

乗鞍岳で確認されたコバイケイソウとバイケイソウの雑種

児玉宜子・菅原敬（信州大・理・生物）

Nobuko Kodama and Takashi Sugawara: Investigation on a hybrid between *Veratrum stamineum* and *V. album* var. *oxysepalum* occurring in Mt. Norikura

Key words: コシジバイケイソウ, コバイケイソウ, 雑種, シュロソウ属, 乗鞍岳, バイケイソウ

乗鞍岳の亜高山帯から高山帯にかけての溪流沿いの湿地や高茎草原にはユリ科のコバイケイソウ (*Veratrum stamineum* Maxim.) が、そして囲の湿潤な林床にはバイケイソウ (*Veratrum album* L. var. *oxysepalum* Hulten) が生育する (清水, 1990; 菅原, 1996)。この2種は生育地が微妙に異なるだけでなく、開花期にも違いがみられ、ふつうバイケイソウが半月から1ヶ月ほど遅れて開花する。また送粉様式にも違いがみられることが報告されている (広谷, 1996; 菅原, 1996)。これらの違いは、コバイケイソウとバイケイソウが種としての個別性を保つうえでも有効に働いているものと考えられた (菅原, 1996)。ところが、両種が接触している地域では、コバイケイソウ

ともバイケイソウともつかない植物の生育が稀に確認される。一般に、コバイケイソウでは花被片が白く、バイケイソウでは花被片が黄緑色である。しかし、バイケイソウのなかには、白色の花被片をもつ個体も出現することが報告されている (佐竹, 1982)。乗鞍岳で確認される奇妙な植物も白黄色を帯びた花被片をもっている。したがって、これらの植物も一見すると単にバイケイソウの一型のようにも見えるが、花全体の特徴からはむしろ両種間の雑種と推定される。近接した地域に生育する近縁種の間では、しばしば自然雑種が形成されることが報告されている (Briggs, 1973; 鈴木, 1990; Carr, 1995)。そこで本研究ではこの植物がコバイケイソウとバイケイ

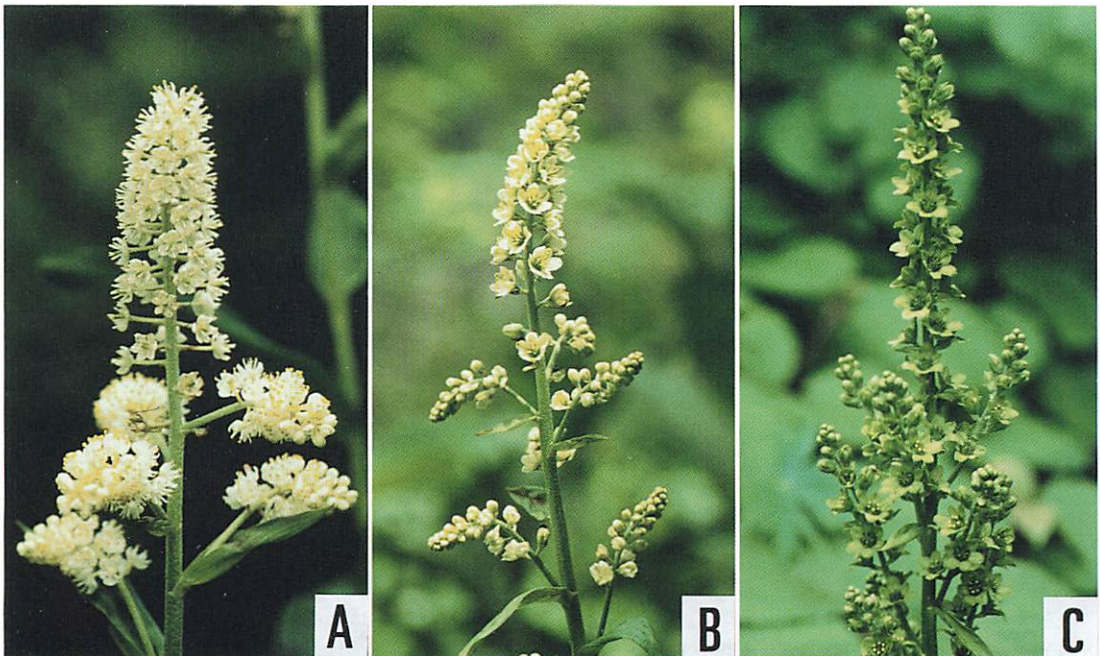


Fig. 1. コバイケイソウ (A), バイケイソウ (C) および雑種と推定される個体 (B) の花。

ソウとの間に形成された自然雑種なのかどうかを、形態学、細胞学、分子生物学的観点から解析し、もし自然雑種であるとすれば、それがどのように形成されたかを探ることを目的として調査を進めてきた。これまでの調査より、この特異な植物はコバイケイソウとバイケイソウとの間の自然雑種であることがはっきりしてきたのでまとめて報告する。

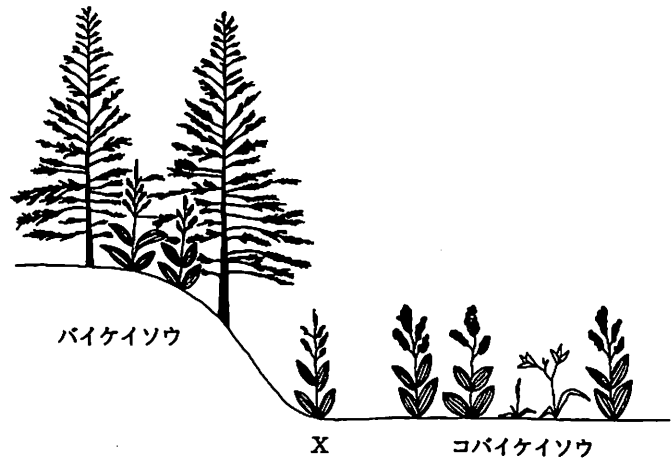


Fig. 2. コバイケイソウ、バイケイソウおよび雑種と推定される個体 (X) の乗鞍岳生育地 (標高2050m) での状況 (模式的に示す)。

材料と方法

バイケイソウ (*Veratrum album* L. var. *oxysepalum* Hulten) とコバイケイソウ (*V. stamineum* Maxim.) の間の雑種と推定される個体 (Fig. 1) は、乗鞍岳東斜面標高2050~2100m, 湿地と樹林との境界付近で確認される。周囲にはシラビソやオオシラビソを中心とする針葉樹の林が広がり、林内にはバイケイソウが点在する。一方日当たりのよい湿地にはコバイケイソウが群生する。解析は標高2050m付近の集団を用いて行った。雑種と推定される個体を取り巻く周囲の外観はFig. 2に示す通りである。なお、周辺地域においてシュロソウ属 (*Veratrum*) 他種の生育は確認できない。

花の外部形態を比較するために、野外より採集した試料をFAAで固定した。その後実体顕微鏡下で花の9形質 (内花被片の長さ、外花被片の長さ、雄しべの長さ、花糸の長さ、花柄の長さ) について長さを測定し、比較検討した (Fig. 3参照)。さらに花粉稔性も検討した。この場合、花粉をコットンブルー染色液で一晩染色し、その後顕微鏡で観察して核や細胞質のないもの、歪な形をしたもの、染色されないものは稔性がないと判断した。これは花粉稔性のチェックにしばしば用いられる方法である。

染色体数や核型の違いをマーカーにして雑種性を検定することも可能である (館岡, 1983)。そこで、これら植物の染色体数と核型

の解析を試みた。染色体の観察には根端分裂組織を用い、酢酸固定-1N塩酸解離-酢酸オルセイン染色法でおこなった (詳細はSugawara and Ogisu, 1986を参照)。

さらに、RAPD (Random Amplified Polymorphic DNA)法によってDNA構造を比較

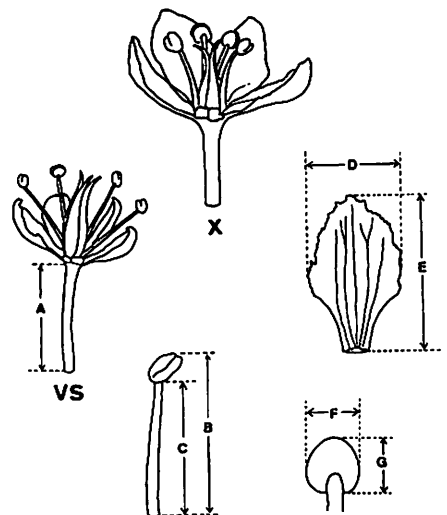


Fig. 3. 調査した花の7形質及びコバイケイソウ (VS) と雑種と推定される個体の花 (X). A: 花柄の長さ. B: 雄しべの長さ. C: 花糸の長さ. D: 花被片の幅. E: 花被片の長さ. F: 葯の幅. G: 葯の長さ.

Table 1. コバイケイソウ, バイケイソウおよび雑種と推定される個体 (X) の外部形態の比較 (Nは測定個体数を表す)

	N	Inner perianth length (mm)		Inner perianth width (mm)		Outer perianth length (mm)	
		Mean (SD)	Range	Mean (SD)	Range	Mean (SD)	Range
コバイケイソウ	5	5.07 (0.59)	3.7- 6.2	2.80 (0.44)	2.0-3.9	4.77 (0.59)	3.8- 5.8
X	6	8.98 (0.65)	7.8-10.8	5.29 (0.68)	4.3-7.1	8.21 (0.64)	7.4- 9.5
バイケイソウ	8	11.54 (1.00)	10.3-13.6	5.56 (0.69)	4.8-7.1	9.58 (0.71)	8.3-11.0

	N	Outer perianth width (mm)		Pedicel length (mm)		Stamen length (mm)	
		Mean (SD)	Range	Mean (SD)	Range	Mean (SD)	Range
コバイケイソウ	5	2.77 (0.44)	2.1-3.6	4.04 (0.63)	2.7-5.1	6.13 (0.40)	5.1-6.7
X	6	5.16 (0.71)	4.0-6.8	5.96 (1.44)	4.1-8.7	6.92 (0.40)	6.2-7.5
バイケイソウ	8	5.95 (0.96)	4.5-7.5	3.41 (1.03)	2.4-5.4	7.03 (0.53)	6.0-7.7

	N	Filament length		Anther length		Anther width	
		Mean (SD)	Range	Mean (SD)	Range	Mean (SD)	Range
コバイケイソウ	5	4.90 (0.40)	4.0-5.7	0.98 (0.08)	0.8-1.1	1.11 (0.10)	1.0-1.5
X	6	5.75 (0.39)	5.0-6.2	1.25 (0.09)	1.1-1.4	1.24 (0.09)	1.1-1.4
バイケイソウ	8	6.05 (0.52)	5.0-7.0	1.44 (0.17)	1.1-1.8	1.13 (0.14)	0.9-1.4

し、雑種性を検定することも試みた。その方法の概要は以下の通りである。調査地から新鮮な葉を持ち帰り-80℃のディープフリーザーで保存したものを材料として用いた。SDS抽出法によりサンプルから全DNAを抽出し (Ballard, 私信), 抽出したDNAのランダムプライマー間に挟まれた領域をPCRによって増幅した。RAPD primer にはオベロン社のOPB-07 (GGTGACGCAG) を用いた (島本&佐々木, 1982)。得られたPCR増幅産物を2.0%アガロースゲルで約1時間、50Wで電気泳動し、長さに応じて分離した後、ゲルをエチジウムブロマイドを含む染色液で染色し、紫外線照射下でDNAバンド(PCR増幅産物)を確認した。

結果

1) 花の外部形態の比較

コバイケイソウ, バイケイソウ, そして雑種と推定される個体について測定した花の9形質をTable 1にまとめて示す。バイケイソウの花被片 (内・外花被片とも) はコバイケイソウに比べて著しく長い。また、雑種と推定される個体の花被片の長さは、両種のほぼ中間値を示している。さらに葯の長さ/葯の幅の

比と雄しべの長さ/内花被片長の比の2形質に着目して散布図を描いてみると、バイケイソウは図の右上に、コバイケイソウは左下にまとまる。そして問題の植物、すなわち雑種と推定される個体はそれらの間に位置していることがわかる (Fig. 4)。雄しべと花被片の相対長に着目すると、コバイケイソウでは雄しべが花被片より突出するが、バイケイソウでは雄しべが花被片より短い。雑種と推定される個体では花被片と雄しべはほぼ同じ長さである。

これらの形質以外にも、例えば葯の裂開方向や花柱の向きにも注目すべき差異が認められる。コバイケイソウの花糸は斜め上方に向かってまっすぐ伸び、先端の葯は上方に向かって裂開する (Fig. 3)。一方、バイケイソウの花糸は外側に曲がり、葯は横向きあるいは斜め下向きに裂開する (菅原, 1996)。雑種と推定される個体の花糸はバイケイソウ同様外側に曲がるが、葯は上方あるいは斜め上方に向かって裂開する。花柱の向きについては、コバイケイソウでは花柱が上方を向き、葯と同じ高さに位置する。一方、バイケイソウでは花柱が雄しべより低く位置し、屈曲した先端は

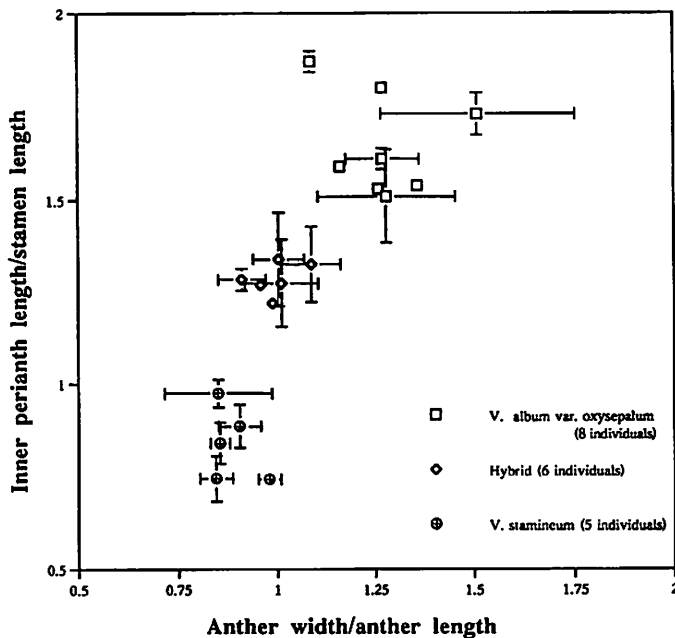


Fig. 4 コバイケイソウ、バイケイソウおよび雑種と推定される個体の2形質に関する散布図（各個体の平均値を中心にして両端に標準偏差を示す）。

花糸の間から外に顔を出すようになる（菅原，1996）。雑種と推定される個体では花柱の高さが葯よりやや低めで、その先端部は外側に屈曲するものの、バイケイソウのように花糸の間から外側へとびだすことはあまりない。これらの形質に関しても両種の間を示している。

2) 花粉稔性の比較

花粉の染色性（稔性）はコバイケイソウでは $83.4 \pm 15.5\%$ （平均値 $\pm$ S.D., サンプル数 $N=5$ ）、バイケイソウでは $93.5 \pm 6.8\%$ （ $N=6$ ）といずれも高いが、雑種と推定される個体では $55.6 \pm 8.4\%$ （ $N=6$ ）であった。両種に比べて30%程低くなっているが、決して低い稔性とは言えない値であった。

3) 染色体数、核型の比較

コバイケイソウ、バイケイソウ、雑種と推定される個体の体細胞染色体数はすべて $2n=32$ であった（Fig. 5）。従来の報告（北村ほか，1973）では、コバイケイソウに2本のB染色体

があることも述べられていたが、今回の観察ではそのような染色体は認められなかった。中期染色体は中部動原体型が多く、その核型は互いによく類似するため、違いは見つけられなかった。

4) RAPD法による比較

コバイケイソウ、バイケイソウにそれぞれ高い頻度で出現するバンドをマーカーにすると、雑種と推定される個体には両種を特徴づけるバンドが両方みられた（Fig. 6; arrow1, 2, 3）。コバイケイソウのマーカーは18個体中12個体で、バイケイソウのマーカーは15個体中10個体でみられた。

考察

今回の解析より、雑種と推定される植物における花の7形質は、両親と考えられるコバイケイソウとバイケイソウの中間の値をとっていることが明らかになった。また雌しべの形や柱頭の向き、そして葯の裂開方向にも両

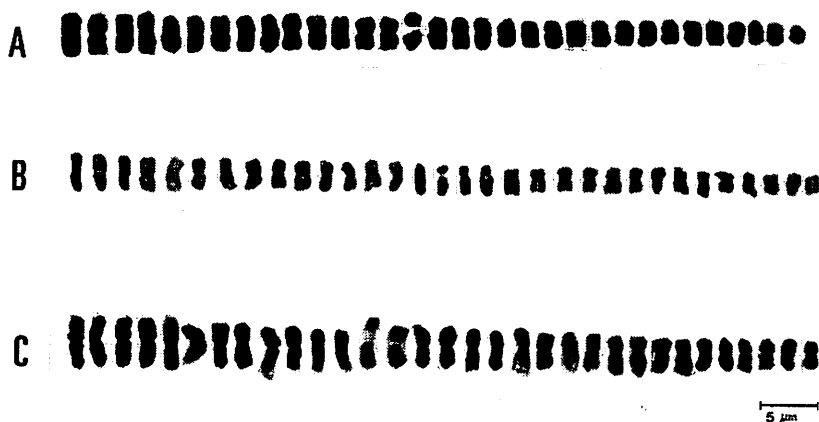


Fig. 5 コバイケイソウ (A), バイケイソウ (B) および雑種と推定される個体 (C) の核型比較. 染色体数はいずれも $2n=32$.

種の中間的特性が認められた (Fig. 2). さらに RAPD 法による解析から, 問題の植物はコバイケイソウとバイケイソウを特徴づけるバンドを合わせもつことが示された. したがって, この問題の植物は, コバイケイソウとバイケイソウの間に形成された F1 雑種である可能性が高い.

この植物体がコバイケイソウとバイケイソウとの間の雑種であるとする, 2 種間の開花期の違いや花器構造の違いは隔離機構としてどう評価できるだろうか. これまでの報告や観察によると, コバイケイソウとバイケイソウの間には開花期のずれや生殖器官の構造

の違いがみられることが知られていた (広谷, 1996; 菅原 1996). 乗鞍岳調査地点 (標高 2050m) においてコバイケイソウは7月中旬から下旬にかけて開花する. 一方バイケイソウはコバイケイソウの開花期より半月から1ヶ月程遅れる. このような開花期のずれは2種の間に生殖的隔離をもたらしているはずである. しかし, 年によって雪解けが遅れ, 開花期が重なってしまうことも十分考えられる. また虫媒花の場合, 雑種形成には花粉を媒介する送粉昆虫とのかかわりが重要になる. コバイケイソウの花では花柱が直立し葯が上方に裂開するため, 花序を移動する昆虫の腹部に花

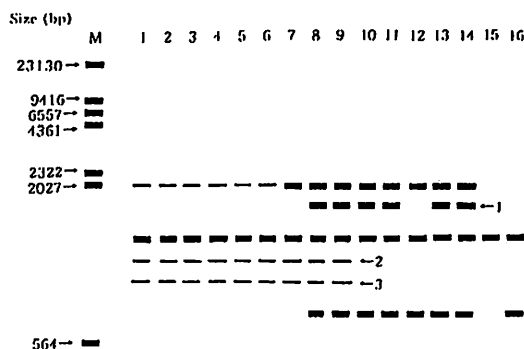


Fig. 6 RAPD 法により検出されるコバイケイソウ, バイケイソウおよび雑種と推定される個体の泳動パターン. Primer: B-07. M: Lambda marker. 1~7: バイケイソウ. 8,9: 雑種と推定される個体. 10~16: コバイケイソウ. arrow1 はコバイケイソウに高い頻度で出現するバンドを, arrow2,3 はバイケイソウに高い頻度で出現するバンドをそれぞれ示す.

粉が付着し、同じ高さにある柱頭に接触することで受粉が成立する。その主な送粉昆虫はハナアブ類、ヒラタアブ類、クロバエ類、ハナバエ類などであることが知られている（広谷, 1996）。一方バイケイソウでは、花柱や雄しべが外側に曲がり、葯も横から斜め下方へ裂開するため、訪花したハナバエ類の背部に花粉が付着し、同時に花柱先端部の柱頭へ受粉する（菅原, 1996）。このような花柱構造の違いは、異種間の受粉を強く防いでいるように思われるが、両種の訪花昆虫には重なりがみられるため、一方の花粉が他種の柱頭へ偶然運ばれることも十分考えられる。実際この2種の間で雑種が形成されていることを考慮すると、開花期のずれや花器構造の違いは隔離機構として必ずしも完全ではないであろう。

ところで、コバイケイソウとバイケイソウの中間的特性を示す植物としてコシジバイケイソウ（*Veratrum nipponicum* Nakai）が知られている（Nakai, 1939）。これは、越中剣沢小屋付近で採集された標本に基づいて記載された種である。花被片が白色で、雄しべが花被片よりいくぶん長く、また結実しないため、コバイケイソウとバイケイソウの間の雑種ではないかと推定されている（加藤, 1940；豊国, 1988）。これらの特徴は本研究で扱った個体と非常によく似ている。そのため、今回雑種であることが確認された植物もこのコシジバイケイソウに相当するようと思われるが、それについてはタイプ標本との比較を含め、今後なお検討が必要である。

謝辞

本研究を行うにあたり進化生物学講座の井上健先生には実験の指導と便宜をはかって頂きました。心からお礼申し上げます。

引用文献

- Briggs, D. and S.M. Walters (1973) 植物の変異と進化（広井敏男訳）。平凡社、東京。
Carr, G.D. (1995) A fully fertile intergeneric

hybrid derivative from *Argyroxiphium sandwicense* ssp. *macrocephalum* × *Dubautia menziesii* (Asteraceae) and its relevance to plant evolution in the Hawaiian Islands. *Amer. J. Bot.* 82: 1574-1581.

広谷智子（1996）コバイケイソウにおける性の分化と送粉様式に関する研究。信州大学理学部生物学教室卒業論文集，1995年度第4集。

加藤彌栄（1940）日本植物新産地報知（其2）植研 15: 520-522.

北村四郎，村田源，小山鉄夫（1973）原色日本植物図鑑草本編（III）単子葉類。保育社、大阪。

Nakai, T. (1939) Notulae ad Plantas Asiae Orientalis (VI). *J. Jap. Bot.* 14: 30-47.

佐竹義輔（1982）シュロソウ属。日本の野生植物 I（佐竹義輔他編）。平凡社、東京。

島本功・佐々木卓治（1995）植物のPCR実験プロトコル 遺伝子の単離・発現からゲノム解析まで。細胞工学別冊植物細胞工学シリーズ2。秀潤社、東京。

清水建美（1990）乗鞍の自然。信濃毎日新聞社、長野。

Sugawara, T. and M. Ogisu (1986) Karyotype analysis of five species of *Asarum* (Aristolochiaceae) in Sichuan, China. *J. Jap. Bot.* 61: 104-111.

菅原敬（1996）乗鞍岳に生育するコバイケイソウ及びバイケイソウの性表現、花生態に関する研究。長野県植物研究会誌 29: 1-8.

鈴木和雄（1990）日本のイカリソウ 起源と種分化。八坂書房、東京。

館岡亜緒（1983）植物の種分化と分類。養賢堂、東京。

豊国秀男（1988）日本の高山植物。山と溪谷社、東京。