

氏名・(本籍)	ほし 星	ひろし 比呂志
学位の種類	理学	博士
学位記番号	理博第	1085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	マメ科イヌエンジュ属の分類学及び形態学的研究	
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

- 1章 序
- 2章 研究史と分類学上の問題点
- 3章 分類学的形質
  - 1. 花部形態
  - 2. 花粉粒の形態
  - 3. 芽生えの形態
  - 4. 小葉表面の脈の形態
  - 5. 果実の形態
- 4章 各分類群における分類学的形質の検討
  - 1. 花部形態
    - イヌエンジュ属植物の花部形態タイプの検索表
    - 花部形態に基づくイヌエンジュ属とフジキ属の検索表
  - 2. 花粉粒の形態

外膜模様に関する検索表

ルミナの形に関する検索表

イヌエンジュ属植物の花粉粒の形態タイプの検索表

花粉粒の形態にもとづくイヌエンジュ属とフジキ属の検索表

証拠標本

### 3. 芽生えの形態

イヌエンジュ属植物の芽生えの形態タイプの検索表

芽生えの形態におけるイヌエンジュ属とフジキ属の検索表

### 4. 小葉表面の脈の形態

イヌエンジュ属植物の小葉向軸側表面の形態タイプの検索表

### 5. 果実の形態

イヌエンジュ属の果実の形態に基づく検索表

## 5章 総合的な考察

### 1. フジキ属とイヌエンジュ属の関係に関する考察

イヌエンジュ属とフジキ属の検索表

### 2. 種の範囲に関する考察

### 3. イヌエンジュ属各種及び種内分類群間の類縁に関する考察

イヌエンジュ属の検索表

分類学的扱い

### 4. イヌエンジュ属の系統に関する考察

イヌエンジュ属の系統樹

## 6章 摘要

## 7章 謝辞

引用文献

調査標本

表

図

*Maackia* (Leguminosae) of Taiwan 台湾のイヌエンジュ属植物

## 論文内容要旨

イヌエンジュ属はマメ亜科の中で原始的なクララ連に属し、その内で温帯域に分布する数少ない属の一つであり、東アジアに固有である。

イヌエンジュ属は Ruprecht & Maximowicz によって *M. amurensis* を基準種として 1856 年に設立された。その後いくつかの新種が東アジア地域から発見されたが、近縁のフジキ属と混同されていた。Takeda (1913, 1914) はフジキ属とイヌエンジュ属を区別し、それまで報告されていたイヌエンジュ属の種類を比較検討し、各種の区別点や特徴をまとめ類縁についても言及した。その後の研究は各地域のフロラ研究の一環として行なわれ現在に至っている。この結果現在まで、イヌエンジュ属が独立属であることが分かり、イヌエンジュ属を構成する種類がほぼ出そろい、また特に日本における研究により日本産種と大陸産種に関連があることが示された。しかしこれまでイヌエンジュ属が何種からなるのかは不明であり、類縁についてもごく一部について断片的に述べられているに過ぎなかった。この原因是、第一に Takeda (1913, 1914) 以後属全体を扱ったまとまった研究がないこと、第二にこれまで種をまとめかつ他の種類と区別して類縁を考察するときに用いられていた形質が、最近マメ亜科に於ては種内で変異が大きく種間で変異の重なりやすい形質であることが明らかになったことがあげられる。従って、本研究ではイヌエンジュ属の種を明瞭に区別し、種間の類縁を知り、本属の新しい分類システムを設立するため、これまで報告されたほぼ全部の種類を対象に最近マメ亜科の分類・類縁を反映する形質として注目されている新しい形質を中心に検討を行なった。また、これらの新形質はこれまでクララ連では殆ど検討されていないため、新形質でのイヌエンジュ属の輪郭を明瞭にする目的で近縁のフジキ属についても検討した。

その結果、花部形態に於ては旗弁の肥厚部の有無、旗弁の舷部の形および旗弁の反曲位置と上萼裂片の位置関係などに於て、イヌエンジュ属内には数種類ごとのまとまった 5 つのタイプが認識された。花粉粒の形態では口蓋の有無、外膜表面のルミナの形、外膜の層構造および外膜模様に於て数種類ごとのまとまった 4 つのタイプが認識された。芽生えの形態では子葉の形態と上胚軸の伸長の有無で数種類ごとの 2 つのタイプが認識された。小葉表面の形態では脈の突出の強さと突出する脈の次数で数種類がまとまった 4 つのタイプが認められた。また、果実の形態を再検討した結果、果実には従来の認識通り 3 つのタイプがあった。このうち果実が広線形で多少とも翼のあるタイプには、翼及び果実の幅、果実と翼の相対幅に特徴を持つ 3 つのグループが認められた。

以上の検討結果から花部形態、花粉粒の形態、芽生えの形態、小葉表面の形態および果実の形態は相關しており、これらの形質が分類・類縁を反映しているものと考えた。

従来報告されている種類のうち、カライヌエンジュ、イヌエンジュとサイシュウイヌエンジュのグループ、ハネミノイヌエンジュと *M. hupehensis* のグループ、シマエンジュと *M. chekiangensis* のグループおよび *M. australis* と *M. ellipticocarpa* のグループでは各グループ内にそれ

それ上記の形質での違いが認められず、また、各グループ間では上記の形質に明瞭な違いがあつたことから各グループはそれぞれ種を構成していることが明らかになった。また、*M. tenuifolia* とタイワンエンジュは上記の形質で他とはことなり、それぞれ独立種であることが明らかになった。このうちタイワンエンジュは従来分類学的位置が不明であったが、本研究で採用した形質の検討で初めて他種との違いが明らかとなり独立種であることが分かった。したがって、イヌエンジュ属は 6 種からなることが明らかになった。新たに分かった種に含まれることになった従来の種は亜種あるいは変種のレベルで母種と異なっていた。

上記の種のうち、*M. tenuifolia* は花部形態、花粉粒の形態、芽生えの形態、小葉表面の形態および果実の輪郭に於て様々な点でイヌエンジュ属の他種とは異なっていた。しかし、近縁な他の属とは明らかに異なっていて、しかもイヌエンジュ属の他種との共通点も多く認められるので、この違いをイヌエンジュ属内の亜属レベルの違いと考え *M. tenuifolia* 1 種からなる新亜属 (subgen. *Tenuifolia*) を設立した。残りの種同士は共通性が高いが、このうち *M. tashiroi* と *M. australis* の二種は旗弁の形、旗弁と上萼裂片の位置関係、小葉表面の脈の隆起の程度および生活形の点で共通しており、またこれらの点で他の subgen. *Maackia* の種と異なっていた。したがって、これを節レベルでの違いと考え新たに sect. *Tashiroi* を設立した。このことから、イヌエンジュ属は 2 亜属 2 節からなることが明らかとなった。

新形質はイヌエンジュ属に近縁のフジキ属でも検討した。フジキ属とイヌエンジュ属について従来分かっていた事実と本研究で検討した結果から、フジキ属は花序、花部形態、染色体等の点でより原始的な形態を有していた。したがって、フジキ属はイヌエンジュ属に近縁でしかもより原始的な属であることが分かった。

最後にイヌエンジュ属の種間の系統関係を考察した。はじめにイヌエンジュ属の種間の類縁関係から、イヌエンジュ属各種の分化の順序を推定した。すなわち、subgen. *Tenuifolia* と subgen. *Maackia* は最初に分化しその後 subgen. *Maackia* の中の sect. *Maackia* と sect. *Tashiroi* が分化したと考えた。Sect. *Maackia* のなかでは花粉粒の外膜模様とテクタムの厚さ及び果実の翼の相対幅の違いから、*M. taiwanensis* と他の 2 種がまず分化し、その後 *M. amurensis* と *M. floribunda* の分化が起こったと考えた。

次に、クララ連内の形質の分化の傾向とフジキ属の形態から、イヌエンジュ属内の各群の原始性および進化性を考察した。まず subgen. *Tenuifolia* と subgen. *Maackia* では subgen. *Tenuifolia* が旗弁に肥厚部が無い点および子葉が葉状である点から、より原始的であると考えた。Subgen. *Maackia* では、sect. *Tashiroi* は旗弁の舷部がへら形で翼弁の皺状構造が多く果実が橢円形～卵形である点で sect. *Maackia* より進化的であると考えた。また、sect. *Maackia* の 3 種のうち、*M. taiwanensis* は花粉粒の外膜模様が疣状紋～皺状紋である点で *M. amurensis* や *M. floribunda* より進化的であると考えた。*M. floribunda* は、旗弁の反曲位置と上萼裂片の関係、翼弁角および雄蕊群一龍骨弁角の大きさなどで *M. amurensis* と *M. taiwanensis* の間に位置するため、この 3 種の間では *M. amurensis* が最も原始的で *M. floribunda* がこれに次

ぎ、*M. taiwanensis* が最も進化的な種であると考えた。Sect. Tashiroi の 2 種では、*M. tashiroi* が花粉粒の外膜模様が皺状紋である点で *M. australis* より進化的であると考えた。以上の考察をもとにイヌエンジュ属の種間の系統関係を系統樹に表した（付図）。

〈本研究の結果から提唱するイヌエンジュ属の新システム〉

Subgen. Maackia

Sect. Maackia

*M. amurensis* Rupr. et Maxim.

subsp. *amurensis* (カライヌエンジュ)

subsp. *buergeri* (Maxim.) Kitamura

var. *buergeri* (イヌエンジュ)

var. *fauriei* (Léveillé) Hoshi et Ohashi

(サイシュウイヌエンジュ)

*M. floribunda* (Miq.) Takeda

subsp. *floribunda* (ハネミノイヌエンジュ)

subsp. *hupehensis* (Takeda) Hoshi et Ohashi

*M. taiwanensis* Hoshi et Ohashi (タイワンエンジュ)

Sect. Tashiroi (Yakovlev) Hoshi et Ohashi

*M. tashiroi* (Yatabe) Makino

var. *tashiroi* (シマエンジュ)

var. *chekiangensis* (Chien) Hoshi et Ohashi

*M. australis* (Dunn) Takeda

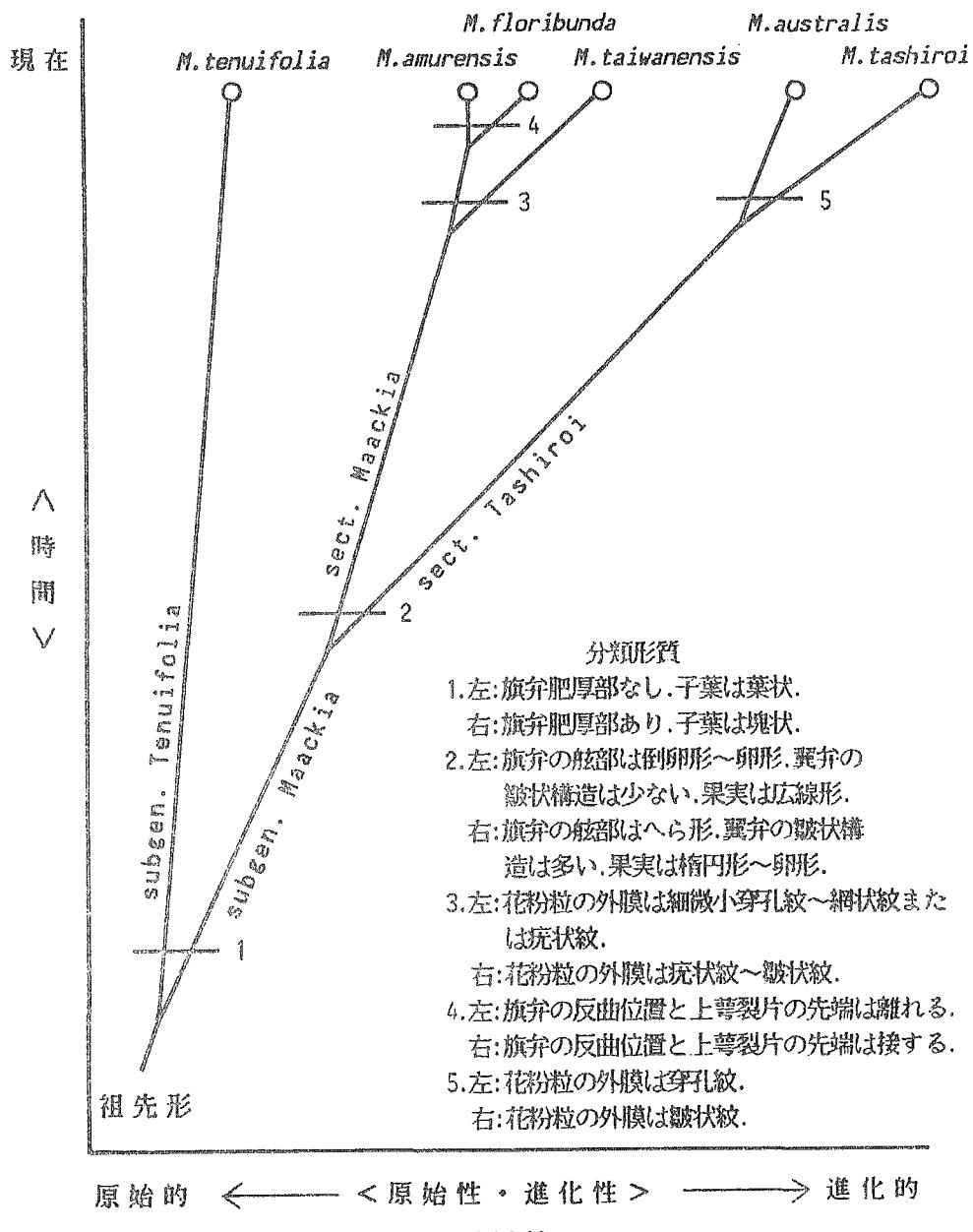
var. *australis*

var. *ellipticocarpa* (Merrill) Hoshi et Ohashi

Subgen. Tenuifolia Hoshi et Ohashi

*M. tenuifolia* (Hemsley) Handel-Mazzetti

（イヌエンジュ属植物の系統樹）



## 論文審査の結果の要旨

星比呂志提出の論文はマメ科植物の系統進化に関する未解決の問題の1つを植物分類学、形態学、花粉学等の手法を用いて解明したものである。

マメ科植物の起源に関して、ジャケツイバラ亜科からマメ亜科への進化は強く支持されている仮説の1つである。両亜科の系統的関連性を調べ、この仮説を検証するために、ジャケツイバラ亜科に近い原始的なマメ亜科を研究する必要がある。本研究は原始的なマメ亜科の一員であり、これまでの分類学的研究が極めて不十分であるイヌエンジュ属を対象として、構成種間の区別と系統的類縁関係を明らかにし、新しい分類システムを設立することを目的とした。

本研究では多くの形質を検討し、1) イヌエンジュ属では花、花粉粒、芽生え、小葉の表面および果実の形態が種の進化方向を示す相関した形質であること、2) イヌエンジュ属は新たに2亜属2節6種2亜種3変種に分類されること、および3) イヌエンジュ属の各構成成分類群の原始性および進化性を明らかにした。

イヌエンジュ属の2亜属を比較すると、subgen. *Tenuifolia* は旗弁に肥厚部が無く、子葉が葉状である点から、旗弁に肥厚部があり、子葉は塊状である subgen. *Maackia* より原始的である。Subgen. *Maackia* の2節を比較すると sect. *Tashiroi* は旗弁の舷部がへら形で、翼弁の皺状構造が多く、果実が橢円形～卵形である点で、旗弁の舷部は倒卵形～卵形で翼弁の皺状構造が少なく、果実は広線形である sect. *Maackia* より進化した群であると推定でき、3種のうちでは *M. taiwanensis* は花粉粒の外膜模様が疣状紋～皺状紋である点で、それが穿孔紋～網状紋である *M. amurensis* や *M. floribunda* より進化的であると考えた。Sect. *Tashiroi* の2種では、*M. tashiroi* が花粉粒の外膜模様が皺状紋である点で穿孔紋である *M. australis* より進化的であると考えた。*M. floribunda* は、旗弁の反曲位置と上萼裂片が接することでそれの離れている *M. amurensis* より進化的であると推定した。

以上の研究成果はマメ科植物の分類および系統進化に関する全く新しい知見であり、植物分類学の発展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。よって星比呂志提出の論文は理学博士の学位論文として合格と認める。