

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—

梶 幹 男

M. Kaji : Studies on the ecological geography of subalpine conifers
—Distribution pattern of *Abies mariesii* in relation to the effect of climate in the
postglacial warm period—

I はじめに

日本の森林植生の分類や分布に関する研究は明治以来その成果は多い。しかし、その成立過程や成因—とくに古生態学的側面—に関してはまだ解明されていない部分が多く、また、それがために外見上明白でありながらなおその成因について意見の分かれる現象も少なくない。一方、花粉分析技術の発達に伴って氷期から現在に至るまでの気候変動とそれに伴う植生の変遷についてかなり細かく追跡できるようになった。なかでも、後氷期温暖期の存在が日本においても確認されたことは、大きな成果であり、現在の植生帯の配列およびその成因を論ずるうえで重要な知見であると考えられる。

本研究は、日本の亜高山帯の代表的樹種についてその分布様式や差異の原因等を調べ、後氷期の気候変動のうちとくに温暖期がどのような形で植生の分布や配列に具体的影響を与えてきたかを明らかにすることを中心課題に行ったものである。さらに得られた結果に基づいて亜高山植生の分布と環境要因との関係について地史的観点からの若干の考察を行った。

II 花粉分析の結果から導かれる仮説

多くの花粉分析の結果は、現在の日本列島の植生帯が晩氷期から現在に至る間の寒→暖→冷の気候(温度)変動を通して形成されてきたことを明らかにしている。この変動のうち最も注目されるのは、現在よりも温暖な時期が存在したことであろう。この温暖期の気温上昇の際、垂直分布各帯の下限は現在より200～400 m程高くなったが、その後の低温化に伴って再び現在の位置まで引き下げられたと推定されている。

筆者は、上に推定された垂直分布帯の上昇下降が実在の事象であったとしたら、山の高さと種の分布や垂直分布帯の配列に関して以下のような仮説が成り立ちうるものと考えた。すなわち、温暖期における植生帯の上昇の幅がある高さをもつ山岳の植生帯

の下限高度を越える大きさであった場合、換言すれば、その山岳の絶対高度が十分高くなく、上方に位置する植生帯の下限が山の高さを越える程度の上昇があった場合には、その植生帯は上方へ押し出されてしまうであろう。したがって、このような山岳では、温暖期に続く低温化期の植生帯の下降に際して、押し出された部分を欠いた植生帯の配列が形成されるであろう。一方、十分な高さをもつ山岳では上部植生帯を欠くことなく温暖期前の配列がそのまま下降するものと考えられる。

上記の観点に立てば、とくに各山岳の海拔高とそこに分布する樹種およびその樹種の分布下限高との関係を地理的にとらえることによって、現在の樹種の分布様式に内在する温暖期の影響を明らかにすることが可能であると考えられる。

III 仮説の検証

種々予備的な検討を加えた結果、この研究の目的とくに仮説の検証にはオオシラビソが最も適していると判断されたので、まずその分布を現地、標本および文献によって詳細に調べた。そして現在同種が分布する山岳の海拔高と緯度との関係を図示し、各緯度クラスで最も低い山岳の海拔高を結んでえられた、緯度の上昇に従ってなだらかに下降する1本の線にオオシラビソの“山の下限線”と名付けた。さらに同じ図に各山岳においてオオシラビソが実際に分布する下限高度を記入し、同様に最も低い高度を結んだ線を同種の“分布の下限線”と称した。

オオシラビソに関するこれら2種の下限線は、300～400 mの隔たりをもってほぼ平行的な関係にある(図-1)。ここで興味深いのは2種の下限線の間に位置する海拔高の山岳には現在オオシラビソが全く分布していないことである。ところで、(i)この隔たりは、その中に含まれる海拔高の山々がオオシラビソの分布には低すぎるために、換言すればその分布を制限する山頂現象のために、生じたと考えるには大きすぎる。(ii) また、これらの山々が必

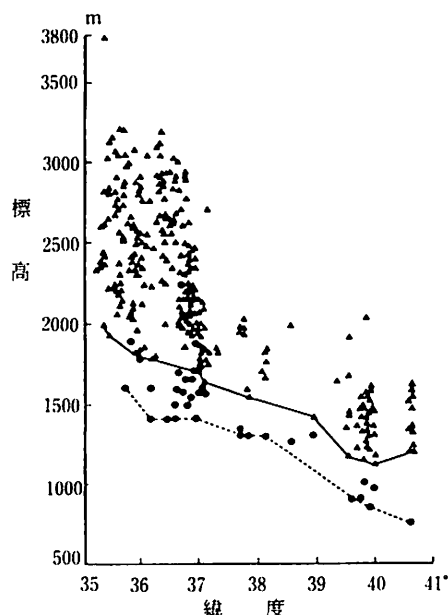


図-1. オオシラビソの山の下限線と分布の下限線
▲：オオシラビソの分布する山岳の海拔高，●オオシラビソの分布下限高度。—：山の下限線，---：分布の下限線（梶，1982を一部改変）。

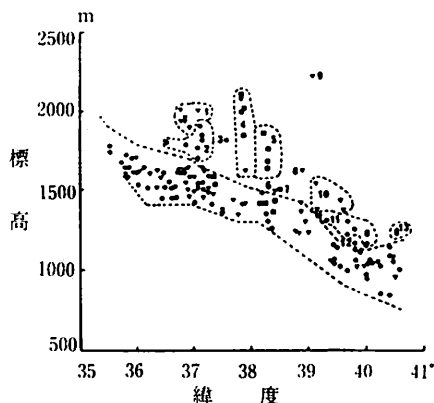


図-2. オオシラビソの分布を欠く山岳の海拔高と2種の下限線ならびに最深積雪深との関係

最深積雪深：●：0—200cm，▼：200—400cm，■：400—600cm。山岳：1：越後山脈（越後駒ヶ岳，谷川岳など），2：那須岳（三本槍岳，大倉岳，南月山など），3：磐梯山，4：飯豊山地（飯豊山，北股岳など），5：朝日山地（大朝日岳，以東岳など），6：船形山，7：湯殿山，8：栗駒山，9：鳥海山，10：真昼山地（和賀岳，焼石岳など），11：北上山地（害鷹森，堺ノ神岳など），12：太平山，13：白神山地（白神岳）。

ずしも積雪の多い地域に位置するとは限らない（図-2）。以上の2点からみて、おそらくこの隔たりは、上述の温暖期における垂直分布帯の上昇とそれに伴う海拔高の低い山での“追い出し効果”およびその後の冷涼化の時期にともに海拔高の高い山岳における植生帯の下降，という二つの地史的現象の複合の結果として生じたものであろうと推論される。しかも、この推論が正しいとすれば、山の下限線は温暖期の各緯度におけるオオシラビソの分布下限高度を示唆するはずである。つまりオオシラビソの垂直分布に関するこれら2種の下限線は、連続的な地史的時間軸上において同一の生物学的意味を有する相互に比較可能な線として位置づけられる。

IV 苗場における花粉分析と垂直分布帯の上昇

上記の推論を一層確かなものにするため、温暖期における実際の垂直分布帯の上昇程度を花粉分析の結果（佐々木昌子，未発表）から推定した。

まず、苗場山の山地帯および亜高山帯を代表する木本群落17地点から採取した表層試料についての花粉分析結果（佐々木，未発表）によって表層花粉と現存植生との対応関係を調べた。その結果、ブナの優占する林分では25%以上（*Fagus*），同様にオオシラビソ林分では10%以上（*Abies*）という花粉出現

頻度が得られ、試料の堆積した時代の林分優占種を推定する目安とすることができた。

次に、苗場山の北東斜面の亜高山帯域に位置する三つの湿原（標高1680，1860，1960m）からえた試料の花粉分析結果から温暖期における垂直分布帯の上昇幅について検討した。3湿原のいずれの地点においても、*Fagus* の花粉出現頻度は25%を越えるが、*Abies*，*Tsuga* のそれは5%に満たない層の存在が認められた（図-3）。したがって、*Fagus* および *Abies* の花粉出現頻度の相対的变化から、これらの層が堆積した時には湿原周辺にブナ林が存在していたものと考えられる。また、3湿原のうち最上部に位置する湿原が標高1960mであること、および現在のブナ帯の上限が標高1600mであることから、その上昇幅は少なくとも360m以上であったと推定される。もちろんこの上昇は、気候変動とともに温度の上昇によるものである。日本の垂直分布帯が温暖期にどの程度上昇したかについての研究例は多くはないが、苗場山においてもそれらの研究結果に一致する垂直分布帯の上昇が認められたことは、上に提示した仮説および推論に対する傍証として重要な意味をもつものである。

V 亜高山帯針葉樹林の欠如についての検討

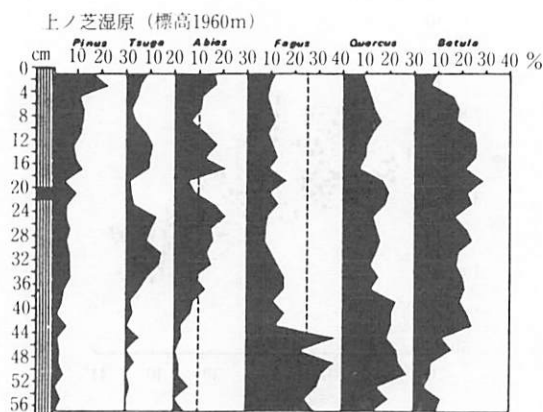


図-3. 上ノ芝湿原における樹木6属の花粉出現率(%)の変化

各属の花粉出現率は $N / [AP - (Ainus + Ilex)] \times 100\%$ によって表わした。但し、Nは各属の花粉粒数を、APは樹木花粉の出現総数を示す。

上記推論を拠り所として、わが国の亜高山帯に特徴的な森林生態学の問題、なかでも何故日本海側の山岳に亜高山帯針葉樹林を欠き代りにいわゆる偽高山帯植生を生ずるかという問題の解明を試みた。その際、次のことを前提とした。

(a) 偽高山については、しばしば「当然針葉樹林を生ずる高さにありながらそれを欠く山」という表現がとられるが、その構成樹種の表示が必ずしも明確ではなかった。本研究ではこれを、亜高山性樹種の分布状態から判断して、*Abies* とくにオオシラビソからなる森林と特定した。

(b) また、山の高さについての判定の基準も不明確であったので、ここではオオシラビソの山の下限線より海拔高の高いグループ（以下第1群の山岳という）に属し、しかもオオシラビソの全く分布しない山岳に限定した。従来亜高山帯針葉樹林の欠如は、日本海側前面か多少内陸に位置する多雪地の山岳についてのみ論議されてきたが、調査の結果寡雪地にもこれら第1群の山岳の存在が認められた(図-2)。前述のように、2種の下限線の間に挟まれる山岳(第2群)はおそらく温暖期の追い出し効果によって針葉樹林を欠いているのであろう。

VI 暖かさの指数と分布パターンとの関係

本研究では、シラベ、トウヒ、コメツガおよびハイマツについても同様に2種の下限線相互の関係を検討した。ハイマツを除く3種でも、両者はやはり200 m以上の隔たりをもってほぼ平行的な関係にあったが、そのパターンはそれぞれ異なっていた。こ

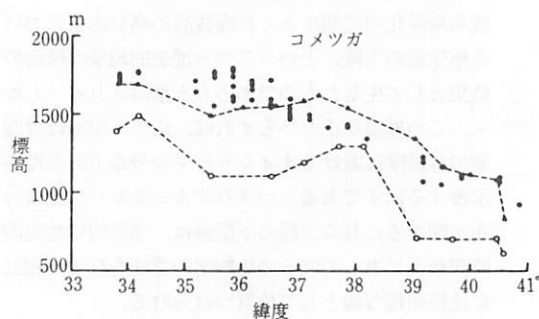
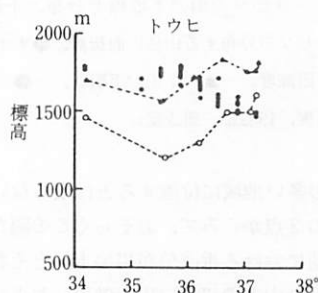
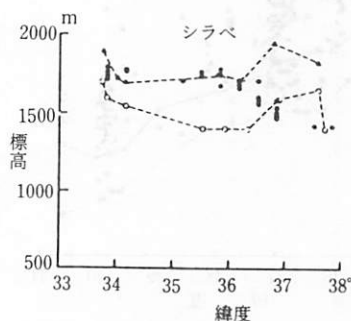
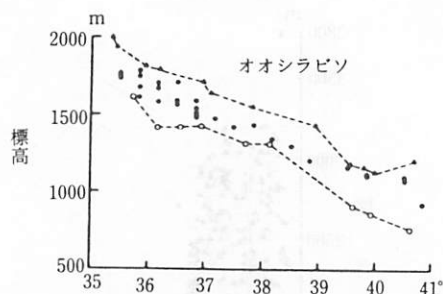


図-4. 亜高山性針葉樹4種それぞれの分布する山岳の45WI面の高さと2種の下限線との関係

●：各樹種の分布する区画（緯度20'×経度30'）内の45WI面の平均高度、---▲---：山の下限線、---○---：分布の下限線。

のような違いを生じた原因を究明する目的で、次に2種の下限線と温度要因とくに暖かさの指数との対応関係を検討した。

まず、山地・亜高山両帯の境界値とされている暖

かさの指数 45 WI の面が、本州および四国の各地域において示す高度(m)を計算してその等標高線図を画いた。図によると、この等標高線は必ずしも緯度に平行なものではなく、地域によって相当に変化する。そこでハイマツを除く 4 種について、それぞれが分布する山岳を包含する地域(緯度20'×経度30')での 45 WI 面の高さとして 2 種の下限線の高さとの関係を比較した(図-4)。それによると、オオシラビソとコメツガでは、両者の間にはほぼ平行的な関係が認められた。すなわち、この両者の分布は温度傾度に対応するものであると判断された。一方シラベとトウヒは、北緯36°20'以南では同じく平行的関係を示すがこれ以北では異なっており、両種の分布に温度以外の要因の関与することを示唆している。

Ⅶ 温度反応と積雪に対する適応性からみたオオシラビソおよびシラベの分布

次に、オオシラビソ、シラベ両種の温度反応と積雪に対する適応性の差異について検討した。

既往の研究成果によって両種の耐凍度、晩霜害・寒害低抗性および発芽温度などを比較すると、明らかにシラベの方が耐寒性が高いといえる。また、天狗岳の種々の標高における筆者自身の観察結果によれば、シラベの方が開芽期が早い。自然条件下におけるオオシラビソのシラベより遅い開芽は、晩霜害の危険を少なくする種特性の一つとみなすことができよう。

ここで両種の分布を比較すると、垂直分布においては一般にオオシラビソの方が高標高域を占め、また、水平分布においてもシラベの北限が福島県鳥子平であるのに対して、オオシラビソのそれは青森県前岳であって、その間に大きな隔りがある。このような分布の差異は、両種の耐寒性の差から想定されるものとは一致せず、耐寒性のみで分布の差異を説明することは困難である。そこで次に、各樹種が分布する山岳ごとに、最深積雪深図から読取った最深積雪深のクラスと山の座数との関係を求めて、両種の積雪に対する順応性の違いをみた(図-5)。それによると、シラベは 0～100 cm クラスにその自生する山の座数が最も多く、積雪深の増加に伴ってその数を減少させて、400 cm を越す地域では全くみられなくなる。一方オオシラビソの場合、100 cm 以下のクラスでの山の座数はシラベより少ないが、100～200 cm のクラスでこれを上回ってモードを示し、これより積雪深が増加するにつれて座数が減少するという傾向を示した。しかもわずかながら最深積雪深 500 cm 以上の山も認められる。したがって積雪

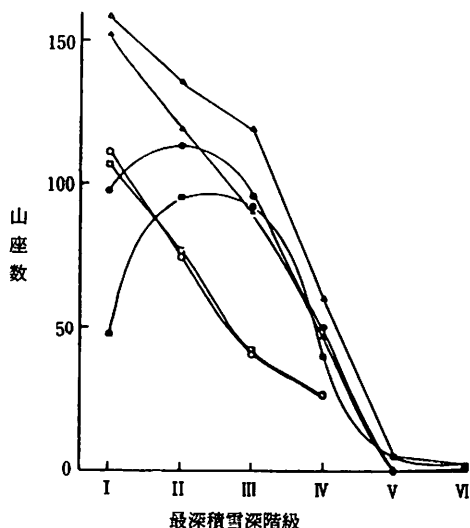


図-5. 主要針葉樹 5 種それぞれの分布する山岳の座数と最深積雪深との関係

積雪深の階級：Ⅰ：0—100cm，Ⅱ：100—200cm，Ⅲ：

200—300cm，Ⅳ：300—400cm，Ⅴ：400—500cm，Ⅵ：

500—600cm。—○—：シラベ，—■—：オオシラビソ，

—▲—：コメツガ，—□—：トウヒ，—●—：ハイマツ，

—△—：山岳数。

深の増加は、オオシラビソに対してよりもシラベに対して制限的に働いているものと考えられる。

上にみたように、低温および積雪に対する両種の反応はかなり異なっている。これらの事実を総合すると、現在よりも寒冷かつ寡雪であった氷期には、トウヒと同様に、シラベの分布はもっと北方および日本海側まで拡大していたものと想定される。その後現在よりも多雪で降雪範囲も広がったと考えられる温暖期になると、多雪によってこの地方のシラベの生育が制限され、現北限の吾妻山以南まで押し下げられてしまった。そして再び分布可能となった現在の気候条件下でもまだそれを回復していない。一方、雪に対して比較的順応性の高いオオシラビソは東北地方においてもその分布を失うことなく現在に至っているものと推論される。

Ⅷ おわりに

以上で明らかのように、本研究において過去の気候変動の影響が現在の植物の分布あるいは植生帯の構造に内在することが示されたが、さらに植物生態地理学的に著名であった亜高山帯針葉樹林欠如という現象に対しても地史的観点からの解釈を示しえたものと思う。

なお、第 1 群に属しかつオオシラビソの分布を欠

く山岳中とくに飯豊、朝日などの山塊については、その欠如の原因が必ずしも明確ではない。この点については、同山塊において氷期にはたして *Abies* 型の森林あるいは森林帯が存在したかどうかを花粉分析によって明確にしておく必要がある。

本研究の遂行ならびにとりまとめに際して、終始適切な御指導を仰いだ東京大学農学部(故)倉田悟教授と濱谷稔夫教授に心から御礼申し上げる。また、暖かい励ましと有益な御助言を頂いた千葉大学理学部沼田真名誉教授、東京農工大学農学部奥富清教授

に対して厚く御礼申し上げる。なお、佐々木昌子氏は苗場山の花粉分析の、そして岩手大学農学部演習林の杉田久志教官は研究対象樹種の本州各地の山岳における水平ならびに垂直分布のそれぞれ未発表資料の借用を快く御承諾下さった。両氏に対してとくに深甚な感謝の意を表する。

なお、本稿は「97回日林論、1～4(1986)」に一部変更を加え、転載したものである。本研究の詳細については、東京大学農学部演習林報告72、31～120(1982)を参照されたい。

〔新刊紹介〕井波一雄「広島県植物図選Ⅳ」A5判。224頁、100図版、博新館(1988)、5,500円。

本誌第19号で紹介した、同書Ⅲの続編であり、植物画を描く腕はますます冴えて、もはや、余技ではなく植物画の専門家も兼ねられていると言うほうが適切である。第1図版ヤマトミクリに始まり、第100図版セイトカトウヒレンに終わっているが、ヤマトミクリ、ナガエミクリ、ヒメニラ、ステゴビル、ヒロハアmana、ゼニバサイシン、ケハンショウヅル、アズマイチゲ、サンインシロカネソウ、ケナシベニバナヤナシヤクヤク、ハクサンハタザオ、アオベンケイ、ケナシオニシモツケソウ、オオヤマザクラ、フキヤミツバ、リュウキュウマメガキ、ヤマウグイスカグラの17植物は広島県新産であるという。本紹介者は、本書Ⅲを紹介させて戴いた時に、先輩の井波さんに失礼とは思ったが、「欲を言えば花の解剖図や部分図には若干の説明がほしい」と敢えて書かせて貰った。今回のⅣ集を拝見し、ギリシア文字の図の見出しと説明がついて、植物を余り知らない者でも大変利用しやすくなった。このご配慮に対し心からお礼申し上げる。私が井波さんに初めてお目に掛かったのは、もう30年近く前で、私は当時北海道におり、井波さんは、やはり本会会員の浜栄助さんとお二人で、それぞれスミレの図譜作成のための採集に見えた時であった。お二人とも、立派なスミレの図譜をそれぞれ完成され、更に止むことなく、ご活躍されているのは大変喜ばしい。井波さんは、これまた本会会員上野雄規さんの東北植物研究会の会誌「東北植物研究」に、その第3号から「東北地方基準産地植物図譜」を発表されておられ、昨年(1988)発行の第5号で、そのⅢを出されている。最近、写真集は数多く出版されるが、図譜は少なく、井波さんの益々のご活躍を期待する。(H.T.)

〔新刊紹介〕鈴木貞雄監修、福島県植物誌編さん委員会編「福島県植物誌」B5判 写真56頁+483頁、福島県植物誌編さん委員会。1987年12月刊。7,000円

福島県にも立派な植物誌が誕生した。この植物誌編さん委員会の会長は、本会会員の斎藤慧氏であり、16名からなる委員の中には、同じく会員の上野雄規氏と佐々木晋氏の名が見られる。巻頭には56頁の写真があり、その中の16頁がカラーである。内容は、監修者の鈴木貞雄先生の「発刊によせて」に始まり、斎藤氏の「まえがき」の後、福島県植物研究史、福島県の気候、福島県の地形と地質、福島県の植生、福島県の植物区系、植物目録、市町村の花と木、福島県の天然記念物、福島県の植物名方言、福島県植物文献目録の順になり、最後に索引が付けられている。福島県の植物区系では、この地域の植物区系を論ずるには、ミヤコザサの生態にまず触れる必要があるとのことで、「Ⅰ. ササ属の生態」が真っ先に取り上げられ、非常にユニークな構成になっている。「Ⅱ. 福島県の植物区系」では、大ざっぱな地域別の記述に加えて、福島県を北限とする植物、南限とする植物、さらに固有種という順序で書かれている。福島県には尾瀬が原があるため、珍しい植物も豊富であろうが、群馬県側に分布するものも少なくないので、結局、固有種としては、カヤツリグサ科のビャッコイとニシキギ科のアンドンマユミの2種だけを取り上げられている。「植物目録」では、シダ植物と種子植物の他に、コケ植物も取り上げられ、伝統的にコケ植物に対するこの地域の関心度が高いことを物語っている。この目録の最後には、「目録から除外した植物」という見出しの下に、今まで文献などに記録されている植物で、明らかに間違いと思われる植物名がリストアップされていて、それらは83ある。研究機関、教育機関は勿論、個人としても座右に置きたい1冊である。(H.T.)