

隔離分布するカラフトメンマをとりまくシダフロアの定量比較
—遺存分布する寒地植物周辺のスケーリング解析—

佐藤利幸¹・阪口寿子²・早坂祥彦²

¹信州大学理学部生物科学科進化生物学

²信州大学大学院工学研究科地球生物圏科学専攻

Scaling analysis of pteridophytes flora around relict cryospheric fern,
Dryopteris coreano-montana

Toshiyuki Sato¹, Hisako Sakaguchi² and Yoshihiko Hayasaka²

¹Dept. of Biological Science, Faculty of Science, Shinshu University,

Matsumoto 390-8621 Japan

²Earth Biosphere Course, Graduating School of Engineering of Shinshu University,

Matsumoto 390-8621 Japan

Key words: Around Dryopteris coreano-montana, Cryospheric plants, Pteridophytes flora,
Similarity, Relic, Scaling, Shinshu and Hokkaido

カラフトメンマ、寒地植物、シダ植物相、類似度、遺存分布、スケーリング、信州と北海道

Synopsis Cryospheric fern, Dryopteris coreano-montana occurs on Picea forest floor in the subalpine zones of Japan (Central Hokkaido and Japan Alps). The isolated distribution is known on D. coreano-montana in Japan Archipelago, however, the fern is widely distributed in far north-eastern Eurasia. To estimate the sensitivity of forest structure in climatic changes floristic dissimilarity of pteridophytes is calculated at five locations in Japan. Total number of pteridophytes species is amounted 21-26 in Daisetsu Mts. and 37-50 spp. at Kami-kouchi, Oomachi (Shinshu) and Haruka-yama (Hokkaido). The highest number of overlap species (27 spp.) was found between Haruka-yama and Oomachi and the lowest (9 spp.) was between Sekihoku-touge (Hokkaido) and Oomachi in a 10 km x 10 km scale. Main pteridophytes flora around D. coreano-montana consists of 11 Athyrium, 9 Dryopteris, 6 Lycopodium and Polystichum taxa. Only Thelypteris phegopteris coexist with D. coreano-montana within 10 m x 10 m and Dryopteris crassirhizona does within 100 m x 100 m scales at five sites. Only some pteridophytes species coexist with D. coreano-montana even in 10 km x 10 km scale at 5 sites in Japan. Floristic similarity decreases at 100 m x 100 m and 1 km x 1 km scales on 5 combinations among 10. The pteridophytes community around D. coreano-montana consists of different elements of taxa which occurs mainly in northern Japan.

1. はじめに

日本列島において、寒地性シダのカラフトメンマは北海道と信州および福島県の針葉樹林帯および針広混交林に希に点在する。このカラフトメンマは気候の寒冷な時代からのレリクト（遺存種）として現在のレフージュアの存在と言えよう。そのカラフトメンマをとりまく森林構造は一様でない。北海道と中部山岳各1地点の比較では、生活形では高木相・亜高木相およびツル植物にその違いが顕著であり、大まかな系統群では裸子植物や種子植物に顕著な違いが見られる。一方、2地点間のシダ植物相では50-40%の高い類似性が確認された。すなわち、シダ植物相を許容する林床環境が気候変動のなかで比較的緩やかに変動すると推測した（阪口・佐藤、1999 口頭発表）。すでにイワカゲワラビをとりまく森林要素の解析から、高木・亜高木>低木>草本種子>シダ植物の順に地域的組成の変動係数が大きいことが示された（阪口・佐藤、1999）。

これらをふまえて本研究では、植物相のうち環境変動に最も緩やかな応答と示すと考えられるシダ植物をとりあげ、カラフトメンマをとりまくシダ群集が隔離地点で共通な植物相から成立しているか否かを精査し解析した。具体的には北海道の3地点・中部山岳地域2地点について、スケールに依存したシダ植物相について種数と類似性から定量比較した。これらの一連の研究は、寒冷気候の時代からの遺存種とされる隔離分布する寒地性植物（高橋、1992）をとりまくマクロスケールの生物的環境がいかなるプロセスで変遷してきたかを解明するためであり、同時に将来の温暖化による植物相の変遷を予想することを目的とする。

2. 材料と調査地域

カラフトメンマは本州中部山岳地域から北海道中央部に隔離分布するシダである。極東ロシアには沿海州からサハリンにかけて広く点在する（Charkevicz, 1991）（図1）。しかし、北海道で確認されたのはそ

れほど古くない。1978年、北海道の大雪山系でカラフトメンマが確認され報告された（石塚、1978年採集：倉田・中池、1979）。同年、筆者の一人（佐藤）によって芦別岳の旧道800mにて、カラフトメンマが確認された（1978年6月13日）。芽だしの若い葉では、オシダと見間違えるほど群集形態は似ている。個別の葉でもシルエットからはオシダと区別が難しい。オシダに比べると葉が薄く、リンペンや葉上の毛が明るく、裂片にゆるやかな鋸歯が見られるなどの特徴がある。胞子囊群は小さいことから区別できる（図2）。北海道においては1977年以降20年間にわたり山裾のシダ植物相調査が佐藤により繰り返された（佐藤、1999）。調査地点総数は約3000である。カラフトメンマの確認地点はわずか13である。北海道の山岳地域の調査が充実すると、さらに確認地点が期待できよう。幸いにほ北海道ではまだ幻のシダではなさそうである。

図1および表1に示すように、10km x 10kmの範囲内において複数の調査が行われた5地点（A-E）を選び、スケールに応じたシダ種の確認目録を示した。スケールとしては、カラフトメンマの確認地点から、10m x 10m、100m x 100m、1km x 1kmおよび10km x 10kmの範囲を設定した。残念ながら1km x 1kmおよび10km x 10km範囲内での調査地点数は同数ではない（2-34地点）が、各地点において水平的に約100m x 100mの空間範囲における全シダ種の記録を繰り返した。登山のときは平地よりも歩く長さが長いことで種数が多くなる場合がある。直線にすると約500mの移動の繰り返しである。すなわち20m x 500mの調査範囲と換算できる。

本研究では北海道の3地点、石北峠（43°40'N, 143°11'E, alt. 900m）、大函（43°42'N, 143°01'E, alt. 700m）および春香山山頂（札幌市、43°06'30"N, 141°06'30"E, alt. 900m）のカラフトメンマ周辺を調査した。信州の中部山岳地域の上高地（安曇村、36°15'20"N,

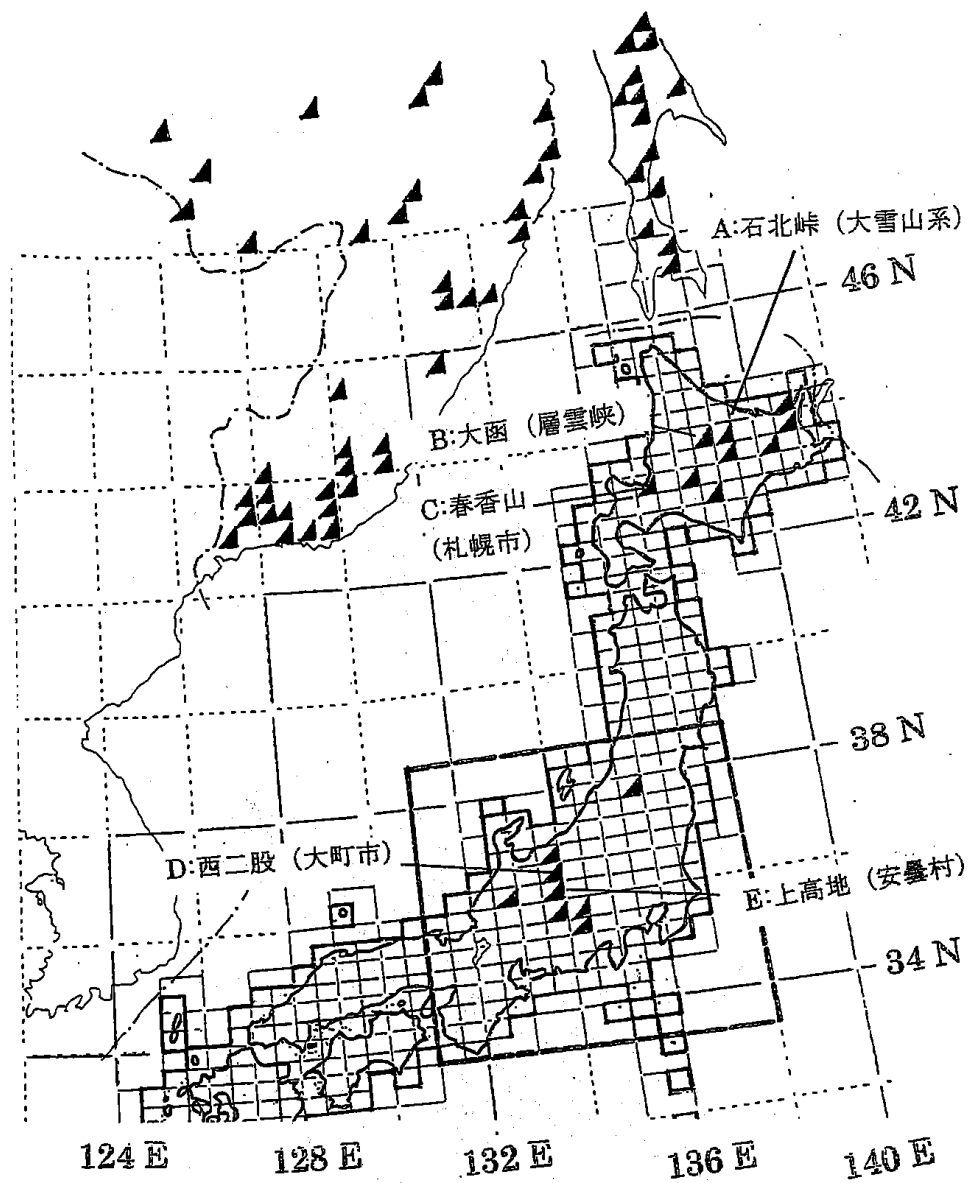


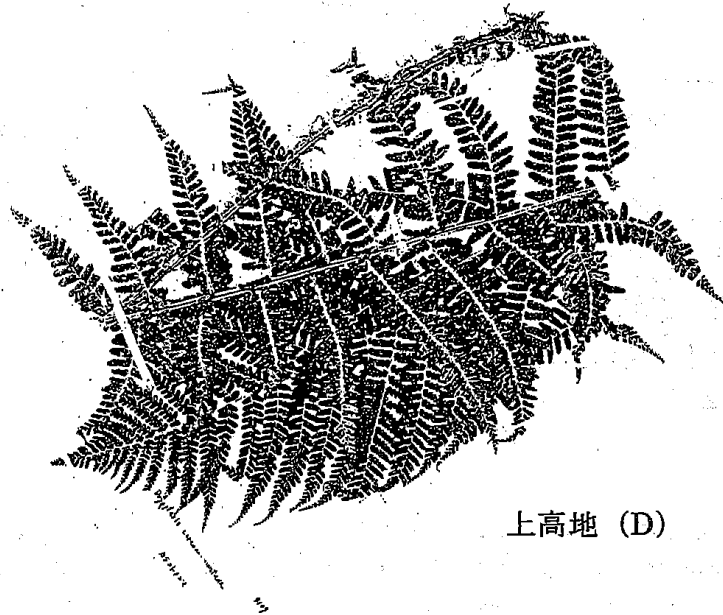
図 1. 極東ユーラシアにおけるカラフトメンマの分布および日本における調査地点。A:石北峠 (大雪山系)。B:大函 (層雲峡)。C:春香山 (札幌市)。D:西二股 (大町市)。E:上高地 (安曇村)。

Fig. 1. Distribution of *Dryopteris coreano-montana* in far-eastern Eurasia and research sites in Japan. A: Sekihoku-toge. B: Oohako. C: Haruka-yama. D: Oomachi. E: Kami-kouchi.

カラフトメンマ (Dryopteris coreano-montana)



石北峠 (A)



上高地 (D)

図 2. 信州 (上高地) と北海道 (石北峠) のカラフトメンマ葉標本のシルエット。
Fig. 2. Silhouette of leaf specimens of Dryopteris coreano-montana from
Kami-kouchi and Sekihoku-touge.

137°38'40"E, alt. 1550 m) と西俣出合 (大町、36°36' N, 137°46'40" E, alt. 1300 m) を大塚の記録に基づき (長野県植物誌編纂委員会、1997)、現地カラフトメンマを確認し周辺のシダフロラを調査した。

3. 解析方法

カラフトメンマをとりまく種子植物のおおまかな解析は北海道3地点・中部山岳の2地点の計5地点で検討した。種子植物全般にわたる大きな置き換わりが確認出来た (類似性は数%; 佐藤・阪口未発表)。これら5地点のシダ植物について今回はさらに詳しい4つのスケール解析を導入した。これらをふまえ本研究では、10 km x 10 km の範囲において複数の調査がおこなわれた地域のうち、北海道の3地点 (石北峠、大函、春香山) と信州の2地点 (上高地、大町) の計5地点間のカラフトメンマを取り巻くシダフロラの類似度 (SI, %) について、積算種数 (A+B) と共通種数 (C) から算出した (図1)。類似度 (%) は $100 \times 2C / (A+B)$ を用いた。さらにカラフトメンマの確認地点から、10 m x 10 m, 100 m x 100 m, 1 km x 1 km と範囲を拡大した場合の積算種数、共通種数および類似度を算出し、地点から広範囲に応じた値の変動軌跡を比較するスケール解析を試みた (佐藤、1995; Sato and Takahashi, 1996; Kunin, 1998)。各地域の積算種数および共通種数についてはカラフトメンマを除いた値で算出した (阪口・佐藤、1999)。

4. 結果

表1に北海道3地点と信州2地点のそれぞれ4つのスケールで確認された種組成を示した。もっとも広い10 km x 10 km 範囲で確認されたシダ植物の総種数はカラフトメンマを含めて82種である (3種の変種と雑種を含む)。多種を含む属として、メシダ属11種、オシダ属10種、ヒカゲノカズラ属6種、イノデ属6種である。5地点すべてで確認できた種を挙げると、もっとも狭い範囲である10m x 10mで

はミヤマワラビ (*Thelypteris phegopteris*) のみである。100m x 100mスケール以上で追加される種はオシダ (*Dryopteris crassirhizoma*) のみである。1 km x 1 kmスケールではさらにホソイノデ (*Polystichum braunii*) とシラネワラビ (*Dryopteris austriaca*) が追加される。10 km x 10 kmスケールではクジャクシダ (*Adiantum pedatum*) ・シノブカグマ (*Arachniodes mutica*) ・イワデンダ (*Woodsia polystichoides*) が追加される。いずれにしても隔離分布するカラフトメンマの近傍において共存できるシダ植物は7種にとどまり、いずれの種類も冷温帯要素のシダ植物である。なお10 km x 10 km の範囲の5地点において確認できたシダ総種数 (82種) のわずか8%である。世界的に広く分布する小葉・有節植物群に顕著な共存特性がみられないことが、カラフトメンマの隔離分布が比較的新しく成立したことを予想させる。

図3に5地域において確認できた種数と共通種数を模式的に示した。北海道内の3地点と信州2地点それぞれにおける近接度合いに対応した共通種数の増加は見出されない。10 km x 10 km の範囲で確認種数の大きい地点は春香山・大町・上高地である。高い共通種数が確認できた地点間として、春香山と大町、大町と上高地、春香山と大函があげられる。共通種数がとくに低いのは石北峠と大町、石北峠と上高地である。10 m x 10 m および100 m x 100 m のスケールで確認された種数は6-8種および10-15種であり、地点による差は大きくはない。一方、1 km x 1 km および10 km x 10 km のスケールでは、15-33種および21-50種と地点間で大きな違いがある。残念ながら、これは調査地点数増加に伴う積算種数増加によるものであろう。しかし、共通種に関するかぎり調査地点数による効果は少ないようである。すなわち、カラフトメンマ周辺のシダ組成には、地域によって大きな違いがあることを示す。

表2および図4にスケールに応じたシダフロラの類似度をまとめた。5地点における10の組み合わせ

43	Dryopteris tokyoensis	タニヘコ	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
44	Dryopteris uniformis	クマワラビ	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
45	Equisetum arvense	スギナ	0	1	1	1	0	0	1	1	0	0	0	1	0	1	1	0
46	Equisetum fluviatile	ミストクサ	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0
47	Equisetum hyemale	トクサ	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0
48	Gymnocarpium robertianum	イワウサギシダ	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	0	0	0	0	0
49	Gymnocarpium dryopteris	ウサギシダ	0	0	1	1	0	0	0	1	1	1	1	0	0	0	0	0
50	Gymnocarpium X dryopteris v. aokigaharaensis		0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0
51	Gymnocarpium oyamense	エビシダ	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
52	Lycopodium annotinum	スキカスラ	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
53	Lycopodium chinense	ヒメスキラン	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0
54	Lycopodium clavatum	ヒカゲノカスラ	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0
55	Lycopodium obscurum	マンネンスキ	0	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1
56	Lycopodium serratum v.	トウゲシバ	0	0	1	1	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	1	1
57	Lycopodium sitchense v. nikoensis	タカヒカゲノカスラ	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0
58	Matteuccia orientalis	イヌカンゾク	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	1	0	1	1	1
59	Matteuccia struthiopteris	クサテツ	0	0	0	0	0	1	1	1	0	0	0	1	1	0	1	1
60	Macodium wrightii	コケシバ	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	1	1	1	1	1
61	Onoclea sensibilis	コウヤワラビ	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
62	Ophioglossum termale	ハマハナヤスリ	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0
63	Osmunda cinnamomea	ヤマドリセンマイ	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0
64	Osmunda japonica	ゼンマイ	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0
65	Plagiogyria matsumureana	ヤマゾテツ	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	1	0	0	1	1
66	Pleurosoriopsis makinoi	カラクサシダ	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0
67	Polypodium fauriei	オシヤクシデンド	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0
68	Polypodium virginianum	エゾデンド	0	0	1	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0
69	Polystichum braunii	ホソイノデ	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	0	1	1
70	Polystichum craspedosorum	ツルデンド	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	1
71	Polystichum ovato-	イワシロイノデ	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0
72	Polystichum microclamys	カラクサイノデ	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	1	0	0	0	0
73	Polystichum retro-paleaceum	サカケイノデ	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	1	0	0	0
74	Polystichum tripterum	ジュウモンシダ	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	1	0	0	0	1
75	Pteridium aquilinum v. lamotiscula	ワラビ	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	1	0	0	0	0
76	Stegnogramma pozoi	ミソシダ	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0
77	Thelypteris japonica v. formosa	イワハリカネワラビ	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0
78	Thelypteris limbosperma	オオハシヨリマ	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	1	0	0	1	1
79	Thelypteris palustris	ヒメシダ	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0
80	Thelypteris phegopteris	ミヤマワラビ	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
81	Woodsia manchuriensis	アケボノシダ	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
82	Woodsia polystichoides	イワデンド	1	1	1	1	0	1	1	1	0	0	1	1	0	0	0	1
	Number of species	種数	6	9	15	21	8	11	15	26	8	10	24	50	8	12	33	47
	Survey sites	調査地点数	0.1	1	2	5	0.1	1	2	7	0.1	2	6	34	0.1	1	16	20

1:yes(あり) 0:no(なし)

の比較から、スケール依存の統一的な結果は得られなかった。ただ 10 組のうち 5 組が一辺 0.1–1 km 程度の範囲における類似度の低下が確認できた (図 4、中央の上下)。カラフトメンマを取巻くシダフロラに関する環境要素の変動するスケールと読み替えることができよう。

5. 議論

既報告 (佐藤、2000) によると、カラフトメンマが確認できた北海道の 13 地点のうち比較的多く共存が確認されたシダは、ホソイノデ 12 地点、シラネワラビ・ミヤマワラビ 11 地点、オシダ 10 地点、エゾメシダ 9 地点およびスギナ 9 地点である。その他は 6 地点のシノブカグマ・ウサギシダ・マンネンシギとつづく。すなわちカラフトメンマと共存する (過半数以上) と言えるシダはわずか 6 種であり、確認種のうち 13%、北海道全体では 5% にも満たない。共存確認総数 46 種のうち多種を含む属は、オシダ属 (*Dryopteris*) 6 種 (カラフトメンマを含む)・イノデ属 (*Polystichum*) 各 5 種・ヒカゲノカズラ属 (*Lycopodium*) 4 種、トクサ属 (*Equisetum*) とカナワラビ属 (*Arachniodes*) が各 3 種である。13 地点のうち 1-2 地点のみで共存していた種が 27 種にもなる。これらはすべて北海道全域でカラフトメンマより高い頻度をもつシダである (佐藤・阪口、2000)。1998 年度までの集計によると北海道に産するシダ植物は 126 種群 (3 雑種 3 変種) であり、カラフトメンマは 83 番目の頻度 (0.004) をもつ。北海道において共存が確認できたシダ 46 種はすべて、カラフトメンマ以上の出現頻度をもつシダである (佐藤、1999)。北海道における 10 km x 10 km におけるシダ植物の属内種数は、オシダ属 6 種 > イノデ属 5 種 > ヒカゲノカズラ属 4 種 > トクサ属 3 種 = カナワラビ属 3 種である。信州を加味した本報告ではメシダ属 11 種 > オシダ属 10 種 > ヒカゲノカズラ属 6 種 = イノデ属 6 種である。メシダ属のみが顕著に追加さ

れたことになる。現在、本州中部山岳を中心に本州におけるカラフトメンマをとりまく植物群落やシダフロラを精査している。これまでに北海道および中部山岳においても共存 (100 m x 100 m 範囲) が確認できた種類は、ミヤマワラビとオシダのみである。このように序文でふれたように、カラフトメンマやイワカゲワラビのように隔離分布し、現在のレフージュア的に残る遺存種群 (レリクト) をとりまく生物環境 (植物群集やシダ組成) を精査することは、数千年や数万年にわたる気候変動や地史的なスケールに応じた植物相の変遷のプロセスを予測する推測するためのものである。その観点から、カラフトメンマの周辺のシダ植物群を見直すと以下のことがわかる。ミヤマワラビとオシダの近接での共存は、カラフトメンマが冷温帯から亜寒帯に普通に分布する生育場所に隔離して点在することが再確認できる。一方属レベルでは、メシダ属・オシダ属・イノデ属などの新しく種分化した異種と隣接することは、現在の隣接する環境はカラフトメンマにとってかなり不安定な生育場所であると予想できる。

1976 年からこの 4 半世紀における急速な冬季温暖化が示されている (Nicholls et al., 1995)。作物栽培など、熱帯・亜熱帯要素の原種が食料 (主食や野菜など) の基本になっていることを考えれば、一見、温暖化は栽培植物には有利にみえる。しかし、人間は逃避適応 (avoidance) の粋を文明として発展させてきた。すなわち昆虫や病原菌のように生物構造を変化させることなく今日に至っている。つまりヒトとしての生物的進化が環境変化に追いつけないのである (正木、1975)。いくつかのロシアやユーラシアステップの調査において、トクサ科やエフェドラ・裸子植物 (タイガ要素) をみる機会があった。寒地といわれるところに古い植物の逃げ場所があったのである。地球の冷蔵庫いや遺伝子の保存庫がツンドラや砂漠のまわりに散りばめられているのである。われわれの生物学的進化が遅いとすると、古い植物 (寒地植物) にわれわれを

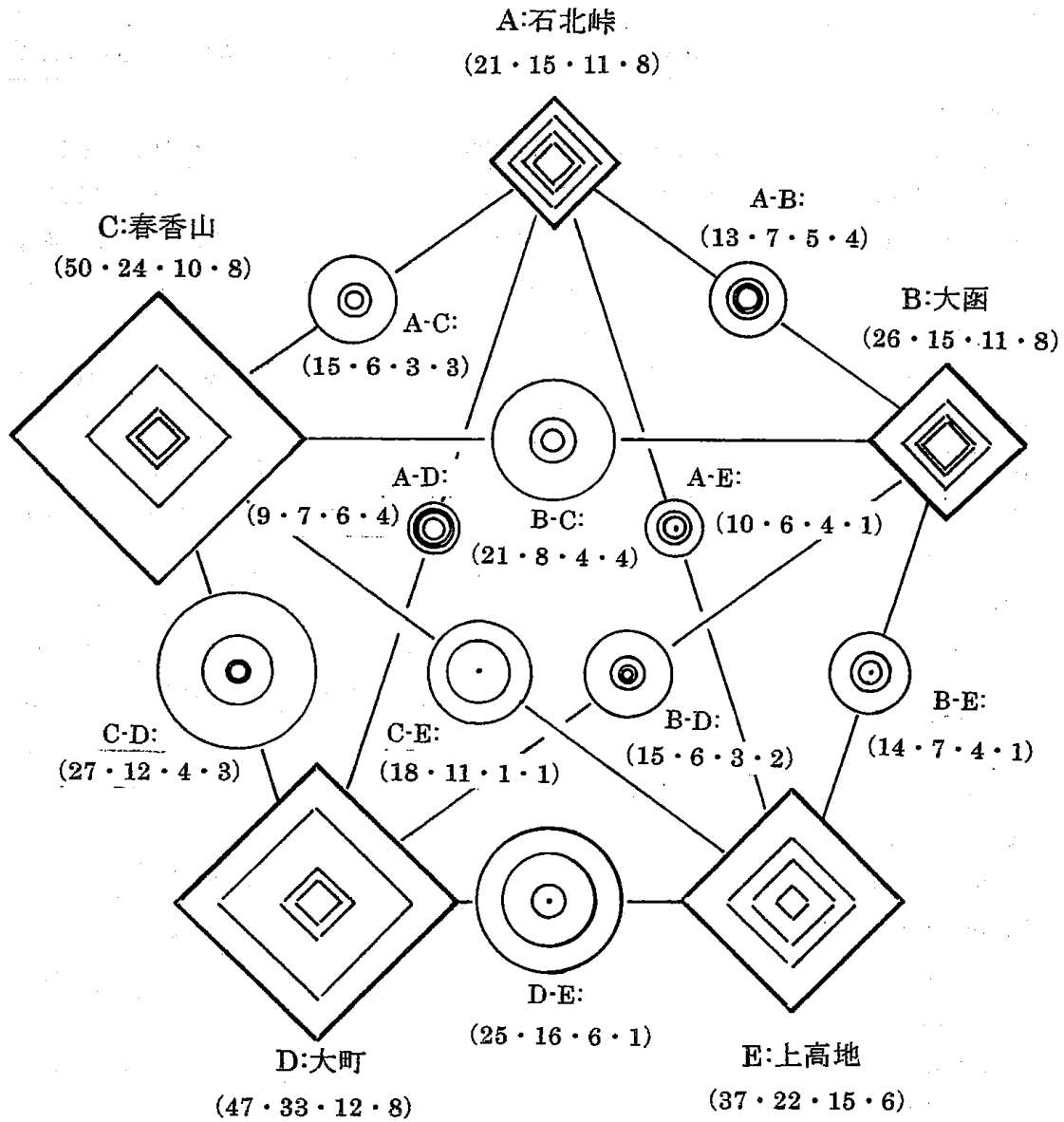


図 3. 日本の 5 地域からのカラフトメンマ周辺における確認シダ植物種数および共通種数のスケーリング解析の概念図。

Fig. 3. Schematic illustration of distribution patterns of total and overlap number of pteridophytes species around *Dryopteris coreano-montana* from 5 sites with scaling analysis in Japan Archipelago. A-E: sites. Number in the brackets: number of pteridophytes species recorded at scales (10 m x 10 m · 100 m x 100 m · 1 km x 1 km · 10 km x 10 km).

表 2. スケールに応じたシダフロラの共通種数と類似度の変化

Table 2. Changes in floristic similarity of pteridophytes with scaling.

	A:石北峠	B:大函	C:春香山	D:大町	E:上高地
A:石北峠					
10 k m x 10 k m	20 (100%)	13 (57.8%)	15 (43.5%)	10 (30.3%)	10 (35.7%)
1 k m x 1 k m	14 (100%)	7 (50.0%)	6 (32.4%)	7 (30.4%)	6 (34.3%)
100m x 100m	10 (100%)	5 (50.0%)	3 (31.6%)	6 (50.0%)	4 (38.1%)
10m x 10m	7 (100%)	4 (57.1%)	3 (42.9%)	4 (57.1%)	1 (16.7%)
B:大函					
10 k m x 10 k m		25 (100%)	21 (56.8%)	15 (42.3%)	14 (45.9%)
1 k m x 1 k m		14 (100%)	8 (43.2%)	6 (26.1%)	7 (40.0%)
100m x 100m		10 (100%)	4 (42.1%)	3 (25.0%)	4 (38.1%)
10m x 10m		7 (100%)	4 (57.1%)	2 (28.6%)	1 (16.7%)
C:春香山					
10 k m x 10 k m			49 (100%)	27 (56.8%)	18 (42.4%)
1 k m x 1 k m			23 (100%)	12 (43.6%)	11 (50.0%)
100m x 100m			9 (100%)	4 (34.8%)	1 (10.0%)
10m x 10m			7 (100%)	3 (42.9%)	1 (16.7%)
D:大町					
10 k m x 10 k m				46 (100%)	25 (61.0%)
1 k m x 1 k m				32 (100%)	16 (60.4%)
100m x 100m				14 (100%)	6 (48.0%)
10m x 10m				7 (100%)	1 (16.7%)
E:上高地					
10 k m x 10 k m					36 (100%)
1 k m x 1 k m					21 (100%)
100m x 100m					11 (100%)
10m x 10m					5 (100%)

類似度(%)の算出にあたり、積算種数および共通種数はカラフトメンマを除いた。

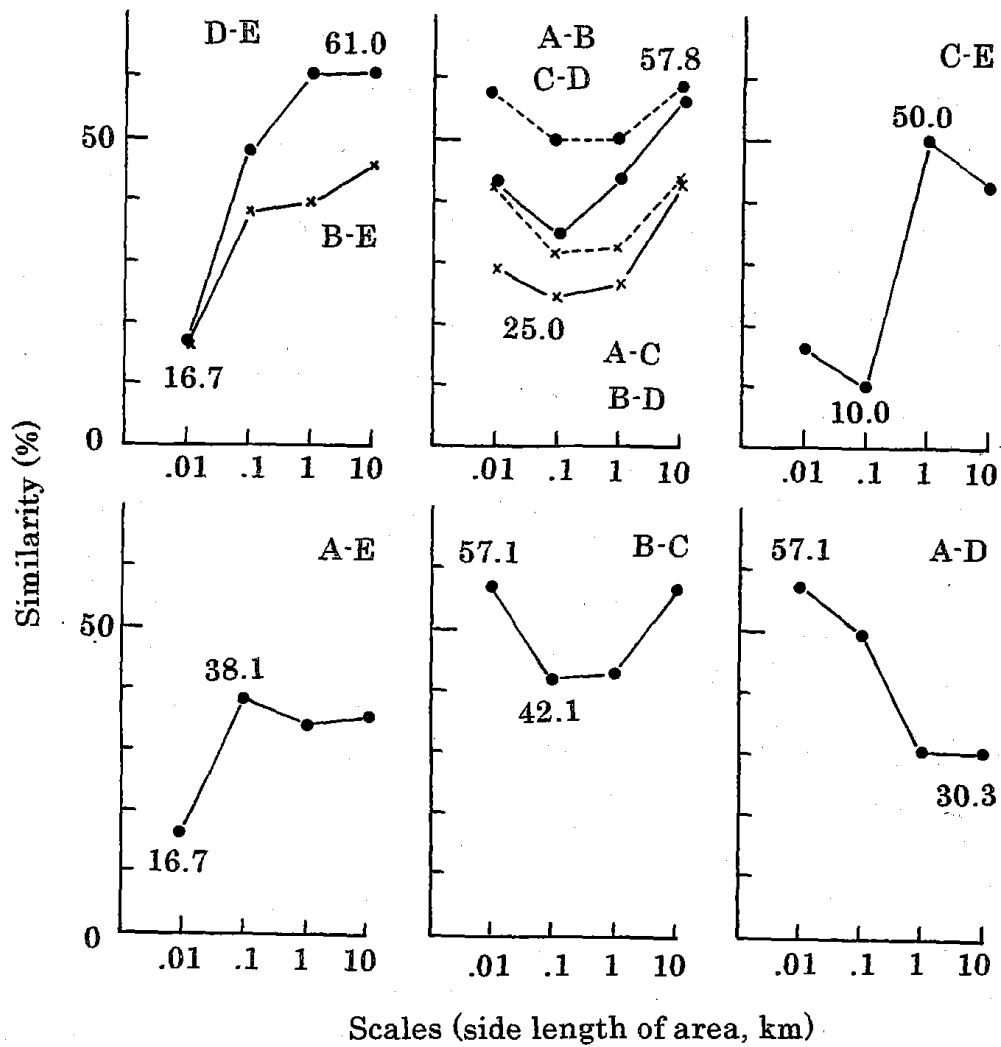


図 4. 調査地点間におけるシダフロラ類似度のスケーリング解析。
 Fig. 4. Scaling analysis of floristic similarity of pteridophytes among 5 sites.

支える遺伝情報が残っているとは言えないだろうか。ますます百葉の寒地植物が見つかるとは必ずしも言えないが、少なくとも寒地植物が逃げ場となる環境だけは残しておくことが、われわれの子孫がヒトとして永続できる保険ではなからうか。

7. まとめ

日本列島において隔離分布するカラフトメンマを取巻くシダフロアの類似性のスケール依存性について解析を試みた。本州2地点・北海道3地点の定量解析の結果、10 km x 10 kmスケールでのシダ植物の出現種数は84種にもおよぶ。しかし、すべての地域で共存しているものは実に少ないことがわかる。とりわけ、100m x 100m範囲に共存できるシダは数種にとどまる。同様に隔離分布するイワカゲワラビを取巻く森林構造では、高木・亜高木から低木・草本層の順に置き換えが早く、シダ層が最も置き替わりが少ないものの(阪口・佐藤、1999)、そのシダフロアの詳細は予想以上に多様な構成要素から成り立っていることが確かめられた。その構成要素ではオシダ科・ヒメシダ科のうち冷温帯要素ではあるが、共通種数は実に限られる。気候の温暖化などによる個別種の置き替わり変化は予想以上に大きかった。すなわち、寒地植物が今日遺存分布できうる環境は、実に不安定な狭い地域であることが確認できた。気候変動に伴う植生変遷を予測するためにも、少しでも詳細で正確な植物分布資料を把握する必要がある。おそらく日本では北海道と信州(中部山岳)に植物多様性を維持できる環境異質性が山岳要素のもとに存在するのであろう。

7. 文献

- Charkevicz, S.S. 1991 *Plantae Vasculares Orientis Extremi Sovietici*. Tomus 5. Petropolis <Nauka>.
- 倉田 悟・中池敏之 1979 日本産シダ植物図鑑 I 東京大学出版会 598 pp.

Kunin, E.W. 1998 Extrapolating species abundance across spatial scales. *Science* 281: 1513-1515.

正木進三 1975 昆虫の生活史と進化 中公新書 中央公論社、東京。

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。

Nicholls, N., Gruza, G.V., Jouzel, J., Karl, T.R., Ogallo, L.A.I and Parker, D.E. 1995 Observed climatic variability and change. In "The Science of Climate Change" (ed. J.H. Houghton et al.) Cambridge University Press, Cambridge, U.K.

阪口寿子・佐藤利幸 1999 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 信州大学環境科学年報 21: 43-54.

佐藤利幸 1995 スケーリング解析による北海道3地域からのシダ植物の多様性。平成4-6年度文部省特定研究経費研究成果報告書(小林大二編)、北海道大学、札幌、239-255。

佐藤利幸 1999 シダ植物からみた北海道。北方山草 16: 39-51.

佐藤利幸・阪口寿子 2000 北海道におけるカラフトメンマをとりまくシダ植物相。北方山草 17: (印刷中)

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.

高橋英樹 1991 日本産イチャクソウ類の分類と東北地方欠落分布。植物分類地理 42: 23-43.

8. 謝辞

本研究は、おもに1979-1999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」、一部は1999年度信州大学大学院教育充実費「北アルプスの自然災害と環境保全に関する研究」の支援のもとに行われた。