

The Most Important Biological Characters used in Sectional Classification in Primula

節和名	Section	Number of species	Primary homo- styly	Leaves involute	Pollen type	Chromosome base no.	Multi- cellular hairs	Meal	Whorls super- imposed	日本
クリンソウ節	Proliferae	19	+ -	-	3-c	11	-	+ -	+ -	クリンソウ 1種
サクラソウ節	Cortusoides	23	+ -	-	3-s	11,12	+	-	+ -	サクラソウ・カッソソウ・オオサクラソウ 3種
	Sphondylia	8	+ -	+	1-3-c	9	+ -	+ -	+ -	
エゾコザクラ節	Cuneifolia	2	-	+	3-s	11	-	-	-	エゾコザクラ・ヒナザクラ 2種
	Suffrutescens	1	-	+	3-s	11	-	-	-	
	Amethystina	8	-	+	3-c	11	-	-	-	
	Parryi	5	-	+	3-s	22	-	+ -	+ -	
	Auricula	22	-	+	3-c	33	-	+ -	-	
	Primula	7	-	-	st	11	+	-	- (+)	
	Sredinskya	1	+	-	st	11	+	+	-	
	Auganthus	2	-	-	3-s/st	12	+	-	+ -	
	Monocarpicae	13	-	-	3-c/s	9	+	+	+	
	Obconicolisteri	16	-	-	3-c/s	12	+	-	-	
	Malvacea	5	-	-	3-s	12	+	-	sp	
	Pycnoloba	1	-	-	3-s	12	+	-	-	
	Pinnatae	4	-	-	st	12	+	-	-	
コイワザクラ節	Reinii	4	-	-	3-s	12	+	-	-	コイワザクラ・イワザクラ・ヒダカイワザクラ・テシ オコザクラ 4種
	Bullatae	7	-	-	3-c	12	+	+ -	-	
	Dryadifolia	4	-	-	3-s	?	-	+	-	
	Carolinella	9	-	-	?	?	+	-	sp	
	Chartacea	5	-	-	?	?	-	-	-	
	Davidii	17	-	-	3-s	?	+	-	-	
	Petiolares	27	-	-	3-s	11	-	+ -	-	
	Crystallophlomis	45	-	-	3-s	11	-	+	+ -	
	Cordifoliae	7	-	-	3-s	11	-	+	-	
	Sikkimensis	9	-	-	3-s	11	-	+	+ -	
	Oreophlomis	8	-	-	3-s	11	-	-	-	
	Fedtschenkoana	1	-	-	3-s	11	-	-	-	
	Armerina	14	-	-	st	11,10	-	-	-	
和名無し	Glabra	3	-	-	3-s	8	-	-	-	ヒメコザクラ 1種
	Yunnanensis	15	-	-	3-4-c	8 (11)	-	+	-	
ユキワリソウ節	Aleuritia	27	-	-	3-5-s	9	-	+	-	ユキワリソウ・ユウバリコザクラ・ソラチコザクラ 3種
	Pulchella	15	-	-	3-4-c	8	-	+	-	
	Minutissimae	23	-	-	3-c/s	11	-	+ -	-	
	Denticulata	11	-	-	3-s	11	-	+ -	-	
	Capitatae	2	-	-	3-s	9	-	+	-	
	Muscarioides	18	-	-	3-s	10	+ -	+ -	- sp	
	Soldanelloides	17	-	-	3-s	10	+ -	+ -	- sp	
Total 38 sections		425								
Notes:		3-c pollen 3-colporoidate 3-s pollen 3-syncolpate st pollen stephanocolpate sp flowers arranged in a spike (in the remainder, flowers borne in whorls, or solitary)								

(細川注) この表はJohn Richards著『PRIMULA』(2002) (Kindle版) の表「The Most Important Biological Characters used in Sectional Classification in Primula」を元にして、節および種の和名を書き入れて改変したもの。7つの形質は左から順に初期同型花柱性(同型花柱性が基本的か、異型花柱性か)、葉の内巻き(生育初期の芽内姿勢に内巻きと外巻きがある)、花粉のタイプ(3-c…pollen 3-colporoidate 類内口式溝型花粉、3-s…pollen 3-syncolpate 合流溝型花粉、st…pollen stephanocolpate 多溝型花粉(数字は溝の数))、染色体基本数、多細胞毛の有無、粉の有無、多段輪生(spは穂状花序に並ぶ花、残りは輪生(+)または単生(-)となる花)。

北海道のユキワリソウ類に興味を持って、日本の中でそれらの植物が植物学者によってどのように名づけられてきたか、学名の変遷を通して世界の近縁種の中でどのように位置付けられてきたかを、江戸時代から遡って概観してみた（北海道ユキワリソウ雑録（1）～（4））。その中で、今のところ最も新しく、また良く引用されるPrimula属のmonographとしてJohn Richards著『PRIMULA』（2002年）を知った。北大の図書館で346頁もある本のほんの一部だけをコピーさせてもらったけれど、ユキワリソウ類に関連した部分をもっと読んでみたくて、Kindle版(First eBook publication 2014)を購入した。

RichardsはPrimula属の節の分類に用いられる最も重要な生物学的形質として7つの形質を挙げている。38の節は、これらの形質の組合せで特徴付けられている。

Aleuritia節についての記述を、少し長いけれども訳してみる。

「 Section Aleurititia Duby,
Bot. Gall. ed.2, 1: 384 (1828) emend. Schott,
Sippen d. Oesterr. Prim.: 10 (1851)
(Section Farinosae Pax (1889) et auct. plur. post. p.p.)
Type species P. farinosa L.

記載：小型あるいは中型の植物で、通常粉をふいた多年草、通常は地面を這わず、落葉性、地上で粉をふいた休眠芽によって越冬する。葉は披針形からスプーン形状、無毛、滑らかあるいはシワがある、通常は翼がしばしば不明瞭になり、葉身は全体的に細かな小鈍鋸歯状、通常先端は丸みを帯びており、芽内姿勢は外巻き（evolute vernation）。茎は開花時に通常は葉を越えて伸び、小花梗の先に1個の散形花序を着ける、それは通常は萼の長さを越えるが、通常は小さな包葉を着け、それはしばしば基部がやや膨れている（しかし袋状ではない）。萼は角柱ではなく円筒形。花冠は平らで、紫色、薄紫色、ピンクまたは白色、黄色の環があり、まれに無環、異型花柱性または同型花柱性、狭い管状部が通常は萼を越え、花冠は深く二裂、花冠はしばしば10葉状に見える。花粉は3-5合流溝型（3-5syncolpate）、あるいは3種においては球状～扁平状の3-内口式溝型(3-colporoidate)である。蒴果は、通常、細長い円筒形であり、通常、萼の長さを越え、5つの先端弁によって裂開する。種子はかなり小さく、丸く、しばしば球状で滑らかである。x=9、異型花柱性種は二倍体、同型花柱性種は通常倍数体、染色体はサイズが一定。異型花柱性種はしばしば完全に自己不和合性である。開花5月から6月（栽培ではしばしば4月）。

分布：ほぼ属の生育域全域にわたっていて、環太平洋およびヨーロッパのすべての主要な山系、北アメリカ、大コーカサス、シベリアおよび中央アジア、しかし中部および東部シノヒマラヤには存在しない。南アメリカの唯一のPrimula。

湧水池の周りの特徴的な植物で、時には出水による石灰質泥灰土、小川沿いなどの植物ではあるが、他の湿った開放生息地でも発生する。その範囲全体にわたって、リンドウ属、ムシトリスミレ属およびスゲ属と集団でしばしば生育する。

Sect. Aleurititiaは元々Dubyによって、type speciesのP. farinosaおよびP. halleriを含む3つの種によって基礎づけられ、これはP. farinosaを含むいずれのSection名よりも正しい名前である。Paxによる、後のより親しみのある名前のFarinosaeは、現在の扱いではそれから除外されているArmerina, Oreophlomis, Yunnanensis, Glabra, Pulchella 及びSoulieiの一部または全部のメンバーを含むように通常取られていた（Smith&Fletcher、1944、Wendelbo、1961b）。この広大な集合体（Smith & FletcherによるFarinosaeの82種のリスト）は明らかに異形属であり、DNAがこれを確認している。これには、染色体数 x = 11、10、9および8の植物が含まれる。属に含まれるすべての花粉タイプが知られている。；それぞれの種は粉をふくか又はふかない。それぞれののsectionで説明するように、他の多くの機能が異なる。細胞学者Bruunは、染色体、花粉および形態からの証拠から、Farinosaeがいくつかのsectionに分割されるべきであることを強く示唆した。

後の著者達はこれらの提案をほとんど無視したが、Smith&Fletcher (1944) はFarinosaeを8つのSubsetionに細分した。彼らの11の染色体によるSubsetionのうち、Wendelbo (1961年) はAuriculataeをOreophlomis節、Schwarz (1971年) はArmerina節、FletcherのSibirica節はArmerina節、Bruun (1932年) はBalfourのYunnanensis節を認めた。Bruunの'Stenocalyces'、およびSubsetion Inayatii (両方とも $x = 8$) は、3~4 colporoidateまたはcolporateの花粉を含むいくつかの種とともにPulchella節に含まれている。一方、SubsetionであるGlabraもまた $x = 8$ であるが、しかし3 syncolpate 花粉である、それもここで節として確立される。

結果的に、元の82種のうちの27種だけが、現在、Aleuritiaに残っている。現在の扱いでは、Aleuritiaは、その同族の間で次の点で区別される。染色体数は $x=9$ 、豊富な粉をふき、少なくとも休眠芽と花序の上にほとんどの場合通常白い粉がある。花筒は通常萼の少なくとも2倍あり。萼を越える細長い蒴果を持つ；3種を除いて、syncolpate花粉。この定義の下では、この節は形態学的かつ生態学的に自然な集団であるように見える。しかし、DNAは、調査された19種すべてが単一の主要なclade内に入るが、それにもかかわらず、この群は側系統 (paraphyletic) であることを示している。特に、アジア系のP. algida、P. daraliaca、P. longiscapaは、この大集合の残りの部分よりもOreophlomis節の2つの種 P. ellipticaおよびP. clarkeiとより強く結びついている。彼らに似て、それらはAleuritiaの残りの部分と区別するcolporoidate花粉と滑らかな葉を持っている。

それらは大コーカサス地域とシベリアにしか見つからず、節の残りのメンバーは完全に欠けている。これらの3つの種をOreophlomis節と結びつけるのは魅力的だが、後者の節は $x=9$ ではなく $x=11$ であり、Oreophlomisに属する種は粉をふかない。その結果、形態学的根拠に基づいて、私はこのP. algidaグループがAleuritiaに留まるべきだと判断し、新しいSubsectionの中に分類した。Oreophlomisの祖先はおそらく彼らの血統に関わっていたのであろう。むしろ驚くべきことに、ヨーロッパ、アメリカ、東アジアの種もまた2つの異なるsubcladeに分類される。subclade (I) は、P. FarinosaとアメリカのP. mistassinicaに基づいており、P. incana、P. laurentiana、P. magellanica、P. strictaおよび日本のP. yuparensisを含む。Armerina節に分類されている交雑による異質倍数体 (allopolyploid) P. egaliksensisの仮説的な雌親もここにある。他のsubclade (II) は、東アジアの二倍体P. modestaに基づいており、局所的なアメリカの二倍体P. alcalinaとP. specuicola、四倍体P. borealis、そして興味深いことに、中央アジアのP. capitellata (ここでは誤認の可能性がある) が含まれている。このように、Aleuritiaの祖先は、一回はヨーロッパから西へ(subclade I)、そして一回はアジアから東方へ(subclade II)と北アメリカに2回侵入した可能性がある。

それにもかかわらず、注目すべきことに、属の最も広範な部分であり、4つの大陸に固有のsection Aleuritiaeは、主なシノヒマラヤ (Sinohimalayan) 地域、つまりPrimulaの中心地では代表されていないことである。Pulchella節とYunnanensis節は花粉のタイプと基本染色体数が異なる。これは、Aleuritiaが北半球の多くの山岳地帯を通じて移住することに顕著に成功していることが証明された高度に派生したグループであることを強く示唆している。Aleuritiaは、壮大な倍数体複合体であり、すべての二倍体種が異型花柱性であること、およびすべての倍数体は同型花柱性のP. borealisからは離れていることを示している。種は二倍体 ($2n=18$)、四倍体 ($2n=36$)、六倍体 ($2n=54$)、八倍体 ($2n=72$)、および14倍体 ($2n=126$) の段階が知られている。二倍体および四倍体の種は3-syncolpate花粉を有し、6倍体および8倍体は4-syncolpate花粉を有し、14倍体のP. strictaは5-syncolpate花粉を有する。高緯度地で(両半球内で) 倍数体が出現する傾向があり、倍数体P. laurentiana、P. scandinavicaおよびP. magellanicaおよび14倍体P. strictaは、北緯60°の南または南緯50°の北には出現しない。自殖の同型花柱花 (homostyles) が異型花柱花 (heterostyles) よりも効率的な長距離分散をすることが証明されており、倍数性は自家受精の有害な影響に対して同型花柱花が「緩衝」になるのを助けているようである。間違いなく、このグループが示した同型花柱性 (homostyly) 傾向は、その普及に重要な役割を果たしている。訪花昆虫 (pollinator) が希少な北極地方の生息地でも自殖は有利であろう。」

上掲の「The Most Important Biological Characters used in Sectional Classification in Primula」一覧表に、節の和名と日本に生育する種名を書き加えが、それについて少し説明を加える。

コイワザクラ節 Sect. Reinii という名前は、フランシェ (Franchet) とサバティエ (Savatier) が1879年の『日本植物目録』の中で採集者のライン (Rein) にちなんでコイワザクラにつけた学名 P. reiniiに基づいている。

その節に属する4種は全て日本産で、日本固有の節である。1966年に「北陸の植物 Vol.15、No.1~3」において、稲垣貫一・豊国秀夫両氏が「サクラソウ属の新節 テシオコザクラ節」(Sectio Takedana, sectio nova Primulae)を発表し、テシオコザクラ *Primula takedana* TatewakiをTypeとしてコイワザクラ節から独立させた。その後1977年井上健氏が『野生のサクラソウ』の中の「日本のサクラソウの種類」で正式ではないもののこの節にヒダカイワザクラも含めた。1982年に出版された清水健美博士の『原色新日本高山植物図鑑 (I)』でもそれが踏襲された。

しかし、1993年に出版された『FLORA OF JAPAN IIIa』で「PRIMULACEAE」を担当した山崎敬博士はSection Hidakanaeを新節として発表し、その中に2種、*P. hidakana*と*P. takedana*を含めた。

これらの節の名前はこのRichardsの『PRIMULA』では認識されていない。現在でもWikispeciesにはどちらの名前も無い。2009年に出版された『世界のプリムラ』では愛媛大学山口聰准教授が「日本産のサクラソウ属」の中でテシオコザクラ節Sect. Takedanaに2種を認めて、「ヒダカイワザクラはコイワザクラ節よりはむしろテシオコザクラ節に含めて考えた方が妥当のようである」と述べている。

まだ和名の無いと思われる*Glabra*節についても『PRIMULA』の一部を訳してみる。

「Section *Glabra* (Smith & Fletcher) Richards (1993)
(Section *Farinosae* Pax subsection *Glabra* Smith & Fletcher, Trans. Roy. Soc. Edinb. 61: 46 (1943)).
Type species *P. glabra* Klatt.

記載：粉や毛が欠けている小さな落葉性の植物。外巻きの芽内位置 (revolute vernation) を示すスプーン型の葉があり、おそらく*Armerina*節に関連しているが、根のある休眠芽がある。包葉の基部は袋状であるかまたは袋状では無い。開花頭が緊密で、花開きが少なく、花茎は通常は茎よりも短い。短い環状の花冠は短い (5mmまで) 鐘形の萼を越えない。花は小さく、直径10mmを超えない、異型花柱性、または*P. macrocarpa*は同型花柱性、花粉は3-syncolpate。蒴果は通常短い。x=8。

分布：東ネパール、シッキム、ブータン、チベット南東部、ビルマ北部、雲南省、四川省、陸中。
湿った高山地帯で、しばしば酸性基層を覆う、4000~5000m (日本ではいくぶん低い)。

*Glabra*は*Aleuritia*の外れ値として通常捨て去られている、あまり知られておらず重要ではないグループである。しかし、それらは、粉の欠如、短い幅広の花筒、小さな頭花、しばしばやや袋状の苞葉、鐘形の萼、および染色体数 $x = 8$ を含む多くの重要な特徴を有する。*Aleuritia*とは密接な関連はない。さらに、その酸性泥炭質の生息地は、後者の節が石灰質の平地に特徴的に見られるの非常に対照的である。むしろ、*Glabra*は*Armerina*と*Oreophlomis*と同じ血統から出てきた可能性が高いように思えるが、今は異なる染色体数を持っている。今のところDNAからの情報はない。

*P. glabra*群と比較して、日本の四倍体同型花柱性の*P. macrocarpa*は、地理的にも形態学的にも離れた位置をとり、他の種よりも頑丈で、長い蒴果を持つ。*P. macrocarpa*はSmith&Fletcherのsubsection「*Auriculatae*」、すなわち*Oreophlomis*に置かれた。代わりに、私はここにそれを置いているが、いくらか躊躇している。しかし、花粉のタイプ、基本染色体数、短い袋状の花筒、釣り鐘形の萼や小さな花は、*Glabra*節の残りの部分と同様である。」

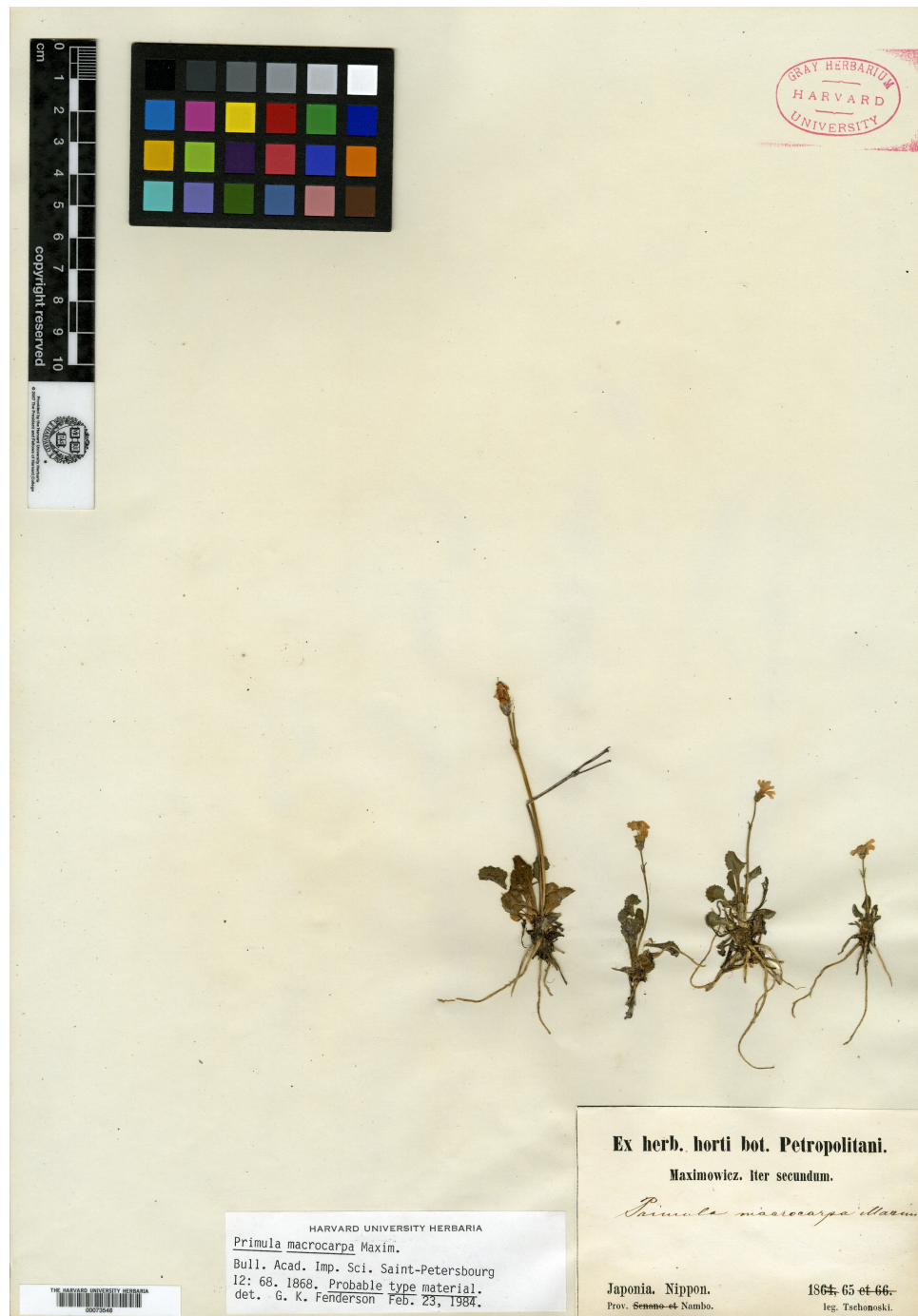
ヒメコザクラの種の記載部分も訳す。

「*Primula macrocarpa* Maxim., Bull. Acad. St. Petersburg. 12: 68 (1868) non Tanaka (1874) = *P. cuneifolia* subsp. *hakusanensis*
P. hayaschinei Petitm. (1907) *P. nipponica* Pax (1905) non Yatabe (1890)

記載：葉は卵形、鋸歯状、淡緑色、匍匐性で、3×1cmまで。茎は8cmまでで、10mmまでの小花梗の上に1～4個の小さな白い花をつける。包葉は袋状にならず、鋭くて狭く、5mmまで。萼は5mmまでの釣り鐘形。花冠は直径8mmまで、短く幅広の花筒は萼を越えない、同型花柱性。蒴果は楕円形で、不均衡に大きく、萼から顕著に突き出る。2n = 32。おそらく自殖である。

分布：早池峰の高山からしか知られていない。陸中、本州、日本。

*P. macrocarpa*は園芸的に重要ではないが、見かけ上の親戚から遠い日本の山の頂上にこのhomostyle四倍体が出現するのは興味深い。*P. macrocarpa*は表面的には、同じ地域の一般的な場所からの*P. nipponica*の小さな花の形態に似ているが、後者は内巻きのvernation、そして全く異なる染色体数を有するので、この類似性はおそらく収束進化によって生じている。*P. macrocarpa*はArmerina / Glabra先駆植物からの遺存植物(relic)であると推定されなければならない。これは、かつて、東アジア海域に広範囲に分布していた可能性があり、もしかすると長距離分散による孤立した入植かもしれない。」



1993年の『FLORA OF JAPAN IIIa』でも*P. macrocarpa*はSect. Aleuritia ユキワリソウ節に分類されている。2007年の『世界のプリムラ』ではRichards氏が序文を寄せてもいるが、山口聰氏の「日本産のサクラソウ属」での扱いもやはりユキワリソウ節となっている。

左の画像はヒメコザクラのType標本。須川長之助が採集しMaximowiczが記載したもの。右から二番目のもので、地上5cmほどしかなく小さい。Netに出ているヒメコザクラの写真を見ても、標本画像を見ても、葉の先に目立つ鋸歯があって、日本の他のユキワリソウ類とちょっと違うという印象を持っていた。しかしこの雑録は北海道のユキワリソウ類についての文であるし、今回はRichards『PRIMULA』を主要なテキストにしているので、まだ見たこともないヒメコザクラについてはこれ以上深入りしない。

Harvard University Herbariaより

『PRIMULA』のSect. Aleuritiaには27種が認められている。その中に日本の種は2つ。P. yuparensisとP. modesta。以下必要部分だけを訳す。

「Primula yuparensis Takeda, Notes Roy. Bot. Gdn. Edinb. 8: 94 (1913)
P. modesta Bisset & Moore subsp. yuparensis (Takeda) Smith & Forrest (1928)
P. sorachiana Miyabe & Tatew. (1933)

記載：アジアで唯一のP. farinosaとP. mistassinica関連植物である。形態学的に後者に非常に類似しているが、豊富な白い粉と紫色の（時には白）白い目を持つ比較的大きな（直径15mmまで）、同型花柱の自殖の花を持つ。四倍体。しばしば、異なる形状、黄色い粉、および短い柄（5mmを超えない）のスプーン形の葉を有するP. modestaの広範囲にわたる日本の複合体と混同される。2n = 36。

分布：日本の北海道の夕張岳からのみ知られる。

主に高山帯にある。けれども 'P. sorachiana' (var. sorachiana (Miyabe & Tatewaki) Halda (1992)) というのは、同じ山からの、1茎により多くの花を持つ低地の植物を指す。DNAの研究は、この日本の固有種が、おそらく北アメリカからの西太平洋へのP. farinosa/mistassinica 類似植物の早期の侵入の残存であることを示唆している。中央アジアに起源があると思われる比較的類縁の薄いP. modesta群が現在この地域で優勢である。

栽培：私は5年間、鉢植えでvar. sorachianaを育てた。この節の大部分とは異なり、それはよく叢生し、切り分けから栄養的に繁殖させることができる。それはきままに花を咲かせ、矮生（3cm未満）であり、良いガーデンプラントになる。」

「Primula modesta Bisset & Moore, Journ. Bot. 16: 134 (1878)
P. farinosa L. subsp. modesta (Bisset & Moore) Pax (1905)
P. matsumurae Petitm. (1907)
P. ajanensis Busch (1926)
P. fauriae Franch. (1886)

記載：北西太平洋からのこの複合体は、主に、少なくとも下面は黄色い粉をふき、狭い葉柄の先に円い葉身を持つスプーン型の葉と、通常は短い（まれに5mmを超える）萼によって区別される。一般的に、この植物はP. farinosaに関係する大部分の種とは異なった外観をしている。花粉は3-4syncolpate。2n=18。異型花柱性。短花柱花（スラム型 thrum type）は完全に自家不稔。長花柱花（ピン型 pin type）は5%まで自殖である。

分布：日本の4つの主要な島全域の山地にあり、北方では海岸にまで降下する。そしてそれは千島列島を通じて、長い果実が特徴のP. sachalinensisへと繋がる、そして四倍体となり、大部分がアメリカにあってアリューシャン列島を通じて下方に伸びるP. borealisへと延長される。韓国本土と近隣のシベリアのいくつかの場所にもある。通常は湿った開けた場所で、むしろ基板が豊かな場所にある。DNAはP. modestaが中央アジアのP. capitellataとアメリカのP. borealis、P. alcalinaおよびP. specuicolaの両方に関連していることを示している。このグループは、中央アジアから太平洋の縁に入植したようである。

変異：この種は、日本におけるAleuritiaの主要メンバーであり、広範囲にわたる分布と生息環境を持つ、地域によっては普通種であり、かつ非常に変異のある種でもある。変種の分類学的境界と地位について多くの議論がなされている。現在、以下の整理が最も一般的に採用されている。

Var. *modesta* 葉は、葉柄に向かって徐々に狭くなっていて、縁はほとんど捲れない。直径10～15mmの花；約10mmの小花梗。日本の4つの主要な島の全て。

Var. *fauriae* (Franchet) Takeda 葉は卵形になり、縁は強く捲き込み、急に茎に向かって狭くなる。直径7-8mmの花；最大20mmの小花梗。本州北部、北海道、そして千島。

Var. *matsumurae* (Petitm.) Takeda ずんぐりとしてがっしりした植物は、倒皮針形の葉を持ち、徐々に基部に向かって狭くなり、葉柄は不明瞭。直径15-20mmの花；小花梗は10～15mm；花弁は8mmになる。北海道の礼文島と天塩地方；韓国とウラジオストック地域にもある。」

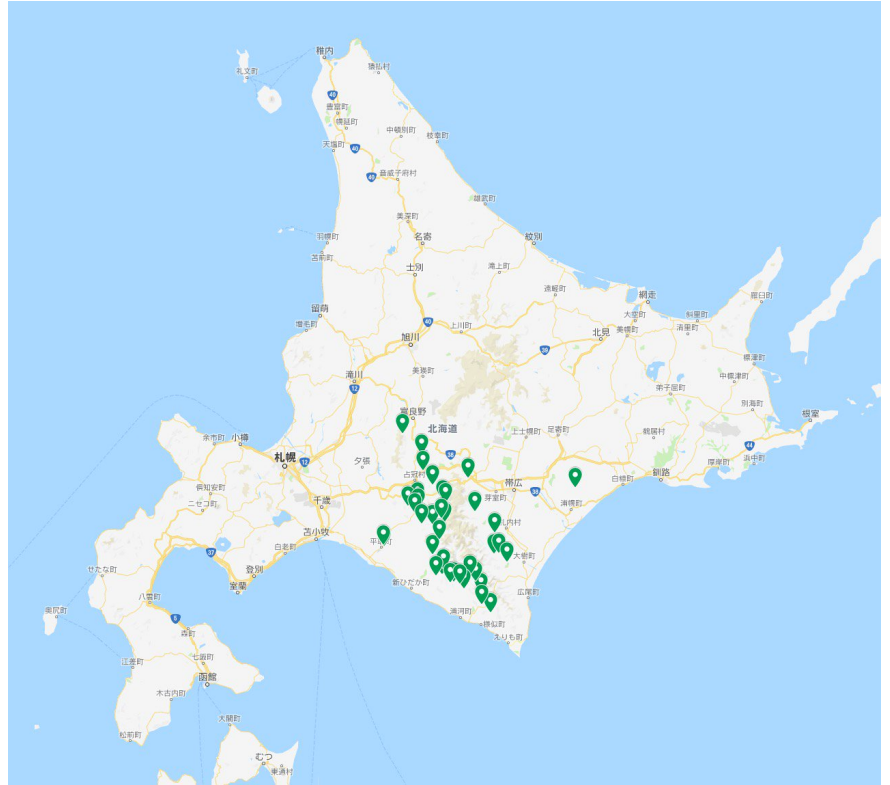
ソラチコザクラ *P. sorachiana*はこれまでの雑録で見てきたように、日本国内では種としての扱いが定着している。しかし、

『PRIMUMULA』では残念ながらユウバリコザクラの変種の扱いだった。ソラチコザクラが最初に発見されたのが、夕張岳からわずか17Kmほどしか離れていない場所であったので、当初関係があると見なされたが、その後の豊国秀夫博士や伊藤浩司博士の調査などで、日高山地全域が主要な生息地であることがわかってきた。また、ごく最近には、飛び離れた浦幌町の山地に残存することも確認された。

豊国秀夫教授の下でユキワリソウ節について研究していた原信彦さんは花粉の形態を調べて次のように述べている（1993年）。

「本研究で観察した花粉の形態では、二倍体のものはすべて極で溝が合流する 3-para-syncolpate 四倍体のヒメコザクラは 4,5-para-syncolpate で極で溝が合流します。しかし、四倍体のユウバリコザクラは、極で溝が合流しない 4,5-colpate であり、他のものと大きく異なっています。一般的に、花粉の形態はかなり系統内で均一であり、系統関係を理解するうえで重要な形質でありますので、この事実は、ユウバリコザクラが他の日本産ユキワリソウ節植物とは別系統であることを示唆し、ユウバリコザクラとソラチコザクラの類縁性についての再検討の必要性を示すと考えられます」

ソラチコザクラという種は *P. yuparensis* 及び *P. modesta* 群と、歴史的にいったいどのような関係にあるのか、とても興味がある。



標本・文献・netの写真情報などを元にした *P. sorachiana* 分布図

次に『PRIMUMULA』による、*Aleuritia* 節のメンバーを見てゆく。

Section Aleuritia

Subsection	Species	Distribution	hetero- /homostyle	2n=
Aleuritia	<i>P. modesta</i>	Japan	heterostyle	18
Aleuritia	<i>P. specuicola</i>	SW USA	heterostyle	18
Algida	<i>P. algida</i>	W Asia	heterostyle	18
Aleuritia	<i>P. exigua</i>	Bulgaria	heterostyle	18
Aleuritia	<i>P. frondosa</i>	Bulgaria	heterostyle	18
Algida	<i>P. daraliaca</i>	Caucasus	heterostyle	18
Aleuritia	<i>P. alcalina</i>	Idaho	heterostyle	18
Algida	<i>P. longiscapa</i>	C Asia	heterostyle	18
Aleuritia	<i>P. mistassinica</i>	N America	heterostyle	18
Aleuritia	<i>P. farinosa</i>	Europe	heterostyle	18
Aleuritia	<i>P. anvilensis</i>	Alaska	heterostyle	18
Aleuritia	<i>P. borealis</i>	Alaska	heterostyle	36
Aleuritia	<i>P. halleri</i>	Alps, Bulgaria	homostyle	36
Aleuritia	<i>P. yuparensis</i>	Hokkaido	homostyle	36
Aleuritia	<i>P. scotica</i>	N Scotland	homostyle	54
Aleuritia	<i>P. incana</i>	N America	homostyle	54
Aleuritia	<i>P. scandinavica</i>	Scandinavia	homostyle	72
Aleuritia	<i>P. laurentiana</i>	N America	homostyle	72
Aleuritia	<i>P. magellanica</i>	S America	homostyle	72
Aleuritia	<i>P. stricta</i>	high arctic	homostyle	ca.126
Aleuritia	<i>P. sachalinensis</i>	Sakhalin		
Aleuritia	<i>P. capitellata</i>	C Asia		
Aleuritia	<i>P. Baldschuanica</i>	C Asia		
Aleuritia	<i>P. Schlagintweitiana</i>	C Asia		
Algida	<i>P. fistulosa</i>	Siberia, Mongolia		
Algida	<i>P. serrata</i>	Siberia, Mongolia		
Algida	<i>P. pinnata</i>	Lake Baikal		

Richards 『PRIMULA』 によるAleuritia節の一覧表。元々「Secondary homostyly and polyploidy」の章で使われた表から'Latitude °N'の列を消去し、Subsectionの列と下の7行を加え、その7種に『PRIMULA』の各種の説明文に書かれているDistributionを書き加えたもの。Aleuritia亜節21種とAlgida亜節6種の計27種。

Richardsは『PRIMULA』において、Aleuritia節の中に、新しくAlgida亜節を建てた。ラテン語の記相文の後に続けて以下のように書いている。

「外側の葉は通常は匍匐性であり、しばしば長さが幅の3倍より小さく、質感が滑らかである。花粉はcolporoidateである。大コーカサス地方とシベリアのみに生育する。

DNA研究は西アジアのcolporoidate花粉を持つAleuritia種 *P. algida*と *P. daraliaca*と *P. longiscapa*を基本とする東シベリアグループは残りのAleuritiaとは密接には関連していないことを示した。そして私はそれらを一つの新しい全く別個の亜節としてここに分離した。」

Aleuritia亜節は21種。ヨーロッパを中心とするユーラシアに *P. farinosa*、*P. frondosa*、*P. exigua*、*P. halleri*、*P. scotica*、*P. scandinavica*、*P. capitellata*、*P. Baldschuanica*、*P. Schlagintweitiana*、ユーラシア東端に *P. modesta*、*P. yuparensis*、*P. sachalinensis*、南米の南端にただ1種 *P. magellanica*、北米に *P. mistassinica*、*P. specuicola*、*P. alcalina*、*P. anvilensis*、*P. incana*、*P. laurentiana*、それとヨーロッパと北米にまたがって周極分布する *P. stricta*。ベーリング海の両岸にまたがる *P. borealis* は飛んでサハリンにまで分布するという。

サハリンには Aleuritia節の種が3種ある。いずれも狭い範囲でしか見つかっていない。1種目は、サハリンでは南西端の海馬島にだけあるトドジマコザクラ。1933年に館脇操博士等によってユキワリコザクラの変種 *P. Fauriei* var. *ajanensis* とされた。1940年の菅原繁蔵氏の『樺太植物誌』に図が出ているけれど、5cmほどと小さくて、葉はなるほどユキワリコザクラに多少似ている。しかし1968年の『Flora of the U.S.S.R』では *P. matsumurae* とされている。それらの名前はいずれも最近の学名に従えば *P. modesta* の中に含まれる。

2種目はサハリンでは南部の泥火山地帯にのみ知られるカラフトユキワリソウ。1932年に中井猛之進博士が新種 *P. sachalinensis* として発表したもの。葉は *P. modesta* の中のユキワリソウに似ていて草姿が壮大。netにはその泥火山と思われる低平地に大群生し



Royal Botanic Garden Edinburghにある *P. sachalinensis* のタイプ標本

ている写真がupされている。<http://www.primulaworld.com/PWweb/photogallery.htm> (カナダのEveleigh, Pamさんが開設した「Primula World」サイトからsachalinensisを選ぶ。)

3種目はサハリン中部の川島山(=船泊山)とその周辺の山にのみ知られるカワシマコザクラ。1935年に宮部金吾・館脇操両博士によって、シベリア・アラスカの寒地に多い *P. borealis* と同定された。その報告は簡単なもので、当時樺太は日本領であったので、カワシマコザクラと新和名をつけ、日本新産と注記されただけであった。1941年原寛博士は樺太の植物を調べ、この植物が *P. borealis* とは葉の形が異なり、鋸歯も顕著であるなどとして、新種 *P. kawasimae* として記載発表した。記相文の後の注記に以下の意味のことを書いている。「この植物は *P. borealis* Duby とは、葉柄に向かって徐々に細くなってゆく狭くてまたはっきりとした鋸歯のある葉を持つこと、そして包葉と萼はその基部がより小さい袋状をなすことによって異なる。北米の *P. mistassinica* Michaux はこの植物に非常に近い、しかしこれはより鋸歯が目立たない葉と長く突き出した蒴果を持つ。」

しかし1968年の『Flora of the U.S.S.R.』では *P. kawasimae* の名は *P. borealis* の synonym に落とされ、現在 GBIF の扱いもそうになっている。

internet でカワシマコザクラの写真は一つしか見つけられない。2006年に咲くやこの花館で写されたもの。標本画像は公開されていない。その写真と「樺太植物誌」に描かれた図を見ると、エゾコザクラのような鋸歯があって、*P. borealis* とはあまり似ていないように見える。しかし2009年の「Russian Journal of Genetics」に掲載された N.K.Kovtonyuka and A.A.Goncharovb による *Primula* 属の系統関係を調べた論文には *P. kawasimae* も系統解析に用いられているので、ロシアでは以前から種として認知されているのかもしれない。

『PRIMULA』に戻って、それらの種の記述を見る。

「*Primula sachalinensis* Nakai, Bot. Mag. Tokyo 46: 61 (1932)

P. farinosa L. var. *chrysophylla* Trautv. & Mey (1856)

P. farinosa L. var. *xanthophylla* Smith & Fletcher (1944)

記載： *P. modesta* に非常に近いが、典型的な型では大量の黄色い粉をふき、かなり丈夫で、より明確な花茎を持ち、長い蒴果、しばしば萼の3倍もあり、伸長する果柄および袋状の苞葉基部をもつことによって区別できる。シベリア極東部からカムチャッカ、そしてサハリン島。樹木に覆われた岩場、そして「泥火山」にある。 *P. farinosa* のほとんどの極東の記録がこれに当たるが、そこからは世界のほぼ半分も離れている。南方では千島列島で *P. modesta* var *matsumurae* に置き換わるが、これは果実の長さが大きく異なる。」

「*Primula borealis* Duby, Mem. Soc. Phys. d'Hist. Nat. Geneve 10: 31 (1843)

P. parvifolia Duby (1844) ('parviflora' (sic) Fenderson 1986)

P. hornemanniana Hook. (1838) p.p. non Lehm. (1817) = *P. stricta*

P. sibirica Jacq. var. *borealis* (Duby) Kurtz (1894)

P. chamissonis Busch (1926)

P. tenuis Small (1898)

記載： America および 東Asia の近縁種とは以下の特徴の組み合わせによって異なる：葉が楕円形、葉はわずかに白い粉を持つ、花は大抵はラベンダー色だが、直径15mm(しばしばもっと小さい)までの紫色～バラ色あるいは白色の異型花柱花をつける、小花梗は8mmに達する。萼は短く、約3(～5)mm；苞葉は5mmに達し、基部で苞状に膨らむ。蒴果は萼の1.5倍。花粉は3-syncolpate。2n=36。

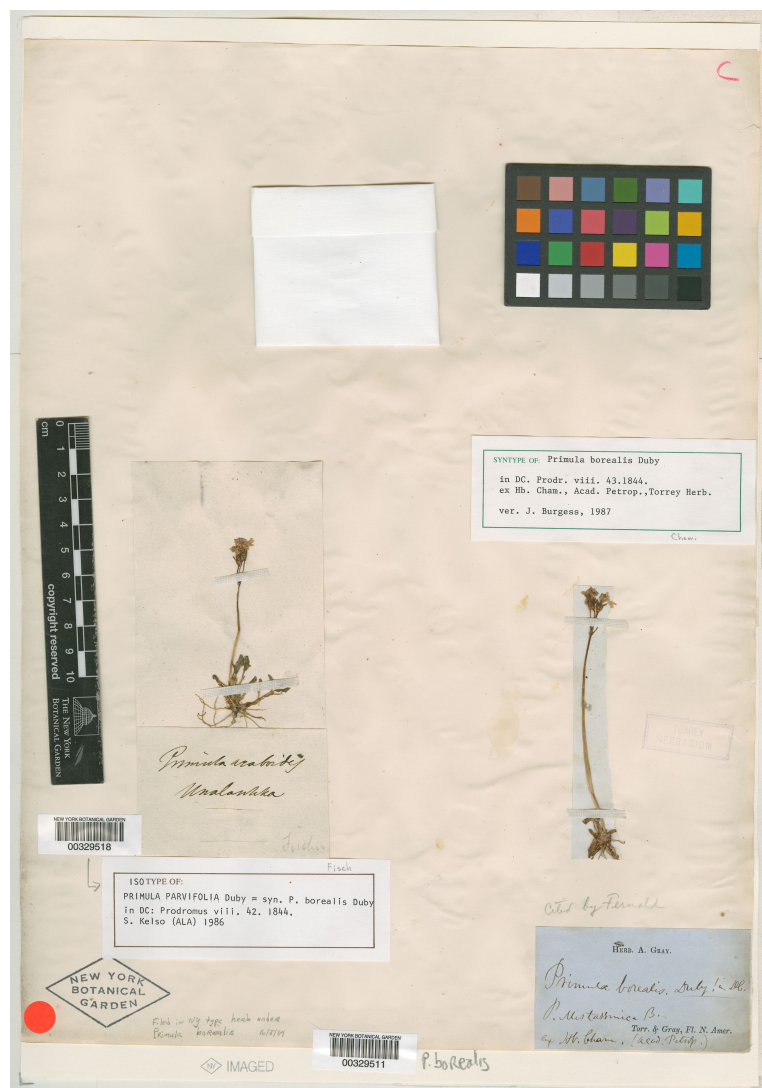
分布：Alaskaの沿岸西部および北部（Seward半島の先端部以外の全域を除く）および東北部の北極海岸のMackenzie川デルタの北岸。ただし内陸の記録はP. mistassinicaである。AleutianとPribilof諸島。Siberia北東部のChuchka半島西部にもある。主に北極海の海岸にある。塩湿地や河口沼地；砂丘。

特徴的に背が低く、短茎の植物で、比較的大きな花があり、主として二倍体の日本のP. modesta var. matsumuraeに似ている、しかしそれは通常より多くの粉をふき、黄色の粉を持つ。それ（P. Borealis）はAleutian列島南部 / Kuriles列島で後者に気づかないうちに混ざり合う。

Algida亜節の中でたいていは粉を欠いているSiberiaの近縁種のうち、P. serrataはその鋸歯のある葉と非常に短い葉によって異なる。他のものは頑丈な形の堅牢な植物である。北米では、同所的で混同しがちな種はP. anvilensisおよびP. nutansである。野生の植物はしばしば非常に小さく、基部で膨らんだ苞（P. anvilensisは平らで、P. nutansは長い袋状）で最もよく区別される。P. mistassinicaは、同様の地域で発生するが、内陸植物であり、通常は粉をふかない。

二倍体P. modestaは、DNAがそれが密接に関連していることを示すように、異質四倍体P. borealisの親であった可能性が高い。P. borealisは、Aleuritiaにおける倍数体異型花柱花の唯一の例である。魅力的ではあるが、栽培するとはかない。

変異：野生状態では大きさと粉の多寡の両方で非常に変異が多い。砂丘でむき出しになった植物はしばしば非常に小さく（2cm未満）、P. tenuisと呼ばれている。塩湿地からの頑丈で粉の多い植物はP. chamissonisと呼ばれているが、どちらもおそらく正式な認識に値するものではない環境的な変異形である。どの形でも、若い植物は粉が多く、これは年齢とともに薄くなる。」



New York Botanical Garden HerbariumよりType標本



University of Alaska Anchorage Herbariumより

上図は*P. borealis*の標本画像。Type標本画像では葉の状態が良く判らないので、ごく最近の新しい標本画像も載せてみた。

北米にはAleuritia節が8種が分布する。4つの二倍体種：*P. alcalina*、*P. anvilensis*、*P. mistassinica*、*P. specuicola* と4つの多倍体種：*P. borealis* (4x)、*P. incana* (6x)、*P. laurentiana* (8x)、と *P. stricta* (14x)。

Alaska大学の学生だったSylvia Kelsoは北米の*Primula*属を研究して博士論文『Systematics and biogeography of the arctic and boreal species of *Primula*』(1987)を書いた。またその過程でBering海峡に面したSeward半島に生育するそれまで*P. borealis*とされていた植物を新種*P. anvilensis*として発表した(1987)。北米のAleuritia節についてはKelsoの論文「Taxonomy of *Primula* sects. *Aleuritia* and *Armerina* in North America」(1991)が詳しいのでその中から *P. borealis*について一部訳して引用する。

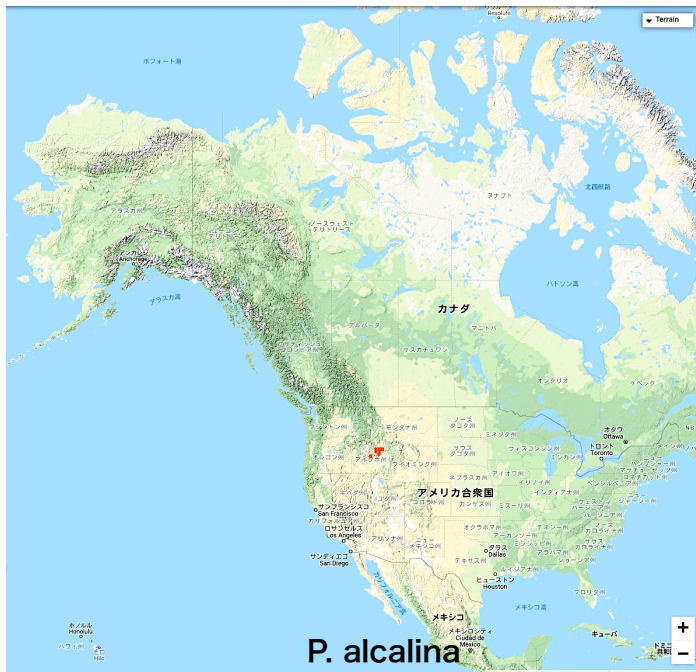
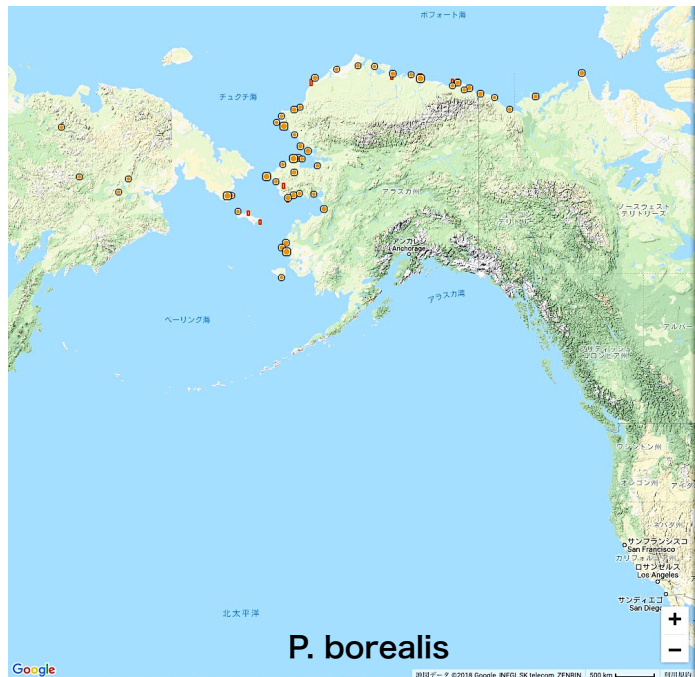
「*P. borealis*は、高さ、葉の形態、および粉の量に変化があり、これらはすべて生態学的およびphenology的要因によって影響される。砂丘の個体は高さが2cm未満の個体を含むが、より安定した栄養豊富な場所で成長する個体は10cmを超える。葉の長さは生育期に増加し、存在する粉の量はphenologyに関連しているようである。若い葉は密に粉をふく。しかし夏の後半には、ほんの少しの痕跡が残るだけである。

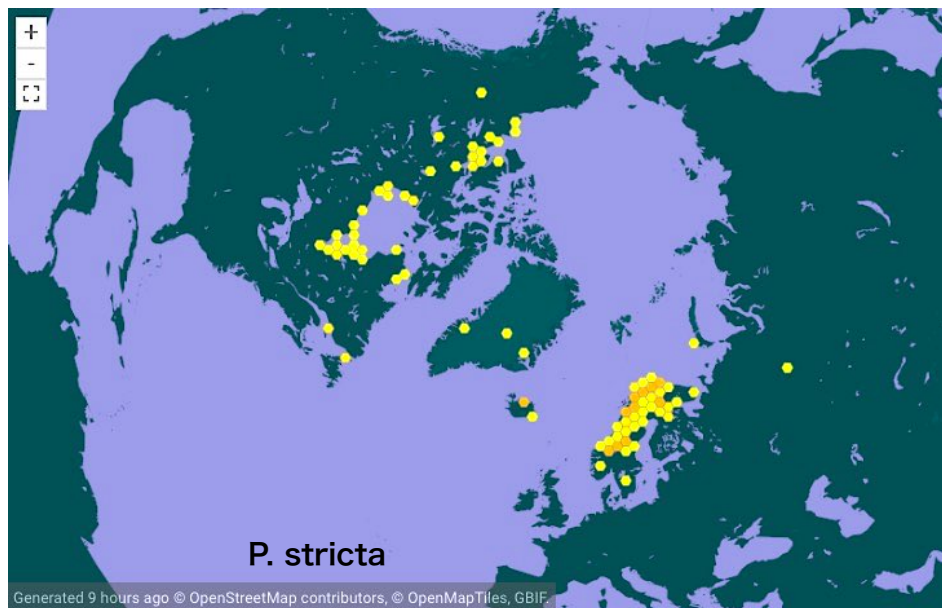
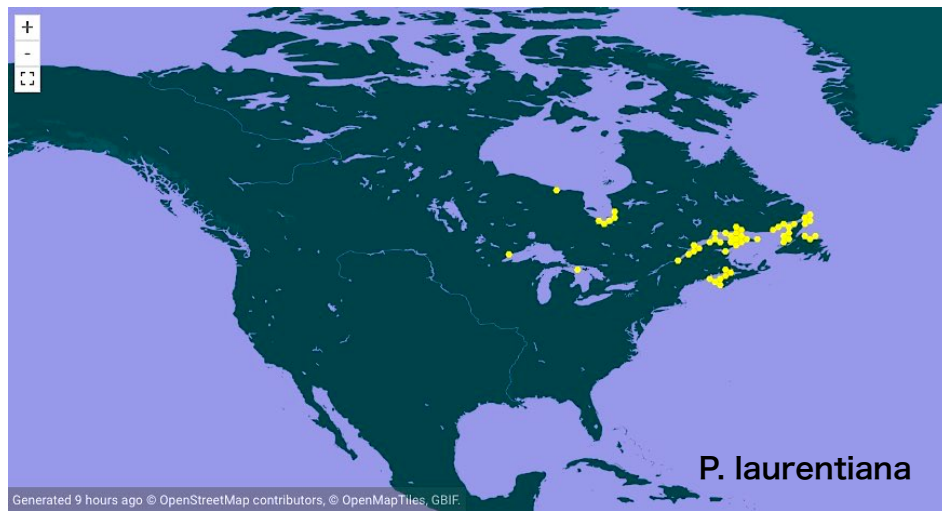
花の形態は *Primula borealis*においては一貫している。短い花柄の上に広がった花冠、完全に対称的な散形花序、短い花柄の上の短い小花梗は、開花時に植物が重たげに見える。しかし、環境負荷の大きな地域で生育している個体は、しばしば發育不良の散形花序を持っている。Smallによって *P. tenuis*として記載された標本は、典型的にはこの成長形態である。生きている資料では、内向巻きの包葉は一貫して袋状または凸状であるが、この特徴はいくつかの標本庫の資料では検出するのが困難な場合がある。

*P. borealis*は常に塩分を含んだ生育地で見つかる。それは *P. nutans* (細川注：北米に*Armerina*節が2種あり、その一種) と共生することができ、標本庫のシートにはしばしば両方の種を含む。*P. nutans*はその卵形の柄のある葉および耳形の包葉によって簡単に *P. borealis*から見分けることが出来る。Porsild (1966) と Porsild and Cody (1980)によってYukonの内陸側から*P. borealis*として報告されたcollectionは *P. mistassinica*の誤同定が元になった。検査のために利用できる標本が不十分であるため、Chukotkaの海岸を越えたSiberiaの *P. borealis*の範囲は不明である。ソ連の文献(Yurtsev et al., 1979; Tolmatchev and Yurtsev, 1980; Kozhevnikov, 1981)は、この種をレナ川と同じくらい西にあると報告している。しかし、そこで*P. borealis* (Zhukova and Petrovsky, 1980) だとする染色体数は、他の多くの報告で示されている四倍体よりも二倍体である。ユーラシアの分類群である *P. farinosa* L.は二倍体であり、レナ川流域を含むシベリア北部の至る所で見つかる。それは *P. borealis*と似ている可能性があり、2つの種の間にはいくつかの混乱が生じている可能性がある。その結果、私は、シベリアの *P. stricta* var. *jacutensis* Buschが完全に *P. borealis*と全く同義語であるというSmith and Fletcher (1943)の結論を受け入れることを躊躇する。それは *P. stricta*の一型ではないという事はたしかに間違いない。しかし、BuschがLena川沿いの山間部から引用した標本と、Anyui山脈のZhukova and Petrovsky (1980)が報告した二倍体染色体数の *P. borealis*と同定された標本は、*P. borealis*というよりむしろ *P. farinosa*と結びついている。

Chukotsk半島の南部では、北太平洋の種 *Primula modesta* s. lat.を*P. borealis*のそれから範囲を分離することは困難である。

最近の体系的な研究は、アジア系の sect. *Aleuritia*のメンバーについては行われていない。しかし大型の花、対称的な散形花序および菱形の葉において、*P. borealis*と *P. modesta*との間には明確な親和性がある。*P. modesta*は二倍体であることが知られており (Shimizu, 1982)、Siberiaの *P. borealis*について報告されている他の二倍体染色体数計測は、オホーツク海に沿った山々からである (Yurtsev et al., 1979)。私はこの地域の *P. borealis*に起因するより少ない染色体数が *P. modesta*の変種の1つの代わりとして適用可能であると考えている。」





北米の8種の分布図を挙げる。上の6種については'Consortium of Pacific Northwest Herbaria'の分布図からの画面コピー。下の2種はそこには分布図が無いので、

'GBIF | Global Biodiversity Information Facility'からの画面コピー。

P. borealis (4x)はベーリング海峡周辺にのみ見られる。*P. anvilensis*(2x)はSeward半島に固有。花冠が常に白い。*P. mistassinica*(2x)はAleuritia節では北米で最も広い分布域を有する。*P. incana*(6x)もロッキー山脈周辺の北米西部に広く分布する。*P. alcalina*(2x)はIdaho州の狭い範囲の湿ったアルカリ性草原に固有で1984年に記載された新しい種。花冠が常に白い。そして *P. specuicola*(2x)はColorado川とその支流に沿った炭酸塩峡谷の湿った浸潤地帯にのみ生育する固有種。 *P. laurentiana* (8x)は北米東部の分布。 *P. stricta* (14x)は周極地方に広く分布する。

Richards『PRIMULA』の解説に戻る。

「*P. mistassinica*は、本質的に、*P. farinosa*と類似した生息地で発生し、同様の場所および形態の変動性を有する米国の対照種である。実際、*P. mistassinica*の品種を *P. farinosa*の品種から形態学的に分離することは不可能であり、2つの種はおそらく合併されるべきである。しかしながら、2つの複合体の非常に離れた地理的分布を考慮すると、それらを別々に処理することが便利である。DNAの研究は、それらが関連性があることを示しているが、*P. mistassinica*は、おそらく *P. mistassinica*の祖先種から進化したであろう *P. incana*および *P. laurentiana*に関連していることも示している。」

Kelsoは先の論文の「EVOLUTIONARY HISTORY」で次のように述べている。

「Aleuritia節の倍数体複合体は、Stebbins (1950,1985) が記述した二次接触モデルによって説明することができる。このモデルでは、最初に広まった分類群は、気候変動などの壊滅的な出来事によって分離した集団に断片化されるが、これらの遺伝子プールは完全な生殖隔離のための十分な分化ではない。生態学的または地質的な障壁が取り除かれれば、分類群は二次的な接触により、全多倍体ハイブリッドの複雑なパターンを形成することができる。これらの倍数体の成功は、新しく開けた生息地の利用可能性によって促進される。私はこのモデルが以下のようにAleuritia節に当てはまるかもしれないことを示唆する。

第四紀後期の氷期の前に、*Primula mistassinica*の類似二倍体が、寒帯地域の北米全域に広まっていた。この時点では、AlaskaはCordilleraとLaurentide氷床の合流によって分離され、この二倍体の残りは今日の *P. anvilensis*としてBering海峡地域に残っていた。氷床の南には、祖先二倍体のさらなる断片化があった。

Vogelmann博士（博士論文、Michigan大学、1956年）は、Newfoundland、Appalachia、中西部を含む、独

立したréfugiaで更新された *P. mistassinica*が更新世の氷河期に生き残ったことを示唆している。南西部のIdaho州の狭い固有種 *P. alcalina*と南西部の *P. specuicola*は完全に隔離され、後氷期に気候がより暖かく乾くにつれて現地の状況に適応したようである。対照的に、*P. mistassinica*の東部の個体群は、彼らが氷河の後退に続いて北に移動すると再び合流し、地域品種として種内変異のみを示している。

東部の集団の連結は、倍数体複合体の基礎を提供した。6倍体 *Primula incana*および8倍体 *P. laurentiana*は、部分的に分化した二倍体集団間のhybridizationの結果として見る事ができる。自殖型同型花柱性種として、これらの倍数体は確立され、今日見いだされている無氷地域に急速に広がった。(中略)

Bering海岸の四倍体 *Primula borealis*の起源はやや問題がある。それは、日本の種 *P. modesta* Bisset & Moore s. lat.と密接な形態学的親和性を有する。*P. borealis*は、北米 *P. mistassinica*系統よりもむしろ、ASiaの *P. farinosa* - *P. modesta*複合体の最近の四倍体誘導体であることを示唆することは合理的である。」

Aleuritia節の多くの種を含む大規模なDNAによる系統解析の論文を4つ見つけることが出来た。最初の3つはElena Contiを中心とする連続的な研究。

Austin R. Mast, Sylvia Kelso, A. John Richards, Daniela J. Lang, Danielle M. S. Feller, and Elena Conti (2001) Phylogenetic Relationships in *Primula* L. and Related Genera (Primulaceae) Based on Noncoding Chloroplast DNA

Alessia Guggisberg, Guilhem Mansion, Sylvia Kelso and Elena Conti (2006) Evolution of biogeographic patterns, ploidy levels, and breeding systems in a diploid-polyploid species complex of *Primula*

Alessia Guggisberg, Guilhem Mansion, and Elena Conti (2009) Disentangling Reticulate Evolution in an Arctic-Alpine Polyploid Complex

John RichardsはイギリスNewcastle大学、Sylvia KelsoはアメリカColorado大学、Elena Conti・Alessia Guggisberg・Guilhem MansionはスイスZürich大学の研究者。

Mast AR, 他(2001)は*Primula*属の各節から集められた95種の葉緑体DNAを検査することでそれまで形態学的、細胞学的形質をもとになされていた属内の大分類を再検討しようとするもの。この研究にはRichardsも参加していた。検査されたAleuritia節20種にはその後2002年のRichads『PRIMULA』においてAleuritia節によく似たPulchella節に移された1種とAleuritia節内のAlgida亜節に新分類された3種も含まれていたもので、Aleuritia亜節は16種。その中には日本の*P. yuparensis*と*P. modesta*が含まれている。

下図は二つの葉緑体遺伝子trnLとrpl16のイントロンを用いた最節約法による系統樹の2頁にわたる厳密合意樹のうち、Clade A部分図。もう一方の図から凡例をコピーして付け加え、Richads『PRIMULA』(2002)の記述を元にして、赤と緑の枠線と字を加える改変を行った。枝上の数字はブートストラップ確率。

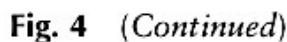
Subsect. *Aleuritia*クレード内に入り込んだ*P. egaliksensis*については、Richads『PRIMULA』(2002)は以下のように述べている。

「我々のDNA情報は全て母性遺伝特性にのみ基づいていることを覚えておくことが非常に重要である。進化の経路に対する父性の構成要素は依然として不明瞭である。この制限は、種の親の半分以上が母性でない全多倍体に対して特に重要であり得る。

良い例は、*P. mistassinica*と深く関係し、*Aleuritia*属に深く埋め込まれた葉緑体DNAから出現する*P. egaliksensis*である。しかしながら、Kelso(1991)は、このArmerina様植物は、実際に、*Aleuritia*種とArmerina種との間のallotetraploid誘導体であることを明らかにしている。*Aleuritia*の親はおそらくこの掛け合わせの雌親であったため、母親のDNAはArmerinaの親の痕跡を全く示さなかったが、花粉の形態および他の特徴によって明確に示された。」

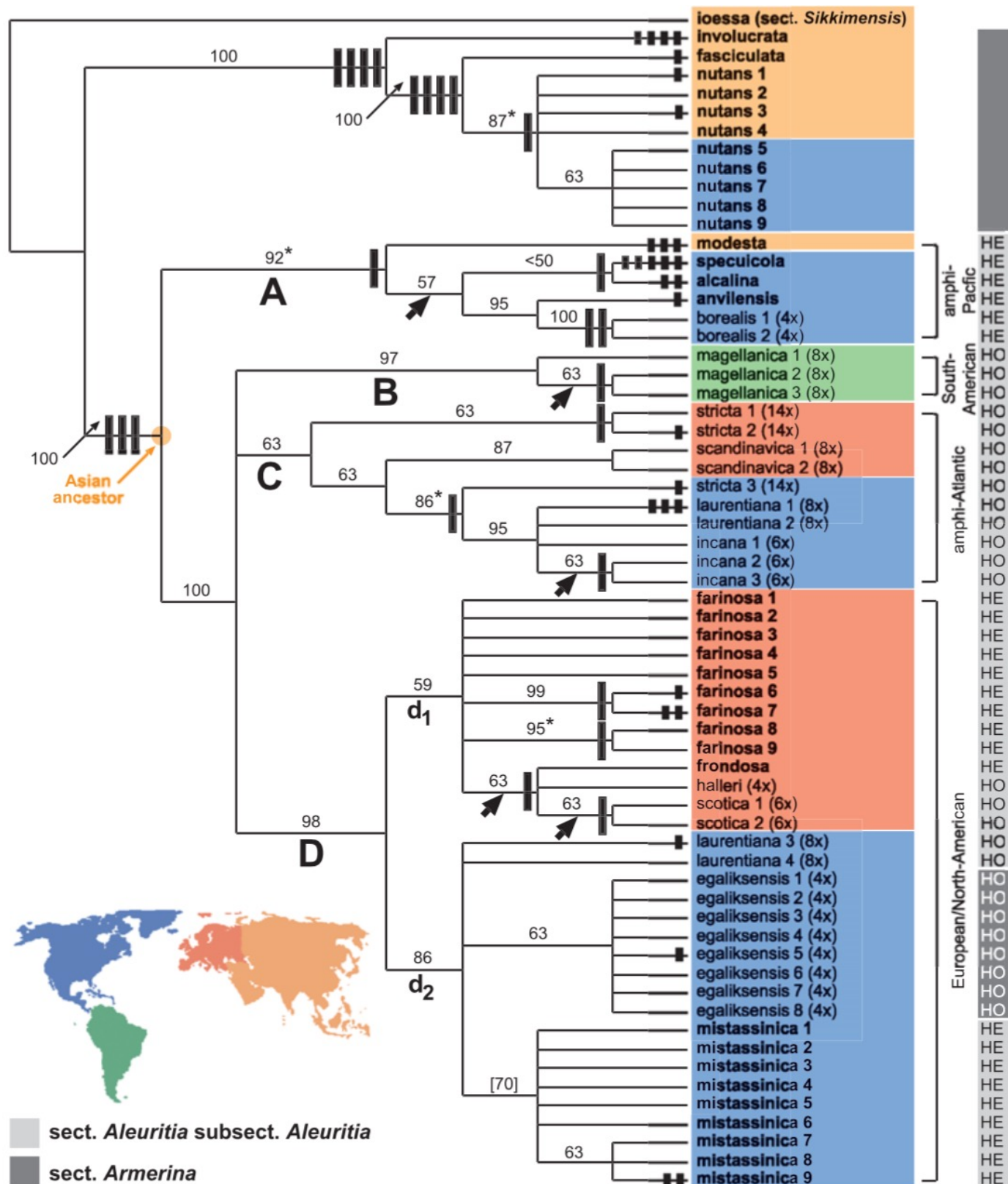
*P. egaliksensis*を除いたSubsect. *Aleuritia*の16種は一つのCladeを作り、高い確率で単系統が支持されている。しかし、16種は明らかに二つのcladeに分かれ、*P. yuparensis*は*P. farinosa*や*P. mistassinica*の姉妹種となり、

- ∟ Conduplicate vernation
- ∪ Involute vernation
- ⌋ Revolute vernation
- ⊕ Syncolpate pollen
- ⊙ Colpor(oid)ate pollen
- ⊛ Stephanocolpate pollen
- 9,10,11 Chromosome base no.
- ⬤ Homostylous
- ⬤ Heterostylous
- ⬤ Polymorphic



一方、*P. modesta*は*P. borealis*など4種と姉妹種になっている。

Guggisberg A, 他(2006)の研究では16種からAsiaの*P. capitellata*と日本の*P. yuparensis*が抜け、Alaskaの*P. anvilensis*が加わったAleuritia亜節15種とArmerina節から北米の2種とAsiaの2種、そして中国のSikkimensis節からの1種を外群として解析が行われた。配列は、葉緑体DNA (cpDNA) の5つの非コード領域、から生成されている。

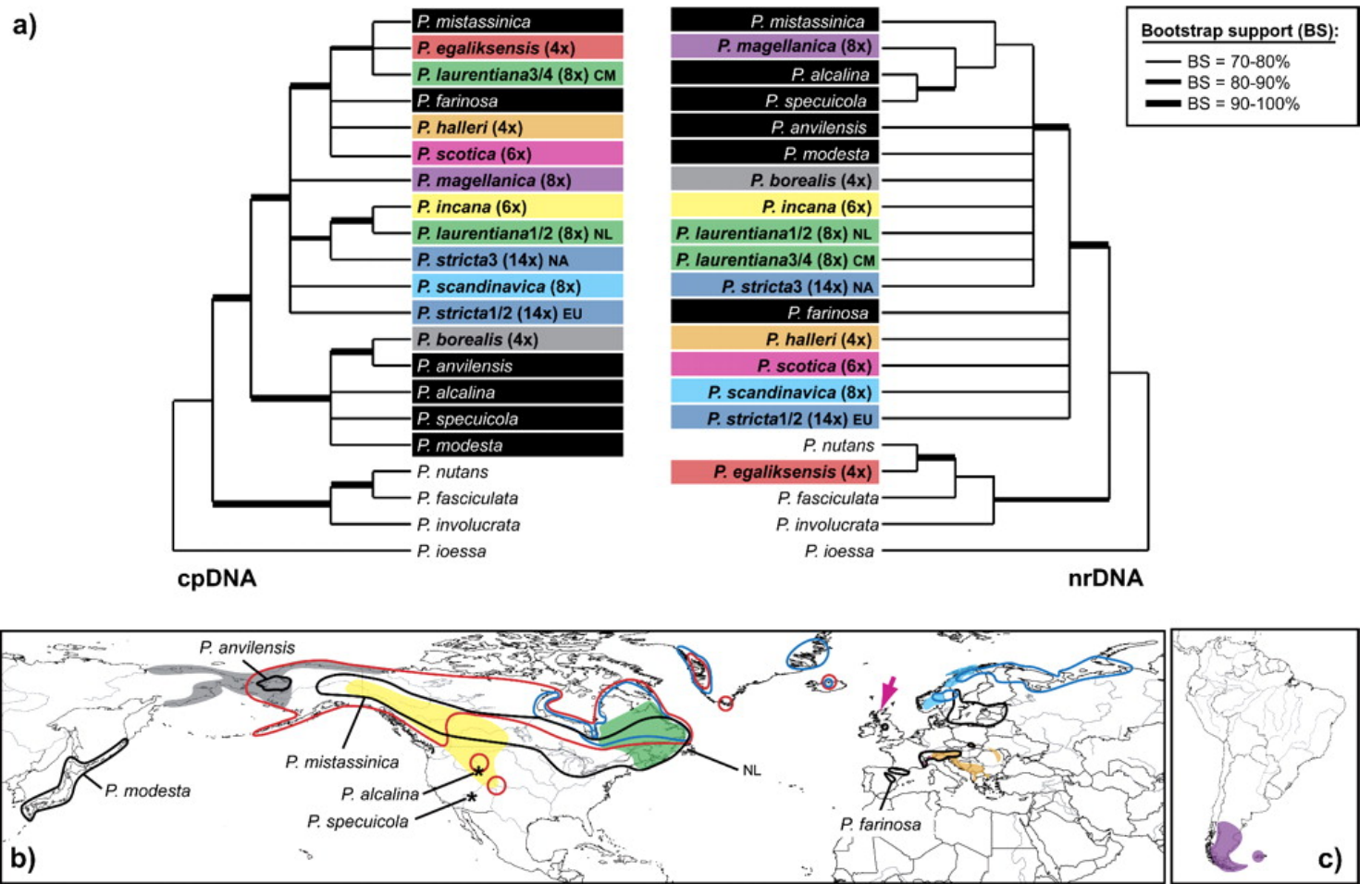


この図の脚柱を以下に訳す

「世界的なマトリックスの分析から4つの最節約系統樹に基づく厳密合意樹。二倍体分類群は太字。多倍体種は文献で報告されている倍数性レベルを後に続ける(see Table 1)。Asia系、南米系、北米系およびEurope系の種は、それぞれオレンジ色、緑色、青色および赤色に着色されている。50%を超えるBootstrap support (BS) 値が枝上に表示される。アスタリスクは、データ行列にコード化されたギャップを追加した後、より高いBS値を有する枝を識別し、括弧はより低いBS値を有するものを示し、太い矢印は、追加のcladeを示す。非相同性のギャップが図示される。共有派生形質は長いバーで表され、固有派生形質の一つずつは短いバーで表される。内群を支持するギャップは図示されない。主要なcladeは、大文字 (A~D) で識別される。補足資料に末端分類群の略語が記載されている。HE heterostyle (異型花柱性) ; HO homostyle (同型花柱性)」

続いてこの論文の「両太平洋岸系統 (clade A)」の項を訳す。

「この強く支持されているclade(BS 92%; Fig. 2)は、Aleuritiaの残りの姉妹群となっているが、非常に狭い範囲を持つ4種の二倍体(*P. modesta*, *P. anvilensis*, *P. specuicola*そして *P. alcalina*)と広分布四倍体(*P. borealis*)1種から成る。表現型に変異の多い*P. modesta*は朝鮮本土と隣接したSiberiaのいくつかの隔離された地域も含めて、日本から千島列島に及んでいる。*Primula anvilensis*はAlaskaのSeward半島アルカリ性土壌に、*P. specuicola*は米国南西部の砂岩の峡谷に、そして*P. alcalina*はIdaho州北東部のアルカリ性牧草地に局限されている (Fig. 1a)。そのような制限されたそして土壌に影響された特殊な分布は、おそらくこれらの種にとってmicrorefugial (細川注…極小レフュジア (退避地)) 生息地を提供している低温で湿った条件との類似性によって説明される (Kelso, 1987)。clade A (Fig. 1a)における二倍体種群の狭い分布とclade D (Fig. 1d – e)の二倍体種群の広い分布とのコントラストはこれらの異型花柱性の種類の異なる範囲のありそうな説明について興味深い問題を提起する。その答えの一部は*P. alcalina*, *P. specuicola* そして *P. anvilensis*の厳しい土壌要件に求められるかもしれない (Kelso, 1987)。また、clade Aの4つの二倍体種は、現在、更新世を通じてice-free (無氷) であった地域で発生している (Fig. 1a, Ono, 1985; Siegert, 2001)。他の北米の植物グループで示唆されているように、結果としてこれらの種は更新世の氷河の前進中にばらばらになりrefugia 地域にのみに生存し(Kelso,1991,1992)、広域分



布していた祖先二倍体の残存を表しているのかもしれない (Soltis et al., 1997; Jaramillo-Correa et al., 2004; Godbout et al., 2005)。clade AとDにおける二倍体種の生態学的特性の詳細な比較研究は、それらの多様化のための絶対的な時間スケールの評価と共に、観察された分布パターンの有り得る起源へのさらなる洞察を得るために必要であろう。四倍体の*P. borealis*は他のすべての倍数体*Aleuritia*とは異なり、それは異型花柱性である。この種は日本からAlaskaまでのBering海両側の沿岸に分布が広がり、Mackenzie川デルタまでのCanada北極圏の海岸に沿って東に拡大している (Fig. 1a)。相称的な散形花序を形成し、菱形の葉と大きな花などを有する形態学的類似点は、生息域が重複しない*P. borealis*と*P. modesta*との間の密接な類似性の提案を思いつかせる (Kelso, 1991, 1992)。しかしながら、我々の母系統樹は、*P. borealis*と二倍体*P. anvilensis*との間の密接な関係を支持し (BS 95%; Fig. 2)、それは今日の分布の重複 (Fig. 1a)とも一致している。現在、*P. borealis*は過去に氷に被われなかった領域を占めているが、その広い分布域が、その二倍体の創始者と比較して、提案されている倍数体の高いコロニー形成成功率を支持している (Stebbins, 1985; Thompson & Lumaret, 1992)。」

3つ目のGuggisberg A, 他(2009)の研究では、2006年の研究と同じ資料を用いて、その研究用いた配列に新たに葉緑体DNA (cpDNA) の1つの非コード領域と、核ribosome DNAのITS領域から生成された配列を加えた研究が行われた。要約を訳してみる。

「倍数性は植物の進化において基本的な役割を果たすが、倍数性起源の解明は方法論的課題を伴う。例えば、異質倍体種は系統発生再構築を混乱させる可能性がある。なぜなら、一般的に使用される方法は、網状パターンではなく分岐を描くように設計されているからである。近年開発された系統ネットワーク推定技術は、系統樹間の不一致をより実効的に同定することを可能にする。しかし、不一致は、不完全な系統分類、paralogy、協調的進化、および組換えによっても引き起こされる可能性がある。したがって、初期のhybridizationの仮説は、種間遺伝的多型、形態学的形質、染色体数、交差実験、および分化パターンを含む、さらなる証拠源を介して調べる必要がある。*Primula sect. Aleuritia subsect Aleuritia* (*Aleuritia*) は、形態学、核学、繁殖力、および分布から誘導された特定の仮説が二倍体から14倍体に及ぶ倍数性の変化を説明するため、網状化を調べる理想的なケーススタディを提供している。5つの葉緑体および1つの核リボソームDNA (nrDNA) マーカーからの配列を分析して、それぞれの系統発生およびconsensus networksを生成した。さらに、nrDNAマーカーの大規模なクローニングにより、多型部位での共通 nucleotidesの同定、主要座標分析PCoAsによる種間遺伝的多型の調査、および推定祖先種配列間の組換えの検出が可能になった。結果は、ほとんどの調査された倍数体がhybridizationを起源とし、2つの分類学的種が異なる祖先種から反復的に形成され、二次接触を介しての種分化の予測と一致する結果を示している。全体的に、この研究では複雑な網状パターンを解きほぐすための複数の実験的および分析的アプローチの重要性が強調されている。」

この研究で新たに作成された核リボソームDNAによる合意樹によっても、*P. modesta*は*P. borealis*、*P. anvilensis*などの北米の種群と単系統となり、*P. farinosa*はより遠縁となっている。これらの研究で取りあげられた*P. modesta*の分布域は、Japan, Kurile Islandと書かれている。論文に付随するOnline補足データを見ると、

Richardsによって提供された栽培品となっているので、おそらく使われた材料は*P. modesta* var. *fauriae*であっただろうと思われる。

左図は2018.8.2に撮影した我が家で栽培中のユキワリコザクラの葉の写真。葉身は根元に向かって急に細まって柄となり、いわゆるさじ形をしている。宮部金吾博士の

『The flora of the Kurile Islands』に書かれた色丹島・択捉島のvar. *Fauriae*についての記載「葉は卵形から菱形～円形、多かれ少なかれ突然楔形となり、細長く伸びた縁のある葉柄へと先細りしている、歯状、円鋸歯状、またはほぼ全縁。」がそのまま当てはまる。





P. farinosa



P. frondosa



P. exigua



P. halleri



P. scotica



P. scandinavica



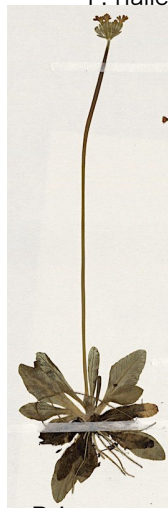
P. stricta



P. mistassinica



P. anvilensis



P. incana



P. laurentiana



P. magellanica



P. capitellata



P. baldschuanica



P. schlagintweitiana



P. sachalinensis



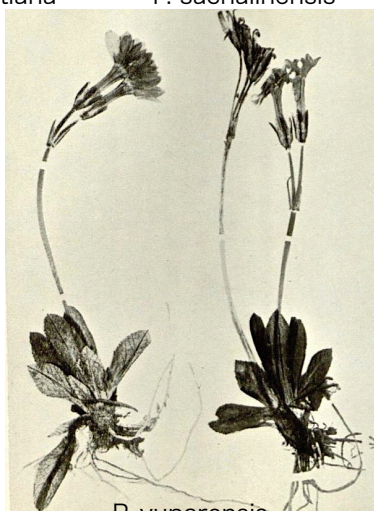
P. borealis



P. specuicola



P. alcalina



P. yuparensis



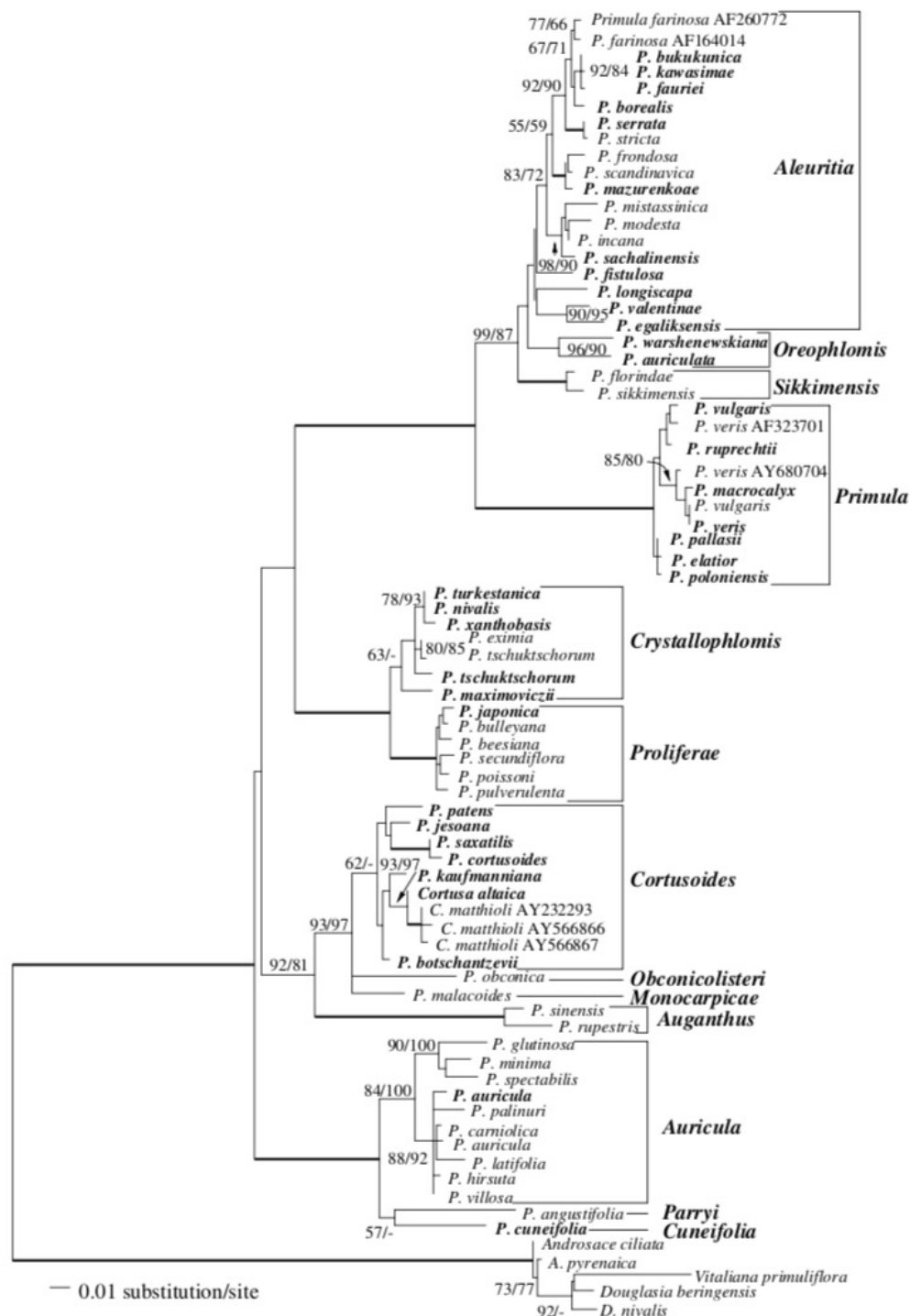
P. algida

Leg. A.C. Зернов,
Det. A.C. Зернов

上図はGBIFなどでAleuritia亜節の*P. modesta*を除く20種と、参考のためにもう一つの亜節Algidaの1種の標本画像を閲覧し、典型的で、葉の形態の良くわかる標本から一部分を切り取って並べたもの。

Algida亜節も含めて、Aleuritia節の種はいずれも葉形が似ていて、葉面が細長い披針形で、葉柄の根元に向かって徐々に狭くなり、どこから葉柄となるのかその境目が不明瞭なのが特徴。その中にあって、*P. borealis*と*P. anvilensis*の標本は*P. modesta* var. *fauriae*に似て明らかなくびれを持つものが普通に見受けられる。*P. laurentiana*はそのような形のものとは通常のAleuritia節型のものが両方が見られ、上図にはvar. *fauriae*型のものを選んだ。これを見てもAleuritia節において、細長い葉形は安定した古い形質であって、var. *fauriae*型のようなさじ形というのは特殊な形態であり、DNAによる系統学的研究結果を鑑みるとvar. *fauriae*あるいはその祖先によって獲得され、千島列島を経て、氷期のベーリンジア地域へと伝えられた新しい形質らしいということが想像できる。二倍体の*P. modesta*群の中で新規に現れた形質として注目に値する。

4つ目の研究は2007年にロシアの研究者によって行われたPrimula属の系統分類学的研究。



N. K. Kovtonyuk and A. A. Goncharov 「Phylogenetic Relationships in the Genus *Primula* L. (Primulaceae) Inferred from the ITS Region Sequences of Nuclear rDNA 」

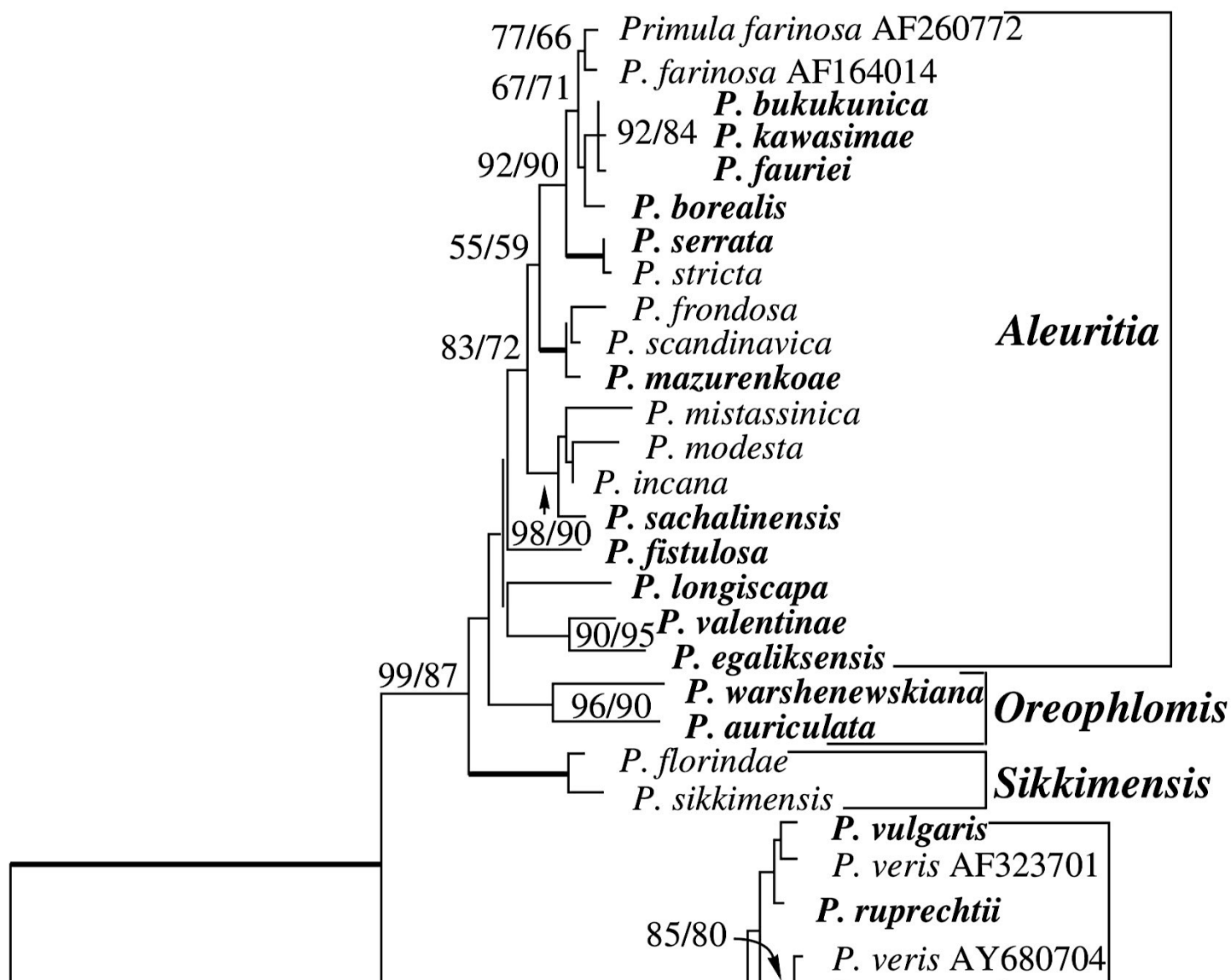
Abstractを訳す。

「核rDNA ITS領域の塩基配列を、*Primula* L.属の34種およびPrimulaceae Vent.科の*Cortusa* L.属の1種について決定し、これらの種間の植物遺伝学的関係を推測するために使用した。この分析では、Russiaの植物の種と隣接する地域の植物が初めて研究された。その結果、*Primula*属の分類学的構造が明らかになり、J. Richardsの言うところの亜属ではないその一部の実体が確認された。我々のデータは、*Cortusa*属の独立した状態を支持せず、*Primula*属の中のSect. *Cortusoides* Balf. f. の末端系統の1つとして位置付けている。」

この研究では、Russia各地への調査行によって得られた標本、著者の属する中央Siberia植物園（ロシア科学アカデミーシベリア支部）のコレクション、そしてロシア各地のHerbariumからの重複標本により得られた35種の核リボソームDNA ITS領域の配列と、GENBANKに登録されている同領域の配列を持つ*Primula*属34種と外群として他の科から5種のデータを合わせて系統解析を行っている。（上図）

著者らが系統樹の図中にAleuritiaとしてまとめた種が18あり、私にとって注目すべき種名が並んでいる。*P. kawasimae*、*P. fauriei*、*P. modesta*、*P. sachalinensis*。

Aleuritiaの部分を大きく拡大してみる。



Richards『PRIMULA』(2002)には登場しない種名も入っている。この書を引用して著者等は次のように述べる。

「Richards [2]によって提案されたPrimula属の最後の体系は、葉緑体DNAのnucleotide配列と分類群の表現型形質の分析と比較に基づいて構築された。著者自身、葉緑体DNAの使用は母親が遺伝する遺伝物質のみが考慮されたため、結果として生じる系統学的構造は不完全である可能性がある」と記している。さらに、この研究の目的であるロシア連邦の領土で育った種は、全く省略されたかあるいは部分的にしか解析されなかった。」（中略）
「我々の見積もりによると、ロシアの植物は41種のprimrose種を含んでいる。しかし、外国の研究者はそれらのすべてが独立した種とはみなしていない[2]。」

批判的に書かれているが、この雑録はRichards『PRIMULA』を基本としているので、そこから出発してこの論文のAleutia部分を見て行くことにする。系統樹の根に近い方の2種、P. egalikusensisとP. valentinaeは『PRIMULA』ではSect. Armerinaに分類されている。次に分岐しているP. longiscapaとP. fistulosaの2種はRichardsのSubsect. Algidaに含まれている。残りの部分はひとまとまりのcladeに収まっており、それがRichardsのSubsect. Aleuriticaということになる。文字の色の薄いP. farinosa、P. stricta、P. frondosa、P. scandinavica、P. mistassinica、P. modesta、P. incanaのデータはGENBANKに登録されているものを使用し、Elena Conti等の登録したデータも使われている。

文字の色の濃い7種が今回著者等が系統分析に新しく使用した種で、そのデータは全てGENBANKに登録されている。P. bukukunicaとP. mazurenkoaeは『PRIMULA』には全く出て来ない。P. bukukunicaはGBIFで見るとバイカル湖周辺に4つ分布点があり、この論文の著者の一人 N. K. Kovtonyukによって2009年に新種として発表されている。P. mazurenkoaeは1984年に記載された種で、GBIFではロシア極東のオホーツク海に面したマガダン周辺に5つの分布点が打たれている。

P. kawasimaeはRichards『PRIMULA』ではP. borealisのsynonymとされていることは既に述べた。

GenBank

Primula fauriei ITS1, 5.8S rRNA gene and ITS2

GenBank: AM920468.1

[FASTA](#) [Graphics](#)

[Go to:](#) ☐

LOCUS	AM920468	632 bp	DNA	linear	PLN 12-JAN-2010
DEFINITION	Primula fauriei ITS1, 5.8S rRNA gene and ITS2.				
ACCESSION	AM920468				
VERSION	AM920468.1				
KEYWORDS	5.8S ribosomal RNA; 5.8S rRNA gene; internal transcribed spacer 1; internal transcribed spacer 2; ITS1; ITS2.				
SOURCE	Primula modesta var. fauriei				
ORGANISM	Primula modesta var. fauriei Eukaryota; Viridiplantae; Streptophyta; Embryophyta; Tracheophyta; Spermatophyta; Magnoliophyta; eudicotyledons; Gunneridae; Pentapetales; asterids; Ericales; Primulaceae; Primula.				
REFERENCE	1				
AUTHORS	Kovtonyuk, N.K. and Gontcharov, A.A.				
TITLE	Phylogenetic Relationships in the Genus Primula L. (Primulaceae) Inferred from the ITS Region Sequences of Nuclear rDNA				
JOURNAL	Russ. J. Genet. 45 (6), 663-670 (2009)				
REFERENCE	2 (bases 1 to 632)				
AUTHORS	Gontcharov, A.A.				
TITLE	Direct Submission				
JOURNAL	Submitted (29-NOV-2007) Gontcharov A.A., Botany, Institute of Biology and Soil Science, pr. 100-letia Vladivostoka, 159, Vladivostok, RUS-690022, RUSSIA				

P. faurieiはGENBANKの登録（左図）を見ると、Primula modesta var. faurieiを典拠としている。

P. borealisについてもそうであるが、この論文のMATERIALS AND METHODSにも、GENBANKにも採集場所は書かれていない。

P. sachalinensis、P. mistassinicaと密接に結びついているP. modestaはユキワリコザクラのことらしいということは先に書いたが、P. faurieiの方は、P. borealis、P. kawasimaeと近縁であり、P. farinosaと結びついて一つのクレードを作っている状況はどう解釈すれば良いのだろうか。

ロシア科学アカデミー極東支部 生物学・土壌学研究所で出した

『FLORA AND FAUNA OF NORTH-WEST PACIFIC ISLANDS』(2012)

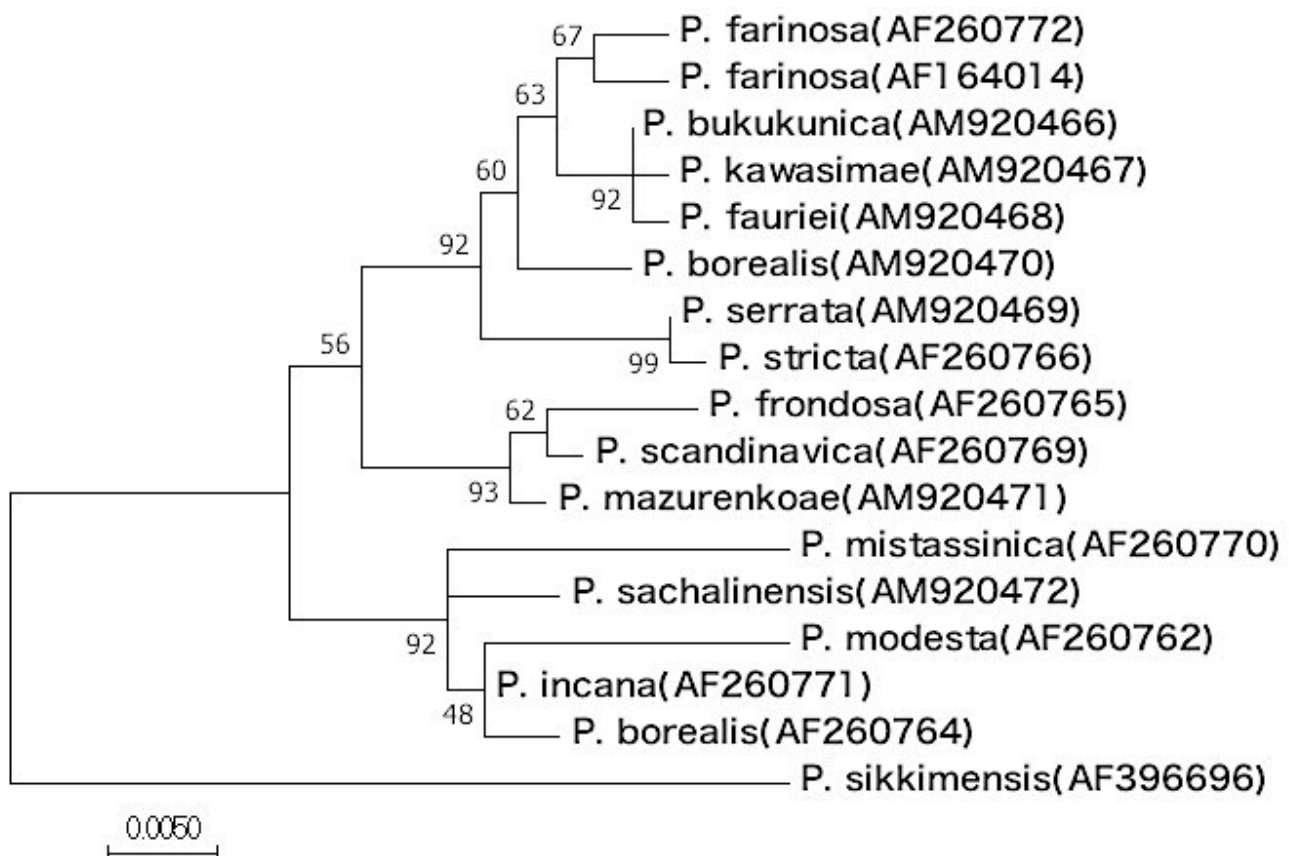
にサハリンの植物リストがあるが、そこにPrimula属の3種P. kawasimae、P. sachalinensis、P. faurieiが載っているので、もしかしたら、P. faurieiはトドジマコザクラのことを指しているのかもしれない。そうなるとトド

シマコザクラはユキワリコザクラと葉の形態が似ていると言われるが、系統的にはかなり離れた存在なのかもしれない。

論文のAleuritiaの部分を訳してみる。

「Sect. Aleuritia、それは系統樹の根から最も離れている。それは最も多型な北アジアと北アメリカの プリムラ 種によって代表されている。これらの種の染色体の基礎数は $x=9$ 、それはより革新的な特性として注目される。この節の大多数の種は $2n=18$ をもつ二倍体である (*P. farinosa* L., *P. longiscapa* Ledeb., *P. modesta* Bisset & S. Moore, *P. frondosa* Janka, and *P. mistassinica* Michx.). しかしながら、この節は $2n=36$ (*P. borealis* Duby and *P. serrata* Georgi), $2n=54$ の六倍体 (*P. scotica* Hook. and *P. incana* M.E. Jones)、そして $2n=72$ の八倍体 (*P. scandinavica* Brunn と *P. magellanica* Lehm.) そして $2n=126$ (*P. stricta* Hornem.) を含んでいる。他の関連する研究と同様に、Sect. Aleuritia の形態的起源について、我々の研究も統計上の支持を与えてはいない。この節についての相対的に高い sequence の分岐はその多型の pattern の理由になるだろう。Sect. Aleuritia について、我々は Sokhondo National Park で採集し、Central Siberian Botanical Garden に導入された種 *P. bukukunica* Kovtonyuk in shet. を記載することを計画している。rDNA の ITS 領域の nucleotide sequences の研究は、*P. bukukunica* が *P. kawasimae* Hara と *P. fauriei* Franch と密接に結びついていることを示唆している。これらの種は葉の形に違いがあり、また、分布域もオーバーラップしていない。固有種 *P. sachalinensis* Nakai は同じ節に属している (the Sakhalin Island, the mud volcano Maguntan, near the railroad station Pugachevo, で採集された)。統計学的に *P. mistassinica* や *P. modesta*、そして Alaska と Canada 北部からの *P. incana* と有意な類似 (BP=98/90) を見せている。我々の研究は固有種 *P. sachalinensis* の独立性についても別の確証を持った。」

以下の図は N. K. Kovtonyuk and A. A. Goncharov (2009) 論文の Aleuritia クレードの種群と外群として *P. sikkimensis* (樹形を分かりやすくするため) の配列データを GENBANK から取得し、さらに Elena Conti 等によって登録されていた *P. borealis* のデータ (AF260764 同じ核リボソーム DNA ITS 領域) を加え、MEGA7 を使用して、論文と同じ最尤法によって作成した系統樹。() 内は GENBANK 登録ナンバー。枝上の数字はブートストラップ確率。



当然ながら、論文の系統樹とほとんど同じ樹形になっている。一つだけ加えたアラスカの*P. borealis*は想像したとおり、*P. incana*や*P. modesta*のクレードに入り、*P. farinosa*などのユーラシア種群とは別系統となった。この論文で使用された*P. borealis* (AM920470) はおそらくロシアで採集されたものではなからうか。Kelsoの論文(1991)にあるように、ロシアには*P. borealis*と名づけられていてもアラスカのものと質的に異なるものも混じっているようだ。

結局、サハリンの3種のうち*P. kawasimae*と*P. fauriei*は*P. farinosa*の祖先種が東方に広がった一つの流れの最東端にあたり、もう1種の*P. sachalinensis*の方は、*P. modesta*と共に、ベーリンジアから北米に渡った別のもう一つの流れの中でサハリンの泥火山に取り残された種なのではなからうか。

Kelso(1991)がアジアのAleuritiaのメンバーの体系的な研究が行われていないと述べているが、現在に至るまでの状況は変わっていないようだ。

『PRIMULA』から出発して北海道のAleuritia種群の周辺をいろいろ見てきた。*P. modesta*が*P. farinosa*とは別種であるという、近年の日本の図鑑類の扱いの妥当性は納得出来たが、叶うならばユウパリコザクラ、ソラチコザクラ、ユキワリソウ、ユキワリコザクラ、サマニコザクラなど北海道のそして日本のAleuritia種群それぞれの生い立ちとたどってきた歴史を是非知りたいものだ。

引用及び参考文献

Miyabe, K.. The flora of the Kurile Islands. Memoirs of the Boston Society of Natural History 4. 1890. <https://archive.org/details/florakurileisla00miyagoog/page/n2>

T. NAKAI. PLANTAE JAPONICAE & KOREANAE. 植物学雑誌 46. 1932. <https://doi.org/10.15281/jplantres1887.46.37>

Misao Tatewaki and Ujimoto Kimoto. Florula of the Island of Kaibato (Todomoshiri) II. ACTA PHYTOTAXONOMIC ET GEOBOTANICA. 1933. https://www.jstage.jst.go.jp/article/bunruichiri/2/4/2_KJ00002594102/_article

宮部金吾・館脇操. 北日本植物誌料(六). 札幌博物学会会報 14. 1935. <http://hdl.handle.net/2115/64167>

H. HARA. Observationes ad Plantas Asiae Orientalis (XX). 植物研究雑誌 17. 1941.<http://www.jjbotany.com/getpdf.php?tid=2602>

William Wright Smith & H. R. Fletcher. Additions and Corrections to the Genus Primula (Up to and Including 1949), Transactions of the Botanical Society of Edinburgh, 35. 1949. <https://doi.org/10.1080/13594864909441573>

Misao Tatewaki. Geobotanical study of Primula in the islands of the North Pacific. 柄内吉彦・福士貞吉両教授還暦記念論文集. 1955

Kan-ichi Inagaki and Hideo Toyokuni. Sectio Takedana, sectio nova Primulae. The Journal of Geobotany XV. 1966 . https://kanazawa-u.repo.nii.ac.jp/?action=repository_uri&item_id=12551

Komarov. Flora of the USSR V18 (Primula) . 1967. <https://www.biodiversitylibrary.org/item/95455#page/9/mode/1up>

菅原繁蔵. 『樺太植物誌 第4巻』. 国書刊行会. 1975

井上健. 日本のサクラソウの種類. 野生のサクラソウ. 誠文堂新光社. 1977

清水健美. 原色新日本高山植物図鑑 (I) . 保育社. 1982

Anita F. Cholewa and Douglass M. Henderson. PRIMULA ALCALINA (PRIMULACEAE): A NEW SPECIES FROM IDAHO. Brittonia 36. 1984. https://www.jstor.org/stable/2806292?seq=1#page_scan_tab_contents

Sylvia Kelso. Thesis (Ph.D.). 『Systematics and biogeography of the arctic and boreal species of Primula』 . University of Alaska. 1987. https://scholarworks.alaska.edu/bitstream/handle/11122/9328/Kelso_S_1987.pdf?sequence=1

Sylvia Kelso. Primula anvilensis (Primulaceae): A New Species from Northwestern Alaska. Systematic Botany 12 . 1987. https://www.jstor.org/stable/2419210?seq=1#page_scan_tab_contents

Sylvia Kelso. Taxonomy of Primula sects. Aleuritia and Armerina in North America. Rhodora 93. 1991. <https://www.biodiversitylibrary.org/page/32859155#page/69/mode/1up>

岩槻邦男・山崎敬・D.E.Boufford・大場秀章・編. 『FLORA OF JAPAN IIIa』 . 1993. 講談社サイエンティフィック

原信彦. 「日本産サクラソウ属 ユキワリソウ節植物の分類学的再検討」 . 趣味の山草27号. 1993. 北海道山草趣味の会

Hideki Takahashi and Takahiro Tsukui. Genus Primula L. in Hokkaido, northern Japan. Miyabea 2. 1994. <https://www.hokudai.ac.jp/fsc/bg/pdf/mi2.pdf>

Austin R. Mast, Sylvia Kelso, A. John Richards, Daniela J. Lang, Danielle M. S. Feller, and Elena Conti. Phylogenetic Relationships in Primula L. and Related Genera (Primulaceae) Based on Noncoding Chloroplast DNA. Int. J. Plant Sci. 162(6). 2001. <http://www.jstor.org/stable/10.1086/323444>

John Richards. 『PRIMULA』 . Kindle版. (First eBook publication 2014). Timber Press. 2002 <https://www.amazon.com/Primula-John-Richards/dp/0881925802>

山崎敬. ユキワリソウ(サクラソウ科) の種内変異. 植物研究雑誌 78. 2003. <http://www.jjbotany.com/getpdf.php?tid=9691>

Alessia Guggisberg, Guilhem Mansion, Sylvia Kelso and Elena Conti. Evolution of biogeographic patterns, ploidy levels, and breeding systems in a diploid–polyploid species complex of Primula. New Phytologist 171. 2006. <https://nph.onlinelibrary.wiley.com/doi/full/10.1111/j.1469-8137.2006.01722.x>

世界のプリムラ編集委員会. 『世界のプリムラ』 . 誠文堂新光社. 2007

Alessia Guggisberg, Guilhem Mansion , and Elena Conti. Disentangling Reticulate Evolution in an Arctic–Alpine Polyploid Complex. Systematic Biology 58. 2009. <http://doi.org/10.1093/sysbio%2Fsyp010>

N.K.Kovtonyuka and A.A.Goncharovb. Phylogenetic relationships in the genus Primula L. (Primulaceae) inferred from the ITS region sequences of nuclear rDNA. Russian Journal of Genetics 45. 2009. <http://qq4q.biz/OS90>

RUSSIAN ACADEMY OF SCIENCES FAR EASTERN BRANCH INSTITUTE OF BIOLOGY AND SOIL SCIENCE . 『FLORA AND FAUNA OF NORTH-WEST PACIFIC ISLANDS』 . 2012 . www.biosoil.ru/Files/00010888.pdf

持田誠・加藤ゆき恵. 北海道東部白糠丘陵で確認されたソラチコザクラの意義と課題. 北海道自然史研究会2016年度大会. 2017. http://www.nh-hokkaido.jp/wp-content/uploads/natural_h_2016.pdf