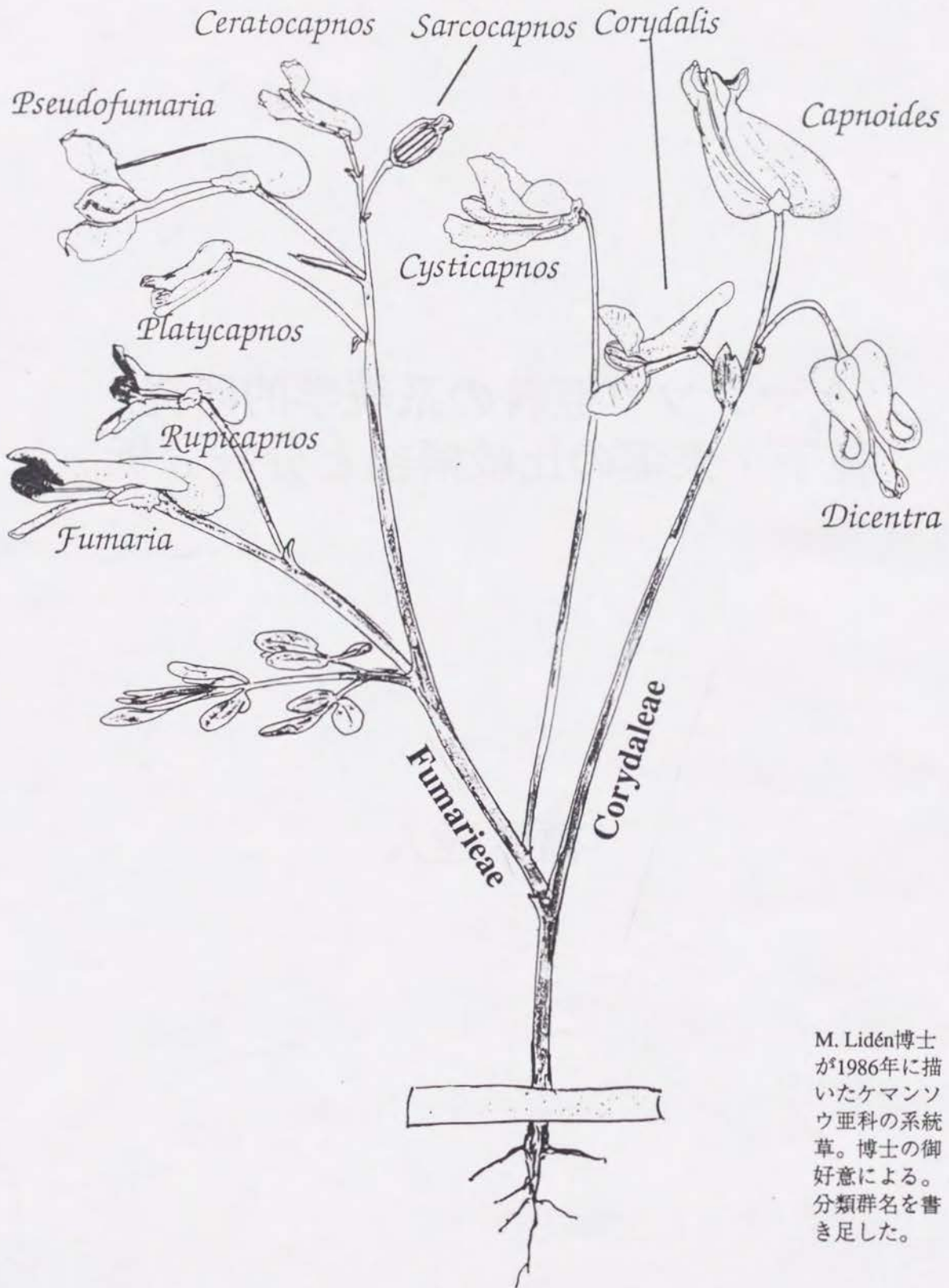


②

主論文

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

福原達人



M. Lidén博士
が1986年に描
いたケマンソ
ウ亜科の系統
草。博士の御
好意による。
分類群名を書
き足した。

目 次

英文要旨 (Abstract)	4	第IV章. 形態形質に基づく	70
添付論文目録	6	Fumarioideae (ケマンソウ亜科)	
謝辞	6	の分岐分析	
要旨	7	IV-1. 序論	70
第I章. 序論	9	IV-2. データと方法	70
I-1. ケマンソウ亜科の	9	IV-2-1. OTU (分析の単位)	70
特徴と分類		IV-2-2. 形質	70
I-2. 地理と生態	12	IV-2-3. 分岐分析	73
I-3. 研究の目的と内容	13	IV-3. 結果と議論	73
I-4. ケマンソウ亜科と	14	第V章. 総合議論	76
近縁群との関係		V-1. 系統と分類	76
I-5. 解剖学的観察の材料と方法	16	V-1-1. Fumarioideae(ケマン	76
I-5-1. 材料の採取と保存	16	ソウ亜科)において初期	
I-5-2. 観察	16	に分化したグループ	
I-5-3. 分類群の範囲づけと	17	V-1-2. Corydaleae(キケマン	79
同定・証拠標本		連)と Fumarieae	
第II章. ケマンソウ亜科の種皮構造	18	(カラクサケマン連)	
II-1. 序論	18	の関係	
II-1-1. 研究史	18	V-1-3. Corydalis (キケマン属)	81
II-1-2. 記載の用語	18	V-2. 植物地理	83
II-2. 結果	19	V-2-1. 分岐順序と現分布域	83
II-2-1. 発生過程	19	V-2-2. 東アジア-北米隔離分布	86
II-2-2. 成熟した種皮の多様性	20	V-2-3. 生態に関するノート	88
II-3. 議論	35	V-3. 結び	89
II-3-1. 近縁群との比較による	35	引用文献	90
進化傾向の推定		付録: 観察材料リスト	93
II-3-2. 系統分類学的考察	39		
II-3-3. 進化傾向の要約	43		
第III章. ケマンソウ亜科の果実	44		
の比較解剖			
III-1. 序論	44		
III-2. 結果	44		
III-2-1. 果実の維管束走行	46		
パターン			
III-2-2. 果実の裂開部の構造	55		
III-2-3. 果皮の構造	57		
III-3. 議論	65		
III-3-1. 形質の評価	65		
III-3-2. 系統学的考察	67		

Abstract. Comparative Seed and Fruit Anatomy and Phylogeny of Fumariaceae-Fumarioideae. FUKUHARA, T. (*Systematic Botany Section, Botany Department, Faculty of Science, Kyoto University, Kyoto 606-01*)

Fumarioideae is one of the two subfamilies of Fumariaceae (Ranunculidae-Papaverales), the other being Hypecooideae. It comprises more than 500 species and is distributed in temperate regions and tropical highlands of the Northern Hemisphere, east Africa and South Africa. Its floral structure is elaborated and rather uniform, and supports monophyly of the subfamily.

The present study includes a comprehensive study of the seed-coat and pericarp anatomy of the subfamily and a discussion of the evolutionary trends of these structures based on the comparison with the outgroups and on the account of possible functional correlations. It aims to present new evidence for the relationship among the genera, subgenera and sections of Fumarioideae, especially Corydaleae.

I. Seed-coat anatomy was described in ca. 140 species of Fumarioideae, which represent all the genera, subgenera, and most sections. Nine seed-coat types were recognized: I) *Dicentra* subg. *Hedycapnos*, II) *Dicentra* subg. *Chrysocapnos*, III) *Dicentra* subg. *Macranthos*, IV) *Dicentra* subg. *Dicentra*, V) *Corydalis* p.p., VI) rest of Corydaleae, *Cysticapnos*, *Pseudofumaria* and *Ceratocapnos*, VII) *Discocapnos* and *Sarcocapnos* p. p., VIII) *Sarcocapnos* p. p., *Platycapnos* and *Trigonocapnos*, and IX) Fumariinae. Variable characters are polarized based on the comparison with Fumariaceae-Hypecooideae, Papaveraceae and Pteridophyllaceae. It is assumed (1) that endotestal seed-coat type (I) is most primitive, (2) that exotestal seed-coat types (II - VIII) are derived therefrom, and (3) that the reduction of the mechanical layer, including the origin of thin seed-coat type (IX) occurred repeatedly in combination with indehiscent, hard-walled fruits. *Dicentra* subg. *Hedycapnos* (with type I) possesses a combination of primitive testal characters unique within the subfamily, suggesting it represents a sister group of the rest of the subfamily. Each of the other subgenera (with II, III or IV) is also characterized by a unique combination of seed-coat characters, which are found in the outgroups but not in the other genera. Seed-coat characters support the monophyly of Fumarioideae exclusive of *Dicentra* subg. *Hedycapnos*, Fumarioideae exclusive of *Dicentra*, of *Dicentra* subg. *Dicentra*, of *Corydalis* p.p., and of Fumariinae.

II. The pericarp anatomy of Fumariaceae-Fumarioideae (Papaverales) is observed. Dehiscence zones, endocarp, and fiber clusters in the mesocarp (presence/absence, distribution and abundance) vary among taxa. Fiber layers or idioblastic sclereids characterize some genera. Pericarp anatomy supports the monophyly of *Dicentra* subg. *Macranthos* plus *Chrysocapnos*, *Ceratocapnos* s.l., *Ceratocapnos/Sarcocapnos*, *Discocapninae*, and Fumariinae, suggests paraphyly of the tribe Corydalaе, and specifically of *Dicentra*, and similarity between *Dactylicapnos*, *Capnoides* and *Corydalis*. Pericarp anatomy is equivocal on other issues, e.g., the relationship of Corydaleae, Fumariaceae and *Cysticapnos*, and the position of *Platycapnos* and *Pseudofumaria*.

III. Data matrix of 35 morphological characters for the 17 taxa of Fumarioideae and two outgroups is constructed and analyzed cladistically. The strict consensus tree is expressed as (*Dicentra* subg. *Hedycapnos*, ((*Dicentra* subg. *Chrysocapnos*, *Dicentra* subg. *Macranthos*), *Adlumia*, (*Dicentra* subg. *Dicentra*, (*Dactylicapnos*, (*Capnoides*, (*Corydalis*, *Cysticapnos*, Fumariinae, *Discocapninae*, *Sarcocapninae*)))))). Corydaleae is suggested to be a non-monophyletic group, in the distal part of which Fumariaceae is nested. *Dicentra* seems an assemblage of some basal clades, and should be divided into four genera that are currently assigned as subgenera. The result suggests that the divergence of east Asian-north American taxa proceeds that of the central Asian, Mediterranean and south African taxa, a trend that has been suggested to generally hold for other groups of Ranunculidae. That earlier authors recognized

probably paraphyletic *Dicentra* as an east Asia-north America disjunct element seems an example of the confusion of the result of the status of morphological evolution with that of common origin. Monophyletic fumarioid elements that contribute to the floristic similarity between east Asia and north America are classified into three groups based on the relationship between the putative phylogeny and geography.

IV. Subdivision of *Corydalis* into tuberous group and non-tuberous group seems unnatural, because both groups are non-monophyletic. Part of the non-tuberous species and the tuberous species share several derived conditions of seed-coat anatomy and seem monophyletic, while the rest of the non-tuberous group share seed-coat characters with many other genera of Fumarioideae. Sect. *Duplotuber*, a tuberous section, are deviated from the other tuberous sections in seed-coat as well as stigma and seedling characters. Combined with rDNA-ITS cladogram (Lidén & al, 1995, Plant Syst. Evol. Suppl.), seed-coat and pericarp anatomy supports three major clades within *Corydalis*, which have never been recognized.

添付論文目録

本論文は以下の5論文に基づいている。主として(1)と(2)が第II章、(3)と(4)が第III章、(5)が第IV章に対応する。

- (1) Fukuhara, T. 1992. Seed-coat anatomy of Japanese species of *Corydalis* and *Dicentra* (Papaveraceae-Fumarioideae). *Botanical Magazine Tokyo* 105: 303-321.
- (2) Fukuhara, T. and Lidén, M. In press. Seed-coat anatomy in Fumariaceae-Fumarioideae. *Botanical Journal of the Linnean Society*.
- (3) Fukuhara, T. 1995. Vascular pattern in the fruit of *Trigonocapnos* and *Discocapnos* (Papaveraceae-Fumarioideae). *International Journal of Plant Sciences* 156(4): 547-554.
- (4) Fukuhara, T. and Lidén, M. In press. Pericarp anatomy in Fumariaceae-Fumarioideae. *Botanische Jahrbücher für Systematik Pflanzengeschichte und Pflanzengeographie*.
- (5) Fukuhara, T. Manuscript in preparation. Morphology-based cladistic analysis of Fumarioideae (Fumariaceae)

謝辞

この研究は、始まりから現在に至るまで、数多くの方々からさまざまなかたちの御援助を賜りました。

河野昭一教授には、終始寛容と辛抱をもって御指導・御鞭撻いただくとともに、研究に必要なあらゆる環境を用意していただきました。ありがとうございました。

小山博滋先生、村田源先生、野口順子先生、寺内良平先生の諸先生方には、さまざまな局面で力になっていただきました。京都大学総合人間学部の戸部博教授には、形態学の理論と技術を初歩から手ほどきしていただき、西村久男氏(京都大学理学部)には圃場での植物の栽培でお世話になりました。植物分類学研究室の諸先輩・後輩方には色々とお迷惑をかけたにもかかわらず、終始、励ましと支援をいただきました。

本研究は国内外のハーバリウム・植物園(材料と方法を参照)や以下に挙げる研究者の方々に材料の入手の便宜をはかっていただいたことによって可能となりました。謝意と敬意を表します。

Magnus Lidén博士・戸部博博士・秋山弘之博士・Stefan Gleissberg博士・朴宰弘博士・Larry Hufford博士・田村実博士・野口順子博士。標本の同定では、Magnus Lidén博士(スウェーデン、Göteborg大学)の援助を得ました。

Magnus Lidén博士は、材料の入手でお世話になり、またいくつかの論文の共著者として、同じグループを研究する者として、知識と関心・情熱を共有して下さいました。この場を借りて私かに感謝したいと思います。

最後に、私事ながら、私と本研究に対する両親や親族の方々の理解と援助への感謝を記します。

要 旨

Fumarioideae(ケマンソウ亜科)はFumariaceae(ケマンソウ科)の2つの亜科の一つで、500以上の種を含み、北半球・東アフリカ・南アフリカの温帯(まれに熱帯高地)に分布している。本研究は種皮と果実の解剖学的構造の包括的な記載と外群比較や機能的制約の考慮に基づいたそれらの進化傾向の考察を含んでいる。そしてそれらからFumarioideaeを構成する属・亜属・節の間の系統関係に新しい知見をひきだすことを目的とする。

[1] Fumarioideaeの全ての属と亜属、そしてほとんどの節を代表する140種の種皮の構造を観察した。材料は野外採集で採取したり、また、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されている、または保存されている標本から許可を得て採取した。各細胞層の厚さ・細胞の形状・蓚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、*Dicentra spectabilis* (ケマンソウ, コマクサ属)に見られ、この種が亜科で最もさきがけて分岐したことが示唆された。*Dicentra* (コマクサ属)の他の種も、種皮の構造において、何らかの点で、他の属に比べて原始的な特徴を保持していた。種皮全体の厚さは属によって大きく違うが、その相違は構造の変化によるというよりも、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化によるものであった。このことから、Fumarioideae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。種皮構造は、他に、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が、それぞれ単系統群であることを支持した。

[2] Fumarioideae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。これらの変異を近縁群を参照して解釈した。Fumarioideae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。果実解剖の結果は、*Dicentra* subg.

Macranthos/*Chrysocapnos*、広義の*Ceratocapnos*、*Ceratocapnos*/*Sarcocapnos*、*Discocapninae*、*Fumariinae*それぞれの単系統性を支持したが、一方、*Corydaleae* (キケマン連)、特に*Dicentra*属が側系統群であることを示した。

[3] 35形態形質と19分類群(うち2つが外群)を含むFumarioideaeの形質行列から分岐分析を行った。最節約分岐図の厳密合意樹の樹形は次のように表される:

(Dicentra subg. Hedycapnos, ((Dicentra subg. Chrysocapnos, Dicentra subg. Macranthos), Adlumia, (Dicentra subg. Dicentra, (Dactylicapnos, (Capnoides, (Corydalis, Cysticapnos, Fumariinae, Discocapninae, Sarcocapninae))))))

Corydaleaeは、その末端部分とFumarieae/Cysticapnosが姉妹群となるために非単系統群と考えられる。DicentraはFumarioideae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まりであり、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、Fumarioideaeの分化過程では東アジア・北米に現在分布する群の分化が現在中央アジア・地中海域・南アフリカに分布する群の分化に先行したことが示唆された。同じような傾向はRanunculidaeの他のグループにも当てはまる。

[4] Corydalis (キケマン属)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思われる。塊茎を持たない群の一部と塊茎を持つ群は種皮における多数の派生形質を共有する一方で、塊茎を持たない群の残りはFumarioideaeの他の属と種皮形質を共有する。塊茎を持つ群の一つ Sect. Duplotuberは他の塊茎を持つ種群から種皮・柱頭・幼植物の形質で顕著に異なっている。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(Lidén & al, 1995, Plant Syst. Evol. Suppl.)を組み合わせると、Corydalisの中に3つの主要なクレードが認められる。

第I章. 序論

I-1. Fumarioideae(ケマンソウ亜科)の特徴と分類

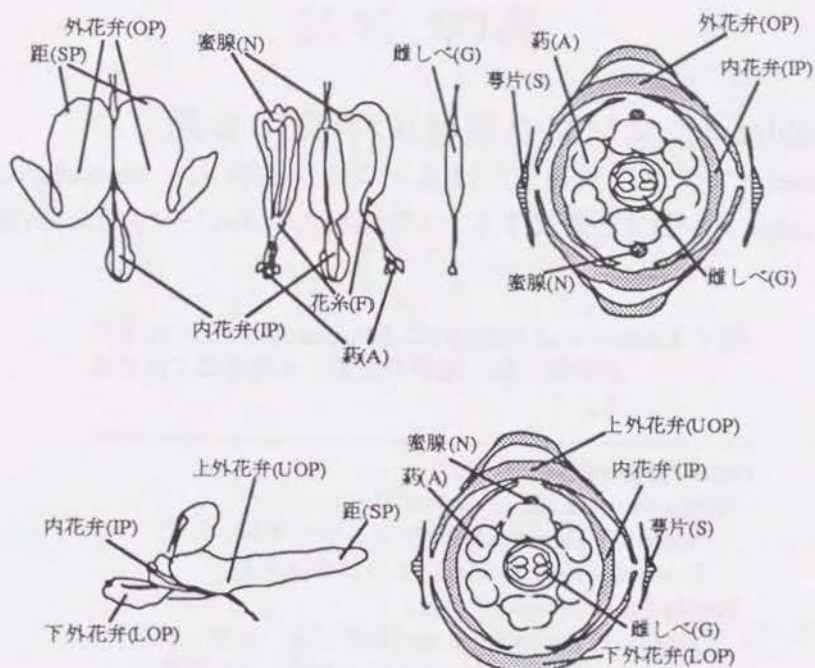
Fumarioideae(ケマンソウ亜科またはエンゴサク亜科)は、Fumariaceae(ケマンソウ科) [Papaverales(ケシ目)]を構成する2つの亜科のうちの一つである(表I-1)。

表I-1. Kubitzki & al. (1993)によるFumarioideaeとその周辺群の目・科・亜科の定義。本論文はこれに従う。

Order Papaverales (ケシ目)
Family Fumariaceae (ケマンソウ科)
Subfamily Fumarioideae (ケマンソウ亜科)
Subfamily Hypecooideae (ヒベコウム亜科)
Family Papaveraceae (ケシ科)
Subfamily Chelidonioideae (クサノオウ亜科)
Subfamily Eschscholzioideae (ハナビシソウ亜科)
Subfamily Papaveroideae (ケシ亜科)
Subfamily Platystemonoideae (ブラティステモン亜科)
Family Pteridophyllaceae (オサバグサ科)

この亜科のメンバーでは、がく片、外輪の花弁、内輪の花弁はそれぞれ2枚づつからなり、十字対生状に配列される(図I-1)。内花弁の上部は外側に膨れたドーム状になり、更に2つの内花弁の先端は互いに合着する。つまり、2つの内花弁の先端部は柱頭とやくを閉じ込める扁平なキャップ状の構造を形作る。この部分は媒介昆虫が止まる足場となり、媒介昆虫の体重で柱頭とやくが露出して送粉・受粉が行われる。両方または片方の外花弁の基部は下側へ膨れ、グループによっては距になって蜜腺から分泌された蜜が溜まる場所となる。雄ずいは2つのphalange(束)になり、それぞれの束は内花弁と互生する。1つの束は3つの雄しべが合着したものと見なされ、そのことは、先端のやくが3つ---中心に2室のやく、左右に1室のやく---があることや維管束の走行から推定出来る(Lidén, 1986)。コマクサ属(Dicentra)の多くの種で花糸のほとんどの部分が合着しないで3つに遊離していることも、この推定を裏付ける。これらの風変わりな花の構造は、ケマンソウ亜科を表形的に容易に区別できるグループとして特徴づけ、その単系統性を支持している。

花の形態の共通性のゆえに、Linnaeus (1753)は、現在では16属に分類されているFumarioideaeを全て一つの属、Fumaria(カラクサケマン属)に含めた。以後、距の数や果実の形態に基づいて属の細分が行われた。また、それらの属の間の類縁関係も、亜科の中の連への分類という形で、さまざまな著者らによって表現されてきた。



図I-1. ケマンソウ亜科の花の形態と花式図。上段はDicentra · Adlumiaの十字相称の花、下段はCorydalisなどの左右相称の花。

表I-2. Fumarioideaeの亜科内の分類。代表的なもののみを示す。

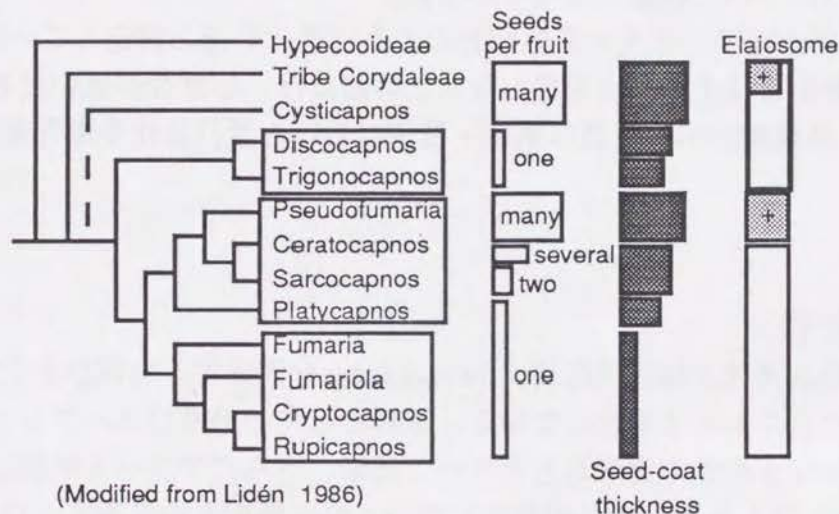
Genera	Lidén (1986, 1993a)	Bernhardi (1833, 1838)	Hutchinson (1921) Fedde (1936)	Takhtajan (1987)		
<i>Dicentra</i>	Corydaleae	Dicentreae		Dicentreae		
<i>Dactylicapnos</i>						
<i>Adlumia</i>						
<i>Capnoides</i>						
<i>Corydalis</i>						
<i>Cysticapnos</i>	(Incertae sedis)	Monocentreae*	Corydaleae	Corydaleae		
<i>Pseudofumaria</i>						
<i>Ceratocapnos</i>	Sarcocapninae					
<i>Sarcocapnos</i>						
<i>Platycapnos</i>						
<i>Fumaria</i>	Fumarieae					
<i>Fumariola</i>						
<i>Rupicapnos</i>	Fumariinae					
<i>Cryptocapnos</i>					Fumarieae	Fumarieae
<i>Discocapnos</i>						
<i>Trigonocapnos</i>	Discocapninae					

*) *Cysticapnos p.p.* (= *Phacocapnos*) was assigned in Dicentreae.

Bernhardi (1833, 1838)は距の数によってFumarioideaeを二分し、Prantl & Kundig (1891)・de Candolle (1821)・Hutchinson (1921)・Fedde (1936)・Takhtajan (1987)らは、果実内の種子が一個であるか多数であるか・果実が裂開するかどうかの2点を重視して2つないし3つの連を認めた(表I-2)。しかし、これらの分類系と矛盾する形質も多く、また、果実の形質自体もいくつかの中間型がみられることが指摘され

ていた(Ryberg, 1960; Ernst, 1962)。

最近になってLidén (1986, 1993a)は、その時点で知られているさまざまな形質を取り入れて系統の仮説(表紙裏の図; 図I-2)を導き、それに基づいた分類系を提出した(表I-2)。この分類系もやはり2つの連を認めているが、表に示すように、他の分類系と連の範囲付けが大きく異なり、また、それまでCorydalisに含まれていた数種が、他の属に移されたり独立属として認識されている。また、Fumarieae(カラクサケマン連)の中に3つの亜連---Sarcocapninae(サルコカプノス亜連)・Discocapninae(ディスコカプノス亜連)・Fumariinae(カラクサケマン亜連)---を単系統群として認めた。



図I-2. Lidén (1986)の分岐図(改変)と種子・果実の形質の関係。属名を囲む方形の枠は、Fumarieaeの3つの亜連(上から、Discocapninae、Sarcocapninae、Fumariinae)を示す。

考慮されている形質の広さと、系統仮説を明示的に反映していることとで、Lidénの分類系は他の分類系に含まれていた問題点の多くを解決していると考えられる。しかし、彼の分類系とそのもとになった系統樹(図I-2)には、なおいくつかの問題が残るし、また新たに浮かび上がった問題もある。

1. Lidénの系統解析では、2つの連のうち、Fumarieaeの属間の関係は分析されたが、もう一つの連、Corydaleae(キケマン連)では、その内部の系統関係と連自体の単系統性の検討十分に行われなかった。

Corydaleaeの中でも、特に2つの属、CorydalisとDicentraが、未解決の問題を含んでいる。

CorydalisはFumarioideae最大の属であり、分布も広く、形態も多様である。従って、多くの属内分類群(亜属・節)が設定されて来たが、亜属・節の範囲付けも、それらの間の系統関係も、まだ混乱している。

DicentraはStern (1960, 1971)によって属の中に5つの亜属に分類された。これらの

亜属は互いに明瞭に区別できるほどそれぞれが際だった特徴を持っているが、そのことはかえって属のまとまりに疑問を投げかけてもいる。5亜属のうち *Dactylicapnos* 亜属は独立属として扱われることが多い (Fedde 1936, Lidén 1986, Takhtajan 1987) し、また、*Adlumia* (ツルコマクサ属あるいはモモチドリ属) と *Capnoides* (カプノイデス属) はしばしば *Dicentra* の一部に近縁ではないかと考えられてきた (Berg 1969, Lidén 1986)。また、Stern (1960, 1971)・Berg (1969) はともに属内の系統関係を考察したが、両者は細部で有意な一致が見られるものの、大域的な関係に関してはむしろ大きく異なっている。

2. *Cysticapnos* (フウセンケマン属) の所属---*Corydalleae* に含まれるのか、*Fumarioideae* に含まれるのか---について結論に至らなかった。

3. Lidén の系統樹が種子・果実の形質がどのように進化したと推定しているかを検討すると、系統樹と種子・果実形質の分布との間には、不整合が見いだされる (図 I-2)。つまり、系統樹が示す仮説は果実・種子における並行進化や逆行進化を想定している。

I-2. 地理と生態

花の構造での共通性とは対照的に、*Fumarioideae* を構成する16属およそ500種は、地理的分布や生態の面で多様化している。亜科としての分布はユーラシアと北米を中心に、アフリカの地中海沿岸地方とケープ地域、さらにアフリカ東部にわたる (図 I-3)。属数から見ると最も分布が集中しているのは地中海沿岸地方からコーカサス、そしてケープ地域 (それに次いで東アジアと北米) であり、種数では最大の属である *Corydalis* (キケマン属) の多様性が著しい中国南部から西部に最も集中している。

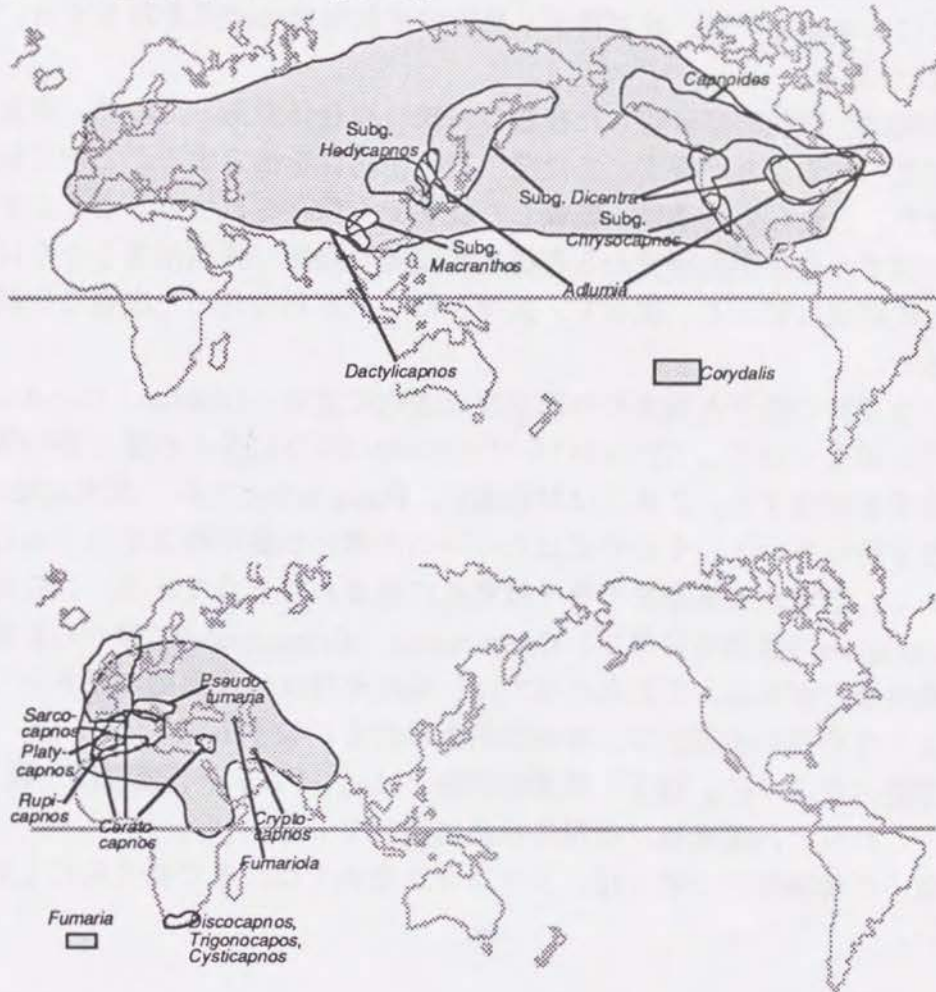
生活型や生育環境から見ると、この亜科の分類群は全てが草本であり、一年草・越年草・真正二年草・多年草などさまざまな生活史を示す。巻きひげや巻きひげ化した葉柄によって他者に巻き付く種類、また、上部で著しく枝分かれすることで他者によりかかる種類も多い。生育地もさまざまで、落葉林の林床・林縁など森林と結び付くもの、高山の草地や流水沿いに生育するもの、切り立った露岩の隙間に生育するもの、より開放的な、草地や人間の生活による干渉の多い場所に見られるものまである。*Pseudofumaria* や *Fumaria* の幾つかの種類は、栽培から逸出して、あるいは雑草として、本来の分布域を越えて分布を広げている。

Fumarioideae はアリ散布への強い傾向を示すグループである。*Corydalleae* の大多数の種は種子にエライオソームを持ち、また、*Fumarioideae* では果実の基部がアリを誘引することが多くのグループで報告されている。

連ごとに見てみると、*Fumarioideae* (カラクサケマン連) は、ほとんどの種が一年草からなり、隙生植物や耕地雑草ほか、多くは開放的環境に生育する。

Fumarioideae の分布は、*Fumaria* がインドに達するのと *Ceratocapnos claviculata* が北ヨーロッパの大西洋沿岸に分布するのを除けば、中央アジア・地中海沿岸域・南アフ

リカのケープ地域に限られる(図I-3)。



図I-3. Fumarioideae(ケマンソウ亜科)の属のおおよその分布。Dicentra(コマクサ属)は亜属レベルまで示す。上: Corydaleae(キケマン連)、下: Fumarieae(カラクサケマン連)。Hutchinson (1921)・Ryberg (1960)・Stern (1961)・Berg (1969)・Lidén (1986)・Hong (1993)による。

これに対してCorydaleae(キケマン連)では、Dicentraが全て多年草、DactylicapnosとCorydalisが多年草と一・二年草の両方を含み、AdlumiaとCapnoidesは一・二年草のみからなる。Dicentra・Adlumia・Dactylicapnos・Corydalisは林床や林縁などの森林環境と結びついた場所に生育する種を多く含んでいる。CorydaleaeのなかでCorydalisだけは北半球の温帯域のほとんどと東アフリカの高地をも含む広大な分布域を持つが、他の属は東アジアか北アメリカ、あるいはその両方に分布が限られている(Dactylicapnosは中国の中南部からヒマラヤに達する)(図I-3)。

I-3. 研究の目的と内容

本研究はFumarioideae、なかんずくCorydaleaeの系統関係を推定し、その結果が

ら亜科の示す多様性を説明することを目的とする。

そのために、本論文では、まず種子と果実の比較解剖の結果を報告する。その主な理由は4つある。

1. 種子と果実は、機能的に分化した複数の組織の複合体であるために、有意な構造の変異が見られることが多く、また発生上の相同性を推定することが比較的やさしい。また、これらの構造は、乾燥した種子でも保存されていることが多いために、近縁群での発生学的研究から各構成細胞層の起源が推論出来るならば押し葉標本が比較研究に使える。従って、入手しにくい材料も含めた広範な比較研究が可能である。
2. ケマンソウ亜科の種子と果実の外部形態は変化に富む。*Dicentra*・*Corydalis*などでは、果実は蒴果で裂開して2つのバルブと2つのバルブに分かれ厚く堅い種皮に包まれた種子を開放する。これとは対照的に、*Fumaria*などでは、果実は堅い裂開しない果皮を持っていて、その中にはただ一つの薄い紙質の種皮で包まれた種子を含んでいて、散布から発芽まで種子は果皮に包まれたままである。この両極の間に、*Discocapnos*の翼果形の果実、*Ceratocapnos*・*Sarcocapnos*の2個から数個の種子を含む果実などがある。これらの属では、果皮や種皮は中間的な厚さをしている。このような形態の多様性は、解剖学的多様性を示唆する。
3. 前々節で述べたように、種子・果実の形態とLidénによる系統仮説は一致していないから、これらの内部構造は仮説の検証に適している。
4. 果実と種子の解剖学的な研究は、ケマンソウ亜科では、まだ断片的にしか行われていない。

本研究では、日本産の種を中心に代表的な種で種皮のさまざまな発生段階を比較して、種皮の各細胞層の相同性を検討してから、それをもとに亜科の全属を代表する約140種の成熟した種皮の構造を比較する(第II章)。次に、果実の構造をやはり亜科の全属を代表する約40種で、果皮構造・維管束走行・裂開部の構造を重視して比較する(第III章)。続いて、種子と果実のデータに、既知の他の形態形質と合わせて系統の仮説を示す(第IV章)。そして、その仮説と以前の分類系や他の系統仮説---それらは本研究で示されるものと異なり亜科の一部しか扱っていないが---と比較して、必要なら仮説をより反映した分類系の修正を論じ、加えて、系統仮説と地理・生態分布の対応関係を考察する(第V章)。

これらのことを通して、現時点での情報を反映したFumarioideaeの系統仮説を示すとともに、この亜科の系統と形態の進化様式に関する今後の研究の基礎となるデータを提供することを、本研究は目指している。

I-4. ケマンソウ亜科と近縁群との関係

本研究では、観察された形質の評価(進化方向や可塑性)の多くをFumarioideaeの

近隣の植物群との比較に負っている(外群比較法; Wiley, 1981; Maddison et al., 1984; Nixon & Carpenter, 1993)。ここでは外群の系統関係に関する既知の見解を要約する。

FumarioideaeとHypecooideaeの単系統性、つまりFumariaceaeの単系統性は花の各部分の構成と配置から支持されてきた(Lidén 1986; Dahl 1990; Kadereit & al. 1994)。また、Fumariaceae・Papaveraceae・Pteridophyllaceae (オサバグサ科; Pteridophyllum racemosum (オサバグサ)の一属一種からなる)が一つの単系統群(Papaverales)をなすことも、古くから信じられている。これらの仮説は、近年の広範な分子系統学的研究によっても支持された(Drinnan & al. 1994; Schwarzbach & al. 1995)。

一方、Papaveralesの内部でFumariaceae・Papaveraceae・Pteridophyllaceaeが互いにどのような系統関係にあるのかについては研究者により見解が異なる。形態に基づく分析のいくつかは、Papaveraceaeが非単系統群であり、Papaveraceaeの一部(Eschscholzioideae (ハナビシソウ亜科)またはChelidonioideae (クサノオウ亜科))がFumarioideaeに近縁で、それ以外のケシ科(Papaveroideae(ケシ亜科)とPlatystemonoideae(プラティステモン亜科))はむしろ遠い関係にあると考えた(Brückner 1983, 1984, 1985b; Lidén 1986; Judd & al. 1994)。しかし、より最近の形態に基づく分岐分析(Kadereit & al. 1994)は、Papaveraceaeは単系統群でありFumarioideaeの姉妹群で、Pteridophyllaceaeがそのさらに姉妹群であると結論した。このような不一致はPapaveralesの外群に関する仮定が違うからであると考えられる(前者ではRanunculaceae、後者ではBerberidaceaeと想定している)。

分子系統学では、種子植物全体をカバーしたrbcL塩基配列の分析(Chase & al. 1993)は、FumariaceaeがChelidonioideaeよりもPapaveroideaeに近縁であるという形態からみると奇異な関係を示唆した。しかし、rbcLとatpBの塩基配列に基づきより多数のRanunculidaeに集中して行った分析(Drinnan & al. 1994; S. B. Hoot博士, 私信)はPapaveraceaeの単系統性を支持している。

HypecooideaeがFumarioideaeの最近縁群であることがほぼ確実であるとしても、Hypecooideaeのみとの比較から種子や果実の進化傾向を論じるには次のような難点がある。

a) Hypecooideaeは種子や果実においていくつかの顕著な特殊化を示す(Brückner 1982, 1983)。種子においては、種皮の最外層(外種皮外層)が種子の成熟過程で崩壊しその下の層(外種皮内層)の大きな単結晶が露出する点、また果実においては、果実が裂開せずに節ごとに分解する点、また裂開するとしても2つの裂片に分かれる点である。これら、他のグループからあまりにかけ離れた特徴は、相同性をあいまいにし、直接の比較を困難にしている。

b) 外群比較法に関する理論的研究(Maddison et al., 1984)は、たとえ最近縁の外群が明らかである場合でも、その外群のみとの比較から再構成される進化の仮説が、さらに離れたグループを含むより包括的な比較による仮説と一致しないときは、後者の方を採用するべきだと述べている。

従って、本研究では、Hypecooideaeだけではなく、Papaverales内の系統の不確定

性と折り合う範囲でそれ以外のPapaveralesのメンバーも考慮して論議する。

I-5. 解剖学的研究の材料と方法

第II章・第III章における材料と方法を以下に記述する。

I-5-1. 材料の採取と保存

種子と果実は以下のいずれかの手段によって入手し保存した。

- 1) 野外で生育している、あるいは植物園(京都大学理学部植物園・王立エディンバラ植物園・王立キュー植物園・イエーテボリ植物園・六甲高山植物園)で栽培されている植物体から採取し、すぐにFAA液(エタノール・酢酸・ホルマリン・水の45:5:5:45混合液)またはNavashin-Karpechenko液に浸して保存した。
- 2) 野外で生育している、あるいはハイデルベルク植物園で栽培されている植物体から採取し、そのまま保存した。
- 3) 以下の標本庫に所蔵されている、あるいはそこから貸与された、さく葉標本(押し葉標本)から採取し、そのまま保存した。

京都大学植物学教室標本庫(KYO)・東京大学総合資料館植物標本庫(TI)・東京都立大学牧野標本館(八王子, MAK)・国立科学博物館植物標本庫(筑波, TNS)・北海道大学農学部植物標本庫(札幌, SAPS)・王立エディンバラ植物園標本庫(E)・王立キュー植物園標本庫(K)・英国自然史博物館標本庫(ロンドン, BM)・パリ自然史博物館標本庫(P)・スウェーデン自然史博物館標本庫(ストックホルム, S)・イエーテボリ植物園標本庫(GB)・ウプサラ大学植物標本庫(UPS)・ミズーリ植物園標本庫(セントルイス, MO)・ケープタウン大学ボルス標本庫(BOL)・南アフリカ共和国国立植物標本庫(プレトリア, PRE)・南アフリカ国立植物園コンプトン標本庫(クレアモント, NBG)・ヘブライ大学植物標本庫(エルサレム, HUI)・レアル植物園標本庫(マドリッド, MA)・コマロフ植物研究所標本庫(セントペテルブルグ, LE)・四川大学植物分類学研究室標本庫(成都, SZ)

2と3の場合、種子・果実は乾燥による変形・硬化をやわらげるために次のように処理された。20-30%エタノール水溶液中で煮沸してから、2-4%アンモニア水溶液中で煮沸後5-48時間40-60°Cに保温し、次いでエアロゾルOT液中で煮沸後5-48時間40-60°Cに保温し、その後FAA液に浸し、観察に用いた。

I-5-2. 観察

パラフィン切片法で内部断面を観察し、透明化法で維管束走行や細胞の形状の直接観察を行った。パラフィン切片法では、n-ブタノールシリーズで脱水し、パラフィン(パラプラスチック)で包埋してから、トリミングしたパラフィンケーキの試料が露出している面をエアロゾルOT液に浸して軟化した。回転式マイクロームで6μmから25μm厚の切片を切り出した。スライドガラス上に張り付けた切片はサフラニン-ファストグリーン二重染色またはヘマトキシリン-サフラニン-ファス

トグリーン三重染色し、エンテランニューで封入してプレパラートとした。

透明化法の場合、試料を塩素系漂白液内で加温(温度・時間は試料により異なる)し、水洗と加温を数回繰り返してから、サフラニンを少量加えたグリセリンで染色と封入を同時に行った。

走査型電子顕微鏡(SEM)での観察では、試料の全形または断面をいくつかの分類群について観察した。断面の観察では上記のようにしてパラフィン包埋しトリミングした試料からキシレンでパラフィンを取り除き観察用の試料とした。試料は酢酸イソアミル・液体二酸化炭素による臨界点乾燥の後、金コートしてから京都大学理学部植物学教室のJOEL JSM25IIで観察した。

図II-14で示した種皮の厚みの計測値は、接眼マイクロメーターにより倍率400倍下で計測し、0.5 μm 単位で丸めた値である。観察されたサンプルが少数であるため、レンジのみを示した。

I-5-3. 分類群の範囲づけと同定・証拠標本

分類群の概念は、科以上はKubitzki (1993)、亜科・連・亜連・属・亜属・節はLidén (1986, 1993)、種に関してはLidén (私信)の分類系を作業仮説とし、その妥当性は結果に即する範囲で検討した。ただし、日本産の分類群の概念は、Fukuhara (1991, 未発表)に基づいた。分類群名は初出時に学名と和名を併記し、以後は学名を示した。試料を採取した植物(そしてそれから作られた標本)、あるいは標本の所在は付録に示してある。

第II章. ケマンソウ亜科の種皮構造

II-1. 序論

II-1-1. 研究史

被子植物のさまざまなグループで、またさまざまな分類ランクで、種皮構造 (seed-coat anatomy) は分類学的な情報を与えてきた (e.g., Netolitzky, 1926; Singh, 1964; Corner, 1976; Takhtajan 1988; 戸部 1994)。種皮構造は広い意味での胚発生 (embryology) に含まれることもあり (e.g., Johri, 1984; Stuessy, 1990)、実際に初期の研究の多くは胚発生の研究の一部として行われてきた。種皮構造は往々にして他の胚発生学の特徴と比べて豊かな変異を含むゆえに、科内や属内の比較研究に有用である (Tobe, 1989; 戸部, 1994) が、一方ではより高次の分類レベルでは弱点が露わになることもある (Dahlgren, 1991)。種皮構造の持つ機能 (胚の保護・水分吸収の制御・散布など) に働く自然選択は、種子構造の収斂の原因になり得る。

ケマンソウ亜科の16属のうち、8属 (*Discocapnos*, *Trigonocapnos*, *Ceratocapnos*, *Sarcocapnos*, *Platycapnos*, *Rupicapnos*, *Fumariola*, *Cryptocapnos*) はまだ調べられたことがなく、3属 (*Adlumia*, *Cysticapnos*, *Pseudofumaria*) は19世紀に徒手切片法で調べられた記録があるだけである (Meunier, 1891)。*Capnoides*・*Dicentra*・*Dactylicapnos*・*Corydalis*・*Fumaria* についてはより信頼できるデータがある (Greger, 1931; Saksena, 1954; Singh & Negi, 1962; Berg, 1969; Il'ina, 1988; Brückner, 1992; Oh, Chung & Kim, 1993) が、それでもなお、*Corydalis*・*Dicentra*---ともに非常に多様化した属---では、含まれている亜属や節のほんの一部が調べられたのみである。

しかし、これらの断片的なデータは、種皮の細胞層の構成や主要な機械組織の発生的な起源は、異なる属の間で、あるいは一つの属の中でさえ (*Dicentra*; Berg, 1969; *Corydalis*; Oh et al., 1993) 変異していることを示す。ケマンソウ亜科の種皮構造が系統学的研究における潜在的な情報源であることが推測される。

II-1-2. 記載の用語

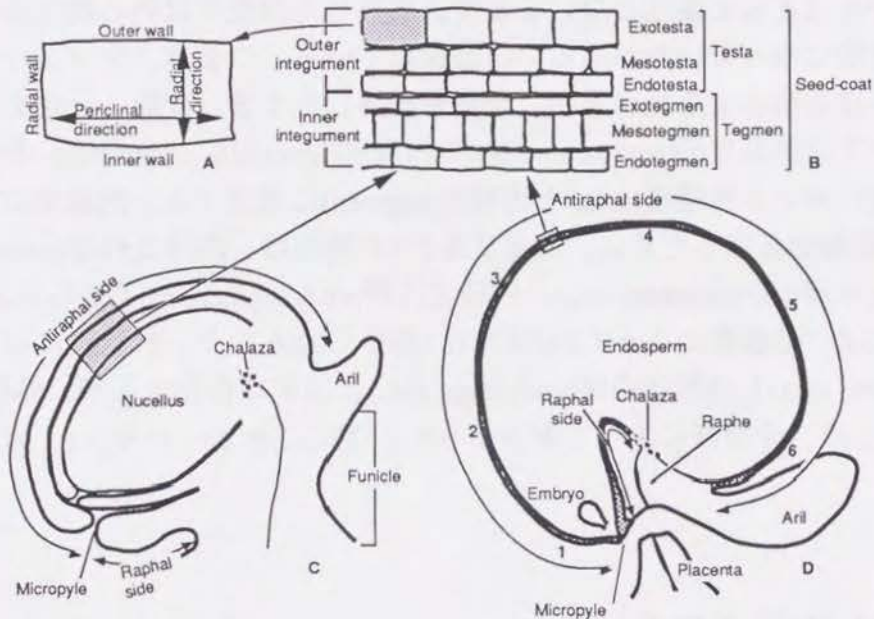
種子・種皮・種皮を構成する各細胞層の記載用語は Corner (1976)・Schmid (1986) によって規範化された。本研究もこれに従う (図II-1)。

ケマンソウ亜科の胚珠・種子はさまざまな程度に湾曲しており、内側と外側では、種皮の長さはもちろん、厚さや構造にも違いが見られる。本論文では、湾曲によって珠柄の先端部と近接する側を「腹側」 (raphal side)、その逆側を「背側」 (antiraphal side) として区別する。成熟した種子の種皮はほとんどが背側の組織でなっており、そのため、本研究では、主に背側の種皮の構造を比較し、腹側については補足的に言及する。

II-2. 結果

II-2-1. 発生過程

日本産の18種(*Corydalis*16種と*Dicentra*2種)について、胚珠原基から種子に至るまでのさまざまな段階を追ってその変化を記載した。また、それ以外の種については、代表的なもの(付録を参照)について胚珠から種子になる過程での変化(珠皮から種皮への発生)を観察した。



図II-1. *Fumarioideae*の胚珠・種子の模式図。本論文で使われる胚珠・種子・珠皮・種皮、そしてそれらを構成する細胞の記載用語も示す。

[1] 珠皮の発生(図II-2, 3)

観察された全ての種は倒湾性胚珠を持ち、珠皮は2枚(外珠皮と内珠皮)である。それ以外の点でも、観察された種は多くの共通点を示す。珠孔は内珠皮と外珠皮の両方によって形成される。珠皮の厚さは種子の腹側を除いてはほぼ均一であり細胞層は画然としている。胚珠の中心軸が湾曲しているため、珠皮は腹側では短く背側では長い。

内珠皮は、胚珠原基の表皮の細胞の分裂によって起源し、最初は2細胞層からなる。珠皮が珠心をほぼ覆う段階になってから、内珠皮の内層が並層分裂して3細胞層になる。一方、外珠皮は、胚珠原基の表皮と皮下層の両方の細胞の分裂によって起源するが、皮下層に由来する細胞のその後の運命によって、観察された種類は2つのグループに分けられる。*Corydalis incisa*(ムラサキケマン; 図II-3)など*Corydalis*の一部と*Fumaria*・*Rupicapnos*では、皮下層由来の部分は珠皮全体に存在し、単層の中葉を形成する。したがって、外珠皮は3細胞層---表皮由来の外層・皮下層由来の中葉・表皮由来の内層---からなる。それ以外のグループ、*Corydalis*の

残りの種[e.g., *C. racemosa* (ホザキケマン; 図II-3)]と大多数の属では、皮下層に由来する細胞は珠皮の基部にとどまっているために、外珠皮は、基部と先端部を除いて2細胞層---ともに表皮に由来する外層と内層---のみからなる。

[2] 珠皮から種皮への変化(図II-2, 3)

種皮の発生過程は比較的単純で、胚珠の段階で見られる細胞層は、並層分裂をせずにサイズと形を変えて種皮を構成する細胞層になる。内珠皮の外側の2つの層は胚珠段階からほとんど変化しないままで、成熟した種皮では外の細胞層から圧迫されて痕跡的になっているかあるいは消失している。つまり、ケマンソウ亜科の種皮は、珠皮を構成する細胞層が、配列を維持したまま、変形・分化をすることで出来上がる。外珠皮(outer integument)と内珠皮(inner integument)は、それぞれ、成熟した種皮における外種皮(testa)と内種皮(tegmen)に発達する。内珠皮は全ての分類群で3細胞層からなるために、内種皮も3つの細胞層---内種皮外層(exotegmen; extg)・内種皮中層(mesotegmen; mtg)・内種皮内層(endotegmen; entg)からなる。これに対し外珠皮は、分類群によって2層または3層からなるので、外種皮には、外種皮外層(exotesta; exts)と外種皮内層(endotesta; ents)とは常に存在するが、外種皮中層(mesotesta; mts)は、分類群によって有ったり(e.g., 図II-2)無かったり(e.g., 図II-3)する。

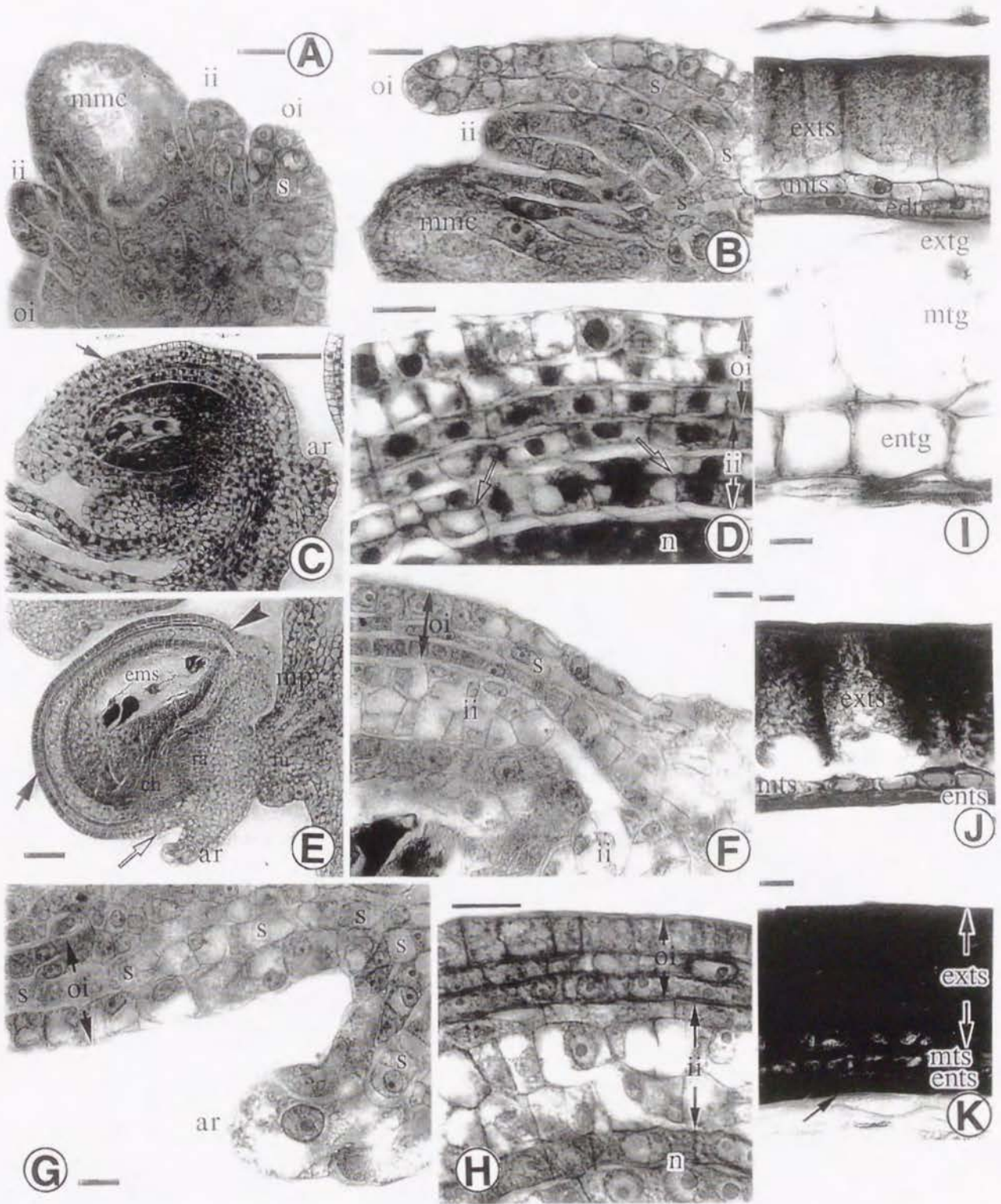
II-2-2. 成熟した種皮の多様性

押し葉標本の標本も含めて、より多数の分類群の種皮構造を調査した。約140種が調べられた。これらによって亜科の全ての属がカバーされ、また、亜属や節も少数を除いて全てが含まれる。

[1] 外種皮外層 (exotesta)

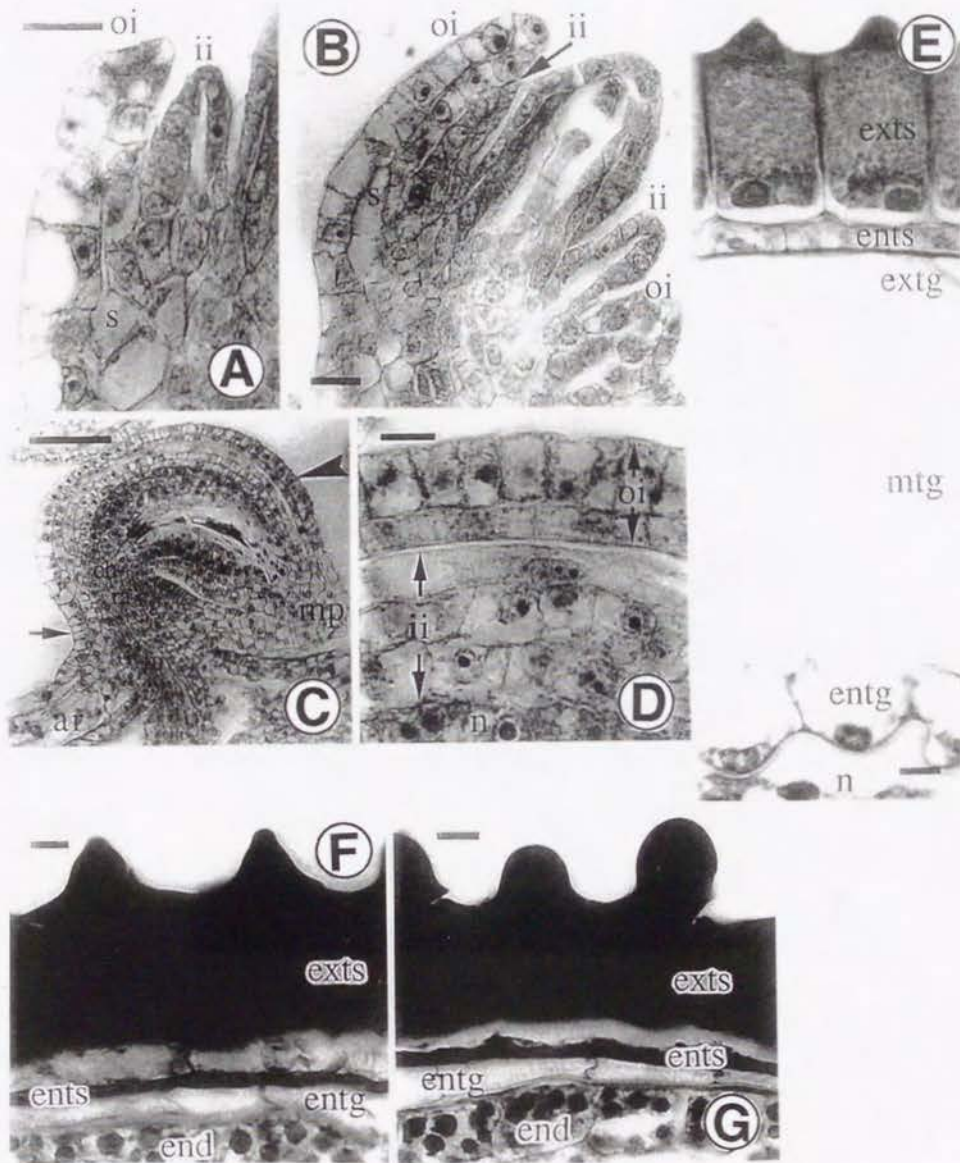
外種皮外層の厚さは2 μm 以下(e.g., *Fumariinae*; 図II-12H-M, 図II-13A-F)から100 μm 以上(e.g., *Corydalis bungeana*)まで変異する(図II-14)。

Dicentra subg. *Hedycapnos*と*Fumariinae*以外の種(図II-4B-E, 図II-5, 図II-6, 図II-7, 図II-8, 図II-9, 図II-10, 図II-11, 図II-12A-G)では、外種皮外層が種皮の中で最も発達した細胞層であり、また細胞の全体または一部は暗色の蓄積物で充たされている。種子の成熟の過程では、これら蓄積物の集積は外壁の近くから始まり、内壁の方向へ進行していく。蓄積物の性状・濃度・そして分布状態は、分類群によって変異する。



図II-2. *Corydalis incisa* (ムラサキケマン)の胚珠と種皮の発生。

A: 大胞子母細胞が見られる時期。内珠皮(ii)と外珠皮(oi)の発生が始まっている。外珠皮には皮下層由来の細胞(s)が入り込んでいる。B: より後期。皮下層由来の細胞層(s)が外珠皮に入り込んでいる。C-D: 胚嚢形成期。外珠皮は3層からなり、内珠皮では内側の層が並層分裂して2層から3層へ変化しつつある。E-H: 胚嚢が完成し、成熟した胚珠。I-J: 未熟な種皮。K: 成熟した種皮。内珠皮由来の層(extg, mtg, entg)はdegenerateしている。スケール = 10 μ m (A-B, D, F-K), 50 μ m (C, E)。



図II-3. *Corydalis racemosa* (ホザキケマン)の胚珠と種子の発生.

A: 大孢子母細胞が見られる時期, 内珠皮(ii)と外珠皮(oi)の発生が始まっている. B: より後期, 外珠皮の基部にのみ皮下層由来の細胞(s)が入り込んでいる. C-D: 胚嚢がほぼ完成した段階の胚珠, 外珠皮は2層のみからなる. E: 未熟な種皮. F-G: 成熟した種皮, 内珠皮由来の層のうち、内種皮内層(entg)のみが宿存している. スケール = 10 μ m (A-B, D-G), 50 μ m (C).

多くの種では、蓄積物は均一・暗色で(未熟時には粒状あるいは網状のパターンを示すことがある)、(1)内壁の近くを除く細胞全体を充たす(図II-6A-C, 図II-7, 図II-8, 図II-9, 図II-10)、あるいは(2)細胞の外側部分を充たす(図II-4B-E, 図II-5A-G, 図II-11A-G)、あるいは(3)外壁付近にのみ分布する(図II-11H, 図II-12A-G)。このような蓄積物は、以下、「コンパクトな」蓄積物(compact deposits)と表わす。

*Corydalis*の一部(図II-6D-I, 図II-7)、また*Dicentra* subg. *Dicentra*の一部(図II-5H-I)では、蓄積物はもっと粗く、網状のパターンを示す。このような蓄積物は外壁と放射壁の近くでより密に集積しているが、内壁近くにもやはり集積している。このような蓄積物は、以後「小繊維状」蓄積物(fibrillar deposits)と表わす。

Dicentra subg. *Hedycapnos* (図II-4A)では外壁は肥厚していて、最内部を除いては淡色・半透明である。*Fumariinae* (図II-12H-M, 図II-13A-F)では外壁は薄いかあるいはわずかに肥厚してやや着色している。これらのグループでも、放射壁と内壁は薄いままである。上述以外のグループでは、外種皮外層の細胞壁には肥厚は見られない。

細胞の外面は六角形であることが多いが、五角形・四角形のものもあり、多くは縦横等長だが、*Sarcocapnos*・*Platycapnos*・*Trigonocapnos*(図II-12A-D)では背腹方向に伸長している。外面はやや凸出するか、平坦、あるいは微かにくぼんでいて(*Fumariinae*)、それに応じて種子表面の模様が形成される。

Dicentra subg. *Chrysocapnos* (図II-4B-E)・*Dactylicapnos*の一部・*Corydalis*の一部の節では、細胞外面の中心部に円錐形、ドーム形、あるいは針状の突起を一個持っている(Brückner, 1985a; Oh & Kim, 1988)。*Corydalis* sect. *Duplotuber*では突起は特徴的な囊状突起である(図II-39; Oh & Kim, 1988; Oh et al., 1993)。粒状の二次模様も少数の分類群(e.g., *Corydalis* sect. *Sophorocapnos*・*Dicentra* subg. *Chrysocapnos*)で見られる。

[2] 外種皮中層 (mesotesta)

外種皮中層が存在するのは*Dicentra* subg. *Macranthos* (図II-6A-C)・*Corydalis*の一部(図II-6D,F,G, 図II-7A,C)・*Fumariinae* (図II-12H-M, 図II-13A-F)に限られ、これらの分類群では1細胞層の柔組織である。*Dicentra* subg. *Macranthos*では細胞は薄壁で、蓄積物で充たされている。*Corydalis*では細胞壁がやや肥厚しており、細胞は内容物を持たない。*Fumariinae*でも細胞はやはり中空で、薄壁である。それぞれの細胞は通常偏平だが、*Fumaria* (図II-13A-D)と*Fumariola* (図II-E)では中層の細胞の中に強く横に伸長しているものがある。

[3] 外種皮内層 (endotesta)

Dicentra subg. *Hedycapnos*の外種皮内層(図II-4A)は放射方向に伸長した細胞からなる柵状組織である。各細胞は外壁近くに小結晶を含んでおり、サフラニン染色性の網状内容物で完全に充たされている。

これと対照的に、そのほかの分類群では細胞は放射方向に圧縮されて偏平である。

Dicentra subg. *Chrysocapnos* (図II-4B-E)の外種皮内層の細胞はやはり結晶を含んでいる。細胞の内容はサフラニンで染色されるが、網状のパターンは見られない。

Dicentra subg. *Dicentra*の外種皮内層の細胞は柔組織様で細胞同士が密着せず、間隙を介して並んでいる。各細胞はまばらに網状内容物を含む(*D. eximia*, 図II-5A-G, *D. formosa*, *D. peregrina*)かあるいは中空である(*D. cucullaria*--図II-5H, *D. uniflora*--図II-5I)。

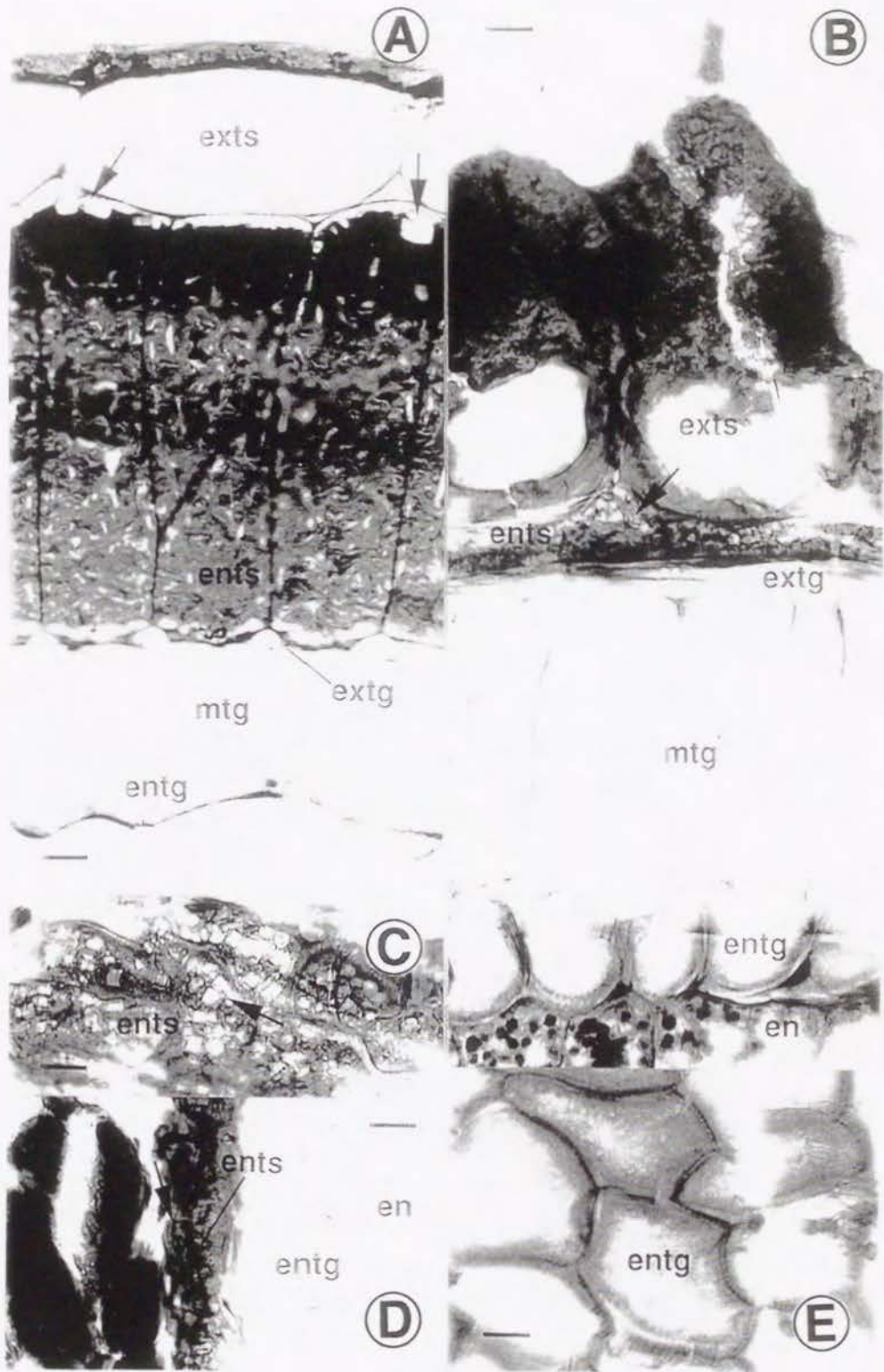
*Corydalis*の一部では、細胞内に小繊維を含む。これらの小繊維が放射方向に密に分布する種(e.g., 図II-6D-I)とさまざまな方向のより疎らな小繊維がある種(e.g., 図II-7A-E)とがある。前者の場合、細胞は薄い外壁・放射壁と肥厚した内壁を持ち、後者では細胞は薄壁である。

上述した以外の分類群では、外種皮内層は強く圧縮され、厚さは5 μ mを下回る。*Corydalis edulis* (図II-8D-H)を除いては結晶を含まない。

腹側では、外種皮内層は背側よりも厚いが、細胞壁や細胞内容物は背側と同様である。しかし、*Corydaleae* (*Corydalis*の一部と*Dicentra* subg. *Dicentra*の一部を除く)と*Sarcocapninae*の一部(*Pseudofumaria* and *Ceratocapnos*)・*Discocapninae*・*Cysticapnos*では腹側の細胞は結晶群を含む。特に*Cysticapnos* (図II-10A-F)では結晶の密度が高い。

[4] 内種皮外層および中層

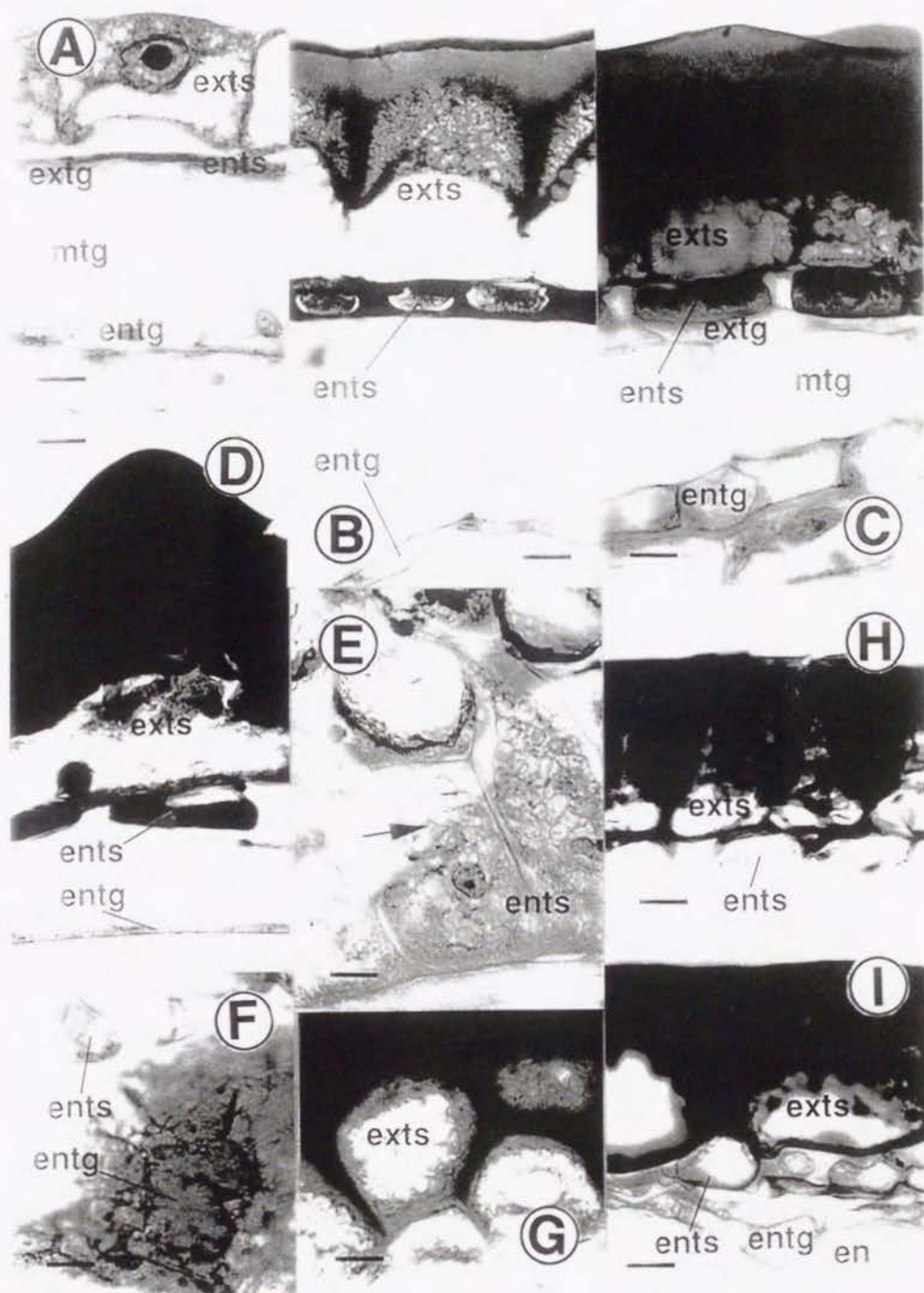
内種皮外層と中層は観察された全ての分類群で薄壁であった。未熟時には外層は胚珠の軸方向に伸長し、中層は他のケシ科で知られているのと同様(Meunier, 1891; Netolitzky, 1926)に放射方向に伸長する(e.g., 図II-2I, 図II-3E,)。ほとんどの分類群では外層・中層は種子発達の早期に細胞質を失い、完熟以前に崩壊するか圧縮する。ただし、*Dicentra* subg. *Chrysocapnos*では、細胞は中空だが圧縮の程度は小さい(図II-4B-E)。



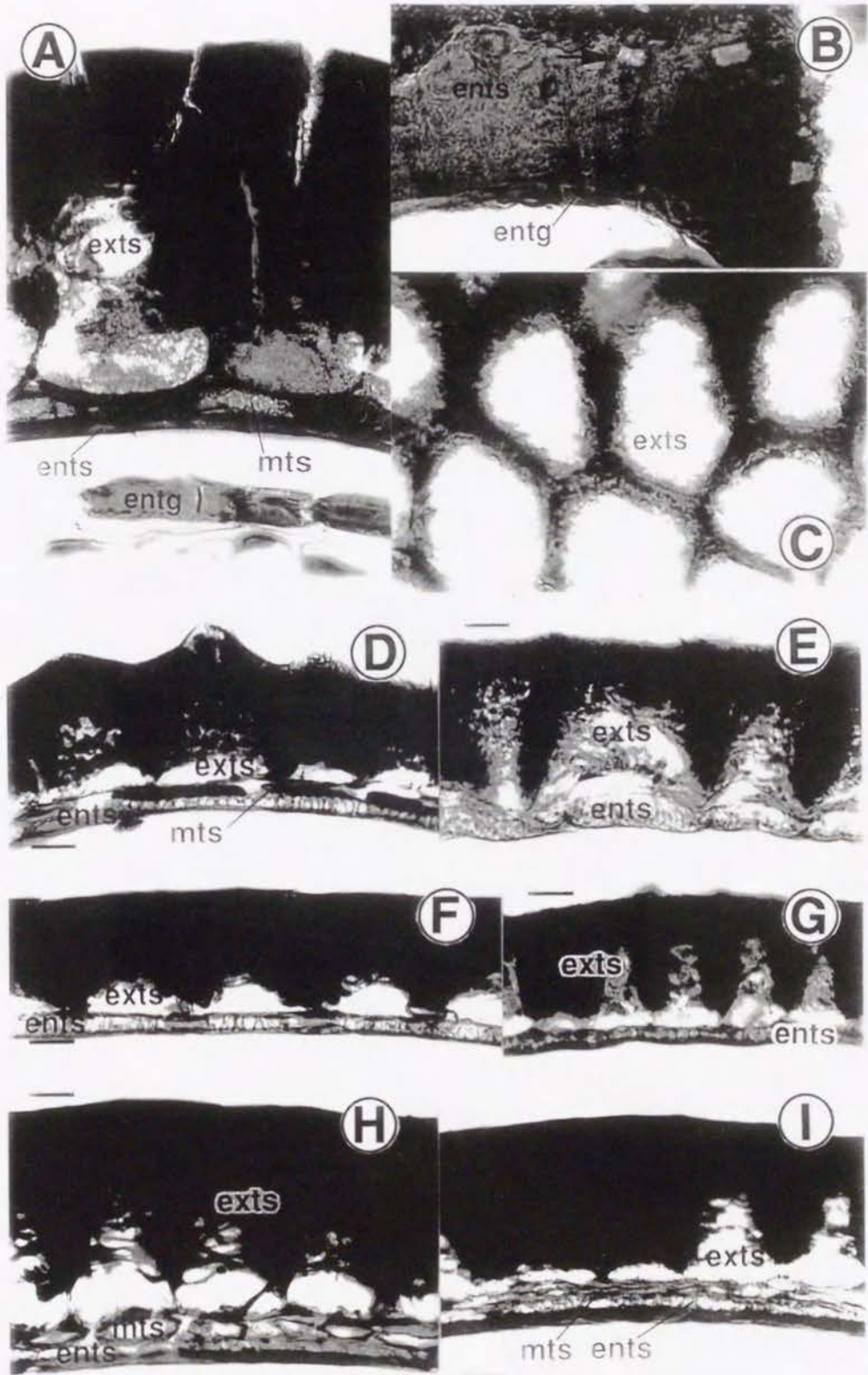
図II-4. A: *Dicentra spectabilis* (subg. *Hedycapnos*)---タイプI.

B-E: *Dicentra chrysantha* (subg. *Chrysocapnos*)---タイプII.

スケール = 10 μ m. 内種皮内層に含まれる結晶を矢印で示す. exts = 外種皮外層. mts = 外種皮中層. ents = 外種皮内層. extg = 内種皮外層. mtg = 内種皮中層. entg = 内種皮内層. en = 内乳. 以後の図も同様.



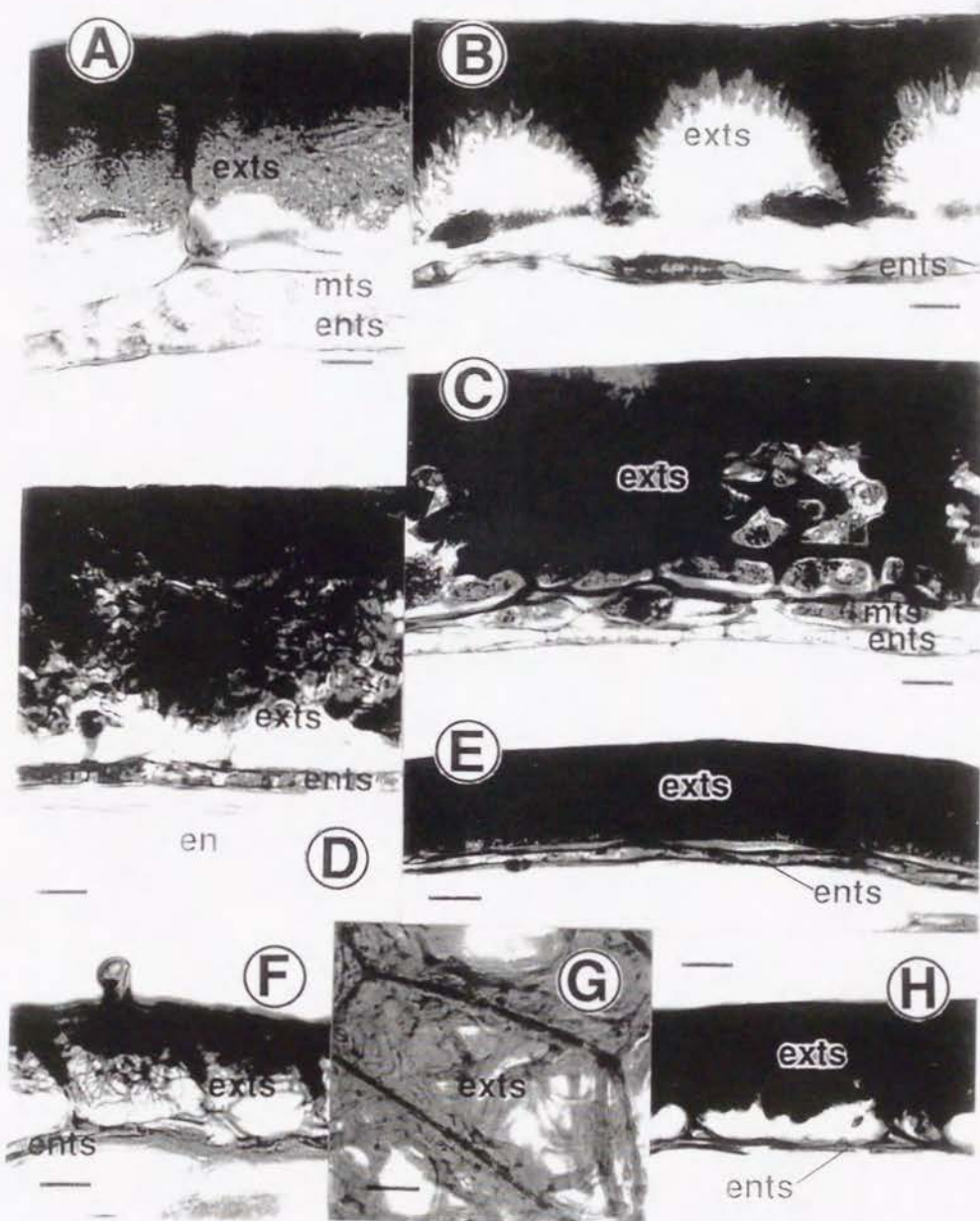
図II-5. A-I: *Dicentra* subg. *Dicentra*---タイプIII (A-G: *D. eximia*. H: *D. cucullaria*. I: *D. uniflora*).



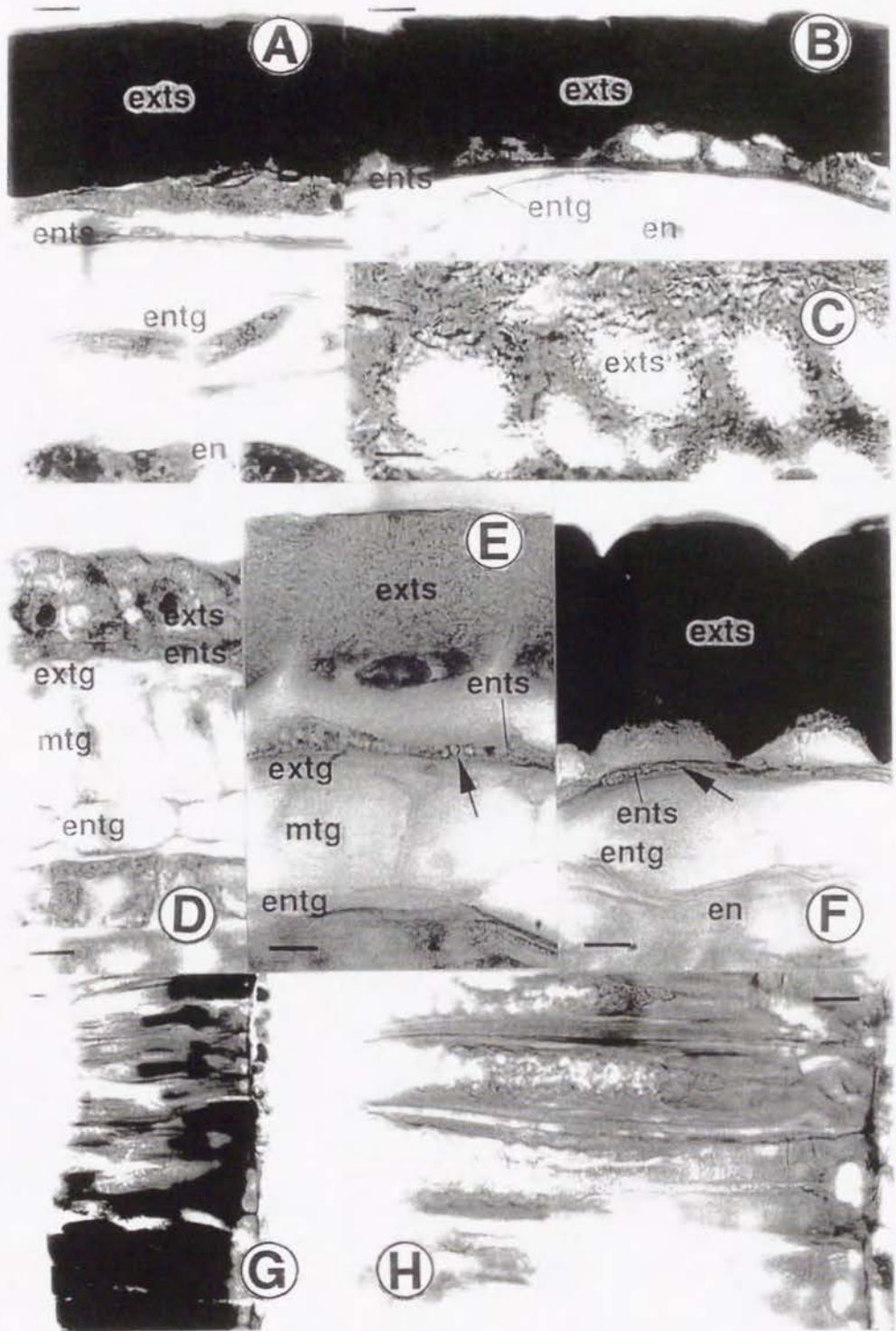
図II-6. A-C: *Dicentra macrantha* (subg. *Macranthos*)---タイプIV.

D-E: *Corydalis* sect. *Mucroniferae*---タイプV3 (A), V4 (B) (D: *C. mucronifera*. E: *C. hendersonii*).

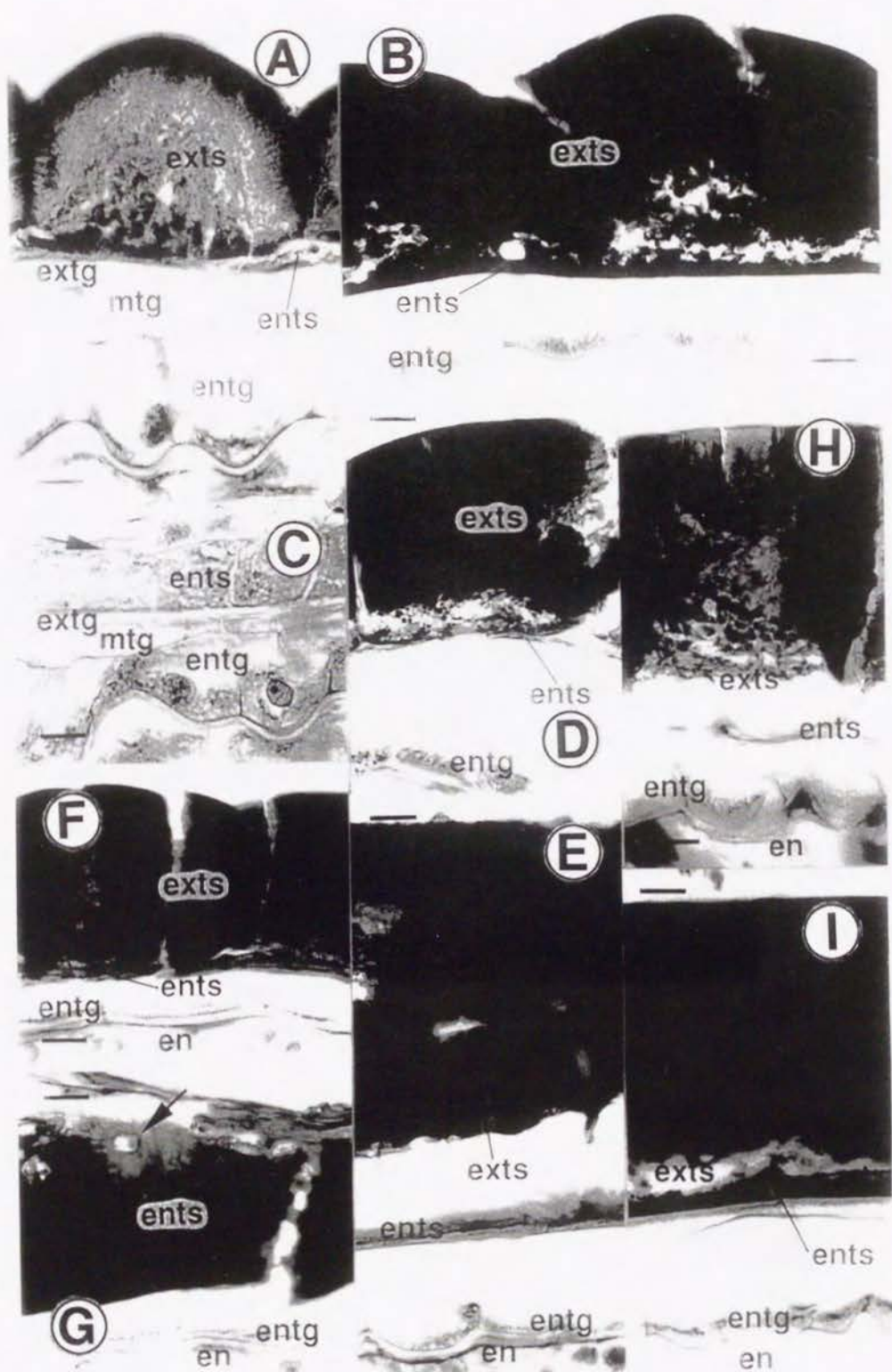
F-I: *Corydalis* sect. *Asterostigmata*---タイプV3 (F-G), V4 (H-I) (F: *C. mucronata*. G: *C. pinnata*. H: *C. sp.* (Maire s.n., Yunnan). I: *C. temulifolia*).



図II-7. A-E: *Corydalis* sect. *Corydalis*---タイプV1 (A, C), V2 (B, D-E) (A: *C. zetterlundii*. B: *C. shanginii*. C: *C. integra*. D: *C. nudicaulis*. E: *C. ruksansii*).
F-H: *Corydalis* sect. *Duplotuber*---タイプV5 (F-G: *C. ternata*. H: *C. buschii*).



図II-8. A-C: *Corydalis* sect. *Thalictrifoliae*---タイプVI (A: *C. saxicola*. B-C: *C. tomentella*).
D-H: *Corydalis edulis* (sect. *Aulacostigma*)---タイプVI

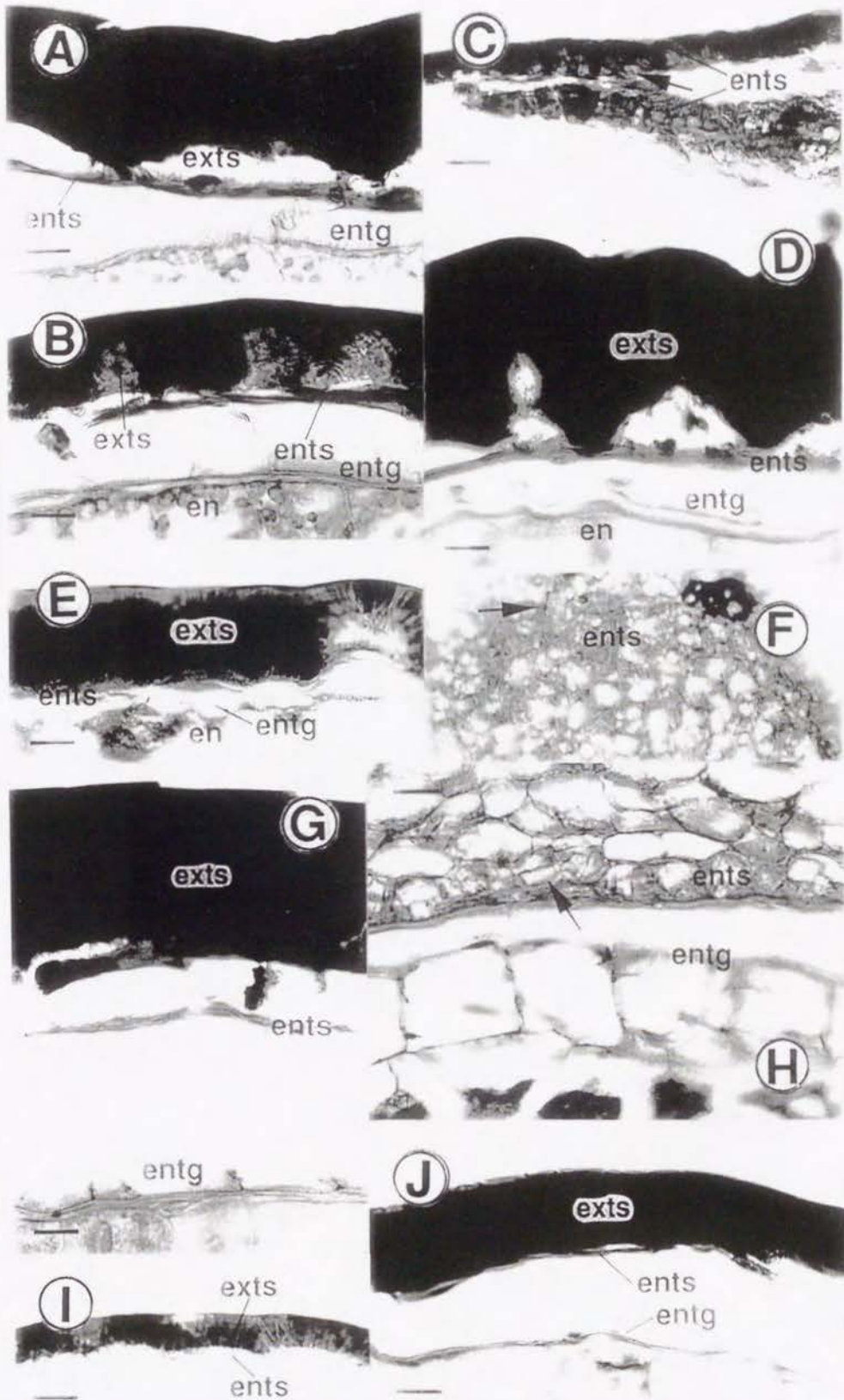


図II-9. *Dicentra*・*Corydalis*以外のCorydaleae---タイプVI.

A-E: *Dactylicapnos* (A-C: *D. scandens*. D: *C. macrocapnos*. E: *D. torulosa*).

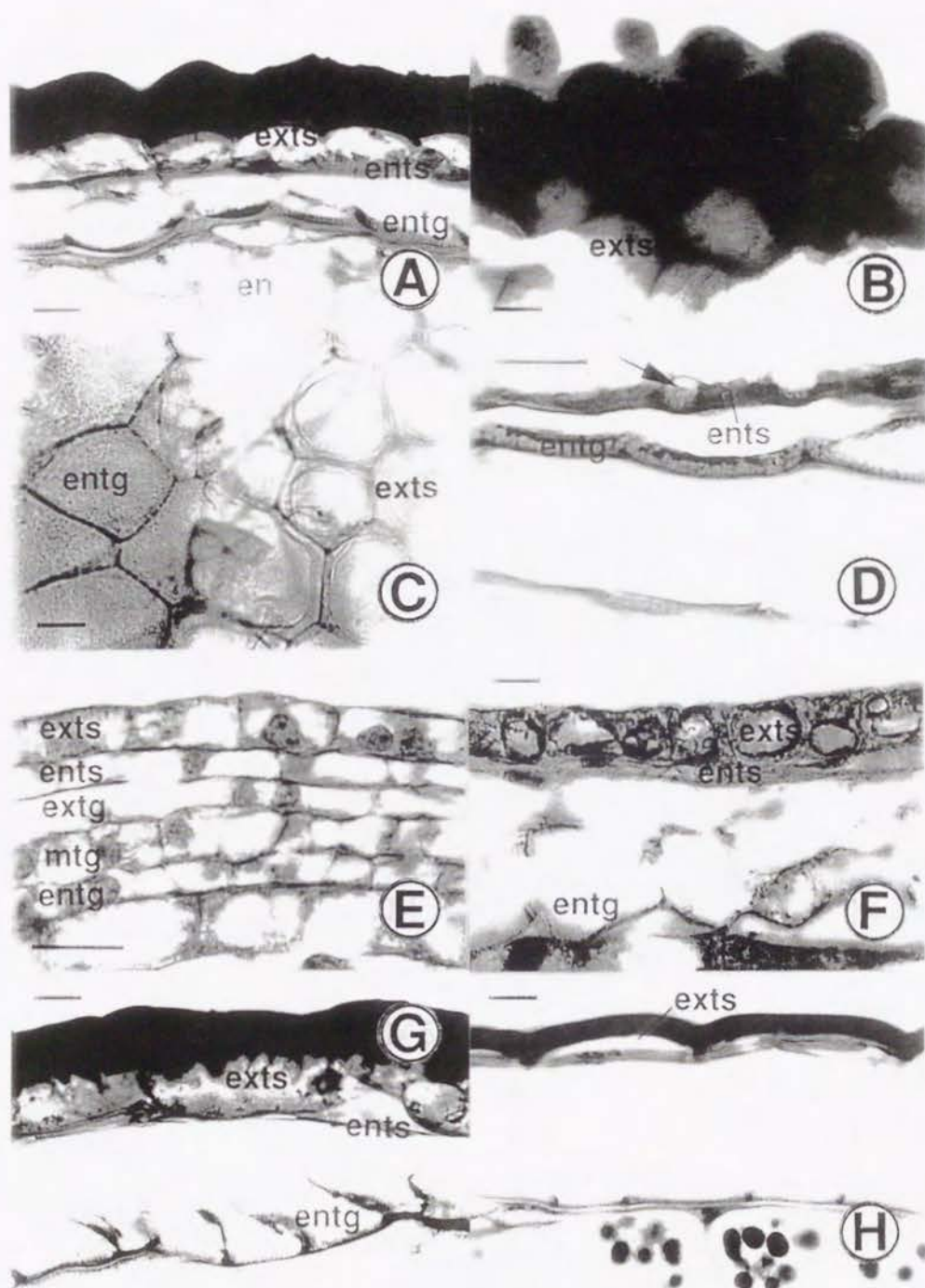
F-G: *Capnoides sempervirens*.

H-I: *Adlumia* (H: *A. fungosa*. I: *A. asiatica*).



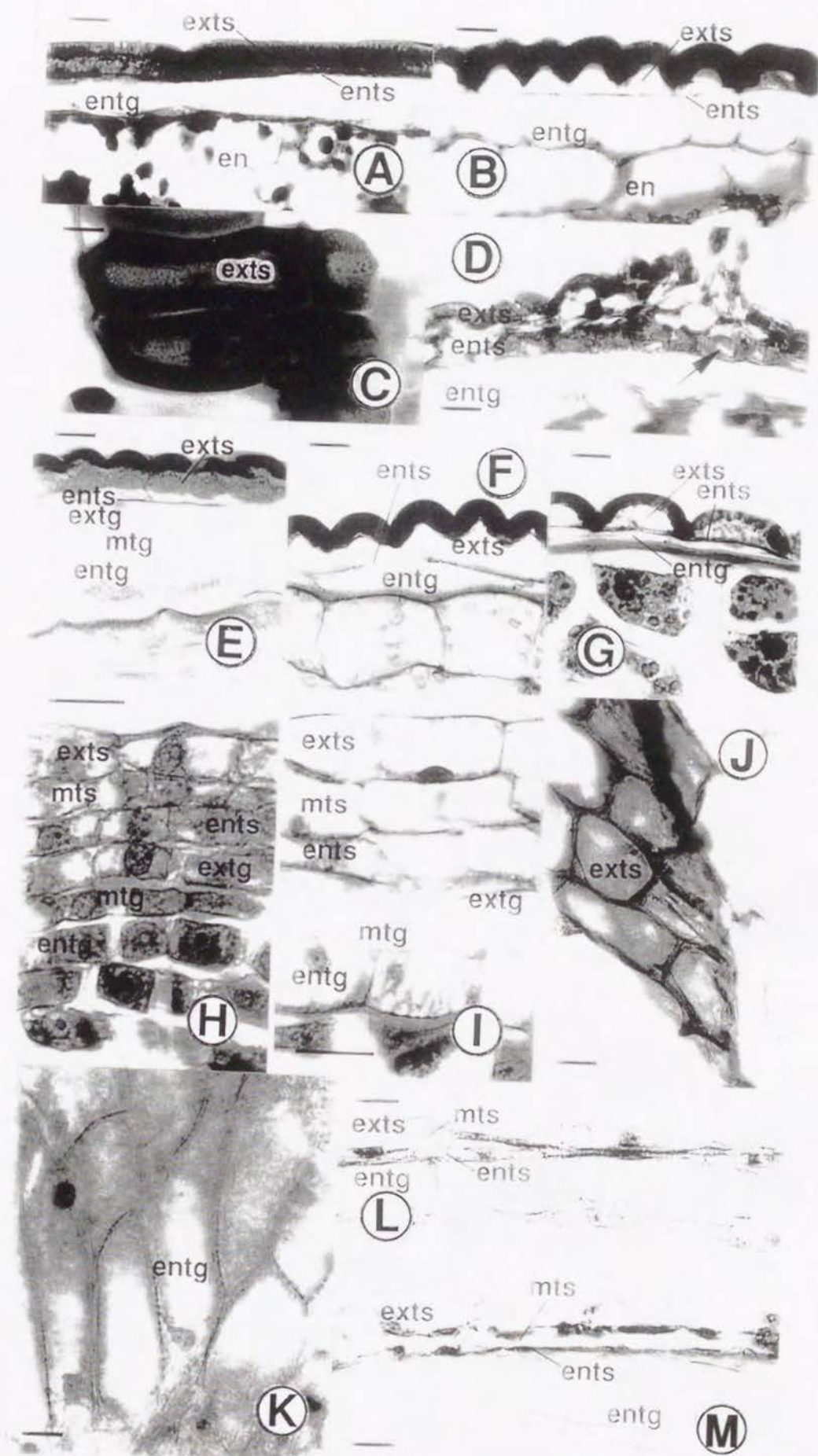
図II-10. A-F: Cysticapnos---タイプVI (A: *C. vesicaria*, B-C: *C. parviflora*, D: *C. pruinosa*, E-F: *C. cracca*, 123-124).

G-J: Ceratocapnos---タイプVI (G-H: *C. claviculata*, I-J: *C. turbinata*).

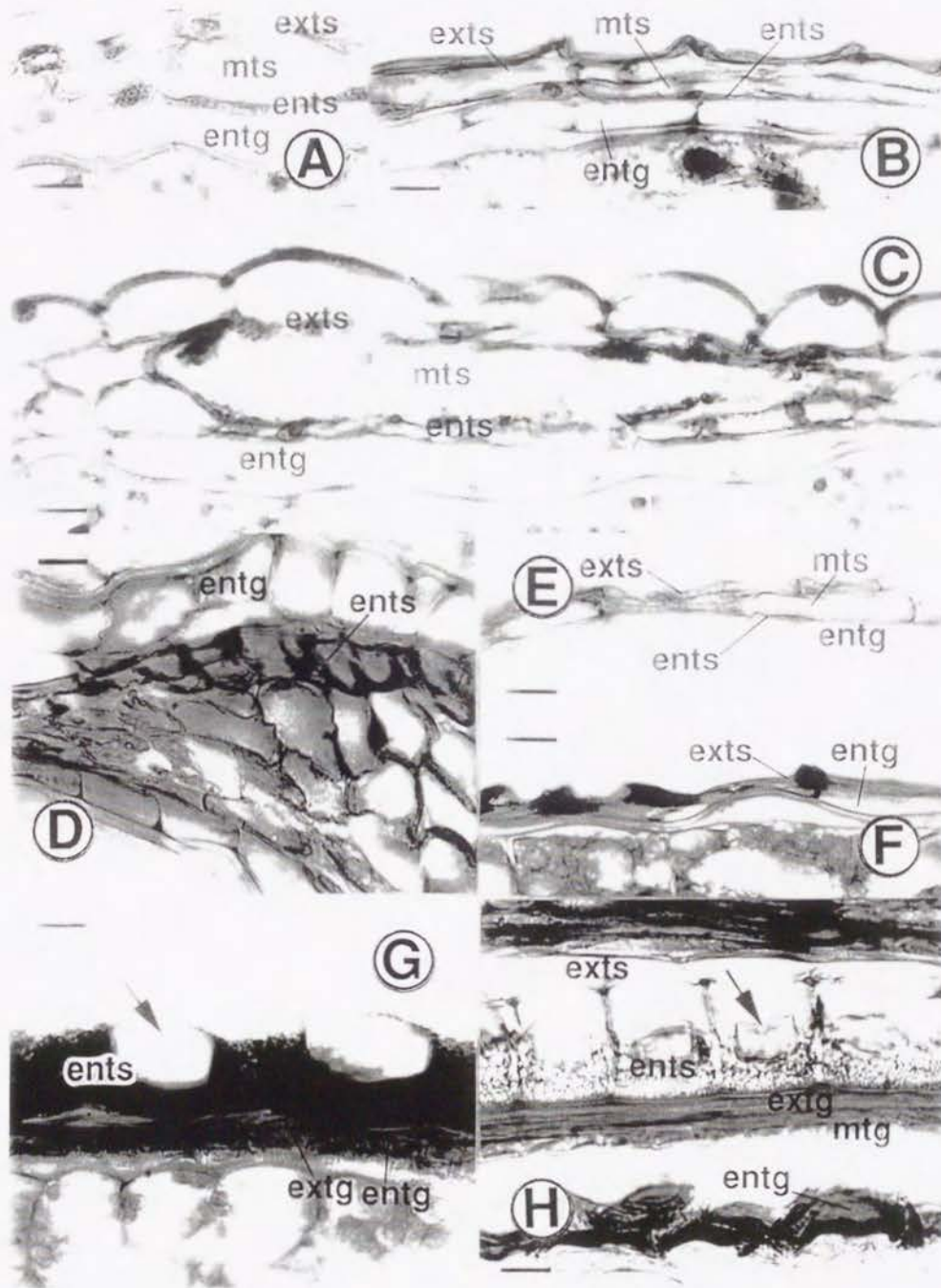


図II-11. A-D: *Discocapnos mundtii*---タイプVII.

E-H. *Sarcocapnos*---タイプVII (E-G), VIII (H) (E-G: *S. crassifolia*, H: *C. enneaphylla*).



(前頁) 図II-12. A-D: *Trigonocapnos lichtensteinii*---タイプVIII.
 E-G: *Platycapnos spicata*---タイプVIII.
 H-M: *Rupicapnos*---タイプIX (H-L: *R. numidica*. M: *R. oranensis*).



図II-13. A-D: *Fumaria*---タイプIX (A: *F. muralis*. B: *F. capreolata*. C-D: *F. officinalis*).
 E: *Fumariola turkestanica*---タイプIX.
 F: *Cryptocapnos chasmophytica*---タイプIX.
 G-H: 外群(Hypocooideae) (G: *Hypocoum erectum*. H: *H. leptocarpum*).

[5] 内種皮内層

内種皮内層の細胞は薄い細胞壁を持つ(*Corydalis*の一部--図II-6D-I, 図II-7, *Dicentra* subg. *Hedycapnos*, 図II-4A, *Dicentra* subg. *Dicentra*の一部, 図II-5H-I)か、やや肥厚した暗色の内壁と放射壁を持つ(*Dicentra* subg. *Chrysocapnos*, 図II-4B-E)か、全ての細胞壁がやや肥厚している(*Dicentra* subg. *Dicentra*の一部, 図II-5A-G, *Dicentra* subg. *Macranthos*; 図II-6A-C: 後者では茶色の蓄積物が細胞の内容を充たす)か、あるいは、内壁に微細な粒状の肥厚を示す(それ以外の多数の分類群)。肥厚の無い薄い細胞壁は、多くの場合成熟時には崩壊している。

内種皮内層の内壁の珠心側はクチクラ化している。*Dicentra* subg. *Hedycapnos* (図II-4A)は他に比べて有意に厚いクチクラを持つ。

これらの変異を表II-1にまとめた。種皮構造の類似性によって9つのタイプを認めることが出来る(タイプI-IX; 表II-1および図II-4~13)。

II-3. 議論

II-3-1. 近縁群との比較による進化傾向の推定

以下の文章では、種皮の各構成層の形質を外群(*Hypecooideae*--図II-13G-H)・*Papaveraceae*・*Pteridophyllaceae*)と比較して、原始的な状態(旧形質)と派生的な状態(新形質)とを推定する。比較対象のグループの種皮構造データはBrückner (1983, 1985b)の研究を中心に他の文献(Meunier, 1891; Netolitzky, 1926; Corner, 1976; Il'ina, 1988; Fukuhara, 未発表)も参照する。

表II-1. *Fumarioideae*および代表的な外群の種皮構造。外群のデータはCorner (1976)・Brückner (1983, 1985)・Il'ina (1987)・Fukuhara (1992, unpublished)による。

 主な機械組織(強度層)

1. 外種皮内層型(外内) --- 外種皮外層型(外外) --- 無分化型(無)

外種皮外層

2. 外壁の肥厚の程度: ++ --- + --- -

2'. 外壁の微細構造: 無し --- 内方が暗色(暗) --- 放射状の縞(縞)

3. 暗色の蓄積物はない(-) --- コンパクト(コ) --- 小繊維状(繊)

3'. 暗色の蓄積物はない(-) --- 外壁の近くにのみある(+) --- 細胞の外側半分を充たす(++) --- 細胞全体を充たす(+++)

外種皮中層

4. 欠く(-) --- 少なくとも部分的に存在(+)

外種皮内層

5. 細胞は柵状(柵) --- 柔細胞状、隙間を空けて並ぶ(柔) --- 偏平(偏) --- 薄くつぶれて他の細胞層に圧着する(薄)

6. 細胞はサフラニン染色性の網状内容物を含む(網) --- 暗色の蓄積物で充たされる(暗) --- 小繊維を

含む(繊) --- 中空(空)

7. 結晶群を含む(+) --- 含まない(-)

7'. 結晶群は細胞全体に分布する(全) --- 外壁付近に分布する(外) --- 外壁付近と内壁付近とに分布する(外+内)

腹側の外種皮内層

8. 結晶群を含む(+) --- 含まない(-)

内種皮外・中層

9. 細胞壁は多少肥厚、細胞は繊維状(繊) --- 薄壁、成熟時には萎縮(薄)

内種皮内層

10. 細胞壁は全てやや厚くなり有色、しばしば細胞が蓄積物で充たされる(全) --- 内壁(ときには放射壁の下部)が肥厚、外壁は薄い(内) --- 薄壁、成熟時には萎縮(薄)

分類群	種皮 タイプ	強度 層	外種皮				内層	内種皮		
			外層	中層	5	6		外層	内層	
			1	2	3	4	5	6	7	8 9 10
Fumariaceae										
Fumarioideae										
Dicentra										
subg. Hedycapnos	I	外内	+,暗	-	-	柵	網	+,外	+	薄 薄
subg. Chrysocapnos	II	外外	-,無し	コ,++	-	偏	暗	+,外	+	薄 内
subg. Dicentra p.p.	III	外外	-,無し	コ,++	-	柔	暗	-	+/-	薄 全
subg. Dicentra p.p.	III	外外	-,無し	繊,++	-	柔	空	-	-	薄 薄
subg. Macranthos	IV	外外	-,無し	コ,++	+	薄	暗	-	+	薄 全
Corydalis p.p.	V	外外	-,無し	繊,+++	-/+	薄	繊	-	-	薄 薄
Cor. sect. Aulacostigma	VI	外外	-,無し	コ,+++	-	薄	暗	+,?	+	薄 内
Adlumia, Capnoides,	VI	外外	-,無し	コ,+++	-	薄	暗	-	+	薄 内
Dactylicapnos, Corydalis p.p., Cysticapnos, Pseudofumaria, Ceratocapnos										
Discocapnos	VII	外外	-,無し	コ,++	-	薄	空	-	+	薄 内
Sarcocapnos p.p.	VII	外外	-,無し	コ,++	-	薄	空	-	-	薄 内
Sarcocapnos p.p.	VIII	外外	-,無し	コ,+	-	薄	空	-	-	薄 内
Trigonocapnos	VIII	外外	-,無し	コ,+	-	薄	空	-	+	薄 内
Platycapnos	VIII	外外	-,無し	コ,+	-	薄	空	-	-	薄 内
Fumaria, Fumariola,	IX	無	-,無し	-	+	薄	空	-	-	薄 内
Cryptocapnos, Rupicapnos										
Hypecooideae		外内	-,無し*	-*	-	柵	網	+,外	+	繊 全
Papaveraceae										
Eschscholzioideae		外外+外内	-/+ ,無し	-	+	柵	網	+,外	+	薄 全/薄
Chelidonioideae										
Hylomecon		外内	+,暗	-	-	柵	網	+,外	+	繊 全
Chelidonium		外外+外内	++,縞	-	-	柵	網	+,外	+	繊 全
Stylophorum		外内	++,縞	-	-	柵	網	+,外	+	繊 全
Sanguinaria		外内	+,暗	-	+	柵	網	+,外	+	薄 薄
Macleaya		外内	+,縞	-	-	柵	網	+,全	+	繊 全
Dicranostigma		外外+外内	++,縞	-	-	柵	網	+,外+内	+	繊 全
Pteridophyllaceae		外内	-,無し	-	-	柵	網	-	-	薄 薄

[1] 外種皮外層

Dicentra subg. *Hedycapnos*と*Fumariinae*を除く*Fumarioideae*では外種皮外層は濃色の蓄積物を含み、種皮の保護機能を主に担っている。外群にもこのような厚く固い外種皮外層を持つグループがあるが、その場合も、濃色の蓄積物ではなく外壁の肥厚(*Chelidonium*(クサノオウ属)など)かまたは内壁と放射壁の網状の彫刻(*Eschscholzia*(ハナビシソウ属))が細胞に強度を与えていて、上の構造とは異なる。

Dicentra subg. *Hedycapnos*の外種皮外層の細胞は中空で(蓄積物を持たず)肥厚した外壁と薄い内壁・放射壁を持つ。これに類似した外層が*Sanguinaria*(サンギナリア属)・*Hylomecon*(ヤマブキソウ属)など*Chelidonioideae*のいくつかの属にある(Table 1)。外群との比較は、*Hedycapnos*に見られる状態が原始的であることを示唆する。

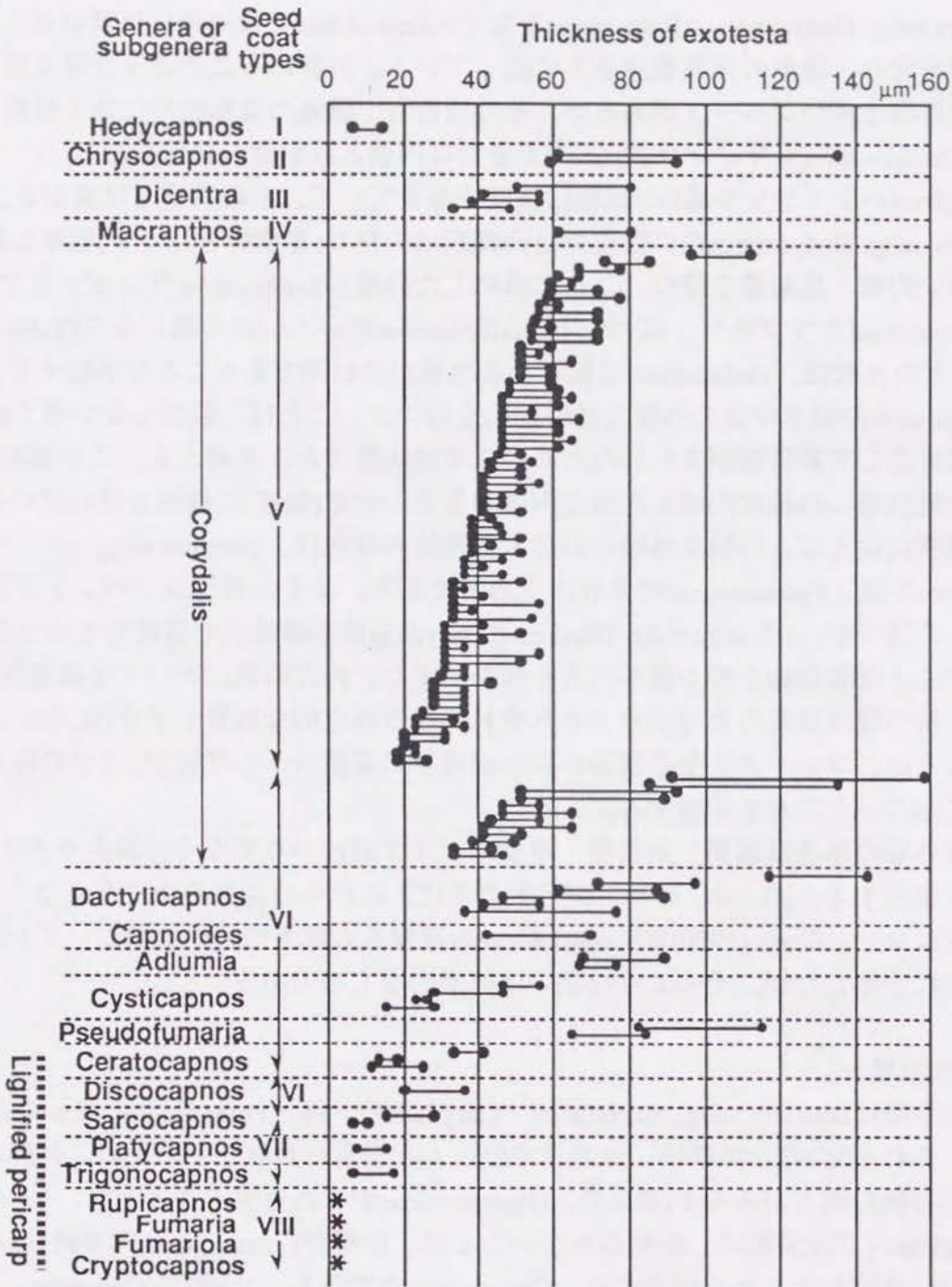
*Fumariinae*もやはり中空の外種皮外層細胞を持つが、これは、裂開しない厚く固い果皮に対応して蓄積物が失われたための二次的状态であると考ええる。この解釈は、他の細胞層---外種皮内層と内種皮内層の形質の分布(後述)に根拠を置いている。

この解釈に従えば、外種皮外層における蓄積物の存在は、*Dicentra* subg. *Hedycapnos*を除く*Fumarioideae*の共有派生形質である。多くの属はコンパクトな蓄積物のみを持つが、*Dicentra* subg. *Dicentra*と*Corydalis*は小繊維状の蓄積物を持つ種とコンパクトな蓄積物を持つ種の両方を含む。また、両方の属において小繊維状蓄積物を持つ種は種皮の他の部分でそれぞれ異なる派生的な形質を示す(後述)。これらのことは、コンパクトな蓄積物から小繊維状の蓄積物への移行が、2つの属で平行的に起こったことを示唆する。

外種皮外層の厚さは属間・亜属間・種皮のタイプ間ばかりでなく、属内やタイプ内でも変異する(図II-14)。グラフが示すように、これらの変異の中に有意なギャップはない。Gunn (1980)は*Fumarioideae*の種皮をの厚さの違いに基づいて3つのクラスに分類したが、そのような扱いは恣意的なものである。

[2] 外種皮中層

外種皮中層は*Dicentra* subg. *Macranthos*・*Corydalis*の一部・*Fumariinae*に限って存在する。これら3つの分類群は、他の点でほとんど形質を共有していない。外群には中層の有無の両方があるが(表II-1)、*Hypecooideae*がそれを欠くことと*Fumarioideae*内で散発的にしか見られないことは、中層が*Fumarioideae*内で繰り返し平行的に出現したことを示唆する。*Corydalis*の中でさえ、7つの節(*Corydalis*・*Leonticoides*・*Fasciculatae*・*Chrysocapnos*・*Ramoso-sibiricae*・*Asterostigmata*)は中層がある種とない種の両方を含む(表II-2)。



図II-14. 外種皮外層の厚さの変異. 各縦線はそれぞれの種の計測値のレンジを示す.

[3] 外種皮内層

Pteridophyllumを除く外群とDicentra subg. Hedycapnosは、結晶(群)を含み網状内容物で充たされた柵状の外種皮内層細胞を共有している。このことから、Dicentra subg. Chrysocapnosの偏平な結晶を含む細胞、Dicentra subg. Dicentraの一部

(*D. peregrina*・*D. eximia*)の網状内容物を含む柔組織様の細胞、そして*Dicentra*の一部・*Adlumia*・*Capnoides*・*Dactylicapnos*・*Corydalis*の一部・*Cysticapnos*・*Pseudofumaria*・*Ceratocapnos*・*Discocapnos*・*Trigonocapnos*の腹側でのみ結晶を含む外種皮内層は、*Hedycapnos*に見られるような外種皮内層細胞から由来した状態を示すと考えられる。

キケマン属の一部の内層に見られる茶色の小繊維は、上で述べたような網状内容物と比べるとより太くてサフラニン染色性が弱くさらに結晶を伴うことはない。

[4] 内種皮内層

外群の多くでは内種皮内層の細胞は肥厚した細胞壁を持ち、全ての細胞壁が薄い内種皮内層は、*Fumarioideae*の中でもその出現は散発的である(*Corydalis*の一部・*Dicentra* subg. *Dicentra*の一部・*Dicentra* subg. *Hedycapnos*)から、派生的状態である可能性が高い。*Dicentra* subg. *Dicentra*の一部と*Macranthos*が外群に最も類似した内種皮内層を持つ。それ以外の分類群は共通して粒状の肥厚が内壁に見られる細胞を持つ。

II-3-2. 系統分類学的考察

*Corydaleae*は種皮の構造においてかなりの変異を示す。種皮全体の厚さと強度はむしろ*Fumarieae*の方が*Corydaleae*においてより多様だが、このような変異は外種皮外層の厚さとその中の蓄積物の量に帰することが出来る。

[1] *Dicentra* (コマクサ属)

*Dicentra*は、さまざまな形質において顕著な属内変異を示すことが知られている(例えば、花と花序の形態---Stern, 1961; Lidén, 1986; 花粉形態---Stern, 1961; フラボノイド組成---Fahselt, 1972)。そして、種皮構造においても*Dicentra*は亜科の中で最も多様である。4つの亜属は、それぞれが独特の種皮形質の組み合わせで他から区別される。そして、原始的な形質の中には、*Dicentra*の亜属のうちの1つまたは2つに限って見られるものがある(結晶を含む外種皮内層---*Chrysocapnos*・*Hedycapnos*; 細胞壁全体が肥厚し宿存する内種皮内層---*Dicentra*・*Macranthos*)。 *Dicentra*の共有派生形質であり得るような種皮形質は存在せず、むしろ、種皮構造(とりわけ外種皮の形質)は、subg. *Hedycapnos*が亜科のそれ以外のメンバー全てと姉妹群であること、つまり*Dicentra*の非単系統性を示唆する。種皮以外の形質---繁殖器官の形質や栄養器官の形質---にも、*Dicentra*の単系統性を明示的に支持するものはない。

*Dicentra*は、これらのことから、より細分されるべきであると思われる。

[2] *Dicentra* subg. *Dicentra* (コマクサ属コマクサ亜属)

細胞間に隙間がある柔組織様の外種皮内層はsubg. *Dicentra*に特有であり、この

グループの単系統性を支持する。この亜属の中でも種皮構造は変異があり、それによって3つのグループを認めることが出来る。(1) *Dicentra eximia*・*D. formosa*---これらは網状内容物を含む外種皮内層と肥厚した細胞壁を持つ内種皮内層、さらに腹側の外種皮内層が結晶群を含むことで特徴つけられる。(2) *Dicentra peregrina* (コマクサ)---前の種群と似ているが、腹側の外種皮内層は結晶群を欠く。(3)

Dicentra cucullaria・*D. uniflora*---これらのグループでは外種皮内層と内種皮内層は薄壁・中空である。これらのグループは、かつてStern (1961, 1970)・Berg (1969)が他の形質に基づいて認めたグループと一致する。グループ(3)に見られる特徴は派生的と思われるものであり、このグループの単系統性を支持する。SternとBergは、ともに、*D. cucullaria*・*D. canadensis*・*D. pauciflora*・*D. uniflora*が単系統群であるとしたが、このことは種皮のデータからも、最近の地下茎の形態に基づく研究 (Walton & Hufford 1994)からも支持される。Stern・Bergは、さらに、グループ(1)も単系統群であるとしたが、このグループの種皮形質は、それぞれ他のグループよりも原始的なものであり、彼らの考えを補強するものではない。Stern・Bergによれば、*D. peregrina*---グループ(2)---はグループ(1)と姉妹群をなすが、種皮構造は、結晶群を欠くという点から、むしろ(2)と(3)が近縁であることを支持する。

[3] *Corydalis* (キケマン属)

亜科最大の属*Corydalis*は、2タイプの種皮を含む(VとVI; 表II-2)。タイプVIは東アジアおよび中央アジアに分布する6つの節(*Strictae*・*Cheilanthifoliae*・*Bipapillata*・*Thalictrifoliae*・*Aulacostigma*・*Sophorocapnos*; *Sophorocapnos*節は北アメリカにも達する)に見られ、他の節はタイプVの種皮を持つ。タイプVIは亜科の他の数属に見られるが、タイプVは*Corydalis*にのみ見られるものである。II-3-1節でも論じたように、タイプVに見られる小繊維状の外種皮外層蓄積物や結晶の無い腹側の外種皮内層、また薄壁の内種皮内層は派生形質であると思われる。この2つの点から、種皮構造はタイプVの種皮を持つグループが*Corydalis*の中で単系統群を形成することを示唆する。この結論は、rDNAのITS領域の塩基配列のデータからも支持される (Lidén & al., 1995; V-1-3節)。

[4] タイプVの種皮を持つ*Corydalis*

前節で述べたようにタイプVの種皮を持つ*Corydalis*は単系統群であると思われるが、このグループの中でも種皮構造はかなりの変異を示す。外種皮中層の有無と外種皮内層に含まれる小繊維の性質・外種皮内層の内壁の肥厚の有無から、このグループは5つのサブグループに類別される(表II-2)。現在認識されている節とこのグルーピングとは一致しておらず、6つの節(*Corydalis*・*Leonticoides*・*Fasciculatae*・*Ramoso-sibiricae*・*Mucroniferae*・*Asterostigmata*)は、複数のグループにまたがっている。このような不一致は次の2つのことから生じられると思われる。

表II-2. 種皮構造に基づく *Corydalis* のグループ分け

- 外種皮外層の蓄積物は小繊維状。内種皮内層は薄壁。[Type V]
 外種皮内層の繊維は方向性が無い。外種皮内層の細胞の内壁は薄い。
 外種皮中層が少なくとも部分的に存在する。----- Group 1
 外種皮中層を欠く。----- Group 2
 外種皮内層の繊維は縦方向。外種皮内層の細胞の内壁は肥厚。
 外種皮中層が少なくとも部分的に存在する。----- Group 3
 外種皮中層を欠く。----- Group 4
 外種皮内層は強く圧縮。外種皮中層を欠く。----- Group 5
 外種皮外層の蓄積物はコンパクト。外種皮中層を欠く。外種皮内層は強く圧縮。内種皮内層は内壁に顆粒状の肥厚。[Type VI] ----- Group 6

Type V**Group 1**

- Sect. *Corydalis* p.p. (*C. caucasica*, *C. malkensis*, *C. alexenkoana*, *C. vittae*, *C. integra*, *C. zetterlundii*, *C. angustifolia*, *C. paczoskii*, *C. gotlandica*, *C. solida*, *C. pumila*, *C. ambigua*, *C. fumariaefolia*, *C. bracteata*, *C. lineariloba*, *C. capillipes*)
 Sect. *Radix-cava* (*C. cava*, *C. marschalliana*)
 Sect. *Leonticoides* p.p. (*C. ledebouriana*, *C. popovii*, *C. diphylla*, *C. uniflora*, *C. marcandica*, *C. afghanica*, *C. darwasica*)
 Sect. *Capnogorium* (*C. nobilis*, *C. flaccida*, *C. grandiflora*)
 Sect. *Archaeapnos* (*C. macrantha*, *C. curvicalcarata*, *C. scouleri*, *C. caseana*)

Group 2

- Sect. *Corydalis* p.p. (*C. wendelboi*, *C. shanginii*, *C. glaucescens*, *C. nudicaulis*, *C. ruksansii*, *C. turtchaninovii*)
 Sect. *Dactylotuber* (*C. pauciflora*, *C. emanueli*, *C. arctica*, *C. benecincta*)
 Sect. *Leonticoides* p.p. (*C. nevskii*, *C. oppositifolia*, *C. griffithii*)
 Sect. *Fasciculatae* p.p. (*C. cashmeriana*, *C. aff. cheirifolia*, *C. minutiflora*)
 Sect. *Oocapnos* (*C. crassifolia*)
 Sect. *Hamatae* (*C. pseudohamata*)

Group 3

- Sect. *Fasciculatae* p.p. (*C. trachycarpa*, *C. calcicola*)
 Sect. *Chrysocapnos* p.p. (*C. chaerophylla*, *C. meifolia*)
 Sect. *Ramoso-sibiricae* p.p. (*C. incisa*, *C. pauciovulata*, *C. ochotensis*, *C. raddeana*, *C. kushiroensis*, *C. mildbreadii*, *C. vaginans*, *C. pakistanica*, *C. impatiens*)
 Sect. *Mucroniferae* p.p. (*C. mucronifera*)
 Sect. *Asterostigmata* p.p. (*C. sp.* [Maire s.n.], *C. temulifolia*)

Group 4

- Sect. *Chrysocapnos* p.p. (*C. latifolia*)
 Sect. *Mucroniferae* p.p. (*C. hendersonii*)
 Sect. *Ramoso-sibiricae* p.p. (*C. hemsleyana*, *C. bungeana*, *C. longipes*, *C. gracillima*)
 Sect. *Asterostigmata* p.p. (*C. duclouxii*, *C. sheareri*, *C. taliensis*, *C. acuminata*, *C. pinnata*)

Group 5

- Sect. *Duplotuber* (*C. buschii*, *C. ternata*, *C. decumbens*)

Type VI**Group 6**

- Sect. *Bipapillata* (*C. semenovii*, *C. helacleifolia*)
 Sect. *Strictae* (*C. adunca*, *C. hindukushensis*, *C. rupestris*)
 Sect. *Thalictrifoliae* (*C. saxicola*, *C. tomentella*)
 Sect. *Sophorocapnos* (*C. balansae*, *C. foetida*, *C. pallida*, *C. aurea*, *C. heterocarpa*)
 Sect. *Cheilanthisfoliae* (*C. cheilanthisfolia*, *C. ophiocarpa*, *C. racemosa*)
 Sect. *Aulacostigma* (*C. edulis*)

a) *Corydalis*の分類はその種数の多さと多くの節・種が中国の内陸部に集中しているためにまだ不完全である(Lidén, 私信)。Ramoso-sibiricae・Mucroniferae・Asterostigmataは、分類的に問題が多いグループであり、将来細分される可能性もある(Su & Lidén, 私信)。

b) *Corydalis*と*Leonticoides*は顕著な形態的特徴を持つグループであり、先に引用したITSのデータも単系統性を支持している(Lidén et al., 1995)。これらの節には、外種皮中層を持つ種と持たない種の両方が含まれるが、II-3-1節で論じたようにこの形質は亜科の他の部分でも何度かの平行進化をしたと推定されており、2つの節も、そのような例である可能性が高い。

種皮タイプVを持つ*Corydalis*には、いくつかの塊茎を持つ節を含んでいる。これらの節(*Corydalis*(エンゴサク節)・*Duplotuber*(ジロボウエンゴサク節)・*Radix-cava*・*Leonticoides*・*Dactylotuber*)は塊茎を持つ点以外にも、単純化した地上部の体制・単子葉性を共有している。このために、過去の分類では、塊茎を持つ種と持たない種をそれぞれ*Corydalis*の中の2つの亜属として認識したり(Popov, 1937)、あるいは塊茎を持つ節を独立属として扱った(e.g. Holub, 1973)こともあった。前節で論じたように塊茎を持つ種は塊茎を持たない種の一部と単系統群(="種皮タイプVを持つ*Corydalis*")を形成するとすれば、塊茎を持たないグループが非単系統群であり、これらの扱いは否定される(V-1-3節)。一方、塊茎を持つ種群の中でも、sect. *Duplotuber*は、他の節と大きく異なる種皮構造を持っている。この節は塊茎を持つ他の節と大きく異なる柱頭の形態をしており、単子葉でない種(*Corydalis buschii*)を含み、また単子葉の種(*C. decumbens*)でもその実生の形態は他の塊茎を持つ種のそれとやや異なる。ITS塩基配列に基づく系統樹(Lidén et al., 1995)でも*Duprotuber*は*Corydalis*・*Leonticoides*とかけ離れた位置に現れる。

[5] *Dicentra*・*Corydalis*以外のCorydaleae (キケマン連)

Corydaleaeの残る3属(*Adlumia*・*Capnoides*・*Dactylicapnos*)は共通の種皮構造を持つ。それはさらに*Corydalis*の一部(II-3-1参照)・*Cysticapnos*・*Fumariaceae*の一部(*Pseudofumaria*・*Ceratocapnos*)とも共通である(種皮タイプVI)。また、*Fumariinae*を除く*Fumariaceae*の種皮(タイプVII・VIII)は、外種皮外層の厚さと蓄積物の量を除けば、タイプVと多くの形質を共有している。そして、それらの形質は、それぞれが*Dicentra*のそれに対して由来的なものである。

このような形質の分布から見ると、Corydaleaeの単系統性は支持されない。また、*Dicentra*と*Dactylicapnos*を一つの属とする見解(Stern, 1961; Khanh, 1973)あるいは両属が*Dicentreae*という連を構成するという見解(Takhtajan, 1987)も、同様に支持されない。

[6] *Fumariaceae* (カラクサケマン連)

*Fumariaceae*を構成する3つの亜連のうち、*Fumariinae*の種皮(type IX)は他の亜連か

ら際立った差異を示す。蓄積物が無い外種皮外層と外種皮中層は、Fumariinaeに特有ではないが、II-3-1節で論じたように、この亜連の単系統性の証拠であると考えられる。対照的に、SarcocapninaeとDiscocapninaeは互いに、またCorydaleaeの一部・Cysticapnosによく似た種皮構造を持つ。両方の亜連とも、外種皮の厚さと蓄積物の量には変異があり、そのために複数の種皮タイプを含む(Sarcocapninae---タイプVI・VII・VIII; Discocapninae---タイプVII・VIII)。両者のうち、少なくともDiscocapninaeは他の証拠(第III章)より単系統群である確度が高いグループである。Sarcocapninaeの2つの属、Sarcocapnos・Ceratocapnosはこれらの形質にかなりの属内変異を示す。これらのことから、外種皮の形質がFumariinaeの中の複数の系統で独立に変化したことが示唆され、この形質の分類学的な重みは限定されると思われる。Fumarioideaeが示す多様な果実形態(半裂開性の多種子の果実から非裂開の堅果までを含む; 第III章参照)が、おそらく外種皮の可塑性の一部を説明するであろう。

II-3-3. 進化傾向の要約

Corner (1976)・Schmid (1986)[戸部, 1994も参照]の分類に従うと、Fumarioideae以外のPapaveralesの種皮は「外種皮内層型」(endotestal)と特徴付けられる。

Fumarioideaeの中ではDicentra spectabilis (タイプI)だけがこのカテゴリーに入る。他の種は「外種皮外層型」(タイプII-VIII)、あるいは「未分化型」(タイプIX)の種皮を持つ。

Fumarioideaeでは、外種皮内層型の種皮から外種皮外層型への推移があり、そしてその後(おそらく平行的に)より未分化な薄い種皮への移行が起こったと推定される。非裂開の木化した果皮を持つ果実を持つ種がより薄い種皮を持つ傾向は明らかである(図II-168)。Fumarioideaeの種皮は、「種皮の機能がより外側の細胞層、あるいは果皮へと移行する一般的傾向」(Boesewinkel & Bouman, 1984: 582)の一例である。

第III章. ケマンソウ亜科の果実の比較解剖

III-1. 序論

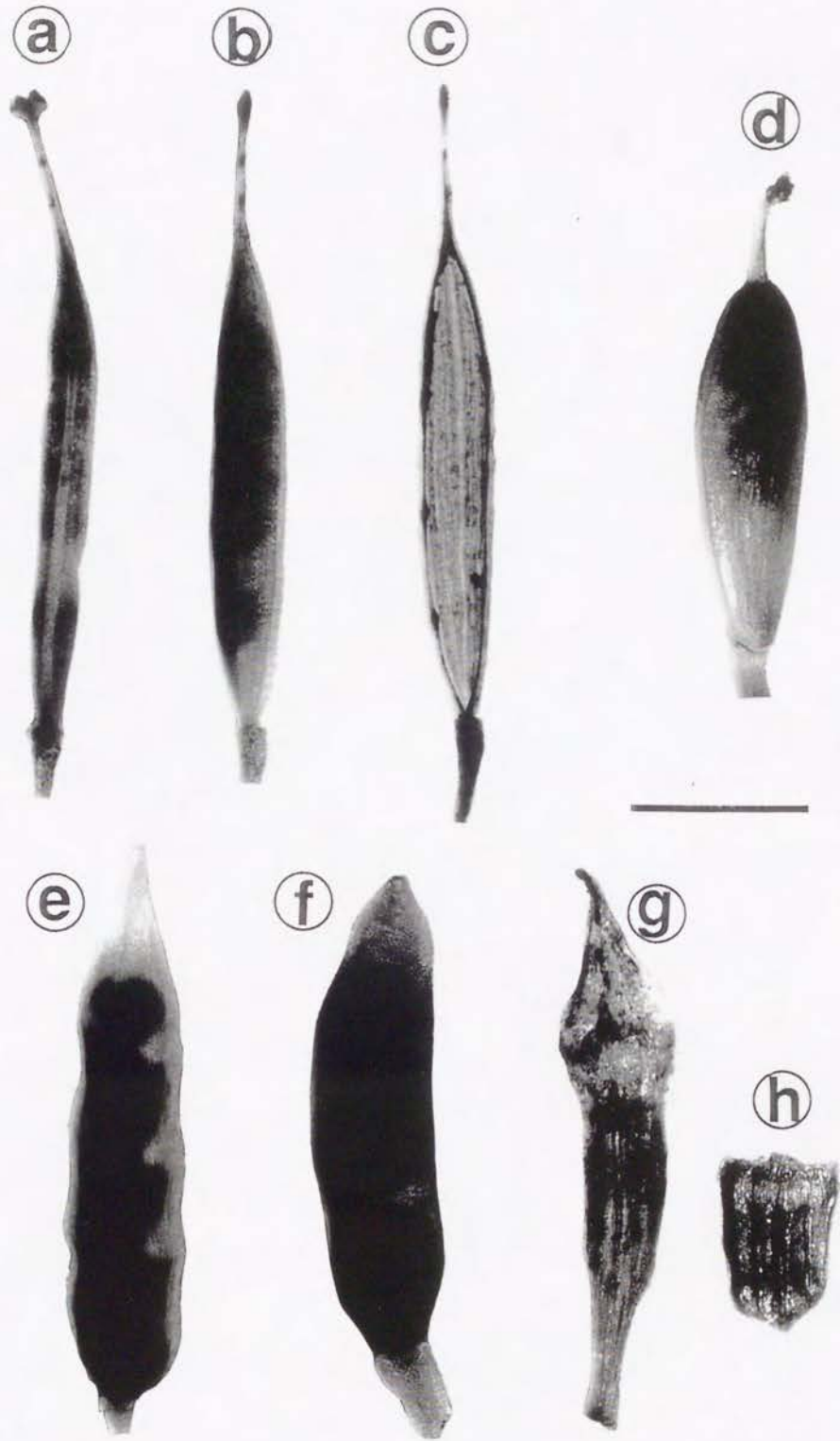
Fumarioideaeの果実は、果実内の種子数、裂開の程度、果皮の厚さと強さ、肋・翼・嘴のような付属物の有無や形などに変異がある(表III-1)。Lidén (1986, 1993)が認めた3つのサブグループのうち、CorydaleaeとCysticapnosは裂開するさく果を(少数の例外を別にして)共有するが、Fumariieaeの果実形態は非常に変異に富んでおり、全ての属が果実の形態だけで区別できるほどである(表III-1)。Corydaleaeの多くの種が種子に付いた白色のみずみずしい付属体(エライオソーム)によって散布されるのに対して、Fumarieaeでは果実の基部がアリを誘引することがSarcocapninaeとFumariinaeで報告されており、Trigonocapnosの果実の基部の柔らかく膨れた部分(図III-2d-e)がアリ散布器官であるとすれば、Fumarieaeの3つの亜連の全てに果実基部によるアリ散布が見られることになる。

果実の特徴、特に種子数と裂開は、以前のFumarioideaeの分類系で最も重視された特徴であったが、最も新しいLidén (1986, 1993)の分類系は、それらの特徴をそれほど重く見ておらず、むしろ果実形態が何回かの平行進化を経たと想定している(第I章参照)。

これまでされた果実の解剖学的研究はCorydaleaeの3属(Dicentra---Berg 1969, Khanh 1973; Dactylicapnos---Khanh 1973; Corydalis---Kim & Oh 1987, Brückner 1992a, c, 1993)とFumarieaeの1属(Pseudofumaria---Brückner 1992b)をカバーしている。Brückner (1984, 1992b)は、これらの研究に基づいて、(1)内果皮層の放射壁が波状になるのはFumarioideaeでは普遍的だが、それ以外のPapaveralesではPlatystemon---Fumarioideaeと近縁であるとは考えられない---にしか見られない、また、(2)内果皮の内壁の形態がFumarioideaeの中で変異する、と述べた。しかし、これらの過去の研究では形態上の多様性が著しいFumarieaeの属のほとんどがまだ調べられておらず、それらからFumarioideae全体の多様性を評価するのは難しい。本研究は、それらのギャップを埋めるため、全ての属・亜属について果実の解剖学的構造を記載する。

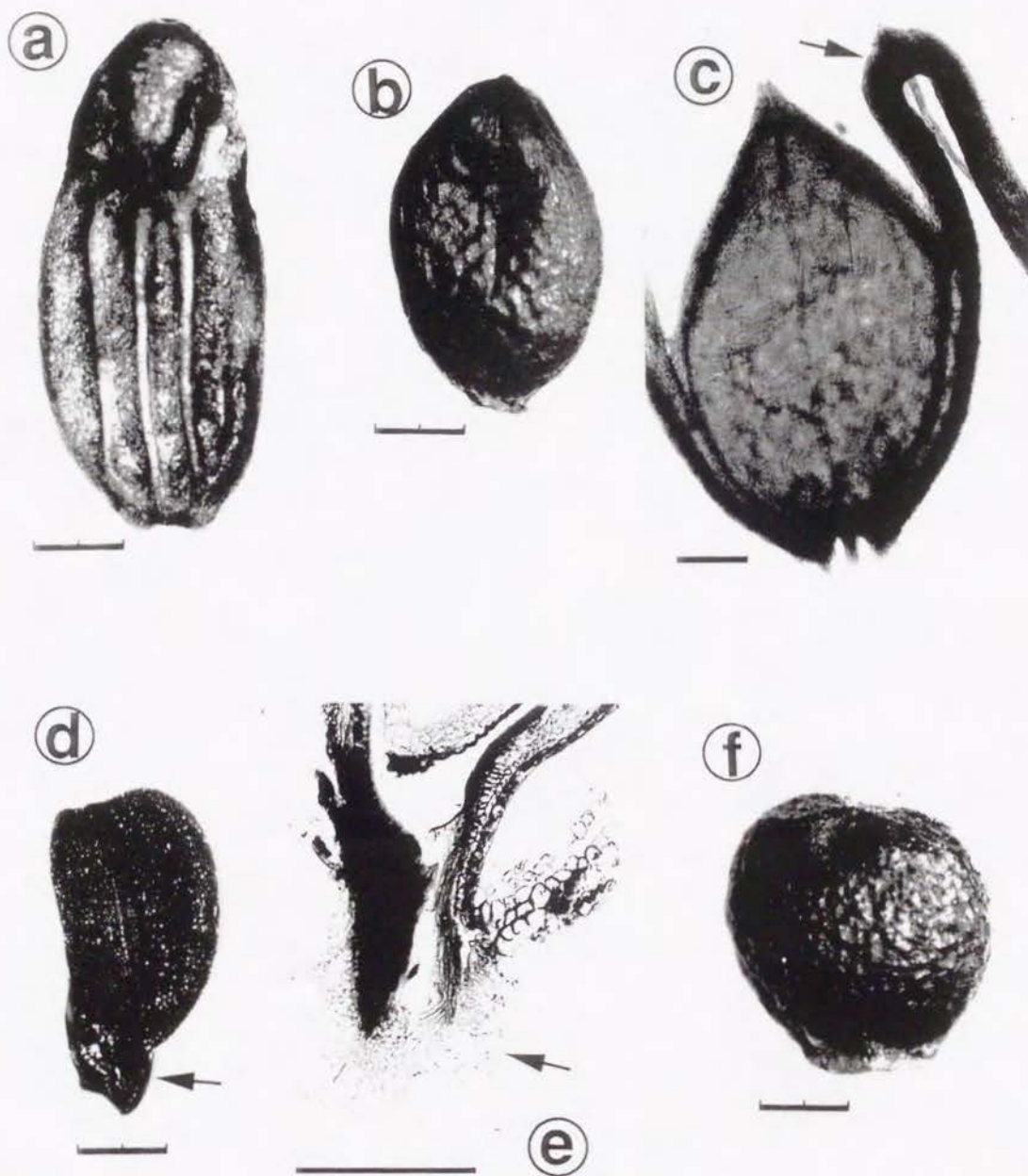
III-2. 結果

ケマンソウ亜科の果実には裂開するものとしめないものがある。裂開する場合、果実は縦に4つの部分に裂ける。4つのうち2つは条状をしていて内側に種子がついている。他の2つは幅広い皮状の部分で、こちらには種子はついていない。このような構造はフウチョウソウ科やアブラナ科の果実に似ているので、これらの科に使われた記載用語が伝統的に適用されてきた。すなわち、幅広い皮状の部分を「バルブ」(valve)、胚珠のついている条状の部分を「レブルム」(replum)と呼ぶ。



図III-1. 果実の全形. --- a-c, *Adlumia fungosa*, a, レプulum側から見た果実. b, パルプ側から見た果実. c, パルプ側から見た果実(パルプの片方と種子を取り除いた). --- d, *Corydalis chaerophylla* --- e, *Pseudofumaria alba* --- f, *Ceratocapnos claviculata* --- g-h, *Ceratocapnos heterocarpa*の二型を示す果実. スケール = 1cm.

「果皮」は花の子房壁に由来する部分を指す。ケマンソウ亜科では、花は子房上位で、果皮は子房壁が発達したものと見なせる。果皮の外気に接する側の表皮を「外果皮」(exocarp)、種子が入っている室に接する側の表皮を「内果皮」(endocarp)、その間の細胞層を「中果皮」(mesocarp)と呼ぶ。



図III-2. 果実の全形または縦断面。--- a, *Sarcocapnos enneaphylla*. --- b-c, *Platycapnos spicata*. b, 全形. c, 解剖された果実。パルプ同士は果実の先端部で互いにつながっている(矢印)。さまざまな方向の繊維が中果皮にある。--- d-e, *Trigonocapnos lichtensteinii*. d, 果実の全形. e, 果実の基部の縦断面、肥厚した柔らかい組織(矢印)が基部にある。--- f, *Fumaria capreolata*. スケール = 2mm (a, b, d, f); 1mm (c, e).

表III-1. Fumarioideaeの果実形態。主にGunn (1980)・Lidén (1986)に基づく。

Tribe Corydaleae (Dicentra, Capnoides, Dactylicapnos, Adlumia-図III-1a-c, Corydalis-図III-1d)
 数個から多数個の種子を含む蒴果で、縦に(Corydalisではしばしば弾けるように)2-
 つのバルブと2つのレプulumに裂開する。形は卵形・倒卵形・皮針形・倒皮針形・
 線形・数珠状またはまれに(Corydalis sect. Oocapnos)囊状。種子はエライオソーム
 を持つ(例外-Dicentra subg. Chrysocapnos, Adlumia, Corydalis sect. Bipapillata)。

Cysticapnos

Corydaleaeのそれと同様の蒴果、皮針形か囊状(Cys. vesicaria)。種子はエライオソーム
 を持たない。

Tribe Fumarieae

Subtribe Sarcocapninae

Pseudofumaria (図III-1e)

Corydaleaeのそれと同様の蒴果だが裂開は不完全、皮針形。種子はエライオソーム
 を持つ。

Ceratocapnos

Ceratocapnos claviculata (図III-1f)

蒴果に似ているが、普通裂開しない。2から4個の小さなエライオソームを持つ種
 子を含む。頂端に円錐状のやや暗色の付属物を持つ。

Ceratocapnos heterocarpa (図III-1g-h)・Cer. turbinata

裂開しないやや偏平な果実で4つの縦溝を持つ頂端付属物を持つ。表面には縦に肋
 がある。果実には二形があり、果序の上部に着く果実(図III-1g)は2-4種子で狭皮針
 形、下部に着くそれ(図III-1h)は1種子、やや角張った楕円形である。前者の方が後
 者と比べて肋が低くて幅広く、また付属物が長い。Ruiz de Clavijo (1994)は、
 Ceratocapnos heterocarpaの果実を蟻がさかんに集めているのを観察している。

Sarcocapnos (図III-2a)

前のグループに似ている。二形性ではなく、2種子、頂端の付属物は疣状。果実の
 基部は膨れていて脂質に富み、エライオソームと同様に蟻散布に役立つ(Lidén
 1993)。

Platycapnos (図III-2b-c)

裂開せず1種子。偏平で表面には肋はないが不明瞭な凹凸がある。果実の基部は膨
 れていて脂質に富み、エライオソームと同様に蟻散布に役立つ(Lidén 1993)。

Subtribe Discocapninae

Discocapnos

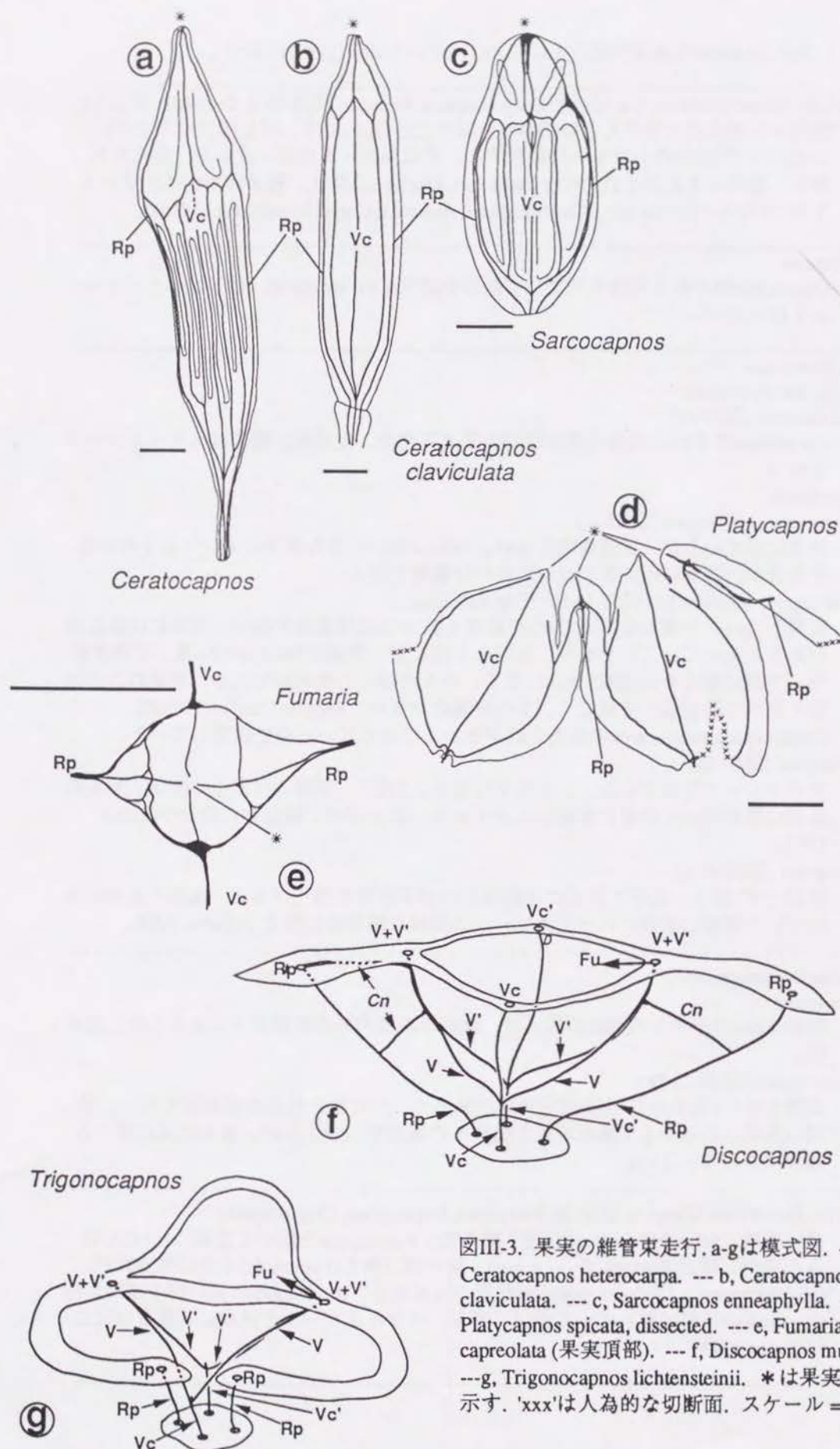
裂開しない1種子の円盤状の果実で、放射状の肋がある翼が果実の縁を形成し翼果
 状。

Trigonocapnos (図III-2d-e)

裂開しない1種子の倒卵形-倒三角形の果実で、非対称三角形の横断面を持つ。果
 実の基部は柔らかく膨れており蟻散布の機能を示唆するが、散布様式に関する
 観察はされていない。

Subtribe Fumariinae (Fumaria-図III-2f, Fumariola, Rupicapnos, Cryptocapnos)

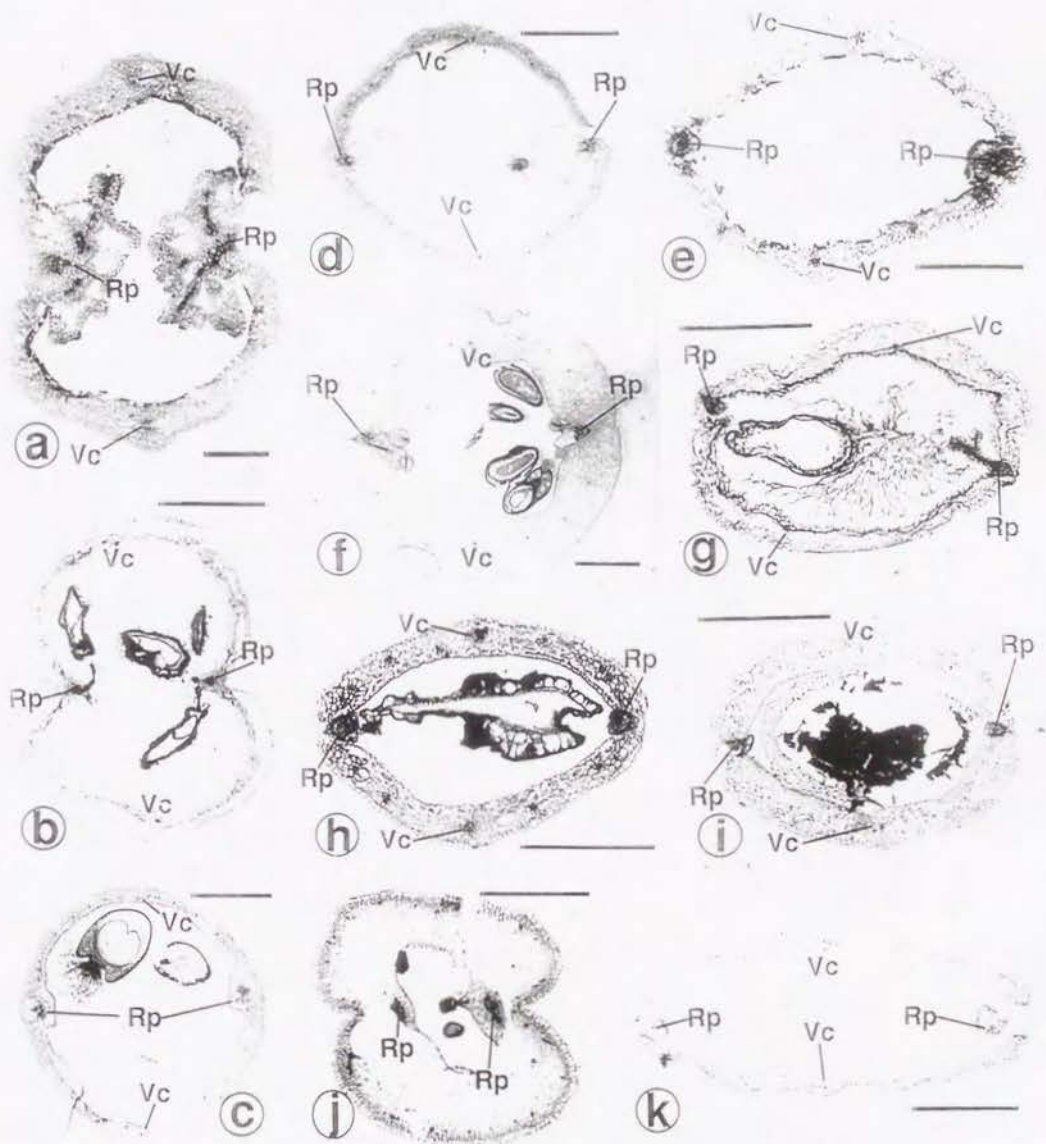
堅い裂開しない果皮を持った1種子堅果で、Rupicapnosを除いて頂部に4つのくぼ
 みを持つ。球形(Fumaria, Rupicapnos)、細い倒三角形(Fumariola)または倒皮針形
 (Cryptocapnos)。Cryptocapnosは倒卵形の付属物を、Rupicapnosは細い嘴を頂端に持
 つ。果実の基部は膨れていて脂質に富み、エライオソームと同様に蟻散布に役立
 つ(Lidén 1993)。



図III-3. 果実の維管束走行. a-gは模式図. --- a, *Ceratocapnos heterocarpa*. --- b, *Ceratocapnos claviculata*. --- c, *Sarcocapnos enneaphylla*. --- d, *Platycapnos spicata*, dissected. --- e, *Fumaria capreolata* (果実頂部). --- f, *Discocapnos mundtii*. --- g, *Trigonocapnos lichtensteinii*. *は果実の基部を示す. 'xxx'は人為的な切断面. スケール = 2mm

III-2-1. 果実の維管束走行パターン

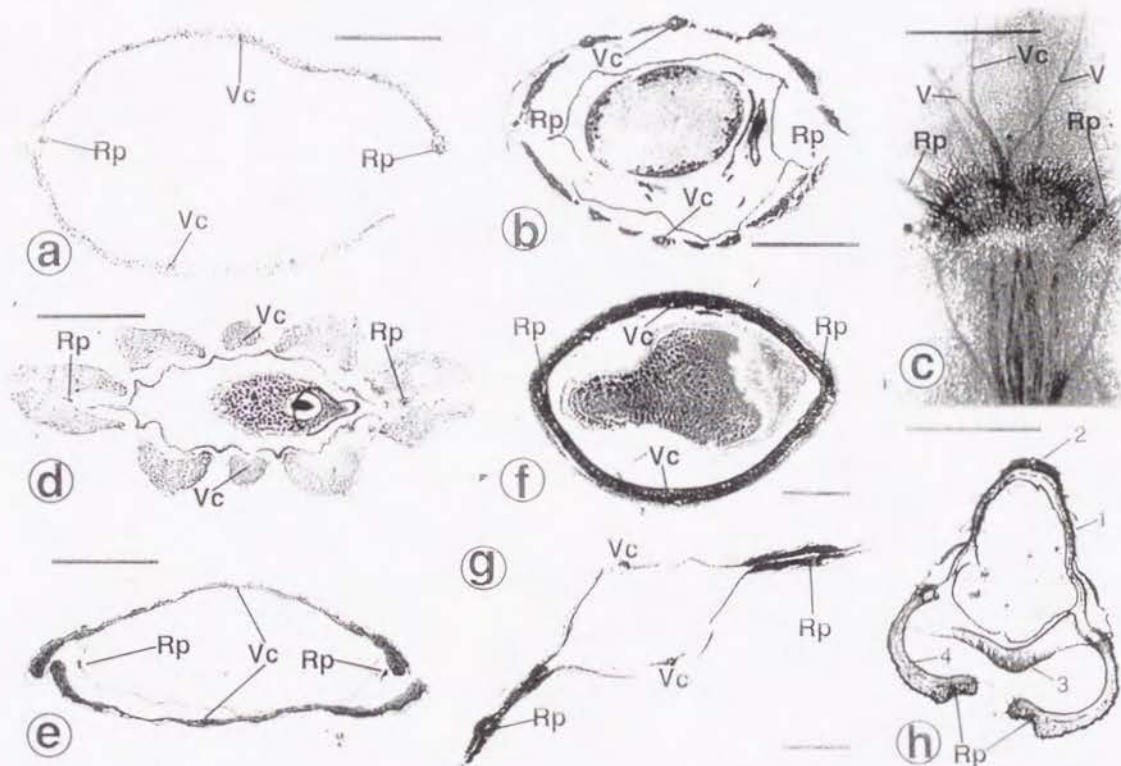
十字状に配列する4本の維管束が果実の基部に入ってくる(図III-3a-d, III-5c, III-7a)。果実が裂開するときには、4本のうち2本はバルブの中心束(valve-central bundles; Vc)となり、2本はレプルの維管束(replum bundles; Rp)となり、胚珠・種子への維管束は後者から分かれる。



図III-4. 果実の横断面: CorydalleaeとCysticapnos. --- a, *Dicentra macrantha* (subg. *Macranthos*). --- b, *Dicentra chrysanth* (subg. *Chrysocapnos*), やや未熟な果実. --- c, *Dicentra cucullaria* (subg. *Dicentra*). --- d, *Dicentra spectabilis* (subg. *Hedycapnos*). --- e, *Adlumia fungosa*. --- f, *Dactylicapnos scandens* (sect. *Dactylicapnos*). --- g, *Dactylicapnos torulosa* (sect. *Minicalcara*). --- h, *Capnoides sempervirens*. --- i, *Corydalis heterocarpa* (sect. *Sophorocapnos*). --- j, *Cysticapnos vesicaria*, immature fruit. --- k, *Cysticapnos pruinosa*. スケール = 1mm (a-d, f-g, i-j) or 0.5mm (e, h, k).

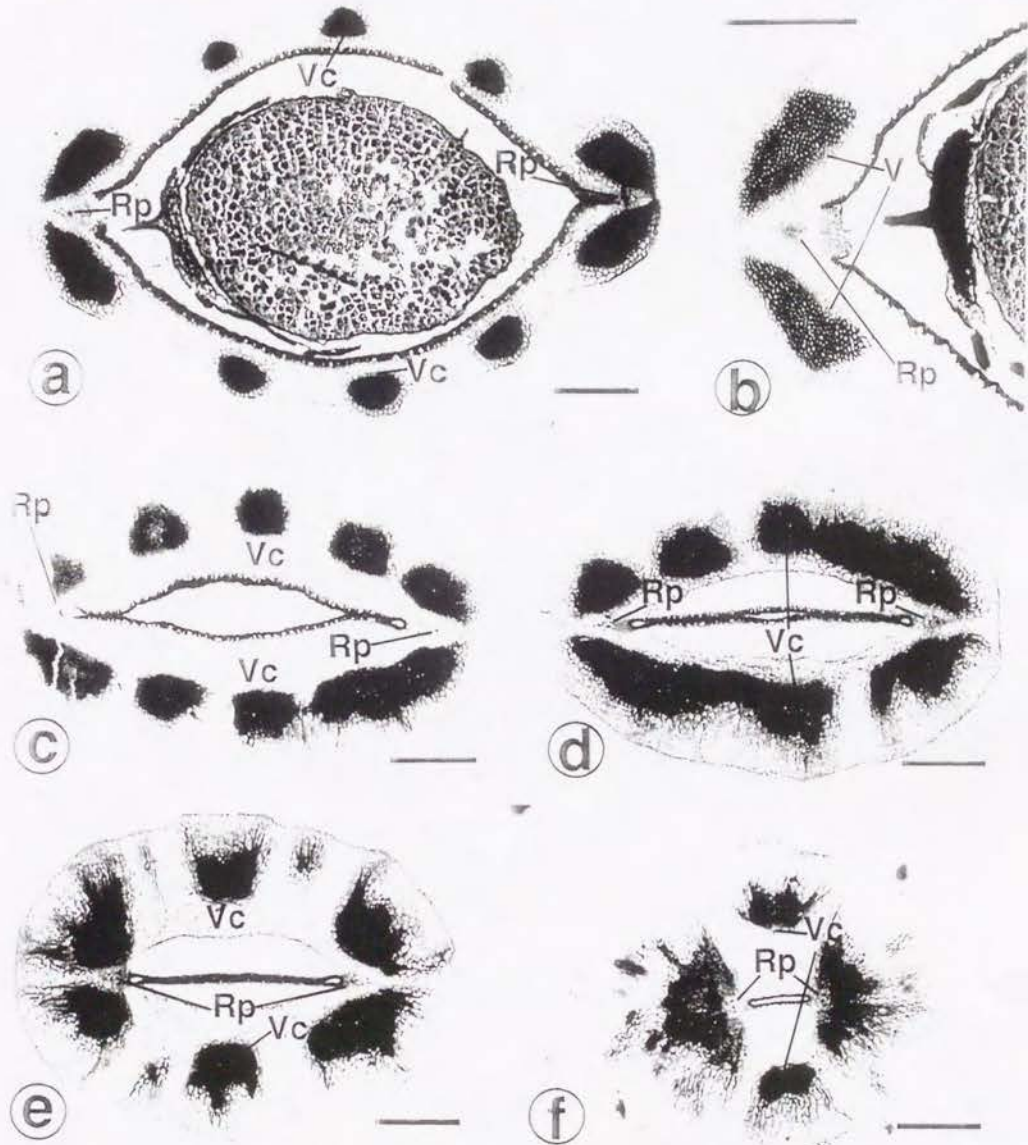
裂開しない果実でも、これらと位置的に一致し相同であると思われる維管束が存在するので、本論文ではこれらの用語と略号を裂開する/しないに関わらず適用する。それぞれのVcは1対の側枝(V)を果実の基部のすぐ上で分ける(図III-5c, V)。Vc・Vはそれぞれさらに細枝を分けることがあるが、その程度は分類群により異なる。細枝は、それら同士、あるいはRpと、またはまれにVc・Vと合流することがあるが、果実の先端部付近を別にすれば頻度は低い。

上記のような一般的なパターンに当てはまらない分類群もある。FumariinaeではVcは側枝(V)を出さない。PseudofumariaではVは果実の基部からかなり上で分枝する(Brückner 1992b)。Cysticapnos vesicariaでは、果実の基部では2本のRpに相当する維管束しか無く、そのわずか上で各バルブ約5本ほどの維管束が現れる。これらの維管束が分枝したり合流したりする程度は他の分類群に比べてはるかに著しく、バルブ内の維管束は網状のパターンを示す。Discocapninae(図III-3f-g)では胚珠・種子への維管束はVから分枝する。

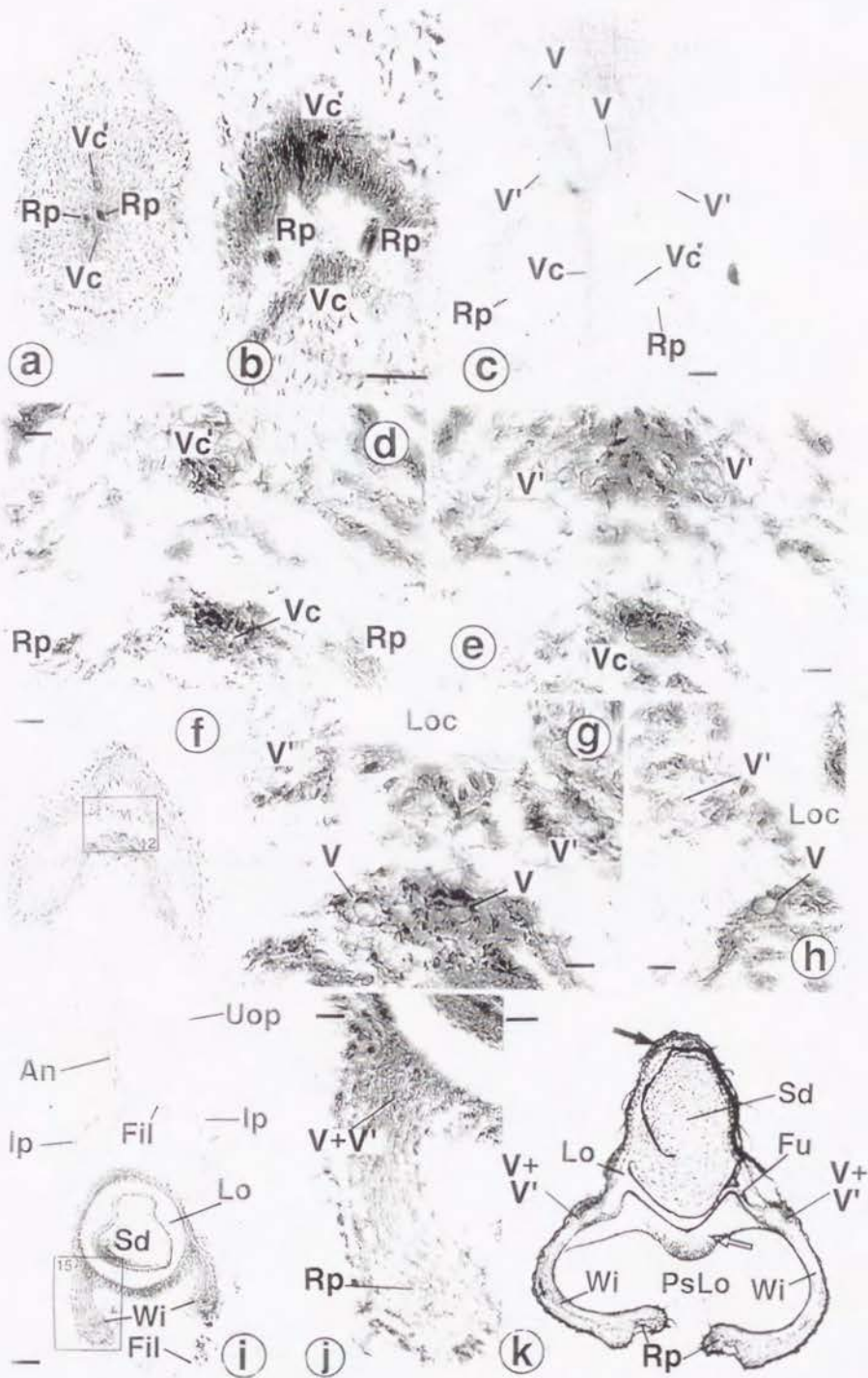


図III-5. 果実の横断面(a-b, d-h)と果実基部の維管束走行(c): Fumariaceae. --- a, *Ceratocapnos claviculata*. --- b-d, *Ceratocapnos heterocarpa*. --- e, *Platycapnos spicata*. --- f, *Fumaria capreolata*. --- g, *Discocapnos mundtii*. --- h, *Trigonocapnos lichtensteinii*. スケール = 500um (a-b, d-h) or 100um (c).

Corydaleae・Cysticapnos・Pseudofumariaでは、維管束の分枝と合流の数・パターン・頻度は分類群間で変異することはもちろん、分類群内あるいは同個体から取られた果実の間でも変異する。しかし、それ以外のより単純な維管束走行パターンを持つ分類群では、分類群ごとに特徴的なパターンを認めることが出来る。

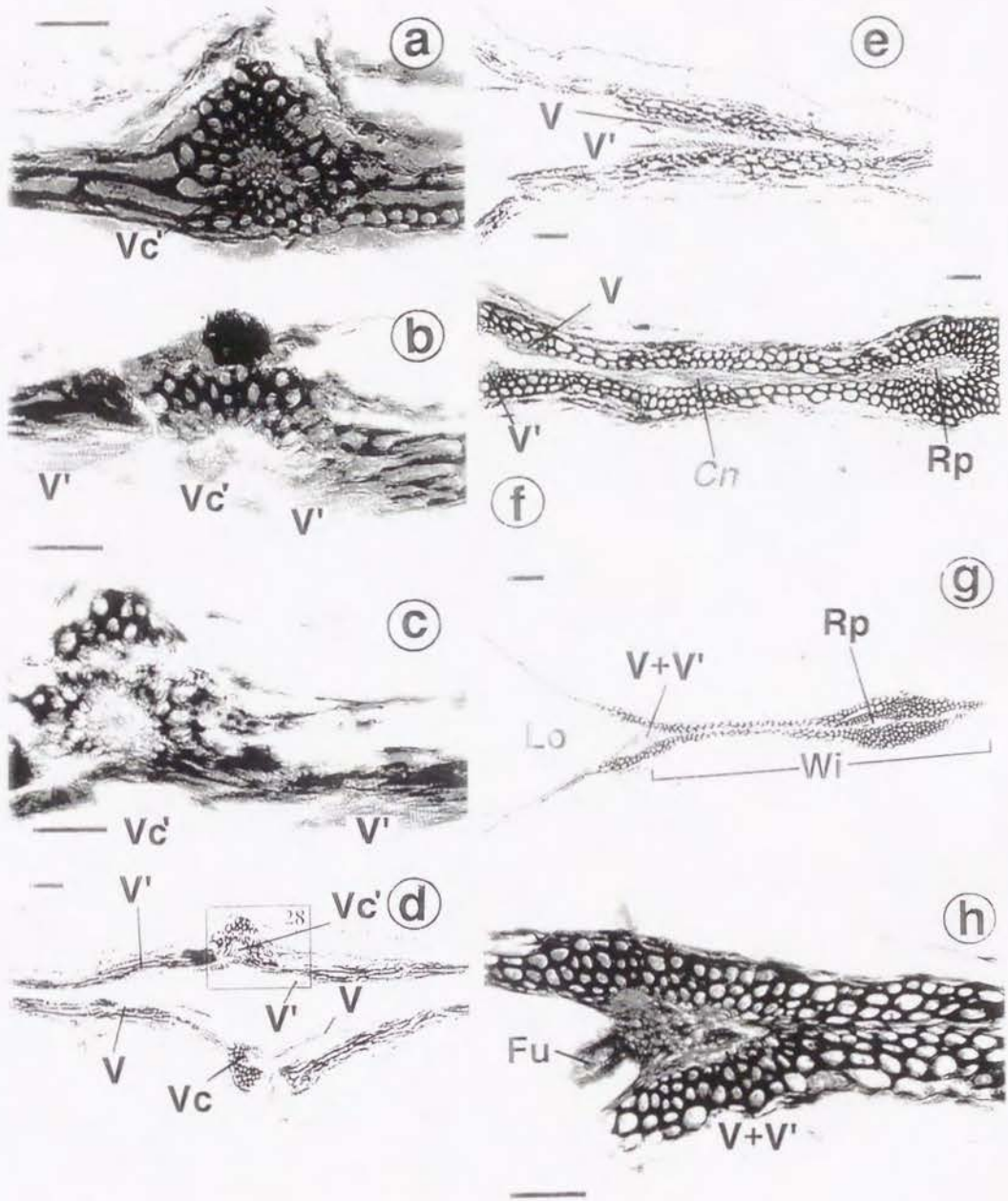


図III-6. 果実の横断面: *Sarcocapnos enneaphylla*. a, 果実の中央部. b, 果実の中央部、レブルム部の拡大. c-f, 果実の中央部から頂部へかけての横断面. 維管束に沿って繊維束(濃色に染まっている部分)が走っているから、逆に維管束走行を繊維束から見る事が出来る. 各バルブ毎にある5本の縦に走る維管束は果実の頂端付属体の下辺に当たるところ(d)で互いに連絡し合い、3本の維管束に再編成され(e)、それらのうち横の2本はRpと合流する(f). スケール = 500um.



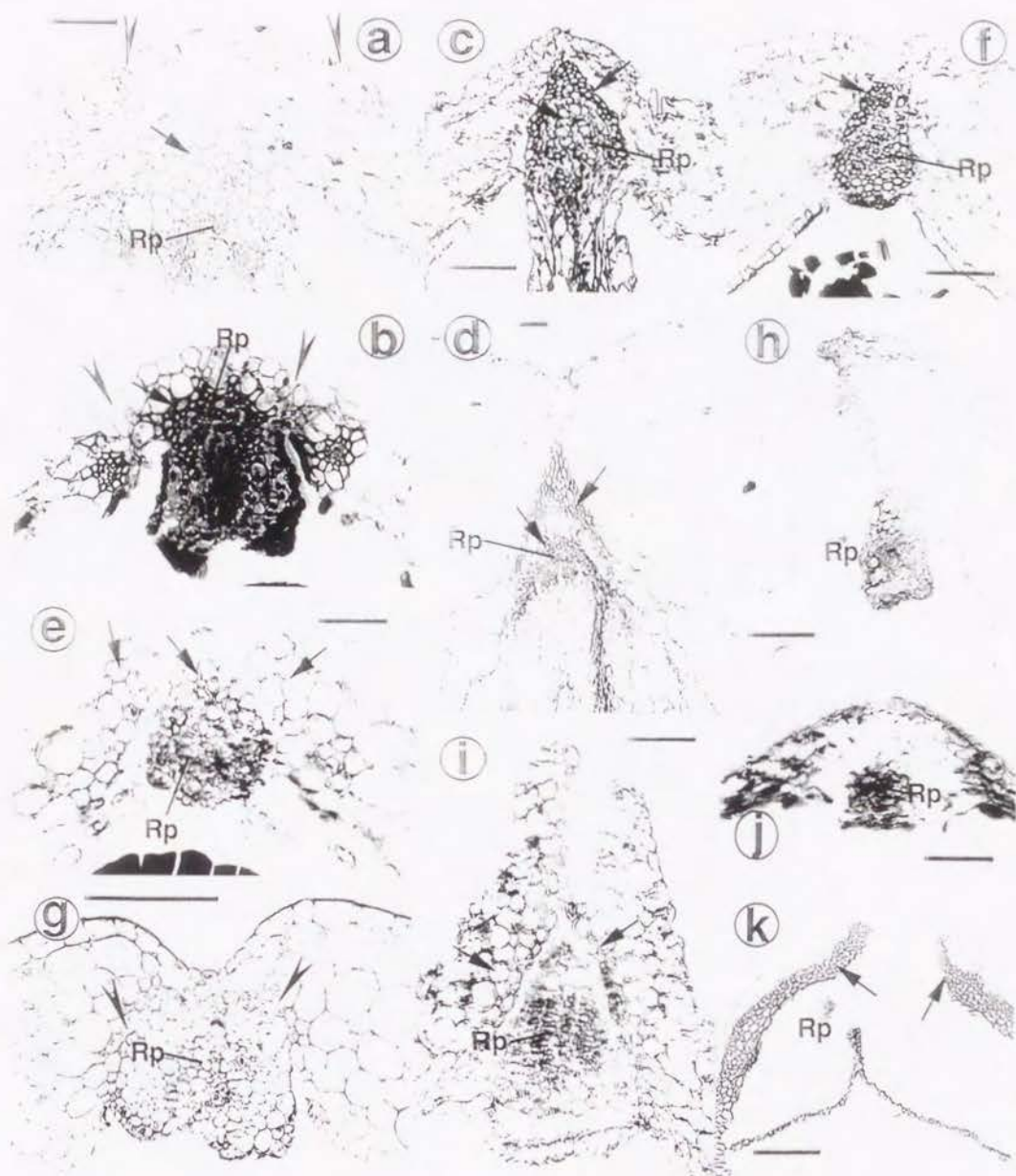
図III-7. *Trigonocapnos*の維管束走行。

a-b, 果実の基部の横断面. c, 透明化した果実の基部. パルプの中心束(Vc, Vc')がそれぞれ側枝を出し、すぐ上で停止する. d-h, cに対応する部分の連続横断面. i-k, 果実の中央部の横断面. スケール = 50 μm (a, j), 10 μm (b-h), 100 μm (i, k).



図III-8. *Discocarpus*の維管束走行。

a-e, 果実の基部から果実の中央部にかけての連続横断面。Vcが側枝(V)を出し、VはVcから次第に離れ、向かい側のバルブの側枝(V')と隣り合うようになる。f, eよりわずか上。RpとV+V'を結ぶ維管束(Cn)が見られる。g-h, 果実の中央部。VとV'は合流して胚珠への維管束(Fu)を出す。スケール = 50 μ m (a-c, f, h), 100 μ m (d-e, g)。



図III-9. レプulumとその周辺の横断面。--- a, *Dicentra spectabilis* (subg. *Hedycapnos*). --- b, *Adlumia fungosa*. --- c, *Dactylicapnos torulosa* (sect. *Minicalcara*). --- d, *Dactylicapnos scandens* (sect. *Dactylicapnos*). --- e, *Capnoides sempervirens*. --- f, *Corydalis heterocarpa* (sect. *Sophorocapnos*). --- g, *Corydalis paczoskii* (sect. *Corydalis*). --- h, *Cysticapnos pruinosa*, one valve removed. --- i, *Pseudofumaria alba*. --- j, *Ceratocapnos claviculata*. --- k, *Ceratocapnos heterocarpa*. 裂開部をクサビ形で、繊維束を矢印で示す。スケール = 100μm.

SarcocapnosとCeratocapnosはいくつかの共通した特徴を示す(図III-3a-c)。Vcは1対の側枝(V)を分け、それらの側枝はさらに1回(図III-3c)あるいは2回(図III-3a)二叉するか、あるいは分枝しない(図III-3b)。従って、各バルブ毎に、5本(図III-3c)あるいは7本(図III-3a)、3本(図III-3b)の維管束が平行に走行し果実の頂端の付属体の基部に達する。これらの縦に走る維管束に沿って繊維細胞の束が走り(C. claviculataを除く)、果実の「肋」を形成する(図III-1gと図III-3a、図III-2aと図III-3cを、それぞれ比較せよ)。付属体の基部では、それぞれの維管束は二叉し、互いに、あるいはRpと、合流する(まれにそのまま終止する)。従って、果実の維管束は、付属体の基部で、互いに連絡して計4本の維管束へと再編成される(図III-3a-c, III-6c-f)。

PlatycapnosではVcはただ1対の側枝(V)のみを持ち、それ以外の細枝はわずかに発達するのみである(図III-3d)。VとRpは果実の頂端近くで互いに連絡する(図III-3d)。Fumariinaeでは、前で述べたようにVは存在せず、果実の横断面ではVcとRpが1対ずつ、計4本の維管束しかない。Fumariinaeの4属のうち、FumariaとRupicapnosでは、これら4本の維管束は果実の頂端の少し下方で横走する維管束で互いに連絡し合う(図III-3e)。Fumariaの果実の頂端には4つのくぼみがある(図III-2f)が、そのくぼみの下端と横走する維管束の位置は一致している。残る2属(Cryptocapnos・Fumariola)では十分なサンプルが得られなかったため、この点を調べることが出来なかった。

Discocapninaeの維管束走行は特異的である。この亜連の2つの属(Discocapnos--図III-3f, 図III-7・Trigonocapnos---図III-3g, 図III-8)はともに果実の縁に明瞭な翼部を持っている。Rpは果実の翼の縁に沿って走る。他の分類群と異なり、Rpは胚珠・種子への維管束を出さない。Vcは基部で1対の側枝(V)を出す。Vは逆側のバルブの向かい合う側枝と合流する。このV由来の維管束は果実の内室の縁を走り、途中で胚珠・種子への維管束を分け、(少なくともTrigonocapnosでは)果実の頂端近くでRpと合流する。Vc・V・Rp以外の細枝は、Trigonocapnosではごくまれで、DiscocapnosではVとRpを放射状に連絡する数本の維管束がある。Trigonocapnosでは、VcはVを分けたすぐ上で停止する。

III-2-2. 果実の裂開部の構造

Corydaleae (図III-4a-i)・Cysticapnos (図III-4j-k)・Sarcocapninae (図III-5a-e, III-6a)では、果実が成熟するとレプulumとバルブとが互いに分離する[Discocapninae (図III-5g-h)とFumariinae (図III-5f)では分離しない]。分離が起こる部分(裂開部)は、細胞が小型であることや細胞間隙が多いことで、裂開前の果実の横断面でも認められることが多い(例えば図III-9a-b, gでクサビで示す部分)。裂開部の存在様式には次の4つのパターンがある。

a) *Dicentra* (図III-4a-d, III-9a)・*Adlumia* (図III-4e, III-9b)では、レプルの幅が広く、およそ10細胞列からなる表皮部分を含んでいる。*Dicentra* subg. *Dicentra*を除く分類群では、Rpとレプルの表皮の間に一団の木化した細胞群がある。バルブ・レプルの縁は木化していない。

b) *Capnoides* (図III-4h, III-9e)・*Dactylicapnos* (図III-4f-g, III-9c-d)・*Corydalis* (図III-4i, III-9f-g)・*Cysticapnos pruinosa* (図III-4k, III-9h)・*Pseudofumaria* (図III-9i)・

Ceratocapnos claviculata (図III-5a, III-9j)では、レプルの表皮は非常に狭い(多くとも数細胞列)か、あるいは、レプルの端はバルブの端で内側に囲い込まれる(レプルムは表皮を持たない)。*Corydalis*の一部(*C. paczoskii*-図III-9gと*C. raddeana*)・

Pseudofumaria・*Ceratocapnos claviculata*を除くと、レプルの外側の部分は木化し縦に伸長した細胞からなる。バルブの端は*Capnoides*・*C. paczoskii*を除く*Corydalis*・*Pseudofumaria*では木化し、*Corydalis paczoskii*・*Cysticapnos*-図III-9h・*Ceratocapnos claviculata*では木化しない。

c) *Sarcocapnos* (図III-6b)・*Ceratocapnos claviculata*を除く*Ceratocapnos*(図III-9k)・

Platycapnos (図III-5e)は前のグループよりさらにレプルムが狭く、Rpとそれを狭く取り巻く薄壁の細胞群からなる。バルブの端は木化した繊維の束からなり、レプルムを完全に囲い込む。レプルムがバルブから分離するとともに内果皮(*Ceratocapnos*ではそれに加えて中果皮の最内層)も果皮のより外側の層から分離する。レプルムと内果皮はつながって、種子を包み込む袋状の構造を作る。これらのグループでは果実の中央部の横断面の構造は前のグループに似ているが、果実の裂開は、頂端の付属体基部で維管束に添って横に走る繊維束によって(*Sarcocapnos*-図III-6d・*Ceratocapnos*)、あるいは頂端部で果皮の縁が向かいの果皮のそれとつながりあっていることによって(*Platycapnos* [図III-2c--矢印])妨げられる。

d) 前のグループと同様、*Cysticapnos vesicaria* (図III-4k)でもレプルムは

5-10層の細胞からなる厚いバルブ端で覆われ、分離する内果皮と組み合わせさせて無数の種子を包み込む。しかし、レプルムは非常に厚くまた幅広く、外側は木化しており、またレプルムは横に幅広い。レプルムとバルブの端は10-20本の糸状の細胞でつながり種子を包む袋を果実本体に固定している。バルブの端は木化している。

e) *Discocapninae* (図III-5g-h)と*Fumariinae* (図III-5f)ではレプルム・内果皮とも他の部分から分離しない。レプルムは狭く、木化しない

多くの分類群では果実横断面はバルブ-バルブ方向に偏平でレプルム上で胎座は

ほとんど一列に並ぶが、*Dicentra* (図III-4a-d)・*Dactylicapnos* sect. *Dactylicapnos* (図III-4f)・*Cysticapnos vesicaria* (図III-4j)では果実はほとんど偏平にならず胎座は数列からなる。*Dicentra* subg. *Macranthos* (図III-4a)・subg. *Chrysocapnos* (図III-4b)では果実横断面は、レプルの所で大きくくびれる。

*Ceratocapnos*では、内果皮(あるいは内果皮と中果皮最内層)は外側の部分から分離する(図III-12f-g)が、*Cer. claviculata*では分離は果実の頂端部分でのみ観察される。*Sarcocapnos* (図III-12i-j)の場合、内果皮と中果皮の繊維束の間に介在する柔組織が崩壊することで内果皮の分離が起こる。*Cysticapnos vesicaria*・*Platycapnos* (図III-12l)でも、分離する部分は内果皮のみからなる。*Corydaleae* (e.g., 図III-10h, III-11i)・*Cysticapnos cracca*・*Cys. pruinosa* (図III-4k)でも分離が観察されることがあるが、それは種によって、または種内で、ときには一つの果実内の部位によってさえも変異するので、観察のための処理による現象である可能性がある。

III-2-3. 果皮の構造

[1] 外果皮

外果皮はほとんどの分類群で薄壁で、*Trigonocapnos* (図III-13c-f)・*Dicentra* subg. *Chrysocapnos* (図III-10e)・*Cysticapnos vesicaria* (図III-11i)・*Discocapnos* (図III-13a-b)で多少外壁が肥厚するだけである。細胞表面は多角形で、細長い果実ではしばしば外果皮細胞も縦方向に伸長する。細胞同士の境界は直線かかすかに波打つ。気孔が外果皮に分布する種もある。これら外果皮の変異は、乾燥標本に多く依存する本研究では、十分に観察することが出来なかった。

[2] 中果皮

中果皮では、厚壁細胞の有無・その分布と形態が多様である。*Corydaleae* (図III-10a-h, 9a-j)・*Cysticapnos pruinosa* (図III-12a)・*Pseudofumaria* (図III-12c-d)・*Ceratocapnos claviculata* (図III-12e)の中果皮は主に薄壁の柔組織から構成される。柔組織の中央部ないし内果皮寄りを維管束が通る。2-3列から数列の縦方向の繊維が維管束の外隣を、維管束に沿って通る分類群もある。*Dicentra* subg. *Macranthos* (図III-10c-d)・*Dicentra* subg. *Chrysocapnos* (図III-10e-f)・*Adlumia* (図III-11c-d)・*Corydalis stricta* (図III-11f)・*Corydalis semenovii* (図III-11g-h)ではそのような繊維の束はVcとそれから由来した維管束に沿って見られるが、*Dicentra* subg. *Hedycapnos* (図III-10a-b)・*Capnoides* (図III-11e)ではVcに沿ってのみ見られる。*Dicentra* subg. *Dicentra* (図III-10g-h)・*Dactylicapnos* (図III-11a-b)・most *Corydalis* (図III-11i-k)・*Cysticapnos* (図III-12a-b)・*Pseudofumaria* (図III-12c-d)・*Ceratocapnos claviculata* (図III-12e)は、そのような繊維の束を欠いている。

これらの繊維は、*Dicentra* subg. *Macranthos*・*Dicentra* subg. *Chrysocapnos* (図III-10d, f)では他の分類群においてより太く短い。*Dicentra* subg. *Macranthos* (図III-10c-d)の繊維は、他の分類群に比べ肥厚の程度が弱い。*Dactylicapnos scandens*は、

他の分類群と異なり肉厚の果皮を持つことが知られている(Stern 1961)が、果皮の解剖学的構造(図III-11a)は、柔細胞のサイズが大きいことをのぞいては他の種と同様である。

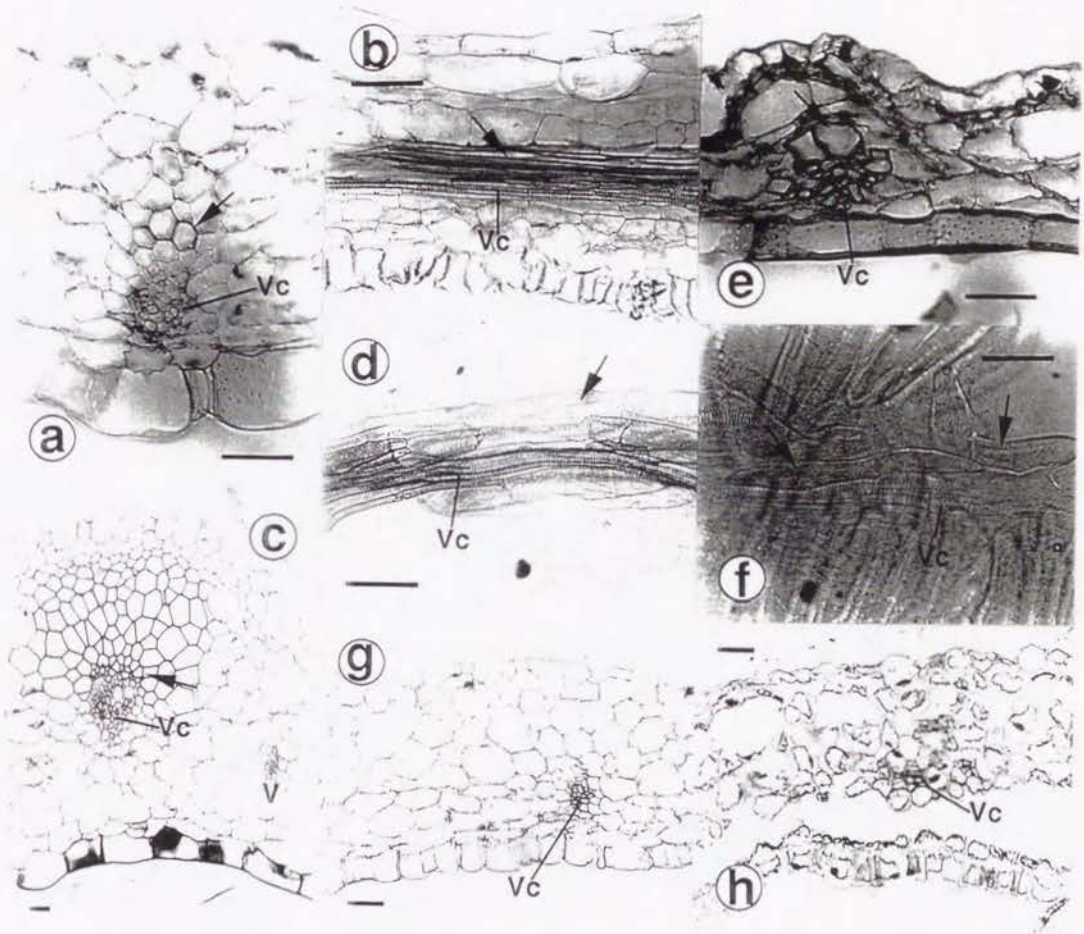
*Cysticapnos vesicaria*の中果皮は2-3細胞層の柔組織と、その内側の、枝状の細胞からなる海綿状組織からなる(図III-11l-m)。維管束は柔組織と海綿状組織の間を走っている(図III-11l)。

Fumarieae (*Pseudofumaria*・*Ceratocapnos claviculata*---上述---を除く)の中果皮には顕著な厚壁組織が発達する。*Sarcocapninae*・*Discocapnionicae*では厚壁組織を繊維が構成し、*Fumariinae*では異形厚壁細胞が構成する。

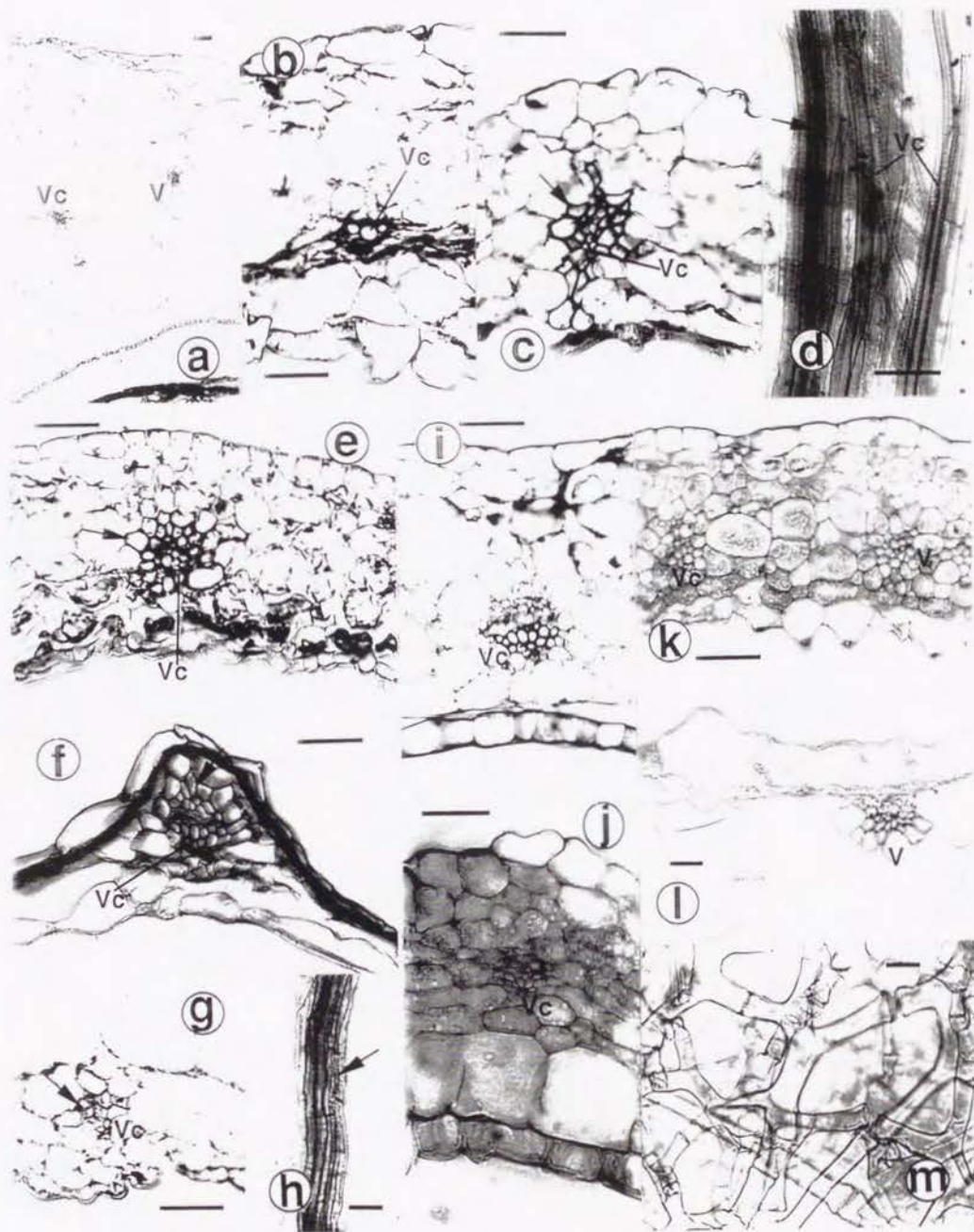
Sarcocapninae・*Discocapninae*では繊維細胞は束状になるか、あるいは多少とも一様に広がる繊維層として存在する。繊維は*Corydalleae*に見られるものより細胞壁が強く肥厚しており、長さはときに果実の全長の半分にも達する。*Sarcocapnos* (図III-6a-f, III-12i-j)・*Ceratocapnos* (図III-5b, d, III-12f-h)・*Discocapnos* (図III-5g, III-13a-b)では繊維束が維管束に沿って走る。中果皮は繊維束とその外側・内側の柔組織で構成される。繊維束の横断面の形は*Sarcocapnos*と*Discocapnos*では楕円形からやや腎形、*Ceratocapnos*では三角形から三日月形である。果実が成熟して柔組織層が萎縮すると、これらの繊維束は、既に述べたように、果実の「肋」を形成する。*Ceratocapnos*の中果皮最内層は方形の単結晶を含む薄壁細胞からなる(図III-12f-g)。

*Platycapnos*の果実では(図III-12k-l)、繊維層は果皮を通じて存在する。中果皮は外側の数細胞層からなる柔組織と4-8細胞層からなる繊維層で構成される。繊維層を構成する繊維の方向はまちまちだが(図III-2c)、次のような一定の傾向がみられる。繊維層の外側の部分(図III-12k、矢印)は主に縦方向の繊維からなり、中部の3-5細胞層は横方向・斜め方向の繊維からなる(図III-12k-l、クサビ形)。内側の部分は主に縦方向の繊維からなり、厚さは約1細胞層だが、バルブの端部や維管束の近傍では数細胞層にもなる(図III-12k-l、矢印)。繊維層全体の厚さはバルブ内の場所によって上下しており、このことが、果実が成熟して柔組織が萎縮したときに、バルブ表面に波状の模様を形成する(図III-2c)。また、バルブの端では繊維層は縦方向の繊維が多数を占めるとともに厚くなっており(図III-2c, III-5e)、またさらに向かい側のバルブの端とつながっている(図III-2c、矢印)。

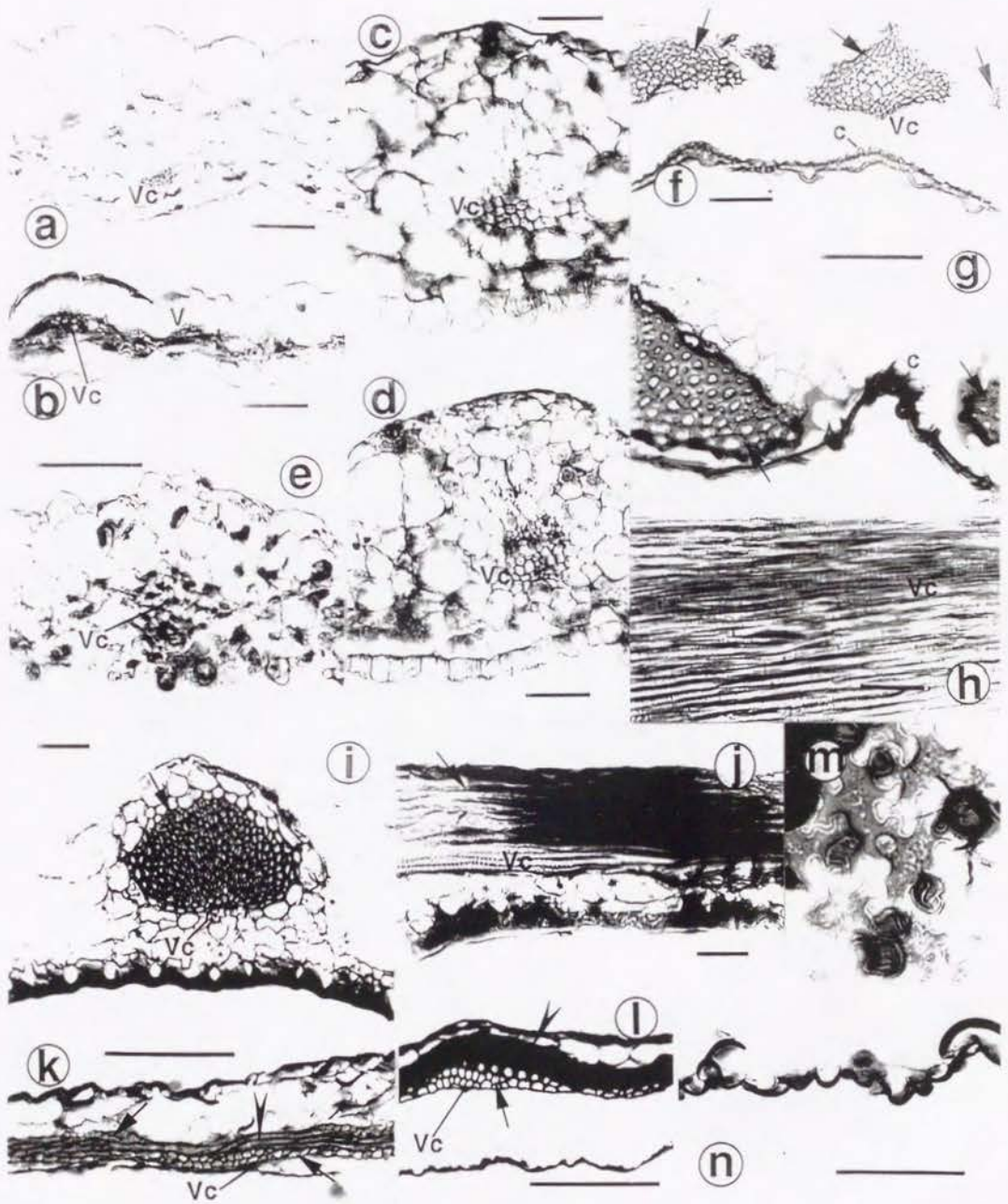
Trigonocapnos (図III-13c-g)では、果実の中の部位によって中果皮の構造が分化している。繊維束は背側のバルブの中心線沿い(図III-13d-e、矢印)と内室の縁に沿って走っている。さらに、横・斜め方向の繊維からなる繊維層が、湾曲した翼によって覆われる部分(腹側)を除く果実全体に存在する(図III-13c-e, g、クサビ形)。腹側では中果皮は柔組織のみからなる(図III-13f)。



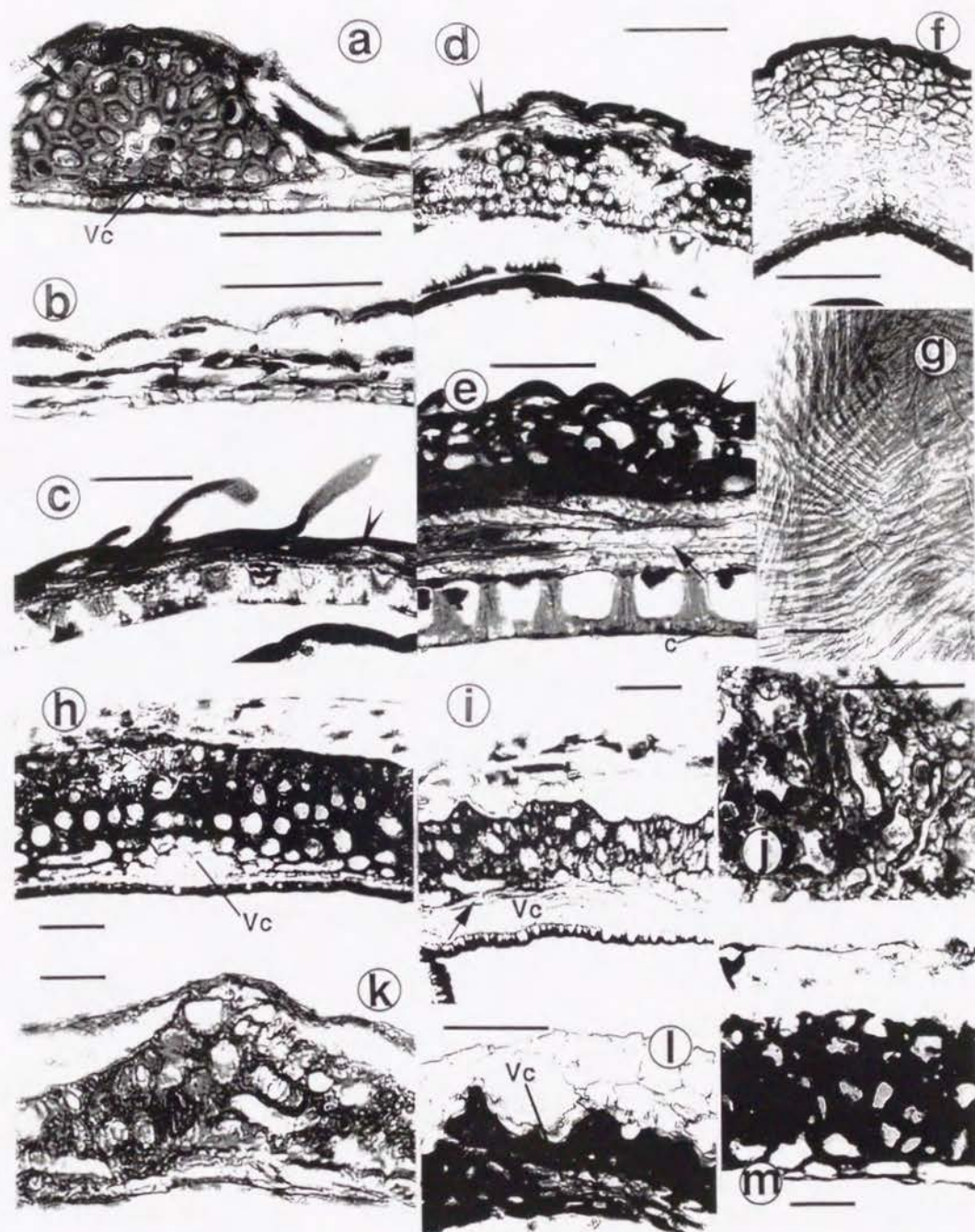
図III-10. *Dicentra*の果皮構造. --- a-b, *Dicentra spectabilis* (subg. *Hedycapnos*). a, 横断面. b, 縦断面. --- c-d, *Dicentra macrantha* (subg. *Macranthos*). c, 横断面. d, 透明化した中果皮. --- e-f, *Dicentra chrysantha* (subg. *Chrysocapnos*). e, 横断面. f, 透明化した中果皮. --- g, *Dicentra eximia* (subg. *Dicentra*), 横断面. --- h, *Dicentra cucullaria* (subg. *Dicentra*), 横断面. 矢印は繊維細胞を示す. スケール = 50 μ m.



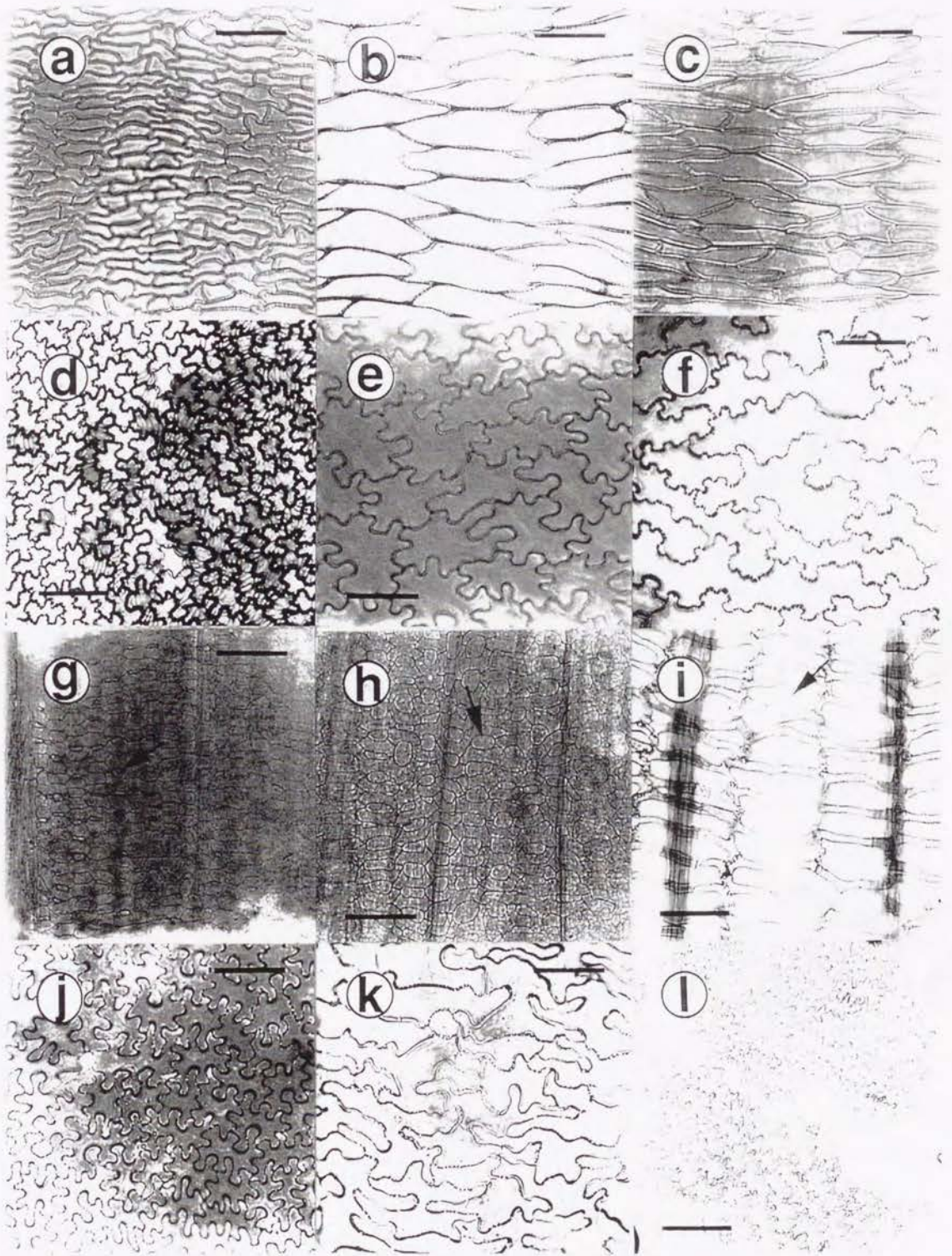
図III-11. CorydaleaeとCysticapnosの果皮構造。--- a, *Dactylicapnos scandens* (subg. *Dactylicapnos*), 横断面。--- b, *Dactylicapnos torulosa* (subg. *Minicalcara*), 横断面。--- c-d, *Adlumia fungosa*. c, 横断面. d, 透明化した中果皮。--- e, *Capnoides sempervirens*, 横断面。--- f, *Corydalis stricta* (sect. *Strictae*), 横断面。--- g-h, *Corydalis semenovii* (sect. *Bipapillata*). g, 横断面. h, 透明化した中果皮。--- i, *Corydalis heterocarpa* (sect. *Sophorocapnos*), 横断面。--- j, *Corydalis cheilanthifolia* (sect. *Cheilanthifoliae*), 横断面。--- k, *Corydalis paczoskii* (sect. *Corydalis*), 横断面。--- l-m, *Cysticapnos vesicaria*. l, 外果皮と中果皮の一部の横断面. m, 透明化した中果皮。矢印は繊維細胞を示す。スケール = 50μm。



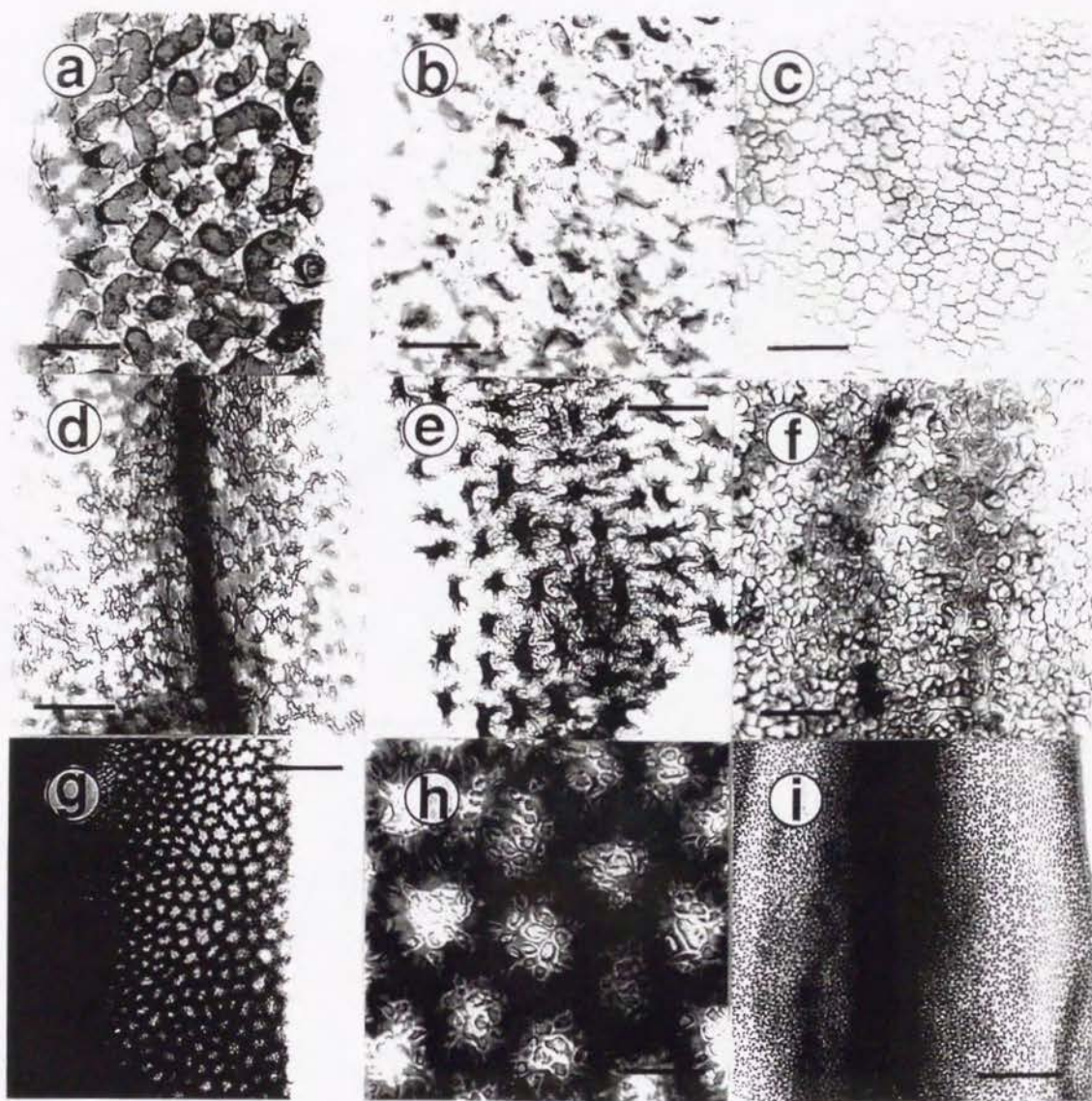
図III-12. CysticapnosとFumarieae-Sarcocapninaeの果皮構造。--- a, Cysticapnos pruinosa, 横断面。--- b, Cysticapnos parviflora, 横断面。--- c, Pseudofumaria lutea, 横断面。--- d, Pseudofumaria alba, 横断面。--- e, Ceratocapnos claviculata, 横断面。--- f-h, Ceratocapnos heterocarpa, f-g, 横断面。h, 透明化した中果皮。--- i-j, Sarcocapnos enneaphylla. i, 横断面。j, 縦断面。--- k-n, Platycapnos spicata. k-l, 横断面。m, 内果皮。n, 内果皮の横断面。c = 中果皮最内層の結晶。矢印: 縦方向の繊維。クサビ形: 横方向の繊維。スケール = 50μm。



図III-13. Fumarieae-DiscocapninaeとFumarieae-Fumariinaeの果皮構造。--- a-b, *Discocapnos mundtii*, 横断面。a, Vc周辺。b, Vcとパルプの線の間。--- c-g, *Trigonocapnos lichtensteinii*。c, 図III-5hの'1'の部分, 横断面。d-e, 図III-5hの'2'の部分, 横断面(d)と縦断面(e)。f, 図III-5hの'3'の部分, 横断面。g, 図III-5hの'4'の部分, 透明化した中果皮。--- h-j, *Fumaria capreolata*。h, 横断面。i, 縦断面。j, 接線断面。--- k, *Cryptocapnos chasmophytica*, 縦断面。--- l, *Fumariola turkestanica*, 横断面。--- m, *Rupicapnos numidica*, 横断面。c = 結晶。矢印は縦方向の繊維か厚壁異形細胞、クサビ形は横方向の繊維を示す。スケール = 50 μ m。



図III-14. 透明化した内果皮: CorydalleaeとCysticapnos. a, *Dicentra spectabilis* (subg. *Hedycapnos*). --- b, *Dicentra macrantha* (subg. *Macranthos*). --- c, *Dicentra chrysantha* (subg. *Chrysocapnos*). --- d, *Dicentra uniflora* (subg. *Dicentra*). --- e, *Dicentra eximia* (subg. *Dicentra*). --- f, *Dactylicapnos torulosa*. --- g-i, *Adlumia fungosa*. g, 花芽段階. h, 開花直後. i, 成熟した果実. 矢印は細胞間隙を示す. --- j, *Capnoides sempervirens*. --- k, *Corydalis stricta* (sect. *Strictae*). --- l, *Cysticapnos pruinosa*. スケール = 100 μ m.



図III-15. 透明化した内果皮: CysticapnosとFumariaceae. a-b, *Cysticapnos vesicaria*. a, 突出部の先端に焦点が合っている. b, 細胞本体に焦点が合っている. --- c, *Pseudofumaria lutea*. --- d, *Ceratocapnos claviculata*. --- e, *Ceratocapnos heterocarpa*, Longer fruit. --- f, *Sarcocapnos enneaphylla*. --- g-i, *Trigonocapnos lichtensteinii*. g-h, 図III-5hの'1'の部分. i, 図III-5hの'3'の部分. スケール = 100um (a-g, i) or 20um (h).

Fumariinaeの中果皮では、厚壁異形細胞の層が果実全体に存在する(図III-13i-j)。この層の厚さはバルブの中の位置によって上下し、果実の表面の凹凸を形作る(図III-2f)。

[3] 内果皮

ほとんどの分類群では内果皮の細胞は縦横等長で、細胞の境界は強く蛇行している(図III-14d-f, III-14j-l, III-15a-i)。蛇行の程度が最も強いのは*Ceratocapnos* (図

III-15d-e)で、細胞の形は小枝状になり、細胞間には大きな間隙がある。

Dicentra subg. Hedycapnos (図III-14a)・subg. Chrysocapnos (図III-14c)・subg. Macranthos (図III-14b)では細胞は横方向に長く、細胞の境界は直線的で蛇行はないかあっても軽微なものである。Adlumia (図III-14i)の内果皮細胞は横方向に伸びた直線的な境界を持つ細長い細胞からなり、膨れた両端の部分で隣合った細胞と結合している。細胞の中央部の回りには隙間があり、並んだ細胞群は格子状のパターンを作る。内果皮の細胞は、多くの場合わずかに肥厚する程度である。Corydaleaeでは細胞壁にしばしばスリット状の楕円形の孔がある(図III-10a, c, e, 12c, d, i)。より顕著な細胞壁の肥厚はSarcocapnos (図III-12i-j)・Discocapninae (図III-13a-f)・Fumaria (Fumariinae, 図III-13h-i)で見られる。Trigonocapnosでは、腹側を除く内果皮の細胞にはプリズム状の結晶が見られる(図III-13e, 13h)。

III-3. 議論

III-3-1. 形質の評価

以下では、Fumarioideaeの果実構造の多様性(表III-3)の一部を、外群(Hypnaceae・Pteridophyllaceae・Papaveraceae-Chelidonioideae・Papaveraceae-Eschscholzioideae)と比較して、個々の形質の進化傾向を考察する。

非裂開果はFumarioideaeに限って見られ、Corydaleaeと一部のFumarioideaeは、2つのバルブと2つのレプリムとに裂開する蒴果を共有する。このタイプの果実はPapaveralesの他のグループでも普通に見られる(Fedde 1936, Ernst 1962, Gunn 1980, Brückner 1982, 1984, 1985)。Fumarioideaeの姉妹群であるHypnaceae (Hypnaceae属のみからなる)は横に分節する果実(lomentum)、あるいは2つのバルブにのみ分裂する果実を持つが、その解剖構造はレプリムとバルブとに分裂する果実と共通性を示すと報告されている(Brückner 1982, 1984, 1985)。従って、Fumarioideaeでは裂開する果実が原始的状態で、非裂開果がそれから由来したと思われる。

裂開部の分布はFumarioideaeにおいてだけでなく外群の中でも変異している。Chelidonioideae・Eschscholzioideaeの多くは広い、露出したレプリムを持つが(Brückner 1982)、Pteridophyllaceaeは狭い、バルブの縁で覆われたレプリムを持つ(Brückner 1985)。他の形質との組み合わせからは、前者が原始的状態であると推定される(後述)。

中果皮での厚壁細胞群の有無もFumarioideaeと外群の両方で変異する。Fumarioideaeに見られる多数の繊維からなる繊維束や繊維層・厚壁異形細胞層はFumarioideaeにのみ見られるものだが、Corydaleaeに見られる少数の繊維からなる繊維束は、外群と比較し得る。外群のうちPteridophyllaceae・Chelidonioideae (Sanguinaria・Glaucium・Dicranostigmaを除く)では中果皮は繊維束を欠き、SanguinariaはVcに添ってのみ小さな繊維束があり、Hypnaceae・Glaucium・Dicranostigma・

Eschscholzioideaeは比較的大きい繊維束がVcとその側枝に添って存在する(Brückner 1983, 1985)。このような外群における変異には、生態的特徴との明瞭な相関が見られる。比較的発達した繊維束を持つ属は乾燥した立地に生育し非蟻散布型、繊維束の発達の乏しい属は森林生で蟻散布型、という傾向がある。このような傾向は、Corydaleaeにも当てはまると思われる。

表 III-3. 果実構造の要約

分類群	裂 バルブ- レブルム	開 内果皮- 外・中果皮	レブルム *6	維管束 走行 *7	纖 維 縦走 *8	束 横走	異形内果皮細胞 厚壁 輪郭 境界 細胞層 *9 *10
Corydaleae							
Dicentra							
subg. Hedycapnos	+	-	exp	I	+	-	lat +
subg. Macranthos	+	-	exp	I	(++)	-	lat -
subg. Chrysocapnos	+	-	exp	I	++	-	lat -
subg. Dicentra	+	-	exp	I	-	-	iso ++
Adlumia	+	-	exp	I	++	-	lat -
Dactylicapnos	+	-	cov	I	-	-	iso ++
Capnoides	+	-	cov	I	+	-	iso ++
Corydalis-I*1	+	-	cov	I	++	-	iso ++
Corydalis-II*2	+	-	cov	I	-	-	iso ++
Corydalis-III*3	+	-	cov,exp	I	-	-	iso ++
(Incertae sedis)							
Cysticapnos							
Cysticapnos p.p.*4	+	-	cov	I	-	-	iso ++
Cys. vesicaria	+	+	cov	II	-	-	iso ++
Fumariae-Sarcocapninae							
Pseudofumaria	+	+?	cov	I	-	-	iso ++
Ceratocapnos							
Cer. claviculata	+	-	cov	III	-	-	iso +++
Ceratocapnos s.str.*5	+	+	cov	III	+++	-	iso +++
Sarcocapnos	+	+	cov	III	+++	-	iso ++
Platycapnos	+	+	cov	IV	+++	+	iso ++
Fumariae-Discocapninae							
Discocapnos	-	-	cov	V	+++	-	iso ++
Trigonocapnos	-	-	cov	V	+++	+	iso ++
Fumariae-Fumariinae	-	-	cov	VI	-	-	iso ++

*1) Sect. Strictae, Bipapillata. *2) Sect. Sophorocapnos, Cheilanthesfoliae, Aulacostigma. *3) Sect.

Corydalis, Leonticoides, Radix-cava, Dactylotuber, Duplotuber, Capnogorium, Ramoso-sibiricae,

Archaeocapnos. *4) Cysticapnos pruinosa, C. cracca. *5) Ceratocapnos heterocarpa, C. turbinata.

*6) exp: 外側に露出している, cov: 裂開するまではバルブの縁で覆い隠されている. *7) I: Vcは数対の側脈を持ち、二次脈もあることが多い, II: Vcは不明瞭、脈系全体が顕著に網状, III: IIに似るが、頂端付属体の下で縦走する脈が横に連絡しあう, IV: Vcは1対の側脈のみを持つ, V: Vcは1対の側脈を持ち、対面する側脈同士は互いに合着し、それらのどちらかが胚珠/種子に維管束を供給する, VI: Vcは側脈を持たない. *8) -: 欠く, +: Vcに沿ってのみある, ++: バルブの維管束のそれぞれに沿ってある, +++: 太い繊維束がバルブの維管束のそれぞれに沿ってある. *9) lat: 横に長い, iso: 縦横ほぼ等長. *10) -: 直線あるいはやや曲がる, +: かすかに蛇行, ++: 蛇行, +++: 強く蛇行し、細胞間に隙間がある.

既に、Berg (1969)はDicentraの種子散布の機能形態とその進化を論じたなかで、下

のような相関を指摘した。

-----木化した宿存性の果皮---射出型散布・長期にわたり継続する種子散布(subg. *Chrysocapnos*)

-----木化しないみずみずしく速やかに萎縮する果皮---蟻散布・同調性の短期間で行われる種子散布(as in subg. *Dicentra*)

*Corydaleae*全体について比較すると、繊維束が比較的発達するのは*Dicentra* subg. *Chrysocapnos*・*Adlumia*・*Corydalis*の一部(sect. *Bipapillata*と*Strictae*)で、これらは比較的乾燥した立地に生育し(例外: *Adlumia*)、蟻散布器官であるエライオソームを欠く(例外: *Strictae*)。対照的に、繊維束を欠く種の中には*Dicentra* subg. *Dicentra*や塊茎性の*Corydalis*に見られるような典型的な林床性半地中植物がある。

Brückner (1984, 1992b)が指摘したとおり、ほとんどの分類群では、内果皮の細胞は縦横等長で蛇行する細胞境界を持つ。しかし、*Dicentra* subg. *Chrysocapnos*・*Dicentra* subg. *Macranthos*は顕著な例外で、細胞は左右に伸長し、境界は直線またはゆるやかな曲線である。*Dicentra* subg. *Hedycapnos*でも細胞は同様に左右に伸長しており、境界の蛇行の程度はごく軽微である。*Adlumia*の格子状の内果皮は特異的だが、発生初期には*Chrysocapnos*/*Macranthos*/*Hedycapnos*に似ている。内果皮細胞の境界が蛇行することは、*Fumarioideae*では派生形質であると思われる。

III-3-2. 系統学的考察

[1] *Corydaleae* (キケマン連)

*Corydaleae*の果実形質は*Fumarieae*のそれほどには変異が大きい。ほとんど全ての分類群が裂開性の蒴果を持ち、それらの蒴果は顕著な機械組織を持たない点で共通している。有意な変異はレプルの広さ・内果皮の特徴・繊維束の分布に見いだされるが、繊維束の分布は他の2つと食い違う。III-3-1節で述べたように、この形質に関しては生育環境や種子散布様式と関連した平行進化が疑われる。従って、前の2形質に基づいて*Corydaleae*の中に4つの表形的グループを認める。これらのグループは一連の形質傾斜を示す。

1. *Dicentra* subg. *Chrysocapnos* (cf. Berg 1969)・*Dicentra* subg. *Macranthos*・*Adlumia*---レプルムは広くて露出、内果皮細胞は横長で境界は直線的、バルブ内の維管束は繊維束を伴う。
2. *Dicentra* subg. *Hedycapnos*---内果皮細胞の境界は微かに蛇行、Vcのみが繊維束を伴う。他は前者と同様。
3. *Dicentra* subg. *Dicentra* (cf. Berg 1969)---内果皮の細胞は縦横等長で強く蛇行する境界を持つ。繊維束を欠く。他は前2者と同様。
4. *Dactylicapnos*・*Capnoides*・*Corydalis*---レプルムは狭く、内果皮細胞は前者と同

様(これらの特徴はCysticapnos・Fumarieaeにも見られる)。繊維束の分布はさまざまである。

内果皮が波状の細胞境界を持つことは第3群と第4群に共通する派生形質で、これらのグループがChrysocapnos・Macranthos・Adlumia・Hedycapnosに対し派生的な位置にあることを示唆する。このことは種皮解剖の結果(第II章)とともに、Dicentraの単系統性を棄却する。また、DactylicapnosをDicentraの亜属と位置付けsubg. Macranthosの近傍に置いたり(Stern 1961, Khanh 1973)、Adlumiaに近縁と考えたり(Ernst 1962)する見解も、Dactylicapnosは上で述べたようにむしろCapnoides・Corydalis・Cysticapnos・Fumarieaeの一部と果実形質を共有することで支持できない。Dactylicapnosがこれらのグループと共有する形質としては、他に、棒状に伸びた蜜腺がある(Lidén 1986)。

ともに第1群に入るChrysocapnosとMacranthosは、さらに、果実がレブルムに沿ってくぼむこと、繊維束の細胞が太く短いことで共通する。また、両者とも、果実が上半部のみ裂開し果実の下半と頂端部はつながったままで種子が狭い隙間から放出される、という点でも似ている(Berg, 1969; Lidén, 私信)。

[2] Fumarieae (カラクサケマン連)

果実構造はFumariinaeの単系統性を支持する。異形厚壁細胞の層と、RpとVcのみからなる最も単純な維管束パターンは亜連が共有する独特の特徴である。同様に、Discocapninaeの単系統性も、それを支持する多数の証拠が果実の構造から得られる。Discocapnos・Trigonocapnosはまず第一に非常に特徴的な維管束走行を共有する。また、両者の果実は外部形態上非常に異なる(表III-1)にも関わらず、Fumarioideaeでは他に例がない翼果である。Trigonocapnosでは翼が大きく内曲して互いの縁が合わさるために果実は外見上三稜形の堅果のように見える。Trigonocapnosの果実はDiscocapnosのそれと比べるとさらにいくつかの特殊化を示す。一つは先に挙げた翼の内曲で、このために種子がある室に加えて翼によって閉ざされた「偽室」が形成される。偽室に面した果皮は、繊維や結晶を欠いて保護機能を退化させている。この属の種子散布や発芽形態は知られていないが、上で述べたような果実形態の特殊化とどのような関連があるのか興味深い。もう一つの特化はVcが果実の基部で停止してしまうことである。このことは果実のサイズが小さいことと関連しているのかも知れない。

他の2つの亜連と比べると、Sarcocapninaeの果実構造は、系統的な文脈から解釈することが難しい。Sarcocapninaeの果実構造は属間の差異が大きく、共通する部分が少なく、裂開部の構造でCysticapnosとCorydaleaeの一部に類似し、また一方では繊維束の形質でDiscocapninaeに類似する。亜連の中でSarcocapnos/Ceratocapnosの単系統性は(Lidén, 1986)維管束走行パターンの共通性と果実頂部の付属体とによって支持される。また、Ceratocapnos claviculataとCeratocapnosの他の2種の単系統性

も海綿状の内果皮によって支持される。*Cer. claviculata*は近年になって*Corydalis*から*Ceratocapnos*に移された(Lidén 1986)が、果実構造はそれを支持する。Lidén (1986: 16)は*Pseudofumaria*が*Sarcocapnos*/*Ceratocapnos*の姉妹群であると考えた。この見解は胚柄・花冠・柱頭の形質に基づいたものであったが、Brückner (1992b)の研究も、本研究も、*Pseudofumaria*の果実構造は*Corydalleae*や*Cysticapnos*のそれと変わらず、*Sarcocapnos*/*Ceratocapnos*との近縁性を示唆する証拠はない、という結果だった。*Platycapnos*の類縁も果実構造からは不明瞭である。裂開部の構造は他の*Sarcocapninae*と共通だが一方で繊維層の存在は*Discocapninae*の*Trigonocapnos*と共通である。

亜連関の関係についても果実構造は明示的な結論を許さない。*Discocapninae*は裂開部の構造を*Fumariinae*と共有し、一方繊維束・繊維層を*Sarcocapninae*と共有する。一方、*Fumariinae*と*Sarcocapninae*は果実の頂部の維管束走行において共通点がある。

[3] *Cysticapnos*

*Cysticapnos*は属内で果実構造に変異が見られる。*C. vesicaria*のバルブ内の維管束は網状のパターンを示し、レプulumは幅広く木化しており、中果皮に海綿状の組織を持つ。これに対し*C. pruinosa*・*C. cracca*の果実は*Corydalleae*や*Sarcocapninae*の蒴果と同様の構造を持つ。前者に見られる形質が派生的であると思われる。Lidén (1986)は*Cysticapnos*を*Fumariaceae*の基部から由来した群と考えたが、果実構造はその意見と矛盾しない。

第IV章. 形態形質に基づく *Fumarioideae* (ケマンソウ亜科)の分岐分析

IV-1. 序論

*Fumarioideae*全体の系統関係を明示的に分析した研究は、Lidén (1986)が唯一のものだが、そこでは*Corydaleae*は単一のOTUとして扱われたため、*Corydaleae*内の関係が示されず、その単系統性の吟味もされなかった。それ以外の研究(Stern 1961, 1970, Berg 1969, Khanh 1973, Lidén & al. 1995)も単一の属、あるいは少数の属の中の関係を分析したに過ぎない。Lidén (1986)以降、種皮構造(第II章)や果実の形態・構造(Brückner 1992a, b, c, 1993, 第III章)を包括的に比較した研究が行われた。本章では、既存の情報にこれらの研究の成果を加えて*Fumarioideae*の主要なグループの系統関係の仮説を作ることを狙いとする。

IV-2. データと方法

IV-2-1. OTU (分析の単位)

*Fumarioideae*の17分類群(内群、表IV-1)と外群を分析した。内群の多くは属・または亜属だが、

a) *Ceratocapnos claviculata*は1単位として扱った。これは、この種の果実形態が他の2種(*Ceratocapnos* s.str.)と大きく違っていることと、また、この種がかつて*Corydalis*に含められていたことがある(Fedde 1936)ためである。

b) *Fumariinae*は1単位として扱った。この亜連は分析された形質の多くで均一であり、また、単系統性が花粉形態などの証拠で既に強く支持されているからである。

IV-2-2. 形質

35形態形質(表IV-2)を分析した。果実構造と種皮構造のデータは本研究(第II章・第III章)とCorner (1976)・Brückner (1982, 1983, 1985b)から、それ以外はFedde (1936)・Khanh (1973)・Corner (1976)・Gunn (1980)・Brückner (1982, 1983, 1984; 1985a, b, 1992a, b, c, 1993)・Kadereit (1993)・Lidén (1986, 1993a, b)・Liu (1984)・Stern (1961)から採った(それ以外の情報源は個々の形質の記述内で引用されている)。OTU内の多型は多くの場合そのまま多型として形質行列に入力したが、*Corydalis*ではLidén & al. (1995)が示した系統関係から推定される原始的状态を入力した。

表IV-1. 分析単位とそれらの単系統性を支持する固有派生形質

分析の単位となる分類群	固有派生形質
Corydalleae	
1. Dicentra subg. Hedycapnos	(1種のみからなる)
2. Dicentra subg. Macranthos	(1種のみからなる)
3. Dicentra subg. Chrysocapnos	乳液細胞の退化(Kloimwieder 1929, cited by Berg 1969) 木化した茎の基部(Carlquist and Zona 1988)
4. Dicentra subg. Dicentra	茎葉の欠失(Stern 1961) 外種皮内層は柔組織状(第II章)
5. Adlumia	花卉・雄蕊は合着し筒状(Lidén 1986) 単軸分枝(Lidén 1986) 内果皮は格子状(第III章)
6. Dactylicapnos	蜜腺が反曲する(Stern 1961, Khanh 1973, Lidén 1986)
7. Capnoides	(1種のみからなる)
8. Corydalis	
Incertae sedis	
9. Cysticapnos	
Fumarieae-Sarcocapninae	
10. Pseudofumaria	
11. Ceratocapnos s.str. (C. heterocarpa, C. turbinata)	果実の二型性(Ruiz de Clavijo 1994)
12. Ceratocapnos claviculata	
13. Sarcocapnos	
14. Platycapnos	花粉の発芽溝が互いに連絡し網状
Fumarieae-Discocapninae	
15. Discocapnos	(1種のみからなる)
16. Trigonocapnos	(1種のみからなる)
17. Fumarieae-Fumariinae (Fumaria, Fumariola, Rupicapnos, Cryptocapnos)	果皮の厚壁異形細胞(第III章) 花粉は散孔粒で、孔の縁は厚く、intineが そこから突出(Layka 1976, Lidén 1986).

表IV-2. 形質

果実構造

1. 頂部に付属体あるいは嘴がない(0); ある(1).
2. 頂部に溝・あるいはくぼみがない(0); ある(1).
3. 果実は翼を持たない(0); 果実は翼果(1).
4. バルブとレプulumとが互いに分離する(0); しない(1).
5. レプulumはバルブの縁に覆われず、外側に露出する(0); バルブの縁で覆い隠される(1).
6. 内果皮(または内果皮と中果皮最内層)は外側部分から分離しない(0); 分離する(1).
7. レプulumに沿ってくびれていない(0); くびれている(1).
8. Vcは側枝(V)を分け、さらに二次的に分枝する(0); Vcは不明瞭、バルブの維管束は網状(1); バルブ内の維管束は少数、平行的に走り頂部の付属体の直下で横走して互いに連絡する(2); VcはVのみを分ける(3); VcはVのみを分け、Vは互いに合着し、種子への維管束を供給する(4); Vcは分枝しない(5).
9. 中果皮に繊維束はない(0); Vcに沿ってのみ繊維束がある(1); バルブ内の維管束に沿って繊維束

がある(2); パルプの維管束に沿ってよく発達した繊維束がある(3).

10. 中果皮内の繊維は細長い(0); 太く短い(1).
 11. 中果皮に繊維層がない(0); ある(1).
 12. 内果皮の細胞は横に長い(0); 縦横等長(1).
 - 13 & 14. 内果皮細胞の境界はほとんど蛇行しない(00); 蛇行(10); 強く蛇行、細胞同士は互いに遊離(11).
 15. 内果皮細胞の内壁と放射壁は薄いあるいは微かに肥厚(0); 強く肥厚・木化(1).
- 注: 果実内の種子数は1個から多数まで変異する。しかし、分岐分析の形質としては次の点で適していない。
- a) 果実や種子の形態との相関が予想される。
 - b) 離散的な形質状態を認める根拠が弱い。1種子性の果実でも胚珠はしばしば2-4個発達する (Ceratocarpus, Platycarpus, Discocarpus, Rupicaprus and Fumaria---Ruiz de Clavijo 1994, Ryberg 1960, Saxena 1954).

種皮構造

16. 外種皮外層は縦横等長、あるいは遠心方向に長い(0); 横方向に長い(1).
 17. 暗色の蓄積物が外種皮にない(0); コンパクトな蓄積物がある(1); 小繊維状の蓄積物がある(2).
 18. 外種皮中層はない(0); ある(1).
 19. 外種皮内層は柵状(0); 柔組織様、細胞は隙間をおいて並ぶ(1); 偏平、板状(2); 圧縮されている(3).
 20. 外種皮内層は結晶群を含む(0); 含まない(1).
 21. 内種皮内層の細胞では、全ての細胞壁が弱く肥厚する。細胞はしばしば蓄積物を含む(0); 内壁(ときには放射壁も)は肥厚、外壁は薄い(1); 細胞は薄壁、成熟時には崩壊(2).
- 注: 種皮の厚さは変異が著しい(Gunn 1980; Lidén 1986)が、ほとんどの変異は外種皮外層の厚さとその中の蓄積物の量で説明でき、それは果皮の強度と強く関連している。変異は連続的で離散的状态を認めることは難しい(第II章)。

それ以外の有性繁殖器官の形質

22. 種衣がある(0); 種衣の代わりに「オルガンパイプ細胞群」がある(1); ない(2)[Berg, 1969].
 23. 種子の臍部は平坦(0); 溝状(1).
- ケシ科の種子は倒生あるいは湾生と呼ばれる形であるため、種孔Micropyleと合点(へそ; Hilum)は互いに近接して、種子の片側の縁に並んでいる。また、分類群によっては(キケマン連の多く、Pseudofumaria属、Ceratocarpus claviculata)、合点近くの種柄延長部(ラフエ; Raphe)から、柔らかい多肉質の部分(種衣ArilまたはStrophiole)が発達しており、種衣の基部は合点をはさんで種孔の向い側に位置する。
24. 花冠は十字相称(0); 左右相称(1).
 25. 内花弁は両側で切れ込み、可逆的に動く(0); 内花弁は片側のみ切れ込み、もう片側は厚くなっていて、動きは非可逆的(1).
 26. 花糸は全て独立(0); 葯の下部でのみ合着する(1); 全体合着(2).
 27. 花粉は溝粒(0); 散溝粒・溝は短く広い(1); 散孔粒・孔の縁は肥厚する(2).
 28. 蜜腺がない(0); ドーム状の膨らみ(1); 棒状(2); 棒状でより長く、距の中に入る(3).
 29. 花柱は緑色・宿存(0); 花柱は白色・早落性、基部の関節から脱落(1); 花柱は緑色・基部が折れ曲がり、普通そこから脱落(2).
 30. 柱頭はレプルの延長上に突起を持つ(0); 持たない(1).
 31. 次項のようでない(0); 柱頭の基部を広げた分泌面が取り巻く(1).
 32. 柱頭は対称(0); 非対称(1).
 33. 胚柄は不規則型、少数の細胞からなる(0); 不規則型、多数の細胞からなる(1); 3個の巨大多核細胞の列(2).

栄養器官の形質

34. 花序は集散花序(0); 一出集散花序、それぞれの苞の上から一個の小苞がある花が出る(1); 苞のある総状花序、小苞はない(2).
35. 巻きひげやそれに類似した構造はない(0); 巻きひげがある(1); 巻きひげ状の小葉がある(2); 巻きひげ状の葉柄がある(3).

表IV-3. 形質行列

分類群	形質	11111111112222222222333333																							
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	0	1	2	3	4
Papaveraceae + Pteridophyllaceae		0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
				1	1	1						1	2				1	1							
				2													2								
Hypecooideae		0	0	0	1	1	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0
						1																			
<i>Dicentra (Hedycapnos)</i>		0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0
<i>Dicentra (Macranthos)</i>		0	0	0	0	0	1	0	2	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0
<i>Dicentra (Chrysocapnos)</i>		0	0	0	0	0	1	0	2	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0
<i>Dicentra (Dicentra)</i>		0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	1	0	1	0	0	1	0	1	0
												2					2								
<i>Adlumia</i>		0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	1	2	0	0	0	0
<i>Dactylicapnos</i>		0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	2	0	0
<i>Capnoides</i>		0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	1	0	0	1	1	1	0	0	1	0	2	0	2	0
<i>Corydalis</i>		0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	1	0	1	0	1	0	0	2	0	0
												2									1	2			
<i>Cysticapnos</i>		0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	1	0	1	1	1	2	0	1	0	0
												1	1								1		2		
<i>Fumariinae</i>		0	0	0	1	1	0	0	2	0	0	0	1	1	0	0	0	1	1	1	2	0	1	0	0
<i>Discoapnos</i>		0	0	1	1	0	0	3	3	0	0	1	1	0	1	0	1	0	1	1	2	0	1	0	0
<i>Trigonocapnos</i>		0	0	1	1	0	0	3	3	0	1	1	1	0	1	1	0	1	1	2	0	1	0	1	0
<i>Platycapnos</i>		0	0	0	0	1	1	0	4	3	0	1	1	1	0	0	1	1	0	1	1	2	0	1	0
<i>Pseudofumaria</i>		0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	1	0	1	1	1	2	0	1	0
<i>Ceratocapnos claviculata</i>		1	0	0	1	0	0	5	0	0	0	1	1	1	0	0	1	0	1	1	1	0	0	1	0
<i>Ceratocapnos s.str.</i>		1	1	0	0	1	1	0	5	3	0	0	1	1	1	0	0	1	0	1	1	2	0	1	0
<i>Sarcocapnos</i>		1	1	0	0	1	1	0	5	3	0	0	1	1	0	1	0	1	0	1	1	2	0	1	0

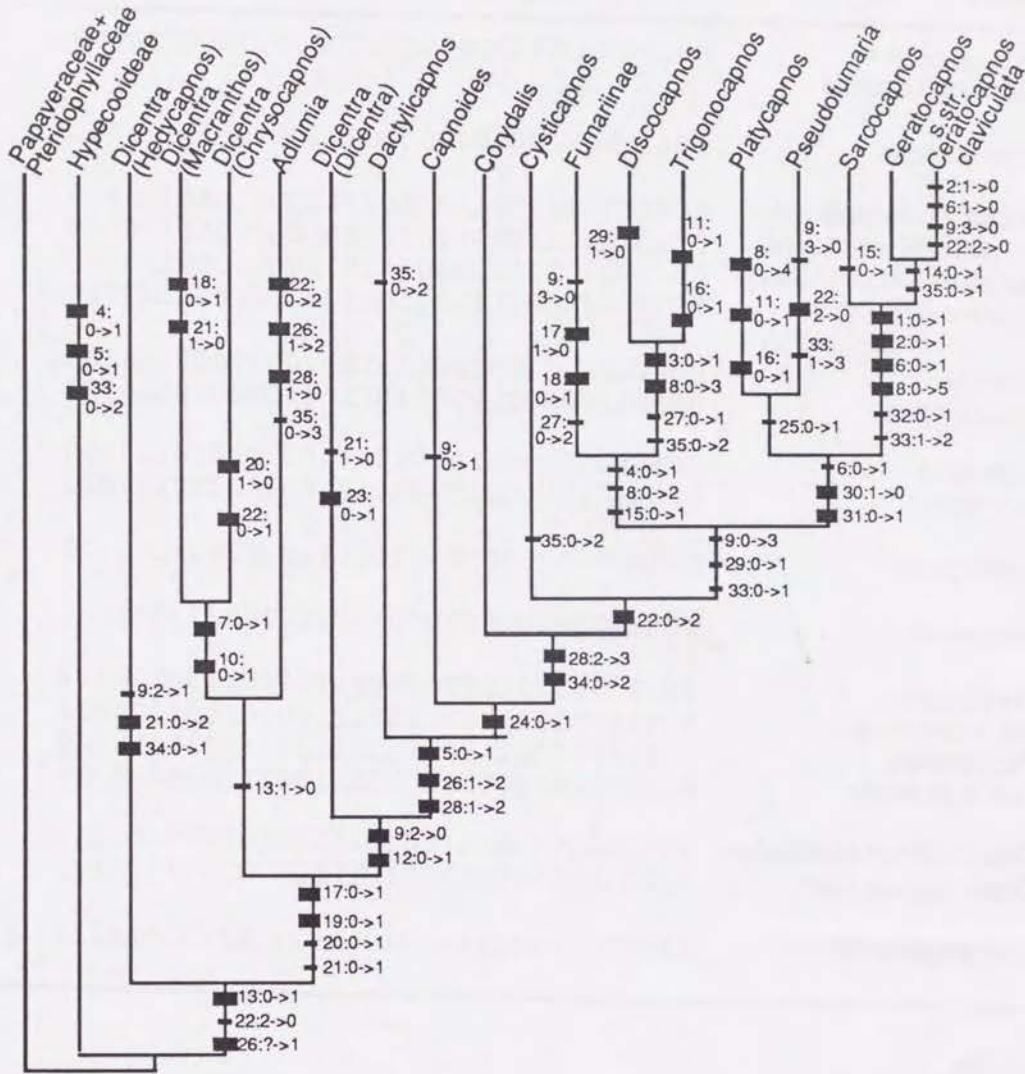
IV-2-3. 分岐分析

以上のデータから形質行列を作った(表IV-3)。全ての形質は等しく重み付けし、双方向・非順序形質として扱った。最短の分岐図をMacintosh Centris 650 (68040, 25MHz)上でPAUP version 3.1.1 (Swofford 1993)を用いて求めた。発見的探索法(50のランダム初期樹、TBR分枝交換法、MULPARS・COLLAPSE・STEEPEST DESCENTの各オプション)を用いた。各枝の分解指数(Decay indices, Bremer 1988)とブートストラップ頻度(bootstrap percentages, Felsenstein 1985; 500反復)を最短分岐図を求めたのと同様の探索法で(ただし初期樹は近隣付加樹)求めた。

IV-3. 結果と議論

42通りの最短分岐図[樹長 = 78, 一致指数(CI) = 0.654, 保存指数(RI) = 0.735]が得

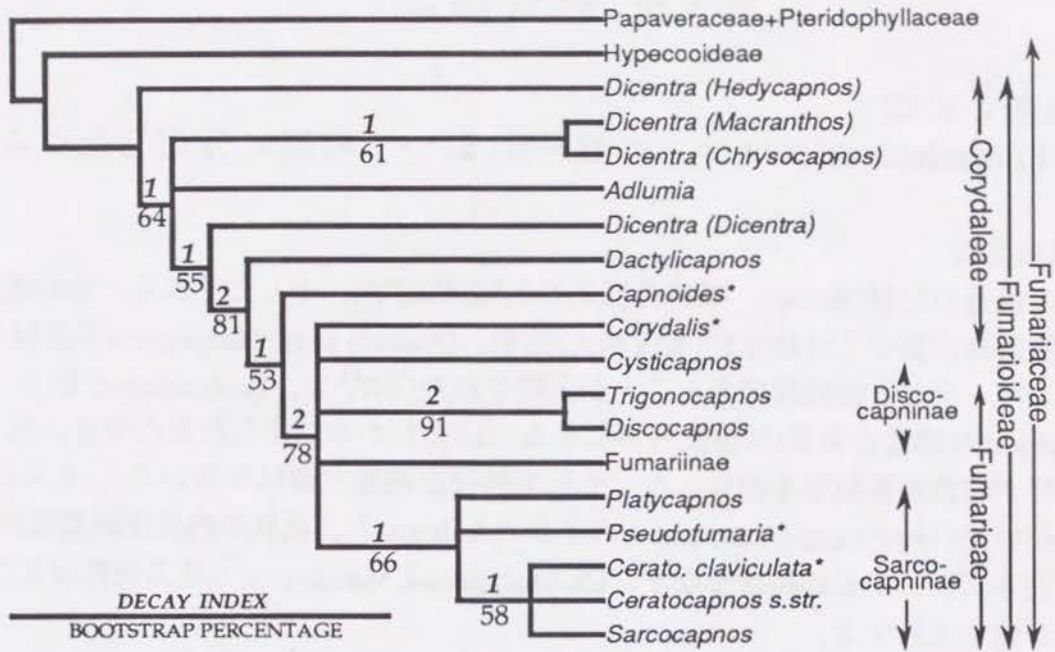
られた(その一つを図IV-1に示す)。それらの厳密合意樹(図IV-2)では、基部で *Corydalis* を除く *Corydalleae* の属・亜属が櫛状に分岐する。*Corydalis*・*Cysticapnos*・*Fumariaceae* の3つの亜連が末端の枝を構成するが、それらの関係ははっきりしない。



図IV-1. 42個の最短分岐図の一つ。横棒はACCTRAN最適化配置による形質変化を示し、それらのうち太いものは全ての最短分岐図で最適化配置の方法によらず現れる形質変化。形質8・22・26・27では末端分類群が多型を示すために配置が一意的に定まらないため、可能な複数の配置のうちの一つだけを示す。

この結果は *Dicentra* と *Corydalleae* が非単系統群であることを示唆する。*Dicentra* の単系統性と適合する分岐図は、最短のそれらよりも3ステップ長く、同様に *Dicentra*+*Dactylicapnos* (Stern (1961) など) で採用された広義の *Dicentra* の単系統性は分岐図を4ステップ、*Corydalleae* の単系統性は6ステップ長くする。何よりも、これらの分類群が単系統群であるためには、花冠の対称性、花序、種皮構造(第II章)、そして内果皮の形質(第III章)の分布を逆転や収斂で説明しなくてはならない。

結果のさらに詳しい評価、従来の分類系との比較は、第V章で行う。



図IV-2. 42個の最短分岐図の厳密同意分岐図。各枝の上と下の数値は、それぞれ、分解指数(decay index)とブートストラップによる出現率を示す。

第V章. 総合議論

V-1. 系統と分類

V-1-1. *Fumarioideae*(ケマンソウ亜科)において初期に分化したグループ

[1] 結果の要約

種皮の構造の比較(第II章)、果実の構造の比較(第III章)、そしてそれらと他の既知の形態形質に基づく分岐分析(第IV章)の結果、*Dicentra* subg. *Hedycapnos*が亜科の他のメンバー全体と姉妹群であることが示唆された(図IV-2)。*Hedycapnos*を除く *Fumarioideae*は種皮の形質(外種皮外層型あるいはそれから由来した形の種皮、外種皮外層が暗色の蓄積物を含むこと、そして外種皮内層が柵状でないこと)を共有する。続いて *Chrysocapnos*/*Macranthos*の系統と *Adlumia*が、波状の内果皮細胞境界を持つ残るグループと姉妹群をなす。*Chrysocapnos*と *Macranthos*の単系統性は果実の形態が強く支持する。

Dicentra subg. *Dicentra*は、上記の分類群に次いで亜科の残り(*Dicentra*・*Adlumia*を除く亜科全体)から分岐する。しかし、*Macranthos*/*Chrysocapnos*と *Adlumia*・*Dicentra* subg. *Dicentra*の分岐順序は、わずかな数の形質から推定されており、この仮説と対立する形質もある。*Adlumia*の位置がとりわけ問題で、この属は種皮構造や花糸が合着する点では *Dicentra*以外の *Fumarioideae*と共通するが、果実の構造(内果皮と繊維束)の形質を *Macranthos*/*Chrysocapnos*と共有している。

Dicentra・*Adlumia*を除く *Fumarioideae*はバルブによって覆われるレブルムがごとと伸長した蜜腺を共有派生形質とするグループで、このグループの単系統性と矛盾する形質はほとんどない。

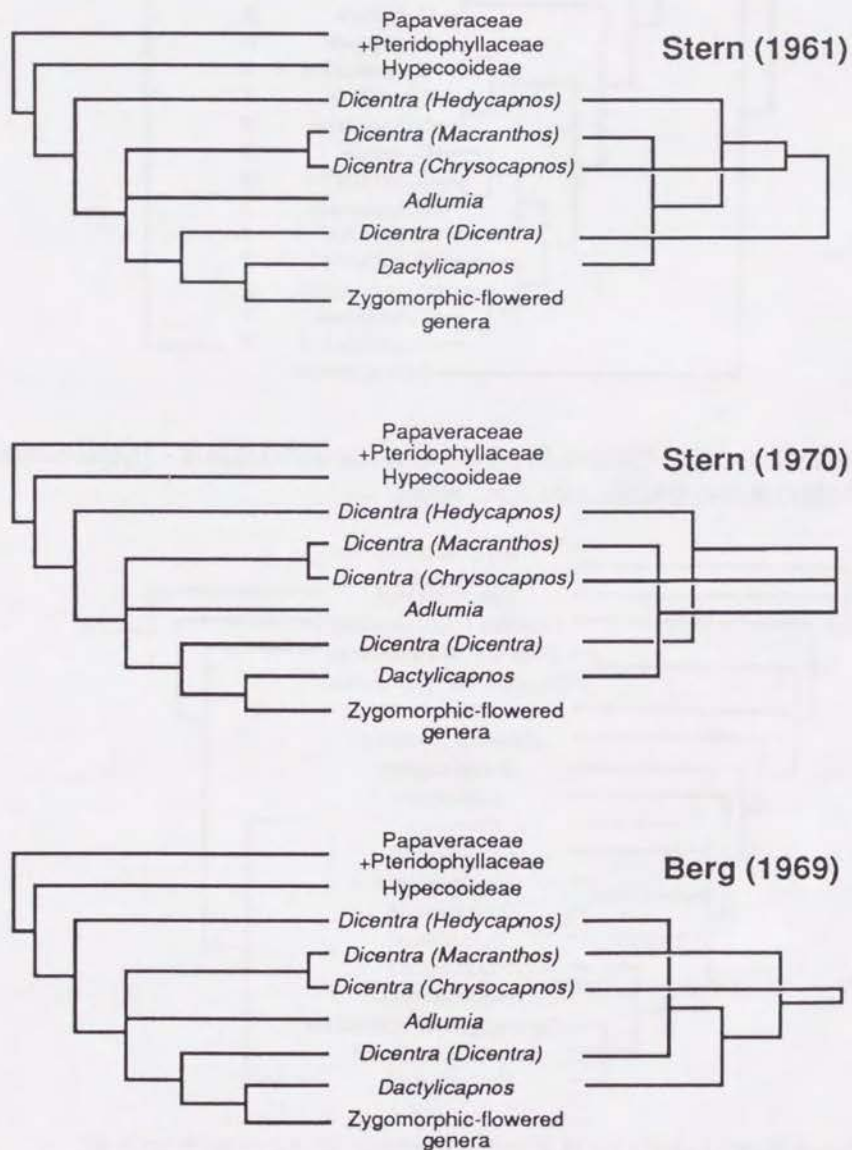
これらの結果は、*Dicentra*が初期に分化した3つのクレードの寄せ集めであり、非単系統群であることを示す。

[2] 他の系統仮説や分類系との比較

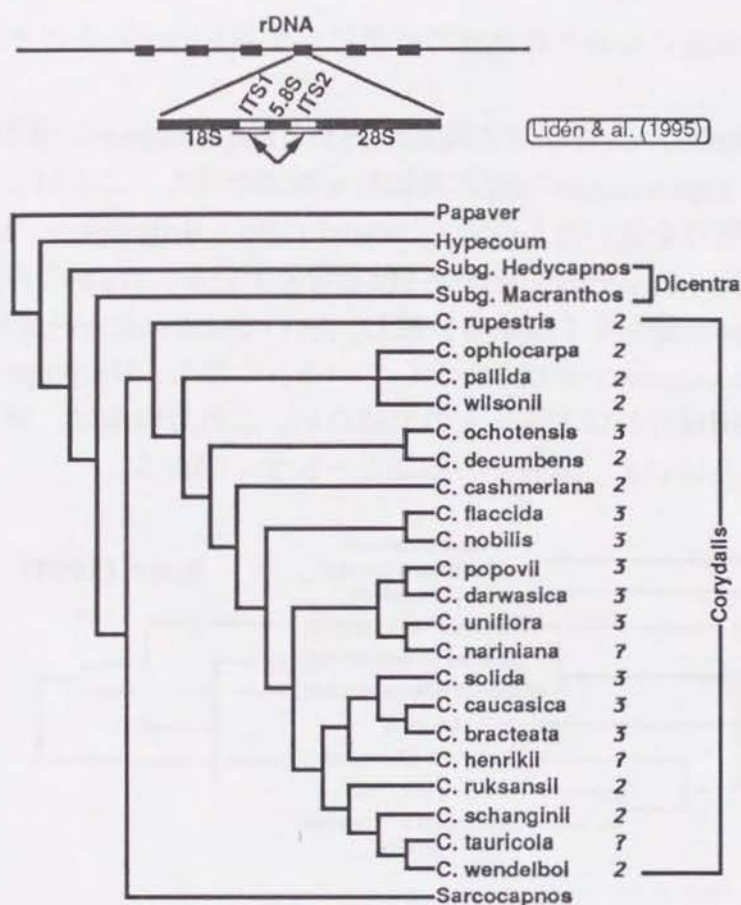
Berg (1969)は、*Macranthos*と *Chrysocapnos*が *Hedycapnos*・*Dicentra*・*Dactylicapnos*より初期に分化したグループであると考えた。本研究の結果は、*Hedycapnos*と *Macranthos*/*Chrysocapnos*の分岐順序の点でこれと一致しないが、内果皮の形態で *Macranthos*/*Chrysocapnos*は *Hedycapnos*より外群に近い特徴を持つ。しかし、前者と後者の差はわずかで、種皮構造の差と比べて有意さに劣る。Bergの仮説は、蟻散布が重力散布より派生的であるという強い仮定に基づくが、このような仮定を支持する経験的な証拠は乏しい。Stern (1961, 1970)の仮説は、本研究で得られた形質の分布と、さらに強く矛盾している。これは、考慮した形質の違いだけでなく、Sternの用いた系統推定法が分岐法と表形的方法を折衷した方法であったこと、ま

た形質の進化方向の仮定に外群との比較の結果に反するものがあることにもよるのであろう。

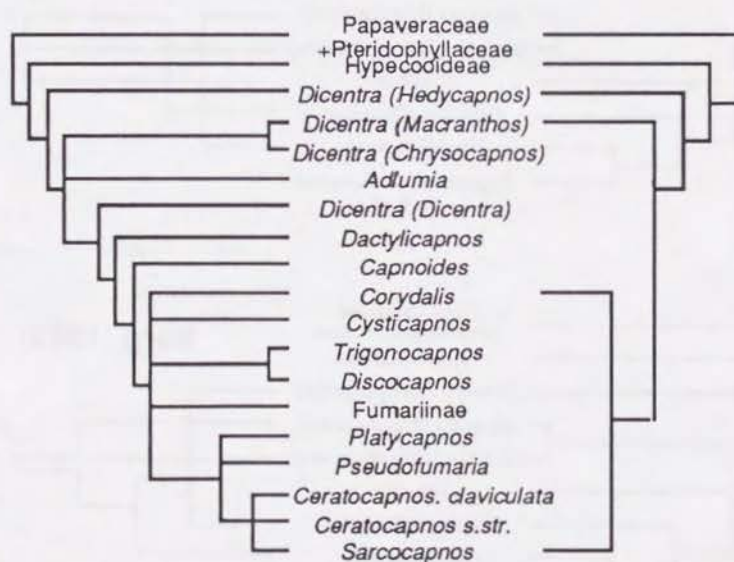
Lidén & al. (1995)はrDNAのITS領域の塩基配列からFumarioideaeの3属24種・Hypnaceaeの1種・Papaveraceaeの1種の最節約分岐図を得た。この研究はCorydalis内の系統に重点を置いたもので、Corydalis22種とHedycapnos・MacranthosとSarcocapnos(Fumarieae-Sarcocapninae)の各1種を含んでいる。ITSからの分岐図(図V-2)では、Hedycapnosが最も早く他から分岐し、次いでMacranthosが他から分岐し、ついでCorydalisとSarcocapnosが分岐したとしている。ただし、Hedycapnosの位置を支持する統計的指標はそれほど高いものではない。この分岐図は、限られた種類しか調べていないとはいえ、本研究の結果と一致する(図V-3)。



図V-1. Berg (1969)・Stern (1961, 1970)の推定した*Dicentra*の系統関係と本研究の結果の比較



図V-2. rDNAのITS領域の塩基配列から得られたFumarioideaeの3属24種・Hypecooideaeの1種・Papaveraceaeの1種の最節約分岐図(Lidén & al., 1995)。



図V-3. 本研究の仮説(左)とrDNAのITS領域の塩基配列に基づく仮説(右)の比較。

これらのことを要約すると、現在参照できる証拠は、HedycapnosがFumarioideae-

の最も初期に分岐したグループであり、続いてMacranthos/Chrysocapnos・Adlumia・Dicentra subg. Dicentraが分岐したと、と示唆する。Dicentra/Adlumia以外のFumarioideaeは単系統群であると推定される。

[3] 分類学的結論

不確実性を考慮にいたとしても、Hedycapnos・Macranthos・Chrysocapnos・Dicentraの4つの亜属を含むように定義された"Dicentra"、あるいはより広義のDactylicapnosも含む包括する"Dicentra"も非単系統群である。Dicentraの識別形質(十字相称の花冠・集散花序・合着しない花糸)はいずれも外群と共通の形質であり原始形質と考える方が妥当である。

Dicentraの4つの亜属は、何れも表形的によくまとまったグループであり、また、1種のみからなる(Hedycapnos・Macranthos)かあるいは共有派生形質でその単系統性を支持される(Chrysocapnos・Dicentra; 第IV章表IV-1参照)。従って、a) これら4つをそれぞれ独立属として認めるか、あるいはb) 姉妹群であると推定されるChrysocapnosとMacranthosを1属とし、Dicentraを3属に分けるか、の何れかの変更が必要である。

*)命名上の不要な混乱を防ぐため、本論文では具体的な変更を行わない。また、添付論文Vの「分類学的取扱い」の部分も暫定的なものであり出版後に初めて有効なものとなることを付記する。

V-1-2. Corydaleae(キケマン連)とFumarieae(カラクサケマン連)の関係

[1] 結果の要約

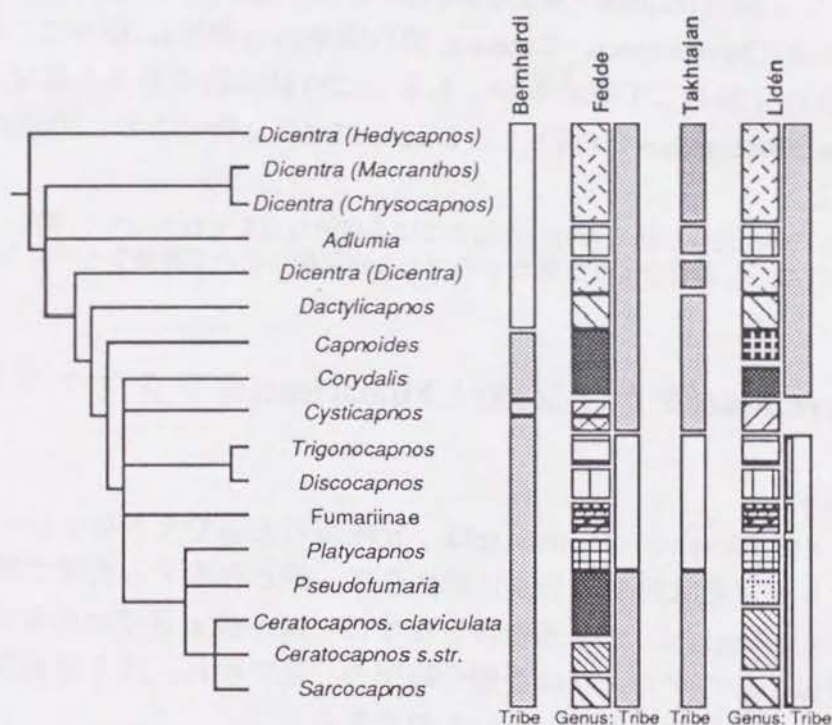
Corydalis・Cysticapnos・Fumarieaeは、分岐図の上部で大きなクレードを形成する。このクレードを支持する形質は総状花序・距と合着する蜜腺である。さらにFumarieaeとCysticapnosとが単系統群をなすことは、控え目ではあるが支持される。分岐分析では、このグループは最短分岐図の一部で現れ、残る最短分岐図も、このグループの単系統性と矛盾しないものである。

Fumarieaeの各亜連とCysticapnosとの関係は本研究の結果からは十分に論じられない。Fumarieaeが単系統でその姉妹群がCysticapnosであるという仮説と、FumarieaeのうちDiscocapninaeはCysticapnosと単系統群で残りのFumarieae(Sarcocapninae+Fumariinae)と姉妹群関係にあるという仮説は、両者に一定の支持する形質があり、また、分岐分析の結果も両義的である。種皮と果実の研究はDiscocapninaeとFumariinaeそれぞれの単系統性を補強する多くの証拠を与えた。しかし、Sarcocapninaeに関してはことはやや微妙で、分岐分析はこの亜連の単系統性を主に柱頭の形質から支持するが、形質間の矛盾は少なくない。

[2] 他の系統仮説や分類系との比較(図V-4)

Lidén (1986)の系統仮説は、総体的に本研究の結果と一致している。Lidénが想定したようなCysticapnos・Discocapninae・Fumariinae・Sarcocapninae間の関係は、本研究の結果と矛盾はしないが、さりとて他の仮説を排除するほどには強く支持されなかった。このことは、種皮の形質がこれらのグループで示した変異がそれほど大きいものでなかったこと、そして、果実構造の形質分布がこのレベルで違いに食い違うことの現れである。唯一、本研究がLidénの仮説と明確に食い違うのは、FumariaceaeがCorydalleaeの末端の一部から由来したと考えることである。

Fedde (1936)・Takhtajan (1987)などの分類系はLidénのそれよりさらに本研究の結果と矛盾する。特に、彼らの"Corydalis"は明瞭な多系統群を形成する。Lidénは、それらのうち数種を他の属に移したり独立属とした。この方が本研究の結果と適合することは明らかである。



図V-4. 図IV-2の分岐図と重ね合わせた過去の分類系と分岐図から支持される分類系。濃い陰影で塗りつぶされた部分はCorydalisの範囲付けを示す。

[3] 分類学的結論

FumarioideaeをCorydalleaeとFumariaceaeの2つの連に分けること(Fedde, 1936; Lidén, 1986)、あるいはDicentreae・Corydalleae・Fumariaceaeの3連への分割(Takhtajan 1987)は、ともにFumariaceae以外の非単系統群を分類群として認識することになる。

本研究が示唆するような系統[いわゆる櫛形(pectinate)あるいは連瀑形(cascade)の系統関係]を忠実に反映し、しかも単系統群のみを分類群として認識する(分岐分類; Hennig, 1966; Wiley,

1981)分類系は分類階級の数と単型分類群の数が非現実的に多いものとなる。逆に、分類階級数を現実的な数に抑える場合は、極端なランピング(lumping; 分類群の統合)となって単系統群であると推定されるのに分類群として認めることが出来ないグループが生じるか、あるいは極端なスプリッティング(splitting; 分類群の細分化)となり無数の単型群が生じる。系統仮説がどこかに不確定部分を残している場合には、これらの傾向が助長される。

系統関係を分類系に読み換えるときの上記のような問題は、分岐分類の原則とリンネ式階層分類の含むいくつかの原則、それと分類系の実用性が互いに矛盾することの帰結であり、論議の対象になっている(分岐分類の原則の部分的な破棄による解決案の例---Mayr & Ashlock, 1990; リンネ分類の原則の破棄による解決案の例---de Queiroz & Gauthier, 1990; Judd & al., 1993; 補助規則の導入による折衷案の例---Wiley, 1981)が、これらについて論じることは本論文の目的から外れる。

従って、現在あるデータに基づいて単系統群のみを分類群として認め、実用上十分に単純な分類系にする(高次分類群の数を合理的な範囲におさめる)ために、ランピングを選択する。すなわち、Fumarioideaeの下に属より上の分類群を認めない。

V-1-3. *Corydalis* (キケマン属)

*Corydalis*はFumarioideae最大の属(約430種)で、地理的にも生態的にも最も広い分布を持つ。*Corydalis*の種の間の類縁関係を述べた研究は少なくないが、そのほとんどは地域レベルのもので、包括的なものはFedde (1936)のみである。ただし、Popov (1937)の旧ソ連産の種の研究、Su & Lidén (準備中)の中国産の種の研究も、属の広範なグループをカバーしている。また、Lidén (1986)は簡略化した属内分類群の記載と検索表・地理的分布を示した。第I章で述べたように、本研究はLidénによる節の名称を用いている。

*Corydalis*では、まだ多くの種について形態や生態に関する細かい情報が知られていない。従って、現在の節(section)の範囲付けにはまだ不確かな点が多く(Lidén, 1986, 私信)、属内分類のさまざまな問題を扱いにくくしている。ここでは本研究の結果から、高次のグループ分けと塊茎を持つ種群の位置づけに絞って考察する。

*Corydalis*の分類における一つの焦点は、高次のグループ分けの問題である。一つの古くからある考え方は、この属を塊茎を持つグループと持たないグループとに分かつ見解である。例えば、Popov (1937)は両者をそれぞれ亜属とした(塊茎を持つsubg. *Capnites*、持たないsubg. *Capnoides*)し、また両者が別属として扱われたこと(Holub, 1973)もある。この区分は塊茎の有無だけではなく、塊茎を持つ種が互いにいくつかの特徴(子葉を1枚しか持たないことや比較的単純な地上茎の構成)を共有していることを根拠としている。しかし、この区分とうまく対応しない形質もある(柱頭の形態など)。また、sect. *Duplotuber*では、子葉を2枚持つ種と1枚持つ種の両方があることが知られている(Bezdeleva 1975, Fukuhara, 未発表)。

種皮構造(第II章)から見ると、*Corydalis*は2つのグループに別れ、その一方---塊茎を持つ種と持たない種の一部---の単系統性が、外種皮外層・外種皮内層・内種皮内層における共有派生形質によって支持された。また、塊茎を持つ種のうちsect.

Duplotuberに属する種は他の種とは異なる外種皮内層の形質を持っている。

果実の構造(第III章)からは、Corydalisは2つのグループに分かれる。一方はsect. Strictaeとsect. Bipapillataであり、両者は放射・接線両方向に広がった外果皮細胞・バルブの維管束に沿って繊維束があることで特徴付けられる(図III-11f-g)。これに対し、Sophorocapnos・Cheilanthifoliae・Aulacostigma・Corydalis・Chrysocapnos・Ramoso-sibiricae・Archaeacapnosの各sectionでは外果皮は前者のように広がらず、また、バルブは繊維束を欠く。

1	2	Sections	3	4	5	6
		<i>Bipapillata</i>	n	?	?	
		<i>Strictae</i>	n	2	-	
	VI	<i>Thalictrifoliae</i>	n	2	-	
		<i>Sophorocapnos</i>	n	2	-	
		<i>Cheilanthifoliae</i>	n	2	-	
		<i>Aulacostigma</i>	n	2	-	
	5	<i>Duplotuber</i>	t	1/2	-	
	3/4	<i>Chrysocapnos</i>	n	2	-	
	3/4	<i>Ramoso-sibiricae</i>	n	2	-	
	3/4	<i>Asterostigmata</i>	n	?	?	
	3/4	<i>Mucroniferae</i>	n	?	?	
	2/3	<i>Fasciculatae</i>	n	2	-	
	V 2	<i>Oocapnos</i>	n	1	-	
	2	<i>Hamatae</i>	n	?	?	
	1	<i>Archaeacapnos</i>	n	2	+	
	1	<i>Capnogorium</i>	n	2	-	
	2	<i>Dactylotuber</i>	t	1	-	
	1	<i>Radix-cava</i>	t	1	+	
	1/2	<i>Leonticoides</i>	t	1	+	
	1/2	<i>Corydalis</i>	t	1	+	

図V-5. Corydalis(キケマン属)の各sectionにおける種皮(表II-2)と果実(表III-3)の変異と、塊茎の有無・子葉の数・倍数化の有無。さらにrDNAのITS領域の塩基配列から推定した系統樹(Lidén & al. 1995, 図V-2)を重ね合わせた。

1: 影--中果皮に繊維束がある。外果皮細胞が伸長している(第II章参照)。2: 影--外群に見られない派生的タイプの種皮構造(第III章参照)。3: t--塊茎を持つ。n--持たない。4: 子葉数。5: 高次倍数体の存在。

種皮と果実、さらに塊茎の有無・子葉の数を各sectionについてまとめ、さらにrDNAのITS領域の塩基配列から推定した系統樹(Lidén & al. 1995)と重ねたものが図V-5である。これらの証拠は、塊茎を持つ種群も持たない種群もともに多系統であることを示唆し、代わりに、Corydalisの中に3つの単系統群を認識する。第1のグループは中央アジアからヒマラヤ・中国西部に分布する2sectionわずか十数種から

なるグループで、乾燥した立地に生育する多年草が多数を占める。ただし、このグループの単系統性を支持する証拠はわずかに外果皮細胞だけである。第2のグループも種数は20-30種に過ぎない。ヒマラヤ東部からユーラシア太平洋岸、さらに北米まで分布する。このグループではむしろ一年草・越年草が優越する。第1のグループと第2のグループは、ともに知られている限り直根を持つ種のみからなる。第3のグループは残る全ての種(種数にして属の9割以上)を含み、分布も温帯ユーラシア全域に及ぶ。このグループでは、sect. *Ramoso-sibiricae*に二年草が知られている以外は多年草で、塊茎も含めさまざまな形の地下貯蔵器官が発達する(Ryberg, 1960; Lidén, 1986)。ITS系統樹によれば、属の中で第1のグループが最初に分岐し、ついで第2のグループと第3のグループが分岐したことが推定される。*Corydalis*の中に亜属を設定するとしたら、これら3群をそれぞれ亜属とするのが妥当である。

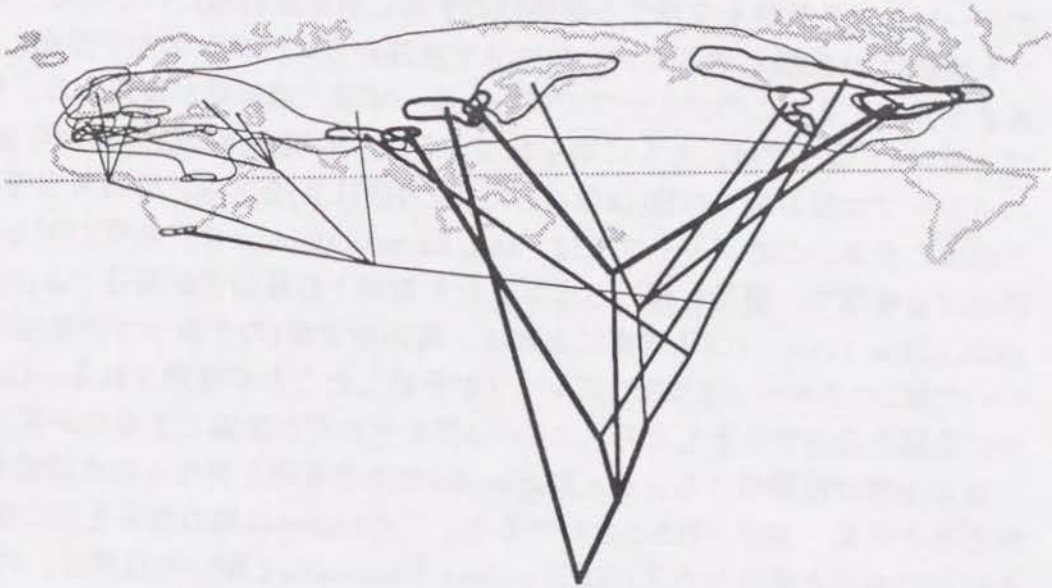
塊茎を持つ種群のうち、sect. *Duplotuber*が他のものと異なる種皮構造を持ち、このことと子葉・柱頭・ITSと合わせると、このsectionは他の塊茎を持つ種群と離れた位置にあると考えられる(第II章)。Sect. *Duplotuber*を除いた種群は、外種皮中層の有無---これは平行進化をした可能性が高い形質である---を除けば共通した種皮構造を持ち、果実の構造の共通性も高く(Brückner, 1993)、また単子葉性を共有する。しかし、これらと共通の種皮の構造はいくつかの塊茎を持たない種群(sect. *Capnogorium*, *Archaecapnos*, *Fasciculatae* p.p., *Oocapnos* and *Hamatae*)にも見られる。種皮構造と符合するように、これらのグループの中には、*Corydalis*の中で塊茎を持つグループには普遍的だが他の群ではまれな特徴が見られる[sect. *Oocapnos*に見られる単子葉性、sect. *Fasciculatae*に見られる紡錘形の塊茎に似た構造、sect. *Capnogorium*が示す果実構造や種子形態の類似(Brückner, 1985a, 1993)、sect. *Archaecapnos*に見られる染色体の倍数化への傾向(Lidén, 1986; Ito & Nishikawa, 1988)]。Sect. *Duplotuber*を除く塊茎群が単系統群かどうかは、まだ疑うべき問題として残っており、塊茎自体の相同性も含めて検討する必要がある。

V-2. 植物地理

V-2-1. 分岐順序と現分布域

V-1節での議論をもとに、推定されたFumarioideae(と *Corydalis*)の系統関係と地理的分布・生態との間にどのような相関があるかを検討する。

分岐順序と現在の地理的分布との間には、次のような傾向が見られる。



図V-6. Fumarioideaeの系統仮説と地理的分布との関係

- a) 初期の分化によって成立したグループ(Dicentraの各亜属・Adlumia)は、東アジア(中国東北部・朝鮮半島から四川・雲南地域)あるいは北米の西岸・東岸に現在の分布域を持つ(図V-5)。特に、いくつかの単系統群(Chrysocapnos/Macranthos・Dicentra subg. Dicentra・Adlumia)は、その両方に分布する。これらのグループの多くは、森林生や林縁生である。
- b) Corydalisにおいては中央アジアからヒマラヤに分布するグループが最初に分岐し、続いてヒマラヤから東アジア・北米に分布するグループが分岐した。これらのグループの多くは岩礫地や草地に生育する種類である。森林や林縁に生育し、さまざまなタイプの地下貯蔵器官を発達させたグループは、それらより後に分化した。Corydalisにおいては、中央アジアより西、あるいは北米に分布するsectionは、それぞれが中央アジアから東アジアに分布する種も含んでいる。
- c) 地中海地域・南アフリカ地域に限って分布するFumarieae・Cysticapnosは、ユーラシア大陸東部と北米のグループの分化の後、その一部から起源・分化した(図V-6)。

Fumarioideaeの散布様式からは長距離散布の可能性が考えにくいから、これらの傾向は、東アジアと北米の生物学的隔離が弱かった(つまり、ベーリング陸橋あるいは北大西洋陸橋とユーラシア大陸内陸部が温帯生草本にとっての分散経路となり得た)時期にFumarioideaeの初期分化があったことを示唆する。このような時期

は複数、それぞれがある程度長期にわたって存在したと思われ、個々の分類群にとって移動経路となり得たかどうかは、古地史や古気候の精密な情報や化石の証拠が無しには評価が難しい(Tiffney, 1985)。Fumarioideaeの化石の報告はまれで、特に東アジアと北米に関しては全く欠落しているが、中央アジアとヨーロッパの中新統から種子の化石が報告されている(Collinson, 1993; Mai, 私信)。Dicentraの各亜属・Adlumiaの現在の分布が、始新世あるいはそれ以前に汎北半球分布の遺存なのか(cf. Pachysandra/Sarcococca; Krutzsch, 1989)、あるいはより新しい時期にベーリング陸橋を介して形成されたものなのか、あるいはそれ以外の過程によるのかに関して、化石のデータは現時点では助けにならない。ユーラシア西部で出土した化石種子(前述)の構造的な特徴と現生のそれ(第II章)との比較は、これらの問題に手掛かりを与えるであろうが、現在までに出土した種子の状態(構造の地層中での保全の度合い)はそのような研究を許すほど良好でない(Mai, 私信)。

[近縁群との比較]

Fumarioideaeの姉妹群であると思われるHypecooideaeはユーラシア大陸温帯域に、地中海地方から中国東北部まで広く分布する(Dahl, 1990; Lidén, 1993)。

Hypecooideae唯一の属Hypecoumは2亜属5節に分類され(Dahl, 1990)、地中海地方に分布する群はsubg. Hypecoumに、東アジアに分布する群はsubg. Chiazospermumに限られているのに対し、中央アジアには2つの亜属がともに分布している。

被子植物全体の分類系では、Fumarioideaeを含むPapaveralesがRanunculidae(キンポウゲ亜綱)に置かれることでは意見の一致を見ている。キンポウゲ亜綱は比較的大きな6つの科[キンポウゲ科(Ranunculaceae)・メギ科(Berberidaceae)・アケビ科(Lardizabalaceae)・ツヅラフジ科(Menispermaceae)・ケシ科(Papaveraceae)・ケマンソウ科(Fumariaceae)]とわずか1-3種からなるフサザクラ科(Eupteleaceae)・オサバグサ科(Pteridophyllaceae)からなる。また、ヒドラスティス(Hydrasitis)・シラネアオイ(Glaucidium)・キルカエアスター(Circaeaster)・キングドニア(Kingdonia)など、ときに独立科として扱われるような形態的に孤立している属がある。これらの科や属は、ツヅラフジ科を例外として、種数の上でも多様性からみても北半球温帯に分布の中心があり、ローラシア起源のグループであると想定されてきた(Raven & Axelrod 1974)。また、アケビ科・ツヅラフジ科でつる植物が、フサザクラ科で木本が多数を占めるほかは草本が優越するグループである。

現在参照できるキンポウゲ亜綱の科の系統解析の結果は、多くのグループにおいて、Fumarioideaeと同様の傾向を報告している。すなわち、初期に分化したと推定された属は、東アジアと北米の西部・東部に現在分布する(表V-1.)。

Fumarioideaeに見られる系統と植物地理の関係は、少なくとも現在の知見に照らすとキンポウゲ亜綱に普遍的なものである可能性が高く、共通の歴史的要因を示唆している。

表V-1. Ranunculidaeの各グループの系統学的研究において初期に分化したと推定された属

グループで初期に分化したと推定された属		文献
ケシ目	Pteridophyllum (Japan, evergreen herb)	Kadereit & al. 1994 (Morphology)
ケシ科	Chelidonioideae (mostly eAs and e & w NAm, mostly geophytic herb)	Kadereit & al. 1994 (Morphology)
	Eschscholzioideae (w NAm, herbs/shrubs in open habitats)	Schwarzbach & al. 1995 (RFLP) S. B. Hoot, pers. comm. (rbcL-atpB seq.)
アケビ科	Kingdonia (eAs), Circaeaster (eAs), Decaisnea (Him & wChina, deciduous shrub)	Drinnan & al. 1994 (rbcL + atpB) Loconte & Estes 1989 (Morphology), Hoot & al. 1995 (rbcL + 18SrDNA + atpB)
	Sinifranchetia (cChina, deciduous vein)	
メギ科	Nandina (Evergreen shrub, cChina?)	Loconte & Estes 1989 (Morphology)
キンボウゲ科		
	Hydrastis (eNAm, geophyte), Glaucidium (Japan, geophyte), Coptis (evergreen herb in e As and w NAm), Xanthorhiza (dwarf shrub in e NAm)	Hoot 1991 (Morphology) Drinnan & al. 1994 (rbcL + atpB) Kosuge unpubl. (Adh), Loconte & Estes 1989 (Morphology) Johansson & Jansen 1993 (cpDNA restriction site mapping)

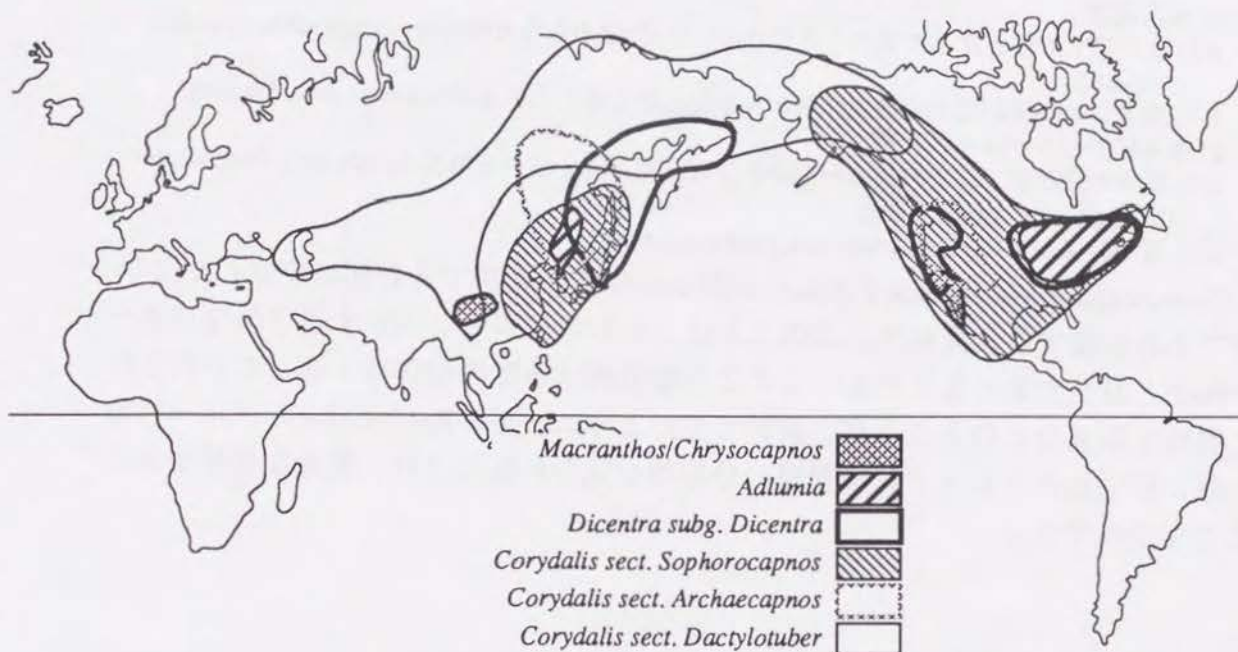
V-2-2. 東アジア-北米隔離分布

東アジアと北アメリカの植物相の類似性は、Linnaeus以来、またとりわけA. Gray以降、現在に至るまで、植物分類学者の関心を集め続けてきた(河野 1977)。このような類似性は、東アジアと北米に隔離分布するさまざまなレベルの分類群---科、あるいは近縁属の組、属、さらに種---の存在による(e.g., Li, 1952; Tiffney, 1985; Hong, 1993; 河野, 1977, 1976-1977; Kawano, 1992)。このような分類群は、系統的には針葉樹やモクレン科・ウマノスズクサ科・ユリ科のような原始的な科からキク科やアカネ科・イネ科のような比較的新しい科にまで見られ、また生態的にも木本から低木・つる植物・草本、亜寒帯・高山帯から温帯・亜熱帯、森林生・草地生・水生などさまざまである。

東アジア-北米隔離分布の成立に、(a)第三紀に北極周辺地域に存在した植物群(Arcto-Tertiary Geoflora)の南下、あるいは(b)第三紀に中緯度地方にベルト状に分布していた植物群(Boreotropical/Boreotemperate flora)の縮小と南下、が関与したことは広く受け入れられているが、しかし、それらの共通要因下での個々の植物群の歴史は間違いなくさまざまであり、それは各植物群の過去の履歴や生態的特徴、群落内での位置などの条件に影響されたであろう(Tiffney, 1985)。そのような各植物群の歴史の違いは、例えば(a)東アジア・北米それぞれ地域の中での分布域の違いや、(b)隔離分布を示す個々の分類群の単系統/側系統性や群内の種の系統関係の多様性、また(c)酵素多型やDNA塩基配列などの尺度で測られた東アジアの種と北米の種との遺伝的分化度の違い(e.g., Xiang & al., 1994)に現れるであろう。

Hong (1993)・Kawano (1992)は東アジア-北米隔離分布を示す属として、FumarioideaeからDicentraとAdlumiaとを挙げている。

本研究の結果に基づけば、Dicentraは非単系統群で初期に分岐した複数のクレードの寄せ集めであり、3つないし4つの属に細分される必要がある。従来このような隔離分布を示す要素として扱われてきた分類群の中にDicentraのような原始的形質の共有によって認められてきたものが含まれているとすれば、形態進化の停滞の結果と祖先の共有による結果を混同していることになる。そこでDicentraを細分する見解を採用した場合、Chrysocapnos/Macranthos (1つの属として扱うか、姉妹関係にある2属として扱うかに関らず)・Adlumia・Dicentra subg. Dicentra (すなわち狭義のDicentra)が東アジア-北米隔離分布を示す単系統群として挙げられる。付け加えて、Corydalisを構成する20前後のsectionのうち3つ---sect. Dactylotuber・sect. Arcaecapnos・sect. Sophorocapnos---がユーラシアと北米大陸にまたがった分布を持つが、前2者は中央アジアあるいはシベリアまで分布が広がっている。



図V-7. 東アジア-北米分布を示すFumarioideae

Chrysocapnos/Macranthos・AdlumiaはともにFumarioideae全体の分化の初期に成立したと考えられるグループである。

Dicentra subg. Dicentraで東アジアに分布するのは高山・寒地の不安定な礫地に生育する*D. peregrina*(コマクサ)1種のみで、残る7種は北米の東部と西部に分布する。これらの種間の系統関係は、既に第II章(II-3-2節)で論じた。数少ない証拠からではあるが、*D. peregrina*の分化よりも*D. eximia*(北米東部)/*D. formosa*(北米西部)の分化が先行したと推定される。

Corydalisの初めの2sectionの分布は、下記の理由から、ユーラシアから北米への

分布域の拡大で説明できる。*Corydalis* sect. *Dactylotuber*は北米にはただ1種*C. arctica*があるのみで、この種はシベリアにもまた分布していて、さらに最も近似な種*C. pauciflora*がアルタイから西モンゴルに分布する(Lidén & Zetterlund, 準備中)。

Corydalis sect. *Archaecapnos*は北米北西部から2種、シベリアから数種、北海道から1種知られている。ユーラシアの種が二倍体から四倍体なのに対して北米の種*C. scouleri*の染色体数は約130-150 (16-18倍体?)が報告されている。

Corydalis sect. *Sophorocapnos*は北米の中部と南部に数種があり、その多くが局地的種である。形態的には東アジアの種の方が多様化しているが、このsectionでは種の分類だけでなく近縁のsection *Thalictrifoliae*との系統関係にも疑問点があり(Lidén & Zetterlund, 準備中; 福原, 未発表)、これ以上の議論を許さない。

これらを要約すると、*Fumarioideae*で東アジア-北米隔離分布を示す要素は、次のように分類できる。

- a) 非単系統群、特に原始的な形質を保有しているために一つの分類群として認識された群(広義の*Dicentra*)
- b) 単系統群
 - b-1) 東アジアの種と北米の種のそれぞれが、ただ1種からなる群(*Chrysocapnos*/*Macranthos*・*Adlumia*)
 - b-2) 東アジアの種が北米の種の一部から分化したと考えられる群(*Dicentra* subg. *Dicentra*)
- c) 単系統かどうかは不明な群
 - c-1) 北米の種が東アジアの種の一部から分化したと考えられる群(*Corydalis* sect. *Dactylotuber*・*Corydalis* sect. *Archaecapnos*)
 - c-2) 種間関係が不明瞭(*Corydalis* sect. *Sophorocapnos*)

Chrysocapnos/*Macranthos*と*Adlumia*は*Fumarioideae*の中でも初期に成立したクレードであると推定されており、このことはこれらのグループが示す遺存的なパターン(b-1)と符合する。もちろん、このような分析は多数の植物群を通して分析されて初めて妥当なものとなるが、前節で見たように、他の*Ranunculidae*のグループの初期に成立したクレードにも類似の分布形が見られることは、有意な相関があることを示唆する。

V-2-3. 生態に関するノート

生活史や交配様式・生育環境に関する限り、*Fumarieae*/*Cysticapnos*は*Corydaleae*に比べ均一なグループである。わずかな例外を除いては自家和合性の一年草あるいは越年草であり、開放的な環境を好む。*Corydaleae*はその点ではずっと多様である(第I章)。生育環境や生育形と*Corydaleae*の推定された系統との間に何らかの相関を見いだすのは難しい。ただし、推定された系統の末端部では*Fumarieae*/*Cysticapnos*と*Corydalis*が、それらとさらに*Capnoides*がクレードを作る。*Capnoides*は*Fumarieae*/*Cysticapnos*と同様、開放的環境に生育する自家和合性の一年草であり、*Corydalis*も、全体としては多様だが、開放的環境を好む自家和合性の草本(ただし多年草)が原始的状态であったと考えられる。

特殊化した地下貯蔵器官(それらはしばしば栄養繁殖器官としても機能する)は、*Corydalis*と*Dicentra* subg. *Dicentra*で発達しており、それらは、それぞれのグループで派生的な状態と推定される。*Dicentra* subg. *Dicentra*に見られるそれらの器官は複数の異なる形態的起源をもつことが示唆されているが、種間に一貫した進化系列を認めることができる(Walton & Hufford, 1995)。一方、*Corydalis*では、おおよそsectionに対応してさまざまなタイプがあり、異なるsectionの間のそのような器官の相同性は、まだ不明瞭な点が多い(Ryberg 1960)。両者とも、そのような器官が発達する種には気温や被陰によって生育期間が局限される高山草地や温帯落葉樹林の林床の要素となっているものが含まれている。

V-3. 結び

本研究は主に形態的特徴に基づいてFumarioideaeの系統を再検討し、その結果から、分類系を検討し、種子や果実の形態・植物地理について断片的な考察を行った。その結果、従来認められた分類群をより明確に支持する形質や、逆に今まで認められていなかった単系統群を支持する形質を見いだした。特に、*Corydaleae*の属間関係や*Dicentra*・*Corydalis*の属内関係では新しい仮説が導かれ、これらの仮説は結果としてFumarioideaeが近縁群と共通する植物地理のパターンを示すことを示唆した。一方では、*Cysticapnos*の位置やFumarieaeの3つの亜連関の関係のように未解決の問題点も残した。

本研究の他に、Fumarioideaeを対象とした分子系統学的研究が複数のグループによって行われている(M. Lidén, 私信; S. B. Sara, 私信)が、まだそれらの結果はごく一部が発表されたに過ぎず、本研究では断片的に参照して議論をするにとどまった。形態においても、地下器官や柱頭などは変異がありながら相同性が十分に検討されていない分類群が多い。また、染色体の数や大きさも、*Corydaleae*のうち*Dicentra* subg. *Macranthos*や*Adlumia asiatica* (*Adlumia*の東アジア側の種)のような重要な位置を占める分類群がまだ調べられていない。Fumarieae-*Discocapninae*は、染色体について全く未知のグループである。Fumarioideaeの系統推定は、これらの情報をさらに積み重ねることによってより確かな議論が可能になると思われる。

系統に基づいて形態の進化傾向や植物地理を論じるには、形態的特徴の機能的側面やそれぞれの分布域での生育地などに関する知見が必要だが、そのような特徴はまだ断片的に調べられているに過ぎず、そのために議論が皮相的になった部分が多い。このような情報をより蓄積することが、系統推定の確実さを増すとともに今後の課題として残った。

引用文献

- Berg, R. Y. 1969: Adaptation and evolution in *Dicentra* (Fumariaceae), with special reference to seed, fruit, and dispersal mechanism. *Nytt Magasin for Botanikk* 4: 49-75.
- Bernhardi, J. J. 1833. Über den Charakter und Vervandschaft der Papaveraceen und Fumariaceen. *Linnaea* 8: 401-477.
- . 1838. Nachtragliche Bemerkungen über Papaveraceen und Fumariaceen. *Linnaea* 13: 651-668.
- Bezdeleva, T. A. 1975. Morphogenesis of the life form of *Corydalis buschii*. *Byull. Mosk. Obsch. Ispyt. Priro. Biol.* 80(2): 56-67.
- Bremer, K. 1988. The limits of amino acid sequence data in angiosperm phylogenetic reconstruction. *Evolution* 42: 795-803.
- Boesewinkel FD, Bouman F. 1984. The Seed: Structure. In: Johri BM, ed. *Embryology of Angiosperms*. Berlin-Heidelberg: Springer-Verlag, 567-610.
- Bouman F. 1984. The Ovule. In: Johri BM, ed. *Embryology of Angiosperms*. Berlin-Heidelberg: Springer-Verlag, 123-157.
- Brückner, C. 1982: Zur Kenntnis der Fruchtmorphologie der Papaveraceae Juss. s. str. und Hypecoaceae (Prantl et Kundig) Nak. --- *Feddes Repert.* 93: 153-212.
- . 1983. Zur Morphologie der Samenschale in den Papaveraceae Juss. s. str. und Hypecoaceae (Prantl et Kundig) Nak. *Feddes Repertorium* 94: 361-405.
- . 1984. Zur Narbenform und zur karpomorphologischen Stellung der Fumariaceae DC. in den Papaverales. *Gleditschia* 11: 5-16.
- . 1985a. Zur Samenmorphologie in *Corydalis* Vent. (Fumariaceae DC.) *Gleditschia* 13: 53-61.
- . 1985b. Frucht und Samenmorphologie von *Pteridophyllum racemosum*. *Feddes Repertorium* 96: 199-213.
- . 1992a. Morphologie und Anatomie der Früchte in Deutschland heimischer *Corydalis*-Arten (Fumariaceae) *Gleditschia* 20:221-234.
- . 1992b. Gynoecium morphology and fruit anatomy in *Pseudofumaria* Medik. (Fumariaceae), with a discussion of carpellary composition. --- *Bot. Jahrb. Syst.* 114(2):251-274.
- . 1992c. Gynoecium ontogeny and carpology in *Corydalis* DC. section *Cheilanthesifoliae* Lidén (Fumarioideae). *Flora* 187: 299-316.
- . 1993. Comparative carpology in the tuber-bearing sections and sect. *Capnogonium* of *Corydalis* DC. (Fumariaceae). *Botanische Jahrbücher für Systematik Pflanzengeschichte und Pflanzengeographie* 115: 367-420.
- Carlquist, S. & S. Zona. 1988. Wood anatomy of Papaveraceae, with comments on vessel restriction patterns. *IAWA Bulletin* n.s. 9(3):253-267.
- Chase, M. W., Soltis, D. E., Olmstead, R. G., Morgan, D., Les, D. H., Mishler, B. D., Duvall, M. R., Price, R. A., Hills, H. G., Qiu, Y.-L., Kron, K. A., Retting, J. H., Conti, E., Palmer, J. D., Manhart, J. R., Sytsma, K. J., Michaels, H. J., Kress, W. J., Karol, K. G., Clark, W. D., Hedren, M., Gaut, B. S., Jansen, R. K., Kim, K.-J., Wimpee, C. F., Smith, J. F., Furnier, G. R., Strauss, S. H., Xiang, Q.-Y., Plunkett, G. M., Soltis, P. S., Swensen, S. M., Williams, S. E., Gadek, P. A., Quinn, C. J., Eguiarte, L. E., Golenberg, E., Learn, G. H., Graham, S. W., Barret, S. C. H., Dayanandan, S. & Albert, V. A. 1993. Phylogenetics of seed plants: an analysis of nucleotide sequences from the plastid gene *rbcL*. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 80: 528-580.
- Corner, E. J. H. 1976. *The seeds of dicotyledons*. Cambridge Univ. Press, Cambridge.
- Cronquist A. 1981. *An integrated system of classification of flowering plants*, ed. 2. New York: Columbia University Press.
- Dahl, A. E. 1990. Infrageneric division of the genus *Hypecoum* (Papaveraceae). *Nord. J. Bot.* 10 (2): 129-140.
- Dahlgren G. 1991. Steps toward a natural system of the dicotyledons: embryological characters. *Aliso* 13(1): 107-115.
- de Candolle, A. P. 1821. *Regni vegetabilis systema naturale* 2. Paris.
- Drinnan, A. N., P. R. Crane & S. B. Hoot. 1994. Patterns of floral evolution in the early diversification of non-magnoliid dicotyledons (eudicots). *Pl. Syst. Evol.* [Suppl.] 8: 93-122.
- Ernst, W. R. 1962. The genera of Papaveraceae and Fumariaceae in the southeastern United States. *Journ. Arnold Arb.* 43: 315-343.
- Farris, J. S. 1989. The retention index and the rescaled consistency index. *Cladistics* 5: 417-419.

- Fahselt D. 1972. The use of flavonoid components in the characterization of the genus *Corydalis* (Fumariaceae). *Canadian Journal of Botany* 50: 1605 - 1611.
- Fedde, F. 1936. Papaveraceae. In: A. Engler & Prantl, K. (eds.) *Die natürlichen Pflanzenfamilien*, 2nd. ed. 17b: 5-145. Engelmann, Leipzig.
- Felsenstein, J. 1985. Confidence limits on phylogenies: an approach using the bootstrap. *Evolution* 46: 159-173.
- Fukuhara, T. 1991. *Corydalis kushiroensis*, a new species from *Corydalis* (Papaveraceae; Fumarioideae) from Hokkaido (northern Japan). *Acta Phytotax. Geobot.* 42(2): 107-112.
- Greger J. 1931. Über Kalkoxalatkristalle in der Samenschale von *Fumaria officinalis* L. *Planta* 12: 49-52.
- Gunn, C. R. 1980. Seeds and fruits of Papaveraceae and Fumariaceae. *Seed Sci. Technol.* 8: 3-58.
- Hutchinson, J. 1921. The genera of Fumariaceae and their distribution. *Kew Bull.* 35 (3): 97-115.
- Holub, 1973. New names in Phanerogamae 2. *Folia Geobotanica Phytotaxonomica* 11(1): 75-85.
- Hong, D.Y. 1993. Eastern Asian-North American disjunctions and their biological significance. *Cathaya* 5: 1-39.
- Il'ina GM. 1988. Fumariaceae. In: Takhtajan A, ed. *Anatomia Seminum Comparativa*. Vol. 2. Leningrad: Nauka, 227-231.
- Johri BM, ed. 1984. *Embryology of Angiosperms*. Berlin-Heidelberg: Springer-Verlag.
- Judd, W. S., R. W. Sanders & M. J. Donoghue. 1994. Angiosperm family pairs: preliminary phylogenetic analysis. *Harv. Pap. Bot.* 5:1-51.
- Kadereit, J. W. 1993. Papaveraceae. In: K. Kubitzki, J. G. Rohwer, and V. Bittrich (eds.) *The families and genera of vascular plants*. Vol. 2: pp. 494-506. Springer-Verlag. Berlin.
- Kadereit, J. W., Blattner, F. R., Jork, K. B. & Schwarzbach, A. 1994: Phylogenetic analysis of the Papaveraceae s.l. (incl. Fumariaceae, Hypecoaceae, and *Pteridophyllum*) based on morphological characters. --- *Bot. Jahrb. Syst.* 116 (3): 361-390.
- Kawano, S. 1992. Arcto-Tertiary Elements---Their evolutionary-ecological divergence. In: Kawano, S. (ed.) *Comparative floristic and ecological studies on the temperate elements in North America*. Report of the Monbusho International Scientific Research Program No. 01041053.
- 河野昭一. 1977. 種と進化 [新版] (三省堂選書13). 東京: 三省堂.
- . 1976-1977. 日本のフローラ(植物相)---その自然誌的背景 (6)-(10). *植物と自然* 10(9-13)
- Khanh, T. C. 1973. Beitrag zur Kenntnis der Sippenstruktur des Genus *Dicentra* Bernh. subgenus *Dactylicapnos* (Wall.) K. R. Stern (Fumariaceae). *Feddes Repertorium* 83: 511 - 575.
- Kim, Y. S. & Oh, B. U. 1987: A taxonomic study of Korean *Corydalis* on the anatomical characters. --- *Korean J. Plant. Tax.* 17: 167-188.
- Kloimwieder, R. 1929. Beiträge zur Kenntnis der Schlauchzellen der Fumariaceen, speziell der Gattung *Dicentra* s.l. *S. B. Acad. Wiss. Wien.* 138 (1): 517-550. Not seen.
- Kluge, A. G. & Farris, J. S. 1969. Quantitative phyletics and the evolution of anurans. *Syst. zool.* 18: 1-32.
- Kubitzki, K., J. G. Rohwer, and V. Bittrich (eds.). 1993. *The families and genera of vascular plants*. Vol. 2. Springer-Verlag. Berlin.
- Layka, S. 1976. Les methodes modernes de la palynologie appliques a l'etude du Papaverales. These. Univ. de Montpellier, Montpellier.
- Li, H. L. 1952. Floristic relationships between eastern Asia and eastern North America. *Trans. Amer. Phil. Soc. N. S.* 42: 647-652.
- Lidén, M. 1986. Synopsis of Fumarioideae (Papaveraceae) with a monograph of the tribe Fumarieae. *Opera Bot.* 88: 1 - 133.
- . 1989. *Corydalis* (Papaveraceae: Fumarioideae) in Nepal. *Bull. Br. Mus. nat. Hist. (Bot.)* 18 (6): 479 - 538.
- . 1993a. Fumariaceae. In: K. Kubitzki, J. G. Rohwer, and V. Bittrich (eds.) *The families and genera of vascular plants*. Vol. 2: pp. 310-318. Springer-Verlag. Berlin.
- . 1993b. Pteridophyllaceae. In: K. Kubitzki, J. G. Rohwer, and V. Bittrich (eds.) *The families and genera of vascular plants*. Vol. 2: pp. 555-556. Springer-Verlag. Berlin.
- , Fukuhara T, Axberg T. 1995. Phylogeny of *Corydalis*: r DNA and morphology. *Plant Systematics and Evolution [Supplement]* In press.
- , Zetterlund, H. In preparation. *Corydalis*: being a monograph of the tuberous sections and a guide to the genus in cultivation. Alpine Garden Society.
- Linnaeus, C. 1753. *Species Plantarum*. Stockholm.
- Liu, B.-L. 1984. Pollen morphology of the family Papaveraceae in China. *Bulletin of Botanical Research*

4(4): 61-81

- Maddison, W. P. & Maddison, D. R. 1992. MacClade: Analysis of phylogeny and character evolution. Version 3.0. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts.
- Meunier A. 1891. Les Teguments Seminaux des Papaveraceae. *La Cellule* 7: 377-409.
- Netolitzky F. 1926. *Anatomie der Angiospermensamen*. Berlin.
- 村田源. 1987. 日本の植物相: その成り立ちを考える 4-7. 日本の生物 1(4-7)
- Oh, B. U. & Kim, Y. S. 1988: The taxonomic characters of Korean *Corydalis* (Fumariaceae) and its significance in phylogenetic consideration. *Korean J. Plant. Tax.* 18: 33-51.
- , Chung G. Y., Kim Y. S. 1993. A systematic study of Korean *Corydalis* species on the embryological characters. I. Seed-coat development and structure. *Korean Journal Plant Taxonomy* 23: 131-147.
- Prantl, K. & Kundig, J. 1891. Papaveraceae. In: Engler, A. & Prantl, K. (eds.) *Die natürlichen Pflanzfamilien* ed. 1, 3(2): 130-145. Leipzig.
- Popov, M. G. 1937. Papaveraceae. In: Komarov, V. A. (ed.) *Flora USSR* 7. Moskva: Nauka
- Ronse Decraene LP & Smets EF 1992. An updated interpretation of the androecium of the Fumariaceae. *Canadian Journal of Botany* 70: 1765-1776.
- Ruiz de Clavijo, E. 1994. Heterocarpy and seed polymorphism in *Ceratocarpus heterocarpus* (Fumariaceae). *Int. J. Plant Sci.* 155 (2):196-202.
- Ryberg, M. 1959. A morphological study of *Corydalis nobilis*, *cava*, *solida* and some allied species. *Acta Horti Bergiani* 19(3): 15-119.
- . 1960. A morphological study of the Fumariaceae and the taxonomical significance of the characters examined. *Acta Horti Bergiani* 19(4): 121-248.
- Saksena, H. B. 1954. Floral morphology and embryology in *Fumaria parviflora*. *Phytomorphology* 4: 409 - 417.
- Schmid R. 1986. On Cornerian and other terminology of angiospermous and gymnospermous seed-coats: Historical perspective and terminological recommendations. *Taxon* 35(3): 476-491
- Schwarzbach, A., Blattner, F. R., Jork, K. B. & Kadereit, J. W. 1995: Molecules and morphology: incongruence of data in Papaveraceae (Abstract). *Amer. J. Bot.* 82 (6, Supplement): 160.
- Singh B. 1964. Development and structure of angiosperm seed. I. Review of the Indian work. *Bulletin of the National Botanic Gardens* 89: 1-115.
- Singh D, Negi DS 1962. A contribution to the morphology and embryology of *Dicentra scandens* Walp. *Agra University Journal of Research. Science.* 11: 143-157.
- Stern, K. R. 1961. Revision of *Dicentra*. *Brittonia* 13: 1 - 52.
- . 1970. Pollen aperture variation and phylogeny in *Dicentra*. *Madrono* 20: 354 - 359.
- Stuessy TF. 1990. *Plant taxonomy: the systematic evaluation of comparative data*. New-York: Columbia University Press.
- Swofford, D. L. 1993. Phylogenetic analysis using parsimony (PAUP), version 3.1.
- Takhtajan, A. 1987. *Sytema Magnoliophytorum*. Leningrad: Nauka.
- . ed. 1988. *Anatomia Seminum Comparativa*. Vol. 2. Leningrad: Nauka.
- Thorne RF. 1992. Classification and geography of the flowering plants. *Botanical Review* 58(3): 225-348.
- Tobe H. 1989. The embryology of Angiosperms: Its broad application to the systematic and evolutionary study. *Botanical Magazine Tokyo* 102: 351-367.
- 戸部 博. 1994. 種子の形態学. 所収: 岡田博・植田邦彦・角野康郎(編)植物の自然史---多様性の進化学. 札幌: 北海道大学図書刊行会.
- Walton GB, Hufford L. 1994. Shoot architecture and evolution of *Dicentra cucullaria* (Papaveraceae, Fumarioideae). *International Journal of Plant Sciences* 155(5): 553-568.
- Xiang, Q. Y., Soltis, D., Soltis, P. 1994. Phylogenetic relationships and genetic divergence of disjunct taxa from eastern Asia and North America inferred from molecular data: examples from Cornaceae, Hydrangeaceae, and Saxifragaceae (Abstract). *Amer. J. Bot.* 81(Suppl.): 136-139.

付録: 解剖学的観察の材料

第II章・第III章の観察に用いられた材料の学名・出自・証拠標本を示す。末尾の記号はそれぞれ
S1: 胚珠とその原基、S2: 未熟な種子、S3: 成熟した種子、P: 果実、の観察に用いられたことを示す。
GBG: イエーテボリ植物園において栽培。学名はLidén (1986, 1993, pers. comm.)に拠る。

Family Fumariaceae DC.

Tribe Corydaleae Rchb.

Dicentra Bernhardi

Subg. *Hedycapnos* Planch. (K.R.Stern)

D. spectabilis (L.) Lem.: Cult. in Kyoto Univ., T. Fukuhara 651 (KYO); S. Okamoto s.n., Korea, Mt. Jiili (KYO).

Subg. *Chrysocapnos* (Engelm.) K.R.Stern ---S1, S2, S3, P

D. chrysantha (Hook. & Arnold) Walp.: H. M. Pollard s. n., California: Ventura Co., 29 VII 1949 (GB); Raiche 0070302, California: Monterey Co. (E); H. K. Sharsmith 4277, California: Mendocino National Forest. (TNS); B. C. Templeton 8466, California (KYO). ---S1, S3, P

D. ochroleuca Engelm.: K. R. Stern 158, California: Santa Barbara Co., 29 VII 1957 (BM). ---S3, P

Subg. *Dicentra*

D. eximia (Ker) Torr.: GBG, garden origin. ---S1, S2, S3, P

D. formosa (S.G.Haw.) Walp.: Bird 6052, British Columbia: North Vancouver, 21 V 1960 (BM); F. H. Utech 88-317, USA, Oregon, Curry Co. (KYO). ---S3

C. peregrina (Rudolphi) Makino: GBG; cult. at Rokko Botanic Garden ---S1, S2, S3, P

D. uniflora Kellogg: GBG, received from Edinburgh. ---S3, P

D. cucullaria (L.) Bernhardi: H. Koyama & al. 6510, USA, North Carolina, Haywood Co. (KYO); W. T. Gillis s.n., USA, Michigan, Clinton Co., 3 V 1967 (KYO); Hufford 333, USA, Minnesota, Goodhue Co.; Hufford 273, USA, Iowa, Van Buren Co. ---S3, P

Subg. *Macranthos* (K.R.Stern) K.R.Stern

D. macrantha Oliv.: GBG; H. Smith 2098, Sze-chuan, reg. austr., 28 V 1922 (UPS). ---S3, P

Corydalis DC.

Sect. *Corydalis*

C. fumariaefolia Maxim.: Fukuhara s.n., Japan, Toyama pref.; Fukuhara 605, 606, 790, Japan, Hokkaido pref. ---S1, S2, S3

C. capillipes Franch.: Fukuhara 656, 658, Japan, Niigata pref. ---S1, S2, S3

C. lineariloba Sieb. & Zucc.: G. Murata & al. 68904, Japan, Fukushima pref.; Fukuhara 198, 653, Japan, Kyoto pref. ---S1, S2, S3

C. papilligera Ohwi: Fukuhara 654, Japan, Kyoto pref.; Fukuhara 655, Japan, Niigata pref. ---S1, S2, S3

C. turtchaninovii Besser: GBG. ---S3

C. ambigua Cham. & Schltdl.: GBG. ---S3

C. bracteata (Steph.) Pers.: GBG. ---S3

C. pumila (Host) Rchb.: GBG. ---S3

C. solida (L.) Clairv.: GBG. ---S3

C. gotlandica Lidén: GBG. ---S3

C. malkensis Galushko.: GBG. ---S3

C. caucasica (M.Bieb.) DC.: GBG. ---S3

C. wendelboi Lidén: GBG. ---S3

C. alexeenkoana N.Busch: GBG, coll. by H. Andersson, Caucasus. ---S3

C. angustifolia (M.Bieb.) DC.: GBG. ---S3

C. paczoskii N.Busch: GBG. ---S3, P

C. vittae Kolak.: GBG. ---S3

C. zetterlundii Lidén: GBG. ---S3

C. glaucescens Regel: GBG. ---S3

C. shanginii (Pallas) A.Fedtsch.: GBG, received from B. Mathew. ---S3

C. integra Barbey & Fors.-Major: GBG, Papanicolaou 584. ---S3

C. nudicaulis Regel: GBG. ---S3

C. ruksansii Lidén: GBG. ---S3

Sect. *Duplotuber* Ryberg

C. decumbens (Thunb.) Pers.: Fukuhara 682, Japan, Kyoto pref.; Fukuhara 1011, Japan, Tochigi pref. ---S1, S2, S3

C. buschii Nakai: GBG. ---S3

C. ternata (Nakai) Nakai: J. -H. Pak s.n., Korea, Taegu (KYO); Cult. in Kyoto Herbal Garden of Takeda Chemical Industries, Ltd. ---S3

Sect. *Radix-cava* Irmisch

- C. cava* (L.) Schweigg. & Korte: *K. U. Kramer & L. Y. Thwestra* 4069, Austria: Burgenland (KYO). ---S3
C. marschalliana (Pallas ex Willd.) Pers.: GBG, received from B. Mathew, Yugoslavia. ---S3
- Sect. *Leonticoides* DC.
C. griffithii Boiss.: GBG, Wendelbo 895b, Afghanistan. ---S3
C. oppositifolia DC.: GBG ("H. Andersson"). ---S3
C. uniflora (Sieber) Nyman: GBG ("Persson, J."). ---S3
C. diphylla Wall.: GBG, received from Kew; *H. Zetterlund SEP* 348, Pakistan, Kalam, 19 IX 1983 (GB). ---S3
C. nevskii Popov: GBG ("B. Mathew"). ---S3
C. ledebouriana Kar. & Kir.: GBG. ---S3
C. afghanica Gilli: *Wendelbo* 7369b, Afghanistan, Parwan, 28 IV 1969 (GB). ---S3
C. popovii Nevski ex Popov: GBG, received from Tadjikistan. ---S3
C. marcadica Michajlova: GBG. ---S3
C. darwasica Prain: GBG, received from Cambridge, *Hunter* 322; GBG ("Pache"). ---S3
- Sect. *Dactylotuber* (Rupr.) Popov (including Sect. *Benecinctae* (Fedde) C.Y.Wu & T.Y.Shu)
C. pauciflora (Willd.) Pers.: Russia, S. Chuyenze, *M. N. Tamura s.n.* ---S3
C. emanueli C. A. Mey.: GBG. ---S3
C. arctica Popov: *T. Kincaid s.n.*, Alaska: Pribilof islands: St. Paul, 18 IX 1897 (S); *R. Malaise* 599, Kamtschatka centralis, 1 IX 1926 (S). ---S3
C. benecincta W.W.Sm.: *G. Forrest* 20182, N. W. Yunnan (E). ---S3
- Sect. *Fasciculatae* Maxim.
C. minutiflora C.Y.Wu: *J. -A. Soulie* 3921, Thibet oriental: Prov. de Batang 19 IV 1903 (P). ---S3
C. aff. cheirifolia Franch.: *Delavay* 2443, Prov. de Yunnan, 28 VII 1894 (P). ---S3
C. cashmeriana Royle: GBG, garden origin. ---S3
C. trachycarpa Maxim.: *E. Licent* 4679, Kansu W., 17 VIII 1918 (BM). ---S3
C. calcicola W.W.Sm.: *H. Smith* 10681, Sikang: Kangting (Tachienlu) distr., 22 VII 1934 (UPS). ---S3
- Sect. *Oocapnos* Popov ex Wendelbo
C. crassifolia Royle: Cult. in Edinburgh. *McBeath* 0002099, India: Himachal Pradesh, Zingzingbar, (E). ---S3
- Sect. *Capnogorium* (Bernhardi) Endl.
C. flaccida Hook.f. & Thomson: GBG. ---S3
C. nobilis (L.) Pers.: GBG, garden origin. ---S3
C. grandiflora C.Y.Wu & Z.Y.Su: *H. Smith* 11913, Sikiang: Taofu (Dawo) distr., 7 IX 1934 (UPS). ---S3
- Sect. *Chrysocapnos* Wendelbo [included in sect. *Capnogorium* in Lidén (1986)]
C. chaerophylla DC.: GBG; Cult. in Edinburgh. ---S1, S3, P
C. latiflora Hook.f. & Thomson: *O. Namikawa* 582, Nepal: Semi-Namgyap (KYO). ---S3
C. meifolia Wall.: *Malla & Kanai* 674886, Nepal: Gosainkund (KYO). ---S3
C. pakistanica Jafri: GBG. ---S1, S3
C. mildbreadii Fedde: ---S3
C. vaginans Royle: Cult. in Edinburgh. *McBeath* 1601, India: Lahul, (E). ---S1, S3
- Sect. *Mucroniferae* Fedde ex Lidén
C. mucronifera Maxim.: *Sven-Hedin s.n.*, North Tibet: Camp 32, 1896 (K). ---S3
C. hendersonii Hemsl.: *Nils Ambolt* 6133, Tibet boreali-occidentalis, 27 VII 1933 (S). ---S3
- Sect. *Asterostigmata* (Fedde) Fedde
C. temulifolia Franch.: *Tao & Su s.n.*, Hopei, 10 V 1982 (KYO). ---S3
C. duclouxii Lev. & Vaniot: *J. -A. Soulie s.n.*, Thibet oriental: Principaute de Kiala, 1893 (P). ---S3
C. sheareri S.Moore: *T. S. Liu s.n.*, Kiangxi, 28 IV 1935 (KYO). ---S3
C. taliensis Franch.: *Sino-Amer. Bot. Exped.* 1072, Dali-Xian (TI). ---S3
C. acuminata Franch.: *P. P. Farges s.n.*, Su-ichuen orientalis (P). ---S3
C. pinnata Lidén: *S. S. Chien* 5388, Szechuan: Kuan-hsien, 10 IV 1937 (E, type). ---S3
C. sp. nov. ined.: *R. -P. Maire s.n.*, Yunnan: Valles des mont o Tien-sin, 10 VIII 1921 (P). ---S3
- Sect. *Ramoso-sibiricae* Fedde ex Wendelbo
C. incisa (Thunb.) Pers.: *Fukuhara* 684, 685, Japan, Kyoto pref. ---S1, S2, S3
C. kushiroensis Fukuhara: *Fukuhara* 90-11, 90-10, Japan, Hokkaido pref. ---S1, S2, S3
C. ochotensis Turcz.: *Fukuhara* 686, Japan, Tochigi pref. ---S1, S2, S3
C. raddeana Regel: *Fukuhara* 148, 149, Japan, Hyogo pref.: *Fukuhara* 687, Japan, Nagano pref. ---S1, S2, S3, P
C. pauciovulata Ohwi: *Pak* 589, Korea, Kyongi-Do (KYO) ---S3
C. hemsleyana Prain: GBG. ---S3
C. bungeana Turcz.: *W. R. Carles* 3, Peking: Emperor's carriage ground, 19 IV 1887 (E). ---S3
C. impatiens (Pallas) DC.: *T. Kira s.n.*, NE China, Taxing'an Ling (KYO); *M. Togashi* 1234, Shanxi, Wutai-shan (TI). ---S3
C. longipes DC.: *T. Namba* 0930023, C. Nepal (KYO) ---S3
C. gracillima C.Y.Wu: *H. Tabata & al.* 1110, Nepal, Kapthod, Doti distr. (KYO) ---S3
- Sect. *Arcaecapnos* Popov ex Michajlova

- C. macrantha* Regel: GBG, received from Moscow. ---S3, P
C. scouleri Hook.: GBG, garden origin. ---S3
C. curvicalcarata Miyabe & Kudo: *K. Ito s.n.*, Hokkaido, Furano-shi. (SAPS). ---S3
C. caseana A.Gray: *J. P. Kroessig 23*, California: Tehama Co. (MO). ---S3
Sect. *Hamatae* C.Y.Wu & Z.Y.Su
C. pseudohamata Fedde: *H. Smith 4160*, Prov. Sze-chuan, reg. bor.-occid., 2 VIII 1922 (S). ---S3
Sect. *Strictae* (Fedde) Wendelbo
C. adunca Maxim.: *H. Smith 2231*, Sichuan bor.: Chen-chiang-kuan, 5 VII 1922 (UPS); *H. Smith 12194*, Sikang: Taofu (Dawo) distr., 17 IX 1934 (S). ---S3
C. hindukushensis Wendelbo & Grey-Wilson: *Yoshii 606* (KYO). ---S3
C. rupestris Boiss.: *I. Hedge & al. W7837*, Afghanistan: Prov. Herat, 11 V 1969 (E). ---S3
C. stricta Steph. ex Fisch.: *M. N. Tamura s.n.*, Russia, Chuya. ---P
Sect. *Cheilanthifoliae* Lidén
C. ophiocarpa Hook.f. & Thoms.: *Fukuhara 510*, Japan, Nagano pref. ---S1, S2, S3
C. racemosa (Thunb.) Pers.: *Fukuhara 601*, Japan, Fukuoka pref. ---S1, S2, S3
C. cheilanthifolia Hemsl.: Cult. in Edinburgh, garden origin. ---S3, P
Sect. *Sophorocarpus* (Turcz.) Popov
C. balansae Prain: *H. Akiyama 9525, 9526*, Japan, Yaku Is. ---S1, S2, S3
C. heterocarpa Sieb. & Zucc.: *Fukuhara 202*, Japan, Ehime pref.; *Fukuhara 690*, Japan, Wakayama pref.; *J.-H. Pak & al. 1056*, Bonin, Chichijima Is.; *M. Yokota s.n.*, Ryukyu, Okinawa Is.; *J. Noguchi s.n.*, Japan, Tsushima Is. ---S1, S2, S3, P
C. foetida C.Y.Wu & Z.Y.Su: *G. Forrest 20146*, N. W. Yunnan, VI 1921 (E). ---S3
C. pallida (Thunb.) Pers.: *Fukuhara & Shibaike s.n.*, Taiwan, Hualien Co., Between Kanyuan and Tailuko, 9 VI 1991 (KYO); *Fukuhara 689*, Japan, Kyoto pref.; *G. Murata & al. 68474, 68473*, Japan, Gumma pref. ---S1, S2, S3
C. pterophora Ohwi: *Fukuhara 86-1*, Japan, Oki (Dogo) Is. ---S1, S2, S3
C. speciosa Maxim.: *Fukuhara 638*, Japan, Hokkaido pref. ---S1, S2, S3
C. aurea Willd.: *Otto Degener & Isa Dyener 25875*, Canada, Alberta (KYO). ---S3
Sect. *Bipapillata* Lidén
C. semenovii Regel: *Linczewskii & Popov s.n.*, Asiae Mediae: Montes Septentrionales: Tian schan exterior, 8 VIII 1933 (S, TI). ---S3, P
C. helaclefolia C.Y.Wu & Z.Y.Su: Collector unknown, Sutchuan, 8 XI 1975 (SZ). ---S3
Sect. *Thalictrifoliae* (Fedde) Lidén
C. saxicola Bunting: GBG, garden origin. ---S3
C. tomentella Franch.: GBG, garden origin. ---S3
Sect. *Aulacostigma* Lidén
C. edulis Maxim.: GBG, received from Peking; *W. P. Fang 19518*, Szechuan, (KYO). ---S1, S2, S3, P
Dactylicapnos Wall.
Subg. *Dactylicapnos*
D. scandens (D.Don) Hutch.: GBG, received from Edinburgh, E. Nepal; *Santisuk*, Thailand, (KYO); *M. Togashi & H. Tuyama 6302843*, E. Nepal (KYO); *K. Nishioka 141*, E. Nepal, Upper Gorzha, (KYO). ---S2, S3, P
D. macrocapnos Hutch.: *M. P. Edgeworth s. n.*, Himalaya, 1844 (K). ---S3
Dicentra paucineria K.R.Stern: *S. Bowes Lyen 6030*, Sikkim: Talung Chu, 10 V 1971 (BM). ---S3
Subg. *Minicalcara* (Kahn) Lidén
D. torulosa (Hook.f. & Thoms.) Hutch.: *G. Forrest 11337*, Yunnan: Mi Long Shan, IX 1913 (E); *X. Chen & al. 2762*, Yunnan. ---S3, P
D. lichiangensis (Fedde) Hand.-Mazz.: *F. Ludlow 7542*, S. E. Tibet: Near Gyala, 9 VII 1938 (BM). ---S3
D. roylei Hutch.: *Falconer 118*, Himalaya: Gurhwal, 14 IV 1846 (K). ---S3
Capnoides Miller
C. sempervirens (L.) Borkh.: *Boufford & Wood 23696*, (KYO); Seeds received from Heidelberg. ---S3, P
Adlumia DC.
A. fungosa (Aiton) Britton, Stern & Poggenb.: *N. C. Fassett & al. 14716*, Canada, Wisconsin, Door Co. (MO); Seeds received from Heidelberg. ---S3, P
A. asiatica Ohwi: *S. Okamoto s.n.*, Korea, Northern part, 9-X-1935 (KYO); *R. Saito 7068*, (KYO). ---S3, P
Cysticapnos Miller (tribal status uncertain)
C. vesicaria (L.) Fedde: *B. Nordenstam & J. Lundgren 1977*, Cape prov.: Cape Town Div., 23 IX 1974 (GB); *A. Moriarty 723* (NBG); Seeds received from Heidelberg. ---S1, S2, S3, P
C. pruinosa (Bernhardi) Lidén: *Phillipson 718*, South Africa: Eastern Cape (MO); *M. Schmitz 8574* (PRE); *Troudel 365* (PRE). ---S3, P
C. parviflora Lidén: *B. Nordenstam & J. Lundgren 1803*, Cape prov.: Vanrhynsdorf Div., 10 IX 1974 (GB). ---S3, P
C. cracca (Cham. & Schltdl.) Lidén: *B. Nordenstam & J. Lundgren 2003*, Cape prov.: Malmesbury Div., 23 IX 1974 (GB); *M. F. Thompson 2861a* (PRE); *P. Q. Symons 14553* (PRE). ---S3, P

Tribe Fumariaceae

Subtribe Sarcocapninae Lidén

Pseudofumaria Medik.

P. alba (Miller) Lidén: GBG; Cult. in Kew, garden origin. ---S1, S2, S3, P

P. lutea (L.) Borkh.: Cult. in Kew, garden origin; Richmond, UK, no voucher; Seeds received from Heidelberg. ---S1, S2, S3, P

Ceratocapnos Durieu

C. claviculata (L.) Lidén: *Lindhard s.n.*, Dania, Skov ved Svendborg (KYO); *de Betono & Alexandre 1331-86* (MA). ---S3, P

C. turbinata (DC.) Lidén: *N. Feibrun & I. Amdursky s.n.* Terrae Israelis: Lower Galilee, Wadi Hamman, foot of Mt. Arbel, 11 III 1954 (GB); *M. Zohary s.n.*, 18 IV 1961 (HUJ); *N. Naftosky s.n.*, (HUJ 20656). ---S3, P

C. heterocarpa Durieu: *J. Gattefosse s.n.*, Du maroc: Sud-Ouest, 13 IV 1935 (GB); *D. Podlech 41640* (MA). ---S3, P

Sarcocapnos DC.

S. crassifolia (Desf.) DC.: GBG, Morocco; GBG, *M. Lidén P81*. ---S3, P

S. enneaphylla (L.) DC.: GBG; *P. Bamps 1105*, Valeria (MAK); Received from Heidelberg. ---S1, S2, S3, P

Platycapnos (DC.) Bernhardt

P. spicata (L.) Bernhardt: *C. Simon s.n.*, Gallica: Bouches du Rhone, Fontvieille, an der Strasse nach Les Baux, 17 IV 1968 (GB); *Collector unknown*, Origin unknown (MO No. 2133007). ---S3, P

Subtribe Discocapninae Lidén

Discocapnos Cham. & Schltdl.

D. mundtii Cham. & Schltdl.: *E. Wall s.n.*, Cape peninsula: Constantia Nek., 7 XII 1937 (GB); *Harvey 220*, "C B S" (E). ---S3, P

Trigonocapnos Schltr.

T. lichtensteinii (Cham. & Schltdl.) Lidén: *Louis 19830, 19584*, South Western Region (BOL); *J. Hutchinson 780*, Top of Van Rhyns Pass (K, BOL, PRE); *H. Bolus 8920* (BOL). ---S3, P

Subtribe Fumariinae

Rupicapnos Pomel

R. numidica (Coss. & Durieu) Pomel: GBG. ---S1, S3, P

R. oranensis Pugsley: *A. Faurie s.n.*, Algeria: Oran: Vallon de Noiseux, 1 V 1932 (GB). ---S3, P

Fumaria L.

F. officinalis L.: Collected by T. Fukuhara, Göteborg, Sweden, no voucher. ---S1, S2, S3, P

F. capreolata L.: Cult. in Kew, received from Coimbra Bot. Gard. ---S1, S2, S3, P

F. muralis Koch: Cult. in Kew, received from Coimbra Bot. Gard. ---S3, P

Fumariola Korsh.

F. turkestanica Korsh.: *N. Dessiatoff 2194*, Iter. ad. distr. Margelan, 7 VII 1913 (LE); *I. Mokhova & C. Raschov 560*, 6 VI 1985 (LE). ---S3, P

Cryptocapnos Rech.f.

C. chasmophitica Rech.f.: *Rechinger 35122*, Afghanistan: Orozgan (GB, K). ---S3, P

Subfamily Hypecooideae

Hypecoum L.

H. leptocarpum Hook.f. & Thomson.: Cult. in Kew, received from Uppsala Bot. Gard. ---S2, S3

H. erectum L.: *H. H. Iltis & al. 243*, S. C. Siberia, Region of Lake Baikal, (KYO). ---S3