日本海型ブナ林における雪の働き

Journal of Phytogeography and Taxonomy **47** : 97-106, 1999

1999年度植物地理・分類学会招待講演（要旨）
島野光司：日本海型ブナ林における雪の働き

〒240-8501　横浜市保土ヶ谷区常盤台79-7　横浜国大環境研

Koji Shimano : The effects of snow upon Japan Sea type beech forests

Insitute of Environmental Science and Technology, Yokohama National University, 79-7 Tokiwadai, Hodogaya-ku, Yokohama 240-8501, Japan

Abstract

In this paper I describe how snow influences the distribution of some characteristic species including beech on the Japan Sea side and helps the regeneration. Beech (*Fagus crenata*) trunks tend to stand upright in spite of thick snow accumulation on the Japan Sea side, while other tree species develop bent trunks and/or creep ; only beech can dominate as canopy tree. Such phenomena make the Japan Sea-type beech forests (JSTBF) to pure beech forests. The temperature under snow accumulation thicker than 50㎝ in depth never drops below 0℃. This allows dwarf evergreen shrubs to occur in the JSTBF. Snow accumulation restricts the distribution of *Sasamorpha borealis*, a representative dwarf bamboo of the Pacific Ocean-type beech forests, that darkens the light condition under the dwarf bamboo layer. *Sasa kurilensis* avoids snow pressure, is one of the typical dwarf bamboo species of the JSTBF and has a lower culm density than *Sasamorpha borealis*. Moreover, the culm density of *Sasa kurilensis* is restricted under canopy tree cover, making the light condition under the dwarf bamboo layer brighter than that under *Sasamorpha borealis*. The nature of *Sasa kurilensis* contributes to the occurrence of dwarf evergreen shrubs and survival of beech seedlings. Furthermore snow accumulation protects beech seeds from feeding by rodents and desiccation and/or freezing in winter season. Much snow accumulation also restricts the distribution of sika deer that fatally feeds on beech seedlings. The snow effects mentioned above have kept the JSTBF as pure beech forests, helped the beech regeneration, and let dwarf evergreen shrubs occur, which are characteristic species to the JSTBF. The JSTBF that represents the natural Japanese beech forest is almost like a gift from the snowy climate on the Japan Sea side.

Key wards : beech, dwarf bamboo, Japan Sea type beech forest, regeneration, snow accumulation.

はじめに

日本のブナ（*Fagus crenata*）林は種組成などから２つのタイプ，すなわち日本海型ブナ林と太平洋型ブナ林とに分けられている。白神山地のブナ林が世界遺産に指定されるなど，日本のブナ林といわれて日本海型ブナ林を思い浮かべる人は多いのではないだろうか。ここでは，太平洋型ブナ林と比較することで日本海型ブナ林の特徴を整理したい。同時に，この特徴を引き起こしている原因を雪とともに考え，多雪環境下の日本海型ブナ林に雪がどの様な役割を果たしているのかを理解したい。雪が植物に与える影響については，高橋（1960），酒井（1982）などの優れた総説があるが，これらは必ずしもブナ林を中心にあつかったものではない。また，先に筆者は太平洋型ブナ林の特徴を特にブナの更新動態の観点からまとめた（島野 1998）。これらをふまえ，未発表データからの予察的な議論も含め，雪の日本海型ブナ林における役割，特に更新動態における役割を論じたい。

日本のブナ林

日本におけるブナの分布は，細かな議論はあるが（田中 1981；野嵜・奥富 1990；島野 1998），大まかには吉良（1949）の暖かさの指数（温量指数）が45〜85℃・月であることで説明される。これは関東・中部地方の垂直分布でいうと約700〜1,500 m程度に相当する。この分布高度域は，しばしば「ブナ帯」と呼ばれるように，ブナが普遍的に広く分布している。しかし，こうしたブナの優占は，日本と同緯度の中国東北部や沿海州地方では見られず，代わりにモンゴリナラ（*Quercus mongolica*）等からなる落葉広葉樹林が広く優占している（堀田 1974 a； Kira 1991；沖津 1993, 1997, 1999； Cao 1995；石川 1996；並川・王 1996）。この原因として，日本のブナだけでなく世界中のブナが，湿度などの海洋的な気候に分布を左右されている（Peters 1997）ということが考えられる。

ブナ林にはコナラ属，カエデ属，シデ属，シナノキ属などの樹木が混生するが，こうした属レベルの組み合わせの出現は非常に古い。現在よりも温暖であった古第三紀には，ブナ属を含め，これらの属が北極の周りに出現していた（第三紀周北極植物群）。これらは新第三紀や，第四紀における寒冷化とともに，中緯度地域に南下し，現在の温帯林のもとになっている（堀田 1974 a, b；百原 1996；島野 1999）。こうした属レベルの組成は，現在のアメリカ東部やヨーロッパなどでも見られ（大場 1985；前田 1991；Okuda 1994；原 1996 a； Peters 1997），普遍的なものであると考えられる。

日本海型・太平洋型ブナ林の違い

林相

日本海型ブナ林と太平洋型ブナ林との間には，まず，林相に大きな違いがある。太平洋型ブナ林ではブナ以外にも多様な樹木が混生し，しばしば優占する。先に挙げたカエデ属，ナラ属，シデ属，シナノキなどの樹木である。また，モミ，ウラジロモミ，ツガ等の針葉樹がブナ林内に混交するのも太平洋型ブナ林の特徴である。林床はスズタケやミヤコザサで覆われることが多い。

一方，日本海型ブナ林は，相観的にはほぼブナの純林であることが多い。島野（1996）の日本全国22地域のデータからは，太平洋型ブナ林（12地域）におけるブナの平均優占度（±標準偏差）は43.0±15.8% だが，日本海型ブナ林（10地域）は86.3±10.0% となる。これは，幹の胸高断面積合計を基準とした場合である（植物社会学的な調査のように，林冠をしめる割合でブナの優占度を計る場合，太平洋型ブナ林のブナは横広がりの樹形を持つため，両者の優占度の差はもっと縮まるだろう）。日本海型ブナ林では，林床はチシマザサやクマイザサに覆われることが多い。

種組成

こうした相観の違いは種組成にも現れており，植物社会学的に日本海型ブナ林はチシマザサーブナ群団，太平洋型ブナ林はスズタケーブナ群団に分けられている（鈴木 1952；Sasaki 1970；福嶋他 1995）。日本海型ブナ林であるチシマザサーブナ群団は，ハイイヌガヤ，エゾユズリハ，ヒメモチ，ヒメアオキ等の出現によって特徴づけられていて（Sasaki 1970；福嶋他 1995；大野 1998），これらは後述するように冬期に雪の保護を受けることで落葉広葉樹林帯にも分布が可能になっている常緑低木の種群である。いっぽう太平洋型ブナ林であるスズタケーブナ群団は，オオイタヤメイゲツカエデ，ナツツバキ，タンナサワフタギ，オオモミジ等の落葉広葉樹の出現によって特徴づけられている。

これらの二つの群団の下にはそれぞれ複数の群集が知られており，異なる体系が提唱されている。このうち，福島らの体系は群集を特徴づける標徴種群を地理的なフロラに求めているようだ。そのため，群集体系はブナ林の地理的な傾度での違いをよく反映している。一方日本植生誌に見られる日本海型ブナ林の体系（佐々木 1983, 1985；中村 1984, 1986, 1987；金・中村 1988）は，尾根と山腹斜面といった地形や標高による種組成の違いなども反映している。一つの対象に複数の分類体系が存在することには批判もあるかもしれないが，それぞれの体系の特徴を利用する側が知ることによってどちらの体系も有用に使っていくことができるのではないだろうか。

多様性

ブナの純林に近い林相を反映して，日本海型ブナ林は種の多様性も低い。島野（1998）は，日本海型ブナ林10地域，太平洋型ブナ林12地域に出現する樹高2m以上の樹木のデータを使ってShannon–Wienerの H'を算出した。その結果，日本海型ブナ林の値（0.93±0.61　bit）は太平洋型ブナ林の値（2.73±0.55　bit）の約三分の一であることを示している。また，複数の研究者の資料からも，太平洋型ブナ林での出現種数が多いことがわかる（島野 1998）。

更新動態

島野・沖津（1993）以降，日本海型・太平洋型ブナ林の間に更新動態の違いがあることが定量的に明らかになってきた。日本海型ブナ林のブナは，ギ

ャップと呼ばれる林冠欠損部ができると，ササの一斉枯死を待って，そこで待機していたブナの稚樹が競争密度効果で数を減らしながら再び林冠部を形成していくことが知られている（Nakashizuka and Numata 1982 a ; Nakashizuka 1987 ; Yamamoto 1989 ; 山本 1990）。それに対し，島野・沖津(1993, 1994)，島野（1996）は，日本海型・太平洋型ブナ林におけるブナの更新を比較した結果，太平洋型ブナ林のブナは大径木に比べ小径木が少なく，これまで日本海型ブナ林で説明されてきたようなギャップ・ダイナミクスでは説明できないことを明らかにした。

以上に述べたように，一言でブナ林といっても，日本海型ブナ林と太平洋型のそれには大きな違いがある。本論では，日本海型ブナ林がどの様なメカニズムで純林を作り，ブナが順調に更新していくのかを整理したい。そして，日本海型・太平洋型ブナ林の特徴を雪との関連から考え，日本海型ブナ林にとって雪がいかに重要かを明らかにしたい。

多雪がつくる日本海型ブナ林

日本海型ブナ林の特徴としてほぼ純林状の林相を挙げることができるが，これは主に雪による他樹種の排除と考えることができる。雪圧には大きくわけて，移動圧と沈降圧がある。沈降圧は，積雪が積雪下にあるものを下向きにおす圧力であり，移動圧は，斜面の積雪が斜面方向に移動するときの障害物にかける圧力である。多雪地域に生育する樹木は，こうした圧力から逃れて成長しなければならない。

筆者のデータから，太平洋型ブナ林では主要な要素として出現しながら，日本海型ブナ林にほとんど（あるいは全く）出現しなかった高木性樹種として，モミ，ウラジロモミ，ヨグソミネバリ，サワシバ，イヌシデ，クマシデ，オオイタヤメイゲツカエデなどがあげられる（島野 1996)。植村他（1986）も，オオモミジ，サワシバ，アサダ等を少雪地に分布が偏るものとしている。これらは多雪地に分布しないためその耐雪性をフィールドで検証することは難しいが，基本的に雪圧が原因となり日本海型ブナ林に分布できないと見てよいのではないか。なぜなら，ブナ以外の高木性樹種がブナに比べ雪圧に弱いことが知られているからである。

紙谷（1984），前田他（1985），小野寺他（1995），Homma（1997）などはブナが日本海側の多雪に強いのに対し，その他の高木性樹種が弱いことを示している。こうした論文のなかでは，ヤマモミジ，ハウチワカエデ，アカイタヤ，コシアブラ等がブナと比べられていて，これらの樹種はブナとくらべ雪に対し根元曲がりが生じやすいことが述べられている。例えばハウチワカエデは，日本海型・太平洋型ブナ林ともに分布し，太平洋型ブナ林では直立し樹高 20 m にも達する林冠木となる。ところが日本海型ブナ林では，冬期の雪圧のためしばしば匍匐形をとり，肥大成長をしても林冠木になることができないことがある（Fig. 1 A)。

多雪な日本海型気候下で樹木が雪圧の影響を軽減させる方法には，二つの方法が考えられる。一つは匍匐形をとり雪の移動圧を受け流す方法，もう一つはなるべく直立して雪の沈降圧から逃れ，低木の状態を早く脱する方法である（小野寺他 1995)。林床低木種は数メートルに及ぶ積雪深を抜け出すことが困難なため，匍匐型をとるものが多い（紙谷 1984)。太平洋側では立ち上がりながら日本海側で匍匐してしまう亜高木・低木種に，リョウブ・ウリハダカエデ（紙谷 1984)，アオダモ（Homma 1997)，ナナカマド・ヒロハツリバナ（島野未発表）等がある。これら林冠に達することのない樹種は，日本海側では匍匐形をとりながら雪の移動圧，雪崩などを受け流すことで多雪環境に順応しているのであろう。後に述べるように，こうした体制には積極的に雪に埋まることによって寒さを回避し，高い標高域にも分布できるという利点もある。

少なくとも太平洋型ブナ林で高木になれる種が，前述のように日本海側で匍匐形をとるタイプなのか低木層を脱するタイプなのかには大まかな傾向がある。すなわち，陽樹，あるいは遷移初期種といわれる種群は，幼木期には冬期に積雪下で倒伏しながらも積雪層を早く抜け出し，直立しようとする傾向がある。これに対し，陰樹，あるいは遷移後期種といわれるものが相対的に匍匐形をとり，雪圧に耐えようとする傾向が伺われる。前者にホオノキやコシアブラ，ウダイカンバ等を，後者にハウチワカエデやヤマモミジ，アズキナシ等を挙げることができる。遷移初期種と極相構成種の成長速度の違いを考えれば，こうした現象は理解しやすい。すなわち，高木性の遷移初期種は，雪の層を早く抜け出し，なるべく直立することによって沈降圧を免れようとするのであろう。それに対し，相対的に陰樹タイプで成長速度の遅いハウチワカエデ（谷本 1990）やヤマモミジ（橋詰 1995)，アズキナシ（小池 1985）は，雪の層を抜け出す高さに成長する前に長いあいだ雪圧の影響を受けるので，匍匐や根元曲がりによって積雪の移動圧をかわすしかない。また，比較的成長の早いウリハダカエデ（谷本 1990）が匍匐しやすい（紙谷 1984）という現象は，ウリハダカエデがホオノキ，コシアブラ，ウダイカンバなどとは違い林冠に達しない亜高木性樹種であるためと考えられ

Fig. 1. A : Bent trunks of *Acer japonicum* due to thick snow accumulation in winter (Japan Sea type beech forest. Mt. Hachimantai, Akita Pref.) ; B : Seedlings of *Fagus crenata* and *Magnolia salicifolia* and shrub species (*Viburnum furcatum, Skimmia japonica* var. *intermedia* f. *repens*) under lower culm density of *Sasa kurilensis* (Japan Sea type beech forest. Buna-daira, Hinoemata Vill. Fukushima Pref.).

る。以上のことからも，極相構成種でありながら支持根を出しつつ直立し，雪の沈降圧を回避するタイプであるブナの特異性が浮かび上がる。

この2タイプは雪による害にも特徴がある。雪の層を早く抜け出そうとする陽樹は雪の層の高さ近くで幹折れを起こしやすい。著者は正確なデータを持ち合わせていないが，こうした被害は，胸高直径10cm未満のものが多いようだ。それに対して陰樹タイプの種は，匍匐形をとることと関連するが，積雪がそれほど多くないところで立ち上がろうとしたとき，根元曲がりを起こしてしまう。これは，樹木にとっては多雪環境に対する順応といえるかもしれないが，木材生産の立場からは厄介な症状である。

ブナは結果的にこうした雪によるダメージを受けにくい。ブナも豪雪地で雪崩の起こる谷斜面などでは矮性，匍匐型の樹形をとることがある（杉田1988；鈴木1999)。しかしこうした例外を除けば，ブナはこうした雪によるダメージをほとんど受けない。直径数センチメートルの小径木の時に雪圧によって幹が折れ曲がったり，直径20～30cmの頃，斜面で根元曲がりを示すことがあるが，その後斜面下方に支持根を出し（高橋他1989)，50cm以上の大径木になる頃には，ほぼ直立に近い樹形をとることができる。雪によってブナ以外の高木性樹木が排除されたり，樹冠部での優占が妨げられることが，日本海型ブナ林のブナの純林を作っている大きな原因といえる。

雪の保護作用

保温作用

雪による影響は，しかし，こうした負の作用ばかりではなく，雪の層の下で植物を冬期の寒さから守るという保護作用も持っている。先に挙げた低木種であるハイイヌガヤ，エゾユズリハ，ヒメアオキらはいずれも常緑樹であり，太平洋側に分布する種の変種に位置づけられている。これらの学名上の母種にあたるイヌガヤ，ユズリハ，アオキ等は，太平洋側ではいずれも暖温帯の常緑広葉樹林帯に分布するものである。

積雪深が50cmを越えると，地表面は0℃以下には下がらないことが知られている（高橋1960；薄井1961；酒井1982；原1996b)。こうした雪による保温作用によって，前述の常緑低木種は太平洋側ではとうてい分布できない高標高域にまで分布が可能である。例えば，エゾユズリハ，ヒメモチなどは関東周辺でのブナ林の分布上限に近い標高1,500m程度にまで分布する。こうした種群は，雪圧のため匍匐形をとりながらも雪の保護を受け，そのメリットを享受している。また，後述するように太平洋側に分布し，林床を極端に暗くするスズタケを雪が制限することも，低木種がササ層下に分布することを助けている。ちなみに，太平洋型ブナ林に出現する常緑広葉樹としては低木種であるアセビや仮道管といった古い形質を持つヤマグルマがあげられ，これらがどの程度，そしてどの様なメカニズムで耐寒性を持っているのかは興味深い。

ササの違いが林床を明るく保つ作用

ブナ林の林床を覆うことの多いササについては，日本海側の多雪はメリットとデメリットの両方をもたらす。日本海型ブナ林に分布するササとしてはチシマザサとチマキザサを代表にあげることができる。チシマザサが別名ネマガリダケと呼ばれることなどからも分かるように，これらは冬期には雪の下で倒伏し，これによって雪の保温作用の恩恵を受けている。

太平洋側に分布するスズタケは，こうした雪による保温作用を受けないため，高い耐寒性を持たなくてはならない。酒井（1982）はスズタケ，ミヤコザサ，チシマザサ，チマキザサの耐寒性を実験的に比較している。これによるとスズタケは越年する稈や葉，地上部に露出する冬芽を持ちながらチシマザサやチマキザサに比べ高い耐寒性を持っていることがわかる。また，スズタケは，他の3種に比べ展葉時期が遅いとされ，これも雪がないことによる春先の寒さに耐える仕組みと考えられている（薄井1961)。これに対し，スズタケとともに太平洋型ブナ林を代表するミヤコザサは，地下部と地上すれすれの節に冬芽を持ち，毎年（もしくは2年で）地上部を交代させるという戦略を持ち，冬芽が冬期季節風を受けないようにしている（薄井1961)。

こうした耐寒性を備えたササが日本海側に分布できない理由は，以下のように推測できる。スズタケは稈の直立性が高いために，雪による倒伏のダメージが大きいのではないか。稈の柔軟性が低いため，一度折れてしまうと容易には回復できないのではないだろうか。スズタケの稈のこうした非柔軟性や直立性は，他のササを含む林床植物との光競争を有利にしているが，多雪環境ではこうした戦略をとりにくくしているのではないだろうか。一方のミヤコザサは毎年地上部を交代させるためか，稈を高くすることができない（50cm程度，ちなみにスズタケは1～2m程度)。日本海側のチシマザサは冬期には雪で稈は倒伏しながら，夏には立ち上がり群落高は1.5～2m程度になる。こうしたなかでミヤコザサが光競争に勝つのは困難であろう。スズタケやミヤコザサなどのこうした多雪地帯での分布の制限は，雪による負の作用と見ることができる。

薄井（1961）は，冬期の最深積雪深50cmの線をミヤコザサ線と呼び，これより雪の浅いところにミヤコザサが分布すること，そしてこれよりも雪が深いところにチシマザサやチマキザサが分布することをのべている。この原因として，薄井（1961）は，最深積雪そのものよりもこれと相関のある根雪期間が春先まで延長されることが重要であろうと述べている。島野（1998）は，日本海型ブナ林の分布域がほぼ冬期最深積雪50cmのラインで区切られることを指摘しているが，雪による植物の保護，排除という観点から，同様の原因を考えることができる。

雪によるスズタケの排除には，林床の常緑低木の生育を助けるという側面もある。スズタケの稈密度は40本／㎡程度で，日本海側のチシマザサの倍近い密度である（島野他未発表）。実際，スズタケの下の相対光合成有効光量子密度（RPPFD）は2%程度であり，これはギャップのもとでも林冠下でも大きな変化はない。これは，林冠下でもスズタケの稈密度に大きな変化がないためである。しかし，チシマザサはギャップでは高い稈密度を保つことで林床を暗くしてしまうが，林冠下ではブナ林冠部の被陰によって稈の密度を低下させ，その結果として林冠下の林床を明るくたもつ（RPPFDで3%程度)。藤田（1986）の指摘する「日本海側のササは鬱閉しない」現象は，このようなことを指しているのであろう。また，ササの密度が低いということは，曇天時に測定されるRPPFDの値が高いというだけでなく，晴天時に樹冠からの木漏れ陽（sun flex）が当たる可能性を高くし，このこともササ下の植物に有利に働くだろう。このように，日本海型ブナ林を特徴づける林床の常緑低木の生存には，冬期の雪による保温作用だけでなく，林冠下で密度の制限されるチシマザサの分布が必要なようである。チシマザサが林冠下で密度を減少させることは直接的には雪の影響ではないかもしれないが，チシマザサ（さらにいえばスズタケ）の分布が雪による影響を受けていると考えると，常緑低木は間接的にも雪の恩恵に浴していると言える（Fig. 1 B)。

スズタケと比べブナに有利なチシマザサの性質

日本海型ブナ林のチシマザサが林冠下で密度を低くし結果として林床を明るく保つ現象は，ブナの更新にも恩恵を与えている。ブナは他の樹種と比べ耐陰性の高い陰樹・極相構成種といわれているが，発芽当年のブナ実生がほとんど枯れてしまう原因として林床の光不足がいわれている。そのため，日本海型ブナ林で唯一優占林を作れるブナにとっても光の獲得は重要な問題である。先に，常緑低木の生存が林冠下で密度を低くするチシマザサの性質に頼っているであろうことは述べたが，同様の恩恵をブナの実生も受けているであろうことを指摘したい。著者らの日本海型ブナ林での未発表データでも，越年生実生が，ササの薄く，ササ層下のRPPFDが高い林冠下で多く生き残っていることがわかっている（島野他未発表)。日本海型ブナ林のブナはギャップ更新といわれているが，実際にブナの実生が多いのは，ギャップではなく林冠下であることが言える。この現象には，林冠下の方がギャップに比べブナ堅果の落下量が多いということもあろう。しかし，当年生の実生のみならず，その場の光条件下で生き延びた越年生のブナ実生が多いという事実も含めて，チシマザサの下での（スズタケと比較しての）有利性を挙げることができるだろう（Fig. 1 B)。

Nakashizuka and Numata（1982 b）は，日本海型ブナ林でブナの更新を調べ，林冠下に存在するブナ稚樹が成長し林冠木になるのは困難であろうと述べている。しかし，ササをともなう太平洋型ブナ林ではこうした前生稚樹さえ見つからないことが多い。藤田（1986）は，太平洋型ブナ林のブナがササの一斉枯死なしには更新できないのに対し，日本海型ブナ林のブナはササの枯死なしでも更新できることを述べている。また，林冠木を形成しているブナが，幼稚樹時代に成長が抑制されているというHara (1983) のデータを引用しながら，Hiroki and Matsubara（1995）は，成長が抑制されながらも林冠下で生き延びているブナの幼稚樹が，林冠木に成長できる可能性を指摘している。林冠下に生存しているブナの実生が林冠木にまで成長するのかどうかは今後の研究の重要な課題であるが，この現象は，太平洋型ブナ林に比べたとき日本海型ブナ林のブナの更新にとって相対的な有利さとして重要といえるのではないだろうか。

ブナ堅果に対する雪の保護作用

日本海型気候に特化したチシマザサの生態以外にも多雪がブナの更新を助ける例が知られている。それは，積雪がブナの堅果を摂食害や冬期の乾燥・凍結から守るであろうということである。Shimano and Masuzawa（1995, 1998)，Shimano et al.（1995)，Homma et al.（1999）は，多雪環境でブナの堅果が冬期の乾燥や凍結から免れている可能性を検討した。彼らは，多雪な日本海型ブナ林と少雪の太平洋型ブナ林にブナの堅果を冬期に設置した。そして，積雪の下ではブナ種子が摂食や乾燥から免れるのに対し，太平洋側ではそれらが摂食を受けたり乾燥を受けて更新に寄与できないことを述べている。

ブナの堅果は，他のブナ科の堅果（いわゆるドン

グリ）と同様，ネズミやリスなどといった齧歯類の摂食対象となる。ブナのような堅果は，カエデやシデ，カンバなどの樹種に比べ栄養価が高く，高い摂食圧を被る（Jensen 1985）。こうしたネズミなどによる高い摂食圧は，積雪下では減少する（Shimano and Masuzawa 1995, 1998；Shimano et al. 1995；増澤・島野 1995；入江他 1998；Homma et al. 1999）。ブナ林内で，ブナの種子を食べる主要なネズミであるアカネズミ，ヒメネズミ等は，冬眠することはなく，積雪下でも移動可能である。しかし，摂食対象であるブナの堅果が雪に包まれてしまうと，雪は彼らの視界や嗅覚を奪うことになり，彼らの摂食活動は低下してしまう（Shimano and Masuzawa 1998）。このように，雪はブナの堅果を守ることになる。

一方で，ブナの種子は他の樹種に比べ乾燥に弱いことが知られてきた（竹内 1975；山中 1975；内藤 1985）。太平洋型気候下では，冬期の冷たく乾いた季節風にブナの種子がやられてしまうが，多雪な日本海型ブナ林では雪によってブナの種子は乾燥や低温から守られているようだ（Shimano and Masuzawa 1995, 1998；Shimano et al. 1995）。その一方で，Maruta et al.（1997）はブナの種子は乾燥では発芽能力を失わないことを述べている。このことを考慮すると，島野らの一連の報告は，彼ら自身がその中で述べているように，乾燥の前に凍結死した可能性がある（Shimano and Masuzawa 1998；島野 1996, 1999）。また，著者の富士山による追試では，太平洋側であっても土中に埋まった種子はきちんと発芽するものの，地上に出ていたものは，たとえリターがかぶっていても発芽能力を失うことが分かった（島野 1999）。こうしたことから，日本海型ブナ林の根雪は，地上に出た種子も発芽能力を保つよう作用するが（Shimano and Masuzawa 1995, 1998），根雪のない太平洋型では，地上に落ちただけの種子は，凍結やその後の乾燥によって発芽能力を失ってしまうことがわかる。

雪が妨げるシカの食害

雪は，樹木の更新に大きな被害をもたらすシカの活動も制限する。ブナの実生が深刻なシカの食害を受けていることが知られている（Takatsuki and Gorai 1994）。神奈川県の丹沢などでは増えすぎてしまったシカが，ブナの更新，ひいては森林の再生や種組成にまで大きな影響を与えている（遠山・坂井 1993；大野・尾関 1997）。こうしたシカの被害が甚大である理由には，シカを捕食するオオカミの絶滅などがある。しかし，日本海型ブナ林においては，冬期の多雪がシカの行動や分布を制限している。積雪が 50 cm を越えると，シカにとっての冬期の主要な餌であるササが埋没してしまうことや，シカの腹が雪の面に接してしまい身動きがとれなくなってしまうこと等が知られている（丸山 1981；高槻 1992； Takatsuki 1992）。このため，太平洋側ではブナ林に大きな影響を与えているシカも，日本海側の，特に豪雪地帯には分布できない（高槻 1992）。多雪，あるいは豪雪地帯にも分布するカモシカは，なわばりを持ち，シカのような群れ行動をしないので，ブナの更新に与える影響はシカのようにはひどくない。これも多雪がブナにもたらす利点といえよう。

こうした樹木に対する雪の保護作用は，必ずしもブナだけに働くものではない。しかし，ブナ以外の樹種がこうした恩恵を受けても，その後の成長の過程で，前述のような雪圧害を受けてしまう。このため，ブナ以外の樹種にとっては積雪の種子・実生期における保護作用も，それらの生活環全体から見れば，無駄になってしまっている。

まとめ

このように，日本のブナ林，特に日本海型のブナ林にとって，雪はかけがえのないものといえる。雪が植物に与える影響には，メリット，デメリットの両方があるが，多雪環境が作り出す様々な状況のなかで巧みに生き抜いているのが日本海型ブナ林のブナといえるのではないだろうか。

我々は，日本海型のブナ林をその純林状の林相などから日本のブナ林の代表のように考えがちだが，この日本海型ブナ林が冬期に多雪という特殊な日本海型気候下に特化した，特殊な森林タイプであることを認識する必要がある。また，現在のこうした気候が成立したのは，最終氷期終了後のせいぜい1万年前以降で，ブナ属を生じた第三紀（6,400 万年前～170 万年前）や，現世のブナを生じた第四紀（170 万年前以降）という地質的時間からいえば，非常に最近のできごとである。世界的に見てもこのような多雪環境下でのブナは特別な立地に成立したものといえる。我々には当たり前に見える日本海側のブナの純林も，こうした，特殊で貴重なものであるといえる。我々日本人研究者がこのことをきちんと認識し，保護に努める必要があろう。

千葉大学園芸学部助教授・沖津進博士をはじめ，同・緑地生態研の小池智子，安田正次の両氏には資料収集に骨を折っていただいた。横浜国大環境研の和田美貴代女史ほか植生生態工学研究室の方々には素稿に目を通していただいた。これらの方々に，記

して感謝する。

引用文献

Cao, K. 1995. *Fagus* dominance in Chinese montane forests. Thesis, Wageningen Agricultural University. 116 pp.

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.

Hara, M. 1983. A study of the regeneration process of a Japanese beech forest. Ecol. Rev. **20** : 115–129.

原 正利. 1996 a. 世界のブナとブナ林. 原正利(編). ブナ林の自然誌, pp.22–37. 平凡社, 東京.

原 正利. 1996 b. ブナ林の樹木. 原正利 (編). ブナ林の自然誌, pp.97–112. 平凡社, 東京.

橋詰隼人. 1995. 有用広葉樹林の育成. 111 pp. 橋詰隼人教授定年退官記念事業会, 鳥取.

Hiroki, S. and Matsubara, T. 1995. Fluctuation of nut production and seedling appearance of a Japanese beech (*Fagus crenata* Blume). Ecol. Res. **10** : 161–170.

Homma, K. 1997. Effects of snow pressure on growth form and life history of tree species in Japanese beech forest. J. Vegetation Sci. **8** : 781–788.

Homma, K., Akashi, N., Abe, T., Hasegawa, M., Harada, K., Hirabuki, Y., Irie, K., Kaji, M., Miguchi, H., Mizoguchi, N., Mizunaga, H., Nakashizuka, T., Natume, S., Niiyama, K., Ohkubo, T., Sawada, S., Sugita, H., Takatsuki, S. and Ymanaka, N. 1999. Geographical variation in the early regeneration process of Siebold's beech (*Fagus crenata* Blume) in Japan. Plant Ecol. **140** : 129–138.

堀田 満. 1974 a. 植物の分布と分化. 400 pp. 三省堂, 東京.

堀田 満. 1974 b. 日本列島の植物. 152 pp. 保育社, 東京.

福嶋 司・高砂裕之・松井哲哉・西尾孝佳・喜屋武豊・常冨 豊. 1995. 日本のブナ林群落の植物社会学的新体系. 日生態会誌 **45** : 79–98.

入江潔・本間航介・増澤直・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推定. 植物地理・分類研究 **46** : 37–45.

石川幸男. 1996. ロシア共和国沿海州南部の森林における主要樹種の分布と生長特性. 専修大北海道短大紀要 **29** : 15–73.

Jensen, T. S. 1985. Seed-seed predator interaction of European beech, *Fagus silvatica* and forest rodents, *Clethrionomys glaroelus* and *Apodemus flavicollis*. OIKOS **44** : 149–156.

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 (1) 一樹冠の曲がりとそれが階層構造の形成に及ぼす影響について一. 新潟大学農学部演習林報告 **17** : 1–16.

金 鍾元・中村幸人. 1988. 夏緑広葉樹林. 宮脇昭 (編). 日本植生誌 北海道, pp.166–169. 至文堂, 東京.

吉良竜夫. 1949. 日本の森林帯. 42 pp. 日本林業技術協会, 東京.

Kira, T. 1991. Forest ecosystems of east and southeast Asia in a global perspective. Ecol. Res. **6** : 185–200.

小池孝良. 1985. 弱い光, 強い光を上手に利用する樹種ー広葉樹の光合成特性ー. 北海道営林局 (編). 天然林を考える, pp.116–119. 北方林業会, 札幌.

前田禎三. 1991. ブナ林の植生. 村井 宏・山谷孝一・片岡寛純・由井正敏 (編). ブナ林の自然環境と保全, pp.1–51. ソフトサイエンス社, 東京.

前田禎三・宮川 清・谷本丈夫. 1985. 新潟県五味沢におけるブナ林の植生と跡地更新ースギ造林地の成績とブナの天然更新の提案ー. 林業試験場研究報告 (333) : 123–171.

Maruta, E., Kamitani, T., Okabe, M. and Ide, Y. 1997. Desiccation-tolerance of *Fagus crenata* Blume seeds from localities of different snowfall regime in central Japan. J. For. Res. **2** : 45–50.

丸山直樹. 1981. ニホンジカ *Cervus nippon* Temminck の季節移動と集合様式に関する研究. 東京農工大農学部学術報告 **23** : 1–85.

増澤 直・島野光司. 1995. ブナの実生発生に関する制限要因ー冬季ブナ林内における齧歯類による種子摂食の影響ー. 日林論 **106** : 405–406.

百原 新. 1996. ブナ科とブナ属の歴史. 原正利 (編). ブナ林の自然誌, pp.55–65. 平凡社, 東京.

内藤俊彦. 1985. 植物の一生. 179 pp. 研成社, 東京.

中村幸人. 1984. 山地夏緑広葉樹林. 宮脇昭 (編). 日本植生誌 近畿, pp.307–327. 至文堂, 東京.

中村幸人. 1986. 山地夏緑広葉樹林. 宮脇昭 (編). 日本植生誌 関東, pp.283–291. 至文堂, 東京.

中村幸人. 1987. 山地夏緑広葉樹林. 宮脇昭 (編).

日本植生誌 東北，pp.182–191．至文堂，東京．
Nakashizuka, T. 1987. Regeneration dynamics of beech forests in Japan. Vegetatio **69** : 169–175.
Nakashizuka, T. and Numata, M. 1982 a. Regeneration process of climax beech forests I. Structure of a beech forest with the undergrowth of *Sasa*. Jpn. J. Ecol. **32** : 57–67.
Nakashizuka, T. and Numata, M. 1982 b. Regeneration process of climax beech forests II. Structure of a forest under the influences of grazing. Jpn. J. Ecol. **32** : 473–482.
並川寛司・王 風春．1996．中国黒竜江省，寧安県，小北湖林場のチョウセンゴヨウ一落葉広葉樹混交林の森林構造一．森林立地 **38** : 35–42.
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．日生態会誌 **40** : 57–69.
大場達之．1985．日本と世界のブナ林その植生．梅原 猛・安田喜憲・南木睦彦・岡本素治・渡辺誠・市川健夫・太田 威・石川純一郎・中川重年・斉藤 功・大場達之・西口親雄・泉 祐一・四手井綱英（編）．ブナ帯文化，pp.201–230．思索社，東京．
大野啓一．1998．日本海型ブナ林（チシマザサーブナ群団）の体系．植生学会第3回大会講演要旨集．p.45，付表．
大野啓一・尾関哲史．1997．丹沢山地の植生（特にブナクラス域の植生について）．（財）神奈川県公園協会・丹沢大山自然環境総合調査団企画委員会（編）．丹沢大山自然環境総合調査報告書，pp. 103–121．神奈川県環境部，横浜．
沖津 進．1993．シホテ・アリニ山脈に分布するチョウセンゴヨウ一落葉広葉樹林混交林から見た北海道の針広混交林の成立と位置づけ．地理学評論 **66** : 555–573.
沖津 進．1997．シホテーアリニ山脈北部アニュイ川流域の森林植生．植生学会誌 **14** : 129–139.
沖津 進．1999．北東アジアの北方林域における森林の分布と境界決定機構．植生学会誌 **16** : 83–97.
Okuda, S. 1994. Deciduous hardwood forest communities in Eastern North America, including some conifer forest and shrub communities. Miyawaki, A., Iwatsuki, K. and Grandtner, M. M. (eds.). Vegetation in Eastern North America, pp. 155–201. University of Tokyo Press, Tokyo.
小野寺弘道・田邊裕美・梶本卓也・大丸裕武．1995．多雪斜面における積雪動態と樹木の生態的特性．森林立地 **37** : 59–66.
Peters, R. 1997. Beech forests : woody species composition, populations and spatial aspects. Beech forests, pp. 89–130. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht.
酒井 昭．1982．植物の耐凍性と寒冷適応一冬の生理・生態学一．469 pp．学会出版センター，東京．
Sasaki, Y. 1970. Versuch zur systematishen und geopraphischen Gliederung der Japanischen Buchenwaldgesellschafte. Vegetatio **20** : 214–249.
佐々木 寧．1983．山地夏緑広葉樹林．宮脇昭（編）．日本植生誌 中国，pp.303–320．至文堂，東京．
佐々木 寧．1985．山地夏緑広葉樹林．宮脇昭（編）．日本植生誌 中部，pp.232–242．至文堂，東京．
島野光司．1996．日本海型・太平洋型ブナ林の更新動態の違いとその要因．千葉大学大学院自然科学研究科博士論文．106 pp.
島野光司．1998．何が太平洋型ブナ林におけるブナの更新をさまたげるのか？ 植物地理・分類研究 **46** : 1–21.
島野光司．1999．奥多摩のブナの200万年．多摩のあゆみ（96）: 52–60.
Shimano, K. and Masuzawa, T. 1995. Comparison of preservation of *Fagus crenata* Blume under different snow condition. J. Jpn. For. Soc. **77** : 79–82.
Shimano, K. and Masuzawa, T. 1998. Effects of snow accumulation on survival of beech (*Fagus crenata*) seed. Plant Ecol. **134** : 235–241.
Shimano, K., Masuzawa, T. and Okitsu, S. 1995. Effect of snow deposit on the seed disappearance of *Fagus crenata* Blume. Tech. Bull. Fac. Hort. Chiba Univ. **49** : 111–118.
島野光司・沖津 進．1993．東京郊外奥多摩，三頭山に分布するブナ・イヌブナ林の更新．日生態会誌 **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．日生態会誌 **44** : 283–291.
杉田久志．1988．多雪山地浅草岳における群落分布に関わる環境要因とその作用気候一ブナの生育状態に着目して一．1．積雪深と群落分布の関係．日生態会誌 **38** : 217–227.
鈴木伸一．1999．関東地方北部のブナ林に関する植物社会学的研究．Actinia **12** : 123–133.
鈴木時夫．1952．東亜の自然植生．137 pp．古今書院，東京．
高橋啓二．1960．植物分布と積雪．森林立地 **2** : 19

-25.
高橋啓二・玉田克志・増井克司・沖津　進．1989．豪雪地帯におけるブナの日本海側から内陸にかけての生育形態の変化．日林論 **100**：199-201.
高槻成紀．1992．北に生きるシカたちシカ，ササそして雪をめぐる生態学．256 pp．どうぶつ社，東京．
Takatsuki, S. 1992. Foot morphology and distribution of sika deer in relation to snow depth in Japan. Ecol. Res. **7**: 19-23.
Takatsuki, S. and Gorai, T. 1994. Effects of sika deer on the regeneration of a *Fagus crenata* forest on Kinkazan Island, northern Japan. Ecol. Res. **9**: 115-120.
竹内虎太郎．1975．緑化用樹木の実生繁殖法ータネの扱い方と実生苗の仕立て方ー．271 pp．創文，東京．
田中信行．1981．本州の太平洋ー日本海傾度におけるブナ林の高度分布幅．千葉生物誌 **30**：67-69.
谷本丈夫．1990．広葉樹施業の生態学．245 pp．創文，東京．
遠山三樹夫・坂井　敦．1993．神奈川のブナ林．60 pp．財団法人かながわ森林財団，横浜．
植村　滋・武田義明・中西　哲．1986．北海道の温帯植物の気候環境傾度に対する反応特性．日生態会誌 **36**：141-152.
薄井　宏．1961．ササ型林床優占種の植物社会学的研究ー日本植生研究の造林学への応用ー．宇都宮大学農学部学術報告特輯 **11**：1-35.
Yamamoto, S-I. 1989. Gap dynamics in climax *Fagus crenata* forests. Bot. Mag. Tokyo **102**: 93-114.
山本進一．1990．生態学的に見たブナ林の更新機構ーギャップダイナミクス理論からー．林業技術(579)：7-10.
山中寅文．1975．樹木の実生と育て方．256 pp．誠文堂新光社，東京．

(Received October 29, 1999; accepted December 22, 1999)