

交雑域保全の重要性に関する考察

—エヒメテンナンショウ雑種起源の可能性の検討を基として—

増田 理子¹・泉 勝也²・西村 文武³

¹正会員 博(理) 名古屋工業大学助教授 工学部社会開発工学科 (〒466-8555 名古屋市昭和区御器所町)

E-mail: masuda@acc.nitech.ac.jp

²修(工) 日本道路公団東京管理局千葉管理事務所 (〒263-0001 千葉市稲毛区長沼原町177)

³正会員 博(工) 愛媛大学講師 工学部環境建設工学科 (〒790-8577 松山市文京町3)

開発による生物の生育地の破壊はその場所に生育する生物の絶滅だけでなく、新しい種の出現にも大きな影響を及ぼす可能性が指摘されている。新しい種は交雑によって出現する可能性があり、生物多様性の増加に大きな貢献をする。しかし、これまで交雑による新種の出現が示された例はほとんどなかった。エヒメテンナンショウはその形質から、マムシグサとアオテンナンショウの雑種である可能性が示唆されていたが、同所的に生育していないこと、花の開花時期が異なることから交雑の可能性はないと考えられてきた。今回の調査により、開花期が一部重なることから、交雑による種形成の可能性が示された。これまで考慮されなかった雑種形成による種分化の一例として交雑域の重要性が検討された。

Key Words: *Arisaema ehimense*, *A.serratum*, *A.tosaense*, *putative-hybrid*, *biodiversity*, *conservation*, *flowering phenology*

1. はじめに

生物多様性の維持をすることは今日の環境問題の中でも重要な課題の一つである^{1),2)}。地球上の生命の歴史の中でこれほど短期間に急速な生物多様性の消失を招いたことはない。生物多様性にとっての最大の脅威は生育地の破壊、分断化、汚染、乱獲、移入種の侵入、病気の蔓延である。特に、生育地の破壊は最大の脅威として取り扱われている。開発などによって、様々な生物の生育域が縮小される場合には、開発される地域に生育する生物が保全の対象とされてきている。しかし、種の多様性の維持のためには種分化に着目した環境評価も行う必要がある。地球上の生物多様性は種分化の結果生じたものである。種分化の様式のうち、異所的分化についての証拠はこれまで数多く示されてきている^{3),4)}。しかし、雑種形成による種分化については具体的な例が見つ

かっておらず、よく議論の対象になっている⁵⁾。雑種による種分化は新しい対立遺伝子や、遺伝子の組み合わせを生み出し、急激な変化が起こるのを可能にする。開発による生育地の破壊はこれらの雑種形成による種分化の場を消失してしまう可能性が考えられるが、これまで、種分化の場としての影響評価はほとんど考慮されてこなかった。これは雑種形成による種分化の仕組みが示されてこなかったためと考えられる。

日本ではテンナンショウ属植物の種多様性が非常に高く、約25種類が記載されている^{6)~14)}。これらの種のほとんどが $2n=28$ の2倍体であり¹⁵⁾雑種形成が容易である。この雑種は染色体数が等しいため減数分裂の際、不均一分離が起きないので雑種の稔性も高いと予測される。このため交雑種分化の障壁となっている雑種稔性の問題を容易に解決できると考えられる。

自然環境下では数種類のテンナンショウ属植物が共存している地域が多く存在しており、これらの場所の中では中間的形質を示す雑種が存在している。しかし、これらの個体は一般的に新しい種を形成することはなく、短期間の内に消滅していくことが知られている。

最近、エヒメテンナンショウはマムシグサとアオテンナンショウの中間的形質を示す雑種起源である可能性が記載された¹⁶⁾。中間的形質を持ち合わせているにもかかわらず、マムシグサの開花期は3月から5月上旬、アオテンナンショウの開花期は5月中旬から6月であり、開花時期が一致しないこと、また、両種が同所的に分布しないことからこの雑種起源種分化説は妥当ではないと考えられてきた¹⁷⁾。雑種起源である種の具体的証拠はこれまでほとんど報告されておらず、生物多様性の進化の仕組みを知る上で、エヒメテンナンショウの種分化を知ることは非常に重要であると考えられる。

そこで本研究では雑種形成による種分化の可能性を探り、交雑域保全の重要性を明らかにするために、マムシグサとアオテンナンショウが同所的に生育する地域で、開花フェノロジーを調査することによって、生殖的隔離の有無についての検討を行った。

2. 調査方法

(1) 調査材料

マムシグサ (*Arisaema serratum* (Nakai) Nakai subspec. *yamatense*) はサトイモ科テンナンショウ属に分類される多年生草本で球茎がある。高さは25cmから85cm、花期は3月から5月であり、山地の低所、丘陵地の林内に生育する。仏炎苞は葉よりもやや早く開き通常はよりも高い位置につき、緑色または紫色、筒部は長さ4cm~10cmで口辺は狭く開出する。舷部は長さ5.5cm~15cmである。染色体数は $2n=28$ である。全国的に広い分布域を持つが形態的変異が大きくそれぞれの地方型に様々な名前が付けられている。

アオテンナンショウ (*Arisaema tosaense*) はサトイモ科テンナンショウ属に分類され、球茎があり薄い緑色で、高さが20cmから50cmの多年生草本である。花期は5月中旬から6月中旬で、山地の高所の林内に生育する。仏炎苞は通常葉と同じ高さか低い位置に着き、緑色でやや半透明、筒部は長さ5cm~8cmで口辺は開出する。舷部は先端が長くくびれてたれさがり全長15~40cm、染色体数は $2n=28$ である。分布域は中四国で、岡山・四国・

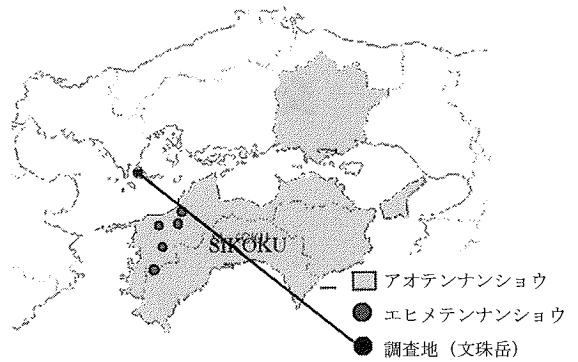


図-1 アオテンナンショウ、エヒメテンナンショウの分布域および調査地

淡路島・巖島・周防大島・豊後大島に主に分布している。

エヒメテンナンショウ (*Arisaema ehimense*) は1989年に記載された新しい種である¹⁶⁾。仏炎苞舷部の先端が著しく尾状となり長く斜めに垂れ下がる点でアオテンナンショウに似ているが半透明になることはなく、異なっている。また、花序付属体の長さや幅、偽茎と葉柄の長さの相関はマムシグサに近い。花梗と葉柄の長さの比は雄株に関してはマムシグサとアオテンナンショウの中間型である。してはマムシグサとアオテンナンショウの中間型である。染色体数は $2n=28$ で分布域が四国の限られた地域である (図-1)。

(2) 調査地域

マムシグサは全国的に分布しているが、アオテンナンショウは四国および岡山県、そのほか瀬戸内海の島々に分布が限られている。エヒメテンナンショウは愛媛県および高知県北部に分布している。本研究ではアオテンナンショウとマムシグサが雑種を形成する可能性についての検討を行うため、両種が同所的に分布する地域を調査地とした。アオテンナンショウはマムシグサよりもやや標高の高い位置に生育するため、両種が同所的に共存する地域は山口県大島郡大島町文珠岳中腹 (北緯 $33^{\circ}56'$ 東経 $132^{\circ}13'$) のみである (図-1)。この地域に生育するすべてのマムシグサ、アオテンナンショウの開花個体について調査を行った。

(3) 調査方法

調査期間は1999年4月14日から1999年6月18日および、2000年4月18日から2000年6月20日の2年間にわたっておこなった。1999年には、マムシグサの雄性

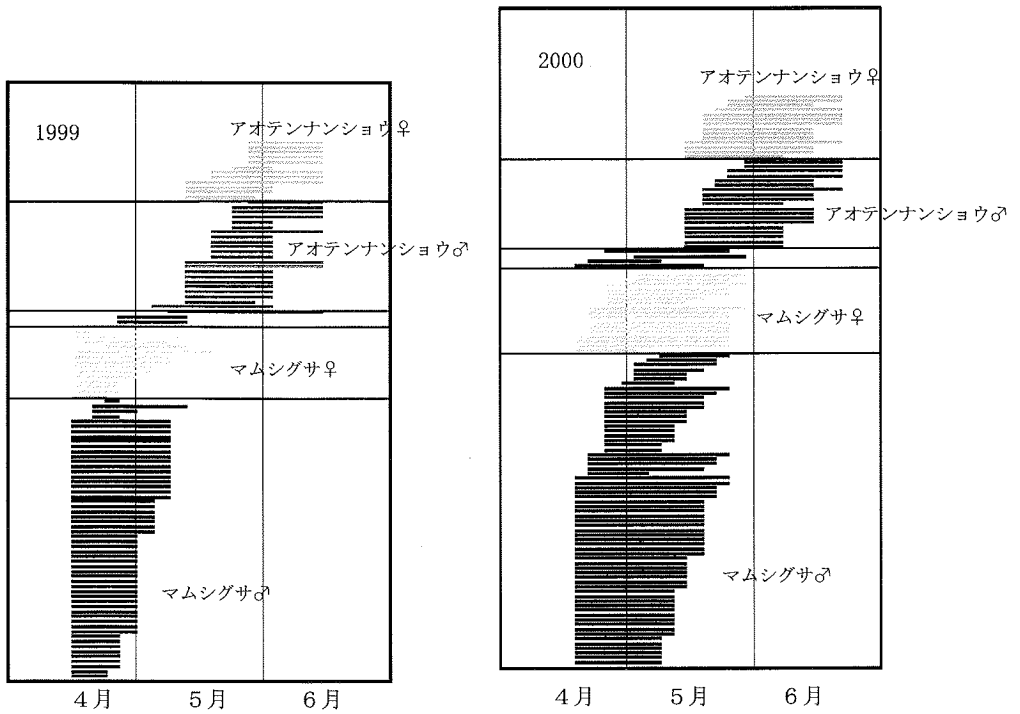


図-2 1999年（左図）および2000年（右図）の調査値におけるマムシグサおよびアオテンナンショウの個体ごとの開花パターン。それぞれの直線が個体の開花期間をあらわしている。それぞれの線は ——マムシグサ雄性個体、.....マムシグサ雌性個体、- - - - 中間形雄性個体、- · - · - 中間形雌性個体、~~~~~アオテンナンショウ雄性個体、·····アオテンナンショウ雌性個体を示している。

株56個体，雌性株15個体，アオテンナンショウの雄性株22個体，雌性株12個体についてマーキングを行った。中間的形質を示す個体は3個体観察された。2000年には，マムシグサの雄性株66個体，雌性株18個体，アオテンナンショウの雄性株19個体，雌性株14個体についてマーキングを行った。中間的形質を示す個体は4個体認められた。

マムシグサが開花してから，アオテンナンショウの花が枯れるまで3から5日ごとに各個体の性別を識別し，開花の有無について継続調査を行った。また開花個体についてはバルブ直径を測定し，種によるサイズ分布に違いがみられるかどうかについても検定した。さらに，調査したすべての雌個体について，

1999年11月3日，2000年11月9日に果実を採集し，開花数，種子結実数の測定を行った。

3. 結果

調査の結果，1999年および2000年のマムシグサ，アオテンナンショウの開花の季節的变化は図-2のように示された。

1999年のマムシグサの雄性株，雌性株の開花期は4月中旬から5月中旬，アオテンナンショウの雄性株雌性株の開花期は5月中旬から6月中旬であった。このうち，マムシグサの雄性株1個体はアオテンナン

ショウの雌性株と1個体と開花期が重なり、交配可能であることが示された。また、マムシグサの雌性個体のうち3個体はアオテンナンショウの雄性個体10個体と交配可能であることが示され、これ以外のマムシグサ雌性個体2個体がアオテンナンショウの一部の雄性個体と交配可能であることが示された。

2000年の調査においてはさらに多くの個体の開花期が重なることが示された。2000年のマムシグサの開花期は4月中旬から5月下旬にまたがり、1999年よりも遅い開花を示した。これに比べて、アオテンナンショウは開花期が5月中旬から6月中旬であり、前年とあまり変わらない開花期を示した。このため、2000年においては1999年よりも多数の個体の開花期が一致した。特に2000年5月18日の調査時にはマムシグサの雄性株13個体、雌性株16個体はアオテンナンショウの雄性株13個体、雌性株10個体と同時期に開花していた。

また、開花時期を制御していると考えられる積算温度 (base 10°C) については図-3に示した。1999年の積算温度は2000年の積算温度と大きな違いがみられた。1999年は3月上旬から0°C・dayを越えてい

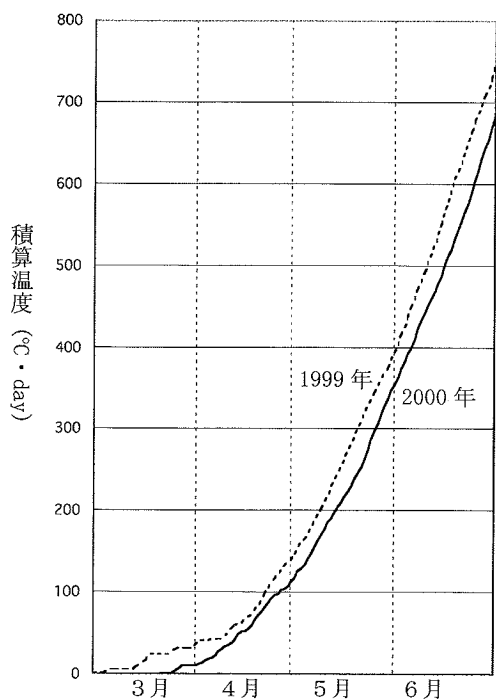


図-3 1999年および2000年の積算気温。(気象台観測地点・安庄下の日平均気温を10°Cを基本温度として1月からの積算温度を表示)。

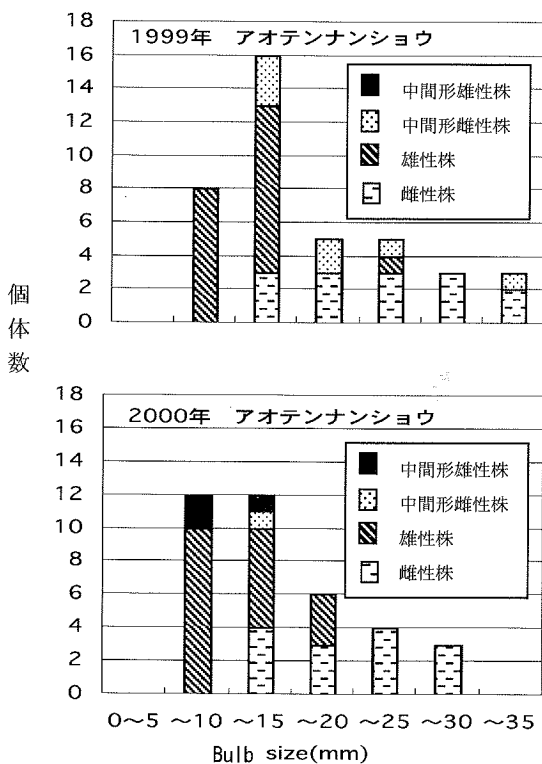
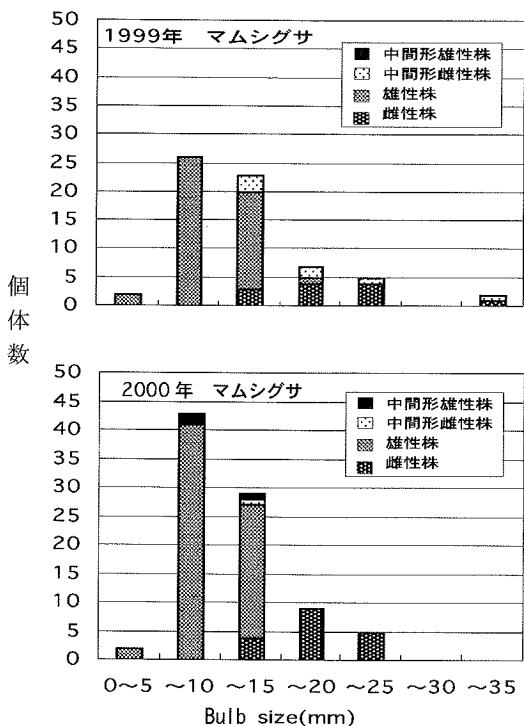


図-4 鱗茎サイズの頻度分布

表-1 マムシグサ, アオテンナンショウの結実率(花序ごとの結実率をあらわす), 個体あたりの果実数, 個体あたりの種子数, 未結実種子数. ()内の数字は個体数を示している.

	結実率	個体あたり果実数	個体あたり種子数	未結実果実数
1999年				
マムシグサ	0.600 (15)	103.5±61.6	171±113.3	16.8±9.9
アオテンナンショウ	0.083 (12)	253	613	44
中間型	0.666 (3)	34.3	59.5	12.2
2000年				
マムシグサ	0.333 (18)	143.3±53.67	60.8±47.2	60.7±53.3
アオテンナンショウ	0.143 (14)	195.5±62.5	297±33	47±34
中間型	1 (1)	121	97	54

たが, 2000年には3月下旬から0°C・dayを越えていた. これは2000年のマムシグサの開花時期を遅らせることになった要因と考えられる.

また, 今回の調査地ではマムシグサとアオテンナンショウの中間形タイプも確認された. 1999年には3個体の雌性株, 2000年には3個体の雄性株, 1個体の雌性株が開花していた. これらの個体は舷部が長いにも関わらず仏炎苞が赤褐色である個体, または, 舷部が短いにもかかわらず仏炎苞が青色を示した個体である. これら中間的性質を示した個体の開花期はマムシグサの雌性株と開花時期が類似していたが, アオテンナンショウの開花期に一致するものも認められた.

開花調査を行ったすべての個体の鱗茎サイズの頻度分布は図-4に示している. マムシグサ, アオテンナンショウのどちらも雌性株の方がサイズが大きいたことが示された(t-test $p < 0.005$). また, 雄性株から雌性株への性転換が認められるサイズクラスは両種とも11mmから20mmと一致しており, 両種間に有意な差は認められなかった. 今回の中間的性質を示した個体も同様に両種との間に有意な違いが認められなかった.

1999年および2000年の両種の結実率, 個体あたりの果実数, 種子数, 未結実果実数を表-1示した. 検定の結果, 開花数においては両種間に有意な差が認められなかったが, 種子数においてはマムシグサの方がアオテンナンショウよりも有意に結実率が高いことが示された($p < 0.05$).

4. 考察

エヒメテンナンショウはマムシグサとアオテンナンショウの中間的性質を示すことからその種分化は雑種形成由来である可能性が示された¹⁶⁾. ところが,

マムシグサとアオテンナンショウは開花時期が一致しないため, 生殖的隔離があると考えられてきた. 邑田・大野の報告はエヒメテンナンショウの中間的形質を報告しているが¹⁰⁾, 交雑が不可能であるという点から疑問視されてきていた.

一般的にテンナンショウ属はスギ植林, 二次林などの暗くしめった林床部に生育する. 花粉の送受粉にはコバエ, アブなどの花粉を食物とする小さな昆虫によって行われている. このため, 種特異的なポリネータはおらず, 異種間の交配が可能になっている. しかし, これらの昆虫は長距離の移動を行わないため, 交雑には同所的または近隣に生育し, 同時に開花していることが必要である.

今回の調査では1999年には確かに, 両種の開花期のピークはずれており, 交雑する可能性を持つ個体はごくわずかであった. アオテンナンショウはマムシグサの分布域よりもわずかではあるが, 標高の高い地域に分布するため, 両種の開花期がずれると考えられていたが, 同所的に分布する場合でも, 開花期の違いが認められた.

しかし, 2000年の調査においては多くの個体が雑種形成をする可能性を持つことが示された. 開花期は多くの個体でオーバーラップしたため, 雑種形成が可能であった. この原因は開花を誘導すると考えられる気温の積算温度であるが, 1999年のように比較的高い年には開花時期が一致しないが, 2000年のように積算温度が比較的緩やかに上昇する年においてはマムシグサの開花時期が遅くなり, それに伴ってアオテンナンショウの開花時期に重なると考えられる.

また, 今回の地域において, 中間的性質を持つ個体の種子形成が観察された. マムシグサの方がアオテンナンショウよりも高い結実率を示すことから, これらの中間的性質を示す個体はマムシグサの雌性個体が, アオテンナンショウの雄性個体との交配に

よってできた可能性が高い。これは開花期がオーバーラップする頻度が高い組み合わせでもあることと一致する。また、雑種形成をする可能性のある個体も観察されたため、今後どのように雑種が形成されるかについての継続調査が必要と考えられる。

今回の調査において、これまであまり明らかにならなかった雑種形成による種多様性の維持および増加の証拠が示された。生物多様性の維持には、絶滅危惧種の保護と同時に交雑域の保全が重要である。交雑域と考えられている地域は^{18), 19), 20)}いくつかあるが、そのいくつかでは、現在、開発による破壊が起こっている^{20), 21)}。しかし、これまでに新種の出現が交雑によって出現した例がほとんど知られておらず、アセスメント等で考慮するような論理的背景がなく、説得力に乏しかった。本論文では新種の出現の可能性をエヒメテンナンショウを例に示したものであり、このような地域の保全の重要性を明らかにした。地球上の生物多様性の維持のためには絶滅してしまう生物種だけではなく、新たに形成される種についても考慮する必要がある。種多様性の増加のためには今回の調査地のような近縁である種が交配できるような交雑域を残しておくことが必要である。今後行われる様々な開発については種の保全のみを考慮するだけでなく、種の複合性も考慮していくことが重要であることが示された。

5. まとめ

雑種形成による種分化に関する証拠はこれまでほとんど報告がなかったが、今回、エヒメテンナンショウはマムシグサとアオテンナンショウの雑種由来である可能性を示した。これによって、生物多様性の維持をするためには絶滅危惧種の保全だけでは不十分である可能性が示された。今後の地域開発のためのアセスメントにおいては種の複合性を考慮することが重要である。生物多様性の減少に歯止めをかけるだけではなく、新しい種分化をもたらす可能性のある種の交雑域を残すことが今後の開発地域の決定において重要な役割を果たすことになると考えられる。

謝辞：最後に、本研究の遂行に当たり、各方面からお世話になった方々に心からお礼を申し上げます。また、貴重な資料を提供いただいた方々に厚くお礼を申し上げます。

参考文献

- 1) Primack, R.B.: *Essentials of Conservation Biology*, 2nd ed., Sinauer, Sunderland, 1998.
- 2) Meffe, G.K. and Carroll, C.R.: *Principles of Conservation Biology*, 2nd ed., Sinauer, Sunderland, 1997.
- 3) Mayer, E.: *Systematics and the origin of species*, Columbia University press, New York, 1942.
- 4) Mayer, E.: *Animal species and evolution*, Belknap Press of Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts, 1963.
- 5) Futuyma, D.J.: *Evolutionary Biology*, 2nd ed., Sinauer, Massachusetts, 1986.
- 6) Ohashi, H. and Murata, J.: Taxonomy of the Japanese *Arisaema* (Araceae), *J. Faculty of Scie., Univ. of Tokyo* III, Vol. 12, pp. 281-336, 1980.
- 7) Serizawa, S.: Studies on the genus *Arisaema* in Japan (1). Group of *Arisaema undulatifolium*, *J. of Jap. Bot.*, Vol. 55, pp. 148-156, 1980.
- 8) Serizawa, S.: Studies on the genus *Arisaema* in Japan (2). Group of *Arisaema yamatense*, *J. of Jap. Bot.*, Vol. 55, pp. 353-357, 1980.
- 9) Serizawa, S.: Studies on the genus *Arisaema* in Japan (3). Group of *Arisaema nikoense*, *J. of Jap. Bot.*, Vol. 56, pp. 90-96, 1981.
- 10) Serizawa, S.: Studies on the genus *Arisaema* in Japan (4). *Arisaema amurense* group and *A. longipedunculatum* group, *Acta Phytotax. Geobot.*, Vol. 32, pp. 22-30, 1981.
- 11) Serizawa, S.: Studies on the genus *Arisaema* in Japan (6). Group of *Arisaema maximowiczii*, *J. of Jap. Bot.*, Vol. 57, pp. 85-90, 1982.
- 12) Serizawa, S.: Supplementary notes on the classification of *Arisaema nikoense*, *J. of Jap. Bot.*, Vol. 61, pp. 22-29, 1986.
- 13) Murata, J.: A revision the *Arisaema amurense* group (Araceae), *J. Faculty of Scie., Univ. of Tokyo*, III, Vol. 14, pp. 49-68, 1986.
- 14) Murata, J.: Comments on the taxonomic characters and taxonomy of Japanese *Arisaema* (Araceae). (2) length of the peduncle and the number of ovules per ovary, with special reference to *A. kishidae* Makino and *A. undulatifolium* Nakai, *Acta Phytotax. Geobot.*, Vol. 37, pp. 27-41, 1986.
- 15) Murata, J. and Iijima, M.: New or noteworthy chromosome records in *Arisaema* (Araceae), *J. of Jap. Bot.*, Vol. 58, pp. 270-280, 1983.
- 16) Murata, J. and Ohno, J.: *Arisaema ehimense* J. Murata et Ohno (Araceae), a new species from Shikoku, Japan, of putative-hybrid origin, *J. of Jap. Bot.*, Vol. 64, pp. 341-351, 1989.
- 17) Grant, V.: *Plant Speciation*, 2nd ed, Columbia University Press, New York, 1981.

- 18) Grant, P.R. and Grant, B.R.: Darwin's finches: Genetically effective population sizes, *Ecology*, Vol. 73, pp. 766-784, 1992.
- 19) Goldschmidt, T.: *Darwins hofvijver*, Uitgeverij Prometheus, Amsterdam, 1994.
- 20) Nakamura, T. and Ueda, K.: Phytogeography of Tokai Hilly Land Element II. Taxonomic study of *Drosera tokaiensis* (Koniya & Shibata) T. Nakamura & Ueda (Droseraceae), *Acta Phytotax. Geobot.*, Vol. 42, pp. 125-137, 1991.
- 21) 日本植物分類学会編集：レッドデータブック 日本の絶滅危惧植物，農村文化社 p. 23, 1993.
- (2003. 5. 22 受付)

IMPORTANCE OF CONSERVATION CLOSED SPECIES GROW IN SAME
AREAS
-BASED OF THE PUTATIVE-HYBRID ORIGIN, *ARISAEMA EHIMENSE*-

Michiko MASUDA, Katsuya IZUMI and Fumitake NISHIMURA

Arisaema ehimense is morphologically intermediate between *A. serratum* and *A. tosaense*. The species is very similar to that of their artificial hybrid, which suggests a hybrid origin between two species. However both species rarely grow in same areas. And furthermore flowering period of *A. serratum* is earlier than that of *A. tosaense*. Therefore it has been considered that there is no opportunity of hybridization between the species. In this study we observed the flowering period of the two species at Ohshima in Yamaguchi Pref. where both species grew at same area. There we found that a part of the *A. serratum* could hybridize a part of *A. tosaense*. This fact shows that hybridization ought to have occurred between two species. This is an example of hybridization which could generate new species. It also suggests that we need to consider the importance of the habitats where more than two kin species are alive for a new species birth area, and must preserve them.