

論文の内容の要旨

論文題目 A taxonomic study of the genus *Pylaisia* (Hypnaceae, Musci)
(キノゴケ属 (ハイゴケ科, 蘚類) の分類学的研究)

氏名 有川 智己

ハイゴケ科 Hypnaceae は、蘚類の中でも最も多様化している群の一つであり、科に含まれる属の取り扱いや科内分類体系について様々な説がある。また、ハイゴケ科のような葉の中肋が2本ある群は、蘚類の中で派生的で比較的新しい単系統群とされている腋蘚類の中でも、派生的で新しい群とされている。一方、最近の予備的な分子系統学的研究によれば、ハイゴケ科はいくつにも分かれる側系統群であることが示唆されている。

キノゴケ属 *Pylaisia* はハイゴケ科キノゴケ亜科の中心的な分類群で、東アジアを中心に21種が知られていた。本属は Schimper (1851) により設立されたが、それ以来多くの研究者によりその位置づけが明確にされないまま多くの種が発表されてきた。これまでに Toyama (1938) によって日本産キノゴケ属が検討されたことがあるだけで、まとまった分類学的検討はなされていなかった。そこで本研究では、キノゴケ属の属の概念を明らかにし、これまで本属の種として知られていた全ての種を再検討することを目的とした。

本研究では国立科学博物館(TNS)所蔵の標本（有川採集品や本研究にあたり国内外から提供された標本を含む）および国内外のハーバリウム（BM, CANM, FH, FI, G, GB, H, HIRO, JE, KUN, KYO, L, LD, M, MO, NICH, NY, OSA, PC, S, US, WB）より借用した標本（45種14変種のタイプ標本を含む）約2000点をもちいた。

本属の種は雌雄同株で孢子体をよく形成する。孢子体のさく歯の構造は蘚類の分類形質

として最も重視されており，科および属で共通の構造を示すことが普通である。しかし，キヌゴケ属においてはさく歯の構造が多様で，分類形質の一つとして重視されてきた。ところが比較研究は充分ではなく，今回は走査型電子顕微鏡を用いて詳細に検討した。

また，キヌゴケ亜科の属間関係を調べる目的で形態観察に加えて分子系統解析を行った。分子系統解析には，新鮮なサンプルや採集後数年以内の標本を用いた。CTAB法によりDNAを抽出し，PCR法によって葉緑体の *rbcL* 遺伝子の部分塩基配列を増幅し，サイクルシーケンス法により塩基配列を決定した。系統解析には，近隣結合法による系統樹と，PAUP*4.0b で Heuristic 法によって探索した最節約系統樹とを出発点として，MOLPHY2.3b3 の NucML の局所再配置法により最尤系統樹を探索した。作成した系統樹を尤度基準により比較して系統を推定した。

結果と考察

Nishimura et al. (1984) と Buck (1984) によれば，キヌゴケ亜科に含まれるのは，キヌゴケ属，*Giraldiella* 属，*Platygyriella* 属，イヌサナダゴケ属(*Platygyrium*)の4属である。キヌゴケ亜科の属間関係を考える上で重要と考えられる形質を，これらの属について調べた(表1)。その結果，以下の3点が，キヌゴケ属と *Giraldiella* 属とで一致し，*Platygyriella* 属，イヌサナダゴケ属とは異なることが明らかになった。(1) 偽毛葉は葉状で，その葉縁に鋸歯があること，(2) さく柄は下部では左巻き，上部では右巻きにねじれること，(3) 外さく歯の下部のラメラに囲まれた細胞板には横条やパピラはなく，平滑であること(図1)。

キヌゴケ属，イヌサナダゴケ属，*Giraldiella* 属の3属について分子系統解析を行った結果，以下のことが示唆された。(1) キヌゴケ属7種は最大でも15塩基の違いしかなく，まとまりがあったが，今回得られた系統樹では属の単系統性は示されなかった。(2) *Platygyrium* 属はハシボソゴケ科のクレードに含まれた。(3) *Giraldiella* 属はキヌゴケ属のまとまりの中に含まれた。(4) キヌゴケ亜科は多系統であり，再検討が必要である。キヌゴケ属の単系統性が示されなかったのは，*rbcL* 遺伝子の情報不足が主な原因と考えられる。形態と分子の両面から，*Platygyrium* 属や *Platygyriella* 属はキヌゴケ属と近縁でなく，逆に，*Giraldiella* 属は，キヌゴケ属に含まれることが示唆された。

キヌゴケ属の種の分類形質として，(1) 茎，(2) 葉(葉の形，葉のへり，中肋，葉身細胞，翼部)，(3) 偽毛葉，(4) 内雌包葉，(5) さく柄，(6) さく，(7) さく歯，などについて詳細な検討を行った。その結果，次のものが有効な分類形質として認められた。(1) 茎葉の形と大きさ，(2) 葉のへりの反曲，(3) 葉身細胞の形と大きさ，(4) 葉の翼細胞の数，(5) 内雌包葉の長さ，(6) さくの形，(7) さく歯の諸形質(内さく歯の状態，長さや形，パピラの

状態), (8) 胞子の大きさ.

とくに, 内さく歯の状態に関して, 本属のさく歯を, 以下の5タイプに分けることができた. (A) 深くキールするもの, (B) 折れ目に孔があくもの, (C) 折れ目で裂けるもの, (D) 折れ目で裂けて下部が外さく歯と癒着するもの, (E) 断片化し外さく歯と癒着するもの.

本研究の結果, 15種がキノゴケ属に認められた. (1) *Pylaisia polyantha* (Hedw.) Schimp., (2) *Pylaisia steerei* (Ando & Higuchi) Ignatov, (3) *Pylaisia curviramea* Dixon, (4) *Pylaisia levieri* (Müll.Hal.) Arikawa, *comb. nov.* (= *Giraldiella levieli* Müll.Hal.), (5) *Pylaisia extenta* (Mitt.) A.Jaeger, (6) *Pylaisia falcata* Schimp., (7) *Pylaisia kunisawae* (Ando) Arikawa, *comb. nov.*, (= *Pylaisiella kunisawae* Ando), (8) *Pylaisia obtusa* Lindb., (9) *Pylaisia selwynii* Kindb., (10) *Pylaisia brotheri* Besch., (11) *Pylaisia subcircinata* Cardot, (12) *Pylaisia cristata* Cardot, (13) *Pylaisia intricata* (Hedw.) Shimp., (14) *Pylaisia stereodontoides* Broth. & Yasuda ex Iisiba, (15) *Pylaisia nana* Mitt.

内さく歯の状態による5つのタイプ分けと対応させると, Aタイプ: (1), (2); Bタイプ: (3)-(6); Cタイプ: (7), (8); Dタイプ: (9)-(11); Eタイプ: (12)-(15), となる. これまで *P. polyantha* の異名とされてきた, 北海道に産する *P. sublaevidens* は, この内さく歯のタイプ分けが Cタイプであり, Aタイプの *P. polyantha* とはことなり, 記載以来ほとんど記録のなかった *P. obtusa* の異名となった. これまで *P. intricata* の異名とされてきた日本産の *P. cardotii* は, 内さく歯タイプは Eタイプではあるが, 茎葉の形, 内さく歯の断片化の程度, 外さく歯の先の長さ, 外さく歯外側表面のパピラの状態, などにより明確に区別され, これまで *P. selwynii* の異名とされてきた *P. stereodontoides* のタイプ標本と一致することがわかり, *P. stereodontoides* の異名となった. Ignatov et al. (2000) が, 独特な外見の *P. polyantha* として報告した標本は, 分子系統解析でも *P. polyantha* と区別されたが, 記載以来ほとんど記録のなかった *P. curviramea* であることが明らかになった. 形態の類似している *P. brotheri* と *P. selwynii* がそれぞれ明確な種であることが分子系統解析によって示され, これまで言及されてきた茎葉翼部の大きさやさくの形のほかに, 葉の先端部が長く伸びるかどうかと葉身細胞の大きさも両種を区別する目安になることが新たにわかった.

その他に, *P. subimbricata* を *P. brotheri* の, *P. robusta* を *P. cristata* の, *P. coreana* を *P. polyantha* の, *P. macrotis* を *P. falcata* の異名にそれぞれ落とした. また, *P. latifolia*, *P. austraris* を他属の異名に落とし, *P. frahmii* は *Platygyriella* 属へ移し, 新組合せを行った.

今回認めた 15 種の内、14 種が東アジアに分布し、そのうち 10 種が東アジアに限られ、東アジアに見られないのは 1 種のみであった。従って、本属における種分化と分布の中心は東アジアと考えられる。

表 1. ハイゴケ科キノゴケ亜科¹の属間関係に関わる形質。

	キノゴケ属	<i>Giraldiella</i>	<i>Platygyriella</i>	イヌサナダゴケ属
葉縁の反曲	+/-	-	+/-	+
茎葉基部の下垂	なし	なし	わずか	なし~わずか
偽毛葉	葉状	葉状	糸状	糸状
さく柄 ²	S-D	S-D	S	S
さくの形	球形~円筒形	円筒形	円筒形	円筒形
外さく歯 ³	Sm	Sm	St	St
内さく歯	さまざま	長い	退化傾向	線状
雌雄性	雌雄同株	雌雄同株	雌雄同株または異株	雌雄異株

¹ キノゴケ亜科の範囲は、Nishimura *et al.* (1984) ('Pylaisielloideae')による。ただし、Buck (1984)に従い、*Bryosedwigia* 属は *Platygyriella* 属の異名として扱った。

² S: 全長にわたって左巻きにねじれる。S-D: 下部は左巻き、上部は右巻きにねじれる。

³ St: 外さく歯の基部付近の外側表面がパピラのある横条で覆われる。Sm: 外さく歯の基部付近の外側表面は平滑で横条はない。

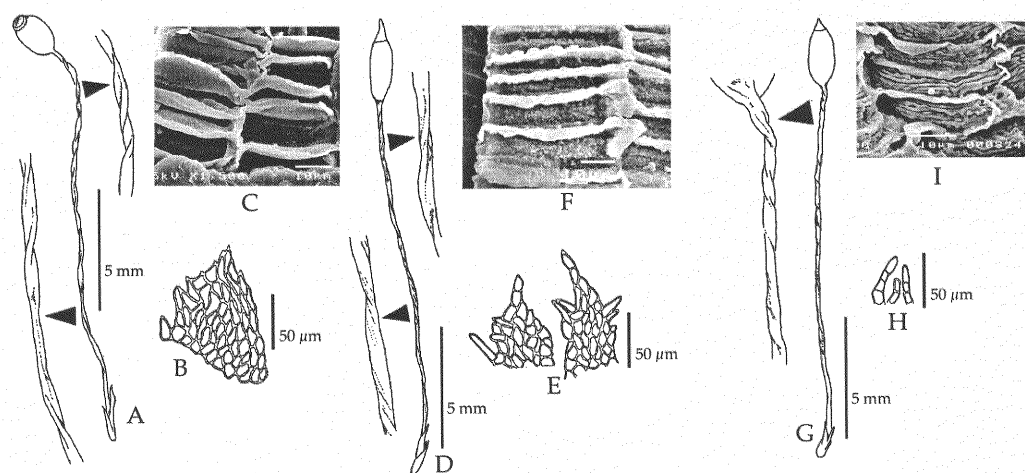


図 1. キノゴケ属, *Giraldiella* 属, *Platygyriella* 属の偽毛葉, さく柄, 外さく歯基部外側表面の比較. A-C. *Pylaisia subcircinata* (A,B. Arikawa 2473; C. Arikawa 2515; TNS). D-F. *Giraldiella levieri* (holotype, FI). G-I. *Platygyriella aurea* (Higuchi 17601, TNS). A, D, G. 孢子体. B, E, H. 偽毛葉. C, F, I. 外さく歯基部外側表面。