

特集「北方植生」

東北アジアの針葉樹林帯

Conifer forest zone of Northeast Asia

中村幸人¹・Pavel Krestov²

¹東京農業大学地域環境科学部, ²Institute of Biology & Soil Science, RUSSIA

植生学会

The Society of Vegetation Science

東北アジアの針葉樹林帯
Conifer forest zone of Northeast Asia

中村幸人¹・Pavel Krestov²

¹東京農業大学地域環境科学部, ²Institute of Biology & Soil Science, RUSSIA

東北アジアの針葉樹林について最近、北方帯を中心に現地調査する機会に恵まれた。現地の情報に自分の思いを含ませてこの稿を書き進めてみたい。

北半球の北方帯 Boreal zone や温帯 Temperate zone の山地帯上部から亜高山帯には気候的な極相林として *Picea*, *Abies*, *Tsuga*, *Pinus*, *Larix* の針葉樹林が成立する。広い面積を占めるのは北方帯（おおよそ北緯 45-55 度）でユーラシア西部を中心に *Picea obovata*, *P. abies*, *Abies sibirica* と *Pinus sylvestris* の優占する Black Taiga とよばれる針葉樹林がシベリア中部を越えて広がっている。しかしシベリアタイガの多くを占めるのは Light Taiga とよばれるカヤンテリーカラマツ *Larix cajanderi* 林で永久凍土地帯を中心に広がりを見せる。ユーラシア東部の極東地域に達するとエゾマツ *Picea jezoensis*, チョウセンハリモミ *Picea koraiensis*, トウシラベ *Abies nephrolepis*, トドマツ *A. sachalinensis* などの常緑針葉樹林が沿海部を中心に成立している (Nakamura & Krestov 2005)。北米では *Picea mariana*, *P. glauca*, *P. rubens*, *Abies balsamea* などが森林帯を形成している (Nakamura & Grandtner 1994; Rivas-Martínez et al. 1999)。タイガを構成する針葉樹は単一優占種か、2種の混交林であることが多く、林冠は円筒形で細く、植被が少ないと言われている。単純なのは林相だけでなく、林床の高等植物も貧弱で、理由として気候環境が森林の成立限界に近いこと、地形的変化が少ないこと、そして最終氷期後に拡大した比較的若い森林帯であることなどが考えられている。そのような視点からタイガのルーツは気候の温暖な沿海部や中緯度山岳地帯に求められる。焦点を東北アジアに当てると沿海部の海洋性気候下に位置する温帯および北方帯の山岳には多様な針葉樹林が成立しているの

がみえてくる。

針葉樹林が広がる北方帯は沿海州中部以北、サハリン以北となり、ロシア南部、中国、朝鮮半島、日本列島のそれぞれの温帯では、針葉樹類は温帯北部の落葉樹林に混生して汎広混交林：pan-mixed forest を形成するか、温帯の尾根筋に土地的非帯状に成立するか、山地帯上部から亜高山帯に帯状に出現する。中国では pan-mixed forest の広がる領域を Cool-temperate mixed needle-leaved forest zone としている (Song 2001)。モンゴリナラ林にチョウセンモミ *Abies holophylla*, グイマツ *Larix dahurica*, チョウセンゴヨウ *Pinus koraiensis* などが混交するモンゴリナラクラス *Quercetea mongolicae* Song ex Krestov et al. 2006 の植生である。北緯約 40°50' 以北の年平均気温が -2 から 7°C の領域に相当し、ロシア南部に達している。海洋性気候が支配的な日本列島は千島海流、リマン海流、東樺太海流（寒流）と日本海流、対馬海流（暖流）の影響が強く、本州東北地方の北緯 38°42' 以北が冷温帯で、さらに北海道とサハリン南部を含む 42°49' 以北が pan-mixed forest zone に相当する。温帯と北方帯の境界はサハリンの中央部を横切るシュミットラインで、植物区系上の日華区系と全北区系の境界線である。北海道の低地ではトドマツ *Abies sachalinensis* とミズナラ *Quercus crispula* が混交するブナクラス *Fagetea crenatae* Miyawaki, Ohba et Murase 1964 の植生が分布する。その高海拔地にはトドマツ *Abies sachalinensis* のほかにエゾマツ *Picea jezoensis*, アカエゾマツ *P. glehnii* が出現し、Vaccinio-Piceetea Br.-Bl. in Br.-Bl. et al. 1939 の帯状植生を形成している。本州の冷温帯の山地尾根部に非帯状に成立する針葉樹林にはキタゴヨウ *Pinus pentaphylla*, チョウセンゴヨウ *P. koraiensis*, クロ

ベ *Thuja standishii*, アスナロ *Thujopsis dolabrata* などが出現し, ブナクラス *Fagetea crenatae* のヒメコマツオーダー *Pinetalia pentaphyllae* Suz.-Tok. 1966 にまとめられている。山岳温帯の山地帯上部から亜高山帯の帯状植生はシラベ *Abies veitchii*, オオシラビソ *A. mariesii*, トウヒ *Picea jezoensis* var. *hondoensis*, イラモミ *P. bicolor*, ヒメバラモミ *P. maximowiczii*, コメツガ *Tsuga diversifolia*, カラマツ *Larix kaempferi* などで構成されるコケモモートウヒクラス *Vaccinio-Piceetea* の植生である。また, 北海道と本州に共通して上部亜高山帯にはハイマツ *Pinus pumila* の匍匐低木林が成立している。このように温帯から北方帯に連続して針葉樹林が成立するが, 優占種や種組成は夏緑広葉樹林帯と針葉樹林帯で明瞭に分かれており, 北方系のコケモモートウヒクラス *Vaccinio-Piceetea* の植生は北半球の温帯から北方帯に広く分布することが知られている。

東北アジアにおけるコケモモートウヒクラス *Vaccinio-Piceetea* Br.-Bl. in Br.-Bl. et al. 1939 の植生

コケモモートウヒクラス *Vaccinio-Piceetea* に属する山岳温帯に帯状に成立する針葉樹林と高緯度地方の北方帯に分布する針葉樹林との類縁性は, 気温や構造だけでなく, 組成的な繋がりも強い。沿海州からカムチャツカにかけた極東アジアに分布する北方帯の針葉樹林は, 大きくエゾマツ *Picea jezoensis*, トウシラベ *Abies nephrolepis* などの主に沿海部の海洋性気候下に発達する常緑針葉樹林タイプと *Larix cajanderi* の優占する大陸性気候下に発達する夏緑針葉樹林タイプに分けられる。極東沿海地域の山岳温帯には *Picea*, *Abies* の優占する常緑針葉樹林が成立する。その樹木種数はしかし, 北方帯の種数をはるかに超え, 山岳温帯に固有な種が多く存在する。東北アジア, とくに太平洋に面した沿海部は固有種も多く, この地域がコケモモートウヒクラス *Vaccinio-Piceetea* の植生の分化の一大拠点であったと思われる。これまでの植物社会学的な研究から大きく常緑針葉樹林シラビソートウヒオーダー *Abieti-Piceetalia jezoensis* Miyawaki, Ohba et Okuda 1968 と落葉針葉樹林イソツツジ—カヤンデリー—カラマツオーダー *Ledo palustris-Laricetalia cajanderi* Ermakov 2004 に分け

られている。沿海州にはトウシラベ—エゾマツ群団 *Abieti nephrolepidis-Piceion jezoensis* Song 1991 とハイマツ—エゾマツ群団 *Pino pumilae-Piceion jezoensis* Krestov et Nakamura 2002, カムチャツカ, サハリン, 北海道にエゾマツ群団 *Piceion jezoensis* Suz.-Tok. ex Jinno et Suzuki 1973, 本州にオオシラビソ群団 *Abietion mariesii* Suz.-Tok. 1954 の植生が分布している。

オオシラビソ群団 *Abietion mariesii* Suz.-Tok. 1954

オオシラビソ群団 *Abietion mariesii* は本州, 四国, 九州に固有の植生で, マイツルソウ—コメツガ群集 *Maiantho-Tsugetum diversifoliae* Suz.-Tok. 1949 em. Nakamura 1986 とシラビソ—オオシラビソ群集 *Abietetum veitchio-mariesii* Maeda 1958 が属している。マイツルソウ—コメツガ群集 *Maiantho-Tsugetum diversifoliae* はブナクラス *Fagetea crenatae* のブナ林上限からコケモモートウヒクラス *Vaccinio-Piceetea* 域下部に成立するコメツガ優占林で, 太平洋側の南アルプス, ハケ岳, 御岳山, 南限は四国の石鎚山に及んでいる。北岳周辺では海拔 1,650 m から 1,800 m に帯状植生として成立し, それ以高でシラビソ—オオシラビソ群集 *Abietetum veitchio-mariesii* に移行する。マイツルソウ—コメツガ群集 *Maiantho-Tsugetum diversifoliae* はまた, 非帯状的に尾根筋の岩角地にも成立する。シラビソ—オオシラビソ群集 *Abietetum veitchio-mariesii* はオオシラビソ群団 *Abietion mariesii* の中核的な植生で, シラビソ, オオシラビソ, ヒメウスノキ, ハリガネカズラ, ゴヨウイチゴ, セリバオウレン, バイカオウレン, オサバグサ, セリバシオガマ, ヤマトユキザサ, タケシマランを標徴種とするシラビソ—オオシラビソ優占林である。分布は太平洋側山地で, 南アルプスの光岳南方を南限, 御嶽山を西限とする。北限の資料は尾瀬の燧岳 (2,360m) で得られている。シラビソ—オオシラビソ群集 *Abietetum veitchio - mariesii* の地域群集として紀伊半島と四国の剣山, 石鎚山にシラビソ群集 *Abietetum veitchii* が, 日本海側を加賀の白山から八甲田山までオオシラビソ群集 *Abietetum mariesii* が知られている (Nakamura & Grandtner 1994)。オオシラ

ビソ群集 *Abietetum mariesii* はチシマザサ、ムラサキヤシオ、シヨウジョウバカマ、イワナシ、ヒメモチで地域的に区分され、日本海側多雪地環境下に分化した植生である。対照的にシラビソ群集 *Abietetum veitchii* は多くの標徴種を欠き、ナンゴクミネカエデ、ヤマシグレ、ミヤマモミジイチゴ、クロボシソウで地域的に区分される山頂の僅かな場所に隔離・遺存する植生である。本州にはそのほかにカラマツ *Larix kaempferi* が火山、崩壊地、湿原の周囲に侵入、定着することが知られているが、立地によって組成的な変動が大きく、群集として体系化が難しい。

エゾマツ群団 *Piceion jezoensis* Suz.-Tok. ex Jinno et Suzuki 1973

エゾマツ群団 *Piceion jezoensis* は北海道、サハリン、千島列島南部に固有の植生で、アカエゾマツ群集 *Piceetum glehnii* Suz.-Tok. ex Nakamura 1988、エゾマツトドマツ群集 *Piceo-Abietetum sachalinensis* Ohba ex Nakamura 1988、オクエゾサイシン-エゾマツ群集 *Asaro heterotropoidis-Abietetum sachalinensis* Krestov et Nakamura 2002 が属している。アカエゾマツ群集 *Piceetum glehnii* は本州のカラマツ群落 *Larix kaempferi* community に似た立地を占め、とくに火山や湿原で、土地的な極相群落を形成する。標徴種はアカエゾマツ、そのほか、エゾムラサキツツジ、イソツツジ、アスヒカズラで区分される。アカエゾマツ群集 *Piceetum glehnii* の分布は北海道を中心にサハリン南部の湿原に達しており、アカエゾマツの自生では本州北部の早池峰山の橄欖岩からなる谷筋にみられる。アカエゾマツはトドマツ、グイマツとともに氷期に本州北部に広がっていたことが知られている (五十嵐・五十嵐 1998; Sohma 1959)。エゾマツトドマツ群集 *Piceo-Abietetum sachalinensis* は北海道とサハリンの山地帯上部から亜高山帯に帯状分布する針葉樹林で、トドマツを標徴種、ゴトウヅル、ミヤママタタビ、エゾノヨツバムグラ、ゴンゲンスゲなどを区分種にまとめられている。大雪山系では海拔 600 m 付近から 1,280 m に成立する。サハリンではエゾマツトドマツ群集 *Piceo-Abietetum sachalinensis* がほぼ低地から出現し、高海拔地でオク

エゾサイシン-エゾマツ群集 *Asaro heterotropoidis-Abietetum sachalinensis* に移行する (Kestov & Nakamura 2002)。

トウシラベ-エゾマツ群団 *Abieti nephrolepidis-Piceion jezoensis* Song 1991

トウシラベ-エゾマツ群団 *Abieti nephrolepidis-Piceion jezoensis* には大陸の沿海部の常緑針葉樹林がまとめられている (Krestov & Nakamura 2002)。エゾマツ群団 *Piceion jezoensis* との類縁性も高く、優占種のトドマツとトウシラベは分類学的にもモミ属のバルサメア節に属する。また本州のシラビソもそうで、地理的な隔離が分化を促したと考えられる。トウシラベ-エゾマツ群団 *Abieti nephrolepidis-Piceion jezoensis* は南限となる韓半島北部からシホテアリン山脈に達する温帯の山地帯と北方帯のアムール低地帯が分布域となり、ハリブキ属-エゾマツ群集 *Oplopanaco elati-Piceetum jezoensis* Krestov et Nakamura 2002、バイカウツギー-エゾマツ群集 *Philadelpho-Piceetum jezoensis* Krestov et Nakamura 2002、クロベ属-トウシラベ群集 *Thujo koraiensis-Abietetum nephrolepidis* Song 1995 が属している。クロベ属-トウシラベ群集 *Thujo koraiensis-Abietetum nephrolepidis* は韓国から記載されたが温帯の尾根筋に非帯状に成立する植生である。ハリブキ属-エゾマツ群集 *Oplopanaco elati-Piceetum jezoensis* とバイカウツギー-エゾマツ群集 *Philadelpho-Piceetum jezoensis* はシホテアリン山脈の山地帯から北方帯に広がりを見せている。低海拔地にバイカウツギー-エゾマツ群集 *Philadelpho-Piceetum jezoensis*、高海拔地にハリブキ属-エゾマツ群集 *Oplopanaco elati-Piceetum jezoensis* が成立する。さらに北方ではカムチャツカで見られるように林床にハイマツやイソツツジが優占する貧弱化したエゾマツ林となり、植物社会学的にハイマツ-エゾマツ群団 *Pino pumilae-Piceion jezoensis* Krestov et Nakamura 2002 にまとめられている。

シラビソトウヒオーダ- *Abieti-Piceetalia* Miyawaki et al. 1968

シラビソトウヒオーダ- *Abieti-Piceetalia* はいわ

ゆる東北アジアの Black Taiga で内陸側のレンリソウ属—カヤンデリーカラマツオーダー Lathyro-Laricetalia cajanderi とイソツツジーカヤンデリーカラマツオーダー Ledo palustris-Laricetalia cajanderi Ermakov 2004 に代表される Light Taiga と対照的に沿海部に広がりを見せる。シラピソトウヒオーダー Abieti-Piceetalia は *Picea*, *Abies*, *Pinus*, *Tsuga* の優占する常緑針葉樹林で Light Taiga に対してエゾマツ, ダケカンバ, オオバスノキ, ツルツゲ, ミツバオウレン, ゴゼンチバナ, マイズルソウなどが区分種としてあげられる。4つの群団間の特徴的な種群をみると大陸のハイマツ—エゾマツ群団 *Pino pumilae-Piceion jzoensis* には特になく, トウシラベ—エゾマツ群団 *Abieti nephrolepidis-Piceion jezoensis* にトウシラベ *Abies nephrolepis*, チョウセンゴヨウ *Pinus koraiensis*, チョウセンミネバリ *Betula costata*, 北海道とサハリンのエゾマツ群団 *Piceion jezoensis* にイワツツジ *Vaccinium praestans*, トドマツ *Abies sachalinensis*, 本州, 四国, 九州のオオシラピソ群団 *Abietion mariesii* にオオシラピソ *Abies mariesii*, シラピソ *A. veitchii*, コメツガ *Tsuga diversifolia*, ヒメウスノキ *Vaccinium yatabei*, ハリガネカズラ *Chiogenes japonica*, バイカオウレン *Coptis quinquefolia*, セリバオウレン *Coptis japonica* var. *dissecta*, カニコウモリ *Cacalia adenostyloides*, タケシマラン *Streptopus streptopoides* var. *japonicus* などがある。オオシラピソ *Abies mariesii* は北米太平洋岸の *Abies amabilis* に近縁な種とされ, そのほかにもヒメウスノキ *Vaccinium yatabei*, シラタマノキ *Chiogenes japonica*, タケシマラン *Streptopus streptopoides* var. *japonicus* のように北米に類縁する種群が多い。また, *Coptis* 属のように東北アジアに固有に分化した種もみられる。

イソツツジーカヤンデリーカラマツオーダー Ledo palustris-Laricetalia cajanderi Ermakov 2004

Light Taiga を代表するイソツツジーカヤンデリーカラマツオーダー Ledo palustris-Laricetalia cajanderi は *Larix cajanderi* の単一優占する落葉針葉樹林でイソツツジーカヤンデリーカラマツ群団 Ledo palustris-

Laricion cajanderi Ermakov 2004. イソツツジーカヤンデリーカラマツ群集 Ledo palustris-Laricetum cajanderi Ermakov 2002 が属している。エニセイ川を西限に中央シベリア, 東シベリアの北方帯に広く *Larix cajanderi* 林が分布する。さらに北方で寒帯のツンドラに移行し, 南方の中緯度温帯でステップ, あるいは雨量の多くなる山岳斜面で *Picea obovata*, *Abies sibirica*, シベリアマツ *Pinus sibirica* の常緑針葉樹林, シベリアカラマツ *Larix sibirica* の落葉針葉樹林に移行していく。イソツツジーカヤンデリーカラマツオーダー Ledo palustris-Laricetalia cajanderi は永久凍土地帯を指標する森林植生である。年降水量が 300mm 以下, 暖かさの指数が 25°C・月以下の北方帯では本来, 森林の成立は難しいが, 夏季に融解する永久凍土からの水供給を受けて森林の成立が可能となっている。さらに大陸度指数 (最暖月と最寒月の気温格差) が増加して, 大陸度指数が 60 を超える超大陸性気候下では, ヤクーツク東方のオイミヤコン周辺のように, 冬季にマイナス 71.2°C を記録する北半球で最も寒い場所がレンリソウ属—カヤンデリーカラマツ群団 Lathyro humilis-Laricion cajanderi Ermakov 2002 の分布域となる。レンリソウ属—カヤンデリーカラマツ群集 Lathyro humilis-Laricetum cajanderi Ermakov 2002 の林床には *Cladina amaurocraea*, *Cl. mitis*, *Cl. stellaris*, *Cetraia laevigata*, *Ce. islandica*, *Asahinea chrysantha* のような地衣類が厚く覆っており, 森林を維持するために重要な働きをしている。夏季の高温に対しては凍土の融解が進まないように乾燥した地衣類が断熱材の役目を果たす。また, 僅かな降水があったときには地衣類の層は水を捕らえてスポンジ状となり, 保水力を高めるといふ水収支の調節を行っている。

Bioclimatic condition of Northeast Asia

東北アジアの針葉樹林の分布を生物気候的なわけ方によって整理する事ができる (図 1)。東北アジアの気候は緯度に沿って温帯 (暖かさの指数: 45-100°C・月), 北方帯 (15-45°C・月), 寒帯 (極地帯) (< 15°C・月) が配置し, 経度に沿って太平洋側から海洋区 (大陸度指数: < 20), 準海洋区 (20-30), 沿海区 (30-40), 準

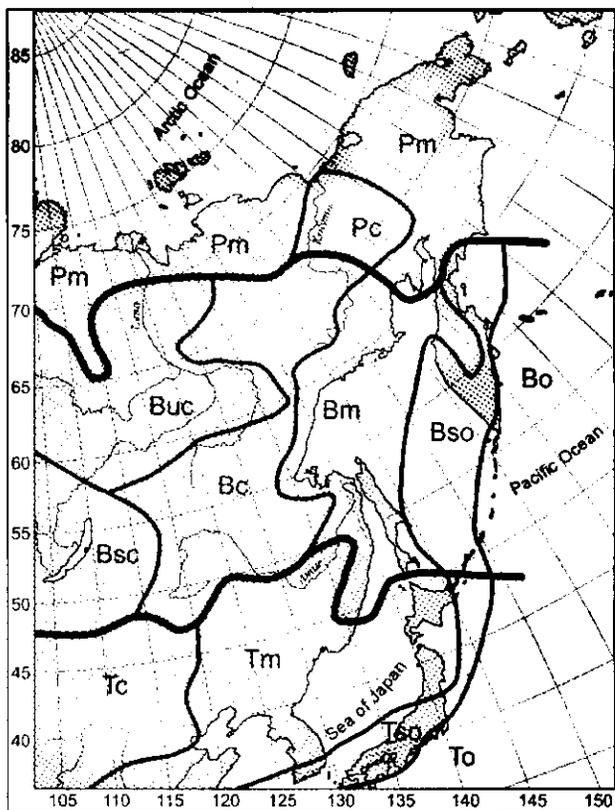


図 1. 東北アジアの生物気候区分図.

P: Poral zone; B: Boreal zone; T: Temperate zone
o: oceanic; so: suboceanic; m: maritime;
sc: subcontinental; c: continental; uc: ultra-
continental.

大陸区 (40-50), 大陸区 (50-60), 超大陸区 (> 60) が配置する (Nakamura & Krestov 2007). 生物気候を暖かさの指数と大陸度指数の組み合わせで整理すると, コケモモートウヒクラス Vaccinio-Piceetea の針葉樹林は寒帯 (極地帯) を除く 10 の生物気候区に属している. シラビソートラヒオーダー Abieti-Piceetalia は準海洋性温帯, 沿海性温帯, 準海洋性北方帯, 沿海性北方帯という気温年較差が小さく, 降水量の多い地域に成立する. しかし, 海洋性気候下では出現せず, 冬季の積雪量の多さが針葉樹林の発達を困難にしている. 同じような気候環境は日本海側多雪地にもみられる. イソツツジーカヤンデリーカラマツオーダー Ledo palustris-Laricetalia cajanderi は準大陸性および大陸性北方帯に広がりを見せる. また, 沿海性北方帯, 準海洋性北方帯でも土地

的な極相林として出現する. サハリンでは中部の山地斜面崩壊地, 北部の砂丘地帯にまとまった面積でカヤンデリーカラマツ *Larix cajanderi* 林がみられる. イソツツジーカヤンデリーカラマツ群団 *Lathyro humilis-Laricion cajanderi* は超大陸性北方帯に成立する. その中心にあるオイミヤコンでは, 大陸度指数はマイナス 71.2°C という記録的な最低気温をもとに大陸度指数を計算すると 100 を超えている. 超大陸性北方帯は森林の限界に近く, 山麓南斜面にカヤンデリーカラマツ *Larix cajanderi* 林が成立する. しかし, 南斜面でも凸状斜面では融解によって永久凍土層が深くなりすぎ, 水分供給が十分でない立地にステップに似た自然草地が出現してしまう.

Vegetation history

東北アジアにおけるコケモモートウヒクラス Vaccinio-Piceetea の植生の分布は生物気候に対応するが, 植生の組成的な類縁性を明らかにするにはさらに地史的な背景をみていく必要がある. 東北アジアの沿海部に成立するシラビソートウヒオーダー Abieti-Piceetalia は北米, ユーラシア西部, ユーラシア東部の温帯から北方帯に分布するコケモモートウヒクラス Vaccinio-Piceetea の分化の中心地のひとつである. クラスの標徴種にはゴゼンタチバナ *Cornus canadensis*, シラネワラビ *Dryopteris expansa*, ヒメミヤマウズラ *Goodyera repens*, フタバラン *Listera cordata*, イチゲイチャクソウ *Moneses uniflora*, コイチャクソウ *Orthilia secunda*, ミヤマワラビ *Phegopteris connectilis*, スギカズラ *Lycopodium annotinum*, ヒカゲノカズラ *L. clavatum*, アスヒカズラ *L. complanatum*, マンネンスギ *L. obscurum*, そのほかタチハイゴケ *Pleurozium schreberi*, イワダレゴケ *Hylocomium splendens*, オオフサゴケ *Rhitiadelphus triquetrus*, エゾムチゴケ *Bazzania trilobata*, ホソバミスゴケ *Sphagnum girgensonii* など, 多くのコケ類が共通する. これらの種は森林の草本層とコケ層に占める小形な植物たちで, 散布による拡散能力が高く, 第四紀洪積期の氷期を通して移動し分布域を広げている. しかし, 低木層以上の木本植物の拡散はさほどではなく地域固有の植生を作り上

げていくことになる。そのような視点からコケモモトウヒクラス *Vaccinio-Piceetea* の分布域を命名されたユーラシア西部の植生に限定し、北米と東アジアに新たに独立したクラスを認め、クラス群として包括しようとする研究者もいる (Rivas-Martínez et al. 1999)。

シラピソトウヒオーダー *Abieti-Piceetalia* の南限はこれまでの研究では四国の石鎚山となっているが、台湾のニイタカトドマツ *Abies kawakamii* 林も含まれるとなれば、亜熱帯から北方帯の環太平洋沿岸に広がる。一方で海洋性気候の影響を受けて成立したシラピソトウヒオーダー *Abieti-Piceetalia* は対岸の環太平洋東岸の北米西部の植生と交流があったと考えるのが自然で、北米に類縁する種の多くがオオシラピソ群団 *Abietion mariesii* の標徴種になっている。2300 万年前の新第三紀中新世から造山運動を通して日本は大陸から分離し始める。世界の気候は冷涼化に進み始め、日本列島ではすでにブナ属の分布が知られている (尾崎 1991)。造山運動により高度を増す脊梁山地では北海道を中心にエゾマツ群団 *Piceion jezoensis* の、本州でもオオシラピソ群団 *Abietion mariesii* の固有の植生が形作られていったと考えられる。とくにオオシラピソ群団 *Abietion mariesii* は本州、四国に固有の植生で島嶼化によって分化が進んでいる。東アジアを分化の中心とするオウレン属にはこの群団の標徴種が多い。エゾマツ群団 *Piceion jezoensis* とオオシラピソ群団 *Abietion mariesii* は氷期を通して接触したのは構成種の過去の分布から明らかで、コメツガとアカエゾマツ、トドマツ、グイマツが本州北部やサハリン南部で同所的に見つかっている (Sohma 1959; 五十嵐・五十嵐 1998)。また、エゾマツ群団 *Piceion jezoensis* とトウシラベエゾマツ群団 *Abieti nephrolepidis-Piceion jezoensis* は氷期を通して北海道、サハリン、沿海州の陸路で繋がっており、シホテアリン山脈の 2 箇所に遺存的にハクサンシャクナゲが隔離分布している。エゾマツトドマツ群集 *Piceo-Abietetum sachalinensis* とハリブキ属—エゾマツ群集 *Oplopanaco elati-Piceetum jezoensis* は組成の良く似た植生で、同じバルサメア節に属するトドマツ *Abies sachalinensis* とトウシラベ *A. nephrolepis*、またハリブキ *Oplopanax japonicus* と *Oplopanax elatius*

などの対応種群を有している近縁な植生単位である。

イソツツジーカヤンデリーカラマツオーダー *Ledo palustris-Laricetalia cajanderi* とレンリソウ属—カヤンデリーカラマツ群団 *Lathyro humilis-Laricion cajanderi* は氷期が去って大陸の北方に進出していった森林植生で、短期間で広大なシベリア凍土地帯を占有するようになった。構成種が貧弱で森林生の種が少なく、草原生の種で占められるのは単に環境が厳しいだけでなく、このような地史的な背景もあると思われる。少ない森林構成種にはリンネソウ *Linnaea borealis*、コイチヤクソウ *Orthilia secunda*、ベニバナイチヤクソウ *Pyrola incarnata*、ヒメミヤマウズラ *Goodyera repens* などがあげられる。*Larix cajanderi* は完新世になって中緯度から北進したとも考えられるが、中緯度温帯には乾燥したステップを挟んでおり、また南方の山岳地帯のシベリアカラマツ *Larix sibirica* と *L. cajanderi* はかなり異なった種でもあり、シベリアカラマツ *Larix sibirica* 林から北方へ広がっていったとは考えにくい。興味深いのは海洋性気候下のシラピソトウヒオーダー *Abieti-Piceetalia* 域でカヤンデリーカラマツ *L. cajanderi* が土地的な極相林を形成していることである。サハリンの Mt. Chamga の山麓には広大なエゾマツトドマツ群集 *Piceo-Abietetum sachalinensis* の森林が残されているが、斜面崩壊地にはカヤンデリーカラマツ *L. cajanderi* 林が土地的極相林を形成している。相観的には本州のシラピソ・オオシラピソ林域のカラマツ自然林とよく似ている。また、サハリン北部の砂丘地帯にもカヤンデリーカラマツ *L. cajanderi* 林が広がっており、氷期には東北アジア沿海部がカヤンデリーカラマツ *L. cajanderi* 林のレフュージアとして土地的極相林を温存させていたと考えたい。いずれにせよ、東北アジアの沿海部はコケモモトウヒクラス *Vaccinio-Piceetea* の多様な植生が成立する地域として重要である。

引用文献

- 五十嵐八枝子・五十嵐恒夫 1998. 南サハリンにおける後期完新世の植生変遷史. 日本生態学会誌, 48: 231-244.
- Krestov, P. & Nakamura, Y. 2002. Phytosociological

- Study of the *Picea jezoensis* Forests of the Far East. *Folia Geobotanica*, **37**: 441-473.
- Krestov, P. & Nakamura, Y. 2007. Climatic controls of forest vegetation distribution in Northeast Asia. *Bericht der Reinhold-Tüxen-Gesellschaft*, **19**: 131-145.
- Nakamura, Y. & Grandtner, M. M. 1994. Boreal and Oroboreal coniferous forests of North America and Japan. In: *Vegetation in Eastern North America* (eds. Miyawaki, A., Iwatsuki, K. & Grandtner, M. M.), 121-154. Tokyo University press.
- Nakamura, Y. & Krestov, P. 2005. Coniferous Forests of the Temperate zone of Asia. In: *Ecosystem of the world 6, Coniferous Forests* (ed. Andersson, F.), 163-220. Elsevier, Amsterdam.
- Nakamura, Y. & Krestov, P. 2007. Bioclimate and zonal vegetation in Northeast Asia. *Phytocoenologia*, **37**: 443-470.
- 尾崎公彦 1991. 本州中部の後期中新世から鮮新世のフローラ. 神奈川県立博物館研究報告, 自然科学特別号, 244 pp.
- Rivas-Martínez, S., Sánchez-Mata, D. & Costa, M. 1999. North American Boreal and Western Temperate Forests Vegetation. *Itinera Geobotanica*, **12**: 5-316.
- Sohma, K. 1959. On woody remains from a Pleistocene peaty lignite at Otai, Aomori Prefecture. *Ecological Review*, **15**: 67-70.
- Song Y.-C. 2001. *Vegetation Ecology*. East China Normal University.