

北海道汐見湿地のホシクサ属植物

高田 順

Jhun Takada : *Eriocaulon* Species of Shiomi Swamp
in Mukawa-cho of Hokkaido, Japan.

Abstract. I studied the taxonomy of *Eriocaulon* species in Shiomi Swamp. Shiomi Swamp is located on sand dune zone of seacoast near Tomakomai City, Hokkaido, northern Japan. I collected many *Eriocaulon* specimens from the swamp and examined their morphological features. Most of them were clearly classified into 4 species by dimerous or trimerous flower structures, seed coat morphology on SEM photographs and the other some diagnostic characters. They were *E. decemflorum*, *E. hondoense*, *E. robustius* and *E. glaberrimum*. Besides the four taxa many apparently intermediate plants were included. Careful observations showed that most of them were identified as the two species already known in this site in spite of some uncertain characters. But I concluded that some plants are hybrids of *Eriocaulon* based on immature seeds and crossing in diagnostic characters. I believe firmly that the features of seed coat are diagnostic to the taxonomy of *Eriocaulon* species.

はじめに

ホシクサ属 *Eriocaulon* は分類が難しい植物群として知られている。その原因はいくつか考えられるが、検索表の適用を困難ならしめる中間的な形態を持つ植物群の存在もその一つと思われる。

全国の多くのホシクサ属植物の生育地を観察すると広い面積ながら単一の種類しか分布しない生育地がある。例えば北海道月の湖^{つきのうみ}湿原は全域をエゾホシクサが覆っているし、秋田県乳頭山^{にゅうとうさん}山田代平の全長1.2kmの湿原にはミヤマヒナホシクサのみが何カ所にもわたって生育している。このような生育地は寒冷地や高海拔地に多く見られる。

一方、一続きの生育地でありながら複数のホシクサ属植物が産する場所も数多くある。その中に

は数種が住み分けをしているように生育している場所がある。兵庫県の善防池はオオホシクサの良産地であるが、多少位置をかえてニッポンイヌノヒゲやツクシクロイヌノヒゲが分布している。また宮崎県の水田では、ある場所ではニッポンイヌノヒゲとヒロハノイヌノヒゲが、他の場所ではホシクサとクロホシクサが混生しており、これらはそれぞれの種がはっきりと識別できる生育地である。

ところでホシクサ属の複数種が生育する場所の中にはその地域の研究者によって雑種の産地（益村 1985）と見なされている生育地があるほか、*Eriocaulon* sp. として不明のまま処理されている生育地も数多く存在する。ここ数年の全国の調

*〒010-0972 秋田市八橋田五郎2-6-36 ; 2-6-36, Yabase Tagoro, Akita City, Akita Pref., 010-0972 JAPAN

査によりこのような生育地のいくつかで採集したホシクサ属植物を詳しく検討することが出来たので、その1例を報告することとした。

1. 汐見湿地の立地

汐見湿地は勇払原野の東端に近い場所で日高本線と汐見一区の集落に挟まれた北西から南東に細長く伸びた湿地である (Fig.1). 汐見駅の東側で3箇所、西側で1箇所を調査したが基本的には連続した生育地と考えて良い。海岸汀線から直線で400mほどの距離にあり平坦な砂浜が続いているが (Fig.2 上), この地形は本来のものではなく砂利採取で生じた二次的な地形とのことである。砂浜特有の砂丘は遙か後方にあり調査地における微地形の高低差は数10cmに過ぎない。表面が剥離

され攪乱されているので生態的には先駆植物としての特徴を持つホシクサ属植物にとって格好の立地となり、他に例を見ないほどの密度の高い生育地になっている (Fig.2 下)。

当然のように今後遷移が進むことによってこの生育地のホシクサ属植物は次第に衰退していくのであろう。さらに汀線がどんどん後退しているとの地元の人々の指摘もあり、このようにホシクサ属が多産する状態は長い歴史の中では一時的なものかと推察できる。

2. 研究の方法

この地域の4ヶ所で採集したホシクサ属植物はすべて腊葉標本を作製し、一部の頭花は乾燥標本や液浸標本とし、種子は電顕用標本として保存し

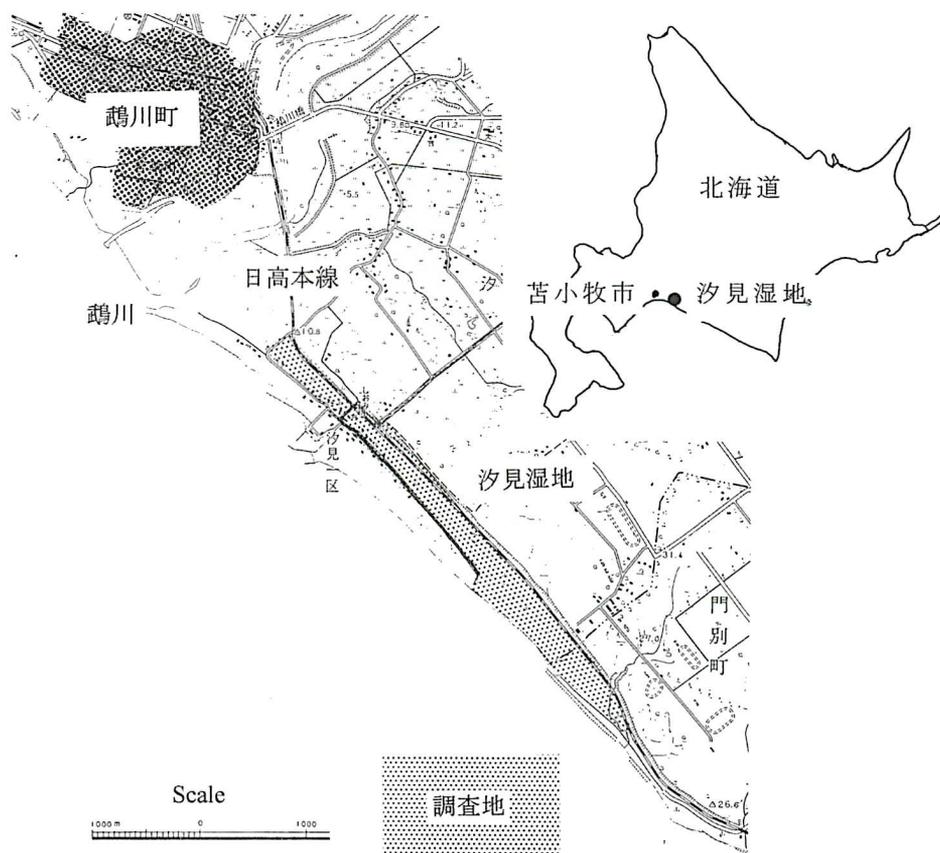


Fig.1 Location of Shiomi Swamp

図1 汐見湿地の位置



Fig.2 Habitats of *Eriocaulon* species in Shiomi Swamp
図2 汐見湿地におけるホシクサ属植物の生育環境

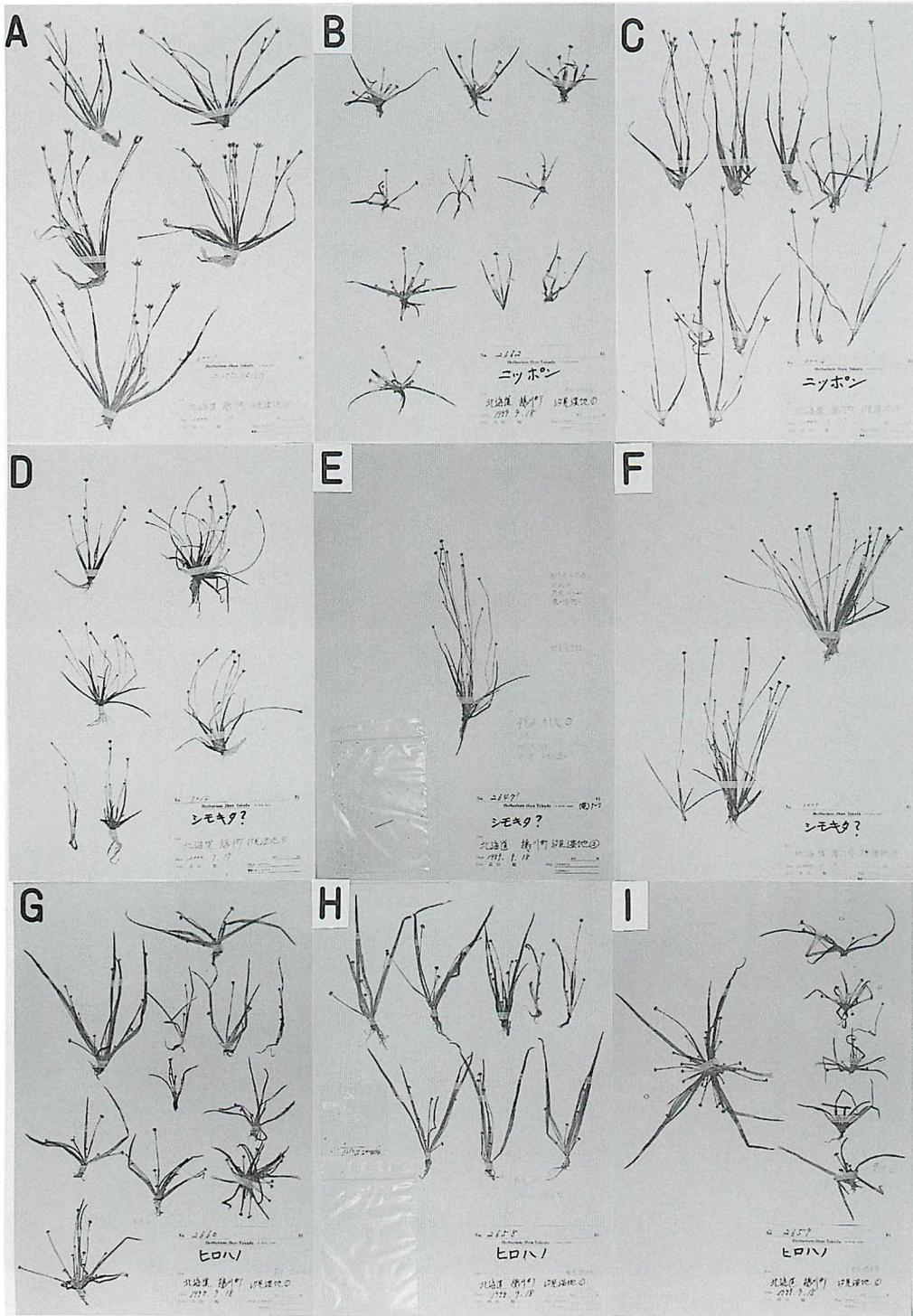


Fig.3 Specimens of *Eriocaulon* collected from Shiomi Swamp (1)

図3 汐見湿地産のホシクサ属植物標本 (1)

A-C: *E. hondoense*, D-F: Short involucre type of *E. hondoense*, G-I: *E. robustius*.

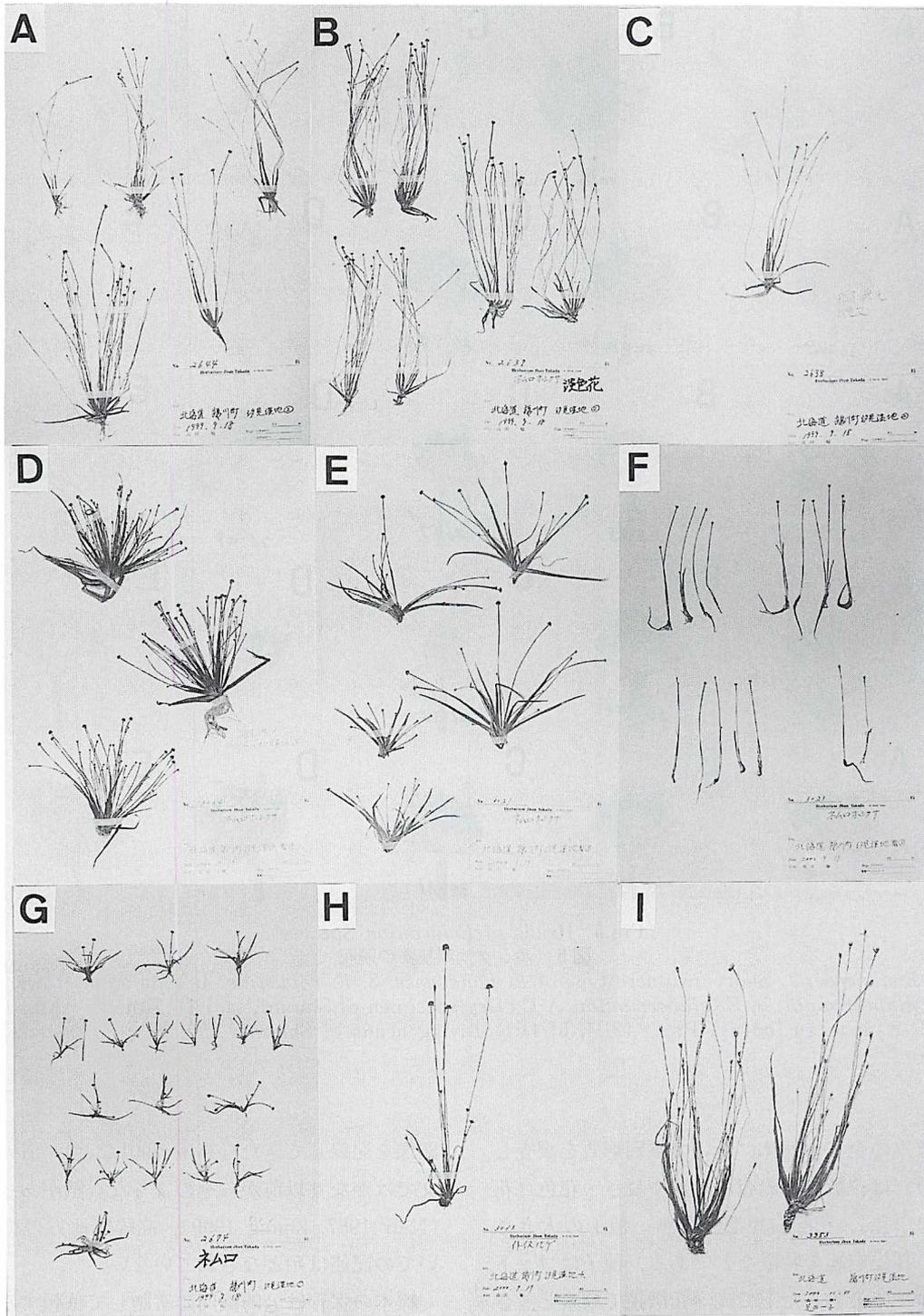


Fig.4 Specimens of *Eriocaulon* collected from Shiomi Swamp (2)

図4 汐見湿地産のホシクサ属植物標本(2)

A-C: Pale color flower type of *E. glaberrimum*, D-G: *E. glaberrimum*,
H: *E. decemflorum*, I: Long type of *E. hondoense*.

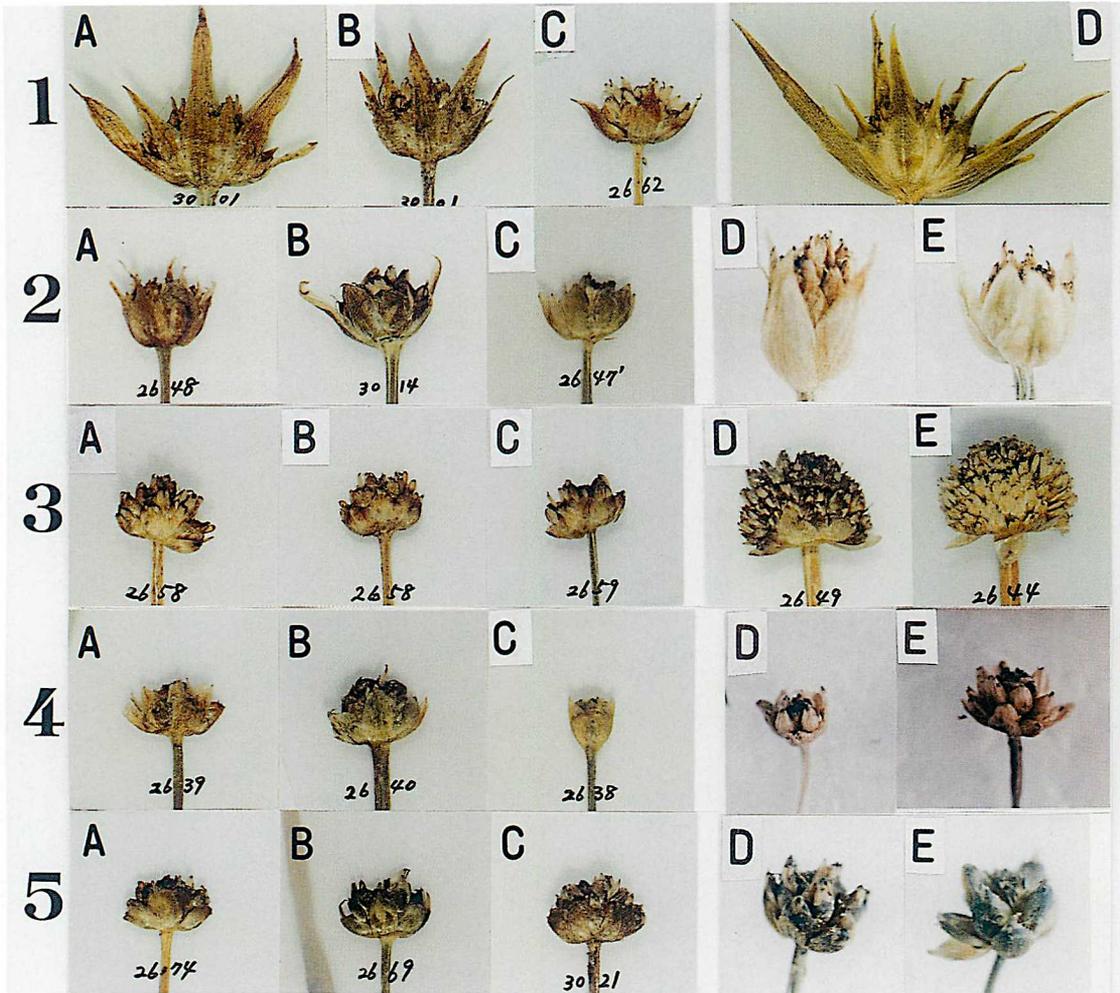


Fig.5 Heads of *Eriocaulon* Species

図5 ホシクサ属植物の頭花

1. *E. hondoense*, 2. Short involucre type of *E. hondoense*, 3. *E. robustius*, 4. Pale color flower type of *E. glaberrimum*, 5. *E. glaberrimum*. A-C: Dry specimen of Shiomi, (1-) D: Honsyu Akita Pref., (3-) D-E: Honsyu Ibaragi Pref., (2, 4, 5) D-E: Living heads of Shiomi.

た。標本の全ての個体について識別形質を調査した。それは花数性・総苞片の形や長さ・花色（花苞と萼の色）・花部白短毛の有無・種子の大きさと形・種皮突起の特徴などである。種子はコットンブルーで染色した上で光学顕微鏡で観察し、さらに必要なものは走査電顕によって20~1,000倍の画像を得た。筆者は従来から種皮構造がこの属の分類に寄与する重要な形質であることを述べ電

顕像を記録してきた（高田 2001など）。海外の論文ではかなり以前からそのような貢献があったが（Nair 1987, Zhang 1999）、高緯度地方の種についての記述は殆どなされていない。

標本の保管は公的機関に寄贈して依頼するのが本来であるが、研究の途上でもあり筆者が個人的に管理している。従って表記される標本番号は筆者のホシクサ属標本番号である。既存のハーバリュー

ムの標本も可能な限り閲覧しており、北大・東北大・東大・科博・牧野標本館などを訪れているが、いずれの施設でも北海道産のホシクサ属標本は少ないのが現状である。またこの地域のホシクサ属植物に言及した文献は今のところ未見である。

3. 汐見湿地のホシクサ属植物

この結果、汐見湿地では4種のホシクサ属植物を識別することが出来た。それらは以下のようにいずれも以前から北海道に知られていた種（伊藤ほか 1990）である。

1. イトイヌノヒゲ *Eriocaulon decemflorum* Maxim. (Fig.4: H)

2数性で特徴のはっきりした種類である。北海道には多くはない。汐見湿地ではごく一部に僅かに分布している。水没しない微高地の縁に当たる部分に生育している。

2. ヒロハノイヌノヒゲ *E. robustius* (Maxim.) Makino (Fig.3: G-I)

本州産の典型的なもの（Fig.5-3: D-E）に比べると株も頭花も貧弱な個体が多い。水中生の個体は未熟な頭花が多いほかに虫害も受けやすい。

ヒロハノイヌノヒゲは総苞片が短く花部に白短毛を欠き淡褐色花である。種子は細長く、種皮突起はT形突起でその横棒 Bar と縦棒 Leg（高田 2000, 2001）はともに長く、数が極めて少ない（Fig.6-4）。汐見湿地においてこの種を他の近似種から区別するために参考となる観点は、ヒロハノイヌノヒゲは花茎に比して葉が長いこと、最長花茎と他の花茎に長さの差が少ないこと、種子が細長いことなどである。しかし、多くの形質が変化しやすいので種皮突起の形・数・配列が最も有効なメルクマールであると考えている。

3. ニッポンイヌノヒゲ *E. hondoense* Satake (Fig.3: A-C)

本州では水田をはじめとしていろいろな立地に生じる普通種であるが北海道では多くない。殆ど水深のない場所に生じるものは典型的な外形を示し本州の陸生型（Fig.5-1: D）と同一である。水深10~20cmほどの微凹地に生じるものは葉数・花茎数とも減少し、全体が軟弱になり、色彩の鮮やかさが失われてくる。このような水中型は本州でもよく目にするものである。総苞片の長さは長いもので花の2.0倍ほど、短くて1.2倍程度であるが、いずれも先端は尖っている。水中型は頭花の発達が悪く未熟なものが多い。

ニッポンイヌノヒゲに種皮突起があることは原記載にも“dense hamato-papillosa”という表現で明記されている。その様子は電顕像（Fig.6-5, 6, 7）に示したとおりである。ただその実体には重要な問題を含んでおり詳細については別の機会に触れることとする。

Fig.4: Iの標本（汐見湿地 2000.10.30 笈田一子）は花茎が高く葉の2倍程度あり、外形は本州に多いイヌノヒゲ *E. miquelianum* Koernicke に似ている。さらにこの植物の頭花を覗くと白色のものが見えるので2細胞白短毛と誤認しやすい。この点は他種の検討の際にも留意しなければならないことであるが、これは水中で付着した着生珪藻である。この標本に2細胞白短毛はない。頭花がやや大きいこと、個々の花が小さいことを付け加えれば種子を調べなくてもこれらはニッポンイヌノヒゲが水中から空中に伸長した型であることに気付くことができる。

汐見湿地のニッポンイヌノヒゲは以前から知られていたようで、北大標本庫にも1964~5年ころの標本が2点入っている。

4. ネムロホシクサ *E. glaberrimum* Satake (Fig.4: D-G)

北海道には総苞片の短い黒花種としてカラフトホシクサ・クシロホシクサ・ネムロホシクサの3種が知られていた。カラフトホシクサ *E.*

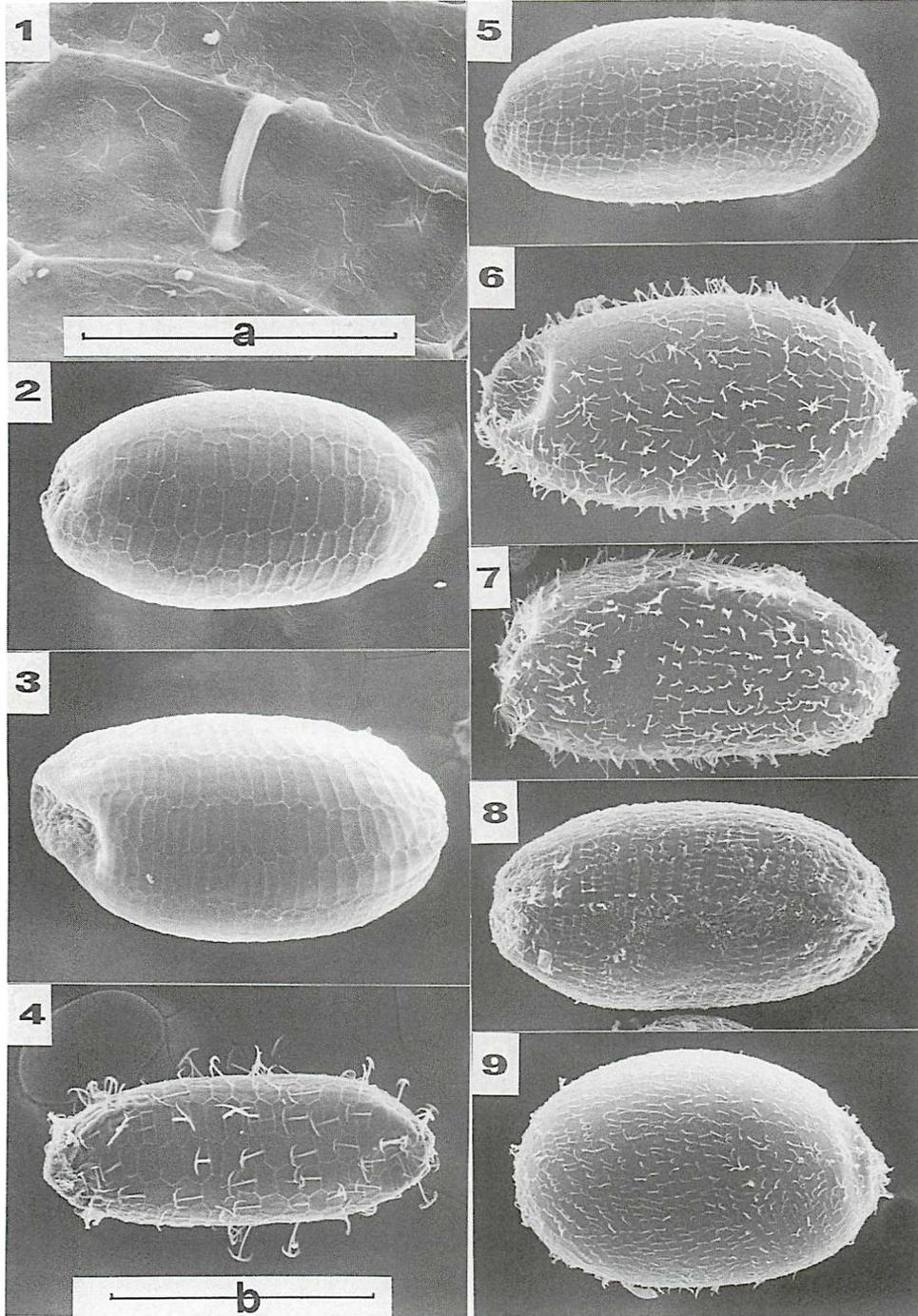


Fig.6 SEM photographs of *Eriocaulon* seeds

図6 ホシクサ属植物種子の電顕写真 種子と種皮突起

1. Seed coat appendage of *E. glaberrimum*, 2. *E. glaberrimum*, 3. Pale color flower type of *E. glaberrimum*, 4. *E. robustius*, 5-7. *E. hondoense*, 8-9. Short involucre type of *E. hondoense*.

1 : scale a = 50 μ m

2-9 : scale b = 500 μ m

sachalinense Miyabe et Nakai は花部の 2 数性が顕著で汐見湿地のものは該当しない。クシロホシクサ *E. kusiroense* Miyabe et Kudo ex Satake は「花部 2 - 3 数性, 雄花萼上縁に短毛あり, 花床毛無し」, ネムロホシクサは「花部 3 数性, 雄花萼上縁に短毛無し, 花床毛あり」によって識別されている (佐竹 1982)。しかし, ネムロホシクサの原記載 (佐竹 1943) には花床毛が無いと書かれているので, この形質を取り上げないこととすればこの 2 種は大変よく似ていることになる。

タイプ標本の採集データはクシロホシクサは 1886.8.3, ネムロホシクサは 1934.8.24 で, 時期的に早く両者とも種子は全く未熟である。クシロホシクサの原記載には種子に突起があることが書かれているが, ネムロホシクサでは種子不明とされている。筆者はネムロホシクサのタイプ標本の僅かな未熟種子が平滑であることを見出したので, 花部 3 数性・種皮突起無し・雄花萼上縁短毛無しを拠り所として汐見湿地の総苞片の短い黒花種 (Fig.5-5) をネムロホシクサと同定する。この種は花色を除けばヒロハノイヌノヒゲの小さな個体との見分けは難しいが, 種子が平滑無突起であること, 葉がやや短いこと, 陸生型では最長花茎と他の花茎に長さや開出角度に差があることなどによって同定できる。

本種の最大の特徴は種皮に突起がなく平滑 (Fig.6-2) なことである。ところが最近の観察でこの平滑さを疑わせる T 字形に近い突起状のもの (Fig.6-1) が数本~10 数本, 種皮に密着した状態で存在することを見いだした。SEM 写真像で発見されたもので注意深く観察しなければ見過ごしてしまうことが多い。そのため筆者はこの分類群の種子については染色したうえで 50~600 倍の光学顕微鏡によって慎重に観察した。その結果これらの突起状のものは種皮の外側に生じる上層細胞の垂直壁の一部であることが分かった。この種では他種と異なり上層細胞の垂直高が極めて小さい

ため帯状の断片が出来やすいものと判断している。そこで Fig.6-1 のような構造が観察できて平滑無突起という記述を用いることとする。

以上の 4 種は非常に難儀ではあるが汐見湿地のフィールドにおいて何とか識別可能な種である。

4. 中間的な形態を示す植物群

(1) ヒロハノイヌノヒゲとネムロホシクサの中間的な植物群 (Fig.4 : A-C)

汐見湿地には広い面積にわたってホシクサ属植物が密生している。イトイヌノヒゲを除く 3 種は混生し, 水中ではその外形が共通の方向に変化するので識別しにくいことになる。

黒花種と呼ばれる頭花の黒さには程度があり, カラフトホシクサでは真っ黒に近く, 関東低地のクロイヌノヒゲでは黒みを帯びた褐色にあたる。汐見湿地の水中にネムロホシクサに似た種名不明の植物群がある。これらの花色は黒を薄めた色から完全な淡色まで変化する。これは佐竹 (1943) がネムロホシクサの記載の時に用いた「オリーブ色」に相当するものと考えられる。このオリーブ色や「緑がかった黒色」という表現は過去の論文ではしばしば用いられてきたものである。現在は黒藍色という表記が統一的に用いられているが雌花萼の色に限定してもそれほど単純ではないように思われる。

この植物の外形はすべて写真 (Fig.4 : A-C) に例示したように葉が細く短く, 花茎が数多く, 最長花茎とその近辺の頭花は結実しており, 低い頭花は未熟である。これらを解剖すると低い頭花は花の各部が黒色で上部の頭花は淡色ないしはオリーブ色で色が薄くなる。すなわち下部は未開花であるので花色に対する水中生の影響が少ないのではないかと考えられる。

上部の結実した頭花 (Fig.5-4 : A-B, D-E) を観察すると総苞片は短く花色は淡色~オリーブ色なのでヒロハノイヌノヒゲとの区別は難しい。し

かし、この植物の種子を観察すると全ての個体で例外なく種皮は完全な平滑無突起 (Fig.6-3) である。ヒロハノイヌノヒゲでは種子の形が細長く、突起が前述のように極めて特徴的であり、頭花外觀の近似にかかわらずこの植物はヒロハノイヌノヒゲとの関係は否定されるものと思う。また、完熟種子が多いこと、花粉に不稔のものが観察できないことから雑種とも考えられない。

この分類群の帰属に関しては両方の考えが可能である。個体の形が特異であること、上方の頭花が結実して淡色であること、一部の種皮に染色しやすい細点が出ること、総苞片がやや尖ることなどを重視すればこれを独立した分類群とする考えとなる。一方、個体と頭花の色や形の変化は全て水中生の影響と考えられること、下部の頭花は未熟で黒色であること、種皮の細点の出方が不規則なこと、種皮が平滑無突起であることを強調すればネムロホシクサに含められることになる。

多くの標本を用いて検討した結果、ネムロホシクサに比して種子がやや大きいなど多少の差異は見いだせるが、種皮の平滑無突起を初めとして形態的に良くまとまっており、陸生型の個体が全く見い出されていないことを大きな理由として現段階ではこの植物群をネムロホシクサが水中で生育した淡色花型と判断する。

(2) ヒロハノイヌノヒゲとニッポンイヌノヒゲの中間的な植物群 (Fig.3: D-F)

ニッポンイヌノヒゲの総苞片が短くなるとヒロハノイヌノヒゲとの区別は極めて難しくなる。記載文を対応させて比較するとすべての量的な形質が重なり合い、総苞の形を除くとこの両種は驚くほど近似していることが明白となる。

汐見湿地の水中生のホシクサ属には花部に2細胞白短毛をもたないニッポンイヌノヒゲに似た植物が多産する。これは生時の頭花写真 (Fig.5-2: D-E) に示すように総苞全体が白っぽく、総苞片長は花よりやや長い程度、花托の発達が悪く頭花

が筒状になることが多い。走査電顕によりこの植物の種子を検討すると、種皮突起はあるがヒロハノイヌノヒゲとは全く異なり、ニッポンイヌノヒゲと同様な形 (Fig.6-8, 9) である。

ニッポンイヌノヒゲには変種シモキタイヌノヒゲ *E. hondoense* Satake var. *stenopetalon* T. Koyama (1956) がある。基準産地は青森県東通村妹沼で、特徴は①雌花卉の幅が著しく狭い、②総苞片がほぼ3角形、質薄く、縁は広く薄膜質、頭花とはほぼ同長、の2点である。

汐見湿地のものは総苞片が短いこと、その縁が白っぽいこと、形が正3角形に近いことなどは上に該当する。しかし、それらは変異の激しいニッポンイヌノヒゲの中で特別の分類群と考えなくても水中生活に適応した変化や季節の変化などと考えることが可能である。これら少数の白っぽく短い総苞片を持ち、頭花が小さくて筒状に近く、2細胞白短毛をもたない植物群は種子の類似からニッポンイヌノヒゲの中に含めてよいものと判断した。

(3) 雑種を疑われる植物 (Fig.7)

汐見湿地から採集されたニッポンイヌノヒゲと思われる標本の中には前記のように総苞片が短くヒロハノイヌノヒゲに類似した個体がある。そのような中で No.2637A は個体の形・葉の幅・頭花や総苞の形などからはヒロハノイヌノヒゲに近いが種子はやや未熟で種皮突起はニッポンイヌノヒゲと似ている (Fig.7)。また No.2637B は種子がさらに未熟で前者よりも総苞が長いにもかかわらず、種皮突起は明らかにヒロハノイヌノヒゲの特徴を示す。この標本以外にもニッポンイヌノヒゲと見られる標本の個体ごとに種子を詳しく観察すると、未熟な種子しか持たずヒロハノイヌノヒゲのように Bar も Leg も長い種皮突起の混じるものを見る場合がある。このような中間的な種子や No.2637A・B のように複数の形質がクロスする標本にすべて未熟種子の存在がかわることから、汐見湿地のように密生した水没しやすい個体群で

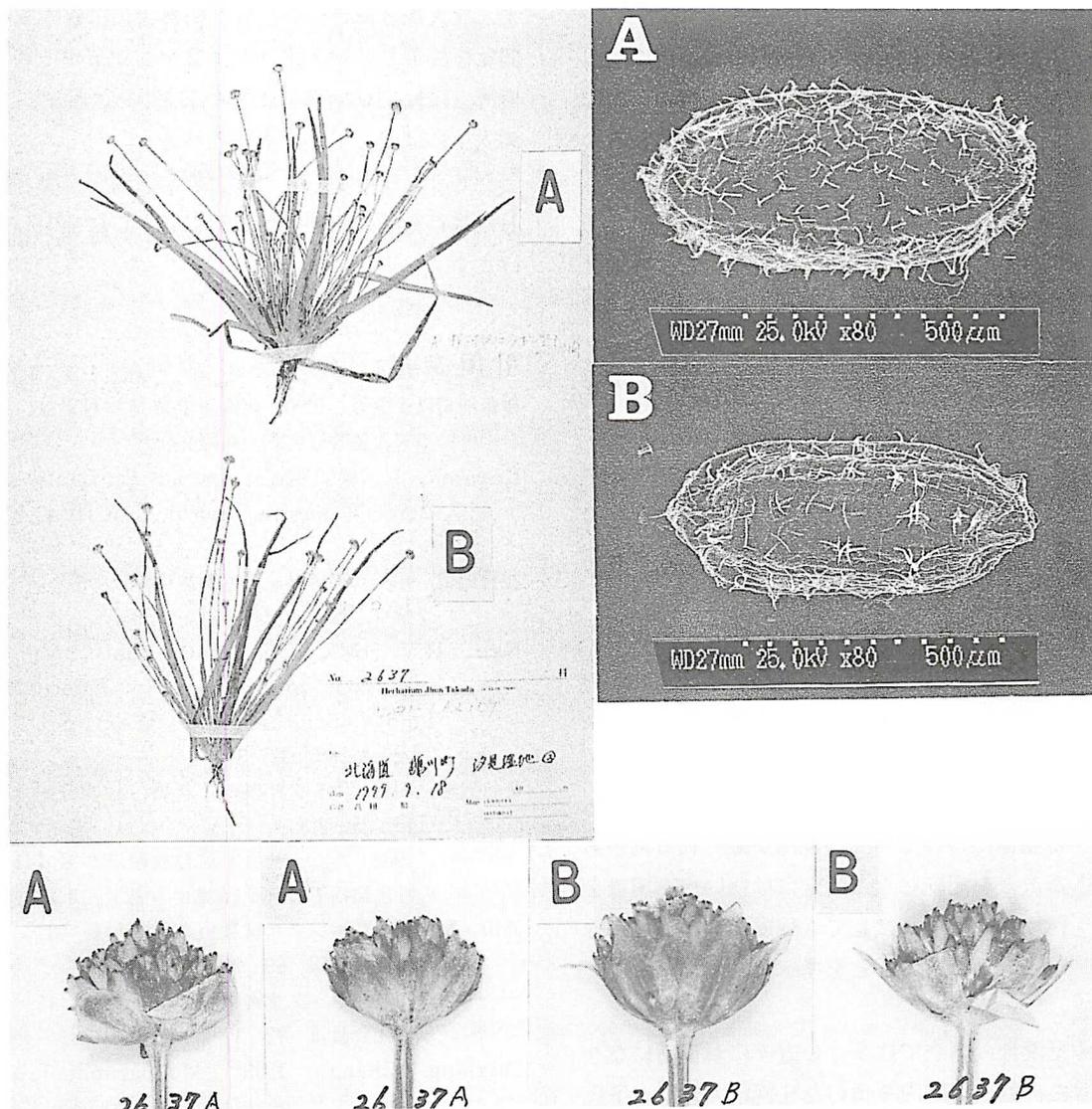


Fig.7 Putative hybrids showing intermediate features

図7 雑種を疑われる中間的な植物

は一部で雑種が形成されているのではないかと推測している。

種子の持つ遺伝的な背景は他殖と自殖とで異なるので雑種が存在する場合は種子形質の分類への有効性が著しく減ずることとなる。それゆえホシクサ属の検討には頭花の完熟した個体をマスコレクションするとともに今後は繁殖生物学的なアプローチが大切になるとと思われる。

おわりに

以上のようにたいへん多彩に見える汐見湿地のホシクサ属植物は、慎重な観察を行うことでその多くは既に知られた種に帰属することが判明した。しかし、未熟な頭花を持つ個体は水中生にかかわる生態的なものと雑種起源による遺伝的なものの両方があるのではないかと考えられる。ホシクサ属分類の前段階としての個体群解析についての1

例を提示した。

ホシクサ属についてはタイプ標本の不備に起因する不確定性が存在するので、北海道産のものについても早い時期の総括的な再検討が望まれる。

摘 要

1. ホシクサ属植物が豊富に分布する生育地として北海道鶴川町汐見湿地を取り上げた。汐見湿地ではイトイヌノヒゲ・ニッポンイヌノヒゲ・ヒロハノイヌノヒゲ・ネムロホシクサの4種のホシクサ属植物を確認した。
2. ネムロホシクサとヒロハノイヌノヒゲの中間形に見える上部の頭花が淡色花で総苞片の短い種は種皮が平滑無突起であることからネムロホシクサにまとめられた。
3. 全体が白っぽく総苞が短く頭花が筒状で、ニッポンイヌノヒゲとヒロハノイヌノヒゲの中間形に見えるものは、種皮突起の形などからニッポンイヌノヒゲの水中型と判断した。
4. 汐見湿地で9月中旬以後に種子が未熟である個体について一部に雑種が疑われる例のあることを記録した。同定にはたいへん困難を伴うが、いずれにしても種皮突起の形態が分類に有効であることを述べた。

汐見湿地の調査では多くの方々にお世話になりました。特にご案内を頂いた札幌市の笈田一子氏と千歳市の五十嵐博氏には深甚なる謝意を表しま

す。北大総合博物館の高橋英樹博士には標本庫の閲覧を許可して頂きました。また札幌市の中井秀樹博士には文献や執筆に種々ご支援を頂きました。両先生には記して感謝申し上げます。

終わりにになりましたが閲読の上ご助言を賜りました神戸大学の角野康郎先生に心から御礼申し上げます。

引用文献

- 伊藤浩司ほか編著, 1990. 北海道高等植物目録2. たくぎん総合研究所, 札幌.
- Koyama, T. 1956. Novitates ad Eriocaulaceas Asiae orientalis. Journ. Jap. Bot. 31: 6-12.
- 益村 聖, 1985. 福岡県産のホシクサ科とオオサンショウソウ. 福岡の植物 11: 33-36.
- Nair, R.V. 1987. Taxonomic significance of seed coat morphology in *Eriocaulon* Linn. (Eriocaulaceae). Seed Sci. & Technol. 15: 297-310.
- 佐竹義輔, 1943. ホシクサ属の1新種. 植物分類地理 13: 280-281
- , 1982. ホシクサ属 佐竹義輔ほか編『日本の野生植物I』, pp.75-83, 平凡社, 東京.
- 高田 順, 2000. ホシクサ属数種の種子形態 (3). 水草研究会会報 69: 22-34.
- , 2001. ホシクサ属数種の種子形態 (4). 水草研究会会報 72: 17-23.
- Zhixiang Zhang, 1999. Monographie der Gattung *Eriocaulon* in Ostasien. J. CRAMER, BERLIN, STUTTGART.