

氏名	ふくはら たつんど 福原達人
学位(専攻分野)	博士(理学)
学位記番号	理博第1680号
学位授与の日付	平成8年3月23日
学位授与の要件	学位規則第4条第1項該当
研究科・専攻	理学研究科植物学専攻
学位論文題目	ケマンソウ亜科の系統学的研究 ——種子・果実の比較解剖と分岐分析——

論文調査委員 (主査) 教授 河野昭一 教授 菊澤喜八郎 教授 東 正彦

### 論文内容の要旨

ケマンソウ亜科 (Fumarioideae) はケシ目 (Papaverales) の1グループで、北半球と南アフリカケープ地域にまたがる広い分布を持ち、16属500以上の種を含む。この亜科全体を対象にした系統学的な研究は、これまで Lidén (1986) によるもののみで、それも2つの tribe のうち tribe Corydaleae についての包括的研究はまだされていない。

申請論文は5つの章からなる。第I章では Fumarioideae の形態や地理的分布の概説や分類体系の変遷・その問題点を述べた。第II章と第III章はそれぞれ種子と果実の解剖学的構造の観察の報告で、主論文の中心を成す。申請者は、自ら野外で採集した材料、日本やヨーロッパ・北米・南アフリカの植物園やハーバリウムで栽培・保存されている標本を使い、系統関係を論じる際に重要な分類群を網羅し、観察された種皮・果実の多様性を近縁群との比較や生態的特性との相関に基づいて進化系列に位置づけた。第II章では、亜科の全ての属と亜属、節の殆どを代表する140種の種皮の構造を観察した。各細胞層の厚さ・細胞の形状・蔞酸カルシウムの結晶・木化・タンニンの蓄積・細胞壁の肥厚のパターンなど、種間で変異を示す形質を、近縁群と比較した。最も原始的な形質の組み合わせは、ケマンソウ (コマクサ属) に見られ、この種と亜科の他の分類群とが姉妹群関係にあることが示唆された。コマクサ属の他の種も、外種皮内層または内種皮内層において他属に比べ原始的な特徴を保有していた。種皮全体の厚さの示す大きな種間変異は、構造の差異ではなく最外層の細胞の大きさと細胞内容物の量との連続的な変異によるものであった。ケマンソウ亜科の種皮の進化では、外群と共通する外種皮内層型から外種皮外層型への移行が一度あり、そのあと、外種皮外層の退化がおそらく果実の形態と相関する形で複数回起こったと考えられる。第III章では、ケマンソウ亜科の各属の代表的な種の果実を解剖し、維管束走行・裂開部の構造・果皮の断面構造を観察した。裂開部の位置・内果皮の細胞の形状・厚壁細胞 (繊維や異形細胞) の有無・分布・方向が、属間、あるいは属内で変異していた。これらの形質の分化を近縁群を参照して比較・検討した。ケマンソウ亜科の果実は形態的に変異に富んでいるが、アブラナ科状のさく果が原始的な状態と考えられ、さまざま

まなタイプの果実はそれから由来したと推定される。厚壁細胞の量には、生育条件・散布様式などとの明らかな相関が認められ、この形質と他の形質との矛盾は生態条件に対応した平行進化によることが示唆された。第IV章では、種子と果実の解剖学的構造を含む35形態形質と19分類群（うち2つが外群）を含む形質行列から分岐分析を行い、最節約分岐図を求めた。その結果、キケマン連は、その末端部分とカラクサケマン連/*Cysticapnos*が姉妹群となるために非単系統群と考えられ、コマクサ属は亜科の分化の初期に別々に分岐した3つのクレードの寄せ集めであり、3つまたは4つの属に細分されるべきであると結論された。また、亜科の進化史では東アジア・北米に分布する群の分化が中央アジア・地中海域・南アフリカに分存する群の分化に先行したことが示唆され、同じような傾向がRanunculidaeの他のグループにも当てはまることに注意が喚起された。第V章では、キケマン属 (*Corydalis*) の高次分類を論じた。この属を塊茎を持つ群と持たない群とに分類することは支持されず、むしろ両者ともに非単系統群であると見なされる。種皮・果皮の形質と rDNA の ITS 塩基配列から推定された分岐図を組み合わせると、キケマン属の中に3つの主要なクレードが認められた。

#### 論文審査の結果の要旨

種皮・果実の構造は多くの被子植物で顕著な多様化を示す。従って、これらの形質は系統を推定する手段としても潜在的な価値があるとされ、それらの多様性が生じた過程にも関心が集まっている。しかし、多くの科では少数の種のデータがあるのみであり、十分に多様性が把握されているとは言い難い。本研究は、標本庫に所蔵されている標本から採取した材料を使って観察することが可能であるという利点を生かし、包括的にこれらの特徴を記載している。小さな科・亜科を対象にしたものを除けば、このような研究はまれなものと言うことが出来る。申請者は、種皮においては発生過程の観察によってまず相同性の客観的な把握に努めている。果実の解剖学的形質の評価に関しては、発生学的な観察がさらに必要であろう。

第II章では、140種の種皮の構造を観察し、ケマンソウを除く亜科全体、コマクサ属を除く亜科全体、コマクサ属コマクサ亜属、キケマン属の一部、そしてカラクサケマン亜連、それぞれの単系統性を支持する結果を得ている。第III章では、ケマンソウ亜科の各属の代表的な種の果実を解剖し、コマクサ属・ツルクマクサ属を除く亜科全体とコマクサ属コマクサ亜属、コマクサ属の一部 (*Macranthos* 亜属および *Chrysocapnos* 亜属)、広義の *Ceratocapnos*, *Ceratocapnos* と *Sarcocapnos*, *Discocapninae* 亜連、カラクサケマン亜連の単系統性を支持する証拠を得ている。

種皮と果実の特徴は、キケマン連、特にコマクサ属が非単系統群であることを示したが、第IV章では、さらに他の形態形質を加え分岐分析を行い、最節約分岐図を求めた。その結果は、種皮や果実から得られた結果を支持し（つまり、他の形質から推定される系統は種皮や果実から推定される系統と整合的であり）、キケマン連が単系統群とは認められない、コマクサ属は3つまたは4つの属に細分されるべきであると結論されている。第V章ではキケマン属 (*Corydalis*) の高次分類を論じている。

本研究の主目的は、南北両半球に広範に分布し16属500種以上の多数の分類群を含む巨大なグループであるが故に従来包括的な研究が欠落していた *Fumarioideae* の系統分類学的再検討を行うことにある。この研究で申請者は、全ての分類群を対象に種子・果実を中心に比較解剖・比較発生学的視点より多数の形

質を精査し、その結果に基づき対象群全体の示す多様性、そして形質の相同性・進化傾向・収斂などの分化パターンの全体像を把握した。この研究で採用した方法は古典的であるが観察の詳細さと比較研究の綿密さにおいて非常に手堅い。分岐学的手法を用いた各分類群間の類縁関係と系統の解析も、上述した多数の新事実によって、より客観性の高い結果が得られている。今後、この研究では未だ十分になされていない分子系統学的研究をさらに導入することによって、得られた結果をより確度の高いもの出来るであらう。

申請論文の骨子は5本の投稿論文にまとめられており、そのうち4本は国際誌に発表済みである。参考論文の内容は、日本産の *Fumarioideae* を対象とした分類学的研究、被子植物の他の分類群における種子・果実の解剖学的研究、*Fumarioideae* での分子系統樹と形態との比較であり、申請者の研究能力を、より幅広い材料と手法において示すものである。以上のことから、本論文を、博士（理学）の学位論文に値するものと認める。なお、申請論文に報告されている研究業績を中心に関連分野について試問した結果、合格と認めた。