

御在所岳における森林の動態

広 木 詔 三
松 原 輝 男
(名古屋大学教養部生物学教室)

はじめに

極相林の維持機構という観点から構成樹種の生活史を通して森林の動態を明らかにしようとする研究が最近盛んに行なわれてきています(山本 1981). 生活史を通して種の生態を明らかにすることの重要性を, HARPER (1967) や 河野 (1979) が草本において詳しく論じています. GRIME (1979) も指摘していますように, 樹木においても親の世代と子の世代を一体のものとして関連させてそれぞれの種の生態を明らかにすることはきわめて重要です.

われわれは, これまでブナ科植物を対象として, 種子—実生期の生理・生態学的研究ならびに比較生態学的研究を行ない, ブナ科植物の分布と生態についていくつかの特徴を明らかにしてきました(広木・松原 1977, 1982, 松原・広木 1980). ブナ科植物はわが国の温帯林における主要な構成樹種群であり, それらの分布と生態をその生活史を通して明らかにすることはわが国の森林の成り立ちを理解する上で重要です. そこで, われわれがこれまでブナ科植物について得た結果を基礎として, ブナ科植物の豊富な鈴鹿山脈御在所岳における森林群集の動態を把握することを試みました. 本日の話題提供ではまず最初にその結果をご紹介します.

ところで, 森林を部分的に孤立閉鎖的に取り扱うだけでは, 森林の真の成り立ちを理解することに一定の限界があるとわれわれは考えています. WHITTAKER (1953) は植生連続という考えにもとづいて森林を種の分布の重なりという形で示しました. この植生連続という考え方では, 種の分布と無機的な環境要因との直接的な対応関係が問題にされていますが, われわれはさらに種間の競合関係という視点をつけ加えて森林群集というものをとらえてみたいと考えています. 今西らは, すでに1936年に WHITTAKER と同様な観点で垂直的な森林帯の問題を手がけており, 森林群集における種のすみ分けという現象を明らかにしています. 吉良・吉野 (1967) は, この今西の視点を発展させ, わが国の主要な針葉樹類を対象として, 同位的関係にある種群のすみ分けの事実を

明らかにしています.

植生連続という点を重視して森林に出現する多くの樹種を対象とすると種間の競合関係があいまいになり, 逆に, 特定の樹種のみを対象とすると, それらの樹種の森林における位置が不明になるという傾向が認められます. われわれは植生連続という観点に立ちながらも, 母樹と稚樹(実生も含む, 以下同様)という二つの生育段階を同時に計測することによって種間の競合関係を把握するようにつとめました.

京都大学農学部の「天然林の生態」研究グループ(1972)は, 植生連続 (WHITTAKER 1953) の考え方にもとづいて, 芦生演習林における暖温帯から冷温帯にかけての天然林を解析して, 気温と土壌湿度という二つの環境傾度と関連づけて樹種の配列を試みています. そこで本日の話題の後半では, 現在までにわれわれが御在所岳で得た結果をこの芦生演習林と比較しながら, 森林帯, とくにいわゆる中間温帯林と呼ばれているものについて若干の考察をしてみたいと思います.

御在所岳の概観

御在所岳は三重県と滋賀県の県境を南北に走る鈴鹿山脈のほぼ中央部に位置しています. 山体は花崗岩から成っているため, 侵食が激しく, 全体として急峻な地形となっています. 標高は 1209.8 m で, 山頂部は比較的ゆるやかに起伏しています. 山の東側には山頂部の北側から東に抜ける北谷と, 山頂部の東側から南東に向う本谷という二つの大きな谷が走っており, 両者とも山頂部近くまで深く切り込んでいます. それぞれの谷の山頂部付近では, 風化の進んでいない岩盤が露出して切り立った岩壁となって聳えているのが見られます. 尾根のところどころには風化しにくい巨大な岩塊が取り残されて, 花崗岩から成る山体特有の景観を示しています. 北谷は狭く切り込んでいて, 主として岩塊から成っていますが, 本谷は山腹を広く削り込んでいて, 主としてマサ(花崗岩の深層風化に由来する未熟土壌)が卓越しています. どちらも溪谷は発達していません.

御在所岳東斜面山麓部標高 400~450 m の本谷の谷あ

いには湯の山温泉街が広がっています。この湯の山温泉街より上部の標高 450 m から山頂にかけての森林を概観すると次のとおりです。標高 450~600 m の範囲は、本谷沿いの部分を除いて、アカガシを主体とする照葉樹林が広がっています。標高 600~800 m の間は照葉樹林から落葉広葉樹林へと変わる移行帯でアカガシが次第に減少してゆきます。標高 800 m から山頂部にかけては落葉広葉樹類とスギ・ヒノキがモザイク状に混生しています。山頂部はアカヤシオやシロヤシオ等のツツジ類を主体とした矮生林で、ミズナラを混じえています。ブナは山頂部の谷頭周辺に点在する程度で、ブナ林らしきものは長者池近くの緩傾斜地に小規模にあるのみです。その他の樹種については、イスブナが標高 800 m 付近にまれに出現すること、モミ、ツガ、ヒメコマツが尾根筋に散生し、とくにツガとヒメコマツは露出した岩塊上に生育していること等が挙げられます。

山麓部の照葉樹林はその多くが萌芽再生による二次林となっています。しかしながら、御在所岳の隣に位置する鎌ヶ岳の山麓部の森林と比較して、御在所岳の場合は落葉広葉樹を含む割合が小さいことから、人為による伐採の影響を受けてはいるものの、その程度は比較的弱いものと考えられます。御在所岳の標高 600 m 以上でも人為の影響を受けた可能性は否定できませんが、全体として急峻な地形を考慮するならば、その影響はそれほど大きなものではなかったであろうと思われます。御在所岳は昔から山岳信仰の地として有名であったため、比較的自然度の高い状態が保たれたものと思われます。

スギやヒノキは、湯の山温泉付近やそれよりも下部のものを除けば、天然性のものであると考えられます。ヒノキは尾根筋の岩塊地で純林を形成するのが見られます。それに対して、スギは斜面から谷筋にかけて多く、本谷の一部には胸高直径が 1 m を越す大木が点在します。スギは裏日本型のウラスギで、伏条枝によって盛んに繁殖しています。御在所岳における年降水量は 2000 mm を越え、冬季の積雪も 1 m 以上はあるので、天然のスギが生育しうる十分な条件を備えています。遠山 (1976) もその可能性を指摘しています。

御在所岳の森林

湯の山温泉 (標高 450 m) から山頂へ向う 6 つのルート (北谷, 中道, 本谷, 一の谷新道, 表道, 武平峠の各ルート) で、標高 50 m ごとに $10 \times 10 \text{ m}^2$ のコドラートを設けました。各コドラートに出現した喬木となりうる樹種を、母樹 (樹高 1.5 m 以上) と稚樹および実生 (樹高 1.5 m 未満) とに分けて記録しました。地形は尾根と谷に区分し、中間的な斜面はそのどちらかに判別して区分しました。スギの稚樹は伏条枝によってひと連なりになっているのがはっきりしている場合はまとめて 1 個

体として取り扱いました。現在までに調査したコドラート数は 52 個で、出現した樹種の構成は表 1 のとおりでした。そのうちで出現頻度の高い種、または重要と思われる種について、母樹と稚樹別に、コドラートに出現した全個体数に対するそれぞれの種の出現個体数の割合を求めました。それらの標高による変化を図 1~5 に示しました。

照葉樹林

御在所岳における照葉樹林の樹種の構成は、アカガシが最も多く、次いでウラジログシとなり、スダシイその他は占める割合がずっと小さくなります (表 1)。標高 600 m 以下の尾根では照葉樹類の母樹の割合はその稚樹の割合よりも低くなっています (図 1)。このことは人為的な攪乱を受けた林で回復する過程にあることを示していると考えられます。同じ標高の谷では照葉樹類の母樹も稚樹もその占める割合が大きく (図 1)、人為による攪乱からの回復の度合いが尾根よりも早いと考えられます。

スダシイの分布は標高 600 m あたりまでに限られています。アカガシはそれ以上まで分布しており、標高 600 m から 1000 m にかけて漸次減少して消えてゆきます (図 1)。この標高 600~1000 m の中央、およそ 800 m あたりがアカガシのおおよその分布限界線と見なすことができます。この標高 800 m の地点における温量指数 (暖かさの指数 WI と寒さの指数 CI) は、四日市市の気象データから気温のてい減率 $0.56^\circ\text{C}/100 \text{ m}$ を用いて推定した結果、WI=80.4, CI=-14.3 となります。この寒さの指数 -14.3 は吉良 (1949) が指摘したカン類の分布限界の値 (-10~-15) とほぼ一致しています。

アカガシの母樹が見つかった最高の標高は 900 m でしたが、この個体は胸高直径が 8 cm、樹高が 7 m で比較的若令と思われます。種子の生産はまだ確認していませんが、近い将来には種子生産が可能であろうと推察されます。稚樹や実生はこの母樹の生育地点よりもさらに 100 m ほど高くまで分布しています。標高 1000 m の地点における温量指数は WI=71.6, CI=-18.7 となります。従ってこの標高では、実生や稚樹は種子を生産しうる母樹にまで生長することは困難であるか、またはそれまで生長しえたとしても、次の世代を更新しうるほどの種子を生産することはきわめて困難であろうと推測されます。しかしこのことについては実生の生長実験による検証を待たねばなりません。すくなくとも標高 1000 m 以上ではアカガシの種子は発芽・生長しそうなことは、われわれの種子発芽実験の結果から言えそうです (広木・松原 1982)。

ブナ林の衰退について

わが国の冷温帯林においては環境条件が良好ならば一般にブナ林が成立することが認められています。御在所岳の標高 800 m 以上の区域は気温と降水量に関してブ

表1 調査区域内に出現した喬木となりうる樹種とその出現頻度および平均密度

種 名	尾 根		谷	
	出現頻度 (%)	平均密度**	出現頻度 (%)	平均密度
ブ ナ	7 (0)*	1.5 (0)	7 (4)	8.5 (1.0)
ミズナラ	75 (46)	7.7 (3.5)	61 (21)	3.1 (2.7)
コシアブラ	21 (54)	1.3 (7.5)	28 (54)	1.4 (5.9)
マンサク	61 (54)	4.2 (9.8)	36 (46)	3.5 (7.3)
タカノツメ	46 (61)	4.9(10.1)	18 (28)	2.0 (4.3)
コハウチワカエデ	29 (21)	2.9 (2.8)	43 (19)	2.3 (6.2)
コバノトネリコ	36 (18)	1.0 (3.6)	36 (21)	2.1 (4.3)
アオハダ	43 (4)	1.7 (6.0)	26 (4)	1.3 (1.0)
アカシデ	57 (4)	2.1 (1.0)	28 (0)	2.9 (0)
クマシデ	14 (0)	1.5 (0)	39 (4)	2.9 (1.0)
イヌシデ	4 (0)	1.0 (0)	0 (0)	0 (0)
アズキナシ	4 (0)	1.0 (0)	4 (4)	1.0 (1.0)
タムシバ	14 (0)	2.3 (0)	4 (0)	1.0 (0)
ウリハダカエデ	0 (4)	0 (2.0)	0 (0)	0 (0)
ヤマザクラ	4 (0)	1.0 (0)	0 (0)	0 (0)
カマツカ	4 (0)	1.0 (0)	4 (0)	1.0 (0)
ス ギ	50 (39)	3.7 (3.9)	54 (43)	9.7 (4.1)
ヒノキ	46 (39)	10.3(11.9)	7 (4)	15.5 (5.0)
モ ミ	21 (7)	1.3 (1.0)	4 (4)	1.0 (1.0)
ツ ガ	32 (0)	1.4 (0)	7 (0)	1.0 (0)
ヒメコマツ	18 (14)	1.6 (2.3)	0 (0)	0 (0)
アカマツ	4 (0)	2.0 (0)	0 (0)	0 (0)
ク リ	4 (7)	1.0 (1.0)	7 (0)	1.0 (0)
コナラ	26 (7)	2.7 (1.0)	28 (4)	1.6 (1.0)
アカガシ	50 (57)	7.5(27.0)	46 (57)	7.5(40.6)
ウラジロガシ	32 (32)	3.0 (6.9)	28 (26)	4.3 (9.4)
スダシイ	7 (7)	7.0 (7.0)	0 (0)	0 (0)
タ ブ	0 (4)	0 (6.0)	0 (4)	0 (1.0)
ヤマグルマ	0 (0)	0 (0)	4 (0)	1.0 (0)

* () 内は樹高1.5m未満の稚樹および実生についての値を示す。

** 平均密度はそれぞれの種の出現した総個体数をその種の出現したコドラート数で割った値を示す。

ナ林が成立しうる十分な条件のもとにあります。しかしながら、御在所岳のブナは、長者池近くの遺存的なブナ林を除けば、山頂部付近の谷筋に点在するのみです。

長者池近くの遺存的ブナ林の土壌断面を見ると、ブナ林の衰退が現在も進行中であることがわかります。このブナ林の成立している斜面の下部では新たな谷頭侵食が進行しはじめています。このブナ林の土壌層の厚さはせいぜい20~30 cmで、その下部は花崗岩やあるいは薄いマサの層となっています。このような貧弱な土壌層を反映して、この遺存的ブナ林のブナの生育状態は、他の地域の条件の良いものとくらべて悪い状態です。このブナ林のブナは種子生産はあるのですが、他と比較して、しいな率が高いのです。たとえば、1976年における全国的なブナの実の大豊作の年に、北アルプスのワサビ平や黒

部湖周辺のブナの実の健全率がそれぞれ69%と55%であったのに対して、御在所岳のそれはわずか2.5%でした。したがって、生存率を考慮するならば、ブナの次世代更新の可能性は低いことが予想されます。実際に、御在所岳における実生の個体数はきわめてわずかで、しかも1年以内にそのすべてが消失してしまいます。ブナの稚樹はほとんど全く見つかりません。このような退行的なブナ林の更新状態については詳細な観察を現在継続中です。

このように、御在所岳ではブナ林の成立している所でもその土壌は貧弱ですが、ブナのほとんど出現しない標高800~1000 mにおける土壌はさらに劣悪で、その大部分は花崗岩かあるいはマサから成る未熟土壌からなります。このような土壌の貧弱さが御在所岳でのブナの繁栄を防げている最大の要因であると考えられます。この

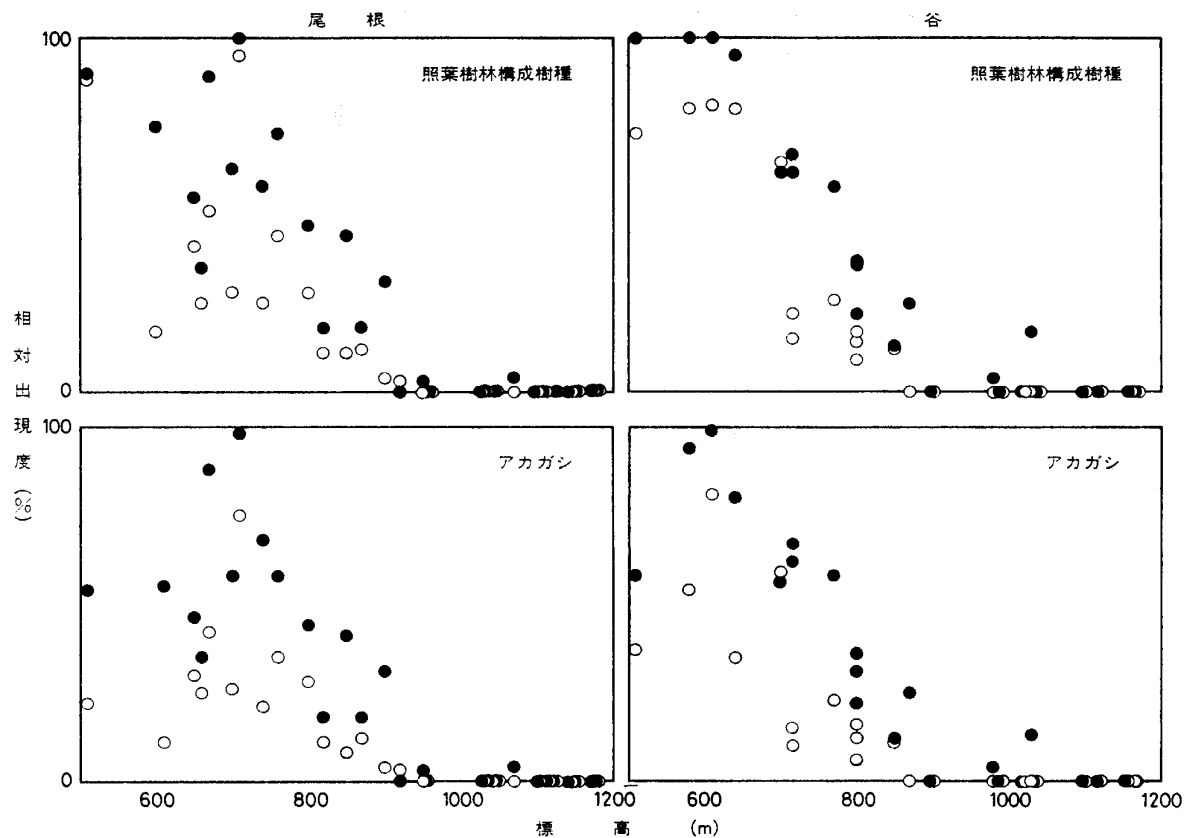


図1 照葉樹林構成樹種とアカガシの標高の違いによる地形別出現度の変化

○：母樹，●：稚樹および実生。照葉樹林構成樹種にはアカガシも含まれている。

ように土壌条件がブナの生育を抑えることの可能性については吉井・吉岡（1949）がすでに指摘しています。かりに、御在所岳において土壌が良好であった場合を想定すると、その時はブナは勢力を拡大して、アカガシと境界を接するであろうと推測されます。

御在所岳における冷温帯林

御在所岳においては垂直的な森林帯が気候帯の反映である水平的な森林帯にそのまま対応しています。標高 800 m 以上は冷温帯林に当たります。標高 1000 m 以上は山頂効果が働いていることが予想されるので、標高 800～1000 m の間の森林について述べます。

標高 800～1000 m の区域はブナを除く落葉広葉樹類とスギ・ヒノキの針葉樹類で占められています(図3, 5)。この区域ではスギとヒノキがそれぞれ谷と尾根に地形的にすみ分け(図5)、広葉樹類がその間を占める傾向が見られます。さらにいちじるしい特徴として、針葉樹類は全般的に大径木の個体から成るのに対して、広葉樹類は比較的弱令の中径木の個体が大部分であることです。このことは、この区域における森林を成り立たせた要因として大きな攪乱作用が働いたと考えざるを得ません。山くずれによる森林の破壊作用の結果、この区域の斜面が裸地化し、そこを広葉樹類が占めたと考えると上記の現象はよく理解できます。尾根筋の岩塊地で山くずれをまぬがれた地点ではヒノキが残存し、斜面の下部から谷筋

にかけてはスギが残存したために、残存した針葉樹類が大径木をなすのに対して、広葉樹類は新しく裸地に侵入したものであるために小・中径木の状態にあるものと解釈することができます。このように解釈すると、ブナと同様にミズナラがこの区域で劣勢であることの説明もうまくなります。この区域でブナの生育が妨げられていることについてはすでに述べたように土壌の貧弱さによって説明できますが、このことからミズナラの生育も抑えられていることまでは説明できません。ミズナラ実生の出現の度合は小さいのです(図2)。また、ミズナラは山頂部の貧栄養の地でもツツジ類に混じって矮生林を形成していますし、稚樹の生育も良いようです。上述しましたように、山くずれによって森林が破壊された跡で遷移が進行していると解釈すれば、広葉樹類の中でもミズナラの侵入は遅れているということになります。ミズナラよりも種子散布力において優れている他の広葉樹類の占める割合が高いことはもっともであると思われます。

ミズナラの実生が他の風散布種子型の広葉樹類よりも少ないのは、ミズナラ種子がたんに重力散布型に属するということばかりではありません。ミズナラのように比較的大型の種子を生産する場合、光合成生産物の配分量が一定であるならば産出種子数が小さくならざるをえません。また、ミズナラ種子のように大型の種子はネズミ等によって食害をうけることも考慮に入れなければなり

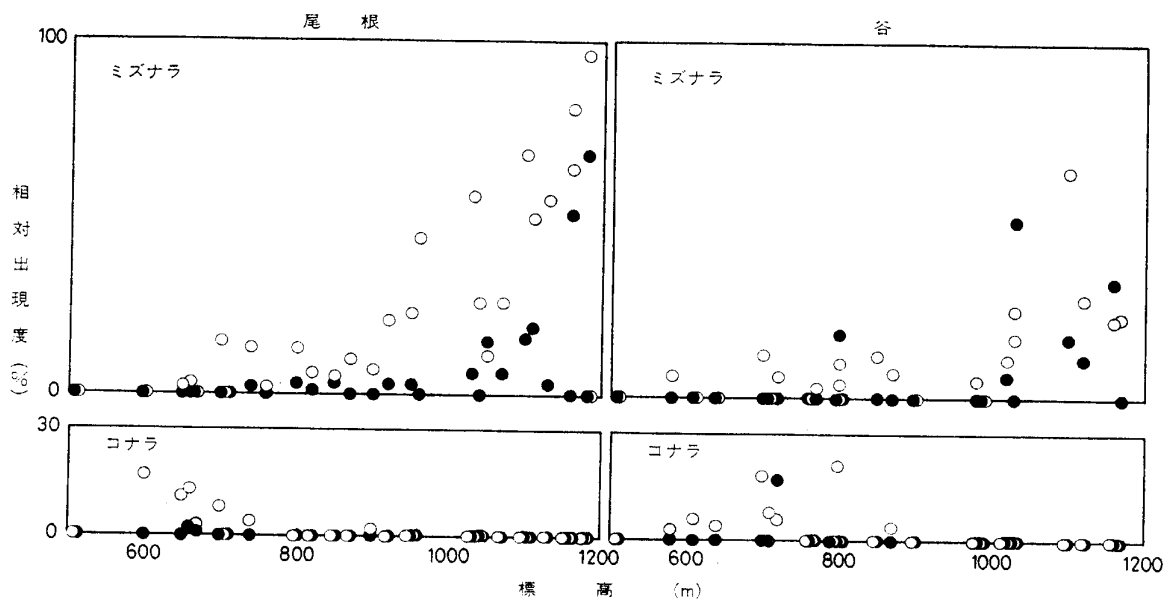


図2 ミズナラとコナラの標高の違いによる地形別出現度の変化

○：母樹，●：稚樹および実生

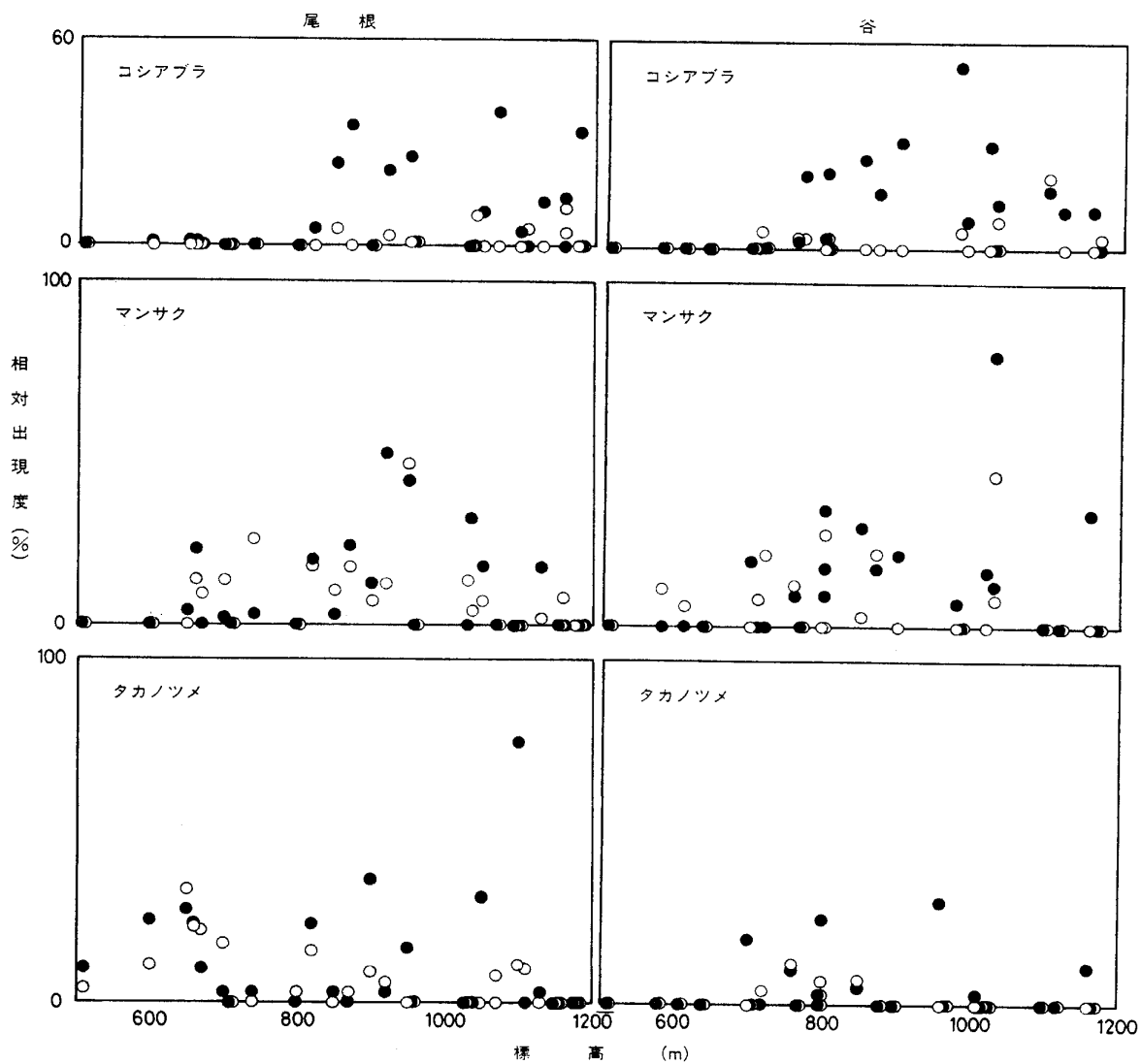


図3 コシアブラ、マンサクおよびタカノツメの標高の違いによる地形別出現度の変化

○：母樹，●：稚樹および実生

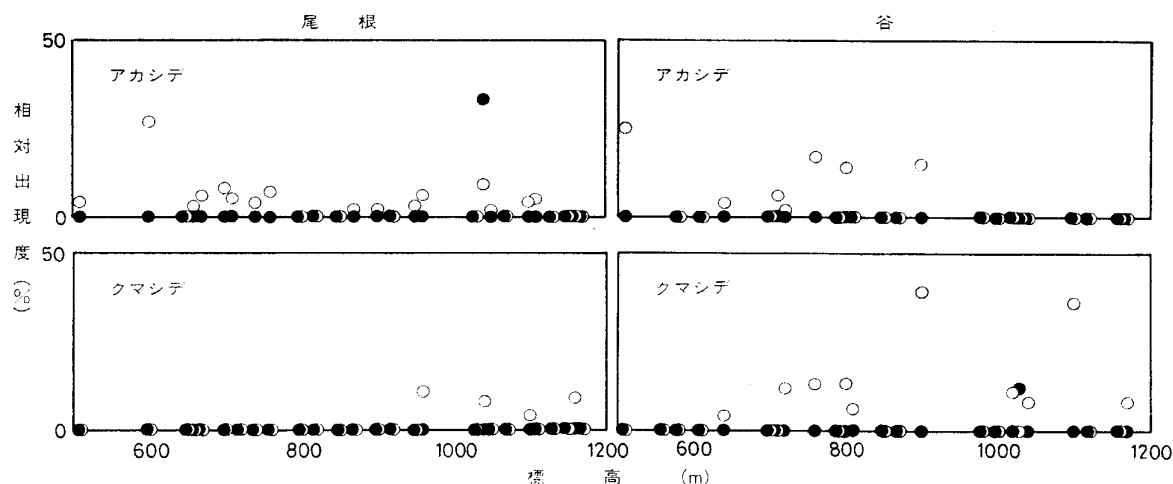


図4 アカシデとクマシデの標高の違いによる地形別出現度の変化
○：母樹，●：稚樹および実生

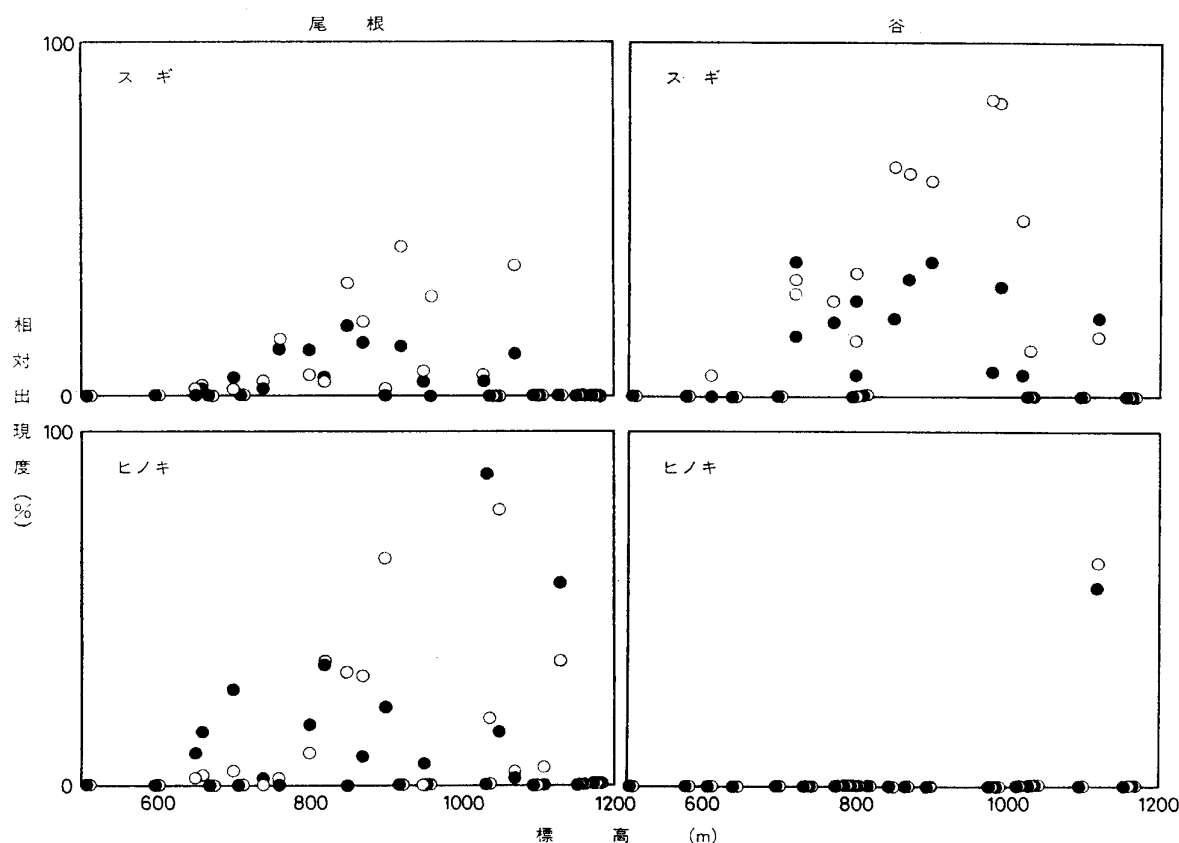


図5 スギとヒノキの標高の違いによる地形別出現度の変化
○：母樹，●：稚樹および実生

ません。しかし一方、ミズナラは実生の供給量は小さくとも、定着した実生の生存率が比較的高いようにみえるのでミズナラの割合も次第に増大することが予想されます。

シデ類の稚樹は母樹とは対照的に出現の度合いがきわめて小さくなっています(図4)。このことは森林の発達とともにシデ類の実生や稚樹の生長が抑えられるように生育環境が変化してしまったためであると解釈できます。

以上のように、標高 800~1000 m の間では山くずれ

による攪乱作用が働き、森林の回復途上にあると考えられます。その遷移は次のように進行していると考えられます。すなわち、山くずれによって裸地が生ずると、まずシデ類等の先駆樹種 pioneer trees が侵入し、ついでコシアブラ等の後続樹種 successor trees が侵入します。このような経過と平行して、スギが伏条枝によって勢力を回復してゆき、ミズナラも比較的ゆっくりと個体数を増加させてゆきます。御在所岳では、すでに述べた理由からブナ林にまで遷移が進行することはない、上述した

ような攪乱作用と森林の回復過程が地形の変化を複雑に反映しながら動的に繰り返されてゆくのであろうと考えられます。

このような遷移の過程に出現する樹種のうち、コシアブラ、マンサク、タカノツメ等は広範囲に稚樹や実生を分散させているにもかかわらず、それらの母樹はその一部でしか勢力を維持しえていないという特徴がみられます(図3)。これらの気候的な極相林の優占種とはなりにくい樹種群は、恒常的には小さな母樹集団として存在しながら、さまざまな変動に乗じてすばやく勢力を拡大する特性をもっているものと特徴づけることができます。

これらの樹種群と同様の特徴を有すると考えられるコナラは、御在所岳におけるその分布は冷温帯域よりはむしろ暖温帯域にあります(図2)。コナラの出現の度合はきわめて小さいのですが、その分布の中心は標高 600~800 m で暖温帯の上部にあり、ミズナラと垂直的にすみ分ける傾向を示しています。

芦生演習林との比較

「天然林の生態」研究グループ(1972)によって調べられた京都大学芦生演習林は森林帯の成り立ちについて御在所岳と比較する上で次のような適当な条件を備えています。すなわち、芦生演習林は(1)比較的自然度の高い天然林であること、(2)降水量が多く天然性のスギが分布すること、(3)標高や地形的に対応した樹種群のすみ分けの関係が量的にとらえられていることです。以下、「天然林の生態」研究グループの報告(「京都大学芦生演習林における天然性林の植生について」、以下簡単に報告とよぶ)にもとづいて、御在所岳と芦生演習林の森林の成り立ちを比較します。

御在所岳と芦生演習林における森林の特徴の大きな違いは、御在所岳では照葉樹林の発達が良い反面ブナ林の発達が極めて悪いのに対し、芦生演習林ではブナ林が良く発達し、照葉樹林がきわめて貧弱なことです。また、芦生演習林ではトチノキやサワグルミの溪谷林が発達していますが、御在所岳ではそれに対応するものがほとんど全くありません。御在所岳ではごく一部にイタヤカエデやサワシバを含む溪谷林的林分が見られますが、調査区域には全く出現しませんでした(表1)。

御在所岳でブナ林の発達が悪いことの理由はすでに述べたとおりです。芦生演習林で照葉樹林が貧弱であるのは人為による植生破壊の結果であると考えられます。「天然林の生態」研究グループは芦生演習林の調査範囲をほぼ極相であるとしてとらえています。しかし報告によると、芦生演習林の標高 450~600 m の範囲で照葉樹林が発達しうる条件下にあると考えられる斜面の下部はミズナラ、コナラ、イタヤカエデ等の二次林構成樹種群によって占められています。また、ウラジログシは上記と同じ標高

の斜面上部に量的に小さい割合で出現するのみです。芦生演習林では照葉樹林の発達が悪いかわりにスギが斜面全体に優占的な位置を占めています。このことは天然スギの育成等の人為が大きく働いた可能性が高く、その結果として照葉樹林の発達が悪く、また代償植生としての二次林化が同時に進行したものと思われる。

報告によれば、芦生演習林では標高 640 m を境としてウラジログシとブナが交代しています。標高 640 m の地点における温量指数は報告書の表 2 (p. 39) の数値から比例配分によって求めると $WI=91.2$, $CI=-15.5$ となります。この地点における寒さの指数 -15.5 は御在所岳におけるアカガシの分布上限付近の寒さの指数 -14.3 とほぼ一致しています。このことは、御在所岳のアカガシも芦生演習林のウラジログシも、吉良(1949)が指摘したように、分布の上限が冬の寒さによって支配されていることを示しているものと考えられます。

「天然林の生態」研究グループは、芦生演習林の標高 600 m 以上ではブナとスギが地形的にすみ分けていることを明らかにしています。スギは斜面の上部に分布のピークがあり、ブナは斜面の下部に分布のピークがあります。御在所岳の場合は標高 800 m 以上ではブナをほとんど欠くために、スギが谷筋まで進出しており、スギの分布のピークは斜面の上部よりもむしろ斜面の下部から谷筋にあります。報告には土壌についての詳しい記載はありませんが、芦生演習林では地形が安定していて土壌も十分発達しているものと思われ、尾根、斜面の上部、斜面の下部、谷といった大きな地形区分に対応した樹種群のすみ分けが成立しています。これに対して、御在所岳では侵食や攪乱の作用が大きく働いているため、谷筋でも貧栄養のマサから成り、そこではスギの良好な発育が見られます。

かりに御在所岳において、侵食や攪乱の影響が比較的小さく、したがって土壌の発達が良好でブナ林が十分に発達した場合を想定しますと、そのときにはスギは斜面の下部をブナにゆずって斜面の上部へと退いてゆくのであろうと考えられます。もちろん、この場合には谷筋ではトチノキやサワグルミ等の溪谷林が発達してスギは谷筋からも消えてゆきます。

このようにブナとスギが地形的にすみ分けるのは土壌条件の違いを介して競合する結果であると考えられます。それぞれの種の生態的な分布の最適地は無機的な環境要因とともに他の種との競合関係によって定まると考えます。

芦生演習林と御在所岳の比較から導びきうるもう一つの結論は、降水量が十分多い場合には暖温帯林から冷温帯林へと直接移行し、いわゆる中間温帯林なるものは存在しないということです。降水量が多い場合にはカシとブナが接するという事実はすでに指摘されていますが

(本多 1912, 今西 1936, 山中 1956), 御在所岳におけるように, ブナが分布しない場合でも降水量が十分多い場合には気温の勾配にもとづいた森林帯の区分は可能であると言えます。

いわゆる中間温帯林について

いわゆる中間温帯林については, 田中 (1887) が指摘した間帯の存在を本多 (1912) が否定して以来, その存否について多くの見解が提出されています。その歴史的な詳細については, 高橋 (1962), 堀田 (1974), 山中 (1979) 等をご参照ください。ここではこれまで論じられてきたいわゆる中間温帯林なるものの性格についての私たちの見解を述べてみたいと思います。

いわゆる中間温帯林は, その名称から示唆される内容とは異なり, 気温の勾配に対応した帯状の森林帯とは異なるものであると考えられます。このように考えますと, 暖温帯と冷温帯の移行部分としての帯状の中間温帯林というものは存在しえないこととなります。和田 (1977) も中間温帯林についての批判的見解を述べています。ただし中間温帯林と呼ばれてきた非森林帯的に成立する森林の存在まで否定し去ることはできません。

中間温帯林とこれまで呼ばれてきた森林には3つの内容があります。吉良 (1949) の明らかにした暖帯落葉樹林, KASHIMURA (1974) が明らかにしたコナラを主体とする気候的極相林, および鈴木 (1961) の指摘した中間針葉樹林です。

この最後に挙げた中間針葉樹林を構成する樹種の多くは, たしかに暖温帯から冷温帯にかけて分布域をもち, その移行帯に分布の中心があるようにみえます。吉良・吉野 (1967) が指摘したように, とくにモミとツガは分布の中心が暖温帯と冷温帯の中間にあって, 分布範囲も比較的狭いという特徴があります。しかし, 針葉樹類は広葉樹類との競合の結果として, 尾根という地形的な要因あるいは岩塊という土地的な要因によってその生育が条件づけられています。たとえばスギとブナが共存する場合には, すでに述べたように両者は地形的にすみ分けるのが一般的です。東北地方においては, モミ・イヌブナ林が極相林として認められています。モミは尾根に良く出現するといわれます (吉岡 1952)。また, 西南日本に分布の偏っているツガもそのおもな生育地は尾根の岩塊地です (山中 1962, 鈴木 1979)。

山中 (1962) は中間温帯林を暖温帯から冷温帯にかけての推移帯として位置づけ, モミやツガをその指標としました。モミやツガが暖温帯と冷温帯の推移帯に分布の中心を有する樹種群であることには異論はありません。しかし上述のように, それらはいずれも地形的な, あるいは土地的な要因にその生育地を条件づけられているので, これら2樹種だけで中間温帯林という森林帯を特徴

づけることは適当でないと考えます。

堀田 (1979) はわが国の温帯系針葉樹類が日本列島の地形的な背腹性にもなう降水量の変化に対応してすみ分けている事実を明らかにしました。わが国における温帯系針葉樹類の森林群集における位置は, この降水量の変化に対応した地域的なすみ分けと, それぞれの地域における他の広葉樹類との間での地形あるいは土壌を介しての生態的なすみ分けの関係を詳細に検討することによって明らかにしえるものと考えられます。

針葉樹類を別にして考えるならば, 日本列島の地形的な背腹性による降水量の大小と内陸的な気温較差の増大が複合して作用した結果生じる非帯状の森林として, 吉良の暖帯落葉樹林 (1949) と KASHIMURA のコナラ極相林 (1974) を位置づけることが可能です。これらの森林は気候帯に対応した森林帯としてではなく, 暖温帯域および冷温帯域の中で非帯状に形成され则认为るのがより合理的です。前者は暖温帯域における落葉広葉樹林であり, 後者は冷温帯域におけるブナ林に代わる落葉広葉樹林です。わが国は南北に細長い列島をなしており, しかも降水量は全体として多いので, 気温に対応した森林帯を基本と考えるのが妥当であると思われます。

したがって, わが国における温帯林は吉良の指摘した暖かさの指数85をもって便宜的な暖温帯と冷温帯の境界とし, 上述の中間温帯林とされている二つの森林は暖温帯域と冷温帯域のそれぞれの区域内に副次的に生じる森林であると位置づけて考えてみたいのです。

これまで指摘されてきた中間温帯林なる森林は, とくに暖温帯と冷温帯の移行的な区域に多く存在するようにみえます。野本 (1979) は中間温帯林的なコナラ・アカシデ林がそのような移行帯に存在することを示しました。暖温帯から冷温帯にかけての移行帯は地史的な気候変動や, 土壌や気象条件の変化や, あるいはさまざまな攪乱作用の影響をとくに受けやすいように思います。モミ, ツガ, クリ, コナラ, クスギ等がそのような移行的な区域に生存する上での適性を獲得してきたことは十分考えられます。

ところで, アベマキやナラガシワは暖温帯域内に分布の中心を有しています (松原・広木 1980, 広木・松原 1982)。暖温帯域内の降水量の少ない地域では照葉樹類の勢力が弱まります。一方, アベマキやナラガシワはそのようなところでも良く生育し, それらの分布を維持してきたと考えられます。これらの例が示すように, 暖温帯と冷温帯の移行部分のみが暖帯落葉樹林等の非帯状の森林を成立させるものとは考えられません。

また, コナラは冷温帯の下部の内陸的なところでブナに代わって気候的極相林を形成することが知られています (KASHIMURA 1974)。しかし, 実際のコナラの分布範囲は北海道から九州まで広い範囲にわたっています。そ

の分布の中心はちょうど暖温帯と冷温帯の移行部分にあります(広木・松原 1982)。御在所岳におけるコシアブラ、マンサク、タカノツメのように、広い分布域を確保して、種々の条件の変化に応じて急速に勢力を拡大できる樹種のひとつとしてコナラを特徴づけることができます。

森林帯を含めて森林群集の真の成り立ちを理解するためには、たんなる種の配列や群集の配列のみに終わるのではなく、気候、地形、さらには土壌といった複合的な環境を介しての多次元的な種間の競合関係のあり方を明らかにしてゆくことがきわめて重要であることを指摘してこの報告を終わりたいと思います。

引用文献

- GRIME, J. P. 1979. *Plant Strategies and Vegetation Processes*. John Wiley & Sons, New York.
- HARPER, J. L. 1967. A Darwinian approach to plant ecology. *J. Ecol.* **55**: 247-270.
- 広木詔三・松原輝男 1977. ブナ科植物の生態学的研究 I. アベマキの種子期における生理生態学的研究. *日生態会誌* **27**: 13-21.
- ・—— 1982. ブナ科植物の生態学的研究 III. 種子—実生期の比較生態学的研究. *日生態会誌* **32**: 227-240.
- 本田静六 1912. 改正日本森林植物帯論. 本多造林学前論ノ三.
- 堀田満 1974. 植物の分布と分化. 三省堂.
- 1979. 日本列島及び近接東アジア地域の植生図について. ウルム氷期以降の生物地理 科研昭和54年度報告書.
- 今西錦司 1936. 垂直分布帯の別ち方について. *山岳* 第31年 269-364.
- KASHIMURA, T. 1974. Ecological study on the montane forest in the southern Tohoku district of Japan. *Ecol. Rev.* **18**: 1-56.
- 河野昭一 1979. 高等植物の生活史と比較生態学. *種生物学研究* **3**: 25-38.
- 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.
- 吉良竜夫・吉野みどり 1967. 日本産針葉樹の温度分布——中部地方以西について. 今西錦司博士還暦記念論文集「自然—生態学的研究」(森下正明・吉良竜夫編) 133-161. 中央公論社.
- 松原輝男・広木詔三 1980. ブナ科植物の生態学的研究 II. アベマキの分布と種子期の性質. *日生態会誌* **30**: 85-98.
- 野本宣夫 1983. 暖温帯・冷温帯両域にわたる森林の植生連続の考察. 沼田真教授退官記念和文論文集「現代生態学の断面」221-228. 共立出版.
- 鈴木英治. 1979. ツガ天然林の更新 I. 樹幹解析によって推定した成熟林分の動態. *日生態会誌* **29**: 375-386.
- 鈴木時夫 1961. 日本の森林帯前論. *地理* **6**: 1036-1043.
- 高橋啓二 1962. 本州中部における垂直分布帯の研究——治山造林の立場から見た地域区分. *林業試験場研究報告* **142**: 1-171.
- 田中壤 1887. 校正大日本植物帯報告.

「天然林の生態」研究グループ 1972. 京都大学芦生演習林における天然性林の植生について. *京大演報* **43**: 33-52.

遠山富太郎 1976. 杉のきた道. 中公新書 1-215. 中央公論社.

和田清 1977. 長野県における山地帯以下の森林植生——いわゆる中間温帯について. *長野県植物研究雑誌* **10**: 90-97.

WHITTAKER, R. H. 1953. A consideration of climax theory: the climax as a population and pattern. *Ecol. Monogr.* **23**: 41-78.

山中二男 1956. 四国地方に於ける暖帯林から温帯林への移行について. *高知大学学術研究報告* **5**: 1-6.

—— 1962. 四国地方の中間温帯林. *高知大学学術研究報告* **12**: 17-25.

—— 1979. 日本の森林植生. 築地書館. 東京.

山本進一 1981. 極相林の維持機構——ギャップダイナミクスの視点から. *生物科学* **33**: 8-16.

吉井義次・吉岡邦二 1949. 金華山島の植物群落. *生態学研究* **12**: 84-105.

吉岡邦二 1952. 東北地方森林の群落学的研究 第1報. 仙台市附近モミイヌブナ林地帯の森林. *植物生態学会報* **1**: 165-175.

〔討 論〕

司会：山 本 進 一
(京大)

山本 質疑応答ありましたらよろしくお願いします。

関(早大) ブナとスギのすみ分けと moisture index との対応がありましたが、水の動きを考えれば当然栄養塩類の動きがあると考えられます。それについては調べていらっしゃいますか。

広木 全然調べていません。2種の出現頻度の違いの要因として効いてくるのが、水なのか栄養塩類なのか、またはそのどちらでもないのか、全然わかりません。

中越(広島大) 植生連続の立場から環境要因としての温度の系列を作っておられるのですが、地形に対しては尾根と谷という2つの対応でしかない。私たちの理解では尾根と谷及び斜面があって、斜面について環境傾度分析をすれば、水分条件等に対しても植生連続体説的な解析が出来るのではないかと思います。

広木 たとえばブナは環境条件が良ければ、御在所岳でも芦生演習林と同じようにカシ類と接する所まで下りてくると推測されますが、その場合尾根ではなくて谷を占めるだろう、とそのように一般的に述べただけで、直接環境要因との関係を詳しく論じることとはしていません。我々の場合は一つの環境要因と樹種との関係というように見るのではなく、ある環境要因を媒介として競合関係が定まってくると考えたいのです。

中越 樹種の gradual な変化をとらえていく時に地形の要因を加える、たとえば地形区分をすれば、もう少し

稚樹と母樹との関係のデータが解析できるのではないかと思います。たとえば同じ標高の所でも水分条件の違いによって稚樹集団と母樹集団のもつ意義がわかるのではないのでしょうか。

広木 直接種子発芽から一生を追っていくのは重要だと思いますが、それをするとな山全体の植生連続というのはとらえられない。労力の関係もありますが。

小川（学芸大） ブナは谷筋には稚樹も少し出てくるようですが、実際に稚樹はどのような所で見られるのか、またそれから推定していったいブナの分布域というのは拡大しうのかどうかを伺いたいと思います。もう一つ種子について、この発芽の温度からいけば私が東京でブナの発芽個体を育てた経験から見ても、平地では根が張れなくて死んでしまうということはないと思いますが。

広木 あとの質問については今のところよくわかりません。稚樹の実際の分布ですが、これはくまなく探してたった一個体見つけた程度です。ブナは隔年結果をし、そして6年周期で大豊作が起こるといわれています。御在所岳では毎年結実を観察していますが、普通の成り年で1%か2%、大豊作の年でも数%しか健全な種子が出来ません。更に発芽時に土壌条件その他でかなり死亡するらしい、というのは全然実生を見かけないのです。分布域についてですが、鈴鹿全体に点々と遺存的なブナ林があって、氷河期から後氷期にかけてはブナがもっと丘陵帯にまで広く分布していたと思われます。それがその後上昇した時に地形と侵蝕によって分布が制限されているのだらうと考えています。現在ではブナ林は拡大するよりも減少する一方であらう、というのは花崗岩地帯ですらから侵蝕が止まるまでは土壌形成は起こらないということで、衰退する傾向にあるのではないかと考えています。

吉井（富山大） 今のお話を伺うとブナが谷筋に出て来てスギが尾根筋に出て来るということですが、それはいろいろな事例を見ておっしゃるのですか。

広木 いえ、芦生演習林しか引用していません。しかし、「杉の来た道」で遠山先生も一般的にそのような傾向が

あることを書いておられました。

吉井 私の見る限りではそうではないものも多々あるような気がします。例えば立山の美女平あたりでもどうも逆になっていて、微高地にブナが生育して斜面にスギが生育するということがしばしば見られます。

広木 難かしい問題がからんでいると思います。一般に針葉樹は多分ブナよりも寿命が長くて、一生全体の更新の問題を考えないと理解できないと思うので、今はとても手におえません。

吉井 わかりました。もう一点伺いたいのですが、御在所岳というのは麓の方まで全山花崗岩で成っているわけですね。先程氷期から後氷期にかけてブナは丘陵地にも生育していた筈であるとおっしゃいましたが、もし花崗岩の母岩であるならば、今その為にブナが生育しないというのであれば、過去にも生育しなかった筈であると思うのですが。

広木 一般に標高が高い所ほど山の傾斜はきつくなって、亜高山帯では山崩れといった攪乱が最も強く効き、丘陵地では弱まるであらうと考えられます。すると丘陵地では土壌形成がそれ程難しいとは思われないのですが。

吉井 スギもかなり土壌形成の進んだ場所にしか入らないという話をよく耳にしますが。

広木 針葉樹の中でも土壌の良い方からモミ、スギ、ヒノキ、ヒメコマツという順にグレードがあって、その中では土壌形成の進んだ所を好むということだと思いますが。

吉井 競争があった時にはそうはいえなくなるということですか。

広木 はい、ですから単に環境との関係で樹種の分布を論じることには限界があると判断しています。

吉井 わかりました。どうもありがとうございます。

山本 それでは時間もまいりましたので、質問はまた総合討論の時にお願いしたいと思います。どうも有難うございました。