

ブナ林の世代交代とそのメカニズム

井田 秀行*

Mechanisms and processes of regeneration dynamics of Japanese beech forests

IDA Hideyuki*

Abstract

Regeneration dynamics of the Japanese beech (*Fagus crenata*) forests were summarized from recent studies. In general, gap formation, mast of beech nut and simultaneous death of dwarf bamboo undergrowth (*Sasa* spp.) are necessary to regenerate the forest. The behaviors of these events were detailed and inaccurate facts were identified. Thus, although a large body of research has been performed concerning the regeneration characteristics based on gap-regeneration theory, little is known about its processes and mechanisms. In conclusion, long-term observation accompanied by substitutable methods (e.g. constitution of large experimental station) must play an important role in the description of beech forest dynamics. In the future, many ecological functions regarding particular facts in beech forests should be integrated.

1. はじめに

ブナ (*Fagus crenata* Blume) は、日本の冷温帯林を代表する樹種であり、最終氷期以降にその分布域を大きく広げてきた。ブナの到着が数百年前と推定されている現在の分布北限（北海道黒松内付近）を除くと、数千年前には現在とほぼ同じ分布域になったと考えられている（南木，1996）。個体の寿命がせいぜい300年前後であるブナは、この間どのようにして世代交代を行い、個体群や林分を維持してきたのであろうか？

近年こうした更新維持のプロセスにおいてブナ林生態系は様々な時間的・空間的スケールで変動を繰り返していることがわかってきた。さらに、そこには無機的环境条件や他の生物との複雑かつ巧妙な相互作用が存在していることも浮き彫りになってきている。本稿では、このようなブナ林の生活史のうち、特に林分の更新維持のプロセスとメカニズムに関して整理してみたい。なお、本稿で取り扱うブナ林とは、日本におけるブナの純林や優占林を指すこととする。

2. 森林の更新維持機構—ギャップ更新説

まず始めに、一般的な森林の更新維持のメカニズムについて述べよう。

極相林や原生林と呼ばれるような十分に成熟した森林では、林冠ギャップ（図1；森林の中で林冠木が枯死したり倒れたりしてできた空間）を場とした部分更新が時間的・空間的に不均一に起こる。すなわち様々な発達段階にある小林分がモザイク状に分布することによって林分全体が更新・維持されるのである。これは、ギャップ更新と呼ばれ、熱帯林をはじめ多くのタイプの森林で認められている事実である。ブナ林でも、

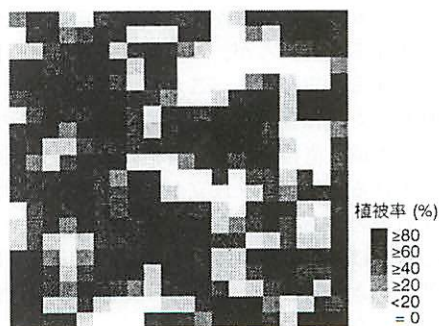


図1. 植被率であわらした長野県カヤの平ブナ林の林冠層の様子 (Ida, unpublished). 1メッシュは5m四方で、植被率20%未満のところがギャップである。

2001年4月9日受付、2001年5月22日受理

*〒381-0401長野県下高井郡山ノ内町志賀高原 信州大学教育学部附属志賀自然教育研究施設

Institute of Nature Education in Shiga Heights, Faculty of Education, Shinshu University, Shiga-kogen, Yamanouchi-machi, Nagano 381-0401, Japan

ギャップ更新に関して、そのメカニズムに着目した研究が盛んに行われてきている。現在の森林動態の研究の多くは、こういったギャップ更新説に準拠しているといえよう。

しかし、一方でブナ林のギャップ更新のプロセスに関する知見はそれほど多く得られていない。これには、長い時間スケールのなかで緩慢な動きをする森林の動態そのものの捉えにくさが一因となっているようだ。このため、効率的に結論を見いだせるような観察対象として、とりわけ動きの早い更新初期段階や自然撓乱など変化が顕著にあらわれる事象に限定されているのが現状である。したがって、現在理解されているブナ林の更新プロセスは必ずしも直接的観察によって実証されているわけではなく、時間的な変化を空間で置き換えるといった代替手法による研究 (Nakagoshi and Wada, 1990) や数理モデル構築などの理論的研究 (Kubo and Ida, 1998) などに頼る部分が大きいことを指摘しておきたい。

3. ブナ林の更新維持過程

一般に、ブナ林の更新プロセスは次のようなシナリオで説明されている (例えば、原, 1996)。

まず、老木の枯死や風倒による林冠ギャップ形成が次世代の更新の場として重要な役割を演じていることは上述の通りである。一方、林床では、間欠的に訪れるブナ堅果の大豊作によりしばしば実生バンクが成立する。実生バンクとは、堅果発芽後鬱閉した林冠下で生存している後継樹集団のことである。通常、これらはギャップ形成にともなう光環境改善の機会を待っているのだが、閉鎖林冠下ではその多くが生き残れずに死亡する。また、ブナ林には普通林床にササが繁茂しており、これによる被陰がブナ実生の定着や発育を強力に阻害する。ところが、ササ類は長寿命で一回繁殖後に枯死する性質を持ち、これが大面積にわたって一斉に枯死した後は長い年月を経て回復する。このため、実生バンク成立直後のササ一斉枯死あるいはその回復過程における実生バンク成立が実生の生存率を大幅に改善することがある。さらに、そこに林冠ギャップが形成されれば、後継樹集団内の光をめぐる競争によって自然間引きが起こり、生き残った個体が次世代を担う林冠木となっていく。

以上のように、ブナ林の更新には、1) 林冠ギャップの形成、2) ブナ堅果の豊作による実生バンクの成立、そして3) ササの一斉枯死といった事象が必要条件であることが一般的認識となっている。では、これらがブナの更新に有効にはたらいっているメカニズムはどうなっているのだろうか？

4. ブナ林の更新における必要条件

1) ギャップ形成—ブナ林の自然撓乱

自然撓乱は、ギャップ形成、すなわち林分の時間的および空間的な不均一性をもたらす要因として森林動態において重要な役割を演じている (中静・山本, 1987)。とりわけ日本の森林帯では、再来期間がより短く規模も様々である台風が重要な撓乱要因である。世界的にみれば、強風によって引き起こされる様々な規模の森林撓乱に関する報告は数多いが、ブナ林で風倒ギャップが直接観察された事例はわずかである (例えば、Ida and Nakagoshi, 1998)。また、林冠ギャップ形成のメカニズムは林分構造や台風などの自然撓乱の特徴からある程度は説明が可能であるものの (Ida and Nakagoshi, 1998)、研究者は長い森林の時間スケールのうちの、現在という時間断面のごく一部分を観察しているに過ぎない。このため、様々な頻度や規模で発生するギャップ形成のパターンやギャップ内での植生動態のプロセスといった、ギャップ更新の本質的な部分はほとんど解明されていないのが現状である。

2) 堅果の豊作と実生バンクの成立—ブナの繁殖成功

普通、ブナ堅果の大豊作はおよそ5～8年周期で起こる。このように、森林樹木、とりわけ温帯の樹木には、間欠的かつ林分内で同調して大量に結実する年が周期的にみられることがある (一般にマスティングと呼ばれる)。こうしたマスティングがなぜ進化してきたのかといった原因としては、他家受粉の効率を上げて健全種子の生産量を増大させる「受粉効率仮説」 (Kelly *et al.*, 2001) や、鳥類などの種子散布者を誘引する「動物散布仮説」 (Davider and Morton, 1986) が提唱されているが、ブナでは、現在、次のような「捕食者飽和仮説」を支持する結果が報告されている (例えば、箕口, 1995)。

「捕食者飽和」とは、種子捕食者の密度をコントロールし、ある年に捕食者の消費量よりも過剰な種子を生産することでその生存率を高めるという樹木側のもつ時間的回避戦略である。ブナでは、散布前堅果の捕食者として鱗翅目 (とくにブナヒメシクイ) の幼虫がよく知られている。雌花の総数すなわち餌資源の総量に応じたこれら捕食者の個体群サイズの変動が充実率 (雌花生産数に対する胚充実堅果生産数の割合) の年変動の原因になっていると考えられている (Igarashi and Kamata, 1997)。そこで、筆者と堀田昌伸、江崎保男らは、虫害のほとんどが開花から堅果成熟に至る早い段階において発生することに着目して、虫害を除去するための袋を雌花序 (穀斗果) に被せて秋の散布時の充実率を調べてみた。すると、充実率は実際の落下堅果のその数倍以上にまで向上し、充実堅果生産に対する虫害回避の効果が認められた (Ida

et al., unpublished). さらに、げっ歯類による散布直前の堅果の捕食が落下堅果の充実率に影響を与えることもわかった (Ida et al., unpublished). これらの結果から、散布前堅果をめぐる捕食者間の相互作用によって落下堅果の充実率が規定されることが示唆された。

一方、ブナの散布後堅果に関しては、例えば、その主要な捕食者である野ネズミの個体群密度が豊作年の翌年に増大する傾向がある (箕口, 1996). ブナ科などの種子サイズの大きい樹種にとって、野ネズミ等の哺乳類による捕食圧はその更新初期段階における強力な阻害要因となりうる。したがって、ブナは、上述の散布前の捕食圧だけでなくこれら散布後の捕食圧をも回避するだけの十分な充実堅果を生産する必要がある。また、これらの堅果類は、哺乳類や鳥類の貯食行動によって分散されるが、このような散布様式は、特別な散布器官をもたないブナ科樹木の更新動態において重要な役割を演じると考えられる。しかし、ブナと野ネズミの関係についていえば、その捕食率の高さ、運搬のされにくさ、散布距離の短さ、深い埋土の際の発芽不能など否定的要因が多く貯食型散布者としての効果は小さいようである (箕口, 1996). なお、鳥類によるブナの散布については、最終氷期以降の分布域拡大に関連してその重要性が指摘されてはいるものの、実証的データは現在ほとんどない。

ところで、一般に顕花植物においては開花時の受粉形態が種子の稔性を規定する。ブナの場合は、自家受粉では大部分が胚発達のない全くみられない「しいな」となり、その自家不和合性 (自家受粉での種子の稔性が他家受粉でのそれに比べて低下する傾向) が認められている (寺澤, 1997). ブナが繁殖可能となるのは、実生由来で樹齢40~50年ないし胸高直径15~20cm、萌芽由来で胸高直径7cm以上なので (橋詰, 1991)、母樹の密度が低かったり、個体間で開花の時間的・空間的ずれが大きければ、堅果の充実率は低くなると予想される。このことは、太平洋側ブナ林でのブナの更新が順調になされない要因の一つとしても指摘されている (島野, 1998). また、マスティングにおける「受粉効率仮説」を検証するうえでも重要な課題でもある。

以上から、ブナはその進化の過程において優占林を形成して、さらにマスティングといったメカニズムを発達させながら適応度 (個体の繁殖成功度) を高めてきた樹種であると考えられる。しかし、ブナの繁殖生態を解明するためには、今後、枝レベルから地理的レベルにいたる様々なスケールでかつ長期間にわたって実証的データを蓄積してゆくことが必要である。

なお、伐採影響下ではあるがブナの萌芽能力は樹齢

25~30年で高くなることから (紙谷, 1986)、日本海側の多雪地などではブナの更新がこのような無性繁殖に依存することも十分ありうるだろう (杉田, 1988; Homma, 1997)。

3) ササの一斉枯死—ブナとササの関係

ササは数十~120年に一度、大面積にわたり開花結実して枯死するきわめて特異な生活史を持つ。このため研究者がササの大面積一斉枯死に遭遇する機会は多くはなく、その生活史戦略に関してはほとんどわかっていない。しかし、ササ型林床のブナ林では、ササの存在しないブナ林に比べて、ブナの実生、稚樹の密度が非常に低いことは既に一般的事実のようである。ブナは一度に大量の堅果を生産することから、この原因を更新初期段階における高い死亡率にもとめることができる。これに関して、Nakashizuka (1988) はブナ実生の死亡率がササ枯れ地よりもササ林床で高いことを明らかにしている。最近では、ササ林床でのブナの堅果や実生の死亡要因として病原菌害や野ネズミによる捕食が重要であることがわかってきた。つまり、高密度のササ葉群下では、光合成量が少なく実生が物理的防御機構や耐抗菌性を十分発達させることができないために病原菌の攻撃に遭いやすい (金子・佐橋, 1998)。しかし、一方では、ササ葉群下は野ネズミが天敵から身を守ることでできる好適な生育場所としても機能する (Wada, 1993)。さらに、Ida and Nakagoshi (1996) は、ササの刈り払い処理によって野ネズミによる実生食害量が低下したことから、ササ枯れが野ネズミの行動様式を変化させる効果を持つ可能性があることを示唆した。Abe et al. (2001) によると、実際にササの一斉枯死とブナ堅果の豊作が同年に起きたブナ林においては、翌春発生したブナ実生の一年目の生存率が林冠ギャップのササ枯れ地で最大となったが、このような生存率の向上に対しては、光環境の改善といった直接的な効果よりもむしろ野ネズミの捕食圧低下といった間接的な効果の方が大きいといえる。

以上から、ササの存在がブナの更新に多大な影響を及ぼしていることは明らかであろう。しかし、これらは、いずれもブナの更新初期段階にのみに着目した短期間の観察による事例である。このことから、ブナ林の更新においてササ一斉枯死が必要条件であると結論されるかどうかについては疑問だともいえる。実際、筆者は、ある程度の頻度でブナの実生や稚樹をササ林床中で観察している (Ida, unpublished)。また、Shimano (2000) は、ササ型林床でもササが春先の残雪のために倒伏して部分的に融雪した場所がブナ実生の定着好適地となりうることを述べている。さらに、閉鎖林冠下かつササ存在下であっても、ササが低密度

であればブナの実生は効率的に光合成ができるため十分生存可能であるとの報告もある (Kobayashi *et al.*, 2000). これらの事実は、ササ存在下でもブナが更新可能であることを示唆しており、ブナとササとの関係の解明には、さらに多くの時間がかかりそうである。

5. ブナ林の更新動態研究の現状と今後の展開

1) 現状とその問題点

これまでのブナ林の更新動態に関する研究は、主として林分の更新が停滞することなく起きるとの仮定が成り立つような比較的安定した立地条件の下に成立する林分を対象としてきた。しかし、現在の日本にはこうした安定条件下にある森林は面積的に限られており、残存林分には、何らかの人為が及んでいたり二次林が多いことも事実である。天然林分にしても、急峻な立地に残存することが多いゆえ、老木の枯死や単木的なギャップ形成による攪乱以外にも様々な自然攪乱を受けていることが予測される。

例えば、通常、ブナ林における一つのギャップ面積はせいぜい数百 m^2 であるが、稀に襲来する強力な台風によって大規模な攪乱が発生することもある (図2)。西中国山地のブナ林では大型台風によって林分の材積 (胸高断面積) が一度に24.4%も一度に失われた (Ida, 2000)。このような稀に起こる大規模な自然攪乱は森林生態系やその後の再生過程に多大な影響を及ぼすと考えられており、今後の検証がまたれる。

また、ブナ帯の一部には、人為ないし大規模自然攪乱によるササ草原の成立後長年それが維持されてきた場所も存在する (井田・中越, 1994)。Ida and Nakagoshi (1996) によると、広島県十方山山頂部のササ草原では、植栽したブナとミズナラの実生のほとんどが野ネズミに捕食され、しかもササの刈り払いによる生存率向上効果は認められなかった。したがって、



図2. 1991年の台風19号によって広島県臥龍山ブナ林において形成された大ギャップ内にある根返り風倒木。この大ギャップでは39本のブナの木がドミノ倒し状に倒れた (Ida and Nakagoshi, 1998)。

ブナの更新阻害要因をササの存在のみにとめることはできず、ササ草原においては、様々な生物的要因や物理的環境要因が森林の更新を阻害していると予測される (井田・中越, 1994)。

以上のような従来研究対象外となっていた場所では、その更新様式を必ずしもギャップ更新説で説明できるとも限らないであろう。今後、これら様々な立地条件下にあるブナ林の更新動態を把握することも重要である。

2) 今後の展開

現在のところ、ブナ林の更新動態のプロセスやそのメカニズムに関する研究は依然として発展途上の段階にあり、しかも数多くの要因の究明には長期動態の観測に頼らざるを得ないようである。

とはいえ、研究の成果を長期の観測のみに頼るわけにもいかないで、やはり何らかの代替手法も必要である。例えば、最近では、ブナ林においてではないが、森林の長期観測に並行した大規模な野外実験によって多くの実証的成果が得られている (日浦, 2001)。また、ブナ林の広い地理的分布を一つの実験系として、各地の林分構造や更新様式を比較検討するといった試みもなされている (Hiura, 1995; Homma *et al.*, 1999)。さらには遺伝子レベルからのアプローチも大いに期待できよう (戸丸, 2001)。今後、これらの代替手法によって新たな成果が効果的に蓄積されることが待望される。

また、ブナ林にみられる様々な事象における単独の要因の検証にとどまらず、これらを複合的にとらえて、それがブナ林の生活史の中でどのような機能を果たしているのかを解明してゆくことも重要な課題である。

6. おわりに

現生生物を取り扱う生態学の分野では、生物の営みのしくみをとらえるだけでなく、ときには現在にいたる進化の過程や過去の変動を推定したり、あるいは将来の動きをも予測するといった側面を持つ。このような場合、現生生態学分野からのアプローチだけでは限界が生ずることが多い。例えば、そこに、古生物の様々な特徴やそれを取り巻いていた当時の生育環境などに関する情報が加われば、より効果的に解決することもありうるだろう。今後、このような異分野間の情報交換が活発になりわが国の生物科学がよりいっそう発展することを期待して本稿の結びとしたい。

謝 辞

本稿の内容は、2000年10月21～22日に信濃町公民館野尻湖支館で行われた化石研究会第115回例会シンポジウム「現生生物の生態と古生物」での発表をもとに

した。野尻湖ナウマンゾウ博物館の近藤洋一氏にはシンポジウムでの発表の機会をいただきました。化石研究会編集委員会の後藤仁敏氏には執筆の機会をいただきました。また、塚腰 実氏には有益なコメントを数多くいただきました。この場をお借りして厚く御礼申し上げます。なお、本稿で紹介した筆者の未発表成果の一部は、(財)ダム水源環境整備センター森林生態研究委員会の研究活動の一環として行ったものである。

文 献

- Abe, M., Miguchi, H. and Nakashizuka, T. (2001) An interactive effect of simultaneous death of dwarf bamboo, canopy gap, and predatory rodents on beech regeneration. *Oecologia*, 127, 281-286.
- Daivider, P. and Morton, E. S. (1986) The relationship between fruit crop sizes and fruit removal rates by birds. *Ecology*, 67, 262-265.
- 原 正利 (1996) ブナ林の自然誌. 平凡社, 東京.
- 橋詰隼人 (1991) ブナ林の生理・生態. 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」, 53-61, ソフトサイエンス社, 東京.
- Hiura, T. (1995) Gap formation and species diversity in Japanese beech forests: a test of the intermediate disturbance hypothesis on a geographic scale. *Oecologia*, 104, 265-271.
- 日浦 勉 (2001) 森と川, それぞれの役割と相互作用. 科学, 71, 67-76.
- Homma, K. (1997) Effect of snow pressure on growth form and life history of tree species in Japanese beech forest. *Journal of Vegetation Science*, 8, 781-788.
- 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., K., Niiyama, Ohkubo, T., Sawada, S., Sugita, H., Takatsuki, S. and Yamanaka, N. (1999) Geographical variation in the early regeneration process of Siebold's beech (*Fagus crenata* Blume) in Japan. *Plant Ecology*, 140, 129-138.
- Ida, H. (2000) Treefall gap disturbance in an old-growth beech forest in southwestern Japan by a catastrophic typhoon. *Journal of Vegetation Science*, 11, 825-832.
- 井田秀行・中越信和 (1994) ササ草原における温帯夏緑樹林の更新—ブナ林—ミズナラ林—ササ草原の帯状分布の形成過程. 日本生態学会誌, 44, 271-281.
- 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. *Ecological Research*, 11, 97-103.
- Ida, H. and Nakagoshi, N. (1998) A large gap formation in a beech forest on Mt. Garyu in southwestern Japan by Typhoon 9119. *Journal of Sustainable Forestry*, 6, 237-250.
- Igarashi, Y. and Kamata, N. (1997) Insect predation and seasonal seedfall of the Japanese beech, *Fagus crenata* Blume, in northern Japan. *Journal of Applied Entomology*, 121, 65-69.
- 紙谷智彦 (1986) 豪雪地帯におけるブナ二次林の再生過程に関する研究II. 主要構成樹種の伐り株の樹齢と萌芽能力との関係. 日本林学会誌, 68, 127-134.
- 金子 繁・佐橋憲生 (1998) ブナ林をはぐくむ菌類. 文一総合出版, 東京.
- Kelly, D., Hart, D. E. and Allen, R. B. (2001) Evaluating the wind pollination benefits of mast seeding. *Ecology*, 82, 117-126.
- Kobayashi, T., Muraoka, H. and Shimano, K. (2000) Photosynthesis and biomass allocation of beech (*Fagus crenata*) and dwarf-bamboo (*Sasa kurilensis*) in response to contrasting light regimes in a Japan Sea-type beech forest. *Journal of Forest Research*, 5, 103-107.
- Kubo, T. and Ida, H. (1998) Sustainability of an isolated beech-dwarf bamboo stand: analysis of forest dynamics with individual based model. *Ecological Modelling*, 111, 223-235.
- 箕口秀夫 (1995) 森の母はきまぐれ—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 (1996) 野ネズミからみたブナ林の動態—ブナの更新特性と野ネズミの相互関係. 日本生態学会誌, 46, 185-189.
- 南木睦彦 (1996) ブナの分布の地史的変遷. 日本生態学会誌, 46, 171-174.
- Nakagoshi, N. and Wada, S. (1990) Population structure and succession in temperate forests of southwestern Japan. *Vegetatio*, 87, 73-84.
- Nakashizuka, T. (1988) Regeneration of beech (*Fagus crenata*) after the simultaneous death of undergrowing dwarf bamboo (*Sasa kurilensis*). *Ecological Research*, 3, 21-35.
- 中静 透・山本進一 (1987) 自然攪乱と森林群集の安定性. 日本生態学会誌, 37, 19-30.
- 島野光司 (1998) 何が大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.

- Shimano, K. (2000) Safe sites of beech (*Fagus crenata*) seedlings improved by falling down dwarf bamboo due to snow accumulation in spring season. *Vegetation Science*, 17, 89-95.
- 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機構—ブナの生育状態に着目して I. 積雪深と群落分布の関係. 日本生態学会誌, 38, 217-227.
- 寺澤和彦 (1997) ブナの堅果生産特性とその天然林施業への応用に関する研究. 北海道林業試験場研究報告, 34, 1-58.
- 戸丸信弘 (2001) 遺伝子の来た道: ブナ集団の歴史と遺伝的変異. 種生物学会編「森の分子生態学」, 85-109, 文一総合出版, 東京.
- Wada, N. (1993) Dwarf bamboos affect the regeneration of zoochorous trees by providing habitats to acorn-feeding rodents. *Oecologia*, 94, 403-407.