

## 第7回千葉県立中央博物館自然誌シンポジウムの記録

### 照葉樹林の特性—東アジアにおけるフロラと植生構造—

第7回千葉県立中央博物館自然誌シンポジウム「照葉樹林の特性—東アジアにおけるフロラと植生構造—」が、1996年2月17・18日の2日間、中央博物館講堂で開催された。シンポジウムは4つのセッションにより構成され、17日の午前中にセッション1(3講演)を、17日の午後にセッション2(5講演)とポスターセッション(22題)を、18日午前・午後にセッション3(8講演、コメントを含む)を行った。295名の参加者があり、活発な討論と発表が行われた。ここでは、セッション1~3の講演要旨とポスターセッションの演題および発表者名を載録した。なお、Natural History Researchの特別号第4号(1997)に、シンポジウム発表講演の一部および関連の論文が掲載予定であるので、あわせて参照されたい。

#### セッション1 東アジアにおける照葉樹林のフロラとその由来

##### 東アジアにおける照葉樹林の種子植物フロラ—その起源と分化

堀田 満 (鹿児島大学理学部)

#### 1. 東アジア暖温帯の環境特性

大陸東部辺縁に位置し、地球上の温帯圏では最も降水量の多い地域である。マレーシア熱帯山地やヒマラヤ山地帯との地理的・気候的に連続した環境が存在する。

#### 2. 東アジアの照葉樹林の構成要素

東アジア暖温帯の中核的な植生類型である照葉樹林域は、地球上の温帯地域の中でもっとも木本植物相の豊かな地域である。

この地域は多くの固有的な植物群を有している。それらはこの地域で分化したものも多いが、系統的には古い起源の遺存的な固有群と推定されるものも多数含まれている。分布様式や生態的な特性から、フロラを構成している植物群を以下の7つの分布・分化類型群に区分し、それらの特徴を議論する。さらに、ブナ科植物を例にして、マレーシア熱帯と東アジア暖温帯の関連について考察する。

- A) 独自の分化群(中核要素)
- B) 系統的に原始的な群(遺存固有要素)
- C) 南からの侵入群(マレーシア熱帯要素)
- D) 南からの侵入群(南半球要素)
- E) 西からの侵入群(硬葉樹林要素)
- F) 冷温帯群からの侵入群(冷温帯要素)
- G) 暖温帯落葉樹林の要素(落葉樹林要素)

7つの分布・分化類型群の構成は、以下に示してあるが、このリストはまだ不十分なものである。

#### A) 中核要素群(常緑/落葉)

コナラ属アカガシ亜属 *Quercus* subgen. *Cyclobala-*

*nopsis*, マテバシイ属 *Lithocarpus*, クリガシ属 *Castanopsis*, ツバキ属 *Camellia*, ナガエサカキ属 *Adinandra*, ヒサカキ属 *Eurya*, モッコク属 *Ternstroemia*, 多くのクスノキ科植物 Lauraceous genera, モチノキ属 *Ilex*, カンアオイ属 *Asarum*, テンナンショウ属\* *Arisaema*, キスゲ属\* *Hemerocallis*, ホトトギス属\* *Tricyrtis*, ユリ属\* *Lilium*, ヤブラン属 *Liriope*, メダケやササの仲間 *Pleioblastus* & *Sasa*, その他多い。  
(\*: 落葉性の種を含む)

#### B) 遺存固有要素群(常緑/落葉)

遺存固有的であるが、中には東アジアで二次的に分化した群もある。東亜-北米東岸型の隔離分布の例も多い。イチョウ科\* *Ginkgoaceae*, スギ科\* *Taxodiaceae*, ハンゲショウ科\* *Saururaceae*, ウマノズクサ科\* *Aristolochiaceae*, ロウバイ科\* *Calycanthaceae*, モクレン科\* *Magnoliaceae*, センリョウ科\* *Chloranthaceae*, シキミ科 *Illiciaceae*, マツブサ科\* *Schisandraceae*, スイレン科\* *Nymphaeaceae*, ハス科\* *Nelumbonaceae*, メギ科\* *Berberidaceae*, アケビ科\* *Lardizabalaceae*, ヤマグルマ科 *Trochodendraceae*, スイセイジュ科\* *Tetracentraceae*, カツラ科\* *Cercidiphyllaceae*, フサザクラ科\* *Eupteleaceae*, マンサク科\* *Hamamelidaceae*, セキショウ科\* *Acoraceae*。  
(\*: 落葉性の種を含む)

#### C) マレーシア熱帯要素群(常緑→落葉)

侵入→分化が起こっていることもある。クスノキ属 *Cinnamomum* などクスノキ科の多く、ハインキ科 *Symplocaceae*, クマツヅラ科 *Verbenaceae*, アカネ科 *Rubiaceae*, キョウチクトウ科 *Apocynaceae*, ガガイモ科 *Asclepiadaceae*, イワタバコ科 *Gesneriaceae*, ショウガ科 *Zingiberaceae*, タケ類 *Bamboos*。

#### D) 南半球要素群(常緑)

イヌマキ科 *Podocarpaceae*, ヤマモガシ科 *Proteaceae* (アリノトウグサ *Haloragis micrantha* のように種のレベルではいくつかの例がある)。

#### E) 硬葉樹林要素(常緑/冬緑)

コナラ属ウバメガシ類 *Quercus* subgen. *Quercus* (*Q. phillyraeoides* group), ヒガンバナ属 *Lycoris* (古い侵入), ネギ属 *Allium*, ツルボ属 *Scilla*.

F) 冷温帯要素群 (夏緑型/春季植物)

イチリンソウ属 *Anemone*, カエデ属 *Acer*, アキノキリンソウ属 *Solidago*, メタカラコウ属 *Ligularia*.

G) 暖温帯落葉樹林要素 (落葉/常緑)

落葉性のスギ科樹木 deciduous Taxodiaceae, コナラ属クヌギ群 *Quercus* subgen. *Quercus* (*Q. acutissima* group), クルミ科の多く Juglandaceae, エノキ属 *Celtis*, ムクノキ属 *Aphananthe*, ケヤキ属 *Zelkova*, サクラ属 *Prunus*.

3. 東アジアの照葉樹林構成フロラの由来

照葉樹林のフロラを構成する植物群は、系統的にも、歴史的にも、生態的な地位でも異なった様々な植物群から成る。その進化史を再構成することは、いまだ困難であるが、環境の変遷との関連からの推定される構図を提案しておく。

I. 白亜紀-古第三紀 温暖・湿潤

硬葉・照葉の未分化な常緑樹林の広分布。カクミガシ型分布の形成 (マレーシア-テーチス)。広葉・針葉混交林。スギ科植物の繁栄。マテバシイ属, キトゲガシ属の分化, 常緑カシ類の初期分化。亜熱帯地域 (乾期落葉), 高緯度地域 (冬の暗黒期落葉) での落葉性の発達, ブナ属の成立。

II. 漸新世-中新世初期

大山脈の形成, 冷涼・乾燥化の始まり, 乾燥地域の拡大。地中海型・乾燥型気候域の形成と拡大, 夏緑林の南下。

古第三紀型森林の衰退, 隔離分布→硬葉・照葉タイプの分化。

III. 中新世-鮮新世 冷涼・乾燥

北米西部と中央アジア地域での古第三紀型森林の消滅 (乾燥植生の発達)。地中海型硬葉樹林と東アジア型照葉樹林の分化の進行。マレーシア熱帯地域へのオーストラリア要素の侵入→東アジア地域への分布の拡大。多くの古型の原始的な植物群 (第三紀型) の東アジア暖温帯地域への逃げ込み・残存。暖温帯落葉樹林の形成拡大。南下した冷温帯型夏緑林の分断。コーカサス・東亜・北米東岸型の隔離分布の始まり (冷温帯・暖温帯メンバーに共通)。

IV. 第四紀 寒冷・温暖の変動, 総体としては寒冷

東亜の植生帯の南北の移動。避難地域への逃げ込み, 再分布と分化の進行。湿潤地域の変動 (縮小と拡大)。乾燥地域の著しい拡大。南北移動を通してのマレーシア熱帯地域との関係の密接化。絶滅, 混合, 分化。

V. 現在 ヒトによる植生の大規模な破壊と改変

農耕地, 工業用地, 都市の拡大。照葉樹林の縮小とそれを構成する植物群の大規模な絶滅。ヒトによる植

物群の大規模な移動・導入 (帰化植物, 園芸植物, 栽培植物)。

アジアの照葉樹林におけるシダ植物の分布

中池敏之 (千葉県立中央博物館)

ここでいうアジアの照葉樹林とは、東アジアからヒマラヤの暖温帯多雨気候に発達する林 (村田, 1988) で、日本から朝鮮半島の南部, 中国大陸の中・南部, そしてラオス, タイ, ミャンマー, インドの4ヶ国の北部, ブータン, ネパール, パキスタン北西部にいたる地域に存在する。この林は熱帯アジアの山地帯, ニュージーランド, 南アフリカ, カナリー諸島, フロリダ半島などにも分布しているとの意見もあるが、ここでは最後に追加として、アジアの熱帯域については、少しふれるが、他の地域については、今回は触れない。

さて、日本の照葉樹林帯は、東北中部の海岸部から西で、雨量指数 95° の分布図 (増田・中上, 1972), ウラジロの分布域 (中池, 1983) や、常緑広葉樹の潜在自然植生 (Suzuki, 1982) の分布域と良く一致する。外国では、調査が進行中ではっきりした境界線を特定するまでにはいたっていない。西限については、パキスタンの首都イスラマバードの北部のインダス川の東域であるカガン渓谷あたりまでと考えている。上記したアジアの照葉樹林地域は、すでにシダ植物の分布地理についてまとめた、Christ (1910) の中国-日本シダ植物区 (Chinesisch-japanische Flora), あるいは、種子植物から考察した北村 (1957) の日華区系の暖温帯区系にはほぼ該当する。

さて、一地域に生育するシダ植物から、その地域のシダ分布様式を考察するには、近接する地域の分布状態が分かっている必要がある。幸い、日本でのシダ植物の分布 (倉田・中池, 1979-1994) は、かなり詳細に判明してきており、外国においても近年多くの文献が出版されている。また、著者も韓国, 台湾, 中国, ネパール, インド, パキスタンの照葉樹林関係の地域を、延べ日数にして、一年半ほどにわたって、野外調査に従事し、情報を蓄えつつある。今回はそれら最近の調査成果や文献を基に、日本, 台湾, 中国, ネパール, パキスタンの照葉樹林のシダ植物の分布について概観したい。

日本、ここでは、千葉県を例に取ると、県下の照葉樹林下に生育するシダ植物のほとんどすべての種類は、中国の中・南部の海岸部 (浙江・福建省) から四川・貴州省にかけて分布している。一方、浙江省などを歩いていると同定に困るシダ植物はほとんどない。県下に生育するシダ植物約 250 種 (この内、約 60 種は変種や雑種, 中池, 1995) の内、約 100 種類 (変種や雑種を含まず) は中国の照葉樹林に分布する。さらにこの内、イワトラノオ, オオバノハチジョウシダ,

タチシノブ, メヤブソテツ, ヒロハヤブソテツ, ヒメカナワラビはパキスタンの照葉樹林にまで分布している。なお, 県下の照葉樹林下に生育する日本固有種のアスカイノデ, アイアスカイノデ, オサシダ, シシガシラ, ミヤマイタチシダは, 日本における分布(倉田・中池, 1983, 1985, 1987)から判断して, アスカイノデは関東(伊豆諸島を含めて)の海岸部で出来た種類と考えられ, アイアスカイノデは大いにアスカイノデと関係が深い。オサシダ, シシガシラ, ミヤマイタチシダは冷温帯を本拠としており, 上記した種類は照葉樹林要素としては取り扱えない。

台湾全体では約 610 種類のシダ植物の内, 263 種類が照葉樹林に分布しており, この内, 約 100 種類が south Chinese element (ここで言う照葉樹林要素)として取り扱われている(Kuo, 1985)。なお, Kuo は 35 種類の固有種あるいは, 台湾要素と呼ばれるシダ植物をこの林で記しているが, 調査が進めば, かつて日本でもそうであったように, それら固有種は中国の照葉樹林でほとんど見つかってくるであろう。

中国, 雲南省の西北, 独龍江地域を調べた陸(1992)によると, この地域に生育する 275 種類(5 変種を含む)のシダ植物の内, 62 種類が中国-ヒマラヤ要素(ここでの照葉樹林要素に近い)に属し, 他の要素に勝っている。

ネパールの首都カトマンズは, 照葉樹林が発達しており, この地域のシダ植物(Nakaike & Gurung, 1988a, 1988b, 1990, 1995)は, かなり詳しく調べられている。約 210 種類ほど生育するシダ植物の内, 照葉樹林要素としては約 120 種類である。日本との共通種は 45 種類ほどで, それらの多くは照葉樹林に生育する。オオカナワラビ, ナガバノイタチシダ, ヘラシダなど 20 種類ほどが, 千葉県との共通種で, 他の 100 種類は中国, インド, パキスタンとの関係が深い。

次にパキスタンであるが, パキスタンの照葉樹林に生育するシダ植物(Nakaike & Malik, 1992, 1993, 1995)は約 80 種類である。この内, ネパール, あるいは, 中国の照葉樹林要素のシダ植物と共通する種類は約半分で, 他は, 冷温帯, 凡世界種, 地中海要素(カシミール, パキスタンの東部には種子植物, シダ植物ともこの要素の植物がでてる。Gupta, 1982)などのシダ植物である。一例として日本では照葉樹林要素の色合いの濃いオシダ属を見ると, パキスタン(中池, 1993)には, 約 12 種類生育する。この内, 普通種は *Dryopteris stewartii*, *D. ramosa*, *D. blanfordii* で, これら 3 種の分布は, パキスタン, インド(西北部・北部), わずかに, アフガニスタン, ネパールに及んでおり, 分布の中心はカシミールあたりと考えられる。他の種類は, 冷温帯要素の *D. filix-mas* を除いて, すべて, 中国まで分布が知られているが, パキスタンでの分布域は極めて限られている。

上記したように, アジアの照葉樹林に生育するシダ植物は, 同じ種類が均一に分布しているわけではなく, その地域の自然環境や個々の種類のもつ特性などによって, 構成要素が異なり, 幾つかの分布域があることがうかがえる(中国の雲南, 四川, 貴州省の三省が互いに接する辺りが, 照葉樹林帯のシダ植物の種類数が最も多い地域で, そこから東, また, 西に行くに従って, その構成要素を変え, 種類数が少なくなっていく)。

照葉樹林を主たる生育地とするシダ植物については, 照葉樹林要素のシダ植物と呼びたい。ある地域のシダ植物の構成要素の内, 照葉樹林要素のシダ植物が他の要素(例えば, 北半球冷温帯要素, 東南アジアの亜熱帯・熱帯要素等)より種類数が勝っているときは, シダ植物より判断して, その地域は, アジアの照葉樹林帯に属していると考えたい。

追加:

この小文を書き上げた時, アジアにおける照葉樹林の水平分布と垂直分布について出版されたばかりの論文(Tagawa, 1995)に接したので, 私見を述べておきたい。この論文では構成樹種からの解釈から, アジアの赤道付近のスマトラ, マレー半島, ジャワ, ボルネオ, ニューギニアの標高 1,500-2,500 m 前後の山地の林は照葉樹林であるという。確かにいくつかの構成樹種, 気温や雨量では照葉樹林, あるいは, それに似ていることは事実である。しかし, この地域に生育するシダ植物についてまだ充分調査されていないが, 著者のニューギニア(Nakaike, 1975, 1976a, 1976b, 1978, 1983, 1991)や, ジャワ島, バリ島での調査結果, そして文献(Holttum, 1959a, 1959b, 1963, 1978, 1981, 1991; Hennipman, 1978; Kramer, 1971)から判断して, これら赤道付近の山地林のシダ植物は上記した照葉樹林のシダ植物の構成とはかなり異なったものであると考えている。確かに, 日本, 中国, ヒマラヤに関係した, 光田(1987)が記した広い意味での照葉樹林指標性のシダ植物が生育していることは事実であるが, このことは, 先にのべた千葉県下のオサシダの例と同じ主要な構成種ではない。赤道域の山地には, *Calymmodon*, *Chingia*, ヘゴ属, *Didymochlaena*, *Marrattia*, *Pleocnemia*, *Pteridrys* などの照葉樹林ではほとんど見ない種類が多く生育している。シダ植物から判断して, 上記の熱帯地域の山地は日本からヒマラヤにかけての照葉樹林とは異なった環境を持つ林であると考えている。いずれこのことに関しては, 情報の集積をまって, 改めて議論したい。

#### 引用文献

- Christ, H. 1910. Die Geographie der Farne. 357 pp. Gustav Fischer, Jena.  
Gupta, R.K. 1982. Mediterranean influence in the

- flora of western Himalayas. *In* Paliwal, G. S. (ed.), *The Vegetation Wealth of the Himalayas*, 175–193. Puja Publishers, Delhi.
- Hennipman, E. 1978. *Lomariopsis* group (Bolbitis). *Flora Malesiana* ser. II. 1–4: 314–330.
- Holtttum, R. E. 1959a. *Gleicheniaceae*. *Flora Malesiana* ser. II. 1–1: 1–36.
- Holtttum, R. E. 1959b. *Shizaeaceae*. *Flora Malesiana* ser. II. 1–1: 37–61.
- Holtttum, R. E. 1963. *Cyatheaceae*. *Flora Malesiana* ser. II. 1–2: 65–176.
- Holtttum, R. E. 1978. *Lomariopsis* group. *Flora Malesiana* ser. II. 1–4: 255–314.
- Holtttum, R. E. 1981. *Thelypteridaceae*. *Flora Malesiana* ser. II. 1–5: 331–599.
- Holtttum, R. E. 1991. *Tectaria* group. *Flora Malesiana* ser. II. 2–1: 1–132.
- 北村四郎. 1957. 植物の分布. *In* 北村四郎・村田 源・堀 勝共著, 原色日本植物図鑑草本編 1. pp. 246–263. 保育社. 大阪.
- Kramer, K. U. 1971. *Lindsaea* group. *Flora Malesiana*, ser. II. 1–3: 177–254.
- Kuo, Chen-Meng. 1985. Taxonomy and phytogeography of Taiwanese pteridophytes. *Taiwania* 30: 5–100.
- 倉田 悟・中池敏之 (編). 1979–1994. 日本のシダ植物図鑑, 第1巻, 628 pp. 1979; 第2巻, 648 pp. 1981; 第3巻, 728 pp. 1983; 第4巻, 850 pp. 1985; 第5巻, 816 pp. 1987; 第6巻, 881 pp. 1990; 第7巻, 409 pp. 1994. 東京大学出版会. 東京.
- 陸 樹剛. 1992. 雲南独龍江地区蕨類植物区系地理的研究. *雲南植物研究*, 増刊 5: 99–107.
- 増田久夫・岡上正夫. 1972. 雨量指数分布図, 日本森林立地図. 森林立地懇談会. 東京.
- 光田重幸. 1987. 東アジア照葉樹林のシダ植物相. *日本植物分類学会会報* 7(1): 1–22.
- 村田 源. 1988. 日本の照葉樹林. *日本植物分類学会会報* 7(2): 33–36.
- Nakaike, T. 1975–1991. A contribution to the fern flora of New Guinea (I). *In* Ohtani, Bot. Exped. Papua New Guinea 99–121. 1975; ditto, (II). *Bull. Natn. Sci. Mus. Tokyo* ser. B, 2: 47–52. pl. 1. 1976a; ditto, (III). loc. cit. 2: 99–105. 1976b; ditto, (IV). loc. cit. 4: 125–131, pl. 1. 1978; ditto, (V). loc. cit. 9: 95–106. 1983; ditto, (VI). loc. cit. 17: 85–96. 1991.
- 中池敏之. 1983. ウラジロ線—シダ植物の分布を基にした暖帯植物の分布について. *国立科学博物館専報* 16: 105–110.
- 中池敏之. 1993. パキスタンの隠花植物の調査. *学術月報* 46(5): 50–56.
- 中池敏之. 1995. 千葉県産シダ植物のチェックリスト (第1版). 5 pp. 千葉県のシダを楽しむ会. 千葉.
- Nakaike, T. and V. L. Gurung. 1988a–1996. Distribution maps of pteridophytes in Kathmandu, Nepal (1). *In* Watanabe & Malla, *Crypt. Himal.* 1: 187–211. 1988a; ditto (2). *Bull. Natn. Sci. Mus. Tokyo*, ser. B, 14: 77–85. 1988b; ditto (3). *In* Watanabe & Malla, *Crypt. Himal.* 2: 187–212. 1990; ditto (4). *In* Watanabe & Higiwara, *Crypt. Himal.* 3: 151–164. 1995.
- Nakaike, T. and S. Malik. 1992–1995. A list of pteridophytes collected from Pakistan in 1990. *In* Nakaike & Malik, *Carypt. Fl. Pakistan* 1: 261–316. 1992; ditto, *In* 1991. loc. cit. 2: 301–315. 1993; ditto, *In* 1992. *In* Watanabe & Higiwara, *Crypt. Himal.* 3: 165–177. 1995.
- Suzuki, K. 1982. Distribution of evergreen and summergreen broad-leaved forest in Japan. *Bull. Inst. Envir. Yokohama Natn. Univ.* 8: 151–163.
- Tagawa, H. 1995. Distribution of lucidophyll oak-laurel forest formation in Asia and other areas. *Tropics* 5(1/2): 1–40.

## 植物化石からみた照葉樹林フロラの由来

百原 新 (千葉大学園芸学部)

後期白亜紀以降の北半球の中-低緯度からは、常緑広葉樹と考えられる葉の化石が広く産出するが、その多くは現世分類群との類縁関係が分かっていない。古第三紀暁新世になると、*Cinnamomum*, *Litsea*, *Symplocos* といった現世の分類群に対応する常緑広葉樹種の種実化石が出現するようになる。なかでも、中部ヨーロッパの暁新世-始新世フロラには、イギリス南部の London Clay Flora に代表されるように、現在の東南アジアの亜熱帯から熱帯に分布する分類群が豊富に含まれている。一方、当時ウラル山脈東部に存在したツルガイ海峡より東側のアジア大陸の植物化石群には、同緯度のヨーロッパほど常緑広葉樹種が多い。

日本列島では始新世以降の植物化石群が豊富に報告され、最近の層序学の進歩にともなって、詳細な植生変遷が明らかになっている (棚井, 1992)。北海道の始新世中期の地層にはブナ科 (*Cyclobalanopsis*), クス科 (*Cinnamomophyllum*, *Litseoephyllum*, *Lindera*), ヤマモ科 (*Myrica*), フトモ科 (*Myrtophyllum*) などの常緑広葉樹がヤシ科 (*Sabalites*) とともに多く含まれる。始新世後期から漸新世にかけて地球全体の気温は低下し、常緑広葉樹が優占する林は北半球の中緯度以南に限られるようになる。北海道では後期始新世以降、常緑広葉樹が少なくなるが、西日本では前期漸新世まで、多種多様な常緑広葉樹種が化石群を構成する。漸新世から前期中新世前半までの日本列島の植物化石群は、落葉広葉樹が主体となる。

前期中新世後半から中期中新世初頭まで (1800～1600 万年前) は気候が温暖化し、本州中部とその周辺からオヒルギ属を含むマングローブ植物の花粉が産出するようになる。この時代の化石フロラは「台島型フロラ」とよばれ、化石群の種多様性がきわめて高い。常緑カシ類, クス科, ツバキ科の常緑樹種が多く、葉化石群の全種数の 50% 以上を常緑広葉樹種で占めることもある。現世種に近縁な化石種が多く出現し始めることから、現在の照葉樹林の原型がこの時代に形成されたと考えられる (棚井, 1989)。

中期中新世後半以降第四紀までの本州では常緑広葉

樹種に富む植物化石群は多くない。しかしながら、中期中新世末から後期中新世中頃（1000～700 万年前）の化石群では、常緑樹種が比較的多く、瀬戸陶土層や群馬県板鼻累層下部の化石群のように約 15～21% の樹種が常緑広葉樹で占められる葉化石群も見られる (Ozaki, 1991)。

後期鮮新世から後期更新世最終間氷期まで（400～10 万年前）の本州中部周辺の温暖期の植物化石群は、暖温帯から亜熱帯に分布する植物が多い割に常緑広葉樹種が少ない。実際、常緑広葉樹種に富む植物化石群は約 50 万年前の温暖期にしか見られない。約 50 万年前の植物化石群は、大阪層群の Ma8 海成粘土層と横浜市 屏風ヶ浦層で見つかった常緑広葉樹の葉や種実を含む化石群のほか、中部-西日本各地の複数の地点でアカガシ亜属が優占する花粉化石群が報告されている。大阪層群の Ma8 粘土層ではアデク、マルバニッケイといった九州南部以南に分布する樹種に加え、ツクバネガシなどの常緑ガシ、イスノキが多く、屏風ヶ浦層ではタブ、ウラジロガシ、アラカシとともにブナ属 (*Fagus crenata* と *F. microcarpa* Miki) が多い。

一方、九州南部の後期鮮新世以降の化石フロラでは、全般的に、本州中部の化石群よりも常緑広葉樹種が多く含まれている。常緑カシ類、クス科、ツバキ科に富む後期鮮新世（約 300 万年前）重平フロラのほか、後期鮮新世から中期更新世までの多数の植物化石群で常緑広葉樹種が含まれる。

## 引用文献

- Ozaki, K. 1991. Late Miocene and Pliocene floras in Central Honshu, Japan. Bulletin of Kanagawa Prefectural Museum, Natural Science Special Issue. 244 pp.
- 棚井敏雅. 1989. 東アジアの第三紀植生の変遷. 第 3 回瑞浪シンポジウム講演要旨集, pp. 5-9. 瑞浪市化石博物館.
- 棚井敏雅. 1992. 東アジアにおける第三紀森林植生の変遷. 瑞浪市化石博専報 (19): 125-163.

## セッション 2 東アジア照葉樹林における菌類の分布とその特徴

### 東アジアの常緑ガシ林におけるハラタケ目菌類

本郷次雄 (滋賀大学名誉教授)

金城典子 (東京医科歯科大学教養部)

竹友直生 (明治乳業(株)ヘルスサイエンス研究所)

黄 年来・呉 経綸・林 津添  
(福建省三明真菌研究所)

シイ・カシなどいわゆる常緑ガシ類を主とした照葉樹林は、海外では朝鮮半島南部・中国中南部からヒマ

ラヤ中腹にのび、さらに東南アジアからニューギニアの山地に及んでいる。そしてこれら各地域の常緑ガシ林の林内に発生するキノコ類も共通したもの、もしくはたがいに近縁のものが多くみられる。かつて本郷はパプアニューギニア奥地の、海拔 1,700 メートルぐらいの常緑ガシ林を調査したことがあるが、優占樹種はシイ属 (*Castanopsis*) ならびにマテバシイ属 (*Lithocarpus*) で、ただ日本の場合と異なるのはナンヨウスギ属、タコノキ属、サトイモ科、木生シダ類などがまじり、また着生植物 (ラン科、アリ植物、シダ類など) が多いという点であった。そして林内にみられたキノコ類の大半は日本でなじみ深いものばかりであった。本郷が日本で新種として記載したカレバキツネタケ (*Laccaria vinaceoavellanea*)、オニフウセンタケ (*Cortinarius nigrosquamosus*) 及びニガイグチモドキ (*Tylophilus neofelleus*) をここで採集できたのは大きな驚きだった。

また近年、東南アジア地域から報告されたキノコ類が次々と日本で、そして多くは常緑ガシ林で採集されている。たとえばオニテングタケ (*Amanita perparata*)、カブラテングタケ (*A. gymnopus*)、チャオニテングタケ (*A. sculpta*)、クロニガイグチ (*Tylophilus nigropurpureus*)、モエギアミアシイグチ (*T. nigerrimus*)、ホオベニシロアシイグチ (*T. valens*)、アキノアシナガイグチ (*Boletellus longicollis*) などがあり、今後もますますその数は増えていくことであろう。また逆に、日本で記載された種類が国外の常緑ガシ林からも発見されることであろう。

演者らは 1995 年 8 月、日中合同で福建省三明市近郊の常緑ガシ林 (*Castanopsis*, *Quercus*, *Castanea*, *Pinus*, *Cunninghamia* などが混じった森林) において菌類調査を行ったが、乾燥ぎみでキノコの発生があまり良好とは言えなかったにしても、若干の分布上興味深い種類を採集することができた。それらのうち、東南アジアと日本の常緑ガシ林に分布することがすでにわかっていたものとしては、チャオニテングタケ、イロガワリキヒダタケ (*Phylloporus bellus* var. *cyanescens*)、アイゾメクロイグチ (*Tylophilus fumosipes*)、ヒメウグイスイグチ (*Pulveroboletus viridis*—アフリカにも分布)、キクバナイグチ (*Boletellus emodensis*)、アキノアシナガイグチ、オニイグチ属の一種 (*Strobilomyces mollis*?) などがあった。また本郷が日本で新種として記載したもので、中国にも分布することが判明したものとしては、アカヒダワカフサタケ (*Hebeloma vinosophyllum*)、クロアザアワタケ (*Xerocomus nigromaculatus*)、コゲチャイロガワリ (*Boletus umbriniporus*)、ヒナベニタケ (*Russula kansaiensis*)、ニオイコベニタケ (*R. bella*—Singer によれば *R. mariae* と同種という) などがあった。また熱帯～亜熱帯のシロアリ類の巣から発生するオオシロアリタケ (*Termit-*

*tomyces eurhizus*) や ヒメシロアリタケ (*T. microcarpus*) が採れたのは興味深かった。これらの採集品やさらに中国雲南などからの報告をも考慮すれば、東南アジア～中国中南部～日本に至る常緑ガシ林内の菌類フロラは一連のものである、ということができであろう。ただ一回の調査で資料不足の点も多々あるので、今後さらに調査を続行すべきと思っている。

常緑ガシ林のキノコ類は、シイ・カシ・マテバシイなどの類と外生菌根をつくったり、枯木、落葉、落枝を分解するなどしてこれらの樹木に緊密に結びついたものが多い。おそらく、常緑ガシ類に伴って氷河期以後しだいに北上し、日本の暖帯にまで分布域を広げてきたものと考えられる。そしてさらに、北限付近では同じブナ科の樹木を求めてクヌギ・コナラなどの二次林や、ときにはブナ・ミズナラなどの温帯林にまで適応していったとみられる場合もある。たとえばカブラテングタケは新潟県では温帯林で採集されているし、モエギアミアシグチは京都府や滋賀県ではアカマツ・コナラなどの二次林においても採集されている。また逆に、北端に位置する日本の常緑ガシ林では、北方から入り込んだと思われる種類も多数知られている。サクラシメジ (*Hygrophorus russula*)、コタゴテングタケ (*Amanita citrina*)、カバイロツルタケ (*A. vaginata* var. *fulva*)、アイタケ (*Russula virescens*)、ヤブレベニタケ (*R. rosacea*)、チチタケ (*Lactarius volemus*) などはそのような例であろうと思われる。

#### 台湾の照葉樹林帯におけるハラタケ目菌類相

周 文能 (台湾国立自然科学博物館)

台湾の照葉樹林帯における5年間の調査により、沢山の未知種を含む15科71属200種あまりの担子菌類ハラタケ目に属するキノコの種の発生を確認した。確認された科と属の数は、ヒラタケ科(3属)、アカヤマタケ科(1属)、キシメジ科(27属)、テングタケ科(1属)、ウラベニガサ科(1属)、ハラタケ科(5属)、ヒトヨタケ科(3属)、オキナタケ科(2属)、モエギタケ科(3属)、フウセンタケ科(10属)、イッポンシメジ科(1属)、スエヒロタケ科(1属)、イグチ科(10属)、オニイグチ科(1属)、ベニタケ科(2属)、アンズタケ科(2属)である。以上の調査から、台湾に産するハラタケ目種の半数以上が照葉樹林帯に発生し、この植生帯はハラタケ目の種数が豊富な地帯であることが明らかになった。また、ハラタケ目種の発生は降雨量と密接な関係があり、大多数の種は湿潤な時期(4～10月)、特に梅雨(5～6月)や台風(8～9月)の時期に多くの発生が見られた。また、テングタケ科、イグチ科、ベニタケ科などの外生菌根菌に属する種類は、以上の期間にブナ科森林に多く発生することが確認された。(訳: 吹春俊光)

#### 台湾の照葉樹林帯におけるチャワントケ菌類相

王 也珍 (台湾国立自然科学博物館)

演者による調査で、現在台湾島の照葉樹林帯から、*Leotiales* (ズキンタケ目) および *Pezizales* (チャワントケ目) に属する子囊菌類64種の発生が確認されている。そのうち、35種が新たに台湾新産として確認された種であり、また台湾および日本のみから知られる未記載種も含まれる。台湾のこの植生帯におけるチャワントケ類の普通種としては、*Diccephalospora ruforcornea*, *Lachnum brasiliense*, *Aleuria aurantia* ヒイロチャワントケ、そして *Galiella javanica*, などをあげることができる。講演ではスライドなどで台湾の照葉樹林におけるチャワントケ類の季節変化などを紹介する。あわせて、台湾と日本の照葉樹林帯におけるチャワントケ類の比較をおこない、いくつかの稀な種についても紹介する。(訳: 吹春俊光)

#### 日本から台湾にかけてのブナ科照葉樹林帯におけるアンモニア菌の地理的分布 —腐生菌と外生菌根菌の分布様式は異なるのか?—

吹春俊光 (千葉県立中央博物館)

周 文能 (台湾国立自然科学博物館)

李 松柏 (台湾大学植物学系)

堀米礼子 (東邦大学理学研究科)

鈴木 彰 (千葉大学教育学部)

菌(キノコ)の分散様式は、菌の栄養様式によって異なる。腐生的な生活をする腐生菌は、胞子等により遠隔地にも比較的容易に分散することができる。一方、マツタケに代表されるような外生菌根菌の場合、胞子の寿命が一般的に短く、また単独の菌糸片で樹木の根に感染する能力は弱く、既に菌根を形成した菌糸による感染で分布を拡大していく場合が多い。つまり、外生菌根菌の胞子が飛んでいったり、菌糸が散布されたりして増えることは考えにくく、多くの場合、外生菌根菌は地面続きに分布域を広げると考えられる。また外生菌根菌は、マツ科・ブナ科・カバノキ科等の樹木と共進化したと考えられており、菌の分布は共生する植物の分布とある程度重なると考えられる。以上のような理由で、腐生菌と外生菌根菌の分散方法はかなり異なっており、その分布様式もかなり異なっていると予想される。特に東アジア地域においては、東アジアの常緑ブナ科と共進化したと考えられる外生菌根菌「東南アジア要素」(本郷, 1978) が提唱されており、興味深い地域である。

アンモニア菌とは Sagara (1975, 1992) により発見された真菌類のなかの化学生態群で、土壌中の多量のアンモニア体窒素とアルカリ性の共存という条件のも

とで発生する菌群で、環境の攪乱後に侵入する非平衡系の菌群と考えることができる。自然条件下では動物の死体跡、哺乳類の排泄物跡などに発生し、実験的には多量の尿素肥料等で土壌を処理することにより発生させることができる。尿素施与をおこなった森林内の土壌では、処理後、最初に不完全菌やヒトヨタケ属 (*Coprinus*) などの腐生菌が発生する。その後、一般のキノコが発生する時期にワカサタケ属 (*Hebeloma*) などの外生菌根菌が発生する。つまり、尿素処理という攪乱条件によって発生するアンモニア菌を調査することにより、2つの栄養様式の異なったグループの菌を調査することが可能である。また腐生性のアンモニア菌は土壌を実験室内で培養することによっても得ることができ、一度に沢山の地点の土壌の菌フロアを調査することも可能である。一般の菌について、その分布等を詳細に調査することは、子実体の発生数や期間に限られることからたいへん困難なことである。しかし、このアンモニア菌は尿素土壌に、高頻度で、高い再現性をもって発生させることができるため、より綿密な菌フロアの調査が可能である。

以上のような理由で、演者らは1989年から1995年にかけて、千葉県をはじめとして、静岡県、宮崎県、沖縄県等の日本各地、そして台湾島のシイ・カシの照葉林で現地調査をおこない、また、採集した土壌の培養によりアンモニア菌相の調査を進めてきた。講演では、日本から台湾にかけての、腐生性のアンモニア菌と外生菌根をつくるアンモニア菌の分布図から、2つの栄養様式の異なった菌の分布様式が異なるのか、同じなのか、また、両者の分布域と常緑シイ・カシの照葉樹林帯の分布域との関連、などについて考察をおこなう。

#### 引用文献

- 本郷次雄. 1978. 日本産ハラタケ目の地理的分布. 日菌報 19: 319-323.
- Sagara, N. 1975. Ammonia fungi—A chemoecological grouping of terrestrial fungi. Contributions from the Biological Laboratory Kyoto University 24: 205-276, 7 pls.
- Sagara, N. 1992. Experimental disturbances and epigenous fungi. In Carrol, G. C. and Wicklow, D. T. (eds.), The Fungal Community, 2nd ed., pp. 427-454. Marcel Dekker, Inc., New York.

#### 東アジア照葉樹林における微小菌類相 —マツ林のリーフリター生息菌の分布からみた 照葉樹林域—

徳増征二 (筑波大学菅平高原実験センター)

大型の生物の生物地理学の研究が生物学の発展に大いに寄与したことは、ダーウィンやウオーレスの進化論の展開が生物地理学的な発見におおいに啓発された

ことから理解されよう。そして、生物地理学は区系地理の集大成という段階を経て、生物の系統分類学・進化学や生態学の研究と密接な関連を持ちながら発展し続けてきた。

生物の地理的分布研究の第一段階は、個々の種の分布圏を出来るだけ正確に把握し、分布図に表す事である。大型の動植物の場合、公表されたファウナやフロアに基づき個々の種の分布圏を調べ、分布図が製作される。そして、それを用いて分布パターンの把握、分布要素の抽出などより高度な研究へと進展してきた事は周知のごとくである。しかし、生物が小さくなるにつれて地域単位のファウナ、フロアを正確に把握することは難しくなり、地域単位の出現の有無に基づく種の分布図の信頼性も低くなる。

真菌類は生活の実体を目で見ることの出来ない或いは発見しにくい微小な生物群である。担子菌類や子囊菌類の一部は肉眼的な大きさの子実体を形成するが、こうした菌も子実体を除けば他の菌と同様生活実態を見る事は出来ない。また、一部植物病原菌は葉や茎に特徴的な病斑を表すことで存在を確認できるが病斑が現れない限り発見できない。加えて、真菌類は栄養体である菌糸体を根拠として種レベルの同定を行う事がまったく不可能である。このように真菌類は大型の動植物と同じ方法で生物地理学的な研究を行うことが難しい生物である。

しかし、例えば子実体の出現に基づく大形菌類のヨーロッパにおける分布図 (Lange, 1974) をみると担子菌類の多くが大形の動植物と同様、種ごとに独自の分布圏を持っていることが読み取れる。また、腐生性の微小菌類にも特定の地域や気候帯に発見例が集中する種や属があることは広く知られている。こうした事実は、散布体をきわめて広い地域に散布できるのにもかかわらず、微小菌類が担子菌類同様、しっかりした分布パターンを持っている可能性を示唆している。そして、微小菌類の個々のコロニーの寿命はきわめて短いので、広域的な分布パターンは地史的な影響を余り受けず、現在の気候の影響をもっとも強く受けていると考えられる。しかし残念なことに個々の種の広域的な分布に関する情報は、研究方法すら確立されていない現状を反映して断片的かつ曖昧である。

腐生性微小菌類の広域的な分布を研究する時に考慮しなければならない重要な特徴に基質嗜好性がある。菌類の分布の第一義的制限要因は利用できる基質 (substratum) の分布である。腐生菌類は原則として様々な植物や動物の遺体を利用できるが、基質によって出現頻度が異なる傾向がある。例えば、モミの新鮮な落葉に普通に見られる種が混在するマツの落葉では低い頻度でしか出現しない、あるいは同所的に存在するモミの小枝からは殆ど発見できないといったことは決して珍しく無い。この現象が起こる原因は複雑であ

るが、腐生性の菌類のもつこうした特徴を基質に対する嗜好性（基質の選択制といってもよい）と呼んでいる。従って、腐生性の微小菌類の広域的な分布を調べるためには広域に分布する基質を選ぶ必要がある。

マツ属樹木は北半球の熱帯から寒帯まで連続的に分布しており、その落葉や枝などは微小菌類の広域的な分布調査を行う基質としての条件を満たしている。特に0層の主な構成者である落葉（リーフリター）は通年落葉するという若干扱いにくい点があるものの、分解がゆっくりで0層中に分解段階に対応した亜層が発達し、その層に対応した菌類群集を容易に調査できるという長所を持っている。この性質を利用し基質分解とその上で起こる菌類相の変化（菌類遷移）の研究対象として最も多く用いられ、マツの落葉上で起こる菌類遷移は基質上の菌類遷移の中で最も詳しく調べられている。また、この遷移に参加する腐生菌類はマツの樹種に対する嗜好性があまり認められていない。こうした点が気候帯間などマクロなスケールの分布研究の基質として適している。さらに、マツの落葉は菌類の分布研究で最も困難な資料を採取した時点で活動中の種を知ることができる基質である。すなわち、現在最も効率的に活動中の種を調べる事の出来る方法、洗浄法と表面殺菌法を用いるのに適した形状や大きさの葉を持つ樹種が多い。

微小菌類を研究する者にとって、東アジアの照葉樹林帯は樹木一つ取り上げても極めて多様で、どの樹種に焦点を絞って研究するか極めて難しい地域である。従って、現段階で照葉樹林帯の微小菌類相の特徴を示すことは不可能に近い。そこで、演者は日本国内の照葉樹林域を含む276地点から採取し調査したマツ落葉上の菌類相に基づき微小菌類の分布図を作成し、主な種の分布パターンの比較を通して本邦の照葉樹林域の微小菌類相の特徴を考察することにする。

#### 引用文献

Lange, L. 1974. The distribution of macromycetes in Europe. A Report of a Survey Undertaken by the Committee for Mapping of Macromycetes in Europe. Dansk Botanisk Arkiv 30: 1-105.

### セッション3 東アジア照葉樹林の植生構造

#### 東アジアの植生構造

##### 大沢雅彦（千葉大学理学部）

マクロスケールの植生分布が気候要因、とくに温度と降水量によって支配されていることは Humboldt や Griesebach 以来周知のことであるが、この対応関係は群系単位、すなわち相観（生活型）に基づいてとらえられている。しかし、どのような気候要因によ

って生活型の何がどのように決まっているのかについてはまだ整理が足りない。葉の特性一つをとってみても、大陸東岸夏雨型の湿潤アジアの植生を特徴づけている照葉樹は亜中形葉で薄く、対応する西岸の乾燥地中海地域の硬葉樹は小形葉で厚い。地中海気候では野火、乾燥、高温、降雨の不確かさ、栄養塩不足などさまざまな要因に対する総合的な適応が小形硬葉を淘汰し収斂進化をもたらすことが明らかになっている (Mooney & Dunn, 1970)。

乾燥の影響を除いた植生構造がみられる湿潤な東アジアの常緑広葉樹林の成帯分布についてみると、照葉樹林の温暖側に分布する熱帯低地林は葉はより大きい中形葉、反対の寒冷側に分布する上部山地林は小形葉で小さい (Grubb, 1977)。乾湿だけでなく、冷暖の傾度によっても葉のサイズが変化するのである。熱帯山地では常時低い恒温にさらされ、雲霧に覆われることが多く、過湿で蒸散があまり起こらない、日射は UV-B が強いといった特殊な環境であり、森林限界も平均気温 6°C 程度はあって小形葉の常緑広葉樹林が分布できる (Ohsawa, 1990)。それに対して、同じように小形葉ないし亜中形葉が卓越するが、亜熱帯・暖温帯の低地では夏は熱帯並の高温となり、常緑樹はそのまま生活し、葉がダメージを受けない程度の低温の冬は半分休眠して耐える。興味深いのはこの亜熱帯・暖温帯では小形葉と亜中形葉は一個の植生帯の内部で立地的、階層的、遷移的にすみ分ける傾向があり (Ohsawa, 1991)、小形葉と亜中形葉が植生帯として標高の上下にすみ分けている熱帯山地とは群落的なレベルでみたとき、その共存の仕方が異なっている。

日射（温度）と相対湿度、葉の境界層抵抗との関係から森林の階層と環境傾度に対応した最適リーフサイズが求められる (Chiariello, 1984)。単純なモデルでは森林では下層ほど葉が大きい傾向があるとか、ギャップパイオニアでは葉が大きいといった結果が得られている。他方、森林では中層で最も葉が大きく、上層と下層の両方に向かって葉のサイズが小さくなるという結果も得られている (Givnish & Vermeji, 1976)。いずれにしても葉の特性がこれまでに分かっている環境要因のいずれかによって一義的に決まっているわけではないことは確かである。そこで気になるのは、それぞれの森林あるいはその内部での立地的、階層的、遷移的なギルドを特徴づける特定の系統的分類群があるという事実で、そのことはこうしたギルドには系統的な制約も同時に働いていることを示している。日本の照葉樹林を含めた亜熱帯・暖温帯の常緑広葉樹林のうち中生的な立地では亜中形葉のブナ科、クスノキ科などが林冠で卓越する。小形葉はヤブコウジ科、ハイノキ科、モチノキ科、ツバキ科などが主体で、先駆相、林の下層、乾燥しがちで、やせた立地などで卓越する (Ohsawa, 1993)。系統群にともなう制約が群落的特

性に反映されている。また、taxon cycle すなわち系統群の生態学的特性がその系統群の過去から現在までの分布地理学的変遷にも対応していることからすると、地球スケールでの植生の時空間的なパターンの成立や変遷を考える上で現在の地球環境要因だけを考慮して予測できるものではないことは当然のことかもしれない。現在の環境と系統を考慮に入れた成因論的解明が植生の進化地理生態学的、すなわち時空を通じた植生の生態学的挙動の解明へとつながることが期待される。

#### 引用文献

- Chiariello, N. 1984. Leaf energy balance in the wet lowland tropics. In Medina, E., H. A. Mooney and Vazquez-Yanes (eds.), *Physiological Ecology of Plants of the Wet Tropics*, pp. 85-98. Dr. W. Junk, Dordrecht.
- Givinish, T. J. and G. J. Vermeji. 1976. Sizes and shapes of liane leaves. *American Naturalist* 110: 743-778.
- Grubb, P. J. 1977. Control of forest growth and distribution on wet tropical mountains: with special reference to mineral nutrition. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 8: 83-107.
- Mooney, H. A. and E. L. Dunn. 1970. Convergent evolution of Mediterranean-climate evergreen sclerophyll shrubs. *Evolution* 24: 292-303.
- 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. Forest pattern along hierarchical habitat gradients in east Asia. *Biology International (IUBS) (Special issue on Symbiosphere: Ecological Complexity for Promoting Biodiversity)* 29: 30-36.

#### 熱帯山地の照葉樹林について

一ボルネオ島キナバル山の熱帯山地降雨林を中心にして一

北山兼弘 (森林総合研究所海外  
森林環境変動研究チーム)

東南アジア (ニューギニアを除く) には、マレー半島、スマトラやボルネオに広大な脊梁山脈がある。また、ジャワ、セレベス、フィリピンにも孤立した若い火山が多く見られる。これらのうち、比較的古い土地を持ち、気候的に森林限界を越える山はボルネオのキナバル山 (4101 m) が唯一である。このキナバル山を例にとり、中腹に見られる熱帯山地降雨林について検討する。

湿潤熱帯では、月平均気温の年較差が低いことが知られている。湿潤な山岳では日最高と日最低気温の較

差は標高を関数として直線的に減少するから、この較差の少ない温度環境はさらに山の斜面に沿って強まることになる。Ohsawa (1995) は、温帯では冬の月平均気温が低くても夏期にもたらされるエネルギー量が多く、それと比較して、熱帯山岳では季節変化が少ないため最寒月の平均気温で期待されるよりも年間の総エネルギー量は少ないことを指摘している。キナバルを例にとると、樹木限界付近 (3780 m) での日最低気温の年平均は 4.8°C で、寒さで日本の四国南部の暖温帯に相当するが、吉良の温量指数 (WI) では約 15 になり亜寒帯の上限に相当する。この差違 (温量対平均最寒気温) には、年較差ばかりでなく、振れの少ない日較差も明らかに効いている。温量的に見ると、キナバルの標高 1200/1300 m から 2800 m までが暖温帯 (WI=180 から 85) に相当する。

高緯度の暖温帯とキナバルの中腹を比較すると、温度環境ばかりでなく、湿度にも大きな違いがある。キナバルでは、中腹を雲がとりまくので (雲霧帯)、気温減率で期待されるよりも大気飽差が減少し、土壌の水ポテンシャルも低い、非常に湿った環境になる。雲霧帯は標高 1200 m 付近から上にあるが、雲の頻度や分布の極大は 2000 m から 2800 m 付近にあると思われる。また、雲の被覆により光量子量も日射量も減少し、雲の極大の部分では低地の 60% 程度になる。中腹 (1200 から 2800 m) では、気温の低下や過湿のため、表層に有機物が厚く堆積し、下層に溶脱層を持つ有機土壌あるいはポドゾル土壌が広く形成される。従って、キナバルの中腹は、高緯度の暖温帯照葉樹林とは極めて対照的な環境にあると言える。

胸高直径 10 cm 以上の樹木の高度分布を緩傾斜で見ると、標高 1200 m, 2000 m, 2800 m, 3400 m 付近に分布の上下限の集中する点が見い出され、ここで樹冠木の種組成が変化する。植生帯をこれらの標高点に基づいて区分すると、低地降雨林帯 (1200 m 以下)、山地降雨林帯 (1200 m から 2800 m まで)、熱帯亜高山帯 (2800 m 以上樹木限界まで) となる。これらの植生帯は温量で分けた気候帯にもうまく合致し、山地降雨林帯が高緯度の暖温帯に相当する。熱帯亜高山帯を降雨林帯としないのは、雲の上限を抜け乾燥が効いてくるためである。山地降雨林帯はこのように高度幅が広いが、2000 m 付近で上部と下部に分けることができる。ここでの種組成変化は、温度の低下の他に、雲霧の極大が 2000 m 以上に現れることと関係している可能性がある。植物地理的要素で見ると、組成的にも構造的にも *Shorea* をはじめとする熱帯低地要素の多くが 1200 m 付近で抜け落ちて、山地降雨林帯が始まり、*Dacrycarpus*, *Phyllocladus* や *Leptospermum* のようなオーストララシア要素が 2800 m で量的に増加して、それが終わる。属や科と言った高次の分類群で見ると、山地降雨林帯だけに結びついた樹冠木の要素

は *Adinandra*, *Illicium*, *Olea*, *Ascarina* など比較的少ない。樹冠を優占し、かつ山地帯だけに結びついた属や科はほとんど無い。山地降雨林帯で下部・上部を通じて優占する属は、*Eugenia* (= *Syzygium*), *Lithocarpus*, *Magnolia* などがあり、下部では *Palaquium* などもあげられる。これら要素は標高に従って同属種に分化し、parapatric に分布することで、異なった植生帯に適応したしたものと思われる。*Eugenia* は優占度と同属種の種多様性の面で最も重要な要素である。これらの属は、熱帯では山地に特有な要素と誤解されることが多いが、全て低地帯と共通した要素で、低地でも属の相対優占度は *Shorea* に次ぐほど高い。その他、暖温帯との共通要素として *Schima* や *Rapanea* (= *Myrsine*) があるが、これらは熱帯亜高山帯にも分布する。キナバルの下部山地降雨林は、*Shorea* のような低地要素が抜け落ちると言うものの、まだ多くの低地熱帯要素を含んでおり (*Aglaia*, *Knema*, *Palaquium* など)、加えて量的には少ないが *Agathis*, *Dacrydium*, *Dacrycarpus* などのオーストララシア系の針葉樹が混生し、相観的に日本の照葉樹林とは異なる。上部山地降雨林は、雲霧帯と重なってコケや維管束植物の着性植物が多く、低木層では *Racemobambos* のタケが密生するなど、これも日本の照葉樹林とは相違点が多い。

マレー半島では、3000 m に達する山は無いが、植生帯構造はキナバルと基本的に似ている。上部・下部山地帯の分化は顕著でなく、山頂部に雲霧林とイヌマキ科針葉樹林が混成するような形で存在する。ケリンチ山 (スマトラ) やバングランゴ山 (ジャワ) では、若い火山のためか、樹木限界がキナバルと比較して 1000 m も降り、山地降雨林は *Schima* が優占し、キナバルに見られる *Dacrycarpus* 針葉樹の熱帯亜高山帯が欠けるなどの相違がある。

以上、キナバル山の植生帯は、高緯度山岳で植物地理的に異なった要素が標高を違えて形成する植生帯構造とは対照的で、低地から熱帯亜高山帯に幅広く分布する要素が核になっていると考えた方が実態に近い。山地降雨林は、低地要素が抜け落ちて、オーストララシア系の要素が増えるまでの高度にある森林と解釈できる。田川 (1982) や Ohsawa (1995) のように、熱帯亜高山帯を上部山地帯あるいは照葉樹林帯としても広義に解釈できよう。しかし、それは乾燥が効いている点と *Dacrycarpus* 針葉樹林 (あるいは針広混交林) となる点で、その下の真の山地降雨林帯とは若干異質と言える。

#### 引用文献

- 田川日出夫. 1982. 植物の生態 (基礎生物学シリーズ 12). 270 pp. 共立出版, 東京.  
Ohsawa, M. 1995. Latitudinal comparison of altitud-

inal changes in forest structure, leaf-type, and species richness in humid monsoon Asia. *Vegetatio* 121: 3-10.

#### 台湾の照葉樹林

謝 長富 (台湾大学植物学系)

台湾でみられる照葉樹林の主なタイプは、*Ficus-Machilus* 型および *Machilus-Castanopsis* 型、*Quercus* 型の 3 タイプである。各タイプの植生構造と種組成を調べ、相互に比較するために、1-3 ha の永久調査区を 4 ヶ所; Nanjenshan: 台湾南部, 標高 250 m, Wanliteshan: 台湾南部, 標高 340 m, Lopeishan: 台湾北部, 標高 1300 m, Peitungyueshan: 台湾中部, 標高 2050 m, に設置し、胸高直径 1 cm 以上の個体について種の同定と測定を行なった。

出現種数は、低地の調査区で 107-118 種と高く、Peitungyueshan の調査区で 51 種と最も低かった。林冠高は Wanliteshan の調査区で最も低く 5-15 m, Peitungyueshan の調査区で最も高く 30-40 m であった。樹木の密度は 3500-12885 (幹数/ha) の範囲にあり、Wanliteshan の北東向きの風上側斜面で最も高かった。胸高断面積合計は Nanjenshan で最も小さく (37 m<sup>2</sup>/ha), Peitungyueshan で最も大きかった (80 m<sup>2</sup>/ha)。

Nanjenshan では、最も優占していた科は、Rubiaceae Euphorbiaceae, Meliaceae, Moraceae, Lauraceae であった。種の重要値 (IV) からみた優占種は *Bischofia javanica* と *Dysoxylum kuskusense*, *Ficus benjamina*, *Laportea pterostigma*, *Aglaia elliptifolia* であった。この林は相観および構造の両面で、熱帯林に類似した点があった。Wanliteshan では、最も優占していた科は、Fagaceae と Aquifoliaceae, Theaceae, Illiciaceae, Lauraceae であった。残りの 2 地点では Fagaceae と Lauraceae, Theaceae の 3 科が主な優占科であった。

TWINSPAN による植生分類と間接傾度分析によって、各調査区内および調査区間の植生の違いを決定している主な要因は標高、地形、季節風、および程度は劣るが攪乱であることが明かとなった。

(訳: 原 正利)

#### 日本~台湾の照葉樹林帯における微地形と植生構造 I. 微地形と樹木の分布

原 正利・平田和弘・大野啓一・藤原道郎  
(千葉県立中央博物館)  
謝 長富 (台湾大学植物学系)

本研究の目的は日本~台湾の照葉樹林帯において、尾根から沢に至る斜面傾度の中での植生分化の基本的

なパターンと、その地理的な変化を明かにすることである。ひとつの地域の中でも、さまざまな空間スケールにおいて、植生は地形のパターンに対応したモザイク的なパターンを示すのが普通であるから、比較にあたっては、対象とする地形と植生のモザイクの空間スケールに配慮し、各地域から同質の部分抽出し、比較する必要がある。そのため、本研究においては、中地形スケールでみれば丘陵地もしくは小起伏の山地を対象地域を限定し、50 m~100 m ほどの長さの斜面において、尾根から沢にいたる帯状区(幅 15 m~25 m)を設置して植生と地形に関する調査を行った。各調査地は標高的には 140 m~470 m の範囲にあり、照葉樹林帯を垂直的に上部のカシ帯と下部のシイ帯に二分する見方からすれば、いずれもシイ帯に入る。調査地は宮崎、奄美大島、徳之島、沖縄本島、西表島、台湾北部(坪林)、台湾南部(南仁山)の7地点で、これに房総半島における Sakai & Ohsawa (1993, 1994) のデータも加えて各地域の比較を行う。本報告(I. 微地形と樹木の分布)においては、毎木調査(樹高 2 m 以上の個体)のデータに基づき、斜面内での各構成種の分布と微地形との対応関係に話の焦点を絞る。

各調査区の種組成を概観すると、調査区に出現した常緑広葉樹は宮崎~坪林間では 50 種前後で大差ないが、南仁山では 64 種と多く、逆に房総半島では 30 種以下と少なかった。一方、落葉樹の種数は房総半島で他の地点と比べ著しく大きく、この為、総出現種数は、むしろ大きい傾向にあった。次に森林の優占種となることの多いブナ科とクスノキ科の種数をみると、まず、ブナ科は宮崎と台湾で多く、中間の南西諸島で少なかった。クスノキ科については、高木性の種に限ると、台湾で多かった。また西表島や台湾ではクワ科(*Ficus*)やトウダイグサ科、ノボタン科の各科に属する種が、それぞれ数種ずつ見られたことも特徴的であった。

調査区内の地形については、田村(1974, 1987)の方法に準拠し、傾斜変換線と微地形要素の分布に着目して微地形を区分し、構成種の分布との対応を調べた。その結果、下部谷壁斜面の上縁を境界として、上側(上部斜面と呼ぶ)か下側(下部斜面と呼ぶ)のいずれかに分布の偏る例が、多くの種、多くの地点で認められた。この境界線は、解析前線(波多野, 1986)と呼ばれる線にほぼ相当する。

次に各種の、上部斜面および下部斜面への分布の偏りを 2 項検定により判定した。その結果、いずれの地点においても、種数の点で、上部斜面に偏ると判定された種の方が、下部斜面に偏ると判定された種よりも多かった。上部斜面に偏る種は、いずれの地点においても科や属の面からも多様で、ツバキ科(*Camellia*, *Cleyera*, *Eurya*, *Ternstroemia*, etc.) やモチノキ科(*Ilex*)に加え、ブナ科(*Castanopsis*, *Quercus*)やクスノ

キ科(*Beilschmiedia*, *Machilus*, *Neolitsea*, *Cinnamomum*)、ヤブコウジ科(*Myrsine*)、アカネ科(*Randia*, *Tricalysia*, etc.)、ホルトノキ科(*Elaeocarpus*)、フトモモ科(*Syzygium*)、ハイノキ科(*Symplocos*)、ユズリハ科(*Daphniphyllum*)、シキミ科(*Illicium*)、ウコギ科(*Dendropanax*)、クルミ科(*Engelhardtia*)、イヌマキ科(*Podocarpus*)などを含み、高木から亜高木、低木にいたるさまざまな生育型の種を含んだ。一方、下部斜面に偏る種は、ブナ科(*Quercus*)やクスノキ科(*Machilus*)、ヤブコウジ科(*Ardisia*)、モチノキ科(*Ilex*)、ハイノキ科(*Symplocos*)、アカネ科(*Wendlandia*, *Lasianthus*)、ミツバウツギ科(*Turpinia*)、ミズキ科(*Aucuba*)、クワ科(*Ficus*)、トウダイグサ科(*Bridelia*)、ノボタン科(*Blastus*, *Astronia*)などで、上部斜面に比べると科や属の面でもやや貧化し、かつ上部斜面とは異なる分類群の種を含んだ。個体数が少なく有為な結果は得られなかったが、落葉樹種の多くも下部斜面に分布した。生育型の点からは、一部の高木種を除くと低木種が多く、森林の中間層を形成する亜高木種が少なかった。

次に、胸高断面積から見た各調査区の優占種と、その斜面内での分布について検討した。まず宮崎では、上部斜面を中心にスダジイとタブノキ、イスノキ、ウラジロガシ、モミの大径木が分布域をずらして生育し、下部斜面にはイチイガシの大径木が生育して、斜面全体では多種優占の状態となっていた。奄美大島~西表島の南西諸島は優占種の面で単純化している点に特徴があり、奄美大島を除く各島では、オキナワジイとオキナワウラジロガシが、それぞれ上部斜面と下部斜面にすみわけ的に分布し、優占種となっていた。ただし、オキナワウラジロガシの分布は、上部斜面の一部(上部谷壁斜面や谷頭凹地)に及ぶことが多く、イジュやイスノキが上部斜面の優占種に加わることもあった。台湾では、再び寡占的な優占種が見られず、優占種がはっきりしない状態となり、特に南仁山ではその傾向が著しかった。上部斜面ではタカサゴシイやカシ類をはじめとする多様な種が優占し、下部斜面を中心にオオバタブやシナクスモドキといったクスノキ科の大木が生育する点が特徴的であった。また南仁山ではノボタン科の *Astronia* が下部斜面で優占していた。

以上のように、解析前線を境として斜面の上部と下部では、分布する種群に違いがあり、植生が異なっていることが、各地の照葉樹林で明かとなった。地理的な変化という点からは、房総半島、九州、南西諸島、台湾北部、台湾南部の各地域で、上部斜面と下部斜面、それぞれの種群の種構成や優占種、生活形などに違いがあることが明かとなった。その原因としては、緯度の変化に沿った温度環境の変化に加え、各地域の地史の違いに起因する植物相の違いも大きいと考えられる。

## 引用文献

- 波多野誠一. 1986. 山地の地形分類の考え方と可能性(要旨). 東北地理 38: 87-89.
- Sakai, A. and M. Ohsawa. 1993. Vegetation pattern and microtopography on a landslide scar of Mt. Kiyosumi, central Japan. Ecological Research 8: 47-56.
- Sakai, A. and M. Ohsawa. 1994. Topographical pattern of the forest vegetation on a river basin in a warm-temperate hilly region, central Japan. Ecological Research 9: 269-280.
- 田村俊和. 1974. 谷頭部の微地形構成. 東北地理 26: 189-199.
- 田村俊和. 1987. 湿潤温帯丘陵地の地形と土壌. ペドロジスト 31: 135-146.

## 日本～台湾の照葉樹林帯における微地形と植生構造 II. 林床植物の生育特性と分布パターン

大野啓一・原 正利・平田和弘・藤原道郎  
(千葉県立中央博物館)  
謝 長富(台湾大学植物系)

種は生活様式が体现されたものであり、いろいろな地域や立地の森林の種組成を把握し、相互に比較することによって、組成的な類縁関係ばかりでなく、環境条件が植物集団にもたらした生活様式の変化を窺い知ることができる。林床植生には群落の構成種の大部分が現れるが、これまで胸高以上の木本社会に比べて十分に調査されてこなかった。そこでここでは、日本本土～琉球～台湾という地理的(気候的)傾度と、尾根～谷という地形的傾度の中で、林床植生の種組成や構造がどのように変化し、さらに、草本(ここでは茎が肥大や木化しない植物を言う)の生活様式にどのような変化がみられるのかを述べる。

調査地は、本報Iの、台湾の低地(南仁山と坪林)、西表島、沖縄本島、徳之島、奄美大島、宮崎の7ヶ所に、台湾の山地(羅培山、標高1100 m)を加えた8ヶ所である。各調査区を5 m×5 mの小方形区に分けて、小方形区ごとに出現したすべての種をリストアップし被度を記録した。結果はおおよそ以下のようであった。

琉球と台湾の低地の照葉樹林は、林冠の主要構成種は異なるが、林床ではオニクラマゴケ、リュウビンタイ、リュウキュウリミノキ、シロミズ、アオノクマタケラン、シラタマカズラ、シシアクチ、ボチョウジ、フカノキ、ヒリュウシダ、モクダチバナ、ヨゴレイタチシダ、アリモリソウ、トキワヤブハギ、オニヘゴなど多数の種が共通しており、種組成に高い類似性が認められた。台湾の調査区に出現したシダ植物の86-94%は日本にも分布する種であることなどからみて、林床の主要構成種が高木種に比べて広域分布であるため、このような傾向が生じたと考えられる。と

くに台湾の低地と沖縄・西表とは、林床で被度・頻度とも高いオニヘゴ、リュウビンタイ、アオノクマタケラン、シシアクチ、リュウミノキ類等が共通しているために、林床景観にも類似がみられた。一方、台湾の低地にはホソバノキミズ、トウなどの特有な要素もみられた。また、台湾の山地と九州とはイズセンリョウ、オオキジノオ、リュウミノキ、フユイチゴ、ツクバネガシ、カンザブrouノキ、アオキ、アオガネシダが共通しており、そのいくつかは房総にまで達しているのも興味深い。

林床の植被率をみると、斜面下部や谷で高く、斜面上部や尾根で低い傾向があった。台湾では琉球以北より全体的に植被率が高かった。高い植被率はオニヘゴやリュウビンタイ、ホソバノキミズといった大型の草本・低木種の生育によってもたらされていることが多かった。とくに台湾低地では谷筋にホソバノキミズ優占、斜面に大型シダ優占が顕著であった。台湾では他にもランダイミズ優占、*Pellionia arisanensis* 優占(山地)の林床(キミズ型林床; 鈴木時夫, 1952)が一般的である。琉球以北ではキミズ類は優占せず、また徳之島・奄美以北では大型シダが生育しなくなるか生育がきわめて限定的(谷筋やギャップなど)になった。また一地点では、斜面の上部ほど大型シダは少なくなった。このため、地理的傾度、地形的傾度に沿って(北部ほど、斜面上部ほど)、林床は疎開してくる。これら大型種がみられない斜面上部や奄美以北の林床では、中小型の草本(コバノカナワラビなど)や木本種が比較的疎な林床を形成していた。

また草本種は、種数・比率とも斜面の下部で多く、上部で少ない傾向がみられた。台湾では琉球以北よりも草本の種数・比率とも大きかった。すなわち、草本種の多くは谷や斜面下部に結び付いた種であり、木本種の稚樹は斜面～尾根生である。草本は種数、優占度とも谷に優勢な生活形だといえる。但し、このような傾向は夏緑林でも知られているので、照葉樹林の特徴とはいえない。

調査区の林床に出現したシダ植物・種子植物の総数は、112種(奄美)～173種(羅培山)であった。宮崎では約1/4の種が夏緑種であったが、琉球と台湾では夏緑種は10%以下とみられる。林床出現種のうち、草本種は39種(沖縄)～89種(羅培山)で、林床構成種の30～50%を占めた。草本種の過半数(53～63%)はシダ植物であった。シダ植物以外では、単子葉植物が多かった。夏緑林と比較して照葉樹林は、双子葉草本が少なく、シダと単子葉が多いのが特徴といえよう。

琉球～台湾で2調査区以上に出現した草本性種子植物(30種)と、房総の照葉樹林の代表的草本性種子植物(10種)とを比べると、生育様式に異なる点が認められた。琉球以南の草本の約2/3は地上茎を伸ばす

種であり、調査を行なった冬季でも多くの種の生長点は地上にある(地表植物 Ch)。その中には茎の基部がほふくして発根する種(Decumbent; サツマイナモリなど)も多い。葉は卵形〜披針形で葉質の薄い種が多い。これに対して房総の照葉樹林の草本種の80%はロゼット形(根生葉のみ、生長点は地表下)であり、葉が線形で葉質の厚い種が多かった(ジャノヒゲなど)。房総の谷筋(夏緑林)には地上茎をもつ草本が多いが、これらはみな夏緑種で茎はほふくせず冬に枯れる。琉球以南の照葉樹林にみられる草本は、地表植物・Decumbent・薄質葉の種が多いのが特徴である。

以上のように、台湾と琉球の林床は組成的には類似しているが、林床草本では、地形的傾度(谷→斜面→尾根)に沿って大型種の衰退と種数の減少がみられ、地理的傾度(台湾→琉球→日本)に沿っても、大型種の衰退や、地上茎の消失・葉の厚質化が認められる。このような草本の分布パターンや生育様式の変化は、寒さや乾燥といった気候条件、立地条件の違いによってもたらされたと考えられる。

#### 引用文献

鈴木時夫. 1952. 東亜の森林植生. 137 pp. 古今書院, 東京.

#### 東アジアにおける照葉樹林の種組成構造

藤原一繪 (横浜国立大学環境科学研究センター)

東アジアの照葉樹林は、世界の常緑広葉樹林と比較して、北米東部とともにタブノキ属優占林を有するという点で特徴づけられる(Fujiwara & Box, 1995)。種類組成的に見ると、日本列島(小笠原を別として)から韓国まで、常緑広葉樹林は多くの共通種で構成されている。中国とはアラカシ、シラカシ、タブノキ、マンリョウ、ヒロハミミズバイ、ミミズバイなど同種を持つ林分が見られるが、多くの中国固有種があり異なる。小笠原諸島は、本島や沖縄との共通種が極めて限られ、殆どないと言っても過言ではない。島嶼として独立した森林構成種を有している。

一般に常緑広葉樹林域の亜熱帯林域では、クスノキ科の種群が豊富である。しかし、同じアジア内でもクスノキ科を高木層に優占種として持つ林分は、中国や日本の内陸部暖温帯林では見られない。まさにカシ林(evergreen *Quercus*)やシイ林(*Castanopsis*)が中心となる林分を形成する。四川省(鍾, 1988)や雲南省の亜熱帯林ではクスノキ科とブナ科樹種の混生林がみられる。日本列島では、高木種を形成する種群は限られており、ブナ科の常緑カシ(*Quercus*)、スダジイ、コジイのシイ属(*Castanopsis*)、クスノキ科のタブノキ、ホンバタブ、沖縄ではツバキ科のヒメツバキ、ホルトノ

キ科のホルトノキ、ヤマモモ科のヤマモモが生育する。これらの属は、熱帯山地林の構成種でもあり、ホルトノキ属は熱帯平地林、特にニューギニアよりオーストラリアの熱帯平地林の高木層構成種にもなっている。またアフリカのケニア山では、樹木限界付近に生育する *Podocarpus* 林に接する常緑広葉樹林の構成種にクスノキ科の *Ocotea*、モチノキ科の *Ilex* が高木構成種を形成している。特に沖縄と那国島で高木林を形成しているクスノキ科のアカハダグス属(*Beilschmiedia*)は、東南アジアの熱帯山地林よりケニア山、ブラジルサンパウロ南部の高木林を形成しており、亜熱帯林の高木属の地理的共通性が認められる。低木ではヤブコウジ科のツルマンリョウ属(*Myrsine*)、ヤブコウジ属(*Ardisia*)、アカネ科のボチョウジ属(*Psychotria*)が共通している。東南アジア以外の熱帯平地林では、日本の照葉樹林との共通属は認められない。

照葉樹林の語源となった、スペイン領に属するカナリー島では、ブナ科植物は全く分布せず、クスノキ科の *Ocotea* がインドタブ(*Persea indica*)と共に高木層を形成する常緑広葉樹林が、火山島の雲霧帯に分布している。*Ocotea* はケニア山の常緑広葉樹林の高木層をも形成している。クスノキ科の *Ocotea*・*Persea* 林より照葉樹林の語源が記載された。

#### 1. 日本列島の常緑広葉樹林

日本列島の常緑広葉樹林は、その種組成より本州、四国、九州、奄美、沖縄から韓国に共通するスダジイ、タブノキ、アカガシ、アラカシ、ウラジロガシ、イチイガシ他が共通するヤブツバキクラスとしてまとめられる。沖縄ではオキナワウラジロガシ、アマミアラカシにカシ類は変わるが、スダジイ、タブノキは共通である。沖縄から四国、九州、本州の海岸にかけては、ヤブコウジ科のタイミンタチバナ、イズセンリョウ(沖縄はシマイズセンリョウ)、センリョウ科のセンリョウ、シダ植物のホンソバカナワラビやコバノカナワラビが、海岸沿いに北上する。これらの種群は韓国沿岸部の常緑広葉樹林と全く共通である。そのうちヤブニッケイ、カクレミノ、カゴノキ、ネズミモチ、モチノキ、ヒサカキ、テイカカズラ、マルバノシャリンバイ、ツルグミ、トベラは、済州島および韓半島沿岸部に共通しヤブコウジ・スダジイ群集およびホンソバカナワラビ・スダジイ群集にまとめられる。韓半島ではアカガシ、シロダモ、ヤブツバキ、チャノキ、ヒサカキ、キツタ、カブダチジャノヒゲ、テイカカズラが常緑広葉樹林北限域で、イヌシデ、アカシデ、ケヤキと混生している。済州島内陸部の低地谷部沿いでは、アラカシ、イチイガシ、スダジイ、ウラジロガシの混生林もホンソバカナワラビを伴い分布しているが、ホンソバカナワラビ・スダジイ群集にまとめられる。

#### 2. 沖縄・奄美の常緑広葉樹林—東南アジアとの共通性

沖縄の常緑広葉樹林の低木構成種は、東南アジアの熱帯多雨林と一部共通する属や、熱帯山地林（亜熱帯林）との多くの共通属を有する。ポチョウジ属 (*Psychotria*)、ヤマヒハツ属 (*Antidesma*)、アデク属 (*Syzygium*)、ツルアダン属 (*Freycinetia*)、キンキジュ属 (*Pithecellobium*)、ルリミノキ属 (*Lasianthus*)、ツルマンリョウ属 (*Myrsine*)、ヤブコウジ属 (*Ardisia*) 他多い。

沖縄や奄美の隆起珊瑚礁や石灰岩上の森林は、現在二次林が多いが、他地域と同様シイ属を欠き、熱帯海岸林構成種のトウトルモドキ、グミモドキ、クロヨナ、ゲッキツ、タイワンウオクサギ、クスノハガシワなどを有する。さらに本州の常緑広葉樹林からの共通種ヤブニッケイ、タブノキ、トベラ、イヌビワ、ネズミモチなども混生している。隆起珊瑚礁や石灰岩上はアルカリ性で乾燥しやすく、厳しい立地のため、生育種が限られ熱帯海岸性種群に生育可能なスペースを与えていると考えられる。

### 3. 小笠原一島嶼植生としての種分化と火山性常緑広葉樹林特性

小笠原諸島は、本州～沖縄諸島との共通種は沖縄に分布するアカテツ、モクダチバナ、シマモクセイ、アデク程度で、高木種や他の種群の共通性がない。属に関しては多くの共通属を有している。また、父島・母島列島と硫黄島列島は高木林構成種が異なり、父島、母島ではシマホルトノキ、ウドノキ林が、硫黄島列島ではチギ、オオバシロテツを中心とした常緑広葉樹林が残存しており、南硫黄島では、海拔 600 m 以上にコブガシ林が残存している。硫黄島列島の常緑広葉樹林においては、まさに火山島の特性を示し、ブナ科植物を欠く、クスノキ科樹林-照葉樹林を形成していると言える。これは、照葉樹林の語源ともなったスペイン国カナリー島のインドタブ林、フィリピンのマキリン山のフィリピンタブ林に対応する。また小笠原諸島の常緑広葉樹林は日本列島や、最も近いマリアナ諸島、ミクロネシアとも共通種が少なく、独自のクラスを形成するものと考えられる。

#### 引用文献

- Fujiwara, K. and E. O. Box. 1994. Evergreen broad-leaved forests of the southeastern United States. In Miyawaki, A., K. Iwatsuki and M. M. Grandtner (eds.), *Vegetation in Eastern North America*, pp. 273-312. Tokyo University Press, Tokyo.
- 仲 章成 (編). 1988. 常緑広葉樹林生態学研究. 696 pp. 西南师范大学出版会.

#### 照葉樹林の森林動態の特徴

山本進一 (岡山大学農学部)

西南日本の低地帯は暖温帯に属し、極相林として通常照葉樹林が成立する。この地域はその位置的特性か

ら、赤道方向から北上する熱帯性低気圧である台風が頻繁に来襲する地域であり、台風は照葉樹林の森林動態に強い影響を及ぼす重要な自然攪乱要因である (e.g. Naka, 1982; Yamamoto, 1992)。台風の来襲によって照葉樹林は破壊されるが、亜高山帯林や北方林などのように数ヘクタール以上の面積規模、つまりスタンドそのものが消失するスケールの大規模な破壊には通常いならず、林冠に欠所部 (林冠ギャップ、以後、ギャップと略称する。面積 < 0.1 ha) が形成される。このギャップにおける更新は、森林タイプに関わらず原生状態の成熟したスタンドの更新維持機構として重要であるが、大規模攪乱を受けにくい照葉樹林においては特に重要と言える (山本, 1984)。

#### 1) 照葉樹林のギャップ攪乱体制

ギャップ面積率、ギャップ密度、ギャップサイズ、ギャップ形成木の状態等をギャップ攪乱体制 (gap-disturbance regime) と呼ぶ。照葉樹林のギャップ攪乱体制を他の森林タイプ、つまりブナが優占する冷温帯落葉広葉樹林、シラビソ・オオシラビソが優占する亜高山帯常緑針葉樹林と比較すると、照葉樹林のギャップ面積率は 17.0% で、冷温帯林と大きな違いがなく、亜高山帯林より値が高い。ギャップ密度は他の森林タイプとはほぼ等しく ha あたり 19.5 個である。平均ギャップサイズは 77.1 m<sup>2</sup> と冷温帯林と大差なく、亜高山帯林の約 2 倍の値である。ギャップを形成した林冠木をギャップ形成木 (gap maker) と呼ぶが、照葉樹林のギャップ形成木の密度は ha あたり 25.0 本で冷温帯林より多く、亜高山帯林よりも少ない。複数のギャップ形成木から形成されたギャップの比率は 19.9% で冷温帯林の 2 倍で亜高山帯林の約 1/2 である。照葉樹林では冷温帯林と同様に単一林冠木の寿命や自然攪乱による枯死・傷害のギャップ形成が優勢である。複数のギャップ形成木によるギャップは林冠木の同時枯死・傷害のみならず、ギャップ周囲の林冠木の枯死・傷害によるギャップ拡大によるものも含まれている。ギャップ形成木の枯死・傷害形態は、その後の更新動態に強い影響を与える。照葉樹林に見られるギャップ形成木の主な枯死・傷害形態は、立ち枯れ (standing-dead)、ギャップ形成木の直下の林床への影響が最も小さい)、幹折れ (trunk-broken、折れた幹による林床の破壊とともに幹が実生の定着サイトを供給)、そして根返り (uprooting、林床に与える影響が幹折れよりも大きく、根返り木の根部では鉋質土壌が裸出) に 3 大別される。照葉樹林では、立ち枯れが 17.3%、幹折れが 51.5%、そして根返りが 22.3% を占めている。これらの 3 形態は他の森林タイプにも共通して見られるが、照葉樹林は他と比較して、立ち枯れが少なく、幹折れが多いことが特徴的である。根返りは頻度は低い、根返り現象に依存して成熟した照葉樹林内で個体群を更新維持している樹種が存在するた

め、重要な現象といえる。

## 2) 照葉樹林主要構成樹種のギャップ更新特性

原生状態の成熟した照葉樹林の林冠にギャップが形成されると、構成樹種は様々な更新反応を示す。ギャップにおける樹種の置換パターンの違いに応じて照葉樹林主要構成樹種の更新特性を区分すると、I) ギャップ形成前に前生樹として存在しギャップ形成により林冠木となるもの：イスノキ、タブノキ等、II) ギャップ形成後に侵入定着した後生樹が林冠木となるもの：シノキ、カラスザンショウなどの落葉広葉樹類、III) ギャップ形成前に前生樹として存在しギャップ形成により成長するが林冠層まで到達せずに生活史を完結する亜高木性樹種：サカキ、ヤブツバキなど、IV) 更新木がほとんど存在しないもの：アカガシ、ウラジロガシ等のカシ類、の4タイプに大別される。冷温帯林においてもこのような区分に対応する樹種が存在しており、ギャップ更新特性区分からみれば、照葉樹林と冷温帯林は類似している。ギャップ更新特性の違いはサイズ分布の形の違いにも反映し、タイプI)は裾の長い逆J字型、タイプII)は二山型もしくはベル型、タイプIII)は裾の短い逆J字型、タイプIV)はベル型のサイズ分布を示す。シノキはイスノキが分布する照葉樹林ではタイプII)に属するが、イスノキを欠く照葉樹林ではタイプI)の更新特性へとギャップ更新特性がシフトするという興味深い特性を示す。また、タイプII)の更新特性を示す樹種の中には、鉾質土壌の裸出をもたらす根張り倒木に実生の定着を依存している樹種が存在する。閉鎖林冠下のみならずギャップにおいても更新木がほとんど存在しないアカガシ優占林をみる事ができるが、その更新維持機構は明らかでない。

林床にササ類の優占する照葉樹林は存在しないので、ササ類は冷温帯林や亜高山帯林などとは異なり、照葉樹林の森林動態には影響しない。また、亜高山帯林などに見られるような倒木更新も照葉樹林ではほとんどおこらない。根元萌芽などの萌芽によるギャップ更新（例えばシノキ・タブノキなど）は成熟した照葉樹林を構成するいくつかの樹種で見ることができ、萌芽更新は照葉樹林の重要な更新様式と考えられる。

## 引用文献

- Naka, K. 1982. Community dynamics of evergreen broad-leaved forests in southwestern Japan. I. Wind damaged trees and canopy gaps in an evergreen oak forest. *Botanical Magazine, Tokyo* 95: 385-399.
- 山本進一. 1984. 森林の更新—そのパターンとプロセス—. *遺伝* 38: 43-50.
- Yamamoto, S. 1992. Gap characteristics and gap regeneration in primary evergreen broad-leaved forests of western Japan. *Botanical Magazine, Tokyo* 105: 29-45.

## コメント

### 東アジアの地形環境

大森博雄（東京大学大学院理学系研究科）

地球の表面の地質や地形、気候や水分の分布は地域的に大きく異なっている。そうした地表条件の違いに応じて、異なった生物が見られたり、あるいは、異なった生活が営まれたりしている。一方、地表条件は時代とともに変化してきた。それに応じて生物は移動したり、あるいは、生活様式を変えたりした。したがって、現在見られる生物の生活様式や分布の違いの多くは、現在の地表条件に対する適応と、過去の変化に対する順応が重なり合った結果とみなすことができる。地形は多くの生物にとっての生活の舞台であり、地形の性格は生物の生活様式や分布に少なからぬ影響を与えている。以下では、東アジアの地形について、植物の生育や分布に影響を与えていると思われる地形の性格について考えてみる。

地形は植生に対して直接影響を与える場合と間接的に影響を与える場合がある。前者は、露岩地であるか土壌が厚い土地であるか、あるいは、平坦地であるか急傾斜地であるかなどの地形条件である。地形の違いは土地の安定・不安定、栄養や水分の違いをもたらし、それによって植物の種が異なったり、生育状態が異なったりする。後者は、地形が気候に影響を与え、その気候が植生に影響を与える場合である。植物の生育の善し悪しは気温や降水量、あるいは、日射量などの気候に大きく影響される。こうした気候は地形の影響を受け、特に、植物の生育に強く影響を与える地表付近の気温や降水量、日射量などは山の高さや斜面の向き、凹凸の状態などによって大きく異なる。植物の生育や分布に対して、地形の直接的影響が強いのか、間接的影響が強いのかを明確に区分することはむずかしいが、東アジアというマクロスケールで見るとは、両者を込みにして考える方が「環境」としての地形の性格を理解しやすい。

地形の性格は「分布」、「形態」、「機能」という3つの側面から見る事ができる。これら3つの側面はそれぞれが、直接に、また、気候への影響を通して間接的に植物の生育や分布に影響を与えている。

「分布」とは海陸の分布を含めた各種の地形の地域分布をさす。「分布」の側面から植生との関係を見るときには、山地や低地の分布が植物の生育や分布に影響を与えているかいないかを検討することになる。山地や低地の偏った分布は土壌や降水量、気温の偏った分布をもたらす、植生の偏った分布を引き起こす。また、植物分布の移動に対しては、山地や低地、海峡はバリアー（障害物）の役割を果たすこともある。東アジア

にはあちこちに地形的バリアーが存在する。

「形態」とは地表の凹凸の形や大きさ、各種の地形の輪郭をさす。「形態」の側面から植生との関係を見るときには、山ひだのギザギザの大きさ、谷や尾根のはいり具合が植物の生育や分布に影響を与えているかどうかを検討することになる。形態が複雑であればあるほど、多様な土地環境が出現し、植物相は複雑になる。また、環境変化があった場合にも、多様な環境が出現しやすく、植物にとって「逃げ場」を見つけやすいことになる。東アジアの地形は山ひだが細かく、多様で複雑である。

地形は地表物質によってつくられているが、地表物質は常に動いている。「機能」とは地表物質の動き方や動きの大きさをさし、土壌侵蝕や崖崩れ、あるいは河川の氾濫の頻度や激しさなどを意味する。山地での崖崩れや低地での洪水などによる地表の裸地化は植生の遷移を初期化させる。したがって崖崩れなどがあちこちで頻繁に起こる地域では、異なった遷移段階の植生が分布することになり、植生を複雑にさせる。また、氷期・間氷期の繰り返された気候変化のなかで、裸地は新しい植生の進出拠点となりやすく、植生分布の移動を加速させたことも推察される。一方、種子を含んだ土壌の侵蝕と下流での堆積は植物分布の拡散に寄与する。東アジアは侵食速度が世界の中で最も大きな地域の一つであり、洪水の頻発する地域でもある。

#### 花粉分析による東アジアの照葉樹林の植生史

##### 米林 伸 (千葉県立中央博物館)

多くの花粉分析から植生の変遷が明らかになっている日本列島などと比べて、これまで情報の少なかった熱帯山地でも詳細な花粉分析が行われつつある。本論では、これらの成果を含めて、東アジアにおける照葉樹林の消長を概観する。なお、植生帯の区分や名称については、原則として原著者のものをそのまま用いた。

日本列島では、比較的温暖であった最終間氷期(約15-7万年前)の森林植生は落葉広葉樹によって特徴づけられ、アカガシ亜属やシイ属は少なかった。この時期の森林は、スギ属、ニレ/ケヤキ属、ハンノキ属、クマシデ属、エノキ/ムクノキ属などに加えて、サルズベリ属、アカメガシワ属、センダン属、ナンキンハゼ属などを含む。その後の寒冷な最終氷期(約7-1万年前)には、アカガシ亜属やシイ属は、九州や南四国、伊豆半島南端などに細々と生き残っていたものと推定される。晩氷期の1.2-1.1万年前に九州北部で増加を開始したアカガシ亜属やシイ属は、後氷期になると8.5-7千年前にかけて西日本の広い範囲で増加を開始した(塚田, 1986; 松下, 1992)。松下(1992)によると、西日本ではシイ属の割合が高く、東日本ではアカ

ガシ亜属やコナラ亜属の占める割合が高い。また、遠州灘沿岸や伊豆半島南端では、シイ属の増加がアカガシ亜属の増加に千年以上先行する。塚田(1986)によれば、山陰地方ではスギがすでに増加していたため、アカガシ亜属の割合は、関西地方などと比べると低い。南関東沿岸では7-6千年前から照葉樹林が成立し(辻, 1985; 松下, 1992)、東京湾沿岸以北ではさらに遅れ、5-3.5千年前になってやっと成立する。アカガシ亜属は東北地方の太平洋沿岸では、5千年前には福島県北部に到達しており、3千年前の福島県南部は、かなりアカガシ亜属の割合が高い(内山, 1987; 1990)。

Winkler & Wang (1993)の示した中国の古植生図によると、亜熱帯林(日本の暖温帯林に当たる)は1.8万年前には分布しておらず、1.2万年前になって初めて現在の熱帯林の分布域に出現する。その後急速に分布を広げ、9千年前には北緯35°近くに達し、ほぼ現在と同じ分布域になった。温暖な6千年前には北京近くの北緯38°付近まで北上したが、現在では北緯35°付近まで押し戻されている。熱帯林域に近い雲南省南部(北緯22°, 標高1200m)の花粉分析によると、3.6-2万年前にシイ/マテバシイ属やアカガシ属はマキ科(*Dacrycarpus*, *Dacrydium*)、マツ属、コナラ属、ツツジ属などとともにかなりの量が出現する(Liu *et al.*, 1986)。また、昆明の近く(北緯25-26°, 標高1886-1980m)では、1.7万年前以降マツ属が優占するが、アカガシ属は連続して出現する。シイ属は少なく、一部の地点で後氷期に増加する(Lin *et al.*, 1986; Sun *et al.*, 1986)。現在の暖温帯に位置する台湾中部の日月潭(745.5m)では、最終氷期の間(約6万年前以降)もシイ属などの暖温帯要素が存在し続けており、後氷期には、亜熱帯要素とともに増加する(Tsukada, 1966, 1967)。しかし、完新世の花粉組成は、かなり多様で、冷温帯要素やマツ属なども比較的多く出現している。

北タイの低地(北緯20°, 標高300m)の分析結果は、マツ属が優占し、4千年前と測定された層準付近からシイ/マテバシイ属が増加する点で雲南の結果と似ているが、マツ属以外の針葉樹が出現しない、パンヤ科、センダン科を伴うなどの点で異なる。一方、ブナ科、ツバキ科、クスノキ科などからなる上部山地林帯(北緯18.5°, 標高2500m)から得られた分析結果は、年代は不明だが、全層にわたってコナラ属(常緑の種由来と考えられる)が優占する。ツバキ科花粉は比較的多いが、シイ/マテバシイ属は少ない(Yonebayashi, 1995)。

ジャワ島西部の亜山地帯から下部山地帯(南緯約7°, 標高1000-1750m)にかけて行われた花粉分析によると、樹木花粉のなかでシイ属やコナラ属は、マンサク科の*Altingia* やクルミ科の*Engelhardia*、マキ

科の *Dacrycarpus* などとともに、最終氷期以降、主要な要素でありつづけた (Stuijts, 1993). 1.7-1.2 万年前は *Dacrycarpus* が多く、*Engelhardia* の多い時期を経て、1.1 万年前以降はシイ属やコナラ属が多くなる。現生のシイ属に比定される花粉型の他にシイ属型として区別されたものを加えると、標高 1500 m 以上の地域で完新世後半に特に多く、また、標高の低い地点では *Altingia* が多い。ニューギニア島の下部山地降雨林帯から高山帯 (南緯約 6°, 標高 2740-4420 m) の分析結果は、ジャワ島の花材組成とかなり異なるが、2.2 万年前以降の植生帯の垂直移動が詳細に復元されている (Hope, 1976). 時代や標高による消長はあるものの、樹木花粉のなかではブナ科の *Nothofagus* が最も優勢で、シイ属は、ツルマンリョウ属、*Dacrycarpus* などとともに主要な要素であり続けた。

#### 引用文献

- Hope, G. S. 1976. The vegetational history of Mt Wilhelm, Papua New Guinea. *Journal of Ecology* 64: 627-664.
- Lin, S., Y. Qiao and D. Walker. 1986. Late Pleistocene and Holocene vegetation history at Xi Hu, Er Yuan, Yunnan Province, southwest China. *Journal of Biogeography* 13: 419-440.
- Liu, J., L. Tang, Y. Qiao, M. J. Head and D. Walker. 1986. Late Quaternary vegetation history at Menghai, Yunnan Province, southwest China. *Journal of Biogeography* 13: 399-418.
- 松下まり子. 1992. 日本列島太平洋岸における完新世の照葉樹林発達史. 第四紀研究 31(5): 375-387.
- Stuijts, I. M. 1993. Late Pleistocene and Holocene Vegetation of West Java, Indonesia. 173 pp. A. A. Balkema, Rotterdam.
- Sun, X., Y. Wu, Y. Qiao and D. Walker. 1986. Late Pleistocene and Holocene vegetation history at Kunming, Yunnan Province, southwest China. *Journal of Biogeography* 13: 441-476.
- 辻 誠一郎. 1985. 最終間氷期以降の植生史—関東地方を例として—. 月刊地球 7(6): 333-337.
- Tsukada, M. 1966. Late Pleistocene vegetation and climate in Taiwan (Formosa). *Proceedings of the National Academy of Science* 55(3): 543-548.
- Tsukada, M. 1967. Vegetation in subtropical Formosa during the Pleistocene glaciations and the Holocene. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 3: 49-64.
- 塚田松雄. 1986. 関東地方における第四紀後期の植生史. In 宮脇 昭編, 日本植生誌 関東, pp. 78-103. 至文堂, 東京.
- 内山 隆. 1987. 中間温帯林域における花粉分析学的研究. その1 東北地方南東部, 日本花粉学会会誌 33(2): 111-117.
- 内山 隆. 1990. 中間温帯林域における花粉分析学的研究. その2 東北地方北東部, 日本花粉学会会誌 36(1): 17-32.
- Winkler, M. G. and P. K. Wang, 1993. The Late-Quaternary vegetation and climate of China. In Wright, H. E. Jr. et al. (eds.) *Global Climates since the Last Glacial Maximum*, pp. 221-264. Univ. Minnesota Press, Minneapolis.
- Yonebayashi, C. 1995. Late Quaternary vegetation and climate in north Thailand. *Proceedings of the International Symposium on Paleoenvironmental Change in Tropical-Subtropical Monsoon Asia*, Research Center for Regional Geography, Hiroshima University, Special Publication (24): 83-89.

#### ポスターセッション

- P01 屋久島低地部の常緑広葉樹林地域における二次遷移 I. 遷移初期草本段階. 大塚俊之・三好弘子・大沢雅彦 (千葉大学理学部)
- P02 屋久島低地部の常緑広葉樹林地域における二次遷移 II. 先駆性木本段階. 三好弘子・大塚俊之・大沢雅彦 (千葉大学理学部)
- P03 台湾北部の農村地域における景観構造. 藤原道郎 (千葉県立中央博物館)
- P04 Altitudinal zonation of forest vegetation on Mount Emei, Sichuan, China. Tang Qin (Dept. Sci., Chiba Univ.)
- P05 御蔵島原生自然域の植生垂直分布. 上條隆志 (東京農工大学農学部)・磯谷達宏 (国際生態学センター)
- P06 分布北限域におけるスダジイ林およびカシ林の群落構造について. 山下寿之 (筑波大学生物科学系)
- P07 照葉樹林帯北限域におけるカシ類の分布と更新機構. 山本美奈・平吹喜彦 (宮城教育大学)
- P08 綾照葉樹林における台風攪乱前後の林床光環境の変化. 斎藤 哲 (森林総合研究所九州支所)・田内裕之 (森林総合研究所北海道支所)
- P09 暖温帯林における群落の発達にともなう地形的群落分化の進行. 尾崎煙雄 (千葉県立中央博物館)・大沢雅彦 (千葉大学理学部)
- P10 照葉樹林構成種の生息場所分割. 藤井範次・水野貴司・神崎 護・山倉拓夫 (大阪市立大学理学部)
- P11 奄美大島のオキナワジイ林のギャップ内の実生集団. 平田和弘 (千葉県立中央博物館)
- P12 Seedling regeneration in Nanjenshan subtropical rain forest. Sung-Po Li & Chang-Fu Hsieh (Department of Botany, National Taiwan University)
- P13 綾照葉樹林におけるヒサカキの個体群構造と更新特性. 真鍋 徹 (北九州市立自然史博物館)・山本進一 (岡山大学農学部)
- P14 分布北限域におけるシラカン稚樹の成長特性と温度微環境. 宇佐美哲之・及川武久 (筑波大学生物科学系)
- P15 共存するイチイガシ及びコジイの実生定着ストラテジー. 田内裕之 (森林総合研究所北海道支所)

- P16 東アジア照葉樹林帯固有属 *Lycoris* (ヒガンバナ科) の系統分類. 栗田子郎 (千葉大学理学部)
- P17 綾照葉樹林における主要樹種の落葉量の相違について. 佐藤 保・小南陽亮・新山 馨 (森林総合研究所九州支所)・田内裕之 (森林総合研究所北海道支所)
- P18 Litterfall production and nutrient content in Nanjenshan subtropical rain forest. Shiang-Yao Liu & Chang-Fu Hsieh (Department of Botany, National Taiwan University)
- P19 綾照葉樹林における木本植物の散布型組成とシードレインの空間パターン. 小南陽亮・佐藤 保 (森林総合研究所九州支所)・田内裕之 (森林総合研究所北海道支所)
- P20 果実数の年変動の同調性—林冠での直接調査から. 野間直彦 (森林総合研究所九州支所)
- P21 常緑広葉樹数種における開葉の季節性と芽の休眠状態について. 金澤裕子 (前橋営林局大田原営林署)
- P22 照葉樹林域の二次林における地形傾度に沿った植生構造と遷移 (予報). 藤原道郎 (千葉県立中央博物館)・豊原源太郎・岸田章一 (広島大学理学部)