

S. Okitsu: Establishment process of *Pinus pumila* zone of high mountains of Japan: dynamic ecology of *Pinus pumila* community and expansion and reduction of *Pinus pumila* zone

I はじめに

日本列島のハイマツ帯はハイマツ群落が多く発達することによって特徴づけられ、本州中部や北海道の山岳上部寒冷地で特に顕著に発達する。このため、ハイマツ群落の動態やハイマツ帯の拡大・縮小は主に寒冷気候の変化を反映するものと考えられやすい。しかし、著者は、ハイマツ帯の成立は必ずしも温湿条件によるものではなく、冬季の風衝や積雪あるいは岩塊斜面の存在と深い関係があることを明らかにしてきた(沖津, 1984, 1985a)。

日本列島山岳の植生帯発達を考えるうえで、山岳最上部に位置するハイマツ帯の動態を知ることは重要と思われるが、実際にどのような環境要因がどのようにハイマツ帯の動態に作用するのかという点に関してはこれまでのところ殆ど明らかにされていない。例えば、現在よりも寡雪環境が生じた場合ハイマツ群落分布域は広がるのか縮まるのか、あるいはハイマツ帯が拡大するのか縮小するのかということとを予測することは今のところ困難である。こうした問題はとり扱いが難しく、様々な推測や予想のもとに考えざるを得ない面があるにせよ、現在の植生帯の発達を検討する場合、例えば花粉分析などの過去の植生資料から植生史を復元しようとする際、基本的に明らかにしておく必要があることであろう。

本論では、著者のこれまでの研究からハイマツ群落の動態について概述した後、ハイマツ帯の拡大・縮小について、主にハイマツ年枝生長の地理変異の面から展望してみたい。なお、ハイマツ群落の動態については概発表のもの(沖津・伊藤, 1983; Okitsu and Ito, 1984)の抄録であるので、詳しくはそちらを参照頂ければ幸いである。

本論をまとめるにあたり、発表の機会を与えてくださった清水建美先生、亀山章先生を始めとする長野県植物研究会の皆様方に感謝いたします。

II ハイマツ群落の動態

ハイマツ群落の動態は立地におけるハイマツ群落の消長と関係し、それは立地の地形・冬季の風衝度・

積雪などと深く結びついている。以下に、主に北海道大雪山での観察を述べてみよう。

ハイマツ群落が多く立地を被い群落高が高くなるのは風上側斜面の下部や小凹地、および斜面頂上部の直ぐ風下側の積雪期に良く雪底が発達する立地であり、それらはいずれも風衝作用が比較的弱く、積雪深が深い場所である。風上側斜面では、斜面上部になるに従い風衝度が強くなり積雪深が徐々に減少する。そのような変化に伴ってハイマツ群落の被度や群落高は斜面上部に向かって次第に減少する。逆に、高山ヒース・岩礫地群落や裸地の割合が増える。ハイマツ群落分布上限では、ハイマツ群落はパッチ状になり風上側が次第に枯死するようになる。斜面頂上部凸地では風衝作用が極めて強くなり、積雪はほとんどなくなる。そこではハイマツ群落は成立しないで、高山ヒース・岩礫地群落が分布するが、裸地の割合が極めて多く、植被は少なくなる。いっぽう、斜面頂上部から風下側斜面への風衝度・積雪深の変化は急激であり、それに伴うハイマツ群落の消長も急激である。ハイマツ群落は、斜面頂上部直下の風下側斜面で風衝度が急減し積雪深が急増するに従って、群落高・被度共に急増するが、積雪深が一定の

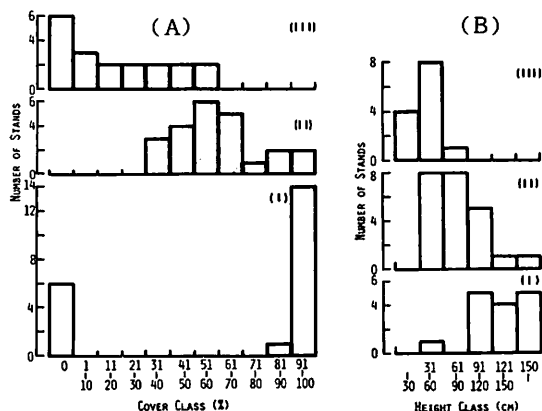


図1. 大雪山における冬季の風衝度とハイマツ群落の被度(A)および群落高(B)との関係(沖津・伊藤, 1983)。

* 本研究の費用の一部に昭和60年度科学研究費(奨励研究A, 課題番号 60740354)を使用した。

値を越えて深くなると急激に消滅する。そして代りに雪田植物群落が生地を被う。そこでは、斜面頂上部同様ハイマツ群落は成立しないが、斜面頂上部と異なり、植被はほとんど100%である。

次に、やや詳しく、立地の風衝度・積雪深とハイマツ群落の消長との関係をみてゆこう。図1は立地の風衝度とハイマツ群落の被度(図1-A)および群落高(図1-B)との関係を示している。ここで言う風衝度とは冬季の立地の風衝作用の強弱を示すもので、IからIIIにかけて強くなる。Iでは風衝作用は弱く、積雪はあまり移動しない。IIIになると風衝作用は極めて強く、立地に積雪をみないか、積雪面は硬化する。ハイマツ群落被度と風衝度との関係をみると(図1-A)、風衝度Iの場合は、ハイマツ群落は全く存在しないか、あるいはほぼ100%立地を被うかいずれかである。風衝度IIの場合は全ての調査区でハイマツ群落が分布するが、完全に立地を被うことは少なく、中程度の被度のことが多い。風衝度IIIになると、ハイマツ群落は分布しても被度50%以下の場合が殆どである。このように、ハイマツ群落の被度は風衝度が増すにつれて減少する。ハイマツ群落が分布しない立地は風衝度IとIIIの場合にみられるが、前者は風下側斜面の雪田凹地にあり、後者は風上側斜面頂上部に位置する。ハイマツ群落高と風衝度との関係(図1-B)も被度の場合と同様で、立地の風衝度が増すと明らかに群落高は低下する。図2は、いくつかの調査地での積雪深とハイマツ群落高との関係を示している。積雪期における積雪深の調査を正確に行なうことは困難で、図中の数字は目安と考えて頂きたいが、調査区間の大小関

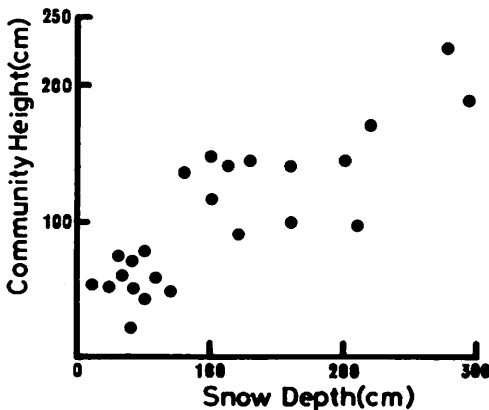


図2. 大雪山における積雪深とハイマツ群落高との関係(沖津・伊藤, 1983)。1979年3月11日のもの。

係はほぼ正確である。図にみるように、ハイマツ群落は積雪深およそ30cmから300cmの範囲に分布するが、積雪深が300cm以上になるとみられなくなる。300cmという数字はともかく、ハイマツ群落分布域の、最大および最小の限界積雪深が存在することは確かである。分布可能な積雪深の範囲では、ハイマツ群落高はおおむね積雪深の増大とともに高くなる。

ハイマツ群落の動態を考える場合ハイマツ実生の行動を把握することが重要である。ハイマツ実生はハイマツ群落林床では全くみられず、立地での、ハイマツ群落分布地以外の場所に成立する。言い換えると、ハイマツ実生は風衝度IIやIIIの立地でより多くみられる。図3は大雪山で125㎡を調査した時の、ハイマツ実生の年齢分布を示している。ハイマツ実

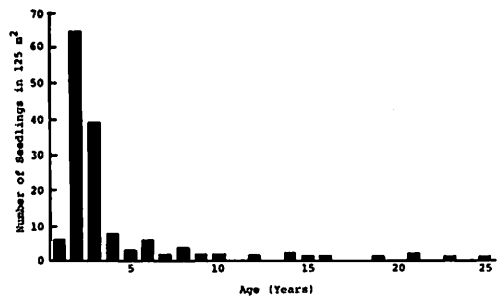


図3. 大雪山におけるハイマツ実生の年齢分布(沖津・伊藤, 1983)。

生は5年生までのものが大半を占め、それ以上の年齢のものは極めて少ない。また最高は25年生のもので、それ以上のものは調査地中にはみられなかった。なお、1年生実生の数が少ないのは、調査時(1979年7月11日)において、未だ充分に発芽していなかったためと考えられる。図3に示されるようにハイマツ実生の残存率は低い、仮に高齢まで残存してもその生長は極めて悪い。例えば、3年生の実生と25年生のものとのサイズはほぼ等しい。このため、ハイマツでは実生から群落への発達是非常に稀である。従って、ハイマツ群落の成立・維持については、ハイマツ実生からの発達・成立とは別の見方が必要となってくる。

では、ハイマツ群落の維持のメカニズムはどのようなものであろうか。これについては、群落の持つ雪の付着力と、生長・更新様式の両面から考える必要があろう。

ハイマツ群落の消長は風衝作用の強弱に左右されているが、実際にはかなり風衝作用が強い立地にもそれらは分布している。それは、ハイマツ群落が冬

季雪を付着し、雪中に埋没することにより、風衝作用による機械的損傷や乾燥害を回避しているためである。特に、当年生枝はほぼ完全に雪中に埋没し、強い風衝作用から保護されている。逆に融雪期には、雪中に埋没しているハイマツは被圧されている圧力に対して雪上に枝を反撥し、いち早く雪面上に現われる。ハイマツ群落は、積雪を冬季間は群落維持の助けとし、春季は早い時期にそれから免れる。このように、ハイマツ群落は全体としてその分布を風衝作用によって規定されつつも、その雪の付着力により積雪・風衝作用と動的に対応し、成立した群落を維持している。

ハイマツ群落の維持にとって、その生長・更新様式は重要である。ハイマツ群落の生長様式は次のようにまとめることができる：立地の風衝度や積雪深と対応した一定の群落高を常に保ちつつ、同時に一定した伸長・肥大生長量を維持している。また、ハイマツは不定根を出して伏条更新を行なう。ハイマツ成体からなる群落中のハイマツ幹が不定根を出して伏条更新することは、極めて機会の少ない実生からの群落成立に比べて、直接に生長の良い群落を維持することになり、群落の拡大にも結びつきやすい。さらに、雪の付着力は確保されるので、その点でも伏条更新は成立したハイマツ群落にとって効果的である。

このように、ハイマツ群落の動態にとって、風衝・積雪と直接対応できる群落の存在そのものによる伏条更新が重要である。しかし、群落がまばらになる風上斜面中・上部の立地では、実生による更新もある程度重要となろう。

ハイマツ群落分布限界域ではハイマツ群落に対して風衝作用が卓越し、ハイマツ群落は多くの場合風上側が枯死する。枯死したハイマツ群落跡には地衣類やガンコウラン・イワウメ・ミネズオウなどが良くみられ、ハイマツ実生成立適地となる (Ito and Nishikawa, 1976)。ハイマツ実生はそのような場所において、数10年から200～300年オーダーで訪れると推定される成立好適環境時に成立し、群落を形成すると考えられる。そして、ハイマツ群落を中心に循環変化 (Ito and Nishikawa, 1976) をしているものと思われる。

Ⅲ ハイマツ帯の動態

ハイマツ群落の動態が風衝・積雪と関連していることは以上に述べた通りであるが、ハイマツ帯の拡大・縮小、すなわちハイマツ帯の動態となると事情は極めて複雑となる。それは、環境の変化に対応し

ての森林限界の上・下動や雪田・風衝植生の分布変化などを考慮する必要がある (沖津, 1985 bを参照) ことによる。ここでは、日本列島レベルでの広域的な動態をとらえる手がかりとして、ハイマツ年枝生長の地理変異に着目して、ハイマツ帯の動態について仮説的に展望してみたい。

ハイマツ帯の動態は森林限界の動態と結びついているが、日本列島、少なくとも北海道山岳の森林限界の成立は非温量条件によるうえに、ハイマツ帯そのものが下方の森林帯とは不連結に森林限界の上方を占拠しているため (Okitsu, 1984)、ハイマツ帯の拡大・縮小を森林限界の動態を含めて明確に論ずることは現状では困難である。従って、とりあえずハイマツ群落の挙動にのみ焦点をあてることにする。ここでハイマツの年枝生長に着目した訳は、それがハイマツ群落の環境への応答を直接に現わしていると考えられること、また、過去数10年に遡って調べることが可能で、各山岳間の地理比較が出来ることによる。当面、年枝生長が良い条件は、少なくともハイマツ群落の存在にとって好適な条件であると考ええる。そして、ハイマツの年枝生長の変化をハイマツ帯の拡大・縮小条件の1つの目安と仮定しておく。

全国9山岳でハイマツの年枝生長を1984年から過去15年間に遡って調査した。対象とした山岳は大雪山 (16)・秋田駒ヶ岳 (3)・早池峰山 (3)・薬師岳 (1)・蔵王山 (2)・吾妻山 (2)・仙丈岳 (14)・前国師岳 (1)・蓼科山 (3) (カッコ内は調査区数) で、ほぼ日本列島を縦断するように選んだ。各山岳での調査区で、ハイマツ群落高を測定した後ハイマツ幹を40～50本任意に選び、過去15年間に遡って各年の年枝長を計測した。

温量条件とハイマツ群落との対応を調べるために各調査区の推定W I値とハイマツの平均年枝生長量 (各年の年枝長の平均) との関係を検討したところ、両者の間には一応の正の相関関数が認められた。しかし、年平均年枝生長量のバラツキは大きく、W I 25℃・month 以下の調査区に限ってみても、全体での最高に近い5.2cm/yr から最低の0.9cm/yr までにわたっている。ただし、W I が25℃・month 以上の地域では、年平均年枝生長量はほぼ2.5cm/yr から5.8cm/yr の間に収まる。これらのことは、ハイマツ群落の年枝生長量に対して温量条件はさほど大きな影響をおよぼしていないことを示している。従って、一定の範囲内で温量条件の変化が生じた場合でもハイマツ群落の存在にとって本質的な影響は

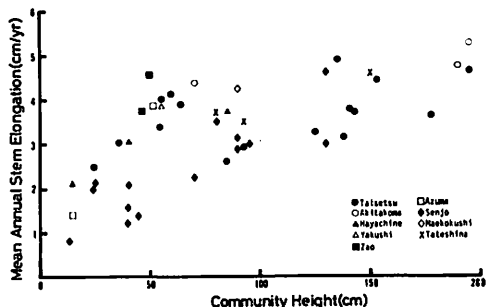


図4. 日本9山岳におけるハイマツ群落高と平均年枝生長量との関係(沖津原図)。

及ばず、ハイマツ帯の拡大・縮小にも直接的には結びつかないものと考えられる。

図4はハイマツ群落高と平均年枝生長量との関係を示している。図が示すように両者の間には明瞭な正の相関関係があり、一般に群落高の高いハイマツ程年枝生長量が多くなる。前述のように、ハイマツ群落高は立地の風衝・積雪と関係しているため、ハイマツ年枝生長もそれらの条件と関係しているものと推察される。おおまかに言うと、図4に示される範囲内ではより風衝作用が弱い、あるいはより積雪深の深い立地で、より年枝生長が良く、従ってハイマツにとってより好適な環境とみることができよう。ただし、これはあくまでハイマツ群落が成立し得る範囲内でのことであり、例えば現在積雪深の限界最大値付近に成立するハイマツ群落にとっては、風衝作用の減少、あるいは積雪深の増大は逆に年枝生長の低下に結びつくであろう。そういった立地に成立するハイマツ群落にとっては、むしろ風衝作用の増大や積雪深の減少が年枝生長の増加につながるものと思われる。事実、群落高70cm程度までは群落高の増加に伴い平均年枝生長量も急激に増大するが、それ以上の群落高の場合平均年枝生長量の増加はやや頭うちとなる。これは、ハイマツ群落高が100cm以上のものでは、積雪深の限界最大値付近に成立するものが現れ出すことを示しているものと思われる。このように、ハイマツ群落分布可能な積雪深の限界最大値やそれに対応した群落高は、山岳ごとあるいは立地ごとに異なるようである。

ハイマツ年枝生長の地域差を明らかにし、ハイマツ帯の拡大・縮小に関する地理変異を検討するために、各調査区ごとに過去15年間の年枝長を年ごとに平均し、それに基づいて各調査区間の相関関係を算出した。次に、この相関関係を距離にとって、各調査区間のクラスタリングを行なったところ、次の5

つのグループに分けることが出来た(グループ名、(調査区の山岳名(調査区数))を示す)。1)大雪山(大雪山(4)・秋田駒ヶ岳(2))、2)早池峰山(早池峰山(3)・薬師岳(1)・大雪山(1))、3)吾妻山(吾妻山(2)・仙丈岳(1)・大雪山(1))、4)仙丈岳(仙丈岳(2)・蓼科山(3)・前国師岳(1))、5)蔵王山(蔵王山(2)・秋田駒ヶ岳(1))。このように、ほぼ各山岳ごとにまとまってグループを構成していることがわかる。このことは、ハイマツ年枝生長の15年間の変化パターンが、各山岳内での調査区間ではおおむね同調する傾向があるのに対して、各山岳間ではそれぞれ異なる傾向があることを示している。すなわち、ハイマツ年枝生長に関与する要因が、同一山岳内ではほぼ等しく作用するのに対して、日本列島レベルでみると必ずしも等しく作用している訳ではなく、各山岳ごとに少しずつ異なっているものと考えられる。従って、ハイマツ帯の拡大・縮小も各山岳ごとに異なった様相で生ずる可能性がある。

Sano *et al.* (1977)は、日本列島のハイマツ年枝生長はほぼ同調し、また、それは前年の夏の温量条件と相関が高いと述べている。今回得た結果はこの見解とは必ずしも調和的ではなく、日本列島レベルではハイマツ年枝生長が必ずしも同調している訳ではないことが示された。また、各グループ毎に、最寄の気象観測所のデータを使用して、当年および前年の夏の温量条件と年枝生長との相関を求めたが、いずれも有意な相関関係は見い出せなかった。これらの違いは今後より詳しく検討してゆく必要があろう。いずれにせよ、前述のW Iと年枝生長との関係も考慮した場合、温量条件が単独で年枝生長に大きな影響を及ぼしていることは考えにくい。

温量条件以外にも、いくつかの気候要因について各グループごとに最寄の気象観測所のデータに基づき、年枝生長との相関を求めたが、有意な相関関係は見い出せなかった。このことは、ひとつには使用したデータが低地の気象観測所のもので山上の条件を直接的に反映しているものではないことによると思われる。また、実際には多くの気候要因が複雑に絡み合っハイマツ帯の動態に関与しているにもかかわらず、解析では少数の要因の単純な相関しかとり出せないことも原因であろう。

しかしながら、各グループごとに最寄の気象観測所の冬季の平均風速と降水のデータを組み合わせると、ハイマツ年枝生長の年変動に対して、ある程度説明を加えることができる。図5は、各グループごとに各年の年枝長を平均し、その変動係数と冬季の

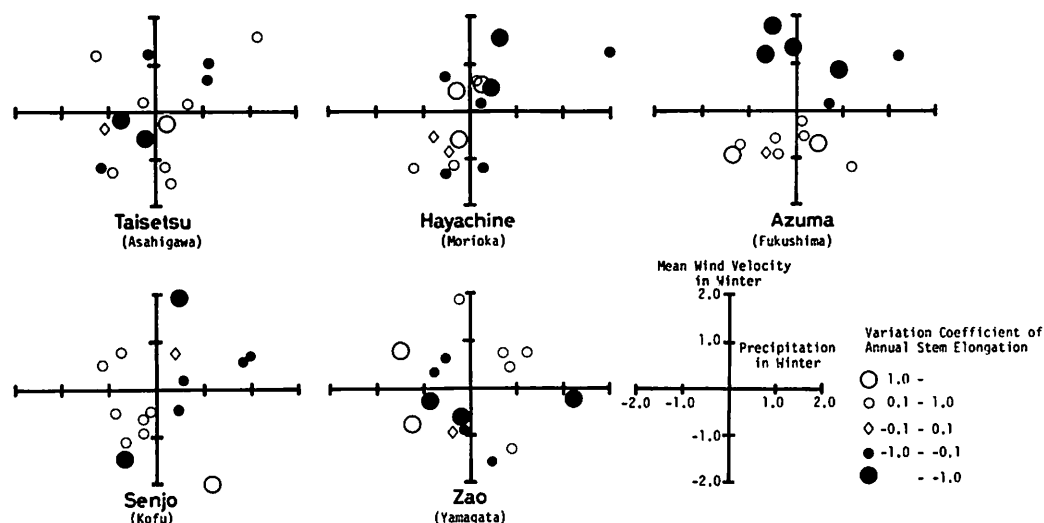


図5. 山岳5グループ（大雪山・早池峰山・吾妻山・仙丈岳・蔵王山）での、ハイマツ年枝生長量と冬季の平均風速・降水量との関係（沖津原図）。カッコ内はデータを使用した最寄の気象観測所名を現わす。

図中縦軸は冬季の平均風速を、また横軸は降水量を示し、それぞれ15年間の平均値からの偏差（変動係数）で目盛ってある。年枝生長量も変動係数に基づき、5段階に分けて現わした。

平均風速・降水の変動係数との対応関係をみたものである。グループ名の下のカッコ内はデータを使用した気象観測所を現わしている。大雪山のグループではあまり明瞭な対応は見い出せないが、平年より冬季の降水が多い場合に年枝生長が良くなる傾向がみられる。冬季の平均風速はあまり関係ないようである。このため、大雪山のグループでは、現在よりやや多雪条件になった方が、ハイマツ群落にとっては好適な環境となるであろう。早池峰山のグループでは、冬季の降水が平年よりやや少ない場合に年枝生長が良くなる。風についてみると、平年より強い場合に年枝生長が悪いことが多いようだ。このため、早池峰山グループでは、現在より冬季に寡雪・弱風になった場合に、ハイマツ群落の生長は良くなるものと推定される。吾妻山のグループは明らかに、平年より風が弱い場合に年枝生長が良く、強い場合に悪い。降水の多少は影響が無いようである。仙丈岳のグループはおおむね早池峰山グループと同様の傾向を示し、平年より寡雪で弱風の場合にハイマツの年枝生長が良くなる傾向がうかがわれる。蔵王山のグループについては明確な対応は読みとりにくいですが、それでも、平年よりも強風の場合に年枝生長が良くなる傾向がみられる。

以上にみてきたように、ハイマツの年枝生長を手がかりとして各グループの冬季の平均風速・降水の

変化とそれに対するハイマツ群落の反応を検討した結果、グループごとに差異がみられた。このことは、ハイマツ帯の消長が各山岳グループごとに独自の様相をみせることを示唆している。しかしながら、地理分布の観点からみた場合、これらの山岳グループ間には、ある程度の分布の流れが認められる。すなわち、大雪山グループから仙丈岳グループにかけて、気候型としての裏日本型から表日本型への傾度が読みとれる。鈴木（1962）は、冬型によって降水が生ずるパターンによって、日本列島を大きく裏日本・準裏日本・表日本の3地域に分けた。これは、冬型気圧配置下での気団の位置や動き、大気の流れなどに着目した、総観気候学的区分である。それに基づく、大雪山・秋田駒ヶ岳は裏日本気候の東端に位置し、吾妻山・蔵王山は裏日本気候と準裏日本気候の境界にある。また、早池峰山・薬師岳は準裏日本気候に属し、仙丈岳・蓼科山・前国師岳はいずれも表日本型の気候域に存在している。冬季の降水に着目した場合、裏日本型の大雪山グループでは平年より多い場合にハイマツ年枝生長が良くなるが、準裏日本型の早池峰山グループから表日本型の仙丈岳グループに移るに従って、平年より少ない場合に年枝生長が良くなる傾向にある（図4）。吾妻山グループと蔵王グループについては説明が難しいが、冬季の風速について、強風を寡雪、弱風を多雪と読み換

えれば、吾妻山グループは裏日本型的性格が強く、蔵王山グループは表日本型的性格が強いとみることができよう。このことは、両山岳の地理的位置からみても矛盾はない。

甲斐(1977)は、偏形樹から卓越風向を推定し、それに基づいて本州山地の地域区分を行なっている。その結果も鈴木(1962)のものと極めて良く一致している。偏形樹による地域区分も植生による区分の一種と考えられるが、それが今回得られた結果と共通して、鈴木(1962)の気候区分に対応していることは興味深い。このことは、ハイマツ帯の動態、さらには植生現象そのものが、気候の動態と対応していることを示唆している。従って、ハイマツ帯の動態を論ずる場合も、単なる気候の平均値に基づいて検討するのではなく、相観気候学的立場をとり入れる必要があることを示している。こうしてみると、各山岳ごとにハイマツ年枝生長の変化パターンが異なり、ハイマツ帯の拡大・縮小が各山岳で異なる様相を示すと予想されることは、むしろ気候の動態からみて当然であろう。

IV おわりに

ハイマツ群落の動態についてはおよその概要が明らかになったと考えられるが、ハイマツ帯の拡大・縮小は極めて複雑なことが予想された。ハイマツ帯のみならず各植生帯の動態や成立・発達史などを論ずる場合、単一の気候条件との対応ではなく、気候区の成立や変遷といった、時空間的に広い範囲での動気候学的な観点からの検討が必要であろう。

引用文献

Ito, K. and Nishikawa, T. 1976. Alpine communities of the northern Taisetsu mountain range (1). Air- and soil-temperature,

soil acidity, and a cyclical change of the Vaccinio-Pinetum pumilae. Rep. Taisetsuzan Inst. Sci. Asahikawa Coll. Hokkaido Univ. Education, 11: 1-18.

甲斐啓子. 1977. 偏形樹から推定した卓越風向による本州山地の地域区分. 地理評, 50: 45-54.

沖津 進. 1984. 大雪山地の森林限界支配要因. 日生態会誌, 34: 439-444.

Okitsu, S. 1984. Dynamic ecology of *Pinus pumila* community of the Taisetsu mountains, northern Japan with special reference to the establishment of the *Pinus pumila* zone. Doctoral dissertation, Hokkaido University. 109 pp + VII Plates.

沖津 進. 1985 a. 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. 日生態会誌, 35: 113-121.

沖津 進. 1985 b. ハイマツ帯の拡大・縮小について. 地理予, 27: 58-59.

沖津 進・伊藤浩司. 1983. ハイマツ群落の動生態学的研究. 環境科学・北大環境紀要, 6: 151-184.

Okitsu, S. and Ito, K. 1984. Vegetation dynamics of the Siberian dwarf pine (*Pinus pumila* Regel) in the Taisetsu mountain range, Hokkaido, Japan. Vegetatio, 58: 105-113.

Sano, Y., Matano, T. and Ujihara, A. 1977. Growth of *Pinus pumila* and climate fluctuation in Japan. Nature, 266: 159-161.

鈴木秀夫. 1962. 日本の気候区分. 地理評, 35: 205-211.

〔新刊紹介〕池上義信(監修)、石沢進(編集)「新潟県植物分布図集 第6集」A4判476頁、口絵写真10頁、合本カード式、限定500部、定価6,000円、植物同好じねんじょ会、1985年12月。

このシリーズは毎年1冊のペースで発行され、今回は第2期6集の完成となった。本書には、No.451スギカズラからNo.550ショウキランまでの100種の分布図のほか、「新潟県における植物分布の類型(6)」など8篇の論文が収められている。もちろん、隣県であるだけに、長野県との共通植物も多く、それらがA4判1枚の分布図に扱われているのを見ると、「長野県植物誌」の分布図も相当に精度を上げるべく余程のがんばりが必要と思われる。(T.S.生)

〔新刊紹介〕今井建樹ほか「茅野市史 別巻 自然第4編 植物」B5判247～464頁、茅野市史編集委員会、1986年2月。

諏訪地方の植物研究のレベルは高い。一昨年来、諏訪地方関係の植物書3冊が出版されたが、茅野市史の一部としてさらに4冊目が発行された。第1章は総論、第2章は帰化植物、3～5章はそれぞれ低山帯、亜高山帯、高山帯の植物、第6章は植物と生活という構成。何よりも驚くことは、全頁アート紙で1000枚をはるかに越えるカラー写真を収録している豪華さである。植物写真には、撮影月も記録されていて貴重な情報となっている。ウワウルシの発見についても写真入りで紹介されている。(T.S.生)