

創立90周年記念講演会 日本産シダ植物の分類に関する半世紀の変遷 : ノコギリシダ属Diplaziumを例にして

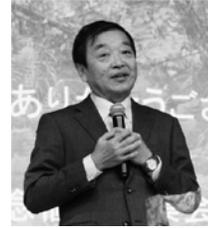
著者	高宮 正之
雑誌名	Botany / 熊本記念植物採集会[編]
巻	72
ページ	1-56
発行年	2022-12
URL	http://hdl.handle.net/2298/00046370

創立90周年記念講演会

演題：日本産シダ植物の分類に関する半世紀の変遷

—ノコギリシダ属 *Diplazium* を例にして—

講師：熊本記念植物採集会顧問 高宮 正之 氏（熊本大学名誉教授）



講師紹介（河上会長）

講師の高宮先生のご紹介を申し上げます。先生は1954年に群馬県前橋市にお生まれになっておられます。千葉大学園芸学部、その後千葉大学大学院理学研究科修士課程に進まれて、それから広島大学大学院理学研究科博士課程にいかれて学位を取られて、1985年に熊本大学理学部生物学科に赴任されておられます。その後理化学部長などの要職を歴任されて、2019年に退職されておられます。そして、現在は熊本大学名誉教授でいらっしゃいます。先生のご専門はシダ植物の種の分化と系統についてのご研究で、国内のシダ植物研究の第一人者として活躍しておられます。

熊本記念植物採集会との関係で申しますと、1987年に入会され、1998年から現在まで顧問という形で私たちにたくさんのご示唆、指導をいただいております。平成25年1000回例会記念のとき、記念講演をいただいております。そのときは、「絶滅が危惧されるシダ植物に関する分類学的研究の現状」という演題でお話をいただきました。また、今回はそのときに続いてご講演をいただき大変申し訳ないと思ひながらお願いしております。先生、よろしく申し上げます。

講演（高宮）

ただ今ご紹介いただきました高宮です。過分のご紹介をいただきありがとうございます。今日は90周年という記念すべき時に講演の機会をいただき、本当にありがとうございます。熊本記念植物採集会の創立90周年、まことにおめでとうございます。それでは話を始めます。（高宮注：この原稿では、講演時に配布した資料や使用したスライドのうち必要なものについて修正を加えて図として掲載しています。また、口頭の講演を忠実に原稿として書き起こしていただいたものに、加筆や削除など手を入れて、読みにくい部分を修正いたしました。）

只今河上会長からご紹介していただいたように、私はシダ植物の種分化様式とか分類とか系統について、細胞学・遺伝学・形態学・生態学・分子遺伝学を用いて解析してきました。色々な種を扱ってきましたが、今回はノコギリシダ属 *Diplazium* 属の仲間の話をしします。ご紹介いただきましたように、2013年1月26日に1000回例会記念講演をさせていただきました。その時は「絶滅が危惧されるシダ植物に関する分類学的研究の現状」という演題で、熊本に関係するシダ植物を取り上げて絶滅危惧種の話をししました。そこで取り上げたことと今回がダブってしまうといけないので、今日は全然違う話をしします。もし、前回の講演にご興味があれば2013年 BOTANY No.63に講演を書き起こして原稿としたものが載っています¹⁾ ので、ご参照ください。

今日お配りしたもののの中に、講演の内容をまとめた冊子がありますので、それを時々ご覧ください。今日の全体の話としては、日本のシダ植物図鑑にどういうものがあるのかの紹介と、その取り扱いの変遷、またこれは『熊本県植物誌』(1969)²⁾との強い関連がありますのでその話をして、どう変わってきたかということと、私たちが研究した具体的な例をお話しして、絶滅危惧植物に関する話題も少し提供したいと思っています。

1. 熊本県植物誌と日本のシダ植物図鑑

先ほど東矢前会長からお話がありました『熊本県植物誌』、1969年に出版されました熊本記念植物採集会の金字塔とも言えるものですが、そのまえがきに、「シダ植物は田川基二先生の『原色日本羊歯植物図鑑』を、種子植物は大井次三郎先生の『日本植物誌』をもとにしており、目録は国立科学博物館の大井次三郎先生、京都大学の田川基二先生の著書を基礎にした」と書かれています。そして、「シダ植物に関しては、京都大学の岩槻邦男先生がシダ植物の原稿を最後に見てくださった」こと、「大井先生は種子植物の原稿を全部見てくださった上に本書のために序まで寄せてくださった」ことも書かれています。恥ずかしながら、私はこの講演を引き受けるまで、大井先生の序があることは知っていたのですが全く読んでいなくて、読んでみたら思うところがありましたので、少し大井先生のことを話します。

大井先生は、カヤツリグサ科が専門なのですが、『日本植物誌』³⁾という非常に大きな本を出されています。私の本箱の中にあっただのは改訂増補版(1957)で、『熊本県植物誌』に引用されたのは改訂新版(1965)です。皆さんはあまりこの本を見られることはないと思います。保育社の『原色日本植物図鑑(草本編、上、中、下)』が1964年までに出版されていたのですが、木本編の出版は1971年で、『熊本県植物誌』の発行当時顕花植物すべてが掲載されていたのは『日本植物誌』のみであったため、大井先生に従って学名を調整していったのではないかと考えています。

それでは、大井先生の序の部分を見てみます(図1)。まず、「熊本県で植物誌ができたのは非常にうれしいニュースだった」と書いてあり、その後には、「進歩もあって、その後の採集の楽しみもあるわけでこの良心的に編集された『熊本県植物誌』の完成後も引き続いて盛んな採集会が行われていて、この上になお、続々と追加改正される方向に進んでゆくことを願っている」と述べられています。まさに先生の願いのように、熊本記念植物採集会はそれから50年近く続いて、今年90周年を迎えられたわけです。さらに序の最後には、「県内には本書に知られるように沢山の貴重な植物が自生しているが、近年盛んに行われている観光事業など土地の開発のため自然が無暗と破壊されて個体の少ない貴重な植物が絶滅することがないよう、厳重に保護されることを心から願ってやまない。」と結んであって、この当時には既に自然保護のような発想は出ていたと思うのですが、特定の植物を保護しようというような今のレッドデータブックに繋がるような考えを持たれていたのは、これを読んだときに感激しまして、この時代にこのようなことを言っておられたのだと思いました。

さて、先ほど東矢前会長から話があったように『熊本県植物誌』を広げてみるとこんなふうに

序

徳川中後期の天下泰平なよい時代に、熊本之士族の間では植物に非常に関心がもたれていて、肥後椿、肥後花菖蒲、肥後菊、そのほかの独特の園芸植物を作りだして楽しんでた。その伝統の故か明治以後になっても植物に興味をもつ方々が多くでて、県内、日本国内はもちろん、当時日本の領土であった朝鮮、台湾などまで広く活躍したものだ。

しかし熊本県の全体にわたる良い植物誌はいままで出版されたことを知らない。このたび熊本記念植物採集会の方々が多年の調査の結果を「熊本県植物誌」の名でここにまとめられ、文部省の出版助成金を得て編集出版のはこびになったのは、今年になってからの私のもっともうれしいニュースであった。

また、それだからこそ進歩もあり、その後の採集の楽しみもあるわけで、この良心的に編集された「熊本県植物誌」の完成後も引続いて盛んな採集会が行なわれて、この上になお、続々と追加訂正される方向に進んでゆくことを願っている。

この植物誌の完成によって熊本県の農業、林業、園芸、牧畜、薬用植物、そのほかいろいろの方面に大きな利益をもたらすことと期待される。左頁の目録のほか、右頁に記されたノートや検索表はよい参考資料で、使用者に大変便利であるにちがいない。最後に、県内には本書に知られるように沢山の貴重な種類が自生しているが、近年盛に行なわれている観光事業など土地の開発のために自然が無暗と破壊されて、個体の少ない貴重な植物が絶滅することがないよう、嚴重に保護されることを心から願ってやまない。

昭和44年2月23日
1969

大 井 次 三 郎

図1 熊本県植物誌(1969)に寄せられた大井次三郎博士の序(一部省略)

なっています(図2)、左側のページには順に学名・和名・生育環境や生育地があって、右側ページには詳しい説明があったり、あるいは検索表が載っていたりします。

ここからシダ植物の話に入りますが、日本で普及しているシダ植物図鑑(図3)には、田川基二先生が1959年に出された『原色日本羊歯植物図鑑』⁴⁾、これは田川図鑑と俗に言われています。この図鑑は、奄美は日本に返還されていたものの、沖縄と小笠原がまだ返還されていなかったため、南は屋久島まで奄美・沖縄・小笠原が入っておらず、推定自然雑種や倍数性の報告もありませんでした。それから33年経ちまして、田川先生の弟子であった京都大学の岩槻邦男先生が、『日本の野生植物シダ』⁵⁾を1992年に出されました。これを岩槻図鑑といい、これが初めて奄美・沖縄・小笠原も含めた図鑑です。それから25年経ちまして、海老原淳先生が2016年と2017年の2年に渡って『日本産シダ植物標準図鑑Ⅰ・Ⅱ』^{6, 7)}を出版されました。これからこれを海老原図鑑と呼称します。『熊本県植物誌』ができたのが1969年なので、『熊本県植物誌』は田川図鑑を基にして書かれていて、それから約半世紀経って海老原図鑑に至っているというのが、今日の講演タイトルの中の半世紀の変遷という言葉に関わってきます。

この3冊の図鑑を見ると、田川図鑑はA5の大きさで、岩槻図鑑がB5、海老原図鑑がA4で、重さもどんどん増してきていることが分かります(図4)。値段も、田川図鑑は、出版当初1300円

Athyrium					
A. mesosorum (Mak.) Mak.	ヌリ-ワラビ	山地ノ林内	極稀：久木野村, 小国町, 内本, 四ノ井, 大臣		
A. squamigerum (Mett.) Ohwi	キヨタキ-シダ ¹⁴⁾	山地ノ林内	普通：各地	本, 四, 九, 合, 支, ヒマラヤ	
Diplaziopsis cavaleriana (Christ) C.Chr.					
	イワヤ-シダ ¹¹⁾	常緑林内ノ陰湿地	極稀：深藁, 人吉市, 岡原村, 本, 四, 九, 支, 水, 上, 村, 北, 岳, 水, 俣, 市, 久, 木, 野, 湯, 出, 大, 関, 山		
Diplazium chinense (Bak.) C.Chr. ヒカゲ-ワラビ ¹⁾ 常緑林内					
			稀：熊本市〔城址〕, 飯田山, 本, 四, 九, 支, 御, 船, 町, 東, 陽, 村, 人, 吉, 市, 人, 吉, 市, 球, 磨, 村, 神, 瀬, 坂, 本, 村, 百, 済, 米, 水, 俣, 市, 久, 木, 野, 湯, 出		
D. doederleinii (Luerss.) Mak.					
	シマ-シロヤマシダ ⁸²⁾ , 1)	常緑林内ノ陰湿地	極稀：水俣市〔久木野-大川〕, 本, 四, 九, 支, 合, 支, 海, 支		
28) 人吉市でも採集されたというがよくわからない。					
D. hachijoense Nakai シロヤマ-シダ ²⁹⁾ , 1) 常緑林内					
			稀：八代市〔宮地〕, 人吉市〔西瀬, 藍田, 錦町〔西村〕, 多良木町〔久米〕, 芦北, 天草		
29) 芦北や天草では稍稀、ところによっては稍普通で局地的に群生することもある。八代市〔宮地〕が県内で確認された北限になっている。					
D. mettenianum (Miq.) C.Chr. ミヤマ-ノコギリシダ ³⁰⁾ 常緑林内					
			稍稀：内大臣, 東陽村, 五家, 本, 四, 九, 支, 花, 仰, 烏, 船, 子, 山, 人, 吉, 市, 芦, 北, 天, 草		
30) 県南部では稍普通で多産するところもある。小形で葉身の幅7~10cm、羽片の幅が1cmくらいで孢子囊群かふつう最下前側の小脈にだけつくホンバノコギリシダ var. fauriei (Christ) Tag. が大平山, 北岳, 水俣市で、夏緑性で羽片が薄く切れこみの深いウスバミヤマノコギリシダ var. tenuifolium Kurata が内大臣・大関山(原標本産地)・染岳で採集されている。					

図2 熊本県植物誌の例 左ページの種の説明文に、右ページの詳細説明を加えて修正したもの。

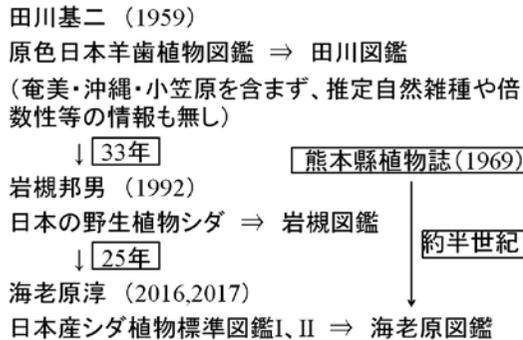


図3 日本産シダ植物図鑑の変遷



図4 3種の日本産シダ植物図鑑
 左：背表紙、右：表紙。

だったのですが、海老原図鑑は1冊20000円ですからかなり高価なものになっていることが分かると思います。それだけ内容が充実しました。

この講演のために写真が欲しくて、岩槻先生に許可を頂いて古い写真を使うことができました(図5)。田川先生は1977年に亡くなっておられるのですが、左は1953年、田川先生が45歳、岩槻先生がまだ大学の2年生の時の写真です。田川図鑑発行の6年前なので、これから少しして二人で協力して田川図鑑は完成されたようです。中は1972年、田川先生64歳、岩槻先生38歳の時の写真で、『熊本県植物誌』発行の3年後ですから、『熊本県植物誌』に岩槻先生が関わっておられたのは、こ



図5 3種の日本産シダ図鑑の著者
左：1953年撮影、中：1972年撮影、右：2017年撮影。

表1 京都大学の標本ラベルの例

<i>Diplazium mettenianum</i> (Miquel) C. Chr.; Kyushu. Pref. Kumamoto: Musenyama near Yude, interior of Minamata. By mountain path in forest. K. IWATSUKI Dec. 21, 1958 K. Iwatsuki 3951
<i>Diplazium mettenianum</i> (Miquel) C. Chr. ; Kyushu. Pref. Kumamoto: at higher elevation of Mt. Oozeki, east of Minamata. Ca. 850 m alt. On humus floor of light forest. M. Tagawa & K. Iwatsuki Jul. 27, 1960 M. Tagawa & K. Iwatsuki 3430

岩槻先生が1958年の12月に無線山（水俣市湯出）に採集に来られていますし、別の記録も加えると田川・岩槻の両先生が長い間、1960年の7月27日から8月8日まで、県の主に南の方で採集をしているようで、たぶん採集会の人たちも知っていて協力したと想像されるのですが、当時の詳しいことは分かりません。

京都大学の標本ラベルというのは非常に詳しく書かれている特徴がありまして、例えば下の例では九州で、熊本県で、大関山（水俣の東側）の高いところで、田川・岩槻が、標高が850m、明るい林の腐植床で採りましたということが書いてあって、田川・岩槻が1960年7月27日に採集していて、標本番号が田川・岩槻3430ということが書いてあります。

『熊本県植物誌』に関係したお二人が同定した標本というのは、私が今江正知先生に標本を見せただいた時に、現在の熊本大学五高記念館にあった標本庫に新聞紙に纏めて束ねてあったのは覚えているのですが、それがどうなっているのか、たぶんもうばらばらになったと思うのですが、お二人が協力してくれたのが、『熊本県植物誌』のシダ植物に関係するところのようです。

図5右が海老原淳先生です。まだ若い方です。この写真は、2017年海老原図鑑発刊の時、海老原先生52歳、岩槻先生83歳、『熊本県植物誌』発行から約半世紀経った時です。実は海老原先生は、学部までは千葉大学で、私と同じ指導教員についていましたので、私と同門です。千葉大学卒業後は東京大学の大学院に進学し、京都大学から移られた岩槻先生の指導を受けられました。現在国立科学博物館植物部研究主幹で、今や日本のシダ植物に限らず世界中のシダ植物の系統分類を扱っている方です。田川先生、岩槻先生、海老原先生と、シダ植物の研究は3代引き継がれました。

資料の要旨に書いていますように、1959年の田川図鑑から、1992年の岩槻図鑑を経て、2017年の海老原図鑑発刊まで、約60年が経過しています。田川図鑑に準拠した『熊本県植物誌』から約半世紀過ぎています（図3）。その間様々な新事実が判明し、分類体系とか種の扱いも大きく変貌しました。本講演では、その期間私たちが大きく関わってきた *Diplazium* を例にしてその変遷を紹介します。図鑑類というのはある意味私たちにとっては辞書のようなものですが、その辞書がいろいろ

れより3歳若い時です。岩槻先生は今でもご健在です。

お二人がどれくらい熊本県に採集に来ているかというのは、全ての具体的な記録はなかったのですが、私が持っている京都大学標本庫の標本ラベルを写したものを2例あげます（表1）。これを見ると、

ろ書き換えられて、扱いがずいぶんと変わってきたのだということが分かっていたいただければありがたいと思っています。

2. 日本のシダ植物図鑑の特徴と *Diplazium* 属の範疇と種数の変遷

Diplazium 属の掲載数は、田川図鑑では20種でした(表2)。岩槻図鑑では31種14雑種、海老原図鑑では31種25雑種ですから、これだけ見ると単に新雑種が増えただけのように見えます。田川図鑑の掲載数が少ないのは、奄美・沖縄・小笠原が含まれていないのが主因と考えられます。岩槻図鑑と海老原図鑑との関係では、そこには色々な変化がありました。その結果、『熊本県植物誌』に掲載されていた *Diplazium* には、11種と1雑種フクレギクジャクだけありましたが、2021年現在県内では海老原図鑑の *Diplazium* に準拠すると18種7雑種が確認されています(表3)。下線を

表2 田川(1959)での *Diplazium* 関連種

属名	種名
メシダ属 <i>Athyrium</i>	ヌリワラビ、ミヤマシダ、キヨタキシダ
イワヤシダ属 <i>Diplaziopsis</i>	イワヤシダ
ヘラシダ属 <i>Diplazium</i>	ヘラシダ、ノコギリヘラシダ、キノボリシダ、アツバキノボリシダ、フクレギシダ、ノコギリシダ、var. ヒメノコギリシダ、イヨクジャク、ミヤマノコギリシダ、var. ホソバノコギリシダ、ヒロハミヤマノコギリシダ、ヒロハノコギリシダ、ヤクシマワラビ、ニセシロヤマシダ、コクモウクジャク、var. ニセコクモウクジャク、var. オキナワコクモウクジャク、シロヤマシダ、シマシロヤマシダ、オニヒカゲワラビ、ピッチュウヒカゲワラビ、ヒカゲワラビ、アオイガワラビ、var. ウスゲアオイガワラビ、クワレシダ

表3 熊本県の *Diplazium* 関連種

熊本県植物誌 (1969)		海老原 (2017) に準拠し2021年現在	
属名	種名	属名	種名
メシダ属 <i>Athyrium</i>	ヌリワラビ、ミヤマシダ、キヨタキシダ	ヌリワラビ属 <i>Rhachidosorus</i>	ヌリワラビ
イワヤシダ属 <i>Diplaziopsis</i>	イワヤシダ	イワヤシダ属 <i>Diplaziopsis</i>	イワヤシダ
ヘラシダ属 <i>Diplazium</i>	ヒカゲワラビ、シマシロヤマシダ、シロヤマシダ、ミヤマノコギリシダ、var. ウスバミヤマノコギリシダ、var. ホソバノコギリシダ、オニヒカゲワラビ、イヨクジャク、フクレギシダ、ヘラシダ、ノコギリヘラシダ、コクモウクジャク、var. ニセコクモウクジャク、ノコギリシダ、var. ヒメノコギリシダ	シケシダ属 <i>Deparia</i>	ヘラシダ、ノコギリヘラシダ
雑種 フクレギクジャク		ノコギリシダ属 <i>Diplazium</i>	キヨタケシダ、ヒカゲワラビ、シマシロヤマシダ、シロヤマシダ、ミヤマノコギリシダ、 <u>var. ウスバミヤマノコギリシダ</u> 、 <u>var. ホソバノコギリシダ</u> 、 <u>オオバミヤマノコギリシダ</u> 、 <u>オニヒカゲワラビ</u> 、 <u>イヨクジャク</u> 、 <u>フクレギシダ</u> 、 <u>コクモウクジャク</u> 、 <u>var. ニセコクモウクジャク</u> 、 <u>var. オキナワコクモウクジャク</u> 、 <u>ノコギリシダ</u> 、 <u>var. ヒメノコギリシダ</u> 、 <u>クワレシダ</u> 、 <u>ニセヒロハノコギリシダ</u> 、 <u>ミクマノシダ</u> 、 <u>ヒロハノコギリシダ</u> 、 <u>ヒュウガシダ</u>
		雑種	フクレギクジャク、アカメクジャク、ミヤマノコギリシダ×オオバミヤマノコギリシダ、 <u>ミヤマノコギリシダ×ウスバミヤマノコギリシダ</u> 、 <u>ミヤマノコギリシダ×ホソバノコギリシダ</u> 、 <u>ダンドシダ</u> 、 <u>ピッチュウヒカゲワラビ</u>

下線：追加されたもの、下線 var.：変種から種に変更されたもの。

付けたものが新しく見つかったものなので、特に雑種はほとんど新発見に近く、相当量が増えていることが分かると思います。

田川図鑑ですが、前書きに「図版は腊葉標本を撮影して作った」と書いてあります。押葉標本の茶色くなったのを、生前の色を表現させて、このような色にしてくれと何度も保育社と掛け合って作ったそうで、ものすごく苦勞をかけたとお聞きしたことがあります。また、まだ当時学生だった岩槻先生について、「岩槻邦男君にもコケシノブ科・ヒメシダ科その他を分担してもらい、図版の校正も岩槻君が一手に引き受けて、京都から大阪に通って作った」と書いてあります。さらに、「日本に産するシダ植物の学名・異名・文献を集めた総目録と付けた」ということが書かれていて、「異名のカードを作り、全部のカードを整理して原稿をまとめ、校正が終わるまでのすべてが岩槻君の仕事であった。」ということで、田川図鑑は、実は田川先生と岩槻先生が協力して作られた図鑑といえると思います。

図鑑は、実際こういうふうになっていまして（図6）、標本から再現させたカラーの図版（図6左）があつて、解説（図6右上）があります。今日の主役であるシロヤマシダについては、その仲間が沢山あるのですが、これを田川図鑑で調べようとするとかなり難しく、大型のシダなのでなかなか全体像がつかめないところがありました。図6右下が、田川先生が作られた総目録の一部です。*Diplazium* の種小名はアルファベットでは *aphanoneuron* から始まるのですが、これは *Diplazium donianum* キノボリシダだよということが書かれていて、太字の *bittyunse* などが田川先生の採用された学名です。

おしだ科 (35)



308. シロヤマシダ

57—308. シロヤマシダ *Diplazium hachijoense* Nakai

常緑性。根茎は太くて匍匐し、葉はこみあつてつく。葉柄は葉身とほぼ同長、基部に披針形・黒褐色・膜質・全縁の鱗片がまばらにつくが、長くは残らない。葉身は三角形—三角状卵形、長さも幅も50—100cm、2回羽状複生、やや厚い草質、鮮緑色。羽片は有柄、小羽片は三角状披針形、長鋭尖頭、長さ5—10cm、幅2—3cm、基部は切形、短い柄があり、羽状に中—深裂し、裂片は長楕円形、円頭、わずかに鋸歯がある。小脈は単条または2又する。胞子嚢群は線形、中肋と辺縁の中間に並び、最下前側の小脈上のはしばしば背中合わせ、包膜は膜質、全縁。伊豆および富山県以西の本州の暖帯・四国・九州の山地に広く分布し、暖地に多い。林下に通常群生する。朝鮮の済州島・琉球に分布している。

北方のものは、葉が小さく切れこみも浅く、別種のように見える。また冬には葉が枯れる。

DIPLAZIUM Sw. ヘラシダ属 Aspidiaceae オシダ科

aphanoneuron Ohwi, J.J.B. 31: 137. 1956 = *D. donianum*

bicuspe Hayata, Ic. Pl. Formos. 4: 214. f. 146. 1914 = *Asplenium ensiforme*

311. *bittyunse* Tagawa, A.P.G. 2: 196. 1933. *Athyrium bittyunse* (Tagawa)

Ohwi, Bull. Nat. Sci. Mus. Tokyo 3: 99. 1956; F.J.P. 125. 1957.

ピッチェウヒカゲワラビ Hn, S

312. *chinense* (Bak.) C. Chr. Ind. 229. 1905; Ching, Sinensia 3: 335. 1933; Tagawa,

A.P.G. 10: 290. 1941. *Asplenium chinense* Bak. in Hook. et Bak. Syn.

Fil. 237. 1867. — *Diplazium naganumanum* Makino, B.M.T. 13: 14. 1899;

Matsum. Ind. 304. 1904. *Athyrium naganumanum* (Makino) Ohwi, Bull.

Nat. Sci. Mus. Tokyo 3: 100. 1956; F.J.P. 125. 1957.

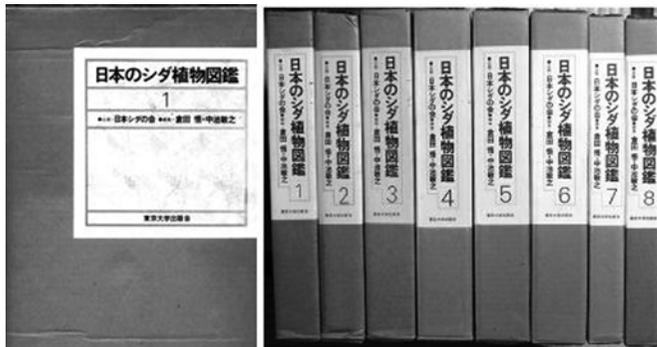
ヒカゲワラビ Hn, S, K

図6 田川図鑑 (1959) のシロヤマシダ
左：図版、右上：記載文、右下：日本産シダ植物総目録の一部。

それで、岩槻先生が岩槻図鑑で *Diplazium* として扱ったものを田川先生がどう扱っていたかという(表2)、これらは全部オシダ科で、メシダ属 *Athyrium* に3種、イワヤシダ属 *Diplaziopsis* にイワヤシダ1種、そしてヘラシダ属 *Diplazium* にはこの20種が書いてあります。これに従った『熊本県植物誌』でも3属に分けていて(表3)、ヘラシダ属に11種1雑種が述べられているというわけです。図2に *Diplazium* のところの一部を示しましたので、その中でいくつか紹介します。そうすると、メシダ属にヌリワラビとキヨタキシダ、イワヤシダ属にイワヤシダ1種、そこから下が *Diplazium* で、『熊本県植物誌』は学名順に並んでいますので、ヒカゲワラビから始まっています。極稀、稀、やや稀など色々な記載があります。

田川図鑑の出版後、岩槻図鑑を経て、1983年から1997年まで「日本シダの会」から『日本のシダ植物図鑑』が発刊されました(図7)。15年間掛かって1巻から8巻まで、並べたら全部で38cmもある非常に重たくて貴重な本です。これは、東京大学の倉田悟先生と国立科学博物館の中池敏之先生が編集はされているのですが、実際には日本シダの会という、ちょうどこの記念採集会のようなアマチュアの会の人たちが中心となって作った本です。

関係してくるシロヤマシダのところ(第3巻1983)⁸⁾を見ると、生体写真があったり、線画が



亜熱帯から暖帯にかけて分布し、主に常緑性であるが、北限付近では夏緑性となり、やや湿った土壤のよく発達した林下に生育し、根茎が長くはうため群落となることが多い。葉の高さは1m前後となり葉身は二回羽状浅裂または深裂、小羽片はほとんど柄を有さないが、1~2mm程度の柄を有するものもあり、基部はほとんど切形となる。また脈は単状~2回分岐し、時に大型のものは3回分岐するものもある。ソーラスは中間性で背中合わせのものもあり、包膜はほとんど全縁。本種との雑種と推定されるものにヒュウガシダ(本種 × コクモウクジャク)、タンゴワラビ(本種 × オニヒカゲワラビ)がある。(宮本 太)

図7 日本のシダ植物図鑑
上：表紙と全8巻の背表紙、下：第3巻(1983)に書かれたシロヤマシダの解説文。

あったりして、説明が書いてあります。シロヤマシダについては、説明と線画は専門家の宮本太先生が書かれているのですが、アマチュアの人だけで作られている部分もたくさんあります。これは図鑑といっても属内の種情報が集まったところから順次出版されたので、これだけでいろいろ調べるといのはちょっと難しいです。シロヤマシダの解説(図7下)に、私の今日の話の最後の部分に関係することが書いてありまして、「シロヤマシダとの雑種と推定されるものにヒュウガシダ(本種とコクモウクジャクの雑種)とタンゴワラビ(本種とオニヒカゲワラビの雑種)がある」ということが述べられています。

この図鑑の非常に大きな特徴には、分布図があります。それは日

本列島全部の5万分の1の地図を四等分して、1点でも標本あったら一つ点が打たれています。それに対してどこで点を打っているかという証拠標本が全部残っていて、このように分布図とそれに対する証拠標本が述べられている本というのは、たぶん世界で初めての対応だったと思います。

熊本県のところを見てみましょう（図8）。これはシロヤマシダの分布図と採集地・採集者ですが、採集者の名前を見ると、別府さん、石坂さん、城戸さん、小林さんなど、記念採集会の大先輩の人たちがたくさん標本を送ったのが証拠になっています。『熊本県植物誌』で見ると、シロヤマシダは「芦北や天草ではやや稀でところによってはやや普通で局所的に群生することもあるが、八代市宮地が県内で確認された北限になっている」と書かれています（図2）。それは、図8でいうと矢印で示した点のあたりですが、それより北の分布が図8の四角で囲った場所の通り増えてきて、実際には山鹿まで分布しています。これは決して温暖化ということではなくて、熱心に採集を繰り返された諸先輩のおかげだと思っています。

1992年に出版された岩槻図鑑のまえがきは、配った資料にありますので詳しくは後で見てください。そこには、「シダ植物の種数が多い琉球、小笠原を含め、日本に自生するものすべてを取り上げた」ということ、「写真と対応させて理解してもらえるように、すべての科、属、種について記載をつけ」、「形態だけではなく染色体や生殖型についての情報や二次代謝産物などについても含めている」という図鑑です。この本が出版されるまでは、私たちが例えば沖縄に行ったり、小笠原に



熊本県

- 〔砥用-4〕東陽村座連(別府稜 1972)
- 〔頭地-3〕東陽村鶴木場(別府稜 1972)
- 〔山鹿-1〕鹿北町小栗峠(石坂征勝 1981)
- 〔玉名-1〕菊水町蜻浦(石坂征勝 1981)
- 〔熊本-1〕湖東町江津湖(石坂征勝 1981)
- 〔熊本-2〕宇土市富合町木原山(別府稜 .1978)
- 〔八代-2〕八代市興善寺町竜峰山(別府稜 1970)
- 〔日奈久-1〕八代市麓町春光寺(別府稜 1978)
- 〔日奈久-2〕坂本村鎌瀬(別府稜 1972)
- 〔佐敷-2〕球磨村俣口(別府稜 1977)
- 〔佐敷-4〕水俣市久木野大川(城戸正幸 1958)
- 〔大口-1〕人吉市木地屋(城戸正幸 1964)
- 〔水俣-1〕水俣市招川内矢管山(城戸正幸 1964)
- 〔水俣-2〕水俣市井良迫(城戸正幸 1964)
- 〔出水-1〕水俣市湯出赤泥田(石坂征勝 1978)
- 〔本渡-1〕本渡市染岳(小林嘉光 1969)
- 〔本渡-3〕高浜町(小林嘉光 1971)
- 〔本渡-4〕天草町角山(城戸正幸 1960)
- 〔牛深-3〕牛深市二浦町高取山(城戸正幸 1978)
- 〔高浜-2〕天草町下河内(別府稜 1979)

図8 日本のシダ植物図鑑シロヤマシダの熊本県内分布図と証拠標本の地名
 左：5万分の1地形図を四等分した分布図。矢印が熊本県植物誌の最北生育地、
 右：採集地名。四角で囲った場所が、熊本県植物誌の最北地以北の新産地。

行ったりする時は、田川図鑑では全然相手にならなくて、専門の目録などを持って行かざるを得なかったもので、岩槻図鑑ができたときは本当に便利になった思いがしました。

基本的なものには、生態写真があって重要な部分は拡大があり、形態などの記載があるというものです（図9）。シロヤマシダに関連する仲間について岩槻図鑑を整理してみると、田川図鑑ではおしだ科3属に分かれていたものを、いわでんだ科1属ヘラシダ属 *Diplazium* として扱っています（表4）。下線で表記したのが田川図鑑から新たに加入したものです。イサワラビは全く新しく加わっています。△ var. は種を変種に変えたものです。アツバキノポリシダです。先頭に○を付けた下線表記したものは、主に奄美・沖縄・小笠原が加わったことで加わったものです。ハンコクシダなどがそうです。実際に田川図鑑から増えているのは、大部分が奄美・沖縄・小笠原が加



シロヤマシダ 2-3
Diplazium hachijoense 図9.255



19. シロヤマシダ 田薄蓋短腸蕨 PL. 173-2~3
Diplazium hachijoense Nakai; *Athyrium hachijoense* (Nakai) Ohwi

常緑性、北方のものは夏緑性になることもある。根茎は横走するが、太く、葉はこみ合っつく。葉柄は葉身とほぼ等長、緑色~わら色、基部は汚褐色で鱗片をつける。鱗片は披針形~広披針形、長さ約5mm、幅1-2mm、膜質、黒褐色~茶褐色、全縁、ふつう早落性。葉身は三角形~三角状卵形、2回羽状深裂、長さ、幅ともに50-100cm。羽片は有柄。小羽片も短い柄があり、三角状披針形、長鋭尖頭、基部は切形、羽状に中裂~深裂する。裂片は長楕円形、円頭、わずかに鋸歯縁。葉質はやや厚い草質。孢子囊群は線形、中肋と辺縁の中間にあり、包膜は膜質、全縁まれに鋸歯縁。染色体数は 'n' = 123 で3倍体無融合生殖。本州(関東南部・北陸以西)・四国・九州・琉球の、山地林下の湿った場所に生じ、暖地ではしばしば群生する。朝鮮の済州島に分布する。和名は鹿児島市の城山でみつかったことによる。[2: 伊豆. 八丈島 '79. 5. 22 伊沢 3: 和歌山県那智山 '90. 5. 30 佐藤]

図9 岩槻図鑑 (1992) のシロヤマシダ 左: 図版、右: 記載文。

表4 岩槻 (1992) の *Diplazium*

属名	種名
ヘラシダ属 <i>Diplazium</i>	ヌリワラビ、ミヤマシダ、キヨタキシダ、 <u>var. キタノミヤマシダ</u> 、イワヤシダ、ヘラシダ、ノコギリヘラシダ、キノポリシダ、△ var. アツバキノポリシダ、○ <u>キレハキノポリシダ</u> 、○ <u>イブタケキノポリシダ</u> 、フクレギシダ、○ <u>ハンコクシダ</u> 、ノコギリシダ、var. ヒメノコギリシダ、イヨクジャク、○ <u>シマクジャク</u> 、○ <u>ホコザキノコギリシダ</u> 、ミヤマノコギリシダ、var. ホツバノコギリシダ、var. ウスバミヤマノコギリシダ、ヒロハミヤマノコギリシダ、 <u>イサワラビ</u> 、○ <u>ニセシケチシダ</u> 、ヒロハノコギリシダ、var. <u>ニセヒロハノコギリシダ</u> 、ヤクシマワラビ、ニセシロヤマシダ、コクモウクジャク、var. ニセコクモウクジャク、var. オキナワコクモウクジャク、シロヤマシダ、シマシロヤマシダ、オニヒカゲワラビ、 <u>ベツチュウヒカゲワラビ</u> 、○ <u>アマミシダ</u> 、ヒカゲワラビ、○ <u>ムニンミドリシダ</u> 、アオイガワラビ、var. ウスゲアオイガワラビ、クワレシダ、ジャコウシダ

下線: 田川図鑑から追加されたもの、△ var.: 種から変種に変更されたもの、下線○: 主に奄美・沖縄・小笠原が加わったことで追加されたもの、取り消し線: 種から雑種に変更。

わったことによるもので、南方ですのでシダ植物の種数は多くなるのですね。取り消し線はもともとは種だったものが雑種に変更されたものです。種としては31種が挙げられています。推定雑種ですが、岩槻図鑑ではあまり詳しい説明はなくて、名前だけが挙げられているに近いのですが、14雑種が挙げられています(表5)。()の前に名前がないものは雑種名がまだないもの、■を付けたものは細胞学的に調査が進んでいるもので2雑種のみが調べてありました。ですから形態によるだけの推定雑種というのが現状だったわけです。

それで、海老原図鑑はどうなったかという、随分大きな変化がありました。まえがきに「世界のシダ植物の分類と進化の研究は、DNAの情報に基づいた系統解析が容易になった1990年代以降急加速し、1990年代以前に出版された図鑑はすでにアップデートが必要な状況にあった」と述べ、その一方で、形態の記載に関しては、だいたいもう出来上がっているので変更の必要はないだろうというのが海老原先生の考え方でした。この図鑑の一番の特徴は、普通の図鑑には掲載されている種への検索表がなく、各種の形態の記述もなくしています。その代わりに形態比較表というのを収録しました。これは後でお見せします。比較表上部には、各種の進化の道筋を示す系統樹が書かれています。「このような情報を図鑑に盛り込むのも図鑑には初めての試みである」ということで、たぶん全種の形態比較表と系統樹が掲載されているのは、世界で初めての図鑑だと思います。さらに雑種を含む全野生種について国内の分布図が載っているのですが、実際の図鑑では刷り上がりでは7cm×6cmでよく見えないぐらいなのですが、「すべての分布点は国立科学博物館を始めとした公的標本室に納められた標本を現物確認した上で打点された」ということで、ものすごい量の、30万点以上の標本をもって分布図がかかっているというのも、画期的な仕事だと思います。

実際にシロヤマシダのところを見るとこのようになっています(図10)。全体像と拡大図と生態写真と分布図があって、参考のところに色々なことが書いてあるのですが、形態の記載はありません。図鑑に載っている分布図に関しては、図鑑の基礎データとして、倉田・中池の『日本のシダ植

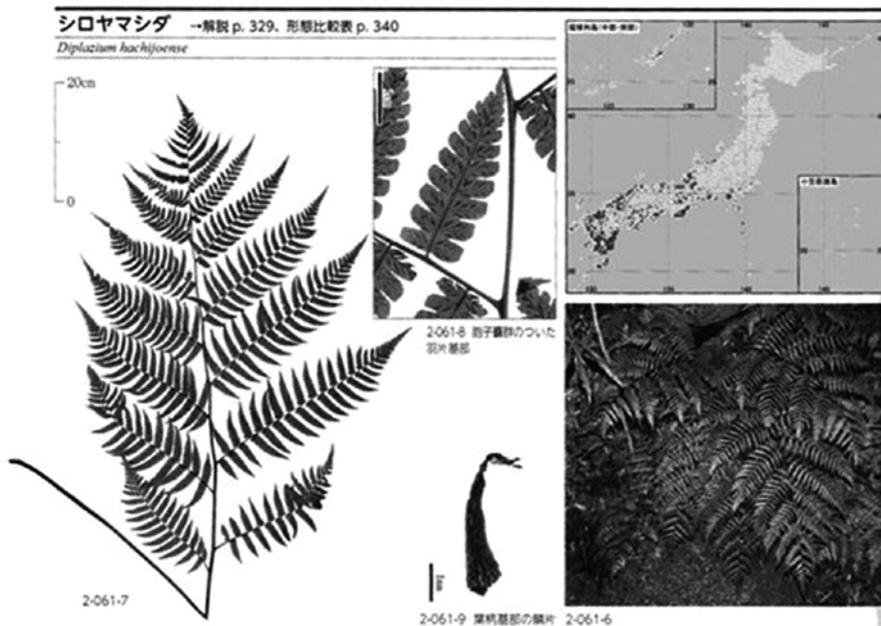
表5 岩槻(1992)の *Diplazium* の自然雑種

種名
(キノボリシダ×ホコザキノコギリシダ)
■フクレギクジャク(フクレギシダ×ノコギリシダ)
2n = 82, 減数分裂異常
アカメジャク(イヨクジャク×ノコギリシダ)
オワセシダ(ミヤマノコギリシダ×コクモウクジャク)
サツマクジャク(ミヤマノコギリシダ×ニセコクモウクジャク)
セイタカミヤマノコギリシダ(ミヤマノコギリシダ×オニヒカゲワラビ)
ダンドシダ(キヨタキシダ×ミヤマノコギリシダ)
モッチョムシダ(ヒロハノコギリシダ×ニセシロヤマシダ)
(ヒロハノコギリシダ×コクモウクジャク)
フトウワラビ(アマミシダ×ヒロハノコギリシダ)
ヒュウガシダ(シロヤマシダ×コクモウクジャク)
タンゴワラビ(シロヤマシダ×オニヒカゲワラビ)
■ピッチュウヒカゲワラビ(ヒカゲワラビ×オニヒカゲワラビ)
2n = ca.164, 減数分裂異常
ミヤマキヨタキシダ(ミヤマシダ×キヨタキシダ)

() の前に名前がない：雑種名がまだない、■：細胞学的に調査が進んでいるもの。

物図鑑』の標本の有無を調べ、さらにそれ以外の標本を集め直して、すごく大変な作業だったのですが、それを基にして分布図が書かれています。

そして、これが形態比較表というもので(図11)、このように種が並んでいまして、そこに例え



24. シロヤマシダ (図版 p. 84 下)

Diplazium hachijoense Nakai

≡ *Athyrium hachijoense* (Nakai) Ohwi ≡ *Allantodia hachijoensis* (Nakai) Ching

Diplazium siroyamaense Tagawa

図版 2-061: 6. 和歌山県 (撮影: 山住一郎, 2015年12月); 7. 三重県産; 8. 東京都産; 9. 宮崎県産

【和名の由来】城山羊歯: 鹿児島県鹿児島市城山で見出されたシダ植物

【分布】本州 (佐渡島以南)・四国・九州・琉球列島 (沖縄島以北); 朝鮮 (济州島)・中国

【基準産地】東京都八丈島

【生育環境】地上生 光要求度 〇〇〇〇〇

水分要求度 〇〇〇〇〇

【倍数性・生殖様式】3倍体無融合生殖

【備考】タンゴワラビ *D. sacrosanctum* Sa.Kurata, nom. nud. は、胞子囊群の包膜に突起が出ることや最下羽片の柄が明瞭な特徴からオニヒカゲワラビとの中間形あるいは雑種とみなされてきた。しかしながら、酵素多型解析ではオニヒカゲワラビは無関係であることが示唆されており、本書でもシロヤマシダに含む取り扱いを採用する。ただし、シロヤマシダとオニヒカゲワラビの雑種が存在する可能性が否定されたわけではなく、今後も探索を続ける価値はあるだろう。紀伊半島と鹿児島県に根茎があまり長く違わない型があり、「セイタカシロヤマシダ」と仮称されている。

図10 海老原図鑑 (2017) のシロヤマシダ

上: 図版 (生態写真や分布図も含む)、下: 解説文。

ば葉柄がどうなっているのだということが横並びに見られます。これは、本当に画期的なこと、どの形質を見ても比較できるのですが、作るのものはすごく大変だったと思うのです。普通でしたら一つの種の記載を基本にするのですが、そうしないのでこれは全部の比較ができます。検索に使うとなるとけっこう難しいことになるのですけれど。

もう一つの特徴として挙げたのが、形態比較表の上に線で示されている系統樹ですね。後でお話しますが、葉緑体の遺伝子を基にして書かれた系統樹があって、これとこれが近いよってということが説明もされています。これも世界で初めての試みではないでしょうか。これだけ図鑑が変

27D

和名	23. アマミシダ	24. シロヤマシダ	25. シマシロヤマシダ	26. ニセシロヤマシダ
学名	<i>D. amamanum</i>	<i>D. hachijoense</i>	<i>D. doederleinii</i>	<i>D. taiwanense</i>
掲載ページ	p. 329 / 図版p. 84上	p. 329 / 図版p. 84下	p. 329 / 図版p. 85上	p. 330 / 図版p. 85下
常緑・落葉	常緑	常緑、北方では夏緑	常緑、九州本土以北では夏緑	常緑
匍匐・直立	直立	長く匍匐(葉の間隔はやや狭い)	短く~やや長く匍匐	直立~斜上
直径 RD	N/M	(4.4-)5.4-7.2(-8.5) mm	N/M	N/M
二形性	同形	同形	同形	同形
長さ SL	(22-)27-38(-51) cm	(33-)40-54(-71) cm	(30-)35-51(-66) cm	(24-)36-53(-71) cm
色	淡緑色~淡褐色、基部は褐色	淡緑色、基部は褐色	淡緑色、基部は褐色	淡緑色、基部は褐色
有無・量	ほとんどなし(早落性)	ほぼ下部のみ、まばら(早落性)	ほぼ下部のみ、まばら(早落性)	基部で密、それより上ではまばら
形状	広披針形	広披針形~披針形	披針形	狭披針形
長さ SSCL	N/M	(2.6-)4.2-5.8(-7.0) mm	(1.8-)2.6-3.6(-4.0) mm	(7.9-)10-15(-18) mm
辺縁	ほぼ全縁	全縁またはわずかに小突起縁	小突起縁	小突起縁
色	褐色	淡褐色~褐色	褐色	黒褐色(光沢あり)

図11 形態比較表の一部

表6 海老原 (2017) による岩槻 (1992) の *Diplazium* の取り扱い

属名	種名
いわやしだ科	
イワヤシダ属	イワヤシダ
<i>Diplaziopsis</i>	
ぬりわらび科	
ヌリワラビ属	ヌリワラビ
<i>Rhachidosorus</i>	
めしだ科	
シケシダ属	ヘラシダ、ノコギリヘラシダ、ジャコウシダ
<i>Deparia</i>	
ノコギリシダ属	ノコギリシダ、var. ヒメノコギリシダ、イヨクジャク、フクレギシダ、ミヤマシダ、キヨタキシダ、var. キタノミヤマシダ、ニセシケチシダ、ハンコクシダ、シマクジャク、クワレシダ、オニヒカゲワラビ、ヒカゲワラビ、ムニンミドリシダ、ミヤマノコギリシダ、var. ホソバノコギリシダ、var. ウスバノコギリシダ、ヒロハミヤマノコギリシダ、イブタケキノボリシダ、キノボリシダ、var. アツバキノボリシダ、キレハキノボリシダ、ホコザキノコギリシダ、オオバミヤマノコギリシダ、イサマラビ、ヒロハノコギリシダ、var. ニセヒロハノコギリシダ、キタシマラビ、アオイガワラビ、△f. ウスゲアオイガワラビ、アマミシダ、シロヤマシダ、シマシロヤマシダ、ニセシロヤマシダ、コクモウクジャク、var. ニセコクモウクジャク、var. オキナワコクモウクジャク、◎ヒュウガシダ、◎モッチョムシダ、◎ミクマノシダ

下線：岩槻図鑑から追加されたもの、下線 var.：変種から種に変更されたもの、△f.：変種から品種に変更されたもの、取り消し線：種から雑種に変更されたもの、◎：雑種から種に変更されたもの。

わったというのは、本当に画期的なことだと思います。

それで、海老原図鑑はどうなったかという、岩槻図鑑では1科1属であった *Diplazium* を、これだけに分けました(表6)。ぬりわらび科のヌリワラビ属、めしだ科のシケシダ属とノコギリシダ属(属名が変わりました)、それといわやしだ科イワヤシダ属の3科4属です。下線で示したのが新たに加わったものです。下線と var は、変種から種にしたもの、△ f は変種から品種に変更されたもの、取り消し線は種から雑種に変更されたもの、逆に◎をつけたものは雑種だと思っていたものが本当は種だったのだと変わったもので、これだけあります。

さて、推定自然雑種ですけれども、() の前に名前がないものは雑種名がまだないもの、下線で示したのが岩槻図鑑から新たに加わったものです(表7)。▲は存在が不明なもの、取り消し線は雑種から種に変更されたもの、○をつけたものは種だと思っていたものが本当は雑種だったのだと変わったもので、これだけあります。この■のところを見てもらうと分かるのですが、細胞学的に

表7 海老原(2017)の *Diplazium* の自然雑種

種名
▲(キノボリシダ×ホコザキノコギリシダ)
■アカメジャク(イヨクジャク×ノコギリシダ)
■フクレギクジャク(フクレギシダ×ノコギリシダ)
ミヤマキヨタキシダ(ミヤマシダ×キヨタキシダ)
オニキヨタキシダ(オニヒカゲワラビ×キヨタキシダ)
■ダンドシダ(キヨタキシダ×ミヤマノコギリシダ)
■(キタノミヤマシダ×ミヤマシダ)
■ビッチュウヒカゲワラビ(ヒカゲワラビ×オニヒカゲワラビ)
■○イサワラビ(オニヒカゲワラビ×ミヤマノコギリシダ)
■セフリワラビ(オニヒカゲワラビ×ウスバミヤマノコギリシダ)
■セイタカミヤマノコギリシダ(ホソバノコギリシダ×オニヒカゲワラビ)
■○ヤクシマワラビ(オニヒカゲワラビ×オオバミヤマノコギリシダ)
■ツクシワラビ(ヒカゲワラビ×ホソバノコギリシダ)
■(ミヤマノコギリシダ×ウスバミヤマノコギリシダ)
■(ホソバノコギリシダ×ミヤマノコギリシダ)
■(ヒロハミヤマノコギリシダ×ミヤマノコギリシダ)
■(オオバミヤマノコギリシダ×ミヤマノコギリシダ)
■オワセシダ(ミヤマノコギリシダ×コクモウクジャク)
■サツマクジャク(ミヤマノコギリシダ×ニセコクモウクジャク)
■(ホソバノコギリシダ×ヒロハミヤマノコギリシダ)
■○ホコザキノコギリシダ(ホソバノコギリシダ×イブタケキノボリシダ)
■(ホソバノコギリシダ×オオバミヤマノコギリシダ)
■(ヒロハミヤマノコギリシダ×オオバミヤマノコギリシダ)
フトウワラビ(アマミシダ×ヒロハノコギリシダ)
キンサクシダ(アマミシダ×シマシロヤマシダ)
■◎モッチョムシダ(ヒロハノコギリシダ×ニセシロヤマシダ)
▲(ヒロハノコギリシダ×コクモウクジャク)
■◎ヒュウガシダ(シロヤマシダ×コクモウクジャク)
■◎タンゴワラビ(シロヤマシダ×オニヒカゲワラビ)→シロヤマシダに。
■◎ミクマノシダ(シロヤマシダ×ニセコクモウクジャク)

() の前に名前がない：雑種名がまだない、下線：岩槻図鑑から追加したもの、▲：存在が不明なもの、◎取り消し線：雑種から種に変更したもの、○：種から雑種に変更したもの、■：細胞学的に調査が進んでいるもの。

Family: Athyriaceae メシダ科 > Genus: *Diplazium* Sw. ノコギリシダ属
GreenList Taxon ID: 653

✓ Accepted name

Diplazium hachijoense Nakai

シロヤマシダ

和名別名: テリハンシロヤマシダ

GBIF YList

 **Basionym and homotypic synonym(s)**

Diplazium hachijoense Nakai, Bot. Mag. (Tokyo) 35(417): 148, 1921. BHL Tropicos
 ≡ *Athyrium hachijoense* (Nakai) Ohwi, Bull. Natl. Sci. Mus. 3(2): 100, 1956. Tropicos
 ≡ *Allantodia hachijoensis* (Nakai) Ching, Acta Phytotax. Sin. 9(1): 55, 1964. Tropicos
 ▶ [Type information in the protologue: T. Nakai \(insulae Hachijo\)](#)

図12 日本産シダ植物インデックス (シロヤマシダの項)

かなり調べられています。実は、この細胞学的報告というのは、私たちが研究した報告がほとんどで、細胞学的に雑種であることを決定したというのが私たちの一つの貢献ではないかと思っています。

それで、海老原図鑑には一覧表の学名インデックスがないものですから、海老原先生自身がホームページを立ち上げまして、『日本産シダ植物インデックス』を開設しています (http://jpfern.la.coocan.jp/names/index_j.html) (図12)。興味がありましたら見てください。これは、日本に自生するシダ植物の全部の採用学名と異名のチェックがあって非常に使いやすいリストです。実際にシロヤマシダを見てみると、学名としてはこれを使いなさいということが書かれていて、異名が下に書かれていて、ものによってはタイプ標本と結びつけるものや染色体情報とその出典論文もあります。もう一つ大事なことが、グリーンリストの Taxon ID が653というのが書かれていて、これは環境省が作る色々な生物目録の基になるものに維管束植物にはグリーンリストというのを作っているのですが、その番号があってそれが学名を扱うときに基準になるようなものなので、参考になるホームページです。

3. 講演理解の為の基礎の生物学

さて、本題に入る前に基本的な生物学的話を少しいたします。そんなことは分かっていますという人も多いかもしれませんが、簡単な話をします。皆さん普通に認識されているように、先祖から両親そして自分自身に伝わって、さらに子どもに伝えているのが、遺伝子であるDNAです。

それをRNAで読み取ってタンパク質を作っていて、それに色々な環境要因とかがからみあって生物の体はできているのですね（図13）。私たちが分類するのはもちろん形態を見たところから始めるわけですが、実際には全てのDNAが分かれば、どんな形態をしていようが直接の比較ができるから、本当の正しい系統が分かるわけなのです。なかなかそのところが簡単にはいかないのですが、部分的なDNAの比較が、本当の系統に少しずつ結びついていくわけです。

それで、これはもう当たり前なのかもしれませんが、こちらが動物細胞で、こちらが植物細胞です。DNAが一番普通に含まれているところは、この核という部分ですね。核というところに染色体が入っているのですが、そこにDNAがあります。他にも、動物にも植物にも共通にあるミトコンドリアと、植物の葉緑体にもDNAがあります。

簡単に説明すると、DNAというのは、このGCTAという4種類の塩基が向かい合った塩基対を作り、長く繋がった二重らせんというのを作っています（図14）。これである程度の長さのところを遺伝子領域とって、それを遺伝子と普通には呼んでいるものですね。DNAはすごく長いものですから、細胞が分裂するときにはぎゅっと凝縮を重ねてちょうどゴム紐をぐるぐる巻いて短くなっていくようになっていわゆる染色体という格好になっています。実際に染色体がはっきりと見えるときには図14のような核膜はないのですが、DNAがずっと縮んでいってクロマチン繊維を作り、染色体を形成しているというイメージを持ってください。このGCTAの4種類の塩基の並び方の違いで、比較する生物間にどの位の違いがあるのかを調べます。

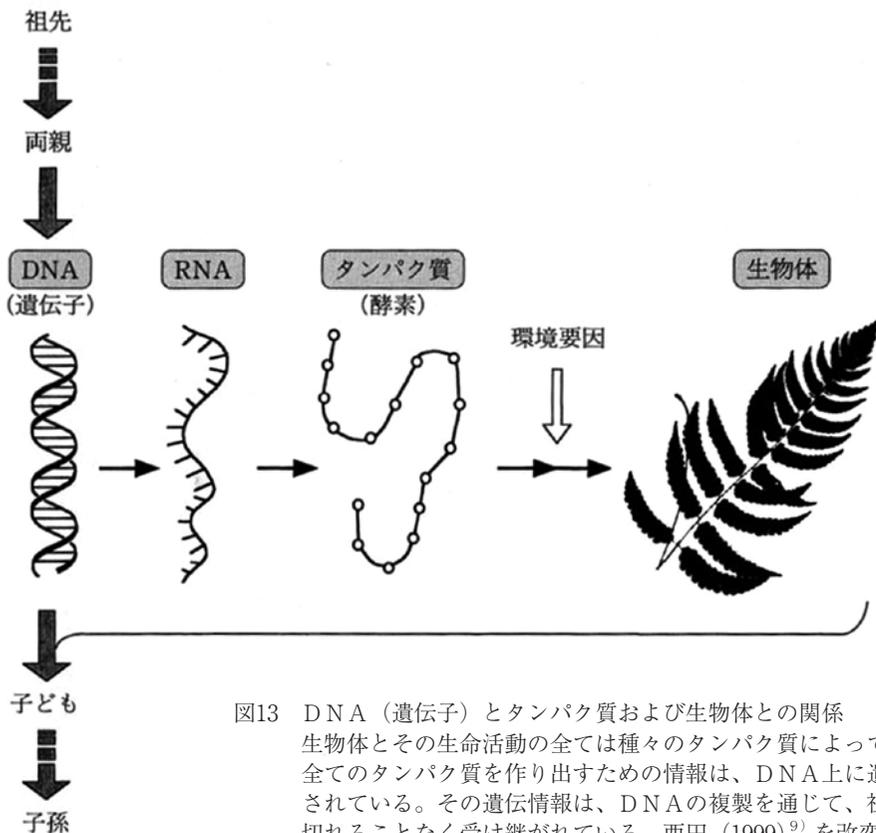


図13 DNA（遺伝子）とタンパク質および生物体との関係
生物体とその生命活動の全ては種々のタンパク質によって担われているが、全てのタンパク質を作り出すための情報は、DNA上に遺伝情報として保持されている。その遺伝情報は、DNAの複製を通じて、祖先から子孫へと途切れることなく受け継がれている。西田（1999）⁹⁾を改変。

細胞が分裂する時というのは、「分裂して成長して、分裂して成長して」を繰り返して、ヒトの1個体であれば1個の受精卵から分裂（体細胞分裂）を繰り返して37兆個といわれているのですが、それだけの細胞になるわけです。体細胞分裂では、1個の元になる細胞（=母細胞）の核が分裂して、最終的に2個の娘細胞に分かれます。

実際に体細胞分裂ってどうやって起きるかを説明します。図15の左側です。父親からの灰色の3

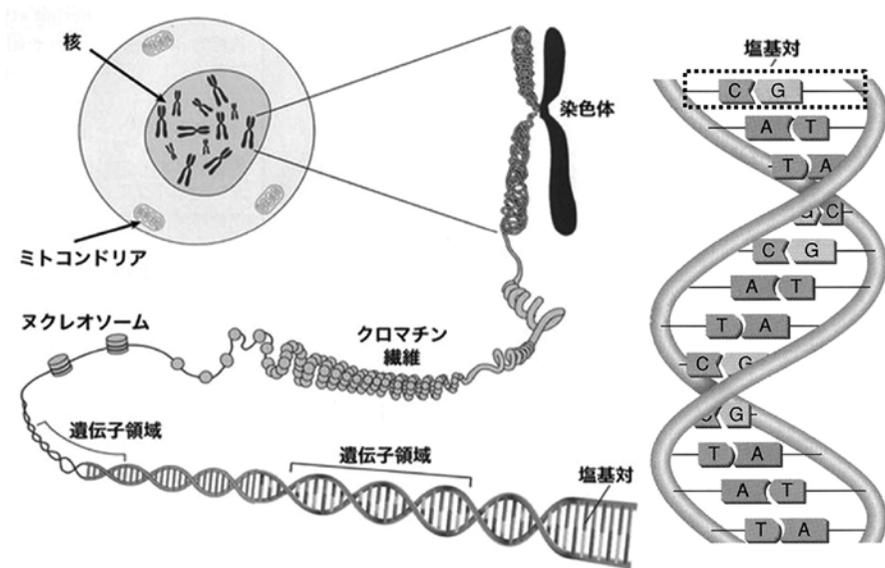


図14 核の中の染色体、DNA、遺伝子領域
 左：それぞれの関係模式図、右：DNA二重らせん構造と塩基対。改訂遺伝単(2021)¹⁰と新編生物基礎(数研出版2011)¹¹を改変。

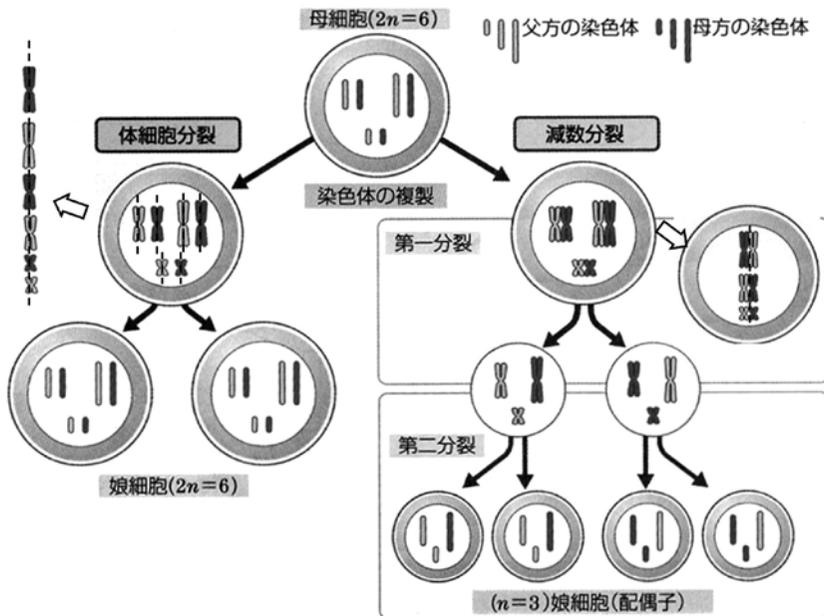


図15 体細胞分裂と減数分裂 (2n = 6 の場合) 生物 (啓林館2015)¹²を改変。

本の染色体と、母親からの黒の3本の染色体が合わさって、全部で6本の染色体からなると仮定します。このとき分裂に入る前に染色体の複製が起きます。実際には凝縮して染色体になってからではなく、凝縮する前段階にDNAを複製(コピーする)してからぎゅっと縮んでいきます。これが、分裂するとき⇒で示したように破線に沿って並ぶのですが、1本ずつがちょうどイカの燻製を縦に引き割くように両側に引っ張られて二等分に裂かれていって(縦裂)、それが両側に引っ張られるから同じものが両方に入っていって、濃縮してDNAの塊ができていたのが今度は逆にほぐれて分散していって元の核の状態に戻る、その結果生じた2個の細胞(=娘細胞)に同じ数・同じ形の染色体が入って、母細胞と娘細胞の染色体数が同じになるのですね。

ここで、実際の核の分裂を見てみます(図16)。これがタマネギの根端細胞の体細胞分裂なのですが、最初の間期では核が明確ですが、前期では核膜が消えてクロマチンがだんだん縮んできて、染色体としてはっきり見えるのが体細胞分裂の中期の像です。これがタマネギでは16本あり $2n = 16$ と表すのですが、1本ずつが縦裂して二等分して1回の分裂を終了し、ということを繰り返していくのですね。植物だったら境に細胞版ができて2個の娘細胞に分かれます。それで、もうちょっと中期の像を見てみると、図17はユリ科の一種ですが、全部で10本の染色体がありますので、 $2n = 10$ です。分かりやすい例で説明しますが、同じアルファベットbをつけた2本の染色体は、形も大きさも似ていますよね。これを相同染色体と呼びます。これがaからdまで5対あり、片方の5本が父親から来た染色体、もう片方の5本が母親から来た染色体です。

染色体の数は、だいたい生物の種類によって決まっています、ヒトでは46、ヒトに一番近いゴリラとチンパンジーでは48、植物はさっきのタマネギは16と少ないのですけれど、シダ植物の一種のスギナなんかは216と非常に大きな染色体数を持っています。染色体数が同じなら同じ種類かと

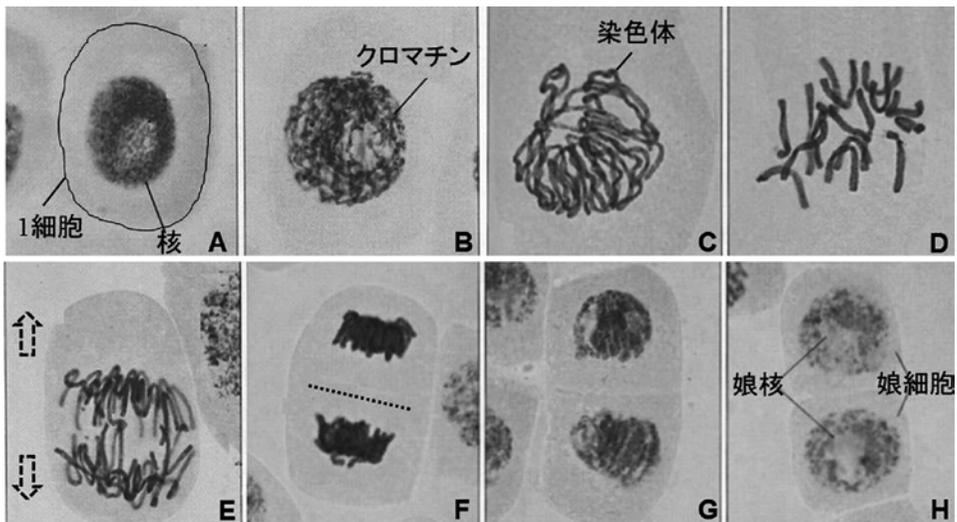


図16 体細胞分裂(タマネギの根端細胞 $2n = 16$)

A: 細胞分裂間期、B、C: 前期、D: 中期 まだ完全に凝縮していない16本の染色体、E: 後期 染色体は縦裂して上下矢印の方向に引かれる、F、G: 終期 形成された細胞版(破線)により細胞が二分し、凝縮したクロマチンは次第に分散する、H: 間期 2個の娘細胞及び娘核が形成される。総合生物図解(1985)¹³⁾を改変。

いうと決してそうじゃないのですね。ゴリラとチンパンジーは同じ数ですし、ジャガイモも48と同じ数をしていますから、数が同じだから同じ種類ではないのですが、一つの属の中ではけっこう同じ数で安定していることがあります。また後でお話します。

これと違って生殖細胞を作るときには、減数分裂という分裂をします。最終的に1個の母細胞から4個の娘細胞ができます。図15の右側です。体細胞は先程と同じ $2n = 6$ です。減数分裂は、相同染色体同士がくっつきあうのですね。これを相同染色体は対合して二価染色体を作ると呼ぶのです。この図では二

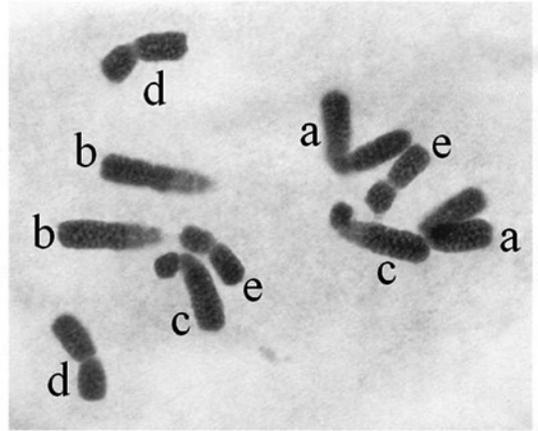


図17 ユリ科の1種の体細胞中期染色体 ($2n = 10$) aとa、bとb、cとc、dとd、eとeとがそれぞれ相同染色体で5対ある。現代生命科学の基礎 (2005)¹⁴⁾を改変。

価染色体が3個ありますね。第一分裂の時、3個ずつに分かれていくのですが、この分かれ方というのは個々の二価染色体でランダムに決まります。図の例では例えば⇒のようになったとします。この結果破線の両側に分かりますので、右側に灰色の長い染色体と黒色の中間と短い染色体が、反対側に黒色の長い染色体と灰色の中間と短い染色体が入っていきます。その後続けて体細胞分裂をして2個に裂けますから、最終的に4個の娘細胞ができるのですが、内容が違ってきて $2n = 6$ から $n = 3$ の細胞ができるのが減数分裂です。

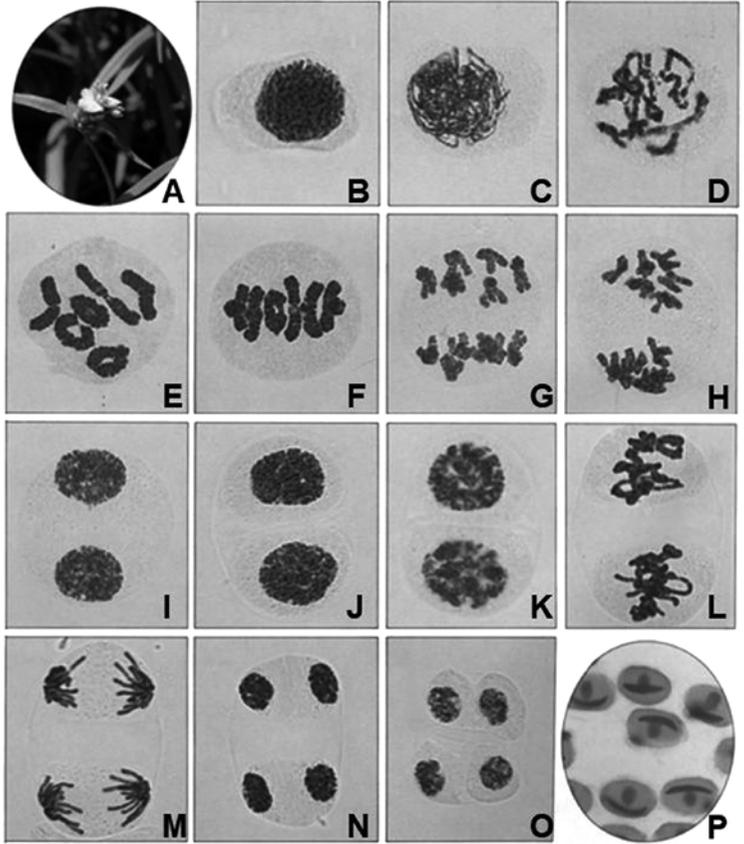


図18 減数分裂 (マムラサキツユクサの花粉母細胞 $2n = 12$) A:花、B:間期、C、D:第一分裂前期、E、F:第一分裂中期6個の二価染色体、G、H:第一分裂後期 それぞれの二価染色体は上下に6個ずつ引かれる、I:第一分裂終期、J:中間期、K:第二分裂前期、L:第二分裂中期、M:第二分裂後期、N:第二分裂終期、O:花粉四分子 染色体数が半減した4個の娘細胞及び娘核が形成される、P:花粉。総合生物図解 (1985)を改変。

実際の減数分裂を見てみます。図18はマムラサキツユクサという植物が花粉を作る

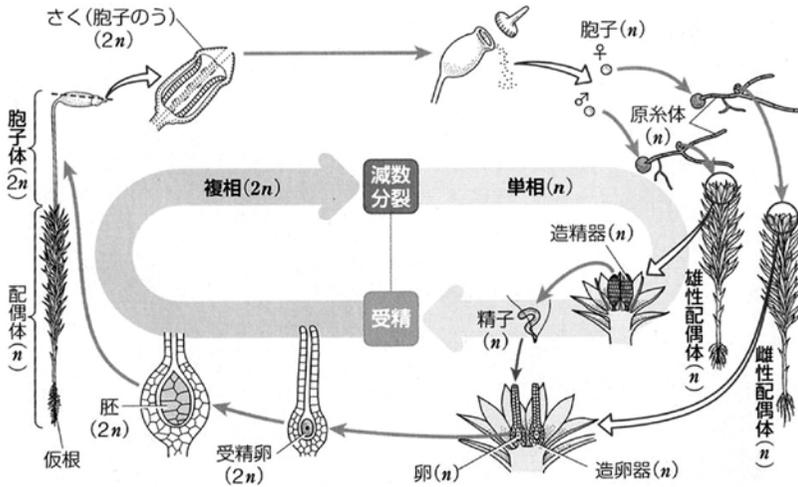


図19 コケ植物（スギゴケ）の生活環 生物（数研出版2015）¹⁵⁾を改変。

時の減数分裂で、 $2n = 12$ からの細胞分裂です。これは第一分裂、第二分裂と続くのですが、第一分裂の中期では二価染色体が6個ある形になります。これが両側にそれぞれ6個が別れていって、その後体細胞分裂をするわけですね。最終的に1個の母細胞から4個の $n =$

6を持つ娘細胞（花粉四分子）ができます。

それで、生活環の話を詳しくすると難しくなってしまうのですが、例えばコケ植物だと図19のような生活環をしているのですね。胞子体の中で、先ほどの減数分裂の結果できたものを、コケ植物やシダ植物では胞子と呼びます。この例では雄性配偶体になるものと雌性配偶体になるものが、別々の胞子（♂と♀）からで

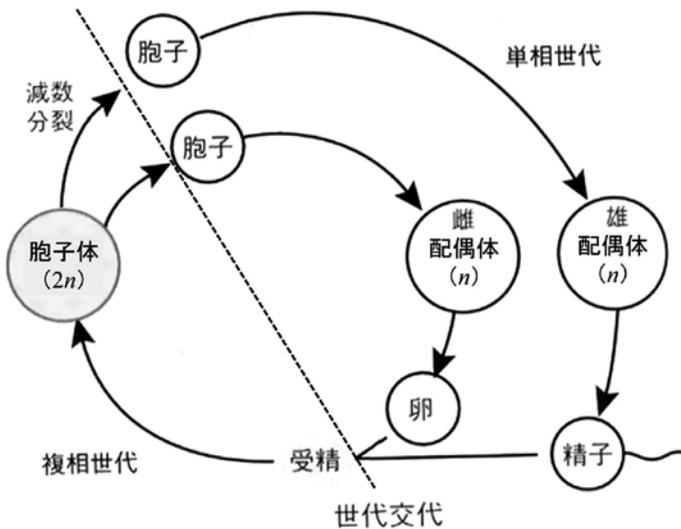


図20 コケ植物の生活環の概略 井出利憲（2010）¹⁶⁾を改変。

きてそれぞれが育っていった、雄性配偶体の造精器から精子が雨の時に流れていって、雌性配偶体の造卵器の中の卵と受精して受精卵となります。この減数分裂から受精までの世代を単相世代 (n 世代)、受精卵から胚を経て胞子体までの世代を複相世代 ($2n$ 世代) と呼びます。また、単相世代から複相世代になり再び単相世代になる繰り返しを世代交代と呼びます。これがコケ植物ですね。

コケ植物の世代交代を単純な絵で表すと図20のように、複相世代に胞子体というものがある、減数分裂の結果胞子ができ、それぞれ雄と雌の配偶体になり、精子と卵が受精して元に戻る、左を複相世代、右を単相世代と呼んでいるのです。ヒトで見るとかえって分かりやすく、我々の個体は複相世代なのですが、減数分裂をした結果、単相世代ができなくていきなり卵と精子ができますね。それが受精して合体するので、ヒトの場合は複相世代しか見える存在としてないわけです。実はヒトだけではなくて動物界はすべてそうなのですね。単相世代がなくて複相世代だけしかあり

ません。

シダ植物はコケ植物とちょっと違ってまして、一般的には孢子体で減数分裂した1個の孢子から配偶体である前葉体という単相世代ができて、その中に雌と雄の器官（造卵器と造精器）ができて、その中で卵と精子ができて受精をして複相世代に戻るという世代交代を行います（図21）。それで、具体的にシダ植物の生活環はどうなっているかという、例えば孢子体を $2n = 4$ と想定し

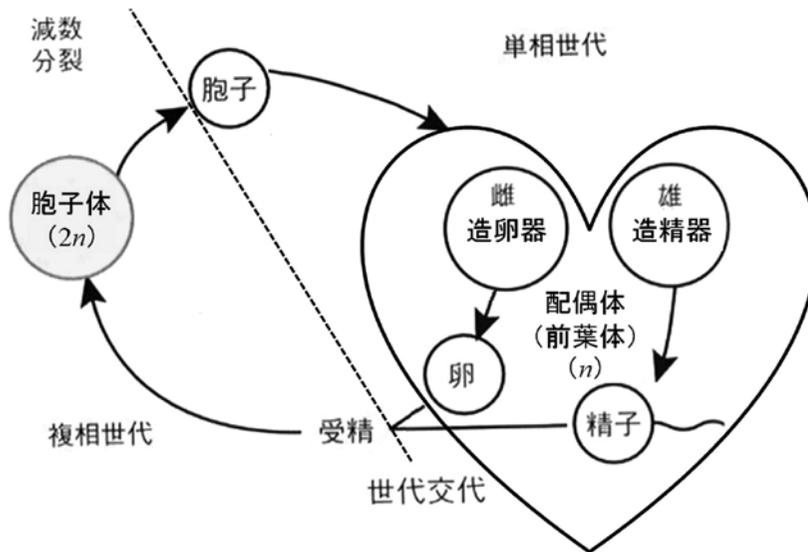


図21 シダ植物の生活環の概略 井出利憲(2010)を改変。

たとします（図22）。体細胞分裂がさかんなところを使い（図の破線の○の部分）分裂中期を調べてみると、4本の染色体があります（図22A）。この長いもの同士、短いもの同士が相同染色体となっています。孢子囊群というかたまりの1個1個の若い孢子囊の中で減数分裂が起きるのですが、第一分裂中期では

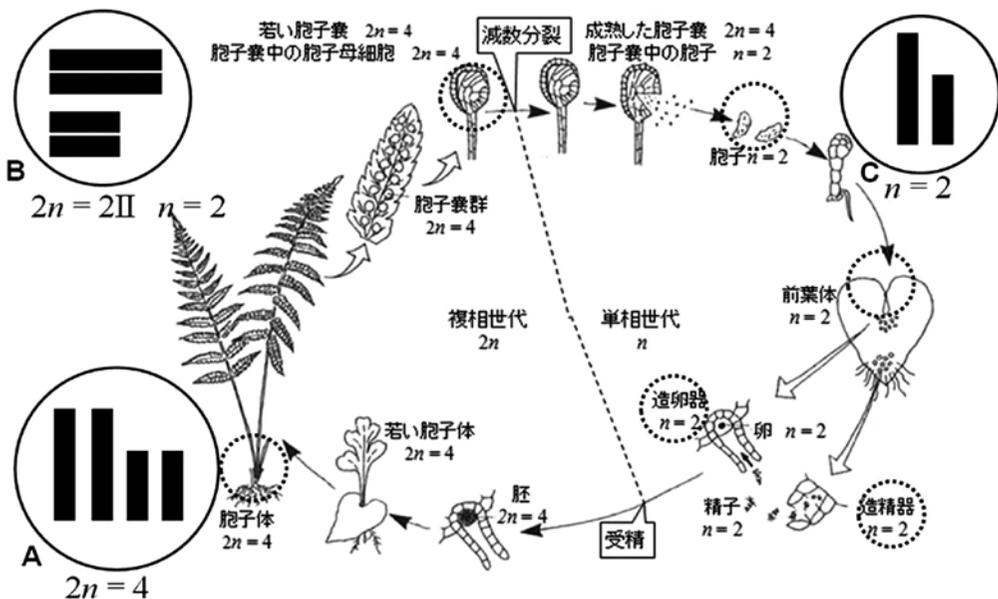


図22 シダ植物の有性生殖の場合の生活環 $2n = 4$ を想定

○の中は、A：体細胞中期染色体 $2n = 4$ 、B：減数第一分裂中期 2個の二価染色体、C：孢子からの分裂における体細胞中期染色体 $n = 2$ 。高宮（2013）を改変。

長いもの同士と短いもの同士が対合しますので、全部で2個の二価染色体が見られます(図22B)。これを、習慣として $n = 2$ と書くのですね。一つの胞子には2本の減数した染色体が入るので、発芽した前葉体や造卵器と造精子は全て $n = 2$ となり(図22C)、 $n = 2$ の卵と精子が受精して $2n = 4$ の胚ができ成長して $2n = 4$ の胞子体に戻ります。

実際の染色体の話ですが、顕微鏡下で観察し、写真を撮ってスケッチをして、染色体数を決めています。例えば図41では、体細胞染色体数は82本なので、 $2n = 82$ です。一方同じ植物の減数分裂では二価染色体が41個数えられて、これは書き方としては $2n = 41 \text{ II}$ なのですが、習慣で $n = 41$ と書きます。

今までの説明は核の中のDNAから構成される染色体の話なのですが、葉緑体やミトコンドリア

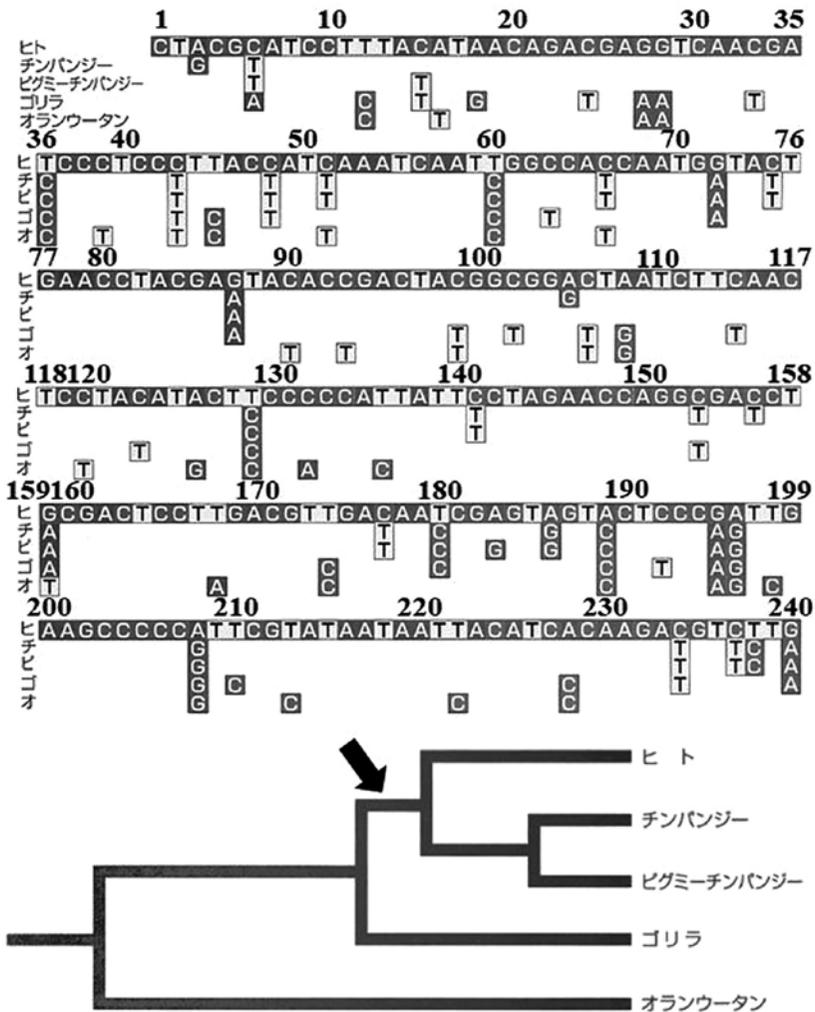


図23 類人猿5種のミトコンドリアDNA塩基配列の比較とそれに基づく分子系統樹
 上：COI 遺伝子240塩基を比較。ヒトと異なる塩基のみを表示。数字は塩基番号、ヒ(ヒト) チ(チンパンジー) ピ(ピグミーチンパンジー) ゴ(ゴリラ) オ(オランウータン)。
 下：塩基配列の違いに基づく分子系統樹。矢印がヒト・チンパンジー・ピグミーチンパンジーの共通祖先。NHK 驚異の小宇宙・人体Ⅲ(1999)¹⁷⁾を改変。

の中には環状のDNAがあるのですね。動物はミトコンドリアを、植物は主に葉緑体を使うのですが、そのDNAを基に系統関係を調べることをしています。

植物に良い例がなかったので、ちょっと古いのですが、類人猿5種のミトコンドリア遺伝子の比較ということで、ミトコンドリア遺伝子にある240個の文字（G C T Aの塩基）の比較が書いてあります（図23上）。一番上の一行がヒトですね。例えばヒトでいうと3番目のAのところはチンパンジーではGになっています。変化しているわけですね。ヒトでいうと6番目のCがチンパンジーやピグミーチンパンジーではTになっていて、ゴリラではAになっています。この変化が大きければ大きいほど遺伝的に離れています。すなわち、縁が遠いということで、近いもの同士をまとめていってそれを近縁なものとして作ったものが分子を使った分子系統樹です。

例えばこの5種の系統樹を作ると（図23下）、ヒトと共通の祖先というのがピグミーチンパンジーとチンパンジーとが分かれたところの前にありまして、そこで二つに分かれて、その後チンパンジー関係の方はチンパンジーとピグミーチンパンジーに分かれています。決してチンパンジーやピグミーチンパンジーから直接ヒトが生まれたわけじゃなくて、共通のものから分かれてという関係図を作ります。

私たちはそのような背景のもと、シダ植物の生態や形を見て、染色体を調べて、生殖様式を調べて、核遺伝子とか葉緑体遺伝子を調べてきました。核遺伝子は両親の遺伝子が混ざるのですが、葉緑体遺伝子とかミトコンドリア遺伝子は、基本的に母型遺伝をする、つまり母親由来の遺伝子のみが伝わります。それらを再整理して歴史産物である単位である種の認識をしようっていうのが、私たちが行ってきた研究です。

4. *Diplazium* 属全体での研究

それで、基礎をもとにした実際の話をお話します。私たちが研究を始めるときの1番の基本はこの『日本の野生植物シダ』岩槻図鑑だったのですけれども、岩槻図鑑のヘラシダ属のところこういう写真が載っています（図24）。ヘラシダ属については、細長い線形の胞子嚢群（図24B）があってこれをヘラシダ型と呼ぶのですが、その形を持つものがヘラシダの仲間でした。岩槻図鑑のヘラシダ属の仲間の写真を集めてみると、切れ込みのない単葉のもの（図24A）から複葉で3~4回分かれるもの（図24H~J）まであって、その記載（図25）の中に「分類がもっとも遅れている属の一つであり、種の同定が困難なものも多いが、以下に31種を記録する」と書かれています。

実は岩槻図鑑が出版されたのは1992年の2月でした。私はちょうど1992年に、前からずっと扱っていた研究材料に目処がついて、次に何をやるのかなと思って岩槻図鑑をいろいろ調べた時に、一つ対象にしたいなと思ったのが「分類がもっとも遅れている属の一つ」ヘラシダ属でした。図26は、同じ1992年の8月に日本シダの会九州支部の夏期観察会が熊本の阿蘇であったときの記念写真です¹⁸⁾。石坂さんとか甲斐さんとか私もいるのですが、ずいぶん昔の写真です。運が良いことに鹿児島県の川畑政親さんという人が九州支部長だったのですけれども、2泊3日の最中の2泊目だったと思うのですが、川畑さんから実は *Diplazium* がよくわからないので研究協力をしていただけないだろう

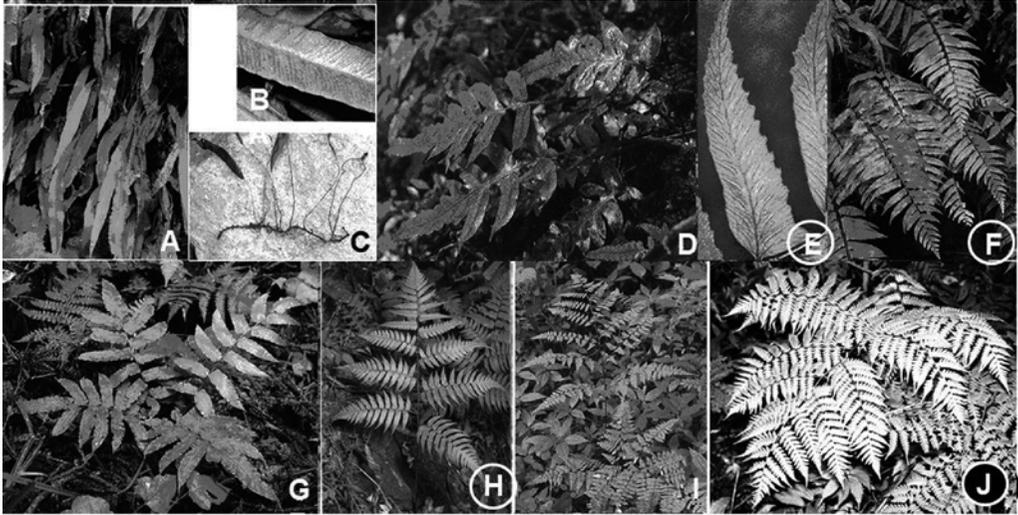


図24 岩槻図鑑の *Diplazium*

A—C：ヘラシダ、D：ジャコウシダ、E、F：ノコギリシダ、G：イワヤシダ、
H：コクモウクジャク、I：ヌリワラビ、J：オニヒカゲワラビ。

○を付けたものが最終的に *Diplazium* として残った。岩槻（1992）から編集と加筆。

【11】ヘラシダ属 *Diplazium* Sw.

地上生。根茎は横走から直立、やや木生状に伸長するものもあり、鱗片がある。葉柄の基部には鱗片があり、落ちたあとが刺状になることがある。鱗片は全縁か、不斉の歯牙縁。葉身は単葉から3-4回羽状複生、大型のものもある。中軸は表面に溝があり、羽軸の溝に流れ込む。葉脈は羽状、遊離するものが多いが、結合して平行四辺形的な網目をつくるものもある。軸は無毛のことが多いが、節のある軟毛をつけるものもある。孢子嚢群は長楕円形から線形、脈に沿って伸び、包膜は三日月形、背中合わせのものも多い。胞子は左右相称型。熱帯を中心に400種ばかり記載されており、日本でも暖帯南部以南の林床に大きな群落をつくるものが多い。分類がもっとも遅れている属の一つであり、種の同定の困難なものも多いが、以下に31種を記録する。

メシダ属と合一する分類系がとられたこともあったが、今ではオオシケシダ属やシケシダ属を独立に扱うことによって、属の検索表に示したようにメシダ属とヘラシダ属の識別が可能となった。

図25 岩槻図鑑のヘラシダ属 *Diplazium* の解説



図26 日本シダの会九州支部夏季観察会の参加者
1992年8月1日～8月3日 熊本県阿蘇にて。矢印が当時九州
支部世話人の川畑政親氏。

かという話を伺って、もちろんやりますと飛びついたという事情がありました。川畑さんは屋久島で中学校の先生をされていて、たくさんのシダ植物の新種を発見した有名な採集家だったのですが、協力して研究を始めようということで1993年の春からこの仲間の研究を始めました。

始める前から川畑さんは単独で屋久島に渡って、毎日の



図27 *Diplazium* を扱い出した最初の卒論生と最初の採集
1993年鹿児島県にて。シロヤマシダの1枚の葉は2mにも達する。

ように宅急便が大学に届いて、中には1個の大きな段ボール箱に1株しか入っていないこともあったのですが、そうやって着々と準備をしてくださいました。図27は1993年の4年生なのですが、*Diplazium* の研究をスタートし、最初の卒論生と最初の採集に川畑さんの案内で鹿児島県に行った時の写真です。見ればわかるように、こんなに大きなシダなのです。ですから標本を作るといっても、1枚の葉を4個ぐらいに分けて作らなくてはならなくて、とてもじゃないけど形態の全貌がつかめないのが一番遅れていた理由の一つです。まさかこんなに長くかかると思わなくて、10年ぐらいやったら目処がつくと思っていたら、結局退職まで26年間毎年のようにこの仲間を扱った学生と一緒にやっていた、解決できたこともいくつかありましたが、最後までわからないまま終わってしまったこともあるのが現状です。

もう一つ、私の研究としては、シダ植物の染色体を調べるということが大きなテーマでした。

表8上の行は1997年にまとめたのですが、岩槻（1992）を基にして日本のシダ植物の染色体がどれだけ調べられているかを整理しました。*Diplazium* はあまり調べられてなくて、種や変種が41あるうちの既知のものは22、調査率は54%で、推定雑種は16のうちの3しか調べられてなくて、合計で44%でした。各属について100%分かっているものから順番に並べると、全94属のうち72番目の位置でした。ですから、染色体研究が遅れていたという意味でもこれは材料として面白いというので、この材料を扱うことになりました。

ここで染色体基本数について話をします。属の中で最小の染色体数の半数を染色体基本数 x と呼びます。メシダ属 *Athyrium* ですと $2n = 80$ というのが知られている一番少ない数なのでこれが二倍体で基本数 $x = 40$ です。実は40だったらもっと割り算できる20でも10でも良いのではないかとされた時もあったのですが、今では属の中で最小の染色体数が二倍体で、その半数が基本数だ

表8 日本産 *Diplazium* の染色体調査状況

種や変種			推定雑種			合計			引用
数	既知	調査率 %	数	既知	調査率 %	数	既知	調査率 %	
41	22	54	16	3	19	57	25	44	高宮 (1997) ¹⁹⁾
35	35	100	25	21	84	60	56	93	海老原 (2017)

ということがはっきりしたので $x = 40$ にしています。メシダ属は調べたもの全てが40の倍数でした。ヘラシダ属 *Diplazium* (イワヤシダ属も含む) はすべて $x = 41$ だったのですね。この仲間も属の中で染色体数は一定しているのだろうと考えられていました。私たちが始める前の1979年にヘラシダそのものについて中藤成美先生と三井邦夫先生のお二人が研究されていました²⁰⁾。ヘラシダには $2n = 160$ と $2n = 240$ の染色体数があって、減数分裂ではそれぞれ80個の二価染色体と120個の二価染色体があったという報告で、160が四倍体 ($4x$ と書きます)、240が六倍体 ($6x$) だと書かれています。彼らはヘラシダが $x = 40$ であることから、*Diplazium* に含めることに疑問を呈しています。

私たちが研究を始めたすぐ後に、佐野亮輔君という千葉大の同門の大学院生が、メシダの仲間の分子系統樹を初めて手がけていまして、私たちとも共同研究をしていろいろな種類を増やしたりしたのですね。その中でジャコウシダというちょっと変わった *Diplazium* があり (図24D)、この染色体は栗田子郎先生という方が減数分裂で41個の二価染色体があると報告しています。大変きれいな像で、 $n = 41$ だと説明されています (以下染色体数の報告は Takamiya (1996)²¹⁾ を参照)。栗田先生は実は私の大学院修士時代の指導教官である恩師で、日本のシダ植物染色体の開拓者をやってこられた方です。日本産シダ植物の染色体数は、およそ1/4が栗田先生によって発表されたものです。この像を見て41と書かれていたら絶対41だと思っていたのですね。ところがジャコウシダの体細胞染色体数はそれまで調べられていなかったもので、材料をお借りして体細胞を調べてみたのです。そしたら $2n = 80$ なのです。どう数えてみても80です。それでこれはおかしいなと思って、先生には大変失礼とは思いつつ先生が発表された顕微鏡写真に番号をふってみたのですね。そうすると最大に数えても40しかないのです。へんだと思って、栗田先生にそのときに「先生、40ですよ」って言ったら「え、そうなの」ということで、「*Diplazium* は全て41だと思っていたから41にしたんだよね」というような話があって、これはやっぱり40だったのだということが分かりました。

佐野君は葉緑体遺伝子の *rbcL* のDNAを扱っていたのですが、図28の系統樹では、*Diplazium* の仲間は一つに纏まります (Sano *et al.* 2000a)²²⁾。イワヤシダという最初は別属として扱われていた種が、全然ちがう系統のところについたのですね。それで先ほどのジャコウシダはここにつきましたから、やっぱり *Diplazium* の仲間じゃないのだからということがこれでも分かりました。さらに *Diplazium* のところを詳しく見てみると (図29)、四角で囲った種は *Diplazium* の仲間なのですが、ヘラシダ、ノコギリヘラシダ、ジャコウシダなど *Diplazium* といわれていたものが実は *Deparia* シケシダの仲間だったのですね (Sano *et al.* 2000b)²³⁾。それでするのでヘラシダは *Diplazium* じゃないというのが、このときの結論でした。それで系統樹と染色体基本数を重ねるときれいにいって、*Deparia* が $x = 40$ 、*Diplazium* が $x = 41$ だったのです。*Diplazium* をいろいろ調べてみると、 $2n = 82$ の二倍体 ($2x$) から $2n = 246$ の六倍体 ($6x$) まで私たちは見ているのですが、全部例外なく41を基本としています (図30)。

そうすると岩槻図鑑の図24の写真の中で、*Diplazium* は○を付けた仲間だけになったのですね。そのときに書いた論文とその一部なのですが (図31)、新しい属名としてノコギリシダ属っていうのを *Diplazium* に命名しました。どうしてかという、ヘラシダが *Deparia* に移ってしまい、ヘ

ラシダ属からヘラシダが除外されたので、*Diplazium* はノコギリシダ属に新称しようという
 ことを、2000年に書いた論文で述べています。

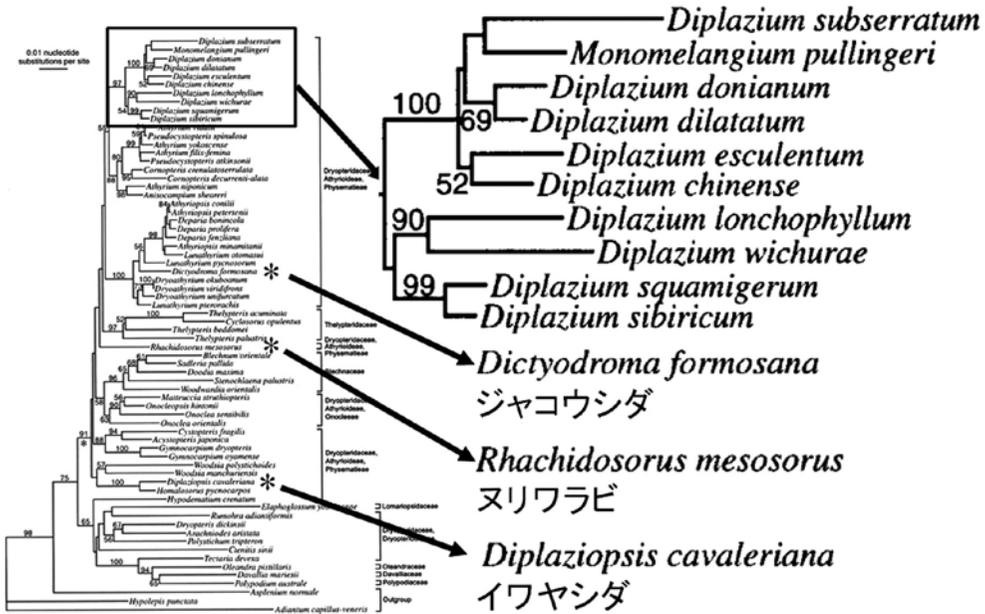


図28 メシダ連の葉緑体遺伝子 *rbcL* を用いた分子系統樹
 左：68種類を用いた分子系統樹で、学名は最も細分された属名を使用、右：関係する種の拡大図で、左図の四角で囲った *Diplazium* は良く纏まっている。ヘラシダはここでは扱われていない。ジャコウシダ、ヌリワラビ、イワヤシダは、それぞれ全く違う系統だった。Sano *et al.* (2000a) を改変。

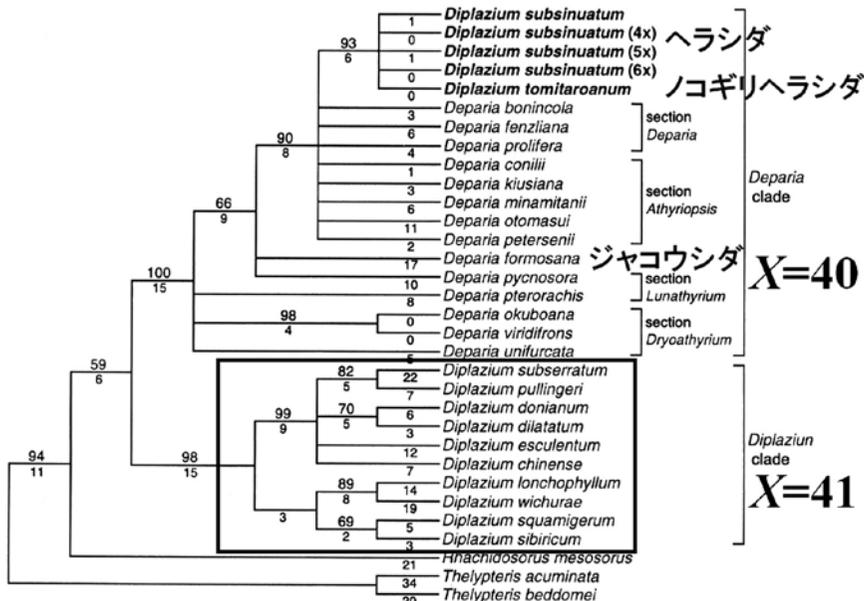


図29 ヘラシダを含む29種類を用いた分子系統樹
 四角で囲った *Diplazium* は良く纏まっている。ヘラシダとジャコウシダは *Deparia* シケシダの仲間だった。Sano *et al.* (2000b) を改変。

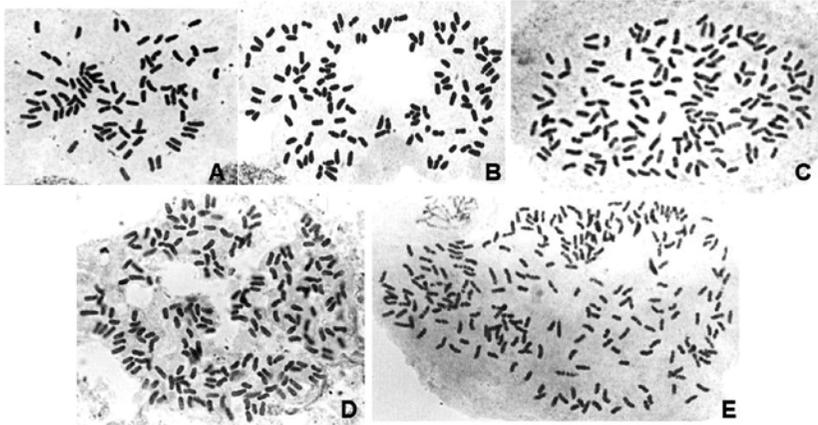


図30 ノコギリシダ属の体細胞染色体の顕微鏡写真

A : $2n = 2x = 82$ 二倍体、B : $2n = 3x = 123$ 三倍体、C : $2n = 4x = 162$ 四倍体、D : $2n = 5x = 205$ 五倍体、E : $2n = 6x = 246$ 六倍体。

J. Plant Res. 113: 157-163, 2000

Journal of Plant Research
© by The Botanical Society of Japan 2000

***Diplazium subsinuatum* and *Di. tomitaroanum* should be Moved to *Deparia* According to Molecular, Morphological, and Cytological Characters**

Ryosuke Sano^{1,2}, Masayuki Takamiya³, Siro Kurita², Motomi Ito², and Mitsuyasu Hasebe^{1*}

¹ National Institute for Basic Biology, 38 Nishigonaka, Myodaiji-cho, Okazaki, 444-8585 Japan

² Department of Biology, Faculty of Science, Chiba University, 1-33 Yayoi-cho, Chiba, 263-0022 Japan

³ Department of Environmental Science, Faculty of Science, Kumamoto University, Kumamoto, 860-8555 Japan

We also propose the new Japanese name "nokogirishida-zoku" for the genus *Diplazium*, because the old Japanese name, "herasida-zoku", will be inappropriate for *Diplazium* after the removal of *Deparia lancea*, "herasida", from *Diplazium*.

図31 ヘラシダ属をノコギリシダ属へと変えた論文

私たちの提案を初めて使ってくれたのが高知県植物誌 (2009)²⁴⁾ です (図32)。それでイワヤシダ属、ヌリワラビ属 (これらは今は科も違うのですが)、ノコギリシダ属に分けられています。そしてここに説明があるように、*Diplazium* は従来ヘラシダ属が用いられてきたのだが、ヘラシダがオオシケシダ属、(このときはオオシケシダ属を使っていた。現在はシケシダ属) *Deparia* に移されたのでノコギリシダ属の和名に変更された。分類が難しい種を多く含むのだが私たちの研究で理解が進んだということが述べられています。

それを採用してくれたのが海老原図鑑です (図33)。海老原図鑑のノコギリシダ属 *Diplazium* を見てもらうと、世界の熱帯・亜熱帯を中心に約350種、日本に31種・25雑種、染色体の基本数は $x = 41$ だというのが書いてありますね。属内には形態に対応した4亜属があって、日本には *Pseudallantodia* 亜属以外の3亜属が分布し、種の多様性の中心はシロヤマシダ亜属というところで、シロヤマシダ亜属は無融合生殖を行う種が多くて、雑種起源と考えられる系統を多く含むため、まだ分かりにくいところが多いというのが、2017年の海老原図鑑の解説です。

イワヤシダ属 *Diplaziopsis* C. Chr.

イワヤシダ属は従来ノコギリシダ属に含まれることが多かったが、Sano et al.(2000a)の研究によれば、少なくともノコギリシダ属のメンバーではない。北アメリカ産の *Diplazium pycnocarpon* (Spreng.) Broun と単系統群を形成することが示されているが、それ以上の類縁は分かっていない。ここでは仮にイワデンダ科に置く。

ノコギリシダ属 *Diplazium* Sw.

Diplazium に対応する和名として従来「ヘラシダ属」が用いられてきたが、ヘラシダがオオシケシダ属 [*Deparia*] に移された(Sano et al. 2000a)ことにより、本属は「ノコギリシダ属」の和名に変更された。分類が難しい種を多く含むため、詳細な研究が切望されてきた属であるが、近年の高宮らの研究によって大幅に理解が進んだ。日本産種については高宮(2006)の総説を参照。雑種以外の分類群は、高宮(2006)が定義した「類」ごとに配列する。

ヌリワラビ属 *Rhachidosorus* Ching

ヌリワラビは従来ノコギリシダ属 [*Diplazium*] に含まれるのが普通だったが、Sano et al.(2000a)の結果はノコギリシダ属のメンバーではないことを示唆する。ただし、その後の複数遺伝子領域を用いた研究に本種は含まれていないため、イワデンダ科に含めることの可否も含めて正確な系統的位置は、いまだ明らかでない。ここではヌリワラビ属 [*Rhachidosorus*] として独立させておく。

図32 高知県植物誌(2009)の解説

現在イワヤシダ属はイワヤシダ科、ヌリワラビはヌリワラビ科に移されている。

それで、私たちがどれだけこの仲間について染色体数を調べたかという、海老原図鑑に載っている種35については全部調べました。種については100%完成しています(表8下行)。推定雑種についてはちょっと足りないところがあるのですが、合計すれば44%だった調査率を93%まで上げることができました。

私たち以前の染色体数調査では、例えばシロヤマシダに関しては1例報告があったのみです。やはり栗田先生が静岡県の小笠山産のもので、 $n = 123$ という報告をしています。すなわち1産地1個体の報告だけだったのですね。どうしても種数を増やそうと思うから、個体数よりも種数を増やすということが先行された研究だったので、ほとんどのも

3. ノコギリシダ属

Diplazium Sw.

Allantodia R.Br., *Anisogonium* C.Presl, *Callipteris* Bory,

Microstegia C.Presl, *Monomelangium* Hayata

英名: twinsorus fern

世界の熱帯・亜熱帯を中心に約350種。日本に31種25雑種。染色体基本数は $x = 41$ 。葉柄の鱗片の辺縁に突起が出るものが多い。葉軸向軸側の溝はふつう断面がU字形で、羽軸の溝と連続する。植物体は無毛のものが多く、稀に多細胞毛を生じるものがある。葉脈はふつう遊離、稀に網状。胞子嚢群は線形または長楕円形。これまで「ヘラシダ属」の和名が用いられてきた属であるが、ヘラシダが本属ではなくシケシダ属に所属することが明らかになったことを受けて、「ノコギリシダ属」に改称された。属内には系統に対応した4亜属が認められた。日本には *Pseudallantodia* 亜属以外の3亜属が分布し、種の多様性の中心はシロヤマシダ亜属 subgen. *Callipteris* に見られる。シロヤマシダ亜属は無融合生殖を行う種が多く知られ、雑種起源と考えられる系統を多数含むため、種の分類はまだ十分進んでいない。

図33 海老原図鑑(2017)のノコギリシダ属解説

のが1産地1個体からの報告でした。私たちが1999年に発表した論文²⁵⁾では体細胞も減数分裂も調べているのですが、Several places (= 色々な所)で見たってということが書かれていて、シロヤマシダに関してはこの論文の当時は、32集団、52個体を報告しているのですが、その後も加えるとだいたい200個体ぐらいシロヤマシダに関しては調べています。シロヤマシダは日本のシダ植物の中で、多くの産地や個体を用いて染色体数を調べた三本指に入るのではないかと考えています。ちょうどそのころ京都

大学におられた村上哲明助教授と博士課程の谷田部洋子さんが、葉緑体遺伝子の *rbcL* のDNAを使って私たちが調べた材料をもとに系統樹を作るという研究をしてくれました(図34)²⁶⁾。下の方にノコギリシダ類が分かれていて、ここにはキョタキシダ類があって、あとこのように細かな枝があります。海老原図鑑に載っている亜属についていうと、ノコギリシダ類がノコギリシダ亜属、キョタキシダ類がミヤマシダ亜属で、そこから上は全部シロヤマシダ亜属と呼んでいます。

5. 個々の研究例1 ノコギリシダ亜属(絶滅危惧植物の説明も含む)

その中のいくつかの研究例、具体的な話をします。まず、ノコギリシダ亜属です。ノコギリシダ類(図35)は、日本ではノコギリシダ、イヨクジャク、フクレギシダという種と、ノコギリシダの変種としてヒメノコギリシダがあります。さらに、ノコギリシダとイヨクジャクの推定自然雑種としてアカメクジャク、ノコギリシダとフクレギシダの推定自然雑種としてフクレギクジャクが知られています。この6種類が全て見られるのは、実は熊本県と鹿児島県しかありません。他のところ

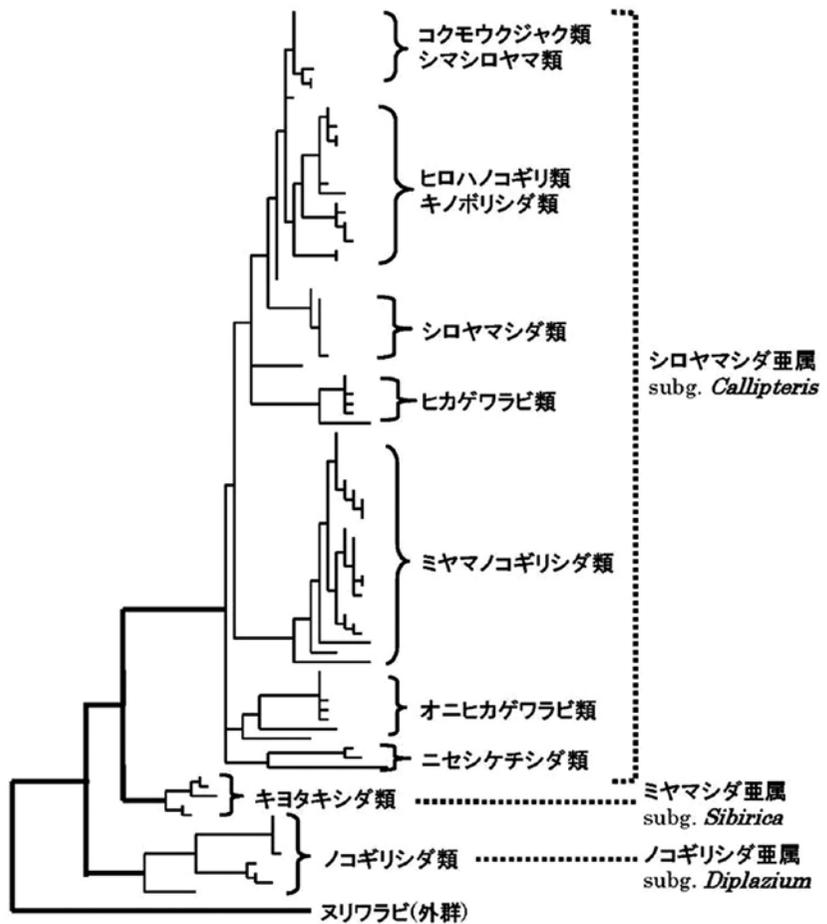


図34 種や雑種を含む約170個体を用いた葉緑体遺伝子 *rbcL* による日本産 *Diplazium* の系統樹 NJ 法 高宮(2006)²⁶⁾を改変し、海老原(2017)の亜属名を加えた。

ではこの6種類が揃っているところはありません。

『熊本県植物誌』を見てみると(図2)、フクレギシダは極稀で、天草町福連木が産地で、フクレ

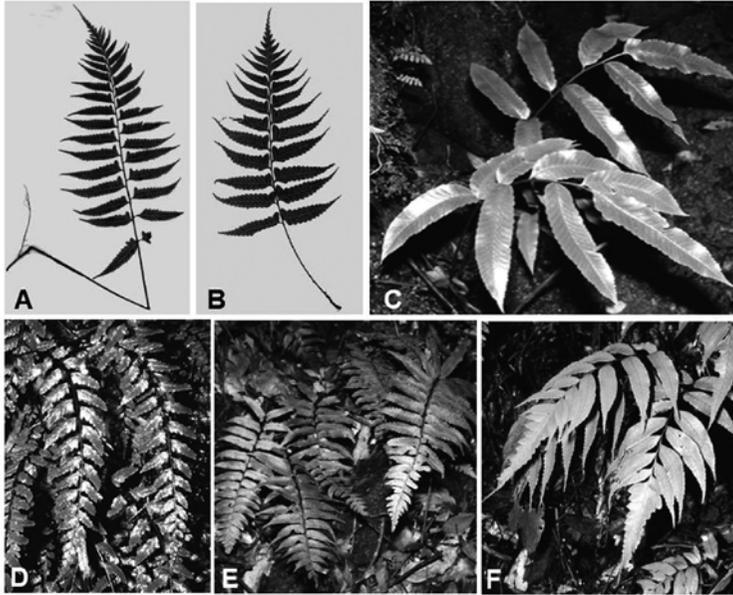


図35 ノコギリシダ関連群

標本写真(A、B)と生態写真(C~F). A:ノコギリシダ、B:イヨクジャク、C:フクレギシダ、D:ヒメノコギリシダ、E:アカメクジャク(AとBの雑種)、F:フクレギクジャク(AとCの雑種)。高宮(2004)³²⁾を改変。

ギシダとノコギリシダの雑種といわれるフクレギクジャクが天草町から報告されていると述べられています。そこに、原標本産地っていうのが書かれていますね。もう一つノコギリシダのところにも、ヒメノコギリシダについての説明があって、天草町と同じ福連木でこれも原標本産地だと書かれています。また、市房山でも本変種ではないかと思われるものが採集されているということも書かれています。

フクレギクジャクですが、これに名前をつけて記載されたのは東京大学の倉田悟先生

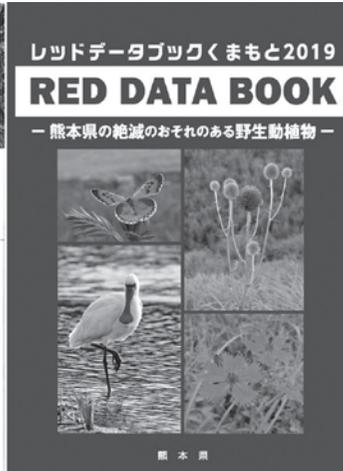
で、(Kurata 1961²⁷⁾、ラテン語の記載もちゃんとあるのですが、日本語だけを持ってきました)これはどこにあったかという、フクレギクジャクは九州天草島の福連木国有林内のフクレギシダ自生地に僅か数株発見されたのみで、そこにはノコギリシダも両方あって、どうもこれは孢子囊がきれいにできないので雑種かもしれないが、形態的に安定しているから新種にしますよ。生品は東京の小石川植物園、これは東京大学の附属の植物園なのですが、そこで育っていますよっていうことが書かれています。その記載に使われた標本がこれです(図36)。このラベルを見ますと水俣におられた城戸正幸さんが1960年2月27日に採集して、



図36 フクレギクジャクの完模式標本

A:東京大学総合研究博物館の公開データ(2000) <http://umdb.um.u-tokyo.ac.jp/Dshokubu/Forest/html/SR0126.html> から、B:ラベルとその解説。

倉田先生が *Diplazium kidoi* という名前をつけています。後にこれは雑種に変更されます。この標本を、Holotype、日本語では完模式標本または正模式標本というのですが、この標本をもとにして名前をつけましたよっていう唯一のものです。その下に場所が天草下島って書いてあって、これ



が原標本産地とか模式産地とか基準産地とかいって、『熊本県植物誌』の原標本産地というのはこのことだったのですね。

ちょっと話が飛ぶのですが、図37左は環境省が作っているレッドデータブック²⁸⁾です。2015年の一番新しい版で、環境省のものは生物種によって1冊ずつに分かれていて、全体8冊のうち植物Iっていうのは維管束植物です。図37右が熊本県から2019年に出たもの

図37 レッドデータブックの表紙
左：環境省編（2015）、右：熊本県（2019）。

フクレギシダ	熊本県カテゴリー 絶滅危惧 I A 類 (CR)
<i>Diplazium pinfaense</i> Ching	環境省カテゴリー 絶滅危惧 I A 類 (CR)
選定理由 国内局限、県内局限	シダ植物 メンダ科
生育環境 山地の林内の陰湿地	
生育状況 天草下島の2ヶ所で生育が確認されている。森林伐採と自然災害によって個体数の減少が続いている。	
生存への脅威 森林伐採、自然災害、捕獲・採集	
特記事項 種の保存法（希少野生動植物種）。多様性条例（指定希少野生動植物種）。	
国 H30.2	県 H17.5.20

図38 レッドデータブックくまもと2019のフクレギシダの解説特記事項に加筆。

で²⁹⁾、各県のものは生物全部が載っていますから1冊です。『レッドデータブックくまもと』を見ると、フクレギシダ（図38）は熊本県のカテゴリーで絶滅危惧 I A 類っていう一番厳しい、ほっておいたらすぐ絶滅してしまう仲間です。環境省も I A です。生育地は天草下島の2ヶ所ということと、特記事項がありまして、種の保存法（希少野生動植物種）と多様性条例（特定希少野生動植物）とい

図39 環境省の国内希少野生動植物種のパンフレット（2021）

うのがあって、多様性条例
 というのは県の指定なので
 すね。県は平成17年5月20
 日にフクレギシダを指定し
 ている、その後国が平成30
 年に種の保存法に指定しま
 した。こうなってくると、
 国の指定が後からついてく
 ると県の指定というのは消
 えるのですけれども、その理由をこれからお話しします。

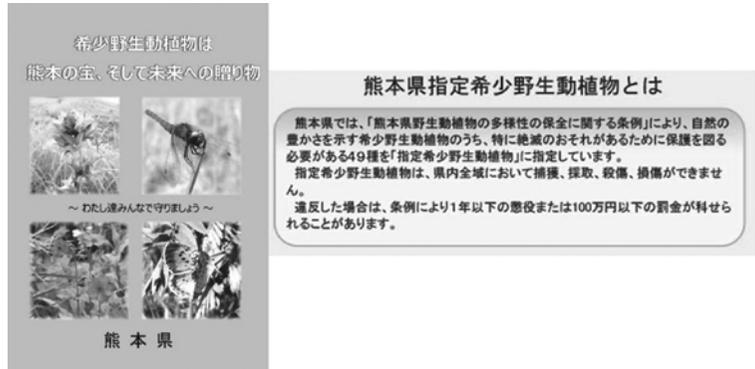


図40 熊本県の希少野生動植物種のパンフレット (2016)

このパンフレット (図39) が、環境省が出した2021年1月に国内希少野生動植物種に39種加えていますよというもので、現在国の国内希少野生動植物種は、全部で395種類あります (その後2022年1月24日現在では427種)。環境省の種の保存法といって改良されて厳しくなったのですが、捕獲・採取・損傷だけでなく、あげたり貸したり売ったり、そういうことを目的とした広告や陳列をただけで罰則があります。個人の場合だと5年以下の懲役または500万円以下の罰金ですからものすごいですよね。で、法人の場合、例えば私が熊本大学という法人のもとにこれをやると1億円以下の罰金ですから、かなり国は厳しい規制をかけていますね。熊本県 (図40) はそれに対して2016年に54種を希少野生動植物に指定しているのですけれども (その後2022年2月14日現在では49種)、これは1年以下の懲役と100万円以下の罰金なので、国が指定してしまえば国の方がはるかに厳しいので、県にとってはある意味自動的に国の方に従うことになり、県の指定を解除するのですね。

各県でレッドデータブックは作られるものですから、『日本のレッドデータ検索システム <http://jpnrd.com/>』というのがありまして、これを見るとどの県でどんなものが絶滅危惧種なのかということがよく分かります。フクレギシダを見てみると、I類はA Bに分けていない県も多いのですが、鹿児島県と熊本県と佐賀県に知られていて各県ともI類です。現在では長崎県でも知られているのですが、この段階ではまだ3県ですね。だからかなり厳しい状態だということが分かります。次はこの仲間のイヨクジャクですが、『レッドデータブックくまもと2019』では、これは熊本県ではIAですし、環境省ではIBです。特記事項はありません。これを『日本のレッドデータ検索システム』で調べると、色々な県でI類などになっていますが、16の県で知られていますから、これだけ広範囲にあると国ではIAにはならないのですね。もう一つヒメノコギリシダも、熊本県のカテゴリーではIAです。環境省では準絶滅危惧 (NT) ですがよく分かっていないようです。『レッドデータブックくまもと』を見ると、天草市で発見され、その後しばらく生育していたが、現在は確認できなくなっていると書いてあります。私も熊本県で見たことはありません。私たちが研究材料として使ったのは鹿児島県のものですが、ここに球磨郡にも生育の情報があるが詳しいことはわかっていないということが書いてあります。実は採集会の会員でもある乙益正隆さんが『熊本県シダ植物誌 (2012)』³⁰⁾ に書かれているものに、1979年に球磨村で標本番号をつけたものがあるので、

更に調べてみると生育しているかもしれません。ヒメノコギリシダを『日本のレッドデータ検索システム』で調べるとけっこう厳しいので、環境省版もカテゴリーを変えても良いのですが、鹿児島県が分からなく、長崎県にはかなり立派な株の集団がありまして、個体数もけっこう豊富なことからNTのままです。

元に戻ってノコギリシダ類について私たちが何を調べたかという、4種類の種や変種と雑種についてまず染色体を調べました。私たちが調べる以前にこの仲間の染色体は比較的よく調べられていたのですが、ほとんどが1産地1個体からの報告でした。雑種に関しては、アカメクジャクは情報がなかったのですが、フクレギクジャクに関しては三井邦夫先生が東京大学附属植物園の材料で調べていまして、これが、倉田先生が小石川植物園で育てていると書いていたものですね。

実際にこれらを調べてみると、4種類の種や変種については、 $2n = 82$ で、減数分裂では41個の二価染色体ときれいな胞子が見られました(図41)。2種の推定自然雑種は、同じく $2n = 82$ なのですが、減数分裂ではすごくたくさんの染色体があり、よく見てみるとスケッチの(図41G)黒く塗ったところ、この2個だけが二価染色体であとは対合相手のいない白抜きの一価染色体で、胞子は異常になります。

シダ植物は狭い所にたくさんの種類があることがあります。よく似た種類のものが近所に生えていると、夫々の前葉体の間を精子が泳いで、交雑がけっこう簡単に起こり、自然雑種がよく知られています。どういうことかという(図42)、二倍体種 α 種の黒色の染色体 $2n = 4$ (図42A)が減数分裂で2個の二価染色体になって(図42B)、 $n = 2$ の胞子を作り(図42C)、受精して $2n = 4$ に

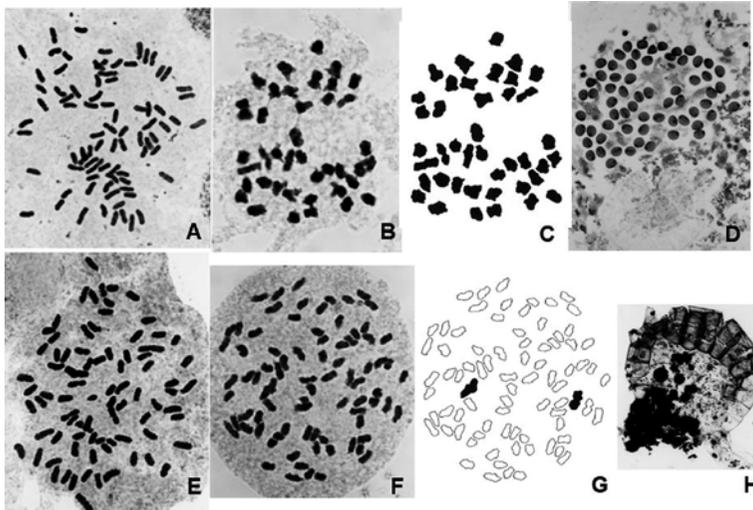


図41 ノコギリシダ関連群の染色体と胞子の顕微鏡写真

A～Dはノコギリシダ。A：体細胞染色体 ($2n = 82$)、B：減数第一分裂中期、C：Bのスケッチで、41個の二価染色体、D：1個の胞子囊中の胞子で、64個の良型胞子。E～Hはフクレギクジャク。E：体細胞染色体 ($2n = 82$)、F：減数第一分裂中期、G：Fのスケッチで2個の二価染色体(黒塗)と78個の一価染色体(白抜)、H：胞子囊の中の不完全なままの胞子。Takamiya & Ohta (2001)³¹⁾と高宮(2004)を改変。

戻る(図42A)という生活環を持っているとして、同じ染色体数ですがちょっと違う白色の染色体を持つ β 種でも同じ生活環を持っている(図42A'、B'、C')、 α 種と β 種のどちらが卵でどちらが精子でも良いのですが、前葉体間で受精して交雑すると図42Dのようになってしまい、減数分裂では相同染色体の相手がないので対合が起きなくて(図42E)減数分裂が乱れて胞子ができずにそこで終わってしまう。だから雑種第一代で終わってしまうの

ですね。

もう一回図41にもどると、上段が正常ですから、Dは1個の孢子囊の中の孢子ですが、64個の正常孢子があります。これを説明しますと、シダ植物の一般的な孢子囊の発生では、中にある1個の胞原細胞が体細胞分裂を繰り返して、最終的には孢子母細胞となって減数分裂して孢子を作ります(図43左)。どうなっているかという、もとは1個の胞原細胞が、4回の体細胞分裂をするのです。1回目2個、2回目4個、3回目8個、4回目16個になり孢子母細胞ができます。それが減数分裂してそれぞれから4個の細胞ができますから、1孢子囊当たり $4 \times 16 = 64$ 個の孢子ができるのです。図41下段のように2個しか二価染色体がないならぐちゃぐちゃになってしまって、Hのように孢子が異常になって、細胞学的には明らかに雑種性を示したってということが分かりました。

これらの結果は染色体で調べたものですが、研究していた当時は核DNAの比較とい

うのは技術的にできる状態ではなかったもので、DNAに一番近いタンパク質、酵素を使って電気泳動のバンドを比較しました(図13参照)。そういうのを酵素多型分析と言います。図44がその結果で、読み方はちょっと複雑なのであまり説明はしませんけれど、フクレギシダとノコギリシダの雑

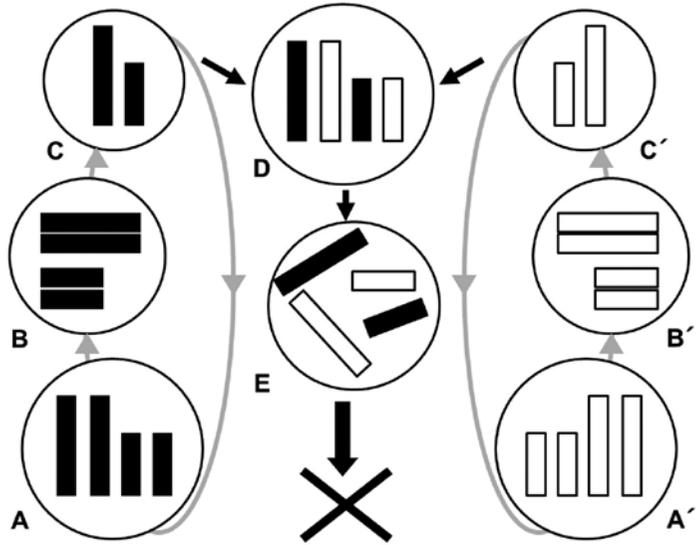


図42 二倍体同士の雑種の染色体
左: a 種でAは黒の体細胞染色体 $2n = 4$ 、Bは減数第一分裂で2組の二価染色体 $2n = 2\text{II}$ $n = 2$ 、Cは減数分裂の結果で孢子、前葉体、精子、卵の体細胞で $n = 2$ 、同一種ではC同士が受精してAに戻る(図27参照)。右: β 種で白の体細胞染色体でA'、B'、C'は a 種と同様。中: a 種と β 種の雑種でDはCとC'が受精した場合の体細胞染色体構成、対合相手がいないのでEの減数第一分裂では二価染色体が出来ず(この場合は一価染色体が4個)正常な孢子は形成されない。

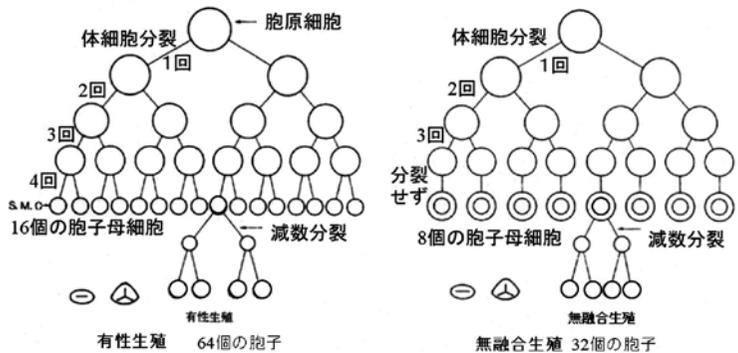


図43 シダ植物の孢子形成
左: 有性生殖種、右: 無融合生殖種。
左では胞原細胞が4回体細胞分裂を行い、計16個の母細胞ができ、減数分裂の結果1孢子囊当たり64個の孢子が生じる。右では胞原細胞が3回体細胞分裂を行い、その後DNA合成はするものの分裂をせず染色体数が倍加した計8個の母細胞ができ、減数分裂の結果1孢子囊当たり32個の孢子が生じる。岩槻(1992)を改変。

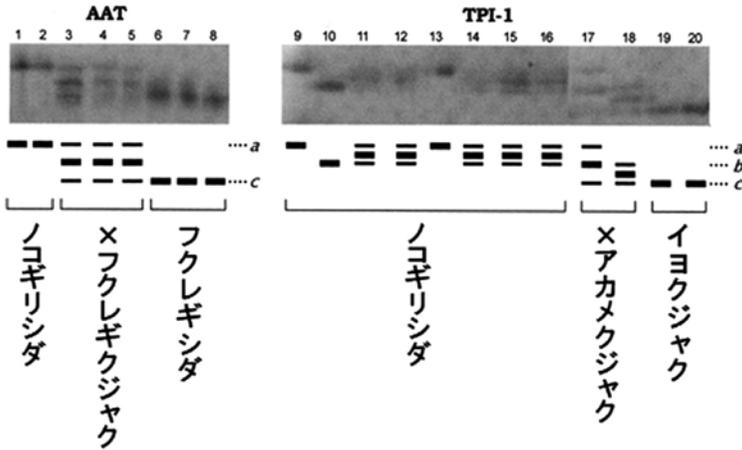


図44 ノコギリシダ関連群の酵素多型の電気泳動像とその解釈
 左側 AAT、右側 TPI-1 という酵素、1~20は、それぞれ別個体、*a* ~ *c* は対立遺伝子。AAT を例にすると、フクレギクジャクは、ノコギリシダの *a* とフクレギシダの *c* を共有している。*a* と *c* 中間の濃いバンドは、*a* と *c* が作った雑種バンド。TPI では、ノコギリシダに種内変異（遺伝的多様性）が見られる。Takamiya & Ohta (2001) と高宮 (2004) を改変。

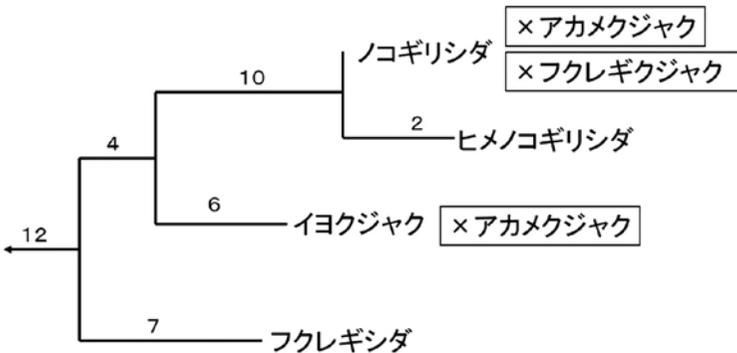


図45 ノコギリシダ類の葉緑体遺伝子 *rbcL* の系統樹
 数字は塩基置換数、図34のノコギリシダ類の一部。
 Takamiya *et al.* (2001)³³⁾ を改変。

種といわれていたフクレギクジャクは、バンドからいってもちょうど真ん中、両方の対立遺伝子を持っていました。一方アカメクジャクもやっぱり両方の対立遺伝子を持っていたということで、そこからも雑種性が証明できました。

さらに、葉緑体DNAである *rbcL* 遺伝子を共同で調べることができて、図45の系統樹ができあがりました。一番系統が離れているのはフクレギシダでした。それでノコギリシダとイヨクジャクは近いには近かったのですがけっこう距離があって、ヒメノコギリシダはやっぱりノコギリシダに近いけれど同じではありませんでした。これが親の4種類の母系の系統樹です。それで雑種のアカメクジャクをのせてみると、ノコギリシダについての場合と、イヨクジャクについて場合があります。ですから双方向性の雑種がで

きていて、上の場合はイヨクジャクの精子が泳いでいってノコギリシダの卵と受精し、下の場合はノコギリシダの精子がイヨクジャクの卵に受精したということが分かりました。フクレギクジャクはどうだったかという、ノコギリシダについていますね。個体数が少ないのもあるのですが、フクレギシダの精子がノコギリシダの卵に受精したということが分かって、DNAの面から見てもこれらの自然雑種が証明されたのですね。

ノコギリシダ関連群は、形態・細胞学的性質・遺伝学的性質・分子系統からみて明らかに分化した「種」からなる群で、二倍体有性生殖種が中心で、自然中間雑種は稔性がないことということで、かなり深いところまでこの仲間については研究が進みました（高宮注：フクレギシダについては集団間の遺伝的比較も行っていますので、高宮 (2013) をご参照ください）。

6. 個々の研究例2 ミヤマノコギリシダ複合体

次は、ミヤマノコギリシダ複合体を説明します。これは図34の系統樹でいうとミヤマノコギリシダ類というところです。これは非常に形態変異に富んだものです（図46）。AからPまで比べてみると、羽片の切れ込みが全然なくて細長くて葉柄が長いAから、ちょっと葉身の幅が広がってきて切れ込みが少しずつ入ってきて羽片が曲がってきて、だんだん幅が広がってきて、切れ込みがさらに深くなって幅が広がってくるPまでが連続的に変化するという仲間です。分類が混乱していて、どうしたらいいのかなというのが、私たちが始める前の状況でした。

大きく分けると2種類に分けるのがだいたいの常識だったのですね。田川図鑑も岩槻図鑑も大きくミヤマノコギリシダの仲間とヒロハミヤマノコギリシダに分けて、その中にいくつかの変種があったりします。いろいろと名前がつけられたものも何種類かあるのですが、基本的には2種じゃないかというのが、私たちが扱う前の話でした。染色体研究の報告はほとんどなくて、ミヤマノコギリシダについて静岡県湯ヶ島と小笠山産のもので $n = 82$ の報告があるのみで、あとは全然情報がなかったのですね。じゃあやりましょうということで、私たちは始めました。

まず孢子を見てきれいなもの（正常形 図47A、B）ときれいじゃないもの（異常形 図47C、D）に分けました。そうすると○を付けた図46のA、C、E、I、O、Pのみがきれいな孢子を作り、他は孢子がきれいではなく常識的に言えばたぶんこれらは雑種性だなということで、このきれいなものだけを集めて比較をしました。そうするとAとCは区別が付かないものの、全部でだいたい5型に分かれることが分かってきて、葉柄の長さや孢子囊群の形や付き方などの形態を詳しく分

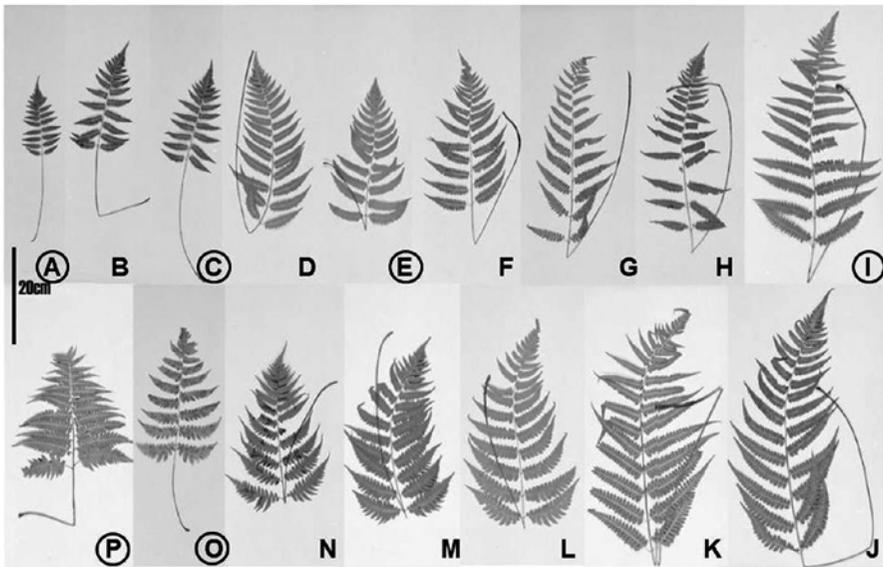


図46 ミヤマノコギリシダ関連群の標本写真
 個体ごとの葉型の変異を示していて、上段Aから下段Pへと変異が連続してしまう。○を付けたものが、正常な孢子をつける株からの葉で、他は異常な孢子をつける雑種。最終的に、Aは四倍体の、Cは六倍体のホソバノコギリシダ、Eはミヤマノコギリシダ、Iはオオバミヤマノコギリシダ、Oはウスバミヤマノコギリシダ、Pはヒロハミヤマノコギリシダと分類された。高宮（2004）を改変。

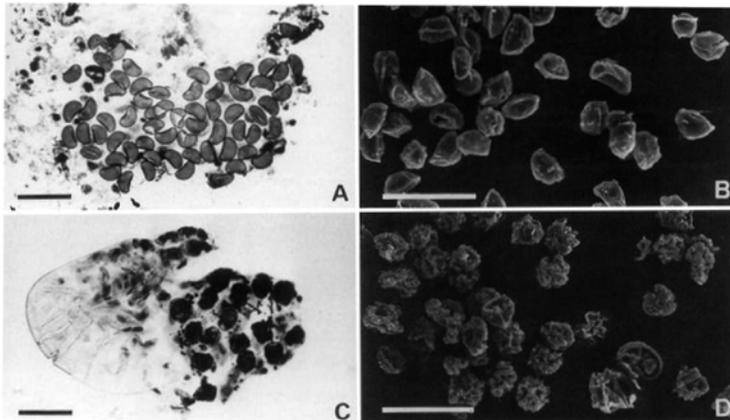


図47 ミヤマノコギリシダ関連群の孢子写真
A, B: 正常形孢子、C, D: 異常形孢子。A, C: 光学顕微鏡写真、
B, D: SEM写真。Ohta & Takamiya (1999)。

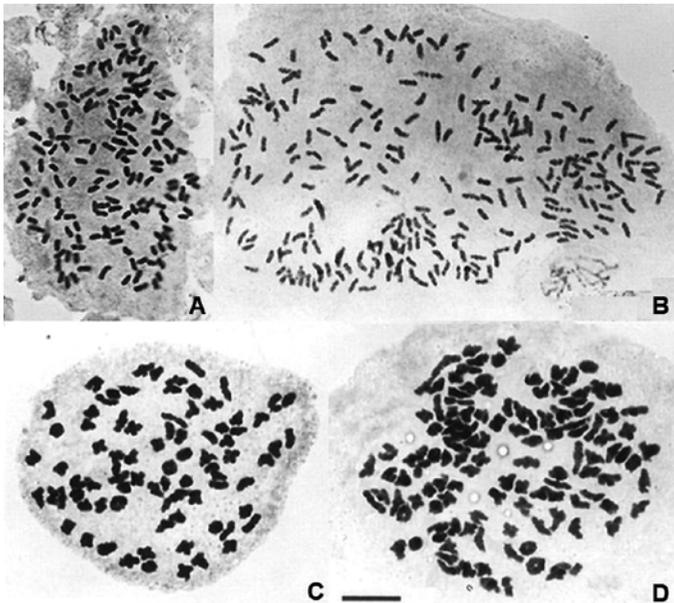


図48 ミヤマノコギリシダ関連群の染色体顕微鏡写真
A, B: 体細胞染色体、C, D: 減数第一分裂中期。
A: ミヤマノコギリシダ ($2n = 164$)、B: ホソバノコギリシダ ($2n = 246$)、C: ホソバノコギリシダ (82個の二価染色体)、D: ウスバミヤマノコギリシダ (123個の二価染色体)。
Ohta & Takamiya (1999)、高宮 (2004) を改変。

リシダに該当しました。I に関してはこれまでに当てはまる名前がありませんでした。私たちは色々な理由で全部独立種だろうと考えて、名前がなかったものにオオバミヤマノコギリシダという名前をつけました (Ohta & Takamiya, 1999³⁴)。ですから私たちはもともと2種だったものを、5種に分けています (図49)。

図49E が1999年に発表した新種オオバミヤマノコギリシダです。学名は、*Diplazium*

析しても5型に分かれるということが分かりました。5型の各々について、多くの個体について染色体数を調べるとE、I、Pの形態のものは全部 $2n = 164$ でした。AとCは形態では区別がつかないもののAは $2n = 164$ 、Cは $2n = 246$ で、種内倍数性と考えられました。Oは全てが $2n = 246$ でした。*Diplazium* は、 $2n = 82$ が二倍体なので $x = 41$ ですから、 $2n = 164$ は四倍体、 $2n = 246$ は六倍体だということが分かりました。孢子がきれいなので当たり前といえは当たり前ですが、全てがきれいな二価染色体を形成する減数分裂をしていることも調べることができました (図48)。

では、この○をつけたものについて、今まで細かく分けたらどんな名前がついていたのか当てはめてみると、AとCはホソバノコギリシダに該当し、種内倍数性でした。Eはミヤマノコギリシダに、Oはウスバミヤマノコギリシダに、Pはヒロハミヤマノコギリシダに該当しました。

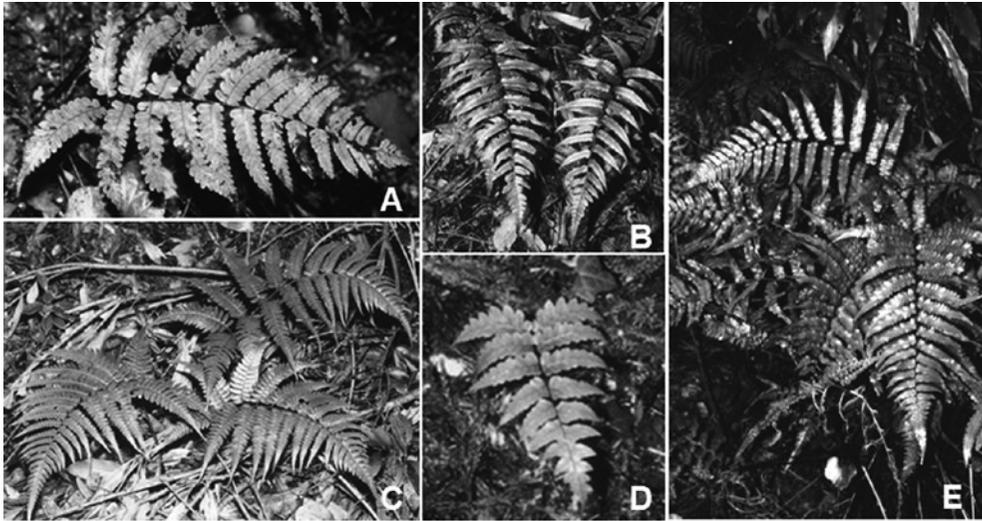


図49 ミヤマノコギリシダ関連群の生態写真

A：ミヤマノコギリシダ、B：ホソバノコギリシダ、C：ヒロハミヤマノコギリシダ、
D：ウスバミヤマノコギリシダ、E：オオバミヤマノコギリシダ。高宮（2006）を改変。

hayatamae N.Ohta et M.Takamiya というのですが、これは近畿地方のナチュラルリストにより存在は気付かれていて、模式産地は和歌山県新宮市で、速玉（はやたま）大社の境内のものを正模式標本にしました。これは何度も案内していただいた新宮市のアマチュアの採集家の方から、是非新宮市のことを宣伝してくれと頼まれて、種小名に *hayatamae* っていう名前をつけた事情があります。

もちろん海老原図鑑には正式な種としてオオバミヤマノコギリシダは載っていますし、きれいな生態写真があって、分かってみたら日本でけっこう分布が広いのですね。拡大して見ると熊本県は水俣市あたりにしか分布はないのですが、私たちは天草でも採っているの、たぶんもうちょっとあると思います。結構広い範囲にあるから、絶滅危惧の対象種にはなっていないのですね。カテゴリーとして扱っているのは、福岡だけが絶滅危惧 I 類です。これは、もし私たちが気付かなければ、絶滅危惧の対象にもならなかったものです。名前が知られないまま、もしかしたら絶滅していたかもしれません。オオバミヤマノコギリシダの様に、なるべく早急に色々なものを調べて挙げてこない、絶滅危惧のリストにもひっかかってこないものがまだあるというのが現状なのです。

海老原図鑑をよく見ると、実はちゃんとした種として岩槻図鑑以降に新たに加えたのはオオバミヤマノコギリシダだけなのですね（表6）。あとは、変種が種になったり、種が雑種に変わったり、雑種が種に変わったりしているだけで、これだけが新たに加わっているということが分かります。

もう一つ私たちが種に分けたものの一つにウスバミヤマノコギリシダがあります。これは、『熊本県植物誌』にもミヤマノコギリシダの変種として載っていて、大関山が原標本産地だよってことが書いてあります（図2）。このときは、内大臣と大関山と染岳で採られているみたいですね。これも倉田先生が名前をつけているのですが（Kurata 1961）、「葉質が柔らかくて冬季は葉が枯れるもので、ミヤマノコギリシダよりも海を遠く離れた深い山地に自生する傾向があって、中間型も



図50 ウスバミヤマノコギリシダの完模式標本
 東京大学総合研究博物館の公開データ (2000) <http://umdb.um.u-tokyo.ac.jp/Dshokubu/Forest/html/SR0128.html> から。

間々見られるがこの薄葉品を1変種としウスバミヤマノコギリシダと新称する。」ということで、記載文の熊本県の採集地を見ると、菊池溪谷だとか仰帽子山とか大関山とかやっぱり奥深いところになりますね。図50がタイプ標本なのですが、これを見ると城戸正幸さんが採られていて、この大関山が原標本産地になるわけです。これは『レッドデータブックくまもと2019』には、原標本産地ということが書いてなかったのですが、絶滅危惧ⅠAに挙げられていて、環境省ではまだ絶滅危惧種ではないのですが、これも大事なものです。ウスバミヤマノコギリシダとして色々な県の植物リストに挙げられているのですが、かなり雑種が紛

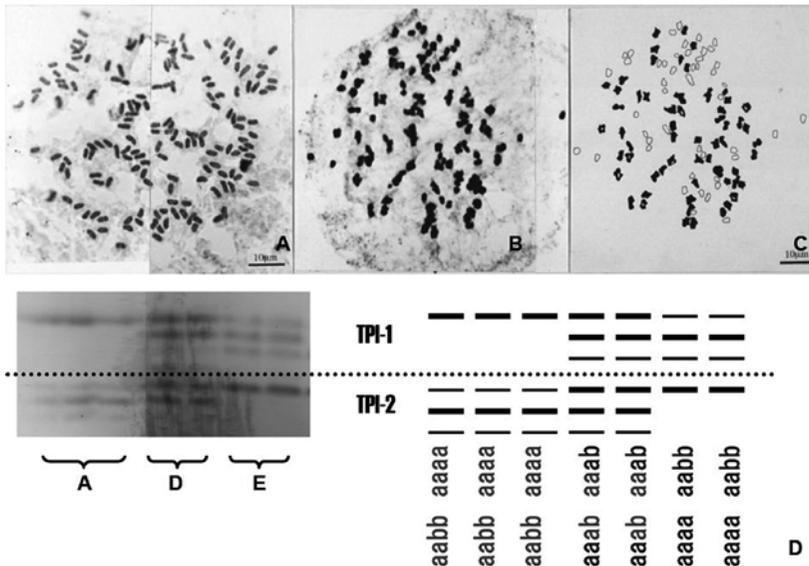


図51 ホソバノコギリシダとミヤマノコギリシダの推定中間雑種の染色体顕微鏡写真と酵素多型の電気泳動像
 図46Dが推定中間雑種。上段A：体細胞染色体 $2n = 164$ 、B：減数第一分裂中期、C：Bのスケッチで59個の二価染色体（黒塗）と46個の一価染色体（白抜）。
 下段：TPIの電気泳動像とその解釈。A3個体、D2個体、E2個体は、それぞれ図45の形態を示す個体。

れているのではないかと考えているところで、標本を調べてもウスバミヤマノコギリシダそのものはかなり少ない感じですね。

じゃ、この○を付けていないものは何だったのかということですが、1例として図46のA（ホソバノコギリシダ）、D（ホソバとミヤマの中間型）、E（ミヤマノコギリシダ）を使って比較をしました。Dは葉柄の長さや葉身の長さの割合や、切れ込み具合や、羽片の反り方がAとEの中間ですよ。形から見るとこれらの雑種のように見えるのですが、染色体を調べてみると確かにAとEと同じ四倍体でした（図51A）。減数分裂を見ると59個の二価染色体と46個の一価染色体があって（図51B, C）、乱れた胞子を作ります。酵素多型で調べてみるとちょうど中間になり（図51D）雑種だということが分かりました。

このように、他の中間型もそれぞれ調べてみると、これらは非常に複雑なぐちゃぐちゃしたことからこの仲間が形成されていることが分かりました（図52）。分かったとき困ったことが二つあるのですね。一つは三倍体です。Gの三倍体は和歌山で採られたものです。Nは鹿児島県の北の方にけっこう出てくる三倍体で、二倍体がないからどうやって三倍体が起源したのか分かりません。

倍数体の話をしますが、さっき二倍体どうしの雑種ができると次の世代はもうないのだよって話をしたのですが（図42）、例えばこの二倍体 α 種と二倍体 β 種の雑種（図42D、図53A）が染色体の倍数化というのを起こします（図53B）。異質倍数体というのですが、そうすると2セット入っていますからちゃんと対合相手ができるのですね。

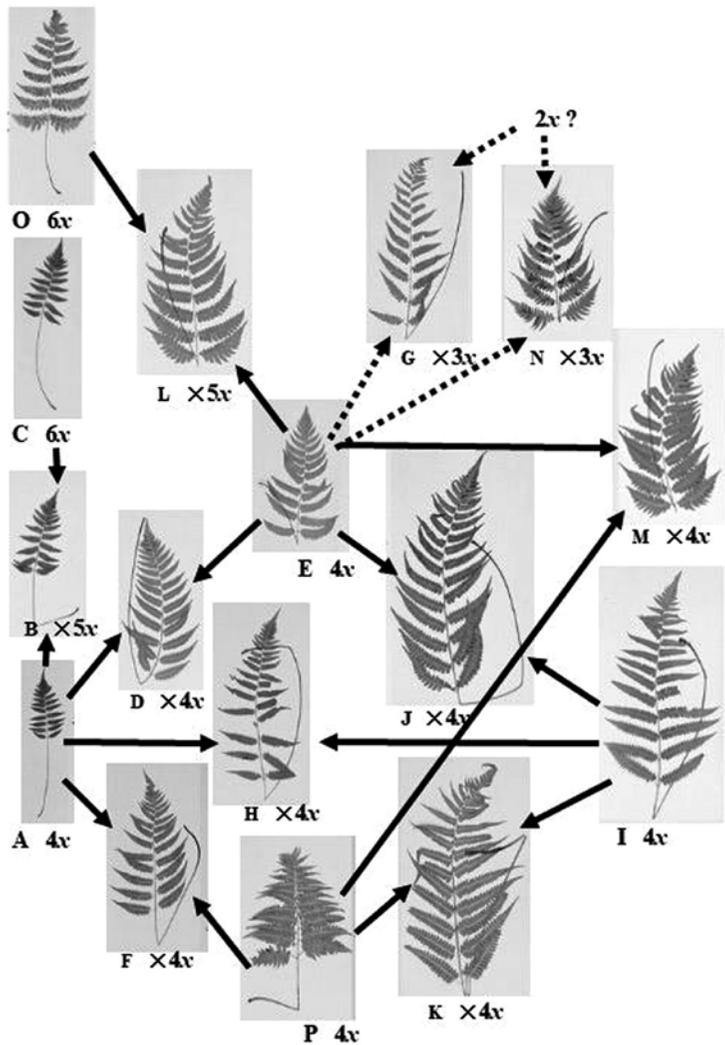


図52 図45の相互関係
A～Pは図46と同じで、×を付けたものが矢印で示されたもの中間雑種。2x 発見されていない二倍体、3x 三倍体、4x 四倍体、5x 五倍体、6x 六倍体。高宮（2006）を改変。

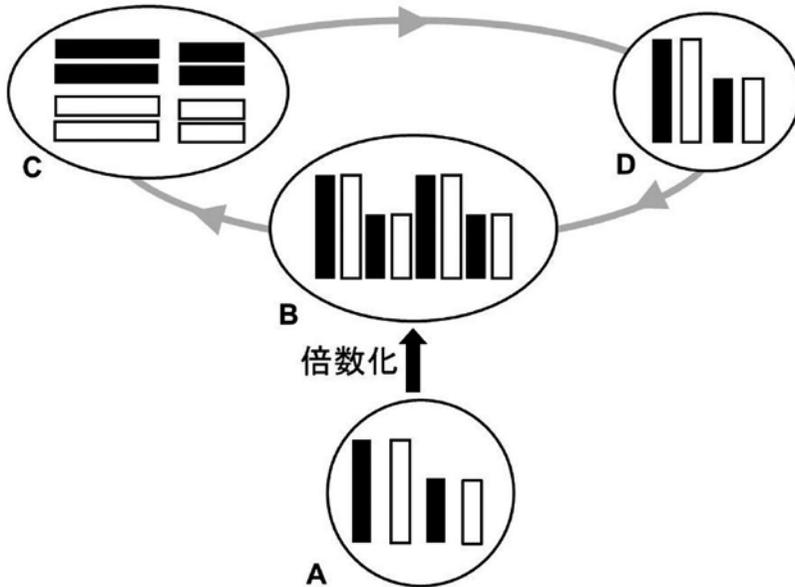


図53 異質倍数体のモデル

A : 図42Dの二倍体雑種 ($2n = 4$)、B : それぞれの染色体が倍になる (倍数化がおきる) ことによってできる染色体構成 ($2n = 8$)、C : 減数第一分裂中期、相同染色体同士が対合して、4個の二価染色体が出来る、D : 減数分裂の結果できた胞子 ($n = 4$)、受精によってBに戻る。新しい四倍体種 γ 種。

そうすると減数分裂では4個の二価染色体を作って (図53C)、胞子の中には染色体が4本入りますから (図53D) 新しい生活環がこうやって回り出すわけですね。倍数化したおかげで新しい種が、これでいうと異質四倍体の γ 種ができるのだってという言い方をするのでですね。

ミヤマノコギリシダの場合は、たぶんもともと二倍体種があって不稔性雑種ができて、その中から異質四倍体が生まれて、四倍体の新しい種がいくつか生まれて、そこで四倍体と二倍体の間に三倍体の雑種ができて、二倍体が全部消えちゃったというのが、現在の日本のミヤマノコギリシダの姿なのだと思います。結局、四倍体の種分化と祖先種の二倍体の絶滅が起こったというのが私たちの考え方でした。

中間雑種は全て胞子が異常で稔性がないものですから胞子が正常なものを5つの独立した種にしたことで、これを図34の葉緑体系統樹にしてみると、ホソバノコギリシダ、ミヤマノコギリシダ、ウスバミヤマノコギリシダ、ヒロハミヤマノコギリシダは、全部ミヤマノコギリシダ類のところにとまとまっているのですが、オオバミヤマノコギリシダは全然ちがって、実はこの仲間ではなかったのです。ヒロハノコギリシダの仲間 (ヒロハノコギリシダ類) だってということが判明しました。これが困ったことの二つ目です。ミヤマノコギリシダ類が関係した雑種には、ヒカゲワラビ類とオニヒカゲワラビ類という系統的に離れた類との間にも雑種があって、今日は時間がなくて話はしないのですが、*Diplazium* が非常に複雑になっている理由の一つに、このミヤマノコギリシダ類がからんでいることが分かりました。

図54は岩槻図鑑の検索表の一部を拡大したものです。葉身が単羽状複葉と葉身が2回から3回羽

オオバミヤマノコギリシダ

- C. 葉身は単羽状複生(羽片が羽状に浅裂~深裂のものを含む)。がある。
 - H. 根茎はごく短く横走。胞子囊群は裂片の中肋近くにつき、包膜の辺縁は不規則に切れ込む。
 - I. 葉柄下部に膜質で褐色の鱗片を密生する.....15. ヒロハノコギリシダ
 - I. 葉柄下部に茶褐色でややかたい鱗片がまばらにある.....16. ヤクシマワラビ
 - H. 根茎は斜上。胞子囊群は裂片の辺縁と中肋の中間につき、包膜はごく浅い鋸歯縁.....14. ニセシケチシダ
- C. 葉身は2回羽状深裂~3回羽状複生。
 - D. 胞子囊群は中肋近くにつく。
 - E. 根茎は長く横走する。
 - F. 葉柄と中軸、羽軸はわら色から緑色で光沢はなく、不透明な鱗片がある.....27. ミヤマシダ
 - F. 葉柄と中軸、羽軸は赤褐色で光沢がある。葉柄基部に透明な鱗片がある.....28. ヌリワラビ
 - E. 根茎は直立または斜上し、横走する場合も短く、葉はこみ合っつく。
 - F. 裂片の小脈は単条、大きな裂片では2又したものが混じる。
 - G. 根茎は太くて直立。葉は長さ1.5 mをこえる。
 - H. 根茎は塊状、直立して高さ30 cmに達することがある。葉柄下部の鱗片はほぼ線形~披針形、褐色で、辺縁は黒褐色、まばらな小突起がある。葉身はふつう2回羽状複生.....15. ヒロハノコギリシダ

図54 岩槻図鑑の *Diplazium* の検索表の一部

状複葉までの二択があって、両方に15ヒロハノコギリシダがでできます。これを調べ直してみると、単羽状複葉でヒロハノコギリシダと呼ばれていたものは、オオバミヤマノコギリシダだったのですね。2回から3回羽状複葉のものが本当のヒロハノコギリシダでした。ですから、検索表の矛盾点じゃないですけども、難しいところも一つ完全に解決されたなと思います。それで、ミヤマノコギリシダ類というのは、四倍体・六倍体有性生殖種からなる複合体で、多くの不稔性雑種を含み祖先的二倍体が存在しない倍数性複合体だっていうことが分かりました。

7. 個々の研究例3 シロヤマシダとその関連種

次は一番難問のシロヤマシダとその関連種の話をしします。系統樹(図34)のシロヤマシダ類からコクモウクジャク類のところに当たります。この辺の仲間は色々なものがあって、まだ名前がない新種があったり、雑種だと思われていたものが実は種だったり、まだ正式に記載していないものもいくつかあるのですが、染色体のところのシロヤマシダでお話したように、この仲間はたかさんの個体の染色体数を調べました。約200個体調査したシロヤマシダは、全てが $2n = 123$ の三倍体でした(図55A)。三倍体がどうやってできるかという、四倍体種と祖先になっていた二倍体が交雑すると(図56の二倍体Aと四倍体D)、黒の染色体が2セットと白の染色体が1セット入り、図56Eの三倍体ができますね。あるいは図56BとDが交雑すると図56Fの三倍体ができるし、全然違った祖先種図56CとDとが交雑すると図56Gの三倍体ができます。三倍体ですから例えば図56Eであれば、黒の染色体同士では二価染色体ができますが、白の染色体は対合相手がいないので孢子形成が乱れてここで終わってしまうのです(図57AとA')。

ところがですね、一般的に三倍体は不稔性なのですが、シダ植物には非常に変わった現象があります。前葉体の一部の生殖器官とは全然関係ないところから孢子体が伸びてくるという現象があり、これはもう100年近く前から知られていた現象です。これは無配生殖って呼び、造卵器とか卵とか胚ができなくて、受精が全く起きないで前葉体から若い孢子体ができるのですね。本当にそんなこ

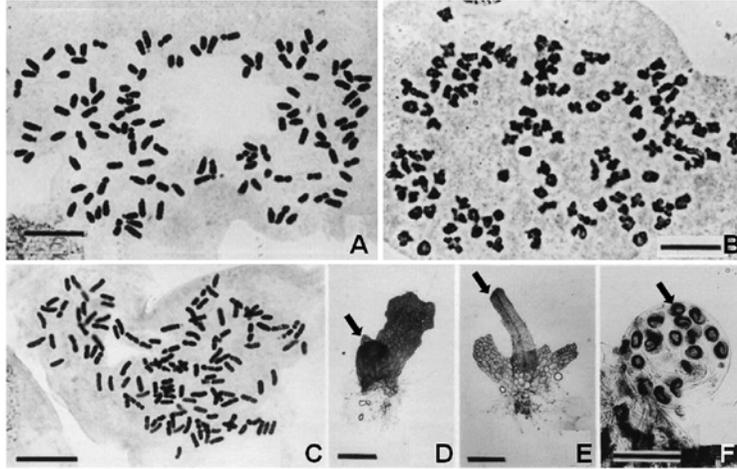


図55 シロヤマシダの染色体と培養した前葉体の顕微鏡写真

A：胞子体の体細胞染色体 ($2n = 123$)、B：減数第一分裂中期で123個の二価染色体、C：前葉体の染色体 ($n = 123$)、D、E：前葉体から胞子体(矢印)が直接生じているところ、F：前葉体上に生じた造精器で、正常な精子(矢印)を示す。A から C の間で染色体数が一定(減数していない)であるところに着目。Takamiya *et al.*, (1999)、高宮 (2004) を改変。

とが起きるのかというと、図55はシロヤマシダの例ですが、DやEのように前葉体から胞子体がいきなり、全く関係ないところから伸びていることが分かると思います。Fのように造精器はできて精子も作りますが、造卵器は作らないのですね。考えてみると変なことになって、図27を参照すれば前葉体は $n = 2$ です。受精せずにできた胞子体は $2n = 4$ ではなくって、 $2n = 2$ になってしまいます。そして次の減数分裂をしたら $n = 1$ になってしまうので、生活環を回るたびにどんどん染色体数が減ってしまうのですね。

じゃあ、どうやってこれを解決しているかということ、無配生殖を生活環の中にとり入れているシダ植物を三倍体 $2n = 6$ の例で考えると(図57AとA')、A'は正常な胞子形成が出来なくなるために減数分裂の直前に自分が倍数化するのですね(図57B)。そうすると同じものももちろん2セットありますから、この場合でいくと6個の二価染色体(図57C)を作ることになって、きれいな $n = 6$ の前葉体(図57D)を作りますからちゃんと生活環が回るわけです。無配生殖を生活環の中にとり入れているものを無融合生殖種のシダ植物と呼びます。日本産のシダ植物では約13%が無融合生殖種です²⁶⁾。どのように倍数化をするのかということ、図43右のように4回の分裂の4回目にDNA複製はするのですが細胞分裂はしないので、染色体数が倍数化した母細胞になって、そうすると胞原細胞が8個まで分裂するのは有性生殖と一緒にですが、次の分裂はしないので8個の胞子母細胞になり、最終的に 8×4 で32個の減数しない胞子をつくるというのがこの現象なのです。

そうすると無融合生殖の生殖環は図58のように、前葉体が $n = 4$ で、若い胞子体も $2n = 4$ になって、胞子嚢中の胞子母細胞が $2n = 8$ になって、減数分裂して $n = 4$ に戻るとことをしているのです。本当にそうかっていうのでシロヤマシダで調べてみると、図55に示したように胞子体は $2n = 123$ (図55A) です。減数第一分裂では123個の二価染色体ができて(図55B)、前葉体を調べてみるとこれも $n = 123$ で(図55C)、染色体数は全然変化しないで生活環を回っているのだ

ということが分かります。それで、シロヤマシダの場合は、 $2n = 123$ 、 $n = 123$ で、無融合生殖の三倍体だっていう言い方をするのでね。

系統的にどこに無融合生殖種があるかという、図59の系統樹で見ると、ゴシックで示したところに三倍体や四倍体の無融合生殖種があって、矢印のところは無融合生殖を獲得し、どうやって獲得したかは実際よく分からないのですが、色々な複雑なことになったということが分かりました。

シロヤマシダについて最後の修士の学生が研究をしましたのでそれを紹介します。シロヤマシダは非常に多様な仲間なのですが、その中には最初のころにお話したシロヤマシダとの推定雑種とされるヒュウガシダ（シロヤマシダ×コクモウクジャク）とかタンゴワラビ（シロヤマシダ×オニヒカゲワラビ）がありました（図7下段参照）。シロヤマシダとの雑種の場合、シロヤマシダが無融合生殖三倍体なので精子親になったとしても雑種の倍数性は四倍体以上にならないとい

けないのですが、我々が調べたところヒュウガシダもタンゴワラビも三倍体なので、染色体数からいっても雑種ではないのは分かっていたのです。さらにシロヤマシダには色々な形態があるので、これをテリハシロヤマシダ（狭義のシロヤマシダ）、セイタカシロヤマシダ、シロヤマシダ徳之島型、ヒュウガシダ、タンゴワラビに分けて調べてみると全てが三倍体無融合生殖種だということが分かりました。それをもとにして葉緑体のゲノムで調べると、ほとんどが二倍体有性生殖種であるアマミシダと関連する系統に収まりました。ヒュウガシダの中には、全然違う系統につくものもあり（和歌山県と福岡県のも）、もしかしたら違う種類、新種かもしれないというものがあそうですね。今日では核のゲノムを調べられるようになったので、核DNAを調べてみました。使用したのは核のシングルコピー遺伝子といって、二倍体だったら2本の相同染色体の同じ位置に遺伝子があります。図60のモデルに示すように、Aの系統樹では α 、 β 、 γ 種が分かれてそれぞれAゲノム、Bゲノム、Cゲノムを持っていたと仮定

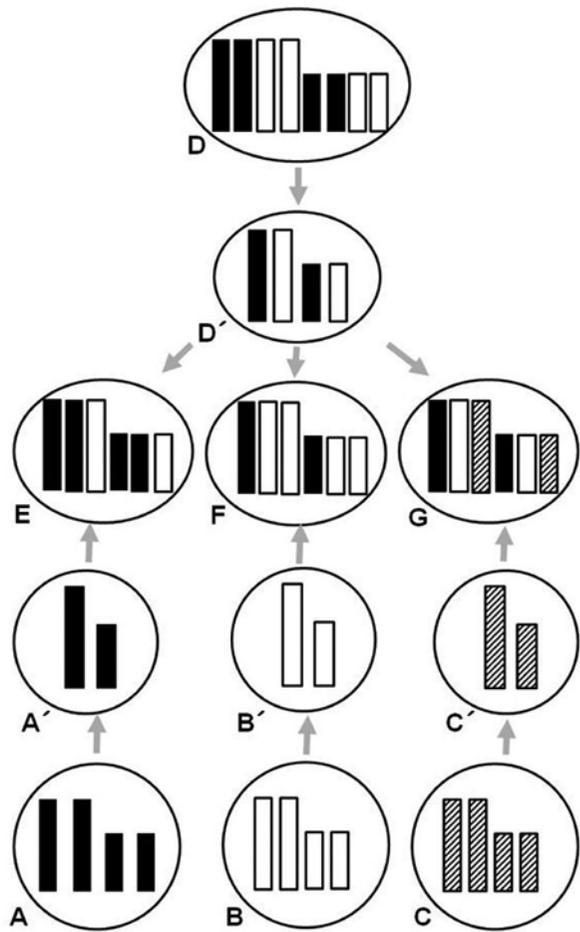


図56 三倍体の成立モデル
A、B、C：3種類の二倍体種 ($2n = 4$)、A'、B'、C'：それぞれからの孢子 ($n = 2$)、D：四倍体種 ($2n = 8$)、この場合は図53Bを想定、D'：Dの孢子 ($n = 4$)、E、F、G：二倍体種と四倍体種との間で生じた三倍体雑種 ($2n = 6$)の体細胞染色体構成。

しています。α種では少し配列が異なる A_1 と A_2 (ゲノム構成 A_1A_2)、β種では B_1 (B_1B_1) のみ、γ種では C_1 と C_2 (C_1C_2) となっているので、α種とγ種はこの遺伝子に関してヘテロ接合体、β種はホモ接合体となります。BからDはそれぞれの染色体上の位置と構成を示しています。三倍体δ種を含めて分析したモデルが図61と62です。図61ではAのようにδ種の遺伝子分析をすると系統

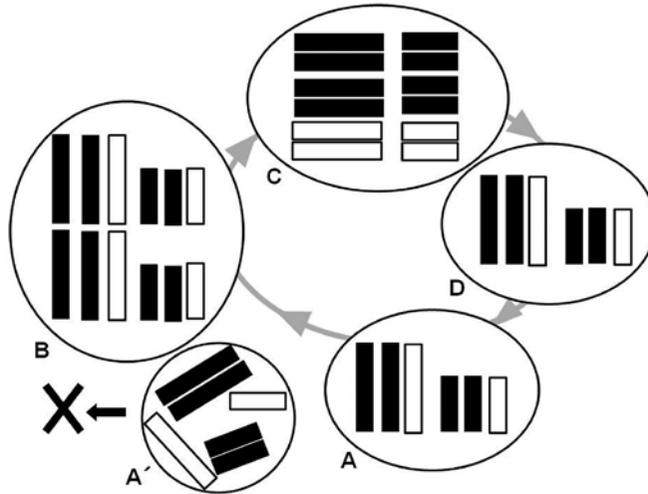


図57 三倍体無融合生殖種の生活環モデル

A：三倍体 ($2n = 6$)、A'：Aの減数第一分裂、一価染色体があり、胞子は不定形、B：Aの減数分裂直前の倍加で $2n = 12$ になった体細胞、C：その減数第一分裂中期、6個の二価染色体、D：減数分裂の結果の胞子 ($n = 6$)、この胞子が発芽して前葉体となり直接胞子体が生じてA ($2n = 6$) に戻り、生活環が完成する。

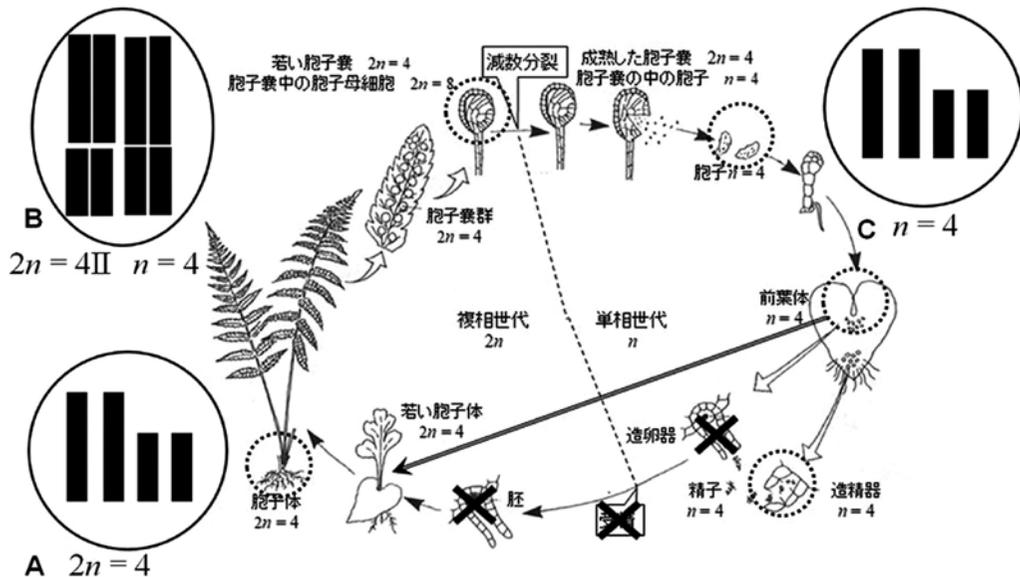


図58 シダ植物の無融合生殖の場合の生活環 $2n = 4$ を想定

○の中は、A：体細胞中期染色体 $2n = 4$ 、B：減数第一分裂中期 4個の二価染色体、C：胞子からの分裂における体細胞中期染色体 $n = 4$ 。高宮 (2013) を改定。

的にはAゲノムの A_3 とBゲノムの B_2 を持つこと、Cゲノムは持っていないことが分かりました。三倍体 δ 種であれば3本の染色体上に遺伝子があるはずなので、ゲノム構成はBのように $A_3A_3B_2$ か、Cのように $A_3B_2B_2$ になるのですが、どちらかは判断できません。それで δ 種のゲノムは AB^* と略して書くこととします。この場合 δ 種の祖先種は a と β だということが判明します。図62ではAのように δ 種の遺伝子分析をすると系統的にはAゲノムの A_3 Bゲノムの B_2 Cゲノムの C_3 を持つことが分かります。ゲノム構成は $A_3B_2C_3$ になり、 δ 種のゲノムは ABC と略し a 、 β 、 γ 種の3種を祖先に持つことが分かります。

色々な種を含めてシロヤマシダ類を分析した結果が図63です。シロヤマシダ類は BK^* 、 CK^* 、 DK^* となりました。B、C、Dゲノムを持つ二倍体は見つからなかったのですが、Kゲノムは二倍体有性生殖種であるアマミシダが持っていました。図の破線で囲んだ部分はアマミシダと同じ葉

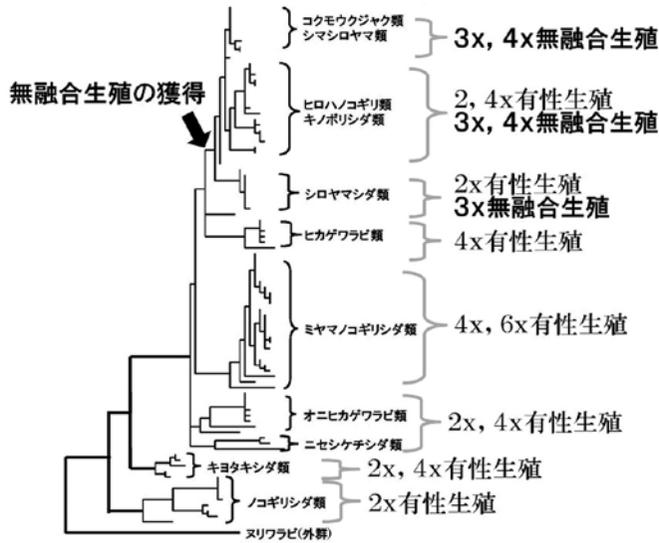


図59 系統群と生殖様式の関係。不稔性雑種の倍数体は除いてある。高宮 (2006) を改変。

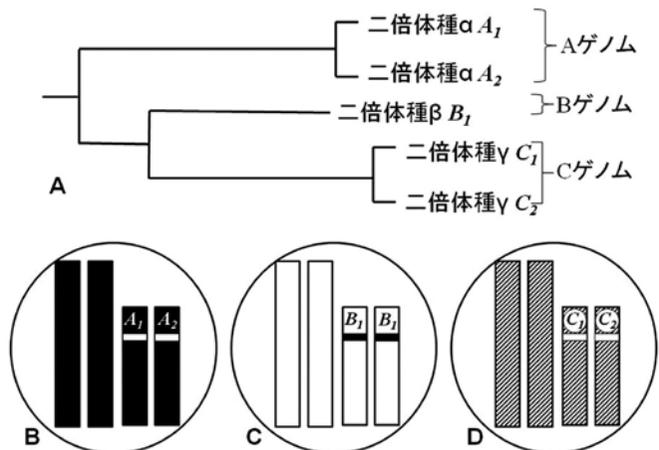


図60 二倍体種3種 (a 、 β 、 γ 種) による核のシングルコピー遺伝子の解析例
A : 遺伝子で作った系統樹、B~D : a 、 β 、 γ 種の染色体と遺伝子モデル。

緑体ゲノムを持つものです。葉緑体ゲノムは母性遺伝するので、ほとんどのものがアマミシダを母親として生じたことが判明しました。ただし父方の二倍体祖先はまだ見つかっていません。CC、BB、DDはなくて、ここで、関連するのに、CCCというヒュウガシダや、BBBというシマシロヤマシダはあるのですが、二倍体はまだないので、シロヤマシダ類の起源はよく分からないままです(ゲノム解析の詳細はHori & Murakami (2019)³⁵⁾をご参照ください)。

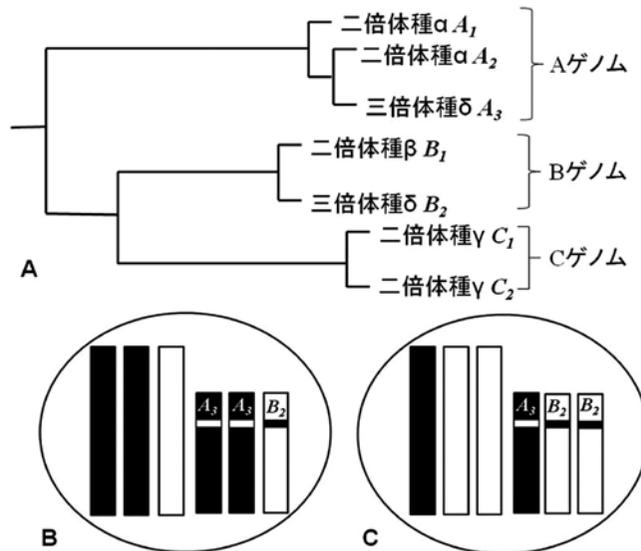


図61 二倍体3種と三倍体 δ 種による核のシングルコピー遺伝子の解析例1
A: 2種が祖先種として関係している場合、B, C: δ 種の染色体と遺伝子モデル。

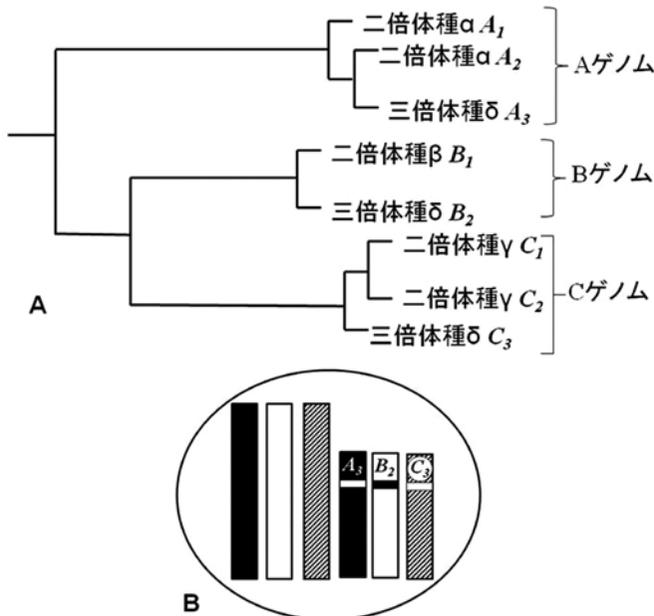


図62 二倍体3種と三倍体 δ 種による核のシングルコピー遺伝子の解析例2
A: 3種が祖先種として関係している場合、B, C: δ 種の染色体と遺伝子モデル。

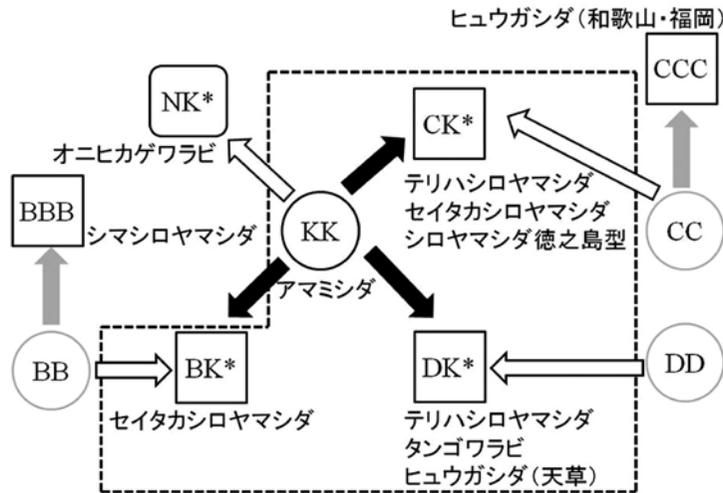


図63 シロヤマシダ類と関連種の葉緑体ゲノムと核ゲノムの解析結果
 破線で囲ったところ：同じ葉緑体ゲノム、○：二倍体有性生殖種、グレーの○は未知の二倍体種、□：三倍体無融合生殖種、角が丸い□：四倍体有性生殖種、黒矢印：母方のゲノムの流れ（卵）、白矢印：父方のゲノムの流れ（精子）、灰色矢印：関係未定。

驚いたのは、オニヒカゲワラビというこの仲間とは全然関係ないと思っていた種（系統樹ではオニヒカゲワラビ類）が、Kゲノムを持っていたのです。タンゴワラビ（シロヤマシダとオニヒカゲワラビの推定雑種）には、もともとKゲノムというオニヒカゲワラビと同じものが入っているので、似ていて当たり前だということに気がついたのですけども、ちょっとこれにはびっくりしましたね。どうして驚いたかという、アマミシダは奄美大島の固有種なのです。分布を調べると奄美大島の中ではけっこう普通にあるのですけども、他の所では全然見つかっていません。ですからそのような南に限定されるものが、日本列島のシロヤマシダ全体にからんでいて、更にオニヒカゲワラビといったら青森県まで分布していますので、その親になっていたというのは想像もしませんでした。こうなったら日本だけではなくもっと南のものを調べて二倍体親を探していかないと、結論はなかなか出ないだろうなというのがそのときの気持ちでした。

さて、そういうことが分かってきて、シロヤマシダ群について色々名前はあるのですが、結局形態とゲノムは対応してなくて、アマミシダが母親としてからんでいるということだけは分かったというのが、成果でした。

未解決なことも残りましたが、岩槻図鑑でヘラシダ属と纏められたものは、ノコギリシダ属と名前が変わり、新しく入ったり新しく分けられたりして認識できて、だいたい海老原図鑑では完成しただろうと分類学的には思っていました。ところが、2019年に福岡の金光浩伸さんという若い方が、ウスバツクシワラビという今までなかったウスバミヤマノコギリシダとヒカゲワラビの雑種を見つけた³⁶⁾のですが、この推定雑種はまだ染色体数も調べてない状態です。さらに海老原図鑑を作った海老原先生が2018年に徳之島で日本新産の *Diplazium megaphyllum* ムシヤシダというのを見つけました³⁷⁾。これは台湾とか中国には生育しているのですが、日本では徳之島で初めて見つ

かって、30個体より少ないような集団だったので、すぐに絶滅危惧 I A類となりました。

8. 最後に

フクレギシダのところでいきなり話したのですが、絶滅危惧の検討委員会というのは、環境省のところにある絶滅のおそれのある野生生物の選定・評価委員会の中の維管束植物分科会のメンバーがやっているものです。私も大学を退職した後もメンバーですけども、図64をみると2021年現在退職した人が増えましたし、若い人は下線の3人しかおらず、評価検討委員が絶滅危惧になっているのです。各県の検討委員でも同じ状況なのですが、こんな状態でやっていると、維管束植物分科会は2024年にレッドリストを決めないといけなくて、2年に1度は東京に集まって1日かけて検討をして最後の2年感は続けて集まって最終決定をしましょうぐらいに話していたのです。その時、今のメンバーだとちょっと情報が少ないので、若手を入れることになりました。担っているのは日本植物分類学会の第一委員会ってところですが、北海道や小笠原の植物に詳しい方など、若い人を沢山加えて新しいメンバーを組んだのです。けれど、このメンバーで全員が集まって対面で会議をしたことはまだ1回もないのです。コロナの影響で結局リモートの会議ばかりやっています。直近の検討会議はZoom会議で開いたのですが、出張するわけではなく、学会の事業なので無料奉仕で今まで6回毎回4時間ぐらいやっていて、次は今月末か来月に開催予定です。あと数回か10回ぐらいやるかもしれないのですけども、かなり徹底して検討を重ねているところです。

それで、環境省版レッドリストの推移で *Diplazium* の対象種の変遷を調べてみると（図65）、植物は2000年が第二次改訂ということになるのですが、最初は *Diplazium* ではジャコウシダとフクレギシダが I A類、ホコザキノコギリシダが I B類で、計3種挙げていたのです。ところがジャコウシダは、*Deparia* に移動しましたし、ホコザキノコギリシダは雑種性が判明したために対象外になり、最初に決めたのはフクレギシダだけが1種残っていたのです。2007年の第三次になると、小笠原と屋久島のものが加わって、I A類が2種類と I B類が2種類でました。さらに2014年の第

◆絶滅のおそれのある野生生物の選定・評価検討会 維管束植物分科会

伊藤 元己	東京大学大学院総合文化研究科 教授 現在名誉教授
<u>海老原 淳</u>	国立科学博物館植物研究部 研究主幹
勝山 輝男	神奈川県立生命の星・地球博物館 名誉館員
角野 康郎	神戸大学 名誉教授
<u>黒沢 高秀</u>	福島大学共生システム理工学類 教授
高宮 正之	熊本大学 名誉教授
◎ <u>藤井 伸二</u>	人間環境大学人間環境学部 准教授
矢原 徹一	九州大学大学院理学研究院 教授 現在名誉教授
横田 昌嗣	琉球大学理学部海洋自然科学科 教授 現在名誉教授

図64 絶滅のおそれのある野生生物の選定・評価検討会 維管束植物分科会
レッドリスト見直しの経緯と検討体制、環境省（2020）³⁸⁾ に加筆修正。

第2次RL2000 属の変更 *Deparia formosanal* に

1	カテゴリー	和名	学名
81	絶滅危惧IA類 (CR)	ジャコウシダ	<i>Diplazium heterophlebium</i>
82	絶滅危惧IA類 (CR)	フクレギシダ	<i>Diplazium pin-faense</i>
935	絶滅危惧II類 (VU)	ホコザキノコギリシダ	<i>Diplazium yaoshanense</i>

第3次RL2007 雑種性が判明、対象外に

1	ランク	和名	学名
104	絶滅危惧 I A類 (CR)	アオイガワラビ	<i>Diplazium kawakamii</i>
105	絶滅危惧 I A類 (CR)	ムニンミドリシダ	<i>Diplazium subtripinnatum</i>
611	絶滅危惧 I B類 (EN)	シマクジャク	<i>Diplazium longicarpum</i>
612	絶滅危惧 I B類 (EN)	フクレギシダ	<i>Diplazium pin-faense</i>

第4次RL2014+修正2020

1	カテゴリー	和名	学名
527	絶滅危惧IA類 (CR)	アオイガワラビ	<i>Diplazium kawakamii</i>
528	絶滅危惧IA類 (CR)	ムシャシダ	<i>Diplazium megaphyllum</i>
529	絶滅危惧IA類 (CR)	フクレギシダ	<i>Diplazium pin-faense</i>
530	絶滅危惧IA類 (CR)	ムニンミドリシダ	<i>Diplazium subtripinnatum</i>
1070	絶滅危惧IB類 (EN)	イヨクジャク	<i>Diplazium okudairae</i>
1810	絶滅危惧II類 (VU)	シマクジャク	<i>Diplazium longicarpum</i>
1811	絶滅危惧II類 (VU)	ニセシロヤマシダ	<i>Diplazium taiwanense</i>
2114	準絶滅危惧 (NT)	イブダケキノボリシダ	<i>Diplazium crassiusculum</i>
2115	準絶滅危惧 (NT)	ハンコクシダ	<i>Diplazium pullingeri</i>
2116	準絶滅危惧 (NT)	オキナワコクモウクジャク	<i>Diplazium virescens</i> var. <i>okinawaensis</i>
2117	準絶滅危惧 (NT)	ヒメノコギリシダ	<i>Diplazium wichurae</i> var. <i>amabile</i>

図65 環境省版レッドリストにおける *Diplazium* の変更

目録 No▲▼	和名▲▼/学名 ▲▼	RDBカテゴリー名 ▲▼	統一カテゴリー	環境省カテゴリー ▲▼
763	イヨクジャク <i>Diplazium okudairae</i>	絶滅危惧 I A類 (CR)	絶滅危惧 I 類	絶滅危惧 IB 類
761	ウスバミヤマノコギリシダ <i>Diplazium mettenianum</i> var. <i>tenuifolium</i>	絶滅危惧 I A類 (CR)	絶滅危惧 I 類	-
750	クフレシダ <i>Diplazium esculentum</i>	絶滅危惧 I A類 (CR)	絶滅危惧 I 類	-
747	シマシロヤマシダ <i>Diplazium doederleinii</i>	絶滅危惧 I A類 (CR)	絶滅危惧 I 類	-
746	ニセヒロハノコギリシダ <i>Diplazium dilatatum</i> var. <i>heterolepis</i>	絶滅危惧 I A類 (CR)	絶滅危惧 I 類	-
783	ヒメノコギリシダ <i>Diplazium wichurae</i> var. <i>amabile</i>	絶滅危惧 I A類 (CR)	絶滅危惧 I 類	準絶滅危惧
765	フクレギシダ <i>Diplazium pin-faense</i>	絶滅危惧 I A類 (CR)	絶滅危惧 I 類	絶滅危惧 IA 類
744	ミクマノシダ <i>Diplazium conteminum</i> x <i>D. hachijoense</i>	絶滅危惧 I A類 (CR)	絶滅危惧 I 類	-
781	オキナワコクモウクジャク <i>Diplazium virescens</i> var. <i>okinawaense</i>	絶滅危惧 I B類 (EN)	絶滅危惧 I 類	準絶滅危惧
745	ヒロハノコギリシダ <i>Diplazium dilatatum</i>	絶滅危惧 I B類 (EN)	絶滅危惧 I 類	-
776	ヒュウガシダ <i>Diplazium takii</i>	絶滅危惧 II 類 (VU)	絶滅危惧 II 類	-
752	オオバミヤマノコギリシダ <i>Diplazium hayatae</i>	準絶滅危惧 (NT)	準絶滅危惧種	-

図66 レッドデータブックくまもと2019に掲載された *Diplazium* の絶滅危惧種 日本のレッドデータ検索システムをもとに作成。

四次とその後の2020の修正を加えたものでは、I A類が4種類、I B類が1種類、II類が2種類、準絶滅危惧が4種類と、対象種がどんどん増えています。

『熊本県植物誌』に出てきた *Diplazium* と今の熊本県の *Diplazium* を比べる（表3）と、これだけのものが見つかっていて、それは皆さん採集会メンバーの人たちの努力によるものだと思います。それをもとにして、図66は熊本県のレッドデータブックの位置順に並べたのですが、*Diplazium* にはかなり絶滅が危惧されるものがあって、ヒユウガシダは絶滅危惧II類、オオバミヤマノコギリシダは準絶滅危惧ですが、かなりのものが絶滅危惧I A類になっています。ですからこのままほっといたらかなり危ないので、これからいろいろな保全対策を施していかなきゃならないような状況にあると思います。

最後にもう一度大井先生の序ですけども、こういう形で『熊本県植物誌』発行以降にも盛んな採集で、今の *Diplazium* に関してもたくさんの新しいものが見つかったり新分布が見つかったりしました。また、序に書かれていたように貴重な植物が絶滅することがないようにということで、レッドデータブックも整理されて今日の皆さんの手元にあるような『熊本県の希少植物』³⁹⁾ という本が、大井先生から50年経ってきちんと完成されたっていうのは、採集会にとっても本当に喜ばしいことではないかと私は思いました。どうも長い時間かかりましたが、ご静聴いただきまして、ありがとうございます。熊本記念植物採集会の益々のご発展をお祈り申し上げます。以上です。

質疑

佐藤：今お聞きした中で、最後に絶滅危惧の問題もある、その反面でまだ種そのものものはっきりしないものもあるということで、私的には海老原図鑑でほぼ出来上がったのかなと思ったのですが、今後まだある程度変容があるんですかね。

高宮：*Diplazium* に関しても私が本当は命名しなければいけないものがまだいくつか残っていて、退職したら時間はいくらでもある、いくらでもやれるのではないかと考えていたのですが、結局用事にかまけてなかなか進んでないんですけども、それは研究した者としての責務はあると思います。なるべく早くやりたいと思います。シダに関しては、私が持っているだけでも10種弱ぐらい新種があって、その中には熊本県に関するものもあるので、なるべくとにかく名前をつけてあげないと絶滅危惧の対象にすらならないことになるので、急いで仕事をしなきゃいけないとは思っているところですね。

佐藤：その現状って自然保護課はどう捉えているか、大変ですよ。物がなかなか確定しないと難しい問題もありますよね。一方で現状は益々悪くなるということで、まあ先生、慌てられるわけじゃないですけど。

高宮：まあ本当に10年ぐらいは焦るような状況にあると思います。特にシカの状況とかを考えると。急いでしなきゃならない状況であるとみんな我々の仲間も言っているんですけども、なかなかそれが追いついてないような状況ですね。日本の植物って世界的に見ても良く調べられているのですが、普通の場所にもまだ新種がいっぱい出てくる状況なのですね。ですから現状に満足しないで、これ

からも新しい情報をどんどん増やしていったら、その中で変わったものが見つかったらそれを管理していくのが大事だと思っています。

浪崎：ずぶの素人で申し訳ありません。二つほど質問があります。例会でシダ類、シダ類って言うていたら、シダ類というのはありません、シダ植物と言いますと教わって、ところが、先ほど倉田シダ類ノートというのを見たので、いつから変わったのかということが一つ、それともう一つは、APG体系で確か被子植物に関して言われていますけど、シダを見たらシダは科がなくて属で、遺伝子のことも勉強になりましたけれども、分類の仕方に関してこれからまた展開していくのか、それからまた被子植物をどう位置付けしているのか、全くずぶの素人で申し訳ありません。

高宮：最初のなんですけども、本当は厳密な違いがありまして、シダ類ってというのは例えばウラボシとかワラビとかいわゆるシダの仲間ですね。極端なことをいうと、ヒカゲノカズラの仲間とかちょっと違った仲間はシダ類とは言わなかったのですね。それら全体を呼ぶのをシダ植物という言い方をするのですけども、実はシダ植物っていうまともには系統的にはちょっとばらばらで正しくはないのですね。すごく変な言い方をするのですけども、いわゆるシダ植物だねって言う言い方で、シダ類ってなってくると、いわゆるシダのかっこうをしたやつがほとんどです。違うのもあるのですけど、そういう仲間を使い分けられていると思ってください。それと系統分類の話ですけども、被子植物に関しては、APG分類というのをよく聞かれると思うのですね。特に最近。それは Angiosperm Phylogeny Group っていう被子植物の分子系統を使ったグルーピングをする集まりがあって、今は第IVまで出ているのですかね⁴⁰⁾。たぶん皆さん感じていると思うのですけど、ユリ科ってというのはほとんど消えてばらばらになってしまっていて、色々なものが離れて行ったり、例えばネギの仲間なんかはユリ科だと思っていたら、実はヒガンバナ科だったというのが分かってきています。シダ植物の場合は世界中のそういう研究者が集まってきてAPGにあたるようなものを作っていて (Pteridophyte Phylogeny Group PPG I⁴¹⁾)、系統樹がどんどん完成されていっています。そうやってくるとある程度まとまるものが科で、その中に属のまとまりがあってというかっこうで進んでいって、まあだいたい安定してきているのではないかと考えています。まあ10年ぐらい先の図鑑というのはそういうものが全部使われるのではないかと感じています。

吉岡：シダ植物の研究者の方々のお話をされていて、高齢者が増えて若い研究者がなかなかいないというお話を伺いましたが、これから皆さんの研究をさらに未来につなげていくために、大学や大学院で研究をされる若い方は日本にはどれくらいいらっしゃるのか、貴重な今後の研究に関係するのではないかと考えてお聞きしたいと思います。

高宮：何人ぐらいいるかっていうのはちょっと分からないのですけども、*Diplazium* で最初に卒業研究をした学生が4年生のとき植物分類学会で発表したのですね。東京に連れて行ったのですけども、そのときに実は発表者の中に女性の研究者って二人しかいなかったのです。うちの学生と日本女子大の准教授の二人しかいなかったのですけど、今は植物分類学会の発表者は女性の方がはるかに多くなったのですね。それで若い人もいっぱい増えてきて、特にDNAを使うようになってくると、若い人のほうがいろいろ動きが速いのでたくさんいます。熊本大学は私が来た時には今江先

生がいらっしやったのですが、今江先生が退職された後は、植物分類をやっている人は本当にいなかったのですが、今は残された二人の先生がいますので、熊本大学では後進というか若い学生さんがたくさん育っていると思います。全国的に見ても、何といたうのですかね、変な言い方をすると昔の分類学みたいな標本庫にこもってやっていると、ある意味でいうと随分きつすぎるような学問だったのですが、今は保全ということが始まってくると、いきなり最前線にでてくるようになって、若い人もけっこう増えていてそういう意味でみると前より希望があるような状況だと思っています。

吉岡：安心致しました。ありがとうございました。

佐藤：実は個人的には形態学である程度分類をするので、その後染色体の時代があつて、酵素多型の時代があつてDNAに行つて、段階的にくるのだらうと思つておりましたが、高宮先生のお話とご研究の内容をお伺いしますと、合わせ技でまだまだ不明なところを研究すると、特に形態学とか染色体の部分はまだまだやっぱりいるんだなという認識を新たにしました。そういう中でさらにRDBの問題がまたからんでくるとなかなかたいへんだなあということで、先生はまだいつまでも引退はできないのだなと思つました。先生、お元気で益々ご活躍をいただければと思います。本日は本当にありがとうございました。お世話になりました。

参考文献

(僅かなものを挙げてあるので、詳しくはそこから見てください)

- 1) 高宮正之. 2013. 絶滅が危惧されるシダ植物に関する分類学的研究の現状. BOTANY 63: 60-80.
- 2) 熊本記念植物採集会. 1969. 熊本県植物誌. 長崎書店.
- 3) 大井次三郎. 1965. 改訂新版日本植物誌. 至文堂.
- 4) 田川基二. 1959. 原色日本羊歯植物図鑑. 保育社.
- 5) 岩槻邦男. 1992. 日本の野生植物シダ. 平凡社.
- 6) 海老原淳. 2016. 日本産シダ植物標準図鑑 I. 学研プラス.
- 7) 海老原淳. 2017. 日本産シダ植物標準図鑑 II. 学研プラス.
- 8) 倉田悟, 中池敏之. 1983. 日本のシダ植物図鑑. 第3巻. 東京大学出版会.
- 9) 西田睦. 1999. 自然史研究における分子のアプローチ. 松浦啓一, 宮正樹編著「魚の自然史」pp. 99-116. 北海道大学出版会.
- 10) 日本遺伝学会・遺伝学教育用語検討委員会編. 2021. 改訂遺伝単. (株) エヌ・ティー・エヌ.
- 11) 嶋田正和等. 2011. 新編生物基礎. 数研出版.
- 12) 本川達雄, 谷本栄一編. 2015. 生物. 啓林館.
- 13) 田中隆荘, 田中昭男監修. 1985. 総合生物図解. 第一学習社.
- 14) 都筑幹夫編. 2005. 現代生命科学の基礎. 教育出版.
- 15) 嶋田正和等. 2015. 生物. 数研出版.

- 16) 井出利憲. 2010. 生物の多様性と進化の驚異. 羊土社.
- 17) NHK「人体」プロジェクト. 1999. NHK 驚異の小宇宙・人体Ⅲ. NHK 出版.
- 18) 別府穰. 1992. 九州支部夏期観察会(報告). 日本シダの会会報. 2 (91-92): 23.
- 19) 高宮正之. 1997. 日本産シダ植物染色体研究の現状と問題点. 日本シダ学会会報. 70: 1-23.
- 20) Nakato N. and Mitui K. 1979. Intraspecific polyploidy in *Diplazium subsinuatum* (Wall.) Tagawa. Journal of Japanese Botany. 54: 129-136.
- 21) Takamiya M. 1996. Index to Chromosomes of Japanese Pteridophyta (1910-1996). Japan Pteridological Society.
- 22) Sano R., Takamiya M., Ito M., Kurita S. and Hasebe M. 2000a. Phylogeny of lady fern group, tribe Phymatidae (Dryopteridaceae), based on chloroplast coded *rbcL* gene sequences. Molecular Phylogenetics and Evolution. 15: 403-413.
- 23) Sano R., Takamiya M., Ito M., Kurita S. and Hasebe M. 2000b. *Diplazium subsinuatum* and *Di. tomitaroanum* should be moved to *Deparia* according to molecular, morphological, and cytological characters. Journal of Plant Research. 113: 157-163.
- 24) 高知県, 高知県牧野記念財団 編. 2009. 高知県植物誌. 高知県.
- 25) Takamiya M., Takaoka C. and Ohta N. 1999. Cytological and reproductive studies on Japanese *Diplazium* (Woodsiaceae; Pteridophyta): apomictic reproduction in *Diplazium* with evergreen bi- to tripinnate leaves. Journal of Plant Research. 112: 419-436.
- 26) 高宮正之. 2006. 鳥瞰だけではなく地域情報を活かした虫瞰の植物分類学 - ノコギリシダ属を例として -. 分類. 6: 1-24.
- 27) Kurata S. 1961. Notes on Japanese ferns (24). The Journal of Geobotany. 10: 66-70.
- 28) 環境省自然環境局野生生物課希少種保全推進室. 2015. レッドデータブック2014 - 日本の説滅のおそれある野生生物 - 8 植物1. (株)ぎょうせい.
- 29) 熊本県希少野生動植物検討委員会. 2019. レッドデータブックくまもと2019. 熊本県環境生活部自然保護課.
- 30) 乙益正隆. 2012. 熊本県シダ植物誌. (有)ソーゴグラフィックス.
- 31) Takamiya M. and Ohta N. 2001. Cytological and reproductive studies of Japanese *Diplazium* (Woodsiaceae; Pteridophyta). III. The cytological complexity of species groups with simply pinnate to bipinnatifid leaves. Journal of Plant Research. 114: 443-457.
- 32) 高宮正之. 2004. 生物多様性とその保全. 高橋隆雄編「生命と環境の共鳴」pp. 17-63. 九州大学出版会.
- 33) Takamiya M., Ohta N., Yatabe Y. and Murakami N. 2001. Cytological, morphological, genetic, and molecular phylogenetic studies on intraspecific differentiations within *Diplazium doederleinii* (Woodsiaceae; Pteridophyta). International Journal of Plant Sciences. 162: 625-636.

- 34) Ohta N. and Takamiya M. 1999. Taxonomic studies of the *Diplazium mettenianum* complex (Woodsiaceae; Pteridophyta) in Japan. Morphology, cytology and taxonomy of the plants with normal-shaped spores. *Jornal of Plant Research*. 112: 67-86.
- 35) Hori K. and Murakami N. 2019. Origin of the *Diplazium hachijoense* complex (Athyriaceae). *PhytoKeys*. 124: 57-76.
- 36) 金光浩伸. 2019. 推定雑種ウスバツクシワラビ (新称) の発見と形態の比較検討. *日本シダの会会報*. 4 (31): 2-6.
- 37) 海老原淳. 森田秀一. 山室一樹. 2018. 徳之島で発見された日本新産種ムシヤシダ (メシダ科). *植物研究雑誌*. 93: 404-406.
- 38) 環境省. 2020. レッドリスト2020の公表について. <https://www.env.go.jp/press/107905.html> の参考資料1.
- 39) 熊本記念植物採集会. 2021. 熊本の希少植物. (株)城野印刷所.
- 40) APG IV. 2016. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APGIV. *Botanical Journal of the Linnean Society* 181: 1-20.
- 41) PPG I. 2016. A community-derived classification for extant lycophytes and ferns. *Journal of Systematics Evolution*. 54: 563-603.