

信州中央部の標高に応じたオシダ属の種・個体・葉脈・細胞密度の分布

—生物レベル(種・個・細胞配置)を紡ぐスケーリング試案—

中西由佳¹・増沢武弘²・福原 隆¹・佐藤利幸³

(¹信州大学大学院・²静岡大学理学部・³信州大学理学部)

Altitudinal differences in the species, individual, leaf-vein and cell density of *Dryopteris* ferns in the central Shinshu —scaling for patterns in biological levels (species-individual-cell density)—

Yuka Nakanishi¹, Takehiro Masuzawa², Takashi Fukuhara¹ and Toshiyuki Sato³

¹Graduate School of Shinshu University, Matsumoto, 390-8621

²Faculty of Science, Shizuoka University, Shizuoka,

³Faculty of Science, Shinshu University, Matsumoto, 390-8621

キーワード: 羽片脈密度、オシダ、オシダ属、シダ植物、出現頻度、種密度、信州中央部、長野県、標高分布、表皮細胞、松本盆地、ミヤマクマワラビ、葉身長。

はじめに

長野県には維管束植物が約 3000 種、そのうちシダ植物が約 250 種および 50 変種・雑種が報告されている(長野県植物誌編集委員会、2000:大塚、1987)。これらは日本全域の植物相のほぼ 40%に相当する。この多様な植物相は 200mから 3200mの標高差をもつ山岳環境の複雑性が、暖温帯から冷温帯、亜寒帯から寒帯要素の植物群の共存を可能にしていると予想される。こうした一般的な予想はされているものの、具体的にいかなるスケールの環境複雑性がどのような生物レベルに係わって植物多様性を支えているかの検証はごく少ない。一般的には高度増加にともなって、植物生育環境や生育期間が減少し、植物種数が減少すると言われる。しかし最近の調査では、山岳の中間的標高(雲霧帯)で最もシダ植物相が多いとの報告も知られる(Parris et al., 1992; Sato et al., 1989)。さらに、シダ植物のホットスポット(ファーンポイント)と言えるいくつかの谷も紹介されている(大塚、1987)。このようにシダ植物をはじめ多くの植物群で、標本をともなった資料が蓄積されていることは、長野県が日本の中でも秀でて自然情報が蓄積された地域と言える。

一方で、こうしたシダ植物相の定性的な分類地理学的な情報は蓄積されたが、標高増加に伴う種数変化・個体群密度、植物形態など、いくつかの生物レベルを超えた比較研究はまだ知られていない。まずマクロな視点から、シダ植物の地域分布パターンと環境要因との対応やシダ植物相やシダ植生の変化を解明するためには、普通に見られるシダ植物の出現頻度や種の組み合わせを知る必要がある。そこで本研究で

は、定性的なシダの垂直分布の範囲に加えて、標高別に個別種がどんな頻度で存在するかの調査を行った。つづいて、ミクロの生物レベルでの環境要因への応答を探るステップとして、高度別の環境傾度を想定して、日本で 85 種群(61 種、24 雑種・変種)へと種分化をつづけるオシダ属(田川、1959; 光田、1986; 岩槻、1992)に着目して、葉形態・脈密度・細胞サイズを測定したい。

こうした異なる生物レベルの環境応答の異同性は、複雑な生態系を理解するために重要と言われつつも(Ehleringer and Field, 1993; Van Gardingen et al., 1997)、ある系統群について生物レベルを超えて定量解析に挑戦した例はごく少ない(Sato and Takahashi, 1996; Kunin, 1998)。ここではオシダ属と高度別環境に着目して、地域分布(マクロ)から葉組織・細胞サイズ(ミクロ)への異なる生物レベルの密度パターンの定量比較を紹介したい。

方法

1996 年から 2002 年にかけて、長野県中央部の松本盆地を中心に長野県全域で 832 地点のシダ植物の種数を調査した(図 1)。調査地点は松本盆地周辺に偏っており、まだまだ長野県全域の特性は導くことができず、中間報告にとどまる。調査地点の選定は 5 万分の 1 の地勢図を 64 分割(8 X 8)し、各メッシュのどこかの地点でできるだけ多くのシダ植物を記録できるように心がけた。その 1 地点の調査範囲はおおよそ 100 m x 100 mあるいは 20 m x 500 mなど、約 1 ヘクタールの広さであり、地点あたりで確認できた種

数を種密度とした。複数回調査できた場合、水平分布(図1)に示した値は最大値を示した。確認できたシダ植物の葉一枚は、証拠標本として保存した。総数は約1万点である。またいくつかの山岳における標高別のシダ植物密度は標高差50mおきに観察記録を行った(125地点)。これは国立公園や保護地区でもあり、観察記録のみである。

これらの資料をもとに、オシダ属をとりあげて標高別に個別種の確認度数(頻度)を算出した(表1)。証拠標本を伴った地点に関して、シダ植物種密度の標高別分布を図示した(図2)。さらに高い出現頻度を示した4種(オシダ・ミヤマクマワラビ・クマワラビ・オクマワラビ)について標高別の度数分布を示した(図3)。

標高別にいくつかのオシダおよびミヤマクマワラビの葉の乾燥標本を測定し、葉身の長さ(BLサイズ)および羽軸分岐数(NVP)を測定した。このNVP(羽軸分岐数)は葉の中軸分岐数(NV)の応用である。NVパラメータはいくつかのシダ植物において葉や個体(孢子体)の発達段階を定量化しうることで知られている(Sato, 1985a; Tsuyuzaki, 2000)。また近縁種の発達経路(プログラム)の数量化にも応用された(Sato, 1985b)。さらに、羽片の脈密度(SNPV)とは単位長さあたりにいくつの葉脈分岐がなされているかの情報である。このパラメータはSNV(NV/長さ)と呼ばれ、これは単位面積あたりの葉脈長に相当することがジュウモンジシダで示されている(佐藤, 1987)。最大長さ羽片(MPL)を羽軸分岐数(NVP)で割った値を脈密度(SNV: 1/cm)と見なした(佐藤, 1987; Sato and Koner, 1990)(図4左)。

さらに生物レベルを組織段階まで詳しく見るために、最下羽片の一部の切片を作成し、表皮細胞の断面積(μm^2)を、乗鞍岳1030mと1945mの2地点の3個体の羽片サンプルから各3切片、地点で9サンプルを測定解析した。葉身基部の小羽片をパラフィン包埋により、葉脈に垂直になるよう10 μm の厚さで切片を作成した。切片中央部の維管束を除く200 μm の区画内を測定部位とし、そこに位置する表皮細胞の断面積をNIHimageにより測定した(図4右)。

結果

図1に示すように、水平的な調査範囲は松本盆地周辺に偏っている。700m~1000mにかけての調査地点が最も多い。長野県全域の調査には少なくともあと4年が必要である。さて、これまで蓄積された調査地点におけるシダ植物種数(約1ヘクタールの種密度)

を標高別に示したのが図2である。700m~1000mにかけての調査地点が最も多い。そのうちオシダ属26種群を抜き出し、標高別にまとめたのが表1である。それをもとに出現頻度の高かったオシダ属4種における標高別の度数分布を示したのが図3である。

表1にオシダ属21種と推定雑種5種の標高別の出現(観察)頻度をまとめた。高い積算頻度はオシダ(461地点)>オクマワラビ(149)>クマワラビ(147)>ミヤマクマワラビ(131)>の順で確認された。ひき続きシラネワラビ(68)>ミヤマイタチシダ(52)>ミサキカゲマ(40)>ミヤマベニシダ(33)>イワイタチシダ(29)>ベニシダ(24)>カラフトメンマ(23)>ヤマイタチシダ(18)と多い。それ以外の種類(雑種)は一桁の出現頻度であり、ごくまれな種類といえる。幅広い標高に生育する種類はシラネワラビ(400~2700m)>オシダ(400~2200m)>ミヤマクマワラビ(600~1800m)>ミヤマイタチシダ(600~1600m)である。

測定したオシダおよびミヤマクマワラビの葉身のサイズには標高に応じた偏りはほとんどない。これは標高が増加しても個体群がいろんなサイズの個体から構成されていることを示す(図5)。

一方、オシダの最大羽片の脈密度は500mから1000mは高度増加に応じてやや増加し、1300m以上ではやや低下する傾向(1200m付近で最大?)がある。全体ではミヤマクマワラビはオシダより高い脈密度をもつが、1200mあたりで最大となる傾向は類似している。異なる標高でも葉身の長さ(BL)のばらつきが同じ傾向であるから、1000m~1200mあたりでの高い脈密度は異なる成長段階を通じてのオシダの一般的な傾向といえる(図6)。

サンプルは多くはないが、乗鞍岳におけるオシダ最下羽片の表皮細胞のサイズ分布をみると、分布上限(1945m)では、細胞サイズに大きければつきが見られ、平均細胞断面積もやや大きいことが示された。

議論

長野県中央部におけるオシダ属は、26種群のうち4種(オシダ・ミヤマクマワラビ・オクマワラビ・クマワラビ)が普通種といえる。カラフトメンマは1600~2300m、イワカゲワラビは1300~1600mの限られた高地に分布する。その他の多くは400~1000mの低地にややまれに分布する種群といえる。シラネワラビ・カラフトメンマ・イワカゲワラビは典型的な夏緑性の葉の植物季節型をもち、亜寒帯の代表種と言える(佐藤・酒井, 1980)。半常緑性型と言えるオシダ・ミヤマイタチシダ

は冷温帯・温帯の代表種と言えよう(倉田・中池、1985)。オシダ属の出現頻度に限ると、オシダは北海道全域で75%であり(佐藤、1999)、ここで示した長野県での頻度は48%である。このことは中部地方におけるオシダは、既報告のメシダ属・ヘビノネゴザ(福原ら、2000)と同様に、幅広い標高分布と高い出現頻度を示し、冷温帯における高い優占能力を語る。最近、半常緑性であるオシダの越冬葉の窒素(N)動態の研究が始まった。まだ半常緑性の越冬葉のN動態と機能は定かではないが、越冬葉の高いNが確認され(Tani and Kudo, 2003)、オシダの冷温帯での優占能力との関連が示唆される。長野県において、オシダに次いで高い頻度をもつ種(クマワラビとオクマワラビ)は北海道には殆どない。イワカゲワラビやカラフトメンマを遺存分布させる北海道中部山地(旭川周辺)および岩手県岩泉と長野県中央部(松本周辺)のシダ植物相の類似度は40%であり、他の樹木や草本種(20%)に比べるとかなり高い(阪口・佐藤、1999; 佐藤ら、2000)。ここで取上げたオシダ属に限ると、北海道との共通種は8種(30%)にとどまる。これらからオシダ属は日本では北海道より本州により種分化の根拠地があると予想される。ちなみに日本全体ではオシダ属は85種群が記録されている(岩槻、1992)。

標高ごとにランダムに抽出したオシダの乾燥標本の葉身長には様々なサイズが確認された(図5)。このことは高い標高でもオシダの生活環が順調に繰り返されていることを示唆する(Sato, 1989)。すなわちオシダは500mから2000m、ミヤマクマワラビは500mから1500mの標高のどこでも正常な生活環が維持されていると考えやすい。この点においてオシダは、コモチシダやヘビノネゴザのように生育場所に応じた生活史(繁殖特性)や葉形態の可塑性が少ないと予想される(広瀬ら、1998; Fukujara et al., in prep.)。

一方で羽片の脈密度(NV/羽片長:1/cm)は全体としては高度に応じてやや低下する傾向を示し、1000m付近で最大の脈密度がありそうである(図6)。ちなみにミヤマクマワラビでは1200m付近に最大値が示された。標高分布の中央部すなわち分布中心で脈密度が高いことは何を意味するのであろうか? 脈密度が高いことは葉の構造が強くなること、通導組織が充実することになる。すなわち高い代謝生理活動を可能にする構造をもつと予想される。これはかつて日本列島におけるジュウモンジシダとタイワンジュウモンジシダでの緯度増加に応じた脈密度の直線的な低下とは必ずしも一致しない(佐藤、1987)。このことは、シ

ダ植物においても近縁種を含めた環境傾度に沿った形態的クラインと、種内の分布中心と分布縁部の生活様式にかかわる形態的クラインは慎重に精査すべき内容であることを教えている。ヨーロッパのダイコンソウ属における高度別形態特性のクラインが種内と属内で異なっていたことに関連する(Sato and Korner, 1990)。種内の分布中心における脈密度のより詳細な検討が待たれる。もしこの事実が確認されたならば、分布限界がなぜ定まるかを形態および代謝生理学的に解決できる糸口を与えるであろう。

オシダ表皮細胞サイズが、分布上限(1945m)付近でより不ぞろいでやや大きいことも、葉組織を充実させるうえでの組織形態的な制限を反映したものかも知れない(中西・佐藤、2003 印刷中)。細胞から組織、器官から個体、個体群から種などの異なる生物レベルの空間配置をスケール解析することが、ある環境におけるシダ植物の生活史と広がりのパターン(相関)記載からプロセス(因果関係)研究への出発点となろう。

文献

- Ehleringer, J. R. and Field, C. B. 1993 Scaling physiological processes: Leaf to Globe. Academic Press, Ins. San Diego, 388pp.
- Fukuhara, T., Nakaïke, T. and Sato, T. A trajectory of leaf-shape and leaf-size of *Athyrium yokoscense* Kodama and the related species during sporophyte development. (in prep.)
- 福原 隆・山本雅道・佐藤利幸 2000 温帯性メシダ属2種(ヘビノネゴザとイヌワラビ)の頻度と共存率—日本列島から松本周辺へのスケール解析—. 信州大学環境科学年報 22:13-23.
- 広瀬光子・沖津 進・百原 新 1998 コモチシダの繁殖様式に及ぼす葉のサイズ及び根茎重量の影響. 植物地理・分類研究 46: 57-63.
- 岩槻邦男(編) 1992 日本の野生植物 シダ. 平凡社、東京、311pp.
- 倉田 悟・中池敏之(編) 1985 日本のシダ植物図鑑 4. 東京大学出版会、東京、850pp.
- Kunin, W. E. 1998 Extrapolating species abundance across spatial scales. Science, 281: 1513-1515.
- 光田重幸 1986 検索入門したの図鑑. 保育社、大阪、223pp.
- 長野県植物誌編集委員会(清水建美 監修) 2000 長野県植物誌. 信濃毎日新聞社、長野、1735pp.

- 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、157pp.
- Parris, B. S., Beaman, R. S. and Beaman, J. H. 1992 The plants of mount Kinabalu; Ferns and fern allies. Royal Botanic Garden, Kew, 165pp.
- 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.
- Sato, T. 1985a Quantitative expression of fern leaf development and fertility in *Polystichum tripterum* (Aspidiaceae). Plant Syst. Evol. 150: 191-200.
- Sato, T. 1985b Comparative life history of *Dryopteris amurensis* and *Dryopteris austriaca* during sporophyte development in northern Japan. Jpn. J. Ecol. 35: 425-432.
- 佐藤利幸 1987. ジュウモンジシダの葉形質に見られる地理的クラインと安定性—個体発生に伴う脈理と葉形—. 植物分類地理 38: 359-379.
- Sato, T. 1989 A quantitative estimation of sequential foliage development and fertility in *Dryopteris crassirhizoma*. Bot. Mag. Tokyo 102: 445-455.
- 佐藤利幸 1999 シダ植物からみた北海道 北方山草 16: 39-51.
- Sato, T., Grabherr, G., and Washio, K. 1989 Quantitative comparison of fern-leaf development and fertility with respect to altitude in the Tirol, Central European Alps, Austria. J. Biogeogr. 16: 449-455.
- Sato, T. and Korner, Ch. 1990 Altitudinal variation of leaf venation in four species of *Geum* in the Austrian Alps. Flora 184: 137-149.
- 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アの定量解析—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・酒井 昭 1980 北海道のシダ植物の葉の生物季節. 日本生態学会誌 30: 369-375.
- 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.
- 田川基二 1959 原色日本羊歯植物図鑑. 保育社、大阪、270pp.
- Tani, T. and Kudo, G. 2003 Strage ability of overwintering leaves and rhizomes in a semi-evergreen fern, *Dryopteris crassirhizoma* (Dryopteridaceae). Ecological Research 18: 15-24.
- Tsuyuzaki, S. 2000. Characteristics of "Number of Veins" to estimate leaf maturity in *Pteris mutilata* (Pteridaceae). Plant Res. 113: 415-418.
- Van Gardingen, P.R., Foody, G. M. and Curran (eds.) 1997 Scaling up. Society for experimental Biology Seminar Series 63. Cambridge University Press, 386pp.

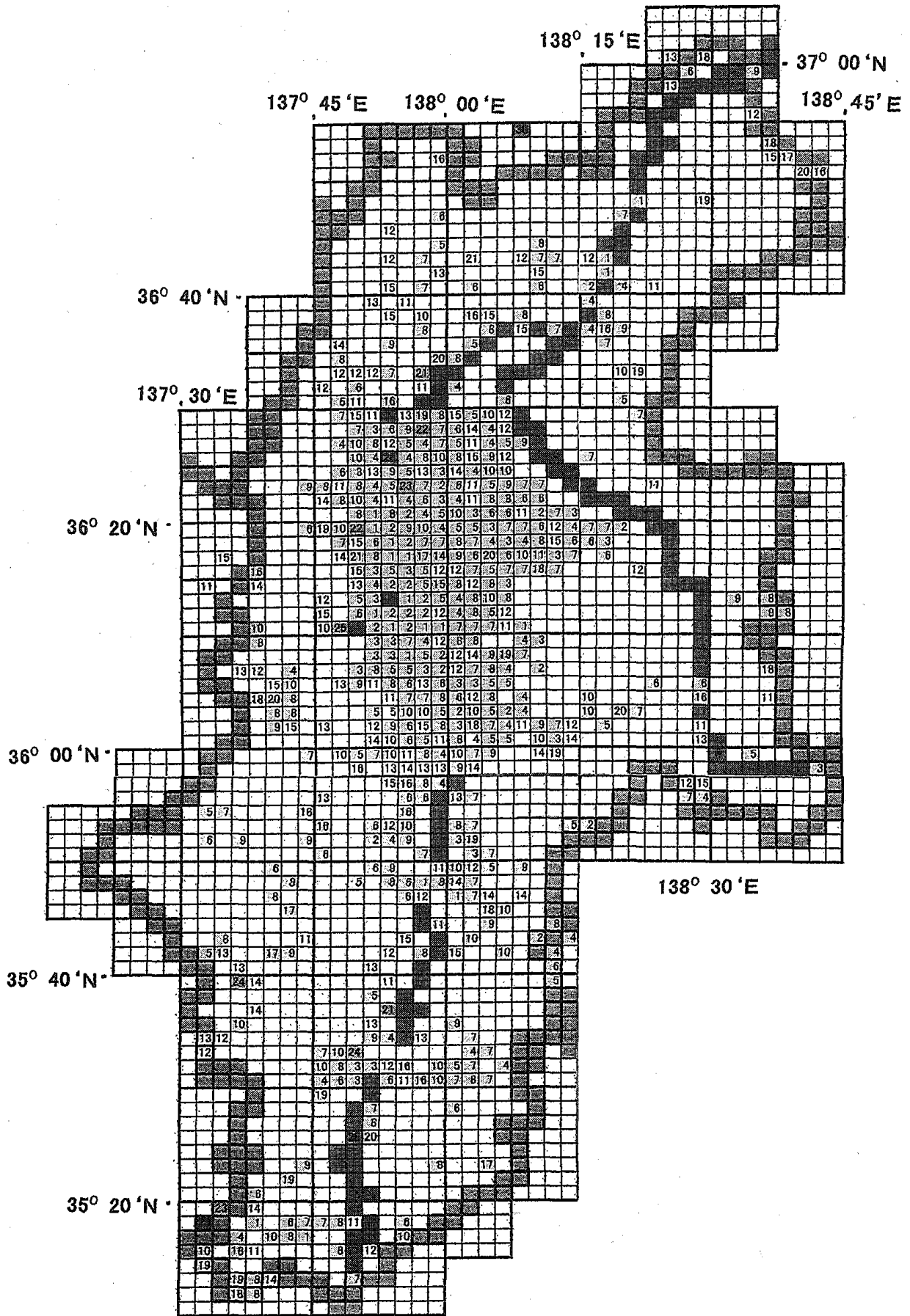


図 1. 長野県における水平的なシダ植物の種密度分布(1996~2002:佐藤による)

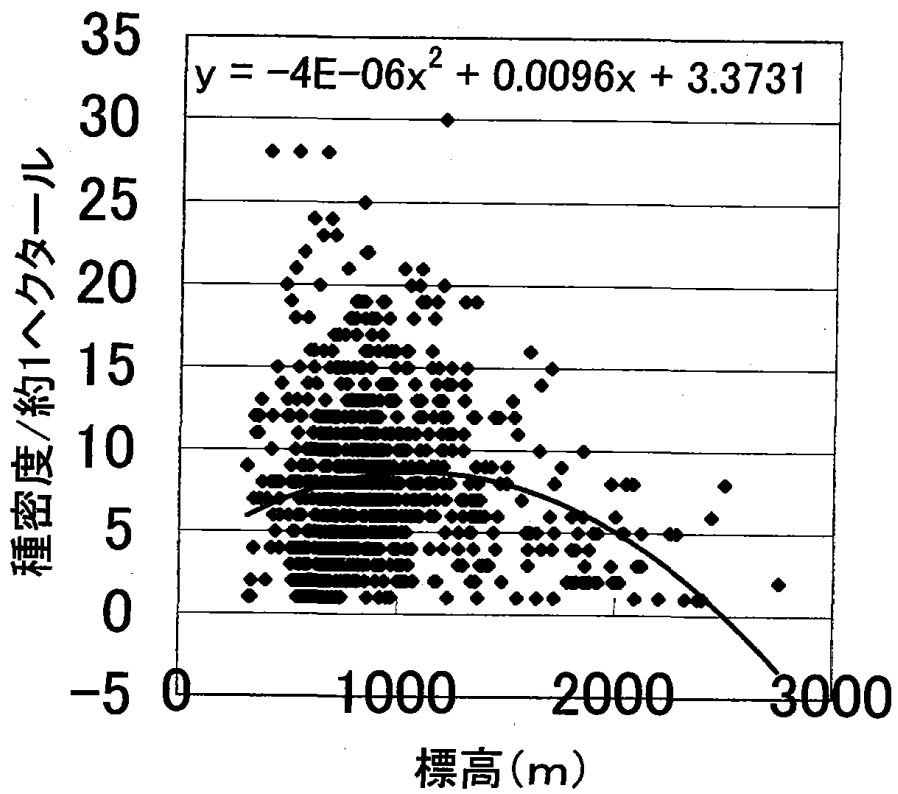


図 2. 長野県の標高に応じたシダ植物の種密度分布(1996~2002:佐藤による)

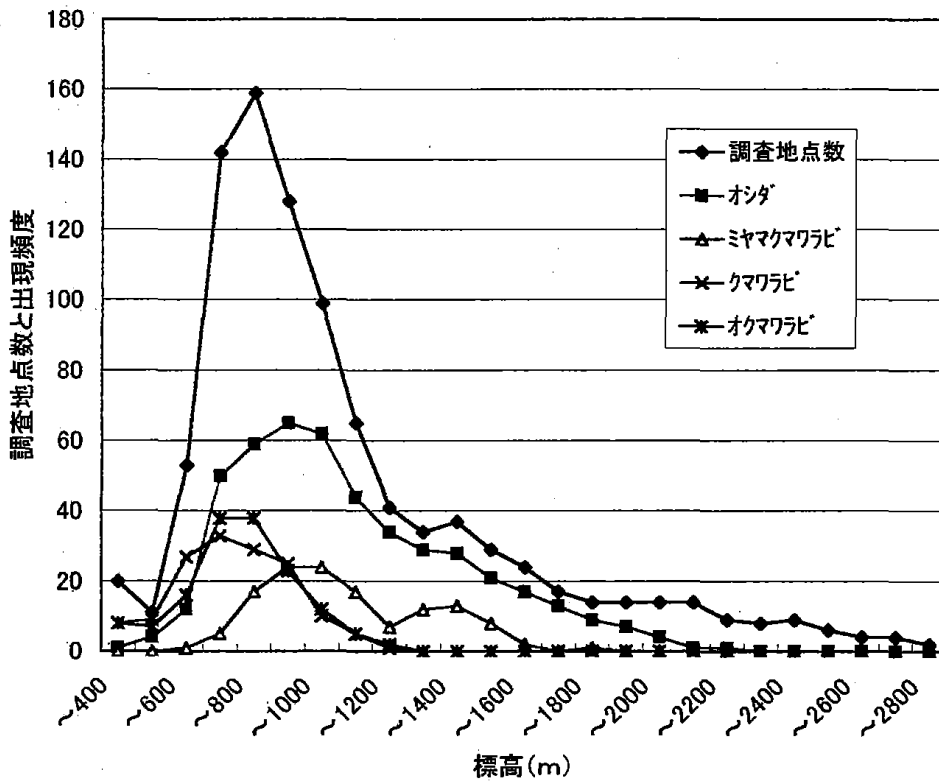


図 3. 標高に応じた調査地点数および高頻度オシダ属 4 種の出現頻度

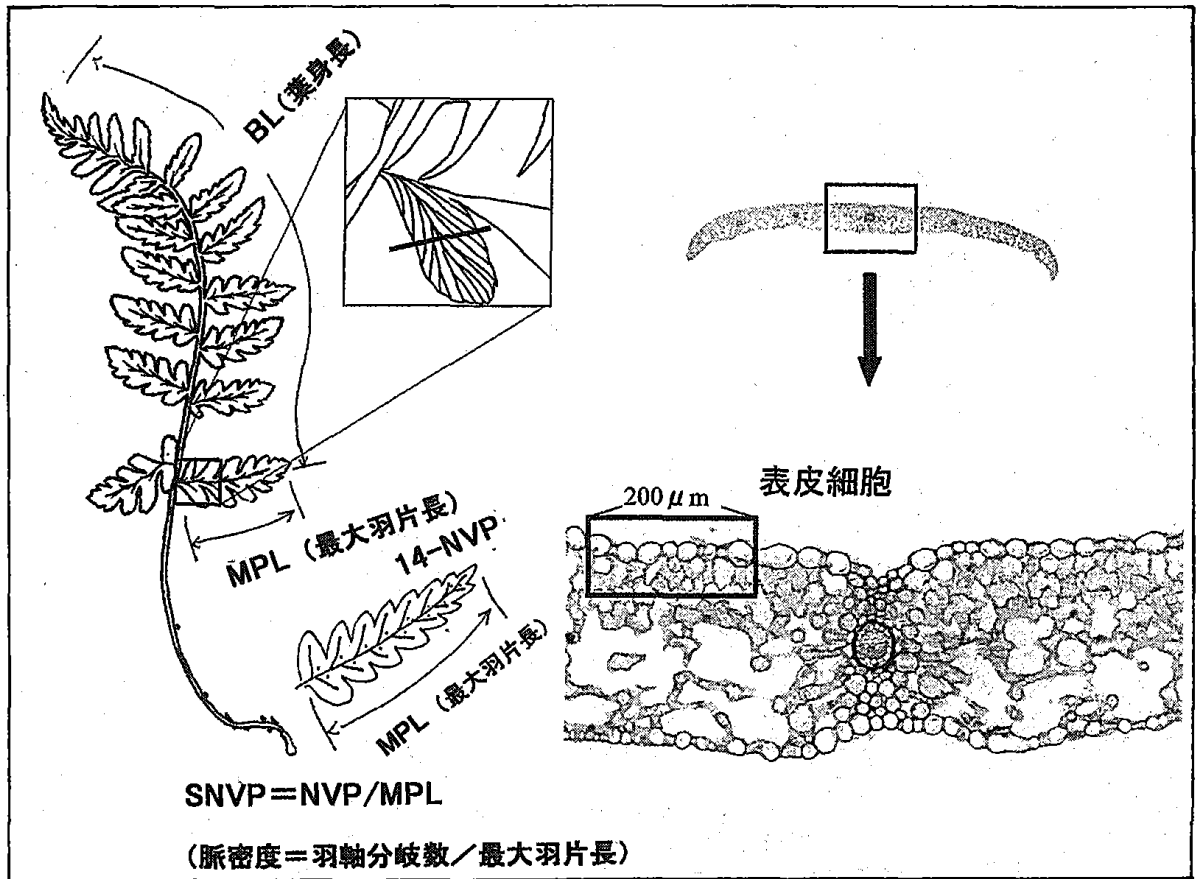


図4. 葉身長および脈・組織・細胞密度の測定部位

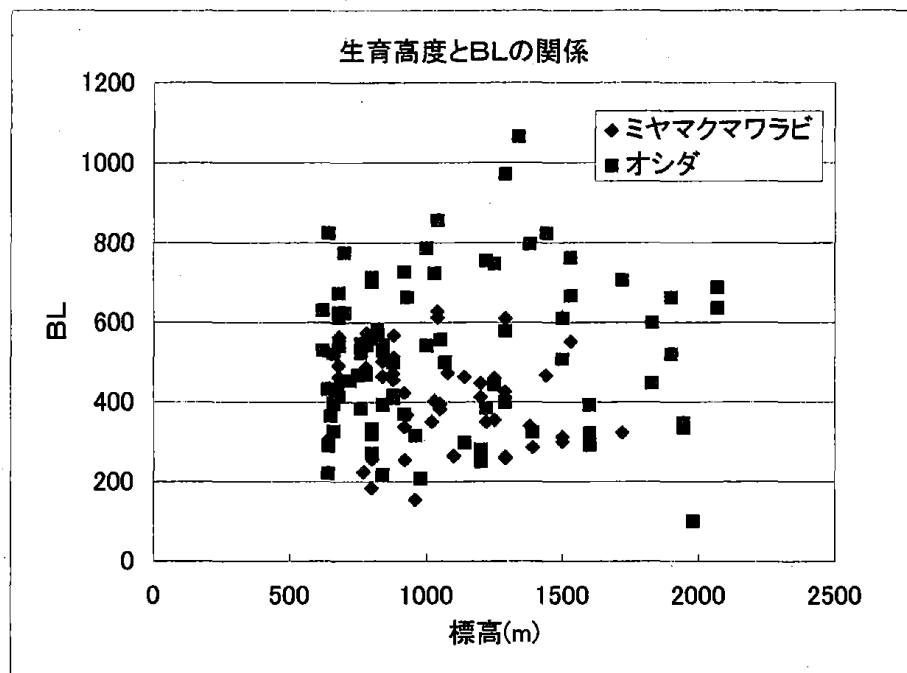


図5. 標高別の葉組織比較に用いたオシダとミヤマクマワラビの葉身長(BL)

生育高度とSNVPの関係

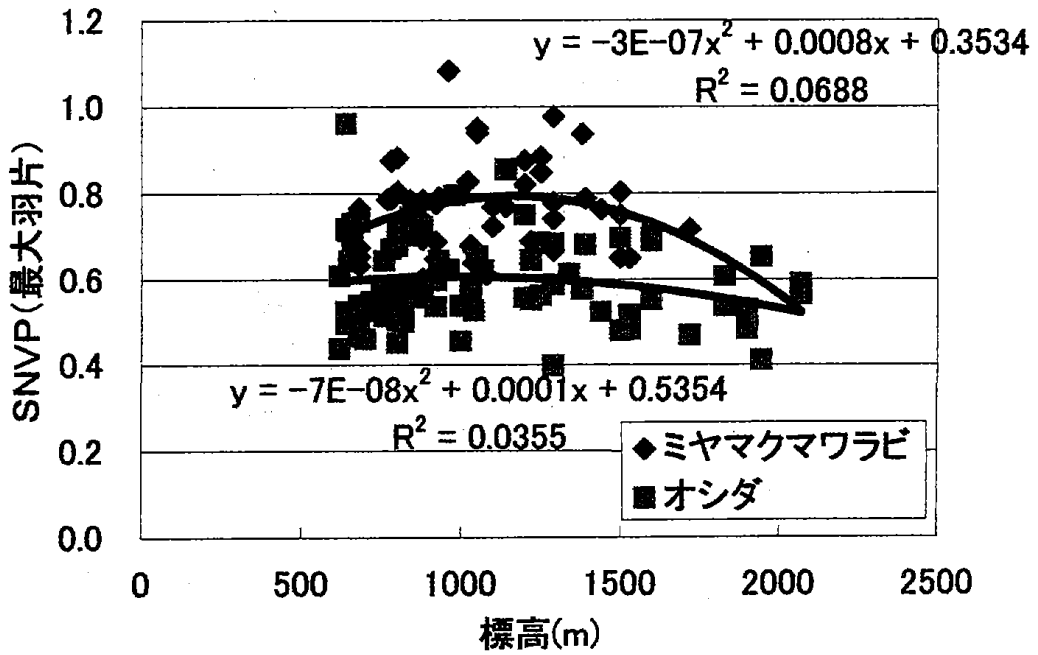


図 6. オシダとミヤマクマワラビにおける羽片葉脈密度の標高別分布

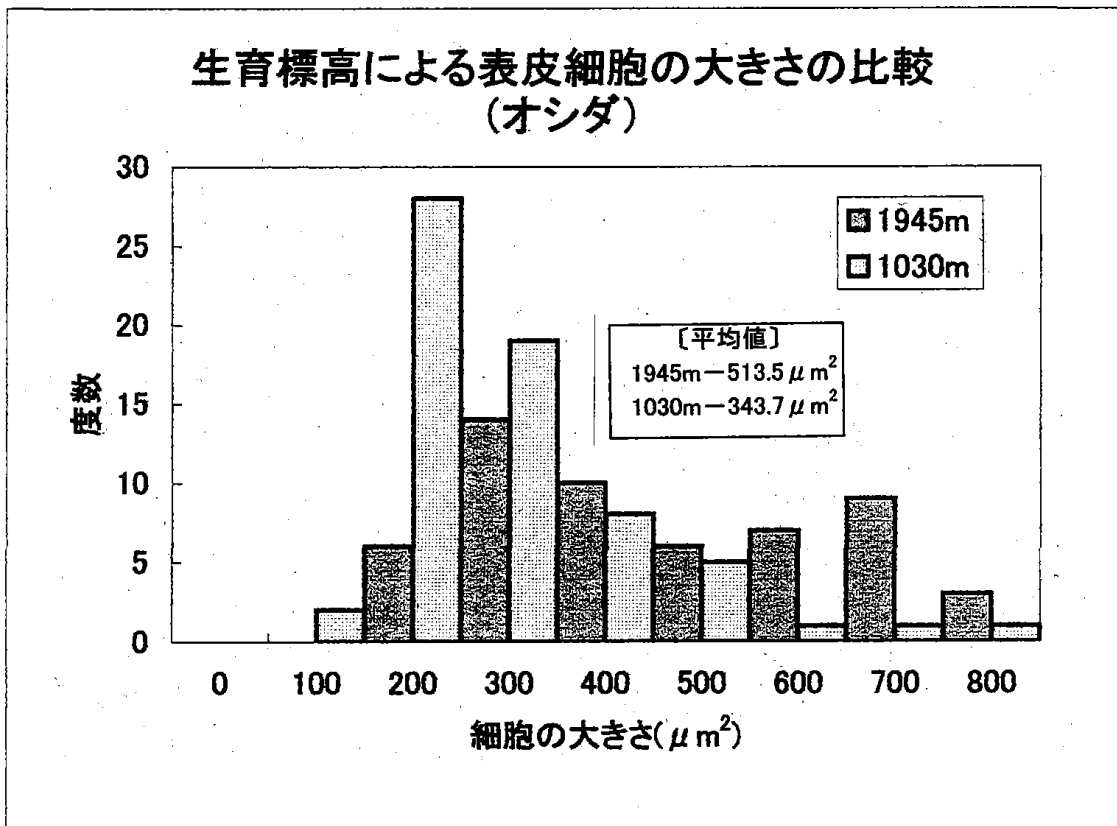


図 7. オシダにおける標高別の表皮細胞サイズの頻度分布

表1. 長野県における標高に応じたオシダ属の出現頻度(標高別記録から)

標高(m)	~400	~500	~600	~700	~800	~900	~1000	~1100	~1200	~1300	~1400	~1500	~1600
調査地点数	20	11	53	140(2)	157(2)	125(3)	95(4)	61(4)	36(5)	29(5)	24(13)	13(16)	12(12)
(オシダ属あり)	13	9	27	82(2)	102(2)	89(2)	71(4)	55(4)	32(5)	28(5)	20(12)	8(14)	10(11)
番号(オシダ属なし)	7	2	26	58	55	36(1)	24	6	4	1	4(1)	5(2)	2(1)
1 シラネワラビ	0	0	0	1	1	0	0	1	1	4	2(4)	1(2)	0(1)
2 カラフトマンマ	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2
3 オシダ	1	4	12	48(2)	57(2)	63(2)	58(4)	40(4)	29(5)	24(5)	16(12)	8(13)	8(9)
4 ミヤマイタチシダ	0	0	2	5	8	3	10	6	2	3(1)	1(4)	0(4)	0(2)
5 ミヤマクマワラビ	0	0	1	5	17	24	24	17	7	9(3)	7(6)	2(6)	1(1)
6 イワカゲワラビ	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1(1)	0(2)	0(1)	1(1)
7 ミヤマヘニシダ	0	1	0	0	3	5	3	4	7	2	1(1)	1(3)	1(1)
8 ミサキカグマ	2	1	6	10(1)	7(1)	5	1	1	0(1)	0(1)	0(1)	0(1)	0(1)
9 タニヘゴ	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0
10 イワイタチシダ	1	0	3	1	3	6	3	6	3	3	0	0	0
11 オオクシヤクシダ	0	1	0	3	0	0	0	0	1	0	0	0	0
12 クマワラビ	8	9	27	32(1)	29	23(2)	10	5	1	0	0	0	0
13 オクマワラビ	8	7	16	36(2)	38	21(2)	12	5	2	0	0	0	0
14 イワ・ヤマイタチシダX	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0
15 オシダ・ミヤマクマワラビ	0	0	1	0	0	3	0	1	0	0	0	0	0
16 アイノクマワラビX	0	1	3	1	3	0	1	0	0	0	0	0	0
17 ヤマイタチシダ	5	1	3	1	5	1	2	0	0	0	0	0	0
18 ヘニシダ	5	1	5	4	4	2	2	0	0	0	1	0	0
19 オシダ・クマワラビX	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0
20 トウゴクシダ	0	0	0	2	1	0	0	0	0	0	0	0	0
21 オオヘニシダ	0	0	0	3	1	0	0	0	0	0	0	0	0
22 オシダ・オクマワラビX	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0
23 ヒメイタチシダ	1	1	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
24 サイコクヘニシダ	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
25 サクライカグマ	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
26 オオイタチシダ	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0

標高(m)	~1700	~1800	~1900	~2000	~2100	~2200	~2300	~2400	~2500	~2600	~2700	~2800	集計
調査地点数	8(9)	9(5)	11(3)	9(5)	8(8)	3(6)	2(6)	3(6)	2(4)	0(4)	0(4)	1(1)	832(127)
(オシダ属あり)	7(6)	6(5)	5(3)	3(5)	4(6)	2(6)	1(4)	0(2)	1(2)	0(2)	0(2)	0	575(104)
番号(オシダ属なし)	1(3)	3	6	6	4(2)	1	1(2)	3(4)	1(2)	0(2)	0(2)	1(1)	257(23)
1 シラネワラビ	3(6)	2(4)	2(3)	2(4)	3(3)	1(5)	1(2)	0(2)	1(2)	0(2)	0(2)	0	26(42)
2 カラフトマンマ	3(1)	3(2)	1	0(3)	1(4)	0(1)	0(2)	0	0	0	0	0	10(13)
3 オシダ	7(6)	4(5)	5(2)	3(1)	1	1	0	0	0	0	0	0	389(72)
4 ミヤマイタチシダ	0	0	0(1)	0	0	0	0	0	0	0	0	0	40(12)
5 ミヤマクマワラビ	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	15(16)
6 イワカゲワラビ	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2(5)
7 ミヤマヘニシダ	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	28(5)
8 ミサキカグマ	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	33(7)
9 タニヘゴ	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
10 イワイタチシダ	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	29
11 オオクシヤクシダ	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	5
12 クマワラビ	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	144(3)
13 オクマワラビ	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	145(4)
14 イワ・ヤマイタチシダX	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
15 オシダ・ミヤマクマワラビ	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	5
16 アイノクマワラビX	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	9
17 ヤマイタチシダ	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	18
18 ヘニシダ	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	24
19 オシダ・クマワラビX	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2
20 トウゴクシダ	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3
21 オオヘニシダ	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	4
22 オシダ・オクマワラビX	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2
23 ヒメイタチシダ	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	4
24 サイコクヘニシダ	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2
25 サクライカグマ	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2
26 オオイタチシダ	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2