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？

J. Phytogeogr. & Taxon.
46 : 1-21, 1998

島野光司：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？

〒271-8510　松戸市松戸 648　千葉大学園芸学部緑地生態学研究室；
現住所　〒240-8501　横浜市保土ヶ谷区常盤台 79-7　横浜国立大学環境科学研究センター植生生態工学研究室

Koji Shimano : What Prevents Beech (*Fagus crenata*) from Regenerating in Pacific Ocean Type Beech Forest ?

Faculty of Horticulture, Chiba University, Matsudo 271-8510, Japan ; Present address : Department of Vegetation Ecotechnology, Institute of Environmental Science and Technology, Yokohama National University, 79-7 Tokiwadai, Hodogaya-ku, Yokohama 240-8501, Japan

Abstract

Relationship between beech (or beech forest) and snow accumulation was summarized from past studies. At first, correlations between present beech distribution and snow accumulation were reported. Second, it was reported that beech (or beech forests) had narrow distributions in the last glacial age with less snowfall, though there were wide areas where temperature condition was favorable for beech. Moreover, many tree species that occur now with beech in the Pacific ocean type beech forest or intermediate temperate zone were widely distributed there in the last glacial age instead of beech. Third, not only the distribution but also the regeneration of beech is restricted in present Pacific ocean type beech forests. Therefore, I proposed an interpretation that "Pacific type beech forest is essentially composed of many tree species that occur mainly in less snowy area, though beech (which is not suitable for the climate of Pacific ocean side) dominates because of its long life and large size," instead of the past interpretation, "Pacific ocean type beech forest is composed of dominant beech, which fits the environment, with other trees."

I reviewed the reasons why beech does not regenerate constantly in Pacific ocean type beech forest. Some factors concerned in snow accumulation are picked up as follows : 1) seed desiccation or freezing in winter, 2) difference of seed-feeding pressure in winter, 3) different feeding pressure by deer whose distribution is restricted by snow, 4) bright forest floor condition caused by the leaning of dwarf bamboo due to snow in early spring, 5) water stress in growth season, 6) field fire in early spring, 7) result from little ice age 200-300 years ago. Other two factors concerned in less dominance of beech are picked up as follows : 1) fertility of beech seeds, 2) predator satiation (escape).

Key words : beech, distribution, Pacific ocean type beech forest, regeneration, snow accumulation.

はじめに

日本の冷温帯落葉樹林を代表する森林であるブナ(*Fagus crenata*) 林には二つのタイプ，すなわち組成的にチシマザサ－ブナ群団 (Saso-Fagion crenatae) に分けられる日本海型ブナ林とスズタケ－ブナ群団 (Sasamorpho-Fagion crenatae) に含まれる太平洋型ブナ林がある (宮脇他　1964 ; Sasaki 1970 ; 佐々木　1973 ; 福嶋他　1995)。日本海型ブナ林は，組成が単純で相観的にほぼブナの純林であるのに対し，太平洋型ブナ林はブナ以外にも多様な高木性の樹種を混生する (大沢・滝口　1987 ; 藤田　1986 ; 島野・沖津　1993, 1994)。日本の冷温帯林はしばしばブナ帯と呼ばれるように，これまでブナが純林状に存在する日本海型ブナ林が日本の冷温帯の代表として見なされてきた。そのため，結実，成長，更新そして群落構造などといったブナに関する重要な研究のほとんどが，これまで主に日本海型ブナ林で行われてきた (菊池　1935, 1968, 1976 ; 吉岡　1937 ; 渡辺　1938 ; 青森営林局　1973 ; 片岡　1982 ; 橋詰・山本　1974 ; 橋詰 1979 ; 橋詰・菅原　1985 ; 丸山　1979 ; Maruyama and Toyama 1987 ; 前田　1988 ; 前田・宮川　1971 ; Nakashizuka and Numata 1982 ; 角張　1991 ; 紙谷　1984 ; Kamitani and Yoshida

1991; Hara 1985; Yamamoto 1989；谷本 1994)。

これに対し，豊富な種が共存する太平洋型ブナ林の研究は遅れてきた。太平洋型ブナ林の研究を遅らせてきた理由としては，太平洋型ブナ林におけるブナの少なさや，組成・構造の複雑さなどが挙げられ，そのため太平洋型ブナ林のブナの更新を定量的に明らかにしようとする研究は量的に必ずしも十分ではなかった（野本 1956；藤田 1986, 1987；大沢他 1979；小泉他 1988; Masaki *et al*. 1992; Nakashizuka *et al*. 1992; Yoshida and Ohsawa 1996)。また，太平洋型ブナ林のブナは，順調に更新していないのではないか，あるいは樹勢が衰えているのではないかといったことが，経験的，定性的に言われてきた（栗田 1983 a；大場 1985；小泉他 1988)。また野嵜・奥富（1990）は，東北地方太平洋側におけるブナの分布がこれまで考えられていたものよりはるかに狭いものと考え，ブナ林の人為破壊の結果生じたとも考えられているブナの出現しない中間温帯林を潜在的な植生としてとらえている。これらは，ブナを欠く植生が，冷温帯性落葉広葉樹林の一つの自然なありようであることを予想させる。こうした視点で，筆者は太平洋型ブナ林でのブナの更新動態を定量的に把握し，それらブナの更新が太平洋型ブナ林で不利になる要因を探ろうとしてきた（島野・沖津 1993, 1994; Shimano and Masuzawa 1995, 1998; Shimano *et al*. 1995；増澤・島野 1995)。

本報ではまず，ブナの分布や更新動態を確かめながら，それらの制限要因などを，主に雪との関係から議論する。また雪とブナの分布の関係を最終氷期以降のブナの分布拡大を追いながら確かめる。その際，太平洋型ブナ林の原型を積雪の少なかった最終氷期の冷温帯林に求めたい。そして，太平洋型ブナ林の現在の不安定な更新動態を把握した上で，その原因を探りたい。

ブナ林の多様性

太平洋型ブナ林ではブナの優占度が低い分，多様な相観を呈する。ここでは，両ブナ林に特徴的に出現する種から，相観を左右する高木性樹種の種数をいくつかの論文からまとめた（Table 1)。福嶋他（1995）の植物社会学的研究からはチシマザサーブナ群団とスズタケーブナ群団の標徴種の，高橋（1962）からは，多雪地分布型と少雪地分布型の種のうち，樹高が15 m以上になり林冠を構成しうる種を抜き出した。雪の少ない太平洋型ブナ林で，より多くの樹種が林冠を構成することがわかる。島野（1996）によれば樹高が15 mまで成長しない亜高木・低木性樹種についても同様に差があるため，これらを含めると（ただし樹高2 m以上の樹木の調査から），太平洋型ブナ林（33.8±13.0種）は日本海型ブナ林（22.3±7.3種）に比べ有意に樹種数が多い（*t*-test, p<0.05)。しかし種数のみで多様性を比較するのは，必ずしも適切でない。そこで多様性指数としてShannon-WienerのH'を種ごとのBasal Areaについて使い，日本海型ブナ林（10地域）と太平洋型ブナ林（12地域）で樹高2 m以上の木本について多様性を比較した。その結果，日本海型ブナ林0.93±0.61 bit，太平洋型ブナ林2.73±0.55 bitと，太平洋型ブナ林の多様性が有意に高いことを確認した（*t*-test, P<0.001. 島野 1996より計算)。こうした研究から，太平洋型ブナ林の日本海型ブナ林に対する組成的な多様さをよみとることが

Table 1. The number of canopy forming trees in each type of beech forest

Reference	Japan sea type	Pacific ocean type	Note
Takahashi (1962)	4	11	trees which can grow taller than 15 m in height
Fujita (1986)	6	12	canopy trees
Ohsawa & Takiguchi (1987)	2.9	10.3	canopy trees
Hukushima et al. (1995)	5	7	character tree species which can grow taller than 15 m in height in each alliance*
Shimano (1996)	10.5±3.4** n=10	15.8±5.2 n=12	trees which can grow taller than 15 m in height

*: Saso-Fagion crenatae (Japan sea type) and Sasamorpho-Fagion crenatae (Pacific ocean type).
**: significant difference between two types (t-test, p<0.05).

できる。

ブナ林の分布と雪との対応

Fig. 1 に，日本海型ブナ林（チシマザサーブナ群団）と冬期の最深積雪深 50 cm の等値線を重ねて示してある。このように，純林状のブナ林である日本海型とブナ以外に多様な樹種を混生する太平洋型の両ブナ林の分布と積雪の間には，密接な関係がみられる。ブナ群落の組成以前に，ブナの分布自体が積雪と密接な関係にあることが知られている（小島 1975；中西・西本 1981； Kure and Yoda 1984；植村他 1986；Uemura 1989)。

小島（1975）は森林植生型と気候要素の対応を検討し，スギ（*Cryptomeria japonica*）ーブナ林が最深積雪深 100 cm 以下の所には適さないとした。中西・西本（1981）は中国山地の三川山でブナ林の垂直分布を調べるなかで，日本海側ではブナ林がその下限でカシ（evergreen *Quercus*）林と直接的に接するのに対し，瀬戸内海側ではそれらの間にイヌブナ（*Fagus japonica*）林を挟むことを指摘している。こうしたことから彼らは，瀬戸内海側で冬期降水量（12 月～2 月）が 600 mm 以下の立地には，ブナは分布できないことを示唆している。また，Kure and Yoda（1984）は近畿地方におけるブナの垂直分布下限の異常下降は，冬の降水量と寒さの指数の積の絶対値によって説明されるとし，さらにこの値は積雪日数と高い相関を示すことを指摘した。植村他（1986）や Uemura（1989）は，北海道や中部地方でブナの分布と温量指数，降水量，積雪深 50 cm 以上の日数等との対応を調べ，ブナが冷温帯域の中でも降水量，特に雪の多い立地に分布の中心があることを明らかにした。ブナは冷温帯を代表する樹種と考えられがちだが，これによれば，冷温帯の寡雪な地域では明らかにブナの分布は制限されているという。

このように雪とブナの関係が指摘される一方，太平洋側のブナ，もしくはブナ林が日本海側のそれに比べ，活力が弱いことが指摘されている。栗田（1983 a）は太平洋側の山地帯でブナ林が欠如したり劣性化していることを指摘している。大場（1985）も，日本海側のブナが現在の気候に適しており活力も高いのに対し，太平洋側のブナは活力が低いことを指摘している。福嶋他（1995）も太平洋型ブナ林は一般に貧弱であると述べている。こうした指摘に加え，東北地方の落葉広葉樹林のタイプとその分布を論じた野嵜・奥富（1990）は，ブナ林の分布域が従来考えられてきたものよりはるかに狭く，日本海側に偏ることを指摘した。また，ブナの分布が太平洋側で少ないことから，今西（1937）は日本海側の山地帯の目印としてブナを，太平洋側ではウラジロモミ（*Abies homolepis*）をあげている。鈴木（1952）も日本海側ではブナ林がよく発達するものの，太平洋側の山地帯ではツガ林が卓越することを指摘している。また，多くの研究がブナの垂直分布が太平洋側で狭く，日本海側で上下に広いことを指摘しており（今西　1937；栗田　1983 b；高橋　1962；田中　1981； Kure and Yoda 1984；福嶋他　1995），これらは，ブナ林の分布が暖かさの指

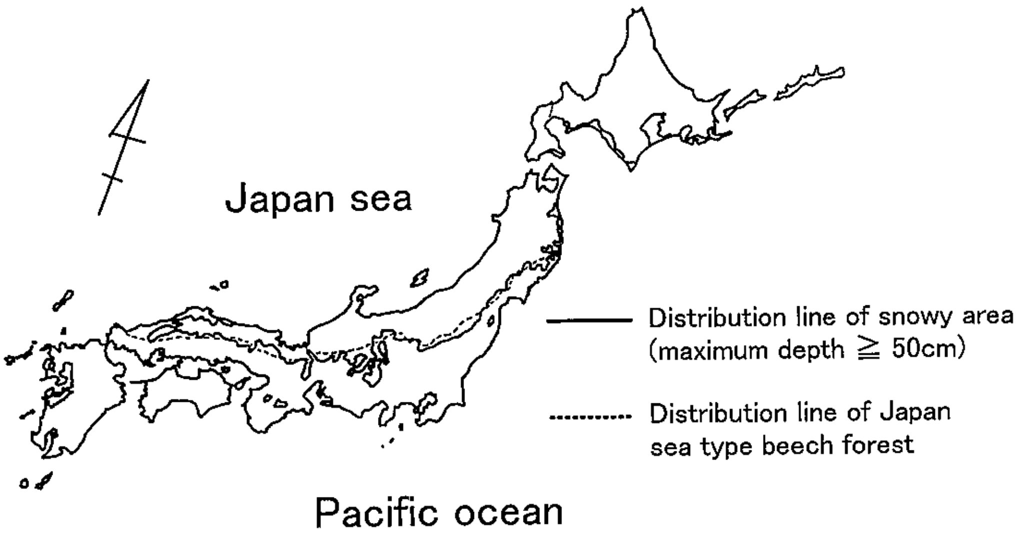

Fig. 1. The relation between the area of Japan sea type beech (*Fagus crenata*) forest and the snowy area in Japan sea side.

数（WI）45〜85℃月で決まるという吉良（1949）の指摘が太平洋側ではよく当てはまるものの，雪の多い日本海側では当てはまらないことを意味している（中西・西本　1981）。

このような指摘から，ブナあるいはブナ林の分布が多雪環境に対応していることを改めて確認できる。また，これらは，太平洋型ブナ林の組成が単に複雑であるばかりでなく，太平洋型気候がブナにとって必ずしも適してはいないことを予想させる。

ブナを欠く落葉広葉樹林

ブナの生育が太平洋型気候下の山地帯で不適だとすると，どのような樹種が適し，どのような組成の森林型が存在するのだろうか。Uemura（1989）のデータからは，ブナが冷温帯の中でも雪の多いところを中心に分布しているのに対し，ミズナラは雪の多少に関わりなく分布することが読みとれる。また，イヌブナやシナノキ（*Tilia japonica*）は寡雪地にしか分布していない。さらに，植村他（1986）によれば，オオモミジ（*Acer palmatum* var. *amoenum*），サワシバ（*Carpinus cordata*），アサダ（*Ostrya japonica*）なども，雪の少ない冷温帯域にのみ分布している。同様に，高橋（1962）も，イヌブナ，モミ（*Abies firma*），ウラジロモミ，ツガ（*Tsuga sieboldii*），イヌシデ（*Carpinus tshonoskii*）等を少雪分布型の樹種としている。藤田（1987）も，太平洋型ブナ林に遍在する高木性樹種としてコハウチワカエデ（*Acer sieboldianum*），ヒメシャラ（*Stewartia monadelpha*），ウラジロモミ，イヌシデ等をあげている。視点を変えれば，太平洋型ブナ林における主要な高木性樹種のうち，ブナ以外は積雪の少ない立地を主な分布地としていることを，これらの研究は示している。すなわち，太平洋型ブナ林の主要な構成種の中で，ブナだけが寡雪な太平洋型ブナ林に適していない樹種といえる。また，寡雪な立地に分布する，イヌブナ，モミ，ツガ，イヌシデ等は，太平洋型ブナ林の要素であると同時に，いわゆる中間温帯林の主要な構成要素でもある。

中間温帯については古くから様々な議論がされ，人為による植生の変化を認めながらも潜在的な植生帯として認める考えや（田中　1887），これを自然植生の人為破壊などによる結果とする考え（本多　1912）等が示されてきた。また，吉良（1949）は，暖かさの指数からいえば暖温帯だが，冬の寒さのため常緑樹の分布が制限されるところを中間温帯とする，温度面からの位置づけを行った。これに対し，中西・西本（1981）や武田・生田（1986）はイヌブナやモミなどの中間温帯林が寡雪な地域でのみ分布していることを指摘してきた。こうした流れをうけ，野嵜・奥富（1990）は，東日本の中間温帯性自然林を調査した上で，多量の積雪は中間温帯性自然林の成立に対して阻害的に作用する可能性を示唆している。さらに彼らは，東北地方太平洋側の冷温帯下部にイヌブナ，コナラ（*Quercus serrata*），モミなどが優占する自然林を認め，これらを代表とする中間温帯林が潜在的な植生帯として存在することを考察している。吉良（1949）が冷温帯より下に中間温帯林を位置づけたのに対し，野嵜・奥富（1990）は太平洋側の冷温帯下部（冷温帯に含まれる）の雪の少ない地域に当たるとした（Fig. 2）。そしてこれにより東北地方太平洋側の冷温帯域でのブナ林の分布は，従来予想されているよりもはるかに小さいものと推定している。また，Kashimura（1972），樫村（1978），石塚（1968），武田・生田（1986）等の研究は，東北地方の雪の少ない地域でのブナを欠くミズナラ（*Quercus mongolica* var. *grosseserrata*）自然林の存在を示唆している。

このように，雪が少なくブナの優占度の低い地域では，代償植生として扱われがちなブナを欠く落葉広葉樹林が，自然林としても存在する可能性を読みとれる。この可能性は，太平洋型ブナ林の本来の姿を推測する上で重要である。

最終氷期以降のブナの分布拡大からみたブナと雪の対応

つぎに，ブナの分布と積雪との関係を，最終氷期の分布とそれ以降の分布拡大様式を通して見てみよう。太平洋側の落葉広葉樹林でしばしば見られるナラやシデの出現する林分は，伐採などの人為撹乱によって生じた二次植生であることが多い。では，ナラやシデの林分は，こうした代償植生としてのみ存在するのだろうか。こうした点を明らかにするために，人為撹乱のほとんどなかった頃のナラやシデなどの中間温帯林の分布を把握することが必要である。

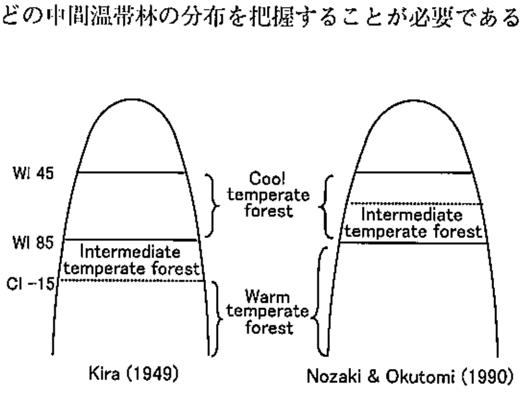

Fig. 2. Different interpretation of the vertical distribution of "Intermediate temperate forest."

最終氷期の最寒冷期である1万7千年前から2万年前頃には，現在に比べ気温が7～5℃低かったが（安田・成田　1981），当時の環境条件を支配していたものは，温度以上に降水量であったとされる（安田　1987）。日本の日本海側で降雪を支配するのは対馬暖流の流入だが，これに関しては，当時の海位水準との関連から，様々な議論がされてきた。従来は，当時の海位水準が現在より100～140 m低下しており，対馬海峡がなかったか，あっても日本海は閉鎖的で（湊　1966；和田　1972；貝塚・成瀬　1977； Kaizuka 1980；茂木　1981），対馬暖流はほとんど流れ込まず，日本海側の降雪量は極めて少なかったと考えられてきた。それに対し，大嶋（1980 a, 1980 b, 1982, 1990）や大西（1990）は，当時の海位水準の低下は80 m程度で，量的には少なくなりながらも対馬暖流は日本海に流入しており，その結果，当時の降雪量は多かったであろうと述べている。しかしながら，多くの研究が，当時の日本海の水温の低下，海水塩分濃度の低下，還元的環境を支持している（新井他　1981；小野　1982；大場　1984；小泉　1985； Oba *et al*. 1991；多田・入野　1994；多田　1995）。これに従えば当時日本海に流れ込む温かな海水は現在に比べはるかに少なかったことが推測される。たとえ当時の海水準が80 mしか低下していないとしても，浮遊性有孔虫の酸素同位体比からは当時の日本海の表層水温は現在より7～8℃ほど低いことが推定されているため（新井他　1981），当時の日本海側で冬期の積雪が現在よりはるかに少なかったであろうことが考えられる（Kaizuka 1980）。具体的な降雪量の低下に関しては，Ono（1984）は当時の日本海側での降雪量は現在の20～30％程度もしくはそれ未満だったろうという推定をしている。そうだとすれば，当時の日本海側の冬期降水量は，現在の太平洋側のそれと大差なかったといえるのではないだろうか。

安田・成田（1981）は，最終氷期である約2万年前に気温が現在より7℃低かったものとして，当時の温量指数分布を再現している（Fig. 3A）。これによると，当時の温度的な冷温帯（WI 45～85℃月）の分布域は，現在の暖温帯域のそれに大まかに一致することが読みとれる。すなわち，当時の日本では，西日本の大部分が冷温帯域にあった。ところが，たとえば福井県の三方湖では，当時，温度的には冷温帯域ながら，ブナの花粉はほとんど出現せず，かわりにコナラ亜属，カエデ属，シナノキ属などの花粉がコンスタントに出現する（安田　1982）。同様な現象は，さらにシデ属などが加わり，大阪などでも見られる（安田　1978；古谷　1979）。最終氷期に温度的には冷温帯にはいると考えられる西日本で，瀬戸内地方や太平洋側だけでなく日本海側においてもブナが非常に少ないのは一般的な傾向のようである（Fig. 3 B）（亀井他　1981；塚田　1984； Tsukada　1988）。塚田（1984）により当時ブナが分布したとされる温帯性針広混交林の分布域をFig. 3 Bに示す。ブナの分布が西日本で拡大していくのは，場所によって異なるが，12,000年前頃（塚田　1981；古谷　1979；安田　1983）あるいは約8,500年前頃からである（安田　1978；畑中・三好　1980； Takahara *et al*. 1989；大西　1990）。日本海では，この頃になると対馬暖流の流入が本格化し，表層水温も上昇したと考えられている（新井他　1981；大場他　1984； Oba *et al*. 1991）。それにともない，現在に近い多雪環境が広まったと考えられている。こうしたことから，安田（1978, 1985, 1987）はブナの分布拡大にはこの日本海の多雪化・湿潤化が大きく関わっていると述べている。

こうした傾向は，東日本でもみられる。辻(1985)は，関東では，22,000年前以降の最寒冷期はチョウセンゴヨウ（*Pinus koraiensis*），バラモミ節（*Picea* Sect. *Picea*），カラマツ（*Larix kaempferi*），モミ属（Abies）等が優占する針葉樹林であるが，

Fig. 3. Japan in the last glacial age (20,000 years ago). A: Distribution of cool temperate zone (45≦WI<85℃・month) (Yasuda and Narita 1981) ; B: Distribution of "mixed temperate conifer and deciduous broadleaf forest" where beech (*Fagus crenata*) occured (Tsukada 1984).

それ以前のやや暖かい時期には落葉性のコナラ亜属（*Quercus* Subgen. *Lepidobalanus*）を主体とし，シナノキ属（*Tilia*）やシデ（*Carpinus*）―アサダ属（*Ostrya*）をともないながらもブナをほとんど含まない森林であったと述べている。さらに辻（1985）によれば，コナラ亜属とブナ属が優占する冷温帯落葉広葉樹林になるのは，約10,000年前からであったという。東北地方においても同様の傾向がみられる。当時，東北地方の山地はほとんどが亜寒帯性の針葉樹林であったが，その後の温暖化にともなって森林帯は冷温帯性の落葉広葉樹に移り変わっていく。この際，先にコナラ属（*Quercus*）が広がり，その後ブナの分布が急激に拡大している（辻他　1983；守田・相沢　1986；守田　1987, 1992）。年代的には，八甲田山の山地帯では8,500年前（辻他　1983），または7,000年前（守田　1987），八幡平では6,500年前（守田　1992）となっている。

このように現在だけでなく過去においても，雪はブナの分布に大きな影響をもっていたという事が明らかにされている。しかも，温度的には冷温帯だが雪が少なくブナの分布が薄かった時期に分布していた樹種などは，植村他（1986），Uemura（1989）をはじめ，多くの研究の指摘する雪の少ない冷温帯に分布の中心をもつ種と一致している。安田(1978)も，最終氷期以降のブナが出現するまでの落葉広葉樹林の花粉組成は北海道などのブナ欠如型落葉広葉樹林のそれに類似しているとしている。コナラ亜属，シデ属，シナノキ属などの現在太平洋型ブナ林でみられるものは，雪の少なかった最終氷期の冷温帯域で相対的に多く存在していたことがわかる。こうした種群が優占する群落は，一般には自然林が破壊された結果生じたものと考えられてきたが，これまでみてきたように，雪が少なければ，自然状態でもブナを欠く（あるいは量的に少ない）落葉広葉樹林が存在する（あるいはしてきた）可能性を指摘できる。

太平洋型ブナ林の位置づけ

以上のように，寡雪な地域において，ブナを欠く，あるいはブナの優占度の低い冷温帯林は普遍的に存在していることが，そして雪の少なかった時期にそうした森林が広く存在していたことがわかる。すなわち，冷温帯（山地帯）落葉広葉樹林のうち雪の多い地域にブナ林が,雪の少ない地域にブナを欠く(あるいは量的に少ない）森林が存在する。中間温帯林は，野嵜・奥富（1990）が指摘するように，寡雪のためブナを欠く冷温帯林の一部として位置づける事ができる。こうした結果から，我々の太平洋型ブナ林に対する認識を改める必要があろう。これまで我々は，太平洋型ブナ林とは，ブナが優占する中に様々な樹種を含むものであるという認識をもってきた。しかし,太平洋型ブナ林というのは本来的に様々な樹種からなる森林であり，その中に（本来生育不適である）ブナが入り込み，寿命の長さやサイズの大きさなどから優占しているという認識の方がむしろ適切であろう。最終氷期の影響で種数の少ないヨーロッパを除けば，アメリカ，中国でも，ブナが単独で優占している例は希で（大沢・滝口　1987；Peters 1992, 1997；Cao 1995；原　1996），ブナ一種が優占するような状況は，特殊な環境条件のようである。

太平洋型ブナ林の現状

これまで更新が順調でないと言われてきた太平洋型ブナ林だが，具体的な研究例は決して多くない。ここでは，太平洋型ブナ林の更新がどのような状態なのかを見てみよう。

小泉他（1988）は，東京の奥多摩・三頭山で，ブナは大径木が多い割に小径木が少ないことを報告している。増澤（1992）も三頭山でブナの実生の少なさを報告している。また，静岡大学環境研究会は静岡県天城山系のブナの衰退という観点から調査を行い，この中で湯浅（1989），伊藤（1989）はブナ林内でブナの小径木が少ないことを報告している。また同研究会は天城山同様，富士山や愛鷹山などでもブナの衰退がみられることを指摘している。磯谷・奥富（1991），齋藤（1998）は函南のブナ林とアカガシ林の移行地域において，アカガシは小径木も多く連続的な更新をしているのに対し，ブナはギャップなどでも小径木が存在しないことを述べている。藤田（1986）は，日本海型・太平洋型ブナ林を全国的に調査する中で，太平洋型ブナ林における低木層のブナの少なさを指摘し，この原因を両ブナ林におけるササの鬱閉度の違いに求めた。遠山・坂井（1993）は，シカによる摂食という観点から丹沢のブナ林でのブナの実生，稚樹の少なさを指摘し，この地域のブナ林の更新を危惧している。また，丹沢山地ではブナの集団的な枯損衰退が報告されており，酸性雨等が疑われている（越地・鈴木　1993）。

こうした背景から，島野・沖津（1993, 1994），島野（1996）は，太平洋型ブナ林のブナの更新を定量的に扱う必要からギャップダイナミクス的な視点で調査を行った。これによると，日本海型ブナ林のブナは，Nakashizuka（1984）等がいうように豊富な後継樹群が競争で密度を減らしながら林冠木になっていくという，順調な更新動態が確認された。それに対し，太平洋型ブナ林では成熟した林分のブナの密度に比べ，林分の発達段階が初期・中期における後継樹密度がかなり少ないことが示されている

(Fig. 4)。さらに太平洋型ブナ林では，ブナ以外の高木性樹種は充分な後継樹を確保していることから，今後，特に関東周辺の太平洋型ブナ林でブナのかわりにその他の高木性樹種が増加していく可能性が指摘されている。こうした傾向は，直径階分布によっても確認できる。Fig. 5 に日本海型・太平洋型ブナ林からそれぞれ代表的な地点の樹木の直径階分布を示す。両ブナ林とも，樹種を考慮しなければ，定常的な更新が行われると言われる逆J型サイズ分布を示す。しかしブナに着目すると，太平洋型ブナ林では，日本海型ブナ林のような逆J型の直径階分布は示さない。

では，ブナ林が自然に維持されるのにはどの程度の実生が必要なのだろうか。ブナ林におけるブナ実生密度に関しては日本海型の林を対象とした調査例が多い（林業試験場 1971；橋詰・野口 1977；浅野 1983；田中 1986；前田 1988)。それらによると，ササが繁茂し，光が十分には当たらない林床でも少なくとも 1,600 本／ha，光が十分に当たる林縁では 915,000 本／ha にも達する。また，橋詰（1991）のブナ実生密度の総括的な報告でも，1 ha あたり数万から数百万本が一般的である。ブナが順調に更新するためにはこの程度の実生が必要だと思われる。

太平洋型ブナ林におけるブナの実生密度の報告は多くないが，いずれも日本海型ブナ林のそれに比べ低い密度を示している (Table 2)。三頭山では 1990 年にブナの豊作年があり，91 年に実生が多く発生しており。増澤（1992）の当年生実生や島野・沖津（1993）のデータにはこれが含まれている。林床は部分的にスズタケ（*Sasamorpha borealis*）とミヤマクマザサ（*Sasa hayatae*）が出現するが，

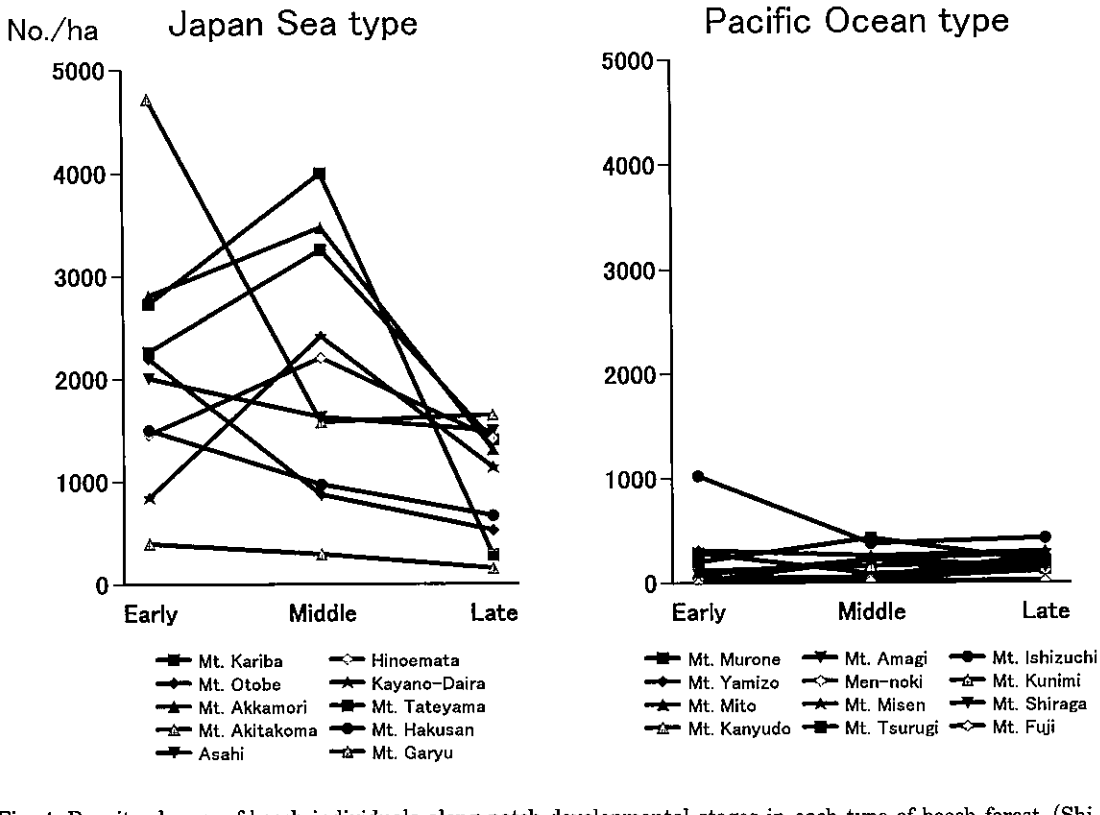

Fig. 4. Density change of beech individuals along patch developmental stages in each type of beech forest (Shimano 1996). Early, middle and late developmental stages are defined respectively as follows : (1) Early developmental stage, BA (Basal Area) <15 m²/ha, (2) Middle developmental stage, 15≦BA<35 m²/ha and (3) Late developmental stage, 35 m²/ha≦BA. Localities of Japan sea type beech forests are as follows: Mt. Kariba (Hokkaido), Mt. Otobe (Hokkaido), Mt. Akkamori (Iwate), Mt. Akitakoma (Akita), Asahi (Niigata), Hinoemata (Fukushima), Kayano-Daira (Nagano), Mt. Tateyama (Toyama), Mt. Hakusan (Fukui) and Mt. Garyu (Hiroshima). Pacific ocean types are as follows: Mt. Murone (Iwate), Mt. Yamizo (Ibaraki), Mt. Mito (Tokyo), Mt. Kanyudo (Kanagawa), Mt. Amagi (Shizuoka), Mt. Fuji (Shizuoka), Men-noki (Aichi), Mt.Misen (Nara), Mt. Tsurugi (Tokushima), Mt. Ishizuchi (Ehime), Mt. Kunimi (Miyazaki) and Mt. Shiraga (Kumamoto).

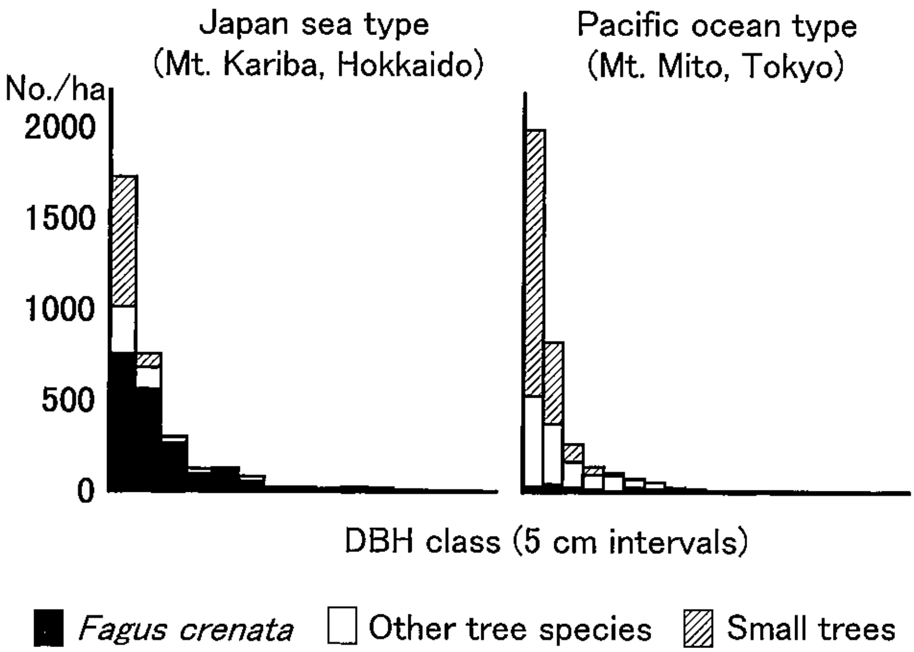

Fig. 5. Comparison of typical DBH class distribution between two types of beech forests.

Table 2. Density of beech seedlings in Pacific ocean type beech forests

Area (Pref.)	Density (no./ha)	Environment	Note	Reference
Mt. Mito (Tokyo)	65 228	without dwarf bamboo	Data of seedling germinated in the year Data of seedling smaller than 1 m in height	Masuzawa (1992)
Mt. Mito (Tokyo)	345	without dwarf bamboo	Data of seedling which is smaller than 2 m, and contains many seedings germinated in the year	Shimano & Okitsu (1993)
Mt. Takahara (Tochigi)	2300	with *Sasa nipponica*	The data in spring about the seedling germinated in the year (1994)	Imai (1996)
	230		The data in summer about the seedling germinated in the year (1994)	
	60		The data in next autumn (1995) about the seedling germinated in 1994	
Chichibu (Saitama)	1.0×10^4 -2.0×10^4	without dwarf bamboo	The data in autumn about the seedling geminated in the year	Kaji & Ohkubo (1995)
Chichibu (Saitama)	27946	convex slope without dwarf bamboo	Data of seedlings younger than 6 years old	Yoshida & Ohsawa (1996)
	24904	concave slope without dwarf bamboo	Data of seedlings younger than 6 years old	
Mt. Kanyudo (Kanagawa)	96	without dwarf bamboo under high density of deer	Data of seedling smaller than 2 m in height, in early developmental stage of patch	Shimano (unpublished)
	14		Data of seedling smaller than 2 m in height, in middle developmental stage of patch	
	38		Data of seedling smaller than 2 m in height, in late developmental stage of patch	

全体から見た被度は非常に少ない。島野（未発表）の丹沢の数値は草本型林床でのものであるが，丹沢ではシカによる林床草本の摂食が著しいことが知られており（遠山・坂井 1993），こうした影響が考えられる。今井（1996）は，栃木県高原山で大豊作年の翌年発生したブナ実生の消長を詳細に調べた。豊作年の翌年に2,300本／ha出現したブナの実生はその翌年には60本／haに減少した。ここは，ミヤコザサ（*Sasa nipponica*）が一面を被っている。これらの研究はいずれも日本海型ブナ林の実生密度と比較して太平洋型ブナ林のブナ実生密度の低さを指摘している。同時に島野・沖津（1993）は，ブナの実生密度がカエデ類など他の高木性樹種の密度に比べても低いことを指摘している。

いっぽう，同じ太平洋型ブナ林でも秩父などは様子が違いそうである。梶・大久保（1995）によると，秩父では大豊作年の翌年に発生した大量のブナ実生は10月までで1～2万本／ha程度残存するとしている。同じ秩父でブナの実生密度を調べたYoshida and Ohsawa（1996）も，ブナ豊作年の翌年7月の実生密度が2万5千～3万本／ha程度であったことを述べている。このように，秩父での実生密度は前者3報のそれよりもかなり大きい。今井（1996）は，高原山と梶・大久保（1995）の秩父でのブナ実生密度の違いについて考察し，両者のブナ実生残存数の違いは林床のササの繁茂の違いによるとしている。ブナの当年生実生はササ密生地では1年以内にほぼ100％枯死してしまうことが知られている（橋詰 1991）ことから，高原山はブナ実生の生育を阻害するミヤコザサに被われている林床型なのに対し，秩父はササの存在しない林床型あるため，これが残存実生密度の差の原因だと考えている。実際，ササ型林床の太平洋型ブナ林で，ブナの実生を見ることは非常に希であり，ササ型の太平洋型ブナ林でブナの実生調査などが行われにくい原因の一つになっている。ただし，増澤（1992）や島野・沖津（1993）が調査した三頭山も林床はほぼササがないタイプでありながら，日本海型ブナ林に比べブナの実生密度は低い。このことはササの有無以外にもブナの実生密度を決定している要因があることを予想させる。また後述するように，ササ型林床のブナ林においても，日本海型ブナ林は太平洋型ブナ林に比べ有利な側面をもっている。

これまで見てきたように，例外はあるものの，太平洋型ブナ林でのブナの実生や稚樹の密度は，日本海型ブナ林のそれに比べて少ないことが一般的のようだ。こうしたデータは，現在という一時間断面のものでしかないが，太平洋型ブナ林では後継樹の密度がブナ林冠木に対して，必ずしも十分でない可能性がある。そしてこの問題は，ササの有無などからだけでは理解できない。

なぜ太平洋型ブナ林でブナの更新は順調ではないのか

ここまで，ブナの分布には積雪が重要であることを指摘してきた。では，ブナにとって積雪がどのような意味を持つのだろうか。

日本海型ブナ林でブナが優占する理由は，以下に述べるようにブナ以外の高木性樹種が日本海型気候で不利だからである。ブナが雪圧に強いのに比べ，冷温帯性の高木性落葉広葉樹は一般に雪圧に弱く，多雪な地域の日本海型冷温帯林では分布が制限されることが知られている（紙谷 1984；小野寺他 1995；本間 1995； Homma 1997）。日本海側地域では，ブナは積雪が多いにもかかわらず直立性を示すのに対し，その他の高木性樹種は根曲がりを起こすため林冠木になりにくい。紙谷（1984）は雪に対する様々な樹種の樹幹の曲がりを調べ，平坦地だけでなく斜面地でもブナがミズナラやイタヤカエデなどの他の高木樹種に比べ直立性を示すことを述べている。前田他（1985）もブナの耐雪性が優れて，豪雪地帯で成林できるのはブナより他にない，としている。小野寺他（1995）は，多雪地の風衝と風背斜面に分布する種の雪に対する特性を比較し，ブナは特に積雪沈降圧の卓越した環境に適応し，耐雪性が高いことを述べている。また，本間（1995），Homma（1997）もブナ林に生育する様々な樹種を比較し，ブナが最も耐雪性に優れていることを指摘している。こうしたことから，ブナ以外の高木性樹種は豪雪山間地域に出現することができても，根曲がりのため林冠部に出現するのは困難であることがわかる。

しかし，こうしたブナの雪に対する強さだけからでは，太平洋型ブナ林でブナが更新しにくいことは説明できない（Shimano *et al*. 1995）。というのは，寡雪な太平洋型ブナ林で他の樹種が優占しながらも，ブナが更新に十分な密度の後継樹を確保することが考えうるからである。このため，太平洋側の寡雪条件がブナ以外の樹種の成長を促進するだけでなく，ブナの実生の定着やその後の成長を妨げる要因をも考慮しなければならない。

これまで述べてきたように，太平洋型ブナ林ではブナの実生や若木が少ない。そのため，ブナの生活環の中で，種子の生産から実生の定着までに大きな障害があることが考えられる。こうした現象を引き起こす要因のうち，積雪の有無や多少が直接影響するものとして，1．種子の乾燥および凍結，2．動物による種子の摂食圧の違い，3．シカなどによる

実生の食害，4. ササ型林床での春先の光条件，5. 水分ストレス，6. 山火事，7. 小氷期，などを，ブナの密度が低いことによって2次的に起こるものとして，1. 種子の稔性，2. 捕食者飽和，などを取り上げた（Fig. 6）。

積雪の多少が直接影響する要因

1. 種子の乾燥および凍結

太平洋型ブナ林では降雪時期が遅く，また根雪がないことが多い。そのため，ブナの種子は，その年に生産されたリターに被われるものの，冬期の乾燥した季節風や低温に直接的にさらされやすい。

樹木生産の立場では，ブナの種子は乾燥に弱いことが知られている（山中　1975；竹内　1975；内藤　1985）。橋詰・福富（1978）は未熟種子が乾燥すると数日で死んでしまうことを述べている。Shimano and Masuzawa（1995）や，Shimano *et al.*（1995）は積雪の少なさや降雪の時期的な遅さが，冬期季節風によるブナの乾燥害を促進している可能性を指摘した。これをうけてShimano and Masuzawa（1998）は，日本海型ブナ林（福島県桧枝岐）と太平洋型ブナ林（東京都三頭山）の1カ所ずつで摂食を回避させたブナの種子を一冬設置し，ブナ種子の乾燥耐性を見た。その結果，太平洋型ブナ林では発芽した種子は全くなかったのに対し，日本海型ブナ林に設置したそれは70%程が発根していた。ただし，太平洋型ブナ林ですべての種子が発根しなかったのは，この実験で用いた種子はすべて日本海型ブナ林で採集されたものだからであろう。三頭山でもブナの実生は少ないながら存在するからだ（増澤　1992；島野・沖津　1993）。また，紙谷(1995)や丸田・紙谷（1996），Maruta *et al.*（1997）によれば，太平洋型ブナ林でも現地産の種子を使う限り，十分に発芽できること，春先に種子がリターの中で発根し土壌中の水分を利用できないときに乾燥死が起こることを報告している（ただし，彼らが太平洋型ブナ林として実験を行った富士山麓の北では，積雪が50 cm以上あるため，前述の三頭山とは状況が異なるが）。乾燥死が種子の段階で起こるか発根の段階で起こるかの違いがあるにせよ，太平洋型ブナ林では，種子や種子からの発芽の段階の乾燥による枯死がブナの更新を阻むと考えられる。

ブナ種子の死亡要因として，積雪がないことによる凍結も考えられる。50 cm以上の積雪の下では，温度が0℃以下には下がらないことが知られているが（高橋　1960；原　1996），太平洋型ブナ林では積雪も浅く，またその時期も遅いためブナの種子は凍結死してしまうことも考えられる。Maruta *et al.*（1997）では室内で実験的にブナの種子を乾燥させても50%以上の発芽率を持っていたことを述べているが，こうした結果と島野(1996)，Shimano and Masuzawa（1998）との結果の差は，このような低温条件の違いで説明できるかもしれない。実際，Shimano and Masuzawa（1995；1998）や島野（1996）の実験が行われた三頭山では，冬期の地表面温度が－10度程度まで下がっている（増澤未発表）。太平洋側で発芽しなかったブナ種子の胚はひからびていたが，こうした乾燥状態も凍結で種子が死亡してから起こった可能性もある（Shimano and Masuzawa 1998）。

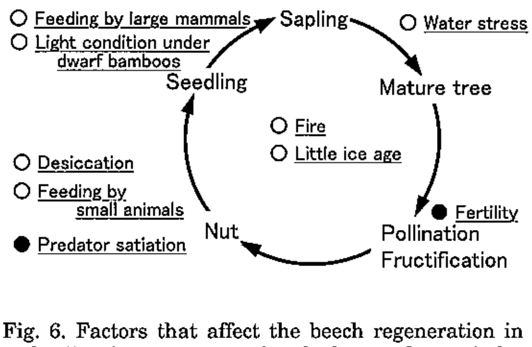

Fig. 6. Factors that affect the beech regeneration in the Pacific ocean type beech forest. Open circles are factors that relate to less snow accumulation. Solid circles are factors that relate to less dominance of beech.

2. 動物による種子の摂食圧の違い

ネズミなどの齧歯類がブナの種子を餌として利用することや，その結果齧歯類などがブナなどの樹木の更新に大きな影響を与えることはよく知られてきた（Shaw　1968；菊池　1975；梶他　1992；箕口・丸山　1984；　Jensen　1985；宮木・菊沢　1986；箕口　1988；　Wada　1993）。こうしたネズミなどの行動が積雪下で制限されることが知られている（木村　1979；木村・澤田　1983；五十嵐　1980；近藤　1980；太田　1984；宮木・菊沢　1986）。鈴木（1989）は，日本海型ブナ林の多雪環境がネズミなどによるブナ種子の摂食活動を妨げるのに対し，太平洋型ブナ林の寡雪環境はネズミなどのブナ種子の摂食活動を促進している可能性を示唆した。こうしたことからShimano and Masuzawa（1995），Shimano *et al.*（1995）は，日本海型ブナ林と太平洋型ブナ林のそれぞれ一カ所ずつで，この仮説の検証を試みた。彼らは，雪の多い日本海型ブナ林では冬の間設置されたブナ種子の70～80%程が翌春まで残っていたのに対し，根雪のない太平洋型ブナ林ではほとんどすべての種子がネズミ（主にアカネズミ *Apodemus speciosus*，ヒメネズミ

Apodemus argenteus）などに持ち去られてしまったことから，積雪が齧歯類などによる摂食圧を減少させていることを結論した。同様な報告はShimano and Masuzawa (1998) にもある。今井 (1996) による栃木県高原山（太平洋型のブナ・イヌブナ林）の調査でも，翌春までにブナとイヌブナの落下種子の10%未満しか残存していないことを報告している。山形県飯豊本山の日本海型ブナ林における翌春までのブナ種子の残存率が30%と高い（箕口・丸山 1984）ことから，今井 (1996) は太平洋型ブナ林における積雪の少なさがネズミなどの活動を活発にしていることを予想している。増澤・島野(1995) は，太平洋型ブナ林で短い期間の積雪の有無による摂食行動の差を調べた。この中で，積雪のある前や融雪後と比べ，積雪期において有意に摂食活動が低下していることを明らかにした。また，島野(1996)，Shimano and Masuzawa (1998) は，ネズミが餌を探すために視覚（Vander Wall 1994）や嗅覚 (Howard *et al*. 1968 ; Jennings 1976 ; Cahalance 1942 ; Thompson and Thompson 1980 ; 大津 1979) が重要であることを実験的に確かめ，積雪がこれらを遮ることで摂食活動を妨げることを考察した。積雪のない太平洋型ブナ林で冬期に種子が摂食されるのはブナに限ったことではないが，大きく栄養価の高いブナの種子は他樹種のそれに比べ好まれるため（Jensen 1985），ブナへの影響は大きいだろう。

種子の段階でなく，実生の段階でのネズミの害も指摘されている（谷本 1994 ; Ida and Nakagoshi 1996）。丸田・紙谷 (1996) は太平洋型ブナ林での当年生実生が発芽後にネズミなどの小動物に持ち去られたり，上胚軸を切られたりする害が多く，この原因は太平洋型ブナ林では日本海型ブナ林と違い，実生の発生時に雪の保護がないためだとしている。

齧歯類だけでなく，昆虫による被害にも差がある。太平洋側ブナ林のブナ種子の虫害率の高さはかねてから言われてきた（鈴木 1989）。箕口他 (1995) も前述の調査で太平洋型ブナ林での虫害率の高さを指摘している。今井 (1996) は，これまでの豊作年における日本海型ブナ林での虫害率がいずれも20%以下であるのに対し，並作年以上の高原山の虫害率が平均59%と高い割合であることから，太平洋型ブナ林の虫害率の高さが確認された，とした。こうした現象の原因の一つとして，梶・大久保 (1995) は太平洋側で少ない積雪が，食害虫を低い密度に押さえることが困難な可能性を指摘している。

3．シカなどによる実生の食害

寡雪な地域に分布の中心があるシカ（*Cervus nippon*）の摂食圧の強さが，日本の各地で問題になっている。ブナ林においては宮城県の金華山島，奈良県・大台ヶ原，神奈川県・丹沢などで特に知られている。

Takatsuki and Gorai (1994) は，金華山島でシカがブナ林に与える影響を報告している。ここではブナの大径木（胸高直径30～60 cm）は見られるもののこれより小さく若いブナは見られず，しかもシカが入らないように囲ったところではブナの若木が多く見られることから，過密なシカの個体群（60頭／km^2）がブナの更新を妨げているとしている。丹沢では，遠山・坂井 (1993) や大野・尾関 (1997) がブナおよびブナ林に与えるシカの影響を指摘している。遠山・坂井 (1993) は，自然植生であるヤマボウシーブナ群集やオオモミジガサーブナ群集であった群落がシカの採食の影響によってクワガタソウーブナ群集に変化させられたこと，シカによってブナ等の林冠を占める木本の芽生えが少ないことを述べている。また，大野・尾関 (1997) はかつてのオオモミジガサーブナ群集が現在退行相にあることを報告している。大台ヶ原では，関根・佐藤 (1992) 等によってシカによる樹木の剥皮が報告されているが，これに関連して，明石 (1993) は樹種によらず稚樹の少ない原因としてシカによる実生の食害の可能性を指摘している。

では，シカと雪の関係はどうだろうか。シカの分布が積雪の少ないところに偏るのはよく知られている。丸山 (1981) は，積雪深25 cm程度になるとシカの冬期の主要な餌であるミヤコザサが埋まってしまいシカが利用できないこと，さらに積雪深が45 cmを越えるとシカの足跡を見るのが希になることを指摘している。また，Takatsuki (1992)，高槻 (1992) は，積雪深がシカの地面から胸までの平均的な高さである50 cmをこえると，シカの行動が制限されると述べている。このように雪はシカの行動，採食の阻害要因になっている。実際，北陸から東北にかけての日本海側など，雪の深いところにはシカは分布しない。すなわち，太平洋側などの寡雪な条件がシカの分布を許容し，これがブナをはじめとする樹木更新を妨げる要因として考えられるのではないだろうか。シカが高木性樹種の実生を食べてしまうのはブナに限ったことではない。しかし，ブナの実生がもともと少ないのに対し，ブナ以外の高木種は比較的豊富に実生が存在するので（島野・沖津 1993），ブナのうける影響は，他の高木種よりも大きいといえよう。

シカに対し，カモシカ（*Capricornis crispus*）は積雪地にも多く生息する。しかし，カモシカによる自然林への影響はシカほどは強くない事が予想され

る。シカは群をなして行動することによってその行動圏の植生に大きな影響をしばしば与えるが，カモシカは大きな群で行動することはせず，雄のカモシカがそれぞれのテリトリーを持つ結果，シカのような高密度になることがないからである。

4. ササ型林床での春先の光条件

島野（1996）は，日本海側に多い積雪がブナに有利に働く条件として，「ブナ実生にとって光が重要な春先に，ササが雪のために倒伏していて，部分的ながら雪が溶けた後もしばらくは林床に明るいセーフ・サイトができる」可能性を指摘した。こうしたブナ実生に有利な環境は，雪の少ない太平洋型ブナ林では望めない。日本海型ブナ林でもササの林床下のような暗い環境ではブナの実生は年内，あるいは数年のうちに枯死してしまうといわれる（片岡 1989；橋詰 1982；橋詰・山本 1975；橋詰 1991）。しかし春先に，実生の生存・成長に有利な明るい立地が，小面積ながらあちらこちらに存在するのであれば，太平洋型ブナ林の実生に比べ，実生の生存の確率は高まるといえる。

藤田（1986）は，日本海型ブナ林と太平洋型ブナ林で，ササの鬱閉度の違いを議論し，太平洋型ブナ林ではギャップが形成されなければブナの更新は不可能だが，日本海側ではササのもとでもブナが更新できる可能性を議論している。これまで，ブナの更新にはギャップ形成とササの一斉枯死の重要性が繰り返し指摘されているが，藤田（1986）や島野（1996）の指摘は，ブナの更新に不利なササ林床下においても日本海型ブナ林が有利である可能性を述べており，さらなる検証がまたれる。

5. 水分ストレス

雪に関連して，夏あるいは生育期間の降水量の重要性を指摘したものもある。Tsukada（1982）は4～10月の生育期間の降水量が重要だとして，最終氷期最盛期にブナが広く分布できなかったこと，それ以降ブナが温度環境的には適地である黒松内低地以北に分布できなかったのは，そうした地域における成長期の降水量が800 mmに満たないからである，とした。湯浅（1989）は，天城山におけるブナの衰退の原因として，少雨による成長期の乾燥を挙げた。また，Peters（1992）は，ブナの分布範囲は世界的にも冬の低温や遅霜と共に大陸の夏の雨不足によって制限されていることを述べている。オリエントブナ（*Fagus orientalis*）は比較的乾燥した立地に生育することがいわれているものの（Mayer 1984；前田 1991； Akbarinia *et al*. 1995），世界的にもブナ属は乾燥を嫌うことが一般的とされ（Peters 1997），この例としてアメリカブナ（*Fagus grandifolia*）や（Gleason 1924；Borchert 1950；Hamilton 1955；Fowells 1965），ヨーロッパブナ（*Fagus sylvatica*）（牧田 1981；Peterken 1996），中国の各種ブナなどが知られている（Hou 1983；Hong and An 1993）。ブナが成長期の乾燥に弱いことは，生理生態学的にも確かめられている。例えば，Maruyama and Toyama（1987）は，日本のブナ，ミズナラ，コナラ3種の光合成や蒸散に及ぼす水分ストレスの影響を調べ，ブナが3種の中でもっとも水分ストレスに弱く，これが3種の生育立地を左右する要因の一つだとした。また，小池（投稿中）は日本海側と太平洋側それぞれのブナの葉の構造，光合成特性を比較し，日本海側のブナが，春先に潤沢に存在する水分を使った葉の構造をしているのに対し，太平洋側のブナは成長期の水ストレスに適した構造，特性を持っていることを明らかにしている。こうしたことから，太平洋型ブナ林のブナが日本海型ブナ林のそれに比べ，潜在的に強い水ストレスを受けてきたことや，それを補償する適応がなされていることが考えられる。このため，水分環境的には日本海側のブナの方が有利であるが，太平洋側のブナも一度定着さえしてしまえば，それを補償する適応から，生長には大きなマイナスにはならないことも予想される。

6. 山火事

Nakashizuka（1994），Nakashizuka and Iida（1995）は，組成の多様な太平洋型ブナ林やいわゆる中間温帯は山火事などの撹乱の結果存在しているという考えを述べている。北アメリカ北部のアメリカブナ優占林では幹折れなどによるギャップ形成が主要な撹乱要因だが，北東部の広葉樹林のナラ類（*Quercus* spp.）等は山火事などの撹乱に対応して更新している（Runkle 1990）。Nakashizuka and Iida（1995）は同様の現象が日本でも起きているとした。すなわち，太平洋型ブナ林下部およびいわゆる中間温帯林で種が多様なのは，春先に雪の少ない太平洋側で山火事が多くあり（井上 1950），そうした大規模撹乱によって更新しているナラ類など（Masaki *et al*. 1992；Nakashizuka *et al*. 1992）が存在するためである，とする考え方である。すでに，本多（1912）は，田中（1887）の間帯（中間温帯）は野火や伐採などが原因で生じているため，自然の植生帯としては認めるべきでないと指摘している。また田中（1887）も，既に述べたように，中間温帯（間帯）の存在様式の一つに伐木などの影響を認めているし，野火による樹種の変化についても言及している。こうしたことから，Nakashizuka

(1994), Nakashizuka and Iida (1995) らの山火事説は，定性的な田中 (1887) の考えの一部や本多の考え方を撹乱様式による樹種反応の違いなどから補強したものといえる。

ただし，Nakashizuka and Iida (1995) も指摘しているように，こうした山火・野火には人為の影響がある。東京営林局 (1977) の統計等によれば，林野火災の原因は煙草やたき火の不始末，放牧地などへの火入れの火が漏れたもの等が 70% 以上を占めている。内藤・飯泉 (1987) も東北地方の野火・山火と植生をまとめる中で，野火・山火は普通ブナ林帯の下部から低高度地域に発生しており，人為の影響が大きいことを述べている。このようなブナ林帯下部は，太平洋側でブナの優占度の低い中間温帯林にあたる。こうした，中間温帯林が多くは人為による山火・野火の結果であるという議論にしたがえば，種構成の多様な太平洋型ブナ林や中間温帯林は，天然生林ではあっても厳密な意味での自然林ではないことになる。また，人為による野火がほとんど存在しなかったと考えられる最終氷期にも，ブナの分布が少なかった可能性については先に指摘した。

7. 小氷期

太平洋型ブナ林では大径木は多いものの，若木や稚樹が非常に少ない。小泉他 (1988) はこの原因を現在から 200～300 年前の小氷期のレリックとする説を唱えた。200 年から 300 年ほど前に，現在より寒冷・湿潤な時期があり，小氷期と呼ばれていたことはよく知られている (山本 1980；吉野 1982；前島 1984； Gates 1993)。ブナが湿潤・多雪な気候を好むことが先に述べたが，このころ順調に更新したブナが太平洋側で大径木として現存しており，その後，相対的な乾燥化によってブナの順調な更新が阻まれているというのが小泉らの説である。この説に従うならば，今現在太平洋型ブナ林でブナ実生が親木に対し少ないのは，むしろ現在の親木が一時的に多いため，と考えられる。

小氷期の頃には現在 (明治以降) より 3～5℃ 程度気温が低かったことが明らかにされたが (北川 1995)，それにともなう湿潤・多雪化がどの程度だったのかについては詳しくは解っていない。しかし，小氷期が生物群集に影響を与えたという事例はいくつもある。例えば霞ヶ浦では海位水準低下により海水交換の悪化・汽水化の進行がおこり，ヤマトシジミが大量に発生している (井内 1995)。また，燧ヶ岳は現在では夏に雪が残ることはないがこの当時は万年雪が存在したらしく (新編会津風土記 1809)，坂口 (1994) は，坂口 (1989) に示した尾瀬の中田代の泥炭層の花粉分析の結果もその当時の組成の変化を示しているとしている。こうした積雪期間の長期化は，これまで述べたブナの更新に好適な条件である。

小氷期が太平洋型ブナ林に実際に影響を与えたかどうかを判断するには，年輪解析などにより，その頃に更新したブナが多いかなどを調べる必要があろう。しかし，ブナの寿命が 200～300 歳程度なので，これも困難である。当時盛んに更新したであろう個体がすでに寿命を迎えつつあることと，既に小氷期以前の個体がほぼ存在しないためである。しかしながら，極相林とされるブナを取り巻く環境がブナにとって必ずしも安定したものではないという可能性は注目されるべきである。

積雪の多少が直接影響せず，ブナの少なさからくるであろう 2 次的要因

積雪がブナの更新に与える影響について述べてきたが，雪以外にもブナの更新に影響をあたえる要因がある。特に，以下の 2 つの要因は，ブナの少なさがそれ自身の更新のしにくさを促進する可能性があるので重要であろう。

1. 種子の稔性

太平洋型ブナ林の種子の稔性が低い可能性については以前から指摘されてきた。大場 (1985) や鈴木 (1989) などは太平洋側のブナ林におけるブナの「しいな」や虫害の割合の高さを述べているし，広木・松原 (1984)，Hiroki and Matsubara (1995) は，鈴鹿山脈の御在所岳でのブナ種子の健全率が北アルプスや八甲田，磐梯などの日本海型ブナ林のそれに比べ半分から 1/10 未満であることを報告している。こうした太平洋型ブナ林の種子の稔性の低さの原因として，受粉の不成功が考えられる。これには，ブナの花粉の特性と，ブナ林冠木の密度の低さが関係あると考えられる。

ブナは風媒花であるが，ブナの花粉はブナ科の中では例外的に大きく，花粉は風に乗って散るのではなく，気流に流されるように斜めに落ちていく (田中 1989)。また，ブナ花粉の飛散距離は母樹の中心から 10 m 以内 (樹冠下) が多くなっている (橋詰・菅原 1985)。こうしたことから，太平洋型ブナ林でのブナのしいな率が多いといわれる原因として，日本海型ブナ林と比べてブナの林冠木の相対的な少なさによる森林全体の花粉量の少なさや，飛びにくいブナの花粉を遮る他の高木性樹種の林冠木の存在などが考えられる。橋詰・山本 (1974) は，日本海型ブナ林でもブナの優占度が低いと稔性が落ちるという報告をしている。橋詰・山本 (1974) はこの中で，孤立木や孤立木ではないが被度が低く着果

木も少ない林分のブナ種子はしいなが多いことを確認し，この原因として受粉がうまく行われなかったことや自家不和合性等を考えている。さらに，Nilsson and Wastljung (1987) もヨーロッパブナで広い林分ほど，また密度の高い林分ほど種子の充実率が高いことをのべている。しかし，箕口他 (1995) は日本各地の日本海型ブナ林と太平洋型ブナ林の間で落下堅果数，しいな率の比較調査を行い，この結果，落下堅果数やしいな率に両タイプのブナ林の間で統計的有為差がないことを指摘している。

2. 捕食者飽和

ブナが少ないためにブナの更新がうまく行かない原因としては，捕食者飽和が効果的には行われていない可能性も考えられる。ブナは5〜8年程度の周期で大豊作年をむかえるが（前田　1988），こうした現象の説明として，毎年多量の種子をつけることの物質生産的な困難さ（橋詰　1991）とともに，豊富な種子摂食者からの逃避が考えられている (Silvertown　1982)。仮にブナが毎年多量の種子をつけられたとしても，それに見合った種子摂食者がいれば，ブナは発芽可能な種子を残すことができない。ところが，数年間実をつけないことで摂食者の密度を低く保ち，突然ある年に摂食者が食べきれないほどのたくさんの種子を生産することで，ブナは発芽可能な種子を充分に残すことができる。ブナが，こうした escape (Voute 1946) や，predator satiation (Janzen　1971) と呼ばれる戦略によって齧歯類や昆虫の摂食から逃れ，後継樹を確保しているであろうことは広く議論されている（五十嵐　1991；箕口　1995；田中　1995；鎌田　1996)。しかし，親木である林冠木そのものが少ない太平洋型ブナ林では森林全体の種子生産量も少ないことが予想され，この結果，ブナの種子は齧歯類や昆虫から充分なエスケープが出来ていないことが考えられる。また，Shimano and Masuzawa (1995) や Shimano *et al*. (1995) は，齧歯類がしいなに比べ堅実種子をより摂食することも考慮し，太平洋型ブナ林では，日本海型ブナ林に比べ少ないブナの種子が集中的に摂食されてしまう可能性を指摘している。さらに，梶・大久保 (1995) は太平洋型ブナ林で虫害が多い原因の一つとして，ブナとイヌブナ（太平洋側だけに分布する）の結実周期が必ずしも一致していないため，食害虫が低い密度に維持されず，十分にエスケープしきれていない可能性を指摘している。

ここにあげた2つの要因，太平洋型ブナ林における稔性の低さと種子の少なさからくる捕食者飽和の難しさは，ブナが少なければ少ないほどブナの更新には不利に働くものである。したがって，太平洋型ブナ林での積雪量の少なさや積雪期間の短さを遠因として，種子の乾燥，齧歯類による種子の摂食圧の強さ，シカなどの大型哺乳類による実生の食害，ササ型林床での春先の暗さ，水分ストレス，山火事，小氷期の終了等の要因によってひとたびブナの密度が低くなってしまうと，ブナの更新は加速度的に不利になるといえる。

まとめ

この論文では，ブナの分布や更新の制限要因を主に雪との関連から検討してきた。その中で，人為的な森林破壊の少なかった最終氷期の頃から寡雪な環境ではブナ（林）の分布が制限されること，そのため太平洋側の冷温帯でブナの少ない落葉広葉樹林が潜在的に優占する可能性を示した。筆者は，こうした寡雪条件でブナの分布・更新に不利に働く要因として，種子の乾燥および凍結，齧歯類による種子の摂食圧の強さ，大型哺乳類による実生の食害，ササ型林床での春先の暗さ，水分ストレス，山火事，小氷期の終了等の問題を取り上げ，こうした要因によって引き起こされる稔性の低下と種子生産量の低下による捕食者飽和の難しさがさらにブナの更新を不利にする可能性を指摘した。こうした要因が「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？」という問いに対する，現時点での答えになるのではないだろうか。

ブナ林の保護や保全ではとかく純林状の日本海型ブナ林が取り上げられがちだが，むしろ注目されるべきは太平洋型ブナ林かもしれない。これまで単独に扱われることの多かった，分布・組成論，構造・更新論，また生理や動物の行動などの研究が統合されることによって多様なブナ林の生活様式に対する理解が深まることを期待したい。

この論文は日本生態学会第44回大会の自由集会での発表を基に作成されている。論文として発表の機会を与えていただいた金沢大学教授・植田邦彦博士，同自然科学研究科の池上宙志氏に御礼申し上げたい。千葉大学理学部教授・古谷尊彦博士，園芸学部助教授・沖津進博士にはあらかじめ原稿に目を通していただいた。横浜国立大学環境科学研究センター教授・奥田重俊博士，同助教授・大野啓一博士には貴重な助言をいただいた。図の作成には千葉大学自然科学研究科の中山誠憲氏の手を煩わせた。また，自由集会における一連の口頭発表においては，千葉中央博物館の原正利博士に多大なご協力をいただいた。これらの方々に記して感謝する。

引用文献

明石信廣．1993．冷温帯性針広混交林の構造と成立過程．京都大学大学院理学研究科修士論文．23 pp.

Akbarinia, M., Hukushima, T. and Kamijo, T. 1995. A comparative study of the vegetation structure of the *Fagus orientalis* forest in Iran and the *Fagus crenata* forests in Japan. J. Phytogeogr. & Taxon. **43**: 75–85.

青森営林局．1973．ブナ天然林施業法の解説．75 pp．青森営林局，青森．

新井房夫・大場忠道・北里　洋・堀部純男・町田　洋．1981．後期第四紀における日本海の古環境．ーテフロクロノロジー，有孔虫群集解析，酸素同位体比法によるー．第四紀研究 **20**: 209–230.

浅野　透．1983．ブナ林の再生過程．大阪市立大学大学院理学研究科博士論文．174 pp.

Borchert, J. R. 1950. The climate of the central North American grassland. An. Assoc. Am. Geogr. **40**(1): 1–39.

Cahalance, V. H. 1942. Caching and recovery of food by the western fox squirrel. J. Wildl. Manage. **6**: 338–352.

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

Fowells, H. A. (ed). 1965. Silvics of forest trees of the United States. USDA For. Serv. Agric. Handb. no. 271, 795 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.

藤田　昇．1987．ブナ林構成樹種の太平洋型分布と日本海型分布．植物分類地理 **38**: 311–329.

古谷正和．1979．大阪周辺地域におけるウルム氷期以降の森林植生変遷．第四紀研究 **18**: 121–141.

Gates, D. M. 1993. Past climates. *In* Gates, D. M. : Climate change and its biological consequences. pp. 36–61. Sinauer Associates, Inc., Sunderland, Massachusetts.

Gleason, H. A. 1924. The structure of the maple-beech association in northern Michigan. Michigan Acad. Sci. Arts & Leters, Papers **4**: 285–296.

Hamilton, K. S. 1955. Silvicultural characteristics of American beech. 39 pp. Beech Utilization Series no.13, NE For. Exp. Stn., USDA For. Serv.

Hara, M. 1985. Forest response to gap formation in a climax beech. Jap. J. Ecol. **35**: 337–343.

原　正利．1996．「ブナ林の自然誌」（原　正利編），237 pp．平凡社，東京．

橋詰隼人．1979．ブナ稚苗の生育特性と育苗の実際について．鳥取大学農学部演習林報告 **11**: 55–69.

橋詰隼人．1982．ブナ稚苗の生育と陽光量との関係．鳥大農研報 **34**: 82–88.

橋詰隼人．1991．種子の形成．「ブナ林の自然環境と保全」（ブナ林の生理・生態．村井　宏・山谷孝一・片岡寛純・由井正敏編），pp. 53–58．ソフトサイエンス社，東京．

橋詰隼人・福富　章．1978．ブナの果実および種子の発達と成熟．日林誌 **60**: 163–168.

橋詰隼人・野口和年．1977．ブナ林の成立過程に関する研究（3）．ー稚樹の成立状態と生長についてー．鳥取大学農学部演習林報告 **10**: 31–49.

橋詰隼人・菅原基晴．1985．ブナ採取林における生殖器官の生産と散布（2）．花粉の生産と散布．広葉樹研究 **3**: 75–81.

橋詰隼人・山本進一．1974．中国地方におけるブナの結実（2）．種子の稔性と形質について．日林誌 **56**: 393–398.

橋詰隼人・山本進一．1975．ブナ林の成立過程に関する研究（一）．ー種子の落下，稚樹の発生および消失についてー．日林講 **86**: 226–227.

畑中健一・三好教夫．1980．宇生賀盆地（山口県）における最終氷期最盛期以降の植生変遷．日生態会誌 **30**: 239–244.

広木詔三・松原輝男．1984．御在所岳における森林の動態．種生物学研究 **8**: 11–20.

Hiroki, S and Matsubara, T. 1995. Fluctuation of nut production and seedling appearance of a Japanese beech (*Fagus crenata* Blume). Ecol. Res. **10**: 161–169.

本間航介．1995．直接傾度分析によるブナ林植生の背腹性の形成要因の解明の解明．京都大学大学院理学研究科修士論文．51 pp.

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

本多静六．1912．「改正日本森林植物帯論．本多造林学前論の 3」．400 pp．三浦書店，東京．

Hong, B., and An, S. 1993. Preliminary studies on the geographic distribution on *Fagus* in China. Acta Botanica Sinica **35**: 229–233.

Hou, H−Y. 1983. Vegetation of China with reference to its geographical distribution. Ann. Missouri Bot. Gard. **70**: 509–548.

Howard, W. E., Marsh, R. E. and Cole, R. E.

1968. Food detection by deermice using olfactory rather than visual cues. Anim. Behav. **16**: 13–17.

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.

Ida, H. and Nakagoshi, N. 1996. Gnawing damage by rodents to the seedlings of *Fagus crenata* and *Quercus mongolica* var. *grosseserrata* in a temperate Sasa grassland-deciduous forest series in southwestern Japan. Ecol. Res. **11**: 97–103.

五十嵐文吉. 1980. 積雪下における野ネズミの生態と駆除. 北方林業 **32**: 329–331.

五十嵐　豊. 1991. ブナ林の種子加害昆虫類.「ブナ林の自然環境と保全」(村井　宏・山谷孝一・片岡寛純・由井正敏編), pp. 226–228. ソフトサイエンス社, 東京.

今井由美子. 1996. 太平洋および日本海型ブナ林におけるブナ, イヌブナの更新初期動態の比較. 宇都宮大学大学院農学研究科修士論文, 103 pp.

今西錦司. 1937. 日本北アルプスの垂直分布. 日本学術協会報告 **12**: 415–418.

井上　桂. 1950. 統計上から見た我が国の山火事. 1 p. 林野庁, 東京.

石塚和雄. 1968. 岩手県におけるコナラ二次林とミズナラ二次林の分布及び北上山地の残存自然林の分布について. 一次生産の場となる植物群集の比較研究, pp. 153–163.

磯谷達宏・奥富清. 1991. 箱根山函南原生林におけるアカガシ林の動態. 日生態会誌 **41**: 209–223.

伊藤忠夫. 1989. 天城山系のブナ林の衰退と森林土壌. 天城山系のツツジ類とブナの保護, pp. 42–55. 静岡大学環境研究会, 静岡.

井内美郎. 1995. 湖底堆積層に秘められた歴史と環境変化. ―霞ヶ浦の生い立ち―.「生物―地球環境の科学. ―南関東の自然誌―」(大沢雅彦, 大原隆編), pp. 69–82. 朝倉書店, 東京.

Janzen, D. H. 1971. Seed predation by animals. Ann. Rev. Ecol. Syst. **7**: 347–391.

Jennings, T. J. 1976. Seed detection by the wood mouse *Apodemus sylvaticus*. OIKOS **27**: 174–177.

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.

Kaizuka, S. 1980. Late Cenozoic palaeogeography of Japan. Geojournal **4.2**: 101–109.

貝塚爽平・成瀬　洋. 1977. 古地理の変遷.「日本の第四紀研究」(日本第四紀学会編), pp. 333–351. 東大出版会, 東京.

梶　幹男・大久保達弘. 1995. ブナ類の堅果生産と実生の発生にかかわる要因とその影響.「現代生態学とその周辺」(沼田真編), pp. 96–104. 東海大学出版, 東京.

梶　幹男・沢田晴雄・佐々木潔州・大村和也・大久保達弘. 1992. 秩父山地天然林の更新に関する基礎的研究1. ―イヌブナ (*Fagus japonica* Maxim.) 天然林における堅果落下量と実生の消長―. 東京大学農学部演習林報告 **87**: 129–157.

角張嘉孝. 1991. ブナ林の現存量・生産量・総生産量.「ブナ林の自然環境と保全」(村井　宏・山谷孝一・片岡寛純・由井正敏編), pp. 96–104. ソフトサイエンス社, 東京.

鎌田直人. 1996. 昆虫の個体群動態とブナの相互作用―ブナアオシャチホコと誘導防御反応・ブナヒメシンクイと捕食者飽和仮説―. ブナ林生態系のダイナミクス―最新の研究成果から―. 日生態会誌 **46**: 191–198.

亀井節夫・ウルム氷期以降の生物地理総研グループ. 1981. 最終氷期における日本列島の動・植物相. 第四紀研究 **20**: 191–205.

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). 樹幹の曲がりとそれが階層構造形成に及ぼす影響について. 新潟大演報 **17**: 1–16.

紙谷智彦. 1995. ブナ林の仲間たち. 雪を味方にする. グリーン・パワー 6 月号, **198**：20–21.

Kamitani, T. and Yoshida, T. 1991. The growth response of beech (*Fagus crenata* Blume) seedling to the cutting of the overstory. J. Jpn. For. Soc. **73**: 154–157.

Kashimura, T. 1972. Natural forest vegetation in the Yamagata Basin. Ann. Rep. JIBP－CT (P) Fisc. Yr.

樫村利道. 1978. ブナ, ミズナラ, およびコナラの春先における耐凍性の消失経過について. 吉岡邦二博士追悼　植物生態論集, pp. 450–465. 神戸群落生態研究会, 神戸.

片岡寛純. 1982. ブナ林の保続. 135 pp. 農林出版, 東京.

片岡寛純. 1989. 広葉樹林の取扱い　その3　ブナ林. 林業技術 no. **565**: 24–27.

菊池捷治郎. 1935. 会津御前山国有林に於けるブナ林の天然更新に関する二・三の考察. 日林誌 **17**: 851–876.

菊池捷治郎. 1968. ブナ林の結実に関する天然更

新論的研究．山形大紀要（農）**5**：451–536．

菊池捷治郎．1975．ぶなの種子を蒔く話を聞いて．青森林友 **5**：27–34．

菊池捷治郎．1976．ブナ稚樹の発生と生存の確保について，二三の所感．森林立地 **12**：15–17．

木村勘四郎．1979．積雪時における野鼠予察と駆除についての一考察．北方林業 **31**：301–305．

木村勘四郎・澤田　優．1983．積雪下における野ネズミの行動調査．森林保護 **175**：21–23．

吉良竜夫．1949．日本の森林帯．林業解説シリーズ，17．42 pp．日本林業技術協会，東京．

北川浩之．1995．屋久杉に刻まれた歴史時代の気候変動．「講座文明と環境．第6巻歴史と気候」（吉野正敏・安田喜憲編），pp．47–55．朝倉書店，東京．

小泉　格．1985．日本近海海底の最終氷期堆積物．月刊地球 **7**：338–343．

小泉武栄・鈴木由告・清水長正．1988．多摩川源流域における森林立地に関する地形・地質学的研究．45 pp．とうきゅう環境浄化財団，東京．

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．―東北地方における数樹種について―．林業試験場研究報告 **271**：1–26．

近藤憲久．1980．小林地におけるエゾアカネズミの個体数，活動量，活動域の季節的変化．哺乳動物学雑誌 **8**：129–138．

越地　正・鈴木　清．1993．丹沢山地におけるブナ，モミ等の枯損実態．日林関東支論 **44**：65–66．

Kure, H. and Yoda, K. 1984. The effects of the Japan sea climate on the abnormal distribution of Japanese beech forests. Jap. J. Ecol. **34**: 63–73.

栗田　勲．1983 a．亜高山帯針葉樹林の生態学的研究（3）．森林立地 **25**(1)：31–37．

栗田　勲．1983 b．亜高山帯針葉樹林の生態学的研究（4）．森林立地 **25**(2)：1–9．

前田禎三．1988．ブナ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．

前田禎三．1991．ブナ林の植生．「ブナ林の自然環境と保全」（村井　宏・山谷孝一・片岡寛純・由井正敏編），pp．1–34．ソフトサイエンス社，東京．

前田禎三・宮川　清．1971．ブナの新しい天然更新技術．「新しい天然更新技術」（柳沢聰雄・山谷孝一・中野　實・前田禎三・宮川　清・加藤亮助・尾方信夫共著），pp. 179–252．創文，東京．

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

前島郁雄．1984．歴史時代の気候復元．―特に小氷期の気候について―．地学雑誌 **93**：413–419．

牧田　肇．1981．世界におけるブナ林帯の分布と特色．地理 **26**(4)：20–29．

丸田恵美子・紙谷智彦．1996．太平洋型ブナ林におけるブナ実生の定着過程Ⅰ．―三国山における当年生実生の消長―．森林立地 **38**：43–52．

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.

丸山幸平．1979．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．―ブナ林の生態学的研究（33）―．新潟大学農学部演習林報告 **19**：19–41．

Maruyama, K. and Toyama, Y. 1987. Effect of water stress on photosynthesis and transpiration in three tall deciduous trees. J. Jpn. For. Soc. **69**: 165–170.

丸山直樹．1981．ニホンジカ *Cervus nippon* Temminck の季節的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．

Masaki, T., Suzuki, W., Niiyama, K., Iida, S., Tanaka, H. and Nakashizuka, T. 1992. Community structure of a species-rich temperate forest, Ogawa forest reserve, central Japan. Vegetatio **98**: 97–111.

増澤　直．1992．関東山地東南部におけるブナ林の成立環境及びその存続条件．東京学芸大学大学院教育学研究科修士論文．125 pp．

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

Mayer, H. 1984. Walder Europas. 691 pp. Fisher, Stuttgart.

箕口秀夫．1988．ブナ種子豊作後2年間の野ネズミ群集の動態．日林誌 **70**：472–480．

箕口秀夫．1995．森の母のきまぐれ．―ブナの masting はどこまで解明されたか―．個体群生態学会会報 **52**：33–40．

箕口秀夫・丸山幸平．1984．ブナ林の生態学的研究（ⅩⅩⅩⅥ）．豊作年の堅果の発達とその動態．日林誌 **66**：320–327．

箕口秀夫・夏目俊二・沢田信一・杉田久志・平吹喜彦・高槻成紀・中静　透・入江　潔・大久保達弘

・長谷川幹夫・溝口紀泰・梶　幹男・原田健一・山中典和・水永博己・明石信廣・本間航介・阿部友幸・新山　馨．1995．全国17カ所における1993/94年の実生更新について（1）．一堅果落下量とその稔性一．第106回日本林学会大会講演要旨集，p. 298.
湊　正雄．1966．日本列島の最後の陸橋．地球科学 **85**：2–11.
宮木雅美・菊沢喜八郎．1986．ネズミ類とドングリ．一ミズナラの天然更新と関連して（2）一．北方林業 **38**：271–274.
宮脇　昭・大場達之・村瀬信義．1964．丹沢山塊の植生．丹沢大山学術調査研究書，pp. 53–102．神奈川県，神奈川．
茂木昭夫．1981．対馬海峡大陸棚の地形発達．第四紀研究 **20**：243–256.
守田益宗．1987．東北地方における亜高山帯の植生史について．Ⅲ．八甲田山．日生態会誌 **37**：107–117.
守田益宗．1992．八幡平地域における過去12,000年の植生変遷史．日本花粉学会誌 **38**：180–191.
守田益宗・相沢俊二．1986．東北地方北部の亜高山帯の植生史に関する花粉分析的研究．東北地理 **38**：24–31.
内藤俊彦．1985．ブナ．「のぎへんのほん．植物の一生」，pp. 141–175．研成社，東京．
内藤俊彦・飯泉　茂．1987．東北地方における林野火災と植生．「日本植生誌東北」（宮脇　昭編），pp. 138–143．至文堂，東京．
中西　哲・西本　孝．1981．中国山地の森林帯一三川山のウラジロガシ林とブナ林の垂直分布を手がかりとして．ヒコビア．別巻1（鈴木兵二博士退官記念論文集）：413–424.
Nakashizuka, T. 1984. Regeneration process of climax beech (*Fagus crenata* Blume) forests Ⅳ. Gap formation. Jap. J. Ecol. **34**: 75–85.
Nakashizuka, T. 1994. Disturbance regimes of temperate deciduous forests in Japan. Proceedings of NAFRO, pp. 103–107.
Nakashizuka, T. and Iida, S. 1995. Composition, dynamics and disturbance regime of temperate deciduous forests in Monsoon Asia. Vegetatio **121**: 23–30.
Nakashizuka, T., Iida, S., Tanaka, H., Shibata, M., Abe, S., Masaki, T. and Niiyama, K. 1992. Community dynamics of Ogawa forest reserve, a species rich deciduous forest, central Japan. Vegetatio **103**: 105–112.
Nakashizuka, T. and Numata, M. 1982. Regeneration process of climax beech forests 1. Structure of a beech forest with the undergrowth of *Sasa*. Jap. J. Ecol. **32**: 57–67.
Nilsson, S. G. and Wastljung, U. 1987. Seed predation and cross-pollination in mast-seeding beech (*Fagus sylvatica*) patches. Ecology **68**: 260–265.
野本宣夫．1956．ブナ・ミズナラ林における遷移過程の解析．日生態会誌 **6**：102–107.
野嵜玲児・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.
大場忠道．1984．炭素同位体比．一KH-79-3,C-3コアの解析を中心にして一．月刊地球 **6**：556–566.
Oba, T., Kato, M., Kitazato, H., Koizumi, I., Omura, A., Sakai, T. and Takayama, T. 1991. Paleoenvironmental changes in the Japan Sea during the last 85000 years. Paleoceanogr. **6**: 449–518.
大場忠道・大村明雄・加藤道夫・北里　洋・小泉格・酒井豊三郎・高山俊昭・溝田智俊．1984．古環境変遷史．一KH-79-3, C-3コアの解析を中心として一．月刊地球 **6**：571–575.
大場達之．1985．日本と世界のブナ林・その植生．「ブナ帯文化」(梅原　猛他13名著)，pp. 201–230．思索社，東京．
大西郁夫．1990．日本海西部沿岸地域の更新世中期以降の植生変化．第四紀研究 **29**：223–234.
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）．「丹沢大山自然環境総合調査報告書」，pp. 103–121．神奈川県．
大沢雅彦・原　正利・奥富　清．1979．多摩川源流三頭山における森林群落の構造と二次遷移．「環境科学」研究報告書 B 29-R 12-2：220–300.
大沢雅彦・滝口正三．1987．植生帯の成立と分化．一日本のブナ林の生態地理的考察．長野県植物研究会誌 **20**：26–30.
大嶋和雄．1980 a．沖縄群島周辺の海底地形からみた第四紀後期の低海水準．第四紀研究 **18**：251–257.
大嶋和雄．1980 b．海峡地形に記された海水準変動の記録．第四紀研究 **19**：23–37.
大嶋和雄．1982．最終氷期の最低位海水準について．第四紀研究 **21**：211–222.
大嶋和雄．1990．第四紀後期の海峡形成史．第四紀研究 **29**：193–208.
太田嘉四夫．1984．北海道産のネズミ類の研究．400 pp．北海道大学図書刊行会，札幌．

小野有五. 1982. 氷河地形による最終氷期の降雪量の復元と海水準変動. 第四紀研究 **21** : 229-243.

Ono, Y. 1984. Last glacial paleoclimate reconstructed from glacial and periglacial landforms in Japan. Geographical Review of Japan **57** (Ser.B) : 87-100.

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.

大津正英. 1979. インドネシアにおけるノネズミ *Rattus argentiventer* の嗜好性とわな餌の検討. 応動昆 **23** : 207-211.

Peterken, G. F. 1996. Natural woodland in Europe and North America. *In* Peterken, G. F.: Natural woodland. Ecology and conservation in northern temperate regions, pp. 33-53. University Press, Cambridge.

Peters, R. 1992. Ecology of beech forests in the northern hemisphere. Thesis, 122 pp. Wageningen Agricultural University.

Peters, R. 1997. Beech forests. 169 pp. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht.

林業試験場. 1971. 亜高山帯および上部ブナ帯の更新に関する研究（昭和45年度）. プロジェクト研究推進会議資料, pp. 141-170.

Runkle, J. R. 1990. Gap dynamics in an Ohio *Acer-Fagus* forest and speculations on the geography of disturbance. Can. J. For. Res. **20** : 632-641.

齋藤 均. 1998. 函南原生林の植生構造と更新過程. 一常緑広葉樹林と夏緑広葉樹林の境界域について一. 横浜国立大学環境科学研究センター修士論文. 47 pp.

坂口 豊. 1989. 尾瀬ヶ原の自然誌, 229 pp. 中央公論社, 東京.

坂口 豊. 1994. かけがえのない原生の自然一尾瀬ヶ原.「日本の自然地域編3関東」(中村和郎・小池一之・竹内和彦編), pp. 32-44. 岩波書店, 東京.

Sasaki, Y. 1970. Versuch zur systematischen und geographischen Gliederung der Japanischen Buchenwaldgesellschaften. Vegetatio **20** : 214-249.

佐々木好之. 1973. 温帯（冷温帯）の植物社会. 日本の植物社会.「生態学講座8巻. 4. 植物社会学」(佐々木好之編), pp. 26-33. 共立出版, 東京.

関根達郎・佐藤治雄. 1992. 大台ヶ原山におけるニホンジカによる樹木の剥皮. 日生態会誌 **42** : 241-248.

Shaw, M. W. 1968. Factors affecting the natural regeneration of sessile oak (*Quercus petraea*) in north Wales. 2. Acorn losses and germination under field conditions. J. Ecol. **56** : 647-660.

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.

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** : 235-242.

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.

新編会津風土記. 1809. 花見朔巳編集校訂 1970 大日本地誌体系 26 新編会津風土記第2巻. 雄山閣, 東京, 338 pp.

Silvertown, J. W. 1982. Introduction to Plant Population Ecology. 209 pp. Longman, London.

鈴木時夫. 1952. 東亜の自然植生. 137 pp. 古今書院, 東京.

鈴木和次郎. 1989. ブナの結実周期と種子生産の地域変動. 森林立地 **31** : 7-13.

多田隆治. 1995. 日本とアジア大陸を結ぶ最終氷期の陸橋.「講座［文明と環境］10, 海と文明」(小泉格, 田中耕司編), pp. 31-48. 朝倉書店, 東京.

多田隆治・入野智久. 1994. 第四紀後期における日本海の海洋環境変化. 海洋環境の変動と文明の盛衰.「文明と環境. 新たな文明のパラダイムを求めて」(文部省重点領域研究「文明と環境. 新たな文明のパラダイムを求めて」事務局編), pp. 83-95.

Takahara, H., Yamagushi, H., and Takeoka, M. 1989. Forest changes since the Late Glacial Period in the Hira mountains of the Kinki Region, Japan. J. Jpn. For. Soc. **71** : 223-231.

高橋啓二. 1960. 植物分布と積雪. 森林立地 **2** : 19-24.

高橋啓二．1962．本州中部森林における垂直分布帯の研究．一治山造林の立場からみた地域区分一．林業試験場研究報告 **142**：1–171.

Takatsuki, S. 1992. Foot morphology and distribution of Sika deer in relation to snow depth in Japan. Ecol. Res. **7**: 19–23.

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」．262 pp．どうぶつ舎，東京．

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.

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.

竹内虎太郎．1975．「緑化用樹木の実生繁殖法．＜種の扱い方と実生苗の仕立て方＞」．271 pp．創文，東京．

田中　壌．1887.「校正大日本植物帯報告」．176 pp.

田中　肇．1989．風にただよう花粉．ブナの生活史．「植物の世界 4」(河野昭一監修)，pp. 32–37．教育社，東京．

田中　浩．1995．樹木はなぜ種子生産を大きく変動させるのか．個体群生態学会会報 **52**：15–25.

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**(2)：67–69.

田中信行．1986．ブナ・アオモリトドマツ混交林の構造と更新．東大演報 **75**：141–197.

谷本丈夫．1994．ブナ林の復元・再生技術に関する基礎的研究（1）．一立山地域ブナ林の林冠疎開地における堅果の飛散と稚樹の消長一．宇都宮大学農学部演習林報告 **30**：1–18.

Thompson, D. C. and Thomson, P. S. 1980. Food habits and cashing behavior of urban grey squirrels. Can. J. Zool. **58**: 701–710.

遠山三樹夫・坂井　敦．1993．神奈川のブナ林．かながわ森林財団研究報告．60 pp．財団法人かながわ森林財団，神奈川．

東京営林局．1977．昭和 52 年東京営林局事業統計書，pp. 332–333．東京営林局，東京．

辻　誠一郎．1985．最終間氷期以降の植生史．一関東地方を例にして一．月刊地球 **7**：333–337.

辻　誠一郎・宮地直道・吉川昌伸．1983．北八甲田山における更新世末期以降の火山灰層序と植生変遷．第四紀研究 **21**：301–313.

塚田松雄．1981．過去一万二千年間ー日本の植生変遷史．Ⅱ．新しい花粉帯．日生態会誌 **31**：201–215.

Tsukada, M. 1982. Late-Quaternary shift of *Fagus* distribution. Bot. Mag. Tokyo **95**: 203–217.

塚田松雄．1984．日本列島における約 2 万年前の植生図．日生態会誌 **34**：203–208.

Tsukada, M. 1988. Glacial and Holocene vegetation history-20 ky to present. Japan. *In* Huntley, E. and Webb, T.（ed.）：Vegetation history, pp. 459–518. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht.

Uemura, S. 1989. Snowcover as a factor controlling the distribution and speciation of forest plants. Vegetatio **82**: 127–137.

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.

Vander Wall, S. B. 1994. Removal of wind-dispersed pine seeds by ground-foraging vertebrates. OIKOS **69**: 125–132.

Voute, A. D. 1946. Regulation of the density of the insect-population in Virgin-forest and cultivated woods. Arch. Neerl. Zool. **7**: 435–470.

和田温之．1972．新潟平野の形成過程．地質学論集 **7**：77–89.

Wada, N. 1993. Dwarf bamboos affect the regeneration of zoochorous trees by providing habitats to acorn-feeding rodents. Oecologia **94**: 403–407.

渡辺福寿．1938．ブナ林の研究．447 pp．興林会，東京．

Yamamoto, S—I. 1989. Gap dynamics in climax *Fagus crenata* forests. Bot. Mag. Tokyo **102**: 93–114.

山本武夫．1980．日本の歴史時代の気候の分析．天気 **27**：77–85.

山中寅文．1975．「樹木の実生と育て方」．256 pp．誠文堂新光社，東京．

安田喜憲．1978．大阪府河内平野における過去一万三千年間の植生変遷と古地理．第四紀研究 **16**：211–229.

安田喜憲．1982．福井県三方湖の泥土の花粉分析的研究．一最終氷期以降の日本海側の乾・湿の変動を中心として一．第四紀研究 **21**：255–271.

安田喜憲．1983．堆積物の各種分析から見た最終氷期以降の気候変動．気象研究ノート **147**：613–626.

安田喜憲．1985．東西二つのブナ林の自然史と文明．「ブナ帯文化」(梅原　猛他 13 名著)，pp. 29

–63. 思索社，東京.
安田喜憲. 1987. 最終氷期の寒冷気候について. 一南部ヨーロッパとの比較一. 第四紀研究 **25**: 277–294.
安田善憲・成田健一. 1981. 日本列島における最終氷期以降の植生図復元への一資料. 地理学評論 **54**: 369–381.
Yoshida, N. and Ohsawa, M. 1996. Differentiation and maintenance of topo-community patterns with reference to regeneration dynamics in mixed cool-temperate forests in the Chichibu Mountains, Central Japan. Ecol. Res. 11: 351–362.
吉野正敏. 1982. 歴史時代における日本の古気候. 気象 **26**: 6709–6713.
吉岡邦二. 1937. 八甲田山の山岳林. 第一報ブナ群集. (承前). 生態学研究 **3**: 322–338.
湯浅保雄. 1989. 天城山系におけるブナ林の衰退に関する生態学的研究. 天城山系のツツジ類とブナの保護, pp. 9–29. 静岡大学環境研究会，静岡.
(Received July 29, 1997; accepted March 24, 1998)