

芹沢俊介*： オシダ群の葉の構成

Shunsuke SERIZAWA*： The leaf-architecture
of the dryopteroid ferns

オシダ群の分類は、1910年代以来、多くの研究者によって検討されてきた。しかし、現在一般に受け入れられているこの群の分類系は、種間の類縁関係を正確に表現していないところがあるように思われる。その原因は、従来属や節の範囲を認識する際に重要な手がかりになると考えられてきた形質が、必ずしも形態学的に充分検討されていないからであろう。そこで、この群の分類の再検討にあたっては、いくつかの形質を調べなおす必要がある。

オシダ群の葉の構成は、C. Christensen (1920) と 秦 (1934) の研究以来、ほとんどすべての研究者によって、属の階級での重要な識別形質であると認められている。オシダ群の2つの大きな属、オシダ属とカナワラビ属は、小羽片や裂片が下先き（外先き）に配列されているか、上先き（内先き）に配列されているかによって区別されている。しかし、これら2属をこの形質で機械的に区別するのは、はなはだ問題があるように思われる。そこで、ここではオシダ群の葉の構成について、従来の記載を補足し、さらに分類学的立場から再検討を試みた。

この報告をまとめるにあたり、日頃から御指導いただいている伊藤洋先生、千原光雄先生、原稿に目を通し、いろいろ御指摘くださった岩槻邦男先生、西田誠先生に、深く感謝いたします。

方 法

葉の構成 (leaf-architecture) は、普通は小羽片や裂片の配列の様式を意味する。小羽片や裂片の配列様式は、小羽軸や裂片中肋の位置関係、正確には分出点の位置関係で規定される。小羽軸や裂片中肋の位置関係は、葉身や羽片の先端部では、脈の位置関係につながる。そこで、ここでは葉の構成を、「一枚の葉全体における葉軸・脈系の分出点の位置関係」として規定した。ただし、以下の考察の対象は、一次羽片における小羽軸（またはそれに相当する脈）の分出点の位置関係に限定した。小羽片における裂片中肋など、羽裂の他の段階で観察される分出点の位置関係は、基本的にはこの段階での関係と異ならない。

* 東京教育大学理学部植物学教室。 Botanical Institute, Faculty of Science, Tokyo Kyoiku University, Tokyo.

葉を構成する個々の小羽片の配列様式には、上先き (anadromous, 上側の小羽片は、羽片基部から数えて同順位の下の小羽片よりも中軸に近い)、上下対生 (opposite)、下先き (catadromous, 下側の小羽片は、同順位の上方の小羽片よりも中軸に近い) の、3つの型が区別される。しかし、より詳しい記述には、この3つの型だけでは不十分

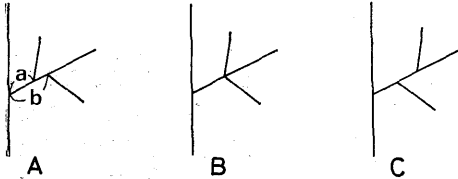


図 1. 小羽片の配列様式の模式図。

Fig. 1. Schemes of arrangements of pinnulae. A: anadromous ($a/b < 1$), B: opposite ($a/b = 1$), C: catadromous ($a/b > 1$).

である。そこで、必要な場合には、同順位の上下の小羽片の相対的な位置関係を量的にとらえて、 a/b (a : 羽片基部から上側の小羽片の小羽軸の分岐点までの距離, b : 羽片基部から同順位の下の小羽片の小羽軸の分岐点までの距離) であらわした (図 1 参照)。ただし、上先き側と下先き側の目盛りを対称にするために、実際の表示には

その対数を使用した。この値 $\log_{10} (a/b)$ が 0 ならば対生, > 0 は下先き, < 0 は上先きを示し、また絶対値が大きいくほど、下先きまたは上先きの程度がはなはだしい事を意味する。

全体としての葉の構成を表現するためには、最下小羽片 (またはその小羽軸に相当する脈) の配列様式の、一枚の葉身中での位置のちがいに伴う変化を示すグラフを使用した**。このグラフは、葉の構成の最下小羽片部分での切断面のような意味を持っている。グラフの横軸は最下小羽片の配列様式を $\log_{10} (a/b)$ の値で、縦軸はその最下小羽片が属する羽片の位置を葉身基部からの高さで示し、また中央の縦線は葉身の全長をあらわしている。

図やグラフは、それぞれの種や変種の中でほぼ標準的な一例を示した。葉の構成は、一般に種や変種の中ではかなり安定した形質で、個体変異は論議を進める上で支障になるほどのものではない。個体変異の幅を示す一例として、日本各地から採集された 50 枚のナガバノイタチシダの標本について、最下羽片と下から 5 対目の羽片の最下小羽片の配列様式を計測した結果を示すと、 $\log_{10} (a/b)$ の値は前者が平均 -0.154 、標準偏差 0.053 、後者が平均 0.208 、標準偏差 0.067 であった。

** 後で詳しく述べるが、オンダ群では、小羽片の配列様式は上先きが基本的で、下先きが派生的である。この派生的な性質は、一枚の羽片の中では、最下小羽片に最も顕著にあらわれる。つまり、このグラフは、それぞれの葉の構成の派生的な特性を集約的に表現している。そこで、相互関係の考察に関する限りはこのグラフは葉の構成を十分に代表し得るものと考えられる。

観 察

成葉 大部分のオシダ属の種類では、葉身中部の羽片の最下小羽片は、確かに下先きになっている。残りのいくつかの種類では、この位置の小羽片は対生している。しかし、最下の羽片の最下小羽片は、いままでにも例外として指摘されているように、オシダ属のどの種類でも上先きである。上先きの配列様式は、種類によっては下から2対目、3対目の羽片でも観察される。

以上のよく知られている事実に加えて、葉身の先端部の脈は、どの種類でも例外なしに上先きに分岐している。ただし、上先きの脈理を持つ部分の長さは、種類によって異なる。また、最下小羽片が下先きについている葉身中部の羽片でも、下先きの配列は基部数対の小羽片に限られ、上方の小羽片は対生、更には上先きにならんでいる。

図2は、2回以上切れ込んだ葉を持つ数種のオシダ群のシダの、葉の構成を示したものである。a から f までは、オシダ属の種類グラフである。ヤマイタチシダ (図2a)、ハウノカワンダ (図2b)、シラネウラボ (図2c)、ナガバノイタチシダ (図2d) は、他の形質、たとえば毛状体などから見てそれほど相互に近縁な種類とは思われな

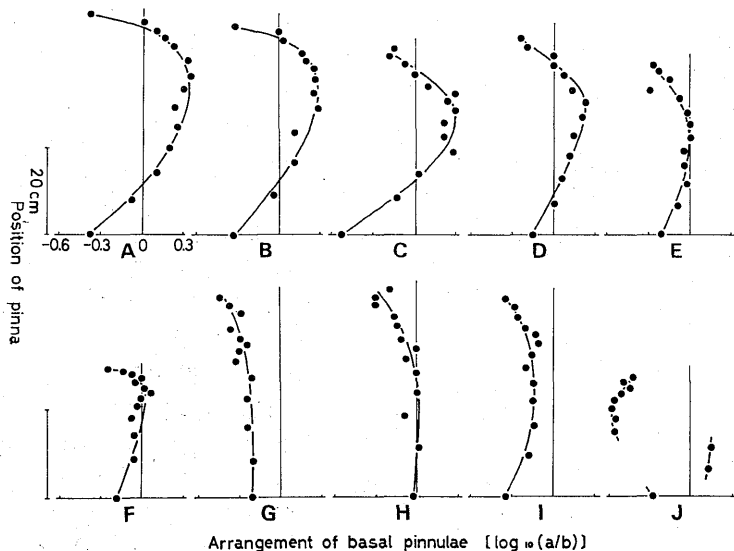


図2. オシダ群数種の葉の構成。

Fig. 2. Leaf-architectures of some dryopteroid ferns. A: *Dryopteris varia* var. *setosa* (S. Serizawa 6222), B: *D. shikokiana* (S. S. 14366), C: *D. dilatata* (S. S. 4006), D: *D. sparsa* var. *sparsa* (S. S. 7816), E: *D. sparsa* var. *ryukyensis* (S. S. 12178), F: *D. chinensis* (S. S. 1922), G: *Arachniodes nipponica* (S. S. 12763), H: *A. miqueliana* (S. S. 6520), I: *A. hasseltii* (S. S. 14821), J: *A. diffracta* (H. Ito s. n., T1). Binomials used for the presentation are current ones.

いが、最下小羽片の配列様式は共に一枚の葉身中で上先き—下先き—上先きと変化し、葉の構成はほぼ同じ性質を示す。このような性質は、他の多くのオシダ属の種類でも認められる。ミサキカグマ (図 2f) はほとんど下先きの部分を持たないが、グラフの変化の傾向は前 4 種と一致する。リュウキュウイタチシダ (図 2e) はほとんど下先きの部分を持たず、変化の傾向は以上の 5 種に似ているが極大がやや下方にずれており、a/b の最大値は葉身の中央部にあらわれる。

一方、カナワラビ属の大部分の種類では、小羽片の配列 (あるいは脈の分岐) は、葉身全体を通して常に上先きである。図 2g~j に、一般にカナワラビ属に入れられている 4 種の葉の構成を示す。ミドリカナワラビ (図 2g) のグラフは単純で、はっきりした極大を持たない。このような構成は、ホソバカナワラビをはじめとする狭義のカナワラビ類に共通である。ナライシダ (図 2h) では、葉身下部の羽片の最下小羽片はしばしば対生、時には僅かに下先きになるが、グラフの変化の傾向自体はミドリカナワラビのものに似ている。リュウキュウシダ (図 2i) では、小羽片の配列は葉のどの部分でも上先きであるが、最下羽片の最下小羽片は他の下部羽片のものに比べて上先きの程度がより著しいので、グラフにややはっきりした極大があらわれる。ハネガエリシダの葉の構成 (図 2j) は、グラフの曲り方が逆である事、多くの場合葉身下部 (最下ではない) の 1~2 対の羽片で、最下小羽片の配列がその上下の羽片のそれとは全く不連続的に下先きになっている事の 2 点で、他の種類の葉の構成とは著しく異なっている。

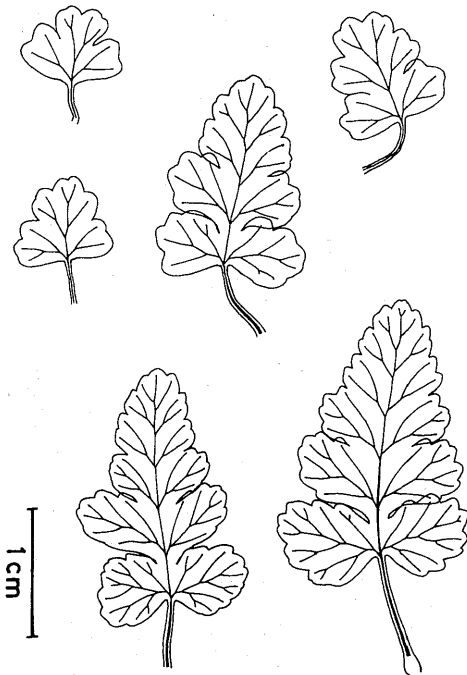


図 3. オオイタチシダの幼葉。

Fig. 3. Juvenile leaves of *Dryopteris varia* var. *hikonensis*.

幼葉 前項で記したように、オシダ属の種類で成葉では、少くとも一部の小羽片は、下先きまたは対生に配列されている。しかし、これらの種類でも、幼葉 (幼植物の葉) の脈理は完全に上先きである。側脈の最初の分岐の下側の枝脈は、上側の枝脈よりもよく発達し、羽軸に相当するようになる。

一例として、図3にオオイタチシダの幼葉を図示する。

もう少し大きな葉では、葉身中部の羽片の最下の脈は対生に分出する。しかし、上方の羽片や最下羽片では、最下の脈は上先きのままである。図4に、ヤマイトチシダの幼植物の生長に伴う、葉の構成の移り変わりを示す。左端のグラフのもとになった葉は、だいたい図3の一番大きな葉と同じくらいの大きさである。この葉では、上

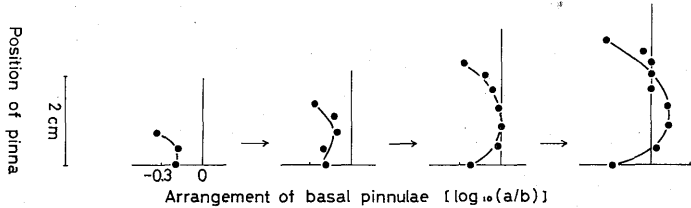


図4. ヤマイトチシダの幼植物の生長に伴う葉の構成の変化。

Fig. 4. Development of leaf-architecture in young plant of *Dryopteris varia* var. *setosa* (for leaf-architecture of adult leaf see fig. 2a).

先き、下先きが判別できる羽片は3対しかないが、葉の構成はミドリカナワラビの構成(図2g)に似ている。幼植物が大きくなるにつれて、葉の構成はリュウキュウシダの構成(図2i)に似た形、リュウキュウイタチシダの構成(図2e)に似た形を経て、成葉のもの(図2a)になる。

なお、一般にカナワラビ属に入れられている種類でも、幼葉の脈理は完全に上先きである。幼植物の生長に伴う葉の構成の変化は、ほとんど認められないか、認められてもそれほど顕著ではない。

近縁の分類群間における差異 同じくらい大きさの葉で比較する限りでは、他の形質から近縁と推定される種類は、一般に似た葉の構成を持っている。しかし、ナガバノイタチシダ類の種類間では、相互にかなり近縁であると考えられるにもかかわらず、この形質に相当差異が認められる。図5に、この類に属する3種のシダの、葉身中部または上部の羽片を示す。これらの羽片は、それぞれの種類の葉身の中で、最下小羽片の配列が最も下先き側に傾く部分からとったものである。イ

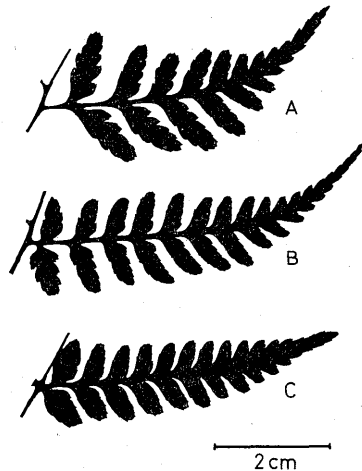


図5. ナガバノイタチシダ類3種の中・上部羽片。
Fig. 5. Medial or upper pinnae of *Dryopteris subexaltata* (A), *D. sparsa* var. *sparsa* (B) and *D. melanocarpa* (C).

ヌタマシダ (図 5a) は対生の最下小羽片で、ナガバノイタチシダ (図 5b) は中程度に下先きの最下小羽片で、クロミノイタチシダ (図 5c) は著しく下先きの最下小羽片で特徴づけられる。イヌタマシダとクロミノイタチシダの最下小羽片の配列様式は、オシダ属におけるこの形質の変異幅の、ほぼ両極端にあたる。同一種内に含まれると考えられる分類群の間でも、葉の構成に差異が認められる場合がある。例えばナガバノイタチシダは下先きの最下小羽片を、変種のリュウキュウイタチシダは対生の最下小羽片を持っている。これら 2 変種の葉の構成は、それぞれ図 2d と e に示してある。

考 察

C. Christensen (1920) は、新大陸の広義の *Dryopteris* のモノグラフの第 2 部の最初の部分で、Mettenius (1858) 以後ほとんどかえりみる人のいなかった葉の構成をとりあげ、「上先き」と「下先き」の 2 つの類型 (以下、個々の小羽片の配列様式と区別するために、「」に入れて示す) を区別して図示、説明し、オシダ群の分類におけるその重要性を強調した。Christensen は、葉の構成は種をどのようにまとめるか正しく理解する上でまさに最も重要な形質であると評価し、「上先き」の構成によって *Polystichopsis* 亜属を定義した。それに続いて、秦 (1934) は、「上先き」の構成を持つアジア産のオシダ群の種類を、これらが一つの独立属を構成すると認めて、*Rumohra* という属名のもとに再検討した。「上先き」で定義される *Rumohra* が一部異分子を含んでいるらしいという事は、秦自身によって指摘されている。しかし、属の名称はその後 *Polystichopsis* (Holtum, 1954), *Byrsopteris* (Morton, 1960), *Arachniodes* (Tindale, 1961) と変更されたが、属の定義自体はさほど検討されぬまま、今日まで受けつがれている。

そこで、最も重要な問題は、オシダ群で従来一般に認められている「上先き」と「下先き」の 2 つの葉の構成の類型が、はたして本質的に異なるものかどうかという事である。いままでの研究者は、主として成葉の中部羽片の最下小羽片に注目し、これらの小羽片の性質に基いて、2 つの類型を区別してきた。最下小羽片に見られる小羽片の配列様式は、むしろ例外的なものとして扱われてきた。しかし、前述したように、「下先き」の構成を持つとされるオシダ属の種類でも、幼葉は上先きの脈理を持っている。幼葉の構成は、植物体の生長に伴って、成葉の構成に連続的に移行する。また、上先きの脈理は、成葉の葉身の先端部でも見られる。さらに、成葉の中部羽片の上方の小羽片は、上先きにならんでいる。言い換えれば、下先きの配列は比較的大きな葉になって初めてあらわれる特徴であり、それが見られるのは、成葉の葉身中部の羽片の、比較的中軸に近い部分に限られている。これらの事実から、オシダ属の種類葉の構成は本質的には「上先き」で、「下先き」の構成は二次的に導かれたものと判断される。つまり、オシダ群の葉の構成は、本質的にはどれも「上先き」であると考えられる。

葉の構成全体の関係から、それを構成する個々の小羽片の配列様式についても、オシダ群では上先きが基本的で、下先きが派生的であると判断される。

次に問題となるのは、葉の構成のより詳しい相互関係である。「上先き」の構成の代表的な様式は、ミドリカナワラビのグラフ(図 2g)で示される。グラフは単純で、はっきりした極大を持たない。基本的な性質、つまり上先きの配列は、葉身全体を通して保たれている。この様式は、オシダ群に限らず、「上先き」の構成を持ついろいろなシダに広く見られる。一方、「下先き」の構成の様式は、ヤマイタチシダなどのグラフ(図 2a~d)で示される。グラフはより曲っていて、葉身の上半分に一つの極大を持つ。派生的な性質である下先きの配列が、極大のまわりであらわれる。見かけ上「上先き」と「下先き」の中間的な位置を占める「対生」の葉の構成のうちのいくつかは、これら2つの代表的な様式のどちらかによく似ている。例えば、ナライシダとミサキカグマは、どちらも「対生」の葉を持っている。しかし、これら2種はグラフの変化の傾向に関して著しく異なっており、むしろナライシダはミドリカナワラビと、ミサキカグマはヤマイタチシダなどとほぼ一致している。

ところが、リュウキュウシダやリュウキュウイタチシダに見られる葉の構成は、2つの代表的な様式の、移行的な中間形としての性質を持っている。これらは、グラフの曲り方や極大の位置に関して、2つの代表型をうまくつないでいる。そこで、この観点に立つと、ミドリカナワラビ型—リュウキュウシダ型—リュウキュウイタチシダ型—ヤマイタチシダ型という、一つの系列を想定する事ができる。この系列は、幼葉の観察の項で述べたように、ヤマイタチシダ型の葉の構成の幼植物の生長に伴う発達過程とよく対応する。そこで、この系列はオシダ属の多くの種類に見られる「下先き」の構成の由来を示唆すると考えても、それほど無理はないであろう。

なお、ハネガエリシダの葉の構成は、オシダ群の中では非常に変わったものである。しかし、グラフの曲り方が逆なのは、このシダの羽片が他の種類とは逆に下向きであるという事に関連しているものと思われる。グラフが不連続的になるのは、比較的小さな葉では下先きの最下小羽片を持つ羽片が見られない事から判断して、それほど本質的な問題ではなさそうである。そのようなわけで、ハネガエリシダの構成は特殊化した例外的なものと思えず事ができる。以上の論議の結果は図 6 に要約して示した。

この図からも明らかなように、「上先き」、「対生」、「下先き」という区分は、葉の構成の相互関係を適確に反映したものではない。この区分は、むしろ派生の程度に応じたものと考えられる。「下先き」の構成に至る途中の段階は、「上先き」や「対生」の区画に含まれている。つまり、この区分法で異なった区画に属するという事は、必ずしもそれぞれの葉の構成が異なった方向性を持っている事を意味するわけではない。そのような特徴が、分類の際に他の形質の類似性を一切凌駕するものとして評価されるのは、明らかに不合理である。

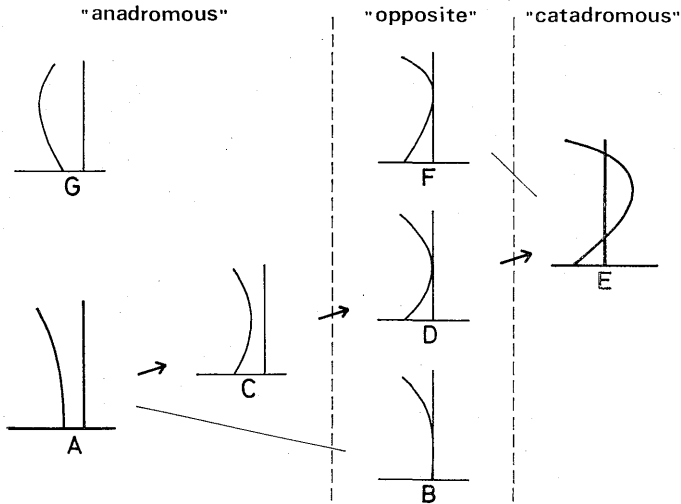


図 6. オシダ群に見られる葉の構成の相互関係。

Fig. 6. Similarities and possible relationships among leaf-architectures found in the dryopteroid ferns. Bold figures show two representative types. A: *Arachniodes nipponica* type, B: *A. miqueliana* type, C: *A. hasseltii* type, D: *Dryopteris sparsa* var. *ryukyensis* type, E: *D. varia* type, F: *D. chinensis* type, G: *Arachniodes diffracta* type.

この不合理さは、実際のカテゴリでも確認される。例えば、ナガバノイタチシダ類の葉の構成には、著しく「下先き」から「対生」まで、相当種・変種間の差異が認められる。これは、この類の葉の構成が、種・変種間ではそれほど安定していない事を示している。葉の構成のみを考えれば、変異が「上先き」の区画にまでわたらないという保証はない。むしろ、「上先き」のものがあって当然である。そこで、そのような種類をさがしてみると、セイロンの *Arachniodes obtusissima* をあげる事ができる。この種類は、小羽片の配列は葉身全体を通して上先きであるが、他の特徴ではナガバノイタチシダ類とよく一致する。実際、Beddome (1883) や C. Christensen (1905) は、この種類をナガバノイタチシダの変種と考えたほどである。この場合、「上先き」の葉の構成は、どう見てもこの種類がカナワラビ属のものであるという根拠になると思われない。オシダ群の葉の構成において分類学的に意味があるのはそれが「上先き」か「下先き」かという事ではなく、図 6 に要約したような相互関係のどこに位置するかという事である。そして、その相互関係が本質的に異なる 2 つまたはそれ以上の群に分割できない以上、葉の構成は識別形質としてはそれほど有効なものとはなり得ないと考えられる。

最後に、それでは具体的にどのような種類がカナワラビ属から除かれるべきか、検討しておく必要がある。*Arachniodes obtusissima* は、上述のようにナガバノイタチシダ類に含まれる。リュウキュウシダ、ナンタイシダ、*Dryopteris yoroii* の3種も、「上先き」の葉の構成を除外すれば、カナワラビ属に結びつける根拠はない。これらは、種としてはそれぞれはっきりした特徴を持つが、全体として見ればナガバノイタチシダ類に似ており、オシダ属に含められるべきである。特に、葉身部の鱗片があまり発達しない事、裂片の上側の基部に小歯状突起がある事はこれらの種類が系統的にまとまった一群である事を示唆する共通の特徴として、注目してよいものと思われる。

ハネガエリシダは、独特の下向羽片を持った、非常に特徴的なシダである。しかし、下向羽片のような特異的な性質を過度に重視するのは、大変危険である。そこで、下向羽片を別にすると、このシダは葉身部の鱗片があまり発達せず、裂片基部にやや不明瞭ではあるが小歯状突起がある事のほか、葉柄基部の鱗片の形状や葉軸が葉面から浮きあがっている事など、リュウキュウシダに似た特徴を持っている。両者が近縁なのは、中間的な特徴をそなえた種類としてサカバシダモドキがある事からも推定される。そこで、これら2種も、リュウキュウシダと同様、オシダ属に移されるべきである。

実際には、これらの種類はいままですべての人によってカナワラビ属とされてきたわけではない。伊藤 (1939) はリュウキュウシダとナンタイシダをオシダ属に含め、ハネガエリシダとサカバシダモドキのために新属 *Acrorumohra* を設立した。秦 (1964) はハネガエリシダ属を拡張してリュウキュウシダ、*A. obtusissima*、*A. undulata* の3種を加え、オシダ属とカナワラビ属の中間に位置する独立属と考えた。杉本 (1966) はナンタイシダを独立属 *Athyriumohra* とした。秦や杉本の考えかたは、葉の構成が「上先き」であることに大きく影響されているように思われる。これら2属は、結局のところいずれもオシダ属から分けられるほどのものではない。

なお、秦 (1934) が *eudryopteroid affinity* としてあげた種類のうち、ナライシダ、ケナライシダ、ヒロハナライシダの3種は、葉身部の鱗片が発達する事、小歯状突起がない事、根茎がかなり長く匍匐する事などの特徴で、以上の種類とは一線を画す事ができる。これら3種は、葉軸や葉面に単細胞毛がある点を除けば、狭義のカナワラビ類につながるものである。

以下に、「上先き」の構成の葉を持つオシダ属の種類のうちで、日本やその周辺に分布する5種の異名を整理して示す。

Dryopteris diffracta (Baker) C. Chr., Ind. Fil. 262 (1905).—*Nephrodium diffractum* Baker, Kew Bull. 1898: 230 (1898).—*Rumohra diffracta* Ching, Sinensia 5: 69, pl. 18 (1934); H. Ito, Journ. Jap. Bot. 11: 583 (1935); Tard. et C. Chr. in Lecomte, Fl. Gén. Indo-Chine 7: 330 (1941).—*Acrorumohra diffracta* H. Ito in Nakai et Honda, Nova Fl. Jap. 4: 101 (1939); Ching, Acta

Phytotax. Sin. 9: 384 (1964).—*Arachniodes diffracta* Ching, Acta Bot. Sin. 10: 257 (1962).

Dryopteris reflexipinna Hayata, Ic. Pl. Formos. 4: 174, fig. 113 (1914), 5: 285 (1915); Ogata, Ic. Fil. Jap. 3, tab. 126 (1930).

Distr. Taiwan, China (Yunnan and Kwangsi), Hainan and Indo-China.

Dryopteris hasseltii (Bl.) C. Chr., Ind. Fil. 269 (1905); H. Ito in Nakai et Honda, Nova Fl. Jap. 4: 33 (1939).—*Polypodium hasseltii* Bl., Fl. Jav. Fil. 195, tab. 92 (1829).—*Rumohra hasseltii* Ching, Sinensia 5: 61 (1934); Tagawa, Acta Phytotax. Geobot. 6: 158 (1937); Tard. et C. Chr. in Lecomte, Fl. Gén. Indo-Chine 7: 328 (1941); Copel., Fern Fl. Phil. 2: 251 (1960).—*Polystichopsis hasseltii* Holtt., Fl. Malaya 2: 487 (1954).—*Byrsopteris hasseltii* Morton, Amer. Fern Journ. 50: 154 (1960).—*Arachniodes hasseltii* Ching, Acta Bot. Sin. 10: 258 (1962); Hatusima, Fl. Ryukyus 172 (1971).—*Acrorumohra hasseltii* Ching, Acta Phytotax. Sin. 9: 385 (1964).

Nephrodium obovatum Baker, Journ. Bot. 1890: 265 (1890).—*Dryopteris obovata* C. Chr., Ind. Fil. 280 (1905).

Dryopteris psilosora Tagawa, Acta Phytotax. Geobot. 2: 191 (1933).

Dryopteris adiantoides T. Suzuki, Journ. Jap. Bot. 11: 644 (1935).

Distr. South-eastern Asia and Malaysia, ranging north to Isl. Kuchino-shima of the Ryukyus.

Dryopteris maximowiczii (Baker) O. Kuntze, Rev. Gen. Pl. 2: 813 (1891); H. Ito in Nakai et Honda, Nova Fl. Jap. 4: 35 (1939).—*Nephrodium maximowiczii* Baker in Hook. et Baker, Syn. Fil. ed. 2, 499 (1874).—*Rumohra maximowiczii* Ching, Sinensia 5: 62, pl. 13 (1934); H. Ito, Journ. Jap. Bot. 11: 582 (1935).—*Polystichopsis maximowiczii* Tagawa, Journ. Jap. Bot. 33: 94 (1958), Col. III. Jap. Pter. 88, 244, fig. 117 (1959).—*Byrsopteris maximowiczii* Morton, Amer. Fern Journ. 50: 154 (1960).—*Arachniodes maximowiczii* Ohwi, Journ. Jap. Bot. 37: 76 (1962); Ching, Acta Bot. Sin. 10: 258 (1962); Kurata, Sci. Rep. Yokosuka City Mus. 7: 39 (1962).—*Athyriumohra maximowiczii* Sugim., Keys Herb. Pl. Jap. 3: 403 (1966).

Aspidium calloopsis Fr. et Sav., Enum. Pl. Jap. 2: 240 (1876), 634 (1879).—*Dryopteris calloopsis* C. Chr., Ind. Fil. 256 (1905); Ogata, Ic. Fil. Jap. 5, tab. 223 (1933).

Distr. Japan (Honshu) and Korea.

Dryopteris subreflexipinna Ogata, Journ. Jap. Bot. 11: 30, fig. 2 (1935).

Ic. Fil. Jap. 6, tab. 271 (1935).—*Rumohra subreflexipinna* H. Ito, Journ. Jap. Bot. 11: 583 (1935).—*Acrorumohra subreflexipinna* H. Ito in Nakai et Honda, Nova Fl. Jap. 4: 102 (1939); Ching, Acta Phytotax. Sin. 9: 385 (1964).—*Arachniodes subreflexipinna* Ching, Acta Bot. Sin. 10: 260 (1962).

Distr. Endemic to Taiwan.

Dryopteris yoroii Serizawa, Journ. Jap. Bot. 46: 20, fig. 1b (1971).

Distr. Endemic to Taiwan.

文 献

- Beddome, R.H. 1883. Handb. Ferns Brit. Ind. 254. Ching, R.C. 1934. Sinensia 5: 23-91. — 1964. Acta Phytotax. Sin. 9: 384-385. Christensen, C. 1905. Ind. Fil. 293. — 1920. Dansk. Vid. Selsk. Skr. Nat. Afd. 8^{me}, VI(1): 5-7. Holttum, R.E. 1954. Fl. Malaya 2: 484-488. Ito, H. 1939. In Nakai et Honda, Nov. Fl. Jap. 4: 27-36, 101-103. Mettenius, G. 1858. Pheg. u. Asp. 286. Morton, C.V. 1960. Amer. Fern Journ. 50: 145-155. Serizawa, S. 1971. Journ. Jap. Bot. 46: 20-21. Sugimoto, J. 1966. Keys Herb. Pl. Jap. 3: 192, 403. Tindale, M.D. 1961. Contr. N.S. Wales Nat. Herb. 3: 89-90.

Summary

Since the investigations of C. Christensen (1920) and Ching (1934), the leaf-architecture has been accepted as an important generic character of the dryopteroid ferns by almost all pteridologists. The "catadromous" and "anadromous" classes of the architecture have been discriminated from one another. Two large genera, *Dryopteris* and *Arachniodes*, have currently been defined by the "catadromous" and "anadromous" architectures respectively.

The discrimination of the two classes has chiefly been based on the arrangements of basal pinnulae of median pinnae in adult leaves. In the *Dryopteris* species with the "catadromous" architecture, however, the juvenile leaves have anadromously branched venations (fig. 3). The venation of the juvenile leaves is successively changed into the architecture of the adult leaves. The catadromous arrangements are limited to the lower some pinnulae of the medial pinnae of the adult leaves. From this fact, the "catadromous" architecture found in the *Dryopteris* species is concluded to

be secondarily derived from the "anadromous" one. The leaf-architecture of the dryopteroid ferns is considered to be essentially "anadromous".

The leaf-architecture is presented by the graph showing the change of relative position of basal pinnulae in a lamina (fig. 2). In the graph, the abscissa shows the value of $\log_{10}(a/b)$ which indicates the arrangement of basal pinnulae, the ordinate shows the position of the pinna to which the respective basal pinnulae belong, and the vertical line shows the whole length of the lamina. Based on the pattern of the graph, we can find seven types in the leaf-architecture of the dryopteroid ferns. Two representative types, *Arachniodes nipponica* type (fig. 2g) and *Dryopteris varia* type (figs. 2a-d), are related to one another through the transitional intermediate types, i. e. *Arachniodes hasseltii* type (fig. 2h) and *Dryopteris sparsa* var. *ryukyuensis* type (fig. 2e). This series corresponds to the development of *Dryopteris varia* type in young plants (fig. 4). This suggests that *Dryopteris varia* type was derived from *Arachniodes nipponica* type through these intermediate types. *Arachniodes miqueliana* type (fig. 2h) and *Dryopteris chinensis* type (fig. 2f) are respectively similar to *Arachniodes nipponica* type and *Dryopteris varia* type in the pattern of the graph. *Arachniodes diffracta* type (fig. 2j) is a unique and exceptional one. The similarities and possible relationships among the seven types are summarized in fig. 6.

As it is evident from fig. 6, the leaf-architecture of the dryopteroid ferns cannot be clearly separated into "catadromous" and "anadromous" classes. Thus, this character is expected to be not useful for the generic delimitation of the dryopteroid ferns.

Based solely on the anadromous arrangements of pinnulae, some species of the dryopteroid ferns, e.g., *A. diffracta*, *A. hasseltii*, *A. maximowiczii* and *A. subreflexipinna*, have currently been referred to *Arachniodes*. However, the leaf-architecture is considered to be at least not of decisive character for the generic discrimination. In other respects, they are safely referred to *Dryopteris*. Serizawa (1971) added *D. yoroii* as a *Dryopteris* species with "anadromous" architecture. The poorly developed blade-scales and small teeth in the sinus between segments may be remarkable characters which show the close relations of these species to *Dryopteris sparsa* and its allies.