ノ ー ト

エゾリンドウ (*Gentiana triflora* var. *japonica*) と亜種エゾオヤマリンドウ (*G. triflora* var. *japonica* f. *montana*) の地域集団間の形態的変異高橋由衣¹⁾・日影孝志^{1,2)}・若目田圭祐¹⁾・斎藤靖史¹⁾・堤 賢一¹⁾¹⁾ 岩手大学農学部附属寒冷バイオフロンティア研究センター, 盛岡市, 〒020-8550²⁾ 八幡平市花き開発研究センター, 八幡平市, 〒028-7592Geographically diverged morphologies of *Gentiana triflora* var. *japonica* and its variant *G. triflora* var. *japonica* f. *montana*Yui Takahashi¹⁾, Takashi Hikage^{1,2)}, Keisuke Wakameda¹⁾, Yasushi Saitoh¹⁾ and Ken-ichi Tsutsumi¹⁾¹⁾ Cryobiofrontier Research Center, Iwate University, Morioka 020-8550, Japan²⁾ Hachimantai City Floricultural Research and Development Center, Hachimantai 028-7592, Japan

キーワード

Gentiana L., エゾリンドウ, エゾオヤマリンドウ, 形態変異, 地域変異

緒 言

リンドウ属植物は, アフリカ大陸を除く世界各地の平地および高地に自生し, その種は 400 近くに及ぶ。それらの分類は, 生活史 (多年草か, 一, 二年草か), 染色体数, 草丈, 着花位置と花の形態, 葉, 種子およびその他の形態に基づいている (Ho and Liu 2003)。

日本には 13 種から 18 種のリンドウ属植物が自生すると言われ, 変種 (亜種) も多く報告されている (大井 1953, Toyokuni 1963, 豊國・豊國 1977, Yonezawa 1989, 遠藤 1992)。しかし, それらの分類学的位置づけや遺伝的類縁関係については不明な点が残されている (吉池 1984, 米澤・河野 1989, 吉池 1992, Davitashvili and Karrer 2006)。リンドウ属植物は生育環境によって形態が変化しやすいといわれ, 分類基準や手法が研究者によって異なる場合もある。変種あるいは亜種として記載されているリンドウの中には, 母種との形態の違いが, それぞれの進化過程において, 地理的な隔離が生じた後で固定した遺伝的変異によるものなのか, それとも生育環境に起因する形態変異であるのか, いずれによるものなのか区別がつきにくいのが現状である (米澤・河野 1989)。この

ため, 節 (section) よりも下位の分類ではどの節に帰属するのか明確にされておらず論争の的になっている種も存在する (Davitashvili and Karrer 2006, 2010)。

リンドウは, 日本で独自に野生株から育種・改良され, 海外にも広まった園芸植物である (Koehlein 1989, 吉池 1991, 1992, Nishihara *et al.* 2009)。しかし, バラやキクなど他の園芸植物に比べて育種の歴史は浅く, 育種に必要な基盤情報は十分に蓄積していない。本研究では, 遺伝資源としての基盤情報を収集する目的で, 日本で自生している在来種のうち, エゾリンドウ (*Gentiana triflora* var. *japonica*) とその亜種エゾオヤマリンドウ (*G. triflora* var. *japonica* f. *montana*) (Toyokuni 1963) について, 異所的に自生する集団間の形態的な違いを調査した。また, エゾリンドウと同じリンドウ節 (sect. *Pneumonanthe*) のリンドウ (*G. scabra* var. *buergeri*) 自生集団 1 地点についても同様の調査を行い, 比較解析を行った。

材料および方法

1. 調査試料および調査地

エゾリンドウあるいはエゾオヤマリンドウの形態調査を行った自生地は, 安比高原 (湿原, 全面積約 0.196 km², 調査地面積約 0.01 km², 生育個体数 100~150), 八幡平八幡沼湿原 (全面積約 0.162 km², 調査地面積約 0.05 km², 個体数 300~400), 八幡平黒谷地湿原 (全面積約 0.187 km², 調査地面積約 0.01 km², 個体数約 100), 八幡平御在所沼湿原 (全面積約 0.145 km², 調査地面積約

本調査にあたって, 国立公園 (十和田・八幡平国立公園) および国定公園 (早池峰山) への入山およびリンドウの葉の採取は環境省および森林管理署の許可を受けた。早池峰山については, 特別天然記念物指定区域となっているため, 文化庁の許可も受けた。

編集委員: 北野英己

2013 年 7 月 15 日受領 2014 年 1 月 29 日受理

Correspondence: kentsu@iwate-u.ac.jp

表 1. 調査自生地および調査個体数

自生地 (市町村)	位置 (北緯/東経)	標高	種	調査個体数
1. 早池峰山 (岩手県花巻市)	39° 33' 02" N/141° 29' 41" E	1,600 m	<i>G. triflora</i>	17
2. 八幡平 八幡沼 (岩手県八幡平市)	39° 57' 30" N/140° 51' 48" E	1,550 m	<i>G. triflora</i>	28
3. 八幡平 黒谷地湿原 (岩手県八幡平市)	39° 57' 32" N/140° 53' 16" E	1,450 m	<i>G. triflora</i>	23
4. 大松倉山 稜線 (岩手県岩手郡雫石町)	39° 50' 54" N/140° 54' 45" E	1,400 m	<i>G. triflora</i>	23
5. 大松倉山 鞍部 (岩手県岩手郡雫石町)	39° 50' 34" N/140° 55' 27" E	1,300 m	<i>G. triflora</i>	18
6. 安比高原 (岩手県八幡平市)	39° 59' 48" N/140° 55' 21" E	900 m	<i>G. triflora</i>	20
7. 八幡平 御在所沼湿原 (岩手県八幡平市)	39° 56' 57" N/140° 56' 26" E	890 m	<i>G. triflora</i>	13
8. 岩手県岩手郡葛巻町	40° 02' 10" N/141° 21' 27" E	670 m	<i>G. scabra</i>	16

図 1. 調査自生地。
位置の詳細および調査個体数は表 1 参照。

0.01 km², 個体数約 100), 裏岩手山系大松倉山の稜線 (幅約 3 m×長さ約 100 m, 面積約 300 m², 個体数約 100) と鞍部湿地 (面積 50~70 m², 個体数約 30) および早池峰山 (調査地面積約 2,500 m², 個体数 50~70) の全 7 箇所である。安比高原, 八幡平八幡沼, 黒谷地, および御在所湿原の全面積は国土地理院資料 (平成 9 年作成 1/50,000 地形図に基づく測定) による。リンドウについては岩手県岩手郡葛巻町 (山林, 面積約 0.02 km², 個体数約 50) の自生集団を調査した。これら自生地の位置, 緯度および経度, 標高, および調査個体数を表 1 に, 地図を図 1 に示した。

2. 形態の計測

計測した形態は, 育種への利用を考慮して農林水産植物種類別審査基準 (農水省) に記載されている *Gentiana* L. (リンドウ属) の形態リストから, 数値化が可能な茎長 (草丈), 茎の節数, 着花する節の数, 節間長, 葉の長さおよびその比, 個体当たりの茎の数と茎中央部の直径, 茎頂の花冠の数, 花冠の総数, 花冠の長さ, 花冠先端および花筒部直径とその比のあわせて 15 形質を選んだ。計測方法は上記審査基準に従った。計測は開花して

いる個体のみを対象とした (エゾリンドウおよびエゾオヤマリンドウは 9 月初旬~中旬, リンドウは 10 月初旬)。葉は主茎基部から 2/3 に着生するものについて最大葉の長さと幅を計測した。節間長は茎の長さを 3 等分し, 中央部にある部位の 3 つの節の長さの平均として計測した。花の形態は花冠の長さおよび花筒部中央の直径を計測した。花冠裂片が開いているものについては花冠先端の直径を計測し, 斜開~平開の度合いを先端直径/花筒部直径の比で表した。

3. 計測値の統計解析

形態数値は統計解析ソフトウェア InStat (GraphPad Software Inc., La Jolla, CA, USA) を用いたノンパラメトリック ANOVA (Kruskal-Wallis 検定) で解析した。いくつかの解析ではパラメトリック検定 (Tukey-Kramer 多重比較検定) でも行い 2 つの解析結果を比較, 確認した。

統計値は平均値 ± 標準偏差で示し, 統計的有意差は次のように示した。**P*<0.05, ***P*<0.01, ****P*<0.001。

結果および考察

最初に, エゾリンドウの茎頂および上部の複数の節への着花特徴とエゾオヤマリンドウの茎頂のみに着花する特徴 (Toyokuni 1963, Ho and Liu 2003) を基に, 調査した各地域集団をエゾリンドウ (*G. triflora* var. *japonica*) とエゾオヤマリンドウ (*G. triflora* var. *japonica* f. *montana*) に分類した。調査した各自生地のリンドウ集団の着花節数 (図 2A) は, 早池峰山 (自生地 1), 八幡平八幡沼 (自生地 2), 黒谷地 (自生地 3), および大松倉山鞍部 (自生地 5) では $1.1 \pm 0.2 \sim 1.3 \pm 0.6$ (平均値 ± SD) であり, 大松倉山稜線 (自生地 4) では 1.7 ± 0.7 であった。安比高原 (自生地 6) および御在所沼 (自生地 7) はそれぞれ 2.6 ± 1.0 および 3.1 ± 0.9 であった。従って, 自生地 1~5 のリンドウはエゾオヤマリンドウ, 自生地 6 と 7 はエゾリンドウとした。自生地 4 の大松倉山稜線は, 調査した全 23 個体の半数以上が茎頂の下節にも着花 (着花節数 2 以上) しており, 着花節数の平均 ± SD は 1.7 ± 0.7 であった。この数値は他のエゾオヤマリンドウ集団 (自生地 2) よりも有意に大きかったが, 自生地 7 のエゾリンドウより

図2. 各地域集団の着花節数、茎の節数および茎の形態の比較。

自生地1～5はエゾオヤマリンドウ（灰色）、自生地6、7はエゾリンドウ（白）、自生地8はリンドウ（黒）。A：着花節数、B：節数、C：節間長、D：茎長、E：茎の直径、F：個体あたりの茎の数。有意差（P値）の表示は早池峰山（自生地1）の集団に対するものを標準偏差バーの上に、その他の2集団間のものを各図の上部に示した。

も有意に小さかったので本調査ではエゾオヤマリンドウとして解析した。葛巻町（自生地8）の自生集団はリンドウ（*G. scabra* var. *buergeri*、ササリンドウとも呼ばれる）であった。リンドウは開花時に花冠裂片先端がほぼ水平に平開するのに対し、エゾリンドウおよびエゾオヤマリンドウは斜開するのみで水平まで開かないので容易に識別できる（Ho and Liu 2003）。

以上のように分類種を確認した自生地1～5のエゾオヤマリンドウ、自生地6、7のエゾリンドウおよび自生地8のリンドウについて、形態の比較を行った。

1. 節数

各自生地の茎の節数の比較を図2Bに示した。エゾリンドウの節数は安比高原（自生地6）および御在所沼（自生地7）の2つの集団はそれぞれ 17.5 ± 1.5 （平均 $\pm$ SD）および 17.8 ± 1.7 であった。これに対し、エゾオヤマリンドウの節数は 12.1 ± 1.6 （早池峰山）～ 15.2 ± 1.3 （大松倉山稜線）であり、各々の自生地内での個体間変動が小さかった。自生地6および7のエゾリンドウは、自生地4（大松倉山稜線）以外の全てのエゾオヤマリンドウ地域集団と比べ有意に大きい値を示した。自生地4のエゾオヤマリンドウは同じエゾオヤマリンドウの集団である自生地1（早池峰山）および2（八幡沼）に比べ有意に大きかった。この集団は最初に述べた着花節数（図2A）でも

自生地2（八幡沼）に比べ有意に大きかった。

自生地8（葛巻）のリンドウの節数平均値9.3は、エゾリンドウ（自生地6と7）および自生地3、4、5のエゾオヤマリンドウと比べて有意に小さかった。

2. 節間長、茎長、茎の直径および個体あたりの茎の数

節間長はエゾオヤマリンドウとエゾリンドウのそれぞれで自生地によって有意差が見られた（図2C）。しかし、エゾリンドウ全体の節間長の分布とエゾオヤマリンドウ全体のそれとの間で統計的に有意な違いは見られなかった。リンドウの節間長は、調査した中では最も長かった。

茎長（草丈）について自生地1～5のエゾオヤマリンドウ全体と自生地6、7のエゾリンドウ全体をそれぞれ1つの集団として比較すると $P < 0.001$ で有意差があり、これまでの分類基準に合致していた（Ho and Liu 2003）。しかし、エゾオヤマリンドウでは自生地別にみると茎長に有意差がみられる集団が存在した。大松倉山鞍部（自生地5）のエゾオヤマリンドウは他の自生地1～3のエゾオヤマリンドウに比べて有意に長く、安比高原（自生地6）のエゾリンドウとほぼ同じであった（図2D）。

茎の直径（図2E）および個体あたりの茎数（茎立数）（図2F）はエゾリンドウとエゾオヤマリンドウ間で有意差はなかった。自生地8のリンドウは両形質ともエゾリンドウとエゾオヤマリンドウに比べてやや小さい値を示

図3. 葉および花の形態の比較.

A: 葉の長さ, B: 葉の幅, C: 葉の長さ／幅の比, D: 花の総数, E: 茎頂の花数, F: 花冠の長さ, G: 花筒部の直径, H: 花冠先端の直径, I: 花冠先端直径／花筒部直径の比. 自生地の番号および有意差表示は図2と同じ. ND: 未測定.

した. 個体当たりの茎数は同じ集団内でも個体差が大きかった.

3. 葉の長さおよび幅

葉の大きさについて, 長さ (図3A), 幅 (図3B), および葉形を反映するそれらの比 (長さ／幅) (図3C) を比較した. 長さと幅については有意差のある地域集団が1地点だけ存在した (自生地5) が, 長さとの比は他の地域集団と違いはなかったため, 形は大きく変わらないと判断された.

4. 花の形態

花の総数 (図3D) は, 茎頂下の節にも着花するエゾリンドウ (安比高原と御在所沼湿原) の方が多い. 茎頂の花数はエゾリンドウ, エゾオヤマリンドウの両種とも個体差が大きく, エゾオヤマリンドウでは自生地5 (大松倉山鞍部) が他の複数の自生地と有意差を示した (図

3E). 花冠の長さは1地点 (自生地6) を除いて全ての地域集団間で有意差はなかった (図3F). 花筒部直径は3地点の自生地と有意差があったが (図3G), エゾオヤマリンドウとエゾリンドウ間では有意差はなかった. 花冠先端の直径 (図3H) および先端と花筒部中央の直径の比 (図3I) はエゾオヤマリンドウとエゾリンドウの間でも, また, 自生地間でも差は見られなかった. リンドウの茎頂の花の数, 花の総数, 花冠の長さおよび花筒部直径はエゾリンドウおよびエゾオヤマリンドウとほぼ同じであったが, 花冠裂片先端がほぼ水平に平開するので花冠先端部の直径および先端／花筒部の直径比は他集団に比べて大きかった.

以上の結果, 調査した形質は次の3つのグループに大別された (表2).

グループ I: エゾリンドウとエゾオヤマリンドウ間で有意差があり, 地域集団間では有意差のある集団が少ない形質.

表 2. 各形質のエゾリンドウ-エゾオヤマリンドウ間およびエゾオヤマリンドウ地域集団間の有意差

形質	形質 グループ ^{a)}	エゾリンドウ-エ ゾオヤマリンドウ 間の有意差	エゾオヤマリンドウ地域集団間の有意差	
			有意差のある地域 集団の組合せ ^{b)}	特徴
着花節数	I	有	2-4	自生地 4 (大松倉山稜線) が自生地 2 (八幡沼) と有意差
節数	I	有	1-4, 2-4	自生地 4 (大松倉山稜線) が他の 2 箇所の地域集団と有意差
茎長	I	有	1-5, 2-5, 3-5	自生地 5 (大松倉山鞍部) が他の 3 箇所の地域集団と有意差
花の総数	I	有	1-5, 2-5, 3-5	自生地 5 (大松倉山鞍部) が他の 3 箇所の地域集団と有意差
茎頂の花の総数	I	有	1-5, 2-5, 3-5	自生地 5 (大松倉山鞍部) が他の 3 箇所の地域集団と有意差
節間長	II	無	1-3, 2-5, 3-5	複数の地域集団間で有意差
花筒部直径	II	無	1-4, 1-5, 2-3, 2-5, 3-4	複数の地域集団間で有意差
茎の直径	III	無	3-5	
個体あたりの茎数	III	無		同一地域集団内の個体差が大きい
葉の長さ	III	無	1-5, 2-5, 3-5	自生地 5 (大松倉山鞍部) が他の 3 箇所の地域集団と有意差
葉の幅	III	無	1-5, 2-5, 3-5, 4-5	自生地 5 (大松倉山鞍部) が他の全ての地域集団と有意差
葉の長さ／幅の比	III	無	1-2, 2-3	自生地 2 (八幡沼) が他の 2 箇所の地域集団と有意差
花冠の長さ	III	無		同一地域集団内の個体差が小さい
花冠先端直径	III	無	3-4	同一地域集団内の個体差が小さい
花冠先端／花筒部直 径比	III	無	1-5	

^{a)} 各形質グループの特徴については本文参照.

^{b)} 自生地番号は図 1 と同じ.

グループ II : エゾリンドウ-エゾオヤマリンドウ間では有意差がないが、地域集団間では有意差のある集団が多い形質.

グループ III : エゾリンドウ-エゾオヤマリンドウ間の有意差がなく、また、地域集団間でも有意差のある集団が少ない形質.

グループ I の形質は節数や着花節数を含み、エゾリンドウとエゾオヤマリンドウの間の遺伝的背景の違いを反映した形質と思われる. グループ II には節間長および花筒部直径が含まれる. これらの形質は複数の異なる地点間の組合せで有意な違いがあり、地域ごとの生育環境によって容易に左右される形質と思われる. エゾリンドウの節間長でも調査した 2 地点で有意差があった. グループ III の形質はエゾリンドウとエゾオヤマリンドウの間で有意差がなく、また、グループ I と同様に環境因子に大きく左右されない形質と思われるが、葉の大きさ (長さ／幅) と形態 (長さ／幅の比) については、それぞれ 1 地点が有意差を示した.

節数は、リンドウとエゾリンドウの識別形質となっているが (米澤・河野 1989, Ho and Liu 2003), 本調査結果でエゾリンドウとエゾオヤマリンドウの識別にも使用可能な形質であることが示唆された. しかしながら、エゾオヤマリンドウとして解析した 5 地点の集団の節数で、1 地点 (大松倉山稜線) は他の 2 地点 (早池峰山と八幡沼) と有意に異なっていた. この集団は着花節数でも自生地 2 (八幡沼) と有意に異なっていた. この集団にエゾリンドウとエゾオヤマリンドウが混在している可能性を考えて着花節数 1 の個体群 (10 個体) と 2 以上の個体

群 (13 個体) に分けて節数を比較したが有意差はなかった. 従って、この地域集団は両種の混在集団ではなく、エゾオヤマリンドウの地域変異と考えられる. このような地域変異はエゾリンドウ野生種でも存在することを吉池 (1984) が報告している. 吉池は 4 箇所の異なる自生地のエゾリンドウを同一環境で生育させて 2 年目の着花節数および節数を計測したところ、両形質とも自生地間で有意差を示した. この結果は、着花節数および節数が遺伝的に固定されている形質であることを示すとともに、エゾリンドウという同一分類種内においても地域変異型が存在することを示す. 本調査でエゾオヤマリンドウについても同様に地域変異型の存在が考えられたが、同一生育環境下で確認する必要がある.

エゾリンドウの亜種には本調査のエゾオヤマリンドウ (*f. montana*) の他に、ホロムイリンドウ (*f. horomuiensis*) やハマエゾリンドウ (*f. crassa*) が分類されている (Toyokuni 1963). しかし、これら亜種が遺伝的に固定された変異種であるか否かについて、北村ら (1957) および米澤・河野 (1989) はそれらの形質の違いが生育環境に支配されている可能性を述べ、命名上の問題点を指摘している. 本調査で、少なくともエゾオヤマリンドウはエゾリンドウとは遺伝的背景が異なる可能性が示唆されたが、これらの検証にはさらに広範囲で多数の地域集団の比較が必要である. また、遺伝子解析も必要であろう. Mishiba *et al.* (2009) は葉緑体遺伝子の塩基配列および核遺伝子量に基づいて、城守ら (2000) は RAPD 法および SCAR マーカーを用いてリンドウ属植物の遺伝的類縁関係を解析しているが、亜種レベルまでは解析していない. 我々

はリンドウの核遺伝子 *W14/15* (Takahashi *et al.* 2006, Hikage *et al.* 2007, 2011) をマーカーとして地域集団の遺伝子変異を詳しく解析しているところである。

謝 辞

本論文を纏めるにあたり、種々の助言をいただいた岩手大学農学部の高畑義人教授に感謝いたします。また、リンドウの自生地情報を提供いただき、現地への案内をして頂いた JA 新いわての小笠原彩香氏、JA 新いわて奥中山営農経済センター長工藤正幸氏、および一戸町安全安心園芸振興支援センター室長玉山清氏に感謝いたします。

引用文献

- 遠藤元庸 (1992) リンドウ pp. 18–20, 誠文堂新光社, 東京.
- Davitashvili, N. and G. Karrer (2006) Bot. J. Linn. Soc. 152: 197–208.
- Davitashvili, N. and G. Karrer (2010) Bot. J. Linn. Soc. 162: 101–115.
- Hikage, T., Y. Saitoh, C. Tanaka-Saito, H. Hagami, F. Satou, Y. Shimotai, Y. Nakano, M. Takahashi, Y. Takahata and K. Tsutsumi (2007) Mol. Genet. Genomics 278: 95–104.
- Hikage, T., K. Kogusuri, C. Tanaka-Saito, S. Watanabe, S. Chiba, K. Kume, H. Doi, Y. Saitoh, Y. Takahata and K. Tsutsumi (2011) Mol. Genet. Genomics 285: 47–56.
- Ho, T.-N. and S.-W. Liu (2003) A worldwide monograph of *Gentiana*. Science Press, Beijing, New York.
- 城守 寛・中村郁郎・亀谷七七子・高畑義人 (2000) 育種学研究 2: 81–87.
- 北村四郎・村田 源・堀 勝 (1957) 原色日本植物図鑑 (草本編 I). 保育社.
- Koehelein, F. (1991) GENTIANAS. Christopher Helm, Ltd., London, UK.
- Mishiba, K., K. Yamane, T. Nakatsuka, Y. Nakano, S. Yamamura, J. Abe, H. Kawamura, Y. Takahata and M. Nishihara (2009) Breed. Sci. 59: 119–127.
- Nishihara, M., T. Nakatsuka, M. Mizutani-Hukuchi, Y. Tanaka and S. Yamamura (2009) Floricultural and Ornamental Plant Biotechnology V, Global Science Books, UK, pp. 57–67.
- 大井次三郎 (1953) 日本植物誌. 至文堂.
- Takahashi, M., T. Hikage, T. Yamashita, Y. Saitoh, M. Endou and K. Tsutsumi (2006) Breed. Sci. 56: 39–46.
- Toyokuni, H. (1963) J. Fac. Sci. Hokkaido Univ. ser. V, 7: 137–259.
- 豊國秀夫・豊國やなぎ (1977) 植物と自然 11: 4–10.
- 吉池貞蔵 (1984) 岩手県園芸試験場報告 5: 103–109.
- 吉池貞蔵 (1991) リンドウの育種. pp. 66–76, 養賢堂, 東京.
- 吉池貞蔵 (1992) リンドウ. pp. 6–17, 誠文堂新光社, 東京.
- Yonezawa, N. (1989) Acta Phytotax. Geobot. 40: 7–11.
- 米澤信道・河野昭一 (1989) Acta. Phytotax. Geobot. 40: 13–30.