

沖津 進* : サハリン最北端シュミット半島に分布する エゾマツ, ギヤマツの共存条件とそれから推定される 最終氷期の北海道における両種の共存状態

Susumu Okitsu*: Present conditions for the coexistence of *Picea jezoensis* and *Larix gmelinii* on the Shmidt Peninsula, northernmost Sakhalin, Far East Russia, and the deduced conditions for their past coexistence in Hokkaido during the Last Glacial Age

要旨 サハリン最北端のシュミット半島で、エゾマツ林、ギヤマツ林の森林構造や両種の樹種の樹形、成長を調査し、シュミット半島での2種の共存条件を考察した。さらに、最終氷期の北海道で両樹種がどのように共存していたかを推定し、後氷期におけるギヤマツの消滅要因について展望した。シュミット半島のエゾマツの成長速度は最小限近くにまで落ち込んでいた。エゾマツとギヤマツの共存条件は、エゾマツの成長が最小限近くにまで落ち込んでいてエゾマツ林成立可能適地が狭まっていること、および、山火事などの攪乱が頻繁に起こり、開放地が出現することであった。最終氷期の北海道北部では、極相期および晩氷期最末期を中心に、エゾマツと共にギヤマツが量的に多く分布していたが、両種の共存条件は二つの時代で異なっていた。極相期にはギヤマツ林もエゾマツ林も共にある程度まとまって分布し、樹冠面積合計は少なくとも0.5 ha/ha程度には達してかなり発達した森林であったと推察された。ギヤマツ林がエゾマツ林と共に発達した原因として、現在よりも乾燥条件が著しかったことが挙げられた。晩氷期最末期は、エゾマツ林からギヤマツ林、ミズナラ林へと移り変わった。この変化には、最終氷期から後氷期にかけての温暖化と攪乱環境の増大が関与していると考えられた。後氷期にギヤマツが北海道から消滅した原因は、温暖化と攪乱環境の増大に伴い、ミズナラなどの落葉広葉樹が著しく増加したことにあると推察された。

キーワード : エゾマツ, ギヤマツ, 最終氷期, シュミット半島, 北海道

Abstract This paper describes the forest structure and the tree form and growth of *Picea jezoensis* and *Larix gmelinii* forests on the Shmidt Peninsula, northernmost Sakhalin, and clarifies present conditions for their coexistence on the Shmidt Peninsula. From these results, past conditions for the coexistence of these two species dominant in Hokkaido during the Last Glacial Age are deduced, and reasons for the extinction of *Larix gmelinii* from Hokkaido in the Holocene are discussed. The present conditions permitting the coexistence of these two species on the Shmidt Peninsula are two-fold: reduction of suitable habitats for the establishment of *Picea jezoensis* associated with the reduction of height growth of this species, and frequent disturbances producing open habitats suitable for *Larix gmelinii*. Past conditions for their coexistence in Hokkaido differed between two periods of the Last Glacial Age, the Last Glacial Maximum and the latest Late Glacial. In the Last Glacial Maximum, dry climate could promote dominance of *Larix gmelinii*, while in the latest Late Glacial, a significant increase of disturbance events promoted the shift of forest composition from *Picea jezoensis* through *Larix gmelinii* to *Quercus mongolica*. The key factor to the extinction of *Larix gmelinii* from Hokkaido in the Holocene was probably the prevalence of deciduous broad-leaved species such as *Quercus mongolica* throughout Hokkaido.

Key words: Hokkaido, *Larix gmelinii*, Last Glacial Age, *Picea jezoensis*, Shmidt Peninsula

はじめに

北海道には現在、エゾマツ *Picea jezoensis* (Sieb. et Zucc.) Carr. は分布するがギヤマツ *Larix gmelinii* (Rupr.) Rupr. は分布しない (Tatewaki, 1958)。しかし、最終氷期には北海道でもエゾマツと共にギヤマツが分布していたことが、花粉分析にもとづく研究 (五十嵐ほか, 1993; Igarashi,

1996) や大型植物遺体の分析 (矢野, 1970; 星野ほか, 1985) から明らかにされている。後氷期の環境変遷の中で、エゾマツは北海道に残存したがギヤマツは消滅した。日本列島北方域の植生変遷史を考察する上で、後氷期に北海道からギヤマツが消滅した原因を検討することは極めて重要である。しかし、そのような研究は今のところ少ない。

* 〒271-8510 千葉県松戸市松戸648 千葉大学園芸学部

Faculty of Horticulture, Chiba University, Matsudo 648, Matsudo City, Chiba 271-8510, Japan

グイマツが北海道から消滅した背景には多様な要因が複雑に絡み合っていることが予想されるので、それを明らかにするためには様々な視点からの研究を積み重ねて行くことが必要であろう。

そのひとつとして、現在エゾマツとグイマツが共存している地域で両樹種の共存条件を明らかにすることが挙げられる。エゾマツとグイマツが安定して共存することは一般には困難である。両樹種ともに分布が可能な場合、通常は、耐陰性が高いエゾマツが極相林を形成し、耐陰性が低いグイマツは排除されて、開放地などに点在するのみとなる(山崎, 1934; 館脇ほか, 1965; Okitsu *et al.*, 1995)。その場合、グイマツがエゾマツに対して比較的優勢に出現するのは、火山活動などで広い開放地が現れた後などに限られる(Okitsu *et al.*, 1995)。一方、常緑性のエゾマツにとっては、冬期の厳しい寒さや春先の乾燥が分布の制限要因となる(沖津, 1999)。東シベリアなどの永久凍土の発達が著しい地域では、土壤が未だに凍結した状態の春先に、強い日射によって葉から水分が強制蒸発し、枝葉が乾燥して枯死に至るので、針葉樹といえども常緑性の樹種は分布できない。そのような土地では、落葉性のグイマツのみが分布可能となる(Berg & Chapin, 1994; 沖津, 1999)。このことから、エゾマツとグイマツが一定の範囲内で安定して共存する条件はかなり限られることが予想される。現在両樹種が共存している地域でそれぞれの森林構造や樹種特性、成長などを調査すれば、両樹種の共存条件を検討できるであろう。その場合、エゾマツの分布限界地域を調査対象地とすれば、共存条件がより明瞭に把握できるに違いない。

そうした地域のひとつとして、サハリン最北端のシュミット半島が挙げられる。シュミット半島には、グイマツ林が分布すると共に、斜面を中心にエゾマツ林も比較的まとまって分布している。このエゾマツ林はまとまった林分としては北限近くに位置する(Fig. 1)。そのために、このエゾマツ林は気候的な分布限界近くにあると考えられる。ここでエゾマツ林、グイマツ林を調査することにより、分布限界近くにあるエゾマツとグイマツの共存条件を明らかに出来るであろう。しかし、シュミット半島の植生に関するまとまった報告はロシアでも出版されておらず、エゾマツ林、グイマツ林はもとより、植生全般についても具体的な情報が望まれている地域である。

1998年6~7月にかけて、2週間ほどではあったがシュミット半島を訪れ、森林植生を調査・観察する機会に恵まれた。これは、財団法人自然保護助成基金による「極東ロシアの森林ホット・スポット・プロジェクト」の一つ、「サハリン州シュミット半島の自然調査」への助成活動の一環として行われたものである。この目的は、シュミット半島に自然保護区を設定するための生物学的な基礎資料を得る

ことにあった(沖津, 1998a, b)。本報では、そのときの調査結果に基づいて、まず、エゾマツ林、グイマツ林の森林構造を明らかにする。つぎに、この2樹種の樹形や成長を検討する。それらに基づいて、シュミット半島での2種の共存条件を考察する。その後、最終氷期の北海道で両樹種がどのように共存していたかを推定し、後氷期におけるグイマツの消滅要因について展望する。現地での調査に際しては帯広地畜産大学教授藤巻裕蔵博士にはお手伝いいただきなど、大変にお世話になった。また、調査行動を共にしたサハリンのザビロフ博士夫妻、およびガイドのミハリヨフ氏には様々に面倒を見ていただいた。記して感謝する。本報のとりまとめには文部省科学研究費補助金(課題番号 10680097)の一部を使用した。

調査地域の概要と調査方法

1. シュミット半島の自然環境

シュミット半島はサハリン最北端(54°20'N, 142°30'E)に位置し(Fig. 1)、オホ-ツク海に対して北-北西方向に約100 km突き出ている。地形はなだらかな丘陵地-山地からなり、最高点は標高623 m(プラト山)である。半島の東と西にそれぞれ標高300~500 m程度の山地が北西-南東方向に並走し、半島中央部には両山地に挟まれた、起伏の緩い台地が広がる。気候条件について半島南部のオハでの資料(五十嵐ほか, 1993)をみると、1月の平均気温-19.0°C、8月の平均気温15.0°C、年間降水量は566 mmである。

植生は全体に単調である。一般的な配分として、台地の斜面から凸地、山地にかけてはエゾマツ林が分布し、低湿地や台地上の凹地、台地下部にはグイマツ林が分布する。この2タイプの森林が半島の大半をしめる。ただし、半島全体がなだらかな地形なので、両森林タイプの配分は必ずしもはっきりしたものではなく、平坦地では両者が隣り合わせに分布することも珍しくない。トドマツ *Abies sachalinensis* Fr. Schmidt は分布するものの(Charkevicz, 1989)極めてわずかで、我々は目撃しなかった。落葉広葉樹林は川沿いのドロノキ *Populus suaveolens* Fish. ヤナギ類 *Salix* spp. 林が主なもので、ケヤマハンノキ *Alnus hirsuta* (Spach) Turcz., ミヤマハンノキ *Alnus crispa* (Ait.) Pursh やダケカンバ *Betula ermanii* Cham. は分布量が少ない。

エゾマツ林とグイマツ林の低木層や林床植物は、共通して出現するものとしてリンネソウ *Linnaea borealis* L., ゴゼンタチバナ *Cornus canadensis* L., ヒメイチゲ *Anemone debilis* Fisch., ミツバオウレン *Coptis trifolia* (L.) Salisb., チシマヒョウタンボク *Lonicera chamissoi* Bunge, *Sorbus sibirica* Hedl. などがある。これらはいずれも北方針葉樹林要素である。エゾマツ林に特徴的な種としてはマイズル

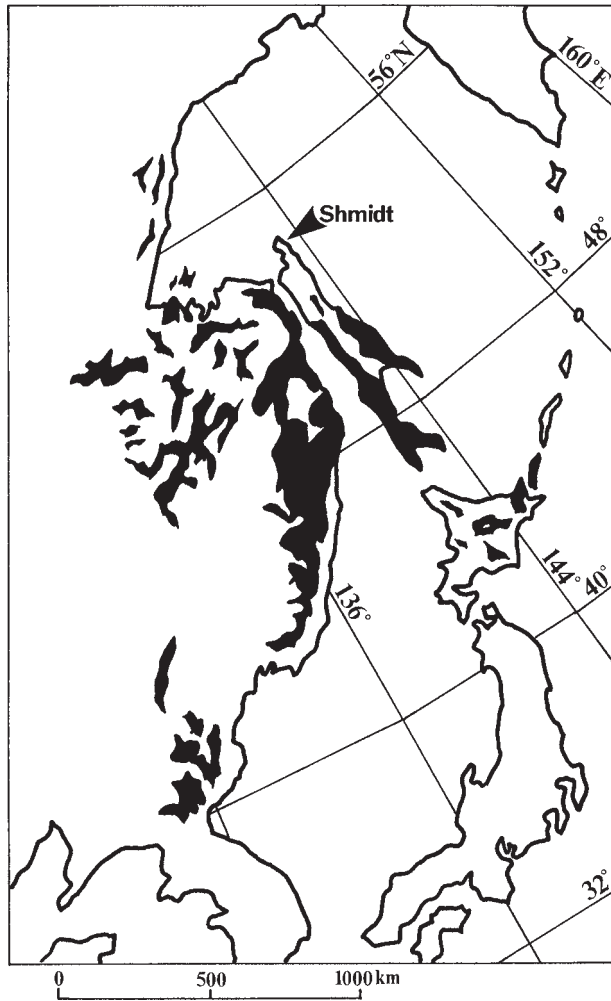


Fig. 1 Location of the Shmidt Peninsula (arrow) in northernmost Sakhalin, Far East Russia, and the geographical distribution of the *Picea jezoensis* forests in northeastern Asia (black areas). Simplified from Okitsu (1996).

ソウ *Maianthemum kamtschaticum* (Cham.) Nakai や オクヤマシダ *Dryopteris amurensis* Christ が ある。一方、グイマツ林に特徴的な種として、ハイマツ *Pinus pumila* (Pall.) Regel が 挙げられる。これは出現頻度 80% に達し、植被率は 5~60% 程度で、樹高は 180 cm にもなる。そのため、グイマツ林は、階層の組み合わせからはグイマツハイマツ林である。グイマツ林内には、ハイマツの他に、低木性の *Betula middendorffii* Trautv. et May が高頻度 (ほぼ 100%) で現れる。その他にはイソツツジ *Ledum palustre* L. やコケモモ *Vaccinium vitis-idaea* L. がグイマツ林に特徴的である。

平坦地形やわずかな凹地形にはマーリと呼ばれる湿原がみられる。マーリの周囲には、乾燥の程度に応じてサイズの異なるグイマツが疎生している。グイマツは、湿原の中

心部に近い個体ほどサイズが小さく、周辺部に向かって乾燥していくとサイズが大きくなる。

2. 調査方法

半島南西部のなだらかな台地上で (標高 80 m 前後), 十分に成熟したエゾマツ林に 3ヶ所 (P1~P3), グイマツ林に 3ヶ所 (L1~L3), 合計 6ヶ所の調査区を設け, 毎木調査を行った (Table 1)。調査区の面積はすべて 500 m² である。標高は 75~85 m, 傾斜は最大でも 6 度で殆ど平坦地上に位置した。各調査区の標高と地形条件はほぼ等しい。

調査区内に出現する樹高 2 m 以上の高木種を対象に, 樹種, 胸高直径 (DBH: diameter at breast height, cm), 樹高 (m), 垂直樹冠長 (crown depth, m), 樹冠面積 (crown area, m²) を測定した。垂直樹冠長と樹冠面積の積を樹冠体積 (crown volume, m³) とした。

エゾマツとグイマツについて樹高成長を調査した。樹高の異なるエゾマツ 24 本, グイマツ 17 本をそれぞれの林から選び, 各樹木個体について樹高を記録した後, 成長錐で地上 50 cm での樹齢を調べた。樹高と樹齢から 1 年当たりの樹高成長量を計算し, これを樹高成長量とした。

結 果

1. 森林の量的構成

森林の最大胸高直径 (maximum DBH) は 27.5~59.5 cm, 最大樹高 (maximum tree height) は 21.0~25.5 m の範囲にあった (Table 1)。胸高断面面積合計 (total basal area) は 23.5~55.5 m²/ha で, いずれの値もエゾマツ林の方が大きかった。

森林の樹冠面積合計 (total crown area) は 0.51~0.69

Table 1 General description and quantitative features of the studied stands of *Picea jezoensis* (P1-P3) and *Larix gmelinii* (L1-L3) forests on the Shmidt Peninsula, northernmost Sakhalin, Far East Russia.

Quantitative feature	Stand					
	P1	P2	P3	L1	L2	L3
Maximum DBH* (cm)	59.5	53.2	46.8	33.4	27.5	48.6
Maximum tree height (m)	24.0	25.0	25.5	22.5	21.0	22.5
Total basal area (m ² /ha)	46.8	55.5	48.6	33.7	23.5	33.7
Total crown area (ha/ha)	0.51	0.57	0.57	0.69	0.65	0.62
Relative abundance in basal area (%)						
<i>Picea jezoensis</i>	94.7	98.6	94.8	6.7	3.2	0.0
<i>Larix gmelinii</i>	0.0	0.0	0.0	93.3	96.8	100.0
<i>Betula ermanii</i>	5.3	1.4	5.2	0.0	0.0	0.0

*: Diameter at breast height (1.3 m in height)

Table 2 Crown depth, crown area, and crown volume of *Picea jezoensis* and *Larix gmelinii* canopy trees (taller than 15 m) in the six forest stands on the Shmidt Peninsula, northernmost Sakhalin, Far East Russia. Means are shown with standard deviations in parentheses. Significance of the difference of means is based on the T-test. Crown volume is simply expressed as the product of crown depth and crown area.

Tree feature	<i>Picea jezoensis</i>	<i>Larix gmelinii</i>	Significance
Crown depth (m)	15.1 (3.2)	6.8 (2.6)	p<0.001
Crown area (m ²)	5.9 (3.1)	10.2 (5.3)	p<0.001
Crown volume (m ³)	94.8 (64.2)	73.8 (57.7)	n.s.

ha/haで (Table 1), グイマツ林の方が大きい値を示した。しかし, いずれの調査区でも1 ha/ha以下で, 林冠のうっ閉度はかなり低いといえる。

出現した高木性樹種はエゾマツ, グイマツ, ダケカンバの3種のみであった (Table 1)。それらの胸高断面積割合は, エゾマツ林ではエゾマツが優占し, ダケカンバがわずかではあるが必ず出現したが, グイマツは出現しなかった。グイマツ林ではグイマツが優占したが, 2調査区 (L1, L2) ではエゾマツも同時に見られた。ダケカンバは分布しなかった。

2. エゾマツとグイマツの樹形

エゾマツとグイマツの林冠木 (樹高15 m以上) を対象として, 垂直樹冠長, 樹冠面積, 樹冠体積を検討した (Table 2)。林冠木に限ったのは, 林冠下の個体は樹形のばらつきが大きく, 樹種間の比較が困難なためである。

垂直樹冠長はエゾマツの方が, 一方, 樹冠面積はグイマツの方が統計的に有意に大きかった (p<0.001, t検定)。エゾマツの平均垂直樹冠長が15 mを越えているのは, 対象とした林冠木の樹高が最大25.5 mにまで達し, そうした樹高の高い個体は垂直樹冠長が15 mを越えるためである。エゾマツは縦に細長いロウソク型の樹形, グイマツは樹冠部を個体の上部に集中させる樹形である。

樹冠体積を見ると, 平均値はエゾマツの方が大きいものの, グイマツとの間に統計的に有意な差はなかった (t検定)。エゾマツは縦にのびすことで, 一方グイマツは横に広がることで, それぞれ似通った樹冠体積を確保しているといえる。

3. エゾマツとグイマツの樹高成長

エゾマツ, グイマツの樹高成長を比較した (Fig. 2)。林冠にほぼ到達する, 樹高15 mになるまでに要する樹齢を

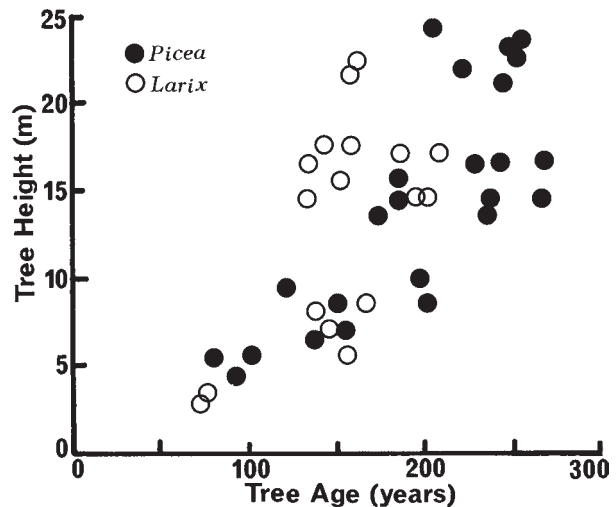


Fig. 2 Relation between tree age and tree height of *Picea jezoensis* (black circles) and *Larix gmelinii* (open circles) on the Shmidt Peninsula, northernmost Sakhalin, Far East Russia.

みると, エゾマツは180~270年程度, 一方グイマツは140~210年程度で, グイマツの方がかなり樹高成長が早かった。ただし, エゾマツは最も樹高成長が遅い個体でも最終的には樹高15 m程度には達しているのに対して, グイマツは, 最も樹高成長が遅い個体は樹齢150年を過ぎても樹高は5 m程度であった。

考 察

1. シュミット半島のエゾマツの樹形と成長の特徴

エゾマツとグイマツが両方とも分布可能な場合, 通常は耐陰性の高いエゾマツ林が成立し, グイマツは湿原の縁などのごく限られた立地に分布が限定される (山崎, 1934)。シュミット半島でも, グイマツ林内にはエゾマツが存在するのに対して, エゾマツ林内にはグイマツは存在しない (Table 1)。エゾマツ林はエゾマツ優占状態で推移し, グイマツ林へは決して更新しないのに対して, グイマツ林ではエゾマツが分布量を増やし, エゾマツ林へ推移して行く可能性があるといえる。したがって, シュミット半島でも, 潜在的にはエゾマツ林の成立可能範囲は広いと思われる。そうした中でグイマツが優占林を維持するためには, エゾマツの成長が最小限近くまで落ち込むことが一つの条件と言えるだろう。エゾマツの成長が最小限近くであれば, 周辺には個体維持に必要な最小限の成長量をも達成できない, 分布に不適な立地が広がるため, そうした立地ではエゾマツに代わってグイマツ林が成立して, そのまま森林を維持する可能性がある。

そこで, 森林の量的構成やエゾマツの樹形, 成長をより

南方のエゾマツ林のものと地理的に比較することにより、分布北限に近いシュミット半島 (Fig. 1) におけるエゾマツ林の構造や樹形、成長の特徴を明らかにしよう。この場合、北海道阿寒湖畔 (43°50'N) のエゾマツ トドマツ林 (沖津・伊藤, 1995) およびサハリン中・南部 (47°05'N ~ 49°30'N) のエゾマツ トドマツ林 (沖津, 1996; 沖津・伊藤, 1995) を主な比較の対象とする。

胸高断面積合計の平均値は、阿寒湖畔で 90 m²/ha、サハリン中・南部で 45 m²/ha であるのに対し、シュミット半島では 50 m²/ha で、サハリン内部ではあまり値に変化がない。一方、樹冠面積合計の平均値を見ると、阿寒湖畔では 2.26 ha/ha、サハリン中・南部では 1.21 ha/ha、シュミット半島では 0.55 ha/ha で、北に向かうにつれて減少する。阿寒湖畔とシュミット半島を比べると、胸高断面積合計は 2分の1程度であるが、樹冠面積合計は 4分の1で、樹冠面積合計の方が減少が激しい。

樹形の指標として林冠木 (樹高 15 m 以上) の樹冠体積を見ると、阿寒湖畔で 561 m³、サハリン中・南部で 248 m³、シュミット半島では 95 m³ で、樹冠面積合計以上に北に向っての減少が激しい。

シュミット半島のエゾマツは少ない樹冠体積に冷涼な気候が相まって、成長量が極めて少ないと予想される。この点を樹高成長で確認しよう。林冠に到達する樹高 15 m に達するのに必要な樹齢を見ると、阿寒湖畔では 75~95 年、サハリン中・南部では 80~185 年、シュミット半島では 185~255 年を要する。このように、シュミット半島のエゾマツの成長量は極めて少ない。これを、分布限界に位置するエゾマツのものとして比べてみよう。シホテ アリニ山脈中部ピソカヤ山の森林限界 (標高 1500 m) に分布するエゾマツは、樹高 15 m 近くに達するのに 100~170 年程度 (Grishin *et al.*, 1996)、また、分布北限にあるカムチャツカ半島中部のエゾマツでは、樹高 14 m の個体で樹齢 160 年、17 m の個体で 170 年の値が報告されている (Nau-menko, 1977)。これらの値と比べてもシュミット半島のエゾマツは樹高成長量が極めて少ない。シュミット半島のもはエゾマツとしては最小限に近い成長量しか達成していないといえる。夏期の気温からエゾマツの分布を見ると、最暖月の平均気温 15°C 程度を閾値として、それ以下ではエゾマツは分布しない (沖津, 1999)。シュミット半島はほぼこの気温に該当する。

2. シュミット半島におけるエゾマツ林の存続条件

シュミット半島でエゾマツ林が維持されて行くためには、少ない成長量が、それ以上割り込まないように安定して確保されなければならない。このためには樹冠に光が十分に当たることが望ましい。それを達成するには、縦長の樹冠

となって、個々の樹木個体の下方にまで光が十分に当たるようにすることが必要である。事実、エゾマツの樹形は縦長のロウソク型である (Table 2)。北緯 50 度以北の高緯度地域では、夏期、太陽が出ている時間が長く、太陽入射角は低く、斜めに差す。そのために、縦長の樹冠形をとるエゾマツには、樹冠全域に長時間光が当たる (Sprugel, 1989 参照)。どの個体にもなるべく長時間光が当たるためには、森林の樹冠面積合計は、むしろ、なるべく小さいほうがよい。樹冠の隙間が大きいほど、斜めの太陽光が当たりやすいためである。したがって、樹冠面積合計が小さく、林冠木の間には多くの隙間があって、そのことにより樹木個体に十分な光が当たることが、シュミット半島でのエゾマツ林の存続条件である。

森林の樹冠面積合計は生育期間の温度条件を指標し、冷涼な気候下では小さくなる (Woodward, 1987)。この点だけをみると冷涼な気候がエゾマツの存続にとっては望ましいが、一方で、最小限以上の成長量を安定して確保するためには生育期間の気温は高いほうがよい。この閾値は最暖月の平均気温 15°C 前後である (沖津, 1999)。したがって、樹冠面積合計に関しては、気温条件に対応した、エゾマツ林にとっての最小値が存在する。シュミット半島の例から見ると、エゾマツ林では樹冠面積合計 0.5 ha/ha 程度が分布限界の値である。エゾマツ林は、成立可能であれば、それ以上の樹冠面積合計値を維持するであろう。疎林状態、あるいは parkland 状のエゾマツ林は基本的には存在しない。

3 シュミット半島におけるエゾマツとグイマツの共存条件

シュミット半島で、グイマツが優占林を形成することが可能なのは、エゾマツの分布に適さない湿原や岩礫地、砂丘、斜面最上部などの乾燥立地である (山崎, 1934)。実際、サハリン中部ではそのような立地にグイマツ優占林が分布している (山崎, 1934)。これは、そうした立地では、エゾマツは必要最小限の成長量を確保できず生育できないからである。シュミット半島では斜面下部やマーリと呼ばれる湿原の周囲にはグイマツ林が成立し、エゾマツは分布していない。したがって、両者は土地的に棲み分けている。その場合、グイマツ林もある程度安定して維持されている必要がある。そこで、まず、グイマツ林の維持機構を確認しよう。

グイマツ林はエゾマツ林よりも樹冠面積合計がやや大きい (平均 0.65 ha/ha)。耐陰性が劣るグイマツにとっては、こうした条件は森林維持にとって不都合である。一方、グイマツの樹形はエゾマツと異なり、樹木の上部に樹冠が集中する形となっている (Table 2)。グイマツ林は、樹冠が上部にのみ着いているために、高緯度地域における斜めの

太陽光は樹冠の隙間から林内まで差し込み (Sprugel, 1989), 比較的明るい林内の光環境を作り出す (Ban *et al.*, 1998)。この背景には、グイマツ林の樹冠の高さが不揃いであることが挙げられる。こうした光環境下では、グイマツもある程度の更新が可能になる。事実、中国東北地方のグイマツ林では、グイマツ稚樹は、斜めの光が当たる林内のギャップで更新している (Ban *et al.*, 1998)。

以上のように、シュミット半島に成立しているグイマツ林はある程度安定して維持されている。グイマツがエゾマツと安定して共存するためには、エゾマツの分布立地が縮小することも条件となる。エゾマツにとっては、サハリン中・南部や北海道は、必要最小限の成長量を確保できる立地の範囲がシュミット半島よりも広い。同様の環境条件の立地で比べた場合、北海道やサハリン中・南部ではエゾマツ林が成立可能でも、シュミット半島ではエゾマツは必要最小限の成長量を確保できなくなり、グイマツ林になることが多くなるだろう。そのため、シュミット半島では、エゾマツが進出可能な立地はサハリン中・南部や北海道と比べるとかなり狭いと考えられる。それと対応してグイマツ林の領域が広がる。事実、シュミット半島では、湿原に向かった斜面下部の、いまだ過湿にはいたっていない立地でもすでにエゾマツは分布せず、グイマツ林が成立している。

グイマツ林が成立する条件として、エゾマツの分布が不適な立地以外に、山火事や大規模な火山活動などによる攪乱で、大規模な開放地が出現することが挙げられる。グイマツの樹高成長はエゾマツよりも早い (Fig. 2)。したがって、ひとたび開放地が出現すると、グイマツがいち早く林冠を占め、優占林を形成する。中国東北地方長白山では、大規模な火山噴火の後の開放地にまずホクシカラマツ *Larix olgensis* A. Henry が侵入して優占し、エゾマツはその後徐々に優占林を形成していった (Okitsu *et al.*, 1995)。山火事などの攪乱が頻繁に起こると、グイマツ優占林の割合が増加する。エゾマツの成長量が最小限に近いので、ひとたびグイマツ林が成立すれば、そこがエゾマツの分布適地であったとしても、かなり長い間グイマツ優占林として継続する。シュミット半島では、こうした山火事跡地がかなり頻繁にあり、そこでは平坦地でもグイマツ林が成立していた。そうした状況では、エゾマツ林とグイマツ林は同一平坦面上で隣り合わせに分布する。

以上のことからシュミット半島におけるエゾマツとグイマツの共存条件を整理すると、エゾマツの成長量が最小限近くにまで落ち込んでいることで、1) エゾマツ林成立可能適地が狭まっていること、および2) 山火事などの攪乱が頻繁に起こり、開放地が出現してグイマツ林が成立し、長期間に渡って維持されることである。

4 最終氷期の北海道におけるエゾマツとグイマツの共存

条件と、後氷期におけるグイマツの消失要因

最終氷期の北海道北部 (剣淵盆地, 富良野盆地) では、16,000 ~ 25,000 yr B.P. の極相期および 10,000 ~ 12,000 yr B.P. の晩氷期最末期を中心に、エゾマツと共にグイマツが量的に多く分布していた (五十嵐ほか, 1993)。その後、8000 ~ 10,000 yr B.P. にグイマツは絶滅し、8000 yr B.P. にコナラ属 *Quercus* が急増して現在の森林が形成された (五十嵐, 1986; 五十嵐ほか, 1993)。すなわち、グイマツは後氷期に北海道から絶滅し、代わりにコナラ属 (ミズナラ: 広義のモンゴリナラ *Quercus mongolica* Fish. ex Ledeb.) 主体の森林がそれを取って代わったわけである。ここでは、最終氷期の北海道における植生の状況を、五十嵐ほか (1993) の花粉組成に基づいて、シュミット半島におけるエゾマツとグイマツの共存条件から検討してみよう。さらに、グイマツの消滅要因も展望してみたい。極相期と晩氷期最末期とは両種の共存条件が異なると考えられるので、この二つの年代を別個に検討する。

最終氷期極相期: この時期の樹木花粉群は、グイマツとハイマツが高率で、それにエゾマツが伴うという組成を示す。樹木花粉はそれ自体40%以下と低率である。五十嵐ほか (1993) は、サハリンにおける表層花粉組成と照らし合わせながら、この当時の植生を、現在のサハリン北端のものに近い疎林とした。また、剣淵盆地に関しては、当時北海道では乾燥環境が卓越していたこと (Ono, 1984) を勘案して、草原植生、あるいはparkland状の植生が存在したと推定した。気候条件に関しては、現在のシュミット半島の気候、あるいはそれよりもやや寒冷な気候を想定した。

剣淵盆地ではこの時代にもエゾマツ花粉が30%程度出現しており、これからみると、グイマツ林と共に、エゾマツ林もある程度まとまって分布していたと言える。その場合、現在のシュミット半島でのエゾマツ林の値から見て (Table 1), 森林の樹冠面積合計は少なくとも0.5 ha/ha程度には達していたはずである。胸高断面積合計は30 ~ 40 m²/ha程度にまで達していたであろう (Table 1)。グイマツ林についてもエゾマツ林とほぼ同様の樹冠面積合計や胸高断面積合計を維持していたであろう (Table 1)。したがって、疎林、草原、あるいはparkland状の植生よりは、むしろ、かなり発達した森林を想定した方がよい。低地にもツンドラが存在していた可能性は殆ど無い。

最終氷期の北海道にもいくつかの温帯植物がレフュージアに残存分布していたことが推測されている (植村・武田, 1987)。このことから見ても、ツンドラに近い気候条件よりは、現在の温帯要素の北限に近いサハリン中部付近 (シュミット線: Tatewaki, 1958) の気候環境を想定する方が自然である。

こうした状況の中でグイマツが量的に多くなる可能性としては、最終氷期当時の北海道は現在よりも乾燥条件がかなり激しかったことが挙げられる(Ono, 1984; 小野, 1990)。そうした環境下ではエゾマツの分布可能範囲は狭まり、湿原はもとより、岩礫地などの乾燥地のかなり広い範囲でも分布は不可能であったろう。また、標高750 m以上の山地には連続的永久凍土帯が広がり、その周辺の低地は不連続永久凍土帯となっていたらしい(小野, 1990)。こうした条件も、グイマツの分布に対しては好適に働くだらう。この時代でも、エゾマツとグイマツは土地的に住み分けて、共存していた。なお、湿原や岩礫斜面などの非森林環境は現在よりも広がっていた可能性が高いので、その結果花粉組成における樹木花粉割合は低下した。

晩氷期最末期: 最終氷期極相期以後、ひとたびエゾマツ花粉が増加し、グイマツ花粉は減少する(12,000~16,000 yr B.P.)。しかし、10,000~12,000 yr B.P.の晩氷期最末期にグイマツ花粉が再び増加する。このときの特徴は、樹木花粉率が高いことである(60~70%程度)。こうした変化の原因について、五十嵐ほか(1993)、Igarashi(1996)は著しい寒さの戻りを想定した。そして、その時代を北ヨーロッパや北米大陸で認められている10,000~11,000 yr B.P.のYounger Dryas(Mangerud *et al.*, 1974; Mathewes *et al.*, 1993; Mayle *et al.*, 1993)に対比して、剣淵亜氷期と呼んだ(小野・五十嵐, 1991)。

晩氷期最末期以後の花粉の増減を見ると、グイマツ花粉の急激な減少と対応して、ミズナラ花粉が急増している。グイマツの衰退とミズナラの拡大が同時進行していることがわかる。この時代の前後には、森林はエゾマツ林からグイマツ林へ移行し、さらにミズナラ林へと移り変わったといえる。現在の北東アジア北方林域の森林水平分布をみると、ミズナラ(モンゴリナラ)林はチョウセンゴヨウ *Pinus koraiensis* Sieb. et Zucc. 落葉広葉樹混交林あるいはエゾマツ林とは接するが、グイマツ林とは接しない(沖津, 1997, 1999)。この分布に照らし合わせると、寒冷気候からの温暖化にともなってグイマツ林が変化した場合、まずはエゾマツ林が現れることが期待される。しかし、剣淵亜氷期における花粉組成の変化では、グイマツ林からミズナラ林に向かう途中で、エゾマツ林は優勢にはならない。エゾマツはミズナラと混生する形で推移している。したがって、この変化の背景には、気候の再寒冷化と温暖化と共に、そのほかの環境変化も想定する必要がある。

シュミット半島でグイマツがエゾマツと共存する条件として、攪乱環境が増大し、開放地が作られることが挙げられた。エゾマツよりも成長の早いグイマツはいち早く開放地に優占林を作り、それが長期間継続する。剣淵亜氷期におけるグイマツの増大には、晩氷期最末期の寒さの戻りの

ほかに、最終氷期から後氷期にかけての、気候の大規模な変化に伴う攪乱環境の増大も関与していると考えられる。この時期には、ポーラーフロント(寒帯前線)の北上に伴い、日本列島は低気圧の通過や台風の来襲などの攪乱環境が増加したと考えられる(鈴木, 1972)。それでも、なおかつ気候がある程度寒冷であれば、エゾマツに代わってグイマツが増加する。

攪乱環境の増大は、五十嵐ほか(1993)に示されているように、富良野盆地や石狩川下流など、北海道各地でこの時期に河川流域でカバノキ類 *Betula* やクルミ類 *Juglans* が増加していることから裏付けられる。五十嵐ほか(1993)はこの原因として、約1万年前の対馬暖流の日本海への流入(大場, 1989)を挙げている。このために、降水量が増大し、河川上流部での崩壊や河川の氾濫が発生した。

グイマツ林とエゾマツ林が共存している状態(12,000~16,000 yr B.P.)から攪乱環境が増加すれば、まずグイマツが増加する。しかし、同時に気候が温暖化すれば、ミズナラも徐々に増加する。ミズナラとエゾマツは混生可能であるが(Tatewaki, 1958)、グイマツはミズナラとは決して混生せず、両者が接して境界を形成することもない(沖津, 1999)。したがって、晩氷期に温暖化と攪乱環境の増大が同時進行すれば、エゾマツ林 グイマツ林 ミズナラ林への変化が生ずる。晩氷期最末期の樹木花粉割合は高いので、グイマツの増加には、寒さの戻りよりも、むしろ攪乱環境の増大の方が大きな影響を及ぼしたと見なせる。すなわち、森林の分布量自体は減少せず、森林の内容がエゾマツ林 グイマツ林 ミズナラ林へと変化したのである。

後氷期におけるグイマツの消滅要因: 以上のことから、後氷期になってグイマツが北海道から消滅した最も基本的な要因は、ミズナラなどの落葉広葉樹が著しく増加し(五十嵐, 1986)、現在の針広混交林(Tatewaki, 1958)が成立したことにあるといえる。先に述べたように、北東アジア北方林域では、ミズナラ(モンゴリナラ)優占林とグイマツ林は決して接せず、両者の間にはチョウセンゴヨウ、あるいはエゾマツが必ず介在する(沖津, 1999)。すなわち、ミズナラが優占する場合、チョウセンゴヨウやエゾマツは混生する可能性があるが、グイマツは競合で敗れ、分布は極めて限定される(沖津, 1997, 1999)。したがって、北海道でミズナラが増加した場合、水平分布では、グイマツ林はエゾマツ林優占域のさらに北方のサハリン中・北部を中心に分布するようになるだろう。これが現在の水平分布の姿である。垂直分布ではグイマツは山岳上部へ逃げ込む可能性がある。山岳上部へ進出したグイマツは、しかし、山岳上部の強風や多雪に阻まれて、林床要素のハイマツのみを残して消滅し、残されたハイマツは山岳最上部でハイ

マツ帯を形成したと考えられる(沖津, 1985)。一方, エゾマツはミズナラとも混生可能なので北海道に残存し, 現在に至っていると考えられる。

引用文献

- Ban, Y., Xu, H., Bergeron, Y. & Kneeshaw, D. D. 1998. Gap regeneration of shade-intolerant *Larix gmelini* in old-growth boreal forests of northeastern China. *Journal of Vegetation Science* 9: 529-536.
- Berg, E. E. & Chapin III, F. S. 1994. Needle loss as a mechanism of winter avoidance in boreal conifers. *Canadian Journal of Forest Research* 24: 1144-1148.
- Charkevich, S. S., ed. 1989. *Plantae Vasculares Orientis Extremi Sovietici*. Tomus 4. 379 pp. Nauka, Leningrad.
- Grishin, S. Yu., Krestov, P. & Okitsu, S. 1996. The subalpine vegetation of Mt. Vysokaya, central Sikhote-Alin. *Vegetatio* 127: 155-172.
- 星野フサ・伊藤浩司・矢野牧夫. 1985. 北海道石狩低地帯における最終氷期末期の古環境. 北海道開拓記念館研究年報 13: 23-30.
- 五十嵐八枝子. 1986. 北海道の完新世におけるコナラ属の分布. 北方林業 38: 266-270.
- Igarashi, Y. 1996. A Lateglacial climatic reversion in Hokkaido, northeast Asia, inferred from the *Larix* pollen record. *Quaternary Science Reviews* 15: 989-995.
- 五十嵐八枝子・五十嵐恒夫・大丸裕武・山田 治・宮城豊彦・松下勝秀・平松和彦. 1993. 北海道の剣淵盆地と富良野盆地における 32,000 年間の植生変遷史. 第四紀研究 32: 89-105.
- Mangerud, J., Anderson, S. T., Berglund, B. E. & Donner, J. J. 1974. Quaternary stratigraphy of Northern, a proposal for terminology and classification. *Boreas* 3: 109-128.
- Mathewes, R. W., Heusser, L. E. & Patterson, R. T. 1993. Evidence for a Younger Dryas-like cooling event on the British Columbia coast. *Geology* 21: 101-104.
- Mayle, F. E., Levesque, A. J. & Cwynar, L. C. 1993. *Alnus* as an indicator taxon of the Younger Dryas cooling in Eastern North America. *Quaternary Science Reviews* 12: 295-306.
- Naumenko, A. T. 1977. O novom mestonakhozhdenii eli ayanskoi *Picea ajanensis* Fisch. ex Carr. na Kamchatke. *Botaniicheskii Zhurnal* 62: 555-559.
- 大場忠道. 1989. 日本海的环境変化 過去8.5万年の歴史. 科学 59: 672-681.
- 沖津 進. 1985. 北海道におけるハイマツ帯の成立過程からみた植生帯構成について. 日本生態学会誌 35: 113-121.
- 沖津 進. 1996. サハリン南部に分布するエゾマツ トドマツ林の植生地理学的位置づけと成立機構. 植生学会誌 13: 25-35.
- 沖津 進. 1997. シホテ アリニ山脈北部アニューイ川流域の森林植生. 植生学会誌 14: 129-139.
- 沖津 進. 1998a. サハリン最北端シュミット半島に分布するエゾマツ林の成立機構. 植生学会第3回大会講演要旨集, 22.
- 沖津 進. 1998b. サハリン最北端シュミット半島での森林調査. pro natura ニュース No. 8: 6.
- 沖津 進. 1999. 北東アジアの北方林帯における森林の分布と境界決定機構. 植生学会誌 16: 83-97.
- 沖津 進・伊藤浩司. 1995. サハリン南部および北海道の針葉樹林における林分構造と樹形. 日本林学会論文集 No. 106: 407-408.
- Okitsu, S., Ito, K. & Li, C. 1995. Establishment processes and regeneration patterns of montane virgin coniferous forests in northeastern China. *Journal of Vegetation Science* 6: 305-308.
- Ono, Y. 1984. Last Glacial palaeoclimate reconstructed from glacial and periglacial landforms in Japan. *Geographical Review of Japan* 57B: 87-100.
- 小野有五. 1990. 北の陸橋. 第四紀研究 29: 183-192.
- 小野有五・五十嵐八枝子. 1991. 北海道の自然史 氷期の森林を旅する. 219 pp. 北海道大学図書刊行会, 札幌.
- Sprugel, D. G. 1989. The relationship of evergreenness, crown architecture, and leaf size. *The American Naturalist* 133: 465-479.
- 鈴木秀夫. 1972. ヴェルム氷期の世界の気候. 第四紀研究 11: 171-180.
- Tatewaki, M. 1958. Forest ecology of the islands of the North Pacific Ocean. *Journal of the Faculty of Agriculture, Hokkaido University* 50: 371-486, 30 pls.
- 館脇 操・伊藤浩司・遠山三樹夫. 1965. カラマツ林の群落学的研究. 北海道大学農学部演習林研究報告 24: 1-176, 14 pls.
- 植村 滋・武田義明. 1987. 北海道の温帯植物の分布について. 「中西 哲博士追悼植物生態・分類論文集(中西 哲博士追悼植物生態・分類論文集編集委員会編), 259-269. 神戸群生生態研究会, 神戸.
- Woodward, F. K. 1987. *Climate and Plant Distribution*. 174 pp. Cambridge University Press, Cambridge.
- 山崎次男. 1934. ぐいまつ天然分布ト群叢ノ類別ニ就テ. 京都帝国大学演習林報告 7: 1-54.
- 矢野牧夫. 1970. 北海道の第四系より産出した *Larix gmelinii* の遺体について. 地質学雑誌 76: 205-214.

(1999年7月13日受理)