

シホテアリニ山脈流域の主要樹種分布および種間関係からみた チョウセンゴヨウー落葉広葉樹混交林の成立機構

沖津 進

千葉大学園芸学部

Establishment processes of the *Pinus koraiensis*-deciduous broad-leaved mixed forest inferred from the major tree species distribution and their ecological relationship along the rivers of the Shikote-Alin. Susumu Okitsu (Faculty of Horticulture, Chiba University, 648 Matsudo, Matsudo-City, 271-8510, Japan). Papers in Commemoration of Prof. Dr. Shigetoshi Okuka's Retirement: Studies on the Vegetation of Alluvial Plains, 173-182, 2001.

Establishment processes of the *Pinus koraiensis*-deciduous broad-leaved mixed forest, occurring in the vast areas of the continental part of northeastern Asia, was discussed clarifying the major tree species distribution and their ecological relationship along the river Anyui, northern Shikote-Alin, Far East Russia. The most prominent feature of the tree distribution along the river was that *Pinus koraiensis* prevailed on a wide range from the upper to the lower area of the river. The major tree species mixing with *Pinus koraiensis* at a stand changed along the river from *Picea jezoensis* in the upper area to the deciduous broad leaved species in the lower area. The establishment processes of the *Pinus koraiensis*-deciduous broad-leaved mixed forest were inferred from the ecological relationship among major species; the existence of *Pinus koraiensis* prevented the deciduous broad-leaved species as well as *Abies nephrolepis* from their prevalence in the forests, and promoted the establishment of *Picea jezoensis* within the potentially deciduous broad-leaved forest areas, resulting in the occurrence of the *Pinus koraiensis*-deciduous broad-leaved mixed forests in the continental part of northeastern Asia. The lack of *Pinus koraiensis* in Hokkaido encouraged abundant occurrence of *Abies sachalinensis*, an ecologically equivalent species to *Abies nephrolepis*, resulting in the development of the *Abies sachalinensis*-*Quercus mongolica* mixed forest in Hokkaido. In conclusion, the tree species with abundant occurrence in the vast area such as *Pinus koraiensis* dominated the ecological relationship among major tree species, and determined the tree species composition and the distribution of the forests in their distribution ranges.

Key Words: deciduous broad-leaved forest, ecological relationship, northeastern Asia, *Pinus koraiensis*, Shikote-Alin

はじめに

チョウセンゴヨウ *Pinus koraiensis* Sieb. et Zucc. は、日本列島では亜高山域の尾根筋や岩礫斜面を中心に分断、散在分布するのみで、分布量自体もごく少ない(沖津・百原 1997,1998)。しかし、北東アジア大陸部では沿岸域(朝鮮半島、中国東北地方、ロシア極東沿海州)を中心に広範囲で優勢に分布し(Vidakovic 1991; 沖津 1999a)、落葉広葉樹と共優占してチョウセンゴヨウー落葉広葉樹混交林を作る。(沖津 1993,1997; 石川 1996)。マツ属樹木は一般に乾燥には強いものの耐陰性が低いため(Mirov 1967; Kramer & Kozlowski 1979)、風倒や山火事後などの解放地にいち早く進入して若齢林をつく

るが、成熟林の構成要素となって植生帯を特徴づける樹種になることは少ない。しかし、一部には、長寿命で大径木になり、成熟林の構成要素となるものがある。チョウセンゴヨウはそうした樹種の一つである。

北東アジア大陸部でのチョウセンゴヨウー落葉広葉樹混交林の成立機構に関しては、生長様式や樹齢、樹木サイズからの理解(沖津 1993; Okitsu 1996)、あるいはギャップ形成を中心とした攪乱履歴に対する応答の検討(並川・王 1996; Ishikawa et al. 1999; 石川・沖津 2001)など、チョウセンゴヨウの樹種特性をふまえた更新動態を中心とする研究が近年精力的になされている。

いっぽう、チョウセンゴヨウー落葉広葉樹混交林の広範囲な地理分布をふまえると、主要森林構成種とチョウセンゴヨウとの混交状況を比較的大きな地理スケールで

調査し、種間関係を整理して、その結果から混交林の成立機構を理解することも必要であろう。その場合、チョウセンゴヨウ-落葉広葉樹混交林が広い範囲にわたって連続的に分布する地域を対象とすることが望ましい。そうした地域の一つとしてロシア共和国沿海州を南北に連なるシホテアリニ山脈の流域がある(沖津 1993, 1997)。

シホテアリニ山脈の流域には、河畔林以外にも、チョウセンゴヨウ-落葉広葉樹混交林、エゾマツ *Picea jezoensis* (Sieb. et Zucc.) Carr. -トウシラベ *Abies nephrolepis* (Trautv.) Maxim. 常緑針葉樹林、グイマツ *Larix gmelinii* (Rupr.) Rupr. 落葉針葉樹林などが分布し、中・下流域を中心に、多様な森林景観が出現する(沖津 1993, 1997; Grishin 1995)。そのため、チョウセンゴヨウと他樹種との種間関係を検討するのに適している。また、この地域は、あまり人手が加わっていない自然林がまとまって分布する(Newell & Wilson 1996)。冷温帯域の河川流域では、十分に発達した自然林がまとまって分布することは世界的にみても少ない(Rohrig & Ulrich 1991; Archibold 1995)。なかでも、山脈北部を流れるアヌイ川流域には原生状態を保った森林が豊富に残存している。

アヌイ川流域の森林植生に関しては、すでに、林冠優占種に基づいて森林を区分して垂直分布を明らかにし、それらの北東アジアの中での植生地理学的位置づけを議論した(沖津 1997)。アヌイ川流域における森林分布の特徴は、最上流部を除いて、上、中流部から下流

部にかけての広い範囲でチョウセンゴヨウが最も主要な森林構成要素となっていることであった。しかし、ここでは、種間関係に着目したチョウセンゴヨウ-落葉広葉樹混交林の成立機構に関しては十分には検討しなかった。

本報告では、アヌイ川流域における主要樹種の分布を明らかにし、チョウセンゴヨウとの混交状況を整理する。それらに基づき、種間関係から見たチョウセンゴヨウ-落葉広葉樹混交林の成立機構を議論する。最後に、シホテアリニ山脈と樹種構成がよく似ている北海道中央部のトドマツ-ミズナラ林について、チョウセンゴヨウが欠如するという視点から成立機構を考察する。植物の命名はVoroshilov (1982)に従った。

横浜国立大学名誉教授奥田重俊博士には、千葉大学でフロラ調査実習を20年近く長い間にわたって担当していただき、植物の生態学、植生学の見方を直接野外でご指導願った。私的には、植生学や植物社会学全般にわたって常にご教示いただいた。記して感謝する。本報告の基礎となるアヌイ川での野外調査は財団法人保護助成基金の助成による「極東ロシアの森林ホット・スポット・プロジェクト」に基づいて行われたものである。

アヌイ川流域におけるチョウセンゴヨウと主要林冠構成種との混交状況

1996年6月、アヌイ川最上流部標高650 m からアムール川合流点近く標高40 m まで約300 km をゴム

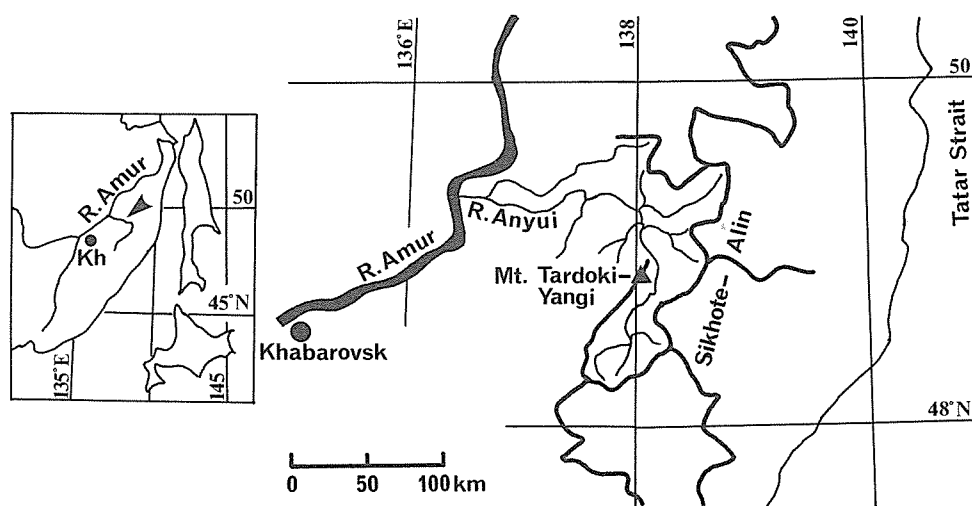


Fig. 1. Location of the river Anyui, northern Sikhote-Alin (Okitsu 1997). The arrow in the inset figure shows the river Anyui and Kh is Khabarovsk. Thick line in the large map shows the Sikhote-Alin Range, while the thin line indicates the Anyui river. The altitude of Mt. Tardoki-Yangi is 2090 m, the highest mountain of the Sikhote-Alin range.

Table 1. Occurrence of major tree species in three areas along the river Anyui, northern Sikhote-Alin (compiled from Okitsu 1997). A total of 162 points having well developed forests were observed along the river side slopes and fluvial terraces. The figures on the right of the slash in the table show the total number of the points on which the species occurred, and those on the left of the slash show the number of the points having *Pinus koraiensis* within the total number of the points with the species. Therefore, for *Pinus koraiensis*, the figures are identical with each other between the slash, while for the other species, the figure on the left of the slash equal to and/or less than that on the right of the slash. The occurrence of *Betula costata* includes that of *Betula ermanii* and *Betula platyphylla*, because these three species are sometimes inseparable only by the observations from the boat on the river, but *Betula costata* apparently prevails among them. Likewise the frequency occurrence of *Ulmus japonica* includes that of *Ulmus laciniata*.

Area	Upper	Middle	Lower	Total
Distance (km)	0-100	100-210	210-290	290
Altitude (m)	650-340	340-130	130-40	650-40
No. of Points	51	59	52	162
Conifers				
<i>Pinus koraiensis</i>	16/16	51/51	16/16	83/83 (100)
<i>Larix gmelinii</i>	10/43	8/9	0	18/52 (35)*
<i>Picea jezoensis</i>	16/51	32/34	0	48/85 (56)
<i>Abies nephrolepis</i>	3/6	20/21	4/4	27/31 (87)
Deciduous-broadleaves				
<i>Betula costata</i>	14/40	48/51	2/4	64/95 (67)
<i>Quercus mongolica</i>	0	13/13	1/1	14/14 (100)
<i>Tilia amurensis</i>	0	28/33	8/21	36/54 (67)
<i>Acer mono</i>	0	14/17	14/36	28/53 (53)
<i>Ulmus japonica</i>	0	10/16	8/37	18/53 (34)
<i>Fraxinus mandshurica</i>	0	8/15	14/42	22/57 (39)
<i>Juglans mandshurica</i>	0	1/1	9/33	10/34 (29)

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

ボートで下り、周囲の森林植生を観察する機会を得た (Fig. 1; 沖津 1997). アニユイ川 (R. Anyui) はシホテアリニ山脈 (Sikhote-Alin) 北部、北緯48°から50°付近にかけてを北から西へ流れ、ハバロフスクの北東約200 kmの地点でアムール川 (R. Amur) へ注ぐ。全長は約350 kmに達し、シホテアリニ山脈中でも規模が大きい河川のひとつである。上流から下流にかけて山岳部から平野部までを流下するので、地形、植生景観の変化が大きい。ゴムボートで川下りしながら、兩岸の斜面や河岸段丘上に分布する、比較的成熟した林分について、出現する主要林冠構成種を目視観察で記録した。一続きの斜面や尾根などのひとまとまりの地形単位を観察ポイントの単位とした。総観察ポイント数は162である。

アニユイ川を上流、中流、下流部に分け、それぞれでの主要林冠構成種の分布とチョウセンゴヨウとの混交状況を整理した (Table 1)。データとして、総出現ポイント数 (スラッシュ右側) および、そのうちでチョウセンゴヨウが混交するポイント数 (スラッシュの左側) を示

す。チョウセンゴヨウに関してはスラッシュの右と左の数字は等しくなる。そのほかの樹種については、たとえば上流域のグイマツの場合、全51観察ポイントに対して43ポイントに出現し、そのうち10ポイントでチョウセンゴヨウが混交していることを示す。

なお、カンバ類 *Betula* に関してはチョウセンミネバリ *Betula costata* Trautv. のほかにダケカンバ *Betula ermanii* Cham. やシラカンバ *Betula platyphylla* Sukacz. などがみられたが、これらは林冠だけでは厳密な識別は困難なので、最も多く出現するチョウセンミネバリとして一括した。ハルニレとオヒョウ *Ulmus laciniata* (Trautv.) Mayr も同様に、ハルニレとして一括した。このほかにチョウセンヤマナラシ *Populus tremula* L., ドロノキ *Populus suaveolens* Fisch., ヤナギ類 *Salix* spp., ヤマハンノキ *Alnus hirsuta* (Spach) Trucz. ex Rupr., ケシヨウヤナギ *Chosenia arbutifolia* (Pall.) A. Skvorts. が識別できたが、量的に少なかったので Table 1 からは除外した。

1) 上流部

出現種数が少なく、Table 1では5種が記録されているのみである。チョウセンゴヨウは16ポイント(31%)で出現するが、中流部よりも頻度は少ない。針葉樹ではグイマツとエゾマツの2種が51ポイント中それぞれ43および51ポイント(84,100%)の高頻度で出現した。そのほかにはトウシラベがわずかに分布する(6ポイント)。落葉広葉樹はチョウセンミネバリ1種であるが、これは40ポイントの高頻度で出現した。組成的には針葉樹林域である。

チョウセンゴヨウと各樹種との混交状況をみると、グイマツとは16ポイント中10ポイント(63%)、エゾマツとは16ポイント全てで混交し、共に高い混交割合を示す。上流部ではチョウセンゴヨウが分布する場合必ずエゾマツと混交する。

いっぽう、グイマツ、エゾマツからみると、それらが出現する場合でもチョウセンゴヨウを含まないポイントの方がはるかに多い(それぞれ33および35ポイント)。これらの樹種は、上流域においてはチョウセンゴヨウと混交せずに林冠を構成する事が多い。トウシラベは出現6ポイント中3ポイントでチョウセンゴヨウと混交していて、混交割合は高い。落葉広葉樹ではチョウセンミネバリが14ポイント(88%)で高い混交率であるが、そのほかの樹種は分布しないため混交しない。

2) 中流部

中流部になると落葉広葉樹種が増加し、出現樹種が豊富になる。チョウセンゴヨウは59ポイント中51ポイント(86%)に増加した。針葉樹では、上流部で頻度の高かったグイマツとエゾマツは頻度が低下し、とりわけグイマツは9ポイントと少なくなる。トウシラベは、逆に、中流部で出現頻度が増加している。落葉広葉樹ではチョウセンミネバリが上流部に引き続き高い出現頻度(51ポイント)を示す。その他の落葉広葉樹は中流部で初めて出現する。アムールシナノキ *Tilia amurensis* Rupr. は33ポイント(56%)に達する。モンゴリナラ *Quercus mongolica* Fisch. ex Ledeb. は中流部にほぼ限って出現した(13ポイント)。組成的に見るとチョウセンゴヨウ-落葉広葉樹混交林の中心部である。

チョウセンゴヨウと各樹種との混交状況をみると、チョウセンミネバリとは出現51ポイント中48ポイントの高い割合で混交する。しかし、そのほかの樹種については、まんべんなく混交するものの、混交割合は概して低い。エゾマツおよびアムールシナノキとはそれぞれ32,28ポイントで比較的多いが、混交割合は60%前後に留まっている。これら以外の樹種についてはチョウセン

ゴヨウが出現するポイントでの混交割合はさらに低い。チョウセンゴヨウにとっては、中流域ではチョウセンミネバリ以外の樹種は必ずしも恒常的に混交するものではない。また、ハルニレとヤチダモ *Fraxinus mandshurica* Rupr. の混交割合も低い。

針葉樹についてみると、グイマツ、エゾマツ、トウシラベ共に、出現ポイントのほとんど全てでチョウセンゴヨウと混交している。中流部では、これらの針葉樹は分布する場合には普通チョウセンゴヨウと混交する。落葉広葉樹のチョウセンミネバリ、モンゴリナラ、アムールシナノキ、エゾイタヤ *Acer mono* Maxim. については、いずれも出現した場合には多くのポイントでチョウセンゴヨウと混交している。これらの樹種も、中流部では多くの場合チョウセンゴヨウと混交して分布している。

3) 下流部

下流部は中流部に引き続き出現種数は豊富であるが、中流部と比べると、針葉樹のグイマツとエゾマツがみられなくなる。チョウセンゴヨウは52ポイント中16ポイント(31%)と比較的高い頻度を保っているが、中流部よりは低下している。トウシラベも、分布はするが4ポイントと頻度は低い。落葉広葉樹ではチョウセンミネバリ、モンゴリナラは中流部と比べて出現頻度が低下し、事実上ほとんど分布しない。アムールシナノキは21ポイント(40%)をたもち、なお頻繁に出現している。それ以外の4種、エゾイタヤ、ハルニレ、ヤチダモ、マンシュウグルミは、いずれも出現頻度が中流部と比べて大きく増加している。組成的には落葉広葉樹優占域である。

チョウセンゴヨウと各樹種との混交状況をみると、グイマツ、エゾマツは出現しなくなるのでこれらとは混交しない。落葉広葉樹は全体に混交割合が上昇する。特にエゾイタヤおよびヤチダモとは16ポイント中14ポイント(88%)と高い値を示す。下流部では、チョウセンゴヨウは基本的には落葉広葉樹と混交して分布する。

他の樹種からみると、トウシラベは出現した場合には必ずチョウセンゴヨウと混交する。落葉広葉樹については、それらの出現ポイントのうちでチョウセンゴヨウと混交する割合は、アムールシナノキ21ポイント中8ポイント(38%)、エゾイタヤ37ポイント中14ポイント(39%)など、いずれもそれほど高くない。下流部では、落葉広葉樹はチョウセンゴヨウと混交することはむしろ少ない。

4) 主要樹種のチョウセンゴヨウとの混交割合

樹種ごとにチョウセンゴヨウとの混交割合をみると(Table 1のTotal)、最も混交割合が高いのはモンゴリナラ(100%)、ついでトウシラベ(87%)で、この2種

はアヌイ川流域ではほぼ必ずチョウセンゴヨウと混交して分布する。そのほかではチョウセンミネバリ (67%), アムールシナノキ (67%), エゾマツ (56%), エゾイタヤ (53%) などの混交割合が高い。

いっぽう、グイマツは混交割合が比較的低い (35%)。これは、チョウセンゴヨウとは分布域を上流部に分けているためである。また、ハルニレ、ヤチダモ、マンシュウグルミも混交割合が低い。これらは基本的に河畔林構成種のため、チョウセンゴヨウとは分布立地が異なるためであろう。

アヌイ川中流部における主要樹種の種間関係

チョウセンゴヨウと主要樹種との種間関係をより詳しく検討するために、最も出現種数の多い中流域を対象に、主要樹種の組み合わせ別出現ポイント数を整理した (Table 2)。対象樹種は極相構成種のチョウセンゴヨウ、エゾマツ、アムールシナノキ、エゾイタヤ、モンゴリナラである。チョウセンミネバリは対象から除外した。陽樹性が高く、完全な極相構成種とは見なせないためである。

チョウセンゴヨウについてみると、単独で出現 (Pk) するのは51ポイント中2ポイントで、極めて少ない。純林状の優占林は稀である。エゾマツのみとの混交 (Pk-Pj) が19ポイント、エゾマツ、落葉広葉樹ともに混交する場合 (Pk-Pj-Ta ~ Pk-Pj-Ta-Am-Qm) が13ポイント、落葉広葉樹のみとの混交 (Pk-Ta ~ Pk-Ta-Am-Qm) が17ポイントである。チョウセンゴヨウは、エゾマツおよび落葉広葉樹のいずれとも混交することで成熟林を構成している。ただし、エゾマツと落葉広葉樹とが共存してチョウセンゴヨウとの混交林を形作るのは13ポイントで、その割合は比較的少ない。このことは、エゾマツと落葉広葉樹とは基本的には分布を分けていることを示している。

エゾマツについてみると、出現34ポイント中単独で出現 (Pj) するのはわずか2ポイントである。落葉広葉樹抜きでチョウセンゴヨウのみと混交するのが19ポイントで、7割を占める。いっぽう、チョウセンゴヨウ抜きで落葉広葉樹と混交することはない。エゾマツは落葉広葉樹と混交する場合 (Pk-Pj-Ta ~ Pk-Pj-Ta-Am-Qm) は必ずチョウセンゴヨウを伴う。ただし、それは13ポイントで、割合は少ない。中流域では、エゾマツが分布する場合、チョウセンゴヨウと混交するいっぽう、落葉広葉樹のみとは混交しないといえる。

落葉広葉樹についてみると、全出現数は36ポイント、そのうち針葉樹を全く伴わないポイント (Ta, Am, Ta-Am) は6ヶ所のみである。そのほかの30ポイントでは

Table 2. Occurrence of major five climax tree species and their assortment types in the middle stream of the river Anyui, northern Sikhote-Alin. Fifty nine points having at least one of five tree species are dealt with. Compiled from Okitsu (1997).

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

必ずチョウセンゴヨウが混交している。中流域で落葉広葉樹が分布する場合、チョウセンゴヨウと混交するのが基本的な姿である。

種間関係から見たチョウセンゴヨウー落葉広葉樹混交林の成立機構

アヌイ川でのチョウセンゴヨウ、エゾマツおよび落葉広葉樹の種間関係は次のように整理できる。下流部では、落葉広葉樹はチョウセンゴヨウと混交することは少なく、単独で森林を構成することが多い。チョウセンゴヨウは、落葉広葉樹とほぼ必ず混交して分布する。ここでは、チョウセンゴヨウは落葉広葉樹に排除される傾向にある。エゾマツはほとんど分布しない。中流部では、落葉広葉樹は分布しても多くの場合チョウセンゴヨウと混交し、落葉広葉樹単独で森林を作ることは少ない。ここでは、落葉広葉樹によるチョウセンゴヨウの排除が働かない。エゾマツはチョウセンゴヨウと混交して分布する。エゾマツと落葉広葉樹とが混交することは少なく、さらに、そうした場合でも必ずチョウセンゴヨウが介在

する。すなわち、エゾマツと落葉広葉樹とは分布を分けるが、チョウセンゴヨウはいずれとも混交する。上流部になるとエゾマツの頻度が増加し、単独でも優占林を作る。いっぽう、チョウセンゴヨウの分布は縮小し、分布する場合には必ずエゾマツと混交する。

以上の種間関係からチョウセンゴヨウー落葉広葉樹混交林の成立機構をまとめてみよう。中流域において、本来ならば落葉広葉樹林から直接エゾマツ優占林へと移り変わることが期待される領域（沖津 1999a）で、チョウセンゴヨウが介在することによって、落葉広葉樹の分布が抑制され、チョウセンゴヨウー落葉広葉樹混交林が出現する。同時に、エゾマツの分布域がより下流域にまで拡大する。その結果、本来ならば落葉広葉樹林が優占する領域で、実際には落葉広葉樹単独の成熟林は縮小し、それに代わってチョウセンゴヨウー落葉広葉樹混交林が卓越し、同時にチョウセンゴヨウーエゾマツ林も現れる。同様の森林分布はシホテーアリニ山脈中部の流域にも現れる（沖津 1993, 2000; Grishin 1995）。

以上の成立機構は落葉広葉樹の温度分布から裏づけることが出来る。落葉広葉樹とチョウセンゴヨウやエゾマツなどの針葉樹と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、落葉広葉樹が優占することが多い（Bond 1989）。したがって、針葉樹であるチョウセンゴヨウと落葉広葉樹との混交林が成立するためには、落葉広葉樹の生長が減少し、針葉樹と競合しても優勢に立地を占拠できなくなることが必要である。その条件として、生育期間の気温の低下がある。成熟林を形成する落葉広葉樹は呼吸速度が低く耐陰性が高いため、弱い光でもプラスの光合成生産を行うことができるが、そのかわり、光が十分に当たっても最大光合成速度は低い（小池 1988）。そのため、夏の気温が低下した場合には、プラスの生産を維持するのは難しくなる。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る。実際、北東アジア大陸部でのモンゴリナラやエゾイタヤ、アムールシナノキなどの耐陰性が高い落葉広葉樹の分布北限はほぼそろって（Okitsu 1995）、温量指数 $35^{\circ}\text{C}\cdot\text{月線}$ とよく一致する（渡邊 1966）。チョウセンゴヨウー落葉広葉樹混交林はこの分布線を北限として、その南側に分布する（Tatewaki 1958; 沖津 1993, 1999a; Grishin 1995）。

落葉広葉樹の生長が減少した領域では、チョウセンゴヨウは落葉広葉樹とも共存可能で、時として優占林を作る（Okitsu 1996; 石川 1996; Ishikawa et al. 1999; 石川・沖津 2001）。チョウセンゴヨウは、マツ属としては高い耐陰性をもつ。落葉広葉樹混交林内で自らの大径木が林内に蓄積し、優占する。それが枯死することによって比較的大きな林冠ギャップを作る。そして、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（Okitsu 1996; 石川・沖津 2001）。

中流部では、さらに、落葉広葉樹を殆ど含まないチョウセンゴヨウーエゾマツ林が現れる。エゾマツと落葉広葉樹とが同一立地で競合した場合、先に述べたように、針葉樹であるエゾマツは競合に敗れて、落葉広葉樹が優占することが多い（沖津 1999a）。それにも関わらずエゾマツが比較的頻度高く分布出来るのは、チョウセンゴヨウが存在することで落葉広葉樹の分布が制限され、エゾマツの分布可能立地が広がったためである。チョウセンゴヨウとエゾマツとの競合状態になった場合、基本的には耐陰性の違いからエゾマツ優占林が成立する。しかし、夏の気温がある程度高い場合、エゾマツと比べて成長がより旺盛なチョウセンゴヨウはエゾマツと混交し、共優占することが可能である（Okitsu 1996; 石川 1996; Ishikawa et al. 1999）。その結果、落葉広葉樹が排除されていることを前提に、チョウセンゴヨウーエゾマツ林が成立する（沖津 1999a）。

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

北海道の森林分布との比較

チョウセンゴヨウの存在が森林分布に及ぼす影響を理解するために、チョウセンゴヨウを欠く北海道中央部の森林分布とアヌイ川流域の森林分布とを比較してみよう。

北海道中央部では下方から上方に向かって、トドマツーミズナラ林、エゾマツートドマツ *Abies sachalinensis* Fr. Schmidt 林、ダケカンバ林、ハイマツ *Pinus pumila* Regel 低木林が森林垂直分布として現れる（Tatewaki 1958; Kojima 1979; 伊藤 1987; 大野 1990; 沖津 2000, 2001など）。このうち、トドマツーミズナラ林はアヌイ川流域のチョウセンゴヨウー落葉広葉樹混交林と対比できる（沖津 2000, 2001）。エゾマツートドマツ林はアヌイ川のエゾマツ優占林にほぼ相当する。ダケカンバ林はアヌイ川流域には顕著には分布しない。ハイマツ低木林はアヌイ川最上流部に分布するグイマツ優占林からグイマツが欠落したものととらえられる（沖津 1987, 1999b）。北海道中央部ではダケカンバ林がエゾマツ優占林とハイマツ低木林（グイマツ優占林にほぼ相当）との間に割り込んでいること、また、グイマツ優占林がハイマツ低木林に置き換わっていることが特徴である。海洋性気候の影響を受ける北海道では、海洋性気候条件下でのみ分布するダケカンバ林（小島 1994）

が現れ、海洋性気候下での冬季の強風、多雪によってハイマツ低木林が発達している（沖津 1987）。

北海道のトドマツーミズナラ林を構成する落葉広葉樹種はアヌイ川流域のものとはほぼ共通であるが（Tatewaki 1958）、針葉樹は北海道ではトドマツが主体で、チョウセンゴヨウ主体のアヌイ川流域とは異なる（沖津 1993, 1997）。北海道のトドマツーミズナラ林の成立にとって重要なのは、チョウセンゴヨウが分布せず、その空白域となっていることである（沖津 1993）。このために、相観的には類似する針広混交林でも、チョウセンゴヨウー落葉広葉樹混交林に代わって、トドマツーミズナラ林が分布している。

この交代は、トウシラベ、トドマツとチョウセンゴヨウの分布生態が類似するために生じたと考えられる。アヌイ川ではトウシラベの分布量は比較的少なく、分布する場合ほぼ必ずチョウセンゴヨウが混交する。また、中流部で最も出現頻度が高く、上流部と下流部で減少する出現パターンは両種で共通である。すなわち、トウシラベはチョウセンゴヨウと分布生態が類似する。しかし、分布量自体はチョウセンゴヨウの方がはるかに多い。したがって、同一立地でこの2種が競合する場合、チョウセンゴヨウが優占し、トウシラベは排除される傾向にあることが伺える。このことは、チョウセンゴヨウが欠如する場合、トウシラベの分布量が増加する可能性があることを示している。事実、北東アジア大陸部では、チョウセンゴヨウが欠如するスタンドでトウシラベの分布量が増加することがある（Okitsu et al. 1995; 石川 1996）。トドマツはトウシラベと系統分類学的にごく近縁である（Liu 1971; Farjon 1990）。そのため、トドマツはチョウセンゴヨウと分布生態が類似し、しかも、仮に同一立地で競合した場合、チョウセンゴヨウによって排除される傾向にある可能性は高い。

以上のことから、北海道ではチョウセンゴヨウが欠落するために、それに対応して、トウシラベと近縁種であるトドマツの分布量が増加していると理解できる。さらにミズナラが混交することで、トドマツーミズナラ林が成立している。モンゴリナラ（ミズナラも含める）は、アヌイ川では必ずチョウセンゴヨウと混交する。そのため、チョウセンゴヨウが欠落したスタンドでは、それに対応してミズナラが増加する可能性が高い。

トドマツによる落葉広葉樹の分布の制限はチョウセンゴヨウほどには強く働かないと考えられる（Bond 1989; Okitsu 1995; 沖津 1996）。そのため、北海道のトドマツーミズナラ林は北東アジア大陸部のチョウセンゴヨウー落葉広葉樹混交林と比べて、落葉広葉樹の分布量がより多い（沖津 1993; 1999a）。

お わ り に

以上のように、チョウセンゴヨウが欠如することにより、主要樹種の種間関係が北東アジア大陸部と北海道とで異なっていることが明らかになった。そのため、相観的には類似する針広混交林でも針葉樹の構成や落葉広葉樹の分布量が異なる森林が成立している。単純に一つの樹種が欠如しただけの森林にはならないのである。チョウセンゴヨウのような広範囲で優勢に分布する樹種の存在は、種間関係に大きな影響を与え、その結果、森林の樹種構成や分布を決定する要となっていると結論できる。

摘 要

1. シホテーアリニ山脈北部を西流するアヌイ川流域を対象として、主要樹種の分布を整理すると共にチョウセンゴヨウとの混交状況を明らかにした。その結果に基づいて、種間関係から見たチョウセンゴヨウ優占林の成立機構を考察した。アヌイ川での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。
2. アヌイ川での主要林冠構成種の分布とチョウセンゴヨウとの混交状況は、上流部ではチョウセンゴヨウは分布する場合必ずエゾマツと混交する。中流部ではチョウセンゴヨウの出現頻度は高いが、純林状の優占林は少なく、エゾマツおよび落葉広葉樹のいずれとも混交することで成熟林を構成している。下流部では、チョウセンゴヨウは落葉広葉樹と混交して分布する。
3. 種間関係からチョウセンゴヨウー落葉広葉樹混交林の成立機構をまとめた。中流域において、本来ならば落葉広葉樹林から直接エゾマツ優占林へと移り変わることが期待される領域で、チョウセンゴヨウが介在することによって落葉広葉樹の分布が抑制され、同時に、エゾマツの分布域がより下流域にまで拡大する。その結果、落葉広葉樹林分布域でも、落葉広葉樹単独の成熟林は縮小し、それに代わってチョウセンゴヨウー落葉広葉樹混交林が卓越し、チョウセンゴヨウーエゾマツ林も現れる。
4. 北海道ではチョウセンゴヨウが欠落するために、トウシラベと近縁種で、分布生態も類似すると考えられるトドマツが増加し、さらにミズナラが混交することで、トドマツーミズナラ林が成立している。
5. チョウセンゴヨウのような広範囲で優勢に分布する樹種の存在は、種間関係に大きな影響を与え、その結

果, 森林の樹種構成や分布を決定する要となっていると結論された。

引用文献

- Archibold, O. W. 1995. Ecology of world vegetation. Chapman & Hall, London.
- Grishin, S. Yu. 1995. The boreal forests of north-eastern Eurasia. *Vegetatio*, 121: 11-21.
- Bond, W. J. 1989. The tortoise and the hare: ecology of angiosperm dominance and gymnosperm persistence. *Biological Journal of the Linnean Society*, 36: 227-259.
- Farjon, A. 1990. *Pinaceae*. Drawings and descriptions of the Genera *Abies*, *Cedrus*, *Pseudolarix*, *Keteleeria*, *Nothotsuga*, *Tsuga*, *Cathaya*, *Pseudotsuga*, *Larix* and *Picea*. Koeltz Scientific Books, Koenigstein.
- 石川幸男 1996. ロシア共和国沿海州南部の森林における主要樹種の分布と生長特性. 専修大学北海道短期大学紀要, 29: 15-73.
- Ishikawa, Y., Krestov, P. V. & Namikawa, K. 1999. Disturbance history and tree establishment in old-growth *Pinus koraiensis*-hardwood forests in the Russian Far East. *Journal of Vegetation Science*, 10: 439-448.
- 石川幸男・沖津進 2001. 中国東北部の発達途上の針広混交林におけるチョウセンゴヨウの更新と成長. 植生学会誌, 18: 投稿中.
- 伊藤浩司(編著) 1987. 北海道の植生. 北海道大学図書刊行会, 札幌.
- 小池孝良 1988. 落葉広葉樹の生存に必要な明るさとその生長に伴う変化. 林木の育種, 45: 127-130.
- Kojima S. 1979. Biogeoclimatic zones of Hokkaido island, Japan. *Journal of the College of Liberal Arts, Toyama University (Natural Science)*, 12: 97-141.
- 小島寛 1994. カムチャッカ半島のダケカンバ林の植生と環境. *日本生態学会誌*, 44: 49-59.
- Kramer, P. J. & Kozlowski, T. T. 1979. *Physiology of woody plants*. Academic Press, New York.
- Liu, T. -S. 1971. A monograph of the Genus *Abies*. Department of Forestry, College of Agriculture, National Taiwan University, Taipei.
- Mirov, N. T. 1967. *The Genus Pinus*. Ronald Press, New York.
- 並川寛司・王風春 1996. 中国黒龍江省, 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, 40 (2): 75-81.
- Newell, J. & Wilson, E. 1996. The Russian Far East. Forests, biodiversity hotspots, and industrial developments. Friends of the Earth-Japan, Tokyo.
- 大野啓一 1990. 北海道(北部日本)における植生域の評価, 区分に関する植生生態学的研究. 横浜国立大学環境科学研究センター紀要, 16: 197-215.
- 沖津進 1987. ハイマツ帯. 北海道の植生(伊藤浩司編著), pp. 129-167. 北海道大学図書刊行会, 札幌.
- 沖津進 1993. シホテ・アリニ山脈に分布するチョウセンゴヨウ-落葉広葉樹混交林からみた北海道の針広混交林の成立と位置づけ. *地理学評論*, 66A: 555-573.
- Okitsu, S. 1995. Regeneration dynamics of the *Abies sachalinensis*-deciduous broadleaved mixed forest of Hokkaido, northern Japan with reference to its phytogeographical perspective. *Geographical Reports of Tokyo Metropolitan University*, 30: 57-68.
- Okitsu, S. 1996. Growth characteristics and regeneration manner of the Korean pine (*Pinus koraiensis* Sieb. et Zucc.) on Mt. Changbai, northeastern China. *Natural Environmental Science Research*, 9: 9-14.
- 沖津進 1996. サハリン南部に分布するエゾマツトドマツ林の植生地理学的位置づけと成立機構. 植生学会誌, 13: 25-35.
- 沖津進 1997. シホテア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 1999b. 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. 横浜国立大学教育人間科学部理科教育実習施設研究報告 *Actinia*, 12: 103-112.
- 沖津進 2000. 極東ロシアでのフィールドワーカー植生調査の実際と展望- 知られざる極東ロシアの自然- ヒグマ・シベリアトラの大地を旅する-. 平成12年度特別展解説書(倉西良一・小田島高之編), pp.145-157. 千葉県立中央博物館, 千葉.
- 沖津進 2001. 北日本の主要な森林の北東アジアにおける植生地理学的位置づけ. 国土館大学地理学報告, 9: 1-11.
- Okitsu, S., Ito, K. & Li, C. -H. 1995. Establishment processes and regeneration patterns of montane virgin coniferous forest in northeastern China. *Journal of Vegetation Science*, 6: 305-308.
- 沖津進・百原新 1997. 日本列島におけるチョウセンゴヨウ (*Pinus koraiensis* Sieb. et Zucc.) の分布. 千

- 葉大学園芸学部学術報告, 51:137-145.
- 沖津進・百原新 1998. 本州中部亜高山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.
- Rohrig, E. & Ulrich, B. 1991. Ecosystems of the world 7. Temperate deciduous forests. Elsevier, Amsterdam.
- 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.
- Vidakovic, M. 1991. Conifers. Morphology and Variation. Graficki zavod Hrvatske, Zagreb.
- Voroshilov, B. N. 1982. Opredelitel' Rastanii Sovetskogo Dal'nego Vostoka. Nauka, Moscow.
- 渡邊定元 1966. 東亜温帯林の位置付けについて. 森林立地, 8 (1):13-15.