

リンドウ科植物の細胞学的研究

(その1) 和田善三

Wada: Cytological studies in Gentianaceae I.

1960年代のリンドウ科植物の細胞学的研究は1950年代と比較してテクニックの進歩や、この科への関心のたかまりと相まつて、世界各地でこの科の色々な属の染色体数研究が多くの研究者によつておこなわれるようになり、その細胞学的知見も一段と豊富になつてきた。

筆者の研究は1953年からであるが、1968年8月の国際遺伝学会議にその成果の1部を、和田善三・田中信徳らにより発表し、更に本会で1969年1月の例会で「世界のリンドウ」として発表した。

リンドウ科植物は800種にのぼる大きな科のため、分類学的知見について各国のものは未入手のため、現在までに得たその方面の知識は限られているとはいえ、本報では既報の染色体数を興味ある数属についてまとめて表示し、系統・化石を通してみた種の形成その他の問題について、少しく考察を進めたい。

長野県園芸試験場の大塚技官によると、「エゾリンドウ *Gentiana triflora* の各産地別の純系を得るため自家受粉を数代繰返していくと、それぞれの集団では、草丈が矮小化の傾向を示し、花色も紫、薄紫、白等が色々な比に分離し、だんだん変異が著しくなるため、中々純系が得られぬ」という。このような形態的多型性 (polymorphism) を持つためか、色々な産地から多くの個体を集めてそれら各々の染色体の形態調査の結果では、相同染色体に大小があつたり、動原体の着糸点が多つていたりしており、いわゆる、いろいろの Biotypes が分化しており、*Gentiana* 属植物は集団遺伝学的な研究の対象としても材料として大変興味深いものと思う。

また、ピレネー山脈のリンドウ属の或種では、B-Chromosome を1~3位持つ個体についての報告 (Kü pfer 1968) や、カムチャツカ半島のリンドウ属の或種では $2n-2$ の異数体について報告 (Sokolovskaya 1965) やインドにおいては基本数の異なる植物体が発見されている (*Swertia* 属参考)。また倍数性もあるので、異数性と倍数性の関係も考察できよう。

なお最近、B-Chromosome に関する研究が進み、多くの知見が報告されるようになり、昨年の国際遺伝学会議でも、B-Chromosome についての討議がなされたことは大きな意義をもつと思う。

さらに、現在のリンドウ科植物がどの様にして生じたかという起源の問題を化石植物を通して総

説的に考察したい

1) ハイナカリ 属について

本属について、今まで報告された種名、染色体の n 、 $2n$ 、及び研究者を表1に示す。

この属の基本数は11と考えられるもので、世界各地で極めて安定した数を示している。なお、研究者の採集した場所等は省略してある。後表で同一人でも、再度名前が示されている表もあるがこれは産地が異つてゐることを付記しておく。

2) Centaurium 属について

表2は、Centaurium (Erythraea) 属を示す。

この属の植物は日本に在来種はない。たまたま、英国船が呉港へ荷あげ中(1965年頃)こぼれた種子から育つた植物を大刀掛氏が発見、この植物の形態等について報告したのが始まりであり、和名を「アカバナセンブリ」という。センブリの形を繊細にしたような感じで、花色は紅色で著しく小型花を多くつける。

この属の染色体は大変小さく、数が多いのが特色であるが、半数染色体で10・11・18・19・20・21・28と大変広い変化が見出される。

3) センブリ 属について

本属の染色体数を表3に示すが、アカバナセンブリの持つ染色体の形より大きく、数が少ないのが特色であろう。この属の半数染色体は8・9・10・12・13・14と割合に異数的に変化が多い属とも言えよう。

筆者の調査では菅平産のセンブリとムラサキセンブリとに帯化現象がみられる個体が散見されており(10年以上の調査結果)、また大峰山麓のセンブリでは、場所が地衣類の生えている所に生育する個体は、草丈10cm未満、花が1-3程度と少なく、茎や葉の色が著しく濃紫色を呈するが、その近くの地衣のない所に生育するセンブリは草丈が30cm前後の普通に見られる形態をしており、同じ大峰山でも異なる生態型が見られる。この点についての調査がもつと進んだ折には、また報告したい。

4) ミツガシワ 属について

本属植物をミツガシワ科として、リンドウ科と区別して独立した科とする考え方をとる学者が最近多くなつてきているが、著名な分類学雑誌 Taxon では便宜的にリンドウ科の中へ入れているようである。

表4にミツガシワの今まで報告された染色体数を示してあるが、すべて $2n=54$ であり、大変染色体の数が多く、かつ小型であるのが特色である。世界各地よりの報告もハナイカリ属と同じで全部等しく、水辺に生育する植物として安定した核型を示す。このP.M.O. (花粉母細胞)の染色体観察は大変困難で、研究報告は少ない。

5) アサザ属とイワイチヨウ属について

前者の半数染色体数は $n=9 \cdot 12?$ 、 $18 \cdot 27$ である。特に $2n=36$ の個体は系統発生という点と種の分化という点から、特に注目してよいものであろう。

この属の染色体は著しく小型である点、ミツガシワと同様であるが、核型は各々その種の特色をそなえているようである。

イワイチヨウ属では $n=34$ と 51 を示す場合があり、染色体数の変異という点からみて、種の分化や生態的条件の変化によつて、異つた染色体数の変化を示す点から注目して良い問題と考える。

6) その他の属について

表6にはリンドウ科のその他の属について半数染色体を示した。そのうち、特にリンドウ属とオノエリンドウ属には多くの節 Section があり、最近報告されたものについては、その中に入らないものゝ方が多い。したがつて今後それらを追加し、表としてまとめたものとしたい。

7) ミツガシワの化石について

古生物学的に考察すると、ミツガシワの化石は遠藤(1957)によれば、日本では更新世に北海道・青森・秋田・岩手・福島あたりまで生育していたという。一方県内では才4紀の洪積世中期頃牟礼、上赤塩、古間の各地で亜炭層より発見されている(富沢・私信)。井尻によれば、この植物の栄えた時代は新第三紀から洪積世までとなつており、始め年代について少し問題があるかと思うが後半の年代は各著者らは皆大体同じ結果となつており、ミツガシワの古い時代の研究は中々面白い結果を示している。

一方、外国では、特にヨーロッパでは、やはり、更新世の地層から多く発掘されており、スウェーデンでは泥炭層の下底部に発見されているといわれる。

Favarger (1949)によれば、リンドウ科の研究論文中特に Cytogeographic という章を設けて、古生物学的考察を行つてゐるが、その中でセンブリ属やリンドウ属は1つの古い植物の属と考えられており、リンドウ属中最も古いものが Coelanthus groupe とされている。

更に *Thylacites*, *Cyclostigma* と *Endotriche* の3つの群はヨーロッパのオ
三紀のフロラから現われていると記されている (Wettstein および Jakowatz)。

8) 一般的考察

リンドウ科を狭義のものと解釈する立場をとっている豊国のリンドウの原種ともいふべき
Pregentiana という植物が, Favarger が推定している *Coelanthé* groupe の
ようなものが, オ三紀の地質年代に, 世界の或場所で, 近縁の科から, 突然変異的に形成された
のであろうと推定される。そして, 恐らくその時期頃, リンドウの原種的なものが, 徐々に形成さ
れつつあつたと考えられる。Favarger は $X=5$ の染色体数をもつたものが, 染色体の数的
な始原型と考えているようであるが, 系統と染色体数とを考えている前川 (1968) の説はある
植物の場合に $X=5$ から 10・15・20 を生ずると考えている立場をとっている。

なお倍数性の発生についての問題を Dobzhansky (1966) は次の様に論述している。

There is a considerable literature dealing with geographic regularities in the incidence of polyploids (the work of Tishler 1934, Hagerup 1940, Gustafsson 1948, Löve and Löve 1943, Clausen et al. 1945, Stebbins 1950, and others). It seems to be generally agreed that in the floras of arctic, subarctic, and recently glaciated lands the proportions of polyploid species tend to be greater than in warmer and geologically more ancient lands: unfortunately no data are available on the incidence of polyploidy in the tropics. Since the formation of species through polyploidy is a process incomparably more rapid than the more general process of race divergence, polyploids are likely to be most suitable for colonization of newly opened lands, such as those recently freed from the continental ice sheets (Babcock and Stebbins 1938, Stebbins 1950). Secondly, the floras of high latitudes include many perennial herbs, and relatively few woody species: the incidence of polyploidy among the former is known to be higher than among the latter.

また機能的な遺伝子型についての問題を Muller の論文から次のように引用している。

Muller (1939, 1940, 1942, 1950) supposes that reproductive

isolation arises through phylogenetic change in gene functions. Muller's promise is that, since a functional genotype is an integrated system of unrelated gene elements. The initial advantage of most mutations that arise and become established in a species is slight: some mutations may, to begin with, even be neutral. But as the accumulation of gene differences goes on, genes which at one time might have been easily dispensed with become essential constituents of the genotype (Harland 1936, Schmalhausen 1949).

上のような考え方を是認するならば、リンドウ科においても、始原的な染色体数をもつた植物から倍数化の系列を生じていつたと考えられるし、倍数化していく1つの条件として厳しい寒さが必要であつたことも事実であろう。このような問題を究明するために、現在も精力的な研究をしている学者として、アイスランドについてLöveとLöveのデーターは注目に値するものであり、ソ連のSokolovskaya, カナダのMulligan 北欧における色々な研究者、またヒマラヤ方面の研究しているインドの方々も上記の事柄を究明する上で極めて重要な手懸を与えるものと考えられる。遺伝子機能にとつて生殖的隔離が果たす役割や系統発生の上からみて、大切な問題も含むであろう。そのような形成過程において $X=9$ の種が形成されて、18及び5.4のNymphoidesの現在種が形成されてきたのであろうし、Fauriaの68(その他)も、恐らく後世的に形成されてきたと考えられる。染色体数に関する我々の研究ではGertianaでは $X=5$ と考えられる $2n=10$ の植物は得られていないので、今後、外国種の研究を通し得た結果から論を進めたく考えている。また、多年生と2年生と1年生がリンドウ科にあることも、進化の問題を究明する点から、多年生植物の出現が先であり、2年生、1年生植物が後から分化したと考えられるが、この立場にたつと、染色体数の数の増減との関係をさらに明瞭にさせることが必要となってくるであろう。

更に、石灰岩地域に生育する植物は普通の植物とはやゝ異つた形態を示すものもあるようで、清水(1963)の研究では台湾の石灰岩フロアの植物研究で、リンドウ属について矮小型の新種について報告、Skolinska(1953)によつて、同様石灰岩地域に生育するリンドウの染色体数研究において、 $2n-2$ の植物を発見している。

一方、県内には約30種のリンドウ科植物が生育することも知られており、これら植物を色々な角度から、総合的に研究することは極めて有意義であると信ずる。

最後に種々御高配いただいた篠遠喜人、和田文吾両名誉教授、終始御熱心に10年余御高配、御指導いただいた田中信徳教授、分類については原寛教授、系統について前川文夫教授に多くの有益な御教示をいただいたことに対し厚く御礼を申しあげたい。また種々御配慮いただいた教職員各位にも厚く御礼を申しあげる。なお、材料や資料その他で県内外の多くの先生方から御高配いただいたことに対し衷心より感謝する。なお、この研究の費用の一部は文部省科学研究費及び長野県科学研究助成金によるものであり、ここに付記して厚く感謝する次第である。

表1. Genus Halenia

Species	n	2n	Authors
Halenia elliptica D. Don.	11	22	Favarger 1952
Halenia corniculata Cornaz.	11	22	Wada 1955
Halenia crassiuscula Robind & Seat	11		Beaman & Jong & Stoutamire 1962
Halenia shannonii Briq.	11		" " 1962
Halenia corniculata (L.) Cornaz.		22	Sokolovskaya 1963
Halenia umbellata (R. & P.) Gilg.	11	22	Favarger & Huynh 1965
		22	Huynh 1965
Halenia deflexa (Sm.) Griseb.	11		Mulligan 1967

表2. Genus Centaurium (Erythraea)

Species	n	2n	Authors
Centaurium littorale (D. Turner.) Gilmor (=vulgare)	c19	c38	Wulff 1937
Centaurium vulgare Rafn.		c34	Warburg 1937
Centaurium vulgare Rafn.	20		Zelter 1962
Centaurium pulchellum Druce.	c19	c38	Wulff 1937
Centaurium pulchellum Druce.		42	Rork 1949
Centaurium pulchellum (Sw.) Druce.	10	20	
	18	36	Zeltner 1961, 62, 63
	20	40	
Centaurium pulchellum Druce. s.str.	18	36	Fernandes 1965

Centaurium pulchellum

Druce.

Centaurium umbellatum Gilib.

Centaurium minus Moench.

(C. erthrea Rafn.)

Centaurium minus Moench

Centaurium minus Moench.

Centaurium minus var.

subcapitatum (Corb.) Gilmour.

Centaurium minus var. sanguineum

(Mab.) R. Lit.

Centaurium ramosissimum Druce. Ch.

Centaurium maritimum (L.) Fritsch.

Centaurium grandiflorum (Pers.)

Ronn.

Centaurium chloodes Brotero.

Centaurium spicatum (L.) Fritsch.

Centaurium spicatum (L.) Fritsch.

var. condensatum Fern.

Centaurium majus (Hoffm. et

Link.) Ronn.

Centaurium tenuiflorum (Hoffm. et

et Link.) Fritsch. Janchen.

Centaurium Hermannii Senn.

Centaurium lineariaefolium (Pers.)

Beck.

Centaurium scilloides (L. fil.)

Druce.

Centaurium gypsicolium (Boiss. et Reut) Druce.

n	2n	
18		
27		Khoshoo & Khushu
28		1966
21	42	Rork 1949
	42	Rork 1949
20	40	Zeltner 1962
20	40	Wada & Tanaka 1968
	40	Zeltner 1962
	20	Zeltner 1963
	20	Khoshoo et al. 1961
	20	Zeltner 1962
10	20	Zeltner 1962
20		Zeltner 1961, 62
11	22	Zeltner 1961, 62
11	22	Fernandes 1965
10	20	Zeltner 1963
10, 20	20, 40	Zeltner 1963, 66,
10		Zeltner 1963
10		Fernandes 1965
10	20	Zeltner 1967
10		Zeltner 1967

表3. Genus SWERTIA

Species	n	2n	Authors
<i>Swertia perennis</i> L.var.typica	12		Woycicki 1916, 1932
<i>Swertia cuspidata</i> (Maxim) Kitagawa		18	Sakai 1940
<i>Swertia perennis</i> L.	14	28	Favarger 1952
<i>Swertia bimaculata</i> Hook. et Thoms.		24	Suzuka 1950
<i>Swertia japonica</i> Makino	10	20	Wada 1955
<i>Swertia pseudochinensis</i> Hara	10	20	Wada 1955
<i>Swertia tosaensis</i> Makino	10	20	Wada 1955
<i>Swertia bimaculata</i> Hook. et Thoms.	13	26	Wada 1955
<i>Swertia crassiuscula</i> Gilg		20	Hedberg, O.1957
<i>Swertia macrosepala</i> Gilg		26	" "
<i>Swertia subnivalis</i> Th. Fr.		26	" " "
<i>Swertia volkensii</i> Gilg		26	" "
<i>Swertia perennis</i> L.alpestris (Bng.) Domin & Rodp.		28	Satczek 1959
<i>Swertia alata</i> Royle	13		Khoshoo & Tandon 1963
<i>Swertia angustifolia</i> Ham.	13		" " "
<i>Swertia chirata</i> Ham.	13		" " "
<i>Swertia cordata</i> Wall.	13		" " "
<i>Swertia diltata</i> Clarke	10		" " "
<i>Swertia paniculata</i> Wall.	8		" " "
<i>Swertia petiolata</i> Royle	13		" " "
<i>Swertia purpurascens</i> Wall.	10		" " "
<i>Swertia speciosa</i> Wall.	13		" " "
<i>Swertia tetragrona</i> Clarke	9		" " "
<i>Swertia thomsoni</i> Clarke	13		" " "
<i>Swertia perennis</i> var.cuspidata Hara		28	Wada 1964
<i>Swertia alata</i> Royle	12		Mehra & L.S.Gill 1968

Species	n	2n	Authors
<i>Swertia angustifolia</i> Buch.Ham.	12		Mehra & L.S.Gill 1968
<i>Swertia cordata</i> Wall.	13		" "
<i>Swertia purpurascens</i> Wall.	12		" "
<i>Swertia speciosa</i> Wall.	13		" "

表4. Menyanthes Linn.

Species	n	2n	Authors
<i>Menyanthes trifoliata</i> Linn.	27?		Matsura & Sutô 1935
		54	Palmgren 1943
		54	Delay 1947
<i>M.trifoliata</i> L.var.minor Michx.		54	Rork 1949
		54	Mattick 1950
		54	Harada 1952
		54	Löve & Löve 1956
		54	Wada 1956
		54	Rattenbury, J.A.1957
		54	Holmen in Jörgensen, Sörensen & Westergaad 1958
		54	Trafas in Skalinska et al.1959
		54	Sokolovskaya & Strelkova 1966
	c27		Sorsa 1962
		54	Sokolovskaya 1969
	27		Wada 1964
		54	Sokolovskaya 1965
<i>M.trifoliata</i> L.ssp.minor (Raf.) Löve & Löve		54	Löve & Ritchie 1966

表5 Menyanthaceae

Subfamily II Menyanthoideae Species	n	2n	Authors
Nymphoides Hill (=Limnanthum nymphoides)			
N.peltata (S.Gmel) O.Kuntze s.str.27			Scheerer 1939
N.peltata		24?	Wang.D. 1940
N.peltatum Kuntze		54	Harada 1952
N.peltatum Kuntze		54	Sobti & Singh 1961
N.peltata (Gmel.) O.Kuntze		54	Wada 1964
N.cordatum (Ell.) Fernald		36	Rork 1949
N.cristata (Limnanthemum cristatum Griseb.)	9	18	Mookerjer 1951
N.indicum O.Kuntze		18	Harada 1952
N.indicum (L.) O.Kuntze		18	Shetty & Sar. in Subramanyan 1962
N.indica (L.) O.Kuntze		18	Wada 1964
N.cristatum (Roxb.) O.Kuntze		18	Shetty & Sar. in Subramanyan 1962
N.cristatum (Roxb.) O.Kuntze	9		Subramanyan & Kamble 1966
Fauria Linn.			
Fauria crista-galli Makino	34	68	Matuura & Suto 1935
		68	Wada 1964
		102	Mulligan 1965

表6 Other taxa

Genus	Haploid numbers	Sect. Germanica	18
Bartonia	26	Sect. Austriaca	18
Blackstonia (Chlora)	10,20,22	Sect. Praecox	18
Canscora	36	Sect. Amarella	18
Cicendia	12,13	Germanica	18
Comastoma	5	Gentianopsis	22
Cotylanthera	16-18	Hippion	7
Enicostema	19	Leiphaimos	18
Ericoila	18	Lomatogonium	5
Eustoma	36	Microcala	10
Exacum	9,18	Neurotheca	15
Exaculum	?	Obolaria	?
Frasera	39	Sabatia	13,14
Gentiana		Tripterospermum	23
Sect. Coelanth	20,21	Voyris	18-20
Sect. Pneumonanthe	13,16,22	Voyriella	10-14
Sect. Frigida	12,13		
Sect. Chondrophylla	13,18		
Sect. Aptera	13,16-18,21,26		
Sect. Thylacites	18		
Sect. Cyclostigma	7,11,14,15. (1B-3B).		
other numbers	10,17-20		
Gentianella			
Sect. Andicola	18		
Sect. Endoticha	18		
Sect. Antartophila	18		
Sect. Arctophila	18		
Sect. Crossopetalum	22,39,40		
Sect. Campestris	18		
Sect. Anisodonta	27?		