

総説

東海丘陵要素植物群落の保全生態学的研究

-保全・修復とその管理に関する研究-(4)

モウセンゴケ属(*Drosera*)の種多様性と分子系統学的研究について市橋泰範¹⁾, 服部健太²⁾, 南 基泰^{1,2)}¹⁾ 中部大学大学院応用生物学研究科, ²⁾ 中部大学応用生物学部

はじめに

200 万年を超える期間にわたって存続してきた, 東海地域特有の地史的環境の産物として東海丘陵要素と呼ばれる一群の植物がある(植田, 1989)。この植物群は, 伊勢湾周辺地域だけに自生する多くの固有種, 準固有種, 隔離種や遺存種からなり, その多くは絶滅危惧種や準絶滅危惧種で, 今日生育環境の人為的改変が進行するなかで絶滅が危惧されている(愛知県植物誌調査会, 1996)。このような現況のなかで, 中部大学恵那キャンパス(以下, 恵那キャンパス)は, これら東海丘陵要素植物の隠れ家となっており, これら植物の保全管理への学術的・技術的な貢献が期待されている。

恵那キャンパスは, JR 東海中央線武並駅すぐ南, 徒歩約 15 分の岐阜県恵那市武並町竹折の丘陵地にある。恵那キャンパスは, 総面積 40 万 m², 高低差 60m で, 敷地内には研修センターや各種運動施設が点在している。1969 年度に基礎調査, 道路工事が開始され, 1980 年に全長 2.7km のトリムコースが整備された。敷地内の植生は, マツ, スギ, ヒノキなどが部分的に植林されているが, 他は落葉性樹林が占める二次林である。また, 敷地内は地形的に起伏に富み, 複雑に入り込んだ沢筋に沿って多年生草本の群落が成立している。また, 恵那キャンパス内には降水時に湛水し, 乾燥時には水を失う低湿地や, 排水が悪く, 上部からの湧水が表面を潤している貧栄養湿地があり, そのような環境下には湿地性の草本群落が見られる。著者らは, 2001 年 4 月, 本学に応用生物学部が開設されたことから, 教育や研究活動に敷地内の植生

の利用が可能か, その価値評価をするために恵那キャンパス内の維管束植物を対象とした植生調査を 2001 年 5 月にスタートさせ, 2004 年度までに 81 科 332 種(内不明 10 種)を確認した(未発表)。確認された植物の中には, 環境庁レッドデータブック(2000)や岐阜県レッドデータブック(2001)で絶滅危惧に分類される貴重な植物も含まれている。このような貴重な植物が多く確認されたのは, 恵那キャンパスが東濃地方に特異的に発達した土岐砂礫層に位置し, この地層に発達する貧栄養な湿地にのみ自生する「東海丘陵要素植物群」が自生していたためである。また, 常に適度な人為的攪乱によって植生遷移が抑えられたことなどから, 「里山」の自然が維持され, これらの貴重な植物群の自生地が守られてきたことに起因すると推測される。

冒頭にふれたように東海丘陵要素植物は, 伊勢湾周辺地域の第三紀鮮新世および第四紀洪積世の地層から形成された丘陵, 台地や段丘地帯にしか分布が認められない一群の植物である。シラタマホシクサ(*Eriocaulon nudicuspe*), ヘビノボラズ(*Berberis sieboldii*), シデコブシ(*Magnolia tomentosa*)やヒトツバタゴ(*Chionanthus retusus*)などに代表される固有, 準固有または隔離分布する植物種など, 多くの希少種や絶滅危惧種を含んでいる。これらの植物種は, この地域の赤黄色土の丘陵や台地・段丘地帯に特有の貧栄養で, 比較的低温・弱酸性の湧水に涵養された湿地とその周辺にだけ生育する。こうした特異的な地域環境要因への依存度の強い植物種は, 現在開発や人間の生活様式の変化により

加速された植生遷移の進行, 自生地破壊と富栄養化などに起因する生育環境の改変によって消滅が加速されている。

プロジェクト概要

東海丘陵要素植物群の自生地は保護区に指定されている場合が多い。通常保護区内の植物群は、大学の研究者であっても容易に研究することができず、これまで詳細な研究が行われてこなかった。このことは、東海丘陵要素植物群についての生態学的な知見の乏しさを招き、その保全管理法も未確立で絶滅危惧の要因となっている。恵那キャンパス内には、多数の東海丘陵要素植物や絶滅危惧植物が自生している。このように、貴重な植物群が大学キャンパス内に自生している例は他にない。また宿泊・研究施設も同キャンパス内に整備されているため、植物群落を継続的に調査することが可能である。このように東海丘陵要素植物群を研究材料として自由に利用できる研究環境が本学にはあり、貴重な保全生態学的な知見を多数得ることが期待できる。また本研究が実施される恵那キャンパス敷地内に東海丘陵要素植物群が成立できたのは、長年にわたって下草刈りや落葉落枝の撤去作業が定期的に行われその結果、植生遷移や富栄養化の進行が抑えられてきたことによると考えられる。従って、これまで行われてきたキャンパスの管理方法を再検証することによって、今後東海丘陵要素植物の自生地を保護管理していく手法の確立が期待できる。

このような背景から、2003年度より本学生物機能開発研究所のプロジェクトとして、「東海丘陵要素植物群落の保全生態学的研究—修復・保全とその管理に関する研究—」がスタートした。本プロジェクトでは、東海丘陵要素植物群や絶滅危惧植物の保全及び管理法の確立を最終目標としている。著者らは、まず恵那キャンパス内に自生する東海丘陵要素植物群の中で最も集団及び個体数の多いモウセンゴケ属 (*Drosera*) に着目することにした。恵那キャンパス内には、モウセン

ゴケ (*D. rotundifolia*) (写真 1-A) とトウカイコモウセンゴケ (*D. tokaiensis*) (写真 1-C) の 2 種が自生していることがこれまでの調査から分かっている (南ら, 2004)。特に、トウカイコモウセンゴケは東海地方を中心とした地域にのみ自生している固有種である。本種はモウセンゴケ ($2n=20$) とコモウセンゴケ (*D. spathulata*) (写真 1-B) ($2n=40$) の雑種起源とされる複二倍体 ($2n=60$) で、葉形、種子の大きさに地理的変異が認められ (中村・植田, 1991; 吉田ら, 1996)、種子の休眠性も地域間で異なる (Nakano *et al.*, 2004) など、非常に特異的な存在である。そこで、著者らは外部形態、生活史、自生地の環境、さらに分子系統学的な観点から他のモウセンゴケ属と比較することで、その起源にせまり、種生物学的位置づけを明らかにすることを目的とした調査、研究を行っている。

本報では、日本に自生するモウセンゴケ属植物を中心に、これまでに報告された 1) モウセンゴケ属に関する種多様性と 2) 分子系統学に関する研究について概説する。

1) モウセンゴケ属の種多様性

食虫植物の概説

食虫植物とは、植物分類学上、種子植物門、被子植物亜門に属する高等植物のうち食虫習性を獲得した植物を総称した生態学上の呼称である (小宮, 1996)。世界で 600 種程度知られており、モウセンゴケ科 (*Droseraceae*)、ウツボカズラ科 (*Nepenthaceae*)、サラセニア科 (*Sarraceniaceae*)、ビブリス科 (*Byblidaceae*)、セファロータス科 (*Cephalotaceae*)、タヌキモ科 (*Lentibulariaceae*) に加え、イソマツ科 (*Plumbaginaceae*) の一部、パイナップル科 (*Bromeliaceae*) の一部、ツノゴマ科 (*Martyniaceae*) の一部も含まれる (近藤, 2005)。食虫植物を昆虫などの小動物を捕らえる方法 (捕虫様式) で分類すると、以下の 4 つに大別できる (小宮, 1996)。

粘着式：モウセンゴケ科モウセンゴケ属，タヌキモ科ムシトリスミレ属 (*Pinguicula*) は，葉に発達する腺毛から分泌する粘液で粘りつけて捕虫する。

閉じ込み式：モウセンゴケ科ハエトリソウ属 (*Dionaea*)，モウセンゴケ科ムジナモ属 (*Aldrovanda*) は，葉に発達する感覚毛に刺激が与えられると二枚貝のような葉を閉じ合わせて捕虫する。

吸い込み式：タヌキモ科タヌキモ属 (*Urticularia*) は，水面下にある開閉可能な扉のついた袋 (捕虫囊) の中に膨圧を利用して吸い込んで捕虫する。

落とし穴式：ウツボカズラ科ウツボカズラ属やサラセニア科サラセニア属は，葉の先端に捕虫袋を形成し，その中の消化液に落ちた昆虫などを消化吸収する。

このようにして捕らえた昆虫などは，消化腺から分泌される消化液 (モウセンゴケ属のエンドエプチダーゼなど) によって消化，吸収されるか (小宮・清水，1978)，サラセニア属などのように消化腺を持たないものは，共生する微生物の働きで捕らえた昆虫などを消化する (小宮，1996)。

一般に食虫植物は沼や湿地帯に自生している。このような場所は，土壤が常に水に浸った状態にあると同時に強酸性を示すため，微生物による有機物の分解が遅く，未分解の植物の残骸が蓄積した状態にある (安ら，2002)。こうした場所で生育する食虫植物は，不足しがちな窒素，リンなどの養分を昆虫などの小動物を消化吸収することで補っていると考えられている (土橋，2000)。

よって食虫植物の持つ食虫習性とは，(1) 昆虫などの獲物をおびき寄せ，(2) 捕獲，(3) 消化し，(4) その養分を吸収し，(5) 栄養を補い成長と繁殖に役立てる。これら5つの機能が有機的に組み合わされた習性をいう (小宮，1996)。

モウセンゴケ属の概説

モウセンゴケ属は，葉の腺毛から粘液を分泌

し，昆虫などの小動物を捕らえて消化吸収し，栄養の一部としている (土橋，2000)。モウセンゴケ属の自生地は貧栄養で，日当たりのよい酸性湿地である。本属は約150種からなり，オーストラリアには50%以上の約80種，アフリカ (主に南アフリカ) に約30種，南米に約30種，ユーラシアと北米には10種程度と地域によって分布種が異なっている。しかし，いくつかの種については北半球全域に分布しているものもあると報告されている (Rivadavia *et al.*，2003)。生活史は，多年草まれに1年草で，葉には消化腺毛があり，展開前はわらび巻きになるものが多い。托葉は乾膜質，葉柄の基部に合着するかまたは無い。萼片は4から5個で宿存し，花弁も4から5個で，白色または淡紅色，花後も落ちないでしぼんで残る。雄蕊は4から5個。子房は上位で1室。側膜胎座に多数の胚珠がある。果実はさく果で，胞背裂開する (北村・村田，1961；佐竹ら，1982)。モウセンゴケ属内の分類は生活様式 (Nakano *et al.*，2004)，葉形態 (小宮，1978；中村・植田，1991；瀬野，2003)，花茎の数と形態 (小宮，1978；瀬野，2003)，托葉の有無 (小宮・柴田，1979)，塊茎や無性芽など特殊な器官の有無 (小宮・柴田，1979) で行われている。そして，これまでにいくつかの分類体系が提唱されてきたが (Marchant *et al.*，1982；Seine and Barthlott，1994；Schlauer，1996)，亜属や節について一致した見解は得られていない (Rivadavia *et al.*，2003)。このことからモウセンゴケ属内の種間関係は未だ不明な点が多いのが現状であると考えられる。

日本国内のモウセンゴケ属

日本国内に自生しているモウセンゴケ属植物6種 (モウセンゴケ，コモウセンゴケ，ナガバノモウセンゴケ，イシモチソウ，ナガバノイシモチソウ，トウカイコモウセンゴケ) 及び2雑種 (サジバモウセンゴケ，ヒュウガコモウセンゴケ) について，以下に概説する。

モウセンゴケ (*D. rotundifolia*)

染色体数 $2n=20$. 北半球の冷帯から温帯に広く分布, 国内では北海道, 本州, 四国, 九州. 花期は 6~8 月, 花卉は白色. 葉は斜上またはロゼット状に広がる, 葉身はほぼ円形. 托葉は多裂状 (北村・村田, 1961). 晩秋に地上部は枯死し冬芽を形成する. 日本に自生するモウセンゴケ属の中で最も代表的な種である (菅野, 1994).

コモウセンゴケ (*D. spathulata*)

染色体数 $2n=40$. 台湾, 中国, 東南アジア, オーストラリアなどの熱帯から温帯に分布. 国内では本州, 四国, 九州, 沖縄の主に太平洋側に分布. 花期は 6~9 月, 花卉は淡紅色もしくは白色 (北村・村田 1961; 瀬野 1995; Nakano. *et al.*, 2004). 年間を通じて葉はロゼット状に根生し, ヘラ形で葉身と葉柄の区別が明確でない (小宮・柴田 1979). 托葉は普通 3 変で中央片がさらに浅く裂ける. 本種には種内倍数性 ($2n=20, 40, 60, 80$) (Rattenbery 1957; Kondo 1966; 1969; 1971; 1973; 1976; Kondo and Segawa 1988) や, 花色をはじめとする形質において種内変異が知られており (Nakano *et al.*, 2004), この中には分類学的再検討が必要なものも多いと考えられている. かつて日本においても四倍体 ($2n=40$) と六倍体 ($2n=60$) のコモウセンゴケ (広義) が知られていたが (Komiya and Shibata 1978), 分類学的再検討の結果, 六倍体コモウセンゴケは独立した種として分類が改められ, トウカイコモウセンゴケ (*D. tokaiensis*) と命名された (中村・植田 1991).

ナガバノモウセンゴケ (*D. anglica*)

染色体数 $2n=40$. 千島, 樺太をはじめ, 北半球の冷帯から温帯に広く分布し, 国内では北海道, 本州 (福島県, 群馬県) に分布. 花期は 7~8 月, 花卉は白色. 葉はロゼット状に根生し, 直立する (北村・村田 1961). 葉身は狭いヘラ状で, 葉柄は無毛. 托葉は多裂状. 冬季は冬芽を形成して休眠する (小宮 1996).

イシモチソウ (*D. peltata*)

染色体数 $2n=40$. 中国, インド, ヒマラヤ, マレ

ーシア, オーストラリア, タスマニアなどの温帯から亜熱帯に分布. 国内では本州 (関東地方以南), 四国, 九州に分布. 花期は 5~6 月, 花卉は白色 (北村・村田 1998). 地下に球形の塊茎がある. 茎は直立し高さ 10 から 30cm, 上部では多少分枝し, 無毛. 根出葉は花期にはなく, 茎葉は互生する. 葉身は三日月形になる (小宮・柴田 1979). イシモチソウには変種が知られており, 染色体数において日本やインドに自生する個体で $2n=40$, オーストラリアに自生する個体で $2n=16$ のものが報告されている (Kondo 1973).

ナガバノイシモチソウ (*D. indica*)

染色体数 $2n=28$ (Kondo, 1966; Rivadavia, *et al.*, 2003). 中国, マレー, アフリカ, オーストラリアなどの温帯から亜熱帯に分布. 国内では本州, 九州. 花期は 7~8 月, 花卉は淡紅色もしくは白色. 茎は高さ 7~20cm, 葉柄と共に短い腺毛がある. 葉は互生し, 狭線形で先は細長く糸状となり, 上面に長腺毛がある (北村・村田 1961). 国内では自生地が極めて限られており, 多くの自生地は保護されているため, その生態についての研究が少ない (中西 1995).

トウカイコモウセンゴケ (*D. tokaiensis*)

染色体数 $2n=60$ (Kondo, 1969; Kondo, 1973; Kondo, 1976; Kondo and Segawa, 1988). 日本固有種で, 本州 (東海から近畿地方, 富山県, 石川県, 岡山県), 四国 (香川県, 高知県) に分布 (Komiya and Shibata 1978; 植田 1989; 中村ら 1991; 吉田ら 1996). 花期は 6~9 月, 花卉は淡紅色. 葉はロゼット状に根生し, スプーン形で葉身と葉柄の区別が明確である (小宮・柴田, 1979). 托葉は 4~多裂片で, 最外裂片に欠刻がある. かつてコモウセンゴケの関西型とされていたが, モウセンゴケとコモウセンゴケの雑種起源の複二倍体であることから, 中村・植田 (1991) によって独立した種と分類された. 日本国内では大半の地域で両親種であるモウセンゴケとコモウセンゴケが混生しているにも関わらず, トウカイコモウセンゴケの分布はなぜか東海から近畿地方に集中

している (植田, 1994). また, 一方では両親種が分布していない富山県, 石川県の一部にも分布が確認されている (吉田ら, 1996; 瀬野, 2002).

サジバモウセンゴケ (*D. ovobata*)

染色体数 $2n=30$. 北半球に広く分布するモウセンゴケとナガバノモウセンゴケの両種が混生する湿地または湿原に自生. 日本では本州 (尾瀬) に自生. 両種の自然交配種 (北村・村田, 1961; 佐竹ら, 1982). 花期は7~8月, 花色は白色. 葉身はサジ形. 不稔 (小宮・柴田, 1979).

ヒュウガコモウセンゴケ (*D. hyugaensis*)

染色体数 $2n=30$. モウセンゴケとコモウセンゴケが混生している宮城県児湯郡川南町新茶屋湿原で発見された種で, トウカイコモウセンゴケと同じくモウセンゴケとコモウセンゴケを両親種とするが, 染色体数がトウカイコモウセンゴケ ($2n=60$) の半数であること, 花茎の形態, 花後も結実した跡が見られず不稔である点でトウカイコモウセンゴケとは異なることから新種として瀬野 (2003) によって報告された. モウセンゴケとコモウセンゴケが混生する湿地が日本国内で多く知られていることから (植田 1994), それらの地域でも両種で自然交雑が起り, ヒュウガコモウセンゴケが自生している可能性があると考えられている.

モウセンゴケ属の自生地環境

モウセンゴケ属の自生地は日当たりのよい酸性の湿地である (北村・村田, 1961; 佐竹ら, 1982). しかし国内においては近年, こうした湿地が土地の造成, 植生の遷移によって減少している (環境庁自然保護局野生生物課編, 2000). そこで生育地の現状把握や (中村ら, 1991; 菅野, 1994; 菅原, 1994; 小宮, 1994a; 瀬野, 1995; 瀬野, 2002; 吉田, 1996), 保護, 増殖などを目的とした調査が行われ (中西, 1995; 中西・星野, 2001; 岡田・川崎, 2001), モウセンゴケ属植物各種がどのような環境で生育しているのかが徐々に解明されてきた. モウセンゴケ属は貧栄養な酸性湿

地に自生するという共通の特徴のほか, 湧水に涵養された砂礫層, 泥炭の堆積した湿原, 水分が豊富な環境, 比較的乾燥した環境など, 様々な環境下で自生し, 種間で少しずつ異なっていることがわかった.

著者らが研究フィールドとしている本州の中央に位置する東海地方の低層湿地と, 北海道や本州の高山地帯に成立した高層湿原の2つの代表的なモウセンゴケ属の生育地について概説する.

低層湿地: 東海地方には周伊勢湾地域といわれる地域があり, 随所に見られる湧水に涵養された泥炭の堆積のない貧栄養で強~弱酸性の低湿地が存在している (浜島, 1976; 波田・本田, 1981). この地域にはモウセンゴケ, コモウセンゴケ, トウカイコモウセンゴケ, イシモチソウ, ナガバノイシモチソウが自生しており (小池, 1966; 1967), 高山性の種を除いて国内に自生するモウセンゴケ属はほとんど自生している. 愛知県葦毛湿原のモウセンゴケ自生地の電気伝導度は $30\sim50$ ($\mu\text{S}/\text{cm}$) で, Total-N は $0\sim1.4$ (ppm) と非常に低く (竹中, 2002), 一般に食虫植物は貧栄養かつ酸性の湿地に自生している (安ら, 2002). しかし, pHの適応範囲がモウセンゴケ属 (pH6.0~8.0) はタヌキモ属 (pH6.5~6.8) やムジナモ属 (pH6.5~pH6.8) など他の食虫植物に比べ広いことが報告されている (小池, 1966; 1967). このような酸性・貧栄養湿地が多数存在する周伊勢湾地域はモウセンゴケ属の生育に適していると考えられてきた. また, トウカイコモウセンゴケとナガバノイシモチソウは, 植田 (1989) によって周伊勢湾地域の低湿地を中心に, 固有, 準固有, または隔離分布する東海丘陵要素として定義されている. しかし, 東海地方に自生する5種のうちナガバノイシモチソウは, 自生地 (愛知県3ヶ所, 栃木県, 茨城県, 千葉県, 宮城県各1ヶ所) がかなり限られており (小宮, 1994a; 中西, 1995), そのほとんどが保護区に指定され人為的に維持されているのが現状である (中西, 1995; 中西・星野, 2001; 岡田・川崎, 2001). また, 湿地及び

その周辺の比較的乾燥した環境に自生するイシモチソウも土地の開発による自生地の破壊で激減しており (小宮, 1994a), 両種はともに環境省レッドデータブックに記載されており, イシモチソウは絶滅危惧Ⅱ類, ナガバノイシモチソウは絶滅危惧ⅠB 類に指定されている (環境庁自然保護局野生生物課編, 2000)。

一方, 生育地が比較的多いモウセンゴケ, コモウセンゴケ, トウカイコモウセンゴケの自生地について著者らの調査した限りでは, 多くの場合モウセンゴケは常に湧水に涵養された低湿地に自生し, 東海丘陵要素のシラタマホシクサ (*Eriocaulon nudicuspe*), ウンヌケ (*Eulalia tanakae*) や, その他の湿地性の植物であるサギソウ (*Habenaria radiata*), イワショウブ (*Tofieldia japonica*) が同所的に自生している場所もあった。これに対しコモウセンゴケは比較的乾燥した他の草本がほとんど見られない裸地に自生していた。そして両種の雑種起源であるトウカイコモウセンゴケは裸地で単独の集団を形成している場合の他に, モウセンゴケが自生しているような湧水に涵養された湿地にも生育していた。一方, モウセンゴケはコモウセンゴケと太平洋側の多くの湿地が知られているが (植田, 1994; 瀬野, 2003; Nakano. *et al.*, 2004), コモウセンゴケとトウカイコモウセンゴケが混生している例は少なく, 両種とも分布している地域 (主に静岡県, 三重県, 大阪府, 兵庫県) でも住み分けている場合が多い (小池, 1966)。親種であるコモウセンゴケと, 雑種であるトウカイコモウセンゴケは, 冬芽を形成せず1年中ロゼット葉を展開する点, 花期が6~9月である点で良く似た生態的特徴を持つにも関わらず, 両種が混生している事例は少ない。

高層湿原: 北海道, サハリンなどでは, エゾリンドウ (*Gentiana triflora*), ガンコウラン (*Empetrum nigrum*) などの本州では高山性の植物が平地に自生しており (菅原, 1975), モウセンゴケ属は, 本州に自生しているモウセンゴケ,

ナガバノモウセンゴケ, 両種の自然交配種サジバモウセンゴケの2種1雑種が自生している (菅原, 1975; 小宮・柴田, 1998)。このうち, モウセンゴケは日本国内の北海道から九州で最もふつうに見られる代表的なモウセンゴケ属だが (菅野, 1994), ナガバノモウセンゴケは温帯である本州では尾瀬 (標高 1400m) しか自生しておらず (北村・村田, 1961; Komiya and Shibata, 1978; 佐竹ら, 1982; 小宮, 1994b), 先にあげたイシモチソウ, ナガバノイシモチソウと同様, 環境庁レッドデータブックで絶滅危惧Ⅱ類に指定されている (環境庁自然保護局野生生物課編, 2000)。しかし, 著者らが調査したサハリンの低地に成立した高層湿原 (ユジノサハリンスク近郊の旧黒川湿原) ではナガバノモウセンゴケの群落が普通に見られた。そこは東海地方のような砂礫層が剥き出しの低湿地ではなく, 泥炭の堆積した高層湿原であった。また, 面積も東海地方の湿地は数畳分ほどのものが多いのに対し, 多くの高層湿原は極めて広大な面積であった。ここに自生するモウセンゴケとナガバノモウセンゴケの生育環境に着目すると, モウセンゴケが湿原の中の比較的水分が少ない環境に, ナガバノモウセンゴケがほぼ腰水状態になるような水分が豊富な環境を好むように生育していた。そして両種の生育している中間的な環境に両種の自然雑種であるサジバモウセンゴケと考えられる葉の形態を持った個体が自生していた。

これまでのモウセンゴケ属の研究

モウセンゴケ属は現在もオーストラリアを中心に新種が次々と確認されている (星, 2005)。日本国内においては中村・植田 (1991) によってトウカイコモウセンゴケが独立種とされるなど, 種間分類に関する研究が多い。種間分類には種子, 葉, 托葉などの形態的観点 (小宮, 1978; 中村・植田, 1991; 瀬野, 2003), 開花時期, 種子の休眠性の有無といった生活様式 (Nakano. *et al.*, 2004), 染色体数や核型分析 (Kondo, 1966; 1969;

1971; 1973; 1976; Kondo and Segawa, 1988; 中村・植田, 1991; Hoshi *et al.*, 1994; 瀬野, 2003) などから行われてきた。ここでは日本国内で行われたモウセンゴケ属、特にトウカイコモウセンゴケに関する研究を中心に概説する。

形態的観点: 1960年代頃、コモウセンゴケ(広義)には葉柄部まで腺毛が発達し、葉身と葉柄の区別が困難な“関東型”と、葉柄部にはほとんど腺毛がなく、葉身部と葉柄部の区別が比較的容易な“関西型”があることが知られており、形態的にかんがりの差異のある両型を同じ分類群で扱うことについて異議があった(小池 1966; 1967)。ところが Kondo(1969; 1973; 1976)によって日本国内に自生するコモウセンゴケのうち、関東型が四倍体で、関西型が六倍体であることが報告された。そしてこれらのデータに基づいて Komiya と Shibata (1978)は、コモウセンゴケ(広義)は関東型、関西型の2亜種に分類し、小宮(1978)によりそれまで知られていた葉の形態の差異に加え、孔辺細胞の形態、種子の大きさ及び形状、托葉の裂け方、花数や花茎長などの形態的な相違点を新たに報告し、分類の根拠として示した。その後、中村・植田(1991)も改めて托葉の裂け方、葉に発達する腺毛の葉長に対する割合、種子の大きさ形状における両亜種の相違点をモウセンゴケも加えて比較検討し、関西型コモウセンゴケを独立種、トウカイコモウセンゴケとした。

以後、形態的特徴を種同定の根拠の一部として、それまで自生が確認されていなかった日本海側の富山県でもトウカイコモウセンゴケが確認され(吉田ら, 1996)、更に新たなモウセンゴケとコモウセンゴケとの新雑種としてヒュウガコモウセンゴケが報告された(瀬野, 2003)。しかし、外部形態から分類され新たに命名された学名はその当時には例え正しく同定されていても、イネ科、キク科、カヤツリグサ科のように複雑な遺伝子流動や浸透交雑が日常的に起こっている種では、将来的には変更される場合もある(植田, 1991)。現に雑種起源であるトウカイコモウセン

ゴケも 1977 年以前は *D. tokaiensis* の学名で分類学上に存在せず、コモウセンゴケとして *D. spathulata* の学名で扱われていた(Komiya and Shibata, 1978)。これまで述べた各研究は小宮(1978)を除き、種の同定及び種間分類について形態的観点以外の他の形質も含めて行われており、形態的な観点だけでは説明できない要素も含まれている。従って、証拠標本を必ず残しておくことが必須である。

生活様式: モウセンゴケ属の生活史に関する報告はあまりなく、従来は食虫植物の愛好家や栽培者、園芸関係者によって経験的に知られている程度に過ぎなかった(菅野, 1994)。しかし、モウセンゴケやナガバノモウセンゴケなど寒地性のモウセンゴケ属は冬季になると冬芽を形成し休眠するが、コモウセンゴケやナガバノイシモチソウといった温帯から熱帯に分布するモウセンゴケ属は1年中生育するなど(温帯の日本に自生するナガバノイシモチソウは1年草で晩秋に枯死し種子で越冬する)(田辺, 1996)、その生活史は種によって様々である。Nakano ら(2004)によって、モウセンゴケ、コモウセンゴケと両種の雑種起源であるトウカイコモウセンゴケの3種の種子休眠性に関する報告がされた。それによれば、モウセンゴケの種子は一旦低温(4℃)に遭遇した後、発芽適温にならないと休眠が打破されないのに対し、コモウセンゴケは休眠性はなく発芽適温になりしだい発芽する。それに対して、トウカイコモウセンゴケは冬季に積雪がある地域では休眠性、積雪がない地域では非休眠性さらに一個体中に両方の性質を持つ種子をつける3つのタイプがある。これは、「両掛け戦略」と呼ばれる形質で、雑種起源とされるトウカイコモウセンゴケが分布域を広げるのに有利な生活様式として獲得してきたと考えられている。また大谷ら(1999)の行ったモウセンゴケ、イトバモウセンゴケ(*D. filiformis*)、アフリカナガバモウセンゴケ(*D. capensis*)の種子の無菌播種実験では、アフリカナガバノモウセンゴケは非休眠性を示し、モ

ウセンゴケはイトバモウセンゴケより長期間、低温処理をすると発芽率が上がったことから、モウセンゴケ属は種によって休眠の深さに差があり、そのような形質は自生地の気候条件などと密接に関連していると考えられている。

染色体研究: 日本に自生するイシモチソウ (染色体数 $2n=40$) がオーストラリアなどの他地域に自生するイシモチソウ ($2n=16$) と染色体数が異なることから変種とされているなど (Kondo, 1973), 染色体の数や形態が分類方法として用いられている。コモウセンゴケには $2n=20, 40, 60, 80$ のものが報告されているが (Kondo, 1966; 1969; 1971), このうち日本に自生するコモウセンゴケで関西型 ($2n=60$) とされていたもの (後にトウカイコモウセンゴケとされた) について Kondo と Segawa (1988) が核形態の観察を行った。その結果、人為雑種が漸変型で核型が常に両親種の間数であったのに対し、関西型コモウセンゴケ (トウカイコモウセンゴケ) は染色体長が二様相型を示したことから雑種起源の可能性のあることを示唆した。その後、関西型コモウセンゴケは中村・植田 (1991) の核型分析の結果から、モウセンゴケ ($2n=20L$) とコモウセンゴケ ($2n=40S$) のゲノムを持つ雑種起源の種、トウカイコモウセンゴケ ($2n=20L+40S=60$) として分類された (L は大型染色体, S は小型染色体を示す)。さらに、トウカイコモウセンゴケは Hoshi ら (1994) によるゲノミック *in situ* ハイブリダイゼーションによってモウセンゴケ ($2n=20$) と同一または相同性の高いゲノムを持つことが報告され、複二倍体起源であることが証明された。このほか、海外ではナガバノモウセンゴケが、モウセンゴケとドロセラ・リネアリス (*D. linealis*) との雑種起源であることが示唆された (Wood, 1955)。以上のように、モウセンゴケ属の種間分類や種間関係の解明について染色体に関する研究が及ぼした影響は大きい。

以上のように、モウセンゴケ属の中には、多種多様な形態、生活史があり、これらの形質がど

のように誕生したかを解くことは、容易なことではない。一方で、食虫植物習性のある植物は5つの目 (単子葉植物, タデ, カタバミ, シソ, ツツジ) にまたがり、さらにシソ目では3つの科で独立に食虫習性を進化させ、タデ目では一旦食虫習性を失って、再び獲得している。このように、食虫植物の進化は少なくとも8回、独立に起っている (長谷部, 2005)。モウセンゴケ属の形態、生活史などの種多様性を考える時、個々の種の系統や進化の過程を抜きにして、「種の実像」を理解することはできない。そこで最近著しい発展を遂げている分子系統学的手法を用いたモウセンゴケ属の系統、進化について次に概説する。

2) 分子系統学

植物研究への応用

広く信じられている説によると、元素は宇宙で起きた大爆発に由来する (Alpher and Herman, 1988)。その元素から様々なものが生じ、地球が形成され、生命が誕生した。それからおよそ 35 億年が経ち、多くの生物種が誕生した。時が流れている限り、完全には生命の歴史を知ることにはできないが、元素で構成された分子の刻印を辿ることにより、生命の歴史を垣間見ることができるともかもしれない。

18 世紀にリンネは著書「自然の体系」において多くの生物種をその類似性と差異によって分類した。特にリンネは植物については、花の構成要素に注目した性体系に基づく分類を実践した (大場・斉藤, 1994)。界、門、綱、目、科、属、種、と一連の階層的な分類群に分けるリンネの生物分類体系は、後に進化論の土台となった。これは、リンネの階層分類体系が生物の進化史の関連性を表現するために採用された「生命の樹」と類似していたためである。そして、この階層分類体系は、生物種間の類似性だけでなく進化上の類縁関係も示す系統学として解釈されるようになった (Brown, 2000)。

これに端を発し、分子レベルの情報を利用した系

統学が分子系統学である。分子系統学で利用される分子レベルの情報は、従来系統学に利用されてきた形態形質の情報に比べて、単純かつ明確であり、数理解析や統計的解析に利用可能である (Brown, 2000)。また、分子系統学にツッカーカンドルとポーリングの分子進化時計の概念を盛り込むことによって、生物種間の関係性に時間の次元が加えられた (ルイン, 1998)。現在では、類縁関係の比較的遠い生物間の比較では真核生物のリボソームを構成する 18SrRNA, 比較的近い

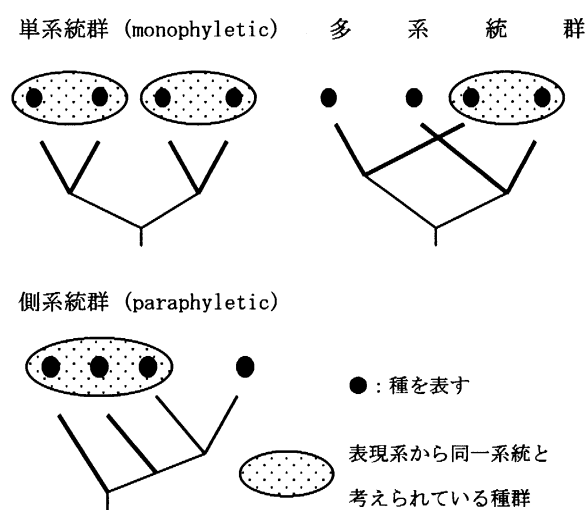


図 1 単系統群 (monophyletic), 多系統群 (polyphyletic) 及び側系統群 (paraphyletic) の模式図 (Henning, 1965 を改変)

生物間の比較ではミトコンドリア遺伝子が、植物では葉緑体遺伝子などが分子系統学的解析によく利用される (佐藤・長谷部, 2004)。そして、このような分子系統学に加えて、系統学に側系統性・側系統群を導入した分岐論 (Hennig, 1965)

(図 1) の確立により、従来の系統学にある恣意的な部分を客観的に評価できるようになり、論理的にはどんな生物の系統関係も推定できるようになった (長谷部, 2001)。

例えば、リンネの分類体系により陸生植物はコケ植物、シダ植物、裸子植物及び被子植物に大別されているが、現在の研究においては、シダ植

物は多系統群で、裸子植物及び被子植物は単系統群であることがわかっている (佐藤・長谷部, 2004)。また、形態からでは区別がつかない収斂進化も分子系統学により解き明かされた。ハス (*Nelumbo nucifera*) は従来では形態の類似性からスイレン科 (*Nymphaeaceae*) に近縁とされていたが、分子系統学によりスズカケノキ属 (*Platanus*) と近縁であることが証明された (Soltis *et al.*, 1999)。このようにして、核や細胞小器官のゲノムを利用した DNA 研究により、収斂進化をはじめとする植物の系統関係において問題となる異数倍数体と同質倍数体の区別、父親由来と母親由来のゲノム系統の区別、雑種、遺伝子移入、網状進化などへの研究応用の可能性も高まっている (Koch, 2003)。

しかし、その分子系統学においても従来から系統学にまつわる数々の問題点を抱えている。例えば、用いる分子データの種類により分岐パターンが異なる場合や、少ない分子データからでは統計学的に十分に支持されないことが挙げられる。そこで近年では多くの生物種でゲノム計画が進んでいることから、ゲノム全体に基づく分子系統解析により、系統学の問題を緩和することが期待されている (Delsuc *et al.*, 2005)。

モウセンゴケ属 (*Drosera*) の進化

モウセンゴケ属は北半球に分布する種と南半球に分布する種とで染色体の数的変異パターンが異なる。北半球産種は $x=10$ の倍数性であるのに対して、南半球のアフリカ大陸南部とオーストラリア大陸西部では多くの異数性を示す。とくに、世界に広く分布する *Rossolis* 節では、染色体基本数 $x=10$ の倍数性を示す種と、異数性を示す種とに大別でき (Hoshi and Kondo, 1998)、両者は系統分類学的にかなり遠縁であることが明らかになっている (星, 2005) (表 1)。

また、Rivadavia *et al.* (2003) はモウセンゴケ科を網羅的に系統解析するために、葉緑体の *rbcl* 遺伝子から推定した系統関係 (図 2) と各種

の分布域の違いから, モウセンゴケ属内で *D. regia* と *D. arcturi* が最も初期に分岐した種と推定した. そして, オーストラリアに分布している *Ergaleium* 節は塊茎を, *Phycopsis* 節は太い根を, *Coelophylla* 節は1年生の生活型を, ピグミードロセラとして知られている *Bryastrum* 節は無性芽を, それぞれ乾燥に適応するため進化してきたと推定した. *Ergaleium* 亜属は塊茎性モウセンゴケから成り, 葉の形及び立ち上がる茎の有無により3節に分けられてきたが, 祖先の盾型葉から盾型以外の葉が進化してきたことがわかる. *D. arcturi* は花序先端に白花を一つつけることから, *D. stenopetala* と *D. uniflora* に近縁だとされてきたが, 分子系統学的解析よりこのような花序形態は平行的に進化してきたとされた. さらに, モウセンゴケ属の起源は南半球のアフリカかオーストラリアにある可能性が高いと考えられている. もしそうならば, 南半球からどのように拡大し, 現在のような分布域になったのだろうか. まずオーストラリア祖先種が南アメリカに分布を拡大し, その後南アメリカ祖先種が南アフリカへと分布を拡大したものと考えられる. このように大陸移動に伴う分布拡大が示唆されるが, ギンドワナ大陸が移動していた白亜紀にすでに現生属内で種分化していたとは考えにくいことから (長谷部, 2003), 大陸移動とは関係なく長距離散布により分布域を広げた可能性が高いと考える方が妥当である (Yokoyama *et al.*, 2000). 著者らの結果でも, 葉緑体 DNA において岐阜県東濃地方とロシア共和国サハリンのモウセンゴケ間で多型配列が確認されていないことから, モウセンゴケは比較的短期間に長距離散布による分布域拡大を成し遂げたと考えている (未発表).

コモウセンゴケ (*D. spathulata*) は異なる染色体数 ($2n=20, 40, 50, 60, 80$) を持ち, その祖先種はニュージーランドに自生するコモウセンゴケ ($2n=20$) とされている. ニュージーランドの祖先種の染色体倍化 ($20 \times 2=40$) によって, オーストラリア大陸に適応したとされている (Kondo,

1971). さらに, 北に分布域を拡大していくなかで倍化や戻し交配により異なる染色体数を獲得できたことが, コモウセンゴケがニュージーランドから東南アジアを通して, フィリピン, 台湾, 日本と広く分布できた要因と考えられている (Kondo, 1971). クルマバモウセンゴケ (*D. burmanni*), ナガバイシモチソウ (*D. indica*), イシモチソウ (*D. peltata*) がどのようにして, 東南アジアを通して, 東アジア全域に分布を拡大できたかは謎である (長谷部, 2003).

食虫植物の特徴的な器官である捕虫葉について, モウセンゴケ属植物の粘りつけ式の捕虫葉がどのように進化してきたかは, ほとんどわかっていない. しかし, 閉じ込み式の捕虫葉をもつハエトリソウ属 (*Dionaea*) と近縁であると報告されている (Albert *et al.*, 1992, Williams *et al.*, 1994). また, シロイヌナズナ (*Arabidopsis thaliana*) の単細胞性毛状突起形成に関わる遺伝子ネットワーク研究の進展が, モウセンゴケ属の触毛進化についての足がかりになるものと期待されている. さらに捕虫葉形成に関わる原因遺伝子を単離することができれば, モウセンゴケ属の捕虫葉の進化についての研究も進展するものと期待されている (長谷部, 2003).

植物における自然雑種の問題について

被子植物のおよそ半分は雑種起源とされていることから, 雑種形成による種分化は植物の多様性と進化について重要な機構である (Arnold, 1997). 雑種形成による種分化は, 異種どうしの交雑により生殖可能な雑種が形成されなければならないが, それは極めて稀な現象である. 一方, 異種のゲノムが組み合わさった異質倍数体は, 植物においては比較的一般に形成されやすく, 両親種の間中形質を示すかもしくは新たな形質を備え, 種分化に深く関わっていると考えられる. 特に複二倍体種は雑種強勢により生育力が強く, 稔性も高いので独立種をつくりやすい (山田ら, 1989). Rieseberge *et al.* (2003) のヒマワリ

(genus *Helianthus*) の研究によって、二倍体雑種が量的形質遺伝子座の単純な個々の効果の組み合わせ (Complementary gene action) によって、両親種と比べ特異的な形質を獲得することが示された。従って雑種形成時には、一世代で数百から数千の遺伝子が一度に再編成され、突然変異では実現不可能な大きな変化と適応をもたらす可能性があることを意味している。このことは、雑種形成が種分化を促進している一要因であることを示唆している。

また多くの植物において、雑種が誕生しても、まわりの両親種との間で戻し交雑が頻繁に起ると、雑種は独立種として存在できない (Levin, 2002)。従って、雑種は両親種との間でなんらかの生殖的隔離機能が発達しなくてはならない。そのため、雑種は両親種と開花時期をずらしたり、特異的な受粉者を持ったり、繁殖様式を変えることによって、両親との戻し交雑を避け、独立を保っている。また、分散によって両親種と地理的隔離が起ることによっても、独立種としての存在を保ち、かつ両親種との種間競争を避けていると考えられる (Grant, 1981 ; Buerkle *et al.*, 2000)。

自然雑種トウカイコモウセンゴケの種生物学的的位置付け (表2)

現在、著者らは自然雑種トウカイコモウセンゴケ (*D. tokaiensis*) の種生物学的研究を行なっている。トウカイコモウセンゴケ (六倍体, $2n=60$) はモウセンゴケ (二倍体, $2n=20$) とコモウセンゴケ (四倍体, $2n=40$) を両親種とする交雑起源種であり (中村・植田, 1991), 複二倍体雑種である (Hoshi *et al.*, 1994)。トウカイコモウセンゴケの自生地を観察すると、コモウセンゴケと共生している自生地はほとんどない。著者らの研究からトウカイコモウセンゴケの形態的特徴はモウセンゴケよりもコモウセンゴケに類似している。従って、形質の類似したトウカイコモウセンゴケとコモウセンゴケ間には何らかの競合が起り、両種が共生できないために、地理的な隔離が

生じているものと考えられる。反対に、トウカイコモウセンゴケとモウセンゴケとが混生している自生地は比較的多くあることから、この親子間では開花時期などの生活史を異にするので同所的共生が可能となったと考えている。

また、Nakano *et al.* (2004) の研究によるとトウカイコモウセンゴケは両親種の開花時期、種子散布期間、葉の展開期間、実生の出現期間及び種子休眠性の生活史形質をモザイクに受け継ぎ、それらの組み合わせの多様性により起源地以外にも分布を広げたと示唆されている。このような生活史戦略により雑種であるトウカイコモウセンゴケは両親種と生殖的もしくは地理的隔離し、両親種とは異なる生態学的地位に適応してきたと考えられる。そこで著者らはトウカイコモウセンゴケが異なる環境下で実際に両親種よりも適応的に振舞うかを検証するつもりである。

まとめ

「種の実像」に迫る時、その研究対象を「現存する種」として捉えていく必要があり、けっして塩基配列の中に、「種の実像」が存在するわけではない。しかし、「種」の時間的、空間的広がりを考える時に分子系統学はなくてはならないツールである。そのために分子系統学が栄え、フィールドワークが希薄化することに関しては大いなる危機感を持つ。二つの手法は、一見相反するかのようであるが、「種の実像」に迫る共通の目的を設定している点で一致していると言える。しかし、一つの研究室内はもとより個人の中で、この2つの手法を融合させることは容易なことではない。そのため、本総説も主にフィールド研究を主体とした「種の多様性」と、ラボワークの「分子系統学」のそれぞれの知見を、うまく融合できたとは思えない。しかし、フィールド研究のダイナミクスと分子系統学によるスタティクスを融合させていく、もしくは融合させる努力こそが、これまでにない新たな地平線を目指して、「種の実像」に迫れるものと信じている。

最後に, 200 万年を超える期間にわたって存続してきた, 東海地域特有の地史的環境の産物として, トウカイコモウセンゴケという「種の実像」を捉えていくことは, 東海丘陵要素植物群の起源を解きあかしていくための「一つのモデル」となりうると著者らは信じている。

謝辞

本総説は, 本学生物機能開発研究所プロジェクト「東海丘陵要素植物群落の保全生態学的研究-保全・修復とその管理に関する研究-」の一貫として行なわれた。記して感謝を表します。モウセンゴケ, トウカイコモウセンゴケ, サジバモウセンゴケの写真を提供して下さいった株式会社一光社プロの長山伸作代表取締役役に深謝致します。

引用文献

- 愛知県植物誌調査会, 1996, 「植物からの SOS-愛知県の絶滅危惧植物-」, 愛知県植物誌調査会, 刈谷。
- Alpher, R. A. and Herman, R., 1998, Reflections of early work on 'big bang' cosmology, *Physics Today*, Aug, 24-34.
- Albert, V. A., Williams, S. E. and Chase, M. W., 1992, Carnivorous plants: phylogeny and structural evolution, *Science*, 257, 1491-1495.
- 安忠一, 福崎英一郎, 小林昭雄, 2002, 食虫植物の食虫機構, 植物の生長調節, 37 (2), 139-145.
- Arnold, M. L., 1997, Natural hybridization and evolution, Oxford University Press, Oxford.
- Brown, T. A., 2000, 分子系統学, ゲノム 新しい生命情報システムへのアプローチ, 株式会社メディカル・サイエンス・インターナショナル, 東京, pp. 433-457.
- Buerkle, C. A., Morris, R. J., Asmussen, M. A. and Rieseberg, L. H., 2000, The likelihood of homoploid hybrid speciation, *Heredity*, 84, 441-451.
- Carroll, E. and Wood, JR., Evidence for the hybrid origin of *Drosera anglica*, *Rhodora*, 57, 105-130.
- Delsuc, F., Brinkmann, H. and Philippe, H., 2005, Phylogenomics and the reconstruction of the tree of life, *Nature reviews*, 6, 361-375.
- 岐阜県健康福祉環境部自然環境森林課編, 2001, 「岐阜県の絶滅のおそれのある野生生物-岐阜県レッドデータブック-」, 財団法人岐阜県公衆衛生検査センター, 岐阜。
- Grant, V., 1981, Plant speciation, Columbia University Press, New York.
- 浜島繁隆, 1976, 愛知県・尾張地方の小湿原の植生 (I), 植物と自然, 10 (5), 22-26.
- 長谷部光泰, 2001, 系統学, 植物学がわかる, 朝日新聞社, 東京, pp. 64-67.
- 長谷部光泰, 2003, モウセンゴケ科およびモウセンゴケ属の系統関係, 食虫植物研究会誌, 54 (1), 1-9.
- Henning, W., 1965, Phylogenetic systematics, *Ann. Rev. Ent.*, 10, 97-116.
- Hoshi, Y. Hizume, M. and Kondo, K., 1994, Genomic *in situ* hybridization to improve a hypothesis on natural-hybrid origin of the hexaploid *Drosera spathulata* 'Kansai type', *La Kromosomo*, II-75-76, 2619-2623.
- Hoshi, Y. and Kondo, K., 1998, Chromosome differentiation in *Drosera*, subgenus *Rorella*, section *Rossolis*, *Cytologia*, 63, 199-211.
- 星良和, 2005, モウセンゴケ科の染色体, 生物の科学遺伝, 株式会社裳華房, 東京, pp. 38-43.
- 環境庁自然保護局野生生物課編, 2000, 改訂・日本の絶滅のおそれのある野生生物レッドデータブック 8 植物 1 (維管束植物), 財団法人自

- 然環境センター, 東京.
- 菅野陽子, 1994, モウセンゴケの生態学的研究 (その 2), 食虫植物研究会会誌, 45 (4), 79-87.
- Kondo, K. and Segawa, M., 1988, A cytotaxonomic study in artificial hybrids between *Drosera anglica* Huds. And its certain closely related species in series *Drosera*, section *Drosera*, subgenus *Drosera*, *Drosera*, La Kromosomo II (51-52), 1697-1709.
- Kondo, K., 1966, Meiosis in PMC of three species of *Drosera*, Chromosom Inf, Serv, 7, 23-24.
- Kond, K., 1969, Chromosome numbers of carnivorous plant, Bulletin of The torry Botanical Club, 96 (3) 322-328.
- Kondo, K., 1971, A review of the *Drosera spathulata* complex, Journ. Jap. Bot, 46 (11) 321-326.
- Kondo, K., 1973, Chromosome numbers of some *Drosera* taxa, Journ. Jap. Bot, 48 (7) 193-198.
- Kondo, K., 1976, A cytotaxonomic study in some species of *Drosera*. Rhodora, 78, 532-541.
- 北村四郎, 村田源, 1961, 原色日本植物図鑑・草本 II, 株式会社保育社, 大阪, pp. 166-168.
- Koch, M. A. et al., 2003, Multiple hybrid formation in natural population: concerted evolution of the internal transcribed spacer of nuclear ribosomal DNA (ITS) in North America *Arabis divaricarpa* (Brassicaceae), Mol. Biol. Evol., 20(3), 338-350.
- 小池常雄, 1966, 食虫植物と環境, 東海地方の食虫植物と形態, 誠心高等学校, 静岡, 41-99.
- 小池常雄, 1967, 食虫植物の特性, 浜名湖周辺の食虫植物, 誠心高等学校, 静岡, pp. 110-129.
- 小宮定志, 清水清, 1978, 消化・吸収についての観察と実験, 食虫植物, ニューサイエンス社, 東京, pp. 61-72.
- 小宮定志, 1978, コモウセンゴケ 2 亜種の区分について, 食虫植物研究会会誌, 85, 1-5.
- Komiya, S. and Shibata, C., 1978, Distribution of the Droseraceae in Japan, Bulltion of Nippon dental university, General Education, (7), 3-39.
- 小宮定志, 柴田千晶, 1979, 日本産モウセンゴケ科植物の解説, 食虫植物研究会会誌, 87, 1-15.
- 小宮定志, 1994a, 絶滅が危惧される日本産食虫植物, 日本歯科大学紀要第 24 号, 139-173.
- 小宮定志, 1994b, 食虫植物の生態, 食虫植物その不思議を語る, 食研事業出版, 東京, pp. 9-21.
- 小宮定志, 1996, 食虫植物の概説, 花アルバム食虫植物, 食虫植物研究会, 株式会社誠文堂新光社, 東京, pp. 82-92.
- 小宮定志, 柴田千晶, 外山雅寛, 勝俣員伊, 1996, 北海道産の食虫植物, 日本歯科大学紀要第 26 号, 153-188.
- 小宮定志, 柴田千晶, 1998, サハリンの食虫植物探査行の成果報告, 日本歯科大学紀要, 27, 141-165.
- 近藤勝彦, 2005, 食虫植物研究について, 遺伝, 59 (4), 27-31.
- Levin, D. A., 2002, The role of chromosomal change in plant evolution, Oxford University Press, Oxford.
- Marchant, N. G., H. I. Ashton and, A. S. George, 1982, *Droseraceae*. In A. S. George (ed.), Flora of Australian, Lecythidales to Batales, vol. 8, Australian Government Printing Service, Canberra, Australia, pp. 9-66.
- 南基泰, 寺井久慈, 河野恭廣, 谷山鉄郎: 2004, 東海丘陵要素植物群落の保全生態学的研究—保全・修復とその管理に関する研究—恵那キャンパス内及びその周辺地の植物種調査, 生物機能開発研究所紀要, 4: 41-51.
- 中村俊之, 久米修, 角野康郎, 1991, 四国のカン

- サイガタコモウセンゴケ, 植物研究雑誌, (66), (2), 126.
- 中村俊之, 植田邦彦, 1991, 東海丘陵要素の植物地理 2. トウカイコモウセンゴケの分類学的研究, *Acta Phytotax. Geobot*, 42 (2), 125—137.
- 中西正, 星野清治, 2001, ナガバノイシモチソウ群落の研究, 豊橋市ナガバノイシモチソウ自生地群落調査及び回復実験報告書Ⅲ, 豊橋市教育委員会美術博物館, 愛知, 1—44.
- 中西正, 1995, ナガバノイシモチソウ群落の生態と保護増殖, *生物教育*, 35, (1), 131—132.
- Nakano, M., Kinoshita, E. and Ueda, K., 2004. Life history traits and coexistence of an amphidiploid, *Drosera tokaiensis*, and its parental species, *D. rotundifolia* and *D. spatulata* (*Droseraceae*), *Plant Species Biology*, 19, 59—72.
- 波田善夫, 本田稔, 1981, 名古屋市東部の湿原植生, *Hikobia Suppl.* 1, 487—496.
- 岡田章, 川崎國雄, 2001, 壺町田湿地におけるナガバノイシモチソウ (シロバナ) の発芽と生長数の調査, *食虫植物研究会会誌*, 52, (3), 67—68.
- 大場達之, 斉藤明子, 1994, リンネと博物学 - 自然誌科学の源流 -, 千葉県立中央博物館友の会, 千葉, 81—101
- 大谷基泰, 島田多喜子, 滝平路明, 岡崎健一, 市村知雅子, 大作玲子, 神戸敏成, 桑原辰男, 野上達也, 組織培養を用いた野生生物の保存と増殖, *農業資源研究所年報*, 7, 1, (2), 27—31.
- Rattenbury, J. A. 1957, Chromosome numbers in New Zealand angiosperms, *Transact. Roy. Soc. New Zealand*, 84, 936—938.
- Rieseberg, L. H., Raymond, O., Rosenthal, D. M., Lai, Z., Livingstone, K., Nakazato, T., Murphy, J. L., Schwarzbach, A. E., Donovan, L. A. and Lexer, C., 2003, Major ecological transitions in wild sunflowers facilitated by hybridization, *Science*, 301, 1211—1216.
- Rivadavia, F., Kondo, K., Kato, M. and Hasebe, M., 2003, Phylogeny of the sundews, *Drosera* (*Droseraceae*), based on chloroplast *rbcl* and nuclear 18S ribosomal DNA sequences, *Amer. J. Bot.*, 90(1), 123—130.
- ロジャー・ルイン, 1998, 分子進化時計, DNA から見た生物進化, 株式会社日経サイエンス, 東京, 62—69.
- 佐藤矩行・長谷部光泰, 2004, 生物界の広がり体制の多様性, 発生と進化, 株式会社岩波書店, 東京, 1—9
- 佐竹義輔, 大井次三郎, 北村四郎, 亘野俊次, 富成忠夫, 1982, 日本の野生植物 草本Ⅱ 離弁花類, 株式会社平凡社, 東京, 120—121.
- Schlauer, J, 1996, A dichotomous key to the genus *Drosera* L. (*Droseraceae*), *Carnivorous Plant Newsletter*, 25, 67—88.
- Seine, R., and W. Barthlott, 1994, Some proposals on the infrageneric classification of *Drosera* L. *Taxon*, 43, 583—589.
- 瀬野純一, 1995, 西日本におけるコモウセンゴケの自生地について, *食虫植物研究会会誌*, 46, (4), 89—92.
- 瀬野純一, 2002, 日本におけるコモウセンゴケの自生地について, *植物研究雑誌*, 77, (5), 304—311.
- 瀬野純一, 2003, 宮崎産モウセンゴケ属の新雑種, ヒュウガコモウセンゴケ, *植物研究雑誌*, 78, 170—174.
- Soltis, P. S., Soltis, D. E. and Chase, M. W., 1999, Angiosperm phylogeny inferred from multiple genes as a tool for comparative biology, *Nature*, 402, 402—404.
- 菅原繁蔵, 1975, 樺太植物誌 第3巻 (復刻版), 株式会社国書刊行会, 東京, 1054—1055.
- 菅原陽子, 1994, モウセンゴケの生態学的研究 (そ

- の 1), 食虫植物研究会会誌, 45, (3), 53-62.
- 竹中千里, 2002, 東海地方の水質, 「里山の生態学」, 広木詔三編, 名古屋大学出版会, 名古屋, pp. 85-86.
- 田辺直樹, 1996, モウセンゴケの栽培, 花アルバム食虫植物, 食虫植物研究会, 株式会社誠文堂新光社, 東京, 146-151.
- 土橋豊, 2000, 植物学的分類-1, ビジュアル園芸・植物用語辞典, 社団法人家の光協会, 東京, 82-83.
- 植田邦彦, 1989, 東海丘陵要素の植物地理 1. 定義, Acta Phytotax, Geobot, 40, 190-202.
- 植田邦彦, 1991, 学名と証拠標本的重要性, 雑草研究, 36, (4), 227-235.
- 植田邦彦, 1994, 東海丘陵要素の起源と進化, 植物の自然史-多様性の進化学-, 北海道図書刊行会, 北海道, 3-18.
- Williams S. E., Albert V. A. and Chase M. W., 1994, Relationship of Droseraceae: a cladistic analysis of *rbcL* sequence and morphological data, Amer. J. Bot., 81, 1027-1037.
- Yokoyama, J., Suzuki, M., Iwatsuki, K. and Hasebe, M., 2000, Molecular phylogeny of *Coriaria*, with special emphasis on the disjunct distribution, Mol. Phylogenet. Evol., 14(1), 11-19.
- 吉田めぐみ, 小宮定志, 中田政司, 1996, 富山県に確認されたトウカイコモウセンゴケ, 富山県中央植物園研究報告, Bull, Bot, Gard, Toyama 1, 57-61.

表1 モウセンゴケ属植物 12 種と 1 雑種 (*Rorella* 亜属 *Rossolis* 節)

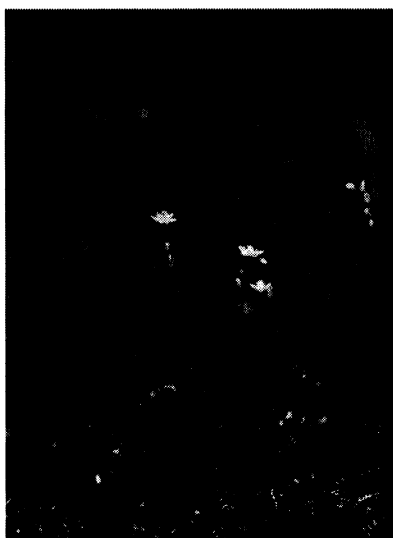
学名	染色体数	分布地
Series Eurossolis Diels		
<i>Drosera anglica</i> Huds.	40	USA: Oregon, Hawaii
<i>Drosera brevifolia</i> Pursh	20	Brazil, USA: Louisiana
<i>Drosera capillaris</i> Poir.	20	USA: Florida
<i>Drosera filiformis</i> Raf.	20	Southeast USA
<i>Drosera intermedia</i> Hyne.	20	Brazil, Cuba, USA: New Jersey
<i>Drosera rotundifolia</i> L.	20	Austria, Japan, USA: Washington
<i>Drosera spathulata</i> Labill.	20 (40, 60)	New Zealand (Japan)
<i>Drosera</i> × <i>hybrida</i> Macf.	20	Southeast USA
Series Lasiocephala Planch.		
<i>Drosera dilatatopetio-laris</i> Kondo	12	North Australia
<i>Drosera falconeri</i> Kondo et Tsang	12, 13	North Australia
<i>Drosera lanata</i> Kondo	12, 14	North Australia
<i>Drosera ordensis</i> Lowrie	24	North Australia
<i>Drosera petiolaris</i> R. Br. ex DC.	12, 13, 14	North Australia

Hoshi Y. and Kondo K., 1998

表2 モウセンゴケ, コモウセンゴケ及びトウカイコモウセンゴケの生育特性, 形質比較表

形質\種名	モウセンゴケ	トウカイコモウセンゴケ	コモウセンゴケ
国内分布	北海道〜九州	本州, 四国の一部に隔離分布	本州 (宮城以南) 〜沖縄
葉形	ほぼ円形	スプーン形	ヘラ形
葉身と葉柄の区別	明瞭	不明瞭	不明瞭
腺毛部位	葉身部のみ	葉身部のみ	葉身, 葉柄部
托葉形状	多裂状	4〜多裂状, 最外裂片欠刻	普通3片で中央片浅裂
花色	白色	淡紅色	淡紅色もしくは白色
花期	6-8月	6-9月	6-9月
種子 (翼の有無)	有 (広翼)	無	無
種子休眠性	休眠性	休眠性/非休眠性	非休眠性
越冬芽の形成有無	形成	未形成/形成	未形成
染色体数 (2n)	20 (二倍体)	60 (六倍体)	40 (四倍体)
核型 ¹⁾	20L	20L+40S (複二倍体)	40S

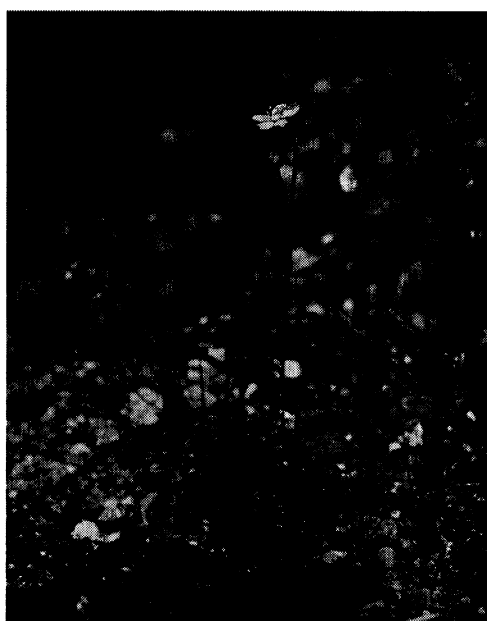
1) L: 大型染色体, S: 小型染色体



A) モウセンゴケ (*D. rotundifolia*)¹⁾
(サハリン旧黒川湿原, 2005 年 8 月 5 日)



B) コモウセンゴケ (*D. spathulata*)
(三重県安濃町, 2005 年 6 月 5 日)



C) トウカイコモウセンゴケ (*D. tokaiensis*)¹⁾
(岐阜県恵那, 2004 年 6 月 30 日)

写真1 モウセンゴケ属植物3種(モウセンゴケ, コモウセンゴケ, トウカイコモウセンゴケ)

1) 撮影者: 長山伸作