

# エンレイソウの起源と進化に関する研究

(第I報) 日本産 *Trillium apetalon* MAKINO と  
北米産 *Trillium erectum* LINN. の  
外部形態の比較

福田一郎・松元郁子・一瀬佳代子

(Received January 12, 1981)

ユリ科 *Liliaceae*, エンレイソウ属 *Trillium* 植物は, カナダ, アメリカの北アメリカ大陸と, カムチャツカ, サハリンのシベリア東部地方, 北海道, 本州, 四国, 九州の日本列島, 朝鮮半島の一部, 台湾, 中国の四川, 雲南, チベット, そしてネパール, カシミールのヒマラヤ山地におよぶアジア東部地方に分布している。その主要な要素をもつ分布地域は, 北アメリカ大陸東部, 西部地方と日本列島である。

このようにアジアと北アメリカ大陸の両方にまたがって分布する植物は, 共通の起源を有し, 新生代第三紀の気候が温暖な時代に, 落葉性広葉樹の発達とあいまって, その分布圏をひろげ, その後おとずれた第四紀の北半球における氷河期の到来で分布を分断するに至ったと考えられる。

エンレイソウ属植物では, 北アメリカ大陸の種がすべて二倍種であるが, アジアでは倍数種を発達させ, その倍数種の分布が周縁西南部に至っていることは注目される。

本論文は, これらのエンレイソウ属植物のなかで, 日本および北米産のものうち類似



図 1. 日本産 *Trillium apetalon*

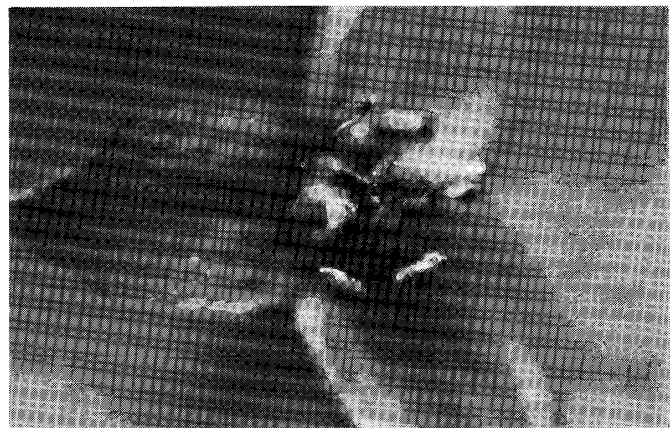


図 2. *Trillium apetalon* の花器

性をもつ *Trillium apetalon* MAKINO と、*Trillium erectum* LINN. について外部形態の比較研究を行ったもので、その起源と進化を考察する資料の一部とするものである。

### 日本産 *Trillium apetalon* と 北米産 *Trillium erectum* の外部形態の概略

エンレイソウ *Trillium apetalon* MAKINO (図 1) は、千島、サハリンの中南部から、北海道、本州、四国に広く分布している。概して、北部の地方では山麓地帯に、南部の地方では低山、亜高山帯の高地に生育している。自然集団の構成は数個ずつの塊状分布で、決して連続的な大集団をつくることはない。3枚のハート状の葉、淡緑色あるいは淡緑色の素地にやや淡赤紫色を帯びた色調からなる3枚の萼片を有し、花弁を欠いているのが特徴である(図 2)。内輪3、外輪3計6本からなる雄ずいは、淡黄色の葯を有している。子房は卵状球形で、3心皮3室よりなる。その外観は、淡緑色、暗赤紫色、黒色のものが見出されている。

*Trillium erectum* LINN. (図 3) は、カナダ東北部のノバア・スコチャからケベック、オンタリオ州を経て、アメリカのニューヨーク、バージニア、テネシー、ノース・カロライナ、アラバマの諸州の主としてアパラチアン山脈沿いの山地に生育している。集団構成は塊状散発で、この種のみが大集団を形成することはない。ハート状の3枚の葉、緑色の3枚の萼片に、赤紫色の3枚の花弁を有する。6本の雄ずいは濃黄色の葯からなり、子房の黒紫色、花弁の赤紫色と対照的な色調を示す(図 4)。子房は3心皮3室よりなるが、その外観は下部が円味を帯びたトックリ状である。



図 3. 北米産 *Trillium erectum*

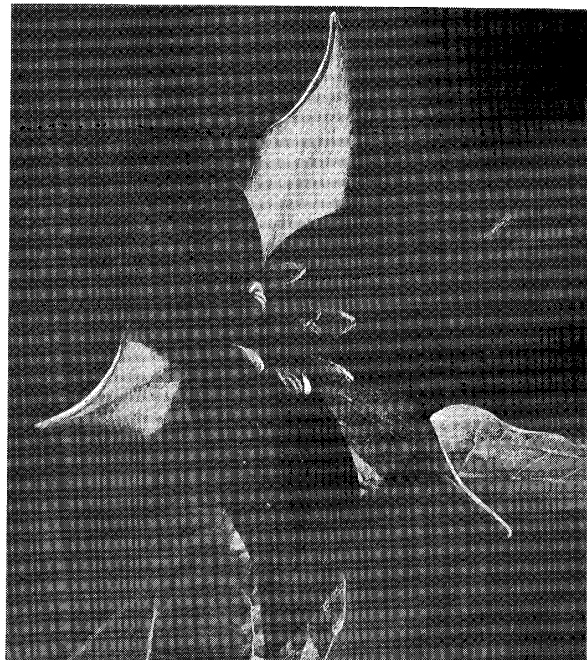


図 4. *Trillium erectum* の花器

### *Trillium apetalon* と *Trillium erectum* の葉形の比較

エンレイソウ属植物では種によって葉形に特徴があり、その形状から種が識別される。

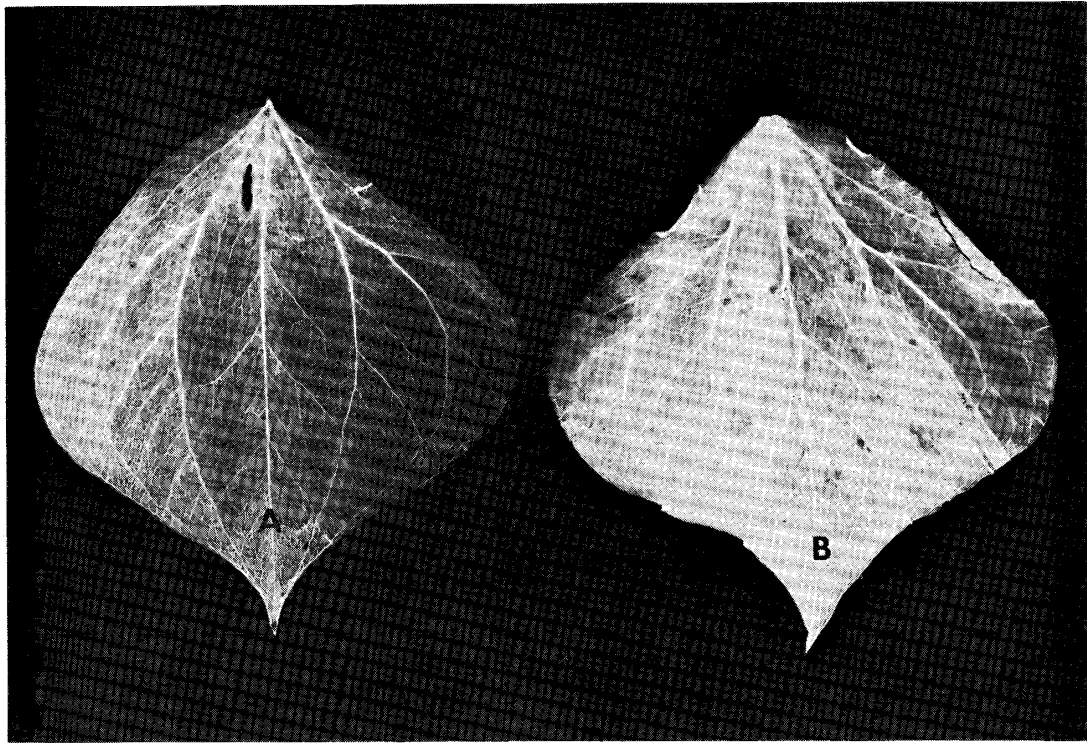


図 5. *Trillium apetalon* (A) と *Trillium erectum* (B) の葉形, 縮尺 1/2

表 1. 日本産 *Trillium apetalon* (東京都高尾山集団) の LEAF INDEX ( $a/b$ )

資料番号	葉タテの長さ (a) cm	葉ヨコの長さ (b) cm	LEAF INDEX ( $a/b$ )
1	9.4	9.1	1.033
2	10.5	9.2	1.141
3	10.1	10.2	0.990
4	11.8	10.0	1.180
5	10.4	10.1	1.030
6	10.0	9.4	1.064
7	9.9	8.3	1.193
8	10.0	9.0	1.111
9	9.2	8.6	1.070
10	10.6	11.5	0.922
11	11.5	9.8	1.173
12	10.3	9.0	1.144
13	13.7	13.5	1.015
14	12.3	11.2	1.098
15	8.9	8.0	1.113
16	10.2	9.8	1.041
17	10.5	10.3	1.019
18	10.2	8.8	1.159
19	10.0	8.0	1.250
20	10.4	8.1	1.284
21	13.2	11.9	1.109
22	9.2	7.6	1.211
平均	10.56	9.60	1.1068

表 2. 北米産 *Trillium erectum* (カナダ, ケベック, Point au-chêne 集団) の LEAF INDEX

資料番号	葉タテの長さ (a) cm	葉ヨコの長さ (b) cm	LEAF INDEX (a/b)
1	10.2	10.6	0.962
2	11.6	10.9	1.064
3	10.5	8.7	1.207
4	12.8	11.8	1.085
5	9.0	7.4	1.216
6	11.1	10.9	1.018
7	10.3	9.8	1.051
8	12.5	11.5	1.087
9	8.9	7.2	1.236
10	10.6	8.4	1.262
11	10.9	10.1	1.079
12	11.0	10.5	1.048
13	10.3	9.5	1.084
14	11.9	11.8	1.008
15	10.9	9.3	1.172
16	11.4	10.9	1.046
17	11.4	10.3	1.107
18	11.2	11.8	0.950
19	10.3	8.8	1.170
20	12.8	11.8	1.085
21	10.8	9.6	1.125
22	12.5	13.7	0.912
23	11.1	9.0	1.233
平均	11.55	10.65	1.1458

*Trillium apetalon* および *Trillium erectum* の葉形には極めて高い類似性がみられ (図 5), 両者の LEAF INDEX を測定した結果は, 表 1, 表 2 の通りである。

以上の資料について, *Trillium apetalon* と *Trillium erectum* の LEAF INDEX に差異があるかどうか, *F* 検定を行った。

種名	試料数	平均 (a/b)	偏差平方和	自由度
<i>T. apetalon</i>	22	1.1068	0.168141424	21
<i>T. erectum</i>	23	1.1458	0.257565520	22
計	45	差 0.0390	0.425706944	43

$$s^2 = \frac{0.425706944}{43} = 0.009900161$$

$$F_{43}^1 = \left( \frac{506}{45} \right) \times \frac{(0.0390)^2}{0.009900161} = 1.7275$$

$$F_{43}^1(0.01) = 7.24$$

その結果, 1% で有意差なしであった。

*Trillium apetalon* と *Trillium erectum* の花器構造の差異

前述のように、*Trillium apetalon* は花弁を欠いているが、*Trillium erectum* と比較すると、どのような構造になっているか、花式図を示すと右のようになる(図 6)。

この花式図によって、*Trillium apetalon* は、心皮を中心に内輪、外輪で雌ずいが交互に位置し、萼片がこれを取りまいているのに対し、*Trillium erectum* は心皮を中心に、雌ずい、花弁、萼片が交互に包囲している。その結果、花弁の有無は萼片に対する心皮の位置に 60° の偏りを生じている。これは、*Trillium erectum* の花弁の位置に *Trillium apetalon* では萼片が位し、萼片の位置にあるものが欠除されたと解釈される。*Trillium apetalon* がどのような機構で花弁を欠くに至ったか、このような花弁をもたない種が広範囲にひろがった要因については今後の追求が必要である。注目されることは、*Trillium erectum* の花弁に含まれている色素アントシアン anthochyan が、花弁を欠いた *Trillium apetalon* の萼片にしばしば発現して、淡緑色の萼片本来の色素に赤紫色を帯びたものをつくり上げていることである。これらは同一の色素であることが、両者のペーパークロマトグラフィによる分析から確かめられている。

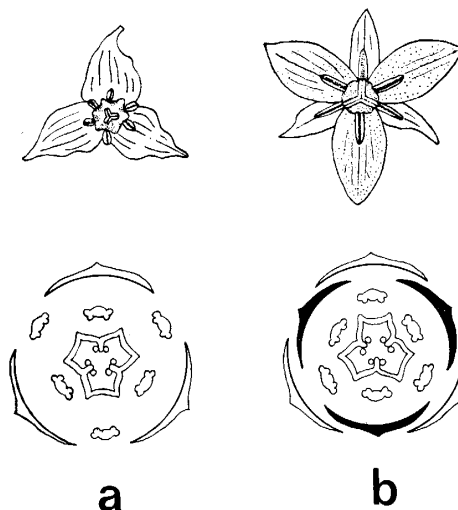


図 6. *Trillium apetalon* (a) と *Trillium erectum* (b) の花器構造と花式図. 黒色は花弁をあらわす

*Trillium apetalon* と *Trillium erectum* の花粉粒の大きさ

*Trillium apetalon* と *Trillium erectum* の花粉の形態は、何れも球形である(図 7)。ただ *Trillium erectum* の表層にごく微細な起伏が認められるが、さらに拡大し詳細に調査する必要がある。この球状の花粉粒の直径を測定して、表 3、表 4 のような資料が得られた。

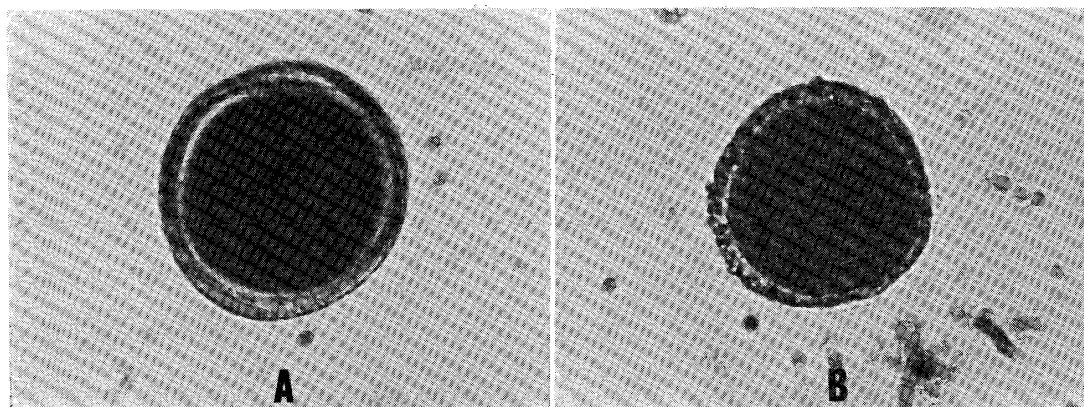


図 7. *Trillium apetalon* (A) と *Trillium erectum* (B) の花粉. ×700

表 3. *Trillium apetalon* の花粉の大きさ ( $\mu$ )

花粉 No.	個体 No.									
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
1	19.0	19.0	16.0	18.0	15.0	17.0	19.0	25.0	22.0	23.0
2	17.0	18.0	18.0	21.0	17.0	17.5	20.5	20.0	16.5	25.0
3	19.0	18.0	19.0	21.0	19.0	18.0	22.0	23.0	19.5	16.5
4	20.0	18.0	19.0	21.0	18.0	20.0	21.0	20.0	25.0	22.0
5	23.0	16.0	20.0	17.0	19.0	16.0	21.0	20.5	24.0	22.0
6	19.0	19.0	20.0	16.0	18.0	15.0	21.0	18.0	18.0	16.0
7	19.0	19.0	19.0	16.0	18.0	15.0	21.5	20.5	17.5	18.0
8	17.0	19.0	19.0	18.0	18.0	19.0	18.0	19.0	19.0	23.0
9	17.0	17.0	18.0	20.0	16.0	19.0	20.0	18.0	16.0	20.0
10	18.0	19.0	20.0	20.0	21.0	16.0	23.0	20.0	19.0	16.0
11	19.0	17.0	21.0	22.0	21.0	17.0	18.0	18.5	17.0	22.0
12	17.0	20.0	20.0	17.0	17.5	16.0	20.0	20.0	18.5	19.5
13	16.0	21.0	19.0	17.0	22.0	18.0	18.0	18.0	22.0	18.0
14	15.0	18.5	19.0	18.0	16.5	16.0	21.0	18.5	20.0	18.0
15	17.0	18.0	17.0	19.0	18.0	15.0	20.0	20.0	17.5	17.5
16	20.0	16.0	20.0	21.0	21.0	20.0	23.0	20.0	20.0	23.0
17	15.0	17.0	19.0	18.0	20.0	16.0	19.0	19.0	19.0	16.0
18	16.0	19.0	17.0	18.5	16.0	17.0	20.0	20.5	25.0	16.5
19	17.0	19.0	19.0	21.0	17.0	17.0	19.0	17.0	26.0	18.0
20	18.0	20.0	20.0	21.0	20.0	13.0	20.0	21.0	25.0	17.5
21	18.0	18.2	19.0	19.0	18.5	19.0	20.5	19.5	15.5	18.0
22	22.0	21.0	20.0	23.0	20.0	17.0	20.0	20.0	17.0	18.0
23	15.0	20.0	18.0	21.0	19.0	17.0	19.0	23.0	18.5	19.0
24	17.0	20.0	17.0	21.0	18.0	17.0	21.0	19.5	21.0	19.5
25	17.0	17.0	18.0	20.0	18.5	15.0	17.0	19.5	17.0	20.5

表 4. *Trillium erectum* の花粉の大きさ ( $\mu$ )

花粉 No.	個体 No.									
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
1	16.0	15.0	14.0	13.0	12.0	13.0	12.5	13.0	12.5	11.5
2	18.0	19.0	12.0	13.0	14.0	13.0	13.0	13.0	14.0	12.0
3	15.0	13.0	17.0	14.0	13.0	13.5	13.0	13.0	12.0	12.0
4	13.0	18.0	13.0	13.0	13.0	12.0	12.5	12.0	13.0	13.0
5	13.0	13.0	13.0	13.0	12.0	12.0	13.0	14.0	12.0	14.0
6	12.0	13.0	13.0	12.5	12.0	13.0	10.0	13.5	13.0	13.0
7	12.0	16.0	12.0	13.0	14.0	13.0	12.0	12.0	14.0	12.0
8	12.0	15.0	14.0	12.0	13.0	13.0	14.0	13.0	12.0	13.0
9	16.0	15.0	13.0	13.0	13.0	12.0	12.5	14.0	11.5	12.0
10	14.0	17.0	15.0	13.0	13.0	13.0	13.0	13.0	13.0	11.5
11	14.0	20.0	13.0	13.0	13.0	13.0	13.0	11.5	13.0	13.0
12	14.0	13.0	14.0	12.0	12.5	12.0	12.0	12.0	11.0	13.0
13	14.0	15.0	12.0	13.0	12.0	13.0	14.0	12.0	14.0	14.0
14	13.0	13.0	15.0	12.0	12.0	12.0	12.0	13.0	12.0	12.0
15	14.0	14.0	15.0	12.0	12.0	15.0	12.5	12.5	13.0	14.0
16	13.5	19.0	14.0	11.0	12.0	13.0	13.0	12.0	12.0	12.5
17	12.0	15.0	15.0	12.0	13.0	12.0	15.0	12.0	12.0	13.0
18	13.0	13.0	14.0	12.0	12.0	12.0	13.0	12.0	12.0	12.0
19	13.0	17.0	14.0	13.0	12.0	12.0	11.0	13.0	14.5	12.0
20	16.0	17.0	14.0	13.0	13.0	13.0	11.5	12.0	11.0	12.0
21	15.0	14.0	13.0	12.5	15.0	13.0	11.0	13.0	12.0	12.0
22	14.0	13.0	14.0	13.0	13.5	14.0	11.0	12.5	11.0	13.5
23	16.0	14.0	13.0	12.0	13.0	14.0	14.0	12.5	14.0	13.0
24	13.0	13.0	19.0	12.0	12.0	13.0	13.0	13.0	12.5	13.5
25	13.0	13.0	20.0	13.0	13.0	13.5	12.0	12.5	15.0	14.0

*Trillium apetalon* の資料は、1979年東京都高尾山で採集した材料について、1980年、10個体、1個体内25個の花粉粒（コットン・ブルー染色）の直径を接眼マイクロメーターにより測定した。

*Trillium erectum* の資料は、1979年カナダ、ケベック州、Ste. Anne de Bellevueで採集した10個体について、1980年各個体25花粉粒を上記と同じ方法で処理し検鏡測定した。

これらの資料から次のような統計資料が得られた。

*Trillium apetalon* の花粉粒

個体番号	試料数	自由度	平均	偏差平方和
1	25	24	17.9	81.716
2	25	24	18.5	78.125
3	25	24	18.8	35.400
4	25	24	19.4	46.656
5	25	24	18.5	74.250
6	25	24	16.9	69.000
7	25	24	20.1	54.500
8	25	24	19.9	72.850
9	25	24	19.8	234.950
10	25	24	19.3	162.500
計	250	240	全平均 18.91	909.9472

*Trillium erectum* の花粉粒

個体番号	試料数	自由度	平均	偏差平方和
1	25	24	13.9	57.200
2	25	24	15.0	118.000
3	25	24	14.2	3.680
4	25	24	12.6	9.500
5	25	24	12.8	14.500
6	25	24	12.9	14.150
7	25	24	12.5	30.000
8	25	24	12.6	10.300
9	25	24	12.6	29.800
10	25	24	12.7	16.000
計	250	240	全平均 13.18	303.130

これらの資料をもとに、*Trillium apetalon* と、*Trillium erectum* の花粉の大きさに差があるかどうか、*F* 検定を行った。

種名	試料数	平均	偏差平方和	自由度
<i>T. apetalon</i>	250	18.91	909.9472	240
<i>T. erectum</i>	250	13.18	303.1300	240
計	500	差 5.73	1213.0772	480

$$s^2 = \frac{1213.0772}{480} = 2.527$$

$$F_{480}^1 = \frac{5.73^2}{2.527} \times \frac{62500}{500} = 1624.1047$$

$$F_{480}^1(0.05) = 3.86$$

その結果, *T. apetalon* と *T. erectum* の花粉粒の間に, highly significant が認められた。

### 考 察

1855年, ロジャース提督のひきいるアメリカの北太平洋探検艦隊の隊員 Charles Wright は, 北海道, 函館山ではじめてエンレイソウを採集し本国へもち帰り, 1859年, Harvard 大学教授 Asa Gray はこの標本に対して *Trillium erectum* LINN. var. *japonicum* GRAY の命名を与えている (Gray, 1859)。函館山には, *Trillium apetalon* とともに, 花弁を不規則にもつ雑種 *Trillium smallii* MAXIM. も存在し, その記載に紫色の花弁を有するとあることから, 正確には *Trillium smallii* の標本に与えられたものであるが, 日本産のエンレイソウを北米産 *Trillium erectum* の変種に位置づけた洞察には深く考えさせられるものがある。

1960年, 福田は北海道銭函峠で発見した花弁を有するエンレイソウについて, 花器および染色体の分析から *Trillium apetalon* の起源についての考察を行っている。そこで, 問題の花弁をもつエンレイソウは花器の外部形態の特徴からは, *Trillium erectum*, *Trillium smallii* に類似し, 染色体上からは *Trillium apetalon* に属することを指摘し, 進化の上で *Trillium apetalon* の原型になることを言及している (福田 1960)。

本研究で外部形態, 特に葉形の類似性について, *Trillium apetalon* と *Trillium erectum* の間に差異が認められないことは, これらの種が共通の祖先をもつものとして注目される。

両種の花粉粒の大きさに有意差があることは, *Trillium erectum* が2倍種, *Trillium apetalon* が4倍種であることに起因していると考えられる。その花粉粒の大きさは, *Trillium erectum* の1.00に対し, *Trillium apetalon* 1.44となっている。

以上の資料から, 日本産 *Trillium apetalon* は, 少なくとも北米産 *Trillium erectum* の genome を含む4倍種であることが考察されるが, 今後染色体など細胞遺伝学的分析から, さらに両種の比較をはかり, その起源と進化を論じたい。

### 謝 辞

本研究の一部は, 1979年, 1980年文部省科学研究費特定研究「分子進化を中心とする



進化機構」(課題番号 312107, 代表者阪大今堀宏三教授)の研究費援助を受けた。また、北米産 *Trillium erectum* の資料は 1979 年, 1980 年東京女子大学国際交流費援助によるカナダ, アメリカ出張の結果得られたものである。ここに謝意を表したい。

#### 参 考 文 献

- GRAY, A. 1859. On the botany of Japan. Bot. Jap. in Mem. Amer. Acad. Art. Sc. w. ser. IV: 413.
- 福田一郎 1960. *Trillium apetalon* MAKINO の起源について。東京女子大学論集 11 卷 1 号: 53-66.

Genetic Studies of Origin and Evolution in *Trillium*.

I. Comparative Study of Morphological Characters  
between the Japanese *Trillium apetalon*  
MAKINO and the North American  
*Trillium erectum* LINN.

Ichiro FUKUDA, Ikuko MATSUMOTO, and Kayoko ICHINOSE

Summary

*Trillium apetalon* MAKINO (Fig. 1) is distributed on the Sakhalin and Kunashir islands and on Hokkaido, Honshu, and Shikoku in the Japanese islands. The plants have three leaves, three sepals but no petal, six stamens, and a three-compartment ovary (Fig. 2).

*Trillium erectum* LINN. (Fig. 3) grows in Nova Scotia, Quebec, Ontario, New York, Virginia, Tennessee, North Carolina, and Alabama along the Appalachian mountains. The species has three leaves, three sepals, three petals, six stamens, and three-compartment ovary (Fig. 4).

Comparative studies of the morphological characters of *Trillium apetalon* and *Trillium erectum* were carried out, especially of their leaves and pollen grains (Fig. 5 and Fig. 6). The leaf index did not show to be significant in either species. It may, therefore, be considered that both species have the same origin. The difference in size of the pollen grains in both shows, however, highly significant. This difference results from the fact that *Trillium erectum* is a diploid species, while *Trillium apetalon* is a tetraploid species.

In conclusion, it seems likely that the Japanese *Trillium apetalon* has a genome of the North American *Trillium erectum*. An additional cytogenetical analysis will be done in the future.