

## トドマツの垂直環境傾度に対する種特性

渡 邊 定 元

三重大学生物資源学部

### Growth Characteristics of *Abies sachalinensis* Fr. Schmidt with Vertical Gradients in Central Hokkaido

Sadamoto WATANABE

Faculty of Bioresources, Mie University

#### Abstract

Studies on variations of the characteristics of *Abies sachalinensis* along the altitudinal gradient have been investigated by researchers of the Hokkaido Tokyo University Forest at Mt. Dairoku in Central Hokkaido. Eight sample plots for seed sources were set at representative altitudes in natural stands in the University Forest area, and the offspring seedlings from each seed source were planted at six sites of different altitudes. The variations of survival rate and the height growth of offspring seedlings are not simply correlated with the altitudinal gradient, but are somewhat changed in the following two steps along the altitude, that is, about 500–700m and 1,100m.

**Key words :** growth characteristics, vertical gradients, offspring seedlings,  
*Abies sachalinensis*

#### はじめに

トドマツ (*Abies sachalinensis* Fr. Schmidt) は、北海道・樺太の冷温帯から北方林帯域にかけて分布する極東北東部の湿潤気候に適応している樹種である。北海道では、平野部など一部の地域を例外として広く生育し、垂直分布をみると海岸部から中央山地の樹林限界まで標高にしてほぼ1,800 mに及んでいる。また、樹陰下で更新し耐陰性を有するためにシードリングバンクを形成することから、伐採等の攪乱があったところでも再生するため、これまで北海道主要樹種のうちで最大の現存量を

維持してきた樹種である。

分布域内でのトドマツの種内変異についてみると、分類学上では球果の包鱗が種鱗から開出する程度の違いにより、2 (3) 変種、すなわち①アオトドマツ *Abies sachalinensis* Fr. Schmidt var. *mayriana* Miyabe et Kudo, ②トドマツ *Abies sachalinensis* Fr. Schmidt var. *sachalinensis*, ③ネムロトドマツ *Abies sachalinensis* Fr. Schmidt var. *nemorensis* Mayr に区別されている<sup>1)</sup>。ただし、この形質の変異は地域間で連続的に変化し、クラインを形成しており、①は主として北海道南西部に、②は中央山地から東北海道に、③は釧路雄阿寒岳などに稀にみられる。北海道の大部分の生育域にあっては、①と②の中間的な形質をもつ個体が

多く混生している<sup>2-3)</sup>。なお、本研究の地域は、低山地帯から亜高山帯まで①と②の中間型が生育している。

松浦<sup>4)</sup>は、北海道低山地帯のトドマツのアイソザイムパターンの解析により、南西部から日本海側・オホーツク海側中北部（北海道北端部の天塩・宗谷〔稚内地域〕を除く）にかけて分布する南西部タイプと、オホーツク海側中部以南から東北海道・日高にかけて分布する北・東部タイプの、遺伝的に異なる2タイプが存在することを明らかにした。なお、松浦の報告は本研究の地域が、低山部は南西部に属し、北・東部タイプとの境界域に近いとしている。ただし、松浦は2タイプが垂直分布的にみてどの様に分布しているかについては明らかにしていない。

倉橋・濱谷<sup>5)</sup>は、トドマツの垂直分布に伴う変異について、東京大学北海道演習林（以下「演習林」という）の標高230-1,250 m間の8標高域に産する個体群から家系を選び、①その球果の形状をしらべ、②各標高産の次代家系について標高230 mの苗木で育苗し、その育苗過程での種特性、ならびに③標高230-1,100 m間の6標高地点に相互移植して各標高産次代家系の反応について調査した。そして、演習林地域における球果、種子および次代苗木の標高に伴う変異は、必ずしも垂直環境傾度に合わせて連続的なものでなく、標高500-700 mおよび1,100 mを境とする三つの標高階で多少とも不連続な変異であるとしている。また、初期成長については、最も旺盛な次代家系を産する集団は、標高域300-400 m産のもので、230 m産のものは成長がやや劣り、1,000 m以上産のものは成長が他に比べて著しく劣ることを指摘している。また、この試験地植栽木を含め演習林地域のトドマツの種特性については、多くの新知見を集積しつつある<sup>3,6-7)</sup>。

本研究は、上記の各標高産次代家系の相互移植試験地の13年生植栽木を対象に、①植栽木の生残率、②樹高成長および③根元直径成長の変異からトドマツの垂直環境傾度に対する種特性を把握することを目的とする。

#### 材料および方法

1973年に演習林の主峰大麓山（1,459 m）の山域の、標高の異なる8地点（230, 340, 420, 530, 750, 940, 1,100 および1,200 m）で5本ずつの母樹を選んで採種

し、翌春苗木に播種（標高230 m）、1976年4月に2年生苗木をジーフィポットに移植した。そして、同年9月、3年生苗木を同じ山域の6地点（230, 410, 530, 730, 930, 1,100 m）の各々0.1haに400本ずつ（40家系分、家系当たりは5本×2=10本）を植栽した。なお、本山域の気象資料<sup>8)</sup>によると、気温と積雪量は標高700 mと900 mの間でかなり急激に変化している。

測定は、1986年10月に13年生時の全植栽木を対象に行った。生残率は全植栽木について13年生時生存のものから求めた。樹高成長は、各母樹家系の各植栽地での植栽木のうち樹高上位のものから3本を抽出し分析対象とした。また、直径成長はこの抽出個体を対象に根元径（地上高30cm）について行った。よって、産地標高当たりの樹高および根元径の値は、15個体（5母樹家系×3個体=15個体、ただし、各母樹家系当たりの3個体の選定は樹高の上位からのものとする。）の平均である。また、樹高および根元径の指数は、最大の値を示す標高産地のもの（15個体の平均）を基準においた。

#### 結 果

##### 1. 生残率

植栽地の標高産地別の生残率をみると、標高600 m以下では最低の生残率は72%で、種子産地標高間の生残率の差異の幅は24%と少ないが、700 m以上となると最低の生残率は54%となり、産地間の生残率の差異の幅は大きくなり730 mでは38%、1,100 mでは50%に達する（Fig. 1）。種子産地標高別の特徴をみると、低山地産と高山地産では生残率のパターンが異なり、標高230 m産種子の植栽木（以下「230 m産」という。他の標高産も同じ）と340 m産は700 m以上での生残率が特に低下するのに対し、1,100 m産、1,200 m産は高地植栽と低地植栽の生残率の差異の幅は小さく、共に18%であり、とくに、1,200 m産は低地に植栽したもののほど生残率が低くなる。また、420 m産から940 m産は低山地産と高山地産との中間のパターンを示す。これらのことから、低山地産と高山地産のトドマツは生存に対する抵抗性に異なった反応を示し、種特性が異なっていることが示唆された。

## 2. 樹高成長

樹高成長は垂直環境傾度に沿って低標高の植栽地から高標高の植栽地にかけて漸次低減していく (Fig. 2, Table 1)。これは外観上温度傾度に沿って樹高成長が漸減することを示している。漸減の程度は 230 m 産, 340 m 産で大きく, 1,100 m 産, 1,200 m 産で小さい。また, 420 m 産から 940 m 産は, 低山地産と高山地産との中間のパターンを示す。定植地別に樹高の特徴をみると, 標高 530 m 以下では 340 m 産から 530 m 産の成長がよく, 標高 700 m から 1,000 m では 940 m 産の成長がよく, また標高 1,100 m では種子産地間に樹高の幅は小さく 0.56 m (平均樹高 1.38 m) である。

樹高指数によって産地標高別の垂直環境傾度に沿った

成長特性をみると, 植栽地間の樹高成長の幅は低山地産から高山地産にかけて漸減する。ただし, 230 m 産から 530 m 産の樹高成長の幅はほとんど変わりなく, また, 230 m 産から 530 m 産では植栽地 530 m と 730 m の間に, 750 m 産から 940 m 産では植栽地 730 m と 930 m の間に不連続がみられる。また, 1,100 m 産, 1,200 m 産は樹高成長指数の幅が狭く, かつ, ほぼ連続している。これらのことから, 標高 600 m 以下と, 750 m から 940 m まで, ならびに 1,100 m 以上ではトドマツの樹高成長に対する特性に相違があることを示唆している。(Fig. 3)。

## 3. 直径成長

根元の直径成長の垂直環境傾度に沿った成長特性は, ほぼ樹高成長の成長特性と同様である (Fig. 4, Fig. 5,

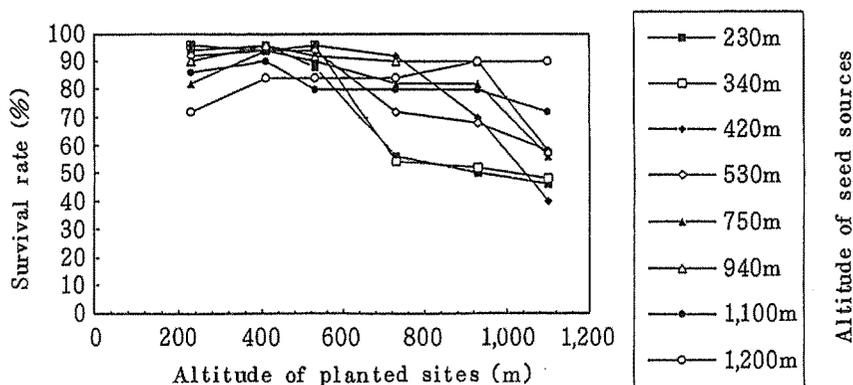


Fig. 1 Survival rate of 13-years-old seedlings of *Abies sachalinensis* to the altitude gradient of planting sites.

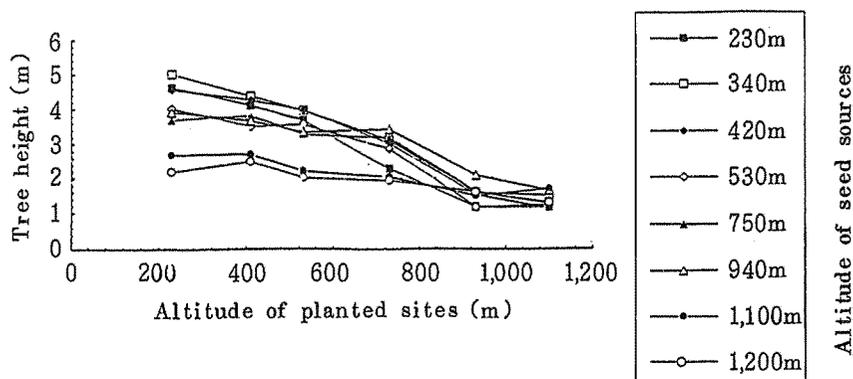


Fig. 2 Relationship between tree height of 13-years-old seedlings of *Abies sachalinensis* and the altitude gradient of planting sites by the altitudes of seed sources.

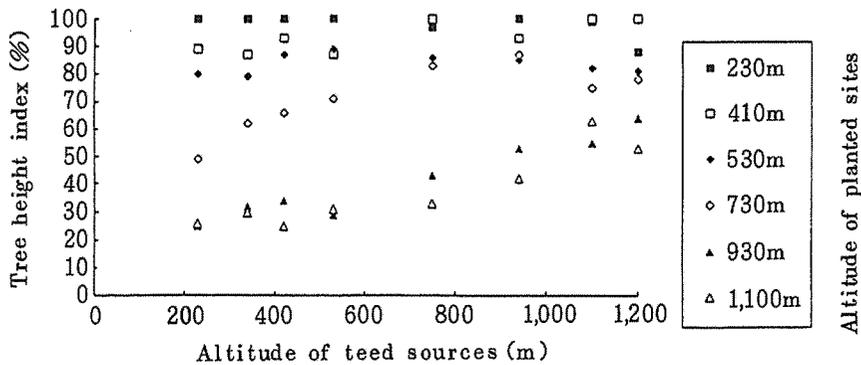


Fig. 3 Relationship between the relative tree height of 13-years-old seedlings and altitudes of seed sources and the altitude gradient of planting sites.

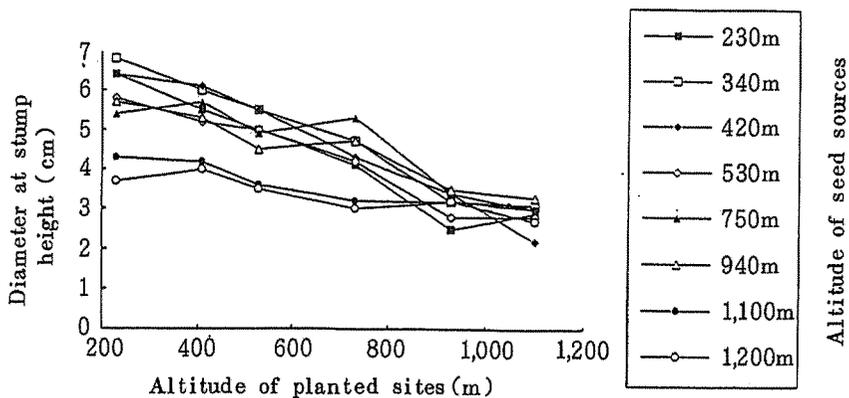


Fig. 4 Relationship between diameter at stump height of 13-years-old seedlings of *Abies sachalinensis* and the altitude gradient of planting sites by the altitudes of seed sources.

Table 2)。これらのことから、トドマツの成長が垂直環境傾度に沿って、低標高から高標高に漸減していくのは、温度傾度に沿って成長が低減するのとあわせて、生態遺伝的にみて環境傾度によって種特性が変わっていることであると結論づけられた。

## 考 察

### 1. 垂直環境傾度とトドマツの種特性

倉橋・濱谷<sup>3)</sup>は、球果、種子および次代苗の標高に伴

う変異が必ずしも標高傾度に合わせて連続的なものではなく、標高500-700 mおよび1,100 mを境とする三つの標高階で多少とも不連続な変異であることを指摘したが、今回分析の対象とした13年生植栽木の樹高成長や直径成長の結果でも同様の変異が認められた。北海道中央山地のひとつの山体のなかで、連続して分布する地域集団にあって、垂直環境傾度に沿って不連続に反応する3集団が存在することは、垂直環境に対応して種内分化が起きていることを意味する。

トドマツは、演習林において標高190 mから大麓山最

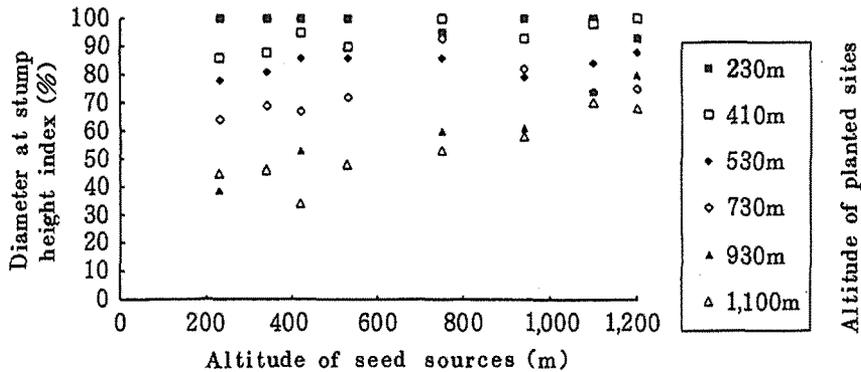


Fig. 5 Relationship between the relative diameter at stump height of 13-year-old seedlings and altitudes of seed sources and the altitude gradient of planting sites.

高部の、1,450 mまで1,260 mの標高差に生育している。このうち、森林帯の主要構成種となっているのは、標高190 mから900 mで、北海道冷温帯を特徴づける針広混交林帯から、北方林を特徴づける亜高山エゾマツートドマツ林帯の、標高差にして700 m余に亘っている。一般的にみて森林帯を指標する樹木が二つの森林帯にまたがり優占種を構成することはないが、トドマツは例外的樹種とみてよいだろう。こうした事実も、温度傾度に沿ってトドマツに種内分化が起こっている結果としてみられるものであると考察される。

ここで樹木と垂直環境との関わりについて要約しよう。垂直環境は温度環境要因が樹木の生育に直接的に反映する。富士山や中部山岳で森林帯がはっきりと区別できるのはこのためである。

一つの山岳で垂直森林帯がはっきりと現れるのは、標高の環境傾度によってニッチの分割がきれいに行われているためである。環境傾度によってニッチを異にする森林帯構成種が多数存在している場合、それぞれの種がニッチの幅を小さくするように適応し、種は適応度 (fitness)<sup>9-12)</sup> に応じ配列されて森林帯として表現される。森林帯は、孤立峰では幅が狭く、大山地では広いのが一般的である。孤立峰で幅が狭く明確であるのは、環境傾度が急なことに加えてニッチの分割が鮮明に現れているものとみてよい<sup>9)</sup>。ブナ北限地帯白井川におけるトドマ

ツの垂直分布は標高180 mから420 mと標高差240 mの狭い範囲内にある<sup>10)</sup>。これは競合するブナ、ミズナラ、ダケカンバと垂直環境において狭い範囲内で棲みわけているためである。また、この地域のトドマツは、中央山地の低山地部に生育しているものと同様の冷温帯に適応した系統であると捉えることができる。北海道中央山地の場合、垂直環境に沿って1,800 mの標高差に及び同一種が生育していることは、同一種内で、低山地産の個体群と高山地産のそれとの間でニッチの分割が起こっている可能性も否定できない。

## 2. 氷河期の繰り返しとトドマツの種分化

日本の森林帯を考察する場合、過去50万年前の著しい温暖期<sup>10)</sup>と、その後の6回程度の氷期<sup>10)</sup>を通じて日本のフロラがどの様に特徴づけられたのか、その結果として亜高山帯フロラの固有化と遺存がどの様に進んだのかを見きわめる必要がある。そして、北海道の針広混交林や亜高山帯針葉樹林の成立、とくにトドマツの種形成の問題についても、そうした枠組みのなかで整理する必要がある。

ここで注目したいのは、氷期をつうじて本州亜高山帯の針葉樹の優占樹種が置き変わってきていること<sup>10)</sup>、過去に北海道にシラベ *Abies veitchii* Lindley、またはシラベに類縁する樹種が分布していた事実である<sup>11)</sup>。

矢野によるとシラベの産出する地層は北海道日高門別町地方のニタッポロ層で、その地質年代は更新世前期末か中期の前半あたりに位置づけている。その絶対年をみると、更新世末期が北アメリカのネブラスカ氷期に相当するのならば、120-70 万年 BP、もし中期の前半がカンザス氷期に相当するのならば 71-50 万年 BP である<sup>15)</sup>。また、矢野<sup>17)</sup> は、ニタッポロ層とほぼ同時代とおもわれる地層からのシラベとトドマツの中間的な形態をしめす種鱗を多数みつけだしており、両者の共存を想定している。

しかしながら、ニッチ理論や棲み分け理論の立場からみると、近縁な両者は共存できない<sup>9)</sup>。また、著者は系統的にみてトドマツは、シラベの祖先型から氷期をつうじて種分化してきた樹種であると考えている。類縁関係は DNA の解析を経て理論づけされなければならないが、過去にシラベが北海道に分布していた事実を重視して、つぎの自然史的仮説を提起したい。すなわち、更新世の初期には、モミ属植物は日本列島の山地、亜高山帯の垂直環境傾度に応じてモミ、ウラジロモミ、シラベ・オオシラビソの固有種が棲みわけて生育していた。本州中部山岳の亜高山帯に生育していたシラベは、更新世後期の氷期に分布域を北海道に拡大し、間氷期にはその地域において隔離遺存し北方の気候に適応していき遺伝的に異なる集団トドマツとなる。種分化の要因は、北海道は本州中部のようにモミ・ウラジロモミなど競合する近縁種がなく、トドマツは気候変動によって生じたニッチの空白を埋めることによって、適応できる領域を拡げていった。トドマツの生育環境が、冷温帯の低山部から亜高山帯の標高差 1,800 m に及ぶ事実は、これを裏付けている。マツヤマ・ブリューヌ地磁気反転期の 69 万年 BP 以降、現在まで 9 回の氷期を経験している<sup>15)</sup>。更新世後期から中期の初期にシラベは北海道に進出した。氷期と間氷期の繰り返すなかで、相対的に古い氷期に北進した個体群と、新しい氷期に進出した個体群との分布接点では、浸透交雑が図られたものと考えられる。そして現在、高山地や樺太に生育している系統は、相対的に古い氷期に北海道に進出したもの、低山地性の系統は相対的に新しい氷期に北海道に定着したものであるとみたい。北海道の南西部や海岸地帯、山地帯、中央高地亜高山帯、樺太に生育しているトドマツ集団の平均寿命は、後者ほど高くなっている事実<sup>9)</sup> も種分化段階の違いを特徴づけ

ているものと考えられる。そしてシラベからトドマツが生まれていく過程は、地球の寒冷化に伴って温帯性植物群から亜高山帯性植物群が生まれ、さらに氷期と間氷期の繰り返しのなかで北方林帯性植物群が成立する過程を示しているものであると思われる。

## 要 約

北海道中央山地の西端に位置する大麓山には、標高 230 m から 1,200 m に生育するトドマツの自家交配種子よりえた次代家系苗を用いて、同じ地域に標高に沿って交互植栽した試験地がある。この試験地の 13 年生植栽木の生残率、樹高成長および根元直径成長の変異から垂直環境傾度に対するトドマツの種特性を検討した。この結果、試験地設定者の倉橋らが指摘した他の種特性と同様に、連続して分布する地域集団にあって、標高に沿って不連続に反応する 3 集団の存在が明かとなった。これは垂直環境に応じて異なった種特性をもつトドマツが生育していることを示唆しており、氷期と間氷期の繰り返しのなかで系統分化が occurring しているものと考察する。

## 謝 辞

この研究は、平成 6 年度科研（一般 C）課題番号 04806020、「トドマツの垂直分布に伴う遺伝的変異に関する研究」で行ったものである。研究代表者の東京大学北海道演習林倉橋昭夫講師には、研究への参加、試験地の利用、材料の収集に便宜を図っていただいた。ここに厚くお礼申し上げる。

**Table 1** Relationship between tree height of 13-years-old seedlings of *Abies sachalinensis* and the altitude gradient of planted sites by the altitudes of seed sources.

Altitude of seed sources	Altitude of planted sites					
	230 m	410 m	530 m	730 m	930 m	1,100 m
230 m	4.61±0.43 m	4.11±0.49 m	3.68±0.48 m	2.28±0.92 m	1.17±0.35 m	1.18±0.42 m
340 m	5.01±0.51	4.36±0.49	3.97±0.53	3.11±0.56	1.58±0.68	1.51±0.62
420 m	4.55±0.41	4.25±0.26	3.98±0.41	3.02±0.27	1.53±0.53	1.15±0.48
530 m	4.01±0.67	3.50±0.54	3.56±0.52	2.86±0.58	1.18±0.26	1.25±0.43
750 m	3.68±0.38	3.81±0.44	3.29±0.58	3.18±0.50	1.63±0.42	1.27±0.36
940 m	3.92±0.54	3.66±0.52	3.34±0.46	3.42±0.50	2.08±0.53	1.66±0.52
1,100 m	2.68±0.38	2.70±0.33	2.22±0.46	2.03±0.56	1.49±0.33	1.71±0.41
1,200 m	2.18±0.58	2.48±0.38	2.02±0.40	1.94±0.29	1.60±0.22	1.31±0.30

**Table 2** Relationship between diameter at stump height of 13-years-old seedlings of *Abies sachalinensis* and the altitude gradient of planted sites by the altitudes of seed sources.

Altitude of seed sources	Altitude of planted sites					
	230 m	410 m	530 m	730 m	930 m	1,100 m
230 m	6.4±0.8 cm	5.5±0.6 cm	5.0±0.9 cm	4.1±0.9 cm	2.5±1.0 cm	2.9±1.0 cm
340 m	6.8±0.9	6.0±1.0	5.5±0.9	4.7±1.1	3.2±1.1	3.1±1.2
420 m	6.4±0.8	6.1±0.5	5.5±0.8	4.3±0.4	3.4±1.4	2.2±1.1
530 m	5.8±1.0	5.2±0.8	5.0±0.8	4.2±0.9	2.8±0.9	2.8±0.6
750 m	5.4±1.0	5.7±0.8	4.9±0.7	5.3±0.7	3.4±0.6	3.0±0.6
940 m	5.7±0.7	5.3±0.8	4.5±0.5	4.7±0.8	3.5±0.7	3.3±1.2
1,100 m	4.3±0.9	4.2±0.5	3.6±0.9	3.2±0.8	3.2±0.8	3.0±0.9
1,200 m	3.7±0.9	4.0±0.7	3.5±0.7	3.0±0.4	3.2±0.4	2.7±0.6

### 引用文献

- 1) 岩田利治, 草下正夫. 邦産松柏類図説. 産業図書 P1-228 (1952).
- 2) 柳澤聡雄. トドマツ球果の形態的変異とその地域性. 北海道の林木育種, 8 (1) : 8-25 (1965).
- 3) 倉橋昭夫, 濱谷稔夫. トドマツの垂直分布に伴う変異. 東大演報, 71 : 101-151 (1981).
- 4) 松浦 堯. 北海道におけるトドマツ天然林の生態遺伝学的研究. 北海道大学博士論文, No. 3753 (1990).
- 5) 倉橋昭夫, 濱谷稔夫. トドマツの変異-東京大学北海道演習林における諸調査-. 北海道の林木育種, 18 (1) : 6-10 (1975).
- 6) 倉橋昭夫, 小笠原繁男, 佐々木忠兵衛, 高橋康夫, 濱谷稔夫. 標高に伴うトドマツの着花・果量と種子性状の変化. 日林北支講, 28 : 125-128 (1979).
- 7) 倉橋昭夫, 小笠原繁男, 濱谷稔夫. トドマツの垂直分布に伴う変異. 日林論, 101 : 303-304 (1990).
- 8) 北海道演習林. 大麓山(前山)標高別試験地における気象観測-1972-1975年の観測結果と若干の考察-. 東大演習林, 21 : 22-47 (1977).
- 9) 渡邊定元. 樹木社会学. 東京大学出版会, P1-450 (1994).
- 10) Levins, R. Evolution in changing environments: Some theoretical explorations, Princeton University Press,

- Princeton, N. J., 14-20, 41-45, 50-55 (1968).
- 11) Colwell, R. K. and Futuyama, D. J. On the measurement of niche breadth and overlap. *Ecology* 52 (4) : 567-576 (1971).
  - 12) Arther, W. The niche in competition and evolution. Wiley 175pp. (1987).
  - 13) 渡邊定元. ブナ北限地帯白井川天然林の生態地理. 中西哲博士追悼植物生態・分類論文集 (神戸群落生態研究会), P309-317 (1987).
  - 14) 小泉 格. 深海堆積物と日本海の歴史. 日本の自然 (坂口豊編, 岩波書店), P202-208 (1980).
  - 15) 小林國夫, 坂口 豊. 氷河時代. 岩波書店 P1-203 (1982).
  - 16) 湊正雄, 井尻正二. 日本列島. 岩波書店, P1-225 (1966).
  - 17) 矢野牧夫. 埋もれた森林をさぐる-2-. 北方林業, 35 (1) : 12-16 (1983).