

## 北海道の植生垂直分布と極東ロシアの対応植生

著者	沖津 進
著者別表示	Okitsu Susumu
雑誌名	植物地理・分類研究
巻	53
号	2
ページ	121-129
発行年	2005-12-30
URL	<a href="http://hdl.handle.net/2297/00049737">http://hdl.handle.net/2297/00049737</a>

## 2005年度植物地理・分類学会招待講演（論文） 沖津 進：北海道の植生垂直分布と極東ロシアの対応植生

〒271-8510 千葉県松戸市松戸 648 千葉大学園芸学部

### Susumu Okitsu : Phytogeographical relationships of major plant communities in vertical distribution of Hokkaido to those of the Russian Far East

Faculty of Horticulture, Chiba University, 648 Matsudo, Matsudo City 271-8510, Japan

#### Abstract

The phytogeographical relationships of major plant communities in vertical distribution of Hokkaido to those in horizontal distribution of the Russian Far East were discussed. Six major plant communities appear vertically in Hokkaido. Each of them has its own phytogeographically corresponding plant communities in horizontal distribution of the Russian Far East. The *Quercus mongolica*-*Tilia japonica*-*Acer mono* forest corresponds to the *Q. mongolica*-*Betula davurica* forest. The *Abies sachalinensis*-*Q. mongolica* forest corresponds to the *Pinus koraiensis*-deciduous-broadleaves mixed forest. The *Picea jezoensis*-*A. sachalinensis* forest is similar to the *P. jezoensis*-*Abies nephrolepis* forest. These three communities in the Russian Far East appear in the area under the maritime climate. The *Betula ermanii* forest in Hokkaido corresponded phytogeographically to the *B. ermanii* forest on the Kamchatka Peninsula under the oceanic climate. The *Pinus pumila* thickets correspond to the *Larix gmelinii*-*P. pumila* forest in the area with the continental climate. The wind exposed dwarf shrubs correspond to the treeless heaths in the Kuriles with the extremely oceanic climate. Apparent vertical arrangement of the plant communities on the upper part of the mountains of Hokkaido was inconsistent with the horizontal arrangement of the Russian Far East that consists of, from the continental to the extremely oceanic climate, the *L. gmelinii*-*P. pumila* forest, the *B. ermanii* forest, and the treeless heath community. The important characteristics of the vertical distribution of Hokkaido are that it has different horizontal plant communities in the Russian Far East in a same vertical series. The vertical distribution of Hokkaido presents the invaluable exhibition as a standing natural history museum.

**Key words** : continental climate, Hokkaido, oceanic climate, phytogeographical comparison, Russian Far East.

#### はじめに

北海道は日本列島では最も北に位置するために、地理的に近い位置にある極東ロシアのものと植生地理的なつながりが深い。北海道の植生の特徴を理解し、それを広くアピールして行くためには、極東ロシアのものと内容を良く比較検討し、共通性と違いを明らかにすることが重要である。本報では、北海道で明瞭な垂直分布を構成する植生について、極東ロシアの対応植生と内容や生い立ちを比較することで、それらの特徴を整理してみよう。

#### 北海道の植生垂直分布

北海道の植生に関しては古くから多くの研究があ

り、Tatewaki (1958) のまとめを経て、近年では Kojima (1979)、伊藤 (1982)、伊藤 (1987)、Okitsu (2003) などにまとまった記述がある。ここでは、極東ロシアの植生との対応がより容易になるように、伊藤 (1982)、Okitsu (2003) に従って、相観優占種に基づき、主要植生についてみてゆこう。

落葉広葉樹主体のミズナラ *Quercus mongolica* Fisher ex Ledebour (s.l.) -エゾイタヤ *Acer mono* Maximowicz subsp. *mono*-シナノキ *Tilia japonica* (Miquel) Simonkai 林が、渡島半島をのぞく北海道の低地、低山帯の中性～乾性立地に分布する。これは一次（自然）植生、二次（代償）植生いずれにも現れ、北海道の落葉広葉樹林を代表するもので

ある。主要構成種は既出3種の他にハウチワカエデ *Acer japonicum* Thunberg ex Murray, ヤマモミジ *Acer palmatum* Thunberg subsp. *Matsumurae* Koidzumi, アズキナシ *Sorbus alnifolia* (Siebold et Zuccarini) K. Koch, ap. Miquel, オオバボダイジュ *Tilia maximowicziana* Shirasawa, シウリザクラ *Prunus ssiori* Fr. Schmidt, アサダ *Ostrya japonica* Sargent, サワシバ *Carpinus cordata* Blume, ハリギリ *Kalopanax pictus* (Thunberg) Nakai, キハダ *Phellodendron amurense* Ruprecht, イヌエンジュ *Maackia amurensis* Ruprecht et Maximowicz subsp. *buengeri* (Maximowicz) Kitamura などがある。

針広混交林のトドマツ *Abies sachalinensis* (Fr. Schmidt) Masters-ミズナラ林は、山地帯中部を中心に、低標高域のミズナラ-エゾイタヤ-シナノキ林とも混生する形で分布する。針葉樹はトドマツが主体でエゾマツ *Picea jezoensis* (Siebold et Zuccarini) Carrière も比較的多く混交する。落葉広葉樹は前述のミズナラ, エゾイタヤ, シナノキ等が主体で、構成樹種はミズナラ-エゾイタヤ-シナノキ林に針葉樹のトドマツ, エゾマツが加わったものと見なせる。

常緑針葉樹林であるエゾマツ-トドマツ林は山地帯中~上部に現れる。特に、日高山脈、大雪山地、白糠丘陵から阿寒-知床半島にかけての山地帯と、道東および道北の標高域でまとまって分布する。これ以外の主要樹種としてアカエゾマツ *Picea glehnii* (Fr. Schmidt) Masters, ダケカンバ *Betula ermanii* Chamisso, ナナカマド *Sorbus americana* Marshall ex Willdenow subsp. *japonica* (Maximowicz) Kitamura などが比較的頻繁に混生する。

さらに山岳上部になると、ダケカンバ林、ハイマツ *Pinus pumila* (Pallas) Regel 低木林、風衝矮性低木林が垂直分布を構成する。ダケカンバ林の上部にはハイマツ低木林が広く分布する。ハイマツ低木林分布域には、さらに、風衝矮性低木群落、雪田植物群落分布する(沖津 1987, 2005 a)。風衝矮性低木群落は、風上側風衝斜面の、ハイマツ低木林がもはや完全には立地をおおえない場所に見られる植生で、ハイマツ低木林とモザイク状の植生景観を構成する。キバナシャクナゲ *Rhododendron aureum* Georgi, コケモモ *Vaccinium vitis-idaea* Linnaeus, ガンコウラン *Empetrum nigrum* Linnaeus var. *japonicum* K. Koch, ウラシマツツジ *Arctous alpinus* (Linnaeus) Niedenzu var. *japonicus* (Nakai) Ohwi などの矮性低木種が量的に多い(沖津 1987)。この群落の分布は断片的で、成帯的ではないにせよ、垂直分布ではハイマツ低木林の

上部に現れる。

雪田植物群落はナガバキタアザミ *Saussurea riederi* Heerder subsp. *yezoensis* (Maximowicz) Kitamura, チシマキンバイソウ *Trollius riederianus* Fisher et Meyer var. *riederianus* などの大型草本やエゾノツガザクラ *Phyllodoce caerulea* (Linnaeus) Babington, アオノツガザクラ *Phyllodoce aleutica* (Sprengel) A. Heller などの湿潤性矮性低木が主体の群落で、風下側斜面の、雪が吹き溜まる立地に成立する。この植物群落は積雪分布と密接に係わりを持つ、一種の地形的群落といえる。そのため、本報では取り扱わない。

### 極東ロシアの植生

北海道の植生垂直分布の対応植生を検討するために、極東ロシアの植生図を Fig. 1 に示す。ここでの植生分布の境界は Lavrenko and Sochava (1954) に基づく。しかし、その内容解説 (Lavrenko and Sochava 1956) は植生を相観に基づき大きく区分し、さらに分布地域を考慮した形で記されているので、構成種の記述があまり明確ではない。ここでは、北海道の植生と対応させるために、植生の内容を、Lavrenko and Sochava (1956) に準拠しつつも、Krestov (2003) を参照して、相観優占種に基づいて示す。

後述するが、極東ロシアの植生分布は生物気候 (bioclimate; Tuhkanen 1984) と密接に関連する (Grishin 1995) ので、ここでは、沿岸域 (maritime), 海洋域 (oceanic), 超海洋域 (continental), 大陸域 (extreme oceanic) の生物気候の違いに沿ってみてゆく。これらの生物気候は基本的に大陸度指数 (Conrad 1946) によって区分される。Conrad の大陸度指数は最暖月と最寒月の気温差によるもので、値が 0 から 100 の間に収まるように係数を調整する。この値が大きいかほど最暖月と最寒月の気温差が大きくなり、大陸度が高くなり、小さいほど海洋度が高くなる。各生物気候での代表地点の大陸度指数は次のようである (沖津 2002) : 沿岸域ウラジオストク (沿海地方) 58, 海洋域ペトロパブロフスク-カムチャツキー (カムチャツカ半島) 27, 超海洋域シムシル島 (北千島) 18, 大陸域セイムチャン (マガダン州) 81。これらは、ユーラシア、北米両大陸のなかで、大陸度が最も高い地域から海洋度が事実上最も高い地域までを含む、極めて大きな大陸度-海洋度の気候傾度である。特に、超海洋域である北千島は最暖月の平均気温 10.6 度、最寒月の平均気温 -5.2 度で、極めて冷涼な夏が特徴である。

以下に、それぞれの植生について、主に沖津 (2002), Krestov (2003) に準拠して概説する。

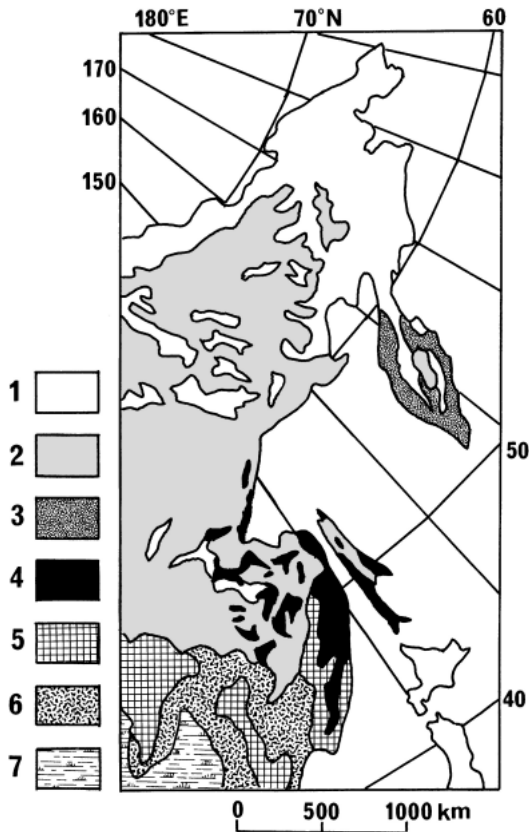


Fig. 1. Vegetation map of the Russian Far East. The delimitation of the vegetation is simplified from Lavrenko and Sochava (1954, 1956). The types of the vegetation are expressed by the physiognomically dominant species. The map exclusively shows the vegetation of the Russian Far East and the adjacent terrain of China, excluding Japan.

1: Arctic tundra, alpine tundra and shrubs of *Alnus maximowiczii* and *Pinus pumila*, 2: *Larix gmelinii*-*Pinus pumila* forest, 3: *Betula ermanii* forest, 4: *Picea jezoensis*-*Abies nephrolepis*/*sachalinensis* forest, 5: *Pinus koraiensis*-deciduous-broadleaf mixed forest, 6: *Quercus mongolica*-*Betula davurica* forest, 7: Temperate steppe.

#### 沿岸域の植生

##### 1) モンゴリナラ-ヤエガワカンバ林

モンゴリナラが優占し、ヤエガワカンバ *Betula davurica* Pallas, エゾイタヤ, トウハウチワカエデ *Acer pseudosieboldianum* (Pax) Komarovなどを伴う落葉広葉樹林である。沿岸域にある極東ロシア最南部から中国東北地方のおもに低地に現れる。こうした樹種構成の落葉広葉樹林は、極東ロシア (Ermakov et al. 2000; Krestov 2003) 以外にも、中国東北地方にも共通して見られる (Takahashi 1944; Wang 1960; Qian et al. 2003)。この林は日本ではあまり認識されていないが、北東アジアを

Table 1. Major tree species composition and their relative dominance in basal area (%) of four different maximum diameter and tree height of the *Quercus mongolica*-*Betula davurica* forest near Khasan, southern most Primorie, the Russian Far East (original data)

Plot	1	2	3	4
Maximum diameter at breast height (cm)	18	22	41	65
Maximum tree height (m)	14	15	18	22
Species				
<i>Quercus mongolica</i>	72.3	58.7	54	41.7
<i>Betula davurica</i>	25.6	31.8	35.9	26.0
<i>Acer mono</i>	·	1.6	1.2	4.7
<i>Acer pseudosieboldianum</i>	·	1.4	0.1	0.1
<i>Tilia amurensis</i>	·	0.1	0.1	20.1
<i>Phellodendron amurense</i>	·	0.2	1.8	2.6
<i>Maackia amurensis</i>	·	0.1	·	0.1
<i>Betula costata</i>	·	·	2.3	4.6
<i>Tilia mandshurica</i>	·	·	0.1	0.1
<i>Betula platyphylla</i>	2.2	·	1.4	·
<i>Kalopanax pictus</i>	·	0.1	0.1	·
<i>Sorbus alnifolia</i>	·	0.2	·	·
<i>Fraxinus lanuginosa</i>	·	3.1	·	·
<i>Fraxinus mandshurica</i>	·	3.1	·	·
<i>Alnus hirsuta</i>	·	·	3.4	·

代表する、大陸型落葉広葉樹林である。

この林の樹木組成を極東ロシア最南部、北朝鮮との国境に位置するハサン付近での調査例から確認してみよう (Table 1)。林分サイズ (最大胸高直径, 最大樹高) の小さい調査地 (Plot 1) から大きい調査地 (Plot 4) の順に発達が進んでいると仮定すると、モンゴリナラとヤエガワカンバは発達初期からすでに優占し、発達後期まで継続して優占を保っている。そのほかの樹種としては、エゾイタヤ, トウハウチワカエデ, アムールシナノキ *Tilia amurensis* Ruprecht, マンシュウボダイジュ *Tilia mandshurica* Ruprecht, キハダ, イヌエンジュ, ハリギリなど、いずれも北海道の落葉広葉樹林と共通種かごく近縁種である。

##### 2) チョウセンゴヨウ-落葉広葉樹混交林

この林は常緑針葉樹のチョウセンゴヨウ *Pinus koraiensis* Siebold et Zuccarini に落葉広葉樹が混生する、針交混交林である。極東ロシア沿岸域の沿海地方、ハバロフスク地方の低地から山岳中・下部にかけて分布する。さらに、中国東北地方でもごく一般的なものである。主要構成樹種は、針葉樹としてチョウセンゴヨウ, エゾマツ, トウシラベ *Abies nephrolepis* (Trautvetter) Maximowicz, 落葉広葉樹としてモンゴリナラ, アムールシナノキ, チョウセンミネバリ *Betula costata* Trautvetter などがある。

## 3) エゾマツ-トウシラベ/トドマツ林

エゾマツとトウシラベ（サハリンではトドマツ）が優占する常緑針葉樹林である。極東ロシアでの分布をみると、おおむね北緯 35 度から 58 度、東経 128 度以東の範囲にあり、針広混交林帯の北側沿岸域に現れる。全体としては小さなまとまりに分断し、シホテアリニ山脈などの山岳中腹斜面に分断、点在し、低地ではサハリン南部やシヤンタル諸島に広がるのみである（沖津 1996）。樹種構成は単純で、上記 2 種以外にはダケカンバ、ナナカマド、オガラバナ *Acer ukurunduense* Trautvetter et Meyer, ap. Middendorf などが主なものである。

## 海洋域の植生

## 1) ダケカンバ林

ダケカンバが純林状に優占し、極相林となっているものである。極東ロシアでは、海洋域の、カムチャツカ半島（小島 1994）から南千島（Okitsu 2003）にかけて現れる。この森林はカムチャツカ半島と北海道とで種類組成の共通性が高い。大雪山のダケカンバ林とカムチャツカ半島のダケカンバ林はきわめて近縁で、植生地理学的には互いに相同的の関係にあるといえる。

## 超海洋域の植生

## 1) 低木性ヒース群落

ガンコウラン、コメバツガザクラ *Arctericia nana* (Maximowicz) Masters などの矮性低木が優占する群落である。極東ロシアでは、海洋度が極めて高い、超海洋域の北千島に分布する。ただし、広がり狭いため、植生図（Fig. 1）には示されていない。

## 大陸域の植生

## 1) グイマツ-ハイマツ林

グイマツ *Larix gmelinii* (Ruprecht) Ruprecht 疎林の林床にハイマツ低木林が広がる森林である。極東ロシアではマガダンから東シベリアにかけて、エゾマツ-トドマツ林分布域の北側や内陸側に広く分布し、極東ロシアでは最も大陸度の高い地域に位置する。ここでは、ハイマツの分布はグイマツ分布範囲内にほぼ一致する。

## 極東ロシアの植生分布と気候環境

極東ロシアにおける植生分布を、生物気候を軸に整理すると以下ようになる（Fig. 2）。沿岸域では、南から北へモンゴリナラ-ヤエガワカンバ林、チョウセンゴヨウ-落葉広葉樹混交林、エゾマツ-トウシラベ/トドマツ林が水平分布を形作る。それより北では異なる生物気候域になる。海洋域にはダケカンバ林がエゾマツ-トウシラベ/トドマツ林の水平分布の相同およびその北方の位置に現れる。さらに海洋性が強くなる超海洋域では同じ水平分布の位置に低木性ヒース群落が出現する。いっぽう、これらと同じ水平分布の位置でも大陸性ではグイマツ-ハイマツ林となる。以上のように、極東ロシアの植生分布は、大陸域-沿岸域-海洋域-超海洋域の系列に沿って複雑に分布し、同一の気候下における一つの水平分布系列では表現できない。以下に、こうした分布の違いをもたらす生物気候の意味を概観しよう（沖津 1999, 2002）。

大陸度が強い大陸性気候下では夏の乾燥が激しく、冬の寒さが厳しい。冬の厳しい寒さを反映して永久凍土の発達著しい。そこでは、夏の激しい乾燥のためにダケカンバなどの広葉樹は、点在分布は可能

Bioclimate	Continental	Maritime	Oceanic	Extreme oceanic
Major region	Eastern Siberia, Magadan	Western Okhotsk, Sikhote-Alin, Sakhalin	Kamchatka	Northern Kuriles
Environmental significance for vegetation	Extreme drought in late spring due to permafrost	Humid and warm	Humid and cool	Shortage of sunshine
North	<i>Larix gmelinii</i> - <i>Pinus pumila</i> forest	<i>Picea jezoensis</i> - <i>Abies nephrolepis</i> / <i>sachalinensis</i> forest	<i>Betula ermanii</i> forest	Treeless heath community
Horizontal distribution of vegetation		<i>Pinus koraiensis</i> -deciduous-broadleaf mixed forest		
South		<i>Quercus mongolica</i> - <i>Betula davurica</i> forest		

Fig. 2. Horizontal distribution of major plant communities in the Russian Far East along with the bioclimatic gradient from continental to extreme oceanic (original).



であるが、優占することはない。針葉樹でも常緑樹の場合は、活動層が未だに凍結している春先の強い日射のために葉から水分が蒸発して、枝の乾燥が激しくなり (Berg and Chapin 1994)、樹木は枯死にいたる。したがって、内陸域では、高木性樹木がとり得る生態的性質は、耐陰性を犠牲にしても最大光合成速度が高く、なおかつ乾燥に強い落葉針葉樹しかあり得ないだろう。グイマツが広範囲で優占するのは、大陸度の高い地域の広がりが大きく、それに呼応して永久凍土の分布が広範囲に及ぶためである。

沿岸域になると永久凍土の分布はとぎれ (木下 1984)、夏の乾燥、冬の寒さともに大陸域と比べると和らぐ。そうした環境下では、樹木は落葉広葉、常緑針葉いずれも選択可能である。その場合、最大光合成速度を低くしても耐陰性を高めたほうが、結局は森林で優占する。落葉広葉と常緑針葉の分布境界は夏の気温によって決まる (Okitsu 1995)。極東ロシアで最も南部では、比較的高温の夏を反映してモンゴリナラ-ヤエガワカンバの落葉広葉樹林となる。沿岸域中・南部では、落葉広葉樹は分布量が減少し、常緑針葉樹のチョウセンゴヨウが継続的な更新を維持して優占し (Okitsu 2002)、落葉広葉樹は混生する。さらに北上して低温域になると耐陰性が高い落葉広葉樹はプラスの生産を確保できず、

耐陰性の高い常緑針葉樹、エゾマツが優占する。耐陰性が高い常緑針葉樹は、ヨーロッパや北米大陸の北方林域では広範囲で優占するが、極東ロシアでは分断される。これは、沿岸域で山岳地形が卓越するためである。

海洋度が強くなると、夏が湿潤、冷涼になる。そのような環境下では、耐陰性を犠牲にしても光合成速度を極度に高めないとプラスの生産を確保できない。そうした場合、湿潤環境下では、高木性樹木がとり得る生態的性質は陽樹かつ落葉広葉樹しかないであろう。これに該当するのはダケカンバである。

さらに海洋性が強くなり、超海洋性気候になると、気温自体は高木分布可能範囲にあるものの、夏の日照時間が極端に不足し、ダケカンバすら分布を維持できず、ハイマツ、ミヤマハンノキ *Alnus crispa* (Aiton) Pursh subsp. *maximowiczii* (Callier) Hultén ex Hara 低木林や低木性ヒース群落が卓越する。

#### 北海道の植生垂直分布と極東ロシアの対応植生

以上の記述を踏まえ、北海道の植生垂直分布を極東ロシアの植生とを対応させて、特徴や生い立ちを検討しよう (Fig. 3)。

ミズナラ-エゾイタヤ-シナノキ林

北海道に分布するミズナラ-エゾイタヤ-シナノキ

Vertical distribution of Hokkaido	Bioclimate	Corresponding vegetation in the Russian Far East
Wind exposed dwarf shrubs	Extreme oceanic	Treeless heath community
<i>Pinus pumila</i> thickets	Continental	<i>Larix gmelinii</i> - <i>Pinus pumila</i> forest
<i>Betula ermanii</i> forest	Oceanic	<i>Betula ermanii</i> forest
<i>Picea jezoensis</i> - <i>Abies sachalinensis</i> forest	Maritime	<i>Picea jezoensis</i> - <i>Abies nephrolepis</i> / <i>sachalinensis</i> forest
<i>Abies sachalinensis</i> - <i>Quercus mongolica</i> (s.l.) forest	Maritime	<i>Pinus koraiensis</i> -deciduous-brodleaf mixed forest
<i>Quercus mongolica</i> (s.l.)- <i>Acer mono</i> - <i>Tilia japonica</i> forest	Maritime	<i>Quercus mongolica</i> - <i>Betula davurica</i> forest

Fig. 3. Phytogeographical relationships of major plant communities developing vertical distribution in Hokkaido to those of the Russian Far East (original).

林の樹種構成はモンゴリナラ-ヤエガワカンバ林のものと同様に近い。しかし、ヤエガワカンバが量的に多く混生する点が北海道の落葉広葉樹林とは異なる。このことから、北海道の落葉広葉樹林は、モンゴリナラ-ヤエガワカンバ林からヤエガワカンバが欠落したものとみることができる。北海道では、最終氷期時には大陸型落葉広葉樹林はレフュージアにごく断片的に残存していたのみであった(植村・武田1987)。後氷期になってミズナラ、エゾイタヤ、シナノキを主体とする、大陸型に近い落葉広葉樹林が広がったが、ヤエガワカンバは十分に広がりきれず現在に至っていると理解できる。

朝鮮半島ではモンゴリナラは中・北部にごく普通に産し、ヤエガワカンバも北部に多くみられる(Im 1996)。この林は、朝鮮半島中部でコナラ *Quercus serrata* Thunberg ex Murray—アカシデ *Carpinus laxiflora* (Siebold et Zuccarini) Blume 林と接し、イヌシデ *Carpinus tschonoskii* Maximowicz 林などを経て半島最南部の常緑広葉樹林へと連なる(植木1933)、大陸型落葉広葉樹林の最北部の植生を構成する。

モンゴリナラ-ヤエガワカンバ林は、関東地方のコナラ-イヌシデ二次林を含む、大陸型落葉広葉樹林の日本列島における最終氷期以来の変遷を理解する重要な存在である。

#### トドマツ-ミズナラ林

北海道と極東ロシアの針広混交林の樹種構成を比較すると、針葉樹は共通種としてはエゾマツがあり、チョウセンゴヨウは北海道には分布しない。落葉広葉樹はきわめて共通性が高い。極東ロシアでは、エゾマツやトウシラベがモンゴリナラと優勢に混交して針広混交林を形成することはほとんど無い。大陸型のチョウセンゴヨウ-落葉広葉樹混交林は一つの独立した森林帯を構成していると理解できる。いっぽう、北海道の針広混交林は冷温帯落葉広葉樹林と亜寒帯針葉樹林との間に現れた、移行帯的性格が強い森林とみなせる(沖津1993)。

#### エゾマツ-トドマツ林

エゾマツ-トドマツ林は、針広混交林とは異なり、樹種構成は北海道と極東ロシアとで大きな違いはない(沖津2002)。北海道とサハリンに分布するトドマツが、沿海地方などの大陸部ではごく近縁種のトウシラベに置き換わる他は、林床植物も含めて構成植物は極めて類似する。本州の山岳上部亜高山帯にも常緑針葉樹林が分布する。しかし、それはシラベ *Abies veitchii* Lindley, コメツガ *Tsuga diversifolia* (Maximowicz) Masters, オオシラビソ *Abies*

*mariesii* Masters, クロベ *Thuja standishii* (Gordon) Carrière などが主体で、エゾマツと変種関係にあるトウヒ *Picea jezoensis* (Siebold et Zuccarini) Carrière var. *hondoensis* (Mayr) Rehder は分布量が少ない(Franklin et al. 1979)。シラベはドドマツと近縁であるが、コメツガ、オオシラビソ、クロベは日本固有種である。このため、本州亜高山帯の常緑針葉樹林は植生学のうえからはエゾマツ-トドマツ林とは性格を基本的に異にする、いわば日本固有の森林と見なせる(沖津2005b)。したがって、北海道のエゾマツ-トドマツ林は、日本列島では唯一、極東ロシアの常緑針葉樹林が南に張り出した、最南端の一群を形成しているのである。

#### ダケカンバ林

ダケカンバ林は北海道では日高山脈や大雪山上部を代表として、エゾマツ-トドマツ林の上方に顕著に現れる。極東ロシアでの分布を見ると、カムチャツカ半島から南千島にかけて、海洋度の高い地域に分布する。この森林はカムチャツカ半島と北海道とで種類組成の共通性が高い。カムチャツカ半島中・南部のダケカンバ林構成植物55種のうち48種87%が北日本との共通種であった(小島1994)。また、ダリナヤ-プロスカヤ山の森林限界付近のダケカンバ林構成種34種では28種、82%が北日本との共通種であった(沖津2002)。大雪山のダケカンバ林とカムチャツカ半島のダケカンバ林はきわめて近縁で、植生地理学的には互いに相同の関係にあるといえる。

ダケカンバは陽樹なので、通常はこの森林は遷移途中の二次林と考えられているが、上述の広範囲な分布域を考えると、二次林ではなく、気候的極相林である。カムチャツカ半島(沖津2002)や大雪山(沖津1987)での調査結果から、森林の量的構成や構造からみて、ダケカンバが連続して更新する、安定林であることが明らかになっている。

Watanabe (1979) は、カムチャツカ半島から千島列島、北海道へと続くこれらのダケカンバ林の分布域を一つの独立した植生帯とみなし、亜寒帯落葉広葉樹林帯と呼ぶべきことを提唱している。同様のカバノキ林帯は、北半球中・高緯度地域のなかで、冷涼で風が強く、通年多湿な海洋性気候下に地域に共通して発達し、それらは互いに生態的に相同である(Hämet-Ahti and Ahti 1969)。このようなカバノキ林帯がとりわけ顕著に発達するのはスカンジナビア地方と極東ロシアおよび北海道である。北海道のダケカンバ林はカムチャツカ半島から南千島、根室へと続く亜寒帯落葉広葉樹林の水平的南限に当たる。

### ハイマツ低木林

ハイマツ低木林は北海道では山岳最上部、ダケカンバ林森林限界の上方に広がり、ハイマツ帯を形成している。極東ロシアではハイマツは通常グイマツ疎林の林床要素として分布する。グイマツ-ハイマツ林はエゾマツ-トドマツ林分布域の北側や内陸側に広く分布し、極東ロシアでは最も大陸度の高い地域に位置する。ここではハイマツの分布はグイマツ分布範囲内に収まっている。ハイマツはグイマツ疎林の林床要素であることが確認できる。北海道のハイマツ低木林は、極東ロシア内陸部に分布するグイマツ-ハイマツ林からグイマツが欠落して生じた植生と理解できる。そのことを、北海道における最終氷期以来のハイマツ帯の成立機構から裏付けてみよう(沖津 2002)。最終氷期の北海道は、永久凍土の存在や静穏な気候、夏の気温に比しての冬の低温、さらには乾燥条件とそれにともなう降雪量の減少など、現在と比べてより大陸的な気候条件が支配していた。森林限界は現在の位置より下方に下がっていた。森林限界を構成していたのはグイマツ-ハイマツ林であった。最終氷期が終わって気温が上昇し、多雪環境が出現した。それにともなって、グイマツ-ハイマツ林は山岳上部へ移動する可能性があった。山岳上部へ進出したグイマツは、しかし、山岳上部の強風や多雪に阻まれて、林床要素のハイマツのみを残して消滅した。いっぽう、気温の上昇はハイマツの成長を促進し、多雪条件下でハイマツは急速に分布域を広げていった。このように、現在北海道にみられるハイマツ帯は、最終氷期に分布していたグイマツ-ハイマツ林が山岳上部に上昇し、ハイマツ低木林が残存、拡大して成立したものである。

### 風衝矮性低木群落

北海道の風衝矮性低木群落に対応する植物群落としては、海洋度が極めて高い千島列島に分布する低木性ヒース群落が挙げられる。大雪山の風衝矮性低木群落で出現頻度の高い種は北千島の低木性ヒース群落でも出現頻度が高い。両者は、矮性低木主体という相観のみならず、構成する植物の組成そのものについても共通性が極めて高い(沖津 2002)。大雪山の風衝矮性低木群落は、海洋度が極めて強い領域に発達する低木性ヒース群落に相当する。

北海道の植生垂直分布と極東ロシア植生水平分布との対応

北海道の植生垂直分布の配列と極東ロシアの植生水平分とを対応させた場合、重要な点は、両者の配列が整合的ではないことである。極東ロシアの水平分布では、大陸度-海洋度の生物気候傾度に沿って、

大陸域のグイマツ-ハイマツ林、沿岸域のモンゴリナラ-ヤエガワカンバ林・チョウセンゴヨウ-落葉広葉樹混交林・エゾマツ-トウシラベ林、海洋域のダケカンバ林、および超海洋域の低木性ヒース群落がこの順に分布する。いっぽう、北海道の垂直分布では、下方から上方に向かってモンゴリナラ-エゾイタヤ-シナノキ林、トドマツ-ミズナラ林、エゾマツ-トドマツ林、ダケカンバ林、ハイマツ低木林、風衝矮性低木群落の順となる。この配列を極東ロシアとの対応で見ると、沿岸域-海洋域-大陸域-超海洋域となる。つまり、通常ならば生物気候的な配列は大陸域-沿岸域-海洋域-超海洋域となるとところが、大陸域が海洋域と超海洋域の間に割り込んだ形となっている。この不整合は、北海道の植生が独自の成立機構や生い立ちをもっていることを示唆する。

### 北海道の植生垂直分布の重要性

以上のように、北海道の植生は、水平分布域が異なる極東ロシアのものとは植生地理学的に関連している。北海道では垂直分布としてこれらが一堂に会している。こうしたことは、極東ロシアでは明瞭には現れない。北海道の植生分布の価値は、個々の存在にあるのではなく、水平分布域の異なるものが一堂に会しているところにある。それは大変重要な特徴といえる。北海道は、全体が、極東ロシアの植生がほぼそのまま、あるいは形を変えて分布する、北方林の生きた自然史博物館と見なせる。

北海道、とりわけ垂直分布が明瞭に発達する大雪山や日高山脈、知床半島は、いわば、時・空間的にスケールの大きな自然史の野外実験の成果を示していると言えるだろう。ここに、北海道の植生の独自性と貴重な価値がある。極東ロシアの植生との類似物では、決して無い。

### 引用文献

- Berg, E. E. and Chapin, F. S. III. 1994. Needle loss as a mechanism of winter drought avoidance in boreal conifers. *Canadian Journal of Forest Research* **24**: 1144-1148.
- Conrad, V. 1946. Useful formulas of continental-ity and their limits of validity. *Transactions of American Geophysical Union* **27**: 663-664.
- Ermakov, N., Dring, J. and Rodwell, J. 2000. Classification of continental hemiboreal forests of North Asia. *Braun-Blanquetia* **28**: 1-131.
- Franklin, J. F., Maeda, T., Ohsumi, Y., Matsui, M. and Ygi, H. 1979. Subalpine coniferous forests of central Honshu, Japan. *Ecological Monographs* **49**: 311-344.



- Grishin, S. Yu. 1995. The boreal forests of north-eastern Eurasia. *Vegetatio* **121**: 11-21.
- Hämét-Ahti, L. and Ahti, T. 1969. The homologies of the Fennoscandian mountain and coastal birch forests in Eurasia and North America. *Vegetatio* **19**: 208-219.
- Im, R. J. 1996. *Flora Coreana* 1. 359 pp. The Science and Technology Publishing House, Pyongyang. (in Korean)
- 伊藤浩司. 1982. 北海道植生概説. 北海道植生図1982資料. 32 pp. 日本造船振興財団, 東京.
- 伊藤浩司(編著)1987. 北海道の植生. 378 pp. 北海道大学図書刊行会, 札幌.
- 木下誠一1984. 永久凍土の分布と特徴. 福田正巳・小嶋 尚・野上道男(編). 寒冷地域の自然環境, pp.99-121. 北海道大学図書刊行会, 札幌.
- Kojima, S. 1979. Biogeoclimatic zones of Hokkaido Islands Japan. *Journal of the College of Liberal Arts, Toyama University Japan* **12** (Natural Science): 97-141.
- 小嶋 覚1994. カムチャッカ半島のダケカンパルの植生と環境. *日本生態学会誌* **44**: 49-59.
- Krestov, P. 2003. Forest vegetation of easternmost Russia (Russian Far East). Kolbek, J., Srutek, M. and Box, E. O. (eds.). *Forest vegetation of northeast Asia*, pp. 93-180, Kluwer Academic Publishers, Dordrecht.
- Lavrenko, E. M. and Schava, V. B. (eds.). 1954. *Geobotanical map of the USSR*. Scale 1: 4,000,000. Komarov Botanical Institute Press, Leningrad. (in Russian)
- Lavrenko, E. M. and Sochava, V. B. (eds.). 1956. *The vegetation cover of the USSR. The explanatory notes to the "Geobotanical map of the USSR"*. Vol. 1. 460 pp. Izdatel'stvo Akademii Nauk SSSR, Moscow. (in Russian)
- 沖津 進1987. ダケカンバ帯. 北海道の植生(伊藤浩司編著), pp. 168-199. 北海道大学図書刊行会, 札幌.
- 沖津 進1993. シホテ・アリニ山脈に分布するチョウセンゴヨウ-落葉広葉樹混交林からみた北海道の針広混交林の成立と位置づけ. *地理学評論* **66** A: 555-573.
- Okitsu, S. 1995. Regeneration dynamics of the *Abies sachalinensis*-deciduous broadleaved mixed forest of Hokkaido, northern Japan with reference to its phytogeographical perspective. *Geographical Reports of Tokyo Metropolitan University* **30**: 33-44.
- 沖津 進1996. サハリン南部に分布するエゾマツ-トドマツ林の植生地理学的位置づけと成立機構. *植生学会誌* **13**: 25-35.
- 沖津 進1999. 北東アジアの北方林域における森林の分布と境界決定機構. *植生学会誌* **16**: 83-97.
- Okitsu, S. 2002. Phytogeographical relationships of plant communities of the upper part of the Taisetsu mountain range, central Hokkaido, northern Japan, to those of Far Eastern Russia. *Natural Environmental Science Research* **15**: 25-35.
- 沖津 進. 2002. 北方植生の生態学. 212 pp. 古今書院, 東京.
- Okitsu, S. 2003. Forest vegetation of northern Japan and the southern Kurils. Kolbek, J., Srutek, M. and Box, E. O. (eds.). *Forest vegetation of northeast Asia*, pp. 231-261, Kluwer Academic Publishers, Dordrecht.
- 沖津 進. 2004. 北海道と極東ロシアの北方林-共通点と相違点-. *北海道の自然* **42**: 13-17.
- 沖津 進. 2005 a. 風衝矮性低木群落. 岩瀬 徹・福嶋 司(編). *図説日本の植生*, pp. 100-101. 朝倉書店, 東京.
- 沖津 進. 2005 b. 亜高山針葉樹林. 福嶋 司(編). *植生管理学*, pp. 23-27. 朝倉書店, 東京.
- Qian, H., Yuan, X. -X. and Chou, Y. -L. 2003. Forest vegetation of northeast China. Kolbek, J., Srutek, M. and Box, E. O. (eds.). *Forest vegetation of northeast Asia*, pp. 181-230, Kluwer Academic Publishers, Dordrecht.
- Takahashi, M. 1944. Studies on the system of plant-ecology based on field investigations made in northern East-Asia. *Journal of the Faculty of Science, Imperial University of Tokyo, Section III Botany* **5**: 427-649.
- Tatewaki, M. 1958. Forest ecology of the islands of the north Pacific Ocean. *Journal of the Faculty of Agriculture, Hokkaido University* **50**: 371-486 + 50 plates.
- Tuhkanen, S. 1984. A circumboreal system of climatic-phytogeographical regions. *Acta Botanica Fennica* **127**: 1-50.
- 植木秀幹. 1933. 朝鮮森林帯論. *植物分類及植物地理* **2**: 73-85.
- 植村 滋・武田義明. 1987. 北海道の温帯植物の分布について. 中西哲博士追悼植物生態・分類論文集編集委員会(編). 中西 哲博士追悼 植物生態・分類論文集, pp. 259-269. 神戸群生生態研究会, 神戸.

- 
- Wang, C. -W. 1961. The forests of China. 313 pp. of Yokohama Phytosociological Society, Japan  
Harvard University, Cambridge. **16**: 101-111.
- Watanabe, S. 1979. The subarctic summer green (Received August 29, 2005 ; accepted September  
forest zone in the northeastern Asia. Bulletin 27, 2005)