

隔離分布する寒地性シダ（イワカゲワラビ）をとりまく森林構造の解析

— 生活形に着目した植物相の類似性とその変動 —

(事例報告)

阪口寿子・佐藤利幸

信州大学理学部 生物科学科 進化生物学

Comparative analysis of forest element around relict cryospheric fern, *Dryopteris laeta* in Japan (Observation Report)

Hisako Sakaguchi and Toshiyuki Sato

Ecology and Evolution, Dept. Biological Science, Shinshu-University

Key words: Coefficient of variance (CV), Cryospheric fern, *Dryopteris laeta*, Flora, Forest dynamism, Life forms, Relic, Similarity (SI), Spatial scales.

変動係数、寒地性シダ植物、イワカゲワラビ、植物相、森林動態、生活形、遺存種、類似性、空間スケール。

Abstract Spatial sequential dynamism of flora is calculated by floristic similarity among four relict sites of *Dryopteris laeta*, cryospheric ferns as function of life forms in Hokkaido and Honshu islands. The floras (ca. 100 m x 100 m) compose of 94 vascular plants at Asahikawa, 93 at Honnabetsu, 104 at Matsumoto and 70 at Iwaizumi. The floristic similarity varies in life-forms: high coefficient of variance are 117% for creeping plants and 70-80% for trees, and the lowest is 30% for pteridophytes, however, no significant difference is found on mean similarity among life-forms. It suggests a spatial heterogeneity of floras among relict sites starts from upper to bottom in the forest. Scaling analysis supports more rapid recruitment of tree and creeping plants than herbaceous plants in wider regions. Floristic similarity based on pteridophytes species is only 3.7% in 100mx100m scale at four relict sites of *Dryopteris laeta*. The relict undergrowth must suffer rapid de- and re-forestation by human and invasion of other herbaceous plants migrating with recent climatic warming.

Correspondence address: Toshiyuki Sato, Asahi3-1-1, Matsumoto, Japan 390-8621

1. はじめに

信州山岳と岩手県東部ならびに東北海道に隔離分布する寒地性シダにイワカゲワラビがある。その生育地はやや明るく岩場がちな落葉広葉樹林林縁である。北海道と信州山岳（中部山岳）に隔離分布する多くの植物群で言われるように、最終氷期以降にレリクトとして残った一種であると予想されている（高橋、1992）。それらレリクトが数千から数万年にわたる地史的気候変動のなかで、いかなる空間分布のプロセスを経て現在の隔離分布に至ったかは興味深い。いずれにせよ現在の寒地シダがかろうじて残るためには、その取巻く環境要因のいずれかがより寒冷であった時代の要因をとどめている可能性がある。環境要因は一

般的には物理的なものと生物的なものがある。ここでは生物的要因の一つとして、隔離分布する地点の森林構成の植物相を解析することで、気候変動（ここでは最終氷期以降の温暖化）に対応した植物群集の動態の軌跡を予想できないかと考えた。

これまで日本列島規模で、証拠標本を伴った正確な分布資料が示された数少ない生物資料にシダ植物の分布がある（倉田・中池、1979-1998）。幸い、シダ植物に関しては北海道（佐藤、1999）と長野県（長野県植物誌、1996；大塚、1985）はさらに詳しい資料が蓄積している。またシダ植物は有用植物に比べ、植林や移植などによる直接的な人為影響が少なくより現在の自然環境（気候的）を反映しやすいと考えら

れる。これらをふまえ上記の隔離分布はかなり信頼のおけるものと思われる。そこで現在隔離分布するレリクト（遺存種）のモデルケースとしてイワカゲワラビを取巻く森林構成から環境変動にともなう生物環境（森林動態）のプロセスを予測しよう試みた。

本研究では4地点のイワカゲワラビを取巻く森林要素のうち、生活形に応じた植物相（フロラ）の類型を試み、地点間の類似性とその変動率について解析した。具体的には以下の3つの項目である。（1）地点内および地点間での生活形ごとの類似性。（2）各地における種組成（種・属・科）。（3）シダ植物に着目した類似性のスケール依存性。

2. 材料と調査地点

イワカゲワラビは北半球の極東ロシア南部（沿海州）を中心に局在する。日本列島では北海道中東部・岩手県東部・長野県中部にまれに隔離分布するオシダ科・オシダ属植物である（図1）。明るい夏緑林の林床に生育し、根茎はやや長く匍匐し、葉は3角から5角形（釣り鐘状）での薄緑（コバルト）色であり、1-2枚の夏緑性の葉をもつ（夏に出た小型の葉は初冬まで緑を保つ）。葉柄は黄緑から藁色で、淡茶色の明るいリンペンに包まれる。孢子嚢群は葉身の中央部に付ける。根茎による繁殖が主体と想像できる。枝分かれした根茎から伸びる小型葉をよく見かけるが、配偶体上からの孢子体成長が確認できていない。日本の野外では孢子繁殖が多くないと予想できる。葉の形態や、成熟時の葉の発達段階は隔離分布集団間でほとんど差がない（坂口・佐藤未発表：図2）。

調査地点は以下の4地点である（図1）。北海道中東部の、A（旭川市東旭川町：旭山）北緯43度45分40秒、東経142度28分30秒、標高160m；B（本別町：弁慶洞）北緯43度7分45秒、東経143度38分、標高100m。信州中央部の、C（長野県松本市：藤井沢）北緯36度14分50秒、東経138度1分20秒、標高900m。東北地方北東部の、D（岩手県岩泉町：龍泉洞）北緯39度51分30秒、東経141度48分、標高200m。4地域とも月平均気温は-10から+20度、月平均降水量は25mmから250mmであり、年平均降水量は1500-2000mmである。本州の2地点のほうが北海道の2地点に比べてやや月別降水量の変化が大きく積算降水量も多い。平均気温も5度ほど高い。いずれも岩場がちな落葉広葉樹林の林縁である。それぞれの地点の優占樹木種は、藤井沢（長野県松本市）ではオニグルミ・ケヤキ、龍泉洞（岩手県岩泉

町）ではオニグルミ・ケヤキ、旭山（旭川市東旭川）ではシナノキ・ミズナラ・オヒョウニレ、弁慶洞（本別町）ではオヒョウニレ・イタヤカエデである（理科年表1998：坂口未発表）。

3. 解析方法

北海道2地点と岩手県1地点、長野県1地点のイワカゲワラビ（*Dryopteris laeta*）群落の周辺100m x 100mあるいは200m x 200m内に生育する維管束植物を全種採集し、記録した。そのうち2地点はさらに2km x 2km、20km x 20kmの範囲に含まれる植物を既存資料から整理し、リストを作成した。集計された植物リストは生活形ごとの植物群および系統群（属・科）に分類した。そのあとで、植物群ごとの地域間の類似度を算出した（表1）。算出方法は $SI(\%) = 2C / (A+B) \times 100$ であり、SI (Similarity Index) は類似度指数、Cは共通種数、AおよびBは地点ごとの種数である。なおシダ植物の類似性はイワカゲワラビを除いて算出した。狭い範囲で類似性が高く、場所ごとの変動が少ないシダ植物については、さらに詳しいスケール解析（対象範囲を伸縮）を展開し、0.01km x 0.01km、0.1km x 0.1km、1km x 1kmおよび10km x 10kmの範囲内におけるフロラを再整理した。旭川、本別、松本については佐藤の既存資料（未発表と一部、佐藤1999）に基づき、岩泉に関しては倉田・中池（1979-1998）の図鑑から10km x 10kmの資料を収集した（表2）。直接確認できた資料は標本番号を付して整理した。資料が膨大であるため、ここでは数字のみの解析を取り上げる。資料は卒業論文（坂口未発表：1999年度信州大学理学部生物科学科卒業論文）に付表としてまとめている。

4. 結果

調査したイワカゲワラビ周辺のおおよそ100m x 100mの範囲で確認できた維管束植物は、旭山（A）で48科78属95種、弁慶洞（B）で46科79属94種、藤井谷（C）で60科91属105種、龍泉洞（D）で39科61属71種である（図3）。その種数分布と共通種数および類似性については表1にまとめ、主なものの類似性について図4に示した。シダ（P）植物およびシダ・草本種子植物（HP）はいずれも10-40%の類似性がある。蔓・着生植物（CE）や高木植物（TT）では場所ごとに類似性が大きく異なった（0-57%）。全体でみると、類似度は距離が近い地域（A-B:37.4%、B-D:29%、C-D:27.6%）ほど高い。特に北海道内の

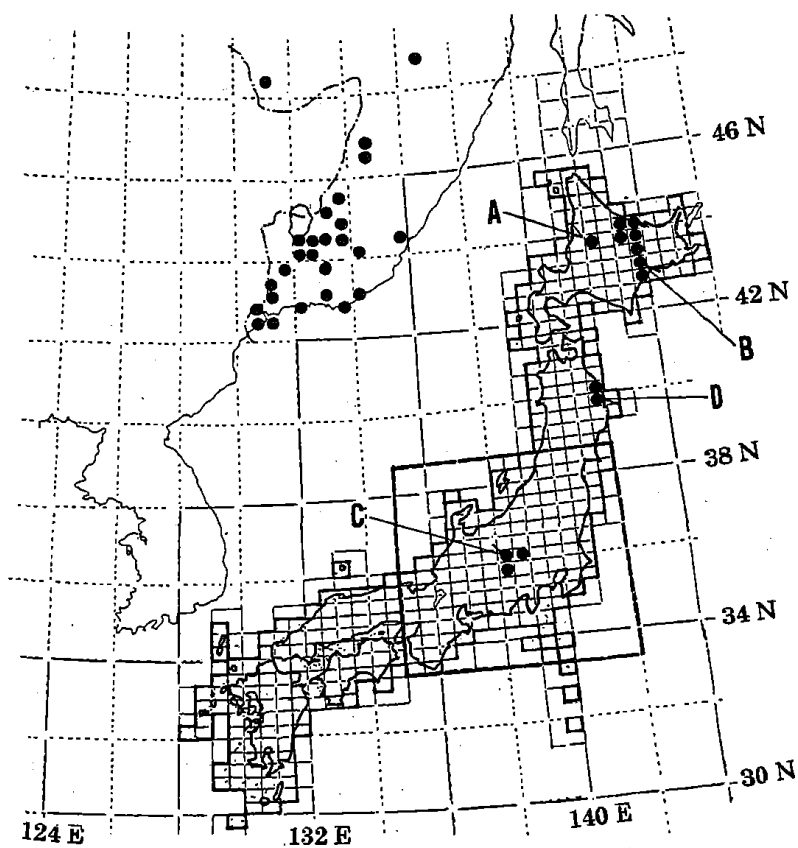


Fig. 1. Distribution map of *Dryopteris laeta* in Japan and adjacent far-east Russia and study sites. A: Asahikawa. B: Honnbetsu. C: Matsumoto. D: Iwaizumi.

図 1. 日本および極東ロシアにおけるイワカゲワラビの分布と調査地域。
A: 旭川。 B: 本別。 C: 松本。 D: 岩泉。



Fig. 2. Silhouettes of leaves of *Dryopteris laeta* collected at Matsumoto and Asahikawa. Structure of leaf blades (pinnae and pinnules) is similar except for size.

図 2. 松本 (左) と旭川 (右) で採集されたイワカゲワラビの葉のシルエット。大きさは違うが、基本構造 (羽片と裂片の形や胞子のつきかた) は同じである。

旭川 (A) と本別 (B) で著しい。松本 (C) と本別 (B) の類似性が最も低い (17.4%)。

生活形ごとの地点間の類似性に大きな違いがあることから、4 地点間の類似性 6 つの平均値と変動率に着目して表 1 のデータを視覚化したのが図 5 となる。類似性の平均の最低は低木の 19.2% であり、最高はシダの 29.6% である。地点共通の生活形による明確な差は見出せなかった。これは隔離地点における生活形の置き換えには収斂がないことになる。一方、地点間の類似度の変動係数 (CV: 標準偏差の平均値に対する百分率) は、つる・着生 (117.3%) > 亜高木 (82.4%) > 高木 (76.3%) > 低木 (61.1%) > 草本 (種子植物) (38.2%) > 草本 (シダと種子植物) (34.1%) > シダ植物 (33.8%) となる。すなわち地点間の類似性の変動が生活形ごとに大きく異なることを示す。これは隔離地点間の空間的 (日本列島スケール) 異質性が生活形ごとに大きく異なることを示している。すなわち空間的には森林構造の上部から下部へ変動が低くなり、森林上部の構成種において顕著な変動が起こりやすいことを意味する。

そこで空間的な森林要素の変動を導く手始めとして、スケール (広がり) に応じた種・属・科の系統群数 (図 2 も参照) と両地点の共通系統群ならびに類似度について解析した。旭川と松本の既存資料を加えて集計したのが表 2 である。全体としてはスケールが拡大するほど類似度は高まる。個別の生活形、たとえばシダ植物ではスケールを拡大しても類似性はほとんどかわりがない (種で 42.8-48.2、属で 70.6-80.6、科で 70.0-86.7%)。一方、高木と亜高木ではスケール拡大とともに類似性は直線的に増加する。つる・着生は 20 km x 20 km で急激に類似性が高まる。草本はシダと高木・亜高木の中間的な変化を示すことがわかる。なお、全体的にみると種・属・科と類似性は高まる。例外として、シダ植物では属と科では同じ類似性 (70%) を示した。

このように、イワカゲワラビを取巻く森林要素のなかで同系統の生活形であるシダ植物が他の生活形の種群と異なる類似度の動態 (地点間および異なるスケールでの安定) を示すことから、シダ植物についてより詳しい解析を試みた。4 地点の調査資料に既存資料 (佐藤未発表) を加え、異なるスケールから得られたシダ植物の確認種を表 2 に集計した。調査地点数は大きく異なるが、10 種以上確認できた 3 地点の調査 (それぞれ約 100 m x 100 m) で対象範囲の 70% 以上のシダ植物相が確認できる場合が多いことから、定性的

な比較は可能であろう (佐藤・長谷, 1992)。隔離 4 地点において、10 m x 10 m のごく狭い範囲でイワカゲワラビと必ず共存しているシダは確認できなかった。100 m x 100 m のスケールですべて共存が確認できたのはオシダである。1 km x 1 km のスケールで確認できたのはホソイノデ・イヌガンソクのみである。さらに、10 km x 10 km スケールのまで拡大したとき 4 地点で追加される種は、クジャクシダ・ナライシダ・トラノオシダ・オウレンシダ・スギナ・クサソテツ・コウヤワラビ・ゼンマイ・ミヤマワラビ・フクロシダ・イワデンダの 11 種である。積算種数は 81 種であることから、4 地点の 10 km X 10 km 範囲内ですべて確認できた種は 14 種 (17.3%) にすぎない。

これらをまとめて 4 地点間でスケールに応じたシダ植物の類似性を示したのが図 6 である。スケールに応じた累積種数を 6 角形の大きさで示し、各地点間の類似性をグラフでしめした。松本 (C) と岩泉 (D) の本州のものは 10 km x 10 km のスケールで北海道の 2 地点より大きい。一方、10 m x 10 m と 100 m x 100 m の範囲までは 4 地点にほとんど差はない。また類似性において、A-B (北海道) と C-D (本州) ではそれぞれ、より狭い (10 m x 10 m または 100 m x 100 m) 範囲の類似性が 10 km x 10 km の範囲よりも高いことが示されたことである。ほかの本州と北海道の 4 組 (A-C, A-D, B-C, B-D) では、対象範囲を広げるほど類似性は高まる。

最後にイワカゲワラビを取巻くシダ植物相の科ごとの種数分布をスケールに応じてまとめた (図 7)。一地点でも確認されたシダ植物 81 種のうち、イワデンダ科 (メシダ科) が 23 種、オシダ科が 20 種と多い。つづいてトクサ科・チャセンシダ科・ウラボシ科・ヒメシダ科が 6 ないし 5 種類とつづく。10 m x 10 m の狭い範囲で共存が確認できたシダはイワデンダ科 7 種、オシダ科 4 種である。あとはトクサ科・チャセンシダ科・ヒメシダ科・ホウライシダ科・コバノイシカグマ科の各一種である。すなわち、イワカゲワラビと共存するシダ植物の系統はイワデンダ科 (メシダ科) とオシダ科である結論できる。

5. 議論

イワカゲワラビは北海道中東部に隔離分布 (不連続分布) し、多産することは古くから知られていた (館脇, 1951; 志村, 1972; 佐藤, 1989)。その地域は雪が少なく、冬季の厳しい寒さを伴うことから寒冷

Table 1. Distribution of number of plant species and similarity among sites around *Dryopteris laeta* in Japan.

表 1. 各地のイワカゲワラビ周辺の植物種数と類似度

	A:旭川		B:本別		C:松本		D:岩泉	
	種数	類似度	種数	類似度	種数	類似度	種数	類似度
TT	14	100	5	43.5	1	7.7	4	30.8
MT	5	100	1	28.6	0	0	2	50
ST	7	100	1	15.4	4	26.1	3	46.2
CE	5	100	2	57.1	0	0	1	28.6
HS	54	100	23	39	10	18.3	5	11.5
HP	63	100	26	38	14	21.9	7	12.7
P	9	100	3	31.6	4	42.1	2	17.4
Total	94	100	35	37.4	19	19.2	17	20.7
B:本別								
TT			9	100	0	0	4	38.1
MT			2	100	0	0	1	40
ST			6	100	1	6.9	1	16.7
CE			2	100	0	0	1	50
HS			64	100	14	23.5	13	26.8
HP			74	100	16	23	16	26.4
P			10	100	2	20	4	33.3
Total			93	100	17	17.3	24	29.4
C:松本								
TT					12	100	2	16.7
MT					1	100	1	50
ST					23	100	3	20.7
CE					3	100	0	0
HS					55	100	13	29.5
HP					65	100	18	32.1
P					10	100	5	41.7
Total					104	100	24	27.6
D:岩泉								
TT							12	100
MT							3	100
ST							6	100
CE							2	100
HS							33	100
HP							47	100
P							14	100
Total							70	100

生活形(TT:高木、MT:亜高木、ST:低木、CE:蔓・着生、HS:草本種子、HP:草本(種子+シダ)、P:シダ)

る北海道低地と中部山地域の環境要因には何らかの共通点があると予想できる。

これまでレリクト(遺存植物)と呼ばれる多くの植物群が北海道と中部山岳地域に点在することから(高橋、1991)、大まかには物理環境(冷涼な気候的要素)が分布地域を規定していることは確からしい。イワカゲワラビの生育場所は山奥の亜寒帯林ではない。むしろ人里近くの夏緑林の林縁である。このことは単に気候条件だけでは説明できないことを意味し、優占する亜寒帯林とともに移動しているような単純なプロセスで現在の隔離分布が成立しているのではないことを示唆する。本研究ではより複雑な生物要因にその隔離分布成立のプロセスの謎に迫ろうと企画した。結果としてやはり、地点間に共通したの森林構成(系統群に準拠した生活形)の収斂は見出せなかった。しかし、空間的な4地点間のイワカゲワラビを取巻く生活形ごとの類似性の変動に順位を見出すことができた。すなわち、ある特定のシダを取巻く生物環境のなかで、

気候に適応した種群であろうことは予想された。現に耐寒性も根茎が-25C以下を保持する(Sato and Sakai, 1981; Sato, 1982)。これは北海道に生育する林床の植物では最も高い耐寒性に相当する(佐藤・酒井、1981)。しかしその分布が北海道と本州中部のごく限られた地域にしか発見できないことは全く謎のままである。積雪が少なく岩場がち(時には石灰岩)の地域に限定されることから、冬の冷え込みが直接的で夏には風穴(寒い空気が夏に流れる)のような冷涼地点にのみ生育が限定されていりように思える。最近のロシアの情報(Charkevicz, 1991)から、ロシア極東南部に局在するものの、地域内での生育地点は多いようである(ウラジオストクではカシワ属の大木の下に生育:佐藤 未発表)。すなわち大陸気候のもとで林床に適応した種群と予想できる。すなわち、ロシア極東南部に分布中心をもち、その一部が日本列島にのこるという点に在ると言い直したほうがよさそうである。いずれにしても、イワカゲワラビが隔離分布す

Table 2. Number of species, genera and families of plants at Asahikawa and Matsumoto and that of overlapped with scaling.

表 2. 旭川と松本におけるスケールに応じた種数・属数・科数およびそれらの類似性。

Scales	旭川	松本	旭川-松本	旭川	松本	旭川-松本	旭川	松本	旭川-松本	旭川	松本	旭川-松本
Life forms	種数	種数	共通種	類似度	属数	属数	共通属	類似度	科数	科数	共通科	類似度
(20km) ²												
TT	44	97	27	38.3	26	51	24	62.3	29	18	18	76.6
MT	20	42	14	45.2	12	17	9	62.1	14	9	8	69.6
ST	49	136	27	29.2	32	58	24	53.3	31	22	19	71.7
CE	11	20	10	64.5	9	13	8	72.7	10	7	6	70.6
HS	482	1011	321	43	249	445	229	66	85	62	61	83
HP	537	1097	355	43.5	277	479	254	67.2	100	77	74	83.6
P	55	86	34	48.2	28	34	25	80.6	15	15	13	86.7
Total	661	1392	433	45.4	356	618	319	65.5	184	133	125	78.9
(2km) ²												
TT	33	26	7	23.7	21	22	10	46.5	16	17	12	72.7
MT	15	6	2	19	11	5	3	37.5	9	5	3	42.9
ST	23	33	8	28.6	17	21	10	52.6	14	14	7	50
CE	9	5	1	14.3	8	4	1	16.7	6	4	1	20
HS	262	99	44	24.4	178	86	58	43.9	54	39	34	73.1
HP	289	133	57	27	195	103	70	47	65	48	41	72.6
P	27	34	13	42.6	17	17	12	70.6	11	9	7	70
Total	369	203	75	26.2	252	155	94	46.2	110	88	64	64.6
(100m) ²												
TT	14	12	1	7.7	11	12	2	17.4	10	10	3	30
MT	5	1	0	0	5	4	1	33.3	4	1	1	40
ST	7	23	4	26.7	5	16	4	38.1	5	12	4	47.1
CE	5	3	0	0	5	2	0	0	5	2	0	0
HS	54	55	10	18.3	45	51	14	29.2	20	30	16	64
HP	64	66	15	23.1	52	60	20	35.7	24	35	20	67.8
P	10	11	5	47.6	7	9	6	75	4	5	4	88.9
Total	95	105	20	20	78	91	27	32	48	60	28	51.9

TT:高木、MT:亜高木、ST:低木、CE:つる・着生、HS:草本(種子)
HP:草本(シダ+種子)、P:シダ、Total: 積算。

つるや高木植物の多様性(回転率)が変化し、つづいて低木や草本植物の多様性が空間(水平分布)的に移り変わっていく可能性が示された。これは気候変動のようなやや長いスケールの時間軸のなかでも、背丈の高い種群の置き換えが早い可能性を示す。逆にいうと、背丈の低い草本相は卓越する優占木によって環境が緩和させることで、草本要素の恒常性を保ちうることも意味する。すなわち、人にとって有効な樹木の置き換え(植林や伐採)は自然植生に気候変動に匹敵する影響をいち早く与えていることにもつながる。シダ植物相はその変動率がもっとも少なかった。すなわち、もしイワカゲワラビがかつて、より冷涼な時代にもっと広範囲に分布がっていたと仮定すると、森林破壊(おそらく人為)が緩やか(自然の気候変動のよう)に進められてきた地域こそが、今日の隔離分布する地点周辺と言い直すこともできよう。

しかし後半のシダ植物の詳しい解析に示したように、4地点の共通種は10 km x 10 km 範囲でもわずか17%(1 km x 1 km では3.7%!)にとどまった。このことは同じ生活形をもつシダ植物において、イワカゲワラビ近傍の生育場所をめぐって激しい生物的環境変化がおこっていることを示す。オンダ科とメシ

ダ科は日本の温帯林でもっとも種分化したグループであることから、両科の複数種が共存していることは自然であろう。むしろイワカゲワラビと空間を超えて共存する種がないことが驚くべきことである。種子植物ではわずかにヤマグワのみである(坂口未発表、卒業論文)。ロシア極東部に広く生育していることから、最終氷期以降に分化した種とは考えにくい。すなわちイワカゲワラビの生育場所が生物的環境として非常に不安定であると考えやすい。生育場所の似たケースとしてフサスギナやヤチスギナがある。北海道の局所(ニセコと中東北海道)にしか知られていないが、生育場所はやはり人為攪乱地なのである(佐藤、1999)。これらも北半球や東ユーラシアに広く分布している(Hegi, 1984)。

もひとつ本研究で示された特記すべきこととして、100 m x 100 m スケールまでのシダ多様性は4地点とも大差がないことである(表2・3、図6)。このことは各地点におけるシダ生育場所としての環境異質性は数百メートル以上で維持されていることを意味する。すなわち、頻度からみると絶滅危惧植物の筆頭でもあるイワカゲワラビの保全を許容するためには、少なくとも数ヘクタールから数平方キロメートルの

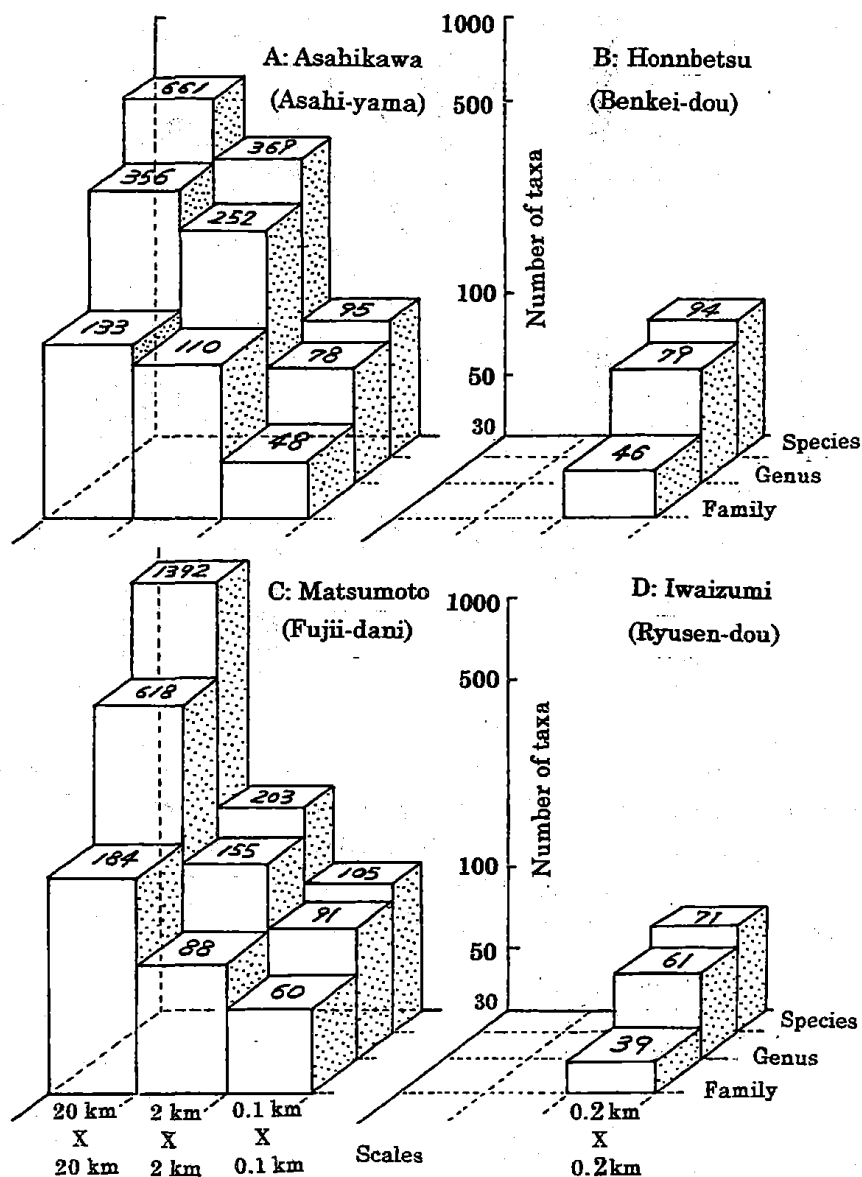


Fig. 3. Distribution of number of taxa represented by species, genus and family, at four locations with some scales.

図 3. 4 地域をとり囲むスケールに応じた分類階級ごとの種数分布。

Family : 科。Genus : 属。Species : 種。

スケールの自然管理が必要となる。最近イギリスにおいて、地点から地域へのスケール解析が紹介された (Kunin, 1998)。70 種もの個別植物分布のスケール解析から、それらの豊富度を維持するための自然管理のスケール特定と重要性がはじめて示された例である。もう少し長い時間・広い空間スケールのウサギシダ属のスケールに応じた頻度の相対変化と分布変遷の議論はすでに同様の方法で解析されている (Sato

and Takahashi, 1996)。ここで紹介したアプローチも、早過ぎる人為による森林構造の変遷を示すひとつの傍証と警告を示したことになる。

いずれにせよ、これら地点から地域・地球への植物の広がりスケール解析することで、森林の人為的改造の急速過ぎる実態と規模を警告できる。しかしながら、最も深刻なこととして、実は地域の植物分布ましてや地球分布が知られている植物群はごく僅かなのであ

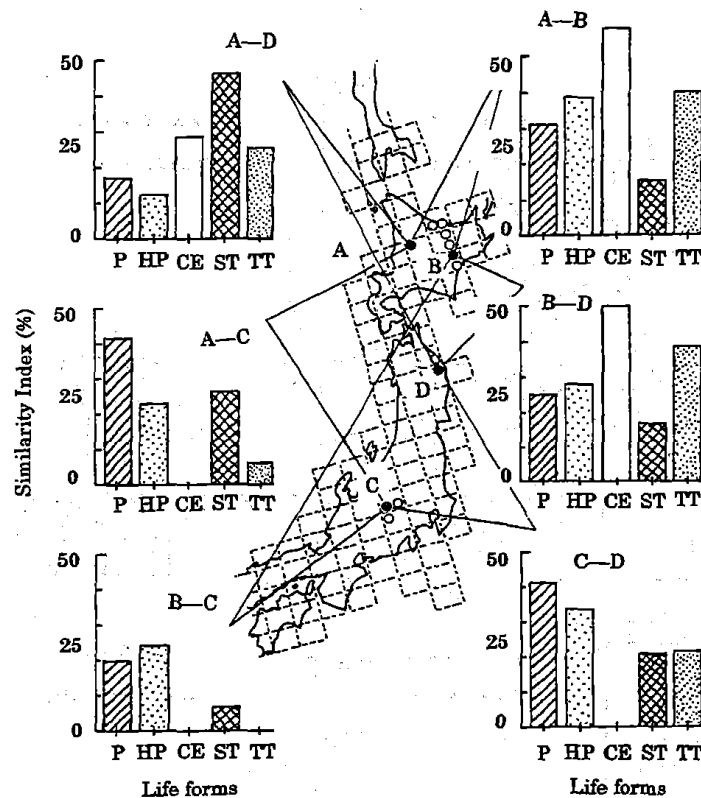


Fig. 4. Similarity indices of flora based on life forms among four study sites in Japan. P: Pteridophytes. HP: Herbaceous plants (Seed plant and pteridophytes). CE: Climbing and epiphytic plants. ST: Small trees. TT: Tall and Sub-tall trees.

図 4. 日本における4つの調査地点間における生活形ごとのフロラの類似性。

P: シダ植物。 HP: 草本植物 (種子植物とシダ植物)。 CE: つる・着生植物。 ST: 低木。 TT: 高木と亜高木。

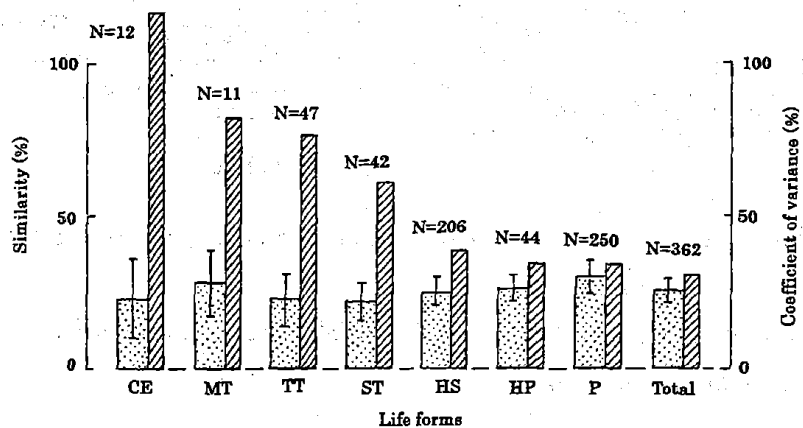


Fig. 5. Mean and coefficient of variance of floristic similarity on different life forms among four locations. See legends for Fig.3, and MT: sub-tall trees. HS: Herbaceous seed plants. N is total number of plant species recorded and calculated.

図 5. 4 地点間における形活形ごとの類似度指数の平均値と変動係数。

略語は図 3 と同じ。一部変更と追加として、TT: 高木、MT: 亜高木、HS: 草本種子植物のみである。N は 4 地点で確認され、計算に用いられた植物種数である。

Table 3. Pteridophytes species list at four locations around *Dryopteris laeta* with scaling from 0.01 to 10 km side length grids.

表 3. 日本の4地点における、イワカゲワラビを取巻く異なるスケール範囲における確認シダ植物。

調査地点		A: 旭山				B: 本別				C: 藤井沢				D: 龍泉洞			
対象範囲		a	b	c	d	a	b	c	d	a	b	c	d	a	b	c	d
Species name	和名																
1 <i>Adiantum pedatum</i>	クシヤクシダ	1	1	1	1	1	1	1	1	0	0	0	1	0	0	0	1
2 <i>Arachniodes miqueliana</i>	ナライシダ	1	1	1	1	0	0	0	0	0	1	1	1	0	0	0	1
3 <i>Arachniodes mutica</i>	シバカケマ	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0
4 <i>Arachniodes standishii</i>	リウモンシダ	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
5 <i>Asplenium incisum</i>	トラノオシダ	1	1	1	1	0	0	0	0	0	1	1	1	0	0	0	1
6 <i>Asplenium ruprechii</i>	クモノシダ	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
7 <i>Asplenium ruta-muraria</i>	イチョウシダ	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
8 <i>Asplenium scolopendrium</i>	コタニワタリ	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
9 <i>Asplenium varians</i>	イトナノオ	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1
10 <i>Athyrium rupestre</i>	ミヤマヘビノネコサ?	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	1
11 <i>Athyrium brevifrons</i>	エゾメシダ	0	0	0	1	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0
12 <i>Athyrium deltoideofrons</i>	サトメシダ	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
13 <i>Athyrium niponicum</i>	イヌワラビ	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1
14 <i>Athyrium vidalii</i>	ヤマイヌワラビ	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	1
15 <i>Athyrium X multifidum</i>	オオサトメシダ	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0
16 <i>Athyrium yokoscense</i>	ヘビノネコサ	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	0	0	1	1
17 <i>Blechnum niponicum</i>	シジガシラ	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0
18 <i>Botrychium multifidum</i>	エゾフユノハナワラビ	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0
19 <i>Botrychium strictum</i>	ナガホノナツノハナワラビ	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
20 <i>Botrychium virginianum</i>	ナツノハナワラビ	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
21 <i>Cheilanthes argentea</i>	ヒメウラジロ	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
22 <i>Coniogramme intermedia</i>	イワガネセンマイ	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	1	1
23 <i>Cornopteris crenulatoserrulata</i>	イトホシワラビ	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	1
24 <i>Cyrtomium fortunei</i>	ヤブソデツ	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0
25 <i>Cystopteris fragilis</i>	ナヨシダ	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0
26 <i>Dennstaedtia hirsuta</i>	イヌシダ	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	0	0	0	1
27 <i>Dennstaedtia wilfordii</i>	オウレンシダ	0	0	0	1	0	0	1	1	1	1	1	1	0	0	1	1
28 <i>Deparia conilii</i>	ホソバシケンシダ	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	1	1
29 <i>Deparia japonica</i>	シケンシダ	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0
30 <i>Deparia okuboanum</i>	オオヒメワラビ	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1
31 <i>Deparia pterorachis</i>	オオメシダ	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
32 <i>Deparia pycnosorum v.</i>	ハクモウイノデ	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	1	1
33 <i>Deparia pycnosorum v.</i>	ミヤマシケンシダ	0	0	0	1	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0
34 <i>Diplazium mesosorum</i>	ヌリワラビ	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0
35 <i>Diplazium squamigerum</i>	キヨタキシダ	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
36 <i>Dryopteris polylepis</i>	ミヤマクマワラビ	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1
37 <i>Dryopteris austriaca</i>	シラネワラビ	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
38 <i>Dryopteris chinensis</i>	ミサキカケマ	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0
39 <i>Dryopteris crassirhizoma</i>	オシダ	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1
40 <i>Dryopteris lacera</i>	クマワラビ	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0
41 <i>Dryopteris laeta</i>	イワカゲワラビ	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
42 <i>Dryopteris monticola</i>	ミヤマヘニシダ	0	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
43 <i>Dryopteris niponica</i>	トウゴクシダ	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0
44 <i>Dryopteris sabaei</i>	ミヤマイタチシダ	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0
45 <i>Dryopteris uniformis</i>	オクマワラビ	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0
46 <i>Dryopteris varia v. saxifraga</i>	イワイタチシダ	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
47 <i>Dryopteris X mituii</i>	アイノクマワラビ	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0
48 <i>Equisetum arvense</i>	スキナ	0	1	1	1	0	0	0	1	0	1	1	1	0	0	0	1
49 <i>Equisetum fluviatile</i>	ミストクサ	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0

50	Equisetum hyemale	トクサ	1	1	1	1	1	1	1	1	0	0	0	1	0	0	0	0
51	Equisetum palustre	イヌスキナ	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0
52	Equisetum pratense	ヤチスキナ	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0
53	Equisetum lamosissimum v. ja	イストクサ	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0
54	Gymnocarpium robertianum	イワウサギシダ	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
55	Lepisorus thunbergianus	ノキシノブ	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0
56	Lepisorus ussuriensis	ミヤマノキシノブ	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0
57	Lycopodium clavatum	ヒカゲノカスラ	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
58	Matteuccia orientalis	イヌカンソク	0	0	1	1	0	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1
59	Matteuccia struthiopteris	クサソテツ	0	1	1	1	1	1	1	1	0	0	0	1	0	1	1	1
60	Onoclea sensibilis	コウヤワラビ	0	0	1	1	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	1
61	Osmunda cinnamomea	ヤマトリゼンマイ	0	0	1	1	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	1
62	Osmunda japonica	ゼンマイ	0	0	1	1	0	0	0	1	0	0	0	1	0	1	1	1
63	Osmunda lancea	ヤンヤゼンマイ	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
64	Polypodium fauriei	オシヤクシデンド	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	1	1	0	0	0	0
65	Polystichum braunii	ホソイノデ	0	0	1	1	0	0	1	1	0	0	1	1	0	1	1	1
66	Polystichum ovato-paleaceum	イワシロイノデ	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	1
67	Polystichum craspedosorum	ツルデンド	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	1	1
68	Polystichum retroso-paleaceum	サカゲイノデ	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0
69	Polystichum tripterum	ジュウモンジシダ	0	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1
70	Pteridium aquilinum v. lamotium	ワラビ	0	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1
71	Pyrosia linearifolia	ヒロトシダ	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
72	Pyrosia tricuspidata	イワオモダカ	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0
73	Selaginella helvetica	エゾノヒメクラマコケ	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
74	Selaginella tamariscina	イワヒバ	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
75	Stegnogramma pozoi v. molisii	ミゾシダ	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
76	Thelypteris japonica?	イワハリカネワラビ	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0
77	Thelypteris nipponica	ニッコウシダ	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0
78	Thelypteris palustre	ヒメシダ	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0
79	Thelypteris phegopteris	ミヤマワラビ	0	0	0	1	1	1	1	1	0	0	1	1	0	0	0	1
80	Woodsia manchuriana	フクロシダ	0	0	0	1	0	1	1	1	0	0	1	1	0	0	0	1
81	Woodsia polystichoides	イワデンド	0	0	0	1	0	0	1	1	0	1	1	1	0	0	0	1
	Number of species	種数	7	12	26	36	8	10	19	27	5	12	28	47	6	12	17	45
		調査地点数	1	1	3	11	1	1	13	17	1	1	50	89	1	1	4	*

1:ある、0:なし。

対象範囲はおおよそ、a: 0.01 km x 0.01 km, b: 0.1 km x 0.1 km, c: 1 km x 1 km, d: 10 km x 10 km。

(* 龍泉洞周辺の10kmメッシュは、倉田・中池の資料を追加した)

る。実際の自然分布を調査解析する以前に(名前のついていない植物すらある)、次々と自然改造が進行しているのであろう。

今日急速に地球温暖化が進んでいると言われる。とりわけ過去 20 年(1976 年)以降の冬期平均気温の上昇が顕著であると言われる(Nicholls et al., 1995)。冷温帯のオシダに関する限り、孢子繁殖から配偶体を経て孢子体(シダ本体)が成熟するまでに約 10 年(5-20 年)かかるという推定されている(Sato, 1990)。このことは最近の温暖化によってシダ植物の分布範囲の変化が十分に予想されることになる。隔離地点間

に共通種がごく少ないことを考えると、イワカゲワラビの生育場所が急激に暖地性シダによつ置き換わっている可能性は高い。実際にかつて約 20 年前に報告された 10 地点を目指したが、再確認できた地点はわずかに岩泉龍泉洞(本研究 D)だけであった。その地点も荒廃した道路脇と人家のすぐそばであった。長野県小海町では、岩壁を削って小学校が改築されその場所がなくなってしまったようである。近くに見、微地形がよく似た景観があつてもイワカゲワラビが生活環を伴った生活史を示す場所はごく少ないと考えざるをえない。

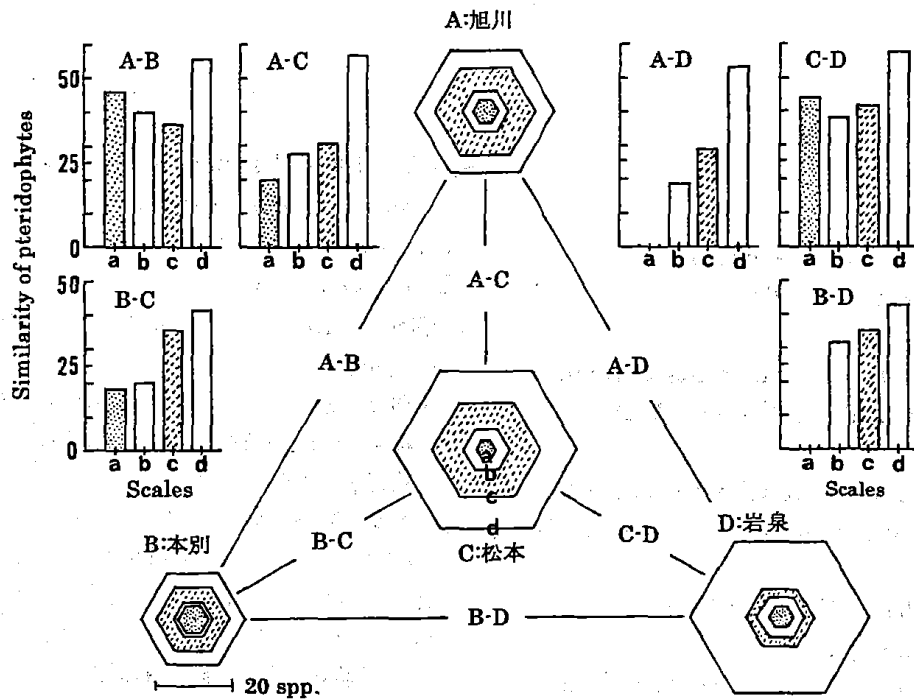


Fig. 6. Distribution of number of pteridophytes and similarity indices at four locations around *Dryopteris laeta* as function of different scales. a: 0.01 km x 0.01 km. b: 0.1 km x 0.1 km. c: 1 km x 1 km. d: 10 km x 10 km.

図 6. シダ植物の4地点におけるスケール(対象範囲)に応じた種数分布および地点間の類似度指数の分布。a: 0.01 km x 0.01 km. b: 0.1 km x 0.1 km. c: 1 km x 1 km. d: 10 km x 10 km.

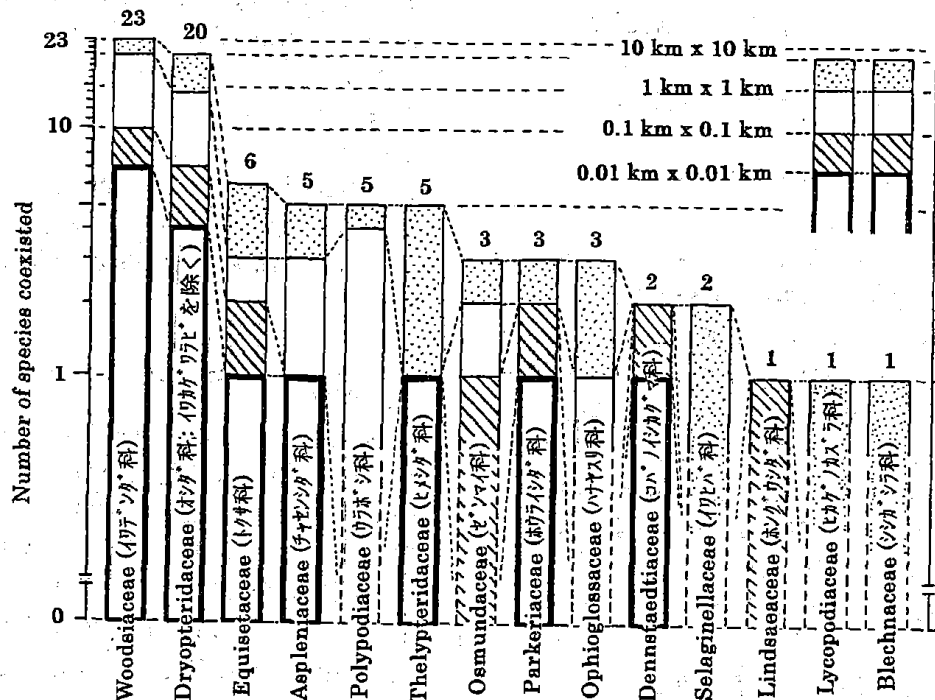


Fig. 7. Distribution of number of pteridophytes coexisted with *Dryopteris laeta* with different scales as function of pteridophytes Families.

図 7. イワカゲワラビと共存するシダ植物の科ごとの種数分布。

6. 文献

- Charkevicz, S.S. 1991 *Plantae Vasculares Orientis Extremi Sovietici*. Tomus 5. Petropolis <Nauka>.
- Hegi, G. 1984 *Illustrierte Flora von Mitteleuropa*, Band 1. Pteridophyta, Teil 1. Verlag Raul Parey, Berlin
- Kunin E. William 1998 Extrapolating species abundance across spatial scales. *Science* 281: 1513-1515.
- 倉田 悟・中池敏之 1979 日本のシダ植物図鑑 1 東京大学出版会 628 pp.
- 倉田 悟・中池敏之 1981 日本のシダ植物図鑑 2 東京大学出版会 648 pp.
- 倉田 悟・中池敏之 1983 日本のシダ植物図鑑 3 東京大学出版会 728 pp.
- 倉田 悟・中池敏之 1985 日本のシダ植物図鑑 4 東京大学出版会 850 pp.
- 倉田 悟・中池敏之 1987 日本のシダ植物図鑑 5 東京大学出版会 816 pp.
- 倉田 悟・中池敏之 1990 日本のシダ植物図鑑 6 東京大学出版会 881 pp.
- 倉田 悟・中池敏之 1994 日本のシダ植物図鑑 7 東京大学出版会 409 pp.
- 倉田 悟・中池敏之 1997 日本のシダ植物図鑑 8 東京大学出版会 473 pp.
- 松本市史編さん室 1996 第7章 植物 「松本市史 第1巻 自然編」 松本市 685-901.
- Nicholls, N., Gruza, G.V., Jouzel, J., Karl, T.R., Ogallo, L.A. and Parker, D.E. 1995 3. Observed climate variability and change. In "The Science of Climate Change" (ed. J.T. Houghton et al.). Cambridge University Press, Cambridge, U.K.
- 長野県植物誌編纂委員会 1997 長野県植物誌 (清水建美監修) 信濃毎日新聞社 長野.
- 大塚孝一 1987 長野県のシダ植物 信毎書籍出版センター 長野.
- 斎藤恒式「旭川の動・植物」—目録・解説—. 自然保護調査報告書. 旭川 25-81.
- Sato, T. 1982 Phenology and wintering capacity of gametophytes and sporophytes of ferns native to northern Japan. *Oecologia* 55: 53-61.
- Sato, T. 1990 Estimation of chronological age for sporophyte maturation in three semi-evergreen ferns in Hokkaido. *Ecological Research* 5: 55-62.
- 佐藤利幸 1999 シダ植物からみた北海道. 北方山草 16: 39-55.
- 佐藤利幸・長谷 昭 1989 北海道南西部におけるシダの種数分布と植物相 —その定量比較への試み—. 生物教材 24: 1-12.
- 佐藤利幸・長谷 昭 1992 スケーリング解析によるシダ植物の共存様式の定量比較 —函館を中心とした渡島半島南部の場合—. 生物教材 27: 1-12.
- 佐藤利幸・酒井 昭 1981 生育場所に着目した北海道のシダ植物の胞子体の耐寒性. 日本生態学会誌 31: 191-199.
- Sato, T. and Sakai, A. 1981 Cold tolerance of gametophytes and sporophytes of some cool temperate ferns native to Hokkaido. *Can. J. Bot.* 59: 604-608.
- Sato, T. and Takahashi H. 1996 A quantitative comparison of distribution patterns in two species of *Gymnocarpium* from local to global scaling. *Acta Phytotax. Geobot.* 47: 31-40.
- 志村義雄 1972 日本シダ植物生態写真集成. 採集と趣味の会 東京.
- 高橋英樹 1991 日本産イチヤクソウ類の分布と東北地方中南部欠落分布. 植物分類地理 42: 23-43.
- 館脇 操 1951 北太平洋諸島におけるシダ類の分布について. 植物生態学会報 1: 117-125.

7. 謝辞

本研究は主に、1997-1999 年度文部省科学研究補助金(C-2)「隔離および連続分布する寒地植物の空間配置と形態分化」(No.09640824)のもとで行われた。また一部は、1999 年度信州大学博士後期課程教育充実(学長裁量経費)「北アルプスの自然災害と環境保全に関する研究」および 1999 年度北海道厚岸湖・別寒辺牛湿原学術研究奨励補助金の支援のもとに行われた。ここに感謝する次第である。