

希少シダ植物 (ヤシイデ・ホイデ) 幼胞子体の葉形発達プロセスの定量比較

加倉井 洸美*・長谷川 慎平*・竹重 聡**・松浦 亮介***・大杉 周***・佐藤利幸*

1. はじめに

希少野生植物の絶滅を回避するための最後の手段として、野外種子や栄養繁殖 (組織培養)、胞子を発芽させて個体群を人為的に確保する試みがある (竹重, 2014)。シダ植物においても、日本列島において低い頻度で分布域の限られた種群がある。屋久島や琉球列島 (西表島) には、極希少シダ植物 (ここでは日本列島 4402 地点のうち 5 地点以下で記録) が 5 種以上集中している区画 (国土地理院 5 万分の 1 地勢図の 4 分割: 約 10km × 10km) がある。それにつづき、中部山岳地帯 (南アルプス:

長野県・山梨県・静岡県境) でも 5 地点以下の記録をもつ種群が 2-3 種確認できる地域が点在する (倉田・中池 編, 1983a; 1983b; 1994; 1997: 松浦集計による)。中部山岳地帯の極希少シダ植物にはヒラギシダ・センジョウゲンダ・ヤシイデ・効祿ダなどイノデ属 (*Polystichum*) が含まれ、南アルプスの森林地域 (1000 ~ 2000m) に点在している。

日本に広く高頻度で分布するオシダ科は種の豊富さ (約 100 種<強) のみならず推定自然雑種形成も多く (約 100 種>弱)、判別が容易ではない種群も多い。その困難さはオシダ科種群の種分化・種形成プロセスを垣間見る好機とも言える。Flora of

表 1 a. 区画別に整理された日本におけるイノデ属植物の水平分布頻度と分布傾向表

Japan Rank	Species name	Japanese Name	Japan Distribution Area	Japan Frequency
(1~47・48)	Scientific Name	和名 (×: 推定雑種、・: イノデの略)	Japan	(N/4402)
1	<i>Polystichum tripterum</i> (Kunze) Pr.	シュウモンシダ	Japan ex. Ryukyu	1676
2	<i>Polystichum polyblepharum</i> (Roem. Ex Kunze) Pr.	イデ	SW. Japan	1566
3	<i>Polystichum retroso-paleaceum</i> (Kodama) Tagawa	サカゲイデ	N. Japan	1170
4	<i>Polystichum tagawanum</i> Kurata	イデモドキ	S. Japan	870
5	<i>Polystichum pseudomakinoides</i> Tagawa	サイコイデ	SW. Honshu	608
6	<i>Polystichum longifrons</i> Kurata	アイヌシイデ	C. Honshu	549
7	<i>Polystichum ovato-paleaceum</i> (Kodama) Kurata	ウツシイデ	CS. Honshu	489
8	<i>Polystichum craspedosorum</i> (Maxim.) Diels	フルデンド	Japan ex. Ryukyu	488
9	<i>Polystichum tsus-simense</i> (Hook.) J.Sm.	ヒメナツラビ	SW. Japan	465
10	<i>Polystichum ovato-paleaceum</i> var. <i>coraiense</i> (Christ) K.	イノシロイデ	NE. Japan	446
11	<i>Polystichum braunii</i> (Spenn.) Fee	ホロイデ	N. Japan	259
12	<i>Polystichum xanceps</i> Kurata	× トウキョウイデ (アイヌ・×イデ)	C. Honshu	252
13	<i>Polystichum tsus-simense</i> var. <i>mayebarae</i> (Tagawa) K.	オモミシダ	S. Japan	245
14	<i>Polystichum makinoides</i> Tagawa	ホロイデ	S. Honshu	224
15	<i>Polystichum fibrilloso-paleaceum</i> (Kodama) Tagawa	アスカイデ	Kanto	174
16	<i>Polystichum xindae</i> Kurata	× フナシイデ (イデ・×イデ)	C. Honshu	154
17	<i>Polystichum xkiyozumianum</i> Kurata	× キヨズミイデ (・モドキ×ホネツ)	CS. Honshu	139
18	<i>Polystichum xnamegatae</i> Kurata	× ナメガイデ (サイコ・×イデ)	S. C. Japan	139
19	<i>Polystichum xongataense</i> Kurata	× オンガイデ (ウツシ・×イデ)	S. Honshu	95
20	<i>Polystichum lepidocaulon</i> (Hook.) M.Sm.	ツリガ 緑シダ	S. Honshu	89
21	<i>Polystichum xizuense</i> Kurata	× ズイデ (イデ・×イデ)	CS. Honshu	86
22	<i>Polystichum xmiuranum</i> Kurata	× ミウライデ (イデ・×アスカ)	CS. Honshu	86
23	<i>Polystichum xkurokawa</i> Kurata	× クロカワイデ (イデ・×イデ)	S. Honshu	82
24	<i>Polystichum xokanum</i> Kurata	× ナメガイデ (・モドキ×サカゲ)	S. Honshu, Shikoku	78
25	<i>Polystichum xamboversum</i> Kurata	× アマノイデ (ウツシ・×イデ)	C. Honshu	72
26	<i>Polystichum igaense</i> Tagawa	チャボイデ	S. Japan	66
27	<i>Polystichum x ohtanii</i> Kurata	× オオタニイデ (イデ・×アスカ)	Kanto, Chubu	60
28	<i>Polystichum xpseudoovato-paleaceum</i> Asakawa	× ウツシイデモドキ (ウツシ・×モドキ)	S. Honshu, Kyushu	54
29	<i>Polystichum xhakonense</i> Kurata	× ハコイデ (イデ・×イデ)	C. Honshu	50
30	<i>Polystichum xtakaosanense</i> Kurata	× タカオイデ (アイヌ・×ウツシ)	S. Honshu	47
31	<i>Polystichum xutsumii</i> Kurata	× ユツミイデ (イデ・×イデ)	CW. Honshu	37
32	<i>Polystichum xmicrolepis</i> Kurata	× ミクロイデ (イデ・×イデ)	CS. Honshu	30
33	<i>Polystichum rigens</i> Tagawa	ホニイデ	CS. Honshu	28
34	<i>Polystichum ohmurae</i> Kurata	トコイデ	C. Honshu	20
35	<i>Polystichum deltoideum</i> (Bak.) Diels	ハチンダ	W. Honshu	18
36	<i>Polystichum kiusiense</i> Tagawa	キウシュウイデ	W. Honshu	11
37	<i>Polystichum lachenense</i> (Hook.) Bedd.	ハカシダ	C. Honshu	8
38	<i>Polystichum hancockii</i> (Hance) Diels	タウワンシュウモンシダ	Yakushima, Ryukyu	7
39	<i>Polystichum inaense</i> (Tagawa) Tagawa	イナデ	C. Honshu	3
40	<i>Polystichum neo-lobatum</i> Nakai	ネンシイデ	C. Honshu	3
41	<i>Polystichum otomatsui</i> Kurata	ナベイデ	Kyushu	3
42	<i>Polystichum formosanum</i> Rosenst.	オモミシダ	Iriomote	2
43	<i>Polystichum piceopaleaceum</i> Tagawa	サクラシイデ	Kyushu Sakurajima	2
44	<i>Polystichum xkunioi</i> Kurata	× クニオイデ (イデ・×イデ)	W. Honshu (Yamaguchi)	1
45	<i>Polystichum eximium</i> (Matt. ex Kuhn) C. Chr.	コモイデ	Yakushima	1
46	<i>Polystichum lonchitis</i> (L.) Roth	ヒラギシダ	C. Honshu	1
47	<i>Polystichum obai</i> Tagawa	アマミシダ	Amami	1
48	<i>Polystichum gracilipes</i> C. Chr. var. <i>gommiferum</i> Tagawa	センジョウゲンダ	?	?

* 信州大学理学部 〒390-8521 長野県松本市旭 3-1-9

** 長野市川中島 *** 信州大学大学院総合工学

表 1b. 県別に整理されたイノデ属雑種の出現地域と分布傾向

Japan Rank	日本におけるイノデ属シダ植物の頻度(倉田・中池、1997)	Japanese Name	Distribution Area	都道府県
(49~85)	Scientific Name	× 和名(推定雑種)	Japan	(N/47)
49	<i>Polystichum</i> × <i>anceps</i> Kurata	× トウロウイノデ	S Japan	(33)県
50	<i>Polystichum</i> × <i>hokurikuense</i> Kurata	× ホクリクイノデ	Honshu	(28)県
51	<i>Polystichum</i> × <i>okanum</i> Kurata	× ナメライノデ	S Japan	(24)県
52	<i>Polystichum</i> × <i>kurokawae</i> Tagawa	× アカメイノデ	S Japan	(23)県
53	<i>Polystichum</i> × <i>izuense</i> Kurata	× カタイノデ・モトキ	S Japan	(20)県
54	<i>Polystichum</i> × <i>takaosanense</i> Kurata	× 効オイノデ	SW Japan	(17)県
55	<i>Polystichum</i> × <i>utsumii</i> (Kurata) Kurata	× ハリマイノデ	SW Japan	(16)県
56	<i>Polystichum</i> × <i>hatajukuense</i> Kutara	× ハタジュクイノデ	S Japan	(15)県
57	<i>Polystichum</i> × <i>marshikoi</i> Kurata	× アマキイノデ	S Japan	(13)県
58	<i>Polystichum</i> × <i>shin-tashiroi</i> Kurata	× シロウマイノデ	NW Honshu	(11)県
59	<i>Polystichum</i> × <i>idanum</i> Kurata	× アカタイノデ	S Japan	(9)県
60	<i>Polystichum</i> × <i>yuyamae</i> Kurata	× コテンバイノデ	NE Honshu	(9)県
61	<i>Polystichum braunii</i> × <i>retroso-paleaceum</i>	× オウキヌイノデ	N Honshu	(8)県
62	<i>Polystichum ovato-paleaceum</i> var. <i>coraiense</i> × <i>retroso-paleaceum</i>	× サカゲ・イワシロイノデ	N Honshu	(7)県
63	<i>Polystichum</i> × <i>gosakui</i> Kutara	× コサクイノデ	CS Honshu	(6)県
64	<i>Polystichum</i> × <i>titibuense</i> Kurata	× チチブイノデ	NE Honshu	(5)県
65	<i>Polystichum ovato-paleaceum</i> × <i>tagawanum</i>	× イワシロイノデ・モトキ	NE Honshu	(4)県
66	<i>Polystichum</i> × <i>sarukurensis</i> Serizawa	× アス・ホソイノデ	N Japan	(4)県
67	<i>Polystichum</i> × <i>jitaroi</i> Kurata Kurata	× シタロイノデ	CS Honshu	(3)県
68	<i>Polystichum</i> × <i>hitoyoshiense</i> Kurata	× ヒトヨシイノデ	Kyushu	(2)県
69	<i>Polystichum</i> × <i>kumamontanum</i> Kurata	× ダントウイノデ	Kyushu	(2)県
70	<i>Polystichum</i> × <i>suginoi</i> Kurata	× オオイノデ・モトキ	S Kyushu	(2)県
71	<i>Polystichum</i> × <i>tetsuyamense</i> Kurata ex Serizawa	× テツヤマイノデ	Kyushu	(2)県
72	<i>Polystichum braunii</i> × <i>kamtschaticum</i>	× シレトコイノデ	E Hokkaido	(1)道
73	<i>Polystichum</i> × <i>fujisanense</i> Serizawa	× アイホソイノデ	Yamanashi	(1)県
74	<i>Polystichum</i> × <i>gassanense</i> Shimura et Sagawa	× アイノ・カラクサイノデ	Yamagata	(1)県
75	<i>Polystichum</i> × <i>hyugaense</i> Minamitani et Shimura	× 効チホイノデ	Miyazaki	(1)県
76	<i>Polystichum</i> × <i>kai-montanum</i> Serizawa	× オオトヨグチイノデ	Yamanashi	(1)県
77	<i>Polystichum</i> × <i>kasayamense</i> Kurata	× カサヤマイノデ	Yamaguchi	(1)県
78	<i>Polystichum longifrons</i> × <i>shizuokense</i>	× インノイノデ	Shizuoka	(1)県
79	<i>Polystichum</i> × <i>midoriense</i> T.Oka et Ohtani	× ミドリイノデ	Kanagawa	(1)県
80	<i>Polystichum</i> × <i>minamitanii</i> Kurata ex Serizawa	× カサヤノイノデ	Miyazaki	(1)県
81	<i>Polystichum ohmurae</i> × <i>ovato-paleaceum</i>	× イワイノデ	Shizuoka	(1)県
82	<i>Polystichum</i> × <i>susonense</i> Shimura	× セセキイノデ	Shizuoka	(1)県
83	<i>Polystichum</i> × <i>suyamanum</i> Kurata ex Serizawa	× スヤマイノデ	Shizuoka	(1)県
84	<i>Polystichum</i> × <i>tokyoense</i> Kurata ex Serizawa	× トウキョウイノデ	Tokyo	(1)県
85	<i>Polystichum</i> × <i>yokohamense</i> T.Oka et Ohtani	× ヨコハマイノデ	Kanagawa	(1)県

表 2 長野県におけるイノデ属のリストと確認頻度

長野県での記録から(系統順?)	長野県イノデ属の頻度(佐藤1996~2016の調査による)		
清水 編(1998)	イノデ属内	頻度	Rank/272
長野県植物誌	Rank (N/30)	種名	シダ全/長野
1. ジュモンジノデ	1	イワシロイノデ	602 12
2. ツルノデ	2	ジュモンジノデ	527 16
3. イナノデ	3	サカゲイノデ	409 24
4. タカネシダ	4	ホソイノデ	194 33
5. センジョウノデ	5	ツヤナシイノデ	109 54
6. ヤシイノデ	6	ツルノデ	73 67
7. オニイノデ	7	イノデ	44 78
8. ヒメカナワラビ	8	カラクサイノデ	24 102
8-2. オオキヨスミシダ	9	イノデ・モトキ	22 106
9. カラクサイノデ	10	イノデ sp1	15 121
9-2. アスミイノデ	11	イワシロ・サカゲイノデ	12 130
10. ホソイノデ	12	トヨグチイノデ	12 137
11. トヨグチイノデ	13	サイゴウイノデ	9 141
12. サカゲイノデ	14	サカゲ・イワシロイノデ	8 147
13. ツヤナシイノデ	15	イナノデ	5 167
13-2. イワシロイノデ	16	カタイノデ	5 170
14. サイゴウイノデ	17	ヒメカナワラビ	4 186
15. イノデ・モトキ	18	イワシロ・ホソイノデ	4 190
16. チャホイノデ	19	イノデ sp2	3 191
17. イノデ	20	イワシロ・ツヤナシイノデ	3 193
18. アイヌイノデ	21	オウキヌイノデ	2 210
19. イナノデ × ツルノデ	22	センジョウノデ (OB)	2 220
20. アスミイノデ	23	ツヤナシ・サカゲイノデ	2 222
21. シロウマイノデ	24	ヤシイノデ	2 229
22. チチブイノデ	25	イノデ・サカゲイノデ	1 236
23. オウキヌイノデ	26	オオキヨスミシダ	1 240
24. オンカタイノデ	27	サカゲ・ツヤナシイノデ	1 246
25. ハコネイノデ	28	チチブイノデ	1 251
26. ナメライノデ	29	ツヤナシ・イワシロイノデ	1 252
27. ハタジュクイノデ (アイヌカ × イノデ・モトキ)		オニイノデ	未確認 ?
28. タカネイノデ (アイヌカ × ツヤナシ)			
29. ホクリクイノデ (アイヌカ × サカゲ)			
30. コテンバイノデ (イワシロ × アイヌカ)			
31. アイヌイノデ (ツヤナシ × サカゲイノデ)			
32. サカゲイワシロイノデ (イワシロ × サカゲ)			
33. フナコイノデ (イノデ × サカゲ)			
34. トウキョウイノデ (アイヌカ × イノデ)			

Japan (Iwatsuki et al., eds. 1995) に基づくと、イノデ属 (*Polystichum*) は 31 種・5 変種・44 推定雑種の 80 種群を含み、メシダ属 (*Athyrium*; 35 種・65 雑種) とオシダ属 (*Dryopteris*; 61 種・24 雑種) に次いで、高い多様性を有する属である。日本列島では今まさにメシダ属>オシダ属>イノデ属>>の種分化・種形成のドラマが演出されているともいえる。

日本のシダ植物図鑑（倉田・中池 編、1983a;1983b;1994;1997）によると、日本のシダ植物約 1000 種群（種・変種・雑種）のうち、イノデ属は 31 種が報告され、推定雑種記録も 54 種群を超える（表 1a, b）。本図鑑の分布資料（国土地理院 5 万分の 1 地勢図の 4 分割；約 10km × 10km）に基づき、日本列島におけるイノデ属の出現頻度を集計した（1～47 番：表 1 a）。分布の不完全な種群（種・雑種）は都道府県別にまとめてあり、出現した都道府県数の順に示した（49～85 番：表 1 b）。ヒメイデとヤシャイデは 47 種群中、33 番と 40 番に表記される。頻度はそれぞれ 28/4402 地点と 3/4402 地点とかなり希少な種群といえる。センジョウテンダの資料はまだ含まれていない。この小報告では、（1）イノデ属の希少および極希少シダ植物としての頻度からの位置付け、（2）栽培した幼胞子体の葉形態の定量比較、（3）DNA 情報と比較形態による系統の再検討、に言及したい。

2. 方法

<イノデ属の頻度算出>

日本列島においてシダが確認できた区画は 4402 である。そのうち 3 区画以下でしか報告がないのは 48 種群のうち 10 種群である（ここではセンジョウテンダの資料がまだないが追加した、竹重ら、2004）。日本の 47 都道府県で 1 県でのみ確認された雑種数は 36 のうち 14 である。ここでとりあげた 85 種群（種・変種・雑種）のなかで 24 種群を希少イノデ種群とよぶことにする。本研究でとりあげるヤシャイデは極希少イノデ種群に相当し（3/4402 頻度以下）、ヒメイデは希少イノデ種群（28/4402）に相当する。次に長野県におけるイノデ属種群のリストおよび出現頻度も参考に集計した（表 2）。

表 2 左欄にはこれまで長野県で確認されたイノデ属種群リスト（清水 編、1998）、右欄 4 列は佐藤による調査（1996～2016：3288 地点）をもとにイノデ属種群の出現頻度をまとめた。ヤシャイデと

センジョウテンダは各 2 点で確認できた。ヒメイデは未確認である。すなわち、日本列島スケールでも長野県スケールでも希少なイノデ属であると結論できる。

<イノデ属の幼胞子体の栽培と葉形態の計測>

オシダ科の葉形形成プロセスの記載はいくつか知られているが（光田 1981; Sato, 1985a; 1985b; 1986; 1989）、イノデ属の個体発生に基づく葉形形成プロセスの定量解析は残された課題である。シダ葉形態（大きさや形）の数量化による比較形態の試みがなされているが（Sato, 1988; Kano and Sato, 1995; 佐藤・加納、2004）、個体発生プロセスでの葉形形成の軌跡と系統関係との関わりは未解決である。

このたび、竹重 聡は環境省・長野県からの特別許可のもと、希少シダ植物（センジョウテンダ・ヤシャイデ・ヒメイデ・ウラボシ）の胞子栽培による希少種の保護対策を検討した（竹重による冷温保存後の発芽実験：2016 年環境大臣賞受賞）。松本市入山辺の鉢伏山（2000m）を源流とする湧き水を用いて、湿った滅菌土壌に胞子を播き、胞子散布から 2～2.5 年間、朝日のあたる東向きの屋内において、ポリカップを密閉して栽培した（竹重、2016）。2014 年～2017 年、約 3 年でこれら 4 種の幼胞子体の出現を確認した。葉長（葉身+葉柄）はそれぞれ、最大でセンジョウテンダ（10mm）<<ヤシャイデ（30mm）<ヒメイデ（50mm）となった。葉の発達プロセスを NV 法（Sato, 1994; 1985a; 1985b; 佐藤・加納、2004）に基づくと、センジョウテンダで 1-3NV（1-4mm 葉身）、ヤシャイデで 1-12NV（1-40mm 葉身）、ヒメイデで 1-18NV（1-60mm 葉身）まで成長した。センジョウテンダも極希少シダに相当するが、まだ幼胞子体の発達が 10mm 程度で NV も 0-2 であり、葉形計測ができなかった。本誌の竹重（2017、印刷中）の写真を参考にさせていただきたい。

ここでは、オシダ科およびイノデ属において、NV を基準に、DI（円隔指数）・フラクタル次元（Fractal Dimension）・縦横比（葉身長/葉身幅）を数量化した。NV（葉身の中軸分岐数）は基本的に種ごとに葉身の長さ按比例して増加する。さらに、成熟の有無を判別するためには葉身の長さよりも NV のほうが有効であることから、葉を用いた胞子体の発達段階を、葉身長より NV にほうがよりの確に数量化できる（Sato, 1984; 1985a）。それゆえ、ここでは葉の発達段階の基準として NV を用いた。

形の複雑性を特徴づける要素の一つにフラクタル

次元がある。フラクタル次元は、フラクタル図形の複雑さを表す概念で、ある図形全体が $1/n$ に縮小した相似形のミニチュア m 個によって構成されているとき、この図形のフラクタル次元は $D = \log nm$ と定義される (Sato et al. 2007)。具体的な測定は以下のボックスカウント法により行う。ボックスカウント法は、平面上に複雑な図形がある時に、図形上にある大きさの正方形を重ね合わせ、その正方形の一边の長さを変化させ、正方形と図形が重なる数からフラクタル次元を求める方法である。フラクタル次元を D 、ボックスの幅を δ 、フラクタル図形を含むボックスの個数を $N(\delta)$ とすると、

$$D = -\lim_{\delta \rightarrow 0} \frac{\log N(\delta)}{\log \delta}$$

となる。

本研究では、ヤシャイデとオニイデの試料を拡大スケッチし、スケッチした紙をメッシュ紙に重ねそのメッシュ数を数えた。メッシュは、一辺が 4mm、6mm、9mm、13mm の 4 種類を使用した (図 1)。

3. 結果

オニイデおよびヤシャイデの幼胞子体の異なる大きさの展開葉をそれぞれ 25 から 30 枚スケッチまたは葉標本の画像を取り込み、周長・面積を計測した。さらに個別の葉身についてボックスカウントを行った。以下に 4 枚のスケッチを例として示した (図 2a,b)

ヤシャイデの葉身も NV-4 および NV-11 を例として示した。2.5 ～ 3 年間に於ける 3 種の成長はサイズ (大きさ) においてオニイデ > ヤシャイデ > センジョウデである。オニイデの葉は幅広で羽片・裂片がとがった形状である (NV1 ～ 18; 葉身 2 ～ 50mm)。ヤシャイデは細長い、丸みをおびた羽片である (NV1

～ 12; 葉身 2 ～ 30mm)。センジョウデの葉はまだ小型で形状が明確ではないが、繊細な丸みをおびた形状であった (NV1 ～ 2; 葉身 1 ～ 3mm)。ここでは、オニイデとヤシャイデについて定量的な形態比較を行う。

NV を基準にすると、DI も Fractal Dimension も両種で同じ増加傾向をしめし、判別はむずかしいことがわかる。一方で、縦横比 (BL/W) において、NV 増加に応じて急速に細長くなるヤシャイデにくらべて、オニイデは葉身が幅広のまま初期成長をつづけることが確認できた。最も計測しやすい縦横比 (葉身長 / 葉身幅) が、両種を区別できる軌跡を示したことは興味深い。より細長いという定性的な直感が定量にも反映された例である。

3. 議論

< DNA 情報と比較形態からの系統推定 >

オシダ科の系統関係は *rbcL* の遺伝子から明らかにされている。今回の研究では、オシダ科のうちイノデ属、オシダ属、カナワラビ属を用いて、遺伝的系統関係が初期胞子体における葉形態の分化の度合いに対応するか否かについても検討したい。

オシダ科 (Dryopteridaceae) のなかで、比較形態 (直感的) にもとづき、古典的にはイノデ属の系統的位置づけがなされた (Little and Barrington, 2003; Liu et al., 2008)。イノデ属の位置づけは、古典的な比較形態と DNA 分析によるものでは、必ずしも一致しない。比較形態では、日本産にかぎると 3 属 (*Arachniodes*, *Dryopteris*, *Polystichopsis*) と別クラスターに属する 5 属のうち (日本産 2 属; *Cyrtomium*, *Polystichum*) が示されていた。2003 年の *rbcL* 遺伝子群の比較によると、*Polystichum* と *Cyrtomium* が入れ子構造になり、その上位傘下に *Dryopteris* と *Arachniodes* が含まれる系統関係が示

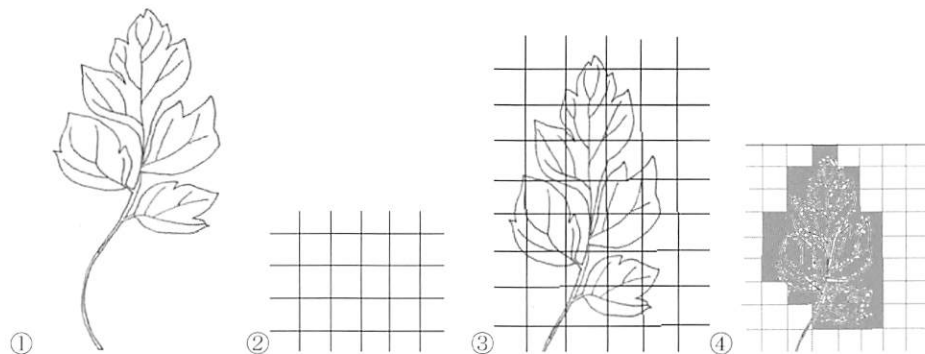


図 1 フラクタル次元の計測法～メッシュ数え方～

試料であるヤシャイデとオニイデの拡大したスケッチ (上図①) の上にメッシュ (上図②) を重ね (上図③)、葉とメッシュが重なっている部分 (上図④黒塗りの部分) はすべてひとマスとして数えた。④のように、29 メッシュと数える。

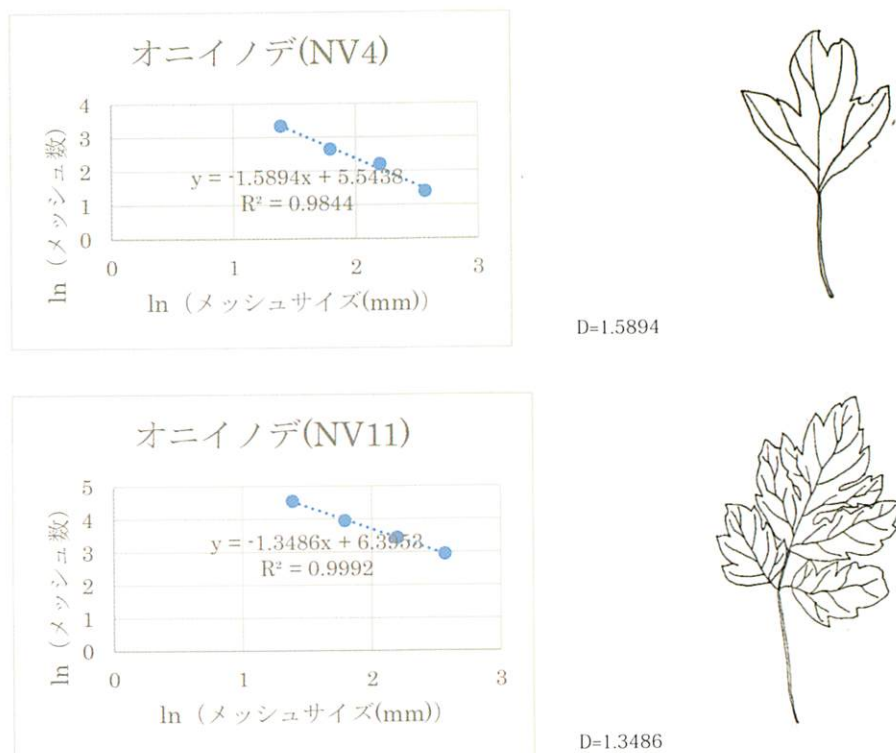


図 2a. オニイデのフラクタル次元 (D) の算出例とスケッチ

メッシュサイズ（一辺の長さ）と葉身を被うメッシュ数を自然対数の図表に示し、それを直線回帰し、その傾きのマイナスをフラクタル次元 (D) として表した。NV-4 および NV-11 の葉身を示した。

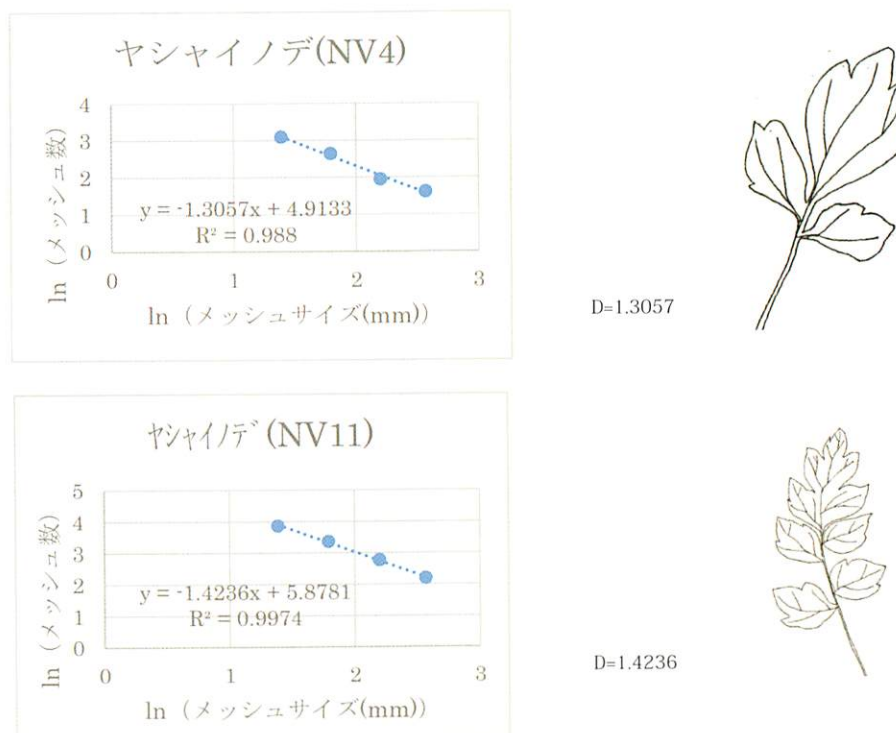


図 2b. ヤシャイデのフラクタル次元の算出例とスケッチ

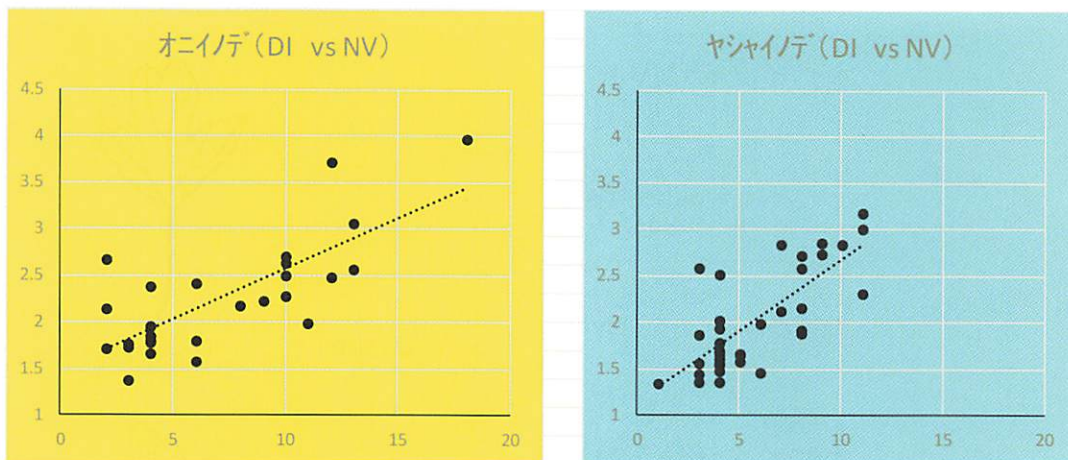


図3 a. オニイデとヤシャイデの幼胞子体の葉身形態の複雑性 (DI) の変化

DIとは「ある面積：S」を取り囲む周長（L）が、「ある面積：S」を円にしたときの円周の何倍になるかを算出したものである。ここでは「円周指数」とし、計算式は $DI=L/2(\pi S)^{1/2}$ で算出される（佐藤・加納、2004）。両種に違いは見出しにくい。ヤシャイデのDI増加率が若干高いが、統計的に有意ではない。

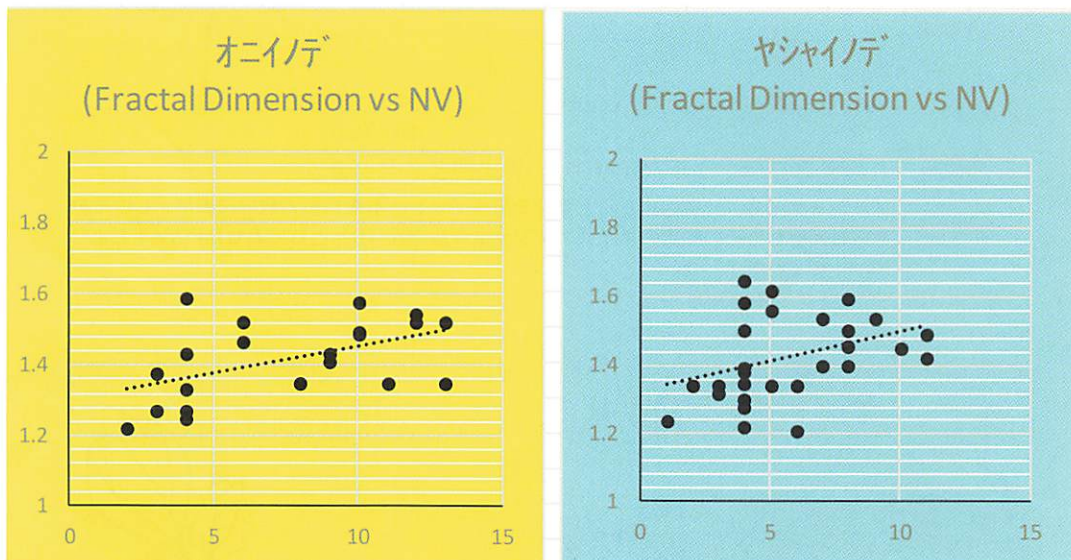


図3 b. オニイデとヤシャイデの幼胞子体の葉身のフラクタル次元の変化

ヤシャイデのぼらつきがやや大きい、NVに応じたフラクタル次元の増加傾向はオニイデとヤシャイデでよく似ている。図3a,bから形態の複雑性からは両種に差異が見えない。

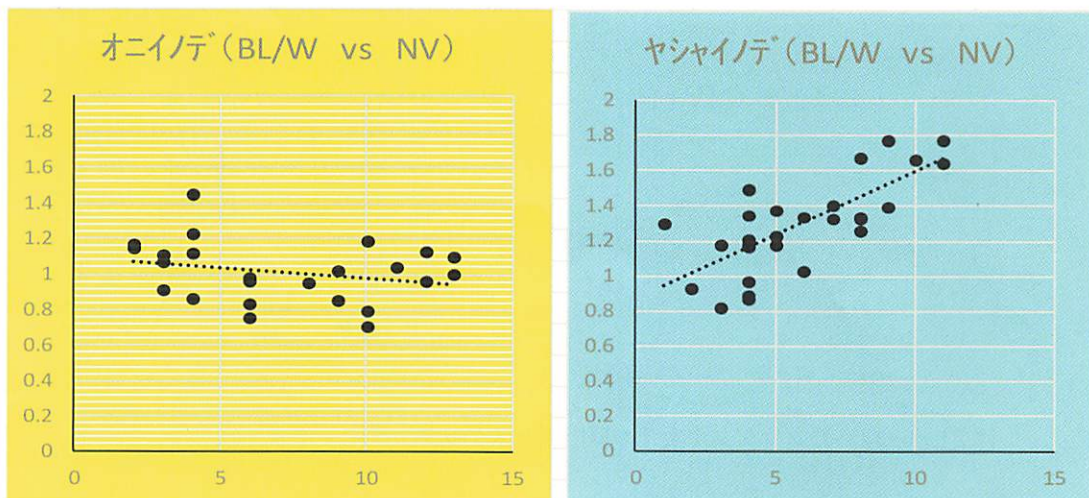


図3 c. オニイデとヤシャイデの幼胞子体の葉身の縦横比の変化

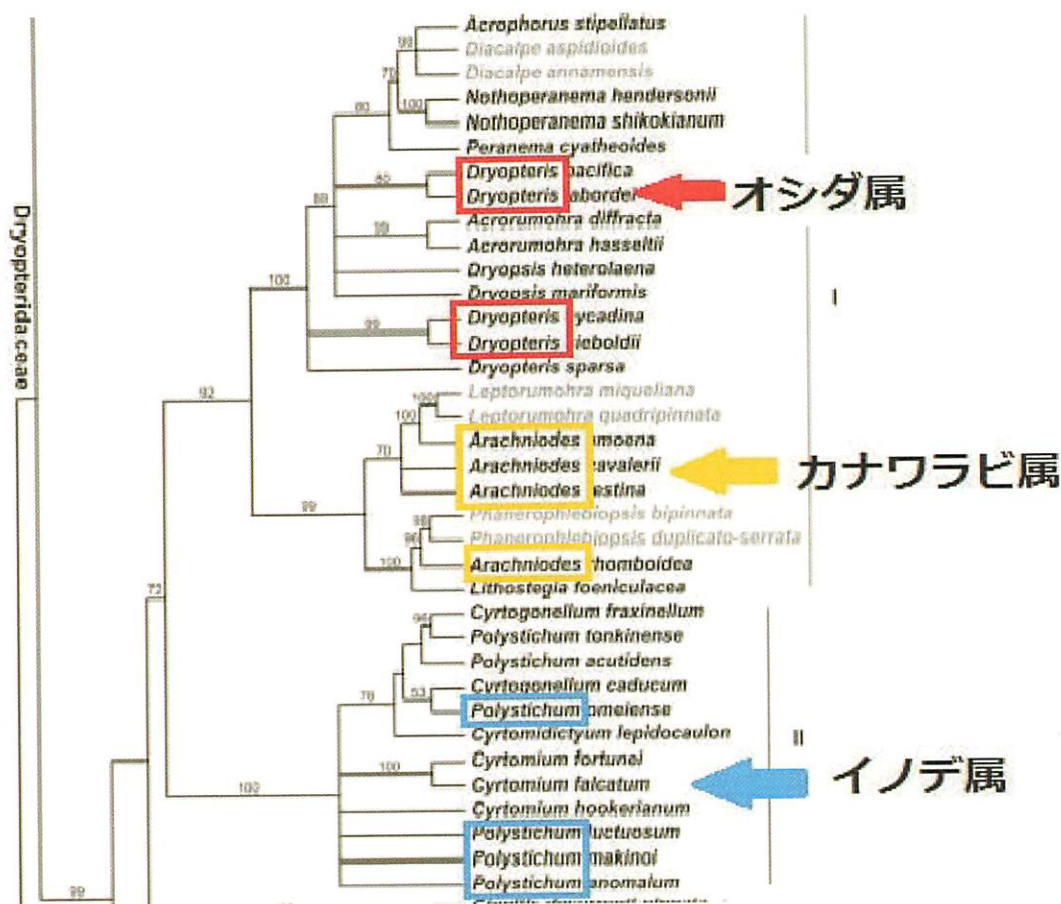


図4 a. オシダ科のなかでのイノデ属の位置づけ (Liu et al., 2007)

された。さらに分子系統と形態系統を総合して、カワラビ属 (*Arachniodes*) とオシダ属 (*Dryopteris*) をあわせた傘下から下流傘下にイノデ属 (*Polystichum*) が種分化したように纏められている (Hasebe et al., 1994; Little and Barrington, 2003)。その後中国を中心としたイノデ属のクロロプラスト DNA 資料が蓄積し、一部の *Cyrtomium* が *Polystichum* に組み込まれ、その他の *Cyrtomium*、*Dryopteris*、*Arachniodes* へと高次傘下が繋がっている。

イノデ属の中での種間系統も複雑であり、*Polystichum* s.s. Clade と CCPC Clade の 2 群に区別でき、その間にヤブソテツ属が含まれる (Liu et al., 2008)。オシダ科のうちオシダ属・カナワラビ属・イノデ属では大きくことなるが、イノデ属 (*Polystichum*) とヤブソテツ属 (*Cyrtomium*) では微妙な入れ子構造となっている。すなわち、比較形態から纏められたこれまでの推定系統と現在の限られた遺伝子情報による系統推定との対応は残された課題である。

これまで比較形態により近縁種とされていたヒメカワラビ (*Polystichum rigens* Tagawa) とヤシャイデ (イノデ属: *Polystichum neolobatum* Nakai) (表 3 a) はやや離れた

傘下にはいり、ヤシャイデとヒメカワラビ (*Polystichum tsus-simense*) がより近いことが示されている (図 4 b) (Liu et al., 2007)。センジョウテン (*Polystichum gracilipes* C. Chr.) の DNA による位置づけがまだ示されていない。

絶滅危惧シダであるヤシャイデ (イノデ属: *Polystichum neolobatum* Nakai) とヒメカワラビ (*Polystichum rigens* Tagawa) の系統は、*rbcL* 遺伝子比較によるとイノデ属 (*Polystichum*) のなかでやや離れた位置にある。ヤシャイデはヒメカワラビよりもヒメカワラビ (*Polystichum tsus-shimense* 系統) との近縁性の高さが示唆されている (Little and Barrington, 2003; Li et al., 2008)。過去の比較形態から系統を配慮した図鑑のイノデ属内の種の配列をみると、Ohwi (1965) の配列が上記 DNA 情報からの系統関係により近いことがわかる (表 3a)。

表 3a, b には、これまでにイノデ属の系統を考慮した種の配列、および推定雑種の母種名リストと和名を示した。また、推定雑種のなかで、サカゲイ (*Polystichum retroso-paleaceum*) とツヤサシイ (*Polystichum ovato-paleaceum*) がそれぞれ 9 組の雑種形成に係っていることになる。ジュモンシダとイノ

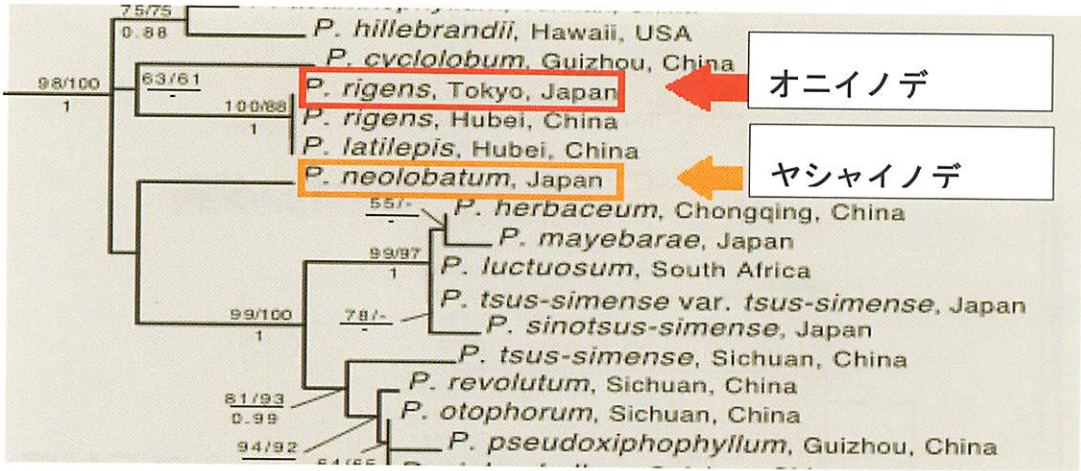


図 4 b. イノデ属内のオニイノデとヤシャイノデの系統 (Li et al., 2008)

表 3a. イノデ属の系統を推測した種構成リスト

推定系統順の配列			
Ohwi (1965)	田川 著(1959)	岩槻 編(1992)	Iwatsuki et al.(1995)
Flora of Japan	日本羊歯図鑑	日本のシダ	Flora of Japan
1.Orizuru-shida	1. オリヅルシダ	1. オリヅルシダ	1. Orizuru-shida
2.Hiragi-shida	2. ツルシダ	2. ツルシダ	2. Tsuru-denda
3.Tachi-dennda	3. ジュウモンジシダ	3. ジュウモンジシダ	3. jumonji-shida
4.Jumonnji-shida	4. タイワンジュウモンジシダ	3-2. ヒトツバジュウモンジシダ	4. Taiwan-jumonji-shida
5.Tsuru-denda	5. ヒラギシダ (デシダ)	3-3. オシロイシダ	5. Yaeyama-toranoo
6.Ina-denda	6. センジョウシダ	3-4. トリアシロイシダ	6. Hiragi-denda
7.Takane-shida	7. タチシダ	4. タイワンジュウモンジシダ	7. Tachi-denda
8.Oni-inode	8. イナシダ	5. ヤエヤマトラノオ	8. O-mimigata-shida
9.O-kiyozumi-shida	9. ヌナシダ	6. ヒラギシダ (デシダ)	9. Senjo-dennda
10.Hime-kana-warabi	10. ヒメカワラビ	7. タチシダ	10. Ina-denda
11.Ina-inode	10-2. オキヨウシダ	8. オミミカシダ	11. Takane-shida
12.Sakurajima-inode	11. オニイノデ	9. センジョウシダ	12. Amami-denda
13.Akame-inode	12. イナイノデ (ヤシャイノデ)	10. イナシダ	13. Komochi-inode
14.Saikoku-inode	13. コモチイノデ	11. ヌナシダ	14. Kyushu-inode
15.Kata-inode	14. キュウシュウイノデ	12. アサミシダ	15. Yasha-inode
16.Sakage-inode	15. カタイノデ	13. コモチイノデ	16. Oni-inode
16-2.Tsuyanashi-inode	16. サイゴクイノデ	14. キュウシュウイノデ	17. Hime-kanawarabi
17.Chabo-inode	17. サクラジマイノデ	15. ヤシャイノデ	17-2. O-kiyozumi-shida
18-2.Asuka-inode	18. イノデモドキ	16. オニイノデ	18. Karakusa-inode
19.Hoso-inode	18-2. カタイノデモドキ	17. ヒメカワラビ	19. Hoso-inode
20.Karakusa-inode	18-3. チャボイノデ	17-2. オキヨウシダ	20. Sakurajima-inode
21.Komochi-inode	19. アカメイノデ	18. カラクサイノデ	21. Kata-inode
21-2.Kyushu-inode	20. サカゲイノデ	18-2. アサミイノデ	22. Nanpi-inode
	21. ツヤナシイノデ	19. ホソイノデ	23. Saigoku-inode
	21-2. イワシロイノデ	20. サクラジマイノデ	24. Inode-modoki
	22. イノデ	21. カタイノデ	25. Chabo-inode
	22-2. アイワシロイノデ	22. ナンピイノデ	26. Shimura-inode
	22-3. アスカイノデ	23. サイゴクイノデ	27. Toyoguchi-inode
	23. ホソイノデ	24. イノデモドキ	27-2. fuji-inode
	24. カラクサイノデ	24-2. ネッコイノデ	28. Inode
		25. チャボイノデ	28-2. Kazusa-inode
		26. シムライノデ	29. Ai-asukaiinode
		27. トヨグチイノデ	30. Asuka-inode
		27-2. フジイノデ	30-2. Suruga-inode
		28. イノデ	31. Sakage-inode
		28-2. カササイノデ	32. Tsuyanashi-inode
		29. アイワシロイノデ	32-2. Iwashiro-inode
		30. アスカイノデ	
		30-2. スルガイノデ	
		31. サカゲイノデ	
		32. ツヤナシイノデ	
		32-2. イワシロイノデ	
		32-3. ミヨウコウイノデ	

表 3b. 推定雑種の母種名リストと和名・アルファベット記載（岩槻 編、1992；Iwatsuki et al., eds：1995）

自然推定雑種			
Putative parents		岩槻 編(1992)	Iwatsuki et al.(1995)
<i>Polystichum</i>		日本のシダ	Flora of Japan
<i>P.braunii</i> × <i>P.microchlamys</i>		33. ×アズミホソイデ [*]	(H1). ×Azumi-hoso-inode
<i>P.microchlamys</i> × <i>P.ovato-paleaceum</i> var. <i>coraiense</i>		34. ×シロウマイデ [*]	(H2). ×Shirouma-inode
<i>P.braunii</i> × <i>P.makinoi</i>		35. ×カタホソイデ [*]	(H3). ×Kata-hoso-inode
<i>P.braunii</i> × <i>P.ohmurae</i>		36. ×アイホソイデ [*]	(H4). ×Ai-hoso-inode
<i>P.braunii</i> × <i>P.polyblepharum</i>		37. ×カサヤマイデ [*]	(H5). ×Kasayama-inode
<i>P.braunii</i> × <i>P.retroso-paleaceum</i>		38. ×オクキヌイデ [*]	(H6). ×Okukinu-inode
<i>P.braunii</i> × <i>P.ovato-paleaceum</i> var. <i>coraiense</i>		39. ×チチブイデ [*]	(H7). ×Chichibu-inode
<i>P.makinoi</i> × <i>P.otomasui</i>		40. ×カタナンピイデ [*]	(H8). ×Kata-nanpi-inode
<i>P.makinoi</i> × <i>P.pseudo-makinoi</i>		41. ×ミツイシイデ [*]	(H9). ×Mitsuishi-inode
<i>P.makinoi</i> × <i>P.tagawanum</i>		42. ×カタイデモドキ	(H10). ×Kata-inode-modoki
<i>P.makinoi</i> × <i>P.longifrons</i>		43. ×アイカタイデ [*]	(H11). ×Ai-kata-inode
<i>P.makinoi</i> × <i>P.retroso-paleaceum</i>		44. ×サカゲカタイデ [*]	(H12). ×Sakage-kata-inode
<i>P.makinoi</i> × <i>P.ovato-paleaceum</i>		45. ×アカメイデ [*]	(H13). ×Akame-inode
<i>P.otomasui</i> × <i>P.pseudo-makinoi</i>		46. ×ヒトヨシイデ [*]	(H14). ×Hitoyoshi-inode
<i>P.otomasui</i> × <i>P.tagawanum</i>		47. ×オイデモドキ	(H15). ×O-inode-modoki
<i>P.otomasui</i> × <i>P.polyblepharum</i>		48. ×ダントウイデ [*]	(H16). ×Danto-inode
<i>P.otomasui</i> × <i>P.ovato-paleaceum</i>		49. ×テツヤマイデ [*]	(H17). ×Tetsuyama-inode
<i>P.pseudo-makinoi</i> × <i>P.tagawanum</i>		50. ×キヨズミイデ [*]	(H18). ×Kiyozumi-inode
<i>P.polyblepharum</i> × <i>P.pseudo-makinoi</i>		51. ×スウイデ [*]	(H19). ×Suo-inode
<i>P.longifrons</i> × <i>P.pseudo-makinoi</i>		52. ×ハコネイデ [*]	(H20). ×Hakone-inode
<i>P.fibrilloso-paleaceum</i> × <i>P.pseudo-makinoi</i>		53. ×ジタロウイデ [*]	(H21). ×Jitaro-inode
<i>P.pseudo-makinoi</i> × <i>P.retroso-paleaceum</i>		54. ×ハリマイイデ [*]	(H22). ×Harima-inode
<i>P.ovato-paleaceum</i> × <i>P.pseudo-makinoi</i>		55. ×オンガタイイデ [*]	(H23). ×Ongata-inode
<i>P.polyblepharum</i> × <i>P.tagawanum</i>		56. ×アマギイデ [*]	(H24). ×Amagi-inode
<i>P.longifrons</i> × <i>P.tagawanum</i>		57. ×ハタジュクイデ [*]	(H25). ×Hatajuku-inode
<i>P.fibrilloso-paleaceum</i> × <i>P.tagawanum</i>		58. ×ヨコハマイデ [*]	(H26). ×Yokohama-inode
<i>P.retroso-paleaceum</i> × <i>P.tagawanum</i>		59. ×ナメライデ [*]	(H27). ×Namera-inode
<i>P.ovato-paleaceum</i> × <i>P.tagawanum</i>		60. ×ツヤナシイデモドキ	(H28). ×Tsuyanashi-inodemodoki
<i>P.igense</i> × <i>P.longifrons</i>		61. ×スヤマイデ [*]	(H29). ×Suyama-inode
<i>P.longifrons</i> × <i>P.shimurae</i>		62. ×ユヤマイデ [*]	(H30). ×Yuyama-inode
<i>P.ovato-paleaceum</i> × <i>P.shimurae</i>		63. ×トウキョウイデ [*]	(H31). ×Tokyo-inode
<i>P.ohmurae</i> × <i>P.ovato-paleaceum</i> var. <i>coraiense</i>		64. ×オトヨグチイデ [*]	(H32). ×O-toyoguchi-inode
<i>P.ohmurae</i> × <i>P.ovato-paleaceum</i>		65. ×イカワイイデ [*]	(H33). ×Ikawa-inode
<i>P.longifrons</i> × <i>P.polyblepharum</i>		66. ×トウリョウイデ [*]	(H34). ×Doryou-inode
<i>P.fibrilloso-paleaceum</i> × <i>P.polyblepharum</i>		67. ×ミウライイデ [*]	(H35). ×Miura-inode
<i>P.polyblepharum</i> × <i>P.retroso-paleaceum</i>		68. ×フナコシイデ [*]	(H36). ×Funakoshi-inode
<i>P.fibrilloso-paleaceum</i> × <i>P.longifrons</i>		69. ×オタニイデ [*]	(H37). ×Otani-inode
<i>P.longifrons</i> × <i>P.retroso-paleaceum</i>		70. ×ホクリクイデ [*]	(H38). ×Hokuriku-inode
<i>P.longifrons</i> × <i>P.ovato-paleaceum</i>		71. ×タカオイデ [*]	(H39). ×Takao-inode
<i>P.longifrons</i> × <i>P.ovato-paleaceum</i> var. <i>coraiense</i>		72. ×ゴテンバイイデ [*]	(H40). ×Gotenba-inode
<i>P.fibrilloso-paleaceum</i> × <i>P.ovato-paleaceum</i>		73. ×ミドリイデ [*]	(H41). ×Midori-inode
<i>P.fibrilloso-paleaceum</i> × <i>P.retroso-paleaceum</i>		74. ×ゴサクイデ [*]	(H42). ×Gosaku-inode
<i>P.ovato-paleaceum</i> var. <i>coraiense</i> × <i>P.retroso-paleaceum</i>		75. ×サカゲイワシイデ [*]	(H43). ×Sakage-iwashiro-inode
<i>P.ovato-paleaceum</i> × <i>P.retroso-paleaceum</i>		76. ×アイツヤナシイデ [*]	(H44). ×Ai-tsuyanashi-inode

^{*} (*Polystichum tripterum* と *Polystichum polyblepharum*) を除くと、基本的には出現頻度の高い種群が推定雑種に係っている傾向が見出される（表 1a,b）。

<幼胞子体の葉形形成プロセス>

ここで取り上げた、オニイデ^{*}・ヤシイデ^{*}・センジョウデ^{*}ンダは確認できた地点数が低く（表 1・2）、1996～2016 における調査で、オニイデ^{*}は 0、ヤシイデ^{*}とセンジョウデ^{*}ンダは 2 回だけ確認できた極希少シダ種といえよう。近年の自然破壊や温暖化（さらには人為的放射能など）が顕著に知られるにいたって、下水道

の充実やコンクリートの過多用により、多くのシダ植物が里山から深山へと追いやられているようである。本来絶滅危惧植物は空間頻度の少ない個体数の少ない植物であり、世界的にも固有性の高い種群をさす。ヤシイデ^{*}・センジョウデ^{*}ンダ・オニイデ^{*}などは日本のなかで極端に生育場所が限られた種群である。

本研究では、オニイデ^{*}・ヤシイデ^{*}・ミヤマタチサ^{*}、リュウモンサ^{*}それぞれの幼体における葉形態の複雑性の差について定量比較した。DI を用いた方法によって、外群として用いたミヤマタチサ^{*}とリュウモンサ^{*}の幼体の葉形態には有意差が検出できた。共分散分析によ

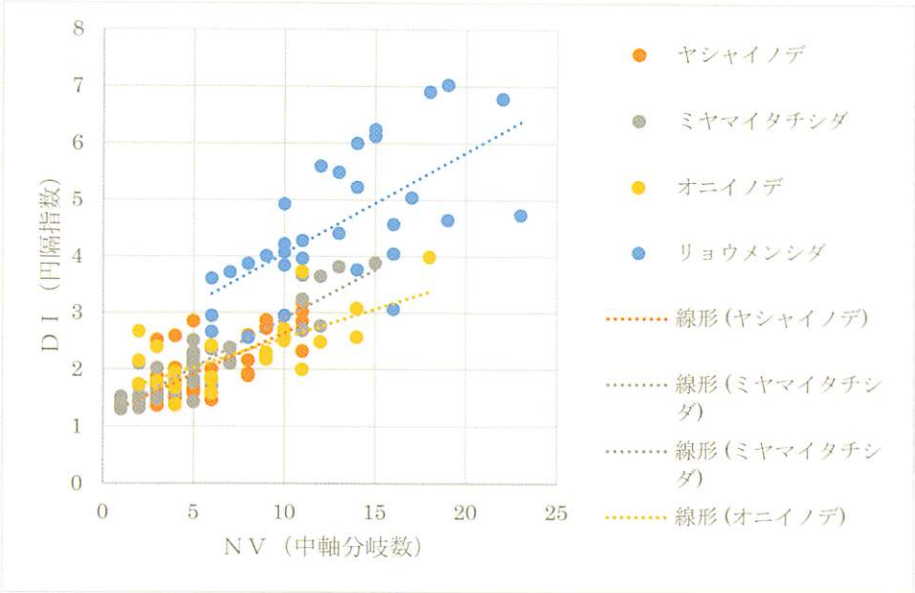


図5 a 葉の中軸分岐数(NV)に応じた葉身形の複雑さ(DI: 円隔指数)

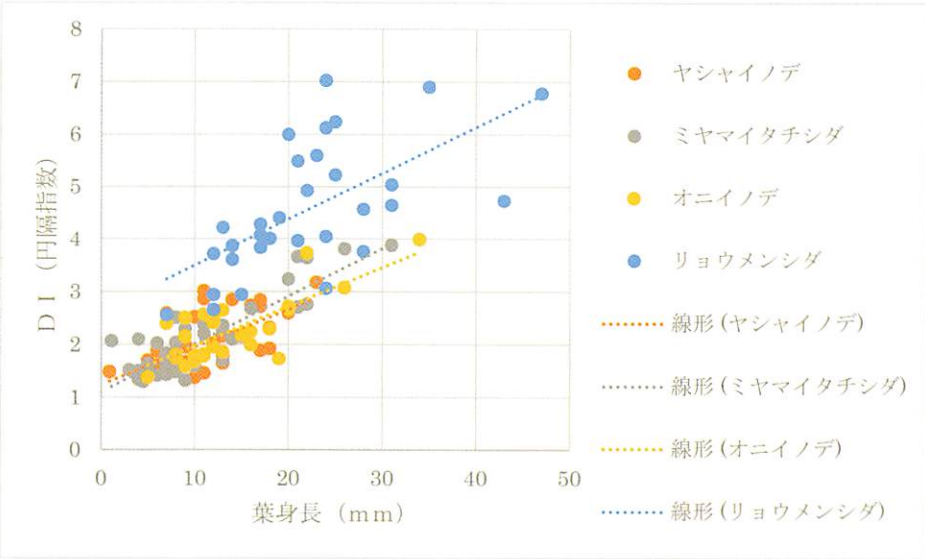


図5 b 葉身長に応じた葉身形の複雑さ (DI: 円隔指数)

表4 4種の葉形複雑性 (DI) の共分散分析 (図5 a,b から)

		確率(P)				確率(P)	
ヤシャイノデ	ミヤマイトチシダ	0.0726	n.s.	ヤシャイノデ	ミヤマイトチシダ	0.0702	n.s.
ヤシャイノデ	オニイノデ	0.2238	n.s.	ヤシャイノデ	オニイノデ	0.2518	n.s.
ヤシャイノデ	リョウメンシダ	0.1873	n.s.	ヤシャイノデ	リョウメンシダ	0.447	n.s.
ミヤマイトチシダ	オニイノデ	0.8098	n.s.	ミヤマイトチシダ	オニイノデ	0.655	n.s.
ミヤマイトチシダ	リョウメンシダ	0.0004	***	ミヤマイトチシダ	リョウメンシダ	0.0045	**
オニイノデ	リョウメンシダ	0.0288	*	オニイノデ	リョウメンシダ	0.0948	n.s.

共分散分析によると、ミヤマイトチシダとリョウメンシダでNVおよび葉身長に応じたDIでは優位差が確認できた ($P < 0.05$ *, $P < 0.01$ **, $P < 0.001$ ***)。他のオニイノデやヤシャイノデとの関係では区別ができなかった。

ると、ヤシイデとヒメイデで NV および葉身長に応じた DI では優位差が確認できた ($P < 0.05$ *, $P < 0.01$ **, $P < 0.001$ ***)。しかし他の種同士では有意差が見られなかったことから、イノデ属とオシダ属間、またイノデ属とカナワラビ属間には幼体の葉形態の複雑性 (DI とフラクタル) では差がないといえる。系統樹では、ヒメイデを含むカナワラビ属は距離的にオシダ属とイノデ属の間に位置していることがわかっているため、今回の研究結果から、個体発生に応じたシダの葉形変化 (ここでは複雑性) は系統を反映しないと考えられる。また、ヤシイデとヒメイデは系統的に近い種であることが予想されて (田川, 1959; 岩槻 編, 1992; Iwatsuki et al., 1995) いたが、フラクタル次元を用いてより詳しい解析を行った結果、幼体の葉形態の複雑性には有意差は見られなかった。このことからヒメイデとヤシイデという近縁種は初期胞子体における葉形態複雑性も類似していると考えられる。ただ、縦横比という単純な形状パラメータでヒメイデとヤシイデに差が見られたことは驚きである (図 3 c)。今回参考に用いた系統樹は主に葉緑体の *rbcL* を用いて作られたものであるため、より正確な系統樹が必要となるだろう。DNA 情報および古典的な Ohwi (1965) からは、ヤシイデとヒメイデのより強い近縁性が示されているので、定量形態比較を含めた再検討が望まれる。極希少シダ植物の栽培実験が科学的解析にも役立ちそうである。

<展望と課題>

全遺伝子解析がなされた場合、個体発生に応じた遺伝子情報の発現プロセスも解明され、発生 (葉形発達) 予測ができ、やがて系統関係との対応も可能であろうか。将来さらに簡便で安価な遺伝子解析が可能になれば、野外観察と実験検査をしながら、近縁種の系統を理解できる日々が期待される。一方で、観察実験を野外で繰り返す場合でも、作業には時空間レベルの限界があろう。すなわち野外観察からシダ植物種構成の多様性を解明するために、視覚による認識技術を高めることで、よりすばやく広範な種群の時空間動態解析が可能となろう。

肉眼で認識できる形態 (大きさや形) から植物種が区別できれば、野外における植生調査や植物相 (フロラ) 調査が容易である。シダ植物は種子植物 (花をつける植物) に比べると繁殖器官 (動物では生殖器官) という保守的な部位が明瞭ではない。それゆえ形態比較する場合、胞子嚢群のみならず葉の叢生・

葉全体の形状・羽片・脈理・根茎など総合的な比較形態が求められる。その結果、胞子嚢群をまだもない未成熟個体の群葉構造や葉形態から野外で同定もある程度可能となる。ただ発達段階もある程度進まなければ同定はむずかしい。オシダ科のイノデ属やオシダ属、メシダ科のメシダ属やヘラシダ属などはかなり成長した段階にならなければ同定はむずかしい。成熟段階となっても同定がむずかしいイノデ属は、推定雑種も多数記載されているため、野外での幼個体の種同定は、栽培あるいは追跡調査でかろうじて結論できる。なかには 2~4 種ものリンペンや羽片形状を併せ持ったイタチシダやイノデの仲間もある。「フィールドは人間が思いつかない実験系を準備している・・・実験に行き詰ったときは野外をすすめる」というイネ科分類学の館岡亜緒先生の言葉が思い浮かぶ。日本の温帯域は今まさに、イノデ属やオシダ属の種分化の地史的な舞台といえるかもしれない。幼胞子体が木漏れ日のあたる土壁に生育する様は、種子植物ならば種子内ですすむ発生を、野外の前葉体の上で観察できるドラマチックなミクロ (微環境) の世界でもある。同時に配偶体 (前葉体) のうえで世代交代して、幼胞子体として第 1 葉からはじまるシダ本体 (胞子体) の成長は自然微環境変動に晒されながら個体発生が進行することになる。それゆえに死亡率も高く、数千以上の胞子発芽した前葉体も、胞子体まで成長し野外で同定可能な幼胞子体にいたるのは数個体にとどまるであろう (Sato, 1992)。

文献

- Mitsuyasu Hasebe, Tomoyuki Omori, Miyuki Nakazawa, Toshio Sano, Masahiro Kato and Kunio Iwatsuki (1994) *rbcL* gene sequences provide evidence for the evolutionary lineages of leptosporangiate ferns. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 91:5730-5734.
- Chun-Xiang Li · Shu-gang Lu · David S. Barrington (2008) Phylogeny of Chinese *Polystichum* (Dryopteridaceae) based on chloroplast DNA sequence data (*trnL-F* and *rps4-trnS*) *J Plant Res* 121:19-26.
- Damon P. Little and David S. Barrington (2003) Major evolutionary events in the origin and diversification of the fern genus *Polystichum*

- (Dryopteridaceae) Amer.J.Bot. 90(3):508-514.
- Hong Mei Liu, Xian-Chung Zhang, Wei Wang, Yin Long Quiz and Zhi Duan Chen (2007). Molecular phylogeny of the fern family dryopteridaceae inferred from chloroplast *rbcL* and *atpB* genes. Plant Sci. 168(9), 1311-1323
- 光田重幸 (1981) カナワラビ属 (*Arachniodes*) の種と分類 種生物シンポジウム記録 V: 1-18.
- 岩槻邦男 編 (1992) 日本の野生植物 190pp.
- Kunio Iwatsuki, Takashi Yamazaki, David E. Bufford and Hideaki Ohba Eds. (1995) Flora of Japan, Vol.I Pteridophyta and Gymnospermae, 302pp.
- Satoshi Kano and Toshiyuki Sato (1995) Differential fractals of pinnation pattern on fern leaf-blade. Forma, 10:17-21.
- 倉田 悟・中池敏之 編 (1983a) 日本のシダ植物図鑑 1 606pp.
- 倉田 悟・中池敏之 編 (1983b) 日本のシダ植物図鑑 3 728pp.
- 倉田 悟・中池敏之 編 (1994) 日本のシダ植物図鑑 7 409pp.
- 倉田 悟・中池敏之 編 (1997) 日本のシダ植物図鑑 8 473pp.
- Jisaburo Ohwi (1965) Flora of Japan eds. Mayer G. Frederick and Walker H. Egbert, Smithsonian Institution, Washington, D.C. 55-58p.
- Takahiro Sato, Isouchi Takuya, Shizuhiko Saito and Tadahisa Matsunaga (2007) NUMERICAL EVALUATION OF THE LANDSCAPE USING FRACTAL ANALYSIS AND ITS APPLICATION. こうえいフォーラム第 16 号, 1
- Toshiyuki Sato (1984). Quantitative Expression of Fern Leaf Development and Fertility in *Polystichum tripterum* (Aspidiaceae). Plant Systematics and Evolution. Volume 150, Issue 3, 191-200.
- Toshiyuki Sato (1985a) Comparative life history of five Hokkaido *Polystichum* ferns with reference to leaf development in relation to altitudinal distribution. Bot. Mag. Tokyo, 98: 99-111.
- Toshiyuki Sato (1985b) Comparative Life History of *Aspidiaceae* Ferns in Northern Japan with Reference to Fertility during Sporophyte Development in Relation to Habitats. Bot. Mag. Tokyo, 98: 371-381
- Toshiyuki Sato (1986) Inter-specific comparison of the life history of three *Arachniodes* ferns in Hokkaido. Acta Phytotax.Geobot. 37:42-56.
- Toshiyuki Sato (1988). Seasonal dynamics of leaf-shape and leaf-size in plant foliage. Sci. Form 3. 73-77
- Toshiyuki Sato (1989) A Quantitative Estimation of Sequential Foliage Development and Fertility in *Dryopteris crassirhizoma*. The Botanical Magazine, Tokyo 102. 445-455
- Toshiyuki Sato (1992) Size dependency of gametophytes decay in *Athyrium brevifrons* Nakai during spring desiccation. Ecological Research 7: 1-7.
- 佐藤利幸・加納佐俊 (2004) シダ葉形を測る 「形の科学辞典」朝倉書店 東京 202-207p.
- 清水建美 監修 (1998) 長野県植物誌 信濃毎日新聞社 1735pp
- 竹重 聡 (2014) ウロコノキシノブ (*Lepisorus oligolepidus*) の分布推移と胞子播種検証について 長野県植物研究会誌 49:61-66
- 竹重 聡・大塚孝一・堤 久 (2004) センジョウデンダ (オシダ科) の新産地 長野県植物研究会誌 37:39-44.
- 竹重 聡 (2017) センジョウデンダ (*Polystichum atkinsonii*) の胞子人工播種栽培成功と分布推移について 長野県植物研究会誌 50:177-180 (印刷中)
- 田川基二 (1959) 原色日本羊歯植物図鑑 保育社 大阪 270pp (77-106p)