

## 第4回千葉県立中央博物館シンポジウムの記録

### ブナとブナ林の自然誌

#### —世界のブナとブナ林—

第4回の千葉県立中央博物館シンポジウムとして、「ブナとブナ林の自然誌—世界のブナとブナ林—」に関するシンポジウムが1992年11月15日に中央博物館講堂で開催された。午前中3題、午後2題の合計5題の講演が行われた。ここでは、シンポジウムのプログラムと5題の講演要旨を載録した。また、本シンポジウムと関連のあるブナに関する論文がNatural History Researchの第3巻第1号の第3論文に掲載されているので、この論文も併せて、ご覧いただきたい。

#### プログラム

11月15日

- 10:00 はじめに  
沼田 眞 (千葉県立中央博物館長)
- 10:10 北半球のブナ林のアーキテクチャーと動態  
ロブ・ペータース (ワーゲニンゲン農科大学, オランダ)
- 10:55 ブナおよび近以の落葉樹林: 分布とそれを規定する環境要因  
E.O. ボックス (ジョージア大学, アメリカ合衆国)
- 11:40 中国のブナ林の種組成的・構造的特性  
周 光裕 (寧波大学, 中国)
- 13:30 ブナの種生態: 特に生理生態と生活史の面から  
丸山幸平 (新潟大学)
- 14:15 東アジアにおけるブナ属の進化  
植村和彦 (国立科学博物館)・百原 新 (中央博物館)
- 15:15 総合討論
- 15:55 閉会挨拶  
沼田 眞 (千葉県立中央博物館)

#### 講演要旨

##### 北半球のブナ林のアーキテクチャーと動態

ロブ・ペータース

ブナ林とは、ブナ属の種が最低1種、単独で、もしくは他の種とともに優占種となっている林である。ブナ属は北半球に生育する11の落葉樹種からなる、形態学的には均質なグループである。ブナはしばしば、その種の分布域全域の森林生態系において、優占種と

なっている。ブナの分布域は、北は冷温帯に、南は熱帯にあるメキシコやベトナムの山地帯に及んでいる。ブナはさまざまな土壌の上に出現するが、その分布最適域は酸性で適潤な土壌上にある。分布域は夏期の水不足(中国温帯域やアメリカ合衆国西部のプレーリー地帯)や南方的な気候(中部ヨーロッパ)、北部においては冬期の低温と遅霜(北部ヨーロッパや日本、北アメリカ)により制限されている。

ブナ林の分布域全域に共通する、ブナ林の性質とはなんだろうか? 演者はまず、木本種の組成と森林のアーキテクチャーに見られる地理的な傾向について述べる。その次に、樹高分布と樹木の更新について述べ、森林のアーキテクチャーとの関連についても述べたい。

さまざまなブナ林の動態に共通する性質はあるのだろうか? 全てのブナは耐陰性があり、成長率を減少させて暗い環境下を生き残る。暗い場所ではブナの樹は被圧されて成長率は低下する。明るい場所では、ブナの樹は被圧から解放されて成長率は高くなる。一生の間に、ブナの樹は数回の被圧期間を経ても、生き残ることが出来る。樹木で見られる被圧時および解放時の成長の関係は、解放頻度とともに、森林の安定性と変化に関する情報を与えてくれる。講演では、さまざまな場所に生育していたブナの樹の年輪に見られた被圧と解放を比較して見たい。

東アジアのブナ林は、世界のブナ林の中で、木本種が最も豊富なブナ林であり、落葉広葉樹に対する常緑広葉樹の比率が最も高いブナ林である。中国南部のブナ林では90種もの高木種が見いだされるが、一方、ヨーロッパのブナ林では約20種に過ぎない。

ブナ林のアーキテクチャーは、ヨーロッパのブナ林において最も単純であり、東アジアのブナ林において最も複雑になっている。森林においては、十分に成長を遂げた高木や低木が、それぞれの高さに構造構成分(structural ensemble)を形づくっている。ヨー

ロッパのブナ林では、高木部分と、未発達な低木部分が見られる。中国のブナ林においては、十分に発達した4つの構成部分、すなわち高木部分、亜高木部分、低木部分、ササ部分が識別出来る。

ほとんどの場所で、森林の林冠は70%の面積をおおい、林冠ギャップには、高木の稚樹が優占している。ブナは全ての樹高階に出現する。例外的に、アジアでは、亜高木種や低木種、ササが林冠ギャップ内で優占して、ブナの実生が定着できないでいる場所も見られる。下層に常緑広葉樹の豊富な、中国のブナ林においても、ブナの稚樹は、やはり見られない。これらの場所では、ブナは林冠部以下の樹高階には稀にしか見られない。

東アジアのブナ林は、木本種の多様性が高く、アーキテクチャーも複雑なため、北アメリカやヨーロッパのブナ林に比べて、森林の空間が3次的に、余すところなく植物によって占められており、このため、ブナの稚樹に空間が残されていない。

ブナ林においては、被圧からの解放頻度と、他の高木稚樹種の優占度との間に関連がある。他の落葉広葉樹種が出現する場所で、解放の頻度が高いと、ブナに対する落葉樹種の比率が高まる。常緑広葉樹が混交する場所では、おそらく、稀で大規模な解放によって、ブナが優占種のひとつとなりえてるのである。再び、森林のアーキテクチャーが変化して、その結果、林内の光条件が変化するまでの間隔が、ブナの優占を決定しているものとして重要である。

ブナ属の種は、生態学的には均質なグループであり、分布する所では、森林生態系の優占種あるいは、そのひとつになることに成功している。耐陰性の強さと可塑的な成長戦略が、ブナの成功の基盤である。ブナは、十分に湿潤である限り、大気候および土壌条件に関しては幅広い特性を持ち、一方、その優占度は、強風の頻度と強さにより決定されている。

(訳：原 正利)

訳注：この要旨訳において、「ブナ」という語句は、日本のブナ *Fagus crenata* を指すのではなく、世界中のブナ属の種、全てを指す語句として使われています。

### ブナ林および近似の落葉樹林：分布と それを規定する環境要因

エルジーン・O・ボックス

温帯落葉樹林は、少なくとも以下のような生態的なタイプ分けが可能である。

1. 適潤～湿性立地の森林。構成木の葉は通常、比較的やわらかく、“典型的な”落葉性を示す(例カエデ属、トネリコ属、カンバ属)。
2. 適潤～やや乾性(subhumid)立地の森林。ナラ

林が典型、やや頑丈な葉をもつが落葉性。

ブナ属の種はやや頑丈な葉を持つようではあるが、やや湿った立地を好み、生態的な位置では中間的な性格をもっている。ブナ属は南半球には分布しないが、その地位は、やはりブナ科に属し、生態的・相親的に類似した、ナンキョクブナ属(*Notofagus*)の種が占めている。

ブナ属の分布可能域を制限している気候要因は、生育シーズンである夏に十分な暖かさや湿度に恵まれていること、冬に十分に寒いが寒すぎはしない(休眠解除のため)こと、そしておそらく落葉した冬期でも適当な水分があること、などであろう。これら、および他の制限要因について明らかにするには、おそらく世界各地で個々の種の分布域や地理的な分布限界を比較検討することがよいであろう。

日本の森林、とくにブナ林についてより広い展望を得るために、日本の森林型の分布域の気候的な枠組みを、世界中の気候データを用いて、世界中に“投影”し、気候的に類似した地域を他に見つけ出そうとした。日本主部の気候条件(bioclimate)と類似した地域は南半球には見られなかった。ヨーロッパと北米東部、中国において、日本のブナ林と気候的に類似しているのはかなり小さい地域であることが判明した。

日本以外とくに北米東部のブナ属とブナ林の興味深い側面を紹介する。南半球とくに南米南部のナンキョクブナ林(および若干の林床の種)についても論じる。ナンキョクブナ属には落葉性と常緑性の両方がみられる。常緑性の種は独特ではあるが、落葉性の種の挙動はいろいろなブナ属の種とよく似ている。

温帯落葉樹林は、熱帯雨林などと比べて比較的回復力大きい。しかし、新たな場所にすばやく侵入することができないという点で、ブナ属やブナ科の林は、他の落葉林にくらべて回復力が低い。ブナ科の林がすばやく回復するためには、ふつう土中の種子が生存していることが必要である。過去および将来起こりうる気候変化に対するブナ属とブナ科の林の反応についても考察する。

(訳：大野啓一)

### 中国のブナ林の種組成的・構造的特性

周 光裕

「中国植被」の植生分類体系では、中国のブナ林は常緑落葉混交広葉樹林のひとつに分類されている。これらの林は、暖温帯の落葉広葉樹林域に出現することではなく、亜熱帯の常緑広葉樹林域に、森林植生の垂直的な成帯配分の1要素として出現するに過ぎない。そのため、中国のブナ林に関する詳細で包括的な報告はない。しかし、ブナ林は、ヨーロッパ、北アメリカおよび日本においては、主要な落葉広葉樹林となってお

り、世界のブナ林を比較研究する上からも、中国のブナ林の研究は、きわめて重要である。

中国のブナ林は主に四川、貴州、湖南、江西、湖北、浙江の各省にわたり分布している。標高的には、四川盆地周辺では海拔 1500~2000 m にかけて、湖北省西部では 1500~1900 m に、江西省西部では 1100~1400 m に、浙江省南西部と北西部では 1000~1700 m に、それぞれ見られる。分布するのが 1000 m 以上の高標高域に限られるため、気候は温帯気候に近いものである。山地であるため、多量の降雨がある。年平均降水量は 1200 mm を越え、湿潤で霧がかかりやすい。

中国のブナ林は、第三紀の植生の直接の子孫とすることが出来、種組成的には古い性格を持っている。これは、ヨーロッパや北アメリカとは異なり、中国では第四紀の水河や乾燥化の影響が小さかったためである。

世界にブナ属は 11 種が見られるが、このうち 6 種が中国に分布する。すなわち、ナガエブナ (*Fagus longipetiolata*)、テリハブナ (*F. lucida*)、エングラブナ (*F. engleriana*)、チェニブナ (*F. chienii*)、タイワンブナ (*F. hayatae*) およびパシヤニカブナ (*F. pashanica*) である。

中国のブナ林には 2 つのタイプがある。すなわち、1) 主に落葉広葉樹種のみから構成される林と、2) 多くの常緑広葉樹を含む林である。1) の林は主に、中国の西部に分布し、しばしばテリハブナが優占種となる。場所によっては、テリハブナの純林状の林となる。1) の林のもうひとつは、ナガエブナ林である。一方、2) の林は主に、中国東部にみられ、マテバシイ属やシイ属、コナラ属の常緑樹を含む。ヨーロッパや北アメリカ、日本のブナ林と比較すると、中国のブナ林は多くの常緑広葉樹を混生する点に特徴があり、種組成的には、最も豊かである。

(訳: 原 正利)

#### ブナの種生態: とくに生理生態と生活史の面から

丸山幸平

##### 1. はじめに

ブナ林の保護が強く叫ばれ始めてから 10 年程にもなる。高次の、群集レベルのブナ林の研究は、構造や機能など、かなりのところまで明らかにされてきたほか、更新技術の面でも、多くの研究がなされてきている。しかし、種レベル、個体レベルのいわゆる種生態学 Species ecology の領域の研究は、必ずしも十分でない。生態学が生物の生活学、生計学 (Haeckel, 1886) とするならば、その立場からブナの生活や、生計がどこまで明らかにされたのだろうか。分布面積、蓄積とも、わが国の広葉樹の中で最大で、重要な樹種であるブナ

という種について、トータルとしての生活の上から、何が、どこまで判っているかを整理、要約し、次へのステップとしたい。伊藤 (1977) は生活史とは、種が生存競争に勝ち抜いた為の戦略だとしている。その意味では、極相林の優占種であるブナは、生存競争に勝ち抜き得る数多くの有効な生活戦略を身につけた樹種とみることができよう。これまでに見いだすことのできた生活戦略を、以下の項目に従って紹介しよう。

##### 2. 生活戦略を支える生理生態的特性

光合成. 蒸散. 気孔密度および気孔の反応速度. sap 上昇速度. アレロパシー. 外生菌根.

##### 3. 環境圧に対するブナの反応特性

光. 水分. 温度. 雪.

##### 4. 年および一生の生活史

フェノロジー. 伸長成長. 肥大成長. 開花結実. 冬芽形成. 年生活史. 幼時の成長. 被圧年数. 結実年齢. 成長のピーク時期. 最大サイズ. 寿命.

##### 5. ブナの分布とそれを左右する要因

すみわけ. 分布限界を左右する要因. 生態的最適域.

##### 6. ブナの優占性を支える 7 つの戦略

##### 7. ブナ林の永続性を支える秘密

##### 8. ブナの生活戦略上の位置

##### 9. おわりに

トータルとしてのブナの生活の全貌や仕組みを明らかにする為には、研究は、まだ十分ではない。とくにわが国で欠けているアレロパシー、外生菌根、生態的最適域、さらには混植実験、一方で、生存曲線や比較生活史学的研究も本格的に進められるべきである。

わが国の基層文化の舞台を形づくり、自然と共生した文化を生んだ母胎として、また恵みの森として、益々その価値を再認識されつつあるブナ林の、肝心な主役の、生きている姿が、これまでほとんど見えてこなかった。主役であるブナの生き様と、その生活の知恵をさらに明かにし、木の文化の原点に据え、自然からシッペ返しを受けない生活を進めていくべきではないだろうか。

#### 東アジアにおけるブナ属の進化

植村和彦・百原 新

ブナ属 (*Fagus*) の化石記録 (葉、殻斗、花粉など) は、北アメリカ、ユーラシア大陸ともに漸新世までさかのぼることができる。つづく中新世の時代にブナ属はもっとも広く分布したと考えられ、北半球の中・高緯度地域の各地から多くの化石産出例が知られている。東アジアにおいては、ブナ属は新第三紀から第四紀を通じてもっとも普通の植物化石のひとつである。

ブナ属現生種は 10(-16) 種が知られている。これらは殻斗の形態やその他の特徴から大きく 2 群に分けることができる (Rehder, 1940; 岡本, 1985)。イヌ

ブナ, *F. multinervis*, *F. engleriana* は長柄群, 残りの種は短柄群に含められる。葉の特徴でも, 前者の長柄群は密脈型の3次脈系, 薄質, 常に波状縁であるのに対し, 後者の短柄群では粗脈型の3次脈系, より厚質, 鋸歯縁を有することなどで区別できる。

東アジアでもっとも古いブナ属化石は, *Fagus anti-pofi* で, 北海道, および北朝鮮・中国・沿海州国境地域の漸新統や日本, サハリン各地の下部中新統から知られている。本種は東アジアだけでなく, ユーラシア各地, アラスカなどに広く分布した種で, 多様な葉形変異を示す。これがはたして単一の種であるかどうかについては今後の検討が必要であるが, *F. anti-pofi* もしくはその近縁群を祖先型として, 中新世中期に *F. stuxbergi*-*F. microcarpa* へと続くブナ型, および, *F. evenensis*-*F. palaeojaponica* へのイヌブナ型の2型に分化したものと考えられる。ブナ型は短柄群, イヌブナ型は長柄群にそれぞれ含められる。長柄群は化石・現生を通じて東アジアに限られ, より新期に出現した群である。ブナ属の進化傾向をみると, 従来から指摘されているように葉面積(葉長)の減少が認められる(鈴木, 1968; Tanai, 1974)。さらに, ブナ型では, 2次脈数の減少, 明瞭な短鋸歯縁から鈍短鋸歯・波状縁へと変化する傾向が指摘できる。なお, 現生種のブナおよびイヌブナの化石については資料が乏しい。

漸新世から前期中新世の時代に北半球の各地にブナ属が出現することは, 始新世の温暖期から寒冷化し, 落葉広葉樹林が広く分布するようになったことと密接な関係にある。ブナ属の単一種の優占する森林は, 中新世後半には存在し, 現在のブナ林と同様な生態的地位を占めていたと考えられる。

鮮新世から第四紀更新世の日本列島の植物相は, 氷

期一問氷期に代表される気候変化にともなって短い時間で大きく変化し, その過程で第三紀に繁栄した植物群が消滅する。*Fagus stuxbergii* の系統に属する *F. microcarpa* は, 鮮新・更新世を通じて比較的普通に産出する植物化石のひとつで, 温暖な時代(間氷期)に東北地方南部—西南日本の低地周辺に存在した, 温帯針葉樹をともなう落葉広葉樹中心の森林植生の主要構成要素のひとつだったと考えられる。*F. microcarpa* は, 東北日本では前期更新世後半の約120万年前に消滅するが, 西南日本では中期更新世後半の約30万年前まで生き残る。

現生種のブナの化石記録は非常に少なく, 現在のブナ林のようにブナが優占したと考えられる植生が鮮新・更新世を通じて存在したという証拠はない。現生種のブナの化石は西南日本の近畿地方の鮮新世後期以降の温暖期の地層から産出するが, それ以外の地方では前期更新世の終わりごろになってはじめて産出する。しかしながら, 産出例は *Fagus microcarpa* にくらべて, きわめて少ない。

中期更新世後半, 約30万年前に堆積したと考えられる塩原湖成層からは, ブナとイヌブナが優占し, おもに落葉広葉樹種から構成される植物化石群が報告されている。これは, イヌブナのもっとも古い時代の化石記録で, しかも, ブナが優占する森林植生の存在をうかがわせるもっとも古い時代の記録である。

後期更新世の花粉化石研究からは, 最終氷期にはブナが優占した植生が存在した可能性は少なく, 東北南部以南(内陸部をのぞく)に存在した落葉広葉樹林の一構成要素にすぎなかったと考えられている。ブナが分布域を拡大し, 森林植生のなかで優占し始めたのは後氷期の約1万年前以降である。