

ツレサギソウ属植物の系統と進化

井 上 健 1

K. Inoue : Phylogeny and Evolution in *Platanthera*

日本に産するツレサギソウ属植物を中心に、この属の分類学的改訂と、進化の大きな要因と考えられる花粉媒介昆虫への適応の様子を講演した。

ラン科植物の花、特に雄ずいと雌ずいの合着したずい柱の構造は、ラン科植物の進化ひいては系統分類を考える上で重要とされているが、現在までの日本のラン科を分類する上で、ずい柱の詳しい観察はなされなかった。そのため、種の輪郭はある程度日本の植物では判明してきたが、種間の類縁関係の把握は非常に不十分であった。

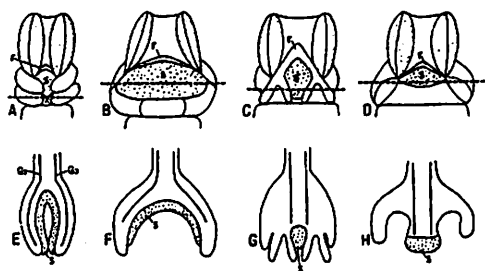


図1. ツレサギソウ属植物の柱頭面の模式図。

A-D:正面観。E-H:A-Dの破線に沿って切断した横断面。G₂, G₃は側方の柱頭に向かう維管束を示す。A, E:ホソバノキソチドリ。B, F:キソチドリ。C, G:ミズチドリ。D, H:ニイタカチドリ。r, くちばし体, s, 柱頭。

私は主に日本産のツレサギソウ属植物の生の材料を用いて、ずい柱の構造を実体顕微鏡下で観察し、パラフィン切片を作り解剖学的に研究を行った。その結果、日本産ツレサギソウ属はずい柱の構造で4つのグループに大別できることが判明した(図1)。グループIは狭義のツレサギソウ属で大多数の種が入る(図1B, F)。柱頭面が凹面状に広がる。花粉塊の粘着体は円形またはだ円形の円盤状であり、距の入り口のななめ上に位置する。ホソバノキソチドリもこのグループに入れて良いが、この種では、左右の柱頭が良く発達し、距の入り口の下方で接触す

るという、ずい柱の特殊化を示している(図1A, E)。グループIIは狭義のトンボソウ属とツレサギソウとミズチドリが含まれる。このグループでは、粘着体を作り出すくちばし体が良く発達し、形成された粘着体は、狭披針形から強く湾曲した3角形で、くちばし体により取り巻かれている(図1C, G)。柱頭面は、凹面状でなく、逆にやや中央から突き出している。オオヤマサギソウとオオバナオオヤマサギソウは、グループIとIIの中間的な状態を示している。グループIIIはニイタカチドリ、グループIVはイヌマムカゴで、これらの柱頭面は、ずい柱の他の組織よりいく分分離し、中央に突き出ている(図1D, H)。ニイタカチドリの粘着体は円盤状で裸出しているのに対し、イヌマムカゴの粘着体はくちばし体に取り囲まれ、強く湾曲している。

ずい柱の形質以外に、花被片の形、子房から花被片へ入る維管束の入り方、葉形、葉のつき方、塊根の形などの形質を検討した。これらは、グループの認識やグループ内での種間の進化方向の推定に有効であった。特に、子房から花被片へ入る維管束走行と花被片の形との間には強い相関が認められた。花被片の形の特殊化の仕方により、進化の方向性を推

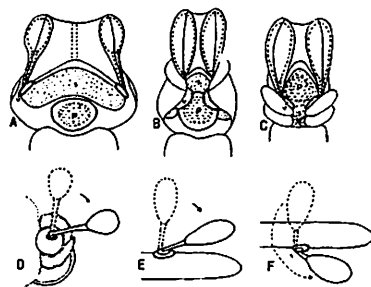


図2. 花粉塊が昆虫に付着する様式を示す模式図。

A, D:粘着体は距の入口から少し離れており、花粉塊は昆虫の複眼に付着する。B-C, E-F:粘着体は距の入口付近にあり、粘着体は口吻に付着する。B, Eでは粘着体は距の入口の上部に、C, Fでは下部に存在している。矢印は花粉塊が昆虫に付着した後の運動を示している。s, 柱頭; v, 粘着体; p, 口吻の挿入される位置。

定する事が可能である。

以上の結果により、ツレサギソウ属に認められた多様なずい柱構造は、花粉塊を媒介する動物（主に昆虫）への適応により生じたのではないかという可能性が強く示唆される。それ故、花粉媒介昆虫の調査と適応関係の研究を行った。

グループⅠの大部分の種の花粉媒介昆虫は、夜行性の蛾であり、ランの花粉塊は蛾の複眼や口吻に付着する。（図2）。花粉塊を媒介する蛾の口吻は距の中の蜜には到達するが、距の先端までは届かない長さである。ランの凹面状の柱頭面のサイズと蛾の頭部のサイズとは大体一致している。この事は蛾が吸蜜の最中に、頭部を凹面状の柱頭面に密着させると、花粉塊の粘着体が蛾の頭部に付着し、次の花で受粉が行われることを意味する。ホソバノキソチドリでも基本的には同じだが、ずい柱の構造により花粉塊は口吻のななめ下側に付着する（図2 C, F）。タカネトンボでも基本的なメカニズムは同様である。この種では距が短く、幅広い唇弁が前方に突き出ている。この特徴はタカネトンボが、甲虫類（調査地

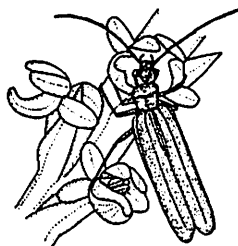


図3. タカネトンボを訪花するモモトカミキリモドキ。

点ではモモトカミキリモドキ）により花粉媒介されている事と適合している（図3）。口吻の短い甲虫類は長い距の底にある蜜を利用できない。タカネトンボの短い距には蜜が距の入り口付近まで貯まり、甲虫類でも容易に利用することが可能である。唇弁の形と姿勢は、甲虫にとまり場所を提供し、甲虫を粘着体の下に導くのに役立っている。

グループⅡの種では、唇弁の姿勢、側裂片、唇弁基部中央の隆起、ずい柱の柱頭下部の突起などは全て、蛾（種類によってはチョウも）の口吻をずい柱の左右の粘着体のどちらかに導く工夫であることが判明した（図4）。このグループの細長く多少とも湾曲した粘着体は蛾の口吻に巻き付くのに適している。

グループⅢのニイタカチドリとグループⅣのイイ

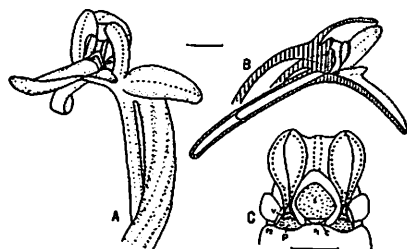


図4. トンボソウなどに見られる花粉塊の付着様式。口吻の挿入は唇弁の側方からに限定されている。A, 花の正面観。B, 花の縦断面。C, ずい柱の正面観。s; 柱頭。v; 粘着体。c; 柱頭の下突起。p; 口吻の挿入される位置。r₁; 唇弁の基部中央部の隆起。r₂; 唇弁の基部側方の隆起。

ヌマムカゴの花粉媒介昆虫は未知である。ニイタカチドリでは自花受粉が観察されたが、これは二次的な現象であろう。両種とも距の短い種類である。この事は、タカネトンボと同様に、鱗翅目以外の昆虫に適応して進化した事を予想させる。

以上をまとめると、ツレサギソウ属の種は花粉を媒介する昆虫に適合して進化してきたと結論できよう。しかし、1種の昆虫に花粉塊を付着させる様式（花の構造）は複数存在する。長さ5mm以上の細長い距を持つ種は鱗翅目昆虫（主に蛾）により花粉塊を媒介されるが、蛾に花粉塊を付着させるずい柱の構造は、本研究でも4タイプが認められた。長さ3mm以下の距の短い種の花粉媒介昆虫としては、甲虫類だけでなく、双翅目、膜翅目なども候補に挙げることが出来る。様々な昆虫のグループに対する複数の適応形態が、ランの適応放散を持たらしていると考えられる。

1つの昆虫グループに対する適応形態の1つのタイプの系列の中でも、昆虫の大きさや習性に依じて適宜修正が行われていると予想される。蛾の中での目につく転換は中型のヤガ・シャクガからスズメガへのポリネーションシンドローム（送粉症候群）の変化である。中型のヤガ・シャクガは10mm前後の口吻を持ち、花のニオイの刺激で花を探し、花序にとまって吸蜜する。一方、（小型の）スズメガは、20～30mm位の口吻を持ち、花のニオイと（薄暮の）視覚をたよりに花を探索し、ホーバリング（停止飛行）しながら吸蜜する。この事に対応して、中型のヤガ・シャクガに花粉媒介されるツレサギソウ属植物（例、キノチドリ）は、15mm前後の下向きや上向きに湾曲した距と黄緑色の花色を持つものが多い。—

方、スズメガに花粉媒介される種（例、ハシナガヤマサギソウ、ハチジョウツレサギなど）では、3～4 cmの比較的直な距と白っぽい花色を持つものが多い。このように、種内または近縁種間で、“異なる昆虫に適合した生態型”（Ecotype）というものがある。この異なる昆虫に適合した生態型の分化が積み重なり、現在目にする多様性を生み出したと考えられる。

この文の最初に述べたずい柱を中心とした形質の解析と送粉昆虫に対する適応をもとに、ツレサギソウ属の進化的系統関係を従来より正確に考察することが可能である。現在の時点ではツレサギソウ属全体を取り扱うのは困難なので、その中の1群のトンボソウ群を取り挙げた。このグループは花序にとま

った蛾の口吻を粘着体の下に誘導し、粘着体を口吻に巻きつける戦略をとっている。トンボソウ群を特徴づける唇弁の基部の側裂片は、この戦略の一端をになうものであった。形質の特殊化の方向性により、ミズチドリはこの群の原始的な種であり、ヒロハノトンボソウなどは特殊化した種であると結論される。ツレサギソウはこのトンボソウ群に近縁で、スズメガに送粉されるように適応進化したため、側裂片が退化するなど、更に特殊化が進んだ種ではないかと私は現在考えている。

ツレサギソウ属の他のグループでも、このように形質の解析と、形質の進化の方向性を組み合わせることにより、種間の系統関係の理解を深めることが出来ると思われる。

[植物ニュース] 133. ハルナユキザサ (ゆり科)

Smilacina japonica A. Gray var. *robusta*
(Makino et Honda) Ohwi

ユキザサの「壮大な変種で、茎は高さ1.5 m、葉の長さは20 cmにもなり、液果も大型である。大きな特徴はその根茎で、太くて節間がつまって数珠状になることである。はじめ群馬県榛名山で発見されたのでこの名がある。その後軽井沢でも採集された。」（日本の野生植物、平凡社による）。このハルナユキザサは軽井沢以外では、山崎惇が野辺山で採集しているが、同じ南牧村の平沢で確認できた（1988, 12, 5）。地上部はすでに枯れていたが、その草丈は1 mを越えていた。壮大な数珠状の根茎は、いくつものに枝分かれしていて、その長さの総計は1 m以上にも及んでいた。（池田登志男）



134. サツキヒナノウスツボ

Scrophularia musashiensis Bonati

上伊那郡の木曾山脈西駒ヶ岳の山麓からこの稀品の産地が報ぜられているが、筆者も1986年7月27日に伊勢滝近くの標高1800 m位の林道沿いの林縁草地で採集した。標本（No. 89719）は信州大学に納めてある。（浅野一男）

135. コマガタケシラベ

Abies veitchii Lindley var. *komagatakensis* Hayashi シラビソ（シラベ）の球果は普通、暗青紫色で、時にオリーブ色をしたアオシラベも普通に混生して見られる。ところが1988年9月9日釜無山麓の海拔凡そ1450 m地点で、苞鱗の極めて大きな、濃橙色をした球果を採集した。そこで林弥栄博士に送ったところ、コマガタケシラベと同定された。

甲斐駒ヶ岳の海拔およそ2400～2450 mで1952年に蟻屋欣二氏と荻住昇氏が発見し、これをもとにして変種として発表されたもののようである。発見場所が長野県側であるかどうかは不明であるが、今回の発見により本県にもたしかに分布していることがわかった。樹上高くに球果が着くのでなかなか発見しにくいのではないと思うが、注意すれば他でも発見されると思う。同定いただいた林博士にお礼申し上げます。（今井建樹）

136. オオイタドリ

Reynoutria sachalinensis Nakai

北アルプスの上高地にも裏日本型分布のオオイタドリが分布する。1988年8月16日、梓川の右岸（明神橋の東北約1.5 km）でケショウヤナギの写真を撮り、一休みして周りの植物を観察中に見つけた。道路沿いの石垣約2.5 mの上ののり面に貧弱な2株（草高約0.7 m）があった。上高地には、まだオオイタドリの記録がない。形状から見て多分のり面へ播種されたものであろう。

近年、長野県下にはこのような例が各地で見つかっている。下伊那郡上村しらびヶ峠、上伊那郡長谷村北沢峠、松本市本郷稲倉峠、東筑摩郡四賀村東北山などである。（横内文人・横内 正）