

50 周年特別寄稿 マダイオウと雑種ノダイオウの混乱

藤井 伸二*・牧 雅之**

北半球の冷温帯域に広域分布するノダイオウ *Rumex longifolius* DC. は、国内では北海道、本州（島根県が西限）に分布し（Yonekura, 2006；藤井ほか、2014）、信州以北の湿原や河川敷の湿地などに比較的多産する。一方、日本固有のマダイオウ *Rumex madaio* Makino は、本州、四国、九州に分布する稀な植物である。各地のハーバリウムに収蔵されている標本類を検討していく過程で、雑種ノダイオウ（おそらくノダイオウとエゾノギシギシ *Rumex obtusifolius* L. の交雑個体と推定されるもの＝トガマダイオウ）がマダイオウに誤認されている例が散見されることに気づいた。マダイオウが希少植物であるために、その形態的特徴が十分に認識されていないこと、雑種ノダイオウの果実形態（正確には内萼片の形態）が様々に変異することなどがそうした誤認の原因と考えられる。本稿は、マダイオウ、ノダイオウ、雑種ノダイオウの形態について整理することで、地域フロラ調査の精度向上を目指すものである。

なお、トガマダイオウは、マダイオウとノダイオウの推定雑種分類群 *Rumex x togaensis* T.Kawah. として記載されたが（川原・清水、1995）、その後の検討によって両親種はノダイオウとエゾノギシギシとされた。その結果、正名にはノダイオウ×エゾノギシギシの先行名である *Rumex x hybridus* Kindb. が採用され、*Rumex x togaensis* はそのシノニムとなった（Yonekura, 2006）。なお、*Rumex x hybridus* にはこれまで和名が与えられていなかったため、トガマダイオウの名称が使用されることになった。

2 種 & 1 交雑種の形態

マダイオウ、ノダイオウ、雑種ノダイオウについて、以下にそれぞれの形態を整理しておく。

マダイオウ *Rumex madaio* Makino

春～夏葉（根出葉）：長楕円形～卵円形、先端は鈍

* 人間環境大学

〒444-3505 愛知県岡崎市本宿町上三本松 6-2

** 東北大学植物園

〒980-0862 宮城県仙台市青葉区川内 12-2

頭～円頭、表面は有毛、裏面脈状は多毛。

花序・果実序（図 1a、1b、2a）：側花序はまばらで斜開し、主花序から大きく離れ、主花序と側花序のそれぞれが穂状を呈する。果実は密に輪生し、輪生花序の節間は長く、節間の花序茎がよく見える。このため、節間花序茎部と輪生花序部の区別が明瞭で、果実序はダンギクの花序のようになる。平凡社「日本の野生植物」II PL13 によい写真が掲載されている。

内萼片：棘状の鋸歯～明瞭な鋸歯縁、瘤状突起はない。長さよりも幅の広い傾向がある。

ノダイオウ *Rumex longifolius* DC.

春～夏葉（根出葉）：長楕円形、先端は鈍頭～鋭頭、表面は無毛でやや光沢がある、裏面は無毛（ときにわずかな微突起を有する）。

花序・果実序（図 1c、1d、2b）：側花序は直立して主花序に密着し、全体として棒状～長楕円状の花序を形成する。果実は密につき、果実の輪生する節間は短い。そのため、多数の果実に覆われて、節間の花序茎は見えない。平凡社「日本の野生植物」II PL12 の右端の 1 果実序が典型的。

内萼片：全縁縁（～微鋸歯縁）、瘤状突起はない。

雑種ノダイオウ（おそらくはノダイオウ×エゾノギシギシの交雑種トガマダイオウ *Rumex x hybridus* Kindb. に相当するものと考えられる。ただし、多数の雑種個体を観察すると、ナガバギシギシとの交雑が類推されるものもある）

春～夏葉（根出葉）：長楕円形、先端は鈍頭～鋭頭、表面は無毛～ときに有毛で光沢は弱いことが多い、裏面脈状は有毛～わずかに有毛（または微突起を有する）。

花序・果実序（図 1e-g、2c-e）：側花序は斜上し、主花序からやや離れる。全体として楕円状の花序を形成する。果実はノダイオウに比べるとまばらなことが多い。果実の輪生する節間はやや長く、節間の花序茎が見える（花序の基部で顕著）。平凡社「日本の野生植物」II PL12 の右端の 1 果実序はノダイオウであるが、他の左側の果実序はす

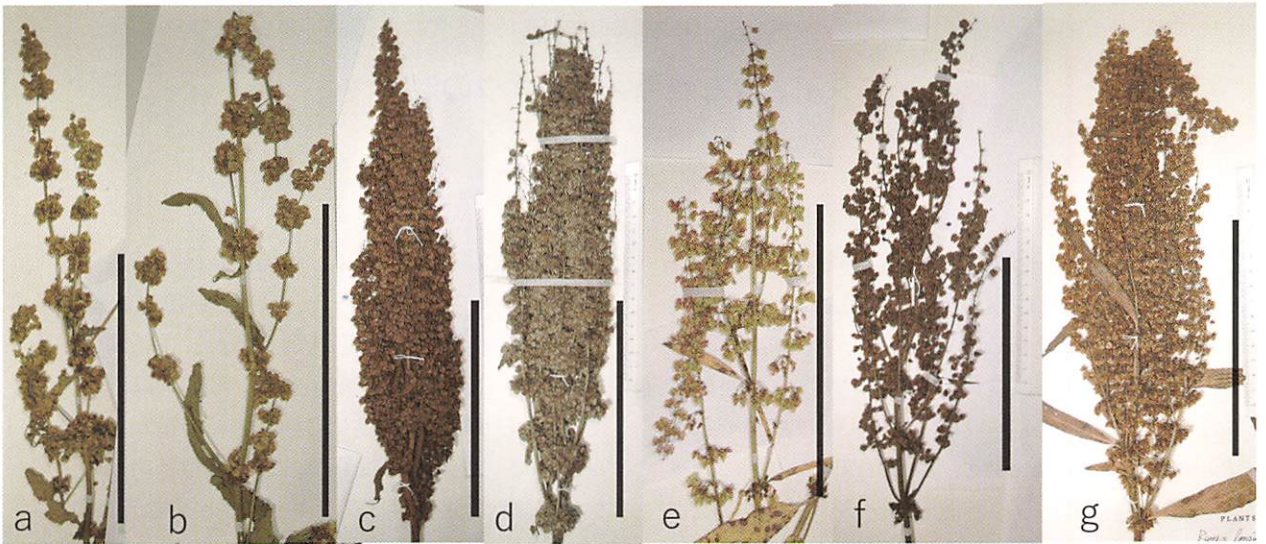


図1 マダイオウ *Rumex madaio* の果実序 (a, b)、ノダイオウ *Rumex longifolius* の果実序 (c, d)、雑種ノダイオウの果実序 (e-g)。雑種ノダイオウは様々に変異するのが特徴。スケールは 15cm。

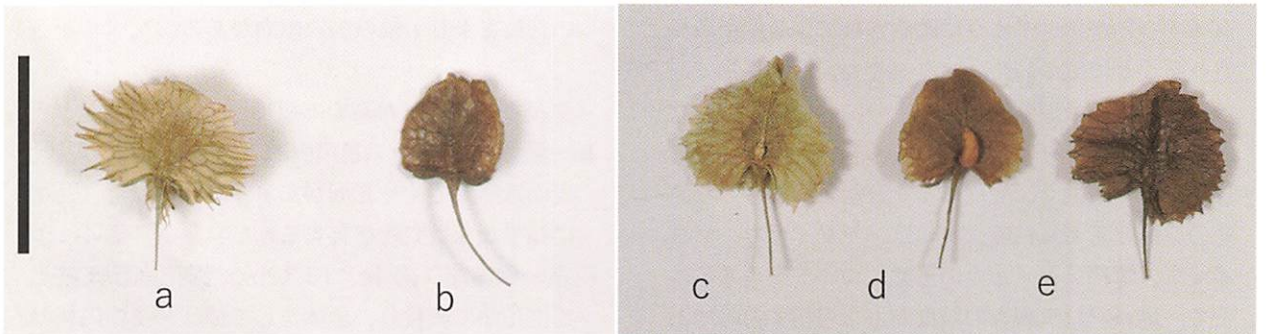


図2 内萼片の形態。マダイオウ *Rumex madaio* (a)、ノダイオウ *Rumex longifolius* (b)、雑種ノダイオウ (c-e)。マダイオウの棘は個体内で変異するが、ここでは棘のよく発達したものを示した。雑種ノダイオウの鋸歯は個体間および個体内で様々な程度に変異するのが特徴だが、マダイオウのように棘状になることはない。スケールは 1cm。



図4 伊那市西春近の雑種マダイオウ群落 (左：2016年4月9日撮影、右：2016年5月18日撮影)。

べて雑種ノダイオウである可能性が高い（未熟なので断定はできない）。

内萼片：明瞭な鋸歯縁～低鋸歯縁。瘤状突起は明瞭～不明瞭まで、同一個体内で様々に変異する。

備考：上記の形態形質は大きく変異するため、ノダイオウとの区別がしばしば困難となる。果実稔性は低いものから高いものまで様々。

ノダイオウとマダイオウの生育環境

ノダイオウは、低湿湿原、河川氾濫原、小河川沿いなどの過湿な陽光湿地環境に生育することが多い。しばしばヨシ原の辺縁（ヨシ原が攪乱された場所）などに群落を形成し、個体数も多い。一方、マダイオウは、山間の小河川や谷筋の水湿地あるいは湧水地の流れ沿いまたは過湿な半日陰の林縁に生育することが多い。一部の地域では 100 個体を越える規模の群落を見ているが、多くは開花株が 10 個体程度の小規模群落である。

形態による 3 者の区別

マダイオウは、上述のように果実序と果実内萼片の各形態において日本に生育する他のギシギシ属とは明瞭に異なっている。葉形態のみの場合には、キブネダイオウとの区別は困難だが、それ以外の種類とは簡単に見分けがつく。にもかかわらず混雑が見られるのは、本種が産地の限られる稀な植物であるため、これらの形質をきちんと理解する機会に乏しいからだと考えられる。一方で、ノダイオウに似て果実内萼片に鋸歯のある植物（雑種ノダイオウ）が各地で見いだされるようになり、それらが交雑個体であると認知されない場合には、消去法的にマダイオウに同定されることがある。雑種ノダイオウはその形態変異が大きいためにノダイオウとの区別はしばしば難しいが、マダイオウとは上記の形態形質に注意することで比較的容易に区別できる。

同定の混雑についての一例を挙げると、福島大学に所蔵されているマダイオウとされていた標本 9 点のうち、ローンによる再検討を行った 8 点はすべて雑種ノダイオウまたはノダイオウを誤認したものであった。長野県の標本については未検討だが、同様の混雑の可能性もあるかもしれない。

なお、マダイオウ（10 倍体）、ノダイオウ（8 倍体）、エゾノギシギシ（4 倍体、6 倍体）は高次倍数性の分類群であること（Himi et al. 1999; Yonekura,

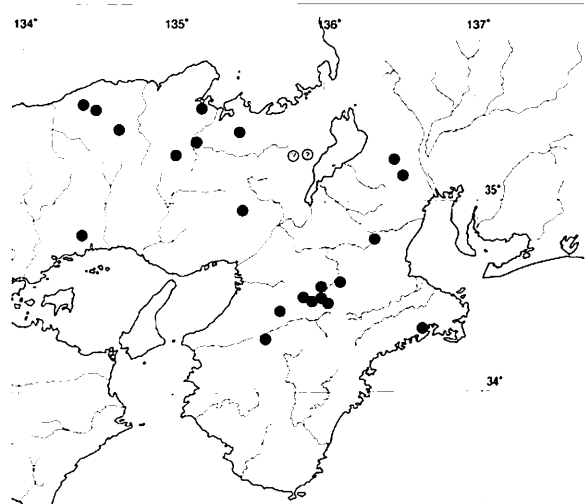


図3 近畿地方におけるマダイオウ *Rumex madaio* の標本記録。未熟のためにマダイオウかキブネダイオウかの区別が十分にできない産地を？で示す。

2006)、様々な分類群の組み合わせでの交雑が知られていること（Himi et al. 2000; Yonekura, 2006）、さらには戻し交雑が頻繁に起きていることおよび 3 種間以上の交雑が起きていること（牧らによる未発表データ）などから、形態による雑種分類群か否かの判断はあまり意味のあることではない。形態による雑種分類群の同定はおおよその目安と理解すべきだ。

マダイオウの近畿地方における分布

ハーバリウム所蔵の標本に基づき、近畿地方とその周辺におけるマダイオウの分布を図 4 に示した。紀伊半島を除いて、近畿地方に広く分布していることがわかる。なかでも、奈良県宇陀地方に多くの産地が記録されている。

マダイオウはギシギシ属の中でも大形で目立つ植物なので、新たな生育地が見つかることは稀であり、ここに挙げた産地の多くで絶滅している。例えば、大阪府の能勢と金剛山、三重県の伊賀地域ではすでに絶滅したと考えられ、京都府福知山地域や三重県の鈴鹿山脈と南伊勢町では近年のシカ食害によってその生育を確認できない。本種は、その分布域は広いが、個体群は点状的で個体数も少なく、非常に稀な植物であることは確かだ。

長野県の雑種マダイオウ

長野県については十分な調査を行っていないが、偶然にも 2016 年の春に伊那市西春近小出島の段丘

林内の小さな沢（35.8209N、137.9412E）でそれらしいものを発見したので詳しく述べたい。結論から言えば、葉形態（楕円形、円頭、裏面脈状は多毛）は典型的なマダイオウであったが、内萼片は小形で瘤状突起を持ち、瘦果は不稔であることから、マダイオウを片親とする雑種と推定された。生育環境は閉鎖的な段丘林内の小さな沢（4月に流れはなかったが、5月に小さな流れが形成されていた）で、10mほど沢を下ると交通量の多い県道があり、そこにはエゾノギシギシが数株生育していた。開花株は約15個体で（図4）、すべての個体で瘦果は不稔または蕾のまま開花せずに萎縮した。内萼片のみを形成した果実序がわずかにあり、その形態からエゾノギシギシとの雑種集団と考えられた。なお、無毛で長楕円形の葉を持つ個体が1株だけあり、これはギシギシとの雑種が推測される（ただし、もう一方の親がマダイオウなのかエゾノギシギシなのかは、形態からは判断できなかった）。この場所の個体群では瘦果形成がまったく見られず、内萼片もわずかしき観察されないため、両親種の確実な推定には遺伝子の解析が必要である。

マダイオウの低稔性

マダイオウは瘦果をあまり形成しないという不思議な特性を持っている。発芽実験を設定しようと種子採取を試みたときに気づいたのだが、内萼片はよく発達しているものの、内部の瘦果は発達せずに不稔であることが多い。鳥取市雨滝の個体群（開花個体で100株規模）で調べたところ、よく発達した内萼片を持つ花のうち、おおよそ2割でしか健全な瘦果の形成がみられなかった。その後、各地のハーバリウムの標本についても注意しているが、たいいていのマダイオウ標本には健全な瘦果が形成されていないかあってもごく少数である。これは、ノダイオウが非常によく結実するのとは対照的だ。2016年に三重県産マダイオウ1株と京都府産キブネダイオウ1株を栽培したところ、マダイオウでは約30花で内萼片の発達が見られたが瘦果は全く形成されなかった。一方、キブネダイオウでは100花以上の内萼片の発達が見られ、ほぼすべてに健全な瘦果が形成された。これらの事実からは、キブネダイオウは自殖でよく結実すること、マダイオウはなんらかの理由によって結実にくい性質を持つと考えられる。上述の鳥取市雨滝の観察例では、多数個体が隣接して生育するにも関わらず低い結実率であること

から、自家不和合性以外の別の要因がマダイオウの低稔性に関わっている可能性が高い。

ノダイオウの雑種問題

雑種ノダイオウは、ノダイオウが分布する地域のほぼ全域で見いだされている。ときには雑種ノダイオウが個体群のほとんどを占める場合もあり、浸透性雑種などを通じた遺伝的な攪乱が進んでいるように見える。かなりの遠隔地や山奥の湿地でもエゾノギシギシがノダイオウに隣接して生育することやその内萼片の形態からは、多くがエゾノギシギシとの雑種個体であろうと考えられる。ときにはエゾノギシギシと雑種ノダイオウの2者のみで、ノダイオウがまったく生育しない群落も存在する。かつて生育していたノダイオウが雑種後に消滅してしまった可能性が高いが、その実態は今後の調査に委ねなければならない。実のところ、ノダイオウのみからなる純粋な集団を見いだすことは困難な印象がある。なお、長野県上高地における雑種については、Takahashi and Hanyu (2015) に詳しく報告されているので参照されたい。

本研究を進めるにあたって、HYO、KYO、OSA、TI、TNS、福島大学共生システム理工学類生物標本室、三重総合博の各ハーバリウムとそのスタッフには標本の閲覧およびローンのお世話を頂いた。記して感謝する。本研究は科研費24310168、26281051、15K12255によって行われた。

引用文献

- 藤井伸二・牧雅之・國井秀伸. 2014. 島根県新産植物3種の記録（シログワイ、ノダイオウ、ヒメタデ）とアオヒメタデに関するノート. 分類 14:169-176.
- Himi, H., Y. Iwatsubo and N. Naruhashi. 1999. Chromosome numbers of 11 species in Japanese *Rumex* subg. *Rumex* (Polygonaceae). J. Phytogeography and Taxonomy 42:121-130.
- Himi, H., Y. Iwatsubo and N. Naruhashi. 2000. Chromosome numbers of five natural hybrids in Japanese *Rumex* subg. *Rumex* (Polygonaceae). J. Phytogeography and Taxonomy 48:19-24.
- 川原健彰・清水建美. 1995. ギシギシ属の自然雑種 - トガマダイオウ. 植物地理・分類研究 43:45.

- Takahashi K. and M. Hanyu. 2015. Hybridization between alien species *Rumex obtusifolius* and closely related native vulnerable species *R. longifolius* in a mountain tourist destination. Scientific Reports 5:13898. doi: 10.1038/srep13898
- Yonekura, K. 2006. Polygonaceae. In: Iwatsuki, K., D. E. Boufford and H. Ohba eds., Flora of Japan Volume IIa Angiospermae Dicotyledoneae Archichlamydeae (a), pp.122-174. Kodansya, Tokyo.