

東北アジアのコケモモトウヒクラス針葉樹林の組成と分布

中村 幸人・Pavel V. Krestov

SYNMORPHOLOGY AND SYNCHRONOLOGY OF CONIFEROUS
FORESTS, *VACCINIO-PICEETEA* IN NORTHEASTERN ASIA

Yukito NAKAMURA and Pavel V. KRESTOV

東北アジアのコケモモトウヒクラス針葉樹林の組成と分布*

東京農業大学地域環境科学部

中村 幸人

Institute of Biology & Soil Science Pavel V. Krestov

SYNMORPHOLOGY AND SYNCHRONOLOGY OF CONIFEROUS FORESTS, *VACCINIO-PICEETEA* IN NORTHEASTERN ASIA

Yukito NAKAMURA, *Tokyo University of Agriculture, 156-8502 Sakuragaoka 1-1-1, Setagaya, Tokyo; yunaka@nodai.ac.jp*

and

Pavel V. KRESTOV, *Institute of Biology & Soil Science, Vladivostok 690022, Russia; krestov@vtc.ru*

Synopsis: Northeastern Asia is one of the centers of *Vaccinio-Piceetea*. There are two orders, so-called black-Taiga composed of *Abieti-Piceetalia jezoensis* which is characterized under the oceanic climatic conditions in Far East. There are four alliances, *Abietion mariesii*, *Piceion jezoensis*, *Abieti nephrolepidis-Piceion jezoensis* and *Pino pumilae-Piceion jezoensis* in different climatic zones of temperate and boreal. In addition, the similarities of alliances caused by palaeogeographical events of the ice-ages. The light-Taiga composed of *Ledo palustris-Laricetalia cajanderi* which is characteristic in continental climatic conditions, mainly the areas of the permanent frosts of Siberia, annual average temperature -2 degrees. This order has few characteristic species of *Vaccinio-Piceetea* because of the severe climatic conditions, low-density canopy and short developing period after the ice-age.

Key Words: *Vaccinio-Piceetea*, boreal zone, coniferous forest, northeast asia, taiga

はじめに

中部日本の山地帯はブナを主とする夏緑広葉樹林で覆われているが、標高が1,650mを越えるとシラビソ、オオシラビソ、トウヒ、コメツガの優占する常緑針葉樹林に置き替わる。北海道では同じような気候環境をトドマツ、エゾマツ、アカエゾマツが占めており、津軽海峡を挟んで植生が異なっている。さらにサハリンでは南部でアカエゾマツが消え、トドマツはサハリン北部まで分布している。ただし、カムチャツカ南東端部には固有種として *Abies gracilis* が遺存しており、遺伝学的な研究から最近トドマツではないかといわれている (SEMERIKOVA & SEMERIKOV, 2007)。また、エゾマツはカムチャツカ中部と大陸沿海州に分布することから北海道の針葉樹林は本州よりも北方へ類縁していく植生と思われる。津軽海峡を挟んで日本列島に成立するふたつの針葉樹林グループにどのような地誌的な背景があるのか、それは植生の組成を丹念に調

べ、植生の類縁性を追っていくことで見えてくる事実もあると考える。そのためには日本列島を離れてより広域的な植生調査を行ない、化石や植物遺体、花粉分析、種の遺伝的変異に関する研究を考証として利用していくことが大事である。

ダークタイガとライトタイガ

日本を含む東北アジアではモミ属、トウヒ属、ツガ属の優占する常緑性の針葉樹高木林は海洋性から沿海性気候下に特徴的で、東北アジアの温帯の山地帯一亜高山帯と北方帯の沿岸地域に分布が限られている。ダークタイガともよばれる常緑針葉樹林は乾燥と気温格差が卓越する大陸性気候下で分布の限界をむかえ、夏緑針葉樹のカラマツ属が優占する広大なライトタイガに置き替わる。したがって太平洋とオホーツクに臨む海岸地域は東北アジアの常緑針葉樹林の分化拠点のひとつになることは明らかである (中村・KRESTOV,

*本報は2008年3月日本生態学会第55回大会における企画集会「アジア・太平洋地域の植生の分布と分化III」での講演記録である

2008).

ユーラシアの西と東

北半球において温帯山岳と北方帯に植生帯を形成する常緑針葉樹林はコケモートウヒクラスとして初めて欧州でまとめられた。 *Picea abies*, *Abies alba*, *Larix decidua*, *Pinus sylvestris*, *Pinus cembra*, *Pinus mugo* などの針葉樹高木林から匍匐木林まで含まれている。常緑針葉樹林は *Vaccinio-Piceetalia* Br.-Bl. in Br.-Bl. et al. 39, 大陸気候の卓越する内陸側ではステップ状の疎林を含めた *Pulsatillo-Pinetalia sylvestris* OBERD. in Th. MULL. 66 がまとめられている。シベリア東部、中部にも大陸気候の卓越するステップ状の *Larix cajanderi* 疎林である *Ledo palustris-Laricetalia cajanderi* ERMAKOV 2004 がまとめられている。欧州型と東アジア型の北方針葉樹林の境界はバイカル西部のサヤン山脈あたりに見られ、ハイマツのほか、 *Larix cajanderi*, *Betula ermanii*, *B. platyphylla* の西縁ともなっている。また、欧州型の *Betula pendula* の東縁でもある。すなわちこのあたりが欧州型分化圏と東北アジア型分化圏の境界に相当すると考えられる。ユーラシアの北方針葉樹林は氷河期において大西洋側と太平洋側の海洋性気候下に分布し、最終氷期以降、大陸側に進出し、現在の分布に至っている。中には *Pinus sibirica* や *Abies sibirica* のようにバイカル湖や降水量の多い山岳地帯で固有に分化した集団もある。

欧州型・東北アジア型・北米型

北米では固有の *Linnaeo americanae-Piceetea marianae* (RIVAS-MARTINEZ, SANCHEZ-MATA & COSTA, 1999) を認める見解もあるが、ユーラシアに共通して、 *Cornus canadensis*, *Dryopteris expansa*, *Galium boreale*, *Goodyera repens*, *Gymnocarpium dryopteris*, *Listera cordata*, *Moenes uniflora*, *Orthilia secunda*, *Pyrola minor* などの共通種を多産している。ただし優占する針葉樹には *Abies balsamea*, *A. amabilis*, *A. procea*, *A. bifolia*, *Picea mariana*, *P. rubens*, *P. glauca*, *P. engelmannii*, *Tsuga heterophylla*, *T. mertensiana*, *Pseudotsuga glauca* などの固有種が多く、北米の温帯から北方帯が北方針葉樹林の一大分化圏であることには違いない。日本の *Abies mariesii* は *Amabilis* 節、 *A. sachalinensis* は *A. veitchii* とともに *Balsamea* (Elate) 節、 *Picea jezoensis* はトウヒ節で *P. glauca*, *P. engelmannii* と *P. glehnii* はオモリカトウヒ節で *P. mariana*, *P. rubens* に近縁である。北半球の中・高緯度に植生帯を形成する針葉樹は、類縁関係はあるが地

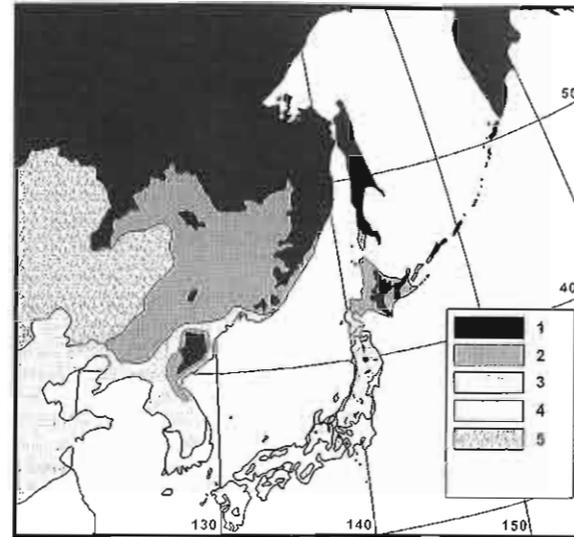


Fig. 1. 東北アジアの主な植生帯 (NAKAMURA & KRESTOV, 2005)

- 1: 北方帯と山岳北方帯; 2: 寒温帯と山岳寒温帯;
- 3: 冷温帯と山岳冷温帯; 4: 暖温帯; 5: ステップ・砂漠

域的にすみわけており (磯田・白石・木佐貫, 2000; 陶山, 2005), しかも森林の種組成が異なることから、コケモートウヒクラスグループとして少なくとも欧州型、東北アジア型、北米型の3型が認められる。

東北アジアの常緑針葉樹林

東北アジア型では日本を含む海洋性気候下にシラビソトウヒオーダーの常緑針葉樹林が成立しており、その北限はおおよそ北緯 58 度のカムチャツカ半島内陸中央にある。分布の西限は沿海州のシホテアリニ山脈で東経 125 度に位置している。分布は温帯山岳と北方帯に及んでいる (Fig. 1)。オーダーの標徴種にはチョウセンゴヨウ、ゴゼンタチバナ、ツルツゲ、オオバキノキ、コヨウラクツツジ、ミツバオウレン、コイチョウラン、ミヤマフタバラン、ジンヨウイチャクソウなどがある。所属群団はオオシラビソ群団、エゾマツ群団、トウシラベエゾマツ群団、ハイマツエゾマツ群団がある (KRESTOV & NAKAMURA, 2002)。

オオシラビソ群団は温帯の山地帯から亜高山帯に成立する日本列島の四国と本州に固有の植生である。標徴種にはオサバグサ、セリバオウレン、バイカオウレンなどの日本固有種が多いが、系統的にはヒメウスノキ、ハリガネカズラなど、北米に類縁する種も特徴的にみられる。主な群集単位はコケモートウヒクラス域下部のマイツルソウーコメツガ群集と主部を占めるシラビソーオオシラビソ群集がある。シラビソーオオシラビソ群集は本州太平洋側に分布し、日本海側には



Photo. 1. ツンドラ景観 (コリマ川下流域, Chersky)

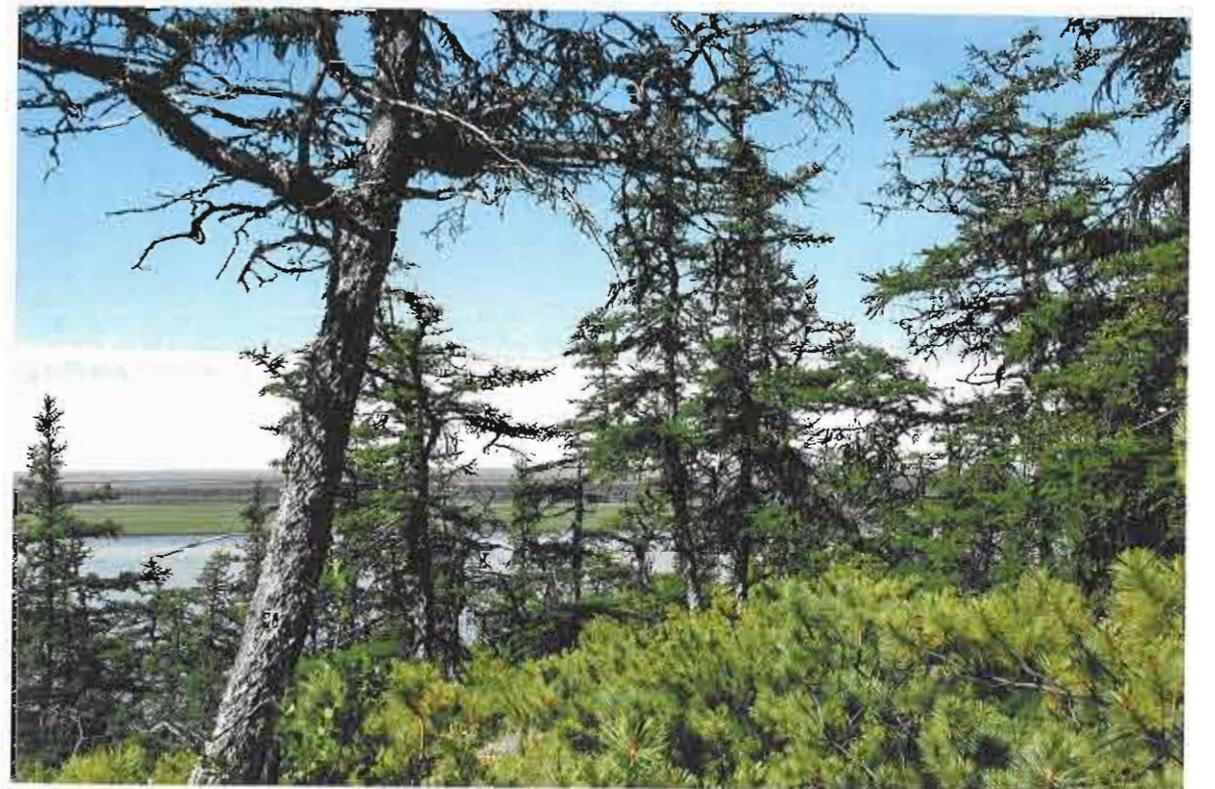


Photo. 2. 北方帯の北限に成立するハイマツーカヤンデリーカラマツ林 (コリマ川下流域, Chersky)

オオシラビソ群集、紀伊半島と四国にはシラビソ群集がその地域群集として分化している (NAKAMURA, GRANDTNER & VILLENUEVE, 1994). オオシラビソ群集の地域的区分種はチシマザサ、ムラサキヤシオ、イワナシ、ヒメモチなどのいわゆる日本海要素である。標徴種は太平洋側のシラビソ-オオシラビソ群集に比べて出現頻度が低いが、地域の林分によってはアリドオシラン、コバノイチャクソウ、ヒメミヤマウズラなどもみられる。洪積世の日本海側多雪環境の顕在化によってオオシラビソ群集に分化していったと考えている。シラビソ群集はナンゴクミネカエデ、ヤマシグレ、イトスゲなどを区分種とする氷河期の遺存植生で、多くの標徴種を欠いている。

エゾマツ群団は北海道を中心に、サハリン (樺太)、千島列島南部が分布域となり、気候帯では冷温帯北部から北方帯に位置している。主な植生にはアカエゾマツ群集、エゾマツ-トドマツ群集、オクエゾサイシントドマツ群集がある。気候的な極相林として広がるのはエゾマツ-トドマツ群集で、エゾカクミノスノキ、ゴトウヅル、エゾノヨツバムグラなどを区分種とし、サハリン南部まで分布する。オクエゾサイシントドマツ群集はサハリンに固有で、温帯性の種を欠く北方帯の植生となる (KRESTOV & NAKAMURA, 2002)。

エゾマツ群団に近い大陸のトウシラベ-エゾマツ群団は沿海州の山岳地帯を中心に分布し、最終氷期には北海道、サハリンと地続きになった関係で、エゾマツのほか、イチイ、ヒロハツリバナ、ミヤママタタビ、ミヤマスマレ、ホソバトウゲシバなどの共通種も多い。ハクサンシャクナゲもそのひとつで、シホテアリニ山脈の2箇所に隔離分布している。対応種はトドマツとトウシラベ (*A. nephrolepis*)、いずれも *Balsamea* 節、



Photo. 3. ヤクーツク東部のオイミヤコンで記録した北半球の最低気温



Photo. 4. *Ledo palustris-Laricion cajanderi* の林床 (ヤクーツク近郊)



Photo. 5. 超大陸性気候下の地衣類の多いカンデリーカラマツ林. 低木は *Betula divaricata*.



Photo. 6. *Larix cajanderi* の球果

Moneseto uniflorae-Piceetum jezoensis がある。大形のハイマツが低木層を構成するイツツツジーカンデリーカラマツオーダーの森林植生に共通する群落形態を有する。このようなハイマツ-エゾマツ群団の植生はサハリンのシュミットライン北部にもみられ、コケモ-エゾマツ群集が記載されている (KRESTOV & NAKAMURA, 2002)。

ハイマツの地域差

ハイマツは日本から東シベリアに分布し、コケモ-ハイマツオーダーのコケモ-ハイマツ群集にみられるような匍匐木林を形成するほか、カンデリーカラマツ林の低木層にもみられる (Photo 2)。本州中部山岳では植生高が 50cm に満たないハイマツの匍匐木林が上部亜高山帯に普通であるが、北方帯では 4 m を越す大形の個体も普通にあり、必ずしも匍匐状ではない。北方帯では北部のとくに海洋性気候の影響を受けた極東地方に広がりを見せている (沖津, 2008; KRESTOV, OMELKO & NAKAMURA, 2008)。

ハリブキとチョウセンハリブキ (*Oplopanax elatus*)、ナナカマドと *Sorbus amurensis* などがある。日本のハリブキは北米の *O. horridum* に近縁で、エゾマツ群団が北米との関係もあるのはオオシラビソ群団と同じである。恐らく中新世以降、洪積世の間でアラスカ、アリューシャン列島を介した植生の交流が海洋性気候下であったと思われる。

シラビソ-トウヒオーダーの北限には北方帯の北部、カムチャツカ中央部のハイマツ-エゾマツ群団の

東北アジアのライトタイガ

シラビソートウヒオーダーの植生がダークタイガなら、イソツツジ-カヤンデリー-カラマツオーダーの植生はライトタイガである (Photo 4)。その分布の中心は大陸の気候下で大陸度指数が 40 以上、年降水量 400mm 以下の地域で、多くは年平均気温 -2°C 以下の永久凍土上に成立している (KRESTOV & NAKAMURA, 2007)。ヤクーツク東部には大陸度指数 60 以上の超大陸性気候が発達し、中心のオイミヤコンにおいて記録した最低気温の -71.2°C は北半球の最低気温である (Photo 3)。このような場所でもカヤンデリー-カラマツ林は成立し、*Lathyro humilis-Laricion cajanderi Ermakov et al.* 2002 にまとめられている。相親的な特徴は林床に地位類の優占するコケ層が発達し、*Cladina*, *Cladonia*, *Cetraria*, *Stereocaulon*, *Asahinea* などの仲間が 100% 近い植生率を占めていることである。(Photo 5, 6) このコケ層は断熱材の役割を果たし、夏場は必要以上に永久凍土が融解するのを防いでいる。また、降雨時にはスポンジのように水を含んで保水力を高め、植物が利用できるようになっている。

大陸度指数 40-60 で示される *Ledo palustris-Laricion cajanderi* ERMAKOV 2004 の植生はシベリアのタイガに広い面積を占めている。林床にはイソツツジのほか、ハイマツが占めることもある。また、コケモモ、クロマメノキ、ガンコウラン、リンネソウ、オオタカネイバラ、チシマイチゴ、ベニバナイチヤクソウ、コイチヤクソウ、イチゲイチヤクソウ、ヒメドクサ、フサスギナ、イワダレゴケ、タチハイゴケなどがみられる。しかし、コケモモ-トウヒクラスに属する植生としては違和感がある。クラスを代表する構成種が少ない。コケモモ、リンネソウ、ベニバナイチヤクソウ、コイチヤクソウ、イチゲイチヤクソウ、ヒメミヤマウズラ、タチハイゴケ、ダチョウゴケ、フトゴケなどわずかでシダ植物もみられない。林冠が疎で林床が明るく草原に共通する種が多いこと、厳しい気候要因と永久凍土の影響、そして氷期が去って拡大してきた時間が短いことなどが考えられる。

氷河期のレフュージア

大陸では気候的な極相林として成立するカヤンデリー-カラマツ林はシラビソートウヒオーダー域となるサハリンでは砂丘上の、あるいは山地崩壊斜面に土地的な極相林として成立する。氷河期には沿海部のこのような場所がカヤンデリー-カラマツ林のレフュージアになっているのかもしれない。*Ledo palustris-Laricion cajanderi* の植生は極地に向かって樹高を低め、疎林化し、疎林ツンドラを形成し、やがてツンド

ラに変わっていく。その境界は暖かさの指数 15 あたりに相当する。北極海に面したツンドラは海洋性気候下であり、大陸度指数は 40 以下、とくにベーリング海に面したチュコト半島ではツンドラ植生の組成も豊かで雪田型の矮生ヤナギ類、矮生カバノキ科、矮生ツツジ科も多い。平均気温 0°C 以下の月の降水量は 300mm 以上で多雪環境下に置かれている (KRESTOV & NAKAMURA, 2007)。

東北アジアの温帯-寒帯にまたがる沿海部の気候は氷河期において大陸が乾燥した極低温気候下にあったときも海洋性気候の影響を受けて緩和されており、多くの北方系植生が高緯度地方や中緯度高山に避難できたと考えられる。今日も中緯度高山の植生が豊かであるのは氷河期のレフュージアの痕跡であるとも考えられる。また、シラビソートウヒオーダーの植生に北米要素がみられるが、中新世後の寒冷化によってアリューシャンを経由した種の交流があったとおもわれる。

引用文献

- 磯田圭哉・白石 進・木佐貫博光. 2000. 葉緑体 DNA スペーサー領域の塩基配列分析および核 DNA の RAPD 分析による本邦産モミ属の系統分類学的位置の解明. 日林誌, 82:333-341
- KRESTOV, P.V. & Y. NAKAMURA. 2002. Phytosociological study of the *Picea jezoensis* forests of the Far East. *Folia Geobotanica*, 37: 441-473
- & ———. 2007. Climatic controls of forest vegetation distribution in Northeast Asia. *Ber. Reinh-Tüxen-Ges.*, 19: 131-145
- , A. OMELKO & Y. NAKAMURA. 2008. Vegetation and natural habitats of Kamchatka. *Ber. Reinh-Tüxen-Ges.*, 20: 195-218
- NAKAMURA, Y., M.M. GRANDTNER & N. VILLENUVE. 1994. Boreal and oroboreal coniferous forests of eastern North America and Japan. In: A. MIYAWAKI, K. IWATSUKI & M.M. GRANDTNER (eds.), *Vegetation in Eastern North America*, 121-154. University Tokyo Press.
- & P.V. KRESTOV. 2005. Coniferous forests of the Temperate zone of Asia. In: *Ecosystem of the world 6, Coniferous forests* (ed. ANDERSSON, F.), 163-220. Elsevier, Amsterdam.
- 中村幸人・P.V. KRESTOV. 2008. 東北アジアの針葉樹林帯. 植生情報, 12: 15-21
- 沖津 進. 2008. 東北アジアの北方植生としてのハイマツ群落の生態地理. 植生情報, 12: 22-33.
- RIVAS-MARTINEZ, S., D. SANCHEZ-MATA & M. COSTA. 1999. North American boreal and western

Temperate forest vegetation. *Itinera Geobotanica*, 12: 5-316.

SEMERIKOVA, S.A. & V.L. SEMERIKOV. 2007. The diversity of Chloroplast Microsatellite Loci in Siberian Fir (*Abies sibirica* LEDEB.) and two Far East Fir species

A. nephrolepis and *A. sachalinensis*. *Rus. Jour. Genetics*, 43: 1373-1381.

陶山佳久. 2005. 八甲田山のオオシラビソ-分布変遷の果てに-. 森林科学, 43: 110-114.