

はじめに

ギムノカリキウム属には限らないと思いますが、研究者、趣味家などにより、種の捉え方が異なり、分類学者は、収集家達が、種以下のレベルの名前を増殖し、分類学を混乱させているとの批判があることに対して、以前、『*Gymnocalycium* 属における、種を細分化する分類と広い分類(2007.8.31)』、『マニアから見たギムノカリキウム分類考(2009.10.30)』と言う、メモを作成しました。今回は、かなり進展している、分子系統分析によるギムノカリキウムの分類について書いて見たいと思います、分子系統分析は、新たな種の定義や分類体系を変革することが期待されます。

分子系統分析の手法は、概略の手法について、調べた範囲で書いて見ますが、素人の私には難解で、理解は難しいです。しかし、それにより得られた系統樹は、ある程度理解出来るので、そのことを中心に、最近の論文の内容を紹介して見たいと思います。

種の定義

種の定義については、以前にも書きましたが、再度書いて見たいと思います。フリー百科事典「ウィキペディア (Wikipedia)」によれば、種には、形態的種概念、生物学的種概念、系統学的種概念、地理学的種概念などから見た、多くの定義が存在していますが、現在、植物(カクタス)の分類においては、研究者、趣味家は、形態によって種を区別する、形態的種概念と生物学的種概念を下にしているように思います。

形態的種概念とは上記のフリー百科事典に以下の記載があります。……『生物の形態によって種を区別することを形態的種概念と言う。形態的な差を種の同定の基準に用いることは分類が、主観的になりすぎる問題がある。特に視覚的な基準を用いるのは人間の視覚が発達しているためでしかない。生物個体のどのような特徴を判断の基準とするかがあいまいである。……中略……なお、このような分類では生殖器の構造、特に交接器の構造が重視される。これは生殖器の物理的な差異が配偶を困難にし、生殖的隔離をもたらす可能性が高いと推定できるためで、生物学的種の同定の基準となりうるからである。』……

生物学的種概念とは……『マイヤーによって1942年に提案された、生物学では最も一般に用いられている種概念。この定義では、同地域に分布する生物集団が自然条件下で交配し、子孫を残さなければ、それは同一の種とみなす。しかし、同地域に分布しても、遺伝子の交流がなされず、子孫を残さない(=生殖的隔離が完了している)ならば、異なる種とされる。』……

植物の種の定義について、帝京大学薬学部の木下氏の身近な野生植物と生薬・薬草のホームページに以下のような記述があります。……『種の識別は基本的に遺伝形質の差に基づくのであるが、遺伝形質の差は染色体中の遺伝子の塩基配列の差として表わされる。同一種の個体間でも遺伝子の塩基配列にわずかな差が認められるので、分類学上で種として区別するには染色体の数や外部形態(morphology)に差が認められるなどある程度の差が認められなければならない。今日では、「種概念」は種が変動するものであることを前提とした上で、次のように定義される。1. 一つの個体群で、重要な形質について、不連続な変異で他の個体群と区別できること。2. 他の個体群と区別でき

る形質が安定的に遺伝し、後の世代に引き継がれること。3. 一定のまとまった地理的分布域が認められること。』

しかし、定義はあっても、判断基準があいまいで、研究者、趣味家が、主観的な解釈により、種を判断するので、分類学者が主張するように、おのずと、種以下のレベルが増えて混乱してしまいます。一般的に、アマチュア中心の収集家達は、種以下のレベルの名前をつけようとしますし、分類学者や研究者は、カクタス科全体の系統的な分類を取り扱い、細かい種の分類までは、あまり立ち入りません。急速に進歩している、分子系統分析は、新たな種の定義や分類体系を変革することが期待されます。形態の違いや生殖的隔離は、すべて遺伝子の違いによるものであり、その仕組みが解明されれば、より客観的に判断出来る、種の定義がなされ、新しい分類体系が、近い将来、作られるでしょう。

分子系統分析の進歩

分子系統分析はPCR(ポリメラーゼ連鎖反応)により、急速に進歩しました。この手法は長大なDNA分子の中から、調べようとする、特定のDNA断片(数百から数千塩基対)だけを選択的に増幅させることができ、しかも微量のDNA溶液だけで、短時間に、全自動の卓上用装置で増幅できる方法です。このPCR法では、増幅対象のDNA領域の両端の塩基配列を決定し、対応するプライマーを人為合成しますが、このプライマーと呼ばれる、DNAポリメラーゼが、DNAを合成する際の核酸の断片の設計がポイントのようです。このPCRの原理を発明した、K.Mullisが1993年にノーベル科学賞を受賞しています。

DNAの塩基配列の分析が簡単にできるようになると、分類に適用することが始まりました。問題となるのは、膨大な数のDNAの塩基配列のどこを分析すれば良いかと言うことです。千葉大学園芸学部の國分尚氏は、以下のように述べています。……『植物の場合、細胞の中の核、葉緑体、ミトコンドリアにDNAがそれぞれ存在していて、遺伝の仕方が違います。核DNAは両親から遺伝し、葉緑体とミトコンドリアは被子植物では一部の例外を除いて母親(胚珠親)から遺伝します。塩基配列の変化の速さも異なり、葉緑体が最も遅く、核、ミトコンドリアの順に速くなります。変化が速いと類縁が遠い植物同士を比較するのが難しくなるため、葉緑体は属や科以上の系統を調べるのに利用され、核やミトコンドリアは属内や種内の個体群の系統の研究に使われます。また、それぞれのDNAの中でも変化の速い部分と遅い部分があり、目的にあった部分を調べることで効率的な系統解析ができます。例えば、葉緑体の*rbcL*という遺伝子は変化が遅く、植物全体の系統解析にも利用されますが、*trnD*と*trnT*という2つの遺伝子の間の領域は変化が速いため属内の系統解析に利用できます。』……

カクタスの分子系統分析の文献にも、遺伝子領域のどこを分析したのか、書かれていますが、何故その領域を調べたのかは、あまり書かれていません。研究者としては、当然のこととして理解しているでしょう。

DNAの塩基配列の情報(単にシーケンスと呼ぶことが多い。ある核酸の塩基配列を調べて明らかにする操作・作業(シーケンシング)のことを指す場合もある。)が集まると、これをもとに、系統樹を推定します。原理的には、手動でも出来るらしいですが、コンピューターによる、それぞれの目的に対応して、開発されたプログラムにより実行されます。どのような原理で分析するのか、私自身、全く理解していませんが、以下のような手法があるようです。……『系統樹の作成方法には、主に3つの方法がある。1. どれだけ似ているかを示す尺度として距離を計算して用いる、近隣結合法(NJ法)などの距離行列法 2. 節約(同じ様な変化が独立に起きることがなるべく少なくなるようなシ

ナリオを選ぶ方法)に基づく最大節約法 3. 多数の特徴の統計学的比較に基づく最尤法やベイズ推定。最尤法では通常、発見的探索法という方法で、多数の系統樹について尤度を計算し、その中から尤度が最も高いものを選択する。尤度とは、観測データが、すべて出尽くして、それらのデータに対し、あるパラメータの確率分布を当てはめた時、どれだけ尤もらしいかを意味している。尤度：ある仮定のもとで、ある事象が起こる確率。ベイズ推定においては、このような探索法は使えない(各系統樹について事後確率を計算することが出来ないため、事後確率：ある事象が発生した場合、ある仮説が正しい確率。)ので、代わりにプログラムを用いたベイズ推定では、マルコフ連鎖モンテカルロ(MCMC)法による方法を用いる。MCMC法ではある種の規則に従って大量の系統樹を作る、その中で様々な単系統群が出現する頻度を求めると、これがその単系統群の事後確率の近似となる。こうして求めた事後確率が50%以上の単系統群をまとめた系統樹を作るのがベイズ推定である。』(以上ウィキペディア日本語版などより)……

最近では、ベイズ推定を使って、DNAの塩基およびアミノ酸配列などに基づき、分岐年代推定まで出来る、プログラム(multidivtimeなど)があるようです。

分子系統分析によるカクタス科でのギムノカリキウム属の位置

2002年、R.Nyffeler博士は、(現在は、スイスのチューリッヒ大学、論文はアメリカのハーバード大学に所属とある。)70個(内群)のカクタス科(*Cactaceae*)と、*Portulacaceae*科(*Portulaca*=すべりひよ属、松葉ぼたん等が含まれる。)の2個の外群の分類学種に対して配列を比較しました。分析したカクタス科に含まれるギムノカリキウム種は、*G.denudatum*だけでした。乾燥した、幹の皮質組織からの葉緑体DNAの*matK*遺伝子を含む、*trnK*イントロンと*trnL-trnF*領域を調査し、*trnK/matK*と*trnL-trnF*の結合データ・セットから最大節約法による厳密合意樹や*trnK/matK*データ・セットから最尤法に分岐系統樹などの系統樹を作成しました。

彼の系統樹によれば、ギムノカリキウム属は、カクタス亜科(*Cactoideae*—中核カクタス亜科(*core Cactoideae*)—RNBCT分岐—BCT分岐の下にあります。RNBCT分岐は、中核カクタス亜科(*core Cactoideae*)の中での大きな分岐を占め、中核(*core*)*Rhipsalideae*(R)、中核(*core*)*Notocacteeae*(N)、そして*Browningieae*—*Cereeae*—*Trichocereaeae*(BCT)分岐から構成されています。中核(*core*)と言うのは、やや原始的な諸群を除いた分岐を呼ぶようです。*Rhipsalideae*、*Notocacteeae*、*Browningieae*、*Cereeae*、*Trichocereaeae*は連(*Tribes*)の分類の区分になります。BCT分岐(連*Browningieae*、連*Cereeae*と連*Trichocereaeae*から導かれた名称)は中核(*core*)*Notocacteeae*の姉妹で、南アメリカの殆どの、柱状あるいは球状カクタスの、約30の属と400の種を包含します。連*Cereeae*と*Trichocereaeae*の他に、連*Browningieae*の中の狭義の(s.s.)*Browningia*(*Castellanosia*を除く)、連*Echinocereaeae*の中の*Harrisia*、そして連*Notocacteeae*の中の*Uebelmannia*が強く支持されて、この分岐に入ります。

ギムノカリキウム属(*Gymnocalycium*)は、BCT分岐と言う南アメリカ・カクタスの大きな分岐の中で*Stetsonia*そして*Uebelmannia*と共に基礎的な位置を占めるが、*Stetsonia*によって形成されている基礎的な階級と、*Uebelmannia*、そして*Gymnocalycium*、*Cereeae*+*Browningia*、そして*Trichocereaeae*を含む多分岐から構成されている事を、結合データによる解析は暗示しているとしています。多分岐とは、同時に3つ以上の枝が分かれているところを言いますが、実際にたくさん

の系統に分かれたことを示すのではなく、現時点のデータでは枝分かれの順序が決定できないと言うことです。

2007年、ドイツのフリードリッヒ・シラー (Friedrich Schiller) 大学 (現在は、ユスタス・リービヒ(Justus Liebig University)大学に所属) のC.M.Ritz博士らは、Nyffeler博士 (2002) によって定義された、BCT分岐の属 *Gymnocalycium*、*Rebutia*、*Sulcorebutia* と *Weingartia* を主体に、系統分析の内群として選びました。外群として9種、内群として78の分類学種を選択しました。そのうち *Gymnocalycium* は10種です。彼女らは、葉緑体DNAの *atpB-rbcL*、*trnL-trnF* と *trnK-rps16* の3つの遺伝子領域を調べました、系統発生の分析は、葉緑素マーカーの結合データ・セットを基にして、ベイズ法や最大節約法のアプローチを使って実行されました。その分析は内群の単系統 (それは Nyffeler (2002) のBCT 分岐に限定される。) は支持され、その中で、次のような、主要な5つの分岐(A~E)があることを示しました。

分岐 A: 裸の花筒部を持ち、セファリアをつけるカクタス - この強く支持された分岐は、2つの連(*Cereeae*と *Trichocereae*)と6つの属(*Coleocephalocereus*、*Cipocereus*、*Melocactus*、*Discocactus*、*Espositoopsis*、*Arrojadoa*)から種を結びつける。それは成育習性や形態、花の症候群に関して非常に多様である。*Coleocephalocereus* は円柱状、*Arrojadoa*は低木状、*Melocactus*と *Discocactus* は球形です。しかし、それらの非常に多様な属は、共通のいくつかの特徴を持つ。

分岐 B(BCT分岐のBの意味では無い。) : 毛深い花筒部を持つ、連 *Trichocereae* - この分岐は、毛深い花筒部と密生した刺座を持つ、円柱と球形のアンデス山脈のカクタスから成る。*(Echinopsis, Cleistocactus, Espositoa, Discocactus, Denmoza, Samaipaticereus, Matucana, Oroya, Oreocereus, Haageocereus, Rauhocereus)* ベイズ解析において、鱗片に覆われ、無毛の花筒部の *Gymnocalycium* は、このグループ内でネスト状である、それゆえ、分岐 Bはベイズ推定の系統樹では欠けている。最大節約法では、分岐 Bの単系統は、低い支持を示した。*Gymnocalycium* を除いた、分岐 Bの属は密接な関係があることが、解剖学的類似点や自然交配の発生があることは、既に知られている。

分岐 C: 属 *Gymnocalycium* — 連 *Trichocereae* の種々の属からなる、分岐 Bの姉妹である、*Gymnocalycium* と *Weingartia* は、無毛の鱗片に覆われた花筒部から、密接な関係があるとの推測は拒絶された。*Gymnocalycium* は二つの分岐に分かれ、1つの分岐は、*G.anisitsii*、*G.schickendantzii* と *G.pflanzii* を含む。他の分岐は、亜属 *Macrosemineum* (*G.paraguayense*)、*Microsemineum* (*G.carminanthum*)と亜属 *Gymnocalycium* (*G.bruchii*、*G.rauschii*、*G.andreae ssp. carolinense*)である。ウルグアイ産とされる *G.rauschii* とアンデス山脈の *G.bruchii* が、最も密接に関係していたので、分子的特徴と地理的分布との系統発生での相関関係は発見出来無かった。

分岐 D: *Rebutia* I — Hunt 博士や Anderson 博士らは、正当化する、どんな形態的な特徴をも議論することなく、*Rebutia*、*Sulcorebutia* と *Weingartia* を *Rebutia* s.l.に合併した。系統樹は、これらの著者の意味での、*Rebutia* は多系統となった。無毛の花筒部を持つ二つの種(*R.minuscula* と *R.padcayensis*)により、ここで代表されている、*Rebutia* IIは、*Sulcorebutia* と *Weingartia* と共に分岐 Eの一部を構成する。

分岐 E: *Weingartia*、*Sulcorebutia*、*Cintia*、*Rebutia* II、*Browningia* - *Sulcorebutia* と *Weingartia* はよく支持された分岐を構成する。それは刺の無い、*Cintia knizei* を含む。

R.Nyffeler 博士ら(2002)によると、単系統の亜科 *Cactoideae* での、連と属の配置とについては、まだ議論中とのことであるとの事であったが、2010年に U.Eggli 博士と、共同で *Scumannia* 6 に、彼らの考え方を発表しています。

ギムノカリキウム属以下の分類

最近の文献では、属 *Gymnocalycium* は、カクタス科の中で、亜科 *Cactoideae*—連 *Cereeae*—亜連 *Rebutinae* に属する(R.Nyffeler と U.Eggli, 2010)とされていますが、属以下の分類や種の数は、まだ議論中です。種の数については、判断基準があいまいで、研究者、趣味家が、主観的な解釈により、種の判断をするので、かなりの幅があります。また、まだ新種の発見や、不明種とされていたものが、新たに学術記載されていますので、時間が経るにつれて、種の数は、増えて行くこととなります。種は、国際植物命名規約に従って、学術記載すれば、一応有効となります。その種が本当に種として有効かは、前述した、種の定義に当てはめて、研究者が判断を下すこととなります。2001年アメリカの E.F.Anderson 博士は、彼の著書「The Cactus Family」の中で、属 *Gymnocalycium* の中で、71の種、23の亜種を有効としました。ドイツの D.Hunt 博士らは、2006年「The New Cactus Lexicon」で、48の種と15の亜種を有効としました。一方、オーストリア・ギムノ愛好家グループ(AGG)は、2008年、ギムノカリキウム誌の付録で、「Auflisting der Taxa und Querverweis(学名と相互参照リスト)」で98の種、67の亜種、76の変種、12の品種を有効としました。一方、最近 D.Metzing 博士(2012)は「Die Gattung *Gymnocalycium*」で55の種を有効としました。IOS(The International Organization for Succulent Plant Study)は主に、Hunt 博士など、専門の研究機関の学者や研究者が中心とした研究グループですが、変種と品種は、種の範疇から除外しています。このように、研究者や趣味家の間で、種の判断基準があいまいです。分子系統分析は、「種の定義」を客観的に判断出来る道具となることが、期待されます。

これまでの分子系統分類による研究では、残念ながら属 *Gymnocalycium* では、種の領域までは、あまり研究されていませんが、属以下の分類では、かなり検討が進んでいます。形態的種概念による、最初の属以下の分類は、チェコの A.V.Frič 氏が思いつきました(1935年)。それは、種子の違いを根拠に種を分類する発想でした、そしてその分類は、同じくチェコの B.Schütz 博士により、1969年に正式に定義されました。この分類では、種は種子形態によって5つの亜属に分離されます。:

Gymnocalycium, *Ovatisemineum*, *Microsemineum*, *Trichosemineum*, *Muscosemineum* 亜属 *Gymnocalycium* は2つの節 *Gymnocalycium* と *Paraguayensia*、亜属 *Ovatisemineum* は2つの節 *Ovatisemineum* と *Lafaldensia*、亜属 *Microsemineum* は5つの節 *Microsemineum*, *Hybopleura*, *Calochlora*, *Loricata*, *Mazanensia*、亜属 *Trichosemineum* は節無し、亜属 *Muscosemineum* は2つの節 *Muscosemineum*, *Periferalia* に分かれます。そして、種が、それぞれの節の下に分配されます。6番目の亜属 *Pirisemineum*(*G.pflanzii* 系統)は、Till 氏と Hesse 氏(1985)によって付け加えられました。それは、節 *Microsemineum* から分離し、*G.saglioni* と *G.tilcarensis* を除いた、種を包含します、新亜属 *Pirisemineum* の種は *G.saglioni* とは、小さい、洋梨形状の、光沢のある、栗色で滑らかな種子を持つ点で異なるだけです。

もう一つの種子形態での分類は、オーストリアの Buxbaum 博士により提案され、1968年スイスの植物学者 Krainz 氏の本、「Die Kakteen」の中で発表されました。

彼は、種子形態により、12の列に分割しました。：列 *Uruguayenses*, *Baldiana*, *Lafaldense*, *Mostiana*, *Pileisperma*, *Chiquitana*, *Castellanosiana*, *Quehliana*, *Horridispina*, *Sagliones*, *Pflanziana*, *Schickendantziana*。そして、列 *Uruguayenses* の下に2つの亜列 *Uruguayenses* と *Denudata*、列 *Schickendantziana* の下に3つの亜列 *Schickendantziana*, *Mihanovichiana*, *Marsoneriana* を作りました。

2008年オーストリア・ギムノ愛好家グループ(AGG)のH.Till氏は、彼らのギムノカリキウムに対する経験と知識の集大成を属以下の分類として発表しました。2つの亜属、2つの節、6つの亜節、列、9つの列、28の集合体(Aggregat)と言う複雑な体系です。それは、種子や果実、花の構造、外観などの形態に基づくものでした。しかし、根拠が明確でなく、学者からの支持はあまり得られませんでした。

上記の3つの分類について、図式したものを作成しましたので、以下のアドレスを参照下さい。

http://gymno.my.coocan.jp/Till_Schuetz_and_Baxbaum_Gymno_Classification.pdf

H.Till氏らの分類体系が正しいかどうかを確認することなどを目的として、AGGのメンバーは、資金と試料を提供して、分子系統分析を大学の研究機関に委託しました。委託したのは、アルゼンチン、コルドバ大学のP.H.Demaio博士と、オーストリア、ウィーン大学のM.H. J. Barfuss博士らです。実験は、P.H.Demaio博士をウィーン大学に招聘して実施されました。一方、ほぼ同時期にIOSの同様なプロジェクトが、イタリアのトリノ大学のM.Meregalli博士らの所でも行われていました。M.Meregalli博士は、専門は昆虫学者ですが、熱心なギムノカリキウムの研究者でもあります。

・P.H.Demaio博士ら(2010年)の研究

2010年、P.H.Demaio博士らは、雑誌「*Gymnocalycium*」に「ギムノカリキウム属の系統発生的関係と属内分類：分子データからの洞察」と題して、この結果を報告しました。分子系統学の専門誌ではないので、手法の詳細は省略されていますが、結果は詳しく書かれています。

彼らは、外群として、*Matucana* と *Oreocereus* の2種、内群として76の *Gymnocalycium* 種を使い、DNA試料は、花あるいは側芽の組織資料から抽出されました。調査対象の遺伝子領域(マーカー)として、葉緑体の *matK-trnK*, *petL-psbE*, *trnT-trnL-trnF* と *atpI-atpH* を対象としました。そして得られた、データマトリックスから、ベイズ法で、多数決合意樹(多くの系統樹が支持する分岐パターン)を作成し、B.Schütz博士やH.Till氏の属以下の分類と比較しました。その結果、彼らの系統樹とRitz博士(2007年)らの系統樹が、ギムノカリキウム属に対応する分岐に対して、正確に同じトポロジーを示したので、この高度の一致は、彼らの系統発生的、再構築の信頼性が高まるとしています。また、属以下の分類に対して、種子形態学の重要性が正しい事を証明したとしています。系統樹における彼らの分岐毎の考察は以下のようになります。(分岐A, B, C, D, E)……

分岐A (*Microsemineum* s.str.) ; *G.saglioni* と *G.tilcarensis* が、この分岐となり、この属の分類学種で、最初に進化した、根源の一族に、かなり近い可能性を持つ事を示唆する。*G.saglioni* の花粉が、この属の他の種に受粉できることは、*G.saglioni* の根源的な地位を支持する。種子の特徴と果実の特徴に基づいて、かなり近い場所にあると考えられてきたにも拘らず *G.saglioni* と *G.tilcarensis* が、分岐C(*Microsemineum* – *G.saglioni* と *G.tilcarensis* を除く)の種に、近い類縁で無いように見える事は非常に興味深い。

分岐 B ; 2つの単系統の下位グループで形成されている。それらは B.Schütz 氏の下属 *Muscosemineum* と H.Till 氏らの *Pirisemineum* に一致する。分岐 *Muscosemineum* は、いつも確立したグループとして見なされてきた。そして、この結果はこの観点を正しいと認めている。

分岐 C (*Microsemineum* – *G.saglionis* と *G.tilcarensis* を除く) ; このグループの種は、北西アルゼンチンと中央アルゼンチンの山中に生えている。*G.catamarcense* はこのグループの一つの祖先的な位置に姿を見せる。(*G.catamarcense* は IOS の分類での *G.pugionacanthum* に該当する。)

G.mostii subsp. ferocior の正確な分類に関して論争が存在している。この分類学種は、コルドバの西の最も外側にある山中に生えている、そして G.Charles 氏(2005年)により、*G.castellanosii* の下種に定められた。分子的データは、この仮説を正しいと認めているようである。*G.castellanosii subsp. bozsingianum* は、ラ・リオハとカタマルカの、別の山岳系に特徴的な種、*G.hossei* や *G.ferrarii* への類似性を示す。分岐 C の分類に関して、Schütz 博士により設立された下屬 *Microsemineum* の名前を変更する必要がある、何故なら *G.saglionis* はこの下屬の基準種であるから。

Macrosemineum ; 単系統のグループとは思えない。南ブラジル産の、*G.horstii*、*G.megalothelon* そして *G.denudatum* は、良く持された分岐を形成している。この下屬の残りの種は、さまざまな度合で、分岐 D と分岐 E の種と関連している。この結果は、欠けている DNA 情報に由来していると考えられる。これらの種が形態学的にも地理学的にも、互いに非常に近い位置にある事は明白で、新たな DNA マーカーでの、追加のシーケンスと別の分類学種による、詳細な解析は類縁関係を、よりよく描写出来ると思われる。

分岐 D (*Trichomosemineum*) ; 種子形状に基づいて分類された、種間での近い類縁関係が正しい事を確認した。そして、系統樹では、属 *Macrosemineum* および分岐 E の種と類似性を示す。

分岐 E (*Gymnocalycium*) ; 属内で、最も派生したグループ。最近学術記載された、大抵の種はここに所属し、個々の種を形態学的に区別する事が難しい。また、これまで手に入った分子的データは、役に立たなかった。なぜなら、このグループの種間の、重要な遺伝学上の同質性を反映している。*G.gibbosum* の基準標本種は、試験出来なかったが、この種もまた分岐 E に位置する事に疑いは無い。

分岐 C と分岐 E に対応する分類学種を、より厳密な位置を決定するためには、徹底的な研究が必要である、グループの構成員間のシーケンス変動は最も小さく、若干の場合は、存在しない。……

• M.Meregalli 博士ら(2010年)の研究

2010年、イタリア、トリノ大学の M.Meregalli 博士らは、P.H.Demaio 博士が、AGG 誌に発表した同時期に、ドイツカクタス協会とオーストリアカクタス協会が発行する、カクタスと多肉植物の学術的な専門誌、*Scumannia* 6 で、「分子系統学に対する形態学：ギムノカリキウム(カクタス科)の属以下の分類に光をあてること」と題する論文を発表しました。彼は、外群として、*Echinopsis*、*Rauhocereus* と *Espeyia* 2種の4種(ジーンバンクより)を使い、内群の分類学種として、均等に *Gymnocalycium* 属の多様性を代表して 26 の分類学種を選択しました。*Gymnocalycium* 属の DNA は、3-5本の、発芽して4-5日後のシリカゲル乾燥苗、または5-10個の種子から抽出され、分析する、遺伝子領域として、3つの非コーディング葉緑体領域 *atpB-rbcL*、*trnK-rps16*、*trnL-trnF* が選ばれました。増幅、シーケンス、配列調整と言う、一連の分析手法の後、系統分析は、結合した領域のデータ・セットに対して、ベイズ法と最大節約法の手法を用いて実行されました。また、単一領域のデータに対して、ベイズ推定での系統樹が作られました。シーケンスにおいては、ジーンバンクか

ら取得した 10 種の *Gymnocalycium* と 4 種の外集団も合体させました。結果の概略は、以下のようになります。……

Gymnocalycium 属は、ベイズ推定法と最大節約法による系統樹の間に幾らかの違いがあるが、3 つのよく支持された分岐で分離する。(分岐 A, B, C)

分岐 A の種は、亜属 *Microsemineum* に属する。*G.saglioni* は、基礎の位置を占め、分岐 A の他のすべての種の姉妹である。しかし、この位置は、単一のマーカーで分析した時には、不変ではない。*G. saglioni* は非常に広い分布域を持ち、すべての属で最も広いものの 1 つであり、Salta 州、北部アルゼンチンから、La Rioja 州の中心部まで、拡がる。したがって、その分布域の様々な部分からのより多くの標本が試験されるべきである、したがって、亜属 *Microsemineum* の名称の変更については、まだ提案出来ない。

分岐 B は、3 つの亜属、*Gymnocalycium*、*Trichosemineum* と *Macrosemineum* に属する、属の最も多くの種を含む。ベイズ推論では、良く支持された、いくつかの内部の分岐が見ることが出来たが、最大節約法ではより未解決の多分岐を示した。

Macrosemineum に関しては、*atpB-rbcL* と *trnK-rps16* 領域の単一マーカーで、*G.paraguayense* の標本が、共に、残りの分岐の姉妹であった、これは、この種の正しい位置かもしれない。*G.angelae* は、*G.mesopotamicum* よりも、むしろ *G.hyptiacanthum*(*G.uruguayense*)に關係付けられていた。

分岐 B の 2 番目の群は、*G.bruchii* と *G.rauschii* だけを含んでいた。*G.bruchii* は、アルゼンチンのコルドバ州特有の種で、*G.rauschii* はウルグアイからと記述されている。原記載の後、*G.rauschii* は、ウルグアイで発見できていない。形態の特徴は、基準標本が、栽培での交配種だった可能性を除外できない。記述が生息地で集めた植物に基づいた場合、基準標本は、産地が誤って付けられた、*G.bruchii* の品種かもしれない、それが交配種の場合、葉緑体の母系遺伝は母親株として *G.bruchii* を示す。

分岐 B の 3 番目の群は、亜属 *Gymnocalycium* からのすべての他の種を含む。比較的高い均一な特徴と隔離した個体群に分離する傾向を示す、属の中の最も複雑な群である。そして、形態学的にわずかに、しかし、一貫して区別される。これはいくつかの小種(microspecies)の記述に結びついた。しかし、それら価値はよく理解されていない。分子系統解析はこの不確実性を確認した。

G.capillaense、*G.gibbosum*、*G.erolesii* を含む可能な単系統の単位は、結合したベイズ推定、最大節約法、および *atpB-rbcL* 領域のベイズ推定系統樹により、中程度に支持された。

分岐 B の 4 番目の群は、亜属 *Trichosemineum* に属する。それらの他の属以下の分類群との関係は、検定されていないが、亜属 *Microsemineum* とコエノーズ(coenoses)を共有するので、関係があると推定されていた。さらに *G.castellanosii* は乳頭突起を持つ種子を持つ、このことは、*Microsemineum* を *Trichosemineum* に結びつける特性であると疑われていた。分子系統解析は、この可能性を除外し、亜属 *Gymnocalycium* および亜属 *Macrosemineum* に *Trichosemineum* の種を関連させる。亜属 *Trichosemineum* の種と亜属 *Macrosemineum* や亜属 *Gymnocalycium* の 3 つの亜属中の種で、共有される植物の特徴を無視し、多くの重点が種子の違いに与えられたように思える。*G.mesopotamicum* が *Macrosemineum* と *Trichosemineum* 間の「中間の」位置にあるという推測を再考する必要がある。この解釈は Kiesling 博士(1980)により提案され、典型的な *Macrosemineum* 特徴を示す種子、しかし、*Trichosemineum* のような小さな乳頭突起を示すことにより正当化された。系統樹のトポロジーに従えば、*G.mesopotamicum* は、*Trichosemineum*

の種と同じ分岐に属する。*trnK-rps16* 領域のベイズ推定で、それは、*G. bodenbenderianum* の姉妹となる。種子の乳頭突起は、子孫形質共有(synapomorphy)とみることが出来る。

分岐 C は明白に分離され、亜属 *Muscosemineum* と亜属 *Piriseimineum* に *G. chiquitanum* 複合体を加えた、よく支持された 2 つの群(group)となる。1 つの群は亜属 *Muscosemineum* と関係し、2 つの異なる血統に分かれる、1 つは *G. schickendantzii* を含み、もう一つは、*G. anisitsii* と *G. eurypleurum* を含む。この区別は、地理的分断分布と一致し、前者の血統(lineage) は典型的なアルゼンチン Chaco、後者はパラグアイとボリビア Chaco である。(この結果は種の数を増やした、P.H.Demaio 博士の結果とは異なる、Demaio 博士の場合も 2 つの血統に分かれるが、*G. anisitsii* (P.H.Demaio 博士の場合、*G. damsii*)は、*G. eurypleurum* よりも *G. schickendantzii* と関係している。また、地理的分布とは関係していないように思う。) もう一つの群は、*G. pflanzii* を含み、広い意味で、*G. chiquitanum* と *G. chacoense* と一緒に、予想外の結果となった。これら最後の 2 つの種は、*G. pflanzii* とは関係していない。形態的特徴から、これらの分類群が、2 つの別個の単系統の血統に属することが、より正当化される、一つは、*G. pflanzii* と関連する亜種から成り、他方は *G. chiquitanum*、*G. chacoense* および *G. paediophilum* から構成される。しかし、共有される種子および花の特徴が、進化的な感覚において、*G. pflanzii* に近いことはありえるが、*G. paediophilum* の包含、そして *G. pflanzii* の他の個体群についての、より多くの研究が必要である。……

そして、最後に以下のように書かれています。『将来の研究は、より正確に、それぞれの属以下の分類学種を区分する為、より多くの種を調べなければなりません、そして、分子の系統発生による再構築と最も重要な植物と生殖の形態的な構造に基づく、分岐解析を比較調査すべきです。単一の近縁種を区別することにおいてより敏感なマーカーは、さらに各単系統群内のまだ不確かな関係を明確にし、そして、ことによると、最近提案されている、いくつかの小種(microspecies)をまた、支持するのを支援するでしょう。』

• P.H.Demaio 博士(2011 年)らの追加の研究

2011 年 P.H.Demaio 博士らは、AGG 誌に発表した内容に、若干、種を追加して、専門誌である「American Journal of Botany」に、「ギムノカリキウム(カクタス科)の分子系統発生学：属以下の分類体系を変える評価、一つの新亜属とその属の進化の傾向」と題して論文を発表しました。彼らの 2010 年の内容や M.Meregalli 博士らの報告は、いかに、形態学的特徴が、属内で進化したかを解析していないので、今回は、属以下のレベルの分類体系と系統発生学を比較し、属の進化における、形態学的傾向を解析する研究を行ったとしています。専門誌なので、分析手法は AGG より詳しく書かれています。外群として、*Opuntia*、*Uebelmannia*、*Matucana*、*Oreocereus* と *Stetsonia* の 5 種、内群として、52 の *Gymnocalycium* 種、亜種を加えると 78 の *Gymnocalycium* 種を使っています。前回の 76 種に、*G. spegazzinii* 2 種が追加されています。ここで、重要なのは、種の表記として、IOS の考え方(G.Charles 氏(2009)、D.Hunt 博士(2006))で種を表記していることです。IOS と AGG では、種の表記がかなり異なる為に分岐図を見るときに注意が必要です。AGG の *G. leeanum* HT3567 は、IOS の分類で、*G. reductum* ssp. *leeanum* (Hooker) Papsch となっていますが、これは、IOS の分類で *G. hyptiacanthum* ssp. *hyptiacanthum* です、*G. reductum* ssp. *leeanum* は亜属 *Gymnocalycium* であるのに対し、IOS 分類での、*G. hyptiacanthum* ssp. *hyptiacanthum* は、亜属 *Macrosemineum* に属します。彼らの系統樹でも、*G. reductum* ssp. *leeanum* として、正しく、亜属 *Macrosemineum* の中に入っています。また、*G. multiflorum* sensu Till HT2541 は、IOS の分類で

*G.monvillei*とされていますが、H.Till氏らによると、パラグアイ原産の全く違う種のように、分子系統解析は、*G.ritterianum*や*G.horridispinum*などのアルゼンチン産の*Microsemineum*に近い位置にあります。*G.multiflorum*は、アルゼンチン産の*Microsemineum*との交配起源の可能性もあるかも知れません。

分類学者が、D.Metzing博士やM.Meregalli博士のように、マニアの領域まで、学術記載された種について知っているとは限りません、また、AGGの分類のように細分化された分類を、種を大きく捉えるIOSの分類に置き換えるときに、正確に置き換えないと、混乱が生じると思います。しかもその結果は、遺伝子データベースとなり、他の研究者がそれを使用することとなります。分子系統解析が進歩するにつれて、種の領域まで区別出来るようになると、目的にもよりますが、詳細な試料としての種の由来が必要となり、異名についても記述する必要があると思います。

P.H.Demaio博士らが、調査した遺伝子領域は、前回と同じで、葉緑素の*trnK-matK*、*trnT-trnL-trnF*、*atpI-atpH*と*petL-psbE*領域のマーカーが使用されました。*atpI-atpH*と*petL-psbE*は変異性が高いので、低い分類学的レベルで有用とされているとの事です。DNAの遊離、増殖、そして配列解析は、詳細にかかれています、良く分からない為、省略します。4つのマーカーは、プログラムにより、整列化された後、系統発生的解析は、専用のプログラムを使って、ベイズ推定と最大最節約法を用いて行われました。おそらく、前回とは異なるか、或いは、改良したプログラムを使ったと推測します。一方、ギムノカリキウムの進化における形態学的特徴を追跡するために、Mesquiteと言うプログラムの中にある、先祖状態再構築パッケージ(Ancestral State Reconstruction Package)を使って、ベイズ推定が行われました。形態学的データ・マトリクスとして、1. 主要な成長形態(タル型、円柱形、単幹球形、密生する球形、扁平な球形)、2. 根(繊維束状根、カブ形状根)、3. 刺(強力な刺、細い刺)、4. 果実形状(球形、紡錘形状)、5. 成熟果実の色(色が付いている(赤っぽい、緑色)、6. 果肉(汁気が多い、乾燥している)、7. 種子サイズ(非常に小さい[0.3-0.8mm]、小さい[0.9mm-1mm]、中程度の大きさ[1.2mm-1.9mm]、大きい[2mm-2.9mm])、8. 種子形状(ムラサキ貝形状、卵形一端の切れた卵形、縁のある帽子形状)が使われました。系統発生的解析と形態学的データ解析を照合して、以下のような結論を出しています。2010年の結果と系統樹については、ほぼ同じ内容となっていますが、再度記述したいと思います。……

最節約法とベイズ解析法によって得られる、系統樹のトポロジー(topologies)は広範囲に一致している、しかし分岐Aの位置で少し異なっている。節約法とベイズ推定は内群における4つの同じ、大きな分岐A、B、C、Dを検出した。そして、Schütz氏の分類体系(1968)を支持する、新しい証拠が得られた。

分岐A(*Microsemineum s.s*) ; *G.saglionis*が、最も早く分岐した、*Gymnocalycium*の分類学種である事を示唆する。ベイズ推定は、この種を他の全ての種の姉妹であることを示す。一方最節約法は、この種を分岐Bの姉妹としている。*G.saglionis*は、他の種と比較すると大きな胴体を持ち、色のついた、汁気が多い、甘い果実を持つ。これは鳥類や他の脊椎動物を刺激し、種子の分散に貢献する。また、果実の特徴は、分岐Bの種に類似している(*G.pflanzii* 関連種)。一方、この属の殆どの種は、蟻による分散に適応した果実や種子を生産する。汁気が多い果実は、またNyffeler(2002)のBCTクレードの多くの属の中で共通している(*Trichocereus*、*Stetsonia*そして*Echinopsis*)、其処には*Gymnocalycium*が置かれている。また、タル型の成長形態は、祖先種の構成員と考えられる、残りの種は、球形で単幹と球形で密生する植物へと胴体寸法が減少する。円柱形状とタル型カクタスの分

布は、耐寒性が弱く、厳しく制限されている、一方球形カクタスは寒さに対してより耐性がある、胴体サイズの減少は、太陽放射や気候変化の間に、温かい自生地から、より寒い条件への適応を反映している。

分岐 B (*Pirise mineum* (B1)と *Muscose mineum* (B2)) ; 分岐 B は、Schütz の分類体系の亜属 *Pirise mineum* と *Muscose mineum* に対応する 2 つの単系統の下位グループで構成されている。分岐 B 1 の *G.pflanzii* とその関連種は、十分、差別が認められるグループである。分岐 B 2 の種は、常に支持されてきたが、結果は、この見解を支持する。その種は、およそ直径 1mm で、鈍い、明るい茶色の種皮と小さなハイラムを持つ種子により特徴付けられる。花は縦長で、紡錘形状の花筒部 (pericarpel) を持ち、側面の刺座から生じる。：種の残りの物では、花が胴体中央の刺座から出現する。繊維束状で、深みの無い根は、土壌の最上層だけ、浅く浸透する、雨水に対し、そして植物にしたたり、表皮上で濃縮された後、水を吸収するのに対する適応とされている。これらの特徴は、分岐 A や B のようなギムノカリキウムの基礎的な系統で維持されている。

分岐 C (*Microse mineum s.l.*) (*G.saglioni* を除く) ; Schütz により、*G.saglioni* を含んで、亜属 *Microse mineum* に分類された。この分岐の分類学種は、十分に区別され得るグループである。強い刺は、草食動物に対する適応として通常記述されている。しかし、刺の存在は、保護の利得と炭素吸収における損失との交換取引として考えられねばならない。著者らは、この分岐を亜属 *Scabrose mineum* Demaio, Barfuss, R.Kiesling and Chiapella nov. として、新しい亜属を提案した。基準標本は、*Echinocactus monvillei* である。

分岐 D : *Macrose mineum*、*Trichose mineum* (D1)、そして *Gymnocalycium* (D2) ; 亜属 *Macrose mineum* に分類される種は、単系統では無いように見える。分岐 D における傾向は、乾燥した緑色の果実を発達させる、これは蟻による種子分散に関係する。蟻は、種子を発芽させる適切な場所を作り、種子は保護される。分岐 D は、大きな種子サイズを持つ分類学種を含む、大きな種子は、容易に分散されないが、異なる生態学的条件下で、生命力のある実生苗を生産する。亜属 *Trichose mineum* と *Gymnocalycium* に属する種は、カブ形状の多肉質の根を発達させる傾向を示す。その根は水と澱粉の貯蔵と関連し、高度の脱水に耐える能力を持つ。

南ブラジルからの、*G.horstii* と *G.denudatum* は、十分に支持される分岐を形成し、分岐 D の残りに対する姉妹である。単系統で無い *G.paraguayense* そして *G.mesopotamicum* は、分岐 D の残りの種と関連している。*G.hyptiacanthum* (*uruguayense*) は最節約法解析では、分岐 D1 と D2 の姉妹となる一つの枝に分岐している。ベイズ推定系統樹では、*G.hyptiacanthum* は分岐 D2 に網目状である。R.Kiesling が、*G.mesopotamicum* の種子が分岐 D1 の種と *G.hyptiacanthum* の中間的な形態学を示す事に注目した。系統樹での *G.mesopotamicum* の位置は、これらの種の密接な関連という Kiesling の考えを支持している。(M.Meregalli 博士の意見とは異なる。) 分岐 D1 (*Trichose mineum*) の分類学種の分子的な証拠は、形態学での研究に一致し、種のグループ化を支持する。分岐 D2 の全ての種は、亜属 *Gymnocalycium* に属している、先の 10 年間に記載された、*Gymnocalycium* の大半の新種はこの分岐に属し、それらの種は形態学的に非常に類似している。同じように、集められた分子的データは、著しい同質性を示す、なぜなら大半の配列は同一である。この分解能の欠如は、急速でかつ最近の放散を反映している、それは月並みの DNA 配列データを用いて分解することは難しい。

生物地理学とカクタス(ギムノカリキウム)の起源と進化

R.Nyffeller 博士は前述の 2002 年の論文で、次のように書いています。……『全ての、カクタスの大きな系統、すなわち亜科 *Pereskia*、亜科 *Maihuenia*、亜科 *Opuntioideae* そして亜科 *Cactoideae* は大抵、あるいは、独占的に南アメリカで発生した。更には、「portulaceus cohort (すべりひゆ属の仲間)」からのカクタス科の最も近い類縁種は、以前の Gondwana 大陸の広大な土地で最高の多様性を持っている。カクタス科が南アメリカに起源を有する事は、一般的に情動的な証拠として捉えられている。ここから、亜科 *Pereskia*、亜科 *Opuntioideae*、と亜科 *Cactoideae* の様々なグループは、中央と北アメリカ、そしてカリブ諸島へ、想定されている南アメリカ北西部の発生中心から侵入した。現在の分子的な解析は、亜科 *Cactoideae* の 3 つの大きな分岐は中央と北アメリカ (カリブ諸島を含み) のカクタス植生に寄与した事を示唆する。連 *Cacteae* は、ベネズエラとコロンビアで出現している、恐らく、それから発生したマミラリア属の幾つかの種を伴って、独占的に北アメリカに存在する。……中略…… BCT 分岐では、属、*Harrisia*、*Melocactus*、そして *Pilosocereus* の二三個の種だけしか、中央そして、北アメリカのカクタス植物相に寄与していない。最後に、*Rhipsalis* の、一つの広範囲に分布する種が存在する、それはその分布を中央と北アメリカに広げている。……中略…… RNBCT 分岐は、アンデス山系の東側か西側に出現する異なるグループを伴って、殆ど、専ら南アメリカである。』……としていますが、ギムノカリキウムの起源については、記述していません。

C.M.Ritz 博士らは、前述の 2007 年の論文で以下のように書いています。……『BCT 分岐がアンデス山脈から始まったという仮説を支持します。その後、*Uebelmannia* の初期の先祖と分岐 A の種は、アンデス山脈から北東部ブラジルに移住したかもしれません。現在の BCT 分岐の分布地域のアンデス山脈と北東ブラジルの多様性の中心地の分離は、東部山麓の丘に沿って一連の前縁盆地 (foreland basins) を引き起こした、アンデス山脈の中新世(約 23 百万年前から約 5 百万年前までの期間、新生代の第四の時代。)での隆起に関係しているかも知れません。中新世中期から後期の世界的な海水面の増大は、14-7 百万年前の間に、一つ以上の海の侵略につながりました。そして、おそらくアマゾン川流域、ボリビア、パラグアイの Chaco の盆地を相互接続しました。この浸水する盆地の帯が、大陸内の航路をつくったか否かを問わず、数 100 万年前、大きな地理的規模で、これらの広範囲にわたる湿地、浅い海の環境、そして、半乾燥から湿った氾濫原が、アンデス山脈と北東ブラジルの分布域を分離しました。第四紀の間の海面の低下とより涼しくてより乾燥した気候は、新熱帯、季節的に乾いた森の拡張を支持しました。*Uebelmannia* と分岐 A のカクタスはカーティンガ (caatinga) 植生の構成要素です。そして、それは新熱帯、季節的に乾いた森の一部です。……中略…… *Gymnocalycium* 属と *Sulcorebutia-Weingartia-Cintia* 複合体は、種の数と形態的な多様性で同等です、しかし、遺伝的多様性と分布域は、全く異なります。*Gymnocalycium* 属の分岐の中で、系統樹の枝は著しく長いです。これは、分子マーカーの加速度的な進化速度、または、他の分岐と比較して、属のより古い放散のどちらかに起因することがあります。わずかに支持されますが、系統樹の *Gymnocalycium* の派生位置は、属がむしろ先進的であることを示唆します。Augustin と Hentzschel (2002 年) により仮定されたように、分子的特徴とお互いに分離している、3 つの分布域(中央-南アンデス山脈、南ブラジルとウルグアイ、中央アルゼンチンの大西洋地域)により定義される、系統発生の相関関係の欠如は、他の南アメリカの小さな球形の低山帯カクタスと比較して、属の初期の放散を暗示します。現在の分布パターンは、第四紀の気候変動のため、分布域の断片化の結果であるかも知れません。対照的に、*Sulcorebutia-Weingartia-Cintia* 分岐内の枝は短いです、

そして、分布域は中央アンデス山脈のむしろ小さな地域に限定されます。これらの事実は、他のアンデス山脈の分類群で急速な種形成に相当するかもしれない、グループの最近の放散を暗示します。』
……

ギムノカリキウム分布域が、大きく3つの分布域に分かれることから、その起源は、7百万年前以前の海水面の増大による、アンデス山脈と北東ブラジルの分布域が分離された時よりも前にさかのぼり、その分離された地域毎に、独自に進化したと思われまふ。パラグアイ、ブラジルやウルグアイ原産の亜属 *Macrosemineum* の祖先種は、系統樹で関係が深いとされる、アルゼンチン産の亜属 *Trichosemineum* や *Gymnocalycium* の祖先種とは、同じ地域に生息していた、同じ種であったと、推測されます。

アメリカのブラウン大学の M.Arakaki 女史と R.Nyffeller 博士らは、2011年、「世界の主な多肉植物血統の、同時発生と最近の放散(Contemporaneous and recent radiations of the world's major succulent plant lineages)」という論文を発表しました。彼らは、最近の主要な被子植物血統の起源に日付を入れると言う、著しい進展を利用して、カクタスの起源と多様化のタイミングを推論しました。最初に、彼らは12個のカクタスと類縁種から、系統発生の源であることが示されている、核フィトクロム C(PHYC) 遺伝子と *trnK/matK* 領域の葉緑体ゲノムを配列し、被子植物の系統発生が構築されている、90の種子植物全体の葉緑体のデータ行列とこれらを結合しました。そして、結合データは、ベイズ推定を用いて、塩基およびアミノ酸配列に基づいて、分岐年代推定を行うプログラム(multidivtime)の中で実行されました。そして、カクタスとその類縁種の、いくつかの重要な結節点(nodes)に対し、分岐時期(divergence times)と信頼区間(confidence intervals)を推定するため、複数の化石の較正点が使われました。極めて複雑な方法で、私は理解出来ませんが、彼らが得た結論は以下の通りです。……カクタスが35百万年(35Ma)であることを示唆する。コア・カクタス(core cacti)により示されるように、はっきりした形態的な多肉質は、25百万年前(25Ma)まで進化せず、カクタスと類縁種の放散の多くが、かなり最近で、最も劇的な種の放散が、十分に多肉質な症候群の進化後、何百万年の期間で起こった。そして、どんな明確な解剖学的、あるいは生理的革新とも関係していない。大多数は、最後の8百万年前(8Ma)の範囲内で生じた。カクタスの3つの主な多様化(diversity)と固有種(endemism)の産地(centers)(メキシコ、中央アンデス山脈とブラジル)である植物相が極めて若く、現代的なことを示唆する。たとえば、北アメリカの玉カクタスと柱カクタスは、種分化の速さで、共に、およそ800-600万年前の段階を経験した。連 *Trichocereae* から成っている分岐、大多数のカクタス多様化の中心、中央アンデス地域に含まれる南米の血統、及び連 *Cereae* (ほとんど独占的にブラジルの血統)の類似した変動と、それは同時である。(7.5-6.5百万年前)(7.5-6.5 Ma)……

ギムノカリキウムは、この文献では、連 *Trichocereae* に含まれるが、その中に含まれる属の中では比較的古いとされていますので、7.5-6.5百万年前の前半が起源で、亜属 *Microsemineum* (*Scabrosemineum*) の *G.saglionis* のようなタル型カクタスから、6.5百万年前までに、亜属 *Trichosemineum* や *Gymnocalycium* などのカブ形状の多肉質の根を持つ、球形カクタスへと下属が進化したと考えられます。

前述の P.H.Demaio 博士ら(2010年、2011年)の論文で、生物地理学に関することを列挙すると以下ようになります。……

1) 分岐 A の *G.saglioni* の根源的な地位は、我々に、ギムノカリキウム属は、その起源を北西アルゼンチンと南ボリビアの山岳地域に持つという推測を許す。Ritz 氏他(2007)は *Gymnocalycium* が属している、Nyffeler 氏(2002)の BCT 分岐に対して同じ由来を提案している。 2) 分岐 B(*Muscosemineum* + *Pirisemineum*)の *G.schickendantzii* の例外付きで、これらの分布は、アルゼンチンの中央地域の中まで、広がっている。このグループの大抵の種は、北部アルゼンチン、南東ボリビア、そして西パラグアイにある、グラン・チャコ (Gran Chaco) の乾燥した森に出現する。 3) 分岐 C(*Microsemineum* – *G.saglioni* と *G.tilcarensis* を除く = *Scabrosemineum*) このグループの種の大半は、アルゼンチンの中央部と北西部の山脈の、温和で、幾分湿気のある気候で、散在する岩の露頭を伴う、背の高い草むらに支配される植生を持つ草地に生えている。系統樹は、コルドバとサン・ルイスの山に特徴的な、単系統の種のグループを示し、残りの種はラ・リオハとカタマルカの山中に分布する。一方コルドバと、サン・ルイスの種は、最も派生したものと判明する。その事は、この分岐の祖先が北部にあった可能性と現在の分布地域への段階的な南への拡大を示唆している。 4) *Macrosemineum* は、岩の多い露頭に生え、ウルグアイ、南部から中央パラグアイ、南ブラジル、そして東部アルゼンチンで、地理学的に限定された分布を示す。ブラジル産の種の分岐が、このグループの他の種よりも、より根源的に見える事は興味深い。この分岐のより根源的な仲間が、過去に非常に大きな分布域を持っていて、その分布は多分アルゼンチンの中央山脈まで達していた可能性もある。これらの種は相対的に、湿気が多い気候に適応しているので、気候が現在の乾燥した状態に到達した時、その元の地域に於いて死滅し、その後生態学的に、より適応した *Trichomosemineum* と *Gymnocalycium* の後裔により交代されたとの仮説が建てられる。 5) 分岐 D の *Trichomosemineum* の種は、カタマルカ州、ラ・リオハ州、そしてコルドバ州の西アルゼンチンから中央アルゼンチンの山岳と乾燥した谷に生息している。制限された 分布は、比較的新しい起源によって、あるいは、それらが現在生えている、乾燥地帯への極端な適応によって、根拠があると推定される。 6) 分岐 E の *Gymnocalycium* は、最も派生したグループに見える、これらは、アルゼンチンの州、カタマルカ、コルドバ、サン・ルイスの山中の大抵の種がある分布地、そして、ラ・パンパの山中の若干の代表種、南ブエノス・アイレスと東チュブト、東アルゼンチンと西ウルグアイの分離した分布域に生えている。その起源は恐らく、南カタマルカ、あるいは北部コルドバに在り、其処から、それらの現在の自生地に広がったと推定される。……

おわりに

ギムノカリキウムと最近の難解な分子系統分析による、新しい知見を紹介して見ました。まだ、種の領域まで、区別出来る手法が模索中だと思われまます。いつの日か、明確に種の区分が出来る、分子系統分析の手法が確立されることを期待したいと思います。系統樹をコピーして載せたら良いのですが、文献が最近のものが多く、著作権の保護から、意図して、系統樹を載せていません。最後に、ドイツ語などの翻訳を提供して頂いた、島田寿男氏、Schumannia などの文献をお送り頂いた、D.Metzing 博士に感謝します。

ギムノカリキウムに関する、種々のデータや資料を以下のアドレスに掲載していますので、ギムノカリキウムに興味のある方は、参考にして下さい。

<http://gymno.my.coocan.jp/newpage5.htm>

参考文献

- Krainz ; Die Kakteen (1968)
- B. Schütz ; Die Gattung *Gymnocalycium*, Graz/Knittelfeld (1992)
- J. Pilbeam ; *Gymnocalycium* , A Collector's Guide (1995)
- E.F.Anderson ; The Cactus Family (2001)
- H.Till ; Neuordnung der Gattung *Gymnocalycium*, *Gymnocalycium* 14(2): 395-404 (2001)
- R.Nyffeler ; Phylogenetic Relationships in the Cactus Family (Cactaceae) Based on Evidence From *trnK/matK* and *trnL-trnF* Sequences, *American Journal of Botany* 19(2):312-326 (2002)
- D.Hunt, N.Taylor & G.Charles ; The New Cactus Lexicon (2006)
- 國分尚 ; 最近の植物系統分類学の研究手法 -花葉会 雑誌花葉 25 号 : P8 (2006)
(<http://www.kayokai.net/>)
- C.M.Ritz, L.Martins, R.Mecklenburg, V.Goremykin & F.H.Helwig ; The Molecular Phylogeny Of *Rebutia*(Cactaceae) And Its Allies Demonstrates The Influence Of Paleogeography On The Evolution Of South American Mountain Cacti, *American Journal of Botany* 94(8): 1321-1332 (2007)
- H.Till, H.Amerhauser & W.Till ; Neuordnung der Gattung *Gymnocalycium* Teil II, *Gymnocalycium Sonderausgabe* : 815-838 (2008)
- G.Charles ; *Gymnocalycium* In Habitat and Culture (2009)
- P.Demaio, M.H.J.Barfuss, W.Till & J.Chiapella ; Phylogenetic relationships and infrageneric classification of the genus *Gymnocalycium* insights from molecular data, *Gymnocalycium Sonderausgabe*: 925-946 (2010)
- M.Meregalli, E.Ercole & M.Rodda ; Molecular phylogeny vs. morphology : shedding light on the infrageneric classification of *Gymnocalycium* (Cactaceae), *Schumannia*6 : 257-274 (2010)
- R.Nyfeeler & U.Eggli ; A farewell to dated ideas and concept –molecular phylogenetics and a revised suprageneric classifications of the family Cactaceae, *Schumannia*6 : 109-149 (2010)
- M.Arakaki, P.Christin, R.Nyffeler, A.Lendel, U.Eggli, R.M.Ogburn, E.Spriggs, M.J.Moore & E. J.Edwards ; Contemporaneous and recent radiations of the world's major succulent plant lineages, *PNAS*, vol.108, no. 20, 8379-8384, May 17 (2011)
- P.Demaio, M.H. J. Barfuss, R.Kiesling , W.Till, J.Chiapella, Molecular Phylogeny of *Gymnocalycium*(Cactaceae) : Assesment of Alternative Infrageneric Systems, A New Subgenus, and Trends in the Evolution of The Genus, *American Journal of Botany* 98(11): 1841-1854(2011)
- D.Metzing ; Die Gattung *Gymnocalycium* (2012)
- 種 (分類学) ; 『ウィキペディア日本語版』 (<http://ja.wikipedia.org/>) 2012
- ポリメラーゼ連鎖反応 ; 『ウィキペディア日本語版』 (<http://ja.wikipedia.org/>) 2012
- 系統樹フリー百科事典 ; 『ウィキペディア日本語版』 (<http://ja.wikipedia.org/>) 2012
- 木下武司 ; 帝京大学薬学部の木下氏の身近な野生植物と生薬・薬草のホームページ
(<http://www2.odn.ne.jp/had26900/index.htm>) 2012