

近接した生育地間における ミツデウラボシ *Selliguea hastata* の葉形変異

水野大樹

千葉県立中央博物館
〒260-8682 千葉県千葉市中央区青葉町955-2
E-mail: tmizuno@chiba-muse.or.jp

(投稿日: 2021年9月29日, 受理日: 2021年12月25日)

要旨 シダ植物は分布域によって葉の形態に変異が見られる。本研究では、地域による葉の形態変異が知られているミツデウラボシを対象として、環境の変化が少ないと予想される千葉県内の隣接した3調査地において、葉身長、葉柄長、葉身幅、中軸からの側脈分枝数の4つの形態的指標を比較した。葉身長と側脈分枝数は調査地間での差異が小さかった一方で、葉柄長と葉身幅は調査地によって差がみられた。葉身長と側脈分枝数、葉柄長と葉身幅のそれぞれの比を地点間で比較した結果、調査地間の差異が小さく、葉身長と側脈分枝数は正比例すること、葉柄の短い個体は葉身幅が狭い傾向があることが示された。また、葉身長と側脈分枝数の相関は、各指標の組み合わせの中では最も強かった。以上のことから、葉身長や側脈分枝数は狭い地理スケールでの環境の変化によって変異しにくく、葉の形態変異を比較する上で、優れた指標であることが明らかとなった。

キーワード: 変異, クライン, ミツデウラボシ, 側脈分枝数, 葉身長

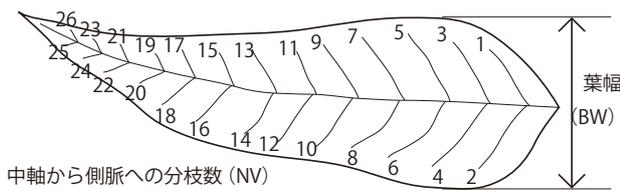
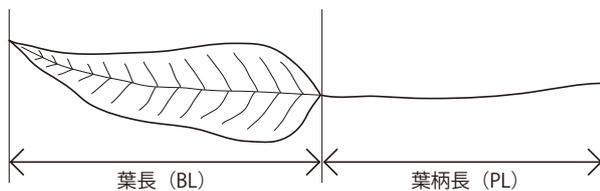
連続した生息地において、量的形質や対立遺伝子頻度が示す空間的に滑らかな地理的变化のことをクラインという(鶴井ほか, 2015)。植物では、一般的に分布域が広い種において、地理的に連続した外部形態の変異が生じることが知られている(佐藤, 1987)。種子植物では日本列島でもいくつかの分類群について、外部形態の地理的クラインの存在が示されている。例えば、ブナ *Fagus crenata* Blume は東北日本では葉面積が大きく葉の総量が少ない一方、西南日本では小型の葉を多数つけることが示されている(萩原, 1977)。また、池上ほか(1993, 1995)はフサザクラ *Euptelea polyandra* Siebold et Zucc. の葉面積を東日本と西日本で比較したところ、東日本の個体で葉面積が大きく、葉の幅も広いことを示している。このようなクラインは木本だけでなく草本でも調べられており、ツクバネソウ *Paris tetraphylla* A. Gray では北方で広葉型、南方で狭葉型となることや(河野ほか, 1980)、マイヅルソウ *Maianthemum dilatatum* (Alph. Wood) A. Nelson et J.F. Macbr. は北方では形態の変異幅が大きく、南方では葉が小型化した個体が多く変異幅が小さいことが知られている(Kawano et al., 1968)。このように、木本か草本かを問わず、日本列島の北から南にかけて小葉化する現象が確認されている。地理的クラインが生じる要因として、河野ほか(1980)は、温暖から寒冷、寒冷から温暖といった過去に繰り返し起きた気候変動や、広域にわたる火山活動といった地史的事象が複合的に影響してい

る可能性を指摘している。

シダ植物の葉形変異に関しては、北海道のジュウモンジシダ *Polystichum tripterum* (Kunze) C. Presl について、中軸から分枝した脈理数(以後、側脈分枝数: Number of venation; NV)と温量指数(吉良, 1971)の関係を検討した事例があり、温量指数が100前後を中心として成熟した葉の脈理数が最大となることが示されている(佐藤, 1987)。シダ植物は、成熟した葉では側脈分枝数が多くなることが知られていることから(Sato, 1983, 1986; 佐藤, 1987)、ジュウモンジシダでは温量指数100前後が成熟した葉をつけるのに適した温度環境であり、それよりも温暖ないしは寒冷な地域では側脈分枝数が少なくなることが示されている(佐藤, 1987)。ただし、生育に不適な環境でも成熟しないわけではなく、脈理が少ない個体も孢子囊群を形成することが示されている(佐藤, 1987)。一方で、廣瀬ほか(1998)は千葉県一宮町に生育するコモチシダ *Woodwardia orientalis* Sw. を対象に葉の形態を調べた結果、明るい場所に生育する個体の葉は小さくても孢子囊群を形成するのに対して、暗い場所に生育する個体では大きい葉でも孢子囊群を形成しないことや、明るい場所では葉の大きさよりも羽片数(側脈分枝数と同義)の方が孢子囊群の形成と関連が強いことを示しており、成熟した葉の形態は光環境によって異なることを示している。これらのことから、シダ植物では、温量指数のように広範囲にわたる地理的勾配がある環境要



図1. 調査地位置図.



中軸から側脈への分枝数 (NV)

NV=26

図2. 計測を行った葉の形態.

因だけでなく、光環境のように、同一地域内でも地点間での変異が大きい微環境によっても、葉の形態が変化することが先行研究から明らかになっている。しかし、シダ植物の葉の形態が同じあるいは隣接した生育地の間でどの程度異なるのか定量的に調査した事例は極めて少なく、未解明な部分が多い。

そこで本研究では、温量指数の差が少ない千葉県内の隣接した3市町（茂原市、長南町、市原市）において、シダ植物の葉形変異を調べた。調査は日本全国に分布し、かつ地域による葉形変異が知られているミツデウラボシ *Selliguea hastata* (Thunb.) Fraser-Jenk. を対象にした。ミツ

デウラボシは、北海道の西南部から琉球にみられ、単葉ないしは3出葉、まれに5出葉となるウラボシ科のシダ植物である（岩槻, 1992）。本種は、栃木県では単葉のものでも葉身長が14 cmを超える個体が確認されているが（山村, 1989）、北方では葉身長は2-3 cmにしかならず小型であることが知られている（田川, 1959）。葉身長と葉身幅を栃木県内の複数個体で比較した研究事例では、温暖な低地では平均して値が大きく葉形が変化に富んでいる一方で、より冷涼な山地では平均して値が小さく、葉形には変化が少ないことが示されている（山村, 1989）。

本研究では、先行研究によって地理的な変異が認められている葉身長、葉身幅に加えて葉柄長、側脈分枝数の4つの形質に着目した。葉柄長と側脈分枝数を対象としたのは、根茎から伸びる葉柄には葉身を支える役割があり、葉身長や葉身幅と一定の関係性があると想定されることと、オシダ属の一部のシダ植物では側脈分枝数は葉身長や葉身幅との間に強い正の相関があることが知られている（Sato, 1990）ことによる。計測した4つの指標の間の関係を検討し、それらが調査地間でどの程度異なるか比較することで、隣接した地域間で、どの程度各種の葉の形態に差があるか明らかにした。また、葉柄長と側脈分枝数については、先行研究によって地理的クラインが知られている葉身長あるいは葉身幅と強い相関がある場合、今後、シダ植物のクラインに関する研究で調査すべき指標とみなし、葉身長や葉身幅とあわせて隣接した生育地間での変異を調べた。隣接した生育地間で変異が小さい形質は微環境の違いに左右されにくく、シダ植物の地理的クラインを明らかにする上で有用な形態的指標であると考え、それらを探索した。

調査地及び方法

調査は茂原市桂（以後、茂原）、長南町蔵持（以後、長南）、市原市朝生原（以後、市原）の3か所で行った（図1）。気象庁の地域気象観測所のうち茂原（茂原の近接観測所）、牛久（長南の近接観測所）、坂畑（市原の近接観測所）の2011年～2020年の気温データもとに算出した温量指数はそれぞれ133.98、124.23、116.42であった。ミツデウラボシの分布の北限と南限にそれぞれ最も近い気象庁の観測所の2011年～2020年の過去10年間の気温データをもとに算出した温量指数は、（63.59：日高～230.10：西表島）と幅が広いことから、調査地の3地点の温量指数の差は、本種の地理的な形態変異には影響を及ぼさないと考えられる。

林道脇の砂岩ないし泥岩質の斜面から、様々な生育段階の葉が含まれるように、葉柄と根茎のつけ根部分からミツデウラボシをランダムに採取した。各調査地で採取した葉の枚数は茂原167枚（2011年6月20日、6月25日、10月4日）、長南176枚（2011年7月17日、12月13日）、市原158枚（2011年11月8日、10月4日）の計501枚である。採取した葉は、乾燥によって形が変化しないよう新聞紙に挟み、研究室へ持ち帰った。ノギスを用いて、葉身長

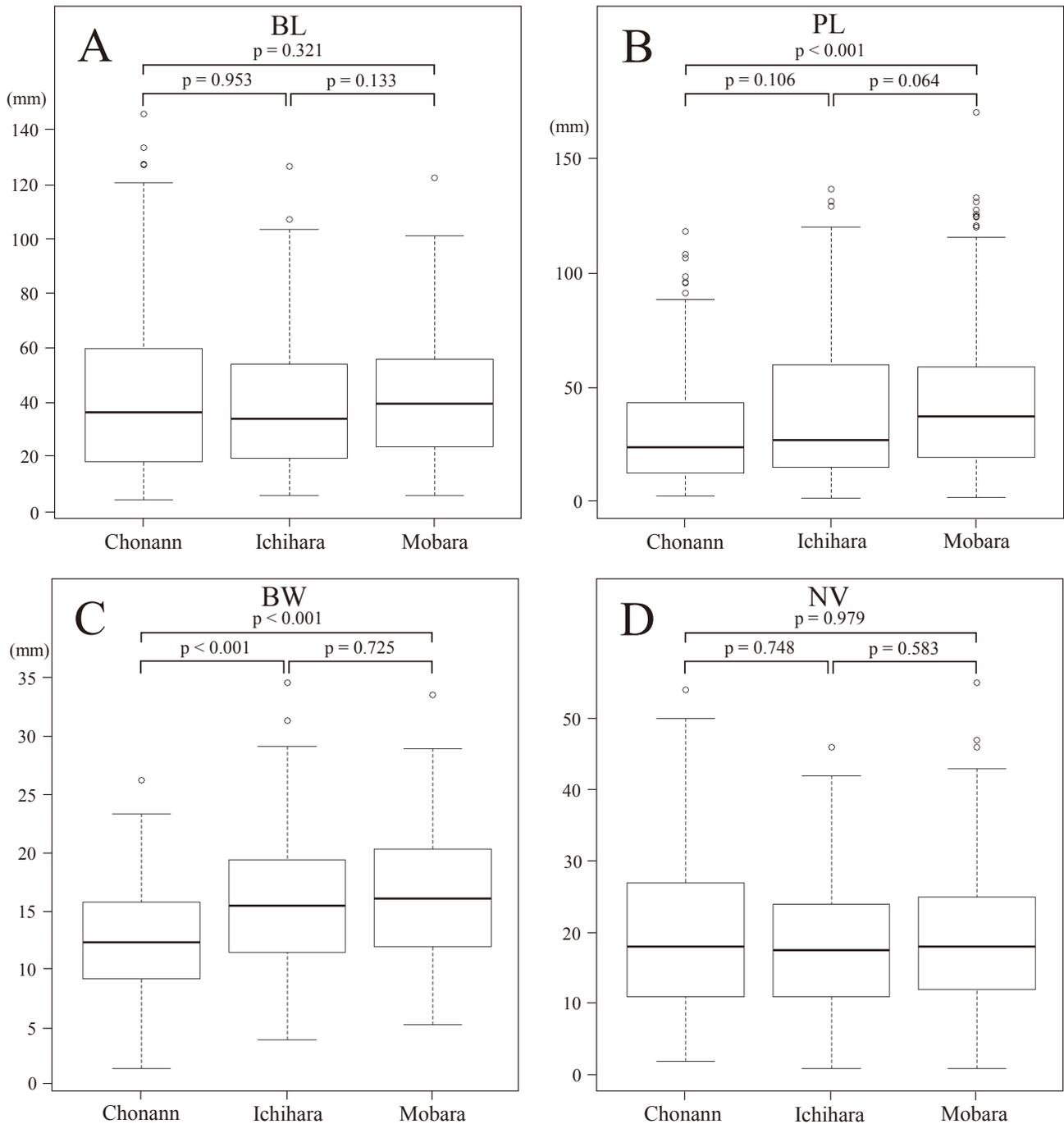


図3. 調査地ごとにみた葉の形態的指標の平均値.

(Blade Length: BL), 葉柄長 (Petiole Length: PL), 葉身幅 (Blade Width: BW) をそれぞれの生育地ごとに計測した. なお, 2つ以上に葉身が分枝した葉では葉身幅が著しく大きくなってしまいうため, 葉身幅は葉身が分枝していない単葉の葉のみ計測した. また, カウンターを使用して, 側脈分枝数を計数した (図2).

はじめに, 葉身長, 葉柄長, 葉身幅, 側脈分枝数の4つの形態的指標の計測値について, 調査地ごとに平均値及び標準偏差を求めた. 調査地間で各形態的指標にどの程度差があるのかを明らかにするため, 調査地ごとの計測値について, Steel-Dwass検定による多重比較検定を行った. 次に, 各形態的指標について, 計6つの組み合

わせ (葉身長-葉柄長, 葉身長-葉身幅, 葉身長-側脈分枝数, 葉柄長-葉身幅, 葉柄長-側脈分枝数, 葉身幅-側脈分枝数) の関係性を明らかにするため, 全調査地のデータを累乗近似し, 決定係数 (R^2) を求めた. また, 6つの組み合わせの関係性に調査地間でどの程度差が見られるかを明らかにするため, 計測項目の組み合わせの比を算出し, 3つの生育地間で比の値を比較した. 比較には, Steel-Dwass検定による多重比較検定を用いた. なお, Steel-Dwass検定は統計解析ソフトR (Ver.3.22) を使用し, インターネット上で公開されているスクリプト (青木, 2004) を用いた.

結果

調査地間で葉の形態を比較した結果を図3に示す。葉身長及び側脈分枝数は、3つの調査地間で有意な差が見られなかったが、葉柄長及び葉身幅は、長南の個体の値がほかの調査地の値に対して有意に小さく、調査地間での差が見られた (図3B, 3C)。

2つの指標の関連性を調査地ごとに比較した結果を、図4及び図5に示す。すべての形質の組み合わせで正の相関がみられたが、葉身長と側脈分枝数の組み合わせにおける、累乗近似による決定係数は $R^2 = 0.86$ と最も高かった (図4A)。また、葉身長と側脈分枝数の比は、各調査地で類似した値を示した (図5A)。一方で、葉柄長と葉身幅は長南の個体において、他の調査地より小さい値を示した (図3)。葉柄長と葉身幅の組み合わせにおける、累乗近似による決定係数は $R^2 = 0.73$ と、各指標の組み合わせの中では4番目の高さであった (図4E)。葉柄長と葉身幅の比を比較した場合、他の指標の組み合わせに比べて調査地での差異が小さかった (図5E)。このことから、葉柄の短い個体は葉身幅が狭い傾向があることが示された。

考察

温量指数の差異が小さい隣接した調査地を対象とし

て、ミツデウラボシの各成長段階において形態的指標に違いがあるか比較した結果、葉柄長や葉身幅は調査地によって異なるのに対して、葉身長や側脈分枝数は調査地間での差異が少ない (図3) ことが示された。また、葉身長と側脈分枝数の比の値も調査地間での差異が少なかった (図5A)。このことから、葉身長と側脈分枝数は、生育地の違いなどによって生じる環境の影響を受けにくく、変異が小さい指標である。

佐藤 (1987) によれば、ジュウモンジシダでは限られた地域内では葉身長と側脈分枝数との間に関連があることが示唆されている。本研究では、ミツデウラボシにも葉身長と側脈分枝数との間に強い正の相関が見られただけでなく、葉身長、側脈分枝数の各指標も調査地間での差異が小さいことが示された。このことから、葉身長や側脈分枝数は狭い地理スケールで生じる環境の変化によって変異しにくく、葉の形態変異を比較する上で、優れた指標であることを示している。

さらに、佐藤 (1987) は、葉身長は緯度や経度にかかわる環境要因に関連があり、温量指数に依存して抑制されることを示している。一方で、側脈分枝数は緯度や経度にかかわる環境要因とは、関連がほとんどないことを示している。ミツデウラボシのように、地域によって葉の大きさが異なる種 (田川, 1959) では、佐藤 (1987) と同様に、生育適地から離れるにつれて、温量指数の影響により葉身長に差が生じると考えられる。

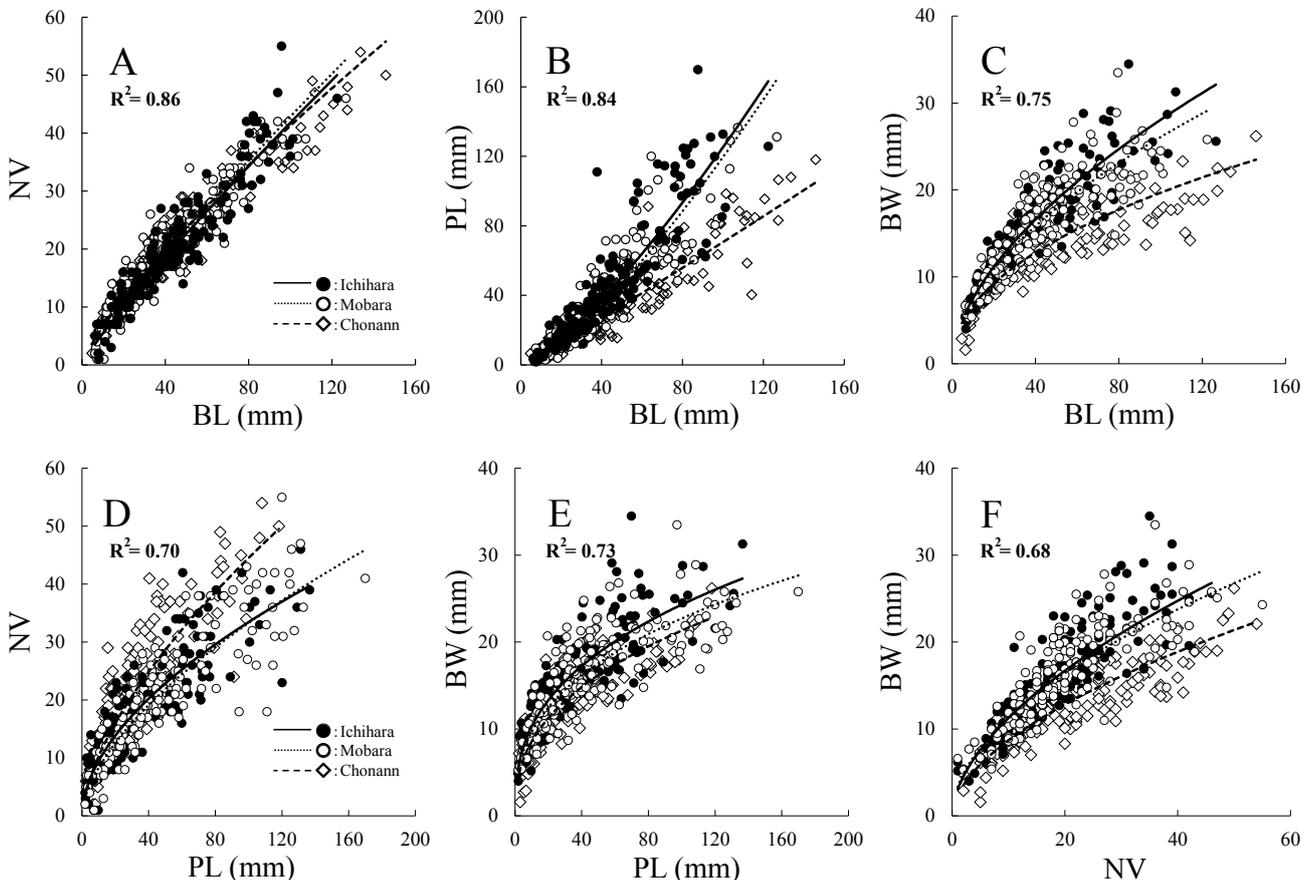


図4. 調査地ごとにみた各種葉の形態的指標の関係。決定係数 (R^2) は調査地毎ではなく全個体の回帰分析に基づく。

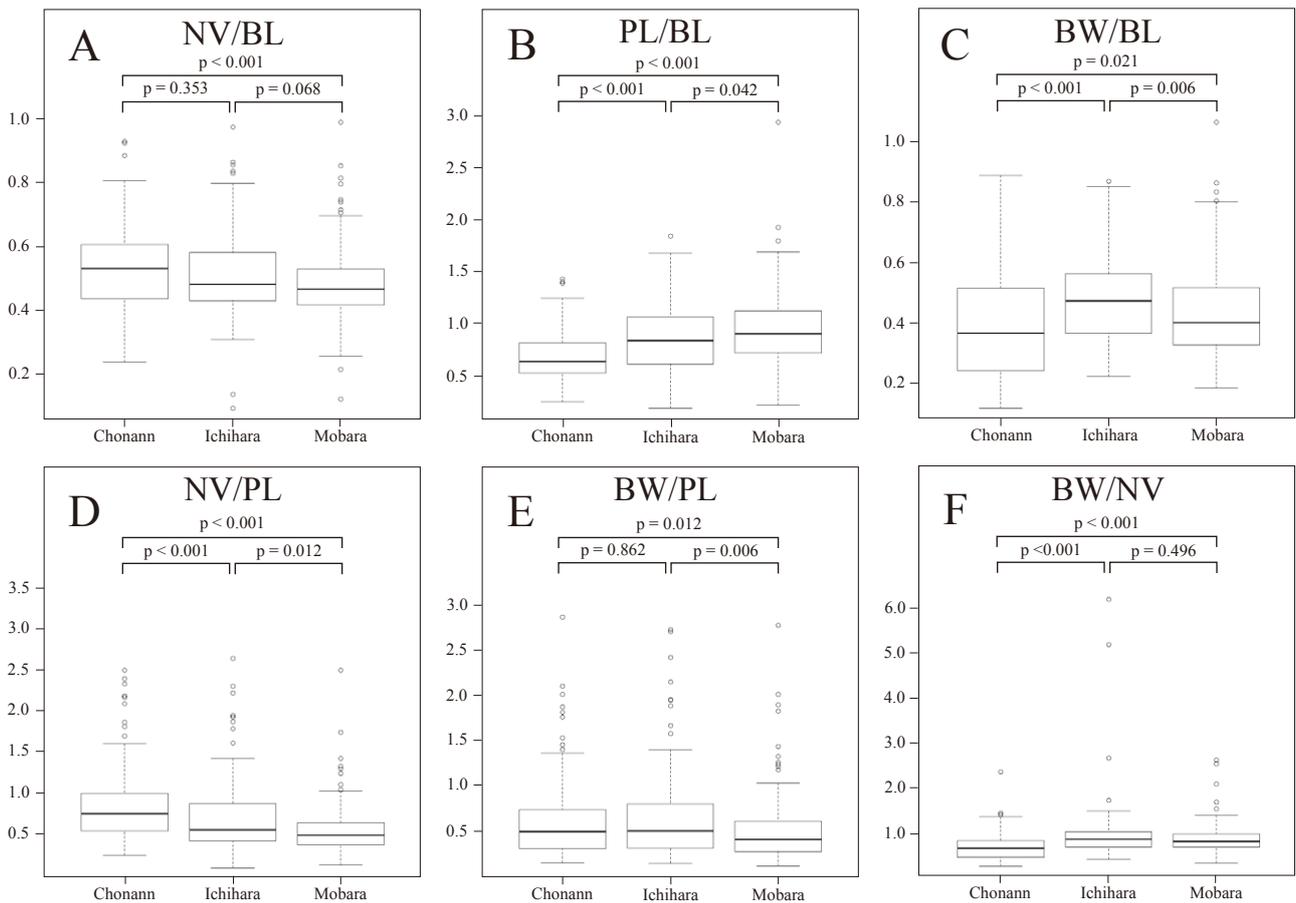


図5. 調査地ごとにみた各種葉の形態的指標の比。

クラインが生じる理由については、過去に繰り返してきた気候変動や、広域にわたる火山活動といった地史的現象の複合的に影響することが、要因の一つされている(河野ほか, 1980)。これまでの事例では、地理的な葉の形態変異は葉身幅にみられ、種子植物においては、南方ほど幅が狭い傾向を示すことが多かった(Kawano *et al.*, 1968; 萩原, 1977; 河野ほか, 1980; 池上, 1993, 1995)。一方、シダ植物においては分布の中心(生育適地)ほど葉身長が長く、相対的に葉の幅が狭くなる傾向が示されている(佐藤, 1987)。本研究では、気候などの環境に差がほとんど無い近接した生育地間では、葉身幅には変異があるが、葉身長や側脈分枝数には変異がほとんど生じないことが示された。このことから、大きな地理スケールにおいてシダ植物の葉の形態変異の関係性を明らかにする上で、これまでの研究で比較対象とされてきた葉身長は狭い地理スケールで生じる環境要因によって変異が生じにくく、優れた指標であることが改めて確認された。また、側脈分枝数も葉身長と同様に、狭い地理スケールでは変異が生じにくい形質であったことから、今後、シダ植物の地理的な葉形変異を明らかにする上では、葉身長に加えて側脈分枝数を合わせて評価するのが適していると考えられる。

引用文献

- 青木繁伸. 2004. スティール・ドゥワス (Steel-Dwass) の方法による多重比較. <http://aoki2.si.gunma-u.ac.jp/R/Steel-Dwass.html> (最終閲覧日: 2021年11月5日)
- 萩原信介. 1977. プナにみられる葉面積のクラインについて. 種生物学研究 (1): 39-51.
- 廣瀬光子・沖津進・百原新. 1998. コモチシダの繁殖様式に及ぼす葉のサイズ及び根茎重量の影響. 植物地理・分類研究 46(1): 57-63.
- 池上宙志・沖津進. 1993. フサザクラ (*Euptelea polyandra* SIEB. et ZUCC.) における葉面積と葉形の地理変異. 植物地理・分類研究 41(2): 77-84.
- 池上宙志・沖津進. 1995. フサザクラ (*Euptelea polyandra* Sieb. et Zucc.) における葉面積および葉形の太平洋側と日本海側の比較. 植物地理・分類研究 42(2): 125-131.
- 岩槻邦男(編). 1992. 日本の野生植物シダ. 311 pp. 平凡社, 東京.
- Kawano, S., M. Ihara & M. Suzuki. 1968. Biosystematic studies on *Maianthemum* (Liliaceae-Polygonatae) IV. Variation in gross morphology of *M. kamschaticum*. Bot. Mag. Tokyo 81: 473-490.
- 河野昭一・長井幸雄・鈴木昌友. 1980. 日本列島におけるツクバネソウの地理的クラインについて. 植物地理・分類研究 27(2): 74-91.
- 吉良竜夫. 1971. 生態学からみた自然. 河出書房, 東京.
- Sato, T. 1983. Determination of the developmental age of sporophytes of some summer-green ferns in Hokkaido, Japan. Jpn. J. Ecol. 33: 161-167.
- Sato, T. 1986. Life history characteristics of *Polystichum tripterum* with special reference to its leaf venation. Bot. Mag. Tokyo 99: 361-377.
- Sato, T. 1990. A quantitative comparison of foliage development among allopatric ferns, *Dryopteris crassirhizoma*, *D. coreano-montana* and *D. filix-mas*. Bot. Mag. Tokyo 103: 165-176.
- 佐藤利幸. 1987. ジュウモンジシダの葉形質にみられる地理的クラインと安定性: 個体発生にともなう脈理と葉形. 植物分類・地理 38: 359-379.
- 田川基二. 1959. 原色日本羊歯植物図鑑. 270 pp. 保育社, 大阪.

- 鶴井香織・高橋佑磨・森本 元. 2015. クライン研究のあゆみと新しい分類の提案. 日本生態学会誌 65: 33–37.
- 山村剛. 1989. 栃木県産ミツデウラボシの葉の変異. 栃木県立博物館研究紀要 6: 117–122.

Leaf Shape Variations of *Selliguea hastata* in Adjacent Habitats

Taiki Mizuno

Natural History Museum and Institute, Chiba
955-2 Aoba-cho, Chuo-ku, Chiba 260-8682, Japan
Email: tmizuno@chiba-muse.or.jp

It is known that the leaf shape shows geographical variation, including morphological cline, in some fern species. In this study, four morphological traits derived from leaves, i.e., blade length (BL), petiole length (PL), blade width (BW), and number of venation from rachis (NV), were examined in *Selliguea hastata* (Polypodiales: Polypodiaceae). In total, 501 various-sized leaves that had the petiole were collected from three study sites in Chiba Prefecture, Mobara, Chonan, and Ichihara, where environmental conditions are similar. No significant variations were seen in BL and NV among the study sites, while those in PL and BW were significant. The BL–NV ratio and PL–BW ratio were more stable than the other combinations of the examined traits. These results indicate that BL and NV were positively correlated and leaves with short petiole tended to have a narrow blade. In addition, the highest correlation was seen between BL and NV among the six combinations of morphological traits. In summary, BL and NV are considered as suitable leaf traits to study geographic clines of fern species because they were less susceptible to environmental differences.