

(千葉大学審査学位論文)

着生シダ植物の定着に蘚苔類群落が与える影響

2016年6月

千葉大学大学院園芸学研究科
環境園芸学専攻緑地環境学コース
水野大樹

目次

第1章 研究の背景と目的	1
1.1 着生シダ植物の定着環境調査の意義	
1.2 ウラボシ科の着生シダ植物の特徴	
1.2.1 ミツデウラボシの分布・生態	
1.2.2 ノキシノブの分布・生態	
1.2.3 ミツデウラボシおよびノキシノブを研究対象とする必要性	
1.3 着生シダ植物の乾燥適応	
1.4 着生シダ植物の生態研究の現状	
1.4.1 胞子体と前葉体の生態	
1.4.2 前葉体の生育環境と蘚苔類	
1.4.3 蘚苔類による植物の定着促進と定着阻害	
1.5 本研究の構成	
第2章 着生シダ植物の定着における蘚苔類群落の役割	10
要旨	
2.1 はじめに	
2.2 調査地	
2.2.1 岩上着生シダ植物の生育割合調査	
2.2.2 樹上着生シダ植物の生育割合調査	
2.3 方形区調査方法	
2.3.1 岩上着生シダ植物の分布調査	
2.3.2 樹上着生シダ植物の分布調査	
2.4 結果	
2.4.1 岩上着生シダ植物の生育と蘚苔類の被度	
2.4.2 樹上着生シダ植物の生育と蘚苔類の被度	
2.5 考察	
2.5.1 蘚苔類群落内で生育割合が高くなる要因	
2.5.2 蘚苔類の物理的構造による定着促進	
2.5.3 蘚苔類の無機的資源供給による定着促進	
2.5.4 さまざまな要因の複合的作用	

第3章 蘚苔類の種の違いと着生シダ植物の定着の関係・・・・・・・・・・ 26

要旨

- 3. 1 はじめに
- 3. 2 調査地・方法
 - 3. 2. 1 岩上着生シダ植物
 - 3. 2. 2 樹上着生シダ植物
- 3. 3 結果
 - 3. 3. 1 岩上着生シダ植物の定着と蘚苔類の種の関係
 - 3. 3. 2 樹上着生シダ植物の定着と蘚苔類の種の関係
- 3. 4 考察
 - 3. 4. 1 蘚苔類群落の形態の違いが着生シダ植物の定着に与える影響
 - 3. 4. 2 群落高が低い苔類群落に前葉体が多い要因
 - 3. 4. 3 群落高が高い蘚類群落に孢子体が多い要因

第4章 蘚苔類群落によるシダ植物の孢子保持・・・・・・・・・・ 39

要旨

- 4. 1 はじめに
- 4. 2 方法
 - 4. 2. 1 実験用蘚苔類の採取と形態の記録
 - 4. 2. 2 蘚苔類マットの整形
 - 4. 2. 3 シダ植物孢子の懸濁液作成
 - 4. 2. 4 蘚苔類の孢子保持効果の計測
 - 4. 2. 5 統計解析
- 4. 3 結果 蘚苔類群落による孢子保持効果
- 4. 4 考察 蘚苔類群落の形態と孢子保持効果の違い

第5章 蘚苔類群落の種の違いと孢子体形成の関係・・・・・・・・・・ 50

要旨

- 5. 1 はじめに
- 5. 2 調査地と方法
- 5. 3 結果 蘚苔類の種類と孢子体形成率・前葉体枯死率の違い
- 5. 4 考察 蘚類群落で孢子体形成がしやすい要因

第 6 章 総合考察	5 7
6. 1 岩上着生・樹上着生シダ植物の定着における蘚苔類群落の役割	
引用文献	6 1
Summary	6 4
謝辞	6 7

第 1 章 研究の背景と目的

1. 1 着生シダ植物の定着環境調査の意義

シダ植物とは、維管束植物のうち種子を形成せず、胞子によって繁殖を行う植物の総称である。胞子体と配偶体（シダ植物の配偶体を特に前葉体と呼ぶ。本論文では以下前葉体とする。）が独立して生活しており、生活環の中では胞子体が目立ち、配偶体は胞子体に比べてはるかに小さい。定着初期に形成される前葉体はクチクラ層を持たず細胞数層で形成されており非常に貧弱であるため、他の植物との競争の影響を受けやすい。したがって、シダ植物の前葉体の多くは攪乱直後のむき出しの地表面に定着する。斜面の下部などの湿潤な地表面は前葉体の生育に好適であり多くの地上生シダ植物にとって好適な生育環境である。一方で、崖や樹幹などの切り立った環境に特異的に生育する着生シダ植物も存在する。これらのシダ植物の生育環境は、地上生シダ植物とは極めて大きく異なる。

崖や樹幹などでは、生育場所に土壌が存在しないため、水分の供給源は雲霧や降雨時に発生する地表流や樹幹流である。しかし、岩上や樹幹上ではこれらの水分は定着基盤の表面を流れてしまうため、効率的に利用することができない。また、頻繁に攪乱が生じるような場所では、着生シダ植物が継続的に生育することが困難である。したがって、着生シダ植物が生育するためには、生育環境に存在する何らかの定着促進効果が重要である可能性がある。

着生シダ植物の定着を支える要因として考えられるのが蘚苔類の存在である。蘚苔類は着生シダ植物と同じハビタットを持つ。したがって、着生シダ植物の胞子が蘚苔類群落内で発芽し、蘚苔類による何らかの定着促進の影響を受けながら、前葉体の形成や、受精、胞子体形成を行っている可能性がある。その一方で、蘚苔類群落内で定着することで、蘚苔類との競争に伴う生育阻害が生じている可能性もある。着生シダ植物の定着における蘚苔類の役割を明らかにすることは、崖や樹幹などの切り立った環境におけるシダ植物の定着メカニズムを解明する上で極めて重要である。しかしながら、着生シダ植物の定着と蘚苔類群落の関係に着目した研究例はない。

シダ植物を含む着生植物群は森林生態系における植物の種多様性に貢献しており（服部 2014）、生物多様性維持の視点から重要な分類群である。定着基盤となる樹木が小さいうちは、樹幹につく着生維管束植物のバイオマスは種子植物よりもシダ植物の方が多い（Tewari et al. 1985）ことから、本研究は着生維管束植物の全般の生態を解明するための基礎的知見を得る上で重要である。本研究では、着生シ

ダ植物の定着における蘚苔類群落の役割を明らかにし、なぜ着生シダ植物が崖や樹幹のように土壌もなく切り立った環境でも生育可能なのかを明らかにした。

なお、本研究では、科レベルで着生の特徴を示すシダ植物の中で、日本列島に生育する種数が最も多いウラボシ科 *Polypodiaceae* を研究の対象とした。ウラボシ科のシダ植物には、岩や崖に生育するものと樹幹に生育するものが存在する。本研究では、主に岩や崖上に特異的にみられるものを岩上着生シダ植物、主に木の幹や枝の表面にみられるものを樹上着生シダ植物、両者を総称して着生シダ植物として扱った。本研究では日本列島全域に分布域をもつ種を研究対象とし、岩上着生シダ植物のミツデウラボシ *Crypsinus hastatus* と、樹上着生シダ植物のノキシノブ *Lepisorus thunbergianus* を研究の対象とした。

1. 2 ウラボシ科の着生シダ植物の特徴

ウラボシ科のシダ植物は日本列島に 12 属約 50 種が生育している(岩槻 1992)。地域別にみると、暖温帯の南部にのみ生育している種が多い(倉田・中池 1979, 1981 ほか) が、暖温帯落葉広葉樹林帯や冷温帯落葉広葉樹林帯の中でも雲霧が発生しやすい湿潤な場所に生育する種も存在する。また、特定の地域に限らず日本列島に広く分布する種も存在する(倉田・中池 1983, 1985 ほか)。本研究の調査対象とした、ミツデウラボシとノキシノブは日本列島のほぼ全域に生育している。そこで、調査対象のミツデウラボシとノキシノブの 2 種について、近縁種も含めて分布や生態の特徴を既存研究からまとめた。

1. 2. 1 ミツデウラボシの分布・生態

日本列島に生育するミツデウラボシ属 *Crypsinus* のシダ植物は、タカノハウラボシ *C. engleri*, ヒメタカノハウラボシ *C. yakushimensis*, ミツデウラボシ, ヤクシマウラボシ *C. yakuinsularis*, ミヤマウラボシ *C. veitchii* の 5 種である(岩槻 1992)。ミツデウラボシ属のシダ植物は樹上や崖上に着生し根茎は横走する(岩槻 1992)。ミツデウラボシ属のうち、日本列島に最も広範囲にわたって分布しているのがミツデウラボシである。根茎は長く横走し、葉は単葉ないしは三出複葉でまれに五出複葉となり硬い紙質である(岩槻 1992)。胞子体は砂岩や泥岩などで形成された崖などに生育する岩上着生シダ植物で、日の当たる乾燥した環境に適応して生育し、前葉体は左右相称の心臓形を呈す(百瀬 1967)。

1. 2. 2 ノキシノブの分布・生態

日本列島に生育するノキシノブ属 *Lepisorus* のシダ植物は、トヨグチウラボシ *L. clathratus*, コウラボシ *L. uchiyamae*, ホテイシダ *L. annuifrons*, ミヤマノキシノブ *L. ussuriensis*, ヒメノキシノブ *L. onoei*, ウロコノキシノブ *L. oligolepidus*, ツクシノキシノブ *L. tosaensis*, ホソバクリハラン *L. boninensis*, ノキシノブの9種である(岩槻 1992). ノキシノブ属のシダ植物は、ミツデウラボシ属と同様に樹上や岩上に着生して生育し、根茎は横走するがミツデウラボシ属に比べて短いものが多い(岩槻 1992). ノキシノブ属のシダ植物のうち、日本列島に最も広範囲にわたって分布しているのがノキシノブである。根茎は横走り葉は単葉で革質である(岩槻 1992). 胞子体は、空中湿度の高い溪流沿いの森林内をはじめ、都市公園内に植栽された樹木の幹上などの乾燥した環境まで幅広く生育している。前葉体はミツデウラボシと同様に、左右相称の心臓形を呈している(百瀬 1967).

1. 2. 3 ミツデウラボシおよびノキシノブを研究対象とする必要性

ミツデウラボシは岩上に特異的に着生するのに対して、ノキシノブは岩上もしくは樹上に着生するといった特徴の違いはあるものの、これらの2種は日本列島の全域わたって分布し、乾燥した環境にも生育している。地域や場所によって異なる多様な環境に適応して生育しているだけでなく、シダ植物生育に不適な乾燥環境にも適応して生育している。ミツデウラボシやノキシノブの定着環境を調査することは、水分環境に乏しい環境でなぜ着生植物が定着し群落を形成できるかを解明する上で極めて重要である。さらに、全国的に分布しているため、多くの個体を調査する上で適したシダ植物である。そこで本研究では、岩上および樹上に生育する着生シダ植物のうち、乾燥した環境でも生育が可能であり、かつ亜高山帯や高山帯を除く日本列島のほぼ全域に分布域をもつミツデウラボシとノキシノブを研究の対象とした。

なお本研究では、ミツデウラボシは砂岩斜面上に生育している個体を調査対象とし、ノキシノブについては樹上に生育するもの調査対象とした。これらの2種は、本論文ではまとめて着生シダ植物として扱ったが、岩上と樹上では定着基盤の形状やそこに生育する蘚苔類の種が異なる可能性が高い。さらには、これらの2種では根茎の走り方など、成熟した胞子体の生育様式にも違いがある可能性がある。そこで本論文では岩上と樹上に生育する蘚苔類の種や形態の違いや、成熟した胞子体の生育様式の違いにも着目した。

1. 3 着生シダ植物の乾燥適応

研究対象のミツデウラボシとノキシノブは、ともに乾燥した環境に生育可能な着

生シダ植物である。ここでは、岩上着生および樹上着生シダ植物の乾燥に対する生理的・生態的な適応についての既存研究を整理した。シダ植物は孢子発芽や前葉体形成、受精までの配偶体の生長の過程で多くの水分を必要とする。そのためシダ植物の多くは年間を通して湿潤環境が維持される熱帯雨林に多い (Page 1979)。特に、岩上着生および樹上着生シダ植物は岩や崖、樹幹上など、水分を保持する土壌がほとんど存在しない場所に生育しているため、生育場所での水分の確保は地上生シダ植物に比べて重要である。日本列島においてもシダ植物を含む樹上着生植物は、気候が温暖で空中湿度の高い照葉樹林で多様性が高い傾向がある (服部 2014) が、岩上着生・樹上着生シダ植物は乾燥にさらされた場合でも生育可能にするための様々な特徴を持っている場合が多い。

岩上着生・樹上着生シダ植物は、地上生シダ植物よりも乾燥に対する適応性が高い。例えば、小型の単葉をもつ着生シダ植物は小葉の面積が少ないため、葉の表面からの水分の蒸発が少ない。また、根茎を生育基盤に張り巡らせることで広範囲の水分を吸収可能にしていることも多い (Hietz 2010)。さらに、種によっては葉表面の微細構造によって水分の蒸発を防ぐ機構も存在する。乾燥環境に生育するシダ植物では、葉の表面が細かな毛状突起に覆われている場合があり、密生した毛が太陽光を反射させて葉の温度上昇を抑え蒸散を防いでいる (Nobel 1991)。また、乾燥しやすい環境に生育するシダ植物には、乾燥に適応するための生理的特徴を有することが知られている。例えば、ヒトツバ属 *Pyrrosia* はクチクラ層を厚くして水分の蒸散を防ぐとともに葉に貯水細胞を持つことで乾燥に適応している (Pandé 1935)。多肉植物のように葉に水を保持することで乾燥に適応するシダ植物がある一方で、クチクラ層が発達させず蘚苔類と同じように葉の表面から水分の出し入れを行う種も存在する。これらの特徴は可変水性 (poikilohydry) と呼ばれ、コケシノブ科 *Hymenophyllaceae* など、比較的薄い葉をもつ分類群に多く見られる。このような特徴を持つシダ植物は乾燥時には水分が急速に蒸発するが、再び水分の供給があると急速に水分を吸収して急速に元の状態に戻ることが可能である (Hietz 2010)。

1. 4 着生シダ植物の生態研究の現状

上記で述べた着生シダ植物の乾燥適応機構の存在が、土壌の存在しない厳しい水分環境の場所での生存を可能にしていると予想される。しかしながら、岩上着生・樹上着生シダ植物がどのような微環境を選択して定着しているかといった、生態学的な研究はあまり進んでいない。これは、シダ植物の定着・生育環境を明らかにするためには孢子体の生育環境だけでなく、孢子が散布された後に最初に形成される

前葉体の生育環境を合わせて明らかにする必要があるためである。岩上着生・樹上着生シダ植物の定着メカニズムを解明するためには、胞子体と前葉体のそれぞれの生態的特徴を把握しておく必要がある。そこで、次節では胞子体や前葉体の生態や生育環境に関する既存研究を整理し、これらのシダ植物の定着メカニズムを解明する上での問題点を提起した。

1. 4. 1 胞子体と前葉体の生態

シダ植物の胞子体が、種ごとにどのような環境に生育するのかについてはよく知られており、分類群によって生育環境が異なることがわかっている。例えば、同じ樹上着生シダ植物でも、1層の細胞層から構成される葉をもつコケシノブ科のシダ植物は、ウラボシ科のシダ植物に比べて空中湿度が高い環境に多い。シダ植物の胞子体は生活環のうち大部分を占め、形態から容易に種同定ができる。したがって、胞子体がどのような環境に生育するかを調査することは比較的容易なことが多い。

しかし前葉体は胞子体に比べて極めて小さく、分類群を識別する形質に乏しいため、(百瀬 1967)、様々な分類群のシダ植物が混在して生育する場所では目視による前葉体の種同定は極めて困難である。特定の種の前葉体がどのような環境に生育しているか明らかにすることは困難な課題であった。したがって、あるシダ植物の胞子体が分布する場所で、その環境に適した前葉体だけが発芽して定着するのか、最初は様々な種の前葉体が発生するが生長の過程でその環境に適した種だけが淘汰されるのか、といったシダ植物の定着過程は詳細には明らかになっていない。前葉体がどのような環境に定着し、どのようにして胞子体を形成し、群落を形成しているかを明らかにすることは、岩上着生・樹上着生シダ植物の定着メカニズムを解明する上で極めて重要である。本研究では、できるだけ単一の着生のシダ植物が生育している場所の中で、他に生育する岩上着生・樹上着生シダ植物の種数が少ない場所を選ぶことで観察対象とするシダの種類を限定し、岩上着生や樹上着生の前葉体や胞子体の生育環境を調査した。

1. 4. 2 前葉体の生育環境と蘚苔類

シダ植物の前葉体は、他の植物に比べてきわめて小さく生長が遅いため、周囲の植物による被陰による影響を受けやすいと考えられる。多くの地上生シダ植物の前葉体は、他の植物との競争を避けるため攪乱が生じた直後の地表面に定着することが知られている (Peck et al. 1990)。一方、樹上着生シダ植物の前葉体は、樹幹表面の中でもむしろ攪乱頻度が少なく、蘚苔類が群落を形成している場所に多く定着す

る (Dassler and Farrar 2001, Watkins et al. 2007a). これは、崖や樹幹などの切り立った生育環境では、攪乱が生じることで生育基盤が落下してしまうため着生植物が定着することが困難であることが原因であると考えられている。しかし、攪乱が生じにくい安定した崖や樹幹では蘚苔類が群落形成している。したがって、岩上着生・樹上着生シダ植物の前葉体は孢子体を形成するまでの期間、蘚苔類からの影響を大きく受けていると予想される。岩上着生・樹上着生シダ植物の定着にこれらの蘚苔類がどのような影響を与えているかを調査することで、岩上着生・樹上着生シダ植物がどのようにして岩上や樹幹上に定着し群落を形成しているかを明らかにするための基礎的な知見を得ることができる。

樹上着生シダ植物の生態に関する既往研究では、前葉体が2年以上の長い寿命をもつことや (Watkins et al. 2007a)、これらの前葉体は乾燥して水分が失われた後でも再び水分が供給されると急速に元の状態に戻ることができること (Watkins et al. 2007b)、乾燥にさらされた樹上着生シダ植物の前葉体は無性芽を形成すること (Ong and Ng 1998) といった、着生シダ植物の前葉体が地上生シダ植物の前葉体とは異なる特徴を持つことが明らかになっている。これらの特徴をもつことで、蘚苔類群落内でも定着が可能になっている可能性があるが、その一方で蘚苔類群落の存在が前葉体の定着を促進している可能性もある。

1. 4. 3 蘚苔類による植物の定着促進と定着阻害

蘚苔類が植物の定着を促進するはたらきは、着生シダ植物においてはほとんど研究例がない。しかし、蘚苔類と針葉樹の定着に関しては、倒木更新に関する研究が進んでいる (井上・飯島 2013)。倒木上で定着する針葉樹の実生は、蘚苔類群落内ほど定着率が高く、蘚苔類の保水効果が種子の発芽促進や実生を乾燥から守るはたらきをしていると考えられている (Cross 1981; Harmon 1989; Nakamura 1992)。蘚苔類は群落内に乾燥重量の15倍近くの水分を保持できる (Proctor 2009) ため、その保水効果によって植物の実生の生長が促進されると考えられている。それに加え、蘚苔類群落に植物の種子の流出を防ぐ機能があることも知られている (Harmon 1989)。

以上のことから、シダ植物の定着においても蘚苔類群落は前葉体と競争関係にあるだけではなく、前葉体の生長を促進する作用を持ち合わせており、蘚苔類群落の存在が岩上着生・樹上着生シダ植物の生育に大きな役割を担っている可能性も十分に考えられる。しかしながら、蘚苔類群落と岩上着生・樹上着生シダ植物の生育の関係に着目し、それらの環境を詳細に研究した例は存在しない。Dassler and Farrar

(2001) や Watkins et al. (2007a) の研究では、樹上着生シダ植物の生育環境における蘚苔類群落の存在は記しているものの、蘚苔類の種類や多様な蘚苔類の群落構造がシダ植物の定着や生長にどのような影響を与えるかは述べていない。岩上着生や樹上着生のシダ植物の前葉体が蘚苔類群落からどのような影響を受けているかを明らかにすることは、崖や樹幹に生育する植物の定着メカニズムを解明するために必要な知見を得る上で重要な課題である。

本論文では、岩上着生・樹上着生シダ植物の定着メカニズムを明らかにすることを目的として、特に、岩上や樹幹上に存在する蘚苔類群落に着目した。前葉体の定着や生存、孢子体形成の有無とそこに生育する蘚苔類の種類や群落形態を調査し、蘚苔類群落が岩上着生・樹上着生シダ植物の定着にどのような影響を与えているかを明らかにした。

1. 5 本研究の構成

本研究の目的は、蘚苔類群落が着生シダ植物の定着に与える影響を明らかにすることである。そのためには、蘚苔類の有無によって着生シダ植物の生育にどのような違いがみられるかといった、蘚苔類の量的な違いや、蘚苔類の種に起因する群落構造の違い、あるいは蘚苔類から出される化学物質による影響など、さまざまな視点から蘚苔類が着生シダ植物の定着に与えている影響を評価することが重要である。

そこで本研究では、はじめに蘚苔類群落の存在と着生シダ植物の生育状況にどのような関係があるのかを把握するために野外調査を行った。次に、野外調査の結果から推察された、蘚苔類が着生シダ植物の定着に与えられようとする要因について仮説を立てそれらの検証を行った(図1)。野外調査と仮説の検証の2つの手法を用いることで、着生シダ植物の定着に蘚苔類群落がどのような影響を与えているかを明らかにした。

第2章と第3章は野外調査の結果を示した。第2章では、岩上着生シダ植物のミツデウラボシと、樹上着生シダ植物のノキシノブのそれぞれの種で、蘚苔類の被度と着生シダ植物の生育割合を調査することで、蘚苔類の存在によって着生シダ植物が定着しやすくなるかを明らかにした。その結果をもとに、第3章では、蘚苔類の種による群落構造の違いが前葉体や孢子体の生育にどのような影響を与えているかを調査した。

第4章と第5章は、仮説検証の結果を示した。第4章では、崖や樹幹のように切り立った環境でも、蘚苔類が存在することで多くの孢子を生育環境に保持できるため、岩上着生・樹上着生シダ植物が蘚苔類群落に多く生育するのではないかという

仮説を立て、蘚苔類の種類ごとにシダ植物の胞子の保持効果を検証した。第5章では、苔類群落と蘚類群落で孢子体の生育量が異なることを明らかにするため、蘚類が存在すると苔類が存在する場所のそれぞれで前葉体から孢子体を形成するまで継続観察した。

最後に第6章で、野外調査および検証実験によって得られた結果をもとに、着生シダ植物が定着するためにはどのような蘚苔類が必要か総合的に考察した。

なお、本論文における学名および和名は、シダ植物は岩槻（1992）に、蘚苔類は岩月（2001）に、顕花植物は佐竹ほか（1981, 1982a, b, 1989a, b）に従った。

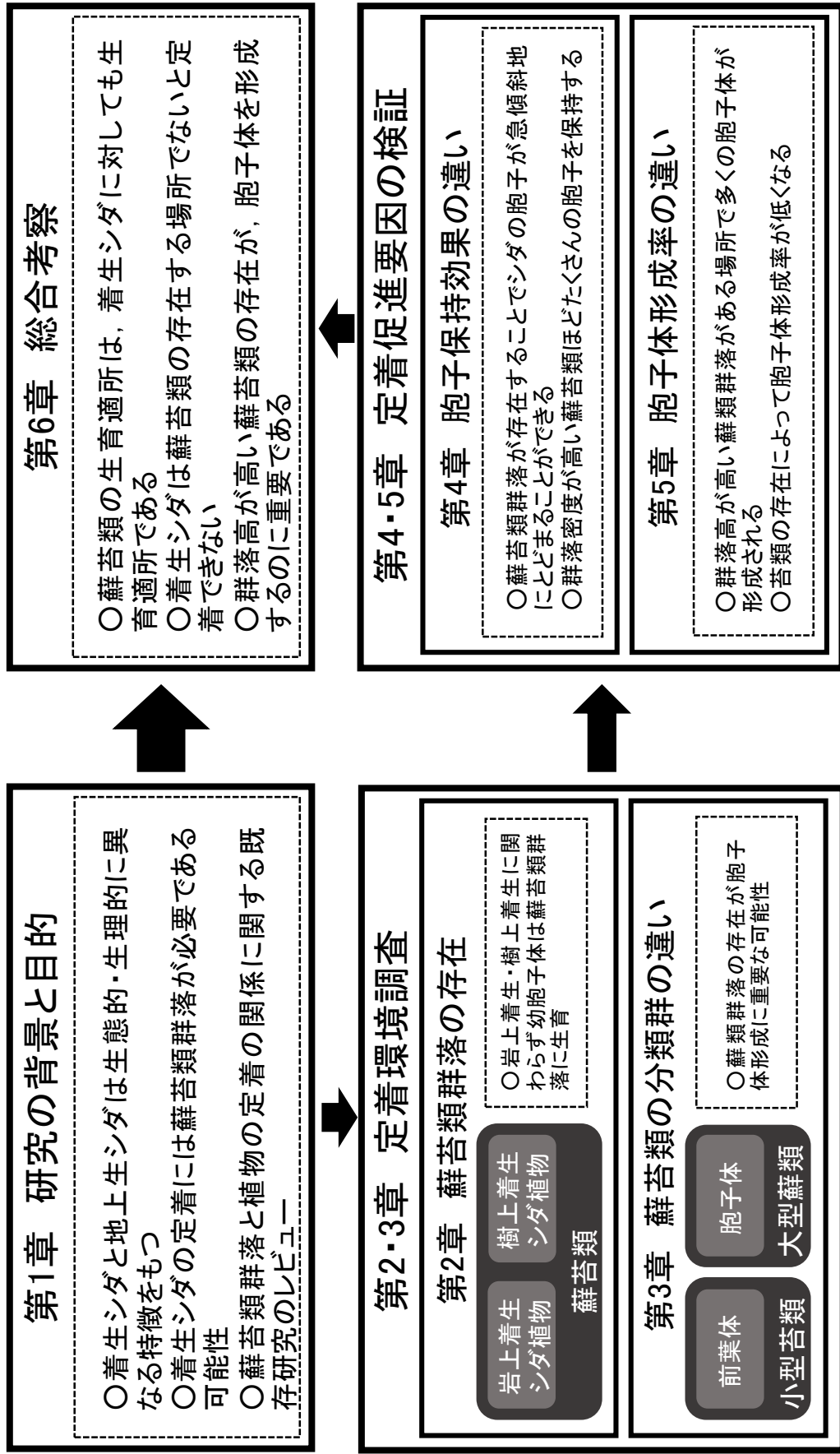


図1. 論文の構成.

第2章 着生シダ植物の定着における蘚苔類群落の役割

要旨

着生シダ植物の定着や初期生長に蘚苔類群落がどのような影響を与えているか明らかにするため、砂岩斜面上および樹幹上における蘚苔類の被度と着生シダ植物の幼孢子体の生育割合の関係を調査した。砂岩斜面上・樹幹上ともに幼孢子体は、蘚苔類の被度が高い場所ほど高い割合で生育していた。蘚苔類群落の物理的構造によってシダ植物の孢子が急傾斜地に保持されることで定着がしやすくなっている可能性や、蘚苔類群落の保水効果によって孢子の発芽や受精がしやすい環境が作り出されている可能性などが示唆された。さらに、砂岩斜面に生育する蘚苔類の優占種によって、蘚苔類の被覆量と幼孢子体の生育割合の間の相関の強さが異なったことから、蘚苔類の種の違いによって岩上着生シダ植物の定着に与える影響が異なる可能性が示唆された。

2.1 はじめに

第2章では、崖や樹幹上における着生シダ植物の定着に蘚苔類群落の有無や被度の違いがどのような影響を与えているか明らかにする。

着生植物相の大部分はシダ植物と蘚苔類が占めている (Tewari et al. 1985)。着生シダ植物の生育環境を観察すると、極めて高確率で蘚苔類が群落を形成している。蘚苔類は着生植物相の中でも遷移の初期に出現する植物である (Mazimpaka et al. 2010)。したがって、着生シダ植物は蘚苔類が群落形成した後に出現している可能性が高い。蘚苔類群落が存在する場所に着生シダ植物が定着したと仮定すると、着生シダ植物の中でも定着して間もない小型の孢子体や、前葉体が蘚苔類群落内に多数生育している可能性がある。蘚苔類群落内に着生植物の前葉体が生育することは、Dassler and Farrar (2001) や、Watkins et al. (2007a) によって確認されているが、蘚苔類の生育量と前葉体や孢子体の生育割合にどのような関係があるかは明らかになっていない。

本章では、岩上や樹幹上に生育する蘚苔類の被度と、そこに生育する着生シダ植物の生育割合の関係に着目した。岩上着生シダ植物のミツデウラボシと、樹上着生シダ植物のノキシノブの2種の着生シダ植物の生育環境について野外調査を行い、蘚苔類の被度と着生シダ植物の定着初期個体の生育割合の関係を明らかにした。

2. 2 調査地

野外調査は、岩上着生シダ植物と樹上着生シダ植物の2つの異なる生育環境を調査するため、2ヵ所で行った。

2. 2. 1 岩上着生シダ植物の生育割合調査

岩上着生シダ植物の調査は、ミツデウラボシが高頻度で生育していた千葉県茂原市桂の林道脇斜面（35°29.683' N, 140°16.667' E）で行った（図2）。調査地はスギ *Cryptomeria japonica* の植林内を通る林道脇の斜面で、高木層には、スダジイ *Castanopsis sieboldii*, コナラ *Quercus serrata*, アラカシ *Q. glauca*, ウラジログシ *Q. salicina* が生育していた。低木層には、ヒサカキ *Eurya japonica*, ムラサキシキブ *Callicarpa japonica*, アオキ *Aucuba japonica* などが生育していた。草本層には、ジャノヒゲ *Ophiopogon japonicus* やテイカカズラ *Trachelospermum asiaticum*, カヤツリグサ科の一種 *Cyperaceae* sp. が生育していた。林道脇の斜面崖は乾燥した砂岩によって構成されており8種類の蘚苔類が生育していた（表1）。最も優占していたのは苔類のチャボマツバウロコゴケ *Blepharostoma minus* で、次いで蘚類のキャラハゴケ *Taxiphyllum taxirameum* が優占していた。胞子の散布元として考えられるシダ植物は、調査地の周辺約100mの範囲に22種類生育していた（表2）。このうち斜面上に生育していたシダ植物は5種で、ホラシノブ *Sphenomeris chinensis*, コモチシダ *Woodwardia orientalis*, ミゾシダ *Stegnogramma pozoi* subsp. *mollissima*, ゲジゲジシダ *Thelypteris decursivepinnata*, ミツデウラボシの5種であった。斜面上に生育していたシダ植物の幼胞子体は、ホラシノブ, コモチシダ, ミツデウラボシの3種であったが、大半はミツデウラボシの幼胞子体であった。調査地の気候は、調査地に最も近い気象庁の茂原観測所の2005年から2014年の10年間の観測データの平均（気象庁 2015.10参照）では、年間降水量は1723.2mm, 年平均気温は15.7℃であった。

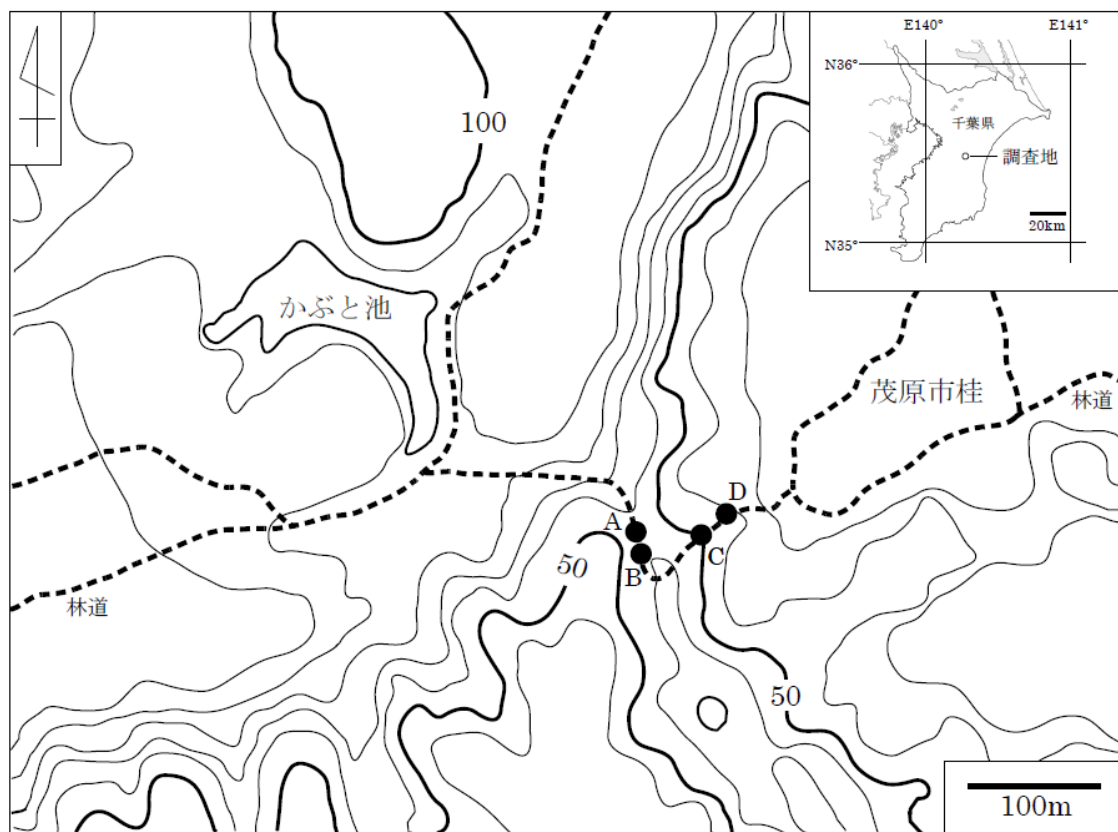


図2. 調査地概要. 図中のアルファベットは調査方形区を示す.
水野ほか (2012a) より引用.

表 1. 調査地の斜面上に生育していた蘚苔類.

科名	種名	分類群
シノブゴケ科	トヤマシノブゴケ <i>Thuidium kanedae</i>	蘚類
ハイゴケ科	キャラハゴケ <i>Taxiphyllum taxirameum</i>	蘚類
アオギヌゴケ科	ツクシナギゴケモドキ <i>Eurhynchium hians</i>	蘚類
ホウオウゴケ科	コホウオウゴケ <i>Fissidens adelphinus</i>	蘚類
センボンゴケ科	ツチノウエノコゴケ <i>Weissia controversa</i>	蘚類
ツキヌキゴケ科	トサハラゴケモドキ <i>Calypogeia tosana</i>	苔類
マツバウロコゴケ科	チャボマツバウロコゴケ <i>Blepharostoma minus</i>	苔類
マキノゴケ科	マキノゴケ <i>Makinoa crispata</i>	苔類

表 2. 調査地の周囲約100mの範囲に生育していたシダ植物.

科名	種名	調査地における 生育環境
ホングウシダ科	ホラシノブ <i>Sphenomeris chinensis</i>	斜面上
シシガシラ科	コモチシダ <i>Woodwardia orientalis</i>	斜面上
ヒメシダ科	ミゾシダ <i>Stegnogramma pozoi</i> subsp. <i>mollissima</i>	斜面上
	ゲジゲジシダ <i>Thelypteris decursivepinnata</i>	斜面上
ウラボシ科	ミツデウラボシ <i>Crypsinus hastatus</i>	斜面上
ゼンマイ科	ゼンマイ <i>Osmunda japonica</i>	地上
コバノイシカグマ科	フモトシダ <i>Microlepia marginata</i>	地上
チャセンシダ科	トラノオシダ <i>Asplenium incisum</i>	地上
オシダ科	リョウメンシダ <i>Arachniodes standishii</i>	地上
	ナガバヤブソテツ <i>Cyrtomium devexiscapulae</i>	地上
	ヤブソテツ <i>Cyrtomium fortunei</i>	地上
	ヤマイタチシダ <i>Dryopteris bissetiana</i>	地上
	ベニシダ <i>Dryopteris erythrosora</i>	地上
	トウゴクシダ <i>Dryopteris nipponensis</i>	地上
	オオイタチシダ <i>Dryopteris pacifica</i>	地上
	オクマワラビ <i>Dryopteris uniformis</i>	地上
	イノデ <i>Polystichum polyblepharum</i>	地上
	アスカイノデ <i>Polystichum fibrillosopaleaceum</i>	地上
ヒメシダ科	ホシダ <i>Thelypteris acuminata</i>	地上
	ハシゴシダ <i>Thelypteris glanduligera</i>	地上
メシダ科	イヌワラビ <i>Athyrium niponicum</i>	地上
	シケシダ <i>Deparia japonica</i>	地上

2. 2. 2 樹上着生シダ植物の生育割合調査

樹上着生シダ植物の調査は、ノキシノブが高頻度で生育していた戸定が丘歴史公園内（千葉県松戸市：2.3 ha）で行った（35°46.650′ N, 139°53.950′ E, alt. 27 m）。調査地に植栽された樹木のうち、樹皮にひび割れをもつ樹種の中で最もノキシノブが着生している個体数の割合が多かったウメ *Prunus mume* と、樹皮が平滑な樹種の中で最もノキシノブが着生している個体数の割合が多かったモチノキ *Ilex integra* の2種を調査対象とした。調査対象の樹幹には肉眼で同定可能な蘚類は3種類と肉眼では同定不可能なウロコゴケ目の苔類が数種類生育していた。ウメ、モチノキの樹幹ともに、最も優占していたのはサヤゴケ *Glyphomitrium humillimum* であった。コモチイトゴケ *Pylaisiadelphina tenuirostris* とヒロハツヤゴケ *Entodon challengerii* が次いで多く生育していた。調査地には20種類のシダ植物が生育していたが、樹上着生シダ植物はノキシノブの1種類だけであった（表3）。調査地の平均年間降水量と平均気温は、気象庁船橋気象台の2005年から2014年の平均値（気象庁2015.10閲覧）では、それぞれ1497.4mmと15.4℃であった。

表 3. 戸定が丘歴史公園内のシダ植物フロラ. Mizuno et al. (2015) を改変.

科名	種名	地上生/着生
イワヒバ科	クラマゴケ <i>Selaginella remotifolia</i>	地上生
トクサ科	トクサ <i>Equisetum hyemale</i>	地上生
ゼンマイ科	ゼンマイ <i>Osmunda japonica</i>	地上生
フサシダ科	カニクサ <i>Lygodium japonicum</i>	地上生
イノモトソウ科	イノモトソウ <i>Pteris multifida</i>	地上生
チャセンシダ科	トラノオシダ <i>Asplenium incisum</i>	地上生
オシダ科	ナガバヤブソテツ <i>Cyrtomium devexiscapulae</i>	地上生
	オニヤブソテツ <i>Cyrtomium falcatum</i>	地上生
	ヤブソテツ <i>Cyrtomium fortunei</i>	地上生
	ヤマチタイシダ <i>Dryopteris bissetiana</i>	地上生
	ベニシダ <i>Dryopteris erythrosora</i>	地上生
	オオベニシダ <i>Dryopteris hondoensis</i>	地上生
	ヒメシダ科	ミゾシダ <i>Stegnogramma pozoi</i> subsp. <i>mollissima</i>
	ゲジゲジシダ <i>Thelypteris decursive-pinnata</i>	地上生
	ハリガネワラビ <i>Thelypteris japonica</i>	地上生
	ミドリヒメワラビ <i>Thelypteris viridifrons</i>	地上生
メシダ科	イヌワラビ <i>Athyrium niponicum</i>	地上生
	へビノネゴザ <i>Athyrium yokoscense</i>	地上生
	セイタカシケシダ <i>Deparia dimorphophylla</i>	地上生
ウラボシ科	ノキシノブ <i>Lepisorus thunbergianus</i>	着生

2. 3 方形区調査方法

2. 3. 1 岩上着生シダ植物の分布調査

岩上着生シダ植物の調査では、砂岩斜面からミツデウラボシの幼胞子体が多く見られた場所を4カ所選び、それらが均等に含まれるようにして1m×1mの方形区を設置した。方形区にはAからDの記号を付けた。それぞれの方形区の斜面方位と傾斜角は、方形区A：S66°W 70°S，方形区B：S58°W 60°S，方形区C：S38°E 78°S，方形区D：S45°E 74°Sである。次に、方形区の内部を5cm×5cmの小方形区に区切り、計400の小方形区内に生育する蘚苔類の被度を目視によって記録した。ここでは、蘚苔類群落の被度は種ごとではなく全ての種をまとめて計測した。被度の区分はBraun-Blanquet（1964）を参考にして、0：0%，1：0-10%，2：10-25%，3：25-50%，4：50-75%，5：75-100%として記録した。蘚苔類の被度の記録と同時に、小方形区内におけるミツデウラボシの幼胞子体の有無をそれぞれ記録した。幼胞子体の有無は、小方形区内に葉柄と根茎の接点があるかを基準とした。小方形区内に1つ以上、葉柄と根茎の接点がある場合に「有」として記録した。

本来シダ植物の定着初期個体の生育環境を調査するためには、前葉体を調査対象とすべきであるが、前葉体は蘚苔類と同系色かつ蘚苔類群落内に埋もれて生育しているため、前葉体を高倍率のルーペでかつ広範囲にわたって野外で調査することは困難である。ここでは、蘚苔類の被度と着生シダ植物の生育の関係を概略的に調査するために、前葉体にごく近い生育段階で種同定が可能な幼胞子体を使用した。本研究における幼胞子体は、葉柄と羽片の長さの合計が10mm以下のものと定義した。幼胞子体でソーラスをつけているものはなかった。

蘚苔類の被度クラスとミツデウラボシの幼胞子体の出現との関係を明らかにするため、被度クラスを独立変数とし、幼胞子体を含む小方形区の割合を従属変数として直線回帰分析を行った。従属変数は比率であるため逆正弦変換し正規性を確保した上で直線回帰分析を行った。回帰分析には統計解析ソフトR（バージョン3.2.2）を使用した。

2. 3. 2 樹上着生シダ植物の分布調査

樹上着生シダ植物の調査では、樹幹表面に方形区を設置して調査を行った。樹幹では方位によって日射量などの環境が変化するため、東西南北それぞれの方位に方形区を設置した。各方形区は縦6cm横12cmの長方形で内部が1cm×1cm

の小方形区に分割されており、各方形区には 72 個の小方形区を含んでいる。調査では、東西南北に設置した 4 つの方形区のみを 1 プロットとして扱った。各プロット内の方形区は、すべて地上からの高さが同じになるようにして設置した。ウメとモチノキの 2 種の樹幹上にそれぞれ 6 プロット、計 12 の調査プロットを設置した。それぞれの調査プロットは、樹幹上でノキシノブの幼胞子体が最も多く分布している部分に設置した。最もノキシノブのよう胞子体が生育していた樹木 1 本には計 4 個のプロットを、次にノキシノブが生育していた樹木に 2 本には各 1 個のプロットを設置し、それぞれの樹種に対して各 6 個のプロットを設置した。調査した小方形区の個数は、それぞれの樹種に対して各 1,728 個である。設置したプロット底辺の地上からの高さは 57cm から 159cm の範囲である。調査対象にした樹木の幹周囲長は、ウメで 55-74cm、モチノキで 56-62cm である。

各小方形区内に生育する蘚苔類の被度を目視によって記録した。調査地に生育していた 3 種類の蘚類は全て高さ 5-10mm の密な群落を形成していたため、本研究では 3 種の蘚類をまとめて“蘚類”として記録した。樹幹には何種類かのウロコゴケ目の苔類が生育していた。これらの苔類は全て葉幅 0.3mm 程度で高さ 0.5mm 程度の低い群落を形成した。これらの苔類は非常に小さく野外調査で種の同定をする事が困難であったため、本研究ではまとめ“苔類”として記録した。蘚苔類の被度は以下の 4 つのクラスに分類して記録した：“0”（蘚苔類なし）、低被度“1”（被度 1~30%）、中被度“2”（被度 31~60%）、高被度“3”（被度 61~100%）。同一方形区内に蘚類と苔類が両方生育していた場合、それぞれの被度を分けて記録した。小方形区内に生育するノキシノブの前葉体はルーペを使用して探し、前葉体の中心が小方形区内に位置していた場合に記録した。小方形区内に生育するノキシノブの幼胞子体は、根茎と葉の付け根部分が小方形区内に位置していた場合に記録した。調査地に生育するシダ植物のうち樹幹に生育する着生シダ植物はノキシノブ 1 種だったため、本研究では樹幹上に生育していた前葉体はすべてノキシノブのものとして扱った。幼胞子体は単葉で涙型をした特徴的な葉形態から容易に同定が可能であった。幼胞子体は葉と葉柄の長さの合計が 10mm 以下のものと定義した。幼胞子体でソーラスを形成している個体はなかった。

2. 4 結果

2. 4. 1 岩上着生シダ植物の生育と蘚苔類の被度

はじめに、岩上着生シダ植物の生育割合と蘚苔類の被度の関係について示す。岩上着生シダ植物のミツデウラボシの幼胞子体は 1600 の小方形区のうち 23% にあたる、368 の小方形区で生育していた。一方、蘚苔類は全 1600 の小方形区のうち 80% にあたる、1276 の小方形区で生育していた。また、調査した全 4 方形区のうち、方形区 A, B, C では蘚苔類の優占種はチャボマツバウロコゴケであったのに対して、方形区 D のみキャラハゴケが優占していた。

蘚苔類の被度クラスと幼胞子体の生育が認められた小方形区の割合を図 3 に示す。全ての方形区において、蘚苔類の被度クラス 0 では幼胞子体を含む小方形区の割合が最も低かった。チャボマツバウロコゴケが優占していた方形区 A, B, C では、蘚苔類の被度が高いほど幼胞子体が生育している割合が高く、被度クラスと幼胞子体を含む小方形区の割合の間には有意な関係が認められた ($R^2 > 0.95$, $P < 0.01$)。一方、方形区 D では、蘚苔類の被度が高くなるほど幼胞子体を含む小方形区の割合が高くなる傾向は他の方形区に比べて小さかった ($R^2 = 0.47$, $P = 0.14$)。全体の傾向として、蘚苔類の被度が高いほどミツデウラボシの幼胞子体の生育する割合が高くなる傾向が見られた。

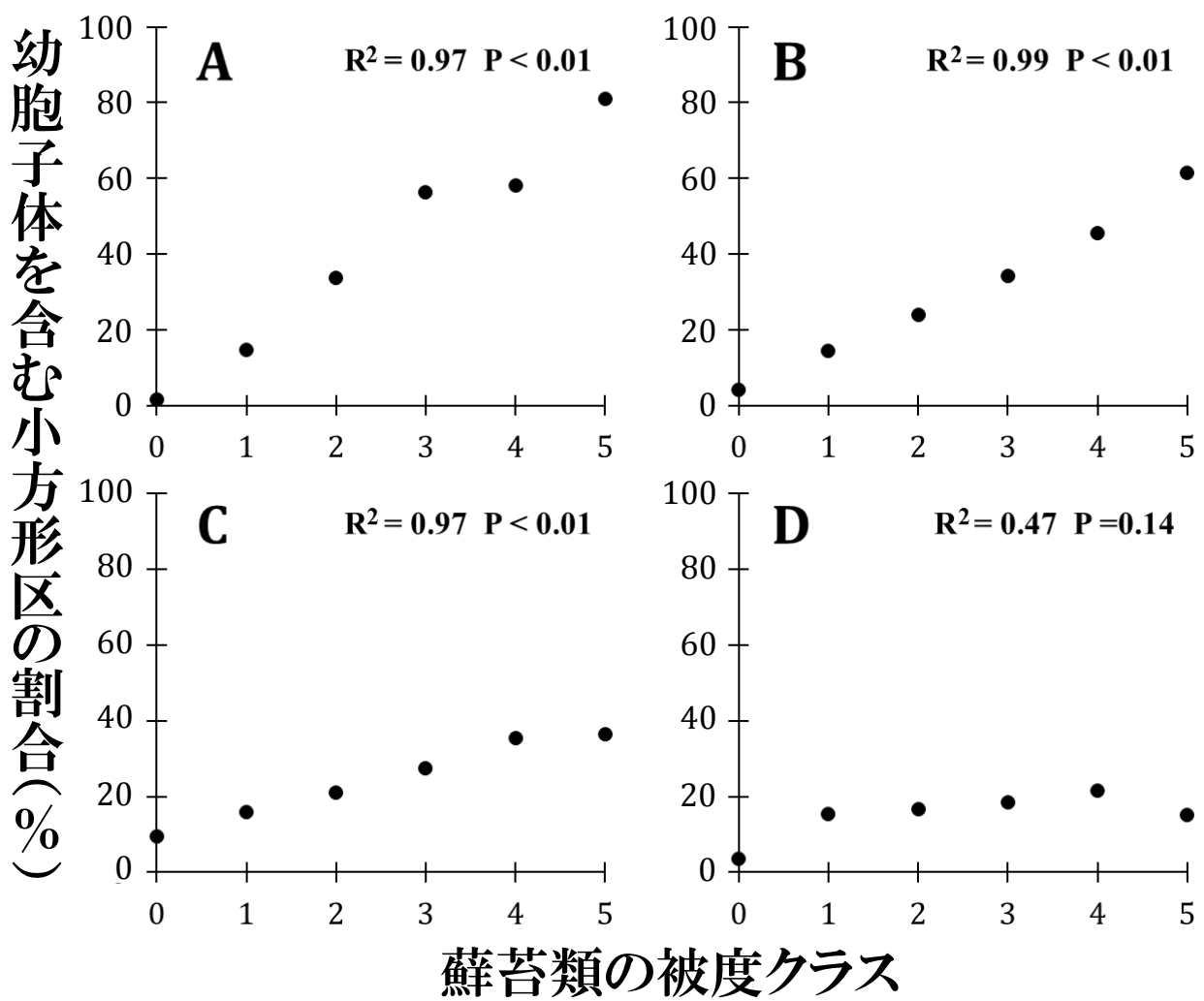


図3. 小方形区内における蘚苔類の被度クラスとミツデウラボシの幼胞子体を含む小方形区割合の関係. 蘚苔類の被度クラスは, 0: 蘚苔類なし, 1: 10%, 2: 10-25%, 3: 25-50%, 4: 50-75%, 5: 75-100%. 水野ほか (2012a) を改変.

2. 4. 2 樹上着生シダ植物の生育と蘚苔類の被度

樹上着生シダ植物の生育割合と蘚苔類の被度の関係について表 4 に示す。各方形区の方角ごとに、小方形区内におけるノキシノブの幼胞子体および前葉体の生育割合と蘚苔類の被度クラスの平均値の関係をみると、南向きの方形区では蘚類の平均被度が低く、前葉体や幼胞子体の生育割合も少なかった。特に、モチノキの樹幹ではその傾向が顕著で、南向き方形区では蘚苔類とノキシノブは生育していなかった。

表4.プロットの方角と蘚苔類の被度クラスおよびノキシノブの生育割合の関係. それぞれの樹種について各1728小方形区を調査した. 蘚苔類の被度クラスは, 0: 蘚苔類なし, 1: 1-30%, 2: 31-60%, 3: 61-100%とした. Mizuno et al. (2015) を改変.

樹種	ウメ					モチノキ				
	北	東	南	西	平均	北	東	南	西	平均
蘚類の平均被度クラス	1.5	1.5	0.4	1.0	1.1	1.5	0.5	0.0	0.6	0.7
苔類の平均被度クラス	0.1	0.4	0.3	0.4	0.3	0.6	0.4	0.0	0.6	0.4
前葉体の生育割合 (%)	6.0	5.8	2.1	3.2	4.3	1.6	0.2	0.0	2.3	1.0
幼胞子体の生育割合 (%)	35.9	11.1	1.6	15.3	15.6	6.5	0.7	0.0	1.4	2.1

2. 5 考察

2. 5. 1 蘚苔類群落内で生育割合が高くなる要因

砂岩斜面上では、蘚苔類の被度が高い場所ほどミツデウラボシの幼胞子体が高頻度で生育していた。砂岩斜面と同様に樹幹表面上でも蘚苔類の被度が高い場所ほど、ノキシノブの生育割合が高かった。これらのことから、蘚苔類が群落形成している場所は着生シダ植物の定着にも適している可能性がある。

蘚苔類とシダ植物はともに胞子で発芽し配偶体での受精に湿潤な環境を必要とするため、生育環境が類似している。さらに、前葉体はクチクラ層を持たず細胞数層からなり、表面から水分の吸収を行うなど、生理的特徴が蘚苔類に類似している。したがって、蘚苔類の生育に適した環境と着生シダ植物の定着に適した環境は同じである可能性がある。この場合、着生シダ植物の定着初期の個体は必然的に蘚苔類群落内に生育することになる。着生シダ植物は蘚苔類との資源をめぐる競争に打ち勝つことで定着している可能性がある一方で、蘚苔類群落の存在が着生シダ植物の定着に適した環境を作り出している可能性もある。

一般的に、地上生シダ植物の前葉体は寿命が短く (Watkins et al. 2007a)、蘚苔類が存在しない攪乱直後の土壤に定着し、急速に受精を完了させ胞子体を形成する (Peck et al. 1990)。蘚苔類の存在は多くのシダ植物の前葉体にとって生育を阻害する要因であるといえる。しかし、地上生シダ植物の前葉体とは異なり、着生シダ植物の前葉体は蘚苔類の群落内に生育可能である (Dassler and Farrar 2001, Watkins et al. 2007a)。これは、蘚苔類群落が存在しない場所は蘚苔類が生育することが不可能なほど水分環境が乏しいか、頻繁な攪乱によって蘚苔類が継続的に群落を維持できない環境であり、植物の定着そのものが困難な環境なためである。着生シダ植物の定着初期個体が蘚苔類群落内に多く見られたことは、蘚苔類が群落形成しない場所では着生シダ植物の定着ができないことを示している。また、蘚苔類の生育適地と着生シダ植物の定着環境が同じであるだけでなく、蘚苔類群落が着生シダ植物の定着を促進している可能性もある。

蘚苔類群落が植物の定着を促進させる現象については種子植物において研究されている。蘚苔類群落による植物の定着促進については、蘚苔類群落がもつ物理的な構造によって植物の生長が促進される場合と、蘚苔類群落がそこに定着する植物に対して無機的な資源を供給することで定着が促進される場合などが知られている (井上・飯島 2013)。着生シダ植物に対してもこれらの種子植物

同様に蘚苔類群落の存在が定着を促進している可能性がある。特に、着生シダ植物の生育環境である崖や樹幹は、水分の供給源である土壌が存在しないことや、植物が定着場所にとどまることが困難であるため、地上生シダ植物の生育環境に比べて植物の定着を阻害する要因が多い。そのため、蘚苔類群落による定着促進の影響がより顕著にみられる可能性がある。

2. 5. 2 蘚苔類の物理的構造による定着促進

はじめに蘚苔類群落の物理的な構造によって、着生シダ植物の定着が促進される可能性について検討する。種子植物においては、蘚苔類群落が散布された種子を物理的に保持する作用を持つため、むき出しの地表面に種子が散布された場合に比べて、雨や風による脱落の影響が少なくなることが明らかになっている (Cross 1981; Harmon 1989; Nakamura 1992)。また、Ingram and Nadkarni (1993) は、蘚苔類群落が種子を保持する作用によって、着生植物が定着しやすい環境が作り出されている可能性を示している。したがって、種子だけでなくシダ植物の胞子も同様に蘚苔類群落に保持されることで定着が促進されている可能性がある。特に、崖や樹幹表面では地表流や樹幹流の影響が生じやすいため、蘚苔類群落によるシダ植物胞子の保持効果が定着に重要な可能性がある。岩上着生シダ植物のミツデウラボシが生育場所していた砂岩斜面は全て傾斜角 60 度以上の崖であった。また、樹上着生シダ植物のノキシノブが生育していた樹幹はほぼ垂直であった。岩上・樹上着生シダ植物が生育するような急傾斜の場所では、崖や樹幹を伝って流れ出る雨水によって散布されたシダ植物の胞子が流出してしまう可能性が高い。砂岩表面は雨水によって削り取られる可能性があり、胞子が斜面上にとどまることが難しい。樹幹表面では、モチノキのようにひび割れがない種では、樹幹流によって散布されたシダ植物の胞子は容易に流出してしまう。しかし、崖や樹幹表面上に蘚苔類群落が存在する場合、そこに散布されたシダ植物の胞子が蘚苔類の葉と葉の間の隙間に入り込み、雨水による流出の影響が少なくなると予想される。したがって、蘚苔類群落内に散布された胞子のみが発芽して前葉体が定着できた結果、幼胞子体が蘚苔類群落上に多く生育できるようになった可能性がある。

2. 5. 3 蘚苔類の無機的資源供給による定着促進

次に、蘚苔類群落による無機的資源の供給について考察する。蘚苔類群落内で幼胞子体が多く見られた他の要因として、蘚苔類群落による保水効果が影響

している可能性がある。崖や樹幹のような切り立った環境では、植物の定着基盤となる土壌が存在しない。したがって、そこに定着する着生植物は土壌からの継続的な水分供給を受けることができないため、保水効果を有する蘚苔類群落の存在が定着を促進している可能性がある。シダ植物は孢子の発芽や前葉体での受精に水分を必要とする（Hietz 2010）だけでなく、前葉体は体表面からの水分吸収に依存しているため（Watkins et al. 2007a）、定着環境が湿潤であることは前葉体の生存において極めて重要である。切り立った環境では、雨が降った場合でも水は地表流や樹幹流として崖や樹幹の下部へと急速に流れてしまうため、そこに定着した着生シダ植物の前葉体がこれらの水分を効率的に利用することは困難である。しかし、蘚苔類群落が存在することで、地表流や樹幹流が流出する前に群落内に一時的に保持されるため、前葉体はこれらの水分を利用して受精を完了させることができる可能性がある。

2. 5. 4 さまざまな要因の複合的作用

蘚苔類群落の物理的な機能や無機的資源の供給によって、着生シダ植物の定着が促進されている可能性は十分に考えられるが、これらの要因が複合的にはたらくことで、より着生シダ植物が定着しやすい環境が作り出される可能性がある。蘚苔類は種によって群落の形態が大きく異なるため、種の違いは物理的作用や無機的作用に大きく影響を与えている可能性がある。したがって、蘚苔類の種ごとに着生シダ植物の定着量を調査することで、蘚苔類の存在が着生シダ植物の定着に与えている影響をより詳細に明らかにすることができる。実際、岩上生シダ植物の調査では斜面に優占する蘚苔類の種によって、蘚苔類の被度とミツデウラボシの生育割合の相関の強さに違いが見られた。そこで、第3章では、群落を構成する蘚苔類の種や形態の違いに着目し、それらが着生シダ植物の定着にどのような影響を与えているかを明らかにした。

第3章 蘚苔類の種の違いと着生シダ植物の定着の関係

要旨

蘚苔類群落の種の違いが着生シダ植物の定着にどのような影響を与えるかを明らかにするため、前葉体や孢子体の周囲に生育する蘚苔類の種と着生シダ植物の定着量の関係を調査した。前葉体は小型の苔類群落上に多く生育していたが、孢子体は苔類に比べて群落高が高い蘚類群落に多く生育していた。小型苔類が継続して群落を形成する場所は蘚類が群落を形成している場所に比べて水分環境に乏しいため、前葉体での受精が困難であると考えられた。一方で蘚類群落内では、前葉体が被陰の影響を受けるため定着量は少ないが、小型苔類が生育する場所よりも湿潤な環境が保持されるため、受精に適した環境が作り出されている可能性が示唆された。

3.1 はじめに

第3章では、着生シダ植物の定着と蘚苔類群落の関係をより詳細に明らかにするため、岩上や樹幹上に群落形成している蘚苔類の種に着目し、種の違いによって着生シダ植物の定着・生育にどのような影響が生じるかを明らかにする。

種子植物の定着に蘚苔類群落が及ぼす影響は種による形態の違いなどによって異なることが示されている（矢頭 1963; Harmon 1989; Nakamura 1992）。したがって、着生シダ植物に対しても、蘚苔類の種の違いが定着のしやすさに何らかの影響を与えている可能性がある。特に、シダ植物の定着初期である前葉体は大きさ数ミリメートルで根を持たず体表面だけからしか水分を吸収できないなど、種子植物の定着初期個体に比べて貧弱である。地上生の多くのシダ植物の前葉体は蘚苔類との競争に弱いこと（Peck et al. 1990）を考えると、蘚苔類の種の違いによる影響を少なからず受けている可能性がある。

崖や樹幹に生育する蘚苔類の群落形態は種によって大きく異なっており、特に、調査地に生育していた蘚苔類では、蘚類とウロコゴケ目の苔類では群落高が大きく異なっていた。したがって、群落を構成する蘚苔類の種や形態ごとに、着生シダ植物の生育割合を比較することで、着生シダ植物の定着に蘚苔類群落がどの程度影響を与えているかを詳細に明らかにすることができる。

第3章では、はじめに岩上着生シダ植物の調査方形区に優占していた群落形態の異なる2種類の蘚苔類の群落内に生育する着生シダ植物前葉体の密度を比較することで、蘚苔類の種の違いによって前葉体の定着率がどの程度異なるか

を明らかにした。次に、樹上着生シダ植物の幼孢子体や前葉体の生育場所に群落を形成している蘚苔類の種や被度の違いを解析することで、着生シダ植物の生育段階ごとに適した蘚苔類の分類群を明らかにした。

3. 2 調査地・方法

3. 2. 1 岩上着生シダ植物

はじめに岩上着生シダ植物のミツデウラボシの前葉体の分布密度調査を行った。第2章の調査地（千葉県茂原市桂）に設置した方形区に大きな群落を形成していた2種類の蘚苔類を斜面から採取し、群落内に生育する前葉体の単位面積当たりの個数を比較した。

方形区の中でもシダ植物の幼孢子体が多く分布している部分には幼孢子体の直前の生育ステージである前葉体も多く分布している可能性がある。斜面上に生育するシダ植物の幼孢子体は大半がミツデウラボシのものであったため、幼孢子体の周辺の蘚苔類群落内にはミツデウラボシの前葉体が多く生育している可能性が高い。そこで、蘚苔類が緊密に群落を形成している場所の中からミツデウラボシの幼孢子体が多く生育している部分を選び、金属製のヘラを使用して蘚苔類群落を崖からはがし取った。方形区内で最も大きな群落を形成していたチャボマツバウロコゴケ群落と次に大きな群落を形成していたキャラハゴケ群落をそれぞれ6サンプルずつ採取した。

調査した4つの方形区のうち、3方形区にはチャボマツバウロコゴケが、1方形区にはキャラハゴケが優占していた。そのため、それぞれの方形区から同数のサンプルを採取することができなかった。そこで、チャボマツバウロコゴケ群落は最も生育量が多かった方形区と2番目に多かった方形区から3サンプルずつ計6サンプルを採取した。キャラハゴケ群落は、最も生育量が多かった方形区から4サンプル、その次に生育量が多かった方形区から2サンプル、計6サンプルを採取した。

採取したサンプルは蘚苔類群落の構造が変化したり前葉体が乾燥したりするのを避けるためビニールの袋に入れて千葉大学園芸学部緑地生態学研究室に持ち帰った。蘚苔類群落を1つずつ袋から出し、画用紙の上に乗せてサンプルの輪郭をトレースした。トレースした線をスキャナーでパソコンに取り込み、Photoshop (Ver.7.0.1) を用いて輪郭内部のピクセル数を計測した。同様の方法で1cm×1cmの方眼紙をスキャンして1cm²当たりのピクセル数を計測し、(輪郭の内部のピクセル数)÷(1cm²当たりのピクセル数)からサンプルの面積を求めた。

サンプルサイズはチャボマツバウロコゴケ群落では最大47.83 cm²，最小14.39 cm²で，6サンプルの平均は28.27 cm²であった．キャラハゴケ群落では最大39.30 cm²，最小25.02 cm²で，6サンプルの平均は33.12 cm²であった．サンプルをシャーレの上に乗せ実体顕微鏡で詳細に観察し，蘚苔類群落内に生育するすべての前葉体をピンセットを用いて採取し個数を記録した．調査地の崖に生育していたシダ植物の幼胞子体の大半はミツデウラボシのものであったため，採取した前葉体はすべてミツデウラボシのものとして扱った．採取した前葉体の個数とサンプルの面積から，蘚苔類群落1cm²当たりの前葉体数を求めた．それぞれの種に対して計6サンプルで，1cm²当たりの前葉体数を計測し，平均値および標準偏差を算出した．それぞれの種で前葉体の分布密度に有意な差があるかを明らかにするため，t-検定を行った．

3. 2. 2 樹上着生シダ植物

樹上着生シダ植物のノキシノブについて，前葉体および幼胞子体がどのような種類の蘚苔類群落内に多く生育しているか明らかにした．調査データは，第3章で行ったウメとモチノキの樹幹上で行った方形区調査の結果を使用した．前葉体や幼胞子体の定着に蘚類と苔類のどちらの存在がより影響を与えているかを明らかにするため，各小方形区の蘚類および苔類の被度クラスごとに，前葉体および胞子体の生育する小方形区の割合を算出した．次に，ウメとモチノキの両種に対して胞子体の有無と前葉体の有無をそれぞれ応答変数，蘚類および苔類の被度クラス（0-3）をそれぞれ説明変数とし，二項分布を用いた一般化線形混合モデル（GLMM）による統計解析を行った．解析には統計解析ソフトR（Ver.3.2.2）を使用した．解析によって得られた相関係数とP値から，蘚類と苔類のどちらが前葉体および胞子体の定着に影響を与えているか明らかにした．

3. 3 結果

3. 3. 1 岩上着生シダ植物の定着と蘚苔類の種の関係

前葉体の分布密度は，キャラハゴケ群落内では1cm²当たり平均0.14±0.16個しか生育していなかったのに対して，チャボマツバウロコゴケ群落内では1cm²当たり平均0.56±0.22個生育しており分布密度が高かった．t-検定の結果では有意な差が見られた（ $P < 0.01$ ）（図4）．チャボマツバウロコゴケの群落内では，前葉体の長さで群落の高さはほぼ等しかったが（図5A），キャラハゴケの群落

内では前葉体がよりも蘚苔類群落の高さがはるかに高く，蘚苔類の葉に埋もれるようにして生育していた（図 5B）。

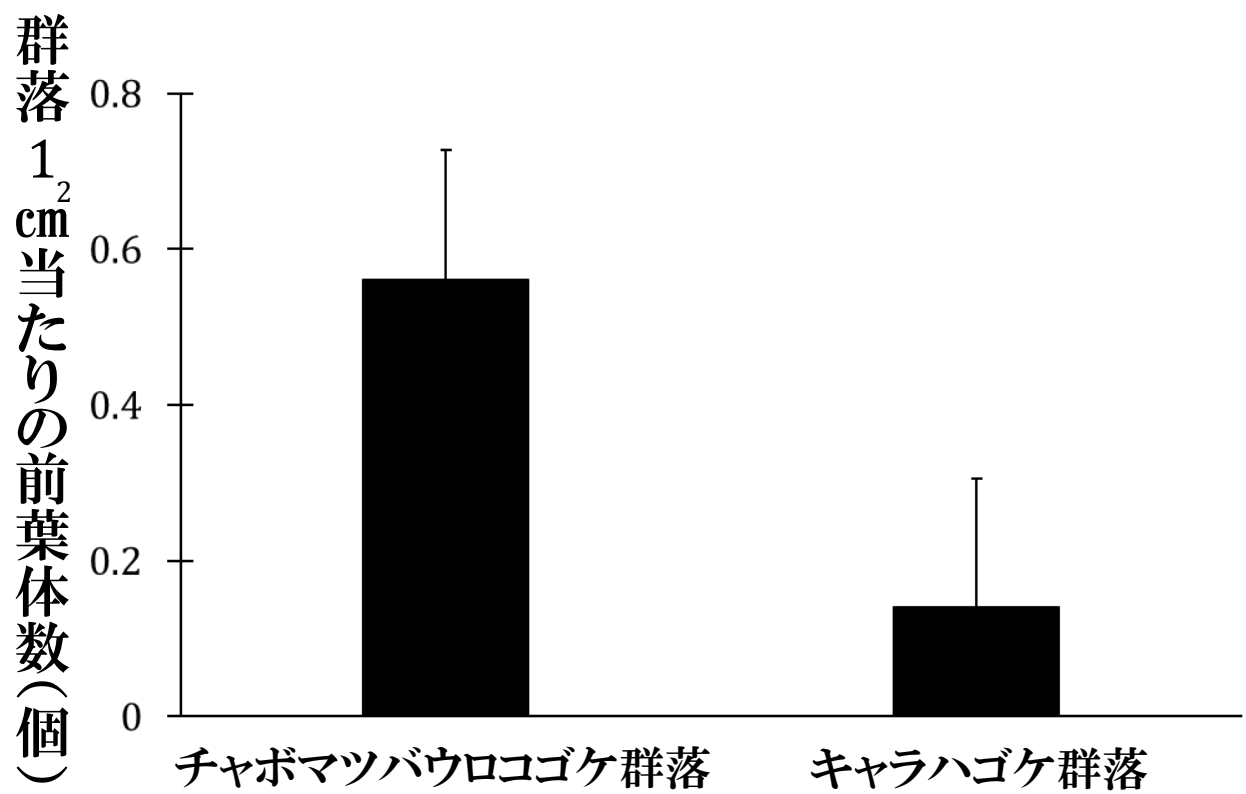


図4. 蘚苔類群落の種類と群落 1 cm²内に生育する前葉体の分布密度の関係. 水野ほか (2012b) を改変.

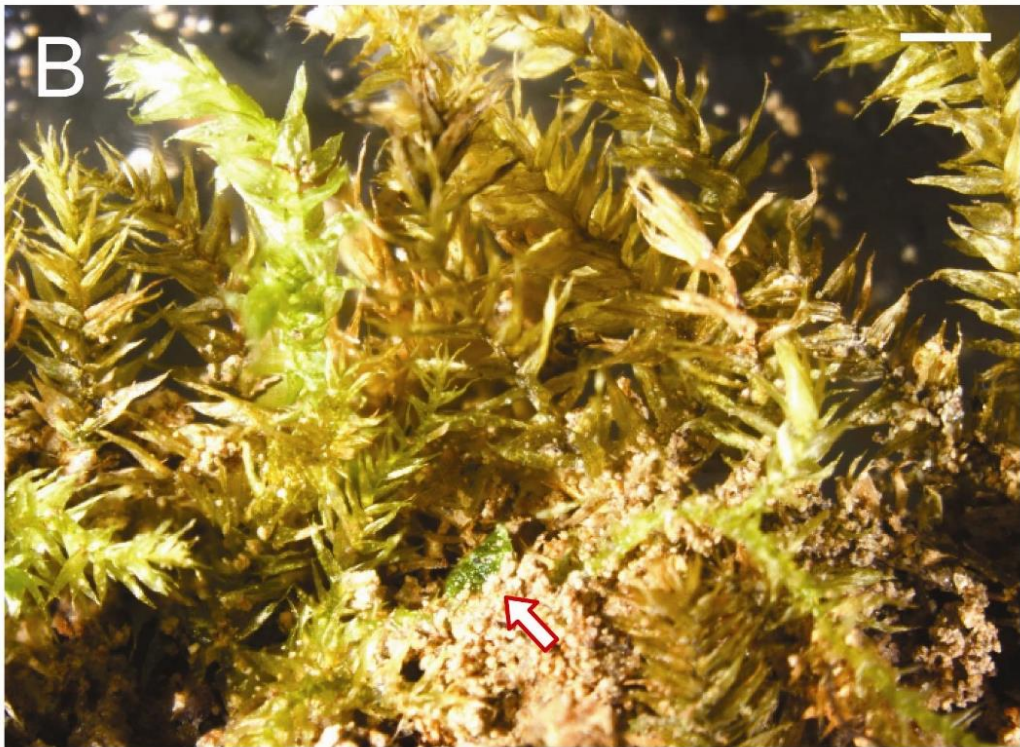


図5. チャボマツバウロコゴケ群落内 (A) とキャラハゴケ群落内 (B) に生育するシダ植物前葉体. 矢印は前葉体を示す. 水野ほか (2012b) より引用.

3. 3. 2 樹上着生シダ植物の定着と蘚苔類の種の関係

ウメの樹幹では、蘚類、苔類ともに被度クラス0の場所では前葉体の生育割合が極めて低かった(2.5%, 2.9%) (図 6A)。前葉体の生育割合は苔類の被度クラスの増加に伴って上昇し、苔類の被度クラスが3の場所では最も多くの前葉体が生育していた(20.0%) (図 6A)。苔類の被度クラス1の場所と蘚類の被度クラス1の場所では、前葉体の生育割合はほぼ等しかったが、蘚類の被度クラスが上昇するにつれて、前葉体の生育割合は減少する傾向が見られた(図 6A)。幼孢子体の生育割合は、蘚類の被度クラスの上昇に伴って増加する傾向が見られた(図 6B)。蘚類が生育していない被度クラス0の場所では、9.4%しか幼孢子体が生育していなかったのに対して、蘚類の被度クラス3の場所では23.4%も幼孢子体が生育していた(図 6B)。幼孢子体は苔類の被度クラス0と2の場所では多く生育していたが、苔類の被度クラス3の場所では、幼孢子体は成育していなかった(図 6B)。

モチノキの樹幹では、蘚類の被度クラス0と苔類の被度クラス0の場所では、前葉体の成育割合が極めて低かった(0.5%, 0.2%) (図 7A)。前葉体は苔類の被度クラスの上昇に伴って生育割合が増加したが、蘚類の被度クラスの上昇に伴って生育割合は減少した(図 7A)。幼孢子体の生育割合は、蘚類の被度クラスの上昇に伴って増加する傾向が見られた。蘚類が生育していない被度クラス0の場所では、幼孢子体は0.1%しか生育していなかったのに対して、蘚類の被度クラス3の場所では幼孢子体は10.0%生育していた(図 7B)。対照的に、幼孢子体の生育割合は苔類の被度クラスの上昇にともなって減少する傾向が見られた(図 7B)。

一般化線形混合モデルによる解析の結果を表5に示す。この表は蘚類と苔類のどちらの存在が前葉体および幼孢子体の生育に強く影響しているかを示している。ウメとモチノキの2種の樹木ともに、前葉体は苔類の被度クラスと強い正の相関関係が見られたのに対して、幼孢子体は蘚類の被度クラスと強い正の相関関係が見られた。

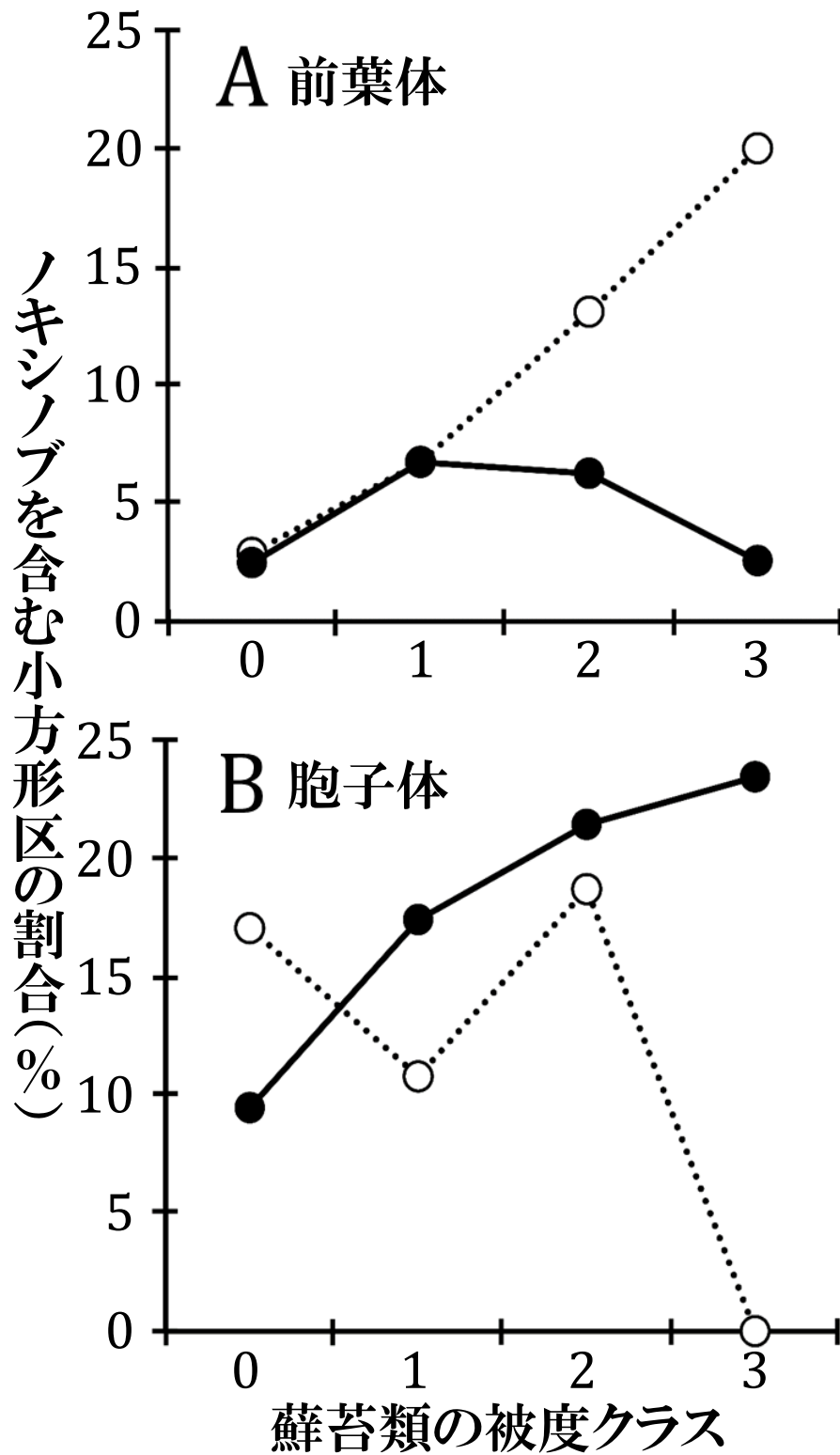


図6. ウメの樹幹に生育する藓苔類の被度とノキシノブのA:前葉体および、B:幼胞子体の生育割合の関係. 藓苔類の被度クラスは, 0: 藓苔類なし, 1: 1-30%, 2: 31-60%, 3: 61-100%. 実線は藓類の被度を, 点線は苔類の被度を示す. Mizuno et al. (2015)を改変.

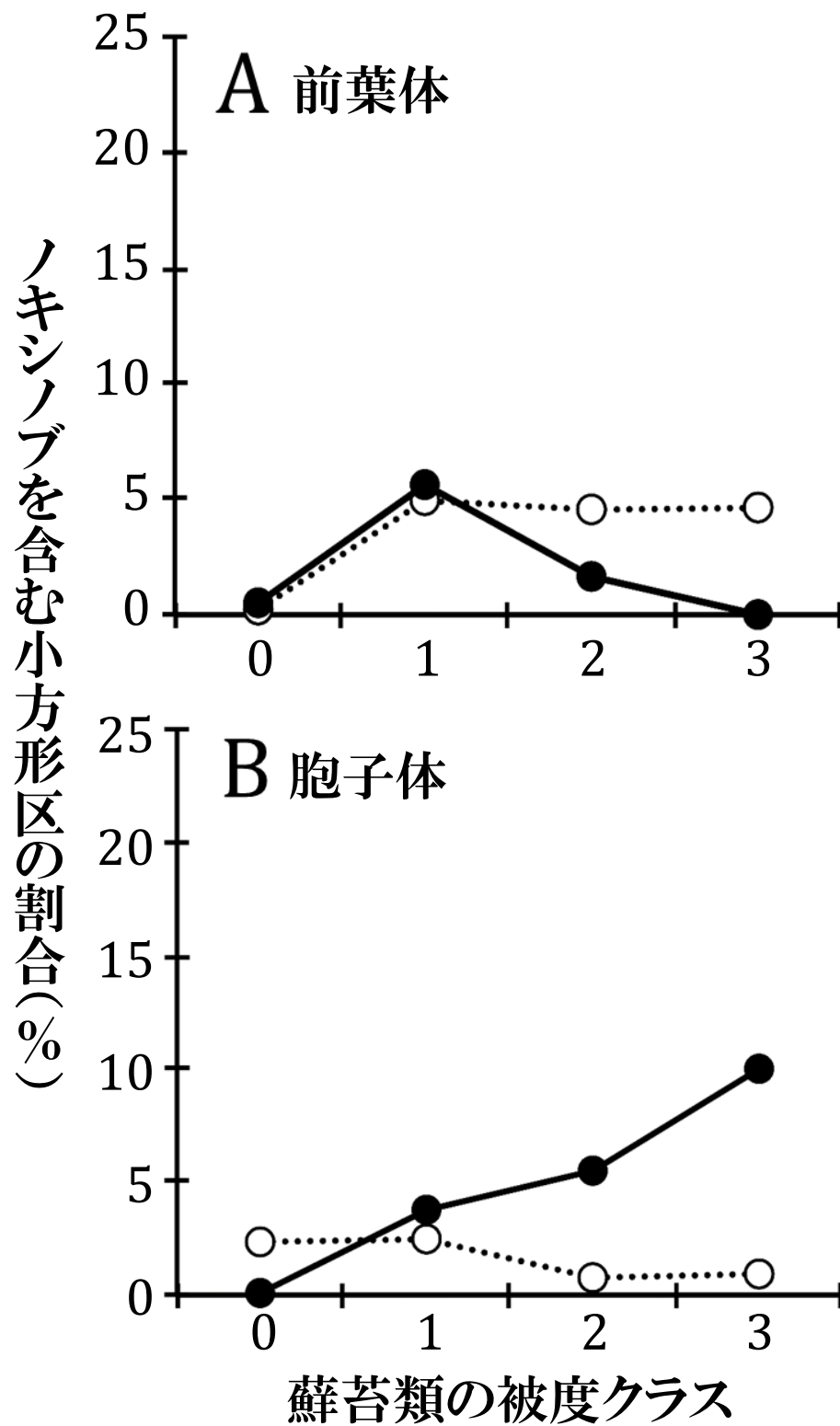


図7. モチノキの樹幹に生育する藓苔類の被度とノキシノブのA: 前葉体および, B: 幼胞子体の生育割合の関係. 藓苔類の被度クラスは, 0: 藓苔類なし, 1: 1-30%, 2: 31-60%, 3: 61-100%. 実線は藓類の被度を, 点線は苔類の被度を示す. Mizuno et al. (2015)を改変.

表 5. 一般化線形混合モデルによる解析結果. 蘚苔および苔類の被度クラスを独立変数, 前葉体および幼胞子体の有無を従属変数として解析を行った. Mizuno et al. (2015) を改変.

生育段階	蘚苔類の分類群	樹種	係数	<i>P</i> 値	AIC
前葉体	蘚類	ウメ	0.110	0.857	241.4
		モチノキ	0.148	0.906	64.7
	苔類	ウメ	0.821	0.296	240.5
		モチノキ	0.978	0.372	64.0
幼胞子体	蘚類	ウメ	0.375	0.203	857.2
		モチノキ	1.190	0.203	123.1
	苔類	ウメ	-0.174	0.775	858.7
		モチノキ	-0.374	0.821	125.1

3. 4 考察

3. 4. 1 蘚苔類群落の形態の違いが着生シダ植物の定着に与える影響

岩上着生シダ植物の前葉体の分布密度調査の結果、前葉体はキャラハゴケ群落内に比べてチャボマツバウロコゴケ群落内で多く生育していた。また、樹上着生シダ植物の前葉体は、蘚類が高被度で群落形成している場所に比べて、ウロコゴケ目の苔類が高被度で群落形成している場所に多く生育していた。岩上着生・樹上着生シダ植物ともに、蘚苔類群落の高さや葉の大きさといった形態の違いによって前葉体の分布割合に違いが見られたことから、蘚苔類群落の形態の違いが前葉体の定着に影響を与えている可能性がある。

蘚苔類群落の形態の違いは種子植物の定着に影響を与えることが知られている（矢頭 1963; Harmon 1989; Nakamura 1992 など）。種子植物の実生定着に関しては蘚苔類の種によって群落高が異なることが定着のしやすさに影響を及ぼすことが明らかになっている。群落高が高い蘚苔類に種子が群落表面に散布された場合、発芽した場合でも幼根が土壌に到達しにくくなることや、群落内部で発芽した種子が蘚苔類群落の表面まで伸長することが困難であることなど（Nakamura 1992）、被陰の影響を受けることが明らかになっている。特に、種子植物の場合、種子サイズが小さい植物ほど群落高が低い蘚苔類で種子の発芽率が高くなることが明らかになっている（Iijima et al. 2007）。シダ植物の胞子は種子に比べてはるかに小さいため、蘚苔類の群落高の違いによる被陰の影響が顕著に現れる可能性が高い。

被陰の影響だけでなく、蘚苔類群落の形態の差によってそこに定着できるシダ植物の胞子の量が異なっている可能性もある。Harmon (1989) は、異なる形態の蘚苔類群落に種子を散布し、時間の経過に伴う趣旨の保持率を比較した。その結果、群落高が高い蘚苔類ほど種子の保持率が高いことを示している。第2章では、蘚苔類群落内で着生シダ植物が定着しやすい要因として、蘚苔類群落に散布されたシダ植物の胞子が保持される可能性を示したが、胞子保持効果が蘚苔類群落の形態によって異なるため、蘚苔類の形態ごとに着生シダ植物の分布密度が異なっていた可能性がある。

3. 4. 2 群落高が低い苔類群落に前葉体が多い要因

岩上着生・樹上着生シダ植物ともに、前葉体が多く生育していたのはウロコゴケ目の小型の苔類群落で、前葉体があまり生育していなかった蘚類群落に比べて群落高は極めて低かった。岩上着生シダ植物の前葉体が多くみられたチャ

ボマツバウロコゴケは、長さ 5mm 程度の茎に、長さ 0.15mm 程度の微細な葉を形成するウロコゴケ目 Jungermanniales の苔類である (岩月 2001)。これらの糸状の植物体によって緊密な群落を形成しており、群落高は前葉体とほぼ等しかった (図 5A)。一方、キャラハゴケの葉は長さ 1.0-2.5mm 程度と、チャボマツバウロコゴケに比べて大きく、斜上した茎によって群落が地表面を被覆し前葉体より群落高が高かった (図 5B)。樹上着生シダ植物においても、前葉体が多くみられたのは全てウロコゴケ目の小型苔類で、樹幹に圧着して生育しており、前葉体よりも低い位置で群落を形成していた。一方、サヤゴケ、コモチイトゴケ、ヒロハツヤゴケの蘚類群落は、全て 5mm-10mm 程度の厚みのある群落を形成しており、前葉体よりも高い位置で群落を形成していた。蘚苔類群落の形態の違いによって前葉体の分布密度が異なったことから、蘚苔類群落の形態の違いが前葉体形成のしやすさや生存のしやすさに影響を与えている可能性がある。苔類に比べて群落高がある蘚類では、前葉体よりも高い位置で群落が形成されるため、そこに生育する前葉体は被陰の影響を受けやすい。厚みのある蘚苔類群落の中では、胞子の発芽や前葉体の生育に必要な光環境を十分に確保することが困難であるため、前葉体の分布密度が低くなったと考えられる。一方、ウロコゴケ目の苔類のように、前葉体より低い位置か前葉体の高さとはほぼ等しい位置で群落形成する蘚苔類では、胞子が発芽する際や前葉体の生長に必要な光環境を十分に確保できるため、前葉体が形成された場合に仮根が地表面に届きやすいく前葉体の定着に適した環境が作り出され、前葉体の分布密度が高くなったと考えられる。

3. 4. 3 群落高が高い蘚類群落に胞子体が多い要因

前葉体は苔類群落で分布密度が高かったが、幼胞子体は蘚類群落で分布密度が高かった。このことは、前葉体と胞子体では定着に適した蘚苔類群落の形態が異なることを意味する。苔類群落は前葉体の生育には適しているが胞子体の形成には不適な環境であるか、蘚類群落が胞子体形成に適した環境を作り出している可能性があることを示している。

樹幹上での蘚苔類群落の種組成変化を見るとウロコゴケ目の圧着型の苔類は遷移の初期構成種であり蘚類に比べて乾燥しがちな環境に生育する (Mazimpaka et al. 2010)。樹上着生シダ植物の前葉体には高い乾燥耐性があるが (Watkins et al. 2007b)、受精を経て胞子体を形成するためには湿潤な環境が必要である。乾燥しやすい樹幹表面では苔類が群落形成し蘚類が少ないような

場所では、前葉体の生育に必要なだけの水分環境はあるが、受精に必要なだけの水分の確保が困難である可能性がある。また、幼胞子体の生育割合は苔類群落に比べて蘚類群落で高かったことから、群落高が高い蘚類群落が前葉体の受精や胞子体形成に適した環境である可能性がある。蘚類群落が形成している場所ではそこに散布された胞子が前葉体を形成するまでは苔類群落に比べて被陰の影響を大きく受ける。しかし、群落高があるため保水効果が高く苔類群落に比べて湿潤な環境である。したがって、被陰の影響を避けながら受精が完了することさえ可能であれば、胞子体形成に適した環境になっている可能性がある。

本章では調査対象とした胞子体は受精が完了した直後のものだけでなく一定期間生長したものが含まれているため、定着直後にしか存在しない前葉体に比べて胞子体の生育量が相対的に多くなっていたと考えられる。しかし、苔類群落では幼胞子体がほとんど生育していなかった。このことから、苔類群落では胞子体形成ができず前葉体のほとんどはそのまま生育しており、蘚類群落内での被陰の影響を受けながらも定着できた前葉体のみが胞子体を形成していると考えられる。

第4章 蘚苔類群落によるシダ植物の胞子保持

要旨

蘚苔類群落によってシダ植物の胞子がどの程度保持されるか検証した。蘚苔類にシダ植物胞子を散布し、人工降雨後に流出した胞子数を計測したところ、蘚苔類は種にかかわらず高い胞子保持効果を持っており、蘚苔類が存在しない場所に胞子が散布された場合に比べて、2倍以上多くの胞子が生育場所にとどまることが明らかになった。蘚苔類群落による胞子保持効果によって、シダ植物の胞子が切り立った環境でも生育場所にとどまりやすくなるため、裸地に比べて蘚苔群落内の方が着生シダ植物の定着に適した環境になっている可能性がある。しかし、胞子保持効果は蘚苔類の種によって大きな差がみられなかった。このことから、蘚苔類の種によって着生シダ植物の生育量に差がみられる現象は、胞子保持効果の違いによるものではないといえる。

4.1 はじめに

第3章では、前葉体の定着に適した蘚苔類と、胞子体の定着に適した蘚苔類が異なることを示した。これらの違いは、蘚苔類の種による群落形態の違いによって被陰の程度が異なることや、保水効果あるいは胞子の保持効果などの物理的作用の影響が異なることに起因している可能性が高い。これらの要因のうち、被陰によって植物の定着に影響が生じることについては矢頭(1963)、Harmon and Franklin (1989)、Nakamura (1992)などの研究例がある。また、蘚苔類群落による保水効果に関してはCross (1981)などによって研究例があり、植物の実生定着に影響を与えることはIijima et al. (2006)などによって明らかにされている。一方、蘚苔類群落が植物の散布体を物理的に保持するはたらきについては研究例が少なく、種子の保持に関する研究例(Ingram and Nadkarni 1993, Harmon 1989)は存在するものの、シダ植物の胞子について調べられた研究例は存在しない。種子と胞子は同じく植物の散布体である一方で、胞子は種子に比べてはるかに小さいため、蘚苔類の種の違いによる散布体の保持効果がより顕著にみられる可能性がある。したがって蘚苔類の葉の大きさなどの様々な要因によって胞子の保持量が変化する可能性がある。第4章では、岩上着生・樹上着生シダ植物の定着に影響を与える要因として示唆された、蘚苔類群落による胞子保持効果について検証を行った。

4.2 方法

野外において蘚苔類群落内に散布されたシダ植物の胞子の量を計測することは不可能であるため、本研究では室内での検証実験を行った。蘚苔類群落に一定量のシダ植物の胞子が含まれる懸濁液を散布し人工降雨にさらした。降雨後に群落内に保持されていた胞子の割合をもとに、蘚苔類群落の胞子保持効果を検証した。

4. 2. 1 実験用蘚苔類の採取と形態の記録

はじめに、検証実験に使用する蘚苔類の採取を行った。蘚苔類の採取は千葉県君津市（35°12'N, 140°2'E）および、三重県尾鷲市（35°12'N, 140°2'E）の2カ所で行った。群落高、葉の長さ、群落密度がそれぞれ異なる10種類の蘚苔類を、1種につき5サンプル採取した。崖に生育している蘚苔類の中から緊密な群落を構成している部分を選び、金属製のヘラを用いて崖から採取した。採取の際は群落構造が変化しないように気をつけた。採取した蘚苔類は1サンプルずつ密閉式のビニールに入れて乾燥しないようにした上で、クーラーボックスに入れて千葉大学園芸学部緑地生態学研究室に持ち帰った。

持ち帰った蘚苔類群落の群落高、葉の長さ、群落密度を計測した。群落高は、群落に太さ約1mmの針金を差し込みその深さを記録することで測定した。葉の長さは、拡大写真を使用して計測した。それぞれの種について、蘚苔類の葉を1mmの方眼紙上に乗せデジタルカメラで撮影した。撮影した画像をパーソナルコンピューター上に取り込み、1mmのピクセル数と葉のピクセル数から、葉の長さの実測値を算出した。群落高と葉の長さの計測は1種につき20回行い平均値を算出した。群落密度は群落1cm²当たりの乾燥重量から算出した。それぞれの蘚苔類群落を1cm×1cmの正方形に整形し、70℃に設定した乾燥機で24時間乾燥させた。電子天秤（METTLER TOLEDO, Tokyo, Japan）を使用して乾燥させた群落の重量を計測した。サンプルは1種につき5個用意し平均値を算出した。

4. 2. 2 蘚苔類マットの整形

検証実験用に蘚苔類群落の整形を行った。蘚苔類群落を5cm×5cmの正方形のマットになるように整形し、同じ大きさのセラミック板“BASEA, PN:AP01MN03UF”（TOTO LTD., Fukuoka, JAPAN）にナイロン製の糸（直径 = 0.1 mm）を使用して貼り付けた（図8）。整形の際には、蘚苔類のシュートの途中で切断しないように注意した。1種の蘚苔類につき5つのマットを作成し、

実験開始までは 4°C に保たれた冷蔵庫に入れて保管した。対照実験用として、蘚苔類を貼り付けていないセラミック板を用意した。また、第 3 章と第 4 章で調査した岩上着生シダ植物のミツデウラボシの生育基盤である砂岩そのものに孢子保持効果がどの程度あるかを明らかにするため、5cm×5cm に整形した砂岩ブロックを対照実験用として使用した。

4. 2. 3 シダ植物孢子の懸濁液作成

蘚苔類群落にシダ植物孢子を散布する際に、各マットに対して同数の孢子を散布することは困難であるため、濃度が一定の孢子懸濁液を作成した。懸濁液の作成にはヒカゲノカズラ属孢子試薬“Sporopollenin Lycopodium” (Polyscience, Inc.; Warrington, PA, USA) を使用した。蘚苔類の採取地にはヒカゲノカズラ属 *Lycopodium* のシダ植物は生育していなかったことから、採取した蘚苔類群落に野生のシダ植物孢子が付着していた場合でも、添加した孢子と区別することができる。孢子が懸濁液中で早急に沈殿してしまうのを防ぐため、グリセリンを加えて比重を調節した水 (1.08) を用意し、1ml あたりの孢子数が 500,000 個になるように調整して孢子を添加した。孢子の個数はトーマ血球計算盤 (Erma, Inc., Tokyo, JAPAN) を使用して推定した。実験中に孢子が発芽して個数が変化するのを防ぐため、作成した懸濁液は 90°C で 30 分間加熱し発芽能力をなくした。なお、加熱の際には孢子の形態が変化しないように注意した。

4. 2. 4 蘚苔類の孢子保持効果の計測

はじめに蘚苔類の孢子保持効果を測定するために図 9 に示す装置を作成した。装置は上部の漏斗部と下部のシリンダー部から構成されている。漏斗部の直径 6.5cm で高さ 7.0cm である。シリンダーの直径は 2.5cm で高さは 17.5cm、最大容量は 50ml である。漏斗部とシリンダー部はゴム栓によって結合されており、使用時はシリンダーの底を地面に固定した。

次に、整形した蘚苔類マット、セラミック板、泥岩ブロックを水に浸した後、水滴が落ちなくなるまで良く水を切った。その上に、孢子懸濁液を 1ml 滴下した。滴下場所はマットの対角線の中心と、対角線上の各頂点から 1cm の部分に各 200 μ l ずつ、計 5ヶ所に滴下した。次に、全ての蘚苔類マットおよびセラミック板と泥岩ブロックを漏斗部に垂直に立てかけた。垂直にした際に流出した懸濁液は漏斗を通してシリンダーに溜めて計測の対象とした。10 種の蘚苔類マットおよびセラミック板と泥岩ブロックを設置した後、水道水のシャワーを地

上 8m の高さから装置に向けて均一に散布した。散布はシリンダーに 10ml の水が溜まるまで行った。これらの散布は時間降雨量 20mm と同等である。次に、溜まった 10ml の液体を遠心分離用のチューブに移した後、1500rpm で 3 分間遠心分離させた。上澄みを 9ml 除去し、チューブに 1ml の液体を残した。残った 1ml の液体を再攪拌し、含まれている胞子の個数を、トーマ血球計算版を使用して計測した。計測は各蘚苔類の種類ごとに 20 回行い平均値を算出した。蘚苔類群落から流出した胞子数から、群落内に保持されている胞子の個数を推定した。

4. 2. 5 統計解析

はじめに、各蘚苔類群落の胞子保持率の値が正規分布に従うかを解析するために、Shapiro-Wilk 検定を行った。その結果、データの正規性が見られなかったため、本研究ではノンパラメトリックな分散分析法を使用して蘚苔類の種類ごとに胞子保持率に違いがみられるかを検証した。はじめに、Kruskal-Wallis 検定による分散分析を行い、蘚苔類の種間に胞子保持率の違いが有意にみられた場合、Steel-Dwass 検定によって多重比較を行った。

次に、蘚苔類の各種形態と平均胞子保持率の間の相関関係を求めた。蘚苔類の種ごとの平均群落高、平均葉長、平均乾燥重量と胞子保持率の間には曲線的相関関係が見られたため、蘚苔類の各計測値の常用対数値と、胞子保持率に対して直線近似を行った。胞子保持率に対しては正規性を確保するため逆正弦変換を行った値を使用し、相関係数を求めた。本研究では、すべての統計解析において、 $P < 0.05$ の時に有意であると判断した。解析は、統計解析ソフト R (Ver. 3.2.2) を使用した。

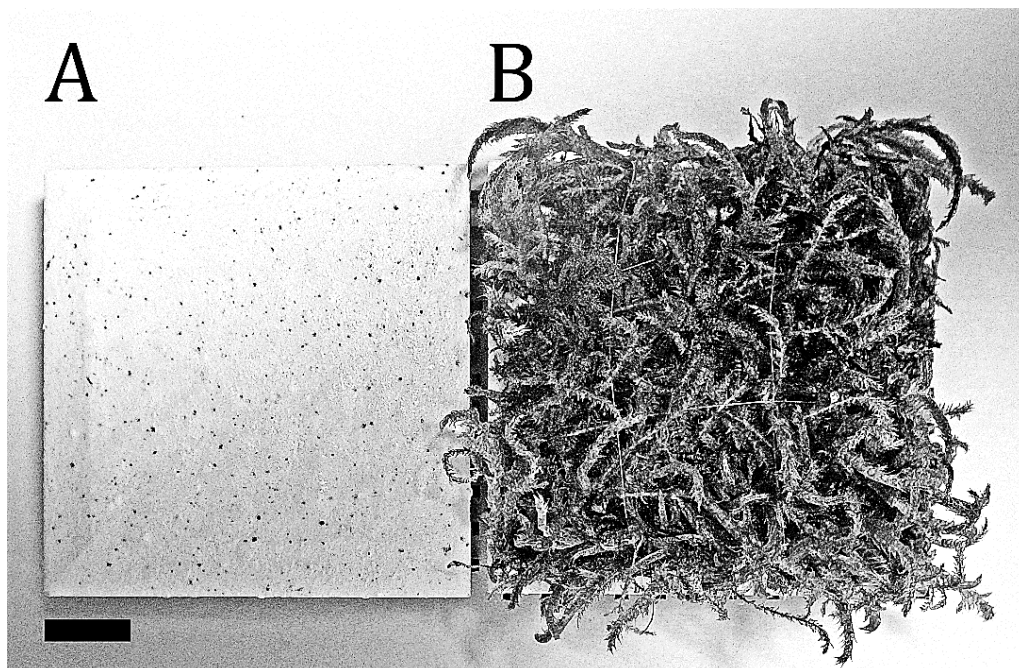


図 8. セラミック板 (A) に蘚苔類を張り付けた状態 (B) .
Mizuno et al. 2016 (in press) より引用.

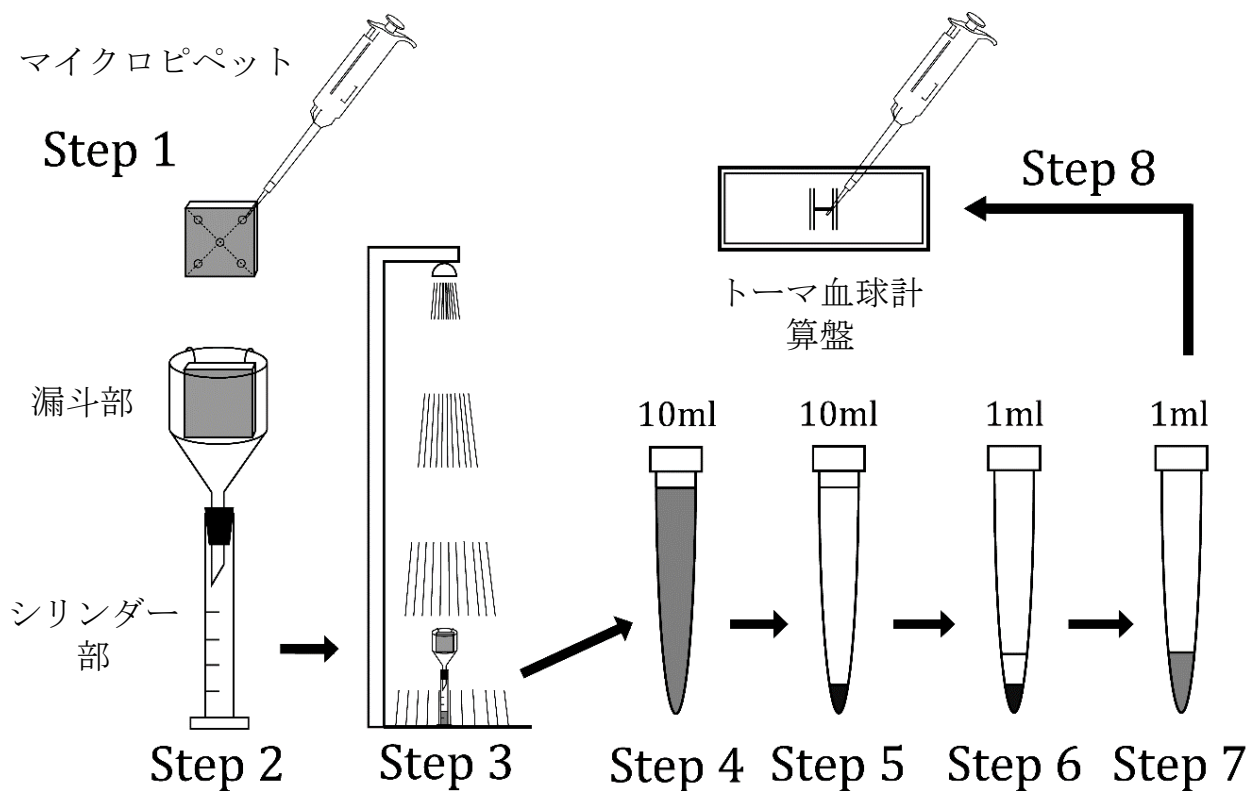


図9. 実験手法概略図. Step 1: 蘚苔類マットに孢子懸濁液を散布. Step 2: 蘚苔類を垂直の状態に装置に固定. Step 3: 地上高8mから装置に向かって水道水を散布. Step 4: シリンダーにたまった10mlの液体を遠沈管へ移動. Step 5: 遠心分離 (3分, 1500 rpm). Step 6: 9mlの上澄みを除去. Step 7: 沈殿した孢子を再攪拌. Step 8: 液体をマイクロピペットで採取し, トーマ血球計算盤を使用して孢子数を計測. Mizuno et al. 2016 (in press) を改変.

4. 3 結果 蘚苔類群落による孢子保持効果

検証実験の結果、蘚苔類マットの孢子保持率は $90.7 \pm 7.4\%$ で、対照実験のセラミック板および泥岩ブロック（セラミック板： $7.5 \pm 20.9\%$ ；泥岩ブロック： $39.7 \pm 20.6\%$ ）に比べて有意（ $P < 0.001$ ）に高かった（表 6, 7）。孢子保持率と蘚苔類の各種形態の違いを比較したところ、蘚苔類の孢子保持率と乾燥重量の間には正の相関関係（ $R^2 = 0.62, P < 0.05$ ）が見られたが、群落高（ $R^2 = 0.23, P > 0.05$ ）や葉長（ $R^2 = 0.18, P > 0.05$ ）とは相関関係が見られなかった（図 10）。

ヒメシノブゴケ *Thuidium cymbifolium* ($81.4 \pm 9.8\%$)、*Jungermannia granulata*（標準和名なし）($85.6 \pm 8.1\%$)、ヒメハイゴケ *Hypnum oldhamii* ($86.7 \pm 9.3\%$) の 3 種は他の 7 種に比べて孢子保持率が低かった（表 6）。これら 3 種類の蘚苔類は他の 7 種（ $92.2 \pm 6.9\%$ - $95.2 \pm 5.0\%$ ）に比べて群落 1cm^2 当たりの乾燥重量が低かった（ $13.9\text{-}14.8\text{ mg/cm}^2$ ）。

表6. 蘚苔類の種ごとの孢子保持効果と平均群落乾燥重量, 平均群落高, 平均葉長の関係. Mizuno et al. 2016 (in press) を改変.

種名	分類群	孢子保持率 (%)	乾燥重量 (mg/cm ²)	群落高 (mm)	葉長 (mm)
Control 1 (セラミック板)	—	7.5±20.9	—	—	—
Control 2 (泥岩ブロック)	—	39.7±20.6	—	—	—
ナガヒツジゴケ (<i>Bb</i>)	蘚類	92.2±6.9	50.4±9.8	10.9±3.0	2.0±0.4
クシノハゴケ (<i>Cc</i>)	蘚類	93.0±7.2	35.9±3.8	5.8±1.0	1.1±0.2
ヒロハツヤゴケ (<i>Ec</i>)	蘚類	94.2±4.9	28.7±2.8	9.7±1.0	1.6±0.2
ヒメハイゴケ (<i>Ho</i>)	蘚類	86.7±9.3	13.9±6.0	6.2±1.0	1.3±0.1
<i>Jungermannia granulata</i> (<i>Jg</i>)	苔類	85.6±8.1	14.8±4.5	3.7±0.9	1.2±0.2
ツクシツボミゴケ (<i>Jt</i>)	苔類	92.3±7.2	82.2±15.4	9.2±1.2	1.2±0.2
コスギバゴケ (<i>Km</i>)	苔類	93.6±6.0	39.7±7.2	13.2±1.2	0.2±0.0
アラハシラガゴケ (<i>Lb</i>)	蘚類	92.5±7.7	56.3±20.2	12.3±1.4	4.3±1.3
コツボゴケ (<i>Pa</i>)	蘚類	95.2±5.0	51.7±11.1	14.7±2.0	2.4±0.3
ヒメシノブゴケ (<i>Tc</i>)	蘚類	81.4±9.8	14.8±3.0	10.8±2.6	0.2±0.0

表 7. 各蘚苔類群落および対照実験（セラミック板・泥岩ブロック）の孢子保持率に対して行ったSteel-Dwass法による分散分析によって得られたP値一覧。太字は $P < 0.05$ を示す。Mizuno et al. 2016 (in press) を改変。

種名	CP	MS	Bb	Cc	Ec	Ho	Jg	Jt	Km	Lb	Pa	Tc
Ceramic Plates	1											
Mudstone Blocks	< 0.001	1										
ナガヒツジゴケ (Bb)	< 0.001	< 0.001	1									
クシノハゴケ (Cc)	< 0.001	< 0.001	0.9974	1								
ヒロハツヤゴケ (Ec)	< 0.001	< 0.001	0.9000	1	1							
ヒメハイゴケ (Ho)	< 0.001	< 0.001	< 0.001	< 0.001	< 0.001	1						
<i>Jungermannia granulata</i> (Jg)	< 0.001	< 0.001	< 0.001	< 0.001	< 0.001	0.9764	1					
ツクシツボミゴケ (Jt)	< 0.001	< 0.001	1	0.9984	0.9259	< 0.001	< 0.001	1				
コスギバゴケ (Km)	< 0.001	< 0.001	0.9819	1	1	< 0.001	< 0.001	0.9909	1			
アラハシラガゴケ (Lb)	< 0.001	< 0.001	1	1	0.9997	< 0.001	< 0.001	1	1	1		
コツボゴケ (Pa)	< 0.001	< 0.001	0.0751	0.5942	0.7334	< 0.001	< 0.001	0.0745	0.7662	0.4208	1	
ヒメシノブゴケ (Tc)	< 0.001	< 0.001	< 0.001	< 0.001	< 0.001	0.0034	0.0455	< 0.001	< 0.001	< 0.001	< 0.001	1

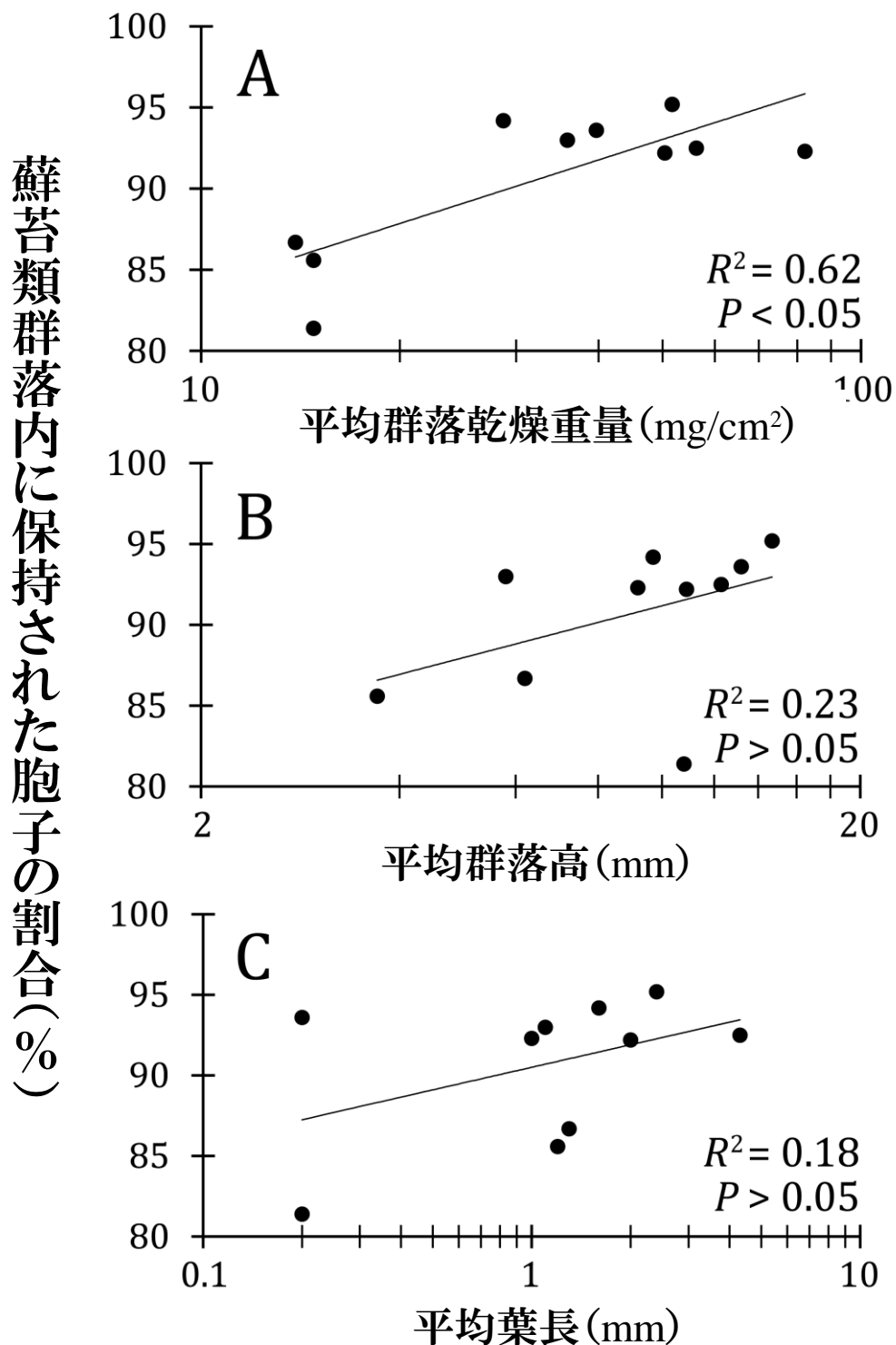


図10. 蘚苔類のA：平均群落乾燥重量，B：平均群落高，C：平均葉長と胞子保持効果の関係。 Mizuno et al. 2016 (in press) を改変。

4. 4 考察 蘚苔類群落の形態と孢子保持効果の違い

本章の結果から、露出した地表面に比べて蘚苔類群落では種に関わらず極めて多くの孢子が保持されることが明らかになった。したがって、岩上着生・樹上着生シダ植物の生育環境である切り立った崖や樹幹上では、蘚苔類群落による孢子保持がこれらのシダ植物の定着を促進している可能性がある。3章までで岩上着生・樹上着生シダ植物の前葉体は蘚苔類群落内で生育することが示されているが、これらの現象は蘚苔類群落が存在することで、シダ植物の孢子が崖や樹幹などの切り立った環境にとどまりやすい環境が作り出されるため、定着がしやすくなっている可能性は十分にあるだろう。

本研究に用いた蘚苔類の孢子保持率は平均 $90.7 \pm 7.4\%$ と高い値を示していた。しかしながら、ヒメシノブゴケ、*J. granulata*、ヒメハイゴケの3種は他の7種に比べて有意に低い孢子保持率を示した。これらの孢子保持率の違いは、蘚苔類の種による群落の物理的構造の違いが影響している可能性がある。特に、蘚苔類の孢子保持率は蘚苔類群落の乾燥重量との間に相関がみられたが、葉の大きさや群落高とは相関が見られなかった。単位面積当たりの乾燥重量が大きいことは、蘚苔類の植物体が密集して群落形成していることを意味する。実験に使用した蘚苔類では、全ての種で細胞一層によって構成されていたことから、単位面積当たりの乾燥重量が大きい種では、葉が密集した群落であることを示しており、孢子を保持するための表面積が多いことを意味する。したがって、乾燥重量が大きい種ほど単位面積あたりにたくさんの孢子を保持できるようになるため、シダ植物の孢子保持に効果的にはたらいたと考えられる。

以上の結果から、蘚苔類群落は高い孢子保持効果を持ち、シダ植物の孢子が崖や樹幹などの切り立った環境にとどまりやすい環境をつくるはたらきがあることが明らかになった。しかし、10種の蘚苔類群落での孢子保持率の比較した結果、10%程度の違いしか見られなかった。これは、1種の降雨強度でしか実験を行わなかったため、孢子保持効果の違いがあまり見られなかったことが原因である可能性がある。多様な降雨強度で実験を行うことで、蘚苔類の群落形態の違いによる孢子保持効果の違いがより明確に示される可能性がある。

第5章 蘚苔類群落の種の違いと胞子体形成の関係

要旨

前葉体が苔類群落に多く、幼胞子体が蘚類群落に多い要因を明らかにするため、ノキシノブの前葉体とそれらの周囲に生育する蘚苔類群落を継続的に観察した。苔類が生育している場所に比べて蘚類のみが生育している場所では、胞子体の形成率が高かった。前葉体の受精に適した環境を作り出す降雨は、群落高が高い蘚類が存在する場所ほど多く保持されるため、蘚類群落が受精に好適な環境を作り出していると考えられた。しかし、小型苔類と蘚類が混在する場所では蘚類だけが群落形成している場所に比べて、胞子体の形成率が低かったことから、小型苔類の存在が受精を阻害するはたらきを持つ可能性が示唆された。

5.1 はじめに

第2章では着生シダ植物の定着には蘚苔類群落の存在が重要であること、第3章では蘚苔類が着生シダ植物の定着に与える影響は蘚苔類の種や群落の形態によって異なることを明らかにした。これらの結果で特徴的なのは、前葉体は小型苔類の群落で多く生育しているのに対して、幼胞子体は群落高が高い蘚類群落内で多く生育していることである。このことは、苔類群落に比べて群落高が高い蘚類群落が胞子体の生育にとって重要な役割を果たしている可能性があることを示している。着生シダ植物が定着して胞子体を形成して新たな胞子を散布させ生活環を完結させるためには、前葉体の定着場所に蘚類群落が存在する必要があるのかもしれない。しかし、これまでの結果では、蘚類群落の存在によって受精にしやすい環境が作り出されているのか、蘚類・苔類の違いが胞子体形成以降の枯死率に影響することで生育量に違いがみられるようになるのかといった、シダ植物の生活環の中のどのステージで蘚類群落が最もクリティカルに作用するかについては明らかになっていない。

そこで本章では樹上着生シダ植物のノキシノブを対象にして、前葉体が胞子体を形成するまでの期間を継続的に観察することで、胞子体を形成できた個体とできなかった個体の生育環境にどのような違いが見られるかを考察した。着生シダ植物が定着して胞子体を形成するためには受精が完了する必要がある、精子が造卵器まで遊走するためには水の存在が必要不可欠である。蘚苔類群落の保水効果の違いが前葉体での受精に影響を及ぼしている可能性がある。本章では、前葉体期に周囲に生育していた蘚苔類の分類群と胞子体形成の可否に着

目した。前葉体の周囲に生育していた蘚苔類の分類群を記録し、蘚苔類の分類群ごとに着生シダ植物の孢子体の形成率を比較することで、蘚苔類群落の種類によって孢子体形成にどのような違いが見られるかを明らかにした。

5. 2 調査地と方法

調査は千葉県市川市に位置する里見公園で行った。公園内に植栽されているソメイヨシノを対象とし、ソメイヨシノの樹幹表面に生育している樹上着生シダ植物であるノキシノブを調査した。はじめに、ノキシノブが高頻度で生育しているソメイヨシノの樹幹表面を観察し、前葉体を探した。次に、生育していた前葉体の直下に長さ約 2cm の個体識別用のピンを打ち込み、同一の前葉体を継続的に観察できるようにした。個体識別用のピンは、上部と下部を 2 色で色分けし、色の違いをもとに個体識別を行った。各色に対して 1 から 9 の番号を割りふり、色と番号が一致するようにした。各色と番号の対応は、白：1，黒：2，赤：3，青：4，黄：5，緑：6，橙：7，桃：8，紫：9，着色なしが 0 である。ピンの上部を十の位，下部を一の位として読み取ることで、0 から 99 まで識別できるようにした。調査ではソメイヨシノの樹幹に生育していた計 94 個の前葉体を調査対象とした。

識別した前葉体と、前葉体を中心とした 1cm×1cm の正方形の範囲を含むようにして、前葉体と周囲のコケ植物群落を接写型デジタルカメラ（WG-3 GPS, PENTAX）で撮影した（図 11A）。撮影した画像をもとに、調査開始時に生育していた前葉体の周囲 1cm×1cm の範囲内に生育していた蘚苔類の分類群を記録した。なお、樹幹上に生育していた肉眼で同定可能な蘚類はサヤゴケとコモチイトゴケの 2 種で、苔類はウロコゴケ目の小型苔類が生育していたが野外での同定は困難であったため、苔類として記録した。

調査は、蘚苔類および前葉体が吸水し最も観察しやすい雨天時もしくは雨天の翌日に行った。第 1 回目の調査は 2014 年 6 月 28 日に行った。以後、同一の前葉体を定期的に撮影し、孢子体の形成がいつ起きたか、コケ植物の群落の種組成や覆っている面積がどのように変化したか記録した。調査は約 7 ヶ月間にわたって継続して行った。調査日は、8 月 10 日、9 月 7 日、10 月 6 日、11 月 21 日、2015 年 1 月 16 日、2 月 18 日である。

5. 3 結果 蘚苔類の種類と孢子体形成率・前葉体枯死率の違い

調査開始時に生育していた前葉体のうち、前葉体の周囲 1cm 四方の範囲に小

型苔類が生育していたのは 19 個体であった。周囲にサヤゴケが生育していたのは 66 個体，コモチイトゴケが生育していたのは 67 個体であった。前葉体の生長過程をみると全体の傾向として 8 月から 10 月にかけて孢子体を形成（図 11B）する個体が増加した（図 12A）。10 月から 11 月にかけて孢子体の形成率は減少した（図 12A）。前葉体の周囲を継続的に観察した結果，孢子体の形成に伴ってコケ植物の群落の種組成が変化する現象は見られなかった。

蘚類のサヤゴケや生育している場所では 48.4%の前葉体が，コモチイトゴケが生育している場所では 43.2%の前葉体が孢子体を形成したのに対して，前葉体の周囲に小型苔類が生育していた場所では，周りに生育する蘚類の種類にかかわらず孢子体の形成率が 21.1%と低かった（図 12A）。蘚苔類の種類ごとに前葉体の枯死率を比較すると，前葉体の周囲に蘚類のサヤゴケが生育している場所では 22.7%，コモチイトゴケが生育している場所では 29.8%と高かったが，周囲に小型苔類が生育していた場所では 15.8%と，蘚類 2 種に比べて低かった（図 12B）。

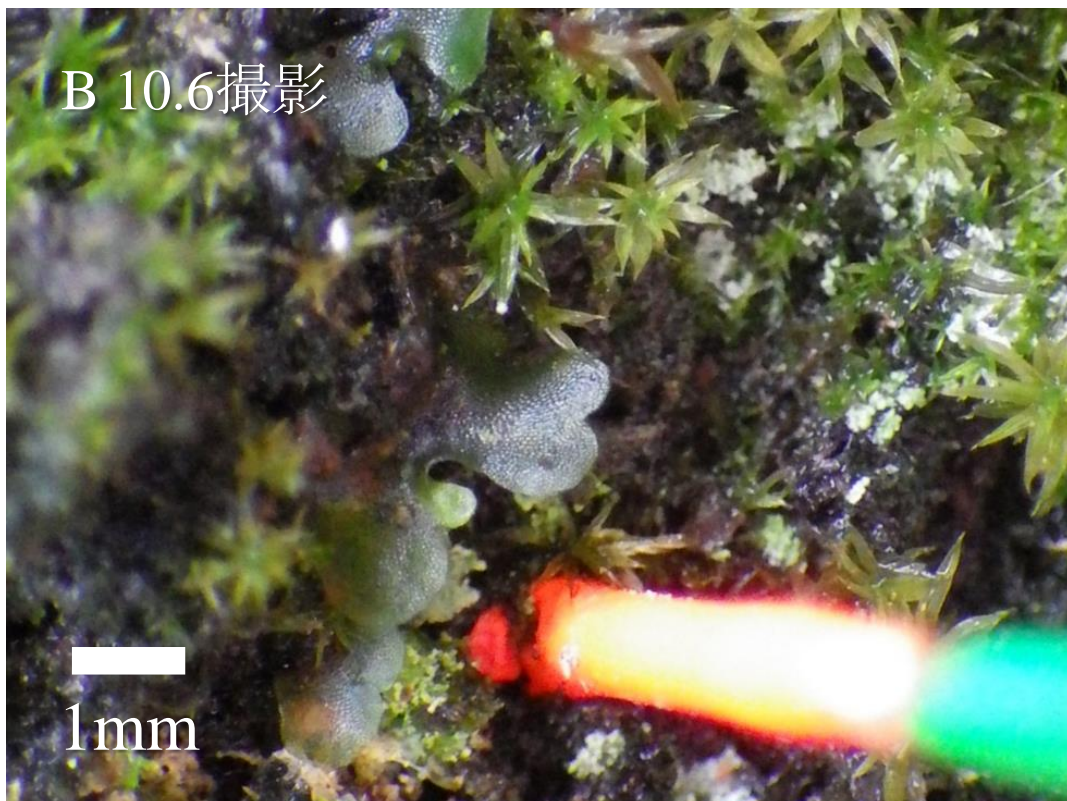
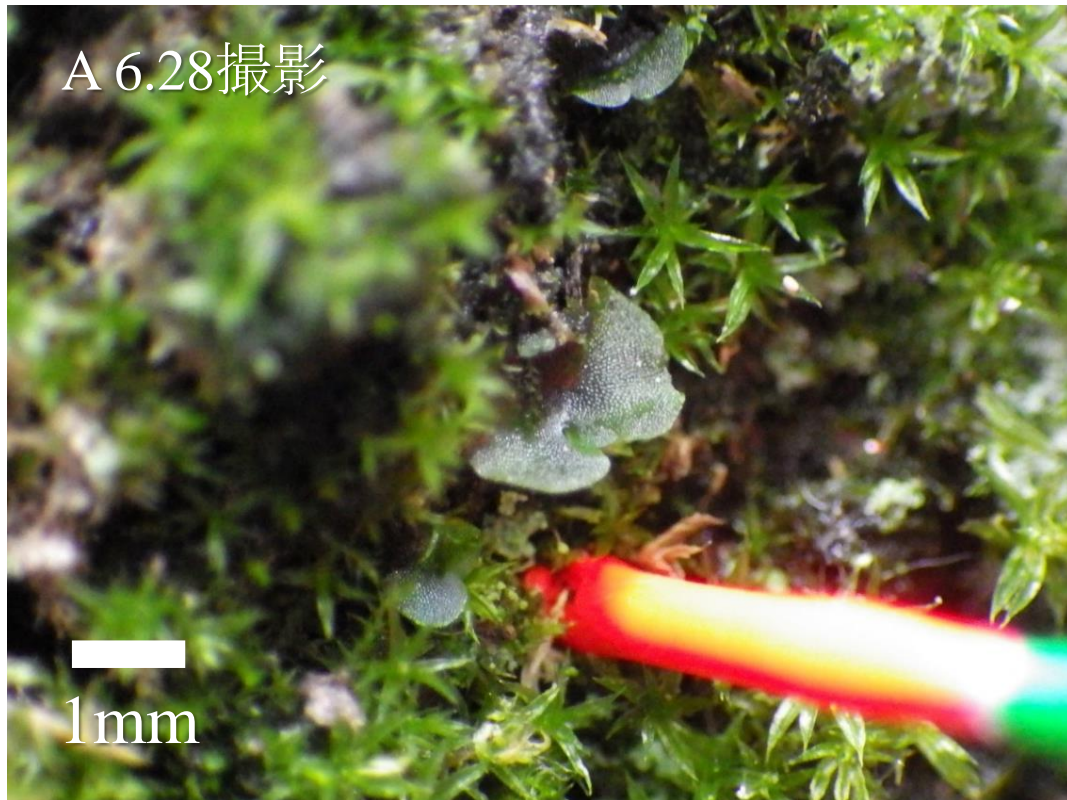


図11. サヤゴケ群落内に生育する前葉体. A: 調査開始時, B: 胞子体形成時.

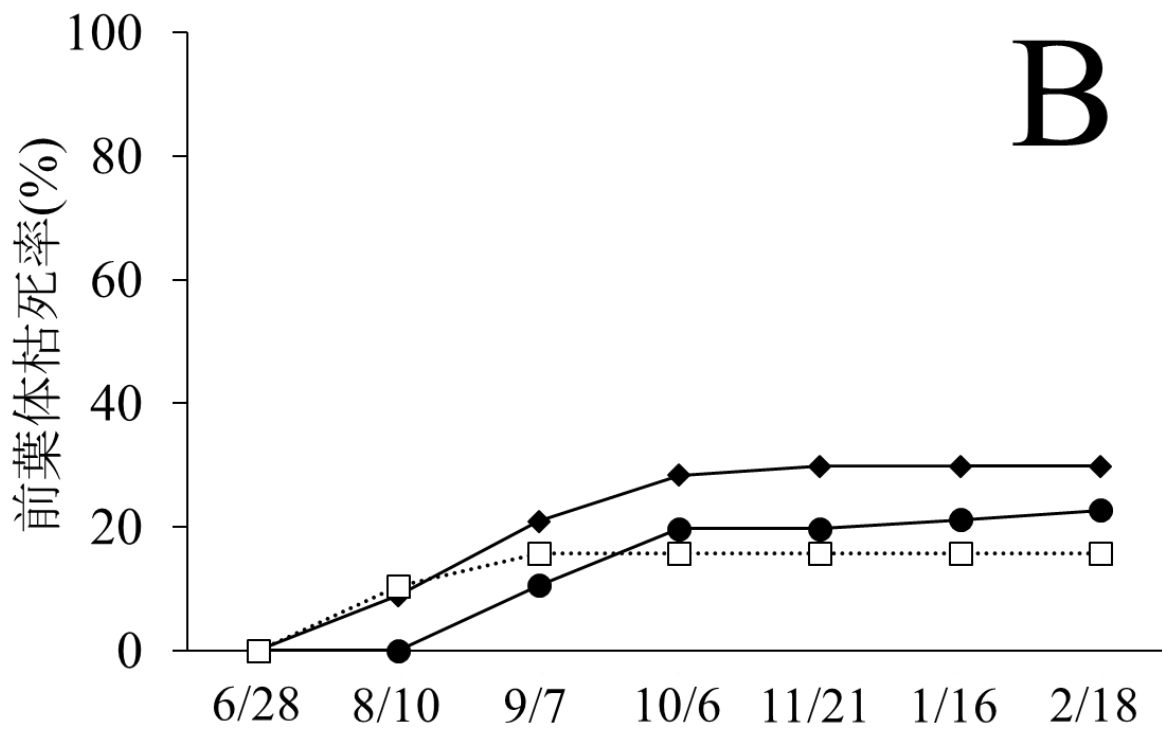
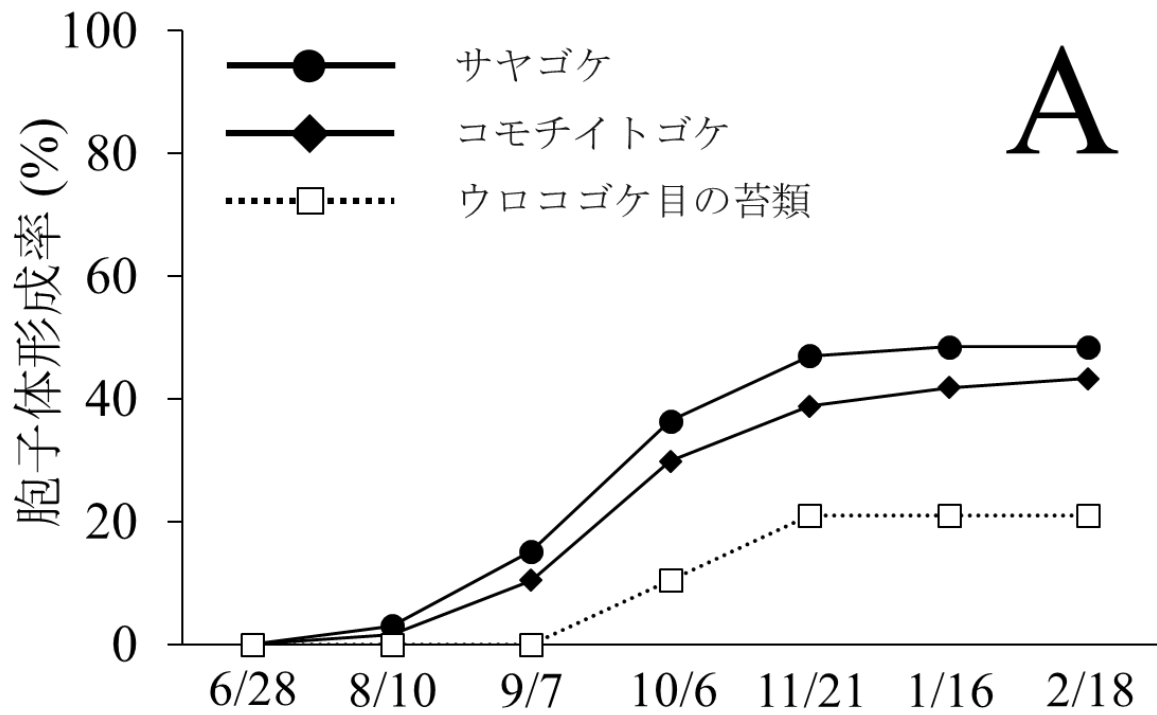


図12. 調査開始時に生育していた蘚苔類の種類と A: 胞子体形成率, および B: 前葉体の枯死率の関係.

5. 4 考察 蘚類群落で胞子体形成がしやすい要因

8月から10月の期間に胞子体の形成率が上昇したことから、前葉体の多くはこの期間に受精を完了させ胞子体形成を行っていると考えられる。樹幹表面に生育する樹上着生シダ植物の前葉体は、夏期から秋期に乾燥しやすい樹幹表面に生育しているため、水分を確保するためには降雨によって生じる樹幹流が重要である。空中湿度が高い環境では樹幹表面に付着した水滴から受精に必要な水分を確保できるが、乾燥しやすい都市域の緑地に生育する樹上着生シダ植物の場合、空中湿度による水分供給は難しい。したがって、降雨によって生じた樹幹流によって受精に必要な水分を確保している可能性が高い。しかしながら、多くの場合降雨による水分は枝や葉に付着するため樹冠部分にとどまってしまう。前葉体が樹幹表面で受精を完了させるためには、樹幹流を発生できるだけの強い降雨が重要であると考えられる。胞子体の形成率が高くなった期間中には、台風や夕立による強雨が高頻度で発生していたことから、これらの強雨が前葉体での受精を促進させていた可能性がある。

しかし、前葉体が樹幹流を利用して受精を行う場合、樹幹上部から下部への速い水流では、造精器から放出された精子が確実に造卵器に向かって泳ぐことが困難である。ところが、樹幹表面上に蘚苔類が存在する場合、樹幹流を群落内に一時的に保水することができるようになるため、樹幹流の流速を緩和することができる。特に、群落高が高い蘚類群落では苔類群落に比べて多くの水分を保持できるため、受精に好適な水たまりを作り出すことができる。蘚苔類群落のまとまりの中に生育する複数の前葉体が水分を利用して受精を行い、胞子体を形成することが可能になっていると考えられる。また、群落内に保持された水分は前葉体での受精だけでなく、それに引き続く胞子体の生育に適した環境も作り出している可能性がある。生長した胞子体は根茎が発達しており根から水分を吸収するため、高い保水効果を有する蘚苔類が存在しなくても生育が可能である。しかし、受精が完了し胞子体が形成された直後は、根茎は貧弱で短いため、初期生長に必要な水分環境が定着場所に存在する必要がある。蘚苔類群落に保水された樹幹流は、定着初期の貧弱な胞子体が生長するためにも重要な役割を果たしているといえる。したがって、群落高がある蘚類群落は前葉体の受精だけでなく、それに引き続く胞子体の生育にも適しており、結果として蘚類群落内に胞子体が多く見られるようになっていると考えられる。

小型苔類の群落が受精に適していない要因として、第3章では小型苔類の生育環境は蘚類群落に比べて乾燥しやすい環境であることや、小型苔類は群落高

が低く保水効果が小さいことを示した。しかし、本章では、蘚類群落と小型苔類が混在している場所に前葉体が生育している場合を含めて、苔類群落の存在が孢子体の形成率を低下させる傾向が見られた。このことは、小型苔類の存在そのものが孢子体形成を阻害している可能性があることを示す。その一例として、アレロパシーの効果があげられる。蘚苔類にはそこに定着する植物の生長に影響を与えるアレロパシーの効果知られている。アレロパシーによる生長阻害は、生長した個体よりも生育初期段階の個体ほど大きく作用する (Soudzilovskaia et al. 2010)。また、蘚苔類の種類によってもアレロパシーの影響は異なる (Michel et al. 2011)。特に苔類に関しては、テルペノイドをはじめとした様々な化学物質を合成することが知られており (Asakawa 2007)、小型苔類によるアレロパシーの影響によってシダ植物の定着が阻害あるいは促進されている可能性がある。前葉体は小型苔類の群落上に多く生育していることから、アレロパシー効果は前葉体の形成には大きな影響を与えないと予想されるが、孢子体の形成率が低いことから受精段階に化学物質が作用している可能性が考えられる。

シダ植物の精子は、造卵器から放出される **Antheridiogen** と呼ばれるホルモンに誘引される。これらはリンゴ酸やリンゴ酸塩が主な成分で、精子を誘引するはたらきがある (Raghavan 1989)。ウロコゴケ目の苔類から放出されるアレロパシー物質が、シダ植物の精子の誘引物質の作用を妨げる可能性もある。本章では、苔類群落の存在が樹上着生シダ植物の孢子体形成を阻害することを示したが、これらの樹上着生シダ植物の定着メカニズムを詳細に解明するためには、生態学的な要因だけでなく化学的な要因を含めた更なる調査が必要である。これらは今後の課題としたい。

第6章 総合考察

6.1 岩上着生・樹上着生シダ植物の定着における蘚苔類群落の役割

着生シダ植物の定着環境調査の結果からは、岩上着生・樹上着生に関わらず前葉体や幼胞子体の生育環境には、極めて高い割合で蘚苔類が生育していることが明らかとなった。このことは、着生シダ植物の定着する環境は蘚苔類にとっても好適であり両者が同一のハビタットを共有していることを示す。

着生シダ植物の定着初期段階である前葉体は、数層の細胞からなり表面から水分の吸収を行うなど、生理的機構が蘚苔類に類似している。したがって、岩上や樹幹上では、着生シダ植物の前葉体と蘚苔類にとっての生育適所が極めて類似しており、必然的に、前葉体と蘚苔類が同一のハビタットを共有することになる。前葉体と蘚苔類の間に競争関係が生じているならば、蘚苔類群落内に埋もれるようにして生育する前葉体は競争の影響を受けるため、蘚苔類群落内での生育は困難であると予想される。しかし、本研究の結果からは、蘚苔類の群落形態によって違いは見られたが蘚苔類群落内で前葉体や胞子体が確認できた。一方で、蘚苔類群落が存在しない裸地では前葉体や幼胞子体の生育割合は極めて低かった。これらのことから、蘚苔類群落が生育できる環境が着生シダ植物の定着には重要であるといえる。

しかし、蘚苔類の群落形態ごとに前葉体や幼胞子体の生育割合をみると、胞子体は群落高が5mm以上ある蘚類群落に多く生育していたのに対し、岩や樹幹圧着して生育するウロコゴケ目の苔類群落上では、幼胞子体はほとんど生育していなかった。このことから、着生シダ植物の胞子が散布され、前葉体を形成し、受精を完了させて胞子体を形成させるためには、蘚類などの群落高がある群落の存在が重要であるといえる。

これまでの研究事例では、蘚苔類群落がそこに定着する植物にどのような影響を与えるかといった研究は、種子植物の定着に関して研究されてきた例（矢頭 1963; Nakamura 1992; Katsumata 2008 など）がほとんどで、シダ植物と蘚苔類の関係に着目した研究はほとんど存在しなかった。これまでの概念では、前葉体は貧弱かつ短命であり蘚苔類群落との競争に弱い（Peck et al. 1990）とされてきたため、蘚苔類群落との共存はもちろん、蘚苔類群落による定着促進に関してはほとんど研究されてこなかった。ようやく近年になって、着生シダ植物の前葉体は寿命が長く、強い乾燥耐性を持つこと（Watkins et al. 2007a; 2007b）や、前葉体の定着環境は攪乱が生じにくい場所であり蘚苔類が生育する場所で

あること (Watkins et al. 2007a) などが明らかになってきた。しかし、前葉体の周囲に生育している蘚苔類群落に着生シダ植物の定着に対してどのような影響を与えているかといった、蘚苔類群落の機能的な面からの研究はされてこなかった。本研究は、蘚苔類群落の種や形態の違いと着生シダ植物の定着の関係を明らかにしたはじめての研究事例である。特に、蘚苔類群落の形態の違いによって着生シダ植物の定着の可否が決定付けられていることが明らかとなり、崖や樹幹上における着生植物群の生育相互作用を解明する上で重要な知見を得ることができた。

しかし、なぜ群落高が高い蘚苔類の存在によって孢子体の形成率が高くなるかについては、現段階では一仮説が検証されただけであり、更なる調査が必要である。本研究では、蘚苔類群落に着生シダ植物の定着に影響を及ぼす要因として、蘚苔類群落による保水効果が受精に及ぼす影響、蘚苔類群落によるシダ植物の孢子保持の影響、蘚類群落内が放出する化学物質による受精阻害の影響など、調査結果に基づいていくつかの仮説を立てた。その結果、蘚苔類にはシダ植物の孢子を保持する作用があること、蘚類群落の存在が孢子体形成に重要であることなどを明らかにした。しかし、本研究の結果だけでは確実にこれらの要因によって、着生シダ植物の定着が促進されているとは断定できない。着生シダ植物の定着プロセスを解明するためには、孢子発芽や、前葉体の生存・受精、孢子体形成など、複数の生育ステージにおいて蘚苔類群落が果たす役割を詳細に検証していく必要がある。

本論文では、着生シダ植物の定着プロセスを解明するための基礎的な研究として、シダ植物の定着の初期ステージである前葉体及びそれに引き続く幼孢子体の生育環境に着目した。岩上着生シダ植物と樹上着生シダ植物のそれぞれについて同様の調査を行ったが、両者において類似した結果が得られたことは、岩上と樹上の生育場所の違いに関わらず、蘚苔類が前葉体や幼孢子体の定着に与える影響が同様であることを示している。これは、岩上、樹上ともに切り立った、水分の利用が困難な環境であることや、前葉体や幼孢子体の生育ステージでは両者の生育様式が類似しているためであると考えられる。

しかし、岩上着生と樹上着生のシダ植物では、個体が生長した際に、根茎の発達に違いが生じてくる場合がある。本研究の調査対象とした岩上着生シダ植物のミツデウラボシは、生長すると砂岩の表面を広範囲にわたって根茎を張り巡らせるのに対し、樹上着生シダ植物のノキシノブの根茎が広がる範囲はミツデウラボシに比べてはるかに狭い。生長した孢子体の根茎の広がりの違いが次

世代の初期定着に影響を及ぼすことも考えられる。例えば、根茎の広がりは一ラスをつけた葉を展開できる範囲に影響を与え、同一個体由来の胞子が散布される範囲に影響を及ぼすだろう。このことは、同一斜面内での前葉体の分布や、斜面に定着した前葉体の遺伝的多様性に影響を与える可能性があることを示している。また、根茎が生育基盤上を張りめぐることによって地表面に凹凸が生じる。岩上、樹上ともに生育基盤は垂直に近い切り立った環境であるため、シダ植物の根茎の存在によってそこに腐植などが堆積し、蘚苔類を含めた植物が定着しやすい環境が作り出されている可能性も考えられる。岩上着生シダ植物のミツデウラボシの生育環境は乾燥した砂岩や泥岩の斜面であることが多く、樹上着生シダ植物のノキシノブの定着環境よりも定着基盤がもろく崩れやすい。根茎が地表面を覆うことで斜面が崩壊しにくくなり、シダ植物や蘚苔類の定着に対して安定した基盤が形成されている可能性もある。

また、ミツデウラボシとノキシノブで乾燥した葉の状態を観察すると、ミツデウラボシに比べてノキシノブの方がより葉が萎縮していることが多い。これは、胞子体の可変水性の違いが影響していると考えられる。根茎が横走するミツデウラボシなどの岩上着生シダ植物では、乾燥した環境の中でも限られた水分を広範囲から集めることができる。一方で、根茎の範囲が狭いノキシノブなどの樹上着生シダ植物では、定着した場所の水分環境に依存しなければならないため、乾燥時の耐性が岩上着生シダ植物に比べて高くなっていると考えられる。このように、生育環境の違いによって生じる胞子体の可変水性や耐乾燥性の違いは、定着時における蘚苔類群落の重要性の大きさに影響を及ぼす可能性もあるだろう。本研究の調査では岩上と樹上における着生シダ植物の定着初期個体の生育割合と蘚苔類の被度を記録し、蘚苔類が着生シダ植物の定着に与える影響を考察した。しかし、着生シダ植物がどのようにして乾燥した環境に適応し生育しているかを解明するためには、前葉体や幼胞子体の定着環境の調査に加えて、それに引き続く生長した胞子体の生育環境・生活様式の違いや、胞子の散布範囲など、シダ植物の生活環全体を調査していく必要があるだろう。蘚苔類群落の動態を含め、着生シダ植物が定着した環境が胞子体を形成した後にはどのように変化していくか調査することは今後の課題である。

また、着生シダ植物の定着と蘚苔類の関係については、生態学的な視点だけでなく化学物質の影響など様々な視点から調査する必要があるだろう。例えば、第5章の後半で述べた、蘚苔類群落によるアレロパシーの影響については、更なる詳細な調査が必要だろう。蘚苔類のアレロパシーについては、種子植物

との関係について研究が進んでいる一方でシダ植物との関係については明らかになっていない部分が極めて多い。その一方、シダ植物の胞子が発芽してから胞子体を形成するまでの間には、前葉体の形成や受精といった光環境や化学物質などが関与した複雑なプロセスがある。例えば、胞子体の生育割合が低かった小型苔類を含む群落では、前葉体の受精に際して精子誘引ホルモンが分泌されている期間に蘚苔類のアレロパシー物質が放出された結果、受精が妨げられている可能性もあるだろう。前葉体から放出された精子誘引ホルモンが引き金となって、アレロパシー物質が放出されている可能性もある。これらの化学物質による着生シダ植物と蘚苔類の生理的な現象については未知であり、今後の重要な研究課題である。着生シダ植物の定着プロセスを詳細に明らかにするためには、本研究で明らかになった基礎的な生態学的知見をもとにして、化学物質による影響などの生理学的視点や、物理学的に定着しやすい構造を明らかにするなど、多方面からのアプローチが必須である。また、今後着生シダ植物と蘚苔類の生育の関係を明らかにしていく中で、シダ植物以外の着生植物の生態についても新たな知見を得ることができよう。特に、着生植物は森林の植物多様性の向上に極めて大きく貢献している（服部 2014）上、これらの植物群にはラン科植物などの絶滅が危惧される植物も数多く含まれている。着生植物は種子植物の中でも極めて微細な種子で繁殖するため、微細な胞子によって繁殖を行うシダ植物に定着プロセスが類似している可能性がある。しかし、着生種子植物に関してもシダ植物と同様に蘚苔類群落による定着促進の影響などはほとんど明らかになっていない。本研究を発展させ、更なる研究を行うことで、ラン科植物など絶滅が危惧される様々な岩上着生・樹上着生植物の定着環境の解明に新たな知見をもたらすことができよう。

引用文献

- Asakawa Y 2007. Biologically active compounds from bryophytes. *Pure applied chemistry* 79: 557-580.
- Braun-Blanquet J 1964. *Pflanzensoziologie*, Dritte Auflage. Springer, Wien.
- Cross JR 1981. The establishment of *Rhododendron ponticum* in Killarney oakwoods, S. W. Ireland. *Journal of Ecology* 69: 807-824.
- Dassler CL, Farrar DR 2001. Significance of gametophyte form in long-distance colonization by tropical, epiphytic ferns. *Brittonia* 53: 352-369.
- Harmon ME 1989 Effect of bark fragmentation on plant succession on conifer logs in the *Picea-Tsuga* forests of Olympic National Park, Washington. *The American Midland Naturalist*, 121: 112-124.
- Harmon ME, Franklin JF 1989. Tree seedlings on logs in *Picea-Tsuga* forests of Oregon and Washington. *Ecology* 70: 48-59.
- 服部保 2014. 照葉樹林, 神戸群落生態研究会, 兵庫.
- Hietz P 2010. Fern adaptations to xeric environments. In Mehlreter K, Walker RL, Sharpe MJ (eds) *Fern ecology*. Cambridge University Press, Cambridge, pp 140-176.
- Iijima H, Shibuya M, Saito H, Takahashi K 2006. The water relations of *Pecea jezoensis* seedlings on fallen logs. *Canadian Journal of Forest Research* 36: 664-670.
- Iijima H, Shibuya M, Saito H 2007. Effects of surface and light conditions of fallen logs on the emergence and survival of coniferous seedlings and saplings. *Journal of Forest Research* 12:262-269.
- Ingram SW, Nadkarni NM 1993. Composition and distribution of epiphytic organic matter in a neotropical cloud forest, Costa Rica. *Biotropica* 25: 370-378.
- 井上太樹・飯島勇人 2013. 倒木上での樹木の更新における蘚苔類群集の影響, *日本生態学会誌* 63: 341-348.
- 岩月善之助. 2001. 日本の野生植物 コケ. 平凡社, 東京.
- 岩槻邦男. 1992. 日本の野生植物 シダ. 平凡社, 東京.
- Katsumata N, Okitsu S, Minami Y 2008. Influence of feather mossmat on the occurrence and growth of *Abies veitchii* seedlings in subalpine forest, Mt. Fuji, Japan. *Lindbergia* 33: 50-57.

- 気象庁 (2015.10 参照) <http://www.data.jma.go.jp/obd/stats/etrn/index.php>
- 倉田悟・中池俊之 1979. 日本のシダ植物図鑑 1, 東京大学出版会, 東京.
- 倉田悟・中池俊之 1981. 日本のシダ植物図鑑 2, 東京大学出版会, 東京.
- 倉田悟・中池俊之 1983. 日本のシダ植物図鑑 3, 東京大学出版会, 東京.
- 倉田悟・中池俊之 1985. 日本のシダ植物図鑑 4, 東京大学出版会, 東京.
- 倉田悟・中池俊之 1987. 日本のシダ植物図鑑 5, 東京大学出版会, 東京.
- 倉田悟・中池俊之 1990. 日本のシダ植物図鑑 6, 東京大学出版会, 東京.
- 倉田悟・中池俊之 1994. 日本のシダ植物図鑑 7, 東京大学出版会, 東京.
- 倉田悟・中池俊之 1997. 日本のシダ植物図鑑 8, 東京大学出版会, 東京.
- Mazimpaka V, Medina NG, Lo Giudice R, Garilleti R, Lara F 2010. Tree age-dependent changes among epiphytic bryophyte communities in Mediterranean environments. A case study from Sicily (Italy). *Plant biosystems* 144: 241-249.
- Michel P, Burritt DJ, Lee WG 2011. Bryophytes display allelopathic interactions with tree species in native forest ecosystems. *Oikos* 120: 1272-1280.
- 水野大樹・竹崎大悟・沖津進・百原新. 2012a. ミツデウラボシの幼胞子体の定着における蘚苔類群落の役割. *植生学会誌* 29: 105-109.
- 水野大樹・竹崎大悟・沖津進・百原新. 2012b. 蘚苔類群落の形態の違いが乾燥した急斜面における前葉体の定着に与える影響. *植物地理・分類研究* 60: 29-33.
- Mizuno T, Momohara A, Okitsu S 2015. The Effects of Bryophyte Communities on the Establishment and Survival of an Epiphytic Fern, *Folia Geobotanica*: 331-337.
- Mizuno T, Takezaki H, Momohara A, Okitsu S 2016. Spore-holding Capacity of Bryophyte Colonies Influences Pteridophyte Establishment in a Vertical Environment, *American Fern Journal*: in press.
- 百瀬静男 1967. 日本産シダの前葉体. 東京大学出版会, 東京.
- Nakamura T 1992. Effect of bryophytes on survival of conifer seedlings in subalpine forests of central Japan. *Ecological Research* 7: 155-162.
- Nobel PS 1991. *Physicochemical and environmental plant physiology*. Academic Press, San Diego.
- Ong BL, Ng ML. 1998. Regeneration of Drought-stressed Gametophytes of the Epiphytic Fern, *Pyrrosia piloselloides* (L.) Price. *Plant Cell Reports* 18: 225-228.
- Page CN 1979. The diversity of fern. An ecological perspective. In: Dyer AF (ed) *The experimental biology of ferns*. Academic Press, London, pp 9-56.

- Pandé, SK 1935. Notes on the Anatomy of xerophytic fern *Niphobolus adnascens* from the Malay Peninsula. *Proceedings of the Indian Academy of Science: Section B: Physical Sciences* 1: 556–564.
- Peck JH, Peck CJ, Farrar DR. 1990. Influences of life history attributes on formation of local and distant fern populations. *American Fern Journal* 80: 126-142.
- Proctor MCF 2009. *Physiological Ecology*. In *Bryophyte Ecology*, 2nd edn, eds. B Gpffinet and A. J. Shaw. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 237- 268.
- Raghavan V 1989. *Gametogenesis and Fertilization*. In *Developmental Biology of Fern Gametophytes*. Cambridge University Press, Cambridge, pp.238-258.
- 佐竹義輔・原寛・亘理俊次・富成忠夫編 1989a. 日本の野生植物 木本. 平凡社, 東京.
- 佐竹義輔・原寛・亘理俊次・富成忠夫編 1989b. 日本の野生植物 木本Ⅱ. 平凡社, 東京.
- 佐竹義輔・大井次三郎・北村四郎・亘理俊次・富成忠夫編 1981. 日本の野生植物 草本Ⅲ. 平凡社, 東京.
- 佐竹義輔・大井次三郎・北村四郎・亘理俊次・富成忠夫編 1982a. 日本の野生植物 草本Ⅰ. 平凡社, 東京.
- 佐竹義輔・大井次三郎・北村四郎・亘理俊次・富成忠夫編 1982b. 日本の野生植物 草本Ⅱ. 平凡社, 東京.
- Soudzilovskaia NA, Graae BJ, Douma JC, Grau O, Milbau A, Shevtsova A, Wolters L, Cornelissen JHC. 2011. How do bryophytes govern generative recruitment of vascular plants? *New Phytologist* 190: 1019-1031.
- Tewari M, Upreti N, Pandey P, Singh SP 1985. Epiphytic succession on tree trunks in a mixed oak-cedar forest, Kumaun Himalaya. *Vegetatio* 63:105-112.
- Watkins JE Jr., Mack MC, Mulkey SS 2007a. Gametophyte ecology and demography of epiphytic and terrestrial tropical ferns. *American Journal of Botany* 94: 701-708.
- Watkins JE Jr., Mack MC, Sinclair TR, Mulkey SS 2007b. Ecological and evolutionary consequences of desiccation tolerance in tropical fern gametophytes. *New Phytologist* 176: 708-717.
- 矢頭献一 1963. 紀伊半島亜高山林の生態学的研究 2. 三重大學農學部學術報告, 28: 101-126.

Summary

1. Introduction

Epipetric and epiphytic ferns grow on rock cliffs and tree trunks, and are important components of plant diversity. However, little is known about the establishment process of these ferns. Thus, clarifying the process of epipetric and epiphytic fern establishment is important to learn how these ferns survive in steep habitats. In this study, I focused on the effect of bryophyte community on epipetric and epiphytic fern establishment, because bryophytes have facilitative and/or competitive effects on plant establishment. To determine the effects of bryophytes, a field survey and verification experiment were conducted.

2. Effects of presence of bryophyte communities on the establishment of epipetric and epiphytic ferns

To clarify the effect of presence of bryophyte communities on the establishment of *Crypsinus hastatus* (epipetric fern) and *Lepisorus thunbergianus* (epiphytic fern), I investigated the relationship between the coverage of the bryophyte community and the abundance of young sporophytes on these ferns. Young sporophytes of both species occur frequently at the site where bryophytes extensively cover the substratum compared to bare habitat. This result indicates that the sites colonized by bryophytes are suitable for the growth of both bryophytes and ferns. Epipetric and epiphytic ferns could only establish on bryophyte communities because the latter allows spore anchorage and retain water.

3. Effects of community structures of bryophytes on the establishment of epipetric and epiphytic ferns

In this chapter, I compared the effects of different bryophyte community structures on the establishment of fern gametophytes and young sporophytes. Epipetric and epiphytic fern gametophytes occur frequently on bryophyte communities with short bodies and small leaves such as the appressed liverworts. In contrast, young sporophytes occur frequently on bryophyte communities with taller bodies such as cushion mosses. This result indicates the possibility that appressed liverworts are a suitable community structure for gametophyte growth because of low shading, but

unsuitable for the production of young sporophytes. Cushion mosses are a suitable community structure for young sporophyte production because of high water-holding capacity for gametophyte growth, but unsuitable for gametophyte growth because of high shade.

4. Influence of the fern spore-holding capacity of bryophyte communities on the establishment of epipetric and epiphytic ferns

To clarify how the spore-holding capacity of the bryophyte community contributes to the establishment of epipetric and epiphytic ferns, I conducted an experiment to quantify spore retention in the bryophyte community after artificial rainfall. I found that the bryophyte community retained a significantly higher percentage of fern spores (Ave. 90%) than the controls (less than 40%) after the rainfall experiment. However, the difference in spore-holding capacities of bryophytes were only 10% among the 10 bryophyte species. My results indicate that the presence of the bryophyte community facilitates physical anchorage of fern spores in epipetric and epiphytic habitats. However, not only spore-holding capacity critically affects fern establishment because the occurrence of gametophyte and young sporophytes is more varied among the bryophyte species than is the spore-holding capacity.

5. The effects of community structures of bryophytes on the production of new young sporophytes

To clarify why the young sporophytes of epiphytic ferns more frequently distributed on the moss community, I observed gametophyte growth and bryophyte dynamics distributed around the gametophytes until it produced young sporophyte. Most of young sporophytes were recruited from August to October. Species of bryophytes did not change. Percentage of sporophyte production was higher on the site where moss communities were colonized compared to liverwort communities that were colonized. This result indicates that the site where moss communities are colonized is suitable for gametophyte fertilization and production of new sporophytes. Trunk flow is retained on the moss communities whereby the fern sperm are easier to swim toward archegonia compared to the site without bryophytes.

6. Conclusion

This thesis revealed the facilitative and competitive effects of bryophyte communities on the establishment of ferns growing on rock cliffs or tree trunks. Both epipetric and epiphytic ferns grew more frequently on the bryophyte communities compared to the site without bryophytes. This result indicates that the suitable environment for epipetric and epiphytic ferns is the same as bryophytes. In addition, water-holding capacity of bryophyte communities facilitated spore germination and gametophyte fertilization. Regardless of species, bryophyte communities have a high spore-holding capacity. Fern spores easily anchor to the narrow interspace between the bryophyte stems and leaves. However, the occurrence of young sporophytes was higher on the moss community compared to the liverwort community. Moss communities have higher water-holding capacity than do liverwort communities. Fern gametophytes established on the moss community suffer from shading; however, once gametophytes survive and establish on the moss community, the high water-holding capacity facilitates gametophyte fertilization. In summary, the bryophyte communities that have both a high water-holding capacity and a low shading effect is the most suitable environment for the establishment of epipetric and epiphytic ferns.

謝辞

本研究の遂行にあたり、主指導教官の千葉大学大学院園芸学研究科の百原新先生には、研究計画や論文のとりまとめ方をはじめ、研究助成金等の申請書の書き方などに至るまで、多くのご指導をいただきました。千葉大学大学院園芸学研究科の小林達明先生、本條毅先生、岩崎寛先生、野村昌史先生には論文内容の改善等に関するご助言をたくさんいただきました。心より感謝の意を表します。

緑地生態学研究室の竹崎大悟氏には、多くの野外調査にご同行いただき蕨苔類の採取や同定作業にご協力いただきました。また、研究室の先輩方には投稿論文の書き方について多くの助言をいただきました。後輩の皆さんには調査や実験等の準備等をお手伝いいただきました。この場をお借りしてお礼申し上げます。

また、千葉県立中央博物館の研究員の方々には、植物の同定をはじめ、文献情報の提供、学位論文の取りまとめ方などについて、多くのご助言をいただきました。ありがとうございました。

副指導教官の故沖津進先生には、研究室配属の時より、論文の書き方だけでなく研究室での過ごし方など、多くのものを学ばせていただきました。博士論文を直接お届けすることができず大変心残りではございますが、無事に完成いたしましたのでこの場をお借りして、ご報告させていただきます。

最後になりますが、日々の研究活動を陰ながら支えてくれた両親、そして妻とご家族の皆様に深く感謝いたします。