

千島列島の植物相の特徴

植物相の多様性と、それに影響を与える要因

千島列島の植物相には 568 属 150 科に属する 1411 種の維管束植物が数えられる。植物相の量的特徴は表 2 に示す。

外来種・栽培逸出植物の割合は千島列島の植物相の全種の 13.7% (193 種) に上る。植物相の人的改変によるものが中心であり、本質的には異質な要素である。ただ、いくつかの種は列島のほぼ全体に亘ってみられ、場所によっては主に草原の自然植生に入り込んでいる。*Phleum pretense* オオアワガエリ, *Poa annua* スズメノカタビラ, *Stellaria media* コハコベ, *Agrostis gigantea* コヌカグサ, *Trifolium repens* シロツメクサ, *T. pratense* ムラサキツメクサ, *Leucanthemum vulgare* フランスギク, *Rudbeckia laciniata* オオハンゴンソウ, *Taraxacum officinale* セイヨウタンポポがその例である。外来種の大部分はあちこちの島の個別の場所にみられ、多くは港、居住区、道端、海岸、ゴミ捨て場付近など、時には空き地や畑に雑草としてみられる。その中には、*Alopecurus arundinaceus* スズメノテッポウ属, *Avena fatua* カラスムギ, *Elymus novaeangliae* カモジグサ属, *Puccinellia distans* アレチタチドジョウツナギ, *Spergula arvensis* ノハラツメクサ, *Stellaria graminea* カラフトホソバハコベ, *Aconogonon divaricatum* コバノイワタデ, *Euclidium syriacum* アブラナ科, *Alchemilla micans* ハゴロモグサ属, *Potentilla intermedia* キジムシロ属, *Galium uliginosum* ヤエムグラ属, *G. mollugo* トゲナシムグラなどがある。栽培される多年草は廃住居跡に残っているが、そのうち何種か—*Lupinus nootkatensis* ルピナス/チシマハウチワマメ, *Rudbeckia laciniata* オオハンゴンソウ, *Iris pseudacorus* キショウブ, *Digitalis purpurea* ジギタリス—は移動したり島々に広がり続けたりしている。

千島列島の植物相の外来種は恐らくロシアの中央部からカムチャツカ、サハリン経由での侵入したものと、日本から侵入したものがある。外来種の島々への侵入方法はいろいろな可能性がある。人による偶然の持ち込み(*Plantago major* セイヨウオオバコ, *Pilosella aurantiaca* コウリントンポポ, *Leontodon autumnalis* アキノタンポポモドキ, *Puccinellia hauptiana* アオヌカボガヤ, *Poa annua* スズメノカタビラ)、栽培や、栽培逸出(*Iris pseudacorus* キショウブ, *Rudbeckia laciniata* オオハンゴンソウ, *Leucanthemum vulgare* フランスギク, *Digitalis purpurea* ジギタリス, *Narcissus pseudonarcissus* ラップズイセン)、近隣地域からの鳥散布などである。外来種の大部分 (97%) は千島南部、特に国後島に侵入しているが、この島は植物の帰化には十分適している。千島北部では耐寒型の植物が帰化する。*Hyoscyamus niger* ヒヨス, *Sonchus oleraceus* ノゲシ, *Carduus crispus* ヒレアザミなどの“南の種は厳しい気候条件のために生活環を完了できないが、居住区に時々現れる。

上記の表に挙げた千島列島の植物相の量的性質は現代の物理-地理的条件の多様さによっ

ている。植物相の分類学的多様性には、島のサイズ、大陸からの距離、緯度、火山の影響などの要因全体や、それ以外に列島の体系が形成される地学的過去、中でも島としての孤立の期間が影響している。

分類学的多様性が最も高いことで特徴的なのは千島列島南部の植物相で、種数でいくと、列島北部の2倍、中部の3倍となっている。カムチャツカに近い島々、例えばパラムシル島と、北海道に近い島々である択捉、色丹、国後は、列島中部の島々よりも植物相的に豊かである。列島南部グループのうち北にあるウルップ島の植物相は、もっと北にあるパラムシル島の植物相よりやや種数が少ない：それぞれ531種と556種である。植物相の分類学的多様性の低さは、北部と比較してみても、千島中部で特徴的である。これは、千島中部では現代の気候条件が厳しいこと、大陸からかなり離れていること、活火山の影響、さらに、自然史的性質の要因によると考えられる。南から北に向かって列島の植物相は種レベルでは減少するが、属・科レベルでは分類学的多様性は維持されている。

緯度と植物相の分類学的多様性の値の関係は回帰直線 empirical line of regression (Shmidt, 1980)を使ってもっと明瞭に表せるかもしれない。得られた結果からわかるように、分類群数とその地の(原産の)植物相は、地理的な緯度によって同様に変化している(図2)。これらのパラメーターが一番低いのは、島の中央部、特にマトゥア島で、植物は火山活動や人的影響でかなり変化している。水がない(アイヌ湾: Ainu bay [48° 02'47.5"N 153° 13'14.1"E]の小沼や多くの干上がった溪流を含めなければ)ことから、湿原植生は少ない。この場所にはハイマツや高山植物の多くの種がみられない。

植物相の比率をみると、北方の島(シュムシュ、パラムシル)は南の島(択捉、国後、色丹)の指標とほとんど変わらない。それらはかなり高く、シュムシュ、パラムシルの植物相は、相当する緯度に対して豊富である。比較のため、カムチャツカ南部の南カムチャツカ禁猟区では438種(Shaulskaya 1993)、パラムシル島では、面積はほぼ同じであるのに、556種がある。ここで、パラムシルは島として孤立していることを考慮すべきである。

島が大きく地形が多様であるほどエコトープが多様性であり、その結果植物相も豊富になる、と期待されるだろう。しかし、このことは理想であり、同様な自然条件があり共通の地史を持つ島々についてのことのようなのだ。千島列島最大の択捉島の植物相は国後島の植物相より目立って貧しく、面積当たりで約半分である。恐らく、このことは、国後島が南部にあり、北海道に近いこと—北海道とは過去に植物相上密接な関わりがあった—や、気候の特徴によると考えられる。

東アジアの好温性植物が北海道から千島列島に移動してきたのは、ヴェルム期末期(15,000~13,000年前)、温暖化と陸橋の存在のあった短い時期に始まったようである。その際、分断が起こったのが遅かった島ほど有利であった(Bezverkhonii et al. 2002)。択捉島の植物相は、海進が始まった早い時期に分断されたため、好温性型植物の影響はほとんど受けなかった。国後島が北海道から分断されたのはずっと後になってからだったため、植物相形成において影響を受けた。ここにのみ、*Bothrocaryum controversum* ミズキ, *Quercus*

dentata カシワ, *Magnolia hypoleuca* ホオノキ, *Tilia maximowicziana* オオバボダイジュ, *Acer japonicum* ハウチワカエデ, *Juglans ailanthifolia* オニグルミ, *Fraxinus lanuginosa* アオダモのような北海道と共通で現在択捉島にはみられない「南方系の」木本植物が見られる。千島列島南部の好温性植物が維持されるのに好適な気候状況を作っているのは宗谷暖流であり、この暖流は国後島の西岸に強く打ち寄せ、その後、択捉方面に流れる。

完新世の気候最温暖期（6,000-5,000 年前）に相当する断層の花粉分析によると、択捉中央部には、*Quercus* コナラ属, *Betula* カバノキ属以外に *Phellodendron* キハダ属, *Carpinus* クマシデ属, *Fagus* ブナ属, *Fraxinus* トネリコ属などの好温性要素がみられる (Korotkii et al. 2000)。上記の種の一部は寒冷化した結果、中温的植物相のうち最も耐寒性のある種を除いて島の植物相から失われた。

国後島の現在の植物相の構成や種の分布には、太平洋からの気団が本質的な影響を与えている。成長期ほぼ全体の時期にわたって、千島列島南部の島々は南東から吹いて大陸に暖気をもたらす海洋風の影響の下にある。しかし、千島海流（親潮）の冷たい海の上を通過する際に冷却されるため、この風は島の太平洋側に霧をもたらす。高い山脈にさえぎられて、霧はオホーツク沿岸にはほとんど出ず、そのため夏季に（訳注：太平洋側より）晴天の日が多い。千島列島南部の好温性植物の大部分はこちら側にあり、また、温泉周囲にも集中している。

千島列島のほぼすべての島において山脈はオホーツク海側に寄っており、つまり、島々の多くは冷たく湿った太平洋の風の影響を受けるため、好温性の植物の成長には適していない。例外なのは択捉島で、ここでは山脈は太平洋岸の方にある。N.A.Popov (1965)の意見では、暖流の影響と Groznyi 山脈（訳注：Mt.Baranskiy 指白山 [45° 06'10.0"N 148° 00'55.7"E] から北東に延びる山脈）によって守られているため、島の中央部に *Quercus crispula* ミズナラが維持されたという。ミズナラ以外にここには *Prunus sargentii* オオヤマザクラ, *Micromeles alnifolia* アズキナシ, *Kalopanax septemlobus* ハリギリ, *Phellodendron sachalinense* キハダその他の「南方性の」樹木がみられる。択捉島の太平洋岸には、我々が Iodnyy 岬（入里節崎 [44° 43'24.6"N 147° 22'07.8"E]）から Burevestnik（天寧 [44° 55'38.1"N 147° 37'56.2"E]）まで（訳注：択捉中部の単冠湾から南に約 30km までの太平洋岸沿い）を観察したところ、低木性のダケカンバやミヤマハンノキ低木林、所により植物相構成種の少ないグイマツ林湿地であった。千島列島北部では、冷たいオホーツク海の影響で、太平洋側とオホーツク側の植物相の構成の違いはほとんど見られない。

種数、属数、科数のような指標は、どの場所でも植物相の豊富さを示す。この豊富度の量的評価のため、千島列島を、カムチャツカ、サハリン、シホテアリン山脈（訳注：沿海州 [46° 07'48.7"N 136° 48'17.2"E 周辺]）、アリューシャン列島、北海道と比較した（表 3）。これらの場所の植物相リストは、次の文献に従って我々が作成した：Hultén, 1960; 1968; Ohwi, 1965; Hein, 1976; Shimizu, 1982, 1983; Voroshilov, 1985; Vascular plants of the Soviet Far East, 1985-1996; Yakubov, 1997; Barkalov, Taran, 2004; Flora of Russian Far East, 2006,

Takita, 2001;他。命名法と分類群の大きさは S.K Cherepanov (1995)に従ったがロシアの植物相に無いものは省いた。そのため、国外の植物文献に示された種数とここに挙げた種数は一致しないことがある。ロシア、日本、アメリカの専門家の分類群の大きさについての見解は本質的に異なる場合が少なくない。

植物相の面積に最も関係する指標は種数である (Tolmachev, 1974)。しかし、比較のため引用したデータからもわかるように、千島列島の植物相は原産種 (訳注: 移入でない種) の数においては、同じぐらいの緯度であり千島の総面積の約 5 倍のサハリン島の植物相に引けをとらない。科や属の数では、千島列島の植物はサハリンよりかなり豊富である。カムチャツカ、アリューシャン列島は、植物相的には千島列島よりも貧しい。千島列島その他の場所と比べて目立った多様性を示すのは、大陸であるシホテアリン山脈や南方の北海道の植物相である。

L. I. Malyshev (1969,1976b)は、種数と属数は曲線的な関係であるとし、ある場所の植物相形成における自生・他生の傾向の関係を評価する指標として、以下の公式を提案した。

$$A = (S - \hat{S}) / S$$

A=植物相の自生指数、S=実際の植物種数 \hat{S} =計算上の種数

計算上の種数(\hat{S})は経験的(empirical)な二次関数で決定される: $\hat{S} = 314.1 + 0.0045383G^2$,
G= その場所の属数

表のデータからわかるように、指標の値がプラスであることで、自生種の傾向が高いのはカムチャツカだけである。他の場所の植物相形成では他生種の傾向が高く、そのことはこの指数がマイナスであることにより示される。このことは北海道で目立っている。北海道は地史的には、周期的に現れた陸橋のおかげで、過去にサハリンと本州の植物相交流の中間であり、他方、サハリンと千島との中間でもあり、離れた所では、カムチャツカとの中間でもあった (Popov, 1970)。千島列島の端の島々が北でカムチャツカ、南で北海道に近いこと、世界の海水準の変動の結果、古地理的状況が変化したこと、テクトニクス的過程や火山活動の出現、気候条件の変動などによって、千島列島の植物相形成の他生的傾向が強められた。そのことは、固有種が非常に少ないことによっても示される。

千島列島の多少とも大きい島々について植物の自生指数を計算した (図 3)。この指数が最も小さかったのはマトウア、シャシコタン、ウシシル、アトラソヴァ (アライド島) であった。おそらく、このことは、島の孤立化とともに、小さい島々における現在の火山活動の影響が大きいと考えられる。

千島列島の植物相は基本的に中間的であるが、それは一方でベーリング、他方で日本の植物相形成中心地の影響を受けて形成されたためである (Barkalov, 2000, Barkalov, 2002)。そのことは特に種の分布の例で明瞭である。北千島でのみ、カムチャツカの植物相と共通の種がみられる: *Armeria scabra* チシマハマカンザシ, *Papaver alboroseum* アライドヒナゲシ, *Alopecurus stejnegeri* チシマヤリクサ, *Festuca altaica* ウシノケグサ属, *F.*

brevissima ウシノケグサ属, *Erigeron humilis* ムカシヨモギ属, *E. peregrinus* チシマアズマギク, *Stenotheca tristis* ヒメコウゾリナ, *Primula tschuktschorum* エンドウザクラ, *Salix polaris* チシママメヤナギ, *Koenigia islandica* チシマミチヤナギ, *Ranunculus pygmaeus* クモマキンポウゲなど。南千島では *Aralia cordata* ウド, *Kalopanax septemlobus* ハリギリ, *Cardiocrinum cordatum* ウバユリ, *Hydrangea petiolaris* ツルアジサイ, *Daphniphyllum humile* エゾユズリハ, *Moliniopsis japonica* ヌマガヤ, *Stenofestuca pauciflora* キツネガヤ, *Viburnum furcarum* オオカメノキ, *Boehmeria silvestrii* アカソ, *Quercus crispula* ミズナラ, *Ixeridium kurilense* チシマニガナ, その他多くの日本との共通種がみられる。千島北部の植物相は構成においてはカムチャツカの植物相、千島南部の植物相は、日本の植物相を貧しくしたものである。この質的違いを考慮して、我々は植物地理区を作成した。それによると、千島列島は5つの植物区に分けられる。北千島、中千島、ウルップ、南千島、小千島、である (Barkalov, 2000, Barkalov, 2002)。

北千島、中千島とカムチャツカ南部を合わせて、周北極区系、オホーツク-カムチャツカ地区、南カムチャツカ-北千島区を形成する。それ以外の3地域は北海道(最南部を除く)とともに、東アジア植物区系、サハリン-北海道地区、南千島-北海道区に属する。千島における周北極区系と東アジア区系の境界はブツソル海峡(シムシル島-チルポイ島間 [46° 41'29.6"N 151° 15'00.3"E 周辺])であり、その南の、過去に植物の文献で採用されたいわゆる宮部線(訳注: 択捉-ウルップ間)ではない。この区は他の生物についても確認されている (Prozorova et al., 2002, Lelei et al. 2002, Bogatov, 2002, Bogatov et al. 2003, Pietsch et al 2003, Bogatov et al. 2004, and others.)

体系的構造

植物相の体系的構造というのは、種以上のさまざまなランクの、その地域での総括のことである (Yurtsev, Kamelin, 1991)。これは植物相のある特徴を表す重要な指標のひとつである。A.I. Tolmachev (1970b, 1974) は植物相の体系的構造が地理学的背景によって変化する法則について指摘した。自然の植物区は植物相の面積に関わらずその構造は永続的であるが、隣接する植物相に移行する場合に、永続性は目だって阻害される。その例となるのが、周北極区系と東アジア区系の境界が通っている千島列島である (Takhtazhan, 1978; Barkalov, 2000; Barkalov, 2002)。

千島列島の最高ランクの分類群を量的に評価する場合、同様な法則が見られ、植物相の豊かさのレベルについても北から南へ、中心地から末端部へ、種数は目だって増加する(表4)。本質的な違いは、千島列島の島のグループ-北・中・南-の植物相における最高ランクの分類群の役割にもみられ、それぞれの植物相の割合からもわかる。裸子植物・シダ植物の割合は南千島の植物相で目立つ。被子植物の中では、単子葉植物の割合が、北に行くほど 33.5%, 35.8%, 36.1% というように規則的に高くなる。

科の構成は区域的状況や植物相形成の段階に関わる、植物相の全体的特徴を反映している (Tolmachev, 1986; Malyshev, 1987)。千島列島の植物相の構成のうち大きな部分を示す、種数が最大の科 (複数) を表 5,6 に示した。千島列島の植物相の種数のうち、最大の 10 科が 50.6% を占め、20 科が 68.3% の種を含む。A.I.Tolmachev (1970 6) の研究によると、最初の数字 (訳注: 10 科の%) は植物相の区域的状況を示す。周北極植物では、主要な 10 科は種数では 60% に満たない。

千島列島の植物相は基本的に周北極的である。主に周北極的種が重要な役割を担っている: Cyperaceae カヤツリグサ科, Poaceae イネ科, Ranunculaceae キンポウゲ科, Caryophyllaceae ナデシコ科などである。その際、周北極的特徴が最もよく現れているのは千島北部である。千島列島南部の植物相の構成科としては、Orchidaceae ラン科, Polygonaceae タデ科, Lamiaceae シソ科があり、沿岸の海洋性気候に特徴的な東アジアの性質をよく示している。つまり Cyperaceae カヤツリグサ科が最上位の位置にきて、Orchidaceae ラン科の種が豊富なことである。さらに、南千島には 1 種しかもない種が 35 科 (Plagiogyriaceae キジノオシダ科, Taxaceae イチイ科, Schisandraceae マツブサ科, Magnoliaceae モクレン科, Daphniphyllaceae ユズリハ科, Tiliaceae シナノキ科、他) あり、そのことは島の領域の植物相の特徴である。千島列島北部・中部にはそのような植物は少なく、それぞれ 6 科、3 科である。Cyperaceae カヤツリグサ科, Poaceae イネ科, Ericaceae ツツジ科, Juncaceae イグサ科が千島列島の植物相において大きな役割を果たしているのは、多くの場合、海洋性気候の特徴、山岳地形という島の特徴による。

南から北まで移動すると、千島列島の植物相の最大の 10 科の種の割合が規則的に大きくなっていくが、これは、気候条件の変化に直接的に対応している。南千島ではこの割合はその場所の植物相の種構成のうち 49.2%、中千島では 57.9%、北千島は 59.4% を占めている。

千島列島の最も大きい属である *Carex* スゲ属は 111 種 of 原産種がある。その後、*Juncus* イグサ属, *Salix* ヤナギ属 が 21 種ずつ、*Poa* イチゴツナギ属が 19 種、*Viola* スミレ属, *Sasa* ササ属, *Taraxacum* タンポポ属 が 16 種ずつ、*Calamagrostis* ノガリヤス属が 15 種、*Artemisia* ヨモギ属が 14 種、*Pedicularis* シオガマギク属 13 種、*Potamogeton* ヒルムシロ属、*Ranunculus* キンポウゲ属, *Saxifraga* ユキノシタ属 が 12 種 *Epilobium* アカバナ属 12 種、*Luzula* ヌカボシソウ属 11 種、*Platanthera* ツレサギソウ属, *Potentilla* キジムシロ属が 10 種ずつである。上記の属が多く種をもつことは、千島列島の植物相が、海洋性の特徴を伴ったアジア要素の基盤をもつことを示す。主に千島列島南部で東アジア植物区系の固有属—*Alethris* ノギラン属, *Botryostege* ホツツジ属, *Brylkinia* ホガエリガヤ属, *Cremastra* サイハイラン属, *Dactylostalyx* イチヨウラン属, *Eleorchis* サワラン属, *Ephippianthus* コイチヨウラン属, *Eubotryoides* ハナヒリノキ属, *Hosta* ギボウシ属, *Kalopanax* ハリギリ属, *Maackia* イヌエンジュ属, *Metaplexis* ガガイモ属, *Monotropastrum* ギンリョウソウ属, *Myrmechis* アリドオシラン属, *Phellodendron* キハダ属, *Sasa* ササ属, *Schizopepon* ミヤマニガウリ属, *Schizophragma* イワガラミ属, *Skimmia* ミヤマシキミ属, *Weigela* タニウツギ属 —がみられ

ることは、この島状の領域の植物相に存在する東アジア的特徴をさらに強めている。

このように千島列島の植物相は基本的には周北極的であるが、その中に、特に列島南部において、東アジア要素が現れている。植物相の地域的な位置は、基本的な体系的グループの割合や、科の構成にあらわれており、それは主に気候的要素や植物相形成の特徴によって決まる。千島列島の植物相の形成にはカムチャツカ、日本の植物相の影響があり、それは植物相が似通っていることにも反映されている。

植物の生物形態

千島列島の植物相の植物形態（生活形）の量的性質は特に興味深い。その割合は表7に示す。我々の計算によると、千島列島には、樹木は49種（3.5%）、うち針葉樹が6（*Abies sachalinensis* トドマツ, *Larix kamtschatica* グイマツ, *L. kaempferi* カラマツ, *Picea jezoensis* エゾマツ, *P. glehnii* アカエゾマツ, *Taxus cuspidata* イチイ）、低木・半低木は105（7.4%）、木生のつる植物（*Hydrangea petiolaris* ツルアジサイ, *Schizophragma hydrangeoides* イワガラミ, *Viris coignetiae* ヤマブドウ, *Actinidia arguta* サルナシ, *A. kolomikta* ミヤママタタビ他）は13（0.9%）、茂み、半茂みは29（2.1%）である。南方系の常緑要素は22種、具体的には *Ilex rugosa* ツルツゲ, *I. sugerokii* クロソヨゴ, *I. crenata* イヌツゲ, *Skimmia repens* ツルシキミ, *Daphniphyllum humile* エゾユズリハ, *Gaultheria miqueliana* シラタマノキ, *Sasa kurilensis* チシマザサ, *S. senanensis* クマイザサなどである。常緑の茂みとしては、ツツジ科植物：*Bryanthus gmelinii* チシマツガザクラ, *Loiseleuria procumbens* ミネズオウ, *Phyllodoce aleutica* アオノツガザクラ, *Arctericia nana* コメバツガザクラがある。草本植物の割合は千島列島の植物相の割合のうち86.1%を占める。外来種の中では、一年生、二年生の植物が多い。

木本、低木、つる植物の量がもっとも多いのは、千島列島南部の植物相の構成であり、再度、この地域が東アジア植物相に属していることを強調している。列島の北方に向かって木本や低木の量が急激に下がる。つる植物は北千島・中千島にはまったく見られない。茂みの量、主に、ツツジ科植物の種は、北に向かってやや増加するとはいえ、植物被覆の土壌学的役割が急激に増える。これらはいわゆるヒース原を形成し、特に北千島の植物被覆に広く分布している。木本と草本の比率は、北・中・南千島において、1:11, 1:8, 1:6 であり、千島列島の北方にむかって、草本の数がだんだん増える。

千島列島における「南方系の」樹木、低木、つる植物の分布北限を図4に示す。東アジア要素の樹木の大部分について、北限は択捉(29種)にあり、続いて国後(19種)、ウルップ(12種)にある。その先、列島の北まで分布を広げるものはわずかな種であり、そのうち *Taxus cuspidata* イチイ, *Sorbus commixta* ナナカマド, *Salix reinii* ミヤマヤナギ, *Sasa kurilensis* チシマザサはケトイ島まで、*Weigela middendorffiana* ウコンウツギはオネコタンまで、*Ilex rugosa* ツルツゲはパラムシル島までみられる。ダケカンバ (*Betula ermanii*) に

は、カムチャツカの南端から千島のラシュア島の間分布の分断がみられる。

地理的關係

アジア大陸の東端としての古地理状況が、第四紀の世界的海水準の eustatic な変動やテクトニクス的過程の活性化のために変化したことは、千島列島の現代の状況に直接的な影響を与えた。陸橋が何度も現れたことで種の移動が容易になり、千島列島と付近の場所、特にカムチャツカと北海道との種の交換が促進された。これらすべてが現在の千島の植物相の構成に反映されているため、地理的要素を分析するとその形成過程の特徴の一部を明らかにできる。

我々は、千島列島の在来種を全体的分布の類似により 6 タイプ (地理的要素) に分けた。周北極、ユーラシア、アジア-アメリカ、アジア、東アジア-南アジア、東アジア、である。千島列島の特徴を考慮に入れて分布グループを分けた (表 8)。グループに分ける際には各種の分布範囲の特徴や、千島列島と周辺地域との間で考えられる植物相的關係を考慮した。周北極型には全北区的 holarctic, コスモポリタンの範囲の種も含む。東アジア型の分布には東アジア植物区系に分布する種 (Takhtajan, 1978) が含まれる。

千島列島の植物相で最大の種数 (566) は東アジア分布型である。その後、周北極、アジア-アメリカ、アジア型がそれぞれ 265, 180, 122 種である。南千島の植物相で最大の地位を占める東アジア分布型の種数は、列島の北に行くと急激に減少し、周北極型、アジア-アメリカ型、アジア型の種よりも少なくなる (図 5)。

東アジア分布型は 171 種であり、東アジアに広く分布する。その中には、*Quercus dentata* カシワ、*Actinidia polygama* マタタビ、*Adenophora triphylla* ツリガネニンジン、*Ilex crenata* イヌツゲ、*Calamagrostis hakonensis* ヒメノガリヤス、*Carex augustinowiczii* ヒラギシスゲ、*Gastrodia elata* オニノヤガラ、*Chorisis repens* ハマニガナ、*Hydrangea paniculata* ノリウツギ、*Fraxinus lanuginosa* アオダモ、*Chloranthus japonicus* ヒトリシズカなどがある。この型の 40% 以上が列島の範囲に分布する種である。中でも南千島-南サハリン-日本の種グループは突出しており、南千島列島、南サハリン、日本に分布する。その中には、*Abies sachalinensis* トドマツ、*Picea glehnii* アカエゾマツ、*Phellodendron sachalinense* キハダ、*Padus ssiori* シウリザクラ、*Skimmia repens* ツルシキミ、*Aster glehnii* ゴマナ、*Clinopodium sachalinense* ミヤマトウバナ、*Cardiocrinum cordatum* ウバユリ、*Hosta rectifolia* タチギボウシ、*Carex blepharicarpa* ショウジョウスゲ、*C. Jacens* ハガクレスゲ、*Brylkinia caudata* ホガエリガヤなど計 118 種がある。南千島-北日本グループには 75 種が含まれ、南千島と日本北部 (北海道、北・中本州) の狭い島状の範囲をもつ。ここに含まれるのは、*Betula maximowicziana* ウダイカンバ、*Tilia maximowicziana* オオバボダイジュ、*Botryostege bracteata* ミヤマホツツジ、*Viola kitamiana* シレットコスミレ、*Rhodiola ishidae* ホソバイワベンケイ、*Astragalus japonicus* エゾモメンヅル、*Ajuga shikotanensis* ツルカコソウ、*Pedicularis*

apodochila ミヤマシオガマ, *Arenaria merckioides* メアカンフスマ, *Carex omiana* ヤチカリズスゲなど、千島列島の植物相の中で半固有的要素となっている。

千島列島の植物相にアムールー日本、韓国ー日本、一部、東アジア要素が含まれることは、同時に極東大陸部分と日本の温帯的（森林的：nemoral）な植物相とも似ている。ここには極東（沿海州、中国東北部、朝鮮半島北部）に特徴的な樹木・低木である *Taxus cuspidata* イチイ, *Ulmus japonica* ハルニレ, *Fraxinus mandshurica* ヤチダモ, *Kalopanax septemlobus* ハリギリ, *Aralia elata* タラノキ, *Padus maximowiczii* ミヤマザクラ, *Euonymus macropterus* ヒロハノツリバナ, *Lonicera chrysantha* ネムロブシダマヤ、木生つる植物 *Actinidia arguta* サルナシ, *A. kolomikta* ミヤママタタビ, *Schisandra chinensis* チョウセンゴミシ, 草本 *Chloranthus japonicus* ヒトリシズカ, *Chrysocyathus amurensis* キタミフクジュソウ, *Schizopepon bryoniifolius* ミヤマニガウリ, *Waldsteinia ternata* コキンバイ, *Carex dispalata* カサスゲがある。全体的にみると、これらの種は東アジア植物区系の典型的な代表種であり、主に千島列島南部でみられる。大千島列島沿いにさらに北まで分布を広げて北限を形成するものはわずかである。例えば、*Taxus cuspidata* イチイはケトイ島に分布しているがそこでは高さ 1m を超えない低木状となり、ダケカンバ・ササ原の中に生える。

主に南千島に、分布域がずっと南まで広がる 27 種の比較的小さいグループが見られる。これらの分布は、南アジアやヒマラヤ、時にオーストラリアにまで広がる東アジアー南アジア型分布を示す。*Bothrocaryum controversum* ミズキを除きこれらは草本植物である。*Carex doniana* シラスゲ, *C. pumila* コウボウシバ, *Fimbristylis subbispicata* ヤマイ, *Gynostemma pentaphyllum* アマチャヅル, *Laportea bulbifera* ムカゴイラクサ, *Panicum bisulcatum* ヌカキビ他。千島列島ではこれらは高茎草本原の手前や、主に国後島の西岸（オホーツク海岸）の温泉付近にみられる。

千島列島ではアジア種グループ（アジア、東アジアー南アジア、東アジア種）は、周北極、ユーラシア、アジア-アメリカ分布種の総種数をかなり（約 19%）越える。植物相の「アジア的」性質は千島列島南部に最もよく現れる。アジア種はこの場所の植物相の種構成の 60% 以上を占める。中千島（36%）、北千島（31%）の植物相ではその割合は低くなる。

千島列島とアメリカ大陸との関係は、その植物相の構成種にアジア-アメリカ種があることによってわかる。北米に広く分布しアジア大陸に深く侵入した種はアジア-アメリカ生物地理的（chorologic）グループを形成するが、その数はわずか 39 種である。別のグループ、両太平洋岸（amphi-pacific）グループは 15 種で、太平洋の両側の幅狭い沿岸部に分布する。もう 1 つのベーリンググループは 29 種で、メガベーリングア（訳注：“Megaberingia”, Yurtsev 1974）に分布する。そして最後に 4 番目のグループである北太平洋グループは 62 種で、アラスカ半島から日本列島まで弧状列島沿いに分布し、時にサハリン島まで分布を広げるが、北極には侵入しない。

千島列島には日本やアジア大陸種と共通の属で、（ごくわずかな例外を除いて）カムチャツカやベーリング海峡には分布せず、太平洋の向こう側に再度現れる属がある。例としては、

Diphylleia サンカヨウ属, *Caulophyllum* ルイヨウボタン属, *Magnolia* モクレン属, *Fauria* イワイチョウ属, *Mitchella* ツルアリドオシ属, *Trillium* エンレイソウ属, *Disporum* チゴユリ属, *Pogonia* トキソウ属などであり、アジアと北米の植物相の昔のつながりを反映している。このような隔離分布の明瞭な例として Menyanthaceae ミツガシワ科の *Fauria* イワイチョウ属 - *F. crista-galli* イワイチョウ一種しか持たない一があげられる。北米西部の太地域以外に、*F. crista-galli* は千島列島(ウルップ、択捉)や日本の北海道・本州の山にもみられる。*F. crista-galli* のアジアの集団はタイプ亜種(アメリカの)で $2n=102$ の染色体数を持つものとは異なり、染色体数 $2n=68$ を持つ特別な亜種 *subsp. japonica* (Franch.) Gillet である (Shimizu, 1982)。*Fauria* の分布の分断やアジア・アメリカの集団の違いは、これらが古い歴史を持つことの証拠である。同様な分布を *Juncus mertensianus* エゾノミクリゼキシヨウも持っている。この、主にアメリカの種は日本の北海道の大雪山にあるが、比較的最近我々は択捉島でも見つけた。

アジア-アメリカの過去の関連の別の例として森林種である *Rubus pedatus* コガネイチゴが挙げられる。この種は上記の種(複数)と同様であるが、さらに広範囲に、サハリン、千島南部(択捉・国後)にも分布している。アジアではこの種は主にハイマツ低木林・キバナシクナゲの亜高山帯に分布するが、山地のトウヒ林にも生える。

東アジア-アメリカ種のグループに含まれるのは、*Adiantum pedatum* クジャクシダ, *Onoclea sensibilis* コウヤワラビ, *Anaphalis margaritacea* ヤマハハコ, *Maianthemum dilatatum* マイツルソウ, *Juncus ensifolius* ミクリゼキシヨウ, *Fauria crista-galli* イワイチョウなど 29 種のみである。千島列島南部を含む東アジアに分布する *Osmunda japonica* ゼンマイ, *Lysichiton camtschatcense* ミズバショウ, *Symplocarpus renifolius* ザゼンソウ, *Diphylleia grayi* サンカヨウ, *Carex tsuishikarensis* ホロムイクグなどの種はアメリカ大陸で近縁種 *O. cinnamomea*, *L. americanum*, *S. foetidus*, *D. cymosa*, *C. oligosperma* に変わるが、このことは昔 1 つの種の範囲だったものがさらに古い時代に分断されたことを示すのかも知れない。

北太平洋種は太平洋北部の島弧を中心にして、わずかに大陸にも侵入し、海岸沿いに南方へ広がる種である。この、ほぼ列島状の領域を植物地理、古地理的単位と認識するために、B.A. Yurtsev (1974) は、M. Tatewaki (1963a, 1963b) がコマンドル-アリューシャン列島のみに対して提唱した「Hultenia」という用語を使うべきという意見を出した。B.A. Yurtsev はこの領域に、カムチャツカ東海岸、千島列島北部・中部を加えることを提案している。彼は Hultenia が太平洋的周北極・亜高山・高山種に非常に富んでいる一方、北極・北極-高山型の植物や、大陸的周北極植物、亜高山・高山種については貧しく、その点でベーリング・セクターと植物学的に異なっていると指摘している。北太平洋グループは 62 種である。これはアジア-アメリカ分布型の中で最大の数である。

太平洋両岸 (amphi-pacific) 型・北太平洋型の種は千島列島に広く分布し、生育地に沿って通常大量にみられる。この中には、*Aconitum maximum* チシマトリカブト, *Anemonastrum*

villosissimum チシマイチゲ, *Harrimanella stelleriana* ジムカデ, *Cassiope lycopodioides* イワヒゲ, *Phyllodoce aleutica* アオノツガザクラ, *Rhododendron kamtschaticum* エゾツツジ, *Parageum calthifolium* ミヤマダイコンソウ, *Geranium erianthum* チシマフウロ, *Lagotis glauca* ウルップソウ, *Pennelianthus frutescens* イワブクロ, *Arnica unalascensis* エゾウサギギク, *Cirsium kamtschaticum* チシマアザミなどがある。アジア大陸の、*Hultenia* の南部のみに、特徴的な「アメリカ」種がみられる。*Allocarya orientalis* イヌミヤマムラサキ, *Erigeron peregrinus* チシマアズマギク, *Agrostis alaskana* ヌカボ属, *A. exarata* チシマヌカボ, *Carex kelloggii* スゲ属, *Luzula piperi* コゴメヌカボシ, *L. kobayashii* スズメノヤリ属である。このグループのすべての種は低木林か多年草であり、*Hultenia* の比較的厳しい気候条件を生き延びるのに適している。アメリカ大陸に広く分布しアジアの端にわずかに分布する種はアメリカ-北太平洋グループに含まれる。

このように千島列島の植物相では、量的には東アジア型分布の種が優越し、数で周北極、アジア-アメリカ、アジア型分布種を越えている。北・中千島の植物相では周北極、アジア-アメリカ種、アジア種が優越し、南千島では東アジア型が優越している。

生態群落 (ecological-coenotic) 分析

千島列島の植物相の生態群落的基礎となるのは、シベリア・バイカル地方についての L.I.Malyshv (1984), A.P.Peshkova (1984) の提案したスキームに A.P.Khokhryakov (1989), A.E.Kozhevnikov (1997) が行った補足を考慮したものである。いずれの場所の植物相も、遺伝的、生態-地理学的特徴において似通った、多少とも同様な種複合体であり、そのことが、L.I.Malyshv (1976, 1984) によると、研究の際、個々の種ではなく、時に、植物複合体としての見方に限ることができる、という。千島列島の古植物学的データは非常に少ないため、その形成時にみられた種構成の特徴や基本的な傾向を明らかにすることは、主に、現在の植物相の種の生態群落的存在状況の分析の基礎となるだろう。

更新世、完新世には、温暖化・寒冷化の気候変動の結果、北半球の植物相の構成はかなりの変動を受け、千島列島もその一部であった。一方、この地の気候を和らげる影響を持ったのが太平洋と火山活動であり、そのおかげで好温性植物が列島南部に維持されるようになった。

千島列島が位置するアジア大陸の末端で、テクトニクス活動の過程と世界的海水準変動のため、陸と海の交代が起こった。列島は北部でカムチャツカと、南部で北海道と何度か連結し、島同士が大きな島ブロックを形成して、植物相の構成種の交換が促進された。島の孤立化と陸の一部の海面下への沈降のため植物相が貧しくなった。これらすべてが現在の千島列島の植物相に反映されている。

千島列島の植物相の構成を生態群落的グループとして一高山植物、森林植物、草原・湿原植物、海岸植物、人家植物 (表 9) 仮に種の集合に分けた。これらのグループのそれぞれが、

歴史的に形成された、遺伝的・生態的要求において統一性のある植物のまとまりであるが、分布の全体的性質においてかなり異なっている。ある種をひとつの生態群落グループに含める場合には優先原理を用いた。これは、ある種が特定の生態群落条件に惹かれ、その中でよく発達することを考慮し、同時に千島列島の別々の場所で、時には付近の場所での振舞いを考慮した。千島列島の植物相は基本的に異質な属でできているからである。

最大の植物相複合体である森林植物は、546種であり、千島列島の植物相の種構成の38.6%を占める(図6)。続いて、量的評価では小差で草原・湿原植物(298種、21.1%)、高山植物(288種、20.4%)の複合体がくる。植物相が比較的貧しいことで目立つのは海岸植物複合体で、86種(6.1%)のみである。外来種も含む人家植物は193種(13.7%)である。

千島列島の北部・中部・南部は植物相複合体や生態群落グループの割合について互いに本質的に異なっている。北千島の植物相においては高山植物複合体の種が優先的である。南千島の植物相には森林植物の種数が目だって多く、高山、草原・湿原、海岸種がほぼ同数となっている。中千島の植物相は中間的な性質を示している。ここでは高山種と森林種が同様に多く、前者の方が種数は多い。

I. 高山植物複合体

千島列島の高山植物複合体は288種を数える。北・中・南部のグループでは、その種数はそれぞれ222, 132, 194種である(表9)。種数によるとキク科-34種、イネ科-27種、カヤツリグサ科-24種、ツツジ科-17種、ゴマノハグサ科-14種、マメ科とイグサ科-12種ずつ、ナデシコ科とバラ科-11種ずつ、ユキノシタ科-10種、の科が多い。

高山種複合体は標高によって最も明瞭に分けられるため、垂直的ゾーン区分の原理に即している。千島列島の植物相の中で、この複合体は高山種(60%)と通常帯(40%)から構成される。量的には、高山グループが優越する(109種、原産種全体の8.9%)。1種の違いを含めて、ツンドラ-高山(北極高山)グループ(63種、5.2%)と山岳グループ(62種、5.1%)がある。やや少ない種(54種、4.4%)が低周極山岳(hypoarctic-mountainous)グループと考えられる。

千島列島北部の植物相の中で高山種(ツンドラ-高山種と、高山種)は通常帯(山岳種、低周極山岳種)の種の1.5倍多い。スタノボイ山地(Malyshev, 1984)、トキンスキー・スタノヴィク、ゲラン山脈(Shlotgauer, 1990)、シホテアリン(Vyshin, 1990)、ルリカン・ケト-カプ(Lurikan, Ket-Kap)山脈(Barkalov, Bezdeleva, Vyshin, 1997)や東シベリア・ロシア極東のその他の大陸の山脈でも、高山種は数において優越していることに注目すべきである。千島列島の北部から南部にかけて高山種の種数はだんだん減少する。特にツンドラ-高山種が急激に減少する。逆に通常帯の種は本質的に増加する。南サハリンや北海道の植物相が南千島と非常によく似ていることを考えると、同様な現象はそれらの場所でもみられる

と考えられる。

千島列島の植物相形成の決定的な意味を与えたのは第四紀の環境条件であった。知られているように、更新世は気温の上下する期間の変動によって特徴付けられる。かなりの寒冷化により、千島列島も含む北東アジア大陸の一部が氷河に覆われた。パラムシル島には少なくとも第四紀の氷河の2回の跡がみられる (Vlasov, 1958, Gorshkov, 1954, Chemekov, 1972)。研究者の中には大千島列島の他の島、例えば択捉にも跡がみられるとの指摘もある (Kanaev, 1960, Zhelubovskyy, Pryalukhina, 1964)。

氷河の形成やそれに伴う世界的海水準の低下により、千島列島の場所にはカムチャツカと北海道や、いくつかの島をつなぐ陸橋の形成が促進された。千島列島の場所にすべてつながった橋は、存在しなかったようだ。森林帯上部の境界が一時的に下がり、そのことにより山岳の氷河体制が進み、高山種が、出来た陸橋を伝って北方にも南方にも移動しやすくなった。最初に海岸・亜海岸の高山種が分布を広げた：ツツジ科、ヤナギ科、マメ科、ゴマノハグサ科やその他の維管束植物グループである。森林種は北千島のように植物相から消失したか、南に向かったか、小さいレフュジアとして維持された。このことは列島南部 (択捉) で起こった可能性がある。

高山種や沿岸地域は北極自体の領域外でも植物相の構成やその他の特徴において北極と多少とも似ている (Yang, 1978)。Yangによるとこのように似ているのは、多くの要因によるものだという。そのうち最も重要なものは、北極との関連、現在の北極との気候やその他の生態的条件が似ていること、領域の広さと生態的多様性である。北極の南限は動的であり、それが、周北極区系の北限を含む幅広い移行帯に反映されている。千島列島北部・中部は雪原植物 (kriophyte) の分布区であり (Yurtsev, Tolmachev, Rebristaya, 1978)、この植物相は北極区の植生において優先する植生である。S.Y.Grishin (Grishin, 1995) は植生の性格によって、千島列島の北半分と東カムチャツカと合わせて北周北極-亜北極地帯の特殊な海洋区として分けている。Y.Kudo (1927) が択捉以北の千島列島の島を A.Engler (Engler, 1912)の亜北極区としたことを指摘すべきである。

更新世の氷期、千島列島と北極 (まず、ベーリング海セクター) の山々との植物学的直接的交換は容易になったが、それはまず1つには、北極の南部の境界が著しく交じり合ったため、別の理由は、カムチャツカの山脈が縦 (訳註：南北) 方向にほぼ絶え間なく伸びていたためである。規模にして最大の更新世中期の氷期にはかなり幅広い陸橋により千島列島北部、もしかすると中部も、カムチャツカとつながり、そのおかげでツンドラ-高山種は何の障害もなく氷河末端部の地域に沿って南部に移動できた。更新世後期には千島列島最北のシムシュ・パラムシルのみがカムチャツカと連結し、その他の島々は、海峡によって分かれた造構地形学的 (morpho-tectonic) なブロックに対応する大きな島々を作った。このことはパラムシル島の現在の高山植物の組成に反映している。この島には千島列島の他の島々や日本にはみられない、多くの北極-高山種がみられる。

北極から離れると、山の多い場所の植物相の中のツンドラ-高山種の割合は目だって低下

する。このことは、千島列島の例で明瞭にみられる。ツンドラ-高山種の最大種数は北千島に見られる(62種)。その中には、*Ranunculus sulphureus* タカネキンポウゲ、*Armeria scabra* チシマハマカンザシ、*Cerastium beeringianum* ベーリングミミナグサ、*Gastrolychnis apetala* タカネマンテマ、*Koenigia islandica* チシマミチヤナギ、*Salix polaris* チシママメヤナギ、*Thalictrum alpinum* ヒメカラマツ、*Sibbaldia procumbens* タテヤマキンバイ、*Polemonium boreale* ヒメハナシノブ、*Pedicularis capitata* タマザキシオガマ、*Festuca altaica* ウシノケグサ属などがある。南千島の植物相にはツンドラ-高山種は通常稀に、小集団でしかみられず、国後・色丹にはまったく分布しない。これはおそらく、最終氷期末期からの気候の温暖化への変化により、南の島々で森林帯の上部限界が上昇し、高山帯が断片的地域に移行したこと、山岳中部の地形や火山活動によるものであろう。そこでは高山種や通常帯の種が優占した。

高山植物複合体の種は列島北部の島々、時にパラムシル島の植生で優先的な位置を占めた。現在の北千島の厳しい気候(北方のカムチャツカと比べてさえ)や、夏にも豊富な雪田、大気の高湿度により、低高度的(hypsometric)標高、最北のシュムシュ島で見られるような平原-丘陵地形のような低い場所での高山植物の生育が促進される。高山種の大部分は非常によく見かけられ、生育地に依拠して豊富に生育するといった特徴をもつ。そのような種は、*Salix kurilensis* ヒダカミネヤナギ、*Primula cuneifolia* エゾコザクラ、*Bryanthus gmelinii* チシマツガザクラ、*Loiseleuria procumbens* ミネズオウ、*Phyllodoce aleutica* アオノツガザクラ、*Oxytropis pumilio* コウノソウ、*O. revoluta* オカダゲンゲ、*Lagoris glauca* ウルップソウ、*Veronica stelleri* チシマクワガタ、*Stenotheca tristis* ヒメコウゾリナ、*Juncus beringensis* ミヤママイ、*Carex krascheninnikowii* チシマミヤマクロスゲ、*Poa malacantha* ムラサキノモソモ などである。

千島列島では火山活動やその結果、溶岩原という形で何度も自由な生態的ニッチがつかえるという条件があるため、ある一定のパイオニア植物グループが現れる。その大部分は高山の植物である。これらの種は厳密に高山帯に生えるということはない。それよりそれらは土壌基質(substrate)に強く結びついているが、それでもやはり高山に普通にみられる。火山土壌に豊富にみられる種は、*Arctericia nana* コメバツガザクラ、*Rhododendron camtschaticum* エゾツツジ、*Saxifraga merkii* チシマクモマゲサ、*Potentilla miyabei* メアカンキンバイ、*Pennellianthus frulescens* イワブクロ、*Campanula lasiocarpa* イワギキョウ、*Artemisia glomerata* ハハコヨモギ、*Carex ktausipali* タイセツイワスゲ、*Poa malacantha* ムラサキノモソモやその他の主に崖-岩錐地植物である。

植物相的な視点から非常に興味を惹くのは、千島列島の多くの島々にみられる、最も古く、強く断層化した(dislocated)低山であり、パラムシル島の Levinsona-Lessinga 山脈(島の中部、駒ヶ嶽 alt.818m [50° 18'17.5"N 155° 44'12.1"E]を中心に南西~東北方向に延びる山脈)、オネコタン島の Sovetskii 山脈(根茂山 [49° 33'50.5"N 154° 48'46.8"E]の南~東を取り巻く山脈)、択捉の Bogatyr 山地(西単冠山 alt. 1,634m [44° 50'21.0"N 147° 21'15.5"E]から北東に延びる山地)などである。Levinsona-Lessinga 山脈の低木林(標

高 300-500m) より高い頂上は山岳-ツンドラ植生に覆われる。ここでは広く分布する高山種以外に千島列島には稀な *Gastrolychnis apetala* タカネマンテマ, *Minuartia kurilensis* アライトミヤマツメクサ, *Androsace capitata* トチナイソウなどがみられる。Sovetskii 山脈の頂部近くには *Primula tschuktschorum* エンドウザクラ, *Papaver alboroseum* アライドヒナゲシ, *Potentilla matsumurana* (*P.matsumurae*?ミヤマキンバイ), *Juncus biglumis* ホクトイ, *Salix chamissonis* チシマイワヤナギ などを確認したが、多くはオネコタンだけでなく北千島全体の高山植物相で大部分が稀な植物である。Bogatyr 山地 (択捉) では北日本の高山種と共通の高山種複合体がみられる (*Pedicularis apodochila* ミヤマシオガマ, *Viola kitamiana* シレトコスミレ, *Tofieldia okuboi* ヒメイワシヨウブ, *Dryas ajanensis* チョウノスケソウ, *Fauria crista-galli* イワイチヨウ, *Juncus mertensianus* エゾノミクリゼキシヨウ, *Scirpus maximowiczii* タカネクロスゲ, *Salix hidaka-montana* ヒダカミネヤナギ)、またサハリンの植物相との共通種 (*Minuartia barkalovii* エゾタカネツメクサ)や、国後には分布しない固有種の *Pulsatilla taraoi* カタオカソウ, *Saussurea kurilensis* ウルップトウヒレンがみられる。

逆に、もっと若い、多くは完新世の火山構造地で、現在も火山活動が見られる場所では高山植物構成種は少ない。この典型的な例はアライド山で、ハイマツだけでなく、隣のパラムシル島に普通にみられる高山種の多くが欠けている。

高山種自体に対し、山の生態群落グループの種は南千島の高山植物相複合体においてもっと古い要素である。山の種の一部、まず南千島-北日本半 (hemi) 固有種は (遺伝的というのではなく、空間的に) 森林 (nemoral) -広葉複合体と関連しており、これらは以前の時代に地域的位置を占めており、おそらく古い時代の海岸段丘の崖に生えていたものだろう。これらの種は現在も島の湿った海洋性気候の条件下で沿岸の崖 (海岸帯の、沿岸線より離れた) でみられるが、亜高山帯でより普通にみられる。おそらく、千島列島南部の高山植物相形成過程はまだ完成していないと考えられる。この考えは、現在千島列島の全体的上昇が起きている (Sergeev, 1976) -沈降している色丹島を除くと-と考えると辻褃が合う。

II. 森林植物相複合体

平地、低山、中山の部分を占める森林複合体も前の複合体と同様、垂直分布の原理に応じている。この複合体には546種が含まれる。種数でいくと、以下の科が主導している。Poaceae イネ科-48種、Cyperaceae カヤツリグサ科-41種、Orchidaceae ラン科-36種、Rosaceae バラ科-33種、Asteraceae キク科-30種、Ericaceae ツツジ科-22種、Ranunculaceae キンポウゲ科-18種、Salicaceae ヤナギ科-16種、Apiaceae セリ科-12種、である。

B.P.Kolesnikov (1961)は、カムチャツカ半島南端と千島列島の択捉島の Vetrovoj 地峡 [留茶留原周辺: 45° 15'11.8"N 148° 19'04.1"E] から北を北太平洋 (カムチャツカ) 草原-Larix グイマツ-森林区として、タイガ地域の中の間タイガ明・暗針葉樹林亜区とした。ここの樹木植生はダケカンバ (北千島では欠ける) とハイマツ匍匐林、ミヤマハンノキ低木

林、*Sorbus sambucifolia* タカネナナカマドである。この著者は南千島を東アジア針葉広葉樹林の針広混交林地域とした。*Quercus* コナラ属からなる広葉樹林は、択捉島の中部と国後南半分に見られる (Popov, 1965; Barkalov, 2002)。上記のことから、森林複合体を我々は3つの生態群落グループに分けた (この分け方は特に混交林についてはまったく仮のものである) : 草原-Larix グイマツ-森林、暗い針葉樹林、広葉樹林 (周北極手前)。広葉樹林グループには広葉樹やトドマツ *Abies*-広葉樹混交林に分布する種が含まれる。

暗い針葉樹林グループは、南千島の自然条件の複合体によく合っている。中千島・北千島の暗い針葉樹林・広葉樹林グループを含む森林複合体の構成種が少ないことは、列島の北に行くほど気候的・歴史的要因のために植物相の森林種数が自然に減っていく過程を反映している。千島列島の暗い針葉樹林グループには 42 科 85 属の 141 種が数えられる。

暗い針葉樹林グループを形成するタイガ (稀に森林タイガ) の大部分は、千島北部ではハイマツ低木林と関わっている。その中には、*Dryopteris expansa* シラネワラビ, *Oxalis acetosella* コミヤマカタバミ, *Chamaepericlymenum canadense* ゴゼンタチバナ, *Moneses uniflora* イチゲイチャクソウ, *Coptis trifolia* ミツバオウレン, *Linnaea borealis* リンネソウ, *Circaea alpina* ミヤマタニタデ, *Cacalia kamtschatica* ミミコウモリ などが含まれる。これらのうち何種かはやや異なる条件での生育にも適応している。*Coptis trifolia* ミツバオウレンは雪田草原に大量に生育することが少なくないが、そこでは冬季に雪の厚い層に守られやすいところである。同様な現象はサハリンやシホテアリンの山でもみられる。暗い針葉樹林グループの別の種である *Ilex rugosa* ツルツゲはミヤマハンノキ低木林に生育するが、そこには *Cacalia kamtschatica* ミミコウモリが時に草本の覆いを形成する他、多くの種、特に高等シダ植物:*Huperzia miyoshiana* ヒメスギラン, *Diphasiastrum complanatum* アスヒカズラ, *Polystichum braunii* ホソイノデ, *P. microchlamys* カラクサイノデ, *Phegopteris connectilis* ミヤマワラビが関係している。

草原-落葉樹林グループはダケカンバ、ヤナギ、北方の高茎草本に特徴的な種で形成される。ここに含まれるのは、*Sorbus sambucifolia* タカネナナカマド, *Spiraea betulifolia* マルバシモツケ, *Lonicera chamissoi* チシマヒョウタンボク, *Weigela middendorffiana* ウコンウツギ, *Salix udensis* オノエヤナギ, *Trillium camschatcense* オオバナノエンレイソウ, *T. smallii* コジマエンレイソウなどや、多くの北方の高茎草本要素:*Cirsium kamtschaticum* チシマアザミ, *Senecio cannabifolius* ハンゴンソウ, *Filipendula kamtschatica* オニシモツケ, *Heracleum lanatum* オオハナウド, *Aconitum maximum* チシマトリカブトである。千島列島の森林複合体におけるこのグループの種数は比較的少ない。ここに含まれるのは 26 科、49 属に含まれる 68 種である。

千島列島中部・北部の草原-落葉樹林生態群落グループは植生の中で地域的位置を占める。この際、ダケカンバ林は南千島・中千島にのみ存在し、北千島にはダケカンバは現在生育していない。ダケカンバ林に関連する種は、千島列島北部ではミヤマハンノキ低木林関連している。

千島列島の森林植物相複合体の中では広葉樹林生態群落グループが最も代表的である。このグループには 87 科 219 属に含まれる 337 種が数えられる。ここには南方型高茎草本に特徴的な種も含まれる。

千島列島南部では広葉樹林グループは 336 種が代表している。その特徴的な種の 1 つ、*Quercus crispula* ミズナラは択捉・国後島の至るところに見られるが、暖かいオホーツク岸側に主にみられる。N.A.Popov (1965) のデータによるとミズナラ林は国後島の南部と択捉島中部にしかない。これらの島々の他の場所には小さい林や個別の木々が、冷たく湿った海洋風から守られた場所に生える：択捉北部の Lovushka 川 [尾渡川：河口 45° 26'55.7"N 148° 32'10.0"E] 溪流沿い、Sofiya 湾 (Medvezhii 半島 = 択捉北端の曾木谷湾 [45° 22'54.3"N 148° 28'26.7"E]) 内や、最も古い火山 Stokap (西単冠山 [44° 50'21.0"N 147° 21'15.5"E])、Beretarube (ベルタルベ山 [44° 28'22.5"N 146° 55'45.5"E])、Livinaya Pastj (萌消湾 [44° 36'44.9"N 146° 59'37.5"E])、Urbich カルデラ (得茂別湖 [44° 37'28.7"N 147° 12'02.9"E] 周囲) (の南部) や、国後北部の Rurui 火山 (ルルイ岳 [44° 26'31.7"N 146° 08'29.8"E]) の斜面にみられる。時にミズナラは島の太平洋側に進出することがあるが、ここでは虐げられた形をしている。N.A.Popov (1965) は択捉中部のミズナラ林を、第三紀からあまり変化しない様子で維持された、遺存林と考える傾向がある。国後南部のミズナラ林を、この著者は北海道のミズナラ林と関連づけている。

千島列島北部・中部の森林植物相複合体の中で、広葉樹林グループの種数の少なさは目立っている (それぞれ 30 種と 33 種)。これらの多く、*Corydalis ambigua* エゾエンゴサク、*Saxifraga fusca* エゾクロクモソウ、*Galium triflorum* ヤツガタケムグラ、*Gagea nakaiana* キバナノアマナ、*Lloydia triflora* ホソバナノアマナなどはここでは高茎草本の手前に分布する。高茎草本には主に耐陰性の植物か、高茎草本が密生するまでの間に成長サイクルを完了させられる春植物 (ephemeroid) が結びついている。A.I.Tolmachev (1959) は、高茎草原やその構成種は森林帯的 (nemoral) な森林が支配的であった時代に形成され、サハリン、カムチャツカ、北海道 (千島でも、と考えるべきである) での後期での植生形成の際あまり変化しない状態で維持されたと考えている。このことはその手前に生育する種にも言えるようで、これらの関連がさらに古いことを示している。広葉樹林種のうち、わずかな種が他の植生群落にも含まれる。そういうわけで *Peracarpa circaeoides* タニギキョウはミヤマハンノキ林に多くみられる。シュムシュ島の海岸砂丘の芝状に草の生えた場所にも *Cypripedium macranthon* アツモリソウがみられるが、それは暗い針葉樹林グループの種である *Equisetum hyemale* トクサと一緒に生育している。

千島列島北部に森林がないことは氷河時代の結果である。しかし、それは唯一の原因ではないようだ。ここに維持されたタイガ・森林的な要素は遺存的性質を持ち、過去に千島列島には暗い針葉樹林-広葉樹林や高茎草本群落がさらに広く分布していた可能性を示しているのかもしれない。

小千島列島の広葉樹林植物相は種構成が比較的貧しいことで目立つ。この地域の自然条

件一低山・丘陵的で平原的地形、海岸を通る冷たい海流の近さ、海洋の冷たく湿った気団からの影響、霧の多さやその他一が、現在、植物相の好適な繁栄を抑制している。この原因により、植生帯の構成から広葉樹林帯が欠失し、色丹島では代わりに暗い針葉樹林帯が占有している。N.A. Popov (1965)はミズナラやその他の広葉樹種がこの島の植生構成から消失したことを、ベーリング海峡が形成された結果冷たい北極の海流が沿岸に流入したことと関連付けている。

千島列島で *Larix kamtschatica* グイマツに特殊的に付随する植物種は我々は見出さず、*Larix* グイマツ林には、暗い針葉樹林や広葉樹林の生態群落グループに遺伝的に結びついた種が生育している。千島列島のグイマツは高さが低く (3-8m)、風衝形態となっている。択捉島では湿地に生えるか、ミズナラ林の一部に侵入しているが、ミズナラと異なり、冷涼・湿潤な、島の太平洋側に寄っていることが多い。色丹島のグイマツ林とササ原は Malaya Tserkovnaya 湾 (松ヶ浜湾 [43° 44'34.8"N 146° 41'36.8"E]) に向かう丘の斜面に比較的小さい面積を占めている。この地の樹木は非常に枝分かれが多く、幹も多数のことがある。若い木もある。国後ではグイマツは自然の生育地には見られないが、これには2つの原因があるらしい。暖かすぎる気候と、適合した生育場所がなかったこと、である。湿った場所ここでは、生態的にそれに代わる *Picea glehnii* アカエゾマツに占められている。植物相からグイマツが消えたのは、北海道から消えたのとおそらく同時期、約7,000年前と考えられる (Igarashi et al. 2001)。

明るい針葉樹林植物相は古第三紀の高温気候 macrothermal の植物相から生じ、中新世 Miocene 末期まで高緯度地方に広く分布しており (Peshkova, 1984)、その後、鮮新世 Pliocene の冷涼化により南東アジアに混入した植物相である。しかし千島列島 (択捉) での花粉調査によると、グイマツは中新世には既に暗い針葉樹林-広葉樹林複合体の周囲に存在しており、冷涼化してから分布を広げることが可能になった。更新世 Pleistocene には千島列島のグイマツの分布は、現在では海面下に沈んだ大陸棚地域の広範囲の干上がりと関係していると思われる。形態的特徴 (大きく卵形の球果と、上部が弱く包まれた鱗片) からは色丹島の *Larix kamtschatica* は現在本州に分布する *L. kaempferi* カラマツに近い。V.A. Nedoluzhko (1995b)は、これは、*L. cajanderi* と *L. leptolepis* (= *L. kaempferi*) の交雑の結果形成された、交雑由来の分類群であるという見解を出している。色丹の集団は遺存的なものようである。

南千島の森林複合体は歴史的に、氷河期においてさえ、海洋気候の緩和的影響の条件下にあった。ここでは、「南オホーツクタイプ」の森林が広がっているが、森林的な要素に非常に富んでおり、これは A.I. Tolmachov (1959) が以前サハリンについて指摘したことである。国後島にのみ、針葉-広葉樹林の中に、*Magnolia hypoleuca* ホオノキ、*Acer japonicum* ハウチワカエデ、*Tilia maximowicziana* オオバボダイジュ、*Quercus dentata* カシワ、*Actinidia arguta* サルナシ、*Schizophragma hydrangeoides* イワガラミ、*Daphniphyllum humile* エゾユズリハ、*Bothrocaryum controversum* ミズキ、*Boehmeria silvestrii* アカソ、その他広葉樹林グ

ループの多くの好温性の種が含まれる。千島列島における暗い針葉樹林の原生的 (autochthonous) な発達はおそらく、中新世 Miocene に相当するであろう。Kuibyshev 累層 (択捉島) の砂岩の花粉分析を行った I.M.Pokrovskaya の結論したところによると、その形成は中新世中期、孢子・花粉複合体の中では *Pinus* マツ属, *Picea* トウヒ属, *Abies* モミ属が優先している時期で、この頃に島々に暗い針葉樹林のタイガが存在していたことを証明している (Zhelubovskii, 1964)。

低北極 (hypoarctic) 地帯は典型的タイガ区と深く関連している (Yurtsev, 1966)。このことを我々は北千島の森林複合体の例で確認できる。低北極地帯の東部に広く分布するハイマツ低木林の植物相的構成は貧しく、暗い針葉樹林の条件に遺伝的に関連した、主に森林の植物から成立している (Tikhomerov, 1949)。その理由により、V.B. Sochava (1956) はハイマツを暗い針葉樹林タイガの違うタイプとしているようである。しかし、正しく指摘されたように (Yurtsev, Tolmachev, Rebristaya, 1978)、植物群集的にはこれらは実際のタイガとはかけ離れており、ツンドラ帯の南部地域に特徴的な、別のツンドラ-半匍匐的な低木林の群落に侵入している。1年の寒い時期にはハイマツ低木林の幹や枝は匍匐するため、北極や南の高山の厳しい気候条件の中、雪の層の下で生き残ることができる。この生態学的特徴のため、ハイマツ低木林は、暗い針葉樹林のタイガの木本植物とは本質的に異なる。これらの著者たちによると、低北極地帯の北太平洋区の大きなハイマツ帯も、外見が似通っていてもツンドラ森林帯ではなく、地域的には、北東アジアの太平洋山岳地帯の亜高山植物相・植生の性質を持つ。

III. 草原-湿原複合体

草原-湿原、沿岸植物相複合体は、ある条件の下でのみ、地帯・地域構造の対象としてみることが可能である。ただ、A.P.Khokhryakov (1989) が考えるように、これらの両複合体は垂直分布のうち、決まった (低標高の) 地位を持つ。草原-湿原植物相は 53 科、135 属に属する 298 種を含む。

千島列島の低地は、降水量が多量なことや、蒸発量による水分消失が少ないことから、多くの場所で沼状になっており、主に富栄養 (eutrophic) の沼や沼状草原になっている。千島列島の河川が溪流状で長さが短く、春の川の水準もあまり上がらないことから、氾濫原の状況は周辺の植物相にあまり影響しない。典型的な氾濫原草原群落はここではあまり大きな場所を占めないが、氾濫原植物、中でも高茎草原複合体の役割が非常に重要となる。我々はこれを森林植物相複合体の草原-広葉樹林-森林グループと考える。

草原-湿原植物相複合体の分類学的構成が入り混じっていることは、それが地域間的性質を持っていることとよく符合する。この複合体の種数で最大のものは、Cyperaceae カヤツリグサ科 -63 種、Poaceae イネ科 -31 種、Polygonaceae タデ科, Ranunculaceae キンボウゲ科 -19 種ずつ、Asteraceae キク科 -17 種、Juncaceae イグサ科 -16 種、Potamogetonaceae

ヒルムシロ科 -13 種、その他の Lamiaceae シソ科, Scrophulariaceae ゴマノハグサ科, Rosaceae バラ科, Orchidaceae ラン科などの科はそれぞれ 10 種未満である。千島列島南部の草原-湿原複合体の各生態群集グループの種数は北部よりも 1.5-2.5 倍多い。

この複合体の湿原グループの種は、他のグループ（水生-湿原、水岸-草原）グループと同様、Atlasov 島や千島列島中部の多くの島を除き、多少とも大きい島々に特徴的である。千島列島における種数は 37 種で、その中で 31 種は千島列島南部の淡水水域に生育し、22 種のみが千島列島の北部の水域に生育する。

夏季にかなり水温が上がる湖や沼、特に多くの小さくて浅い水域では、ヒルムシロ類が大量にみられ、そのうち千島列島で最も普通に見られるのは、*Potamogeton natans* オヒルムシロ, *P. perfoliatus* ヒロハノエビモ, *P. tenuifolius* ホソバヒルムシロ, *P. distinctus* ヒルムシロ, *P. maackianus* センニンモであり、南部では *P. praelongus* ナガバエビモである。水生植物相の中で挙げるべき種は、止水域に多少ともよく見られる種である *Persicaria amphibia* エゾノミズタデ, *Sparganium angustifolium* ホソバウキミクリ, *S. hyperboreum* チシマミクリ, *Isoetes asiatica* ヒメミズニラである。平地の川や溪流では、*Potamogeton berchtoldii* イトモ, *Batrachium trichophyllum* ケバイカモ, *B. eradicatum* タイリクウメバチモ, *B. yezoense* チトセバイカモ, *Hippuris vulgaris* スギナモ, 時に *Isoetes asiatica* ヒメミズニラ（オネコタン島の Ozernaya 川[49° 33'34.2"N 154° 46'03.9"E]）が分布する。北千島にのみ、稀であるが大量に *Utricularia macrorhiza* オオタヌキモ, *Subularia aquatica* ハリナズナ（水生型）、*Myriophyllum sibiricum* シベリアホザキノフサモがみられる。その他、海との流れがあり満潮や波があるときに一時的に塩分が入り込む Bolshoe 湖（シユムシユ島別飛沼 [50° 45'21.9"N 156° 15'34.3"E]）の浅い所で、我々は *Zannichellia repens* イトクズモ属, *Callitriche hermaphroditica* チシマミズハコベの大群落を見た。ここにも列島南部に特徴的な *Potamogeton maackianus* センニンモが生育していた。千島列島南部にのみ *Nymphaea tetragona* ヒツジグサ, *Nuphar pumila* ネムロコウホネ, *Myriophyllum spicatum* ホザキノフサモ, *Lemna japonica* ムラサキコウキクサ, *Staurogeton trisulcus* ヒンジモを見たが、いずれも少量であった。

水生・湿原グループの種は千島列島に 99 種見られ、湖の岸の低地や河川・溪流の下流、海岸段丘の低地、時に山にも見られる。ここには、*Menyanthes trifoliata* ミツガシワ, *Comarum palustre* クロバナロウゲ, *Equisetum fluviatile* ミズドクサ, *Carex limosa* ヤチスゲ, *C. lasiocarpa* コムジナスゲ, *Eleocharis palustris* クロヌマハリイが大量に、時に水の中にもみられ、南千島ではそれ以外に *Carex koidzumii* ムジナスゲや *C. tsuishikarensis* ホロムイクグがみられる。小さい沼が集まった場所では典型的な湿原種を含む小湿原的なスゲ-コケ湿原が発達する：*Carex canescens* ハクサンスゲ, *C. aomorensis* ミチノクハリスゲ, *C. rariflora* チシマスゲ, *C. limosa* ヤチスゲ, *C. angustior* キタノカワズスゲ, *Drosera rotundifolia* モウセンゴケ, *D. anglica* ナガバノモウセンゴケ, *Hammarbya paludosa* ヤチラン, *Platanthera tipuloides* ホソバノキノチドリその他である。水生-湿原植生の中では小湿原に生える種

グループが区別されるが、その中には *Carex rotundata* コヌマスゲ, *C. physocarpa* オオチシマナルコ, *Utricularia intermedia* コタヌキモ, *Sparganium hyperboreum* チシマミクリが含まれ、少なくとも弱い流れがある湿地、多くの場合沼同士を結ぶ溪流沿いでは、*Carex livida* ムセンズゲ, *C. viridula* エゾサワズゲ, *C. laxa* イトナルコスゲが大量にみられる。南千島の水生-湿原グループ、特に国後では、種数は豊富になる。ここでは広く分布する種に加えて、東アジア種も普通にみられる。*Iris ensata* ノハナショウブ, *Hosta rectifolia* タチギボウシ, *Eleorchis japonica* サワラン, *Pogonia japonica* トキソウ, *Juncus yokoscensis* イヌイ, *Moliniopsis japonica* ヌマガヤ, *Cirsium charkeviczii* エゾマミヤアザミなどである。

岸-水生植物は、多くが湖の砂-泥状の浅い箇所や水域の岸に生える他、川岸の小石のある場所に生えることもある。この中には *Naumburgia thyrsoiflora* ヤナギトラノオ, *Carex angustinowiczii* ヒラギシズゲ, *Fimbristylis subbispicata* ヤマイ, *Scirpus tabernaemontani* フトイ, *Alopecurus aequalis* スズメノテッポウ, *Glyceria lithuanica* カラフトドジョウツナギ, *Panicum bisulcatum* ヌカキビ, *Phragmites australis* ヨシ, *Typha latifolia* ガマ, *Sparganium glomeratum* タマミクリ他の種が入る。千島列島のこの生態群落グループには 66 種が含まれる。

既に述べたように、千島列島では典型的な氾濫草原群落はあまり多くない。それらの植物は主に、多少とも大きな川の下流に分布する。96 種を数える草原グループの種は、千島列島では大部分が大きい湖に近い湿った草原や川谷の水の多い場所、温泉の流れ口などに生える。ここでは、*Calamagrostis langsdorfii* イワノガリヤスが優占することが多い。それ以外には、時に *Fimbripetalum radicans* エゾオオヤマハコベ, *Ranunculus repens* ハイキンポウゲ, *Viola kamtchadalorum* オオバタチツボスミレ, *Lathyrus pilosus* エゾノレンリソウ, *Hemerocallis esculenta* ゼンテイカ, *Stachys aspera* エゾイヌゴマ, *Parnassia palustris* ウメバチソウ, *Carex maximowiczii* ゴウソ, *Deschampsia paramushirensis* ヒロハノコメススキなどが豊富に見られることがある。

IV. 海岸植物相複合体

千島列島の海岸線はかなり長く伸びており、特別な条件の複合体や相当する植物相を持つ特殊な植生の独自の海岸生育型が分けられる。陸と海が接する部分にある海岸植生の狭い地帯以外に、海岸の景観に特徴的なガンコウランの海岸ツンドラ、海岸段丘の多種草本の草原や海岸の崖のグループ、汽水沼 (marsh) 他が分布する。

他の沿岸複合体と異なるのは重要な生態的特徴である。満潮・干潮の過程により生育地がかなり塩分を含むこと、波の影響、塩分を含む海水のしぶきによる植物群落への影響 (impulverization)、また、塩っぱい海水の直接の影響 (海岸グループ種) である。この複合体には海中、海浜の砂、小石、海岸段丘、波の影響を受ける海崖、沼地に生える植物が含まれる。これらの種のいくつかは海岸の外に見られるが、海からそれほど遠くなく、主に火

山の溶岩原に生える。イネ科の茂みを我々はパラムシル島の Shelikhvka 山（標高約 300m, 位置不明）の頂上で見た。同じ島の Kaminnik 山（位置不明）では、海岸で普通にみられる *Carex gmelinii* ネムロスゲが大量に見られた。Atsonupuri 火山（択捉・阿登佐岳 [44° 48'26.2"N 147° 07'47.2"E]）では、標高 1200m のところに *Linaria japonica* ウンランが少量あった。Atlasov(アライド)島の Alaid 火山(阿頼度山[50° 51'39.1"N 155° 33'51.0"E])の斜面の低い所に *Calamagrostis langsdorffii* イワノガリヤスが入り込み、イネ科-多種草原を作っていた。

海岸複合体は 23 科、56 属、86 種を含む。種数が最大の科 Poaceae イネ科-16、Asteraceae キク科 -10、Cyperaceae カヤツリグサ科-8、Caryophyllaceae ナデシコ科と Rosaceae バラ科-6 種ずつで、その他の科は 1-5 種ずつである。

海浜グループは、*Phyllospadix iwatensis* スガモを除き、千島列島南部の岸にあるが、これは気候要因のためと思われ、海水の温度勾配によっている。海に生える植物で最もよく見るのは *Phyllospadix iwatensis* スガモで、場所により、干潮時に現れる崖や岩状の底部に大群落をつくる。*Zostera* アマモ属は岸からやや離れて深さ 1.5~2m のところに砂や泥-砂状の底部の場所に小さい茂みをつくる。ここでは *Zostera asiatica* オオアマモ、*Z. marina* アマモ、*Z. japonica* コアマモが最も普通にみられ、Zelenyi(齒舞・志発島)の海岸にのみ *Z. caespitosa* スゲアマモが見られる。

千島列島には岩状の海岸線がかなり長く続く割には、崖一沿岸グループは 18 種しかない。これらの種のうち、波の影響を受けるような厳密な海岸崖種はあまり多くない：*Carex chishimana* ベットブスゲ、*C. ushishierensis* ウシシルスゲ、*Cochlearia officinalis* トモシリソウ、*Nesodraba grandis* イシノナズナ、*Saxifraga bracteata* キヨシソウ、*S. fortunei* ダイモンジソウ、*Puccinellia kurilensis* チシマドジョウツナギである。いくつかの種は別の場所にも生育可能である。*Stellaria ruscifolia* シコタンハコベは亜高山・高山帯の火山の溶岩の岩錐部や山の崖地に生えたりする。溪流沿いに崖から山に登る種が、森林帯の境界は越えない種もあり(*Potentilla megalantha* チシマキンバイ、*Artemisia littorcola* ハマオトコヨモギ、*Festuca vorobievii* ウシノケグサ属、*Scrophularia grayana* エゾヒナノウスツボ)、時に湿原や海岸ツンドラに生える種 (*Arctanthemum arcticum* アキノコハマギク) もある。

湿原-海岸生態群集グループには、主に塩分を含む沼に生える、生態的生育条件の狭い種が含まれる：*Salicornia perennans* アッケシソウ、*Glaux maritima* ウミミドリ、*Tripolium pannonicum* ウラギク、*Juncus prominens* セキショウイ、*Carex subspathacea* ヒメウシオスゲなどである。このグループには 17 種のみが挙げられる。

草原-海岸グループは海岸草原にあり、海岸帯の植生グループに交わらない種である。この中には *Honckenya oblongifolia* ハマハコベ、*Atriplex subcordata* ハマアカザ、*Rosa rugosa* ハマナス、*Lathyrus japonicus* ハマエンドウ、*Glehnia littoralis* ハマボウフウ、*Artemisia stelleriana* シロヨモギ、*Chorisis repens* ハマニガナ、*Senecio pseudoarnica* エゾオグルマ、*Carex macrocephala* エゾノコウボウムギ、*Leymus mollis* テンキグサやその他の好塩種であ

り 46 種が含まれる。草原-海岸植物相の種構成は南部から北部にかけてあまり変化しない。いくつかの種、*Carex pumila* コウボウシバ, *Calystegia soldanella* ハマヒルガオ, *Glaux maritima* ウミミドリは千島列島南部のみで見られるが、ここに普通にみられる *Chorisia repens* ハマニガナ, *Glehnia littoralis* ハマボウフウ, *Carex macrocephala* エゾノコウボウムギは千島列島中部の大きな分断を経て、列島北部の Atlasova アライド, Shumushu, Paramushir 島に再び現れる。

種の植物相複合体と分布地との関係を表 10 に示す。最大の東アジア種 367 種は森林植物相複合体に数えられる。周北極的分布の種は草原-湿原複合体や、高山複合体にかなり多く、それぞれ 102 種と 87 種である。高山複合体には、それ以外にアジア-アメリカ分布型の種 79 種、東アジア分布型の種 66 種が数えられる。海岸複合体では、東アジア分布、周北極分布の種が種数で優越し、それぞれ 36 種と 17 種である。

このように、高山植物相複合体の種は北千島で優占するが、それはこの地域の現在の気候的特徴により説明できる。北に行くにしたがって森林植物相複合体の種数が、草原-広葉樹林-森林グループを除き、急激に減少するという全体的な傾向がみられる。千島列島北部に森がないのは氷河時代の跡である。ここに維持された暗い針葉樹-広葉樹林要素は、遺存的性質を持つ。南千島の森林複合体は歴史的に穏やかな海洋性気候の影響をうけて成立し、そのことは広葉森林グループの種が多く含まれることにより示される。千島列島に好温性植物が維持されたことにより地域的な微気候 (microclimate) 的条件が促進されている。

北米との植物発生的関連は高山や草原-湿原複合体において、特に千島列島北部で最もよく現れている。他の複合体にアメリカ要素が入ることはあまりない。森林複合体、特に広葉樹林や暗い針葉樹林生態群落グループの形成において、東アジアの植物相の影響が強くみられ、それは千島列島南部でよく現れている。草原-広葉樹林-森林グループは基本的にオーソックス沿岸性である。分類学的構成種の混入や、広分布種の草原-湿原・海岸複合体への目立った参加は、それらの地域間の性格によく符合している。

高山植物相複合体の植物相形成における原生的 (autochthonous) 傾向は千島列島南部により大きく現れる一方、北千島ではその形成に異地性 (allochthonous) 要素の方が目立つが、これはこれらの地域の植物相形成における違いによるものである。

固有種

千島列島の植物相の固有種は、その特殊な特徴を反映してあまり多くなく、そのことは過去の文献にも注意が向けられている (Korsunskaya, 1958, Vorob'ev, 1963, Egorova, 1967, 1970 他)。千島列島の植物相には固有の科・属はなく、固有種の数も比較的少ない。V.N.Vasil'ev (1944) は千島列島に 34 種の固有種を挙げた。同様の種数を D.P.Vorob'ev (1963) も挙げたが、その際、この数はおそらくやや少なくなるだろうと指摘している。その後の研究が示すように、*Poa shumushuensis* ヒナソモソモ, *Aconitum kurilense* シコタント

リカブト, *Salix kurilensis* ヒダカミネヤナギなど、以前千島の固有種と考えられていた種がカムチャツカ、サハリン、日本など近隣地域に見つかり、*Luzula jimboi* ジンボソウ, *Hypericum paramushirensense* オトギリソウ属 (訳注: ハイオトギリと同一種とされることがある), *Empetrum kurilense* ガンコウラン属, *Epilobium kurilense* オオチシマアカバナ他は、もっと広く分布する種のシノニムとなった。それとともに、近年、千島列島からは多くの新種が記載された—*Betula paramushirensis* パラムシルカンバ (Barkalov, 1984), *Aconogonon pseudoajanense* ヒメイワタデモドキ (Barkalov, Vyshin, 1989), *Minuartia kurilensis* アライトミヤマツメクサ (Ikonnikov, 1994), *Erigeron schikotanensis* シコタンアズマギク, *Cirsium charkeviczii* エゾマミヤアザミ, *Ixeridium kurilense* チシマニガナ (Barkalov et al. 1992), *Clinopodium kunashirensense* クナシリクルマバナ, *Lycopus kurilensis* チシマシロネ (Probatova, 1995, 訳注: コシロネと同一種とされる), *Viola bezdelevae* スミレ属 (Voroshilov, 1987, 訳注: シレットコスミレと同一種とされることがある) —これらの一部は最近まで千島の固有種とされていた。

現在、千島列島の植物相には 25 種の固有種が数えられ、それは植物相の原産種数全体の約 2% に相当する。そのリストと分布を以下に示す。植生の形成には、固有種はあまり重要な役割を果たさない。島ごとには、それらは以下のように分布する: Atlasova アライド島には 5 種、Shumushu シュムシュ島に 4 種、Paramushir パラムシル島に 9 種、Onekotan オネコタン島に 3 種、Kharimkotan ハリムコタン島に 3 種、Ekarma エカルマ島に 2 種、Shiashkotan シャシコタン島に 3 種、Raikoke ライコケ島に 1 種、Matua マツワ島に 5 種、Rashua ラシュア島に 4 種、Ushishir ウシシル島に 4 種、Ketoi ケトイ島に 7 種、Simushir シムシル島に 6 種、Chernye Brat'ya [チルポイ + 南島] に 6 種、Urup ウルップ島に 9 種、択捉に 11 種、国後に 6 種、色丹に 3 種、志発島、勇留島に各 1 種、である。固有種の大部分 (15 種) は岩状の生育地に生え、高山植物相複合体に属する。

千島列島の維管束植物固有種

1. *Astragalus kawakamii* Matsum. カワカミモメンヅル (Iturup).
2. *Betula paramushirensis* Barkalov パラムシルカンバ (Paramushir).
3. *Lycopus kurilensis* Probat. チシマシロネ (Kunashir).
4. *Salix ketoiensis* Kimura ケトイヤナギ (Rashua, Ketoi, Simushir, Urup).
5. *Hedysarum nonnae* Roskov イワオウギ属 (Atlasova, Shumushu, Paramushir, Mkanrushi, Onekotan, Kharimkotan, Ekarma, Shashikotan, Ketoi, Simushir, Broutona, Chirpoi, Brat Chirpoev, Urup, Iturup).
6. *Glyceria voroschilovii* Tzvel. ドジョウツナギ属 (Iturup).
7. *Erigeron schikotanensis* Barkalov シコタンアズマギク (Urup, Kunashir, Shikotan).
8. *Minuartia kurilensis* Ikonn. et Barkalov アライトミヤマツメクサ (Atlasova, Paramushir,

Onekotan, Matua).

9. *Poa ketoiensis* Tatew. et Ohwi イチゴツナギ属(Rashua, Ushishir, Ketoi)
10. *Taraxacum vulcanorum* Koidz. チャチャダケタンポポ (Iturup, Kunashir).
11. *Taraxacum yetrofuense* Kitam. エトロフタンポポ(Iturup, Kunashir, Zelenyy, Yurii).
12. *Taraxacum ketoense* Tatew. et Kitam. ケトイタンポポ(Atlasova, Shumushu, Paramushir, Kharimkotan, Raikoke, Matua, Ketoi, Urup).
13. *Taraxacum kojimae* Kitam. コタンポポ(Atlasova, Paramushir).
14. *Taraxacum shimushirensense* Tatew. et Kitan. シムシルタンポポ(Matua, Ushishir, Ketoi, Simushir, Brat Chirpoev, Urup).
15. *Taraxacum shumushuense* Kitam. シュムシュタンポポ (Atlasova, Shumshu, Paramushir).
16. *Carex chishimana* Ohwi ベットブスゲ(Shumshu, Paramushir, Matua).
17. *Carex ushishirensis* Ohwi ウシシルスゲ(Paramushir, Rasshua, Ushishir).
18. *Oxytropis itoana* Tatew. ウルップオウギ(Urup, Iturup).
19. *Oxytropis kunashiriensis* Kitam. クナシリオヤマノエンドウ(Kunashir).
20. *Oxytropis retusa* Matsum. コダマソウ(Paramushir, Onekotan, Ekarma, Kharimkotan, Shiashkotan, Matua, Rasshua, Ushishir, Ketoi, Simushir, Broutona, Chirpoi, Brat Chirpoev, Urup, Iturup)
21. *Clinopodium kunashirensense* Probat. クナシリクルマバナ(Kunashir).
22. *Pulsatilla taraoi* (Makino) Takeda ex Zam. et Paelge カタオカソウ (Ketoi, Simushir, Chirpoi, Brat Chirpoev, Urup, Iturup, Shikotan).
23. *Saussurea kurilensis* Tatew. ウルップトウヒレン (Simushir, Chirpoi, Brat Chirpoev, Urup, Iturup).
24. *Aconogonon pseudoajanense* Barkalov et Vyschin ヒメイワタデモドキ (Iturup).
25. *Leontopodium kurilense* Takeda チシマウスユキソウ(Iturup, Shikotan).

千島列島の固有種の多くは分類学的にはあまり特殊化していない広域分布種の島の品種である。上掲のリストからわかるように、6種が種形成をしやすいアポミクシスを行う属であるタンポポ属に属し、千島では火山活動や厳しい気候条件(列島北部)が種形成を促進していると思われる。列島からは多形系統に属する多くの micro 種が記載されている。”*Taraxacum ceratophorum* カンチヒメタンポポ”系統には *T. alaid-littorale*, *T. yamamotoi*, *T. megalanthum* 他, ”*T. perlatescens*”系統には *T. kudoanum*, *T. squamatissimum*, *T. longepetiolatum*。N.N.Tsvelev (1992)により、これらの種はシノニムとされている。

日本(北海道、本州)には *Pulsatilla nipponica* (Takeda) Ohwi ツクモグサが分布するが、これは日本の植物学者により千島列島の *P. taraoi* カタオカソウと似た種と考えられている。日本には *Leontopodium kurilense* チシマウスユキソウに近縁と考えられる *L. miyabeianum*

Tatewaki ex Watanabe オオヒラウスユキソウも分布する。2つの固有種—*Betula paramushirensis* パラムシルカンバと *Aconogonon pseudoajanense*—は雑種起源の種である。

千島に固有の低木種である *Betula paramushirensis* パラムシルカンバは *Betula ermanii* ダケカンバと *B. exilis* ヒメカンバの交雑の結果起こったが、安定化した種である。同様な交雑は *B. ermanii* ダケカンバからの強い影響を受けており (Hulten, 1928)、*B. exilis* ヒメカンバと異なり、もっと大きい葉、鋭い鋸歯、側脈が3対以上という特徴を持つ。さらにその堅果は幅広く、三角形の翼を持ち、上側に毛がある。この種はパラムシル島のみにもみられ、川岸や湖岸に生える (Barkalov, 1984) が、カムチャツカやコマンドルにもあるかもしれない。この種は *Salix udensis* オノエヤナギや湿原のハイマツ低木林の周りに小群落をつくるが、冬の冷たい風から十分守られた場所にも見られる。もう片方の親種である *Betula ermanii* ダケカンバは現在、千島列島北部には生育しておらず、最も近い、カムチャツカ半島南端にも生育していない。V.N.Vasil'ev は、北千島のダケカンバの消失は、第四紀の最大氷期の結果起こったと考えている。ここで指摘すべきことは、*B. paramushirensis* には、この属で最近の雑種を特徴づける堅果の未発達や鱗片の歪んだ形がみられないことである。本種の種としての地位は、体系学者が論じている (Nedoluzhko, Skvortsov, 1996)。

N.S.Probatova(1993; Probatova, Krestovskaya, 1995)によると、*Lycopus kurilensis* チシマシロネは Khanka 湖畔 (沿海州ハンカ湖[44° 59'34.7"N 132° 23'23.1"E]) に分布する *L. hirtellus* Kom.(Barkalov, Kharkevich, 1996)に近縁だが、葉が上向きで無毛である点が異なる。以前、千島の植物として受け入れられていた *L. maackianus* とは異形葉 (heterophyll) が無いことや、もっと太い (糸状でない) スترونを持ち、葉が長形で葉柄があり、葉の裂片が鈍頭である点で異なる。おそらく *L. kurilensis* は北日本にも分布するだろう。シソ科の別の種、*Clinopodium kunashirensis* クナシリクルマバナは *C. chinense* オキナワクルマバナと *C. sachalinense* ミヤマトウバナの中間で、やや前者の方に近い (Probatova, Krestovskaya, 1995) が、このことはおそらくそれが交雑起源であることを示している。*C. kunashirensis* については花期が長いことが指摘されているが、開花・結実は *C. chinensis* と比べるともっと早い。後者は千島列島では比較的に見ることが少ない。*Clinopodium* の上記の3種は染色体数が違う：*C. chinense* は $2n=36$, *C. kunashirensis* は $2n=30$, *C. sachalinense* は $2n=16$ (Probatova, 1995) である。

海岸の崖に生える好塩性のスゲ *Carex chishimana* ベットブスゲ、*C. ushishirensis* ウシシルスゲはロシア極東の海岸に広く分布する *C. glareosa* ススヤスゲ複合体の島固有の品種であり、*C. glareosa* とは違いが少ないことが多く、今後の検討が必要である (Kozhevnikov, 1988)。この属のモノグラフを書いた T.V. Egorova (1999) はこれらを *C. glareosa* のシノニムとしている。

Oxytropis の3種はすべて、タイプ亜属の *Orobia* Bunge 節に含まれる。N.S. Pavlova (1989)の考えでは、記載からすると *Oxytropis kunashirensis* クナシリオヤマノエンドウはカムチャツカの固有種の *O. littoralis* Kom.や *O. erecta* Kom.に近く、それらとの違いは、小

葉の幅が広く、数が多く、花序の花数が多く、苞葉が長く、旗弁が幅広い点で異なる。*Oxytropis retusa* コダマソウはおそらくロパトカ岬から記載された南カムチャツカの固有種 *O. rubricaudex* Hult. や南千島・北日本の *O. hidaka-montana* ヒダカミヤマノエンドウと近縁である。3番目の *Oxytropis itoana* ウルップオウギ は *O. rishiriensis* リシリゲンゲに近く、豆果が有毛で苞葉が長く、植物体全体に圧毛がある点が異なる。日本に分布する *O. hidaka-montana* と *O. rishiriensis* T. Shimizu (1982) はそれぞれ、*O. retusa* Matsum. var. *hidaka-montana* (Miyabe et Tatewaki) T. Shimizu と *O. campestris* (L.) DC. var. *rishiriensis* (Matsum.) T. Shimizu という変種ランクに下げられている。

Hedysarum イワオウギ属の千島の種である *H. nonnae* はサハリンの *H. sachalinense* B. Fedtsch カラフトゲンゲに非常に近く、ユーラシアを中心に分布する非常に多様な種である *H. hedysaroides* (L.) Schinz et Thell. の島の品種として、共にひとつの系列となっている。マメ科のもう1つの種である *Astragalus kawakamii* カワカミモメンヅルは、千島、サハリンやもっと北の地域に分布する多様な種である *A. frigidus* に近縁であるが、小葉が鋭頭（鈍頭や少しくぼむのではなく）でかく裂片が線形―披針形で花筒よりわずかに短い（短い三角形で花筒より3―7倍短いのではなく）である点が異なる。*A. kawakamii* の植物体全体や豆果にもある毛は、千島に分布するマメ科の他の2種：*Oxytropis itoana* や *Hedysarum austrokurilense* と同様、かなり変化が大きい。

S. Y. Lipschitz のモノグラフ (1962, 1979) によると *Saussurea kurilensis* ウルップトウヒレンをサハリンの *S. nupuripoensis* Kitam. ヌプリポアザミやカムチャツカー千島―北日本の種である *S. riederi* チシマキタアザミとともに、タイプ節である *Nupuripoensae* Kitam. の系列に含めている。彼によると、これらの種は総合的特徴により遺伝的に1まとまりのグループを形成する。

A. I. Tolmachev (1959) がサハリンの例について指摘したように、ある場所の植物相が固有的要素において特別に明瞭に現れるとは限らない。「固有種」の概念は通常、ある土地の表面に結び付けて考えられるが、土地の表面とは、これまでの植物相の歴史全体を体現しているとは限らない。特に、陸と海の関係や、地形のある要素の関係が動的である場所では、植物相の境界と現在の地形的な境界は共通の法則では合わない (Tolmachev, 1959, p. 35)。このことは千島にも当てはまる。ブッソル海峡の両方にある島々は、歴史的経緯により形成されたさまざまな植物相的地表区分に属しているのである。

千島列島の植物相には分布帯―地域の体系的要素につき、かなり広範で非常に多様な、しかし、植物相形成関連では統一的な東アジア種グループが代表的であり、それらはわずかな例外を除いて千島列島南部、サハリン南部（時に中部）、北海道、時に本州北部・中部山地に分布している。その割合は千島列島の植物相形成種（外来種を除く）の約16%となっている。これらの種は本質的には南千島、南サハリン、北海道においても固有的であり、千島列島においては半 (hemi-) 固有的である。

半固有的種は分布の性格から、いくつかのグループに分けられる。その1つで最大 (118

種)のものは、南千島、サハリン南部、日本の北部などの島の領域に多少とも広く分布している種で、時に千島列島の北部や本州の北部・中部の山岳にも侵入する。このような種には以下のような植生群落の edicator 種 (訳注: 生息環境を形成し植生構造を決定する力を持つ種) が含まれる: *Picea glehnii* アカエゾマツ, *Abies sachalinensis* トドマツや、*Sasa* 属のある種、*Petasites japonicus* フキなどである。2 番目のグループには、1 番目より数は少ない 75 種が含まれ、南千島や北日本に分布する。

上記のグループの種は地理学的分布がいくらか異なっているにも関わらず、それらの種が一定の (南オホーツクの)、現在は分かれてしまったが植物相的には多少ともひとつの陸地に歴史的に関連していることにおいて似ている。おそらく、それらの種の起源もこの陸地に関係しているのだろう。上にあげた edicator 種以外にも、この種としては、*Cerasus nipponica* チシマザクラ, *Acer tschonoskii* ミネカエデ, *Ilex sugerokii* クロソヨゴ, *Skimmia repens* ツルシキミ, *Reynoutria sachalinensis* オオイタドリ, *Clinopodium sachalinense* ミヤマトウバナ, *Aster glehnii* ゴマナ, *Hosta rectifolia* タチギボウシ, *Juncus yokoscensis* イヌイ, *Carex sachalinensis* サハリンイトスゲその他数多くが挙げられる。これらの種の中で千島列島に稀な種は、*Betula maximowicziana* ウダイカンバ, *Tilia maximowicziana* オオバボダイジュ, *Acer japonicum* ハウチワカエデ, *Rubus pseudojaponicus* ヒメゴヨウイチゴ, *Astragalus japonicus* エゾモメンヅル, *Myrmechis japonica* アリドオシラン, *Viola kitamiana* シレットコスミレ, *Tofieldia okuboi* ヒメイワショウブ, *Dactyloctenium aegyptium* イチヨウラン他である。総括的には、半固有的東アジア種によって、千島列島 (正確には千島南部の) 植物相には特別な島の傾向がみられ、極東の大陸植物相と比べたときの特徴やそれとの違いが強調されている。

千島列島とカムチャツカ (時にコマンドル諸島) と共通の固有種は少なく、14 種のみである。それらのすべては、千島列島の固有種の大部分の種と同様、広域分布種の地域的品種で、体系的には種内分類群と考えられることも多い種である。*Carex krascheninnikowii* チシマミヤマクロスゲや *Calamagrostis litwinowii* はそれぞれ千島列島南部に普通にみられる *Carex flavocuspis* ミヤマクロスゲ, *Calamagrostis sachalinensis* タカネノガリヤスという東アジア種の北方の品種である。*Salix parallelinervis* は北アジアのヤナギである *S. pulchra* の海洋型品種であり、*Carex pyrophila* パラムシロスゲは北米のスゲ *C. pachystachya* Cham.et Steud. に非常に近い。このグループの多くの種で、このことは特徴的である。それらの分布の南限が、千島列島では通常パラムシル島に限られることは指摘すべきである。このことから、北千島の植物相は固有種だけでなく、半固有種も少ない。

千島列島に固有種の数が少ないことや、カムチャツカ、サハリン、日本の植物相の近縁種と比べて形態的特徴が少ないことから、千島列島の固有度は比較的「若い」ことが示唆される。おそらく、地史的意味で最近になって島々が孤立化したためであり、また、過去の時代にこの地域に侵入した移入プロセスが発達したことを示している。千島列島の植物相の固有種ほぼ全種は、おそらく、更新世後期か、完新世時代のものであろう。Neo-endemism (訳

注：比較的最近に固有種化した状態）は千島列島の植物相の特徴の1つである。

千島列島の植物相の特徴、つまり、構成種の多様な起源、比較的小さい面積にかなり高いレベルの分類学的多様性が見られること、固有種が少ないこと、遺存種や希少種があることなどの特徴は、周北極植物区系と東アジア植物区系の境界にあること、列島がやや南方（submeridional）の方向にかなり延びていることによるものである。

(Barkalov 2009 Flora of the Kuril Islands, p. 338-379. 福田知子訳)