

信州大学審査学位論文

標高に沿った維管束植物の多様性と生活史

2014年9月

信州大学大学院総合工学系研究科

山岳地域環境科学専攻

田中崇行

目次

本研究の序論概要	3
第1章：序論	
1.1 緯度傾度に沿った種多様性	5
1.2 標高傾度に沿った種多様性	6
1.3 標高に沿った種多様性パターン形成の理解に必要なメタ解析と比較解析	8
1.4 生物多様性ホットスポットの日本における標高に沿った種多様性研究	10
第2章：標高に沿ったシダ植物と種子植物の種多様性パターンの系統間比較	
2.1 摘要	15
2.2 序論	16
2.3 方法	20
2.4 結果	24
2.5 考察	27
2.6 図表	35
第3章：シダ植物における標高に沿った種多様性パターンのメタ解析と山岳間比較	
3.1 摘要	45
3.2 序論	46
3.3 方法	48
3.4 結果	50
3.5 考察	52
3.6 図表	58

第4章：シダ植物の種多様性パターンの生活史形質間比較と無配生殖種の多様化	
4.1 摘要	64
4.2 序論	65
4.3 方法	69
4.4 結果	75
4.5 考察	77
4.6 図表	84
第5章：総合考察	
5.1 本研究で明らかにした点	90
5.2 標高に沿ったシダ植物と種子植物の種多様性パターン	92
5.3 標高に沿った温帯と熱帯のシダ植物の種多様性パターン	94
5.4 標高に沿ったシダ植物の無配生殖の生態学的知見と進化の歴史的背景	95
5.5 展望	97
本研究のまとめ	100
謝辞	101
引用文献	102

本研究の序論概要

1. 1990年代以降、生物多様性がどのように形成されるかを明らかにするために、
標高に沿った種多様性研究がこれまで行われてきた。

2. 2000年代では、蓄積した情報を基にして、標高に沿った種多様性のメタ解析が行われ、①扱う系統群ごと出現する種多様性パターンの頻度の違い、②調査された地域で種多様性パターンの違いが明らかにされた。しかし、これらの違いが生じる原因はわかっていない。

3. ①は系統ごと持つ特徴や系統内では形質の違いが種多様性パターンに反映されることが予想されているがこうした検証は少ない。

3-1. 直接的な比較検証は少ないが、種子植物に比べ、シダ植物の種多様性は気候的要因に影響を受けやすいことが考えられている。この系統的な特徴の違いが種多様性パターンに与える影響を明らかにする。

→第2章：種子植物とシダ植物の系統間比較

3-2. 種子植物では繁殖様式（有性生殖 vs 無性生殖）が異なると分布パターンが異なることが知られている。シダ植物では種子植物よりも無性生殖の割合が高く進化的に重要な役割を担っていると考えられるが、検証した例は少ない。この繁殖様式という生活史形質の種多様性パターンに対する影響を明らかにする。

→第4章：シダ植物の生活史形質間比較

4. ②は気候帯や山岳域が持つ特徴が反映されていることが予想されている。特に熱帯と温帯では標高傾度が持つ環境幅が異なる。この気候帯の違いが種多様性パターンに対する影響を明らかにする。

→第3章：シダ植物のメタ解析と山岳間比較

第 1 章

序論

1.1 緯度傾度に沿った種多様性

地球上には現在分類されている生物で 120 万種、推定 870 万種の生物が生息していると予想されている (Mora *et al.*, 2011)。それらの生物は地球上に均等に生息しているわけではなく、地域ごと種数の偏りが生じている (Chase & Leibold, 2002)。1800 年代 Humboldt (1806) や Darwin (1859) は低緯度ほど種数が多く、高緯度ほど種数が少ないことを記した。その後、数多くの研究者たちが、地球を緯度という一つの環境傾度としてとらえ、様々な分類群において種数と緯度の関係を記し、Humboldt や Darwin らの結果の確からしさを示した (Pianka, 1966; Rohde, 1992)。しかしながら、今なおなぜ生物多様性に偏りが生まれるのか、つまり生物多様性を創出するメカニズムに関して答えは出ていない (Pennisi, 2005; Condamine *et al.*, 2012)。これまでの全球スケールにおける研究において、生物多様性と気温や降水量に代表される気候的要因 (Kreft & Jetz, 2007; Kreft *et al.*, 2010; Qian *et al.*, 2012)、面積 (Rosenzweig, 1995) や Mid-domain Effect (Colwell & Lees, 2000; Colwell *et al.*, 2004) の空間的制約、さらに環境異質性 (Qian & Ricklefs, 2000; Stein *et al.*, 2014) や系統的ニッチ保守性や環境フィルタリング効果 (Ricklefs, 2006; Wiens *et al.*, 2011; Condamine *et al.*, 2012) という進化・生態的プロセスに着目された仮説や、高緯度ほど過去の環境変動の影響を強く受けており種多様性が低いという歴史的

気候安定性仮説 (Gaston & Blackburn, 2008) といった歴史的要因に関する仮説が提案されている。しかし、全球規模では扱う環境傾度がたった 2 つの緯度傾度 (北半球と南半球) しかなく、全球規模というスケールの大きさによる繰り返し検証や調査の困難さのため、緯度傾度での生物多様性研究は非常に挑戦的であるとともに、緯度傾度に沿った関係する要因が互いに高い関係性を持つため、上記の仮説検証を難しくさせている (Sanders & Rahbek, 2012)。

1.2 標高傾度に沿った種多様性

1990 年代以降、世界中の山岳域において、標高という環境傾度を用いて生物多様性の創出メカニズムを解明しようという試みが盛んに行われてきた。前述したように、緯度傾度という環境傾度は地球で最もスケールの大きな環境傾度のため、調査の労力が大きく、複数調査することも難しい (Sanders & Rahbek, 2012)。一方で標高傾度は (1) 狭いスケールにおいて緯度傾度と同様の環境変化を観察できる、(2) 山岳域は世界に多くあるため、複数の調査が可能であるというメリットを持っている (Lomolino, 2001; McCain, 2007a; Sanders & Rahbek, 2012)。例えば、気温に関して、気温 1°C の変化を追うためには水平方向 (緯度) にして約 145 km 移動しなくてはならないが、垂直方法 (標高) では 167 m 登れば、その変化を観察することができる (Jump *et al.*, 2009)。特

に、Rahbek (1995) がそれまで行われた標高に沿った生物多様性の研究をまとめた総説を公表して以降、世界中で標高傾度の有用性と重要性が認識され、多くの研究が進められている (Lomolino, 2001; Grytnes & McCain, 2007)。しかし、標高傾度と種数を扱った多くの研究が行われてきた一方で、パターンの原因つまり生物多様性や種構成を創出する要因やメカニズムに関する理解はまだ乏しく、主要因の理解も明確ではない (Machac *et al.*, 2011)。

単一の標高に沿った種数に対して標高毎の面積は重要かつ主要因である研究例が鳥類 (Rahbek, 1997)、トカゲやヘビ (Fu *et al.*, 2007)、アリ (Sanders, 2002)、維管束植物 (Grytnes, 2003)、種子植物 (Wang *et al.*, 2007)、ヤシ (Bachman *et al.*, 2004) などで報告されている一方で、関係性は低いと報告される例も多い (Bhattarai *et al.*, 2004; Kluge *et al.*, 2006)。哺乳類以外の系統では比較的種数と面積の相関がみられるメタ解析結果も示されている (Romdal & Grytnes, 2007) 一方で、哺乳類を対象とした 34 山系のメタ解析ではわずか 38% の山系でのみしか強い相関が見られなかった (McCain, 2007b)。また、気候的要因はシダ植物 (Bhattarai *et al.*, 2004; Kluge *et al.*, 2006)、ラン科植物 (Acharya *et al.*, 2011)、腹足類 (Baur *et al.*, 2014)、アリ (Sanders *et al.*, 2003) などで標高に沿った種数の分散の多くを説明している。また、中立的なモデルとして、種分布のランダムな効果のみで任意の傾度の中央付近で種数が

多くなるという Mid-domain Effect (MDE) もその主要因としての重要性が報告されている (Bachman *et al.*, 2004; Kluge *et al.*, 2006) が、MDE により種数が説明できるケースはごくわずかであると指摘されている (Currie & Kerr, 2008)。これらの結果から、種多様性パターンと関係する要因の理解やパターン形成のメカニズムを理解するためには、一山系一分類群に着目した調査・解析では不十分であり、今後はこれまでの調査結果を統合しより高い見地から分析するメタ解析やパターンの比較解析が重要なアプローチであることを示している。また、最も基本的な必要性として、信頼できるより多くの山岳域の種多様性パターンの調査と上記要因や仮説の検証が求められている (Lomolino, 2001)。

1.3 標高に沿った種多様性パターン形成の理解に必要なメタ解析と比較解析

現在では前世紀よりも情報が蓄積し、世界規模での標高傾度に沿った多様性研究をメタ解析することにより、標高に沿った種の豊富さのパターンや上記の気候的要因（気温と降水量）や空間的要因（面積や MDE）の影響に関する一般性の追求へと研究段階は進んできた (Rahbek, 2005; McCain, 2007a, 2009, 2010)。こうしたメタ解析では、高次分類群ごとどのような種多様性パターンがどの頻度確認されるか、各要因がどれほど種多様性パターンを説明できるか (R^2 の比較) が議論され、分類群ごと生じる種多様性パターンの違いや地域や山岳の

持つ特徴が種多様性パターンに反映されることが明らかになった。例えば、鳥類におけるメタ解析では山岳域ごとの種多様性パターンの違いは、調査対象とされる山岳域の麓が乾燥しているか湿潤かで説明できるという標高気候モデルを提唱した (McCain, 2009)。しかし、爬虫類ではこのモデルが当てはまらず (McCain, 2010)、山岳域間でなぜパターンが異なるのかということは十分な議論がなされていないため、未だに不明瞭のままである。こうした問題を解決するためには、地域山系ごとで気候的特徴や歴史的背景が異なる点を考慮した異なる気候帯 (熱帯・砂漠・温帯) 間のパターンの比較が必要である (Grytnes & McCain, 2007; Kessler *et al.*, 2011; Sanders & Rahbek, 2012)。

また、メタ解析から分類群ごと生じる種多様性パターンの違いや (Grytnes & McCain, 2007; McCain, 2007a, 2009, 2010)、同一山岳域における科ごと異なる種多様性パターンの違い (Kessler, 2001c; Fu *et al.*, 2007; Salas-Morales & Meave, 2012; Wu *et al.*, 2013) が確認され、こうしたパターンの違いは大分類群ごともしくは科ごと持つ形質の違いや形質の環境適応の違いを反映していることが示唆されている。そのため、種多様性パターンに関する要因を理解する上で、同一標高傾度における分類群間比較が今後その重要性を増すと考えられる (Wu *et al.*, 2013)。さらに、形質の違いが種多様性パターンにどう反映されるかを明らかにし、標高に沿った構成種が持つ形質の相対

的な変化を明らかにすることは、種多様性パターンの違いを明らかにする上で必要であるとともに、対象とした形質の適応的意義を明らかにする上で重要である (Kessler *et al.*, 2007; Hoiss *et al.*, 2012; Leingärtner *et al.*, 2014)。

以上から、標高に沿った種多様性パターンの形成メカニズムを詳細に理解するためには、一山系で一分類群に着目し研究を進めても不十分であり、種多様性パターンの①系統間比較、②山岳間比較、そして③形質間比較が重要な視点であると考えられる。そこで本研究では日本中部山岳域において上記①～③に着目した。

1.4 生物多様性ホットスポットの日本における標高に沿った種多様性研究

日本列島における標高傾度に沿った種多様性研究は種多様性パターンの山岳間比較において重要な位置づけを持つ。日本列島を含む東アジアは、同緯度帯においても顕著な高い生物多様性を示し、これには地域の地理的異質性が関係している (Qian & Ricklefs, 2000)。特に日本列島はその面積に対して高い多様性を持ち、その高い多様性と固有性から世界の生物多様性ホットスポットの一つとされている (Mittermeier *et al.*, 2005)。その中でも中部山岳域は3000m級の複雑な地形を含んだ山岳域であり、日本の植物のおよそ半数を維持する日本の生物多様性のホットスポットといえる (Shimizu, 1997)。日本におけ

る最高峰の山岳つまり広い標高幅を持ち、高い生物多様性を示す中部山岳域は、温帯域における標高傾度に沿った多様性研究をする上でのメリットを持つとともに重要なケーススタディであり、世界規模においても重要な位置づけを持つことが考えられる。しかしながら、日本もしくは中部山岳域における標高に沿った植物の種多様性に関する先行研究は少なく、世界の生物多様性ホットスポットを有する国として、この情報を発信することは責務であると考え。

そこで、第2章では文献情報を基にして、標高に沿った種子植物とシダ植物の種の豊富さのパターンを記述し、そのパターンに関係する気候的要因（気温と降水量）と空間的要因（面積や Mid-domain Effect）の影響を検証し、その①系統間比較を行った。温帯域のパターンとしての情報の発信と、先行研究で議論されている要因は中部山岳域のパターンであてはまるかどうかを検証すること、種子植物とシダ植物の系統間比較からパターンと関係する要因の違いを明らかにすることを目的とした。

次に第3章では、維管束植物の中でも分布や多様性と気候的要因の関係が密接なシダ植物に着目し、これまで行われた研究のメタ解析と、温帯域と熱帯域で見られる標高に沿った種多様性パターンの②山岳間比較を行った。特に標高に沿った種の豊富さのピークの標高の比較を行い、温帯における標高に沿った種の豊富さのパターンと熱帯のパターンとの違いと、その違いがなぜ生じ

たかを明らかにすることを目的とした。

最後に第 4 章では、シダ植物の生活史形質の中でも繁殖様式に着目し、種多様性パターンの③形質間比較を行った。上述したように、種多様性パターンは形質の違いや形質の環境適応の違いを反映していることが考えられる。特に維管束植物においては、形態形質は外的環境に対する適応を反映しており (Reich *et al.*, 1999)、環境傾度に対して種内・種間・群集間の変化が報告されている (Cordell *et al.*, 1998; Schoettle & Rochelle, 2000; Guo *et al.*, 2010; Schöb *et al.*, 2013)。また被子植物ではさらに種子分散様式や繁殖様式といった生活史形質に関する議論が進められており (Pellissier *et al.*, 2010)、その進化生態学的な解明を目指している。しかしシダ植物では葉形態にのみ着目されており (Kessler *et al.*, 2007)、生活史形質に関してこれまで着目されていなかった。そこでシダ植物の繁殖様式、特に無配生殖に着目した。シダ植物における無配生殖の割合 (10%) は、被子植物の同じ無性生殖である無融合生殖の割合 (0.1%) よりも高く (Hörandl, 2009; Beck *et al.*, 2011; Liu *et al.*, 2012)、それゆえ無配生殖はシダ植物の進化や多様化に重要な役割を持ち、進化生態学的に重要な知見を有する (Grusz *et al.*, 2009)。また、シダ植物の有性生殖は受精の為に高い日湿度もしくは水分条件を必要とするが、無配生殖種は受精の際の水分条件を必要とせず (Iwatsuki, 1994)、この特徴の違いは種多様性パターンに

反映されることが予想できる。そこで、シダ植物の有性生殖種と無配生殖種の種多様性パターンの生活史形質間比較を行い、形質の違いが種多様性パターンにどう反映されるかを明らかにすることを目的とした。また、無配生殖種の分布の偏りと気候的要因の関係を明らかにする生態学的アプローチと分子系統学的アプローチから、無配生殖種の多様化に関する気候と歴史的背景を明らかにすることを目的とした。

第 2 章

標高に沿ったシダ植物と種子植物の 種多様性パターンの系統間比較

2.1 摘要

本章では中部山岳域の標高に沿ったシダ植物と種子植物の種の豊富さのパターンを評価し、そのパターンと空間的要因・気候的要因との関係性に関する系統間の違いを明らかにした。解析には 150,806 点の標本情報を基にしたデータベースを利用し、標高 100 m 毎で種子植物とシダ植物の種数を面積補正と Rarefaction により評価した。面積補正を用いた場合、種子植物は 900–1100 m で多様性のピークを持ち、2000 m 以上から種数の変化が少ない平坦な傾向を持つ一山型のパターンを示したが、シダ植物の種多様性は標高に沿った減少パターンを示した。Rarefaction による手法を用いた場合、標準化するための閾値(標本数)が低いため、どちらも台地型パターンを示した。しかしながら、標準化するための閾値を高くした場合のパターンは面積補正によるパターンを支持する結果となった。どちらの系統でも標高毎の面積・気温・降水量・実蒸発散量 (AET)・潜在蒸発散量 (PET) が各種多様性と相関を持つことが示された。各要因の相対的な重要性は系統ごと異なり、シダ植物の種多様性パターンは気候的要因でより説明できる一方で、種子植物の種多様性は面積と気候的要因でより説明でき、種多様性のピークは面積のピークと一致した。各種を分布標高幅で分けた場合、分布幅の狭い種は空間的な要因よりも気候的な要因の影響を受けやすく、分布幅の広い種はより Mid domain Effect の影響を受けやすい結

果を示した。さらに、分布幅の狭い種子植物は低標高だけでなく高標高にもピークを持つ二山形のパターンを示した。これは中部山岳域が、過去の気候変動で日本の高山植物のレフュジアとして機能していたことが考えられた。

2.2 序論

標高に沿った種の豊富さを決定づける要因とそのメカニズムを理解することは生態学もしくは生物地理学的な研究における主要なテーマの一つであり (Kessler, 2009; Acharya *et al.*, 2011; Karger *et al.*, 2011)、種多様性の一般理論の発展において重要な知見を与える (Körner, 1999; Lomolino, 2001)。それゆえ、標高傾度に沿った動物や植物の多様性に関する研究が 90 年代以降に発展し、パターンを説明する様々な仮説が提唱されてきた。標高傾度に沿った種の豊富さには大きく 3 つのパターンが認識されている (Rahbek, 1995, 2005) : (1) 標高増加に伴い単調減少、(2) 一山型、(3) 中標高まで大きな種数の変化がないがその後減少する台地型。こうしたパターンは調査対象とする生物分類群にも依存しており (Rahbek, 1995; Kessler, 2000; Grytnes & Beaman, 2006; Grau *et al.*, 2007)、他のパターンも今後観察されることも予想されている (Herzog *et al.*, 2005)。しかし、標高傾度と種数を扱った多くの研究が行われてきた一方で、パターンの原因つまり生物多様性や種構成を創出する要因やメカ

ニズムに関する理解はまだ乏しく、主要因の理解も明確ではない (Machac *et al.*, 2011)。

標高に沿った種の豊富さに関する近年の全球的なメタ解析は、標高に沿った種数のパターンとその要因との関係の理解をより促進している (McCain 2007b for bats, 2009 for birds, 2010 for reptile; Kessler *et al.* 2011 for ferns)。こうしたメタ解析は系統分類群ごと生じる主要な種多様性パターンの違いを明らかにした。例えば、植物の場合は 70%近くが一山型の種多様性パターンを示すが (Rahbek, 2005)、爬虫類では最もよく観察される種多様性パターンは単調減少であった (McCain, 2010)。また、分類群ごとの種多様性パターンの違いは、同一の標高傾度においても観察されている (Grytnes *et al.*, 2006; Grau *et al.*, 2007)。生態学的な要求は系統ごとで異なることが予想されるため、こうした同一標高傾度に沿った異なる系統でのパターンの比較は種多様性パターンの決定要因に関する一般性を理解する上で重要な知見となる (Lomolino, 2001; Wu *et al.*, 2013)。

本研究では日本の中部山岳域におけるシダ植物と種子植物の標高に沿った種多様性パターンを評価する。日本列島はその面積に対して非常に豊かな植物相に支えられ (Ohwi *et al.*, 1965)、その植物多様性と固有性により特徴づけられた世界の生物多様性ホットスポットの一つとされている (Mittermeier

et al., 2005)。日本列島は歴史的にはアジア大陸と陸続きとなっていた時期もあり、それゆえその植物相は東南アジアやヒマラヤ山脈の中国側の植物相と深く関係し (Ohwi *et al.*, 1965; Iwatsuki, 1994)、第三紀遺存種のレフュジアであったとされている (Ohwi *et al.*, 1965; Milne & Abbott, 2002)。現在の気候は暖流の影響により比較的温暖湿潤で、複雑な地形を持つ 3000 m 級の山岳域が中部地域に広がっている (Iwatsuki, 1994; Shimizu, 1997)。日本の島嶼性と造山活動による地理的な孤立が種分化を促進し (Iwatsuki *et al.*, 1995)、近年の固有種の多様化を生み出したことが考えられている (Kubota *et al.*, 2014)。さらに、日本の中部山岳域の高標高もまた、過去の環境変動期に移入してきた周極要素由来の高山植物にとってのレフュジアであったとされている (Koidzumi, 1919; Fujii *et al.*, 1999; Ikeda *et al.*, 2006; Ikeda & Setoguchi, 2007)。それゆえ、日本の中部山岳域は標高傾度に沿った多様性パターンの地域間比較において重要なケーススタディになることが考えられる。しかし、日本における標高さらに中部山岳域における世界と比較しうる標高に沿った生物多様性研究はごくわずかであった。そこで本研究では (1) 中部山岳域における標高に沿った種子植物とシダ植物の種多様性パターンの評価、(2) 先行研究で議論されてきた標高に沿った種の豊富さのパターンに対する空間的要因 [面積、種分布のランダムさの効果のみで領域内の中央で種数が多くなる中立モデルである Mid-domain

effect (MDE)] と気候的要因（気温と降水量）の影響の評価、(3) 種多様性パターンとパターンに関係する要因の系統間比較を行った。これらにより、中部山岳域のパターンとしての情報の発信と、先行研究で議論されている要因は中部山岳域のパターンであてはまるかどうかを検証し、種子植物とシダ植物の分類系統間比較からパターンと関係する要因の違いを明らかにすることを目的とした。

種多様性と面積もしくは MDE との関係性を仮定すると、シダ植物と種子植物どちらの種多様性パターンも 900 m 前後でのピークもしくは 1,500 m 前後でのピークを持つ一山型パターンが予想される。また、各系統が気候的要因に対して異なる応答を示す場合、例えばシダ植物の種多様性のピークはより降水量が多い標高に偏る場合、シダ植物の種多様性のピークは種子植物に比べ高い標高に位置することが予想される。また気候的・空間的要因の相対的重要性が異なる場合、例えば種子植物の方がより標高毎表面積の影響を受ける場合、種子植物のピークと面積のピークは一致し、シダ植物では一致しないことが予想できる。

2.3 材料と方法

2.3.1 調査地

調査地は中部山岳域を含む長野県 (35.20°N–37.03°N, 137.3°E–138.7°E) の情報を解析した (図 2.1)。標高幅は 300 m から 3190 m である。中部山岳域の標高傾度に沿った気候的な情報 (図 2.2 a,b) は、国土数値情報 (<http://nlftp.mlit.go.jp/ksj/index.html>) の 1 km × 1 km の気候値メッシュを利用した。長野県の総面積はおよそ 13,000 km² であり、標高毎の面積は一山型のパターンを示す (図 2.2e)。標高毎の面積は、国土地理院発行 (<http://www.gsi.go.jp/index.html>) の解像度 10 m の標高数値モデルの情報をコンサベーション GIS コンソーシアムジャパン (<http://cgisj.jp/>) によってまとめられた長野県の情報を用いて計算した。100 m 毎の面積の計算には ArcGIS 10.0 (ESRI, Redlands, CA, USA) を用いた。

2.3.2 データソースと解析

本章では種子植物とシダ植物の分布データは、長野県植物資料集 (Kanai & Shimizu, 2006) を利用した。このデータは長野県における維管束植物に関して、標本情報と個人の観察情報約 40 万点分の分布情報を含んでいる。本研究では標高情報が記載されている標本 150,806 点分の情報を利用した。これらの標本の多くは信州大学標本庫 (SHIN) と牧野標本館 (MAK) に收藏さ

れている。植生調査のデータではないため、実際にはその地域に分布していたとしても、観察者が標本を採らなかった、あるいは分布していたことを記録していなかった可能性はある。しかし、観察情報が多く、広域スケールで解析するのであれば、調査する範囲内での種ごとの‘不在’の誤差は少なくなるであろう。異なる植物系統間の標高に沿った種多様性のパターンを比較するために、種子植物とシダ植物に分けて整理した。300 m から 3100 m までの標高を 100 m 毎の標高に分割した（今後、例えば 300 m は標高 300 m から 399 m を示す）。博物館の標本資料を基にした種数の傾向を調べる際、標高毎の標本数がかなり異なる場合が多いため、標高毎サンプリング強度を考慮する必要性がある (Grytnes & Romdal, 2008)。そこで本研究では、面積による補正と Rarefaction (後述) によりサンプリング強度を考慮した推定種数を算出した。

標高に沿って採集された標本数が大きく異なっていた (図 2.3a)。一般的に面積が広くなると、標本数が増加し、それゆえ、面積と標本数は正の相関を示す (図 2.3b)。さらに標本数と種数もまた高い相関を示すため (図 2.3c)、この均等でないサンプリング強度の影響のみで種数のパターンが生じてしまう。この不均等なサンプリング強度の効果を消すために、Arrhenius (1921)の式に基づいた面積による補正を行った (Karger *et al.*, 2011) :

$$S = cA^Z$$

S は種数、c は最も小さい面積における種数、A は面積、z はこの数式の対数変換の傾きである。z 値を求めるために、シダ植物のフィールド調査による種数-面積関係の傾きを計算することで z 値を求めた。フィールド調査は第 4 章でも利用する長野県内 2212 コドラート (1 ha/site) のデータを用いた。これにより求めた z 値 (0.26)、各標高の面積と種数を用いて c 値を算出し、その後、 $S = c1000^{0.26}$ により面積を 1,000 km² で標準化することで不均一なサンプリング強度を考慮した種数を算出した。

次に、Rarefaction の手法を用いてサンプリング強度を考慮した種数を算出した (Grytnes & Beaman, 2006; Brehm *et al.*, 2007)。Rarefaction の手法とは、調査地点もしくは標本を基にランダムな再抽出を行い、調査地点や標本の増加に伴う種数の増加の傾向を Rarefaction 曲線として描き、描かれた Rarefaction 曲線を基に調査地点や標本数を揃えることでサンプリング強度の標準化をする手法である。Rarefaction 曲線を得るために、ランダム再抽出による individual-based rarefaction 曲線を描写した (Gotelli & Colwell, 2001; Grytnes & Beaman, 2006)。サンプリング強度の標準化、つまり標高毎で同一標本数がとれたと仮定するための閾値標本数として、種子植物では 760、シダ植物では 42 の標本数を使用した。高標高域では標本数が著しく少なく、種数も少ない。この閾値標本数は高標高域を除いた標高における最低標本数に合わせた。

種多様性に影響する要因を検証するため、本研究では気候的要因 [年平均気温、年間降水量、潜在蒸発散量 (PET)、実蒸発散量 (AET)] と空間的要因 (標高毎面積と MDE による推定種数) を説明変数として使用した。気温・降水量と面積に関しては前述した調査地のデータを使用した。PET は利用可能な総エネルギー量と見ることができ、PET の値は Holland (1978) の公式により求めた (Marini *et al.*, 2011) : $[PET = (1.2 \times 10^{10} \exp(-4620/T_K))]$ 、 T_K は年平均気温 (K)。AET は利用可能な水とエネルギー量との複合した水-エネルギーバランスの指標であり (Kreft *et al.*, 2010)、AET の値は Turc (1954) の公式により求めた (Kluge *et al.*, 2006) : $\langle AET = P/[0.9 + (P/L)^2]^{1/2} \rangle$ 、 P は年平均降水量、 $L = 300 + 25T + 0.05T^3$ 、 $T =$ 年平均気温 ($^{\circ}C$)。MDE とは偶然の効果だけを考慮した中立的なモデルであり、限定された空間内において、種分布のランダムさだけの効果のみで種の豊富さの分布に偏りが生じる現象である (Colwell & Lees, 2000)。これにより領域内の中央付近では、種分布の重複が増え、辺縁部よりも種の豊富さが高くなるというパターンが生じる (Colwell *et al.*, 2004)。この効果を検証するため、MDE を仮定した帰無モデルを RangeModel 5 (Colwell, 2006) により形成した。300 から 3,100 m の標高空間領域内で出現した種の分布幅をランダムに再抽出し配列をする過程を 5,000 試行繰り返し、MDE 帰無モデルに基づく推定種数を算出した。また Jetz & Rahbek (2002) は

こうした空間的拘束は分布幅が広い種ほど影響を受けやすいと指摘した。そこで、MDE に対する分布幅の影響を評価するため、種を分布幅によって 3 つのカテゴリーに分割した：(1) <500 m (small, n = 1,090) (2) 500–1,500 m (medium, n = 1,675)、(3) >1,500 m (large, n = 1,162)。解析は種子植物、シダ植物をそれぞれ 3 つのカテゴリーに分けたパターンにおいても行った。

各種数に対する説明変数の影響の評価は、最少二乗法線形回帰分析により行った。また、気候的要因と空間的要因の相対的な重要性を評価するため、扱った 6 つの変数を気候的要因（気温・降水量・PET・AET）と空間的要因（面積・MDE）の 2 つに分け、偏回帰分析を行った。気候的要因の 4 変数は VIF（分散拡大要因）の値が大きく、互いに高い相関関係を示し、変数間の多重共線性が問題となった。そこで、本研究では水–エネルギー量との複合した指標 AET を気候的要因変数として偏回帰分析を行った。統計解析には R 2.14.0 for Windows (R Development Core Team, 2009) と SAM v. 4.0 (Rangel *et al.*, 2010) を使用した。

2.4 結果

長野県では合計 3,907 種の維管束植物が存在し、3,610 種の種子植物と 297 種のシダ植物が記録されていた。種子植物の種数補正前の種多様性パターン

は標高 900–1,100 m で種数のピークを持つ一山型の傾向を示した (図 2.4a)。補正後の種多様性パターンは標高 900–1,100 m で種数のピークを持つ一山型の傾向を示すが、2,000 m 以上から種数の変化が少ない平坦なパターンを示した (図 2.4b)。シダ植物では、種数補正前は種子植物に比べやや低い標高 (600 m) にピークを持つ一山型を示したが (図 2.4a)、補正後は減少パターンを示した (図 2.4b)。Individual based rarefaction 曲線 (図 2.5) を用いた Rarefaction による補正した種多様性パターンはどれも丘陵型のパターンを示した (図 2.4c)。しかしながら、Rarefaction 曲線は漸近線にまでは至らなかった (図 2.5)。

分布幅の異なる種のグループは異なる種多様性パターンを示した (図 2.6)。種子植物における分布幅の狭い種 (<500 m) は、低標高 (600–700 m) と高標高 (2,800 m) で明瞭なピークを持つ二山形のパターンを示した (図 2.6a)。一方でシダ植物における分布幅の狭い種は、最低標高で種数が最大となり、1,000 m まで急激な減少傾向を示し、1,000 m 以上では 1,000 m 以下の標高に比べて種数の変化が少ない平坦なパターンを示した (図 2.6a)。分布幅が中間の種 (500–1,500 m) において、種子植物は標高 800–900 m で種数のピークを持つ一山型であり、分布幅の狭い種における高標高のピークよりは顕著ではないが、2,800 m で小さなピークを持つ傾向を示した (図 2.6b)。分布幅が中間のシダ植物は減少パターンを示した (図 2.6b)。分布幅が広い種 (>1,500 m) におい

て、どちらの系統でも標高 1,300–2,000 m でピークを持つ一山型を示したが (図 2.6c)、シダ植物では高標高に比べ、低標高の種数が多い傾向を示した。

単回帰分析により、種子植物では分布幅が広い種のグループを除き、面積・気温・降水量・PET・AET と種の豊富さにおいて有意な相関が得られた (表 2.1)。MDE の効果はどのグループでも種数の分散のわずかしき説明できなかったが、分布幅が広い種では有意な相関が得られた。シダ植物において、合計種数・中域分布種の種多様性は面積・気温・降水量・PET・AET と有意な相関が得られ、狭域分布種では面積と MDE を除いた気候的要因のみとの相関、広域分布種ではすべての変数との相関が得られた (表 2.2)。偏回帰分析により、種子植物は気候的要因 (AET) と空間的要因 (面積・MDE) どちらも種数の分散の多くを説明した一方で、シダ植物では空間的要因 (66%) に比べ気候的要因で非常に多くの分散を説明した (93.7%) (図 2.7a)。また、分布幅の異なる種に対して気候的要因 (AET) と空間的要因 (面積・MDE) は異なる関係性を示した (図 2.7b-d)。どちらの系統でも分布幅の狭い種では、空間的要因と気候的要因の相対的な説明力 (R^2) に大きな違いはない一方で (図 2.7b)、分布幅の広い種では気候的要因 (9.5%・47.3%) に比べ、空間的要因 (58.3%・66.9%) の方がより種数の分散を説明する傾向を示した (図 2.7d)。また中域分布種は合計種と同様の傾向を示した (図 2.7c)。

2.5 考察

2.5.1. 標高毎の種数の補正方法の比較と種多様性パターン

本研究では、面積の標準化と Rarefaction により非均一なサンプリングを考慮した標高に沿ったシダ植物と種子植物の種多様性を評価した。本研究で用いたこの 2 つの補正による種数のパターンは各系統において異なる傾向を示した。まず種子植物においては、面積補正では最低標高で種数が減少するが、Rarefaction では最低標高から 1,200 m までほぼ平坦な傾向を示す点で異なった。この違いに関しては、Rarefaction による種数のパターンが不完全な閾値標本数により標準化されたことが考えられる。サンプリング強度を標準化するために、全ての標高において標本数が同じである場合を仮定することで（標本数を拘束して）推定種数を算出した。しかしながら、その標本数は本研究で利用した全体の標本数に対して非常に少なかった。例えば、標高 1,000 m では合計標本数が 13,078 に対して、標準化するための閾値標本数は 760 であった。図 2.4c では明瞭ではないが、閾値標本数 760 において標高 900・1,000 m と 300・400 m を比べた場合、わずかに標高 900・1,000 m の方が推定種数は多く（図 2.5b）、さらに閾値標本数を 4,000 にした場合、Rarefaction により推測される種数は標高 900・1,000m の種数の方が 300・400m よりも明瞭に多くなる（図 2.5a）。この結果は最低標高より中標高の方が種数は多いことを示し、面積補正の傾向を

支持することとなる。このことから最低標高から 900 m までは種数は増加し、その後減少する一山型の傾向であることが妥当であると考えられる。

シダ植物において、面積補正では標高に沿って種数が減少するが、Rarefaction による補正では最低標高から 1,200 m までほぼ平坦な傾向を示す傾向を示した。閾値標本数は 42 では、900・1,000 m と 300・400 m の推測値に差はない一方で (図 2.5b)、閾値標本数を 600 にした場合、300・400 m の推測種数の方が 900・1,000 m に比べて多い結果となった (図 2.4a)。この結果は中標高より最低標高の方が種数は多いことを示し、面積補正の傾向を支持することとなる。つまり閾値標本数を多くした場合には低標高と中標高の種数の違いが生じるが、少ない場合では違いが生じず、少ない閾値標本数が誤った結果を導いていることが考えられた。Rarefaction 曲線における適切な閾値標本数に関して、その曲線は調査地域もしくは群集の種の豊富さや均一性に依存するため (Olszewski, 2004; Grytnes & Romdal, 2008)、適切な値を提示することはできないが、本研究の結果は傾度に沿って標本数が異なる場合、低い閾値標本数は標高間の種数の違いを過小評価し、多様性パターンに関して誤った結果を招きうる可能性を示唆している。それゆえ中部山岳域のシダ植物の種多様性パターンは標高に伴い減少傾向であると結論付けることが妥当であると考えられた。

2.5.2. 標高毎の種子植物とシダ植物の種多様性パターン比較

本章では、種子植物は一山型の種多様性パターン、シダ植物は減少傾向の種多様性パターンであることが示された。同一標高帯における異なる植物系統間の種数のパターンを比較した研究において、植物系統が異なると種数のパターンもしくはそのピークの位置が異なることが示されている (Kessler, 2001c; Bhattarai & Vetaas, 2003; Bhattarai *et al.*, 2004)。これは異なる植物系統ではパターンに影響する要因が異なるためであると考えられている。本章での種子植物とシダ植物の種多様性パターンの違いは、気候的要因と空間的要因の相対的な重要度の違いに起因するだろう。シダ植物と比較して、種子植物の種多様性は気候的要因だけでなく面積の影響を強く受けている (表 2.1)。また重回帰分析を行うと、種子植物のベストモデルは種子植物種数 \sim 面積 + AET ($R^2 = 0.889$, AIC = 376.33) となる。種子植物ではこの面積の影響を強く受けることにより、単調減少ではなく 900 m 前後でのピークを持つことが考えられた。本研究の結果を支持するように Hengduan 山における様々な系統における標高に沿った種数に関する近年の研究は、植物の種数は他の系統に比べて面積とより関係していることが示されている (Fu *et al.*, 2007; Wang *et al.*, 2007; Zhang *et al.*, 2009; Wu *et al.*, 2013)。こうした面積の影響は、種子植物では標高毎の土地面積を十分に利用しているためであると考えられる。一方で、シダ

植物は面積の影響は少なく、重回帰分析を行うと、シダ植物のベストモデルはシダ植物種数 \sim AET ($R^2 = 0.937$ 、 $AIC = 233.66$) となり、減少傾向を示すことが考えられる。これは、シダ植物の利用できる空間面積は種子植物よりも限定的であり、そのために土地面積とシダ植物種数との対応が見られなかったことが考えられる。また、種子植物との直接的な比較はしていないが、シダ植物の多様性は面積よりも気候的要因で説明されることは先行研究でも支持されている (Bhattarai *et al.*, 2004; Kluge *et al.*, 2006)。シダ植物において本研究における標高に沿った種多様性パターンのピークの違いは、こうした種子植物とシダ植物の種多様性に関係する要因の違いにより生じることが考えられた。

シダ植物は孢子分散であり、孢子分散や受粉受精の過程は送粉者などとの動物相との関係がなく、その分布は非生物学要因と密接に関係する (Barrington, 1993; Kluge *et al.*, 2008)。シダ植物の種数のピークは雲霧帯 (Kessler, 2001b; Hemp, 2002) や降水量と気温の最適な組み合わせの場所 (Bhattarai *et al.*, 2004; Kluge *et al.*, 2006) で生じることが多い。本章ではエネルギー量としての PET と利用可能な水とエネルギー量との複合した指標である AET が標高に沿ってともに減少し、高い相関を示したため、種多様性に関わる気候的要因はエネルギー量か水—エネルギーのバランスかは議論できないが、シダ植物と気候的要因との強い関係性は支持される。また一般的に分布幅の狭い

種は気候的要因の影響を受けやすいことが知られている (Colwell *et al.*, 2004; Brehm *et al.*, 2007)。本研究での分布幅の狭いシダ植物種の多様性パターンは気温・PET・降水量・AET と高い相関を示すが、面積・MDE との相関がないという結果から、シダ植物と気候的要因との強い関連を持つと結論づけられるだろう。さらに分布幅の広い種において、種子植物では MDE の影響のみが関連を持つ結果となった一方で、シダ植物では MDE 以外の影響との関連も確認された。こうした結果もまた種子植物に比べて、シダ植物は気候的要因と強い関連を持つという結論を支持する。

2.5.3. 中部山岳域特有の種多様性パターン

非常に興味深い傾向は、分布幅が狭い種子植物種において、高標高にもピークを持った二山形のパターンである。高標高の増加は面積や気候的な要因は考えにくく、MDE の影響でもない。よって、これは歴史的背景の影響、つまり中部山岳域が過去の気候変動において高山植生のレフュジアとなった (Ikeda *et al.*, 2006; Ikeda & Setoguchi, 2007) ことが可能性として考えられた。日本の高山植生は氷河期に移入した周極要素の遺存種であると考えられている (Koidzumi, 1919; Fujii *et al.*, 1999; Ikeda *et al.*, 2009)。さらに中部山岳域はこうした植物の南限であったため、このレフュジアにおける高山植物の遺伝的多様性や特徴的な遺伝的構造 (Ikeda *et al.*, 2006, 2009) は気候変動におい

て高山植生は孤立したが生き残り、レフュジアでの長い孤立が遺伝的多様性のトリガーとなったことを示唆している(Ikeda *et al.*, 2008b, a, 2009)。こうした中部山岳域の歴史的背景とそれに伴う遺伝的多様性が、本研究で確認された中部山岳域の分布幅の狭い高山植生に関する独特の高い多様性を生み出したことが考えられた。

また本研究は比較的広い空間的範囲を扱ったため、高標高の場所は領域内に距離を持って点在する。地点間の距離が増加するに伴い、構成種の類似性は減少し (Nekola & White, 1999)、点在する高標高の場所ごとで種構成が異なるために β 多様性が高くなり、それにより高標高の種数が増加することが考えられた。しかし、他の標高帯も同様に広い空間的範囲を持つことも考えられるため、高標高のみでその効果が影響するとは考えにくい。この β 多様性が種数に与える影響に関しては、広い空間的範囲の中で、高標高と中・低標高において標本情報だけでなくプロット調査を実施し、その環境異質性とそれに伴う β 多様性の種数に与える影響の標高間比較をすることが今後必要である。

2.5.4. 面積と Mid-domain effect の種多様性パターンへの影響

面積は種数の分散の多くを説明し (種子植物 82%、シダ植物 66%)、本章において種数と関係した主な要因の一つであった。面積は生物多様性パターンを決定する主要な要因であることが知られている (Rahbek, 1997)。広い面積

はより広い空間を持ち、多様で複雑な環境を持つ (Rosenzweig, 1995)。中部山岳域の面積は一山型を示し、その種子植物のピークは種の豊富さのピークと一致する。Hengduan 山における様々な系統における標高に沿った種数に関する近年の研究は植物の種数は他の系統に比べて面積とより関係していることが示された (Fu *et al.*, 2007; Wang *et al.*, 2007; Zhang *et al.*, 2009; Wu *et al.*, 2013)。このことから面積が主要な要因である可能性は高い一般性を持つ。しかし、シダ植物では単調減少パターンを示し、種数のピークと面積のピークは一致していない。そのため、どの系統でも当てはまる一般性の高い主要因ではないことも考えられた。こうした結果は、シダ植物を対象とした他の山域での結果を支持する (Bhattarai *et al.*, 2004; Kluge *et al.*, 2006)。また、種の分布標高幅で 3 カテゴリーに分類した場合、面積の影響はそのカテゴリーによってかなり異なった (表 2.1 ; 2.2)。中間の分布幅の種のグループでは、かなりの分散を説明した (種子植物 82%、シダ植物 70%) が、分布幅が狭い種 (種子植物 44%、シダ植物 11%) や広い種 (種子植物 15%、シダ植物 42%) では分散に対する説明力は低い結果となった。この結果は、分布幅が狭い種もしくは広い種はその他の要因を強く受けていること、特に MDE の影響を強く受けていることが考えられる。MDE によって説明される分散の量は、分布幅が狭い種から分布幅が広い種のグループにつれて増加する。近年の亜熱帯域の維管束植物 (Wang *et al.*,

2007) や鳥類 (Wu *et al.*, 2013)、熱帯域の蛾 (Brehm *et al.*, 2007) における標高傾度に沿った種の豊富さに関する研究においても同様の結果を示した。これらの研究は分布幅が広い種ほど空間的要因の影響を受けやすいという Colwell *et al.* (2004) の発見を支持する。しかし、分布幅が広い種のグループを除き、MDE 単独では種の豊富さのパターンを説明できない場合が多い。これらの結果は、近年の生物多様性における動向通り、標高に沿った種の豊富さのパターンは単一の要因のみでは説明できないということを支持するとともに、MDE が種多様性パターンを生み出す主要因ではないことを示す。

知る限りで、本研究が中部山岳域における標高に沿った維管束植物の種多様性パターンをサンプリング強度を考慮して行い、気候的・空間的要因の影響を加味して評価した初めての研究である。多くの研究で広い系統群と山岳域において研究が進んでおり、今後は種多様性パターンやそのメカニズムを理解するためのパターンの山岳間系統間比較やメタ解析が必要不可欠である (Kessler *et al.*, 2011; Wu *et al.*, 2013)。日本の植物相は、島嶼の特徴・3,000 m を超える山岳域・高山植生のユニークな歴史と多様性・他の温帯域よりも高い多様性といった特色を持ち、これらの特色は標高傾度に沿った種の豊富さを研究する上で非常に重要なケーススタディとなるだろう。

表 2.1 種子植物における各推定種数に対する空間的要因（面積と MDE）と気候的要因（気温、PET、降水量、AET）の最

少二乗法単回帰分析結果。各値は標準化回帰係数と決定係数 R^2 を示し、太字は $P < 0.001$ の有意を示す。

説明変数	合計		狭域分布種		中域分布種		広域分布種	
	標準化回帰係数	R^2	標準化回帰係数	R^2	標準化回帰係数	R^2	標準化回帰係数	R^2
気温	0.903	0.815	0.745	0.555	0.918	0.842	0.309	0.095
PET	0.890	0.792	0.777	0.603	0.918	0.843	0.257	0.066
降水量	-0.863	0.750	-0.794	0.630	-0.900	0.810	-0.213	0.050
AET	0.909	0.826	0.752	0.565	0.924	0.854	0.308	0.095
面積	0.907	0.822	0.660	0.436	0.903	0.816	0.381	0.145
MDE	0.056	0.003	-0.141	0.020	-0.180	0.032	0.713	0.508

表 2.2 シダ植物における各推定種数に対する空間的要因（面積と MDE）と気候的要因（気温、PET、降水量、AET）の最

少二乗法単回帰分析結果。各値は標準化回帰係数と決定係数 R^2 を示し、太字は $P < 0.001$ の有意を示す。

説明変数	合計		狭域分布種		中域分布種		広域分布種	
	標準化回帰係数	R^2	標準化回帰係数	R^2	標準化回帰係数	R^2	標準化回帰係数	R^2
気温	0.969	0.940	0.676	0.458	0.966	0.932	0.692	0.479
PET	0.963	0.927	0.713	0.509	0.973	0.946	0.653	0.426
降水量	-0.950	0.900	-0.754	0.570	-0.960	0.920	-0.623	0.390
AET	0.968	0.937	0.666	0.444	0.970	0.941	0.687	0.473
面積	0.810	0.656	0.329	0.108	0.834	0.695	0.648	0.420
MDE	0.063	0.004	-0.496	0.250	-0.180	0.033	0.595	0.354

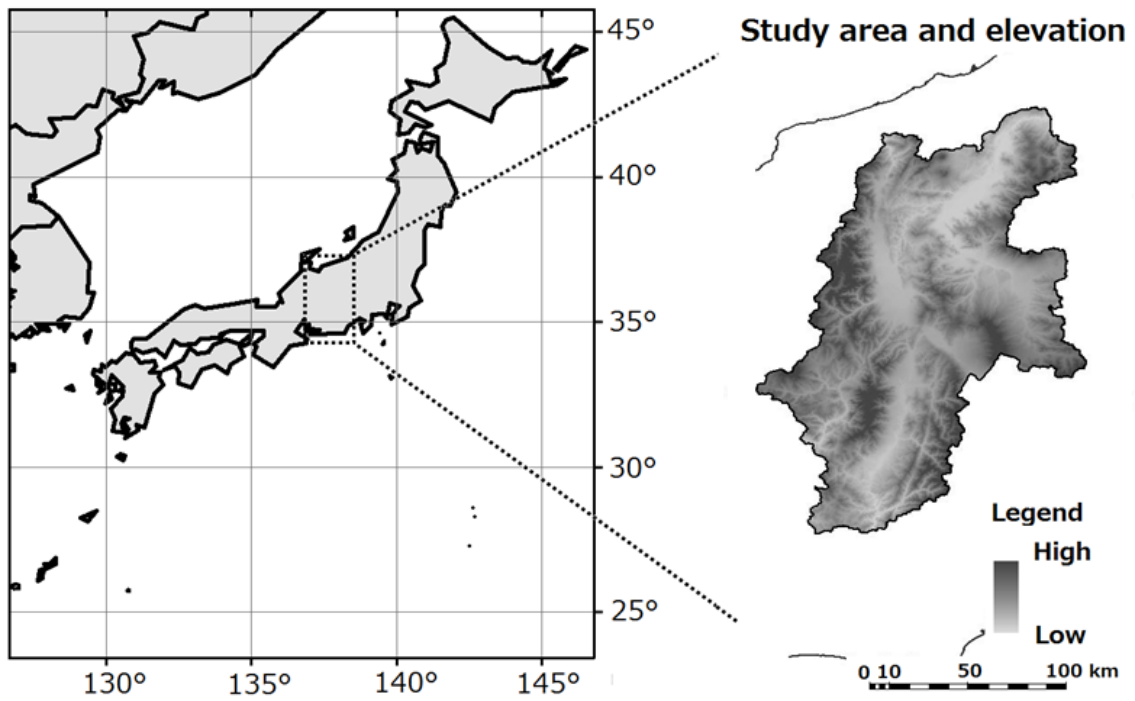


図 2.1 本章で実施した調査の対象地域（長野県）

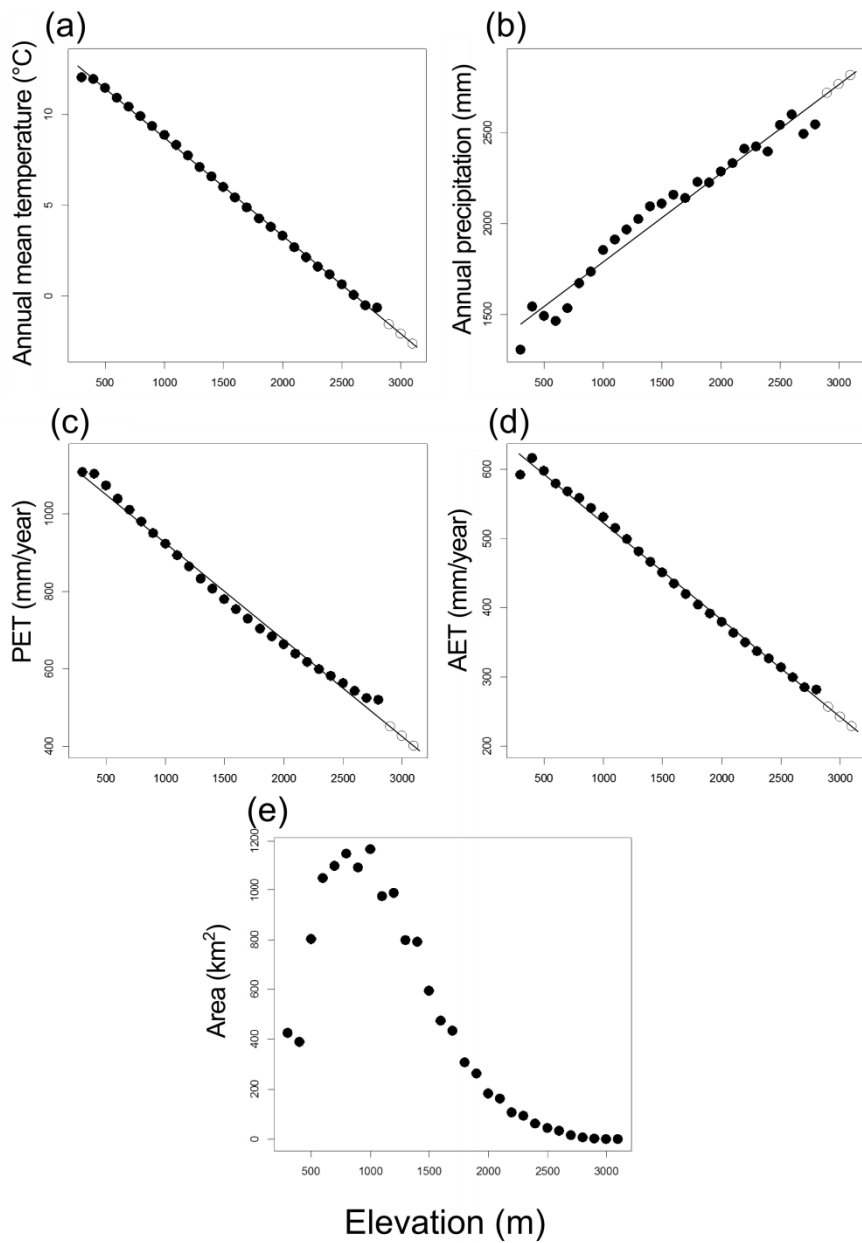


図 2.2 本章の調査範囲における標高傾度に沿った (a) 平均気温、(b) 降水量、(c) 潜在蒸発散量 (PET)、(d) 実蒸発散量 (AET)、(e) 面積。実線は線形回帰分析による回帰直線を示し、図中の白丸は回帰分析による推測値を示す。

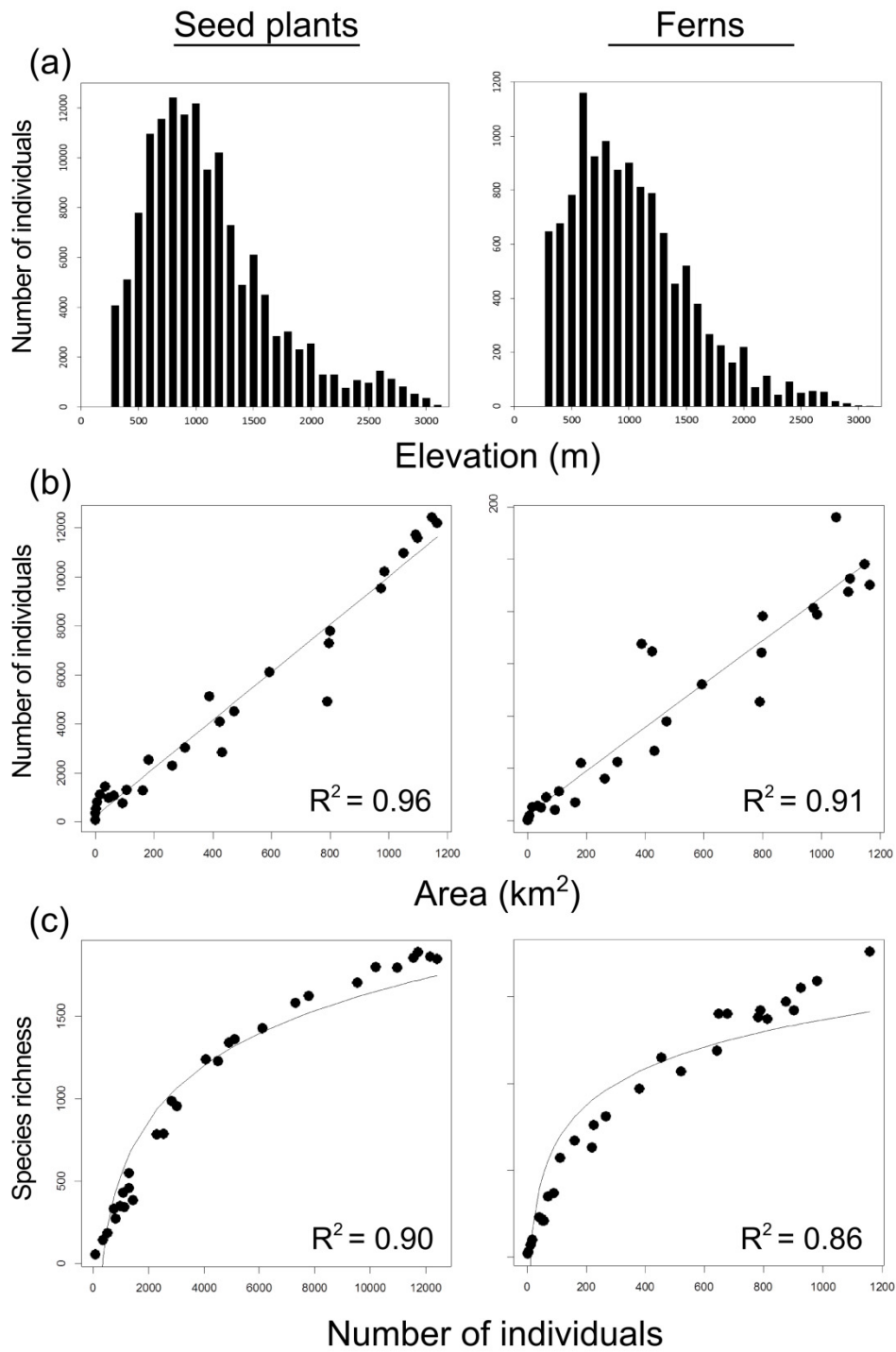


図 2.3 標高毎の面積・標本数・種数。実線は (b) 線形回帰分析による回帰直線、
(c) 累乗回帰分析による回帰曲線を示す。

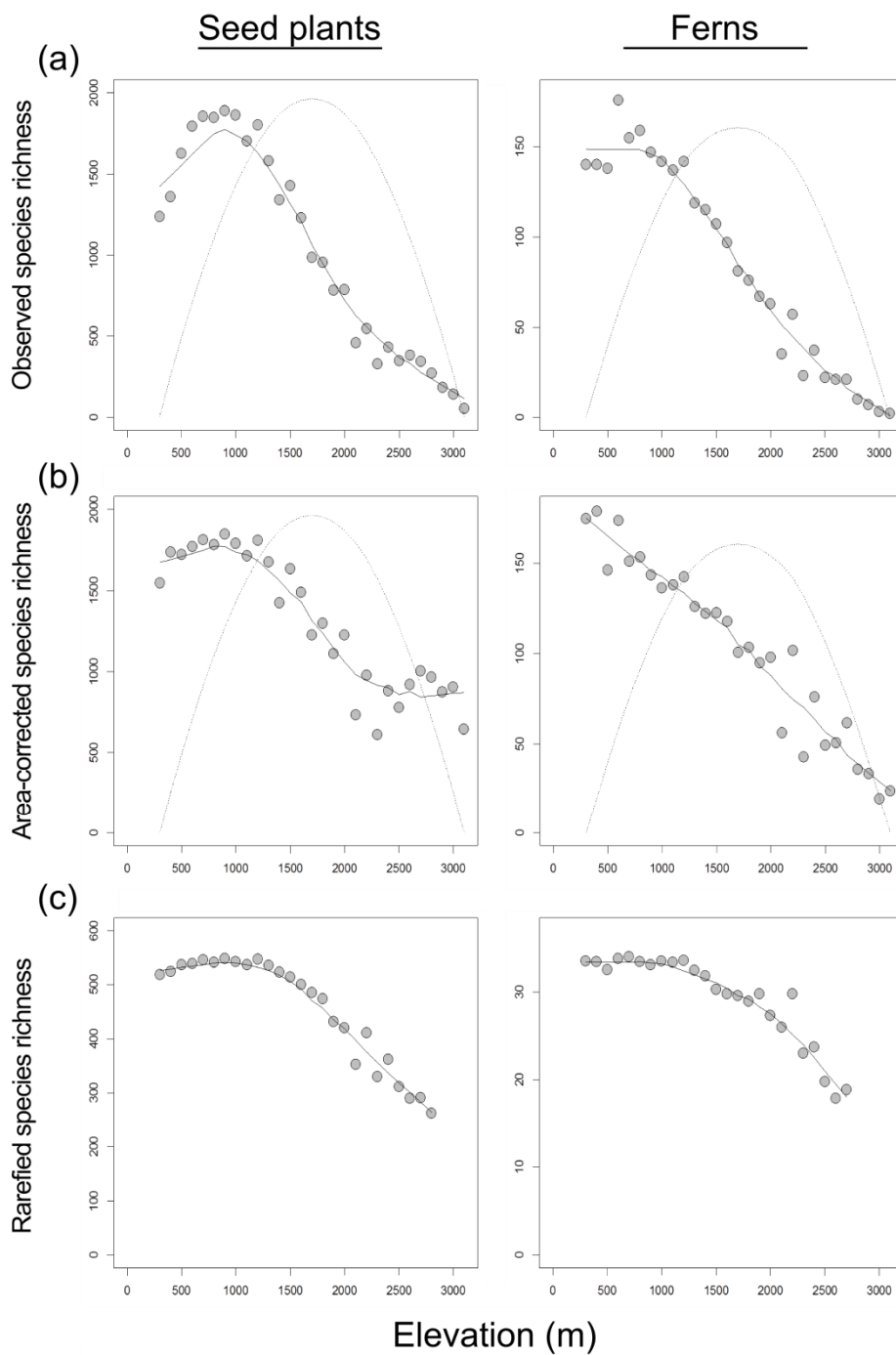


図 2.4 (a) 補正前の種数、(b) 面積補正による種数 (c) Rarefaction のよる補正後の種数のパターン。実線は Fredman smoother (span=0.3) を示す。また点線は MDE による推定種数を示す。

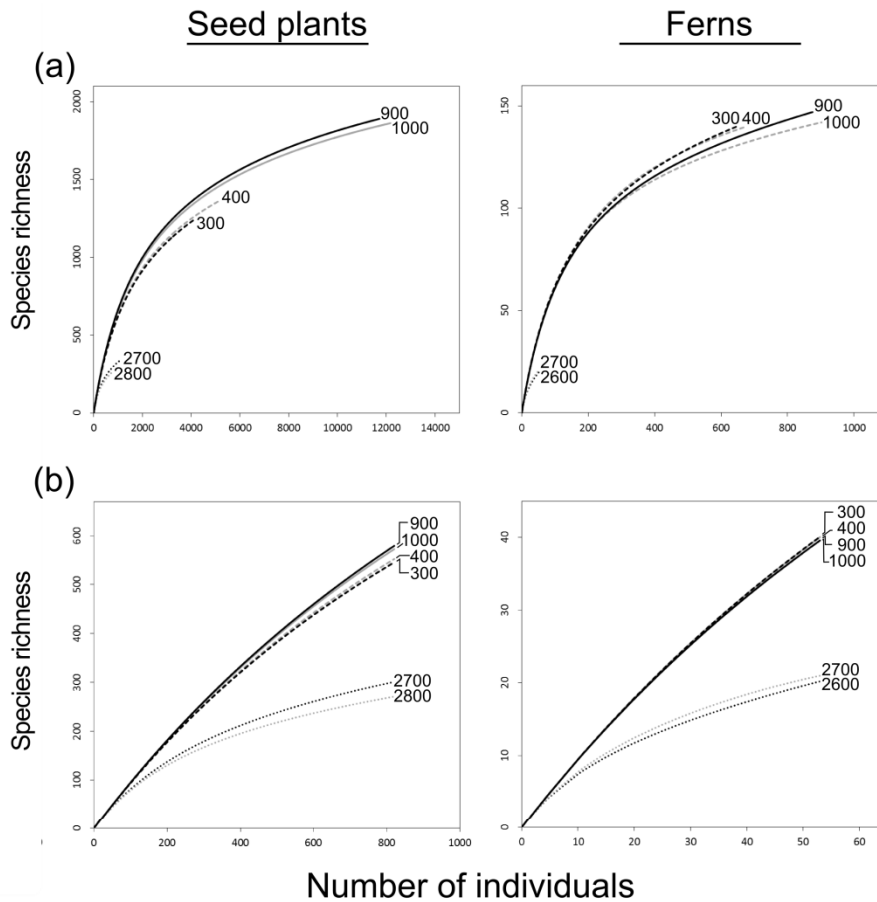


図 2.5 (a) 種子植物とシダ植物における Individual based rarefaction 曲線、(b) Rarefaction による種数補正のための閾値標本数付近における Rarefaction 曲線の拡大図 (Rarefaction による補正のための閾値標本数は種子植物では 760、シダ植物では 42)。曲線末端の数字は標高を表す (例えば、300 は標高 300–399 m の標高表す)。比較しやすくするために、低標高・中標高・高標高における Rarefaction 曲線を記述した。

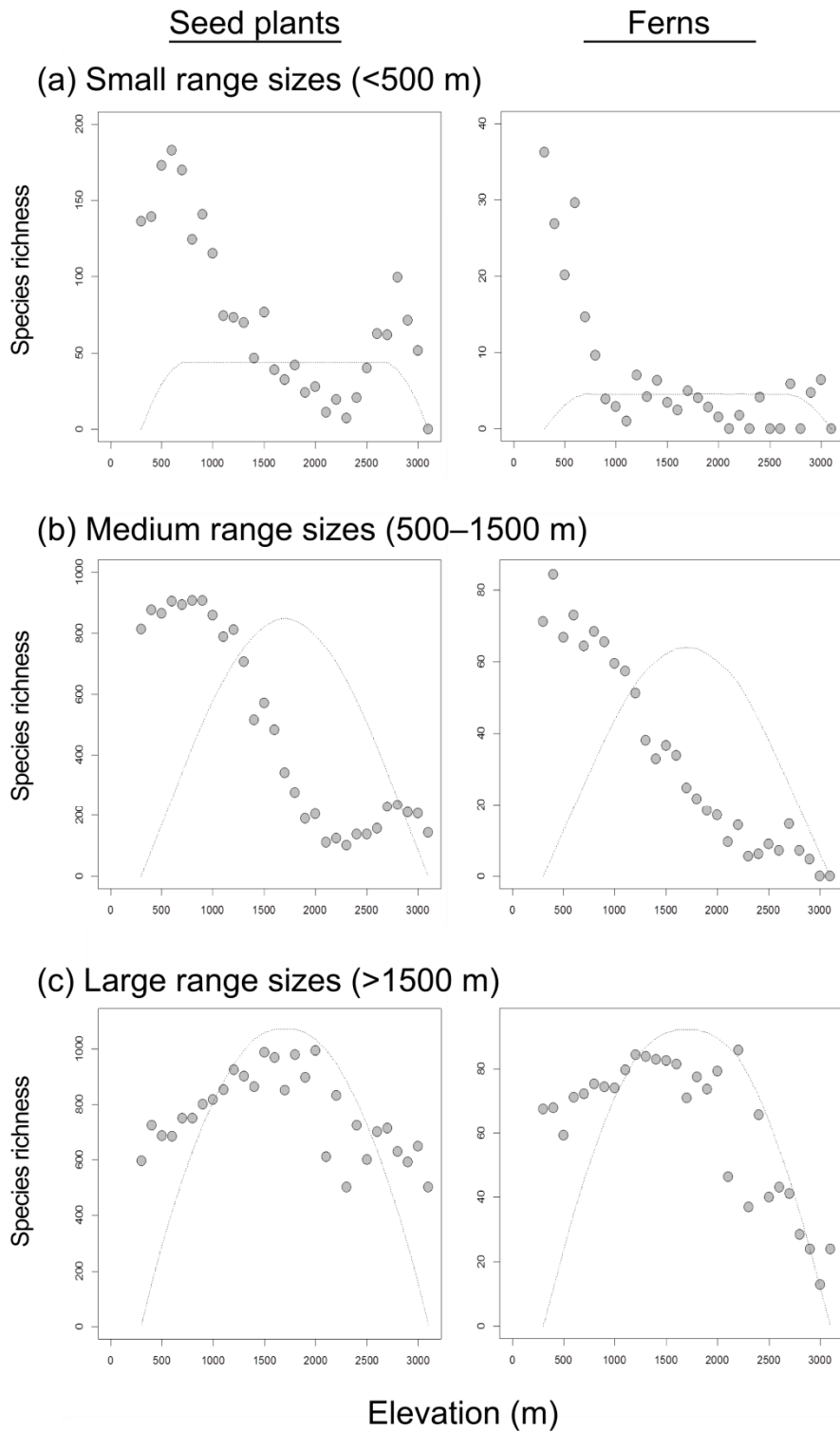


図 2.6 種の分布幅によって分割した種群ごとの標高に沿った面積補正種数のパターン。点線は MDE による推定種数を示す。

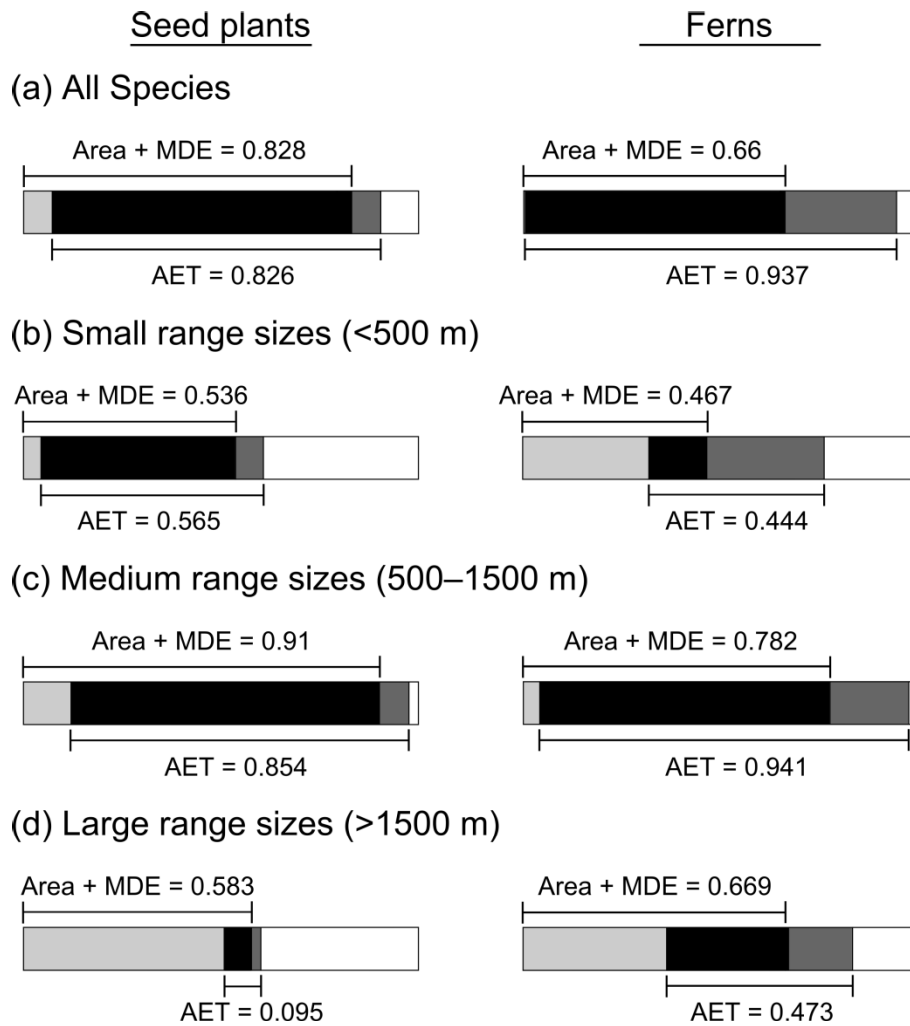


図 2.7 標高に沿った面積補正種数に対する偏回帰分析結果。説明変数は Area : 面積、MDE : Mid-domain Effect、AET : 実蒸発散量とし、Area と MDE を空間的要因、AET を気候的要因として分析した。各数字は決定係数 (R^2) を表す。

第3章

シダ植物における標高に沿った 種多様性パターンのメタ解析と山岳間比較

3.1 摘要

本章ではシダ植物に着目し、これまで世界の山岳域で行われてきた標高に沿った種多様性研究に関するメタ解析を行った。また日本中部と九州で標高に沿ったシダ植物種多様性の調査を行い、先のメタ解析のデータに加えて、シダ植物種多様性パターンに関する熱帯と温帯の山岳間比較を行った。メタ解析の結果、プロット・文献を用いた調査を含め 27 のデータセットのうち、21 調査が熱帯で行われた一方、温帯域では 6 調査のみしか行われておらず、熱帯域での調査に対する偏りが確認された。また熱帯域では 7 割が一山型の種多様性パターンを示したが、温帯域では 2 調査が減少パターン、残り 4 調査は不明瞭なパターンを示した。日本中部と九州における標高に沿った標高毎合計種数はいずれも一山型パターンを示したが、種多様性のピークの標高は熱帯域に比べ低標高に偏る結果を示した。また、種多様性ピークの標高と標高の相対的位置の熱帯と温帯の気候帯比較から、温帯域の種多様性ピークは熱帯に比べて低標高に偏る結果を示した。この地域間の違いは、McCain (2007b) が提唱した麓が乾燥している山岳域では一山型パターンを示し、湿潤な山岳域では単調減少パターンを示すという標高気候モデルには当てはまらなかった。この温帯域における種多様性ピークの低標高への偏りは、熱帯と温帯が持つ標高傾度の環境幅に起因している可能性があり、シダ植物の種多様性パターンに関して気候的要

因が主要因として働くことを支持した。

3.2 序論

標高に沿った種多様性パターンとその決定要因やメカニズムを理解することは、種多様性の一般理論発展において重要な見識を与える (Körner, 1999)。近年の標高に沿った多様性研究のメタ解析により、系統分類群ごとどのような種多様性パターンがどの程度確認されるか、各要因がどれほどパターンを説明できるか (R^2 の比較) が議論されてきた (Rahbek, 2005; McCain, 2007a, 2009, 2010)。しかしながら、山岳間でなぜ種多様性パターンが異なるのかという点では十分な議論がなされておらず、未だ不明瞭のままである。この問題を解決するためには、特定の分類群に着目し、地域山系ごとで気候的特徴や歴史的背景が異なる点を考慮した異なる気候帯 (熱帯・砂漠・温帯) 間のパターンの比較が必要である (Grytnes & McCain, 2007; Kessler *et al.*, 2011; Sanders & Rahbek, 2012)。

本章では、シダ植物に着目し、メタ解析と熱帯と温帯の山岳間比較を行った。シダ植物は孢子分散のため、シダ植物の繁殖体は定着する場所の気候的要因に依存し (Sato, 1982)、動物や送粉者等から独立である (Barrington, 1993)。このことはシダ植物の分布は他の高等植物より非生物的な要因に強く関

連していることを示唆している (Sato, 1982; Barrington, 1993; Greer *et al.*, 1997; Ferrer-Castán & Vetaas, 2005; Kluge *et al.*, 2008)。第 2 章でも、中部山岳域におけるシダ植物の種多様性パターンは気候的要因でよく説明できる結果を得ている。このシダ植物系統の特徴は、種多様性と環境要因との関係に対する山岳間比較において有用である。また、シダ植物は標高に沿った種多様性のパターンを研究するために繰り返し利用されており (Kessler *et al.*, 2001)、比較できる情報も多い。しかし、熱帯と温帯との種多様性パターンを比較する研究はほとんど行われていなかった。

そこでまずシダ植物に関するこれまで行われた研究のメタ解析を行い、気候帯ごと調査頻度の偏りと種多様性パターン頻度の違いを明らかにする。次に温帯域の日本中部と九州の標高に沿った種多様性のパターンを明らかにし、温帯と熱帯における山岳間比較を行う。そして、この調査の情報を加え、標高に沿った種多様性のピークの標高とその標高の相対的位置に関して温帯域と熱帯域の比較を行う。これらの解析から、気候帯に応じた種多様性パターンの違いを明らかにし、その違いがなぜ生じたかを明らかにすることを目的とした。

3.3 材料と方法

3.3.1 調査方法

シダ植物相の調査は、地域種プールとしての標高に沿った種多様性パターンの比較を行うために、温帯域の日本中部地域（34.57–37.03°N, 136.6–138.7°E）で行った。フィールドサンプリングは、日本中部では2000年から2011年で807コドラート（1 ha: 100 m × 100 m or 20 m × 500 m）で行った（図3.1）。中部地域では水平的に広域の調査を行ったため、その水平的な調査強度を均一にするために、まず日本の地形図（scale, 1: 50 000）を用い、5 km × 5 kmの均等なグリッドセルに分割した。分割したセルごと、道路沿いの林床内の調査コドラートを設置した。フィールド調査は、シダ植物が非常に少ない場所においても最低1時間は行った。標高幅は日本中部では標高0 mから2,500 mまでである。

また、温帯域の他の地域として2013年6月に九州中央山地国定公園（32.10–32.30°N, 130.7–131.2°E）において32コドラート（400 m² : 20 m × 20 m）のシダ植物植生調査を行った。プロットサイズに関して、400 m²（20 m × 20 m）のプロットサイズでのシダ植物の調査が現在世界で進行中であり、今後世界の標高に沿ったシダ植物の種多様性のパターンの研究において、同一サンプリングプロットサイズでの比較ができるようにこのプロットサイズを用いた。

3.3.2 データ解析

フィールドサンプリングで得られたデータを中部地域では標高 100 m 毎・22 標高に分割し、各標高で種の情報を集約（今後、例えば 300 m は標高 300 から 399 m を示す）、九州中央山地では 200 m 毎・8 標高に分割し、集約した。標高毎のコドラートの数が異なるので、そのサンプリング強度の効果を補正するために、4つの推測値（chao 2、Jackknife 1、Jackknife 2、Bootstrap）を用いて推定種数を求めた。推定種数にはこの4つの推測値の平均値を利用した。

日本のシダ植物種多様性パターンの世界に対する位置づけを評価するために、世界の標高に沿ったシダ植物の種多様性の比較を行った。視覚的な比較には、まずサンプリングもしくは地域フロラ情報を基にした標高毎の合計種数が実測値として記載されている The central Himalayas, Nepal (Bhattarai *et al.*, 2004)、Mt. Kinabalu, Borneo と Parque Nacional (PN) Carrasco, Bolivia (Kessler *et al.*, 2001)、Mt. Kilimanjaro, Tanzania (Hemp, 2002)、Costa Rica (Kluge *et al.*, 2006) のデータを参照した。Mt. Kinabalu と PN Carrasco は 400 m² の調査プロットを標高毎にいくつか設置したその合計種数、The central Himalayas、Mt. Kilimanjaro、Costa Rica はプロットを設置しない調査、標本と文献情報を基にしたデータである。

世界の標高に沿ったシダ植物の種多様性のパターンのメタ解析と調査

された地域の偏りを明らかにするために、最も新しい標高に沿った種多様性パターン¹のメタ解析 (Guo *et al.*, 2013) で引用された論文の中で、シダ植物を扱った論文を参照し、メタ解析を行った。各山岳域におけるパターンは、論文内の記載に則り判断した。また種多様性パターンに対して線形回帰分析もしくは非線形回帰分析を行っている論文では、ベストモデルが標高に対して二次回帰で表される場合は一山型、線形回帰で表される場合は単調減少もしくは増加とした。また、偏回帰係数に有意性が認められないパターンに対しては不明瞭パターン (Unclear) とした。

熱帯と温帯に対する標高に沿った種多様性のピークの位置の違いを明らかにするために、メタ解析により集積した情報に本章における日本中部と九州中央山地国定公園の情報を加え、各標高ピークの標高と標高に対するピークの相対的位置 (ピークの標高 / 調査された最高標高) を評価し、分散分析を行った。

3.4 結果

本研究により中部地域では 261 種、九州中央山地国定公園では 106 種のシダ植物が確認された。標高毎の合計種数の種多様性パターンは、日本中部では種多様性ピークが 400–900 m に位置し、標高傾度の範囲に対して低標高にピ

ークが偏る一山型のパターンを示し、九州中央山地国定公園では種多様性ピークが 600 m に位置する一山型パターンを示した (図 3.2)。

標高毎の合計種数に関する標高に沿った種多様性パターンの地域との比較は図 3.3 に示した。熱帯域の代表的な 5 山系は標高の中領域に明瞭な種多様性のピークを持つ一山型の傾向を示し、本研究の日本中部・九州中央山地国定公園のピークはそれらに比べて低標高に偏る傾向が示された。

シダ植物の標高に沿った種多様性パターンのメタ解析では、合計 27 の標高傾度で調査が確認され、そのうち熱帯域が 21、温帯域が 6 となり、熱帯での調査が温帯に比べ 3 倍以上多い結果となった。また、熱帯域では 7 割以上の山岳域で一山型のパターンを示す一方で、温帯域では不明瞭な傾向が最も多く、次いで減少パターンを示す結果となった (図 3.4)。

本研究の結果を含めた標高に沿った種多様性のピークの標高は、熱帯域では 1548 ± 479 m (mean \pm SD)、温帯域では 469 ± 368 m (mean \pm SD) となり、熱帯と温帯の間で有意に異なった ($F_{1,27} = 32.95$, $P < 0.001$) (図 3.5a)。また、種多様性のピークの標高相対的位置も、熱帯域では 0.59 ± 0.23 (mean \pm SD)、温帯域では 0.27 ± 0.27 (mean \pm SD) となり、熱帯と温帯の間で有意に異なった ($F_{1,27} = 5.82$, $P < 0.001$) (図 3.5b)。

3.5 考察

一般的に、標高に沿った植物の種多様性パターンは、中央あたりの標高で多様性のピークを持つ一山型を示す場合が多い (Rahbek, 1995, 2005)。本研究の標高に沿ったシダ植物のメタ解析でも、一山型パターンが最も多い結果となった (図 3.3 ; 3.4)。しかし、一山型パターンはすべて熱帯域で確認される傾向であり、温帯域での種多様性パターンは減少もしくは不明瞭な傾向となった。これらの結果はシダ植物の標高に沿った種多様性研究が熱帯域中心に行われ、温帯域における研究例が少ないことを再確認するものとなった。また、この結果はメタ解析における一般性が熱帯にバイアスがかかった誤った一般性を導くことを示唆している。例えば、Guo *et al.* (2013) はシダ植物の種多様性ピークは維管束植物の平均よりも高標高に位置する結果を得ており、系統間での違いを生理的耐性により考察を行っているが、本研究によりピークの位置はメタ解析で扱う調査地の気候帯のバイアスに依存することを示している。また、温帯域では不明瞭な傾向が多く確認されるが、これは各標高におけるサンプリング地点数の少なさが関係していることが考えられる。温帯域 6 パターンのうち 5 パターンがニュージーランドでの研究例であり、1 地点 2,500 m² の調査を数点しているのみの研究例であった。この結果から、今後世界規模におけるメタ解析を行う上で、熱帯域と比較できる温帯域の調査がより多く必要であるが考え

られる。

本研究では、日本の 2 地域の調査を行い、どちらも一山型の種多様性パターンを示したが、その種多様性のピークは熱帯域に比べて低標高に偏る傾向を示した (図 3.3)。また種多様性のピークの標高に関するメタ解析もこの結果を支持し、温帯の標高に沿った種多様性ピークの標高・ピーク標高の相対的位置は熱帯に比べて低標高に位置した (図 3.5)。この熱帯と温帯の違いを生み出す要因の一つに、熱帯と温帯との標高傾度が持つ環境の幅の違いが考えられる (Kessler *et al.*, 2011)。熱帯域の標高傾度は低標高の非常に気温が高い領域から高標高までの環境幅が存在するが、温帯域の標高傾度は熱帯域で見られる低標高の非常に気温が高い領域が存在しておらず、その分環境幅が狭いことになる。熱帯域の低標高は高気温による利用できる水分の減少による種数の減少 (Bhattarai *et al.*, 2004)、もしくは中標高の雲霧帯が高いシダ植物種多様性を持ち、結果相対的な種数の減少が考えられる (Kluge *et al.*, 2006)。温帯ではこの領域が欠落しているため、相対的に種多様性のピークの標高が下がる。種数ピークの低標高への偏りはこうした熱帯と温帯が持つ標高傾度の環境幅に起因している可能性があり、シダ植物の種多様性パターンに関して気候的要因は主要因として働くことを支持する (Kessler *et al.*, 2011)。

メタ解析により明らかとなった温帯と熱帯のパターンの違いは、他の系

統分類群におけるメタ解析では見いだされていない結果である。鳥類におけるメタ解析では山岳域ごとの種多様性パターンの違いは、熱帯や温帯などの気候帯の違いよりもむしろ、調査対象とされる山岳域の麓が乾燥しているか湿潤かで説明されると結論付けられた (McCain, 2009)。これは標高気候モデルと呼ばれ、麓が乾燥している山岳域では一山型パターン、湿潤な山岳域では単調減少パターンを示すという単純なモデルである。コウモリ類では、熱帯が減少傾向、温帯は一山型パターンという気候帯での差異が見いだされたが、この結果も熱帯では麓が湿潤の山岳域での調査が多い一方で、温帯では麓が乾燥した山岳域での調査が多いという麓の環境が気候帯ごとで偏った結果であり、標高気候モデルによくあてはまる結果と結論付けられた (McCain, 2007a, 2009)。McCain の標高気候モデルでは、乾燥を Aridity Index (Aridity Index = 年間平均降水量 / PET) が 0.5 以下として定義している。一山型の傾向を示す Mt. Kilimanjaro では Aridity Index は 0.42 であり、標高気候モデルが当てはまる一方で、日本中部地域では最低標高は 1.19、Costa Rica では 1.79、Bolivia では 1.52 で湿潤の麓だが一山型パターンのため、標高に沿ったシダ植物のすべての種多様性パターンに対して Aridity Index を用いた標高気候モデルは当てはまらない。しかし、一つの標高における低標高と中標高の相対的な水分環境の違いが種数の差異を生み出すことも考えられる。つまり、低標高が Aridity Index で湿潤の値を

示しても、中標高がより高い降水もしくは湿度環境であった場合、相対的に湿潤な環境が中標高に位置するために、種多様性パターンは一山型になることも考えられる。この考察は、メタ解析や比較解析を行う場合、種多様性パターンに影響する気候的要因などの要因を絶対値として表すだけでなく、一つに標高における相対値として表すべきであることを示唆している。本研究において、熱帯と温帯の標高に沿った種多様性パターンは異なり、そのパターンや種多様性ピークの熱帯と温帯の違いはそれぞれの気候帯の標高傾度が持つ環境の幅の違いにより生じた可能性は高いことが考えられたが、気候的要因ですべてのパターンを説明されるわけではない。第2章でも述べたようにパターンを単一の要因では種数の分散をすべて説明できないからである。しかし、本研究では気候的要因が種多様性パターンに与える影響が同様であると仮定した場合、パターンは気候帯ごと異なることを明らかにした。このことはシダ植物にとって気候帯ごと持つ環境幅の違いが種多様性パターンに強く影響することを強く示唆しているだろう。

シダ植物の種多様性は気候的要因との関わりが強く、特に水分条件とは特に密接に関わる。例えば、地球のシダ植物の多様性は地域の降水量がよく説明することができ (Kreft *et al.*, 2010)、標高傾度の研究では特に雲霧帯で種多様性ピークを生じる場合が多い (Kluge *et al.*, 2006; Kessler, 2010; Kessler *et*

al., 2011)。Kessler *et al.* (2011) のメタ解析では、熱帯 14 山系の内、13 山系で雲霧帯において最も高い多様性を持つ地点が確認されている。しかし、温帯域では熱帯のような雲霧帯が生じない。温帯域において種多様性ピークが中標高に位置しないのはこの雲霧帯が存在しないことも考えられる。例えば、熱帯の多くは一山型パターンを示すが、熱帯で見られる単調増加傾向のパターンを示す山岳域は雲霧帯が最高標高付近に形成されており、この雲霧帯が種多様性を生む可能性が高い (Kessler *et al.*, 2011)。このことから雲霧帯形成が種多様性ピークを生み出す可能性も高い。これらのことから、熱帯域と比べた温帯が持つ環境幅の狭さと熱帯域の雲霧帯形成が、気候帯ごと標高に沿ったシダ植物種多様性パターンの違いを生む原因となることが考えられた。

本章では、気候的要因と種多様性が密接に関係するシダ植物を対象とした熱帯と温帯の比較を行い、気候帯によるピークの違いを明確にした。この違いは各気候帯の標高傾度が持つ環境の幅の違いが関係していることを示した。また、先行研究より雲霧帯の影響も考えられた。そして、第 2 章と引用した論文より、MDE や標高毎の面積は主要因ではないことが示された。今後、種多様性の一般性を導くためには、まず温帯域における他地域の調査が必要であるとともに、種多様性のピークの位置と各気候帯の標高傾度が持つ環境の幅の違いとの関係をより堅固なものにするためには、より高緯度での検証を行い、緯度

に対する種多様性ピークを持つ標高の変化を検証するべきであることが考えられた。

日本中部地域

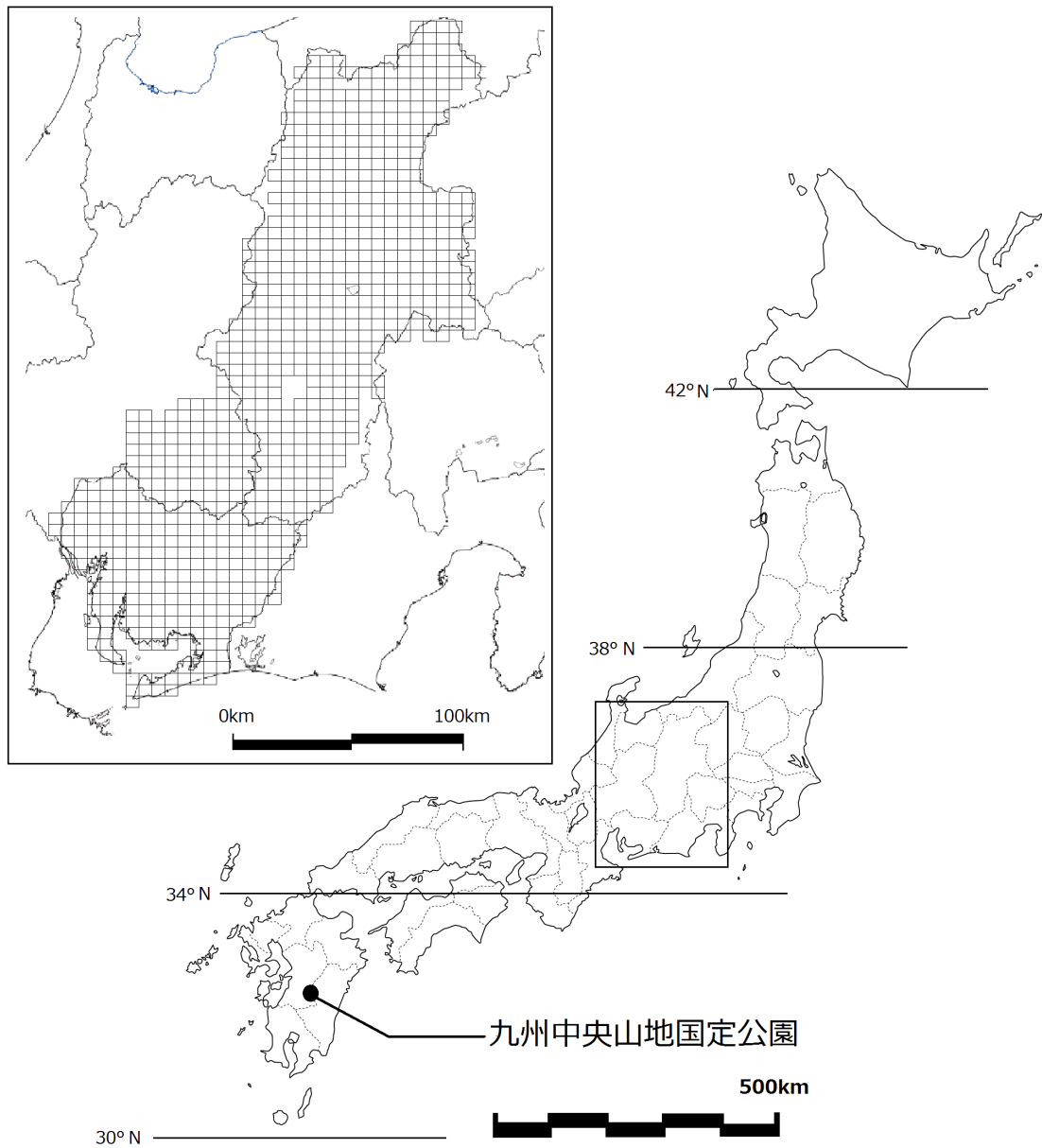


図 3.1 本研究の調査範囲

日本中部地域では、主に愛知県と長野県の全域、岐阜県南東部を含み、合計 808 地点、九州中央山地国定公園では合計 32 地点の調査を行った。調査地点数は調査した地域で大きく異なるが、中部では多くの山系を含めた広域調査、九州では一山系のための狭域調査となっている。

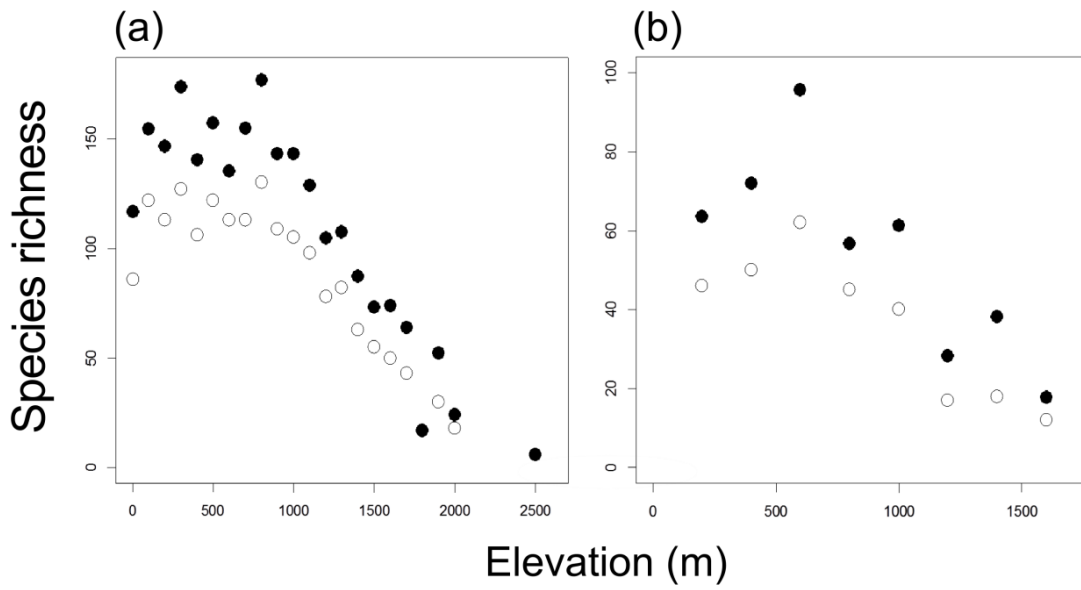


図 3.2 標高毎のシダ植物の合計種数とコドラート毎の種数のパターン。

(a) 日本中部の標高毎の合計種数と推定合計種数、 (b) 九州中央山地国立公園の標高毎の合計種数と推定合計種数のパターン。○：標高毎の観察された合計種数、●：推定合計種数を示す。

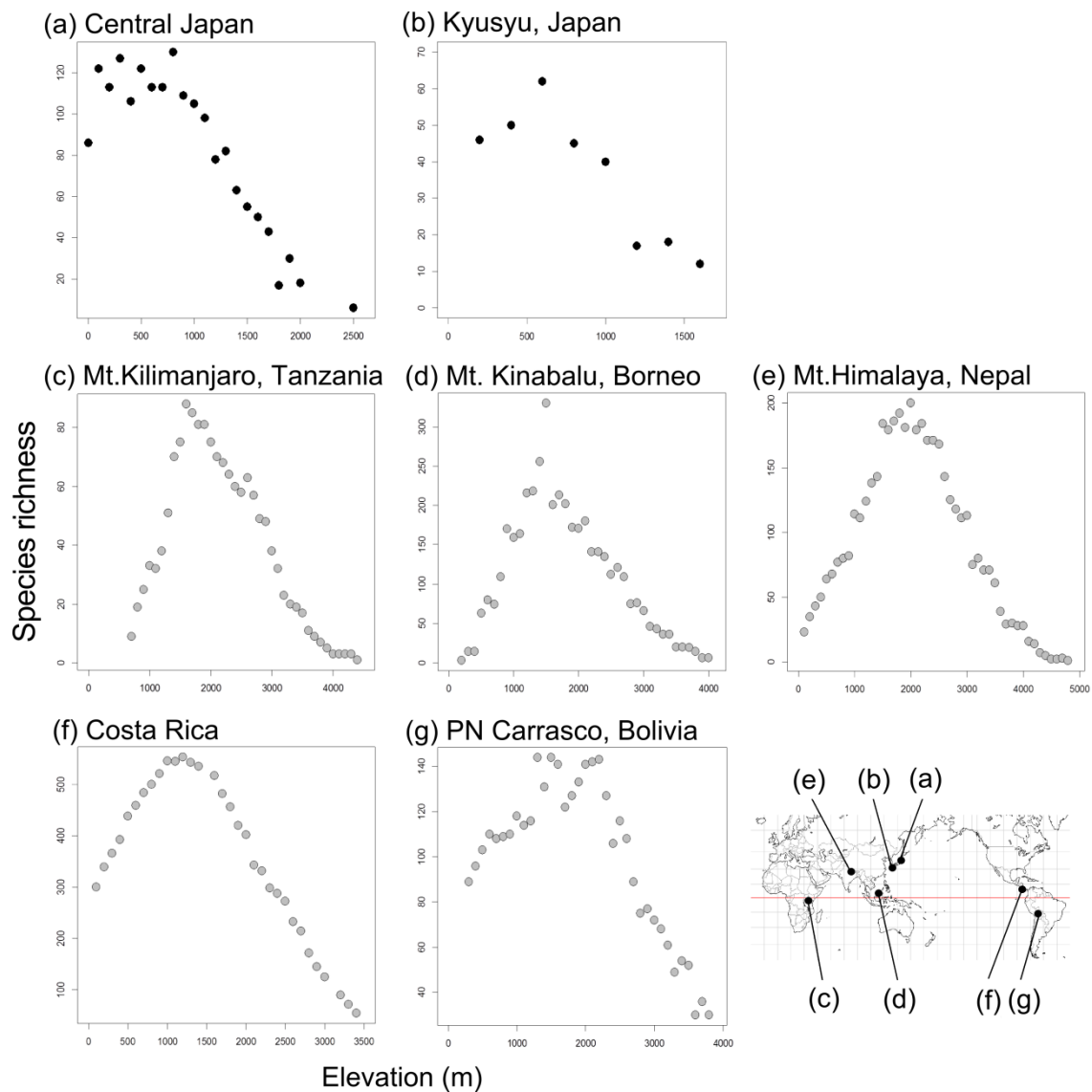


図 3.3 シダ植物の標高に沿った種多様性パターンの山岳間比較。

(a) 日本中部、(b) 九州中央山地国定公園、(c) Mt. Kilimanjaro, Tanzania

(Hemp, 2002)、(d) Mt. Kinabalu, Borneo (Kessler *et al.*, 2001)、(e) Mt.

Himalayas, Nepal (Bhattarai *et al.*, 2004)、(f) Costa Rica (Kluge *et al.*, 2006)、

(g) PN Carrasco, Bolivia (Kessler *et al.*, 2001)。標高に沿った合計種数を表す。

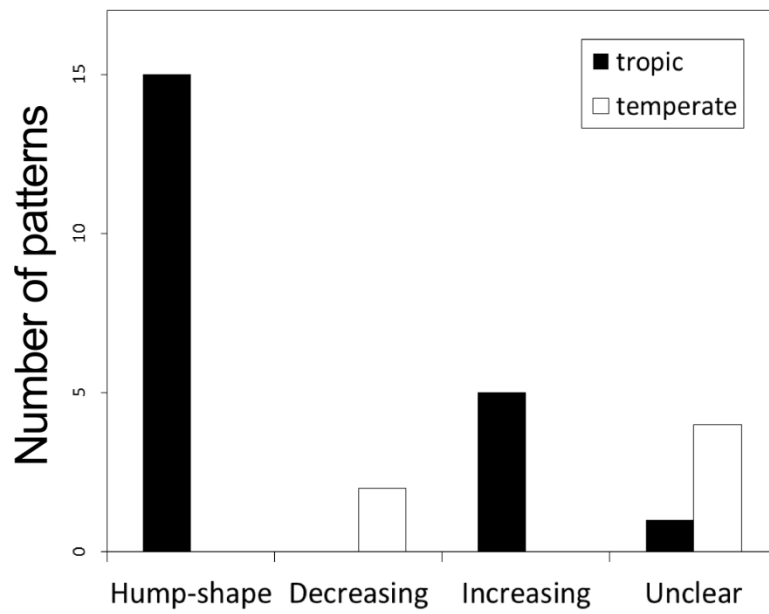


図 3.4 メタ解析による標高に沿った種多様性パターンの熱帯と温帯の比較。熱帯では 21 調査、温帯では 6 調査がこれまで行われた。

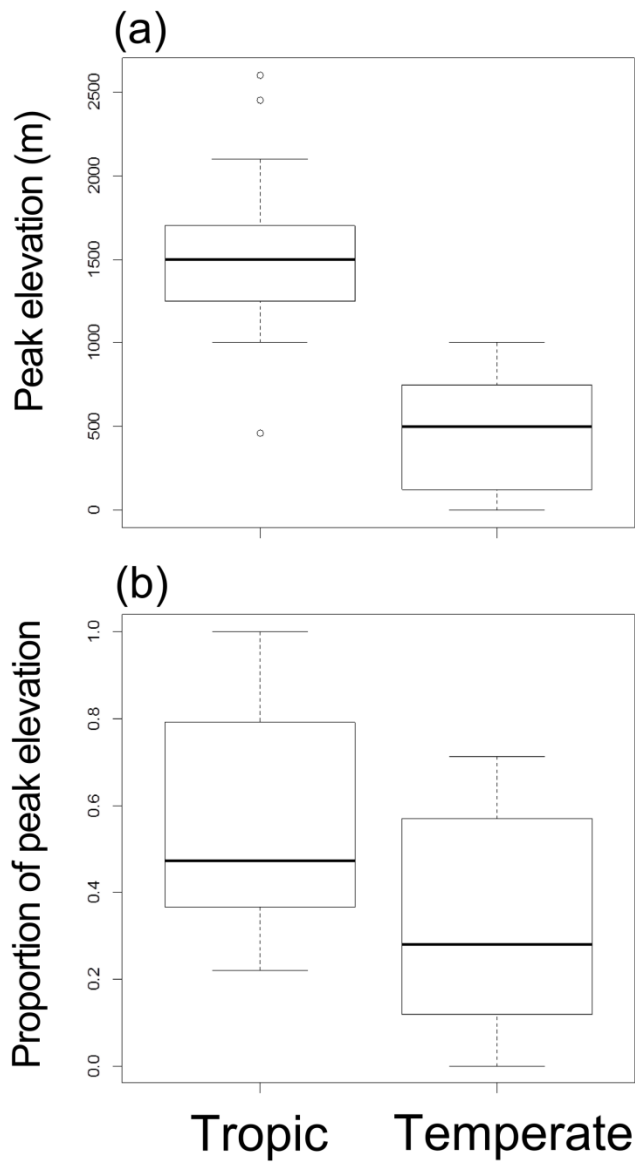


図 3.5 熱帯と温帯における標高に沿った種多様性のピークの標高とその相対的位置。ピーク標高は熱帯域では 1548 ± 479 m (mean \pm SD)、温帯域では 469 ± 368 m (mean \pm SD)、標高相対的位置は熱帯域では 0.59 ± 0.23 (mean \pm SD)、温帯域では 0.27 ± 0.27 (mean \pm SD) であった。

第 4 章

シダ植物の種多様性パターンの 生活史形質間比較と無配生殖種の多様化

4.1 摘要

本章では、標高に沿った種多様性パターンは繁殖様式により異なることを明らかにし、無配生殖種の分布の偏りの生じるメカニズムを気候的要因、地史的背景、系統的構造から明らかにした。中部山岳域における標高に沿った有性生殖種は一山型の種多様性パターンを示した一方で、無配生殖種は標高に沿って急な減少傾向のパターンを示した。無配生殖率も標高に沿って減少した。緯度傾度に沿った有性生殖種と無配生殖種の種多様性パターンは、どちらも減少パターンが示されたが、無配生殖種数の方が有性生殖種数に比べて減少が著しく、無配生殖率は高緯度に向かい減少した。分子系統解析を基にした祖先形質復元と分岐年代推定の結果、無配生殖のシダ植物の多様化は 1,500 万年前以降であることを示した。これらの結果より無配生殖種の多様性は低温環境、特に氷点下の温度による制約を受けていることが予想された。また、緯度傾度では降水量の季節性との相関を示すとともに、無配生殖種の多様化が 1500 万年前以降に発達した結果から、無配生殖種の多様性はモンスーン気候によりもたらされたという仮説を支持した。しかし、標高傾度では支持されず、スケールにより関係する要因の置き換わりが考えられ、標高傾度では無配生殖種は年間降水量の少なさが関係することが考えられた。低標高・低緯度において有性生殖種は比較的遠縁な構成種の系統関係を示す一方で、無配生殖種は比較的近縁な

構成種の系統関係であり、無配生殖の系統的制約の影響が考えられた。しかし、無配生殖種が最も生じるオシダ科とオシダ科以外の系統どちらの場合においても、無配生殖率は高標高・高緯度に向かって減少する傾向を示した。このことから無配生殖種の偏りは、気温や降水量、降水量の季節性が考えられ、モンスーン気候という地史的背景を反映している可能性を支持した。

4.2 序論

標高に沿った多様性研究のメタ解析から、大分類群ごと生じる種多様性パターンの頻度の違いが明らかにされ (McCain, 2007a, 2009, 2010)、高次分類群内の系統間比較から科間のパターンの違いが明らかにされた (Kessler, 2001c; Wu *et al.*, 2013)。こうしたパターンの違いは大分類群ごともしくは科ごと持つ形質の違いや形質の環境適応の違いを反映していることが示唆されている。そのため、標高に沿った構成種が持つ形質の相対的な変化を明らかにすることは、形質の適応的意義を明らかにする上で重要である (Kessler *et al.*, 2007; Hoiss *et al.*, 2012; Leingärtner *et al.*, 2014) とともに、種多様性パターンの違いを明らかにする上でも重要であると考えられる。特に維管束植物においては、葉形態形質は外的環境に対する適応を反映しており (Reich *et al.*, 1999)、環境傾度に対して種内・種間・群集間の変化が報告されている (Cordell *et al.*, 1998;

Schoettle & Rochelle, 2000; Guo *et al.*, 2010; Schöb *et al.*, 2013)。また被子植物ではさらに種子分散様式や繁殖様式といった生活史形質に関する議論が進められており (Pellissier *et al.*, 2010)、その進化生態学的な解明を目指している。しかしシダ植物では葉形態にのみ着目されており (Kessler *et al.*, 2007)、生活史形質に関してこれまで着目されていなかった。

生活史形質の中でも繁殖様式に関して、被子植物では近縁の有性生殖種と無性生殖種は異なる分布パターンを示すということが認識されている (Hörandl, 2006)。一般的に、無融合生殖 agamospory (種子形成を介する無性生殖) の被子植物は高緯度・高標高で生じる傾向があり (Bayer & Stebbins, 1983; Bierzychudek, 1985; van Dijk, 2003; Kearney, 2005; Hörandl, 2009, 2011; dos Santos *et al.*, 2012)、被子植物の地域植物相の無融合生殖種の割合は、緯度に沿ってもしくは気温が高い気候から低い気候に向かうに従って増加する (Asker & Jerling, 1992)。こうした違いは、無性生殖は繁殖相手を見つける必要性やポリネーターを利用する種は受精の際のポリネーター利用の必要性もないため、高緯度・高標高では無性生殖は‘繁殖保障’としての機能を持つためである (Baker, 1955)。こうした地理的・生態的特徴を含めた両者の分布の違いは無性生殖の進化の理解を深める (Bayer & Stebbins, 1983; Bierzychudek, 1985; van Dijk, 2003; Kearney, 2005)。

植物分布と繁殖様式に関する多くの研究は被子植物で行われてきており (Asker & Jerling, 1992)、シダ植物においてはこれまで研究が行われてきていない。シダ植物の無性生殖の一つである無配生殖は、非減数の孢子形成 diplospores と配偶子結合なしで前葉体の体細胞からの孢子体形成 apogamy から成り立っている (Lovis, 1977; Walker, 1985; Bell, 1992)。無配生殖という言葉は主に受精なしで前葉体から孢子体を形成するシダ植物に対して使われており (Schneller & Krattinger, 2010)、世界のシダ植物種の約 10%がこの無配生殖を持つ (Walker, 1985)。シダ植物における無配生殖の割合 (10%) は、被子植物の同じ無性生殖である無融合生殖の割合 (0.1%) よりも高い (Hörandl, 2009; Beck *et al.*, 2011; Liu *et al.*, 2012)。それゆえ無配生殖はシダ植物の進化や多様化に重要な役割をになっていると考えられている (Grusz *et al.*, 2009)。

近年、シダ植物と種子植物の多様化に関する分子系統学的研究によりシダ植物の多様化は被子植物の多様化の後に生じたことが解明された (Schneider *et al.*, 2004)。シダ植物は種子植物の優占によって作り上げられた生態学的空間で進化した (Schneider *et al.*, 2004; Rathinasabapathi, 2006)、その空間から利点を得ることができたと考えられている (Schuettpelez & Pryer, 2009)。この時期に、光への感受性を高める独特の光受容体フィトクロム 3 (Kawai *et al.*, 2003) や地面より上での生活を可能にした着生の進化に関係した形質 (Schuettpelez &

Pryer, 2009) がシダ植物の多様化に重要な役割を持っていた。シダ植物の多様化に関連した地史的イベントに関して、Wang *et al.* (2012)は東南アジア産ノキシノブ属 *Lepisorus* の多様化とヒマラヤ山脈の隆起に伴う気候変動との関連性を示した。Liu *et al.* (2012) もまた無配生殖の polystichoid ferns の多様化が 1,500 万年前以降の強い季節性の環境を持つモンスーン気候の発達に伴って生じたことを示唆している。無配生殖のシダ植物は長い進化的時間の中で進化の袋小路と言われているが、短い進化的時間の中では、特定の地史的イベントや生態学的なニッチの中で繁栄し高い多様性を維持している可能性が高い (Beck *et al.*, 2011; Liu *et al.*, 2012)。無性生殖への進化的な移行は植物の重要な進化的プロセスである (Asker & Jerling, 1992; Mogie, 1992)。それゆえ、シダ植物分布と繁殖様式の関係性や無配生殖に関するマクロ生態学的な研究は、シダ植物の近年の進化を理解する上で重要である。しかし、これらを明らかにした例は少ない。

シダ植物の有性生殖は受精の為に高い湿度もしくは水分条件を必要とするが、無配生殖種は受精の際の水分条件を必要としない (Whittier, 1968, 1970)。それゆえ、無配生殖シダ植物は有性生殖種よりも気候的には乾燥もしくは低温環境で生息でき (Lu *et al.*, 2006)、人為的な環境を好むことが示唆されている (Iwatsuki, 1994)。以上より、シダ植物の無配生殖の多様性と外的環境と

の関係に関する可能性として 1) 低温環境で高い多様性、2) 乾燥条件下で高い多様性、3) 人為的な影響を受けた環境下で高い多様性、4) モンスーン気候で高い多様性を持つことが考えられる。また、5) ある形質の分布の偏りに関しては、系統的な制約、つまり似た形質を持つ種は近縁な系統であることに起因することも考えられる。

そこで本章では、シダ植物の無配生殖の多様性に関して上記の可能性の検証と繁殖様式に着目した種多様性パターンの形質間比較を行った。有性生殖と無配生殖の種多様性パターンに関して、中部山岳域と日本列島における (1) 標高傾度と緯度傾度に沿った有性生殖種と無配生殖種の多様性のパターンの違いと無配生殖種の割合の変化、(2) 無配生殖種の割合に関係した環境要因を明らかにする。さらに、(3) モンスーン気候との関係を歴史的側面から明らかにするために、分岐年代推定と祖先形質復元により日本産無配生殖種の多様化した年代を明らかにし、(4) 無配生殖率の変化における系統的制約を検討するために、標高傾度と緯度傾度に沿った構成種の系統構造を明らかにする。

4.3 方法と解析

4.3.1 調査方法

調査はまず、中部山岳域の標高傾度を扱った。この領域内における標高

毎の妥当な種プールとしての種構成を得るために、第2章で扱った維管束植物の分布データである長野県植物資料集 (Kanai & Shimizu, 2006) と 2000 年から 2011 年まで行った同領域内における 2,212 コドラート調査の結果を集約し、標高毎ごとに種をまとめた。第2章同様に 300 m から 3,100 m までの標高を 100 m 毎の標高に分割した (今後、例えば 300 m は標高 300 から 399 m を示す)。この集積では標高毎にコドラート数が違い、サンプリング強度が異なることが予想されるが、本研究の目的は緯度傾度、標高傾度に沿った有性生殖と無配生殖種の比較であるため、標高毎の種数の標準化は行わなかった。

緯度傾度に沿った解析では、日本のシダ植物図鑑 (Kurata & Nakaike, 1979–97) のシダ植物の分布情報を利用した。この分布情報は日本全国のシダ植物分布が同じサイズの 134 個のグリッドセル (2,820 km² / グリッド) として整理されている。いくつかのグリッドセルは亜熱帯域の小さな島を含んでいたため、セルの面積が非常に小さくなる場合が生じた。これによりセルの面積が均等ではなくなるため、本研究ではこれらのセル (伊豆諸島・小笠原諸島・八重山諸島を含む) を除いた。

シダ植物の繁殖様式の情報には Takamiya (1996) を参照にした。この索引には細胞学的大約および孢子数により決定された繁殖様式 ['sex (sexual 有性生殖)']、'apo (apogamy 無配生殖)']、'irr (irregular meiosis 不稔孢子)']、これらの組

み合わせ] がまとめられている。対象とした系統は、シダ植物の中でも最も多様化した群である *polypod* シダ群を扱った。これは日本産シダ植物の無配生殖種は、シダ植物系統内で *polypod* シダ群でのみ生じているとともに、シダ植物系統内で最も多様化した主要なまとまりであるためである。日本列島の緯度傾度での解析には日本産 *polypod* シダ群の生殖情報を持つ 318 種（有性生殖：265 種、無配生殖：53 種）、標高傾度では 177 種（有性生殖：154 種、無配生殖：23 種）を解析した。組合せの種は種の場所ごとの繁殖様式を認識することができなかったため、組合せの種は解析から除いた。

4.3.2 解析方法

無配生殖の分布パターンを明らかにするために、標高毎また緯度毎で無配生殖率（無配生殖種数 / 合計種数）を算出した。標高・緯度と無配生殖率の関係はスピアマンの順位相関により評価した。また標高・緯度の無配生殖率への影響を一般化線形モデル（GLM）により評価した。応答変数である無配生殖率は二項分布に従うと過程し、link 関数は *logit* を使用した。無配生殖率に影響を与える気候的要因を明らかにするために、無配生殖率と平均気温・年間降水量との関係をスピアマンの順位相関と GLM により評価した。モンスーンの影響を評価するために、降水量の季節性（6 月降水量 - 12 月降水量）を算出し、解析に加えた。標高傾度に沿った気候的要因は第 2 章で用いたデータソースの気候

値を利用した。緯度傾度に沿った気候的要因に関しては、気象庁のデータベースにおける 127 気象観測所の 1981 年から 2010 年の平年値を利用した。

4.3.3 系統解析

日本産無配生殖種シダ植物の多様化した年代と環境傾度に沿った系統構造を調べるため、Ebihara (2011) を参照し、GenBank より日本産シダ植物の *rbcL* 遺伝子 1,205 bp を抽出し、系統樹を作成した。日本産シダ植物の無配生殖種は *polypod* シダ群でのみ生じているため、緯度傾度での解析には日本産 *polypod* シダ群の生殖情報を持つ 318 種、標高傾度では 177 種を解析した。比較すべき塩基配列間で相同な部位を特定するため、*rbcL* 遺伝子の配列は ClustalW (Thompson *et al.*, 1994) によりアライメントを行った。塩基置換モデルを選択するために、Kakusan 4 (Tanabe, 2011) を使用した。赤池情報規準 (AIC) をもとに選ばれたベストモデルは、コドン位置ごと異なる塩基置換モデルを当てはめる Mix Model であり、第 1、3 コドンでは GTR + I + Γ モデル、第 2 コドンでは SKY + I + Γ モデルを当てはめた。ベイズ法系統樹は MrBayes 3.2 (Ronquist *et al.*, 2012) を用いて構築した。解析は 5,000,000 世代、100 世代ごととサンプリングを行った。最初の 25% のサンプルの樹形を burn-in し、それ以後のサンプルの樹形を用いて事後確率 (PP) を算出した。

分岐年代推定には BEAST v. 1.8.0 (Drummond & Rambaut, 2007)

を用いた。分岐の進化速度は relaxed log-normal clock、Death-Birth speciation process を当てはめ、化石記録により相対年代を絶対年代の値に換算した。化石記録による年代の換算は、Schneider *et al.* (2004) と Schuettpelz & Pryer (2009) で使われている 4 つの stem group (Pteroids、Dennstaedtia/Microlepidia clade、Athyrioids、Polygrammoids) で行った。各ステムグループの化石年代記録による年代換算は BEAUTi (part of the Beast package) を用いて、以下の設定で解析した : Pteroids stem group は log-normal (mean = 2.5、SD = 0.5、offset = 93.5) ; Dennstamicrole stem group は log-normal (mean = 2.5、SD = 0.5、offset = 70.6) ; Athyrioids stem group は log-normal (mean = 3.5、SD = 0.5、offset = 37.2); Polygrammoids stem group は log-normal (mean = 3.5、SD = 0.5、offset = 33.9) ; The root node は log-normal (mean = 4.0、SD = 0.2、offset = 121.0)。解析は 60,000,000 世代、1,000 世代ごとサンプリングを行った。最初の 25% のサンプルの樹形を burn-in し、LogCombiner v.1.8.0 (part of the Beast package) を使い 9,000 世代ごとサンプリングを行った。中部山岳域の polypods シダ類の解析では 6,000 世代ごとサンプリングを行った。TreeAnnotator v.1.8.0 (part of the Beast package) それ以後のサンプルの樹形を用いて事後確率 (PP) を算出した。ベイズ法系統樹の解析における収束は Tracer v. 1.5 (part of the Beast package) を用いて確認した。

祖先形質復元は Mesquite 2.75 (Maddison & Maddison, 2001) を用いた。各種の生殖様式を有性生殖 (0) 無配生殖 (1) としてスコア化し、Mk1 モデルを用いた最尤法により祖先形質復元を行った。祖先形質状態は尤度比の閾値を用いて行った。

構築した系統樹を基に標高毎の種構成の系統構造を得るために、標高毎の構成種における Net relatedness index (NRI) を算出した (Webb *et al.*, 2002)。NRI は標高毎の構成種間の系統的距離の平均値 (Mean phylogenetic distance: MPD) の標準化効果量であり、以下の式で定義される (Webb *et al.*, 2002)。

$$\text{NRI} = -1 \times (\text{MPD}_{\text{observed}} - \text{MPD}_{\text{randomized}}) / \text{sdMPD}_{\text{randomized}}$$

$\text{MPD}_{\text{observed}}$ は標高毎の種間の系統的距離の実測平均値であり、 $\text{MPD}_{\text{randomized}}$ と $\text{sdMPD}_{\text{randomized}}$ は調査領域内で観察した種からランダムに種を選ばれた種の平均系統的距離と標準偏差である。ランダム試行は 999 回行った。NRI が正の値は偶然よりも低い MPD を示し、その系統構造は近縁種で構成されていることを示す。逆に NRI が負の値は偶然よりも高い MPD を示し、その系統構造は遠縁の種で構成されていることを示す (Webb *et al.*, 2002)。解析には R のパッケージである *picante* (Kembel *et al.*, 2010) を使用した。

4.4 結果

標高に沿った有性生殖と無配生殖の種数は、異なる種多様性パターンを示した (図 4.1a)。有性生殖種は標高 600–900 m で種数のピークを持つ一山型パターンを示した一方で、無配生殖種は標高に沿って急な減少傾向のパターンを示した (図 4.1a)。無配生殖率も標高に沿って減少し、2,100 m 以上では生じていなかった (図 4.3b)。スピアマンの順位相関と GLM もまたこの結果を支持し、標高と無配生殖率には負の関係が示された (表 4.1)。標高傾度における気候的な要因と無配生殖率との関係は、平均気温とは正の相関、年間降水量とは負の相関、降水量の季節性とは負の相関を示した (表 4.1)。AIC の値は平均気温で最も少なく、次いで年間降水量、そして降水量の季節性で最もその値が高い結果となった (表 4.1)。

緯度傾度に沿った有性生殖・無配生殖の種多様性パターンは、どちらも減少パターンが示されたが、無配生殖種数の方が有性生殖種数に比べて減少が著しかった (図 4.3c)。無配生殖の割合は高緯度に向かい減少し、42.33°N 以上 (北海道南部以上) では生じていなかった (図 4.3d)。緯度傾度における気候的な要因と無配生殖率との関係は、平均気温、年間降水量、降水量の季節性で有意な正の相関を示した (表 4.1)。AIC の値は平均気温で最も少なく、次いで降水量の季節性、そして年間降水量で最もその値が高い結果となった (表 4.1)。

MrBayes と Beast によるベイズ系統樹はほぼ一致した。祖先形質復元よりシダ植物の無配生殖は 8 属 *Pteris*, *Hymenasplenium*, *Asplenium*, *Deparia*, *Diplazium*, *Cyrtomium*, *Polystichum*, *Dryopteris* で生じていた (図 4.2)。有性生殖から無配生殖への移行に関していくつか曖昧な枝が存在したが、祖先形質復元と分岐年代推定の結果は無配生殖のシダ植物の多様化は 1,500 万年前以降であることを示した (図 4.2)。

標高に沿った有性生殖種の NRI 値は低標高で低い値を示す一方で、無配生殖種の NRI 値は低標高で高い値を示す結果となった (図 4.3a)。この結果は、低標高において有性生殖種の構成種は比較的遠縁な系統関係、無配生殖種の構成種は比較的近縁な系統関係であることを表す。緯度に沿った NRI 値も標高傾度と同様の傾向を示し、有性生殖種の NRI 値は低緯度で低い値を示す一方で、無配生殖種の NRI 値は低緯度では高い値を示す結果となった (図 4.3b)。

標高傾度と緯度傾度に沿った無配生殖率の偏りが、無配生殖種がある系統にまとまる系統的制約の結果生じているかどうかを検証するために、無配生殖種が最も多かったオシダ科とオシダ科以外の系統に分けて検証した。その結果、オシダ科とオシダ科以外の系統どちらの場合においても、無配生殖率は高標高・高緯度に向かって減少する傾向を示した (図 4.4)。

4.5 考察

4.5.1. 無配生殖と気温との関係性

本章では、標高と緯度に沿った有性生殖と無配生殖種の種多様性パターンの違いを明らかにした。同一の環境傾度に対して異なるパターンが示されたことは、有性生殖と無配生殖という繁殖様式の違いが種多様性パターンに反映されることを意味し、各生殖様式が持つ環境適応や歴史的背景の違いが反映されていることが予想できる。標高傾度・緯度傾度共に高標高・高緯度に向かうに従い、無配生殖種数は有性生殖種数に比べ急な減少傾向を示し、無配生殖率は減少し (図 4.1)、平均気温と有意な正の相関が得られた (表 3.1)。また無配生殖種は、緯度では 42.33°N (最寒月平均気温: -3.33°C) 以北、標高では 2,100 m (最寒月平均気温: -5.75°C) 以上の標高では観察されなかった。この結果から、被子植物のように低温環境で無性生殖の割合が高くなるという傾向は支持されず、無配生殖種の多様性は低温環境、特に氷点下の温度による制約を受けていることが予想された。

このような制限に関して、シダ植物特有の世代である前葉体世代が関係していることが考えられる。ほとんどの無配生殖種は倍数体であり (Chao *et al.*, 2012)、有性生殖種よりも胞子サイズが大きい (Whittier, 1970; Guo *et al.*, 2003; Regalado Gabancho *et al.*, 2010)。そのため、無配生殖種の前葉体の細胞

サイズが大きいことが予想される。細胞サイズが増加すると、細胞の含水量は増加する (Stebbins, 1950; Dvorak & Fowler, 1978)。寒さ順応させた植物における高い含水量は耐寒性の低さと関係している。これは非効率的な脱水により引き起こされる植物細胞の原形質内の氷結晶化による細胞が受けるダメージのためである (Sakai & Larcher, 1987; Limin & Fowler, 1989; Breman *et al.*, 2009)。前葉体はシダ植物の生活史の中の最初のステージであるとともに、薄い細胞の層で形成されているため、生活環の中でも非常に外的環境に敏感なステージである。それゆえ無配生殖の前葉体の低い低温耐性は、無配生殖率の高緯度・高標高における減少に関係することが予想される。いくつかの研究では日本産シダ植物の耐寒性に関して扱ってきたが (Sato & Sakai, 1981; Sato, 1982)、無配生殖のシダ植物を扱ってはいなかった。それゆえ、今後有性生殖と無配生殖種間の実験的な耐寒性の比較を行う必要があるだろう。

4.5.2. 無配生殖とモンスーン気候との関係性

緯度傾度における降水量の季節性と無配生殖率との正の相関 (表 4.1) と日本産シダ植物の分岐年代推定と祖先形質復元の結果 (図 4.2) は、無配生殖の多様化は 1,500 万年前以降発達するモンスーン気候に関係する仮説 (Liu *et al.*, 2012) を支持する結果となった。東南アジア産 Polystichoid シダ植物類の研究例において、ヒマラヤチベット山塊の標高上昇とそれに伴うモンスーン気候

の発達と無配生殖種の成立時期が一致していることが示された (Zhisheng *et al.*, 2001; Little & Barrington, 2003; Driscoll & Barrington, 2007; Liu *et al.*, 2012)。先行研究は限られたシダ植物分類群における結果・仮説を示したが、本研究では日本産シダ植物系統全体においても同様に、無配生殖種の多様化はモンスーン発達時期である 1,500 万年前以降であるという結果を示した。無性生殖は進化の袋小路と呼ばれ、高い絶滅率を持ちうるために、すべての系統が近年派生した可能性も高い。この点は分子系統的手法では問題であるが、現状打開策が見つからない。しかし、本章では、無配生殖率と降水量の季節性の関係を示すという生態学的なアプローチより無配生殖の多様化とモンスーン気候の関係性の仮説を支えた。一方で、降水量の季節性と無配生殖率との関係性は、緯度傾度においては正の相関を示した一方で、中部山岳域の標高に沿った解析では逆の負の相関を示した (表 4.1)。これは無配生殖率に影響を与える気候的要因の階層性と解析するスケールの違いが考えられる。標高傾度では高標高に向かい低温になり、降水量の季節性が増加する。一方で緯度傾度では高緯度に向かい低温になるが、降水量の季節性は減少する。このことから無配生殖に対して気温が主要因として働いており、季節性の重要性はその下に位置することが考えられた。またスケールの違いに関して、モンスーンの成立は東アジアの気候に影響を与えたかなり大きな地史イベントであり、それゆえ無配生

殖とモンスーンの関係性はマクロスケール（緯度傾度）では当てはまることであり、メソスケール（標高傾度）では当てはまらない可能性が高い。種多様性や分布を規定する要因は扱う空間スケールに応じて異なる（Gaston, 2000; Chase & Leibold, 2002; Pearson & Dawson, 2003）。標高に沿った無配生殖率は降水量の季節性と負の相関を示す一方で、年降水量とも負の相関を示した。このことは、受精に水分が必要でない無配生殖の有利さ（Iwatsuki, 1994）から生じる妥当な結果である。つまり、メソスケールの場合、無配生殖率またはその多様性は降水量や土地利用と要因と関係が深いだろう。さらに、標高傾度では統計モデルの良さを示す AIC の値は年間降水量に比べ降水量の季節性で高く、年間降水量の方がモデルとして良い一方で、緯度傾度では降水量の季節性の方が AIC の値は低くモデルとして良い結果であった（表 4.1）。この結果もスケールに応じて無配生殖の多様性に関係する要因が異なることを支持している。

4.5.3. 無配生殖と系統的制約との関係性

分子系統学的解析では無配生殖がシダ植物の多くの系統で独立に生じたことが示された（図 4.2）。しかし、低標高・低緯度の系統構造は、有性生殖種は遠縁な系統構造を示す一方で、無配生殖種では比較的近縁な系統構造を示す結果となった（図 4.3）。この結果は、本章における環境傾度に沿った無配生殖率の変化は系統的な制約、つまりある無配生殖種が多い系統の影響（分子系統

樹より特にオシダ科の影響)を受けていることを示唆する。しかし、オシダ科とそれ以外の系統に分けた解析では、オシダ科だけでなくオシダ科以外の系統でも polypod シダ類全体と同様の傾向が示され (図 4.4)、系統的制約だけでなく先に議論したような気候的要因や歴史的背景も関係していることを示す。また、本章では日本産シダ植物の無配生殖種はオシダ科に特に偏りがあったが、このような無配生殖の系統的な偏りに関するメカニズムは明確になっていない (Liu *et al.*, 2012)。無配生殖は雑種起源であることが知られており (Nitta *et al.*, 2011; Chao *et al.*, 2012)、雑種の多様性が無配生殖に関係していることも考えられるが、系統内で非常に多くの雑種が記録されているイワデンダ科メシダ属でほとんど無配生殖が観察されない点を考えると、雑種形成のみが無配生殖の系統的な偏りを生むとは考えにくい。この問題を解決するためには、種の繁殖様式に関する知見をより多く集積する必要がある。現在は、世界的なシダフロラや熱帯から寒帯まで同一プロトコルでの標高に沿ったシダ植物多様性情報がそろいつつある一方で、繁殖様式の情報がまた足りず、本章のような議論が進めることができない。今後特に熱帯域を中心に繁殖様式の情報を蓄積していくことを進める予定である。

4.5.4. 無性生殖としてのシダ植物の無配生殖

無配生殖のシダ植物はこれまで“性のパラドックス Paradox of sex”と

いう生物学の謎に関連して議論されたことがなかった (Asker & Jerling, 1992)。しかしながら、種子植物と比較したシダ植物の特徴 (独立した複相世代、外生孢子からの前葉体発達、分散や受精の際の送粉・分散者からの独立した孢子分散) や本研究でのこれまでの無性生殖とは違う分布パターンは性の進化的な謎を理解し、議論する上で重要な知見となりうるだろう。無性生殖の種子植物とシダ植物間の形質や進化的歴史の違いは、系統間の無性生殖のメリットの違いや植物系統内における無性生殖の非均等な分布に関係しているだろう (Mogie, 1992)。性のパラドックスに関する議論の中心の一つに有性生殖のコストがある。シダ植物はこのトピックに関して一つの視点を示す。有性生殖種は 64 個の孢子を一つの孢子嚢で形成するが、無配生殖種は 32 個の孢子を形成する (Lovis, 1977)。それゆえ無配生殖種は有性生殖種の 50% しか前葉体を形成できない (Mogie, 1990)。この生産性の減少は、無配生殖シダ植物種の減数分裂前の細胞分裂の伴わない核ゲノムの複製 (APE) の結果生じるが、こうした現象は顕花植物ではほとんど知られていない (Mogie, 2013)。Mogie (2013) によれば、APE による生産性の減少はシダ植物の無性生殖のコストと関係しているが、顕花植物では関係していない。こうした対照的な傾向は、シダ植物は孢子分散の為、繁殖において送粉者に依存しないことが考えられ、その独立性が繁殖保障という無性生殖のメリットはシダ植物にとって意味のないことであると考えら

れる。

Liu *et al.* (2012)は“無配生殖（無融合生殖）がなぜシダ植物では一般的なのか？”という疑問に対して、多様性の高い属、科もしくはシダ植物系統全体に焦点を置いた研究の必要性を述べた。本章では日本産のシダ植物の大部分を占める polypod シダ類全体に対して、異なる環境傾度に沿った無配生殖種の分布様式、分子系統学的解析を行った。これらの結果から、今後は第一に無配生殖種の前葉体における耐寒性の測定といった生理生態学的知見が必要であることが考えられた。また、熱帯域を中心としたシダ植物の繁殖様式の情報も蓄積し、より広域での無配生殖種の分布の傾向を明らかにする必要がある。この点を明らかにすることで、シダ植物における無配生殖の適応的意義が明瞭になり、シダ植物において無配生殖がなぜ一般的なのかという疑問に対する答えに近づくことができるだろう。

表 4.1 標高・緯度・気候的要因と無配生殖率に関する一般化線形モデル結果

(GLM) とスピアマンの順位相関係数結果。

変数	GLM			スピアマンの 順位相関	
	Estimate	z value	P value	ρ value	P value
1. 標高傾度					
標高	-0.002	-6.54	< 0.001	-0.98	< 0.001
平均気温	0.314	6.50	< 0.001	0.98	< 0.001
年間降水量	-0.002	-6.46	< 0.001	-0.95	< 0.001
降水量季節性*	-0.013	-5.97	< 0.001	-0.93	< 0.001
2. 緯度傾度					
緯度	-0.113	-5.35	< 0.001	-0.92	< 0.001
平均気温	0.181	6.57	< 0.001	0.97	< 0.001
年間降水量	0.001	4.56	< 0.001	0.84	< 0.001
降水量季節性*	0.003	5.05	< 0.001	0.91	< 0.001

*6月の降水量－12月の降水量。

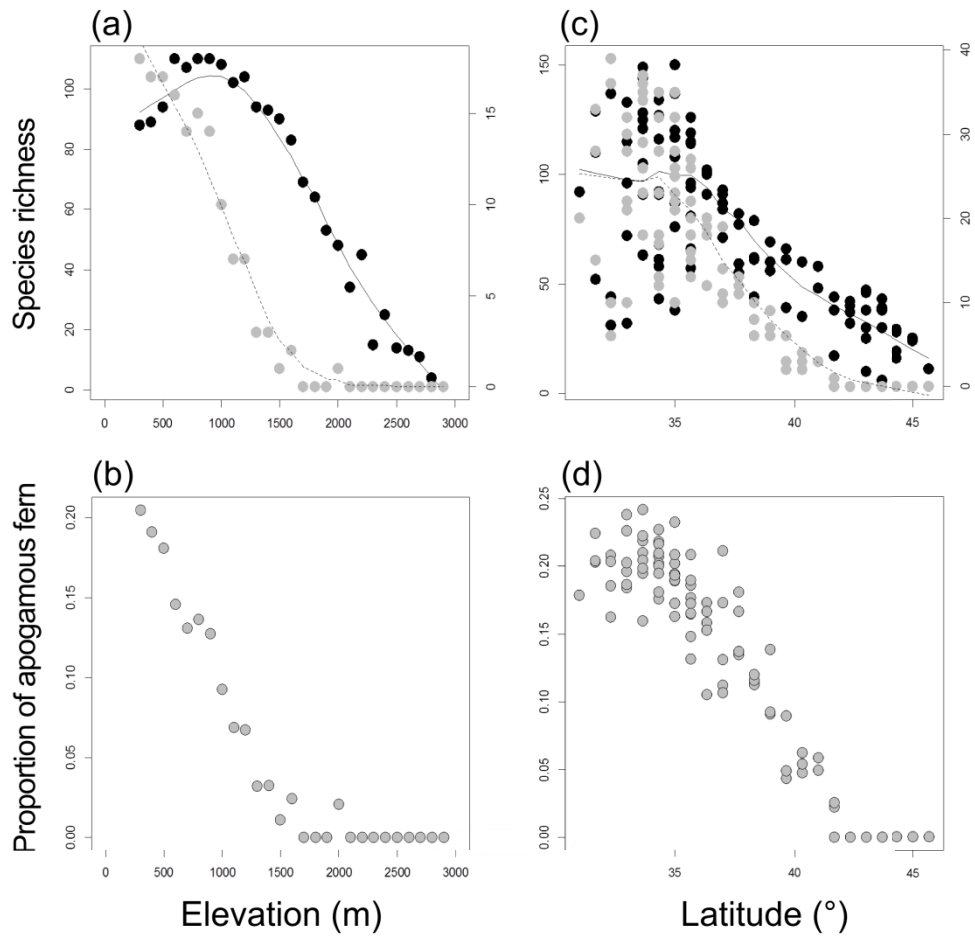


図 4.1 中部山岳域における (a) 有性生殖種 (黒○ : 左軸) と無配生殖種 (灰○ : 右軸) の種数パターンと (b) 無配生殖率。日本列島の緯度傾度に沿った (c) 有性生殖種 (黒○ : 左軸) と無性生殖種 (灰○ : 右軸) の種数パターンと (d) 無配生殖率。実線と点線はそれぞれ Fredman smoother (span=0.3) を示す。

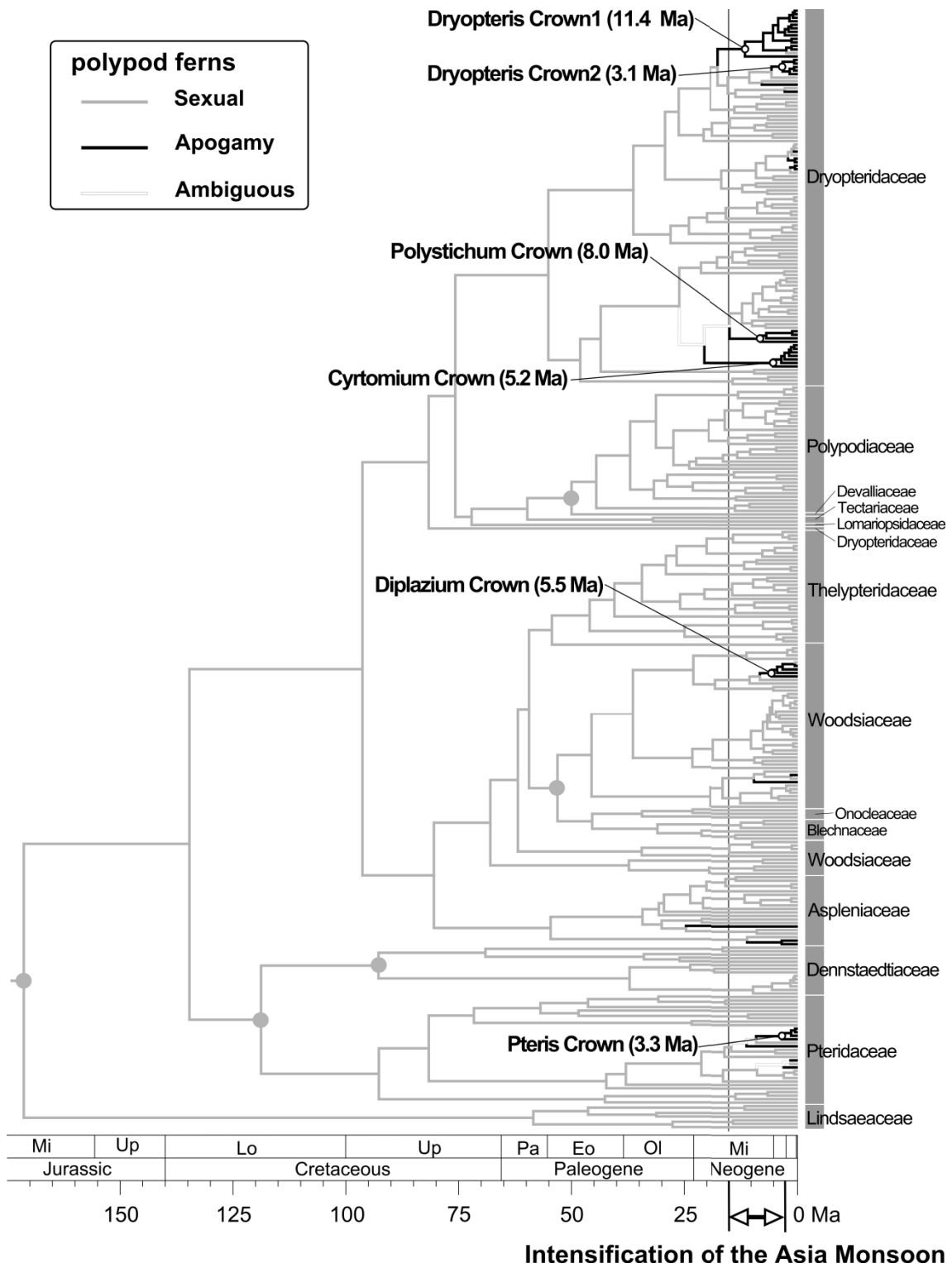


図 4.2 日本産 polypod シダ類の分岐年代推定と祖先形質復元。各枝の色の凡例は左上に示す。灰○は化石記録による年代の拘束。

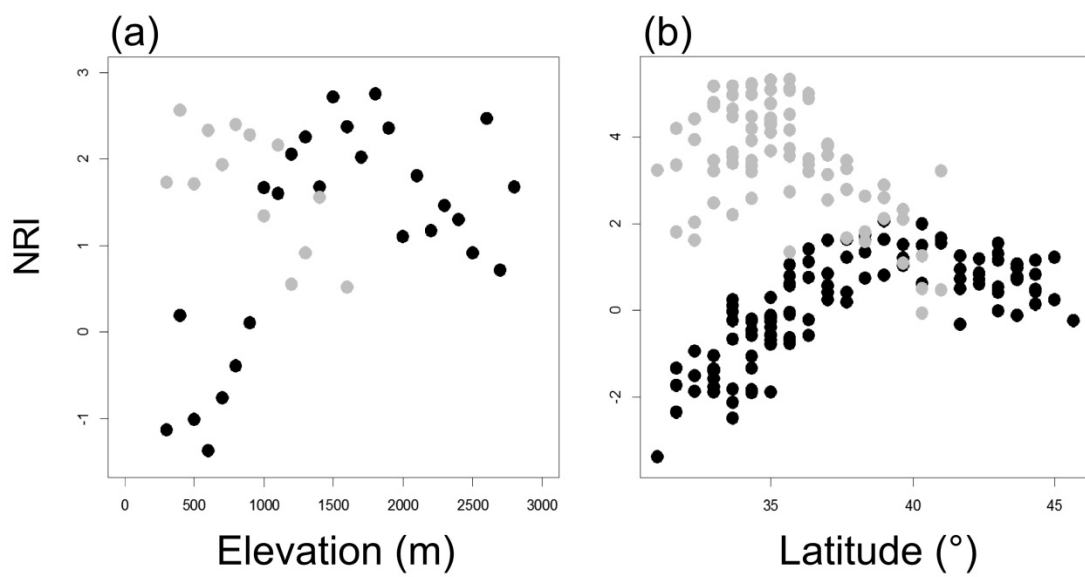


図 4.3 (a) 中部山岳域における標高傾度に沿った NRI と (b) 日本列島の緯度に沿った NRI。黒○：各環境傾度に沿った有性生殖種の NRI、灰○：各環境傾度
 に沿った無配生殖種の NRI。

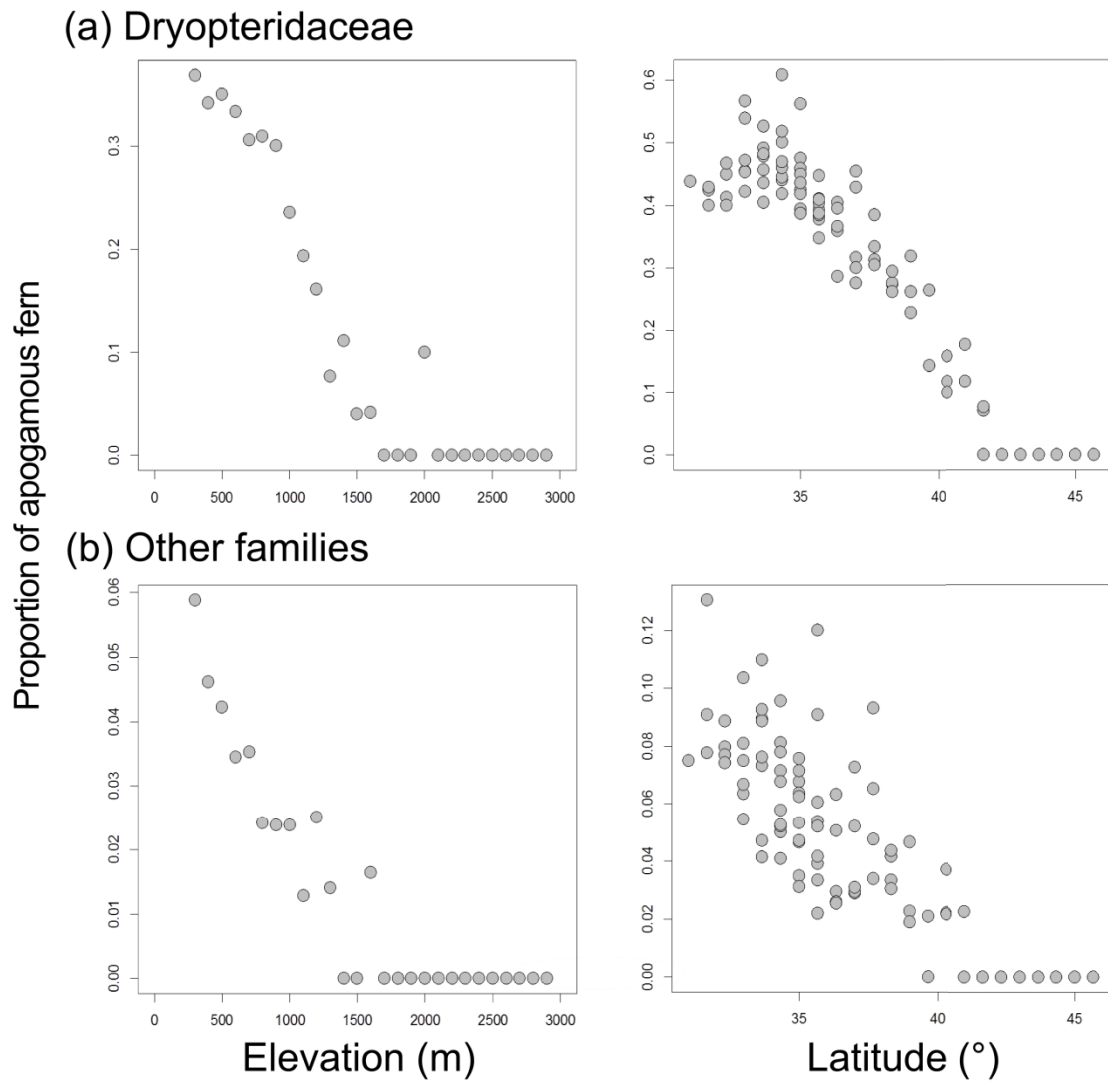


図 4.4 標高傾度と緯度傾度に沿った (a) オシダ科 Dryopteridaceae と (b) オシダ科以外の系統における無配生殖率の変化。

第 5 章

総合考察

5.1 本研究で明らかにした点

本研究では、中部山岳域を中心とした標高に沿った維管束植物の多様性と生活史に関して、以下のことを明らかにした。

- (1) 種子植物は一山型の種多様性パターンを示し、面積と気候的要因でパターンをよく説明できるが、シダ植物では減少傾向の種多様性パターンを示し、気候的要因でパターンをよく説明することができる (第 2 章)。
- (2) 狭域分布の種子植物は高標高にも種数のピークを持つ二山形パターンを示し、中部山岳域が過去の気候変動で日本の高山植物のレフュジアとして機能していたことが考えられ、中部山岳域独自の種多様性パターンであることが考えられた (第 2 章)。
- (3) 世界の標高に沿ったシダ植物に関する種多様性研究のメタ解析より、シダ植物での研究は熱帯域に偏り、熱帯域では一山型、温帯域では不明瞭な種多様性パターンが最も高い頻度で出現することを明らかにした (第 3 章)。
- (4) 日本のシダ植物の種多様性パターンは一山型パターンだったが、熱帯と比較し、種多様性のピークは低標高に偏り、メタ解析における熱帯と温帯の比較においてもこの結果を支持した (第 3 章)。
- (5) 繁殖様式が異なると標高に沿った種多様性パターンも異なり、生活史形質が種多様性パターンに反映されることを明らかにした (第 4 章)。
- (6) 低標高・低緯度ほど無配生殖種率が高くなり、分子系統学的アプローチも含めマクロ進化生態学的には無配生殖種の多様化にはモンス

ーン気候発達に伴う降水量の季節性が関係し、低温環境による制約を受けている可能性を示した（第4章）。

本研究において最も主眼を置いた点は‘比較’という点である。第2章では系統間比較（種子植物 vs シダ植物）、第3章では山岳間比較（熱帯 vs 温帯）、第4章では生活史形質間比較（有性生殖 vs 無配生殖）を行い、種多様性パターンは比較した対象間で異なることを示した。これまで行われた標高に沿った種多様性研究において、最初は1標高1系統群を扱った研究が行われていたが、種多様性に影響しうる各種要因が互いに相関するため、各要因の重要性は議論できるが結論は出せずにいた。そこで、次に標高傾度に沿った多様性研究のメリットである“容易な繰り返し調査”(Sanders & Rahbek, 2012) から、蓄積データによるメタ解析によりパターンや要因に関する一般的の追求がなされた。メタ解析の結果、系統ごと系統ごと出現する多様性パターンの頻度が異なること、ある系統に着目した場合地域ごと多様性パターンが異なることが示されたが、なぜ異なるのかに関しては詳細にはわかっていなかった。この点を明らかにする上で、本研究における3つの‘比較’というアプローチから迫ったところに本研究の新規性がある。

5.2 標高に沿ったシダ植物と種子植物の種多様性パターン

一般的にシダ植物の多様性や種構成は降水量や湿度に関係していることが知られている (Kluge *et al.*, 2006; Kreft *et al.*, 2010)。このようなシダ植物は気候的要因の影響を受けやすいという記述は古くから現在まで多くの文献に記されてきた (Sato, 1982; Tryon, 1986; Barrington, 1993; Iwatsuki, 1994; Kessler, 2001a; Guo *et al.*, 2003; Bhattarai *et al.*, 2004; Kluge *et al.*, 2006; Watkins Jr *et al.*, 2006; Marini *et al.*, 2011)。しかし、他の系統と直接比較し、要因の相対的な重要性を示した例は Kreft *et al.* (2010) の全球規模での種子植物とシダ植物の比較を除いて非常にまれであった。本研究において、標高という全球規模に比べて比較的小さいスケールにおいても、種子植物に比べて、シダ植物の多様性が気候的な影響を受けやすいことを示した点は、系統間比較において明確にされた主要な結論の1つである。この情報は、シダ植物の生態学的特徴をより明瞭にただけにとどまらず、現在の地球環境変動に伴う生物分布の動態に対する高い指標性を持ちうる可能性を示唆しているだろう (Rathinasabapathi, 2006)。

面積の影響はシダ植物よりも種子植物で大きくなり、種子植物の種数のピークが標高毎の面積のピークと一致する点や重回帰分析のベストモデルに面積と気候的要因が含まれる点からも、種子植物はシダ植物よりも面積の影響を

受けていることが示された。一般的に標高毎の合計種数は面積の影響を受けやすい(Lomolino, 2001; Karger *et al.*, 2011)。しかし、面積の影響は種子植物とシダ植物で異なった。これは両系統が利用できる空間の違いが考えられる。シダ植物は比較的湿潤な環境下で特に制限されているが、種子植物が利用できる空間的領域はより広く、人為的環境から比較的乾燥した林床、湿潤な環境下でも存在する。つまり、標高毎の面積と種子植物の利用できる面積がイコールに近い一方で、シダ植物が利用できる面積は標高毎の面積に比べ小さく、この違いが種多様性パターンに対する面積の影響の重要度に差を生むことが考えられる。先行研究でも、面積が種多様性に影響を与える研究例もある(Rahbek, 1997; Sanders, 2002; Grytnes, 2003; Bachman *et al.*, 2004; Grytnes & Beaman, 2006; Fu *et al.*, 2007; Wang *et al.*, 2007) 一方で、影響しないと結論付ける研究もある (Bhattarai & Vetaas, 2003; Kluge *et al.*, 2006; McCain, 2007b)。しかし、これらの研究で各系統が利用できる面積を考慮した例は少なく、標高毎の表面積を解析に加えている。面積と種多様性との関係を示す上では、今後各系統が利用する面積を評価し、解析にする必要があるだろう。

5.3 標高に沿った温帯と熱帯のシダ植物の種多様性パターン

標高に沿った維管束植物の種多様性に関するメタ解析では約7割が一山型のパターンを示している (Rahbek, 2005)。また、標高に沿ったシダ植物の種多様性のピークは木本よりも高い標高に位置すると結論づけた (Guo *et al.*, 2013)。こうしたメタ解析では調査された地域のバイアスは考慮していない。本研究における温帯と熱帯の比較より、熱帯域における調査数のバイアスと熱帯と温帯の種多様性パターンの違いを示した。この結果は先述したメタ解析の結果は調査地点のバイアスを反映している可能性を示唆している。また、本研究により比較できる温帯域の情報が少ないことを示し、温帯域におけるより多くの情報を集積する必要がある。

熱帯域におけるシダ植物の種多様性パターンはほとんどが一山型パターンであり、種多様性のピークの標高は標高傾度の中間に位置する一方で、温帯ではより低標高にピークが位置することを明らかにした。さらに第2章ではシダ植物の種多様性パターンが気候的要因でより説明できることを示した。これらの結果は、熱帯と温帯の種多様性パターンの違いは気候帯ごと標高傾度が持つ環境幅の違いを反映していることを示唆している (Kessler *et al.*, 2011)。熱帯域の標高傾度は低標高の非常に気温が高い領域から高標高までの環境幅が存在するが、温帯域の標高傾度は熱帯域で見られる低標高の非常に気温が高い

領域が存在しておらず、その分環境幅が狭いことになる。熱帯の低標高は高気温領域であり、利用できる水分量が少ないために多様性の減少が生じる (Bhattarai & Vetaas, 2003; Bhattarai *et al.*, 2004; Kluge *et al.*, 2006)、もしくは熱帯の中標高では高湿度の雲霧帯を形成され、その結果シダ植物の種多様性が高くなり、低標高は相対的に低い種多様性となることが考えられている (Kluge *et al.*, 2006; Kessler, 2010; Kessler *et al.*, 2011)。熱帯から温帯・寒帯に向かうにつれて、低標高の高気温領域は欠落していくため、低標高帯の多様性の減少傾向が減り、多様性のピークが低標高に偏ることが予想できる。そのため、温帯と熱帯ではピークの標高に位置やパターンが明瞭に異なる結果が得られたのだろう。鳥類や爬虫類など他の系統ではこうした気候帯での偏りが明瞭でないことは、シダ植物の多様性は気候的要因をより反映していることを示しているだろう。

5.4 標高に沿ったシダ植物の無配生殖の生態的知見と進化の歴史的背景

標高に沿った生活史の研究において、標高に沿って無性生殖が低標高で多いというシダ植物特有の傾向を発見した。一般的に種子植物の場合には、高標高で無性生殖が多いことが知られている (Hörandl, 2006)。シダ植物の場合は低温環境よりもむしろ気温が高く、緯度スケールでは雨の季節性が関係してい

ることが示された。また、その歴史的背景には 1500 万年前以降のモンスーン気候の発達に影響している可能性が示された。地球上多くの場所が熱帯亜熱帯気候であった 1 億年前以降、現生する多くのシダ植物系統が誕生した (Schneider *et al.*, 2004)。その後もっとも多様化した *polypod* シダ類では、始新世 (約 5500 万年前から 3500 万年前) のはじめに被子植物が優先する空間において、着生系統の多様性が生まれ、世界のシダ植物の 3 分の 1 が着生シダというさきがけとなった (Schuettpelz & Pryer, 2009)。無配生殖も現存するシダ植物の約 10 % が持つ繁殖様式であり、被子植物に比べてシダ植物のその高い割合は、雑種形成・倍数化と同様に進化的に重要な繁殖様式であることが示唆されてきた (Grusz *et al.*, 2009; Liu *et al.*, 2012)。その進化生態学的な特徴に関して、無配生殖は人為環境を好み、日本列島では人為活動に伴って多様化したと予想されてきた (Iwatsuki, 1994)。しかし、本研究ではその進化はより古くモンスーン気候の発達に関係し、現在の気候とも対応していることを示した。無配生殖は主にそれよりも低標高で多く産し、緯度傾度でも同様の傾向が見られる。よりローカルスケールではシダ植物の多くは湿潤環境に生息する。モンスーン発達は雨の少ない時期を生み、シダ植物にとって生息域の減少が示唆される。さらに低標高では、有性生殖種は系統的に近縁種で構成されているよりもむしろ遠縁な種で構成される傾向である一方で、無配生殖種は逆の系統的構造を持つ結

果となった (図 4.3)。この系統的構造の傾向は過去の種間の競争関係とニッチ分化による結果である考えられている (Webb *et al.*, 2002)。受精を必要としないシダ植物の無配生殖は湿潤環境からの脱却、つまり他のシダ植物とのニッチ分化という生態的プロセスを経て派生した可能性を示唆している。一方で、その生理生態学的な知見も未だ乏しい。前葉体の成熟期間が短く、発芽も早いという実証例から比較的厳しい環境条件に強いという予測は多い (Whittier, 1968, 1970) が、その耐乾性を示した研究例はほとんどない。また、高緯度・高標高において無配生殖種は出現せず、低温制限を受けていることが予想されるが、低温に関する知見はほとんどない。今後は、生理学的実験による有性生殖種と無配生殖種の耐寒性と耐乾性を検証する予定である。これらの生理生態学的検証が無配生殖の適応的意義の理解を深めてくれるだろう。また、本研究では日本列島という限定的な調査領域であったため、環境の空間的領域は熱帯様の気候を含んでいない。今後はより大きな空間スケールもしくは熱帯を含めた解析によりその生態学的な知見はより堅固なものになることが期待できる。

5.5 展望

本研究の3つの比較研究より、シダ植物の種多様性パターンが気候的要因の影響を受けやすく、繁殖様式という生活史の違いが種多様性パターンに反

映されることを示した。特に繁殖様式に対する種多様性パターンの違いは、有性生殖と無配生殖が持つ環境適応の違いを反映していることが考えられる。同様に、これまで行われた系統間比較も、系統が持つ形質もしくは系統間ごとの環境要求もしくは適応を反映していることが考えられている。これらを明らかにするためには、種多様性パターンの違いをもとにした生理生態学的検証を行い、生理学的知見が種多様性パターンにどれほど寄与しているかを明らかにすることが必要であるだろう。近年では、種多様性パターンに対して進化的・生態的プロセスを明らかにする研究が進められ、系統的ニッチ保守性や環境フィルタリング効果のプロセスの重要性が注目されている。これらの研究も同様に環境フィルタリング効果に関係する形質の生理学的検証の必要性を示している。このことから、対象とする系統の持つ形質における生理生態学的知見を集積することが種多様性パターンの形成のメカニズムの理解をより深くすることが考えられる。

また、シダ植物の標高に沿った種多様性パターンや無性生殖の分布の偏りは、種子植物のパターンと異なることも明らかにされた。両系統はその環境適応だけでなくそれぞれの系統が持つ歴史的背景も異なる。種子植物はその構成種数がシダ植物に比べて多く、種子植物系統内ではかなり適応環境幅も広い。そのため、種子植物系統をより細分化した場合、例えば湿地性植物の多様性と

シダ植物の多様性は似た傾向になることも予想されるであろう。このような比較検証は、種もしくは系統が持つ環境適応の違いが種多様性パターンに影響することをより強固なものにするだろう。本研究ではシダ植物と種子植物という大きな括りでそのパターンの違いを示したが、その中身、つまり種・属・科内で持つ形質が種多様性パターンにどう影響するかを捉え、解析を進めていくことも種多様性パターンに関わるプロセスを理解する上では必要不可欠であることが考えられる。

本研究のまとめ

1. 近年、標高に沿った種多様性のメタ解析が行われ、扱う系統群ごと出現する種多様性パターンの頻度の違い、調査された地域で種多様性パターンの違いが明らかにされた。しかし、これらの違いが生じる原因はわかっていない。この原因を明らかにするために、種多様性パターンの 1) 系統間の比較、2) 気候帯の比較、3) 形質の比較を行った。
2. 第2章では、種子植物とシダ植物の 1) 系統の比較を行った。各系統の種多様性パターンの違いを明らかにし、これは気候的要因と空間的要因の相対的な重要性の違いに起因することが明らかとなった。これはシダ植物の孢子繁殖や前葉体世代を経るという生活環と、シダ植物と比較して種子植物が利用できる空間が多いという特徴が関係していることが示唆された。
3. 第3章では、シダ植物のメタ解析と 2) 気候帯の比較を行った。熱帯と温帯の種多様性パターンの違いを明らかにし、標高傾度が持つ環境幅と雲霧帯の有無が、気候帯ごと持つ種多様性パターンに影響することが明らかになった。
4. 第4章では、シダ植物の繁殖様式に着目した 3) 形質の比較を行った。繁殖様式の違いは種多様性パターンに反映されることが明らかとなった。この違いを生む要因はスケールごと異なり、標高では降水量、緯度では降水量の季節性が関係していることを明らかにした。さらに歴史的にはモンスーン気候の発達に関係していることが示唆された。
5. 以上の3つの比較研究から、種多様性パターンは、①研究対象とする標高が持つ気候的な幅、②系統が持つ生活環や空間利用の特徴、③系統内では生活史形質に影響することを明らかにした。特に②③は今後研究対象とする系統が持つ生態的特徴や生理的特徴を明らかにし、この特徴を考慮することで種多様性パターンの形成メカニズムがより深く理解できることを示している。

謝辞

本研究を行うにあたり、指導教官である佐藤利幸教授には数々のご指導とご助言をいただき、研究活動の全過程を通じて多大なご協力をいただきました。心より感謝いたします。また、信州大学理学部高橋耕一准教授、東城幸治准教授、物質循環学科島野光司准教授、富山大学極東地域研究センター和田直也教授には、本論文の審査をしていただきました。まことにありがとうございました。

大学内においては、卒業研究で佐藤研究室だった片桐知之さん、北原光さん、松浦亮介さん、一山加奈子さん、大山真由子さん、後藤彩さん、修士研究では尾鼻陽介さん、横井力さん、博士研究では井坂友一さん、服部充さんをはじめ、研究の初期の段階から現在まで信州大学生物科学科の方々には数々のご助言をいただきました。さらに、チューリッヒ大学 Dirk Nikolaus Karger 博士、首都大学東京村上哲明教授と山本薫博士には共同研究・調査や研究に関するご助言をいただき大変お世話になりました。まことにありがとうございました。さらに、学生生活を続ける上で、多大な支援をしてくださった両親をはじめ、多くの方のご助力の下、研究活動を円滑に進めることができました。この場を借りて深く御礼申し上げます。

引用文献

Acharya, K.P., Vetaas, O.R. & Birks, H. (2011) Orchid species richness along Himalayan elevational gradients. *Journal of Biogeography*, **38**, 1821-1833.

Arrhenius, O. (1921) Species and area. *Journal of Ecology*, **9**, 95-99.

Asker, S.E. & Jerling, L. (1992) *Apomixis in Plants*. CRC press, Boca Raton and London.

Bachman, S., Baker, W.J., Brummitt, N., Dransfield, J. & Moat, J. (2004) Elevational gradients, area and tropical island diversity: an example from the palms of New Guinea. *Ecography*, **27**, 299-310.

Baker, H.G. (1955) Self-compatibility and establishment after 'long-distance' dispersal. *Evolution*, **9**, 347-349.

Barrington, D.S. (1993) Ecological and historical factors in fern biogeography. *Journal of Biogeography*, **20**, 275-279.

Baur, B., Meier, T., Baur, A. & Schmera, D. (2014) Terrestrial gastropod diversity in an alpine region: disentangling effects of elevation, area, geometric constraints, habitat type and land - use intensity.

- Ecography*, **37**, 390-401.
- Bayer, R.J. & Stebbins, G.L. (1983) Distribution of sexual and apomictic populations of *Antennaria parlinii*. *Evolution*, 555-561.
- Beck, J.B., Windham, M.D. & Pryer, K.M. (2011) Do asexual polyploid lineages lead short evolutionary lives? A case study from the fern genus *Astrolepis*. *Evolution*, **65**, 3217-3229.
- Bell, P.R. (1992) Apospory and apogamy: implications for understanding the plant life cycle. *International Journal of Plant Sciences*, **153**, S123-S136.
- Bhattacharai, K.R. & Vetaas, O.R. (2003) Variation in plant species richness of different life forms along a subtropical elevation gradient in the Himalayas, east Nepal. *Global Ecology and Biogeography*, **12**, 327-340.
- Bhattacharai, K.R., Vetaas, O.R. & Grytnes, J.A. (2004) Fern species richness along a central Himalayan elevational gradient, Nepal. *Journal of Biogeography*, **31**, 389-400.
- Bierzychudek, P. (1985) Patterns in plant parthenogenesis. *Experientia*, **41**, 1255-1264.

- Brehm, G., Colwell, R.K. & Kluge, J. (2007) The role of environment and mid-domain effect on moth species richness along a tropical elevational gradient. *Global Ecology and Biogeography*, **16**, 205-219.
- Breman, J., Sinclair, T., Blount, A., Quesenberry, K. & Brennan, M. (2009) Leaf vascular dimensions associated with freeze tolerance in bahiagrass (*Paspalum notatum*). *Annals of Applied Biology*, **155**, 219-223.
- Chao, Y.-S., Liu, H.-Y., Chiang, Y.-C. & Chiou, W.-L. (2012) Polyploidy and Speciation in *Pteris* (Pteridaceae). *Journal of Botany*, **2012**, 1-7.
- Chase, J.M. & Leibold, M.A. (2002) Spatial scale dictates the productivity–biodiversity relationship. *Nature*, **416**, 427-430.
- Colwell, R.K. (2006) RangeModel: A Monte Carlo simulation tool for assessing geometric constraints on species richness. <http://viceroy.eeb.uconn.edu/rangemodel>.
- Colwell, R.K. & Lees, D.C. (2000) The mid-domain effect: geometric constraints on the geography of species richness. *Trends in Ecology and Evolution*, **15**, 70-76.
- Colwell, R.K., Rahbek, C. & Gotelli, N.J. (2004) The mid-domain effect and

species richness patterns: what have we learned so far? *American Naturalist*, **163**, 1-23.

Condamine, F.L., Sperling, F.A., Wahlberg, N., Rasplus, J.Y. & Kergoat, G.J.

(2012) What causes latitudinal gradients in species diversity? Evolutionary processes and ecological constraints on swallowtail biodiversity. *Ecology Letters*, **15**, 267-277.

Cordell, S., Goldstein, G., Mueller-Dombois, D., Webb, D. & Vitousek, P.

(1998) Physiological and morphological variation in *Metrosideros polymorpha*, a dominant Hawaiian tree species, along an altitudinal gradient: the role of phenotypic plasticity. *Oecologia*, **113**, 188-196.

Currie, D.J. & Kerr, J.T. (2008) Tests of the mid-domain hypothesis: a review of the evidence. *Ecological Monographs*, **78**, 3-18.

Darwin, C. (1859) *On the origin of species by means of natural selection, or the preservation of favoured races in the struggle for life*. John Murray, London.

dos Santos, A.P.M., Fracasso, C.M., dos Santos, M.L., Romero, R., Sazima, M.

& Oliveira, P.E. (2012) Reproductive biology and species geographical distribution in the Melastomataceae: a survey based on New World

- taxa. *Annals of Botany*, **110**, 667-679.
- Driscoll, H.E. & Barrington, D.S. (2007) Origin of Hawaiian *Polystichum* (Dryopteridaceae) in the context of a world phylogeny. *American Journal of Botany*, **94**, 1413-1424.
- Drummond, A.J. & Rambaut, A. (2007) BEAST: Bayesian evolutionary analysis by sampling trees. *BMC Evolutionary Biology*, **7**, 214.
- Dvorak, J. & Fowler, D. (1978) Cold hardiness potential of triticale and tetraploid rye. *Crop Science*, **18**, 477-478.
- Ebihara, A. (2011) RbcL phylogeny of Japanese pteridophyte flora and implications on infrafamilial systematics. *Bulletin of the National Science Museum Series B*, **37**, 63-74.
- Ferrer-Castán, D. & Vetaas, O.R. (2005) Pteridophyte richness, climate and topography in the Iberian Peninsula: comparing spatial and nonspatial models of richness patterns. *Global Ecology and Biogeography*, **14**, 155-165.
- Fu, C., Wang, J., Pu, Z., Zhang, S., Chen, H., Zhao, B., Chen, J. & Wu, J. (2007) Elevational gradients of diversity for lizards and snakes in the Hengduan Mountains, China. *Biodiversity and Conservation*, **16**,

707-726.

Fujii, N., Ueda, K., Watano, Y. & Shimizu, T. (1999) Further analysis of intraspecific sequence variation of chloroplast DNA in *Primula cuneifolia* Ledeb. (Primulaceae): implications for biogeography of the Japanese alpine flora. *Journal of Plant Research*, **112**, 87-95.

Gaston, K.J. (2000) Global patterns in biodiversity. *Nature*, **405**, 220-227.

Gaston, K.J. & Blackburn, T. (2008) *Pattern and process in macroecology*. Blackwell Science, Oxford.

Gotelli, N.J. & Colwell, R.K. (2001) Quantifying biodiversity: procedures and pitfalls in the measurement and comparison of species richness. *Ecology Letters*, **4**, 379-391.

Grau, O., Grytnes, J.A. & Birks, H.J.B. (2007) A comparison of altitudinal species richness patterns of bryophytes with other plant groups in Nepal, Central Himalaya. *Journal of Biogeography*, **34**, 1907-1915.

Greer, G.K., Lloyd, R.M. & McCarthy, B.C. (1997) Factors influencing the distribution of pteridophytes in a southeastern Ohio hardwood forest. *Journal of the Torrey Botanical Society*, 11-21.

Grusz, A.L., Windham, M.D. & Pryer, K.M. (2009) Deciphering the origins of

- apomictic polyploids in the *Cheilanthes yavapensis* complex (Pteridaceae). *American Journal of Botany*, **96**, 1636-45.
- Grytnes, J.A. (2003) Species richness patterns of vascular plants along seven altitudinal transects in Norway. *Ecography*, **26**, 291-300.
- Grytnes, J.A. & Beaman, J.H. (2006) Elevational species richness patterns for vascular plants on Mount Kinabalu, Borneo. *Journal of Biogeography*, **33**, 1838-1849.
- Grytnes, J.A. & McCain, C.M. (2007) Elevational trends in biodiversity. In: *Encyclopedia of biodiversity* (ed. S.A. Levin). Elsevier, New York, USA.
- Grytnes, J.A. & Romdal, T.S. (2008) Using museum collections to estimate diversity patterns along geographical gradients. *Folia Geobotanica*, **43**, 357-369.
- Grytnes, J.A., Heegaard, E. & Ihlen, P.G. (2006) Species richness of vascular plants, bryophytes, and lichens along an altitudinal gradient in western Norway. *Acta Oecologica*, **29**, 241-246.
- Guo, H., Mazer, S.J. & Du, G. (2010) Geographic variation in seed mass within and among nine species of *Pedicularis* (Orobanchaceae): effects of elevation, plant size and seed number per fruit. *Journal of Ecology*,

98, 1232-1242.

Guo, Q., Kato, M. & Ricklefs, R.E. (2003) Life history, diversity and distribution: a study of Japanese pteridophytes. *Ecography*, **26**, 129-138.

Guo, Q., Kelt, D.A., Sun, Z., Liu, H., Hu, L., Ren, H. & Wen, J. (2013) Global variation in elevational diversity patterns. *Scientific Reports*, **3**, 3007.

Hörandl, E. (2006) The complex causality of geographical parthenogenesis. *New Phytologist*, **171**, 525-38.

Hörandl, E. (2009) A combinational theory for maintenance of sex. *Heredity*, **103**, 445-57.

Hörandl, E. (2011) Evolution and biogeography of alpine apomictic plants. *Taxon*, **60**, 390-402.

Hemp, A. (2002) Ecology of the pteridophytes on the southern slopes of Mt. Kilimanjaro—I. Altitudinal distribution. *Plant Ecology*, **159**, 211-239.

Herzog, S.K., Kessler, M. & Bach, K. (2005) The elevational gradient in Andean bird species richness at the local scale: a foothill peak and a high-elevation plateau. *Ecography*, **28**, 209-222.

Hoiss, B., Krauss, J., Potts, S.G., Roberts, S. & Steffan-Dewenter, I. (2012)

- Altitude acts as an environmental filter on phylogenetic composition, traits and diversity in bee communities. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, **279**, 4447-4456.
- Holland, H.D. (1978) *The chemistry of the atmosphere and oceans*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey.
- Ikeda, H. & Setoguchi, H. (2007) Phylogeography and refugia of the Japanese endemic alpine plant, *Phyllodoce nipponica* Makino (Ericaceae). *Journal of Biogeography*, **34**, 169-176.
- Ikeda, H., Senni, K., Fujii, N. & Setoguchi, H. (2006) Refugia of *Potentilla matsumurae* (Rosaceae) located at high mountains in the Japanese archipelago. *Molecular Ecology*, **15**, 3731-3740.
- Ikeda, H., Senni, K., Fujii, N. & Setoguchi, H. (2008a) Survival and genetic divergence of an arctic-alpine plant, *Diapensia lapponica* subsp. *obovata* (Fr. Schm.) Hultén (Diapensiaceae), in the high mountains of central Japan during climatic oscillations. *Plant Systematics and Evolution*, **272**, 197-210.
- Ikeda, H., Senni, K., Fujii, N. & Setoguchi, H. (2008b) Post-glacial range fragmentation is responsible for the current distribution of *Potentilla*

- matsumurae* Th. Wolf (Rosaceae) in the Japanese archipelago. *Journal of Biogeography*, **35**, 791-800.
- Ikeda, H., Senni, K., Fujii, N. & Setoguchi, H. (2009) High mountains of the Japanese archipelago as refugia for arctic–alpine plants: phylogeography of *Loiseleuria procumbens* (L.) Desvaux (Ericaceae). *Biological Journal of the Linnean Society*, **97**, 403-412.
- Iwatsuki, K. (1994) Comparison of pteridophyte flora between North America and Japan. In: *Vegetation in eastern North America* eds. A. Miyawaki, I. K. & G. M.M.), pp. 89-97. University of Tokyo Press
- Iwatsuki, K., Yamazaki, T., Boufford, D. & Ohba, H. (1995) *Flora of Japan Vol. I Pteridophyta and Gymnospermae*. Kodansha, Tokyo.
- Jetz, W. & Rahbek, C. (2002) Geographic range size and determinants of avian species richness. *Science*, **297**, 1548-1551.
- Jump, A.S., Matyas, C. & Penuelas, J. (2009) The altitude-for-latitude disparity in the range retractions of woody species. *Trends in Ecology and Evolution*, **24**, 694-701.
- Körner, C. (1999) *Alpine Plant life: Functional Plant Ecology of High Mountain Ecosystems*. Springer-Verlag, Berlin.

- Kanai, H. & Shimizu, T. (2006) CD-ROM Flora of Nagano Prefecture, popular edition. A medium to publish a voluminous data set. *Journal of Japanese Botany*, **81**, 54-62.
- Karger, D.N., Kluge, J., Krömer, T., Hemp, A., Lehnert, M. & Kessler, M. (2011) The effect of area on local and regional elevational patterns of species richness. *Journal of Biogeography*, **38**, 1177-1185.
- Kawai, H., Kanegae, T., Christensen, S., Kiyosue, T., Sato, Y., Imaizumi, T., Kadota, A. & Wada, M. (2003) Responses of ferns to red light are mediated by an unconventional photoreceptor. *Nature*, **421**, 287-290.
- Kearney, M. (2005) Hybridization, glaciation and geographical parthenogenesis. *Trends in Ecology and Evolution*, **20**, 495-502.
- Kembel, S.W., Cowan, P.D., Helmus, M.R., Cornwell, W.K., Morlon, H., Ackerly, D.D., Blomberg, S.P. & Webb, C.O. (2010) Picante: R tools for integrating phylogenies and ecology. *Bioinformatics*, **26**, 1463-1464.
- Kessler, M. (2000) Elevational gradients in species richness and endemism of selected plant groups in the central Bolivian Andes. *Plant Ecology*, **149**, 181-193.
- Kessler, M. (2001a) Pteridophyte species richness in Andean forests in

- Bolivia. *Biodiversity and Conservation*, **10**, 1473-1495.
- Kessler, M. (2001b) Maximum plant-community endemism at intermediate intensities of anthropogenic disturbance in bolivian montane forests. *Conservation Biology*, **15**, 634-641.
- Kessler, M. (2001c) Patterns of diversity and range size of selected plant groups along an elevational transect in the Bolivian Andes. *Biodiversity and Conservation*, **10**, 1897-1921.
- Kessler, M. (2009) The impact of population processes on patterns of species richness: Lessons from elevational gradients. *Basic and Applied Ecology*, **10**, 295-299.
- Kessler, M. (2010) Biogeography of ferns. In: *Fern ecology* eds. K. Mehlreter, L.R. Walker & J.M. Sharpe), pp. 22-60. Cambridge University Press, Cambridge.
- Kessler, M., Parris, B.S. & Kessler, E. (2001) A comparison of the tropical montane pteridophyte floras of Mount Kinabalu, Borneo, and Parque Nacional Carrasco, Bolivia. *Journal of Biogeography*, **28**, 611-622.
- Kessler, M., Siorak, Y., Wunderlich, M. & Wegner, C. (2007) Patterns of morphological leaf traits among pteridophytes along humidity and

- temperature gradients in the Bolivian Andes. *Functional Plant Biology*, **34**, 963-971.
- Kessler, M., Kluge, J., Hemp, A. & Ohlemüller, R. (2011) A global comparative analysis of elevational species richness patterns of ferns. *Global Ecology and Biogeography*, **20**, 868-880.
- Kluge, J., Kessler, M. & Dunn, R.R. (2006) What drives elevational patterns of diversity? A test of geometric constraints, climate and species pool effects for pteridophytes on an elevational gradient in Costa Rica. *Global Ecology and Biogeography*, **15**, 358-371.
- Kluge, J., Bach, K. & Kessler, M. (2008) Elevational distribution and zonation of tropical pteridophyte assemblages in Costa Rica. *Basic and Applied Ecology*, **9**, 35-43.
- Koidzumi, G. (1919) Genetic and floristic phytogeography of the alpine flora of Japan. *Botanical Magazine Tokyo*, **33**, 193-222.
- Kreft, H. & Jetz, W. (2007) Global patterns and determinants of vascular plant diversity. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **104**, 5925-5930.
- Kreft, H., Jetz, W., Mutke, J. & Barthlott, W. (2010) Contrasting

- environmental and regional effects on global pteridophyte and seed plant diversity. *Ecography*, **33**, 408-419.
- Kubota, Y., Hirao, T., Fujii, S.j., Shiono, T. & Kusumoto, B. (2014) Beta diversity of woody plants in the Japanese archipelago: the roles of geohistorical and ecological processes. *Journal of Biogeography*, **41**, 1267-1276.
- Kurata, S. & Nakaike, T. (1979–97) *Illustrations of pteridophytes of Japan. Vols 1-8*. University of Tokyo press, Tokyo.
- Leingärtner, A., Krauss, J. & Steffan-Dewenter, I. (2014) Species richness and trait composition of butterfly assemblages change along an altitudinal gradient. *Oecologia*, **175**, 613-623.
- Limin, A. & Fowler, D. (1989) The influence of cell size and chromosome dosage on cold-hardiness expression in the Triticeae. *Genome*, **32**, 667-671.
- Little, D.P. & Barrington, D.S. (2003) Major evolutionary events in the origin and diversification of the fern genus *Polystichum* (Dryopteridaceae). *American Journal of Botany*, **90**, 508-514.
- Liu, H.-M., Dyer, R.J., Guo, Z.-Y., Meng, Z., Li, J.-H. & Schneider, H. (2012)

- The evolutionary dynamics of apomixis in ferns: a case study from polystichoid ferns. *Journal of Botany*, **2012**, 1-11.
- Lomolino, M. (2001) Elevation gradients of species-density: historical and prospective views. *Global Ecology and Biogeography*, **10**, 3-13.
- Lovis, J. (1977) Evolutionary patterns and processes in ferns. *Advances in Botanical Research*, **1977**, 229-415.
- Lu, J.M., Cheng, X., Wu, D. & Li, D.Z. (2006) Chromosome study of the fern genus *Cyrtomium* (Dryopteridaceae). *Botanical Journal of the Linnean Society*, **150**, 221-228.
- Machac, A., Janda, M., Dunn, R.R. & Sanders, N.J. (2011) Elevational gradients in phylogenetic structure of ant communities reveal the interplay of biotic and abiotic constraints on diversity. *Ecography*, **34**, 364-371.
- Maddison, W.P. & Maddison, D. (2001) Mesquite: a modular system for evolutionary analysis. <http://mesquiteproject.org>.
- Marini, L., Bona, E., Kunin, W.E. & Gaston, K.J. (2011) Exploring anthropogenic and natural processes shaping fern species richness along elevational gradients. *Journal of Biogeography*, **38**, 78-88.

- McCain, C.M. (2007a) Could temperature and water availability drive elevational species richness patterns? A global case study for bats. *Global Ecology and Biogeography*, **16**, 1-13.
- McCain, C.M. (2007b) Area and mammalian elevational diversity. *Ecology*, **88**, 76-86.
- McCain, C.M. (2009) Global analysis of bird elevational diversity. *Global Ecology and Biogeography*, **18**, 346-360.
- McCain, C.M. (2010) Global analysis of reptile elevational diversity. *Global Ecology and Biogeography*, **19**, 541-553.
- Milne, R.I. & Abbott, R.J. (2002) The origin and evolution of Tertiary relict floras. *Advances in Botanical Research*, **38**, 281-314.
- Mittermeier, R.A., Gil, P.R., Hoffman, M., Pilgrim, J., Brooks, T., Mittermeier, C.G., Lamoreux, J. & da Fonseca, G.A.B. (2005) *Hotspots Revisited: Earth's Biologically Richest and Most Endangered Terrestrial Ecoregions*. University of Chicago Press, Chicago.
- Mogie, M. (1990) Homospory and the cost of asexual reproduction. *Evolution*, **44**, 1707-1710.
- Mogie, M. (1992) *The Evolution of Asexual Reproduction in Plants*. Chapman

& Hall London, London.

Mogie, M. (2013) Pre-meiotic endomitosis and the costs and benefits of asexual reproduction. *Biological Journal of the Linnean Society*, **109**, 487-495.

Mora, C., Tittensor, D.P., Adl, S., Simpson, A.G. & Worm, B. (2011) How many species are there on Earth and in the ocean? *PLoS Biology*, **9**, e1001127.

Nekola, J.C. & White, P.S. (1999) The distance decay of similarity in biogeography and ecology. *Journal of Biogeography*, **26**, 867-878.

Nitta, J.H., Ebihara, A. & Ito, M. (2011) Reticulate evolution in the *Crepidomanes minutum* species complex (Hymenophyllaceae). *American Journal of Botany*, **98**, 1782-1800.

Ohwi, J., Meyer, F.G. & Walker, E.H. (1965) *Flora of Japan*. Smithsonian Institution, Washington, DC.

Olszewski, T.D. (2004) A unified mathematical framework for the measurement of richness and evenness within and among multiple communities. *Oikos*, **104**, 377-387.

Pearson, R.G. & Dawson, T.P. (2003) Predicting the impacts of climate

- change on the distribution of species: are bioclimate envelope models useful? *Global Ecology and Biogeography*, **12**, 361-371.
- Pellissier, L., Pottier, J., Vittoz, P., Dubuis, A. & Guisan, A. (2010) Spatial pattern of floral morphology: possible insight into the effects of pollinators on plant distributions. *Oikos*, **119**, 1805-1813.
- Pennisi, E. (2005) What determines species diversity? *Science*, **309**, 90-90.
- Pianka, E.R. (1966) Latitudinal gradients in species diversity: a review of concepts. *American Naturalist*, **100**, 33-46.
- Qian, H. & Ricklefs, R.E. (2000) Large-scale processes and the Asian bias in species diversity of temperate plants. *Nature*, **407**, 180-182.
- Qian, H., Wang, S., Li, Y., Xiao, M. & Wang, X. (2012) Disentangling the relative effects of ambient energy, water availability, and energy–water balance on pteridophyte species richness at a landscape scale in China. *Plant Ecology*, **213**, 749-756.
- R Development Core Team (2009) R: a language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <http://www.R-project.org>.
- Rahbek, C. (1995) The elevational gradient of species richness: a uniform

- pattern? *Ecography*, **18**, 200-205.
- Rahbek, C. (1997) The relationship among area, elevation, and regional species richness in neotropical birds. *The American Naturalist*, **149**, 875-902.
- Rahbek, C. (2005) The role of spatial scale and the perception of large-scale species-richness patterns. *Ecology Letters*, **8**, 224-239.
- Rangel, T.F., Diniz - Filho, J.A.F. & Bini, L.M. (2010) SAM: a comprehensive application for spatial analysis in macroecology. *Ecography*, **33**, 46-50.
- Rathinasabapathi, B. (2006) Ferns represent an untapped biodiversity for improving crops for environmental stress tolerance. *New Phytologist*, **172**, 385-390.
- Regalado Gabancho, L., Prada, C. & Gabriel y Galán, J.M. (2010) Sexuality and apogamy in the Cuban *Asplenium auritum-monodon* complex (Aspleniaceae). *Plant Systematics and Evolution*, **289**, 137-146.
- Reich, P.B., Ellsworth, D.S., Walters, M.B., Vose, J.M., Gresham, C., Volin, J.C. & Bowman, W.D. (1999) Generality of leaf trait relationships: a test across six biomes. *Ecology*, **80**, 1955-1969.
- Ricklefs, R.E. (2006) Evolutionary diversification and the origin of the

- diversity-environment relationship. *Ecology*, **87**, S3-S13.
- Rohde, K. (1992) Latitudinal gradients in species diversity: the search for the primary cause. *Oikos*, **65**, 514-527.
- Romdal, T.S. & Grytnes, J.A. (2007) An indirect area effect on elevational species richness patterns. *Ecography*, **30**, 440-448.
- Ronquist, F., Teslenko, M., van der Mark, P., Ayres, D.L., Darling, A., Höhna, S., Larget, B., Liu, L., Suchard, M.A. & Huelsenbeck, J.P. (2012) MrBayes 3.2: efficient Bayesian phylogenetic inference and model choice across a large model space. *Systematic Biology*, **61**, 539-542.
- Rosenzweig, M.L. (1995) *Species Diversity in Space and Time*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Sakai, A. & Larcher, W. (1987) *Frost Survival of Plants. Responses and Adaptation to Freezing Stress*. Springer-Verlag, Berlin.
- Salas-Morales, S.H. & Meave, J.A. (2012) Elevational patterns in the vascular flora of a highly diverse region in southern Mexico. *Plant Ecology*, **213**, 1209-1220.
- Sanders, N.J. (2002) Elevational gradients in ant species richness: area, geometry, and Rapoport's rule. *Ecography*, **25**, 25-32.

- Sanders, N.J. & Rahbek, C. (2012) The patterns and causes of elevational diversity gradients. *Ecography*, **35**, 1-3.
- Sanders, N.J., Moss, J. & Wagner, D. (2003) Patterns of ant species richness along elevational gradients in an arid ecosystem. *Global Ecology and Biogeography*, **12**, 93-102.
- Sato, T. (1982) Phenology and wintering capacity of sporophytes and gametophytes of ferns native to northern Japan. *Oecologia*, **55**, 53-61.
- Sato, T. & Sakai, A. (1981) Cold tolerance of gametophytes and sporophytes of some cool temperate ferns native to Hokkaido. *Canadian Journal of Botany*, **59**, 604-608.
- Schöb, C., Armas, C., Guler, M., Prieto, I. & Pugnaire, F.I. (2013) Variability in functional traits mediates plant interactions along stress gradients. *Journal of Ecology*, **101**, 753-762.
- Schneider, H., Schuettpelz, E., Pryer, K.M., Cranfill, R., Magallón, S. & Lupia, R. (2004) Ferns diversified in the shadow of angiosperms. *Nature*, **428**, 553-557.
- Schneller, J. & Krattinger, K. (2010) Genetic composition of Swiss and Austrian members of the apogamous *Dryopteris affinis* complex

- (Dryopteridaceae, Polypodiopsida) based on ISSR markers. *Plant Systematics and Evolution*, **286**, 1-6.
- Schoettle, A.W. & Rochelle, S. (2000) Morphological variation of *Pinus flexilis* (Pinaceae), a bird-dispersed pine, across a range of elevations. *American Journal of Botany*, **87**, 1797-1806.
- Schuettpelez, E. & Pryer, K.M. (2009) Evidence for a Cenozoic radiation of ferns in an angiosperm-dominated canopy. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **106**, 11200-11205.
- Shimizu, T. (1997) *Flora of Nagano Prefecture (in Japanese)*. Shinano Mainichi Shimbun, Nagano.
- Stebbins, G.L. (1950) *Variation and Evolution in Plants*. Columbia University Press, New York.
- Stein, A., Gerstner, K. & Kreft, H. (2014) Environmental heterogeneity as a universal driver of species richness across taxa, biomes and spatial scales. *Ecology Letters*, **17**, 866-880.
- Takamiya, M. (1996) *Index to Chromosomes of Japanese Pteridophyta*. Nippon Print Center, Tokyo.
- Tanabe, A.S. (2011) Kakusan4 and Aminosan: two programs for comparing

nonpartitioned, proportional and separate models for combined molecular phylogenetic analyses of multilocus sequence data.

Molecular Ecology Resources, **11**, 914-921.

Thompson, J.D., Higgins, D.G. & Gibson, T.J. (1994) CLUSTAL W: improving the sensitivity of progressive multiple sequence alignment through sequence weighting, position-specific gap penalties and weight matrix choice. *Nucleic Acids Research*, **22**, 4673-4680.

Tryon, R. (1986) The biogeography of species, with special reference to ferns. *The Botanical Review*, **52**, 117-156.

Turc, L. (1954) Le Bilan d'eau des Sols: Relations Entre les Précipitations, l'évaporation et l'écoulement. *Annual Agronomique*, **5**, 491-596.

van Dijk, P.J. (2003) Ecological and evolutionary opportunities of apomixis: insights from *Taraxacum* and *Chondrilla*. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological sciences*, **358**, 1113-21.

von Humboldt, A. (1806) *Ideen zu einer Physiognomik der Gewächse*. Tübingen, Cotta.

Walker, T.G. (1985) Some aspects of agamospory in ferns—the Braithwaite

- system. *Proceedings of the Royal Society of Edinburgh. Section B. Biological Sciences* **86**, 59-66.
- Wang, L., Schneider, H., Zhang, X.-C. & Xiang, Q.-P. (2012) The rise of the Himalaya enforced the diversification of SE Asian ferns by altering the monsoon regimes. *BMC Plant Biology*, **12**, 210.
- Wang, Z., Tang, Z. & Fang, J. (2007) Altitudinal patterns of seed plant richness in the Gaoligong Mountains, south-east Tibet, China. *Diversity and Distributions*, **13**, 845-854.
- Watkins Jr, J.E., Cardelús, C., Colwell, R.K. & Moran, R.C. (2006) Species richness and distribution of ferns along an elevational gradient in Costa Rica. *American Journal of Botany*, **93**, 73-83.
- Webb, C.O., Ackerly, D.D., McPeck, M.A. & Donoghue, M.J. (2002) Phylogenies and Community Ecology. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **33**, 475-505.
- Whittier, D.P. (1968) Rate of gametophyte maturation in sexual and apogamous forms of *Pellaea glabella*. *American Fern Journal*, **58**, 12-19.
- Whittier, D.P. (1970) The rate of gametophyte maturation in sexual and

apogamous species of ferns. *Phytomorphology*, **20**, 30-35.

Wiens, J.J., Pyron, R.A. & Moen, D.S. (2011) Phylogenetic origins of local - scale diversity patterns and the causes of Amazonian megadiversity. *Ecology Letters*, **14**, 643-652.

Wu, Y., Colwell, R.K., Rahbek, C., Zhang, C., Quan, Q., Wang, C. & Lei, F. (2013) Explaining the species richness of birds along a subtropical elevational gradient in the Hengduan Mountains. *Journal of Biogeography*, **40**, 2310-2323.

Zhang, D.-C., Zhang, Y.-H., Boufford, D.E. & Sun, H. (2009) Elevational patterns of species richness and endemism for some important taxa in the Hengduan Mountains, southwestern China. *Biodiversity and Conservation*, **18**, 699-716.

Zhisheng, A., Kutzbach, J.E., Prell, W.L. & Porter, S.C. (2001) Evolution of Asian monsoons and phased uplift of the Himalaya–Tibetan plateau since Late Miocene times. *Nature*, **411**, 62-66.