

- 1 **タイトル** : 尾瀬ヶ原におけるコウホネ属植物の繁殖器官の色彩多型とウリュウコウホネ
2 *Nuphar pumila* var. *ozeensis* f. *rubro-ovaria* の分類学的な妥当性について
- 3 **著者名** : 志賀 隆¹⁾・薄葉 満²⁾・山口昌子¹⁾・齋藤真香¹⁾・黒沢高秀³⁾・大森威宏⁴⁾
- 4 **英文タイトル** : Variations in the reproductive organ color of *Nuphar* plants in Ozegahara Moor
5 and taxonomic validity of *Nuphar pumila* var. *ozeensis* f. *rubro-ovaria*
- 6 **英文著者名** : Takashi Shiga, Mitsuru Usuba, Masako Yamaguchi, Sayaka Saito, Takahide Kurosawa
7 and Takehiro Ohmori
- 8 **著者の所属・住所** :
- 9 1) 新潟大学教育学部, 〒950-2181 新潟県新潟市西区五十嵐2の町 8050 番地
10 2) いわき市
11 3) 福島大学共生システム理工学類
12 4) 群馬県立自然史博物館
- 13 **著者のメールアドレス** : shiga@ed.niiata-u.ac.jp
- 14 **欄外表題** : 尾瀬ヶ原におけるコウホネ属植物の色彩多型
- 15 **図の数** : 2 (図 1, 2 とともにカラー掲載希望)
- 16 **表の数** : 1
- 17 **掲載カテゴリー** : 論文
- 18 **別刷希望数** : 50 部
- 19

20 英文要旨 (Abstract) :

21 We investigated variations in the reproductive organ color of *Nuphar* plants in Ozegahara Moor, which
22 is the type locality of *Nuphar pumila* var. *ozeensis*. Plants with reddish ovary were confirmed in 4 of the
23 13 ponds investigated. The fruit color of *Nuphar* plants was quite diverse, ranging from green to dark
24 red in the moor. Plants with dark red fruit were recorded in five ponds. Plants with a yellow stigmatic
25 disc, identified as *Nuphar pumila* var. *pumila*, were also recorded in a marsh of this moor, and the color
26 of the peduncle was red rather than green. The plants with a reddish ovary plants were identified as *N.*
27 *pumila* var. *ozeensis* f. *rubro-ovaria*. This species has been recorded only in Uryu-numa Moor, Hokkaido
28 Pref., which is the type locality. The type specimen of *N. pumila* var. *ozeensis* showed significant
29 discoloration and it was not clear whether the ovary and fruit were green or red. The description of the
30 variety also did not mention ovary and fruit color. Because the color of the ovary and fruit of the type
31 specimen was unknown, we proposed not to admit the forms under the variety.

32

33 はじめに

34 ネムロコウホネ *Nuphar pumila* DC. (スイレン科) はユーラシア大陸と日本の冷温帯の湖沼、
35 湿原の池塘に生育する多年生の浮葉植物である (Padgett, 2007). コウホネ属において、繁殖
36 器官の色彩変異は種および種内分類群の分類形質として重要視され (Shiga, 2007), ネムロコ
37 ウホネでは柱頭盤が赤く色づくものが変種オゼコウホネ *N. pumila* DC. var. *ozeensis* H.Hara と
38 して基本変種から区別される (三木, 1937; Hara, 1951). オゼコウホネは、基準産地である尾
39 瀬ヶ原以外にも雨竜沼湿原 (北海道) や木地山高原 (秋田県), 月山 (山形県) において生育
40 が確認されている (佐藤, 1964; 望月, 1972; 高橋ほか, 2005; Shiga, 2007). 高橋ほか (2005)
41 は、オゼコウホネのうち、子房が開花初期より赤く色づくものを品種ウリュウコウホネ *N.*
42 *pumila* var. *ozeensis* f. *rubro-ovaria* Koji Ito ex Hideki Takah., M. Yamaz. et J. Sasaki として区別した。
43 ウリュウコウホネの基準産地の雨竜沼湿原からは、ネムロコウホネ、オゼコウホネが記録さ
44 れているが、柱頭盤が赤いコウホネ属植物のほとんどは子房が赤く色づき、果実が暗紅色に
45 なるウリュウコウホネにあたるものであるとされている (高橋ほか, 2005).

46 著者らは2017年より第4次尾瀬総合学術調査の一環として、尾瀬ヶ原におけるコウホネ属
47 植物の形態変異や遺伝的多様性、遺伝構造を明らかにすることを目的に調査を進めている。
48 この調査の中で、開花初期の子房が赤く色づきウリュウコウホネに該当すると思われるコウ
49 ホネ属植物を発見した。果実が暗紅色であるオゼコウホネが尾瀬ヶ原にも生育していること
50 は、既に金井 (1979) によって報告されているが、ウリュウコウホネの生育はこれまで雨竜
51 沼湿原以外からは報告されてこなかった。そこで、尾瀬ヶ原におけるコウホネ属植物の繁殖
52 器官の色彩多型を明らかにし、オゼコウホネとウリュウコウホネの両分類群の分類学的な扱
53 いを改めて検討することを目的に、生育地における繁殖器官の色彩の調査とオゼコウホネの
54 タイプ標本と記載文の検討を行った。

55

56 材料と方法

57 2017年7月から8月にかけて、尾瀬ヶ原 (群馬県, 福島県) においてコウホネ属植物が生

58 育する 26 個の池塘において調査を行い、十分な数の開花初期の花や、成熟した果実を確認す
59 ることができた 13 個の池塘において柱頭盤、子房、果実、花柄の表皮の色彩を記録した（以
60 降、色彩多型を論じる際には柱頭盤、子房、果実、花柄とのみ記す；表 1）。本研究では、雄
61 しべから花粉がまだ放出されている段階のものを子房とし、花粉が全て散布され、子房が幅
62 2cm 以上に成長したものを果実と定義した。尾瀬ヶ原における地域区分、地域コードや池塘
63 番号は金井(1998)に従った。なお、調査の際に採集した証拠標本は新潟大学教育学部(NGU)
64 に収蔵した。

65 また、東京大学総合博物館の植物標本庫(TI)において、原寛博士が採集したオゼコウホネ
66 のタイプ標本(上野、尾瀬原中田代, Jul. 26, 1950, 原寛 s.n.)を確認するとともに、記載文の記
67 述(Hara, 1951)を検討した。

68

69 結果と考察

70 1. 繁殖器官の色彩多型

71 尾瀬ヶ原においてコウホネ属植物の柱頭盤はほとんど赤色であるが、下田代の池塘(KS2-
72 17)において黄色の集団を確認した(表 1, 図 1e)。この集団は、これまでも過去に報告され
73 てきた集団であった(馬場, 1987; 大森, 2014)。本研究では分子マーカーなどにより遺伝的
74 な個体数を調べていないため 1 個体なのか複数個体であるのか不明であるが、KS2-17 の池塘
75 で固定している形質であることがうかがえた。次に、開花初期の花の子房が明らかに赤く色
76 づいているものは 13 池塘のうち、4 池塘(SA1-16, KA2-85, NA5-79, NN2-45)で確認され
77 た(表 1, 図 1c, d)。果実は、緑色の集団(KA2-51, KS2-17)、緑色から暗紅色まで集団内で
78 変異があるもの(KA4-5, KS2-4, KS2-8, NA4-8~9, NN2-22, NN2-28)、暗紅色の集団(SA1-
79 16, KA2-85, NA5-79, NN2-45, NN6-32)、と幅広い色彩多型が確認された(表 1)。花柄の色
80 彩は、柱頭盤が黄色くネムロコウホネと同定される集団(KS2-17)が赤~赤褐色であった以
81 外はすべての集団が緑色であった(表 1, 図 1f, g)。浮葉の葉柄についても KS2-17 では赤~
82 赤褐色であり、それ以外の集団はすべて緑色であった(図 1i, j)。この花柄や葉柄が赤く色づ

83 く変異は、過去にオゼコウホネ（池塘 KS2-1）においても確認されていることから（大森、
84 2014）、尾瀬ヶ原のコウホネ属植物の中に低頻度で多型が見られるものと思われる。
85 今回確認した繁殖器官の色彩多型は単年度の観察であり、複数年に渡って形質の安定性を検
86 討する必要がある。KA2-85 では2018年8月にも再度調査を行うことができたので確認した
87 ところ、2017年と同様に子房は赤色、果実は暗紅色であった。全ての池塘を複数年に渡って
88 観察することはできていないものの、ウリュウコウホネにあたる植物が尾瀬ヶ原にも生育し
89 ているとしてよいと思われる。コウホネ属において柱頭盤や果実が赤色化する形質は複数回
90 独立して進化してきたと考えられており（Padgett, 2007 ; Shiga, 2007）、ネムロコウホネにおい
91 ても柱頭盤が赤い形質（オゼコウホネ）は複数回進化したことが分かっている（Shiga et al.,
92 2006 ; Shiga, 2007）。子房が赤くなる形質も雨竜沼湿原と尾瀬ヶ原でそれぞれ独立に生じた形
93 質であると予想されるが、著者らのマイクロサテライトマーカーを用いた予備的な調査では
94 これを支持する結果が得られている（齋藤ほか、未発表）。

95 高橋ら（2005）は雨竜沼湿原に生育するネムロコウホネ、オゼコウホネ、ウリュウコウホ
96 ネの子房や果実の色彩多型が連続的であることを報告し、これが変種間、品種間の交配に起
97 因する可能性を指摘している。繁殖器官が赤色化するメカニズムや、これが生態学的にどの
98 ような意味を持つのかは不明であるが、前述の著者らの予備的な調査（齋藤ほか、未発表）
99 でも、尾瀬ヶ原内の池塘間において遺伝子流動が確認されている。尾瀬ヶ原においても異な
100 る色彩多型を持つ個体間で交配があり、その後も維持されてきたものと思われる。

101

102 2. タイプ標本と記載文の検討とウリュウコウホネの分類学的な妥当性

103 東京大学総合研究博物館に収蔵されているタイプ標本には花が2つ、若い果実と成熟した
104 果実が1つずつ残されていた（図2）。しかし、標本自体の退色が著しく、果実が緑色であっ
105 たのか、暗紅色であったのか判然としなかった（図2c）。また、花の子房は露出しておらず子
106 房の色彩を確認することはできなかった（図2b）。葉や果実の退色の程度から、もし標本を破
107 壊して雄しべや花弁を取り除き、子房を確認しても生育時の色彩を推定することは不可能で

108 あったと思われる。

109 オゼコウホネの記載文 (Hara, 1951) には、柱頭盤の色彩以外には柱頭の数や萼、花卉、果
110 実、種子の大きさの記述しかなく、子房や果実の色彩についての記述は無かった。原寛博士
111 は第 1 次尾瀬ヶ原総合学術調査に参加しており、尾瀬ヶ原におけるコウホネ属植物の色彩多
112 型についてある程度は認識していたものと予想される。しかし、上述の通りタイプ標本にお
113 いても子房や果実の色彩を確認することができないことから、博士がどのような色彩変異
114 を持つ植物をオゼコウホネとして認識していたのかは不明である。なお、記載文や判別文を
115 伴わないため正式な発表とは扱われないが、最初にオゼコウホネを *Nuphar ozeensis* Miki とし
116 て紹介した三木 (1937) も、子房や果実の色彩については言及していない。

117 ウリュウコウホネの記載文には“*Ovarium rufescens et fructus atro-ruber* (子房が赤みがかり、果
118 実が暗紅色)”とあり (高橋ほか, 2005)、オゼコウホネの子房が黄色であることを前提に記載
119 がなされている。しかしオゼコウホネのタイプ標本の子房や果実の色彩が判然としないこと
120 から、そもそもこの記述が妥当ではない可能性がある。今回の調査では、オゼコウホネのタ
121 イプ標本が採集された中田代においてもウリュウコウホネの特徴を持つ個体が確認された
122 (表 1, 池塘 NA5-79)。そのため、赤く色づいた子房を持つ個体がオゼコウホネのタイプ標本
123 として採集された可能性も否定できない。その場合、子房が赤い植物 (現在ウリュウコウホ
124 ネと扱われるもの) がオゼコウホネとなり、無理に識別するのであれば子房が黄色のもの (現
125 在オゼコウホネとして扱われるもの) に対して新しい品種名を与える必要が出てくるだろう。

126 この問題を解決するためには、タイプ標本の元になった植物の子房と果実の色彩を明らか
127 にするしかないと思われる。近縁種のシモツケコウホネ *N. submersa* Shiga et Kadono では、多
128 型性の高いマイクロサテライトマーカーを用いて個体識別が行われており (志賀ほか, 2013)、
129 オゼコウホネのタイプ標本より DNA を抽出して、採集された池塘や、採集された個体そのも
130 のを特定して子房や果実の色を確認することができるかもしれない。しかし、タイプ標本の
131 採集から 70 年近く経過しており、DNA が断片化していることが予想されることから、この
132 ような解析は極めて難しいだろう。そのため、従来の図鑑 (角野, 2014; 志賀, 2015) や論文

133 (Shiga, 2007) で扱われてきたように柱頭盤が赤く、子房が黄色のものを基本品種オゼコウホ
134 ネ、子房が赤色のものを品種ウリュウコウホネとして区別するのではなく、変種オゼコウホ
135 ネの下に品種を認めず子房が黄色のものも赤色のものもまとめてオゼコウホネとして扱うこ
136 とが現時点では妥当であると思われる。

137 なお、Shiga (2007) は、ネムロコウホネにおいて柱頭盤の赤色化が系統内で独立に複数回
138 生じたことを理由に、同種の下位分類群に変種を認めず、オゼコウホネ（柱頭盤が赤色、子
139 房が黄色）とウリュウコウホネ（柱頭盤、子房ともに赤色）をともに品種として扱うことを
140 提案している。しかし、Shiga et al. (2006) や Shiga (2007) の AFLP 解析では、オゼコウホネ
141 は尾瀬ヶ原と雨竜沼湿原の各 1 個体、ウリュウコウホネは雨竜沼湿原の 1 個体しか解析対象
142 としていない。オゼコウホネが帰属する分類階級の判断は、多型性の高い遺伝子座を用いた
143 ネムロコウホネ類の系統解析や遺伝構造の解析に基づいて、今後改めてなされる必要がある
144 だろう。

145

146 証拠標本

147 ここでは子房が赤く色づいていたものをオゼコウホネから区別してウリュウコウホネとし
148 てリストした。

149

150 ネムロコウホネ *Nuphar pumila* var. *pumila* : 福島県檜枝岐村尾瀬ヶ原北下田代 (池塘 KS2-17) ,
151 Aug. 30, 2018, 志賀 隆・山口昌子・齊藤真香 9984~9986 (新潟大学教育学部標本庫 (NGU)
152 6314~6316) .

153

154 オゼコウホネ *N. pumila* var. *ozeensis* f. *ozeensis* : 群馬県片品村尾瀬ヶ原西中田代 (池塘 NN2-
155 22) , Aug. 29, 2018, 志賀 隆・山口昌子・齊藤真香 9957~9959 (NGU6304~6306).

156

157 ウリュウコウホネ *N. pumila* var. *ozeensis* f. *rubro-ovaria* : 群馬県片品村尾瀬ヶ原背中アブリ田

158 代（池塘 SA1-16）, Aug. 28, 2018, 志賀 隆・山口昌子・齊藤真香 9940～9941（NGU6317
159 ～6318）；上田代（池塘 KA2-85）, Aug. 27, 2018, 志賀 隆・山口昌子・齊藤真香 9916～
160 9923（NGU6319～6326）；西中田代（池塘 NN2-45）, Aug. 29, 2018, 志賀 隆・山口昌子・
161 齊藤真香 9967～9970（NGU6307～6310）.

162

163 謝辞

164 清水晶子博士（東京大学総合研究博物館）にはタイプ標本を含むコウホネ属植物の標本閲
165 覧に際してお世話になりました。また、札幌市博物館活動センターの山崎真実氏には原稿に
166 ついて有益なコメントをいただきました。この調査研究は第4次尾瀬総合学術調査の一環と
167 して、環境省の生物多様性保全推進支援事業費を用いて行われました。

168

169 引用文献

170 馬場 篤, 1987. 福島県新産植物と稀産植物の新産地 (3). フロラ福島 (5) : 13-14.

171 Hara, H., 1951. Observations on some plants of the Ozegahara moor, central Honshu. Botanical
172 Magazine, Tokyo 64(753-754): 74-80.

173 角野康郎, 2014. 日本の水草. 文一総合出版.

174 金井弘夫, 1979. オゼコウホネの種子散布. 植物研究雑誌 54(1): 27-29.

175 金井弘夫, 1998. 尾瀬ヶ原の池塘地図と水生植物5種の分布消長. 『尾瀬の総合研究』(尾瀬総
176 合学術調査団編) pp. 377-471, 尾瀬総合学術調査団.

177 三木 茂, 1937. 山城水草誌. 京都府史跡名勝天然記念物調査報告書 18 : 1-127.

178 望月陸夫, 1972. オゼコウホネ秋田県に産す. 植物研究雑誌 47(3) : 76.

179 大森威宏, 2014. 尾瀬における環境省絶滅危惧植物の分布と生育立地2-尾瀬ヶ原におけるオ
180 ゼコウホネ *Nuphar pumila* (Timm) DC. var. *ozeensis* (Miki) H. Hara (広義) の保全生物学的
181 研究1 分布変化と種子生産について-. 尾瀬の自然保護: 群馬県特殊植物等保全事業調査
182 報告書 (36) : 73-78.

- 183 Padgett, D. J., 2007. A monograph of *Nuphar* (Nymphaeaceae). *Rhodora* 109(937): 1–95.
- 184 佐藤正己, 1964. 月山のオゼコウホネその他の注目すべき高山植物. *植物研究雑誌* 39(1): 24.
- 185 Shiga, T., 2007. A systematic study of *Nuphar* (Nymphaeaceae) in Japan with special reference to the
186 role of hybridization. Thesis of doctoral degree, Kobe University.
- 187 志賀 隆, 2015. スイレン科. 『改訂新版日本の野生植物 1』(大橋広好・門田裕一・邑田 仁・
188 米倉浩司監修) pp. 46-48, 平凡社.
- 189 Shiga, T., J. Ishii, Y. Isagi and Y. Kadono, 2006. *Nuphar submersa* (Nymphaeaceae), a new species from
190 central Japan. *Acta Phytotaxonomica et Geobotanica* 57(2): 113–122.
- 191 志賀 隆・横川昌史・兼子伸吾・井鷲裕司, 2013. 全個体遺伝子型解析データに基づく絶滅危
192 惧水生植物シモツケコウホネ *Nuphar submersa* とナガレコウホネ *N. x fluminalis* の市場流
193 通株の種同定と産地特定. *保全生態学研究* 18(1) : 33-44.
- 194 高橋英樹・山崎真実・佐々木純一, 2005. オゼコウホネ (スイレン科) の1新品種. *植物研究*
195 *雑誌* 80(1) : 48–51.
- 196

197 表 1. 尾瀬ヶ原におけるコウホネ属植物の繁殖器官の色彩多型. 地域コードや池塘番号は金井
 198 (1998) に従った.

地域名	地域コード	池塘番号	柱頭盤	子房	果実	花柄	同定
背中アブリ	SA1	16	赤色	うす赤～赤	暗紅色	緑色	ウリュウコ ウホネ
上田代	KA2	51	赤色	黄色	緑色	緑色	オゼコウホ ネ
上田代	KA2	85	赤色	赤色	暗紅色	緑色	ウリュウコ ウホネ
上田代	KA4	5	赤色	黄～うす赤	緑～一部赤	緑色	オゼコウホ ネ
中田代	NA4	8・9*	赤色	黄色	一部赤～暗	緑色	オゼコウホ ネ
中田代	NA5	79	赤色	赤色	暗紅色	緑色	ウリュウコ ウホネ
西中田代	NN2	22	赤色	黄～うす赤	緑～一部赤	緑色	オゼコウホ ネ
西中田代	NN2	28	赤色	黄色	一部赤～暗	緑色	オゼコウホ ネ
西中田代	NN2	45	赤色	赤色	暗紅色	緑色	ウリュウコ ウホネ
西中田代	NN6	32	赤色	黄色	暗紅色	緑色	オゼコウホ ネ
北下田代	KS2	4	赤色	黄色	一部赤～暗	緑色	オゼコウホ ネ

北下田代	KS2	8	赤色	黄色	一部赤～暗	緑色	オゼコウホ
					紅色		ネ
北下田代	KS2	17	黄色	黄色	緑色	赤～赤褐色	ネムロコウ
							ホネ

199 * 金井（1998）の調査以降に 2 つの池塘が繋がった.

200

201 図の説明

202 図 1. 尾瀬ヶ原におけるコウホネ属植物の繁殖器官と栄養器官の色彩多型. 尾瀬ヶ原で見つ
203 ったウリュウコウホネの特徴を持つ植物の花 (a, b) と子房 (c, d ; c の写真では柱頭
204 盤は切除してある). a~c は全て同じ個体で上田代 (KA2-85) にて採集. d は中田代
205 (NA5-79) にて採集. 花のサイズと柱頭盤の色多型 (e, f). 果実のサイズと色多型 (g,
206 h). e~h には池塘番号を写真内に付した. ウリュウコウホネの特徴を持つ植物 (i, KA2-
207 85). ネムロコウホネの特徴を持つ個体の浮葉 (j, KS-17). a~c, i は 2017 年 8 月 27
208 日, d は 2017 年 7 月 30 日, e~h, j は 2017 年 8 月 29 日に撮影.

209 図 2. オゼコウホネ *Nuphar pumila* var. *ozeensis* のタイプ標本 (上野, 尾瀬原中田代, Jul. 26, 1950,
210 原寛 s.n., TI). 全体 (a), 花の拡大 (b) と果実の拡大 (c) をそれぞれ示した.

211



