

富士山南斜面における森林限界の上昇メカニズム

丸田恵美子・増山賢俊

Elevation mechanism of timberline ecotone on the southern slope of Mt. Fuji

Emiko MARUTA, Kenshun MASUYAMA

要 旨

十分な標高(3776 m)をもち噴火の年代が新しい富士山は、森林限界の形成過程を解明するために好適な対象である。最近の噴火は、1707年に起きており、南東斜面に宝永火口(2693 m)を形成した。この火口に近い南斜面では、植生は回復途上であって、現在2500 m付近にある森林限界は、将来は西側斜面と同じ2800 mまでは上昇するものと予想される。したがって、現在の森林限界の成り立ちを調べることは、森林が上昇する過程や、森林限界移行帯が形成されるメカニズムを跡づけ、予測することにつながると期待される。富士山南斜面の標高2500 m付近では、幅150 ~ 200 mにわたって森林限界移行帯が認められる。近年約40年間の空中写真から、カラマツの上限付近では、わずかながらカラマツの数とサイズが増加していることが確かめられた。この森林限界移行帯のなかのカラマツは、その偏形化の程度によって5種の樹型タイプに分類できる。この移行帯のなかでは、上端から下方へ向かって、矮生型、立上り型、ハタ型の順に樹型タイプが分布し、樹高も密度も増加していく。そして移行帯下部では、先端対称型と全体対称型のみが分布する。立上り型、ハタ型、先端対称型は、現在では幹が鉛直方向に向かって伸長しているが、下枝の伸び方から、過去に矮生型であった時代があることがわかる。これらの樹型タイプでは、成長の初期にある期間にわたって矮生型をとった後に、鉛直方向への伸長を開始していると考えられる。移行帯の上端の矮生型カラマツは、冬季に強い季節風を直接に受けて幹の伸長はできないが、自身で風を弱める働きをすることで、下方に分布しているカラマツの伸長を助けているのである。これらの結果から、次のような仮説がたてられる。1. 森林限界の上昇過程の第一段階として矮生型カラマツが定着する。2. やがてその山頂側に新たな矮生型カラマツが定着することで、風が弱まり幹が立上り始める。3. 山頂側のカラマツが増えるにつれて、環境はよりいっそう緩和されて幹の伸長がすすみ、偏型化も軽減して正常な成長ができるようになると考えられる。将来にかけてもこれを繰り返しながら、カラマツの移行帯は温量指数が許す限り上昇を続けるであろう。温量に制限された標高で安定している森林限界移行帯は、このような過程を経て形成されたものと思われる。

序 論

植生を巨視的なスケールでとらえたとき、水平・垂直的な森林限界は吉良(吉良1948)の温量指数(WI) $15^{\circ}\text{C} \cdot \text{月}$ の線に一致することはよく知られている。多くの場合、森林は突然途切れるわけではなく、森林限界移行帯を経て高山帯に到る(Tranquillini 1979)。亜高山帯針葉樹林は、森林限界を越えて標高が上がるにつれて、環境が厳しさを増し、樹木の密度も樹高も低下し、偏形化し、やがて高木限界に達する。樹木はもはや幹を鉛直方向に伸長させることができず、矮生木化して散在する。矮生木が生育する樹木限界を越えると高山帯である。日本の中部山岳以北の森林限界の特徴として、沖津(1984, 1985)は、次の2点を指摘している。①日本では、北アメリカやヨーロッパで顕著な移行帯の存在がほとんど認められず、森林からハイマツ(*Pinus pumila*)帯へと急激に移行する。②森林限界の標高は、北アメリカやヨーロッパの山岳に比べて低く、温量指数(WI) $15^{\circ}\text{C} \cdot \text{月}$ に相当する標高よりも低い位置にある。山頂からの比高が200 ~ 500 mの範囲では、温量

的には森林の成立が可能であっても、強風や多雪によって森林が排除され、この空白域にハイマツ帯が成立している。日本の山岳は十分な高さをもたないために、温量指数(WI) $15^{\circ}\text{C} \cdot \text{月}$ に相当する標高が、山頂や稜線付近の特殊な気象条件が支配する範囲に入っており、森林の成立が阻まれていると考えられる。さらに、日本の山岳は世界でも有数の多雪地であることや、高い葉群密度をもち、伏状更新することで占有能力の高い(梶本1995)ハイマツが存在することも、これらの特異な森林限界の形成に関わっていると思われる。これらの条件に対する唯一の例外は、十分な標高(3776 m)をもち、ハイマツが分布しない富士山である。そのため、富士山は森林限界の成り立ちを研究するうえで適切な条件に恵まれているといえる。さらに、富士山は噴火の年代が新しいために、いまだに遷移の途上にあり、森林限界形成のダイナミクスを捉えるのに好適な対象である。

富士山の噴火跡の斜面で森林限界が上昇していく過程は、そのまま遷移の過程にあたる(大沢ほか1971、

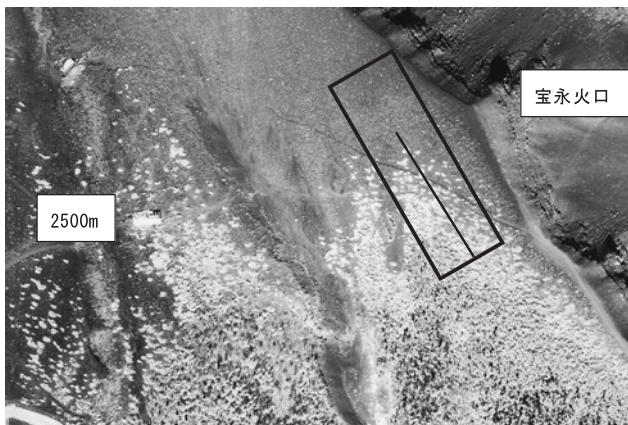
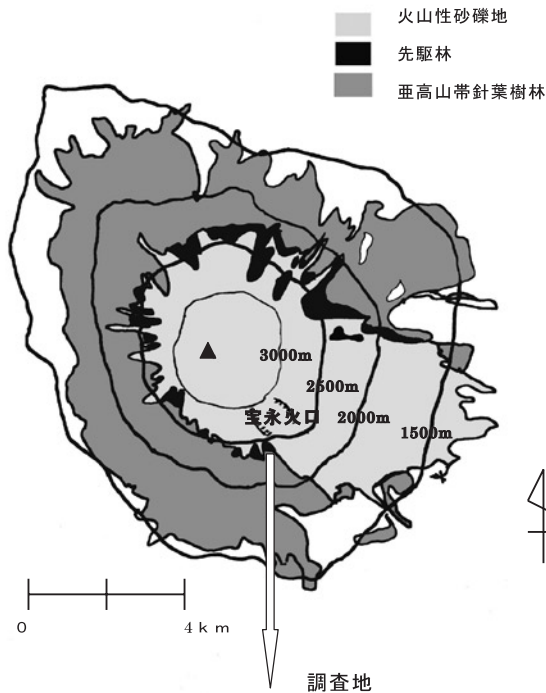


図1 調査地の位置。図中のワクは空中写真の読み取りを行った範囲(投影長 100 m × 300 m)。ワク中の線は植生調査を行ったベルトトランセクト。植生図は Ohsawa (1984) をもとに改変したもの、空中写真は 1989 年林野庁撮影のもの。

Ohsawa 1984)。富士山の噴火跡の厳しい環境に最初に定着できる先駆樹種のカラマツ (*Larix kaempferi*) の特性は、同時に森林限界の先端(樹木限界)に定着可能な特性を兼ねているといえる。そのため、富士山の森林限界は、ほとんどの場所で落葉針葉樹のカラマツから形成されている。最も歴史が古い西側斜面ではカラマツの樹木限界は標高 2800 m まで達しており(岡 1992)、そこでの温量指数(WI)は 15℃・月に近い。したがって日本でも山岳が十分な標高をもてば、森林限界は温量指数(WI) 15 度℃・月の線に一致し得ると考えられる。最近の噴火は、1707 年に起きており、南東斜面に宝永火口(2693 m)を形成した(図 1)。この火口に近い南斜面では、植生は回復途上であって、現在 2500 m 付近にある森林限界は(図 1)、将来は西側斜面と同じ 2800 m までは上昇するものと予想される。した



図2 調査を行った富士山南斜面・標高 2500 m 付近の森林限界移行帯の様子。左上上方の矮生型カラマツから右下下方の先端対称型カラマツへと移行している。下方には常緑針葉樹(シラビソ、トウヒ)も見える。

がって、現在の森林限界の成り立ちを調べることは、森林が上昇する過程や、移行帯が形成されるメカニズムを跡づけ、予測することにつながると期待される。そこで本研究では、南斜面の森林限界内に調査区を設置してその構造を調べるとともに、近年 37 年間の空中写真から、森林限界の上昇を読み取ることを試みた。

調査地及びカラマツの樹型タイプ

富士山南斜面の標高 2500 m 付近では、幅 150 ~ 200 m にわたって森林限界移行帯が認められる(図 2)。斜面の平均斜度は 30° で、1707 年の宝永火山の噴火の火山礫地である。冬季は山頂側から吹き降ろす北~北北西の風が強く、樹木は偏形化している。太平洋側であるために、冬季の積雪は 1 月までは少なく、2 ~ 3 月には若干多くなる。2 ~ 3 月の降雪は南岸低気圧によるもので、降雪時には南よりの風が強く、富士山の南側斜面では雪は吹き飛ばされ、北側斜面に多量に積もる。そのため北側斜面では大規模なスラッシュ雪崩が頻繁に起こるが、南側斜面では雪崩の頻度は比較的少ない。

この森林限界移行帯で優占するカラマツは、その偏形化の程度によって以下の 5 種の樹型タイプに分類できる(図 3)。

①矮生型：幹は鉛直に伸長することができず、幹や枝は地表をはってマット状の樹型となる。マットの表層の枝は、冬季にしばしば強風によって飛散する細かな砂礫によって傷つけられる(図 4)。その傷口から多くの水分が失われるが、土壌や幹が凍結しているために水分を補充することができずに乾燥枯死する(Maruta 1996)。夏季に伸長した枝は、このようにして冬季に枯れてしまうので、鉛直方向の伸長ができずに、低く這うものと考えられる。

②立上り型：矮生型と同様にマット状に広がるが、その中から数本の幹が風下側に斜上して伸びている。その幹も風上側には枝がない。このタイプは、矮生型の風下側に分布している。矮生型は、冬季の強風を受けて、自らは傷つく

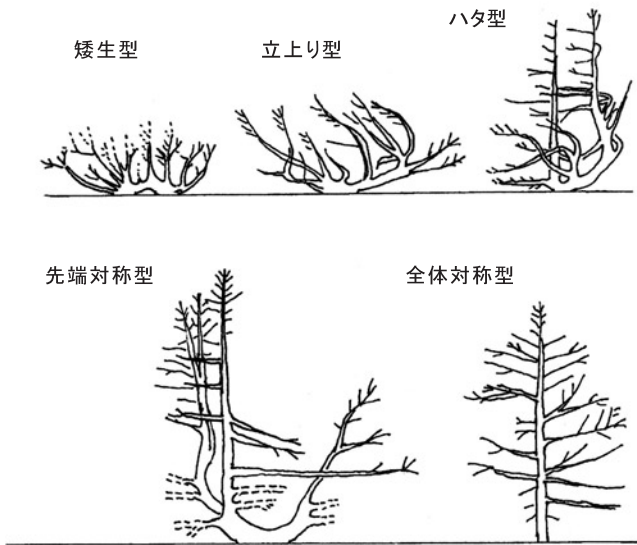


図3 調査区内のカラムツの樹型タイプ



図4 カラムツの枝の損傷。矮生型カラムツの表層の枝が冬季に強風によって運ばれた細かな砂礫によって摩滅したものを。

が、そのことで風を弱める働きをし、下側にある立上り型のカラムツを保護している。そのために、立上り型では、冬季に枝が乾燥枯死することが少なくなり、幹が立ち上がり始めると考えられている (Maruta 1996)。

③ハタ型：立ち上がり型よりも、さらに下方に分布し、立上った幹が鉛直に伸長する。マットから立上った直後は風下側に斜上して、その後に鉛直に伸長している幹もある。これらの幹は、やはり風上側には枝を伸ばしておらず、いわゆるハタ型状となっている。マット状の部分は残っているが、地表付近や、周辺部分では枯れて白骨化していることが多い。

④先端対称型：ハタ型とほぼ同じ樹型であるが、幹の先端部分では、風上側にも枝が伸び、正常な幹となっているものである。マット状の部分は、さらに枯れが進み、白骨化した部分が多くなる。

⑤全体対称型：正常なカラムツの樹型である。地表に近い部分もマット状であった痕跡はなく、最初から正常な鉛直方向の伸長成長をしていたとみられる。また、風上側の枝

が欠けていることもない。

樹型タイプ②、③、④では、現在では幹が立上って伸長しているが、下枝の伸び方から、過去に矮生型であった時代があることがわかる (図3)。これらの樹型タイプでは、成長の初期に、ある期間にわたって矮生型をとった後に、鉛直方向への伸長を開始していると思われる。

方法

1. 空中写真の判読

富士山南斜面の森林限界の変化を確認するために空中写真 (林野庁撮影、日本森林技術協会) の判読を行った。撮影状態のよい1962年、1974年、1989年、1999年の写真を用いた。現在、カラムツが分布している最高地点から、森林限界移行帯の下端までを含むように、最大斜度に沿って巾100m、長さ300m (写真上の投影長) の範囲 (標高2450~2570m) について (図1)、カラムツの位置とサイズを読みとった。現地で確認したところ直径1mのサイズのカラムツのパッチは読み取り可能であった。稚樹や下枝の広がらない全体対称型は現地調査の結果と比較して、正確な読み取りはできないことがあったのでデータには入れなかった。またミネヤナギ (*Salix reinii*) やイタドリ (*Reynoutria japonica*) もパッチを形成するので、カラムツであることを現地で確認して他種と区別した。空中写真の読み取り範囲は、雪崩の痕跡がなく、ほぼ一様で登山道の影響もない場所を選んだ (図1)。

2. ベルトトランセクト内での植生調査

空中写真を判読した範囲内の典型的な場所で、巾10m、長さ200mのベルトトランセクト (標高2450~2550m) を設定し (図1)、その中の植生調査を主に1996~1997年に行った。トランセクトは25mずつ区切り、斜面上部から下部にかけて順に Site 1~Site 8 と名づけた。

(1) 毎木調査

高さ1m以上の樹木 (高木種及び低木種) について、位置と樹高を測定し、さらに樹冠投影図を描き、植被面積を測定した。カラムツについては樹型を区別し、球果の有無も観察した。矮生型以外で、高さ1m以下のカラムツは稚樹とし、位置と樹高を測定した。

(2) 樹幹解析

成長過程を調べるために、典型的な先端対称型と全体対称型のカラムツを1本ずつ選び、地際から先端付近までの幹の数か所において、成長錘を用いてコアを抜き取り、コアを採取した位置の高さと年輪数を数えて、その高さの幹の齢を調べた。

(3) 冬季の環境

森林限界移行帯の構造に最も影響を及ぼしているのは、冬季の環境、特に強風であると考えられるので、11月から3月下旬まで、ベルトトランセクト内の各場所において、その評価を行った。強風によって運ばれる砂礫や氷片がカラムツの樹皮を傷つけることで偏形化が起きるので、どの程度の傷がつくかを相対的に評価するために、矮生型、立上り型、ハタ型の各カラムツの枝にペンキ板 (20cm

× 10 cm、アルミ板に黒ペンキを塗ったもの)を風上に向けてとりつけた。ペンキ板の回収後に、表面についている傷を数えた。最深積雪となる3月下旬にトランセクトに沿って、各樹型ごとに、積雪面がわかるように幹に針金で印をつけ、雪融け後にその高さを測定し、積雪深とした。冬季の枝の枯死の程度を評価するために、5月の開葉時に、矮生型、立上り型、ハタ型のシュートの1年枝の開葉率を測定した。測定したシュートは、トランセクト内の各位置で任意に選んだカラマツ個体について、矮生型・立上り型ではマットの表層から、ハタ型では鉛直の幹上で高さ約1.5 mの位置から、1年枝を任意に50本選んだものである。任意に選んだ各50本の1年枝のうち、冬芽の50%以上が開葉した枝の割合を開葉率とした。開葉しない枝は、冬季に乾燥枯死したものである (Maruta 1996)。

結果

(1) 森林限界の変化

標高 2490 m 以上の標高の高い範囲では、いずれも 1962 年→1974 年→1989 年→1999 年と経年的にカラマツの個体数は増加していた (図 5)。この付近は現在でもカラマツの樹型は矮生型であり、森林限界移行帯の先端では、矮生型のカラマツが長い年月をかけて個体数を増やして上昇していくことを示している。これに対して、低い標高域 (2450 ~ 2470 m、2470 ~ 2490 m) では、カラマツの個体数はむしろ 1962 年以降、減少しており、この標高域では、カラマツの個体数はすでに飽和し、カラマツどうしが融合したことを示している。現地を確認したところ、カラマツどうしの融合は、立上り型、ハタ型、先端対称型で、立上った枝の一部が伸長して (図 3)、投影面積を増大させることによって起こった。

カラマツのサイズは、高標高域 (2530 ~ 2550 m、2550 ~ 2570 m) では 1962 年以來、最小クラス (長径 2 m 以下) のものが大半を占めていた (図 6)。それより標高の低い 2510 ~ 2530 m では、1962 年と 1974 年には、同様に最小クラスのものしか見られなかったが、近年 (1989 年、1999 年) になると、それより大きいサイズクラス (2 ~ 4 m) に移っている。このように標高 2510 m 付近では、矮生型カラマツは、数を増やすとともに、サイズも増していることがわかった。一方、低標高域 (2450 ~ 2470 m、2470 ~ 2490 m) では、1962 年以來ずっと、より大きいサイズクラス (2 ~ 8 m) のものが多く (図 6)、すでにパッチサイズの成長は限界に達しているといえることができる。

(2) 各樹型の分布

カラマツの樹型タイプは、標高によって順次変化する様子を示した (図 6)。

トランセクトの上部 75 m (Site 1 ~ Site 3) までは、矮生型のみであった。Site 4 では立上り型が優占し、矮生型は 1 個体だけに減少した。Site 5 と Site 6 では、4 種の樹型タイプが混生していた。Site 5 では立上り型とハタ型が同数で共存したのに対し、Site 6 ではハタ型が優占してい

たのが目立った相違点である。また Site 6 では矮生型はなくなり、先端対称型が出現した。トランセクトの下部 50 m (Site 7 と Site 8) では、先端対称型が優占した。もはやハタ型は Site 7 に 1 個体あるのみであった。Site 8 ではカラマツが枯れ始めていた。なお、全体対称型は Site 4 から出現し、Site 5 から Site 8 にかけて増加傾向を示したが、いずれにおいても優占することはなかった。

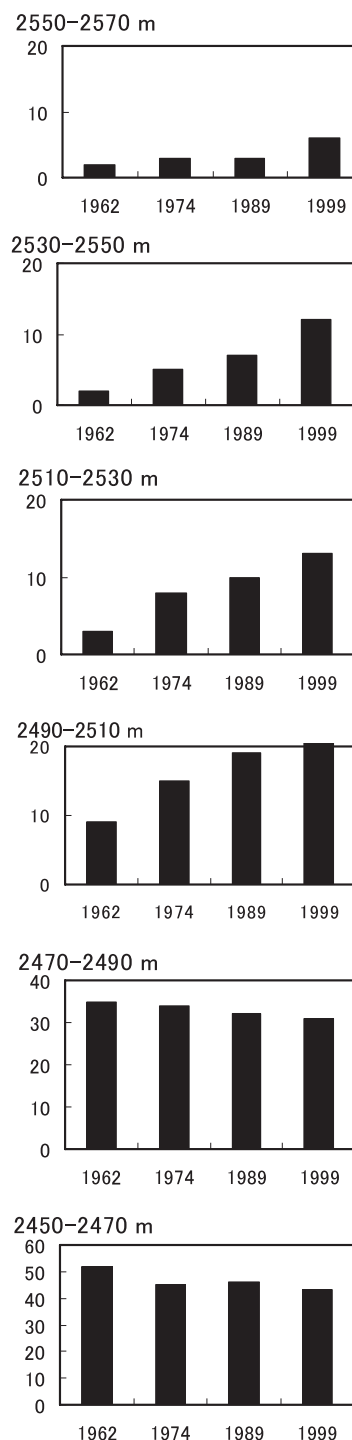


図 5 空中写真から判読した富士山南斜面の森林限界移行帯のカラマツの個体数の変化。標高 20 m 毎に区分して集計したもの。

富士山南斜面における森林限界の上昇メカニズム

以上の樹型タイプの分布パターンから、移行帯の上部では矮生型カラマツのみが分布し、下部では先端対称型にほぼ完全に移り替わっていること、立ち上がり型やハタ型は、これらの移行的な樹型であり、移行帯の中間部で互いに共存しているといえる。

(3) 個体数

トランセクトの上部 75 m (Site 1 ~ Site 3) の矮生型カラマツの密度は低く、サイト当たり (面積 250 m²) にして 2 ~ 4 本に過ぎなかった (図 7)。トランセクトの中間部 (Site 4 ~ Site 6) で、カラマツの密度は次第に増加し、トランセクトの下端 (Site 8) で最大に達した。しかし、うち 6 本は枯れており、生きているカラマツとしては、

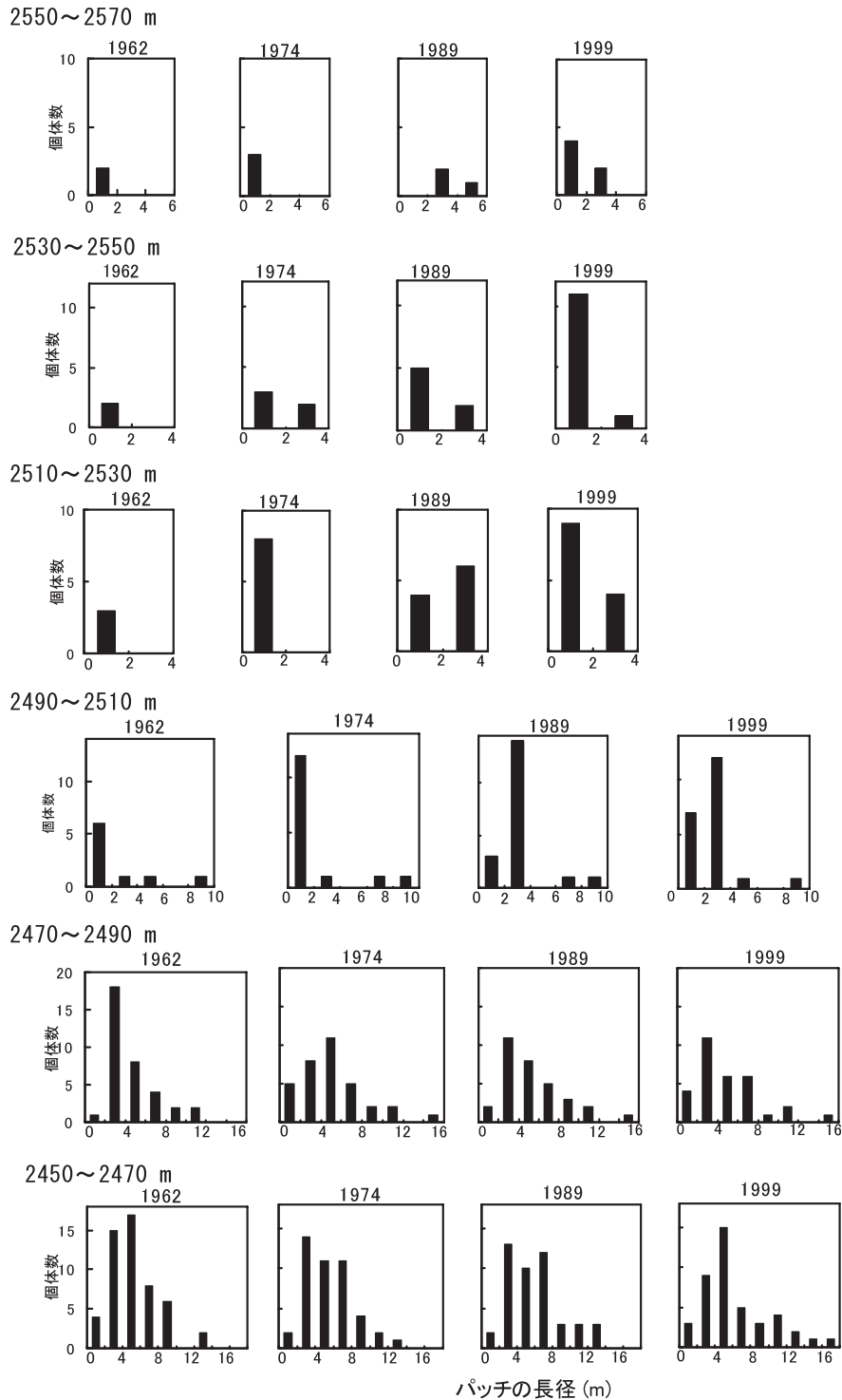


図 6 空中写真から判読した富士山南斜面の森林限界移行帯のカラマツのサイズ分布の 1962 年、1974 年、1989 年、1999 年の変化。標高 20 m 毎に区分して集計したもの。

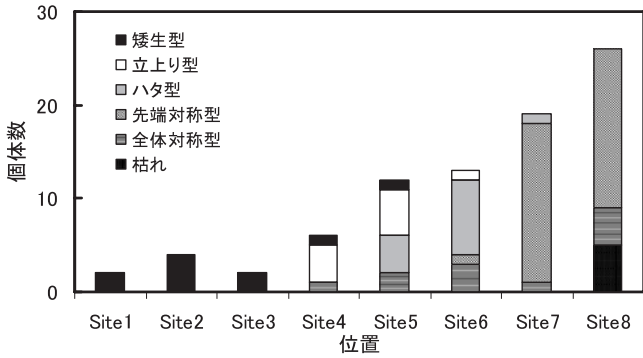


図7 ベルトランセクト内のサイト毎のカラムツの各樹型の個体数。

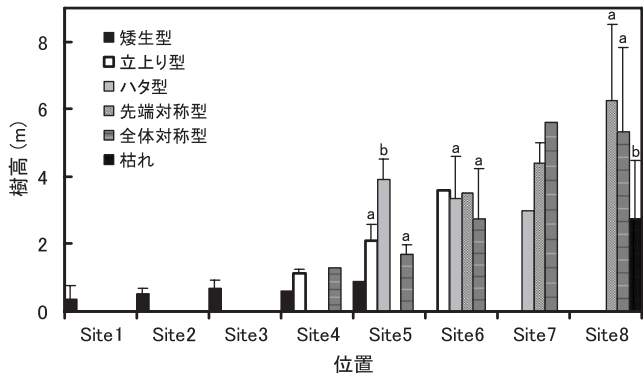


図8 ベルトランセクト内のサイト毎のカラムツの各樹型の樹高。図中の縦棒は標準偏差。各サイト内の樹型について異なる英文字は oneway - ANOVA 統計解析を行い有意差 ($P < 0.05$) のあることを示す。

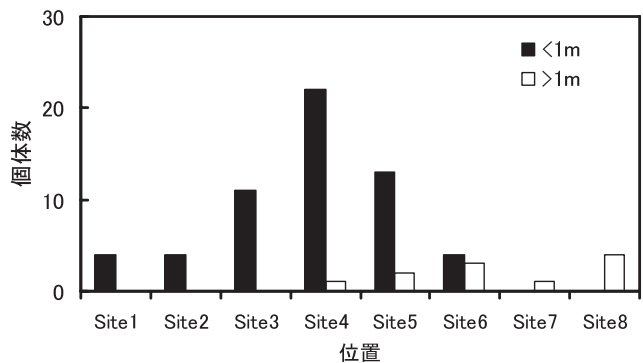


図9 ベルトランセクト内のサイト毎の稚樹の個体数。樹高 1 m 以上のものは、図7の全体対称型カラムツと同じもの。

Site 7 と Site 8 で同数の 20 本であった。従って、移行帯下部では先駆樹種であるカラムツの個体数は、すでに飽和に達しているということがいえる。

(4) 樹高

カラムツの樹高は標高が下がるにつれて高くなった (図 8)。なお樹高とは、矮生型では、そのマット群落の表面の高さを、その他の樹型では、最も高い幹の高さとした。矮生型では、すべて 1 m 以下であり、平均 0.57 m であった。立上り型では、立上った幹が高さ 1 m 以上に伸長し、

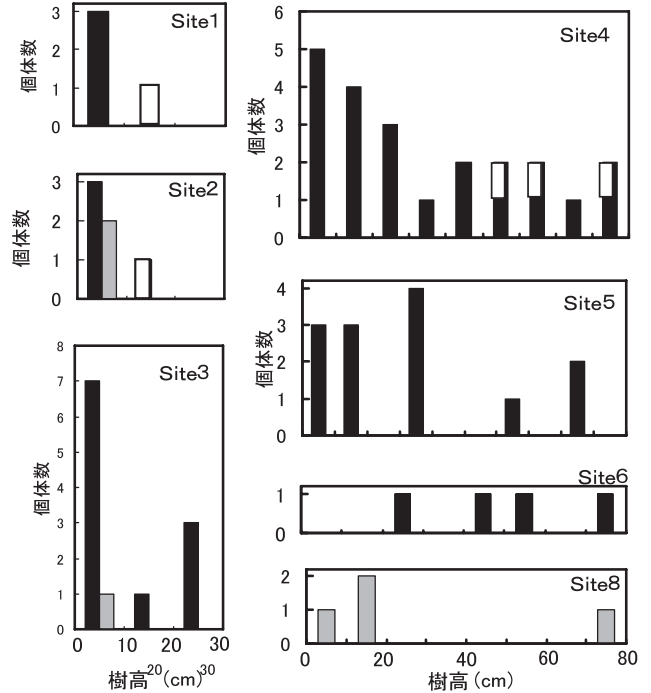


図10 ベルトランセクト内のサイト毎の稚樹の樹高分布。図中の白抜きのカラムは、風衝形またはハタ型となっている個体を示す。灰色のカラムは常緑針葉樹 (シラビソ、トウヒ) を示す。

Site 4 での平均 1.1 m から Site 5 での平均 2.1 m と、標高が下がるほど高くなった ($P < 0.1$, t -test)。ハタ型は、Site 5 から Site 7 において樹高 3 ~ 4 m の範囲にあったが、それ以上に高くなることはなかった。これに対して、先端対称型は、Site 6 ではハタ型とほぼ同じ樹高 3.6 m であるが ($P = 0.545$, t -test)、トランセクトの下部にいくに従って次第に高くなって ($P < 0.01$, t -test)、Site 8 では平均 6.5 m、最大 11.5 m に達した。全体対称型は、初めて 1 本だけ出現した Site 4 では樹高 1.3 m であったが、次第に高くなって、Site 7 と Site 8 では、先端対称型と同等の高さにまで達していた ($P = 0.756$, t -test)。

これらの結果から、矮生型、立上り型、ハタ型では樹高に限界があり、伸長成長を続けることができるのは、先端対称型と全体対称型のみであるということが出来る。

(5) 稚樹

樹高 1 m 以下で、当年生を除くカラムツ個体を稚樹として扱った。それらの分布はトランセクト中間部の Site 3 ~ Site 4 に偏っていた ($P < 0.01$, χ^2 -test)。Site 4 では 22 本 (250 m² 当たり) の最大値を示し、その上方・下方ともに減少し、最下部の Site 7 と Site 8 にはまったく分布しなかった (図 9)。

トランセクトの上部 75 m (Site 1 ~ Site 3) では、稚樹はすべて樹高 30 cm 以下であった (図 10)。これに対し、トランセクト中間部の Site 4 と Site 5 では数 cm から 90 cm 台まで、ほぼすべての樹高をもつ稚樹が存在しており (図 10)、ここはカラムツの稚樹の定着・成長にとって

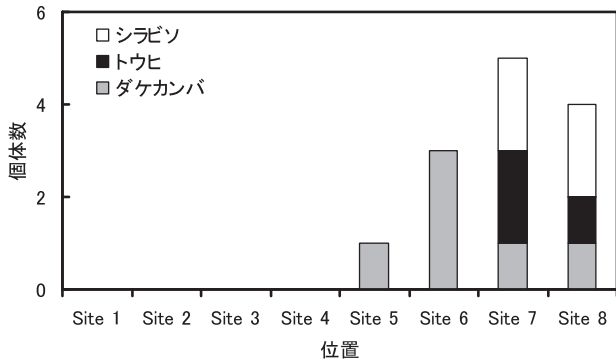


図 11 ベルトトランセクト内のサイト毎のカラマツ以外の高木樹種の個体数。

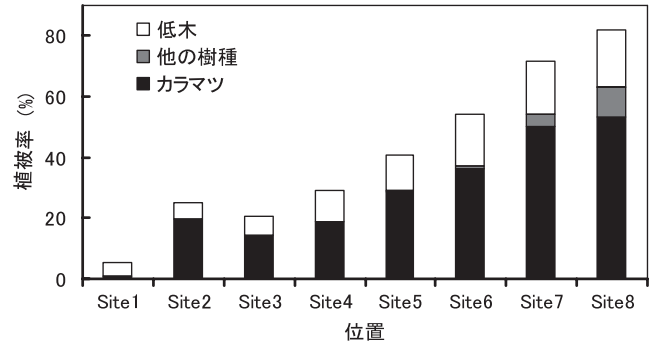


図 13 ベルトトランセクト内のサイト毎の植被率。

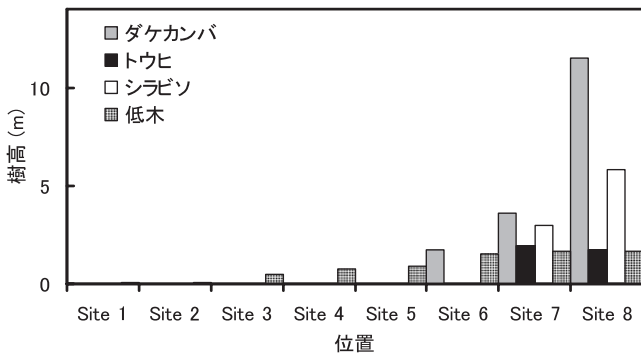


図 12 ベルトトランセクト内のサイト毎のカラマツ以外の高木樹種の樹高。Site 内に同じ樹種が複数ある場合は平均値で示す。

最も適した環境であることが示唆される。これより下部の Site 6 では、樹高 20 cm 以下の若い稚樹は分布せず (図 10)、先駆樹種であるカラマツは、新規参入がすでにできないことを示している。カラマツの稚樹がない Site 8 では、かわりに常緑針葉樹のシラビソの稚樹が定着・成長を始めていた (図 10)。なお、Site 7 には、稚樹はまったく分布していなかった。

トランセクトの最上部 50 m (Site 1、Site 2) の稚樹は、高さ 10 cm を越えると枝が地表を這い、矮生型の相似形をしており、強風の影響を強く受けていることを示していた (図 10)。Site 3 より下方では、風衝形とはならず、正常な伸長成長をしていた。しかし、Site 4 では、高さ 40 cm 以上の稚樹では、その先端部で、風上側に枝のないハタ形状となっているものがあって、強風の影響が弱まりながらも依然として及んでいることを示していた (図 10)。

(6) 他種

トランセクト内には、カラマツ以外の高木樹種として、ダケカンバ (*Betula ermanii*)、シラビソ (*Abies veitchii*)、トウヒ (*Picea jezoensis* var. *honddoensis*) が出現した (図 11)。ダケカンバは遷移における先駆樹種であるが、シラビソとトウヒは常緑針葉樹林の極相樹種である。ダケカンバは、トランセクトの下半分 (Site 5 ~ Site 8) に、それぞれ 1 ~ 3 本ずつと低い頻度で出現した (図 11)。ダケカンバの樹高は、Site 8 以外では、共存し

ているカラマツよりも低かった (図 12)。カラマツとダケカンバは、先駆樹種と言われているが、この森林限界のように強風が樹木の定着の阻害要因となっている所では、まずカラマツが定着し、その後にダケカンバが侵入するということが示された。このような順序は富士山では一般的とみられる (田中 2007)。シラビソとトウヒは、最下端 (Site 7、Site 8) にのみ 1 ~ 2 本ずつ見られ (図 10)、Site 7 では共存するカラマツよりも樹高は低いが、Site 8 ではシラビソがカラマツと同等の高さにまで達している (図 8、図 12)。このことから、最下端では、すでにカラマツが優占する先駆林から、遷移の次のステージに移行を始めている段階であるということが出来る。Site 8 では、先端対称型も全体対称型カラマツもともに、枯れ始めているものもあり (図 7)、カラマツの後継樹は定着できずに、林床の稚樹はシラビソにとって代わられていること (図 10) とあわせて、遷移が先駆林から次のステージに移りつつあるということが出来る。

(7) 植被率

トランセクト内では高木樹種のほかに、低木としてミネヤナギとミヤマハンノキ (*Alnus maximowiczii*) が出現する。これらは、富士山の遷移の先駆樹として広く分布しているものである。高木の樹冠投影面積と低木の占有面積から植被率を求めた (図 13)。最上部 (Site 1) では、カラマツの占める植被率は、個体数が少ないことと、1 個体の面積が小さいために非常に小さい (0.93%) が、標高が下がる (Site 2 から Site 8 へ) につれて順次増加し、最下端の Site 8 では 53% となった (図 13)。ミネヤナギとミヤマハンノキをあわせた低木層の植被率も、Site 1 での 4.3% から Site 6 での 17% まで増加したが、Site 6 から Site 8 までは変化せず、ほぼ一定となった。それ以外の樹種 (ダケカンバ、シラビソ、トウヒ) をあわせた植被率は Site 5 での 0.5% から Site 8 での 10% まで増加した。この結果、合計の植被率は、5% から 82% まで増加し、このトランセクトは、先駆樹であるカラマツの定着初期から、カラマツ林・シラビソ林へと遷移する過程をカバーしているとみなすことができる。また同時に、樹木限界から亜高山帯上限近くまでの森林限界移行帯にも相当するということができる。

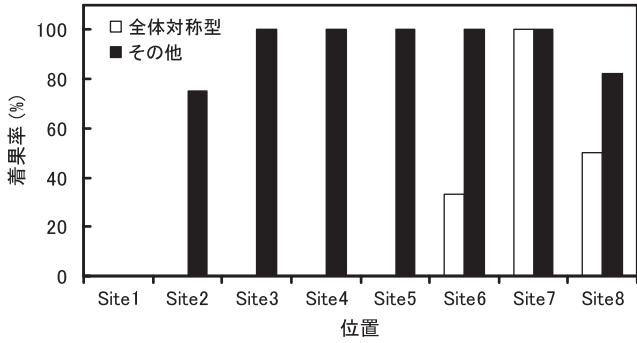


図 14 ベルトトランセクト内のサイト毎のカラマツの着果率。

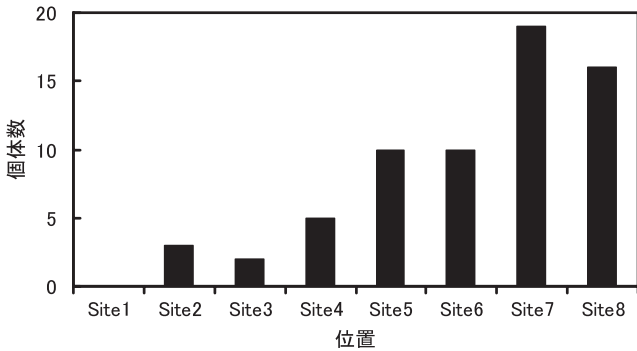


図 15 ベルトトランセクト内のサイト毎のカラマツの着果個体数。

(8) カラマツの種子生産

カラマツは球果をつけて種子を散布した後、数年間は球果を枝上にそのままつけているので、種子生産の有無を判定することができる。最上部 (Site 1) では、カラマツはまったく球果をつけていなかったが (図 14)、これはカラマツがまだ若いことと、サイズが小さいことによると考えられる。しかし、Site 2 では 75%、Site 3 では 100% と、矮生型のカラマツも標高が下がるにつれて高い頻度で種子生産を行うようになった (図 14)。Site 7 までは、全体対称型以外の樹型のカラマツはすべてが種子生産を行っていた。しかし、Site 8 では、全体対称型以外の 17 本のカラマツのうち、3 本で近年に球果をつけた痕跡がみられなかった。これらのカラマツは、外観からも枝の枯れが目立つなど、衰退が始まっていると推察されるものであった。全体対称型のカラマツは、Site 4・Site 5 ではまだ種子生産を開始していないが、Site 6 で 35%、Site 7 ですべての個体が球果をつけていた (図 14)。しかし、Site 8 では、半数が球果をつけておらず、これらの外観も衰退木であることを示していた。

図 15 は、各 Site 毎の着果個体数である。着果個体数は、トランセクトの下方ほど増大したが、稚樹が最も盛んに定着をしているのは Site 4・Site 5 であり (図 9、図 10)、遷移における先駆樹であるカラマツは、自身の種子が最も供給されるステージになると、すでに新規個体が参入できないということができる。

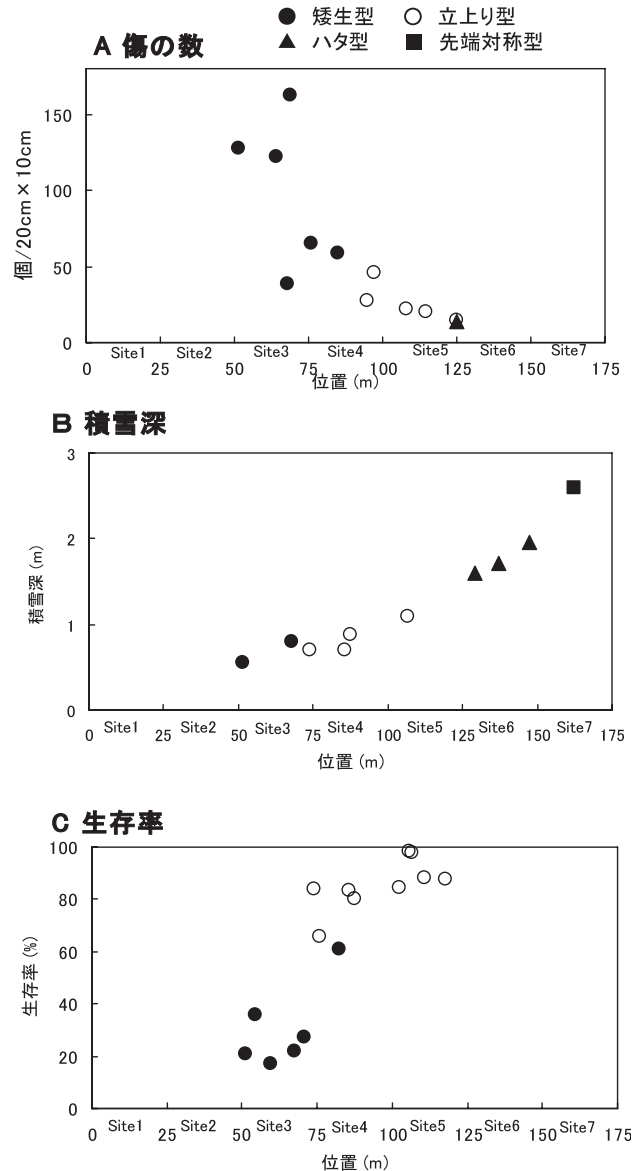


図 16 ベルトトランセクト内の冬季の環境条件

A : 冬季に飛散した砂礫によって枝にとりつけたペンキ板 (20 cm × 10 cm) につけられた傷の数。板当たりの傷の個数で示す。

B : 3月下旬の積雪深

C : カラマツの1年生の枝の冬季の生存率

(9) 冬季の環境

トランセクト上部での厳しい環境から、下方にいくほど環境条件が緩和される様子が図 16 で示されている。冬季にペンキ板につけられた傷の数は斜面の上部から下部に向かうにつれて減少していた (図 16 A、Kendall の順位相関係数 $r = -0.636$, $P < 0.01$)。Site 3 の矮生型カラマツでは、枝先にとりつけたペンキ板には、冬季に飛散する砂礫や氷片により、多くの傷がつけられた (図 16 A、図 17)。しかし同じ矮生型でも Site 4 に下がるとう傷の数は減少し、冬季の強風が弱められていることを示している。立ち上がり型カラマツでは (Site 4・Site 5) では、傷の数はさらに減少していき (図 16 A、図 17)、Site 5 の下端にあ

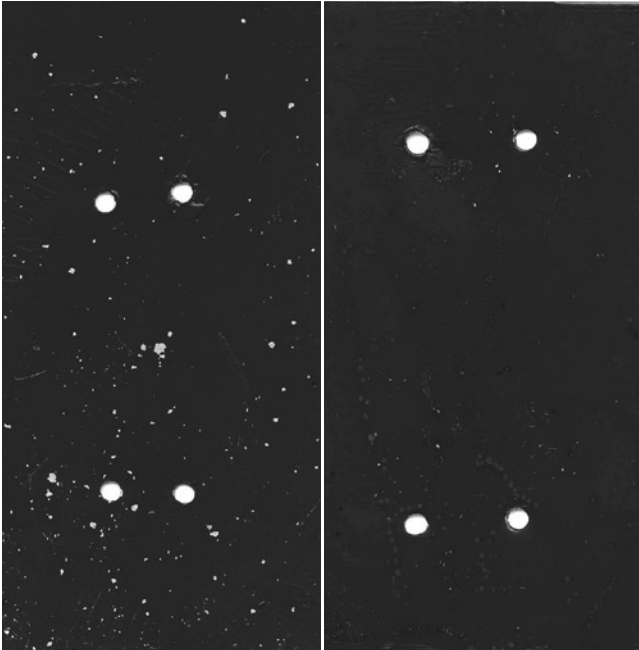


図 17 冬季に飛散した砂礫によってつけられたペンキ板上の傷。左側：矮生型カラマツにとりつけたペンキ板。右側：立ち上がり型カラマツにとりつけたペンキ板。

るハタ型ではわずかな傷がついていただけであった。このことは、カラマツは山頂側から吹き降ろす冬季の強風を弱める作用をもっており、カラマツの植被を吹き抜けるうちに風速は次第に減衰していくことを示唆している。春先の積雪量も Site 3 の矮生型から Site 7 の先端対称型にいたるまで徐々に増加した (図 16 B、 $\tau = 0.911$, $P < 0.001$)。これは、上部では強風により雪は飛散して積雪は少ないが、カラマツの植被の中を吹き抜けるうちに風速が次第に減衰し、雪が吹き溜まったことを示している。このような風速の減衰に対応して 1 年生の枝の冬季の生存率も増加した (図 16 C、 $\tau = 0.695$, $P < 0.001$)。Site 3 の矮生型カラマツの表層の枝の多くは、冬季に飛散する細かな砂礫や氷片によって傷つけられ (図 4)、そこから大量の水分が失われて枯損し (Maruta 1996)、生存率は 20 ~ 30% と低かった (図 16)。しかし、Site 4 では生存率は急速に増大し、60 ~ 80% となった。Site 4 では、立ち上がり型のみならず、矮生型カラマツでも枝の生存率は高まっており、今後、幹が立ち上がる可能性が高い。Site 5 では、生存率はさらに高まり 80 ~ 100% となった。このように Site 4 より下方では立ち上がった幹上の枝の損傷は少なく、幹の伸長成長が可能になったものと推察される。

(10) 樹幹の成長

図 18 には、Site 7 で互いに近接する先端対称型と全体対称型のカラマツの樹幹の成長過程を示した。先端対称型では、マット状の部分での成長が遅く (平均 1.73 cm/年)、根元からマットの表層 70 cm の高さには達するのに少なくとも 40 年はかかっている。なお、根元としたのは、あくまでも地上部に出て這っている幹 (枝) で、成長錐を

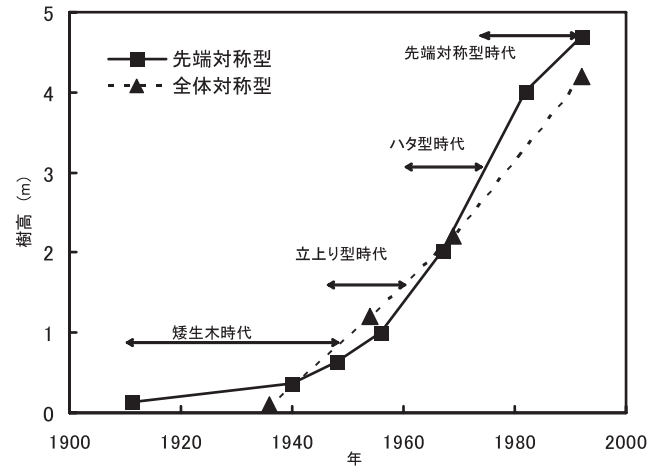


図 18 典型的な先端対称型カラマツと全体対称型カラマツの樹幹の成長過程。

入れることのできる一番下ということである。複雑に枝分かれした矮生木であり、枝分かれした部分には厚くリターや砂礫も堆積しているために、実際のこの幹の分岐した部分を特定することはできず、40 年と推定した値よりもかなり実年齢は高いものと考えられる。さらに、この木の樹齢となると本当の基部を特定することができないために推定はできないが、Site 1 での樹高 10 cm 程度の稚樹でさえ、すでに矮生化して、複雑な枝分かれをして実年齢は高いことを考えあわせると、真の樹齢は 100 年を越えると予想される。マット状の高さ 70 cm から幹は立ち上がり始め、高さ 1.2 m までは幹は風下に傾いた立上り型であったが、1.2 m を越えると幹は鉛直に伸長し、高さ 3 m までは風上に枝のないハタ型状を呈していた (図 18)。立上り始めてからの伸長速度は速まり、11.6 cm/年となった。

全体対称型では、最初から一定の速度 (7.5 cm/年) で伸長成長を続けていた。図 18 から、全体対称型カラマツが定着したのは 1930 年代と推定されるが、その時代は、この先端対称型カラマツはまだ矮生型の成長をしていたことがわかる。さらに図 18 から、全体対称型カラマツがマットの表層 70 cm に達した 1940 年代後期からは、先端対称型カラマツも立ち上がり始め、上方への伸長成長を開始していた。このことから、全体対称型カラマツは、ちょうど、この場所の環境が緩和されて幹の伸長成長が可能となった時期に成長したということが推察される。このような状況は、現在でいえば立ち上がり型カラマツが優占する Site 4 や Site 5 であり (図 7)、ここで定着する稚樹数が最も多いこと (図 9) と一致している。これらの稚樹は将来は全体対称型カラマツになっていくものと予想される。このように先端対称型と全体対称型とでは、たとえ同じ樹高であっても、その履歴も森林限界の形成に果たす貢献度もまったく異なるものである。

考察

北半球の温帯以北の森林限界移行帯は、偏形化したマツ科針葉樹類によって構成される。樹木が偏形化するメカ

ニズムとして、ヨーロッパアルプスやロッキー山脈で多くの研究が行われてきた。現在では、冬季の水分収支のアンバランスによる乾燥害で枝・葉が枯損するためであるというのが定説となっている (Hadley and Smith 1983, 1986)。高標高域の樹木は、冬季に低温により土壌からの吸水を数か月間休止している。そのため、常緑葉をもって越冬するために、クチクラ層で厚く覆って葉からの水分の消失をできるだけ低く抑えている。ところが森林限界移行帯では、強風によって飛散する氷雪片により、針葉のクチクラ層が傷ついて蒸散が高まり、針葉が致死含水量にまで低下する。このことが、針葉樹の枯損の要因であるという説である。富士山の森林限界移行帯は落葉針葉樹のカラマツからなっているが、同様に冬季に強風で運ばれた砂礫や氷片によって落葉した枝の樹皮が傷つけられて枯損することで、カラマツが偏形化する (Maruta 1996)。

森林限界移行帯の上端では、このような強風の影響が最も著しく、樹木の定着は困難で、多くの場合、最も偏形化した樹型であるマット状となる。移行帯を下るにつれて風が弱まるので、偏形化の程度は軽くなり (ハタ型樹型など)、樹木の密度も樹高も増加し、やがては亜高山針葉樹林へと移行する (Tranquillini 1979)。本研究で調査を行った富士山の南斜面の森林限界も、移行帯の上端から下るにつれて同様の变化をしていた (図7、図8など)。多くの研究例においては、移行帯内で環境が緩和するのに対応して樹型が変化することが、単なる静的な対応関係として捉えられている。それは、対象が本来の標高まで達した森林限界であるため、移行帯内の植生構造は、すでにその環境のもとでは安定しているためであろう。ところが富士山では、森林限界はまだ本来の標高 (2800 m) に向かって上昇をしている過程にあり、動的な移行帯とみなすことができる。それにも関わらず、移行帯内の環境と偏形樹の変化は、安定したものと同様の対応関係をもっていた。従って森林限界移行帯は、安定した移行帯と同じ構造をもちながら、今後も上昇すると予測される。ただしカラマツは日本の亜高山帯における先駆樹種であり、安定した極相林となることはできない。富士山においてもやがてはシラビソ林へと遷移していくはずである (田中 2007)。現在、富士山の西側斜面では標高 2800 m の温量指数 (WI) $15^{\circ}\text{C}\cdot\text{月}$ に相当する高さまで森林限界が上昇しており、その先端部はカラマツの偏形樹から構成されている。今後、これらのカラマツが遷移の過程で、最終的には北アメリカやヨーロッパの森林限界を構成する常緑針葉樹に置き換わっていく可能性がある。日本の場合には、中部山岳域の 2500 m 以上の山岳で見られるように、高山帯のハイマツ群落との間にダケカンバ林が分布することも特徴的で、富士山の遷移においてカラマツに次いで定着するダケカンバが森林限界を構成する可能性も考慮に入れる必要があるだろう。

ベルトトランセクト内の植生調査の結果から、①移行帯内において、カラマツの樹型は矮生型→立上り型→ハタ型→先端対称型へと変化した (図7)、②これに対応して冬季の環境も緩和していた (図16)、③先端対称型のカラマ

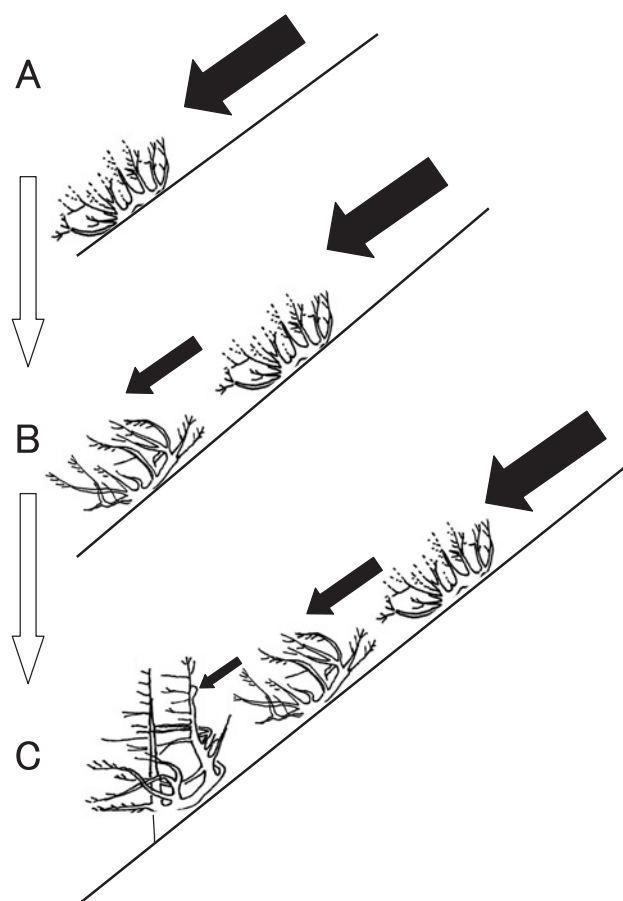


図19 森林限界移行帯の上昇メカニズムについての仮説。図のA、B、Cは、矮生型カラマツが斜面の上方に定着するにつれて、より下方にあるカラマツの環境が緩和されて、伸長成長が可能となり、樹型が変化していくことを示している。

ツは過去に矮生型→立上り型→ハタ型の変化をして現在の樹型に至っている (図18) ことが明らかになった。このことは、現在の移行帯でみられる二次元の樹型や環境の傾度が、ある地点からみれば時間の系列であるということになる。矮生型カラマツは、冬季に強い季節風を受けて幹の鉛直方向の成長はできないが、自身で風を弱める働きをすることで、下方に分布しているカラマツの伸長を助けている (Maruta 1996)。このように植生は環境に対して反作用の効果を及ぼしている。このような環境緩和作用は、次々と下方に位置するカラマツに伝えられ、やがては正常な成長が可能な環境が形成される。このように、環境と植生とは相互に作用を及ぼしながら、森林限界移行帯が上昇してきたと考えられる。以上の結果をまとめて、カラマツの移行帯の形成過程を次のような仮説として跡づけることができる。

- ①まず矮生型カラマツが定着する (図19 A)。
- ②やがて、その山頂側に新たな矮生型カラマツが定着すると、そのために風が弱まり、やがて幹が立上り始める (図19 B)。
- ③山頂側のカラマツが増えるにつれて、環境はよりいっそう緩和されて幹の伸長がすすみ、偏型化も軽減する (図

19 C)。

将来にかけてもこれを繰り返しながら、カラマツの移行帯は温量指数が許す限り上昇を続けるであろう。温量に制限された標高で安定している森林限界移行帯は、このような過程を経て形成されたものと考えられる。一見、単に環境の厳しさを反映しているだけにみえる移行帯であるが、環境と樹木との作用-反作用の繰り返しで形成され、平衡を保っている動的なものといつてよい。

以上のように、森林限界が上昇するには、まず最先端でカラマツが定着して矮生型パッチを形成できることが前提となる。富士山南斜面の矮生型カラマツの分布上限近く(標高 2550 m 付近)では、個体数は少なく、サイズも小さかった(図 7、図 8)。近年約 40 年の空中写真からも、この標高域では、個体数・サイズともに確実に増加しているものの、その量はわずかであることが読み取れた(図 5、図 6)。この標高域では、カラマツ稚樹の個体数も大変少なく樹高も低く(図 9、図 10)、カラマツ稚樹の定着が困難であることを示している。周辺の矮生型カラマツもまだ種子生産を始めているものはわずかである(図 14、図 15)うえに、種子が生産されても強風によって飛散してしまい、カラマツの種子供給自体が少ないのであろう。さらに、孤立峰である富士山の高標高域の裸地では、特に冬季の強風や乾燥など大変厳しい環境にさらされ、カラマツの定着初期の生存率は大変低いと考えられる。しかし現在みられる稚樹のうち、樹高が 10 cm を超えたものは、すでに風衝形をとって強風に馴化しており、ある程度のサイズに達したものは、成長速度は遅いながらも順調に矮生型カラマツへと成長していくことが可能とみられる。

田中(2007)は、富士山北斜面における半島状植生の樹齢構造の調査から、カラマツが先駆樹種として最初に定着し、分布が上昇することで半島状植生が形成されることを実証している。そして、半島状植生基部(標高 2330 m)でのカラマツの最大樹齢は 200 年前後であるのに対し、先端部(標高 2450 m)では 100 年ほどであることから、カラマツが定着する上昇速度は 1.2 m/年ほどと見積もっている。しかし現在の半島状植生の上限(2450 m)ではカラマツの上昇はみられない。一方、横方向、特に風下の東側には分布を拡大している。このことから、標高 2550 m 付近までは、カラマツの上方への定着は比較的速く、それを核として周囲への定着が促進されるものと考えられる。この結果(田中 2007)と南斜面での本研究の結果とあわせて考えると、おそらく今後 2500 m から 2800 m までの上昇速度は非常に遅いものとなることが予想される。

調査を行ったトランセクト内で、カラマツ稚樹の定着・成長にとって最も適していたのは、矮生型カラマツの幹の伸長成長が可能となった立ち上がり型、ハタ型樹形が分布している Site 4・Site 5 であった(図 9、図 10)。植被率が 80 % を超える Site 6 より下方では、新たなカラマツ稚樹が定着することはなかった。富士山における先駆樹種として、カラマツは裸地には定着することができるが、カラマツ林が形成されるとカラマツ稚樹は定着できなくな

り、やがてシラビソ林へと遷移が進行することが知られている(Tanaka et al. 2008)。カラマツ林が更新して維持されるのは、頻繁に雪崩による攪乱を受ける場所だけである(Tanaka et al. 2008)。カラマツは雪崩によって林床に流入した新たなスコリアの上のみ定着できる。その原因として、森林の発達により腐植土壌が形成されると、発芽したカラマツが病原菌の感染により枯死しやすいこと(Igarashi and Cheng 1988)、カラマツ稚樹の成長を助ける外生菌根菌との共生がうまくいかなることなどが考えられる。したがって、本研究のトランセクトの中間にあたる Site 4・Site 5 は、稚樹の定着に対しての阻害要因(裸地の厳しい環境と林床の腐植土壌)が作用しない条件にあったといえる。このような条件下で定着したカラマツ稚樹は、正常に伸張り全体対称型カラマツへと成長するが(図 9)、全体対称型が優占することはなく(図 7)、シラビソ林へと遷移が進行してしまう。したがって遷移の進行を担うのは長い時間をかけて矮生型から先端対称型まで成長を続けたカラマツ(図 18)だけであるといえる。矮生型の時代に、風を減衰させ環境を緩和させるとともに、パッチ面積を増大させることによって植被率の増加に寄与して、さらに環境を緩和し、シラビソなど後に続く樹種の定着を可能にしていると考えられる。

富士山の森林限界には様々なタイプがある(図 1)。それは、最終の噴火の年代、卓越風の当たり方、積雪量、雪崩の頻度、基質の安定度(スコリアか溶岩流か)などが総合的に作用した結果として形成されたと考えられる。西斜面のように、噴火の影響を受けた年代が古く、安定した基質の上では、森林限界がすでに温量的な上限まで達している。北斜面は積雪量が多く、頻繁に雪崩によって攪乱を受ける場所では、カラマツ林は更新して維持される。北西斜面の尾根部では、冬季の西~北西の季節風の当たり方が最も強く、森林限界の標高が低く、先駆樹としてのカラマツの矮生木の上昇速度が非常に遅いようにみえる。これら多様な森林限界は、本研究の結果とは多少とも異なるメカニズムでそれぞれ形成されている可能性がある。今後、富士山の様々な森林限界の形成・上昇過程について、本研究のような動的な視点で解明していくことが必要と考えられる。さらに、予想される気候温暖化も森林限界の動態に影響を及ぼすことが懸念されているが、その予測にあたっても同様な考慮が必要であろう。

引用文献

- Hadley JL, Smith WK (1983) Influence of wind exposure on needle desiccation and mortality for timberline conifers in Wyoming, USA. *Arc Alp Res* 15, 127-135
- Hadley JL, Smith WK (1986) Wind effects on needles of timberline conifers: seasonal influence on mortality. *Ecology* 67, 12-19
- Igarashi T, Cheng D (1988) Fungal damage caused by *Racodium therryanum* to regeneration of Japanese larch by natural seeding. *Res Bull College Exp For* 45, 213-2119

- 梶本卓也 (1995) ハイマツの生態－とくに物質生産と更新過程について－. 日生態会誌 45, 57-72
- 吉良竜夫 (1948) 温量指数による垂直的気候帯のわかちかたについて. 寒地農学, 2, 143-173
- Maruta M (1996) Winter water relations of timberline larch (*Larix leptolepis*) on Mt.Fuji. Trees 11, 119-126
- 大沢雅彦, 鈴木三男, 渡辺隆一, 入倉清次, 阿部葉子 (1971) 富士山における垂直分布帯の形成過程. 富士山総合学術調査報告書, 富士急行 pp 371-421
- Ohsawa M (1984) Differentiation of vegetation zones and species strategies in the subalpine region of Mt. Fuji. Vegetatio 57, 15-52
- 岡秀一 (1992) 富士山西斜面における樹木限界の群落構造とその動態. 地理評 69 A-8, 587-602
- 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. 地理評 57, 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. 日生態会誌 35, 113-121
- 田中厚 (2007) 富士山の森林限界における森林の遷移とそれに対する攪乱の効果. 茨城大学大学院理工学研究科博士論文
- Tanaka A, Yamamura Y, Nakano T (2008) Effects of forest-floor avalanche disturbance on the structure and dynamics of a subalpine forest near the forest limit on Mt. Fuji. Ecol Res 23, 71-81
- Tranquillini W (1979). Physiological ecology of the alpine timberline. Ecological studies 31. Springer. Berlin.