

論文内容の要旨

論文題目

Taxonomic study of the genus *Saussurea* section *Eriocoryne* (Asteraceae)
in the Himalayas
(ヒマラヤ産トウヒレン属 *Eriocoryne* 節(キク科)の分類学的研究)

藤川 和美

はじめに

キク科植物は全世界の様々な環境に適応して分布した分類群で、トウヒレン属(*Saussurea*)は主にアジア地域に分布する主要な属である。Lipschitz(1979)はトウヒレン属を6亜属20節に分類し、約400種を認めている。近年の形態および分子系統解析などにもとづいた分類学的研究では、属および属内分類群の多系統性が示唆され(Häffner, 2000、Raab-Straube, 2003、Wang & Liu, 2003)、その分類体系の再構築が重要な研究課題となっている。

Eriocoryne 節は、分枝しない茎の頂に複数の頭花が密集または穂状に配列し、植物体が綿毛に覆われるという特徴を持ち(図1)、中央アジアから中国南西部およびヒマラヤの亜氷雪帯で特に多様化した一群である。これまでの分類体系は(Lipschitz, 1979)、少数の標本と形質しか扱っていないため、形質の変異の幅が把握されておらず、各形質にもとづいた種間の比較が不十分であり、本節全体の種分類の再検討が必要である。

本研究はヒマラヤ地域に産する *Eriocoryne* 節全種について、多くの外部形態形質の変異性と染色体数、核型を含む解析をし、そのうち分類形質として有効な形質を見出し、それらの結果にもとづいて種を識別した。また、DNA分子系統解析により、*Eriocoryne* 節の単系統性と属内の系統学的位置を推定し、形態形質の進化傾向について考察することを試みた。

結果と考察

1. ヒマラヤ産 *Eriocoryne* 節植物の種を識別する外部形態形質

1)繁殖様式、2)葉形、3)葉の切れ込み、4)葉の先端の形、5)葉の向軸側の毛、6)葉の背軸側の毛の密度、7)複頭状花序、8)総苞の形、9)総苞片の形、10)総苞片の配列、11)総苞片の最外層と最内層の長さの比、12)総苞片の毛、13)総苞片の先端の形、14)花冠の狭筒部と広筒部の比、15)花冠列片の向き、16)花冠表面の突起の有無、17)葯尾の形、18)冠毛の形状、19)冠毛の色、20)開花期の子房の表面、21)子房の突起の有無、22)花床、の22形質は種を識別するのに有効な形質と判断した。このうち、ここでは総苞片、複頭状花序、花床、冠毛について概説する。

1) 総苞片:総苞片の配列に、①一列でまばら(図2A)、②二列で互生(図2B)、③複数で覆瓦状(図2C、D)、の3型が観察された。複数で覆瓦状に配列する分類群は、最外層と最内層の長さの比に相違があり(図3)、外層が短い(図2C)、最外層と最内層が同じまたは最外層が長い(図2D)があった。また、最外層の総苞片の腺毛と長毛または短毛の分布と密度に差が見られた(図2E)。

2)花序:複頭状花序は、小花が集まって形成された頭花が、さらに複数個密集した花序である(図1)。茎につく頭花の位置を比較すると、図3の模式図に示すように、①無柄で苞がない頭花が平—凸型に密集して配列($CL \approx 0$ 、図4A)、②短い柄と苞のある頭花が倒卵形に配列($CL < CW$ 、図4B)、③短い柄と苞のある頭花がまばらに穂状に配列($CL > CW$ 、図4C)、の3型があることが判った。その他、中空の茎の先端にただ一つの頭花のみを持つ特異的な分類群が1つだけあった(図4D)。

3)花床:花床に見られる構造は、以下の4型が観察された。①突起を持たず畝状になる(図5A)、剛毛状突起を持つものでは、付着点の周囲に剛毛状突起が②散在(図5B)するものと③密生(図5C)するものがあり、さらに④平滑な基部の合着した毛様体が密生(図5D & E)するものがあった。

4)冠毛:これまで、内列は基部が合着した羽毛状で、外側が粗面の剛毛(図6B)になる形状のみが知られていた

が、外側が羽毛状になるものが、新たに見出された(図 6A)。

2. 染色体数と核型

体細胞染色体数を 21 集団9分類群について観察をし、そのうち7分類群については核型を比較した(表1、図 7)。染色体数は5分類群で $2n=36$ 、4分類群で $2n=32$ で、節内で異なる染色体数が観察された。これまで報告されているトウヒレン属の基本染色体数($x=13, 14, 15, 16, 17, 18$)から、*Eriocoryne* 節植物はいずれも $x=16, 18$ を基本数とする2倍体であることが示唆された。核型解析を本節で初めておこなった結果、いずれの分類群も端部動原体(t)、次端部動原体(st)、次中部動原体(sm)、中部動原体(m)から構成され、単相で勾配的に長さが減少した。染色体数が $2n=32$ のグループの核型はいずれも同じ構成である一方、 $2n=36$ のグループでは、3つの異なる核型構成が観察された。

3. 種の識別

外部形態と染色体数・核型解析で得られた24形質にもとづいて、*Eriocoryne* 節にはヒマラヤ産種として 13 種が識別できた(表2)。ここでは固有の形態形質を持つ分類群、複数の形質の組み合わせにより他と区別できる分類群を種とした。タイプ標本等の authentic specimen の観察から、2つは未記載種と判明し、新種 *Saussurea bhutkesh* および *S. kanaii* として発表した。他の 11種は命名規約にもとづいて学名を正した。*S. gossipiphora*, *S. conaensis*, *S. gnaphalodes*, *S. laminamaensis*, *S. laniceps*, *S. namikawae*, *S. nishiokae*, *S. simpsoniana*, *S. spicata*, *S. topkegolensis*, *S. tridactyla* が正名であることが判明した。全種について、分類学上必要とされる出典などを定めるとともに、タイプを特定し、検索表によって種の区別点を明示した。

4. *Eriocoryne* 節の分子系統解析

1) 単系統性の検証と系統学的位置

トウヒレン属 85 種について核 DNA の ITS および ETS 領域による系統樹を作成した(図 8)。今回の解析では *Eriocoryne* 節植物は単系統群であった。その種間の系統関係は十分に解けなかったものの、以下の分類群が近縁であることが示唆された。それらは *Saussurea gossipiphora* と *S. conaensis*, *S. laminamaensis* と *S. laniceps*, *S. wellbyi* と *S. aster*、中国雲南、四川、青海省産 *S. medusa* である。

なお、本属植物のうち *Saussurea* 亜属 *Cyathidium* 節の *Saussurea yakla* が *Himalayella* 属のクレードに入り、この系統関係は果実形態、染色体数でも支持されたため(図 9)、本種を *Himalayella* 属に分類する提案をおこなった。

2) *Eriocoryne* 節における形態形質の進化傾向とその定義

Eriocoryne 節を定義する形質は、植物体を覆う綿毛、分枝しない中空の茎、複頭状花序である。*Saussurea conaensis* は、複頭状花序ではなく頭花は茎の頂に単生することが明らかになったため(図 4D)、この定義からははずれる。一方、分子系統解析結果から本種は他の *Eriocoryne* 節の種と同じクレードに位置づけられ、*Eriocoryne* 節であることが確認された。*S. conaensis* の単生する頭花は、本節の共通祖先が獲得した複頭状花序から、二次的に進化したものであると推定される。*S. conaensis* に分化する過程で総苞片の減少により融合したか、または、頭花の数が減少した結果、見かけのうえでは単生の頭花となったと考えられる。また、*Eriocoryne* 節は、植物体が綿毛に覆われ、分枝しない中空の茎をもつほか、複頭状花序または単生の頭花をもち、分子遺伝学的ならびに形態学的に明瞭に区別できる。

まとめ

1. 見出された形質の多様性にもとづき、ヒマラヤ産 *Eriocoryne* 節植物に13種を認めた。
2. *Eriocoryne* 節は単系統群であり、形態学的解析においても、他のトウヒレン属とは異なる分類学的には独立性の高いグループであることが判明した。

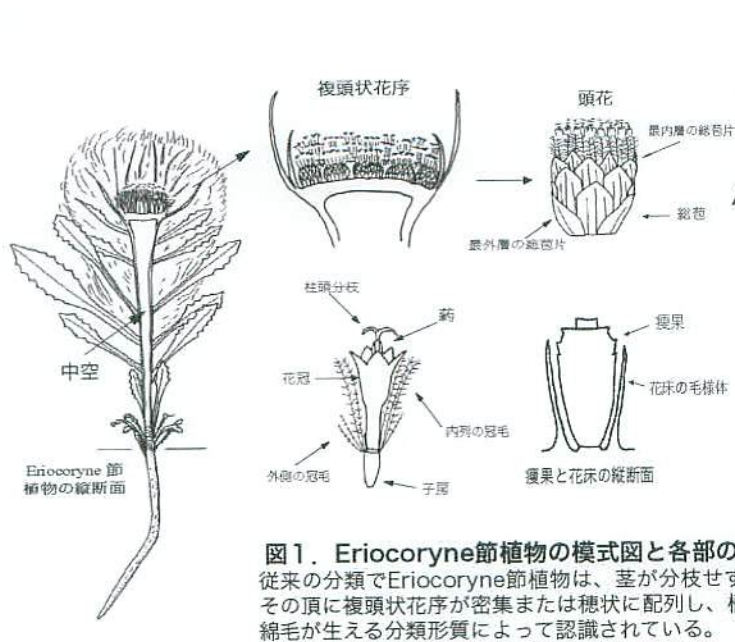


図1. Eriocoryne節植物の模式図と各部の名称
従来の分類でEriocoryne節植物は、茎が分枝せず中空でその頂に複頭状花序が密集または穂状に配列し、植物体に綿毛が生える分類形質によって認識されている。

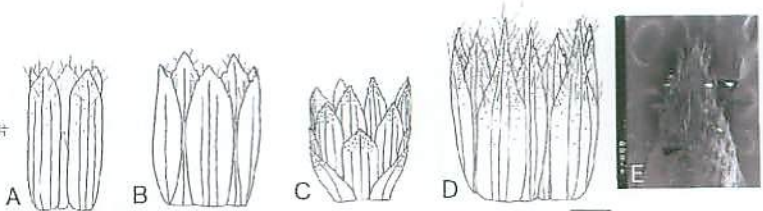


図2. 総苞片の配列
A. タイプ1の例(*Saussurea bhutkesh*). B. タイプ2の例(*S. laminamaensis*). C & D. タイプ3の例(C. *S. gossiphora*, D. *S. topkegolensis*). A-D. bar= 2mm. E. 総苞片の腺毛と短毛。タイプ1:一列でまばら(A), タイプ2:二列互生(B), タイプ3:多列覆瓦状(C-D)。総苞片には腺毛が有・無、短毛または長毛が有・無がある(図中黒矢印:腺毛、白抜矢印:短毛を示す)。

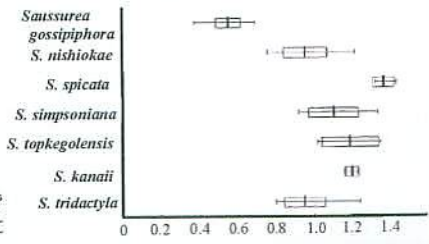


図3. 総苞最外片と最内片の長さの比
*Saussurea gossiphora*は、多列覆瓦状に配列する総苞片の最外片と最内片の長さの比において他種と有意に差が見られた。

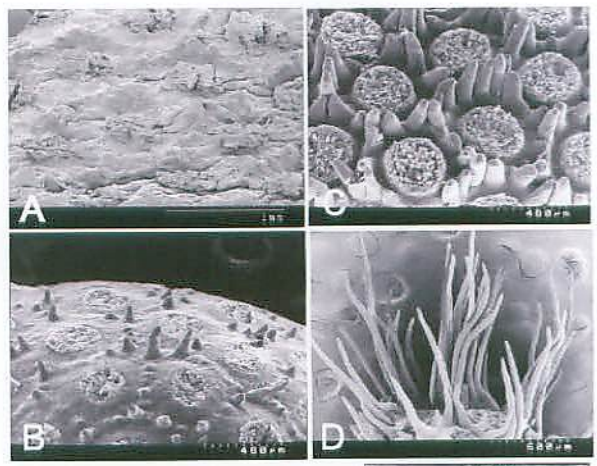
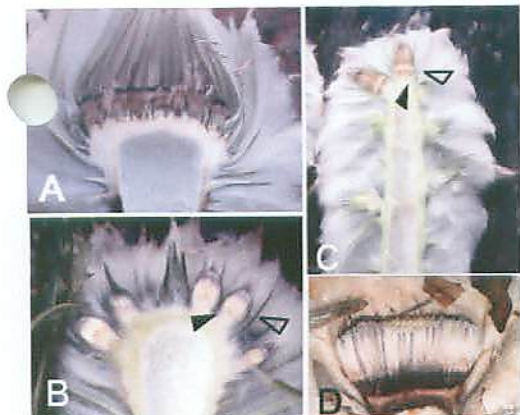


図5. 花床
A. 剛毛状突起を持たず散状になる(*Saussurea conaensis*). B. 剛毛状突起が散在する(*S. bhutkesh*). C. 剛毛状突起が密生する(*S. nishiokae*). D&E. 基部が合着する平滑な毛様体が密生する(D. *S. tridactyla*, E. *S. gossiphora*).



茎の縦断面の模式図
タイプ1: CL ≒ 0 平一凸型
タイプ2: CL < CW 倒卵形型
タイプ3: CL > CW 棍棒形型

図4. 複頭状花序(茎の縦断面)
A. タイプ1の例(*Saussurea gossiphora*). B. タイプ2の例(*S. topkegolensis*). C. タイプ3の例(*S. spicata*). D. 頭花は1つ(*S. conaensis*). タイプ1は、各頭花が柄を持たず苞がない。一方、タイプ2, 3は短い柄と苞を持つ(図中黒矢印:柄、白抜矢印:小苞を示す)。

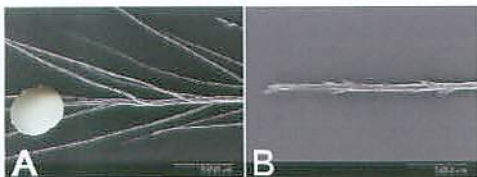


図6. 外側の冠毛
A. 羽毛状毛の例(*Saussurea laminamaensis*). B. 粗面の剛毛の例(*S. nishiokae*).

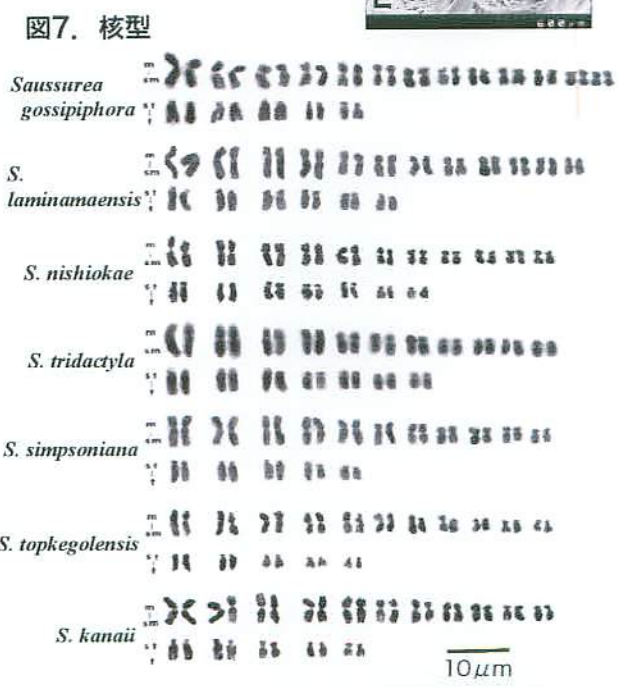


表1. Eriocoryne節植物の染色体数と核型構成

分類群	染色体数(2n)	核型構成	長さ(μm) (最長-最短)
<i>Saussurea gossiphora</i>	36	2n=36=26(m+sm)+10(st+t)	6.1-1.5
<i>S. laminamaensis</i>	36	2n=36=24(m+sm)+12(st+t)	6.5-1.6
<i>S. nishiokae</i>	36	2n=36=22(m+sm)+14(st+t)	6.0-1.6
<i>S. tridactyla</i>	36	2n=36=22(m+sm)+14(st+t)	6.3-1.7
<i>S. simpsoniana</i>	32	2n=32=22(m+sm)+10(st+t)	5.9-1.4
<i>S. topkegolensis</i>	32	2n=32=22(m+sm)+10(st+t)	5.8-1.6
<i>S. kanaii</i>	32	2n=32=22(m+sm)+10(st+t)	5.7-1.8
<i>S. spicata</i>	32	---	---
<i>S. bhutkesh</i>	36	---	---

m: 中部動原体, sm: 次中部動原体, st: 次端部動原体, t: 端部動原体をもつ染色体。*S. spicata*および*S. bhutkesh*は染色体分裂中期の像が得られなかったため、核型解析に含めず。核型解析は5細胞以上を計測した(*S. laminamaensis*は3細胞のみ)。

表2. 種を識別する主な形質

分類群	形質	葉の縁	葉の向軸側の毛	複葉状花序	総苞の形	最外層の総苞片の形	総苞片の配列	総苞片の最外/最内片の比	総苞片の毛の密度と分布	花冠表面の乳頭状突起の有無	外圍冠毛	冠毛の色	子房の乳頭状突起の有無と位置	花床
<i>Saussurea gossiphora</i>	一回結実性	微突頭-羽状浅裂	短毛	平一凸型	約鐘形	楕円-卵一広卵形	3-6列覆瓦状	外<内	密生	無	粗面の剛毛	白-クリーム	上部に散在	平滑毛様体が密生
<i>S. bhutkesh</i>	多回結実性	齒状	短毛	平一凸型	筒形	鐘-狭長楕円-披針形	1列散在	—	散在	無	粗面の剛毛	白-クリーム	全体に散在	剛毛状突起が散在
<i>S. conaensis</i>	一回結実性	深波-齒状	鐘に短毛	1頭花のみ	—*	—*	—*	—*	—*	無	粗面の剛毛	白-クリーム	無	散状
<i>S. gnaphalodes</i>	多回結実性	全縁-深波状	腺毛+縮れ毛	平一凸型	筒形	狭長楕円-広披針形	3-4列覆瓦状	外>内	密生	無	粗面の剛毛	黒-褐色	無	平滑毛様体が密生
<i>S. kanaii</i>	一回結実性	くしの齒状	腺毛+縮れ毛	倒卵形型	約鐘形	狭長楕円-広披針形	3-4列覆瓦状	外>内	密生	無	粗面の剛毛	白-クリーム	上部に散在	平滑毛様体が密生
<i>S. laminanaensis</i>	一回結実性	くしの齒状	腺毛+短毛	平一凸型	筒形	倒披針-狭長楕円形	2列互生	外>内	鐘に散在	無	羽毛状毛	白-クリーム	無	剛毛状突起が密生
<i>S. laniceps</i>	一回結実性	齒状	短毛	棍棒形型	約鐘形	狭長楕円-広披針形	3-4列覆瓦状	外>内	密生	無	粗面の剛毛	黒-褐色	上部に散在	平滑毛様体が密生
<i>S. namikawae</i>	一回結実性	全縁-深波状	縮れ毛	平一凸型	筒形	狭長楕円-卵状楕円形	3-4列覆瓦状	外>内	密生	有	粗面の剛毛	白-クリーム	上部に縮れ毛密生	平滑毛様体が密生
<i>S. nishikiae</i>	一回結実性	齒状	くも毛	平一凸型	筒形	へら形-倒披針形	3-4列覆瓦状	外>内	散在	無	粗面の剛毛	白-クリーム	全体に密生	剛毛状突起が散在
<i>S. simpsoniana</i>	多回結実性	羽状浅裂-中裂	腺毛+縮れ毛	倒卵形型	筒形	狭長楕円-広披針形	3-4列覆瓦状	外>内	密生	無	粗面の剛毛	白-クリーム	上部に散在	平滑毛様体が密生
<i>S. spicata</i>	一回結実性	齒状-羽状浅裂-中裂	腺毛+短毛	棍棒形型	約鐘形	狭長楕円-広披針形	3-4列覆瓦状	外>内	密生	無	粗面の剛毛	白-クリーム	上部に散在	剛毛状突起が密生
<i>S. topkegolensis</i>	一回結実性	羽状浅裂-中裂	腺毛+縮れ毛	倒卵形型	約鐘形	狭長楕円-広披針形	3-4列覆瓦状	外>内	密生	無	粗面の剛毛	白-クリーム	上部に散在	平滑毛様体が密生
<i>S. tridactyla</i>	多回結実性	全縁-先端部のみ3-5裂	腺毛+縮れ毛	平一凸型	筒形	狭長楕円-広披針形	3-4列覆瓦状	外>内	密生	無	粗面の剛毛	白-クリーム	無	平滑毛様体が密生

固有の形質 形質の組み合わせ *複葉状花序を持たないため、比較せず。

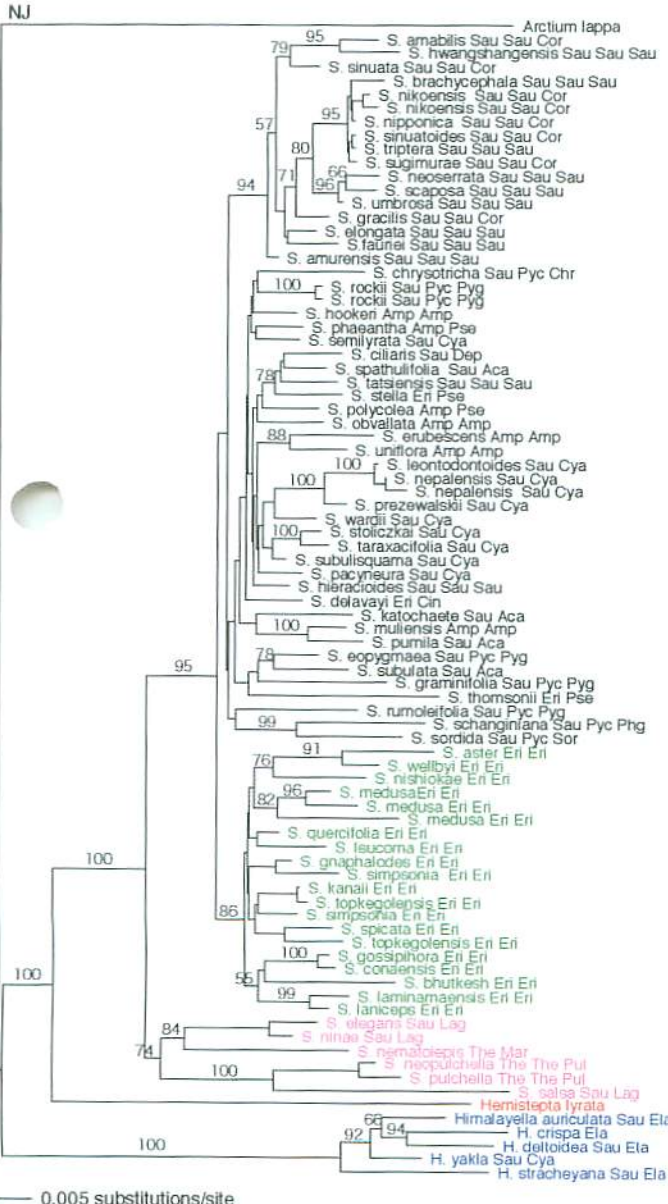
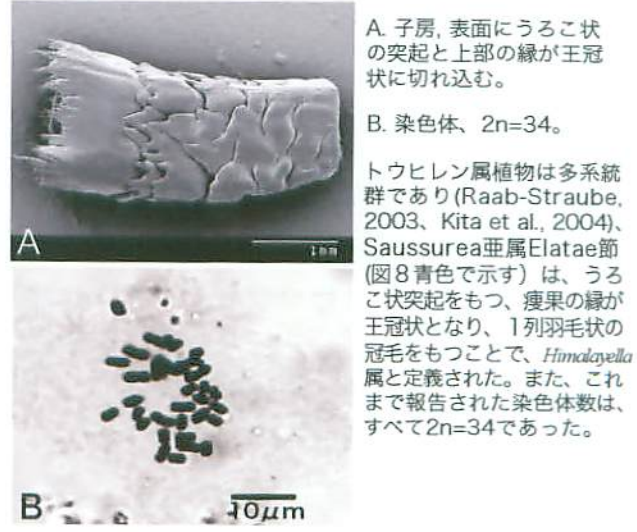


図8. トウヒレン属植物の核DNAのITS+ETS領域の塩基配列にもとづく系統関係

近隣結合法により得られた系統樹。枝上の値は、100回試行によるブートストラップ確率を示す。生育地で採取しシリカゲル乾燥後持ち帰ったサンプルおよびおし葉標本からDNAを抽出し、PCR法によって核DNAのITSおよびETS領域を増幅し、サイクルシーケンス法で塩基配列を決定した。解析には、PAUP4.0を用いた。各種名の後ろにはLipschitz(1979)により分類された亜属、節の順にSaussurea節とTheodorea節は亜節まで、Phycnocephala節は列までを略号で示した。Sau:Saussurea亜属、Sau:Saussurea節、Sau:Saussurea亜節、Cor:Cordifoliae亜節、Pyc:Pycnocephala節、Chr:Chrysotrichae列、Pyc:Pygmaeae列、Sor:Sordidae列、Cya:Cyathidium節、Dep:Depressae節、Aca:Acaules節、Lag:Laguranthera節、Ela:Elatae節、Amp:Amphilaena亜属、Amp:Amphilaena節、Pse:Pseudoamphilaena節、Eri:Eriocoryne亜属、Eri:Eriocoryne節、Pse:Pseudoeriacoryne節、Circ:Cincta節、The:Theodorea亜属、The:Theodorea節、Pul:Pulchellae亜節、Mar:Maritimae節。Lipschitzの分類体系は系統を反映していない。

図9. Saussurea yaklaの開花期の子房と染色体



トウヒレン属植物は多系統群であり(Raab-Straube, 2003, Kita et al., 2004)、Saussurea亜属Elatae節(図8青色で示す)は、うるこ状突起をもつ、瘦果の縁が冠状となり、1列羽毛状の冠毛をもつことで、Himalayella属と定義された。また、これまで報告された染色体数は、すべて2n=34であった。