

学 位 論 文 題 名

ENVIRONMENTAL FACTORS CONTROLLING  
THE DISTRIBUTION OF FOREST PLANTS WITH  
SPECIAL REFERENCE TO FLORAL MIXTURE  
IN THE BOREO-NEMORAL ECOTONE,  
HOKKAIDO ISLAND

（森林植物の分布と環境要因，特に北海道の森林フロアの  
混在様式に関する生態学的研究）

学位論文内容の要旨

針広混交林のフロアの混在様式を定量的に分析し，個々の森林植物の分布と気候環境，生活様式，森林構造との関係から，北海道における温帯・北方植物種の混在様式を考察した。

- (1) 主要な気候要因である積算温度，積雪日数，積算降雨量の各傾度に対する個々の維管束植物の分布様式を，直接環境傾度分析法によって解析した。地理的な隔離機構など，気候以外の要因も植物の分布に関与していると考えられることから，北海道との共通種が多く生育し，かつ広い温度領域と多様な降水環境条件下で森林植生帯の垂直的な発達が顕著に見られる本州中部地方においても同様の解析を行い，両地域での結果を比較検討した。中部地方での解析の結果，森林植物の分布には温度要因以外に，積雪要因が特に重大な影響を及ぼしていることが示され，分布が積雪条件のみに強く依存している種もいくつか認められた。積雪の影響は広域種よりも固有種の，夏緑種よりも常緑植物の，つる植物や草本類よりも低木類の分布に対して顕著であった。多雪環境に耐性を示す常緑低木類には，照葉樹林を構成する母種から派生したとされる分類群が多く含まれており，それらは積雪により同化器官の凍害からの保護と融雪直後の効果的な光合成によって，寒冷な地域の森林内に生育立地を獲得できたものと考えられた。
- (2) 北海道の森林植物の分布には，温度，積雪要因に加えて降雨要因もかなり多くの種に対して影響を与えており，また中部地方との共通種の多くで温度的な分布モードにシフトが見ら

れた。積雪傾度に対する分布に関しては、北方種よりも温帯種の分布により強い偏りが見られることから、北限地域への温帯植物の分布域の拡散に対して、積雪環境が大きな影響を与えたものと推定された。針広混交林を構成する高木樹種の中で、代表的な落葉広葉樹であるミズナラ、イタヤカエデ、シナノキは温度条件によってのみ分布頻度が制限され、積雪や降雨条件には無関係であるのに対して、常緑針葉樹のトドマツ、エゾマツ、アカエゾマツはいずれも、寒冷で少雨な立地での分布頻度が高いことから、針広混交林は潜在的には少降雨域でより広い温度領域に成立しうることが明らかになった。また、過去の北海道と本州との地理的な関係から、現在の温帯植物の分布は本州からの後氷期の移入とともに、局所的なレフュジアからの拡散にも依存していることが推定された。すなわち、積雪耐性植物の多くは渡島半島から拡散し、積雪に対して非耐性的な植物や少雨な立地に分布のモードを示す種の中の、少なくとも一部は日高地方の残存個体群から拡散したと考えられた。

(3) 温帯・北方植物種の混在現象を森林構造との関係から見ると、これらの混在はブナ林を除く各タイプの森林において顕著に見られ、また林冠層よりも林床において著しい。生活形との関係については、北方針葉樹林内における温帯系の常緑低木類と、温帯落葉広葉樹林内における北方系の夏緑草本類による混交が特に目立つ。針葉樹林内での常緑性温帯植物の生育は、これらの種の耐陰性が低温多雪環境に対する前適応となり、結果的に寒冷域に成立する針葉樹林内への生育を可能にしたものと考えられる。逆に、落葉広葉樹林内での夏緑性北方植物の生育は、最終氷期の北海道に成立していたといわれる落葉性のグイマツ林内に生育していた種が、後氷期になって成立した落葉広葉樹林内に生育立地をスライドさせたものと考えられる。すなわち、北海道における温帯植物と北方植物の混在現象は、完新世以降の気候の変動にともなう積雪や上層木の種組成の変化に対する林床フロアの生活形と季節的な着葉様式に基づく適応性によって生じたものと考えられた。

(4) 林床に生育する植物にとって、林冠の構造によって決まる林内の光環境は、分布や生活様式を制限する最も重要な要因であると考えられることから、林床植物の季節的な着葉の動態を類別し、それらの分布と上層木の種組成や構造および林内の光環境の季節変化との関係を解析した。多年葉植物は、光資源が乏しく競争の少ない立地で優占度が高く、これに対して春植物と夏緑葉植物は、光資源が豊富で競争的な立地において優占していた。夏緑葉植物にとっては、特に夏の光条件が優占度を支配する主要因であることが示された。これらのことは、着葉期間と立地の光資源量との間に負の相関関係が存在するといわれていることから予想されたとおりの結果である。しかし、二年葉植物は多年葉植物と同様に越冬葉をもつにも

拘らず、春と秋の光資源の豊富な立地での優占度が高い。その解釈としては、二年葉植物では上層木の落葉後の効率的な光合成と、同化産物の効果的な転流による短期間の開葉によって、春先の競争の激しい立地において有利となることが考えられる。越冬葉と夏緑葉の両方を同時にもつヘテロプトシス（異型落葉）と、落葉樹林内では秋と春の落葉期での同化作用によって有利であるといわれている冬緑葉植物は、いずれの環境要因とも相関が見られなかった。これは、前者が二またがけ戦略（ベットヘッジング）であることと、後者では、積雪による越冬葉の保護がない立地で、越冬に要するコストが秋や春の光合成により利得をうまわった結果であると推定される。

- (5) 以上のように、積雪期間や林冠構成種の着葉動態に起因する林床の光環境の季節変化は、高木種の稚樹を含む林床植物の葉の生存様式や林床の生活形構造を多様化させ、同時にそれらは北海道の森林植生における温帯・北方植物種の混交を促進させた重要な要因のひとつであると結論づけられた。

## 学位論文審査の要旨

主 査	教 授	伊 藤 浩 司
副 査	教 授	筒 井 澄
副 査	教 授	五十嵐 恒 夫
副 査	助教授	福 田 弘 巳

森林植物の分布に対する気候環境を、冷温帯から亜寒帯への移行部に位置する北海道と、それらの森林植生帯の垂直的な分化が顕著に見られる本州中部地方において解析し、森林群落の種組成、生活形および植物地理学的分布要素との関係を明らかにした。また森林植物の葉の季節的な生存様式によって類別し、それらの分布と積雪や森林構造との関係から北海道における森林フロアの混在様式とその成立過程について考察した。

はじめに序論があり、上述の趣旨ののもと本研究の目的が述べられている。

ついで方法および用語の定義の説明があり、ここでは“寒さ”、“暖さ”、“多雪”、“多雨”などの用語について定量的に定義されている。

結果は4つのパートに分かれて論議されているが、つぎの3点に要約される。

1. 気候環境に対する分布頻度の解析から、森林植物の分布には温度以外に積雪要因が重大な影響を及ぼしていることが示された。中でもチシマザサ、ショウジョウバカマ、ツルリンドウなどの分布は、温度条件よりも積雪条件に強く依存していた。積雪の影響は固有種、常緑植物、高木類、低木類の分布に対して顕著であった。多雪環境に耐性を示す常緑低木類には、照葉樹林を構成する母種から派生した分類群が多く含まれており、それらは積雪により同化器官の凍害からの保護と融雪直後の効果的な光合成によって、夏緑樹林内に生育立地を獲得できたものと考えられた。
2. 北海道における森林フロアの混在様式については、針広混交林を構成する高木種の分布特性から、混交林は潜在的に少降雨条件下でより広い温度領域に成立することが示された。しかし、北方植物と温帯植物の混在現象はむしろ林床において顕著であり、特に北方針葉樹林内における温帯系の常緑低木類・草本類と、温帯落葉樹林内における北方系の夏緑草本類による混交が著しい。このような現象は、完新世以降の気候の変動にともなう積雪や上層木の種組成の変化に対する林床フロアの生活形と葉の季節特性の適応性により生じたものと考えられた。過去の北海道と本州との地理的な関係から、現在の温帯植物の分布は本州からの後氷期の移入よりも、むしろ局所的なレフュジアからの拡散に強く依存していることが推定された。すなわち、積雪耐性植物の多くは渡島半島を、また非耐性植物は日高地方をそれぞれ中心とする地域から拡散したと考えられた。
3. 林床に生育する植物を季節的な着葉の動態から類別し、それらの分布と上層木の種組成や構造および林内の光環境の季節変化との関係を明らかにした。その結果、夏緑葉植物は高い光合成機能によって、光資源が豊富で競争的な立地において有利であり、これに対して多年葉植物は耐陰性が高く、光資源が乏しく競争の少ない立地で有利であることが示された。また、耐陰性は多雪環境に対する耐性の獲得における前適応であると考えられた。多年葉植物と同様に越冬葉をもつ二年葉植物は、春と秋の光資源の豊富な立地での優占度が高い。それらは上層木の落葉後の効率的な光合成と、同化産物の効果的な転流による短期間の開葉によって、春先の競争において有利であると考えられた。

以上の結果をふまえて、雪と植物分布、南北両要素の混在および温帯－亜寒帯森林移行帯における植物種の混在に関与する主要因としての葉の変動などについて論議を行い、積雪期間や林冠構成種の着葉動態に起因する林床の光環境の季節変化が、高木種の稚樹を含む林床植物の葉の生存様式や林床の生活型構造を多様化させ、同時に北海道の森林植生における南北要素の混交を促進させた重要な要因のひとつであると結論づけられた。

このように、これまで北海道における針広混交林の種構成が主に高木－林冠層の樹種の、しかも主として地理的分布からのみ考察されていたのに対し、申請者は林床構成種にまで研究の対象をひろげ、雪あるいは降雨による乾湿、および葉の季節的動態などに着目して、針広混交林フロアの混在様式の一般化を導いた。

以上により、審査員一同は、申請者が博士の学位を受けるにふさわしい資格を有するものと認めた。