

# Alpine Tundra Vegetation around the Timberline Ecotone of Mt. Dal'nyaya Ploskaya, Central Kamchatka

メタデータ	言語: jpn 出版者: 公開日: 2019-10-03 キーワード (Ja): キーワード (En): 作成者: メールアドレス: 所属:
URL	<a href="https://doi.org/10.24517/00055578">https://doi.org/10.24517/00055578</a>

This work is licensed under a Creative Commons  
Attribution-NonCommercial-ShareAlike 3.0  
International License.



沖津 進\* : カムチャツカ半島中部ダリナヤープロスカヤ山の森林限界  
付近に分布する高山ツンドラ植生

Susumu Okitsu\* : Alpine Tundra Vegetation around the Timberline Ecotone of  
Mt. Dal'nyaya Ploskaya, Central Kamchatka

Abstract

Species composition and physiognomy of lower alpine tundra vegetation around the timberline ecotone on the west slope of Mt. Dal'nyaya Ploskaya, central Kamchatka, were documented, and the geographical distribution of the component species of the alpine tundra was analysed. The alpine tundra gradually replaces the open forest of *Larix gmelinii* trees along the timberline ecotone around the altitudes of 910-960 m a. s. l. The species composition of the alpine tundra shows no distinct differences among the plots surveyed; *Hedysarum hedysaroides*, *Oxtripis erecta*, *Betula exilis*, *Vaccinium uliginosum*, etc., commonly appear on almost all plots. The physiognomy of the vegetation, however, differs according to the site conditions, although the dominant species are all basically dwarf shrubs. In the dryer sites *Betula exilis*, *Arctous alpinus*, and *Vaccinium uliginosum* prevail, while in the wetter sites *Salix reticulata*, *S. arctica*, *S. chammissonis*, and *Potentilla fruticosa* abundantly appear. The dominance of such dwarf shrub species shows that this alpine tundra well corresponds horizontally to subarctic tundra in the polar region of Russia (*sensu* Aleksandrova 1977), which is dominated by dwarf shrub species such as *Betula*, *Salix*, *Vaccinium* spp. Geographically about fifty percent (53 of 117 species) of the component species of the alpine tundra commonly distribute throughout on Stanovoye uplands, Chukch peninsula, and Alaska. This shows the close affinity of the alpine tundra to circumpolar arctic tundra. Only 35 of 117 species are common to Mt. Taisetsu, northern Japan. This and physiognomical characteristics of the alpine tundra suggest that there is no homologous vegetation to the alpine tundra in Mt. Taisetsu.

**Key words** : alpine tundra, *Betula exilis*, floral analysis, Kamchatka, timberline.

カムチャツカ半島の北緯58度以南では、沿岸地域を中心に、広い範囲でダケカンバ *Betula ermanii* が極相林を構成する (小島 1994)。しかし、半島中央部にはエゾマツ *Picea ajanensis* やグイマツ *Larix gmelinii* が島状に分布し、そこでの極相林構成要素となる。半島中央部に位置するクリュチェフスカヤ火山群などの山岳斜面では、グイマツが森林限界まで上昇し、森林限界移行帯を形作る (Okitsu in press)。高山ツンドラ植生は森林限界移行帯付近から上部、寒冷岩礫砂漠や氷雪域までの間に分布する (Grishin 1988 a, b, 1993)。カムチャツカ半島は北緯50-60度と北極圏近くに位置し、しかも4000 mを越える山岳が点在するため、北東アジアにおける極地ツンドラと高山ツンドラとの関係を検討するには適した地域といえる。また、千島列島を

通じて分布経路が連続しているため、我が国の代表的な高山である北海道大雪山の高山植生との共通性や違いを議論することも興味深い。このためには、カムチャツカ半島の高山ツンドラ植生の種類組成、相観、構成種の地理分布などを検討する必要がある。

カムチャツカ半島のフロラに関してはふるく Hulten (1927-30) や Komarov (1927-1930) のまとめがあり、比較的最近では Kharkevich and Cherepanov (1981) が図入りで記録していて、基本的な姿は明らかにされている。植生に関してもいくつかの報告がある。館脇(1945)は、Hulten(1927)に基づき、カムチャツカ半島の植物群落を我が国にいち早く紹介した。Hulten (1972) は半島南部の植生垂直分布や群落ごとの種類組成を記録している。Kabanov (1972) はダケカンバ林の種類組成に基

\*〒271 松戸市松戸 648 千葉大学園芸学部 Faculty of Horticulture, Chiba University, 648 matsudo, Matsudo 271, Japan

づいてタイプ分けし、それらの分布や構造、種類組成などを総括している。小島(1994)はダケカンバ林の林床植生を記録したのち、ダケカンバ林の北半球レベルでの気候分布を議論している。しかし、カムチャツカ半島中部の山岳植生については、植生垂直分布や優占種の大まかな記述はあるものの(Grishin 1988 a, b, 1993; Grishin and Yakubov 1993; Man'ko and Sidel'nikov 1989 など)、種類組成の記録を伴った詳しい報告はほとんどない。したがって、半島中部の山岳地域における高山ツンドラ植生の具体的な内容は未だに検討が不十分といえる。

1995年夏、半島中部のダリナヤープロスカヤ山を訪れ、西斜面の森林限界移行帯付近で高山ツンドラ植生を調査する機会を得た。本報では、その種類組成や相観を報告し、この高山ツンドラ植生の位置づけについて考察する。また、構成種の地理分布を解析する。さらに、北海道大雪山の高山植生と比較し、両者の共通性や違いについて検討する。ここではシダ植物以上を対象とし、植物の分類は Voroshilov (1982) に従った。

#### 調査地

調査対象地はカムチャツカ半島中部に位置するダリナヤープロスカヤ山(標高4050 m)西斜面の森林限界移行帯付近である(Fig. 1)。ダリナヤープロスカヤ山は、カムチャツカ半島最高峰であるクリュチェフスカヤ火山群(クリュチェフスカヤ山(4750 m)、トルバチク山(3624 m)、ベズミヤニ山(4010 m)などを含む)に属する後期更新世の火山で、2000年前に大きな火山活動があった(Melekestsev *et al.* 1970)。しかし、最近植生に大きな影響を与えるような火山活動はなく、植生は十分に発達している(Grishin 1988 a, 1993)。山岳上部は急峻斜面が頂上まで続くが、山腹下部、標高1200 m以下は、傾斜10度以下のなだらかな溶岩斜面で構成されている。森林限界付近は、水流で刻まれた小谷以外は極めて均質な平滑斜面が広がり、斜面上の微地形変化はほとんどない。

ダリナヤープロスカヤ山西斜面の植生垂直分布は、山麓の標高400 mまではグイマツやエゾマツの森林が分布する(Grishin 1988 a, 1993)。それより上部、標高900 m付近まではグイマツ林が優占する。グイマツ閉鎖林の分布上限は森林限界となる。森林限界付近の標高域では、急斜面を中心に、部分的にダケカンバ林も分布する。森林限界は標高910 m付近にある。クリュチェフスカヤ火山群西麓のコゾイレフスク村での観測記録(Man'ko and Voroshilov 1978)をもとに森林限界付近の気温を推定

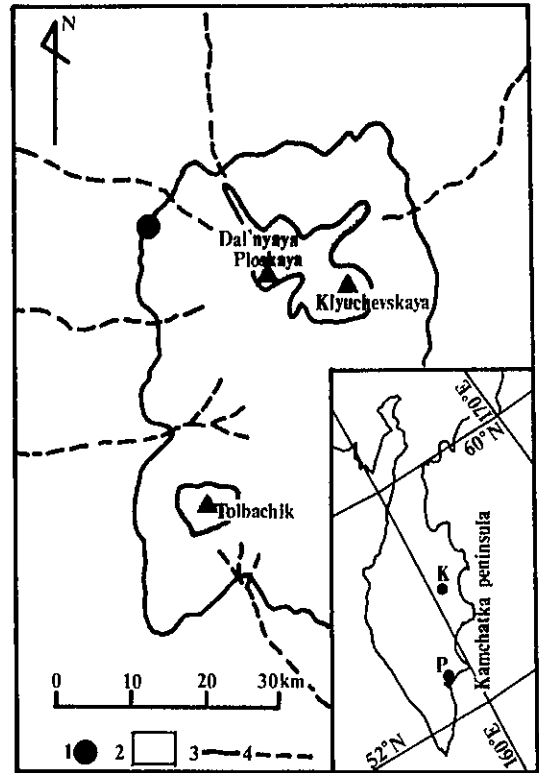


Fig. 1. Location of Mt. Dal'nyaya Ploskaya in Klyuchevskaya volcano group, central Kamchatka (modified after Grishin 1988 a), and an approximate position of the study site. Klyuchevskaya volcano group includes Mt. Tolbachik (3624 m), Mt. Klyuchevskaya (4750 m), and Mt. Dal'nyaya Ploskaya (4050 m). Mt. Klyuchevskaya is the highest peak in Kamchatka peninsula. Alpine tundra vegetation covers the area between closed forest limit and cold rock desert and glacier area. P: Petropavlovsk-Kamchatsky, K: Klyuchevskaya volcano group  
1: approximate position of the study site, 2: cold rock desert and glaciers, 3: closed forest limit, 4: dry river.

すると、最暖月の平均気温は10度程度で、北半球の平均的な山岳森林限界気温にほぼ匹敵する(Daubenmire 1954; Tranquillini 1979)。

森林限界より上方ではグイマツは徐々に疎開し、森林限界移行帯を形成する。最上部のグイマツ個体は標高960 m付近で(Okitsu in press)、この上部には高山ツンドラ帯が広がる。閉鎖林限界でのグイマツ樹高は12 m、胸高断面積合計は40 m<sup>2</sup>/haであるが、グイマツ分布上限では樹高は50 cm程度に減少し、個体はマット状になる(Okitsu in press)。森林限界移行帯では、グイマツ疎開の林床にハイマツ *Pinus pumila* が叢生する。ハイマツは、グイマツの胸高断面積合計が大きい森林限界移行帯下部で

は植被率 50% 前後、群落高 150 cm に達するが、グイマツが完全に疎開する森林限界移行帯上部や、それより上方の高山ツンドラ帯では分布しない（沖津 1996）。ここでは、ハイマツはグイマツ疎林の林床要素といえる。

森林限界移行帯付近の植生は、グイマツ疎林とモザイク状に混生する形で、ダケカンバ小林分、ミヤマハンノキ *Alnus maximowiczii* 低木林、亜高山草原（主要構成種は *Geranium erianthum*, *Callamaglostis langsdorfii*, *Epilobium angustifolium*, *Aruncus dioicus* など）、高山ツンドラなどが分布する。標高の増加に伴って高山ツンドラ植生の分布割合が高くなり、最上部のグイマツ個体付近では完全に優占して高山ツンドラ帯を形成する。

森林限界移行帯より上方は高山ツンドラ帯が標高 1800 m 付近まで続く。それより上部は寒冷岩礫砂漠や氷雪域となる（Grishin 1988 b）。

#### 調査方法

ダリナヤープロスカヤ山西斜面における森林限界移行帯付近の、標高 930 m から 1000 m にかけて分布する高山ツンドラ植生を調査した。高山ツンドラ植生は平滑斜面上に分布し、微地形的な立地環境はほとんど均一であるが、標高 1000 m 付近では微地形、水分条件の僅かな違いに応じて相観優占種が異なることが観察された。そうした細かな違いをみるために、相観優占種の違いから判断し、高山ツンドラの分布地を次の異なる 3 タイプの立地に分けた。すなわち、1) 森林限界移行帯付近、2) 標高 1000 m 付近の僅かな凸地で比較的乾いた立地、3) 標高 1000 m 付近の僅かな凹地で比較的湿った立地、である。

森林限界移行帯については 5×5 m、その他の 2 タイプの立地については 2×2 m の調査方形区をそれぞれ 10 カ所設置し、出現する植物種と植被率を記録した。

#### 結果と考察

##### 1. 種類組成と相観の特徴

3 タイプの立地ごとに、10 方形区それぞれの出現種とその植被率を Table 1 に示す。合計 117 種が出現したが、表には 5 方形区以上に出現した 49 種を示してある。その他の種については Table 2 に記した。立地の出現状況に応じて次の 5 タイプに種群を分けた。1) 3 タイプの立地にほぼ偏りなく出現する種、*Hedysarum hedysaroides* など 11 種。2) 森林限界移行帯および乾いた立地にほぼ限定して、あるいは量的に多く出現する種、*Vaccinium uliginosum* など 15 種。3) 森林限界移行帯にほぼ

限定して出現する種、*Parnassia palustris* など 6 種。4) 乾いた立地にほぼ限定して出現する種、*Dryas octopetala* など 5 種。5) 湿った立地にほぼ限定して、あるいは量的に多く出現する種、*Equisetum arvense* など 12 種。

全体の組成を通覧すると、20 方形区以上に出現したものは *Hedysarum hedysaroides*, *Oxtripis erecta*, *Thalictrum alpinum*, *Polygonum viviparum*, *Vaccinium uliginosum*, *Betula exilis* の 7 種で、15 方形区以上に出現したものは *Carex koragiensis*, *Anemone sibirica*, *Salix sphenophylla*, *Hierochloe alpina*, *Equisetum arvense*, *Equisetum pratense* の 6 種である。これら 13 種がこの高山ツンドラ植生の主要構成要素である。3 タイプの立地に偏りなく出現したものには上記以外に *Pedicularis oederii* など 3 種ある。また、量的な分布には偏りがみられる種でも、出現自体は 3 タイプいずれにもみられるものがあり (*Sanguisorba officinalis*, *Empetrum nigrum* など)、全体としては、種類組成自体に 3 タイプの立地間で際違った違いはない。ダリナヤープロスカヤ山西斜面における森林限界移行帯付近の高山ツンドラ植生は、ある程度の立地の違いに関わらず、種類組成自体は似通っているといえる。なお、Table 1 で省いた 68 種についても、出現頻度が少ないこともあって、いずれかのタイプを特徴づける種群はみられなかった。

群落の相観からみると、3 タイプの立地に共通して、群落高はせいぜい 50 cm 程度だが植被率合計はほぼ 100% に達する。*Betula exilis* や *Salix* 類、*Vaccinium* 類の矮性低木が優占し、そのほかに、草本植物としては *Hedysarum hedysaroides* と *Oxtripis erecta* が量的に多いことで特徴づけられる。

森林限界移行帯では、矮性低木である *Vaccinium uliginosum* と *Betula exilis* がそれぞれ植被率 20-50% 程度に達し、この 2 種が優占することが特徴である。*Hedysarum hedysaroides*, *Oxtripis erecta*, *Festuca altaica* は 3 タイプの立地に偏りなく出現するものの、森林限界移行帯で量的に多くなる。これらの草本植物が多いこともここでの特徴である。*Salix sphenophylla*, *Hierochloe alpina*, *Polygonum bistorta* などは量的には少ないがまんべんなく出現する。*Parnassia palustris*, *Senecio integrifolius* など 6 種は森林限界移行帯にほぼ限定的に出現する。これらは高山ツンドラと言うよりもむしろ亜高山草原や森林限界移行帯の林床植生を形作るものである。出現種類数は平均 31.6 である。

乾いた立地は種類組成、優占種ともに森林限界移

Table 1. Floristic composition of the lower alpine tundra vegetation around the timberline ecotone on the west slope of Mt. Dal'nyaya Ploskaya, central Kamchatka

Site condition Quadrat No. Number of Species	Timberline ecotone																Wet tundra																			
	1				2				3				4				1					2														
	1	2	3	4	1	2	3	4	1	2	3	4	1	2	3	4	1	2	3	4	1	2	3	4	1	2	3	4								
Species occurring almost evenly throughout on three sites																																				
<i>Hedysarum hedyaroides</i>																																				
<i>Oxytropis erecta</i>																																				
<i>Thalictrum alpinum</i>																																				
<i>Polygonum viviparum</i>																																				
<i>Carex koraginensis</i>																																				
<i>Festuca altaica</i>																																				
<i>Anemone sibirica</i>																																				
<i>Poa malacantha</i>																																				
<i>Pedicularis oederi</i>																																				
<i>Luzula multiflora</i>																																				
<i>Polygonum tripterocarpon</i>																																				
Species occurring exclusively or abundantly on both timberline ecotone and dry tundra																																				
<i>Vaccinium uliginosum</i>																																				
<i>Betula exilis</i>																																				
<i>Salix sphenophylla</i>																																				
<i>Hieracium alpinum</i>																																				
<i>Calluna vulgaris</i>																																				
<i>Polygonum bistorta</i>																																				
<i>Aretium alpinum</i>																																				
<i>Empetrum nigrum</i>																																				
<i>Pedicularis eriophora</i>																																				
<i>Vaccinium vitis-idaea</i>																																				
<i>Toxicaria coarctata</i>																																				
<i>Pedicularis lanata</i>																																				
<i>Carex kamtschatka</i>																																				
<i>Mnuaarta arctica</i>																																				
<i>Kobresia myosuroides</i>																																				
Species occurring exclusively on timberline ecotone only																																				
<i>Parnassia palustris</i>																																				
<i>Senecio integrifolius</i>																																				
<i>Salix alba</i>																																				
<i>Agrostis kudoii</i>																																				
<i>Androsace lehmanniana</i>																																				
<i>Artemisia furcata</i>																																				
Species occurring exclusively on dry tundra only																																				
<i>Dryas octopetala</i>																																				
<i>Diapensia obovata</i>																																				
<i>Carex flacca</i>																																				
<i>Cassiope leucopodioides</i>																																				
<i>Bryanthus gnetiflora</i>																																				
Species occurring exclusively or abundantly on wet tundra only																																				
<i>Saxifraga arvensis</i>																																				
<i>Equisetum pratense</i>																																				
<i>Saxifraga pseudo-lutescens</i>																																				
<i>Saxifraga officinalis</i>																																				
<i>Polygonum pratense</i>																																				
<i>Salix reicheriana</i>																																				
<i>Alchemilla arctica</i>																																				
<i>Vaccinium vitis-idaea</i>																																				
<i>Pedicularis verticillata</i>																																				
<i>Juncus terrigenus</i>																																				
<i>Salix arctica</i>																																				

Only the species occurring on more than five quadrats are listed (49 of 117 species), other 68 species are shown in Table 2. The figure in the table shows percent cover of each species, and + means less than 5 % of cover. Nomenclature follows mainly Voroshilov (1982), referring to Czerepanov (1995). Ten quadrats are sited in every three different site conditions.

行帯とほぼ等しい。ただし、*Hedysarum hedysaroides*, *Oxtropis erecta*, *Festuca altaica* はここでは量的には森林限界移行帯よりも減少する。いっぽう、*Arctous alpinus*, *Empetrum nigrum* は乾いた立地の方が森林限界移行帯よりも量的に多くなる。*Dryas octopetala*, *Diapensia ovobata* など5種がほぼ限定的に出現し、特に *D. octopetala* は量的にやや多くなる。出現種数は平均 17.2 である。

比較的湿った立地には上記2タイプとは異なった優占種がみられる。すなわち、*Equisetum arvense*, *E. pratense*, *Salix chamissonis*, *S. arctica*, *Potentilla fruticosa* などが量的に多くなり、相観を形作る。特に、*S. arctica* は湿った立地に限って量的に多く出現し、ここでの植生を特徴づけている。出現種数は平均 17.8 である。

## 2. 比較と位置づけ

以上に記した種類組成や相観の特徴に基づき、ダリナヤープロスカヤ山西斜面の高山ツンドラ植生を他地域のものと比較し、位置づけてみよう。

カムチャツカ半島内部では、Hulten (1972) が、北緯 53 度以南の半島南部の高山植生について種類組成と主要植物の植被の程度を記録している。そこには、alpine meadows, *Vaccinium-Empetrum-Rhododendron aureum* community, *Artemisia arctica-Rhododendron kamtschaticum-Salix arctica* community などが記録されている。種類組成やそれらの植被からみて、*Vaccinium-Empetrum-Rhododendron aureum* community がダリナヤープロスカヤ山西斜面の高山ツンドラ植生と最も類似する。すなわち、この植生は *Vaccinium uliginosum*, *Vaccinium vitis-idaea*, *Empetrum nigrum*, *Salix arctica* などが矮性低木として優占する。いっぽう、*Betula exilis* は欠如し、代わりに *Rhododendron aureum* が最優占種として現れる。こうしたことから、Hulten (1972) に従う限り、カムチャツカ半島南部では、ダリナヤープロスカヤ山と同様の種類組成や相観を持った高山ツンドラ植生はふんだんには分布しないと思われる。

長白山南斜面の標高 1920-2050 m にはダリナヤープロスカヤ山と構造的に類似した森林限界移行帯が現れる。そこでは、*Larix olgensis* が閉鎖林から匍匐個体へと順次疎開する (Srutek and Kolbek 1994; Srutek and Leps 1994)。森林限界移行帯付近では、やはり、高山ツンドラ植生が分布している。矮性低木のおもな構成要素は *Dryas octopetala*, *Vaccinium uliginosum*, *Vaccinium vitis-idaea*, *Rhododendron aureum*, *Juniperus sibirica* などである (Srutek and Kolbek 1994)。ダリナヤープロスカヤ山西斜面の高山ツンドラ植生と優占種が一

部共通するが、*Betula exilis* や *Salix* 類が欠如、または少ないことから、これはダリナヤープロスカヤ山の高山ツンドラと相同のものとはいえない。このことは、森林限界移行帯の構造は類似していても、地理的に離れ、構成フロラがかなり違うこと (Table 2 参照) が主な要因であろう。

Aleksandrova (1977) はロシア共和国内における水平分布上のツンドラ植生を subarctic tundra と arctic tundra の2タイプに大別している。前者の特徴は *Betula nana*, *B. exilis*, *B. middendorffii*, *Salix plaunifolia*, *S. pulchra* などの矮性低木が優占することである。いっぽう後者はこれらの矮性低木は量的に少なくなり、arctic-alpine 要素である *Salix arctica*, *Dryas octopetala*, *Cassiope tetragona* などが優勢となる。水平的な地理分布を見ると、Anadyr-Penzhina や Chkotka 地方に広がる subarctic tundra は共通して、*Betula exilis*, *Salix pulchra*, *Vaccinium uliginosum*, *V. vitis-idaea* などの矮性低木が優占する。これはダリナヤープロスカヤ山の高山ツンドラ植生と相観的に極めて類似する。したがって、本報告の高山ツンドラ植生は、水平分布の上からは、Aleksandrova (1977) の subarctic tundra に対応するといえる。ただし、乾いた立地には *Dryas octopetala* が比較的多く現れ、湿った立地では *Salix arctica* が量的に多かった。これらのことは、今回調査した高山ツンドラ植生には、水平的な arctic tundra 要素もある程度含むことを示唆する。*Betula* や *Salix*, *Vaccinium* 類の矮性低木が主体の arctic tundra は北米大陸北部にも分布しており (Bliss 1988)、このタイプは広く周極分布するものとみてよい (Aleksandrova 1977)。なお、ダリナヤープロスカヤ山の森林限界移行帯よりも垂直的にさらに上方には、arctic tundra や polar desert (高等植物に対してコケ類や地衣類が優占する植生; Aleksandrova 1983) に相当する高山ツンドラ植生が分布しているものと予想されるが、今回は確認できなかった。

水平分布の上での森林限界移行帯付近にはいわゆる subarctic vegetation が認められる。ユーラシア大陸北方では、*Picea abies*, *Pinus sylvestris*, *Larix* 類などの高木性樹種の疎林と *Salix phylicifolia*, *S. lanata*, *S. glauca* などのおもにヤナギ類の灌木叢の組み合わせで構成される (Walter and Breckle 1986)。北米大陸北方では広範囲に発達する *Betula glandulosa* の灌木叢に代表される (小島 1978; Elliott-Fisk 1988)。これらは、*Betula exilis* などの矮性低木優占群落とは全く異なる独自の植生で (小島 1978)、arctic tundra や高山ツンドラ植生には対応しない。ダリナヤープロスカヤ山では、こう

した灌木叢に直接相当する植生は存在しない。Aleksandrova (1977) は、北東ロシアの subarctic tundra には、subalpine あるいは montane 要素であるハイマツ低木が所々縞状に侵入すると述べている。ダリナヤープロスカヤ山のグイマツ疎林とその林床に叢生するハイマツは、ひとつの組み合わせとして、広い意味での subalpine や subarctic vegetation に相当すると考えられる。

### 3. 構成種の地理分布

今回みられた 117 種についてそれらの地理分布を検討した (Table 2)。対象としたのは、スタノポイ高地 (北緯 54-58 度, 東経 125-135 度: Malyshev 1972), シホテアリニ山脈中部 (北緯 45-48 度, 東経 136-138 度: Kolesnikov 1969; Grishin *et al.* in press), 中国東北部長白山高山帯 (北緯 42 度, 東経 128 度: Zhu and Rowe 1987), 中部千島 (北緯 45-48 度, 東経 149-153 度, エトロフ海峡とマツワ海峡の間のウルップ, シムシル, ケトイ, ウシシル, ラショワ, マツワの各島: Tatewaki 1932), 北海道大雪山高山帯 (北緯 44 度, 東経 143 度: 館脇・鯨島 1959), チュコト半島東端 (北緯 68 度, 西経 172 度: Tikhomirov and Gavriyuk 1966), アラスカ (北緯 60-70 度, 西経 140-165 度: Hulten 1968) の 7 地域である。それぞれの地域植物誌によって、対象とする地域の面積や植物の分類の取り扱いがかなり異なるため、緻密な議論はできないが、ダリナヤープロスカヤ山における高山ツンドラ植生構成種の地理分布について、基本的な傾向を把握することはできるであろう。種の範囲はなるべく広くとり、異同については、Voroshilov (1982), Czerepanov (1995), Hulten (1968) でシノニムを相互参照し、確かめた。

地域別の分布をみると、スタノポイ, チュコト, アラスカの 3 地域で共通種が多く、117 種のうちそれぞれ 70 種, 72 種および 81 種に達する。この 3 地域の中では地理的に最も離れたアラスカが最も多いが、これは、Hulten (1968) では対象とする面積が他の地域植物誌と比べてかなり広いことによるものであろう。3 地域いずれにも分布する種は 54 種で、全体の 46% に達する。この 3 地域だけに分布するものに限っても 20 種にのぼる。いっぽう、シホテアリニとは 33 種, 長白山とは 21 種, 中部千島とは 43 種, 大雪山とは 35 種が共通しているが、いずれも上述 3 地域の共通種数と比べるとかなり少ない。これらのことは、カムチャツカ半島よりも北方に位置するベーリング海峡周辺地域を挟んで、東西に分布を広げている種群のうち、カムチャツカ半島にまで南下した植物群が、ダリナヤープロスカヤ山の高山ツンドラ植生を構成する主体である

ことを示す。ベーリング海峡周辺地域は極地、北方植物の分布拡大のひとつの拠点に当たり、そこから分布を広げたと考えられる植物 (いわゆる northern and southern Beringia radiant) も多い (Hulten 1937)。その結果、ダリナヤープロスカヤ山の高山ツンドラ植生はスタノポイやチュコト, アラスカの植物群と類似性が高く、より南方のシホテアリニ, 長白山, 中部千島, 大雪山とは共通種が少なくなったと考えられる。先に述べたように、種類組成や相観からみると、この高山植生は周極分布する arctic tundra のうち、矮性低木が主体のものに相当する。構成種の地理分布は、種類組成や相観から見た植生の類似性を裏付けている。

大雪山へ南下している 35 種のうち、27 種は中部千島にも分布する。このことは、大雪山の高山植物相の成立過程で、北方からの分布経路として千島列島が重要な位置を占めることを示唆する (Hulten 1933; Kawano 1971; Tatewaki 1974)。いっぽう、35 種のうち 8 種は中部千島には分布せず、カムチャツカ半島から離れて大雪山に隔離分布している (Hulten 1933)。これらのうち、長白山に分布するのは 5 種, サハリンに分布するもの (Voroshilov 1982) も 5 種 (*Dryas octopetala*, *Sedum rosea*, *Minuartia arctica*, *Saxifraga cherlerioides*, *Erigeron thunbergii*) である。これらは、大陸やサハリンを経由して大雪山に達したものと思われる (Hulten 1933; Tatewaki 1974)。

長白山との共通種は 21 種で 7 地域の中では最も少ない。これらはすべてスタノポイにも分布しており、16 種はシホテアリニにも分布する。カムチャツカ半島から長白山へは大陸海岸沿いのスタノポイ, シホテアリニ, 長白の各山地を経由して南下したと考えられる。

なお、Table 2 では、他の 7 地域には分布せず、ダリナヤープロスカヤ山の高山ツンドラのみに出現する種が 19 種みられる。これらは 7 地域の植物誌のいずれにも記述がないというだけで、すべてがカムチャツカ半島固有種であるとはいえない。ただし、ダリナヤープロスカヤ山の高山ツンドラ構成種のうちカムチャツカ半島固有種は 1 割程度にすぎないことは明らかである。このことから、この高山ツンドラは、ベーリング海峡地域を中心とした、より北方域から分布を広げた植物が中心であることが同われる。

### 4. 大雪山との比較

最後に、北海道大雪山の高山植生をダリナヤープロスカヤ山西斜面の高山ツンドラ植生と比較することによって、カムチャツカ半島からみた大雪山の高山植生の特徴を検討してみよう。大雪山の森林限界

Table 2. Geographical distribution of 117 species occurring on the lower alpine tundra vegetation around the timberline ecotone on the west slope of Mt. Da'nyaya Ploskaya, central Kamchatka.

Geographical regions are: ST: Stanovoye Uplands (Malyshev 1972), SA: Middle Sikhote-Alin' (Kolesnikov 1969; Grishion et al. in press), CB: Mt.Changbai (Zhu and Rowe 1987), KR: Middle Kuriles, between Etorofu strait and Matsuwa strait, islands of Urup, Shimushir, Ketoi, Ushishir, RASHUWA, Matsuwa (Tatewaki 1932), TA: Taisetsu Mts. (Tatewaki and Samejima 1959), CH: Chukch peninsula (Tikhomirov and Gavriluk 1966), AL: Alaska (Hulten 1968).

Species	Geographical region							Species	Geographical region						
	ST	SA	CB	KR	TA	CH	AL		ST	SA	CB	KR	TA	CH	AL
<i>Vaccinium uliginosum</i>	*	*	*	*	*	*	*	<i>Festuca altaica</i>	*					*	*
<i>Polygonum viviparum</i>	*	*	*	*	*	*	*	<i>Juncus biglumis</i>	*					*	*
<i>Hierochloa alpina</i>	*	*	*	*	*	*	*	<i>Juncus leucochlamys</i>	*					*	*
<i>Empetrum nigrum</i>	*	*	*	*	*	*	*	<i>Pedicularis capitata</i>	*					*	*
<i>Vaccinium vitis-idaea</i>	*	*	*	*	*	*	*	<i>Pedicularis labradorica</i>	*					*	*
<i>Tofieldia coccinea</i>	*	*	*	*	*	*	*	<i>Pedicularis sudetica</i>	*					*	*
<i>Parnassia palustris</i>	*	*	*	*	*	*	*	<i>Poa angustifolia</i>	*					*	*
<i>Ledum decumbens</i>	*	*	*	*	*	*	*	<i>Poa platyantha</i>	*					*	*
<i>Dryas octopetala</i>	*	*	*	*	*	*	*	<i>Salix arctica</i>	*					*	*
<i>Pedicularis verticillata</i>	*	*	*	*	*	*	*	<i>Salix fuscescens</i>	*					*	*
<i>Gentiana algida</i>	*	*	*	*	*	*	*	<i>Salix divaricata</i>	*					*	*
<i>Sedum rosea</i>	*	*	*	*	*	*	*	<i>Salix reticulata</i>	*					*	*
<i>Festuca rubra</i>	*	*	*	*	*	*	*	<i>Thalictrum alpinum</i>	*					*	*
<i>Saxifraga purpuracens</i>	*	*	*	*	*	*	*	<i>Valeriana capitata</i>	*					*	*
<i>Viola biflora</i>	*	*	*	*	*	*	*	<i>Silene repens</i>	*	*				*	*
<i>Arctous alpina</i>	*	*	*	*	*	*	*	<i>Ribes triste</i> Pall	*	*				*	*
<i>Diapensia ovobata</i>	*	*	*	*	*	*	*	<i>Sanguisorba officinalis</i>	*	*				*	*
<i>Cnidium ajanense</i>	*	*	*	*	*	*	*	<i>Oxytropis nigrescens</i>	*		*			*	*
<i>Lloydia serotina</i>	*	*	*	*	*	*	*	<i>Trisetum sibiricum</i>	*		*			*	*
<i>Trisetum spicatum</i>	*	*	*	*	*	*	*	<i>Saxifraga cherlerioides</i>	*		*			*	*
<i>Andromeda polifolia</i>	*			*	*	*	*	<i>Cassiope lycopodioides</i>	*		*	*		*	*
<i>Calamagrostis purpurascens</i>	*			*	*	*	*	<i>Carex pallida</i>	*	*					
<i>Pedicularis oederi</i>	*			*	*	*	*	<i>Polygonum tripterocarpum</i>	*			*			
<i>Luzula multiflora</i>	*	*		*	*	*	*	<i>Astragalus umbellatus</i>	*			*			
<i>Rhododendron aureum</i>	*	*	*	*	*	*	*	<i>Crepis chrysantha</i>	*			*			
<i>Spiraea aemiliana</i>	*	*	*	*	*	*	*	<i>Polygonum bistorta</i>	*			*			*
<i>Coeloglossum viride</i>	*	*	*	*	*	*	*	<i>Juncus triglumis</i>	*			*			*
<i>Minuartia arctica</i>	*	*	*	*	*	*	*	<i>Salix sphenophylla</i>	*			*			*
<i>Equisetum pratense</i>	*	*		*	*	*	*	<i>Bryanthus gmelinii</i>	*		*	*			
<i>Anemone sibirica</i>	*	*		*	*	*	*	<i>Carex flavocuspis</i>	*		*	*			
<i>Potentilla fruticosa</i>	*	*		*	*	*	*	<i>Carex gynocrates</i>	*		*	*			
<i>Pyrola asarifolia</i>	*	*		*	*	*	*	<i>Calamagrostis neglecta</i>	*		*	*			
<i>Equisetum arvense</i>	*	*		*	*	*	*	<i>Lagotis glauca</i>	*		*	*			
<i>Equisetum variegatum</i>	*	*		*	*	*	*	<i>Pedicularis lanata</i>	*		*	*			
<i>Androsace lehmanniana</i>	*	*		*	*	*	*	<i>Salix chamissonis</i>	*		*	*			
<i>Pyrola minor</i>	*	*		*	*	*	*	<i>Carex scirpoides</i>	*		*	*			
<i>Rubus arcticus</i>	*	*		*	*	*	*	<i>Polemonium acutiflorum</i>	*		*	*			
<i>Kobresia myosuroides</i>	*	*		*	*	*	*	<i>Saxifraga serpyllifolia</i>	*		*	*			
<i>Geranium erianthum</i>	*	*		*	*	*	*	<i>Senecio fuscatus</i>	*		*	*			
<i>Hedysarum hedysaroides</i>	*	*		*	*	*	*	<i>Silene acaulis</i>	*		*	*			
<i>Loiseleuria procumbens</i>	*	*		*	*	*	*	<i>Carex melanocarpa</i>	*		*	*			
<i>Artemisia arctica</i>	*	*		*	*	*	*	<i>Castilleja pallida</i>	*		*	*			
<i>Eriophorum vaginatum</i>	*	*		*	*	*	*	<i>Primula farinosa</i>	*		*	*			
<i>Armeria arctica</i>	*	*		*	*	*	*	<i>Solidago spiraeifolia</i>	*		*	*			
<i>Artemisia furcata</i>	*	*		*	*	*	*	<i>Allium strictum</i>	*		*	*			
<i>Artemisia borealis</i>	*	*		*	*	*	*	<i>Erigeron thunbergii</i>	*		*	*			
<i>Betula exilis</i>	*	*		*	*	*	*	<i>Juncus beringensis</i>	*		*	*			
<i>Carex capillaris</i>	*	*		*	*	*	*	<i>Carex misandra</i>	*		*	*			
<i>Draba camtschatica</i>	*	*		*	*	*	*	<i>Poa malacantha</i>	*		*	*			*
								Number of species	70	33	21	43	35	72	81

Species occurring only on Kamchatka<sup>1)</sup>

*Festuca kamtschatica*, *Polemonium campanulatum*, *Agrostis kudoi*, *Carex kamtschatica*, *Carex koraginensis*, *Claytonia arctica*, *Leontopodium kamtschaticum*, *Mertensia pubescens*, *Oxytropis erecta*, *Oxytropis revoluta*, *Pachypleurum alpinum*, *Pedicularis eriophora*, *Rumex lapponicus*, *Saussurea pseudo-tilesii*, *Senecio integrifolius*, *Senecio resedifolius*, *Senecio subfrigidus*, *Stellaria eschscholtziana*, *Veronica grandiflora*

The asterisk in the table shows the occurrence of the species in the region. The absence of any species in any geographical region does not necessarily mean that those species are absent from the region, but it merely means that any seven regional floras cited above do not list up those species.

Nomenclature follows Voroshilov (1982), Czerepanov (1995) and Hulten (1968).

1) It does not necessarily mean that those species are endemic to Kamchatka, but it merely means that any seven regional floras cited above do not list up those species.



以上はハイマツ帯と呼ばれるが、そこに分布する高山植物群落は、相観からハイマツ群落、雪田植物群落、風衝矮性低木・草本群落に大別できる(沖津1987)。ハイマツ帯はハイマツ群落が優占することが特徴で、風衝地や風下側雪の吹き溜まり地以外を広く覆う。温度条件的にはほぼ山頂部まで分布可能範囲で、大雪山の高山景観を相観的に特徴づけている。雪田植物群落は大型草本主体の群落で、ハイマツ帯の中にあつて、風下側斜面の、雪が吹き溜まる立地に成立する。この2者は相観あるいは種類組成がダリナヤープロスカヤ山西斜面の高山ツンドラ植生とはかなり異なるので、ここでは風衝矮性低木・草本群落を主な比較の対象とする。

大雪山の風衝矮性低木・草本群落は、風上側風衝斜面の、ハイマツ群落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、種類組成と相観の異なるいくつかのタイプにさらに細分できる(沖津1987)。それらのなかで、相観的には、ハイマツ群落周辺に分布するタイプがダリナヤープロスカヤ山のものと比較的近い。これは、ハイマツ群落とモザイク状の植生景観を構成するもので、全体の植被率が高く、キバナシャクナゲ *Rhododendron aureum*、コケモモ *Vaccinium vitis-idaea*、ガンコウラン *Empetrum nigrum*、ウラシマツツジ *Arctostaphylos alpina* などの矮性低木種が量的に多い(沖津1987)。しかし、*Betula exilis* や矮性低木の *Salix* 類が欠落し、*Vaccinium uliginosum* も比較的量的に少ない代わりに、*Rhododendron aureum* が優勢になることで、ダリナヤープロスカヤ山西斜面の高山ツンドラ植生とは基本的に異なるものと見なせる。カムチャツカ半島との結びつきを強いて求めれば、半島南部の *Vaccinium-Empetrum-Rhododendron aureum* community (Hulten 1972) が比較的近縁であろう。

相観的には、このほかに、ウラシマツツジ *Vaccinium uliginosum*—クロマメノキ群落やコマバツガザクラ *Arctostaphylos nana*—ミネズオウ *Loiseleuria procumbens* 群落(沖津1987)が、矮性低木主体という点でやや類似する。しかし、これらも、*Betula exilis* や矮性低木の *Salix* 類が欠落する点で、ダリナヤープロスカヤ山の高山植生とは基本的に異なる。

組成的にみると、エゾマメヤナギ—チョウノスケソウ群落(沖津1987)、Boreal alpine wind-exposed dwarf scrubs (Ito and Nishikawa 1977)、あるいは *Artemisia-Oxytropidetum yezoensis* Ohba 1967 (Ohba 1974) などと呼ばれている群落が類似する。主な構成種はエゾマメヤナギ *Salix pauciflora*、チョウノスケソウ *Dryas octopetala*、エゾオヤマノエンドウ *Oxytropis yezoensis*、エゾハハ

コヨモギ *Artemisia trifurcata*、トウヤクリンドウ *Gentiana algida*、イワウメ *Diapensia lapponica*、キバナシオガマ *Pedicularis oederi* などで、量的にはイワウメやエゾハハコヨモギ、チョウノスケソウが多い。構成種には周極分布する arctic tundra 要素も含むが、全体には日本固有種や稀産種が多く、大雪山の中でも特異性の高い群落となっている(沖津1987)。また、植被率は通常10%程度で、*Betula exilis* を欠き、矮性低木の *Salix*、*Vaccinium* 類も量的には僅かである。こうした点で、この群落もダリナヤープロスカヤ山西斜面の高山ツンドラ植生とは基本的に異なるものといえる。

結局、大雪山には、相観的、ないしは種類組成的にダリナヤープロスカヤ山西斜面の高山ツンドラ植生と類似する、あるいは近縁の植生は事実上存在しない。したがって、大雪山には、水平的にみた subarctic tundra や arctic tundra と対応する植生は分布しないといえる。このことは、ダリナヤープロスカヤ山の117種のうち、大雪山との共通種が35種にすぎないこと(Table 2)にも起因していると考えられる。

大雪山の森林限界以上ではハイマツ群落が優占し、相観を特徴づけている(沖津1987)。ダリナヤープロスカヤ山と比較した場合、大雪山のハイマツ群落は、森林限界移行帯を形成するグイマツ疎林と林床に叢生するハイマツ群落からグイマツが欠落したものととらえられる(沖津1985, 1987 参照)。この対比に従えば、大雪山のハイマツ群落は広い意味での subalpine、あるいは subarctic vegetation に相当すると考えられる。大雪山は、いわゆる高山植生が発達することでは我が国では代表的な高山だが、それでも、カムチャツカ半島から見た場合には subalpine、あるいは subarctic vegetation に相当する植生帯にとどまっていた、真の意味での arctic alpine tundra 帯には達していない。植生帯の位置づけからは、大雪山のハイマツ帯は高山帯には対応せず、森林帯上部から森林限界移行帯にかけて高木が欠如した領域に発達しているといえる(沖津1985; Okitsu and Ito 1989)。カムチャツカ半島の高山ツンドラ付近の植生構造からみても、この位置づけは裏付けられる。

カムチャツカ半島での調査にあたっては、S. Yu. Grishin 博士(ロシア共和国科学アカデミー—生物土壌研究所、ウラジオストク)には並々ならぬお世話になった。V. V. Yakubov 博士(ロシア共和国科学アカデミー—生物土壌研究所、ウラジオストク)には現地で植物を同定していただいた。記して感謝する。

## 引用文献

- Aleksandrova, V. D. 1977. Geobotanicheskoe raionirovanie Arktiki i Antarktiki. Nauka, Leningrad. English translation by Loeve, D. 1980. The Arctic and Antarctic: Their Division into Geobotanical Areas. 247 pp. Cambridge University Press, Cambridge.
- Aleksandrova, V. D. 1983. Rastitelnost poliarnykh pustyn SSSR. Nauka, Leningrad. English translation by Loeve, D. 1988. Vegetation of the Soviet Polar Deserts. 228 pp. Cambridge University Press, Cambridge.
- Bliss, L. C. 1988. Arctic tundra and polar desert biome. In Barbour, M. G. and Billings, W. D. (eds.) : North American Terrestrial Vegetation, pp. 1-32. Cambridge University Press, Cambridge.
- Czerepanov, S. K. 1995. Vascular Plants of Russia and Adjacent States (The former USSR). 516 pp. Cambridge University Press, Cambridge.
- Daubenmire, R. F. 1954. Alpine timberlines in the Americas and their interpretation. Bulter Univ. Bot. Stud. 11 : 119-136.
- Elliott-Fisk, D. L. 1988. The boreal forest. In Barbour, M. G. and Billings, W. D. (eds.) : North American Terrestrial Vegetation, pp. 33-62. Cambridge University Press, Cambridge.
- Grishin, S. Yu. 1988 a. Structura rastitel'nosti ekotona verksnej granitsy lesa na sopke Dal'naya Plockaya (Kamchatka) (The vegetation structure of the timberline ecotone on Mt. Dal'naya Plockaya (Kamchatka)). Komarovskie Chteniya 25 : 159-174.
- Grishin, S. Yu. 1988 b. Verkhnyaya granitsa lesa v Klyuchevskoi gruppe bulkanov (Kamchatka) (The upper timberline in Klyuchevskaya volcano group (Kamchatka)). In Barkalov, B. Yu. (ed.) : Rastitel'nyi mir vysokogornikh ekosistem SSSR (Plant Cover of High-mountains Ecosystems of USSR), pp. 193-201. Far Eastern Branch of Academy of Sciences of USSR, Institute of Biology and Pedology, Vladivostok.
- Grishin, S. Yu. 1993. Osobennosti poyacnosti ractitel'nosti Klyuchevskoi gruppy vuljukanov (Characteristics of the vegetation zones in Klyuchevskaya volcano group). Komarovskie Chteniya 38 : 95-117.
- Grishin, S. Yu., Krestov, P. and Okitsu, S. in press. The subalpine vegetation of Mt. Vysokaya, central Sikhote-Alin. Vegetatio.
- Grishin, S. Yu. and Yakubov, V. V. 1993. Material'k flore i rastitel'nosti vepkhovii r. Icha (Sredinnyi Kamchatskii khrebet). (Data on the flora and vegetation on the headwaters of the river Icha (central Kamchatka range)). Komarovskie Chteniya 41 : 74-113.
- Hulten, E. 1927-1930. Flora of Kamtschatka and the adjacent islands. 1-4. Kungl. Sv. Vetensk. Akad. Handl., Ser. 3, Bd. 5 : 1-4. 346, 218, 213, 357 pp. Almqvist & Wiksells, Stockholm.
- Hulten, E. 1933. Studies on the origin and distribution of the flora in the Kurile Islands. Botaniska Notiser 1933 : 325-345.
- Hulten, E. 1937. Outline of the history of arctic and boreal biota during the Quarternary Period. 165 pp. Bokforlags Aktiebolaget Thule, Stockholm.
- Hulten, E. 1968. Flora of Alaska and Neighbouring Territories. A Manual of the Vascular Plants. 1008 pp. Stanford University Press, Stanford.
- Hulten, E. 1972. The plant cover of soutehrn Kamchatka. Arkiv for Botanik, Ser. 2 7 : 181-257.
- Ito, K. and Nishikawa, T. 1977. Alpine communities of the Tasietsu mountain range (2). Syntaxonomy of plant communities. Reports of the Taisetsuzan Institute of Science, Asahikawa Colege Hokkaido University of Education 12 : 1-26.
- Kabanov, N. E. 1972. Kammennoberezov'ie lesa v botaniko-geograficheskom i lesovodstvennom otnosheniyakh (*Betula ermanii* Forests in Phytogeographical and Sylvicultural Aspects). 136 pp. Nauka, Moscow.
- Kawano, S. 1971. Studeis of the alpine flora of Hokkaido, Japan. I. Phytogeogaphy. J. Coll. Liberal Arts, Toyama Univ. 4 (Nat. Sci.) : 13-96.
- Kharkevich, S. S. and Cherepanov, S. K. 1981. Opredelitel' sosudistyykh raastanii Kamchatskoi olaasti (Key to Vascular Plants of the Kamchatka Region). 410 pp. Nauka, Moskow.
- 小島覚. 1978. カナダ, 中部ユーコン地方の植生と環境. 富山大学教養部紀要 11(自然科学篇) : 93-139.

- 小島覚. 1994. カムチャッカ半島のダケカンバ林の植生と環境. 日生態会誌 44 : 49-59.
- Kolesnikov, B. P. 1969. Vysokogornaya Rastitel'nost' Srednego Sikhote-Alinya (Alpine Vascular Plants of Central Sikhote-Alin'). 106 pp. Dal'nevostochnoe Knizhnoe Izdatel'stvo, Vladovostok.
- Komarov, V. A. 1927-1930. Flora poluostrova Kamchatki (Flora Peninsulae Kamtschatka). 1-3. 339, 369, 210 pp. Izd-vo AN SSSR, Leningrad.
- Malyshev, L. I. (ed.) 1972. Vysokogornaya Flora Stanovogo Nagor'ya. Soctav, Osobennosti i Genezis (Alpine Flora of the Stanovoye Nagorye Uplands). 270 pp. Nauka, Sibirskoe Otdelenie, Novosibirsk.
- Man'ko, Yu. I. and Sidel'nikov, A. N. 1989. Vliyanie vulkanizma na rastitel'nost' (Influence of Volcanism on Vegetation). 160 pp. Akademiya Nauk SSSR, Dal'nevostochnoe Otdelenie, Vladivostok.
- Melekestsev, I. B., Kraevaya, T. S. and Braitseva, O. A. 1970. Rel'ef i otlozheniya molodykh vulkanicheskikh raionov Kamchatki (Topography and Geology of Young Volcanic Regions of Kamchatka). 104 pp. Nauka, Moscow.
- Ohba, T. 1974. Vergleichende Studien ueber die alpine Vegetation Japans. 1. Carici rupestris-Kobresietea bellardii. Phytocoenologia 1 : 339-401.
- Man'ko, Yu. I. and Voroshilov, V. P. 1978. Elovie lesa Kamchatki (Spruce Forests of Kamchatka). 256 pp. Nauka, Moscow.
- 沖津進. 1985. 北海道におけるハイマツ帯の成立過程から見た植生帯構成について. 日生態会誌 35 : 113-121.
- 沖津進. 1987. ハイマツ帯. 「北海道の植生」(伊藤浩司編著), PP. 29-167. 北海道大学図書刊行会, 札幌.
- 沖津進. 1996. カムチャッカ半島中部プロスカヤ山の森林限界におけるハイマツとグイマツの分布と生長. 第43回日本生態学会大会講演要旨集 : 79.
- Okitsu, S. in press. Distribution, growth and regeneration of *Larix gmelinii* (Rupr.) Rupr. along the timberline ecotone of Mt. Dal'nyaya Ploskaya, central Kamchatka. Proceedings of the NIPR symposium on Polar Biology 10.
- Okitsu, S. and Ito, K. 1989. Conditions for the development of the *Pinus pumila* zone of Hokkaido, northern Japan. Vegetatio 84 : 127-132.
- Srutek, M. and Kolbek, J. 1994. Vegetation structure along the altitudinal gradient at the treeline of Mount Paektu, North Korea. Ecol. Res. 9 : 303-310.
- Srutek, M. and Leps, J. 1994. Variation in structure of *Larix olgensis* stands along the altitudinal gradient on Paektu-san, Changbai-shan, North Korea. Arct. Alp. Res. 26 : 166-173.
- Tatewaki, M. 1932. The phytogeography of the middle Kuriles. J. Fac. Agr., Hokkaido Univ. 29 : 191-363.
- 館脇操. 1945. 大東亜共栄圏植物誌北方篇. 348 pp. 積善館, 大阪.
- Tatewaki, M. 1974. The geobotanical relationship between Beringia and northern Japan, with special reference to the Arctic-Alpine flora of the latter. J. Fac. Agr. Hokkaido Univ. 57 : 340-348.
- 館脇操・鯨島淳一郎. 1959. 北海道中央高地の高山植物. 70 pp. 北海道大学農学部植物学教室, 札幌.
- Tikhomirov, B. A. and Gavrilyuk, V. A. 1966. K flore beringovoskogo poberezh'ya chukotskogo poluostrova (Contribution to the flora of the Bering Sea Coast of the Chukch-peninsula). In Tikhomirov, B. A. (ed.) : Rasteniya severa sibirii i dal'nego vostoka (Vascular Plants of the Siberian North and Northern Far East). pp. 58-79, Nauka, Moskva.
- Tranquillini, W. 1979. Physiological Ecology of the Alpine Timberline. Ecological Studies 31. 137 pp. Springer-Verlag, Berlin.
- Voroshilov, V. N. 1982. Opredelitel' rastenii sovet'skogo Dal'nego Vostoka (Key to Plants of the Soviet Far East). 672 pp. Nauka, Moscow.
- Zhu, T. C. and Rowe, J. S. 1987. A comparison of alpine tundra floras : N. E. China and N. W. North America. Linzer biol. Beltr. 19 (1) : 29-41.
- Walter, H. and Breckle, S. -W. 1986. Oecologie der Erde Band 3. Spezielle Oekologie der Gemassigten und Arktischen Zonen Euro-Nordasiens. 587 pp. Gustav Fischer, Stuttgart. (received May 16, 1996 ; accepted September 22, 1996)