

# Pollen Morphology and Its Systematic Significance in the Ericaceae

(ツツジ科植物の花粉形態とその体系学的意義)

## 学位論文内容の要旨

広義のツツジ科は 8 亜科・125 属・4100 種からなる植物群で、被子植物の中では 8 番目に大きい科であり、ブルーベリーなどの果樹やシャクナゲ・エリカ類などの花木を含む農学的にも重要な植物群である。最近 20 年ほどの間に多数の植物群で DNA による分子系統樹が構築されているが、ツツジ科では、これまで主要な属の解析による科内の亜科・連レベルでの大まかな系統関係のコンセンサスが得られたに過ぎない。本科においては属の範囲づけや属内の分類体系に多くの分類学的問題が残されている。そのためこれまで明らかになっていない新形質の包括的、網羅的な観察・記載をおこなう事で分子系統の不十分点を補い、総合的な形質評価に基づいた分類体系に改訂していく必要がある。

一方、電子顕微鏡レベルでの花粉形態形質は、多くの植物群の分類体系改訂において大きな貢献をなしてきた。被子植物の花粉粒は単数世代の配偶体にあたり、陸上植物の大系統をよく反映した微細形態を示す事が確認されており、被子植物の科や属レベルでも花粉外壁の微細形態形質が集中的に観察・記載されつつある。しかしながらツツジ科においては、特定の亜科や属の代表的な種で電子顕微鏡レベルでの花粉形態が観察されているに過ぎず、大半の属や種では未だ電子顕微鏡レベルでの花粉形態観察は行われていない。

そこで本研究では、ツツジ科における花粉形態の全体像を明らかにし最新の分類体系との整合性を検討することを目的とした。広義のツツジ科植物のうち既に電子顕微鏡レベルでの花粉形態が報告されているシャクジョウソウ亜科と、試料入手が困難だった南半球産のスティフェリア亜科を除く 6 亜科（ドウダンツツジ、アルプトゥス、エリカ、イワヒゲ、ジムカデ、スノキ）の 270 種について、世界各地の植物標本庫に保存されているツツジ科植物標本から花粉を採取し、光学顕微鏡（光顕）・走査型電子顕微鏡（走査電顕）、一部は透過型電子顕微鏡（透過電顕）により花粉外壁を観察し形態記載した。この研究過程で、いくつかの属内分類体系の問題点を指摘し、また興味深い花粉形態形質について明らかにした。また現在得られている最新の分子系統樹上に花粉形態形質を配置し、形質進化を推定した。

以下、本研究成果の概要を述べる。

1. ツツジ科の花粉形態は多様であり、他科から明瞭に識別できるような本科のみに固有の花粉形質を発見することはできなかった。しかしながらいくつかの亜科や連の範囲づけや類縁関係を明らかにする上で花粉形態形質は有意義であり、属間の類縁関係や属内の分

類体系・種レベルでの多様化を明らかにする上では大きな分類学的意義を認めた。特に走査電顕で明らかにされた多様な外壁表面紋様パターンは重要な形質と考えられた。

2. ツツジ科の花粉で一番多いのは四集粒であり、シヤクジョウソウ亜科のウメガサソウ属のみ多集粒を形成する。一方、被子植物の中で最も普通の花粉型である単粒は本科においては稀であり、ドウダンツツジ亜科、シヤクジョウソウ亜科、エリカ亜科の3亜科のみで確実な単粒花粉を形成する種が見られた。

3. ツツジ科花粉の特徴としてよく取り上げられる粘着糸は、実際には科内での出現は稀で、エリカ亜科の3連9属（ホツツジ、イワナシ、カルミア、ツガザクラ、ヨウラクツツジ、ツツジ属など）にのみ出現し、虫媒受粉に適応した形質と推察される。

4. 主要な亜科の花粉形態は以下のようにまとめられた。

- ・ドウダンツツジ亜科は1属のみから成る小さな亜科で、ツツジ科の系統樹の最も基部に位置し、他の全ての亜科を含む系統群と姉妹関係を持っている。ドウダンツツジ属は単粒花粉で特徴づけられるが、さらに開口部数、花粉粒形、表面紋様などの花粉形態形質により2つの種群に分ける事が出来た。既存のAnderberg (1994)の属内分類体系を正しいと仮定すると、花粉外壁表面模様は微細ないぼ状—うね状紋様から粗いうね状—無紋様方向に進化したと推定された。

- ・アルプトゥス亜科は偏球形の花粉粒が密に集合した四集粒花粉を形成する。特にアルクトスタフィロス属、コマロスタフィリス属の四集粒花粉は微穿孔を持つ隔壁を持つことで特徴づけられた。

- ・エリカ亜科の花粉は明瞭なエンドクラック（内部外壁のひび割れ様構造）の存在で特徴づけられる。本亜科に含まれるガンコウラン連の花粉では極観・溝間域の花粉壁よりも、隔壁が厚いという特徴があった。極端に狭い発芽溝は、風媒受粉という特徴に適応・進化したと推察される。

- ・イワヒゲ亜科の花粉表面は、ツツジ科花粉としては大変稀な線状紋で特徴づけられる。

- ・スノキ亜科に出現する異形四集粒は、本亜科と南半球産スティフェリア亜科との近縁性を示しており、同形四集粒からの平行進化を示していると思われる。本亜科に属する大多数の種は花粉外壁の一次紋様単位の上に更に二次紋様がある事で特徴づけられる。ヒメシヤクナゲ連の四集粒花粉は微穿孔型の薄い隔壁で特徴づけられる。スノキ連に所属する新熱帯産ケラトステマ属において、外形的には四集粒にも関わらず、花粉粒間の隔壁が欠落している特異な花粉形態を発見した。これはツツジ科のみならず被子植物でも初めてのものです、特殊化した派生形質と考えられる。

5. 花粉形態学の観点から、以下のような分類学的所属についての見解を述べた。

*Erica recurvifolia* E.G.H. Oliv.は *Eremia recurvata* Klotzsch として、また *Vaccinium japonicum* Miq.は *Hugeria japonica* (Miq.) Nakai として取り扱う事を支持した。ハコネコメツツジは最近の見解通り、ツツジ属 *Rhododendron* から独立した単型属 *Tsusiophyllum* とすることを支持した。

カイナンサラサドウダン *Enkianthus sikokianus* (Palibin) Ohwi はサラサドウダン *E. campanulatus* (Miq.) Nicholson から独立した種として認めるべきという考えを支持した。

# 学位論文審査の要旨

主査	教授	高橋英樹
副査	教授	山田敏彦
副査	教授	諏訪正明
副査	助教授	富士田裕子
副査	助教授	大原昌宏

学位論文題名

## Pollen Morphology and Its Systematic Significance in the Ericaceae

(ツツジ科植物の花粉形態とその体系的意義)

本論文は4章からなり、図59、表21、引用文献249を含む、総ページ数302の英文論文であり、別に参考論文5編（全て英文で4編は学会誌、1編は国際誌）が添えられている。

広義のツツジ科は8亜科・125属・4,100種からなり、被子植物の中では8番目に大きい科であり、ブルーベリーなどの果樹やシャクナゲ・エリカ類などの花木を含む農学的にも重要な植物群である。本科においては、これまで主要な属の解析による科内の亜科・連レベルでの大まかな系統関係のコンセンサスは得られているが、属の範囲づけや属内の分類体系に多くの分類学的問題が残されている。

被子植物の花粉粒は陸上植物の大系統をよく反映した微細形態を示す事が確認されており、電子顕微鏡レベルでの花粉形態形質は、多くの植物群の分類体系改訂において大きな貢献をなしてきた。本研究では、ツツジ科における花粉形態の全体像を明らかにし最新の分類体系との整合性を検討することを目的とした。広義のツツジ科植物のうち、シャクジョウソウ亜科と南半球産のスティフェリア亜科を除く6亜科（ドウダンツツジ、アルプトゥス、エリカ、イワヒゲ、ジムカデ、スノキ）の270種について、世界各地の植物標本庫に保存されているツツジ科植物標本から花粉を採取し、光学顕微鏡（光顕）・走査型電子顕微鏡（走査電顕）、一部は透過型電子顕微鏡（透過電顕）により花粉外壁を観察・形態記載し、亜科・連の特徴を明らかにし、属の範囲づけや属内分類体系の問題点を指摘、またいくつかの興味深い花粉形態の新形質を発見した。

得られた結果の概要は以下の通りである。

1. ツツジ科の花粉形態は多様であり、他科から明瞭に識別できるような本科のみに固有の花粉形質を発見することはできなかつた。しかしながらいくつかの亜科や連の範囲づけや類縁関係を明らかにする上で花粉形態形質は有意義であり、属間の類縁関係や属内の分類体系・種レベルでの多様化を明らかにする上では大きな分類学的意義を認めた。特に走査電顕で明らかにされた多様な外壁表面紋様パターンは重要な形質と考えられた。

2. ツツジ科の花粉で一番多いのは四集粒であり、シャクジョウソウ亜科のウメガサソウ属のみ多集粒を形成する。一方、被子植物の中で最も普通の花粉型である単粒は本科においては稀であり、ドウダンツツジ亜科、シャクジョウソウ亜科、エリカ亜科の3亜科のみで確実な単粒花粉を形成する種が見られた。

3. ツツジ科花粉の特徴としてよく取り上げられる粘着糸は、実際には科内での出現は稀で、エリカ亜科の3連9属（ホツツジ、イワナシ、カルミア、ツガザクラ、ヨウラクツツジ、ツツジ属など）にのみ出現し、虫媒受粉に適応した形質と推察される。

4. 主要な亜科の花粉形態は以下のようにまとめられた。

- ・ドウダンツツジ亜科は1属のみから成る小さな亜科で、単粒花粉によって特徴づけられるが、さらに開口部数、花粉粒形、表面紋様などの花粉形態形質により2つの種群に分ける事が出来た。既存の Anderberg (1994) の属内分類体系を基にすると、花粉外壁表面模様は微細ないぼ状—うね状紋様から粗いうね状—無紋様方向に進化したと推定された。

- ・アルプトウス亜科は偏球形の花粉粒が密に集合した四集粒花粉を形成する。特にアルクトスタフィロス属、コマロスタフィリス属の四集粒花粉は微穿孔を持つ隔壁を持つことで特徴づけられた。

- ・エリカ亜科の花粉は明瞭なエンドクラック（内部外壁のひび割れ様構造）の存在で特徴づけられる。本亜科に含まれるガンコウラン連の花粉では極観・溝間域の花粉壁よりも、隔壁が厚いという特徴があった。極端に狭い発芽溝は、風媒受粉という特徴に適応・進化したと推察される。

- ・イワヒゲ亜科の花粉表面は、ツツジ科花粉としては大変稀な線状紋で特徴づけられる。

- ・スノキ亜科に出現する異形四集粒は、南半球産スティフェリア亜科で見られるのと同様に、同形四集粒からの平行進化を示していると思われる。本亜科に属する大多数の種は花粉外壁の一次紋様単位の上に更に二次紋様がある事で特徴づけられ、ヒメシャクナゲ連の四集粒花粉は微穿孔型の薄い隔壁で特徴づけられる。スノキ連に所属する新熱帯産ケラトステマ属において、外形的には四集粒にも関わらず、花粉粒間の隔壁が欠落している特異な花粉形態を発見した。これはツツジ科のみならず被子植物でも初めてのものです、特殊化した派生形質と考えられる。

5. 花粉形態学の観点から、以下のような分類学的所属についての見解を述べた。

*Erica recurvifolia* E. G. H. Oliv. は *Eremia recurvata* Klotzsch として、またアクシバ *Vaccinium japonicum* Miq. は *Hugeria japonica* (Miq.) Nakai として取り扱う事を支持した。ハコネコメツツジは最近の見解通り、ツツジ属 *Rhododendron* から独立した単型属 *Tsusiophyllum* とすることを支持した。

本研究により、ツツジ科植物における花粉形態多様性の概要が初めて明らかにされた。特に、科全体を網羅的に研究した本論文により、粘着糸はエリカ亜科に限られること、イワヒゲ亜科の花粉が線状紋で特徴づけられる事、スノキ亜科の多数種で2次紋様が認められる事など、重要な植物分類学上の知見が得られた。また隔壁が欠落した特殊な花粉四集粒の発見は、被子植物において新たな花粉の形態進化方向を示し、学術的に評価できるものである。

よって審査員一同は、サルワル A. K. M. ゴーラムが博士（農学）の学位を受けるに十分な資格を有するものと認めた。