

富士山の雪崩地域におけるミヤマワラビの 有性生殖型と無配生殖型の侵入

松本 定*・矢野義治*

MATSUMOTO, Sadamu* and Yoshiharu YANO*: The Invasion of the Sexual
and Apogamous Types of *Phegopteris connectilis* in an
Avalanched Region on Mt. Fuji

ミヤマワラビ *Phegopteris connectilis* (Michaux) Watt の無配生殖型は3倍体として、北半球の温帯から亜寒帯にかけて広分布することが知られ、日本でも同様であることがわかってきた(松本 1982a)。また有性生殖型は中部日本の太平洋側の山岳の特に亜高山帯下部(シラビソ帯)に多産することが判明し(松本 1982a)、その一部で2倍体として報告されている(Hirabayashi 1969, 平林 1975)。さらに有性生殖型の多産する山岳では無配生殖型が高山帯下部から亜高山帯上部(森林限界附近)と山地帯上部(ブナ帯)に生育し、有性生殖型をはさんですみわけ分布することが多い(松本 1982a)。

本研究はこれらの分布要因を探るため、第1段階として森林限界のミヤマワラビがどの山岳でも無配生殖型であることに着目し、環境要因のうち、特に土壤環境の不安定さとの関連を求めることを目的とした。このため有性生殖型のやや多産する富士山の亜高山帯下部の林が雪崩によって破壊されたあとで成立した草原を選び、土壤環境が安定維持されている周辺の林床との対比を行なったものである。

材料および方法

植生調査は1m²のコドラートを調査区内に分散させ、かつその周辺を見わたして代表的と思われる場所で実施した。被度の階級はBraun-Blanquet法(生態学実習懇談会 1974)によった。土壤環境調査は各調査区で代表的と思われる所を2~3ヶ所ずつ掘り、土壤断面の観察によった。

ミヤマワラビの生殖型の判定と株の成熟度の変異を求めるため次のようにサンプリングした。1985年8月5日、最も多くのsorusのついた葉を根茎から採集した。この葉は根茎の先端附近についていた。根茎は長くはうため、サンプリングは1.5m以上離れるようにし、調査地域のほぼ全域で行なった。林床ではsorusの着いていない株が目立つのでコロニーの径約20cm以上のものを採集した。生殖型の判定は孢子嚢を針でかきとり、酢酸グリセリン(45%酢酸:グリセリン=1:1)でマウントし、カバーガラスをかけて軽く押しつぶしてプレパラートを作り、1孢子嚢中の孢子の数が64個のものを有性生殖型、32個前後のものを無配生殖型とした。これらの株は押し葉標本とし、このクローンの一部及びsorusのない株は鉢栽培し、成熟後、染色体数や生殖型を判定した。これらの証拠標本はTNSに納めた。染色体は根端を0.002モルの8-hydroxyquinolineで20°C、4時間前処理し、ファーナー液で固定、酢酸オルセインで細胞の解離と染色を行ない、通常の押しつ

* 国立科学博物館 筑波実験植物園. Tsukuba Botanical Garden, National Science Museum, Tsukuba, 305.

富士法によってプレパラートを作成した。株の成熟度の変異調査のうち孢子葉の裂片当りの sorus 数については下から二番目の羽片のうち最多 sorus の裂片を選んだ。

調査地域の概要

調査地は富士山南斜面の垂高山の針葉樹林が雪崩によって破壊されてできた草原とその周辺の森林である (Fig. 1; X マーク)。雪崩は1976年2月に起き、本調査はその9年後に行なったものである。一方 Fig. 1 のアルファベット(a~f)の各地点の調査は1977年に行なった結果 (松本 1982a)

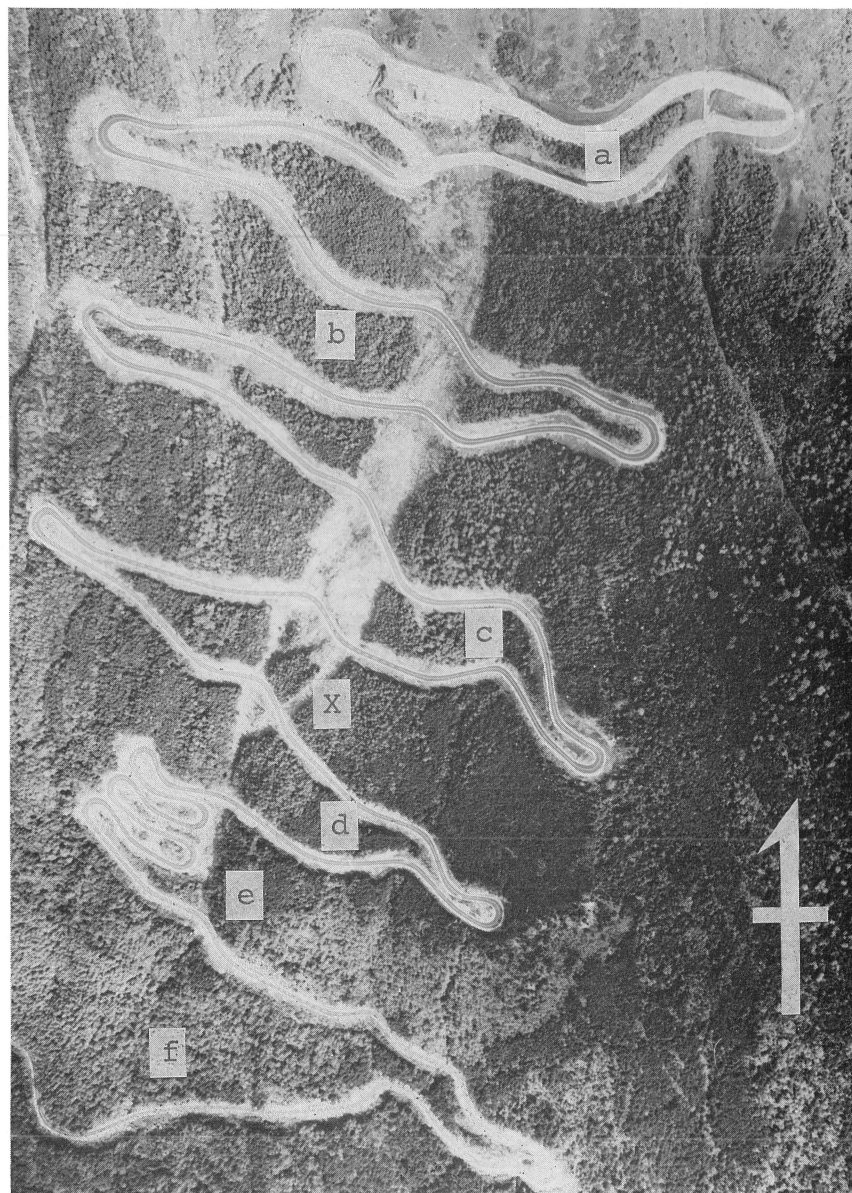


Fig. 1. Research area (X), in where frequencies of apogamous tested. a-f show areas studied by Matsumoto (1982a). a (2400 m alt.): 100%, b (2300 m alt.): 92%, c (2200 m alt.): 50%, d (2100 m alt.): 26%, e (2000 m alt.): 25%, f (1900 m alt.): 68%. (Photo by the Geographical Survey Institute in Sept., 1976)

を新たに空中写真に落したものである。無配生殖型の割合は針葉樹林帯のeからd, c, b, aへと標高が上がるほど徐々に上り、森林限界で100%となっている。本調査地(X)はc(50%)とd(26%)の中間的標高(2150m前後)にあり、よって林内の無配生殖型の割合は約38%と予想される。調査地はさらに以下のように5区に分けた(Figs. 2 & 3)。A区は林縁から20m以上入った林内、B区はそれより林縁までの林、C区、D区、E区は雪崩によって形成された裸地で、谷部のEは平坦地、C、Dは切通し斜面である。AとB区の林はシラビソを主体にカラマツ、コメツガ、ダケカンバ、ナナカマドを混える。A区はより暗い林床であるが、所々に倒木が見られ、ダケカンバやナナカマドの下はかなり明るい。B区は林縁に向ってゆるい傾斜で上っており、西日が林床にさしこむ。Fig. 4は雪崩によってできた切通し斜面(C区)と植生の回復がみられる草地(E区)の景観である。

結 果

1. 植生調査

富士山のような垂直分布帯が明らかな山岳では亜高山帯下部の森林植生が破壊されると同帯上部の植生が現われることが知られ、よってこの亜高山帯上部の植生は遷移の途中相と解釈されることがある(大沢ら1971)。

Table 1は各調査区における種類構成と被度を示したものである。林床のうち林内(A区)ではカニコウモリ、マイヅルソウ、林縁に近い林(B区)では、キンレイカやヤハズヒゴタイが優先し、コケ層の発達が著しい。裸地のうち、切通し斜面(C、D区)ではヤハズヒゴタイが、草地(E区)ではヒメノガリヤスとヤハズヒゴタイが優先している。またE区で見られたクマイチゴ、オオヨモ



Fig. 2

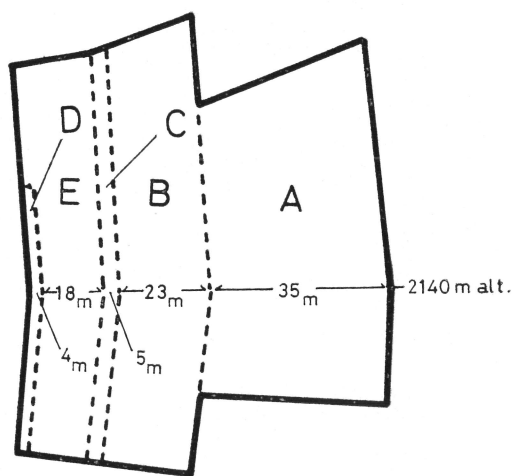


Fig. 3

Fig. 2. An enlarged photo of the research area.

Fig. 3. Five research sites in the research area. A: Inner Forest. B: Forest near Open Land. C & D: Cutting Slope (edge of avalanche). E: Grass-covered land formed by the avalanche.

Table 1. Species composition and coverage on Forest Floor and Open Land

research site taxa	Forest Floor								Open land								
	A				B				C				D	E			
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17
<i>Cacalia adenostyloides</i> (Franch. et Sav.) Matsum. カニコウモリ	4	2	2	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Bryophyta* ¹	4	2	5	3	4	3	4	—	4	2	1	2	4	—	—	2	1
<i>Maianthemum dilatatum</i> (Wood) Nels. et Macbr. マイヅルソウ	2	3	3	2	1	2	—	2	2	—	—	1	2	—	—	1	2
<i>Phegopteris connectilis</i> (Michaux) Watt ミヤマワラビ	2	—	2	2	—	2	1	—	—	—	1	—	2	—	—	—	3
<i>Abies veitchii</i> Lindl. シラビソ	1	1	1	1	2	2	—	2	—	2	2	1	—	2	2	2	—
<i>Sorbus commixta</i> Headl. ナナカマド	1	—	1	—	—	—	1	1	—	1	—	1	—	2	—	2	—
<i>Pyrola alpina</i> H. Andr. コバノイチヤクソウ	1	—	—	—	1	—	1	1	1	1	—	—	1	—	—	—	1
<i>Patrinia triloba</i> (Miq.) Miq. コキンレイカ	—	—	—	—	3	2	2	1	4	—	3	—	1	3	—	3	—
<i>Saussurea triptera</i> Maxim. ヤハズヒゴタイ	—	2	—	—	3	2	—	2	2	3	3	3	2	3	3	3	2
<i>Calamagrostis hakonensis</i> Franch. et Sav. ヒメノガリヤス	—	2	—	—	—	3	—	3	2	3	—	—	3	4	3	3	4
<i>Solidago virga-aurea</i> L. var. <i>leiocarpa</i> (Benth.) Miq. ミヤマアキノキリンソウ	—	—	—	—	1	—	1	2	—	—	1	1	1	—	1	2	1
Lichenophyta* ²	1	—	—	—	—	—	—	—	—	1	2	1	—	—	—	—	1
<i>Vaccinium smallii</i> A. Gray var. <i>glabrum</i> Koidz. スノキ	—	—	—	—	—	—	1	1	—	—	—	—	—	—	—	1	1
<i>Betula ermanii</i> Cham. ダケカンバ	—	—	—	—	—	—	—	—	—	2	—	—	—	—	2	—	—
<i>Ostericum florentii</i> (Franch. et Sav.) Kitag. ミヤマニンジン	—	—	—	—	—	—	—	—	1	1	—	—	—	2	—	—	—
<i>Rubus crataegifolius</i> Bunge クマイチゴ	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	2	—	—
<i>Lilium medeoloides</i> A. Gray クルマユリ	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	—
<i>Artemisia montana</i> (Nakai) Pamp. オオヨモギ	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	2	—	—	—	2
<i>Anaphalis margaritacea</i> (L.) Benth. et Hook. f. var. <i>angustior</i> (Miq.) Nakai ヤマハハコ	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	2

*1: *Pleurogium schreberi* (Brid.) Mitt. タチハイゴケ, *Scapania ampliata* Steph. オオヒシヤクゴケ, *Polytrichum formosum* Hedw. オオスギゴケ, *Dicranum japonicum* Mitt. シッポゴケ, *D. polysetum* Sw. ナミシッポゴケ.

*2: *Cladonia gracilis* (L.) Willd. var. *dilatata* (Hoffm.) Vain ウグイスゴケ.



Fig. 4. A photo of two research sites in Open Land (Aug. 1985). Cutting Slope (C) and Grass-covered land (E) formed by the avalanche nine years ago.

ギ及びヤマハハコはパイオニア植物で、植生が破壊され不安定な状態にあることを示し、ダケカンバ、スノキ、ナナカマドやシラビソなどの稚樹が育ってきて、植生の回復がかなり進んでいる。ヤハズヒゴタイやヒメノガリヤスは亜高山帯上部で優先する種類であるとされ（鈴木・手塚 1971）、上記のダケカンバやミヤマニンジン、クルマユリの存在など亜高山帯上部の植生と類似するところが多く見られた。

2. 土壌調査

樹林下の土壌表層部に堆積している落葉などの粗大有機物は、土壌の一部として取り扱われ、土壌表層の環境を左右する重要な要素の一つである。表層の有機物層は毎年新しい枝葉が供給され、古い落葉は順次下層に埋没し、分解されて腐植として土壌中に蓄積される。

針葉樹林下の有機物層では、肉眼判別で形状の異なる三層に区分できる。すなわち表面を形成し、落葉の原形をとどめる層がリッター (Litter)、分解が進み枝葉の原形をとどめず細粉している有機物で構成されている層がダフ (Duff)、鉍質土に接し、分解が進み、時に糸状菌などが発達している層がヒュマス (Humus) である。

調査地域の横断面と土壌断面の模式図を Fig. 5 に示す。熔岩を基岩とし、その上部に宝永砂と呼ばれる黒褐色のコークス状の岩片およびスコリアが堆積している。宝永砂は噴出年代の新しい砂礫で、土壌化作用の期間が短いために風化も進まず単粒状である。土壌タイプは非固結堆積物の火山性未熟土壌に分類される。

調査区域の A, B 区の樹林地でも土壌化作用による土層の分化は見られず、全区域とも A/C 型の未熟土壌である。有機物層や未熟土壌の厚さに差が見られるのみである。A, B 区は E 区に比べてやや宝永砂が厚く、40~50 cm であった。また林床でもテラス状の部分は、宝永砂が厚く堆積して

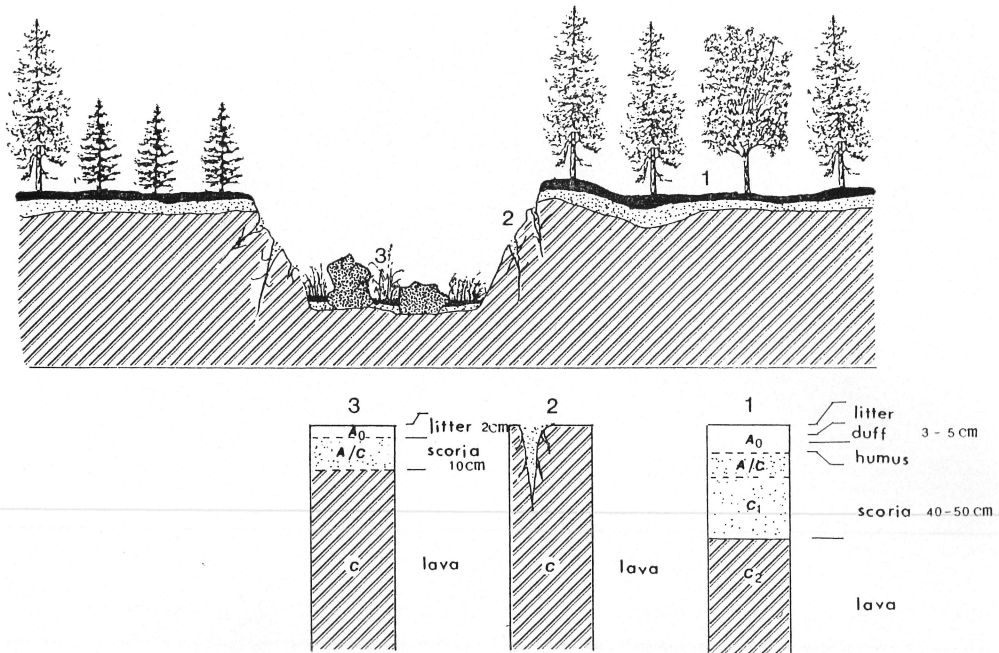


Fig. 5. Gully formed in lava bedrock by avalanche (above) and difference of soil horizon (below).
A₀, A/C, C₁, C₂: Soil horizon.

いる。切通し斜面のC, D区は基岩が露出しており、宝永砂の堆積はほとんど見られない。ガリー低部のE区は水の流路となっており、表層部の宝永砂は薄く10cm内外である。また調査地域全体に、斜面上部は下部よりも土層の厚さが薄く、宝永砂が侵食により下部に流されたと思われる。しかし、森林が形成されてからの侵食は、有機物の堆積状態からみて、ほとんどなかったものと考えられる。

A区の有機物層は3~5cmであり、鋳質土に接する部分に糸状菌が見られ、L・D・Hの三層区分が明瞭であった。B区は林縁に近く有機物層も2~3cmでA区より薄くなっている。H層が欠き、土壌の水分条件はやや乾燥型である。E区ではテラス状部分にL層が1~2cm推積するのみである。L層は針葉樹の落葉と草本の枯草である。C, D区は基岩の割れ目など以外は宝永砂と同様に有機物層もほとんど見られない。ミヤマワラビは安定した環境下のA, B区では有機物層のD又はH層を長くはうため、コロニーは比較的大きく明瞭なものが多かった。E区では宝永砂の推積土をはい薄いL層におおわれるか、転石や倒木のすき間に生育し、CとD区では岩の割れ目に沿って根茎を伸ばし、コロニーは小さいものが多い。いずれも排水の良い土壌環境である。

3. 二生殖型の各区における頻度

Table 2 に各区において調査した全個体数に対する無配生殖型の出現頻度を示した。無配生殖型の割合はA区で37.5%, B区で48.3%と約10%の差があり、C区で85.4%, D区で76.9%, E区で85.7%で、CとE区ではほとんど同じ値を示したがD区ではやや低い値であった。このD区は面積が小さく、かつサンプル数が少ないため信頼度が低い。A, C区では孢子葉がなかったため生殖型が判定できなかったものを植物園で栽培した結果、A区の7株のうち4株は $2n=90$ の3倍体無配生殖型、残り3株は $2n=60$ の2倍体有性生殖型、B区の1株は3倍体無配生殖型であることが判明した。したがって、この結果を加えると上記の値はA区が43.5%, B区が50%とな

Table 2. Frequency (%) of apogamous type to all individuals in each studied area

Forest Floor		Open Land		
A	B	C	D	E
37.5% (16)	48.3% (29)	85.4% (48)	76.9% (13)	85.7% (35)
↓	↓			
43.5% (23)	50.0% (30)	(4; 3)*	(3; 3)*	(2; 1)*
(6; 5)*	(6; 2)*			
47.2% (53)		84.2% (96)		
(12; 7)*		(9; 7)*		

The number of samples is shown in parenthesis. In the case of Forest Floor (A & B), the frequency including results of culture study is shown below an arrow. The asterisk (*) indicates the number of samples that is decided chromosome number (left side: triploid apogamous types with $2n=90$, right side: diploid sexual types with $2n=60$).

り、その差が縮まり、近似した値となった。結局、雪崩によって形成された裸地 (C, D, E 区) は 84.2% と同じ標高の林床 (A, B 区) の 47.2% より倍近い無配生殖型の割合を示した。

4. 二生殖型の染色体数

Table 2 に示すように染色体観察株は合計35株となり、このうち14株は有性生殖型で $2n=60$ の2倍体、残り21株は無配生殖型で $2n=90$ の3倍体であった。染色体観察株は各区に分散しており、母集団の有性生殖型は2倍体、無配生殖型は3倍体と思われる。なおオオヤブソテツで2倍体有性生殖型と3倍体無配生殖型の混生中で見つかる中間型は1胞子囊中の胞子数が64個と32個をほぼ半半ずつ形成する4倍体で自然雑種とした (松本 1982b) が、本調査ではこのような例を見つけれなかった。

5. 林床 (A, B 区) と裸地 (C, D, E 区) における二生殖型の株の成熟度

夏緑多年性のミヤマワラビは細く長い根茎から最初の数枚は横に広がる裸葉を出し、後に立ち上って、sorus を多くつける胞子葉を出し、この株は成熟段階に達するが、途中で sorus 数の少ない移行型も見られる。この株の成熟度のパラメーターとして横軸に葉の長さ、縦軸に葉の裂片当りの sorus 数を取り、林床と裸地における二生殖型のこの変異を示した (Fig. 6)。林床では裸葉の多いコロニーが目立ち、サンプリングした胞子葉も図に示すように裂片当りの sorus 数が1~5個つけるものが大半で、葉の長さも 20 cm 前後と小さく (特に葉柄が短かい) 移行型が大部分を占めた。さらに A 区と B 区を比べると、裂片当りの sorus 数が5個以上のものは A 区で3サンプル (18.8%)、B 区で13サンプル (44.8%) あり、B 区は A 区より株の成熟が進むようである。また二生殖型とも同じような傾向を示すが、有性生殖型は無配生殖型より以下の4点で株の成熟が進んでいると思われた。1) 林床では裂片当りの sorus 数を4個以上つけるサンプルがやや多く ($10 > 7$)、6個以上では有性生殖型のみとなり、2) 裂片当りの sorus 数の平均値もわずかに高い ($2.8 > 2.2$)。3) 3項で述べたように林床の裸葉株は無配生殖型の方が多い。4) 裸地では二生殖型も移行型もあるが株の成熟度がよく進んでいて、有性生殖型はその占める割合が 15.8% と低いが、林床と同様に株の成熟度が無配生殖型より悪いようには見えず、むしろその平均値では値がより大きかった ($6.6 > 5.1$)。

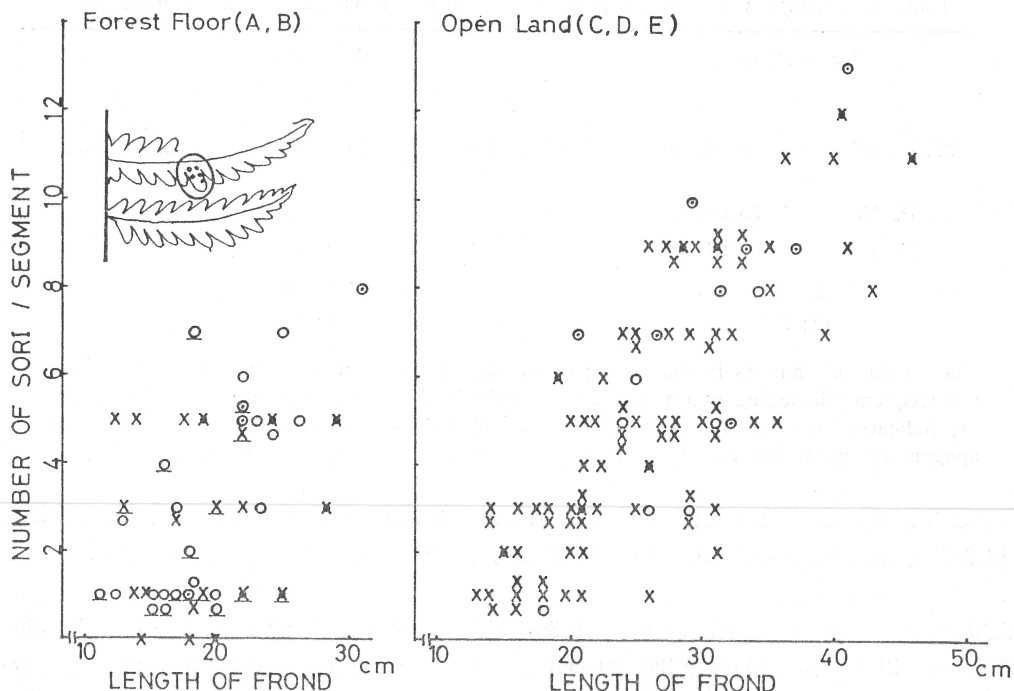


Fig. 6. Scatter diagrams showing relation between number of sori on segment and length of frond. In the case of Forest Floor, the underlined signs (○, ⊙, ×, ⊗) show the samples from the site A. ○: Sexual types with 64-spored sporangia (⊙: Sexual diploid with $2n=60$), ×: Apogamous type with 32-spored sporangia (⊗: Apogamous triploid with $2n=90$). The mean of the number of sori per segment as follows; Forest Floor: Sexual type, 2.8, Apogamous type, 2.2, Open Land: Sexual type, 6.6, Apogamous type, 5.1.

考 察

本調査は富士山の亜高山帯下部（シラビソ帯）の森林を破壊した雪崩の9年後の8月上旬に行ない、同標高で、植生、地形、土壌構造など環境要素の異なる区域に9年間という時間軸の中でミヤマワラビの二生殖型の侵入率を調べたもので、森林と雪崩草原で大きな差が見られ、その原因について以下のように個々の調査の結果から考察した。

①本調査地の雪崩地域は1969年の空中写真（国土地理院作成）を見ると、その周辺の森林とほとんど変わらない。1976年に起きた雪崩で地表面はけずりとられ、宝永砂や岩盤が露出し、裸地化したようである（Figs. 1, 2）。

②この雪崩地域と周辺の林床との間の移行帯を含めA, B, C, D, Eの5区に分けた。Aは1976年以前から続く森林であり、Eは雪崩草原、B, C, Dは移行帯で、BがAと同様の土壌環境と植生を持つ林縁側の林床、CとDはEと同様に腐植層が少ない土壌環境と陽地性の植生を示す切通し斜面である（Figs. 2, 3, 4, 5, Table 1）。富士山の垂直分布帯の植生や土壌環境（大沢ら1971）との対照をするとA区は発達したシラビソ帯の林床に、E区は亜高山帯上部の森林限界附近の草原に相当すると思われる。

③A区のミヤマワラビの無配生殖型の頻度は37.5%で、調査地域の概要で述べたように垂直分布調査（松本1982a）から予想される38%の値にほぼ一致したのでサンプル数が16と少ないが確かな値と思われる。

④E区の無配生殖型の割合は85.7%とコントロールのA区に比べ2倍以上の値で、無配生殖型の方が急速に侵入した事を示した。

⑤C区の無配生殖型の割合は85.4%で上記E区の値とほぼ同様である。C区はE区に対し、無配生殖型の多い山の上部から流れてきた根茎が物理的に定着しにくい場であるので、C区はE区より無配生殖型の割合が低くなるはずであるが、ほぼ同じであるのでE区への根茎による侵入の影響はないと思われた。よって、ランダムな胞子の侵入によって無配生殖型がこの場所に有利に定着したと考えられる。無配生殖型は同種又は関連する有性生殖型に比べ、前葉体が早く成熟し、クッションが十分発達しないうちに非受精胚を形成し、1個の胞子からほぼ確実に胞子体を形成する(Whittier 1970, Kanamori 1972)ので分布を広げるのに有利と考えられ、その例が知られている(Tryon & Britton 1958, Tryon 1968, Gastony & Haufler 1976, 松本 1982a)。しかし、短い時間軸の中で侵入の割合を調べた例はシダ植物では見あたらない。

⑥B区の無配生殖型の割合は48.3%とA区の37.5%に比べやや高いが、胞子葉のないコロニーの株を採集し、栽培した結果を加えると、B区は50%、A区は43%と比較的近い値で、この9年間を通し、林床へは外からの胞子による侵入の影響がほとんどなかった事を示した。午後の光がさしこむB区はA区より株の成熟が進むことも示した。

⑦各調査区から得た有性生殖型の14株は $2n=60$ の2倍体、無配生殖型の21株は $2n=90$ の3倍体であった。またこれらのサンプルは各区(Table 2)や株の成熟度の変異(Fig. 6)のサンプル中に広く分散しており、母集団の生殖型もそれぞれに相当するものと思われる。

⑧各コロニーの株の成熟度を二生殖型に分けて比較すると、林床(A, B区)は裸地(C, D, E区)に比べて面積が大きい割にサンプル数が少なく、株の成熟しないコロニーがあり、成熟してもその程度は低く、移行型が多い(Fig. 6)。また2倍体と推定された有性生殖型は林床でも裸地でも3倍体と推定された無配生殖型より株の成熟が進む傾向が見られた。これに関連して、タバコなどの作物で、同質倍数体は2倍体より大型となり成熟が遅れることが知られている(西山 1965)。上記や⑥の項で述べたように林床では通常は胞子による繁殖は押さえられざみだが、倒木により林床が明るくなると株の成熟が進み、胞子散布が行なわれるものと推察される。シラビソ林の林床ではより標高の高い森林限界の落葉樹林下より凍結期間が長いことが知られ(大沢ら 1971)、このような条件下でも上記のように2倍体有性生殖型はより株の成熟が進む傾向があるので、長い間安定維持されるこの林床では有利となるのであろう。

⑨結局、土壌の不安定な裸地では胞子繁殖が有利な無配生殖型が短期間に大量に定着し、安定な林床では厚い有機物層、光不足や短い生育期間のため胞子繁殖よりむしろ根茎によるゆっくりした繁殖で維持され、株の成熟の点で有性生殖型が有利となる結果、二生殖型のすみわけ状態が形成されるものと推察された。これは垂直分布における亜高山帯上部とその下部のすみわけも同様にして形成されたものと思われる。また無配生殖型が北半球に広分布する原因の一つもここにあるものと思われる。

謝 辞

国立科学博物館植物研究部の井上浩博士には蘚苔類の同定をしていただき、また同館筑波実験植物園の黒川道博士にも地衣類の同定及び的確な御批判や御校閲の労をたまわった。ここに感謝の意を表します。なお本調査は文部省科学研究費59482003の一部によって行なわれた。

Summary

Phegopteris connectilis (Michaux) Watt has two reproduction types, which show habitat segregation from the upper subalpine zone (the apogamous type) to the lower subalpine zone (the sexual type) in several mountains of the central Japan (Matsumoto 1982a). The relative frequencies of the two reproduction types were investigated at five sites (A, B, C, D & E) in the lower subalpine zone of Mt. Fuji; two sites at the forest floor (A & B) and the other at the open land (C, D & E) which were formed by an avalanche nine years ago. The relative frequencies varied in accordance with vegetations as well as edaphic factors in respective site.

I. The apogamous type showed higher frequencies at the open land than at the forest floor.

II. The relative frequencies of the apogamous type were quite similar at the inner forest (site A) and at the forest near the open land (site B).

III. Edaphic condition at the forest floor seems to be stable with uniform distribution of the thick layer of organic matter, but at the open land it is unstable by constant soil erosion after the avalanche nine years ago.

IV. *Saussurea triptera* and *Calamaglostis hakonensis*, both are dominant species in the upper subalpine zone, are also dominant at the open land.

Phegopteris connectilis seems to have a disadvantage in propagation by spores at the forest floor, where humus have been accumulated and the edaphic condition is rather stable. In contrast, the apogamous type of this fern has been able to rapidly invade by spores into the open land, where the edaphic condition have been unstable since the last avalanche nine years ago.

引用文献

- Gastony, G.J. & C.H. Haufler, 1976. Chromosome numbers and apomixies in the fern genus *Bommeria* (Gymnogrammataceae). *Biotropica* 8: 1-11.
- Hirabayashi, H., 1969. Chromosome numbers in several species of the Aspidiaceae. *J. Jap. Bot.* 44: 113-119.
- 平林春樹, 1975. ミヤマワラビのサイトタイプ雑報. *日本シダの会々報* 2: 366-367.
- Kanamori, K., 1972. Apogamy in ferns with special reference to the apogamous embryogenesis. *Sci. Rep. Tokyo Kyoiku Daigaku, Sect. B* 15: 111-132.
- 松本 定, 1982a. ミヤマワラビの2生殖型の東日本における分布パターン. *Bull. Natn. Sci. Mus. Tokyo, Ser. B* 8: 101-110.
- , 1982b. オニヤブソテツの2倍体と3倍体の中間型とその後代についての雑報. *日本シダ学会会報* 55: 10-11.
- 西山市三, 1965. 細胞遺伝学研究法. pp. 547. 養賢堂, 東京.
- 大沢雅彦・鈴木三男・渡辺隆一・入倉清次・阿部葉子, 1971. 富士山. pp. 371-415. 富士急行株式会社, 東京.
- 生態学実習懇談会, 1974. 生態学実習書. pp. 336. 朝倉書店, 東京.
- 鈴木由吉・手塚映男, 1971. 富士山の森林群落の構造的特性と垂直分布. 富士山. pp. 459-489. 富士急行株式会社, 東京.
- Tryon, A.F., 1968. Comparisons of sexual and apogamous races in fern genus *Pellaea*. *Rhodora* 70: 1-24.
- & D.M. Britton, 1958. Cytotaxonomic studies on the fern genus *Pellaea*. *Evolution* 12: 137-145.
- Whittier, D.P., 1970. The rate of gametophyte maturation in sexual and apogamous species of ferns. *Phytomorphology* 20: 30-35.