

北海道のブナ林に関する植物社会学的研究*

福嶋 司・梨本 真**・渡辺 至***
(緑地保全学研究室)

Phytosociological Studies on the Beech Forest in Hokkaido, Japan.

Tukasa HUKUSIMA, Makoto NASHIMOTO & Itaru WATANABE
(Laboratory of Nature Conservation)

Abstract

The purpose of this study was to establish a preliminary system of the beech forest vegetation in Hokkaido, Japan. The investigations were performed in the Oshima peninsula where constitutes the northern limit of distribution of Japanese beech (*Fagus crenata* Blume). The beech forests of Japan Sea side type has been systemalized phytosociologically based on our own observations and earlier publications by other authors. In respect to the floristic composition, the beech forest in Hokkaido was distinguished significantly from the beech forest in Japan Sea side region of Honshu. The composition of the forest showed a floristically transitional aspect between the beech forest of Japan Sea side type and broad leaved tree-conifer mixed forest (Pan mix forest zone by Tatewaki 1955) in the main area of Hokkaido. The beech forest in Hokkaido has been identified by its floristic composition as association, *Sasokurilensis-Fagetum crenatae* Suzuki 1949, which might be included in the alliance, *Sasofagion crenatae*. This association was subdivided into the following 6 subassociations and 6 variants which showed special floristic compositions and habitat conditions.

A. *Dryopteris crassirhizoma* subassociation : A-a. *Carex dolichostachya* var. *glaberrima* variant, A-b. typical variant.

B. *Dryopteris austriaca* subassociation.

C. Typical subassociation.

D. *Ilex crenata* var. *paludosa* subassociation.

E. *Tripetaleia paniculata* subassociation : E-a. typical variant, E-b. *Shortia soldanelloides* var. *magna* variant.

F. *Pinus parviflora* var. *pentaphylla* subassociation : F-a. *Ilex rugosa* variant, F-b. *Clethra binervis* variant.

はじめに

北海道のブナ林は我国におけるブナの分布の北限地帯に位置するもので、渡島半島の黒松内低地帯以西に分布している。館脇 (1958) によれば、北海道のブナ林は海拔 1m から 500m あるいは 700m に及ぶ幅広い垂直植生帯を形成し、個体としては時に 1000m にまで分布していたようである。しかし、現在ではこの林の大部分が伐採され、その跡はミズナラやイタヤカエデを主体とする

落葉広葉樹林やアオトドマツの植林地に変化している。

北海道のブナ林の群落学的研究成果としては鈴木 (1949)、館脇 (1953, '58)、前田 (1958)、Sasaki (1964, '70)、福嶋ら (1983) 等の報告をみることができる。しかし、北海道のブナ林全体を本州以南のブナ林と対比して考察した報告はないようである。

本研究は北海道に残存するブナ林を広く調査し、これまでの報告と比較考察することによって北海道のブナ林の組成的特徴と植物社会学的位置について明らかにしよ

* 本研究の成果の一部は、昭和58年日本生態学会第30回において発表

** 電力中央研究所

*** 函館営林支局計画課

うとしたものである。

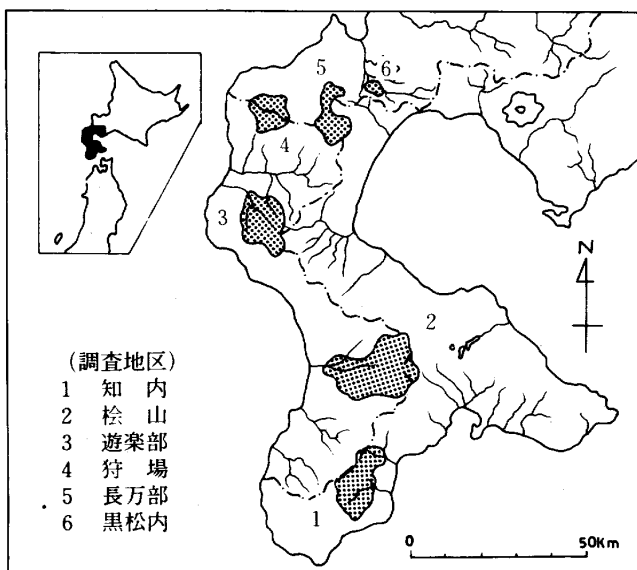
本研究を行なうにあたり函館営林支局,同管内の函館,木古内, 桧山, 東瀬棚, 今金, 黒松内の各営林署の方々には多大の御助力をいただいた。各営林署の多くの方々の支援なしには本研究は遂行できなかったであろう。ここに厚くお礼申し上げる。また, 本報告を草するにあたり高橋啓二教授には数多くの御助言をいただいた。感謝申し上げます。

調査地の概要

調査は函館営林支局管内の渡島半島のブナ天然林で行なった。調査地は第1図に示す6地区である。次に各調査地区の概要を示す。

1. 知内地区

この地区は最も南の調査地区で半島南部の津軽海峡に面する地域である。館脇(1948)によれば, ここは北海道のブナ林分布地のうち最もhaあたりの材積の多い地域である。現実にブナの生長は良好である。また, この地区は前田(1958)の調査地域でもある。調査地は木古内営林署管内の知内川流域の碁盤坂(1196林班, 以後番号は林班を示す), カラン沢(1063, 1064), チリチリ沢(1019), 湯ノ里(1098)と木古内川流域のトンガリ沢(179), 峠沢(167, 170)の6ヶ所である。このうち, トンガリ沢流域の一部は地形が急峻で尾根にキタゴヨウ, アオトドマツなど針葉樹種の優占する林が小面積に分布している。他の5ヶ所は地形的に緩斜面の占める割合が高く広い面積にわたり良好なブナ林が発達している。



第1図 北海道のブナ林調査地区の位置図

Fig. 1. The map showing the survey area. The stations investigated area shown with numbers 1-6.

この地区でブナおよびブナ林の分布をみるとセツ岳(957m)では900mまでブナが生育する。ブナ林帯は600m以下で形成され, 700mにまでブナ林が上昇している。今回の調査では上記6ヶ所の海拔75~470mの間に28の植生調査資料を得た。

2. 桧山地区

この調査地区は2つの営林署管内にまたがる。その1つは津軽海峡に面した斜面の調査地で函館営林署管内の茂辺地川支流の東股川流域(139, 142)のものである。ここではキタゴヨウを主とし, アオトドマツ, ヒノキアスナロ(ヒバ)を混生する針葉樹林が尾根上にまれに出現する。他は日本海側の桧山営林署管内であり, 調査地点は管内の4ヶ所に分散している。厚沢部川支流の濁川(26)での調査地は鈴木(1949)の調査地に最も近いものである。営林署員の話によれば, 鈴木はこの濁川流域と, この流域と尾根をはさんで対する泉沢流域の2ヶ所で調査を行なっている。しかし, 鈴木が調査したブナ林は全て伐採されそこはアオトドマツの植林地に変わっている。厚沢部川支流の鶉川流域での調査地(480, 481)は急峻な地域でありそこに分布するキタゴヨウの林はその林の分布北限地として天然記念物に指定されている。同じ厚沢部川支流の矢櫃川流域(216)では尾根部にヒノキアスナロの群落, 斜面中部以下にはブナ群落がそれぞれ分布している。そして, 両者は純粋な意味においての混交林をほとんど形成しないようである。土橋(298)での調査地は測定数は少ないがこの地区での低海拔地の尾根型を代表するものである。

この桧山地区において, 上記5ヶ所の調査地を結ぶ線の中に位置する乙部岳(1017m)についてブナ林の分布をみると, 海拔800m前後の山腹斜面にまでブナ林が分布しており, 上部のダケカンガ林やチシマザサ群落と接している。今回は海拔120~500mの間に18測定を行なった。

3. 遊楽部地区

この地区は東瀬棚営林署管内の太櫓川流域において, 広くブナ林が残る支流のポン金ヶ沢流域(280, 283)と, 同じ川の支流で保護林として残された東股川流域の若松(241)の2ヶ所を含んでいる。そのうち, 低海拔地の283, 241林班では斜面のブナ林中にアオトドマツの単木が混生することが多い。Sakaki(1964, '70)の太櫓, 遊楽部の資料は太櫓岳(1053m), 遊楽部岳(1276m)の山腹部からの測定である(Sakakiの調査に同行した営林署員の談話)。しかし, そこも鈴木が桧山の場合と同じく伐採されアオトドマツの植林地へと変わっていた。

遊楽部岳 (1276m) ではブナ林が海拔 800m にまで分布している。今回の調査では海拔 120~560m の間に15の調査資料を得た。

4. 狩場地区

調査地は狩場山 (1520m) の南斜面と北斜面の山腹部にそれぞれ位置する。南斜面の調査地は東瀬棚営林署管内の利別川支流の真駒内川上流域 (130, 140) のものである。ここではミズナラ林, アオトドマツ植林の分布が広い。北斜面の調査地は黒松内営林署管内の千走川上流域 (387, 396, 398) のものであり, ブナ林帯の中部から上限までの測定である。この地域では緩斜面が支配的で準平原的な地形の地域が広がっている。そして, そのブナ林ではアオトドマツの混交する割合が高い。

狩場山 (1520m) ではブナは海拔 800~850m にまで分布し, 700m までは林帯を形成している。今回の調査では狩場山の南北の斜面において, 海拔 515~720m の範囲で18の植生調査資料を得た。

5. 長万部地区

この地区は, 狩場山の東に連続する山脈のうち, 長万部岳 (972m) をはさんでその南と北の2ヶ所の測定地点からなっている。すなわち, 南は今金営林署内の利別川上流域のカニカン岳 (981m) の山腹 (174, 179, 194), 北は黒松内営林署管内の大平川上流域 (153, 154, 156) である。

今回の調査では上記2ヶ所の海拔 320~485m の間から7つの調査資料を得た。

6. 黒松内地区

この地区は黒松内営林署管内の歌才のブナ林 (515林班, 残存面積 99.4ha) であり, 朱太川の西岸に位置している。この林は北限地帯のブナ林として天然記念物に指定されている。地形は全体に比較的ゆるやかで緩傾斜の占める割合が高い。

今回は海拔 90~190m の間に12測定を行なった。

調査方法

調査は1981年と'82年の7, 8月に行なった。各地区において, 可能な限りの地形タイプと, 可能な限りの高度幅の中で調査を行なうことを心がけた。選ばれた地点のブナ林においては群落の均質部で Br.-Bl. school (Braun-Blanquet 1964) の方法に従って植生調査を行なった。調査時には代表的な地点において土壌断面の調査も行なった。この植生調査の結果, 98の調査資料を得て組成表を作成した。

結果および考察

1. 北海道と本州日本海側のブナ林の組成比較

北海道のブナ林は本州日本海側のブナ林と多くの組成的共通性をもっており同一群集として扱われることが多かった (鈴木1954, '55, '56, '70; Sasaki 1964, '70ほか)。しかし, 渡島半島南部のブナ林と北陸地方 (白山) のブナ林との組成比較を行なった結果 (福嶋ら1983) によれば, 両地域には類似する種の結びつきからなる植生単位が分布する。北海道のブナ林は本州のそれに比べ種組成の単純化と一部の種の分布立地の特定化が起っている。北海道のブナ林に特徴的な種としてアオトドマツ, ツルツゲなどの分布が認められるなど共通点と相違点が認められた。今回, 北海道のブナ林のより詳しい組成的性質について知るために北陸地方以北の日本海型ブナ林の常在度による組成比較を行なった。第1表はその結果を示すものでありその中には北海道黒松内地域から福井県北部までの資料が地域毎に北から南へ配列されている。この常在度表作成に際しては, 5測定以上のオリジナルな調査結果を含む報文を引用し, その中でも調査地が区分できるものに関しては区分した。また, 1地域のブナ林を2つの群集に区分する宮脇らの群集概念による資料は今回の地域毎のブナ林の組成を知るという観点からこれを合一し常在度を算出した。この常在度表中に使用された資料は第1表の下段に示した通りである。この表中には示されていないが, 同様な観点から別に作成した中国地方のブナ林の常在度表, Sakaki (1970) の示した全国のブナ林の常在度表とも種組成の比較を行なった。これらの資料を整理した結果, 地理的分布を異にしている4つの種群 (I~IV) にまとめることができた。そして, 各種群はさらに地理的分布の相異により細分され8つの種群に区分された。

I. 北海道のブナ林に特徴的に出現する種

Iのアオトドマツ, ツルツゲの2種は北海道のブナ林に出現する。このうち, アオトドマツはその分布が北海道に限られその中でも分布南限地である知内から北へ移る程, この種のブナ林中に生育する頻度が高い傾向にある。ツルツゲは本州では東北地方のブナ林 (下北半島; 宮脇ら1980; 早池峰山; Saito et al. 1977, 月山・葉山; 石塚ら1975) にも出現している。しかし, この種の本州における分布の中心は亜高山帯の森林にある。北海道における上記2種の分布の中心は黒松内以北にありブナ林のみに強い結びつきをもつ種とは考えられない。しかし, ブナ林中におけるこれらの種の生育は北海道のブナ林を本州のものから区別する識別種としての役割をもつ

ている。

Ⅱ. 本州日本海側のブナ林には多く出現するが北海道のブナ林に欠除またはまれな種

種群Ⅱにまとめられた16種は本州日本海側のブナ林では高い常在度で生育するが北海道のブナ林に欠除するかまたは分布地域が渡島半島南部に限られる種である。しかし、これは得られたブナ林の資料のみによる検討結果でありこれらの種が北海道の他地域、他の森林に分布しないということではない。この種群はさらに地理的分布域を異にする3つのタイプに細区分できる。すなわち、Ⅱ-a. ウワミズザクラ、ヒトツバカエデ、ショウジョウバカマ、イワウチワは東北地方から北陸地方までの本州日本海側のブナ林に分布するもの。Ⅱ-b. ミヤマカンズゲ、シノブカグマ、タムシバ、ツノハシバミ、マルバマンサク、ミヤマイタチシダの各種は東北地方から中国地方までの日本海側各地のブナ林に生育しているもの。Ⅱ-c. リョウブ、ウリハダカエデ、コハウチワカエデ、コミネカエデは北海道を除く本州、中国、九州のブナ林に広く分布する種である。

Ⅲ. 北海道と本州日本海側のブナ林に共通的に出現する種

種群Ⅲは27種から構成されておりこの中には日本海型ブナ林を特徴付ける常緑地這性低木やブナ-チシマザサ群団の標徴種としての性格をもつ種も多く含まれている。この種群の中はさらに地理的分布を異にする3つのタイプに細区分できる。すなわち、Ⅲ-a. オオバクロモジ、マイズルソウ、ムラサキヤシオ、ミネカエデ、ハナヒリノキ、ケタシマラン、オオバスノキ、アカミノイヌツゲ、ツバメオモトの各種は中国地方を除く、北陸以北のブナ林（一部、近畿地方）に分布するもの、Ⅲ-b. ヒメモチ、チシマザサ、ツクバネソウ、ヒメアオキ、コヨウラクツツジは上記Ⅲ-aの領域に加え中国地方の氷ノ山（一部の種は大山、比婆山まで）にまで分布する。Ⅲ-c. ハウチワカエデ、ヤマソテツ、アクシバ、ハイイヌガヤ、エゾエズリハ、ツルリンドウ、ツルアリドウシ、コバノトネリコ、ユキザサ、シラネワラビ、トチバニンジン、ナライシダ、ホソバトウゲシバは北海道のブナ林と本州日本海側山地のブナ林に広く分布しているものである。

Ⅳ. わが国のブナ林に広く分布している種

ブナ、オオカメノキをはじめとする種群Ⅳの種は広い分布領域をもちわが国のブナ林の上級単位（オーダー、クラス）を特徴付ける可能性をもつか、あるいは随伴種

としての性質をもつ種の集合である。

この常在度表でみる限り北海道のブナ林は本州のものに比べ種組成の単純化を起しており種類組成の相違を示している。それは種群Ⅰ、Ⅱの対立的分布、すなわち、北海道のブナ林における特有な種の出現と本州のブナ林と共通する種の減少である。しかも、北海道で欠除、弱化する種のほとんどは本州の山地帯から低山帯にかけて広く分布する種である。北海道の桧山以北と本州の姥屋敷以南の資料では组成的に良くまとまっている（ただし八幡平については全ての構成種が示されてはならず不明である）。それらの間の地区、すなわち、津軽海峡をはさんだ北海道の知内地区と本州北部の下北、津軽の両半島地区の間は2つのタイプの移行部にあたるとみることができる。これは両地区において種群Ⅰ、Ⅱの種の分布の類似性と他地域との相違性による。この両地区では亜高山性の森林群落を成立させる山岳に乏しく、かつ、ブナ林が低海拔地（海拔15~50mよりブナ林が分布、渡辺1938）から分布しており群落タイプの変化にも乏しいこと。またそれらの地域は緩斜面が支配的で乾性立地に乏しいことなどが共通点としてあげられる。このことはタケシマラン、ツバメオモトに代表される亜高山帯の森林との共通種、ショウジョウバカマ、イワウチワ、マルバマンサクなど乾性立地に分布することの多い種などの欠除、弱化として反映されているようである。しかし、一方では本州北部のものにおいてウワミズザクラ、ミヤマカンズゲ、シノブカグマ、ミヤマイタチシダの高い常在度、タムシバ、ツノハシバミ、コハウチワカエデの個々の出現が認められ北海道のブナ林との相違を示し、より強く本州のブナ林的性質を示している。地史的にみて第四紀の気候変動は我が国の植物群落の形成とその分布に重大な影響を与えている。しかし、津軽海峡は植物群の移動に対して障害とはならなかった（堀田1974）。また、種群Ⅰ、Ⅱを構成する種の大部分は散布が比較的容易で生育地を拡大しやすい風散布や動物散布のものである。しかしながら現実には両地域で組成の相違が生じている。これらのことから北海道のブナ林を本州のそれとは区分して考えることが望ましい。その相違は群集ランクに位置するものと考えられる。しかし、種群Ⅲに含まれる日本海型ブナ林の共通種（群団の標徴種）をもつことによってブナ-チシマザサ群団には所属するものと考えられる。

北海道において、ブナの北限以北ではエゾマツ、トドマツに代表される針葉樹とミズナラ、ダケカンバなど落葉広葉樹が混生した針広混交林が形成される（館脇1955など）。今回の検討結果によれば、①針広混交林に多く出現する種群Ⅰの種は半島を南下するにつれて出現頻度

が減少する傾向にある。②本州日本海側のブナ林に共通する種群Ⅱのうち、本州の山地帯から低山帯にかけて分布することの多い種が欠除、弱化する。これらにより北海道のブナ林は北の針広混交林と南の日本海側のブナ林との段階的な移り変りの部分にあたるものとみることができる。

2. 北海道のブナ林の群集について

鈴木 (1949) は北海道の桧山地方を原記載の地とするブナ-チシマザサ群集 (*Saso kurilensis*-*Fagetum crenatae*) を報告した。鈴木 (1952) はこの群集を日本海型ブナ林の群集として位置付けハウチワカエデ、ハイイヌガヤ、チシマザサ、ネマガリダケ、ヒメアオキ、エゾユズリハ、ヤマウルシ、タムシバ、ハイシキミ、ヒメモチ、シラネウラボ、マンサクを群集標徴種に指定した。その後、この群集は数多くの研究者によって本州日本海側各地のブナ林から報告され、鈴木も尾瀬 (1954)、月山 (1955, '56)、白山 (1970) などのブナ林をこの群集に同定している。

宮脇ら (1964) は太平洋側の丹沢・大山の植生の研究を行なった。その中で彼等は我が国のブナ林の群落体系について言及し鈴木の本ナ-チシマザサ群集を群団ランクに位置付ける考えを提案した。その後、宮脇ら (1968) は本州日本海側の越後三山・奥只見での調査結果を基に日本海型のブナ林を2群集に区分した。すなわち、低海拔地で土地的条件の良い立地に分布するヒメアオキ-ブナ群集 (*Aucubo*-*Fagetum crenatae*) とより高海拔の乾性立地に分布するマルバマンサク-ブナ群集 (*Hamamelio*-*Fagetum crenatae*) である。そして、それら2群集の上にチシマザサ-ブナ群団 (*Saso*-*Fagion crenatae*) を認めた。その後宮脇ら (1977) は日本海型ブナ林の総合常在度表を作成し2つの群集の標徴種および識別種について整理した。その結果、ヒメアオキ-ブナ群集はヒメアオキ、ハイイヌガヤ、クマイザサ、チマキザサ、ユキツバキの5種、マルバマンサク-ブナ群集はマルバマンサク、ホツツジ、イワウチワ、リョウブ、スギの5種がそれぞれの群集を特徴付けるものとして示された。宮脇らの群集概念は1地域のブナ林を分布高度、分布地形の異なる2群集として区分しようとするものであり、群集の区分では標徴種よりも識別種の果す役割が大きくなっている。

Sasaki (1970) は我が国全域のブナ林が地理的に7つの群集として区分できることを示した。そして、その上級の群団については宮脇らの概念を尊重している。このうち、日本海型のブナ林には3群集が区分されている。すなわち、北海道の遊楽部岳にその分布が限られクマイ

ザサ、エゾアジサイ、トリアシショウマ、アオトドマツを標徴種および識別種とするブナ-アオトドマツ群集 (*Abieto sachalinensis* var. *mayrianae* - *Fagetum crenatae*)、北海道の残りの地域と本州日本海側の北陸地方までに広く分布し、ヒメアオキ、シノブカグマ、ウワミズザクラ、オオバクロモジ、イワウチワ、ムラサキヤシオ、マルバマンサク、ミネカエデ、タケシマラン、ツバメオモトなどにより特徴付けられているブナ-オオバクロモジ群集 (*Lindero membranaceae* - *Fagetum crenatae*)、北近畿、中国地方に分布しチマキザサ、クロモジ、マルバフェイチゴを標徴種および識別種とするブナ-クロモジ群集 (*Lindero umbellatae* - *Fagetum crenatae*) である。そして、Sasakiの群集概念による立場に立つならば、北海道のブナ林はブナ-クロモジ群集を除く2群集に区分されることになる。

北海道のブナ林はどの群集概念による群集に同定するのが適切であろうか。それを知るために前述の表1 (第1表) と今回の調査の結果により作成された北海道のブナ林の組成表 (第2表) を用いて考察を加えた。

鈴木の群集について：すでに述べたように北海道のブナ林は本州日本海側のものとは種組成が異なること、鈴木の本ナ-チシマザサ群集は北海道のブナ林からの資料を基に記載され、命名されていること、鈴木 (1949) の示した種組成は一部の構成種の省略はあるものの、今回得た資料との共通性が高い。これらのことから判断するこの群集に同定することが適しているように思われる。しかし、その場合には日本海型のブナ林全域に広げられた分布領域をはじめとするこの群集の定義を再検討する必要がある。

宮脇らの群集について：宮脇らは北海道のブナ林に対して彼らの群集との関係を直接には論じていない。しかし、中西ら (1982) は黒松内に位置する歌才のブナ林を除く北海道のブナ林がマルバマンサク-ブナ群集に同定できることを発表している。北海道のブナ林を宮脇ら (1977) の示した2つの群集の標徴種と識別種に注目して区分するならば、ホツツジ、マルバマンサク、リョウブをもつことにより組成表の整理番号76~98までをマルバマンサク-ブナ群集にあてることもできる。しかし、ヒメアオキ、ハイイヌガヤ、クマイザサに示されるヒメアオキ-ブナ群集の標徴種および識別種は前記23測定中にも多く出現しており時に両群集の標徴種は同一調査区内に出現する。この現象は北海道のブナ林にのみ限られるものではなく、すでに宮脇ら (1977, '80) によっても本州の日本海側山地から報告されているところである。今、宮脇ら (1980) が示したヒメアオキ-ブナ群集をチシマザサ-ブナ群団の典型群集として考えマルバマ

ンサク-ブナ群集の標徴種を重要視するとヒメアオキ-ブナ群集の分布が広くなり中西ら (1982) の認めた見解とは異質なものになる。宮脇ら (1968, '71, '77-a, b, '80) の報告の中で示された各地域での群集標徴種および識別種と2つの群集の立地条件を総合して考えると、組成表 (第2表) の整理番号37~98までの部分、すなわち、乾性立地に分布することの多い種群4, 5, 6, 7の種を含む部分をマルバマンサク-ブナ群集と認め、他(1~36)を典型群集としてのヒメアオキ-ブナ群集として区分することもできる。しかし、この場合でも種群4~7の種は整理番号が若くなるにつれその出現回数が漸变的に減少しており整理番号36に近づく程36より前との組成的な差は小さくなる。また、後述のように、今回区分された多くの群落はそれぞれ独特の種組成と立地との関係を有している。これらのことからみる限り北海道のブナ林をあえて2群集として区分する必要はないと言える。また、2つの群集の立地条件の相違点として述べられている高度、地形条件についても高度的にはばらつきが大きいこと、分布地形は今回区分された群落間では特徴をもつが全体としては漸变的に移っていることにより2つのまとまりに区分することもできないようである。

Sasaki (1970) の群集について：遊楽部岳にその分布が限られるブナ-アオトドマツ群集の標徴種および識別種として示された4種のうち、クマイザサは高度的にチシマザサと住み分けている傾向にあり、より低海拔地のブナ林に分布している。しかもこの種の分布は広い (林業試験場北海道支場1983)。エゾアジサイ、トリアシショウマの2種は林縁や林内が攪乱された場合、あるいは斜面下部の表層土壌の動く比較的湿潤な立地に多く分布し、安定したブナ林中に生育することはまれである。これらのことから上記3種はブナ林との結びつきが弱い種であると考えられる。アオトドマツは北海道のブナ林分布域内ではブナと混生する (館脇1939)。しかし、その種の分布状態は地域により異なるようであった。すなわち、この種の分布の南限に近い渡島半島南部 (松山、知内地区) ではアオトドマツは尾根部に生育し、ヒノキアスナロやキタゴヨウと混生していた。一方、ブナ林の北限に近い地域 (遊楽部、狩場地区) ではこの種は緩傾斜地にも分布し、ブナ林中の混生の量も南部のものに比べると多くなっていた。このように群集の標徴種および識別種として示された種とブナ林との結びつきは弱い。しかもそれらの結びつきと分布は遊楽部岳のブナ林のみに限られるものではない。Sasaki (1970) の示したこの群集の組成を今回得られた資料 (第1, 2表) と比較すると、むしろそれは北海道の全域のブナ林の組成と類似している。従って、ブナ-アオトドマツ群集を認める

立場に立つならばその群集は北海道のブナ林全体を含むものでなくてはならず北海道に2つの群集を認める Sasaki (1970) の群集概念とは異質なものになる。

これまでに考察したように北海道のブナ林を2つの群集として区分することには無理があり1群集として位置付けることが望ましい。それ故群集としては鈴木 (1949) の報告したブナ-チシマザサ群集を再認識することが良い。これにより、宮脇ら (1964, '68), Sasaki (1970) により群団へ格上げされたことで消されてしまったブナ-チシマザサ群集の扱いに対する問題点、すなわち、群団に格上げされてもその群集の原記載の組成資料を含むものにはその群集名を留保する必要があるとする命名規約上の問題点 (鈴木1975, '77) も解決されることになる。今回の結果からブナ-チシマザサ群集の分布域は北海道にのみ限定される。それ故この群集は鈴木 (1952) の示した分布領域よりも小さくなる。これまでに日本海側山地から報告された宮脇らのヒメアオキ-ブナ群集、マルバマンサク-ブナ群集、Sasaki のブナ-オオバクロモジ群集、あるいはその他の群集についてはいずれの群集概念が適切であるかについては今後検討を加えるにしても、それらの群集の分布は本州日本海側のブナ林に限定されることになる。

3. 北海道のブナ林の下位単位とその分布

北海道のブナ林 (ブナ-チシマザサ群集) の組成表 (第2表) によればこの群集の下位単位として次の6亜群集、6変群集を区分できた。また、これまでの北海道のブナ林からの報告のうち、オリジナルな資料が示されている鈴木 (1949)、前田 (1958)、館脇 (1958) については今回区分された植生単位との関係についても検討を加えた。

A. オシダ亜群集 (整理番号1-14)

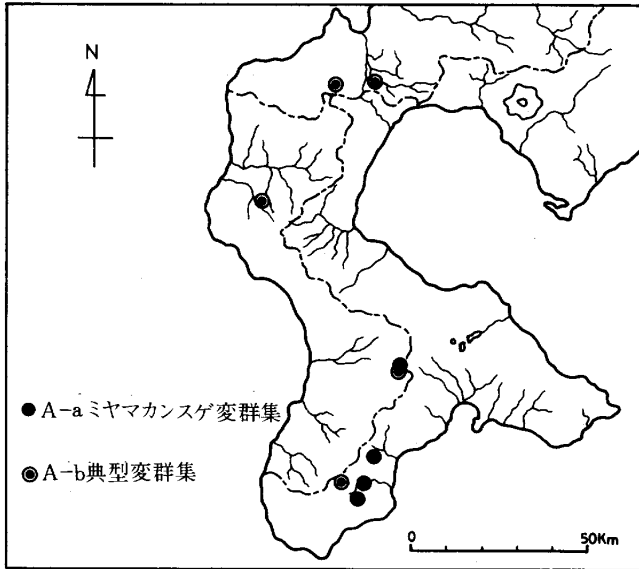
この亜群集はオシダ、エゾアジサイ、ミゾシダ、トチバニンジン、タニギキョウ、フッキソウ (種群2) など湿性立地に分布の中心をもつ種によって識別された。そして、この群集は斜面の中部から下部 (時に緩斜面の上部、平尾根) にかけて分布している。この群落と組成、分布立地の類似する植生単位を本州日本海側のブナ林に求めると、ブナ-チシマザサ群集のトチノキ亜群集 (鈴木1952, 薄井1955など)、ブナ-オオバクロモジ群集のトチノキ亜群集 (Hukusima 1982) などがある。

階層構造は草本層の発達の良いことが特徴である。高木層は20m前後 (時に25m) にまで達し、厚く形成される。亜高木層は貧弱で時に欠除する。低木層はササ (クイザサ、チシマザサ) とハイイヌガヤ、オオバクロモジの混生した層を形成することが多い。草本層は2層に

分化する。すなわち、第1草本層はシラネワラビ、第2草本層はツタウルシ、イワガラミ、ミヤマカンスゲがそれぞれの層の優占種になる。

この亜群集の分布する立地の土壌を林業試験場の土壌型（林業試験場1975）でみると弱湿性から適潤性褐色森林土の B_E, B_D と対応しており、B_E の占める割合が高い。

この亜群集は次に示す2変群集を含んでおり、それ



第2図 オシダ亜群集 (A) とその下位単位の分布図

Fig. 2. Distribution of two variants; A-a. *Carex dolicho-stachya* var. *glaberrima* variant and A-b. typical variant of *Dryopteris crassirhizoma* subassociation

らの分布地域は第2図に示されている。

A-a. ミヤマカンスゲ変群集 (整理番号 1-8)

この群落に位置付けられる既報資料：鈴木 (1949) の調査区番号13, 15; 前田 (1958) の3, 4, 8, 9, 15, 17, 19, 21, 24, 26.

この変群集は種群3のミヤマカンスゲ、トチノキ、アケボノシュスラン、スミレサイシン、ヒロハユキザサの5種によって特徴付けられている。この群落では低木層の発達が良好でハイイヌガヤとクマイザサからなる密な層が形成されている。この群落の分布は渡島半島の南部地区 (桧山, 知内地区) に限られており、そこでは比較的 low 海拔地 (75~205m) に分布している。

A-b. 典型変群集 (整理番号 9-14)

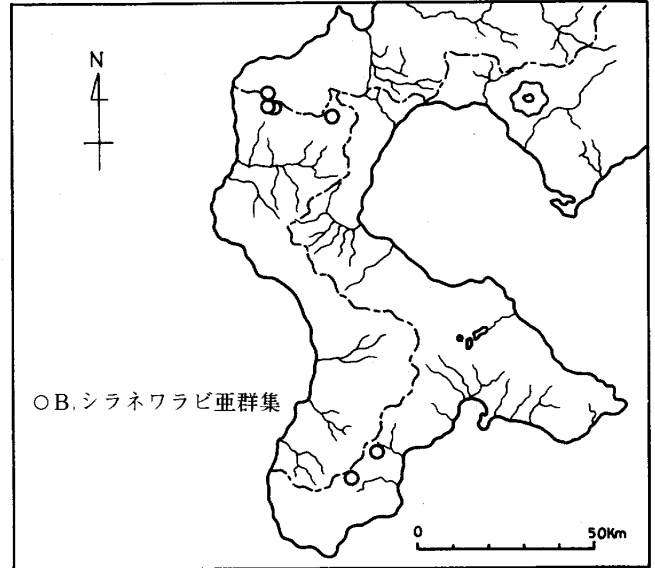
この群落に位置付けられる既報の資料：鈴木 (1949) の1, 2, 6, 8, 9, 11, 12, 14, 16, 18, 24; 館脇 (1958) の e-1, g, k, u.

この変群集は亜群集の本体を成すものである。この群落ではササ (クマイザサ, チシマザサ) の低木層の下にシラネワラビの草本層が形成されることが多い。また、この群落ではブナの生育が良好で常に樹高 20m 以上に達する。館脇 (1953) のブナ-オクノカンスゲ類基群叢、

ブナ-エゾイヌガヤ基群叢もこの群落と類似するものであろう。この群落の分布は地理的には広いが、地形的には緩斜面の中部から上部に限られている。

B. シラネワラビ亜群集 (整理番号 15-24)

この群落に位置付けられる既報の資料：館脇 (1958) の e, o, r, s, t, v, w.



第3図 シラネワラビ亜群集 (B) の分布図

Fig. 3. Localities of the *Dryopteris austriaca* subassociation B.

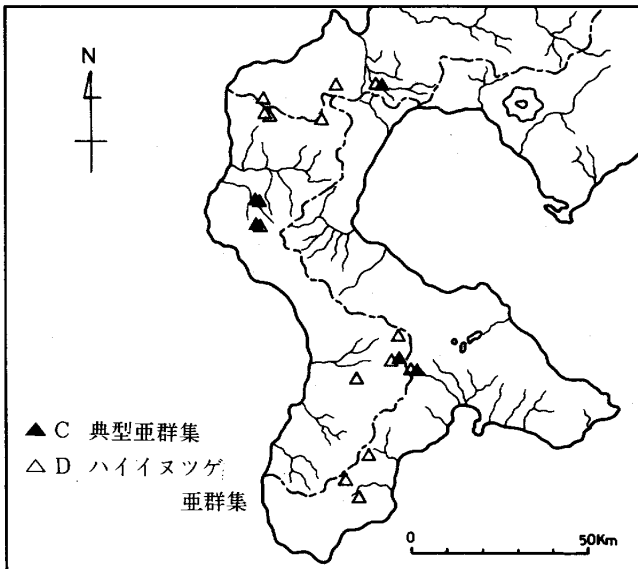
この亜群集は前オシダ亜群集と共に種群1のシラネワラビ、ユキザサ、タケシマランを有し、前亜群集の識別種を欠くことに特徴がある。この群落は海拔 500m 以上を中心に分布する。いわゆるブナ-チシマザサ群集の高海拔地域のものを代表とするタイプと考えられる。それを反映してダケカンバの常在度も高い。この群落は地理的に広い分布領域を有している。そして、地形的にはやや高海拔の緩斜面中部以上を中心に平尾根にまで分布している。この群落と組成、分布立地の類似する群落を本州日本海側のブナ林の報告に求めると 苧住 (1956) により東北地方の八幡平で報告されたブナ-チシマザサ群集のシラネワラビ亜群集、Sasaki (1970) のブナ-オオバクロモジ群集のシラネワラビ亜群集などがある。

この亜群集では階層構造が良く発達する。17m 前後のブナ高木層の下にはオオカメノキ、イタヤカエデからなる亜高木層 (4~9m, 40~80%) が常に形成される。低木層 (1.5~3.0m, 70~90%) は高海拔地に分布していることを反映してチシマザサが優占種である。草本層はオシダ亜群集に比べると多少発達が悪い。

この群落と土壌型との対応では B_D, B_{D(d)} との結びつきが強く、B_E に対応の中心をもった前オシダ亜群集よりも多少乾燥した立地に分布しているようである。

C. 典型亜群集 (整理番号25-36)

この群落に位置付けられる既報の資料：鈴木 (1949) の 20; 前田 (1958) の13, 14, 23.



第4図 典型亜群集(C)とハイイヌツゲ亜群集(D)の分布図

Fig. 4. Localities of the C. Typical subassociation and D. *Ilex crenata* var. *paludosa* subassociation.

組成表 (第2表) でこの群落の組成的位置をみると、この群落は一般に弱湿性から適潤な立地に分布する種群1~3の14種と、やや乾性から乾性立地に分布する種群4~7の15種の両方の要素が欠除した部分にあたる。種類構成でみれば、この群落は乾・湿どちらにも偏らない適潤立地に分布するものと推定される。館脇 (1953) のブナ-ササ基群叢として示されたものもこの群落の中に含まれる可能性が高い。この群落の分布立地はシラネワラビ亜群集と類似し緩斜面の中部以上、平尾根にかけて発達している。しかし、この群落の分布高度は海拔200m以下に偏る傾向にある。この群落は本州日本海側のブナ林の群落であるブナ-オオバクロモジ群集の典型亜群集 (Sasaki 1970, Hokusima 1982) とホソバカンスゲ亜群集 (Sasaki 1970), ヒメアオキ-ブナ群集の一部 (宮脇ら1968) と組成的な類似性を示している。

この群落ではハウチワカエデ, オオカメノキ, イタヤカエデからなる亜高木が形成されることは前のシラネワラビ亜群集に類似するが時にこの層を欠く。これに対して、低木層の発達は良好で2層に分化することが多い。すなわち、第1低木層はササ (チシマザサ, クマイザサ), ハイイヌガヤの密な層 (1.0~2.5m, 60~95%), 第2低木層は常緑地這性植物のツルシキミを優占種とする層 (0.3~1.0m, 10~50%) である。草本層はツタウルシを優占種とすることが多いが植被率は低い (0.1m, 10~40%)。

この群落と土壌型との対応をみると、 B_D と $B_{D(d)}$ を中心に時に B_B との結びつきを示している。この群落は適潤からやや乾性立地に分布しているようでありそれはシラネワラビ亜群集と類似している。

D. ハイイヌツゲ亜群集 (整理番号37-75)

この群落に位置付けられる既報の資料：鈴木 (1949) の 3, 7, 19, 21, 22; 前田 (1958) の12, 20, 22.

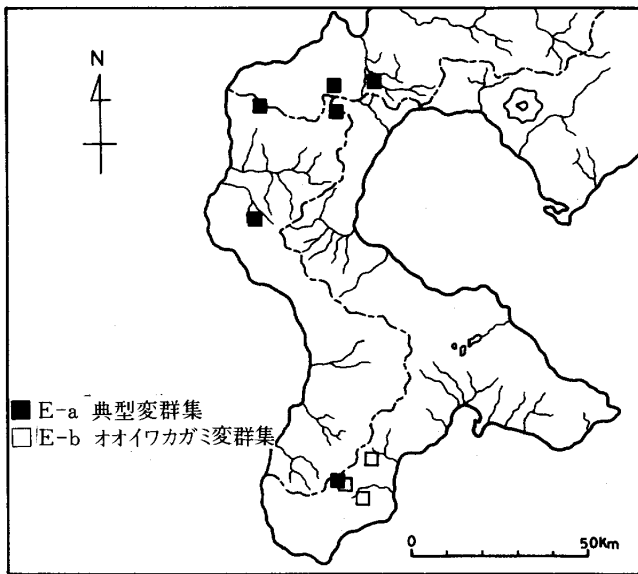
この群落は種群4の8種の出現によって前述の3亜群集から、種群5のホツツジ, アカミノイヌツゲの欠除によって次の2亜群集からそれぞれ区分される。また、この群落では前3亜群集に常在的で高い優占度を示していた種群8のイタヤカエデ, ツタウルシなど5種、次の2亜群集に常在的な種群9の4種が共に高い常在度で生育している。第4図からも明らかなようにこの群落は全域に分布している。そして、この群落は各地区で幅広い分布高度幅をもち斜面中部以上に分布している。この群落を本州日本海側のものと比較すると、ブナ-オオバクロモジ群集の典型亜群集 (Sasaki 1970, Hokusima 1982) と類似する関係にある。

階層構造は高木層の高さに変化 (13~20m) が認められ、前亜群集で欠除することの多かった亜高木層が常に形成される (4~7m, 30~80%)。低木層は2層に分化している。チシマザサ, クマイザサの第1低木層の下にはツルシキミ, エゾユズリハの常緑地這性植物とアクシバ, オオバスノキなどのツツジ科植物の混生した第2低木層 (0.4~0.8m, 25~75%) が発達する。これらと対照的に草本層は発達が悪い。

土壌型との対応ではこの群落はやや乾から乾性土壌である $B_{D(d)}$ と B_B 型に集中している。そして、この群落が平坦地 (台地) に分布する場合には一部に湿性ポドゾル鉄型 ($P_{W(i)}$) 亜群の土壌との対応も認められる。

E. ホツツジ亜群集 (整理番号76-88)

この群落は種群5のホツツジ, アカミノイヌツゲによって前亜群集から区分され、種群4のオオバスノキ, アクシバなどの常在度も前亜群集より高い。この群落は広い分布高度幅をもつが地形的には急斜面上部か脊尾根に集中分布するようである。そして、斜面の下方でハイイヌツゲ亜群集と接することが多い。この群落は館脇 (1953) が半島南部 (木古内) で報告したブナ-エゾノヤマツツジ基群叢とほぼ同じタイプと考えられる。また、本州日本海側のブナ林とはブナ-オオバクロモジ群集のホツツジ亜群集 (Hokusima 1982), マルバマンサク-ブナ群集 (宮脇ら1968) との組成的関連性ももっている。



第5図 ホツツジ亜群集(E)とその下位単位の分布図

Fig. 5. Distribution of the two variants; E-a. typical variant and E-b. *Shortia Soldaneloides* var. *magna* variant of *Tripetaleia paniculata* subassociation.

高木層の植被率は他の群落と変わらないが群落高は12~17mで低い。亜高木層以下の構成は前のハイヌツゲ亜群集に類似するが第1低木層にササに混ってホツツジ、ムラサキヤシオが目立つことが多い。

この群落は乾性のB_B型に土壤との対応の中心がある。そして、時により乾性のB_A、P_DⅢの上にも分布している。

この群落は組成、分布域を異にする2つの変群集に区分できる。

E-a. 典型変群集 (整理番号76-83)

この群落に位置付けられる既報の資料：鈴木 (1949) の10, 15; 館脇 (1958) のh, i, m, n, q.

この群落は識別種をもたないがナナカマド、オオカメノキの優占度・群度が次の群落より高い。第5図に示すようにこの群落は広い分布領域を有している。

E-b. オオイワカガミ変群集 (整理番号84-88)

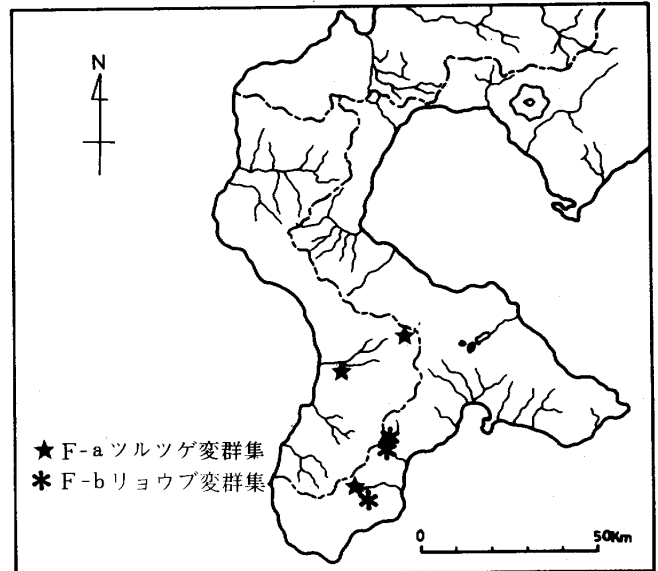
この群落に位置付けられる既報の資料：前田 (1958) の1, 2, 5, 7, 11.

この群落は次のキタゴヨウ亜群集の一部(リョウブ変群集)と共通する種群7のオオイワカガミ、マルバマンサク、リョウブによって前群落から区別される。そして、この識別種の結びつきは本州の日本海側低地のブナ林(例えば、能登半島、白山山麓などのブナ林)でも認めるものである。オオイワカガミを除く残り2種は本州日本海側山地のやや乾性の立地を中心に広く分布しているものである。しかし、第5, 6図に示されるようにこれ

らの種を含む群落は渡島半島南部(木古内営林署管内)にその分布が限られており、そこでの分布は尾根部に集中(分布立地の特定化)している。

この群落ではオオイワカガミによって構成される草本層の形成が特徴的である。

F. キタゴヨウ亜群集 (整理番号89-98)



第6図 キタゴヨウ亜群集(F)とその下位単位の分布図

Fig. 6. Distribution of the variants; F-a. *Ilex rugosa* variant and F-b. *Clethra barbinervis* variant of *Pinus parviflora* var. *pentaphylla* subassociation.

この群落は種群6のキタゴヨウ、ハクサンシャクナゲによって識別される。また、乾性立地に分布することの多い種群4, 5の常在度も高い。この群落の分布高度は幅をもつが地形的には脊尾根に集中分布する。館脇(1939-b)はキタゴヨウの分布に地質(花崗岩類、石英粗面岩類、古生層帯)との関係が密なことを述べている。今回の調査においても全く同様の結果が得られた。この群落はその組成、分布立地共、本州日本海側のブナオオバクロモジ群集のヒメコマツ亜群集(Hukusima 1982)と類似する。

この群落の高木層(15~22m, 75~90%)はキタゴヨウとブナとの混生した相観を示すものとして形成されることが多い。亜高木層(5~7m, 50~70%)は常に良く発達するが特定の優占種はない。低木層はツツジ科植物の占める割合が高く2層に分化している。第1低木層ではササが優占種になることが少なくこれに代ってホツツジ、コヨウラクツツジ、ハクサンシャクナゲが層(0.8~3.0m, 50~90%)を形成する。第2低木層ではオオバスノキ、アクシバ、ツルシキミなどの被度が高い。草本層の優占種には一定性がなく変化に富んでいる。

土壌との対応では乾性の B_A , P_D III との結びつきが強く、この群落はホツツジ亜群集よりもより乾性立地に分布していることがわかる。

この群落は2つの変群集を含んでいる。

F-a. ツルツゲ変群集 (整理番号89-93)

この変群集は次の変群集に対してツルツゲ、カクミノスノキ、ツリバナ、ヒメカンスゲ、ヒバなどを識別種として区分される。分布立地は次の変群集と同じである。

F-b. リョウブ変群集 (整理番号94-98)

この群落はホツツジ亜群集のオオイワカガミ変群集と同じ種群により識別される。またツルアリドウシも前群落に対する識別種である。この群落の分布域は第6図でも明らかなように半島の南部(木古内営林署管内)に限られている。

これまでに述べてきたようにブナ-チシマザサ群集の各下位単位の間では生態的な相違が認められる。すなわち、亜群集 A から B, C, D, E, F へと移るに従って、種群 1, 2, 3 および 8 で示される好湿性立地の種の減少、種群 4, 5, 6, 7 および 9 で示されるやや乾から乾性立地に適した種の割合の増加が起っている。また、階層構造もそれらと平行的に変化している。すなわち、シダ、スゲよりなる草本層の発達、シダの第1草本層の欠除、常緑地這植物を含む第2低木層の出現、ツツジ科植物に富む低木層の発達である。立地条件としての地形をみると、各植物単位の分布は斜面中部以下、斜面中部と平尾根、斜面中部以上、急斜面上部と脊尾根へと移り、土壌では土壌型の対応の主体が B_E , (B_D) \rightarrow B_D \rightarrow $B_{D(d)}$ \rightarrow $B_{D(d)}$, B_B \rightarrow B_B \rightarrow P_D , B_A へと移っており、地形、土壌共に湿から乾への立地条件下に各植生単位が配列されていることを示している。

各植生単位(亜群集、変群集)の地理的な分布を示す第3図から7図を重ねると、分布のちがいによる3つのタイプに区分できそうである。すなわち、ホツツジ亜群集のオオイワカガミ変群集(E-b)とキタゴヨウ亜群集のリョウブ変群集(F-b)の2つの群落はその分布が渡島半島南部の知内地区に限られている。オシダ亜群集のミヤマカンスゲ変群集(A-a)とキタゴヨウ亜群集のツルツゲ変群集(F-a)はその分布は多少広がるが桧山と知内の両地区に限られている。そして、残りのオシダ亜群集の典型変群集(A-b)、シラネウラボシ亜群集(B)、典型亜群集(C)、ハイイヌツゲ亜群集(D)、ホツツジ亜群集の典型変群集(E-a)などはブナ林分布域の全域に認められる。これら植生単位は北へ移る程(ブナの分布の北限に近づく程)その分布種類が単純化する傾向にある。

まとめ

本研究は北海道に分布するブナ林の組成的性質を明らかにし、その植物社会学的な体系化を行なうことを目的に行なったものである。

今回の調査で得られた資料とこれまでに日本海側山地のブナ林から報告された資料を合わせて総合常在度表を作成し組成の検討を行なった。その結果、北海道のブナ林は本州日本海側のものとは別のタイプとしてまとめられること、北海道のブナ林は本州日本海側のブナ林と北海道の黒松内以北に分布する汎針広混交林との間に位置して段階的な変化を示すタイプであることが明らかになった。

北海道のブナ林の植物社会学的位置について今回得られた資料を基に鈴木(1949)、宮脇ら(1968)、Sasaki(1970)の群集との比較検討を行なった。その結果、北海道のブナ林は鈴木(1949)によって報告されたブナ-チシマザサ群集(*Saso kurilensis-Fagetum crenatae*)に同定することが適切であるとの結論を得た。この群集は北海道のブナ林にその分布領域が限られ、本州日本海側のブナ林とは別の群集として位置付けられることになる。

ブナ-チシマザサ群集の中には次に示す6亜群集、6変群集が区分された。

- A. オシダ亜群集; A-a. ミヤマカンスゲ変群集, A-b. 典型変群集
- B. シラネウラボシ亜群集
- C. 典型亜群集
- D. ハイイヌツゲ亜群集
- E. ホツツジ亜群集; E-a. 典型変群集, E-b. オオイワカガミ変群集
- F. キタゴヨウ亜群集; F-a. ツルツゲ変群集, F-b. リョウブ変群集

各植生単位はそれぞれに特有な種組成と立地条件(地形、土壌条件)を示していた。また、各群落は地理的な分布領域を異にする3つのタイプに区分され、各調査地区に分布する植生単位の数は北上するに従い減少していた。

参考文献

- Braun-Blanquet, J. (1964) : Pflanzensociologie. 3 Aufl. pp. 865 Wien & New York.
- 堀田 満 (1974) : 植物の分布と分化. pp. 414. 三省堂, 東京.
- Hukusima, T. (1982) : Phytosociological Studies on the Beech Forest of Mt. Hakusan, Japan, with Par-

- ticular Reference to the Relation between Vegetation Units and Soil Types. J. Sci. Hiroshima University, Ser. B, Div. 2, 18(1), 57-113.
- 福嶋 司, 梨本 真 (1983) : 渡島半島南部のブナ林に関する植物社会学的研究, 現代生態学の断面, 176-180, 共立出版, 東京.
- 石塚和雄, 斎藤員郎, 橘ヒサ子 (1975) : 月山および葉山の植生, 「出羽三山 (月山, 羽黒山, 湯殿山), 葉山」, 山形県総合学術調査会, 59-124.
- 菊住 昇 (1956) : 八幡平のブナ林, 日本林学会誌 38 (10), 394-399.
- 前田禎三, 蔵本正義, 渡辺 至 (1958) : 知床経営区土壌概況調査報告, 林野土壌調査報告第9号, 農林省林業試験場, 57-75.
- 宮脇 昭, 大場達之, 村瀬信義 (1964) : 丹沢山塊の植生. 丹沢大山学術調査報告書, 54-102, 神奈川県.
- , ———, 奥田重俊, 中山 洌, 藤原一絵 (1968) : 越後三山・奥只見周辺の植生. 越後三山・奥只見自然公園学術調査報告. 57-152. 日本自然保護協会, 東京.
- 宮脇 昭監修 (1971) : 長野県の植生, pp. 75. 長野県.
- , 原田 洋, 奥田重俊 (1974) : 高瀬川流域の植生, 高瀬川流域自然総合調査報告書, pp. 294. 高瀬川流域自然総合調査委員会.
- , 藤原一絵, 望月陸夫 (1977-a) : 姥屋敷の植生, pp. 82. 横浜植生学会.
- , 他23名 (1977-b) : 富山県の植生. pp. 249. 富山県.
- , 他10名 (1980) : 柏崎周辺 30km 圏の植生, pp. 71. 横浜植生学会.
- 中西 哲, 田中万逸, 高見英明, 武田義明 (1982) : 北海道の夏緑広葉樹林について, 日本生態学会第29回大会講演要旨56.
- 林業試験場土壌部 (1975) : 林野土壌の分類, 林業試験場研究報告第280号, pp. 28.
- 林業試験場北海道支場 (1983) : 北海道ササ分布図, 農林水産技術会議事務局.
- Saito, K., Ishizuka, K., Chiba, T. and Komizunai, M. (1977) : Forest Vegetation on Mt. Hayachine in the Kitakami mountains, northern Japan. Saito Ho-on Kai Museum Research Bull. 45, 39-55.
- Sasaki, Y. (1964) : Phytosociological studies on beech forests of southwestern Honshu, Japan. Journ. Sci. Hiroshima Univ. Ser. B, Div. 2, 10, 1-55.
- (1970) : Versuch zur Systematischen und Geographischen Gliederung der Japanischen Buchenwaldgesellschaften. Vegetatio 20, 214-244.
- 鈴木時夫 (1949) : 北海道檜山地方のブナ林に就いて, 日本林学会誌 31 (5), 138-145.
- (1952) : 東亜の森林植生. pp. 137. 古今書院, 東京.
- Suzuki, T. (1954) : Forest and Bog Vegetation within Ozegahara Basin, 尾瀬ヶ原総合学術調査団研究報告, 205-268.
- 鈴木時夫, 結城嘉美, 大木正夫, 金山俊昭 (1955) : 月山の植生, 月山朝日山系総合調査報告書, 144-199, 山形県.
- , ——— (1956) : 月山及び蔵王山の森林植生について, 月山朝日山系総合調査報告書, 259-298, 山形県.
- (1970) : 白山の植生分布と垂直植生帯, 白山の自然, 114-156, 石川県.
- (1975) : 群集事始め, 長野県植物研究会誌第8 (1), 1-10.
- (1977) : 植物社会学命名規約, ヒコピア 8 (1-2), 212-226.
- 館脇 操 (1932-a) : 主要樹種の分布限界 (予報) (一). 北海道林業会報, 1-10.
- (1939-b) : 主要樹種の分布限界 (予報) (二). 北海道林業会報, 1-8.
- (1948) : ブナの北限界, 生態学研究 11 (1, 2), 1-6.
- , 菅原文雄 (1953) : アオトドマツ南限地帯の植生, pp. 46. 函館営林局.
- (1955) : 汎針広混交林帯, 北方林業 7 (11), 8-11.
- (1958) : 日本森林植生図譜 (IV) 北限地帯ブナ林の植生, pp. 164. 函館営林局.
- 薄井 宏 (1955) : 湯西川北部流域の森林植生, 日本生態学会誌 5 (1), 26-31.
- 渡辺福寿 (1938) : ぶな林の研究. pp. 447. 興林会, 東京.