

西太平洋湿潤地域の植生帯と針葉樹優占の生物地理学

誌名	日本生態學會誌
ISSN	00215007
著者名	相場,慎一郎
発行元	日本生態学会暫定事務局
巻/号	67巻3号
巻号補足	
掲載ページ	p. 313-321
発行年月	2017年11月

農林水産省 農林水産技術会議事務局筑波産学連携支援センター
Tsukuba Business-Academia Cooperation Support Center, Agriculture, Forestry and Fisheries Research Council
Secretariat





特集 熱帯林における球果類優占のメカニズム

西太平洋湿潤地域の植生帯と針葉樹優占の生物地理学

相場 慎一郎*

鹿児島大学大学院理工学研究科

Vegetation zones and biogeography of conifer dominance in the humid regions of the western Pacific

Shin-ichiro Aiba*

Graduate School of Science and Engineering, Kagoshima University

要旨：日本から台湾・東南アジア島嶼部・ニューギニア・オーストラリア東岸を経てタスマニアとニュージーランドに至る西太平洋湿潤地域では、巨視的に見ると、寒冷な気候で針葉樹と落葉広葉樹が優占し、温暖な気候では常緑広葉樹が優占する。ただし、針葉樹が優占する植生帯は、北半球だけに存在する「落葉広葉樹林」（暖かさの指数、 $WI = 45 \sim 85^\circ\text{C}$ 、寒さの指数、 $CI < -15^\circ\text{C}$ ）を挟んで、「北方針葉樹林」と南北両半球にまたがる「温帯・熱帯針広混交林」という2つの森林帯に別れている。北方針葉樹林は夏が短く冬が厳しい大陸性気候（ $WI = 15 \sim 45^\circ\text{C}$ 、 $CI < -15^\circ\text{C}$ ）に成立するのに対し、両半球にまたがる温帯・熱帯針広混交林は寒い冬を欠く海洋性気候（ $WI < 144^\circ\text{C}$ 、 $CI > -15^\circ\text{C}$ ）に成立する。さらに、熱帯低地を中心とする $WI > 144^\circ\text{C}$ の地域には「熱帯・亜熱帯常緑広葉樹林」が分布し、西太平洋湿潤地域の森林帯は以上4つに大別される。北方針葉樹林は日本の高緯度または高標高に分布し、亜高山帯林や亜寒帯林とも呼ばれる。温帯・熱帯針広混交林は、日本では太平洋側の狭い標高帯に限って分布する（いわゆるモミ・ツガ林など）が、台湾やニュージーランドではより広い標高帯に渡って（より暖かい気候にまで）分布する。これら両半球の温帯針広混交林は、東南アジアやニューギニアの熱帯山地の針広混交林へと連続的に変化していく。以上のことから、針葉樹が優占する温帯・熱帯林を総称して、北方針葉樹林とは独立した、温帯・熱帯針広混交林と名付けたのである。温帯・熱帯針広混交林では、比較的涼しい夏（熱帯山地では年を通じた低温）が常緑広葉樹の生育を制限する一方、温暖な冬（熱帯山地では冬がないこと）が落葉広葉樹の生育を制限することで、針葉樹が優占しているのであろう。巨視的に見た時に針葉樹が寒冷な気候で優占することは、土壌の貧栄養条件と関連している可能性があり、広葉樹が優占する気候帯であっても貧栄養土壌上では局所的に針葉樹が優占しうるのは、その可能性を支持する。西太平洋地域と世界各地を比較すると、東太平洋地域で2つの針葉樹林帯が連続するのと対照的であることを指摘した。

キーワード：球果類、植生地理、針広混交林、森林帯、垂直分布

はじめに

大沢は、一連の研究で、日本を含む東アジア湿潤地域の植生の緯度・標高傾度に伴う変化を図式化して整理し、植生テンプレートとして提示した（Ohsawa 1990, 1991, 1993, 1995；大沢 1993, 1995, 2003）。テンプレートとは、地理的スケールにおける植生の配列秩序を図式で表現したもので、植生の様々な属性を図式上にオーバーレイし

て示し、植生を地理的に比較する枠組みとして用いるための「鋳型」となるものである（大沢 1995）。大沢の植生テンプレートでは、北緯 20～30 度を境界に熱帯型の垂直分布と温帯型の垂直分布が区別される。熱帯型垂直分布では常緑広葉樹林が低地から森林限界まで連続するのに対し、温帯型垂直分布では低地から順に常緑広葉樹林、落葉広葉樹林、針葉樹林という順に変化し、これは低緯度から高緯度へ向かう変化と同じである。このように熱帯と温帯で垂直分布が異なる理由は気温の季節変化の有無であり、冬を欠く熱帯では標高が上がると気温の

2016年9月23日受付、2017年4月14日受理

*e-mail: aiba@sci.kagoshima-u.ac.jp

低下に対応して常緑広葉樹林のまま構造や種多様性が貧弱化して行くのに対し、温帯では北方または高標高に向かって冬の気温が低下することで異なる生活形が有利となり森林の相観が大きく変化するのである。大沢(1993)自身が「湿潤アジアの垂直植生帯構造の特徴は、この単純な図式ではほぼ表現し尽くされている」と述べているとおり、単純ながら説得力のある魅力的な植生帯モデル(模式図)である。

筆者は長年にわたり、ボルネオのキナバル山(北緯6度)と日本の屋久島(北緯30度)で標高傾度に沿って森林を比較する研究をおこなってきた。大沢の植生テンプレートによると、屋久島は熱帯型垂直分布を示す山としてはちょうど北限となっていて、キナバル山でも屋久島でも標高傾度の全域に渡って常緑広葉樹が優占する熱帯型の垂直分布を示すはずである。しかし、キナバル山でも屋久島でも全標高域にわたって常緑樹が優占するものの、高標高ほど広葉樹よりも針葉樹の優占度が高まり、森林限界付近では針葉樹林といってもよいほどになる(Aiba et al. 2007, 2013)。熱帯山地での常緑針葉樹の優占はニューギニアなどでも知られており、屋久島の山地針葉樹林は日本の太平洋側に広く分布する温帯針葉樹林(モミ・ツガ林など)の一型であると考えられるので、キナバル山と屋久島が例外的というわけではない。特に、東南アジア島嶼部からニューギニアにかけての地域(マレーシア)で行われた既往の研究をレビューしてみて、むしろ、熱帯山地では高標高で針葉樹が優占することのほうが本来の姿であると考えようになった(相場 2011)。また、大沢の植生テンプレートでは、熱帯の下部山地林が熱帯・温帯移行帯から温帯にかけて分布する照葉樹林(亜熱帯林・暖温帯林)と同じ植生帯であることが示されているが、熱帯の上部山地林(熱帯亜高山帯林も含む; ちょうどキナバル山で針葉樹の優占度が最大の標高帯に相当する)は温帯林とは無関係とされている。針葉樹の優占という共通点があったとしても、キナバル山の熱帯上部山地林と屋久島の温帯針葉樹林はほんとうに無関係なのだろうか? また、南半球の温帯にも針葉樹が優占する森林があるが、それとの関係はどうなのだろうか? 以上のような疑問を持つようになり、特に針葉樹の優占パターンを説明するためには、大沢の植生テンプレートを改変・拡張する必要があると考えようになった。

西太平洋湿潤地域の植生帯

以上のことから、筆者は針葉樹の分布をうまく説明で

きるように大沢の植生テンプレートを改変し、新たな植生帯モデルを作成した(Aiba 2016)。大沢のテンプレートは東アジアから東南アジア熱帯およびニューギニアにかけての地域だけを対象としていたが、針葉樹の分布を考えるには南半球温帯も含めて考える方が望ましい。そこで、日本から台湾・東南アジア島嶼部・ニューギニア・オーストラリア東岸を経てタスマニアとニュージーランドに至る西太平洋湿潤地域を対象とした(図1)。この地域の北半球側が中緯度の乾燥帯を欠くことはよく知られている(吉良ほか 1976)が、南半球側でも年降水量1000 mm以上の場所が連続している(ただし、オーストラリア東部では山地だけに限定されるために飛び石状になる)。北緯20~30度では、大沢が含めていたヒマラヤ山脈は地理的に離れているため除外し、日本の南西諸島と台湾だけを対象とした。大沢は温帯型と熱帯型の垂直分布を区別したが、針葉樹は熱帯林にも南北両半球の温帯にも分布するので、熱帯と温帯にまたがる植生帯も考えた。植生帯を区分するに当たっては、吉良(1948, 1949)が日本の森林帯を区分するのに用いた暖かさの指数(warmth index, WI)と寒さの指数(coldness index, CI)による境界線を基本とし、後続研究も参照した(図2)。境界線として用いたのは、以下の指数値である。

WI = 15℃: 森林限界(吉良 1948; Ohsawa 1990)。

WI = 45℃: 北方針葉樹林の南限および下限(吉良 1948)。

WI = 85℃: 冷温帯落葉広葉樹林の南限および下限(吉良 1948)。また、キナバル山における亜高山帯の下限(Kitayama 1992)。

WI = 144℃: 台湾における暖温帯林と亜熱帯林の境界(Su 1984)。日本ではWI = 180℃(吉良 1949)が用いられるが、これは渡瀬線にほぼ一致し、地理的隔離による生物相の変化を大きく反映するため、採用しない。

CI = -15℃: 常緑広葉樹高木の上限(Hattori and Nakanishi 1985)。常緑広葉樹高木の北限(CI = -10℃、吉良 1948)は海風の影響を分離できないため(Hattori and Nakanishi 1985)採用しない。

最寒月平均気温 = 18℃: Köppen(1923)の熱帯気候の限界。また、キナバル山における熱帯低地林の上限(Kitayama 1992)。

以上の方法により、気温条件に基づき7つの植生帯(高山帯と6つの森林帯)を区分した(図3)。さらに、針葉樹の優占度と優占種の常緑・落葉性に基づき、6つの森

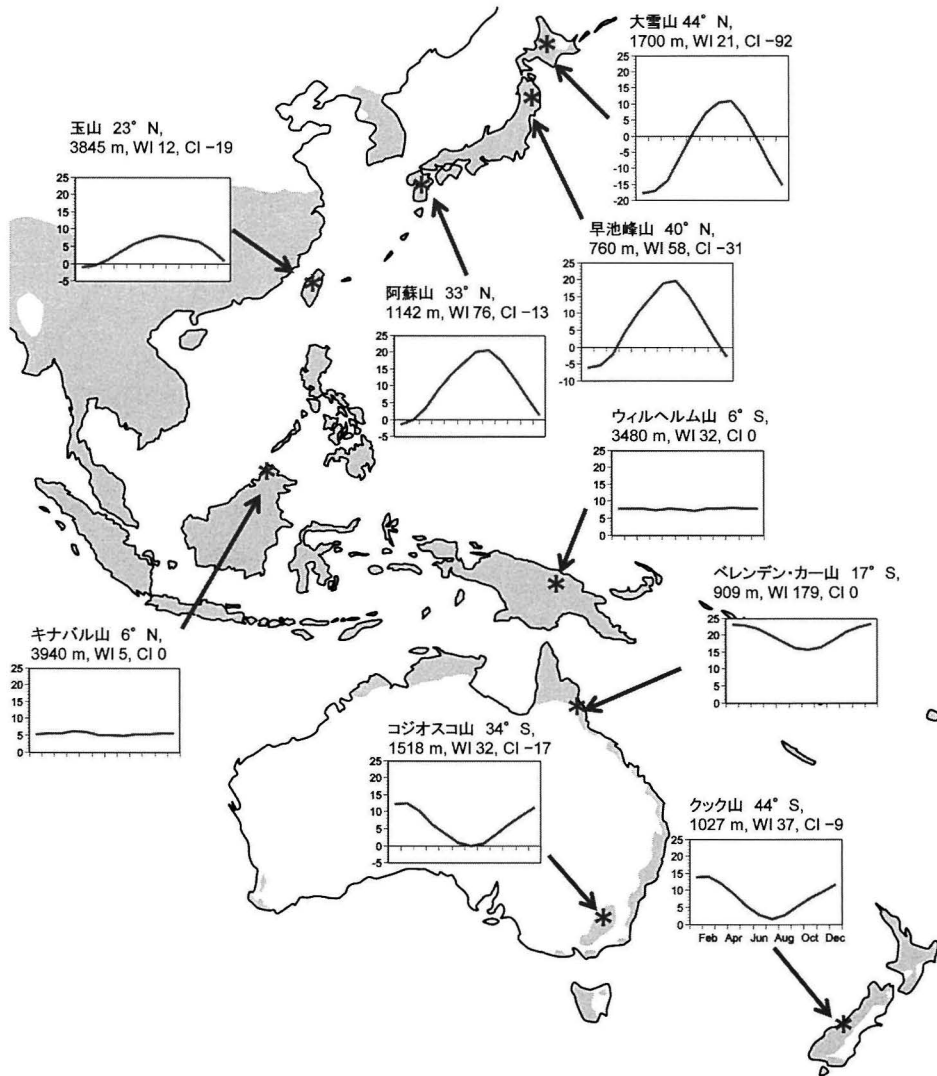


図1. 代表的な山岳の位置 (*) を示す西太平洋地域の地図。それぞれの山岳において最も高い標高にある気象観測点の月平均気温を折れ線グラフで示し、緯度、標高、暖かさの指数 (WI)、寒さの指数 (CI) を数値で示す。年降水量 1000 mm 以上の地域を灰色で示す (Schneider et al. 2014)。Aiba (2016) を改変。

林帯を4つにまとめた。すなわち、(1) 北方針葉樹林、(2) 冷温帯落葉広葉樹林、(3) 温帯・熱帯針広混交林、(4) 熱帯・亜熱帯常緑広葉樹林である。ただし、オーストラリア南東部の亜高山帯のごく限られた地域には、気候条件は(1) または(2) と等しいが常緑広葉樹のユーカリ属が優占する森林がある。

この新しい植生帯モデルでは、以下のようなことが表現されている。西太平洋温潤地域では、巨視的に見ると、寒冷な気候で針葉樹と落葉広葉樹が優占し、温暖な気候では常緑広葉樹が優占する。ただし、針葉樹が優占する植生帯は、北半球にだけ存在する落葉広葉樹林 (WI = 45 ~ 85℃, CI < -15℃; 図1の早池峰山がその例) を

挟んで、北方針葉樹林と南北両半球にまたがる温帯・熱帯針広混交林という不連続な2つの地域に別れている。北方針葉樹林は夏が短く冬が厳しい大陸性気候 (WI = 15 ~ 45℃, CI < -15℃) に成立するのに対し、両半球の温帯・熱帯針広混交林は寒い冬を欠く海洋性気候 (WI < 144℃, CI > -15℃) に成立する。この違いは気候条件で北方針葉樹林に含まれる大雪山と温帯・熱帯針広混交林に含まれる阿蘇山以南の気温の季節変化を比べると明瞭である (図1)。大雪山では冬期に氷点下になる期間が長く、しかも最寒月の平均気温は-20℃近くまで低下するのに対し、阿蘇山以南では氷点下になることはほとんど (またはまったく) ない。北方針葉樹林は日本の高

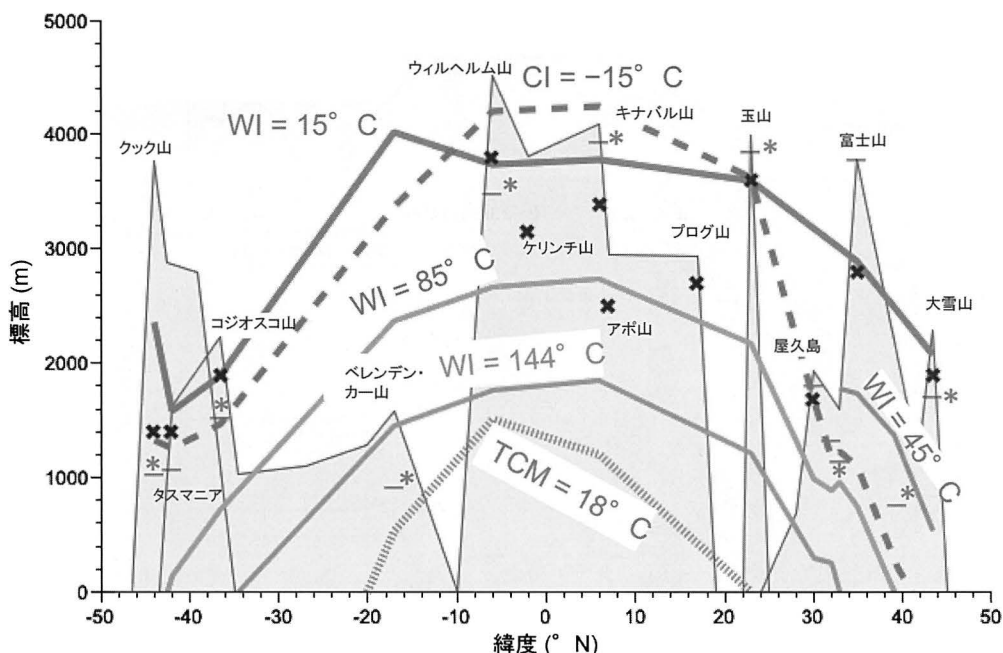


図2. 西太平洋湿潤地域における緯度・標高傾度に対応した植生帯を区分する気候境界線（太線）。太線のうち、実線は暖かさの指数（WI）、破線は寒さの指数（CI）、点線は最寒月平均気温（TCM）に基づく境界線を示す。細線は陸地の輪郭を示し、日本（南西諸島を含む）と台湾、オーストラリア（タスマニアを含む）とニュージーランドを別々に示す。緯度の正の値は北緯を表し、負の値は南緯を表す。Xは森林限界を表し、—は各山岳における最も高い標高における気象観測点（*は図1に示す観測点）を表す。Aiba (2016) を改変。

緯度または高標高に分布し、亜高山帯林や亜寒帯林（吉良ほか 1976）とも呼ばれる。温帯・熱帯針広混交林は、日本では太平洋側の狭い標高帯に限って分布する（いわゆるモミ・ツガ林がその代表）が、台湾やニュージーランドではより広い標高帯に渡って（より暖かい気候にまで）分布する。これら両半球の温帯針広混交林は、東南アジアやニューギニアの熱帯山地の針葉樹林や針広混交林へと連続的に変化していく。特に熱帯山地と南半球温帯は季節性の有無という違いにも関わらず、マキ科とナンヨウスギ科の針葉樹の多くの属（*Dacrycarpus*、*Dacrydium*、*Phyllocladus*、*Agathis* など；de Laubenfels 1988）を共有しており、熱帯と温帯の連続性を示している。これらのことから、針葉樹が優占する温帯・熱帯林を総称して、北方針葉樹林とは独立した、「温帯・熱帯針広混交林」と名付けたのである。

以上のように気候により定義された「温帯・熱帯針広混交林」の中には、例外的に針葉樹の優占度が低い場所（いずれも $WI = 85 \sim 144^{\circ}C$ ）が2か所あり、1つはオーストラリア本土の南東部であり、もう1つは日本の照葉樹林帯（暖温帯常緑広葉樹林）である。オーストラリアでは過去の気候変動で湿潤気候に適応した針葉樹が絶滅し

たことがその原因であろう（堀田 1974；Hill and Brodribb 1999；Kershaw and Wagstaff 2001）。一方、日本の照葉樹林の場合は歴史時代（特に西暦 600 年以降）からの伐採（タットマン 1998）がその原因であり、照葉樹林には針葉樹が混交するのが人為が加わる前の本来の姿だったのではないかと筆者は考えている。

針葉樹優占のメカニズム

では、なぜ北方針葉樹林と温帯・熱帯針広混交林では針葉樹が優占するのだろうか？北方針葉樹林で優占するマツ科の4属（トウヒ属、モミ属、マツ属、カラマツ属）が針葉樹の中でも飛びぬけた耐寒性を持つことが北方針葉樹林成立の前提であることは間違いない（酒井 1995）。しかし、落葉広葉樹にも同等の耐寒性を持つ樹種がある（カバノキ属、ヤマナラシ属、ヤナギ属など；酒井 1995）ので、耐寒性だけでは針葉樹の優占は説明できない。落葉広葉樹はエンボリズム（道管水の凍結融解による木部閉塞；館野 2003）が起こりやすい冬季には落葉して道管も機能していないので、針葉樹がエンボリズムに強い仮道管を持つことでも説明は難しそうだ。だとすると

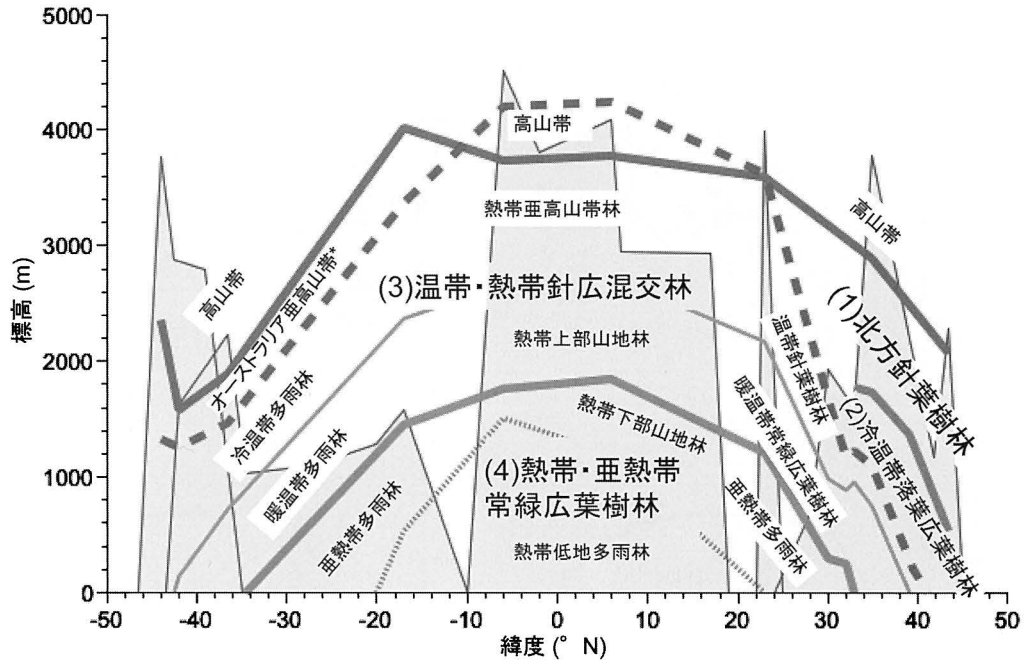


図3. 温度により識別された西太平洋湿潤地域における7つの植生帯（高山帯と6つの森林帯）。ただし、オーストラリア亜高山帯（*）は北半球の北方針葉樹林帯と冷温帯落葉広葉樹林をあわせた温度域に対応し、ニュージーランドとタスマニアでは高山帯となる。両半球にまたがって分布する森林帯は、同じ植生帯であっても、北半球温帯・熱帯・南半球温帯で異なる名称で呼ばれてきた。上記の6つの森林帯は、気候および針葉樹の優占度と優占種の落葉・常緑性に基づき、4つの森林帯にまとめられる。すなわち、(1) 北方針葉樹林、(2) 冷温帯落葉広葉樹林、(3) 温帯・熱帯針広混交林、(4) 熱帯・亜熱帯常緑広葉樹林。ただし、分布域が小さいオーストラリア亜高山帯林は除外されている。Aiba (2016) を改変。

北方針葉樹が（カラムツ属以外は）常緑性であることが優占の理由なのかもしれない。落葉広葉樹は短い夏の初めに一から葉を作らなくてはならないので、光要求性が高くなり必然的に陽樹となる。針葉樹は休眠していた常緑葉をすぐに使うことができるので、光条件が悪くても生育可能な陰樹となり、その結果北方針葉樹林で優占することになるのだろう。落葉性のカラムツ属は針葉樹であっても陽樹であり、山火事による攪乱地や乾燥した立地でのみ優占する（Uemura et al. 1997）。東シベリアの北方針葉樹林ではダフリアカラムツ（*Larix gmelinii*）が優占し、吉良（1976, 2001）はこれを乾燥気候に対応した落葉針葉樹林帯として認めたが、これは気候的極相ではなく遷移の途中相として考えるほうが正しいようだ（Schultze et al. 2012）。

他方、温帯・熱帯針広混交林では、比較的涼しい夏（熱帯山地では年を通じた低温）が常緑広葉樹の生育を制限する一方、温暖な冬（熱帯山地では冬がないこと）が落葉広葉樹の生育を制限することで、針葉樹が優占しているのであろう。冬が温暖だと冬も光合成可能な常緑針葉

樹（Waring and Franklin 1979；Han and Mukai 1999；Weng et al. 2005）が落葉広葉樹よりも有利になるのは理解しやすいが、なぜ夏が涼しいと常緑針葉樹が常緑広葉樹より有利になるかはそれほど自明ではない。筆者は、冷涼な夏が土壌有機物の分解速度の低下を通じて貧栄養土壌をもたらし、このことが針葉樹を常緑広葉樹より有利にさせているのではないかと考えている。いったん針葉樹が生育しはじめると、その難分解性のリターのため分解速度の低下に正のフィードバックがかかることになるだろう（相場ほか 2017）。

日本の森林の気候的極相は、亜熱帯・暖温帯では常緑広葉樹林、冷温帯では落葉広葉樹林であるが、遷移途中の森林では針葉樹（特にマツ科マツ属）がしばしば優占する。逆に、ニュージーランドでは、土壌の老化が進んだ遷移後期の森林でマキ科針葉樹が優占する（Richardson et al. 2004；Coomes et al. 2005）。また、日本では、海岸・急斜面や岩石地・湿地・河畔や溪畔・石灰岩や蛇紋岩などの特殊な地形・地質条件には、土地的極相としての針葉樹林や針広混交林が見られる（山中 1979）。後述する

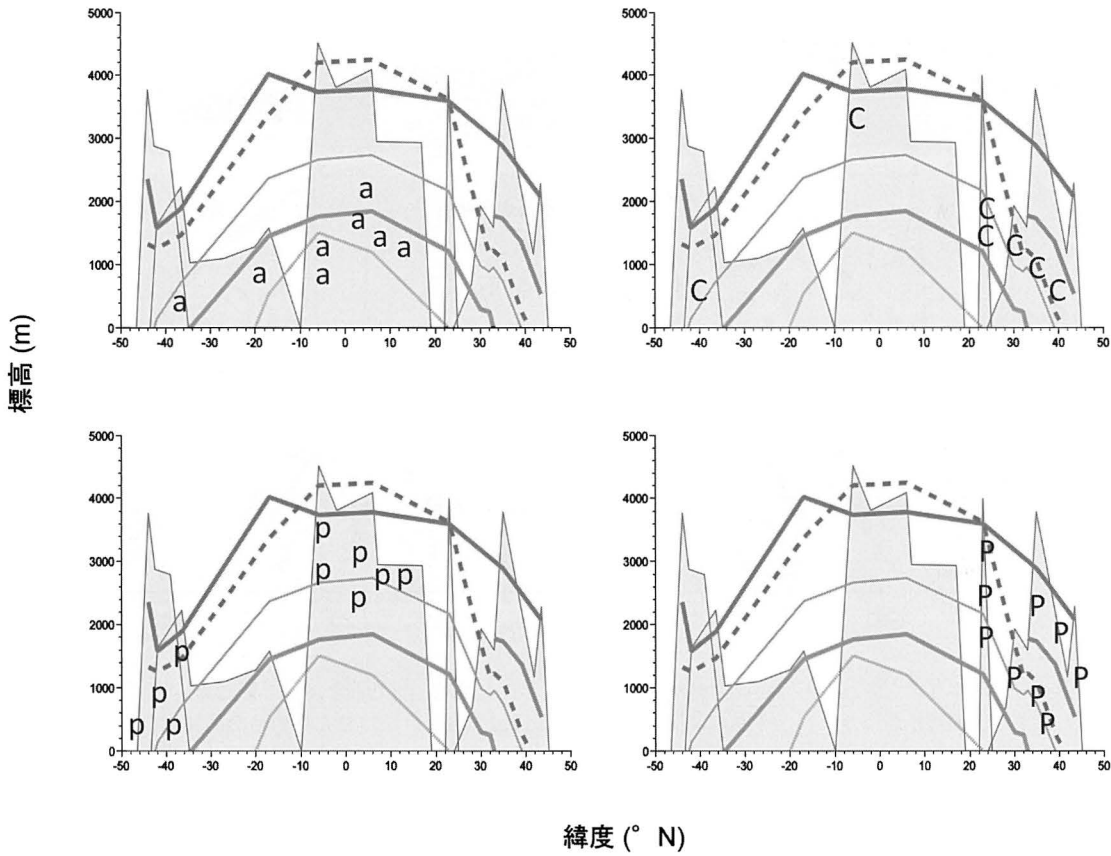


図4. 西太平洋湿潤地域の森林帯モデルに針葉樹が優占する森林の位置を科ごとに示した図。Cはヒノキ科、Pはマツ科、aはナンヨウスギ科、pはマキ科を示す。

東南アジア低地のナンヨウスギ科 *Agathis* 属などが優占する熱帯ヒース林や湿地林も土地的極相の一例である。これら多様な立地条件にある針葉樹優占林の共通点は、貧栄養土壌である。同様に、北方針葉樹林においても、先に述べた針葉樹が常緑性であることだけでなく、気温が低いために土壌が貧栄養であることも針葉樹の優占の原因となっているかもしれない。

したがって、巨視的に見た時に針葉樹が寒冷な気候で優占することは、土壌の貧栄養条件と関連している可能性があり、広葉樹が優占する気候帯であっても貧栄養土壌上では局所的に針葉樹が優占しうることが、その可能性を支持する。つまり、針葉樹優占の地理的パターンは見かけ上気候条件と対応しているものの、針葉樹優占の本質的な環境条件は、気候ではなく土壌栄養条件なのかもしれない。

針葉樹の科の分布パターン

前々節で紹介した新しい植生帯モデルに針葉樹が優占する森林の分布を科ごとに示してみると、北方針葉樹林ではマツ科だけが優占する一方、温帯・熱帯針広混交林のうち、日本と台湾ではマツ科とヒノキ科が優占するのに対し、熱帯から南半球温帯ではマキ科とヒノキ科が優占することがわかる（図4）。ナンヨウスギ科もニュージーランドとボルネオではマキ科と似た分布を示すが、分布の中心は温帯・熱帯針広混交林よりも暖かい熱帯・亜熱帯常緑広葉樹林にあり、東南アジアでは *Agathis* 属だけが分布し山地に分布するほか低地では熱帯ヒース林または湿地林の貧栄養土壌で優占する。ヒノキ科は南北両半球に分布するが、北半球温帯と熱帯・南半球温帯では属が異なる（前者ではスギ属・ヒノキ属など、後者では *Papuacedrus* 属・*Libocedrus* 属など）。温帯・熱帯針広混交林では、台湾とフィリピンの間を境界として、優占する科（ヒノキ科では属）が完全にいれかわる。このよう

に北半球と南半球（および熱帯）の間で、分布する針葉樹の分類群が異なることは世界的な現象で、白亜紀のローラシアとゴンドワナの2大陸から分裂した陸塊の移動と、これらの科（ヒノキ科では属）の起源地からの拡散、種分化により説明できる（Morley 2000；Leslie et al. 2012；Mao et al. 2012；Wang and Ran 2014）。

以上のように、温帯・熱帯針広混交林においては北半球温帯と熱帯・南半球温帯で優占する分類群が異なり、後者の方が耐寒性の低い傾向があるものの、結局すべて針葉樹であって、基本的な生理的・生態的性質は共通であると考えてよいだろう。生理的には針葉樹はすべて仮道管だけを持ち、平行脈のある厚くて長寿命（一部落葉性の例外あり）の葉を持つ。また、針葉樹の生態的性質は、北方針葉樹林では前述のとおり落葉広葉樹よりも陰樹的であるが、温帯・熱帯針広混交林では基本的には（少なくとも優占種となる種では）長寿命の陽樹であり、まれな攪乱により定着した後は森林の上層にとどまり、下層の耐陰性の強い常緑広葉樹とは階層をすみ分ける傾向がある。温帯・熱帯針広混交林では、針葉樹の優占度が高いほど林分レベルの胸高断面積が高いという「付加的断面積」現象が、マツ科・ヒノキ科を含む日本・台湾の森林でも、マキ科・ナンヨウスギ科を含むニューギニア・ニュージーランドの森林でも報告されている（Enright and Ogden 1995；相場 2006；Aiba et al. 2007, 2013；Liao et al. 2014；Aiba 2016）。この現象は、階層構造を成す広葉樹と針葉樹のニッチ相補性を反映していると考えられる。したがって、分布する針葉樹の科に関わらず、南北両半球の温帯と熱帯に分布する温帯・熱帯針広混交林をひとつの植生帯としてまとめることは十分可能であると筆者は考えている。

マツ科の分布を見てみると、北方針葉樹林だけでなく温帯・熱帯針広混交林すなわち、日本のモミ・ツガ林や台湾の針葉樹林でも優占していることがわかる。台湾の亜高山帯林（ニイタカトドマツ *Abies kawakamii*・ニイタカトウヒ *Picea morrisonicola* などが優占）は北方針葉樹林の南限とも考えられてきた（たとえば Su 1984；Ohsawa 1990）が、温度条件からみると日本のモミ・ツガ林と同じ植生帯なのである。マツ科の中で北方針葉林の優占種を含むモミ属・トウヒ属・マツ属・ツガ属であっても、温帯針葉樹林（温帯・熱帯針広混交林のうち北半球温帯に位置する森林）にも多くの種が分布する（酒井 1995）。花粉分析では特定の属を特定の気候と結びつけた仮定（たとえばトウヒ属は北方林に分布するなど；Gotanda et al. 2002）が置かれることが多いが、そのような仮定に基づ

く結果の解釈には注意が必要である。

おわりに

ここに紹介した新しい植生帯モデルによって、西太平洋湿潤地域における針葉樹優占の巨視的な地理的パターンを理解することができる。その要点は、針葉樹が優占する植生帯には北方針葉樹林と温帯・熱帯針広混交林という2つがあって、間に冷温帯落葉広葉樹林が挟まるために、この2つの植生帯は不連続に分布するという点である。このモデルで日本の温帯針葉樹林から南方へと続く温帯・熱帯針広混交林という植生帯が認められることは、吉良ほか（1976）が日本と東アジア・東南アジア・ニューギニアの垂直植生帯を比較した最後に、「南西日本の太平洋側とそれ以北の地域との間には、かなり重要な生物地理学上の境界線が引かれねばならないかもしれない」と述べていたことに対応する。

ただし、科内や属内での種の分布は温度傾度に沿って連続し、針葉樹の種密度は北方針葉樹林から落葉広葉樹林を経て温帯・熱帯針広混交林へと連続的に変化することに注意しなくてはならない（吉良・吉野 1967）。落葉広葉樹林にも多数の針葉樹が分布するが、前述のとおりふつうは優占種とはならず、貧栄養土壌上だけで優占する。あくまで、植生帯全体での平均的な優占度に着目すると、北方針葉樹林と温帯・熱帯針広混交林は不連続な分布を示すということなのである。実際、湿潤で冬の寒さが顕著でない北アメリカ西部沿岸部では、落葉広葉樹は種数が少なく優占度も低いため冷温帯落葉広葉樹林は植生帯としては認められず、温帯針葉樹林が北方針葉樹林へと連続的に変化していく（Barbour and Billings 2000；冬が寒い北アメリカ西部内陸部でも落葉広葉樹林を欠くのは乾燥気候のためであろう）。したがって、もし東太平洋湿潤地域（南北アメリカ西岸）について同様の植生帯モデルを作成したならば、北方針葉樹林と温帯・熱帯針広混交林が連続した1つの針葉樹林帯が認められるのではないかと予測される。北半球西太平洋地域ではその針葉樹林帯の中に夏が暖かくて冬が寒いという条件があるために、その条件に対応して落葉広葉樹林が割り込んで北方針葉樹林と温帯・熱帯針広混交林という2つの植生帯に分割しているという解釈ができる。

先述のとおり、山火事跡地や乾燥した立地で優占するカラマツ属を除けば、北方針葉樹林では常緑針葉樹が優占する。したがって、植生の常緑性・落葉性に着目すると、北半球西太平洋地域には、緯度・標高傾度に沿って、常

緑性の「二山分布」(菊沢 2005) が認められる。しかし、これを地球上で普遍的な植生パターンと考えるのは誤りである。Troll (1948) が示したように、常緑性の「二山分布」が見られるのは北半球だけであり、南半球ではふつつ見られない。南アメリカとタスマニアにはナンキョクブナ科の落葉広葉樹優占林があるが、局地的に分布するにすぎない(吉良 1976, 2001; Veblen et al. 1996)。さらに、北半球であっても、常緑性の「二山分布」は東アジア・ヨーロッパ・北アメリカ東部では見られるが、上述のとおり北アメリカ西部では見られない。ここに紹介した新しい植生帯モデルでは、西太平洋地域では北半球に夏が暖かくて冬が寒いという落葉広葉樹林帯成立の気候条件が存在することが二山分布の原因であることが示された。北アメリカ東部やヨーロッパでも気候により説明できるのだろうか? それとも、オーストラリア南東部のように、過去の気候変動によって特定の植物分類群が絶滅したなど植物相の影響もあるのだろうか? 南北アメリカ大陸やヨーロッパからアフリカにかけての地域でも熱帯を挟んだ南北両半球の植生の変化をモデル化して比較できたならば面白いだろうが、これらの地域では中緯度の乾燥気候が顕著であるのが難しい点である。湿潤地域だけをつなげて考えることができる点で、西太平洋地域は地球全体の植生を理解するために理想的なモデルとなる場所なのかもしれない。

謝 辞

本研究は、JSPS 科研費 23255003 の助成を受けたものである。

引用文献

- 相場 慎一郎 (2006) 屋久島の森林の構造と機能. (大沢 雅彦, 田川 日出夫, 山極 寿一 編) 世界遺産屋久島—亜熱帯の自然と生態系—, 102-117. 朝倉書店, 東京
- 相場 慎一郎 (2011) キナバル山の熱帯山地林の樹木組成: マレシア区系における位置付け. 生態環境研究, 18:157-168
- Aiba S (2016) Vegetation zonation and conifer dominance along latitudinal and altitudinal gradients in humid regions of the western Pacific. In: Kudo G (ed), Structure and Function of Mountain Ecosystems in Japan, 89-114. Springer Japan, Tokyo
- Aiba S, Akutsu K, Onoda Y (2013) Canopy structure of tropical and sub-tropical rain forests in relation to conifer dominance analysed with a portable LIDAR system. Annals of Botany,

- 112:1899-1909
- Aiba S, Hanya G, Tsujino R, Takyu M, Seino T, Kimura K, Kitayama K (2007) Comparative study of additive basal area of conifers in forest ecosystems along elevational gradients. Ecological Research, 22:439-450
- 相場 慎一郎, 宮本 和樹, 潮 雅之, 青柳 亮太, 澤田 佳美 (2017) 陸上生態系において球果類の優占度を決定するメカニズム. 日本生態学会誌, 67:355-360
- Barbour MG, Billings WD (eds) (2000) North American Terrestrial Vegetation, 2nd Edition. Cambridge University Press, Cambridge
- Coomes DA, Allen RB, Bentley WA, Burrows LE, Canham CD, Fagan L, Forsyth DM, Gaxiola-Alcantar A, Parfitt RL, Ruscoe WA, Wardle DA, Wilson DJ, Wright EF (2005) The hare, the tortoise and the crocodile: the ecology of angiosperm dominance, conifer persistence and fern filtering. Journal of Ecology, 93:918-935
- de Landenfels DJ (1988) Coniferales. Flora Malesiana Ser I, 10:337-453
- Enright NJ, Ogden J (1995) The southern conifers—a synthesis. In: Enright NJ, Hill RS (eds) Ecology of the Southern Conifers, 271-287. Melbourne University Press, Melbourne
- Gotanda K, Nakagawa T, Tarasov P, Kitagawa J, Inoue Y, Yasuda Y (2002) Biome classification from Japanese pollen data: application to modern-day and Late Quaternary samples. Quaternary Science Review 21:647-657
- Han Q, Mukai Y (1999) Cold acclimation and photoinhibition of photosynthesis accompanied by needle color changes in *Cryptomeria japonica* during the winter. Journal of Forest Research, 4:229-234
- Hattori T, Nakanishi S (1985) On the distribution limits of the lucidophyllus forest in the Japanese Archipelago. Botanical Magazine, Tokyo, 98:317-333
- Hill RS, Brodribb TJ (1999) Southern conifers in time and space. Australian Journal of Botany, 47:639-696
- 堀田 満 (1974) 植物の分布と分化. 三省堂, 東京
- Kershaw P, Wagstaff B (2001) The southern conifer family Araucariaceae: history, status, and value for paleoenvironmental reconstruction. Annual Review of Ecology and Systematics, 32:397-414
- 菊沢 喜八郎 (2005) 葉の寿命の生態学. 共立出版, 東京
- 吉良 竜夫 (1948) 温量指数による垂直的な気候帯のわかちかたについて. 寒地農学, 2:143-173
- 吉良 竜夫 (1949) 日本の森林帯. 日本林業技術協会, 東京
- 吉良 竜夫 (1976) 陸上生態系—概論—. 共立出版, 東京
- 吉良 竜夫 (2001) 森林の環境・森林と環境. 新思索社, 東京
- 吉良 竜夫, 四手井 綱英, 沼田 真, 依田 恭二 (1976) 日本の植生. 科学, 46:235-247
- 吉良 竜夫, 吉野 みどり (1967) 日本産針葉樹の温度分布. (森下 正明, 吉良 竜夫 編) 自然: 生態学的研究, 133-161. 中央公論社, 東京
- Kitayama K (1992) An altitudinal transect study of the vegetation on Mount Kinabalu, Borneo. Vegetatio, 102:149-171

- Köppen W (1923) Die Klimate der Erde. Walter de Gruyter & Co, Berlin and Leipzig
- Leslie AB, Beaulieu JM, Rai HS, Crane PR, Donoghue MJ, Mathews S (2012) Hemisphere-scale differences in conifer evolutionary dynamics. *Proceedings of the National Academy of Science, USA* 109:16217-16221
- Liao CC, Liu M, Su MH, Wang JC (2014) Compression and overlap of unique vegetation system of subtropical mountain resembling tropical and temperate forests along elevation. *Journal of Forest Research*, 19:215-225
- Mao K, Milne RI, Zhang L, Peng Y, Liu J, Thomas P, Mill RR, Renner SS (2012) Distribution of living Cupressaceae reflects the breakup of Pangea. *Proceedings of the National Academy of Science, USA* 109:7793-7798
- Morley RJ (2000) Origin and evolution of tropical rain forests. Wiley, Chichester
- Ohsawa M (1990) An interpretation of latitudinal patterns of forest limits in South and East Asian mountains. *Journal of Ecology*, 78:326-339
- Ohsawa M (1991) Structural comparison of tropical montane rain forests along latitudinal and altitudinal gradients in south and east Asia. *Vegetatio*, 97:1-10
- Ohsawa M (1993) Latitudinal pattern of mountain vegetation zonation in southern and eastern Asia. *Journal of Vegetation Science*, 4:13-18
- 大沢 雅彦 (1993) 東アジアの植生と気候. *科学*, 63:664-672
- Ohsawa M (1995) Latitudinal comparison of altitudinal changes in forest structure, leaf-type, and species richness in humid monsoon Asia. *Vegetatio*, 121:3-10.
- 大沢 雅彦 (1995) 湿潤アジアの垂直分布帯と山地植生テンプレート. (沼田 真 編) *現代生態学とその周辺*, 78-88. 東海大学出版会, 東京
- 大沢 雅彦 (2003) 森林帯. (巖佐 庸, 松本 忠夫, 菊沢 喜八郎, 日本生態学会 編) *生態学事典*, 287-288. 共立出版, 東京
- Richardson SJ, Peltzer DA, Allen RB, McGlone MS, Prafitz RL (2004) Rapid development of phosphorus limitation in temperate rainforest along the Franz Josef soil chronosequence. *Oecologia*, 139:267-276
- 酒井 昭 (1995) 植物の分布と環境適応. 朝倉書店, 東京
- Schneider U, Becker A, Finger P, Meyer-Christoffer A, Ziese M, Rudolf B (2014) GPCP's new land surface precipitation climatology based on quality-controlled in situ data and its role in quantifying the global water cycle. *Theoretical and Applied Climatology*, 115:15-40
- Schultze ED, Wirth C, Mollicone D, von Lupke N, Ziegler W, Achard F, Mund M, Prokushkin A, Scherbina S (2012) Factors promoting larch dominance in central Siberia: fire versus growth performance and implications for carbon dynamics at the boundary of evergreen and deciduous conifers. *Biogeosciences*, 9:1405-1421
- Su HJ (1984) Studies on the climate and vegetation types of the natural forests in Taiwan (II) Altitudinal vegetation zones in relation to temperature gradient. *Quarterly Journal of Chinese Forestry*, 17:57-73
- 館野 正樹 (2003) 器官間のバランスと成長：茎と根から陸上植物の生活を理解する. (種生物学会 編) *光と水と植物のかたち*, 163-183. 文一総合出版, 東京
- タットマン C (1998) 日本人はどのように森をつくってきたのか (熊崎 実 訳). 築地書館, 東京
- Troll C (1948) Der asymmetrische Vegetations- und Landschaftsbau der Nord- und Südhalbkugel. *Göttinger Geographische Abhandlungen*, 1:11-27
- Uemura S, Kanda F, Isaev AP, Tsujii T (1997) Forest structure and succession in southeastern Siberia. *Vegetation Science*, 14:119-127
- Veblen TT, Hill RS, Read J (eds) (1996) *The Ecology and Biogeography of Nothofagus Forests*. Yale University Press, New Haven
- Wang XQ, Ran HJ (2014) Evolution and biogeography of gymnosperms. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 75:24-40
- Waring RH, Franklin JF (1979) Evergreen coniferous forests of the Pacific Northwest. *Science*, 204:1380-1386
- Weng JH, Liao TS, Sun KH, Chung JC, Lin CP, Chu CH (2005) Seasonal variations in photosynthesis of *Picea morrissonicola* growing in the subalpine region of subtropical Taiwan. *Tree Physiology*, 25:973-979
- 山中 二男 (1979) 日本の森林植生. 築地書館, 東京