

## マムシグサ群の多様性

邑 田 仁

〒192-03 東京都八王子市南大沢 1-1 東京都立大学理学部牧野標本館

JIN MURATA: Diversity in the *Arisaema serratum* group—*Acta Phytotax. Geobot.* 46(2): 185-208. 1995.

*Makino Herbarium, Faculty of Science, Tokyo Metropolitan University, 1-1 Minamiosawa, Hachioji, Tokyo 192-03*

**Abstract.** The morphological diversity in the *Arisaema serratum* group and its satellite groups, which are generally characterized by the long pseudostem and pedate leaves with well developed rachises between leaflets, is summarized. Based on a comparison of local populations throughout the distribution ranges, an attempt is made to recognize morphological units that are presumed to have a genetic basis, although morphological intermediates are sometimes found. The *Arisaema serratum* group is primarily divided into three subgroups. Subgroup 1 is characterized by late flowering, the spathe opening much later than the leaves and the spathe blade covered with fine distinct raised lines on the ventral side and includes morphological units previously named *A. serratum*, *A. longilaminum* (*A. sinanoense*), *A. peninsulae*, *A. planilaminum*, *A. solenochlamys*, *A. takedae* (*A. izuense*, *A. sowoense*) and several additional unnamed units. Subgroup 2 is characterized by early flowering, the spathe opening much earlier than the leaves and the spathe blade smooth on the ventral side and includes *A. japonicum* (*A. takeshimense*) and *A. mayebarae*. Subgroup 3 is intermediate between the two but the spathe blade is basically green and frequently has small trichomes on the ventral side and margins and includes *A. angustatum* and several unnamed units.

Key words: *Arisaema*, taxonomy

Received June 16, 1995; accepted July 19, 1995

### 序と総論

テンナンショウ属はサトイモ科の一群で、地下に肥大した地下茎があり、地上には数枚の葉と長い柄のある花序だけを出す。花は花被片のない単性花で、見かけ上雄雌異株、または雄株と両性株がある。両性株では雌花群と雄花群が接してつく。肉穂花序の上部は花をつけない花軸が剥き出しになっており、花序の附属体と呼ばれる。この属では一般に、同一個体において花序の性が変化することが知られており、性転換と呼ばれてきた。アジアの亜熱帯を中心に、南はマレーシア地域、西はアラビア半島南岸からアフリカ東南部にかけて分布し、また北米にもある。種数はおおよそ 150 種と言われてきたが、最近になっても各地で新種が記載されており、アフリカ・アラビアに 10 種、中国に 80 種、インドシナ、マレーシア地域に 25 種、インド・ヒマラヤ地域に 25 種、日本に 30 種、北米に 3 種程度があると考えるのが妥当であろう。広分布種はほとんどない。



図1. 東京大学理学部附属植物園日光分園で観察されたマムシグサ群 (Murata 90001-90013). a-c, h-j, p-r: トウゴクマムシグサ型. d = m: カントウマムシグサ類似型. e = n, k: オオマムシグサ型. f: ホソバテンナンショウ類似型. l = o: コウライテンナンショウ型. s: ヤマジノテンナンショウ類似型. (a-f, m, n, p は雌. 他は雄. a-o は 1995 年 6 月 1 日撮影. p-r は 5 月 6 日撮影. )

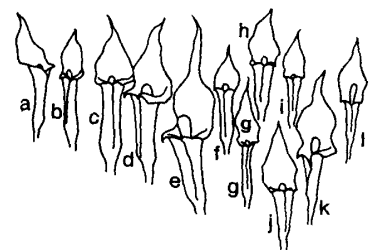




図2. 第1亜群, カントウマムシグサ (a-h) とミクニテンナンショウ (i). ただし, 芹沢 (1988a, b など) の見解によれば a 以外はすべてコウライテンナンショウに含まれるかもしれない. a: 埼玉県飯能市産の典型的なカントウマムシグサ. 仏炎苞の鉤部を持ち上げて撮影. b: 大阪府金剛山産, 埼玉県大宮市栽培, アオオニテンナンショウ型 (May 23, 1977, Murata s.n.). c: 韓国済州島産 (Murata & Im 16026). d: 岡山県高梁. e: 長崎県対馬産 (富樫誠氏採集). f: 栃木県奥日光産. g: 大分県産, サイコクオオマムシグサ型 (荒金正憲氏採集, Murata 90014). h: 宮崎県日の影町. i: ミクニテンナンショウ (埼玉県小鹿野町二子山産, Murata 4235).

日本は面積が狭い割に多くの種が認められる特異な地域である。しかし、テンナンショウ属を12節に分ける Murata (1984, 1991) の説に従えば、マイヅルテンナンショウ節に2種(マイヅルテンナンショウとウラシマソウ)、アマミテンナンショウ節に2種(アマミテンナンショウとシマテンナンショウ)があるだけで、他は全てマムシグサ節に含まれるものである。したがって、属全体からいえば多様度が高いとはいえない。むしろ、形態差の小さな、近縁と考えられる種が集中していることが特徴である。

**マムシグサ群とサテライト・グループ**：テンナンショウ属の中でマムシグサ節 sect. *Pedatisecta* Schott ex Engler は、葉(腋芽)を2列斜生につける球状の地下茎を持ち、花序附属体に柄があることで特徴づけられる。中国に *A. lobatum*, *A. amurense*, *A. bockii*, 北米に *A. triphyllum* などがあるが、日本で最も多様化しており、大部分は日本の固有種である。マムシグサ節の多様性のとらえ方はいろいろであろうが、小葉の数と葉軸の発達程度、及び植物体の全高(あるいは葉柄の長さ)に対する偽茎の相対的長さを用いることにより、視覚的な類似をある程度表すことができる (Murata and Kawahara, 1995)。一方の極端は、葉が3小葉に分裂し、葉軸は発達せず、偽茎が短いもので、ミツバテンナンショウ *A. ternatipartitum* Makino とムサシアブミ *A. ringens* Schott がある。このようなものでは、芽生え第1葉の葉身が心形である。もう一方の極端は小葉が7枚からそれ以上あり、葉軸が発達し、偽茎が長いもので、芽生え第1葉は3小葉に分裂する。Ohashi and Murata (1980) の認めたマムシグサ *A. serratum* は、このような特徴を持つものから、目立った特徴により明らかに識別できるグループ(本稿ではサテライトグループと呼ぶ)を取り除いた残りをまとめたものである。平凡社刊「日本の野生植物」(大橋, 1982) もこれに従っている。本稿ではこれをマムシグサ群と呼ぶ。つまり、広義のマムシグサ=マムシグサ群ということになる。サテライトグループとしてヒガンマムシグサ群(=ナガバマムシグサ群, 芹沢, 1980; 邑田, 1986), ツクシマムシグサ群(芹沢, 1982), ムロウテンナンショウ群(芹沢, 1980b), アオテンナンショウ群およびヒトツバテンナンショウ群 (Murata and Kawahara, 1995) を認める。さらに、形態的には違いが大きいマムシグサ群の特徴の一部を備えているセッピーコテンナンショウ *A. seppikoense* Kitamura, ホロテンナンショウ *A. cucullatum* M. Hotta, ヒュウガヒロハテンナンショウ *A. minamitanii* Serizawa, カラフトヒロハテンナンショウ *A. sachalinense* (Miyabe et Kudo) J. Murata についても検討する必要があると思われるが、研究は進んでおらず、本稿ではふれない。ヒガンマムシグサ群にはマムシグサと紛らわしいものがあるが、子房1個あたりの胚珠数がマムシグサ群よりも多いことによって区別できることが明らかになっている(邑田, 1986)。

**多型性の認識**：マムシグサの仲間は従来から特に分類が難しい群として知られてきた。その理由は、集団内あるいは集団間で著しい多型が見られることがあって、どこまでが個体差でどこからが生物集団としての差なのかが判然としないことによる。こうした見かけ上の多型はいくつかの要素に分解することができる。すなわち、1) 同所的に生育する異なる生物集団を同一のものと誤認したために生じる“偽の多型”，2) 同一個体の成長段階でも示される、サイズの変化に伴う形態の変化(テンナンショウ属の場合特に性転換に伴う形質の変化を含む)による多型，そして3) 個体間の遺伝的な違いに基づく本質的な多型である。最近では集団に関する調査がかなり進み、1) や2) による誤った認識は取り除かれつつあるが、実際にはそれすら容易ではない。

日光分園の偽自然集団の例：図1は栃木県日光市にある東京大学理学部附属植物園日光分

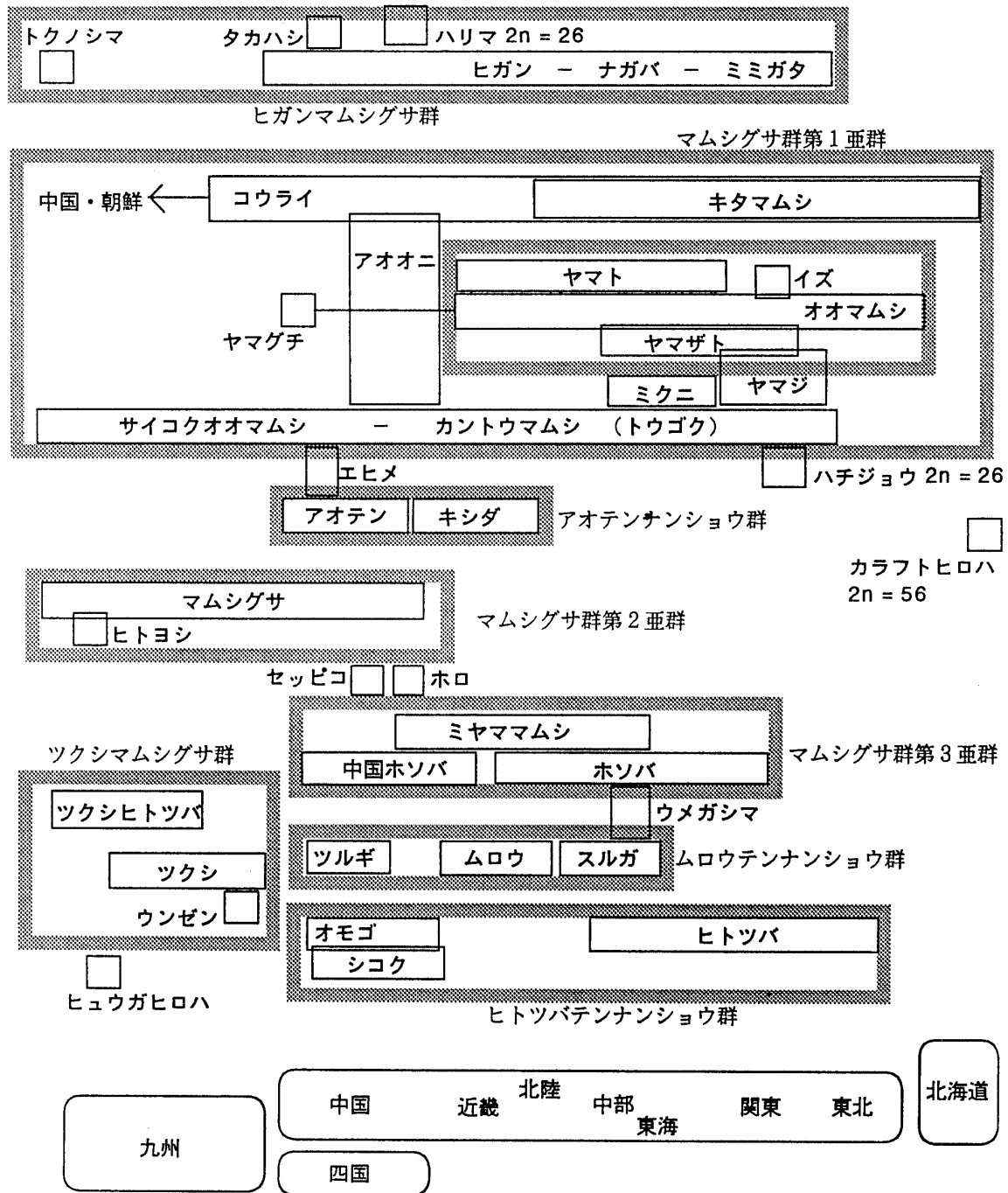


図3. マムシグサ群とサテライト・グループに認められる形態群と分布を示す概念図. 名前の後ろにつく……テンナンショウや……マムシグサはおおむね省略した. 網枠は各グループ, 線枠は各形態群を示す. 水平方向は分布域を表し, 垂直方向はヒガンマムシ群を除き, 性質の類似に基づいて配列している (ヒガンマムシ群の性質はマムシグサ群第2亜群に最も近い).





図4. 第1亜群, コウライテンナンショウ. ただし, bの左がわの個体を除く. a: 韓国京畿道光稜 (*Murata & Im 16306*). b: 兵庫県秋岡 (氷ノ山東麓, *Murata 90017*). 右側がコウライテンナンショウ. 左側は同時に採集された“中国地方型のホソバテンナンショウ”で, 仏炎苞は枯れはじめている. c: 新潟県佐渡島産. d: 長野県上高地. e: 栃木県矢板市 (*Murata 90015*). f: 長野県軽井沢. g: 京都府周山産. h-i: 山口県徳地町 (1987年6月13日, 大野順一氏撮影).



図5. 第1亜群. a: オオマムシグサ (長野県軽井沢). 湿地に生えるもの. b: 伊豆半島のカントウマムシグサーオオマムシグサ (イズテンナンショウ) 中間型. c: オオマムシグサ (伊豆半島大室山). イズテンナンショウ型. d: オオマムシグサ (山口県吉敷郡産, *Murata 90016*). ヤマグチテンナンショウにあたる. e: ヤマトテンナンショウ (奈良県宇陀郡). f: ヤマトテンナンショウ (長野県軽井沢). g: ヤマザトマムシグサ (長野県八ヶ岳. 1991年6月4日, 奥原弘人氏撮影). h: ヤマジノテンナンショウ (長野県軽井沢産). i: ハチジョウテンナンショウ (八丈島).

園内(面積約9万m<sup>2</sup>)から2度(5月6日と6月1日)の調査により発見されたマムシグサ群を並べて示している。日光分園内のテンナンショウは、中井猛之進が植物園に在職中(1930-1942)には植栽されていた可能性がないとはいえないが、その後少なくとも50年間は全く自然状態で放置されていたものである。その結果現在ではこのような様々な個体をみることができる。分園内でもっとも普通に見られるものは図1(a-c, h-i, p-r)のようなもので、後述のトウゴクマムシグサにあたる。(s)は仏炎苞の舷部が基部で盛り上がり、先が前に曲がっていることから、ヤマジノテンナンショウに近い。(l)は仏炎苞に白条があり、舷部でひろがっていること、花序附属体が長いことからコウライテンナンショウに近い。(e, k)は仏炎苞の舷部が長く、いったん立ち上がり、さらに前に曲がること、花序附属体が長く、先端がふくらむことなどからオオマムシグサに近い。(f)は仏炎苞の舷部が短く、口辺部が丸く開出し、花序附属体が先に向かって次第に細まることからホソバテンナンショウに近い。(d)は仏炎苞が幅広く、花序附属体の先がふくらむことからカントウマムシグサとも言える。しかし、トウゴクマムシグサを除くと、どの型もいわゆる典型的なものではない。このように多型な“集団”の解釈としては、A)上記の1)つまりトウゴクマムシグサのほかにはコウライテンナンショウ、オオマムシグサといった独立の生物群が混生しているのをひとまとめに認識しているためであり、実際には各型の間に遺伝的な交流はない、またはB)この“集団”は1個の生物群として機能しており、ここでコウライテンナンショウやオオマムシグサとしているのは集団内変異のうちの極端な個体である、あるいはC)基本的にはトウゴクマムシグサの集団であるが、人為的移植または自然の散布により、外から異なった生物群(コウライテンナンショウ、オオマムシグサなど)が持ち込まれ、その遺伝子がトウゴクマムシグサに一時的に取り込まれて、非常に多型な偽自然集団を形成している、などが考えられる。日光分園以外の場所では一般にトウゴクマムシグサの集団はこれほど多型ではなくB)の可能性は少ないと思われる。また、日光分園にあるトウゴクマムシグサ以外の型はいわゆる典型的ではないことから、A)よりもC)の可能性が高いと思われる。

長野県軽井沢付近などの例：日光分園は多型が例外的に著しい例であり、どこでもそうだというわけではない。多くの地域ではむしろ形態群が識別できるのが普通である。マムシグサの形態群が同所的にかつ形態的差異を保って分布する最も著しい例は軽井沢であろう。軽井沢では、形態的に識別できる5つの形態群(オオマムシグサ、カルイザワテンナンショウ、ヤマザトマムシグサ、ヤマジノテンナンショウ、コウライテンナンショウ [=キタマムシグサ])がある。それらの間には交雑起源を疑わせるような様々な中間形があるが量は少ない。また、いずれの形態群も軽井沢以外にも広い分布域を持っており、形態的なまとまりは生物学実体を反映しているものと推定される。生態的には、オオマムシグサが主に南軽井沢のような湿地の草原にも多い(しかしゴルフ場開発などによりこうした環境は現在ではほとんど残っていない)のに対し、他の4型は主に林床に見られる。旧軽井沢では全ての型が見られるが、東に隣接する碓氷峠付近ではほとんどヤマジノテンナンショウとヤマザトマムシグサばかりになり、西に隣接する中軽井沢ではコウライテンナンショウとカルイザワテンナンショウがほとんどである。花期にもずれがあり、まず5月中旬にコウライテンナンショウが咲き始める。次にヤマジノテンナンショウとヤマザトマムシグサが咲き、オオマムシグサ、カルイザワテンナンショウが最も遅く7月まで咲く。しかしこれらの間には花期に重なりがある。

静岡県安部峠付近もホソバテンナンショウ類似のマムシグサ群が形態的な差異を保って共



存している地域である。ここでは、伊豆箱根地域に多いホソバテンナンショウのほか、ミヤママムシグサと、ウメガシマテンナンショウが同時に観察できる(ミヤママムシグサはやや遅れて咲くものと思われる)。ここは大まかに見ればスルガテンナンショウの分布域にも入っており、4つの形態群が近接して分布していることになる。(余談になるが、安部峠にはヒロハテンナンショウ *A. ovale* Nakai var. *sadoense* (Nakai) J. Murata (2倍体)、ユモトマムシグサ *A. nikoense* Nakai、シコクヒロハテンナンショウ *A. longipedunculatum* M. Hotta も分布しており、テンナンショウ属を研究するうえできわめて重要な場所である。)

**多様性の遺伝的背景：**Murata and Kawahara (1995) はマムシグサ群の形態的多様性の遺伝的背景を調べる目的で、それぞれの集団内では変異が比較的少ないマムシグサ群の13集団(カントウマムシグサ3集団、ハチジョウテンナンショウ2集団、ホソバテンナンショウ、マムシグサ[狭義]、ヒトヨシテンナンショウ、ヤマトテンナンショウ、カルイザワテンナンショウ、ヤマジノテンナンショウ、オオマムシグサ、コウライテンナンショウ各1集団)、およびサテライトグループ6集団(ツクシマムシグサ2集団、アオテンナンショウ、オモゴウテンナンショウ、ヒガンマムシグサ、ムロウテンナンショウ各1集団)について、アロザイム多型を解析した。作業仮説のひとつとして、形態的には区別できないが隔離的に分布しているカルイザワテンナンショウとヤマトテンナンショウをとりあげた。もしそれらが遺伝的に最も近ければ、形態的なまとまりが生物種としての実体を反映しているとみなされるし、もしそのようにならなければ、2集団は独立に生じたものであり、形態的なまとまりは平行進化にすぎないとみなされる。もうひとつの作業仮説として軽井沢に同所的に分布するカルイザワテンナンショウ、ヤマジノテンナンショウ、オオマムシグサ、コウライテンナンショウの4形態群の集団を含め、それらが遺伝的にも別種とみなされる程度の分化を生じているかどうかを明らかにしようと試みた。形態的に分化の明らかなものの指標としてユモトマムシグサと一緒に比較した。ところが、その結果はMurata and Kawahara (1995) に示したとおりで、遺伝的な分化の程度が有意に比較できないほど小さく、作業仮説は検討できなかった。すなわち、他の集団からもっとも著しい分化を生じていたユモトマムシグサの集団でさえNei (1972) の遺伝的距離  $D = 0.15$  程度の分化しかなく、種内集団間で通常得られる値 ( $D = 0.16$  : Thrope, 1982; Crawford, 1983) を超えなかった。しかもマムシグサ群内およびサテライトグループとの間では  $D = 0.1$  以下(ほとんどが  $0.05$  以下)であった。つまりマムシグサ群およびサテライトグループでは、明瞭に識別できる形態群であっても遺伝的な分化はごく小さいことが明らかになった。形態的な分化は明らかだが遺伝的な分化が小さい植物群の例はハワイ諸島などの大洋島や、北米大陸などで知られており、島が出現した年代や氷河撤退の年代から、それらの分化の歴史は5千年から2万年と推定されている(Stutz, 1978; Crawford *et al.*, 1985; Lowrey and Crawford, 1987)。最終氷期前後の日本列島における急激な気候の変動を考慮すれば、マムシグサ群の分化も同程度の時間で急速に進んだ可能性がある(Murata and Kawahara, 1995)。

**雑種について：**遺伝的な分化が小さければ、集団間で遺伝子の交流があっても不思議ではない。(循環論になるが、遺伝的な分化が小さいことが、遺伝子の交流を示しているともとれる。)日本産テンナンショウ属の自然雑種については大野・塚田(1986)、Murata and Ohno (1989) がその例をまとめて紹介している。人工交配を行えば簡単に  $F_1$  雑種を作ることができるので、自然状態でも頻繁に雑種が作られているものと推定される。ただ、母種がアオテンナンショウやムロウテンナンショウ、ヒトツバテンナンショウのように明らかな特徴を備



図6. 第2亜群. マムシグサ (a-g) とヒトヨシテンナンショウ (h). a: 宮崎県椎葉. b: 長崎県産. 花序付属体が例外的に太いもの. c: 屋久島黒味岳産. 屋久島の高山に見られる特殊型. d: 愛媛県小田深山. e: 香川県小豆島産. f: 愛媛県大野ヶ原 (大野峠). g: 韓国鬱陵島産. Nakai (1929) によりタケシマテンナンショウと名付けられた. h: 熊本県人吉産.



図7. 第3亜群. a: ホソバテンナンショウ (滋賀県比良山, *Murata 10919*). b: ホソバテンナンショウ (静岡県御殿場市, *Murata 9731*). c-d: 仏炎苞に突起のホソバテンナンショウ (静岡県天城山, May 1, 1980, *Murata s.n.*). d は仏炎苞内面を拡大したもの. e: “中国地方型のホソバテンナンショウ” (山口県安武郡, *Murata 10861*). f: ウメガシマテンナンショウ (山梨県身延, Apr. 24, 1986, *Murata et al. s.n.*). g: ミヤママムシグサ (静岡県安部峠, *Ohashi & Murata 1800*). h: ミヤママムシグサ (鳥取県大山, *Midorikawa 2186*).

えていないと、形態的に雑種と推定するのが困難であり、自然雑種の大部分は見過ごされているものと考えられる。また、 $F_1$  雑種の花粉稔性はほとんどの場合全く下がないので (Murata and Ohno, 1989, および未発表データ) 交雑が2次的に進んでいる可能性もあると考えられる。たとえば上記の日光分園の偽自然集団の多型は交雑が関与しているように思われる。Murata and Ohno (1989) は形態の比較によりエヒメテンナンショウがマムシグサとアオテンナンショウを両親とする雑種起源の種であると推定した。このような交雑が推定されるにもかかわらず、一方では多くの場所でいろいろな形態群が同所的に形態差を保って存在しており、その理由については今後の検討が必要である。

**分類群としての取り扱い：**マムシグサ群の分類学的取り扱いは、いわゆる中間型の存在をどうとらえるかによって変わってくる。たとえ低頻度でも、中間型が存在すれば形態群が識別できないという立場をとれば、マムシグサ群全体をひとつと見ざるをえない。しかし、中間型が低頻度であるということで形態群を認めれば、マムシグサ群の中に少なくとも十数個の形態群を認めることができる。ただし、後者の場合、認められた形態群を分類群として命名するとすれば中間型をどこに所属させるかという問題が生ずる。もし中間型で結ばれる全体を1種とし、各形態群を1種内の変種として命名すれば中間型は自動的に原変種(自動名)に吸収される。そうすると分類群としての原変種が生物群としての実体を反映しなくなるが、実用上はやむを得ないことであろう。本稿の目的はマムシグサ群の形態的多様性を展望することであるので、できるかぎり形態群を識別するという立場で議論を進める。さらに、分類群として命名する場合を考慮し、識別できた形態群と過去に発表された分類群のタイプ(タイプ標本)を比較してそれぞれの形態群に学名を対応させることを試みる。

### マムシグサ群の注目すべき特徴とその多様性

以下の形態に関する用語は平凡社刊「日本の野生植物」(大橋, 1982)に従う。

**染色体数：**テンナンショウ属の染色体数は  $2n = 20$  から 168 まで知られているが、最も普通なのは  $2n = 28$  である (Petersen, 1993)。マムシグサ群においてもほとんど  $2n = 28$  であり、八丈島に分布するハチジョウテンナンショウだけが例外で、 $2n = 26$  である (飯塚, 1982)。カラフトヒロハテンナンショウはマムシグサ群に似ている点もあるが、染色体数は  $2n = 56$  である (Murata, 1990)。もしマムシグサ群であるとすれば唯一の4倍体である。

**地下茎：**マムシグサ群の地下茎(イモ)は一様に偏球形であり、よく似ている。地下茎には年間10枚程度の葉がつくので、ほぼ同数の腋芽があり、頂芽(主軸)が損傷した場合には代わって成長する能力をもっている。頂芽が正常な場合でも、一部の腋芽が子球(子イモ)に発達し、栄養繁殖を行うことがある。子球がどの程度発達するかは集団によって異なり、遺伝的な性質と生育条件の双方に影響されているようである。たとえば、水分の多い土地に生育する日光戦場ヶ原や青森県奥入瀬のコウライテンナンショウの集団では多くの腋芽が子球に発達する傾向を持っている。Nakai (1939) が記載したコモチテンナンショウは子球がよく発達したコウライテンナンショウ(広義)であるとみなされる。

**斑の色：**マムシグサという和名は鞘状葉や偽茎、葉柄にある斑が蛇を連想させるからであろう。この斑のパターンは緑色と赤紫色のパターンが組み合わさったもので、前者は細胞内の葉緑体の多少によって、後者は液胞内に色素をたくわえた細胞の配列によって形成されている。赤紫色の色素はほとんど純粋な赤色から黒紫色まで変異があるので、結果的に非常に複雑な斑が形成される。斑の量や色調が集団や形態群のよい指標になることもあり、たとえ



ばオオマムシグサでは紫色の色素はあっても斑に配列することが希であるし、ホソバテンナンショウでは斑の赤みが強く、黒みが少ない。

**偽茎の相対的長さ：**前述のようにマムシグサ群においては一般に、植物体の全高に対して偽茎が相対的に長いことが特徴である。この指標として、葉柄の長さと偽茎の長さの比率を見ることができる(花茎の露出部[花柄]の長さは花序の性によって変化する[邑田, 1986 など]ので基準として適当でない)。例外的に、偽茎が短い形態群としてイズテンナンショウとヤマグチテンナンショウが知られる。

**普通葉の数：**テンナンショウ節では基本的に2枚の普通葉(葉身を持つ葉)がある。内側のものはより小さく、時に退化して短い鞘状となり偽茎の内側(基部)にかくれて見えない(Murata, 1984)。このような場合には葉(普通葉)が1枚と記載される。マムシグサ群のほとんどの形態群では、よく成長した株には普通葉が2枚つく。しかし、偽茎が短いもの(イズテンナンショウとヤマグチテンナンショウ)では通常1枚である。また、サテライトグループのうちヒトツバテンナンショウ群とツクシマムシグサでも通常は1枚である。

**葉軸：**小葉の間の軸部(葉軸)が発達することはマムシグサ群としての特徴であり、群内で形態群を識別するには適していない。オオマムシグサなど陽地に生えるものでは、小葉の数が多く、葉軸が上方に巻き上がって、小葉が立体的に配列する傾向がある。Nakai (1940) が記載したウズテンナンショウはこのようなものである。また、奇形として、葉軸が途中で2岐して2回鳥足状複葉となるものがあるが、これも陽地では珍しくない。

**鋸歯：**マムシグサ群の小葉は全縁または細鋸歯がある。多くの集団では両者が混在するが、オオマムシグサやイズテンナンショウなど一部の形態群では鋸歯がでない。

**花茎の長さ(花序の位置)：**花柄の長さは、花序や果序と葉面との相対的な位置を決定しており、ポリネーションや種子散布と関連していると考えられる。また、その太さは果序を支えるうえで重要であると考えられる(Kinoshita, 1986)。マムシグサ群では、集団・個体により様々な変異があり、形態群を識別するには適さないようである。マムシグサ群では一般に、サテライトグループの場合(邑田, 1986)と同様、性転換後、雄花序よりも雌花序の花柄が長くなる傾向が強い。

**仏炎苞の形状と色：**仏炎苞の色、表面の滑らかさ、筒部と舷部の相対的長さ、舷部の形、口辺部の反曲程度などの特徴はマムシグサ群内の形態群の識別形質として様々に使われてきた。

仏炎苞の色は細胞内(特に表皮細胞内)の液胞に紫色の色素があれば紫色を帯び、なければ緑色となる。しかし、植物体の他の部分がどの程度紫色がかっているかとは関連が認められない。仏炎苞が濃紫色を帯びるオオマムシグサでは他の部分の紫色は薄い(例：図 5a) し、逆に仏炎苞が緑色のホソバテンナンショウなど(図 7) では偽茎などがしばしば著しい赤紫色を帯びる。ホソバテンナンショウおよび類似のサテライトグループ(ムロウテンナンショウ群)、アオテンナンショウなどでは仏炎苞が緑色に固定していることは興味深い。非常に希に紫色を帯びる(その結果ムロウテンナンショウでは黒緑色に見える) 個体があるが、こうしたものは集団として存在しておらず、むしろ紫色の仏炎苞を持つ群との交雑が疑われる。ヒガンマムシグサ群では逆に、仏炎苞に紫色の色素を全く欠く(緑色の仏炎苞を持つ)ものはきわめて希であり、房総半島で数例が発見されているにすぎない。

仏炎苞の表面は舷部の内面にぎっしりと縦皺がある(例：図 2a) のものと縦皺がないものに区別できる。縦皺がないものでは、乳頭状の細突起を生じるものと生じない(平滑な)もの

がある。堀田 (1968) は仏炎苞の内面に脈に沿った凹凸すなわち細かい縦皺があることをオオマムシグサ類の特徴の一つに挙げ、ヤマトテンナンショウがオオマムシグサに近縁であることの根拠としている。しかし、この性質は仏炎苞が葉とほぼ同時、または遅れて開く性質との関連が認められ、コウライテンナンショウやカントウマムシグサに類似の形態群がほとんど例外なく持っている特徴である。

仏炎苞内面に縦皺がないものは、仏炎苞が葉よりも早く開く傾向が強い (例外：ミヤママムシグサ)。仏炎苞に乳頭状の細突起を密布する性質は、従来サテライトグループのムロウテンナンショウ群 (ムロウテンナンショウとスルガテンナンショウ) の特徴とされてきた。しかし、芹沢 (1980b) は乳頭状の細突起を持たないツルギテンナンショウを記載し、ムロウテンナンショウ群に加えた。一方、未記載の一型であるウメガシマテンナンショウ (杉本, 1973) は仏炎苞腋部の内面の一部に乳頭状の細突起があることが特徴とされる。仏炎苞の一部 (特に辺縁) に細突起がある個体はホソバテンナンショウ (図 7d) やツクシマムシグサにも出現する。この性質は仏炎苞が緑色である形態群に出現するもので、仏炎苞が紫色である個体を含むのはツクシマムシグサのみである。

**花序附属体の形状と色：**花序附属体は基本的に棒状である。花序附属体がもっとも特殊化したものは、先端が球状にふくらんだり著しい皺があったりするもので、芹沢 (1980b) によりムロウテンナンショウ群としてまとめられている。花序附属体の太さもマムシグサ群の重要な分類形質とされてきた。しかし、Ohashi and Murata (1980) の指摘するように 1 集団内でも変異が見られ、しかも花序の性により太さが変化するので、厳密な識別形質としては使にくいものである。それにもかかわらず、特に細い場合 (例：ウンゼンマムシグサ)、形態群を認識する指標となる。附属体の色は集団によっておおそ一定であり、集団内の他の個体と異なっている場合には交雑が疑われる。特に附属体の上半分と下半分の色や質がはっきりと違う場合、他の形態からも交雑が示唆されることが多い。

**花序展開のタイミング：**花序と葉のどちらが先に展開するかは集団によってほぼ一定である (しかし、厳密な記述方法は確立されていない。また、最近の研究例 [小林, 1995] では、必ずしも一定でないという結果もでている)。一方の極端はサテライトグループのヒガンマムシグサ群であり、花序が完全に展開しても葉はまだ展開しない状態を保っている。ヒガンマムシグサ群では一般に花柄が葉柄にくらべ著しく長いことも特徴である。また、同じ地域に分布する他のテンナンショウよりも早く出現する。これら 3 つの性質は強く関連して独特の生活史を構成していると考えられる。本稿ではこのような性質を合わせ持つものを「早咲き系」と呼ぶ。マムシグサ群でこのような性質が最も強いのは九州産のマムシグサである。もう一方の極端はオオマムシグサなど「遅咲き系」と呼ばれるもので、葉が完全に展開してから花序が展開し始める。花柄は長いことも短いこともあるが、偽茎は長い。一般に花期が遅い。

なお、経験的に言えば、「遅咲き系」のものは葉や仏炎苞の表面に光沢が少なく (仏炎苞内面で紫褐色の部分は例外)、緑や紫の色調が単純であるのに対し、「早咲き系」のものは葉や仏炎苞の表面、特に葉の裏面に光沢が著しく、緑と赤紫が重なってどちらともいえないような色調を呈するので、花序がなくてもある程度区別することができる。この違いには葉の内部構造や色素の分布などが関与していると思われるが単純ではない。

### 形態群の認識と識別

従来はマムシグサ群の主グループとして日本海側から北日本に分布するコウライテンナンショウ、西日本に分布するマムシグサ、東日本に分布するムラサキマムシグサ(カントウマムシグサ)の3つを認めることがほぼ常識であったように思われる。そして、それらは異所的に分布するとされ、どこに分布の境界を引くかが主な議論の対象であったようである。しかし、このような先入観はマムシグサ群の形態的多様性をありのままに捉えるうえで大きな障害となるものである。すでに芹沢によって幾度も指摘されているように(芹沢, 1980a, 1980b など), 狭い地域の中に形態的に異なる性質を持った集団がいくつか分布していることはしばしばあり、注意して観察すれば、それらが花期や生育環境においても同一でないことがわかる。そこでまず地域的(ローカル)に、異なる性質を持つ集団を識別したうえで、マムシグサ群の全分布域を通じての集団レベルの類型化を行い、共通の特徴を持つ集団(群)＝形態群を認めていくことが必要である。しかしながら、こうした地域的な現地調査はまだまだ不十分であり、集団レベルの類型化は不完全な状態にとどまっている。本稿では、先に述べた主に形態的な特徴の組み合わせにより、マムシグサ群を3亜群に分けるを試み、これと対比させつつ筆者が認識するマムシグサ群内の形態群の特徴と分布および名前について述べる。太字は筆者が実体のある形態群と推定するもの、その他の名前は実体がないか、検討を要すると考えるものである。学名の後の数字(カッコ内)は原記載の発表された年を表すが、文献としては引用しない。学名の出典は Ohashi and Murata (1980) を参照されたい。なお、各形態群の分布と類似を概念図(図3)にまとめておく。カッコ内に採集番号で引用した標本は、特に指定がない場合、東京大学ハーバリウム(TI)に所蔵されている。

**第1亜群(カントウマムシグサ亜群)**(図2, 4, 5)は「遅咲き系」の性質を示すもので、普通葉は通常2枚、時に1枚。花柄は通常葉柄と同じかそれより短い(例外：コウライテンナンショウ)。花序は葉とほぼ同時に、または遅れて開く。通常、仏炎苞内面に縦皺が多数ある。

*A. serratum* (Thunb.) Schott **カントウマムシグサ**(=ムラサキマムシグサ)(図2a-h)はマムシグサ群としては最も早く *Arum serratum* Thunb. (1792) として記載された。基準標本産地は箱根とされている。基準標本の特徴は、小葉の辺縁に細鋸歯があること、花序附属体の先がこん棒状に肥大することである。このような特徴を含め、基準標本によく一致するような個体は関東平野の山林を中心に埼玉県(図2a)、東京都、群馬県、茨城県、千葉県、神奈川県で採集されている。現地集団を観察すると、細鋸歯の有無、花序附属体の肥大の程度には変異がある。たとえば、*A. capitellatum* Nakai (1918), *A. niveum* Nakai (1934) の基準標本はいずれも埼玉県野火止から1934年5月に岸田松若により採集されたもので、前者は附属体の肥大が著しく小葉が全縁の、後者は附属体があまり肥大せず小葉が細鋸歯を持つカントウマムシグサであるとみなされる。*A. hakonecola* Nakai (1935) の基準標本(新基準標本)は普通葉が1枚だけのカントウマムシグサであるとみなされる。

芹沢(1988a, 1988b)のトウゴクマムシグサ(学名未発表、ただし芹沢氏の私信によれば *A. koidzumianum* Kitam. のタイプ標本は本型の奇形であるからこの学名を適用できるという)はカントウマムシグサによく似ているが花序附属体が肥大せず円柱状である。Ohashi and Murata (1980) が変異を調査した長野県浅間温泉の集団や Kinoshita (1986) が調べた長野県堀金村の集団はトウゴクマムシグサにあたるものである。芹沢は、花序が葉よりやや早く開くとしているが、花序展開のタイミングは南にいくにつれて次第に早くなるようである。栃木県日光付近の集団と静岡県御殿場市駒門や滋賀県伊吹山 (Apr. 20, 1986, Murata s.n.) の

集団は外部形態ではよく似ているが、前者は花序が葉と同時にやや遅れて展開する(図 1r)のに対し、後 2 者では花序が葉よりも早く開く。多雪地を除き、本州の宮城県から西に広く分布する。筆者は愛知県本宮山 (*Murata 10898*), 滋賀県永源寺町 (*Murata 10913a-d*), 滋賀県八日市市 (*Murata 10915a-i*), 島根県津和野町 (*Murata 10972a-f*), 山口県屋代島 (*Murata 9629a-j*) などの例を観察している。芹沢 (1988 など) の見解ではこれらの大部分はコウライテンナンショウとよばれるものであろうが、花柄が葉柄よりかなり短いこと、花序附属体が太く、仏炎苞の筒部から長く伸び出さないことなど、朝鮮半島のものとは大きな形態差がある。トウゴクマムシグサは特殊化した形質が少ない、言い換えれば形態的に未分化な群である。カントウマムシグサは花序附属体が特に肥大するトウゴクマムシグサと考えることができよう。しかしこの性質はカントウマムシグサが(もし実体として存在するとしても)集団として持っている性質であり、すべての個体に表現型として現れるわけではないので識別は難しい。筆者はカントウマムシグサとトウゴクマムシグサを区別することには賛成しない。

九州にも遅咲き系のマムシグサ群が広く分布している。ここでは通称に従い、仮にサイコクオオマムシグサと呼んでおく。Nakai (1937) は *A. latisectum* Blume (1835) をオオツクシマムシグサと呼んだが、*A. latisectum* の実体は不明であり、この和名を用いるべきでない。「サイコクオオマムシグサ」は、花序附属体の先が膨らまない点で、カントウマムシグサよりトウゴクマムシグサに似ているが、はるかに多型である(図 2g, h)。宮崎県日の影町 (*Murata 3584*) や熊本県阿蘇 (*Murata 3706*) での観察例では、沢沿いなど、土壌が発達しない所に早咲き系のマムシグサ(後述の *A. japonicum*) が生育し、竹藪や平坦な林床など土壌が発達する所にはサイコクオオマムシグサが生育する傾向が強い。ほぼ同所的に生育する場合にはサイコクオオマムシグサのほうが 1-3 週間ほど遅く出現する。福岡県能古島からもこの型が採集されている(筒井 16310, 20130-20132)。なお、四国には、瀬戸内海沿海地を除き、遅咲き系のマムシグサ群が分布していないようである。サテライトグループのアオテンナンショウに生育地が占拠されているのかもしれない。

*A. planilaminum* J. Murata (1978) ミクニテンナンショウ(図 2i)は関東山地から記載されたが、静岡県西部でも採集されており、この間の地域に点々と分布するものと推定される。カントウマムシグサに似るが仏炎苞の舷部が横に広く、広卵形で平坦であり、ほぼ水平の前に曲がることが特徴である。仏炎苞は緑色で中央の白条 1 本だけが目立つ。

*A. peninsulae* Nakai (1929) コウライテンナンショウ(図 4)は朝鮮半島中部(京畿道)で採集された基準標本にもとづいて発表された。また、*A. peninsulae* var. *attenuatum* Nakai ex F. Maekawa (1934) が朝鮮半島北部で採集された基準標本にもとづいて発表された。これらは、葉柄や花柄の露出部が長く、偽茎の 2 分の 1 ぐらいあること、仏炎苞が緑色で舷部の横幅が狭く、花序附属体が細いが先に向かってややふくらむことでも共通しており、ほとんど区別点がない。全羅南道智異山の集団 (*Murata and Go 16074, 16091a-h, 16094a-b*) はこうした特徴を備えており、植物体には紫斑がなく、仏炎苞は緑色、舷部は卵形で盛り上がり、筒部口辺は狭く開出していた。花序附属体は黄白色で細棒状から棒状、先がやや膨らみ、長く、仏炎苞舷部の 3 分の 1 程度に達する。京畿道光陵の集団 (*Murata and Im 16306a-r, 16238, 16239*) (図 4a) は智異山の集団に似ているが、栄養状態が良いためか大型の個体が多く、花序附属体は棒状でやや太い傾向があった。

済州島からは *A. peninsulae* var. *atropurpureum* Nakai (1929) と *A. peninsulae* var. *caespitosum* Nakai (1929) ムラダチテンナンショウが記載されている。これらは、後者が栄養繁



殖による子苗を多数伴うことを除けば区別点がない。基準標本はそれぞれ仏炎苞が紫色あるいは褐色を帯びており、コウライテンナンショウの基準標本に比べ舷部の横幅が広く、口辺部がやや広く開出するものである。済州島で観察した集団 (*Murata and Im 16004, 16026a-p*) (図 2c) は、仏炎苞が紫色の個体を含み、仏炎苞口辺部はやや広く開出する傾向が見られた。また、花序附属体は仏炎苞舷部の 3 分の 1 に達するものがなかった。朝鮮半島の島嶼のテンナンショウは半島本土のものとはかなり異なった面がある。例えばナンゴクウラシマソウは島嶼にのみ分布するし、鬱陵島のマムシグサ群 (*A. takeshimense* Nakai, Bot. Mag. Tokyo 43: 538, 1929) は半島本土にはない早咲き系の特徴を示す (図 6g)。済州島の集団は半島本土のコウライテンナンショウとはやや異なっているようである。

*A. convolutum* Nakai (1929) は朝鮮半島北部で採集された基準標本にもとづいてコウライテンナンショウと同時に発表された。コウライテンナンショウに比べ、葉柄や花茎の露出部が短く、仏炎苞の舷部中央が盛り上がる (図 4c-f) ことで区別される。花序附属体は先に向かってやや太まっている。

日本産のものについては従来、コウライテンナンショウが北陸から東北地方および北海道に広く分布すると考えられてきた。しかし、芹沢 (1988b など) は分布域の北部 (本州中部山岳地帯から北の北陸、東北および北海道以北) のものは仏炎苞の舷部が盛り上がり、それにとまって半透明の白条が舷部中央で膨らむとし、キタマムシグサという形態群を認めた (長野県上高地や軽井沢には典型的な集団がある)。そして、分布域の西部の、仏炎苞の舷部が中央で盛り上がり、半透明の白条が舷部中央で膨らまないものを *A. peninsulae* Nakai にあてている。そして四国・九州にある遅咲き系で花序附属体が太いサイコクオオマムシグサの少なくとも 1 部をこれに含めている。(芹沢 (1988b) は混乱をさけるためこれをコウライマムシグサと呼んでキタマムシグサと区別することを提唱しているが、Nakai (1929) は *A. convolutum* をコウライマムシグサと呼んでおり、まぎらわしいのでさけたほうがよい。コウライテンナンショウと呼ぶべきである。) このように分ければ *A. boreale* Nakai (1939), *A. proliferum* Nakai (1939), *A. speilophyllum* Nakai (1940) はいずれもキタマムシグサの変異の範囲にはいると考えられる。また、朝鮮半島北部の集団を調査していないので明らかではないが、*A. convolutum* Nakai (1929) がキタマムシグサにあたる可能性もある。キタマムシグサの分布域は広いが仏炎苞は緑色に固定しているようである。

一方、コウライテンナンショウを形態的に規定するのは困難である。理由のひとつは、コウライテンナンショウもトウゴクマムシグサと同様、形態的に未分化な (派生形質の少ない) 群であることである。さらに大きな理由は (中国や朝鮮半島の変異がよく調査されていないということを別にしても) 日本産のコウライテンナンショウが多型であることによる。確かに、山陰から北陸地方 (石川県) のマムシグサ群は朝鮮半島のコウライテンナンショウによく一致するし、中国地方でもそのようなものは珍しくない。しかし琵琶湖から西の地域では朝鮮半島にない性質がランダムに、しかも場所によっては高頻度に出現する。この性質とは仏炎苞舷部が 1) 内面に著しい縦皺を生じる、2) 紫褐色を呈する、3) 著しく細長くなることであり、また花序附属体が細くなることもある。中井はこのようなものの一部をムラダチテンナンショウと同定している。この 3 つの性質が同時に現れる個体 (図 4h-i) はむしろヤマトテンナンショウに似ており、朝鮮半島のコウライマムシグサとは似ても似つかないが、変異を観察するとコウライマムシグサ型のものにつながるようである。四国の瀬戸内海沿岸にもこのような個体がある。コウライテンナンショウの分類については中国地方の現状解析

が必要である。

また、京都大学の標本に北村四郎がアオオニテンナンショウと同定している大阪府の金剛山(葛城山)の集団(May 24, 1968, *Togashi s.n.*; *Murata 6041* など)は、小型の個体ではしばしば葉が1枚であること、小葉が幅広いこと、仏炎苞の舷部の先が尾状に細まる傾向をもつなどの特徴を備えている。これに似た植物は兵庫県にも広く分布している(三田市の例 *Murata 90018*) が、小葉が特に幅広いということはない。しかし一方では仏炎苞の舷部の先が尾状に細まる傾向はより強くなり、しばしば内巻きする(このため乾燥標本ではアオテンナンショウの小型のものに似てくる)。アオオニテンナンショウは独立の形態群として認められると思われるが、コウライテンナンショウとの区別などについてさらに検討が必要である。

*A. hatijyoense* Nakai (1939) ハチジョウテンナンショウ(図 5i) も形態的には遅咲き系の性質を持ったマムシグサ群である。しかし、仏炎苞は葉よりやや早く開く。八丈島に固有と考えられ、染色体数が他のマムシグサ群より2本少ない  $2n = 26$  である(飯塚, 1982) ことが特徴である。形態的には派生形質が少ないが、2枚の普通葉の大きさにあまり差がないことは特徴といえよう。仏炎苞は紫色を帯びるものがあるが通常は緑色。花序附属体は棒状で先が膨らまない。全体が緑色のカントウマムシグサという印象である。

*A. takedae* Makino (1910) オオマムシグサ(図 5a) は遅咲き系の性質を強く示す。偽茎は植物体の全高に対して変異が大きく、しばしば全高の2分の1程度まで短くなる(とくに小型の雄個体ではこの傾向がある)。偽茎の斑は通常発達しない。小葉の数は一般に多く、特に陽地に生えるものでは数多くて葉軸が上方に巻き上がって立体的に配列する。鋸歯は出ない。仏炎苞は幅広く大型で筒部は太く、雄花序では筒部が上を開く傾向が強く、口辺部は広く開出し、舷部の基部から筒部にかけて白色を帯びる。舷部はしばしば筒部より長く、垂れ下がり、通常紫褐色で内面には著しい縦皺がある。花序附属体は太棒状からこん棒状、しばしば白色が目立つ。花序は葉よりも著しく遅く開く。北海道の渡島半島、岩手県、宮城県、栃木県(日光)、長野県(軽井沢)、三重県、京都府(山科: *Murata and Ohno 11171*) など各地に点々と分布する。

イズテンナンショウ *A. izuense* Nakai (1939) (図 5c) はオオマムシグサの1葉型といわれるもので、普通葉は通常1枚。偽茎や花茎は短く、かわりに葉柄が長くなり、植物体の全高の2分の1に達する。花序はオオマムシグサによく似ており、特に仏炎苞の舷部が長く、垂れ下がる。しかし仏炎苞筒部や花序附属体はほとんど白色とならない(このようなものは他地域のオオマムシグサ集団でも出現することがある)。伊豆半島の火山土壤に成立する疎林の林縁や湿った陽地に分布する。この地域の林縁・林床には、他に、仏炎苞が斜上して垂れ下らず花序附属体が太棒状のマムシグサ群が見られる(図 5b) が、変異が大きく、オオマムシグサともカントウマムシグサとも判定できないような個体が多い。

ヤマグチテンナンショウ *A. suwoense* Nakai (1929) は東京大学に保存される正基準標本、および国立科学博物館に所蔵される副基準標本の2点の標本のみに基づいて記載された分類群で、偽茎と葉柄がほぼ等長、花茎ははるかに短く、普通葉は7裂し、仏炎苞舷部は筒部よりも長い。Ohashi and Murata (1980) は標本を比較検討した結果、広義のマムシグサの亜種としている。1987年になって山口県吉敷郡でこの分類群に相当する植物が見つかった(*T. Shiomi, May 11, 1987, TUS*)。その形態はイズテンナンショウに似ているが、仏炎苞筒部や花序附属体が白色を帯びていた。また、仏炎苞が葉よりも著しく遅れて開くことが明らかと

なり、遅咲き系のマムシグサ群であることが確かめられた。現地の集団はその後消滅したようであるが、この種子を東京大学理学部附属植物園日光分園で育てたところ、1995年に3株が初めて開花し(図5d)、2個体は小形の雌、1個体が雄であった。このように小形の個体が雌になることはオオマムシグサやイズテンナンショウではきわめて希である。また、雌の1個体の仏炎苞がやや奇形であること、未開花株で小葉の形が異常だったり普通葉が2枚出たりするものがあるなど、遺伝的な異常を示唆しているが理由は明らかでない。

*A. longilaminum* Nakai (1917) ヤマトテンナンショウ(図5e, f)は仏炎苞の舷部が狭三角形で細長く、口辺部がほとんど反曲しないこと、花序附属体が細いことが特徴で、それ以外の性質はオオマムシグサやヤマザトマムシグサに似ている。基準標本は奈良県で採集された。関西では奈良県宇陀郡を中心に比較的狭い範囲に分布しており、変異は少ない。一方、カルイザワテンナンショウ *A. sinanoense* Nakai (1929) は長野県軽井沢で採集された基準標本にもとづいている。軽井沢周辺に普通で個体数が多く、また、仏炎苞の舷部の長さや色に大きな変異がある(しかしこの見かけ上の変異の一部はヤマザトマムシグサとの交雑による可能性もある)。軽井沢での変異域を考慮すれば、ヤマトテンナンショウとカルイザワテンナンショウは同一の分類群として認められる。また長野県から岐阜県にも点々と分布することが明らかになってきた(Ohashi and Murata, 1980; 芹沢 1988b)。

ヤマザトマムシグサ(芹沢, 1988a)(図5g)は未記載の形態群であるが、比較的認識しやすい特徴を備えている。従来はオオマムシグサの変異の一部としてとらえられていたのかも知れない。花序を除いた形態はカントウマムシグサに似ている。花序は仏炎苞筒部が太く、雄花序では上に向かってやや広がる。舷部が幅広く、三角状広卵形で著しくもり上がり、ほぼ直角に前に曲がり、先端は急に尖り、通常紫褐色で光沢があり、内面には著しい縦皺がある。花序附属体は太棒状で先がふくらまない。本州中部の内陸に分布し、群馬県から岐阜県にかけての低山地から山地の林床に生育する。長野県軽井沢のようにヤマザトマムシグサとヤマジノテンナンショウが混生する場合、緑色の仏炎苞を持つ個体があると識別が困難である。

*A. solenochlamys* Nakai ex F. Maekawa (1932) ヤマジノテンナンショウ(図5h)はカントウマムシグサに似ており、小葉の辺縁にしばしば細鋸歯がある。花序は仏炎苞筒部が円筒状。舷部は三角状広卵形であるが、ヤマザトマムシグサに比べて小さく、やや著しくもり上がり、光沢がなく、内面の縦条はあまり目立たない。仏炎苞は外側が緑色、舷部内面のみ赤紫色を帯び、時に緑色。宮城県から長野県にかけての内陸地に分布する。

スズカマムシグサ(学名未発表)は芹沢(1988b)により認められた形態群で小葉が一般に幅広く、仏炎苞が白みを帯びた緑色で、舷部が短いことが特徴とされる。芹沢は鈴鹿山脈中部から北陸地方西部にかけて分布するとしている。

**第2亜群(マムシグサ亜群)**(図6)はマムシグサに代表される「早咲き系」の性質を強く示すもので、普通葉は通常2枚、花茎は長く、花序は葉より著しく早く開く。仏炎苞は緑または紫色を帯び、両面ともに平滑である。

*A. japonicum* Blume (1835) マムシグサ(図6a-g)は長崎から採集されたという基準標本に基づくもので、レクトタイプは花柄が長く仏炎苞や花序附属体の幅が狭いなど、「早咲き系」の性質を表している。*A. pseudojaponicum* Nakai (1929)の基準標本はマムシグサによく似ており、Nakai (1937)自身によりマムシグサの異名とされた。*A. koshikiense* Nakai (1935) コシキジマテンナンショウは鹿児島県甕島から記載されたもので、仏炎苞の横幅が広いが、

このようなものは九州各地 (特に低地) に見られる。長崎県雲仙の絹笠山には、偽茎や仏炎苞の赤紫色が強く、葉や仏炎苞の横幅が狭く、花序附属体が細い独特の集団 (*Murata 3661*) があり、マムシグサの特殊化した1型と考えられる。屋久島から記載された *A. yakushimense* Nakai (1935) ヤクシマテンナンショウもマムシグサによく一致するものである。ただし、仏炎苞は紫色のものが多く、白い縦条は九州本土のものより数多い傾向がある。また、山地の上部には、いわゆる矮小型で、小葉の数が多く、細く、葉軸があまり発達しないもの (*Murata 9660, 9710*) (図 6c) があり、屋久島の集団を特徴づけている。

*A. mayebarae* Nakai (1940) ヒトヨシテンナンショウ (図 6h) は仏炎苞が黒紫色で、舷部が盛り上がるのが特徴であるが、他の性質はマムシグサとほぼ同じである。パイオニア的な性質が強く、火山噴出物の上に成立する背の低い疎林や、新しく切り開かれた道路沿いの斜面などに多い。九州南部に広く分布し、しばしばマムシグサと混生し、交雑起源と考えられる中間形を生じている。

上記のように、九州のマムシグサには様々な集団があり、ヒトヨシテンナンショウもマムシグサから特殊化して成立したものと推定される。これに対し、四国の早咲き系マムシグサ群は比較的単純である。ここでは四国のマムシグサと呼んでおく。四国のマムシグサのうち、ほとんど全体に分布し、個体数も多いものは、普通葉が2枚つき、仏炎苞が緑色でやや半透明、筒部はやや広く、筒口部の開出部はホソバテンナンショウに似て丸みを帯び、舷部は卵形で先がしばしば長く尖る。花序附属体は棒状で薄緑色である。海岸近くからブナ帯まで広く分布する。香川県小豆島のもの (*Murata 7441*) (図 6e) や高知県宿毛市沖ノ島 (*Murata 7112*) のものは仏炎苞がやや盛り上り白条が広がって目立ち、花序附属体は黄色味を帯びる。一方ブナ帯に分布するもの (徳島県東祖谷山村 *Murata 3758*, 愛媛県大野ヶ原 [図 6f] など) は仏炎苞舷部がほぼ平らで白条が目立たない。石槌山などの山地上部には、花期が遅く、葉がしばしば1枚となり、仏炎苞の幅が狭く、白条がほとんどないものがあるが、それらの特徴には変異が見られ、低地のマムシグサに連続するものと思われる。今後の調査が必要である。また、徳島県には仏炎苞が濃い紫色で、舷部が細長く尖る早咲き系のマムシグサ (阿部 近一 54458, 56283, 56284) があるが、実体は不明である。

中国・近畿地方にどのような早咲き系マムシグサ群があるかは明らかでない。採集された標本が少ないことからみて実際には希なものと推定される。小林 (1993) は芹沢の定義に従い、マムシグサの兵庫県における分布を示しているが、兵庫県立人と自然の博物館所蔵の標本を見る限り、それらは“中国地方型のホソバテンナンショウ”であり、本稿では第3亜群に含めている。

*A. takeshimense* Nakai (Bot. Mag. Tokyo 43: 538, 1929) タケシママムシグサは朝鮮の鬱陵島の固有種として記載されたマムシグサ群である。基準標本は仏炎苞が紫色、舷部が卵形で次第に尖り、花序附属体が太棒状である。鬱陵島の集団 (*Murata s.n., Apr. 10, 1987* など) は主に島の上部に見られ、個体数が多いが、特に花序附属体が太い点で、朝鮮半島本土のマムシグサ群とは明らかに異なっている。しかし他の性質では変異に富んでおり、屋久島産のマムシグサに似ているものからカントウマムシグサ (トウゴクマムシグサ) に似ているものまである。東京で栽培した場合には仏炎苞が葉よりも早く開く性質を示し (図 6g) 第2群に所属すべきものである。今後の検討が必要である。



**第3亜群(ホソバテンナンショウ亜群)**(図7)は上記の2亜群の中間的である。偽茎などの斑に赤みの強い傾向がある。仏炎苞は緑色で、内面には縦皺がなく、基本的に平滑であるがしばしば微妙な凹凸があり緑白色あるいは粉白色、時に乳頭状の細突起を生ずる。花序附属体は通常先がふくらまず、やや前に曲がる傾向がある。このような特徴から、サテライトグループのムロウテンナンショウ群、ツクシマムシグサ群との関連が示唆される。

*A. angustatum* Franch. et Sav. (1878) **ホソバテンナンショウ**(図7a-d)は箱根で採集された基準標本に基づいて記載された。上記の第3亜群の特徴に、花序附属体が細く、先に向かって細まることを加えれば容易に規定できる形態群である。伊豆大島を含み、群馬・埼玉県から西に兵庫県まで多雪地を除いて広く分布するが、サテライトグループのムロウテンナンショウやスルガテンナンショウと同所的に分布することはほとんどない。兵庫県六甲山系では、ホソバテンナンショウはコウライテンナンショウとは高度的に住み分けをしており、600–700 m 以下ではコウライテンナンショウ、それ以上ではホソバテンナンショウが分布しているという(小林禧樹氏の私信による)。埼玉県や東京都ではカントウマムシグサと同所的に生育し、花期がやや早いものの、しばしば自然雑種を生じる。伊豆半島では仏炎苞の舷部内面や辺縁に乳頭状の突起を生ずる集団(例 *Ohashi et al.* 2072)が希に見られる。

**ミヤママムシグサ**(学名未発表)は芹沢(1988b)により認識され、静岡県、愛知県、岐阜県の山地に産するとされている。偽茎などに赤みの強い斑が著しく、仏炎苞はやや半透明、全体に大型で特に横幅が広く、舷部は卵形で筒部より長く、先がやや尾状となり、口辺部は丸く開出する。花序附属体はほとんど棒状であるが先に向かって細まるものもある。静岡県梅ヶ島温泉付近のもの(*Ohashi and Murata* 1942 など)(図7g)は、芹沢(1988b)が指摘するように小葉が細長くて先がやや尾状となり、葉軸も比較的短い。

鳥取県大山(*Midorikawa* 2186)(図7h)や氷ノ山の上部(800 m 以上)(*Murata* 90018)にも偽茎などの色調や花序の特徴がミヤママムシグサとよく一致するものが分布しているが、葉の特徴はホソバテンナンショウに似ており、小葉が特に細いということはない。氷ノ山では約700 m 以下に下記の“中国地方型ホソバテンナンショウ”(早咲き系)とコウライテンナンショウ(遅咲き系)が生育している。これら2型は混生することもあるが花期は3週間ほどずれているようである。ミヤママムシグサは花期がさらに遅く“中国型ホソバテンナンショウ”が咲き終わるころ(6月上旬ごろ)に咲きはじめ、また、仏炎苞が葉よりも遅れて展開する。氷ノ山のものがミヤママムシグサであるとすれば遅咲き系であるが、形態的にはホソバテンナンショウと多くの共通点をもっているので第2亜群に含めておく。

**ウメガシマテンナンショウ** *A. umegashimense* F. Maek. ex Sugim. (未発表)(図7f)の名は杉本(1973)の単子葉植物総検索誌で知られるようになった。花序を除いた部分はホソバテンナンショウによく似ているが葉や花序が展開する時期には緑色がさらに明るい感じである。仏炎苞は葉よりもやや早く展開し、明るい緑色で白条が目立たず、ホソバテンナンショウより幅広く、特に舷部はより大きく、内面は粉白色でしばしば乳頭状の細突起を生ずる。花序附属体は太棒状で先がややふくらむものが多い。梅ヶ島温泉から天子山地(*Murata et al.* 1599A)にかけて多産し、4月末ごろに出現する。また、長野県下伊那郡清内路峠でもよく似たもの(*Yahara et al.* 6825, 6828)が採集されている。

中国地方西部にも未記載のホソバテンナンショウ亜群の1型(図7e)がある。ここでは仮に“中国地方型ホソバテンナンショウ”と呼んでおく。ホソバテンナンショウに比べ、偽茎がやや短く、全体がずんぐりした感じで、ムロウテンナンショウによく似ている。西部のも

のは花茎が短く、普通葉が1枚となる傾向が強い。仏炎苞はホソバテンナンショウより幅広く、むしろムロウテンナンショウによく似ているが、筒部はムロウテンナンショウほど長くはなく、舷部内面は粉白色で辺縁などに微細な凹凸が出ることがある。花序附属体はホソバテンナンショウより太く、先がやや細まり、ムロウテンナンショウに似ているが先端に光沢はない。山口県 (Murata 10861a-h) から島根県 (林実 3914-3933), 鳥取県, 兵庫県 (Murata 90020) にかけて分布し、同所に生育するコウライテンナンショウより早く開花する。瀬戸内海側の分布は明らかでない。小林 (1993) は芹沢の定義に従い、マムシグサの兵庫県における分布を示しているが、兵庫県立人と自然の博物館所蔵の標本を見る限り、それらは“中国地方型ホソバテンナンショウ”である。

**実体の不明な学名：***A. amplissimum* Blume (1835) は切り離された1枚の鳥足状葉だけに基づいており、実体が不明である。*A. koidzumianum* Kitam. (1941) オオミミテンナンショウは仏炎苞が小葉のように変化し、さらに先端付近で3裂するマムシグサ群の奇形である。分布域からみて、コウライテンナンショウまたはカントウマムシグサ (トウゴクマムシグサ) であると推定されるが、確かではない。*A. latisectum* Blume (1835) オオツクシマムシグサ (Nakai, 1937) は1枚の鳥足状葉だけが記載されており、実体が不明である。*A. manshuricum* Nakai (Icon. Pl. Asia. Orient. 3: 199, 1939) マンシュウウラシマソウはウラシマソウに似たものとして記載されたが、この地域にウラシマソウがあるとは考えにくい。マイヅルテンナンショウまたはマムシグサ群のものと思われるのでタイプ標本を検討する必要がある。*A. serratum* var. *atropurpureum* Engler (1920) は原記載でこれに相当する標本を特定することができず、実体が不明である。

## 今後の課題

マムシグサ群がどのような多様性を持って存在しているか、その現状を記載するだけでもまだまだ不十分な点が多いことは以上で議論したとおりである。各地域における個別的な現状を知っていても、それを他人に伝え、一般化するための記述方法はまだ確立されているとはいえない。しかしその一方で、マムシグサ群の遺伝的分化が小さいことが明らかとなり、群内で遺伝子の交流がおこっていることも推定されるようになってきた。このようなマムシグサ群の最も興味深い点は、形態群の独立性がどのようにして保たれているかということである。遺伝的なマーカーを持った個体を、それとは異なった形態群の自然集団の中に移植して、遺伝子がどの程度拡散するか調べるといようなことも必要であろう。季節的隔離を明らかにするためには現地でのフェノロジーの調査が重要である。また、各形態群に集まるポリネーターの違いについても検討する必要がある。

本稿を取りまとめるにあたり、愛知教育大学理学部 芹沢俊介博士、鹿児島大学理学部 堀田満博士、兵庫県の小林禰樹氏には貴重なご意見をいただきました。浜松市の大野順一氏には、研究植物の保存、人工交配による雑種の実験などについて、兵庫県立人と自然の博物館の鈴木武氏には現地調査などについてご協力いただきました。また、京都大学理学部、東北大学理学部、兵庫県立人と自然の博物館をはじめ、各機関のハーバリウムを利用させていただきました。厚くお礼申し上げます。本文中で引用させていただいた写真や標本をお送りくださった皆様方、生植物の育成栽培を通じてテンナンショウ属の研究を長年にわたり支援してくださった東京大学理学部附属植物園育成部および日光分園の方々に感謝い

たします。

## 引用文献

- Crawford, D.J. 1983. Phylogenetic and systematic interferences from electrophoretic studies. In S. O. Taksley and T. J. Orton (eds.), *Isozyme in plant genetics and breeding*, Part A: 257–287. Elsevier, Amsterdam.
- , R. Ornduff and M. C. Vasey 1985. Allozyme variation within and between *Las-thenia minor* and its derivative species, *L. maritima* (Asteraceae). *Amer. J. Bot.* 72: 1177–1184.
- 堀田 満. 1968. 植物地理にまつわるいろいろな問題 (I) 表日本におけるテンナンショウ属の分化. *ネイチャー・スタディー* 14(8): 100–104.
- . 1970. 植物地理にまつわるいろいろな問題 (VII) テンナンショウ属の進化. *ネイチャー・スタディー* 16(8): 90–92.
- 飯島美代子. 1982. 八丈島のマムシグサの染色体数について. *植物研究雑誌* 57: 317.
- Kinoshita, E. 1986. Size-sex relationship and sexual dimorphism in Japanese *Arisaema* (Araceae). *Ecol. Res.* 1: 151–171.
- 小林禧樹. 1993. 兵庫県産テンナンショウ属植物 (2), 兵庫の植物 3: 21–28.
- . 1995. 兵庫県産テンナンショウ属の開花・生長特性. 兵庫の植物 5: 19–26.
- Lowrey, T. K. and D. J. Crawford 1985. Allozyme divergence and evolution in *Tetramolopium* (Compositae: Asteraceae) on the Hawaiian Islands. *Syst. Bot.* 10: 64–72.
- 邑田 仁. 1986. 日本産テンナンショウ属植物の分類形質と分類 (2) 花茎の長さや胚珠数—特にキシダマムシグサとヒガンマムシグサに関連して. *植物分類・地理* 37: 27–41.
- Murata, J. 1984. An attempt at an infrageneric classification of the genus *Arisaema* (Araceae). *J. Fac. Sci. Univ. Tokyo III*, 12: 281–336.
- . 1990. New or noteworthy chromosome records in *Arisaema* (Araceae) (2). *J. Jap. Bot.* 65: 225–232.
- . 1991. The Systematic Position of *Arisaema nepenthoides* and *A. wattii* (Araceae). *Kew Bull.* 46: 119–128.
- and T. Kawahara. 1995. Allozyme Differentiation in *Arisaema* (Araceae) (3) *Arisaema serratum* group (sect. *Pedatisecta*). *J. Phytogeogr. Taxon.* 42: 99–109.
- and J. Ohno. 1989. *Arisaema ehimense* J. Murata et Ohno (Araceae), a new species from Shikoku, Japan, of putative hybrid origin. *J. Jap. Bot.* 64: 341–351.
- Nakai, T. 1929. Conspectus specierum *Arisaematis* Japano-Koreanarum. *Bot. Mag. (Tokyo)* 48: 524–540 & 563–572.
- . 1937. *Arisaema japonicum*. *Iconographia Plantarum Asiae Orientalis* 2(2): 117–120.
- . 1939. *Notulae ad Plantas Asiae Orientalis* (VIII). *J. Jap. Bot.* 15: 1–421.
- Nei, M. 1972. Genetic distance between populations. *Amer. Natur.* 106: 283–292.
- 大橋広好. 1982. サトイモ科. 日本の野生植物 草本 I: 127–139. 平凡社, 東京.
- Ohashi, H. and J. Murata. 1980. Taxonomy of the Japanese *Arisaema*. *J. Fac. Sci. Univ. Tokyo III*, 12: 281–336.
- 大野順一・塚田睦夫. 1986. 日本産テンナンショウ属 (サトイモ科) の 1 新自然雑種ムロウユキモチソウ. *植物研究雑誌* 61: 89–90.
- Petersen, G. 1993. Chromosome numbers of the genera of Araceae. *Aroideana* 16: 37–46.
- 芹沢俊介. 1980a. 日本産テンナンショウ属の再検討 (1) ナガバマムシグサ群. *植物研究雑誌* 55: 148–155.
- . 1980b. 日本産テンナンショウ属の再検討 (2) ムロウテンナンショウ群. *植物研究雑誌* 55: 353–357.
- . 1982. 日本産テンナンショウ属の再検討 (6) ツクシマムシグサ群. *植物研究雑誌* 57: 85–90.
- . 1988a. 日本のマムシグサの形態と分布. *植物の世界* 2: 78–79.

- . 1988b. 岐阜県のテンナンショウ属. 岐阜県植物研究会誌 5: 1-14.
- Stutz, H. C. 1978. Explosive evolution of perennial *Atriplex* in Western North America. In Herper, K. T. and J. L. Reveal (eds.), Intermountain Biogeography: a symposium. Great Basin Naturalist memories No. 2: 161-168.
- 杉本順一. 1973. 日本草本植物総検索誌 II 単子葉編. 井上書店, 東京.
- Thunberg, C. P. 1794. Botanical observations on the Flora japonica. Trans. Linn. Soc. 2: 326-342.
- Thorpe, J.P. 1982. The molecular clock hypothesis: biochemical evolution, genetic differentiation, and systematics. Annual Rev. Ecol. Syst. 13: 136-168.

## 摘 要

マムシグサ群は長い偽茎と、葉軸の発達する鳥足状小葉により特徴づけられるテンナンショウ属マムシグサ節 sect. *Pedatisecta* の一群である。形態的に多型であり、多くの分類群が記載されてきたが、遺伝的には分化がきわめて小さいことが明らかになっている。また、群内で認められた形態群間に低頻度ではあるが中間型がある、自然雑種がある、 $F_1$  雑種の花粉稔性が低下しない、など雑種形成を通じて遺伝的な交流があることを示唆する状況証拠もある。しかし一方では、多くの場所で、異なる形態群が形態上の差異を保ちつつ同所的に分布しているのも事実である。本稿では、低頻度の中間型を除いた場合、マムシグサ群内にどのような形態群が認められ、どのような分布を示すかについて現在までの知見をまとめることを試みた。また、認めた形態群に関して発表されている学名との対応を試みた。マムシグサ群を、花期が遅く、仏炎苞が葉よりも遅く展開し、舷部内面に細かい縦皺がある第1亜群(カントウマムシグサ亜群)、花期が早く、仏炎苞が葉よりも早く展開し、舷部内面が平滑な第2亜群(マムシグサ亜群)、花期や仏炎苞展開のタイミングがそれらの中間的で、舷部内面や辺縁にしばしば微細な突起を生ずる第3亜群(ホソバテンナンショウ亜群)に大別する。第1群にはカントウマムシグサ(トウゴクマムシグサ)、ミクニテンナンショウ、コウライテンナンショウ、ハチジョウテンナンショウ、オオマムシグサ(イズテンナンショウ、ヤマグチテンナンショウ)、ヤマトテンナンショウ、ヤマザトマムシグサ、ヤマジノテンナンショウ、スズカマムシグサ、第2群には、マムシグサ(ヤクシマテンナンショウ)、ヒトヨシテンナンショウ、タケシママムシグサ、第3群にはホソバテンナンショウ、ミヤママムシグサ、ウメガシマテンナンショウ、“中国地方型のホソバテンナンショウ”、などが認められる。しかし、現地調査はまだ不十分なものであり、フェノロジーやポリネーターに関することも含め、より詳細な検討が必要である。