日本におけるブナ科のすみ分け
― 遷移理論と実際の研究例にも言及して ―

広　木　詔　三

キイワード：カバノキ科、すみ分け、種と群集、遷移、ブナ科

要　　約：わが国に分布するブナ科に属する種のあいだのすみ分け関係を論じ、その日本列島における配置のモデルを図で示すとともに、同じブナ目に属するカバノキ科について、ハンノキ属とカバノキ属に属するいくつかの種間のすみ分け関係にも触れた。冷温帯域では、ナラ類はブナやイヌブナとの競争を避け、よりストレスのはたらく地域に分布することや、暖温帯域でのカシ類とシイ類との関わり、さらには太平洋側の落葉樹林域に分布するクリ、コナラ、アベマキ、クヌギのあいだの関係を考察している。とくに近年フモトミズナラと名付けられたナラの特異な分布と生態にも言及している。ブナ属およびシイ属の種子が比較的小さいのに対して、種子の大きいナラ類の多くがブナ属やシイ属との競争を避けて分布すること、また、種子が小さいカバノキ属やハンノキ属の種がパイオニアとしての特性を有することの意味を、種の生存のストラテジーの観点から考察を行っている。上記のブナ科とカバノキ科の諸属をストレスと撹乱を軸として配置し、一つの遷移のモデルを提案している。このモデルにもとづいて、撹乱後にパイオニアから極相種へと変化して成立した森林に限って、極相と呼ぶべきであるという局所的極相の概念を提案している。後半では、わが国における主要な遷移の研究を検討し、いくつかの問題点を指摘している。

目次

はじめに

私は若い頃に森林の遷移に関する研究を行っていたが、その後、ブナ科の樹木の生態学的な比較研究を行うようになった。その過程で、ジャルマン（Jarman 1974）の偶蹄類における近縁種が全体として群集を形成しているという考えに啓発され、森林を群集として捉えようと考え始めた。また、今西錦司の研究を批判的に検討するなかで、彼のカゲロウ類の幼虫にもとづいたすみ分け論の意義を認めるに至った（広木 2011b）。そして、日本のブナ科のいくつかの樹木を対象として比較研究を行ううちに、ブナ科の種のすみ分け関係に注目するようになった。以上の経緯から、ブナ科のすみ分けと森林の遷移をもとに森林の群集論を展開しようと試みた（広木 1986）。横浜の国際植物学会でこのような内容で発表したこともある（Hiroki 1993）。だが、それ以上深めることはできないまま今日に至った。

森林群集の成り立ちに関しては、さまざまな研究が発展し、とくに生活史特性の観点からの研究によって森林における多種共存のあり方についての理解も進んだ（例えば、中静 2004）。また、個々の樹種の分布や生態が詳しく研究され、その一部は『日本樹木誌』（日本樹木誌編集委員会 2009）にまとめられている。しかしながら、この本では系統という観点から種と種の関係を見る視点が欠けている。種間の系統的な関係に触れているものも多いが、その取り扱いは断片的である。本稿ではおもに日本に分布するブナ科を中心に、それぞれの属における種間のすみ分けの関係や属のあいだの関係を、さらにはブナ科とカバノキ科の関係を論じる。

また、ブナ科と同じブナ目の一員として、カバノキ科の多くの種は攪乱の激しい立地に進出してパイオニアとしての性質を有するものが多い。このようにブナ科とカバノキ科というブナ目の一員として共通の祖先から適応放散した種群が、大きく異なる特性を獲得して森林群集をダイナミックに構成している。

これらの点について述べたのちに、我が国における遷移のいくつかの研究事例の検討を行い、遷移理論との関わりを考察する。その過程において、ブナ科とカバノキ科の関係を遷移の理論に組み込んだモデルを作成し、局所的極相という概念を提示している。

最後に、種と森林群集との関わりを考察する。

I　日本のブナ科におけるすみ分け

森林を構成する同じ系統の種群の分布を見てみると、分布が一部重なり合いながらも分布域をずらせていることがよく見られる。すみ分け論については別途論じる予定である。日本列島に分布するブナ科の種について、分布の重なっている部分を捨象して、種の分布を配列したものが図1である[1]。琉球列島は暖温帯に含めた[2]。

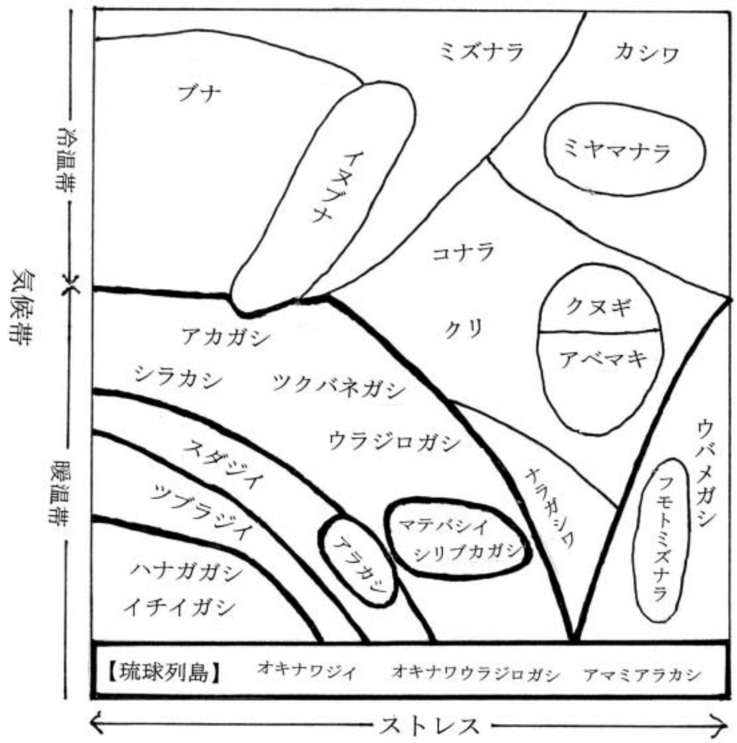

図1．日本列島におけるブナ科に属する種間のすみ分け関係の概念図.
縦軸は気候帯で区分し、横軸はストレスの強さの違いを示す. それぞれの和名の学名は本文中の表1に示してある. (広木2011aをもとに改変)

ブナ属ではブナとイヌブナが、シイ属ではオキナワジイ、ツブラジイおよびスダジイがお互いに分布域を異ならせており、すみ分けの関係が認められる。ブナ属やシイ属と同様に、コナラ属の多くの種の間においてもすみ分けの関係が認められる。それはアカガシ亜属の種のあいだではははっきりしない場合もあるが、コナラ亜属の種の間ではわりと明瞭である。多くの種を含むコナラ属のような場合にはひとくくりに捉えることが難しくなるが、ブナ属とシイ属のような属の間のレベルにおいてもすみ分けの関係を認めることが出来る。このような系統にもとづく種間のすみ分け関係は絶対的なものではなく、異なる属のコナラとクリのように、ほとんどすみ分けの関係の認められない場合も存在する。

以下に図1に関連させて、冷温帯林、暖温帯林、および太平洋側針混交林[3]ごとに説明を加える。

表1．ブナ科のリストと学名

ブナ属	ブナ（*Fagus crenata*）
	イヌブナ（*F. japonica*）
コナラ属	ミズナラ（*Qercus crispula*）
	ミヤマナラ（*Q. crispula var. undulatifolia*）
	カシワ（*Q. dentata*）
	コナラ（*Q. serrata*）
	ナラガシワ（*Q. aliena*）
	フモトミズナラ（*Q. mongolicoides*）
	ウバメガシ（*Q. phyriraeoides*）
	アカガシ（*Q. acuta*）
	ツクバネガシ（*Q. sessilifolia*）
	ウラジロガシ（*Q. salicina*）
	シラカシ（*Q. myrsinaefolia*）
	ハナガガシ（*Q. hondae*）
	イチイガシ（*Q. gilva*）
	オキナワウラジロガシ（*Q. miyagii*）
	アマミアラカシ（*Q. glauca* var. *amamiana*）
シイ属	ツブラジイ（*Castanopsis cuspidata*）
	スダジイ（*C. sieboldii* var. *sieboldii*）
	オキナワジイ（*C. sieboldii* var. *lutchuensis*）
マテバシイ属	マテバシイ（*Lithocarpus edulis*）
	シリブカガシ（*L. grabra*）
クリ属	クリ（*Castanea crenata*）

1．冷温帯林域

a）ブナ属：ブナとイヌブナ

ブナは冷温帯の日本海側を中心とした雪の多い地域に優占して分布する。ブナは他の樹木よりも幹が積雪の力に耐える性質を有しており（Homma 1997）、日本海側を中心に分布するが、太平洋側の降水量の多い地域にも分布する。太平洋側の多雪地域でなくても、降水量の比較的多いところにはブナが生育する[4]。太平洋側ではブナの分布域は狭い範囲に限られているという（野嵜・奥富1990）。

しかし、これはブナ林としてブナが優占する森林に注目したものである。優占度は低いがブナは、太平洋側の関東地方の標高の高い地域にも分布する（島野1994）。今後はブナという種に注目して優占するかどうかを問わず、ブナという種の分布の在り方を把握する必要がある。

ブナとは対照的に、イヌブナは太平洋側にのみ分布する。イヌブナはブナよりも萌芽による再生力が大きいことが知られている（石塚他1987、Ohkubo 1992）。このイヌブナの萌芽の再生の仕方は、後に触れるコナラ属のミズナラやカシワのそれとは異なり、もっぱら根元からの再生に依存している。イヌブナはブナと比べて、より標高の低い地域にも出現する。東海地方の丘陵地帯では標高500mあたりに点在するのが見られる。

b）ブナ属とミズナラおよびカシワ

ブナは春先の低温に耐性が弱い（樫村1978）。いちど開葉した後に、大きな低温に晒されると葉が枯れてしまい大きな損傷を受ける。それに対して、ミズナラやコナラは予備の冬芽を有しており、低温で葉が枯れたのちに予備の冬芽で再び開葉することが可能である。コナラ属のミズナラやコナラは上記のような低温ストレスに対して、生理的に適応するというよりも、冬芽による葉の再生という方法で対処していると見なしうる。コナラがミズナラよりも強い低温ストレス耐性関係を有することに関しては後に触れる。

ミズナラはブナやイヌブナとの競争を避けて、ブナやイヌブナよりもより広い分布域を有している。北海道ではブナの分布していない冷温帯域を広く占めている。また、東海地方の丘陵地帯では標高500mあたりがミズナラの垂直的な分布の限界となっている。ブナ林にもミズナラが混じることもあるが、その場合でも、ミズナラはブナの生育しにくい立地に進出して生育する。ミズナラの堅果が大きいことはミズナラの定着を高めていると

考えられる。ミズナラはブナよりも耐陰性が低く、火山噴出物上に成立したミズナラ林がブナ林に遷移する例が知られている（野本1956）。ブナとミズナラが共存するところではこのような厳しい競合関係にある。

カシワはミズナラとの競争を避けてよりストレスのかかる海岸に進出して風衝林を形成する。カシワは東北地方の太平洋から日本海側にかけて、また北海道の海岸部の多くを占めている[5]。カシワはこのような海風によるストレスに対する適応性を有している。カシワは予備の冬芽を多くもっていて、風によって一部の葉が枯れたのちに、この予備の芽から葉を再生して葉の欠損を補っている。

ｃ）ミヤマナラ

ミヤマナラ（ミズナラの変種）は日本海側の多雪地帯で針葉樹の生育しない高標高域で森林を形成する。ミヤマナラとされているものの中には、起源を異にする個体群が含まれている可能性が高い。日本海側のものと、青森県産の個体群とではその葉の形質が異なる場合が多い。青森県の下北半島の釜伏山の頂部や、同じ青森県の八甲田山の毛無岱の湿原に生育する個体群葉それぞれ独立的にミズナラから切り出された生態型かあるいは変種であろう。後者に生育する個体群の堅果エコタイプ（生態型）と呼ぶべきものが存在する。

２．暖温帯林域

ａ）シイ属：オキナワジイ、スダジイおよびツブラジイ

本稿では琉球列島を暖温帯としているが、異論もある（吉良1949）。おそらく琉球列島は亜熱帯から暖温帯への移行帯にあたるのではないだろうか（山中1979）。ここでは少なくともオキナワジイやカシ類の分布するところは暖温帯と判断した。

上記のように、琉球列島に分布するオキナワジイと、以下に述べるスダジイ・ツブラジイは地理的に分布を異にしている。

本州では、中部地方の太平洋側から瀬戸内海にかけて、また、九州の中・北部においてツブラジイが優占する地域が多い。これとは対照的に、スダジイは日本海側の佐渡ヶ島から九州までの海岸部と伊豆諸島に分布し、また、太平洋側の福島南部以南の海岸部や周辺の島々にも分布する。このようにスダジイは海岸部を中心に分布するのであるが、三重県の御在所岳では裾の部分にツブラジイ林が存在し、それより上部の標高500mほどまでスダジイ林が見られる。このように標高の高いところにツブラジイの分布する領域の上部にスダジイが出現することは高知県でも見られ（山中 1979）、九州でも同様のことが見られることを小林が明らかにしている（小林2008）。

後に示すが、種子重量の小さいツブラジイの方がスダジイよりも耐陰性に優れ（Hiroki and Ichino 1998）、競争力が強い。種子が大きく重いスダジイはツブラジイとの競争を避け、よりストレスの働く立地に進出するという傾向が認められる。スダジイが発根後まもなくシュートを展開するのに対して、ツブラジイは上胚軸休眠をすることが知られている（市野1987）。市野（1987）は、夏の高温期に上胚軸休眠をしないスダジイはネズミなどによって根ごと引き抜かれ、ツブラジイ上胚軸休眠をして成長を遅らせて生存を確保しているツブラジイとの競争に勝てないであろうと推測している。また、逆に裸地的な環境では初期成長の早いスダジイの方がツブラジイよりも生存上有利であろうと推測している。

山中（1966）はツブラジイとスダジイが変種の関係として捉えていたが、後にYamazaki and Mashiba（1987b）によって別種として位置付けられた。山崎･真柴（1987a）はツブラジイの表皮組織が１層であるのに対して、オキナワジイとスダジイのそれは２層であることを見いだしている[6]。

スダジイとツブラジイには堅果や樹皮の中間形を示す個体が見られ（山中1966、広木・市野1991）、その個体の葉の表皮組織は一層と二層のキメラ状を示すことから中間形を示す個体は雑種であることが明らかにされた（Kobayashi et al. 1998）。このことは遺伝子解析の結果からも裏づけられている（Aohi et al. 2014）。両種の雑種形成には人間によるスダジイの植栽も大きく関与している（広木1985、1988）。

b）カシ類におけるすみ分け

カシ類における種間関係を日本列島全体で論じることは困難であるので、最初に本州、とくに中部地方を念頭において述べ、その後に九州について述べる。

中部地方では、アラカシはツブラジイの分布域内によく見られ、丘陵地帯に成立するツブラジイ林にアラカシを伴うことが多い。また、アラカシはツブラジイとの競争を避けて痩せた土地や尾根や岩場に進出することが多い（山中1979、Hiroki 2001、Matsuse and Hiroki 2009）。アラカシはツブラジイと比べて、室内の暗黒条件下で、シュートの伸張と葉の展開が著しく早く、短期的に消失したことを著者は観察している。

シラカシはアラカシと違って、丘陵地帯に分布するツブラジイの分布域の外側に分布する。山中（1979）は、『日本の森林』の中で、「シラカシが肥沃な土壌を好み、関東地方などには多いが西日本ではむしろ少ない。」と指摘している。

シラカシはおそらくツブラジイあるいはスダジイと競合するので、それらを避けた地域で生育するのであろう。東北地方のスダジイ北限地域でスダジイとともにシラカシが出現していることが記録されている（吉岡1954）。

ツクバネガシは標高の低い丘陵地帯から分布し、標高が高くなるにつれてアカガシと交代し、多くの山頂部でアカガシが生育しているのが見られる。ウラジロガシは谷筋を占める場合が多い。

九州ではイチイガシやハナガガシなども加わり、カシ類の分布はより複雑な様相を示す。Ito et al.（2007b）は、九州東南部において、アカガシ亜属の7種の分布を調べた結果、山地性と丘陵性という二つの分布パターンの違いがあることがを見い出した。彼らによると、アカガシ、ウラジロガシ、シラカシおよびツクバネガシは高標高息を中心に分布し、イチイガシ、アラカシおよびハナガガシは低標高域に分布する傾向を示すという。アラカシをジェネラリストとすると、本州にも普通に見られる前者の4種と温暖な九州に分布の中心を有するイチイガシとハナガガシという違いが明瞭になる。彼らの論文では、アカガシがもっとも標高の高いところまで分布することを指摘しているが、この点は本州でのアカガシが標高の高い尾根部に出現することと対応している。また、イチイガシやハナガガシは斜面の下部に生育地を有し、イチイガシの方がより斜面の下部を占めることが指摘されている（Ito et al . 2007a, Yamashita et al. 2010）。

c）イスノキとの関わり

九州の鹿児島や宮崎では平均気温が本州よりも高く、このような温暖な九州南部では過去にはシイ類よりもイスノキが優占していたと考えられる（峠田1986）。イスノキは耐陰性が高く（田内1990）、成長が遅い（三善1959）。イスノキは人間による伐採の影響でその多くが消失し、生長が遅いこともあって回復が遅れているのであろう。九州南部の丘陵地では、イチイガシやハナガガシが生育する斜面下部を除いて、イスノキの消えたあとを他のカシ類が代償的に占め、また、スダジイやツブラジイもおそらく、イスノキの減少した隙間を縫って二次的に分布を拡大したのであろう。

d）ウバメガシ

関東以西の海岸部には海岸の風衝林としてウバメガシが矮性林を形成する。山中(1979)は内陸部までウバメガシの生育が見られ、大陸の近縁種は内陸部に分布域を有することから、ウバメガシの本拠地は海岸ではないと推測している。

アラカシの堅果がカケスによって運ばれることが示されている（広木 2002)。ウバメガシの堅果も、カケス等の鳥類によって運ばれることは疑いない。海岸部と内陸部の裸地的な尾根をともに生育地としていることは疑いない。このようにウバメガシの生育地が多様であるのは同じ風衝林を形成するカシワと同様である。

3．太平洋側針広混交林帯域

この太平洋側針広混交林という森林帯としての名称は、従来中間温帯林（野嵜1990・奥富は下部温帯と称している）と呼ばれていたものとおおよそ重なるが、日本列島の背腹性を重視した異なる概念による名称であり、詳しい議論は別の機会にゆずりたい。

太平洋側の照葉樹林域から東北地方中部にかけて、モミ・ツガ・イヌブナ以外にミズナラ、コナラ、アベマキ、クヌギ、ナラガシワといったコナラ亜属の落葉性の樹種が多く出現する。クマシデ属のシデ類もこの森林帯の主要構成種である。

a）クリとコナラ

コナラは通常ミズナラと標高的に上下にすみ分ける傾向が認められ、水平的にもコナラよりもミズナラは北海道を含めて高緯度地帯に分布を広げている。

コナラ林の多くは人間による森林伐採の影響を強く受けて大きく分布域が拡大した可能性が高いが（Masaki et al. 1998)、自然林も存在する。東北地方の太平洋側で、コナラの優占する自然林の存在することが知られている（樫村1978、野嵜・奥富1990)。コナラは、冬芽による再生力がより大きいことで、ミズナラよりも春先の気象変化によるストレス耐性を強くしている。野嵜・奥富（1990）はこのコナラ林を極相林と呼んでいるが、このコナラ林のような場合に極相という表現を用いることには問題があろう。このことについてはⅣ章で論じる。また、優占林を重視しすぎることも問題があろう。

クリとコナラは異なる属であるにもかかわらず、両者のあいだに明瞭なすみ分けの関係は認められない。これは生態的収斂の一つの良い例であろう。その要因の一つには人間による伐採によって二次林化が進行したことによる可能性も高い。クリとコナラでは、前者の堅果はおもにリスによって食べられ、後者のそれはネズミが食するという点で違いはあるが、実生のすばやい成長と若い時期に再生産を行うという類似した性質があり、両者とも伐採後の萌芽再生力が大きいのかも知れない。

b）アベマキとクヌギ

アベマキとクヌギは地理的にすみ分けている。アベマキの種子は落下後まもなく発芽する短期発芽型の性質を有し、クヌギのそれは長期発芽型の性質を示す（広木・松原1982)。クヌギの種子が実際に野外で落下した翌年の春に発芽することが確認されている(広木 2012b)。アベマキは樹皮にコルク層を発達させ、また、葉裏に星状毛を密生させる。このことはアベマキが夏の高温・乾燥に対する耐性を有しており、おもに暖温帯域に分布する上で適応的である。クヌギではコルク層は薄く、星状毛ももたない。人間による大量のクヌギの植栽によって、クヌギの分布域を不明瞭にしているが、上記の特徴の違いはクヌギがアベマキよりもより冷涼な地域に分布することを示している。

アベマキとクヌギは長野県の駒ヶ根市を中

心とした地域で広い交雑帯を形成している（Hiroki and Kamiya 2005）。

コナラにも葉裏に星状毛がある点ではアベマキと同様であるが、アベマキは堅果が大きく、初期成長が早いことによってコナラを押しのけて一定の分布域を獲得していると考えられる。山形市街地の東部に接する丘陵には植栽されたものから逸出したと推測しうるアベマキが自然分布している。石塚他（1983）は、このアベマキの生育環境を解析し、アベマキはコナラよりも受光量の多いより温暖な区域を占めすることを明らかにしている。また、彼らは論文の中で、アベマキは量的には少なくなるものの冷温帯域にまで分布していることを指摘している。

クヌギは九州南部のアベマキの分布していない地域にも分布している（Horikawa 1972, 1976）。クヌギは薪炭材や椎茸の栽培用の原木として植栽されるので、西南日本のクヌギはすべて植栽起源と言っても間違いないであろう。

中国ではアベマキとクヌギの分布を見てみると、前者が標高600－1500mの範囲に、そして後者は900－2200mの範囲というように、分布の重なりが見られるものの両者のあいだには垂直的にすみ分けの関係が認められる（中国科学院植物研究所編1972）。日本列島におけるクヌギは人間によってもたらされた帰化植物である可能性が高い。

c）フモトミズナラ

近年までモンゴリナラと見なされたナラの一種が大場（Ohba 2006）によって*Quercus serrata* subsp. *mongolicoides*（フモトミズナラ）と命名された。このフモトミズナラは東海地方の愛知県から岐阜県の東海層群や花崗岩地帯の尾根や痩せ地に分布し、関東地方にも尾根を中心に隔離分布する。フモトミズナラは主根が斜行し、乾燥した痩せ地への適応性を示す（Hiroki 1913a, Hiroki 1913b）。濃尾平野から周辺の山地一帯の古東海湖に堆積した砂礫層地帯で誕生した種が、関東地方まで分布域を拡大したものと推測しうる。このことは関東地方に分布する個体群も根が斜行するという性質が共通していることから裏付けられる（Hiroki 1913a）。長野県の飯田市近郊にも分布しており、東海地方と関東地方をつなぐ個体群として注目される。

このフモトミズナラは標高200－700mの範囲に分布しており低標高の地域ではコナラと、また高標高の地域ではミズナラと接していることが多い。先に示した図１では、このことがまったく読み取れないが、それは二次元表示の制約のためである。このフモトミズナラは種が誕生してからその分布域を拡大した歴史を読み取るよい材料になるであろう。

c）カシ類とナラ類

ナラガシワの分布の実態はよく分かっていないが、三重県以西の照葉樹林域に分布する。照葉樹林の周辺に生育するナラはナラガシワ以外にも多く、コナラもアベマキも照葉樹林域まで広く分布域を広げている。

多くのナラ類の種子が落下して間もなく発芽するという短期的発芽特性は（広木・松原1982）、翌年の春先に素早く葉を展開させて、一時的ではあるが常緑樹の生育圏で生存率を高めると推測しうる。シラカシを含めたカシ類は堅果の落下した翌年の梅雨どきに種子を発芽させる（広木 2012c）

アベマキは若いときほど冬場に根に蓄える養分の割合が高く（Matsubara and Hiroki 1985）、生産した養分の多くを根に多く蓄え、その養分を使ってさらに成長を増大させる。このような性質は、初期成長を著しく増大させ、アベマキの照葉樹林域での生存を確保しているものと考えられる。ナラ類ではアベマキのように根に養分を蓄えると推測されるのに対して、カシ類では根に積極的に養分を蓄えることはないと考えられる。Matsubara and Hiroki（1989）はアラカシでは根に生活の上で必要な養分があるだけで養分を蓄えてはいないことを明らかにしている。このような性質の違いは…

ブナはよりストレスの働かない地域に分布し、再生力が弱い。イヌブナはおそらく根に蓄えた養分で再生するのではなく葉せ生産した養分を萌芽再生にまわしているのであろう。カシ類でも根に貯蔵養分はなくても萌芽再生能力を有し、葉でかせいだ養分で芽を再生して萌芽することもできる。

4．カバノキ科の適応放散

a）カバノキ科

カバノキ科（Betulaceae）には世界で6－7属があるとされており（佐竹他1999）、この科はさらにカバノキ亜科（カバノキ属とハンノキ属を含む）とハシバミ亜科（クマシデ属を含む4属からなる）に分類されている（村井1963）。そのうち日本には5属が分布する。この章では、その5属のなかでも日本に分布する種数の多いハンノキ属（*Alnus*）とカバノキ属（*Betula*）の一部の種を取り上げて、種間の比較を行う。ここでは村井（1963）がヤシャブシ属（*Alnaster*）としたヤシャブシを含めた4種をハンノキ属に含めている[7]。これらの種はいずれもパイオニアという特性を有している。また、明瞭なパイオニアの特性をもたないクマシデ属（*Carpinus*）についても触れる。

b）ハンノキ属

日本にはハンノキ属の種は変種を除くと12種が分布する（佐竹他 1999）。そのうち生態的な特性のはっきりしている9種を表2に示した。

ハンノキとサクラバハンノキはおもに湿原に生育する。とくにハンノキは氾濫源から水深の深い湿原まで生育する（冨士田 2002）。それに対して、サクラバハンノキは水深の浅い、比較的狭い河川の奥まったところに依存的に生育する（広木編 2002, 瀬沼 2004）。

ケヤマハンノキ、タニガワハンノキ、カワラハンノキ、およびミヤマカワラハンノキは畦畔の撹乱の激しい立地に生育する（崎尾・山本 2002）。谷地形は侵食が卓越するばかりでなく、谷では水が流下し、また水が湧出することによって立地が湿性であることが多い（菊池 2001）。ハンノキ属の種は湿性で撹乱の激しい立地で適応放散を遂げたと推測しうる。

上記に触れた種群とは対照的に、同じハンノキ属のヤシャブシ、ヒメヤシャブシは、立地が湿性でなくても傾斜が急で撹乱の激しく生じるところに生育する。ヒメヤシャブシはやや日本海側よりの多雪によるなだれ地域を中心に分布し太平洋側を青森から九州まで広く分布するヤシャブシとすみ分ける傾向を示す（村井 1963）。また、ヤシャブシに近縁なオオバヤシャブシは伊豆諸島の火山性堆積物上に生育するという特異な分布を示す（Hiroki and Ichino 1993, 上条・奥富 1993）。伊豆半島を中心に本州の海岸部に生育するオオバヤシャブシは伊豆諸島で起源したものが人間による植栽によって分布域が拡大したのであろう。

表2．ハンノキ属の種の生育地の多様性

ハンノキ サクラバハンノキ	湿原
ケヤマハンノキ カワラハンノキ ミヤマカワラハンノキ タニガワハンノキ	河畔林・畦畔林
ヒメヤシャブシ ヤシャブシ	崩壊斜面
オオバヤシャブシ	火山噴出物

c）カバノキ属

日本には11種のカバノキ属の種が分布する（佐竹他 1999）。そのなかのウダイカンバは本州の亜高山帯に分布し、シラカバとウダイカンバはダケカンバよりより標高の低い地域に分布域する。分布域には大きな違いの見られないシラカバとウダイカンバは生活史特性が大きく異なり、両者ははっきりしたすみ分けの関係を示す。シラカンバは寿命が短く、若い時期に繁殖を開始することによって大きな撹乱を受けた裸地を生育地としているのに対して、ウダイカンバは寿命が長く森林のギャップで生育しうるという（大隅 2005）。大隈（2005）によれば、シラカンバとウダイカンバの種子の休眠期間を比較すると、前者は短く、後者は長いという。ウダイカンバはパイオニアでもあるが（Hiroki1979, 広木 2012a, b）、ギャップ種的な特性も有していると言えよう。

その他の多くのカバノキ属の種も撹乱が生じやすい尾根の岩場などに分布するものが多い（小川・沖津2010）。だが、例外的にヤチカンバのような湿性地に生育の場を求めたものもある。

d）クマシデ属

カバノキ科のハシバミ亜科に属する種は翼をもたない（村井1963）。日本のクマシデ属４種については、後にでてくる太平洋側針広混交林のところで触れる。

5．ブナ目の適応放散

a）ブナ目

最新被子植物の分子系統学の解析の結果では、ブナ科には次の８科が含められている（Soltis et al. 2005）。ナンキョクブナ科、ブナ科、ロイプテレア科、クルミ科、ヤマモモ科、カシュアリナ科、テイコデンドラ科およびカバノキ科である。 その中でも、ナンキョクブナはブナ目のなかでも早く分岐し南半球で繁栄している（Veblen 1996）。

b）ブナ科とカバノキ科の比較

カバノキ科の中でもハシバミ属の種のように果実がより大きくなった系統もあるが、その他の属種では、種子は比較的小さいものが多い。その中でもとりわけカバノキ属では種子が小さくなる傾向があり、シラカバとウダイカンバの種子はそれぞれ１万分の１gと１万分の３gである（表３）。

表３．カバノキ科３種、ブナ、シイ属２種およびコナラ属２種の種子重量

	種子１個あたりの乾燥重量（g）
シラカンバ	0.000143
ウダイカンバ	0.000348
オオバヤシャブシ	0.00050
ブナ	0.14*
ツブラジイ	0.37*
スダジイ	0.62*
コナラ	1.12*
アベマキ	3.81*

*印のついた数値は広木・松原（1982）のデータを使用

ハンノキ属とカバノキ属の種では、種子に翼が付いており、これらの種子が風散布型であることを示す。シラカバでは、小さな種子の割には薄い大きな翼が付いており、この種がパイオニアとして裸地に素早く進出する上で大きな役割を果たしていると考えられる。

このようなカバノキ類において種子がきわめて小さいという性質は、堅果がかなり大きいブナ科のコナラ亜属とは対照的である。

このように種子や堅果の小さくなる、あるいは大きい傾向を示すカバノキ類やコナラ属に対して、ブナ属やシイ属の種子は表３に示したように中間的な大きさである。

カバノキ属の多くの種は自然林として優占するものが少なく、周期的な斜面崩壊による

開放地の出現がカバノキ属３種（ヤエガワカンバ、シラカンバ、ミズメ）の存続を可能にしていることが指摘されている（小川・沖津2010)。

６．その他の系統におけるすみ分け関係の例

ａ）ヤナギ属

ヤナギ属のほとんどの種が河畔林の構成種として適応放散している。Niiyama(1990)は、北海道空知の氾濫原において、ヤナギ属６種の種子散布と実生の定着の比較データから、それらの共存とすみ分けの関係を明らかにしている。この事実と、一般的に河畔にヤナギ属の種が多いことは、河川の氾濫が卓越し、水分ストレスの強く働く立地において、同じ系統群として多様な種分化を遂げてきたことを物語っている（新山 1995)。

ｂ）カエデ属とサクラ類

カエデ属

カエデ属は興味深い系統である。多くのカエデ類は高木性であるが、ハウチワカエデのように低木性を獲得した種もある。ハウチワカエデはブナ林の中で低木のまま成熟し、繁殖しうる。ブナ林の林床で葉量が少ないまま年間５mm程度の樹高伸長で20年近くも耐えているところから、その耐陰性はブナより高いと推測される。

カエデ属は多様な生育環境に進出しており、山地から亜高山帯の山岳地帯にかけて雪崩等の崩壊地でパイオニアあるいはギャップ種として生存するミネカエデやコミネカエデがあり、また、畦畔林の湿性地に生育するメグスリノキやチドリノキのような種も存在している。茨城県の小川学術参考林での研究結果から、コハウチワカエデやイタヤカエデは耐陰性の高い種とされている（Masaki et al. 1992)。中静（2003）は、ブナの優占しない落葉広葉樹林では、人間による撹乱が激しくなかった時代には、このような耐陰性の高いカエデ類が落葉広葉樹林において重要な位置を占めていた可能性を指摘している。オオイタヤメイゲツの生態的性質は明らかになっていないが、ブナ、イヌブナの欠如する落葉樹林において重要な位置を占めているのではないかと想像される。

このような耐陰性の高い種と対照的に、ハナノキは花崗岩地帯の激しく侵食を受ける河谷で進化しパイオニアとして生存している（広木・後藤 2010)。

以上に見たようなカエデ属の多様な生育環境と生育特性から、カエデ属の祖先は、成長特性や立地の選好性で幅広い可塑性を有していて、日本列島で多様な種分化を遂げたのではないだろうか。ハナノキのように特殊化が進んだ種は別として、多くのカエデの仲間は祖先のもっていた可塑性の名残をそれぞれ受け継いでいると推察される。その中でも、多くは畦畔の湿性な立地で微妙な光環境に反応して成長するイタヤカエデは日本列島で多くの変種を生み出している。裏磐梯高原の泥流地帯では、イタヤカエデがヒトツバカエデとともに山腹の岩壊堆積地に急速に侵入を遂げている（Hiroki 1979)。

サクラ類

従来のサクラ属（*Prunus*）は近年の分子系統学によって*Cerasus*にまとめられている（大場2011)。渡邊（1994）はサクラ属の中の日本で種分化したと考えられ、ヤマザクラとオオヤマザクラ、およびオオシマザクラとカスミザクラというそれぞれ近縁な種のあいだですみ分けの関係が認められることを指摘している。また、彼は『樹木社会学』（渡邊1994）の中で、彼がマメザクラ群と称している種群が日本列島で種分化したことを示唆するとともに、それらが地域的にすみ分けている図を載せている。

以上のような同じ系統間のすみ分けという

視点でWhittackerの1969年の論文を見直すと、その論文の中に示されている種の分布パターンに、Quercus類の赤ナラ（red oak）の種群と白ナラ（white oak）の種群が相互にすみ分けの関係にあり、そしてさらにそれぞれの種群のあいだですみ分けていることを読み取ることができる。

Ⅱ　植生遷移の理論

1．植生遷移理論の概観

クレメンツ（Clements）の遷移理論はその全体論的な傾向が克服され、ホイタッカーによって極相パターン説（彼はその後環境傾度にそったエコトープという概念を発展させた）として集大成されたかに見えたとき（Whittacker 1953）、それとほぼ時を同じくして生物群集の成り立ちに撹乱の働きが決定的な役割を果たすことが見出された（White 1979）。この撹乱の重要性を背景に群集の非平衡性を論じたピケット（Pickett 1980）は、遷移現象の多様性を認めパッチダイナミクスという概念を提案した[8]。近年までの一次遷移に関する研究を集大成したWalker and Moral（2003）は、この概念の重要性を指摘するとともに、今後の遷移研究の重要な方向性として、植物の生活史特性、動物との相互作用、および遷移の経路の３点を挙げている。

2．ストレスと撹乱

a）Grimeの三つのストラテジー

Grime（1979）は草本において、競争適性（competitive）、ストレス耐性（stress tolerant）、および撹乱適性（ruderal）の三つのストラテジー（日本語訳は中静2004にもとづく）に対応した種群が存在するとした[9]。

中静は（2004）は、彼の著した『森のスケッチ』の中で、ストレス耐性を被陰によるものと乾燥によるストレスをひとくくりのものとして捉えている。

しかし、植物にとっては、光不足によるストレスとその他のストレスは相反する作用を及ぼす。逆に言うと、植物は光ストレスと乾燥等の他のストレスに対して相半する反応を示す。栄養条件の良い安定した立地の森林にさまざまな種が侵入するにつれ、林内は暗くなる。耐陰性を獲得した種は暗い林床でゆっくりと成長し、将来的には豊富な土壌の養分を利用しうる。これは競争適性種のもつ性質である。したがって、以下は、光不足によるストレスに対する応答としては耐陰性という用語を当て、それ以外の乾燥等の作用による影響をたんにストレスと表現する。図１や図３で使用しているストレスはこの後者の意味で使用している。

樹木の場合、競争を避けるには二つの方向があり、一つはよりストレスの働く環境に生活の場を求めるものがあり、これがストレス耐性種である。ブナ属に対する落葉性ナラ類がこれにあたる。もう一つは、裸地に素早く進出して生存をはかる。これが撹乱適性種であり、前に述べたハンノキ属やカバノキ属の種がそれにあたる。樹木と草本ではストラテジーの在り方に若干の違いが認められ、Spurr and Barns（1964）は、パイオニア（pioneer species）、ギャップ種（gap-phase species）、および耐陰種（extreme shade tolerant species）の三つの種群に分けている。Grimeのストラテジーと対比させると、それぞれ撹乱適性種、ストレス耐性種、および競争適性種に対応する。これらは森林の発達あるいは遷移の観点から見た特性の違いにもとづいて三つの種群に区分したものと言える。ギャップ種は草本とは異なる樹木の特性を示すものと言える。この項の前の方で述べたように、樹木にもストレス耐性種が存在しており、競争に強い種との競争を避けてよりストレスの強くはたらく立地に進出して繁栄する種群がある。耐陰性が高く競争強い種は多くの場合はストレスには弱いからである。この

ことはむしろストレス耐性種はより強いストレスに適応性を獲得してきたと言ったほうがよいであろう。

熱帯林では明るさに反応する特性の違いによって、大きな二つの種群（パイオニアと極相種）とに分けられるという（Whitmore1975, Swine and Whitmore 1988）。温帯林で見られるストレス耐性に相当する種群は認められず、極相種の中で、さらに樹高伸長の違いなどの生活史特性の違いがみとめられるという（Whitmore1989）。

落葉性ナラ類の多くはすでに詳しく見たように、ブナのような競争力の強い種を避けてストレスが強くはたらく環境に進出して繁栄していると見ることができる。関東から中部地方を経て九州北部にかけては、シイ類の優占する場所を避けてカシ類が分布しているが、九州南部ではシイ類とカシ類の関係が逆転し、シイ類がカシ類よりも成長が速く耐陰性が低くなることはすでに述べた通りである。Spurr and Barns（1964）は、ストレスに対する耐性が種の分布地域の違いや成長段階においても変化することを指摘している。

b）ブナ科の種子の重量と耐陰性

種子の重量は一般には大きい種子をもつものほど暗い林床で生育するのに適していると考えられているが（Grime and Jeffery 1965）、ブナ科では逆で小ささい種子をもつ種の方が耐陰性は高い。イチイガシは例外であるが。

図2にブナ科のいくつかの種の種子重量を示す。ブナやシイ類の堅果はナラ類のそれより小さく、カシ類やコナラ以外のナラ類の堅果はブナやシイ類よりかなり大きい。耐陰性は堅果の小さいブナやシイ類の方が高く、イチイガシを除くナラ類は一般に耐陰性が低い。九州南部ではシイ類の耐陰性は低くなることは前項で触れたとおりである。すでに述べたように、同じシイ属のスダジイとツブラジイでは、後者の方の果実がより小さく耐陰性も高い。ツブラジイは実生の成長を遅くして暗い林内でスダジイよりも長く生き伸びる。暗い林内では光合成生産量が多くないので、呼吸量が少ない方が生き残りやすいと考えられる。Grime（1965）は陰樹の方が陽樹と比べて暗呼吸量が少ないことを見いだしている。

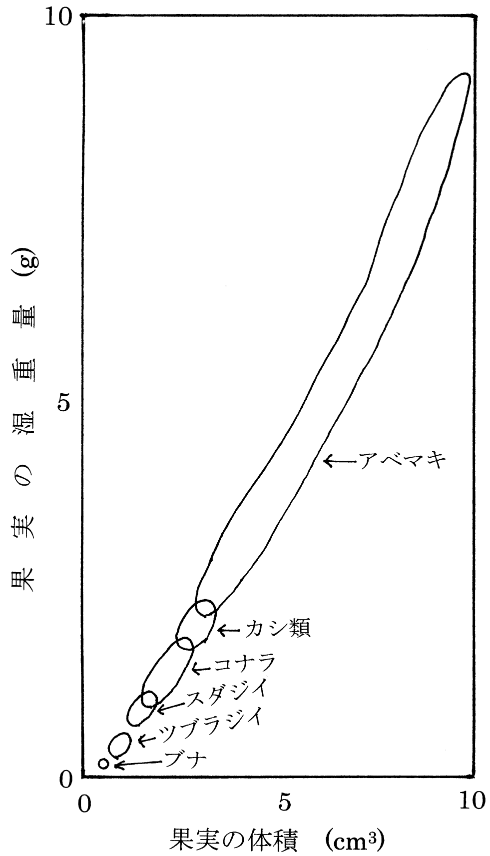

図2．日本のブナ科の堅果の体積と湿重量にもとづく大きさの系列.
ミズナラ、クヌギ、およびフモトミズナラの堅果の大きさは図には示していないがアベマキの堅果の大きさの範囲に入る.（広木・松原1982を改変）

イヌブナの耐陰性については分かっていないが、ブナと同様であると仮定すると、すでに触れたように、冷温帯域のナラ類はブナや

イヌブナとの競争を避けて、よりストレスの強くはたらく地域に進出して繁栄していると言える。ストレス耐性のストラテジーを採用することは、堅果を大きくすることや、耐陰性が高くないことや、さらには低温や乾燥等のストレスに対して萌芽再勢力を高めるなどのさまざまな性質を複合的に獲得することにつながる。このことは、ナラ類の祖先がより強くストレスがはたらく地域に進出して、その子孫はさらにより広いストレス耐性を獲得したと考えられる。中静（2004）も果実の大きいほど林内に長く生存しうるというGrime and Jeffery（1965）の考えを批判している。多くのナラ類の実生の初期成長は早いが、シュートが大きく伸びたぶんだけ呼吸量が増大して暗い林内では子葉の養分を消費した後は枯死せざるを得ない。中静（2004）は、ナラ類の堅果の大きいことを動物による食害との関連を示唆しているが、それよりも同じ生活形をもつ競争適応種との競争を避け、より明るいところでの初期成長を確保することの方が重要な意味をもつであろう。よりストレスの強くはたらく立地においても根を長く地中に伸ばして生存率を高める意味もある。

このようなストレス耐性のストラテジーを採用したナラ類から、カシワやフモトミズナラなどのより厳しいストレスのはたらく海岸部や乾燥した痩せ地に適応した種を出現させるに至ったのであろう。フモトミズナラの実生が主根を斜行させることはすでに述べたが、このフモトミズナラはかつて痩せ地で乾燥する尾根が広大に連なっていた東海層群の砂礫層地帯に適応して誕生したと推測される。

3．ブナ科をもとにした遷移モデルと局所的極相

ブナ科とカバノキ科をストレスと撹乱の枠組みで捉えたすみ分けと遷移のモデルを図3に示す。

図には、ブナ科のブナ属、シイ属、およびコナラ属と、カバノキ科のハンノキ属、カバノキ属を配置してある。

ブナ科のブナやシイ類は競争に強く、ナラやカシはブナやシイを避けてよりストレスのはたらく立地に生育し、カバノキ属やハンノキ属の種はさらに厳しい環境に生育する。現実にはカバノキ属やハンノキ属の種は常に撹乱の作用するところで生存しており、そこは強くストレスもはたらくという関係にあるのであろう。

ストレスが強くはたらかないところで撹乱が生じると、その程度によるが、パイオニアがまず占拠し、次にナラ類、そしてブナ類あるいはシイ類へと遷移が進行する。一時的に安定な森林をすべて極相と捉えるのではなく、このように種が実際に交代し変遷して安定した森林に達した場合のみに極相という用語を用いるべきである。このような極相の概念は局所的極相と言うことができるであろう。

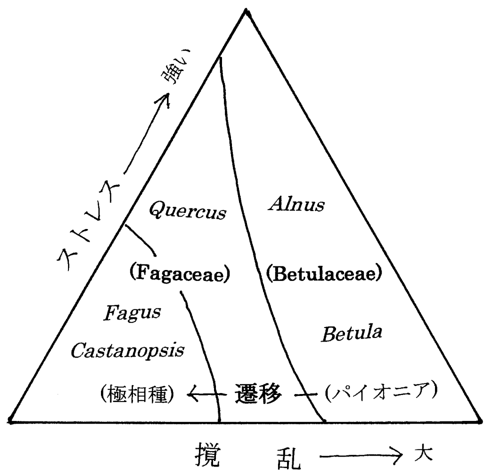

図3．ブナ科とカバノキ科の系統を組み込んで作成したストレスと撹乱を軸にしたすみ分けと遷移のモデル.

4．ギャップとギャップ種

後に穂高岳右俣谷における遷移の研究のところで詳しく紹介するが、雪崩崩壊斜面地でサワグルミが一時的に優占林を形成する。こ

のサワグルミはギャップ種と呼ぶのが適切であろう。カラスザンショウは常緑広葉樹林のギャップを埋土種子の発芽によっていち早くギャップの空間を占め得ることが知られており、このカラスザンショウをパイオニアと呼んでいる例がある（Shimoda et al. 1994）。この場合、カラスザンショウはギャップ種と見なすべきである。

４．実際の遷移に関する研究内容の検討

ａ）クロマツ林からの遷移

倉内（1953）の古典的で有名なクロマツ林からスダジイ林への遷移に関する研究は再検討が必要である。Drury and Nisbet（1973）は年代の異なる空間の情報から時間的な遷移系列を作成することの問題点を指摘している。このような視点で倉内の研究内容を検討すると問題点が明らかとなる。倉内は、東海地方の木曽川下流域と豊川か流域の二つの地域で、新田開発の年代の異なる場所の森林を比較し、年代の古い土地にはスダジイ林が成立しており、新しい年代の区域ではタブノキの若木を交えたクロマツ植栽林が成立し、タブノキ林、さらに年代が古いとスダジイ林へと遷移が進むとしている（倉内1953）。

しかし、倉内論文の表の種組成を詳しく見ると、木曽川下流域では200年から300年を経過した社寺林で高木層から低木層にいたるまでスダジイがまったく見られない。このような視点で彼の論文の表１をもう一度見直すと、豊川下流域の社寺林では確かに古い年代のところはスダジイ林になっているが、木曽川下流域の300年以上も経っているクロマツ林からタブノキ林へと移り変わりつつある林分においてスダジイの後継樹がまったく認められない。つまり、タブノキ林からスダジイ林へ遷移するというデータは存在しないことになる。倉内の研究から、クロマツ林からタブノキ林への遷移は認められても、タブノキ林からスダジイ林へ遷移するとは結論づけられない。

ｂ）桜島溶岩上の植生遷移

Tagawa（1964）の桜島における植生遷移の研究は画期的なものではあったが、前項で触れた倉内による遷移の研究と同様に問題が多い。田川は堆積年代の異なる火山噴出物上の植生を比較して植生遷移を解析し、種多様性の値から極相にいたるまでに要する時間を700年以上とした（Tagawa 1964）。また、彼は桜島では一次遷移の後期においてもスダジイの侵入が見られないことから、桜島ではタブノキ林が極相を示すと述べている。

上記の最初の問題、すなわち、種多様性から遷移に要する時間を推定する方法上の問題点を服部他（2012）が指摘している。彼は異なる年代の溶岩上の種組成を比較検討し、極相にいたるまでに要する時間を600年程度（400－800年の中央値）とした。この彼の結論は遷移の一応の目安を与えるが、やはり古い遷移理論の影響から免れていない。田川と同様に、この服部の方法においても、やはり倉内の研究と同様にDrury and Nisbet（1973）の批判が当てはまる。つまり、異なる年代の溶岩上の種組成を比較する方法上の問題点である。空間的な情報から時間的な変化を読み取ることは今のところ成功した例はない。わずかにHiroki and Ichino（1993）の三宅島の1962年溶岩上における遷移の研究において、ヤシャブシ、タブノキ、スダジイの順に侵入することが見出されている例があるのみである。この場合でも遷移が空間的に一様に進むわけではない。

遷移が空間的に一様に進行するわけではないというFinegan（1984）の指摘が無視されている。そのことは遷移系列を地衣・コケ群落の初期相、ススキ－イタドリの前期相、クロマツ林の中期相、タブノキ林の後期相、およびスダジイ林の極相というステージに一義的に配列を行っていることに現れている。

田川の研究の二つ目の問題は、彼が桜島ではスダジイは極相種ではないとしたことである（Tagawa 1964）。この点に関しても服部は桜島溶岩上の森林が薪炭林として伐採の影響を強く受けていることを指摘し、長い時間を経過した溶岩上にスダジイが見られないのはそのためであることを指摘した。田川が推測した溶岩に含まれる鉱物の影響に関してはその後の研究はなされておらず、比較的新しい昭和の溶岩上に実際にスダジイが侵入し、その実生や若木が存在することが見出されている（広木 2015b）。服部の研究において、人為の影響を考慮した点は評価しうるが、やはり彼の研究においても種の侵入過程が明らかにされていない。桜島の古い溶岩上では人為的影響が激しく、植生遷移を研究する上での大きな困難を抱えている。

先に触れたように、三宅島では1962年溶岩上でスダジイの侵入も認められ、鳥によって種子が散布されるタブノキの方がスダジイよりも先に空間的に広く侵入していることが示されている（Hiroki and Ichino 1993）。上条と奥富が示した火山噴出物の堆積年代に応じたタブノキ林とスダジイ林の成立の違いは（上条・奥富 1993）は、人間による薪炭材の利用という観点を欠いているという服部他（2012）の指摘があるので見直しが必要であろう。

三宅島の明治溶岩上にはタブノキに混じってスダジイの成木も存在することから（Hiroki and Ichino 1993）、三宅島ではスダジイ林への遷移の進行が比較的速い可能性がある。三宅島にはオーストンヤマガラというヤマガラよりもやや体の大きい亜種が分布しており、オーストンヤマガラがスダジイの堅果を貯食することが知られている（樋口1975, Higuchi 1976）。三宅島では遷移の進行速いように見えるのは、オーストンヤマガラが関与している可能性の他に、パイオニアであるオオバヤシャブシに放線菌の一種であるフランキア菌が共生し、栄養塩類の供給が多くなされることや（市野他1997）、三宅島にはスダジイとの強い競争関係にあるカシ類が欠如することが要因として関わっているのではないかと指摘されている（市野・広木 1997）。

上記の三宅島においてもスダジイ林が優占する極相林が形成される過程はまだ明らかにされているわけではないし、溶岩上をスダジイ林が一様に占めるかどうかも定かではない。

c）裏磐梯泥流域における植生遷移

磐梯山が1888年に爆発した際に磐梯山北斜面山麓部の裏磐梯高原一帯に泥流を堆積させた。そのおよそ100年後以内には、山腹の岩壊地上にアカマツ、ヤシャブシ、ウダイカンバ、ダケカンバ等のパイオニアに混じってイタヤカエデ、ミズナラ等の後続樹種が侵入した（Hiroki 1979）。ブナも少数個体が侵入しているが、イタヤカエデ、ミズナラは成熟して再生産を行っているのに対して（広木 2010, 広木 2011a）、ブナの侵入は極めて遅れている（広木・辻村 2011）。土壌が未熟でブナの生育に適した菌根菌が少ないことも考えられるが、ブナの生育個体が単木である可能性もある。紀藤（2008）によれば、ブナは自家不和合性が高くいという。そのためブナが分布域を拡大するためには「少なくとも繁殖可能な齢に達した２個体以上が受粉できる距離に生育している期間がなくてはならない」と紀藤（2008）は指摘している。

陰樹で極相種と言われるブナでも、裏磐梯高原で局所的にも優占するためにはかなり長い年月を要するのかも知れない。また、局所的にいったん優占すれば、その後は周辺に急速に分布を拡大するのかも知れない。磐梯山と磐梯山山腹の西に接する丸山という小丘との間には、磐梯山の爆発による火山噴出物によるブナ林崩壊跡地と見なせる谷間があり、そこには残存したブナの大木が点在するブナの再生林が存在する。これは完全な一次遷移

ではない可能性も高いが、ブナ林の急速な回復の例として興味深い（広木 2015a）。

以上のように見てくると、野本（1956）の陽樹であるミズナラ林から陰樹であるブナ林へ遷移するという研究例も特殊な事例であるのかも知れない。

ｄ）穂高岳右俣谷におけるギャップ更新

岐阜県高山市の新穂高温泉街からおよそ２kmに位置する穂高岳右俣谷では、斜面から斜面下部の尾根にかけてはブナが優占し、斜面の裾から谷部にはサワグルミが優占する森林が形成されている。このサワグルミ林には少数のトチノキの成木が混生するとともに、谷全体に大木のヒロハカツラが点在する。

この谷筋のサワグルミ林では多数の種子が散布されるにもかかわらず、サワグルミの後継樹がまったく存在しない。サワグルミの果実の豊作年の翌春には多数の当年生実生が発生するが、その年のうちにすべて消失してしまう（広木 2011c）。小さな果実のサワグルミの当年生実生の背丈はせいぜい６cmであり、リョウメンシダ等の大型多年生草本の下では生き延びることができない。それに対して、トチノキの種子は大型で、落下した翌年の春先には45cmほどの樹高伸長を行う。中静（2004）は、トチノキがシダ等の大型の草本のもとでは生き残れないとしている。しかし、初春のうちに40−50cmほどの高さまで伸長したトチノキの実生は、その大きな葉を広げ、地表とは異なりさらに成長をつづけるだけの受光量を獲得しうることが予想しうる。したがって、サワグルミ林床に繁茂するシダ等の大型多年生草本の層を越すことは十分可能であると推測しうる。実際に、先に記した穂高岳右俣谷のサワグルミ林には、大型多年生草本の層を越している若木が多数認められている（広木 2011d）。中にはカモシカの食害を受けた個体も認められるが、このサワグルミ林内には少数ではあるがトチノキの若木は存在することは将来トチノキが優勢になるであろうことを示唆している。

上記の右俣谷で、1996年の春に雪崩による斜面崩壊が生じ、斜面の谷筋と谷の一部の森林が破壊されて泥流で覆われた。泥流の堆積した翌年に裸地にはヤマヨモギ等の多年生草本が繁茂すると同時にサワグルミの実生が多数発生した（広木 2011d）。この泥流地で調査区をもうけて種の消長を調べた結果では、ヒロハカツラやミズメの実生も一定数出現したが７年後にはすべて消失し、サワグルミは密度を減少させながらも成長しつづけて７年後には平均樹高２mを越す若齢林を形成したことを報告している（広木 2011d）。ブナの実生も裸地形成後１個体出現したが、２年で消失した。この泥流地で将来ブナやトチノキがどのように侵入するかは今の時点では予測がつかない。

以上に述べたことから、サワグルミは林内の被陰を避けギャップや裸地に進出するというストラテジーを取っているのに対して、トチノキは種子の大型化によって林床の草本層の被陰を回避するストラテジーを採用していると言える。

このようなサワグルミの繁殖特性から、サワグルミはギャップ種と呼ぶのが適切であろう。常緑広葉樹林でカラスザンショウがギャップを埋土種子の発芽によっていち早くギャプを占め得ることが知られており、このカラスザンショウをパイオニアと呼んでいる例がある（Shimoda et al. 1994）。しかし、このカラスザンショウもギャップ種と見なすべきである。すでにみたように、遷移系列という観点からの評価は見直しが必要である。

なお、右俣谷の谷部においては、泥流によって倒れた個体の多くはサワグルミとトチノキで、ヒロハカツラの大木は生き残った。カツラ類の生育には大規模な撹乱が必要である（崎尾・山本 2002）。

Ⅲ　種と森林群集

森林は多くの系統を異にする樹木からなるトポロジカルな四次元種多様体と言える。新しい種が誕生して、この多様体に組み込まれると、その種は分布を拡大して時間とともに新たな種間関係が発展するとともに、ときには別の種が消失する。

種が繁栄して分布域を広げていく過程で、多様な生態的特性を獲得する傾向があり、その多くは時間の経過とともに特殊な環境に生き残り、長いタイムスケールでは絶滅にいたると考えられる。

それぞれの系統は祖先が獲得した形質を維持する側面と、種分化の過程で新たな性質を獲得する。さまざまな系統群がそれぞれ適応放散するとともに、個々の種の多くは群集として統合される。

ブナの堅果はホシガラスが貯食のために運ぶことが知られているが（渡邊1994）、その三角錐をした果実の稜には幅は狭いが明瞭な翼が付いており、ブナは鳥散布による種子散布様式を有しているばかりでなく、風散布も利用していることは疑いがない。ブナ科と同じブナ目に属するクルミ科の系統においては、翼をもった風散布型果実と動物散布型の大型の果実へと何回か分岐したことが知られている(Soltis et al. 2005)。カバノキ科の中に、翼を有して風散布型としてパイオニアの特性を獲得したグループと翼をもたないグループが存在することはすでに述べたとおりであるが、カバノキ科の中には、ハシバミ属のように、大きめの果実を生産して積極的に動物散布型に移行したものもある。ブナ目のほとんどの系統は、ストレスを受けて止むおえない場合でなければ、カエデ科のハウチワカエデのように多種の樹冠の下で成熟するという生活様式を取る方向には進化しなかったと見なせる。ハシバミ属の系統は、コナラ亜属のウバメガシの系統のように、低木性を獲得して他の喬木との競争を避けて繁栄したと考えられる。

これらは系統的放散に関わる側面である。生態的統合というのはどのようなものであろうか。

鳥散布型を示す果実の中には、ブナやナラ類のような堅果の場合もあれば、タブノキのように液果をつけるものもある。タブノキは、沿岸部の塩分を含んだ風が吹き付けて大きなストレスを受ける場所に生育するとともに(服部 1992)、その種子が鳥によって運ばれることによって周辺の撹乱を受けたギャップに素早く侵入しうるギャップ種の特性を有している。すでに触れたようなカラスザンショウのようなギャップ種も存在する。異なる系統から類似した生態的適応が生じているわけであるが、それにはどのような意味が見出されるのであろうか。

森林群集にはある種の冗長性というものが存在するように見え、必ずしもニッチ（生態的地位）に分割されるわけではない。そもそも環境を種から独立した存在と見なすことはある種の近似であって、複合的な環境を個々の環境要因に分割しうるのも特殊な場合にすぎないであろう。むしろ多様な環境を介して種間の関係が多様化していると見なせるであろう。個々の種の祖先の性質を受け継ぎながら、新しい環境の中で他の系統の種と出会う中である種のストラテジーを選択するのであろう。このような観点から種を見直すと、一つの種がトポロジカルに４次元の時空間の中をミミズのように曲がりくねっている姿が浮かんでくる。

おわりに

本稿は、とくに新しいデータに基づいたものではないが、森林群集を構成する種の系統関係と森林群集という一つの視点を提示しようと試みたものである。

私は、最初大学院で、裏磐梯高原をフィールドにして、火山植生の遷移の研究に取り組んだ。当時は、裏磐梯以外のフィールドを知らず、植物の同定も一から始めるというありさまであった。そういうわけで、ほとんど文献を読みこなすことが出来ない状態が長くつづいた。査読付きの英文が書けるようになったのもだいぶ後になってからのことであった。本稿をまとめる過程で、森林群集が複雑多様なように、研究そのものも多様な観点からのものがあっても良いと悟るに至った。

締め切りに追われて最後はエッセー風になり論文の程をなしていないと我ながら思う。本稿で示した種のすみ分け関係をもとに、今後すみ分け論としてさらに展開させたい。

文献

Aoki, K,. Ueno, S., Kamijo, T., Setoguchi, H., Murakami, N., Kato, M. and Tsumura, Y. 2014. Genetic differentiation and genetic diversity of *Castanopsis* (Fagaceae), the dominant tree species in Japanese broadleaed evergreen forests, revealed by analysis of EST-associated microsatelliles. PLOS ONE 9(1):1-13. USR http://www.plosone.org

中国科学院植物研究所主編 1972.『中国高等植物図鑑　第一冊』科学出版社、北京.

Drury, W. H. and Nisbet, I. C. T. 1973. Succession. Journal of the Arnold Arboretum 54: 331-368.

Finegan, B. 1984. Forest succession. Nature 312(8): 109-114.

Grime, J. P. 1979. "Plant Strategies & Vegetation Processes" John Wiley & Sons, Ltd., New York.

Grime, J. P. and Jeffrey, D. W. 1965. Seedling establishment in vertical gradient of sunlight. Journal of Ecology 53: 621-642.

服部保 1992. タブノキ型林の群落生態学的研究 I. タブノキ林の地理的分布と環境. 日本生態学会誌 42:215-230.

服部保・南山典子・岩切康二 2012. 照葉樹林帯の植生遷移―特に桜島溶岩原について―植生学会誌 29: 75-90.

樋口広芳 1975. 伊豆半島南部のヤマガラと伊豆諸島三宅島のヤマガラの採食習性に関する比較研究. 鳥 24: 15-28.

Higuchi, H. 1976. Ecological significance of the larger body size in an island subspecies of the varied tit, *Parus varius*. Proc. Jap. Soc. Zool. 12:78-86.

Hiroki, S. 1979. Ecological studies of the plant communities on the Urabandai mudflows. Ecological Review 19: 89-112.

広木詔三 1985. 西三河南部丘陵地帯におけるシイ類の分布とその雑種形成について.『地域社会の分散と統合―西三河南部地域の社会・文化・自然―』（名古屋大学教養部「東海研究Ⅱ」）名古屋大学出版会、名古屋, pp.217-226.

広木詔三1986. 群集構造論の試み―森林群集を中心にして―.個体群生態学会会報 Vol. 42: 18-23.

広木詔三 1988. 知多半島におけるツブラジイとスダジイの分布.『名古屋圏の構造と特質―名古屋市および周辺地域の社会・文化・自然―』（名古屋大学教養部「東海研究Ⅲ」）名古屋大学出版会、名古屋, pp. 217-226.

Hiroki, S. 1993. Segregative relationships of species and community organization. In proceeding of the XV International Botanical Congreaa, Yokohama, Japan, p.48.

Hiroki, S. 2001. Invasion of *Quercus glauca* and *Castanopsis cuspidata* seedlings into secondary forests on the western slope of Mt. Miroku and adjacent hill in Kasugai Sity, Aichi Prefecture, Japan. Vegetation Science 8: 31-37.

広木詔三編 2002.『里山の生態学』名古屋大学出版会、名古屋.

広木詔三 2010. 磐梯山北部山麓域の平原北部に位置する泥流丘上とその周辺へのミズナラ（*Quercus crispula* Blume）の侵入パターン. 一般教育論集（愛知大学一般教育研究室）38: 53-59.

広木詔三 2011a. 裏磐梯高原（福島県耶麻郡）の北部泥流地域の小泥流丘上に成立したイタヤカエデ林の構造. 一般教育論集（愛知大学一般教育研究室）40: 19-24.

広木詔三 2011b. 今西錦司の「種社会」概念の批判と「棲み分け原理」の擁護. 文明21（愛知大学国際コミュニケーション学会）27: 1-23.

広木詔三 2011c. 新穂高右俣谷（岐阜県高山市）におけるサワグルミ（*Pterocarya rhoifolia* Zieb. Et Zucc.）の果実生産の変動と実生の消長. 一般教育論集（愛知大学一般教育研究室）41: 1-3.

広木詔三 2011d. 穂高岳右俣谷（岐阜県高山市）の成熟した渓谷林と斜面崩壊跡地におけるサワグルミとトチノキの更新特性の違い. 一般教育論集（愛知大学一般教育研究室）41: 5-12.
広木詔三 2012a. 磐梯山北斜面山腹の泥流堆積地における森林の発達と遷移. 一般教育論集（愛知大学一般教育研究室）42: 1-10.
広木詔三 2012b. 磐梯山北斜面山麓域の中瀬沼泥流丘上における森林の発達と遷移. 一般教育論集（愛知大学一般教育研究室）42: 29-33.
広木詔三 2012c. シラカシ種子の野外発芽実験. 一般教育論集（愛知大学一般教育研究室）43: 7-9.
広木詔三 2012d. クヌギ種子の野外発芽実験. 一般教育論集（愛知大学一般教育研究室）43: 11-14.
Hiroki, S. 2013a. Unique root elongateion habit of *Quercus serrata* subsp. *mongolicoides* in Japan's Tokai District. Journal of Phytogeography and Taxon 61: 15-19.
Hiroki, S. 2013b. Differences in survival of *Quercus serrata* subsp. *mongolicoides* and *Quercus variabilis* in a granodiorite area in Aichi Prefecture, Japan. Journal of General Education (Laboratory of General Education of Aichi University) 45: 13-16.
広木詔三 2013c. 塩性植物ホソバノハマアカザの果実の二型性とその種子発芽特性および野外における実生の発生. 一般教育論集（愛知大学一般教育研究室）45: 1-11.
広木詔三 2015a. 1888年の磐梯山爆発後の丸山におけるブナ林の再生. 一般教育論集（愛知大学一般教育研究室）48: 1-3.
広木詔三 2015b. 桜島昭和溶岩上へのスダジイの侵入. 一般教育論集（愛知大学一般教育研究室）49: 13-17.
広木詔三・後藤俊治 2010. 大根山（岐阜県恵那市飯地町）周辺におけるハナノキ（*Acer pycnanthum* K. Koch）の分布、立地および生育特性. 一般教育論集（愛知大学一般教育研究室）39: 55-64.
Hiroki, S. and Ichino, K. 1993. Difference of invasion behaveor between two climax species, *Castanopsis cuspidata* var. *sieboldii* and *Machilus thumbergii*, on lava flow on Miyakejima, Japan. Ecological Research 8: 167-172.
Hiroki, S. and Ichino, K. 1998. Comparison of growth habits under various light conditions between two climax species, *Castanopsis sieboldii* and *Castanopsis cuspidata*, with special reference to their shade tolerance. Ecological Resarch 13: 65-72.
広木詔三・市野和夫 1991. 果実の形態から見たスダジイとツブラジイの分布. 植物地理・分類研究 39: 79-86.
Hiroki, S. and Kamiya, T. 2005. Discrimination of hybrids between *Quercus variabilis* and *Q. acutissima* by using stellate hairs, and analysis of the hybridization zone in the Chubu District of central Japan. Journal of Phytogeography and Taxonomy 53: 145-152.
広木詔三・松原照男1982.　ブナ科植物の生態学的研究　III.　種子―実生期の比較生態学的研究. 日本生態学会誌 32: 227-240.
広木詔三・辻村東國 2011. 裏磐梯高原（福島県耶麻郡）の北部泥流域へのブナ（*Fagus crenata* Blume）の初期侵入. 一般教育論集（愛知大学一般教育研究室）40: 41-45.
Homma, K. 1997. Effects of snow pressure on growth form and life history of tree species in Japanese beech forest. Journal of Vegetation Science 8: 781-788.
Horikawa, Y. 1972."Atlas of the Japanese Flora I" Gakken Co. Ltd., Tokyo.
Horikawa, Y. 1976. "Atlas of the Japanese Flora II" Gakken Co. Ltd., Tokyo.
冨士田裕子 2002. 湿地林.　2002.『水辺林の生態学』（崎尾均・山本福壽編）東京大学出版会、東京, pp. 96-137.
市野和夫 1987. 東三河地方の森林植生について Ⅱ スダシイ林とコジイ林. 綜合郷土研究所紀要（愛知大学綜合郷土研究所）36: 112-118.
市野和夫・広木詔三 1997. 三宅島熔岩上の植物相. 一般教育論集（愛知大学教養部）13: 53-57.
市野和夫・八木明彦・広木詔三 1997. 三宅島溶岩上植生におけるオオバヤシャブシ *Alnus sieboldiana* 落葉からの炭素および窒素供給量. 一般教育論集（愛知大学教養部）13: 11-14.
石塚和推 1987. 積雪と植生.『日本植生誌 東北』（宮脇昭編著）至文堂、東京, pp. 127-138.
石塚和推・庄司葉子・青木弘 1983. 山形市東部の丘陵におけるアベマキ林の分布と小地形.『現代生態学の断面』共立出版株式会社、東京, pp. 169-175.
Ito, H., Ito, S., Matsuda, A., Mitsuda, Y. and Buckley, G. P. 2007a. The effect of micro-topography on habitat segregateon and tree species diversity in a warm temperate evergreen broadleaved secondary forest in

southern Kyushu, Japan. Vegetation Science 24: 171-182.

Ito, S., Ohtsuka, K. and Yamashita, T. 2007b Ecological distributeon of seven evergreen *Quercus* species in southern and eastern Kyushu, Japan. Vegetation Science 24: 53-63.

Iwatsuki, K., Boufford, D. E. and Ohba, H. 2006. "Flora of Japan Volume IIa Angiospermae Dicotyledoneae Archichlamydeae(a)" Kodansha LTD., Tokyo.

Jarman, P. J. 1974. The social organization of antelope in relation to their ecology. Behavior 48: 215-297.

上条隆志 2009. スダジイ−コジイに言及しつつ−.『日本樹木誌　一』（日本樹木誌編集委員会編）日本林業調査会、東京, pp. 433-458.

上条隆志・奥富清 1993. 八丈島におけるスダジイ林とタブノキ林の分布とその成因. 日本生態学会誌 43: 169-179.

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過程について.「吉岡邦二博士追悼植物生態論集」東北植物生態談話会, pp. 450-465.

紀藤典夫 2008. ブナの分布の地史的変遷—動的にみた北限—.『ブナ林再生の応用生態学』（寺澤和彦・小山浩正編）文一総合出版、東京, pp. 163-186.

菊池多賀夫　2001.『地形植生誌』東京大学出版会、東京.

吉良龍夫 1949. 日本の森林帯. 林業解説シリーズ17. 日本林業技術協会、札幌.

小林悟志 2008. 九州南部における葉の表皮組織の形態に基づくツブラジイとスダジイおよび雑種の分布. 植生学会誌 25: 51-61.

Kobayashi, S. and Hiroki, S. 2003. Patterns of occurrence of hybrids between *Castanopsis cuspidata* and *C. sieboldii* in the IBP Minamata Special Research Area, Kumamoto Prefecture, Japan. Journal of Phytogeography and Taxonomy 51: 63-67.

Kobayashi, S., Hiroki, S. and Tezuka, T. 1998. Discrimination of hybrids between *Castanopsis cuspidata* and *C. sieboldii* based on the structure of their leaf epidermis. Journal of Phytogeography and Taxonomy 46: 187-189.

倉内一二 1953. 沖積平野におけるタブ林の発達. 植物生態学会報 121-175.

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.

Matsubara, T. and Hiroki, S. 1985. Ecological studies on the plants of Fagaceae IV. Reserve materials in roots and growth till five years old in *Quercus variabilis* Blume. Japanese Journal of Ecology 35: 329-336.

Matsubara, T. and Hiroki, S. 1989. Ecological studies on the plants of Fagaceae V. Growth in the sapling stage and minimal partition reserve materials in the formation of annual new shoot of the evergreen *Quercus glauca* Thunb. Ecological Research 4: 175-186.

Matsuse, K. and Hiroki, S. 2009. Patterns of invasion by *Quercus glauca* in a coppice forest of pine and deciduous oaks as a function of topography at a hilly site in Toyota City, Aichi Prefecture, Japan. Vegetation Science 26: 79-88.

＊三善正市 1959. カシ・シイの中心郷土地帯における常緑広葉樹の林分構成・成長・更新ならびに施業に関する研究. 日本林学誌 3: 4-145.

村井三郎 1963. 邦産ハンノキ類の植物分類地理学的研究 第Ⅱ報　低木性樹種を含めた全樹種の比較研究. 林業試験場研究報154: 1-72.

中静透 2003. 冷温帯林の背腹性と中間温帯論. 植生史研究11: 39-43.

中静透 2004.『森のスケッチ』東海大学出版会、東京.

Niiyama, K. 1990. The role of seed dispersal and seedling traits in colonization and coexitence of *Salix* species in a seasonally flooded habitat. Ecological Research 5: 317-331.

新山馨 1995. ヤナギ科植物の生活史特性と河川環境. 日本生態学会誌45: 301-306.

日本樹木誌編集委員会編　2009.『日本樹木誌　一』日本林業調査会、東京.

野本宣夫 1956.　ブナ・ミズナラ林における遷移過程の解析.　日本生態学会誌 6 (3): 102-107.

野嵜玲二・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付け. 日本生態学会誌 40: 57-69.

小川滋之・沖津進 2010. 外秩父山地におけるカバノキ林の立地環境と維持機構. 植生学会誌 27: 73-81.

Ohba, H. 2006. Fagaceae. "Flora of Japan IIa Angiosperm Dicotyledoneae Archichlaydeae(a)" (Iwatsuki K., Bufford, D.

E. and Ohba, H. eds.) Kodansha Ltd., Tokyo.

大場秀章編著 2011.『植物分類表』（第3刷）株式会社アボック社、鎌倉.

Ohkubo, T. 1992. Structure and dynamics of Japanese beech (*Fagus japonica* Maxim.) stools and sprouts in the regeneration of the natural forests. Vegetatio 101: 65-80

大井次三郎 1975.『日本植物誌　顕花篇』（改定増補版）至文堂、東京.

大隅克博 2005. 人為撹乱と二次的植生景観—草原と白樺林—.『森の生態史 －北上山地の景観とその成り立ち－』（大隅・杉田・池田編）古今書院、東京, pp. 54-72.

Pickett, S. T. A. 1980. Non-equilibrium coexistence of plants. Bulletin of the Torrey Botanical Club 107 (2): 238-248.

Pickett, S. T. A., Collins, S. L. and Armesto, S. L. 1987. Models, mechanisms and pathways of Succession. The Botanical Review 53: 336-371.

崎尾均・山本福壽編　2002.『水辺林の生態学』東京大学出版会、東京.

佐竹義輔・亘理俊次・原寛・冨成忠夫編 1999.『日本の野生植物　木本Ⅰ』平凡社、東京.

瀬沼研一 2004. 新潟平野及びその周辺地域におけるハンノキ林とサクラバハンノキ林の種組成、分布及び立地特性. 植物地理・分類研究 52: 57-66.

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.

Shimoda, K., Kimura, K., Kanzaki, M. and Yoda, K. 1994. The regeneration of pioneer tree species under browsing pressure of Sika deer in an evergreen oak forest. Ecological Research 9: 85-92.

Soltis, D. E., Soltis, P. S., Endress, P. K. and Chase, M. W. 2005. "Phylogeny and Evolution of Angiosperms" Sinauer Associates, Inc. Publishers, Massachusetts.

Spurr, S. H. and Barnes, B. V. 1964. "Forest Ecology" (Third ed.) John Willey & Sons, New York.

Swine, M. D. and T. C. Whitmore 1988. On the definition of ecological species groups in tropical rain forest. Vegetatio 75: 81-86.

Tagawa, H. 1964. A study of the vegetation in Sakurajima, South-west Japan. I. Dynamics of vegetation. Memoirs of the Faculty of Science, Kyushu University, Ser. E (Biol.), 3, 165-228.

田内裕之 1990. コジイぼう芽林内の光環境とそこに植栽したアラカシ, イチイガシ, コジイ稚樹の成長変化－耐陰性からみた遷移系列への位置づけ－日本林学会誌 72(5): 435-440.

峠田宏 1986. コジイ林の天然更新と保育技術. 山林 1229: 25-31.

Veblen, T. T., Hill. R. S. and Read, J. 1996. "The Ecology and Biogeography of Nothofagus Forests" Yale University Press, New Haven.

渡邊定元 1994.『樹木社会学』東京大学出版会、東京.

Walker, L. R. and Moral, R. 2003. "Primary Succession and Ecosystem Rehabilitation" Cambridge University Press, Cambridge.

White, P. S. 1979. Pattern, process and natural disturbance in vegetation. The Botanical Review 45: 229-299.

Whitmore, T. C. 1989. Canopy gaps and the two major groups of forest trees. Ecology 70: 536-538.

Whitmore, T. C. 1975. "Tropical Rainforests of the Far East" Clarendon　Press, Oxford.

Whittacker, R. H. 1953. A consideration of climax thory: The climax as a population and pattern. Ecological Monographs 23: 41-78.

山中二男 1966. シイノキについての問題と考察. 高知大学教育学部研究報告 18: 65-73.

山中二男 1979.『日本の森林植生』築地書館、東京.

Yamashita, T., Ito, S. and Ohtsuka, K. 2010. Species composition and the habitat conditions of *Quercus hondae* forests in southern Kyushu, Japan: Comparison with *Q. glauca* forests and *Q. gilva* forests. Vegrtaion Science 27: 63-71.

山崎敬・真柴茂彦 1987. 日本、朝鮮、台湾におけるシイノキ類の分類の再検討（１）. 植物研究雑誌 62（10）: 289-298.

Yamazaki, T and Mashiba S. 1987. A Taxonomical revision of *Castanopsis cuspidata* (Thunb.) Shottky and the allies in Japan, Korea and Taiwan. Journal of Japanese Botany 62(11): 332-339.

吉井義次・吉岡邦二 1949. 金華山島における植物群落. 生態学研究 12: 84-105.

吉岡邦二 1954. 東北地方森林の群落学的研究（第4報）スダシイ北限地帯の森林. 植物生態学会報 3（4）: 219-229.

＊のついた文献は参照することができなかった。

注

1. 北海道におけるブナの分布については、後氷期の分布拡大が現在もつづいているという考えと、気候的にブナの生育が抑えられているなどの諸説がある（紀藤 2008）。
2. 琉球列島は南北の緯度にともなう気温の変化とともに島の海岸部と内陸部にかけて亜熱帯から温暖帯へ移行すると考えられる。
3. 日本列島の背腹性を反映して、太平洋側では所によってはモミ・ツガを交えるブナを欠く落葉樹林を形成する。
4. 金華山島におけるブナの分布宮城県沖の金華山島では、かつてシカによる食害が激しくなる前には、モミ林の下部にブナ林が形成されていた（吉井・吉岡 1949）。
5. カシワの生育地は多様で海岸部以外に、東北地方や霧ヶ峰湿原で湿地林を形成し、北海道の十勝地方で内陸の樹林を形成する他、純林は形成しないものの分布域は広く、鳥取県の内陸部における人間による火入れ跡地などにも多く見られる。
6. オキナワジイは台風等の塩分を含んだ海風に対する適応として葉の表皮組織の二層性を獲得した可能性がある。スダジイは九州あるいはその周辺の島でオキナワジイから分化し、日本海沿岸部を通って太平洋側に分布域を広げ、伊豆諸島に達したものと推測しうる。
7. 村井（1963）はミヤマハンノキ、ヤシャブシ、ヒメヤシャブシ、およびオオバヤシャブシをハンノキ属から独立させてヤシャブシ属（*Alnaster*）としている。
8. ピケット（Pickett et al.1987）は、クレメンツの遷移理論の中のいくつかのテーマは有効性があると指摘している。
9. Grime（1979）はストレスと攪乱がともに働くところでは植物は生存できないとしている。しかし、塩生植物である一年生草本のホソバノハマアカザは、塩分ストレスと風による攪乱を受ける塩湿地に生存する（広木2013c）。