

# 野手啓行\*・沖津 進\*\*・百原 新\*\*：日本のトウヒ属 バラモミ節樹木の現在の分布と最終氷期以後の分布変遷

Hiroyuki Note\*, Susumu Okitsu\*\* and Arata Momohara\*\*:

Present Distribution of *Picea* sect. *Picea* Farjon  
and Distribution Changes since the Last Glacial Age in Japan

**要旨** 本州のトウヒ属バラモミ節は、最終氷期最盛期に分布拡大して、晩氷期以降現在までに分布縮小した。その分布縮小過程を検討するために、1) バラモミ節の現在における分布環境(水平分布、温度分布、積雪分布、混交樹種、分布量)、2) 最終氷期以降のバラモミ節球果の形態変化を既存資料から整理した。対象樹種は、最終氷期最盛期の堆積物から化石記録があるイラモミ、ヤツガタケトウヒ、ヒメバラモミ、アカエゾマツの4種である。本州に分布するバラモミ節4種は、水平分布範囲が異なるが、いずれも年平均最深積雪深150cm以下の寡雪山岳でなおかつ暖かさの指数41から45の温度域に分布の中心をもつ。混交樹種と分布量から生育立地を検討した結果、これら4種の分布域は、植生帯を優占するオオシラビソ、シラベとブナの分布空白域にあたり、コメツガが優占する岩塊地に点在していることが多い。現在の本州におけるバラモミ節4種の隔離分布は、晩氷期以降の温暖・多雪化とそれに伴うオオシラビソなどの亜高山針葉樹類、ブナの分布拡大によって生じたと考えられる。最終氷期最盛期の本州の低地には、現生バラモミ節4種の共通の祖先と考えられるバラモミ節個体群が広く連続的に分布したが、晩氷期以降の原個体群の分断・縮小とそれに伴う形態変化によって現生バラモミ節4種が生じたと考えられる。

**キーワード**：形態変化、後氷期、トウヒ属バラモミ節、晩氷期、分布変遷

**Abstract** The present distribution of *Picea* sect. *Picea* is limited in narrow areas in Honshu, although it was widely distributed during the Last Glacial Maximum Stage. To clarify distribution changes of *Picea* sect. *Picea* since the Last Glacial Age in Honshu, present distribution and cone morphology of four species, i.e., *Picea alcoquiana*, *P. koyamai*, *P. maximowiczii* and *P. glehnii*, were reviewed. Their present distribution in Honshu corresponds both with the Warmth Index of 41-45°C・month and the maximum snow depth less than 150cm. These species trend to occur on rocky sites where *Tsuga diversifolia* dominates and never coexist with either a montane dominant of *Fagus crenata* or subalpine dominants of *Abies mariesii* and *A. veitchii*. Climatic change and competition with *F. crenata* and *Abies* spp. confined the distribution of *P.* sect. *Picea* species since the Late Glacial Age. It is assumed that the *P.* sect. *Picea* had a common ancestor during the Last Glacial Maximum Stage. According to the isolation since the Last Glacial Maximum Stage, they differentiated in cone morphology resulting in the extant four different species.

**Key Words** : Distribution changes, Late Glacial Age, Morphological differentiation, *Picea* sect. *Picea*, Post-glacial Age

## 1. はじめに

日本のトウヒ属バラモミ節 *Picea* sect. *Picea* Farjon は、最終氷期最盛期 (35,000-15,000 年前) には、日本列島に広く分布し(相馬・辻, 1987; Suzuki, 1991)、なおかつ低地林の優占種であったと考えられる(辻ほか, 1984; 辻, 1987; 鈴木・占川, 1995)。しかし、現在では、その構成要素であったイラモミ *Picea alcoquiana* Carr.,

ヤツガタケトウヒ *P. koyamai* Shirasawa, ヒメバラモミ *P. maximowiczii* Regel ex Mast., アカエゾマツ *P. glehnii* Mast. の4種(相馬・辻, 1987)は、北海道や本州中部山岳などに散在するにすぎない(林, 1960)。

現在の日本の植生の成立過程を明らかにするためには、現在優勢な種群の分布拡大過程だけではなく、バラモミ節のような過去に優勢であった種群の分布縮小過程

\*〒271-0092 千葉県松戸市松戸648 千葉大学大学院自然科学研究科

Graduate School of Science and Technology, Chiba University, Matsudo 648, Chiba 271-0092, Japan.

\*\*〒271-0092 千葉県松戸市松戸648 千葉大学園芸学部緑地・環境学科

Department of Environmental Science, Faculty of Horticulture, Chiba University, Matsudo 648, Chiba 271-0092, Japan.

についても検討する必要がある。現在の植生帯で優占するオオシラビソ *Abies mariesii* Mast. (梶, 1982; 辻ほか, 1983; 守田, 1984, 1985a, 1987, 1992; 杉田, 1990; Sugita, 1992) やブナ *Fagus crenata* Blume (安田, 1978; 辻ほか, 1983; 塚田, 1987; 守田, 1992) については、現在の分布環境が十分に整理されており、これに基づいて後氷期における分布拡大過程がよく検討されている。ところが、バラモミ節の最終氷期以降の分布縮小過程を検討した研究例はない。

この原因の一つには、バラモミ節の現在における分布が未整理のままであることがあげられる。バラモミ節の分布縮小過程を検討するためには、分布縮小の結果である現在の分布を十分に把握し、分布の制限要因を明らかにしておく必要がある。

もう一つの原因には、バラモミ節の形態変異に関する検討が不十分であることがあげられる。最終氷期最盛期の堆積物から産出するバラモミ節化石球果には、現生する4種のほかに、絶滅種のトミザワトウヒ *Picea tomizawaensis* Suzuki, コウシントウヒ *P. pleistoceca* Suzuki, ヒメマツハダ近似種 *P. cf. shirasawae* Hayashi とされるものがある (南木, 1987; Suzuki, 1991)。他方、絶滅種の一部は現生アカエゾマツの変異に含まれるとする指摘 (小西・鈴木, 1997) や化石球果をある特定のバラモミ節種に同定することはできないとする意見 (吉川, 1995; 鈴木・吉川, 1995) がある。しかし、これらの研究は、バラモミ節全体の変異を十分に考慮したものとはいえず、検討が不十分である。バラモミ節の分布縮小過程を検討するためには、球果形態に基づいた種の分類が整理されていることが前提となる。したがって、バラモミ節の球果形態の変異やその変化についても整理しておく必要がある。

本報は、まず、1) イラモミ、ヤツガタケトウヒ、ヒメバラモミ、アカエゾマツの現在における分布(水平分布、温度分布、積雪分布、混交樹種、分布量)、2) 最終氷期以降のバラモミ節球果の形態変遷、を既存資料から解析する。つぎに、共存優占樹種の分布や立地条件を整理し、現在におけるバラモミ節の分布制限要因を明らかにする。最後に、現在の分布と球果形態の変遷をふまえ、バラモミ節の最終氷期最盛期以降の分布変遷を概説する。

本報をまとめるにあたり、有益なご助言と励ましをいただいた電力中央研究所我孫子研究所の梨本 真博士、横浜国立大学環境科学研究センターの島野光司博士に厚く御礼申し上げる。

## 2. 資料解析

現生バラモミ節の種の分類は、ヒメマツハダ *Picea*

*alcoquiana* var. *acicularis* Fitch. を除いて、Farjon (1990) に従った。ヒメマツハダとヤツガタケトウヒは、形態的な差がほとんどなく(清水, 1992)、アロザイム遺伝子の組成にも差がない (勝木ほか, 1995) ため、近年では同種とされる見解が多い (清水, 1992; 勝木ほか, 1995; 小西・鈴木, 1997)。したがって、本報でも、ヒメマツハダはヤツガタケトウヒと同一種として扱った。また、本報は種のレベルで議論を進めるため、変種のシラネマツハダ *P. alcoquiana* var. *reflexa* Fitch. とアズサバラモミ *P. maximowiczii* var. *senanensis* Hayashi は母種と一括して扱った。

日本産現生バラモミ節には、上記4種のほかに、ハリモミ *P. torano* Koehne が含まれる。しかし、最終氷期におけるハリモミの化石球果は、最終氷期最盛期の地層からは産出せず、その時期より温暖であった亜間氷期(45,000-35,000年前)の地層からのみ産出する (Suzuki, 1991)。ハリモミは、最終氷期最盛期に分布拡大したバラモミ節種群とは異なる分布変遷を経ていると考えられるため、今回は解析の対象外とした。

### 1) 現在における分布

現生バラモミ節4種の天然分布に関しては、林(1952, 1954)の詳細な報告がある。この報告は、日本全国で10,000産地以上を収録しており、一つの山、その一斜面、あるいは経営区などをひとつの単位として、各産地ごと樹種ごとに混交樹種、垂直分布範囲、出現度(多、稍多、少、稀の4段階評価)を記載している。そこで、本報では林(1952, 1954)の資料を中心に、補助資料として館脇(1943)、林(1951, 1960)、Ishizuka(1961)、高橋(1962)、山崎(1965)、森林立地懇話会(1972)、石塚(1975)、戸沢(1986)、松田(1989)を加え、バラモミ節4種の天然分布を整理した。

林(1952, 1954)の各産地の垂直分布範囲を100mごとに区切ったものを、それぞれ1地点とした。本報では、産地および地点を単位として、バラモミ節4種の水平分布、温度分布、積雪分布、混交樹種、分布量を解析した。温度分布については、バラモミ節4種の産地のうち、亜高山帯の広がり十分な産地(本州中部では標高2200m以上、北海道では1000m以上の頂上標高を有する山岳)を対象にして、各地点の暖かさの指数WI(吉良, 1948)を最寄りの気象観測所の月別平均気温データ(1973-1982年の10年間: 東洋経済新報社, 1983a, 1983b)から推定した。気温通減率は日本全国の平均値である0.61°C/100m(関口, 1949)を用いた。積雪分布に関しては、バラモミ節の分布産地と分布しない山(頂上標高のWI値が45未満の山を対象)を日本地図上にプロットし、それらと年平均最深積雪深150cmの等深線との関係を検討

した。混交樹種については、林 (1952, 1954) の資料でバラモミ節 4 種との混交樹種として記載されている樹種を対象にして、バラモミ節 4 種の分布地点での混交樹種の出現頻度を調べた。分布量に関しては、バラモミ節の分布地点におけるバラモミ節 4 種と主要混交樹種の出現度別頻度分布を調べた。林 (1952, 1954) の出現度は、「多」、「稍多」、「少」、「稀」の 4 段階評価であるが、「稀」の記載が少ないため「稀」を「少」に含めて、「多」、「稍多」、「少」の 3 段階とした。

## 2) 球果形態の変遷

現生バラモミ節種の形態 (林, 1960; Fajon, 1990; 小西・鈴木, 1997) と最終氷期産バラモミ節種の形態 (南

木, 1987; Suzuki, 1991) の記載にもとづいて、球果サイズ、種鱗サイズ、種鱗縁辺の形状を種ごと、時代ごとに比較した。

## 3. 結 果

### 1) 現在における分布

水平分布：バラモミ節 4 種のうちイラモミ、ヤツガタケトウヒ、ヒメバラモミの水平分布は、本州中部山岳地帯の太平洋側地域から内陸地域にかけてに限定される (Fig. 1)。3 種全体でみた場合、北緯 37 度線以北および東経 137 度線以西の山岳には分布しない。さらに本州中部の中でも冬季に日本海からの季節風が直接あたる日本

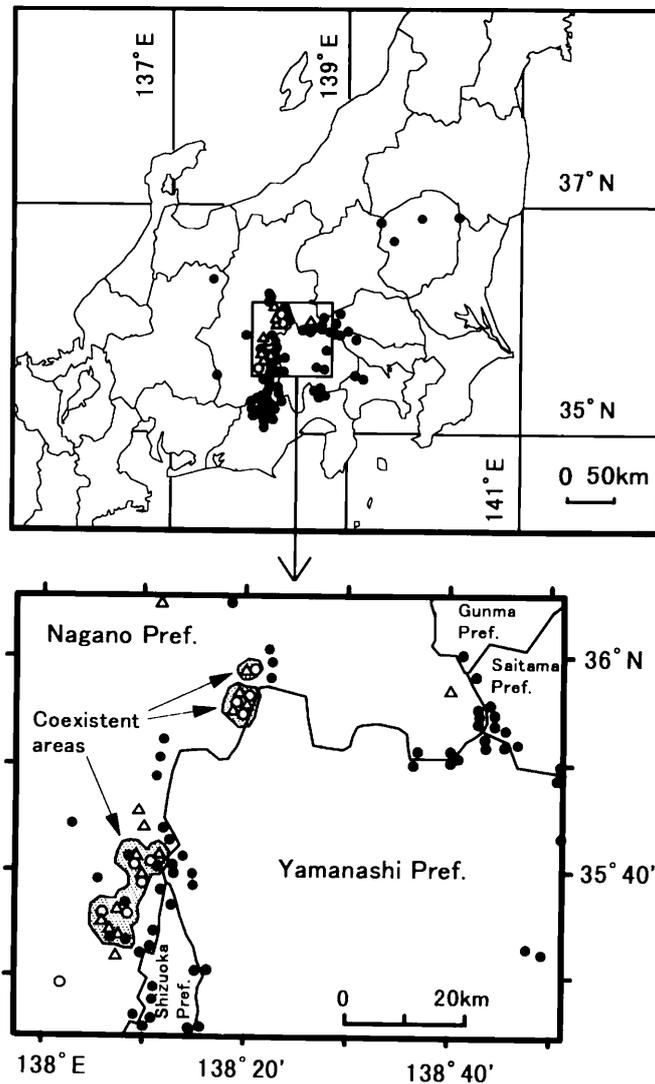


Fig. 1 Horizontal distribution of *Picea alcockiana* (●), *P. koyamai* (○) and *P. maximowiczii* (△) in Japan (based on Hayashi, 1952, 1960; Yamazaki, 1965; personal observations by the authors)

海側第一線(鈴木, 1952)の朝日山地, 飯豊山地, 越後山脈, 妙高山, 飛騨山脈北半部, 両白山地などにも分布しない。最も広く分布するイラモミは, 北限を栃木県下の高原山, 南限を静岡県下の岩岳山とし, 黒岩山南方山地, 男体山, 八溝山, 関東山地一帯, 丹沢山地, 御坂山地, 富士山, 霧ヶ峰周辺, 八ヶ岳一帯(西南部を除く), 赤石山脈一帯, 木曾山脈の木曾駒ヶ岳, 恵那山, 飛騨山脈の笠ヶ岳に分布する。関東山地南方の大菩薩峠一帯は, 筆者のうち野手が自然分布を確認したものである。ヤツガタケトウヒは, 八ヶ岳西南部の硫黄岳から西岳にかけての一帯, 赤石山脈北西部の仙丈ヶ岳, 三峰川流域一帯, 青木川上流に分布する。ヒメバラモミは, 関東山地の梓山周辺, 霧ヶ峰, 八ヶ岳西南部の硫黄岳から西岳にかけての一帯, 赤石山脈北西部の小黒川山から仙丈ヶ岳, 三峰川流域や豊田山にかけての一帯に分布する。これら3種の分布は, 赤石山脈北西部の仙丈ヶ岳および三峰川流域で重なる。

一方, アカエゾマツの水平分布は, 本州中部に分布する3種とは全く異なり, サハリン南部, 南千島(国後島, 色丹島, 択捉島)および北海道全域の低地, 山地に広く分布するほか(館脇, 1943; 林, 1954), 岩手県下の早池峰山に隔離分布する(Ishizuka, 1961)。産地の水平的広がり, アカエゾマツ, イラモミ, ヒメバラモミ, ヤツガタケトウヒの順に広い。

4種の分布地点数と分布最低標高を比較すると, 本州中部に分布するバラモミ節3種はおもに山岳地に隔離分布するのに対し, 北海道のアカエゾマツは, 山岳地から海岸平野まで広く分布しているために分布が連続的である(Table 1)。4種の分布地点数はアカエゾマツ1339地点, イラモミ349地点, ヒメバラモミ50地点, ヤツガタケトウヒ38地点の順で多く, 4種の水平分布範囲の広がりを反映している。本州中部産3種の分布最低標高は, イラモミが標高700m, ヤツガタケトウヒ1450m, ヒメバラモミ1100mである。これに対し, アカエゾマツは, 分布の最低標高が0mで, 本州中部産の3種にくらべて低標高まで分布する。

温度分布: 本州のバラモミ節4種の温度分布の中心は, いずれもWI=45°C・month付近にある(Fig. 2)。本州中部に分布するバラモミ節3種のWI分布域は, イラモミWI=26-80, ヤツガタケトウヒWI=36-55, ヒメバラモミWI=36-65である。モードを示すWI域は, イラモミWI=41-45(出現割合25.4%), ヤツガタケトウヒWI=41-45(41.0%), ヒメバラモミWI=41-45(33.3%)と, 3種で一致する。早池峰山(標高1914m)では, アカエゾマツは北斜面中腹の標高1000-1200mの範囲に限定して分布し(松田, 1989), この標高域はWI値で39-46

Table 1 Number of points of *Picea* sect. *Picea* species and their lowest distributions in Japan (based on Hayashi, 1952, 1954)

Species	Number of points	Lowest distribution (m)
<i>Picea alcoquiana</i>	349	700
<i>Picea koyamai</i>	38	1,450
<i>Picea maximowiczii</i>	50	1,100
<i>Picea glehnii</i>	1,339	0

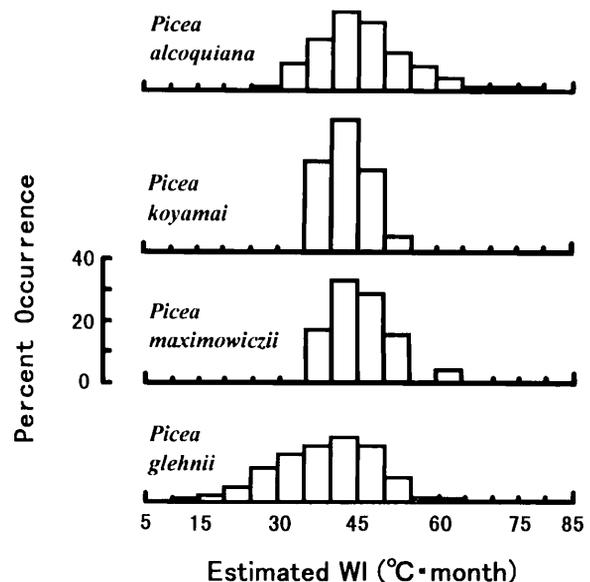


Fig. 2 WI (warmth index) distribution of *Picea alcoquiana*, *P. koyamai*, *P. maximowiczii* and *P. glehnii* in Japan (estimated based on Hayashi, 1952, 1954)

の温度域にあたる。

一方, 北海道のアカエゾマツは, 本州のバラモミ節と同様にWI=41-45にモード(20.8%)があるが, WI=11のより冷涼な温度環境まで分布する。

積雪分布: バラモミ節の分布と年平均最深積雪深150cmの関係をFig. 3に示す。Fig. 3でバラモミ節が分布しない山としたものは, バラモミ節が分布しない山のうち, バラモミ節の分布中心温度域(WI=41-45: Fig. 2)を有するものである。すなわち, 温度環境的にはバラモミ節が分布可能であるが, 現実にはそれらが分布していない山である。

本州のバラモミ節の産地は, 寡雪地域にほぼ限定される。本州のバラモミ節の産地の96%は年平均最深積雪深150cm以下の地域にあり, 産地のうち150cmをこえる地域に位置するのは飛騨山脈の笠ヶ岳, 栃木県下の黒岩山のイラモミのわずか2産地である。逆に, バラモミ節が分布しない本州の山のうち, 72%の山は, 年平均最深

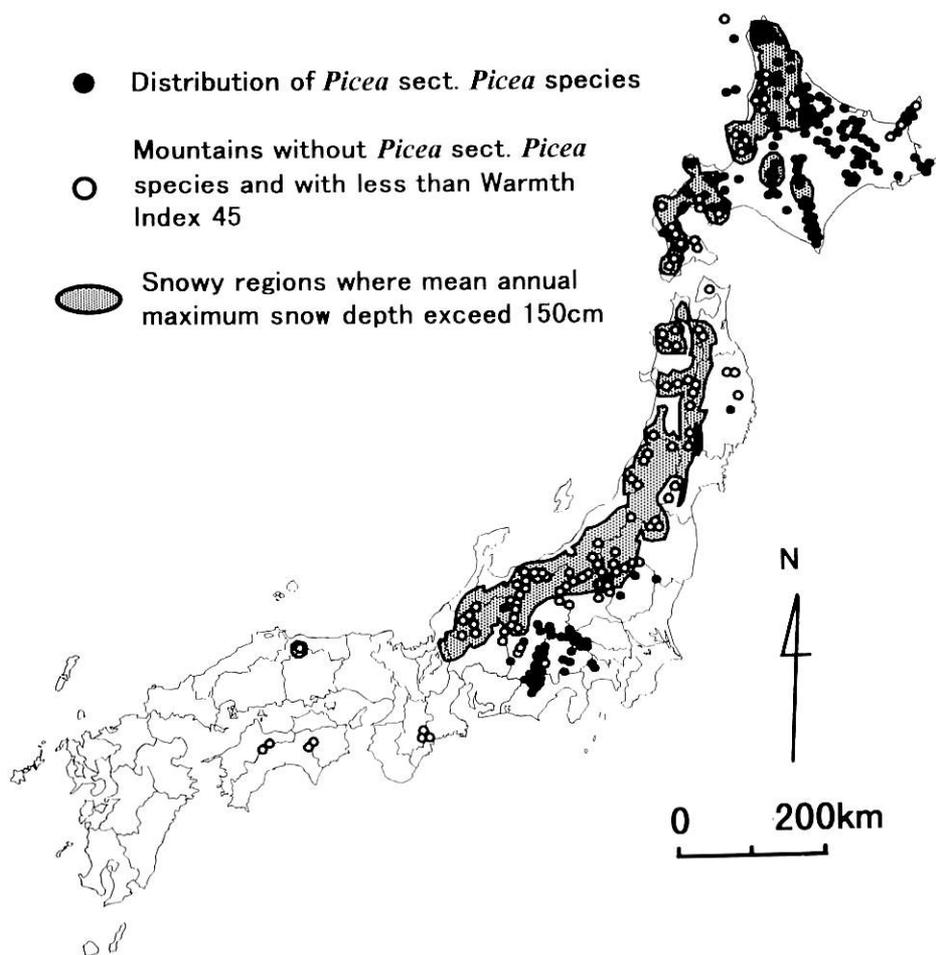


Fig. 3 Distribution of *Picea* sect. *Picea* (except for *P. torano*) and snowy regions (based on Hayashi, 1952, 1954; Ishizuka, 1961; Yamazaki, 1965; The Japanese Society of Forest Environment, 1972)

積雪深 150cm をこえる地域に位置する。

これに対し、北海道のアカエゾマツ産地は、年平均最深積雪深 150cm 以下の寡雪地域のほか、150cm をこえる札幌地方、天塩地方、夕張山系、大雪山系西部などにもある。北海道のなかでアカエゾマツが分布していない山の 74% が年平均最深積雪深 150cm をこえる地域にあるため、産地全体としては寡雪地域に偏るが、産地の 32% は年平均最深積雪深 150cm をこえる地域にある。

混交樹種：バラモミ節 4 種との混交樹種とその混交頻度を Table 2 に示す。混交頻度は、例えばイラモミと混交するコメツガ *Tsuga diversifolia* Maxim. の場合、イラモミが分布する地点は 349 地点 (Table 1 参照) あるが、コメツガはそのうちの 276 地点、79.3% でイラモミと混交していることを示している。

本州のバラモミ節 4 種は、いずれも亜高山帯針葉樹林の構成要素と混交することが多いが、亜高山性モミ属種

のシラベ *Abies veitchii* Lindl. とはほとんど混交せず、オオシラビソとは全く混交しない。また、ブナやミズナラ *Quercus crispula* Blume などの山地帯性落葉広葉樹種とも混交することは少ない。イラモミとの主要混交樹種 (混交頻度 20% 以上) は、コメツガ、ウラジロモミ *Abies homolepis* Sieb. et Zucc., トウヒ *Picea jezoensis* var. *hondoensis* Rehd., クロベ *Thuja standishii* Carr. である。ヤツガタケトウヒとの主要混交樹種は、カラマツ *Larix kaempferi* Carr., ヒメバラモミ、コメツガ、チョウセンゴヨウ *Pinus koraiensis* Sieb. et Zucc., クロベである。ヒメバラモミとの主要混交樹種は、カラマツ、コメツガ、ヤツガタケトウヒ、イラモミ、トウヒ、チョウセンゴヨウである。早池峰山のアカエゾマツとの混交樹種は、コメツガ、ヒノキアスナロ *Thujopsis dolabrata* var. *hondae* Makino, キタゴヨウ *Pinus parviflora* var. *pentaphylla* Henry の針葉樹が主要なもので、落葉広葉

Table 2 Co-existence (%) with *Picea* sect. *Picea* species in Japan (based on Hayashi, 1951, 1952, 1954 ; Takahashi, 1962 ; Ishizuka, 1975)

Accompanying species	<i>Picea</i> <i>alcoquiana</i>	<i>Picea</i> <i>koyamai</i>	<i>Picea</i> <i>maximowiczii</i>	<i>Picea glehnii</i>	
				Mt. Hayachine	Hokkaido
<b>Subalpine species</b>					
<i>Tsuga diversifolia</i>	79.3	36.6	42.6	*	.
<i>Larix kaempferi</i>	7.8	51.2	63.8	.	.
<i>Picea jezoensis</i>	38.8	14.6	29.8	.	76.4
<i>Thuja standisii</i>	21.6	22.0	4.3	.	.
<i>Pinus koraiensis</i>	2.0	22.0	25.5	.	.
<i>Pinus parviflora</i>	4.9	.	.	*	1.7
<i>Thujaopsis dolabrata</i>	.	.	.	*	.
<i>Abies veitchii</i>	8.9	.	8.5	.	.
<i>Abies mariesii</i>	.	.	.	.	.
<i>Abies sachalinensis</i>	.	.	.	.	84.8
<i>Betula ermanii</i>	3.7	.	8.5	.	62.9
<i>Sorbus commixta</i>	.	.	.	*	7.2
<b>Montane species</b>					
<i>Abies homolepis</i>	45.1	.	10.6	.	.
<i>Thuja sieboldii</i>	12.4	.	10.6	.	.
<i>Pinus densiflora</i>	.	7.3	.	.	.
<i>Taxus cuspidata</i>	.	.	.	.	11.3
<i>Tilia japonica</i>	.	.	.	.	60.6
<i>Quercus crispula</i>	.	.	.	.	51.7
<i>Acer mono</i>	.	.	.	.	42.5
<i>Kalopanax pictus</i>	.	.	.	.	32.6
<i>Betula maximowicziana</i>	.	.	.	.	25.5
<i>Cercidiphyllum japonicum</i>	.	.	.	.	15.4
<i>Fraxinus mandshurica</i>	.	.	.	.	13.7
<i>Ulmus laciniata</i>	.	.	.	.	8.2
<i>Ulmus japonica</i>	.	.	.	.	7.8
<i>Acer ukurunduense</i>	.	.	.	.	6.6
<i>Betula platyphylla</i>	.	.	.	.	6.6
<i>Fagus crenata</i>	12.6	.	.	.	0.2
<b>Sect. <i>Picea</i> species</b>					
<i>Picea alcoquiana</i>	*	14.6	38.3	.	.
<i>Picea koyamai</i>	.	*	40.4	.	.
<i>Picea maximowiczii</i>	6.0	51.2	*	.	.
<i>Picea glehnii</i>	.	.	.	*	*
<i>Picea torano</i>	10.6	.	2.1	.	.

樹ではナナカマド *Sorbus commixta* Hedl. が混じるのみである。

これに対し、北海道のアカエゾマツは、トドマツ *Abies sachalinensis* Mast., エゾマツ *Picea jezoensis* Carr., ダケカンバ *Betula ermanii* Cham. といたった亜高山性樹種だけではなく、山地帯性落葉広葉樹種であるシナノキ *Tilia japonica* Simk., ミズナラ, イタヤカエデ *Acer mono* Maxim., ハリギリ *Kalopanax pictus* Nakai, ウダイカンバ *Betula maximowicziana* Regel とともに20%以上で混交する。

分布量：バラモミ節4種の優占度を知るために、これ

らと主要混交樹種（コメツガ、トドマツ、エゾマツ）とで分布量の比較を行った（Table 3）。本州中部のバラモミ節3種は、大半の分布地点で出現度「少」であり、「多」であることはほとんどない。出現度「多」を優占林の目安とした場合、これら3種は優占林をほとんど形成しないことがわかる。これに対し、コメツガは、「少」と「稍多」であることは少なく、「多」であることがほとんどである。これは、バラモミ節3種が分布する地点にコメツガが混生すると、ほとんどの場合コメツガが優占林となることを意味する。早池峰山のアカエゾマツも分布量が少なく、アカエゾマツはコメツガが優占する地域（石塚、

**Table 3** Relative frequency (%) of abundance class of *Picea* sect. *Picea* species, *Tsuga diversifolia*, *Abies sachalinensis* and *Picea jezoensis* in the stands where *Picea* sect. *Picea* species occur in Japan (based on Hayashi, 1951, 1952, 1954)

Species	Abundance Class		
	scarce	common	abundant
<i>Picea alcoquiana</i>	56.2	41.8	2.0
<i>Picea koyamai</i>	100.0	0.0	0.0
<i>Picea maximowiczii</i>	60.0	40.0	0.0
<i>Tsuga diversifolia</i>	5.7	5.3	89.0
<i>Picea glehnii</i>	51.3	17.4	31.3
<i>Abies sachalinensis</i>	13.4	34.9	51.7
<i>Picea jezoensis</i>	20.6	31.3	48.2

1975) にわずか 59 本 (戸沢, 1986) が生育しているにすぎない。

北海道のアカエゾマツは、分布地点の 51% の地点で出現度「少」である。これに対し、トドマツとエゾマツの 2 種は、「少」、「稍多」、「多」の順で頻度が高くなり、「多」の割合は約 50% を占める。これは、エゾマツ、トドマツの 2 種は優占林を形成しやすい樹種であるのに対し、アカエゾマツはそれらよりも優占林をつくることは少ないことを示す。しかし、本州中部のバラモミ節 3 種と比較すると、北海道のアカエゾマツは、「多」の割合が 31% と高く、優占林を形成していることが多い。

## 2) 球果形態の変遷

現生バラモミ節 4 種の球果形態の変異は連続する (Fig. 4)。現生アカエゾマツの球果は、長さ 33.5-93.1mm、幅 12.2-25.5mm、種鱗は長さ 10.5-17.6mm、幅 8.8-14.3mm で、種鱗の縁辺は平滑なものから強く波打つものまである。現生アカエゾマツの変異は、現在本州中部に分布するバラモミ節 3 種の変異に重なる。

最終氷期産のバラモミ節球果の形態は、連続的であるうえに、現生アカエゾマツの変異にほぼ含まれる。最終氷期産のバラモミ節は、球果全体の形状 (円柱形など)、種鱗全体の形状 (倒卵形など)、種鱗の交差斜列などの形質をみても変異が種間で連続する (Suzuki, 1991)。したがって、最終氷期最盛期の日本列島に分布したバラモミ節樹木を球果形態から複数種に区別することは困難である。

## 4. 考 察

### 1) 現在の本州におけるバラモミ節の分布制限要因

本州のバラモミ節の産地は、年平均最深積雪深 150cm 以下の寡雪山岳にほぼ限られる (Fig. 3)。このことから、

冬季の多雪環境がバラモミ節の有力な分布制限要因のひとつであると考えられる。具体的には、雪層の沈降や萌行による強力な雪圧が匍匐形の樹形をとれない針葉樹類の分布制限要因になると推察される (四手井, 1956; 石塚, 1978, 1987a)。

しかし、アカエゾマツは、北海道では年平均最深積雪深 150cm をこえる地域にも分布する (Fig. 3)。そのため、アカエゾマツ自体は、年平均最深積雪深 150cm 程度の積雪量では分布を制限されない樹種といえる。それにもかかわらず、本州では 150cm をこえる地域には分布しない。このことは、積雪量以外にも、本州のバラモミ節の分布を左右している要因があることを示唆する。

この推論は、温度分布からも裏付けられる。北海道のアカエゾマツは  $WI=11$  の亜高山帯最上部まで広く進出するのに対し、本州のバラモミ節 4 種はいずれも  $WI=41-45$  に集中し、北海道のアカエゾマツほどには低温帯に進出しない (Fig. 2)。イラモミ、ヤツガタケトウヒ、アカエゾマツの耐凍度には大きな差がない (酒井・倉橋, 1975) ので、耐凍度の面からは、イラモミ、ヤツガタケトウヒ、早池峰山のアカエゾマツは、北海道のアカエゾマツのように亜高山帯に広く進出できる可能性がある。しかし、現実には何らかの原因で  $WI=41-45$  に分布域が狭められている。

以上のように本州のバラモミ節の積雪分布と温度分布が狭められている原因として、他樹種との競争が考えられる。具体的には、本州山岳の亜高山帯を優占するオオシラビソとシラベ、山地帯を優占するブナによって分布域を狭められていると考えられる。そのことを明らかにするために、これら競争樹種 3 種の分布を積雪、温度、地形と関連させて整理してみよう。

オオシラビソとブナは、年平均最深積雪深 150cm をこえる多雪地域で優勢で、日本海側地域や東北地方の山岳では優占林をつくる (今西, 1937; 高橋, 1962; 藤田, 1987; 野暮・奥富, 1990; 杉田, 1990; 福嶋ほか, 1995)。これらの多雪山岳では、両種の垂直分布は  $WI=45$  付近で標高差 300m 以上にわたって重なり、混生地域では両種が共優占する (田中, 1986; Sugita, 1992)。両種が形成する優占林の立地をみると、緩斜面から急斜面、尾根地にもおよび幅広い (栗田, 1983b)。

いっぽう、年平均最深積雪深 150cm 以下となる本州太平洋側の寡雪山岳では、亜高山帯でシラベとオオシラビソ (前田・島崎, 1951; 前田, 1958; Franklin *et al.*, 1979; 栗田, 1983a)、山地帯でブナ (栗田, 1983a; 野暮・奥富, 1990) が優占林をつくるが、これら優占林の垂直分布は完全には重ならない (栗田, 1983b; 田中, 1986)。具体的には、寡雪山岳の  $WI=45$  付近では、これら優占林



の面では、球果化石と葉化石が多産することから、バラモミ節は当時の低地林で優占種であったと考えられる(辻ほか, 1984; 辻, 1987; 鈴木・吉川, 1995)。

しかし、バラモミ節は、晩氷期以降急速に衰退し、現在の分布に至る。東京都松が丘遺跡(標高約30m)では、バラモミ節の大型植物化石とトウヒ属花粉化石は、約11,000年前以前には普通に産出するが、それ以降はほとんど産出しない(辻ほか, 1989)。福島県滝根町(標高約450m)でも同様に、約17,000年前には大型植物化石でバラモミ節が多産するが、少なくとも8500年前までにはバラモミ節の大型植物化石、トウヒ属花粉はほぼ消滅する(吉田ほか, 1981)。日本列島全体でのトウヒ属花粉の変遷をみると、約20,000年前には、トウヒ属花粉は西南日本から北海道にかけての低地(標高500m以下)で高い割合を示す(塚田, 1986)。しかし、トウヒ属花粉は、約10,000年前に本州以南の低地で割合が減り、約6000年前には本州の低地でほとんど産出しなくなる(塚田, 1986)。

この時期のバラモミ節衰退の原因には、晩氷期以降の気候の温暖化と多雪化があげられる。本州各地でトウヒ属花粉の減少に伴ってブナ属やコナラ属の花が増加する(安田, 1978; 塚田, 1986, 1987; 守田, 1992など)ことやブナ属の分布拡大が上昇と北上の一方でおこった(塚田, 1987)ことから、バラモミ節の分布域は、温暖化、特に夏期の積算温度の増加によって生育範囲を広げたブナ属やコナラ属に高標高域や北方へ追上げられる形で縮小した可能性が高い。また、月山(Yamanaka *et al.*, 1973)や八幡平(守田, 1992)などの現在年平均最深積雪深150cmをこえる東北地方の多雪山地では、晩氷期から後氷期初頭にかけての時期にトウヒ属、マツ属、モミ属、ツガ属からなる針葉樹林が成立していたが、その後それらの針葉樹林は高標高域に移動することなく消滅する。この主な原因は、晩氷期以降の多雪化であると考えられている(Yamanaka *et al.*, 1973; 石塚, 1978, 1987a; 杉田, 1990)。

約4000年前以降には気候が再び冷涼化したため、本州のバラモミ節は温度環境の面からは再び分布拡大できた可能性があったが、現実には拡大できなかった。現在よりも温暖であった約6000年前にマツ科針葉樹花粉は全国的に減少するが、約4000年前以降現在にかけて山岳域で再び出現割合を増す(塚田, 1987)。しかし、この時期の東北地方では、おもにモミ属花粉(オオシラビソ)が増加し(辻ほか, 1983; 守田, 1984, 1985a, 1987, 1992)、トウヒ属花粉は出現したとしても全く増加しない(辻ほか, 1983; 守田, 1992)。現在バラモミ節が分布する本州中部の入笠山でも、約4000年前以降の時期にマツ科針

葉樹花粉の増加が認められるが、ツガ属花粉(コメツガ)が優勢に増加し、トウヒ属花粉の割合はほとんど変化しない(Morita, 1985b)。本州のバラモミ節は、約4000年前以降、山岳域で縮小した個体群をもとに分布拡大する可能性があったが、分布拡大が圧倒的であったオオシラビソなどの亜高山性針葉樹他種によって、亜高山帯域への分布拡大を阻止されたと考えられる。そして、それに伴って絶滅した地域もさらに増えたと考えられる。

結果として、本州のバラモミ節は、オオシラビソ、シラベとブナの分布拡大がおよばなかった寡雪山岳、WI=45付近の岩塊地に集中して残存し、そこでもなおかつコメツガによって分布量を制限されるに至ったと考えられる。いっぽう、北海道では、制限要因4種の分布拡大が及ばなかったために、アカエゾマツは多雪山岳にも残存でき、亜高山帯に分布拡大できたと考えられる。

分布縮小に伴う形態変化：最終氷期最盛期の日本列島に広く分布したバラモミ節は、ひとつの種を構成していたと考えられる。最終氷期産バラモミ節の球果形態の変異は、連続的で現生アカエゾマツ球果の変異にほぼ含まれる(Fig. 4)ため、同種内の変異とみなせる。さらに、当時のバラモミ節の分布が広域的かつ連続的であったことを考慮しても、それらはひとつの種であった可能性が高い。

バラモミ節は、晩氷期以降に分布域が分断・縮小する過程で、隔離された地域ごとに形態変化をおこしたと考えられる。現生バラモミ節4種の球果形態の変異は連続する(Fig. 4)。現生バラモミ節の分類では、球果形態のほかに若枝の毛の有無が重視されるが(林, 1960; Farjon, 1990; 清水, 1992)、若枝の形質を併用しても4種を完全には分けられない(林, 1960)。現生バラモミ節4種は、分布環境が類似するうえに、形態変異が連続する。これらのことは、4種の類縁性が高く、分化した時代が新しいことを示唆する。

最終氷期最盛期以降の分布変遷：以上をまとめると、バラモミ節の最終氷期最盛期以降の分布変遷はつぎのようにおきたと考えられる。1) 約35,000年前から15,000年前の最終氷期最盛期には、現生のアカエゾマツに似た形態をもつバラモミ節個体群が日本列島の低地に広く連続的に分布した。2) 気候が温暖・多雪化した晩氷期から後氷期半ば(約6000年前)にかけての時期には、バラモミ節個体群は、ブナなどの落葉広葉樹類によって高標高域や北方へ分布域を押し上げられ、また、多雪化が著しかった地域では絶滅した。その結果、バラモミ節個体群の分布域は分断・縮小した。3) 約4000年前から現在に至る冷涼期には、バラモミ節は再び分布拡大できた可能性があったが、現実にはオオシラビソ、シラベ、コメツ

がの分布拡大の方が圧倒的であったため、それらによって現在の本州亜高山帯域への分布拡大を阻止された。4) ブナ、オオシラビソ、シラベ、コメツガの分布拡大が及ばなかった北海道では、低地でも分布できる冷涼な気候であったこともあって、バラモミ節個体群の分布域は分断・縮小せず、個体群の形態はほぼそのまま維持された。しかし、分布域が著しく分断・縮小した本州の山岳では、バラモミ節個体群の形態は、隔離と近親交配によって山岳ごとに変化した。

#### 引用文献

- Farjon, A. 1990. PINACEAE. Drawings and descriptions of the Genera *Abies*, *Cedrus*, *Pseudolarix*, *Keteleeria*, *Nothotsuga*, *Tsuga*, *Cathaya*, *Pseudotsuga*, *Larix* and *Picea*. 330pp. Koeltz Scientific Books, Königstein.
- Franklin, J. F., Maeda, T., Ohsumi, Y., Matsui, M., Yagi, H. & Hawk, G. M. 1979. Subalpine coniferous forests of central Honshu, Japan. *Ecol. Monogr.*, 49: 311-334.
- 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. *植物分類地理*, 38: 311-329.
- 福岡 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. *日生態会誌*, 45: 79-98.
- 林 弥栄. 1951. 日本産重要樹種の天然分布, 針葉樹第1報. *林試報告*, 48: 1-240.
- 林 弥栄. 1952. 日本産重要樹種の天然分布, 針葉樹第2報. *林試報告*, 55: 1-251.
- 林 弥栄. 1954. 日本産重要樹種の天然分布, 針葉樹第3報. *林試報告*, 75: 1-173.
- 林 弥栄. 1960. 日本産針葉樹の分類と分布. 246pp. 農林出版, 東京.
- 今西錦司. 1937. 垂直分布帯の別ち方について. *山岳*, 31: 269-364.
- 井関弘太郎. 1975. 沖積層基底礫層について. *地学雑誌*, 84: 247-264.
- Ishizuka, K. 1961. A relict stand of *Picea glehni* Masters on Mt. Hayachine, Iwate prefecture. *Ecol. Rev.*, 15: 155-162.
- 石塚和雄. 1975. 早池峰のアカエゾマツ. *植物と自然*, 9: 22-27.
- 石塚和雄. 1978. 多雪山地亜高山帯の植生(総合抄録). 「吉岡邦二博士追悼植物生態論集」, 404-428. 仙台.
- 石塚和雄. 1987a. 積雪と植生. 「日本植生誌, 東北」(宮脇 昭編), 127-138. 至文堂, 東京.
- 石塚和雄. 1987b. 早池峰の植生. 「日本植生誌, 東北」(宮脇 昭編), 408-414. 至文堂, 東京.
- 梶 幹男. 1982. 亜高山性針葉樹の生態地理学的研究—オオシラビソの分布パターンと温暖期気候の影響—. *東大演報*, 72: 31-120.
- 勝木俊雄・井手雄二・鈴木和夫. 1995. 日本産トウヒ属樹木のグリセリン酸脱水素酵素の変異. *東大演報*, 93: 41-48.
- 吉良竜夫. 1948. 温量指数による垂直的気候のわかちかたについて. *寒地農学*, 4: 188-195.
- 小林義秀. 1931. 富士山—植物景観—. *日本地理体系*, 別巻5: 69-116.
- 小西彰一・鈴木三男. 1997. アカエゾマツの球果形態の変異. *植生史研究*, 5: 67-76.
- 栗田 勲. 1983a. 亜高山帯針葉樹林の生態学的研究(III). *森林立地*, 25(1): 31-37.
- 栗田 勲. 1983b. 亜高山帯針葉樹林の生態学的研究(IV). *森林立地*, 25(2): 1-9.
- 前田禎三. 1958. 木曾御岳の植物群落. 「御岳研究(自然編)」, 569-609. 御岳・駒ヶ岳調査会, 長野.
- 前田禎三・島崎芳雄. 1951. 秩父山岳林植生の研究(第1報)—亜高山帯及び高山帯群落に就て—. *東大演報*, 39: 171-184.
- 松田 彊. 1989. アカエゾマツ天然林の更新と成長に関する研究. *北大演報*, 46: 595-717.
- 南木睦彦. 1987. 北江古田遺跡の大型植物遺体. 「北江古田遺跡発掘調査報告書」, 2: 466-504. 中野区・北江古田遺跡調査会.
- 宮脇 昭・菅原久夫・浜田丈夫. 1971. 富士山の植生. 「富士山」(津屋弘達ほか著), 665-721. 富士急行, 東京.
- 守田益宗. 1984. 東北地方における亜高山帯の植生史について, I. 吾妻山. *日生態会誌*, 34: 347-356.
- 守田益宗. 1985a. 東北地方における亜高山帯の植生史について, II. 八幡平. *日生態会誌*, 35: 411-420.
- Morita, Y. 1985b. Pollen diagrams of some peat moors in the subalpine zone in the Shinshu district, Japan. *Ecol. Rev.*, 20: 301-307.
- 守田益宗. 1987. 東北地方における亜高山帯の植生史について, III. 八甲田山. *日生態会誌*, 37: 107-117.
- 守田益宗. 1992. 八幡平地域における過去12,000年の植生変遷史. *日本花粉学会 会誌*, 38: 180-191.
- 野崎玲児・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. *日生態会誌*, 40: 57-69.
- 大嶋和雄. 1982. 最終氷期の最低位海水準について. 第

- 四紀研究, 21: 211-222.
- 酒井 昭・倉橋昭夫. 1975. 日本に自生している針葉樹の耐凍度とそれらの分布との関係. 日生態会誌, 25: 192-200.
- 関口 武. 1949. 日本各地の気温減率. 科学, 19: 517.
- 四手井綱英. 1956. 裏日本の亜高山地帯の一部に針葉樹林帯の欠除する原因についての一つの考えかた. 日林誌, 38: 356-358.
- 清水建美. 1992. 針葉樹の分類・地理, とくに2, 3の亜高山生の属について その2. トウヒ属. 植生史研究, No. 9: 3-11.
- 森林立地懇話会. 1972. 日本森林立地図. 19pp.+4maps. 農林出版, 東京.
- 相馬寛吉・辻 誠一郎. 1987. 植生. 「日本第四紀地図解説」(日本第四紀学会編), 80-86. 東京大学出版会, 東京.
- 杉田久志. 1990. 後氷期のオオシラビソ林の発達史—分布特性にもとづいて. 植生史研究, No. 6: 31-37.
- Sugita, H. 1992. Ecological geography of the range of the *Abies mariesii* forest in northeast Honshu, Japan, with special reference to the physiographic conditions. Ecol. Res., 7: 119-132.
- Suzuki, K. 1991. *Picea* cone-fossils from PLEISTOCENE strata of northeast Japan. Saito Hon-Kai Mus. Nat. Hist. Res. Bull., 59: 1-41.
- 鈴木三男・吉川純子. 1995. 9-11層及び13層堆積時の森林植生の復元. 「富沢・泉崎浦・山口遺跡(8)—富沢遺跡第88次・89次発掘調査報告書」, 68-71. 仙台市教育委員会.
- 鈴木時夫. 1952. 東亜の植生. 137pp. 古今書院, 東京.
- 高橋啓二. 1962. 本州中部森林における垂直分布帯の研究—治山造林の立場から見た地域区分—. 林試研報, 142: 1-171.
- 田中 信行. 1986. ブナ・アオモリトドマツ混交林の立地. 東大演報, 75: 119-140.
- 館脇 操. 1943. アカエゾマツ林の群落学的研究. 北大演報, 13: 1-181.
- 館脇 操・伊藤浩司・遠山三樹夫. 1963. コメツガ林の群落学的研究. 北大演報, 23: 83-146.
- 戸沢俊治. 1986. 早池峰自然環境保全地域の森林群落. 「早池峰自然環境保全地域調査報告書」, 環境庁自然保護局.
- 東洋経済新報社. 1983a. 日本気象総覧—上巻. 1064pp. 東洋経済新報社, 東京.
- 東洋経済新報社. 1983b. 日本気象総覧—下巻. 1060pp. 東洋経済新報社, 東京.
- 遠山三樹夫. 1966. 富士山の亜高山帯針葉樹林—富士山の森林植生第IV報—. 北大農学部邦文紀要, 6: 1-33.
- 辻 誠一郎. 1987. 最終間氷期以降の植生史と変化様式—将来に向けて—. 「百年・千年・万年後の日本の自然と人類—第四紀研究にもとづく将来予測—」(日本第四紀学会編), 157-183. 古今書院, 東京.
- 辻 誠一郎・宮地直道・吉川昌伸. 1983. 北八甲田山における更新世末期以降の火山灰層序と植生変遷. 第四紀研究, 21: 301-313.
- 辻 誠一郎・南木睦彦・鈴木三男. 1984. 栃木県南部, 二宮町における立川期の植物遺体群集. 第四紀研究, 23: 21-29.
- 辻 誠一郎・小山修司・小杉正人・鈴木 茂・南木睦彦・能城修一・鈴木三男・杉山真二. 1989. 松が丘遺跡の古環境復元. 「松が丘遺跡発掘調査報告書」, 151-239. 中野区教育委員会・中野区松が丘遺跡調査会.
- 塚田松雄. 1986. 関東地方における第四紀後期の植生史. 「日本植生誌, 関東」(宮脇 昭編), 78-103. 至文堂, 東京.
- 塚田松雄. 1987. 第四紀後期の植生変遷史. 「日本植生誌, 東北」(宮脇 昭編), 93-126. 至文堂, 東京.
- Yamanaka, M., Saito, K. & Ishizuka, K. 1973. Historical and ecological studies of *Abies mariesii* on Mt. Gassan, the Dewa Mountains, northeast Japan. Jpn. J. Ecol., 23: 171-185.
- 山崎 敬. 1965. 高等植物分布資料41—ヒメマツハダ—. 植物研究雑誌, 40: 328.
- 安田喜憲. 1978. 大阪府河内平野における過去一万三千年間の植生変遷と古地理. 第四紀研究, 16: 211-229.
- 横内 斎・横内文人・飯沼冬彦. 1966. ヤツガタケトウヒの研究. 長野林友, 1966: 2-31.
- 吉田 義・伊藤七郎・白瀬美智男・堀内俊秀・真鍋健一・鈴木敬治・竹内貞子・野中俊夫・楡井良政・楡井典子. 1981. 阿武隈山地中央部における第四系と植物化石群—最終氷期における東北南部の植生変遷の一例—. 第四紀研究, 20: 143-163.
- 吉川純子. 1995. 仙台市富沢遺跡第88次調査で産出した大型植物化石. 「富沢・泉崎浦・山口遺跡(8)—富沢遺跡第88次・89次発掘調査報告書」, 50-67. 仙台市教育委員会.

(1998年6月26日受理)