

北海道北東部、遠軽町周辺のシダ植物組成 —ヤマヒメワラビの北海道と長野県との隔離分布

佐藤 利幸^{1*}・内田 暁友²・林 倫子³・林 秀明³・尾鼻 陽介¹・林 廣志⁴

1. 390-8621 長野県松本市旭 3-1-1, 信州大学大学院 2. 099-4113 北海道斜里郡斜里町本町 49-2, 斜里町立知床博物館
3. 099-3119 北海道網走市鱒浦 2-19-10 4. 099-0414 北海道紋別郡遠軽町南町 1

Species Assembly of Pteridophytes at Engaru, Northeastern Hokkaido Focusing a Disjunctive Distribution of *Cystopteris sudetica* in Hokkaido and Nagano

SATO Toshiyuki^{1*}, UCHIDA Akitomo², HAYASHI Michiko³, HAYASHI Hideaki³,
OBANA Yosuke¹ & HAYASHI Hiroshi⁴

1. Shinshu University, 3-1-1 Asahi, Matsumoto, Nagano 390-8621, Japan. *toshibo@shinshu-u.ac.jp 2. Shiretoko Museum, 49-2 Hon-machi, Shari, Hokkaido 099-4113, Japan 3. 2-19-10 Masuura, Abashiri, Hokkaido 099-3119, Japan 4. 1 Minami-machi, Engaru, Hokkaido 099-0414, Japan

はじめに

著者の一人である林廣志は2008年6月にヤマヒメワラビ *Cystopteris sudetica* A. Braun & Milde (図1)を遠軽町で発見し、林(2009)において北海道新産のシダ植物として報告した(林廣志2008年6月27日採集。北海道紋別郡遠軽町生田原清里, 屏風岩. SHIN 300001, SAPS 033324)。生育地は標高約300 mの岩壁下部に岩が堆積した小規模な風穴環境であった。

本種はこれまで本州の長野県東部の美ヶ原, 霧ヶ峰, 蓼科, 八ヶ岳など筑摩山地と赤石山脈(南アルプス)を中心とした中部山岳地域に点在するとされ、堤(2007)はヤマヒメワラビの分布型を中部日本型とした。また本種はロシア, 朝鮮半島, 中国, インド, ヨーロッパの温帯にも広く点在し隔離分布している。

中部山岳地域では筑摩山地で1,500 m以上, 赤石山脈では2,000 m以上の標高において, 日本が大陸と地続きであった寒冷期に広域分布していた寒地性植物が多数遺存分布している(小泉1925,

1926), これまで本種の分布もこのような遺存分布の一例として考えることができたが, 北海道においては風穴環境ではあるものの標高300 mの低地でのみ確認されていることから, 典型的な寒地性植物の遺存分布として位置づけられるかは検討を要する。

そこで, ここでは共存シダ植物相 (Species assembly) に注目してヤマヒメワラビの分布を北海道北東部・北海道・日本の各スケールから解析し, (1) 北海道北東部におけるシダ植物の種密度が高い地域の確認 (2) ヤマヒメワラビと共存するシダ植物の特定, (3) 隔離分布する北海道北東部と長野県東部のシダ植物群落の比較, (4) 遺存分布する寒地性シダ植物の隔離分布成立プロセスの考察を試みた。

方法

著者の一人である佐藤が2010年までにおこなった現地調査に倉田・中池(1979-97)の記録を加え, シダ植物の種の分布および種密度分布を解



図1. ヤマヒメワラビ *Cystopteris sudetica* A. Braun & Milde (左端). 4個体中, 右側の3個体はキタノミヤマシダ *Diplazium sibiricum* (Turcz. ex Kunze) Sa. Kurata var. *sibiricum* の幼個体. 2010年8月30日, 遠軽町生田原清里.

析した.

結果

北海道東北部および長野県東部を中心に隔離分布するナヨシダ属 *Cystopteris* の2種, ヤマヒメワラビとナヨシダについて, それぞれ日本および北海道と中部山岳地域における分布図を示す (図2, 3).

図4に北海道におけるシダ植物の種密度分布を示す. データのある区画 (5 × 5 km) においては少なくとも1地点 (100 × 100 m, 以下同じ) で調査が行われており, 区画内における1地点の最大種数を示した. 北海道の中央山地と南西部に20種以上確認された地点が多く, 北東部ではごく限られていた.

図5に北海道北東部におけるシダ植物の種密度

分布を示す. 区画は2.5 × 2.5 kmである. 知床半島, 遠軽周辺, 和琴半島や大雪山東部に高い種密度を示す区画が確認できる.

表1にヤマヒメワラビが確認できた北海道東部 (遠軽) の2地点および長野県東部 (美ヶ原と蓼科) における4地点について, 地点間の種組成を示した. 6地点での積算種数は50種であった. また表2に6地点間の共存率 (SI) を示した, 近接した2地点ずつをまとめた3地域間の共存率では, 遠軽と美ヶ原が57.1%, 美ヶ原と蓼科が53.6%, 遠軽と蓼科が29.1%であった.

表3に北海道北東部の3地域 (遠軽, 網走, 知床半島) におけるシダ種構成および各種の出現頻度を示した. 各地域は約40 × 60 kmの区画とした (図5). 遠軽では67地点で55種分類群が, 網走では26地点で37分類群が, 知床半島では115地点で66

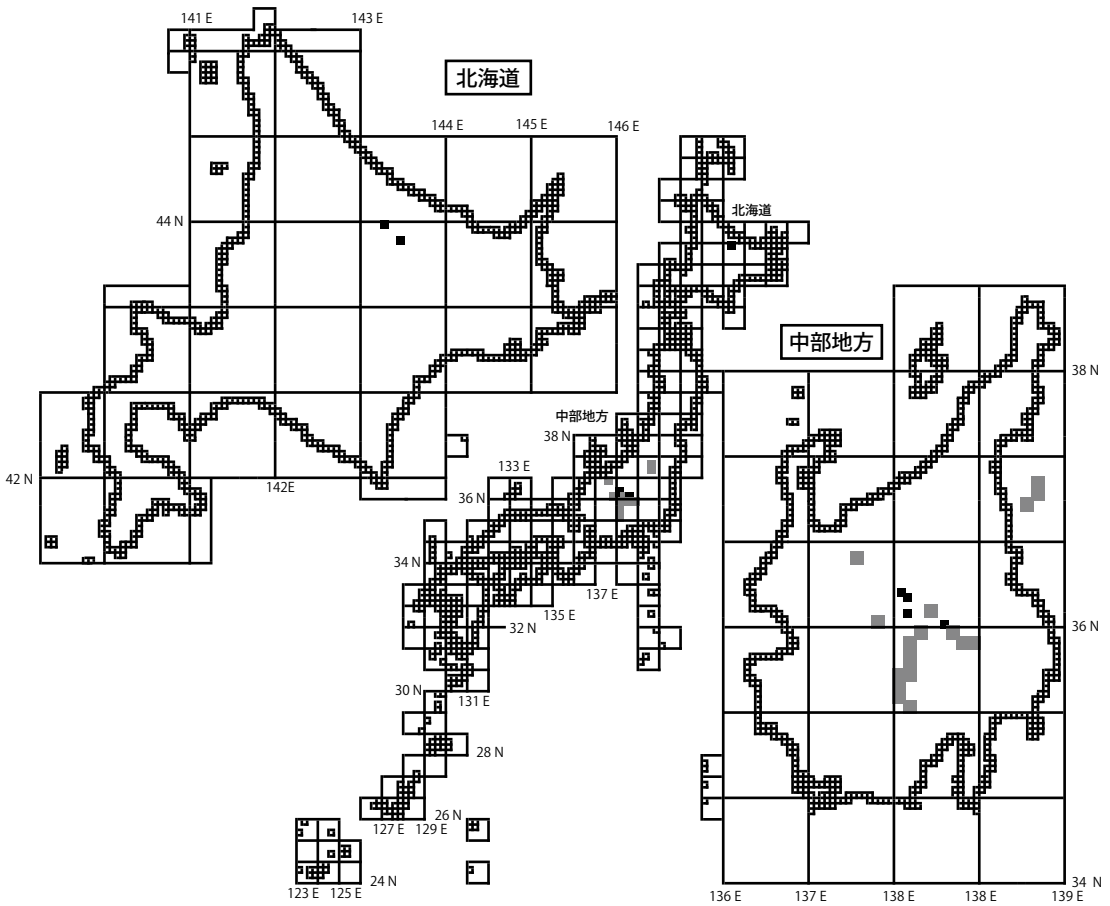


図2. ヤマヒメワラビ *Cystopteris sudetica* A. Braun & Milde の国内における隔離分布. 黒色で示した分布地は佐藤の現地調査による. 灰色で示した分布地は倉田・中池 (1979-1997) による.

分類群が確認された. 合計 208 地点で 84 分類群が確認され, これらのうち 3 地域すべてで確認できたのは 28 分類群で (33.3%), 1 地域でのみ確認されているのは 38 分類群であった (45.2%). これらの地域間の共存率は遠軽と網走で 63.3%, 遠軽と知床半島で 71.1%, 網走と知床半島で 58.3% であった. すなわち北海道北東部の 3 地域における各地域間の共存率は 58.3-71.1% である.

考察

1. 北海道と長野の隔離分布

北海道と本州中部を中心に隔離分布するシダ植物には, カラフトメンマ, キタノミヤマシダ, オクヤマワラビ, イワカゲワラビ, オクヤマシダ,

エゾデンダ, ミヤマヘビノネゴザ, カラクサイノデ, ヒメデンダ, アオチャセンシダ, ヒメミズニラ, ヒメハナワラビ, イワササギシダ, コスギラン, ナヨシダ, カラフトミヤマシダの 16 種が知られていた (堤 2007; 佐藤ら 2004). 北海道におけるヤマヒメワラビの確認によって, この隔離分布のパターンを示す種は 17 種となった.

これらのうちナヨシダとヤマヒメワラビは北海道北東部と長野県東部に隔離分布し, 互いに良く似た分布を示す (図 2, 3). これに類似する分布様式はイワカゲワラビ (阪口・佐藤 1999) やカラフトメンマ (佐藤ら 2000), カラクサイノデ・ミヤマヘビノネゴザでも確認できる (佐藤ら 2004).

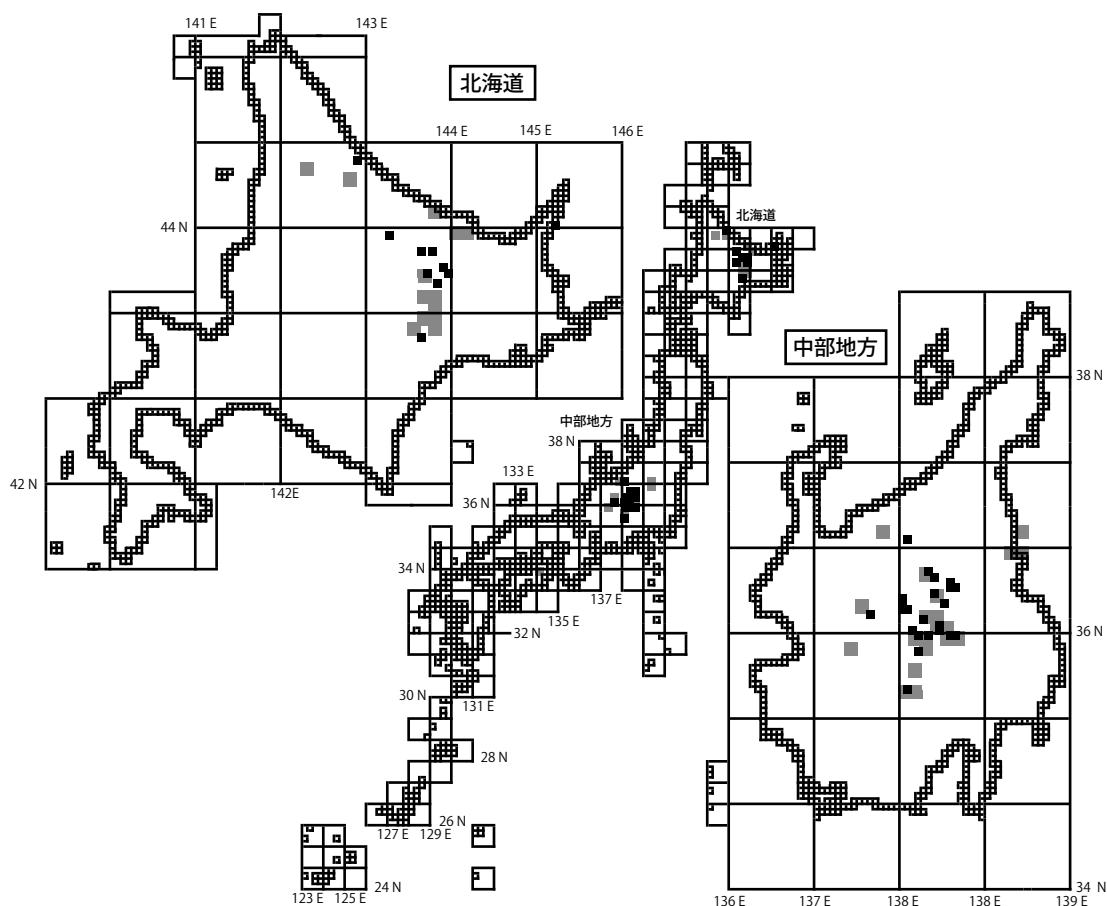


図3. ナヨシダ *Cystopteris fragilis* (L.) Bernh. の国内における隔離分布。黒色で示した分布地は佐藤の現地調査による。灰色で示した分布地は倉田・中池 (1979-1997) による。

2. 共存種

ヤマヒメワラビが確認できた6地点における共存率は15.4-61.5%と大きな幅があった(表2)。近接した美ヶ原の2点における共存率が最も高く、遠軽と蓼科の各1地点間で共存率が最も低かった。これら3地域におけるシダ植物種組成の共存率も29.1-57.1%の広い幅をもち、ヤマヒメワラビと同調するシダ種構成は見出せなかった。

実際に6地点全てで確認されたのはオシダのみであった(表1)。近接した2地点ずつをまとめた3地域では、全ての地域に共通して確認されたのはオシダ・クサソテツ・ミヤマワラビの3種であった。これら3種は日本の冷温帯に広く高い頻度で分布するシダ植物である(佐藤ら2004)。従ってヤ

マヒメワラビと特異的に共存するシダ植物はないことが明らかになった。

3. 隔離分布のスケール依存性

北海道北東部の近接した3地域におけるシダ植物の共存率は約60%以上と高いが、ヤマヒメワラビの確認された地点間のシダ組成の共存率にはかなり幅があり、ヤマヒメワラビの分布に関する環境要因は単純でないことが示唆された。一方で日本スケールでナヨシダとヤマヒメワラビは類似した隔離分布パターンを示す(図2,3)。これらのパターンを共存率から明らかにするには、調査地点や区画のスケールを更に伸縮させて解析していく必要があるだろう。

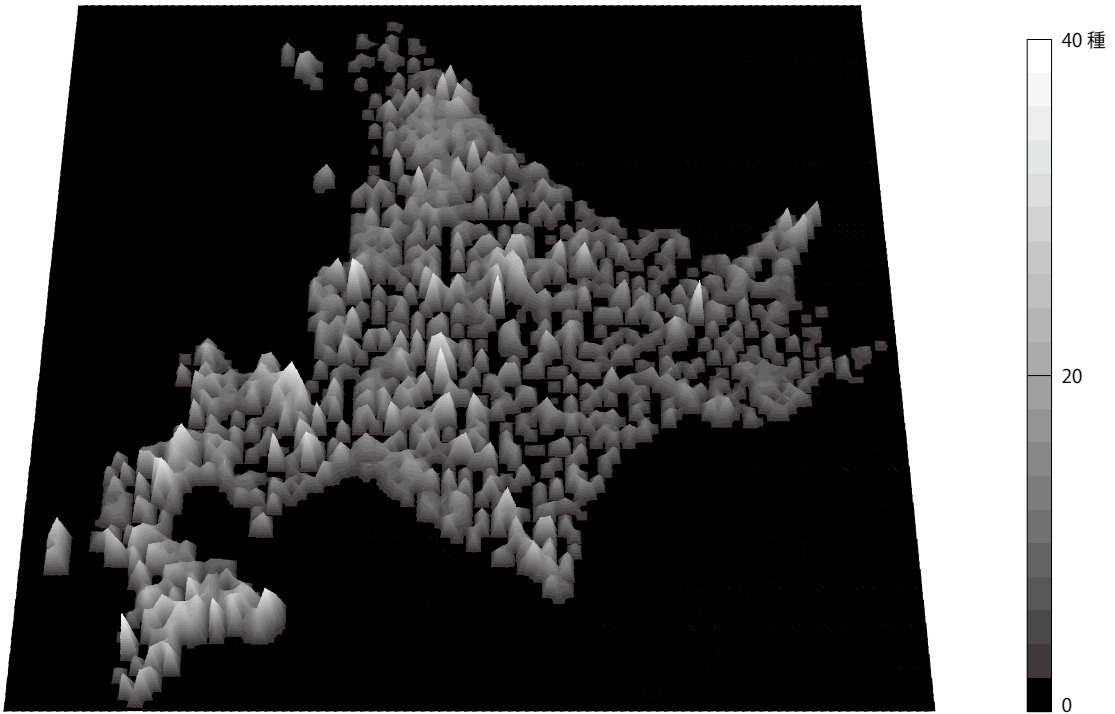


図4. 北海道におけるシダ植物の種密度分布.

4. 低地の寒地性植物

長野県東部（赤石山脈から八ヶ岳山系）を中心に中部日本型分布とされるシダ植物としてトヨグチウラボシ、センジョウデンダ、ウロコノキシノブ、イナデンダ、ヤシャイノデ、タカネシダ、ヤツガタケシノブ、トヨグチイノデ、ミヤマウラジロ、ヤマヒメワラビ、オニゼンマイ、ナンタイシダが挙げられてきた(堤2007)。これらの種は長野県東部とヒマラヤ山脈、ヨーロッパアルプス、北アメリカ大陸東部などに隔離分布する（北海道にも分布することが明らかになったヤマヒメワラビを除く）。

中部山岳地域は標高3,000 mを越す山々が連なるが、東北地方の最大標高は約1,500 m、北海道でも約2,000 mである。これらの分布は寒地性のシダ植物が気候の温暖化で東北地方のみならず北海道の山岳からも追い出され、中部山岳地域のみをレフュージアとして遺存分布したことにより形成されたと考えられる(高橋1991)。

また長野県東部と北海道北東部に隔離分布する

カラフトメンマ、カラクサイノデ、ミヤマヘビノネゴザなどは中部山岳地域では標高1,000–2,000 m、北海道では500–1,000 mに、またオクヤマワラビは中部山岳地域では2,500 m以上、北海道でも1,500–2,000 mに生育する。これらは温暖化で東北地方の山岳からは追い出されたものの北海道の山岳からは追い出されなかったシダ植物であると考えられるが、ヤマヒメワラビは長野県東部で1,000–1,500 mに対し北海道北東部では200–300 mの低地のみである。したがってヤマヒメワラビの分布は単純な山岳効果（標高によって変化する気候傾度）だけでは説明できない。また北海道の高山に生育しないことから、風穴地における低い温度環境のみでも説明できない。

5. エコスポット

どうして北海道では低地の風穴環境にヤマヒメワラビが分布し、高山には分布しないのか。以下に可能性のある3つの理由を述べる。(1) 攪乱環境としての風穴地の利用、(2) 温暖化により北海道



図5. 北海道北東部におけるシダ植物の種密度分布と、シダ植物相を比較する3地域の位置。

表1. ヤマヒメワラビ *Cystopteris sudetica* A. Braun & Milde 生育地のシダ植物相の比較.

	北海道北東部		長野県東部			
	遠軽1	遠軽2	美ヶ原1	美ヶ原2	蓼科1	蓼科2
ヤマヒメワラビ	○	○	○	○	○	○
オシダ	○	○	○	○	○	○
クサソテツ	○		○	○	○	
シラネワラビ	○	○				○
スギカズラ	○	○				
キタノミヤマシダ	○	○				
ヤマドリゼンマイ	○	○				
エゾメシダ	○	○				
オクヤマシダ	○					
ミヤマシケシダ	○					
クジャクシダ	○					
ミヤマワラビ		○	○		○	○
イワデンダ		○	○			
ホソバナライシダ		○		○		
エゾデンダ		○				○
ミヤマノキシノブ		○				○
フクロシダ		○				○
ニオイシダ		○				
ワラビ		○				
ヒメデンダ		○				
ミヤマイワデンダ		○				
エゾノヒモカズラ		○				
トラノオシダ		○				
クモノスシダ		○				
ヘビノネゴザ			○	○	○	○
イワシロイノデ			○	○	○	
スギナ			○	○	○	
ハクモウイノデ			○	○	○	
ホソイノデ			○		○	○
ミヤマメシダ			○	○		
ジュウモンジシダ			○		○	
ヤマイヌワラビ			○		○	
イッポンワラビ			○		○	
イヌガンソク			○			
ツヤナシイノデ			○			
ミヤマシダ					○	○
カラクサシダ					○	
キヨタキシダ					○	
マンネンスギ					○	
ヒカゲノカズラ					○	
ナツノハナワラビ					○	
オシャグジデンダ					○	
オウレンシダ						○
コシノサトメシダ						○
ナガオノキシノブ						○
ナンタイシダ						○
ハイホラゴケ						○
ヒメイワトラノオ						○
ホソバコケンノブ						○
ミヤマウラボシ						○
合計50種	11	20	16	10	19	18

表 2. ヤマヒメワラビ *Cystopteris sudetica* A. Braun & Milde が確認された 6 地点間のシダ植物の共存率 (SI).

	北海道北東部		長野県東部			
	遠軽 1	遠軽 2	美ヶ原 1	美ヶ原 2	蓼科 1	蓼科 2
遠軽 1	100.0	45.2	22.2	28.6	20.0	20.7
遠軽 2		100.0	22.2	20.0	15.4	36.8
美ヶ原 1			100.0	61.5	68.6	29.4
美ヶ原 2				100.0	55.2	28.6
蓼科 1					100.0	32.4
蓼科 2						100.0

で絶滅した後、新たに低温環境としての風穴地への侵入、(3) エコトーンにおける遺存分布。

しかし (1) と (2) は、分布地における共通種構成の特殊性がなかったことから否定される。(3) について以下に詳しく述べる。

暖地性植物と寒地性植物の境界（暖温帯と冷温帯、ここでは落葉広葉樹林と針葉樹林の境界）について山岳の垂直分布におけるエコトーン（移行帯）と南北の水平分布におけるものを考えた場合、長野県東部におけるヤマヒメワラビの生育地は垂直的な、そして北海道北東部、遠軽周辺の低地は水平的なエコトーンであると考えられる。エコトーンでは 2 つの植物要素がぶつかるため種多様度が高い。この種多様度の高いベルトが人為活動や自然崩壊により孤立・分断し、風穴環境をレフュージアにして遺存した可能性がある。

植生型が出会うゾーンをエコトーンと呼び、固有種の多い地点をホットスポットという。そこで、エコトーンが分断されてできたレフュージアに異なる植生の要素である種が共存し、高い種密度をもつ地点を「エコスポット」と呼びたい。この場合、レフュージアには風穴のみならず孤立林、田畑に残る岩山や社寺林、軍事基地に自然が遺された場所などが考えられる。例えば北海道北東部では、遠軽よりさらに北部の神威岬やウエンシリ岳にもそうしたエコスポットが期待できる。今後の調査課題としたい。

おわりに

北海道北東部、遠軽周辺と長野県東部、赤石山脈をめぐる自然環境には共通の危機もある。ヤマ

ヒメワラビを有する遠軽周辺には大型牧場や畑作農業が展開され高速道路建設が進んだこと、赤石山脈（南アルプス）にはリニアモーターカーのトンネル工事計画があり、氷河に匹敵する人為的な植物相破壊の計画が進んでいる。

北海道北東部、遠軽周辺は広大ゆえにいくつかの岩壁は遺されるであろうが、比較的狭い赤石山脈のトンネル工事は緻密で複雑な山脈の破壊につながり、日本や東アジアを代表する植物多様性を失うことになろう。

知床半島が世界遺産に登録されることで自然環境（生命系・生物多様性）を未来に繋げる契約をおこなったように、中部山岳地域もそうした未来への生命系・生物多様性の保証をする必要性があろう。

文献

- 林廣志. 2009. ヤマヒメワラビ: 道内で初の発見. 北方山草 26: 108.
- 小泉秀雄. 1925. 保護すべき千曲山脉の遺存寒地帯: 千曲山脉高地帯の植物地理学的研究. 史蹟名勝天然記念物調査報告 4. pp 49-204. 長野県, 長野.
- 小泉秀雄. 1926. 日本南アルプス (赤石山系) の遺存寒地帯. 史蹟名勝天然記念物調査報告 4. pp 21-194. 長野県, 長野.
- 倉田悟・中池敏之 (編). 1979-1997. 日本のシダ植物図鑑 1-8. 1 (1979): 628 pp, 2 (1981): 648 pp, 3 (1983): 728 pp, 4 (1985): 850 pp, 5 (1987): 816 pp, 6 (1990): 881 pp, 7 (1994): 409 pp, 8 (1997): 473 pp. 東京大学出版会, 東京.

表3. 北海道北東部3地域のシダ植物出現頻度.

	遠軽	網走	知床	総頻度		遠軽	網走	知床	総頻度
オシダ	59	24	72	155	ヒカゲノカズラ			5	5
エゾメシダ	44	18	73	135	ヤマソテツ			5	5
ホソイノデ	33	12	71	116	ニッコウシダ		2	3	5
クサソテツ	42	25	47	114	イワカゲワラビ	4			4
スギナ	32	15	59	106	キタノミヤマシダ	4			4
ミヤマワラビ	26	10	59	95	イヌシダ	3	1		4
シラネワラビ	16	7	72	93	エゾノヒメクラマゴケ	2		2	4
ジュウモンジシダ	27	7	42	76	コケシノブ	2		2	4
ミヤマシケシダ	16	13	44	73	ヒメスギラン	1		3	4
オオメシダ	12	7	37	56	ゼンマイ		1	3	4
クジャクシダ	24	10	13	47	ヒメデング	3			3
ヤマドリゼンマイ	21	8	15	44	ヒモカズラ	3			3
イワデング	22	3	18	43	エゾノヒモカズラ	2		1	3
ワラビ	16	10	14	40	リョウメンシダ	1		2	3
ホソバナライシダ	17	1	14	32	ミゾシダ			3	3
トクサ	12	13	6	31	ミヤマイワデング	2			2
トラノオシダ	15	1	13	29	ヤマヒメワラビ	2			2
ホソバトウゲシバ	6	1	21	28	オクヤマワラビ			2	2
コタニワタリ	12	2	12	26	カラクサイノデ			2	2
イヌガンソク	6	2	18	26	ハクモウイノデ			2	2
シノブカグマ	2		20	22	タカネヒカゲノカズラ			1	2
ヤマイヌワラビ	7	1	12	20	カラクサシダ	1		1	1
イワガネゼンマイ	8	4	5	17	イワトラノオ	1			1
ミヤマベニシダ	4	1	10	15	オクキヌイノデ	1			1
イッポンワラビ	3	5	7	15	(ホソイノデ×サカゲイノデ)				
オクヤマシダ	3		11	14	クモノスシダ	1			1
オシャグジデング	1	2	11	14	サトメシダ	1			1
ヒメシダ	1	5	8	14	アスヒカズラ			1	1
エゾフユノハナワラビ			13	13	オウレンシダ			1	1
ウサギシダ	6		5	11	カラフトメンマ			1	1
ミヤマノキシノブ	5		6	11	コシノサトメシダ			1	1
ヘビノネゴザ			11	11	コスギラン			1	1
エゾデング	8		1	9	ツルデング			1	1
マンネンスギ	3		6	9	ヒメスギラン			1	1
ニオイシダ	5		3	8	ミヤマヘビノネゴザ			1	1
オオバショリマ			8	8	ミヤマメシダ			1	1
サカゲイノデ	7			7	イヌスギナ		1		1
フクロシダ	5		2	7	オオエゾデング		1		1
ナヨシダ	3	1	3	7	タニヘゴ		1		1
ウスゲミヤマシケシダ			7	7	ナツノハナワラビ		1		1
スギカズラ	4		2	6	ヒロハハナヤスリ		1		1
コウヤワラビ	1	2	3	6	ミツデウラボシ		1		1
シシガシラ			5	5					
					種数	55	37	66	84

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: 生活形に着目した植物相の類似性とその変動. 信州大学環境科学年報21: 43-54.

佐藤利幸・阪口寿子・早坂祥彦, 2000. 隔離分布するカラフトメンマをとりまくシダフロラの定量比較: 遺存分布する寒地植物周辺のスケーリング解析. 信州大学環境科学年報22: 1-12.

- 佐藤利幸・内田暁友・梅沢俊・甲山隆司・児玉裕二・原登志彦. 2004. 北海道寒冷地(北・東部)のシダ植物: 分布と多様性. 103 pp. 北海道大学低温科学研究所・信州大学理学部(一部は1997-2004年度共同研究成果報告)・一部自費出版, 松本.
- 高橋英樹. 1991. 日本産イチャ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: 23-40.
- 堤久. 2007. 長野県産シダ植物の分布図集. 長野県植物研究会誌 40: 117-136.