ハイマツ群落の現在の分布と生長からみた最終氷期 における日本列島のハイマツ帯¹⁾

沖 津 進²⁾

The *Pinus pumila* Zone during the Last Glacial Age in Japan Reconstructed from Present Growth and Distribution of *Pinus pumila*¹⁾

Susumu OKITSU²⁾

The presence or absence of the *Pinus pumila* zone during the Last Glacial Age in Japan is discussed on the basis of the present distribution and growth of *Pinus pumila*, on the assumption that summer temperature declined and winter precipitation decreased. At present the height, coverage, mean annual stem elongation and production rate of *Pinus pumila* scrub correlate with each other. Expansion and reduction of *Pinus pumila* scrub in the Last Glacial Age can be inferred from those relationships.

Mean annual stem elongation and production rate decreased with the reduction of summer temperature. Scrub height decreased with the decrease of snow depth around the stands. These facts suggest that the distribution of *Pinus pumila* scrub will be reduced when summer temperature declines and winter precipitation decreases. From this, it can be deduced that in the Last Glacial Age the distribution of *Pinus pumila* scrub is supposed to have strongly shrunk in the uppermost part of the mountains where the *Pinus pumila* zone is located at present; the *Pinus pumila* zone probably disappeared there. It may be possible that a *Pinus pumila* zone existed in area below the present-day lower limits of the periglacial landforms during the Last Glacial Age. However, the area is thought to have enjoyed a high summer temperature, which enabled the forests to be established there, as well as no serious deforestation agent. Thus the *Pinus pumila* zone was never established in this area as it was in the upper part of the high mountains.

In conclusion, the vertical zonation of the upper part of the high mountains in the Last Glacial Age was Forest zone—Timberline ecotone—Real Alpine zone, in ascending order, while the present arrangement is Forest zone—*Pinus pumila* zone without no intermediate ecotone. Those two arrangements are quite different. The *Pinus pumila* zone finally appeared in the Post Glacial Age when summer temperature rose and winter precipitation increased.

I. は じ め に

最終氷期以来の日本列島山岳上部における植生発達史を論議する場合、ハイマツ群落の分布拡大や縮小について検討することは不可欠である。ハイマツ群落は日本列島では現在山岳最上部の寒冷地域に分布するために、

気候が寒冷化するとハイマツ群落は分布を拡大すると考えられることがある(阪口, 1984)。しかし著者は、現在のハイマツ帯の成立には夏季の気温条件よりも、むしろ冬季の積雪や風衝条件、あるいは岩塊斜面の存在のほうが重要であることを論じた(沖津, 1985, 1987; OKITSU and ITO, 1989)。このことは、ハイマツ群落の

1) 1990年11月26日受付。1991年6月8日受理。

2) 千葉大学園芸学部 Faculty of Horticulture, Chiba University.

分布拡大が夏季の気温低下とは単純には連動しないことを予想させる。しかしながら、どのような環境条件がハイマツ群落の拡大や縮小をもたらすかについては、いまのところ十分に検討されているとは言えない。このため、現在よりも夏季の気温が大幅に低下した場合、あるいは、現在よりも寡雪になったときにハイマツ群落は拡大するのか縮小するのか、などを予測することは困難である。こうした問題は取り扱いが難しく、さまざまな推測や予想のもとに考えざるを得ない面があるが、最終氷期以来の日本列島山岳の植生発達史を理解するうえで明らかにしておく必要がある。

最終氷期は現在とはかなり異なる環境条件下にあったが、夏季の気温の低下と降雪量の減少 (ONO, 1984) が植物群落の分布や植生帯の成立にとっては最も重要であろう。最終氷期の植生帯を復元するためには、このような環境下でのハイマツ群落の分布状態を推察しなければならない。この場合、ハイマツの現在の分布や生長についての資料が最も基本的な情報となる。ハイマツの現在の分布については、断片的なものも含めるとかなりの情報があり、生長に関しても肥大生長 (名取・松田, 1966) や伸長生長 (佐野ほか, 1977; SANO *et al.*, 1977) などの研究がある。しかし、夏季の気温の低下や冬季の降雪量の減少が生じた場合のハイマツ群落の分布拡大・縮小をその現在の分布・生長資料から考察した例はない。

著者はこれまでにハイマツの分布・生長に関する資料をある程度集めてきた。本報では、著者のこれまでの報告から大雪山 (沖津, 1981, 1988; 沖津・伊藤, 1983), 仙丈ヶ岳 (沖津・溝口, 1986, 1990; 沖津, 1988), 木曾御岳 (沖津・溝口, 1990, 1991) での調査資料を編集・再構成して、夏季の気温が低下した場合および冬季の降雪量が減少した場合のハイマツ群落の分布拡大・縮小を予測し、最終氷期における山岳上部の植生帯構成について考察してみたい。

II. 最終氷期における日本列島山岳上部の植生帯に関するこれまでの研究

地形学, 気候学, 第四紀学などの発達により, 最終氷期, 特に2万年前頃の極相期の自然環境についてはかなり具体的に議論されるようになってきた。それにともなって, 山岳上部の環境像についてもいくつかのモデルが提出されている。しかし, 最終氷期にハイマツ帯が存在していたか否かを明確に示した報告は意外に少なく, ハイマツ帯の存否についてはいまだに意見の一致をみえない。

最終氷期当時にもハイマツ帯が存在していたとする見解には次のようなものがある。小泉 (1973) は構造土層境界線に着目した場合の最終氷期の垂直分布を論議している。それによれば, 最終氷期当時垂直分布は現在と比べて約1,200 m 低下し, 明瞭にハイマツ限界が出現するとともに, 常緑針葉樹林帯とハイマツ限界線との間にハイマツ帯を認めている。田淵 (岩田・田淵, 1979) も現在と最終氷期との垂直分布帯の比較を図示する中で, 小泉 (1973) とほぼ同様の見解を提出している。柳町 (1984) は木曾山脈北部の垂直分布を氷河の編年や各種の平衡線の検討を踏まえて再現しているが, 2万年前には標高1,600~1,800 m に森林限界があり, その上部はハイマツ帯が発達したとしている。両者のモデルではハイマツ帯の上部に, さらに周氷河地域が想定されている。

いっぽう, ハイマツ帯の存在に否定的な見解もある。沖津 (1983 a, 1985) は北海道山岳におけるハイマツ帯の成立過程を山岳上部の気温条件やハイマツの水平分布をもとに考察しているが, 最終氷期当時は森林限界の上部は真の高山帯となっており, ハイマツ帯は事実上消滅したとみている。高田 (1986) は上越国境地域の山岳上部における化石周氷河斜面の分布を検討し, その現在の分布が生じた原因として, 最終氷期当時はハイマツ帯が少なくとも明瞭には分布していなかった可能性がある, と展望している。立山天狗平での花粉分析結果から, 吉井・折谷 (1987) は9,000年以前には高山荒原ないしは雪田性の草原景観が著しく発達しており, ハイマツやオオシラビソ, コメツガが付近に生育していた可能性は小さいと報告している。このことは, 当時天狗平付近にはハイマツ帯は存在しなかったことを想定させる。小泉 (1989) は北アルプス薬師岳において斜面発達と植生分布との関係を晩氷期以来の環境変化との関連で考察し, ハイマツが分布を広げたのは晩氷期以降のことであると述べている。

これらの研究以外にもさまざまなモデルが提出されているが, ハイマツ帯の存否についての明瞭な記述に欠けていることが多く, それらの文面だけではハイマツ帯の有無について読み取ることはできない。このことの一因として, 日本の文献における高山帯に関する取り扱いの不統一が挙げられる。日本のハイマツ帯は慣習的に高山帯と呼ばれてきたが, 植生帯の世界的な比較からみると真の高山帯とは言えない (沖津, 1984)。いっぽう, 最終氷期の環境像を描く場合, 高山帯の内容を厳密に検討せず, 垂直分布帯の中で高山帯を記している例が多い。このため, こうした報告からは, 最終氷期の垂直植

生帯にハイマツ帯が存在したか否かについては判断がつかねる。

III. 現在のハイマツの分布、生長と夏季の気温条件および冬季の降雪量

1. ハイマツ群落高と植被率との関係

ハイマツ群落の拡大や縮小を論ずるためには、現在の生育地におけるハイマツ群落の植被率が重要である。しかし、ハイマツ群落の植被率そのものと夏季の気温条件や冬季の降雪量との関係を直接検討した研究はごく少ない。これは、ほぼ同様の立地条件下でも植被率はある程度ばらつくことがその一因であろう。けれども、ハイマツ群落高に注目すると、後述するように、それは夏季の気温や冬季の降雪量をよく反映していると考えられる。ここではまずハイマツ群落高と植被率との間の明瞭な対応関係を明らかにする。

ほぼ均質な小地形のまとまりを立地単位としたときの、立地におけるハイマツ群落高と植被率との関係を大雪山と仙丈ヶ岳で調査した(図 1)。全体として、群落高が高まるにつれて植被率が高くなってゆく傾向が認められる。ハイマツ群落高 50 cm 以下の立地はその多くが植被率 50% に達せず、ハイマツはパッチ状に分布している。いっぽう、群落高 50~100 cm の立地では植被率が 50% 以上になることが多く、100% に達するものも少なくない。さらに、それ以上の群落高になると、ほとんどのものは植被率 100% になり、とりわけ 150 cm 以上ではすべてが 100% となっている。この結果から、ハイマツ群落高が高くなるような環境条件下では、ハイマツ群落は広く立地を被い、逆に群落高が低く留まっているような環境条件下では、ハイマツ群落の植被率は低く制限されて、パッチ状になることがわかる。したがって、ハイマツ群落高と植被率とは相関が高いと解釈できる。

2. 夏季の気温条件とハイマツ群落高

日本の山岳では、ハイマツ帯の大部分が温度条件的には森林成立可能域にあり、ハイマツの低温分布限界にはほとんど達していない(沖津, 1985; OKITSU and ITO, 1989)。したがって、夏季の気温が低下した場合のハイマツ群落の分布拡大や縮小を、現在の分布状態から直接的に把握することは困難である。日本の山岳において夏季の気温低下の影響を考察する場合、十分に高い山頂高度を持った山岳、すなわち、ハイマツ群落分布域としては最も夏季の気温が低いと思われる山岳を対象として、その最上部域でハイマツ群落の植被率や生長を検討し、その結果から推察することになる。

図 1 群落高別のハイマツ群落植被率

ハイマツ群落植被率は、ほぼ均質な小地形のまとまりをひとつの立地単位とした場合に、各立地においてハイマツ群落が被っている割合(%)。群落高は各立地でのハイマツ樹冠表面の平均的高さ。それぞれ以下の図でも同様。大雪山は沖津・伊藤(1983)、沖津(1988)の調査結果から編集、仙丈ヶ岳は沖津・溝口(1986)の資料に基づく。

具体的には、夏季の気温条件が直接的に影響を及ぼすと思われる個々のハイマツ幹の生長を通じて、立地における群落植被率の大小を検討する。夏季の気温条件がハイマツ群落の植被率に及ぼす影響を検討するためには、まず、個々のハイマツ幹の生長と気温条件との対応を把握する必要がある。ここでは、ハイマツの生長を表すものとして、ハイマツ群落の伸長量と生産力に注目する。

(1) ハイマツ群落の伸長量

いくつかのマツ科植物では、夏季の気温条件が低温分布限界に近づくとき伸長生長量が低下することが知られている。OSWALD (1963) はオーストリアチロル地方の Ötztal において標高 1,985 m と 2,190 m 地点の *Pinus cembra* の伸長生長量を比較し、両地点の標高差がわずか 205 m であるにもかかわらず、夏季の気温条件が低温分布限界に近い後者の伸長量のほうがかなり低いことを明らかにしている。HOLZER (1967) はオーストリアの Seelal Alps において、*Picea abies* の伸長生長量が、標高 700 m の谷では 33 cm/yr であるのに対して、標高 1,900 m の森林限界上方ではわずかに 8 cm/yr であることを報告している。オーストリアチロル地方の *Larix decidua* についても同様の例が知られている(TRANQUILLINI und UNTERHOLZNER, 1968)。TRANQUIL-

図 2 大雪山, 仙丈ヶ岳, 木曽御岳における標高とハイマツ群落平均伸長量との関係

各点はそれぞれ 1 調査地を表す。群落の平均伸長量は、各調査地で健全に生育しているハイマツ幹を 40～50 本選び、各幹で 10 年間の伸長量を測定した結果を平均したもの。以下の図でも同様。

大雪山は沖津 (1981, 1988), 沖津・伊藤 (1983), 仙丈ヶ岳は沖津・溝口 (1986), 木曽御岳は沖津・溝口 (1990, 1991) の調査資料に基づく。図 3 も同様。

LINI (1979) は高標高地域における伸長量の低下について、標高が増すとともに生育期間が減少し、生育期間中の温量条件が低下することにその一因があると述べている。すなわち、温量条件が低下すると十分な物質生産が行われなくなり、葉量や枝長が減少する。そのことは逆に物質生産の低下をもたらす、伸長量は少なくなる。ハイマツの場合でも、夏季の気温の大幅な低下が生じた場合には伸長量が低下するものと予想される。

夏季の気温条件と伸長量との関係を探るために、気温条件を指標すると考えられる標高とハイマツ群落の平均伸長量との関係を、3 山岳で検討した (図 2)。図にみられるように、両者の関係は必ずしも明瞭ではない。このことは、日本の山岳ではハイマツ群落の伸長量を規定する要因は複雑で、標高それ自体単独では伸長量に大きな影響を及ぼさないことを示している。ただし、標高別の最大伸長量は、各標高における潜在的な伸長可能量を現していると考えられる。それを見ると、御岳では、標高 2,900 m 付近までは標高の低下にともなう最大伸長量の低下は緩慢だが、それ以上の標高になると急激に低下することがわかる。標高 2,700 m 以上を対象とした仙丈ヶ岳では低下の傾向がより顕著だが、御岳の結果とは共通している。大雪山でも、標高は異なるが、同様の傾向が読み取れ、標高 1,800 m 以上で伸長量が大きく低下する。標高の増加を立地の気温条件の低下と読み替えれば、御岳と仙丈ヶ岳では標高 2,900 m は WI 15 と推定される (梶, 1982 から推定)。また、大雪山では標高 1,800 m は WI 17 程度と思われる (沖津, 1984)。

これらのことから、WI 15 程度にまで低下するとハイマツの伸長量は急激に減少することがわかる。すなわち、ハイマツが良好に伸長生長するためには、WI 15 以上の気温条件が必要である。いっぽう、森林は少なくとも WI 18 程度までは分布可能と考えられるので (沖津, 1983 b, 1985), ハイマツが旺盛に伸長する地域は、夏季の気温条件的には森林帯の中にあることがわかる。

図 3 は 3 山岳でのハイマツ群落高と平均伸長量との関係を示している。図が示すように、両者の間には明瞭な対応関係があり、伸長量が多いもののほど群落高が高い。後述するように、群落高は積雪深と深い関わりがあるため、その影響を明瞭に分離することはできないが、夏季の気温が大幅に低下した場合には、伸長量が少なくなると考えられるので、それにとまって群落高も低下することがこの図から予想できる。なお、伸長量そのものには山岳間である程度の差が認められ、同様の群落高で比較すると大雪山のほうが仙丈ヶ岳よりも大きい。このことの原因はいまのところ明らかではない。ただし、伸長生長の年次変化は同一山岳内では同調し、山岳間では異なる傾向にあるので (沖津, 1988), 山岳ごとに特有の条件が関与している可能性がある。

ハイマツ群落の伸長量と植被率との関係を調べた事例をみてみよう。図 4 は、ほぼ均質な小地形のまとまりを立地単位としたときの、立地におけるハイマツ群落の平均伸長量と植被率との関係を大雪山および仙丈ヶ岳で調査した結果を示している。両者の関係はばらつき、同

図 3 大雪山, 仙丈ヶ岳, 木曽御岳におけるハイマツ群落高と平均伸長量との関係

図 4 大雪山, 仙丈ヶ岳におけるハイマツ群落植被率と群落平均伸長量との関係

大雪山は沖津 (1981, 1988), 仙丈ヶ岳は沖津・溝口 (1986) の調査資料に基づく。

程度の伸長量でも植被率にかなりの開きがある。しかし、全体としては両者の間にある程度の対応関係が認め

られ、伸長量の大きな群落ほど立地における植被率が高くなる。平均伸長量が、大雪山では 3 cm/yr、仙丈ヶ岳では 2 cm/yr 以下になると、ハイマツは立地を 100% 被うことはできない。このことから、平均伸長量の低下は立地におけるハイマツ群落の植被率の減少をもたらすことがわかる。なお、仙丈ヶ岳と比べて大雪山の方が同様の植被率でみた場合、伸長量がより大きい。このことは、両山岳の伸長量の差 (図 3) を反映しているものであろう。

以上のことから、夏季の気温低下はハイマツ群落の伸長量の減少をもたらす (図 2)、その結果は直接に (図 4)、また、群落高の低下を通して (図 3)、立地におけるハイマツ群落の植被率低下を引き起こすと言える。

標高の変化にともなうハイマツ群落植被率の変化を大局的に把握したものとしては、大雪山における検討例がある (沖津, 1983 b, 1984)。大雪山ではハイマツ群落は、森林限界である標高 1,600 m と WI 15 の標高 1,900 m との間の領域では約 50% を占めて優占している。しかし、標高 1,900 m 以上では分布割合は 20% 程度に減少し、パッチ状に存在するのみとなる。大雪山では森林は少なくとも標高 1,800 m までは分布可能なので、ハイマツ群落は気温条件からみたときの潜在的森林域では十分に発達するものの、それ以上の標高ではその植被率は著しく低下する。このことは、夏季の気温条件が低下し、気温条件的な森林限界が山腹に現れるときには、それ以上の地域ではハイマツ群落の分布は縮小することを示唆する。

(2) 群落の生産力

夏季の気温の低下とハイマツ群落の分布との関連を探るもうひとつの手がかりとして、植物群落の生産力が挙げられる。植物群落の生産力と生育期間の気温とはおお

図 5 ハイマツ群落の生産力と群落平均伸長量との関係
立山の群落平均伸長量は、群落平均幹長を群落平均樹齢で除した値。
大雪山は沖津（1981）、立山は四手井（1963）による。図 6 も同様。

図 6 ハイマツ群落の生産力と群落高との関係

むね正の相関関係にあり、群落のタイプにかかわらず生育期間の気温が高いほど生産力も大きい（KIRA, 1977）。

既に報告したように（沖津, 1981, 1984, 1985）、ハイマツ群落の生産力は高く、最低でも 7 ton/ha/yr, 最高では 21 ton/ha/yr に及び、亜寒帯針葉樹林や冷温帯落葉広葉樹林と比べても決して劣るものではない。いっぽう、高山植物群落や寒帯ツンドラの生産力は 0.1~3 ton/ha/yr 程度で、ハイマツ群落の約 10 分の 1 である。このことは、森林の成立を許さないような生育期間の低温環境下では、植物群落のタイプにかかわらず、植物群落は低い生産力しか挙げられないことを示している。生産力から判断すると、ハイマツ群落が生育している地域の気温環境は森林帯に属しているとみなせる。このため、森林の成立が妨げられるほど生育期間の気温条件が低下した場合には、ハイマツ群落は分布していたとしても生産力は現在の 10 分の 1 程度に低下するものと予想される。

図 5 はハイマツ群落の生産力と伸長量との関係を示している。両者には相関関係が認められ、伸長量が低く抑えられるような環境条件下では、生産力が低下することが読み取れる。図 6 はハイマツ群落の生産力と群落高との関係を示している。この場合にも両者の間には正の相関関係が認められ、生産力が少ない場合には群落高も低くなることがわかる。このことは、ハイマツ群落高が低く抑えられる環境下では、ハイマツ群落の生産力が低下することを示唆している。なお、生産力の場合にも伸長量と同様に、大雪山と立山との間に山岳間で特有の違いがあることは考えられるが、いまのところこうした問題を検討するだけの十分な資料に乏しく、また仮に違

いがみられたとしても図 5, 図 6 の傾向を覆すほどのものであることは考えにくい。この点については今回は考慮しないこととした。

以上のように、ハイマツ群落の生産力の低下は伸長量の低下や群落高の低下と連動しており、さらにそれらとともに夏季の気温条件低下と結びついている。したがって、生産力からみても、夏季の気温低下はハイマツ群落の縮小に結びつくものと予測できる。ハイマツ群落の生産力は最低でも約 7 ton/ha/yr であり、これがツンドラと同程度の 3 ton/ha/yr あるいはそれ以下に低下した場合には、ハイマツ群落は仮に生存できても伸長量、群落高はせいぜい現在の最小値（それぞれ 1 cm/yr, 15 cm 程度）に達する程度と考えられるので、群落が分布する立地や群落としての植被率はきわめて局限されるであろう。

3. 冬季の降雪量とハイマツ群落の分布消長

冬季の降雪量については、具体的には立地の積雪深を対象として議論する。大雪山での調査（沖津・伊藤, 1983 ; OKITSU and ITO, 1984）によれば、ハイマツ群落高と積雪深の間にはおおむね正の相関関係があり、一定の範囲内では立地の積雪深が増加するにしたがってハイマツ群落高が高くなる。より詳しくみると、両者の関係は直線的ではなく、積雪深 150 cm 程度までは群落高が積雪深をやや上回るが、それ以上の積雪深になると積雪深が群落高を上回るようになる。これは、高さの低いハイマツ群落は冬季間雪に抑えつけられることにより、風衝作用を回避しているためである。いっぽう、積雪深が 150 cm を超えると、ハイマツ群落は完全に雪の下に埋没する。大雪山におけるハイマツ群落の分布限界積雪深は最も浅くて 30 cm 程度、最も深く 300 cm 程度と

推定される。立地の積雪深がそれ以上でもそれ以下でも、ハイマツ群落はほとんど分布しない。

ハイマツ群落高と積雪深とが対応していることの原因は、積雪による風衝作用の緩和に由来する。冬季雪面から出ている植物の枝葉は強制的な脱水作用を受けて乾燥、枯死にいたる（寒乾害：酒井，1982），ハイマツは冬季間雪面下に埋没することにより寒乾害を回避している（沖津・伊藤，1983）。風衝作用の強い立地に分布するハイマツでは、雪面下に埋没することは特に重要となる。このため、ハイマツ群落高は積雪深によって規定され、積雪深を大きく上回ることはできない。

積雪深の少ない立地では、ハイマツ群落への雪の付着が風衝作用回避の重要な要因となっているため、ハイマツの存在そのものが群落維持の重要な機構となっている（沖津・伊藤，1983）。そのため、僅かな条件の違いによってハイマツの定着が不可能な部分に、新たにハイマツが侵入し定着することはきわめて困難である。したがって、積雪深が少ない立地では、ハイマツ群落の植被率は低いままで抑えられる。いっぽう、十分な積雪深がある立地では、積雪による風衝作用の回避が十分であるため、立地全体にハイマツ群落が定着する可能性がある。

以上のように、立地の積雪深はハイマツ群落高と対応し、また、植被率と関連している。このことから、積雪深の減少にともなうハイマツ群落の植被率が低下することが予想される。

IV. 最終氷期のハイマツ帯

これまでの検討結果に基づき、最終氷期におけるハイマツ帯について考察してみよう。ここでは、最終氷期の一時期には夏季の気温が低下し、冬季の降雪量も減少したと想定する。そのような状況でハイマツ群落は拡大していたのか、あるいは縮小していたのかについて、これまでに述べてきたハイマツ群落の現在の分布・生長資料から推察してゆく。

まず、現在のハイマツ帯分布域、すなわち山岳上部域について、夏季の気温低下、冬季の降雪量減少が生じた場合のハイマツ群落の挙動を考えてみよう。気温条件的には、ハイマツ群落が広がって立地を十分に被うためには、森林の成立が可能な夏季の気温条件が必要である。夏季の気温条件が低下して気温条件的な森林限界が山岳の中腹域に現れるような場合には、山岳上部域は気温条件的な森林限界のさらに上方になってしまうため、ハイマツ群落の伸長生長が制限され、生産力は低下する。そのために、ハイマツ群落高は低くなり、ハイマツ群落の植被率は縮小して、ハイマツ自体はパッチ状に分布する

にすぎなくなる。気温条件的な森林限界の地域は、植生的には植被がまばらな真の高山帯になっていたと考えられ（沖津，1985；OKITSU and ITO, 1989），相観的にはとてもハイマツ帯とは言えない状態であったであろう。冬季の降雪量が減少する場合についてみると、積雪の保護が少なくなり、風衝作用がハイマツに対して強く働くため、山岳上部域の風上斜面を中心に群落高が低下する。それにともなうハイマツ群落の植被率が低下し、生産力や伸長量も少なくなる。結果として少なくとも風上斜面ではハイマツ群落は縮小する。現在群落高の高いハイマツが分布する吹き溜り斜面では、降雪量がある程度低下しても、ハイマツ群落高はおおむね 100 cm 以上に留まると考えられるため、植被率は 100% 近くを保つ可能性がある。また、山岳中腹部の森林限界に近い地域でも、降雪量の減少はそれほど著しいハイマツ群落高の低下はもたらさないであろう。しかし、夏季の気温低下によって群落の分布が全体的に制限されるため、それらの地域でもハイマツ群落は拡大せず、分布量はむしろ減少したものと考えられる。

結局、現在ハイマツ帯が分布している山岳上部域は、最終氷期の環境条件下ではハイマツ群落の分布は著しく制限され、分布量はごく僅かで、パッチ状に点在していたにすぎない可能性がきわめて高い。相観的にはハイマツ帯ではなく、高山荒原などが卓越する、植被のまばらな真の高山帯になっていたであろう。

なお、山岳上部域でハイマツ群落がある程度まとまって分布していたのは森林限界付近であろう。そこでは、夏季の気温条件が比較的高いことに加えて、積雪の減少によるハイマツ群落の分布制限は、山岳上部域に比べて著しくないものと思われる。そうした条件下では、高木が欠落して十分な光条件下にある立地ではハイマツは生育可能である。当時の森林限界付近は、疎らな高木とハイマツ群落とのモザイク状の植生景観であったと考えられる。

最終氷期にできたと推定される化石周氷河地形が日本の山岳上部域の各地で発見されており（小嶋，1983 など），当時そのような地域は周氷河地形形成帯になっていたと考えられる（小嶋，1988 など）。このことは、最終氷期にはそのような領域には森林やハイマツ群落のような地表面を完全に被ってしまうような植物群落は存在せず、植生が疎らであったことを示唆する。これは、山岳上部域ではハイマツ群落の分布が著しく制限されていたという先の結論を支持する。

次に、最終氷期当時の植生帯としてのハイマツ帯の存在について検討してみよう。最終氷期当時にハイマツ帯

の存在が想定できるのは、化石周氷河地形の現在での分布下限よりもさらに下方の地域である。そこは周氷河地形形成作用が抑えられる条件、すなわちハイマツ群落あるいは森林などが地表面を連続して被う状況であったはずである。こうした植生状況では、夏季の気温条件は森林の成立が可能な範囲であったとみてよい。したがって、ハイマツ帯が成立するためには、その地域で広範囲にわたって非気温条件的に森林が排除される必要がある（沖津，1989を参照）。化石周氷河地形の分布下限は、本州中部山岳では2,000 m程度（小泉・柳町，1982；清水，1983）あるいはそれ以下（小崎，1988）と見積られており、山体の中腹部にあって山頂からは数百mから1,000 m以上も隔たっている。現在、山岳上部で森林の成立を妨げ、ハイマツ帯を成立させている非気温条件的要因、すなわち冬季の強風や多雪条件などは、山頂から300～400 m下方までは強く働くが、それ以上の比高では急激に働きが弱まり、森林の排除作用はほとんどみられなくなる（沖津，1987）。このことを考慮すると、最終氷期当時の気温条件的森林限界以下の地域で、非気温条件的な森林の排除作用が広範囲にわたって強く働いていたことは考えにくい。気温条件的な森林限界以下は、林冠が疎らな森林限界移行帯をはさんで、針葉樹やダケカンバで構成される森林帯になっていたと推定される。ハイマツは、森林限界移行帯で森林樹木と混成していたほか、局部的に森林が排除された場所にある程度まとまって分布していたにすぎないであろう。そのため、植生帯としてのハイマツ帯は消滅していた可能性がきわめて高い。

これまでの考察を花粉分析の資料から検討してみよう。山岳上部域で最終氷期やその近くにまでさかのぼる花粉分析資料は乏しいが、ある程度の手がかりは得られる。最終氷期当時森林限界付近あるいはそれ以上に位置していたと思われる暑寒別岳雨竜沼（守田，1985）、大雪山凡忠別岳（高橋・五十嵐，1986）、八甲田山上部（YAMANAKA，1978；守田，1987）、立山天狗平（吉井・折谷，1987）、白山弥陀ヶ原（辻，1985 a）では、ハイマツ花粉はせいぜい20%程度の出現率となっている。現在のハイマツ帯の表層花粉では、ハイマツは80%程度の高率で出現する（塚田，1967）ので、これらの地点では最終氷期当時にハイマツ群落が優勢に分布していたことは考えにくい。いっぽう、最終氷期にも森林帯中に位置していたと思われる地点から、ハイマツ花粉が高率で発見されることがある。尾瀬が原（SAKAGUCHI，1978）や軽井沢（辻，1985 b）、入笠山（津田，1990）などが例として挙げられよう。しかし、これらの地点で

はハイマツ花粉とともに *Abies*, *Picea*, *Tsuga* などの高木性樹木花粉の割合も高く、ハイマツ花粉の増加は、森林限界付近あるいはそれ以下の地域での非森林部分（湿原や崩壊地、岩礫地など）におけるハイマツ群落の分布を反映しているものとして理解できる。結局、本報での考察結果は花粉分析資料と大きく矛盾するものではないとみてよい。

以上のことから、現在と最終氷期とは山岳上部の植生帯配列が異なっていることが推察できる。最終氷期当時には、現在のハイマツ帯領域には真の高山帯が発達しており、その下方は森林限界移行帯をはさんで森林帯となっていた（沖津，1985，1987）。そして、植生帯としてのハイマツ帯は消滅していたと考えられる。いっぽう、現在では森林帯の上方は山頂部までハイマツ帯となっており、真の高山帯は植生帯としては分布しない。このことは、気温の変化が生じた場合に植生帯は単純に上下に平行移動するものではなく、構成そのものが変化する可能性があることを示す。最終氷期の環境像復元に際しては、この点に十分留意する必要がある。

最終氷期以降、ハイマツ群落が拡大する条件としては夏季の気温上昇と降雪量の増加が挙げられる。晩氷期以降気温が上昇したとともに、多雪化したことが想定されている（小泉，1982；ONO，1984）。最終氷期以降気温が上昇してハイマツ群落の拡大に適するようになるとともに、多雪条件下でハイマツは急速に分布域を広げていったことが予想される。この場合、温度的な森林限界は上昇し、山頂を越えたであろうが、冬季の強風・多雪のために森林は現実には上昇を阻まれた（沖津，1983 a，1985）。そうした中でハイマツは分布域を広げて、ハイマツ帯を形成したと考えられる。北海道の山岳ではダフリアカラマツ林帯が上昇し、そのときにハイマツだけが残存して植生帯を形成したと考えられるが（沖津，1985）、本州の山岳の場合には森林限界付近にある程度まとまって分布していたハイマツがおもに広がったものであろう。いま日本列島山岳上部の寒冷地に広がるハイマツ帯は、最終氷期以降気候が温暖・多雪化してゆく中で発達成立した、きわめて現在の存在であると言える。

V. お わ り に

今回は最終氷期の環境として夏季の気温低下と冬季の降雪量減少を取り上げたが、それは具体的には最終氷期の後半約2万年頃の極相期に相当する（ONO，1984）。しかし、最終氷期を通じて環境条件は必ずしも同一ではなく、時期によって（ONO，1984）、また同一時期でも

地域によって異なっていたようである(柳町, 1987)。
このため、最終氷期全体を通じてより正確な環境像を復元するためには、ハイマツ帯の存否についてもよりきめ細かく考察してゆく必要がある。

これまでの環境像復元作業は、地形状況など植生以外の現象の解釈に主体がおかれていたと思われる。今回も、夏季の気温低下や冬季の降雪量減少はそうした解釈に基づいて想定したものである。いっぽう、ハイマツ帯が消滅した、あるいは縮小したという、植生側の状況をもとにして、地形状況などを読み直してみることも重要だろう。こうした作業を繰り返すことによって、より具体的な環境像に迫れると考える。

引用文献

- HOLZER, K. (1967) Das Wachstum des Baumes in seiner Anpassung an zunehmende Seehöhe. *Mitt. Forstl. Bundesversuchsanst.*, **75**, p. 427-456.
- 岩田修二・田淵 洋 (1979) 氷河時代の日本. 田淵 洋編著「自然環境の生い立ち. 第四紀と現在」, 176 p., 朝倉書店: p. 99-108.
- 梶 幹男 (1982) 亜高山性針葉樹の生態地理学的研究—オシラビソの分布パターンと温暖期気候の影響—. 東大農学部演習林報告, **72**, p. 31-120.
- KIRA, T. (1977) Production rates. T. SHIDEI and T. KIRA (ed.): *Primary production of Japanese forests — Productivity of terrestrial communities — JIBP Synthesis*, **16**, 289 p., University of Tokyo Press: p. 101-115.
- 小嶋 尚 (1983) 氷河・周氷河地形からみた日本の最終氷期. 月刊地球, **43**, p. 13-19.
- 小嶋 尚 (1988) 第四紀後半の日本の山地の地形形成環境. 第四紀研究, **26**, p. 255-263.
- 小泉武栄 (1973) 構造土限界線について. 地理学評論, **46**, p. 618-624.
- 小泉武栄 (1982) 化石周氷河斜面, 雪食凹地ならびに山地貧養泥炭地の形成からみた晩氷期以降の多雪化について. 第四紀研究, **21**, p. 245-253.
- 小泉武栄 (1989) 北アルプス薬師岳における斜面発達と強風地植物群落. 日本生態学会誌, **39**, p. 127-137.
- 小泉武栄・柳町 治 (1982) 木曾山脈主稜部における周氷河性岩屑生産. 第四紀研究, **20**, p. 281-287.
- 守田益宗 (1985) 暑寒別岳雨竜沼湿原の花粉分析的研究. 東北地理, **37**, p. 166-172.
- 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. I. 八甲田山. 日本生態学会誌, **37**, p. 107-117.
- 名取 陽・松田行雄 (1966) 乗鞍岳ハイマツの樹令および幹の肥大生長. 日本生態学会誌, **16**, p. 247-251.
- 沖津 進 (1981) ハイマツ低木林の現存量. 日本林学会北海道支部講演集, **30**, p. 149-151.
- 沖津 進 (1983 a) ハイマツ帯の成立と水平的分布. 北方林業, **35**, p. 251-256.
- 沖津 進 (1983 b) 植生帯垂直分布のパターンからみたハイマツ帯の特徴. 北方林業, **35**, p. 350-354.
- 沖津 進 (1984) ハイマツ群落の生態と日本の高山帯の位置づけ. 地理学評論, **57**, p. 791-802.
- 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**, p. 113-121.
- 沖津 進 (1987) ハイマツ帯. 伊藤浩司編著「北海道の植生」, 378 p., 北海道大学図書刊行会: p. 129-167.
- 沖津 進 (1988) ハイマツ年枝生長の地理変異. 日本生態学会誌, **38**, p. 177-183.
- 沖津 進 (1989) ハイマツ帯下限の気温条件についての解釈: 大森・柳町論文に対するコメント. 地学雑誌, **98**, p. 174-176.
- 沖津 進・伊藤浩司 (1983) ハイマツ群落の動生態学的研究. 環境科学・北大環境紀要, **6**, p. 151-184.
- OKITSU, S. and ITO, K. (1984) Vegetation dynamics of the Siberian dwarf pine (*Pinus pumila* REGEL) in the Taisetsu mountain range, Hokkaido, Japan. *Vegetatio*, **58**, p. 105-113.
- 沖津 進・溝口智秋 (1986) 赤石山脈仙丈岳におけるハイマツの球果生産. 97 回日本林学会論文集, p. 343-344.
- OKITSU, S. and ITO, K. (1989) Conditions for the development of the *Pinus pumila* zone of Hokkaido, northern Japan. *Vegetatio*, **84**, p. 127-132.
- 沖津 進・溝口智秋 (1990) ハイマツの球果生産と根元直径および伸長生長との関係. 日本生態学会誌, **40**, p. 49-55.
- 沖津 進・溝口智秋 (1991) 群落レベルでみたハイマツの球果生産. 日本生態学会誌, **41**, p. 101-107.
- ONO, Y. (1984) Last Glacial paleoclimate reconstructed from glacial and periglacial landforms in Japan. *Geogr. Rev. Japan*, **57** (Ser. B), p. 87-100.
- OSWALD, H. (1963) Verteilung und Zuwachs der Zirbe (*Pinus cembra* L.) der subalpinen Stufe an einem zentralalpinen Standort. *Mitt. Forstl. Bundesversuchsanst.*, **65**, p. 437-499.
- SAKAGUCHI, Y. (1978) Climatic changes in Central Japan since 38,400 yBP. Viewed from palynological study on Ozegahara deposits. *Bull. Dept. Geogr. Univ. Tokyo*, **10**, p. 1-10.
- 阪口 豊 (1984) 日本の先史・歴史時代の気候. 自然, 1984 年 5 月号, p. 18-36.
- 酒井 昭 (1982) 植物の耐凍性と寒冷適応—冬の生理・生態学—. 469 p., 学会出版センター.
- 佐野 泰・俣野敏子・氏原輝男 (1977) 環境の変化とハイマツの生長. 長野県植物研究会誌, **10**, p. 114-117.
- SANO, Y., MATANO, T. and UJIHARA, T. (1977) Growth of *Pinus pumila* and climate fluctuation in Japan. *Nature*, **266**, p. 159-161.
- 四手井綱英 (1963) 立山付近に分布するハイマツの物質生産について. 日本林学会誌, **45**, p. 169-173.
- 清水長正 (1983) 秩父山地の化石周氷河斜面. 地理学評論, **56**, p. 521-534.
- 高田将志 (1986) 三国山脈主稜線周辺の化石周氷河性平滑斜面・化石凹地. 地理学評論, **59**, p. 729-749.
- 高橋伸幸・五十嵐八枝子 (1986) 北海道中央高地, 大雪山

- における高地湿原の起源とその植生変遷 (II). 第四紀研究, **25**, p. 113-120.
- TRANQUILLINI, W. (1979) *Physiological ecology of alpine timberline*. 131 p., Springer-Verlag.
- TRANQUILLINI, W. und UNTERHOLZNER, R. (1968) Das Wachstum zweijähriger Larchen einheitlicher Herkunft in verschiedener Seehöhe. *Zentralbl. Gesamte Forstwes.*, **85**, p. 43-59.
- 辻 誠一郎 (1985 a) 白山山岳地帯の植生と環境の変遷史. 石川県白山自然保護センター編「白山高山帯自然史調査報告書」, p. 31-45.
- 辻 誠一郎 (1985 b) 最終氷期以降の植生史. 月刊地球, **72**, p. 333-337.
- 津田美弥子 (1990) 長野県入笠山大阿原湿原堆積物の花粉分析. 第四紀研究, **29**, p. 439-446.
- 塚田松雄 (1967) 過去一万二千年: 日本の植生変遷史 I. 植物学雑誌, **80**, p. 323-336.
- YAMANAKA, M. (1978) Vegetational history since the Late Pleistocene in northeast Japan. *Ecological Review*, **19**, p. 1-35.
- 柳町 治 (1984) 木曾山脈北部における最終氷期の地形形成帯・植生帯の垂直分布. 地理学評論, **57**, p. 110-121.
- 柳町 治 (1987) 氷河・周氷河地形からみた中部日本における最終氷期の気候. 第四紀研究, **25**, p. 295-303.
- 吉井亮一・折谷隆志 (1987) 立山, 天狗平における湿原堆積物についての花粉分析. 植物地理・分類研究, **35**, p. 127-136.
-