

# 東アジア産マツムシソウ属植物の系統分類学的研究

メタデータ	言語: jpn 出版者: 公開日: 2017-10-05 キーワード (Ja): キーワード (En): 作成者: 植田, 知香 メールアドレス: 所属:
URL	<a href="http://hdl.handle.net/2297/26629">http://hdl.handle.net/2297/26629</a>

氏名	植田 知香
学位の種類	博士 (理学)
学位記番号	博甲第 713 号
学位授与の日付	平成 17 年 3 月 22 日
学位授与の要件	課程博士 (学位規則第 4 条第 1 項)
学位授与の題目	東アジア産マツムシソウ属植物の系統分類学的研究
論文審査委員 (主査)	植田 邦彦 (自然科学研究科・教授)
論文審査委員 (副査)	福森 義宏 (自然科学研究科・教授), 笹山 雄一 (自然計測応用研究センター・教授), 木下 栄一郎 (自然計測応用研究センター・助教授), 櫻井 勝 (自然科学研究科・教授)

## 学位論文要旨

### Abstract

Genus *Scabiosa* is distributed mainly in temperate zone of Europe, Africa and Asia, and comprises ca. 90 spp. In Japan, *S. japonica* s.l. and *S. jezoensis* occur widely in seaside to alpine areas throughout the Japanese archipelago. One new variety, *S. japonica* var. *breviligula* was described from Tokai district, central Honshu. And the taxonomical review in *Scabiosa* revealed that *S. japonica* s.l. and *S. jezoensis* have to be recognized as distinct species. Furthermore, they have to be classified into different sections, although they have been treated as varieties of the same species until quite recently. *S. japonica* s.l. is the unique taxon among the East Asian species in this respect, and the species of the same section are distributed in Europe, Africa and central Asia, but never in East Asia except *S. japonica* s.l. *S. jezoensis*, on the contrary, shows the same characteristics as in the section that is distributed only in East Asia. The former occurs widely in Honshu, Shikoku and Kyushu, but the latter is known only in Hokkaido and northern Aomori.

I reexamined the former taxonomic systems in *Scabiosa* based on morphology and habitat, and analyzed using molecular analysis of cpDNA and nDNA. Furthermore we will discuss the phylotaxonomy of *Scabiosa* in East Asia.

### 学位論文要旨

研究の発端となった東海丘陵地域に生育するミカワマツムシソウは、‘まるでマツムシソウとはかけ離れた奇妙な花のマツムシソウ’であった。この植物は、花の形態を測定比較した結果、頭花が小型で舌状花を持たないかあるいは短いものを少数持つという特徴により、他近縁分類群から明確に区別できることが判明した。肥育した栽培実験でこの特徴に変化は見られず、本種は矮小化したマツムシソウではなく遺伝的に固有な集団であることがわかった。そして、ミカワマツムシソウは、マツムシソウとは形態が明らかに異なるものの、中間型が幾分存在すること、他のマツムシソウ種群の様に高山帯・山地帯・海岸に生育せず低地・丘陵地に生育し、その分布域が洞伊勢湾地域というごく限られた地域であることから、ミカワマツムシソウはマツムシソウの変種として位置づけた。ミカワマツムシソウは、東海地方に

残存した集団であり、東海丘陵要素(植田 1989)の一つとして考えている。本研究の成果として、これを新変種ミカワマツムシソウ *Scabiosa japonica* Miq. var. *breviligula* Suyama & K. Ueda と命名・記載した

このミカワマツムシソウの研究過程において、日本産マツムシソウ属植物は過去 50 年間、‘マツムシソウ *Scabiosa japonica* 一種のみ’であり、‘分類に大きな問題の無い’グループとして見なされてきたことが判った。しかし、半世紀以前には、この植物に対する分類ランクの評価が研究者により大きく異なっていることが判明した。エゾマツムシソウを他から識別する形質は、原記載で示された葉端の尖り度合いの他、覆萼形態の差異が述べられてきたが、これには中間型が多く見られた。また各地の標本庫において両者の誤同定もしばしば見受けられた。本研究では、エゾマツムシソウの形態的・生態的な特徴を新たに提示した。まず、この両者は、種子形態に大きな違いがある。マツムシソウ種群の覆萼は円柱形で8本の深い縦溝があるのに対して、エゾマツムシソウの覆萼は四角柱形で縦溝は無いが、ごく浅く広い8溝を持つ。この種子形態の明らかな差は、両者を少なくとも別の種として評価するのに十分であると考えられるが、このことは過去 50 年間見落とされ続けていた。覆萼が円柱形で深い縦溝を持つ一群はマツムシソウ節とされる。東アジアではマツムシソウが唯一であり、他は全てエゾマツムシソウの属する *Prismakena* 節であることから、日本産マツムシソウの系統性に関して深い興味が生じた。金沢大学植物園における栽培実験からは、マツムシソウは一回繁殖型の多年生草である一方、エゾマツムシソウは多回繁殖型の多年草であることを新たに発見した。さらに、この両者は越冬状態が全く異なり、マツムシソウはロゼットで越冬し、エゾマツムシソウは地上部が枯死して越冬芽を形成する。また、日本及び東アジア産マツムシソウ属植物の遺伝的変異の有無を PCR-SSCP 法により調べたところ、エゾマツムシソウはマツムシソウとは大きく異なる塩基配列を持つことが判明した。以上のことから、北海道及び青森の北端部に分布するエゾマツムシソウは、これをマツムシソウとは異なる独立種と認め、その学名に *S. jezoensis* Nakai を用いることを支持した。本研究の成果は、Taxonomic revision of *Scabiosa jezoensis* として纏めている(Suyama & Ueda 2005b, Kew Bulletin 投稿中)。

ここで、日本産マツムシソウ属植物は、変種間・地域集団間にも特異な遺伝的変異があり、日本の近隣地域にはその近縁種が複数分布していることから、種分化および分布の拡散を研究する材料として興味深い植物群であると判断し、分子系統学的解析を行った。示された系統樹にもとづき、日本産マツムシソウ属植物の種分化・分散の自然史については以下のことが考えられた。

**エゾマツムシソウとマツムシソウは全く系統が異なる**：北海道・青森に生育するエゾマツムシソウは、ロシア沿海州の海岸地域で採集したサンプルと単系統になった。エゾマツムシソウは、実は日本固有種のマツムシソウよりも、大陸にその起源を持つ‘東アジアのメジャーなグループの一員’であることが新たに明らかになった。**タカネマツムシソウはマツムシソウが‘登山’したものではない**：従来一般的に、タカネマツムシソウは‘マツムシソウの高山型’であると理解されてきた。しかし、今回の系統解析で示された「日本の高山帯には、マツムシソウより系統が古く、かつ系統の異なるタカネマツムシソウが個々に生育している」という事実から、タカネマツムシソウはマツムシソウよりも先に日本へ進出してきたグループであると考えられる。これは、従来タカネマツムシソウは高所へ分布拡大して高山環境に適応したものであるとの漠然とした考えを大きく覆すものである。**ソナレマツムシソウは単なる海岸生品種なのか?**：ソナレマツムシソウは、他のマツムシソウ種群とは遺伝的に異なる一群であるという結果となった。また、栽培実験ではその形態形質が変化しないことを確認し、標本調査からは海岸から離れた山中においてもソナレマツムシソウの形態特徴を持つ個体の存在が判明した。海岸で矮小化したマツムシソウの一部として捉えられていたこの植物は、本研究により、日本の植物相の成立過程を考察する上で重要かつ興味深い系統のものであることがわかった。**マツムシソウ属植物は、日本へ南から北からやってきた**：マツムシソウは台湾の固有種ニイタカマツムシソウとの近縁性が示され、またエゾマツムシソウは東アジア大陸の *Prismakena* 節植物と関連が深いという解析結果から、日本産マツムシソウ属植物の過去における日本への進出の概略を次の様に考えた。マツムシソウは昔の台湾から中国南部にかけ

での、日本列島より南方の地域でマツムシソウ節から分化し、日本列島を急速に北上して分布を広げた。一方で、エゾマツムシソウは、朝鮮半島北部から沿海州地域にかけての地域でマツムシソウ節から派生していた *Prismakena* 節植物の一群が現在の北海道等へ伝播し、エゾマツムシソウへと分化した。沿海州海岸地域のものは、日本で分化したエゾマツムシソウの一部が再び大陸へ‘お里帰り’した集団である可能性も示された。

東アジア産マツムシソウ属植物の分類学的研究のために行った、標本の観察やフィールドでの生育状況・分布域の調査、そして栽培研究を通じて、本植物に関して様々な新たな知見を得ることができた。日本産マツムシソウ属植物の分類学的研究の歴史として、日本のマツムシソウの記録は Thunberg が 1784 年に著した *Flora Japonica* で *S. maritima* L. と記したのが最初である。以降江戸期を通じて調べられてきたが、1900 年代から、日本産マツムシソウは大陸産の種と比較され、これらと同一又はこれらと変種関係にあるとされた。そして 1960 年代以降には、日本に分布するマツムシソウ属植物は日本固有種の *S. japonica* であるとされ、種内にいくつかの変種・品種が認められてきた。その中で変種タカネマツムシソウ *S. japonica* var. *alpina* の命名者名は、これまでの多くの文献において Takeda とされているが、国際植物命名規約 (49.1) に基づくと、タカネマツムシソウの命名者名は正しくは (Takeda) Takeda と記されるべきである。また、マツムシソウ属植物は 1 個体の花序全体中での頭花間の開花順は一定であり、分岐順の早い頭花から遠心的に開花していく一方で、頭花内での小花の開花順では中心の筒状花と周辺の舌状花が同時に咲き出すのも多数観察された。これは頭花周辺の舌状花がより早く開花していると捉えることができよう。また、この属の植物は雌性先熟であることや、少なくとも自家花粉による受粉での種子生産が可能であり、自家不和合性を持たないことが判明した。

一般にマツムシソウ属植物は、日当たりの良い開けた場所を生育地としている。ある程度標高が高い山地・高原の草地に見られることが多いが、比較的標高の低い地域では崩壊地や登山道沿いの草地などを好んで生える。また、石灰岩地・蛇紋岩地等の、超塩基性岩でも良く見られる。マツムシソウ属植物はその花の美しさ故に人々の間での関心は高く、各地で採取されて生育数が減少している。特に中部以西の近畿、四国、九州では、元々小規模であった自生地が多いため、減少傾向が著しい様である。一方では、産地の異なる種子や苗を山中へ植え付ける等の‘善意の植戻しによる遺伝子汚染’の危機にもさらされている。これを防ぐには、「人為的に生息地を攪乱し、各系統が保持している遺伝子情報を破壊することがあってはならない」ということを、広く一般に啓蒙教育していく必要がある。

マツムシソウ科に特異な、萼の更に外側で果実を包み込む構造は、従来‘小総苞’、‘小苞片’等と呼ばれていたが、この構造を指す用語は統一使用されていないことが判明した。これは英語では近年マツムシソウ科に関わる研究を行っているグループが使用している通り *epicalyx* とするのが適切であると思われる。そして、*epicalyx* の和名には、ここで新たに‘覆萼’という用語を提唱する。これは、1900 年代以降用いられてきた様々な用語は、マツムシソウ科植物の複雑な頭花の構造において、的確に *epicalyx* を指し示す用語としては形態学的には明らかに不適切であるためである。

本研究の対象であるマツムシソウ属は、マツムシソウ科植物の中で最も種数が多く、かつ最も広域分布をしていることから‘成功した’一群であると言えよう。この植物達がどの様にして今日の日本に存在しているのかは、非常に興味深い植物自然史学的テーマである。しかし、東アジア産マツムシソウ属植物の分類体系には、以下の様な問題が判明した。東アジア地域のマツムシソウ属植物の分類学的研究では、1950 年までの期間に日本の研究者によって多数の新種が記載されたが、これらは分類学的議論がなされることがないまま、その後各国の分類学的論文に使用されている。沿海州地域に広く分布するマツムシソウ属植物の学名には、一般に *S. lachnophylla* Kitagawa が誤って使用されているが、この地域に生育する植物は *S. lachnophylla* とは全く異なるものであること、中国河北省と山西省にまたがる五台山系から記載されている複数の分類群は、*S. tschiliensis* のシノニムに纏める必要のあることに注目して研究を進めている。さらに、朝鮮半島の植物区鑑に一回繁殖型のマツムシソウ属植物が掲載されており、マツムシソウとの関連性に興味を持っている。

マツムシソウ科植物は、それぞれの植物体全体は似通っているのに対して果実の細部構造（特に覆萼）が目立って分

化していることから、科内の分類、特に属や連の区分については議論が多い分類である。マツムシソウ属を多系統分類群、*Ptercephalus* 属を側系統分類群とする見解が発表された 1980 年代以降、この 2 属を細分化する傾向が目立っている。現在のところ、実際の形態の差異からはこれらを細分する必要性を感じない。Caputo et al. (2004) は、マツムシソウ科植物 7 属 17 種を用いた分子系統解析を行ったが、著者自身によれば解析に用いた種数に偏りがあった上に重要な分類群が欠如し、従来の分類体系とは大きく異なる系統関係が示され、特に *Knautia* 属の系統樹上の位置は疑問を抱く様な結果になり、本科植物の解析には東アジア産植物を加えることを大きな課題としている。本研究では東アジア産のサンプルもバランス良く加え、データを詳細に検討することにより系統樹の信頼性をより高めた。今後は、本分類群の自然史を十分に反映したモノグラフの作成へと研究を進展させていきたい。

また、マツムシソウ科の起源地については、従来一貫して地中海から中近東にかけての地域であるとされてきた。マツムシソウ科内の分子系統解析の結果、現段階においてマツムシソウ科の中で最もトリプロステギア科に近縁と示されたのは、我々および Bell (2004) の結果においては *Knautia* 属であった。今後、トリプロステギア-マツムシソウグループの系統関係、およびこれらの起源地の解明に関する研究には、中央-東アジア地域に知られる‘古いタイプの形質’を持つ種や、‘属同士の間中型’と思われる種等を加えた解析が、この興味深い問題を解明していく鍵となることを確信している。

## 学位論文審査結果の要旨

本研究は過去 50 年間‘分類に大きな問題の無い’グループとして見なされてきた本分類群について初めて、形態、生態そして分子レベルでの分類学的再検討を行ったものである。この結果、東海地方から新変種ミカワマツムシソウを記載し、北海道及び青森の北端部に分布するエゾマツムシソウをマツムシソウとは異なる独立種と認め、‘東アジアのメジャーなグループの一員’であることを新たに明らかにした。さらにタカネマツムシソウはマツムシソウより系統が古く、かつ系統の異なる集団が個々に生育しているという解析結果は、従来の考えを大きく覆した。現在のマツムシソウは台湾から中国南部にかけての日本列島より南方の地域で分化し日本列島を急速に北上して分布を広げた一方で、エゾマツムシソウは朝鮮半島北部から沿海州地域にかけての地域で生じた *Prismakena* 節植物の一群が現在の北海道等へ伝播したとの仮説を提唱した。総合的な分類学的研究の成果として、マツムシソウ属植物の開花順に関する問題点、雄性先熟、訪花昆虫、自家和合性や分布特性、そして全国各地での自生地の現状を記すと共に、学名の混乱のある種については国際植物名明記約に則った正しい取扱を示した。

以上の結果は日本固有の植物の系統分類学的研究成果として大きく貢献するものであり、学位請求論文として高く評価出来るものである。