

第13回 日本植物分類学会奨励賞 受賞記念論文

日本産チャルメルソウ属および近縁種（ユキノシタ科）の自然史

奥山雄大

国立科学博物館植物研究部・筑波実験植物園（〒305-0005 茨城県つくば市天久保4-1-1）

Yudai OKUYAMA: The natural history of *Mitella* spp. in Japan and their close relatives (Saxifragaceae)

はじめに

チャルメルソウ属は、世界に20種、そのうち日本に11種が知られているユキノシタ科多年草の一群である。近年の著者らの一連の研究から、本属は植物の生態的種分化や適応進化、多様化メカニズムを考察する上で優れたモデル系であることが明らかになってきた。また国内に3新種があることが分かっており、広域分布種であるコチャルメルソウやチャルメルソウの種内遺伝的分化も著しいなど、分類学的にも興味深い材料である。すでにこのチャルメルソウの仲間についての一連の研究については奥山（2012）でまとめたばかりであるため、本稿では、今後チャルメルソウ属の研究の裾野がさらに広がることを期待し、これまでの著者および先達が蓄積してきたチャルメルソウ属各種の自然史についての知見を詳細にまとめることとした。

各種の自然史

・ズダヤクシュ *Tiarella polyphylla* D. Don

本種はチャルメルソウ属ではないが、チャルメルソウ属自体が多系統群であるため、系統的には本種もチャルメルソウの仲間として取り扱うのが妥当である。実際、花や果実以外は特にエゾノチャルメルソウに良く似ていて、著者も何度か間違えて採集したことがある。本種と混生し、間違える可能性があるのはコチャルメルソウとエゾノチャルメルソウだが、これらの種では根茎が横に這うのに対し、ズダヤクシュは根茎が直立するので区別できる。本種は東アジアからヒマラヤまで著しく広い分布域を持つ種で、生物地理学的にも大変興味深い。また、中国南部のものは花がピンク色で、形態的にも多少日本のものとは異なっているため分類学的な再検討も必要であろう。ズダヤクシュ属は2つの心皮が非対称に成長した果実の形で特徴付けられるが、これは、下部の心皮が雨滴によって下に押し下げられた後に跳ね上げられる「跳ね台機構 spring-board mechanism」による種子散布に適応したものであり（Savile 1975）、杯状の果実による雨滴散布を行うチャルメルソウ属と比較すると、果実あたりの種子サイズはやや大きく数が少ない代わりに、より大きな散布距離が得られるものと考えられる。本種はチャルメルソウ属とは異なり、キノコバエの仲間は全く訪花せず、小型のハナアブやコハナバチなどが送粉している（Okuyama *et al.* 2008）。両性株のみが存在し、自家和合性であるが、北米産のズダヤクシュ属は全て自家不和合性である。

・マルバチャルメルソウ *Mitella nuda* L.

チャルメルソウ属としては例外的な広域分布種であり、東北アジアから北米北部に分布する。本種は日本産では唯一マルバチャルメルソウ節に属する種であり、他種とは雄蕊の数が10あることではっきり区別でき(図1A), 草姿もむしろチドメグサ類に似ており著しく異なっている。形態から類推できるように本種は日本産の他種とは系統的にも全く異なったものであり、姉妹種は北米東部に分布する *M. diphylla* L. である (Okuyama *et al.* 2008, 2012)。日本産を含め、東北アジア産のものは染色体数が $2n=14$ の2倍体であるのに対し、北米産のものは $2n=28$ であり、こちらはおそらく同質4倍体である。本種は日本では分布が限られ、北海道東部と長野県に局地的に見られるが、多くの場所では個体数はあまり多くない。本種は他のチャルメルソウ属の多くの種と同様、口吻の短い数種のキノコバエ類によって送粉されるが、これは他種とは別に独自の進化を遂げた結果である (Okuyama *et al.* 2008)。おそらく自生地との温度や光環境の著しい違いのため、本種の栽培株を関東以西で開花させることは至難であり、このことが研究の大きな障害となっている。自家不和合性? (花: 図1A)。

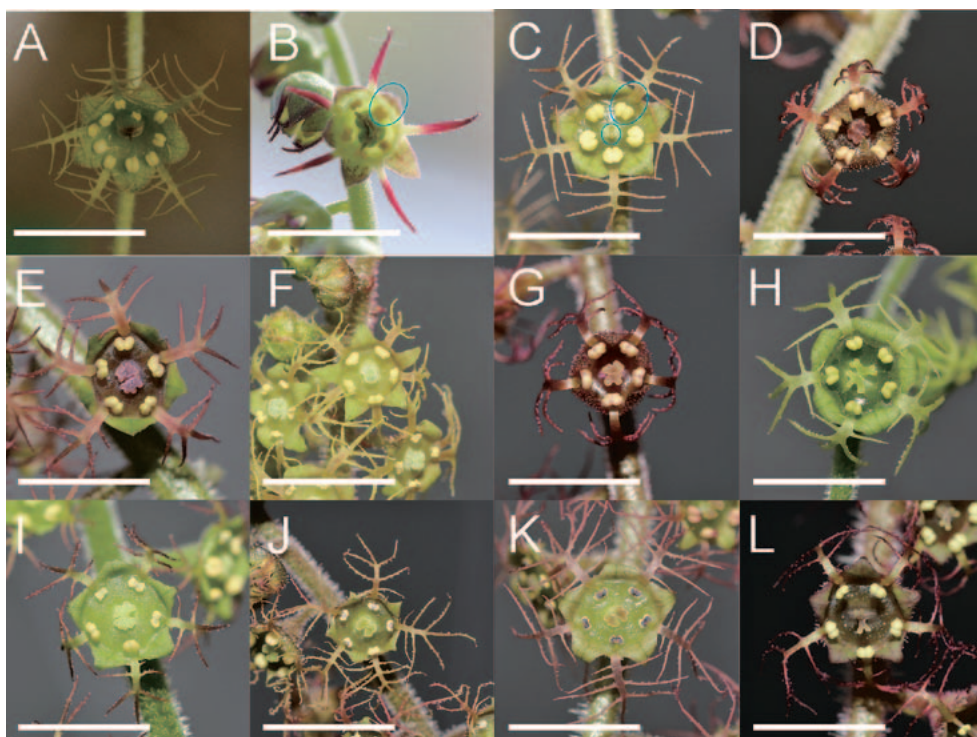


図1. 日本産チャルメルソウ属各種の花。A: マルバチャルメルソウ(北海道産), B: エゾノチャルメルソウ(岩手県産)。葯と萼片が対生する, C: コチャルメルソウ(大分県産)。葯と花弁が離生し、また柱頭が点状, D: ミカワチャルメルソウ(岐阜県産), E: コシノチャルメルソウ(新潟県産), F: モミジチャルメルソウ(京都府産), G: シコクチャルメルソウ(高知県産), H: ツクシチャルメルソウ(熊本県産), I: ツクシチャルメルソウ(熊本県産), J: ヤマトチャルメルソウ(三重県産), K: トサノチャルメルソウ(徳島県産), L: タイワンチャルメルソウ。スケール=5mm。

・エゾノチャルメルソウ *Mitella integripetala* H. Boissieu

唯一エゾノチャルメルソウ節に属する種で、北海道北西部と東北地方に局所的に分布する。多くの産地では個体数はあまり多くない。両性株のみが存在し、自家和合性である。日本産種では唯一花茎に大きな葉がつき、また葯と対生するのは花弁ではなく萼片であるため（図1B）、花時は他種との区別は容易であるが、花が無い時はしばしば混生するズダヤクシュやコチャルメルソウと区別するのがやや難しい。本種も他の日本産種とは類縁関係になく、また世界的にも姉妹種が存在しない特異な植物である。系統関係を反映した分類体系を採用するならば、本種は日本固有のエゾノチャルメルソウ属とするのが妥当であろう。染色体数は $2n=14$ で2倍体である。本種も口吻の短い数種のキノコバエ類によって送粉される（Okuyama *et al.* 2004, 2009）。2014年の開花期に福島県会津地方の自生地で見学したところ、本種へのキノコバエ類の訪花は日中のみならず、月明かりのない深夜にも起こっていることが分かった。花には刺激臭があり、送粉者は暗黒下でもこの臭いによって誘引されるのであろう（花：図1B、葉：図2A）。

・チャルメルソウ節 sect. *Asimitellaria* Wakab.

未記載種を含む以下の13分類群は全てチャルメルソウ節に属し、染色体数が $2n=28$ の異質4倍体（複2倍体）であること、雄蕊は5個で花弁と雄蕊が対生すること（図1C-L）、種子は黒熟せず表面に凹凸があること（図3）、などの共有派生形質を有する。また台湾ンチャルメルソウを除き全て日本固有種である。また全種自家和合性で、一部の種では集団内に半数以

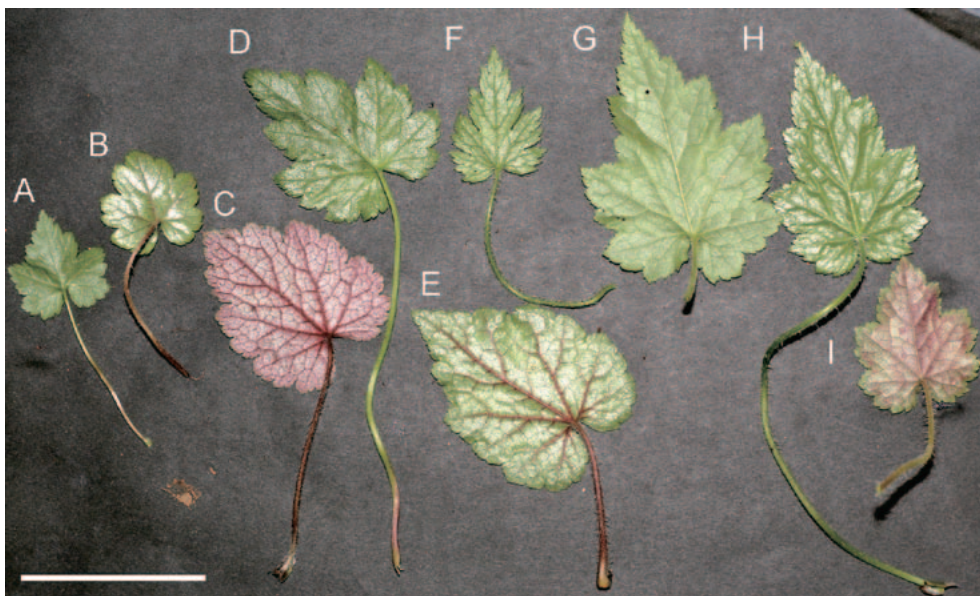


図2. 日本産チャルメルソウ属各種の葉（裏面）。A：エゾノチャルメルソウ（岩手県産）、B：コチャルメルソウ（鳥取県産）、C：チャルメルソウ（三重県産）、D：モミジチャルメルソウ（京都府産）、E：シコクチャルメルソウ（高知県産）、F：ツクシチャルメルソウ（熊本県産）、G：オオチャルメルソウ（宮崎県産）、H：トサノチャルメルソウ（徳島県産）、I：台湾ンチャルメルソウ。スケール=5cm。

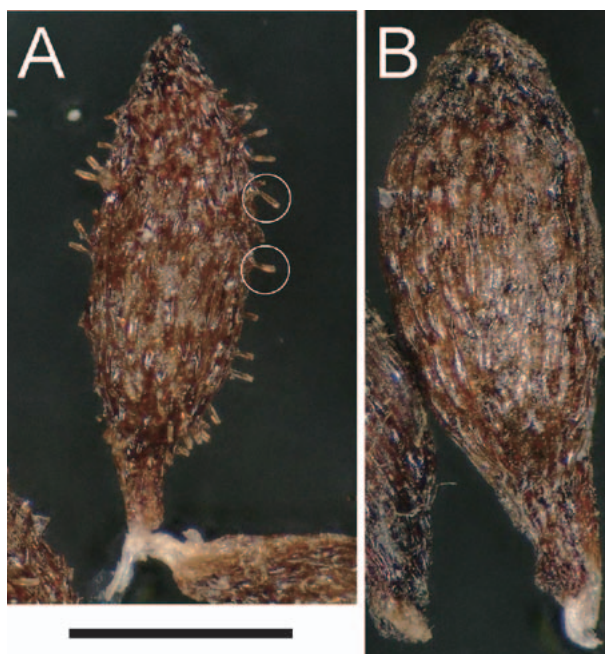


図3. チャルメルソウ節の種子. A: シコクチャルメルソウの種子. 種子は熟しても茶色く、うね状の隆起の上に乳頭状の突起が散生する. B: チャルメルソウの種子. うね状の隆起があるが、突起は無い. スケール=0.5mm.

下くらいの割合で必ず雄性不稔の株が存在する雌性両全性異株である. さらにモミジチャルメルソウでは特殊化が進み雌雄異株である. なお、チャルメルソウ節はさらに3つの系統群に分かれ、それぞれクレードA(コチャルメルソウ、ミカワチャルメルソウ、チャルメルソウ、コシノチャルメルソウ、モミジチャルメルソウ)、クレードB(タキミチャルメルソウ、シコクチャルメルソウ、ツクシチャルメルソウ、ヒメチャルメルソウ、アマミチャルメルソウ)、クレードC(オオチャルメルソウ、ヤマトチャルメルソウ、トサノチャルメルソウ、クマチャルメルソウ、タイワンチャルメルソウ)である. クレードBは種子表面に乳頭状あるいはかぎ状の突起が散生すること(図3A)、クレードCは縦に長い葉で特徴付けられる(図2G-I). なお、各クレード内での種間雑種にはわずかに稔性がある場合が多いが、クレード間での種間雑種は不稔となる(Okuyama and Kato 2009).

〈クレードA〉

・コチャルメルソウ *Mitella pauciflora* Rosend.

日本産チャルメルソウ属では最も広域に分布する種で、雌蕊が直立し、花柱は分岐せず柱頭が点状となること、雄蕊と花卉が離生すること、顕著なほふく茎を出すことなど、特徴的な形質を持つ特異な種である. 両性株のみが存在する. 本種は広い分布域を反映して遺伝的にも形態的にも多様であり、詳細な遺伝解析を行うと地域ごとに著しい遺伝的分化が確認で

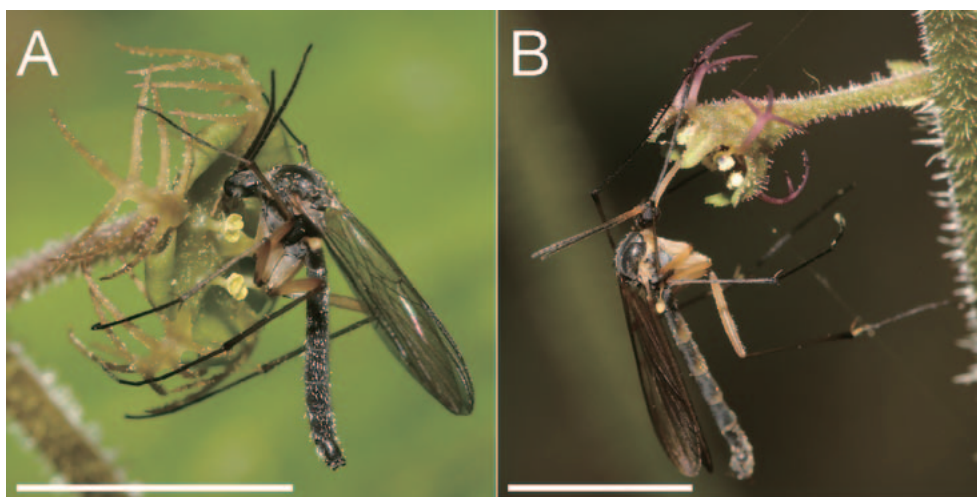


図4. 日本産チャルメルソウ属の送粉様式. A: コチャルメルソウに訪花したフタマタキノコバエ (*Boletina* sp.) のオス, B: チャルメルソウに訪花したミカドシギキノコバエ (*Gnoriste mikado* Okada) のオス. スケール=5mm.

きる (奥山 未発表データ). 本種はチャルメルソウ節では唯一染色体数にも変異が確認されており, 東北地方の集団に $2n=42$ の3倍体があることが知られている (若林 1973). つくば市の同一条件下で栽培していても, 多雪地域の集団では葉が著しく大型になる傾向があり, また開花も遅い. もうひとつ本種の最も重要な特徴は, その広い分布を反映して, 他の多くの種と同所的に見られる集団があることである. 著者が確認している限り, 本種と同所的に見られる種は, ミカワチャルメルソウ, チャルメルソウ, タキミチャルメルソウ, シコクチャルメルソウ, モミジチャルメルソウ, オオチャルメルソウ, ヤマトチャルメルソウの7種である. これらの種との間では, 以下の3つの生殖隔離機構が働いていると考えられる. まず, 送粉者の違いによる隔離. 本種は口吻の短いキノコバエ類によって特異的に送粉される (図4A) が, 同所的に見られる種のうち4種ではミカドシギキノコバエだけが特異的に訪花する. 次に, 花期の違いによる時間的な隔離. 本種は他種よりもやや花期が早い. 最後に, 花粉の付着部位の違いによる隔離である. 他種とは花形態が異なり, 葯が上部に裂開する (他種では葯は側面で裂開する) ことを反映して, 送粉者の脚の付け根に花粉が多くつくようである (図4Aの送粉者の体と葯の位置関係に注目). 一方他種の場合, 花粉は専らキノコバエの頭部に固まってつく. 送粉者の違いによる隔離については, 最近著者らが詳細なメカニズムを報告したが (Okamoto *et al.* 2015), 残りの2つの隔離メカニズムについては今後の研究が待たれる (花: 図1C, 葉: 図2B, 送粉者: 図4A, 根茎: 図5A).

・ミカワチャルメルソウ *Mitella furusei* Ohwi var. *furusei*

岐阜県, 長野県, 愛知県, 静岡県に带状に分布する種で, チャルメルソウとは花卉の分裂がより多いことで区別される. 雌性両全性異株. 地域によって遺伝的に分化が見られるが, 全体としては単系統のようである. 本種を含めたチャルメルソウ節の2種2変種は, ミカドシギキノコバエただ1種に特異的に送粉されるという非常に特殊な生態を持つ. これらの種は

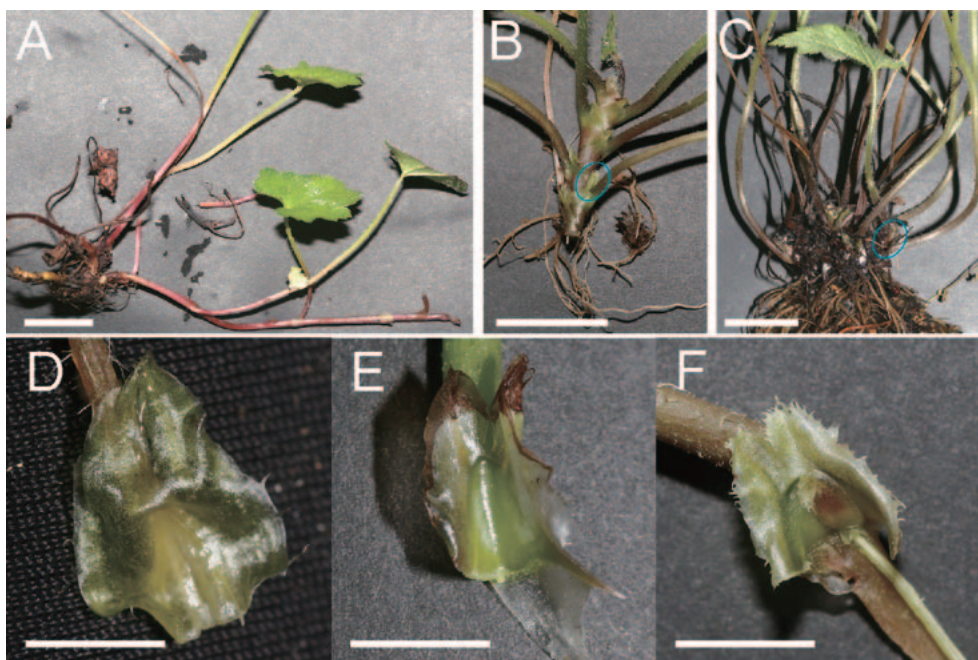


図5. 日本産チャルメルソウ属の根茎および托葉. A: コチャルメルソウのほふく茎, B: クマチャルメルソウの根茎と互生する葉, C: オオチャルメルソウの根茎と束生する葉. D: タイワンチャルメルソウの托葉, E: トサノチャルメルソウの托葉, F: クマチャルメルソウの托葉. A, B, C: スケール=2cm. D, E, F: スケール=5mm.

いずれも萼裂片が直立するという形態的特徴を持つ(図1D, G)が、これはミカドシギキノコバエの長い口吻に適応して蜜源を花の奥に隠したものであると考えられる(図4B)。また、著者らの最近の研究で、この送粉者との特異的な関係を支配しているのは、これらの種の花から放出される香り成分ライラックアルデヒドであることが明らかになっている(Okamoto *et al.* 2015)。なお、ミカドシギキノコバエは、口吻の短いキノコバエ類よりも発生がやや遅いため、開花の初期には訪花が全く観察できない(花: 図1D)。

・チャルメルソウ *Mitella furusei* Ohwi var. *subramosa* Wakab.

鈴鹿山地以西の西日本に広く分布する種である。雌性両全性異株。実は3つの遺伝的に異なる集団で構成されている。すなわち、タイプ産地を含む近畿地方北部の集団、紀伊半島および四国の集団、中国地方と九州北部に分布する集団である。これらのタイプ間では、花柱の長さ等形態的にも違いが見られるが(Wakabayashi 1973)、その連続性については検討が必要である。本種も基変種と同様、ミカドシギキノコバエが特異的に送粉を行う(図4B)。花には、チーズあるいはゴムのような独特のにおいがあり、その主成分はやはりライラックアルデヒドである(葉: 図2C, 種子: 図3B, 送粉者: 図4B)。

・コシノチャルメルソウ *Mitella koshiensis* Ohwi

新潟県のほぼ全域と富山県の一部にだけ分布する非常に大型になる種である。雌性両全性異株。形態的にはコチャルメルソウとチャルメルソウあるいはミカワチャルメルソウの中間

のようであり、実際に両種の雑種の後代では本種に似た形質を持つことから (Okuyama and Akashi 2013), 雑種起源の種であることが疑われる。本種は花の匂いも中間的でライラックアルデヒドをわずかに含み、それを反映してミカドシギキノコバエと口吻の短いキノコバエ類の両方から訪花を受ける。なお本種の分布の詳細については大木 (1980) に詳しい (花: 図1E)。

・モミジチャルメルソウ *Mitella acerina* Makino

チャルメルソウ属の特徴である植物体全体の毛をほとんど失った特異な種である。他にも雌雄異株であること、花序あたりの花数が著しく多いことなど、本種にしか見られない特徴は多い。本種は沢沿いを好むチャルメルソウ属の中でも特に水際に特殊化した種であり、しばしば増水した沢に水没することすらある。このような生態を反映して、特に種子に興味深い形質が見られる。すなわち、種子が熟しても種皮は緑色で柔らかいままであり、また種子は決して水に沈まない。溪流による分散のための適応と考えられるが、その詳細なメカニズムの解明が待たれる。本種はミカドシギキノコバエと口吻の短いキノコバエ類の両方から訪花を受けるため、しばしばチャルメルソウと雑種を作り、また両種間での遺伝子浸透も確認されている (Okuyama *et al.* 2005)。近年、深刻化が著しい近畿地方のシカ害のため、本種は目に見えて減少した (雄花: 図1F, 葉: 図2D)。

〈クレード B〉

・タキミチャルメルソウ *Mitella stylosa* H. Boissieu var. *stylosa*

鈴鹿山地に特異的に見られる種で、両性株のみが存在する。地理的に接して分布するチャルメルソウやミカワチャルメルソウに酷似するが、別系統の種である。これらの種とは送粉様式を含め生態的にも酷似しているため、安定的に共存することはできないと考えられる。チャルメルソウの仲間の中でも最も多量に花の香りを出す種であるが、とくに送粉者であるミカドシギキノコバエの訪花頻度が多いわけではなく、その適応的意義は不明である。

・シコクチャルメルソウ *Mitella stylosa* H. Boissieu var. *makinoi* (H. Hara) Wakab.

四国では広く見られ、多産する種で、両性株のみが存在する。九州にも隔離分布するが、四国の集団との遺伝的分化はそれほど大きくないようである。本種も基変種と同様、ミカドシギキノコバエが特異的に送粉を行うが、花の香りの放出量は基変種ほど多くない (花: 図1G, 葉: 図2E, 種子: 図3A)。

・ツクシチャルメルソウ *Mitella kiusiana* Makino

両性株のみが存在する。九州の中部を中心に比較的広く見られるが、阿蘇溶結凝灰岩が分布する地域では分布が欠落していることが仮屋崎 (1989) によって指摘されている。一方でオオチャルメルソウにはこのような分布の欠落は見られず、阿蘇の火山活動の影響が種によって異なっている点は大変興味深い。本種の種子表面の突起は特に良く発達し、かぎ状となるが、これは、表面積を大きくして水に沈まないようにする適応である可能性がある。本種はミカドシギキノコバエと口吻の短いキノコバエ類の両方から訪花を受け、花にはリナロールを主成分とするさわやかな香りがある。同所的に見られるオオチャルメルソウやクマチャルメルソウとしばしば不稔の雑種を作り、地域によっては雑種の個体数は少なくない (花: 図1H, 葉: 図2J)。

・ヒメチャルメルソウ *Mitella doiana* Ohwi

屋久島に固有の極度に矮小化した種で、両性株のみが存在する。本種の送粉様式は未知であるが、花は極めて小さく花卉も退化しており、また開花状態で柱頭と葯が接する構造になっていることから、専ら自動自家受粉を行っているものと考えられる。本種の姉妹種は奄美大島でごく最近発見されたアマミチャルメルソウである。

・アマミチャルメルソウ *Mitella* sp. 1

奄美大島でごく最近発見された種で、両性株のみが存在する。極めて限られた場所に3集団ほどが確認されており、そのうち1集団では個体数は少ない。本種も送粉は専ら自動自家受粉によると考えられ、種内の遺伝的多様性も低い。

〈クレードC〉

・オオチャルメルソウ *Mitella japonica* Maxim.

九州で最も普通に見られる種であるが、四国での分布は局所的である。雌性両全性異株。本種は分布の広さの割に、遺伝的多様性はあまり高くないようであり、比較的分散速度が速いものと考えられる。なお、後述するように近畿地方に分布するものは別種である。本種もミカドシギキノコバエと口吻の短いキノコバエ類の両方から訪花を受け、花からはライラックアルデヒドを少量放出する。花には青臭い特徴的なにおいがあるが、成分を分析するとチャルメルソウなどとあまり変わらず、このにおいの正体は不明である（花：図1I, 葉：図2G, 根茎：図5C）。

・ヤマトチャルメルソウ *Mitella* sp. 2

従来近畿地方に分布するオオチャルメルソウとされてきたものだが、著者による分子系統解析と交配実験の結果、四国、九州のオオチャルメルソウとは全く異なる種であることが明らかとなった（Okuyama and Kato 2009）。近畿の大和地方が分布の中心であるため、この和名を与えた。雌性両全性異株。なお、開花期であれば形態でも花序あたりの花数、花卉の分裂数、雌蕊の形状などでオオチャルメルソウとは比較的容易に区別できる。また本種はオオチャルメルソウと異なり、ミカドシギキノコバエの訪花を受けない点で生態的にも異なっている。また花には鼻で感じられるにおいがほとんど無く、ライラックアルデヒドも放出しない。しばしば同所的に生育するチャルメルソウはミカドシギキノコバエにのみ送粉されるため、両種間で花粉が移動することは滅多に無いと考えられるが、数例雑種が見つかった。これは、両種ともに低頻度ではキノコバエ以外の昆虫の訪花も受けるためだと考えられる（花：図1J）。

・トサノチャルメルソウ *Mitella yoshinagae* H. Hara

四国東部に局所的に分布する種であるが、自生地では個体数は比較的多い。雌性両全性異株。本種はほとんどの集団でシコクチャルメルソウと混生するが、本種はミカドシギキノコバエの訪花を受けず、口吻の短いキノコバエにのみ送粉されることもあり自然雑種はできないようである（花：図1K, 葉：図2H, 托葉：図5E）。

・クマチャルメルソウ *Mitella* sp. 3

従来九州に分布するトサノチャルメルソウとされてきたものであるが、遺伝的には全く異なっており、トサノチャルメルソウと姉妹種の関係にもないため、別種とするのが妥当である。九州の球磨地方が分布の中心であるため、この和名を与えた。両性株のみが存在する。

形態的にはトサノチャルメルソウに酷似するが、より小型であり、また托葉の形態が異なることで区別できるようである。自生地は極めて限られており、また多くの場所では個体数も多くない。また、本種は一見オオチャルメルソウに似ており、またツクシチャルメルソウとの雑種も多いため、個体数や自生地の数が過大評価される傾向にあると考えられ、保全上でも注意が必要である（根茎：図5B、托葉：図5F）。

・タイワンチャルメルソウ *Mitella formosana* (Hayata) Masam.

チャルメルソウ節で唯一日本に分布しない種だが、ここで簡単に取り上げることとする。本種は台湾の標高1,000mを越える山地の湿潤な林床に広く見られ、両性株のみが存在する。本種は栽培下では他種と比べてだらだらと開花する傾向がある。これはおそらく低緯度かつ高標高に適応しているため、日長に対する感受性が変化しているためであると考えられる。また、自生地では開花のピークは3月ないし4月であると考えられるが、8月や9月にも開花個体を見ている。なお本種は口吻の短いキノコバエ類に送粉を依存している (Okuyama 2012)。ミカドシギキノコバエが本種に訪花することはなく、そもそも台湾には分布しないのかもしれない（花：図1L、葉：図2L、托葉：図5D）。

各県別の分布

以下に著者がこれまで行ってきた野外調査と、各県の植物誌その他の情報から、各県別の種の分布状況をまとめた。また、この情報を簡単に図6にまとめた。ここに挙げられていないものがもし見つければ新産地である可能性が高い。また未確認としたものは現在当地での自生状況が不明のものであり、いずれも情報提供を頂ければ幸いである。なお、ここでは北日本を中心に広域に分布するズダヤクシュについては除外したが、花や果実が無い時期にはエゾノチャルメルソウやコチャルメルソウに似ており注意が必要である。

北海道：北東部にはマルバチャルメルソウが、北西部にはエゾノチャルメルソウが自生し、両者が混生することはない。両種は葉の大きさ、形が全く異なるため、識別は容易である。

東北6県：多くの場所ではコチャルメルソウ1種しか自生しないが、稀にエゾノチャルメルソウが見られる。エゾノチャルメルソウは青森県、岩手県ではやや広くに分布するが、その他の県では奥羽山脈の東西に沿って局所的に見られるのみである（上野・大橋 2007）。両種は混生する場合も多いが、花あるいは果実が見られない時期ではやや見分けるのが難しい。エゾノチャルメルソウはコチャルメルソウに比べて葉がより五角形になり先が尖り、また、葉柄や葉の表面の毛が細く短いことで見分けることができるが、両種とも変異の幅が大きくやや難しい（図2A, 2B）。花茎が伸びている場合は、エゾノチャルメルソウでは花茎に葉があること、花卉が切れ込まないこと、果実の場合は種子が黒熟することで容易に区別できる。

関東1都6県：コチャルメルソウ1種しか自生しない。

新潟県：ほとんどの場所ではコシノチャルメルソウ1種が自生するが、北東部、内陸部および佐渡島ではコチャルメルソウが見られる。両者の混生集団は、著者の知る限りでは無いようである。コシノチャルメルソウは葉の色や形はコチャルメルソウに似るが、ほふく茎を出さないで根茎が斜上あるいは直立することで、コチャルメルソウと区別できる。花期には花の形態でも区別が容易である。

富山県：黒部川の東側にコシノチャルメルソウの自生があるほかは、全てコチャルメルソウ

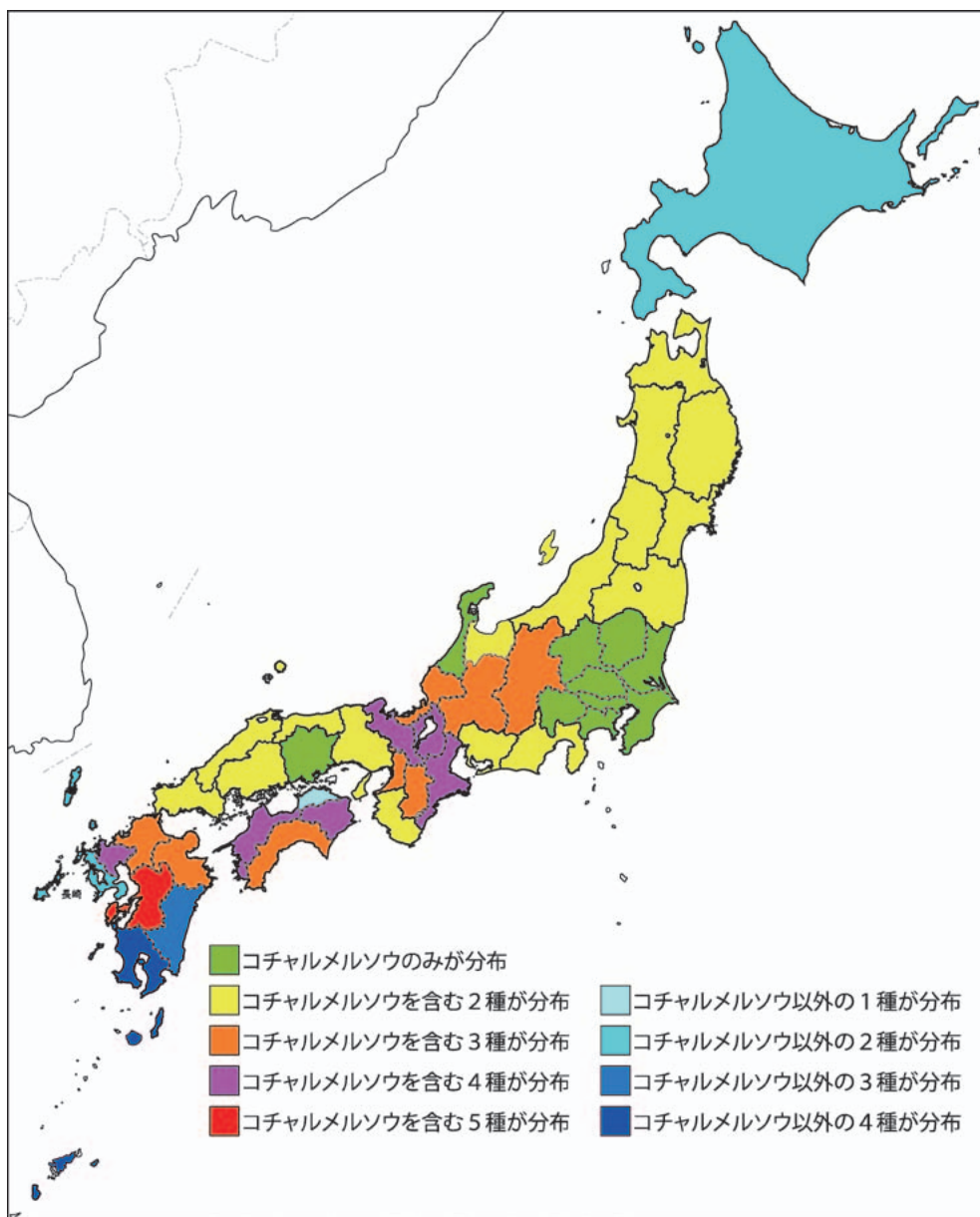


図6. 各県別で塗り分けたチャルメルソウ属分布図. コチャルメルソウの分布の有無と、記録されている種数で色分けした。

ウである。

石川県、山梨県：コチャルメルソウ1種しか自生しない。

長野県：本州で唯一、マルバチャルメルソウの自生が知られている。マルバチャルメルソウが自生するのは南アルプス北部の石灰岩地の山、釜無山と白岩岳の標高1,500m以上の林床

に限られ、他種と混生することは無い。また県南部にはミカワチャルメルソウが自生し、県全域で見られるコチャルメルソウとしばしば混生する。

愛知県、静岡県：両県境を中心にミカワチャルメルソウが分布し、広域に分布するコチャルメルソウとしばしば混生する。

岐阜県：ミカワチャルメルソウとタキミチャルメルソウが県南部に自生するが、花あるいは果実が無い時期には両種を識別するのは困難である。両種はふつう混生しないが、若林(1973)によると、岐阜県垂井町梅谷では2種が同所的に見られるという。コチャルメルソウは県全域に自生し、しばしば前2種と混生する。岐阜県内にはこの他にチャルメルソウも自生する可能性があるが、未確認である。

福井県：モミジチャルメルソウ、チャルメルソウが嶺南地域に分布し、しばしば混生する。コチャルメルソウは県全域で見られ、まれに前2種との3種が同所的に見られることがある。

滋賀県：琵琶湖をはさんで県東部（鈴鹿山地）にタキミチャルメルソウが、県西部にモミジチャルメルソウが分布する。チャルメルソウは県広域に見られるが、タキミチャルメルソウの分布域には自生しないと考えられる。コチャルメルソウは県全域で見られ、前3種と混生する。

京都府：県北部にモミジチャルメルソウが分布する。コチャルメルソウ、チャルメルソウは広域に見られ、前種と同所的に見られる。また南部にはヤマトチャルメルソウの府唯一の自生地があり、チャルメルソウと同所的に見られる。

三重県：タキミチャルメルソウが県北部の鈴鹿山地に自生する。藤原岳付近までの分布は確認しているが、南限は未確認である。チャルメルソウは県北部と県南部に局所的に分布するが、タキミチャルメルソウと混生することは無いようである。この他にヤマトチャルメルソウは奈良県との県境付近に分布し、コチャルメルソウは中南部に局所的に分布する。

奈良県：コチャルメルソウ、ヤマトチャルメルソウが広く分布し、チャルメルソウはやや局所的である。これらの種はしばしば同所的に見られる。

大阪府：チャルメルソウとヤマトチャルメルソウが生駒山地から和泉山脈にかけて見られ、両種はしばしば混生する。この他にコチャルメルソウが箕面から記録があるが、未確認である。

兵庫県：コチャルメルソウが県東部を除く地域に広く分布し、チャルメルソウが鳥取県との県境付近と県南東部に局所的に分布する。淡路島北部にもチャルメルソウが自生する。

和歌山県：コチャルメルソウが県北部に、チャルメルソウが県北部と南部に分布するが、いずれも局所的で、ふつう個体数も多くない。

岡山県：コチャルメルソウのみが自生し、チャルメルソウは分布しないものと考えられるが、隣県に分布することから今後新たに発見される可能性もある。

鳥取県、島根県、広島県、山口県：コチャルメルソウ、チャルメルソウが分布する。しばしば両種が根生しているようだが、未確認である。隠岐島（島後）にはコチャルメルソウが自生する。

徳島県：県西部にコチャルメルソウが、県東部にトサノチャルメルソウがそれぞれ分布し、両種は混生しない。この他にシコクチャルメルソウが広く分布し、しばしば前2種のいずれかと同所的に見られる。またオオチャルメルソウの記録もわずかにあるが未確認である。

香川県：シコクチャルメルソウ1種のみが分布する。

愛媛県：コチャルメルソウ、チャルメルソウ、シコクチャルメルソウ、オオチャルメルソウが分布する。この他に宇和島市からツクシチャルメルソウの採集記録があるが、現在では確認できないため、絶滅したものと思われる。チャルメルソウは四国では津島町が唯一の産地であり、この集団は遺伝的には紀伊半島の集団に近縁であることが分かっている (Okuyama and Uno 2012)。自生地は遷移が進んだためか著しく光環境が悪化しており、すでに開花個体もなく絶滅寸前である。現在、筑波実験植物園では3株を域外保全している。

高知県：コチャルメルソウ、シコクチャルメルソウ、トサノチャルメルソウの3種が分布するが、いずれも局所的である。県東部の馬路村周辺では3種全てが見られるが、これらの種が混生することはあまり無いようである。

福岡県：コチャルメルソウ、オオチャルメルソウが分布する。著者は未確認だが、両種が混生することもあるようである。また古処山からツクシチャルメルソウの記録があるが、現状は未確認である。

佐賀県：コチャルメルソウ、オオチャルメルソウ、チャルメルソウが分布する。チャルメルソウの分布は多良岳周辺に限られる。この他に背振山からツクシチャルメルソウの記録があるが、他の本種の産地からはかなり外れているので、確認を要する。

長崎県：多良岳周辺にオオチャルメルソウ、チャルメルソウが分布し、時に混生する。オオチャルメルソウについては他にも産地があるようである。なお対馬、五島列島などの離島にはチャルメルソウ属は自生しない。

熊本県：熊本県は全都道府県で最多の5種、すなわちコチャルメルソウ、オオチャルメルソウ、シコクチャルメルソウ、ツクシチャルメルソウ、クマチャルメルソウが分布する。このうち、オオチャルメルソウ、ツクシチャルメルソウが広く見られる他はいずれも局所的である。特にシコクチャルメルソウは県内では人吉市大野溪谷の1箇所にしかな自生がない上、おそらくシカ害などのために植生の劣化が著しく、危機的な状況である。またツクシチャルメルソウとオオチャルメルソウ、あるいはツクシチャルメルソウとクマチャルメルソウはしばしば不稔の雑種を作り、球磨郡五木村大滝ではこの雑種が純粋なクマチャルメルソウよりもはるかに広範に広がった群落を作っているのが見られる。なお、熊本県内のチャルメルソウ属各種の分布については、仮屋崎 (1989)、仮屋崎ら (1990) に詳しい。

大分県：コチャルメルソウ、オオチャルメルソウ、ツクシチャルメルソウが分布するが、オオチャルメルソウ以外は局所的である。

宮崎県：オオチャルメルソウ、ツクシチャルメルソウが広く分布するが、両種が混生することはまれである。この他に県南西部にクマチャルメルソウがわずかに分布する。

鹿児島県：大隅半島にはシコクチャルメルソウとオオチャルメルソウが分布し、両種ともにこれが分布南限である。両者が混生することは無い。シコクチャルメルソウは稲尾岳およびその周辺域で見られ、オオチャルメルソウは甫与志岳、野首岳などで見られる。薩摩半島の分布は未確認である。屋久島では標高500m以上の湿潤な林床に、固有種ヒメチャルメルソウのみが自生する。またごく最近、奄美大島でヒメチャルメルソウに良く似た新種アマミチャルメルソウが発見されている。

沖縄県：チャルメルソウ属が自生しない唯一の都道府県である。

同定のポイント

チャルメルソウ属の種同定は難しいという意見を時折耳にするが、ポイントを押さえれば簡単であり、花期以外でも同定が可能な場合が多い。以下に、花期以外も使える識別点についてまとめた。

1) 葉

葉の形質はチャルメルソウ属において非常に有用な種の識別点となる。典型的な葉の類型を以下に示し、それぞれに属する種を以下にまとめた。

- ・葉の裏面および葉柄はほぼ無毛。→モミジチャルメルソウ (図2D)
- ・葉の裏面および葉柄には短い毛が多いが、長毛はあってもまばら。→エゾノチャルメルソウ、マルバチャルメルソウ (図2A)

(以下共通) 葉の裏面および葉柄には長毛が密生する。

- ・葉は常に著しく小さく、葉身長が3cmを越えることは無い。→ヒメチャルメルソウ、アマミチャルメルソウ
- ・葉には丸みがあり幅と長さがほぼ同長、葉裏はあまり紅色に着色しない。→ズダヤクシュ、コチャルメルソウ、コシノチャルメルソウ (図2B)
- ・葉は幅と長さがほぼ同長かやや縦に長い程度で、かつ葉は濃緑色で葉裏は葉脈を中心に、時に葉裏全体に紅色に着色する。→ミカワチャルメルソウ、チャルメルソウ、タキミチャルメルソウ、シコクチャルメルソウ (図2C, 2E)
- ・葉は幅と長さがほぼ同長かやや縦に長い程度で、深く鋭く切れ込む。→ツクシチャルメルソウ (図2F)
- ・葉が著しく縦に長い。→オオチャルメルソウ、ヤマトチャルメルソウ、トサノチャルメルソウ、クマチャルメルソウ (図2G, 2H)
- ・葉は常にやや縦に長く、葉裏はやや紅色に着色することがある。→タイワンチャルメルソウ (図2I)

2) 根茎の様子

マルバチャルメルソウ、エゾノチャルメルソウ、トサノチャルメルソウ、クマチャルメルソウ、ツクシチャルメルソウ、コチャルメルソウの6種は根茎の節間が伸長し地上を横に這い、時にはふく茎となり (マルバチャルメルソウ、コチャルメルソウ、モミジチャルメルソウ [図5A])、葉が互生する (図5B) 点で特徴的である。なお、オオチャルメルソウでも根茎はやや横に這う傾向があるが、根茎の節間はほとんど伸長せず、葉はほぼ束生する (図5C)。

3) 托葉

チャルメルソウ属では葉柄の基部に膜質の托葉 (図5B, 5C) があるが、この形状も重要な識別点である。

- ・左右の托葉が癒合して1枚になっており、辺縁は滑らかでほぼ全縁~わずかに鋸歯縁。 (図5D) →クレード A, B の全種、タイワンチャルメルソウ
- ・托葉が左右に分かれている。辺縁は滑らかでほぼ全縁~わずかに鋸歯縁。 (図5E) →トサノチャルメルソウ
- ・托葉が左右に分かれている。辺縁の鋸歯が顕著で、毛が生えているように見える。 (図5F) →オオチャルメルソウ、ヤマトチャルメルソウ、クマチャルメルソウ

終わりに

今回、受賞記念論文を寄稿するという類い稀な機会を得て、著者が思いつく限りのチャルメルソウ属各種の自然史についての知見を洗い出すこととした。短い期間で書き上げたために文献調査や標本調査が大変粗いものになってしまったのは心苦しい限りだが、それでも本稿によって、一見どれも似たように見えるチャルメルソウ属の各種がそれぞれ魅力的な生活史特性を有していることが伝われば幸いである。

これまで著者の興味関心から、送粉者との関係についてはかなり深く掘り下げてきた。一方で送粉者と関わる形質以外の多様性については、著者自身もまだほとんど踏み込むことができていない。例えば両性から雌性両全性異株、雌雄異株に至る性的二型や、根茎が横に這い、時にはふく茎を出す栄養繁殖能力などは、明らかにチャルメルソウ類で複数回起源しており興味深い。これらは他の植物群にも共通する進化プロセスであるため、チャルメルソウ類をモデルとすれば、その生理的、進化生態学的背景についてより詳細に理解できると考えられる。

さらに、以上で述べなかった興味深い現象として、植物寄生菌との関係がある。日本産チャルメルソウ属には、著者が認識しているだけでも、うどんこ病菌とさび病菌が特異的に寄生することが分かっている。このうち、さび病菌は *Puccinia tottoriensis* Hiratsu. と名が与えられているが、うどんこ病菌については詳細不明である。うどんこ病菌は葉の上面に、さび病菌は葉の裏面に見られるが、特に後者は栽培下では消えてしまい、野外でしか見ることができない。またうどんこ病菌はチャルメルソウ節クレードCの一部の種のみにしかつかないようである。さび病菌については、複数の近縁種が北米産のチャルメルソウ類を含むユキノシタ科の植物からも報告されている (Savile 1975)。大陸をまたいだこれらの植物寄生菌とチャルメルソウ類との共進化や、ホスト-パラサイト間の遺伝構造の解析なども、非常に興味深いテーマであると言える。

最後に、チャルメルソウの仲間はユキノシタ目に属し、これは多くの種でゲノム解析が進む被子植物にあって1種もゲノム情報が得られていない数少ない系統群のひとつである。幸いにしてチャルメルソウの仲間は、染色体のサイズから類推してゲノムサイズがかなり小さいと考えられるため、ユキノシタ目ではじめての全ゲノム解読もいよいよ現実的になってきた。そうなれば、上記のようなテーマの研究も新たな局面を迎えるだろう。

今日のチャルメルソウ類の研究成果は、若林三千男先生（首都大学東京）の重厚な分類学的研究の基盤があっけはじめて成し遂げられたものである。また、チャルメルソウ類を研究材料にすることを思い立った当初から今に至るまで、加藤真先生（京都大学）と村上哲明先生（首都大学東京）には常に暖かい指導や励ましの言葉を頂いてきた。先生方には、ここであらためてお礼を申し上げたい。

また仮屋崎忠氏（熊本市）には植物分類学会熊本大会で九州のチャルメルソウ類についての貴重な情報を頂き、さらにその後にご本人の執筆した文献をお送り頂いた。他にも斉藤政美氏（宮崎県博）、兵頭正治氏（東温市）、田畑満大氏（奄美市）、岩崎貴也氏（京都大）、をはじめ、各地域でチャルメルソウ属に興味を持っている方々から貴重な標本資料や情報を頂いてきたことは本稿執筆の大きな動機となった。

引用文献

- 飯屋崎忠. 1989. 熊本県のチャルメルソウ類. 熊本記念植物採集会会誌 BOTANY **39**: 1-13.
- 飯屋崎忠・祝幸江・酒井富士子・藤本清子・信國弘. 1990. 熊本県産チャルメルソウ類分布図. 熊本記念植物採集会会誌 BOTANY **40**: 47-55.
- 大木敏行. 1980. コシノチャルメルソウ. 池上義信(監修)・石沢進(編)新潟県植物分布図集第1集 植物同好じねんじょ会, pp. 55-57.
- Okuyama, Y., M. Kato and N. Murakami. 2004. Pollination by fungus gnats in four species of the genus *Mitella* (Saxifragaceae). Bot. J. Linn. Soc. **144**: 449-460.
- Okuyama, Y., N. Fujii, M. Wakabayashi, A. Kawakita, M. Ito, M. Watanabe, N. Murakami and M. Kato. 2005. Nonuniform concerted evolution and chloroplast capture: heterogeneity of observed introgression patterns in three molecular data partition phylogenies of Asian *Mitella* (Saxifragaceae). Mol. Biol. Evol. **22**: 285-296.
- Okuyama, Y., O. Pellmyr and M. Kato. 2008. Parallel floral adaptations to pollination by fungus gnats within the genus *Mitella* (Saxifragaceae). Mol. Phylogenet. Evol. **46**: 560-575.
- Okuyama, Y. and M. Kato. 2009. Unveiling cryptic species diversity of flowering plants: successful species circumscription of Asian *Mitella* using nuclear ribosomal DNA sequences. BMC Evol. Biol. **9**: 105.
- Okuyama, Y., A. S. Tanabe and M. Kato. 2012. Entangling ancient allotetraploidization in Asian *Mitella*: An integrated approach for multilocus combinations. Mol. Biol. Evol. **29**: 429-439.
- Okuyama, Y. and K. Uno. 2012. The genetic characteristics of an endangered population of *Mitella furusei* var. *subramosa* (Saxifragaceae) from Shikoku, Japan. Bull. Natl. Mus. Nat. Sci., Ser. B, **38**: 19-27.
- Okuyama, Y. 2012. Pollination by fungus gnats in *Mitella formosana* (Saxifragaceae). Bull. Natl. Mus. Nat. Sci., Ser. B, **38**: 193-197.
- 奥山雄大. 2012. チャルメルソウ類を通して見る日本固有種の多様化. Bunrui **12**: 31-39.
- Okuyama, Y. and M. Akashi. 2013. The genetic basis of flower-related phenotypic differences between closely related species of Asian *Mitella* (Saxifragaceae). Bull. Natl. Mus. Nat. Sci., Ser. B, **39**: 131-136.
- Okamoto, T., Y. Okuyama, R. Goto, M. Tokoro and M. Kato. 2015. Parallel chemical switches underlying pollinator isolation in Asian *Mitella*. J. Evol. Biol. **28**: 590-600.
- Savile, D. B. O. 1975. Evolution and biogeography of Saxifragaceae with guidance from their rust parasites. Ann. Mo. Bot. Gard. **62**: 354-361.
- 上野雄規・大橋広好. 2007. エゾノチャルメルソウの南限と東北地方における分布. 植物研究雑誌 **82**: 355.
- 若林三千男. 1973. 日本産チャルメルソウ属について. 植物分類・地理 **25**: 136-153.

