

# 伊豆・三浦・房総半島産ハイホラゴケ群（コケシノブ科）の 多様性と網状進化

海老原 淳<sup>1</sup>・岡 武利<sup>2</sup>・松本 定<sup>3</sup>

Ebihara, Atsushi<sup>1</sup>, Taketoshi OKA<sup>2</sup> and Sadamu MATSUMOTO<sup>3</sup>:

The Diversity and Reticulate Evolution of the *Vandenboschia radicans* Complex  
(Hymenophyllaceae) in Izu, Miura and Boso Peninsulas

*Vandenboschia*属（コケシノブ科ハイホラゴケ属）は世界の熱帯から温帯にかけて分布する着生性シダ植物である（本属の範囲は最近分子系統学的研究に基づいて再定義された—Ebihara *et al.* submitted）。本属の模式種である *Vandenboschia radicans* (Sw.) Copel.（タイプ産地: 中米ジャマイカ）とその近縁種群（以後「ハイホラゴケ群」「*Vandenboschia radicans* complex」と呼ぶ）は世界に広く分布するが、形態形質に基づく分類群の定義が大変難しいために、*V. radicans*自体が汎世界分布種として取り扱われることもある。

日本列島は世界でも特に著しいハイホラゴケ群の多様性が見られる地域の一つであり、多くの学者が種レベルまたは変種レベルで4～5の分類群を認めている（Ito 1949, Nakaike 1975, Iwatsuki 1995）。日本産の本群植物を形態的変異に富んだ一分類群として取り扱うのは不自然である一方で、これまで用いられてきた各分類群は連続的な形態変異を伴うことによって認識が極めて困難な状況であった。

Ebihara *et al.* (2005)は、葉緑体DNAマーカー（*rbcL*遺伝子）・核DNAマーカー（*GapCp*イントロン領域）・倍数性解析を組み合わせた研究によって、日本産ハイホラゴケ群が少なくとも3種の2倍体種（ハイホラゴケ、ヒメハイホラゴケ、オオハイホラゴケに相当）に基づいた網状進化によって形成された雑種複合体であることを明らかにした。日本国内の多くの地域から複雑なゲノム構成を持つ雑種が検出されたが、とりわけ高いゲノム構成の多様性が見られたのが伊豆半島・三浦半島・房総半島を含む一帯であった。本研究では、同地域産のハイホラゴケ群植物に関して、より詳細な調査・解析を行った。

## 材料および方法

材料・産地はTable 1, 2, Fig. 1を参照。本研究では神奈川県を中心に新規に37サンプルが追加された。証拠標本はTNSに収められている。DNA解析、倍数性解析の方法はEbihara *et al.* (2005)に従った。

## 結果および考察

<sup>1</sup>東京大学大学院 総合文化研究科 広域システム科学系, Department of System Sciences, Graduate School of Arts and Sciences, The University of Tokyo, 3-8-1 Komaba, Meguro-ku, Tokyo 153-8902, Japan.

<sup>2</sup>神奈川県藤沢市鶴沼東2-3 藤沢ビレジ514, 514 Fujisawa Village, 2-3 Kugenuma-higashi, Fujisawa-shi, Kanagawa Pref., 251-0022 Japan.

<sup>3</sup>国立科学博物館 筑波研究資料センター 筑波実験植物園, Tsukuba Botanical Garden, National Science Museum, Tsukuba, 305-0005.

各サンプルの倍数性, ゲノム構成 ( $\alpha$ : ハイホラゴケ由来ゲノム,  $\beta$ : ヒメハイホラゴケ由来ゲノム,  $\gamma$ : オオハイホラゴケ由来ゲノム), 葉緑体*rbcL*遺伝子タイプ (I': ハイホラゴケ, II: ヒメハイホラゴケ, III: オオハイホラゴケ), 核*GapCp*対立遺伝子 (A: ハイホラゴケ, B: ヒメハイホラゴケ, C: オオハイホラゴケ) はTable 2に示す。

### 各地域のハイホラゴケ群の分布状況

・伊豆半島 (分布: 志村 (1975) ; 杉本 (1984) 参照)

半島内に広く分布し, 特に海岸近くでは沢筋の崖地でごく普通に見られる。下田周辺 [SZ-3;

Table 1. List of localities

Site ID 産地コード	Locality 産地
Chiba Pref. 千葉県	
CB-1	Hachiro-zuka, Mt. Takago, Kimitsu-shi 君津市高宕山八良塚
CB-2	Mt. Mitsuisshi, Kimitsu-shi 君津市三石山
CB-3	Mt. Uchiura, Kamogawa-shi 鴨川市内浦山
Kanagawa Pref. 神奈川県	
KN-1	Jimmuji, Zushi-shi 逗子市神武寺
KN-2	Asahina-kiridoshi, Yokohama-shi/Kamakura-shi 横浜市金沢区/鎌倉市 朝夷奈切通
KN-3	Kawana, Fujisawa-shi 藤沢市川名
KN-4	Jufukuji, Ohgigaya, Kamakura-shi 鎌倉市扇が谷 寿福寺
KN-5	Hatajuku, Hakone-machi 足柄下郡箱根町畑宿
KN-6	Taura-izumicho, Yokosuka-shi 横須賀市田浦泉町
KN-7	Nikaido, Kamakura-shi 鎌倉市二階堂
KN-8	Okuyugawara, Yugawara-cho 湯河原町奥湯河原
Saitama Pref. 埼玉県	
ST-1	Ushikubi Pass, Ogano-machi 秩父郡小鹿野町牛首峠
ST-2	Han-nya, Ogano-machi 秩父郡小鹿野町般若
Shizuoka Pref. 静岡県	
SZ-1	Kawazu-nanadaru Falls, Kawazu-cho 河津町河津七滝
SZ-2	Kamifunabara, Izu-shi 伊豆市上船原
SZ-3	Shikine, Shimoda-shi 下田市敷根
SZ-4	Banjo-no-taki Fall, Izu-shi 伊豆市地藏堂万城の滝
SZ-5	Futo, Ito-shi 伊東市富戸
SZ-6	Shirakawa, Nishi-izu-cho 西伊豆町白川
SZ-7	Takouma, Shimoda-shi 下田市高馬
SZ-8	Shiroyama Park, Shimoda-shi 下田市城山公園
SZ-9	Kochi, Shimoda-shi 下田市河内高根山入口
SZ-10	Ohnabe, Kawazu-cho 河津町大鍋
SZ-11	Rendaiji, Shimoda-shi 下田市蓮台寺
SZ-12	Izumi, Atami-shi 熱海市泉
Tokyo Pref. 東京都	
TK-8	Jataki Fall, Mt. Takao, Hachioji-shi 八王子市高尾山蛇滝

Table 2. Ploidy, genomic formula, nuclear *GapCp* genotype, *Cp rbcL* type and voucher specimen of each sample. The samples newly added in this study are indicated by asterisks after sample ID. Asterisks in the genomic formula and *GapCp* genotypes mean unidentified genomes/alleles which correspond to one of the remainders (e.g.  $\alpha^*\beta = \alpha\alpha\beta$  or  $\alpha\beta\beta$ ). The alleles which are in brackets have been deduced by comparison of the SSCP gel band positions

Sample ID サンプルID	Ploidy 倍数性	Genomic formula ゲノム構成	<i>GapCp</i> genotype <i>GapCp</i> 遺伝子型	<i>rbcL</i> type <i>rbcL</i> タイプ	Voucher 証拠標本
<b>Izu Peninsula 伊豆半島</b>					
SZ-1	NA	$[\alpha/\beta]$	$[A_3/B_1]$	I	Ebihara 010604-02
SZ-2	3x	$\alpha\alpha\beta$	$A_1A_3B_1$	I'	Matsumoto 990731-9
SZ-3a	4x	$\alpha\alpha\gamma\gamma$	$A_1A_1C_1C_4$	III	Matsumoto 030412-1
SZ-3b	4x	$\alpha^*\beta$	$A_6^*B_2$	II	Matsumoto 030412-2
SZ-3c	4x	$\alpha\beta\gamma^*$	$A_1B_1C_{22}^*$	III	Matsumoto 030412-3
SZ-4a	4x	$\alpha^*\gamma\gamma$	$A_1^*C_1C_5$	III	Matsumoto 030727-1
SZ-4b	4x	$\alpha\alpha\beta\gamma$	$A_2A_3B_1C_1$	III	Matsumoto 030727-2
SZ-5	4x	$\alpha\alpha\gamma\gamma$	$A_3^*C_2$	III	S.Fujimoto 031019-01
SZ-6a	2x or 3x	$\gamma\gamma$ or $\gamma\gamma\gamma$	$[C_8]$	III	Matsumoto 031206-9
SZ-6b	3x	$\alpha^*\gamma$	$A_1^*C_4$	I	Matsumoto 031206-10
SZ-6c	3x	$\alpha^*\gamma$	$A_3^*C_2$	III	Matsumoto 031206-11
SZ-6d	3x	$\alpha\alpha\beta$	$A_1A_3B_1$	I'	Ebihara 040214-08
SZ-6e	3x	$\alpha\alpha\alpha$	$A_1A_1A_1$	I	Ebihara 040214-09
SZ-6f	3x	$\alpha^*\gamma$	$(A_3^*C_2)$	III	Matsumoto 031206-12
SZ-7a	3x	$\alpha\alpha\beta$	$A_3A_{13}B_1$	I	M.Tanaka 031128-01
SZ-7b	3x	$\alpha^*\beta$	$(A_{13}^*B_1)$	I	Matsumoto 040202-15
SZ-8a	2x	$\alpha\beta$	$A_1B_2$	II	Ebihara 040214-01
SZ-8b	3x	$\alpha^*\gamma$	$A_1^*C_1$	I'	Ebihara 040214-02
SZ-8c	4x	$\alpha^*\gamma$	$(A_1^*C_1)$	III	Ebihara 040214-03
SZ-9	3x	$\alpha\alpha\gamma$	$A_6A_{11}C_4$	I'	Matsumoto 040202-14
SZ-10a	3x	$\alpha^*\gamma$	$(A_1^*C_1)$	I	M.Tanaka 040130-01
SZ-10b	4x	$\alpha^*\gamma$	$(A_1^*C_1)$	I	Y.Sonehara 040314-01
SZ-11a	3x	$\alpha^*\gamma$	$A_1^*C_2$	I	M.Tanaka 040403-01
SZ-11b	4x	$\alpha\beta\gamma^*$	$A_1B_1C_2^*$	I'	M.Tanaka 040403-02
<b>Miura Peninsula 三浦半島</b>					
KN-1a	3x	$\alpha\beta\beta$	$A_2B_1B_3$	II	Ebihara 030725-01
KN-1b	4x	$\alpha\beta\gamma^*$	$A_2B_1C_1^*$	III	Ebihara 030725-02
KN-1c	3x	$\alpha\beta\gamma$	$(A_1B_1C_1)$	III	Ebihara 030725-03
KN-1d	3x	$\alpha\beta\gamma$	$A_1B_1C_1$	II	Ebihara 030725-04
KN-1e	3x	$\alpha^*\gamma$	$A_3^*C_1$	III	Ebihara 030725-05
KN-1f	3x	$\alpha^*\beta$	$A_1^*B_1$	I'	Ebihara 030725-06
KN-1g	4x	$\alpha\beta\gamma^*$	$(A_1B_1C_1^*)$	III	Ebihara 030725-07
KN-2a	3x	$\beta^*\gamma$	$(B_1^*C_1)$	III	Oka 041106-01
KN-2b	* 4x	$\beta^{**}\gamma$	$B_1^{**}C_1$	III	Oka 41211-1
KN-2c	* 4x	$\beta^{**}\gamma$	$B_1^{**}C_1$	III	Oka 41211-2
KN-2d	* 4x	$\beta^{**}\gamma$	$(B_1^{**}C_1)$	III	Oka 41211-3
KN-2e	* 4x	$\alpha\beta\gamma^*$	$A_2B_1C_1^*$	II	Oka 41211-4
KN-2f	* 4x	$\alpha\beta\gamma^*$	$A_1B_1C_1^*$	III	Oka 41211-5
KN-2g	* 4x	$\beta^{**}\gamma$	$(B_1^{**}C_1)$	III	Oka 41211-6
KN-2h	* 4x	$\alpha\beta\gamma^*$	$(A_2B_1C_1^*)$	III	Oka 41211-7
KN-3a	4x	$\alpha\beta\gamma^*$	$A_2B_1C_1^*$	III	Oka 041103-02
KN-3b	* 4x	$\beta^{**}\gamma$	$(B_1^{**}C_1)$	III	Oka 041103-01
KN-4a	* NA		$A_2/B_1/C_1$	III	Kokubo s.n.
KN-4b	* NA	$[\alpha/\beta/\gamma]$	$A_2/B_1/C_1$	III	Ebihara 050330-01
KN-4c	* 4x	$\alpha\beta\gamma^*$	$A_2B_1C_1^*$	III	Ebihara 050330-03
KN-4d	* 4x	$\alpha\beta\gamma^*$	$A_2B_1C_1^*$	III	Ebihara 050330-04
KN-6a	* 4x	$\beta^{**}\gamma$	$B_1^{**}C_1$	III	Oka 50410-1
KN-6b	* 4x	$\alpha^*\gamma$	$A_3^*C_1$	III	Oka 50410-2
KN-6c	* 4x	$\alpha\beta\gamma^*$	$A_2B_1C_1^*$	III	Oka 50410-3
KN-6d	* 4x	$\alpha^*\gamma$	$(A_2^*C_1)$	III	Oka 50410-4
KN-6e	* 2x	$\alpha\beta$	$A_1B_1$	I'	Oka 50410-5
KN-6f	* 4x	$\alpha^*\beta$	$A_1^*B_1$	I'	Oka 50410-6
KN-6g	* 2x	$\alpha\beta$	$(A_1B_1)$	I'	Oka 50410-7
KN-7a	* 4x	$\alpha\beta\gamma^*$	$A_3B_1C_2^*$	I	Oka 50505-1
KN-7b	* 4x	$\alpha\beta\gamma^*$	$A_1B_1C_1^*$	III	Oka 50505-2
KN-7c	* 4x	$\alpha\beta\gamma^*$	$(A_1B_1C_1^*)$	III	Oka 50505-3
KN-7d	* 4x	$\alpha\beta\gamma^*$	$(A_1B_1C_2^*)$	I	Oka 50505-4
KN-7e	* 3x	$\alpha\beta\beta$	$A_1B_1B_2$	II	Oka 50505-5
KN-7f	* 3x	$\alpha^*\beta$	$A_1^*B_1$	II	Oka 50505-6
KN-7g	* 3x	$\alpha^*\beta$	$(A_1^*B_1)$	II	Oka 50505-7
KN-7h	* 3x	$\alpha^*\beta$	$(A_1^*B_1)$	II	Oka 50505-8
<b>Boso Peninsula 房総半島</b>					
CB-1a	NA	$[\beta]$	$[(B_1/B_2)]$	II	Ebihara 000507-01
CB-1b	3x	$\beta\beta\beta$	$B_1B_1B_1$	II	Ebihara 030225-02
CB-2	3x	$\beta\beta\gamma$	$B_1B_1C_1$	II	Ebihara 030225-01
CB-3a	4x	$\alpha\beta\gamma^*$	$A_{12}(B_1)C_1^*$	III	Ebihara 030225-03
CB-3b	4x	$\alpha\alpha\beta\gamma$	$A_1A_3B_1C_2$	I'	Ebihara 030225-04
<b>Other localities of the Kanto region その他関東地方</b>					
KN-5a	* 3x	$\alpha\beta\beta$	$A_1B_1B_5$	I	Oka 50205-1
KN-5b	* 3x	$\alpha\beta\beta$	$A_6B_1B_3$	II	Oka 50205-2
KN-5c	* 3x	$\alpha\beta\beta$	$A_1B_1B_5$	II	Oka 50205-3
KN-5d	* 3x	$\alpha\beta\beta$	$A_6B_1B_3$	II	Oka 50205-4
KN-8a	* 3x	$\alpha\alpha\beta$	$A_2A_6B_1$	I	Oka 50417-1
KN-8b	* 3x	$\alpha\alpha\beta$	$(A_2A_6B_1)$	I	Oka 50417-2
KN-8c	* 3x	$\alpha\alpha\beta$	$(A_2A_6B_1)$	I	Oka 50417-3
KN-8d	* 3x	$\alpha\alpha\beta$	$A_2A_6B_1$	I	Oka 50417-4
KN-8e	* 3x	$\alpha\beta\beta$	$A_2B_1B_3$	I'	Oka 50417-5
ST-1	3x	$\alpha^*\beta$	$(A_1^*B_1)$	II	S.Fujimoto 030419
ST-2	4x	$\alpha\alpha\beta\beta$	$A_1A_6B_1B_3$	II	Ebihara 040404-01
SZ-12	* 3x	$\alpha^*\beta$	$A_3^*B_2$	I	K.Kokubo 050502-01
TK-8	2x	$\alpha\beta$	$A_{10}B_1$	II	S.Fujimoto 031117-01

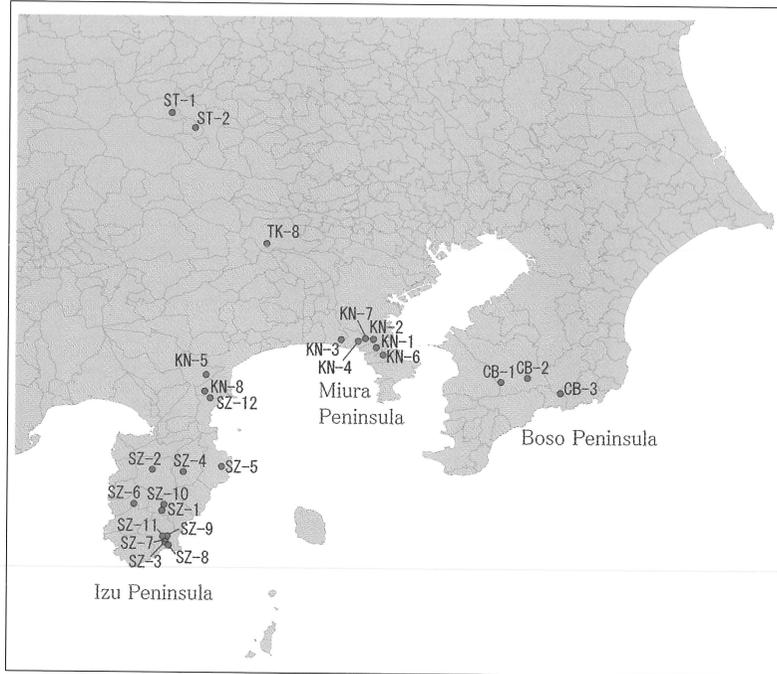


Fig. 1. Map of the sampling sites.

SZ-8地点]では人工的環境（江戸～明治期の石切り場跡）に大群落を形成している。伊豆半島にはやや大型のハイホラゴケ×オオハイホラゴケ雑種起源4倍体（ゲノム構成： $\alpha\gamma\gamma$ —イズハイホラゴケ（新称）が比較的多産するが、ヒメハイホラゴケ由来のゲノムを含む小型の系統も分布する。西伊豆町白川 [SZ-6地点]には葉身が40 cmにも達する極めて大型のハイホラゴケ群植物（Fig. 2）が産することが以前から知られていたが、この株は確かにオオハイホラゴケ（今のところ倍数性は不明）であることがEbihara *et al.* (2005) によって明らかにされた。本集団はオオハイホラゴケの分布北限/東限と考えられ、厳重な保護が望まれる。この他に白川にはハイホラゴケ同質3倍体の生育も確認されているが、この集団は現時点でのハイホラゴケの分布東限にあたる。

・三浦半島（分布: 神奈川県植物誌調査会（2001）参照）

半島付け根にあたる鎌倉市、逗子市、横須賀市にかけての一带を中心に分布。沢筋以外にも人工的環境（矢倉一洞窟を掘って作られた墓地）での生育が観察される。限られた地域内に極めて多様なゲノム構成の株が生育しており（e.g., Fig. 4）、日本でハイホラゴケ群の多様性が最も高い地域であると言える。

・房総半島（分布: 千葉県史料研究財団（2003）参照）

南部の丘陵地帯を中心に点々と分布が見られる。葉のサイズは葉身長5 cm前後の中型の個体が多いが、鴨川市清澄山周辺では10 cmを超える大型の個体も採集されている。君津市三石山 [CB-2地点] 産のヒメハイホラゴケ×オオハイホラゴケ3倍体（ゲノム構成： $\beta*\gamma$ ）の他、現時点では関東地方で唯一のヒメハイホラゴケ（ゲノム構成： $\beta\beta\beta 3x$ ）の産地（君津市高宕山八良塚 [CB-1地点]）など、稀なゲノム構成が多い。



Fig. 2. "O-haihoragoke" at the site SZ-6 (Shirakawa, Nishi-izu-cho, Izu Peninsula).



Fig. 3. Amphidiploid (tetraploid) probably originated from hybridization between "Hime-haihoragoke" ( $\beta$  genome) and "O-haihoragoke" ( $\gamma$  genome) on the site KN-6 (Taura-izumicho, Yokosuka-shi, Miura Peninsula).

・その他周辺地域（分布：倉田・中池（1987）参照）

関東地方の半島部以外では、ハイホラゴケ群は比較的稀な植物と言える。オオハイホラゴケ由来ゲノム（ $\gamma$ ）を持つ系統の分布は半島部に限定される傾向が見られ、これまで解析された半島部以外の産地の株はいずれもハイホラゴケとヒメハイホラゴケのゲノムを併せ持つ系統（ $2x$ ,  $3x$ ,  $4x$ ）であった。

東京都では、島嶼部以外では唯一高尾山周辺に産することが知られている。蛇滝近く〔TK-8地点〕の株は珍しい2倍体雑種（ゲノム構成： $\alpha\beta$ ）であった。

神奈川県では、三浦半島以外には箱根・足柄山地を中心に分布が見られるが、この地域産の判明分の株はいずれもハイホラゴケ×ヒメハイホラゴケの3倍体雑種であった。

埼玉県では秩父地方に記録されているが、稀である。

栃木、群馬、茨城の北関東各県産のハイホラゴケ群はこれまでのところ解析されていないが、標本の形態的特徴からいずれもハイホラゴケ×ヒメハイホラゴケである可能性が高い。

### 新たに発見されたゲノム構成

三浦半島のKN-2, KN-3, KN-6の各地点において、ヒメハイホラゴケ（ $\beta$ ）とオオハイホラゴケ（ $\gamma$ ）の2種由来のゲノムを併せ持つ4倍体が見出された（Fig. 3）。両親の2倍体種の分布特性が明瞭に異なる（ヒメハイホラゴケ：日本海側多雪地帯、オオハイホラゴケ：太平洋岸暖地）ことを考慮すると、交雑の機会が極めて稀なゲノムの組み合わせであろうと考えられ、4倍体としては初めての発見となる。正常型孢子が観察されたことを考慮すると、本4倍体はゲノム構成 $\beta\beta\gamma\gamma$ の複二倍体有性生殖型と推定され、ミウラハイホラゴケ（新称—記載準備中）と呼ぶ。

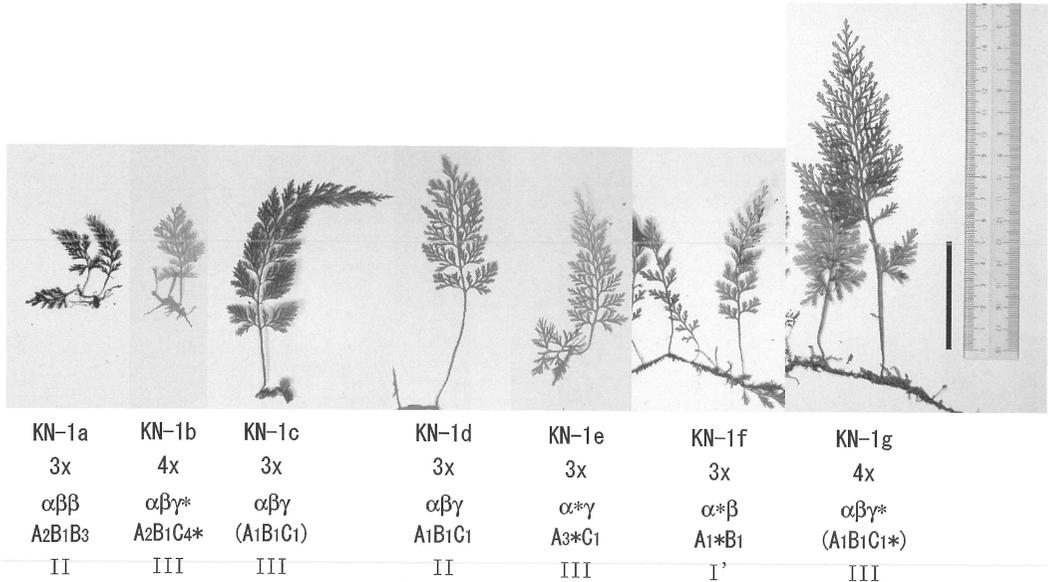


Fig. 4. The diversity of the *Vandenboschia radicans* complex observed within a radius of ca. 100 m on the site KN-1 (Jimmuji, Zushi-shi, Miura Peninsula). Specimen, sample ID, ploidy, genomic formula, nuclear *GapCp* genotype and *Cp rbcL* type (from the top to the bottom). Scale bar = 5cm.

神奈川県横浜市金沢区と鎌倉市の境界に位置する朝夷奈切通 [KN-2地点] では切通しの壁面に多くのハイホラゴケ群の生育が見られるが、解析を行った個体はやや離れたサイトに産するKN-2aを除きいずれも4倍体であった。この4倍体の半数ほどを前述の $\beta\beta\gamma\gamma$ 型が占めていたが、近年形成された集団である(岡, 個人的観察による)ために胞子葉はほとんど観察できない。KN-2地点の残りの個体は $\alpha, \beta, \gamma$ の3ゲノムを持つ4倍体雑種であり、この3ゲノムを持つ4倍体雑種は2型の複二倍体間の交雑に起源する雑種と推定される。本研究で用いたSSCP法では、4倍体が3タイプの対立遺伝子を含む場合に各対立遺伝子の存在比を検出することができないため、この4倍体が考え得る3通りのゲノム構成( $\alpha\alpha\beta\gamma, \alpha\beta\beta\gamma, \alpha\beta\gamma\gamma$ )のうちのいずれであるかを分子データから判断するのは不可能である。しかしながら、生育状況から判断すると片親は混生しているミウラハイホラゴケ(ゲノム構成: $\beta\beta\gamma\gamma$ )である可能性が高い。もう一方の親は今のところ調査地点からは見出されていないが、オオハイホラゴケ由来の $\gamma$ ゲノムを2セット持っているとするのは葉のサイズを考慮するとやや不自然であり(この型は葉長10cmに満たないような葉でも胞子囊群を付けていることがある)、 $\alpha\alpha\beta\beta$ 型が親になっていると考えるのが自然である。この場合、本4倍体雑種のゲノム構成は $\alpha\beta\beta\gamma$ となる。同様の形態の株は鎌倉市側のKN-4, KN-7の各地点でも見られ、鎌倉市周辺では多産することが予想される。

#### GapCp 対立遺伝子

伊豆・三浦・房総半島産ハイホラゴケ群から検出された*GapCp*対立遺伝子は、グループA(ハイホラゴケ由来)がA<sub>1</sub>, A<sub>2</sub>, A<sub>3</sub>, A<sub>5</sub>, A<sub>6</sub>, A<sub>11</sub>, A<sub>13</sub>の7タイプ、グループB(ヒメハイホラゴケ由来)がB<sub>1</sub>, B<sub>2</sub>, B<sub>3</sub>の3タイプ、グループC(オオハイホラゴケ由来)がC<sub>1</sub>, C<sub>2</sub>, C<sub>4</sub>, C<sub>5</sub>, C<sub>8</sub>, C<sub>22</sub>の6タイプ、合計16タイプであった。これらの多くは国内に広く分布が見られる対立遺伝子であり(Ebihara *et al.*, 2005 参照)、本地域に固有であるのはC<sub>4</sub>タイプ及びその派生型と考えられるC<sub>22</sub>タイプ(1サンプル)のみであった。

三浦半島では、これまでのところ計9タイプの*GapCp*対立遺伝子 (A1, A2, A3, B1, B2, B3, C1, C2, C4) が判明しているに過ぎず、国内で計45タイプもの対立遺伝子が見出されている (Ebihara *et al.* 2005) ことを考慮すると、ゲノム構成の多様性の割に対立遺伝子の種類数が少ない地域であると言える。このことは、三浦半島のハイホラゴケ群植物が、限られた有性生殖親を基にした複雑な交雑で形成されたことを示唆している。

仮に、1) *GapCp*の変異はその地点で生じたものではなく、元々広範囲で保有されているものであり、2) 各地点間での胞子体 (根茎) の移動は起こらず、3) 雑種は不稔性で基本的にF1 — という条件を設定した場合、三浦半島でのゲノム構成と対立遺伝子の分布を説明するために少なくとも19回の交雑イベントが必要となる。一方、無配生殖が起こっているとして、三浦半島内でのクローンの移動を仮定した場合、15回の交雑イベントを想定する必要がある (無配生殖能力を持った系統が、周辺地域からの胞子の長距離散布によって供給された可能性も否定はできないが、前述の対立遺伝子の分布を考慮すると多くの雑種は三浦半島で形成されたと考えるのが自然であろう)。すなわち、たとえ無配生殖能力が獲得されているとしても、三浦半島のゲノム構成の多様性は無配生殖のみでは説明することはできないことになる。

その他では、西伊豆町白川 [SZ-8地点] のオオハイホラゴケは奄美大島以南に多く分布するCsタイプ*GapCp*対立遺伝子を保有している点で注目される。

### 複二倍体系統と雑種多様性

・ 倍数体・雑種の構成要素としての  $\alpha$ ,  $\beta$ ,  $\gamma$  各ゲノムの分布域

$\alpha$  ゲノムは日本全国に、 $\beta$  ゲノムは本州・四国・九州、 $\gamma$  ゲノムは本地域を東限として本州・四国の太平洋岸から台湾にかけて (例外的に日本海岸の山陰地方にも)、それぞれ分布する (Ebihara *et al.* 2005)。本地域を北限とする本州の太平洋岸・山陰地方の日本海岸・四国の太平洋岸・九州では3種のゲノムの分布が重なり、多様なゲノム構成の系統が見られる。

・ 豊富な複二倍体系統

KN-6地点においては、数100 mの範囲内に3タイプの複二倍体系統の生育が確認された (ゲノム構成:  $\alpha\alpha\beta\beta$ ,  $\alpha\alpha\gamma\gamma$ ,  $\beta\beta\gamma\gamma$ )。これらの全てが稔性を持つか否かは現時点では未確認であるが、こういった多様な複二倍体系統の存在が、三浦半島のハイホラゴケ群の“雑種”多様性に貢献している可能性が考えられる (Fig. 5)。

KN-6地点のハイホラゴケ×ヒメハイホラゴケの雑種起源複二倍体 (ゲノム構成:  $\alpha\alpha\beta\beta$ ) の生育地点から僅か1 m程の地点では、ハイホラゴケ×ヒメハイホラゴケの2倍体雑種 (ゲノム構成:  $\alpha\beta$ ) も発見された。2倍体雑種は国内でも稀有な存在であり、静岡県下田市 [SZ-8地点]、東京都高尾山 [TK-8地点] に次ぐ3番目の産地となる。このKN-6地点の2倍体雑種 (ゲノム構成:  $\alpha\alpha\beta\beta$ ) は、周辺に生育する複二倍体 (ゲノム構成:  $\alpha\alpha\beta\beta$ ) と全く同一の*GapCp*対立遺伝子を保有しており、4倍体  $\alpha\alpha\beta\beta$  は本調査地点において2倍体  $\alpha\beta$  が倍数化 (複二倍体化) を起こしたものである可能性が考えられる。

### 未発見の2倍体有性生殖型と生殖様式

依然として関東地方からは2倍体有性生殖型は見出されていない。これまでに蓄積された多数のサンプルの解析結果を利用することによって形態情報からある程度2倍体を識別することが可能になっているが、実際に各地の標本庫に所蔵されている関東地方産ハイホラゴケ群の錯葉標本を多数検討したところ2倍体有性生殖型と推定されるような株は見出すことができなかった (Ebihara, in preparation)。したがってこれまでの研究で関東地方から2倍体有性生殖型が発見さ

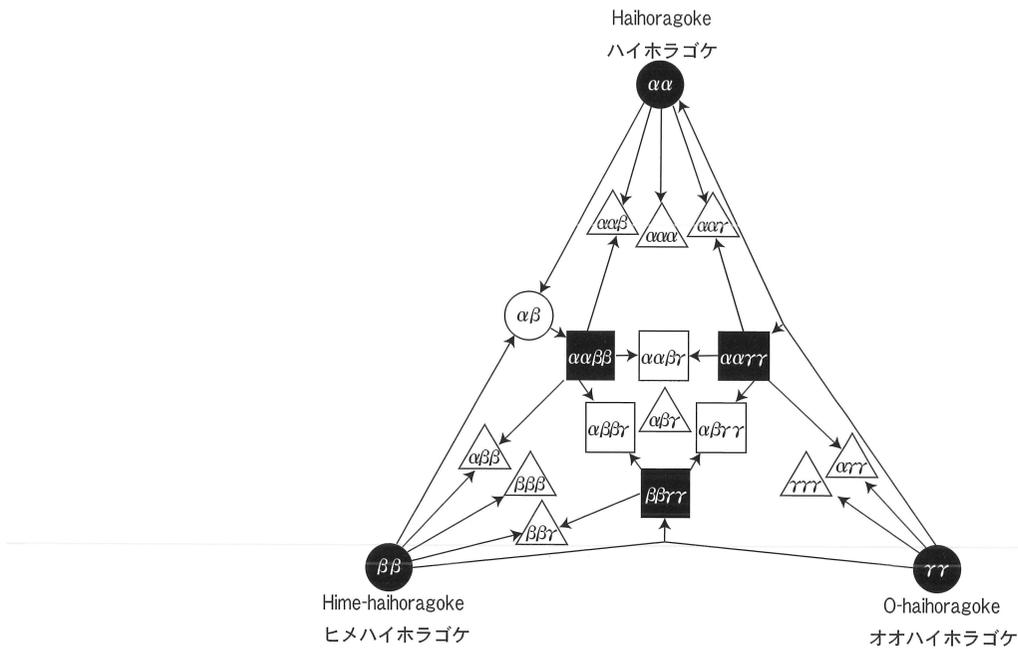


Fig. 5. A hypothesized process of reticulate evolution in the Japanese *Vandemboschia radicans* complex.

れていないのは、サンプリング不足のためではなく、実際に極めて稀であるか又は実際に分布していないことが原因であろうと考えられる。しかしながら、このことは多数回起源と推定される雑種2倍体・3倍体が多数発見されているという事実と矛盾する。Ebihara *et al.* (2005) で議論したように、独立配偶体の雑種形成の関与可能性も含めて、本群の生殖様式については詳細な研究を進める必要がある。

これまでの調査の結果KN-4, SZ-3, SZ-8の各地点において岩の表面をマット状に覆うハイホラゴケ群の配偶体集団が発見されており、今後の配偶体集団も含めたハイホラゴケ群の解析の対象として好適であろうと考えられる。また、本対象地域で見られる複雑なゲノム構成の雑種は人工的に形成された岩壁（石切り場、矢倉、切通し等）に着生している傾向が見られ、複雑な網状進化と人為環境との関連も検討する必要があると考えられる。

## 謝 辞

本研究にあたって材料収集にご協力いただいた岩田豊太郎、小久保恭子、笹本岩男、曾根原恵夫、田中道雄、二村友彬、藤本沙由美の各氏と、本文作成にあたり助言をいただいた石川 寛氏に感謝申し上げます。

## Summary

The *Vandemboschia radicans* complex, one of the ‘cosmopolitan species’ of pteridophyte, shows great morphological variation within the Japanese Archipelago. The study by Ebihara *et al.* (2005) which

clarified the complicated origin of this complex resulted from reticulate evolution also revealed that the Pacific coast of the Kanto region possesses the most diversified genomic-formula. In this study, we focused on the *V. radicans* complex of the region (Izu, Miura and Boso Peninsulas) by enriching samples, and discussed possible causes for the diversity. Of the three peninsulas, Miura Peninsula exhibits particularly diversified genomic formula in spite of less variable alleles and narrower distribution range than the other two. These results suggest that the present populations of Miura Peninsula have been locally formed by reticulate evolution based on limited number of ancestral lineages.

## 文 献

- 千葉県史料研究財団, 2003. 千葉県の自然誌 別編 4, 千葉県植物誌. 千葉県史料研究財団・千葉. pp. 9-20.
- Ebihara, A., H. Ishikawa, S. Matsumoto, S.-J. Lin, K. Iwatsuki, M. Takamiya, Y. Watano and M. Ito, 2005. Nuclear DNA, chloroplast DNA, and ploidy analysis clarified biological complexity of the *Vandenboschia radicans* complex in Japan and adjacent areas. *Amer. J. Bot.* **92**: 1535-1547.
- Ito, H., 1949. Hymenophyllaceae of Japan. *J. Jap. Bot.* **24**: 121-127.
- Iwatsuki, K., 1995. Hymenophyllaceae. *In*: Iwatsuki, K., T. Yamazaki, D.E. Boufford and H. Ohba (eds.), *Flora of Japan*, vol. 1. Kodansha, Tokyo. pp. 41-53.
- 神奈川県植物誌調査会, 2001. 神奈川県植物誌2001. 神奈川県立生命の星・地球博物館・神奈川. pp. 35-38.
- 倉田 悟・中池敏之, 1987. 日本のシダ植物図鑑 第5巻. 東京大学出版会・東京. pp. 58-70.
- Nakaike, T., 1975. *Enumeratio Pteridophytarum Japonicarum — Filicales*. University of Tokyo Press, Tokyo. pp. 1-375.
- 志村義雄, 1975. 静岡県のシダ植物相(その一). 静岡大学教育学部研究報告(自然科学篇) **26**: 41-105.
- 杉本順一, 1984. 静岡県植物誌. 第一法規出版・東京. pp. 37.