ベニシダおよびオニヤブソテツ孢子の発芽数と前葉体の生育密度の違いによる生存率

西野文貴¹⁾・前島洸大²⁾・橘 隆一^{*2)}・福永健司²⁾

1) 東京農業大学大学院農学研究科 Graduate School of Agriculture, Tokyo Univ. of Agriculture

2) 東京農業大学地域環境科学部 Fac. of Regional Environment Science, Tokyo Univ. of Agriculture

摘要: シダ植物による増殖技術の主流は株分けである。緑化植物の選択枝を増やすことや、個体保全のためには、孢子から孢子体を生産する技術を確認させる必要がある。ベニシダとオニヤブソテツを対象として、ソーラスの平均重量が孢子の発芽に与える影響、及び前葉体の生育密度の違いが生存率に与える影響を調査した。両種ともに各7個体から1ソーラスの平均重量を算出した。25℃ 恒温、明条件16時間(11,000 lux)、暗条件8時間で90日間培養した。1ソーラスの平均重量は、ベニシダで0.16 mg (0.08–0.26 mg)、オニヤブソテツでは0.32 mg (0.19–0.79 mg)であった。両種ともに1ソーラスの平均重量と孢子の発芽数の間に正の相関が認められた。前葉体の生育密度及び90日後の生存率は、両種ともにソーラスの平均重量が最も重い個体で高い値を示した。生育密度がピークに達したのはベニシダでは平均で13日目、オニヤブソテツでは24日目となった。効率的に前葉体を生産するには、ソーラスが重い個体から孢子を採集し、孢子播種後約10–30日の間に、鉢上げを行うことが効率的であることが明らかになった。

キーワード: ソーラス、無配生殖、孢子栽培、前葉体、生育密度

NISHINO, Fumitaka, MAEJIMA, Kodai, TACHIBANA, Ryuichi and FUKUNAGA, Kenji: **Germination number of spores and survival rate due to difference in the growth density of prothallus of *Dryopteris erythrosora* and *Cyrtomium falcatum*.**

Abstract: The mainstream breeding technology using ferns is stock-splitting. It is essential to establish a technique that produces sporophytes from spores in order to increase the choice of greening plants and to preserve individuals. The effects of the average weight of the sorus on the survival rate of *Dryopteris erythrosora* and *Cyrtomium falcatum* was assessed by evaluating the difference in the spore germination and the prothallus growth density. The average weight of one sorus was calculated from seven individuals for both species. The samples were cultured at 25°C under constant temperature and dark conditions for 16 h (11,000 lux) and 8 h, respectively, for 90 days. The average weight of one sorus was 0.16 mg (0.08–0.26 mg) for *D. erythrosora* and 0.32 mg (0.19–0.79 mg) for *C. falcatum*. In both species, a positive correlation was observed between the average weight of one sorus and the germination number of spores. The growth density of the prothallus and the survival rate after 90 days were greater in the individuals with the highest average weight of the sorus in both species. The peak growth density of *D. erythrosora* and *C. falcatum* elevated on the 13th and 24th days on average, respectively. For efficient prothallus production, spores were collected from individuals with a heavy sorus and the pots were raised for about 10–30 days after sowing.

Key words: sorus, apogamy, spore cultivation, prothallium, growth density

1. はじめに

日本にシダ植物は約700種生育している²⁾。暖温帯の照葉樹林においては種数の約1/3を占めているとも言われており⁶⁾、多くの緑化現場で緑化植物の選択枝となり得る。また、耐陰性を持つ種類も存在することから、近年では室内緑化への利用が期待されている⁹⁾。しかし、現状において緑化植物として利用されているシダ植物の種類は1800年代の造園工事と比較してもベニシダ類やヤブソテツ類など十数種類程度

で大きく変わっていない^{9,14)}。その理由の一つとして、シダ植物の増殖技術に重要な課題があると考えられる。

現在、増殖技術の主流は、山採りした個体の根を分割して増やす株分けである⁷⁾。この増殖方法では、株分けの難しい種類、一度に大量に増やすことが困難な種類もあるため、緑化に利用できる種が限られてしまう。一方で、シダ植物は孢子によって繁殖することが大半である。したがって、シダ植物を緑化に利用するためには、孢子を用いた増殖技術の確立が有効だと考えられる(図-1)。

図-1 シダ植物の一般的な生活環

Fig. 1 Life cycle of ferns

シダ植物は葉の裏面にある孢子囊群（以下、ソーラスとする）内の小さな孢子囊が裂開することで孢子を空气中に散布し、適した環境下において発芽した後に前葉体へと成長する。前葉体には造卵器と造精子器が作られ、卵と精子が受精することで幼孢子体となり数年後にはソーラスを形成した孢子体へと成長する。

孢子を用いた増殖技術（以下、孢子栽培とする）の研究は、山菜として利用されるワラビ (*Pteridium aquilinum* (L.) Kuhn), ゼンマイ (*Osmunda japonica* Thunb.), クサソテツ (*Onoclea struthiopteris* (L.) Hoffm.) を中心に各地域の林業試験場などで研究が行われてきた¹⁶⁻¹⁸⁾。ワラビ、ゼンマイ、クサソテツは全て2倍体の有性生殖種である。前葉体時に受精を必要とする有性生殖では孢子の発芽、受精に適した環境などをそれぞれ検証する必要がある。そのため、受精過程を省略し前葉体の一部に孢子体組織が直接分化し、それが幼孢子体へと成長する^{10, 13)}無性生殖（以下、無配生殖とする）を行うシダ植物に着目した。無配生殖種では分化した個体を大量に育成することで、多くの幼孢子体を獲得できると考えられる。既存研究より、前葉体の成長は生育密度と強い関係があることが分かっている⁸⁾。このため、過密による生育不良を避けるには、一定量の孢子を播種した際にどれくらい前葉体が得られるのか、そして、前葉体の成長に伴って生育密度がどう変化するかを把握する必要がある。しかし、一定量の孢子を播種した際にどれくらい前葉体が得られるのかについての定量的な研究は見当たらない。前葉体の成長に伴う生育密度の変化については Watkins ら¹⁹⁾が野外に生育する数種の前葉体の観察から、着生シダの前葉体と陸生シダの前葉体とでは選択圧の違いとそれに対する適応戦略の違いによって、死亡率や寿命が異なる可能性を示した。しかし、発芽直後における前葉体の個体群密度の変化については示されていない。

そこで、本研究では緑化に利用される3倍体無配生殖型であるベニシダとオニヤブソテツの孢子から培養を行い、1

ソーラスから得られる前葉体の生育密度の最大値を定量的に示した。また、生育密度の最大値を1ソーラスの平均重量 (mg) と関連付けることで、孢子採取時における優良個体の選別や播種段階での最大の生育密度を推定精度の向上について考察した。さらに、異なる生育密度における前葉体の生存数の推移を示し、前葉体の生育密度の推移から鉢上げ時期の検討を行った。また、ベニシダとオニヤブソテツは同科別属と分類群が異なるため両者で比較を行い、傾向が分類群で異なるか検証した。

2. 材料ならびに方法

2.1 供試植物と孢子の採取と重量の計測と培養条件

供試植物はオシダ科オシダ属のベニシダとオシダ科ヤブソテツ属のオニヤブソテツとした。ベニシダは本州から琉球列島（沖縄永良部島以北）の常緑広葉樹林帯、オニヤブソテツは本州から琉球列島の海岸沿いに生育することが多い³⁾。今回実験で使用するベニシダは3倍体（無配生殖）、オニヤブソテツは2倍体（有性生殖）、3倍体、4倍体（有性生殖）が確認されている^{11, 12)}。一般的に2倍体有性生殖型は1孢子囊あたり64個、3倍体無配生殖型は1孢子囊あたり32個の孢子をつくることが知られている¹³⁾。今回の実験では、増殖技術の確立を目的とするため、3倍体無配生殖型を両種とも使用した。両種ともに1孢子囊あたり32個の孢子がある事を確認した。

実験に使う個体は両種とも2015年12月に大分県速見郡で山採りを行い、2017年3月から東京都世田谷区の東京農業大学構内の圃場にてスリットコンテナ（直径15 cm, 深さ13 cm, TO-SC150, 東海化成）を使用し育成管理した。育成期間中は全個体とも屋外かつ黒色の遮光率75%の寒冷紗下にて同一の管理を行った。個体ごとの株の大きさやソーラスの色や成熟度合については目視と写真にて観察、記録を行ったが外見上に大きな差は確認されなかった。2017年6月、1個体からソーラスの総重量が0.010 gになるまでパラフィン紙内に集めて封入した。1個体からソーラスの採取を5反復行い、全7個体用意したため0.010 gのソーラスのセットは計35となった。また、孢子採取は両種とも1日で行った。採取したソーラスは室内にて4日間風乾し、孢子囊から裂開して出てきた孢子を実験に用いた。

また、孢子ではなくソーラスの総重量を計測して実験を行なった理由は、孢子栽培を行うにあたり実用性を考慮したからである。そのため、3倍体の個体であることを確認する目的以外では、1孢子囊中の孢子数は計数していない。

ソーラスの大きさは個体によって異なることから、両種とも式1により1ソーラスの平均重量 (mg) を算出した。また、個体ごとの値における差の有無を一元配置分散分析で判定し、有意差を確認したうえで Tukey-Kramer の HSD 検定を行った。

1ソーラスの平均重量 (mg) = 0.010 g / ソーラスの数 × 1,000 (式1)

孢子を播種した容器はプラスチックシャーレ（滅菌ディス

図-2 胞子の発芽と前葉体の生育密度の測定
無作為に選んだ10プロット(1プロット=5 mm×5 mm)
内における発芽数と生育数を計測

Fig. 2 Method for measuring the sorus and prothallus occurrence frequency Occurrence frequency of sorus and prothallus is the average number of survivors at 10 randomly selected points

ポシャーレ (PS 製) 直径 56 mm, 高さ 16 mm) を使用し, 容積の半分まで培地として硬質鹿沼土 (細粒, 粒径 2 mm) を敷き詰めた。培地に純水を 5 ml 加えた後に, 0.010 g のソーラスのセット 1 個を播種した。シャーレは温度条件を 25℃ 恒温, 光条件を明条件 16 時間 (11,000 lux), 暗条件 8 時間に設定した人工気象器 (日本医科器械製作所(株)SK-101 R LH-240 S)内に設置した。室内実験は同大学構内にて行った。

胞子の発芽は緑色の原系体が目視にて確認出来た状態を指し, 各シャーレ内において無作為に選んだ 10 プロットを計数することで胞子の発芽数とした。1 プロットは 5 mm×5 mm とし, 計数は正方形の紙片 (15 mm×15 mm) の中央にカッターで正方形 (5 mm×5 mm) の穴を開けた紙を用いて行った (図-2)。測定は無作為のため, 原系体が生えていない部分も選ばれている。測定には実体顕微鏡を用い, 最低でも 1 週間に 1 回以上実施した。1 ソーラスあたりの発芽数は式 2 にて算出した。また, 胞子の発芽は前葉体の生育密度がピークになるまで観察された。

1 ソーラスあたりの胞子の発芽数=ピーク時の生育密度/ソーラスの数 (式 2)

2.2 1 ソーラスあたりの前葉体の生育密度の計測

通常, 前葉体は原系体がハート型に成長した姿を指すが, 本実験ではシャーレ内において発芽が疎に起きているため, 今回は原系体の状態から前葉体として扱った。前葉体の生育密度の計測方法は胞子の発芽数の計測と同様に行い, 式 3 にて算出した。また, 前葉体の計測基準は前葉体の一部が含まれていればカウントとした。計測期間は個体数と個体サイズに変化が見られなくなった 90 日で終了とした。また, Tukey 法にて 90 日目の生育密度に差があるか検定を行った。

1 ソーラスあたりの生育密度=ピーク時の生育密度/播種したソーラスの総数 (式 3)

図-3 個体毎の 1 ソーラスの重さ (エラーバーは標準偏差を示す。n=5) アルファベットは個体間で平均値に有意差が認められたことを示す。(Tukey-Kramer 法, $p < 0.01$)

Fig. 3 Weight of sorus per individual Error bars indicate standard deviation, n=5

3. 結 果

3.1 1 ソーラスの平均重量と胞子の発芽数との関係

個体毎の 1 ソーラスの平均重量を図-3 に示す。1 ソーラスの平均重量が最も軽い個体を A とし, 軽い個体から順に A から G のアルファベットを割り当て, 凡例の色が濃くなるほどソーラスが重いことを示す。1 ソーラスの平均重量は, ペニシダでは 0.16 mg (各個体の平均重量は 0.08 mg(A), 0.10 mg(B), 0.13 mg(C), 0.15 mg(D), 0.20 mg(E), 0.20 mg(F), 0.26 mg(G)), オニヤブソテツでは 0.32 mg (各個体の平均重量は 0.19 mg(A), 0.21 mg(B), 0.22 mg(C), 0.23 mg(D), 0.24 mg(E), 0.39 mg(F), 0.79 mg(G)) であった。平均重量は個体によって差が確認され, 両種ともに最も軽いソーラスと重いソーラスでは 5 倍程度の差が見られ, 両種とも個体 G は独立したグループとして認められた (Tukey-Kramer 法, $p < 0.01$)。

式 2 より算出した両種の 1 ソーラスあたりの胞子の発芽数と, 1 ソーラスの平均重量との相関を求め帰帰線を表示した (図-4)。ペニシダとオニヤブソテツともに 1 ソーラスの平均重量と発芽数の間に正の相関 ($r^2 = 0.61$, $p < 0.01$; $r^2 = 0.91$, $p < 0.01$) が認められた。ペニシダのソーラスの平均重量が約 0.25 mg までは発芽数は $0.1/\text{mm}^2$ 以下に含まれ, オニヤブソテツはソーラスの平均重量が約 0.5 mg までは発芽数は $0.1/\text{mm}^2$ 以下に含まれていた。また, 両種共に個体 G の発芽数が最も多く, 各個体における 5 反復での標準偏

図-4 1ソーラスの重さと胞子の発芽数 (各点は10プロットの平均値で、エラーバーは標準偏差を示す。n=10)

Fig. 4 Weight of sorus and number of spores Each point is the average of 10 plots, and the error bars indicate standard error, n = 10

差は個体 G が最も大きい値を示した。

3.2 前葉体の生育密度の推移と生存率

前葉体の生育密度の推移を図-5に示す。播種後90日目には前葉体の生育密度が概ね安定した。ベニシダの生育密度がピークに達したのは平均で13日目、オニヤブソテツでは24日目となった。ピーク時の生育密度は、ベニシダでは4.4/mm²(A), 5.6/mm²(B), 3.4/mm²(C), 1.5/mm²(D), 4.4/mm²(E), 3.3/mm²(F), 6.1/mm²(G)、オニヤブソテツでは1.2/mm²(A), 0.6/mm²(B), 1.1/mm²(C), 0.9/mm²(D), 1.2/mm²(E), 1.3/mm²(F), 5.6/mm²(G)となり、生育密度が最も高い個体は両種共に個体 G であった。90日目のベニシダの生育密度は個体間において差が見られ、オニヤブソテツは個体 G とそれ以外の個体との間に2倍以上の差が見られた (Tukey-Kramer 法, $p < 0.05$)。

前葉体の生育密度と90日目における生存率を図-6に示す。両種ともに生育密度と生存率との間に負の相関が認められた ($r^2 = 0.63$, $p < 0.01$; $r^2 = 0.36$, $p < 0.01$)。両種とも生存

図-5 前葉体の生育密度の推移 (各点は10プロットの平均値で、エラーバーは標準偏差を示す。n=10)

Fig. 5 Trends in the population density Each point is the average of 10 plots, and the error bars indicate standard error, n = 10

率は各個体とも25%以上の値を示した。ベニシダにおいて最も高い生存率は個体 D で約70%の値を示し、オニヤブソテツにおいて最も高い生存率は個体 B で約70%の値を示した。ベニシダにおいて最も低い生存率は個体 B で約25%の値を示し、オニヤブソテツにおいて最も低い生存率は個体 F で約30%の値を示した。

また、両種の個体 G においては、生存率が50%以下の値を示し、両種ともソーラスの重さでは有意差が認められているものの、ソーラスの重さと生存率については明瞭な関係性が見られなかった。

4. 考 察

4.1 ソーラスの平均重量と生育密度

ソーラスが重いほど多くの前葉体 that 得られる傾向が見られたことから、栽培時には重いソーラスを持つ個体を選別する

図-6 前葉体の生育密度と90日目における生存率（各点は10プロットの平均値で、エラーバーは標準偏差を示す。n = 10）

Fig. 6 Population density and survival rate at 90 days Each point is the average of 10 plots, and the error bars indicate standard error, n = 10

ことで多くの前葉体を得ることができ、かつ高い精度で生育密度を推定できる可能性がある。また、ソーラスの重さは孢子囊数や包膜、環帯などの大きさで変動すると考えられる。

Gastony⁴⁾によると33種を対象に1ソーラス中の孢子囊数を数えたところ、全ての種において孢子囊数の最小値と最大値の間では2倍以上の差は認められなかった。また、Gómezら⁵⁾によると孢子の重量は同一種内でも異なり、チャセンシダ属の一種 (*Asplenium abscissum* Willd.) では最小値と最大値の間では約3倍の差があったと報告している。本研究において1ソーラスの平均重量はベニシダ・オニヤブソテツ両種とも最小値と最大値の間では約5倍の差があった。このことから、ソーラスの孢子囊数よりも包膜、環帯などの大きさがソーラスの重さに影響していると考えられ、ソーラスの重い個体では1つの孢子が大きく充実しているために前葉体の形成がしやすくなったと考えられる。

ソーラスは個体ごとに肉眼レベルで確認できる個体差があるため、ソーラスの構成要素の体積や密度の変化はソーラス自体の大きさなどの形態上に現れている可能性がある。1ソーラスあたりから得られる前葉体の生育密度の最大値を計測したことで、ベニシダとオニヤブソテツの孢子栽培において、播種段階で最大の生育密度をある程度推定できるようになったと考えられる。また、1ソーラスから得られる前葉体の生育密度はベニシダとオニヤブソテツの分類群が異なる両者において、それぞれ異なる値を示した。

今までは一定量の孢子を播種した際に、どれくらいの前葉体を得られるか定量的には判明していないが、今回の結果から孢子採取の時にソーラスの数を参考にすることで一定の推定が可能と考えられる。一方で、ソーラスが重いほど多くの前葉体を得られる傾向は両者とも確認された。他種でも重いソーラスを持つ個体が、孢子栽培における優良個体になる可能性がある。同一個体での研究例は少ないが、孢子栽培において年ごとにソーラスの重さと発芽に大きな変化が生じなければ、ソーラスの重い個体から採取することで、安定的かつ多量な生産が可能になると考えられる。

4.2 前葉体の生育密度の推移と生存率

本研究で前葉体の生育密度の推移と生存率が明らかになったことで、緑化植物として利用されているベニシダとオニヤブソテツの鉢上げ時期の検討を行った。今回の実験結果から両種ともに孢子栽培において前葉体を多量に獲得したい場合は、結果3.2で示した通り、生育密度がピークになる孢子播種後10日から30日の間で鉢上げすることが好ましいと考えられる。しかし、小さい前葉体の鉢上げは作業的に難しいうえに、鉢上げ後の前葉体から幼孢子体が発生するとは限らない。また、生育密度が高い場合、生存率が低くなるため鉢上げ後に枯死する可能性も考えられる。

Ballesterosら¹⁾は、10種のシダの孢子を用いて発芽に関する実験を行い、孢子播種後15日以降は孢子の発芽が確認されなかったこと、発芽した孢子のうち90%以上が30日以内に前葉体へ成長したことを報告している。今回の実験では両種ともにほぼ全ての個体の生育密度が30日以内にピークに達することから、既存研究¹⁾と同様に前葉体成長には初期成長が関係していると考えられる（図-5）。

今回の供試植物であるベニシダとオニヤブソテツは両種共に3倍体無配生殖型のため受精過程を省略する。そのため、両種ともに前葉体から幼孢子体が多く発生する条件を検討するには適していると考えられる。前葉体は配偶体世代、幼孢子体は孢子体世代に分けられ、各世代での資源配分や栄養条件など生理特性が種によって違うことが本研究からも考えられる。また、孢子播種後90日の前葉体から幼孢子体が発生し円滑に成長することで、数年後には孢子由来の個体を緑化植物として使用できる可能性がある。今回の実験結果から孢子栽培は株分けに比べると一度の作業で大量に栽培できるため増殖技術として効率的であり、希少種で株分けが難しい種に対しては保全技術として貢献できる可能性があると考えられる。

5. おわりに

ベニシダとオニヤブソテツでは1ソーラスの重さと胞子の発芽数に正の相関があることが判明した。ソーラスの重さが目視でも確認できる基準を、今後明確にする必要がある。そうすることで、目視でも優良個体の選別できる可能性があると考えられる。また、1ソーラスから得られる前葉体の生育密度の最大値と推移を定量的に示した。ソーラスが重い個体ほど前葉体の生育密度が高く、生育密度が高くなると生存率が低くなる傾向であった。両種では同科別属と分類群が異なるが、今回の結果から発芽数や生育密度の推移などから類似した傾向が観察された。しかし、本研究はわずか2種を対象にしたに過ぎないため、対象種を広げる必要がある。

胞子栽培を効率的に行うためには、胞子採取の時点から優良個体を判断する必要がある。適量の胞子を播種し、前葉体から安定的かつ多量の幼胞子体を獲得する必要がある。しかし、本研究では胞子採取から発芽、90日目の前葉体の生育密度の推移までしか行っておらず、前葉体の成長に関する実験が不足している。したがって、前葉体を長期間栽培し幼胞子体が発生する確率や日数を明らかにする必要がある。前葉体の成長を規定する要因は光や温度などがあげられる¹⁵⁾。特に光の照射時間、波長については前葉体の成長に関係があると報告されている¹⁵⁾。したがって、今後は前葉体に異なる光の色や波長、照射時間など複合的な実験を行う必要があると考えられる。

引用文献

- 1) Ballesteros, D., Estrelles, E., Walters, C. and Ibars, A.M. (2012) Effects of temperature and desiccation on ex situ conservation of nongreen fern spores. *American Journal of Botany*, 99(4): 721-729.
- 2) 海老原淳 (2010) 昆虫とは (たぶん) だいぶ異なる植物の多様性研究事情～多様性情報の豊富な分類群シダ植物を例に～, *昆虫 (ニューシリーズ)*, 日本昆虫学会, 13(2): 77-82.
- 3) 海老原淳 (2017) 日本産シダ植物標準図鑑Ⅱ, 共同印刷株式会社・芳賀靖彦編株式会社学研プラス, pp 507.
- 4) Gastony, G.J. (1974) Spore Morphology in the Cyatheaceae. I. The Perine and Sporangial Capacity: General Considerations, *American Journal of Botany*, 61(6): 672-680.
- 5) Gómez, N.F., Pérez, G.B., Mehlreter, K., Orozco, S.A. and Rosas, I. (2016) Spore mass and morphometry of some fern species, *FLORA*, 223: 99-105.
- 6) 服部 保・石田弘明・小舘誓治・南山典子 (2001) 照葉樹林フロラの特徴と絶滅のおそれのある照葉樹林構成種の現状, *ランドスケープ研究*, 65(5): 609-614.
- 7) Hoshizaki, J.B. and Moran, C.R. (2001) *FERN GROWER'S MANUAL*, Timber Press, Portland, 624 pp.
- 8) Huang, Y.M., Amoroso, V.B., Coritico, F.P., Ko, C.W., Kao, T.T., Callado, J.R. and Chiou, W.L. (2015) Reproductive Biology of *Aglaomorpha cornucopia* (Copel.) M.C. Roos, a Rare and Endemic Fern from the Philippines, *American Fern J.*, 105(1): 31-44.
- 9) 近藤三雄 (2007) グラウンドカバープランツによる緑化の課題と展望—学会の領域の拡大と興隆のための新たな戦略—, *芝草研究*, 36(1): 1-6.
- 10) 益山樹生 (1984) シダ類の生殖, 株式会社豊饒書館, 206 pp.
- 11) 松本 定 (2002) 日本列島におけるオニヤブソテツ複合種 (オシダ科) の繁殖様式と種分化に関する種生態学的研究, 学位論文, 3-4 pp.
- 12) 光田重幸 (1986) ヤブソテツ属の種の生殖様式, *日本植物分類学会*, 37: 117-122.
- 13) 三井邦男 (1982) シダ植物の胞子, 株式会社豊饒書館, 206 pp.
- 14) 西村公宏 (2015) 創設期の東京帝国大学附属植物園日光分園におけるロックガーデンの整備について, *ランドスケープ研究*, 78(5): 449-454.
- 15) Raghavan, V. (2005) *Developmental Biology of Fern Gametophytes*, Cambridge University Press. New York, 361 pp.
- 16) 佐々木義則 (2006) 組織培養によるゼンマイ苗の増殖, *九州森林研究*, 59: 228-231.
- 17) 嶋田 饒 (1962) ワラビ胞子の発芽試験, *日本草地学会*, 8(2): 152-153.
- 18) 梅林智美 (1999) クサソテツ (コゴミ) の胞子からの苗生産, 中央農業総合研究センター北陸研究センター編, 9: 49-51.
- 19) Watkins, J.E., Mack, M.K., Mulkey, S.S. (2007) Gametophyte ecology and demography of epiphytic and terrestrial tropical ferns, *American Journal of Botany*, 94(4): 701-8.

(2020年10月13日 受理)