

本州中部におけるトウヒ属，カラマツ属樹木の
分布立地と最終氷期以来の分布変遷

課題番号 1068097

平成10年度～平成12年度科学研究費補助金（基盤研究C(2)）

研究成果報告書

2001年3月

研究代表者 沖 津 進
(千葉大学園芸学部緑地生態学研究室)

目次

まえがき	1
研究組織	1
研究経費	2
研究発表	2
第1章 本州中部におけるトウヒ属, カラマツ属および関連樹木の分布立地	3
本州中部亜高山針葉樹林の岩礫地におけるチョウセンゴヨウ (<i>Pinus koraiensis</i> Sieb. et Zucc.) およびその混交樹種の生育立地	5
ヤツガタケトウヒとヒメバラモミの生育立地	12
富士山亜高山帯大規模風害跡地ならびに周辺部におけるシラベ (<i>Abies veitchii</i> Lindl.) 実生の動態	21
赤石山脈北西部, 巫女淵山のヤツガタケトウヒ・ヒメバラモミ優占林	30
サハリン最北端シュミット半島に分布するグイマツ林とエゾマツ林	31
第2章 北東アジアにおけるトウヒ属, カラマツ属および関連樹木の分布と生態	33
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	35
北東アジアの沿岸地域における森林分布と境界の決定機構	51
Forest vegetation of northern Japan and southern Kuriles	55
大雪山上部に分布する植物群落の植生地理学的位置づけ	83
第3章 最終氷期におけるトウヒ属, カラマツ属および関連樹木の分布立地	93
Habitat of plants in the Late Pliocene sedimentary basin on Awaji Island, central Japan	95
軽井沢の化石藓類群集から復元した晩氷期の針葉樹林の分布立地	109
青森県黒石市における十和田八戸テフラ (約 13,000 年前) に埋没した針葉樹林の 林床植生復元	119
シホテアリニ山脈での森林分布から推察される最終氷期の本州中部における チョウセンゴヨウおよびバラモミ節樹木の分布	121
第4章 トウヒ属, カラマツ属および関連樹木の最終氷期以来の分布変遷	129
八ヶ岳西岳南西斜面に分布するミズナラーチョウセンゴヨウーカラマツ混交林の構造と 植生変遷史上の意義	131
北東アジアにおけるエゾマツ優占林の分布と成立機構— <i>Quercus</i> , <i>Betula</i> , <i>Pinus</i> , <i>Larix</i> との 境界決定機構—	143
サハリン最北端シュミット半島に分布するエゾマツ, グイ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	147
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来の分布変遷	155

まえがき

本報告書は、文部省科学研究費補助金基盤研究（C）（2）（平成10年度～平成12年度）の交付を受けた、「本州中部におけるトウヒ属、カラマツ属樹木の分布立地と最終氷期以来の分布変遷」（課題番号 1068097）の研究成果を編集したものである。

本研究の目的は、1）トウヒ属、カラマツ属樹木を対象として、本州中部山岳におけるそれらの垂直分布、温度分布、積雪分布、および地形分布を野外調査と文献資料から明らかにする、2）それらが豊富に分布している地域を選び、各樹種の生育、更新立地を、生育地の微地形、地表面状態と対応させて野外調査する、3）その結果と文献資料を総合して、トウヒ属、カラマツ属樹木の最終氷期以来の分布縮小過程を考察する、の3点である。

現在、本州中部山岳では、トウヒ属、カラマツ属樹木は共に分布量が少なく、生育立地も限られていて、植生帯の主要構成要素とは言えない。しかし、最終氷期にはいずれも豊富に分布し、植生帯の主要構成要素であったことが、既往の研究からある程度明らかにされている。最終氷期から現在に至る植生変遷の過程で、これらの樹木が分布を縮小せざるを得ない状況が生じ、その結果、現在の限定された分布に至った訳である。これらの樹木は限定された分布や生育立地からみて植生地理学的に興味深い存在であると共に、植生変遷史を議論する上で鍵となる樹種と言える。しかし、これらの分布や生育立地については、分布量が少ないためか、まとまった研究は殆どない。したがって、これらの樹木の現在の分布や生育立地を明らかにすることは、まず、植生地理学的に重要である。さらに、そうした野外調査の成果と合わせて、花粉分析や大型植物遺体の研究をレビューする事により、トウヒ属、カラマツ属樹木の分布縮小過程が具体的に考察できるであろう。

本研究で得られた成果の要点は以下のようである。1）本州中部山岳における垂直分布を大局的にみると、トウヒ属、カラマツ属樹木は、モミ属、ツガ属樹木が主体の亜高山帯針葉樹林とブナ、ミズナラ等が主体の山地帯落葉広葉樹林との間に挟まれた格好になっている、2）分布要因でみると、寡雪山岳に集中し、温度分布は山地帯と亜高山帯の中間に位置する、3）生育立地は岩礫地や痩せ尾根上、谷沿いの崩壊地など、他の樹種が生育しにくい立地に集中し、更新もそうした立地でのみ行われている、4）分布縮小過程としては、最終氷期には冷涼・乾燥で静穏な環境の下、本州中部でもトウヒ属、カラマツ属樹木が優勢に分布していたが、後氷期の温暖・多雪化と攪乱環境の増大で、モミ属、ツガ属樹木や落葉広葉樹の勢力が拡大する一方、これらの樹木は分布が縮小し、現在の生育立地に追い込まれた、5）トウヒ属樹木は最終氷期時には本州中部で比較的広く分布し、球果の形態などは本州中部全体で連続した変化を示したが、後氷期になってそれらは山岳中腹に小個体群として分断され、いくつかの種、あるいは亜種に分化して現在に至っている、などである。

本研究の意義は、植生地理学的、植生変遷史的に重要なトウヒ属、カラマツ属樹木の分布、生育立地を明らかにしたことのみにならず、これらの樹種の分布生態をもとにして、分布縮小過程を考察した点にある。これは、主要樹種の大局的な分布変遷を最終氷期以来の長い時間時間軸のなかで動的に考察する一つの試みで、こうした研究はこれまでに類が無く、日本列島の植生変遷史について新たな展望を提供するであろう。

本報告書では研究成果を次のように構成し、まとめた。第1章では研究全体の基礎として、本州中部におけるトウヒ属、カラマツ属および関連樹木の分布立地を、現地調査の成果に基づき整理する。第2章では、トウヒ属、カラマツ属樹木の分布の中心地である北東アジア大陸部に着目し、そこでのトウヒ属、カラマツ属および関連樹木の分布と生態、およびそれらの植生地理学的背景を、現地調査および文献レビューによって、広い視野から明らかにする。第3章では、議論を最終氷期に絞り、そのときのトウヒ属、カラマツ属および関連樹木の分布立地を、大型植物化石の発掘成果や現在の分布、文献レビューから、具体的に明らかにする。第4章では、本研究のまとめとして、トウヒ属、カラマツ属および関連樹木の最終氷期以来の分布変遷を、これまでの成果を総合して、広範囲に考察する。

研究組織

研究代表者：沖津 進（千葉大学 園芸学部 教授）

研究分担者：百原 新（千葉大学 園芸学部 助教授）

研究経費

平成 10 年度	900 千円
平成 11 年度	500 千円
平成 12 年度	500 千円
計	1,900 千円

研究発表

(1) 学会誌等

1. 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来の分布変遷. 植生史研究, 6:3-13.
2. 沖津進・百原新. 1998. 本州中部亜高山針葉樹林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(2):75-81.
3. 勝又暢之・南佳典・沖津進. 1999. 富士山亜高山帯大規模風害跡地ならびに周辺部におけるシラベ (*Abies veitchii* Lindl.) 実生の動態. 自然環境科学研究, 12:17-25.
4. Momohara, A. and Mizuno, K. 1999. Habitat of plants in the Late Pliocene sedimentary basin on Awaji Island, central Japan. *Japanese Journal of Historical Botany*, 6:49-62.
5. 那須浩郎・百原新・沖津進. 1999. 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. 植生史研究, 7:71-80.
6. 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の生育立地. 日本林学会誌, 81:236-244.
7. 野手啓行・百原新・沖津進. 1999. 赤石山脈北西部, 巫女淵山のヤツガタケトウヒ・ヒメバラモミ優占林. 植生史研究, 6:1.
8. 沖津進. 1999. サハリン最北端シュミット半島に分布するグイマツ林とエゾマツ林. 植生史研究, 7:1.
9. 沖津進. 1999. 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.
10. 沖津進. 1999. 北東アジアの沿岸地域における森林分布と境界の決定機構. 生態環境研究, 6:143-145.
11. 沖津進. 1999. 大雪山上部に分布する植物群落の植生地理学的位置づけ. *Actinia*, 12:103-112.
12. 沖津進. 1999. ハケ岳西岳南西斜面に分布するミズナラーチョウセンゴヨウウー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.
13. 沖津進. 1999. サハリン最北端シュミット半島に分布するエゾマツ, グイ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. 植生史研究, 7:3-10.

(2) 口頭発表

1. 那須浩郎・木村勝彦・百原新・沖津進. 1999. 青森県黒石市における十和田八戸テフラ (約 13,000 年前) に埋没した針葉樹林の林床植生復元. 日本植生史学会第 14 回大会, 千葉大学, 松戸.
2. 沖津進. 1998. 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, 横浜国立大学, 横浜.
3. Okitsu, S. 1999. Phytogeographical relationship of the vegetation of Mt. Taisetsu, Hokkaido, northern Japan, to the boreal vegetation of northeastern Russia. 10 th Natural History Symposium. Origin and Biodiversity of Northeast Asian Biota, Natural History Museum and Institute, Chiba.
4. 沖津進. 1999. ロシア北方域の植生配列からみた大雪山上部の植生分布. 植生学会第 4 回大会, 北海道教育大学旭川校, 旭川.
5. 沖津進. 1999. 北東アジアにおけるエゾマツ優占林の分布と成立機構 - *Quercus*, *Betula*, *Pinus*, *Larix* との境界決定機構 -. 日本植生史学会第 14 回大会, 千葉大学, 松戸.
6. 沖津進. 2000. エゾマツの樹形と成長の地理変異. 第 47 回日本生態学会大会, 広島大学, 東広島.
7. Okitsu, S. 2000. Phytogeographical relationship of the vegetation zonation of Mt. Taisetsu, central Hokkaido, northern Japan, to the vegetation zones of the Russian Far East. 43rd Symposium of the International Association for Vegetation Science, Nagano.
8. 沖津進. 2000. ロシア極東マガダン州におけるグイマツとハイマツの分布. 植生学会第 5 回大会, 高知大学, 高知.

第1章 本州中部におけるトウヒ属, カラマツ属および関連樹木の分布立地

1. 沖津 進・百原 新. 1998. 本州中部亜高山針葉樹林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(2):75-81. 5
2. 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の生育立地. 日本林学会誌, 81:236-244. 12
3. 勝又暢之・南 佳典・沖津 進. 1999. 富士山亜高山帯大規模風害跡地ならびに周辺部におけるシラベ (*Abies veitchii* Lindl.) 実生の動態. 自然環境科学研究, 12:17-25. 21
4. 野手啓行・百原 新・沖津 進. 1999. 赤石山脈北西部, 巫女淵山のヤツガタケトウヒ・ヒメバラモミ優占林. 植生史研究, 6:1. 30
5. 沖津 進. 1999. サハリン最北端シュミット半島に分布するグイマツ林とエゾマツ林. 植生史研究, 7:1. 31

Forest vegetation of northern Japan and southern Kuriles

Susumu Okitsu

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

e-mail:okitsu@midori.h.chiba-u.ac.jp

The purposes of this chapter are 1) to present an overview of the composition and the geographical distribution of major forests of northern Japan and southern Kuriles, and 2) to discuss the the phylogeographical relationship of the major forests of northern Japan to the forests of the adjacent regions such as the Korean Peninsula, northeastern China and Far East Russia. The forest type in this chapter is classified by the dominant trees of the canopy.

1. Physical environments of northern Japan

1.1. Geography and geology

The area northern Japan and southern Kuriles of this chapter (hereafter simply the northern Japan) includes three main geographical regions, Tohoku (northern Honshu), Hokkaido and two major islands of southern Kuriles, the Kunashiri Island and the Etorofu Island (Fig. 1). The area extends latitudinally ca. 37° N to 46° N, longitudinally 138° E to 149° E.

Northern Japan occupies the eastern border of the Asian continental shelf. It is neighboring on the Korean Peninsula to the southwest, on Primorie to the northwest, on Sakhalin to the north, and on the Kurile Islands to the northeast. It is surrounded by the Pacific Ocean to the east, by the Sea of Japan to the west, and by the Sea of Okhotsk to the north (Fig. 1).

Tohoku contains three mountain ranges running south to north: 1) the Kitakami and Abukuma Ranges on the Pacific side, having peaks of an altitude of 500 to 1300 m above sea level with the highest peak Mt. Hayachine (1914 m), 2) the Ou Range in the middle, having peaks of an altitude of 1300 to 1600 m with the highest peak Mt. Iwate (2041 m), and 3) the Dewa Range on the Sea of Japan side, having peaks of an altitude of 1300 to 1800 m with the highest peak Mt. Chokai (2230 m). The Kitakami and Abukuma Ranges consist mainly of Mesozoic and Paleozoic sedimentary rocks and penetrative granite and metamorphic rocks. The Ou Range consists of Late Tertiary sedimentary rocks, especially the Green Tuff. The northern part of the Dewa Range also consists of Late Tertiary sediments, and the southern part of the Dewa Range consists of granite (Sugita, 1992).

Hokkaido may be divided geographically and geologically into three parts; the southwestern part, the central part and the eastern part (Tatewaki, 1967). The southwestern part is mountainous, although high peaks are not numerous. It consists of late-Tertiary rocks, and various plutonic and volcanic rocks. A prominent peninsula, the Oshima Peninsula, projects into the Sea of Japan to the southwest from the southern most part of Hokkaido. On the eastern side of the southwestern part of Hokkaido many active and extinct volcanoes

stretch from south to north, e.g., Mt. Komagatake (1140 m), Mt. Makkarinupuri (1895 m), the highest peak of this part, Mt. Niseko-annupuri (1309 m), and Mt. Eniwa (1320 m). The central part of Hokkaido consists of the Central Mountain System. It forms the backbone of Hokkaido, trending north-northwest. These complex mountains are made up of the Paleozoic and Mesozoic sediments and partly of plutonic and volcanic rocks. The Hidaka Range and the Taisetsu mountains are geographically the most prominent backbone mountain systems of the central part of Hokkaido. The Hidaka Range contains, located in southern part, comparatively high peaks ranging the altitude of 1600 to 1800 m with the highest peak of Mt. Poroshiri (2052 m). The Taisetsu mountains, located in the central Hokkaido, are volcanoes and the highest mountain group (about 2000 m in altitude) of Hokkaido. They consist of about 20 main peaks, among which Mt. Asahi (2290 m), the highest peak of Hokkaido, and Mt. Tokachi (2077 m) are the representative ones. The volcanic rocks in the mountains are composed of liparate, andesite, basalt, and their pyroclastic equivalents. The eastern part is composed of low hills or uplands mainly of Tertiary and Mesozoic formations. In the northeastern portion of this part, a chain of extinct volcanoes at the southwest end of the Kurile volcanic belt runs eastward to the Shiretoko Peninsula towards the Kurile Islands up to the Kamchatka Peninsula.

Southern Kuriles are mountainous throughout, there are many volcanoes. The highest peak is Mt. Chacha (1822 m) in the Kunashiri Island (Tatewaki, 1957). The volcanoes preserve their symmetrical slopes, indicating that they have suffered but little from denudation since they were built up. A striking feature of the landscape in southern Kuriles is the youthful appearance on account of the volcanic construction. Southern Kuriles are composed of young Tertiary deposits with frequent intercalations of volcanic materials.

12. Climate

Table 1 illustrates typical temperatures and precipitation levels for five different geographical regions in northern Japan including southern Kuriles. Annual mean temperature gradually decreases from southern Tohoku through Hokkaido to southern Kuriles. The Warmth Index (WI ° C·month; Kira, 1977; cf. Haemet-Ahti, et al., 1974), defined as the annual sum (in ° C) of all positive differences between monthly mean temperatures and + 5 ° C, of five regions of northern Japan are: for southern Tohoku 99.1 in Fukushima (see Fig. 1 for the location of towns) and 103.3 in Niigata; for northern Tohoku 79.9 in Morioka and 87.8 in Akita; for southern Hokkaido 66.6 in Hakodate and 68.1 in Sapporo; for northern Hokkaido 62.1 in Asahikawa and 53.8 in Wakkanai and ; for southern Kuriles 37.3 in Kuril'sk. The lowland of southern Tohoku still remains in the warm temperate zone in terms of WI (85-180, Kira, 1977), while northern Tohoku and Hokkaido as a whole belong to the cool temperate zone (45-85 in WI, Kira, 1977), and southern Kuriles belong thermally to the boreal zone (15-45 in WI, Kira, 1977).

The most prominent feature of the climatic conditions in northern Japan is a remarkable difference of winter precipitation, namely snow fall, between the Pacific side and the Sea of Japan side in Tohoku. The area of the Pacific side, such as Fukushima and Morioka (Table 1),

experiences less snow fall, while the area of the Sea of Japan side, such as Niigata and Akita (Table 1), experiences heavy snow fall. In Hokkaido the difference of snow fall between the Pacific side and the Sea of Japan side become unclear.

Thus, there is a clear climatic difference between the Sea of Japan side and the Pacific side of Tohoku. The climate of the Sea of Japan side exhibits rather high summer temperature and high precipitation in winter as snow, which often exceeds an overall depth of 2 m. The climate of the Pacific side is characterized by abundant rain in early summer, but winter conditions often approach drought.

2. Floristics around the northern Japan

Floristically northern Japan situates on northern part of the Temperate East Asiatic Region (sensu Good, 1953). The ligneous flora of the area contains many common genus to temperate regions of the northern Hemisphere, Europe and northeastern America, such as *Quercus*, *Acer*, *Tilia*, *Fagus* etc. Floristic composition of the forest of northern Japan is close to that of Europe and northeastern America in the genus level.

However, three different floristic elements join in northern Japan: 1) cool-temperate elements distributing also in the continental part of northeastern Asia such as the Korean Peninsula, Northeast province of China and Primorie (continental element), 2) cool-temperate elements endemic to Japan (Japanese element), and 3) boreal elements common to northern part of eastern Russia such as east Siberia and Magadan (boreal element). Those three different elements affect the floristic composition of the forests of the area.

From the geographical features of northern Japan, several possible transmigrational routes of plants during recent geological time can be pictured (Maekwawa, 1974). Aleutian elements probably came from Alaska and/or Kamchatka to Hokkaido via the Kurile Islands. Siberian elements travelled comparatively easily to Hokkaido, via Sakhalin. Manchurian and Korean elements entered western Japan via the Korean Peninsula.

3. Major forests

3.1. Overview

Two major forest zones appear horizontally within northern Japan, the cool temperate forest zone and the boreal forest zone (Table 2, Fig. 1). Those two zones correspond bioclimatically (sensu Haemet-Ahti et al., 1974) to the temperate zone and to the hemiboreal zone, respectively. Vertically the subalpine forests also appear within the area. The warm temperate forest zone represented by the evergreen broadleaved forest, the another representative horizontal forest zone in Japan, covers southwestern Japan. However, this forest zone is out of the scope of this chapter.

The cool temperate forest zone includes five major climax forest types, consisting of three types of deciduous broadleaved forests and a type of evergreen conifer-deciduous broadleaved mixed forest. This zone covers horizontally almost all the lowland of northern Japan except for southern Kuriles. The boreal forest zone includes three major climax

coniferous forests. This zone occurs horizontally, however, only on southern Kuriles. It appears on the mid-altitudinal range of the mountains of Hokkaido in a vertical arrangement. It is practically lacking in Tohoku.

Subalpine forests develop on the upper part of the high mountains throughout northern Japan, including three major forest types.

32. Major forests

321. Cool temperate forest zone

1) The *Fagus japonica* forest

The vegetation of this forest is characterized by the presence of such tree species as *Fagus japonica*, *Acer mono*, *Carpinus laxiflora* and *Styrax obassia* (Table 3). The tree layer is well developed represented by those deciduous broadleaved species. In general *Fagus japonica* dominates in the forest, although the proportion of the species varies largely reflecting site conditions. On the upper part of its distribution range, *Fagus crenata* and/or *Quercus mongolica* occasionally exists with *Fagus japonica* in the forest.

The floristic composition of this forest is, in general, difficult to discriminate from the *Quercus serrata* forest in floristic composition (Nakamura, 1987a). Phytosociological treatment of this forest, thus, still remains confused corresponding to its diverse floristic composition. This forest may include such associations as *Fagetum crenato-japonicae*, *Styraco shiraiana*-*Fagetum japonicae*, *Abieti firmae*-*Fagetum japonicae*, *Enkiantho subsessilis*-*Fagetum japonicae* and *Torreya*-*Fagetum japonicae* (Suzuki, 1987a; cf. Miyawaki et al., 1994).

The *Fagus japonica* forest is distributed exclusively on the Pacific side of cool temperate zone of Honshu, being absent from Hokkaido. The habitat of the forest is generally rather steep slope on the mountains. It covers an altitudinal range approximately from 500 to 1500 m above sea level in southern Tohoku and appears from lowland in northern Tohoku, although the range varies to some extent for different geographical locations.

Potentially the natural *Fagus japonica* forest may cover vast area of the transition zone between warm temperate and cool temperate zone of the Pacific side, but the actual distribution area tends to be small affected by the human activities.

2) *Quercus serrata* forest

The vegetation of this forest is characterized by the presence of such tree species as *Quercus serrata*, *Quercus mongolica*, *Castanea crenata*, *Acer palmatum*, *Acer mono*, *Sorbus japonica* (Table 4). The tree layer is well developed represented by those deciduous broadleaved species. In general *Quercus serrata* dominates, although the proportion of the species varies largely reflecting site conditions.

Phytosociologically this forest may include some associations of *Quercetalia serrato-grosseserratae* (Suzuki, 1987b). However, a precise phytosociological analysis of this forest still remains untouched.

The *Quercus serrata* forest is distributed exclusively on the Pacific side of the cool temperate zone of Honshu and southern Hokkaido. The habitat of the forest is generally rather steep slope on the mountains. It covers an altitudinal range approximately from 500 to 1500 m above sea level in southern Tohoku; it appears from the lowland in northern Tohoku and southern Hokkaido, although the range varies to some extent for different geographical locations.

In the warm and cool temperate zone of Honshu including Tohoku, most of the *Quercus serrata* forest is the secondary one replacing the evergreen broadleaved forest dominated mainly by *Castanopsis cuspidata* and *Quercus* Subgen. *Cyclobalanopsis* trees. In the cool temperate zone of Tohoku most of it is also the secondary one replacing the *Fagus crenata* forest and the *Quercus mongolica* forest. However, the climax *Quercus serrata* forest surely exists in Tohoku and southern Hokkaido, although its present distribution is restricted only to fragmentary patches (Kashimura, 1974; Thoyama and Mochida, 1978; Nozaki and Okutomi, 1990).

3) The *Fagus crenata* forest

The vegetation of this forest is characterized by the dominance of *Fagus crenata* (Table 5). Major associated trees with *Fagus crenata* are *Viburnum furcatum*, *Quercus mongolica*, *Acer japonicum*, *Acer palmatum*, *Lindera umbellata*. The tree layer is well developed represented by a dominance of *Fagus crenata*. Two different geographical types can be distinguished: the Sea of Japan side type and the Pacific side type (Table 5).

The Sea of Japan side type is well characterized by the exclusive dominance of *Fagus crenata*, making monotonous physiognomy. The associated tree species are rather poor as compared with those of the Pacific side type. Representative trees of the Sea of Japan side type are a few; *Sorbus commixta*, *Irex crenata*, *Aucuba japonica*, *Magnolia salicifolia* (Table 5). The general physiognomy in the shrub layer of this type is characterized by the dense growths of *Sasa kurilensis*.

The Pacific side type contains more luxuriant tree flora than that of the Sea of Japan side (Table 5). The major associated trees with *Fagus crenata* are; *Clethra barbinervis*, *Rhododendron kaempferi*, *Farxinus lanuginosa*, *Carpinus laxiflora*, *Acer sieboldianum*, *Styrax obassisa*. The shrub layer is dominated by *Sasa* spp. and *Sasamorpha borealis*, replacing *Sasa kurilensis* of the Sea of Japan side type.

Phytosociologically this forest includes two major orders; *Sasa kurilensis*-*Fagion crenatae*, corresponding to the Sea of Japan side type, and *Sasamorpha*-*Fagion crenatae*, corresponding to the Pacific side type (Sasaki, 1970; Hukushima et al, 1995; cf. Miyawaki et al., 1994).

This forest develops in Tohoku and southern Hokkaido. It covers an altitudinal range approximately from 600 to 1800 m above sea level in southern Tohoku, from 500 to 1500 m in northern Tohoku. It appears from the lowland in Hokkaido, although the range varies to some extent for different geographical locations.

The occurrence of the Sea of Japan type is restricted to the Sea of Japan side including southern part of Hokkaido (Oshima Peninsula) where the snow cover in winter is very thick (Table 1). The occurrence of the Pacific type is restricted to the Pacific side. The actual area of this type is, however, very narrow and fragmentary.

4) The *Quercus mongolica* forest

The vegetation of this forest is characterized by the presence of such tree species as *Quercus mongolica*, *Kalopanax pictus*, *Acer mono*, *Acer japonicum*, *Tilia japonica*, *Fraxinus laguinosa*, *Prunus sargentii* (Table 6). The tree layer is well developed represented by those deciduous broadleaved species. In general *Quercus mongolica* dominate in the forest, although the proportion of the species varies largely reflecting site conditions.

Phytosociologically this forest includes associations of *Quercetalia serrato-grosseserratae* (Hoshino, 1998; cf. Miyawaki et al. 1994). However, a precise phytosociological analyses of this forest still remains untouched.

This forest best develops on the lowland of Hokkaido. In Tohoku it occurs exclusively on the mountain slopes of the Pacific side, covering an altitudinal range approximately from 600 to 1700 m above sea level. It usually appears in the area above the *Fagus japonica* and/or the *Quercus serrata* forests. Its actual area is, however, small and isolated. In southern Kuriles it appears only fragmentary.

At present the potential distribution range of this forest in Tohoku becomes unclear owing to human activities. Most of the *Quercus mongolica* forests are secondary induced by repeated human activities. However, the natural forest of *Quercus mongolica* surely exists, although the present distribution area is of the forest restricted to only fragmentary patches (Kashimura, 1974; Thoyama and Mochida, 1978; Nozaki and Okutomi, 1990).

5) The *Abies sachalinensis*-*Quercus mongolica* forest

The vegetation of this forest is characterized by the presence of such tree species as *Abies sachalinensis*, *Quercus mongolica*, *Acer mono*, *Tilia japonica*, *Betula ermanii* and *Picea jezoensis* (Table 7). The tree layer is well developed represented by the mixture of evergreen conifers of *Abies sachalinensis* and *Picea jezoensis* and deciduous broadleaved species of *Quercus mongolica*, *Acer mono*. A mixed occurrence of coniferous trees and deciduous broadleaved trees is a remarkable characteristics of this forest.

Phytosociologically this forest well corresponds to *Abieti sachalinensis-Quercetum grosseserratae* (Suzuki, 1988; Ohno, 1990).

This forest best develops on the mountain slopes of Hokkaido and on the lowland of southern Kuriles, especially on that of Kunashiri Island. It never appears in Tohoku. It covers an altitudinal range approximately from 500 to 1000 m above sea level in Hokkaido, although the range varies to some extent for different geographical locations.

322. Boreal forest zone

1) The *Picea jezoensis*-*Abies sachalinensis* forest

The vegetation of this forest is characterized by the presence of such tree species as *Picea jezoensis*, *Abies sachalinensis*, *Sorbus commixta*, *Acer ukurundense* and *Betula ermanii* (Table 8). The tree layer is well developed represented by two conifer species of *Picea jezoensis* and *Abies sachalinensis*. The mixing proportion of the species varies largely reflecting site conditions. *Picea jezoensis* prevails if soils are fertile. *Abies sachalinensis* occurs almost indiscriminately in various habitats. Those conifers are frequently accompanied by *Betula ermanii* especially in higher altitudes. A unique feature of this forest as a member of the boreal forest zone is a presence of well developed *Sasa* plants.

Phytosociologically this forest is well represented by *Piceo-Abietetum sachalinensis* (Kojima, 1991; Song, 1992; Nakamura et al., 1994).

This forest develops in mid-altitudes of the Hokkaido and the lowland of southern Kuriles. It covers an altitudinal range approximately from 500 to 1500 m above sea level in Hokkaido, though the range varies to some extent for different geographical locations.

2) The *Picea glehnii* forest

The tree layer of this forest consists almost exclusively of *Picea glehnii*. *Abies sachalinensis* and *Sorbus commixta* may occasionally be present. A complete lack of *Picea jezoensis* is a notable feature. Trees are generally small and tend to scatter. The shrub layer well develops characteristically dominated by Ericaceous shrubs such as *Menziesia pentandra*, *Vaccinium hirtum*, *Vaccinium ovalifolium*, *Ledum palustre* and *Rhododendron brachycarpum*. The *Sasa* layer is missing. This forest is characterized by the presence of *Ledum palustre*, *Vaccinium hirtum*, *Vaccinium ovalifolium* and *Menziesia pentandra*.

The *Picea glehnii* forest incorporates the *Picea glehnii*-moss socation, *Picea glehnii*-*Ledum palustre* socation, and *Picea glehnii*-*Abies sachalinensis*-moss socation (Tatewaki et al., 1955; Tatewaki, 1958b). Phytosociologically this forest is represented by *Piceetum glehnii* and also includes a part of *Piceo-Abietetum sachalinensis* (Nakamura, 1988; cf. Miyawaki et al., 1994).

The *Picea glehnii* forest appears mainly in Hokkaido and southern Kuriles. A fragmentary small population is also present on Mt. Hayachine, northern Tohoku. It develops best in Hokkaido. It covers an altitudinal range approximately from 500 to 1500 m above sea level in Hokkaido, although the range varies to some extent for different geographical locations. It usually occurs in habitats with shallow soils on bed rocks or on a pile of large boulders, and in moors (Tatewaki, 1943).

3) The *Larix gmelinii* forest

This forest is characterized by the mono-dominance of *Larix gmelinii*. It attains to ca. 20 m in height and 80 cm in diameter at breast height in the well developed forest on such site as a margin of the *Sphagnum* moor. But it reduces its height to only 1 m on the center of the moor (Tatewaki, 1941). On the mesic site *Sasa kurilensis* occasionally develops densely. On

the wet site the forest floor consists of *Sphagnum* spp., *Eriophorum vaginatum*, *Carex middendorffii*, *Ledum palustre*, *Mirya gale*. On the drier site the major associated trees are *Betula ermanii*, *Sorbus commixta*, *Acer ukurundence*, and forest floor consists of *Calamagrostis langsdorffii*.

Four sociations of this forest were reported from the Etorofu Island, southern Kuriles (Tatewaki, 1941). They are; 1) *Larix gmelinii*-*Eriophorum vaginatum*-*Carex middendorffii* sociation. It occurs on a wet site such as moor. Major undergrowth plants are *Eriophorum vaginatum*, *Carex middendorffii*, *Osmunda cinnamomea*, *Myrica gale*, *Coptis trifolia*, *Empetrum nigrum*, *Cornus canadensis*, *Ledum palustre*, *Vaccinium vitis-idaea*. 2) *Larix gmelinii*-*Calamagrostis langsdorffii* sociation. It occurs on a relatively dry site. It is sometimes accompanied by such woody species as *Betula ermanii*, *Sorbus commixta*, *Acer ukurundence*. Major undergrowth plants are *Calamagrostis langsdorffii*, *Dryopteris expansa*, *Thalictrum minus*, *Sanguisorba tenuifolia*. 3) *Larix gmelinii*-*Sasa* sociation. It is a representative type on a mesic site. *Sasa kurilensis* occupies densely the undergrowth and accompanying plants are rare. 4) *Larix gmelinii*-*Phragmites communis* sociation. It occupies only a small area of Etorofu. The major plants are *Phragmites communis*, *Equisetum palustre*, *Ranunculus grandis*, *Parnassia palustris*, *Potentilla palustris*.

The *Larix gmelinii* forest occurs only on the two islands of southern Kuriles, Etorofu and Shikotan in northern Japan in this chapter, being completely absent from Hokkaido and Tohoku.

323. Subalpine forests

1) The *Abies mariesii* forest

On the upper part of high mountains of Tohoku and especially those of the Sea of Japan side, *Abies mariesii* dominates there, developing the subalpine coniferous forest (Ishizuka, 1974). It usually makes its own mono-dominant forest, but sometimes accompanied by *Tsuga diversifolia*, *Betula ermanii*, *Betula corylifolia*, *Pinus parvifolia*, *Thuja standishii* (Saito, 1979). On the lower part of this forest *Fagus crenata* occasionally assigned for main tree species. *Tsuga diversifolia* predominates steep, boulder much slopes or ridges. *Pinus parvifolia* and *Thuja standishii* are remarkable on rocky, impoverished soils on narrow ridges. *Fagus crenata* often admixes in the montane-subalpine transitional zone (Saito, 1979). Major undergrowth species of this forest are *Sorbus commixta*, *Viburnum fructatum*, *Acer tschonoskii* and *Sasa kurilensis*.

Phytosociologically this forest is represented by *Abietetum mariesii* (Nakamura, 1987b).

This forest is restricted only to the upper part of the mountains of Tohoku and especially on the Ou Range and Dewa Range. It is absolutely lacking in Hokkaido and southern Kuriles.

2) The *Betula ermanii* forest

This forest is dominated exclusively by *Betula ermanii*. The shrub layer consists of

Weigela middendorffiana, *Sorbus matsumurana*, *Vaccinium ovalifolium*, *Prunus nipponica*, *Acer ukurunduense*, *Acer tschonoskii*. The herb layer consists of *Dryopteris expansa*, *Calamagrostis langsdorffii*, *Maianthemum dilatatum*. *Sasa kurilensis* occurs but is not abundant.

Phytosociologically this forest includes such associations as *Weigelo-Betuletum ermanii* and *Angelico kawakamii-Betuletum ermanii* (Miyawaki et al., 1994).

The *Betula ermanii* forest develops best on the upper part of high mountains of Hokkaido and especially those of the Hidaka Range and the Taisetsu mountains. Horizontally it develops also well on the lowland of the Etorofu Island, southern Kuriles. It appears only scarcely on the mountains of Tohoku.

This forest occupies such sites as snowy leeward with deep snow in winter, steep, concave slope, and forest limit area in high altitudes of the mountains of Hokkaido (Okitsu, 1987a). There it usually makes forest limit usually replaced by the *Pinus pumila* thicket.

3) The *Pinus pumila* thicket

In the uppermost zone of the high mountains of northern Japan and especial those of Hokkaido, the *Pinus pumila* thicket prevails. The species composition of this ticket is very simple. *Pinus pumila* dominates the shrub layer. Major undergrowth plants are *Empetrum nigrum*, *Rhododendron aureum*, *Vaccinium vitis-idaea*, *Loiseleuria procumbens* and *Diapensia lapponica* (Okitsu and Ito, 1984).

Phytosociologically this thicket is represented by *Vaccinoio-Pinetum pumilae* (Kobayashi, 1971; Ito and Nishikawa, 1977; cf. Miyawaki et al., 1994).

The *Pinus pumila* thicket develops best on the high mountains of Hokkaido (Okitsu, 1987b), forming a distinct vegetation zone, the *Pinus pumila* zone. It develops also well on the mountains of southern Kuriles. On the mountains of Tohoku it appears rather sporadically.

33. Geographical distribution of the major forests: a regional aspect

331. Tohoku

Tohoku as a whole contains both of the the cool temperate forests and the subalpine frosts, but is lacking practically in the boreal forests, although a fragmentary *Picea glehnii* forest occurs (Table 2; Ishizuka, 1961).

A remarkable feature of the distribution of the forests in Tohoku is a clear contrast of the occurrences of the cool temperate forests between the Pacific side and the Sea of Japan side (Fig. 1; Ohno, 1991). In the Pacific side, three types of the deciduous broadleaved forests chiefly occur; the *Fagus japonica* forest and the *Quercus serrata* forest prevail with a rather sporadic occurrence of the *Quercus mongolica* forest. The *Fagus crenata* forest appears only fragmentary in the Pacific side. In the Sea of Japan side, contrarily, *Fagus crenata* forest completely prevails. Other three types deciduous broadleaved forests occurring on the Pacific side are practically absent there. Vertically, in the Pacific side, the *Quercus serrata* forest and the *Fagus japonica* forest together occupy the lower part, and the *Quercus mongolica* forest occupies the upper part of the mountains in the cool temperate, while on the Sea of Japan

side, the *Fagus crenata* forest exclusively occupies the whole vertical range of the cool temperate zone (Nozaki and Okutomi, 1990).

The heavy snow accumulation in winter on the Sea of Japan side promotes such asymmetrical forest distribution (Shimano, 1998; Shimano and Masuzawa, 1998). Trunks of *Fagus crenata* tend to stand upright in spite of thick snow accumulation on the Sea of Japan side, while other tree species develop bent trunks and/or creep; only *Fagus crenata* can dominate as canopy tree on the Sea of Japan side. Further, snow accumulation prevents seeds of *Fagus crenata* from predation by rodents in winter and also from winter desiccation. On the Pacific side, contrarily, feeding pressure and seed desiccation in winter prevent *Fagus crenata* from constant regeneration under snow free condition.

Another remarkable feature of the distribution of the forest is that the subalpine *Abies mariesii* develops on the snowy mountains. Generally coniferous trees suffer easily damages by snow every winter. In spite of this, only *Abies mariesii* can survive under heavy snow condition, although its snow damages are obvious (Ishizuka, 1981). Thus, the subalpine *Abies mariesii* forest is a snow-induced one. However, the distribution of the *Abies mariesii* forest did not always correspond to a certain altitude, or temperate condition (Kaji, 1982; Sugita, 1992). The extent of this forest is presumed to be controlled mainly by the amount of less-inclined slopes influenced by the snowy climate (Sugita, 1992). Further, lower limit of the subalpine *Abies mariesii* forest is pushed up to the actual altitude due to the presence of the *Fagus crenata* forest (Yamanaka et al., 1988).

332. Hokkaido

Hokkaido has a different pattern of the forest distribution from that of Tohoku. In Hokkaido no clear contrast of the forest distribution exists between the Pacific side and the Sea of Japan side (Fig. 1). The *Fagus crenata* forest occupies only the southern most part of Hokkaido, the Oshima Peninsula. On the central part of Hokkaido three major forests occur from lowland to the upper part of the mountain slopes: *Quercus mongolica* forest, *Abies sachalinensis*-*Quercus mongolica* forest, and *Picea jezoensis*-*Abies sachalinensis* forest in the ascending order (Fig. 1, Table 2; cf. Kojima, 1979).

A typical vertical zonation of Hokkaido appears on the Taisetsu mountains, central Hokkaido (Tatewaki, 1963; Kojima, 1979). There is a clear vertical replacement from the cool temperate forests through the boreal forest to the subalpine forests. On the lower part of mountain slope up to ca. 500 m in altitude, the cool temperate *Quercus mongolica* forest occupies there, the *Abies sachalinensis*-*Quercus mongolica* forest rise up the slope to ca. 800 m in altitude. The boreal *Picea jezoensis*-*Abies sachalinensis* forest covers the an altitudinal range from 800 to 1300m above sea level. Above the area covered by the *Picea jezoensis*-*Abies sachalinensis* forest occurs the subalpine *Betula ermanii* forest up to 1650 m in altitude. A clear forest limit appears at the upper limit of the *Betula ermanii* forest. The subalpine *Pinus pumila* thicket replaces the *Betula ermanii* forest at the forest limit. It ascends to the altitudes of 1850 m.

The temperate conditions of the lower limit of the *Pinus pumila* thicket does not coincide with any particular temperate value (Okitsu and Ito, 1989). Thus, the *Pinus pumila* zone of Hokkaido is conditions as follows (Okitsu and Ito, 1989). Thermal conditions would allow forest development above the present forest limit. So, there may be a zone which is a theoretically part of the forest zone but in fact is not forest-covered owing to strong wind and/or heavy snow fall in winter, or rocky substrate. This deforested zone would then have provided the *Pinus pumila* thicket with a new ecological niche.

333.Southern Kuriles

Southern Kuriles in this chapter belong to the boreal forest zone. The *Picea jezoensis*-*Abies sachalinensis* forest covers the major part of the lowland of the Islands. The *Larix gmelinii* forest occurs on the lowland of the Etorofu Island.

The distribution of the major forests of southern Kuriles can be summarized as follows (modified from Tatewaki, 1957): 1) The cool temperate *Quercus mongolica* forest in the Kunashiri Islands is quite similar to that of Hokkaido and this forest stops at southern Kuriles. It is a northern extension of the forests of Hokkaido. 2) The boreal *Picea jezoensis*-*Abies sachalinensis* forest and the *Picea glehnii* forest also stop at southern Kuriles. 3) The boreal *Larix gmelinii* forest is limited to two island of southern Kuriles, the Shikotan Island and the Etorofu Island. It has no connection with the forests of Tohoku and Hokkaido. 4) The subalpine *Betula ermanii* forest shows a continuous distribution through southern Kuriles. 5) The subalpine *Pinus pumila* thicket is mostly found in the mountain districts in southern Kuriles.

4.Phytogeographical relationship of the major forests of northern Japan to those of northeastern Asia adjacent to northern Japan

Table 9 summarizes the geographical distribution of the major forests of northern Japan in the adjacent regions, to discuss the phytogeographical relationship of the forests of northern Japan. The cool temperate forests of northern Japan tend to have narrower distribution range, while the boreal forests tend to have wider distribution range as compared with those of the cool temperate forests. The subalpine forests show two quite different geographical pattern; the *Abies mariesii* forest is endemic to northern Japan, while the *Betula ermanii* forest and the *Pinus pumila* thicket have wide geographical range.

41.Cool temperate forests

Among four types of the deciduous broadleaved forests of the cool temperate zone, the *Quercus serrata* forest is distributed in the Korean Peninsula (Yim, 1977; Takeda et al, 1994), and the *Quercus mongolica* forest is distributed in the Korean Peninsula, northeastern China and Primorie. Those two forests can be regarded as principal types of cool temperate deciduous broadleaved forest in northeastern Asia including northern Japan. Although the *Fagus japonica* forest is restricted to the northern Japan, it may be regarded as a variety of the

Quercus serrata forest because its floristic composition is similar to that of the *Quercus serrata* forest.

Contrarily the *Fagus crenata* forest has no distribution region adjacent to northern Japan. It is a real endemic forest to northern Japan and especially to the Sea of Japan side of Tohoku and southern Hokkaido. This forest develops under a peculiar climatic condition of the Sea of Japan side, heavy snow in winter (Ishizuka, 1974; Shidei, 1974; Shimano, 1998; Shimano and Masuzawa, 1998). Heavy snow in winter never appears the regions outside the Sea of Japan side of northern Japan. It means that the *Fagus crenata* forest is a snow-induced, non-zonal climax one. It is a unique one in the northeastern Asia, never representing a principal forest type in northeastern Asia including northern Japan.

Another type of the cool temperate forest, the *Abies sachalinensis*-*Quercus mongolica* forest, a conifer-broadleaved mixed forest, extends to the Korean Peninsula, northeastern China and Primorie, as does the *Quercus mongolica* forest, although in northern Japan this forest is restricted only to Hokkaido and southern Kuriles. The species composition of the conifer-broadleaved mixed forest of the Korean Peninsula, northeastern China and Primorie, however, differs from that of Hokkaido and southern Kuriles in conifer trees (Song, 1988; Okitsu, 1993, 1995). The most dominant conifer in Primorie is *Pinus koraiensis*. *Abies nephrolepis*, closely related species of *A. sachalinensis*, is not abundant there. In Primorie, the representative type of the mixed forest is the *Pinus koraiensis*-deciduous broadleaved mixed forest. The *Pinus koraiensis* mixed forest covers the extensive areas of northeastern China and northern part of Korea Peninsula as well as Primorie. These regions correspond with the major part of the "Pan-Mixed Forest Zone" (Tatewaki, 1958a), which includes also Hokkaido and southern Sakhalin. From the discussions above, the *Abies sachalinensis*-*Quercus mongolica* forest can be regarded as one of the most principal forest type of the Pan-Mixed Forest Zone, together with the *Quercus mongolica* forest (Okitsu, 1993).

42. Boreal forests

The *Picea jezoensis*-*Abies sachalinensis* forest shows wide geographical distribution throughout northeastern Asia except for Magadan. It occupies marine and oceanic subzone within the boreal zone of north-eastern Eurasia (Grishin, 1995). It makes boreal evergreen coniferous zone in northeastern Asia. This forest in northern Japan composes the southern and eastern extension of the boreal evergreen forest zone (Okitsu, 1996, 1999). Hokkaido is located in one of the eastern and southern limit of such boreal zone in northeastern Asia.

Larix gmelinii forest has the widest distribution range, covering all the six regions considered. It is a representative forest type in the continental part of the boreal zone of north-eastern Eurasia (Grishin, 1995; Okitsu, 1999a). However, it is restricted to southern Kuriles in northern Japan. Climatically Hokkaido could support its distribution on moors or rocky slopes on the high mountains. Actually it was distributed also in Hokkaido at the Last Glacial (Igarashi, 1996; cf. Okitsu, 1999b). Okitsu (1999b) inferred that 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.

The *Picea glehnii* forest has only a restricted distribution, it appears only in southern most Sakhalin outside northern Japan (Tatewaki, 1943). It may be regarded as a kind of edaphic forest (Kojima, 1979).

43. Subalpine forests

The *Abies mariesii* forest is never distributed in the region adjacent to northern Japan. It is completely endemic to Japan. The distribution of *Abies mariesii* itself is also restricted to the central and northern Honshu, Japan (Liu, 1971). This forest develops under a peculiar climatic condition of the Sea of Japan side, heavy snow in winter (Ishizuka, 1974; Saito, 1979; Kaji, 1982; Sugita, 1992), as does the *Fagus crenata* forest. It is also a snow-induced, non-zonal climax forest. It is a unique one in the northeastern Asia, never sharing a principal forest type in northeastern Asia.

Contrarily the *Betula ermanii* forest and the *Pinus pumila* thicket together have the widest distribution range, covering all the six regions considered. However, the phytogeographical relationship in northeastern Asia is different between them.

The *Betula ermanii* forest occupies the area adapted to the cold, humid, and windy climate, namely the area of the oceanic climate (Watanabe, 1979; Grishin, 1995; Okitsu, 1987a, 1999c; cf. Haemet-Ahti and Ahti, 1969). Its occurrence in the lowland of the Etorofu Island, southern Kuriles is a southern stretch of the subarctic summer green forest zone from the Kamchatka Peninsula having highly oceanic climate (Watanabe, 1979; Okitsu, 1999c). This forest disappears in the lowland of Hokkaido. It ascends the mountains of Hokkaido and especially those of the Hidaka Range and the Taisetsu mountains, covering the upper part of the mountain. Thus, the subalpine *Betula ermanii* forest in Hokkaido corresponds phytogeographically to the subarctic summer green forest in northeastern Asia developing under highly oceanic climate (Okitsu, 1987a, 1999c).

Phytogeographical relations of the *Pinus pumila* thicket are different from those of *Betula ermanii* forest. It shows also the widest distribution range, but practically appears as a major undergrowth component of the *Larix gmelinii*-*Pinus pumila* forest (Tikhomirov, 1946; Gorchakovskiy and Shiyatov, 1978). The *Larix gmelinii*-*Pinus pumila* forest covers vast areas of the continental part of northeastern Asia including Magadan (Grishin, 1995). In the Last Glacial it was also distributed in Hokkaido (Igarashi, 1986; Okitsu, 1987b). During the Holocene it ascended the mountain upward corresponding to the climatic warming (Okitsu, 1987b). Synchronously with this, however, the arborescent *Larix gmelinii* never could maintain its distribution owing to the strong wind and heavy snow in winter (Okitsu and Ito, 1989). Only *Pinus pumila* alone can survive such harsh conditions at the uppermost part of the mountain (Okitsu and Ito, 1984), and makes a distinct vegetation zone, *Pinus pumila* zone in the subalpine area (Okitsu and Ito, 1989). Thus, phytogeographical homology of the *Pinus pumila* thicket in northeastern Asia is the *Larix gmelinii*-*Pinus pumila* forest developing on the continental part of northeastern Asia.

5. Principal arrangement of the forests of northern Japan from a phytogeographical comparison: a conclusion

In conclusion of this chapter, a principal arrangement of the forests of northern Japan can be summarized as follows from the preceding phytogeographical comparison.

In Tohoku, horizontally two principal types of deciduous broadleaved forests make a zonal arrangement in accordance with the forest distribution in northeastern Asia. One type, consisting of the *Quercus serrata* forest and its variation of the *Fagus japonica* forest, occupies the warmer or the lower altitudinal range. The another type, consisting of the *Quercus mongolica* forest, covers relatively cooler or higher altitudinal range. The *Fagus crenata* forest appears practically only in the Sea of Japan side of the area as a snow-induced non zonal climax forest. No boreal forest practically appears in the Tohoku, although a small population of the *Picea glehnii* forest exists on Mt. Hayachine. Vertically the *Abies mariesii* forest almost exclusively covers the area covered by the *Fagus crenata* forest especially on the mountains of the Sea of Japan side. It has no equivalent vegetation outside northern Japan. It is a type of snow-induced forest, as is the *Fagus crenata* forest.

In Hokkaido the *Quercus mongolica* forest covers vast areas of the lowland. The *Abies sachalinensis*-*Quercus mongolica* forest occupies the lower altitudinal range of the mountains. Those two forests together are the most important component of the Pan-Mixed Forest Zone (Tatewaki, 1958a). The *Picea jezoensis*-*Abies sachalinensis* forest covers the mid-altitudinal range of the mountains, being a representative boreal forest in northern Japan. The subalpine *Betula ermanii* forest and the *Pinus pumila* thicket occur above the area covered by the *Picea jezoensis*-*Abies sachalinensis* forest. The former is the southern extension of the the subarctic summer green *Betula ermanii* forest under highly oceanic climate, and the latter is a homology of the *Larix gmelinii*-*Pinus pumila* forest in the continental sector of northeastern Asia.

Southern Kuriles belong completely to the boreal zone consisting mainly of the *Picea jezoensis*-*Abies sachalinensis*, although the cool temperate forests, the *Quercus mongolica* forest and the *Abies sachalinensis*-*Quercus mongolica* forest, also appear mainly in the southern part of the Kunashiri Island.

References

- Good, R., 1953. The Geography of the Flowering Plants. Second ed. 452 pp. Longmans, Green and Co., London.
- Grochakovsky, P. L. and S. G. Shiyatov, 1978. The upper forest limit in the mountains of the boreal zone of USSR. Arctic and Alpine Research 10:349-363.
- Grishin, S. Yu., 1995. The boreal forests of north-eastern Eurasia. Vegetatio 121:11-21.
- Haemet-Ahti, L. Ahti and T. Koponen, 1974. A scheme of vegetation zones for Japan and adjacent regions. Annals Botanici Fennici 11:59-88.

- Haemet-Ahti, L. and T. Ahti, 1969. The homologies of the Fennoscandian mountain and coastal birch forests in Eurasia and North America. *Vegetatio*, 19:208-219.
- Hoshino, Y., 1998. Phytosociological studies of *Quercus mongolica* var. *grosseserrata* forest in Japan. *Bulletin of Faculty of Agriculture Tokyo University of Agriculture and Technology* 32:1-99.
- Hukushima, T., H. Takasuna, T. Matsui, T. Nishio, Y. Kyan and Y. Tsunetomi, 1995. New phytosociological classification of beech forests in Japan. *Japanese Journal of Ecology* 45:79-98.
- Igarashi, Y., 1996. A Lateglacial climatic reversion in Hokkaido, northeast Asia, inferred from the *Larix* pollen record. *Quaternary Science Reviews* 15:989-995.
- Ishizuka, K., 1961. A relict stand of *Picea glehnii* Masters on Mt. Hayachine, Iwate Prefecture. *Ecological Review* 15:155-162.
- Ishizuka, K., 1981. Damages on *Abies mariesii* by snow pressures in Mt. Hakkoda. In: Iizumi, S. (ed.), *Ecological studies on the Abies mariesii forest*, pp. 39-48, The Mount Hakkoda Botanical Laboratory, Sendai.
- Ishizuka, K., 1974. Mountain vegetation. In: Numata, M. (ed.), *The flora and vegetation of Japan*, pp. 173-196, Kodansha, Tokyo.
- Ishizuka, K., K. Saito, Y. Sasaki, and S. Hatakeyama, 1992. The newly detected northern extreme stands of Japanese Beech, *Fagus japonica* Maxim. in north Iwate. *Journal of Japanese Botany* 67:35-43.
- Ito, K. and T. Nishikawa, 1977. Alpine communities of the northern Taisetsumountain (2). *Syntaxonomy of plant communities. Reports of the Taisetsuzan Institute of Science, Asahikawa College Hokkaido University of Education* 12:1-26.
- Ito, K., L. T. Tuok, T. Takei, and T. Shibuya, 1979. *Forest vegetation of Mt. Soranuma, Prov. Ishikari, Hokkaido*. 156 pp. Sapporo Forestry District Office, Sapporo.
- Kaji, M., 1982. 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. *Bulletin of the Tokyo University Forests* 72:31-121.
- Kashimura, T., 1974. Ecological study on the montane forest in the southern Tohoku district of Japan. *Ecological Review* 18:1-56.
- Kira, T., 1977. Forest vegetation of Japan. In: Shidei, T. and T. Kira (eds.), *Primary productivity of Japanese forests*, pp. 1-9, University of Tokyo Press, Tokyo.
- Kobayashi, K., 1971. Phytosociological studies on the scrub of dwarf pine (*Pinus pumila*) in Japan. *Journal of Science of the Hiroshima University, Series B, Division 2 (Botany)* 14:1-52.
- Kojima, S., 1979. Biogeoclimatic zones of Hokkaido Island, Japan. *Journal of the College of Liberal Arts, Toyama University, Japan (Natural Science)* 12:97-141.
- Kojima, S., 1980. *Vegetation and soil of the headwater area of the Tokachi River, Hokkaido, Japan (II)*. 130 pp. Hokkaido Electric Company, Sapporo.
- Kojima, S., 1982. *Vegetation and soil of the headwater area of the Shizunai River, Hokkaido, Japan*. 122 pp. Hokkaido Electric Company, Sapporo.
- Kojima, S., 1983. Phytogeocoenoses of the montane *Abies sachalinensis* biogeoclimatic zone in

- Kitami district, Hokkaido, Japan. I. Analysis of coniferous forest phytogeocoenoses. *Journal of the College of Liberal Arts, Toyama University* 16:173-281.
- Kojima, S., 1991. Classification and ecological characterization of coniferous forest phytogeocoenoses of Hokkaido, Japan. *Vegetatio* 96:25-42.
- Lavrenko, E. M. and V. B. Sochava, 1954. *Geobotanicheskaya Karta SSSR. Mashtab 1:4,000,000. Akademiya Nauk Coyuza SSSR, Leningrad.*
- Liu, T.-S., 1971. A monograph of the genus *Abies*. 608 pp. Department of Forestry National Taiwan University, Taipei.
- Maeda, T., K. Miyakawa, S. Asanuma, S. Kobayashi, N. Kaneda, and S. Shioda, 1977. Forest vegetation. In: Japanese Technological Association of Forestry (ed.), *The report on multidisciplinary investigation of the upper region of the Ishikari River*. pp. 15-88. Asahikawa Forestry District Office, Asahikawa.
- Maekawa, F., 1974. General geography of Japan and its relationship to the flora. In: Numata, M. (ed.), *The flora and vegetation of Japan*, pp. 2-20, Kodansha, Tokyo.
- Miyawaki, A (ed.), 1987. *Vegetation of Japan. Vol. 8. Tohoku*. 605 pp. + appendices. Shibundo, Tokyo.
- Miyawaki, A (ed.), 1988. *Vegetation of Japan. Vol. 9. Hokkaido*. 563 pp. + appendices. Shibundo, Tokyo.
- Miyawaki, A., S. Okuda, and R. Huijiwra (eds.), 1994. *Handbook of Japanese Vegetation. New Revised Edition*. 910 pp. Shibundo, Tokyo.
- Nakamura, Y., 1987a. *Fagus crenata*-Waelder. In: Miyawaki, A. (ed.), *Vegetation of Japan, Vol 8, Tohoku*, pp. 183-191. Shibundo, Tokyo.
- Nakamura, Y., 1987b. Subalpine Naderwaelder. In: Miyawaki, A. (ed.), *Vegetation of Japan, Vol 8, Tohoku*, pp. 342-347. Shibundo, Tokyo.
- Nakamura, Y., 1988. Subalpine Nadelwaelder. In: Miyawaki, A. (ed.), *Vegetation of Japan, Vol 9, Hokkaido*, pp. 307-313. Shibundo, Tokyo.
- Nakamura, Y., M. M. Grandtner and N. Villeneuve, 1994. Boreal and oroboreal coniferous forests of eastern North America and Japan. In: Miyawaki, A., K. Iwatsuki and M. M. Grandtner (eds.), *Vegetation in eastern North America*, pp. 121-154. University of Tokyo Press, Tokyo.
- Nozaki, R. and K. Okutomi, 1990. Geographical distribution and zonal interpretation of intermediate-temperate forests in eastern Japan. *Japanese Journal of Ecology* 40:57-69.
- Ohno, K., 1990. A vegetation-ecological approach for the evaluation and classification of vegetation regions in Hokkaido, northern Japan. *Bulletin of the Institute of Environmental Science and Technology, Yokohama National University* 16:197-215.
- Ohno, K., 1991. A vegetation-ecological approach to the classification and evaluation of potential natural vegetation of the *Fagetea crenatae* region in Tohoku (northern Honshu), Japan. *Ecological Research* 6:29-49.
- Okitsu, S., 1987a. *Betula ermanii* zone. In: Ito, K. (ed.), *Vegetation of Hokkaido*, pp. 168-199, Hokudai Tosho Kankoukai, Sapporo.

- Okitsu, S., 1987b. *Pinus pumila* zone. In: Ito, K. (ed.), *Vegetation of Hokkaido*, pp. 129-167, Hokudai Tosho Kankoukai, Sapporo.
- Okitsu, S., 1993. The establishment and phytogeographical comparison of the needle-leaved and deciduous-broadleaved mixed forest of Hokkaido, northern Japan, inferred from the *Pinus koraiensis*-deciduous-broadleaved mixed forest of the Sikhote-Alin' Range, Primorie. *Geographical Review of Japan* 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* 30:33-44.
- Okitsu, S., 1996. Forest geography and establishment processes of the *Picea jezoensis*-*Abies sachalinensis* forest of southern Sakhalin. *Vegetation Science* 13:25-35.
- Okitsu, S., 1999a. Distribution of the forests of the boreal zone of northeastern Asia and conditions for the establishment of the forest boundaries. *Vegetation Science* 16:83-97.
- Okitsu, S., 1999b. Present conditions for the coexistence of *Picea jezoensis* and *Larix gmelinii* on the Schmidt Peninsula, northernmost Sakhalin, Far East Russia, and the deduced conditions for their past coexistence in Hokkaido during the Last Glacial Age. *Japanese Journal of Historical Botany* 7:3-10.
- Okitsu, S., 1999c. Phytogeography of the vegetation of Mt. Taisetsu, central Hokkaido, northern Japan. *Actinia* 12:103-112.
- Okitsu, S. and K. Ito, 1984. Vegetation dynamics of the Siberian dwarf pine (*Pinus pumila* Regel) in the Taisetsu mountain range, Hokkaido, Japan. *Vegetatio* 58:105-113.
- Okitsu, S. and K. Ito, 1989. Conditions for the development of the *Pinus pumila* zone of Hokkaido, northern Japan. *Vegetatio* 84:127-132.
- Saito, K., 1979. A note on subalpine coniferous forests in north Honshu, Japan. *Bulletin of Yokohama Phytosociological Society, Japan* 16:177-188.
- Sasaki, Y., 1970. Versuch zur Systematischen und Geographischen Gliederung der Japanischen Buchenvald gesellschaften. *Vegetatio* 20:214-249.
- Shidei, T., 1974. Forest vegetation zones. In: Numata, M. (ed.), *The flora and vegetation of Japan*, pp. 87-108, Kodansha, Tokyo.
- Shimano, K., 1998. What prevents beech (*Fagus crenata*) from regenerating in Pacific Ocean type of beech forest? *Journal of Phytogeography and Taxonomy* 46:1-21.
- Shimano, K. and T. Masuzawa, 1998. Effects of snow accumulation on survival of beech (*Fagus crenata*) seed. *Plant Ecology* 134:235-241.
- Song, J. S., 1988. Phytosociological study of the mixed coniferous and deciduous broad-leaf forests in south Korea. *Hikobia* 10:145-156.
- Song, J. S., 1992. A comparative phytosociological study of the subalpine coniferous forests in northeastern Asia. *Vegetatio* 98:175-186.
- Sugita, H., 1992. Ecological geography of the range of the *Abies mariesii* forest in northern Honshu, Japan, with special reference to the physiographic conditions. *Ecological Research* 7:119-132.

- Sugawara, K., 1978. Ecological study of the *Abies firma* forest in the northern limit of Japan. *Bulletin of the Miyagi Agricultural College* 4:3-68.
- Suzuki, S., 1987a. *Abies firma*-*Fagus japonica*-*Waelder*. In: Miyawaki, A. (ed.), *Vegetation of Japan*, Vol 8, Tohoku, pp. 191-196. Shibundo, Tokyo.
- Suzuki, S., 1987b. *Ersatzgesellschaften des Fagetea crenatae*-Gebietes. In: Miyawaki, A. (ed.), *Vegetation of Japan*, Vol 8, Tohoku, pp. 299-311. Shibundo, Tokyo.
- Suzuki, S., 1988. *Abies sachalinensis*-*Quercus mongolica* var. *grosseserrata*-*Waelder*. In: Miyawaki, A. (ed.), *Vegetation of Japan*, Vol 9, Hokkaido, pp. 170-176. Shibundo, Tokyo.
- Takeda Y. and A. Ikuta, 1986. A phytosociological study on summer green broad leaf forests of the Pacific side region of the Tohoku district, Japan. *Bulletin of the Faculty of Education, Kobe University* 76:21-55.
- Takeda, Y., S. Nakanishi and D. Choe, 1994. Phytosociological study on natural summer-green forests in Korea. *Ecological Research* 9:21-32.
- Tatewaki, M., 1941. Plant communities in the middle part of Etof Island. I. Hokkaido *Ringyo-Kaiho* 39:10-14.
- Tatewaki, M., 1943. Phytosociological study on the *Picea glehnii* forest. *Research Bulletins of the College Experiment Forests, Hokkaido Imperial University* 13(2):1-181 + 20 plates.
- Tatewaki, M., 1957. Geobotanical studies on the Kurile Islands. *Acta Horti Gotoburgensis* 21:43-123.
- Tatewaki, M., 1958a. Forest ecology of the islands of the north pacific Ocean. *Journal of the Faculty of Agriculture, Hokkaido University* 50:371-486 + 50 plates.
- Tatewaki, M., 1958b. Forest ecological study. In: Sapporo Municipal Education Board (ed.), *Natural scientific studies of Maruyama*, pp. 3-54. Sapporo Municipal Education Board, Sapporo.
- Tatewaki, M., 1961a. Vegetation of the forests in the vicinity of Lake Shikotsu, Prov. Iburi, Hokkaido. *Tatewaki's Iconography of vegetation of the natural forest in Japan VIII*. 208 pp. + 20 plates. Department of Botany, Faculty of Agriculture, Hokkaido University, Sapporo.
- Tatewaki, M., 1961b. Vegetation of the deciduous broad-leaved forest along the Ochotsk Sea, Prov. Kitami, Hokkaido. *Tatewaki's Iconography of vegetation of the natural forest in Japan VI*. 96 pp. + 14 plates. Kitami Forestry District Office, Kitami.
- Tatewaki, M., 1963. Alpine plants in Hokkaido. *Science Reports of the Tohoku University, Fourth Series, Biology* 29:165-188.
- Tatewaki, M., 1967. Distribution of alpine plants in northern Japan. In: Wright, Jr. H. E. and W. H. Osburn (eds.), *Arctic and alpine environments*, pp. 119-136. Indiana University Press, Indiana.
- Tatewaki, M. and T. Igarashi, 1971. Forest vegetation in the Teshio and Nakagawa District Experiment Forests of Hokkaido University, Prov. Teshio, N. Hokkaido, Japan. *Research Bulletins of the College Experiment Forests, College of Agriculture, Hokkaido University* 28:1-129 + plate XX.
- Tatewaki, M. and T. Igarashi, 1973. Botanical survey on the Nopporo National Forest, with special reference to the forest vegetation, Prov. Ishikari, Hokkaido, Japan. 355 pp. Sapporo

Regional Forestry Office. Sapporo.

Tatewaki, M., T. Uchida, T. Ishikawa, H. Suzuki, K. Kusunoki, Y. Katsui, and K. Takahashi, 1955. Sample plot investigation. In: Memoir of the Scientific investigations of the primeval forest in the headwater areas of the River Ishikari, Hokkaido, Japan. pp. 31-153. Asahikawa Forestry District Office, Asahikawa.

Tikhomirov, B. A., 1946. On the origin of the dwarf pine (*Pinus pumila* Rgl.) association. Materials on the history of the flora and vegetation of the USSR, Fasc. II, pp. 469-537. Moscow.

Tohyama, M. and Y. Mochida, 1978. Vegetation of the deciduous broad-leaved forest of eastern part of Iburi district in Hokkaido. In: Papers on Plant Ecology to the Memory of Dr. Kuniji Yoshioka pp.134-149. Sendai.

Yamanaka, M., K. Sugawara, and S. Ishikawa, 1988. A historical study of the *Abies mariesii* forest found in the montane zone in the South Hakkoda Mountains, Northern Japan. *Japanese Journal of Ecology* 38:147-157.

Yim, Y.-J., 1977. Distribution of forest vegetation and climate in the Korean Peninsula. IV. Zonal distribution of forest vegetation in relation to thermal climate. *Japanese Journal of Ecology* 27:269-278.

Watanabe, S., 1979. The subarctic summer green forest zone in the northeastern Asia. *Bulletin of Yokohama Phytosociological Society, Japan* 16:101-111.

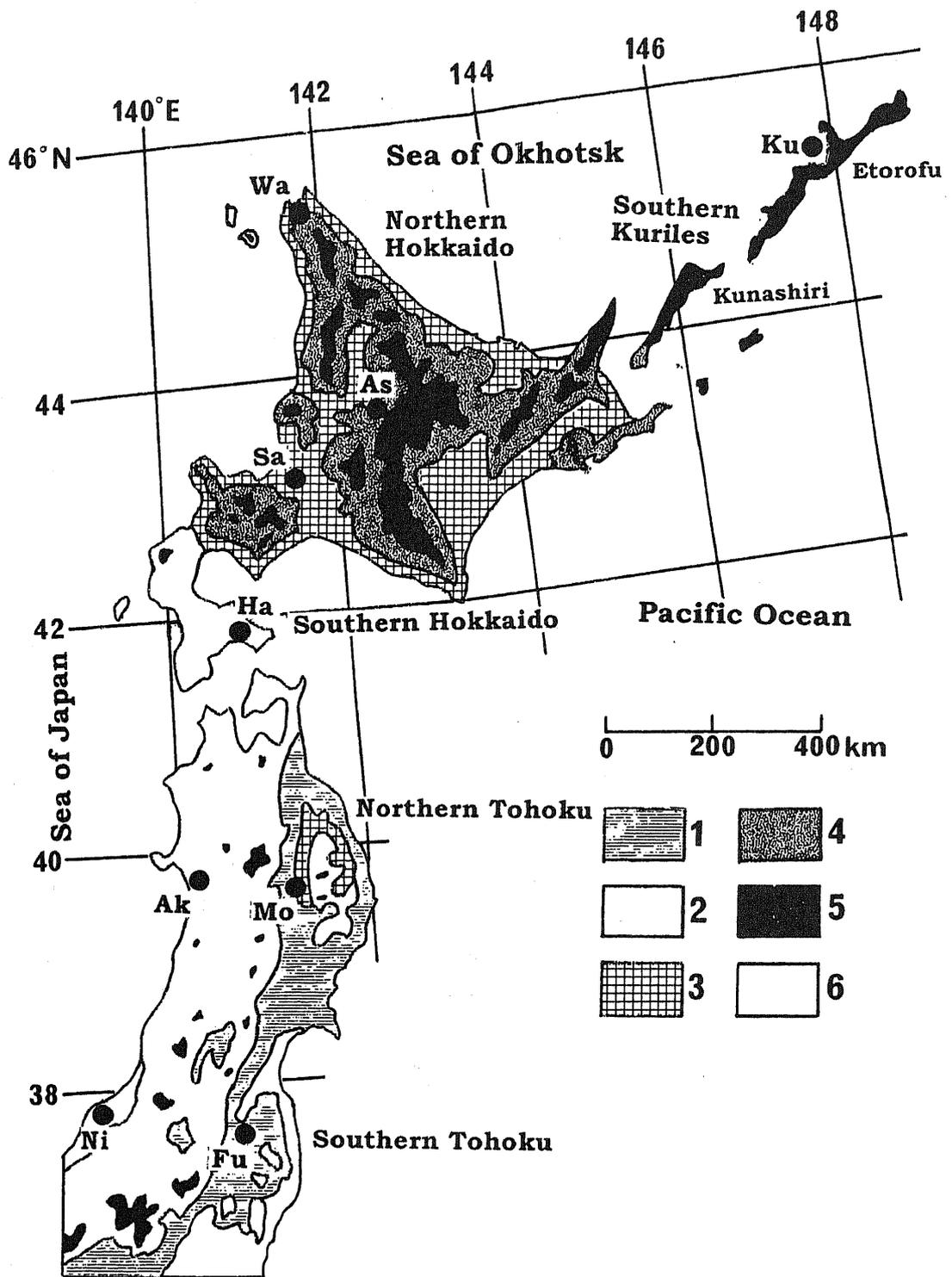


Fig. 1. Vegetation map of northern Japan including southern Kuriles. Compiled and simplified from Nozaki and Okutomi (1990) for Tohoku, from Ohno (1990) for Hokkaido, and from Lavrenko and Sochava (1954) for southern Kuriles.

1: *Fagus japonica* forest and *Quercus serrata* forest, 2: *Fagus crenata* forest, 3: *Quercus mongolica* forest, 4: *Abies sachalinensis*-*Quercus mongolica* forest, 5: Boreal forests including subalpine forests for Hokkaido and southern Kuriles, and subalpine forests for Tohoku. Major dominants in Hokkaido and Kunashiri are *Picea jezoensis*-*Abies sachalinensis* forest and *Picea glehnii* forest, while in Etorofu are *Betula ermanii* forest and *Larix gmelinii* forest.

The dots with abbreviation show the cities of which climatic conditions are presented in Table 1. Fu: Fukushima, Ni: Niigata, Mo: Morioka, Ak: Akita, Ha: Hakodate, SA: Sapporo, As: Asahikawa, Wa: Wakkanai, Ku: Kuril'sk.

Table 1. Climatic conditions at various localities in northern Japan and southern Kuriles. (T)=average temperature (°C); (P)=precipitation (mm). Data from Rika Nenpyo (Japanese) (ed. Tokyo Astronomical Observatory, University of Tokyo), Maruzen, 1983; based on figures for the period 1951-1980, except for the data for Kuril'sk; from the data in The Forest of Kuriles (Japanese) (ed. Obihiro Forestry Agency, 1959); based on figures for the period 1903-1940. The locations of the regions and cities are presented in Fig. 1.

		Month												Annual mean /total
		J	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D	
Southern Tohoku														
Fukushima	(T)	1.0	1.5	4.7	11.1	16.4	19.9	23.6	24.9	20.4	14.2	8.6	3.7	12.5
	(P)	55	50	69	72	82	123	153	125	158	105	61	56	1108
Niigata	(T)	2.0	2.2	4.9	10.7	15.9	20.0	24.2	25.7	21.4	15.5	9.9	4.9	13.1
	(P)	197	129	109	96	91	118	195	155	153	151	189	241	1822
Northern Tohoku														
Morioka	(T)	-2.5	-1.8	1.6	8.3	13.9	17.9	21.8	22.8	18.0	11.6	5.6	0.4	9.8
	(P)	65	57	88	97	91	121	170	165	155	108	91	75	1287
Akita	(T)	-0.5	-0.3	2.7	8.8	14.1	18.5	22.6	24.0	19.4	13.1	7.3	2.3	11.0
	(P)	135	99	107	139	117	128	188	186	180	161	176	171	1787
Southern Hokkaido														
Hakodate	(T)	-3.6	-3.2	0.4	6.4	11.1	15.1	19.3	21.2	17.2	11.3	4.9	-0.6	8.3
	(P)	71	62	70	83	80	92	107	153	166	106	91	78	1157
Sapporo	(T)	-4.9	-4.2	-0.4	6.2	12.0	15.9	20.2	21.3	16.9	10.6	4.0	-1.6	8.0
	(P)	114	92	78	65	59	76	80	131	142	115	104	101	1158
Northern Hokkaido														
Asahikawa	(T)	-8.5	-7.7	-2.8	4.7	11.5	16.2	20.3	20.4	15.2	8.5	1.5	-4.4	6.3
	(P)	80	64	62	65	74	78	119	168	134	104	116	95	1158
Wakkanai	(T)	-5.7	-5.6	-1.6	4.3	8.7	12.4	16.8	18.9	16.4	10.6	3.2	-2.3	6.3
	(P)	108	71	64	59	76	76	112	111	136	126	125	123	1187
Southern Kuriles														
Kuril'sk	(T)	-5.5	-6.8	-4.3	1.4	5.3	9.1	13.6	16.0	13.4	8.9	3.2	-2.2	4.3
	(P)	92	53	58	69	79	60	79	108	103	114	134	108	1057

Table 2. Major forests in northern Japan including southern Kuriles and their geographical distribution.

Major forests	Geographical region*				
	ST	NT	SH	NH	SK
Cool temperate forest zone					
<i>Fagus japonica</i> forest	++	+	.	.	.
<i>Quercus serrata</i> forest	++	++	+	.	.
<i>Fagus crenata</i> forest	++	++	++	.	.
<i>Quercus mongolica</i> forest	+	+	++	++	+
<i>Abies sachalinensis</i> - <i>Quercus mongolica</i> forest	.	.	+	++	+
Boreal forest zone					
<i>Picea jezoensis</i> - <i>Abies sachalinensis</i> forest	.	.	+	++	++
<i>Picea glehnii</i> forest**	.	+	+	++	+
<i>Larix gmelinii</i> forest	+
Subalpine forests					
<i>Abies mariesii</i> forest	+	+	.	.	.
<i>Betula emanii</i> forest	+	+	++	++	++
<i>Pinus pumila</i> thicket	+	+	+	++	++

*: ST; southern Tohoku, NT; northern Tohoku, SH; southern Hokkaido, NH; northern Hokkaido, SK; southern Kuriles
 **: *Picea glehnii* forest of northern Tohoku is merely an isolated small population on Mt. Hayachine (Ishizuka 1961)
 ++: abundantly occurs, +: scarcely or only sporadically occurs, .: absent

Table 3. Major woody species of *Fagus japonica* forests in northern Japan. The figures mean the coverage by Braun-Blanquet's scale.

Region*	ST	ST	NT	NT
	1	2	3	4
<i>Fagus japonica</i>	5	4	4	3
<i>Acer mono</i>	+	1	+	1
<i>Carpinus laxiflora</i>	+	2	1	.
<i>Styrax obassia</i>	1	+	+	.
<i>Rhododendron wadanum</i>	+	+	.	.
<i>Rhododendron semibarbatum</i>	+	1	.	.
<i>Rhododendron kaempferi</i>	+	+	.	.
<i>Alnus firma</i>	+	+	.	.
<i>Viburnum wrightii</i>	.	+	.	+
<i>Quercus mongolica</i>	.	.	1	1
<i>Acer rufinerve</i>	.	.	1	1
<i>Hamamelis japonica</i>	.	.	+	+
<i>Abies firma</i>	1	.	.	.
<i>Clethra barbinervis</i>	+	.	.	.
<i>Quercus serrata</i>	.	.	1	.
<i>Betula grossa</i>	.	.	1	.
<i>Carpinus cordata</i>	.	.	+	.
<i>Acanthopanax divaricatus</i>	.	.	+	.
<i>Acer micranthum</i>	.	.	+	.
<i>Fagus crenata</i>	.	.	.	+
<i>Magnolia obovata</i>	.	.	.	+
<i>Tilia japonica</i>	.	.	.	+
<i>Betula maximowicziana</i>	.	.	.	2
<i>Prunus sargentii</i>	.	.	.	+
<i>Acer japonicum</i>	.	.	.	1
<i>Lindera umbellata</i>	.	.	.	1
<i>Sasa morpha borealis</i>	4	.	1	1
<i>Sasa palmata</i>	.	.	2	.

*: ST; southern Tohoku, NT; northern Tohoku
 **: 1; Abukuma mountains (Kashimura 1974), 2; central Ou mountains (Kashimura 1974), 3; Miyagi prefecture (Sugawara 1978), 4; Iwate prefecture (Ishizuka et al. 1992)

Table 4. Major woody species of *Quercus serrata* forests in northern Japan. The figures and the + show the coverage by Braun-Blanquet's scale.

Region*	ST	ST	ST	ST	ST	ST	NT	NT	SH	SH
Running no.**	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
<i>Quercus serrata</i>	4	5	4	4	4	4	4	5	3	3
<i>Quercus mongolica</i>	3	.	1	+	+	1	1	.	2	2
<i>Rhus trichocarpa</i>	.	+	1	+	+	1	+	.	+	+
<i>Castanea crenata</i>	2	1	2	1	.	.	+	.	.	.
<i>Acer palmatum</i>	.	2	+	.	.	2	+	2	.	.
<i>Acer mono</i>	.	.	1	2	1	.	.	.	+	+
<i>Sorbus japonica</i>	+	.	.	+	1	.	.	.	+	+
<i>Prunus verecunda</i>	1	+	.	1	1	1
<i>Viburnum dilatatum</i>	+	.	.	+	.	2	+	2	.	.
<i>Magnolia obovata</i>	.	+	.	1	+	.	.	.	1	+
<i>Eunonymus oxphyllus</i>	.	+	.	1	1	.	.	.	+	+
<i>Irex crenata</i>	2	+	+	2
<i>Viburnum wrightii</i>	+	.	+	1	1
<i>Prunus grayana</i>	.	1	+	+	.	.	.	1	.	.
<i>Clethra barbinervis</i>	.	.	+	1	+	1
<i>Lindera umbellata</i>	2	3	+
<i>Eunonymus alatus</i>	+	+	.	+
<i>Cephalotaxus harringtonia</i>	+	.	1	+
<i>Rhododendron kaempferi</i>	.	.	+	.	.	.	1	2	.	.
<i>Aucuba japonica</i>	1	+
<i>Acer sieboldianum</i>	.	+	.	+
<i>Carpinus tshonoskii</i>	.	+	.	.	.	2
<i>Acer rufinerve</i>	+	2	.	.
<i>Carpinus laxiflora</i>	+	+	.	.
<i>Prunus sargentii</i>	3	5
<i>Kalopanax pictus</i>	1	+
<i>Carpinus cordata</i>	1	+
<i>Fraxinus lanuginosa</i>	+	1
<i>Magnolia kobus</i>	+	+
<i>Morus bombycis</i>	+	+
<i>Sasamorpha borealis</i>	3	3

*: ST; southern Tohoku, NT; northern Tohoku, SH; southern Hokkaido

** : 1; Kaminoyama, central Ou mountains (Kashimura 1974),
 2; Nagahama, central Ou mountains (Kashimura 1974), 3; Nakaji, central
 Ou mountains (Kashimura 1974), 4, 5; Irisawa, central Ou mountains
 (Kashimura 1974), 6; Kazundaira, Abukuma mountains (Kashimura 1974),
 7, 8; Iwate prefecture (Miyawaki 1987), 9, 10; Iburi district (Tohyama and Mochida 1978)

Table 5. Major woody species of *Fagus crenata* forests in northern Japan. The figures in the table mean the coverage by Braun-Blanquet's scale.

Type Region* Running no.**	Pasific side					Sea of Japan side				
	ST	ST	ST	ST	NT	ST	ST	NT	NT	SH
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
<i>Fagus crenata</i>	4	3	4	5	5	5	4	5	5	5
<i>Viburnum furcatum</i>	1	1	+	2	.	1	+	4	1	2
<i>Quercus mongolica</i>	1	3	1	2	1	1	1	.	.	.
<i>Acer japonicum</i>	.	1	+	+	+	.	.	+	1	1
<i>Acer palmatum</i>	2	.	+	+	.	+	1	.	.	+
<i>Lindera umbellata</i>	.	.	2	2	+	1	.	+	+	1
<i>Rhus trichocarpa</i>	.	.	+	.	+	.	.	+	+	.
<i>Prunus grayana</i>	.	.	1	+	.	+	.	.	+	.
<i>Acer mono</i>	.	.	+	+	.	.	1	.	.	2
<i>Hydrangea paniculata</i>	.	.	.	+	+	+	.	.	.	1
<i>Kalopanax pictus</i>	.	.	.	2	+
<i>Clethra barbinervis</i>	.	1	1	1
<i>Rhododendron kaempferi</i>	.	1	.	2
<i>Fraxinus lanuginosa</i>	.	.	1	+	+
<i>Rhododendron semibarbatum</i>	.	.	.	+	+
<i>Acanthopanax sciadophylloides</i>	.	.	+	+	+
<i>Carpinus laxiflora</i>	.	.	+	1	+
<i>Acer sieboldianum</i>	.	.	1	1	+
<i>Styrax obassia</i>	.	.	+	+	+	+
<i>Acer rufinerve</i>	.	.	1	1	1	.	+	.	.	.
<i>Ilex macropoda</i>	.	.	+	.	1
<i>Cornus controversa</i>	.	.	+	+
<i>Ilex macropoda</i>	.	.	+	.	1
<i>Ilex macropoda</i>	.	.	+	.	1
<i>Betula grossa</i>	.	.	.	+	1
<i>Viburnum wrightii</i>	.	.	.	+	+
<i>Sorbus alnifolia</i>	.	.	+	1	.	+
<i>Magnolia obovata</i>	.	.	.	+	+	.	1	.	.	.
<i>Sasa palmata</i>	.	.	5	3
<i>Sasamorpha borealis</i>	5	3	+	.
<i>Sorbus commixta</i>	1	.	1	+
<i>Irex crenata</i>	1	.	.	.	+
<i> Aucuba japonica</i>	2	.	1	1	.
<i>Cephalotaxus harringtonia</i>	+	+	.
<i>Irex leucoclata</i>	+	+
<i>Magnolia salicifolia</i>	1	+	.
<i>Sasa kurilensis</i>	3	4	5

*:ST; southern Tohoku, NT; northern Tohoku, SH; southern Hokkaido

** : 1; Mt. Mantaro, Abukuma mountains (Kashimura 1974), 2; Mt. Hanazuka, Abukuma mountains (Kashimura 1974), 3, 4; Mt. Zao (Takeda and Ikuta 1986), 5; Miyako city, Iwate prefecture (Takeda and Ikuta 1986), 6, 7; Tadami (Miyawaki 1987), 8; Akita city (Miyawaki 1987), 9; Mt. Iwaki (Miyawaki 1987), 10; Hiyama (Miyawaki 1987)

Table 6. Major woody species of *Quercus mongolica* forests in northern Japan. The figures mean the coverage by Braun-Blanquet's scale.

Region*	NT	NT	SH	SH	SH	SH	SH	NH	NH	NH
Running no. **	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
<i>Quercus mongolica</i>	4	4	5	4	3	5	4	5	5	5
<i>Kalopanax pictus</i>	+	.	+	1	2	2	2	2	+	.
<i>Acer mono</i>	.	+	2	+	2	.	2	+	1	1
<i>Acer japonicum</i>	1	2	+	.	.	+	+	.	+	.
<i>Tilia japonica</i>	+	+	+	+	2	.	+	.	.	.
<i>Fraxinus lanuginosa</i>	+	2	+	+	2	.	+	.	.	.
<i>Sorbus alnifolia</i>	2	.	+	.	.	+	+	.	+	.
<i>Prunus sargentii</i>	1	+	.	+	.	.	.	+	+	+
<i>Carpinus cordata</i>	+	3	+	.	+	.
<i>Magnolia obovata</i>	.	+	1	.	.	.	+	.	+	.
<i>Rhus trichocarpa</i>	+	.	1	+	+
<i>Cornus controversa</i>	.	+	+	.	.	.	+	.	.	+
<i>Prunus ssiiori</i>	.	.	+	.	+	.	+	.	+	.
<i>Acer palmatum</i>	.	.	+	+	3	.	+	+	.	.
<i>Maackia amurensis</i>	1	+	.	+	+	.
<i>Abies sachalinensis</i>	1	1	.	.	+
<i>Magnolia kobus</i>	.	.	+	+	.	.	+	.	.	.
<i>Fagus crenata</i>	2	+
<i>Viburnum furcatum</i>	2	1
<i>Viburnum wrightii</i>	1	+
<i>Corylus sieboldiana</i>	+	+
<i>Acer rufinerve</i>	+	+
<i>Morus bombycis</i>	.	.	+	+	.	.
<i>Betula ermanii</i>	3	+
<i>Phellodendron amurense</i>	2	+
<i>Ulmus laciniata</i>	+	.	+	.	.	.
<i>Cephalotaxus harringtonia</i>	1	2	.	.	.
<i>Tilia maximowiziana</i>	1	+	.
<i>Ulmus propinqua</i>	+	1	.
<i>Sorbus commixta</i>	+	+
<i>Sasamorpha borealis</i>	1	5
<i>Sasa paniculata</i>	.	.	.	5	5	4	5	4	1	5

*: NT; northern Tohoku, SH; southern Hokkaido, NH; northern Hokkaido
 **: 1,2; Iwate prefecture (Takeda and Ikuta 1986), 3; Chitose (Tatewaki 1961a),
 4; Shiraoui (Tatewaki 1961a), 5; Shizunai (Kojima 1982), 6; Maruyama,
 Sapporo (Tatewaki 1958), 7; Nopporo (Tatewaki and Igarashi 1973),
 8, 9; Yobito, Abashiri (Tatewaki 1961b), 10; Teshio (Tatewaki and Igarashi 1971)

Table 7. Major woody species of *Abies sachalinensis*-*Quercus mongolica* forests in northern Japan (Miyawaki, 1988). The figures mean the coverage by Braun-Blanquet's scale.

Region*	SH	SH	SH	SH	NH	NH	NH	NH	NH	NH
Running no.**	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
<i>Abies sachalinensis</i>	2	4	3	3	3	2	2	4	3	3
<i>Quercus mongolica</i>	3	3	3	4	3	5	4	2	4	2
<i>Acer mono</i>	1	+	2	+	2	2	2	2	1	2
<i>Tilia japonica</i>	1	1	+	+	1	1	1	1	2	2
<i>Betula ermanii</i>	3	+	1	.	+	.	+	1	+	+
<i>Picea jezoensis</i>	.	+	4	1	2	.	+	1	+	+
<i>Viburnum furcatum</i>	1	1	3	+	2	+	2	5	.	.
<i>Acer japonicum</i>	5	.	3	5	5	+	2	.	.	.
<i>Sorbus commixta</i>	.	+	2	+	.	+	.	1	1	+
<i>Magnolia obovata</i>	+	1	1	.	.	+	.	.	.	+
<i>Kalopanax pictus</i>	.	+	.	.	+	.	1	1	4	3
<i>Sorbus alnifolia</i>	1	+	.	+	+	+
<i>Ulmus laciniata</i>	.	1	1	1	.	.	1	.	.	.
<i>Fraxinus lanuginosa</i>	.	+	.	+	.	.	2	+	.	+
<i>Prunus ssiori</i>	.	+	1	.
<i>Carpinus cordata</i>	.	+	2	.	.	.
<i>Tilia maximowicziana</i>	+	+	1
<i>Euonymus alatus</i>	+	1
<i>Acer ukurunduense</i>	.	.	+	+	+	.
<i>Prunus maximowiczii</i>	.	.	.	1	.	.	.	1	+	.
<i>Acer palmatum</i>	.	.	.	+	.	.	+	.	.	+
<i>Cornus controversa</i>	.	.	.	+	+	.	.	.	+	+
<i>Alnus hirsuta</i>	.	.	.	1	.	.	+	.	+	.
<i>Prunus sargentii</i>	2	1
<i>Sasa kurilensis</i>	1	2	.	+	.	.	1	.	.	.

*: SH; southern Hokkaido, NH; northern Hokkaido

** : 1; Esashi, 2, 3; Sapporo, 4; Shimukappu, 5, 6; Horokanai, 7; Akan, 8; Sarufutsu, 9, 10; Kushiro

Table 8. Major woody species of *Picea jezoensis*-*Abies sachalinensis* forests in northern Japan. The figures mean the coverage by Braun-Blanquet's scale.

Region* Running no. **	SH	SH	SH	NH						
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
<i>Picea jezoensis</i>	4	4	4	5	5	4	3	4	3	4
<i>Abies sachalinensis</i>	3	1	3	2	3	4	4	3	4	1
<i>Sorbus commixta</i>	3	2	+	+	+	2	1	2	2	.
<i>Acer ukurunduense</i>	1	2	1	+	1	1	2	1	2	.
<i>Betula ermanii</i>	+	2	3	1	2	2	2	2	1	.
<i>Menziesia pentandra</i>	.	+	.	+	+	1	+	.	1	.
<i>Viburnum furcatum</i>	1	1	.	.	1	+
<i>Vaccinium smalii</i>	1	.	.	+	+	+	.	.	2	.
<i>Acanthopanax sciadophylloides</i>	+	+	+	1	.
<i>Acer mono</i>	+	+	1	+	.	1
<i>Hydrangea paniculata</i>	+	.	+	+	+
<i>Irex rugosa</i>	+	+
<i>Skimma japonica</i>	+	2	+
<i>Prunus ssiori</i>	.	+	+	.	.
<i>Rubus idaeus</i>	.	+	.	.	+
<i>Sambucus sieboldiana</i>	.	+	.	.	+
<i>Euonymus tricarpos</i>	.	+	.	+	+	+
<i>Tilia japonica</i>	.	.	1	+	.	1
<i>Picea glehnii</i>	1	.	.	.	4	.
<i>Daphne miyabeana</i>	+	+	.	.	.
<i>Kalopanax pictus</i>	+	.	1
<i>Vaccinium ovalifolium</i>	+	.	.	.	2	.
<i>Euonymus macropteris</i>	+	.	.	.	+	.
<i>Sasa senanensis</i>	.	.	4	4	4	5	5	5	.	.
<i>Sasa kurilensis</i>	5	4	4	4

*: SH; southern Hokkaido, NH; northern Hokkaido
 **: 1, 2; Mt. Soranuma, Sapporo Lake (Ito et al 1979), 3; Shizunai (Kojima 1982), 4; R. Ishikari (Tatewaki et al. 1955), 5; R. Ishikari (Maeda et al. 1977), 6, 7; R. Tokachi (Kojima 1980), 8; Mt. Shari (Kojima 1983), 9; Shirataki (Kojima 1983), 10; Teshio (Tatewaki and Igarashi 1971)

Table 9. Distribution of the major forests of northern Japan in the regions of northeastern Asia adjacent to northern Japan

Major forests	Region*					
	KO	NC	PR	SA	MA	KA
Cool temperate forest zone						
<i>Fagus japonica</i> forest
<i>Quercus serrata</i> forest	+
<i>Fagus crenata</i> forest
<i>Quercus mongolica</i> forest	+	+	+	.	.	.
<i>Abies sachalinensis</i> - <i>Quercus mongolica</i> forest**	+	+	+	.	.	.
Boreal forest zone						
<i>Picea jezoensis</i> - <i>Abies sachalinensis</i> forest***	+	+	+	+	.	+
<i>Picea glehnii</i> forest	.	.	.	+	.	.
<i>Larix gmelinii</i> forest	+	+	+	+	+	+
Subalpine forests						
<i>Abies mariesii</i> forest
<i>Betula ermanii</i> forest	+	+	+	+	+	+
<i>Pinus pumila</i> thicket****	+	+	+	+	+	+

*: KO; Korean Peninsula, NC; northeastern China, PR; Primorie, SA; Sakhalin, MA; Magadan, KA; Kamchatka Peninsula

** : *Pinus koraiensis* replaces *Abies sachalinensis* in the continental region

*** : *Abies nephrolepis* replaces *Abies sachalinensis* in KO, NC, PR

**** : The occurrence of the *Pinus pumila* thicket in MA is represented by the *Larix gmelinii* forest as a homology vegetation to the *Pinus pumila* thicket (Okitsu 1987b)

Arata Momohara* and Kiyohide Mizuno** : Habitat of Plants in the Late Pliocene Sedimentary Basin on Awaji Island, Central Japan

百原 新*・水野清秀** : 淡路島の後期鮮新世堆積盆地における植物の生育地

Abstract Late Pliocene plant macrofossil assemblages on Awaji Island, central Japan, were studied to reconstruct the habitat of plants and to complement the upper Pliocene biostratigraphy of the Osaka Group. The lower part of the Atago Formation yields many plants extinct from Japan and includes *Choerospondias axillaris* and *Reevesia* sp. that characterize the basal part of the Osaka Group in the Sennan area. Stratigraphic occurrence of plant fossils in the upper Pliocene on Awaji Island is very similar to that in the Sennan area. Sedimentary facies of fossil bearing beds were classified into three types, i.e., peat, massive silt, and stratified sand, and occurrence of plant taxa was compared between these types to reconstruct their habitat. *Glyptostrobus pensilis*, *Trapa* and Nymphaeaceae included in peat were growing in backmarshes in an alluvial plain. Plants common in massive silt, such as *Metasequoia glyptostroboides*, *Stewartia monadelphica*, *Sequoia* sp., and *Pseudolarix amabilis*, composed forests in wetlands and on sandbanks in an alluvial plain. Plants common in stratified sand, such as *Picea* sect. *Picea*, *Buxus microphylla*, and *Fagus microcarpa*, grew on fans and mountain slopes around a sedimentary basin.

Key Words : Biostratigraphy, Late Pliocene, Osaka Group, Plant macrofossil assemblages, Sedimentary facies

要 旨 これまでの大阪層群の上部鮮新統植物化石層序を補足するとともに、当時の植物の生育地を復元するために、淡路島の大型植物化石群を検討した。淡路島の大阪層群の基底部を構成する愛宕累層下部からは、日本からの絶滅種が多産する。この中には、泉南地域の大阪層群の基底部を特徴づけるチャンチンモドキやチャセンギリ属が含まれる。淡路島の上部鮮新統での植物化石の層位的産出状況は、泉南地域とよく類似している。植物の生育地を復元するために、植物化石群含有層の堆積相を泥炭層、塊状シルト、葉理の発達した砂層の3つに区分し、化石の産出状況を比較した。泥炭層に含まれるスイショウ、ヒシ属、スイレン科は沖積平野の後背湿地に生育し、塊状シルトに多く含まれるメタセコイア、ヒメシヤラ、セコイア属、イヌカラマツは沖積平野の自然堤防とその周辺の湿地に分布していた。一方、葉理の発達した砂層内に多く含まれるトウヒ属バラモミ節、ツゲ、ヒメブナは堆積盆周辺の扇状地や山地斜面に生育していたと考えられる。

キーワード : 大型植物化石群, 大阪層群, 後期鮮新世, 生層序, 堆積相

Introduction

Changes in the geographical distribution of plants in and around a sedimentary basin induced by environmental changes caused extinction and evolution of plants. Momohara (1994) showed that the habitat of respective plant species in and around a sedimentary basin was affected by the uplift of surrounding mountains and the relative sea level changes that continued since the late Pliocene. Plants living in the lowland,

such as *Metasequoia glyptostroboides*, became extinct from Japan probably due to the geomorphological changes in the last phase of the early Pleistocene in addition to the climatic deterioration (Momohara *et al.*, 1990). Reconstruction of past geomorphology and habitat of plants in and around a sedimentary basin is, thus, complementary to discuss floral changes since the late Pliocene.

Reconstruction of past plants' habitat is usually

*Department of Environmental Science, Faculty of Horticulture, Chiba University, Matsudo 648, Chiba 271-8510, Japan.

〒 271-8510 千葉県松戸市松戸 648 千葉大学園芸学部緑地・環境学科

**Osaka Center for Regional Geology, Geological Survey of Japan, Govt. Bldg. No.2 Bekkan, Otemae 4-1-67, Chuo-ku, Osaka 540-0008, Japan.

〒 540-0008 大阪市中央区大手前 4-1-67 大阪合同庁舎第2号別館 地質調査所大阪地域地質センター

based on the present ecology of extant plants. This analogy is, however, problematic for plants extinct from Japan. The flora of the late Pliocene includes abundant taxa extinct from Japan (Miki, 1948; Itihara, 1961; Momohara, 1992). Most of them are now confined to limited areas in China, and their relict status hardly represent their past ecological preference. The natural vegetation in China has mostly been damaged through the long human history, and an analogical argument based on plants in present lowland areas is impracticable due to the extensive and continued human activities. Besides, the late Pliocene flora includes many fossil species, and the ecology of their nearest living relatives is not necessarily the same as that of the fossil species.

Though ecology of present plant species is not applicable as an environmental indicator of fossil taxa, the spacial distribution of fossils in a sedimentary basin and a study of the depositional environments of fossil assemblages serve as keys for the reconstruction of past habitat of fossil plants. Suzuki (1976) compared the species composition of fossil assemblages with their distribution in the late Miocene and Pliocene sedimentary basin in Aizu Prefecture, northern Japan, and reconstructed the special and temporal change of plant communities in the sedimentary basin. Momohara (1994) recognized two kinds of sedimentary facies in fluvial deposits of the Osaka Group that include plant macrofossil assemblages, unstratified peaty silts with more or less autochthonous plants and well-stratified sandy sediments with plants transported from wide areas. Difference of the species composition between these two types of sedimentary facies partly reflects the distributional pattern of plant species in the sedimentary basin. Fossil assemblages in unstratified silt should consist of plants that have grown in and around the backmarsh in an alluvial plain, and those in sandy sediment should include plants growing on mountains far from the area of deposition (Momohara, 1994).

In this study, we will describe plant macrofossil assemblages in the late Pliocene of the Osaka Group on Awaji Island and will reconstruct habitat of plants from the sedimentary facies. The Osaka Group distributed in central Japan consists mainly of fluvial, lacustrine, and marine sediments that were deposited

continuously since the late Pliocene to the middle Pleistocene (Itihara, 1961). The magnetostratigraphy and the tephrostratigraphy of this group have been examined in detail, and the most detailed plant macrofossil biostratigraphy has been established among the Plio-Pleistocene strata in the world (Itihara, 1961; Momohara, 1994). The lowermost part of the Osaka Group, i.e., upper Pliocene, is distributed widely on Awaji Island (Mizuno, 1993), west of the Osaka Bay, and in the Sennan area, east of the bay (Fig. 1, Itihara *et al.*, 1975). Miki (1948, 1950, 1952, 1957 and 1960) reported plant macrofossil localities on Awaji Island, but did not describe locations or stratigraphy in detail. Our study aims to complement the plant biostratigraphy of the Osaka Group with materials from Awaji Island.

Litho- and tephrostratigraphy of the Osaka Group on Awaji Island

On Awaji Island the Osaka Group is composed of fluvial sediments including gravel, sand, and silt (Mizuno, 1993). The Osaka Group on the island is divided into northern (areas A–C in Fig. 1), middle (areas D–O), and southern (areas P and Q) parts. Because this group is distributed in isolated areas, stratigraphic subdivisions and volcanic ash layers in each area are named separately (Fig. 2, Mizuno, 1993).

The Osaka Group in the northern part of the island (areas A–C) reaches about 600m thick and is divided into the Toshima and Kariya Formations in the ascending order (Fig. 2, Mizuno, 1993). The Toshima Formation is divided into a lower part, mainly composed of alternating beds of sand and silt with occasional gravelly sediments and an upper part, consisting of overwhelming sand and gravel. The Kariya Formation is divided into a lower part of alternating beds of sand and silt and an upper part of sand and gravel.

The Osaka Group is widely distributed in the middle part of the island (areas D–O). It is about 450 m thick and is divided into the Atago and Goshikihama Formations in the ascending order. The Atago Formation is divided into a lower part mainly of gravel, a middle part of alternating beds of sand and silt, and an upper part mainly of sand and gravel. The Goshikihama Formation consists of well-sorted pebble-cobble

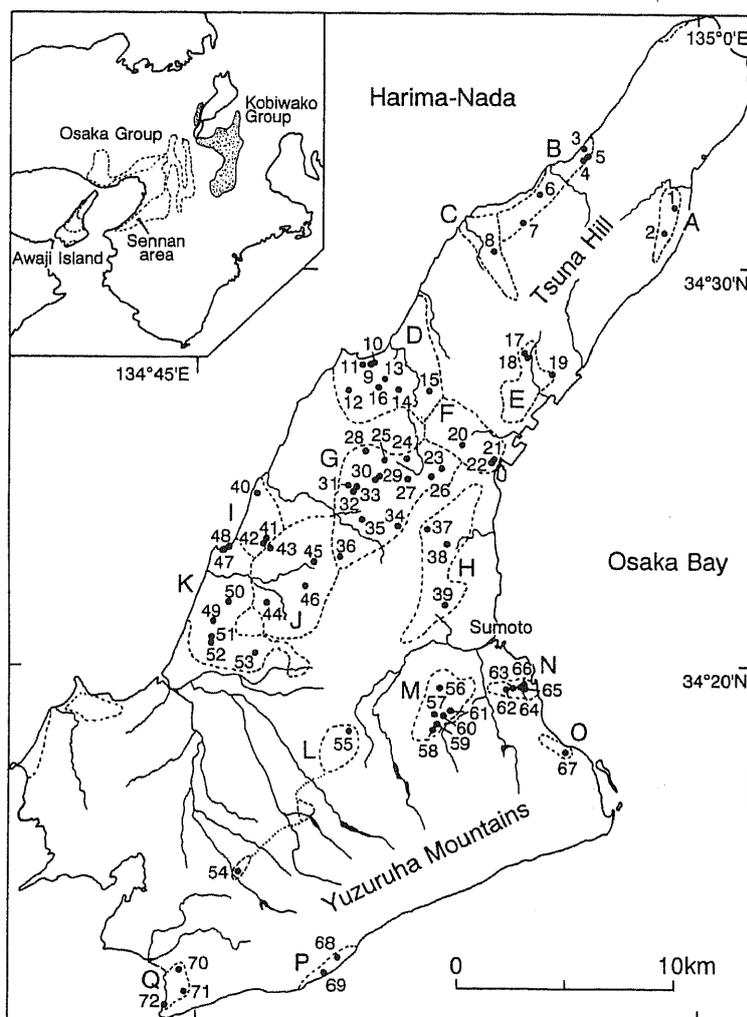


Fig. 1 Fossil localities (1–72) and the distribution of the Osaka Group (areas A – Q enclosed by broken line) on Awaji Island. (Ithihara *et al.*, 1975)

layers with prevalent silt and clay layers, and its gravel layers characteristically include abundant crystalline schist.

Based on volcanic ash layers and composition of gravel layers, the Osaka Group of the middle and the northern parts of the island can be correlated with each other (Mizuno, 1993). The Asano 1 Volcanic Ash Layer in the Toshima Formation corresponds to the Sako Volcanic Ash Layer of the Atago Formation, and the Asano 2 Volcanic Ash Layer to the Shitoori Volcanic Ash Layer (Fig. 2). The lower part of the Toshima Formation corresponds to the middle part of the Atago Formation, and the upper part of the

Toshima Formation to the upper part of the Atago Formation. The Kariya Formation can be correlated with the Goshikihama Formation based on the existence of crystalline schist in the gravel layers (Mizuno, 1993).

The Osaka Group in the southern part of the island (areas P and Q), named Yudani Formation, is more than 100m thick and mainly consists of sand and gravel (Fig. 2; Mizuno, 1993). The stratigraphic position of this formation is uncertain because of the lack of volcanic ash layers in this formation.

Some volcanic ash layers in the Osaka Group on Awaji Island can be correlated with those in the

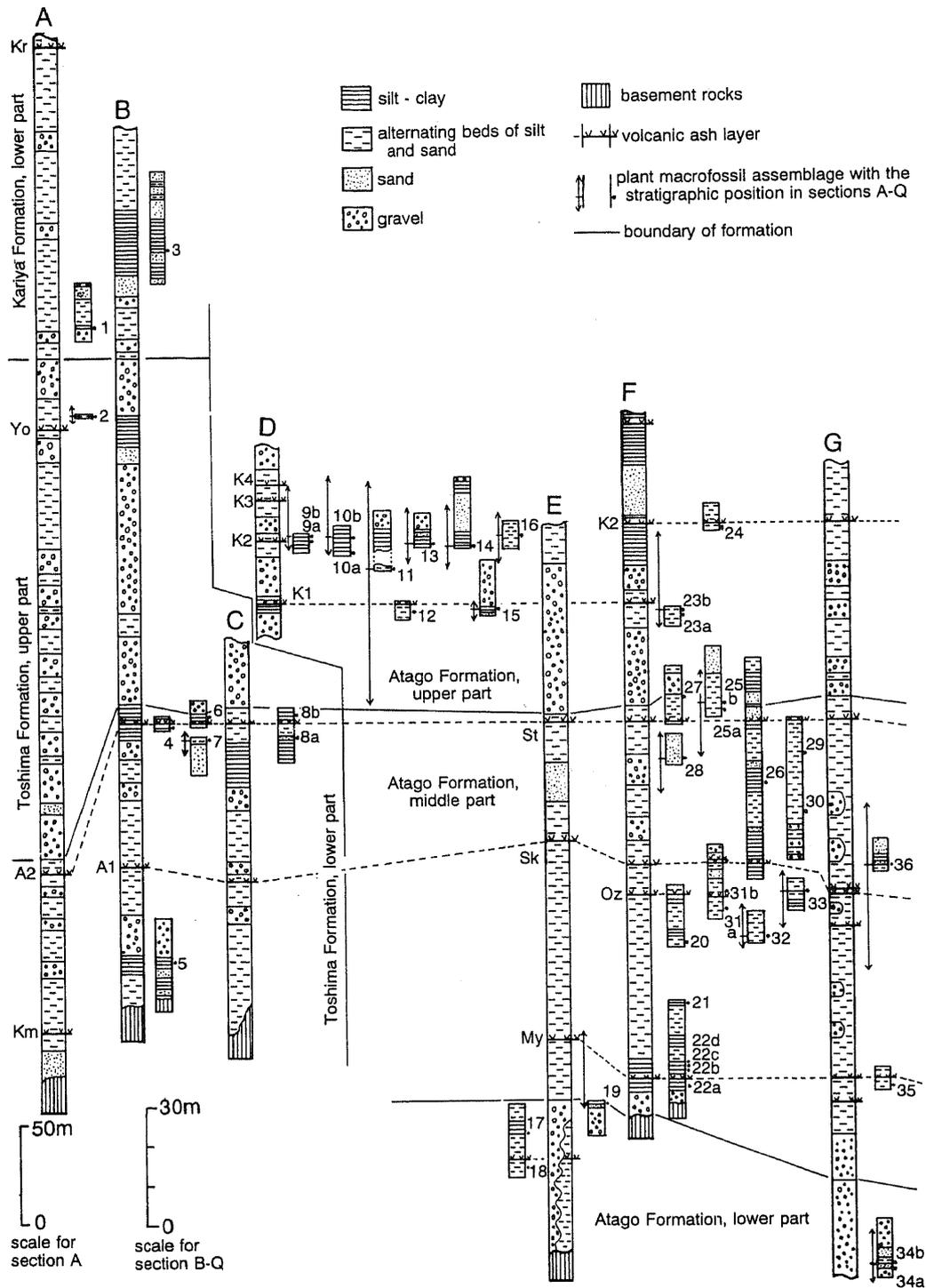
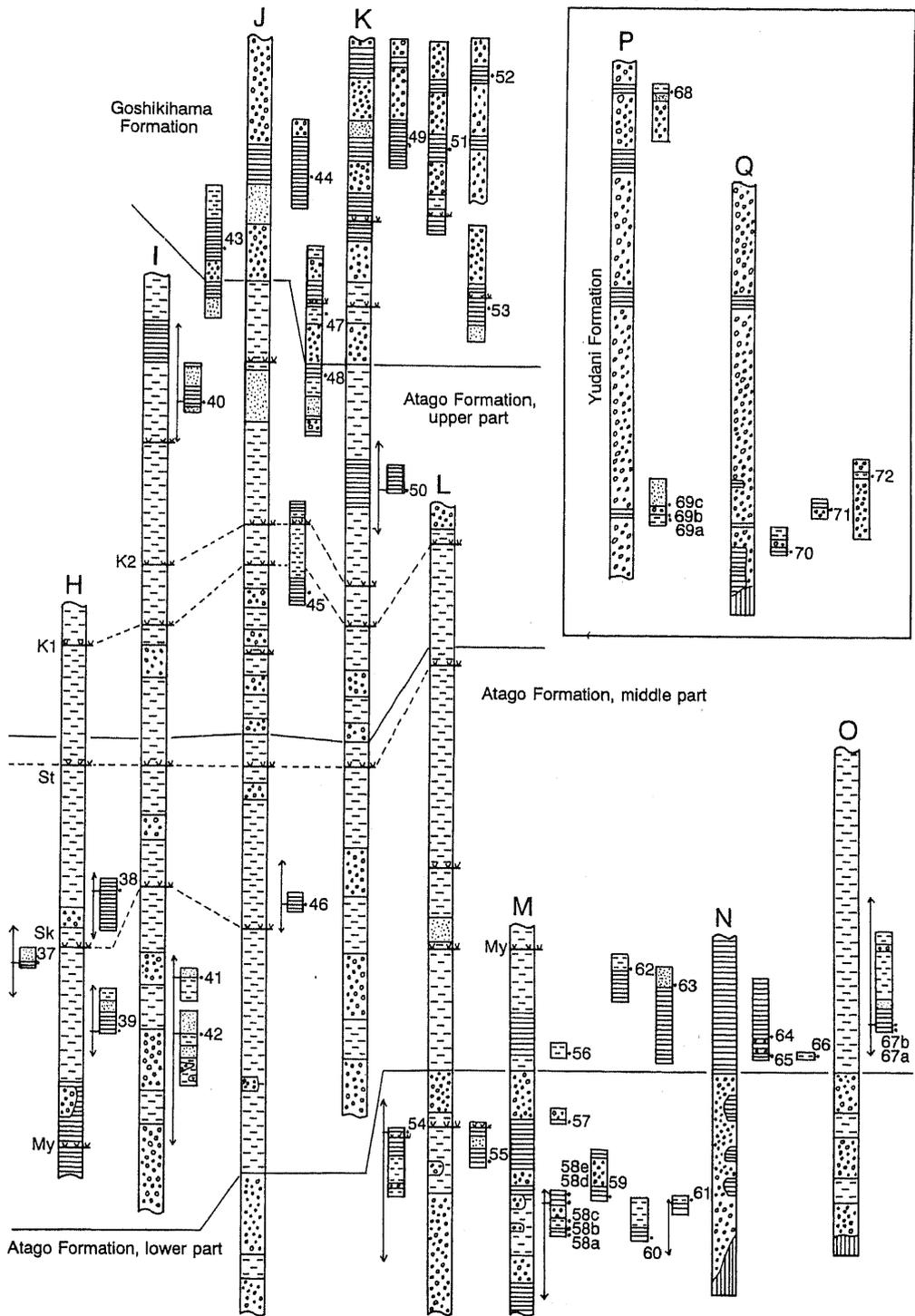


Fig. 2 Standard columnar sections of the Osaka Group in areas A-Q (following Mizuno, 1993) and columnar sections of the fossil localities (1-72). The arrow at the left hand of columnar section indicates the stratigraphic position of plant macrofossil assemblages at localities without volcanic key beds. Volcanic ash layers Km: Kamaguchi Volcanic Ash, A1: Asano 1 Volcanic Ash, A2: Asano 2 Volcanic Ash, Yo: Yokoyama Volcanic Ash, Kr: Kuruma Volcanic Ash, My: Myojin Volcanic Ash, Oz: Oujii Volcanic Ash, Sk: Sako Volcanic Ash, St: Shitoori Volcanic Ash, K1: Kenjogaoka 1 Volcanic Ash, K2: Kenjogaoka 2 Volcanic Ash, K3: Kenjogaoka 3 Volcanic Ash, K4: Kenjogaoka 4 Volcanic Ash.



Osaka Group of the Sennan area and with those in the Kobiwako Group (Fig. 3; Mizuno, 1992). Between Awaji Island and the Sennan area, the Sako Volcanic Ash Layer is correlated with the Habutaki II Volcanic

Ash Layer, the Shitoori Volcanic Ash Layer with the Asashiro Volcanic Ash Layer, the Yokoyama Volcanic Ash Layer with the Shinnoike Volcanic Ash Layer, and the Kuruma Volcanic Ash Layer with the

Stratigraphy	Yudani Form.	Atago Formation											Goshikihama Formation	
		lower part			middle part					upper part				
Volcanic ash layers					Mujin		Sako (Asano 1)		Shitoori (Asano 2)		Kenjogaoka 1	Yokoyama	Kuruma	
	68	58a,b	17	19	22a	5	20	30	4	6	12	9a,b	2	1, 3
	69a,b	58c,d	18	56	35	21	31a,b	36	7	8b	15	10a,b	40	43, 44
Plant macrofossil assemblages	69c	58e	34a,b	64	62	22b,c	32	38	8a	25a,b	23a,b	11	48	47
	70	59	54	65	63	22d	33	46	26	27	45	13	50	49
	71	60	55	66			39	37	28			14		51
	72	61	57	67a,b		42	41		29			16		52
												24		53
<i>*Taiwania cryptomerioides</i>	1													
<i>Melia azedarach</i>	2													
<i>*Choerospondias axillaris</i>		3												
<i>*Reevesia</i> sp.			1											
<i>*Fortunearia sinensis</i>				5										
<i>*Liquidambar</i> sp.	1	2	1	1		1								
<i>*Meliiodendron xylocarpum</i>	1					1								
<i>*Keteleeria</i> sp.		2		1			1							
<i>Quercus</i> subgen. <i>Cyclobalanopsis</i>		1		1			1							
<i>*Fagus microcarpa</i>	1	3	1	2		1	2							
<i>*Quercus</i> sect. <i>Cerris</i>	1	1	1	3				1						
<i>*Sequoia</i> sp.	1	5	1	3	2	1	3		2	1	1			
<i>Stewartia monadelpha</i>	3	4	4	4	1		2	1	2		1			
<i>*Glyptostrobus pensilis</i>		1	1	1					2	2		1		
<i>*Pseudolarix amabilis</i>	3	3	2	1		1	2		2		1	3	2	
<i>Buxus microphylla</i>		2	2	2	3	1	1		2				1	
<i>Picea</i> sect. <i>Picea</i>	2	3	1	3	2	1	2	1	1	1		1	1	
<i>*Metasequoia glyptostroboides</i>	3	2	2	1				2	2	3	1	4	3	5
<i>*Cinnamomum macropodium</i>		1					1			1		1		2
<i>Acer diabolicum</i>						1								
<i>*Hamamelis parrotioides</i>								1			1	1		3
<i>Pinus</i> subgen. <i>Haploxyton</i>									1					
<i>Alnus japonica</i>										1	2			
<i>Phellodendron amurense</i>										1		1		
<i>*Cyclocarya paliurus</i>											1	1		
<i>Corylus heterophylla</i>											1	2	1	
Volcanic ash layers in the Sennan area and (Kobiwako Group)								Habutaki II (Hozoin I)	Asashiro		(Hazama)	Shinnoike		Fukuda (Cokenjaya)
Magnetostratigraphy														
Age (Ma)														

Fig. 3 Stratigraphic occurrence of selected plant taxa and correlation of volcanic ashes with those in the Osaka Group in Sennan Area and the Kobiwako Group. Plant macrofossil assemblages in the lower and upper parts of the Toshima Formation are included in the middle and upper parts of the Atago Formation, respectively. The assemblages in the lower part of the Kariya Formation are included in the Goshikihama Formation. Taxa with an asterisk are plants extinct from Japan. Numbers in each taxon indicate the number of fossil assemblages within each horizon. Magnetostratigraphy follows Mizuno (1992).

Table 1 Systematic list of plant fossils from the Osaka Group on Awaji Island.

Parts of plant fossils are shown in the parentheses: b: bud, c: cone, cs: cone scale, cu: cupule, e: endocarp, f: fruit, fs: fruiting scale, i: infructescence, l: leaf, s: seed, sh: shoot.

Asterisks indicate taxa extinct or no longer present in Japan.

Cephalotaxaceae	Leguminosae
<i>Cephalotaxus</i> sp. (s)	<i>Wisteria floribunda</i> (Willd.) DC. (f, b)
Cupressaceae	Leguminosae (f)
<i>Chamaecyparis pisifera</i> (Sieb. et Zucc.) Endlicher (sh, s)	Euphorbiaceae
Taxodiaceae	* <i>Aleurites cordata</i> R. Br. (s)
* <i>Metasequoia glyptostroboides</i> Hu et Cheng (c, s, l, sh)	<i>Euphorbia</i> sp. (s)
* <i>Glyptostrobus pensilis</i> (Staunt.) Koch. (c, s, sh, l)	* <i>Sapium sebiferum</i> Roxb. (s)
* <i>Cunninghamia</i> sp. (c, l)	Rutaceae
* <i>Sequoia</i> sp. (c, s, sh)	<i>Phellodendron amurense</i> Rupr. (s)
* <i>Taiwania cryptomerioides</i> Hayata (c)	<i>Zanthoxylum ailanthoides</i> Sieb. et Zucc. (s)
Pinaceae	<i>Zanthoxylum piperitum</i> (L.) DC. (s)
* <i>Keteleeria</i> sp. (c, l)	Meliaceae
* <i>Picea koribai</i> Miki (c, l)	<i>Melia azedarach</i> L. (e)
<i>Picea</i> sect. <i>Picea</i> (c, l)	Anacardiaceae
<i>Pinus</i> subgen. <i>Diploxylon</i> (c)	* <i>Choerospondias axillaris</i> (Roxb.) Burt et Hill (e)
<i>Pinus</i> subgen. <i>Haploxylon</i> (l)	Aceraceae
* <i>Pseudolarix amabilis</i> (Nelson) Rehd. (cs, s, sh, l)	<i>Acer diabolicum</i> Blume ex K.Koch (f)
* <i>Pseudotsuga subrotunda</i> Miki (c)	<i>Acer</i> cf. <i>mono</i> Maxim. (f)
Juglandaceae	<i>Acer</i> sp. (f)
* <i>Cyclocarya paliurus</i> (Batal.) Iljinsk. (f)	Sabiaceae
* <i>Juglans megacineria</i> Miki (f)	<i>Meliosma</i> sp. (e)
* <i>Pterocarya stenoptera</i> C. DC. (f)	<i>Sabia japonica</i> Maxim. (e)
Salicaceae	Staphyleaceae
<i>Salix</i> sp. (f)	<i>Staphylea bumalda</i> (Thunb.) DC. (s)
Betulaceae	Buxaceae
<i>Alnus japonica</i> (Thunb.) Steud. (i, fs, f)	<i>Buxus microphylla</i> Sieb. et Zucc. (l)
<i>Carpinus tschonoskii</i> Maxim. (f)	Rhamnaceae
<i>Corylus heterophylla</i> Fisch. (f)	<i>Berchemia</i> sp. (e)
Fagaceae	* <i>Paliurus nipponicus</i> Miki (f)
* <i>Fagus microcarpa</i> Miki (cu, f)	Vitaceae
<i>Quercus aliena</i> Blume (cu)	<i>Vitis</i> sp. (s)
<i>Quercus</i> (b, f)	Sterculiaceae
<i>Quercus</i> subgen. <i>Lepidobalanus</i> (cu, f)	* <i>Reevesia</i> sp. (f)
* <i>Quercus</i> sect. <i>Cerris</i> (cu)	Lythraceae
<i>Quercus</i> subgen. <i>Cyclobalanopsis</i> (cu)	<i>Lagerstroemia</i> sp. (f)
Ulmaceae	Trapaceae
<i>Zelkova</i> sp. (f)	<i>Trapa incisa</i> Sieb. et Zucc. (f)
Polygonaceae	* <i>Trapa</i> sp. (f)
<i>Polygonum</i> sp. (f)	Alangiaceae
Magnoliaceae	<i>Alangium</i> sp. (e)
<i>Magnolia praecoccissima</i> Koidz. (s)	Cornaceae
Schisandraceae	<i>Benthamidia japonica</i> Hara (e)
<i>Schisandra repanda</i> (Sieb. et Zucc.) Radlk. (s)	<i>Cornus controversa</i> Hemsley (e)
Lauraceae	<i>Cornus macrophylla</i> Wall. (e)
* <i>Cinnamomum macropodium</i> Miki (s)	Araliaceae
Menispermaceae	<i>Aralia elata</i> (Miq.) Seemann (e)
<i>Sinomenium acutum</i> (Thunb.) Rehd. et Wilson (s)	Ericaceae
Nymphaeaceae	<i>Enkianthus</i> sp. (f)
<i>Brasenia schreberi</i> J.F.Gmel. (s)	Styracaceae
* <i>Euryale</i> sp. (s)	* <i>Meliiodendron xylocarpum</i> Hand.-Mazz. (e)
<i>Nuphar</i> sp. (s)	<i>Styrax japonica</i> Sieb. et Zucc. (s)
Ceratophyllaceae	<i>Styrax</i> sp. (s)
<i>Ceratophyllum demersum</i> L. (f)	Symplocaceae
Actinidiaceae	<i>Symplocos</i> sp. (f)
<i>Actinidia rufa</i> (Sieb. et Zucc.) Planch. (s)	Verbenaceae
<i>Actinidia</i> sp. (s)	<i>Callicarpa</i> sp. (e)
Theaceae	<i>Clerodendrum trichotomum</i> Thunb. (e)
<i>Eurya</i> sp. (s)	Caprifoliaceae
<i>Stewartia monadelphica</i> Sieb. et Zucc. (f)	<i>Viburnum</i> sp. (e)
Hamamelidaceae	Alismataceae
* <i>Fortunearia sinensis</i> Rehd. et Wils. (f, s)	<i>Sagittaria</i> sp. (f)
* <i>Hamamelis parrotioides</i> Miki (f, s)	Sparganiaceae
* <i>Liquidamber</i> sp. (f)	<i>Sparganium</i> sp. (e)
Saxifragaceae	Cyperaceae
<i>Schizophragma hydrangeoides</i> Sieb. et Zucc. (f)	<i>Carex</i> sect. <i>Carex</i> (f)
Rosaceae	<i>Carex</i> spp. (f)
<i>Crataegus</i> sp. (e)	<i>Scirpus</i> cf. <i>juncoides</i> Roxb. (f)

Table 2 List of plant macrofossils with the location and sedimentary facies types of the plant fossil bearing bed. Abbreviations for plant parts are in Table 1. Abundance in plant macrofossil assemblages are indicated after the parentheses; A: abundant, C: common. Sedimentary facies; S: stratified sand, M: massive silt, P: peat.

fossil assemblage number	latitude, longitude	altitude (m)	sedimentary facies	taxa
1	34°30'49"N, 134°59'05"E	30	M	<i>Euryale</i> sp. (s)
2	34°31'32"N, 134°59'16"E	30		<i>Metasequoia glyptostroboides</i> (c); <i>Quercus aliena</i> (cu)
3	34°32'48"N, 134°56'27"E	25		<i>Vitis</i> sp. (s); <i>Styrax japonica</i> (s)
4	34°32'26"N, 134°56'32"E	30	M	<i>Glyptostrobus pensilis</i> (cs, sh); <i>Sequoia</i> sp. (c, s, sh); <i>Meliosma</i> sp. (e)
5	34°32'28"N, 134°56'43"E	40	S	<i>Pseudolarix amabilis</i> (cs), C; <i>Pterocarya stenoptela</i> (f); <i>Quercus aliena</i> (cu), A; <i>Liquidambar</i> sp. (f); <i>Schizophragma hydrangeoides</i> (f); <i>Acer diabolicum</i> (f); <i>Meliosma</i> sp. (e); <i>Buxus microphylla</i> (l); <i>Berchemia</i> sp. (e); <i>Meliolodendron xylocarpum</i> (f); <i>Symprocos</i> sp. (f); <i>Callicarpa</i> sp. (e); <i>Carex</i> sp. (f)
6	34°31'56"N, 134°55'19"E	62	M	<i>Glyptostrobus pensilis</i> (c, s); <i>Sequoia</i> sp. (c, s, sh), A
7	34°31'28"N, 134°55'15"E	100	M	<i>Quercus aliena</i> (cu, f), A; <i>Stewartia monadelpha</i> (f); <i>Zanthoxylum ailanthoides</i> (s); <i>Buxus microphylla</i> (l)
8a	34°30'30"N, 134°53'55"E	70	S	<i>Chamaecyparis pisifera</i> (sh, s), C; <i>Cunninghamia</i> sp. (l); <i>Metasequoia glyptostroboides</i> (l, sh); <i>Sequoia</i> sp. (sh); <i>Picea</i> sect. <i>Picea</i> (l); <i>Pseudolarix amabilis</i> (l); <i>Pinus</i> subgen. <i>Haploxylon</i> (l); <i>Salix</i> sp. (f); <i>Wisteria floribunda</i> (b); <i>Buxus microphylla</i> (l); <i>Callicarpa</i> sp. (e); <i>Carex</i> sp. (f)
8b	34°30'33"N, 134°53'56"E	88	M	<i>Metasequoia glyptostroboides</i> (c, s); <i>Juglans megacircinera</i> (f); <i>Quercus</i> sp. (f); <i>Magnolia praecocissima</i> (s); <i>Cinnamomum macropodum</i> (s); <i>Phellodendron amurense</i> (s), C; <i>Zanthoxylum ailanthoides</i> (s); <i>Zanthoxylum piperitum</i> (s); <i>Styrax japonica</i> (s), C
9a	34°27'41"N, 134°50'14"E	10	S	<i>Cinnamomum macropodum</i> (s)
9b	34°27'41"N, 134°50'14"E	10	S	<i>Metasequoia glyptostroboides</i> (c)
10a	34°27'41"N, 134°50'17"E	10	M	<i>Ceratophyllum demersum</i> (s); <i>Sparganium</i> sp. (e), A; <i>Scirpus cf. juncooides</i> (f)
10b	34°27'41"N, 134°50'17"E	10	M	<i>Metasequoia glyptostroboides</i> (c), C; <i>Wisteria floribunda</i> (b); <i>Aleurites cordata</i> (s); <i>Styrax japonica</i> (s)
11	34°27'36"N, 134°49'57"E	20	M	<i>Glyptostrobus pensilis</i> (c); <i>Euryale</i> sp. (s); <i>Nuphar</i> sp. (s); <i>Trapa</i> sp. (f); <i>Sparganium</i> sp. (f)
12	34°26'52"N, 134°49'30"E	45	S	<i>Alnus japonica</i> (l)
13	34°27'26"N, 134°50'40"E	25	S	<i>Metasequoia glyptostroboides</i> (c), A; <i>Pseudolarix amabilis</i> (sh); <i>Quercus aliena</i> (cu); <i>Quercus</i> sp. (f); <i>Magnolia</i> sp. (s); <i>Wisteria floribunda</i> (b); <i>Euphorbia</i> sp. (s); <i>Phellodendron amurense</i> (s); <i>Benthamedia japonica</i> (e), C; <i>Styrax japonica</i> (s)
14	34°27'10"N, 134°50'54"E	50	M	<i>Zelkova</i> sp. (f), C
15	34°27'04"N, 134°52'02"E	30	M	<i>Pseudolarix amabilis</i> (cs, sh), C; <i>Cyclocarya paliurus</i> (f); <i>Alnus japonica</i> (fs); <i>Carpinus tschonoskii</i> (f); <i>Corylus heterophylla</i> (f), C; <i>Hamamelis parrotioides</i> (f, s); <i>Styrax japonica</i> (s)
16	34°27'03"N, 134°50'26"E	32	M	<i>Metasequoia glyptostroboides</i> (c); <i>Pseudolarix amabilis</i> (sh); <i>Corylus heterophylla</i> (f); <i>Cornus macrophylla</i> (e)
17	34°27'49"N, 134°54'45"E	90	M	<i>Sequoia</i> sp. (c, s, sh), C; <i>Carex</i> sect. <i>Carex</i> (f)
18	34°27'45"N, 134°54'48"E	85	P	<i>Glyptostrobus pensilis</i> (c, sh), A; <i>Trapa</i> sp. (f), C; <i>Euryale</i> sp. (s); <i>Styrax</i> sp. (s)
19	34°27'19"N, 134°55'44"E	30	S	<i>Metasequoia glyptostroboides</i> (c); <i>Sequoia</i> sp. (sh); <i>Picea koribai</i> (l); <i>Quercus</i> sp. (f); <i>Buxus microphylla</i> (s); <i>Viburnum</i> sp. (e)
20	34°25'35"N, 134°52'56"E	30	S	<i>Sequoia</i> sp. (c); <i>Pseudolarix amabilis</i> (cs); <i>Picea</i> sect. <i>Picea</i> (l); <i>Quercus aliena</i> (cu), A; <i>Quercus</i> sp. (f); <i>Stewartia monadelpha</i> (f), C; <i>Wisteria floribunda</i> (b); <i>Enkianthus</i> sp. (f); <i>Styrax japonica</i> (s)
21	34°25'06"N, 134°53'56"E	40	M	<i>Paliurus nipponicus</i> (f)
22a	34°25'07"N, 134°53'54"E	40		<i>Picea</i> sect. <i>Picea</i> (c)
22b	34°25'07"N, 134°53'54"E	40		<i>Trapa</i> sp. (f), C
22c	34°25'07"N, 134°53'54"E	40		<i>Fagus</i> sp. (f)
22d	34°25'07"N, 134°53'54"E	40		<i>Picea</i> sect. <i>Picea</i> (c)
23a	34°24'59"N, 134°52'25"E	95	M	<i>Quercus aliena</i> (cu)
23b	34°24'59"N, 134°52'25"E	95	M	<i>Sequoia</i> sp. (s, sh); <i>Quercus</i> subgen. <i>Lepidobalanus</i> (cu); <i>Stewartia monadelpha</i> (f); <i>Styrax japonica</i> (s)
24	34°25'09"N, 134°51'16"E	85	S	<i>Metasequoia glyptostroboides</i> (c); <i>Pseudolarix amabilis</i> (cs, sh), C; <i>Picea koribai</i> (l), C; <i>Picea</i> sp. (sh); <i>Cyclocarya paliurus</i> (f); <i>Carpinus tschonoskii</i> (f); <i>Corylus heterophylla</i> (f); <i>Quercus aliena</i> (cu), A; <i>Quercus</i> sp. (f); <i>Hamamelis parrotioides</i> (f, s); <i>Acer</i> sp. (f); <i>Aralia elata</i> (e)
25a	34°25'10"N, 134°50'35"E	80	M	<i>Glyptostrobus pensilis</i> (c, s, sh); <i>Alnus japonica</i> (l); <i>Trapa incisa</i> (f)
25b	34°25'10"N, 134°50'35"E	80	S	<i>Metasequoia glyptostroboides</i> (c); <i>Callicarpa</i> sp. (e)
26	34°24'47"N, 134°51'55"E	75	M	<i>Metasequoia glyptostroboides</i> (l); <i>Pseudolarix amabilis</i> (cs, sh); <i>Carpinus tschonoskii</i> (f); <i>Quercus aliena</i> (cu); <i>Quercus</i> sp. (f); <i>Stewartia monadelpha</i> (f); <i>Styrax japonica</i> (s)
27	34°24'39"N, 134°51'21"E	75	S	<i>Metasequoia glyptostroboides</i> (l); <i>Picea</i> sect. <i>Picea</i> (l); <i>Actinidia rufa</i> (s); <i>Wisteria floribunda</i> (b); <i>Styrax japonica</i> (s)
28	34°25'24"N, 134°50'05"E	100	S	<i>Cephalotaxus</i> sp. (s)
29	34°24'50"N, 134°50'21"E	110	M	<i>Glyptostrobus pensilis</i> (sh); <i>Ceratophyllum demersum</i> (f); <i>Trapa incisa</i> (c), A; <i>Sparganium</i> sp. (f)
30	34°24'47"N, 134°50'17"E	110	S	<i>Sinomenium acutum</i> (s)
31a	34°24'32"N, 134°49'34"E	130	S	<i>Alangium</i> sp. (e)
31b	34°24'32"N, 134°49'34"E	130	S	<i>Sequoia</i> sp. (c, sh); <i>Cinnamomum macropodum</i> (s); <i>Stewartia monadelpha</i> (f); <i>Aleurites cordata</i> (s); <i>Clerodendrum trichotomum</i> (e)
32	34°24'24"N, 134°49'46"E	120	S	<i>Keteleeria</i> sp. (c, l); <i>Picea</i> sect. <i>Picea</i> (c); <i>Pseudolarix amabilis</i> (cs); <i>Fagus microcarpa</i> (cu); <i>Alangium</i> sp. (e); <i>Styrax</i> sp. (s)
33	34°24'31"N, 134°49'48"E	130	S	<i>Quercus aliena</i> (cu); <i>Quercus</i> subgen. <i>Cyclobalanopsis</i> (cu); <i>Quercus</i> sp. (f); <i>Aleurites cordata</i> (s); <i>Buxus microphylla</i> (s); <i>Trapa</i> sp. (f); <i>Styrax japonica</i> (s)
34a	34°23'33"N, 134°50'58"E	150	M	<i>Pseudolarix amabilis</i> (cs), C; <i>Stewartia monadelpha</i> (f)
34b	34°23'33"N, 134°50'58"E	150	M	<i>Metasequoia glyptostroboides</i> (c); <i>Pseudolarix amabilis</i> (cs), C; <i>Quercus</i> subgen. <i>Lepidobalanus</i> (cu); <i>Stewartia monadelpha</i> (f); <i>Staphylea bumalda</i> (s); <i>Leguminosae</i> (f)
35	34°23'42"N, 134°49'56"E	95	M	<i>Sequoia</i> sp. (c); <i>Stewartia monadelpha</i> (f); <i>Buxus microphylla</i> (l)

assem. number	latitude, longitude	alt. (m)	sed. facies	taxa
36	34°22'50"N, 134°49'16"E	128	M	<i>Metasequoia glyptostroboides</i> (l); <i>Quercus aliena</i> (cu); <i>Quercus</i> sect. <i>Cerris</i> (cu), C; <i>Quercus</i> sp. (f); <i>Schisandra repanda</i> (s); <i>Nupher</i> sp. (s); <i>Stewartia monadelpha</i> (f); <i>Hamamelis parrotioides</i> (f, s); <i>Meliosma</i> sp. (e); <i>Styrax japonica</i> (s)
37	34°23'26"N, 134°51'49"E	60	P	<i>Trapa incisa</i> (f); <i>Trapa</i> sp. (f); <i>Brasenia schreberii</i> (s)
38	34°23'05"N, 134°52'28"E	30	S	<i>Picea</i> sect. <i>Picea</i> (c, s)
39	34°21'31"N, 134°52'27"E	60		<i>Quercus</i> subgen. <i>Lepidobalanus</i> (cu)
40	34°24'21"N, 134°46'48"E	30	S	<i>Vitis</i> sp. (s)
41	34°23'09"N, 134°46'59"E	50	M	<i>Sequoia</i> sp. (c, s); <i>Fagus microcarpa</i> (cu); <i>Quercus aliena</i> (cu); <i>Styrax japonica</i> (s)
42	34°23'04"N, 134°46'58"E	55	M	<i>Sequoia</i> sp. (c, s, sh), A; <i>Fagus microcarpa</i> (cu); <i>Aleurites cordata</i> (s); <i>Sapium sebiferum</i> (s); <i>Meliosma</i> sp. (e); <i>Cornus controversa</i> (e); <i>Styrax japonica</i> (s), A
43	34°23'00"N, 134°47'11"E	40	M	<i>Metasequoia glyptostroboides</i> (c), C; <i>Styrax japonica</i> (s)
44	34°21'33"N, 134°47'01"E	50	M	<i>Metasequoia glyptostroboides</i> (c), A; <i>Styrax japonica</i> (s), C; <i>Hamamelis parrotioides</i> (f, s), C; <i>Wisteria floribunda</i> (b)
45	34°22'33"N, 134°48'38"E	85	S	<i>Metasequoia glyptostroboides</i> (c)
46	34°21'59"N, 134°48'14"E	50	M	<i>Metasequoia glyptostroboides</i> (c)
47	34°22'53"N, 134°45'49"E	1	S	<i>Metasequoia glyptostroboides</i> (c)
48	34°22'55"N, 134°45'52"E	1	S	<i>Metasequoia glyptostroboides</i> (sh); <i>Picea</i> sect. <i>Picea</i> (l); <i>Pseudolarix amabilis</i> (cs); <i>Euphorbia</i> sp. (s); <i>Buxus microphylla</i> (l)
49	34°21'12"N, 134°45'30"E	50	M	<i>Cinnamomum macropodium</i> (s); <i>Pailurus nipponicus</i> (f)
50	34°21'36"N, 134°45'51"E	25	S	<i>Metasequoia glyptostroboides</i> (c); <i>Pseudolarix amabilis</i> (cs, sh, s), A; <i>Quercus</i> subgen. <i>Lepidobalanus</i> (cu); <i>Corylus heterophylla</i> (f); <i>Crataegus</i> sp. (e)
51	34°20'42"N, 134°45'28"E	50	M	<i>Metasequoia glyptostroboides</i> (c), A; <i>Polygonum</i> sp. (f); <i>Cinnamomum macropodium</i> (s); <i>Hamamelis parrotioides</i> (e, s); <i>Wisteria floribunda</i> (b); <i>Styrax japonica</i> (s), C; <i>Symplocos</i> sp. (e)
52	34°20'38"N, 134°45'28"E	50	M	<i>Sagittaria</i> sp. (f); <i>Carex</i> sect. <i>Carex</i> (f); <i>Carex</i> sp. (f)
53	34°20'19"N, 134°46'46"E	25	M	<i>Metasequoia glyptostroboides</i> (c, b), C; <i>Hamamelis parrotioides</i> (f, s), C; <i>Wisteria floribunda</i> (f, b); <i>Vitis</i> sp. (s); <i>Styrax japonica</i> (s); <i>Scirpus</i> cf. <i>Juncooides</i> (f)
54	34°14'45"N, 134°46'16"E	75	M	<i>Liquidambar</i> sp. (f)
55	34°18'21"N, 134°49'33"E	50	M	<i>Metasequoia glyptostroboides</i> (c); <i>Stewartia monadelpha</i> (f); <i>Magnolia</i> sp. (s); <i>Buxus microphylla</i> (l)
56	34°18'28"N, 134°52'24"E	15	M	<i>Keteleeria</i> sp. (l); <i>Euryale</i> sp. (s), C; <i>Nupher</i> sp. (s); <i>Fortunearia sinensis</i> (s); <i>Sapium sebiferum</i> (s); <i>Trapa incisa</i> (f); <i>Trapa</i> sp. (f)
57	34°18'41"N, 134°52'05"E	50	S	<i>Picea</i> sect. <i>Picea</i> (cs, l); <i>Carpinus tschonoskii</i> (f); <i>Fagus microcarpa</i> (cu, f), C; <i>Quercus</i> sect. <i>Cerris</i> (cu); <i>Stewartia monadelpha</i> (f); <i>Buxus microphylla</i> (l); <i>Reevesia</i> sp. (f)
58a	34°18'22"N, 134°52'08"E	100	M	<i>Cunninghamia</i> sp. (c, l); <i>Sequoia</i> sp. (c, s, sh), C; <i>Keteleeria</i> sp. (c); <i>Fagus</i> sp. (f); <i>Quercus</i> subgen. <i>Cyclobalanopsis</i> (cu); <i>Stewartia monadelpha</i> (f), C; <i>Choerospondias axillaris</i> (s); <i>Alangium</i> sp. (e); <i>Carex</i> sect. <i>Carex</i> (f); <i>Carex</i> sp. (f)
58b	34°18'22"N, 134°52'08"E	100	M	<i>Sequoia</i> sp. (c), C; <i>Picea</i> sect. <i>Picea</i> (c); <i>Cinnamomum macropodium</i> (s); <i>Choerospondias axillaris</i> (e); <i>Alangium</i> sp. (e)
58c	34°18'22"N, 134°52'08"E	100	S	<i>Metasequoia glyptostroboides</i> (c), C; <i>Sequoia</i> sp. (c); <i>Picea</i> sect. <i>Picea</i> (c); <i>Pinus</i> subgen. <i>Diploxylon</i> (c); <i>Pseudotsuga subrotunda</i> (c); <i>Fagus microcarpa</i> (cu); <i>Liquidambar</i> sp. (f), C; <i>Choerospondias axillaris</i> (e); <i>Acer</i> sp. (f); <i>Trapa</i> sp. (f)
58d	34°18'22"N, 134°52'08"E	100	P	<i>Glyptostrobus pensilis</i> (c)
58e	34°18'22"N, 134°52'08"E	100	S	<i>Keteleeria</i> sp. (c); <i>Fagus microcarpa</i> (cu); <i>Meliosma</i> sp. (e); <i>Carex</i> sp. (f)
59	34°18'32"N, 134°52'09"E	63	S	<i>Sequoia</i> sp. (s, sh); <i>Pseudolarix amabilis</i> (cs); <i>Stewartia monadelpha</i> (f); <i>Buxus microphylla</i> (l)
60	34°18'41"N, 134°52'20"E	80	M	<i>Pseudolarix amabilis</i> (sh); <i>Stewartia monadelpha</i> (f)
61	34°18'55"N, 134°52'33"E	40	S	<i>Metasequoia glyptostroboides</i> (c); <i>Sequoia</i> sp. (c); <i>Picea koribai</i> (c); <i>Picea</i> sect. <i>Picea</i> (l); <i>Pseudolarix amabilis</i> (cs, l); <i>Fagus microcarpa</i> (cu), A; <i>Quercus aliena</i> (cu); <i>Quercus</i> sect. <i>Cerris</i> (cu); <i>Stewartia monadelpha</i> (f), C; <i>Liquidambar</i> sp. (f), C; <i>Buxus microphylla</i> (l); <i>Styrax japonica</i> (s)
62	34°19'26"N, 134°54'14"E	45	S	<i>Sequoia</i> sp. (c); <i>Buxus microphylla</i> (l)
63	34°19'25"N, 134°54'23"E	45	S	<i>Picea</i> sect. <i>Picea</i> (l, sh), A; <i>Juglans megacineria</i> (f); <i>Quercus</i> sect. <i>Cerris</i> (cu); <i>Buxus microphylla</i> (l)
64	34°19'30"N, 134°54'35"E	40	S	<i>Sequoia</i> sp. (c); <i>Picea</i> sect. <i>Picea</i> (c); <i>Pseudotsuga subrotunda</i> (c); <i>Fagus microcarpa</i> (cu); <i>Quercus</i> subgen. <i>Cerris</i> (cu); <i>Stewartia monadelpha</i> (f); <i>Fortunearia sinensis</i> (s)
65	34°19'28"N, 134°54'38"E	40	S	<i>Picea koribai</i> (c); <i>Picea</i> sect. <i>Picea</i> (l, cs); <i>Carpinus</i> sp. (f); <i>Fagus</i> sp. (f); <i>Stewartia monadelpha</i> (f), A; <i>Fortunearia sinensis</i> (s); <i>Styrax japonica</i> (s)
66	34°19'30"N, 134°54'39"E	40	M	<i>Glyptostrobus pensilis</i> (c, sh); <i>Sequoia</i> sp. (s)
67a	34°17'55"N, 134°56'02"E	20	M	<i>Pseudolarix amabilis</i> (cs, sh), C; <i>Quercus</i> sect. <i>Cerris</i> (cu); <i>Carpinus tschonoskii</i> (f); <i>Stewartia monadelpha</i> (f), A; <i>Fortunearia sinensis</i> (e, s), A; <i>Liquidambar</i> sp. (f); <i>Buxus microphylla</i> (l); <i>Vitis</i> sp. (s); <i>Symplocos</i> sp. (e)
67b	34°17'55"N, 134°56'02"E	20	S	<i>Sequoia</i> sp. (c); <i>Fagus microcarpa</i> (cu); <i>Quercus</i> subgen. <i>Cyclobalanopsis</i> (cu); <i>Quercus</i> sect. <i>Cerris</i> (cu); <i>Quercus</i> sp. (f); <i>Actinidia rufa</i> (s); <i>Eurya</i> sp. (s); <i>Stewartia monadelpha</i> (f); <i>Fortunearia sinensis</i> (f, s); <i>Zanthoxylum</i> sp. (s); <i>Vitis</i> sp. (s); <i>Styrax japonica</i> (s)
68	34°12'35"N, 134°49'16"E	60	M	<i>Metasequoia glyptostroboides</i> (c); <i>Taiwania cryptomerioides</i> (c); <i>Pseudolarix amabilis</i> (cs, sh); <i>Pterocarya stenoptera</i> (f), C; <i>Magnolia praecociss</i> (s); <i>Acer</i> cf. <i>mono</i> (f); <i>Acer</i> sp. (f); <i>Lagerstroemia</i> sp. (f); <i>Cornus controversa</i> (e); <i>Symplocos</i> sp. (e)
69a	34°12'13"N, 134°48'53"E	5	M	<i>Melia azedarach</i> (e); <i>Styrax japonica</i> (s)
69b	34°12'13"N, 134°48'53"E	5	M	<i>Metasequoia glyptostroboides</i> (c); <i>Magnolia</i> sp. (s), C; <i>Actinidia</i> sp. (s); <i>Stewartia monadelpha</i> (f); <i>Wisteria floribunda</i> (b); <i>Sapium sebiferum</i> (s); <i>Zanthoxylum ailanthoides</i> (s); <i>Melia azedarach</i> (e); <i>Sabia japonica</i> (e); <i>Ampelopsis</i> sp. (s); <i>Styrax japonica</i> (s)
69c	34°12'13"N, 134°48'53"E	5	S	<i>Magnolia</i> sp. (s)
70	34°12'16"N, 134°44'28"E	30	M	<i>Sequoia</i> sp. (s); <i>Picea</i> sect. <i>Picea</i> (c, l); <i>Pseudolarix amabilis</i> (sh); <i>Quercus aliena</i> (cu); <i>Stewartia monadelpha</i> (f); <i>Styrax japonica</i> (s)
71	34°11'49"N, 134°44'37"E	25	S	<i>Picea</i> sect. <i>Picea</i> (l); <i>Fagus microcarpa</i> (cu); <i>Quercus</i> sect. <i>Cerris</i> (cu)
72	34°11'25"N, 134°44'01"E	10	S	<i>Metasequoia glyptostroboides</i> (c); <i>Pseudolarix amabilis</i> (sh); <i>Quercus</i> sect. <i>Cerris</i> (cu); <i>Stewartia monadelpha</i> (f), C; <i>Liquidambar</i> sp. (f); <i>Aleurites cordata</i> (s); <i>Meliosma</i> sp. (e); <i>Meliandendron xylocarpum</i> (f)

Fukuda Volcanic Ash Layer (Mizuno, 1992). With the Kobiwako Group, the Kenjogaoka I Volcanic Ash Layer is correlated with the Hazama Volcanic Ash Layer (Mizuno *et al.*, in press).

Materials and methods

We found 89 plant macrofossil assemblages at 72 localities (Figs. 1, 2, Table 1). At localities without volcanic key beds, we correlated plant macrofossil assemblages with the standard columnar section of each area based on the continuity of lithofacies and the local geological structure.

Most plant macrofossils were collected directly from the outcrops. As for macrofossil bearing beds without macroscopic plant parts (fossil assemblages 8a, 24 and 27), plant macrofossils were obtained by sieving of sediments. We did not sieve sediments at most other fossil bearing beds, because this study mainly aimed to clarify arboreal plant fossils that can be obviously recognized at the outcrops. Plant macrofossils are preserved in 70% alcohol and are deposited in the Faculty of Horticulture, Chiba University.

Results

Stratigraphic occurrence of plants

From 89 fossil assemblages, 14 coniferous and 70 angiospermous taxa have been obtained (Tables 1, 2). Among the 84 taxa obtained, 26 taxa (31%) are extinct from Japan. They are common in the horizon lower than the Sako Volcanic Ash Layer in the Atago Formation and in the Yudani Formation (Fig. 3). *Choerospondias axillaris* and *Reevesia* sp. are confined in the lower part of the Atago Formation. *Fortunearia sinensis*, *Liquidambar* sp., *Meliiodendron xylocarpum*, *Keteleeria* sp., and *Fagus microcarpa* occur only in the horizon lower than the Sako Volcanic Ash Layer. *Sequoia* sp., *Pseudolarix amabilis*, and *Glyptostrobus pensilis* common in the middle part of the Atago Formation disappeared in the upper part of the same formation. In horizons upper than the Sako Volcanic Ash Layer, *Hamamelis parrotioides*, *Pinus* subgen. *Haploxyylon*, *Alnus japonica*, *Phellodendron amurense*, *Cyclocarya paliurus*, and *Corylus heterophylla* appear, and *Metasequoia glyptostroboides* occurs more commonly than in the lower horizon. Fossil

assemblages in the Goshikihama Formation include *Metasequoia glyptostroboides*, *Cinnamomum macropodum*, and *Hamamelis parrotioides*.

Fossil assemblage in the Yudani Formation includes plants extinct from Japan, such as *Taiwania cryptomerioides*, *Meliiodendron xylocarpum*, *Pseudolarix amabilis*, and *Sequoia* sp., and its composition is similar to those in the middle and lower parts of the Atago Formation.

Sedimentary facies of fossil bearing beds

Most plant macrofossil assemblages are included in the sandy and silty sediments of the alternating beds of silt and sand, but not in the gravel layers. The sedimentary facies of 82 plant macrofossil assemblages can be classified into three types (Table 2).

The first type is peat layers with high organic contents and includes three fossil assemblages (18, 37, and 58d). These peat layers are made of undecomposed plant parts including roots, shoots, and reproductive organs of herbs and arbors. The fossil bearing beds of assemblages 18 and 58d are woody peat of compacted leaves and shoots of *Glyptostrobus pensilis*, and overlie massive silt conformably. The organic contents of the sediments increase gradually from the massive silt to the woody peat.

The second type is massive silt layers often showing horizontal continuity and includes 43 fossil assemblages. In this facies type, plant remains are scattered uniformly in the silt and are very poorly sorted according to their size. The massive silt layers near the basement rocks are sometimes ill-sorted and include sand particles.

The third type is plant fossil layers included in stratified sandy sediments and includes 36 plant macrofossil assemblages. Fossil remains and sediments are well-sorted according to the size: larger fruits and woods in coarser sands, and leaves and smaller seeds in finer ones.

Sedimentary facies and the occurrence of plant taxa

We selected 17 taxa included in more than six assemblages to clarify correlation between the sedimentary facies and the occurrence of plant taxa (Table 3). Based on the sedimentary facies, 17 taxa

Table 3 Occurrence of selected plant taxa in three sedimentary facies types. Nymphaeaceae includes *Brasenia schreberi*, *Euryale* sp., and *Nupher* sp. *Picea* sect. *Picea* includes *Picea koribai*.

taxa	sedimentary facies of fossil bearing beds			presumed habitat
	peat (3)	massive silt (43)	stratified sand (36)	
<i>Glyptostrobus pensilis</i>	2	6		alluvial plain (swamp)
Nymphaeaceae	2	4		alluvial plain (swamp)
<i>Trapa</i>	2	4	2	alluvial plain (swamp)
<i>Styrax japonica</i>	1	15	8	alluvial plain (swamp - riverbank)
<i>Metasequoia glyptostroboides</i>		14	12	alluvial plain (wetland - riverbank)
<i>Stewartia monadelphica</i>		13	9	alluvial plain (wetland - riverbank)
<i>Sequoia</i> sp.		11	9	alluvial plain (wetland - riverbank)
<i>Pseudolarix amabilis</i>		9	11	alluvial plain (wetland - riverbank)
<i>Quercus aliena</i>		6	6	alluvial plain (wetland - riverbank)
<i>Wisteria floribunda</i>		5	4	alluvial plain (wetland - riverbank)
<i>Hamamelis parrotioides</i>		5	1	alluvial plain (wetland - riverbank)
<i>Cinnamomum macropodum</i>		4	2	alluvial plain (wetland - riverbank)
<i>Picea</i> sect. <i>Picea</i>		2	15	fan and mountain slope
<i>Buxus microphylla</i>		4	10	fan and mountain slope
<i>Fagus microcarpa</i>		2	8	fan and mountain slope
<i>Quercus</i> sect. <i>Cerris</i>		2	6	fan and mountain slope
<i>Liquidambar</i> sp.		2	4	fan and mountain slope

are classified into three groups. The first group is composed of *Glyptostrobus pensilis*, Nymphaeaceae, *Trapa*, and *Styrax japonica* occurring in peat and massive silt. The second group consists of taxa common in massive silt layers, i.e., *Metasequoia glyptostroboides*, *Stewartia monadelphica*, *Sequoia* sp., *Pseudolarix amabilis*, *Quercus aliena*, *Wisteria floribunda*, *Hamamelis parrotioides*, and *Cinnamomum macropodum*. The third group includes *Picea* sect. *Picea*, *Buxus microphylla*, *Fagus microcarpa*, *Quercus* sect. *Cerris*, and *Liquidambar* sp., occurring commonly in stratified sand but rarely in massive silt.

Discussion

Comparison of biostratigraphy in and around Awaji Island

The stratigraphic occurrence of extinct taxa from Japan on Awaji Island is similar to that in the Sennan area. In the Sennan area, *Reevesia* sp. and *Choerospondias axillaris* occur only in the basal horizon of the Osaka Group lower than the Tsuchimaru I Volcanic Ash Layer (Momohara, 1992). *Fortunearia sinensis* and *Keteleeria* sp. became extinct below the Mizuma II Volcanic Ash Layer, and *Liquidambar* sp., *Meliodendron* sp. and *Sequoia* sp. disappeared at about the Habutaki II Volcanic Ash Layer. *Pseudolarix*

amabilis became extinct at about the Shinnoike Volcanic Ash Layer. In the horizons between the Shinnoike Volcanic Ash Layer and Fukuda Volcanic Ash Layer, *Glyptostrobus pensilis*, *Metasequoia glyptostroboides*, *Picea koribai*, *Cinnamomum macropodum*, and *Hamamelis parrotioides* occur commonly (Momohara, 1992). According to the correlation of Habutaki II, Asashiro, Shinnoike, and Fukuda Volcanic Ash Layers with volcanic ashes on Awaji Island (Fig. 3), *Keteleeria* sp. and *Sequoia* sp. lingered on in more younger ages on Awaji Island than in the Sennan area.

The Yudani Formation can be correlated with the basal horizon of the Osaka Group in the Sennan area. Because *Taiwania cryptomerioides* occurs in fossil assemblage 68 in the upper part of the Yudani Formation in area P (Fig. 2). *Taiwania cryptomerioides* is confined below Tsuchimaru I Volcanic Ash Layer in the basal horizon of the Osaka Group in the Sennan area. The occurrence of *Liquidambar* sp. and *Meliodendron xylocarpum* in the Yudani Formation indicates correlation with horizons below Sako Volcanic Ash Layer in the Atago Formation.

Sedimentary environment of plant macrofossil assemblages

The Osaka Group on Awaji Island has the sedimen-

tary facies of an alluvial plain or a fan. The alternating beds of silt and sand dominating in the Osaka Group of this island show sedimentary facies of an alluvial plain where sandy meandering channels are developing (Walker, 1984). The often-stratified sandy sediments are channel-fill deposits or flood deposits over banks. Massive silty and clayey sediments are backmarsh deposits of rivers. Gravel layers characteristically deposit in a fan or along a large river. The gravel layers in the Atago, Toshima, and Yudani Formations consist of poorly-sorted subangular or subrounded gravel with occasional discontinuous silty layers, and their composition is greatly influenced by the basement rocks around the sedimentary basin (Mizuno, 1993). These characteristics of the gravel deposits correspond to those of the distal end of a fan where braided channels are developing. On the contrary, the gravel layers in the Goshikihama Formation are composed of well-sorted gravel and commonly include crystalline schist not found in the present basement rocks on Awaji Island (Mizuno, 1993). This schist is derived from areas of the Sanbagawa metamorphic belt now distributed along the Kinokawa River in Wakayama Prefecture and the Yoshino River in Tokushima Prefecture. In the late Pliocene, Sanbagawa schist was probably exposed on land to the south of the present Awaji Island. The sedimentary facies and the existence of long-transported gravel in the Goshikihama Formation indicate deposition in a large river system. Plant macrofossil assemblages included in the alternating beds of sand, silt and clay were thus deposited in an alluvial plain or at the distal end of a fan.

Among the three types of sedimentary facies of plant bearing beds, the undecomposed peat is usually formed in waterlogged environment such as fen and bogs. The high carbon contents and the lack of coarser sand particles transported by flooding water in the matrix indicates peat formation from plants growing in situ with occasional inclusion of floating allochthonous fruits and seeds. Plant macrofossil assemblages in the peat can thus be interpreted as backmarsh deposits and autochthonous origins.

Plant macrofossil assemblages in massive silt were also deposited in the backmarsh of a river. The finer matrix without stratification and the uniform distribu-

tion of fossils in the sediments reflect deposition under a gentle flow or without a water flow. Size of plant remains transported in water is correlated well with the grain size of the matrix (Momohara & Yoshikawa, 1997). A poor correlation between fossil size and the grain size of the matrix composing the massive silt shows that most plant parts were not transported in water, but were floated down over the water surface. In such a case most plant remains are derived from plants growing around the place of deposition in the backmarsh. Fossil assemblages in the massive silt should thus reflect paleovegetation on wetlands and riverbanks in an alluvial plain.

On the contrary, plant fossil layers within stratified sand were deposited under a high-energy water flow. Stratified sand composes channel-fill deposits or flood deposits over banks. Plant fossils in these fossil layers are mostly transported from the upstream watershed. In channel fill deposits, size and shape of plant remains are correlated well with the grain size of the sediment matrix (Momohara & Yoshikawa, 1997). Fossil assemblages of this type should thus reflect regional paleovegetation including fans and mountain slopes along an alluvial plain.

Plant habitat in the late Pliocene sedimentary basin

Taxa found in the peat probably grew in the most aqueous environment (Table 3). The abundant occurrence of shoots and cones of *Glyptostrobus* together with *Trapa* and Nymphaeaceae indicates that *Glyptostrobus pensilis* were growing in shallow water. *Glyptostrobus pensilis* is now distributed in swampy areas of a delta in south China and develops respiratory roots above the water surface (Fu, 1992). A few *Styrax* seeds in a peat layer with *Glyptostrobus* were probably derived from drier areas such as riverbanks, because they float well.

Taxa common in the massive silt must have grown in and around the backmarsh where their seeds, fruits, or leaves could easily be transported into the area of deposition by a gentle stream or wind. Sandbanks or mounds and wetlands around them interspersed in an alluvial plain probably offered habitat for these plants. Fruits and seeds of plants growing in these areas, which were susceptible to flood, must also have

been transported by flooding water and were deposited also in stratified sand (Table 3). Among the plants in the massive silt (Table 3), *Styrax japonica*, *Metasequoia glyptostroboides*, *Sequoia* sp., and *Wisteria floribunda* are now growing in and around the wetland. *Styrax japonica* and *Wisteria floribunda* are very common around the wetland in alluvial plains in Japan. The habitat of *Metasequoia glyptostroboides* in south-west China is confined to the wetland in valley bottoms (Chu & Cooper, 1950; Momohara *et al.*, 1993), and *Sequoia sempervirens* is growing in the wet places along rivers in the west coast of North America (Li, 1953). On the other hand, *Stewartia monadelphica* and *Quercus aliena* are now distributed in mountains and hills in Japan, and *Pseudolarix amabilis* is distributed in hilly regions including limestone areas in central and south China (Fu, 1992; Momohara *et al.*, 1993). The habitat of these three taxa extended to alluvial plains in the Pliocene, and is different from their present distribution. Extinct species of *Cinnamomum macropodium* and *Hamamelis parrotioides* also grew in alluvial plains.

Plants common in the stratified sand but rare in the massive silt probably grew on fans and mountain slopes far from the area of deposition in an alluvial plain. *Picea* sect. *Picea*, *Buxus microphylla*, *Fagus microcarpa*, *Quercus* sect. *Cerris*, and *Liquidambar* sp. mainly grew on fans and mountain slopes. These plants may have grown also in an alluvial plain, because they are included in the massive silt. Their rare occurrence in the massive silt may, however, indicate occasional inclusion of floating plant remains after floods. *Picea* sect. *Picea* is now distributed mainly in rocky areas in east Asia, e. g., *P. bicolor* in central Honshu (Note *et al.*, 1998). *Picea* sect. *Picea* is also distributed in wetlands in an alluvial plain, e. g., *Picea glehnii* in Hokkaido (Note *et al.*, 1998). Fossils of *Picea* sect. *Picea* occurred from massive silt in the Osaka Group and was assumed to have been a component of forests in an alluvial plain in cooler stages of the Pleistocene (Momohara, 1992). *Picea* sect. *Picea* on Awaji Island preferred fan and mountain slopes in the Pliocene rather than an alluvial plain as its habitat.

Plant habitat assumed in this paper is consistent with that in the Neogene Aizu sedimentary basin clarified by Suzuki (1976). Suzuki (1976) examined the

species composition of plant macrofossil assemblages and their spacial and temporal distribution in a late Miocene and Pliocene sedimentary basin in Aizu Prefecture, northern Japan. He considered coexistence of species in fossil assemblages and the present habitat of fossil species and their modern relatives as important criteria to reconstruct past plant communities. In the Pliocene sedimentary basin, *Glyptostrobus* inhabited the most aqueous environment with *Alnus japonica* and *Phragmites*, *Metasequoia*, *Styrax*, *Buxus*, and *Stewartia* grew in the drier habitat in the lowland, and *Picea koribai*, *Pseudolarix*, and *Fagus microcarpa* occupied mountain slopes (Suzuki, 1976). Among them, habitats of *Glyptostrobus*, *Metasequoia*, *Styrax*, *Stewartia*, *Picea koribai*, and *Fagus microcarpa* clarified by Suzuki (1976) are comparable with those assumed in this paper.

Acknowledgements

This work was partly supported by a Grant-in-Aid for Science Research (No.10680097) from the Ministry of Education, Science and Culture, Japan.

References

- Chu, K. L. & Cooper, W. S. 1950. An ecological reconnaissance in the native home of *Metasequoia glyptostroboides*. *Ecology*, 31 : 260-278.
- Fu, L. K. 1992. China plant red data book - rare and endangered plants, vol. 1. 741pp. Science Press, Beijing.
- Itihara, M. 1961. Some problems of the Quaternary sedimentaries, Osaka and Akasi Areas. *J. Inst. Polytech. Osaka City Univ. Ser. G*, 5 : 13-30.
- Itihara, M., Yoshikawa, S., Inoue, K., Hayashi, T., Tateishi, M. & Nakajima, K. 1975. Stratigraphy of the Plio-Pleistocene Osaka Group in Sennan-Senpoku area, south of Osaka, Japan. *J. Geosci. Osaka City Univ.*, 19 : 1-29.
- Li, H. L. 1953. Present distribution and habitats of the conifers and taxads. *Evolution*, 7 : 245-261.
- Miki, S. 1948. Floral remains in Kinki and adjacent districts since the Pliocene with description of 8 new species. *Mineral. Geol. (Kobutsu to Chishitsu)*, No. 2 : 105-144 (in Japanese with English abstract).
- Miki, S. 1950. Taxodiaceae of Japan, with special

- reference to its remains. J. Inst. Polytech., Osaka City Univ., Ser. D, 1 : 63-77.
- Miki, S. 1952. *Trapa* of Japan with special reference to its remains. J. Inst. Polytech., Osaka City Univ., Ser. D, 3 : 1-30.
- Miki, S. 1957. Pinaceae of Japan, with special reference to its remains. J. Inst. Polytech., Osaka City Univ., Ser. D, 8 : 221-272.
- Miki, S. 1960. Nymphaeaceae remains in Japan, with new fossil genus *Eoeyryale*. J. Inst. Polytech., Osaka City Univ., Ser. D, 11 : 63-78.
- Mizuno, K. 1992. Age and tectonic development of the Plio-Pleistocene sedimentary basins along the Median Tectonic Line, Southwest Japan. Mem. Geol. Soc. Japan, No.40 : 1-14 (in Japanese with English abstract).
- Mizuno, K. 1993. Awaji Island. "Osaka Group" (ed. Itihara, M.), 127-141. Sogen-sha, Osaka (in Japanese).
- Mizuno, K., Tsukuda, E., Takahashi, M., Momohara, A. & Uchiyama, T. in press. Subsurface geology of the Wakayama Plain, southwestern Japan based on the deep boring survey. Jour. Geol. Soc. Japan (in Japanese with English abstract).
- Momohara, A. 1992. Late Pliocene plant biostratigraphy of the Osaka Group, Southwest Japan, with reference to extinction of plants. Quat. Res. (Tokyo), 31 : 77-89.
- Momohara, A. 1994. Floral and paleoenvironmental history from the late Pliocene to middle Pleistocene in and around central Japan. Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology, 108 : 281-293.
- Momohara, A., Mizuno, K., Tsuji, S. & Kokawa, S. 1990. Early Pleistocene plant biostratigraphy of the Shobudani Formation, southwest Japan, with reference to extinction of plants. Quat. Res. (Tokyo), 29 : 1-15.
- Momohara, A., Yin, K. P., Yamakawa, C. & Gu, M. X. 1993. Natural habitats of *Metasequoia glyptostroboides* in Lichuan, Hubei Province, China. Jpn. J. Histor. Bot., 1 : 73-80 (in Japanese).
- Momohara, A. & Yoshikawa, M. 1997. Sedimentary process of plant macrofossil assemblages in a meandering channel. Jpn. J. Hist. Bot., 5 : 15-27 (in Japanese with English abstract).
- Note, H., Okitsu, S. & Momohara, A. 1998. Present distribution of *Picea* sect. *Picea* Farjon and distribution changes since the Last Glacial Age in Japan. Jpn. J. Hist. Bot., 6 : 3-13 (in Japanese with English abstract).
- Suzuki, K. 1976. Reconstruction of paleovegetation and paleoclimate. "Land palaeoecology, monograph on palaeoecology, I" (eds. the Geological Society of Japan & the Palaeontological Society of Japan) 81-105. Kyoritsu Shuppan Co., Ltd., Tokyo (in Japanese).
- Walker, R. G. (ed.) 1984. Facies Models (2nd. ed.). 317pp. Geological Association of Canada, Ontario, Canada.

(Accepted on January 14, 1999)

書評 (新刊紹介) : 日本林業技術協会編. 1999. 森林の環境 100 不思議. 218pp. 日本林業技術協会, 東京. 本体 1300 円.

本書は、森林の環境に関心をもつ人だけでなく、地球人として森林と環境のかかわりに関心をもってもらいたいあらゆる人を対象に執筆・編集されている。森林総合研究所を中心にした中堅・若手の研究者が執筆にあたっている。1項目2ページで100項目200ページ、それぞれの項目を得意とする研究者が担当している。それに加えて、平易なです・ます体で語られ、項目ごとに親しみやすい題目が付けられているので、読者の興味のあるところから読みはじめることができる。

そうは言っても、ただ項目の羅列だけなら辞書同然であるが、本書はそうではない。環境問題と森林、気候変動と森林、日本の森林の変遷と現状、森林が守る私たち

の生活環境の4つのおおきな部分に分かれており、ストーリー性を失っていない。そのストーリー性とは、今日の地球環境問題を理解するための緑の生態系、自然・人類の歴史における緑の生態系、現代社会史における緑の生態系といった具合である。

編集・発行にあたっている林業技術協会、執筆者の大半が所属する森林総合研究所とは、いったいどういうことをしているところなのか。それをアピールする目的も本書にはあるようだ。そういう視点も忘れずに読んでみると、一層おもしろくなるかも知れない。

(辻 誠一郎)

那須浩郎*・百原 新**・沖津 進**：軽井沢の化石藓類群集から 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藓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藓類からなるコケ型林床であった。森林性藓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-ハイマツ林でみられる。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、藓類、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* やチョウセンゴヨウ *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・火山碎屑物・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

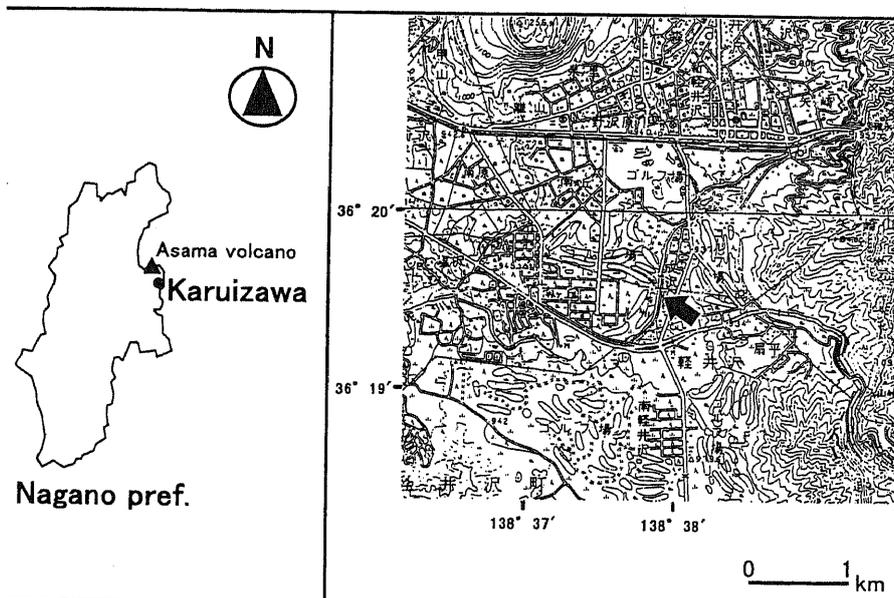


Fig. 1 Location of the study site (arrow). Inset map copied from 1 : 50,000 topographic maps "Karuizawa" and "Miyota" by the Geographical Survey Institute.

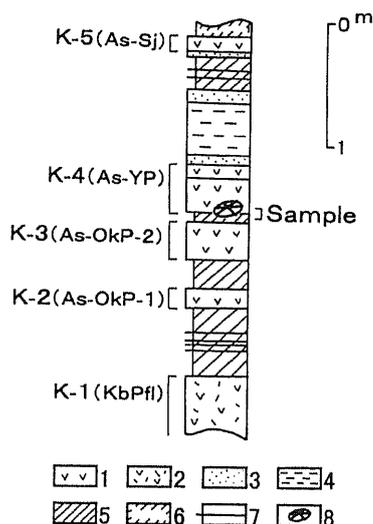


Fig. 2 Columnar section of sampling site D in Fig. 3. 1 = pumice, 2 = pumice flow deposit, 3 = volcanic sand, 4 = alternating beds of volcanic ash and pumice, 5 = peat, 6 = humus soil, 7 = volcanic ash, 8 = wood.

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 ^{14}C 年代値を加速器を用いて測定し、KbPfl 直下の炭化木で $19,520 \pm 240 \sim 19,800 \pm 190$ yr B.P., As-OkP-1 直下の植物片 (球果) と木片で $16,720 \pm 160 \sim 16,880 \pm 130$ yr B.P., As-YP 直下の木材で $13,320 \pm 130 \sim 13,710 \pm 130$ 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 $11,240 \pm 290 \sim 12,180 \pm 150$ 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

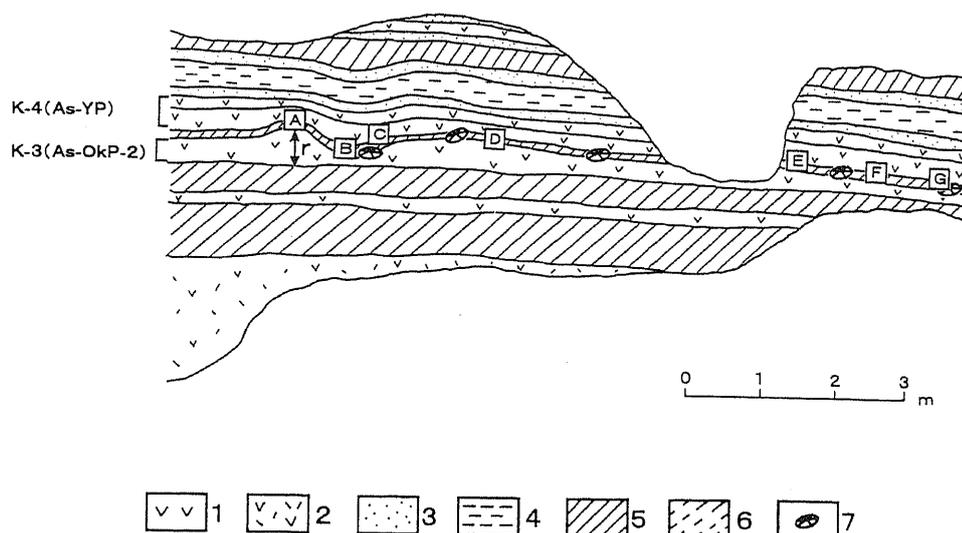


Fig. 3 Sketch of the outcrop at the study site. A-G = sampling sites, r = relative height of sample A. See Fig. 2 for legends 1-6 of sediment facies; 7 = wood.

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. およびホソバミズゴケ *S. junghuhnianum* Dozy et Molk. 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

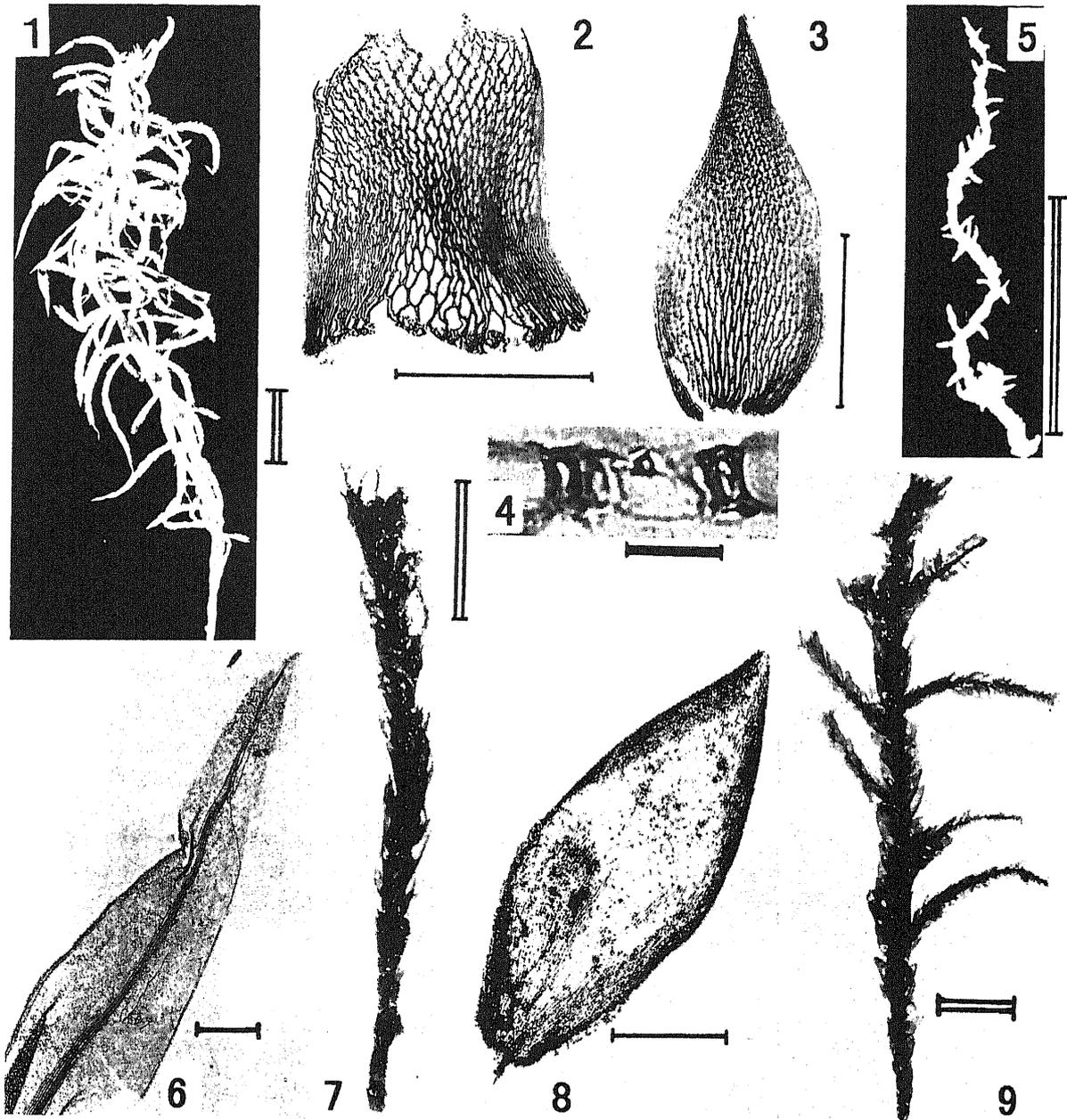


Fig. 4 Plant macrofossils obtained from peat just below As-YP at Minami-Karuizawa (1). — 1–4: *Sphagnum girgensohnii* (1: stem, NHM1-1-1. 2: stem leaf, NHM1-1-2. 3: branch leaf, NHM1-1-3. 4: cross section of a branch leaf, NHM1-1-4). — 5: *Sphagnum squarrosum* (branch, NHM1-2). — 6–7: *Aulacomnium palustre* (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ヨ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

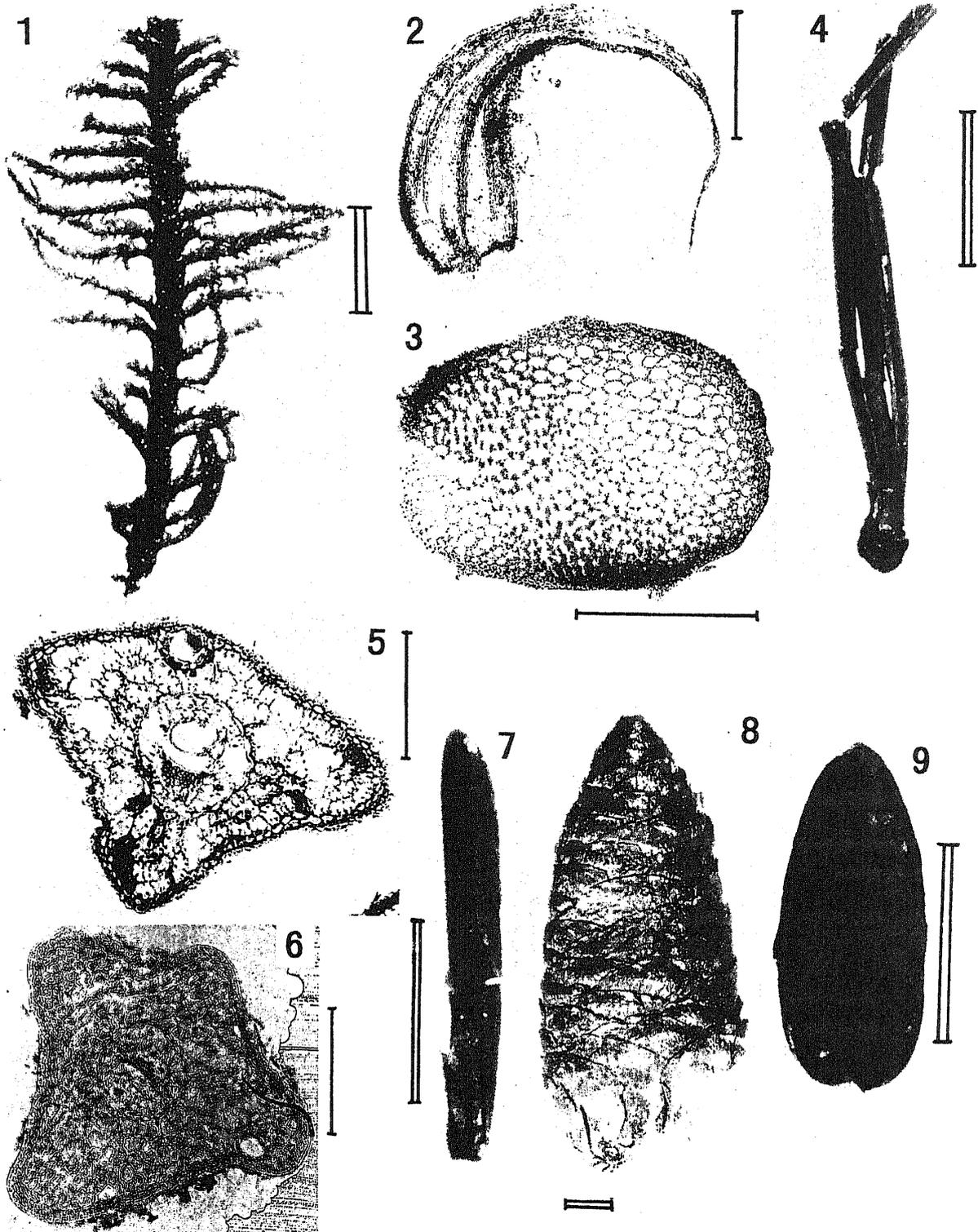


Fig. 5 Plant macrofossils obtained from peat just below As-YP at Minami-Karuizawa (2). — 1–3: *Ptilium crista-castrensis* (1: stem, NHM1-5-1. 2: leaf, NHM1-5-2. 3: cross section of a stem, NHM1-5-3). — 4–5: *Pinus pumila* (4: leaf, NHM1-6-1. 5: cross section of a leaf, NHM1-6-2). — 6–8: *Picea* sect. *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コケモモ *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

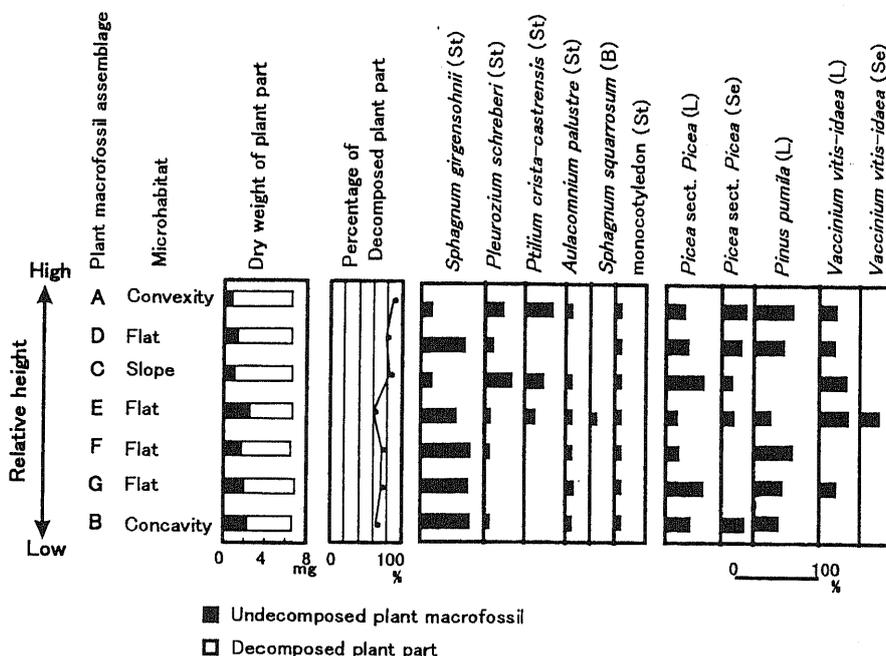


Fig. 6 Micro-topography and occurrence of plant macrofossils. Fossil assemblages in sites A-G are arranged in the order of relative height from the horizon just below As-OkP-2. Percentages of moss and monocotyledon and of arboreal fossils are based on total dry weight of moss and monocotyledon and of 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。

木本ではトウヒ属バ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バ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バ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バラモミ節が優占し、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、トウヒ属バ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バ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占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占し、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占していた。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占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占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が限られる (上野ほか, 1995) のに対し、本調査地では平坦部にも優占していた。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。

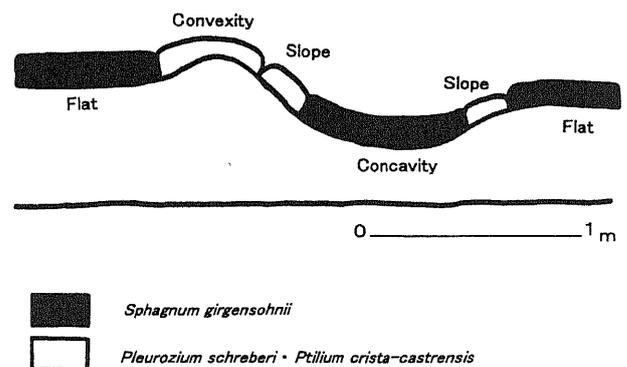


Fig. 7 Reconstructed topographic distribution of mosses during the Late Glacial Period.

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; 館脇, 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(館脇, 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.
- 南木陸彦. 1996. プナの分布の地史的変遷. *日本生態学会誌* 46: 171-174.
- 南木陸彦. 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・南木陸彦. 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* Regal 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.
- 橘ヒサ子・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.
- 橘ヒサ子・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. ハヶ岳(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。

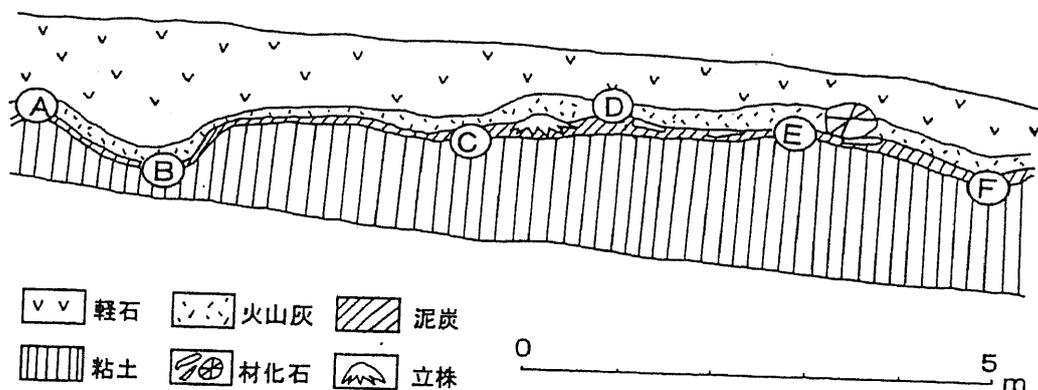
しかし全世界で100名にも満たない専門家が, ある程度分かっている属はいまだ100にも達しない生物群を相手に, これだけ広い方面から成果をあげているのは驚異である。やはり, これまでの地球史の上で, 地表を闊歩したもののとしてはもっとも大きく, 鳥類を派生したほかはまったく絶滅してしまった生物群のもつ特異な魅力がこれだけ人を駆りたてるのであろうか。動物解剖学の基礎知識を必要とするが, 英語は平易であり, おもしろく読みがいのある書物である。 (能城修一)

青森県黒石市における十和田八戸テフラ(約 13, 000 年前)

に埋積した針葉樹林の林床植生復元

那須浩郎*(千葉大・自然科学)・木村勝彦(福島大・教育)・百原 新・沖津 進(千葉大・園芸)

最終氷期の針葉樹林の分布立地を解明するために、約 13, 000 年前の埋没林から採取した大型植物化石をつかって林床植生を含めた古植生の復元を試みた。調査を行った埋没林は、青森県黒石市に位置し(標高約 150m)、十和田八戸テフラによって埋積された晩氷期(約 13, 000 年前)のものである。サンプルの採取は、林床植生を詳細に復元するために、10mの露頭から凹、凸、斜面、平坦部に微地形を区分して 6カ所から、火山灰にパックされた泥炭の表層を採取した。採取したサンプルは、それぞれ 100cm³ づつふるいで水洗し、種の同定を行い計数した。また、バラバラになっていて計数が困難な針葉とシダ類、蕨類に関しては、乾燥重量を測定した。その結果、産出した大型植物化石は、木本 4 種、草本 1 種、シダ類 1 種、蕨類 7 種の計 13 種であった。木本は、常緑針葉樹のトウヒ属パラモミ節とトドマツの針葉が大半を占めており、落葉広葉樹のカバノキ科の種子も少ないながらも全地点で産出した。このことから、当時の植生は、トウヒ属パラモミ節とトドマツの混生する常緑針葉樹林で、カバノキ科の落葉広葉樹も混じえる林相だったことが考えられた。また林床植物は、コミヤマカタバミの種子やホソバトウゲシバの茎、葉が産出するものの、ほとんどが蕨類の茎、葉で占められていた。蕨類の組成は微地形による差はみられなかったが、すべての地点でタチハイゴケ、オオフサゴケ、カギハイゴケ、イワダレゴケといった現在の日本の亜高山帯に普通に出てくる森林性の蕨類が優占していた。このことから、当時の林床植生は、コミヤマカタバミやホソバトウゲシバと併せて考えても、現在の亜高山帯針葉樹林にみられるコケ型林床に近い状態であったと考えられた。さらに、復元した古植生と現在の植生との対応を検討した結果、北海道の雄阿寒岳山麓に分布する岩石地上に発達したアカエゾマツトドマツ林に組成が類似していた。



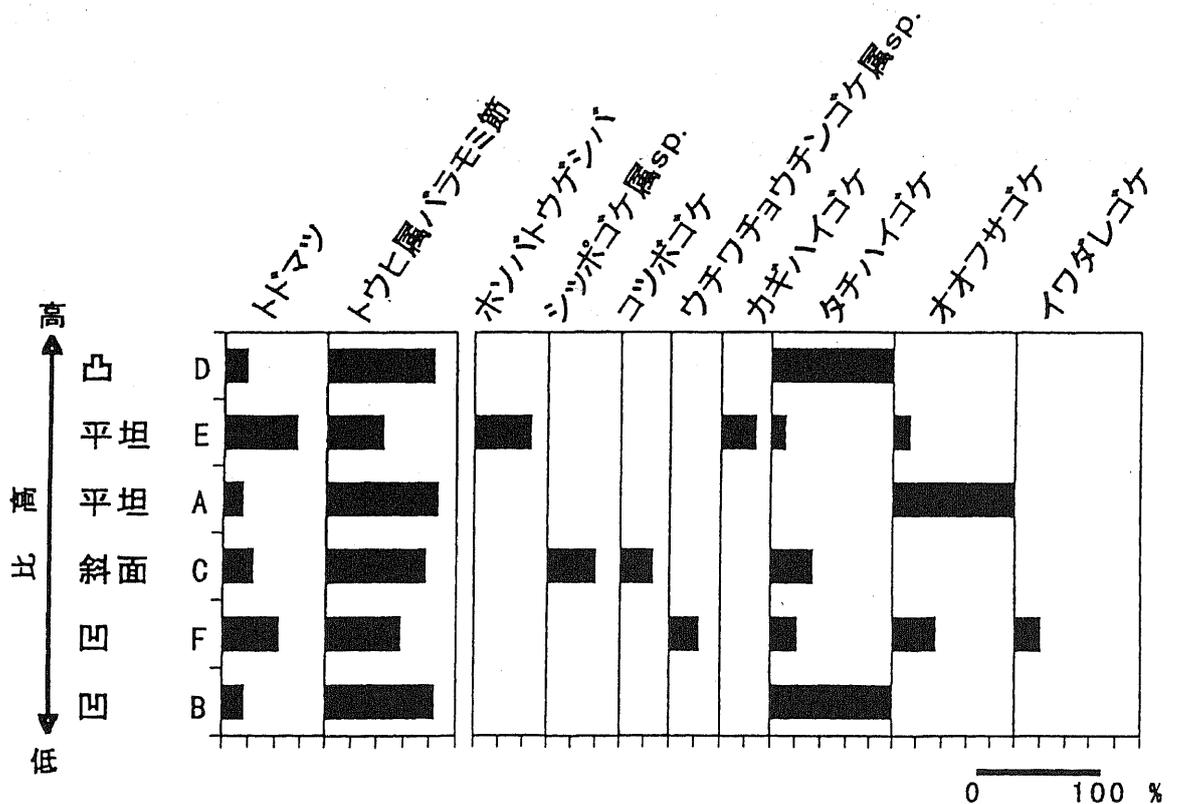
試料採取地点の露頭スケッチ

A-Fが試料採取地点。

十和田八戸テフラ直下の埋没泥炭から産出した大型植物化石一覧表

産出地点は露頭スケッチのA-Fに同じ。針葉とシダ類、蕨類は乾燥重量(mg)で産出量を示した。他の種子はカッコ内に個数を示した。

分類群	産出部分	産出地点					
		A	B	C	D	E	F
高木							
常緑針葉樹							
トドマツ	針葉	0.0133	0.0022	0.0077	0.0022	0.0311	0.0397
	枝					(3)	(1)
	種子						(3)
	種鱗	(2)					(1)
トウヒ属バラモミ節	針葉	0.0788	0.0112	0.0252	0.0103	0.0244	0.0537
	枝	(3)	(2)	(4)	(2)	(1)	(3)
	種子						(1)
落葉広葉樹							
カバノキ科 sp.	種子	(2)	(2)	(3)	(2)	(1)	(2)
低木							
落葉広葉樹							
キイチゴ属 sp.	種子		(1)	(1)		(1)	
草本							
コミヤマカタバミ	種子			(1)	(1)		(1)
シダ類							
ホソバトウゲシバ	茎, 葉					0.0237	
コケ類							
シツポゴケ属 sp.	茎, 葉			0.0149			
コツボゴケ	茎, 葉			0.01			
ウチワチヨウチンゴケ属 sp.	茎, 葉						0.0047
カギハイゴケ	茎, 葉					0.0142	
タチハイゴケ	茎, 葉		0.0039	0.0126	0.0569	0.0061	0.0044
オオフサゴケ	茎, 葉	0.0594				0.0075	0.0071
イワダレゴケ	茎, 葉						0.0041



大型植物化石(針葉, シダ類, 蕨類)の乾燥重量比(%)

針葉とシダ類・蕨類とを分けて、それぞれ100%で示してある。

シホテーアリニ山脈での森林分布から推察される最終氷期の本州中部におけるチョウセンゴヨウおよびバラモミ節樹木の分布

沖津 進 (千葉大学園芸学部)

1. 背景と目的

日本列島の現在の森林分布は、最終氷期以来大きな変遷を経ている。したがって、現在の森林分布の成因を多角的に理解するためには、主要樹種の現在での生態分布や更新動態を明らかにすることと共に、植生史の視点に立つての分布変遷の検討も欠かせない。

チョウセンゴヨウ *Pinus koraiensis* Sieb. et Zucc. とバラモミ節 *Picea* sect. *Picea* Farjon 樹木は、現在の本州中部では分断、散在するのみで、分布量自体も少ない (林, 1951, 1952)。しかし、大型植物化石の産出状況 (相馬・辻, 1987) からみると、最終氷期の本州中部ではこの両者は現在よりも分布量がかなり多かったと推定される (Table 1)。こうした分布状況からみると、最終氷期には両者が混生し、分布量が増加する条件が存在したものの、後氷期になってそうした条件が無くなり、分布が縮小していったことが考えられる。この分布変遷を明らかにするために、大型植物化石の産出状況から最終氷期における分布立地を検討すると、トウヒ *Picea jezoensis* Carr. var. *hondoensis* Rehd., エゾマツ *Picea jezoensis* Carr. var. *jezoensis* Carr. は高標高域に偏った分布を示すのに対し、チョウセンゴヨウとバラモミ節樹木は低標高域にも偏り無く分布する。最終氷期の本州中部では、低標高域を中心に、チョウセンゴヨウとバラモミ節樹木の共存域が出現したことがわかる (Table 2, 3)。

チョウセンゴヨウとバラモミ節樹木の共存状態を明らかにするためには、現在両社者が分布量多く共存する森林での様子を知ることが望ましいが、それは現存しない。次善の策として、現在チョウセンゴヨウが優占する森林での樹種分布や混生状況を整理することが一つのアプローチとなろう。そうした地域としてロシア共和国沿海州シホテーアリニ山脈がある (Vidakovic, 1991; 沖津, 1993, 1997)。

この報告では、まず、現在のシホテーアリニ山脈における森林分布を、チョウセンゴヨウとその共存樹種に着目して整理する。次に、エゾマツとバラモミ節樹木のひとつアカエゾマツ *Picea glehnii* (Fr. Schmidt) Mast. の樹種特性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とバラモミ節樹木の分布状況を復元する。最後に、後氷期におけるそれらの分布変遷を考察する。

2. シホテーアリニ山脈での森林分布

シホテーアリニ山脈北部を西流するアニューイ川流域の森林植生を、主要林冠優占種の変化に着目して、上流部から下流部にかけて300kmに渡ってゴムボートで川下りしながら観察した (沖津, 1997)。林冠優占種に基づいて区分すると、移行帯も含めて以下の4タイプの森林帯が上流から下流に向かって識別できた：グイマツ優占林帯、エゾマツ優占林帯、チョウセンゴヨウ-エゾマツ-トウシラベ林帯、チョウセンゴヨウ-落葉広葉樹混交林帯。樹木分布の上での大きな特徴はチョウセンゴヨウが広い範囲に渡って量的に多く分布し、最も主要な森林構成種となっていることである。

中流域での樹木分布と混生状況を整理すると (Table 4) , チョウセンゴヨウはエゾマツ, 落葉広葉樹極相構成種 (モンゴリナラ *Quercus mongolica* Fish. ex Ledeb., イタヤカエデ *Acer mono* Maxim.) 両者と混生する. いっぽう, エゾマツ単独では落葉広葉樹とは混生しない. これは, エゾマツと落葉広葉樹極相構成種とが混生した場合通常は落葉広葉樹が優占するためである. 同様の森林分布がシホテーアリニ山脈中部アルム川流域でも観察される (沖津, 1993) . こうした混生状況は, チョウセンゴヨウが分布することによって一方では落葉広葉樹が優占する事をおさえ, 一方ではそれに伴ってエゾマツの分布域を確保していることを示している. 最終氷期の本州中部でもチョウセンゴヨウは基本的にはこれと同様の生態的役割を果たしていたと見なせる. それにも関わらず, 低標高域を中心に, バラモミ節樹木がエゾマツをむしろ凌駕していた (Table 1, 3) . この要因を探るためには, エゾマツとバラモミ節樹木の生態的性質を比較検討する必要がある.

3. エゾマツとバラモミ節樹木の生態的性質

バラモミ節樹木の代表としてアカエゾマツを取りあげ, 北海道阿寒湖畔の個体群でエゾマツと生態的性質を樹形に基づき比較した (Table 5) . 最大樹高, 最大胸高直径は両者で殆ど差がない. いっぽう, 垂直樹冠長/樹高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. さらに, 樹冠体積/材積もエゾマツの方がかなり大きい. アカエゾマツはエゾマツと比べて葉の量が少ない. このことは, 立地が乾燥すると, エゾマツは成長が低下するが, アカエゾマツはそれに比べると影響が少ないことを示唆している.

両者の生態的性質を樹形から比較すると, 湿潤立地では, エゾマツは葉量が多いことを反映して樹高成長が早くなり, アカエゾマツを凌駕して優占する. しかし, 乾燥立地では葉量が少なくとも一定の樹高成長を維持できるアカエゾマツがエゾマツに対して優占することが可能となる. したがって, バラモミ節樹木が量的に増加するための条件は, 乾燥立地でエゾマツの成長が低下することである. 事実, 本州中部三峰川流域では, バラモミ節樹木の分布立地は岩礫急斜面に限られている (野手ほか, 1999) .

4. 最終氷期の本州中部におけるチョウセンゴヨウとバラモミ節樹木の分布

4.1. 最終氷期の本州中部におけるチョウセンゴヨウとバラモミ節樹木の分布

最終氷期の本州中部におけるエゾマツとバラモミ節樹木の共存条件を考察するために, 両者の現在および最終氷期の本州中部における分布を整理した (Fig. 1; 沖津, 1999a) . 現在はバラモミ節樹木の分布量は少なく, 優占林を作ることはまれである. これは, バラモミ節樹木がモンゴリナラ, エゾマツ両者から排除されるためである. したがって, バラモミ節樹木が量的に増加するためにはモンゴリナラとエゾマツの分布空白地帯が必要となる.

最終氷期の本州中部は, 夏期でも気温がある程度低下したことに加えて, かなり乾燥したと推察されている. 落葉広葉樹で耐陰性の高いモンゴリナラは, より気温が高い低地に分布が限定されたであろう. エゾマツは冷涼かつより湿潤な山腹斜面に留まり, 高温かつより乾燥する低地では分布量が減少したと思われる. その場合, モンゴリナラの分布上限

以上の領域にモンゴリナラ，エゾマツ両者の分布空白域が生ずる。バラモミ節樹木は，エゾマツよりも乾燥に強いことが作用して，空白域では優勢に分布できたであろう。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バラモミ節樹木の分布量が増加したと推察される。

42. エゾマツとバラモミ節樹木の共存に果たすチョウセンゴヨウの役割

エゾマツはモンゴリナラと競合した場合通常は優占できず，量的に減少する。したがって，両者の混生下でエゾマツが優占するためには，夏期の低温や乾燥でモンゴリナラの成長が低下することが必要である。チョウセンゴヨウはモンゴリナラとも共存可能で，混生した場合でも時としてより優占する。しかし，エゾマツと混生した場合には耐陰性の差から通常はエゾマツが優占する。こうしたことから，モンゴリナラとエゾマツの分布境界域に現在広範囲に渡ってチョウセンゴヨウが混生することにより，エゾマツの分布域はモンゴリナラの領域にまで広がっていると思われる。エゾマツの分布量は，チョウセンゴヨウが存在することで増加していると解釈できる。

最終氷期の本州中部においても，チョウセンゴヨウの存在はエゾマツ，バラモミ節樹木双方にとって分布量が増加する方向に働いたであろう。モンゴリナラとエゾマツの分布空白域でバラモミ節樹木は量的に増加したと考えられるが，そのときに，チョウセンゴヨウがその領域を中心に広範囲に渡って混生することにより，モンゴリナラの分布拡大を抑制し，一方でエゾマツとバラモミ節樹木との共存域を確保していた。チョウセンゴヨウ，エゾマツ，バラモミ節樹木は，乾燥立地で3者が混生した場合，いずれかが完全に優占する可能性は低く，それぞれがある程度の量を保って安定共存する可能性が高い。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2者の混生状態になった場合には，バラモミ節樹木はさらに量的に増加するであろう。

以上のように，現在，および最終氷期いずれの時代でも，チョウセンゴヨウの存在は，エゾマツおよびバラモミ節樹木に対してそれらの分布量が増加する方向に作用していると言える。

5. 後氷期の分布変遷

後氷期になって，チョウセンゴヨウ，バラモミ節樹木双方の分布は縮小した。その要因として，寒冷，乾燥気候にかわって，湿潤，温暖で冬季に多雪な気候環境が出現したことが挙げられる。現在の日本でのチョウセンゴヨウの分布域は北東アジア大陸部のものとほぼ調和的であるが，大きな違いは下方からブナ *Fagus crenata* Blumeが優勢に分布域をのばし，チョウセンゴヨウはブナによって上方に追いやられる形になっていることである

(石川，1996)。ブナが優占することにより，分布量が少なくなっている。ブナは多雪環境の出現と共に分布拡大した樹木である。バラモミ節樹木も分布域の大半をブナによって奪われ，岩礫地などに追い込まれていったと思われる。

そうした変遷を裏付けるものとして，チョウセンゴヨウ林のレフュジーアがある。八ヶ岳西岳南西斜面にはチョウセンゴヨウ－ミズナラ(モンゴリナラ)－カラマツ *Larix leptolepis* Gord. 混交林が分布するが，これは最終氷期以来の遺存植生と考えられる

(沖津, 1999b). 西岳南西斜面は, 通年乾燥し, 冬季の低温が著しく, 現在では日本で最も大陸的気候下にある.

バラモミ節樹木は最終氷期には低地にも広く分布し, 個体群は間には遺傳的交流があったと考えられる. しかし, 後氷期の湿潤, 温暖化とともに分布域を分断され, いくつかの小規模な地域個体群に孤立した. したがって, 現在別種とされているものでも分化の程度は浅く, 最終氷期の化石個体群を含めて, 球果の形態でそれぞれを明確に区分することは出来ない (野手ほか, 1998).

引用文献

- 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.
- 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ー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.
- 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. 1999a. 北東アジアにおけるエゾマツ優占林の分布と成立機構. -Quercus, Betula, Larixとの分布境界決定機構-. 日本植生史学会第14会大会講演要旨集, 7-10.
- 沖津進. 1999b. ハヶ岳西岳南西斜面に分布するミズナラーチョウセンゴヨウー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・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, 106:407-408.
- 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.
- Vidakovic, M. 1991. Conifers. Morphology and Variation. Graficki zavod Hrvatske, Zagreb.

Table 1. Number of localities and its relative frequency of major coniferous species of central Honshu at present and at the Last Glacial. The data for the present one is compiled from Hayashi (1951, 1952), and that for the Last Glacial is compiled from the data of the occurrence of plant macrofossils during the Tachikawa Stage (Sohma and Tsuji 1987).

	Present		Last Glacial	
	No. of localities	Relative frequency (%)	No. of localities	Relative frequency (%)
<i>Tsuga diversifolia</i>	386	31.5	12	14.6
<i>Abies veitchii</i>	181	14.8	12	14.6
<i>Larix kaempferi</i>	185	15.1	14	17.1
<i>Picea jezoensis</i> *	259	21.1	13	15.9
<i>Pinus koraiensis</i>	110	9.0	15	18.3
<i>Picea</i> sect. <i>Picea</i> **	104	8.5	16	19.5
Total	1225	100	82	100

*: The present includes *P. jezoensis* subsp. *hondoensis* only, and the Last Glacial includes both *P. jezoensis* subsp. *jezoensis* and *P. jezoensis* subsp. *hondoensis*

** : *P. alcoquiana*, *P. koyamae* and *P. maximowiczii*

Table 2. The co-occurrences of major three coniferous species in Honshu at the Last Glacial. Totally 25 localities having at least one of the three species are dealt with, based on the data of the occurrence of plant macrofossils during the Tachikawa Stage (Sohma and Tsuji 1987). Pj; *Picea jezoensis* s. l., Pp; *Picea* sect. *Picea**, Pk, *Pinus koraiensis*

Co-occurrence type	No. of localities
Pj	3
Pp	4
Pk	3
Pj, Pp	3
Pj, Pk	3
Pp, Pk	5
Pj, Pp, Pk	4
Total	25

*: *P. alcoquiana*, *P. koyamae* and *P. maximowiczii*

Table 3. Altitudinal occurrences of three coniferous species at the Last Glacial in Honshu. The figures in the table show number of localities. Compiled from the data of the occurrence of plant macrofossils during the Tachikawa Stage (Sohma and Tsuji 1987).

	Altitude		Total
	<200 m	≥200 m	
<i>Picea jezoensis</i> s. l.	2	11	13
<i>Pinus koraiensis</i>	7	8	15
<i>Picea</i> sect. <i>Picea</i> *	7	9	16

*: *P. alcoquiana*, *P. koyamae* and *P. maximowiczii*

Table 4. Distribution of major four tree species in the middle stream of the river Anyui, northern Sikhote-Alin with their co-occurrence types. Sixty two points having at least one of the four tree species are delt with. Compiled from Okitsu (1997).

	No. of points
Tree species	
<i>Picea jezoensis</i> (Pj)	34
<i>Pinus koraiensis</i> (Pk)	51
<i>Acer mono</i> (Am)	17
<i>Quercus mongolica</i> (Qm)	13
Co-occurrence type	
Pj	2
Pk	5
Am	3
Pj, Pk	25
Pj, Pk, Am	4
Pj, Pk, Qm	2
Pj, Pk, Am, Qm	1
Pk, Am	4
Pk, Qm	5
Pk, Am, Qm	5
Total	56

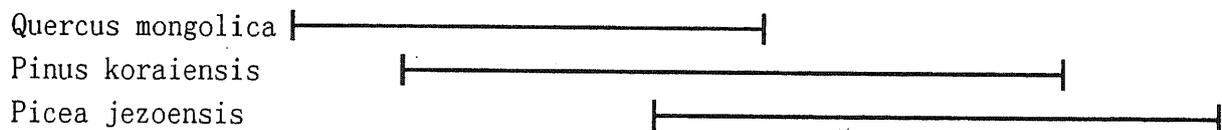
Table 5. A comparison of tree forms of crown tree (tree height more than 15 m) between *Picea jezoensis* (n=73) and *Picea glehnii* (n=23) growing oby the Lake Akan, eastern Hokkaido. The figures in the table show the mean value and the figures in parensis show standard deviation. From Okitsu and Ito (1995).

Item	<i>P. jezoensis</i>	<i>P. glehnii</i>	Significance
Maximum tree height (m)	30.0	30.0	
Maximum D.B.H. (cm)	93.5	85.0	
Crown depth/Tree height (m/m)	0.72(±0.09)	0.64(±0.09)	p<0.001
Crown area (m ²)	42.8(±21.9)	42.7(±13.5)	n. s.
Crown volume (m ³)*	799.6(±473.6)	760.2(±299.5)	n. s.
Crwon volume/Stem volume (m ³ /m ³)**	157.5(±97.1)	81.9(±36.9)	p<0.001

*:Crown depth (m) x Crown area (m²)

** :Crown volume (m³)/D2H (m³)

Present dsitribution of three major tree species along the river Anyui, northern Sikhote-Alin



Central Honshu at the Last Glacial

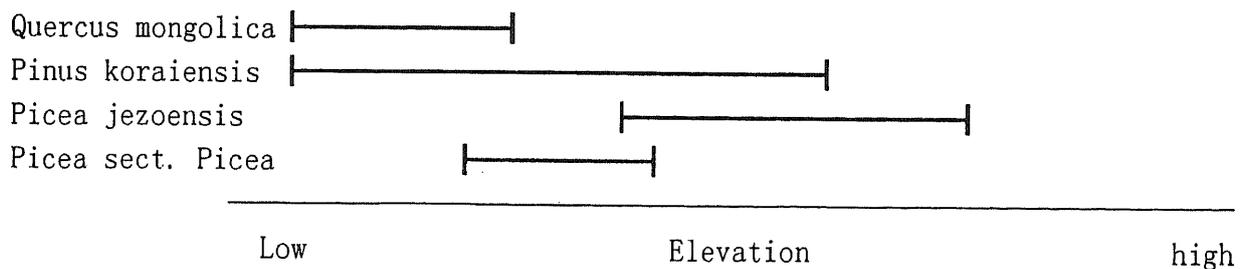


Figure 1. Present distribution of three major tree species along the river Anyui, central Sikhote-Alin (upper), and the distribution of four tree species at the Last Glacial in central Honshu (lower) (Okitsu original).

第4章 トウヒ属, カラマツ属および関連樹木の最終氷期以来の分布変遷

1. 沖津 進. 1999. 八ヶ岳西岳南西斜面に分布するミズナラーチョウセンゴヨウー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. 131
2. 沖津 進. 1999. 北東アジアにおけるエゾマツ優占林の分布と成立機構 - Quercus, Betula, Picea, Larix との境界決定機構 -. 日本植生史学会第14回大会講演要旨集, 7-10. 143
3. 沖津 進. 1999. サハリン最北端シュミット半島に分布するエゾマツ, ゲイ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. 植生史研究, 7:3-10. 147
4. 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来の分布変遷. 植生史研究, 6:3-13. 155

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

沖津 進 (千葉大学園芸学部)

八ヶ岳西岳の南西斜面標高 1,900 m 付近にはミズナラ, チョウセンゴヨウ, カラマツの 3 種が混交する, 日本列島では特異な樹種構成の森林が分布している. ここでは, その林分構造を紹介し, 日本列島の森林植生変遷史を理解する上でこの混交林が重要な位置にあることを指摘する. 胸高断面積比ではミズナラが最も優占し, チョウセンゴヨウは小径木が多い. カラマツは大径木が主体だが, 小径木もある程度存在する. この混交林では優占 3 樹種がほぼ順調に更新している. このタイプの森林は日本列島ではほかには分布しない. 一方, 北東アジア大陸部ではこれと類似の森林が分布する. 最終氷期の寒冷, 乾燥気候条件下では中部日本にもこの混交林と類似する森林が分布していたと考えられる. その後の温暖, 湿潤化に伴い, 現在の位置に限定分布するに至ったと推察される. 八ヶ岳西岳の南西斜面は現在でも比較的寒冷, 乾燥気候下にあり, 大陸型森林のレフュジーアとなり得る地域である.

キーワード: 大陸の気候, レフュジーア, チョウセンゴヨウ, 最終氷期, 植生史

I はじめに

日本列島の植生は最終氷期以来さまざま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, 現在の植生分布は最終氷期のそれとはかなり異なっている (安田・三好 1998). 一方, 現在でも, 最終氷期の遺存植生, あるいはそれに類するものが日本列島各地に分布している可能性は高い.

そうした植生について, その分布立地や, 組成, 構造, 更新の特徴などを明らかにすることは, 日本列島における最終氷期以降の植生変遷を検討する上で重要である.

日本列島における最終氷期以来の植生変遷が検討されるなかで, 単独の樹種レベルでは, 後氷期に分布を拡大し, 現在の植生帯を特徴づけている植物や, その逆に, 後氷期に分布を縮小したものが浮かび上がってきた. 前者の例としてオオシラビソ *Abies mariesii* Mast. (梶 1982; 杉田 1990; Sugita 1992) やブナ *Fagus crenata* Blume (守田 1984, 1985, 1987; 守田・相沢 1986) が, 後者の例としてチョウセンゴヨウ *Pinus koraiensis* Sieb. et Zucc. (百原ほか 1997; 辻 1983, 1987) が挙げられる. しかし, 植生レベルで, 最終氷期以降の遺存植

生とみなされるものについて報告, 検討した例はほとんどない. Yamanaka et al. (1973) は, 山形県中部月山 (1,979 m) の東山腹溶岩台地上に分布するオオシラビソ微少林分の成立過程を花粉分析結果から検討し, それが最終氷期以後の降雪の増加とあいまって衰退していったものの, 遺存植生であると結論している. こうした調査を今後精力的に積み重ねて行く必要がある.

八ヶ岳西岳南西斜面には, 狭い範囲ではあるが, ミズナラ *Quercus mongolica* Fischer ex Ledeb. - チョウセンゴヨウ *Pinus koraiensis* Sieb. et Zucc. - カラマツ *Larix leptolepis* Gord. の 3 樹種が混交する森林が分布している. こうした樹種構成は特異で, 日本列島ではほかには類例がない. しかし, 北東アジア大陸部にはこれと類似した森林が広く分布する. 西岳の気候条件と照らし合わせると, この混交林は, 最終氷期以来の遺存植生の可能性が高い. 本報告ではこの混交林の構造を報告し, それを持つ最終氷期以降の植生変遷史上の意義を考察する.

なお, ミズナラについては, 日本列島では *Quercus mongolica* ssp. *crispula* (Blume) Menits., *Quercus mongolica* var. *crispula* (Blume)

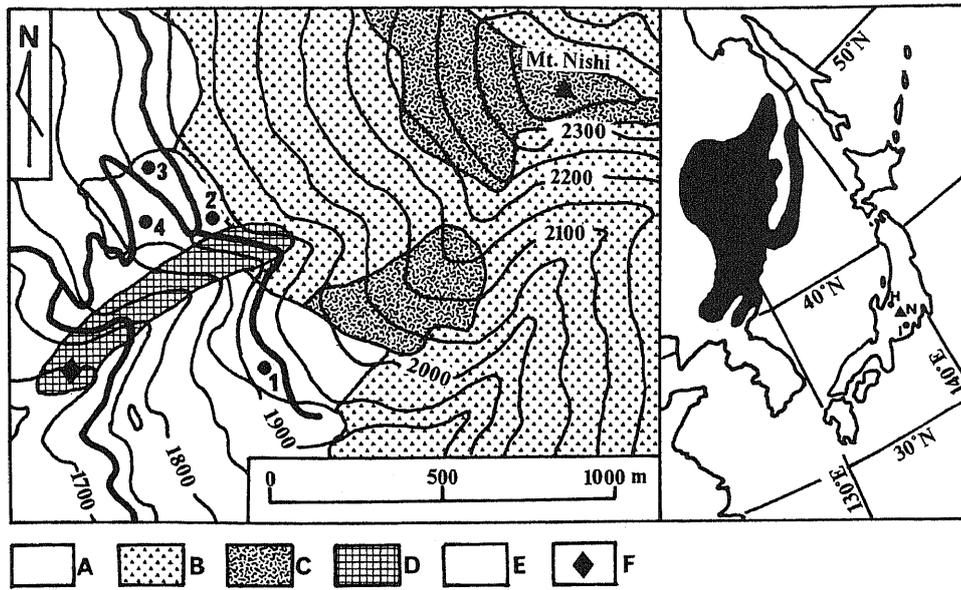


図1 ハケ岳南部西岳(標高2,398m)南西斜面の植生図(左図)および北東アジアにおけるチョウセンゴヨウ-落葉広葉樹混交林の分布域(黒塗り部分)と西岳(N),白馬(H),井川(I)の位置(右図)

A: ミズナラ-チョウセンゴヨウ-カラマツ混交林 B: シラベ-オオシラビソ-ダケカンバ林 C: シラベ-オオシラビソ林 D: カラマツ天然林 E: 人工造林地とミズナラ二次林 F: ヤツガタケトウヒ分布地

チョウセンゴヨウ-落葉広葉樹混交林の分布域は Critchfield and Little (1966), Hou (1983), Yim (1977), Lavrenko and Sochava (1954) を編集して作成。図中の黒丸(4カ所)は調査区の位置と番号を示す。等高線間隔は50m, 図中の太線は林道を示す。

Fig. 1 Vegetation map around the southwest slope of Mt. Nishi (2,398 m in elevation), southern Yatsugatake, central Japan (left figure), and distribution of *Pinus koraiensis*-deciduous broadleaved mixed forest in northeastern Asia (black area) and the locations of Mt. Nishi (N), Hakuba (H), and Ikawa (I) (right figure)

A: *Quercus mongolica*-*Pinus koraiensis*-*Larix leptolepis* mixed forest B: *Abies* spp. (*A. veitchii*, *A. mariesii*)-*Betula ermanii* mixed forest C: *Abies* spp. (*A. veitchii*, *A. mariesii*) forest D: *Larix leptolepis* natural forest E: Artificial forests and *Quercus mongolica* secondary forest F: A stand of *Picea Koyamai*

The distribution of *Pinus koraiensis*-deciduous broadleaved mixed forest is compiled from Critchfield and Little (1966), Hou (1983), Yim (1977), and Lavrenko and Sochava (1954). Four dots with arabic number in the figure show the location of sample plots and their number. Contour intervals are 50 m. Thick line in the figure shows the forest road.

Ohashi などとして, 北東アジア大陸部に分布するモンゴリナラ *Quercus mongolica* Fischer ex Ledeb. の亜種, あるいは変種として取り扱われることが多いが, ここでは, 日本のミズナラも広義のモンゴリナラに含まれるものとみなして議論を進める。それは, この混交林と北東アジア大陸部に分布する森林との関連を考察するためである。和名については, 日本列島のものは慣例にしたがってミズナ

ラとした。

II 西岳周辺の自然環境

1. 地形・地質

西岳(標高2,398m;北緯35°55'12",東経138°22'25")は,本州中部,山梨,長野県境を南北に約21kmにわたって連なるハケ岳の最南部にある高峰である。最南端の編笠山(2,524m)から赤岳

表1 アメダスデータ (1979~1990年) による, 白馬 (日本海側), 原村 (西岳西麓), 井川 (太平洋側) における月別平均気温と降水量

Table 1 Mean monthly air temperature and precipitation at three AMeDAS stations (Hakuba, Sea of Japan side; Haramura, western foot of Mt. Nishi; Ikawa, Pacific side) from 1979 to 1990

	Month												Year
	J	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D	
Air temperature (°C)													
Hakuba	-3.3	-2.7	0.7	7.4	13.2	17.5	20.7	22.5	17.7	10.9	5.3	-0.1	9.2
Haramura	-3.5	-3.0	0.8	7.4	12.5	16.8	19.9	21.1	16.8	10.2	4.9	-0.5	8.6
Ikawa	0.9	1.4	4.4	9.6	13.8	17.5	20.7	21.7	18.5	12.9	8.1	3.3	11.0
Precipitation (mm)													
Hakuba	150	130	143	130	145	201	307	178	120	117	121	123	1,935
Haramura	44	65	106	101	121	160	171	138	210	92	78	29	1,317
Ikawa	95	147	261	268	295	385	281	441	429	229	161	53	3,010

各地点の位置と標高は次の通りである。白馬, 北緯 36° 41' 42", 東経 137° 51' 54", 703 m; 原村, 北緯 35° 58' 6", 東経 138° 13' 15", 1,017 m; 井川, 北緯 35° 12' 54", 東経 138° 14' 18", 770 m.

The location and the altitude of each station are: Hakuba, 36° 41' 42" N, 137° 51' 54" E, 703 m; Haramura, 35° 58' 6" N, 138° 13' 15" E, 1,017 m; Ikawa 35° 12' 54" N, 138° 14' 18" E, 770 m.

(2,899 m), 夏沢峠, 天狗岳 (2,646 m) を経て麦草峠に至る南北の主稜線から西側に約 2.3 km 隔てて位置する。編笠山北部の権現岳 (2,715 m) から西に派生する尾根上にある。したがって, 西側からみれば半ば独立峰的な性格を持つ山である。山体の北側はハヶ岳の主稜線から連続する急斜面で, 崩壊地も多い。一方, 西および南西側はスムーズな平滑斜面, あるいはやや凸型の斜面が山麓の別荘地帯 (標高 1,200~1,300 m 程度) まで連続する。本稿で取り扱うミズナラ-チョウセンゴヨウ-カラマツ混交林の分布地付近 (標高 1,850~2,000 m) には平滑斜面を切り込むようにやや浅い沢 (通称カラマツ沢, 本稿でも今後こう呼ぶ) が南西に流下しているが (図1), これは山麓の標高 1,400 m 付近で消滅する。

西岳南西斜面一帯は, 更新世中期の西岳溶岩に覆われる (河内 1977)。これは普通輝石かんらん石玄武岩からなる (河内 1977)。また, 集塊岩, スコリア集塊岩, 火山角礫岩が分布し, それらは粒径 1~3 m の大きな岩塊をなすことが多い。地表面にはしばしば岩塊が露出する。土壌は全域が湿性ポドゾ

ルである (国土庁土地局国土調査課 1974)。

2. 気候

ミズナラ-チョウセンゴヨウ-カラマツ混交林分布地での気象観測資料はないので, 西岳西麓の原村 (標高 1,017 m; 北緯 35° 58' 6", 東経 138° 13' 15") での気温と降水を, 日本海側の白馬 (標高 703 m; 北緯 36° 41' 42", 東経 137° 51' 54") および太平洋側の井川 (標高 770 m; 北緯 35° 12' 54", 東経 138° 14' 18") のものと比較して, 西岳南西斜面の気候条件をみてみよう (表1)。白馬および井川を比較の対象としたのは, アメダス観測地点の中で, 経度と標高が原村となるべく近いこと, さらに, 日本海および太平洋に距離的に近いこと, を考慮した結果である。1979~1990年の月平均気温の年較差は白馬 25.8°C, 原村 24.6°C に対して, 井川は 20.8°C で, 原村は白馬とほぼ同様, 井川と比べると夏, 冬の気温差がかなり大きい。原村では, 夏の最高気温はほかの2地点と大差はないが, 冬の最低気温の低下がより顕著である。年間降水量は白馬 1,935 mm, 井川 3,010 mm に対して, 原村は

1,317 mm で最も少ない。とくに冬季の降水量が少ないことが特徴的である。すなわち、日本海側の白馬は冬季3カ月(12~2月)の降水量合計は403 mm にのぼるが、冬季に乾燥する太平洋側の井川では295 mm であり、原村は138 mm で、井川よりもさらに少ない。

原村は、夏冬の気温差が大きく、また、年間を通じて降水が少なく、冬季に低温、乾燥にさらされる、いわば大陸型の気候条件下にあるといえる。西岳南西斜面は原村よりも標高が高いため、冬期の低温はより厳しく、また、午後に太陽と直面するため、乾燥はより著しいであろう。

3. 植生

西岳では、ミズナラーチョウセンゴヨウカラムツ混交林は南西斜面の標高1,840~2,010 m の範囲に、カラムツ沢で二つの林分に分断されるように分布する(図1参照)。等高線に沿った水平的な分布距離は二つの林分を合わせて約700 m、垂直的な分布距離は300 m 程度で、それほど広いものではない。この一帯は、本州内陸部に特有な、ブナを欠くミズナラ優占型落葉広葉樹林の分布上限に当たる(和田1983)。ブナ林はこの付近には分布しない。

この混交林を境に、その上部には亜高山性のシラベ *Abies veitchii* Lindl. - オオシラビソ林およびシラベ - オオシラビソ - ダケカンバ *Betula ermanii* Cham. 混交林が分布する。シラベ - オオシラビソ林は林冠高10 m あるいはそれ以下で、山頂付近の西斜面および混交林付近の南西尾根上に主に分布する。シラベ - オオシラビソ - ダケカンバ混交林は林冠高10~15 m 程度で、シラベ - オオシラビソ林分布域以外の斜面を広く覆う。

カラムツ沢右岸斜面には、標高1,670~1,960 m の範囲にわたってカラムツ天然林が斜面に沿って細い帯状に分布する。林冠高は20 m 前後に達し、よく発達した林分である。このカラムツ天然林の最下

部標高1,700 m にヤツガタケトウヒ *Picea koyamai* Shirasawa の小林分が分布する(伊藤1964; 横内ほか1966; 杉山・遠山1987)。

ミズナラーチョウセンゴヨウカラムツ混交林の下部はカラムツやシラベなどの人工造林地、あるいはミズナラ二次林が分布し、発達した天然林はみられない。

III 調査方法

ミズナラーチョウセンゴヨウカラムツ混交林の中に4カ所の調査区を設けた(図1参照)。標高は1,870~1,940 m、斜面方位は南西から南南西、傾斜は15°程度で、これらの条件には4調査区間で大きな違いはない(表2)。各調査区の面積は250~460 m² である。

調査区内に出現する樹高2 m 以上の高木性樹種(通常樹高15 m 程度以上に達し、森林の亜高木層、高木層を構成する樹種)を対象に、胸高直径(DBH; 高さ1.3 m での幹の直径)、樹高、垂直樹冠長(樹木個体全体の中で、実際に葉が茂っている部分、すなわち樹冠の垂直的な長さ)、および樹冠投影面上の長径と短径を測定した。樹冠を楕円形とみなし、長径と短径から調査樹木個体の樹冠面積を算出した。

IV 結果

1. 量的構成と樹種構成

ミズナラーチョウセンゴヨウカラムツ混交林の量的構成を表2に示す。各調査区における最大樹高 maximum height は13~25 m、最大胸高直径 maximum DBH は28~45 cm で、調査区1~3はカラムツ、4はミズナラのものである。単位面積あたりの胸高断面面積合計 basal area は32.8~42.6 m²/ha である。単位面積あたりの樹冠面積合計 crown area は0.95~1.61ha/ha である。

樹種構成をみると、ミズナラ、チョウセンゴヨウ、カラムツの3種で胸高断面面積合計の80% 程度を占

め、この3種が優占していることがわかる。その他には、亜高山帯性樹種 subalpine elements としてシラベ、ダケカンバ、コメツガ *Tsuga diversifolia* (Maxim.) Mast., 山地帯性樹種 montane elements としてウラジロモミ *Abies homolepis* Sieb. et Zucc., シラカンバ *Betula platyphylla* Sukatchev var. *japonica* (Miq.) Hara, ウラジロノキ *Sorbus japonica* (Decne.) Hedl. などが現れるが、いずれも量的には優占3樹種と比べてごく少なく、森林の主要構成樹種ではない。亜高山帯性樹種と山地帯性樹種の量的割合には著しい違いはなく、この混交林は山地帯最上部、亜高山帯との境界付近に分布しているといえる。

優占3種について量的構成をより詳しくみると、ミズナラは胸高断面積合計は32~67%に達し、4調査区すべてで最も優占する。チョウセンゴヨウも4カ所すべてに出現し、胸高断面積合計は6~19%にのぼる。カラマツは4カ所中3カ所に出現する。出現する場合は胸高断面積合計は27~35%で、ミズナラに次いで優占する。

2. 直径分布

この混交林が一時的なものか、あるいは立地環境に対応して永続性があるものかを考察するために、主要3種について直径分布を検討した(表3)。

胸高断面積合計で最も優占しているミズナラは、調査区1以外の3カ所では直径20cm以下の小径木の方がそれ以上の大径木よりも本数が多い。調査区1でも11~20cmの小径木は全本数の24%ほど存在する。全体としては同一林分内で後継樹を確保しているといえる。

チョウセンゴヨウは、4調査区すべてで、全体の对本数に対して直径10cm以下の小径木の对本数割合がきわめて高い。最小でも調査区1の33%で、他の3調査区はそれ以上である。全体として逆J型の直径分布を示している。この種もミズナラと同様同

表2 八ヶ岳南部西岳(標高2,398m)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4調査区での林分の量的構成、および出現樹種とそれらの胸高断面積割合(%)

Table 2 Quantitative features, and tree species and their relative abundance (%) in basal area in the four plots of *Quercus-Pinus-Larix* mixed forest on the southwest slope of Mt. Nishi (2,398 m in elevation), southern Yatsugatake, central Japan

Plot	1	2	3	4
Altitude (m)	1,920	1,940	1,910	1,870
Aspect	N165W	N150W	N142W	N151W
Slope (degrees)	15	15	18	15
Survey area (m ²)	460	330	250	260
Maximum height (m)	17	13	25	18
Species*	Ll	Ll	Ll	Qm
Maximum DBH**(cm)	45	39	38	28
Species*	Ll	Ll	Ll	Qm
Basal area (m ² /ha)	37.6	42.6	32.8	39.6
Crown area (ha/ha)	0.95	1.21	1.61	1.54
Relative abundance in basal area (%)				
Dominant species				
<i>Quercus mongolica</i>	45	32	36	67
<i>Pinus koraiensis</i>	12	17	6	19
<i>Larix leptolepis</i>	29	27	35	.
Subalpine elements				
<i>Abies veitchii</i>	5	1	9	11
<i>Betula ermanii</i>	4	6	1	1
<i>Tsuga diversifolia</i>	.	2	1	.
Montane elements				
<i>Abies homolepis</i>	1	.	1	1
<i>Betula platyphylla</i>	.	10	6	.
<i>Sorbus japonica</i>	3	1	3	1
<i>Prunus incisa</i>	1	1	2	1
<i>Pinus densiflora</i>	.	3	.	.

* Ll: *Larix leptolepis*, Qm: *Quercus mongolica*, Pk: *Pinus koraiensis*

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

表中のドットは、その種が調査区で不在であることを示す。

The dot in the table means that the species is absent in the plot.

百分率の算出の際に四捨五入したため、合計は必ずしも100%とはならない。

一林分内で後継樹を確保している。今後、この林分での優占度は高まるであろう。

カラマツは3調査区に出現し、そのすべてで直径21cm以上の大径木が分布する。20cm以下の後継樹の本数割合をみると、調査区1では82%とか

表3 ハヶ岳南部西岳(標高2,398 m) 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4調査区における主要3樹種の胸高直径分布(本/ha)

Table 3 Diameter at breast height distribution (number/ha) of the three major species in the four plots on the southwest slope of Mt. Nishi (2,398 m in elevation), southern Yatsugatake, central Japan

Plot Species*	1			2			3			4		
	Qm	Pk	Ll	Qm	Pk	Ll	Qm	Pk	Ll	Qm	Pk	Ll
Diameter class (cm)												
0-10	0	43	195	420	420	0	80	480	80	38	266	0
11-20	87	65	0	630	210	0	160	80	0	342	342	0
21-30	259	0	0	30	60	60	80	0	80	342	38	0
31-40	22	0	0	0	0	90	40	0	80	0	0	0
41-50	0	22	43	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Total	368	130	238	1,080	693	150	360	560	240	722	646	0

*Qm: *Quercus mongolica* Pk: *Pinus koraiensis* Ll: *Larix leptolepis*

なり高いが、2ではまったく欠け、3では33%で、調査区によってばらつきがある。しかし、森林全体のどこかでは後継樹が生育する可能性があるともみてよい。

V 考 察

1. 混交林の発達段階と更新状態

量的構成からこの混交林の発達段階を明らかにする。比較のために、ハヶ岳南部に分布する、よく発達した自然林の値をみると、東斜面の清里高原標高1,650 mに分布するミズナラ林(川村ほか1996)では、ミズナラの最大胸高直径70 cm, 最大樹高14 m, 胸高断面積62.3 m²/haである。また、西岳南西斜面カラマツ沢標高1,710 mのカラマツ-ヒメマツハダ *Picea bicolor* (Maxim.) Mayr var. *acicularis* Shirasawa et Koyama 林(杉山・遠山1987)では、カラマツの最大胸高直径42 cm, 最大樹高28 m, 胸高断面積合計64.8 m²/haである。これらの値と比べると、調査地の混交林の値はやや小さい。したがって、この混交林はいまだに十分には発達しきっていない林分といえる。このことは、樹冠面積合計が0.95~1.61 ha/haで、完全に鬱閉した林分と比べるとまだ小さいことから裏づ

けられる。たとえば、上述の清里高原のミズナラ林では樹冠面積合計は3.05 ha/haに達している(川村ほか1996)。この例から、1.6 ha/ha程度の値に達していても、林冠木間の樹冠の重なりや低木の存在を考慮すると、いまだ林冠に隙間がわずかに残っている段階とみてよいであろう。しかし、胸高断面積合計は、最大の調査区2では42.6 m²/haに達している。佐野(1988)によれば、この値はよく発達したミズナラ林の標準的な値(40 m²/ha)と等しい。そのため、この混交林はよく発達した森林にかなり近いものとみなせる。

優占3樹種の直径構成からこの混交林の更新状態を検討する。ミズナラは、小径木の数はあまり多くないが、4調査区すべてで胸高直径20 cm以下の後継樹を確保している。ミズナラ天然林では、林冠木に対して後継樹の数が少ないことがむしろ普通で、そうした状況でも、不連続ながら森林は継続的に維持される(佐野1988)。チョウセンゴヨウは林内に後継樹がきわめて多い。この樹種は、マツ属樹木の中では比較的耐陰性が高いので(Wang 1961; Ageenko 1969)、林冠がある程度疎開して個体に光が当たるようになれば、林冠木にまで育つ可能性は高い(Okitsu 1996)。日本列島ではチョウセン

ゴヨウが同一林分内で順調に更新している例はきわめて少ない。西岳の混交林がほぼ唯一の例と思われる。この樹種は今後優占度を増し、いずれはチョウセンゴヨウ優占林へと移り変わって行くであろう。カラマツは大径木が多く、後継樹の出現は連続的ではない。しかし、近くのカラマツ沢の天然林から種子が継続的に供給されていると思われるので、混交林内にギャップなどの開放地が生ずればそこで後継樹が育つ可能性は高い。この樹種もミズナラやチョウセンゴヨウと同様にほぼ継続して更新する可能性が高い。

この混交林は、山火事、あるいは伐採などで広い面積にわたって開放地が出現し、それをきっかけとしてそこへ優占3種が順次侵入して、成立したものであると思われる。そのため、いまだに完全には発達しきっていないのであろう。しかし、優占3樹種はそれぞれほぼ順調に更新している。このことは、西岳南西斜面の環境はそれら3樹種の分布に適していることを示している。仮にこの3種が、開放地ができたためにそこに偶然侵入し、環境自体は必ずしも適してはいないものの、たまたま現在まで生き延びているとすれば、これらの更新は必ずしも順調ではないであろう。したがって、この混交林は、成立そのものは開放地が出現したことによるとはいえ、気候条件をはじめとする西岳南西斜面の現在の環境に対応した、永続性のある存在といえる。将来は、チョウセンゴヨウが量的に増加して最優占樹種となり、そこにミズナラが混生し、カラマツが単木的に点在する林分へ移り変わって、それが継続してゆくであろう。

この混交林が永続性のある存在であることを裏づけるために、西岳南西斜面でのチョウセンゴヨウやミズナラの分布を文献などから確認してみる。林(1952)の記載によれば、西岳南西斜面では標高1,800~2,300 mの範囲でチョウセンゴヨウの分布量が比較的多い(林の記載で稍多, 多)。また、杉

山・遠山(1987)によれば、カラマツ沢に分布するヤツガタケトウヒ林やカラマツヒメマツハダ林では、チョウセンゴヨウやミズナラが、個体数はそれほど多くないものの、後継樹を確保している。筆者の観察でも、この混交林の周囲のミズナラ二次林内にはチョウセンゴヨウの後継樹が頻繁にみられた。こうしたことは、この混交林が、西岳南西斜面の現在の環境に対応した永続性のある存在であることを裏づけている。

2. 地理的分布

この混交林の地理的分布を検討する。樹種構成の特徴はミズナラ、チョウセンゴヨウ、カラマツが共優占することである。チョウセンゴヨウの量的割合が比較的高いことは日本列島においては比較的珍しい(林 1951, 1952; 沖津・百原 1997)。このことから、この混交林と類似する林分は、日本列島内ではかなり少ないことが予想される。そこで、この混交林と類似した林分が日本列島のほかの地域に存在するか否かを知るために、日本植生誌(宮脇 1982, 1985, 1986, 1987)を検討した。これは日本列島の植生について出現植物の種類組成を中心にきわめて詳細に記述したものである。群落単位ごとに出現植物の種類組成が一つひとつの調査区ごとに記され、群落組成表として示されている。仮にこの混交林と類似した森林が日本列島のいずれかに存在するならば、日本植生誌に集録されている可能性がきわめて高い。チョウセンゴヨウの分布範囲を覆うように、四国・中部・関東・東北の各地方における群落組成表を検討した。しかし、この混交林と類似する組成を持つ林分は記録されていなかった。したがって、西岳のミズナラ-チョウセンゴヨウ-カラマツ混交林は、日本列島ではほかに例が知られていない特異的な森林といえよう。西岳は、日本列島の中ではきわめて珍しい分布地と考えられる。

一方、朝鮮半島北部、中国東北地方からロシア沿

海州にかけての、汎針広混交林帯が分布する地域 (Tatewaki 1958) では、この混交林と類似の森林が分布する (図 1 参照)。その地域では、垂直分布の下方から上方に向かって、主要な森林タイプとして、モンゴリナラを主体とする落葉広葉樹林、チョウセンゴヨウー落葉広葉樹混交林、カラマツ類 *Larix gmelinii* (Rupr.) Rupr. を含むエゾマツ *Picea jezoensis* (Sieb. et Zucc.) Carr. トウシラベ *Abies nephrolepis* (Trautv.) Maxim. 林が順に現れる (沖津 1993)。モンゴリナラとチョウセンゴヨウとが共優占して森林を形成することは少ないが、それでも、モンゴリナラを主体とする落葉広葉樹林とチョウセンゴヨウー落葉広葉樹混交林との境界付近では、この両種が混生する森林が現れる。その場合、チョウセンゴヨウが優占し、モンゴリナラが混生する、チョウセンゴヨウーモンゴリナラ混交林となる例が多い。そうした森林は中国黒竜江省 (並川・王 1996)、沿海州南部 (石川 1996)、シホテーアリニ山脈北部アニューイ川流域 (沖津 1997) などから報告されている。それらの量的構成をみると、黒竜江省のものでは最大樹高 24 m、胸高断面積合計 53.8 m²/ha (並川・王 1996)、沿海州南部では最大樹高 25 m、胸高断面積合計 640 m²/ha (石川 1996) といった値が報告されている。これらの値は西岳の混交林のものと比べて大きく、大陸域の混交林はより発達していることがわかる。また、チョウセンゴヨウとカラマツ類とが混生する林分もアニューイ川流域では広い範囲で見られる (沖津 1997)。西岳の混交林が、標高的には山地帯最上部に位置し、亜高山帯針葉樹林との境界付近に分布すること、将来はチョウセンゴヨウーミズナラ混交林へと移行する可能性が高いことを考慮すると、この混交林は大陸域でのチョウセンゴヨウーモンゴリナラ混交林ときわめて類似性が高いといえる。

以上のことから、この混交林は、日本列島内部に分布するものの、実際には北東アジア大陸部の森林

ときわめて類似性が高く、日本列島では独自の存在であると結論できる。北東アジア大陸部のチョウセンゴヨウーモンゴリナラ混交林が西岳に隔離分布しているともみなしてよいであろう。

そうした類似性を西岳の気候条件から検討してみよう。先に記したように、西岳南西斜面は、中部日本の中では気温の年較差が大きく、年間を通じて降水が少ない乾燥気候下にある。とりわけ冬期の寒冷、乾燥が著しい。西岳南西斜面では、午後に太陽と直面するため、乾燥はより著しくなる。岩礫が分布することも乾燥環境を増幅するであろう。岩礫地では水が岩礫の隙間から流下しやすいばかりでなく、土壌の発達が貧弱なため土壌の水分保持能がきわめて低いためである。大陸部でのチョウセンゴヨウー落葉広葉樹混交林分布域の気候条件を検討するために、混交林分布域南部に位置する中国吉林省撫松 (長白山の北西約 100 km, 北緯 42° 40', 東経 127° 10') での観測資料 (王 1987) をみると、年平均気温 4.3°C、最暖月 (7 月) の平均気温 21.9°C、最寒月 (1 月) の平均気温 -16.5°C、年平均降水量 763 mm、そのうち冬期の 3 カ月 (12~2 月) の降水量合計は 27.1 mm である。大陸部でのチョウセンゴヨウー落葉広葉樹混交林の分布範囲は西岳よりもかなり北に、しかも、内陸域に位置するために (図 1 参照)、撫松は原村と比べて年平均気温が低く、気温の年較差が 38.4°C に達し、降水は少なく、とくに冬期の乾燥は激しい。それでも、原村の気候条件は、日本海側の白馬、太平洋側の井川と比べると、撫松のものにより近い。したがって、日本列島内でチョウセンゴヨウーモンゴリナラ混交林の気候的分布適地を求めるならば、西岳南西斜面は最も適した地域といえよう。

西岳を含む中部日本内陸域には、日本海側や太平洋側の地域では普通にみられるブナ林は分布せず、それに代わって、北東アジア大陸部に分布するモンゴリナラ (ミズナラ) 優占型落葉広葉樹林が分布す

る(和田 1983). ブナ林は冬期の乾燥に弱いことが知られている(島野 1998). そのため, こうしたブナ林の欠如は, 西岳南西斜面が大陸的な気候条件下に近いことを示唆している.

3. ミズナラ-チョウセンゴヨウ-カラマツ混交林の植生変遷史上の意義

以上のように, 西岳のミズナラ-チョウセンゴヨウ-カラマツ混交林は, 必ずしも完全に発達しきったものではないが, 構造, 更新の面から, 北東アジア大陸部に分布するチョウセンゴヨウ-モンゴリナラ混交林と類似していることが明らかとなった. しかし, こうしたタイプの林分は日本列島では現在西岳の狭い範囲に限定分布していると考えられる. この点を手がかりとして, この混交林の持つ植生変遷史上の意義を考察する.

最終氷期には, より寒冷, 乾燥な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(亀井ほか 1981; 辻 1983, 1987; Ono 1984). 日本列島でもチョウセンゴヨウは本州の広範囲に分布し(辻 1983), ささまざまな樹種と混生していた. 西南日本から中部日本の沿岸域では, 河川下流の平野部でハンノキ属 *Alnus*, ハシバミ属 *Corylus*, カエデ属 *Acer*, サクラ属 *Prunus*, ブナ属 *Fagus* などの落葉広葉樹と混生していた(たとえば, 南木・松葉 1985; 辻ほか 1985). 一方, 中部日本の内陸域や東北日本ではモミ属 *Abies*, ツガ属 *Tsuga*, トウヒ属 *Picea* などの針葉樹と混生していた(たとえば, Sohma 1959; 吉田ほか 1981). したがって, 最終氷期には本州中部にチョウセンゴヨウ-ミズナラ混交林が存在していた可能性は高い.

ところが, 後氷期になって, 日本列島はより温暖, 湿潤な気候条件に変化した. それと対応して, 最終氷期に, 寒冷, 乾燥気候条件下で中部日本に広がっていたチョウセンゴヨウ-ミズナラ混交林は, その

後の温暖, 湿潤化に伴い, 寒冷, 乾燥の卓越する大陸的な気候条件を追う形で, 西岳南西斜面へ逃げ込み, 残存したと考えられる.

この混交林の残存過程をより具体的に考察する. 後氷期の気候の湿潤, 温暖化に伴い, 中部日本では, 落葉広葉樹林が現在の分布上限である標高 1,850 m 程度(和田 1983)まで分布を拡大した. 西岳においても, 落葉広葉樹林が斜面上部に向かって優勢に分布拡大する中で, チョウセンゴヨウ-モンゴリナラ混交林は, 落葉広葉樹林上限と亜高山性のシラベ-オオシラビソ林やシラベ-オオシラビソ-ダケカンバ混交林分布下限(図 1 参照)の境界域の狭い地域, 標高 1,900 m 前後に追い込まれる形となった. そこは冬期に乾燥し, 低温で, 気温の年較差が比較的大きい, 大陸的な気候条件であったので, この混交林は分布可能であった. 後氷期を通じて, チョウセンゴヨウ-モンゴリナラ混交林は南西斜面標高 1,900 m 付近で細々と森林を維持してきたのであろう. 近年になって人為の影響が著しくなり, 伐採や人工造林が進み, 山火事が起こると, 西岳南西斜面の森林は二次林や人工造林地が主体となって行く. しかし, 伐採や山火事による開放地の出現は, それまで残存していたチョウセンゴヨウの更新には好適に作用した. さらに, 本来の二次林要素であるミズナラ(和田 1983)も, 開放地の出現は更新にとってむしろ好都合である. そのため, 後氷期を通じて細々と森林を維持してきたこの混交林にとって, 伐採や山火事による開放地の出現は森林の維持に対する阻害要因にはなり得なかったであろう.

現在西岳に分布するミズナラ-チョウセンゴヨウ-カラマツ混交林は, それ自体は伐採や山火事跡地に成立したものであろうが, 最終氷期に大陸的な気候条件のもとで成立していたチョウセンゴヨウ-ミズナラ混交林の種類組成や更新特性を継承しているものと考えられる. したがって, この混交林を, 伐採, 山火事跡地に偶然に成立し, 今後は衰退して

ゆく、一時的な存在にとらえることは適切ではない。この混交林は最終氷期からの遺存植生に類する性格を有しているとみてよいであろう。実際、西岳周辺には、最終氷期時には分布を拡大していたトウヒ属バラモミ節樹木 *Picea* sect. *Picea* Farjon (辻ほか 1984; 辻 1987) のヤツガタケトウヒが点在し、同様に分布を拡大していたカラマツも分布量が多い(館脇ほか 1965)。

この混交林の以上のような分布変遷を支持する傍証として、満鮮要素の分布がある。堀田(1974)は、日本列島において中国東北部から朝鮮半島と共通した分布をする植物(満鮮要素)11種(ザリコミ *Ribes Maximowiczianum* Komarov, ザイフリボク *Amelanchier asiatica* (Sieb. et Zucc.) Endlicher, コゴメウツギ *Stephanandra incisa* (Thunb.) Zabel など)の分布を明らかにしている。こうした満鮮要素は西岳を含む中部日本内陸域で最も多く分布し、そこでは10種以上を数える。そこを中心に、日本列島を西、あるいは北に向かうにつれて、満鮮要素の分布数は減少する。これらの植物は、日本列島が現在よりさらに乾燥、寒冷な時期に分布を拡大し、最終氷期に分布型を完成したと考えられているものが多い(堀田 1974)。後氷期の温暖、湿潤化に伴い、満鮮要素は、現在最も大陸的な中部日本の内陸部に閉じこめられた格好となっている。

これまでの考察をまとめると、西岳西南斜面は、最終氷期のチョウセンゴヨウー落葉広葉樹混交林のレフュジーア(待避場所)として機能している可能性が指摘できる。西南向き斜面という地形条件、気候条件、さらに、土壌の乾燥条件をもたらす存在としての岩塊の分布などからみて、ここは、最終氷期のチョウセンゴヨウー落葉広葉樹混交林のレフュジーアとなり得る有力な場所の一つであろう。

現地調査に際しては野手啓行君(千葉大学大学院自然

科学研究科)に手伝っていただいた。記して感謝する。本研究には平成10, 11, 12年度文部省科学研究費補助金(基盤研究C(2), 代表者沖津 進, 課題番号10680097)を使用した。

(投稿 1999年1月30日)

(受理 1999年5月8日)

文 献

- 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. 専修大学北海道短期大学紀要 29: 15-73.
- 伊藤浩司 1964. 日本森林植生雑記(1). 北海道大学農学部邦文紀要 5: 59-76, 2 Plates.
- 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ー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 66: 555-573.
- 沖津 進 1997. シホテ・アリニ山脈北部アニュー川流域の森林植生. 植生学会誌 14: 129-139.
- 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.
- 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気候の影響. 東京大学農学部演習林報告 72: 31-120.
- 亀井節夫・ウルム氷期以降の生物地理総研グループ 1981. 最終氷期における日本列島の動・植物相. 第四紀研究 20: 191-205.
- 河内晋平 1977. 『八ヶ岳地域の地質』地域地質研究報告(5万分の1図幅), 地質調査所.
- 川村美岐・遠山三樹夫・星 直斗・山本詠子 1996. 清里高原におけるミズナラ林について. 横浜国立大学教育学部野外教育実習施設研究報告 14: 1-20.
- 国土庁土地局国土調査課監修 1974. 『土地分類図(長野県)』財団法人日本地図センター.
- 佐野淳之 1988. 群落構造の解析による天然性ミズナラ林の更新様式に関する研究. 北海道大学農学部演習林研究報告 45: 221-266.
- 島野光司 1998. 何が太平洋が太平洋型ブナ林の更新を妨げるのか? 植物地理・分類研究 46: 1-21.
- 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 6: 31-37.
- 杉山克之・遠山三樹夫 1987. 西岳のヤツガタケトウヒとヒメマツハダの群落について. 横浜国立大学教育学部野外教育実習施設研究報告 5: 1-8.
- 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 Plates.

- 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. 日本第四紀学会編『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』157-183. 古今書院.
- 辻 誠一郎・南木睦彦・鈴木三男 1984. 栃木県南部, 二宮町における立川期の植物遺体群集. 第四紀研究 23: 21-29.
- 辻 誠一郎・吉川昌伸・吉川純子・能城修一 1985. 前橋台地における更新世末期から完新世初期の植物化石群と植生. 第四紀研究 23: 263-269.
- 並川寛司・王 風春 1996. 中国黒竜江省, 寧安県, 小北湖林場のチョウセンゴヨウ-落葉広葉樹混交林の構造. 森林立地 38: 35-42.
- 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.
- 堀田 満 1974. 『植物の進化生物学 III. 植物の分布と分化』三省堂.
- 南木睦彦・松葉千年 1985. 三重県多度町から産出した約18,000年前の大型植物遺体群集. 第四紀研究 24: 51-55.
- 宮脇 昭編 1982. 『日本植生誌 3 四国』至文堂.
- 宮脇 昭編 1985. 『日本植生誌 6 中部』至文堂.
- 宮脇 昭編 1986. 『日本植生誌 7 関東』至文堂.
- 宮脇 昭編 1987. 『日本植生誌 8 東北』至文堂.
- 百原 新・水野清秀・沖津 進 1997. 近畿地方南部, 菖蒲谷層上部層の前期更新世末寒冷期の大型植物化石群. 植生史研究 5: 29-37.
- 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・相沢俊二 1986. 東北地方北部の亜高山帯の植生史に関する花粉分析的研究. 東北地理 38: 24-31.
- 安田喜憲・三好教夫編 1998. 『図説日本列島植生史』朝倉書店.
- 横内 斎・横内文人・飯沼冬彦 1966. ヤツガタケトウヒの研究. 長野林友 1966: 2-31.
- 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.
- 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 (II). 信州大学教育学部紀要 48: 221-254.
- 王 季平編 1987. 『長白山志』長春: 吉林文史出版社.
- Агеенко, А. С. [Ageenko, A. S.] (Редак.) 1969. *Леса Дальнего Востока*. Москва: Издательство Лесная Промышленности.
- Critchfield, W. B. and Little, E. L. Jr. 1966. *Geographic distribution of the pines of the World*. Washington: USDA, Forest Service, Misc. Publ.
- Лавренко, Е. М. и Сочева, В. В. [Lavrenko, E. M. and Sochava, V. V.] 1954. *Геоботаническая Карта СССР. Масштаб 1: 4,000,000*. Ботанический Институт им. В. Л. Комарова. Ленинград: Академия Наук Союза СССР.
- Hou, H.-Y. 1983. Vegetation of China with reference to its geographical distribution. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 70: 509-548.
- 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.
- 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.
- 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.
- 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 Plates.
- Wang, C.-W. 1961. *The forest of China*. Cambridge: Harvard University.
- Yamanaka, M., Saito, K. and Ishizuka, K. 1973. Historical and ecological studies of *Abies mariesii* on Mt. Gassan, the Dewa mountains, northeast Japan. *Japanese Journal of Ecology* 23: 171-185.
- Yim, Y.-J. 1977. Distribution of forest vegetation and climate in the Korean Peninsula: IV. Zonal distribution of forest vegetation in relation to thermal climate. *Japanese Journal of Ecology* 27: 269-278.

**Stand Structure of the *Quercus mongolica*-*Pinus koraiensis*-*Larix leptolepis*
Mixed Forest on the Southwest Slope of Mt. Nishi, Central Japan, and the Significance of the
Mixed Forest in Vegetation History since the Last Glacial Period**

Susumu OKITSU (Faculty of Horticulture, Chiba University)

A mixed forest dominated by *Quercus mongolica*, *Pinus koraiensis*, and *Larix leptolepis* occurs on the southwest slope of Mt. Nishi (2,398 m in elevation), southern Yatsugatake mountains, central Japan, covering the altitudinal range from 1,840 to 2,010 m. This paper introduces the quantitative features of the mixed forest and the size structure of the three dominant species, and discusses the significance of the mixed forest in the vegetation history since the Last Glacial period in Japan.

Quercus mongolica dominates the mixed forest followed by *Larix leptolepis* in the total basal area. *Pinus koraiensis* occurs constantly although in smaller numbers than those of the preceding two species. The mixed forest still remains in the stage of the secondary forest, after a mountain fire or clear cutting. However, the relatively higher total basal area of the mixed forest (ca. 42 m²/ha) indicates that this forest is approaching the mature stage. All of the three dominant species maintain their successional individuals within the forest, of which *Pinus koraiensis* is the most abundant. The mixed forest is self-maintaining, adjusting to the cold and dry, continental climatic conditions of the southwest slope of Mt. Nishi. In the future, it is assumed that the mixed forest will change its quantitative composition with the greater prevalence of *Pinus koraiensis* followed by *Quercus mongolica*.

The co-occurrence of *Quercus mongolica* and *Pinus koraiensis* within the same forest is unique in Japan. In the continental part of northeastern Asia, however, a similar forest appears in the transitional area from a *Quercus mongolica*-dominated forest to a *Pinus koraiensis*-deciduous broad leaved mixed forest. The mixed forest of Mt. Nishi is regarded as a disjunction from the forest of the continent.

Paleobotanical and geomorphological evidence indicates that the cold and dry continental climate during the Last Glacial period produced the *Pinus koraiensis*-*Quercus mongolica* mixed forest in central Japan. The postglacial warming and moistening may have forced the mixed forest to the southwest slope of Mt. Nishi as a refuge. The present mixed forest of Mt. Nishi is considered to be a descendant of the Last Glacial forest, a relict from the Last Glacial period.

Key words: continental climate, refuge, *Pinus koraiensis*, Last Glacial period, vegetation history

北東アジアにおけるエゾマツ優占林の分布と成立機構 —*Quercus, Betula, Pinus, Larix*との分布境界決定機構—

沖津 進 (千葉大学園芸学部)

はじめに

北東アジアの北方林域周辺はヨーロッパや北米大陸東部と比べて森林分布が複雑である。針葉樹林にもエゾマツ *Picea jezoensis* Carr. が優占する常緑針葉樹林とカラマツ類 *Larix Mill.* が優占する落葉針葉樹林がある。その中で、北米大陸やヨーロッパの亜寒帯域とは異なり、トウヒ属 *Picea A. dietr.* が優占する常緑針葉樹林の分布域は意外に狭く、基本的には沿岸地域の山岳斜面に分断、点在するのみである。北東アジアにおける最終氷期以降の亜寒帯性針葉樹の拡大と縮小を議論するためには、エゾマツ優占林の挙動を理解することが一つの重要なポイントとなる。その場合、現在、エゾマツ優占林がどのような環境条件の下に成立しているのかを明らかにすることが必要だ。その手段として、エゾマツ優占林と境界を接している他の森林タイプとの境界決定機構を探ることが挙げられる。北東アジアにおける複雑な森林分布を反映して、エゾマツ優占林は多様なタイプの森林と境界を接している。したがって、エゾマツ優占林の境界は複雑な要因によって決定されていることが予想される。

この報告では、まず、北東アジアにおけるエゾマツ優占林の分布を整理する。次に、エゾマツ優占林の分布境界決定機構を境界タイプごとに考察する。以上の検討を踏まえて、最終氷期の本州中部におけるエゾマツとバラモミ節 *Picea sect. Picea Farjon* 樹木との共存条件を展望する。これは、最終氷期の本州中部ではバラモミ節樹木の分布量が現在よりもかなり多かったと推定されているためである。この報告は、既発表の論考 (沖津, 1997, 1999) を整理して、新たな資料と議論を付け加えたものである。

サハリン最北端シュミット半島およびシホテーアリニ山脈北部アニューイ川での調査は、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」への助成活動の一環として行われたものである。記して感謝する。この報告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。

1. エゾマツ優占林の分布域と境界のタイプ

北東アジア北方林域では、エゾマツ優占林の分布は沿岸、海洋域の山岳地域にほぼ限られ、小さなまとまりに分断している。長白山地、シホテーアリニ山脈、ハバロフスク山地南部などの山地斜面が主な分布域である。北海道での分布も大雪山地などの山岳中腹域が主体である。平地ではシホテーアリニ山脈北部西山麓やサハリン南部、シャンタル諸島に分布するに過ぎない。気候的には沿岸性気候下が中心で (表1)、大陸度が高い内陸域には分布しない。また、海洋性気候が卓越する地域にも分布しない。

エゾマツ優占林は1タイプの森林と境界を接している。モンゴリナラ *Quercus mongolica* Fisch. ex Ledeb. 優占林、チョウセンゴヨウ優占林、グイマツ *Larix gmelinii* (Rupr.) Rupr. 優占林、ダケカンバ *Betula ermanii* Cham. 優占林である。優占種の生態的性質の交代は4境界全てで異なる。このことは、エゾマツ優占林の分布境界決定機構が多様であることを示す。

2. エゾマツ優占林の分布境界決定機構

モンゴリナラ—エゾマツ：広葉樹と針葉樹が同一立地で競合した場合、実生段階での生長の差などから、針葉樹は競合に敗れて、広葉樹が優占することが多い。したがって、モンゴリナラに替わってエゾマツが優占することの第一の理由は、モンゴリナラなどの、耐陰性が高く、植生帯を構成する陰樹の落葉広葉樹が衰退することにある。耐陰性の高い陰樹は呼吸速度が低いため、弱い光でもプラスの光合成生産を行うが、光が十分に当たっても最大光合成速度は低い。そのために、夏の気温が低下した場合プラスの生産を維持するのは難しいであろう。したがって、これらの樹種の分布北限は夏の気温によって決定され

表1. 北東アジアの主要森林タイプと分布地の温度環境

森林タイプ	分布地	月平均気温(°C)			大陸度
		最暖月	最寒月	年較差	
エゾマツ	ユジノサハリンスク	16.1	-14.5	30.6	沿岸性
モンゴリナラ	旭川	20.4	-8.5	28.9	沿岸性
チョウセンゴヨウ	ハバロフスク	21.3	-22.0	43.3	準大陸性
グイマツ	ヤクーツク	19.5	-42.7	62.2	大陸性
ダケカンバ	ヘトロハプロフスク	13.0	-8.6	21.6	海洋性

る。最暖月の平均気温を見ると、モンゴリナラ林域の旭川で20.4度、エゾマツ林域のユジノサハリンスクでは16.1度で、4度の開きがある(表1)。

チョウセンゴヨウ-エゾマツ：この交代では両樹種の移り変わりは幅が広く、両樹種が混交する地域が現れる。耐陰性の面からはエゾマツがチョウセンゴヨウに対して優占する可能性が高いので、この境界は、エゾマツがチョウセンゴヨウ優占領域では劣勢になることで成立している。北東アジア北方林域では、チョウセンゴヨウ優占領域には落葉広葉樹が量的に多く混交し、事実上は両者の混交林となる。したがって、エゾマツがチョウセンゴヨウ優占領域に進出した場合、落葉広葉樹との競合状態になる。この場合、通常は落葉広葉樹が優占し、エゾマツの分布量は少なくなる。チョウセンゴヨウは、マツ属としては高い耐陰性を持ち、大径木が枯死することで比較的大きな林冠ギャップを作る。比較的速い樹高生長により、そこで更新することが可能である。耐陰性の高い落葉広葉樹が夏の低温のために分布が縮小すると、まず、チョウセンゴヨウ-エゾマツ混交林が現れる。チョウセンゴヨウ分布域とモンゴリナラ分布域の最暖月の平均気温はほぼ等しい(表1)。

エゾマツ-グイマツ：常緑性のエゾマツと比べると落葉性のグイマツのほうが耐陰性が低いため、グイマツが優占するためには、エゾマツが常緑性を維持できない原因を探る必要がある。そうした原因の一つとして、春先の乾燥が挙げられる。まだ土壌が完全に凍結している春先に強い日射が葉に当たると葉から水分が蒸発してしまうため、常緑性のエゾマツでは枝の乾燥が著しくなる。落葉性のグイマツは春先にはまだ新葉が展葉していないので、水分が蒸発しない。両者のこうした乾燥抵抗の違いが、エゾマツに対してグイマツが優占する一因であろう。最寒月の平均気温をみるとユジノサハリンスクと比べて、グイマツ林域のヤクーツクは30度近くも低い(表1)。

サハリン最北端シュミット半島などではエゾマツとグイマツとが、それぞれの優占林分のモザイク状に共存している。この条件としては、エゾマツの成長量が最小限近く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。

エゾマツ-ダケカンバ：この交代は、陰樹で常緑針葉樹から陽樹で落葉広葉樹へ移り変わるという特異なものである。陽樹で落葉広葉樹のダケカンバは通常は優占林を作らないため、それが優占するためには、陰樹で常緑針葉樹のエゾマツが分布出来なくなるような環境要因を想定する必要がある。そうした原因として夏の温度条件が挙げられる。夏の気温が低下した場合、エゾマツの方がダケカンバよりもより早い段階でブラスの生産を維持できなくなる可能性が高い。最暖月の平均気温を見ると、ダケカンバ優占林が分布するヘトロハプロフスクでは13.0度、半島中央部に位置し、エゾマツ優占林が分布するユジノサハリンスクでは16.1度で、エゾマツ優占林域の方が3度ほど高い(表1)。

表2. 北海道阿寒におけるエゾマツ、アカエゾマツ林冠木
(樹高15m以上)の樹形比較(値は平均値)

項目	エゾマツ	アカエゾマツ
最大樹高(m)	30.0	30.0
最大胸高直径(cm)	93.5	85.0
垂直樹冠長/樹高	0.72	0.61
樹冠面積(m ²)	12.8	12.7
樹冠体積(m ³)	808.9	760.2
樹冠体積/材積(m ³ /m ³)	157.5	81.9

3. 最終氷期の本州中部におけるエゾマツとバラモミ節樹木の共存条件

31. エゾマツとバラモミ節樹木の生態的性質

最終氷期の本州中部ではバラモミ節樹木の分布量が現在よりもかなり多かったと推定されている。この原因を議論するために、ここでは、バラモミ節樹木の代表としてアカエゾマツ *Picea glehnii* (Fr. Schmidt) Mast. を取りあげ、北海道阿寒湖畔の個体群でエゾマツと生態的性質を比較した。

両者の樹高成長を比較すると、林冠にほぼ到達する、樹高15mになるまでに要する樹齢はエゾマツで75~95年程度、いっぽうアカエゾマツは80~200年程度で、樹高成長が早い個体については差がないが、アカエゾマツには樹高成長がかなり遅い個体も存在する。このことを反映して、全体としてはエゾマツの方が樹高成長がやや早い。しかし、エゾマツは樹齢100年を越える個体は全て樹高20m程度に達して、それよりも樹高成長が遅い個体は存在しないのに対して、アカエゾマツは樹齢180年に達しても樹高は13mに留まっている個体が存在する。エゾマツと比べてアカエゾマツの方が耐陰性が高いと推察される。

樹高15m以上の林冠木を対象としてエゾマツ、アカエゾマツの樹形の違いを検討した(表2)。最大樹高、最大胸高直径は両者で殆ど差がない。いっぽう、垂直樹冠長/樹高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。これを反映して樹冠体積もエゾマツの方が大きい。さらに、樹冠体積/材積もエゾマツの方がかなり大きい。エゾマツはアカエゾマツと比べて多くの葉をつけていると言える。エゾマツの方が樹高成長がやや早いのはこの違いを反映したものである。しかし、アカエゾマツは、エゾマツと比べて葉の量が少ない割には、樹高成長はあまり遅くない。このことは、立地が乾燥すると、エゾマツは樹高成長がより著しく低下するが、アカエゾマツはあまり影響を受けないことを示唆している。

両者の生態的性質を樹高成長、樹形から比較すると、湿潤立地では、エゾマツは葉量が多いことを反映して樹高成長が早くなり、アカエゾマツを凌駕して優占する。しかし、乾燥立地では、葉量が少なくとも樹高成長を維持できるアカエゾマツがエゾマツに対して優占することが可能となる。したがって、バラモミ節樹木が量的に増加するための条件は、乾燥立地でエゾマツの成長が低下することである。事実、本州中部三峰川流域では、バラモミ節樹木の分布立地は岩礫急斜面に限られてる。

32. 最終氷期の本州中部におけるエゾマツとバラモミ節樹木の分布と共存条件

最終氷期の本州中部におけるエゾマツとバラモミ節樹木の共存条件を考察するために、両者の現在および最終氷期の本州中部における分布を整理した(図1)。現在はバラモミ節樹木の分布量は少なく、優占林を作ることはまれである。これは、バラモミ節樹木がモンゴリナラ、エゾマツ両者から排除されるためである。したがって、バラモミ節樹木が量的に増加するためにはモンゴリナラとエゾマツの分布空白地帯が必要となる。

最終氷期の本州中部は、夏期でも気温がある程度低下したことに加えて、かなり乾燥し

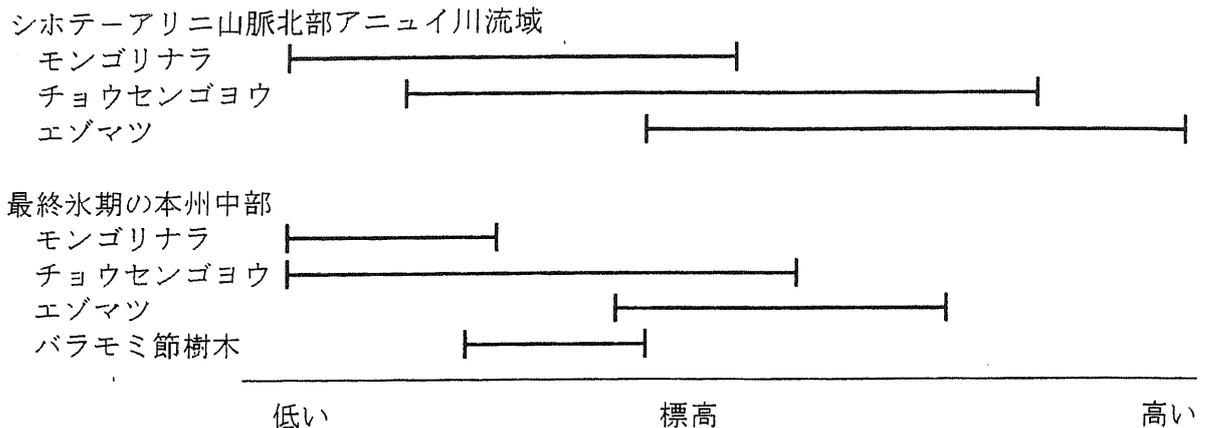


図1. シホテーアリニ山脈北部アニューイ川流域における現在の樹木分布と最終氷期の本州中部におけるバラモミ節樹木の分布

たと推察されている。落葉広葉樹で耐陰性の高いモンゴリナラは、より気温が高い低地に分布が限定されたであろう。エゾマツは冷涼かつより湿潤な山腹斜面に留まり、高温かつより乾燥する低地では分布量が減少したと思われる。その場合、モンゴリナラの分布上限以上の領域にモンゴリナラ、エゾマツ両者の分布空白域が生ずる。バラモミ節樹木は、エゾマツよりも乾燥に強いことが作用して、空白域では優勢に分布できたであろう。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、採取雨水に之本州中部ではバラモミ節樹木の分布量が増加したと推察される。

33. エゾマツとバラモミ節樹木の共存に果たすチョウセンゴヨウの役割

エゾマツはモンゴリナラと競合した場合通常は優占できず、量的に減少する。したがって、両者の混生下でエゾマツが優占するためには、夏期の低温や乾燥でモンゴリナラの成長が低下することが必要である。チョウセンゴヨウはモンゴリナラとも共存可能で、混生した場合でも時としてより優占する。しかし、エゾマツと混生した場合には耐陰性の差から通常はエゾマツが優占する。こうしたことから、モンゴリナラとエゾマツの分布境界域に現在広範囲に渡ってチョウセンゴヨウが混生することにより、エゾマツの分布域はモンゴリナラの領域にまで広がっていると思われる。エゾマツの分布量は、チョウセンゴヨウが存在することで増加していると解釈できる。

最終氷期の本州中部においても、チョウセンゴヨウの存在はエゾマツ、バラモミ節樹木双方にとって分布量が増加する方向に働いたであろう。モンゴリナラとエゾマツの分布空白域でバラモミ節樹木は量的に増加したと考えられるが、そのときに、チョウセンゴヨウがその領域を中心に広範囲に渡って混生することにより、モンゴリナラの分布拡大を抑制し、一方でエゾマツとバラモミ節樹木との共存域を確保していた。チョウセンゴヨウ、エゾマツ、バラモミ節樹木は、乾燥立地で3者が混生した場合、いずれかが完全に優占する可能性は低く、それぞれがある程度の量を保って安定共存する可能性が高い。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2者の混生状態になった場合には、バラモミ節樹木はさらに量的に増加するであろう。

以上のように、現在および最終氷期いずれの時代でも、チョウセンゴヨウの存在は、エゾマツおよびバラモミ節樹木に対してそれらの分布量が増加する方向に作用している。

文献

- 沖津進. 1997. シホテー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. 1999. 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*：サハリン最北端シュミット半島に分布する
エゾマツ、グイ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、グイ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、後氷期におけるグイ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。エゾマツとグイマツの共存条件は、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、エゾマツと共にグイ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。極相期にはグイ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。グイ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、エゾマツ林からグイマツ林、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。後氷期にグイ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、グイマツ、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. は分布するがグイマツ *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グイ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グイマツは消滅した。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グイ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

* 〒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

ろ少ない。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、土壌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、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ョフ氏には様々な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)、オホーツク海に対して北—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

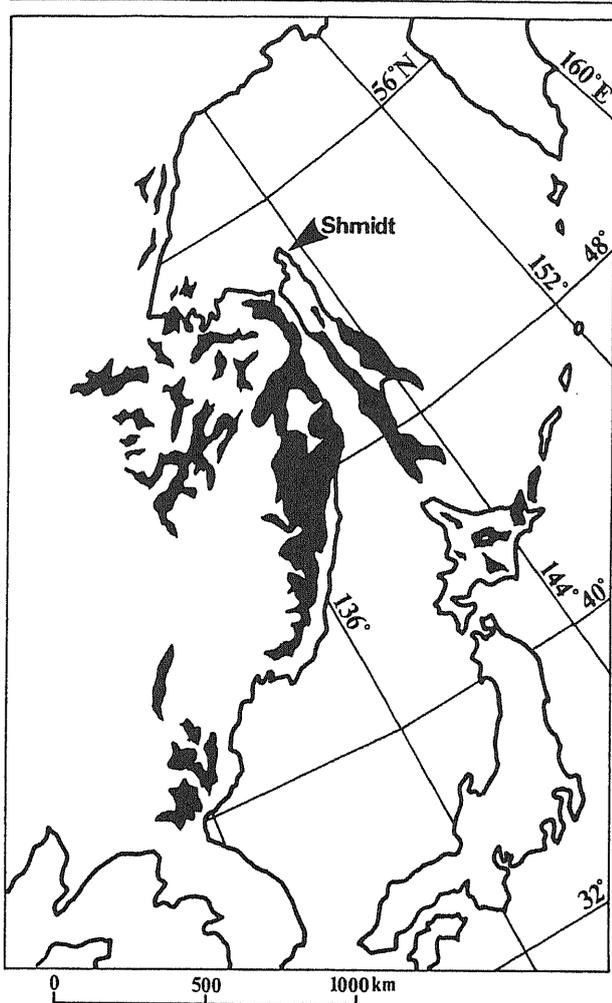


Fig. 1 Location of the Shmidt Peninsula (arrow) in northernmost Sakhalin, Far East Russia, and the geographical distribution of the *Picea jezoensis* forests in northeastern Asia (black areas). Simplified from Okitsu (1996).

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。

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.

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

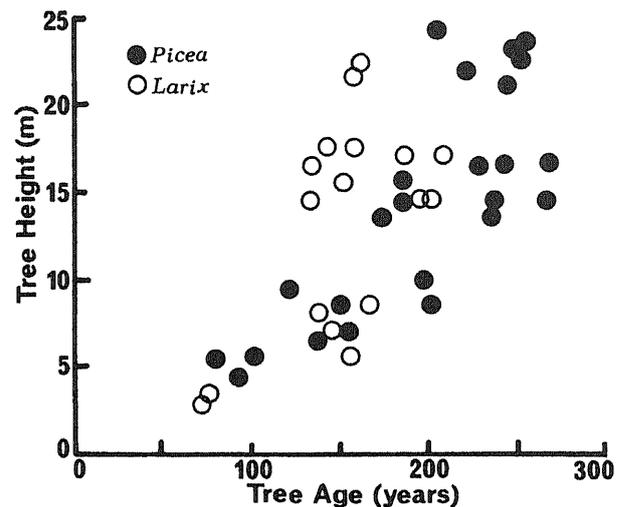


Fig. 2 Relation between tree age and tree height of *Picea jezoensis* (black circles) and *Larix gmelinii* (open circles) on the Shmidt Peninsula, northernmost Sakhalin, Far East Russia.

冠にはほぼ到達する, 樹高15 mになるまでに要する樹齢をみると, 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 (Nauhenko, 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リー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.)主体の森林がそれにと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ャ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きたろう。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：最終氷期極末期以後、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. 一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存在する (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.
- Charkevicz, 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 Norderen, 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 mestonakhozhenii eli ayanskoi *Picea ajanensis* Fisch. ex Carr. na Kamchatke. *Botaniicheskii Zhurnal* 62: 555-559.
- 大場忠道. 1989. 日本海の環境変化—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. シホテーアリニ山脈北部アニュー川流域の森林植生. 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・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. 神戸群落生態研究会, 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衆ノ類別ニ就テ. 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)

野手啓行*・沖津 進**・百原 新**：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

Hiroyuki Note*, Susumu Okitsu** and Arata Momohara**:
Present Distribution of *Picea* sect. *Picea* Farjon
and Distribution Changes since the Last Glacial Age in Japan

要旨 本州のトウヒ属バラモミ節は、最終氷期最盛期に分布拡大して、晩氷期以降現在までに分布縮小した。その分布縮小過程を検討するために、1) バラモミ節の現在における分布環境(水平分布、温度分布、積雪分布、混交樹種、分布量)、2) 最終氷期以降のバラモミ節球果の形態変化を既存資料から整理した。対象樹種は、最終氷期最盛期の堆積物から化石記録があるイラモミ、ヤツガタケトウヒ、ヒメバラモミ、アカエゾマツの4種である。本州に分布するバラモミ節4種は、水平分布範囲が異なるが、いずれも年平均最深積雪深150cm以下の寡雪山岳でなおかつ暖かさの指数41から45の温度域に分布の中心をもつ。混交樹種と分布量から生育立地を検討した結果、これら4種の分布域は、植生帯を優占するオオシラビソ、シラベとブナの分布空白域にあたり、コメツガが優占する岩塊地に点在していることが多い。現在の本州におけるバラモミ節4種の隔離分布は、晩氷期以降の温暖・多雪化とそれに伴うオオシラビソなどの亜高山針葉樹類、ブナの分布拡大によって生じたと考えられる。最終氷期最盛期の本州の低地には、現生バラモミ節4種の共通の祖先と考えられるバラモミ節個体群が広く連続的に分布したのが、晩氷期以降の原個体群の分断・縮小とそれに伴う形態変化によって現生バラモミ節4種が生じたと考えられる。

キーワード：形態変化、後氷期、トウヒ属バラモミ節、晩氷期、分布変遷

Abstract The present distribution of *Picea* sect. *Picea* is limited in narrow areas in Honshu, although it was widely distributed during the Last Glacial Maximum Stage. To clarify distribution changes of *Picea* sect. *Picea* since the Last Glacial Age in Honshu, present distribution and cone morphology of four species, i.e., *Picea alcoquiana*, *P. koyamai*, *P. maximowiczii* and *P. glehnii*, were reviewed. Their present distribution in Honshu corresponds both with the Warmth Index of 41-45°C·month and the maximum snow depth less than 150cm. These species trend to occur on rocky sites where *Tsuga diversifolia* dominates and never coexist with either a montane dominant of *Fagus crenata* or subalpine dominants of *Abies mariesii* and *A. veitchii*. Climatic change and competition with *F. crenata* and *Abies* spp. confined the distribution of *P. sect. Picea* species since the Late Glacial Age. It is assumed that the *P. sect. Picea* had a common ancestor during the Last Glacial Maximum Stage. According to the isolation since the Last Glacial Maximum Stage, they differentiated in cone morphology resulting in the extant four different species.

Key Words : Distribution changes, Late Glacial Age, Morphological differentiation, *Picea* sect. *Picea*, Post-glacial Age

1. はじめに

日本のトウヒ属バラモミ節 *Picea* sect. *Picea* Farjon は、最終氷期最盛期 (35,000-15,000年前) には、日本列島に広く分布し(相馬・辻, 1987; Suzuki, 1991), なおかつ低地林の優占種であったと考えられる(辻ほか, 1984; 辻, 1987; 鈴木・吉川, 1995)。しかし、現在では、その構成要素であったイラモミ *Picea alcoquiana* Carr.,

ヤツガタケトウヒ *P. koyamai* Shirasawa, ヒメバラモミ *P. maximowiczii* Regel ex Mast., アカエゾマツ *P. glehnii* Mast. の4種(相馬・辻, 1987) は、北海道や本州中部山岳などに散在するにすぎない(林, 1960)。

現在の日本の植生の成立過程を明らかにするためには、現在優勢な種群の分布拡大過程だけでなく、バラモミ節のような過去に優勢であった種群の分布縮小過程

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

についても検討する必要がある。現在の植生帯で優占するオオシラビソ *Abies mariesii* Mast. (梶, 1982; 辻ほか, 1983; 守田, 1984, 1985a, 1987, 1992; 杉田, 1990; Sugita, 1992) やブナ *Fagus crenata* Blume (安田, 1978; 辻ほか, 1983; 塚田, 1987; 守田, 1992) については、現在の分布環境が十分に整理されており、これに基づいて後氷期における分布拡大過程がよく検討されている。ところが、バラモミ節の最終氷期以降の分布縮小過程を検討した研究例はない。

この原因の一つには、バラモミ節の現在における分布が未整理のままであることがあげられる。バラモミ節の分布縮小過程を検討するためには、分布縮小の結果である現在の分布を十分に把握し、分布の制限要因を明らかにしておく必要がある。

もう一つの原因には、バラモミ節の形態変異に関する検討が不十分であることがあげられる。最終氷期最盛期の堆積物から産出するバラモミ節化石球果には、現生する4種ほかに、絶滅種のトミザワトウヒ *Picea tomizawaensis* Suzuki, コウシントウヒ *P. pleistoceaca* Suzuki, ヒメマツハダ近似種 *P. cf. shirasawae* Hayashi とされるものがある (南木, 1987; Suzuki, 1991)。他方、絶滅種の一部は現生アカエゾマツの変異に含まれるとする指摘 (小西・鈴木, 1997) や化石球果をある特定のバラモミ節種に同定することはできないとする意見 (吉川, 1995; 鈴木・吉川, 1995) がある。しかし、これらの研究は、バラモミ節全体の変異を十分に考慮したものとはいえず、検討が不十分である。バラモミ節の分布縮小過程を検討するためには、球果形態に基づいた種の分類が整理されていることが前提となる。したがって、バラモミ節の球果形態の変異やその変化についても整理しておく必要がある。

本報は、まず、1) イラモミ、ヤツガタケトウヒ、ヒメバラモミ、アカエゾマツの現在における分布(水平分布、温度分布、積雪分布、混交樹種、分布量)、2) 最終氷期以降のバラモミ節球果の形態変遷、を既存資料から解析する。つぎに、共存優占樹種の分布や立地条件を整理し、現在におけるバラモミ節の分布制限要因を明らかにする。最後に、現在の分布と球果形態の変遷をふまえ、バラモミ節の最終氷期最盛期以降の分布変遷を概説する。

本報をまとめるにあたり、有益なご助言と励ましをいただいた電力中央研究所我孫子研究所の梨本 真博士、横浜国立大学環境科学研究センターの島野光司博士に厚く御礼申し上げる。

2. 資料解析

現生バラモミ節の種の分類は、ヒメマツハダ *Picea*

alcoquiana var. *acicularis* Fitch. を除いて、Farjon (1990) に従った。ヒメマツハダとヤツガタケトウヒは、形態的な差がほとんどなく (清水, 1992)、アロザイム遺伝子の組成にも差がない (勝木ほか, 1995) ため、近年では同種とされる見解が多い (清水, 1992; 勝木ほか, 1995; 小西・鈴木, 1997)。したがって、本報でも、ヒメマツハダはヤツガタケトウヒと同一種として扱った。また、本報は種のレベルで議論を進めるため、変種のシラネマツハダ *P. alcoquiana* var. *reflexa* Fitch. とアズサバラモミ *P. maximowiczii* var. *senanensis* Hayashi は母種と一括して扱った。

日本産現生バラモミ節には、上記4種のほかに、ハリモミ *P. torano* Koehne が含まれる。しかし、最終氷期におけるハリモミの化石球果は、最終氷期最盛期の地層からは産出せず、その時期より温暖であった亜間氷期 (45,000-35,000 年前) の地層からのみ産出する (Suzuki, 1991)。ハリモミは、最終氷期最盛期に分布拡大したバラモミ節種群とは異なる分布変遷を経ていると考えられるため、今回は解析の対象外とした。

1) 現在における分布

現生バラモミ節4種の天然分布に関しては、林 (1952, 1954) の詳細な報告がある。この報告は、日本全国で10,000産地以上を収録しており、一つの山、その一斜面、あるいは経営区などをひとつの単位として、各産地ごと樹種ごとに混交樹種、垂直分布範囲、出現度(多、稍多、少、稀の4段階評価)を記載している。そこで、本報では林 (1952, 1954) の資料を中心に、補助資料として館脇 (1943)、林 (1951, 1960)、Ishizuka (1961)、高橋 (1962)、山崎 (1965)、森林立地懇話会 (1972)、石塚 (1975)、戸沢 (1986)、松田 (1989) を加え、バラモミ節4種の天然分布を整理した。

林 (1952, 1954) の各産地の垂直分布範囲を100mごとに区切ったものを、それぞれ1地点とした。本報では、産地および地点を単位として、バラモミ節4種の水平分布、温度分布、積雪分布、混交樹種、分布量を解析した。温度分布については、バラモミ節4種の産地のうち、亜高山帯の広がりが十分な産地 (本州中部では標高2200m以上、北海道では1000m以上の頂上標高を有する山岳) を対象にして、各地点の暖かさの指数 WI (吉良, 1948) を最寄りの気象観測所の月別平均気温データ (1973-1982年の10年間: 東洋経済新報社, 1983a, 1983b) から推定した。気温遞減率は日本全国の平均値である $0.61 \cdot ^\circ\text{C}/100\text{m}$ (関口, 1949) を用いた。積雪分布に関しては、バラモミ節の分布産地と分布しない山 (頂上標高の WI 値が45未満の山を対象) を日本地図上にプロットし、それらと年平均最深積雪深150cmの等深線との関係を検討

した。混交樹種については、林 (1952, 1954) の資料でバラモミ節4種との混交樹種として記載されている樹種を対象にして、バラモミ節4種の分布地点での混交樹種の出現頻度を調べた。分布量に関しては、バラモミ節の分布地点におけるバラモミ節4種と主要混交樹種の出現度別頻度分布を調べた。林 (1952, 1954) の出現度は、「多」、「稍多」、「少」、「稀」の4段階評価であるが、「稀」の記載が少ないため「稀」を「少」に含めて、「多」、「稍多」、「少」の3段階とした。

2) 球果形態の変遷

現生バラモミ節種の形態 (林, 1960; Fajon, 1990; 小西・鈴木, 1997) と最終氷期産バラモミ節種の形態 (南

木, 1987; Suzuki, 1991) の記載にもとづいて、球果サイズ、種鱗サイズ、種鱗縁辺の形状を種ごと、時代ごとに比較した。

3. 結 果

1) 現在における分布

水平分布：バラモミ節4種のうちイラモミ、ヤツガタケトウヒ、ヒメバラモミの水平分布は、本州中部山岳地帯の太平洋側地域から内陸地域にかけてに限定される (Fig. 1)。3種全体でみた場合、北緯37度線以北および東経137度線以西の山岳には分布しない。さらに本州中部の中でも冬季に日本海からの季節風が直接あたる日本

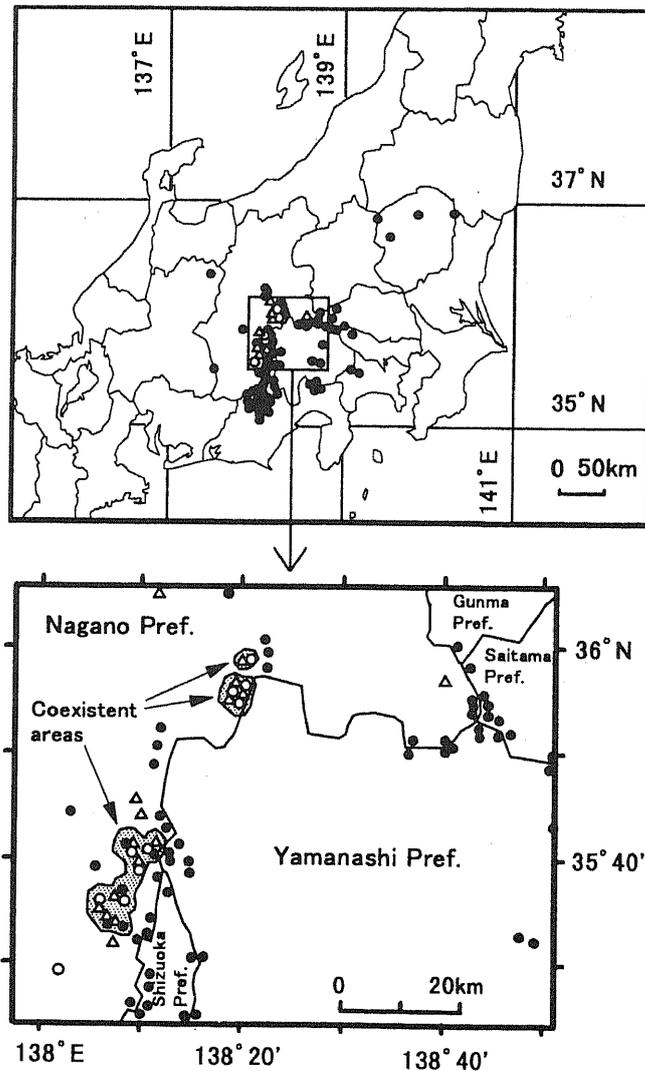


Fig. 1 Horizontal distribution of *Picea alcoquiana* (●), *P. koyamai* (○) and *P. maximowiczii* (△) in Japan (based on Hayashi, 1952, 1960; Yamazaki, 1965; personal observations by the authors)

海側第一線(鈴木, 1952)の朝日山地, 飯豊山地, 越後山脈, 妙高山, 飛驒山脈北半部, 両白山地などにも分布しない。最も広く分布するイラモミは, 北限を栃木県下の高原山, 南限を静岡県下の岩岳山とし, 黒岩山南方山地, 男体山, 八溝山, 関東山地一帯, 丹沢山地, 御坂山地, 富士山, 霧ヶ峰周辺, 八ヶ岳一帯(西南部を除く), 赤石山脈一帯, 木曾山脈の木曾駒ヶ岳, 恵那山, 飛驒山脈の笠ヶ岳に分布する。関東山地南方の大菩薩峠一帯は, 筆者のうち野手が自然分布を確認したものである。ヤツガタケトウヒは, 八ヶ岳西南部の硫黄岳から西岳にかけての一帯, 赤石山脈北西部の仙丈ヶ岳, 三峰川流域一帯, 青木川上流に分布する。ヒメバラモミは, 関東山地の梓山周辺, 霧ヶ峰, 八ヶ岳西南部の硫黄岳から西岳にかけての一帯, 赤石山脈北西部の小黑川山から仙丈ヶ岳, 三峰川流域や豊口山にかけての一帯に分布する。これら3種の分布は, 赤石山脈北西部の仙丈ヶ岳および三峰川流域で重なる。

一方, アカエゾマツの水平分布は, 本州中部に分布する3種とは全く異なり, サハリン南部, 南千島(国後島, 色丹島, 択捉島)および北海道全域の低地, 山地に広く分布するほか(館脇, 1943; 林, 1954), 岩手県下の早池峰山に隔離分布する(Ishizuka, 1961)。産地の水平的広がり, アカエゾマツ, イラモミ, ヒメバラモミ, ヤツガタケトウヒの順に広い。

4種の分布地点数と分布最低標高を比較すると, 本州中部に分布するバラモミ節3種はおもに山岳地に隔離分布するのに対し, 北海道のアカエゾマツは, 山岳地から海岸平野まで広く分布しているために分布が連続的である(Table 1)。4種の分布地点数はアカエゾマツ 1339 地点, イラモミ 349 地点, ヒメバラモミ 50 地点, ヤツガタケトウヒ 38 地点の順で多く, 4種の水平分布範囲の広がりを反映している。本州中部産3種の分布最低標高は, イラモミが標高 700m, ヤツガタケトウヒ 1450m, ヒメバラモミ 1100m である。これに対し, アカエゾマツは, 分布の最低標高が 0m で, 本州中部産の3種にくらべて低標高まで分布する。

温度分布: 本州のバラモミ節4種の温度分布の中心は, いずれも $WI=45^{\circ}\text{C}\cdot\text{month}$ 付近にある(Fig. 2)。本州中部に分布するバラモミ節3種のWI分布域は, イラモミ $WI=26-80$, ヤツガタケトウヒ $WI=36-55$, ヒメバラモミ $WI=36-65$ である。モードを示すWI域は, イラモミ $WI=41-45$ (出現割合 25.4%), ヤツガタケトウヒ $WI=41-45$ (41.0%), ヒメバラモミ $WI=41-45$ (33.3%) と, 3種で一致する。早池峰山(標高 1914m)では, アカエゾマツは北斜面中腹の標高 1000-1200m の範囲に限定して分布し(松田, 1989), この標高域はWI値で 39-46

Table 1 Number of points of *Picea* sect. *Picea* species and their lowest distributions in Japan (based on Hayashi, 1952, 1954)

Species	Number of points	Lowest distribution (m)
<i>Picea alcoquiana</i>	349	700
<i>Picea koyamai</i>	38	1,450
<i>Picea maximowiczii</i>	50	1,100
<i>Picea glehnii</i>	1,339	0

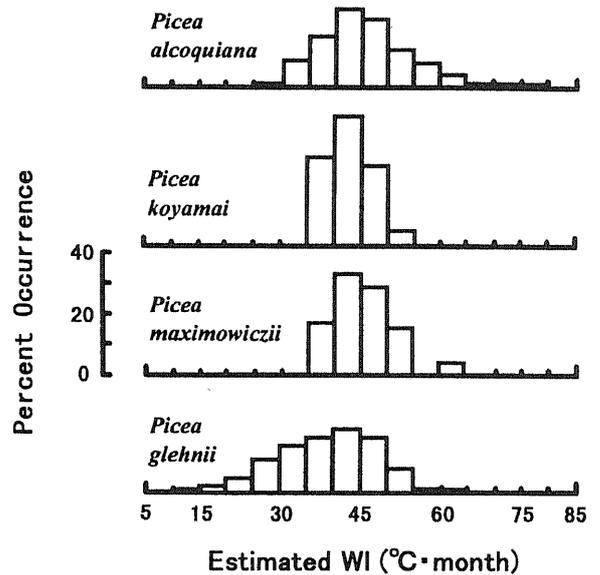


Fig. 2 WI (warmth index) distribution of *Picea alcoquiana*, *P. koyamai*, *P. maximowiczii* and *P. glehnii* in Japan (estimated based on Hayashi, 1952, 1954)

の温度域にあたる。

一方, 北海道のアカエゾマツは, 本州のバラモミ節と同様に $WI=41-45$ にモード (20.8%) があるが, $WI=11$ のより冷涼な温度環境まで分布する。

積雪分布: バラモミ節の分布と年平均最深積雪深 150cm の関係を Fig. 3 に示す。Fig. 3 でバラモミ節が分布しない山としたものは, バラモミ節が分布しない山のうち, バラモミ節の分布中心温度域 ($WI=41-45$: Fig. 2) を有するものである。すなわち, 温度環境的にはバラモミ節が分布可能であるが, 現実にはそれらが分布していない山である。

本州のバラモミ節の産地は, 寡雪地域にはほぼ限定される。本州のバラモミ節の産地の 96% は年平均最深積雪深 150cm 以下の地域にあり, 産地のうち 150cm をこえる地域に位置するのは飛驒山脈の笠ヶ岳, 栃木県下の黒岩山のイラモミのわずか 2 産地である。逆に, バラモミ節が分布しない本州の山のうち, 72% の山は, 年平均最深

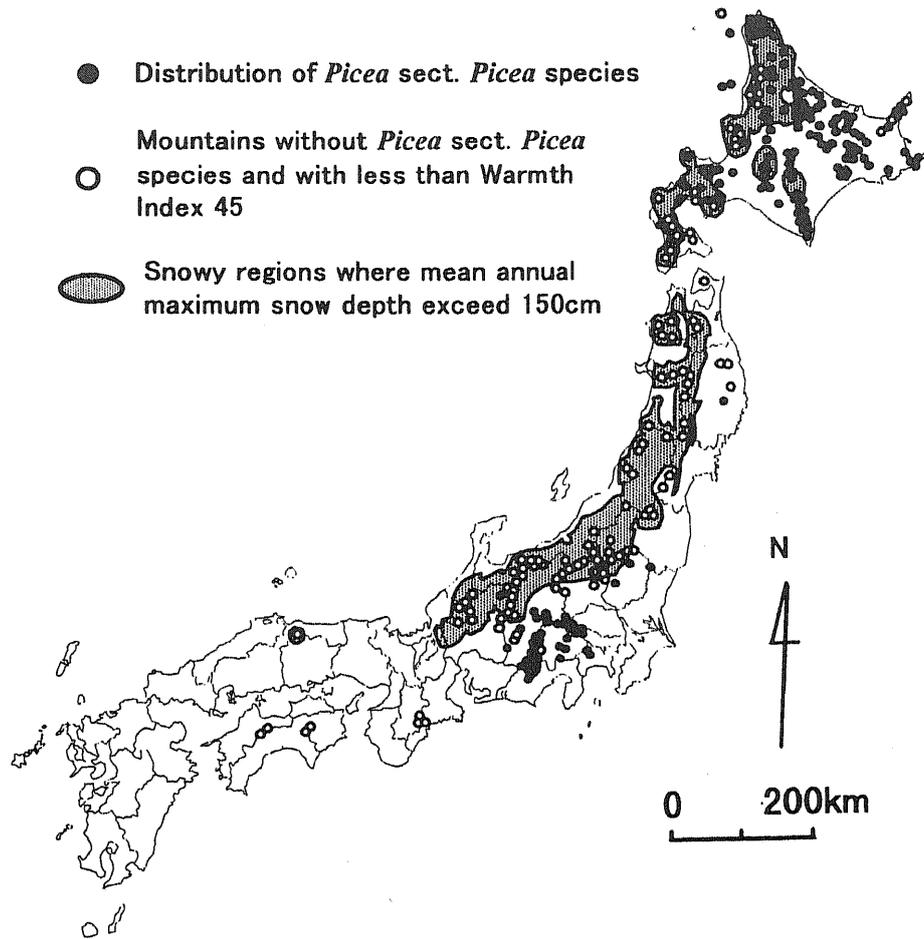


Fig. 3 Distribution of *Picea* sect. *Picea* (except for *P. torano*) and snowy regions (based on Hayashi, 1952, 1954; Ishizuka, 1961; Yamazaki, 1965; The Japanese Society of Forest Environment, 1972)

積雪深 150cm をこえる地域に位置する。

これに対し、北海道のアカエゾマツ産地は、年平均最深積雪深 150cm 以下の寡雪地域のほか、150cm をこえる札幌地方、天塩地方、夕張山系、大雪山系西部などにもある。北海道のなかでアカエゾマツが分布していない山の 74% が年平均最深積雪深 150cm をこえる地域にあるため、産地全体としては寡雪地域に偏るが、産地の 32% は年平均最深積雪深 150cm をこえる地域にある。

混交樹種：バラモミ節 4 種との混交樹種とその混交頻度を Table 2 に示す。混交頻度は、例えばイラモミと混交するコメツガ *Tsuga diversifolia* Maxim. の場合、イラモミが分布する地点は 349 地点 (Table 1 参照) あるが、コメツガはそのうちの 276 地点、79.3% でイラモミと混交していることを示している。

本州のバラモミ節 4 種は、いずれも亜高山帯針葉樹林の構成要素と混交することが多いが、亜高山性モミ属種

のシラベ *Abies veitchii* Lindl. とはほとんど混交せず、オオシラビソとは全く混交しない。また、ブナやミズナラ *Quercus crispula* Blume などの山地帯性落葉広葉樹種とも混交することは少ない。イラモミとの主要混交樹種 (混交頻度 20% 以上) は、コメツガ、ウラジロモミ *Abies homolepis* Sieb. et Zucc., トウヒ *Picea jezoensis* var. *hondoensis* Rehd., クロベ *Thuja standishii* Carr. である。ヤツガタケトウヒとの主要混交樹種は、カラマツ *Larix kaempferi* Carr., ヒメバラモミ、コメツガ、チョウセンゴヨウ *Pinus koraiensis* Sieb. et Zucc., クロベである。ヒメバラモミとの主要混交樹種は、カラマツ、コメツガ、ヤツガタケトウヒ、イラモミ、トウヒ、チョウセンゴヨウである。早池峰山のアカエゾマツとの混交樹種は、コメツガ、ヒノキアスナロ *Thujopsis dolabrata* var. *hondae* Makino, キタゴヨウ *Pinus parviflora* var. *pentaphylla* Henry の針葉樹が主要なもので、落葉広葉

Table 2 Co-existence (%) with *Picea* sect. *Picea* species in Japan (based on Hayashi, 1951, 1952, 1954 ; Takahashi, 1962 ; Ishizuka, 1975)

Accompanying species	<i>Picea</i>	<i>Picea</i>	<i>Picea</i>	<i>Picea glehnii</i>	
	<i>alcoquiana</i>	<i>koyamai</i>	<i>maximowiczii</i>	Mt. Hayachine	Hokkaido
Subalpine species					
<i>Tsuga diversifolia</i>	79.3	36.6	42.6	*	.
<i>Larix kaempferi</i>	7.8	51.2	63.8	.	.
<i>Picea jezoensis</i>	38.8	14.6	29.8	.	76.4
<i>Thuja standisii</i>	21.6	22.0	4.3	.	.
<i>Pinus koraiensis</i>	2.0	22.0	25.5	.	.
<i>Pinus parviflora</i>	4.9	.	.	*	1.7
<i>Thujopsis dolabrata</i>	.	.	.	*	.
<i>Abies veitchii</i>	8.9	.	8.5	.	.
<i>Abies mariesii</i>
<i>Abies sachalinensis</i>	84.8
<i>Betula ermanii</i>	3.7	.	8.5	.	62.9
<i>Sorbus commixta</i>	.	.	.	*	7.2
Montane species					
<i>Abies homolepis</i>	45.1	.	10.6	.	.
<i>Thuja sieboldii</i>	12.4	.	10.6	.	.
<i>Pinus densiflora</i>	.	7.3	.	.	.
<i>Taxus cuspidata</i>	11.3
<i>Tilia japonica</i>	60.6
<i>Quercus crispula</i>	51.7
<i>Acer mono</i>	42.5
<i>Kalopanax pictus</i>	32.6
<i>Betula maximowicziana</i>	25.5
<i>Cercidiphyllum japonicum</i>	15.4
<i>Fraxinus mandshurica</i>	13.7
<i>Ulmus laciniata</i>	8.2
<i>Ulmus japonica</i>	7.8
<i>Acer ukurunduense</i>	6.6
<i>Betula platyphylla</i>	6.6
<i>Fagus crenata</i>	12.6	.	.	.	0.2
Sect. <i>Picea</i> species					
<i>Picea alcoquiana</i>	*	14.6	38.3	.	.
<i>Picea koyamai</i>	.	*	40.4	.	.
<i>Picea maximowiczii</i>	6.0	51.2	*	.	.
<i>Picea glehnii</i>	.	.	.	*	*
<i>Picea torano</i>	10.6	.	2.1	.	.

樹ではナナカマド *Sorbus commixta* Hedl. が混じるのみである。

これに対し、北海道のアカエゾマツは、トドマツ *Abies sachalinensis* Mast., エゾマツ *Picea jezoensis* Carr., タケカンバ *Betula ermanii* Cham. といった亜高山性樹種だけではなく、山地帯性落葉広葉樹種であるシナノキ *Tilia japonica* Simk., ミズナラ, イタヤカエデ *Acer mono* Maxim., ハリギリ *Kalopanax pictus* Nakai, ウダイカンバ *Betula maximowicziana* Regel とともに20%以上で混交する。

分布量：バラモミ節4種の優占度を知るために、これ

らと主要混交樹種（コメツガ、トドマツ、エゾマツ）とで分布量の比較を行った（Table 3）。本州中部のバラモミ節3種は、大半の分布地点で出現度「少」であり、「多」であることはほとんどない。出現度「多」を優占林の目安とした場合、これら3種は優占林をほとんど形成しないことがわかる。これに対し、コメツガは、「少」と「稍多」であることは少なく、「多」であることがほとんどである。これは、バラモミ節3種が分布する地点にコメツガが混生すると、ほとんどの場合コメツガが優占林となることを意味する。早池峰山のアカエゾマツも分布量が少なく、アカエゾマツはコメツガが優占する地域（石塚、

Table 3 Relative frequency (%) of abundance class of *Picea* sect. *Picea* species, *Tsuga diversifolia*, *Abies sachalinensis* and *Picea jezoensis* in the stands where *Picea* sect. *Picea* species occur in Japan (based on Hayashi, 1951, 1952, 1954)

Species	Abundance Class		
	scarce	common	abundant
<i>Picea alcoquiana</i>	56.2	41.8	2.0
<i>Picea koyamai</i>	100.0	0.0	0.0
<i>Picea maximowiczii</i>	60.0	40.0	0.0
<i>Tsuga diversifolia</i>	5.7	5.3	89.0
<i>Picea glehnii</i>	51.3	17.4	31.3
<i>Abies sachalinensis</i>	13.4	34.9	51.7
<i>Picea jezoensis</i>	20.6	31.3	48.2

1975) にわずか 59 本 (戸沢, 1986) が生育しているにすぎない。

北海道のアカエゾマツは、分布地点の 51% の地点で出現度「少」である。これに対し、トドマツとエゾマツの 2 種は、「少」、「稍多」、「多」の順で頻度が高くなり、「多」の割合は約 50% を占める。これは、エゾマツ、トドマツの 2 種は優占林を形成しやすい樹種であるのに対し、アカエゾマツはそれよりも優占林をつくることは少ないことを示す。しかし、本州中部のバラモミ節 3 種と比較すると、北海道のアカエゾマツは、「多」の割合が 31% と高く、優占林を形成していることが多い。

2) 球果形態の変遷

現生バラモミ節 4 種の球果形態の変異は連続する (Fig. 4)。現生アカエゾマツの球果は、長さ 33.5-93.1mm, 幅 12.2-25.5mm, 種鱗は長さ 10.5-17.6mm, 幅 8.8-14.3mm で、種鱗の縁辺は平滑なものから強く波打つものまである。現生アカエゾマツの変異は、現在本州中部に分布するバラモミ節 3 種の変異に重なる。

最終氷期産のバラモミ節球果の形態は、連続的であるうえに、現生アカエゾマツの変異にはほぼ含まれる。最終氷期産のバラモミ節は、球果全体の形状 (円柱形など)、種鱗全体の形状 (倒卵形など)、種鱗の交差斜列などの形質をみても変異が種間で連続する (Suzuki, 1991)。したがって、最終氷期最盛期の日本列島に分布したバラモミ節樹木を球果形態から複数種に区分することは困難である。

4. 考 察

1) 現在の本州におけるバラモミ節の分布制限要因

本州のバラモミ節の産地は、年平均最深積雪深 150cm 以下の寡雪山岳にはほぼ限られる (Fig. 3)。このことから、

冬季の多雪環境がバラモミ節の有力な分布制限要因のひとつであると考えられる。具体的には、雪層の沈降や葡行による強力な雪圧が匍匐形の樹形をとれない針葉樹類の分布制限要因になると推察される (四手井, 1956; 石塚, 1978, 1987a)。

しかし、アカエゾマツは、北海道では年平均最深積雪深 150cm をこえる地域にも分布する (Fig. 3)。そのため、アカエゾマツ自体は、年平均最深積雪深 150cm 程度の積雪量では分布を制限されない樹種といえる。それにもかかわらず、本州では 150cm をこえる地域には分布しない。このことは、積雪量以外にも、本州のバラモミ節の分布を左右している要因があることを示唆する。

この推論は、温度分布からも裏付けられる。北海道のアカエゾマツは WI=11 の亜高山帯最上部まで広く進出するのに対し、本州のバラモミ節 4 種はいずれも WI=41-45 に集中し、北海道のアカエゾマツほどには低温域に進出しない (Fig. 2)。イラモミ、ヤツガタケトウヒ、アカエゾマツの耐凍度には大きな差がない (酒井・倉橋, 1975) ので、耐凍度の面からは、イラモミ、ヤツガタケトウヒ、早池峰山のアカエゾマツは、北海道のアカエゾマツのように亜高山帯に広く進出できる可能性がある。しかし、現実には何らかの原因で WI=41-45 に分布域が狭められている。

以上のように本州のバラモミ節の積雪分布と温度分布が狭められている原因として、他樹種との競争が考えられる。具体的には、本州山岳の亜高山帯を優占するオオシラビソとシラベ、山地帯を優占するブナによって分布域を狭められていると考えられる。そのことを明らかにするために、これら競争樹種 3 種の分布を積雪、温度、地形と関連させて整理してみよう。

オオシラビソとブナは、年平均最深積雪深 150cm をこえる多雪地域で優勢で、日本海側地域や東北地方の山岳では優占林をつくる (今西, 1937; 高橋, 1962; 藤田, 1987; 野寄・奥富, 1990; 杉田, 1990; 福嶋ほか, 1995)。これらの多雪山岳では、両種の垂直分布は WI=45 付近で標高差 300m 以上にわたって重なり、混生地域では両種が共優占する (田中, 1986; Sugita, 1992)。両種が形成する優占林の立地をみると、緩斜面から急斜面、尾根地にもおよび幅広い (栗田, 1983b)。

いっぽう、年平均最深積雪深 150cm 以下となる本州太平洋側の寡雪山岳では、亜高山帯でシラベとオオシラビソ (前田・島崎, 1951; 前田, 1958; Franklin *et al.*, 1979; 栗田, 1983a), 山地帯でブナ (栗田, 1983a; 野寄・奥富, 1990) が優占林をつくるが、これら優占林の垂直分布は完全には重ならない (栗田, 1983b; 田中, 1986)。具体的には、寡雪山岳の WI=45 付近では、これら優占林

Species	Cone size				Seed scale size at mid-cone				** Apical margin of seed scales			Author													
	Length (cm)				Width (cm)				Length (mm)				Width (mm)				A	B	C						
	2	4	6	8	10	12	14	16	1	2	3		4	6	10	14				18	22	26	6	10	14
Extant																									
<i>Picea glehnii</i>	[Range bars]																						Konishi & Suzuki (1997)		
<i>P. alcoquiana</i>	[Range bars]																						Hayashi (1960), Farjon (1990)		
<i>P. koyamai</i>	[Range bars]																								
<i>P. maximowiczii</i>	[Range bars]																								
* Fossil																									
<i>P. glehnii</i>	[Range bars]																						Suzuki (1991)		
<i>P. alcoquiana</i>	[Range bars]																								
<i>P. koyamai</i>	[Range bars]																								
<i>P. pleistocena</i>	[Range bars]																								
<i>P. tomizawaensis</i>	[Range bars]																								
<i>P. cf. shirasawae</i>	[Range bars]																						Minaki (1987)		
	Not mentioned												Not mentioned												

Fig. 4 Cone morphology of extant and extinct *Picea* sect. *Picea* species in Japan (based on extant cone data from Hayashi, 1960; Farjon, 1990; Konishi & Suzuki, 1997 and fossil data from Minaki, 1987; Suzuki, 1991)

* Fossil species of the Last Glacial Age

** A : rounded and entire, B : crispate or waved, C : elongated and everted

*** Estimated value from the plates of Suzuki (1991)

... Variation range of extant *Picea glehnii* cones

の分布は緩斜面に限られ、岩塊地、尾根筋、急斜面では分布が空白となる(栗田, 1983b)。

バラモミ節4種がオオシラビソ、シラベ、ブナとほとんど共存しない(Table 2)ことは、バラモミ節4種がこれら3樹種によって競争的排除を受けていることを示している。その結果、本州におけるバラモミ節4種の分布域は、これら3樹種の分布限界となる寡雪山岳のWI=45付近に狭められ、さらにそこでも緩斜面以外の立地に制限されているものと推察される。

事実、本州寡雪山岳のWI=45付近では、バラモミ節4種は、おもに岩塊地や岩尾根に生育する。秩父山地のイラモミ(前田・島崎, 1951)、八ヶ岳のヤツガタケトウヒ(横内ほか, 1966)、早池峰山のアカエゾマツ(Ishizuka, 1961; 戸沢, 1986)は、岩塊地に生育している。本州のバラモミ節の生育立地が全般的に岩塊地や岩尾根であることは、それらとの主要混交樹種(Table 2)が亜高山帯の岩塊地や岩尾根に出現するコメツガ(今西, 1937; 前田, 1958; 館脇ほか, 1963; 宮脇ほか, 1971; 栗田, 1983b), クロベ(前田・島崎, 1951; Franklin *et al.*, 1979), カラマツ(栗田, 1983a), チョウセンゴヨウ(Franklin *et al.*, 1979)であることから裏付けられる。

本州のバラモミ節4種は、狭められた分布域のなかでも、さらに他樹種によって分布を制限されている。バラモミ節4種は、岩塊地で優占林をつくるのが可能であるにもかかわらず、コメツガが混生すると、それによって分布量を制限される。コメツガが分布しない北海道の

亜高山帯では、岩塊地でアカエゾマツ優占林が成立することが多い(館脇, 1943; 松田, 1989)。このような岩塊地に成立するアカエゾマツ優占林の立地環境は、本州亜高山帯の岩塊地に成立するコメツガ優占林の立地環境と大差ない(館脇ほか, 1963)。ところが、アカエゾマツとコメツガが混生する早池峰山の岩塊地では、コメツガが優占し、アカエゾマツは点在するのみである(石塚, 1987b)。これは、アカエゾマツ優占林が成立可能な立地であっても、そこにコメツガが分布した場合、コメツガが優勢になることを示している。本州中部のバラモミ節3種も、コメツガが分布しない岩塊地であれば優占林をつくる(小林, 1931; 遠山, 1966; 横内ほか, 1966)。しかし、アカエゾマツの場合と同様、これらバラモミ節3種の分布地点にコメツガが混生すると、ほとんどの地点がコメツガ優占林となる(Table 3)。

2) バラモミ節の最終氷期最盛期以後の分布変遷

分布縮小過程：現在におけるバラモミ節4種の分布をふまえて、バラモミ節の最終氷期最盛期(約35,000-15,000年前)以後の分布縮小過程について検討する。

バラモミ節の化石球果は、西日本から北海道南部にかけての広い地域で最終氷期最盛期の堆積物から産出する(相馬・辻, 1987)。バラモミ節化石の産出地点には標高0-200mの地点も多く含まれる(相馬・辻, 1987; Suzuki, 1991など)ため、当時約80-140mの海面低下があった(井関, 1975; 大鳴, 1982)としても、バラモミ節は低地を中心に連続的に分布していたことになる。分布量

の面では、球果化石と葉化石が多産することから、バラモミ節は当時の低地林で優占種であったと考えられる(辻ほか, 1984; 辻, 1987; 鈴木・吉川, 1995)。

しかし、バラモミ節は、晩氷期以降急速に衰退し、現在の分布に至る。東京都松が丘遺跡(標高約30m)では、バラモミ節の大型植物化石とトウヒ属花粉化石は、約11,000年前以前には普通に産出するが、それ以降はほとんど産出しない(辻ほか, 1989)。福島県滝根町(標高約450m)でも同様に、約17,000年前には大型植物化石でバラモミ節が多産するが、少なくとも8500年前までにはバラモミ節の大型植物化石、トウヒ属花粉はほぼ消滅する(吉田ほか, 1981)。日本列島全体でのトウヒ属花粉の変遷をみると、約20,000年前には、トウヒ属花粉は西南日本から北海道にかけての低地(標高500m以下)で高い割合を示す(塚田, 1986)。しかし、トウヒ属花粉は、約10,000年前に本州以南の低地で割合が減り、約6000年前には本州の低地でほとんど産出しなくなる(塚田, 1986)。

この時期のバラモミ節衰退の原因には、晩氷期以降の気候の温暖化と多雪化があげられる。本州各地でトウヒ属花粉の減少に伴ってブナ属やコナラ属の花粉が増加する(安田, 1978; 塚田, 1986, 1987; 守田, 1992など)ことやブナ属の分布拡大が上昇と北上の一方向でおこった(塚田, 1987)ことから、バラモミ節の分布域は、温暖化、特に夏期の積算温度の増加によって生育範囲を広げたブナ属やコナラ属に高標高域や北方へ追上げられる形で縮小した可能性が高い。また、月山(Yamanaka *et al.*, 1973)や八幡平(守田, 1992)などの現在年平均最深積雪深150cmをこえる東北地方の多雪山地では、晩氷期から後氷期初頭にかけての時期にトウヒ属、マツ属、モミ属、ツガ属からなる針葉樹林が成立していたが、その後それらの針葉樹林は高標高域に移動することなく消滅する。この主な原因は、晩氷期以降の多雪化であると考えられている(Yamanaka *et al.*, 1973; 石塚, 1978, 1987a; 杉田, 1990)。

約4000年前以降には気候が再び冷涼化したため、本州のバラモミ節は温度環境の面からは再び分布拡大できた可能性があったが、現実には拡大できなかった。現在よりも温暖であった約6000年前にマツ科針葉樹花粉は全国的に減少するが、約4000年前以降現在にかけて山岳域で再び出現割合を増す(塚田, 1987)。しかし、この時期の東北地方では、おもにモミ属花粉(オオシラビソ)が増加し(辻ほか, 1983; 守田, 1984, 1985a, 1987, 1992)、トウヒ属花粉は出現したとしても全く増加しない(辻ほか, 1983; 守田, 1992)。現在バラモミ節が分布する本州中部の入笠山でも、約4000年前以降の時期にマツ科針

葉樹花粉の増加が認められるが、ツガ属花粉(コメツガ)が優勢に増加し、トウヒ属花粉の割合はほとんど変化しない(Morita, 1985b)。本州のバラモミ節は、約4000年前以降、山岳域で縮小した個体群をもとに分布拡大する可能性があったが、分布拡大が圧倒的であったオオシラビソなどの亜高山性針葉樹他種によって、亜高山帯域への分布拡大を阻止されたと考えられる。そして、それに伴って絶滅した地域もさらに増えたと考えられる。

結果として、本州のバラモミ節は、オオシラビソ、シラベとブナの分布拡大がおよばなかった寡雪山岳、WI=45付近の岩塊地に集中して残存し、そこでもなおかつコメツガによって分布量を制限されるに至ったと考えられる。いっぽう、北海道では、制限要因4種の分布拡大が及ばなかったために、アカエゾマツは多雪山岳にも残存でき、亜高山帯に分布拡大できたと考えられる。

分布縮小に伴う形態変化：最終氷期最盛期の日本列島に広く分布したバラモミ節は、ひとつの種を構成していたと考えられる。最終氷期産バラモミ節の球果形態の変異は、連続的で現生アカエゾマツ球果の変異にほぼ含まれる(Fig. 4)ため、同種内の変異とみなせる。さらに、当時のバラモミ節の分布が広域的かつ連続的であったことを考慮しても、それらはひとつの種であった可能性が高い。

バラモミ節は、晩氷期以降に分布域が分断・縮小する過程で、隔離された地域ごとに形態変化をおこしたと考えられる。現生バラモミ節4種の球果形態の変異は連続する(Fig. 4)。現生バラモミ節の分類では、球果形態のほかにも若枝の毛の有無が重視されるが(林, 1960; Farjon, 1990; 清水, 1992)、若枝の形質を併用しても4種を完全には分けられない(林, 1960)。現生バラモミ節4種は、分布環境が類似するうえに、形態変異が連続する。これらのことは、4種の類縁性が高く、分化した時代が新しいことを示唆する。

最終氷期最盛期以降の分布変遷：以上をまとめると、バラモミ節の最終氷期最盛期以降の分布変遷はつぎのようにおきたと考えられる。1) 約35,000年前から15,000年前の最終氷期最盛期には、現生のアカエゾマツに似た形態をもつバラモミ節個体群が日本列島の低地に広く連続的に分布した。2) 気候が温暖・多雪化した晩氷期から後氷期半ば(約6000年前)にかけての時期には、バラモミ節個体群は、ブナなどの落葉広葉樹類によって高標高域や北方へ分布域を押し上げられ、また、多雪化が著しかった地域では絶滅した。その結果、バラモミ節個体群の分布域は分断・縮小した。3) 約4000年前から現在に至る冷涼期には、バラモミ節は再び分布拡大できた可能性があったが、現実にはオオシラビソ、シラベ、コメツ

ガの分布拡大の方が圧倒的であったため、それらによって現在の本州亜高山帯域への分布拡大を阻止された。4) ブナ、オオシラビソ、シラベ、コメツガの分布拡大が及ばなかった北海道では、低地でも分布できる冷涼な気候であったこともあって、バラモミ節個体群の分布域は分断・縮小せず、個体群の形態はほぼそのまま維持された。しかし、分布域が著しく分断・縮小した本州の山岳では、バラモミ節個体群の形態は、隔離と近親交配によって山岳ごとに変化した。

引用文献

- Farjon, A. 1990. PINACEAE. Drawings and descriptions of the Genera *Abies*, *Cedrus*, *Pseudolarix*, *Keteleeria*, *Nothotsuga*, *Tsuga*, *Cathaya*, *Pseudotsuga*, *Larix* and *Picea*. 330pp. Koeltz Scientific Books, Königstein.
- Franklin, J. F., Maeda, T., Ohsumi, Y., Matsui, M., Yagi, H. & Hawk, G. M. 1979. Subalpine coniferous forests of central Honshu, Japan. *Ecol. Monogr.*, 49 : 311-334.
- 藤田 昇. 1987. ブナ林構成樹種の太平洋型分布と日本海型分布. *植物分類地理*, 38 : 311-329.
- 福嶋 司・高砂裕之・松井哲哉・西尾孝佳・喜屋武 豊・常富 豊. 1995. 日本のブナ林群落の植物社会学的新体系. *日生態会誌*, 45 : 79-98.
- 林 弥栄. 1951. 日本産重要樹種の天然分布, 針葉樹第1報. *林試報告*, 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. *林試報告*, 55 : 1-251.
- 林 弥栄. 1954. 日本産重要樹種の天然分布, 針葉樹第3報. *林試報告*, 75 : 1-173.
- 林 弥栄. 1960. 日本産針葉樹の分類と分布. 246pp. 農林出版, 東京.
- 今西錦司. 1937. 垂直分布帯の別ち方について. *山岳*, 31 : 269-364.
- 井関弘太郎. 1975. 沖積層基底礫層について. *地学雑誌*, 84 : 247-264.
- Ishizuka, K. 1961. A relict stand of *Picea glehni* Masters on Mt. Hayachine, Iwate prefecture. *Ecol. Rev.*, 15 : 155-162.
- 石塚和雄. 1975. 早池峰のアカエゾマツ. *植物と自然*, 9 : 22-27.
- 石塚和雄. 1978. 多雪山地亜高山帯の植生 (綜合抄録). 「吉岡邦二博士追悼植物生態論集」, 404-428. 仙台.
- 石塚和雄. 1987a. 積雪と植生. 「日本植生誌, 東北」(宮脇 昭編), 127-138. 至文堂, 東京.
- 石塚和雄. 1987b. 早池峰の植生. 「日本植生誌, 東北」(宮脇 昭編), 408-414. 至文堂, 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—. *東大演報*, 72 : 31-120.
- 勝木俊雄・井手雄二・鈴木和夫. 1995. 日本産トウヒ属樹木のグリセリン酸脱水素酵素の変異. *東大演報*, 93 : 41-48.
- 吉良竜夫. 1948. 温量指数による垂直的気候のわかちかたについて. *寒地農学*, 4 : 188-195.
- 小林義秀. 1931. 富士山—植物景観—. *日本地理体系*, 別巻5 : 69-116.
- 小西彰一・鈴木三男. 1997. アカエゾマツの球果形態の変異. *植生史研究*, 5 : 67-76.
- 栗田 勲. 1983a. 亜高山帯針葉樹林の生態学的研究 (III). *森林立地*, 25(1) : 31-37.
- 栗田 勲. 1983b. 亜高山帯針葉樹林の生態学的研究 (IV). *森林立地*, 25(2) : 1-9.
- 前田禎三. 1958. 木曾御岳の植物群落. 「御岳研究 (自然編)」, 569-609. 御岳・駒ヶ岳調査会, 長野.
- 前田禎三・島崎芳雄. 1951. 秩父山岳林植生の研究 (第1報)—亜高山帯及び高山帯群落に就て—. *東大演報*, 39 : 171-184.
- 松田 彊. 1989. アカエゾマツ天然林の更新と成長に関する研究. *北大演報*, 46 : 595-717.
- 南木睦彦. 1987. 北江古田遺跡の大型植物遺体. 「北江古田遺跡発掘調査報告書」, 2 : 466-504. 中野区・北江古田遺跡調査会.
- 宮脇 昭・菅原久夫・浜田丈夫. 1971. 富士山の植生. 「富士山」(津屋弘達ほか著), 665-721. 富士急行, 東京.
- 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. *日生態会誌*, 34 : 347-356.
- 守田益宗. 1985a. 東北地方における亜高山帯の植生史について, II. 八幡平. *日生態会誌*, 35 : 411-420.
- Morita, Y. 1985b. Pollen diagrams of some peat moors in the subalpine zone in the Shinshu district, Japan. *Ecol. Rev.*, 20 : 301-307.
- 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. *日生態会誌*, 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 会誌*, 38 : 180-191.
- 野崎玲児・奥富 清. 1990. 東日本における中間温帯性自然林の地理的分布とその森林帯的位置付け. *日生態会誌*, 40 : 57-69.
- 大嶋和雄. 1982. 最終氷期の最低位海水準について. 第

- 四紀研究, 21: 211-222.
- 酒井 昭・倉橋昭夫. 1975. 日本に自生している針葉樹の耐凍度とそれらの分布との関係. 日生態会誌, 25: 192-200.
- 関口 武. 1949. 日本各地の気温減率. 科学, 19: 517.
- 四手井綱英. 1956. 裏日本の亜高山地帯の一部に針葉樹林帯の欠除する原因についての一つの考えかた. 日林誌, 38: 356-358.
- 清水建美. 1992. 針葉樹の分類・地理, とくに2, 3の亜高山生の属について その2. トウヒ属. 植生史研究, No. 9: 3-11.
- 森林立地懇話会. 1972. 日本森林立地図. 19pp.+4maps. 農林出版, 東京.
- 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.
- 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. Ecol. Res., 7: 119-132.
- Suzuki, K. 1991. *Picea* cone-fossils from PLEISTOCENE strata of northeast Japan. Saito Honon Kai Mus. Nat. Hist. Res. Bull., 59: 1-41.
- 鈴木三男・吉川純子. 1995. 9-11層及び13層堆積時の森林植生の復元. 「富沢・泉崎浦・山口遺跡(8)—富沢遺跡第88次・89次発掘調査報告書」, 68-71. 仙台市教育委員会.
- 鈴木時夫. 1952. 東亜の植生. 137pp. 古今書院, 東京.
- 高橋啓二. 1962. 本州中部森林における垂直分布帯の研究—治山造林の立場から見た地域区分—. 林試研報, 142: 1-171.
- 田中信行. 1986. ブナ・アオモリトドマツ混交林の立地. 東大演報, 75: 119-140.
- 館脇 操. 1943. アカエゾマツ林の群落学的研究. 北大演報, 13: 1-181.
- 館脇 操・伊藤浩司・遠山三樹夫. 1963. コメツガ林の群落学的研究. 北大演報, 23: 83-146.
- 戸沢俊治. 1986. 早池峰自然環境保全地域の森林群落. 「早池峰自然環境保全地域調査報告書」, 環境庁自然保護局.
- 東洋経済新報社. 1983a. 日本気象総覧—上巻. 1064pp. 東洋経済新報社, 東京.
- 東洋経済新報社. 1983b. 日本気象総覧—下巻. 1060pp. 東洋経済新報社, 東京.
- 遠山三樹夫. 1966. 富士山の亜高山帯針葉樹林—富士山の森林植生第IV報—. 北大農学部邦文紀要, 6: 1-33.
- 辻 誠一郎. 1987. 最終間氷期以降の植生史と変化様式—将来に向けて—. 「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・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.
- 辻 誠一郎・南木陸彦・鈴木三男. 1984. 栃木県南部, 二宮町における立川期の植物遺体群集. 第四紀研究, 23: 21-29.
- 辻 誠一郎・小山修司・小杉正人・鈴木 茂・南木陸彦・能城修一・鈴木三男・杉山真二. 1989. 松が丘遺跡の古環境復元. 「松が丘遺跡発掘調査報告書」, 151-239. 中野区教育委員会・中野区松が丘遺跡調査会.
- 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.
- Yamanaka, M., Saito, K. & Ishizuka, K. 1973. Historical and ecological studies of *Abies mariesii* on Mt. Gassan, the Dewa Mountains, northeast Japan. Jpn. J. Ecol., 23: 171-185.
- 山崎 敬. 1965. 高等植物分布資料41—ヒメマツハダ—. 植物研究雑誌, 40: 328.
- 安田喜憲. 1978. 大阪府河内平野における過去一万三千年間の植生変遷と古地理. 第四紀研究, 16: 211-229.
- 横内 斎・横内文人・飯沼冬彦. 1966. ヤツガタケトウヒの研究. 長野林友, 1966: 2-31.
- 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・楡井良政・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南部の植生変遷の一例—. 第四紀研究, 20: 143-163.
- 吉川純子. 1995. 仙台市富沢遺跡第88次調査で産出した大型植物化石. 「富沢・泉崎浦・山口遺跡(8)—富沢遺跡第88次・89次発掘調査報告書」, 50-67. 仙台市教育委員会.

(1998年6月26日受理)