

氏名・(本籍)	と 戸	べ 部	ひろし 博
学位の種類	理	学	博 士
学位記番号	理第	5 4 1	号
学位授与年月日	昭和52年	1 2 月	2 2 日
学位授与の要件	学位規則第5条第2項該当		
最終学歴	昭和47年3月 東北大学大学院理学研究科 (修士課程) 生物学専攻修了		
学位論文題目	The comparative morphology and anatomy of the genus <i>Clematis</i> Linn. (Ranunculaceae). (センニンソウ属の比較形態学的研究)		
論文審査委員	(主査) 教 授	菅 谷 貞 男	教 授 飯 泉 茂 助教授 相 馬 寛 吉

論 文 目 次

Introduction

- I. Pollen grains
- II. Notes on the morphological variation of *Clematis tosaensis* and its taxonomic problems
- III. Notes on the bract and floral axis in Section Paratragene Tamura
- IV. Floral anatomy of *Clematis tosaensis* Makino
- V. Vascular anatomy of the inflorescence axis
- VI. The comparative vascular anatomy of the four-sepaled flowers in nine Japanese species
- VII. Floral and inflorescence anatomy in *Clematis*

patens Morr. et Decne.

VII. Reinvestigation of *Clematis Williamsii*

A. Gray and proposal of its taxonomic
transfer to *Clematopsis*

Concluding remarks

Acknowledgement

Literature cited

論文内容要旨

序論

センニンソウ属(*Clematis* Linn.) はキンボウゲ科の中で最も特殊化した分類群と考えられており、その特徴は十字対生葉序、登攀性、内向性敷石状(induplicate-valvate)のaestivation(幼葉態)を示す萼片及び1個の稔性胚珠と数個の不稔性胚珠をもつ心皮などである。温帯圏を中心に世界におよそ250種分布し、日本には約25種知られている。この属の形態と分類に関する研究は19世紀初頭のDe Candolle(1818, 1824)の研究に始まる。近年に至って、田村(1954, 1955)が東亜産の種を中心に分類を行っている。しかし、日本産の種に関しては特に花と花序について多くの分類学上重要な形質の研究が残されてきた。

この論文の目的は、第1に花と花序の形質を中心に種及び属の外部形態と内部形態を明らかにすることであり、第2にその結果に基づいて問題のある幾つかの種についてそれらの分類上の位置付けと類縁を検討することである。

材料

この研究で扱った日本産の種群は原則として田村(1954, 1955)の分類系に従って、以下に節(Section)ごとに列記した。ここでは各種群の花と花序のタイプを便宜上、腋生集散花序は腋集、腋生単項花序は腋単、頂生単項花序は頂単、4枚の萼片をもつ花は4萼、8枚の萼片をもつ花は8萼と略記した。

Sect. *Viorna* (Reichb.) Prantl

タカネ
ハンショウズル *Clematis lasiandra* Maxim (腋集)
4萼

クサボタン *C. stans* Sieb. et Zucc. (腋集)
4萼

オオクサボタン *C. speciosa* Makino (腋集)
4萼

Sect. *Flammula* DC.

ボタンズル *C. apiifolia* DC. (腋集)
4萼

センニンソウ *C. terniflora* DC. (腋集)
4萼

キイセンニンソウ *C. ovatifolia* T. Ito (腋集)
4萼

ヤンバル
センニンソウ *C. Meyeniana* Walpers (腋集)
4萼

コバノ
ボタンズル *C. Pierotii* Miq. (腋集)
4萼

Sect. *Atragene* (L.) DC.

ミヤマ
ハンショウズル *C. alpina* L. var. *ochotensis*
Regel et Tiling (項単)
4萼

Sect. *Tessen* Tamura

カザグルマ *C. patens* Morr. et Decne. (項単)
8萼

Sect. *Paratragene* Tamura

トリガタ
ハンショウズル *C. tosaensis* Makino (腋単)
4萼

ムラサキトリガタ
ハンショウズル f. *fusco-purpurea* Sugaya (腋単)
4萼

ハンショウズル *C. japonica* Thunb. (腋単)
4萼

ケハンショウズル f. *villosula* Ohwi (腋単)
4萼

コウヤ
ハンショウズル *C. obvallata* (Ohwi) Tamura (腋単)
4萼

シコク
ハンショウズル var. *shikokiana* Tamura (腋単)
4萼

Sect. *Cheiroopsis* DC.

シロバナ
ハンショウズル *C. Williamsii* A. Gray (腋単)
4萼

観察と論議

1) *Paratragene* 節の形態

花粉・葉・葉柄・花序軸(花梗)・苞の形態を統計的にまとめ、次の結果を得た。

- ① 各分類群は鱗片葉と普通葉が当年生枝の基部に連続して束成するため、これらの葉に腋生する単項花序も束生するが、(i)花序軸上に1対ある苞の形状、(ii)苞の花序軸上における位置、(iii)花序軸を腋に抱く葉の種類(即ち、鱗片葉か普通葉)の3形質において、それぞれ異った特

徴を示す。また、中間的特徴をもつ分類群が存在する。

トリガタハンショウズルの花序軸は一般に鱗片葉の腋に抱かれ、小型（長さ 2.0～4.0 mm）の苞が花序軸の基部にある。ハンショウズルの花序軸は一般に普通葉の腋に抱かれ、中型（長さ 3.0～6.0 mm）の苞が花序軸の中央付近にある。コウヤハンショウズルの花序軸は常に普通葉の腋に抱かれ、大型の着色する苞が花序軸の先端即ち花托の直下にある。ケハンショウズルはトリガタハンショウズルとハンショウズルの両方の特徴をしばしば持ち、両種をつなぐ位置にある分類群であり、同様にシコクハンショウズルはハンショウズルとコウヤハンショウズルの両方の特徴をしばしば持つことで両種をつなぐ位置にある分類群であると考えられる。

- ② トリガタハンショウズルは葉の大きさ、葉柄及び花序軸の長さ、萼片の厚さが分布地の北上とともに数値を増すという地理的クラインを示す。

2) 花序軸の維管束系

花序は当年生枝に頂生する場合と腋生する場合とがあり、腋生する場合でも軸が二出分枝をくり返して集散花序をつくる場合と分枝を全くしない単項花序の場合とがある。それぞれの花序は軸の節部で維管束の走行様式が異なる。

① 腋生集散花序

軸の節部の維管束の走行様式は茎の節部のそれと基本的に一致する。軸の節間部では茎の節間部における場合と同様、通常 6本の維管束と少数の副管が観察されるが、花托に直結する軸部（花柄）では維管束数がしばしば 4本に減少し萼片の数に一致することがある。

② 腋生単項花序

軸の中央付近に 1対の苞があるハンショウズルやシロバナハンショウズルは、苞の付着した節部で苞にはいる trace（管束跡）と側枝にはいる traceに相当するものが形成されるが、苞の腋は側枝あるいはその芽さえも完全に欠くために側枝の traceは軸の中心柱に残存したまま節の上部に延長する。そのため、維管束数は節の下部では通常 6本で、節の上部では最高 13本まで増加する。苞が軸の基部にあるトリガタハンショウズルと軸の先端にあるコウヤハンショウズルは、前者では節部において側枝の traceは形成されず、後者では節部が花托基部に密着しているため側枝の traceは見分けられない。

分枝能力を完全に失ったこれらの腋生単項花序は低温に対する適応型として集散花序より由来したと考えられる。こうした腋生単項花序のうち最も原始的のものとして、当年生枝の基部に束生し、鱗片葉の腋に抱かれ、小型の苞を軸の基部につけるトリガタハンショウズルの花序の状態を想定し、やや進化した状態としてハンショウズルに見られる花序を考え、最も特殊化した状態としてコウヤハンショウズルに見られるような普通葉の腋に抱かれ、大型の着色する苞を軸の先端につける花序を考えた。

シロバナハンショウズルは、上記 3種に比べやや束生の程度がゆるんだ花序をもつが、前駆

型としてトリガタハンショウズルの花序の状態に近いものと考えられる。

③ 頂生単頂花序

カザグルマは茎と花序軸の transition node (遷移節) で独特な維管束の走行様式を示す。即ち、維管束数は節の下で通常 6 本で節の上部で 8 本に増加し、萼片の数に一致する。

3) 花の維管束系

萼片・雄蕊・雌蕊にはいる trace が一定の様式に従ってできることを明らかにした。また、その結果に基づき萼を構成する萼片の配列様式について検討した。

4 枚の萼片をもつ花は、向い合う 1 対の萼片が他の 1 対より一般に大きいため、前者を第 1 対、後者を第 2 対と呼ぶ。sepal trace のできる様式は花托にはいる花柄の維管束の数によって異なるが、各萼片は普通葉と同様基本数 3 本の trace (1 本の median trace と 2 本の lateral trace) を受取る。

花柄の維管束の数が常に 6 本の種 (ミヤマハンショウズル) では、第 1 対と第 2 対で sepal trace のでき方が異なる。それらのでき方は普通葉の leaf trace のでき方に似るため、4 枚の萼片は普通葉と同様、十字対生葉序に従って配列しているという。Wydlar (1872), Eichler (1875), Schöfflel (1932) の考えを解剖学的に裏付けることができたと考えられる。

花柄の維管束の数が 4 本から 6 本の間を変異する多くの種では、sepal trace のでき方は単純で全ての trace が花柄の維管束から直接枝分れして生じる。

8 枚の萼片をもつカザグルマの花は、花柄から花托にはいる維管束の数は 8 本で、1 本の維管束が 1 枚の萼片に対応している。各々の萼片は対応する 1 本の維管束から直接 3 本の trace を受取る。萼は 4 対の対生する萼片から成っていると判断される。各々の対をつくる 2 枚の対生する萼片はほぼ同じ高さで trace を受取るが、その高さは他の対が trace を受取る高さとはやや異なる。

雄蕊及び雌蕊にはいる trace は常に 1 本である。trace は次のような基本様式あるいはその変型に従って生じる。即ち、花托の中心柱を形成する維管束のうち、隣り合う 2 本がゆ着してできる "fused bundle" が 3 分裂し、そのうち中央の管束条が trace として発達する。

4) シロバナハンショウズルの形態

萼片が覆瓦状 (imbricate) の aestivation を示すことを明らかにした。この点はセンニンソウ属の概念にあてはまらず、その近縁属である *Clematopsis* の概念 (Hutchinson (1920) 提唱) に一致する。この種では、花托における維管束の走行が複雑で、比較的単純な走行を示すセンニンソウ属の他の種のものとは異なる。

結 論

以上のことから次のように結論した。

1. Paratragene 節の日本産の分類群は次のような類縁関係を示す。トリガタハンショウズル — ケハンショウズル — ハンショウズル — シロバナハンショウズル — コウヤハンショウズル。
2. トリガタハンショウズルの個体の大きさや花序軸上の苞の位置は変動しやすい。そのため、関東・東北部産の大型の個体にあてられてきたアズマハンショウズル (*C. japonica* Thunb. var. *brevipedicellata* Makino) と日光特産と言われてきたシロバナハンショウズル (*C. japonica* Thunb. var. *cremea* Makino, *C. tosaensis* Makino f. *cremea* (Makino) Tamura) はそれぞれトリガタハンショウズルの一型と判断できる。
3. Paratragene 節の日本産の分類群の腋生単頂花序とシロバナハンショウズルのそれに平行進化が見られる。トリガタハンショウズルに見られる花序の状態はこれらの分類群の腋生単頂花序の原始型と考えられる。
4. センニンソウ属の多くの種の花に見られる4枚の萼片は解剖学的に見ても従来の見解と同様、普通葉の十字対生葉序に従って配列していると言える。
5. カザグルマの花の8枚の萼片から成る萼は、もともと4対の対生する萼片から成っていたと考えられ、こうした萼が4枚の萼片をもつ萼から両分 (*chorisis*) によって二次的に生じたと考える Trapl (1912) の見解は支持できない。
6. 花葉 (萼片・雄蕊・雌蕊) の trace (管束跡) は原則として “fused bundle” の3分裂により生じた中央の管束条の発達によってでき、普通葉と苞の trace のでき方と一致する。
7. シロバナハンショウズルは萼片が覆瓦状 (*imbricate*) の *aestivation* を示し、*Clematopsis* の概念に一致するのでシロバナハンショウズルの学名として *Clematopsis Williamsii* (A. Gray) Tobe, comb. nov. を提案する。

論文審査の結果の要旨

本邦産キンポウゲ科のセンニンソウ属植物の比較形態学的研究は従来まで断片的な報告しかなく、そのため分類・系統学的解釈に混乱があった。そのため 各分類群の花と花序の諸形質を外部形態と内部形態から特徴と変異を明らかにし、類縁関係を論じたものである。

Paratragene節に属する各分類群の特徴と変異を、1) 苞の形態、2) 花序軸上の苞の位置、3) 花序軸を腋に抱く苞の種類(即ち、鱗片葉か普通葉か)の3形質から明確なものとし、この結果から各分類群間の類縁を考察した。また、Paratragene節とシロバナハンショウズルとの花序軸の節部における維管束の走行様式の特異性を明らかにし、これら分類群のなかに見える腋生単頂花序は集散花序より由来した、との考察がなされた。

次に、花の解剖学的観察により花葉にはいる trace(管束跡)に注目し、これを全ての分類群で明らかにする一方、4枚の萼片を持つ花の萼は2対の対生する花葉から、8枚の萼片を持つ花の萼は4対の対生する花葉から成る、という解剖学的根拠をあげた。

さらに、トリガタハスショウズルの地域ごとの変異を明らかにしたことにより、アズマハンショウズルと、シロハンショウズルはそれぞれトリガタハンショウズルの一型である、との結論に達した。また、シロバナハンショウズルは萼片が覆瓦状の aestivation(幼葉態)を示すことを解剖学的に明らかにし、本種をセンニンソウ属からその近縁群の1つであるクレマトプシス属に移行し、学名として *Clematopsis Williamsii* (A. Gray) Tobe, comb. nov. が提案された。

これらの独自の知見から得られた考察ならびに見解は極めて注目すべきであり、今後のこの方面の研究に寄与する所が大きい。以上著者は自立して研究活動を行うに必要な高度の研究能力と学識を有していることを示している。よって戸部博提出の論文は理学博士の学位論文として合格と認める。