

# 山梨県松姫峠付近における太平洋型ブナ林の立地と更新

岡田真次<sup>1)</sup>・近藤博史<sup>2)</sup>・磯谷達宏<sup>3)</sup>

1) 本学地理・環境専攻 2018年3月卒業 2) 横浜国立大学 大学院 環境情報研究院 3) 本学地理・環境専攻 教授

## I. はじめに

ブナ林は、ナラ林とともに日本の夏緑広葉樹林帯(冷温帯)を代表する森林であり、北海道黒松内低地帯から鹿児島県高隈山まで全国に広く分布している。これらブナ林は、日本列島における気候条件の背腹性に対応しており、種組成や構造の違いによって日本海型と太平洋型に分類できることが明らかにされてきた(藤田 1986, 1987など)。日本海型のブナ林は種組成が単純でブナ純林状の相観を示すのに対し、太平洋型ブナ林はミズナラやイヌブナ、シデ類、カエデ類などの様々な夏緑広葉樹が混生することで知られている(藤田 1987; 島野・沖津 1993, 1994; Homma *et al.* 1999; Homma 2001; Shimano 2006; 島野 2007)。こうした日本各地のブナ林について、福嶋ほか(1995)は、既報資料を用いて日本のブナ林群集の再検討と植物社会学体系化を行い、日本海型ブナ林(ブナ・チシマザサ群団)と太平洋型ブナ林(ブナ・スズタケ群団)に整理している。背腹性の背景には、日本海側と太平洋側での積雪環境の違いが大きいとされ、太平洋側から日本海側へ積雪深が増加するにしたがって、ブナの優占度が高まることが明らかにされている(Uemura 1989; Shimano and Masuzawa 1998; Homma 2001; Shimano 2006 *etc.*)。

このようにブナ林の組成や構造には積雪の影響が重要であることが、多くの研究から明らかになっている。いっぽうで樹木の分布や森林動態には、広域的な積雪などの気候的条件だけではなく、局所的な地形条件の影響も大きいことが知られている。地形は微気候、土壌、地表攪

乱などの局所的に環境の異質性を生み、森林における樹種の分布や優占度に大きく影響する(菊池 2001)。樹種の分布や構造と地形との関係について調べられた研究は多く、日本でも様々な気候帯やタイプの森林において研究がされている(Sakai and Ohsawa 1993, 1994; Hara *et al.* 1996; Nagamatsu and Miura 1997; Enoki 2003; 澤田ほか 2005; Ito *et al.* 2007; Ito *et al.* 2012; 小川・沖津 2012; Kitagawa *et al.* 2014; Kondo and Sakai 2015 *etc.*)。ブナ林などの夏緑広葉樹林における研究例も多く、特に太平洋側の夏緑広葉樹林において、ブナは尾根筋に多く分布することが明らかになっている(小泉ほか 1988; 永戸・島井 1998, 2010; 森廣ほか 1999; 原 2006; 小川ほか 2008; Kitagawa *et al.* 2014)。ブナが尾根に分布する理由の一つとして、ブナは遷移後期的な特性を持ち、一般的には土壌の厚く、地表が安定した立地環境において優占する種であるからだとされている(中静 2010)。

いっぽうで、ブナ林の更新動態に関する研究も多くされており、太平洋型ブナ林では日本海型ブナ林に比べ更新が不順であることが指摘されている(Homma 2001; 本間 2003; Shimano 2006)。例えば、奥多摩地域におけるブナ林については、後継樹の少なさから、今後ブナは衰退しブナ以外の高木性樹種が優占していく可能性が指摘されている(島野・沖津 1994)。関東北部・高原山のブナ・イヌブナ林では、後継樹となる個体が15年間で約半数に減少している(松本ほか 2012)。このように、太平洋型ブナ林では多くの地域で衰退していることが報告されている。しかし、地域によっては更新が順調な例も存在する。秩父山地において夏緑広葉樹

種の空間分布を調べた研究では、ブナは個体群を維持していることを明らかにしており、その更新動態には、地形に依存する地表攪乱の頻度、表層土壌の堆積状況、水分条件の影響であると示唆している(澤田ほか 2005)。山梨県松姫峠周辺でブナ個体群を調査した結果では、ブナの直径階分布は逆J字型をしており、ブナの更新が順調であると示されている(富田 2004)。太平洋型ブナ林における更新と環境要因について東北から九州までの現地調査と既報から解析した研究によると、太平洋型ブナ林の更新動態には、地域的な冬季の気温と局所的なシカ密度が影響を与えていると指摘している(小出・持田 2012)。このように地域レベルにおいて、局所的な環境要因によって異なる太平洋型ブナ林の更新動態を研究し、知見を積み重ねていくことは、植生地理学的に重要である。

そこで本研究では、既報にもある山梨県松姫峠付近の太平洋型ブナ林を含む夏緑広葉樹林において、ブナ群落およびブナ個体の分布と地表環境との関係性を調べ、この地域のブナ林の更新の可能性を推察することを目的とした。具体的には、富田(2004)と同様の調査地において、ブナ群落の林分構造とブナの詳細な個体分布

が、地形や土壌条件によって分類された地形区分の間でどのように異なるのかを調査することで、どのような地形においてブナ林が更新していく可能性があるのかを調べた。

本稿は、著者の一人の岡田が2017年度に国士館大学文学部史学地理学科地理・環境専攻の卒業論文として作成した内容を元に、他の2名が加筆することにより作成されたものである。本研究の調査地の一部で2004年に最初の研究を行った富田崇氏および今回の現地調査でご協力いただいた遠藤慧氏(国士館大学文学部史学地理学科地理・環境専攻磯谷ゼミ)に感謝いたします。

## II. 調査地域の概要

調査対象としたのは、山梨県の大月市と小菅村の境にある松姫峠から西側の大マテイ山に至る東西に走る稜線沿いの地区である(図1)。調査対象とした地区の中心付近の緯度経度は $35^{\circ}44'02''N$ ,  $138^{\circ}56'27''E$ 、標高は1,200m~1,360m程度である。

この地域の地質は、おもに中生代から古第三紀の堆積岩から構成される付加体の四万十帯白

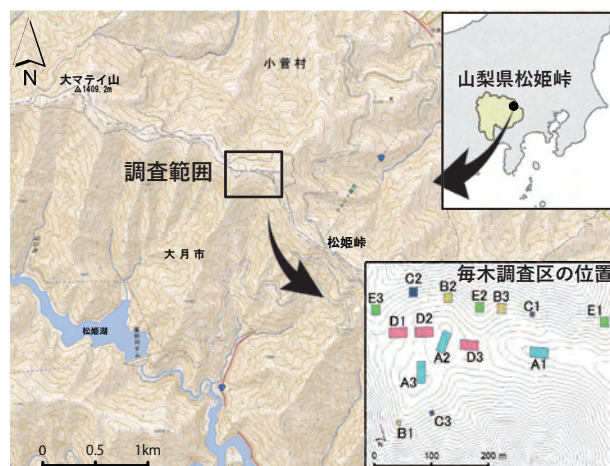


図1 調査地概要図

(地形図は国土地理院2万5千分の1地形図「七保」から抜粋加工, 毎木調査区の位置図の等高線間隔は5m.)

亜系小仏層群に属する小伏コンプレックス(原2008)に相当する。この小伏コンプレックスは、砂岩頁岩互層と千枚岩を主体として玄武岩・凝灰岩を伴い、形成年代は白亜紀後期のチューロニアン期(8980-9390万年前)ーサントニア期(8360-8630万年前)と推定されている。なお、調査区付近の北側では同じく小仏層群に属する小菅層(砂岩・頁岩・砂岩頁岩互層で礫岩を伴う)、南側では古第三系相模層群に属する深城コンプレックス(砂岩・頁岩・砂岩頁岩互層で玄武岩の岩体を伴う)の分布が示されている(原2008)。

この地域の地形の特徴として、尾根沿いにおいて幅20m~150m程の広さで緩斜面が一帯に分布していることがあげられる。こうした山稜状の平坦な地形(山頂平坦面)については、隆起以前の地形面(小起伏面)であると解釈されている(清水2000)。また、この平坦な尾根地形に隣接する斜面や谷沿いでは傾斜30°以上の急斜面が分布している。表層土壌については、土地分類基本調査(山梨県1991)によると、尾根沿いでは乾性褐色森林土(BA型、BB型、BC型に相当する土壌)、斜面部や谷沿いでは褐色森林土(BD(d)型、BD型に相当する土壌)となっている。

この地域の気候について、国土交通省国土政策局「国土数値情報(平年値メッシュデータ)」から松姫峠周辺における各種気候情報を抽出した。平年値メッシュデータとは、過去30年間の観測値を1kmメッシュでまとめた気象庁の「メッシュ平年値2010」を元にGIS等で利用しやすく整理されたデータである。また、本地域の植生分布を把握する為、気温データを用いて、暖かさの指数(WI)と寒さの指数(CI)を算出した(吉良1948)。これらによると、年平均気温は8.1℃、最寒月の平均気温-3.1℃、WIは温帯夏緑広葉樹林帯中部に相当する63.0℃monthで、CIは-25.4℃monthであった。また、年降水量は1,486.2mm、冬季の降水量(12、1、

2月の合計)は120.5mm、最深積雪は25cmで、冬に雨が少ない典型的な太平洋型の気候となっている。また、2017年3月5日に現地を訪れた際には、北斜面の一部に残雪がみられた。

調査地域周辺では、ブナやイヌブナ、ミズナラ、クリなどの大径木が多くみられ、自然植生もしくはそれに近い植生が広く生育していた(写真1、2)。宮脇(1985)によると、調査地付近の潜在自然植生は、ヤマボウシーブナ群集・イヌブナ-ブナ群集として示されている。尾根沿いの南斜面などの一部では、カラマツ植林もみられ、本研究の調査地区の一部にも、林冠層



写真1 調査地内の尾根型緩斜面上のブナ林  
(2017年9月13日撮影。)



写真2 南向斜面上部から尾根にかけて生育するブナ林  
(調査地東側の隣接地、2017年8月25日撮影。)

がかつて植栽されたカラマツによって覆われている部分がみられた。このカラマツ植林地は、近年では概ね管理が放棄されているようで、林内にはブナを含む広葉樹の個体も生育していた。また、シカ食害の影響か、調査範囲の全域にわたって林床植生は疎であった。ササ類は、富田(2004)が調査を行った2004年の時点においても、ほとんど生育していなかった。

### Ⅲ. 調査方法

#### 1. 調査範囲の設定

ブナが多くみられる松姫峠周辺の尾根沿いを中心に、地形的偏りを避けるために、多様な地形が含まれるように約16haの長方形の範囲を調査地区として設定した(図1)。相観的には大半が夏緑広葉樹林であったが、上述のように林冠層の一部は管理放棄型のカラマツ植林によって占められていた。

#### 2. 地形分類と地形解析

ブナ林およびブナ個体群の分布(図2a)を、小地形スケールよりもやや詳細な亜小地形スケール(Tamura 1981; 吉永・武内 1986)程度の広がりにおいて明らかにするために、調査範囲内において地形分類を行った(図2b)。地形分類の手法は次のとおりである。まず国土地理院基盤地図情報数値標高モデル5mメッシュ(FG-GML-5338-47-DEM5A)のデータを用いて、標高と傾斜度のラスタ(解像度5m)を作成した。次に、標高ラスタから標高5m間隔の等高線を描き、詳細な地形図を作成した。その地形図上で遷急線と遷緩線を抽出し、尾根型(凸型)斜面、直線型斜面、谷型(凹型)斜面とに分けた。さらに、尾根型(凸型)斜面と谷型(凹型)斜面において、傾斜20°未満を緩斜面、20°以上を急斜面として分類した。識別された地形型の呼称は、丸山(1998)の凡例に従った。地形分類図の作図については、標高、傾斜度ラ

スタ、および等高線から判読した地形分類図に、現地での観察により確認・修正することで精度を高めた。現地調査は2017年の8月末に行った。

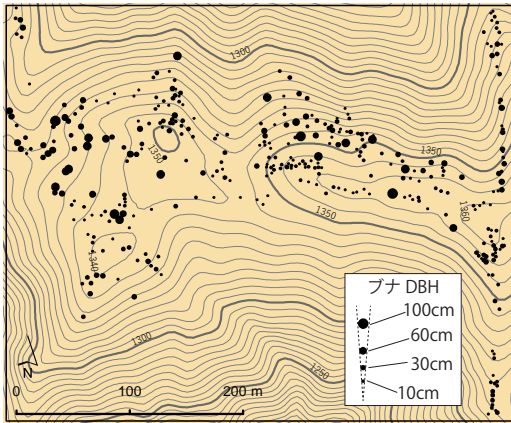
#### 3. 毎木調査

地形分類を行った後に、各地形型の夏緑広葉樹林内において、それぞれ3地点ずつの調査区を設置し、毎木調査を行った(図1、尾根型緩斜面:A1-3, 尾根型急斜面:B1-3, 直線型斜面:C1-3, 谷型緩斜面:D1-3, 谷型急斜面:E1-3)。調査区の面積は、十分な広さがとれる場合では40m×20mとし、十分な広さがとれない場合や斜面が急で調査困難な場所では、20m×20mや10m×10mを調査区として設置した。毎木調査は、各調査区に出現した樹高1.3m以上かつ胸高直径(地面からの高さ1.3mでの幹の直径:以下DBH)1cm以上の個体を対象に、種名とDBHを記録した。調査期間は2017年の9月11日~14日とした。なお、過去にこの地域でブナ林について調査した富田(2004)の調査区は、本調査による毎木調査区のD1とD2に概ね相当する。

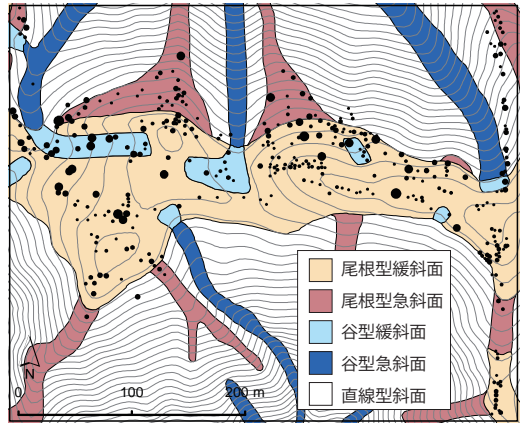
毎木調査の測定結果から、各調査区における樹種ごとの胸高断面積合計値(Basal Area:  $m^2/ha$ :以下BA)と各調査区における樹種ごとの相対優占度(Relative Basal Area:以下RBA)を算出した。そのRBAを用いて、各調査区における優占種と優占種数を優占種判別法(Ohsawa 1984)により定量的に算出した。優占種判別法とは、各調査区の実際のRBAを優占種数モデルにおける理論上のRBAと比較し、その偏差が最も小さくなるようなモデルの種数をその調査区における優占種数(N)とし、RBAの高い順に第1優占種~第N優占種とする手法である。

さらに、各調査区について、Non-metric Multidimensional Scaling(NMDS:Minchin 1987)を用いて序列化し、群平均法による階層的クラスタ分析によりグループ分けを行っ

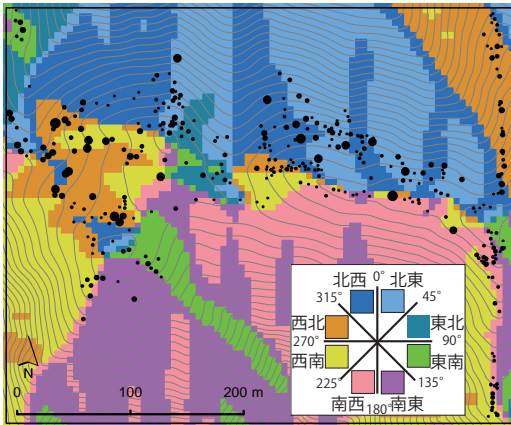
(a) 地形図



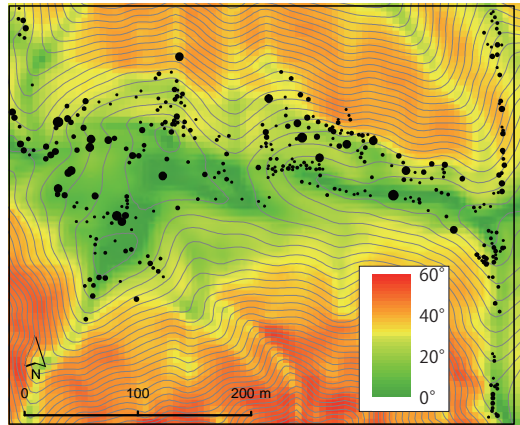
(b) 地形分類図



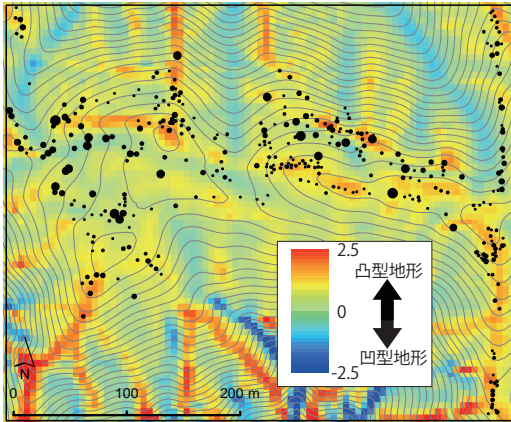
(c) 斜面方位



(d) 傾斜度



(e) 凹凸度 (15m×15m スケール)



(f) 凹凸度 (95m×95m スケール)

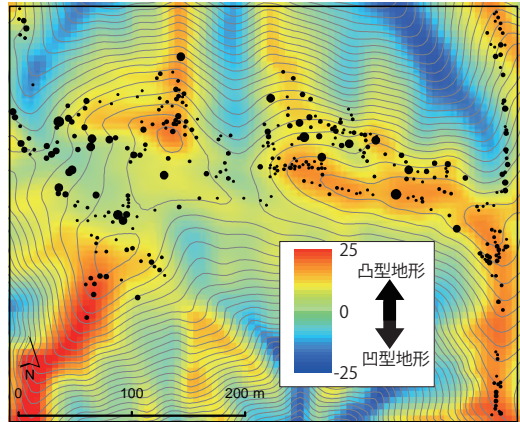


図2 調査範囲における地形情報とブナ個体の分布

(a-f: 個体群調査によるブナの個体位置とDBHを●の位置と大きさで示す。等高線は5m間隔。a: 太字は50m間隔の等高線。c-f: ラスタ解像度は5m.)

た。そして、各グループに特徴的な樹種を指標種分析 (IndVal: Dufrene and Legendre 1977) によって抽出した。指標種の結果は、IndVal値が大きい(最大1)ほど、そのグループを特徴づけており、 $p$ 値が小さいほど、その結果の信頼性が高いことを示す。本研究では $p < 0.05$ をそのグループの指標種とした。これらの解析には、R ver. 3.3.1 (R Development Core Team)、およびveganパッケージ、labdsvパッケージを使用した。

#### 4. ブナ個体群調査

ブナの分布と地形との関係を明らかにするために、調査範囲内(図1)に生育する樹高1.3m以上かつ胸高直径1cm以上のブナを対象にDBHと位置を記録した(図2a-f)。位置情報の記録には、ヤマナビ2.5(ムーブオン製NVG-M2.5)を使用した。

ブナの生育立地と地形との関係を詳細に調べるために、標高ラスタを用いて斜面方位(図2c)、傾斜度(図2d)、凹凸度のラスタ(図2e, f)をそれぞれ作成した。斜面方位は斜面の向いている方位について、北を $0^\circ$ とし時計回りに $360^\circ$ で方位を示した。凹凸度の算出には、デジタル画像処理で用いられるラブラシアン処理を応用した方法により、標高ラスタにおける各セルについて、中心セルとその周囲を取り巻くセルとの標高の変化量を計算した。これによって、地形の凹凸状況や急激な傾斜変化点などを定量的に表すことができる(0が平坦面および平滑斜面のような凹凸のない地形を示し、正の値になるほど凸型地形、負の値になるほど凹型地形を示す)。計算式は、次に示すとおりで、各変数は、目標スケールにおけるセル数( $n$ )、中心セルの標高値(Center)、中心セル以外の標高値(Surround)である。本研究においての目標スケールは、3セル×セル(15m×15m)、5セル×5セル(25m×25m)、9セル×9セル(45m×45m)、19セル×19セル(95m×95m)の4

つを設定した。

凹凸度の計算式

$$\left( n \cdot \text{Center} - \sum_{i=1}^n \text{Surround} \right) / n$$

それぞれのブナの個体位置における傾斜度、斜面方位、および凹凸度のラスタ値を抽出し、どのような地形上でブナが多く分布し、またサイズが大きくなるのかについて調べた。しかし、調査範囲内の南斜面は広い範囲でカラマツ植林になっているため、斜面方位では厳密な議論はできない可能性があることには注意したい。これらラスタの生成や演算にはArcGIS 10.3 (Esri Inc.)を使用した。

#### 5. 土壌調査

ブナ林における表層土壌の安定性を調べるために、区分された各地形型において3地点ずつ落葉層と土層の深さ(土壌の厚さ)を測定した。落葉層の測定にはメジャーを使い、土層の測定には長さ100cmの検土杖を使用した。落葉層は、山根ほか(1978)に示されている一般的な落葉層のL、F、H層とした。土層については、山根ほか(1978)に示されているA層の範囲の測定を試みたが、検土杖で調査できた範囲はすべて類似した黒土でA層とB層との境界が不明瞭であった。したがって、検土杖で測定可能な範囲においてA層・B層の全体の深さ(C層よりも上部と推定される部分までの地表からの深さ)を「土層の深さ(土壌の厚さ)」として測定した。

それら測定した落葉層と土層の深さの平均値を求め、各地形型および各調査区で比較した。また、各地形型の値と全地形型の平均値の偏差を用いることで、地形型の安定性、すなわち、どの地形型で表層土壌が深く(厚く)なりやすいのかを調べた。

## IV. 結果

### 1. 地形分類

地形分類の結果を図2bに示した。尾根型緩斜面は、横断面形が凸型を示す斜面で、傾斜は0°から20°未満となっており、尾根型緩斜面での毎木調査区の平均傾斜は10.3°と平坦な地形であった。この地形型は、調査範囲の尾根筋を中心に、幅20~150mと広く分布していた。その下位に連なる尾根型急斜面、直線型斜面、谷型緩斜面、谷型急斜面とは遷急線で区分された。

尾根型急斜面は、横断面形が凸型を示す斜面で、傾斜は20°以上からとなっており、40°を超える斜面も多くみられた。尾根型急斜面での毎木調査区の平均傾斜は、30.3°であり、急であった。その上位に連なる尾根型緩斜面や谷型緩斜面と、その下位に連なる直線型斜面とは遷急線で区分された。

直線型斜面は、横断面形が直線型を示す斜面で、30°以上が多く、最大50°を超える斜面もあった。直線型斜面での毎木調査区の平均傾斜は36°であり、急であった。この地形型は本調査範囲内で最も普遍的に分布しており、その上位に連なる尾根型緩斜面、尾根型急斜面とは遷急線で区分され、その下位に連なる谷型急斜面とは遷緩線で区分された。

谷型緩斜面は、横断面形が凹型を示す斜面で、傾斜は5°前後から20°未満となっており、谷型緩斜面での毎木調査区の平均傾斜は、12.7°であり、緩かった。その上位に連なる尾根型緩斜面と、下位に連なる谷型急斜面とは遷急線で区分された。

谷型急斜面は、横断面形が凹型を示す斜面で、傾斜は20°以上となっており、30°を超える場所も多かった。谷型急斜面での毎木調査区の平均傾斜は、29.3°であり、急な地形で谷筋に分布していた。その上位に連なる直線型斜面とは遷緩線で区分され、谷型緩斜面とは遷急線で区分された。

### 2. 毎木調査

#### 1) 全調査区における出現種と樹種構成に調査区の区分

毎木調査によって、全15調査区(7,500m<sup>2</sup>)の林分構造を調べた結果、49種833個体の樹種が出現した。全調査区に出現した種のRBAを表1に示す。表2には、地形型に応じた調査区ごとの優占種を示す。ブナは、尾根型緩斜面と谷型緩斜面の全調査区において、第1または第2の優占種となっていた。

全調査区のRBAを用いてグループ分けを行った結果、15の調査区は組成的に大きく2つのグループにわけられた(図3、表1)。1つ目のグループは、ハウチワカエデ、ブナ、アオハダの3種の出現によって指標されたグループで、尾根型緩斜面、尾根型急斜面、直線型斜面、谷型緩斜面の4つの地形型に対応していた。2つ目のグループは、イトマキイタヤ、クマシデ、ミズキの3種の出現によって指標されたグループで、このタイプは谷型急斜面のみに出現した。

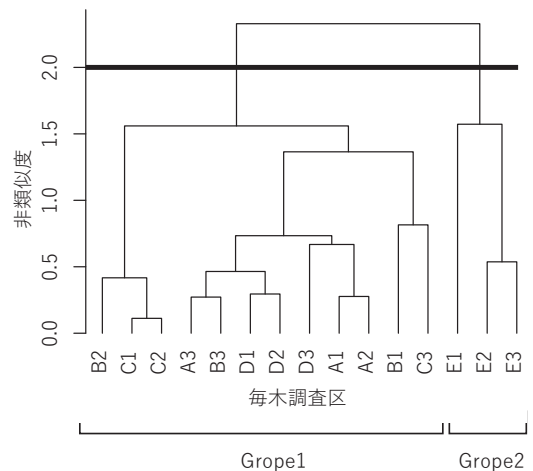


図3 各毎木調査区におけるクラスター分析による林分構造の分類

(太線はクラスターの切断レベルを示す。今回は非類似度2.0で切断し、2つのグループに分けた。)

表 1 構成樹種の RBA を用いた組成表

(\*Non-metric Multidimensional Scaling: NMDS 法による序列化を行い, Indicator value analysis: IndVal法 (Dufrene & Legendre 1997) を用いてグループに特徴的な指標種を抽出, 枠内種および太字種はその群集における有意な指標種を示す.)

群集	樹種名	Group1													Group2			IndVal法		出現回数	p値						
		A1	A2	A3	B1	B2	B3	D1	D2	D3	C1	C2	C3	E1	E2	E3	0.05	0.01	0.001								
群集1	ハウチヤカエデ	0.021	0.031	0.012	-	0.013	0.003	0.030	0.084	0.046	0.014	-	-	-	-	-	0.833	0.017	*	0.007	-	-	10	0.907	0.019	*	
	ブナ	0.222	0.297	0.236	0.067	0.001	0.370	0.320	0.318	0.589	0.025	-	-	-	-	-	0.907	0.019	*	-	-	-	10	0.833	0.035	*	
	アカハダ	0.015	0.002	0.001	-	0.009	0.014	0.001	0.042	0.020	0.020	0.022	0.010	-	-	-	0.730	0.085	-	-	-	-	9	0.730	0.085	-	
	イヌブナ	0.035	0.071	0.233	0.023	0.051	0.345	0.142	0.171	0.111	0.011	0.348	0.310	-	-	-	0.667	0.162	8	-	-	-	8	0.667	0.169	8	
	クマシロモ	0.024	0.025	0.004	-	0.002	0.060	0.059	0.088	0.064	-	-	-	-	-	-	0.583	0.174	7	-	-	-	7	0.583	0.174	7	
	ヒトシロカエデ	0.003	0.019	0.012	-	0.033	0.004	0.014	0.015	0.015	-	-	-	-	-	-	0.500	0.326	6	-	-	-	6	0.500	0.326	6	
	ミスズナ	0.082	0.199	0.129	0.422	0.014	-	0.001	0.001	0.001	0.002	0.004	0.004	-	-	-	0.385	0.555	7	-	-	-	7	0.385	0.555	7	
	アズキナン	0.009	0.000	0.000	0.048	0.005	-	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.041	-	-	0.401	0.566	8	-	-	-	8	0.401	0.566	8	
	クリ	0.369	0.165	-	0.041	0.100	0.022	-	0.010	0.002	-	0.003	0.006	0.006	0.013	-	0.250	0.676	3	-	-	-	3	0.250	0.676	3	
	ナツツバキ	0.023	-	-	-	0.012	0.022	-	0.008	0.008	0.001	0.026	0.004	0.004	-	-	0.685	0.169	8	-	-	-	8	0.685	0.169	8	
	リョウブ	0.002	0.006	-	-	0.003	0.003	-	0.008	0.008	0.001	0.026	0.004	0.004	-	-	0.719	0.150	7	-	-	-	7	0.719	0.150	7	
	コハウチヤカエデ	0.044	0.023	0.014	0.042	0.015	0.022	0.055	0.014	0.026	0.001	0.026	0.006	0.006	0.013	-	0.250	0.676	3	-	-	-	3	0.250	0.676	3	
	マンサク	0.003	-	0.000	0.042	0.024	0.024	0.006	0.014	0.001	0.001	-	-	-	-	-	0.739	0.156	6	-	-	-	6	0.739	0.156	6	
	ツグ	-	0.000	0.001	-	0.019	-	-	0.000	0.000	-	0.000	0.007	0.005	-	-	0.834	0.014	10	-	-	-	10	0.834	0.014	10	
	アブラヤシ	-	0.000	0.001	-	0.037	-	-	0.017	-	-	-	-	-	-	-	0.250	0.702	3	-	-	-	3	0.250	0.702	3	
	イヌカエデ	-	-	-	0.117	-	-	-	0.109	0.185	0.080	0.080	0.257	-	-	-	0.231	0.734	6	-	-	-	6	0.231	0.734	6	
	ウラカエンユクカエデ	-	0.005	0.001	-	-	-	-	0.007	0.036	0.000	0.008	0.000	-	-	-	0.167	1.000	2	-	-	-	2	0.167	1.000	2	
	マロウツバキ	-	-	-	-	-	-	-	0.006	0.002	0.020	-	-	-	-	-	0.167	1.000	2	-	-	-	2	0.167	1.000	2	
ウツクスナギ	-	-	-	-	-	-	-	-	0.002	-	0.085	-	-	-	-	0.167	1.000	2	-	-	-	2	0.167	1.000	2		
モミ	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0.015	-	-	-	-	0.083	1.000	1	-	-	-	1	0.083	1.000	1		
クワジロモミ	-	-	-	-	-	-	-	0.187	-	-	-	-	-	-	-	0.083	1.000	1	-	-	-	1	0.083	1.000	1		
オオヤマザクラ	-	-	-	-	-	-	-	0.022	-	-	-	-	-	-	-	0.083	1.000	1	-	-	-	1	0.083	1.000	1		
ミツバツツジ	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0.083	1.000	1	-	-	-	1	0.083	1.000	1		
エンコクカエデ	-	-	-	-	-	-	-	0.000	-	-	-	-	-	-	-	0.083	1.000	1	-	-	-	1	0.083	1.000	1		
ジュウカナンバ	0.029	-	-	-	-	-	-	0.000	-	-	-	-	-	-	-	0.083	1.000	1	-	-	-	1	0.083	1.000	1		
サヤガクシ	-	-	-	-	-	-	-	0.000	-	-	-	-	-	-	-	0.083	1.000	1	-	-	-	1	0.083	1.000	1		
カサヤシ	0.015	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0.083	1.000	1	-	-	-	1	0.083	1.000	1		
ハリモミ	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0.083	1.000	1	-	-	-	1	0.083	1.000	1		
アザビ	0.000	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0.083	1.000	1	-	-	-	1	0.083	1.000	1		
シナノキ	-	0.012	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0.083	1.000	1	-	-	-	1	0.083	1.000	1		
群集2	イトヤキイタチ	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0.138	0.009	0.080	3	-	-	-	3	0.667	0.021	**	
	クマシロモ	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0.100	0.055	0.240	5	-	-	-	5	0.654	0.030	*	
	ミズナ	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0.162	0.256	3	-	-	-	3	0.654	0.030	*	
	オオヤマザクラ	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0.444	0.028	5	-	-	-	5	0.566	0.050	5	
	ウリハダカエデ	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0.010	0.184	11	-	-	-	11	0.801	0.078	11	
	サウシバ	0.003	0.071	0.008	-	0.014	0.048	0.017	0.030	0.023	0.010	0.023	0.044	-	-	-	0.015	0.085	6	-	-	-	6	0.528	0.093	6	
	ミヤマザクラ	0.012	0.055	-	-	0.027	-	0.011	-	-	-	-	-	-	-	-	0.000	0.073	4	-	-	-	4	0.404	0.125	4	
	カサヤカエデ	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0.139	0.076	1	-	-	-	1	0.333	0.226	1	
	トチノキ	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0.076	0.007	1	-	-	-	1	0.333	0.226	1
	シロガシ	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0.043	-	1	-	-	-	1	0.333	0.248	1
	アカハカエデ	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0.043	-	1	-	-	-	1	0.333	0.248	1
	オオハナツツジ	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0.043	-	1	-	-	-	1	0.333	0.248	1
	カシカエデ	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0.007	0.002	6	-	-	-	6	0.306	0.411	6
	コヤマザクラ	0.013	0.039	0.068	-	0.044	0.059	0.054	0.015	0.041	0.000	0.000	0.000	0.451	-	-	0.019	-	11	-	-	-	11	0.567	0.445	11	
	コヤマザクラ	0.008	-	-	-	-	-	-	0.004	0.004	0.003	0.003	0.003	0.161	-	-	0.161	-	4	-	-	-	4	0.326	0.553	4	
	コヤマザクラ	0.000	0.000	0.007	-	0.005	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0.030	-	4	-	-	-	4	0.300	0.621	4	
	アサダ	0.044	0.010	0.006	-	-	-	-	0.045	0.020	0.001	0.001	0.001	0.405	-	-	0.405	-	6	-	-	-	6	0.310	0.659	6	
	オオヤマザクラ	-	-	-	-	-	-	-	0.022	0.001	-	-	-	0.009	-	-	0.009	-	3	-	-	-	3	0.205	0.846	3	



表2 各地形型および各毎木調査区における優占樹種とそのRBA  
(優占種判定法 (Ohsawa 1984) により各調査区における優占樹種を算出.)

地形型	調査地	優占樹種数	第1優占樹種	第2優占樹種	第3優占樹種	第4優占樹種	第5優占樹種	第6優占樹種	第7優占樹種	第8優占樹種
尾根型緩斜面	A1	3	クリ 0.37	ブナ 0.22	ミズナラ 0.08	-	-	-	-	-
	A2	6	ブナ 0.25	ミズナラ 0.20	クリ 0.16	イヌブナ 0.07	サウシバ 0.07	ミヤマザクラ 0.06	-	-
	A3	4	ブナ 0.30	イヌブナ 0.29	ミズナラ 0.13	ホソエカエデ 0.13	-	-	-	-
尾根型急斜面	B1	3	ミズナラ 0.42	オオヤマザクラ 0.19	イヌシデ 0.12	-	-	-	-	-
	B2	1	イヌブナ 0.69	-	-	-	-	-	-	-
	B3	2	ブナ 0.37	イヌブナ 0.35	-	-	-	-	-	-
直線型斜面	C1	1	イヌブナ 0.95	-	-	-	-	-	-	-
	C2	1	イヌブナ 0.81	-	-	-	-	-	-	-
	C3	5	イヌシデ 0.26	クリ 0.24	ブナ 0.16	ミズナラ 0.14	アズキナシ 0.08	-	-	-
谷型緩斜面	D1	8	ブナ 0.32	イヌブナ 0.14	ウラゲエンコウカエデ 0.11	サウシバ 0.07	ホソエカエデ 0.07	ヒトツバカエデ 0.06	コハウチワカエデ 0.06	ホオノキ 0.05
	D2	4	ブナ 0.32	ウラゲエンコウカエデ 0.18	イヌブナ 0.17	ハウチワカエデ 0.08	-	-	-	-
	D3	1	ブナ 0.59	-	-	-	-	-	-	-
谷型急斜面	E1	4	アサダ 0.41	ミズメ 0.16	トチノキ 0.14	イタヤカエデ 0.14	-	-	-	-
	E2	7	ミズキ 0.24	サウシバ 0.18	オオイタヤメイゲツ 0.16	ミヤマザクラ 0.08	シオジ 0.08	ホソエカエデ 0.07	クマシデ 0.06	-
	E3	3	ホオノキ 0.45	オオイタヤメイゲツ 0.26	ミズキ 0.13	-	-	-	-	-

## 2) 尾根型緩斜面

尾根型緩斜面の3調査区は全て40m×20mの調査区で、面積合計は2,400m<sup>2</sup>であった。出現した種は34種で、調査対象の樹木は359個体であった。尾根型緩斜面における出現種のBAを図4に示す。BAは上位5種をみると、ブナ31.3m<sup>2</sup>/ha、クリ21.2m<sup>2</sup>/ha、イヌブナ18.0m<sup>2</sup>/ha、ミズナラ15.3m<sup>2</sup>/ha、ホソエカエデ6.2m<sup>2</sup>/haの順に高かった。RBAはブナ25.8%、クリ17.5%、イヌブナ14.8%、ミズナラ12.6%、ホソエカエデ5.1%となっており、5種の合計は75.8%となった。

BA上位5種の直径階分布を図5に示す。この地形型のBA上位5種について、ブナは、DBH1~15cmの幹が多く、20~40cmや、50~80cmの中経木や大径木までまばらに分布し、逆J字型を示していた。クリは11~15cmの幹はなく、15~55cm中経木や大径木の間分布している。イヌブナは1~15cmの幹が多く、15~40cmの幹も比較的多く出現し、85~90cmの幹もみられ、ブナと同様に逆J字型を示した。ミズナラはどの直径階も、単木で出現することが多かった。ホソエカエデは20~40cmの間

で、3個体みられただけであった。

## 3) 尾根型急斜面

尾根型急斜面は、10m×10mの調査区が1つ、20m×20mの調査区が2つで、面積合計は900m<sup>2</sup>であった。出現した種は21種で、調査対象の樹木は223個体であった。尾根型急斜面における出現種のBAを図4に示す。この地形型のBA上位5種は、ミズナラ41.3m<sup>2</sup>/ha、イヌブナ31.4m<sup>2</sup>/ha、ブナ20.9m<sup>2</sup>/ha、オオヤマザクラ18.2m<sup>2</sup>/ha、イヌシデ11.9m<sup>2</sup>/haとなっていた。RBAはミズナラ25.1%、イヌブナ19.1%、ブナ12.7%、オオヤマザクラ11.1%、イヌシデ7.3%で、5種の合計は68.0%となった。

BA上位5種の直径階分布を図5に示す。この地形型のBA上位5種について、ミズナラは15~40cmの間に単木的に分布していた。イヌブナは1~10cmに数多く分布し、10~50cmの間も比較的多く、逆J字型を示していた。ブナ、オオヤマザクラ、イヌシデは幹数が少ないため、どの階層も単木的に分布するだけであった。

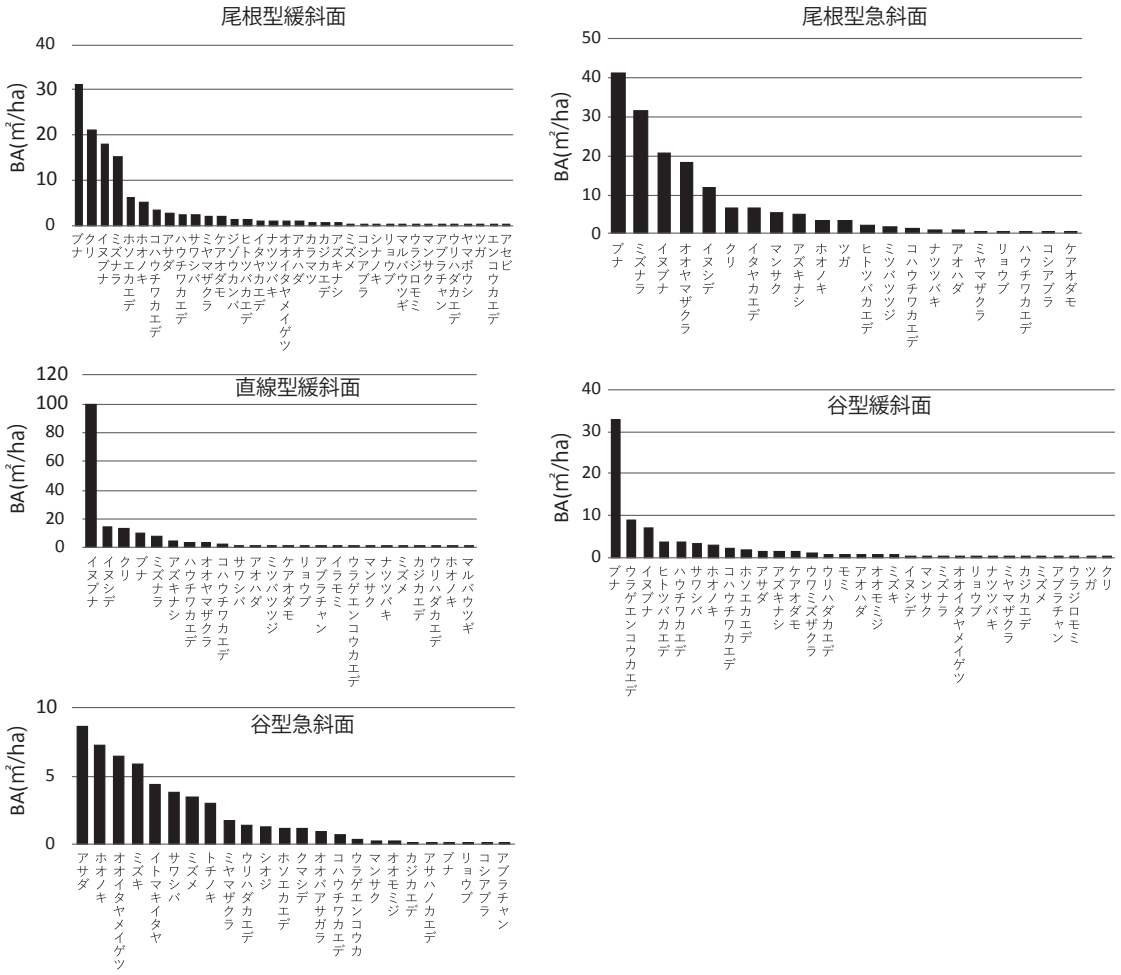


図4 各地形型の毎木調査区に出現した樹種のBA

#### 4) 直線型斜面

直線型斜面は10m×10mの調査区が2つ、20m×20mの調査区が1つで、面積合計は600m<sup>2</sup>あった。出現した種は24種で、調査対象の樹木は157個体であった。直線型斜面における出現種のBAを図4に示す。この地形型のBA上位5種は、イヌブナ99.2m<sup>2</sup>/ha、イヌシデ14.2m<sup>2</sup>/ha、クリ13.2m<sup>2</sup>/ha、ブナ10.5m<sup>2</sup>/ha、ミズナラ8.0m<sup>2</sup>/haとなっており、イヌブナが他の種に比べて圧倒的に高い値となっていた。RBAはイヌブナ60.0%、イヌシデ8.6%、クリ8.0%、ブナ6.4%、ミズナラ4.8%となっており、5種の合計は87.8%となった。

BA上位5種の直径階分布を図5に示す。イヌブナは1~15cmまで数多く分布し、15~50cmの間も比較的多く分布しており、逆J字型となっている。イヌシデ、クリ、ブナ、ミズナラは幹数が少ないため、各階層に単木的に分布するのみであった。

#### 5) 谷型緩斜面

谷型緩斜面は40m×20mの3調査区で、面積合計は2,400m<sup>2</sup>となった。出現した種は31種で、調査対象の樹木は355個体であった。谷型緩斜面における出現種のBAを図4に示す。BA

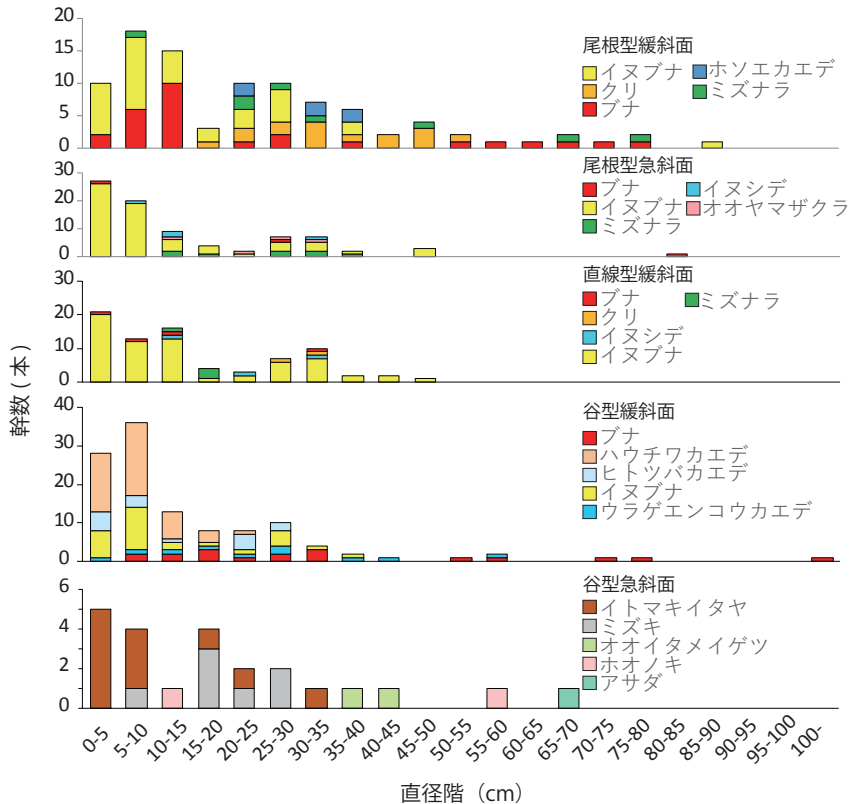


図5 各地形型の毎木調査区におけるBA上位5種の直径階分布

上位5種をみると、ブナ32.9m<sup>2</sup>/ha、ウラゲエンコウカエデ8.8m<sup>2</sup>/ha、イヌブナ7.1m<sup>2</sup>/ha、ヒトツバカエデ3.8m<sup>2</sup>/ha、ハウチワカエデ3.8m<sup>2</sup>/haとなっており、ブナが他の種より大きな値となっていた。RBAはブナ42.0%、ウラゲエンコウカエデ11.3%、イヌブナ9.1%、ヒトツバカエデ4.8%、ハウチワカエデ4.8%となり、5種の合計は72.0%となった。

BA上位5種の直径階分布を図5に示す。この地形型のBA上位5種について、ブナは5～35cmの間で連続的に分布し、50～60cm、70～80cm、100cm以上の樹木もみられ、小径木から大径木まで連続的に分布していることがわかる。ウラゲエンコウカエデも1～45cmまで連続的に分布し、55～60cmの樹木もみられた。イヌブナは1～10cmの樹木が多く、10～40cmの

樹木まで連続的に分布した。ヒトツバカエデは1～30cmの樹木まで分布しているが、それ以上の大径木はみられなかった。ハウチワカエデは1～10cmの樹木が多く、10～25cmまで分布したが、25cm以上の樹木はみられなかった。

#### 6) 谷型急斜面

谷型急斜面は20m×20mの3調査区で、面積合計は1200m<sup>2</sup>となった。出現した種は24種で、調査対象の樹木は94個体であった。谷型急斜面における出現種のBAを図4に示す。BA上位5種をみると、アサダ8.7m<sup>2</sup>/ha、ホオノキ7.3m<sup>2</sup>/ha、オオイタヤメイゲツ6.5m<sup>2</sup>/ha、ミズキ5.9m<sup>2</sup>/ha、イトマキイタヤ4.3m<sup>2</sup>/haとなり、他の地形型の上位5種と比べると全体的に低い値となった。RBAはアサダ16.6%、ホオノキ

13.9%、オオイタヤメイゲツ12.4%、ミズキ11.3%、イトマキイタヤ8.3%となり、5種の合計は62.5%となった。

BA上位5種の直径階分布を図5に示す。この地形型のBA上位5種について、アサダは65~70cmに1本、ホオノキは10~15cm、55~60cmで1本ずつ、オオイタヤメイゲツは35~45cmで2本、ミズキは5~30cmの間で分布し、イトマキイタヤは1~35cmの間で分布し、逆J字型に近いパターンとなった。

### 3. ブナ個体群調査

ブナ個体群調査では合計313個体（尾根型緩斜面231本、尾根型急斜面48本、直線型斜面8本、谷型緩斜面24本、谷型急斜面2本）が出現した（図2、6）。ブナ個体群調査における全地形型（調査範囲全体）でのブナの直径階分布については、DBH1~15cmの樹木が多く、DBH15から100cm以上まで連続的に分布しており、逆J字型を示していた（図6）。

各地形型でブナの直径階分布を示す（図6）。尾根型緩斜面では小径木が多く、中経木や大径木も比較的多く出現し、逆J字型を示していた。尾根型急斜面ではDBH1~35cmまで連続的に分布し、DBH 40~50cm、80~85cmの樹木も出現した。直線型斜面では、DBH 1~15cm、30~35cmの階層に単木的に分布するのみであった。谷型緩斜面では、DBH 5cmから100cm以上の各階層に、数は多くないが連続的に分布した。谷型急斜面ではDBH 5~15cmの間に2本出現するのみであった。

ブナのDBH 1~10cmを小径木、DBH 10~30cmを中経木、DBH 30cm以上を大径木として、各地形型でその幹数を比較した（図7）。この図をみると、尾根型緩斜面では中経木が一番多く、次に小径木、大径木と続き、同様のパターンは尾根型急斜面でも同じであった。直線型斜面は小径木が多く、中経木と大径木は同じ幹数であった。谷型緩斜面は大径木が一番多

く、次に中経木、小径木という順になった。谷型急斜面は小径木、中経木ともに1本出現したのみであった。

各斜面方位においてサイズの階級別に出現個体数を集計した結果を図8に示す。一番ブナが多かったのは、北西向き斜面（NW:315-360°）で85本であった。次に西北向き斜面（WN:270-315°）で77本、北東向き斜面（NE:0-45°）で74本出現した。最も少なかったのは東南向き斜面（ES:45-90°）で18本となり、ブナの出現は、北向き斜面において他の斜面方位より多い結果となった。大径木では、NW28本とNE17本に偏っていた。小中径木でも、NEからNWに多く分布する傾向にあった。

凹凸度と傾斜度によるブナの分布とサイズの関係を表した図9を示す。この結果によると、ブナの大径木は緩傾斜地だけではなく、急傾斜地においても多く分布していた。しかし、急傾斜地に分布するブナは、尾根型（凸型）地形に偏って分布する傾向があった。いっぽうで谷型（凹型）地形でのブナの分布は小さいスケール（15m×15m）における緩傾斜地に比較的偏って分布していた。さらに、ブナの分布と凹凸度との関係についてスケールを変えながらみると、15m×15mのスケールでは、凹凸度が負の値の領域、すなわち谷型（凹型）地形にも多く分布していたが、スケールを25m×25m、45m×45m、95m×95mと大きくするに従って、凹凸度が正の値の方向へ、すなわち尾根型（凸型）地形へ分布が推移した。

### 4. 土壌調査

各調査区における土壌調査の結果を図10aに示す。調査区のほとんどの土が黒土であったが、一部の調査区（B1、C1、C2、E2）では礫が多く混じった土がみられた。尾根型緩斜面は、土の形態は黒土が多く、落葉層、土層ともに厚く堆積していた。尾根型急斜面では、礫質な土が多く、特に調査区B1で落葉層、土層は、と

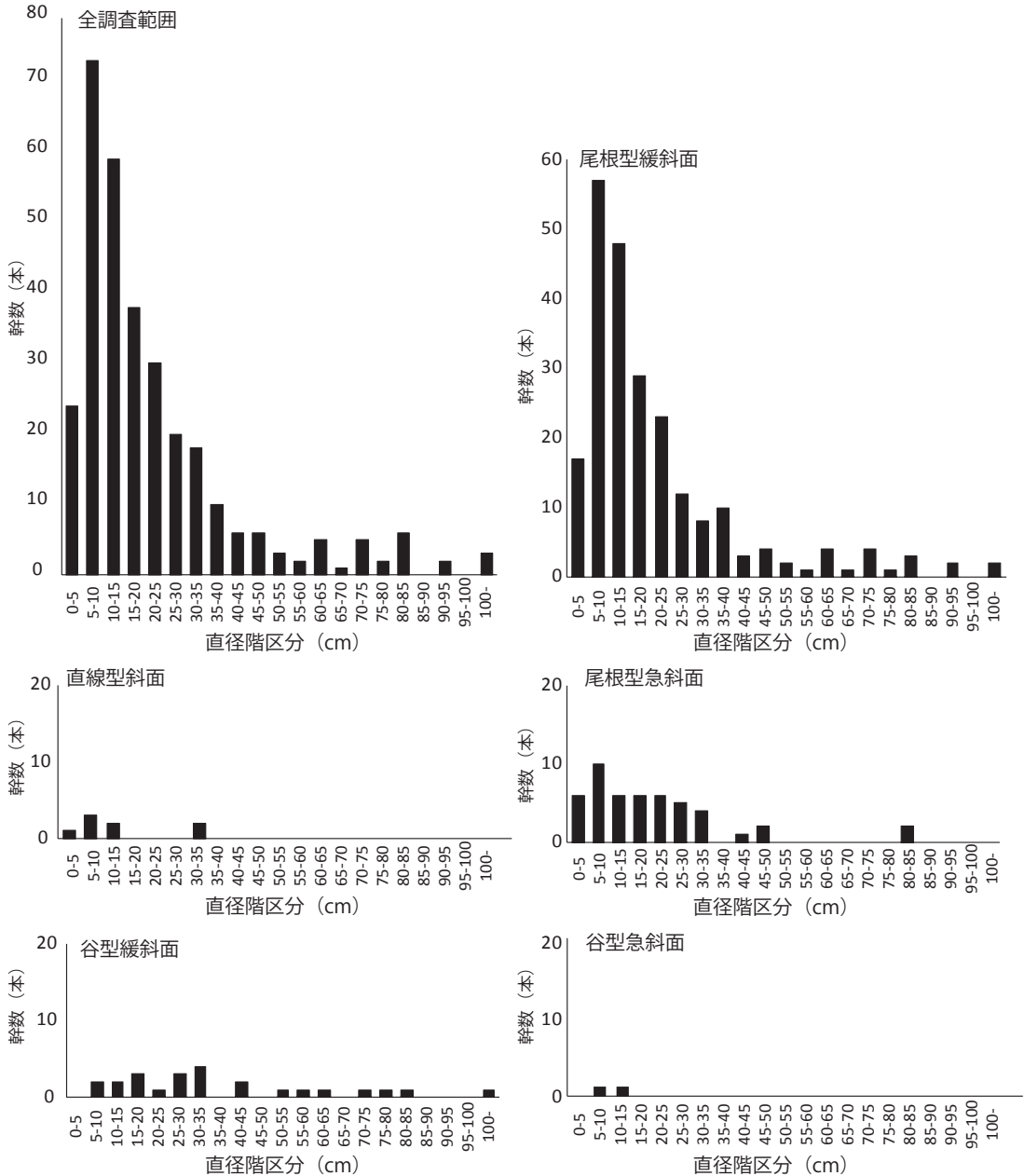


図6 個体群調査による調査範囲全域および各地形型におけるブナの直径階分布

もに薄かった。他の2つの調査区では、黒土が多く、落葉層、土層はともに厚かった。直線型斜面では、特に調査区C1、C2において礫質の土が多く、全ての調査区において落葉層、土層がともに薄かった。谷型緩斜面では、黒土で、

落葉層、土層はともに厚かった。谷型急斜面では、落葉層、土層はともに厚かった。各地形型における落葉層と土層の平均とそれらの偏差を図10bに示す。この結果によると、落葉層の平均値は高い順に谷型急斜面、尾根型緩斜面、尾

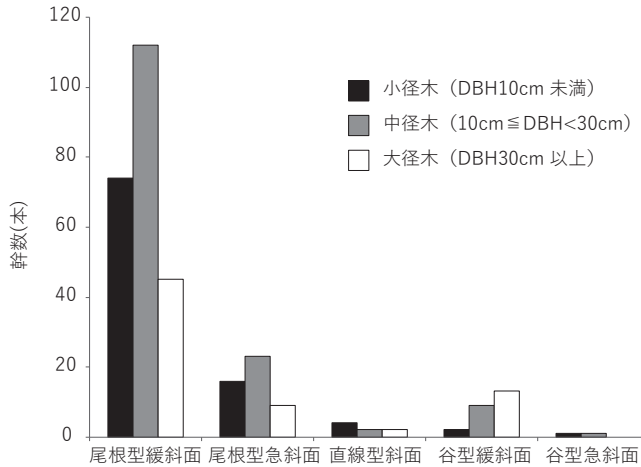


図7 個体群調査による各地形型におけるブナの小径木・中径木・大径木の幹数比較

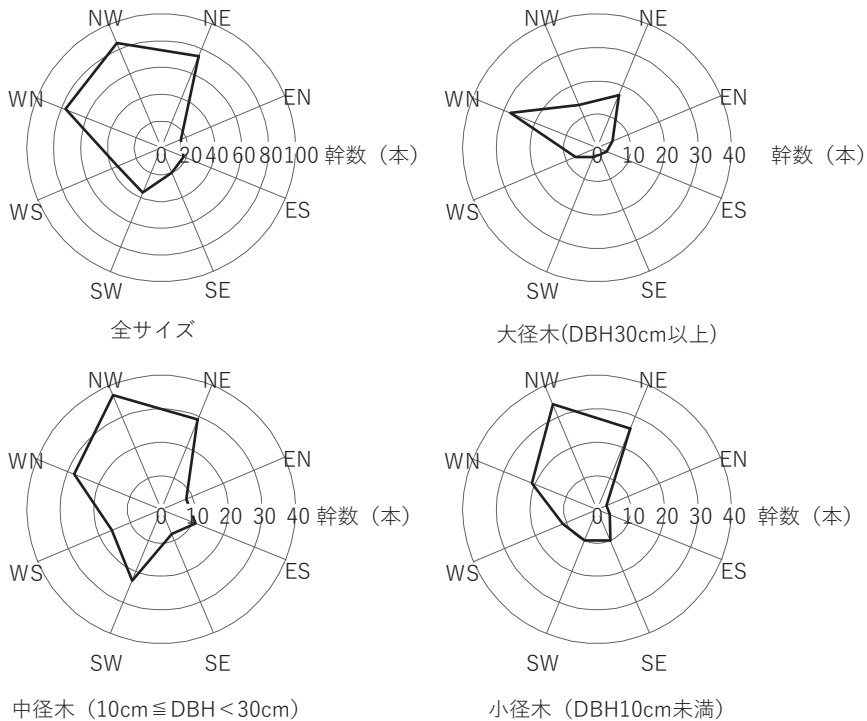


図8 各斜面方位における個体群調査のサイズ別のブナ出現数

(NE = 北東向き斜面: 0-45°, EN = 東北向き斜面: 45-90°, ES = 東南向き斜面: 90-135°, SE = 南東向き斜面: 135-180°, SW = 南西向き斜面: 180-225°, WS = 西南向き斜面: 225-270°, WN = 西北向き斜面: 270-315°, NW = 北西向き斜面: 315-360°.)

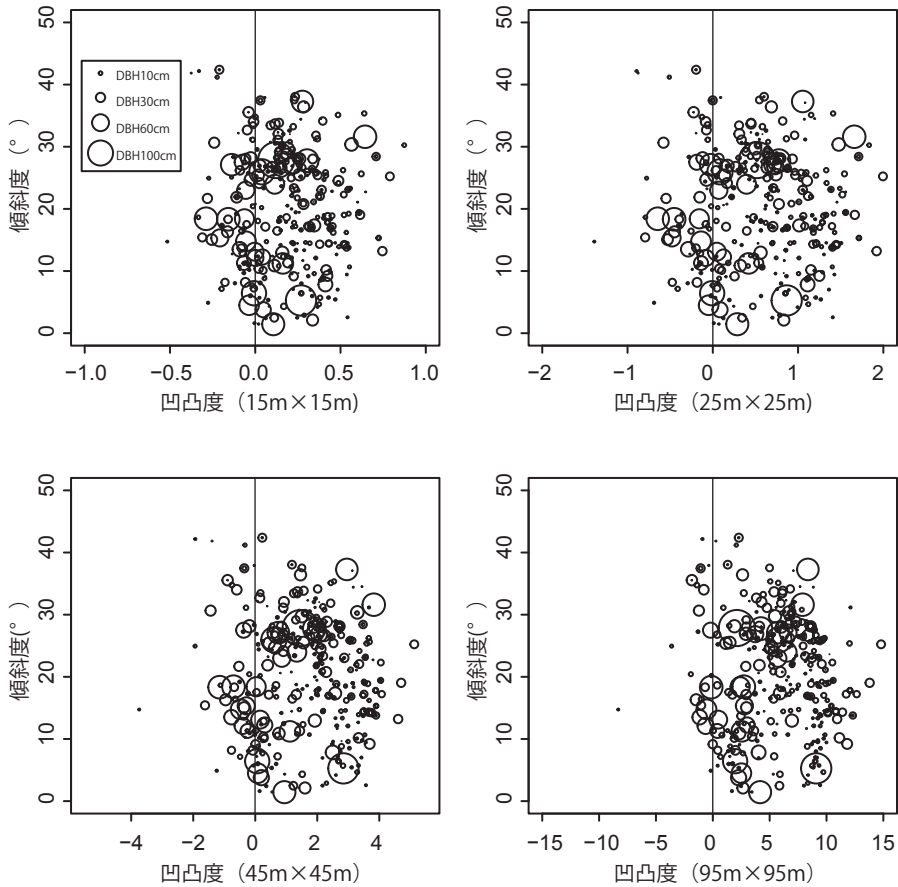


図9 異なるスケールの凹凸度と傾斜度における個体群調査のブナのサイズ分布  
 (凹凸度はそのスケールでの地形の凹凸度を評価したものであり、0の値で平坦面および平滑斜面、正の値になるほど凸型地形(尾根型斜面)、負の値になるほど凹型地形(谷型斜面)を意味する。個体群調査によるもの。)

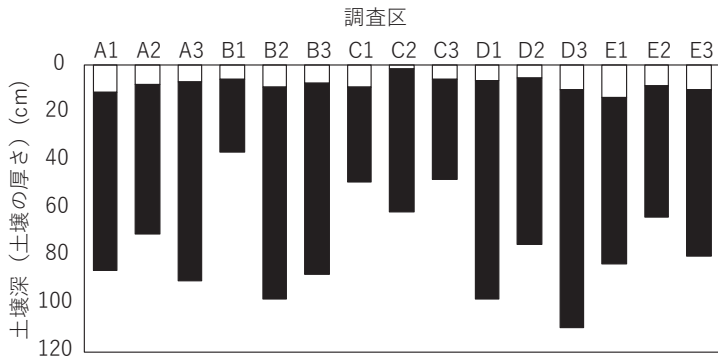
根型急斜面、谷型緩斜面、直線型斜面となった。土層の平均値は高い順に、谷型緩斜面、尾根型緩斜面、尾根型急斜面、谷型急斜面、直線型斜面となった。各地形型の落葉層、土層の偏差を調べた結果によると、落葉層においては、谷型急斜面が2.7cmと高い値を示し、直線型斜面が-2.4cmと低い値を示した。土層においては、谷型緩斜面が19.3cm、尾根型緩斜面が5.7cmと高い値を示した。いっぽうで、直線型斜面は、-20.7cmと非常に低い値を示した。尾根型急斜面と谷型急斜面では平均よりは低いものの、著しい低さは示さなかった。

## V. 考察

### 1. ブナ林およびブナ個体群の生育立地

まず、本調査地域におけるブナ林やブナ個体群の分布や生育立地についてとりまとめる。本調査地域においてブナがよく生育して個体数も多かったのは尾根型および谷型の緩斜面であった。特に尾根型緩斜面と谷型緩斜面においてはブナが高い優占度を示した(表1、2)。尾根型急斜面においてはブナに加え、ミズナラとイヌブナなど他樹種も優占していた(表1、2)。とくに谷型緩斜面においては、大径木のブナが多かった(図6、7)。これらの斜面は、小地形ス

(a) 各調査区における落葉層と土層の土壤深（土壌の厚さ）



(b) 各地形型における落葉層と土層の土壤深（土壌の厚さ）

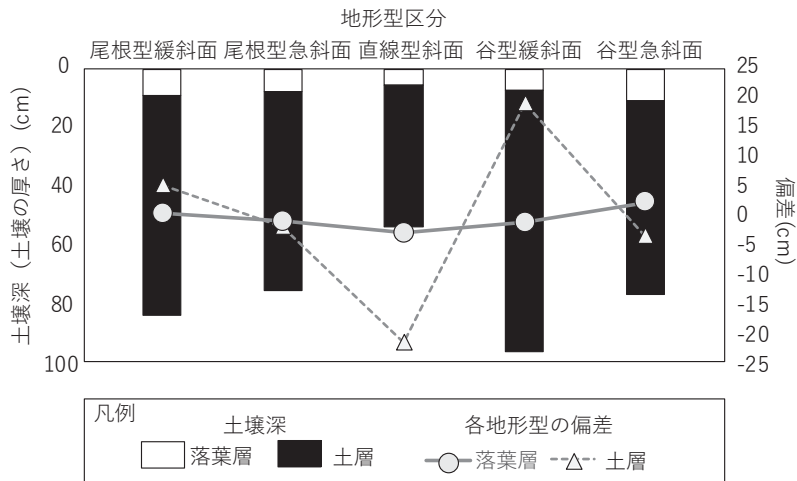


図10 各調査区 (a) および各地形型 (b) の落葉層と土層の土壤深（土壌の厚さ）

ケールの尾根-谷構造（本研究で地形分類に用いた垂小地形スケールよりもやや大きいスケール）からみると、いずれも尾根部（平尾根）に相当する。本研究におけるブナの分布と地形凹凸度との関係について、小さなスケールの地形凹凸度においては凹型地形にも分布がみられるが、スケールを大きくすると凸型に偏ることも、このことに起因すると考えられる（図9）。したがって、本研究でみられたブナの多い谷型緩斜面は、小地形スケールにおける平尾根を刻む小起伏の谷型地形であったといえる。いっぽう

で、平尾根の下方に位置する直線型斜面、谷型急斜面におけるブナの出現はごく一部に限られていた（図2b）。それら急斜面では、ブナの優占度は低く、イヌブナやミズキ、ホオノキ、カエデ類、シデ類などが優占種となっていた（図表1、2）。

太平洋型ブナ林が尾根に多く生育していることについては、原（2006）や永戸・島井（1998）が定性的に述べている。また、地形分類は行っていないが、ブナ個体の位置を地形図に示した定量的な調査は、小泉（1998）や小川ほか



(2008)が行っており、太平洋側の冷温帯林においてはブナが尾根に多いことが明らかにされている。神奈川県丹沢山地の冷温帯の1つの集水域で樹木の分布調査を行った研究においても、ブナはスケールの大きな尾根型地形に大きな個体が分布しやすいことが示されている (Kitagawa *et al.* 2014)。本研究では、以上のように従来、観察・記載されてきた太平洋型ブナ林が尾根型斜面に多いという現象を、亜小地形スケールの地形分類にもとづいて定量的に明らかにすることができた。とくに、小地形スケールの平尾根を刻む谷型緩斜面にもブナが多く生育し得ることを明らかにした。

次に太平洋型ブナ林が平尾根やそれを刻む浅い谷に多く生育する要因について、今回の調査ではそれら地形において土壌が厚く堆積していることや、斜面における地表の安定性が重要であると推測された。このような斜面における地表の安定性は、一般的に遷急線の上下で異なる (Sakai and Ohsawa 1993, 1994; Hara *et al.* 1996; Nagamatsu and Miura 1997)。その要因として、遷急線の上側では、土壌の移動は少なく、地表が安定しているのに対し、遷急線より下側では崩壊などの地表攪乱が起りやすいからだとされている。このことは斜面上における樹木分布と強く関係しており、こうした地表の安定性と樹木分布に着目した研究は多い (Sakai and Ohsawa 1993, 1994; Hara *et al.* 1996; Nagamatsu and Miura 1997; Enoki 2003; 澤田ほか 2005; Ito *et al.* 2007; 伊藤ほか 2012; 小川・沖津 201; Kitagawa *et al.* 2014; Kondo and Sakai 2015 *etc.*)。ブナ林を含む冷温帯林に関する先行研究では、土壌が厚く堆積した地形 (永戸・島井 1998) や、土層は薄いが高斜面の安定性が高い尾根型地形 (小川ほか 2008) にブナの分布がみられると述べている。Kitagawa *et al.* (2014) は、ブナのBAが大きくなりやすい環境について、土壌の厚い尾根型地形であることを示している。本調査地においても、ブナが多く出現し

た尾根型・谷型の緩斜面では落葉層、土層ともに厚く、斜面の安定性が高いと推測される (図10a, b)。いっぽうで、ブナの分布の少なかった直線型斜面では、落葉層と土層ともに薄く、礫が多い土の形態であったため、斜面の安定性が低いと推測される (図10a, b)。したがって、本地域のブナ林の立地にも土壌や斜面の安定性が重要であると考えられる。

これに関連して、福嶋・岡崎 (1995) は、日本海型ブナ林が優占する西中国山地において、山頂部に湿性型のブナ林が形成される要因について、平坦な地形や多量の降水および火山灰由来の土壌の保水性といった複合的な効果によるものであると指摘している。このような現象は広い範囲のブナ林で確認されており、「平尾根効果」と呼ばれている (福嶋 2005)。本研究調査地の平尾根 (尾根型緩斜面とそれを浅く刻む谷型緩斜面) 上の林床では、シカによる食害が増加する前の2004年の段階においては、ヤマタイミンガサをはじめとしてオクモミジハマ、オオバショウマのような、適潤性からやや湿った立地を指標する草本が生育していた (写真3ほかの写真記録による)。本調査地で見ら



写真3 林床でヤマタイミンガサが優占する平尾根上のブナ林  
(2004年7月17日撮影.)

れた現象が福嶋(2005)により規定された平尾根効果そのものであるとは現段階では言い切れないが、ブナ林の分布に平坦に近い尾根型の地形や土壌が重要な要素であるという点では類似している。

ただし、太平洋側の山地域において、本調査地域でみられたような平尾根は、どこにでも均等に分布しているわけではないし、分布していたとしても必ずしも広い面積をもっているわけではない。そのため、本研究でみられた平尾根やそれを刻む浅い谷でブナが優占して更新も順調な現象は、太平洋側の尾根型斜面上に成立する夏緑広葉自然林において普遍的な現象なのではなく、山頂平坦面(清水 2000)が本調査地域程度の面積で広がっている立地に限定された現象なのではないかと推察される。さらには、本調査地域の平尾根でブナが優勢だった要因の一つとして、安定立地で繁茂しやすいササ類の生育がほとんどみられなかったことも関わっているのかもしれない。現在の気候下では太平洋型ブナ林の維持が難しい地域が多いのだとすると、本調査地域でみられた事例は、太平洋側のササのない山頂平坦面がブナ個体群のレフュジアとして機能しつつある現象といえるのかもしれない。

いっぽうで、斜面方位とブナ個体の分布を照らし合わせた図2cおよび図8をみると、ブナ個体群は本調査地の中央を東西に走る平尾根の南側(南向)の斜面では少なく、北側(北向)の斜面に偏って出現した。本調査地の南側ではかつて植栽されたカラマツが林冠層で優占する林分が少なからず広がっていたので、本結果におけるブナ出現の南北の偏りについては、カラマツ植林の影響を受けている可能性は少なからず考えられる。しかし、カラマツ樹冠下でもブナ個体の生育はみられた(現地を確認)ことから、中央の平尾根の南北におけるブナ個体群分布の偏りが自然的要因によって生じた可能性も否定できない。

奥日光と奥鬼怒地域においても同様の傾向が確認されており、その理由として、北向き斜面では日照時間が短く残雪があり、ブナ林が雪の保護を受けるためと述べている(織戸・星野 1997)。本調査地域でも平年値メッシュデータによると、12月に7cm、1月21cm、2月25cm、3月18cm程度の積雪が確認できた。したがって、北向き斜面に残雪が残る可能性が高いと考えられる。実際に筆者が2017年3月5日に調査地に訪れた際にも北向き斜面で残雪が確認されている。本研究の調査地域と雪の多い奥日光や奥鬼怒地域では積雪環境が大きく異なるが、本調査地においてブナの分布が北向き斜面に多いことは、初春の残雪が大きな影響を及ぼしている可能性が高いと考えられる。

## 2. ブナ林およびブナ個体群の更新

本調査地における太平洋型ブナ林は、調査範囲全体を通してみると直径階分布が逆J字型を示しており(図6)、更新に不利な点は見当たらなかった。したがって、調査範囲全体でみると今後もブナの更新はしていくと考えられる。各地形型それぞれにおいてブナの直径階分布をみると、尾根型緩斜面においては、大径木だけでなく、後継樹となる小径木が多く、逆J字型を示していた(図6)。したがって、今後も順調に更新していくと考えられる。尾根型急斜面においては、尾根型緩斜面に比べると個体数は少なく(図6、7)、単木的に分布する傾向にあった(図2b)。しかし、直径階分布についてみると小径木から中径木まで連続的に分布しており、繁殖している可能性の高い大径木もみられた(図6、7)。したがって、今後も更新していくと考えられる。谷型緩斜面においてはサイズが連続的であり、大径木が特に多かった(図6、7)、したがって、今後も更新していく可能性が高いと考えられる。いっぽうで、直線型斜面と谷型急斜面ではブナの個体数は極端に少なく、特に大径木はほとんど見られなかった(図

5、6)。したがって、ここではブナの更新は難しいと考えられる。

以上のように、本調査地における太平洋型ブナ林の更新について、調査範囲全体ではブナの直径階分布が逆J字型を示し、後継樹も多かったことから、全体的に更新は順調であると考えられる。特に尾根型緩斜面では直径階分布が逆J字型を示し、尾根型急斜面、谷型緩斜面では各階層に連続的であったことから、これらの地形型においてブナは更新していく可能性が高い。しかし、本地域において、尾根型の地形と直線型斜面ではブナと同属であるイヌブナも多かった(表1、2、図5)。イヌブナの直径階分布も連続的であり、今後はブナとイヌブナの種間競争も十分に考えられる。イヌブナは、萌芽能力が高く、ブナよりも地表攪乱に強い樹種であることが知られている(大久保 2002)。また、谷型緩斜面においてはイヌブナに加え、カエデ類も多くみられた(表1、2、図5)。このように、地表攪乱の起こる可能性が高い斜面や谷地形においては、今後の攪乱体制次第では他樹種にとって有利な環境となり、今後ブナの更新が阻害される可能性もある。日本海型のブナ林は種組成が単純でブナ純林状の相観を示すのに対し、本地域のような太平洋型ブナ林は様々な夏緑広葉樹が混成する(藤田 1987; 島野・沖津 1993, 1994; Homma *et al.* 1999; Homma 2001; Shimano 200; 島野 2007)。このような太平洋型ブナ林における多様な樹種の共存について、Masaki *et al.* 1992は、攪乱の規模や頻度に応じた樹種ごとの更新ニッチの違いによる結果であると述べている。さらに特定の地形型においてのみ優占する樹種は、その地形型に由来する特異な環境下において他種より有利な生態的戦略を有している可能性が高い(酒井 1997)。今後は、ブナ以外の樹種との種間関係や各地形型における詳細な攪乱体制なども考慮に入れて、本地域のブナ林およびブナ個体群の更新について議論していくことが課題である。

### 3. 太平洋型ブナ林の立地と更新

太平洋型のブナ林では日本海型ブナ林に比べ更新が不順であることが指摘されている(Homma 2001; Shimano 2006)。太平洋型ブナ林の更新について、関東周辺のブナ自然林で調査を行った島野・沖津(1994)によると、太平洋型ブナ林は日本海型ブナ林に比べると後継樹が圧倒的に少ないため、今後ブナは衰退しブナ以外の高木性樹種が優占していくと述べている。いっぽうで、太平洋型ブナ林において、ブナの更新や個体群維持は順調であるとした研究例もいくつか報告されている。例えば、関東北部の高原山でブナ・イヌブナ林の15年間の森林動態を調査した松本ほか(2012)は、15年間では優占種の割合や種組成に大きな変化はみられず、当面はブナ・イヌブナが優占する森林が維持されると結論づけている。また、澤田ほか(2005)は、秩父山地の天然林において、ブナは後継樹もよく出現しており、安定した個体群維持を行っているとして述べている。本調査地では、尾根型緩斜面では直径階分布が逆J字型を示し、尾根型急斜面、谷型緩斜面では各階層に連続的に分布していた(図4)。したがって、本調査地のブナ林も現在は更新しており、当面のブナの個体群維持は可能と考えられる。

太平洋型ブナ林の更新の阻害要因として、島野(1998)は寡雪な環境をあげている。寡雪な環境ではブナの種子の乾燥および凍結、水分ストレスなどの物理的な制限と齧歯類や大型哺乳類による種子の摂食圧の強さ、実生や稚樹の食害などの生物的な制限を引き起こすとしている。特に、齧歯類はブナ堅果の主要な捕食者であることが知られており、ブナの発芽や実生の消長に大きな影響を及ぼしていると考えられる(Shimano and Masuzawa 1998)。したがって、積雪の存在はブナの種子や実生を捕食者から保護することで、生存率を高めることに貢献していると考えられる。

本間(2003)は、ブナ林植生が積雪によって

影響を受けるプロセスについてまとめている。

その中で、少雪地におけるブナの種子生産から実生定着、実生バンク形成までに至る「初期更新」について調べている。それによると、少雪環境下では多雪地環境に比べて昆虫による種子への被害率が高くなることや、種子の越冬期間に乾燥・菌害・ネズミによる食害によって健全な種子密度が大幅に低下すると述べている。さらに太平洋側少雪地帯のブナ林ではこれら複数の因子が累積することで、健全種子密度が種子生産から実生発生までのわずか半年間にほとんどゼロに近い値まで低下していた。特に乾燥害・ネズミによる食害はともに積雪深と負の相関を持ち、積雪とブナ個体群更新の関係性は緊密であると結論付けている。

本調査地では、尾根型緩斜面と谷型緩斜面でブナが特に多く分布・更新しており、そこは地形条件や土壌条件から地表の安定性が高いと推測された。さらに、その中でも、長期間積雪が残しやすいと考えられる北向き斜面でブナの立木個体が多かった。したがって、本研究においても積雪がブナの分布・更新に強く関係していると言える。小出・持田(2012)では、太平洋型ブナ林の更新に影響する環境要因を広域的に調べた結果、最大積雪深よりも冬季の温度の方が重要であった。これについては、一時的な最深積雪量よりも、少ない積雪量であってもそれが時間的に長く根雪として維持される環境下においてブナの更新が順調になる可能性を指摘している。したがって、本調査地においても冬季に長期間積雪が残しやすいと考えられる北向き斜面で緩傾斜、もしくは凹地のような立地環境下であれば、地域的には寡雪環境であっても、局所的にはブナの更新適地となっている可能性がある。

## 引用文献

- Dufrene, M. and Legendre, P. 1997. Species assemblages and indicator species: the need for a flexible asymmetrical approach. *Ecological Monographs* 67: 345-366.
- Enoki, T. 2003. Microtopography and distribution of canopy trees in a subtropical evergreen broad-leaved forest in the northern part of Okinawa Island, Japan. *Ecological Research* 18: 103-113.
- 藤田 昇. 1986. 日本海型ブナ林と太平洋型のブナ林の組成と構造. *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. *Acta Phytotax Geobotanica* 38: 311-329.
- 福嶋 司. 2005. 平尾根効果. 福嶋 司・岩瀬 徹編著『図説 日本の植生』136-138. 朝倉書店.
- 福嶋 司・岡崎正規. 1995. 西中国山地の山頂部に発達する湿性型ブナ林とその立地環境. *日本森林学会誌* 77: 463-473.
- 福嶋 司・高砂裕之・松井哲哉・西尾孝佳・喜屋武豊・常富 豊. 1995. 日本のブナ林群落の植物社会学的新体系. *日本生態学会誌* 45: 79-98.
- 原 正利. 2006. 東日本太平洋側におけるブナを含む森林群落の生態地理的特徴. *植生学会誌* 23: 137-152.
- Hara, M., Hirata, K., Fujihara, M. and Oono, K. 1996. Vegetation structure in relation to micro-landform in an evergreen broad-leaved forest on Amami Ohshima Island, south-west Japan. *Ecological Research* 11: 325-337.
- 原 英俊. 2008. 四万十帯. 日本地質学会編『日本地方地質誌 3 関東地方』92-96. 朝倉書店.
- Homma, K. 1999. Effects 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. 2001. Effects of Snowfall on the Species Composition and Population Structure of Siebold's Beech (*Fagus crenata* Blume) Forest in Echigo Mountains, Central Japan. *Bulletin of the Niigata University Forests* 34: 1-16.
- 本間航介. 2003. ブナ林背腹性の形成要因. *植生史研究* 11: 45-52.
- Ito, H., Ito, S., Matsuda, A., Mitsuda, Y. and Buckley, G. P.

2007. The effect of micro-topography on habitat segregation and tree species diversity in a warm temperate evergreen broadleaved secondary forest in southern Kyushu, Japan. *Vegetation Science* 24: 171-182.
- Ito, S., Marutani, T. and Shimizu, O. 2012. Patch mosaic distribution of overstory vegetation in a riparian buffer strip along a meandering V-shaped valley of Oyabu creek, central Kyushu, southwestern Japan. *Japanese Journal of Forest Environment* 54: 7-17.
- 菊池多賀夫. 2001. 『地形植生誌』. 東京大学出版会.
- 吉良竜夫. 1948. 温量指数による垂直的な気候帯の分かち方について—日本の高冷地の合理的利用のために—. *寒地農学* 2: 47-77.
- Kitagawa, R., Kondo, H. and Sakai, A. 2014. Spatial pattern of forest structure mediated by topography in a steep mountain basin in West Tanzawa, Japan. *Journal of Forest Research* 19: 205-214.
- 小出 大・持田幸良. 2012. 太平洋側ブナ个体群の更新に与える冬季気温およびシカの影響. *日本森林学会誌* 94: 68-73.
- 小泉武栄・鈴木由告・清水長正. 1988. 『多摩川流域の森林立地に関する地形・地質学的研究』とうきょう環境浄化財団.
- Kondo, H. and Sakai, A. 2015. Micro-landform Structure and Tree Distribution in Subalpine Riparian Area of V-shaped Valley, Minami Alps, Central Japan. *Geographical review of Japan* 88B: 23-37.
- Masaki, T., Suzuki, W., Niiyama, K., Iida, S., Tanaka, H. and Nakashizuka, T. 1992. Community structure of species-rich temperate forest, Ogawa Forest Reserve, central Japan. *Vegetatio* 98: 97-111.
- 丸山祐一. 2002. いろいろな地形分類の方法. 大矢雅彦ほか著『地形分類図の読み方・作り方 改訂増補版』58-69. 古今書院.
- 松本健太郎・逢沢峰昭・松本陽介・大久保達弘. 2012. 関東北部高原山におけるイヌブナ・ブナが優占する太平洋型ブナ成熟林の15年間の森林動態. *森林立地* 54: 73-80.
- Minchin, P. R. 1987. An evaluation of relative robustness of techniques for ecological ordinations. *Vegetatio* 69: 89-107.
- 宮脇 昭編著. 1985. 『日本植生誌 中部』至文堂.
- 森廣信子・磯谷達宏・島田和則・中 涼子・野上圭子. 1999. 雲取山北東斜面の落葉広葉樹林(1) 森林構造の概要. *東京都高尾自然科学博物館報告* 18: 1-11.
- Nagamatsu, D. and Miura, O. 1997. Soil disturbance regime in relation to micro-scale landforms and its effects on vegetation structure in a hilly area in Japan. *Plant Ecology* 133: 191-200.
- 永戸 健・島井誠司. 1998. 奥武蔵, 子の山のブナ林. *大東文化大学紀要* 36: 153-172.
- 永戸 健・島井誠司. 2010. 奥秩父山地大持山のブナ林について. *大東文化大学紀要* 48: 8-17.
- 中静 透. 2010. ブナ. *日本樹木誌編集委員会編『日本樹木誌1』* 577-590. 日本林業調査会.
- 小川滋之・小松陽介・沖津 進. 2008. 外秩父山地において基盤岩の違いにより規定されるブナの立地特性. *地域研究* 49: 1-13.
- 小川滋之・沖津 進. 2012. 外秩父山地の地すべり地における微地形と植生分布の関係. *地域研究* 52: 24-30.
- Ohsawa, M. 1984. Differentiation of vegetation zones and species strategies in the subalpine region of Mt. Fuji. *Plant Ecology* 57: 15-52.
- 大久保達弘. 2002. イヌブナの萌芽特性及びイヌブナ天然林の更新に関する研究. *宇都宮大学農学部演習林報告* 38: 1-86.
- 織戸明子・星野義延. 1997. 奥日光・奥鬼怒地方冷温帯林における種組成・構造の南北斜面間での差異. *植生学会誌* 14: 77-89.
- 酒井暁子. 1997. 高木性樹種における萌芽の生態学的意味. *種生物学研究* 21: 1-12.
- Sakai, A. and Ohsawa, M. 1993. Vegetation pattern and microtopography on a landslide scar of Mt. Kiyosumi, central Japan. *Ecological Research* 8: 47-56.
- Sakai, A. and Ohsawa, M. 1994. Topographical pattern of the forest vegetation on a river basin in a warm-temperate hilly region, central Japan. *Ecological Research* 9: 269-280.
- 澤田晴雄・大久保達弘・梶 幹男・大村和也. 2005. 秩父山地山地帯天然林における植生型および樹種个体群の空間分布と地形依存性. *日本森林学会誌* 87: 293-303.

- 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. 2007. ブナ林の更新とその地理的変異. 植生情報 11: 26-42.
- Shimano, K. 2006. Differences in beech (*Fagus crenata*) regeneration between two types of Japanese beech forest and along a snow gradient. *Ecological research* 21: 651-663.
- Shimano, K. and Masuzawa, T. 1998. Effect of snow accumulation on survival of beech (*Fagus crenata*) seed. *Plant Ecology* 134: 235-241.
- 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. 日本生態学会誌 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. 日本生態学会誌 44: 283-291.
- 清水長正 2000. 中・東部の中生層からなる山々 (関東山地と秩父盆地). 貝塚爽平ほか編『日本の地形 4 関東・伊豆小笠原』102-103. 東京大学出版会.
- Tamura, T. 1981. Multiscale landform classification study in the hills of Japan (II). *Science Reports of Tohoku University, 7th Series (Geography)* 31: 85-154.
- 富田 崇. 2004. 『山梨県松姫峠付近の落葉広葉樹林における主要構成樹種の更新状況について』国士舘大学文学部史学地理学科地理・環境専攻平成16年度卒業論文.
- Uemura, S. 1989. Snowcover as a factor controlling the distribution and speciation of forest plants. *Vegitatio* 82: 127-137.
- 山梨県. 1991. 『土地分類基本調査 丹波・三峰 5万分の1』山梨県.
- 山根一郎・松井 健・入沢周作・岡崎正規・細野 衛 1978. 『図説 日本の土壌』朝倉書店.
- 吉永秀一郎・武内和彦. 1986. 多摩丘陵西部小流域の地質条件と斜面地形. 東北地理 38: 1-15.