

那須浩郎*・百原 新**・沖津 進**：軽井沢の化石蘚類群集から 復元した晩氷期の針葉樹林の分布立地

Hiroo Nasu*, Arata Momohara** and Susumu Okitsu**: Habitat of Late Glacial
Coniferous Forest Reconstructed from Moss Fossil Assemblages at Karuizawa,
Central Japan

要 旨 最終氷期の日本列島に広く分布していたトウヒ属バラモミ節の多い針葉樹林の分布立地を解明するために、南軽井沢において晩氷期 (13,320 ± 130 ~ 13,710 ± 130 yr B.P.) に板鼻黄色軽石層 (As-YP) によって埋積された埋没林から蘚類を含む大型植物化石を採取し、それをもとに当時の古植生と林床植生を復元した。その結果、南軽井沢の当時の古植生は、トウヒ属バラモミ節とハイマツの混生した針葉樹林であり、林床植生は、ホソバミズゴケやタチハイゴケなどの森林性蘚類からなるコケ型林床であった。森林性蘚類の微地形分布に着目すると、現在の日本の亜高山帯針葉樹林林床で優占するタチハイゴケは凸部と斜面部に限って優占し、現在凹部にしか見られないホソバミズゴケは凹部だけでなく平坦部でも広く優占していた。このようにトウヒ属バラモミ節とハイマツが混生する針葉樹林の林床に、ホソバミズゴケが広く優占するコケ型林床をもつような植生は、現在、北海道の大雪山系沼の原湿原に分布するアカエゾマツ ハイマツ林で見られる。したがって、晩氷期の南軽井沢の針葉樹林は、湿原のような多湿な立地に分布していたと考えられた。
キーワード：大型植物化石、針葉樹林、蘚類、晩氷期、埋没林

Abstract Habitat of a Late Glacial coniferous forest was reconstructed based on plant macrofossil assemblages including autochthonous moss fossils buried just below the As-YP pumice (13,320 ± 130 – 13,710 ± 130 yr B.P.) at Minami-Karuizawa, central Japan. A coniferous forest consisting of *Picea* sect. *Picea* and *Pinus pumila* was reconstructed with forest floor vegetation of *Sphagnum girgensohnii*, *Pleurozium schreberi*, and other forest mosses. Along microtopographic gradients on the forest floor, *Pleurozium schreberi* dominant on the forest floor of the present subalpine coniferous forest in Japan was distributed only on convexity and slope. On the other hand, *Sphagnum girgensohnii* now limited in wet concavity dominated both on concavity and whole flat areas. Forest floor vegetation dominated by *Sphagnum girgensohnii* is now distributed in *Picea glehnii*-*Pinus pumila* forests in the Numanohara Bog, Hokkaido. Thus the Late Glacial coniferous forest at Minami-Karuizawa probably grew on a wet habitat.

Key words: buried forest, coniferous forest, Late Glacial Age, moss, plant macrofossil

はじめに

これまでの日本列島における古植生復元の研究から、最終氷期から後氷期にかけての植生の変遷史が次第に明らかになってきた(塚田, 1984; 相馬・辻, 1988)。最終氷期最盛期に広く分布していたトウヒ属バラモミ節 *Picea* sect. *Picea* やチヨウセンゴヨウ *Pinus koraiensis* Sieb. et Zucc. は後氷期にかけて分布を縮小し(塚田, 1986, 1987; 辻, 1987), 逆にブナ *Fagus crenata* Blume やオオシラビソ *Abies mariesii* Masters は分布を拡大し(辻ほか, 1983; 守田, 1984, 1985, 1987, 1992), 植生帯で優占するようになる。これらの植物の分布縮小や拡大の過程は、現在

の分布立地を整理することでよく説明されている(梶, 1982; 杉田, 1990; Sugita, 1992; 沖津・百原, 1997; 野手ほか, 1998)。一方、それぞれの分類群は氷期・間氷期の大規模な環境変動の中で、分布域だけでなく生理、生態、形態をも変化させてきたと推定されている(南木, 1996)。そのため、最終氷期に広がった植物の分布縮小過程の研究に際しては、化石群そのものから当時の分布立地を詳細に復元することも同時に必要となる。しかしながら、実際に得られた化石群そのものから直接最終氷期の針葉樹林の分布立地を復元した研究は少ない。

最終氷期における針葉樹林の分布立地を実際に復元する

* 〒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 Environment Science, Faculty of Horticulture, Chiba University, Matsudo 648, Chiba 271-0092, Japan

ためには、林床植生の空間的配置を復元することが重要である。森林の分布立地は比高差や微地形に影響されやすい林床植生にはよく反映されるからである。そのためには、原地性が高く、保存状態のよい大型植物化石の検討が必要となる。この条件を満たす化石群として、埋没林が挙げられる。埋没林では、樹木の分布状態が生育場所から移動することなくそのまま保存されている(宮地, 1987)。そのため、埋没林から産出する大型植物化石群からは、植生の空間的配置を詳細に復元することができる(宮地ほか, 1985; Ooi *et al.*, 1990; 南木, 1997)。

筆者らは長野県軽井沢町南軽井沢の板鼻黄色軽石層(As-YP)によって埋没した約13,320 yr B.P.の埋没林(辻, 1987; 中村ほか, 1997)から、林冠を構成する針葉樹の化石とともに、当時の林床に生育していた保存状態のよい化石藓類群集を確認した。この化石群は降下軽石によって当時の林床植生がそのまま埋積したものであり、この時代の林床構成種の植生構造を知る上で貴重な資料となる。本論文では、南軽井沢の晩氷期(約13,000年前)の大型植物化石群から、特に化石藓類群集の微地形分布に着目して当時の古植生を復元した。さらに、その結果に基づき、晩氷期と現在の森林とで林床藓類群集の微地形分布を比較することで、晩氷期の針葉樹林の分布立地を考察した。

本研究を進めるにあたり、国立極地研究所の神田啓史教授、上野健氏には藓類の同定についてご教授いただいた。横浜国立大学環境科学研究センターの島野光司博士、株式会社環境エンジニアリングの野手啓行氏には有益なご助言と励ましをいただいた。現地調査は、当時千葉大学生の野田剛史氏、山本修司氏、丑田哲雄氏に手伝っていただいた。以上の方々に深く感謝いたします。

調査地域の地質

調査は長野県軽井沢町南軽井沢で行った(Fig. 1)。ここは浅間火山の南東山麓に位置し、北の離山、南の八風山、東の矢ヶ崎山からのびる山稜に囲まれた標高約950 m、東西5 km、南北6 kmの小盆地内にある(中村ほか, 1997; Fig. 1)。この盆地の構成層は、湖成堆積物・火山砕屑物・泥炭からなる湖成層で、「南軽井沢湖成層」と名付けられている(荒牧, 1968)。南軽井沢湖成層は、黒斑火山末期(約2万年前)に浅間火山の山体崩壊にともなって南東へ流下した塩沢なだれ堆積物が河川を堰きとめて湖を形成し、それが降下火砕物などで埋め立てられて(宇野沢・坂本, 1972)、湿原へと変化する過程で形成されたと考えられている(中村ほか, 1997)。

大型植物化石試料を採取した露頭は、軽井沢町成沢の矢ヶ崎川右岸(138°37'55"E, 36°19'43"N; 標高935 m)に位置する(Fig. 1)。露頭の高さは約3 mで幅は約10 mである。試料を採取した露頭では、K-1からK-5までの5枚の厚いテフラに4枚の泥炭層が挟まれている(Figs. 2, 3)。テフラK-1は厚さ50 cm以上で、白色の最大粒径10–15 cmの軽石が密集する。K-2は厚さ10 cmで、白色ないしオレンジ色の粒径約3 mmの軽石からなる。K-3は厚さ35 cmで、赤茶色の中ないし粗粒の軽石からなる。K-4は上部10 cmが肌色ないし白色の粗粒の軽石で、下部30 cmはサビ色、黄色、白色と色調の変化に富んだ中粒の軽石からなる。K-5は厚さ10 cmで、黄土色の細粒の軽石からなる。K-1とK-2に挟まれた泥炭層は厚さ60 cmで、厚さ0.5–1 cmの薄いテフラを4枚はさむ。K-2とK-3に挟まれた泥炭層は厚さ30 cmで、分解質と未分解質の層が交互に重なっている。ここには、材化石は含まれていな

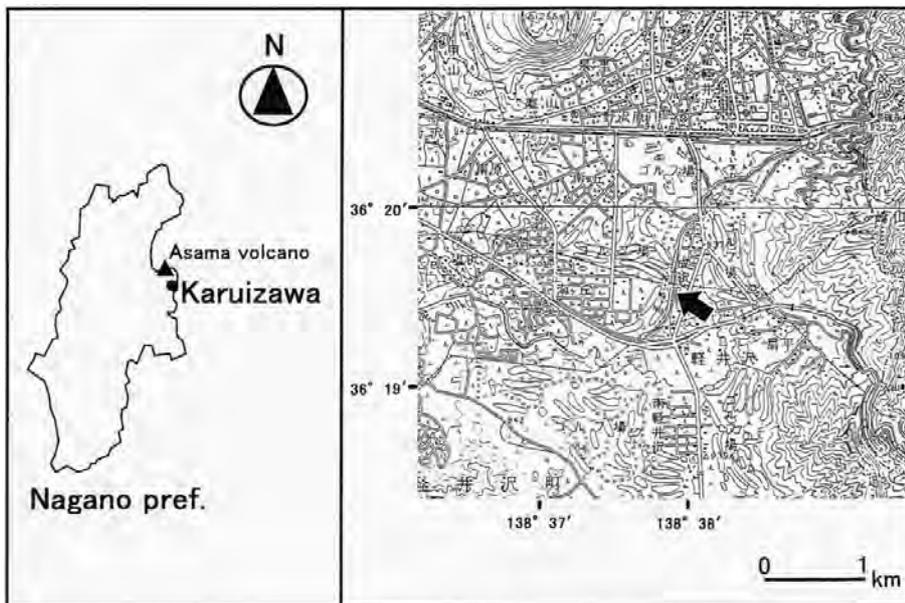


Fig. 1 Location of the study site (arrow). Inset map copied from 1 : 50,000 topographic maps “Karuizawa” and “Miyota” by the Geographical Survey Institute.

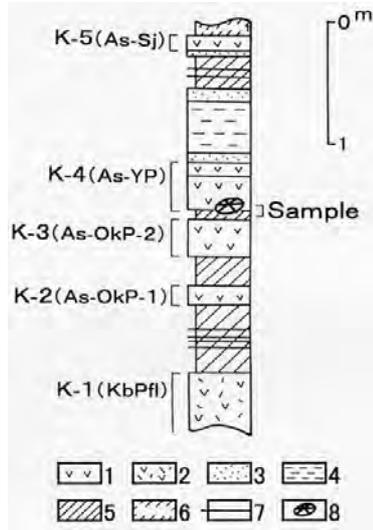


Fig. 2 Columnar section of sampling site D in Fig. 3. 1 = pumice, 2 = pumice flow deposit, 3 = volcanic sand, 4 = alternating beds of volcanic ash and pumice, 5 = peat, 6 = humus soil, 7 = volcanic ash, 8 = wood.

いが、未分解質の部分からミツガシワ *Menyanthes trifoliata* L.の種子や藓類などの大型植物化石がみられる。K-3とK-4に挟まれた泥炭層は厚さ約5 cm, 下部の3~4 cmは分解質で、上部の1~2 cmは未分解質である。未分解質の部分には肉眼で確認できる大型植物化石が含まれており、とくに藓類の化石が多い。材化石も多数確認でき、立ち株状のものも含まれる。K-4とK-5の間は火山砂層や火山灰と軽石の互層をはさみ、K-5直下で厚さ30 cmほどの泥炭層をはさむ。この泥炭層は下位の泥炭層よりも分解が進んでいる。

南軽井沢湖成層の降下テフラと泥炭層の層序は、辻ほか(1984)および中村ほか(1997)によって詳しく調査さ

れている。本報の調査地点は、中村ほか(1997)の地点KIZ-9とほぼ同地点なので、テフラK-1からK-5は中村ほか(1997)が記載した火山灰に対比することができる。すなわち、K-1は雲場軽石流堆積物(KbPfl)に、K-2は大窪沢第一軽石層(As-OkP-1)に、K-3は大窪沢第二軽石層(As-OkP-2)に、K-4は板鼻黄色軽石層(As-YP)に、K-5は総社軽石(As-Sj)にそれぞれ対比される(中村ほか, 1997)。中村ほか(1997)は、これらのテフラに挟まれた泥炭層や泥炭層中の植物片の¹⁴C年代値を加速器を用いて測定し、KbPfl直下の炭化木で19,520 ± 240 ~ 19,800 ± 190 yr B.P., As-OkP-1直下の植物片(球果)と木片で16,720 ± 160 ~ 16,880 ± 130 yr B.P., As-YP直下の木材で13,320 ± 130 ~ 13,710 ± 130 yr B.P., As-YPとAs-Sjに挟まれた泥炭層のフミン酸や植物片から11,240 ± 290 ~ 12,180 ± 150 yr B.P.の値を得た。

試料と方法

1. 試料採取層準

試料はK-3とK-4に挟まれた泥炭層の最上部から採取した。林床藓類の微地形分布から森林の立地環境を推定するため、試料の採取は軽石層K-4直下で微地形や比高の異なるA地点からG地点の7カ所で行った。当時の微地形を復元するために、K-3直下の面を基準面として、そこからの比高をK-4に埋没した当時の比高とし、当時の地表面状態の凹凸と併せて微地形を評価した(Fig. 3)。K-3直下の面を基準面とした理由は、K-3直下の泥炭層が比較的厚くミツガシワの種子を伴っており、湿原で形成されたと考えられ、K-3降下当時は平坦面を形成していたと考えられることによる。そしてK-3降下後の堆積および侵食により、K-4に埋没するまでに凹凸のある微地形が形成された。

各試料採取地点の比高は、B地点が18 cm, G地点が25

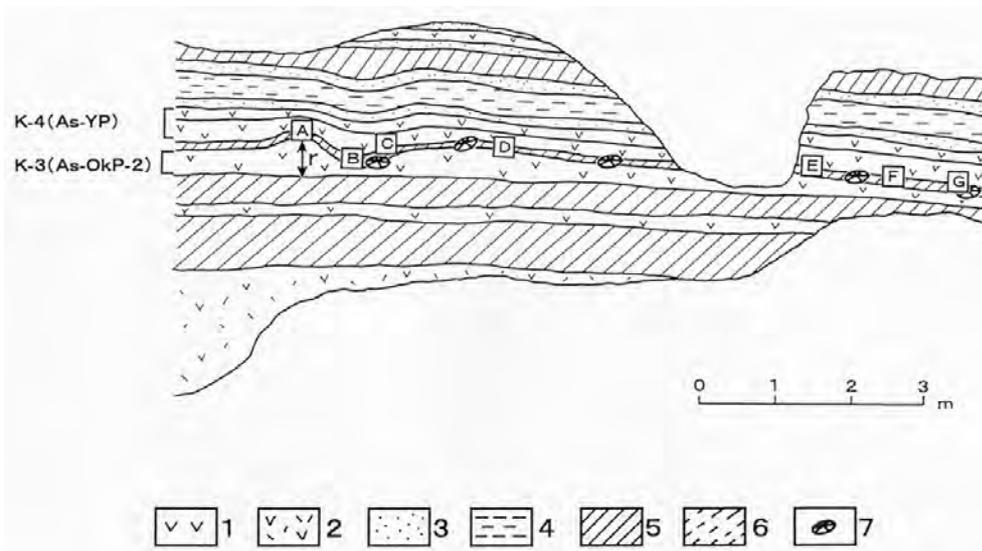


Fig. 3 Sketch of the outcrop at the study site. A-G = sampling sites, r = relative height of sample A. See Fig. 2 for legends 1-6 of sediment facies; 7 = wood.

cm, F地点が27 cm, E地点が29 cm, C地点が30 cm, D地点が35 cm, A地点が45 cmである。微地形区分は, B地点を凹部, A地点を凸部, C地点を斜面部, D・E・F・G地点は平坦部とした。B・E・F・G地点では立ち株状の材化石があり, B・E・F地点ではK-4直下の泥炭から, またG地点ではK-4直下の材化石の上から試料を採取した。

2. 分析方法

降下軽石層K-4に埋没した当時の林床植生を復元するため, 露頭からK-4とともに泥炭をブロック状に掘り出し, そのブロックから軽石を取り除いて直下に現れた泥炭の表層を試料とした。試料は100 cm³を取り出し, 半分の50 cm³を大型植物化石の同定に, もう半分の50 cm³を12時間80°Cで熱風乾燥後, 乾燥重量の測定に用いた。針葉樹の球果化石は, 現地で露頭から直接採取した。

大型植物化石は, 50 cm³の試料を0.5 mmの篩で水洗して選別した。選別した大型植物化石のうち, 蘚類は茎と枝を, その他の大型植物化石は葉と種子, 小枝を同定した。大型植物化石の同定は, 外形だけではなく, 組織切片のプレパレートを作成して解剖学的特徴に基づいて行った。

植物化石の量は乾燥重量で評価した。同定した大型植物化石のうち半分を熱風乾燥後, 乾燥重量を測定し, その2倍を50 cm³中の乾燥重量とした。未分解質の植物遺体には, バラバラで分類群が特定できない蘚類の枝や葉が含まれるが, これらは分解された植物部位 (decomposed plant part) に含めて計測した。すなわち「分解された植物部位」は泥炭試料50 cm³の乾燥重量から同定した大型植物化石の乾燥重量を引いた値で, 0.5 mmの篩を通り抜けた大型植物化石もこれに含まれる。

化石標本は70%アルコールに液浸して千葉大学園芸学部緑地生態学研究室に保存してある。

結 果

1. 大型植物化石の記載

AからG地点までの7試料から, 蘚類5種, 針葉樹2種, 広葉樹1種が得られた。

ホソバミズゴケ *Sphagnum girgensohnii* Russ. (Figs. 4-1, 2, 3, 4)

茎は長さ4–6 cm。枝は1ヶ所から2–3本ずつ分枝し, 茎の上部では密集する (Fig. 4-1)。20–40度の角度で側方に広がる枝は長さ0.2–1 cmで, 茎に沿って下垂する枝は0.6–1.2 cm。枝の大部分は分枝しない。茎葉は茎に接着し, 長さ40–45 μm, 幅37–43 μm, 舌形, 先端のみがささくれる (Fig. 4-2)。枝葉はうろこ状に枝につき, 長さ60–70 μm, 幅30–35 μm, 卵形~卵状披針形, 先端が細長く伸びるが, やや切頭 (Fig. 4-3)。枝葉の横断面では,

葉緑細胞は腹側により広く開く (Fig. 4-4)

茎に沿って下垂する枝が側方に広がる枝よりも長いこと, 枝葉の先端が細長くやや切頭であること, 枝葉の横断面で葉緑細胞が腹側により広く開くことから, ホソバミズゴケ節 *Sphagnum* sect. *Acutifolia* に同定できる。節の中では, 茎葉が茎に接着することから, スギバミズゴケ *Sphagnum nemoreum* Scop. およびホソベリミズゴケ *S. junghuhnianum* Dozy et Molck. subsp. *pseudomolle* (Warnst.) Suzuki と区別でき, 茎葉の先端のみがささくれることから, 茎葉の側方までささくれるヒメミズゴケ *S. fimbriatum* Wils. ex J. Hook. と区別できる。

ウロコミズゴケ *Sphagnum squarrosum* Crome (Fig. 4-5)

枝だけが産出した。枝の長さは9–12 mm。枝葉は長さ70–75 μm, 幅30–40 μm, 円状卵形で葉身上部は急に細くなって尾状になり, 背方にそり返る。

枝葉の葉身上部が急に細くなって背方にそり返ることから, 他のミズゴケ類と区別できる。

オオヒモゴケ *Aulacomnium palustre* (Hedw.) Schwaegr. (Figs. 4-6, 7)

茎は長さ2.5–4 cm。葉は茎に接するように着き, ほとんど横に広がらない (Fig. 4-7)。葉は長さ3–5 mm, 幅50–70 μm, 披針形で先端は鋭頭, 葉縁に歯はない。葉身の中央に顕著な中肋が1本あり, 先端まで達する (Fig. 4-6)。葉細胞には中央に1個の乳頭がある。

葉縁の上半部に歯がみられないことでナガミチヨウチンゴケ *Aulacomnium heterostichum* (Hedw.) B. S. G. と区別でき, 葉の先端が鋭頭であることでフトヒモゴケ *A. turgidum* (Wahlenb.) Schwaegr. と区別できる。

タチハイゴケ *Pleurozium schreberi* (Brid.) Mitt. (Figs. 4-8, 9)

茎は長さ2.5–4 cm, 植物体の幅は枝, 葉も含めて1–2 cm。茎や枝は赤褐色で不規則に分枝する (Fig. 4-9)。茎葉は長さ1.5–2 mm, 幅40–60 μm, 卵形 - 倒卵形, 葉先は円頭 - 短尖頭で葉面は凹む (Fig. 4-8)。頭部を除きほぼ全辺。中肋は確認できない。枝葉は長さ60–80 μm, 幅20–30 μm, 茎葉よりも小さく長卵形, 葉先は円頭 - 鈍頭で上部の縁は内曲する。葉はいずれも瓦状に茎, 枝に着く。

ヤナギゴケ科の中で, 枝がやや羽状に分枝し, 葉が卵形でおわん状にくぼみ, 中肋が不明瞭な種は, ヤリノホゴケ属 *Calliergonella* とタチハイゴケにみられるが, 茎や枝が赤褐色をしていることから区別できる。

ダチヨウゴケ *Ptilium crista-castrensis* (Hedw.) De Not. (Figs. 5-1, 2, 3)

茎は長さ2–5 cm。植物体の幅は枝, 葉も含めて1–2.5 cm。枝は規則的に羽状に1回分枝する (Fig. 5-1)。枝の

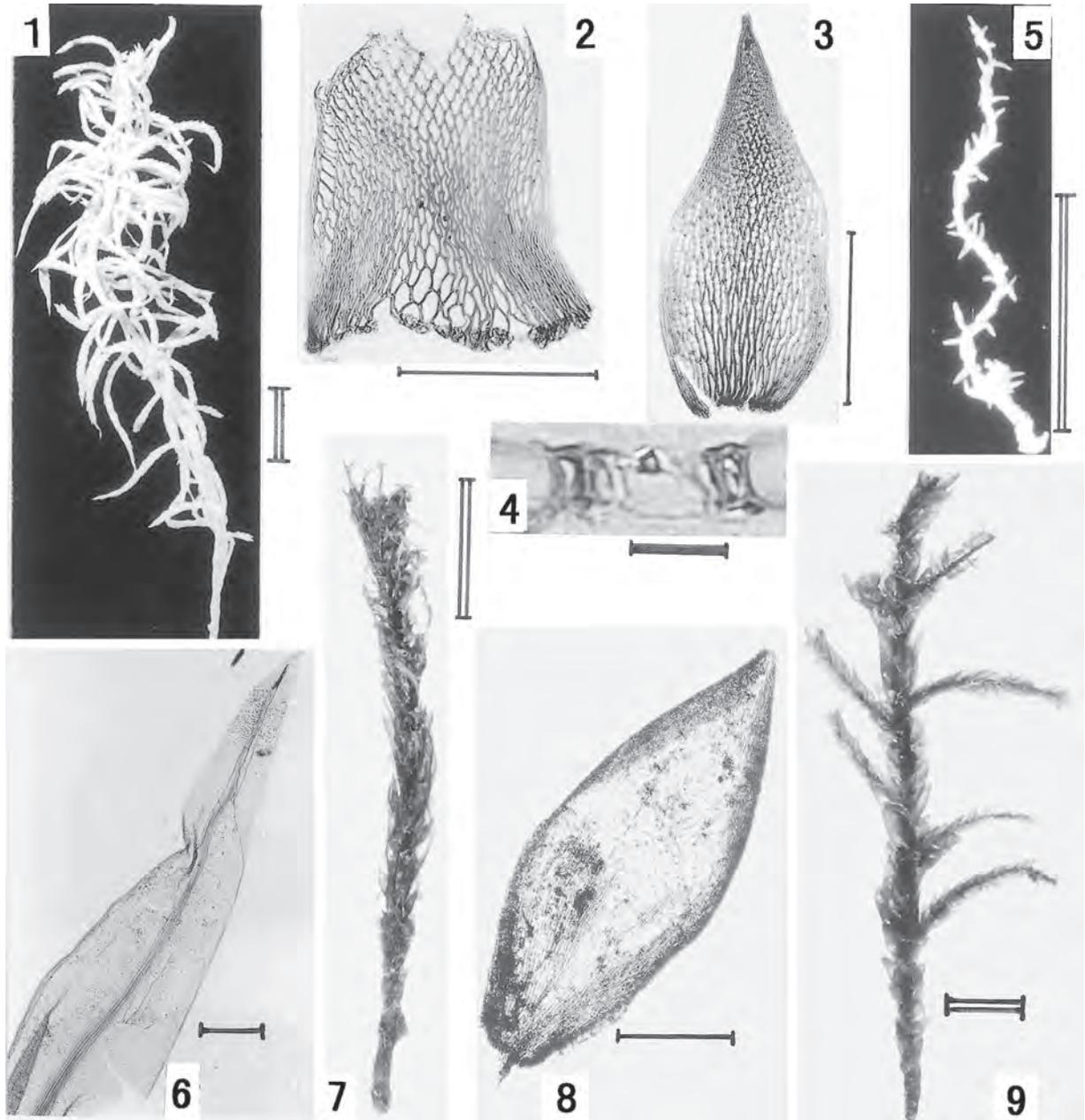


Fig. 4 Plant macrofossils obtained from peat just below As-YP at Minami-Karuizawa (1). — 1–4: *Sphagnum girgensohnii* (1: stem, NHM1-1-1. 2: stem leaf, NHM1-1-2. 3: branch leaf, NHM1-1-3. 4: cross section of a branch leaf, NHM1-1-4). — 5: *Sphagnum squarrosum* (branch, NHM1-2). — 6–7: *Aulacomnium palustre* (6: leaf, NHM1-3-2. 7: stem, NHM1-3-1). — 8–9: *Pleurozium schreberi* (8: leaf, NHM1-4-2. 9: stem, NHM1-4-1). Double scale bar = 5 mm, thin scale bar = 30 μ m, thick scale bar = 2 μ m.

長さは0.5–1.5 cm。葉は長さ60–80 μ m，幅10–20 μ m，卵状披針形で細長く漸尖し，上部は強く鎌状に曲がる (Fig. 5-2)。葉面には深い縦じわがある。葉縁の上部には細かい歯があり，中肋は確認できない。葉身細胞は線形で幅約2–3 μ m，細胞壁は厚い。茎の横断面で，表皮細胞は径1–3 μ mで内側の細胞よりも小さい (Fig. 5-3)。

1回羽状分枝をする藓類で葉が鎌状に曲がり，中肋が不

明瞭な種はハイゴケ科に多く見られる。ハイゴケ科の中では，葉が鎌状に曲がり，枝が規則正しく羽状に分枝すること，葉に深い縦じわがあることでハイゴケ属 *Hypnum*，ウシオゴケ属 *Ectropothecium* と区別できる。葉身細胞の細胞壁が厚いこともダチョウゴケの特徴である。

ハイマツ *Pinus pumila* Regel (Figs. 5-4, 5)

針葉のみが産出。針葉は長さ1–2 cm，幅60–70 μ mで

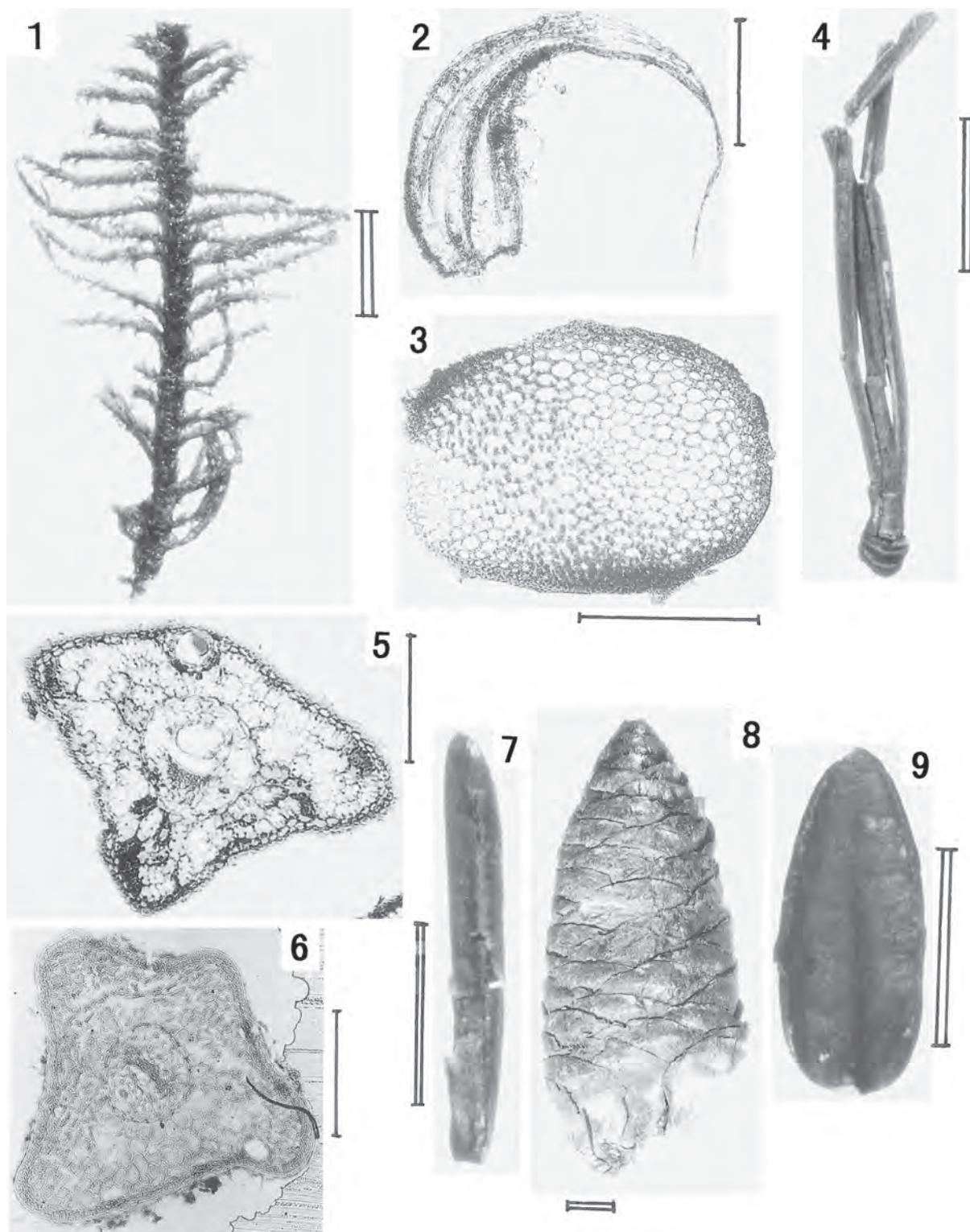


Fig. 5 Plant macrofossils obtained from peat just below As-YP at Minami-Karuizawa (2). — 1–3: *Ptilium crista-castrensis* (1: stem, NHM1-5-1. 2: leaf, NHM1-5-2. 3: cross section of a stem, NHM1-5-3). — 4–5: *Pinus pumila* (4: leaf, NHM1-6-1. 5: cross section of a leaf, NHM1-6-2). — 6–8: *Picea* sect. *Picea* (6: cross section of a leaf, NHM1-7-3. 7: leaf, NHM1-7-2. 8: cone, NHM1-7-1). — 9: *Vaccinium vitis-idaea* (leaf, NHM1-8). Double scale bar = 5 mm, single scale bar = 30 μ m.

3 稜形，先端は鋭頭で基部は切頭 (Fig. 5-4) 横断面は三角形で，内面に気孔条が2本ある。横断面で表皮細胞は1-2 μm で2列，維管束は径20 μm で中央に1つ，樹脂道は径7 μm で背面のへりに1つ接する (Fig. 5-5)

針葉の横断面で維管束が1つしかないことから，マツ属の単維管束亜属に分類できる。単維管束亜属の中では，樹脂道が1つで背面の縁に接すること，表皮細胞が2列であることから，樹脂道を2-3個もち，表皮細胞が1列であるチョウセンゴヨウやゴヨウマツ *Pinus parviflora* Sieb. et Zucc. と区別できる (Minaki, 1983)

トウヒ属バラモミ節 *Picea* sect. *Picea* (Figs. 5-6, 7, 8)

針葉，種子，球果が産出した。針葉は長さ0.8-1.5 cm，幅1.5-2 mm で4稜形，先端は鈍頭まれに鋭頭で，基部は切頭 (Fig. 5-7) 横断面はひし形で，4つの面すべてに気孔条がある。横断面では，表皮細胞は1-2 μm で2列，維管束は径25 μm で中央に1つ，樹脂道は径5 μm で背面側の縁に1個つく (Fig. 5-6) 柵状組織は発達しない。種子は長さ4 mm，幅2 mm，厚さ1-2.5 mm，狭倒卵形で黒色，表面に毛や柄はない。翼は分解してほとんど残っていない。球果はD地点から3個体とG地点から2個体の合計5個体産出した。球果の長さは4-7 cm，幅2-3 cm で倒卵形 (Fig. 5-8) 種鱗は長さ4-6 mm，幅1.5-2 mm で，種鱗の縁辺は平滑なものから強く波打つものまでである。

針葉が4稜形をしており，4面すべてに気孔条をもつことから，トウヒ属バラモミ節に同定できる。球果は基部の種鱗がバラバラに剥げており，現世種との比較は困難で

あった。そのためここではトウヒ属バラモミ節に同定をとどめた。

コケモモ *Vaccinium vitis-idaea* L. (Fig. 5-9)

葉と種子が産出。葉身は長さ0.9-1.5 cm，幅3-5 mm で長楕円形，先端は円頭で基部は広くさび型 (Fig. 5-9) 表面は堅いクチクラ層で覆われ，縁は巻き込むが，微細な鋸歯がみられる。葉柄は0.5-1 mm。種子は長さ1.0-1.5 mm，幅0.6-0.8 mm で半円形。黄～橙色で表面のしわはあまり目立たない。

葉は先端がとがらないこと，幅があまり細くないことからツルクケモモ *Oxycoccus quadripetalus* Gilib. と区別できる。種子は半円形で先があまり細くならないこと，表面のしわがあまり目立たないことなどからスノキ *Vaccinium smallii* A. Gray var. *glabrum* Koidz. やクロマメノキ *Vaccinium uliginosum* L. と区別できる。

2. 微地形と化石群の分布

各分類群の分布を微地形区分ごとに乾燥重量比として表現した (Fig. 6) 各試料採取地点を比高と微地形順に配置し，藓類・草本と木本とに区分してそれぞれの全体量を基数として百分率を求めた。分解された植物部位はA・C地点では80%以上となり，泥炭の分解が進んでいる。一方，B・D・E・F・G地点では60~75%と比較的未分解である。

藓類の種構成は微地形に対応して異なっていた (Fig. 6) すなわちB地点のように比高が低く凹部である所や，G・F・E地点のように比高が低く平坦部である所，D地点のように比高は高いが平坦部である所ではホソバミズゴケが乾燥重量比60~90%と多産した。一方，C地点のような

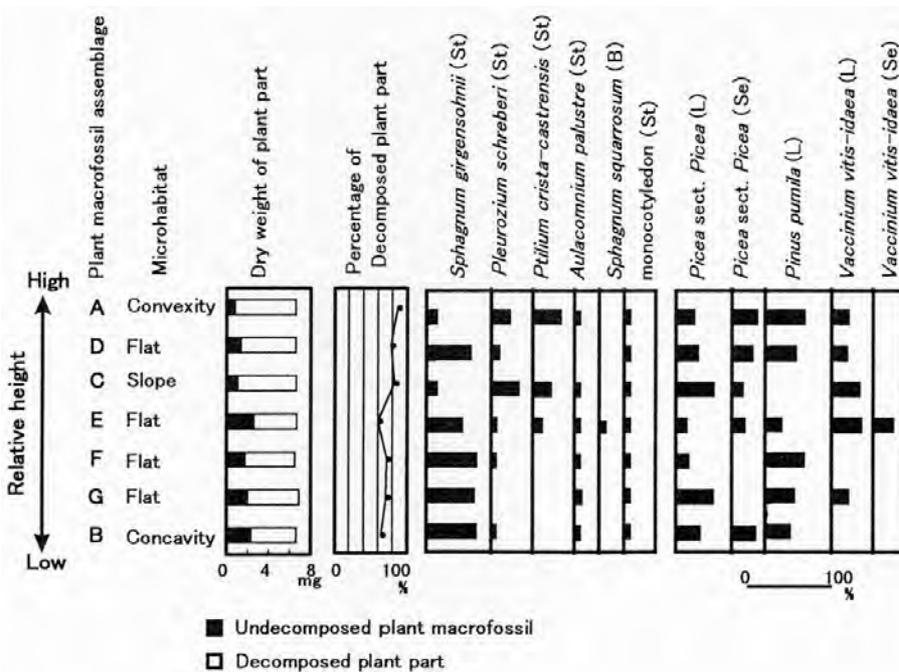


Fig. 6 Micro-topography and occurrence of plant macrofossils. Fossil assemblages in sites A-G are arranged in the order of relative height from the horizon just below As-OkP-2. Percentages of moss and monocotyledon and of arboreal fossils are based on total dry weight of moss and monocotyledon and of arboreal fossils, respectively. St = stem, B = branch, L = leaf, Se = seed.

比高はあまり高くないが斜面部である所や、A地点のような比高が高く凸部である所ではタチハイゴケとダチョウゴケが比較的多く産出した。とくにC地点ではタチハイゴケが50%と多く、A地点ではダチョウゴケが50%と多産した。オオヒモゴケは産出量こそ10%程度と少なかったが、D地点を除くすべての地点で産出した。ウロコミズゴケは、E地点のみの産出で、産出量も2%と少なかった。

単子葉植物の茎はイネ科やカヤツリグサ科のものと考えられ、すべての地点で産出したが、産出量は1~5%と少なかった。

木本ではトウヒ属パラモミ節の針葉の乾燥重量比がすべての地点で20%を超え、特にC・G地点では75~80%と多かった。種子は針葉に比べて多くはなかったが、F・G地点を除くすべての地点で産出した。ハイマツの針葉はトウヒ属パラモミ節の針葉にくらべて少なかったが、C地点を除くすべての地点で20%以上産出し、とくにA地点で50%と多かった。コケモモの葉はB・C・D地点で10~20%ほど産出し、E・F地点では40%と多かった。種子はE地点でしか産出しなかった。木本についてはコケモモの葉が比高の高い地点に多かった以外は微地形に対応した産出傾向は見られなかった。

考 察

1. 大型植物化石群からの古植生の復元

立ち株状の埋没樹幹に伴ってトウヒ属パラモミ節とハイマツの針葉が多産することから、調査地域にはトウヒ属パラモミ節が優勢し、林床にハイマツが生育する常緑針葉樹林が分布していたと考えられる。ハイマツ、トウヒ属パラモミ節の両方とも地点ごとの葉の産出量に大きな片寄りがなから、ハイマツはトウヒ属パラモミ節の林床に比較的均等に生育していた可能性が高い。

林床にはホソバミズゴケを主とする蘚類の優勢する群落分布していたと考えられる (Fig. 6)。蘚類の種構成は、ミズゴケ類の中でも森林性であるホソバミズゴケとウロコミズゴケ (鈴木・松田, 1962)、現在の亜高山帯針葉樹林の林床にとくに多いタチハイゴケ (岩月・水谷, 1981)、湿地などの湿った地上や岩上に群生するオオヒモゴケ (岩月・水谷, 1981)、高地の腐植土上に厚いマットをつくるダチョウゴケ (岩月・水谷, 1981) である。この種構成から当時の針葉樹林の林床は、森林性蘚類からなるコケ型林床であったといえる。

蘚類は地表の比高差や微地形の起伏に応じて分布することが知られている。上野ほか (1995) が北八ヶ岳の白駒池周辺の針葉樹林内で微地形と林床蘚類の生育地との関係を調べた結果、ホソバミズゴケは凹部や斜面下部に多く、凸部や斜面上部ではタチハイゴケやイワダレゴケ

Hylocomium splendens (Hedw.) B. S. G. が多いことが明らかになった。このような林床蘚類のすみ分けの原因として、林床の水分条件の違いが挙げられている。すなわち、凹部や斜面下部は、凸部や斜面上部より腐植が溜まりやすく、厚く堆積した腐植層は水分条件を多湿に保つ。他の林床蘚類よりも水分要求量が高いホソバミズゴケは、凹部や斜面下部に多く、比較的乾燥に強いタチハイゴケやイワダレゴケは凸部や斜面上部に多く分布する (上野ほか, 1995)。

本調査地の林床植生を構成する蘚類の種構成も、比高差や微地形の起伏に応じて変化した (Fig. 7)。すなわち比高が低く凹部である所や平坦部の大部分でホソバミズゴケが優勢し、比高が高い凸部や斜面部にだけタチハイゴケやダチョウゴケが優勢していた。泥炭の分解の度合いも微地形や蘚類の分布と対応しており、タチハイゴケとダチョウゴケが優勢する場所で泥炭の分解が進んでおり、ホソバミズゴケの優勢する場所では泥炭の分解は比較的進んでいなかった。これはタチハイゴケとダチョウゴケの生育する場所では乾燥によって泥炭の分解が進み、ホソバミズゴケの生育する場所では多湿なため分解が進まず腐植層が厚く堆積していたことを示す。しかも、現在の日本の亜高山帯針葉樹林では、ホソバミズゴケが凹部や斜面下部に分布に限られる (上野ほか, 1995) のに対し、本調査地では平坦部にも優勢していた。このことは、本調査地が全体的に腐植層の厚く堆積した、水分の豊富な立地であったことを示している。

蘚類以外の林床植生については、現在の亜高山帯から高山帯の針葉樹林林床に普通に見られるコケモモは比較的比高の高い場所で、タチハイゴケやダチョウゴケからなる蘚類層の上に生育していたと推察できる。イネ科やカヤツリグサ科などの草本も分布していたが、全体的に少なかった。

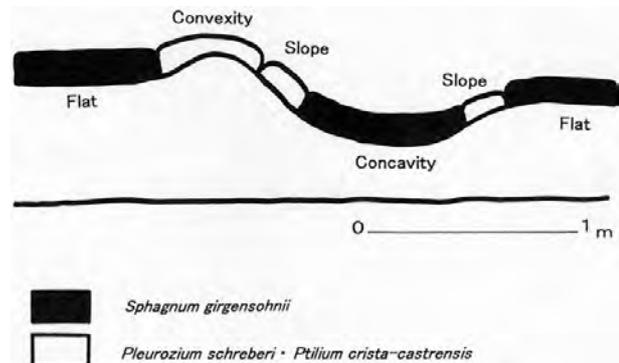


Fig. 7 Reconstructed topographic distribution of mosses during the Late Glacial Period.

2. 南軽井沢における晩氷期の針葉樹林の分布立地

このような古植生は、現在の植生とどのような対応関係にあるのだろうか。トウヒ属バラモミ節とハイマツが混生するような森林は、現在、北海道のアカエゾマツ林で見ることができる。阿寒国立公園雌阿寒岳にみられる火山灰礫地系アカエゾマツ林（標高900 m）では、ハイマツ帯との移行帯でアカエゾマツとハイマツが混交する（五十嵐, 1986）。林下には矮性灌木のコケモモやイソツツジ *Ledum palustre* L. を伴い、林床にはチャシッポゴケ *Dicranum fuscescens* Turn. やエゾムチゴケ *Bazzania trilobata* (L.) S. Gray などの藓苔類が多い（鮫島ほか, 1994）。同じ火山灰礫地だったと考えられる本調査地と立地は共通するが、林床藓類の組成が異なる。一方で、大雪山系沼の原湿原（標高1420–1450 m; 橘・佐藤, 1983）や原始が原湿原（標高1000–1300 m; 橘・佐藤, 1985）にみられる湿原系アカエゾマツ林では、湿原周辺のアカエゾマツ高木林や湿原内部の矮性樹林の低木層にハイマツを伴う。林床の藓類は、湿原周辺の高木林下ではホソバミズゴケやチシマシッポゴケ *Dicranum majus* Sm., タチハイゴケ, イワダレゴケなどの森林性藓類が多いのに対し、湿原内の矮樹林下では、スギバミズゴケやミヤマミズゴケ *Sphagnum russowii* Warnst. などの湿原性のミズゴケ類を伴うことが多くなる（橘・佐藤, 1983）。同様に、北海道北部天塩川沿岸の中峰之平にみられる湿原系アカエゾマツ林（標高463 m; 舘脇, 1943）でも、湿原周辺から湿原内部に向かうにつれてアカエゾマツは矮性化し、比較的乾燥した凸地にハイマツを伴う。ここでも湿原周辺にはミズゴケ類は見られないが、湿原内ではミズゴケ類が多くなる（舘脇, 1943）。このような湿原上に成立したアカエゾマツ ハイマツ林の林床では、湿原周辺から湿原内へと移行するにつれ、森林性藓類のコケ型林床から湿原性のミズゴケ群落へと変化する。ホソバミズゴケが優占するような森林性藓類のコケ型林床は、湿原周辺から湿原内への移行部に存在する（橘・佐藤, 1983）。

日本以外でハイマツと高木種が混生する例として、サハリンの湿原林でグイマツ *Larix gmelinii* (Rupr.) Rupr. の疎林下にハイマツが混生する例（五十嵐, 1989）や、カムチャッカ半島中央部山岳でグイマツの疎林下にハイマツがモザイク状に生育している例（Okitsu, 1998）がある。サハリンのグイマツ ハイマツ湿原林には、アカエゾマツの代わりにグイマツが分布しており、北海道のアカエゾマツ ハイマツ湿原林に似た性格をもつ（五十嵐, 1989）。カムチャッカ半島中央部山岳のダフリアカラマツ ハイマツ林では、高木限界移行帯において、ダフリアカラマツの疎林下にハイマツが混交する（Okitsu, 1998）。ここは、やはり移行帯で混交する雌阿寒岳のアカエゾマツ ハイマ

ツ林に近いと考えられるが、森林性藓類のコケ型林床が発達しているという報告はない。

またトウヒ属バラモミ節が優占する針葉樹林の林床で、ホソバミズゴケの多いコケ型林床が広く発達する例として、北米大陸の北部に広がる北方針葉樹林が挙げられる。カナダのラブラドル南東部における *Picea mariana* (Mill.) B. S. P. が優占し、*Abies balsamea* (L.) Mill. を伴う針葉樹林の林床では、ホソバミズゴケが優占し、イワダレゴケやタチハイゴケを伴うコケ型林床が分布している（Foster, 1984）。しかしながら、ここにはハイマツは分布しない。

したがって、大雪山系沼の原湿原（標高1420–1450 m）のアカエゾマツ ハイマツ湿原林が本調査地の古植生にもっとも類似した組成をもつ。すなわち、現在よりも気温が低かった約13,000年前の南軽井沢（標高約950 m）には、現在の北海道の標高約1400 mに分布する林に類似した植生が存在していたといえる。しかも、森林から湿原への移行部で、湿原内に疎林が発達するような立地だったと考えられる。さらに、ハイマツが他の高層木と混生するためには林床に十分な光が必要となる（Okitsu, 1998）ことから、当時の針葉樹林が湿原内で疎林状に分布していたことが裏づけられる。

引用文献

- 荒巻重雄. 1968. 浅間火山の地質. 46 pp. 地学団体研究会専報, 東京.
- Foster, R.D. 1984. The dynamics of *Sphagnum* in forest and peatland communities in southeastern Labrador, Canada. *Arctic* 37: 133–140.
- 五十嵐恒夫. 1986. 阿寒国立公園の森林植生. 北海道大学農学部演習林研究報告 43: 335–494.
- 五十嵐八枝子. 1989. 南サハリンの森林 - 北海道・氷期の森林および他の北方林との比較. *北方林業* 41: 36–41.
- 岩月善之助・水谷正美. 1981. 原色日本藓苔類図鑑. 405 pp. 保育社, 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. 東京大学農学部演習林報告 No. 72: 31–120.
- Minaki, M. 1983. Morphology of *Pinus armandii* aff. var. *amamiana* from the Middle Pleistocene of Japan. *Acta Phytotaxonomica et Geobotanica* 34: 4–6.
- 南木睦彦. 1996. ブナの分布の地史的変遷. *日本生態学会誌* 46: 171–174.
- 南木睦彦. 1997. 最終氷期最盛期頃の植生の空間構造. 第四紀研究 36: 301–308.
- 宮地直道. 1987. 日本の埋没林研究に向けて. *植生史研究* No. 2: 3–12.
- 宮地直道・能城修一・南木睦彦. 1985. 富士山1707年降下火砕物層直下の埋没林の復元. *第四紀研究* 23: 245–262.
- 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*. *日本生態学会誌* 34: 347–356.

- 守田益宗．1985．東北地方における亜高山帯の植生史について，II．八幡平．日本生態学会誌 35: 411-420．
- 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．日本生態学会誌 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．日本花粉学会誌 38: 180-190．
- 中村俊夫・辻 誠一郎・竹本弘幸・池田晃子．1997．長野県，南軽井沢周辺の更新世末期の浅間テフラ層の加速器¹⁴C年代測定．地質学雑誌 103: 990-993．
- 野手啓行・沖津 進・百原 新．1998．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降の分布変遷．植生史研究 6: 3-13．
- Okitsu, S. 1998. Distribution and growth of *Pinus pumila* Regel along the *Larix gmelinii* (Rupr.) Rupr. Timberline ecotone of Mt. Dal'nyaya Ploskaya, Central Kamchatka. Proceedings of the NIPR Symposium on Polar Biology No. 11: 159-168.
- 沖津 進・百原 新．1997．日本列島におけるチョウセンゴヨウ (*Pinus Koraiensis* Sieb. et Zucc.) の分布．千葉大学園芸学部学術報告 No. 51: 137-145．
- Ooi, N., Minaki, M. & Noshiro, S. 1990. Vegetation changes around the Last Glacial Maximum and effects of the Aira-Tn ash, at the Itai-Teragatani Site, Central Japan. Ecological Research 5: 81-91.
- 鮫島惇一郎・塩崎正雄・岸田昭雄・真田 勝・鮫島和子．1994．阿寒の森林植生．「阿寒国立公園の自然1993」(勝井義雄・鮫島惇一郎・阿部 永・久万田敏夫・須田照生・片岡秀郎編)，468-526．
- 相馬寛吉・辻 誠一郎．1988．植物化石からみた日本の第四紀．第四紀研究 26: 281-291．
- 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. Ecological Research 7: 119-132.
- 鈴木兵二・松田行雄．1962．諏訪地方のミズゴケ相と湿原の比較．植物分類，地理 20: 228-232．
- 橋ヒサ子・佐藤 謙．1983．大雪山系沼の原の湿原植生 北海道高地湿原の研究(VI)．北海道教育大学大雪山自然教育研究施設研究報告 No. 18: 1-25．
- 橋ヒサ子・佐藤 謙．1985．大雪山系原始が原の湿原植生 北海道高地湿原の研究(VIII)．北海道教育大学大雪山自然教育研究施設研究報告 No. 20: 1-20．
- 館脇 操．1943．アカエゾマツ林の群落学的研究．北海道帝国大学農学部演習林研究報告 13: 1-181．
- 辻 誠一郎．1987．最終氷期以降の植生史と変化様式 将来予測に向けて．「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・新井房夫・宮地直道．1984．軽井沢周辺のテフラ．関東平野 No. 1: 17-18．
- 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．
- 塚田松雄．1984．日本列島における約2万年前の植生図．日本生態学会誌 34: 203-208．
- 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．
- 上野 健・樋口正信・沖津 進．1995．八ヶ岳(中部日本)におけるホソバミズゴケの生育地と地形条件．日本蘚苔類学会会報 6: 151-156．
- 宇野沢 昭・坂本 亨．1972．長野県，南軽井沢周辺の最近の地史．地質学雑誌 78: 489-494．

(1999年11月5日受理)

書 評 : Farlow, J. O. & Brett-Surman, M. K. (eds.). 1997. *The Complete Dinosaur*. xiv + 752 pp. Indiana University Press, Bloomington. ISBN 0-253-33349-0, US\$ 59.95(HB); ISBN 0-253-21313-4, US\$35.00 (PB).

古生物学に関わるものにとって，社会にひろく認知されているという点では羨望の的である恐竜学の現状を一般向けに紹介した書物である。内容は，恐竜がどのように認識され，どのように探索されてきたかという恐竜学の歴史からはじまって，発掘方法から解剖学および分類系統学の基礎，さらに骨格の復元・展示にいたる方法論の紹介，恐竜の出現から代表的な分類群の分類や進化の解説，成長速度や温血性，食性，骨格および運動能力の力学的解明，生殖と闘争，病理学などの恐竜生物学の最先端の紹介，中生代における恐竜の生物地理や他の生物相の変遷，そして恐竜の絶滅要因の検討，はては科学読み物や映画，切手，漫画に登場した恐竜の一覧まで，まさにCompleteという書名にふさわしい内容となっている。

記述は43章をそれぞれの専門家が担当し，内容は一般

向けに噛みくだいてある。しかし記述は学術誌とおなじく文章中に原典の引用がなされており，我々には読みやすい。章末には，きちんと分野ごとに引用文献があげられており，より専門的な知識を求める読者にも役にたつように配慮されている。

しかし全世界で100名にも満たない専門家が，ある程度分かっている属はいまだ100にも達しない生物群を相手に，これだけ広い方面から成果をあげているのは驚異である。やはり，これまでの地球史の上で，地表を闊歩したものとしてはもっとも大きく，鳥類を派生したほかはまったく絶滅してしまった生物群のもつ特異な魅力がこれだけ人を駆りたてるのであろうか。動物解剖学の基礎知識を必要とするが，英語は平易であり，おもしろく読みがいのある書物である。

(能城修一)