HOKKAIDO UNIVERSITY

| | |
|---|---|
| Title | ハイマツ群落の動生態学的研究 |
| Author(s) | 沖津, 進; 伊藤, 浩司 |
| Citation | 環境科学 : 北海道大学大学院環境科学研究科紀要, 6(1), 151-184 |
| Issue Date | 1983-12-20 |
| Doc URL | http://hdl.handle.net/2115/37148 |
| Type | bulletin (article) |
| File Information | 6(1)_151-184.pdf |

Instructions for use

Hokkaido University Collection of Scholarly and Academic Papers : HUSCAP

| 環境科学 (北海道大学) | 6 (1) | 151～184 | 1983・6月 |
|---|---|---|---|

# ハイマツ群落の動生態学的研究

沖津　進・伊藤浩司
北海道大学大学院環境科学研究科生態系管理学講座

# Dynamic Ecology of the *Pinus pumila* Community of Mts. Taisetsu, Hokkaido, Japan

Susumu Okitsu and Koji Ito
Department of Biosystem Management, Division of Environmental Conservation, Graduate School of Environmental Science, Hokkaido University, Sapporo, Japan, 060

## 1. はじめに

日本山岳の植生帯垂直分布で森林限界以上の地域は，富士山などの一部例外を除き，一般にハイマツ (*Pinus pumila* Regel) 群落が優占し，ハイマツ帯と呼ばれている。

ハイマツ帯における，ハイマツ群落やその他の植物群落の生態に関する綜合的な研究は，ハイマツ帯の成立条件の解明に寄与するばかりでなく，日本の植生帯垂直分布の成因を論じたり，また日本の植生配列とユーラシア大陸東岸の植生配列を，ハイマツ帯の植物地理的な位置づけについての考察を加え合わせて比較・検討するうえでも重要である。さらにそのような研究は，最終氷期以来の日本の植生帯の変遷を復元する場合にも欠かせない。

ハイマツ帯の植物相の解明は武田 (1917)・小泉源一 (1919) らの研究に始り，河野 (1931)・舘脇 (1934～38)・Takeda (1938)・武田ら (1950)・舘脇・鮫島 (1959) を始めとする多くの研究を経て，武田 (1963, 1965)・清水 (1982) などにその成果が集大成されている。そして現在ではハイマツ帯の植物相はその全容がほぼ明らかにされている。

植物社会学的にもハイマツ帯の植物群落は良く研究されている。ハイマツ群落については Kobayashi (1967, 1971) がわが国全域の群落を比較し，まとめた。Tatewaki (1963) は北海道山岳のハイマツ群落を総括した。またハイマツ群落以外のハイマツ帯の群落に関しては大場 (1968, 1969)・Ohba (1974) がヨーロッパアルプスの高山植物群落との関連を検討しつつ論じている。

ハイマツ帯における，ハイマツ群落以外の植物群落に関する生態学的研究は，近年，主に構造土などの周氷河地形現象との関連からなされ (小疇, 1965；小泉武栄, 1974, 1979 a, 1979 b, 1980 a, 1980 b；高山地形研究グループ, 1978 など)，地表面の動きと植物群落との関係が解明されつつある。

しかし，ハイマツ帯の中心をなすハイマツ群落についての生態学的研究は未だにわずかである。ハイマツ群落の生態分布に関する舘脇 (1935) の概報，吉岡 (1943) の群落分布育地の研究，武田 (1965) による生態観

1983年2月10日受理
Received 10 Feb. 1983

察の報告や立山での鈴木・梅津 (1965) の研究，さらに Ito and Nishikawa (1976) の循環変化についての研究などがその主なもので，ハイマツ群落の生態は充分には明らかになっていない。

本報で著者はハイマツ群落の標徴種であり，かつ優占種としてハイマツ帯に卓越するハイマツを中心として，ハイマツ帯の自然環境においてハイマツ群落の生態や動態について考察しようとするものである。

本論文をまとめるにあたり，指導と助言を与えられた北海道大学大学院環境科学研究科福田弘巳博士に感謝の意を表する。

## 2. 調査地域

調査は北海道大雪山地の忠別岳周辺 (Fig. 1-A) および五色岳・化雲岳周辺 (Fig. 1-B) で，1978年5月から1979年9月にかけて主に行ない，1980年5月から1982年7月にかけて補足的な観察を行なった。大雪山地は旭岳 (2,290 m) を最高峰とする火山群で，山頂高度は1,800 m から 2,000 m 以上におよび，北海道で最も高標高の山岳である。

### 2·1 自然環境

大雪山地での気象観測資料は極く少いが，Sakai and Otsuka (1970) によれば1968年の黒岳における月平均気温は1月が最も低く −17°C，また最暖月は7月で13°C であり，8月にも月平均気温は10°C を越える。この値はおよそ大雪山地の一般的な気温状況を示していると思われる。

大雪山地の積雪期間はおよそ10月中旬から6月中旬にかけてであるが，積雪の配分は極めて不均等で，最大積雪深を示す3月中旬でもほとんど積雪の無い地域から積雪400 cm を越える吹き溜りまで様々な程度の積雪状態をみる。

日本列島の他の高山と同じく大雪山地の冬季の北西季節風は強い。例えば森林限界付近に位置する旭岳姿見の池で，1977年12月から1978年3月にかけての月別平均風速は，6.5 m/秒から 8.0 m/秒に達し，最大は34 m/秒に及ぶ (山田ら，1978)。従って山頂部や主稜線部では，冬季の月平均風速は10 m/秒を越えると考えられる。

地形的には，調査地域は熔岩台地状の平坦な地形が大部分を占める (Fig. 1 A と B)。また地質的には，調査地域は，化雲岳熔岩・凡忠別岳熔岩・忠別岳熔岩からなり (国府谷ら，1968)，いずれも複輝石安山岩で岩質は類似する。

調査地域を含め大雪山地には構造土を中心とする多くの周氷河地形が分布し，その多くは現成のものと考えられている (小疇，1965)。また永久凍土の存在も確認されており，それは現在の気候条件下でも平衡を保っていると推定されている (福田・木下，1974)。

### 2·2 植生概況

大雪山地には針広混交林帯・針葉樹林帯・ダケカンバ帯・ハイマツ帯の4つの垂直植生帯が認められる (舘脇，1963)。森林限界はおよそ標高1,500 m から 1,600 m の間にあり，ハイマツ帯はその上に広く発達している。大雪山地は日本でもハイマツ帯の最も良く発達している山岳の一つである (Photos 1-4)。

ハイマツ帯ではハイマツ群落が大むね優占するが，その他に環境の違いによりヒース群系・岩礫地群系・高山草本群系 (雪田植物群系)・湿原群系所属の諸群落が加わる (舘脇，1963)。ハイマツ群落は森林限界から標高約1,800 m までの間で最も良く発達するが，それ以上の地域では標高が増すにつれて発達が悪くなり，標高2,000 m を越える地域では群落高の低いものが点在するのみとなる。ヒース群系や岩礫地群系は，ハイマツ群落とは逆に，標高が高くなるに従って良く発達する (Photos 5-7)。一方，草本群系は標高に関りなく一定の割合で分布し，ハイマツ群落やヒース群系・岩礫地群系のように標高の違いによって発達の差はみられない。湿原群系は，平坦な地形上に発達する湿原に限られる。

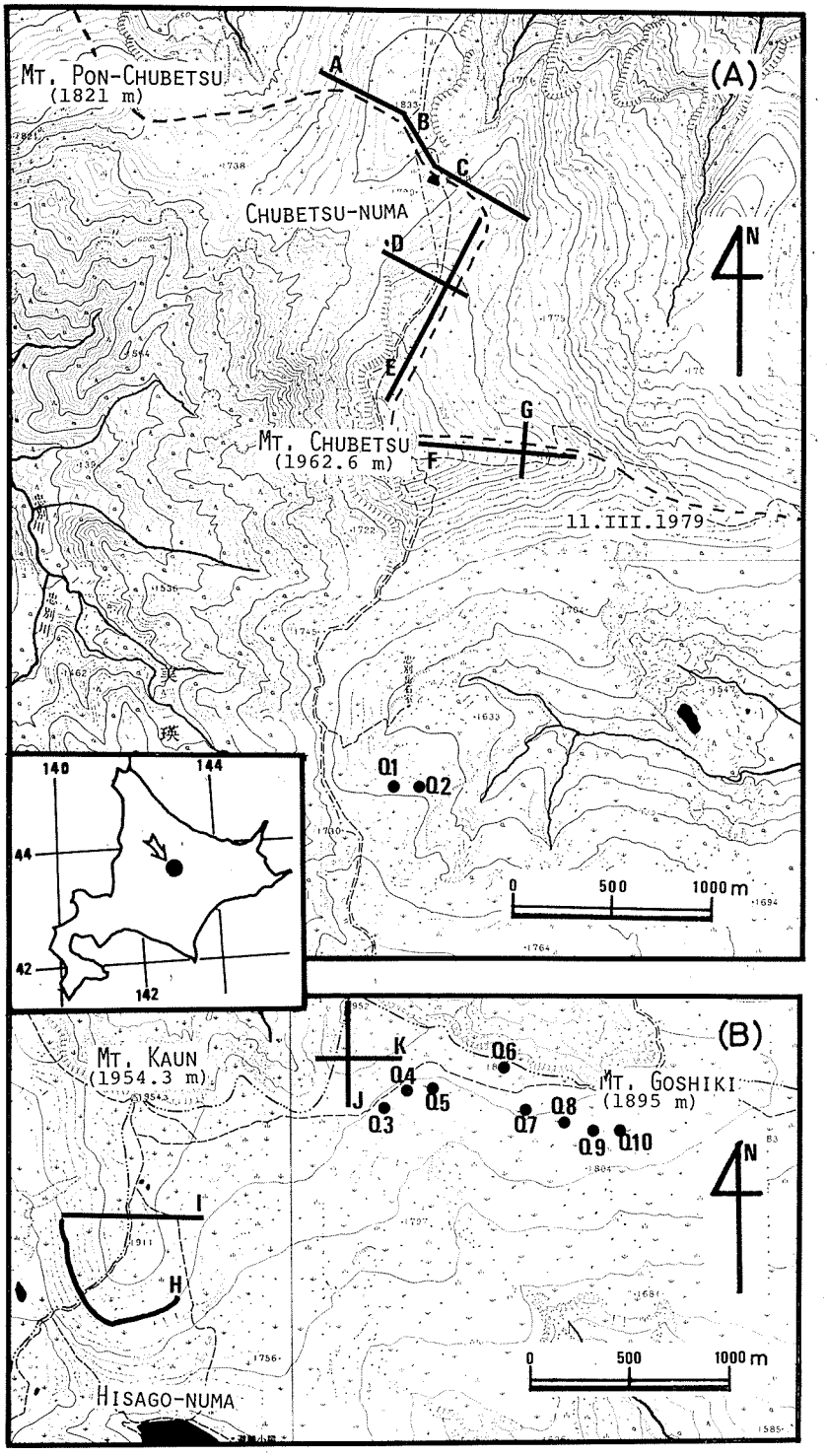



**Fig. 1.** Study area and the localities of the line transects and sample quadrats. Dashed line shows the rout of the field observation on 11, March, 1979.
A–K: The line transects, Q 1–Q 10: The sample quadrats.

## 3. 調査方法

### 3·1 ライントランセクト法

地形の変化に伴うハイマツ群落の消長やその他の植物群落の変化を捉えるため，11のライントランセクトを設定した (Fig. 1 A-K)。各ライントランセクト上で，地形と植生とから自然景観的に均質とみなせる地域を主観的に設定し，それらの地域をそれぞれ1つの調査区とした。各ライントランセクトにおいて，自然景観の変化を記せるように，3個から8個の調査区を設けた。さらに，ライントランセクト調査を補足するために，独立した調査区を10個設定した (Fig. 1 Q 1-Q 10)。総調査区数は63個である。

各調査区ではに以下の項目について調査した；1) 地形：方向・傾斜・凹凸。2) 植生：ハイマツ群落の群落高と被度 (%)・ハイマツ群落林床植生，およびその周辺植生の高等植物および地衣類被度 (%)。3) 積雪深：Fig. 1-A の破線で示す経路に従って踏査し積雪深を測定し，大まかな積雪深分布図を作成した。必ずしも正確に各調査区の積雪深が測定された訳ではないが，調査区間における積雪深の大小関係は正確になるように努めた。4) 風衝度：積雪深と同様の経路で風衝度を調査した。風衝度階級を Table 1 に示す。実際の判定に際しては，雪の硬さと風衝作用の強さとに正の相関がある (油川ら，1972) ことに基づき，積雪の相対的な硬軟を判定の基準としたが，目視観察によっても判断した。

**Table 1.** The judging standards of the classes of wind exposure degree.

| Class | Degree | Contents |
|---|---|---|
| I | Weak | The snow is not shifted strongly and/or it doesn't commpact tightly by wind. The snow surface is soft. |
| II | Middle | The snow is fairly shifted and/or it compacts well by wind. The snow surface is harder. |
| III | Strong | There is no snow on the grounds or it metamorphoses into the alpine hard snow by wind. The snow surface is very hard. |

### 3·2 方形区調査

ハイマツ群落の動態を知る目的でハイマツ実生* の調査をした。ハイマツ実生が良く生じている場所を5カ所選び，それぞれに5×5 $m^2$ の方形区を1つずつ，計5個設定した。各方形区毎に，ハイマツ実生数・年齢・節間長および各節の直径を測定した。年齢の判定は節間数によった。

### 3·3 刈り取り調査

ハイマツの生長様式を検討するため，ハイマツ群落が良く発達している札幌近郊無意根山 (1,460 m) で，ハイマツの刈り取り調査を行った。ハイマツ群落高の異なる18地点を選び，それぞれから代表的と思われるハイマツを1本ずつ地際から刈り取った。それぞれの試料につき，幹長・地際部の年齢・最近10年間の各節間長を測定した。

---

* ハイマツ実生は多くの場合1個の球果からまとまって発芽するため株状をなし，1株は数本から数10本の個体から成ることが多い (Photo, 8)。ここではそのようなまとまりを1つの実生とした。一まとまり中の個体間の年齢差は殆んどない。また高年齢になるに従い一まとまりでの個体数は減少し，10年以上のものは殆んどが一個体である (Photo, 9)。

また，ここで言う実生とはその面積的な広がりが30 cm×30 cm 程度より小さいものを言う。それ以上の広がりをもつものは群落とした。従って，実生と群落との区別は多分に恣意的なものであるが，多くの場合は同一立地においても実生と群落との間に，その広がりに大きな差があり，両者の区別は容易であった。

## 4. 結　　果

### 4·1 ライントランセクト調査概要

ライントランセクトA・B・Cの調査結果は,大雪山地での,微地形変化に伴う風衝・積雪・ハイマツ群落およびその近接植生の変化の典型的な例を示している。Fig. 2はライントランセクトA-B-Cの地形断面図と

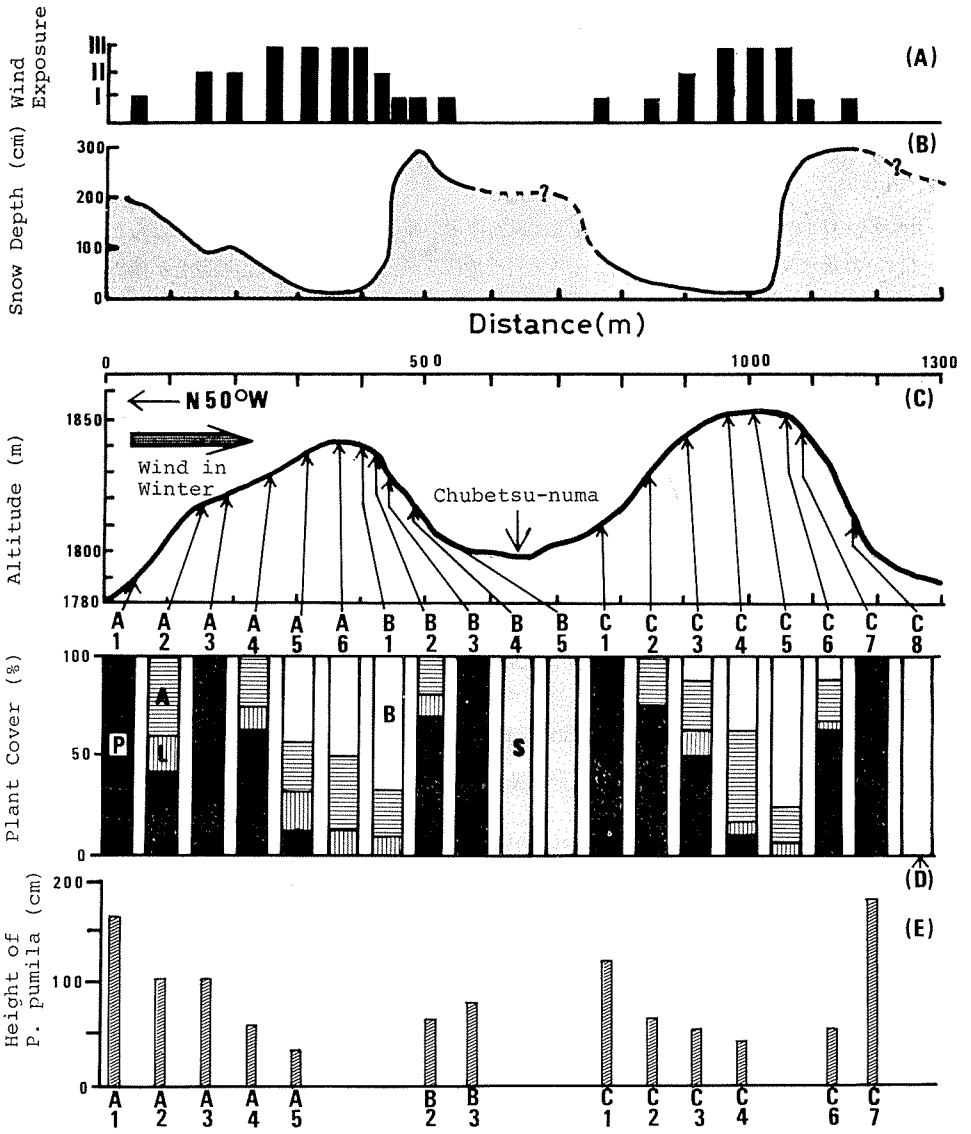



**Fig. 2.** Five characteristics and their relation to each site on the transect A-B-C.

(A): Wind Exposure, (B): Snow depth on 11, March, 1979, (C) Shematic cross section of topography, (D): Plant cover, (E): Height of *P. pumilal.*
P: *P. pumila* community, A: Alpine wind-blown dwarf scrub, and rocky gravel dwarf scrub community, L: Lichens, B: Bare grounds, S: Alpine snow meadow.

調査区毎の調査結果を表わしている。ライントランセクトA・B・Cはそれぞれ方向がわずかに異るため (Fig. 1-A)，地形断面図はやや模式化して表現されている。

ハイマツ群落の被度と群落高は風衝度および積雪深の増減に対応して変化する。

ハイマツ群落が広く立地を被い群落高が高くなるのは，A1・A3・C1のような風上側斜面の下部や小凹地，およびB3・B7のような斜面頂上部の直ぐ風下側の，積雪期に良く雪庇が発達する立地であり，それらはいずれも風衝作用が比較的弱く，積雪深が多い場所である。

A1からA5にかけてや，C1からC3にかけての風上側斜面では，斜面上部になるに従い風衝度が強くなり積雪深が徐々に減少する。そのような変化に伴ってハイマツ群落の被度や群落高は斜面上部に向って次第に減少する。逆に，高山ヒース・岩礫地群落や裸地の割合が増える。地衣類は斜面中部で最も多くなる。A5・C4のハイマツ群落分布上限では，ハイマツ群落はパッチ状になり風上側が次第に枯死するようになる (Photo, 10)。

A6・B1・C5のような斜面頂上部凸地では風衝作用が極めて強くなり，積雪はほとんどなくなる。そこではハイマツ群落は成立しないで，高山ヒース・岩礫地群落が分布するが，裸地の割合が極めて多く，植被は少くなる。

一方，B1からB4にかけてやC6からC8にかけてみられるように，斜面頂上部から風下側斜面への風衝度・積雪深の変化は急激であり，それに伴うハイマツ群落の消長も急激である。B2とB3・B4やC5とC6・C7の間にみられるように，ハイマツ群落は，斜面頂上部直下の風下側斜面で，風衝度が急減しと積雪深が急増するに従って，群落高・被度共に急増するが，積雪深が一層増加すると，B3とB4の間やC7とC8の間でみられるように，急激に消滅する。そして代りに雪田植物群落が立地を被う (B4, B5, C8)。そこでは，斜面頂上部同様ハイマツ群落は成立しないが，斜面頂上部と異なり，植被はほとんど100% である。

### 4・2　地形・風衝度・積雪深とハイマツ群落の消長

Table 2はハイマツ群落の被度と斜面の方位の関係を示している。ハイマツ群落は全ての方位の斜面で出現している。しかし，方位別のハイマツ群落出現頻度 (B/A) をみると，東西方向を中心として北向きの斜面では高い頻度で出現するのに対し，南向きの斜面ではハイマツ群落の出現頻度は低くなる。さらにハイマツ群落被度別の出現傾向をみると，西・北西向きの斜面では，ハイマツ群落が中程度の被度で出現することが多いのに対し，東・南東向きの斜面ではハイマツ群落は全く分布しないか，あるいは斜面を広く被うかの2つの傾

**Table 2.**　The relatiationships between the slope aspect and the cover of *P. pumila* community.

| Slope Aspect | Cover Class (%) | | | | | Total of occurrence (A) | Occurrence of *P. pumila* Com. (B) | B/A (%) |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | 0 | 1-25 | 26-50 | 51-75 | 76-100 | | | |
| N-NE | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 1 | 1 | 100 |
| NE-E | 0 | 1 | 3 | 2 | 1 | 7 | 7 | 100 |
| E-SE | 3 | 0 | 3 | 2 | 6 | 14 | 11 | 79 |
| SE-S | 4 | 0 | 0 | 3 | 4 | 11 | 7 | 64 |
| S-SW | 4 | 1 | 2 | 0 | 2 | 9 | 5 | 56 |
| SW-W | 1 | 1 | 0 | 0 | 2 | 4 | 3 | 75 |
| W-NW | 0 | 2 | 2 | 5 | 3 | 12 | 12 | 100 |
| NW-N | 0 | 0 | 2 | 2 | 1 | 5 | 5 | 100 |
| Total | 12 | 5 | 13 | 14 | 19 | 63 | 51 | 81 |

向にあることがわかる。

Fig. 3 はハイマツ群落の被度と斜面の凹凸との関係を示している。凹型斜面では，ハイマツ群落が広く斜面を被う場合と，全く分布しない場合とに大別される。すなわち，風上側凹型斜面ではハイマツ群落が広く発達し，風下側雪田凹地ではハイマツ群落はほとんど分布しない。逆に，凸型斜面では，ハイマツ群落の出現は 0 から 100% までおよそ全被度階級にわたるが，ハイマツ群落が 30% から 70% に広がる斜面がとくに多い。平滑斜面にはハイマツ群落は様々な被度階級で，ほぼ等しい割合で出現するようにみえる。このように，ハイマツ群落は凸型斜面と凹型斜面で異なる分布傾向を示す。

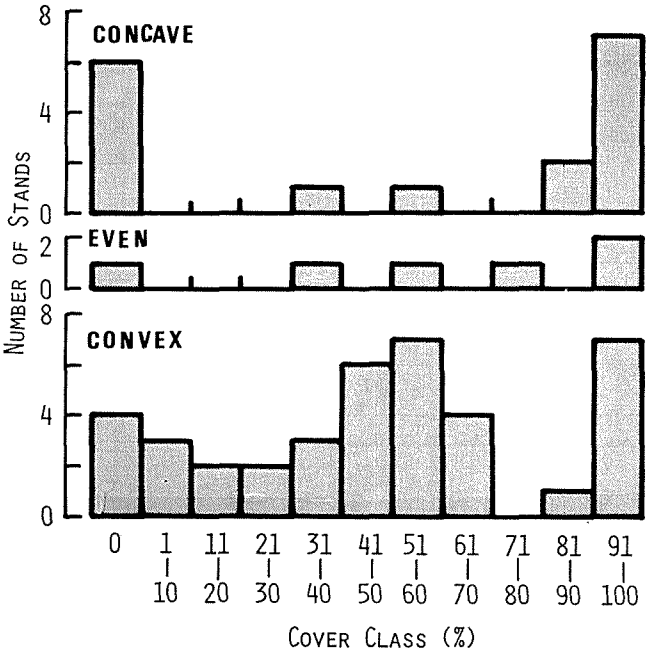
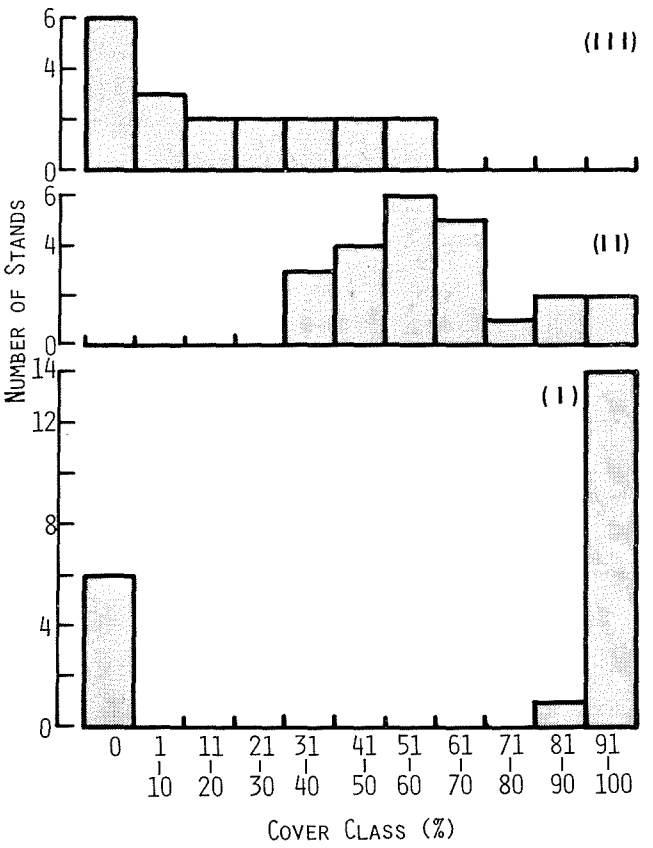



**Fig. 3.** The relation between the cover of *P. pumila* community and the topographic features.

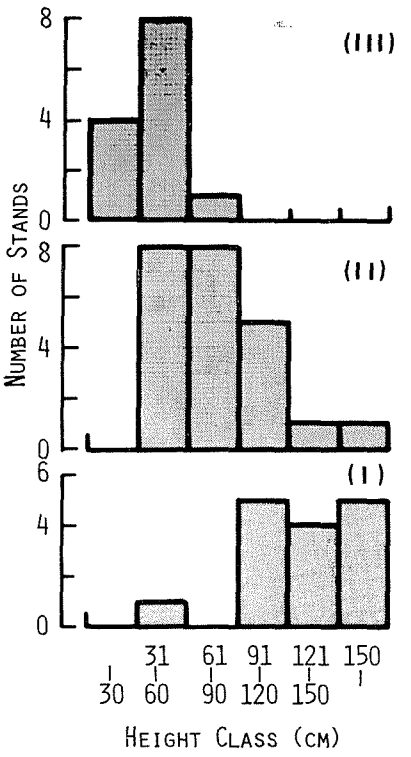
Fig. 4-A はハイマツ群落被度と風衝度との関係を示している。風衝度 I の場合は，ハイマツ群落は全く存在しないか，あるいはほとんど 100% 広がるかである。風衝度 II では全ての調査区でハイマツ群落が分布するが，それが完全に立地を被うことは少く，中程度の被度のものが多い。風衝作用の強くなる風衝度 III の立地になるとハイマツ群落は分布しても広く立地を被うことはなく，その被度はほとんどが 50% 以下である。また，ハイマツ群落が全く分布しない立地の割合も多い。このように，ハイマツ群落の被度は，全体として風衝度が増すにつれて減少する。それでも，ハイマツ群落は風衝度 I と III の立地で分布しない場合があるが，前者では風下側斜面の雪田凹地が大部分を占め，後者では風上側斜面頂上部に位置する。

Fig. 4-B は風衝度とハイマツ群落高との関係を示しているが，被度と同様に，立地の風衝度が増すに従って明らかに群落高は低下する。

Fig. 5 は，積雪深踏査線での積雪深とハイマツ群落高との関係を示している。既述のように，必ずしも正確に各調査区における積雪深が測定された訳ではないが，両者に一応の関係が認められる。従って，ハイマツ群落は積雪深およそ 30 cm から300 cm 範囲に分布するが，300 cm 以上の範囲の積雪深では分布しない。また，分布可能な積雪深の範囲では，ハイマツ群落高は大むね積雪深の増大とともに高くなる。しかし，その関




(A)




(B)

**Fig. 4-A.** The relation between the cover of *P. pumila* community and the wind exposure degree (I, II, III).

**Fig. 4-B.** The relation between the height of *P. pumila* community and the wind exposure degree (I, II, III).

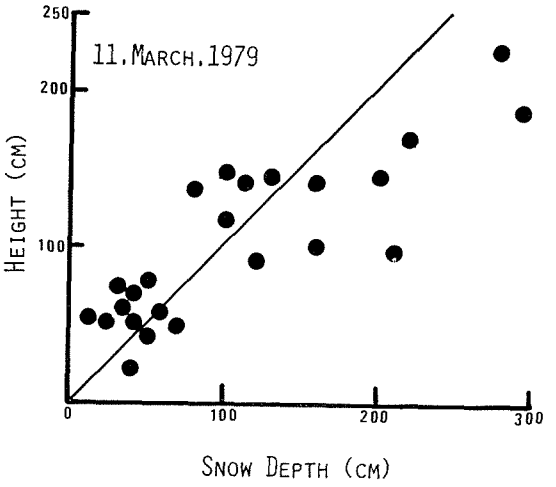



**Fig. 5.** The relation between snow depth and the height of *P. pumila*. The line in the figure shows that the snow depth is equal to the height of *P. pumila*.

係は直線的ではない。すなわち，積雪深がおよそ 150 cm までは，ハイマツ群落高が積雪深をうわまわる傾向にある。これは，冬季には，ハイマツ群落が雪に被圧されているためである（後述，Fig. 13)。積雪深が150 cm 以上になると立地の積雪深は完全にハイマツ群落高を上まわる。

### 4·3 ハイマツ群落に近接する植生とハイマツ群落の林床植生

#### 4·3·1 ハイマツ群落に近接する植生

ハイマツ群落で 100% 被われない立地ではハイマツ群落周辺に，高山ヒース・岩礫地群落や地衣類群落，あるいは雪田植物群落が分布する。

このうち雪田植物群落を除いた 37 調査区の資料に基づき，植生の類型化を行った。用いた方法は各調査区間の群落類似比 (Similarity Ratio; SR, Janssen, 1975)* を算出した後，Bray and Curtis (1957) 法による調査区序列法と Mountford 法（木元，1976）による群分析法とを併用し，両者の結果を綜合して Table 3

**Table 3.** Four vegetation types neighbouring to *P. pumila* community.

| Vegetation Types | H-1 | | | | | E-4 | | | | | J-1 | | | | | B-1 | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| Species/Stand No. | H 1 | D 1 | H 2 | K 1 | I 6 | E 4 | G 2 | F 2 | E 2 | D 3 | J 1 | J 2 | K 2 | C 3 | F 7 | B 1 | C 5 | A 5 | C 6 | I 5 |
| Bare grounds | · | · | · | 10 | 10 | 10 | · | · | 20 | 10 | 40 | 35 | 60 | 40 | 35 | 85 | 75 | 70 | 80 | 80 |
| Lichens | · | · | · | · | · | 50 | 50 | 50 | 50 | 45 | · | · | · | · | · | · | · | · | · | · |
| *Empetrum nigrum* var. *japonicum* | 40 | 35 | 60 | 25 | 70 | 15 | 20 | 25 | 5 | 5 | 25 | 20 | 10 | + | 15 | 10 | · | 5 | 5 | 5 |
| *Rhododendron aureum* | 40 | 30 | 30 | 30 | 15 | · | 10 | 5 | · | · | 5 | 15 | + | 5 | + | · | + | + | 5 | + |
| *Arctous alpinus* | 5 | 25 | + | 10 | · | + | 10 | 5 | + | 10 | 5 | + | + | 5 | 10 | · | + | + | 5 | + |
| *Vaccinium vitis-idaea* | 5 | 10 | 10 | 20 | 5 | · | + | + | · | · | · | + | + | + | · | · | · | + | · | + |
| *Loiseleuria procumbens* | + | · | · | · | · | 15 | 10 | 15 | 5 | 15 | 5 | 20 | 10 | 10 | 10 | + | 5 | 5 | + | 10 |
| *Diapensia lapponica* var. *obovata* | · | · | + | + | · | 10 | · | · | 5 | 5 | 20 | 10 | 20 | 20 | 10 | · | 5 | 20 | 10 | + |
| *Carex stenantha* var. *taisetsuensis* | · | · | + | · | · | + | + | + | 5 | · | + | + | · | · | + | 5 | 5 | · | + | · |
| *Vaccinium ovalifolium* | · | · | · | · | · | + | · | + | + | 10 | · | · | · | 5 | 15 | · | · | + | · | + |
| *Ledum palsutre* var. *decumbens* | · | + | · | · | · | · | · | + | + | + | · | · | + | + | · | · | · | · | + | · |
| *Saussurea yanagisawae* | · | · | · | · | · | · | · | · | 5 | · | + | · | · | · | + | + | + | · | + | + |
| *Spiraea betulifolia* var. *aemiliana* | · | · | · | + | · | · | · | · | · | · | · | + | · | · | · | · | · | · | · | + |
| *Bryanthus gmelinii* | · | · | · | · | · | · | · | · | + | + | · | + | · | 5 | · | · | 5 | + | + | · |
| *Pentstemon frutescens* | · | · | · | · | · | · | · | · | + | · | · | · | + | · | + | · | · | · | + | · |
| *Salix yezoalpina* | · | · | · | · | · | · | · | · | · | · | · | + | · | · | · | · | · | + | · | · |
| *Patrinia sibirica* | · | · | · | · | · | · | · | · | · | + | · | · | · | · | + | · | 5 | · | + | · |
| *Arcterica nana* | · | · | · | · | · | · | · | · | + | · | + | + | + | · | + | · | + | + | + | + |
| *Potentilla matsumurae* | · | · | · | · | · | · | · | · | + | · | + | + | + | · | + | + | + | + | + | · |

Figures show % cover, and + means less than 1% cover.

* $$SR = \frac{\sum_i x_i \cdot y_i}{\sum_i x_i^2 + \sum_i y_i^2 - \sum_i x_i \cdot y_i}$$

ここで，$x_i$ および $y_i$ はそれぞれ調査区 $X$ および $Y$ における $i$ 種の量。この場はパーセント被度を用いた。

の結果を得た。なお，ここでは植生を含めた地表面全体の変化を把握するため，SR の算出に際しては，地衣類および裸地の割合も含めた。

調査区 H 1 で代表される H-1 型はガンコウラン (*Empetrum nigrum* var. *japonicum* K. Koch)，キバナシャクナゲ (*Rohododendron aureum* Georgi)，コケモモ (*Vaccinium vitis-idaea* L.) などの，ハイマツに次ぐ大型の植物が優占する型であり，ウラシマツツジ (*Arctous alpinus* (L.) Niedenzu) も時に多くなる。高等植物の植被はほぼ100% であるが，構成する高等植物種数は 4 型中最も少い。この型はウラシマツツジ—クロマメノキ (*Vaccinium uliginosum* L.) 群落と呼ばれている植生型 (佐藤，1976；伊藤・佐藤，1981) に近いものである。

調査区 E 4 で代表される E-4 型は地衣類が多いことで特徴づけられる。H-1 型に比べて高等植物の植被はやや少く，裸地がわずかに増えるが，地衣類を含めた全体の植被も多い。高等植物種数は H-1 型に比べてやや増える傾向にある。

調査区 J1 で代表される J-1 型はミネズオウ (*Loiseleuria procumbens* (L.) Desv.) やイワウメ (*Diapensia lapponica* var. *obvovata* Fr. Schm.) の量が相対的に多くなり，裸地の割合も増大する。地衣類はほとんどみられなくなる。H-1 型や E-4 型に比べると高等植物の植被は少いが，構成種類数は多い。この型は既発表のコメバツガザクラ—ミネズオウ群集 (Arcterico—Leuseleurietum Ohba, ex Suz.-Tok. 1964) に近いと考えられる。

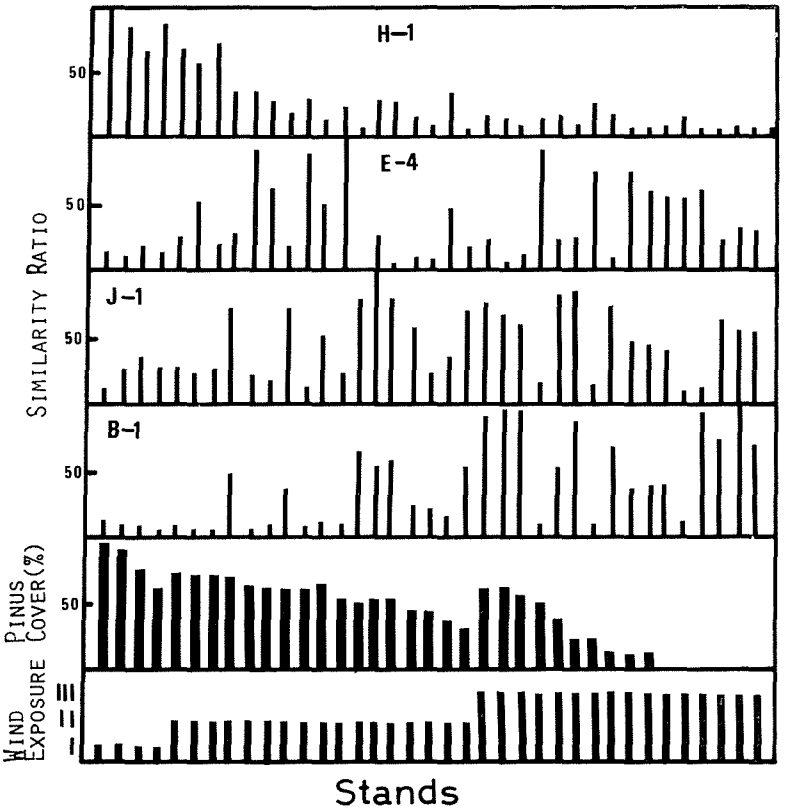



**Fig. 6.** SR, % cover of *P. pumila* and wind exposure degree of each stand in four vegetation types (H-1, E-4, J-1 and B-1).

調査区B1で代表されるB-1型は裸地の割合が極めて多いことで特徴ずけられる。高等植物の植被は非常に少いが，出現種数は4型中最も多い。表に示されるように，多くの植物が出現するためこの型の植物組成は多様であり，北方高山風衝岩礫地草本群落や北方高山風衝矮性低木叢 (Ito and Nishikawa, 1977) などと呼ばれる植物群落群に近いものを一括して含んでいる。

この4型のうち，J-1型とB-1型は，その中に出現する植物種中に，本来の寒帯あるいは高山のもの（たとえばミネズオウ，イワウメやTable 3でウスユキトウヒレン [*Saussurea yanagisawae* Takeda] 以下に記されている植物）を多く含む。このため，J-1型とB-1型は真の高山植生に近い植物組成を有していると考えられる。逆に，H-1型やE-1型にはそのような高山植物は少ない。従って，この2型は真の高山植生とはいえない。

次に，ハイマツ群落とこれらの植生類型の変化との関係をみたものがFig. 6である。これは，上述4型を代表する調査区H1，E4，J1およびB1各調査区のSRと，ハイマツ群落被度および風衝度との関係を示している。このように，ハイマツ群落と上記の植生類型の出現との間に対応関係がみいだせる。高等植物が広く被うH-1型は風衝度が低くかつハイマツ群落被度の高い立地でのみ出現し，風衝度が高くなりハイマツ群落被度が低い立地では類似の植生類型はほとんどみられない。地衣類の多いE-4型はやや不規則に出現するが，出現の中心は，H-1型が出現する立地に次いで衝風度が低く，ハイマツ群落被度が高い立地にあるようにみえる。また，J-1型からB-1型へと裸地の割合が増加するに従い，出現の中心は風衝度が高くハイマツ群落被度の低い立地へと移動する。従って，真の高山植生に近い植物群落は，風衝度が高くハイマツ群落被度の低い立地にのみみられる。このように，風衝度が高まりハイマツ群落の被度が低くなるに従い，立地に出現する植生類型は高等植物が多いH-1型から裸地が多いB-1型へと徐々に変化する。

### 4·3·2 ハイマツ群落林床植生

ハイマツ群落の発達に伴う林床植生の変化を知るために，まずハイマツ群落林床植生の型別化を行った。Table 3を得た過程と同様の手順を経てTable 4に示す結果が得られた。

**Table 4.** Four types on the fieldlayer of *P. pumila* communities.

| Vegetation Types | A-3 | | | | | J-1 | | | | | F-5 | | | | | I-5 | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| Species\Stand No. | A 3 | A 1 | C 1 | E 1 | B 3 | J 1 | C 2 | A 2 | K 1 | Q 6 | F 5 | E 4 | C 4 | G 2 | C 6 | I 5 | F 4 | Q 2 | H 1 | I 6 |
| Bare Grounds | 20 | 20 | 20 | 20 | 30 | · | 30 | 20 | 15 | 10 | 50 | 50 | 60 | 40 | 40 | · | 10 | 20 | 20 | · |
| *Rhododendron aureum* | + | 5 | 15 | 10 | 10 | 60 | 10 | 10 | 5 | 10 | 10 | · | 10 | 25 | + | 10 | 15 | + | 15 | 15 |
| *Vaccinium vitis-idaea* | 5 | 15 | + | + | 10 | 30 | 50 | 60 | 80 | 70 | 40 | 45 | 30 | 35 | 60 | 30 | 40 | 5 | 10 | 35 |
| *Empetrum nigrum* var. *japonicum* | · | + | · | · | · | 10 | 5 | 10 | · | 10 | + | 5 | + | · | · | 5 | + | · | 25 | · |
| *Ledum palustre* var. *diversipilosum* | 10 | + | 5 | + | · | · | · | · | · | · | · | · | · | · | · | 50 | 25 | 75 | 40 | 40 |
| *Rubus pedatus* | 40 | 50 | 40 | 50 | 35 | · | · | · | · | · | + | · | · | + | · | + | 10 | · | · | + |
| *Cornus canadensis* | + | + | 15 | 5 | + | · | · | · | · | · | · | · | · | · | · | + | · | · | · | · |
| *Sorbus sambucifolia* | 5 | 10 | 5 | 5 | + | · | · | · | · | · | · | · | · | · | · | · | · | · | · | + |
| *Streptopus streptopoides* | + | + | + | 10 | + | · | · | · | · | · | · | · | · | · | · | + | · | · | · | · |
| *Vaccinium uliginosum* | 10 | · | + | + | · | · | · | · | · | · | · | · | · | · | · | + | · | · | · | · |
| *Linnaea borealis* | · | + | + | · | + | · | · | · | · | · | · | · | · | · | · | · | · | · | · | · |

Figures show % cover and + means less than 1% cover.

ハイマツ群落林床ではキバナシャクナとゲコケモモとガンコウランの常在度が非常に高く，林床植生の差異は，これらの種に加わる植物種の差異に由来する。このため，全体としては，ハイマツ群落林床植生は多少なりとも似かよったものとなり，ハイマツ—コケモモ群集 (Vaccinio—Pinetum pumilae Maeda et Suz.-Tok. 1954) にまとめられる。

調査区 A 3 で代表される A-3 型は，明らかにコガネイチゴ (*Rubus pedatus* Smith) 亜群集と呼ばれるものに相当する。コガネイチゴの他に，ゴゼンタチバナ (*Cornus canadensis* L.), ヒメタケシマラン (*Streptopus streptopoides* Frye et Rigg), リンネソウ (*Linnaea borealis* L.) などの北方針葉樹林要素を含み，また構成植物種数や植被量が多くなる。

調査区 J 1 で代表される J-1 型は，A-3 型に比べ構成植物種数が減少し，全体に共通するキバナシャクナゲ・コケモモ・ガンコウランのみで構成されている。従って，ハイマツ—コケモモ群集の典型部を示していると考えられる。ただし，植被量は比較的多く，A-3 型のそれと変わらない。

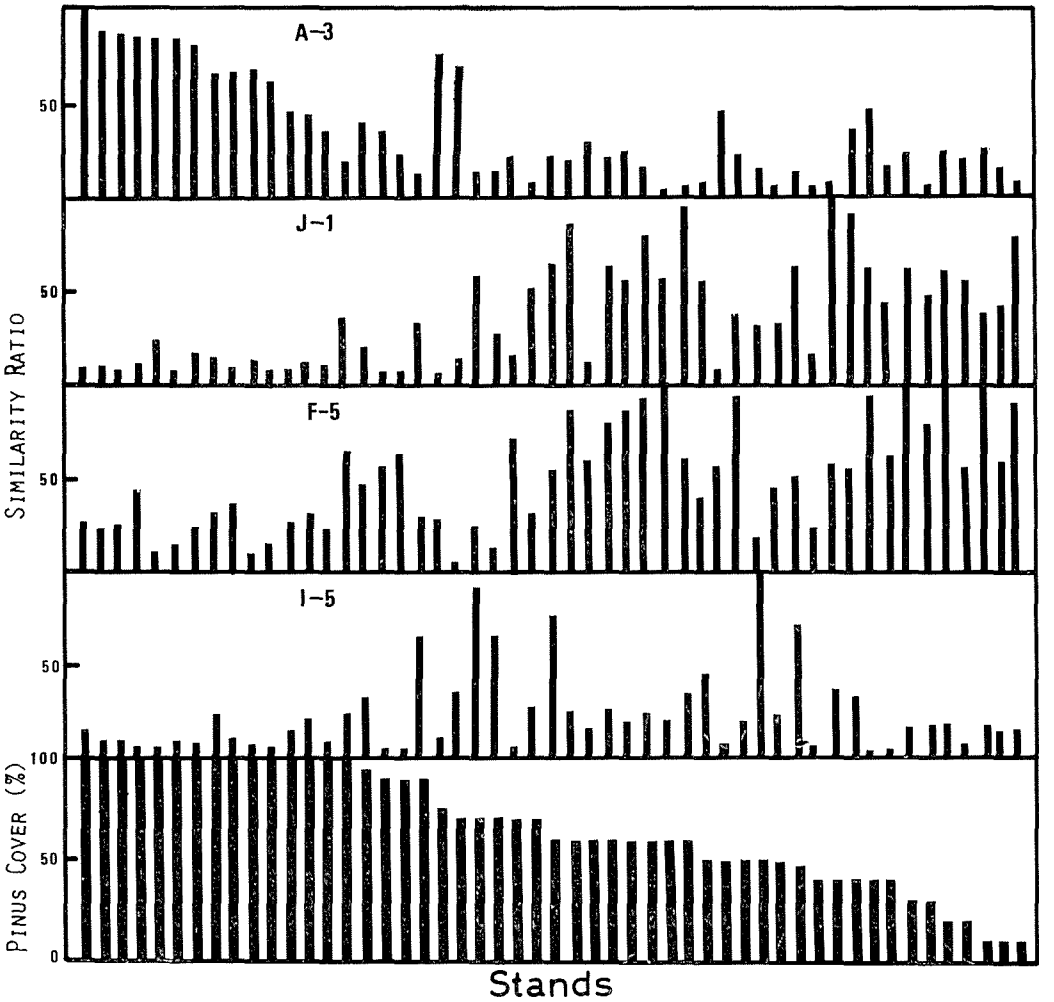



**Fig. 7.** SR and % cover of *P. pumila* of field layer of each stand in four vegetation types (A-3, J-1, F-5 and I-5).

調査区F5で代表されるF-5型は，J-1型に似かよった種構成を示すが，J-1型に比べて裸地の量が増大する。構成植物はJ-1型と同様ほとんどキバナシャクナゲ，コケモモ，ガンコウランの3種に限られる。この型とJ-1型との違いは裸地の量的な違いに基づくものであり，質的な差異に基づくものではない。

調査区I5で代表されるI-5型はエゾイソツツジ (*Ledum palustre* var. *diversipilosum* Hara) の量が多いことが特徴である。しかし，その出現植物種の構成はA-3型と類似しており，両者のちがいはエゾイソツツジの量的なちがいにすぎない。被植量はA-3型同様多い (Photo 15)。

このように，ハイマツ群落林床植生は全体に共通性が高く，その中で，コガネイチゴやゴゼンタチバナなどの北方針葉樹林要素を多く含む種類数の豊富な型と，ほとんどキバナシャクナゲ，コケモモとガンコウランのみで構成される型とがみられる。

ハイマツ群落の発達とこれらの型の出現との関係をみるために，Fig. 6同様の表現法をハイマツ群落林床植生に対して用いたものがFig. 7である。対象とした調査区は51であった。風衝度は，風衝作用がハイマツ群落を介在して林床植生に影響をおよぼすと考えられるために，ここでは省いてある。

コガネイチゴの多いA-3型は，一部例外はあるが，ハイマツ群落被度が100%の立地に集中して出現し，ハイマツ群落の被度が減少するとみられなくなる。J-1型とF-5型はハイマツ群落被度が60%程度の立地で主に出現し，F-5型はさらにハイマツ群落被度の低い立地に出現するようにみえる。J-1型とF-5型を通じ，真の高山植物は偶生的に侵入するだけである。

A-3型，J-1型およびF-5型の出現傾向を通してみると，ハイマツ群落が良く発達する立地では，植被量や種構成共に豊富な，北方針葉樹林要素の多い植生類型が出現するが，ハイマツ群落全体の被度が衰えるにしたがい，その中から北方針葉樹林要素が脱落し，種類組成の単純な群落へと変化する。ただし，植被量は変化しない。さらにハイマツ群落の被度が減少すると，構成種は変わらないが，その植被量が減少し，裸地の割合が増加する。このように，ハイマツ群落では被度の減少と共に，林床植生類型上まず質の変化が生じ，さらに減少するに従って量的な変化を生ずる。

エゾイソツツジの多いI-5型の出現傾向は，J-1型にやや近いが，明確な傾向は見い出せない。

### 4·4 ハイマツ実生の齢構成と成長量

ハイマツ群落の動態を調べるためにハイマツ実生調査を行った。ハイマツ実生はハイマツ群落林床では全く観察されなかったため，調査対象となった実生は全てハイマツ群落に近接する植生中に生じていたものである。

Fig. 8は，調査5方形区を合計した，ハイマツ実生の年齢分布を示している。ハイマツ実生は5年生までのものが大半を占め，それ以上の年齢のものは極めて少い。また調査中には，実生の区分に属するハイマツで25年以上のものはみられなかった。なお，1年生実生の数が少いのは，調査時 (1979年7月11日) において，未だ充分に発芽していなかったためと考えられる。

Fig. 9は，ハイマツの成体と実生の植物高と生長量との関係を示している。生長量は，最近3年から5年の各年枝の $D^2L$ (D：直径，L：長さ)の平均値で示してある。また成体群落については，ライントランセクト調査のおりに，様々な群落高のものが対象となるように任意に群落を選び，測定した。

このように，ハイマツ成体と実生とでは生長量に段差がみられる。植物高30 cm付近で比べてみると，その差は明確である。

Fig. 8に示されるようにハイマツ実生の残存率は低いが，仮に高齢まで残存しても，Fig. 9に示すように生長は極めて悪い。したがって，ハイマツの成体から構成されている，ハイマツ群落の成り立ちについてはハイマツの実生からの発達・成立とは別の見方が必要とされる。

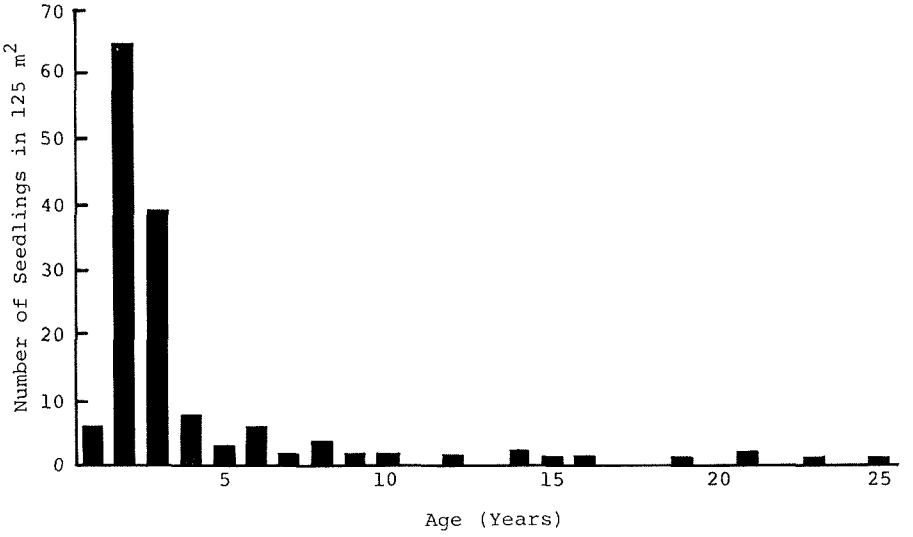



**Fig. 8.** Age distribution of *P. pumila* seedlings.

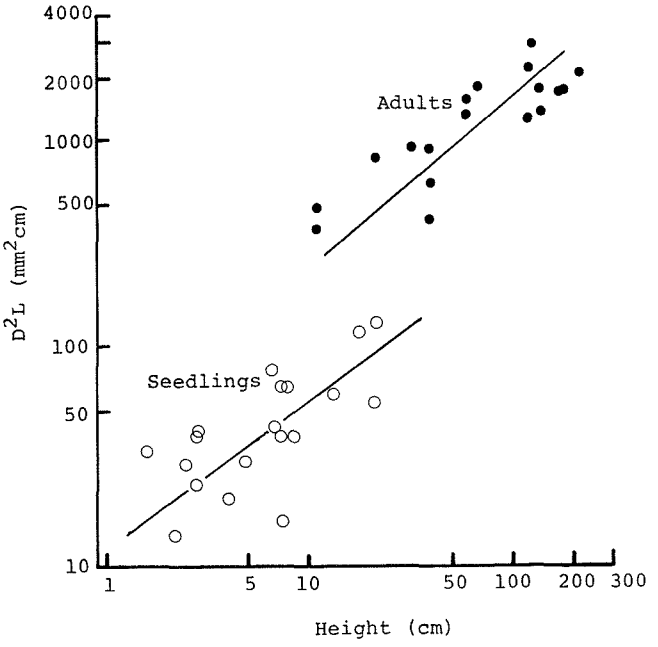



**Fig. 9.** The relation between the height of *P. pumila* and $D^2L$. D: Diameter of branch (mm), L: Length of branch (cm).

### 4·5 ハイマツの生長様式

Fig. 10 はハイマツ幹長と年齢との関係を示している。このように，両者の間には有意な正の相関がみられる。ハイマツ群落高は，群落を構成するハイマツの幹長が長い程高くなるため，Fig. 10 は，群落高の高いものはハイマツ地上部年齢が高く，群落高の低いものは地上部年齢が低いことを示している。そこでハイマツの地上部年齢と幹伸長生長との関係をみたのが Fig. 11 である。年平均幹伸長生長は地上部年齢とは相関がみられない (Fig. 11 A)。すなわち，地上部年齢の増加に伴う伸長生長の増加あるいは減少は認められない。また，多くのものが年平均伸長 30 mm から 45 mm の範囲に含まれる。このことは，多くのハイマツの年平均伸長の差は比較的少いことを示している。最近 10 年間での年平均伸長生長量と地上部年齢との関係 (Fig. 11 B) も，全体のばらつきは増えるものの，ほぼ Fig. 11 A と同様の傾向を示す。

次に，ハイマツの平均幹伸長生長量の変化をみたものが Fig. 12 である。このように，ハイマツの最近 10 年間の平均伸長生長量は，地上部年齢全期間の平均伸長生長量とほとんど変わらない。Fig. 12 中に示すように両者の関係の回帰直線の傾きは約 1 である。すなわち，各幹毎の平均伸長量には差があるが，ハイマツはそれぞれ一定した伸長生長量を現在でも維持している。このことは，これらのハイマツ幹を樹幹解析した結果 (沖津，未発表) からもうらずけられた。

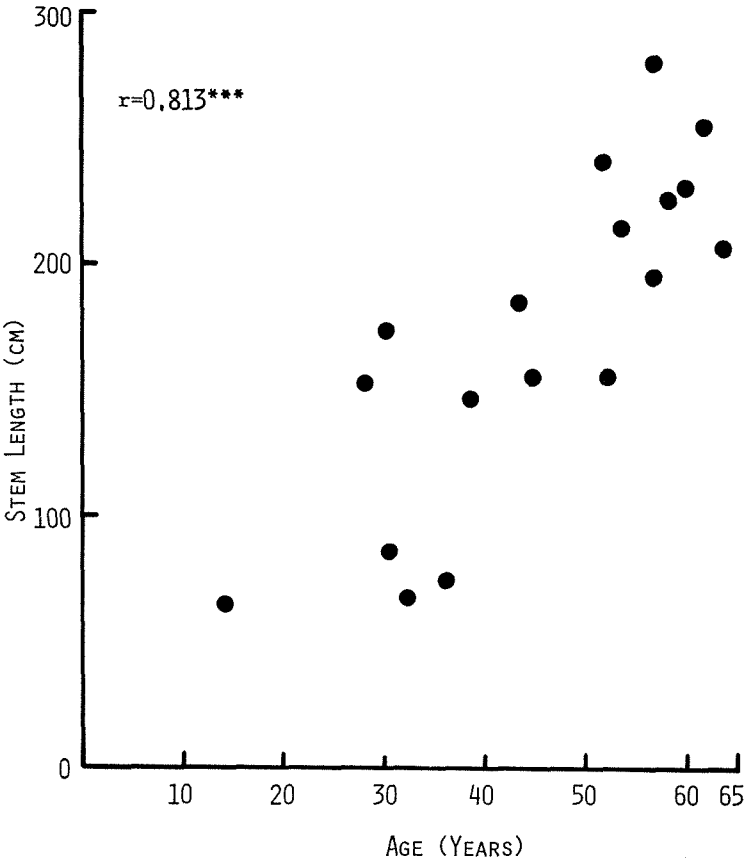



**Fig. 10.** Correlation between stem length and age of *P. pumila*. (data from Mt. Muine)
***: P<0.001.

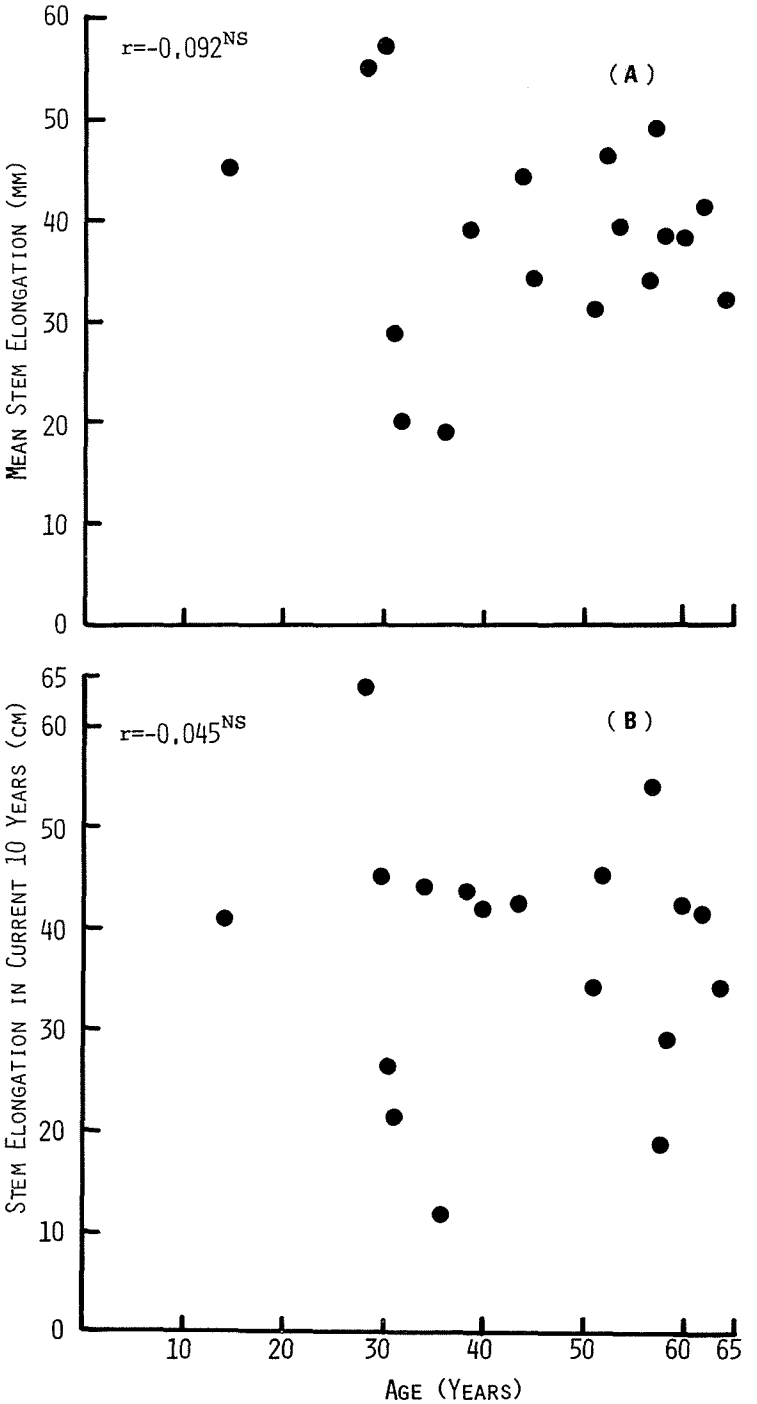



**Fig. 11.** Correlation between age and mean stem elongation of *P. pumila* (A), and that between age and stem elongation in current 10 years of *P. pumila* (B). (data from Mt. Muine)
ns: non-significant.

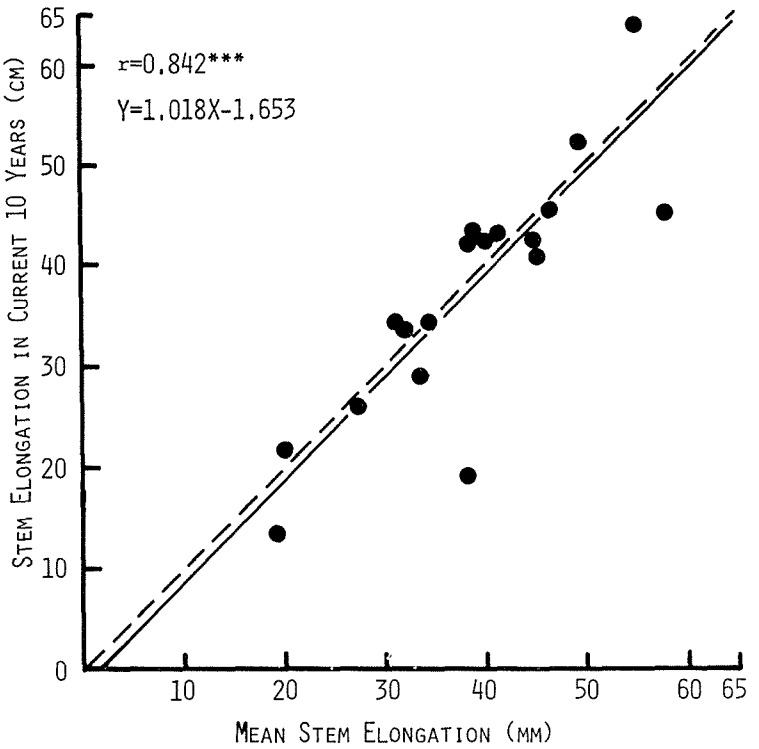



**Fig. 12.** Correlation between mean stem elongation ($X$) and stem elongation in current 10 years ($Y$) of *P. pumila*. Dashed line means that $X$ is equal to $Y$, and solid line shows the regression line. (data from Mt. Muine)
***: $P<0.001$.

## 5. 論　　議

### 5·1 ハイマツ群落の優占

#### 5·1·1 ハイマツ群落の物理的特性

ハイマツ群落の消長は風衝作用の強弱に左右されているが，実際にはかなり風衝作用が強く働く立地にもそれらは分布している (Fig. 4 A, B)。それは，ハイマツ群落が，群落の持つ物理的性質により，風衝作用を回避しているからである。

Fig. 13 はハイマツ群落の雪の付着・解放過程を示している。10 月中・下旬ですでに，ハイマツ群落の風上側に，雪が「エビのしっぽ」状に付着している (Fig. 13-1)。Fig. 13-2 が示すように，11 月中旬にはハイマツ群落の大部分は雪に被われる。この時期は未だ北西季節風の風衝作用は充分には強くない。さらに 12 月中旬になると (Fig. 13-3)，ハイマツ群落は，強い風衝作用によって形成された硬化雪 (油川ら，1972) で被われる。旭岳での測定によれば，硬化雪は平地積雪のしまり雪やざらめのそれよりもはるかに密度が大きい (油川ら，1972) ため，少い積雪でもハイマツ群落は圧密され，冬季間を通じてほぼ Fig. 13-3 の状態で過ぎる。この時期でも図中 E で示される微地形的な凸地では，風衝作用を強く受け全く積雪をみずに，植物は露出する (Photo, 12)。このように，同じように強く風衝作用が衝く立地でも，ハイマツは群落を形成することにより，露出部 (E) に生ずる植物と異り，風衝作用から回避し，雪の附着は反って風衝作用による機械的損傷や乾燥害

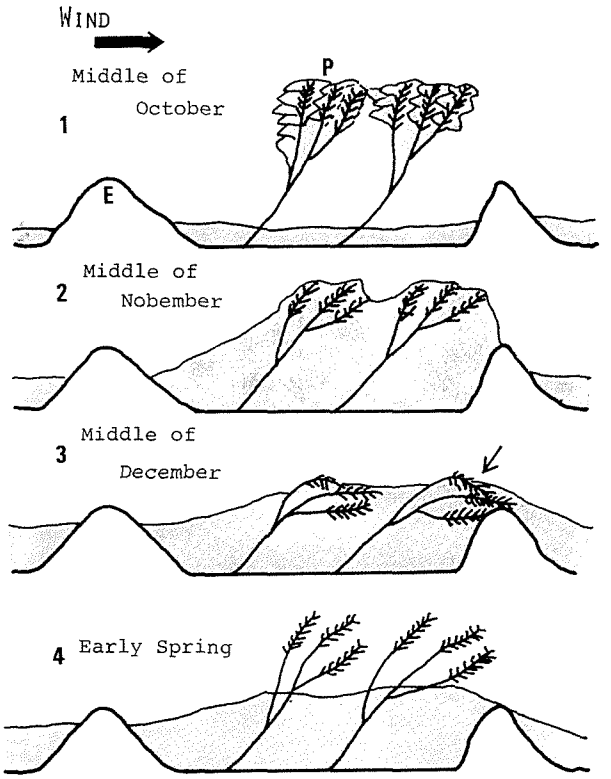



**Fig. 13.** Snow cover of *P. pumila* community in different times during snow season in the Taisetsu mountain range. The slender arrow points to the current branch in the snow.
E: Exposed top, P: *Pinus punila* community

(四手井, 1956; Sakai, 1970; 酒井, 1976) から保護されている。特に，当年生枝の雪中埋没は注目されるべきである (矢印)。Fig. 13-4 は，逆に，ハイマツ群落の雪からの解放を示している。冬季ハイマツ群落は密度の大きい硬化雪により被圧されているが，季節風の影響が減少する4月中旬には，硬化雪はざらめ雪化し，積雪深は減少する (吉田, 1971)。ハイマツは被圧されている圧力に対して，雪上に枝を反撓する。この時期は図中E地点を除いては，ほとんどハイマツだけが雪上に枝を出し，光合成を行い得る体制をとっている。積雪は，冬季においては一般に植物にとって厳しい風衝作用からの保護の役割りをはたすが，日最高気温が上昇する4月中旬過ぎには植物の成長を妨げるものとなる。ハイマツ群落は，積雪を冬期間は群落維持の助けとし，春季はいち早くそれから免れる。このような働きはハイマツの物理的特性によるものであり，ハイマツ帯の他の植物にはみられない，ハイマツ群落独特のものである。

以上のように，ハイマツ群落は，全体としてはその分布を風衝作用によって規定されつつも，その物理性により積雪・風衝作用と動的に対応し，それらの作用を成立した群落の維持に利用している。

ハイマツ帯の地形形成作用におよぼすハイマツ群落の物理的特性に，根系および幹による土地の融凍撹拌の防止があげられる (小疇, 1965)。構造土やソリフラクションは主に高山帯における地形現象で，おおむね植生の存在と相反する関係にあり (Washburn, 1956)，植生とこれらの現象は互いに動的に対応しながら環境を構成する (Billings and Mark, 1961)。樹造土やソリフラクションが生ずる地域では，地表面の微細な凹凸により植生配分は変化し (Bliss, 1956, 1966)，また，逆に，植生によってそれらの現象が影響されることもある

(Bird, 1974)。日本では，構造土やソリフラクションの垂直的下限はハイマツ群落分布限界線と深いかかわりがある (小疇, 1965; 小泉, 1973)。すなわち，ハイマツ群落の物理的影響はこれらの地形現象に卓越し，これらの現象の発現を制限する。

また，ハイマツ帯においてはハイマツ群落の現存量は極めて高く，良く発達した冷温帯林・亜寒帯林のそれとほぼ等しく (Kira and Shidei, 1967; 沖津, 1981)，高山帯やツンドラ帯の植物群落のそれと比べてはるかに大きい (沖津, 1981)。従って，ハイマツ群落は，ハイマツ帯中では他の植物と競合状態になることはない。すなわち，ハイマツ群落の存在は他の植物群落の存在に卓越する。

### 5·1·2 ハイマツ群落の生長・更新様式

ハイマツ群落は単に物理的特性のみならず群落の有する特有の生長・更新様式によって，群落を維持し優占性を保っている。

ハイマツ群落の生長様式を次のようにまとめることができる；立地の風衝度 (Fig. 4–B) や積雪深 (Fig. 5) に対応した群落高を保ちながらも，群落のの高さは地上部年齢と共に増加し (Fig. 10)，しかも伸長生長量は地上部年齢と関りなく大むね一定の範囲内にあり (Fig. 11)，さらに現在でも一定した生長量を保ち (Fig. 12) 常に生長を続けている。

ハイマツ群落は匍匐することにより，風衝作用が強く働く立地では，地上部年齢が若いうちに幹が落葉層中に埋まり，風衝作用が弱い立地では比較的高い年齢になるまで幹が地上部に出る。このように，ハイマツ群落はある一定の生長を維持しつつも，匍匐することにより，立地の環境に応じた群落高を保つ。このことは，樹木型 (Tree) のモミ (*Abies*) 属やトウヒ (*Picea*) 属樹木には無い特徴である。これらの属の樹木はハイマツ群落にもみられるが，風衝作用や積雪作用のため偏形樹 (Yoshino, 1973) や Cushion Krummholz (Wardle, 1968) となり正常な生育型は維持できない (Photo 4)。

ハイマツ群落が一定の伸長生長量を維持している原因は定かではないが，その一因として，ハイマツが不定根を出す (Photo, 13) ことが考えられる。植物の老化防止はサイトカイニンの働きによる (Kuhnle, et al., 1977) が，それは高等植物においては根端で生合成され，木部転流により地上部に送られる (Torrey, 1976)。すなわち，ハイマツは，地下の幹から不定根を出すことにより，地上部を常に成長旺盛の状態に保っていると推定される。

また，ハイマツは不定根を出して，伏条更新を行う。Fig. 9 が示すように，同じ植物高でも，ハイマツ実生とハイマツ成体で生長量に大きな差がみられる。ハイマツ成体からなる群落中のハイマツ幹が不定根を出して伏条更新することは，直接に生長の良い群落を維持することになり，また群落の拡長に有利である。また，ハイマツ群落が伏条更新することにより，5·1·1 で論じたハイマツ群落の物理的特性は維持され続けるので，その点でも伏条更新は成立したハイマツ群落にとって効果的である。

調査中に観察されたハイマツ不定根は全てハイマツ落葉層中にみられた。ハイマツ落葉層は含水比が高く，著者の測定では 120% から 290% にもおよぶ。しかも落葉層は空隙が多い。このようなことが，不定根を出すのに良い条件となるであろう。ハイマツ群落は林床に落葉層を形成することにより，自ら不定根を出すのに適した環境を作り出している。

## 5·2 ハイマツ帯をめぐる自然環境の成り立ち

日本高山のハイマツ帯では冬季の北西季節風が地形 (小林, 1956) や植生 (福島, 1972) に大きな影響を与え，自然景観の形成に大きな支配力をもって卓越する。Fig. 14 は小林 (1956) による非対称山稜の断面模式図である。小林 (1956) によれば，このような非対称は冬季の北西季節風に起因する。すなわち，東側斜面では，西側斜面より吹き溜った多量の積雪による雪蝕営力のため急斜面が生じ，下部は雪田となる。斜面全体は凹型となる。また，西側斜面は寡雪化による凍結融解の卓越と，それに伴う構造土形成作用やソリフラクションに

より，全体として凸型斜面が生じ，斜面上部は緩傾斜化・平坦化する。このような地形形成作用の下限はハイマツ群落分布上限である(小疇，1965；小泉武栄，1973)。石塚 (1948) は，積雪分布と植物群落分布に関する研究中に，非対称山稜と積雪の不均等分配を認めている。

大雪山地でも Fig. 2 中の地形断面図に示されるようにこのような非対称性が認められる。以上の事象からハイマツ帯の自然環境は冬季北西季節風による非対称山稜地形と，風衝・積雪の不均等分布，それに伴うハイマツ群落の消長と他の植物群落の配分とによって構成されていることがわかる。

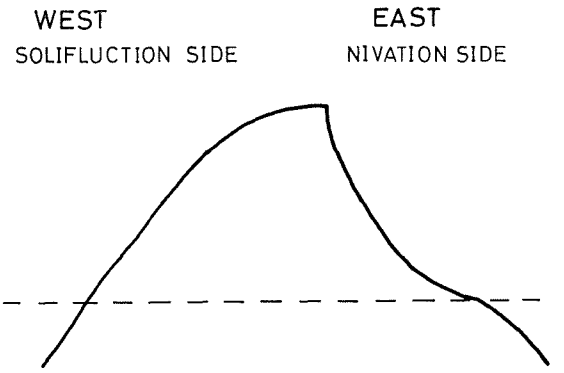



**Fig. 14.** A shematic profile of the cross section of an asymmetric ridge in Japanese high mountains. Simplified from Kobayashi Kunio (1956).

Fig. 15 はハイマツ帯における北西側斜面の景観模式図を示している。全体として，斜面全体としては凸型を示すが，斜面最下部は凹型になる場合が多く (Fig. 2)，そのような立地ではハイマツ群落が広く被う (Fig. 3)。また，斜面全体として多少なりともハイマツ群落が出現し (Table 2)，中程度の被度のものが多くなる (Table 2, Fig. 3 and Fig. 4 A)。

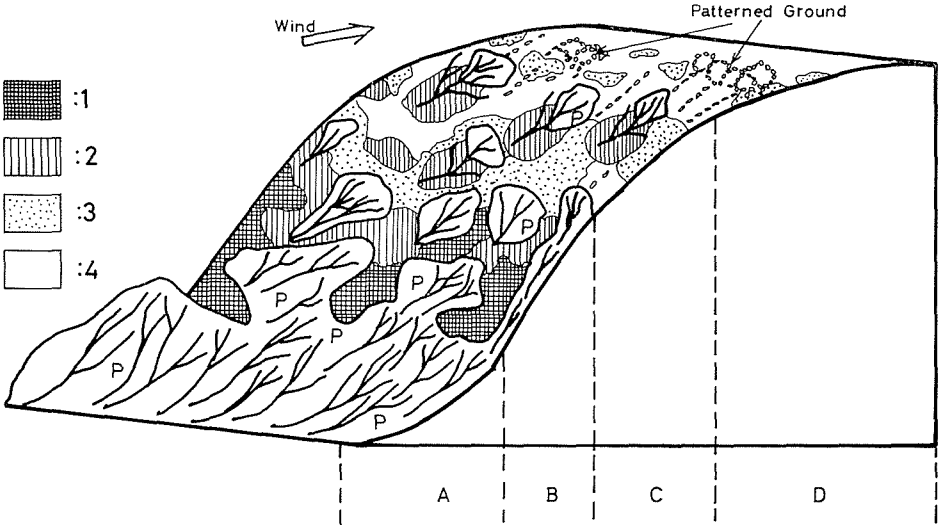



**Fig. 15.** Gradual changes of the aspect of *P. pumila* community on west slopes in a mountain.

1: *Empetrum* and *Rhododendron* rich community (Type H-1 in Table 3), 2: Lichens rich ground (Type E-4 in Table 3), 3: *Loiseleuria* and *Diapensia* community (Types J-1 and H-1 in Table 3), 4: Bare ground, P: *P. pumila* community.

図でAの部分でハイマツ群落が卓越し，他の植生や地形形成作用はハイマツ群落の存在のために抑えられる。Bになると風衝作用がやや強まり，ハイマツ群落は立地全体を占有することはできない (Fig. 4 参)。ここでは H-1 型や E-4 型の植生類型が出現するが (Fig. 6)，H-1 型が分布すると，比較的現存量の大きい少

数種の植物が優占するため，出現植物種数は少くなり，また，構造土作用も充分には働かない。地衣類の多いE-1 型が出現した場合は，地衣類は完全には優占せずに，比較的多くの植物種が出現する。ハイマツ群落は伏条更新により有効に群落を維持するが，実生からの群落成立は少い (Figs. 8, 9)。風衝作用はハイマツ群落の開放地形成に関しては効果的に作用するが，H-1 型や E-4 型の地表面型の存続に関しては負に衝く。これらの型はハイマツ群落の存在による風衝作用の緩和があって始めて出現する。また，そのような緩和作用は地形形成には負に働く。このようにBの部分では，風衝作用とハイマツ群落との関係は動的であり，自然景観全体の形成に寄与しているが，全体的にはハイマツ群落の存在が卓越している。

Cの部分になると，ハイマツ群落に対して風衝作用が卓越し，ハイマツ群落の存在は限定される。またハイマツ群落は多くの場合風上側が枯死する (Photo 10)。ここでは J-1 型が卓越し，構造土やソリフラクションなどの地形形成作用が有効となる。大雪山地の構造土の約8割はここに集中する (小疇，1965)。また，この立地は小泉武栄 (1974) が指摘する，ハイマツ・構造土・高山植生・積雪が立地の占有をめぐって競合する場所に当る。この立地ではハイマツ実生によるハイマツ群落維持が重要となる。枯死したハイマツ群落ではこの立地においては相対的に地衣類や高等植物が多く，ハイマツ実生成立適域となる (Ito and Nishikawa, 1976)。ハイマツ実生はそのような場所において，数10年から200～・300年オーダーで訪れると推定される成立好適環境時に成立し，群落を形成すると考えられる。そして，ハイマツ群落を中心として循環変化をしていると思われる (Ito and Nishikawa, 1976)。

さらに，Dの部分になると，完全に風衝作用が卓越し，B-1 型の，裸地の多い植生類型が出現する。ここではハイマツ群落はほとんどみられない。またこの立地は強い風衝作用下にありながら，微小環境のわずかな変化をめぐって，多くの植物種が少量ずつ出現する。構造土はこのような立地ではむしろ減少する (小疇，1965) が，ソリフラクションが有効に作用し，永久凍土が時に発見される (福田・木下，1974)。すなわち，こ

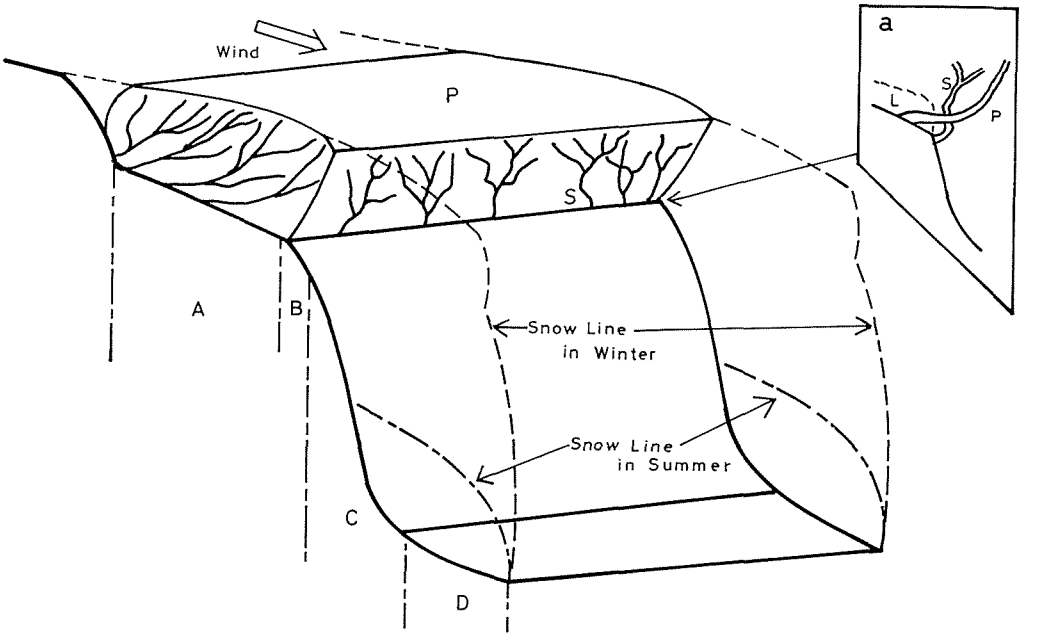



**Fig. 16.** Abrupt change from *P. pumila* community to alpine snow bank on east slopes on a mountain.
P: *P. pumila* community, S: *Sorbus Matsumurana* thicket, L: Litter of *P. pumila*.

の立地は，ハイマツ帯中では最も典型的な高山帯の自然景観を有する地域であり，またそれはほとんどC部の上部とこの地域に限定される (Photos 5～7, 18)。

ハイマツ林床植生はAやBの部分付近までは北方針葉樹林要素が多く，それからC部にかけてはハイマツ林床植生の典型部が，植被の割合を徐々に減じながら成立する。しかし，真の高山植物は恒常的には出現しない。このように，ハイマツ林床植生の変化の点からも，ハイマツ帯の真の高山自然景観は風衝作用が完全に卓越する立地に限られていることがわかる。

Fig. 16 は南東側斜面の自然景観を示している。北西側斜面と異なり，ハイマツ群落と積雪とによって景観が構成されている。斜面は全体として凹型になり，風衝作用は比較的弱い。ハイマツ群落は広く立地を被うか，欠落するかの傾向にある (Table 2, Fig. 3 および Fig. 4 A 参照)。

Aの部分では，風衝地風下の，冬季に雪庇の発達する立地である。ここでは群落高の高いハイマツ群落が立地を占有する。立地の傾斜はCの部分に比べかなり緩やかである。Bの部分でハイマツ群落のそで群落としてウラジロナナカマド (*Sorbus matsumurana* Koehne) などの群落が成立した後，CおよびDの部分は積雪作用の卓越する雪蝕窪地* となる。A部に雪庇を形成した積雪は，C部に吹き溜り，積雪深は400 cmにもおよぶ。植生は大型草本の優占する雪田植生で占められハイマツ群落は成立しない。ハイマツ群落が成立しているAの部分では，群落の存在や根系の影響により雪蝕力は卓越せず，地表面の侵蝕は少いと考えられる。一方，Cの部分では多少なりとも地表面の侵蝕が働き，結果的にAの部分との傾斜差は増大する。両立地間では Fig. 16 a で示すように，ハイマツ群落がAの部分からCの部分へと伏条更新して侵入することは，傾斜の差から困難であり，また，後者で実生からのハイマツ群落の成立も少い。すなわち，AとCの部分の自然景観の差は際立ったものとなり，Aの部分に成立するハイマツ群落は，その差を明確化している。Dでは夏季遅くまで残雪が存在し，雪田となる立地で，再び斜面傾斜は緩かとなり，時としてほとんど水平となる。侵入できる植物は限られ，積雪作用が完全に卓越する (Photos 16, 17)。

以上のように，北西風上側斜面・南東風下側斜面ともにハイマツ群落が自然景観に大きな影響をおよぼすことをみた。しかし，上記の論議は，Fig. 2 が示す程度の地形スケールで最も良く適合し，森林限界から山頂に至る標高差が500 mにもおよぶスケールでは，不明確となる。それでも，北西斜面の景観については，森林限界から山頂へというスケールにおいても概ね適応すると考えられるが，南東斜面の現象が適応する地形のスケールは一層限られる。

## 参考文献

油川英明・対馬勝年・佐藤尚之 (1972): 大雪山系旭岳における硬化雪の研究 II. 低温科学，物理編，**30**: 129-143.

Billings, W. D. and Mark, A. F. (1961): Interactions between alpine tundra vegetation and patterned ground in the mountains of southern New Zealand. Ecology, **42**: 18-32.

Bird, J. B. (1974): Geomorphic processes in the arctic. "Arctic and alpine environmenrs" (ed. Ives, J. D. and Barry, R. G.), 704-720. Methuen, London.

Bliss, L. C. (1956): A comparison of plant development in micro-environment of arctic and alpine tundras. *Ecol. Monogr.*, **26**: 307-337.

Bliss, L. C. (1966): Plant productivity in aline micro-environments on Mt. Washington, New Hampshire. *Ecol. Monogr.*, **36**: 125-155.

Bray, J. R. and Curtis, J. T. (1957): An ordination of the upland forest communities of southern Wisconsin. *Ecol. Monogr.*, **27**: 325-349.

* 雪蝕窪地が過去の，現在と異なった環境条件の下で形成されたとするものもある (例えば，高山地形研究グループ，1978)。

福田正己・木下誠一 (1974): 大雪山の永久凍土と気候環境 (大雪山の事例とシベリア・アラスカ・カナダとの比較を中心としての若干の考察). 第四紀研究, **12**: 192-202.

福島 司 (1972): 日本高山の季節風効果と高山植生. 日生態会誌, **22**: 62-68.

堀田 満 (1974): 植物の分布と分化. 植物の進化生物学 III. 400 pp. 三省堂, 東京.

石塚和雄 (1948): 八甲田山における積雪と植物群落との関係. 特に雪田の植物群落について. 生態学研究, **11**: 193-203.

Ito, K. and Nishikawa, T. (1976): Alpine communities of the northern Taisetsu mountain range (1). Air-and soil-temperature, soil acidity, and a cyclical change of the Vaccinio-Pinetum pumilae. *Rep. Taisetsuzan Inst. Sci. Asahikawa Coll. Hokkaido Univ. Educat ion* **11**: 1-18.

Ito, K. and Nishikawa, T. (1977): *ditto* (2). Syntaxonomy of plant communities. *ibid*, **12**: 1-26.

伊藤浩司・佐藤 謙 (1981): 大雪山系自然生態系総合調査. 大雪山系現存植生図概説. 23 pp. 北海道.

Janssen, J. G. M. (1975): A simple clustering procedure for preliminary classification of very large sets of phytosociological releves. *Vegetatio*, **30**: 67-71.

河野齢蔵 (1931): 日本高山植物図説. 朋文堂, 東京.

木元新作 (1976): 動物群集研究法 I. 多様性と種類組成. 生態学研究法講座 14. 192 pp. 共立出版, 東京.

Kira, T. and Shidei, T. (1967): Primary production and turnover of organic matter in different forest ecosystems of the western Pacific. *Jap. J. Ecol.*, **17**: 70-87.

小瞞 尚 (1965): 大雪火山群の構造土. 地理評, **38**: 35-55.

Kobayashi, K. (1967): Phytosociological studies on *Pinus pumila* scrubs of the Daisetsu and the Hidaka ranges in Hokkaido, Japan. *Jap. J. Ecol.*, **17**: 189-198.

Kobayashi, K. (1971): Phytosociological studies on the scrub of dwarf pine (*Pinus pumila*) in Japan. *J. Sci. Hiroshima Univ., Ser. B, Div. 2 (Botany)*, **14**: 1-52.

小林国夫 (1956): 日本アルプスの非対称山稜. 地理評, **48**: 618-624.

国府谷盛明・小林武彦・金 喆祐・河内晋平 (1968): 5万分の1地質図幅説明書. 旭岳, 52 pp. 北海道開発庁.

高山地形研究グループ (1978): 白馬岳高山帯の地形と植生. 163 pp. 高山地形研究グループ.

小泉源一 (1919): 日本高山植物区系ノ由来及区系地理. 植物学雑誌, **33**: 193-222.

小泉武栄 (1973): 構造土限界線について. 地理評, **46**: 618-624.

小泉武栄 (1974): 木曾駒ケ岳高山帯の自然景観 —とくに, 植生と構造土について—. 日生態会誌, **24**: 78-91.

小泉武栄 (1979 a): 高山の寒冷気候下における岩屑の生産・移動と植物群落 I. 白馬山系北部の高山荒原. 日生態会誌, **29**: 71-81.

小泉武栄 (1979 b): *ibid.* II. 北アルプス北部鉢ケ岳付近における蛇紋岩強風地の植物群落. *ibid*, **29**: 281-287.

小泉武栄 (1980 a): *ibid.* III. 北アルプス北部鉢ケ岳付近の花崗斑岩地及び古生界砂岩・頁岩地の風衝植物群落. *ibid.*, **30**: 173-181.

小泉武栄 (1980 b): *ibid.* IV. 木曾山脈桧尾岳付近の現成および化石周氷河斜面の風衝植生. *ibid.*, **30**: 245-249.

Kuhnle, J. E., Fuller, G., Corse, J. and Mackey, B. E. (1977): Antisenescent activity of natural cytokinins. *Physiol. Plant.*, **41**: 14-21.

大場達之 (1968): 日本の高山寒冷気候下における超塩基性岩地の植生. 神奈川県立博物館研究報告, **1** (1): 37-64.

大場達之 (1969): 日本の高山荒原植物群落. *ibid.*, **1** (2): 23-70.

Ohba, T. (1974): Vergleiche Studien über die alpine Vegetation Japans 1. Carici rupestris-Kobresietea bellardii. *Phytocoenologia*, **1**: 339-401.

沖津 進 (1981): ハイマツ低木林の現存量. 日林北支講, **30**: 149-151.

沖津 進 (1983): ハイマツ帯は高山帯か —高山帯についての考察—. 北方林業, **35**: 169-172, 196-201.

Sakai, A. (1970): Mechanism of desication damage of conifers wintering in soil-frozen areas. *Ecology*, **51**: 657-664.

酒井 昭 (1976): 植物の積雪に対する適応. 低温科学生物編, **34**: 47-76.
Sakai, A. and Otsuka, K. (1970): Freezing resistance of alpine plants. *Ecology*, **51**: 665-671.
佐藤 謙 (1976): 山岳上部の植生. 大雪山系自然生態系総合調査中間報告 (第2報): 1-77. 北海道.
四手井綱英 (1956): 裏日本の亜高山帯の一部に針葉樹林帯の欠除する原因についての一つの考え方. 日林誌, **38**: 356-358.
清水建美 (1982): 原色新日本高山植物図鑑 (I). IX+331 pp. 保育社, 大阪.
鈴木時夫・梅津幸雄 (1965): 奥黒部, 立山および白山のハイマツ低木林と高山ハイデ. 日生態会誌, **15**: 113-124.
武田久吉 (1917): 高山植物, 増訂二版. 145 pp. 同文館, 東京.
Takeda, H. (1938): The alpine flowers of Japan. XIV+31+11 pp.+101 plates. Sanseido, Tokyo.
武田久吉 (1963): 原色日本高山植物図鑑, 増補改訂版. 170 pp. 保育社, 大阪.
武田久吉 (1965): 続原色日本高山植物図鑑, 増補改訂版. 118 pp. 保育社, 大阪.
武田久吉・田辺和雄・竹中 要 (1950): 日本高山植物図鑑. 4+50+294+16 pp. 北隆館, 東京.
舘脇 操 (1934-1938): 北海道本島高山帯植物の分類学的類別研究. 札幌農林学会報, **26**: 241-285; **28**: 21-48; **29**: 1-26.
舘脇 操 (1935): 北日本に於けるハヒマツの分布. 生態学研究, **1**: 23-36.
Tatewaki, M. (1963): Alpine plants in Hokkaido. *Sci. Rep. Tohoku Univ. 4th Ser., Biology*, **29**: 165-188.
舘脇 操 (1963): 大雪山の植物. 日本自然保護協会調査報告, 第8号, 大雪火山群の研究: 25-59.
舘脇 操・鮫島惇一郎 (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.
Torry, J. G. (1976): Root hormones and plant growth. *Ann. Rev. Plant Physiol.*, **27**: 435-459.
Wardle, P. (1968): Engelmann spruce (*Picea engelmanii* Engel.) at its upper limit on the Frost Range, Cororado. *Ecology*, **49**: 483-495.
Washburn, A. L. (1956): Classification of patterned ground and review of suggested origins. *Bull Geol. Soc. America*, **67**: 823-865.
山田知充・菊地時夫・金田安弘 (1978): 大雪山における積雪期の気象観測資料. 低温科学物理編, 36-37, 資料集: 11-24.
吉田順吾 (1971): 雪の科学. 300 pp. 日本放送出版会, 東京.
Yoshino, M. M. (1973): Wind-shaped trees in the subalpine zone in Japan. *Arct. Alp. Res.* **5**: A 115-A 126.
吉岡邦二 (1943): 八甲田山の高山灌木群落. 生態学研究, **9**: 25-39, 91-116.

## Summary

In the present paper the dynamics of the *Pinus pumila* community at Mts. Taisetsu was treated.

The following items were principal subjects of the present work;

1. Correlation of topography, wind exposure and snow depth with the variation in the cover and height of *Pinus pumila* communities.

2. Ecological compositons of the subalpine communities neighbouring to the *Pinus pumila* community and their change accompanied with the variation in the cover and height of *Pinus pumila* communities.

3. The analysis of growth habit of a *Pinus pumila* plant.

4. Regeneration of the *Pinus pumila* community.

The results are asfollows:

1. The variation in the cover and height of *pumila pumila* communities is closely related to the degree of wind exposure and snow depth in high mountoins in winter together with micro-topographic change. The height and coverage of *Pinus pumila* communities decreases gradually

when the wind exposure increases in degree, but it decreases abruptly when the snow depth reacheds the critical depth of possible establishment of the *Pinus pumila* community.

2. Four vegetation types of community are distinguished in the subalpine communities neighbouring to *Pinus pumila* community. (i) a community rich in higher plants (i. e. *Empetrum*, *Rhododendron*, *Vaccinium*), (ii) a community rich in lichens (iii) alpine community, (iv) a community poor in higher plants.The occurrence of these four types is dependent of the variation in the cover and height of *Pinus pumila* communities. According to the decreace of the coverage of the *Pinus pumila* community, the types change from (i) to (iv).

3. A plant of *Pinus pumila* maintains constant growth rate in every growth stage. Due to its creeping habit, *Pinus pumila* communities hold a reasonable community height matching with the snow depth and the degree of wind exposure in high mountains in the winter season.

4. The regeneration of the *Pinus pumila* community is mainly due to a vegetative regeneration by adventive roots, and it was shown to be advantageous to the maintenance of the dominance of the *Pinus pumila* community.

In the *Pinus pumila* belt, the seasonal wind blown from north west in winter affords considerble influence on natural environments. It affects the variation in the cover and height of *Pinus pumila* communities and forms the asymmetric rige on north-south mountain ranges in Japan.

Many alpine plants are subject to the wind exposure and their existence was secured by the estableshment of *Pinus pumila* communities, while the occurrence of alpine plants and patterned grounds are disturbed by the establishments of *Pinus pumila* communities.

In conclusion, *Pinus pumila* communities regulate, not only themselves but also the alpine communities mechanically and functionally under severe high altitudinal climatic conditions of Mts. Taisetsu. Finally, the asymmetrical arrangement of the *Pinus pumila* community and the alpine communities in the high altitudinal mountains are discussed in relation to the topographic arrangement which has been caused by the prevailing N-W directed wind in winters and heavy snow accumulation in high mountains. As a result, the authors offered a model of the arrangemental pattern of the *Pinus pumila* community, the subalpine and alpine communities associated the polygon soils and solifluction.

**Photo 1.** A bird-eye view of the *Pinus pumila* zone in the N. part of Mts. Taisetsu in summer season.

**Photo 2.** Ditto. The scene is taken in early spring.

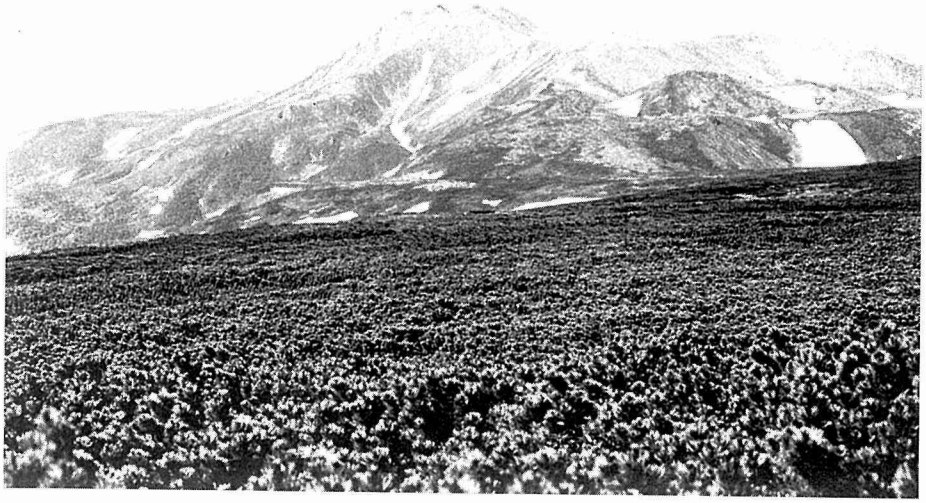


**Photo 3.** Continuation of the well-developed *Pinus pumila* community.

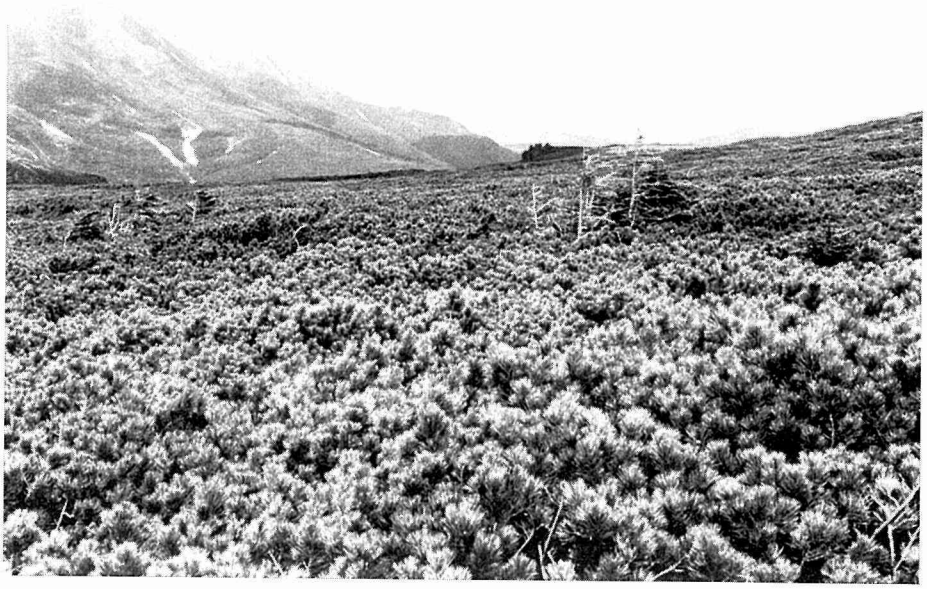


**Photo 4.** Ditto. Notice some flag-trees of *Abies sachalinensis*, *Picea glehnii* and *P. jezoensis*, extruded from the *Pinus* crown.

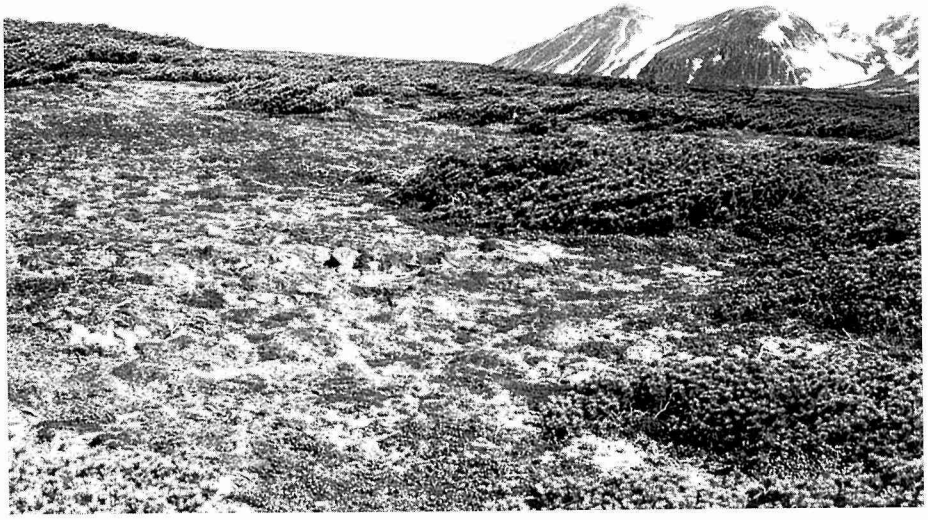


**Photo 5.** A heath fromation in the extreme climatic condition of Mts. Taisetsu.

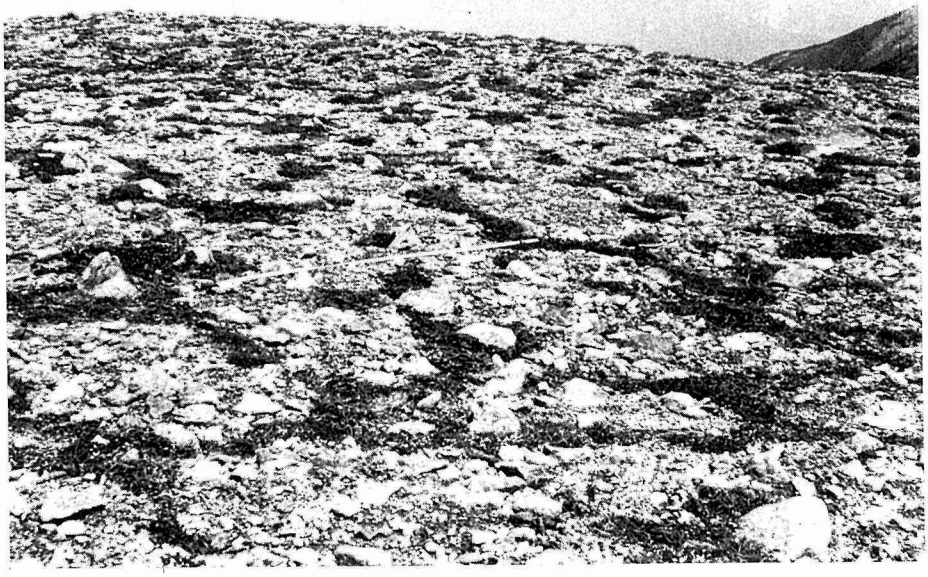


**Photo 6.** Patterned ground and the heath near a peak of Mt. Kaun.

**Photo 7.** Fine stone polygone near Mt. Tomuraushi.

**Photo 8.** Seedlings of *Pinus pumila* rooted in a mat of Lichens, *Loiseleuria procumbens*, and *Diapensia lapponica*.

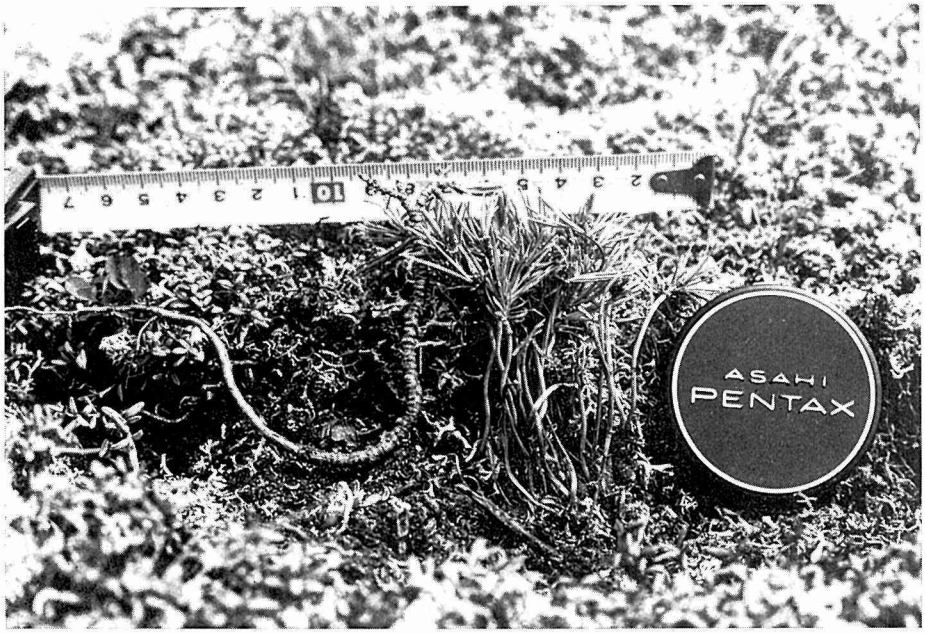



**Photo 9.** A clump of three-year-old seedlings (right) and a twenty-five-year-old seedlings (left).

**Photo 10.** A *Pinus pumila* community, being damaged by strong wind action.

**Photo 11.** *Pinus pumila* community near Mt. Chubetsu in summer. *Arctous alpinus*, *Vaccinium uliginosum* and Lichens are also developed along with *Pinus*.

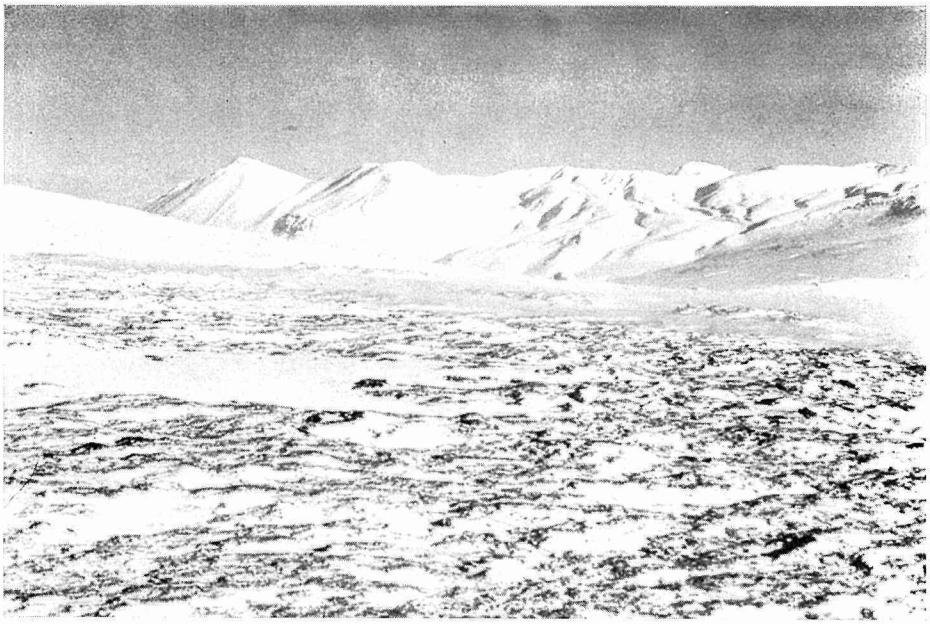


**Photo 12.** A view of early March nearly same place as photo 11 shows. *Pinus pumila* community is pressed by the snow and no parts of plants are exposed.

**Photo 13.** Adventive roots of *Pinus pumila.*

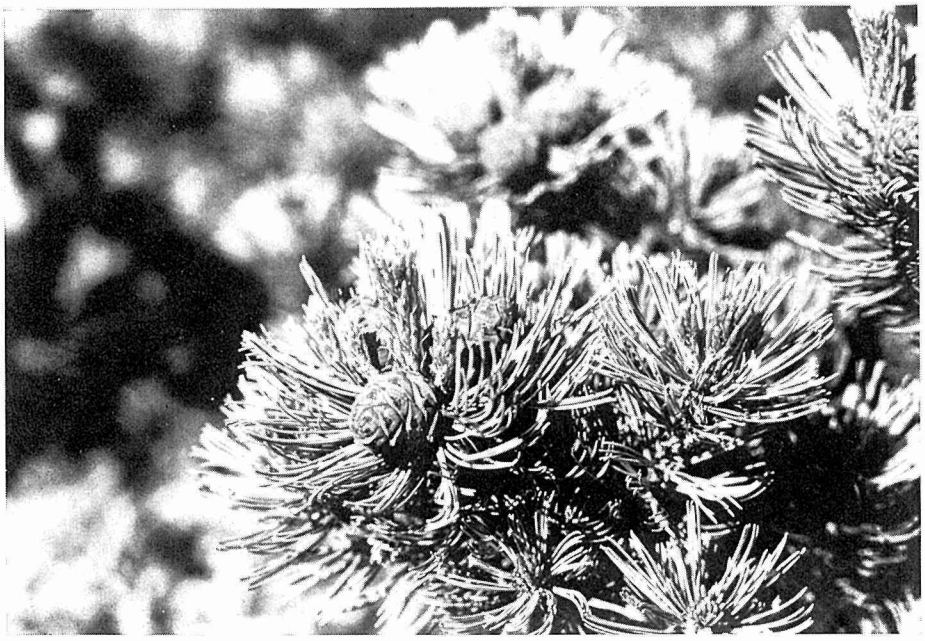


**Photo 14.** Tow-year-old cones of *Pinus pumila* in early summer.

**Photo 15.** Example of fieldlayer of *Pinus pumila* community; *Ledum palustre* var. *diversipilosum* dominant type.

**Photo 16.** Abrupt changes from *Pinus pumila* community to alpine herb meadow in the leeside of the slope. *Pinus pumila* communities are observed only at the top of the slope and on the undermost part of the slope.

**Photo 17.** Alternation of *Pinus pumila* commenities and alpine herb meadows on a slope of Mt. Kaun.

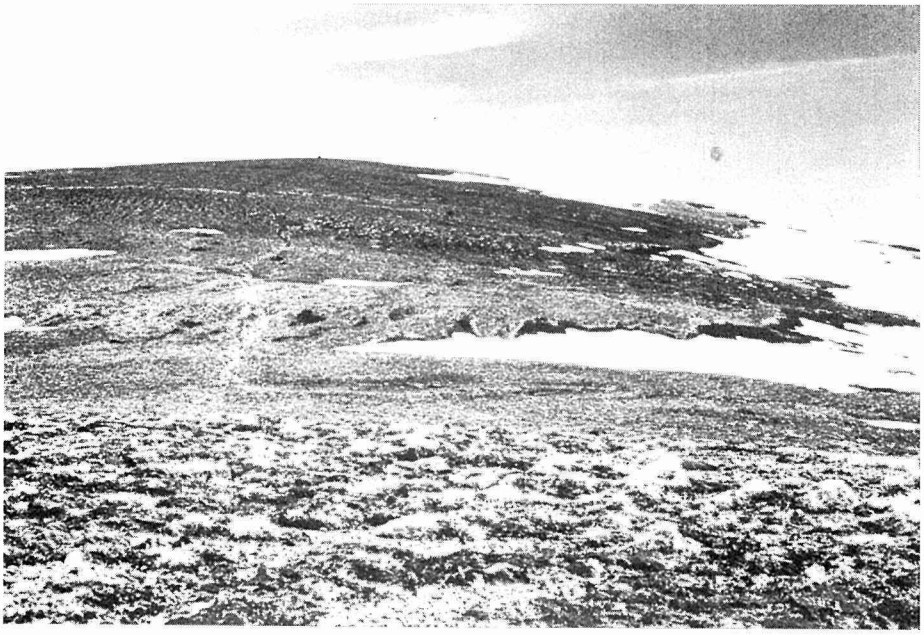


**Photo 18.** Mt. Koizumi in early May. No snow can be observed in this area and the alpine communities are developed.