており、幹の最大サイズが雪圧に規定されている可能性が示唆された。しかし、ブナは雪圧が高くなっても幹に変形がほとんどみられず、幹割れ・幹折れもほかの種よりも明らかに少なかった。

本研究の結果は雪圧の増大は幹の倒伏と幹折れを引き起こし、障害を受けた個体は萌芽再生で個体維持を図るというプロセスを示唆した。このプロセスは樹木個体を灌木型に誘導するものだが、ブナ一種類だけは積雪深 8 m 前後まで灌木化が起こらず、雪圧に最大サイズを規定されない唯一の種であることが明らかになった。以上から、多雪地での雪圧に対するブナの耐性の高さは、確かに日本海側で同種が優占する要因になっていると考えられる。

### 5. 初期更新仮説の検証

ブナ個体群の初期更新の地域差を定量的に明らかにする作業は近年になって大幅に進展した。全国ブナ林研究者ネットワーク（Nutwork グループ、代表：箕口秀夫、新潟大学）の仕事（Homma et al., 1999）はそのなかでも類のない試みをいくつか導入したものである。

ブナ個体群更新の背腹性が生じる過程を実証的に示すためには、種子の生産から実生定着、実生バンク形成に至る一連の過程で生残パラメーターを定量的に多点・広範囲で、しかも統一された手法によって測定せねばならない。そこで、Nutwork グループでは国内 17 サイト 20 名の研究者をネットワークし、1993 年の全国同調型豊作年から翌年春にかけて同一手法で調査を行った。

この研究では堅果落下時の健全堅果密度、しいな率、種子捕食率をシードトラップ法で捕捉した種子から計算した。また、トラップに隣接する林床で春先にリター剥ぎ取りを行って、健全堅果密度・ネズミ害発生率などを測定、さらに実生発生から定着時にかけてその生残をカウントし、個体群統計学的手法によって pre-, post-dispersal 期の生存率・死亡率を算出した（Homma et al., 1999）。

同グループの計測によれば、1993 種子散布時点での健全堅果率は日本海側多雪地帯で約 50 %、太平洋側少雪地帯で約 25 % であった。しいな率・堅果落下量には地域間の違いが見られなかったため、この研究では仮説 4-a（production 説）は支持されなかった。一方、ブナヒメシンクイと思われる昆虫による被害の割合は多雪地帯で低くなり、これにより健全堅果落下率と積雪深との間に有意な正の相関が生じた。しかし、昆虫害と積雪環境の間の因果関係が不明であること、昆虫害を受けずに生存している堅果の絶対数が多いことから仮説 4-b（pre-dispersal 説）の採択・棄却については保留された。

両地域の生残堅果数に大きな違いが生じたのは、堅果落下後の越冬期間であった。太平洋側少雪地帯では大部分の種子がこの時期に死亡し、複数のサイトで 1 個 / m<sup>2</sup> となった。これは、太平洋側のブナ個体群が生産した種子が、約半年の間に実生バンクが成立し得ないほど低密度になってしまったことを意味している。一方、日本海側多雪地帯では平均 50 個 / m<sup>2</sup> 以上の健全堅果が残り、生存率・生存堅果数は共に積雪深と有意な正の相関を示した。この結果から、仮説 4-c（post-dispersal 説）は採択された。越冬期間内の死亡要因は、消失した種子が多かったことからネズミの関与が指摘されたが、乾燥・腐朽の寄与率は手法的問題から定量的には示せなかった。

Nutwork グループの研究結果は全国同調型豊作年の単年度の結果であるため、10 年単位で非豊作年も含めた場合に結論が多少変わってくる可能性を持っている。しかしながら、太平洋側少雪地帯のブナ林において種子生産から実生発生までのわずかな半年間に複数の死亡因子が累積してほとんどゼロに近い値まで健全種子密度を低下させてしまうことや、種子加害昆虫・ネズミ・菌などのエージェントの活動が積雪環境と相関を持っていることが日本列島スケールで同時に示されたことは非常に重要である。

### 6. 越冬期間における種子死亡要因

越冬期間内のブナ種子の大量死を引き起こす原因として、筆者らは以下の 3 つの有力な因子が関与していることを指摘してきた。すなわち、1) 野ネズミ・リスなどほ乳動物による捕食、2) 乾燥害、3) 菌害である（本間, 1998）。

野ネズミ類による食害については、近年数例の報告がでている。アカネズミ・ヒメネズミなどの野ネズミ類による種子の捕食量は極めて大きい。アカネズミは冬季に地中や雪と地面の間にトンネルを作り摂食行動を行うが、積雪時期の種子の発見率は無雪期に比べて大幅に低下することが種子持ち去り実験の結果などから示唆されている（Shimano & Masuzawa, 1995, 1998）。また、雪の中で生活することで春先に繁殖にはいるタイミングが遅延することも日本海側でのネズミによる種子捕食圧低下の因子となることが指摘されている（入江ら, 1998）。これらの知見から、ネズミ害が越冬期の死亡要因として強く作用していること、積雪環境によってその影響度合いが変化することがいえる。

一方、乾燥害や菌害による死亡は動物による捕食や持ち去り、堅果の分解消失などのために現場で直接観察するのが難しいため、植物動物間相互作用の観点から様々な研究がなされてきたネズミ害に比べて研究例が少ない。そこで、筆者らは乾燥害や菌害の影響を定量化するに金属ネットなどでネズミの影響を排除した現場実験系をつくり測定を行ってきた。乾燥害・菌害の実験は微妙な条件の差で結果が大きく変化する

る。特に発芽実験の終了時期（下胚軸が発生しているか否かで乾燥害の発生率が大きく異なる）とリターとの接触性（菌害・乾燥害ともに結果が大きく変化する）は重要なファクターである。筆者はこれまで、1) 発芽実験期間は根雪になる直前から発芽開始まで、2) リター及び土壌接触性は3条件（リターなし・地表面越冬、リターあり・ $A_0$ 層内越冬、リターなし・鉾質土層内越冬）、3) 積雪条件は3段階（積雪1m以下、約4m、約7m）、という条件設定で発芽実験を行ってきた（本間, 1998; 立石ら, 1999）。1995年、1996年に上記条件で発芽実験を行ったところ、以下の傾向が示された。(1) 乾燥害は少雪地で春先に発生し、種子の過半数がこれにより死亡することがある。(2) 乾燥害は鉾質土層内に埋められた場合にはほとんど起こらない。(3) 菌害には真菌による被害と湿潤条件で多く発生するバクテリア害（納豆菌などと類似した形態の桿菌が検出された）があり、全体として多雪地に多く発生する。(4) 抗菌剤（オーソサイド、ベンレートなどの汎用農薬）で播種前の種子を処理することで菌害は大幅に減少する。

菌害は積雪深や土壌の湿り具合に伴って増大する害であり、根雪が5月以降まで継続する豪雪地や春先に雪解け水で土壌が冠水する立地で甚大な被害が発生しやすい。他方、乾燥害はリターが吹き払われやすく、春先の乾燥が激しい少雪地で増大する害である。筆者の実験結果では、乾燥害・菌害による死亡率が低い値を示すのは、積雪深が2m～5m程度の平均的な日本海型多雪環境の斜面上であり、これはブナが安定して個体群を維持している地域・立地と多分にオーバーラップする。つまり、ネズミ害だけではなく、菌害と乾燥害の組み合わせによってもブナ実生密度の背腹性は生じるとい

える。

## 7. ブナ林背腹性形成要因と 冷温帯の植生史研究との関係性

図3は筆者らのこれまでの研究結果を整理して、ブナ林の樹木の各生活史段階における積雪の影響を模式図化したものである（本間, 1999）。この図に示された各因子には、ブナにとって害になっているというよりは利益になっている部分（乾燥害・ネズミ害・虫害の回避）や、ブナ自身には影響がなく他の樹種にダメージを与えているもの（雪害・開葉タイミング遅延）が多く、結果的にブナの個体群更新は多雪地において促進される傾向が強くなる。ブナの個体群更新特性自体が積雪環境に鋭敏な反応を示して地理的な背腹性を生じ、さらに共存する多種との相対的な積雪耐性の差が重層的に加算されることで、ブナ林群集全体としての背腹性が顕著なものになっていることがこれら一連の研究から明らかになってきたといえる。太平洋側少雪地に偏在分布する種群の分布限界はどのようにして規定されるのか、また、普遍的に分布するブナ以外の共存種がなぜ太平洋側でも日本海側でも共通して優占度が低いのかという点は今後解明が必要な部分であろう。

さて、これまでブナを冷温帯環境の代表的な植物として扱ってきた日本の生態学、特に植生学や植生史学分野にとって、この研究結果はいくつかの注目すべき問題点を提起していると筆者は考えている。

まず、本研究では、ブナの消長は暖かさの指数や有効積算温度で示されるような一般的な冷温帯環境を指標するというよりも、むしろ日本海側地域の局所的な多雪環境と強い相関を

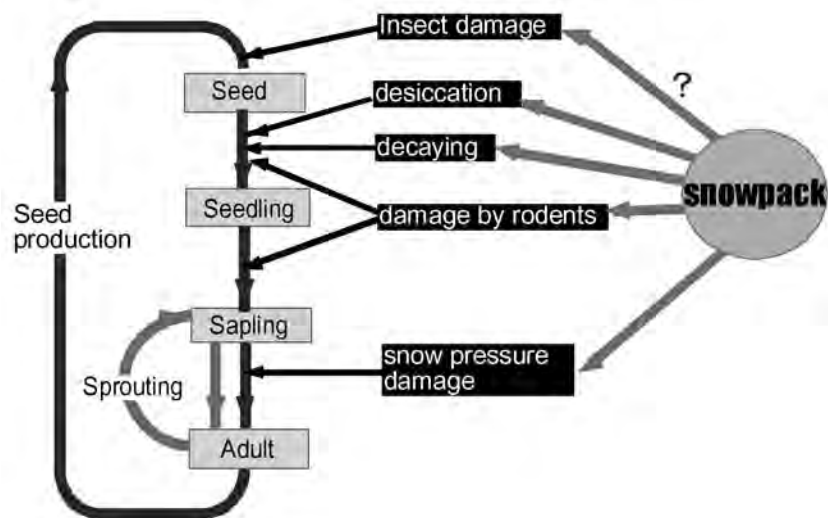


図3 積雪が樹木個体群の更新過程に与える影響の模式図（本間, 1999 を改変）

Fig. 3 Controlling processes of the snowpack on tree regeneration (arranged from Homma, 1999).



持つ可能性がこれまでよりも具体的な形で示された。

ブナ属植物が本来、第三紀末の温暖湿潤で安定した環境の北半球中高緯度地帯に大面積で優占したことはほぼ定説になっているが（堀田，1974），反面，現在の日本のブナのコアハビタットは世界的に希な「中緯度・中標高地域の豪雪地帯」である。第三紀の周北極地域全体が豪雪地帯であったという証拠は無いので，今のところ，第三紀に温暖環境のなかで生活していたブナ属の一部が第四紀に至るユーラシア極東地域の環境変動のなかで，多雪環境スペシャリストとして局所的に日本のブナ林を構成するようになったと考えるのが妥当であろう。もともと第三紀から積雪耐性のポテンシャルが高いグループが存在したのか，第四紀にあらたに適応形質を獲得したのかは不明であるが，ブナ属のコアハビタットは過去から現在にかけて必ずしも一貫したのではなく，少なくとも日本のブナを中心に遡れば，その環境指標性は時間軸の中で大幅に変化していると考えられる。

一方，後氷期という近過去の時間幅で考えるなら，本研究の結果はブナの分布域の拡大が日本海のオープニングに伴う日本海側地域の多雪化と因果関係を持つことを直接的に示すものである。ブナ個体群の更新過程に積雪が支配的な影響を及ぼしていることが明らかになったことで，冒頭に述べた，ブナの分布変遷に関する従来のミッシングリンクが解消され，積雪環境の変動を軸とした一貫した理論構築が可能となる。また，本研究で得られた「積雪深が2m～5m程度の平均的な日本海型多雪環境」がブナ個体群を安定して更新させる必要条件であると仮定するならば，この仮定の下に現在の日本におけるブナ林の潜在的な分布限界を示すことも可能である。実際のブナの分布域と積雪環境から示される潜在的な分布域のずれを比較することで近未来のブナ林の分布を予測したり，逆に，近過去の状態を推測したりすることが，今後の研究の一つの課題になるのではないだろうか。

また，今回の研究結果の中で特徴的なのは，積雪が雪圧や光合成期間短縮など無機環境として直接的影響を及ぼすだけでなく，哺乳動物・昆虫・菌・ブナ以外の植物の生活に影響を与えた結果としてブナに対して生じる影響力（間接効果）が甚大であることが明らかになったことである。筆者らの研究で示された間接効果は雪害や乾燥害と同等またはそれ以上の影響力を持ち，少雪地ではコホート全体が間接効果のみによって死亡する場合も複数あった。ここには，環境と植物分布の相関という現象を生理的適応幅の問題として還元論的に議論することの問題点が端的に示されているといえよう。

一般に，ブナは多雪地に適応した種であると説明されることが多いが，微視的に見れば，本研究の結果は必ずしもこの見解を全面的に支持するものではない。もともと，ブナの幼植物体は温度・水分の変動幅が大きく捕食動物のアクティビティの高い少雪地（こちらの方が典型的な第四紀型環境とい

えるかもしれない）では環境適合性に乏しい。シードコートや埋土休眠性，化学防御物質，地下子葉，周食散布用の果肉，風散布用の翼などの形質は変動環境下で種子の生存率を向上させるために重要と考えられているが，ブナ種子はこれらをことごとく欠いた「古典的な種子」といえる。こうした適応形質の欠如が本研究結果では少雪地での種子捕食者による被害や乾燥枯死の割合を大きくする要因の一部として働いていたと考えられる。一方，本研究では，多雪環境下でもブナが「種子捕食者や菌に抵抗して進化し，生存率を上げていた」という明確な証拠を見つけることが出来ず，むしろ「種子に影響が及ぶ前の段階で雪によって死亡因子が遮断されていたので結果的に生き残った」という側面がデータから強く示唆されたのである。すなわち，多雪環境下におけるブナの安定した個体群更新は，必ずしもブナの適応的進化のみから得られたとは断言できず，積雪の内包する様々な環境因子が偶然ブナを保護していることを加味してはじめて理解できる。その意味で，第三紀に培われた古典的形質の多くが積雪という「ゆりかご」の様な環境のもとに温存され，結果，現在のブナの多雪地での繁栄と少雪地での更新不良という対照的な現状ができあがったという見方もまた成り立つのである。

## 謝 辞

本稿は2001年度の日本植生史学会大会シンポジウムでの講演内容に一部加筆したものである。シンポジウムを企画し，この特集をまとめていただいた中静透氏に感謝する。また，本稿で取り上げた研究の多くは全国ブナ林研究者ネットワークグループ（Nutwork グループ）の共同研究の成果である。研究ネットワークに参加し，貴重なデータをサンプルされている同グループのメンバー全員に感謝の意を表したい。

## 引用文献

- Barbour, M.G., Berg, N.H., Kittel, T.G.F. & Kunz, M.E. 1991. Snowpack and the distribution of a major vegetation ecotone in the Sierra Nevada of California. *Journal of Biogeography* **18**: 141-149.
- 藤田 昇. 1986. 日本海型のブナ林と太平洋型のブナ林の構造と組成. *種生物学研究* **10**: 1-13.
- 藤田 昇. 1987. ブナ林構成種の太平洋型分布と日本海型分布. *植物分類地理* **38**: 311-329.
- Homma, K. 1997. Effects of snow pressure on growth form and life history of tree species in Japanese beech forest. *Journal of Vegetation Science* **8**: 781-788.
- 本間航介. 1998. ブナ個体群の初期更新段階における生残過程とそれを規定する要因. *植物地理・分類研究* **46**: 29-36.
- Homma, K., Akashi, N., Abe, T., Hasegawa, M., Harada, K., Hirabuki, Y., Irie, K., Kaji, M., Miguchi, H., Mizoguchi, H., Mizunaga, H., Nakashizuka, T., Natsume, S., Niiyama,

- K., Ohkubo, T., Sawada, S., Sugita, H., Takatsuki, S. & Yamanaka, N. 1999. Geographical variation in the early regeneration process of Siebold's beech (*Fagus crenata* Blume) in Japan. *Plant Ecology* **140**: 129-138.
- 本間航介. 1999. 環境変動に対する森林植生変化の予測—問題点と展望—. 「環境変動と生物集団」(河野昭一・井村 治編), 70-87. 海遊舎, 東京.
- Homma, K. 2001. Effects of snowfall on the species composition and population structure of Siebold's beech (*Fagus crenata* Blume) Forest in Echigo Mountains, Central Japan. *Research Bulletin of the Niigata University Forests* **34**: 1-16.
- 本間航介. 2002. 雪が育んだブナ林—ブナの更新と耐雪適応—. 「雪山の生態学」(梶本卓也・大丸裕武・杉田久志編), 57-73. 東海大学出版会, 東京.
- 堀田 満. 1974. 植物の分布と分化. 266 pp. 三省堂, 東京.
- 入江 潔・本間航介・増沢 直・箕口秀夫・島野光司. 1998. 積雪量の異なるブナ林における野ネズミ個体群動態とブナ種子捕食量の推定. *植物地理・分類研究* **46**: 37-45.
- 紙谷智彦. 1984. 豪雪地帯におけるブナ二次林の再生過程に関する研究 (I) 樹冠の曲がりとその階層構造の形成に及ぼす影響について. *新潟大学農学部附属演習林研究報告* **17**: 1-16.
- 小島忠三郎. 1975. 主要樹種の天然分布と気候要因との関係についての数量化理論による解析. *林業試験場研究報告* **271**: 1-26.
- 前田禎三. 1988. ブナ林の更新特性と天然更新技術に関する研究. *宇都宮大学農学部学術報告特輯* **46**: 1-79.
- 丸山幸平. 1979. ブナ林の生態学的研究 (33) 高木層の主要樹種間および階層間のフェノロジーの比較. *新潟大学農学部附属演習林研究報告* **12**: 19-41.
- 丸山幸平・佐藤智子. 1990. ブナ林の生態学的研究 (38) ぬくみ平の夏緑林構成樹種の年生活様式について (予報). *新潟大学農学部附属演習林研究報告* **23**: 49-84.
- Nakashizuka, T. 1983. Regeneration process of climax beech (*Fagus crenata* Blume) forests, III. Structure and development process of sapling populations in different aged gaps. *Japanese Journal of Ecology* **33**: 409-418.
- Nakashizuka, T. 1984 a. Regeneration process of climax beech (*Fagus crenata* Blume) forests, IV. Gap formation. *Japanese Journal of Ecology* **34**: 75-85.
- Nakashizuka, T. 1984 b. Regeneration process of climax beech (*Fagus crenata* Blume) forests, V. Population dynamics of beech in a regeneration process. *Japanese Journal of Ecology* **34**: 411-419.
- 日本建設機械化協会. 1987. 防雪工学ハンドブック. 森北出版. Pp. 41-45.
- 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, 東京.
- 酒井 昭. 1976. 植物の積雪に対する適応. *低温科学, 生物篇* **34**: 47-76.
- 島野光司. 1993. 東京都郊外奥多摩, 三頭山に分布するブナ・イヌブナ林の更新. *日本生態学会誌* **43**: 13-19.
- 島野光司・沖津 進. 1994. 関東周辺におけるブナ自然林の更新. *日本生態学会誌* **44**: 283-291.
- Shimano, K. & Masuzawa, T. 1995. Comparison of preservation of *Fagus crenata* Blume under different snow condition. *Journal of Japanese Forestry Society* **77**: 79-82.
- Shimano, K. & Masuzawa, T. 1998. Effects of snow accumulation on survival of beech (*Fagus crenata*) seed. *Plant Ecology* **134**: 235-241.
- 武田義明・生田篤子. 1986. 東北地方太平洋側地域の夏緑広葉樹林について. *神戸大学教育学部研究集録* **76**: 21-55.
- 立石貴浩・本間航介・高津文人. 1999. 種子加害に対する菌類および細菌の寄与の基質誘導呼吸阻害法による定量化. *近畿中国農研* **98**: 6-12.
- Uemura, S. 1989. Snowcover as a factor controlling the distribution and speciation of forest plants. *Vegetatio* **82**: 127-137.

(2003年7月25日受理)