

氏名・(本籍)	さかい 境	ひで 秀	き 紀
学位の種類	理	学	博 士
学位記番号	理博第	1084	号
学位授与年月日	昭和63年3月25日		
学位授与の要件	学位規則第5条第1項該当		
研究科専攻	東北大学大学院理学研究科 (博士課程)生物学専攻		
学位論文題目	葉部形質からのヤナギ亜科分類体系の再検討		
論文審査委員	(主査) 教授 大橋 広好		
		教授 駒 嶺 穆	
		教授 相 馬 寛 吉	

論 文 目 次

I：序 文

- [1] ヤナギ亜科分類の問題点
- [2] ヤナギ亜科分類における栄養的器官の重要性
- [3] ヤナギ亜科植物の葉部形質とその研究史
- [4] ヤナギ亜科の分類に関する近年の研究動向に基づく研究方針
- [5] 走査型電子顕微鏡による新たな研究の必要性
- [6] 今回の研究の目的

II：材料と方法

III：結 果

A：用いた葉の表面構造

- [1] クチクラ模様
- [2] 気 孔

- [3] ワックス
- [4] 毛
- [5] 毛 根
- [6] 側 脈
- [7] 表皮細胞

B：各種の葉の表面構造の記載

- [1] ケシヨウヤナギ属 (Genus *Chosenia*)
- [2] オオバヤナギ属 (Genus *Toisusu*)
- [3] ヤナギ属 (Genus *Salix*)
 - <1> *Salix* 亜属 (Subgenus *Salix*)
 - <2> *Chamaetia* 亜属 (Subgenus *Chamaetia*)
 - <3> *Vetrix* 亜属 (Subgenus *Vetrix*)
 - <4> *Helix* 亜属 (Subgenus *Helix*)

IV：考 察

A：ヤナギ属の各亜属内での分類と類縁関係

- <1> *Salix* 亜属 (Subgenus *Salix*)
- <2> *Chamaetia* 亜属 (Subgenus *Chamaetia*)
- <3> *Vetrix* 亜属 (Subgenus *Vetrix*)
- <4> *Helix* 亜属 (Subgenus *Helix*)

B：ヤナギ亜科内に於ける各属及び各亜属の系統関係

V：摘 要

VI：謝 辞

VII：引用文献

VIII：図の説明 (付：使用した標本のリスト)

IX：図

論文内容要旨

摘要

ヤナギ亜科は、ケシヨウヤナギ属 (1sp.), オオバヤナギ属 (3spp.), ヤナギ属 (300–500spp.) から成る。ヤナギ亜科の各種は変異性に富み、特徴となる形質が少なく、かつ雑種を生じ易い。そのため、分類に困難な点が多く、系統関係を推定し得る形質も不足している。

ヤナギ亜科では一般に種子植物の分類を行なう上で重要とされる生殖的器官の構造が単純で、その分類学的な適用の範囲が限定されてしまう。そのため、栄養的器官からも系統を論ずるのに有効な形質を見い出して分類に積極的に活用して行くことが必要である。葉は栄養的器官の中で最も分類学的に用いられることの多い器官である。ヤナギ亜科植物では光学顕微鏡レベルでの研究から、葉肉組織の層構造、下皮組織などをはじめとした解剖学的構造については亜科全般の分類体系に沿った議論も行なわれてきている。

本研究では葉部形質の分類学的な有効性をさらに拡充して行くために、これまで重要視されながらも詳細な比較研究がなされてこなかった葉の表面の各形質に着目した。ヤナギ亜科全体に亙る146種類の分類群から材料を得、新たに走査型電子顕微鏡 (SEM) を用いた観察を行なった。

その結果、クチクラ模様、気孔、ワックス、毛、毛根、表皮細胞、側脈の葉の表面観を形成する構造物の微細な形状、隆起の程度、大きさ、密度、明確さの程度などの特徴を客観的に評価できる分類学的に有効な形質として認めることができた。そしてヤナギ亜科内部でこれらの各形質の分布を調べ、各分類群毎の葉の表面構造を詳細に記載した。

次にヤナギ亜科の系統関係について解析を行なうために、今回得たデータを中心とする葉部形質の比較に基づき各分類群間の類縁関係を検討した。

まずヤナギ属の *Salix* 亜属, *Vetrix* 亜属, *Chamaetia* 亜属, *Helix* 亜属内の各分類群についての検討を行なった。得た結果のうち主だったものは下に示す通りである。

(1) *Salix* 亜属

- ① *Salix* 亜属の大部分が上面にクチクラ模様を持つ。また上面に気孔を有する種類も多く、この二点がこの亜属の際だった特色となっている。
- ② *Longifoliae* 節は両面に下皮を持つことでヤナギ亜科全体に於いて特異な存在である。表面構造でもクチクラに全く模様が見られず、上面にワックスを有し、常に他と比較して桁外れに多い気孔を持つことで *Salix* 亜属の中で異質な存在である。他の *Salix* 亜属の種類と異なった系統学的な位置にあると言える。
- ③ *Salix* 亜属の残りのグループは、クチクラ模様によって2つに分かれる。一方はクチクラに密で明確な畝状紋が線状紋を持つグループで、他方は疎な囲み状の線状紋を持つが、クチクラに模様が現れないグループである。冬芽の形状により分類した場合、前者は「*Protitea* 亜

属] *後者は「Euitea 亜属」*にほぼ対応し、雄蕊の形質では前者は多雄蕊群に対応し、後者は二雄蕊群に対応する。進化の方向が明らかにされているこれらの形質と関連しあって変化することで、密なクチクラ模様の存在が、原始性を反映するよい形質であることが明らかになった。

※：「Protitea 亜属」と「Euitea 亜属」

本論文で採用したヤナギ属の体系とは別個の体系で、冬芽の腹部が離生する (Protitea 亜属) か癒合する (Euitea 亜属) かで分類する体系。Euitea 亜属には、Chamaetia 亜属、Vetrix 亜属、Helix 亜属が含まれるが、本論文の中では Salix 亜属に限り、「Protitea 亜属」「Euitea 亜属」として表した。

- ④ Amygdalinae 節と Pentandrae 節の一部は密なクチクラ模様を持つが、冬芽では進化したグループである「Euitea 亜属」に属する。典型的な「Protitea 亜属」と「Euitea 亜属」の間の移行形と考えられる。

(2) Chamaetia 亜属

- ① Chamaetia 亜属は上面にクチクラ模様が見られないことと下皮を持つことが特徴となっている。
- ② Chamaetia 亜属では、上面の気孔、下面のワックスと毛、葉肉構造などにおいて Retusae 節と Glaucae 節の 2 方向への分化が生じており、この両者の間に中間的な形質を持つ Myrtilloides 節と、両者のどちらかに似るがやや異なるものを混在させている Myrtosalix 節が位置していると考えられる。

(3) Vetrix 亜属

- ① Vetrix 亜属は表面構造で多様性に富む。クチクラ模様を持つ種類や、上下面に毛を有する種類が多くこの亜属の特色となっている。
- ② 原始的な Salix 亜属に顕著な上面のクチクラ模様と下面の下皮が常に見られることで、Vetrix 亜属の中では、Cordatae 節が一番原始的な位置にいると考える。
- ③ Glabrella 節、Sieboldianaes 節、Nigricantes 節、Arbuscella 節、Lanatae 節及び Villosae 節の一部と Vetrix 節の Vulpinae 亜節は、線状紋と明確な下皮の存在により、Cordatae 節に強い類縁性を持ち、同時にクチクラ模様を持たない種類も有することで Chamaetia 亜属への関連性も推察されるグループである。
- ④ Fulvopubescens 節、Incubaceae 節、Canae 節は、葉の外形同様、その表面構造に於いても上面にクチクラ模様が見られず個々の細胞が膨らんでいることと下面に密に毛を敷くことで Vimen 節と共通する。
- ⑤ Subviminalis 節、Flavidae 節は、Vimen 節に似た葉の表面観を持っているが、上面に気孔を多数持ち、しかもそれらがやや窪んでいるという点で、Helix 亜属への類縁性も示唆される。

- ⑥ Vetrix 節では、葉の表面構造と解剖学的構造を総合すると Vulpinae 亜節は、Cordatae 節に強い類縁性を持つ一方で、Substriatae 亜節、Laeves 亜節は、Vimen 節への類縁性が強い。②、③の Cordatae 節に似るグループと④、⑤の Vimen 節に似たグループとの接点と考えられる。

(4) Helix 亜属

- ① Helix 亜属は一部を除いて、上面にクチクラ模様が見られず、上面に気孔が密に分布し、下皮を持たないことで特色づけられる。
- ② Purpureae 節の Tenuijulis, Kirilowianae 両亜節と、Purpureae 亜節の *S. vinogradovii*, *S. purpurea* 及び Cheilophilae 節では、上面の気孔をはじめとする表面構造、表皮細胞や葉肉組織の層構造などの解剖学的な構造ともに背腹性が弱い。*S. purpurea* 以外はすべて乾燥気候の中央アジアに産する種類であり、xeromorphic な葉の形質と関連した分布的なまとまりを持っている。
- ③ Purpureae 亜属の *S. vinogradovii*, *S. purpurea* を除いた種類は殆どの場合上面に気孔を生じず、解剖学的に見てもやや背腹性が強い。これらは東アジアの湿潤な気候の地に分布し、葉の形質は②同様環境条件に対応した分化を生じている。

以上の結果を基本に、ヤナギ亜科全体を総合的に検討した結果、葉部形質に基づき、各属及び各亜属間の関係について以下のような考察が得られた。

- (1) クチクラ模様は、ヤナギ属では原始性を反映する重要な形質であるが、ケショウヤナギ属、オオバヤナギ属には見られない。このことからケショウヤナギ属、オオバヤナギ属間の関係はそれぞれとヤナギ属との間の関係よりも近くであり、両属は、ヤナギ属の系統からはやや離れた位置に位置するという考え方が支持される。
- (2) このクチクラ模様の変化により、Salix 亜属内での「Protitea 亜属」からの「Euitea 亜属」への分化が支持され、Vetrix 亜属に於ては、Cordatae 節を基に分化が生じていったことが推察される。
- (3) Salix 亜属の「Euitea 亜属」は下皮構造が発達し、毛はあまり生じないが、Vetrix 亜属では下皮が消失し、毛が発達してくることで互いに違う系統のラインを形成している。
- (4) Chamaetia 亜属、Helix 亜属は、葉の表面構造と解剖学的な構造に於ても良いまとまりを示し、Chamaetia 亜属は周極地方、Helix 亜属は中央アジア地域を中心にしてそれぞれ独自の発達をしてきたグループであることの裏付けと成る。
- (5) Chamaetia 亜属の葉部形質の特徴(クチクラ模様の欠如、下皮組織の発達、背腹性の発達)は、Vetrix 亜属の Cordatae 節、Glabrella 節、Nigricantes 節などにも共通して見られ、共通の起源を示すと考える。
- (6) ケショウヤナギ属とヤナギ属の Longifoliae 節及び Helix 亜属は葉の表面構造、解剖学的構造ともに背腹性が欠如している。Helix 亜属は従来雄蕊の形質から最も進化したグループとされてきた。しかし、原始的と考えられているケショウヤナギ属や Longifoliae 節に苞など

の形質でも共通性が見られ、類縁性が考えられる。

(7) *Helix* 亜属に葉の表面構造の細部に互るまで *Longifoliae* 節の種類と同じ形態を持つ種類があるという今回確認された事実は(6)の見解を支持した。

以上、ヤナギ亜科植物の各分類群の葉の表面構造を詳細に記述し、さらに従来得られていた解剖学的知見と照合して各分類群を比較することにより、葉部形質からヤナギ亜科の分類体系の再検討を行ない、各分類群の系統関係について考察した。

論文審査の結果の要旨

境秀紀提出の論文はヤナギ亜科植物の葉の表面の形態を走査型電子顕微鏡を用いて観察し、得られた知見を基礎としてヤナギ亜科分類体系の再検討を行ない、各構成分類群の系統関係について考察したものである。

ヤナギ亜科植物の葉の表面にあるクチクラ模様、気孔、ワックス、毛、毛根、表皮細胞、側脈などの形態は客観的に評価できる分類学的に有効な形質として認めることができた。そこで、まずこれらの形質をヤナギ亜科の各分類群ごとに詳細に記載した。次に各形質の分布を調べ、各分類群間の類縁関係を検討し、次の結論を得た。

- (1) クチクラ模様は原始性を反映する形質であるが、ケショウヤナギ属(1種を含む)、オオバヤナギ属(3種を含む)に見られない。このことから両属はヤナギ属(300–500種を含む)から離れた系統的位置にあるという考え方が支持できる。
- (2) クチクラ模様の変化により、ヤナギ属 *Salix* 亜属内での「*Protitea* 亜属」から「*Euitea* 亜属」への分化が支持され、*Vetrix* 亜属では、*Cordatae* 節から他の節が分化したと推察される。
- (3) *Salix* 亜属の「*Euitea* 亜属」は下皮構造が発達し、毛はあまり生じないが、*Vetrix* 亜属では下皮が消失し、毛が発達することで互いに系統的に異なる。
- (4) *Chamaetia* 亜属と *Helix* 亜属は、葉の表面構造と解剖学的な構造がそれぞれ特有であり、前者は周極地方、後者は中央アジア地域を中心にして分化したと考えられる。
- (5) *Chamaetia* 亜属の葉部形質の特徴(クチクラ模様の欠如、下皮組織の発達、背腹性の発達)は *Vetrix* 亜属 *Cordatae* 節、*Glabrella* 節、*Nigricantes* 節などにも共通して見られ、共通の起源を示すと考える。
- (6) ケショウヤナギ属、*Salix* 亜属 *Longifoliae* 節及び *Helix* 亜属は葉に背腹性が欠如しており、これらの系統上の類縁性が考えられる。
- (7) *Helix* 亜属に葉の表面構造の細部まで *Salix* 亜属 *Longifoliae* 節の種類と同じ形態を持つ種類がある。

以上の研究成果はヤナギ科植物の形態と分類に関する全く新しい知見であり、植物分類学および植物形態学の発展に大いに寄与するものである。これは著者が自立して研究活動を行な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。よって境秀紀提出の論文は理学博士の学位論文として合格と認める。