

原 著

沖津 進¹: 最終氷期の本州における針広混交林の成立にはたす チョウセンゴヨウの生態的役割

Susumu Okitsu¹: Ecological role of *Pinus koraiensis* on the establishment of the mixed coniferous and deciduous broad-leaved forest in the Last Glacial age of Honshu, Japan

要 旨 最終氷期の本州に分布していた、チョウセンゴヨウ、エゾマツ、パラモミ節樹木の針葉樹と落葉広葉樹との針広混交林の成立にはたすチョウセンゴヨウの生態的役割を考察した。最終氷期の本州では、チョウセンゴヨウやパラモミ節樹木が現在よりも豊富に分布し、チョウセンゴヨウ - 落葉広葉樹混交林が低標高域を中心に広く分布していた。最終氷期の針広混交林の成立にはたすチョウセンゴヨウの生態的役割を理解するために、シホテ - アリニ山脈北部アヌイ川流域の現生針広混交林でチョウセンゴヨウと主要混交樹種との種間関係を整理した。そこでは、チョウセンゴヨウが介在することによって落葉広葉樹の分布が抑制され、チョウセンゴヨウ - 落葉広葉樹混交林が卓越し、チョウセンゴヨウ - エゾマツ林が落葉広葉樹林域にまで広がっていた。さらに、パラモミ節樹木の生態的性質を理解するために、北海道阿寒湖畔の現生針葉樹林における本節のアカエゾマツとエゾマツの樹形と樹高成長を比較した。湿潤立地では、エゾマツはアカエゾマツを凌駕して優占するが、乾燥立地では、アカエゾマツはエゾマツと混交した場合でも一定の優占度を確保することが明らかとなった。最終氷期には、チョウセンゴヨウは、種間関係を通じて落葉広葉樹の分布を抑制し、エゾマツおよびパラモミ節樹木の分布量が増加する方向に作用し、最終氷期の針広混交林の成立に対して大きな生態的役割を果たしていたと考えられる。

キーワード: 最終氷期, 針広混交林, 生態的役割, チョウセンゴヨウ, 本州

Abstract Establishment processes of the mixed coniferous and deciduous broad-leaved forest containing such dominant conifers as *Pinus koraiensis*, *Picea jezoensis* and other *Picea* species of sect. *Picea*, which have occupied vast areas of Honshu in the Last Glacial age, was discussed focusing on the ecological role of *Pinus koraiensis*. The most prominent feature of the tree distribution in the Last Glacial age of Honshu was that *Pinus koraiensis* and *Picea* sect. *Picea* conifers occurred more abundantly than at present, and that the mixed *Pinus koraiensis* and deciduous broad-leaved forest prevailed mainly on the lowland of Honshu. To clarify the ecological role of *Pinus koraiensis*, the distribution and the species relationship were analyzed at the stands of the mixed *Pinus koraiensis* and deciduous broad-leaved forest along the river Anyui, northern Sikhote-Alin, Far East Russia. The existence of *Pinus koraiensis* prevented the deciduous broad-leaved species from their prevalence in the mixed forests, and promoted the abundant occurrence of *Picea jezoensis* within the potentially deciduous broad-leaved forest areas, resulting in the occurrence of the mixed *Pinus koraiensis* and deciduous broad-leaved forest. Furthermore, to understand the ecological characteristics of *Picea* sect. *Picea* trees, the tree form and the height growth were compared between *Picea jezoensis* (sect. *Casicta*) and *Picea glehnii* (sect. *Picea*) in the coniferous forests near the lake Akan, eastern Hokkaido. It was deduced from these comparison that on the mesic site *Picea jezoensis* dominated, while on the dry site *Picea glehnii* maintained its abundant occurrence. In the Last Glacial age *Pinus koraiensis* encouraged the prevalence both of *Picea jezoensis* and *Picea* sect. *Picea* trees, reducing the occurrence of deciduous broad-leaved trees. It was concluded that *Pinus koraiensis* played an important ecological role on the establishment of the mixed coniferous and deciduous broad-leaved forest.

Key Words: mixed coniferous and broad-leaved deciduous forest, ecological role, Honshu, Last Glacial, *Pinus koraiensis*

¹ 〒 271-8510 千葉県松戸市松戸 648 千葉大学園芸学部

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

はじめに

日本列島の植生は最終氷期以来様々な変遷を経て現在の分布に至っている(安田・三好, 1998)。そのため、最終氷期の植生分布は現在のそれとはかなり異なっている(安田・三好, 1998)。そうした違いのひとつとして、最終氷期には、チョウセンゴヨウ *Pinus koraiensis* Sieb. et Zucc. とトウヒ属バラモミ節 *Picea* sect. *Picea* Farjon 樹木をはじめとする針葉樹の分布量が現在よりもかなり多かったことがあげられる(守田, 2000)。それにともない、低地では、チョウセンゴヨウを主体とし、バラモミ節樹木やトウヒ節 *Picea* sect. *Casicta* Mayr エゾマツ *Picea jezoensis* (Zieb. et Zucc.) Carr. のトウヒ属などの針葉樹を豊富に含む、チョウセンゴヨウ - 落葉広葉樹混交林が広く分布していた可能性が高い(辻, 1983; 相馬・辻, 1988)。

ところが、現在の日本列島の針広混交林についてみると、トドマツ *Abies sachalinensis* (Fr. Schm.) Mast. - ミズナラ *Quercus mongolica* var. *crispula* (Blume) Ohashi 林が北海道にやや広く分布するだけで、最終氷期に存在していたチョウセンゴヨウ - 落葉広葉樹混交林は殆ど分布しない。最終氷期以来の遺存植生と見なせるものが、ハケ岳西岳南西斜面に小林分としてわずかに分布しているだけである(沖津, 1999a)。最終氷期のチョウセンゴヨウ - 落葉広葉樹混交林分布域には、現在は、針葉樹の混交量が少ない落葉広葉樹林が主に分布している。

現在の日本列島ではチョウセンゴヨウの分布量が少ない(沖津・百原, 1997)ことを考慮すると、最終氷期の針広混交林の成立にはチョウセンゴヨウが重要な生態的役割を果たしていたことが予想される。すなわち、チョウセンゴヨウが存在することにより、トウヒ属などの針葉樹と落葉広葉樹との共存域が出現したと推察される。したがって、日本列島における最終氷期の植生とそれ以後の日本列島の植生変遷を理解するためには、針広混交林の成立にはたすチョウセンゴヨウの生態的役割を、混交樹種との種間関係を通じて十分に検討することが重要である。

チョウセンゴヨウとバラモミ節樹木、エゾマツ、落葉広葉樹との種間関係を理解するためには、これら全てが同一立地で混交する森林で調査することが望ましい。しかし、現在はそうした森林は、日本列島、北東アジア大陸部ともに、殆ど分布しない。ただし、チョウセンゴヨウが優占し、エゾマツ、落葉広葉樹が混交する針広混交林はロシア共和国沿海地方シホテ - アリニ山脈に広く分布している(沖津, 1993, 1997)。そこでこれらの樹種の分布を整理し、混交状況を明らかにすれば、チョウセンゴヨウとエゾマツ、落葉広葉樹との種間関係が理解できるであろう。同様に、チョウセンゴヨウとバラモミ節樹木との種間関係を検討するためには、両者が混交する森林で調査することが望ましい。しかし、そうし

た森林は現在はごく少なく、わずかに、北東アジアの大陸部で、バラモミ節樹木のひとつチョウセンハリモミ *Picea koraiensis* Nakai が単木的にチョウセンゴヨウと混交するにすぎない(Ageenko, 1969)。そのため、次善の方法として、バラモミ節樹木のひとつアカエゾマツ *Picea glehnii* (Fr. Schm.) Mast. をとりあげ、エゾマツと混交する北海道で、両者の生態的性質の違いを検討し、その結果を踏まえて、エゾマツ、アカエゾマツとチョウセンゴヨウとの種間関係を類推することが必要であろう。

本報でアカエゾマツを取り上げた理由は次のようである。まず、日本のトウヒ属にはトウヒ節とバラモミ節の2節あり、両者の間で生態的性質が異なることが予想される。前者はエゾマツとその変種であるトウヒ *Picea jezoensis* var. *hondoensis* (Mayr) Rehder のみで構成されるので種レベルでの議論が可能であるが、後者については、最終氷期には、バラモミ節樹木は球果の形態が連続し、アカエゾマツを含めて種を明確に区別する事が出来ない(野手ほか, 1998)ため、種レベルでの厳密な議論が難しい。そのため、現在の日本列島においてバラモミ節樹木の中で広く分布するアカエゾマツ(野手ほか, 1998)を取り上げることで、バラモミ節樹木の基本的な生態的性質を代表させることとした。

本報では、まず、既存資料に基づいて最終氷期の本州における針葉樹およびチョウセンゴヨウ - 落葉広葉樹混交林の分布を概観する。次に、現在チョウセンゴヨウ - 落葉広葉樹混交林が広い範囲にわたって連続的に分布するシホテ - アリニ山脈北部アニューイ川の流域を対象として、チョウセンゴヨウと主要樹種との種間関係を整理し、その結果から針広混交林の成立に対するチョウセンゴヨウの役割を理解する。さらに、北海道阿寒湖畔の針葉樹林におけるエゾマツとアカエゾマツの生態的性質の違いを明らかにする。それらに基づき、最終氷期の本州中部におけるチョウセンゴヨウ、エゾマツ、バラモミ節樹木の針葉樹と落葉広葉樹との針広混交林の成立機構を、チョウセンゴヨウの生態的役割を中心に展望する。なお、本報ではコメツガ *Tsuga diversifolia* (Maxim.) Mast. についてはふれなかった。コメツガは最終氷期の大型植物化石が多く、多くの地点で産出し、花粉出現率でもかなり高い割合で検出されることがあるので、植生史を検討する上で重要な針葉樹であるが、本報では、チョウセンゴヨウの生態的役割を理解する主要な材料が、コメツガが分布しないシホテ - アリニ山脈での森林分布なので、ここでは扱わないこととした。コメツガとチョウセンゴヨウの分布立地については沖津・百原(1998)を参照されたい。

本報のとりまとめには平成 13, 14 年度科学研究補助費(課題番号 130680099)の一部を使用した。

最終氷期の本州における針葉樹 - 落葉広葉樹混交林の分布

最終氷期の日本列島は、より寒冷で乾燥した大陸的な気候が中部日本では卓越していたことが地形学や古植物学の面から明らかにされている (辻, 1983, 1987; Ono, 1984)。チョウセンゴヨウは本州の広範囲に分布し、低地から、チョウセンゴヨウやモミ属 *Abies* Mill., ツガ属 *Tsuga* Carr., トウヒ属 *Parasitaxodium* などの針葉樹を豊富に含む (Sohma, 1959; 吉田ほか, 1981) 針広混交林が分布していたことが、大型植物遺体や花粉分析的研究から、次第に明らかにされつつある (辻, 1983; 相馬・辻, 1988 など)。

最終氷期の本州における主要針葉樹の分布を、立川期 (最

Table 1 Altitudinal occurrence of major conifers at the Tachikawa age of the Last Glacial age in Honshu. Compiled from Soma and Tsuji (1987). *: present, -: absent.

Loc. No.	Altitude (m)	Conifers						
		Pk	Pp	Pj	Av	Ll	Td	
Altitude lower than 300 m								
07	3	-	*	-	*	-	-	-
31	30	-	*	-	-	-	-	-
09	33	*	*	-	-	-	-	-
24	48	*	*	-	-	*	-	-
13	60	*	*	-	-	-	-	*
29	60	*	-	-	-	*	-	-
10	70	*	*	*	-	*	-	-
11	75	*	*	-	*	*	*	*
12	75	-	*	*	-	*	-	-
23	170	*	*	-	-	-	-	-
08	205	*	*	-	*	-	-	*
32	205	-	-	*	-	-	-	-
total	12		8	10	3	2	5	3
Altitude higher than 300 m								
15	338	*	*	*	-	-	-	*
22	354	*	-	*	*	-	-	*
27	410	*	-	*	*	*	-	-
33	420	-	*	-	-	-	-	-
16	547	*	*	*	-	*	-	-
30	480	*	*	-	*	-	-	*
14	525	*	*	*	*	*	-	-
17	560	-	-	-	*	*	*	*
20	560	*	-	*	*	-	-	*
21	560	-	-	*	*	*	*	*
18	580	-	-	-	*	-	-	-
19	590	-	*	*	*	*	*	*
26	600	*	*	*	*	*	*	*
25	930	*	*	-	-	*	-	-
28	930	-	*	*	*	*	*	*
total	15		9	9	10	11	9	9
Total	27		17	19	13	14	14	12

Pk, *Pinus koraiensis*; Pp, *Picea* sect. *Picea* (*Picea alcoquiana* Carr., *Picea maximowiczii* Regel ex Mast., *Picea koyamai* Shirasawa; Pj, *Picea jezoensis* (including var. *hondoensis*); Av, *Abies veitchii*; Ll, *Larix leptolepis*; Td, *Tsuga diversifolia*. The location numbers (Loc. No.) in the table refer to those in Soma and Tsuji (1987).

終氷期最寒冷期) の大型植物化石の産出資料 (相馬・辻, 1987) に従って整理した (Table 1)。全体の出現数を見ると、チョウセンゴヨウが 27 地点中 17 地点、パラモミ節樹木が 19 地点で出現している。これらは、現在の分布量は極めて少ない (沖津・百原, 1997; 野手ほか, 1998) が、最終氷期には現在よりもかなり豊富に分布していたことがわかる。いっぽう、現在の優占樹種であるコメツガ、シラベ *Abies veitchii* Lindl. (林, 1951, 1952) はそれぞれ 14, 12 地点しか出現せず、チョウセンゴヨウ、パラモミ節樹木よりも分布量が少なかったことがうかがわれる。オオシラビソ *Abies mariesii* Mast. は、最終氷期の大型植物化石の産出例がなく、この種の最終氷期における分布量は極めて少なかったと考えられる (守田, 2000)。

標高 300 m を境に低標高域と高標高域に分けて針葉樹の分布を見ると (Table 1), チョウセンゴヨウはおおむね全域に出現する。パラモミ節樹木は低標高域に分布が偏り、高標高域ではやや少ない。いっぽう、エゾマツ (トウヒ *Picea jezoensis* var. *hondoensis* (Mayr) Rehd. を含む) は高標高域に偏った分布を示す。シラベ、カラマツ *Larix leptorepis* (Sieb. et Zucc.) Gord., コメツガも高標高域の方が多い傾向がある。最終氷期の本州では、低標高域ではチョウセンゴヨウとパラモミ節樹木の共存域が、高標高域ではチョウセンゴヨウとエゾマツとの共存域が出現していたと考えられる。

以上のような針葉樹の分布状況のなかで、チョウセンゴヨウは本州の広範囲に分布し、(辻, 1983; 守田, 2000), 様々な樹種と混交していた。最終氷期のチョウセンゴヨウ - 落葉広葉樹混交林の分布状態を具体的に探るため、中部日本におけるチョウセンゴヨウを含む 33 化石群を対象として混交樹種を、百原・沖津 (1998) の資料に基づき検討した (Table 2)。チョウセンゴヨウと豊富に混交する樹種としてトウヒ属 *Parasitaxodium*, コメツガ, カラマツ, ハンノキ属 *Alnus* Mill. がある。さらに、混交樹種の違いに応じて、針葉樹タイプ (19 化石群) と落葉広葉樹タイプ (14 化石群) に分けることができる。前者はトウヒ/エゾマツ, シラベ/トドマツ, ヒノキ属 *Chamaecyparis* Spach, カバノキ属 *Betula* Linn. などで特徴づけられる。後者はサクラ属 *Prunus* Linn., カエデ属 *Acer* Linn., ハシバミ属 *Corylus* Linn., ブナ *Fagus crenata* Blume, ミズナラ, オニグルミ *Juglans ailanthifolia* Carr., シナノキ *Tilia japonica* (Miq.) Simonkai などの落葉広葉樹で特徴づけられる。

これらの分布域を見ると (Fig. 1), 針葉樹タイプは長野県内陸部から関東北部, 福島県内陸部をへて宮城, 青森県南部に広がる。落葉広葉樹タイプは滋賀県東部から伊勢湾沿岸, 東京, さらに新潟県の日本海側に現れる。つまり、チョウセンゴヨウは、西日本から中部日本の沿岸域では、河川下流

Table 2 Major tree species co-occurred with *Pinus koraiensis* at the Last Glacial in central and northern Honshu, Japan (compiled from Momohara and Okitsu (1998)).

Species	Number of assemblage type	
	Conifer (19)	Deciduous broad-leaved tree (14)
Common species		
<i>Picea</i> sect. <i>Picea</i>	14	12
<i>Tsuga diversifolia</i>	5	5
<i>Larix leptolepis</i>	6	5
<i>Alnus</i> spp.	10	6
Species characteristic to conifer type		
<i>Picea jezoensis</i> *	14	1
<i>Abies veitchii</i> **	4	0
<i>Chamaecyparis</i> spp.	6	1
<i>Betula</i> spp.	6	2
Species characteristic to deciduous broad-leaves type		
<i>Prunus</i> spp.	0	8
<i>Acer</i> spp.	0	8
<i>Corylus</i> spp.	0	7
<i>Fagus crenata</i>	0	6
<i>Quercus mongolica</i> var. <i>crispula</i>	0	4
<i>Juglans ailanthifolia</i>	0	4
<i>Tilia japonica</i>	0	3

*: including *Picea jezoensis* var. *hondoensis*

** : including *Abies sachalinensis*

の平野部でハンノキ属, ハシバミ属, カエデ属, サクラ属, ブナなどの落葉広葉樹と混交していた。いっぽう, 中部日本の内陸域や東北日本ではモミ属, ツガ属, トウヒ属などの針葉樹と混交していたと考えることができる。

チョウセンゴヨウと主要混交樹種との種間関係からみた 針広混交林の成立機構

1. シホテ - アリニ山脈北部アヌイ川流域

アヌイ川 (Fig. 2; R. Anyui) はシホテ - アリニ山脈 (Sikhote-Alin) 北部, 北緯 48° から 50° 付近にかけてを北から西へ流れ, ハバロフスクの北東約 200 km の地点でアムール川 (R. Amur) へ注ぐ。全長は約 350 km に達し, シホテ - アリニ山脈中でも規模が大きい河川のひとつである。アヌイ川最上流部標高 650 m からアムール川合流点近く標高 40 m まで約 300 km をゴムボートで川下りしながら, 周囲の森林植生を観察した (沖津 1997, 2001)。

アヌイ川を上流, 中流, 下流部に分け, それぞれでの主要林冠構成種の分布とチョウセンゴヨウとの混交状況を整理した (Table 3)。データとして, 各樹種の総出現ポイント数 (スラッシュ右側) と, そのなかでチョウセンゴヨウが混交するポイント数 (スラッシュの左側) を示す。チョウセンゴヨウに関してはスラッシュの右と左の数字は等しくなる。そ

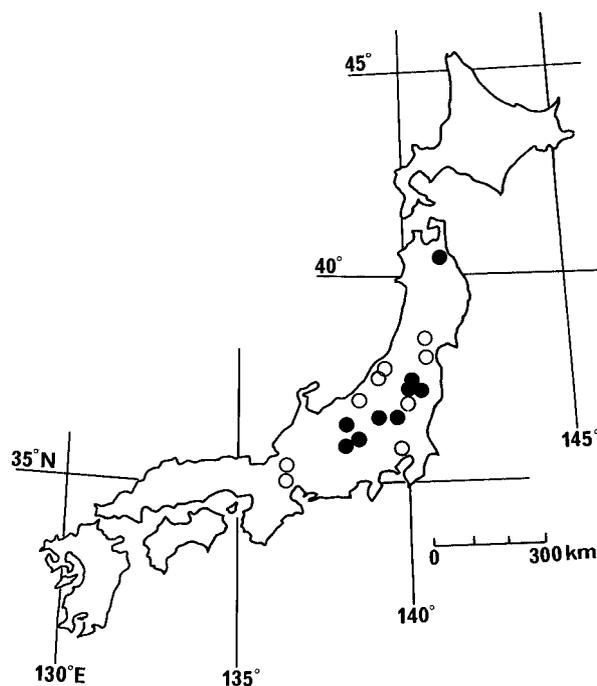


Fig. 1 Distribution of two types of plant macrofossil assemblages containing *Pinus koraiensis* (cf. Table 2) at the Last Glacial in central and northern Honshu, Japan (compiled and simplified from Momohara and Okitsu (1998) and Table 2). Solid circle, conifer type; open circle, deciduous broad-leaves type.

のほかの樹種については, たとえば上流域のグイマツ *Larix gmelinii* (Rupr.) Rupr. の場合, 全 51 観察ポイントに対して 43 ポイントに出現し, そのうち 10 ポイントでチョウセンゴヨウが混交していることを示す。

上流部ではチョウセンゴヨウは 16 ポイントで出現した。各樹種との混交状況を見ると, グイマツとは 16 ポイント中 10 ポイント, エゾマツとは 16 ポイント全てで混交し, 共に高い混交割合を示す。上流部ではチョウセンゴヨウが分布する場合必ずエゾマツと混交する。いっぽう, グイマツ, エゾマツからみると, それらが出現する場合でもチョウセンゴヨウを含まないポイントの方がはるかに多い (それぞれ 43 ポイント中 33 ポイント, および 51 ポイント中 35 ポイント)。

中流部ではチョウセンゴヨウは 51 ポイントで出現した。各樹種との混交状況を見ると, エゾマツおよびアムールシナノキ *Tilia amurensis* Rupr. とはそれぞれ 32, 28 ポイントと比較的高い割合で混交しているが, 全体として特に高い割合で混交する樹種はない。針葉樹とチョウセンゴヨウとの混交状況を見ると, グイマツ, エゾマツ, トウシラベ *Abies nephrolepis* (Trautv.) Maxim. 共に, 出現ポイントのほとんど全てでチョウセンゴヨウと混交している (順に, 9 中 8 ポ

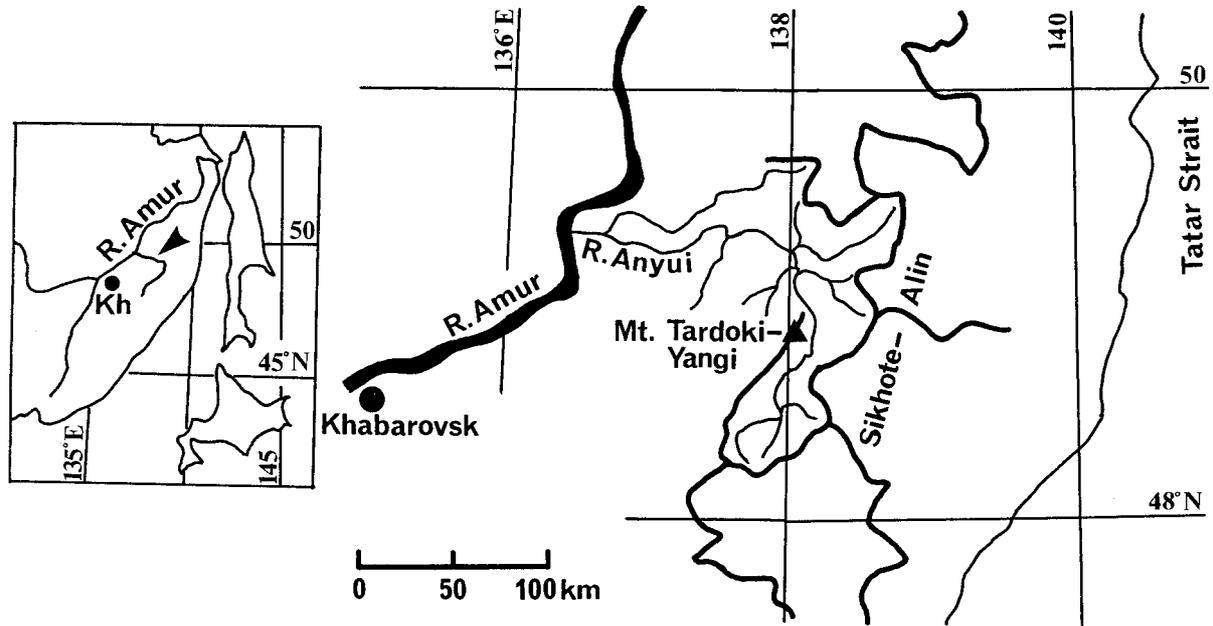


Fig. 2 Location of the river Anyui, northern Sikhote-Alin (Okitsu 1997). The arrow in the inset figure shows the river Anyui and Kh is Khabarovsk. Thick line in the large map shows the Sikhote-Alin Range, while the thin line indicates the Anyui River. The altitude of Mt. Tardoki-Yangi is 2090 m, the highest mountain of the Sikhote-Alin range.

Table 3 Occurrence of major tree species in three areas along the river Anyui, northern Sikhote-Alin (simplified form Okitsu, 2001).

Area	Upper	Middle	Lower	Total	Percent occurrence (%)*
Distance (km)	0-100	100-210	210-290		
Altitude (m)	650-340	340-130	130-40		
No. of Points	51	59	52	162	
Conifers					
<i>Pinus koraiensis</i>	16 / 16	51 / 51	16 / 16	83 / 83	()
<i>Larix gmelinii</i>	10 / 43	8 / 9	0	18 / 52	(35)
<i>Picea jezoensis</i>	16 / 51	32 / 34	0	48 / 85	(56)
<i>Abies nephrolepis</i>	3 / 6	20 / 21	4 / 4	27 / 31	(87)
Deciduous-broadleaves					
<i>Quercus mongolica</i>	0	13 / 13	1 / 1	14 / 14	(100)
<i>Tilia amurensis</i>	0	28 / 33	8 / 21	36 / 54	(67)
<i>Acer mono</i>	0	14 / 17	14 / 36	28 / 53	(53)

*: Percent occurrence of the points with *Pinus koraiensis* to the total points where the species occurred.

イント, 34中32ポイント, 21中20ポイント) 中流部では, エゾマツは, 出現する場合ほぼ必ずチョウセンゴヨウと混交している。同様に, 落葉広葉樹のモンゴリナラ *Quercus mongolica* Fish. ex Ledeb., アムールシナノキ, エゾイタヤ *Acer mono* Maxim. については, いずれも出現した場合には多くのポイントでチョウセンゴヨウと混交している (順に, 13中13ポイント, 34中33ポイント, 17中14ポイント) 下流部ではチョウセンゴヨウは16ポイントで出現した。

各樹種との混交状況を見ると, 落葉広葉樹とは中流部と比べてより高い混交割合を示す。特にエゾイタヤとは16ポイント中14ポイントと高い値を示す。下流部では, チョウセンゴヨウは落葉広葉樹と混交して分布する。落葉広葉樹とチョウセンゴヨウとの混交割合を見ると, アムールシナノキは21ポイント中8ポイント, エゾイタヤは37ポイント中14ポイントなど, いずれもそれほど高くない。下流部では, 落葉広葉樹はチョウセンゴヨウと混交することはむしろ少ない。

以上の結果をまとめて、樹種ごとにチョウセンゴヨウとの混交割合をみると (Table 3 の total), 最も混交割合が高いのはモンゴリナラ (100%), ついでトウシラベ (87%) で、この2種はアヌイ川流域ではほぼ必ずチョウセンゴヨウと混交して分布する。そのほかではアムールシナノキ (67%), エゾマツ (56%), エゾイタヤ (53%) などの混交割合が高い。いっぽう、グイマツは混交割合が比較的低い (35%)。これは、チョウセンゴヨウとは分布域を上流部に分けているためである。なお、トウシラベはチョウセンゴヨウとの混交割合が高いが、出現ポイント数そのものが31ポイントと針葉樹の中では少ないこと、および、森林での林冠植被率は多くの場合20%以下 (沖津, 1997) で森林の優占種ではないことから、本報では、これとチョウセンゴヨウとの種間関係は検討しない。

チョウセンゴヨウと主要樹種との種間関係をより詳しく検討するために、最も出現種数の多い中流部を対象に、主要樹種の組み合わせ別出現ポイント数を整理した (Table 4, 沖津, 2001)。

チョウセンゴヨウについてみると、単独で出現 (Pk) するのは51ポイント中2ポイントで、極めて少ない。中流部で

Table 4 Occurrence of five major climax tree species and their assortment types in the middle stream of the river Anyui, northern Sikhote-Alin.

	No. of points
Tree species	
<i>Pinus koraiensis</i> (Pk)	51
<i>Picea jezoensis</i> (Pj)	34
<i>Tilia amurensis</i> (Ta)	33
<i>Acer mono</i> (Am)	17
<i>Quercus mongolica</i> (Qm)	13
Assortment type	
Pk	2
Pj	2
Ta	3
Am	1
Pk-Pj	19
Pk-Pj-Ta	6
Pk-Pj-Qm	1
Pk-Pj-Ta-Am	4
Pk-Pj-Ta-Qm	1
Pk-Pj-Ta-Am-Qm	1
Pk-Ta	3
Pk-Ta-Am	4
Pk-Ta-Qm	5
Pk-Am-Qm	1
Pk-Ta-Am-Qm	4
Ta-Am	2
Total	59

は、チョウセンゴヨウ純林状の林分は稀である。エゾマツのみとの混交 (Pk-Pj) が19ポイント、エゾマツ、落葉広葉樹ともに混交する場合 (Pk-Pj-Ta ~ Pk-Pj-Ta-Am-Qm) が13ポイント、落葉広葉樹のみとの混交 (Pk-Ta ~ Pk-Ta-Am-Qm) が17ポイントである。チョウセンゴヨウは、エゾマツおよび落葉広葉樹のいずれとも混交することで成熟林を構成している。ただし、エゾマツと落葉広葉樹とが共存してチョウセンゴヨウとの混交林を形作るのは13ポイントで、その割合は比較的小さい。このことは、エゾマツと落葉広葉樹とは基本的には分布を分けていることを示している。

エゾマツについてみると、出現34ポイント中単独で出現 (Pj) するのはわずか2ポイントである。落葉広葉樹抜きでチョウセンゴヨウのみと混交するのが19ポイントで、7割を占める。いっぽう、チョウセンゴヨウ抜きで落葉広葉樹と混交することはない。中流域では、エゾマツは、落葉広葉樹と混交する場合 (Pk-Pj-Ta ~ Pk-Pj-Ta-Am-Qm) 必ずチョウセンゴヨウを伴い、チョウセンゴヨウ抜きで落葉広葉樹のみとは混交しない。

落葉広葉樹についてみると、全出現数は36ポイント、そのうちチョウセンゴヨウを伴わないポイント (Ta, Am, Ta-Am) は6ヶ所のみである。そのほかの30ポイントでは必ずチョウセンゴヨウが混交している。中流域で落葉広葉樹が分布する場合、チョウセンゴヨウと混交するのが基本的な姿である。

2. チョウセンゴヨウ - 落葉広葉樹混交林の成立機構

アヌイ川でのチョウセンゴヨウ、エゾマツおよび落葉広葉樹の種間関係は次のように整理できる。上流部ではチョウセンゴヨウの出現頻度は比較的低く、分布する場合には必ずエゾマツと混交する。中流部では、落葉広葉樹は分布しても多くの場合チョウセンゴヨウと混交し、落葉広葉樹単独で森林を作ることは少ない。ここでは、落葉広葉樹によるチョウセンゴヨウの排除が働かない。むしろ、チョウセンゴヨウは落葉広葉樹に対して優勢に分布するといえる。エゾマツはチョウセンゴヨウと混交して分布する。エゾマツが落葉広葉樹のみと混交することはない、混交する場合チョウセンゴヨウが必ず伴う。すなわち、エゾマツと落葉広葉樹とは下流部同様分布を分けるが、チョウセンゴヨウはいずれとも混交する。下流部では、落葉広葉樹はチョウセンゴヨウと混交することは少なく、単独で森林を構成することが多い。いっぽう、チョウセンゴヨウは落葉広葉樹と混交して分布する。したがって、下流部ではチョウセンゴヨウは落葉広葉樹に排除される傾向にある。また、エゾマツはほとんど分布せず、そのため、エゾマツ - 落葉広葉樹混交林は現れない。エゾマツも、落葉広葉樹と競合した場合排除される傾向にあるといえる。

以上をまとめると、チョウセンゴヨウとエゾマツが混交した場合、耐陰性がより高いエゾマツの方が優占する(上流部; 沖津, 1999b)。チョウセンゴヨウと落葉広葉樹が混交した場合、チョウセンゴヨウも優勢に混交する(中流部; 沖津, 1993, 1999b)。エゾマツと落葉広葉樹とが混交した場合、落葉広葉樹の方が優占する(中流部; 沖津, 1999b, Bond, 1989も参照)。したがって、この三者の間にはじゃんけんと同様の三すくみの関係がある: エゾマツ > チョウセンゴヨウ, チョウセンゴヨウ > 落葉広葉樹, 落葉広葉樹 > エゾマツ。

以上の種間関係からアヌイ川におけるチョウセンゴヨウ - 落葉広葉樹混交林の成立機構をまとめてみよう。中流域において、本来ならば落葉広葉樹林から直接エゾマツ優占林へと移り変わることが期待される領域(沖津, 1999b)で、チョウセンゴヨウが分布することによって落葉広葉樹の分布量が減少し、それに伴ってチョウセンゴヨウ - 落葉広葉樹混交林が出現する。また、落葉広葉樹の分布がチョウセンゴヨウによって抑制されることにより、エゾマツの分布域が落葉広葉樹林領域にまで拡大する。その結果、本来ならば落葉広葉樹林が優占する領域で、実際には落葉広葉樹単独の成熟林は縮小し、それに代わって、エゾマツを含むチョウセンゴヨウ - 落葉広葉樹混交林が卓越する。

中流部では、さらに、落葉広葉樹を殆ど含まないチョウセンゴヨウ - エゾマツ林が現れる(Table 3)。エゾマツと落葉広葉樹とが同一立地で競合した場合、先に述べたように、針葉樹であるエゾマツは競合に敗れて、落葉広葉樹が優占することが多い(沖津, 1999b)。それにも関わらずエゾマツが比較的頻度高く分布するのは、チョウセンゴヨウが存在することで落葉広葉樹の分布が制限され、エゾマツの分布可能立地が広がったためである(Bond, 1989参照)。チョウセンゴヨウとエゾマツとの競合状態になった場合、基本的には耐陰性がより高いエゾマツ優占林が成立する(沖津, 1999b)。しかし、夏の気温がある程度高い場合、エゾマツと比べて成長がより旺盛なチョウセンゴヨウはエゾマツと混交し、共優

占することが可能である(Okitsu, 1996; 石川, 1996; Ishikawa et al., 1999)。その結果、チョウセンゴヨウ - エゾマツ林が成立する(沖津, 1999b)。

上流部になって夏の気温がさらに低下すると、気温低下に伴う成長量低下の少ないエゾマツ(沖津 1996)が、高い耐陰性のためにチョウセンゴヨウを凌駕し、優占林を形成する(Okitsu et al., 1995)。

エゾマツとアカエゾマツの生態的性質

1. 樹形の比較

北海道阿寒湖畔の平坦な湿潤立地に成立している、アカエゾマツを混交するエゾマツ優占林で、林冠木(樹高15m以上)を対象として、両者の樹形を比較した(Table 5)。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。

最大樹高(maximum tree height)、最大胸高直径(maximum DBH)および樹冠面積(crown area)は両者で殆ど差がない。いっぽう、垂直樹冠長/樹高(crown depth/tree height)の値はエゾマツの方が大きく、アカエゾマツと比べてより縦長の樹形となっている。この違いを反映して、樹冠体積/材積(crown volume/stem volume)もエゾマツの方がかなり大きい。このことは、エゾマツと比べてアカエゾマツの方が非同化期間器官あたりの葉の量が少ないことを示している。このことから、乾燥立地では、非同化器官あたりの葉からの蒸発量が、エゾマツよりもアカエゾマツの方が少ないと考えられる。すなわち、乾燥立地では、エゾマツよりもアカエゾマツの方が分布の制約が少ないと思われる。事実、アカエゾマツの天然分布地は、砂丘や岩礫地、火山などの乾燥立地が多い(館脇, 1943)。

2. 樹高成長

エゾマツとアカエゾマツの樹高成長を比較した(Fig. 3)。非同化期間器官あたりの葉量が多いことを反映して、エゾマ

Table 5 A comparison of the tree forms of the canopy trees (taller than 15 m) between *Picea jezoensis* and *Picea glehnii* in the mature coniferous forest by the Lake Akan, eastern Hokkaido. Data from Okitsu and Ito (1995).

	<i>P. jezoensis</i>	<i>P. glehnii</i>	Significance
Number of trees	75	23	
Maximum tree height (m)	30.0	30.0	
Maximum DBH* (cm)	93.5	85.0	
Crown area (m ²)	42.8 (21.9)	42.7 (13.6)	n. s.
Crown depth/tree height (m/m)	0.72 (0.09)	0.64 (0.09)	p<0.001
Crown volume/stem volume (m ³ /m ³)	157.5 (97.1)	81.9 (36.9)	p<0.001

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

Means are shown with standard deviations in parentheses for crown area, crown depth/tree height and crown volume/stem volume. Significance of the difference of means is based on the U-test. Crown volume is simply expressed as the product of crown depth (m) and crown area (m²). Stem volume is simply expressed as the product of a square of diameter at breast height (m) and tree height (m).

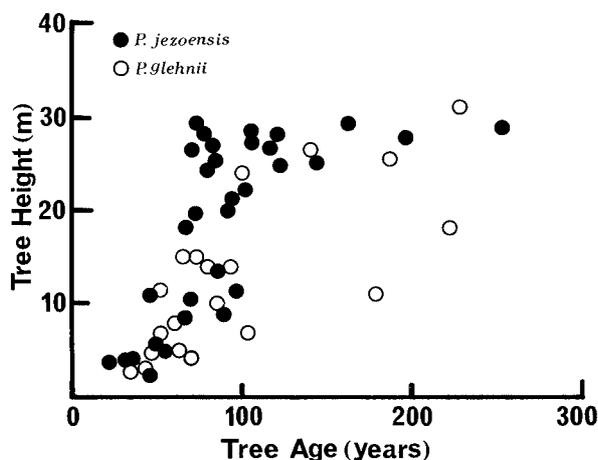


Fig. 3 Relation between tree age and tree height of *Picea jezoensis* and *Picea glehnii* by the Lake Akan, eastern Hokkaido. Data from Okitsu and Ito (1995).

ツはアカエゾマツよりも樹高成長が早い傾向にある。ただし、樹齢 100 年で樹高 10 m 程度に到達しない個体は存在しない。このことは、エゾマツはある程度順調な成長が保証された個体のみが林冠に達することを示している。アカエゾマツは、樹高成長はエゾマツよりも遅い個体が多いが、樹齢 200 年で 12 m 程度の、かなり成長の遅い個体でも一定した樹高成長を維持し、最終的には樹高 20 m に達し、林冠木となる。

3. 生態的性質

樹形および樹高成長の違いから、エゾマツとアカエゾマツの生態的性質を比較すると次のようになる。湿潤立地では、エゾマツは葉量の多さと樹高成長の早さから、アカエゾマツを凌駕して優占する。阿寒湖畔はそうした例である。しかし、乾燥立地では、エゾマツの成長が制限されるのに対して、アカエゾマツは成長の制限がより少ない。一定した樹高成長を維持し、最終的には林冠木となることから、エゾマツと混交した場合でも一定の優占度を確保する。こうした両者の生態的性質の違いを反映して、北海道では、エゾマツ優占林が成立する場合、アカエゾマツの混交量は一般に少なくなる (Kojima, 1979)。いっぽう、乾燥立地や湿原などではエゾマツの分布量は減少し、アカエゾマツ純林となることも多い (館脇, 1943)。

以上の比較から、バラモミ節樹木がエゾマツに対して量的に増加するための条件のひとつは、乾燥立地であるといえる。事実、乾燥立地である岩礫斜面が卓越する本州中部三峰川流域では、バラモミ節樹木岩礫急斜面地に限って出現し、そこではトウヒよりも分布量が多い (野手ほか, 1999)。

最終氷期の針広混交林の成立にはたす

チョウセンゴヨウの生態的役割

1. 主要樹種の分布

先に述べたように、最終氷期の日本列島は、より寒冷で乾燥した大陸的な気候が中部日本では卓越していた。こうした環境をふまえて主要樹種の分布をあらためて整理してみよう。

チョウセンゴヨウは標高に関わりなく分布していた (Table 1)。この種は北東アジア大陸部では乾燥立地でも優占する (沖津, 1993)。モンゴリナラなどの落葉広葉樹極相構成種は、耐陰性が比較的高いので、夏の低温で分布が制限される (Okitsu, 1995; 沖津, 1999b)。そのため、寒冷環境下では、より気温が高い低標高域に分布が限定されたであろう。エゾマツは乾燥環境下で分布が制限されるため、冷涼な気温のため比較的湿潤と考えられる高標高域の山腹斜面に留まり、高温かつより乾燥する低地では分布量が減少した (Table 1, Table 5, Fig. 3)。バラモミ節樹木は、エゾマツよりも乾燥に強いことを反映して、低標高域で分布が拡大した。落葉広葉樹の分布上限付近とエゾマツの分布下限付近との間の領域は、それぞれの樹種の分布量が比較的少なかったと考えられる。そこでは、バラモミ節樹木の分布量が相対的に増加したであろう。しかも、本州中部では、山岳中腹域は急峻な岩礫斜面が多く、乾燥立地の広がり大きい。こうした地勢的な条件も相乗的に作用して、最終氷期の本州中部では、低、中標高域を中心にバラモミ節樹木の分布量が増加したと推察される。

以上の分布をまとめると、低標高域ではチョウセンゴヨウ - 落葉広葉樹混交林が優占し (Fig. 2)、その分布上限付近ではバラモミ節樹木を多く含む混交林となっていた。いっぽう、高標高域では、チョウセンゴヨウ - エゾマツ混交林が出現した。

2. 針広混交林の成立にはたすチョウセンゴヨウの生態的役割

最終氷期の本州の低、中標高域でバラモミ節樹木が量的に増加した背景には、乾燥環境の出現のほか、チョウセンゴヨウが分布することにより、落葉広葉樹の分布拡大を抑制したことがあげられる。そうした状況下ではバラモミ節樹木、エゾマツ双方の分布量が増加したであろうが、乾燥環境下での分布の制限が少ないバラモミ節樹木のほうが量的により増加したに違いない。エゾマツが欠けてバラモミ節樹木とチョウセンゴヨウの二者の混交状態になった場合には、チョウセンゴヨウと比べて耐陰性が高いバラモミ節樹木はさらに量的に増加したであろう。バラモミ節樹木、エゾマツ両者が欠ける場合には、チョウセンゴヨウ - 落葉広葉樹混交林が成立した。

高標高域でも、落葉広葉樹はある程度分布していたであろう。しかし、そこにチョウセンゴヨウが混交することにより落葉広葉樹の分布が抑制され、それに伴い、エゾマツの分布量は増加した。アヌイ川中流域の現在の状況と類似した森林分布となっていたと推察される。

以上のように、最終氷期に広く分布したチョウセンゴヨウは、種間関係を通じて落葉広葉樹の分布を抑制し、エゾマツおよびバラモミ節樹木の分布量が増加する方向に作用した。そして、針広混交林の成立に対して大きな生態的役割を果たしていた。

おわりに

最終氷期に広く分布していたチョウセンゴヨウ - 落葉広葉樹混交林は後氷期の温暖、多雪化に伴って分布域を縮小し、現在では八ヶ岳西岳南西斜面に、遺存植生が小林分として逃げ込み、残存分布するだけとなった(沖津, 1999a)。また、バラモミ節樹木の分布も減少し、アカエゾマツを除けば太平洋側の寡雪山地の岩礫地に点在分布するにすぎない(野手ほか, 1998, 1999)。それにかわって、中部日本では針葉樹をほとんど含まない落葉広葉樹林が標高 1850 m 程度(和田, 1983)まで分布を拡大した。このような大規模な植生変遷の要因として、気候の変化とともに、チョウセンゴヨウの分布縮小があげられる。今後は、後氷期にチョウセンゴヨウが分布縮小した要因を明らかにすることが、日本列島の植生変遷を検討する上で重要である。

引用文献

- Ageenko, A.S. (1969). 390c.
- Bond, W.J. 1989. The tortoise and the hare: ecology of angiosperm dominance and gymnosperm persistence. *Biological Journal of the Linnean Society* **36**: 227-259.
- 林 弥栄. 1951. 日本産重要樹種の天然分布. 針葉樹第1報. 林業試験場研究報告 **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. 林業試験場研究報告 **55**: 1-251.
- 石川幸男. 1996. ロシア共和国沿海州南部の森林における主要樹種の分布と生長特性. 専修大学北海道短期大学紀要 **29**: 15-73.
- Ishikawa, Y., Krestov, P.V. & Namikawa, K. 1999. Disturbance history and tree establishment in old-growth *Pinus koraiensis*-hardwood forests in the Russian Far East. *Journal of Vegetation Science* **10**: 439-448.
- Kojima S. 1979. Biogeoclimatic zones of Hokkaido island, Japan. *Journal of the College of Liberal Arts, Toyama University (Natural Science)* **12**: 97-141.
- 百原 新・沖津 進. 1998. 第四紀の日本におけるチョウセンゴヨウの分布変遷. 「日本列島における最終氷期以来のチョウセンゴヨウの分布変遷 平成8年度～9年度科学研究費補助金(基盤研究C(2))研究成果報告書」(研究代表者 沖津 進), 125-135. 千葉大学園芸学部, 松戸.
- 守田益宗. 2000. 最終氷期以降における亜高山帯植生の変遷 - 気候温暖期に森林帯は現在より上昇したか -. 植生史研究 **9**: 3-20.
- 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後の分布変遷. 植生史研究 **6**: 3-13.
- 野手啓行・沖津 進・百原 新. 1999. ヤツガタケトウヒとヒメバラモミ生育立地. 日本林学会誌 **81**: 236-244.
- 沖津 進. 1993. シホテ・アリニ山脈に分布するチョウセンゴヨウ - 落葉広葉樹混交林からみた北海道の針広混交林の成立と位置づけ. 地理学評論 **66A**: 555-573.
- Okitsu, S. 1995. Regeneration dynamics of the *Abies sachalinensis*-deciduous broadleaved mixed forest of Hokkaido, northern Japan with reference to its phytogeographical perspective. *Geographical Reports of Tokyo Metropolitan University* **30**: 57-68.
- Okitsu, S. 1996. Growth characteristics and regeneration manner of the Korean pine (*Pinus koraiensis* Sieb. et Zucc.) on Mt. Changbai, northeastern China. *Natural Environmental Science Research* **9**: 9-14.
- 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 - アリニ山脈北部アヌイ川流域の森林植生. 植生学会誌 **14**: 129-139.
- 沖津 進. 1999a. 八ヶ岳西岳南西斜面に分布するミズナラ - チョウセンゴヨウ - カラマツ混交林の構造と植生変遷史上の意義. 地理学評論 **72A**: 444-455.
- 沖津 進. 1999b. 北東アジアの北方林域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. 2001. シホテ - アリニ山脈流域の主要樹種分布および種間関係からみたチョウセンゴヨウ - 落葉広葉樹混交林の成立機構. 「奥田重俊先生退官記念論文集 沖積地植生の研究」(大野啓一編), 173-182. 奥田重俊先生退官記念会, 横浜.
- 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.
- 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 **51**: 137-145.
- 沖津 進・百原 新. 1998. 本州中部亜高山帯の岩礫地におけるチョウセンゴヨウ (*Pinus koraiensis* Sieb. et Zucc.) およびその混交樹種の生育立地. 森林立地 **40**: 75-81.
- Ono, Y. 1984. Last Glacial paleoclimate reconstructed from glacial and periglacial landforms in Japan. *Geographical Review of Japan* **57B**: 87-100.
- Sohma, K. 1959. On woody remains from a Pleistocene peaty lignite at Otani, Aomori prefecture. *Ecological Review* **15**: 67-70.
- 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.

- 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．
- 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, 20 pls．
- 辻 誠一郎．1983．後期更新世の自然環境．とくに立川期を中心として．季刊考古学 4: 17-20．
- 辻 誠一郎．1987．最終氷期以後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．第四紀研究に基づく将来予測」(日本第四紀学会編)，157-183．古今書院，東京．
- 和田 清．1983．本州中央部の内陸地域における夏緑広葉樹林の植物社会学的研究()．信州大学教育学部紀要 48: 221-254．
- 安田喜憲・三好教夫編．1998．「図説日本列島植生史」．302 pp．朝倉書店，東京．
- 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・楡井良正・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日本南部の植生変遷の一例．第四紀研究 20: 143-163．(2002年5月25日日受理)