

## シカクホタルイの分類学的研究

著者	織田 二郎, 永益 英敏
著者別表示	Oda Jiro, Nagamasu Hidetoshi
雑誌名	植物地理・分類研究
巻	63
号	1
ページ	31-44
発行年	2015-09-01
URL	<a href="http://doi.org/10.24517/00053587">http://doi.org/10.24517/00053587</a>



## 織田二郎・永益英敏：シカクホタルイの分類学的研究

〒 606-8501 京都市左京区吉田本町 京都大学総合博物館

### Jiro Oda and Hidetoshi Nagamasu: Taxonomic study of *Schoenoplectiella* *×trapezoidea* (Cyperaceae).

The Kyoto University Museum, Kyoto University, Yoshidahonmachi, Sakyo-ku, Kyoto-shi, 606-8501, Japan

#### Abstract

*Schoenoplectiella* *×trapezoidea* (Koidz.) J. Jung & H.K. Choi has been treated as a hybrid between *S. hotarui* (Ohwi) J. Jung & H.K. Choi and *S. triangulata* (Roxb.) J. Jung & H.K. Choi or *S. juncooides* (Roxb.) Lye and *S. triangulata*. However, we found two morphological types of *S. ×trapezoidea* in a population of Makinocho, Shiga Pref., Japan. One has slender trigonal to pentagonal culms, shorter spikelets, and high seed fertility (A-type), and the other has thicker irregularly rather sharp tetragonal to pentagonal culms, longer spikelets often twisted at the upper part, and low seed fertility (B-type). We carried out cytological, morphological and reproductive studies of both types of *S. ×trapezoidea* together with its presumed parent species, *S. hotarui*, *S. juncooides* and *S. triangulata*, from the populations and nearby fallow field. Chromosome number of *S. hotarui*, *S. triangulata*, and A-type with  $2n = 42$ , B-type with  $2n = 58$  and *S. juncooides* with  $2n = 74$  were found. A-type is mainly growing between *S. hotarui* and *S. triangulata* in the population and showed intermediate morphology between them so, A-type is not inconsistent with a hybrid between *S. hotarui* and *S. triangulata*. A-type also showed lower pollen stainability and seed fertility than parental species, which might support the hybrid origin of A-type. Meanwhile, B-type ( $2n = 58$ ) well showed intermediate chromosome number and morphology between *S. trapezoidea* ( $2n = 42$ ) and *S. juncooides* ( $2n = 74$ ). Moreover, as B type showed many monovalents and heteromorphic trivalents in meiosis configurations, low pollen stainability and seed fertility, it is highly possible that B-type is a hybrid between *S. juncooides* and *S. triangulata*. The examination of the type specimens showed that the name *S. trapezoidea* should be retained for 'S. trapezoidea (A type)', a hybrid 'S. hotarui  $\times$  S. triangulata' although we could not clearly show that this plant is really a hybrid in the present study. For 'S. trapezoidea (B type)', we proposed a name *Schoenoplectiella* *×yashiroi* J. Oda & Nagam., hybr. nov. for a hybrid *S. juncooides*  $\times$  *S. triangulata*.

**Key words:** Cyperaceae, cytotaxonomy, hybrid, *Schoenoplectiella*, *Schoenoplectiella trapezoidea*, *Schoenoplectiella* *×yashiroi*.

#### はじめに

カヤツリグサ科Cyperaceaeのホソガタホタルイ属*Schoenoplectiella* Lyeはフトイ属*Schoenoplectus* (Rchb.) Pallaから、葉緑体*rbcl*を用いた系統解析の結果 (Muasya et al. 1998) に基づき近年分離された新しい属であり (Lye 2003), ホソガタホタルイ節sect. *Schoenoplectiella* (主にアフリカに分布) とカンガレイ節sect. *Actaeogeton*で構成される (Hayasaka 2012)。日本には、茎の途中に葉が見つからないことなどで特徴づけられているカンガレイ節に属する11種が認められ、シカクホタルイ*S.*

*×trapezoidea* (Koidz.) J. Jung & H.K. Choi, オグライ*S. ×oguraensis* (T. Koyama) Hayas. やアイノコカンガレイ*S. ×uzenensis* (T. Koyama) Hayas. などの自然雑種とされる植物も多く知られている (Hayasaka 2012)。

シカクホタルイは*Scirpus trapezoideus* Koidz. の名で1925年に新種として記載されたカヤツリグサ科植物であり、カンガレイ*S. triangulatus* Roxb. やヒメカンガレイ*S. mucronatus* L. に似るが、茎断面が四角形であることで区別された (Koidzumi 1925)。また、1931年にはサンカクホタルイ*Scirpus*

*erectus* Poir. var. *triangulatus* Honda がホタルイの新変種として記載され、この植物は茎断面が三角形であることが特徴とされた (Honda 1931)。なお、当時は広義ホタルイを *S. erectus* に当てていた (Matsumura 1905)。後に Ohwi (1944, 1953) はシカクホタルイもサンカクホタルイも同じ植物と考え、両者をホタルイの変種とし、*Scirpus juncooides* Roxb. var. *triangulatus* (Honda) Ohwi をサンカクホタルイ (シカクホタルイ) の正名とした (Table 1)。その後 Koyama (1958) は、Ohwi (1944, 1953) と同様にシカクホタルイとサンカクホタルイを同じ実体として扱ったが、両者をイヌホタルイ *Scirpus juncooides* Roxb. とカンガレイとの雑種と考え、*Scirpus* × *trapezoideus* Koidz. を正名とした。大井 (1965) も Koyama (1958) の見解を受け入れ、シカクホタルイ (サンカクホタルイ) はホタルイ *S. juncooides* とカンガレイの種間雑種と述べた。Koyama (1958) と大井 (1965) は、学名では同じ組み合わせを用いたが、和名では異なった組み合わせを採用した。その理由は、大井 (1944, 1953, 1965) はホタルイを広くとらえており、イヌホタルイ *S. juncooides* や狭義ホタルイ *S. hotarui* Ohwi をホタルイ *S. juncooides* から区別しなかったからである。従って大井 (1965) の扱いでは、シカクホタルイの片親は狭義ホタルイでもイヌホタルイでもよいということになる。ホタルイを広くとらえる大井 (1965) の見解はその後大井 (1981)、大井・北川 (1992) まで維持されたこともあり (Table 1)、シ

カクホタルイの片方の親種はホタルイなのか、イヌホタルイなのかあいまいなままとなった。

Hayasaka (2002) はシカクホタルイの両親を ?*Schoenoplectus hotarui* × *S. triangulatus* とし、狭義ホタルイとカンガレイの雑種である可能性を示唆した。Yano and Hoshino (2005) は宮城県産のシカクホタルイの染色体数を調べ、それが  $2n = 43$  であり、狭義ホタルイ  $2n = 44$  とカンガレイ  $2n = 42$  の中間値であることを示した。また、イヌホタルイの染色体数は 3 地点で調べ、いずれも  $2n = 74$  を報告している。このことからシカクホタルイは狭義ホタルイとカンガレイの種間雑種であろうと考察した。また、Yano et al. (2010) は、核 DNA の ITS 領域の配列データに基づき、シカクホタルイの両親種はホタルイとカンガレイである可能性が高いとしている。

しかし谷城 (2007) は、シカクホタルイとサンカクホタルイは起源の異なる植物と考え、シカクホタルイはイヌホタルイとカンガレイの雑種であり、稔性が低いことを特徴に挙げ、サンカクホタルイは狭義ホタルイとカンガレイの雑種であり、雑種にしては稔性が高いことを指摘した。角野 (2014) もこの考えを引き継いでいる。このように、シカクホタルイ (サンカクホタルイ) は Koyama (1958) 以来多くのカヤツリグサ科研究者は雑種と考えてきた。その片親がカンガレイであることに異論はなく、もう一方の片親がホタルイか、イヌホタルイかで、さまざまな説が提案されてきたのであるが、

Table 1. Taxonomic treatments of *Schoenoplectiella trapezoidea* and *Scirpus juncooides* var. *triangulatus*.

Scientific name	Japanese name	Taxonomic treatment	References	Notes
<i>S. trapezoidea</i> (Koidz.) J. Jung & H. K. Choi	シカクホタルイ Shikaku-hotarui	<i>S. hotarui</i> × <i>S. triangulata</i>	Hayasaka (2002), Yano & Hoshino (2005), Yano et al. (2010)	
		<i>S. juncooides</i> × <i>S. triangulata</i>	Koyama (1958), Ohwi (1965, 1981), Ohwi & Kitagawa (1992), Yashiro (2007), Hoshino et al. (2011), Kadono (2014)	Ohwi (1965, 1981) and Ohwi & Kitagawa (1992) merged <i>S. hotarui</i> in <i>S. juncooides</i>
		Distinct species	Koidzumi (1925), Kim et al. (2012)	original description: <i>Scirpus trapezoideus</i> Koidz.
		Synonym of <i>Scirpus juncooides</i> var. <i>triangulatus</i>	Ohwi (1944, 1953)	
<i>Scirpus juncooides</i> Roxb. var. <i>triangulatus</i> (Honda) Ohwi	サンカクホタルイ Sankaku-hotarui	Variety of <i>S. juncooides</i> (= <i>S. erectus</i> )	Honda (1931)	original description: <i>Scirpus erectus</i> var. <i>triangulatus</i> Honda
			Ohwi (1944, 1953)	Ohwi (1944, 1953) merged <i>S. hotarui</i> in <i>S. juncooides</i>
		<i>S. hotarui</i> × <i>S. triangulata</i>	Yashiro (2007), Kadono (2014)	
		Synonym of <i>S. trapezoidea</i>	Koyama (1958), Ohwi (1965, 1981), Ohwi & Kitagawa (1992)	

Kim et al. (2012) は韓国産のシカクホタルイとその関連種についてのDNAのマイクロサテライト多型を分析したなかで、シカクホタルイには雑種性は検出されなかったと報告した (Table 1)。

2010年に、茎の断面の形や大きさと草丈から見てシカクホタルイ (サンカクホタルイ) と思われる植物がカンガレイやホタルイと同所的に多数個体生育している休耕田由来の湿地 (一辺20-30 m) を、滋賀県高島市マキノ町の琵琶湖の近くで発見した (マキノ集団と呼ぶ)。100個体はあろうかと思われるシカクホタルイをよく観察すると、シカクホタルイとみなした植物にも2型が認められた。1つは、茎断面が鈍稜の三角形~やや変則的の五角形 (Fig. 1A-C), 小穂が短い型で、個体数は多かった。これをシカクホタルイAタイプ (以後単にAタイプと呼ぶ) とする。もう1つは、茎断面がやや鋭稜の変則的の四角形~五角形で (Fig. 1D), 小穂が長く先が時折ややねじれる型で、数個体しか見られなかった。これをシカクホタルイBタイプ (以後単にBタイプと呼ぶ) とする。我々はAタイプとBタイプの形態学的、生殖的、および細胞学的相違を調べることにより、シカクホタルイ (サンカクホタルイ) をめぐる分類学的問題に取り組むことにした。

#### 材料と方法

**サンプリング** マキノ集団について、生育地での観察を数回行うと共に代表的なものを奈良県の個人庭園に移植し、染色体観察をはじめとする解析を行った。マキノ集団にはシカクホタルイの有力な片親候補であるイヌホタルイは見られなかったが、その近く (約100 m南東) の休耕田で生育していたので、これを解析に加えた。また、イヌホタルイの染色体数の地理的安定性を確かめるために、三重県、奈良県、兵庫県で採集したイヌホタルイについても染色体を観察した。

**染色体の観察** 体細胞分裂の観察は次のように行っ

た。ポットで栽培した個体が活発に根を出していることを確かめ、根端をピンセットで切り取り、0.0025 M オキシキノリンに移し常温で1時間、5°Cで15時間処理した後、酢酸エタノール液 (酢酸:エタノール=1:3) に1時間浸し固定した。次に1 N塩酸に移し、常温で1時間、60°Cで10分分解した後1%ラクトプロピオニックオルセイン液にて染色し、押しつぶし法にて観察した。減数分裂は若い葯を用いた。葯を取り出した後スライドガラス上で柄付き針を用いてたたき、花粉母細胞を放出させ、1%ラクトプロピオニックオルセイン液にて染色し、押しつぶして観察した。染色体数の決定のために必ず複数の細胞を観察した。代表的なものは写真撮影をした。証拠標本は染色体の写真を添えてKYOに収蔵した。

**外部形態の計測** 茎の径については、よく成長したものをランダムに10個選び、ノギスで計測して平均と標準偏差を計算した。小穂の長さは、1花序中で最も長い小穂の長さをノギスではかり、平均と標準偏差を計算した。葯および瘦果の長さは、任意に選んだ10個をキーエンスデジタルマイクروسコープVHX-1000で計測し、平均と標準偏差を計算した。刺針状花被片の長さは、5個の瘦果の周囲にある花被片 (瘦果あたり5-6個、計25-30個) の長さを測り、平均値と標準偏差を計算した。

**成熟度の評価** 成熟度 (=成熟している瘦果の割合) を求めるため、複数の小穂を分解して、瘦果を観察し、大きく成長し、かつ褐色に熟しているものとそうでないものの数を数えた。なお、このグループの花序は求得的に成熟するので、花序の先端部の果実は熟しているかどうかの判断が難しくなるので判定から除外した。

**花粉稔性の評価** 花粉の染色テストは葯から取り出した花粉をスライドガラス上にはらまき、0.5%コットンブルー乳酸溶液にて染色して染色の程度を観察した。100個の花粉粒の染色性を観察して染色され

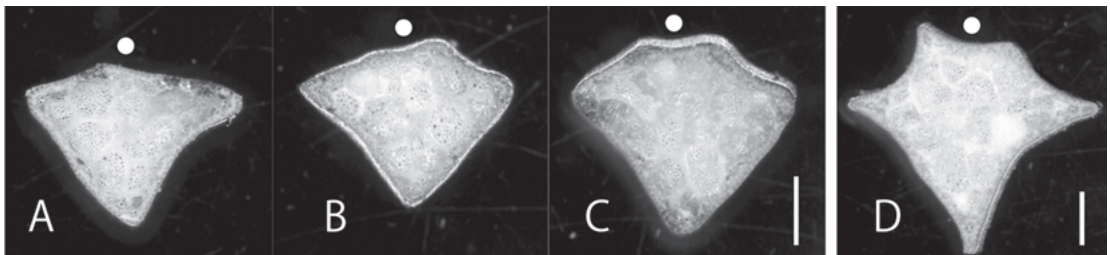


Fig. 1. Cross section of culms of *Schoenoplectiella xtrapezoidea* in the population of Makino-cho, Shiga Pref. A-C: *S. xtrapezoidea* (A type), trigonal to pentagonal. D: *S. xtrapezoidea* (B type), rather sharp tetragonal to pentagonal. White disc shows the developing side of pseudo-lateral spikelets, bar = 1 mm.

た花粉粒の割合を計算した。

**標本観察** 上記の観察に加えて、京都大学 (KYO)、東京大学 (TI) 所蔵の関連種のタイプ標本をはじめとする標本を検討した。

## 結果

### 染色体観察

染色体観察の結果はカンガレイ (Fig. 2G)、ホタルイ (Fig. 2H)、Aタイプ (Fig. 3C-E) については  $2n = 42$  であった。Bタイプは  $2n = 58$  (Fig. 3H-J)、イヌホタルイはマキノ町だけでなく、三重県伊賀市 (*J. Oda 4909* [KYO])、兵庫県神戸市 (*id. 7507* [KYO])、奈良県奈良市 (*id. 7515* [KYO]) でも  $2n = 74$  (Fig. 2I, Table 2) であった。減数分裂第1分裂の前期の後半~中期の観察ではカンガレイ (21II)、ホタルイ (21II)、イヌホタルイ (37II) はすべて正常な二価染色体を形成していた。それに対しBタイプでは一価染色体 (Fig. 3Iのm) や異形三価染色体 (Fig. 3Iのht) が多数みられ、対合は乱れていた。ある細胞では  $2n = 58$  (19I + 12II + 5III) が観察された (Fig. 3I, 3J)。一方、Aタイプでは二価染色体の対合はほぼ正常であった (Fig. 3D, E)。

### 形態学的計測結果

**茎の断面の径** カンガレイが最も長く  $4.14 \pm 0.23$  mm であり、最も短いのはホタルイの  $1.07 \pm 0.01$  mm であった。その間で、Bタイプ、Aタイプ、イヌホタルイの順となった (Table 2, Fig. 4A)。Aタイプ ( $N = 30$ ) とBタイプ ( $N = 20$ ) の値を検定したところ、有意な差があった (t-test,  $p < 0.001$ )。

**小穂の長さ** Bタイプが最も長く平均  $17.0 \pm 1.5$  mm あり、最も短いのはホタルイの  $8.7 \pm 1.31$  mm であった。その間で、カンガレイ、Aタイプ、イヌホタルイの順となった (Table 2, Fig. 4B)。Aタイプはカンガレイとイヌホタルイ又はホタルイの間の値であったが、Bタイプはカンガレイより有意に長い ( $p < 0.01$ ) 結果となった。

**葯の長さ** カンガレイが最も長く  $2.10 \pm 0.15$  mm であり、ホタルイが最も短く  $0.77 \pm 0.05$  mm であった。カンガレイに続いて、Bタイプ、Aタイプ、イヌホタルイの順となった (Table 2, Fig. 4C)。更に詳しく見てみると、Aタイプ ( $1.39 \pm 0.09$  mm) はカンガレイ ( $2.10 \pm 0.15$  mm) とホタルイ ( $0.77 \pm 0.05$  mm) のほぼ中間の値となり、Bタイプ ( $1.59 \pm 0.07$  mm) はカンガレイとイヌホタルイ ( $1.19 \pm 0.09$  mm) のほぼ中間の値となり、AタイプとBタイプの間には有意な差があった ( $p < 0.001$ )。

**刺針状花被片の長さ** カンガレイが最も長く  $2.65 \pm 0.30$  mm で、最も短いのはイヌホタルイの  $1.22 \pm 0.45$  mm であった (Table 2, Fig. 4D)。Aタイプ ( $2.42 \pm 0.25$  mm) とBタイプ ( $2.16 \pm 0.28$  mm) では明らかにAタイプのほうが長かった ( $p < 0.001$ )。

**瘦果の長さ** ホタルイが最も長く  $2.14 \pm 0.05$  mm であり、イヌホタルイが最も短く  $1.80 \pm 0.07$  mm であった (Table 2, Fig. 4E)。Aタイプ ( $2.00 \pm 0.11$  mm) とBタイプ ( $1.91 \pm 0.11$  mm) ではAタイプのほうがわずかながらも長かった ( $p < 0.01$ )。

### 瘦果の成熟率

果実の成熟率はホタルイが100%で最も高く、次いでイヌホタルイが97%、カンガレイが90%であった。Aタイプの成熟率は、95% (*J. Oda 4906*), 77% (*id. 4907*), 66% (*id. 4903*) と個体間のばらつきがあり、平均すると79%であった。Bタイプの個体の成熟率は、12% (*J. Oda & K. Oda 4904*), 4% (*J. Oda 4908*) と低く、平均で8%であった (Table 2)。従って、AタイプはBタイプよりも際立って高い成熟率を示したが、その平均値はホタルイ、イヌホタルイだけでなく、カンガレイよりも有意に低かった ( $p < 0.05$ )。

### 花粉の染色率

花粉の染色性についての調査も瘦果の成熟率の調査とほぼ同様の傾向を示した。Bタイプは極めて染色率が悪く (平均14%)、Aタイプは染色率が比較的高かった (平均76%) が、ホタルイ (95%)、イヌホタルイ (92%)、カンガレイ (89%) よりも低かった (Table 2)。

## 考察

### イヌホタルイとホタルイは別種である

前述したように、大井 (1944, 1953, 1965, 1981) はインドから記載された *Schoenoplectiella juncooides* (Roxb.) Lye も日本産のイヌホタルイもホタルイもすべてを「変化が多い」として同一分類群にまとめたため (大井1953)、シカクホタルイの片親種はホタルイなのかイヌホタルイなのか、あいまいとなった。近年、多くの著者が日本産のイヌホタルイを *S. juncooides* に含める一方、ホタルイ *S. hotarui* は別種として扱っている (Hayasaka 2002, Yashiro 2004, Yano and Hoshino 2005, 星野他2011, 角野2014)。このことについて、染色体数の観点から考察を加えたい。

これまで、日本産イヌホタルイの染色体数については、山形県、群馬県、京都府、岡山県産の個

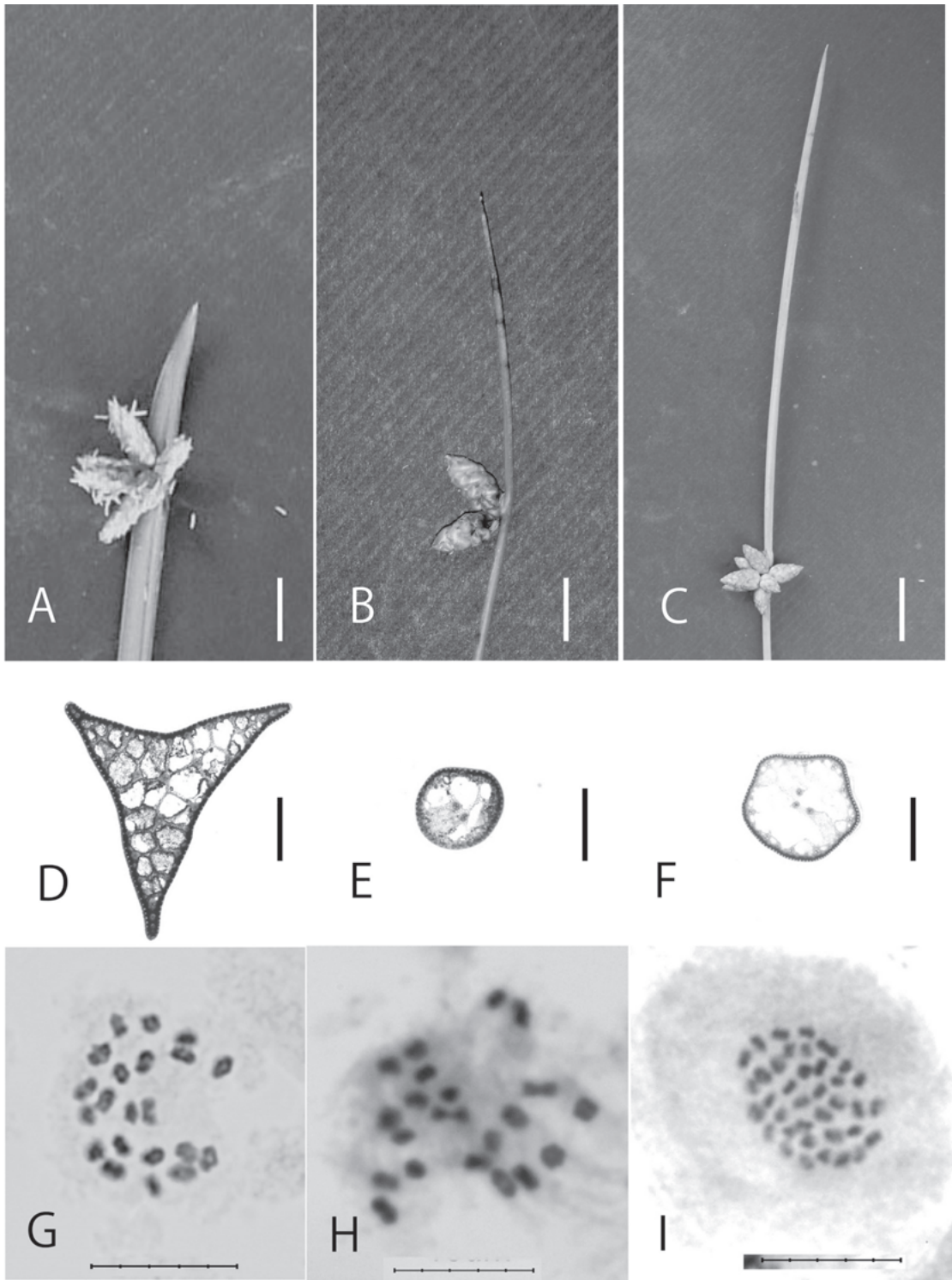


Fig. 2. *Schoenoplectiella triangulata*, *S. hotarui* from the population at the Makino-cho, Shiga Pref. and *S. juncooides* from nearby fallow field. A, D, G: *S. triangulata*, B, E, H: *S. hotarui*, C, F, I: *S. juncooides*. A–C: inflorescence, bar = 1 cm. D–F: cross section of culm, bar = 1 mm. G–I: late prophase to metaphase of meiosis I in pollen mother cell, bar = 10  $\mu$ m. G & H:  $2n = 42$  (21II), I:  $2n = 74$  (37II)

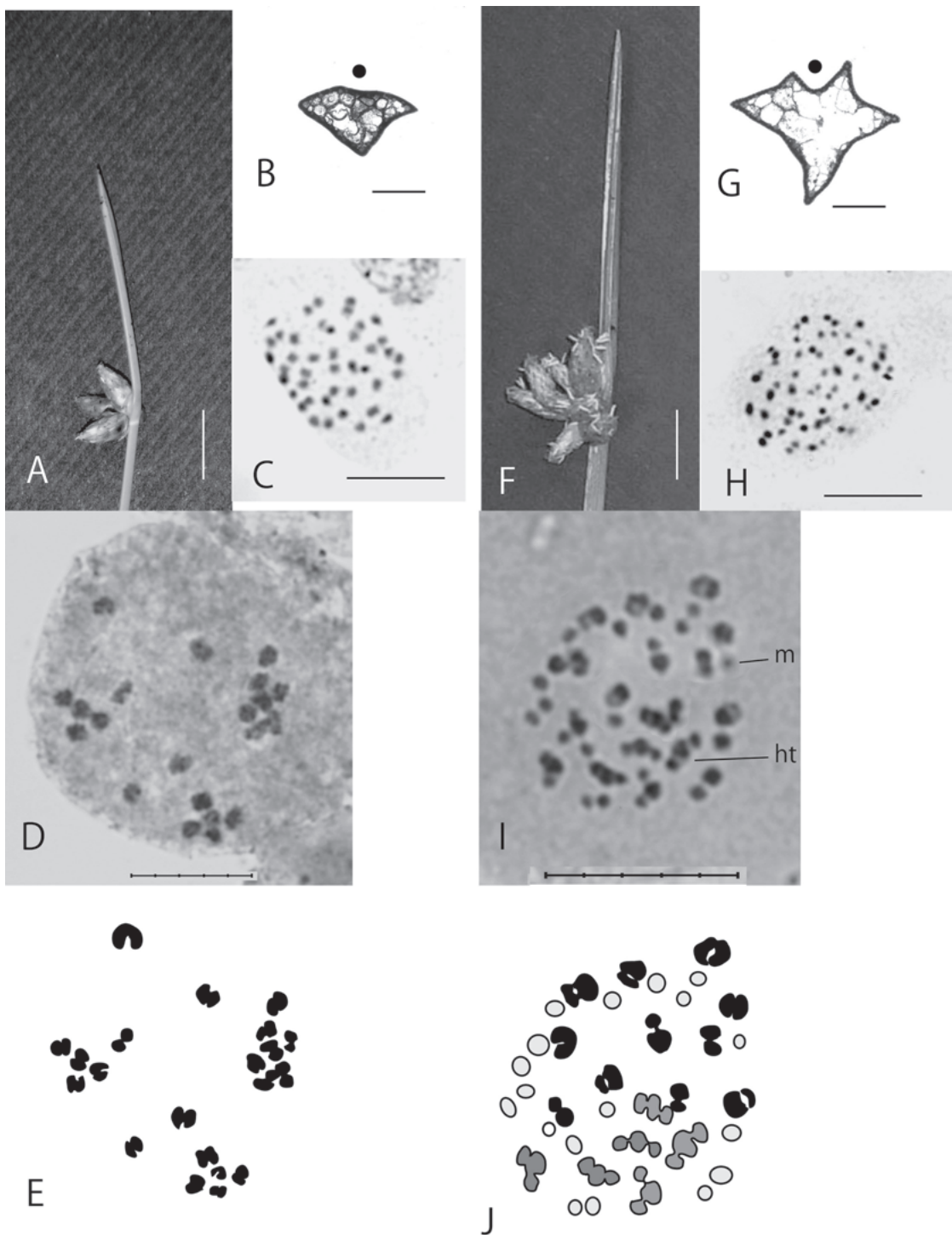


Fig. 3. *Schoenoplectiella xtrapezoidea* used for morphological, reproductive and cytological analyses at Makino Population. A-E: *S. xtrapezoidea* (A-type), F-J: *S. xtrapezoidea* (B-type). A & F: inflorescence, bar = 1 cm. B & G: cross section of culm, bar = 1 mm, black disc shows the developing side of pseudo-lateral spikelets. C & H: metaphase of mitosis, bar = 10  $\mu$ m. D & I: meiosis metaphase I in pollen mother cell; m: monovalent, ht: heteromorphic trivalent, bar = 10  $\mu$ m. E & J: Drawing of chromosome configuration of D & J; monovalent: open figure, bivalent: filled figure, heteromorphic trivalent: shaded figure.

Table 2. Morphological, reproductive and cytological features of *Schoenoplectiella trapezoidea* and its relatives in Makino, Takashima-shi, Shiga Pref.

Taxa & type	Voucher	Culm diameter (mm)	Spikelet length (mm)	Anther length (mm)	Bristle length (mm)	Achene length (mm)	Achen maturity (rate)	Pollen stainability (rate)	Chromosome number	Meiotic configuration
<i>S. trapezoidea</i>										
A1	<i>J. Oda 4903</i>	2.11 ± 0.33	11.4 ± 1.55	1.41 ± 0.06	2.32 ± 0.31	1.88 ± 0.08	51/77 (0.66)	0.82	2n = 42	regular
A2	<i>J. Oda 4906</i>	1.97 ± 0.25	11.5 ± 1.46	1.46 ± 0.08	2.52 ± 0.16	2.06 ± 0.05	73/77 (0.95)	0.78	2n = 42	regular
A3	<i>J. Oda 4907</i>	2.18 ± 0.28	11.6 ± 1.17	1.31 ± 0.05	2.35 ± 0.13	2.07 ± 0.05	41/53 (0.77)	0.68	2n = 42	regular
B1	<i>J. Oda 4904</i>	3.18 ± 0.23	16.4 ± 0.70	1.58 ± 0.06	2.09 ± 0.28	1.91 ± 0.10	24/196 (0.12)	0.21	2n = 58	disturbed
B2	<i>J. Oda 4908</i>	2.98 ± 0.31	17.6 ± 1.84	1.60 ± 0.09	2.19 ± 0.28	1.90 ± 0.12	9/212 (0.04)	0.08	2n = 58	disturbed
<i>S. triangulata</i>										
	<i>J. Oda 4902</i>	4.14 ± 0.23	14.4 ± 2.41	2.10 ± 0.15	2.65 ± 0.30	1.86 ± 0.07	46/51 (0.90)	0.89	2n = 42	regular
<i>S. hotarui</i>										
	<i>J. Oda 4905</i>	1.07 ± 0.01	8.7 ± 1.31	0.77 ± 0.05	2.32 ± 0.19	2.14 ± 0.05	38/38 (1.00)	0.95	2n = 42	regular
<i>S. juncooides</i>										
	<i>J. Oda 7509</i>	1.87 ± 0.21	10.3 ± 0.85	1.12 ± 0.10	1.32 ± 0.45	1.80 ± 0.07	36/37 (0.97)	0.97	2n = 74	regular

\* Other localities of *S. juncooides* in Iga-shi, Mie Pref. (*J. Oda 4909*), Nara-shi, Nara Pref. (*id. 7515*) and Kobe-shi, Hyogo Pref. (*id. 7507*), were all 2n = 74.

体から報告があり、それらはすべて2n = 74であった(岩崎・植木1979, Yano and Hoshino 2005)。今回、三重県、滋賀県、兵庫県、奈良県でも2n = 74が観察されたことから、日本産イヌホタルイの染色体数は基本的に2n = 74であると考えられる。そして、インドの*S. juncooides*についてはインドのBannerghattaから2n = 76が報告されている(Nijlingappa 1972)。

一方、ホタルイについては2n = 42が静岡県、岡山県、広島県から(Yano and Hoahino 2005)、2n = 44が北海道、宮城県、京都府、広島県(岩崎・植木1979, Yano and Hoshino 2005, Yano et al. 2010)から報告され、今回滋賀県で2n = 42が観察された。ところが、田中(1948)は東京都(小石川植物園)と岩手県で2n = 74としている。しかし、田中(1948)の187頁には「大井(1942)によれば、(中略)*S. hotarui*は*S. juncooides*にすべし」とあり、イヌホタルイは観察した植物のリストには挙げられていない。つまり、田中がイヌホタルイとホタルイを分類学的に区別していなかったことは明らかであり、2n = 74をホタルイの染色体数とするのには問題がある。従って、両者の確実な染色体数の報告はホタルイ*S. hotarui*は2n = 42, 44, イヌホタルイは2n = 74, 76である。なお、星野他(2011)がホタルイの染色体数として2n = 42, 44, 74と3つあげているのは、田中(1948)の報告も引用したためだろう。

イヌホタルイ*S. juncooides*とホタルイ*S. hotarui*は、柱頭の数(時々3)か3か、茎の断面の形が鈍多角形か円形かで区別されるが(小山1964)、両者の形態的差異は必ずしも明確ではないため、同種として扱われることもあった(大井1953, 1965, 1981; 大井・北川1992)。しかし、染色体数におけるきわめて明瞭な違いは、イヌホタルイとホタルイが別種であるとする見解(Hayasaka 2002, Yashiro 2004, Yano and Hoshino 2005, 星野他2011, 角野2014)を支持する。

#### Aタイプの起源

Kim et al. (2012)は、マイクロサテライトマーカーを用いた系統解析から、シカクホタルイは雑種起源とは考えられないとした。Kim et al. (2012)が使用した*J. Jung 808331* (AJOU) や*J. Jung 909132* (AJOU) は、Jung and Choi (2011)に掲載されているシカクホタルイの図の資料ともなっており、これを見る限り、茎の断面が変則的4-5稜である点において、Yano et al. (2010)、及び星野他(2012)のシカクホタルイと同じであり、本研究のAタイプ(Fig. 1C)と考えられる。このことは、シカクホタルイはホタルイとカンガレイの種間雑種とする、核DNAのITS配列の解析から得られた結果(Yano et al. 2010)とは明らかに矛盾する。

Kim et al. (2012)は、PCRによるマイクロサテライトバンド(アレルか遺伝子座なのかは判断



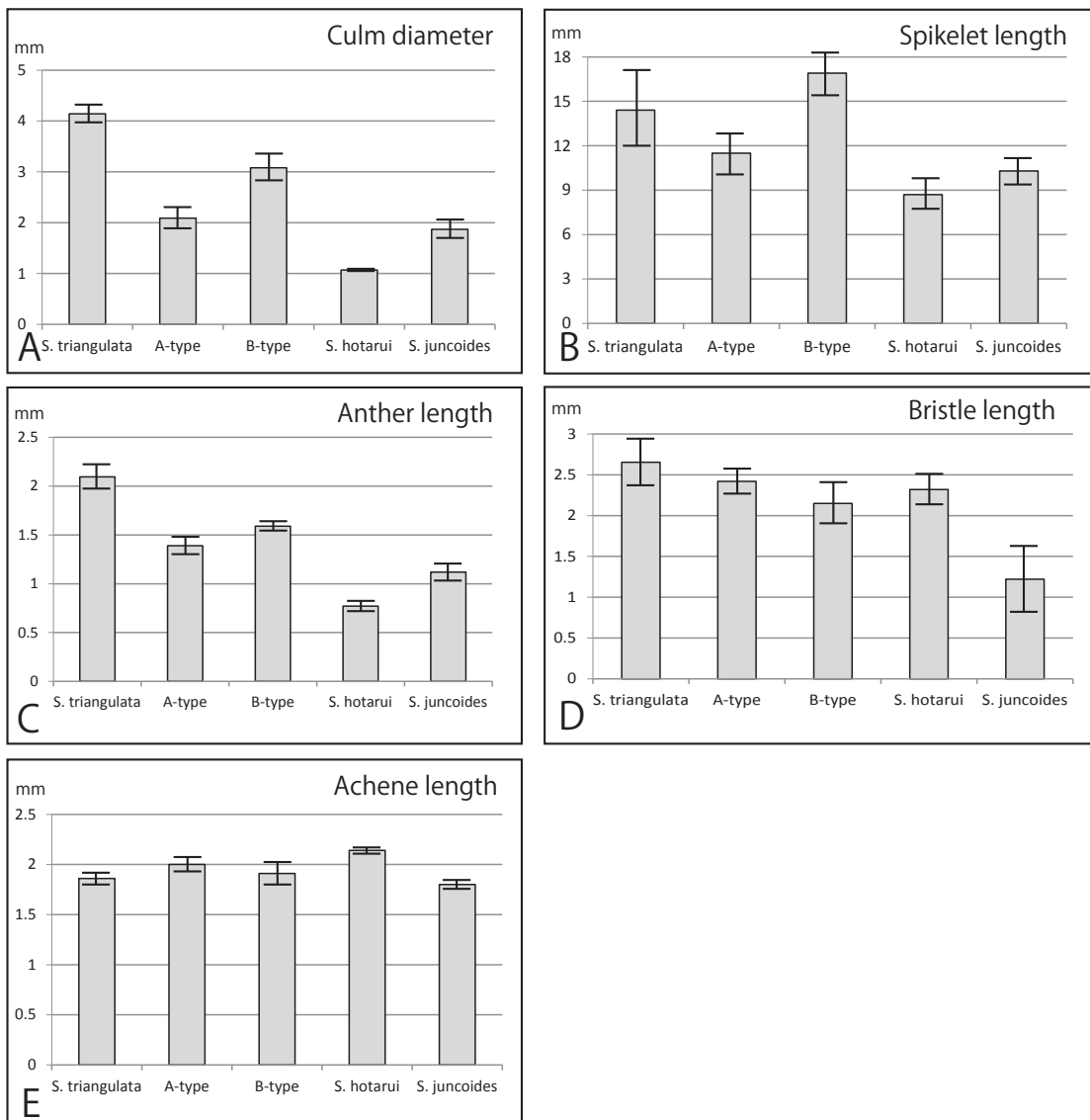


Fig. 4. Morphological comparisons among *Schoenoplectiella trapezoidea* and related species in Makino-cho, Shiga Pref. All the characters examined showed significant difference in t-test between A-type and B-type of *Schoenoplectiella trapezoidea*. Bar shows mean value with SD.

できない)の増幅の有無を二値行列化し、近隣結合法でホソガタホタルイ属種間の系統を推定した。また、シカクホタルイの雑種性を系統樹から評価するため、「シカクホタルイが種間雑種であるならば、両親種とマイクロサテライトバンドを共有するため、両親種とシカクホタルイが入れ子になって1つのクレードを形成する」という仮定を置いた。その結果、イヌホタルイ、ホタルイ、カンガレイ、シカクホタルイの個体群がそれぞれブートストラップ支持率の高いクレードを形成したため、シカクホタ

ルイの雑種性が否定されると考えた。しかし、種に対応する各クレード内での進化速度は、種間での進化速度に比べて速く、両親種とシカクホタルイ間での戻し交雑が頻繁に起きる状況が実現しない限り、各クレードに固有な変異が蓄積してしまうため、この仮定は成り立たない。あるいは、種内でのマイクロサテライトバンドの多様化が著しいことを考えると、両親種と共通するマイクロサテライトバンドを持つ個体を発見するには、扱った個体数が少なすぎるのかもしれない。従って、マイクロサテライトに

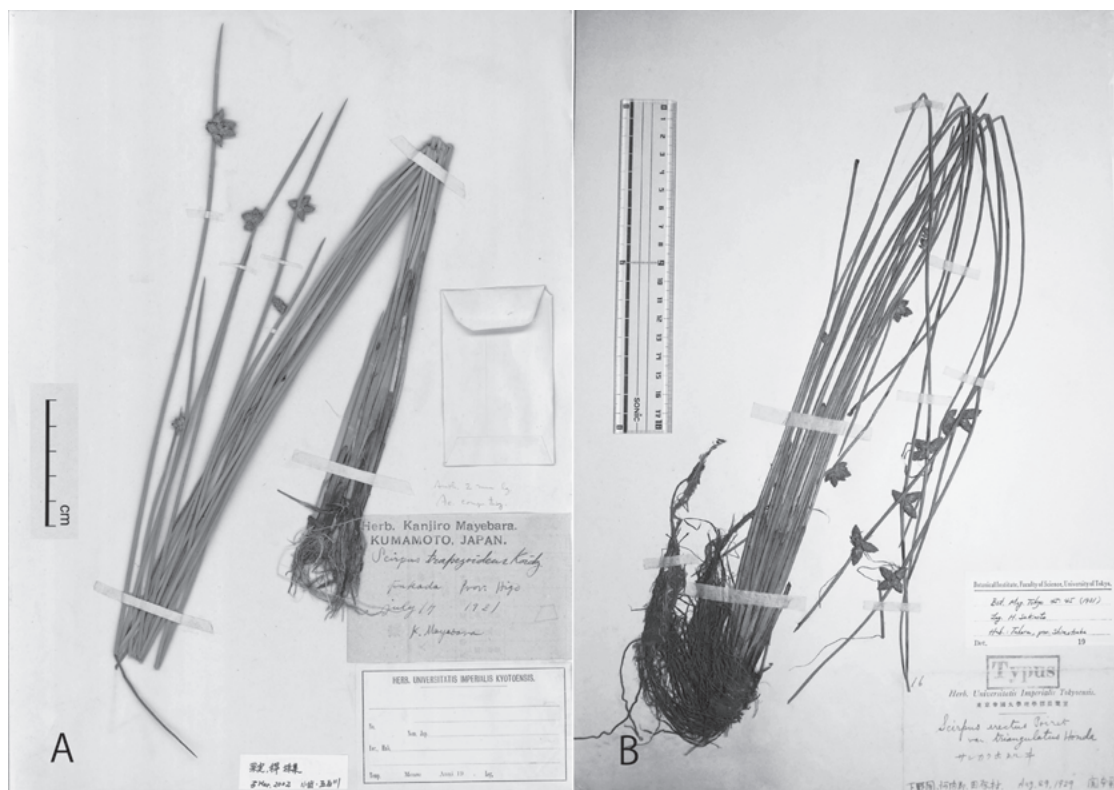


Fig. 5. The type specimens of *Scirpus*  $\times$ *trapezoideus* Koidz. (Holotype, KYO) (A) and *S. erectus* Poir. var. *tri-angulatus* Honda (non Roxb.) (Syntype, TI) (B). Both specimens have ovate and not twisted spikelets, referable to '*Schoenoplectiella trapezoidea* (A type)' in this study.

よる“ AFLP ”がシカクホタルイの雑種性を推定する上で有効かどうかは、さらに検討が必要と思われる。

本研究の染色体数や生殖に関する観察結果からは、シカクホタルイ A タイプが雑種であるのかは判断できなかった。すなわち、ホタルイ、カンガレイ、A タイプともに  $2n = 42$  であったため、A タイプの  $2n = 42$  はホタルイとカンガレイの雑種として  $2n = 42$  なのか、 $2n = 42$  が三者の近縁性を示すだけなのかは区別がつかなかった。しかし、マキノ集団では、ホタルイとカンガレイの間に A タイプの個体が集中して生育することが多かった (織田, 未発表)。また、A タイプは、茎の断面の径の大きさ、小穂の長さ、葯の長さ、刺針状花被片の長さ、瘦果の長さのすべてにおいて、ホタルイとカンガレイとの中間的な形態的特徴を示した (Fig. 4)。これらの結果は、少なくとも A タイプについては、シカクホタルイがホタルイとカンガレイの種間雑種であるとする従来の見解 (Hayasaka 2002, Yano and Hoshino 2005, Yano et al. 2010) を支持する。果実の成熟率 (66 – 95 %)、花粉の染色率 (76%) は比較的高

かったが、ホタルイやカンガレイに比べれば有意に低く、これらのデータからもシカクホタルイが種間雑種であることが示唆された。

なお、A タイプは雑種起源と推定されるにも関わらず、減数分裂時の染色体の対合はほぼ正常であった (Fig. 3D, E)。しかし、染色体数が同一の種間雑種においては減数分裂時にその対合が乱れない事例 (例えば、Iwatsubo and Naruhashi 1992) があり、この現象は本雑種の減数分裂にもあてはまるのかもしれない。

#### B タイプの起源

B タイプは  $2n = 58$  であり、減数分裂時には一価染色体や異形三価染色体が多数みられたこと、果実の成熟率が極めて悪いことから種間雑種である可能性が極めて高い。種間雑種とすれば、片親はカンガレイ ( $2n = 42$ ) であることは先行研究 (Koyama 1961, Ohwi 1965, Yano and Hoshino 2005, 谷城 2007, Yano et al. 2010) からも、マキノ集団の構成からもほぼ疑いないので、もう片親は  $2n = 74$  の植物と期待される。日本産カンガレイ節の中で  $2n = 74$  とし



Fig. 6. Type specimen of *Schoenoplectiella xyashiroi* J. Oda & Nagam. collected from Makino-cho, Shiga Pref., J. Oda & K. Oda 4904 (KYO)

て知られているのはイヌホタルイとヒメホタルイ *S. lineolata* (Franch. & Sav.) J. Jung & H. K. Choi である (Yano & Hoshino 2005) が、カンガレイ×ヒメホタルイはアイノコカンガレイ *Schoenoplectiella xuzenensis* (T. Koyama) Hayas. である。しかし、この雑種はヒメホタルイの影響を受け、根茎がやや横に這い、植物体自身も小さい (Type; *S. Okuyama s.n.* [KYO]!)。また、休耕田には一般的に出現しない。従って、マキノでは、集団から少し離れた場所ではしかイヌホタルイを現認できなかったが、染色体数と大まかな形態からは、Bタイプはカンガレイ×イヌホタルイと考えるのが自然である。

茎の断面の形において、イヌホタルイはホタルイよりは茎にわずかながら稜がある (Fig. 2F)。そのため、カンガレイと雑種を作った場合、ホタルイ×カンガレイ (Aタイプ) よりは稜が鋭くなるのが期待されるが、この特徴はまさにBタイプにあてはまる (Figs. 1D, 3G)。また、BタイプのほうがAタイプよりも大きな茎の断面の径を持つことは、イヌホタルイのほうがホタルイより大きいことに対応していると考えられる。さらには、マキノ集団では葯の長さもBタイプの方がAタイプより幾分長いことも、Bタイプの片親がイヌホタルイであるとの推定を支持する。

なお、Bタイプと極めて近い染色体数 ( $2n = 57$ ) を持ち得る推定雑種として、カンガレイ×タイワンヤマイ *S. wallichii* (Nees) Lye ( $2n = 72$ : 岩崎・植木 1979) のオグライ *S. xoguraensis* (T. Koyama) Hayas. が知られている。しかし、オグライは、小穂は明らかに細くなり先がとがり、刺針状花被片の長さは2.5–3.1 mmと長い (Type: Ogura, Kanaido, J. Ohwi & M. Tagawa *s.n.* [KYO]!)。それに対しBタイプの刺針状花被片長は  $2.16 \pm 0.28$  mm (Fig. 4D) であり、Bタイプがオグライには当たらないことは明白である。

#### シカクホタルイとサンカクホタルイのタイプ標本の検討

シカクホタルイのタイプ標本 (*Mayebara s.n.*, KYO) とサンカクホタルイのタイプ標本 (*H. Sekimoto 16*, TI) を検討した (Fig. 5)。茎が四角のものがシカクホタルイ、三角のものがサンカクホタルイとされる。茎の形は貼り付けられた乾燥標本を見ただけではよく分からない。しかしながら、以下に示す2つの理由により、Ohwi (1944) が判断したように、我々はこの2枚の標本は分類学的には同じものであると考える。

1つめは、小穂の形がシカクホタルイとサンカクホタルイで同じだからである。両方ともまるみがあ

り、それほど長くない。また、ねじれも全く見られない。2つめは、四角、三角は、個体内であっても安定した形質ではなく、かつ、形の記述が研究者によって変化し得るためである。Fig. 1A–Cに示すように、仮側生の小穂が出る側の茎の面 (図の丸印側) の形は微妙に変化し、三角形的 (A)、四角形的 (B)、五角形的 (C) と様々な形状を示す。また、Aは弱い四角形、Cも四角形と記述されることがあり得る。

従って、シカクホタルイもサンカクホタルイも本研究でいうAタイプにあたり、ホタルイ×カンガレイと考えられる。谷城 (2007) や角野 (2014) はシカクホタルイをイヌホタルイ×カンガレイ (本研究でいうBタイプ)、サンカクホタルイをホタルイ×カンガレイ (本研究でいうAタイプ) として区別しているが、本研究での観察結果はこれらの見解を支持しなかった。

#### 分類学的取扱いのまとめ

以上を整理すると、これまでシカクホタルイと言われてきたものには2型がある。1つは *Schoenoplectiella x trapezoidea* (Koidz.) J. Jung & H.K. Choi であり、雑種とすれば両親種はホタルイ×カンガレイである。サンカクホタルイ (Honda 1931) もこれに含まれる。もう1つは、両親種をイヌホタルイ×カンガレイとする種間雑種である。この組み合わせの雑種があることは、Hayasaka (2002)、谷城 (2007)、角野 (2014) で示されているが、これまで和名や学名が提唱されたことはない。そこで、我々はこの植物を“シカクイヌホタルイ”と呼び、新しく学名を与えて *Schoenoplectiella xyashiroi* J. Oda & Nagam. とする。種形容語はシカクホタルイの2型について正しく言及した谷城 (2007) に敬意を表したものである。

#### Taxonomy

*Schoenoplectiella triangulata* (Roxb.) J.

Jung & H.K. Choi, J. Pl. Biol. **53**: 230 (2010).  
*Scirpus triangulatus* Roxb., Fl. Ind. **1**: 219 (1820);  
T. Koyama, J. Fac. Sci. Univ. Tokyo, sect. 3,  
**7**: 317 (1958); Ohwi, Fl. Jap. [Ohwi] rev. ed.:  
209 (1965).

*Schoenoplectus triangulatus* (Roxb.) Soják, Cas.  
Nár. Muz. Odd. Prír. **141**: 62 (1972).

*Scirpus preslii* Dietrich, Sp. Pl., ed. **6**: 175  
(1833); Ohwi, Mem. Coll. Sci. Kyoto Imp.  
Univ. ser B, **18**: 116 (1944).

Japanese name: Kangare-i

**Schoenoplectiella juncooides** (Roxb.) Lye, *Lidia* **6**: 25 (2003); Haysaka, *J. Jpn. Bot.* **87**(3): 182 (2012).

*Scirpus juncooides* Roxb. *Fl. Ind.* **1**: 228 (1820); Ohwi, *Mem. Coll. Sci. Kyoto Imp. Univ. ser B*, **18**: 113 (1944) pro parte; T. Koyama, *Col. Ill. Herb. Pl. Jap.*, **3**: 215 (1964).

*Schoenoplectus juncooides* (Roxb.) Palla, *Bot. Jahrb. Syst.* **10**: 299 (1888).

*Scirpus ohwianus* T. Koyama, *Bot. Mag. Tokyo* **69**: 212 (1956) [Type. Japan, Honshu, Chiba Pref., Mobarra to Yatsumi, *T. Koyama 14591* (TNS photo!)]].

*Scirpus juncooides* Roxb. var. *ohwianus* (T. Koyama) T. Koyama, *J. Fac. Sci. Univ. Tokyo, sect. 3*, **7**: 311 (1958).

*Scirpus erectus* auct. non Poirret: C. B. Clarke, *Fl. Brit. Ind.* **6**: 656 (1893).

Japanese name: Inu-hotaru-i

**Schoenoplectiella hotarui** (Ohwi) J. Jung & H.K. Choi, *J. Pl. Biol.* **53**: 230 (2010); Haysaka, *J. Jpn. Bot.* **87**(3): 182 (2012).

*Scirpus hotarui* Ohwi, *Feddes Repert. Sp. Nov. Regni Veg.* **36**: 44 (1934) [Type. Japan, Honshu, Kyoto Pref., Uji, Kanaidojima, *M. Tagawa 644* (KYO!)]].

*Scirpus juncooides* Roxb. var. *hotarui* (Ohwi) Ohwi, *Mem. Coll. Sci. Kyoto Imp. Univ. ser B*, **18**: 114 (1944); T. Koyama, *J. Fac. Sci. Univ. Tokyo, sect. 3*, **7**: 312 (1958).

*Schoenoplectus hotarui* (Ohwi) Holub, *Folia Geobot. Phytotax.* **11**: 83 (1976).

*Scirpus juncooides* Roxb., Ohwi, *Mem. Coll. Sci. Kyoto Imp. Univ. ser B*, **18**: 113 (1944) pro parte.

Japanese name: Hotaru-i

**Schoenoplectiella ×trapezoidea** (Koidz.) J. Jung & H.K. Choi, *Korean J. Pl. Taxon.* **41**: 27 (2011)

Presumption: *Schoenoplectiella hotarui* (Ohwi) J. Jung & H.K. Choi × *S. triangulata* (Roxb.) J. Jung & H.K. Choi

*Scirpus trapezoideus* Koidz., *Bot. Mag. Tokyo* **39**: 26 (1925), pro sp. [Type. Japan, Kyushu, Kumamoto Pref., Kumagori, Fukadamura, *K. Mayebara s.n.* (KYO!)]].

*Schoenoplectus ×trapezoideus* (Koidz.) Hayasaka

& H. Ohashi, *J. Jpn. Bot.* **75**: 224 (2000).

*Scirpus erectus* Poir. var. *triangulatus* Honda, *Bot. Mag. Tokyo* **45**: 45 (1931) [Syntype. Japan, Honshu, Tochigi Pref., Taharamura, Kawauchigun, *H. Sekimoto 16* (TI!) and Tochigi Pref., Sugatagawa, *H. Sekimoto 6* (TI n.v.)].  
*Scirpus juncooides* Roxb. var. *triangulatus* (Honda) Ohwi, *Mem. Coll. Sci. Kyoto Imp. Univ. ser. B*, **18**: 115 (1944).

Japanese name: Shikaku-hotaru-i (Koidzumi 1925), Sankaku-hotaru-i (Honda 1931).

**Schoenoplectiella ×yashiroi** J. Oda & Nagam., **hybr. nov.** (Figs. 1D, 3F-J, 6)

Presumption: *Schoenoplectiella juncooides* (Roxb.) Lye × *S. triangulata* (Roxb.) J. Jung & H.K. Choi

Hybrida naturalis putativa intermediaque inter *Schoenoplectiellam juncoideam* (Roxb.) Lye & *S. triangulatam* (Roxb.) J. Jung & H. K. Choi. Affinis *S. ×trapezoideae* culmis trapezoideis, sed differt culmis acute angulis, spiculis longis (ad 25 mm) et saepe tortis, acheniis fere immaturis.

Typus. Japan. Shiga Pref., Makino-cho, Takashima-shi, *J. Oda & K. Oda 4904* (KYO!).

Perennial herb. *Rhizomes* tufted. *Culms* 10–20, irregularly tetragonal to heptagonal, light green, 50–80 cm tall, 2.5–3.5 mm thick, covered with leaf sheath at the base. *Leaves* reduced to sheath, light brown to dark brown, 5–8 cm long. *Bract* erect, irregularly triangular to tetragonal, light green, 4–8 cm long. *Spikelets* 3–8, cylindrically ovoid, often twisted, straw-green, 10–25 mm long, 4–4.5 mm thick. *Scales* ovate, acute, straw-green, 3.5 mm long, 3 mm wide. *Anthems* 3, yellow, 1.5–1.7 mm long. *Achenes* obovate, chestnut brown at maturity, 1.9–2.1 mm long, 1.6–1.8 mm wide, but rate of maturity low; bristles 6, retrorse, almost as long as that of achene (1.8–2.5 mm long). *Stigmas* 2–3.

Japanese name: Shikaku-inu-hotaru-i (nov.)

Other specimens examined. JAPAN. **Honshu.** Tochigi Pref.: Shimokawado, Sakura-shi,

*T. Noguchi* s.n. [herb. J. Oda 7139] (KYO). — Hyogo Pref.: Aina, Kitaku, Kobe-shi, *J. Oda & N. Matsuoka 7506* (KYO).—Wakayama Pref.: Nakazato, Nachikatsuura-cho, *J. Oda & K. Ohora 2246* (KYO), Sabe, Koza-cho, Higashimuro-gun, *Y. Koga 13972* (KYO). **Kyushu.** Oita Pref.: Sakanoue, Kusu-cho, Kusu-gun, *Y. Koga 12528* (KYO). —Miyazaki Pref.: Nagai, Kitagawa-cho, Higashiusuki-gun, *Y. Koga 15015* (KYO); Ietani, Kitagawa-cho, Higashiusuki-gun, *Y. Koga 15016* (KYO).

Notes: Chosei-mura, Chiba Pref. cited in Ya-shiro (2007) is probably one of the localities for this hybrid. Hayasaka (2002) recognized this hybrid as *Schoenoplectiella juncooides* × *S. triangularata* based on some specimens from Indonesia, Papua New Guinea, Philippines, Malaysia and Vietnam.

#### 謝辞

栃木県の野口達也氏, 京都府の権藤啓子氏, 三重県の市川正人氏, 兵庫県の松岡成久氏, 大阪府の富永明良氏には貴重な情報を頂いた。福井中央植物園早坂英介氏からは文献を送って頂いた。富山大学名誉教授の嶋橋直弘氏からは雑種形成に関して、富山大学の岩坪美兼氏には染色体観察法についてご教授いただいた。記して感謝申し上げる。

#### 引用文献

- Hayasaka, E. 2002. Taxonomic revision of the genus *Schoenoplectus* (Cyperaceae), with special reference to nutlet micromorphology. Dr. thesis Sci. Tohoku Univ., Japan.
- Hayasaka, E. 2012. Delimitation of *Schoenoplectiella* Lye (Cyperaceae), a genus newly segregated from *Schoenoplectus* (Rchb.) Palla. *J. Jpn. Bot.* **87**: 169-186.
- Honda, M. 1931. Nuntia ad Floram Japonicae X. *Bot. Mag. Tokyo* **45**: 43-45.
- 星野卓二・正木智美・西本真理子. 2011. 日本カヤツリグサ科植物図鑑. 平凡社, 東京.
- 岩崎桂三・植木邦和. 1979. ホタルイ, イヌホタルイおよびタイワンヤマの染色体数について. *雑草研究* **24**: 240-242.
- Iwatsubo, Y. and Naruhashi, N. 1992. Cytological studies of two natural hybrids of *Potentilla* (Rosaceae): *P. ×masakii* and *P. ×musashinoana*. *La Kromosomo* II-**65**: 2183-2188.
- Jung, J. and H-K. Choi. 2011. Taxonomic study of Korean *Scirpus* L. s.l. (Cyperaceae) I. Morphology of *Bolboschoenus* (Asch.) Palla, *Schoenoplectus* (Rchb.) Palla, *Schoenoplectiella* Lye, *Scirpus* L. and *Trichophorum* Pers. *Korean J. Pl. Taxon.* **41**(1): 16-34.
- 角野康郎. 2014. ネイチャーガイド日本の水草. 文一総合出版, 東京.
- Kikuchi, M. 1961. De Plantis Boreali-Japonicis Observationes II. *Ann. Rep. Gakugei Fac. Iwate Univ.* **18**(3): 131-134.
- Kim, C., Jung, J. and Choi, H.-K. 2012. Molecular identification of *Schoenoplectiella* species (Cyperaceae) by use of microsatellite markers. *Pl. Syst. Evol.* **298**: 811-817.
- Koidzumi, G. 1925. Contributiones ad cognitionem Florae Asiae Orientalis XII. *Bot. Mag. Tokyo* **39**: 1-30.
- Koyama, T. 1958. Taxonomic study of the genus *Scirpus* Linne. *J. Fac. Sci. Tokyo Univ.* III **7**: 271-363.
- 小山鉄夫. 1961. ハリイ—特にその変異と類縁について. *Sci. Rep. Yokosuka City Mus.* **6**: 1-7.
- 小山鉄夫. 1964. カヤツリグサ科. 北村四朗・村田源・小山鉄夫 原色日本植物図鑑草本編 (III) 単子葉類. 保育社, 大阪.
- Lye, K. A. 2003. *Schoenoplectiella* Lye, gen. nov. (Cyperaceae). *Lidia* **6**: 20-29.
- Matsumura, J. 1905. *Enumeratio Plantarum Omnium* 1. Maruzen, Tokyo.
- Muasha, A. M., Simpson, D. A., Chase, M. W. and Culham, A. 1998. An assessment of suprageneric phylogeny in Cyperaceae using *rbcl* DNA sequences. *Pl. Syst. Evol.* **211**: 257-271.
- Nijalingappa, B. H. M. 1972. Löve, A. ed. IOPB chromosome number reports 38. *Taxon* **21**(5): 679-984.
- Ohwi, J. 1944. *Cyperaceae japonicae* II. *Mem. Coll. Sci. Kyoto Imp. Univ. ser. B*, **18**(1): 1-182.
- 大井次三郎. 1953. 日本植物誌. 至文堂, 東京.
- 大井次三郎. 1965. 改定新版日本植物誌. 至文堂, 東京.
- 大井次三郎. 1981. カヤツリグサ科. 佐竹義輔・大井次三郎・北村四郎・巨理俊次・富成忠夫 (編), 日本の野生植物草本I. 平凡社, 東京.
- 大井次三郎・北川政夫. 1992. 新日本植物誌顕花編改定版. 至文堂, 東京.

- 田中信徳. 1948. 異数性の問題. 北隆館, 東京.
- Yano, O. and Hoshino, T. 2005. Molecular phylogeny and chromosomal evolution of Japanese *Schoenoplectus* (Cyperaceae), based on ITS and ETS 1f sequences. *Acta Phytotax. Geobot.* **56**(2): 183-195.
- Yano, O., Ikeda, H. and Hoshino, T. 2010. Molecular and cytological studies of an interspecific hybrid in *Schoenoplectus* (Cyperaceae). *Acta Phytotax. Geobot.* **60**(3): 141-149.
- Yashiro, K. 2004. *Schoenoplectus* × *juncohotarui* Yashiro (Cyperaceae), a new hybrid from Chiba Prefecture, Central Japan. *J. Jpn. Bot.* **79**: 96-100.
- 谷城勝弘. 2007. カヤツリグサ科入門図鑑. 全国農村教育協会, 東京.

(Received November 9, 2012; accepted May 1, 2015)