

Endangered adder' s tongue fern *Ophioglossum namegatae* M. Nishida et Kurita (Ophioglossaceae) at the Watarase Retarding Basin, Japan —population density, light and temperature factors affecting its sporophyte growth

メタデータ	言語: jpn 出版者: 公開日: 2017-10-03 キーワード (Ja): キーワード (En): 作成者: メールアドレス: 所属:
URL	http://hdl.handle.net/2297/47923

長谷川 孝・小林幹夫：渡良瀬遊水地における絶滅危惧種トネハナヤスリ
Ophioglossum namegatae M. Nishida et Kurita (ハナヤスリ科)
の孢子体の成長様式と個体群密度および生息環境要因

〒321-8505 宇都宮市峰町 350 宇都宮大学農学部森林科学科

Takashi Hasegawa and Mikio Kobayashi : Endangered adder's tongue fern
Ophioglossum namegatae M. Nishida et Kurita (Ophioglossaceae) at the
Watarase Retarding Basin, Japan — population density, light and temperature
factors affecting its sporophyte growth

Department of Forest Science, Faculty of Agriculture, Utsunomiya University, Utsunomiya 321-8505, Japan

Abstract

Development and seasonal changes in dry matter allocation of sporophyte of an endangered species *Ophioglossum namegatae* M. Nishida et Kurita (Pteridophyte; Ophioglossaceae) distributed in the Watarase Retarding Basin, Tochigi Prefecture, Japan were investigated comparing with closely related allies *O. petiolatum*. The sporophyll of *O. namegatae* dispersed spores at mid-May and died back in the end of June when *Phragmites* clump canopy completely closed. These events in *O. namegatae* were 0.5 month and 2 months earlier than in *O. petiolatum*, respectively. Changes in dry matter allocation coincided with these events. A canopy removal experiment clarified early die-back of above ground organs of *O. namegatae* was not concerned with reduction of relative light intensity caused by canopy development of *Phragmites communis* population. Development of above-ground parts of *O. namegatae* was affected by daily maximum atmospheric temperature, while rhizome and root were contrastively correlated with daily minimum of subterranean temperature. Total individual numbers distributed in the Watarase Retarding Basin was estimated as 2,811,600, assuming on (1) total habitat area was estimated as 66 ha, (2) mean number of local populations in 25 m×25 m quadrat was 39, and (3) one clone consisted of two ramets.

Key words : dry matter allocation, endangered species, *Ophioglossum namegatae*, *Ophioglossum petiolatum*, the Watarase Retarding Basin.

はじめに

トネハナヤスリ *Ophioglossum namegatae* M. Nishida et Kurita (シダ植物：ハナヤスリ科) は、西田・栗田 (1969) により日本産ハナヤスリ属植物数種との形態・細胞学的見地からの詳細な比較検討の結果、新種として記載された。その主な特徴は、(1) 栄養葉が有柄なこと、(2) 地上部の生育期間がヒロハハナヤスリ *O. vulgatum* L. と同様に4月から6月の2ヶ月間であること、(3) 孢子サイズがヒロハハナヤスリ *O. petiolatum* Hook. よ

り小さいことである。ハナヤスリ属植物の研究は、配偶体および孢子体の外部形態・生態学的研究 (Chen and Chiang 1972; Mesler 1975; Webb 1975) から集団遺伝学的研究 (McMaster 1994) まで多岐にわたるのに対して、トネハナヤスリの場合には西田・栗田 (1969) の他、佐橋 (1998) による異なる照度下における日本産ハナヤスリ類の栄養葉 (裸葉) の形態と変異の研究に限られている。

トネハナヤスリは栃木県渡良瀬遊水地を最大の生息地として、他に埼玉、千葉、大阪および鹿児島に

分布するが(倉田・中池 1990), 河川敷の開発による生息地の減少のため, 2000年度植物版レッドデータブックでは絶滅危惧IB類と判定されている

(環境庁 2000)。また, 渡良瀬遊水地にはトネハナヤスリ以外にも44種にのぼる絶滅危惧植物が密集して分布しており(藤岡町史編さん委員会 2002),

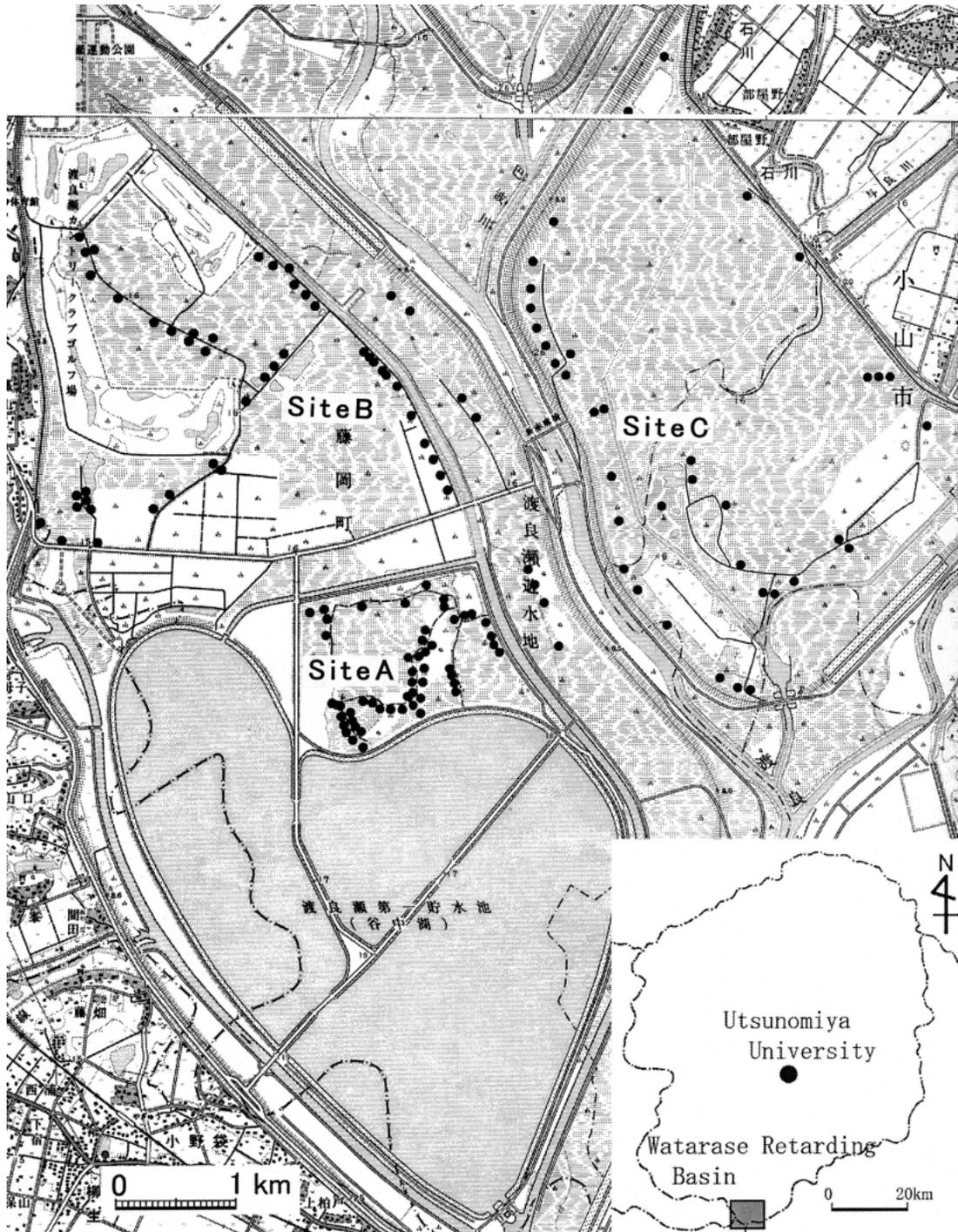


Fig. 1. Study area of the Watarase Retarding Basin and Utsunomiya University in Tochigi Prefecture, Japan. Site A: old Yanaka village. Site B: the first reservoir. Site C: the second reservoir. ●: distribution site of *Ophioglossum namegatae*.

遊水地の保全是これらの植物の保護にとって重要な問題である。

以上のような観点に立ち、本研究ではトネハナヤスリ孢子体の生活史の一端を明らかにするために i) 外部形態および器官乾物分配比の季節変化について、外部形態の酷似するコヒロハナヤスリとの比較において調べた。また、トネハナヤスリの生活史に影響を及ぼすと判断される環境要因、すなわち ii) 光：相対照度、iii) 温度変化および iv) 微地形やヨシ焼きとの対応を明らかにした。また、v) 局所個体群の密度や分布様式を調べ、遊水地における有性繁殖個体数を推定し、今後の保護に向けての基礎的データを提供することを試みた。

材料及び方法

調査地

調査は、栃木県渡良瀬遊水地（以下「遊水地」と略称：海拔12m：東経139°40′、北緯36°13′）(Fig. 1)の3ヶ所、すなわち、旧谷中村延命院跡（サイトA）、第一調節池（サイトB）および第二調節池（サイトC）、そして宇都宮大学フランス式庭園（以下「宇大」と略称：海拔110m：東経139°55′、北緯36°33′）で行った（Fig. 2）。

遊水地にはヨシやオギが優占し、ハナヤスリ属植物においてはトネハナヤスリ、コヒロハナヤスリおよびコハナヤスリ *Ophioglossum thermale* Komarov var. *nipponicum* (Miyabe et Kudo) M. Nishida の3種が分布するのに対して（大和田・小倉1996）、宇大は芝生に被覆され、コヒロハナヤスリのみが出現する。遊水地では毎年3月中旬に

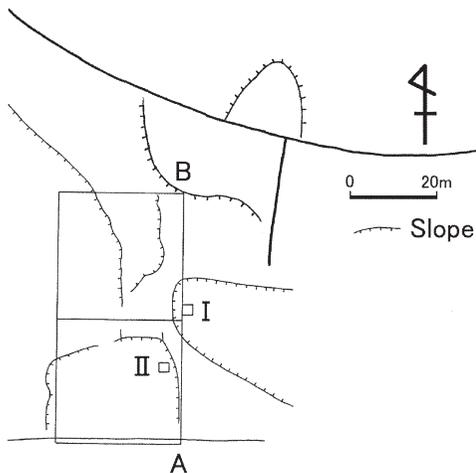


Fig. 2. Survey sites at the Watarase Retarding Basin. 2 m×2 m quadrats (I and II), 1 m×50 m belt transect (A-B) and 25 m×50 m quadrats were set at Site A.

ヨシ焼きが行われ（Fig. 3 a）、4月上旬にはまずハナヤスリ類が出現し（Fig. 3 b）、ついで、ヨシ、オギ、ススキの成長が活発になる（Fig. 3 d）。ヨシの伸長成長が終わる頃、ヨシの自重とカナムグラやノブドウなどのつる植物による巻付きにより、大部分のヨシは大きく傾きながら9月下旬に開花し（Fig. 3 e）、11月下旬に枯れる（Fig. 3 f）。

材料

一回の調査で採取した器官乾物分配比計測用の試料数は、サイトAおよび宇大で、それぞれ3および1個体で、スケッチ用の試料として各1個体を採取した。器官乾物分配比計測用およびスケッチ用の試料採取は、1999年11月から2000年2月までは毎月1回、ヨシ焼きが行われた3月19日以後孢子葉、栄養葉および担葉体からなる地上部が枯れる6月下旬までは週1回行った。器官乾物分配比計測用の試料は孢子葉、栄養葉、担葉体、芽、地下茎および根に分離し、85℃・48時間乾燥させ、1 mg単位まで計量した。スケッチ用の試料は、宇都宮大学農学部森林科学科森林資源植物学研究室の標本庫に保管した。

生息環境要因の検討

生息環境要因として、気温、地温、相対照度、ヨシの高さ、および微地形を調べた。気温と地温は温度データロガーおんどとり Jr. TR-51 A (T & D Corporation) を使用し、一時間間隔で記録した。設置箇所は、サイトA、宇大ともに1.2 m高、地表および地中の3ヶ所である。地中の深さは、トネハナヤスリの生息域である1~8 cmの間とした。また、温度と器官乾物分配比間の相関関係の検定は単純相関および偏相関分析によった（岸根1968）。

相対照度は、サイトAにおけるヨシ原内外の10地点をランダムに選び測定し、それぞれの平均値の比によって算出した。ヨシの高さは、サイトA、BおよびCにおけるヨシの地際から最上部の葉の先端まで、または花序先端までとした。

微地形と個体分布の対応関係を調べるため、サイトAに50 m長の1 m幅ベルトトランセクト (A-B) を設置し (Figs. 2, 3 c)、その中に分布する栄養葉について2000年4月16および22日の2度計数した。遊水地のトネハナヤスリは、栄養葉がパッチ状に密集して分布する (Fig. 3 b)。これら一つ一つを局所個体群とみなし、サイトA、BおよびCにおける局所個体群の分布状況を調べた。サイトAに25 m×50 m方形区を南北縦に設置し (Fig. 2)、サイトBおよびCに25 m×25 m方形区を一つずつ設置した。さらに、サイトAには2 m×2 m方形区 (I, II) を設置し (Figs. 2, 3 c)、孢子葉のある個体とない個体の分布状況を調べた。また、サイ

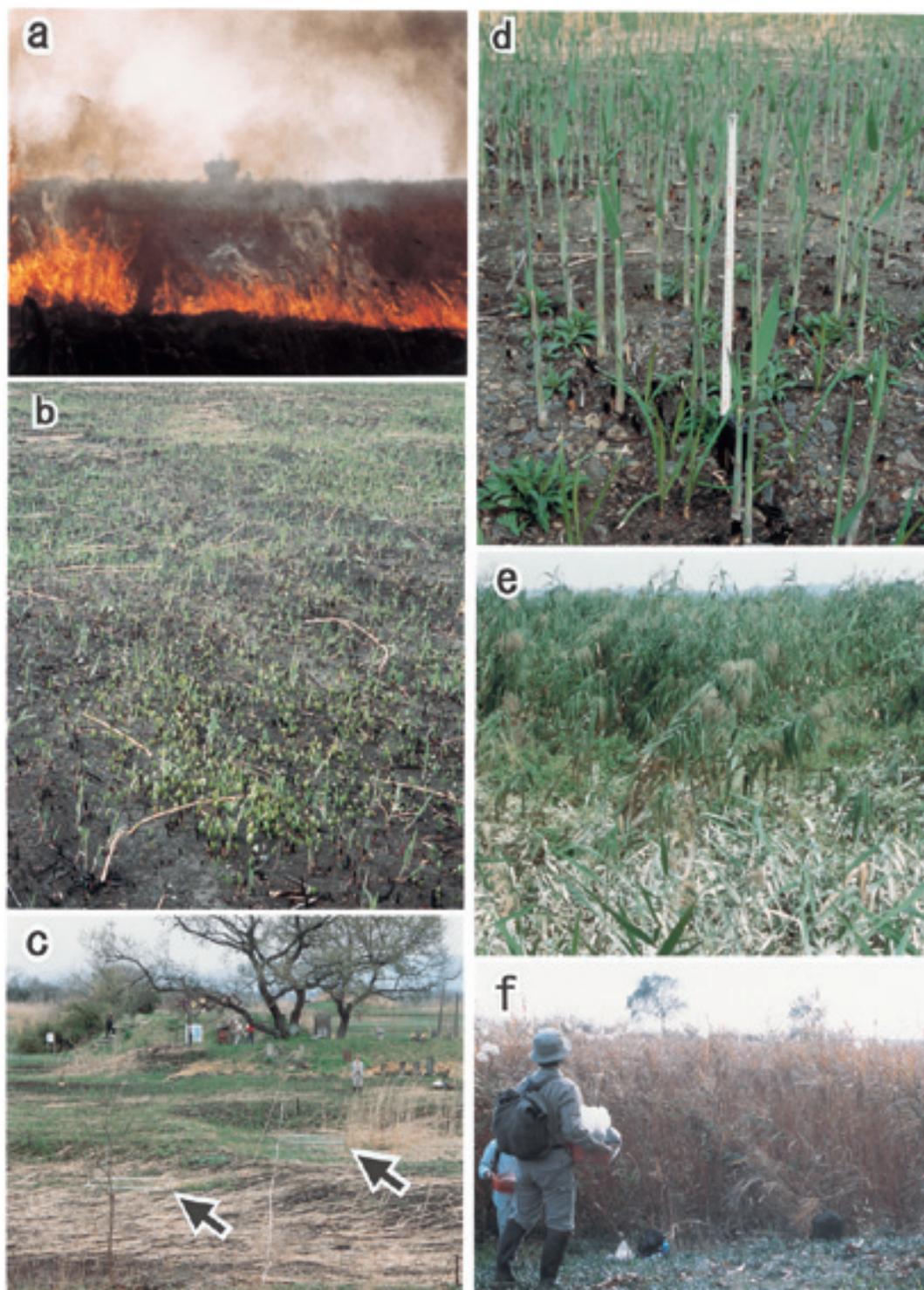


Fig. 3. Seasonal changes in habitat of *Ophioglossum namegatae* at the Watarase Retarding Basin. a, Field fire “Yoshi-Yaki” in Japanese (17 Mar. 2002) ; b, A local population of *O. namegatae* (16 Apr. 2000) ; c, Old Yanaka village at one month after Yoshi-Yaki in which arrows show 2 m×2 m quadrats, a center line shows 1 m×50 m belt transect (16 Apr. 2000) ; d, Site C one month after Yoshi-Yaki (22 Apr. 2000) ; e, Habitat view of site C covered with dense thicket of *Phragmites* population in summer (15 Sept. 2001) ; f, Habitat view of site A during late-November through next Yoshi-Yaki (20 Nov. 1999) .

ト A, B および C の各方形区内における栄養葉の数に基づき、遊水地におけるトネハナヤスリの有性繁殖個体数を推定した。

トネハナヤスリの地上部が初夏に枯死する原因がヨシの伸長成長に伴う群落内の照度低下にあるのかを調べるために、サイト C におけるトネハナヤスリおよびコヒロハハナヤスリの共存する場所に 2 m × 2 m 方形区を設け、ヨシ焼き直後からトネハナヤスリの地上部の枯死する時期まで方形区内のヨシおよび下草を全て刈取った。刈取り期間中における方形区内および堤防上の照度は、それぞれ 10 地点をランダムに選び測定し、それぞれの平均値の比によって算出した。

トネハナヤスリの芽は 3 月下旬から急激に成長し始める。この時期は例年実施されるヨシ焼きの時期と接近しており、何らかの相互関係があるのではないかと判断された。そこで、ヨシ焼きによる地温の上昇と芽吹きとの関連性を調べるために、ヨシ焼きに先立ちサイト C に設けた 25 m × 25 m 方形区内の南西側に 5 m × 5 m 実験区を設け、その中の枯れたヨシの稈および葉を刈払い除去した。また、無処理の対照区を同じ方形区内に設定した。そして、トネハナヤスリの分布が確認されているそれぞれの方形区中心部に温度データロガーをトネハナヤスリの生息域である 1~8 cm の深さに埋め、一時間間隔で記録した。

結果及び考察

i) トネハナヤスリの外部形態および器官乾物分配比の季節変化；コヒロハハナヤスリとの比較

Fig. 4 a および b において“Rhi”と表示した部位は長さ 0.13~1.3 cm の直立した円筒状をなし、その外部形態上、根茎、球茎、鱗茎および塊茎のいずれにも該当しないため地下茎 (Rhi) と呼称した。長さ 1 cm 以上になる地下茎は 8~14 本の不定根を形成した。また、トネハナヤスリの葉は年に一枚のみ生産されるため、地下茎に残る葉痕数によりクローンの年齢が推定できる。孢子葉 (Spo) は、Fig. 4 b に示すような長さ 13~14 cm の細長い柄の先端に並列した長さ約 3 cm の孢子囊群をもつ。岩槻 (1999) は Fig. 4 c および d に示す Roo の器官を“根茎”と称した。根茎は一般に、鱗片葉の存在、芽の形成および根冠の欠如により根と区別される (Bell and Coombe 1967)。しかし、この器官の末端部および内皮には、それぞれ根冠およびカスパリ線が形成され、表皮は自由に水を通す。よって、本研究ではこの器官を根 (Roo) として扱った。芽 (Bud) は地下茎上端、または Fig. 4 c のように根上に形成された。根上に形成される芽は“root bud”として知

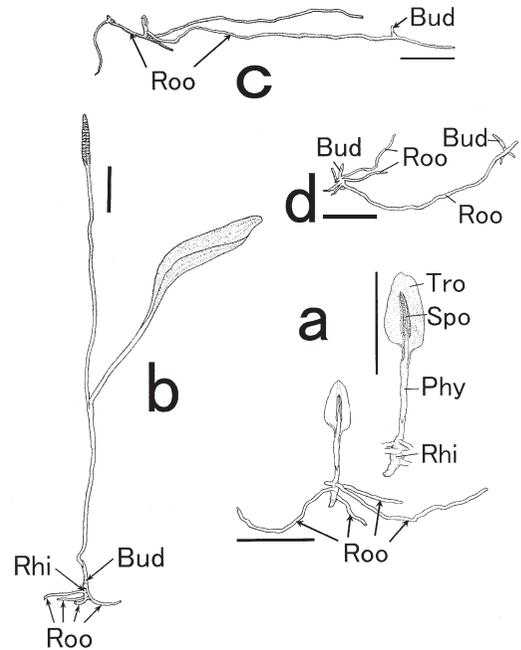


Fig. 4. Seasonal growth patterns of a sporophyte of *Ophioglossum namegatae*. a, A single fertile frond with five adventitious roots (Roo) (13 Apr. 2000) ; b, A single frond beginning to disperse spores with a rhizome (Rhi) bearing four adventitious roots (24 Apr. 2002) ; c, A clone with three ramets, in which the oldest ramet is left side and newly formed one at the right side (10 Aug. 2000) ; d, Winter clone growing newly formed buds (4 Nov. 2000). All bars show 2 cm. Tro=trophophyll ; Spo=sporophyll ; Phy=phyllo-mophore ; Rhi=rhizome ; Roo=root.

られている (Chen and Chiang 1972; Mesler 1973)。トネハナヤスリの“root bud”は長さ 4~11 cm に達した根の根端から約 8 mm 後方において形成され、このような芽の発生パターンはコヒロハハナヤスリでも報告されている (Chen and Chiang 1972)。Fig. 4 c に示す“root bud”は栄養繁殖により形成された一つのクローンに属する個体であることに基づき、これらをラメットとして扱った。栄養葉 (Tro) の形にはコヒロハハナヤスリおよびコハナヤスリのそれぞれに類似したものがあり、葉柄の長さにおいては 0.6~4 cm と変異が大きかった。また、サイト A および B におけるトネハナヤスリの孢子サイズの直径は、それぞれ $32.2 \pm 1.9 \mu\text{m}$ および $31.7 \pm 2.0 \mu\text{m}$ であり、西田・栗田 (1969) による孢子サイズ 28~30 μm に近似した。だが、栃木県那須郡西那須野町および宇大におけるコヒロハハナヤスリの孢子サイズの直径は、それぞれ $31.4 \pm 2.1 \mu\text{m}$ および

48.2±9.2 μmであり、トネハナヤスリの孢子サイズに近似するものからその1.5倍のものまでと変異が大きかった。以上の結果から、葉柄の長さおよび孢子サイズに基づきトネハナヤスリをコヒロハハナヤスリと厳密に区別することは困難である。担葉体(Phy)は長さ2~5.5cmであり、地上に露出する部分は緑色を呈する。

2000年3月19日のヨシ焼き後、地中の芽は担葉体を急激に伸ばし、3月下旬に地表で開葉した(Fig. 4a)。その後、孢子葉が約13cm伸びた後、5月中旬に孢子を散布した(Fig. 4b)。ヨシの伸長成長が終わる6月下旬に地上部は枯れた。7~10月の間、外部形態上で地下茎および根に大きな変化はみられなかったが(Fig. 4c)、翌年の3月まで芽は徐々に伸びた(Fig. 4d)。コヒロハハナヤスリと比べると、孢子散布および地上部の枯死する時期は、それぞれ0.5ヶ月および2ヶ月早かった。

次に、トネハナヤスリの器官乾物分配比をコヒロハハナヤスリの場合と比較した結果をFig. 5に示す。図中の略号は、遊水地のトネハナヤスリ(以下トネ)(A)、宇大のコヒロハハナヤスリ(以下コヒロハ)(B)、ヨシ除去区(Ex)、根(Roo)、地下茎(Rhi)、担葉体(Phy)、栄養葉(Tro)、および孢子葉(Spo)を示す。

孢子葉への分配比はトネで5月11日に19.4%、

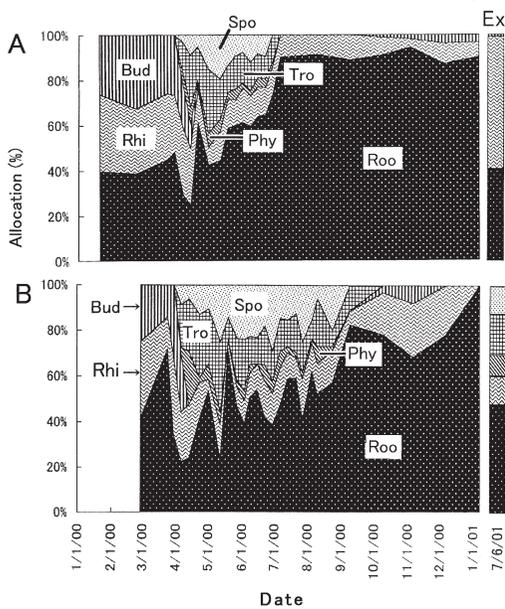


Fig. 5. Seasonal changes in dry matter allocation of *Ophioglossum namegatae* in the Watarase Retarding Basin (A) and *O. petiolatum* in the Utsunomiya University (B). Ex=the exposed quadrat; Tro=trophophyll; Spo=sporophyll; Phy=phyllomorph; Rhi=rhizome; Roo=root.

コヒロハで6月29日に29%と最大に達した。この時期はトネにおいては孢子散布時期と一致したが、コヒロハでは孢子散布時期の1ヶ月前に相当した。栄養葉への分配比はトネで4月30日に28.5%、コヒロハで5月12日に30.7%と最大になった。担葉体への分配比の変化は緩やかであった。以上のような孢子葉・栄養葉・担葉体からなる地上部への分配期間は、いずれも4月上旬に始まるが、トネでは6月29日までの約3ヶ月であるのに対し、コヒロハでは9月9日までの約5ヶ月にわたり、前述の外部形態の変化を裏付けた。また、新芽への分配はいずれも9月上旬に始まった。

根への分配比はいずれも3月下旬から4月上旬までの短期間で急激に減少し、トネで4月13日に24.6%、コヒロハで4月6日に22.5%と最小になった。その後、根への分配は急増し、トネでは地上部が枯れる6月下旬に90.2%、コヒロハでは9月上旬に82.7%となり、その後一定であった。地下茎への分配比は根への分配が激減する3月下旬から4月上旬にかけて徐々に減少したが、根への分配が急増する4月下旬以降に急激な減少をみせ、トネで4月30日に7.9%、コヒロハで5月1日に4.9%まで減少した。そして地上部の生育期間中、地下茎への分配比はトネで8.2~15.3%、コヒロハで4.1~17.7%の間を推移し、地上部の枯死後はト

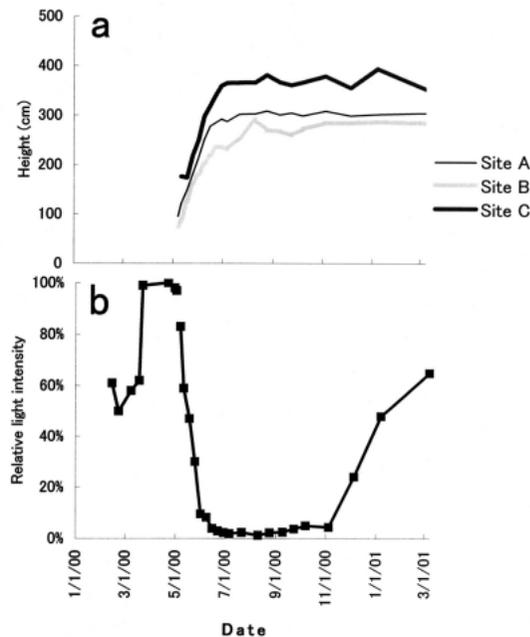


Fig. 6. Seasonal changes in height of *Phragmites communis* (a) and relative light intensity of understory at Site A, B and C in the Watarase Retarding Basin (b).

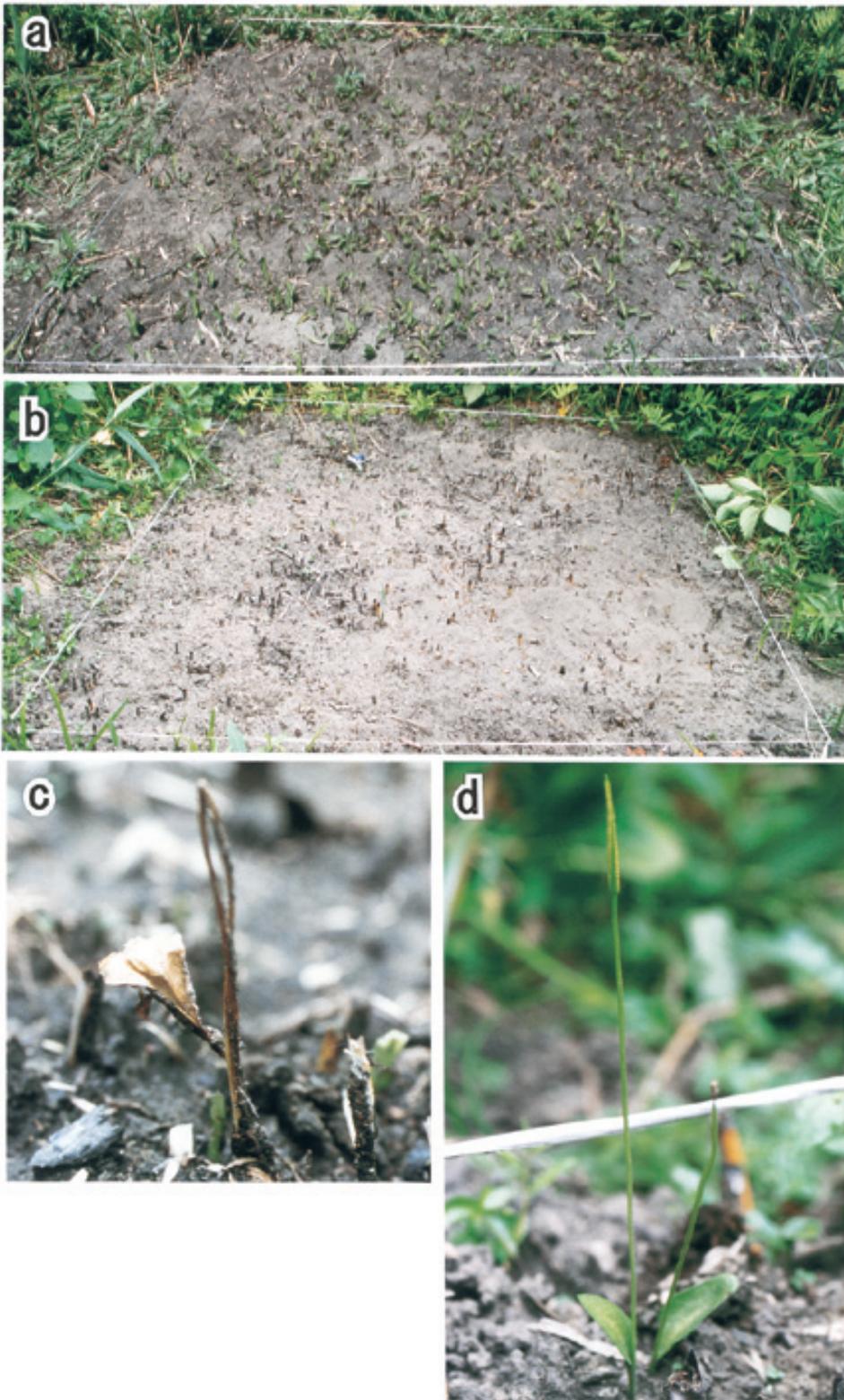


Fig. 7. Cut-off plot of *Phragmites communis* clumps on May 5, 2001 (a) , on Jul. 6, 2001 (b) .
c, Withered plant of *Ophioglossum namegatae* on Jun. 22, 2001 ; d, *O. petiolatum* on Jul. 6,
2001.

ネで3.7~11.3%と低下したのに対し、コヒロハでは18.6~23.7%と増加した。

以上のことから両種に共通する特徴は、(1) 孢子葉および栄養葉への分配は3月下旬以降増加し、それに並行して根への分配が25%以下に急減した、(2) 再び根への分配が増加に転じた4月下旬から地下茎への分配が急減した、(3) 栄養葉への分配比が最大を示す時期は孢子葉の場合よりも早い、(4) 芽への分配は9月上旬から開始されたことである。それに対して、両種間において最も異なる特徴は、トネの地上部への分配は3月下旬から6月下旬までの3ヶ月間であるのに対し、コヒロハの場合は3月下旬から9月上旬までの5ヶ月間にわたることであった。

ii) 光：相対照度

サイトA、BおよびCにおけるヨシの高さ(a)とサイトAにおける相対照度(b)との関係をFig. 6に示す。サイトA、BおよびCにおけるヨシは、7月上旬までに伸長成長を終えた。それに対応して、相対照度は5月上旬から6月上旬までに99%から10%まで低下し、6月下旬には1.2~3%の間を推移した。Fig. 5Aに示すようにトネの地上部は6月下旬に枯れた。この枯死がこのような環境変化に対応して生じたものであるか否かを調べるために、サイトCにおいてトネおよびコヒロハの共存する場所に2個の2m×2m方形区を設置し、一方はヨシ焼き直後から6月下旬までヨシおよび下草を蒔払い続け(Fig. 7a, b)、他方は無処理の対照区とした。ヨシ除去区および対照区の相対照度をヨシの成長に対比させた結果をFig. 8に示す。ヨシ除去区内の相対照度は4月26日の99.3%以後、周囲のヨシの成長に伴い6月12日は一旦66.8%まで低下し、トネが枯れる6月下旬には83.7%へと回復した。一方、対照区では4月26日の81.7%以後、トネの孢子散布時期に相当する5月15日には73.8%となり、5月25日は20.1%と急激に低下した。その後は徐々に低下し、トネが枯れる6月下旬には3.4%を示し直射日光の差し込まない状況になった。以上のように、ヨシ除去区はトネが枯れる6月下旬までヨシ群落外とほぼ同等の光環境を維持した。この環境下でトネの地上部は6月下旬に枯死したのに対して(Fig. 7b, c)、コヒロハでは緑色のまま生存し続けた(Fig. 7d)。

佐橋(1998)は5,000 lux, 12,000 luxおよび20,000 luxの3段階の照度下におけるトネハナヤスリの栄養葉の形態変化を観察した。その結果、照度が高くなるにつれて栄養葉の大きさは小型化し葉柄はわずかに短くなったのに対して、栄養葉の形はコヒロハハナヤスリに類似するもののみでコハナヤ

スリに類似した変異個体は得られなかった。また、コヒロハハナヤスリの場合もトネハナヤスリと同様の結果を示した。以上のように、トネハナヤスリおよびコヒロハハナヤスリは光環境に鋭敏に反応した変異を示す。本研究において、サイトCにおける対照区の照度は栄養葉の成長が終わる5月上旬まで88,000 lux以上を維持していたことから、遊水地は佐橋(1998)の設定した照度以上の明るい環境である。このような環境下において緑色のまま枯れなかった個体はコヒロハハナヤスリに酷似するトネハナヤスリではなく、コヒロハハナヤスリであることを示す。宇大および遊水地に分布するコヒロハハナヤスリの生息環境はそれぞれ草地および湿地の違いはあるものの、外部形態が酷似し生育期間も同じであることから、器官乾物分配比の季節変化も同様な推移を示すと推測される。

以上の結果、大和田・小倉(1996)が報告したように、遊水地においてトネハナヤスリおよびコヒロハハナヤスリの分布が確認された。他方、コハナヤスリの分布はサイトCの明るい湿地内において確認されたが、その栄養葉の形態は佐橋(1998)の報告にみられる日向型のハマハナヤスリ *Ophioglossum thermale* Komarov に酷似するものであった。佐橋(1998)はハマハナヤスリを日向で栽培した結果、コハナヤスリの形態をした個体を、また、コハナヤスリに酷似するハマハナヤスリを日陰で栽培した結果、典型的なハマハナヤスリの形態をした個体を得ている。日向・日陰という光環境の差がハマハナヤスリの栄養葉の形態変異をもたらすという佐橋(1998)の結果に従えば、遊水地に分布するコハナヤスリはハマハナヤスリとするのが妥当であろう。

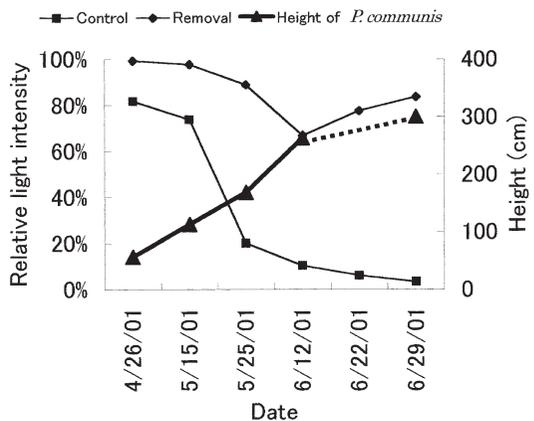


Fig. 8. Changes in height of *Phragmites communis* and relative light intensity of understory measured in the plots of cut-off treatment and control at Site C during 26 Apr. ~6 Jul. 2001.

Table 1. Correlation analysis between dry matter allocation of different organs and atmospheric/subterranean temperature at the Watarase Retarding Basin and Utsunomiya University. Numbers in parentheses are partial correlation coefficient by partial correlation analysis. ^a Temperature at 1.2 m height; ^b Temperature at ground surface. * P<0.05; ** P<0.01; *** P<0.001

Organ	Subterranean temperature			Correlation coefficient		
	Daily maximum	Daily minimum	Diurnal range	Daily maximum	Daily minimum	Diurnal range
<i>O. namegatae</i>						
Root	0.310	0.741***	-0.713*** (0.000)	0.419 ^a	0.419 ^a	-0.084 ^a
Rhizome	-0.500*	-0.735***	0.454* (0.000)	-0.512* (0.000) ^a	-0.449* (0.436*) ^a	-0.015 (0.299) ^a
Phyllomophore	0.179	-0.591*	0.806**	0.039 ^a	-0.523 ^a	0.761** (0.000) ^a
Trophophyll	0.053	-0.710**	0.823**	-0.289 (0.982***) ^a	-0.754*** ^a	0.555* ^a
Sporophyll	0.320	0.200	0.083 (0.000)	0.363 ^a	0.046 ^a	0.448 (0.000) ^a
<i>O. petiolatum</i>						
Root	-0.448*	-0.106	-0.728***	-0.175 (0.313) ^b	0.108 (0.306) ^b	-0.411* (-0.295) ^b
Rhizome	-0.256	-0.385*	0.231	-0.595** (-0.149) ^b	-0.635*** (-0.339) ^b	0.481* (0.335) ^b
Phyllomophore	-0.181	-0.394	0.466*	-0.250 ^b	-0.415 ^b	0.443 ^b
Trophophyll	-0.249	-0.589**	0.675**	0.377 ^b	0.345 ^b	-0.228 ^b
Sporophyll	0.138	0.319	-0.386	-0.367 ^b	-0.612** ^b	0.655*** ^b

iii) 温度変化

次に、遊水地および宇大の 1.2 m 高、地表および地中における 2000 年 2 月 14 日から同年 12 月 4 日までの日平均、最高、最低気温および地温の観測結果を Appendix 1 に示す。上段は遊水地の 1.2 m 高および地中の温度変化を、下段は宇大の 1.2 m 高、地中および地表の温度変化を示す。地温の変化は、1.2 m 高および地表の気温変化より変動の幅が小さかった。この結果に基づき、温度変化とトネおよびコヒロハの成長との相関を調べた。トネおよびコヒロハの各器官の乾物分配比と、遊水地および宇大における地温・気温の日最高値、日最低値および日較差の変化との対応関係について単純相関分析を行った (Table 1)。トネの根および地下茎は日最低地温との間において、それぞれ 0.741 および -0.735 という正・負の高い相関を示した。この値は 4 月下旬における地下茎から根への乾物分配の切り替え、ならびに 7 月上旬における根および地下茎の乾物分配比の推移と一致する。また、トネの根、担葉体および栄養葉は地温の日較差と、それぞれ -0.713、0.806 および 0.823 という高い相関を得た。根における高い負の相関は、7 月上旬以降の分配比が 90% と一定となった根と、7 月上旬以降の平均地温が 2.78℃ まで低下した日較差の相関関係を表す。気温との関係は、担葉体が日較差と 0.761、栄養葉が日最低気温と -0.754 という高い相関を得た。一方、コヒロハの場合は、根が地温の日較差と -0.728、

地下茎が日最高および日最低気温との間において、それぞれ -0.595 および -0.635 という有意な相関を示した。また、栄養葉は地温の日最低値および日較差との間において、それぞれ -0.589 および 0.675、そして胞子葉は気温の日最低値および日較差と、それぞれ -0.612 および 0.655 という有意な相関を得た。コヒロハの場合は、器官乾物分配比計測用の試料数が少なかった。その結果、分配比の変化が大きくなり相関係数は低くなったと考えられる。また、偏相関分析の結果、トネの栄養葉は日最高気温との間において 0.982 という高い相関を示した。

iv) ヨシ焼きの影響

ヨシ焼きによる地温の上昇と芽吹きに関連性を調べるために、2002 年 2 月 15 日に Fig. 12 に示すサイト C において 5 m×5 m 実験区を設け、その中の枯れたヨシの稈および葉を全て除去し、無処理区と比較対照して地温の変化を測定した。ヨシ焼きが行われた 2002 年 3 月 10 日から同年 4 月 23 日までの実験区および対照区の地温変化を Fig. 9 に示す。図中の略号は、5 m×5 m 実験区 (A)、対照区 (B)、ヨシ焼き (a: 2002 年 3 月 17 日)、およびトネの芽吹き (b: 2002 年 3 月 25 日) を示す。そして、4 月 3~24 日の実験区および対照区におけるそれぞれのトネの器官乾物分配比を Fig. 10 に示す。図中における 5 m×5 m 実験区 (A) および対照区 (B) 以外の略号は Fig. 5 に準ずる。3 月 17 日における実験区および対照区の地温変化は、いずれも 3

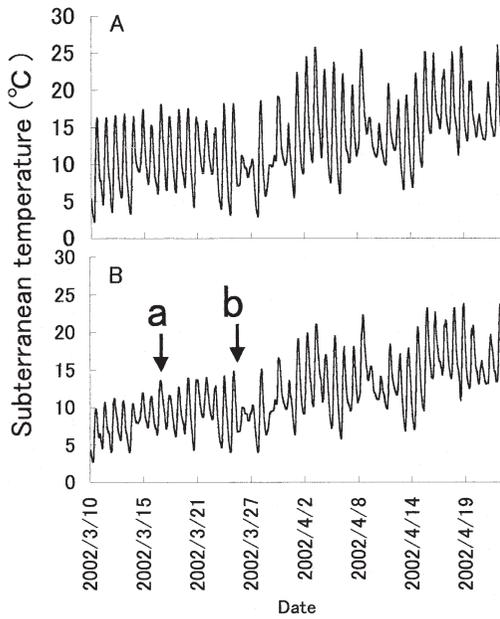


Fig. 9. Seasonal change in subterranean temperature at 5 m×5 m experimental plot (A) and the control (B) between 17 Mar. and 23 Apr. 2002 encoded with Ondotori Jr. a=Yoshi-Yaki on 17 Mar. 2002; b=Buds of *Ophioglossum namegatae* were sprouting on 25 Mar. 2002.

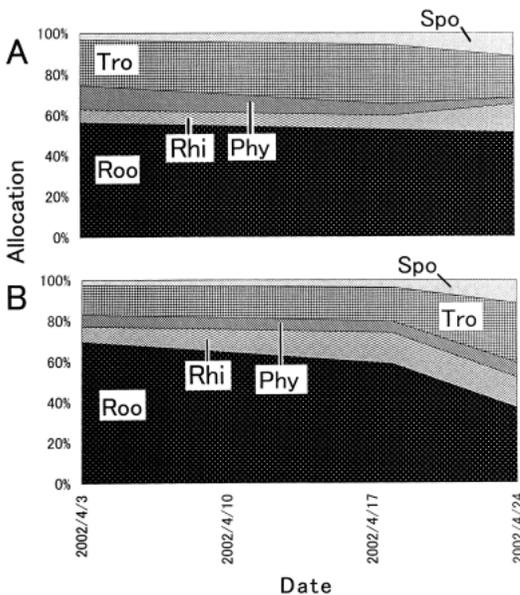


Fig. 10. Seasonal changes in dry matter allocation of *Ophioglossum namegatae* at a cutting off plot before field fire, Yoshi-Yaki (A) and a non-cutting off plot control (B) with each 5 m×5 m quadrat in the Watarase Retarding Basin between 3 Mar. and 24 Apr. 2002. Abbreviations are the same as in Fig. 5.

月 16 日のものと差は認められなかった。また、実験区および対照区における日最低地温の間に差がないのに対し、実験区における日最高地温は対照区と比べて $2.6 \pm 1.4^\circ\text{C}$ (平均値 \pm SD) 高かった。この差について、実験区および対照区におけるそれぞれのトネの器官乾物分配比の有意性を検定したが、差は認められなかった ($t=0.086, d.f.=8, P=0.933$)。これらの結果から、ヨシ焼きによる地温の上昇がトネの芽吹きやその後の成長に影響を及ぼすものではないと判断された。また、ヨシ焼き後に残る地表の炭が高い輻射熱を生むと思われたが、そのような変化は検出されなかった。一方、前述の菊刈実験の結果はトネの地上部の枯死はヨシの伸長に伴う群落内の照度低下が原因ではなく、種特異的なものであることを示した。この種特異性に関与するものとして、トネの栄養葉は日最高気温と高い相関を示した。この結果から、日最高気温がトネの地上部の芽吹きおよび地上部の枯死する時期に関与すると考えられる。西田・栗田 (1969) が 1965 年以後 5 回にわたって茨城県取手市長兵衛新田の利根川堤内で行った調査結果を本研究結果と比較すると、取手市長兵衛新田の方が芽吹きの時期は 0.3 ヶ月遅く、地上部の枯死する時期は 1 ヶ月早かった。取手市長兵衛新田は本調査地から南東へ約 54 km の場所に位置する。1969 年における取手市の気象について、その近隣の龍ヶ崎観測所のデータを参考にして本調査地と比較した。1969 年 4 月上旬の龍ヶ崎および 2000 年 3 月下旬の遊水地における平均最高気温は、それぞれ 15.07°C および 15.17°C であり、差は認められなかった ($\chi^2=0.013, d.f.=1$)。また、1969 年 6 月上旬の龍ヶ崎および 2000 年 6 月下旬の遊水地における平均最高気温は、それぞれ 24.65°C および 25.76°C であり、差は認められなかった ($\chi^2=0.024, d.f.=1$)。これらの結果から、西田・栗田 (1969) の結果における芽吹きの時期の早さと、地上部の枯死する時期の遅れは、当時の気象状況に依存したものであると考えられる。

v) 局所個体群の分布様式と総個体数の推定

遊水地における 1 m×50 m ベルトトランセクト法による個体分布と微地形との関連を調査した結果を Fig. 11 に示す。トネの栄養葉が最も多く出現した場所は、微地形の凹地の中心部および南斜面であった。このような環境に生息するトネの分布地点を Fig. 1 において黒丸で示した。これらの分布地点間の距離から密度を求め、トネの生息する面積を推定したところ 66 ha であった。サイト A, B および C の方形区内における局所個体群の分布状況を Fig. 12 に示す。3 サイトの各方形区内には、平均 39 の局所個体群があった (Appendix 2)。各局所個体群

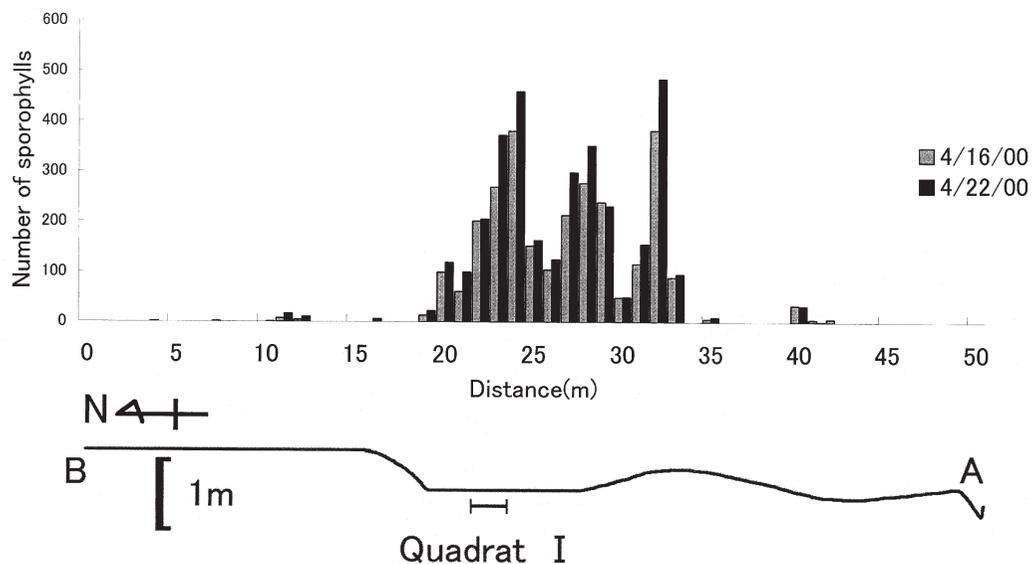


Fig. 11. Distribution of *Ophioglossum namegatae* sporophylls alongside with a 1 m×50 m belt transect as shown in Fig. 2 and Fig. 3 c. Screened bars : measured on Apr. 16. Solid bars : Apr. 22, 2000.

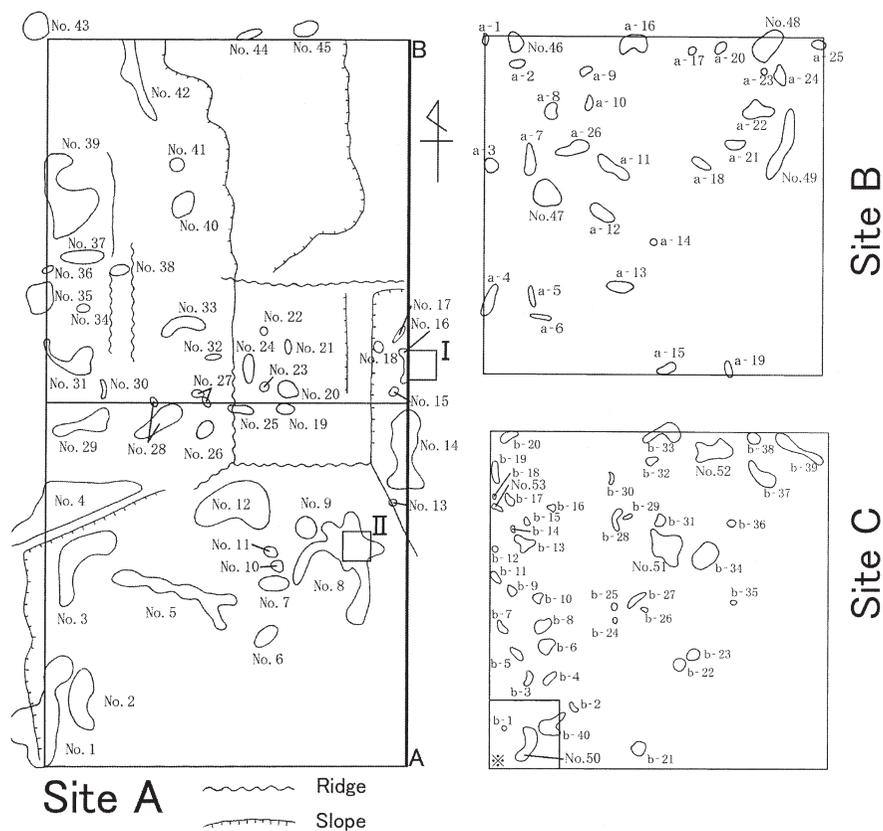


Fig. 12. Distribution pattern of local populations of *Ophioglossum namegatae* within each 25 m×50 m quadrat at Site A, 25 m×25 m quadrats at Site B and C. Line A-B shows a 1 m×50 m belt transect. Numbers of local populations are the same as in Appendix 2. A 5 m×5 m quadrat with an asterisk in Site C shows the location of Cut-off experiment.

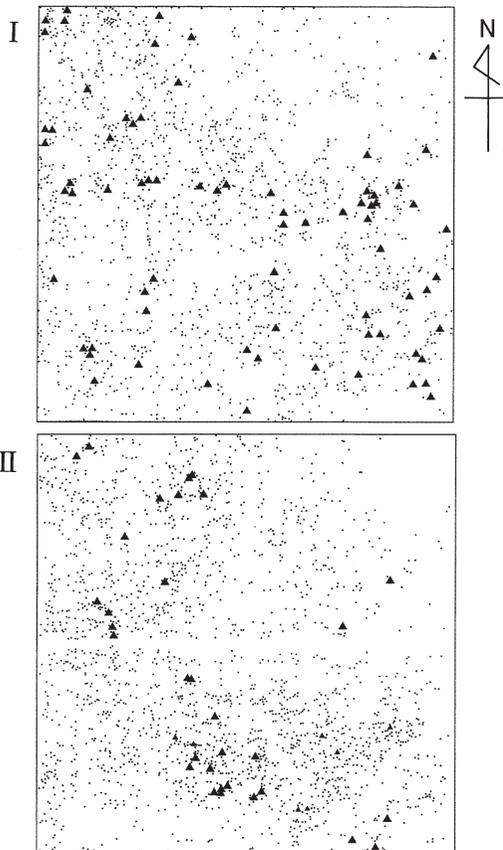


Fig. 13. Distribution patterns of sporophylls and trophophylls of *Ophioglossum namegatae* within 2 m×2 m quadrats (I and II) at Site A at the Watarase Retarding Basin. Trophophyll (●), trophophyll with sporophyll (▲).

の推定栄養葉数に基づき、サイト A, B および C の各方形区内の栄養葉数は、それぞれ 6,900 個、8,700 個および 5,700 個と推定された。また、スケッチ用の全試料 91 個体における 1 クローンあたりのラメット数は、1 個：60.4%、2 個：26.4%、3 個：6.6%、4 個：4.4%、5 個：2.2% であり、一個体は Fig. 4 d に示すように平均 2 個のラメットからなるクローンを形成することがわかった。以上の条件に基づき、推定分布域 66 ha 内に分布する総個体数は 2,811,600 個体と推定された。次に、サイト A の方形区 I および II を Fig. 13 に示す。方形区 I および II における全栄養葉数は、それぞれ 1,629 個および 2,055 個で、そのうち孢子葉をもつものは、それぞれ 74 個 (4.5%) および 39 個 (1.9%) であった。よって、有性繁殖個体数は総個体数の 1.9~4.5% の 53,420~126,522 個体と推定された。

McMaster (1996) は、1991 年のマサチューセ

ッツ州フランクリン地方の 1 ha 内において、*Ophioglossum pusillum* の栄養葉を 901 個と計数した。比較的小面積に大きな密集した局所個体群を形成し、その中で栄養葉が集中分布する点はトネに類似する。だが、*O. pusillum* はトネハナヤスリよりも密に連結し、長さ 40cm の個体は 10 個のラメットからなっている。本研究で採取したトネハナヤスリの最長の個体は 5 個のラメットからなる 47cm のもので、*O. pusillum* よりも疎に葉を出すにもかかわらず、1 ha 内には約 47 倍の 42,600 個体が分布していた。これは地下茎の長さが関わっていると思われる。コヒロハナヤスリの地下茎の長さは約 3 mm の短い円筒状で、そこから発生する不定根は 1 または数個に限られる (Chen and Chiang 1972)。一方、トネハナヤスリの場合は長さ 1cm 以上になると 8~14 本の不定根を生じ、その根の上に次々と孢子体を形成することによって *O. pusillum* 以上の個体数が栄養繁殖によって形成されたと考えられる。本研究で局所個体群とみなしたものは、栄養葉の単なる空間的なまとまりであった。これらのまとまりが何を意味するのか、集団の遺伝的変異の実態に関する検討は各種の分子マーカーを使用した今後の興味ある課題である。

謝辞

熊本大学理学部の高宮正之博士からは貴重な文献をいただきました。本稿の査読者からは多数の貴重なコメントをいただきました。これらの方々ここに記してお礼を申し上げます。

引用文献

- Bell, P. and Coombe, D. 1967. Strasburger's textbook of botany. 846 pp. Longmans, London.
- Chen, Y. and Chiang, Y. 1972. A study on the root of *Ophioglossum petiolatum* Hook. *Taiwania* 17: 92-106.
- 藤岡町史編さん委員会 (編). 2002. 藤岡町史資料編渡良瀬遊水地の自然. 472 pp. 藤岡町, 藤岡.
- 岩槻邦男 (編). 1999. 日本の野生植物シダ. 311 pp. 平凡社, 東京.
- 環境庁自然保護局野生生物課 (編). 2000. 改訂・日本の絶滅のおそれのある野生生物—レッドデータブック—8 植物 I (維管束植物). 660 pp. 自然環境研究センター, 東京.
- 岸根卓郎. 1968. 理論応用統計学. 600 pp. 養賢堂, 東京.
- 倉田 悟・中池敏之 (編). 1990. 日本のシダ植物図鑑分布・生態・分類—6. 881 pp. 東京大学出版会, 東京.

- McMaster, R. T. 1994. Ecology, reproductive biology and population genetics of *Ophioglossum vulgatum* (Ophioglossaceae) in Massachusetts. *Rhodora* **96**: 259–286.
- McMaster, R. T. 1996. Vegetative reproduction observed in *Ophioglossum pusillum* Raf. *Am. Fern J.* **86**: 58–60.
- Mesler, M. R. 1973. Sexual reproduction in *Ophioglossum crotalophoroides*. *Am. Fern J.* **63**: 28–33.
- Mesler, M. R. 1975. The gametophytes of *Ophioglossum palmatum* L. *Am. J. Bot.* **62**: 982–992.
- 西田 誠・栗田子郎. 1969. ハナヤスリ属の一新種, トネハナヤスリ. *植物研究雑誌* **44**: 247–254.
- 大和田真澄・小倉洋志. 1996. 渡良瀬遊水地の植物相. *栃木県立博物館研究紀要* (13): 31–108.
- 佐橋紀男. 1998. 日本産ハナヤスリ類の裸葉の形態と変異. *日本シダ学会会報* (71): 1–9.
- Webb, E. 1975. Stem anatomy and phyllotaxis in *Ophioglossum petiolatum*. *Am. Fern J.* **65**: 87–94.

(Received June 3, 2002; accepted September 4, 2002)

Appendix 1. Daily mean, daily maximum and daily minimum temperature at the Watarase Retarding Basin and Utsunomiya University measured between 14 February and 10 December 2000.

Month	1.2 m height			Subterranean (1–8cm depth)			Ground surface		
	Daily mean temperature (°C)	Daily maximum temperature (°C)	Daily minimum temperature (°C)	Daily mean temperature (°C)	Daily maximum temperature (°C)	Daily minimum temperature (°C)	Daily mean temperature (°C)	Daily maximum temperature (°C)	Daily minimum temperature (°C)
Watarase R. B.									
Feb.	2.0	13.9	−8.2	2.9	5.8	1.1			
Mar.	6.8	20.7	−7.5	6.5	22	1.2			
Apr.	12.3	24	0.2	13.4	27.4	2.8			
May	18.4	36.3	6.9	19.1	28.5	11.5			
Jun.	21.4	33.9	14.2	21.4	27.3	17.1			
Jul.	26.3	36.8	18.5	25.1	30.2	20.7			
Aug.	27	35.6	19.6	26	29.1	22.7			
Sep.	23.2	39.1	12.3	23.3	28.7	16.9			
Oct.	16.2	28.6	4.2	17.2	21.8	12.3			
Nov.	9.9	21.1	−4	11.4	15.4	5			
Dec.	3.6	18.3	−4.7	5.3	8.4	3.3			
Utsunomiya U.									
Feb.	1.5	13.6	−7.9	2.4	10.4	−0.3	1.4	14.2	−8
Mar.	6.8	25.6	−5.3	7.6	23.7	0.3	6.6	23.2	−6.3
Apr.	13	30.9	0	14.1	27.2	4.3	12.3	24.1	−1.2
May	18.4	33.2	7.4	21.1	36.5	12.5	18.6	32.7	6.9
Jun.	20.9	32.6	12.8	23.6	35.1	17.9	21.7	32.8	13.2
Jul.	25.7	37.2	17.7	28.1	38.5	21	26.1	34.7	17.3
Aug.	25.9	34.4	20.3	28.8	36.9	23.5	26.5	34.1	20.4
Sep.	22.2	34.7	12.3	24.6	33.7	18.3	22.6	30.2	13
Oct.	15.8	25.7	6.2	17.8	25	11.1	16.2	27	5.2
Nov.	9.6	20	−1.8	11.1	15.9	4	9.8	21.3	−2.3
Dec.	3.6	12.2	−3.1	3.9	7.2	1.5	3.3	13.6	−3.7

Appendix 2. Individual numbers/m², area (m²) and estimated individual numbers at Site A, B and C in the Watarase Retarding Basin.

No. (A)	Numbers/m ²	m ²	Estimated numbers	No.	Numbers/m ²	m ²	Estimated numbers
1	1500	7.6	11400	22	70	0.2	14
2	540	5.4	2916	23	60	0.3	18
3	810	8.6	6966	24	330	1.3	429
4	960	13.5	1296	25	100	0.8	80
5	270	8.5	2295	26	180	1.0	180
6	120	1.5	180	27	150	0.6	90
7	760	1.7	1292	28	130	3.9	507
8	1260	15.6	19656	29	80	3.7	296
9	180	1.7	306	30	150	0.4	60
10	230	0.5	115	31	520	3.4	1768
11	100	0.5	50	32	200	0.4	80
12	760	12.1	9169	33	320	2.4	768
13	140	0.2	28	34	260	0.4	104
14	440	5.0	2200	35	300	0.7	210
15	150	0.3	45	36	310	0.2	62
16	50	0.9	45	37	280	2.2	616
17	64	0.4	25.6	38	80	0.8	64
18	140	0.4	56	39	330	11.5	3795
19	50	0.7	35	40	200	2.1	420
20	100	1.3	130	41	150	0.8	120
21	40	0.3	12	42	170	4.6	782
(B)							
46	300	1.0	300	a-12	120	1.5	18
47	250	9.5	2375	a-13	60	1.3	78
48	300	8.4	2520	a-14	15	0.2	3
49	500	4.1	2050	a-15	35	0.8	28
a-1	20	0.2	4	a-16	150	2.1	315
a-2	40	0.6	24	a-17	20	0.3	6
a-3	70	0.9	63	a-18	50	0.8	40
a-4	100	1.4	140	a-19	20	0.5	10
a-5	30	0.5	15	a-20	30	0.5	15
a-6	20	0.5	10	a-21	20	0.9	18
a-7	130	1.5	195	a-22	130	2.0	26
a-8	50	0.9	45	a-23	20	0.2	4
a-9	20	0.5	10	a-24	120	0.9	108
a-10	20	0.5	10	a-25	20	0.5	10
a-11	120	1.9	228				
(C)							
50	150	2.2	330	b-19	10	0.7	7
51	300	4.1	1230	b-20	30	0.7	21
52	400	3.1	1240	b-21	45	0.9	40.5
53	30	0.3	9	b-22	20	0.7	14
b-1	20	0.1	2	b-23	15	0.7	10.5
b-2	30	0.3	9	b-24	20	0.1	2
b-3	20	0.5	10	b-25	10	0.2	2
b-4	20	0.5	10	b-26	15	0.1	1.5
b-5	10	0.5	5	b-27	30	0.6	18
b-6	20	1.0	20	b-28	40	0.8	32
b-7	20	0.4	8	b-29	20	0.2	4
b-8	30	1.0	30	b-30	40	0.5	20
b-9	50	0.4	20	b-31	70	0.4	21
b-10	20	0.4	8	b-32	300	1.3	390
b-11	20	0.4	8	b-33	300	2.7	810
b-12	15	0.2	3	b-34	13	0.1	1.3
b-13	50	1.0	50	b-35	20	0.2	4
b-14	15	0.1	1.5	b-36	300	2.0	600
b-15	35	0.2	7	b-37	50	0.6	30
b-16	50	0.2	10	b-38	180	2.3	414
b-17	30	0.4	12	b-39	100	1.9	190
b-18	10	0.2	2				