



- ⑥ その他の形質
- ⑦ まとめと総合論議
- 4. *Vicilla* 節群の系統分類体系の設立
- 5. 日本産 *Vicia venosa* の変異と分化
  - ① 日本産 *Vicia venosa* の研究史
  - ② 日本産 *Vicia venosa* の小葉の大きさの変異
  - ③ *Vicia venosa* の日本における分化
  - ④ 染色体数
  - ⑤ 日本産 *Vicia venosa* の種内分類群の検索表
  - ⑥ 分類学的扱い
  - ⑦ 調査標本
- 6. 結 論
- 7. 謝 辞
- 8. 引用文献
- 9. 図版とその説明

# 論文内容要旨

## 序

マメ科マメ亜科に属する Viciae 連は 5 属約 300 種より成る。Vicia 属は Viciae 連の 1 属で約 140 種より成り、花柱の周部全体あるいは背軸面のみ有毛であることによって特徴づけられ、向軸面のみ有毛の他属から区別されている。Vicia 属の分布は主にヨーロッパ・アジア・北米であり、他に南米の温帯域および東アフリカの熱帯域から知られており、特に多くの種が分布しているのは地中海沿岸域・西アジア・中央アジアである。

Vicia 属は 2 亜属 22 節に分類されている (Kupicha, 1976)。2 亜属のうち Vicilla 亜属は 17 節約 100 種より成り、托葉上に花外みつ腺がなく、大部分の種で種子には非蛋白性アミノ酸である Canavanine を含むという特徴によってもう一方の Vicia 亜属から区別されている。

Vicilla 亜属に含まれる 17 の節は少数の個別的な形質の組み合わせによって特徴づけられておりそれらの形質間に相関関係が少ないため、各節を系統関係に基づいて体系的に組み立てることが困難である (Kupicha, 1976)。

その中で Vicilla 節は約 15 種より成ると言われ、花柱は背腹方向に扁平で、周部に一樣な長さの毛があり、旗弁は楕円形、小葉数は比較的少なく、小葉表面の気孔の分布密度が上面よりも下面で高いという特徴をもつ。この節は Vicia 属の中で最も原始的な形質を多く残している種群と考えられており、したがって Vicia 属の起源や近縁な他属との系統関係、Vicia 属内での種の分化などを研究する上で最も重要な節と考えられる。

そこで、本研究では、Vicilla 節各種の系統的類縁関係を明らかにし、Vicia 属の分類体系の基礎としての Vicilla 節およびその近縁節の系統的分類体系を設立することを目的とした。そのために、各種について詳細に分類学的再検討を行い、その後多数の形質について比較検討をおこなった。次に、その結果に基づいて Vicilla 節およびそれに近縁な節の新分類体系を提案した。本研究の過程で、同節の Vicia venosa が日本において 5 型に分化していることが明らかとなった。この事実から東アジアにおける Vicilla 節種の種分化について考察した。

## 材料と方法

本研究で対象とした種は、Vicilla 節として知られている 15 種のうちの 14 種、新たに Vicilla 節に属すると考えた東および中央アジア産 6 種、そして Vicilla 節の節としてのまとまりを考察するため、この節に最も近縁とされている Cassubicae 節の 4 種、Vicilla 節の Vicia dumetorum に近縁とされる Pedunculatae 節の 1 種の計 25 種である。

検討した形質について次に述べる。

花粉形態：これまで節の階級の分類では重視されなかったが、最近の研究 (Ferguson & Skvarla, 1983) により Viciae 連の中で花粉壁の層構造に違いがあることが示された。そこで、透過型と走査型の電子顕微鏡を用い、花粉壁の層構造と表面模様を観察した。

花部形態：Kupicha の分類体系の中で重視された花柱上毛の様相，花柱横断面の形，3型に区別できるとされた旗弁の形態，そして新たに萼の形態，子房上の毛の様相，柱頭の形態，翼弁・竜骨弁の形態について検討した。

葉の形質：小葉数，巻ひげの有無および Stomatal Index Ratio (以下 S.I.R. と略す。小葉表面の気孔の分布密度の上面と下面の比の値を示し，Kupicha によって重視された) について検討した。

染色体数：基本数 7 が祖先型で，6 と 5 はこれより異数性によって生じたと考えられており，各種で比較をおこなった。

種子成分：亜属の違いとして重視された Canavanine の有無と，マメ科 Phaseoleae 連において系統関係を示唆するとされた低分子量炭水化物について検討した。

## 結 果

Vicilla 節とその近縁節に属す 25 種で花粉形態を比較した結果，花粉壁の層構造に 2 型を認めた。その 1 型は 23 種 (a 群とする) で共通しており，柱状体の層と低部層を加えた層が厚く，花粉赤道面の表面模様は柱状体の欠落によるテクタムの陥入が主な原因となるものである。他の 2 型は 2 種で見られ，柱状体の層と低部層を加えた層が薄く，花粉表面の模様はテクタム自身の厚さの違いが主な原因となる型である。このうち a 群の大部分の種では赤道面のみにはほぼ一様に網目模様が存在するが，中にはこの模様が局面にまで達するという特徴をもつ種，または赤道面の網目が発芽溝周辺に集中するという特徴を持つ種がある。

花部形態の検討の結果，Vicilla 節の中には花柱上の毛が背軸面で長くなる 1 種，および花柱の横断面が円形となる 2 種がある。花卉の形態では，旗弁においてこれまで知られている 3 型のうち 2 型が今回扱った種の中で認められたが，これらの型の中間的な形態を持つ種があることも明らかとなった。Vicilla 節の大部分の種では翼弁と竜骨弁の舷部が爪部に比べ短い，中には爪部の方が短い 1 種がある。また，同節中に，子房の縫合線上に有毛という特徴を持つ 1 種，大部分の種では柱頭が花柱上毛の中から突出するのに対し，低平であるという特徴を持つ 2 種，萼筒が花の成長に伴い裂けるという特徴を持つ 1 種が明らかとなった。

S.I.R. は今回検討した種の中に Kupicha (1976) の結果と一致しない種があったが，種内では hypoamphistomatic (気孔の分布密度が小葉の上面より下面で高い) と epiamphistomatic (下面より上面で高い) の範ちゅうを超えては変異しない。Vicilla 節の中に epiamphistomatic な種が含まれる。また，同節中に小葉数が少なく，巻ひげが発達せず，小葉の上面にはほとんど気孔が分布しない東アジア産の種群があることがわかった。

染色体数に関しては，Vicilla 節の中に基本数が 7，6，5 の種があり，同節の東アジア産の大部分の種では基本数が 6 であった。

種子成分の 1 つ Canavanine は，Vicilla 節種の中に検出される種と検出されない種があり，同節の東アジア産の大部分の種からは検出されない。種子中の低分子量炭水化物は種によって成分

に違いがあることが示されたが、検討した種が不足したため系統関係を考察するには至らなかった。

## 考察と結論

以上の結果から Kupicha の示した Vicilla 節は様々な形質で異質な種群より成ることが明らかとなった。

今回扱った 25 種は共通の形質を持つ複数の種群に分割された(表 1)。

表 1 から明らかなように花粉形態と花部形態には相関関係がある。しかも、花粉および花部形態が類似な種群では、染色体数、今回扱った葉の形質、種子成分でも比較的一様である。

したがって花粉および花部形態は Vicilla 節では系統関係を示唆する重要な形質であり、これらの種群の種分化を示すものであると考えられる。また、染色体数、今回検討した葉の形質、種子成分の違いは、花粉および花部形態における違いよりも系統上の違いを示さないと考える。

以上の考察に基づき今回検討した 25 種は、系統的にはまず  $A_1$ 、 $A_2$  群(表 1)の間で大きな違いがあり、次に  $A_1$  群の中で  $B_1$ 、 $B_2$  群の中で、そして順次  $C_1$ 、 $C_2$  群の間、 $D_1$ 、 $D_2$  群の間、 $E_1$ 、 $E_2$  群の間という具合に系統的な違いが小さくなっていくものと考えられる。同様に  $A_2$  群の中では、 $F_1$ 、 $F_2$  群の間で系統の違いが考えられる。

したがって、本研究の結論として、従来 Vicilla 節、Cassubicae 節および Pedunculatae 節に分類されていた一群は、新たに Vicilla 節 ( $D_2$  群)、Cassubicae 節 ( $D_1$  群)、Pedunculatae 節 ( $F_2$  群)、Crocea 節 ( $B_1$  群)、Amurense 節 ( $C_1$  群)、Dentatae 節 ( $F_1$  群)として 6 群に区別することが、より正しく系統を反映した分類であると考えられる。

### 〔東アジアにおける Vicilla 節種の種分化〕

Vicilla 節の中で、巻ひげが発達せず、小葉が大型でその枚数が少なく(2~10枚)、気孔が小葉の上面にはほとんどないという特徴をもつ種群がある。この種群は東アジアに固有であり、Vicia 属内では特異的な群であるが、染色体の基本数は全種とも 6 である。このことから、これらの種群は基本数が 6 である祖先種より東アジアで分化した種群であると考えられる。この種群に属する Vicia venosa はアジア大陸東部と日本に分布する種であるが、分布の端で、かつ分布域の中で隔離されている日本において地域的に分化している事実は、この考察が妥当であることを支持すると考えられる。この 5 型は、それぞれ変種または品種と認められるもので、そのうち 3 型は新変種である。それぞれ、本州白馬山麓の一部に分布し、花柱上無毛という特徴を持つ、Vicia venosa var. glabristyla Endo et Ohashi、琵琶湖周辺に限って分布し、走出枝を持つ var. stolonifera Endo et Ohashi、四国に固有の型で、小葉が小型で生時二次脈が目立たず、走出枝を持つ var. yamanakae Endo et Ohashi である。

表 1 各形質間の関係とそれらの形質を持つ種群

<p>○ 托葉上に花外みつつ脈は無い。 ○ 花粉赤道面の外層の柱状体の層と底部層を加えた層が厚い。 ○ 花柱の周囲に等長な毛がある。</p>	<p>○ 同層が薄い。 ○ 花柱上の毛は背軸面で長い。(A<sub>2</sub>群)</p>	<p>(A<sub>1</sub>群)</p>	<p>○ 同層が薄い。 ○ 花柱上の毛は背軸面で長い。(A<sub>2</sub>群)</p>	<p>○ 同層が薄い。 ○ 花柱上の毛は背軸面で長い。(A<sub>2</sub>群)</p>	<p>○ 同層が薄い。 ○ 花柱上の毛は背軸面で長い。(A<sub>2</sub>群)</p>	<p>○ 同層が薄い。 ○ 花柱上の毛は背軸面で長い。(A<sub>2</sub>群)</p>
<p>○ 同極面に模様がある。 ○ 同花弁では脛部の方が長い。 ○ 同上に毛がある。</p>	<p>○ 旗弁は楕円形であり、翼弁・竜骨弁の脛部は小型である。</p>	<p>(B<sub>2</sub>群)</p>	<p>○ 旗弁はへら型であり、翼弁の脛部の先端は広くなり、脛部の中程がくびれる。 ○ 小葉は epiampstomatic である。</p>	<p>○ 同付近で網目が著しく集中する。 ○ 同部は半球形で左種群程は突出しない。</p>	<p>(F<sub>1</sub>群)</p>	<p>(F<sub>2</sub>群)</p>
<p>○ 染色体の基本数 X = 5</p>	<p>○ 大部分の種において、花粉の極面には網目模様がない。 ○ 翼弁・竜骨弁の脛部は爪部に比べ短い。 ○ 子房の縫合線上は無毛。 ○ 花粉赤道面の発芽溝付近に網目は右種群程著しく集中しない。 ○ 側面からみられた場合、柱頭は楕円形で花柱上毛の中から突出する。</p>	<p>(C<sub>2</sub>群)</p>	<p>○ hypo-, hypoaampstomatic である。 (D<sub>2</sub>群)</p>	<p>○ 小葉数は少なく巻ひげは発達しない。 ○ 小葉数はやや多く巻ひげは発達する。</p>	<p>(D<sub>1</sub>群)</p>	<p>(E<sub>2</sub>群)</p>
<p><i>Vicia crocea</i></p>	<p><i>V. multicaulis</i> <i>V. cassubica</i> <i>V. orobus</i> <i>V. sylvatica</i> <i>V. nigricans</i> ssp. <i>nigricans</i> ssp. <i>gigantea</i></p>	<p><i>V. bifolia</i> <i>V. unijuga</i> var. <i>unijuga</i> var. <i>ohwii</i> <i>V. fauriae</i> (<i>V. kulingiana</i>) <i>V. venosa</i> var. <i>cuspidata</i> <i>V. hirticalycina</i> <i>V. nipponica</i> <i>V. chosonenensis</i> <i>V. gigantea</i></p>	<p><i>V. pseudo-orobus</i> <i>V. pisiformis</i> <i>V. japonica</i> <i>V. amoena</i> <i>V. rigidula</i> <i>V. venulosa</i></p>	<p><i>V. amurensis</i> <i>V. mairei</i> <i>V. tibetica</i></p>	<p>(C<sub>1</sub>群)</p>	<p>(E<sub>1</sub>群)</p>

## 論文審査の結果の要旨

遠藤泰彦提出の論文は、マメ科ソラマメ属植物の系統分類体系設立のために、同属内の原始的な種群である *Vicilla* 節とその近縁節に属する 25 種の系統的類縁関係を解明すべく、分類学、形態学、細胞学および生化学的手法を用いて総合的に研究したものである。

ソラマメ属植物は約 140 種より成り、主に北半球に分布する。この属の分類体系は不完全であり、特に東アジアに固有の、巻きひげが発達せず、小葉の少ない種群については研究が不十分である。

本研究では花と花粉の形態および構造が相関する形質であり、かつ種間の系統関係を最もよく反映する形質であることを見い出した。この関連する 2 形質を中心として他の諸形質を組み合わせ従来の 3 節を 6 節とする新たな分類体系を組み立てた。6 節の内容は次のとおりである。

*Vicilla* 節, *Cassubicae* 節, *Pedunculatae* 節および *Crocea* 節を新しく再定義し, *Amurense* 節および *Dentatae* 節を新しく設立した。

この分類システムの中で東アジアの種群は新しい範囲の *Vicilla* 節に属することを明らかにした。また、東アジアにおける *Vicilla* 節の種分化を考察し、これらの種は  $X = 6$  の基本染色体数をもつ祖先種より分化した近縁の種群であり、その 1 種 *Vicia venosa* (Link) Maxim. は日本で 5 型に分化していることを明らかにした。

以上の成果は、植物分類学に新しい如見を加えたもので、著者が独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することを示している。よって、遠藤泰彦提出の論文は理学博士の学位論文として合格と認める。