

ユリ科の分類の最近の歩み

— とくに分岐分類学, 分子系統学からの影響を中心として —

田 村 実

(大阪市立大学理学部)

ユリ科 Liliaceae の分類は, この20年間で二度の転機を迎えた。一つは Dahlgren *et al.* (1985) の分岐分類によるもので, もう一つは Chase *et al.* (1995) の *rbcL* の分子系統によるものである。

以前からユリ科はオモダカ科 Alismataceae などとならんで単子葉類の中で原始的なグループと考えられてきた。それはユリ科が単子葉類の祖先的な形質で特徴づけられてきたからである。ユリ科は基本的には放射相称で3数性の花をもつ。花は各花輪の欠落のない両性花で, 花被片は鱗片状にならず, 葯は4室でスリットにより裂開し, 子房上位のものが多い。ユリ科に近縁な科は明らかに特殊化した特徴によってユリ科と区別されてきた。たとえば, 子房下位でしばしば散形状の花序をもつヒガンバナ科 Amaryllidaceae, 花被片が鱗片状のイグサ科 Juncaceae, 子房下位で内輪の雄蕊が退化するアヤメ科 Iridaceae などである。また, 花は単性, 半葯は癒合し, しばしばつる性のサルトリイバラ群 *Smilax*-group, 同じく花は単性だが木本性のリウゼツラン群 *Agave*-group, 腐生植物のサクライソウ群 *Protolirion*-group などの特殊な植物も人によってはユリ科から区別してきた。このようにユリ科は単子葉類の祖先形質でまとめられた側系統群的なコアグループなのである。

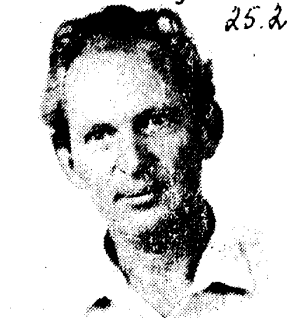
祖先形質でまとめられた側系統群的なコアグループは分岐分類によると細分化される運命にある。分岐分類では共有派生形質のみが分類群を規定し, 祖先形質は分類群を規定しないからである。Dahlgren *et al.* (1985) は形態学的特徴, 解剖学的特徴, 胚発生学的特徴, 化学的特徴などを用いて単子葉類を分岐分類学的に解析したのだが(データベースは Dahlgren & Clifford (1982) に収められている), その結果, 彼らは Krause (1930) のユリ科を29科に細分している。しかし, その29科の中には, ウウウラリア科 Uvulariaceae のように共有派生形質をもたない科, すなわち側系統群的な科も含まれている。あるいは Dahlgren *et al.* もユリ科の更なる細分は望んでいなかったのかもしれない。Dahlgren *et al.* (1985) の科の大きさについては, ヒガンバナ科, アヤメ科, サルトトリイバラ科 Smilacaceae など, 従来の特化したユリ科の近縁科と大差ないように設定され

ているようである。

ランクの問題から類縁関係に視点を移しても, Dahlgren *et al.* のシステムはたとえば Krause (1930) のものとはいろいろと異なっている。その代表的なものがユリ目 Liliales のウウウラリア科であろう。ウウウラリア科は花弁状の花被片をもち, 花被に蜜腺があり, 内乳は多核細胞のままで終り, 茎には導管がなく(ホトトギス属 *Tricyrtis* は例外), シュウ酸塩東晶を欠き, 葯は外向裂開で, 一次胞原細胞 primary archesporial cell は壁細胞 parietal cell を切り出さず, 地下茎は球茎や鱗茎に発達せず, 葯隔は葯の先端を包まず, コルヒチン・アルカロイドをもたないという特徴をもつ。そしてこの科は Krause (1930) のシュロソウ科 Melanthioideae のウウウラリア属 *Uvularia*, シェルハムメラ属 *Schelhammera*, クレイシギア属 *Kreysigia*, ホトトギス属とクサスギカズラ科 Asparagoideae のチゴユリ属 *Disporum*, ツバメオモト属 *Clintonia*, タケシマラン属 *Streptopus* とで成り立っている。しかし, Krause のシュロソウ科のほかのメンバーは Dahlgren *et al.* のシュロソウ目 Melanthiales シュロソウ科 Melanthiaceae とユリ目 コルヒクム科 Colchicaceae に含まれ, Krause のクサスギカズラ科のほかのメンバーは Dahlgren *et al.* のクサスギカズラ目 Asparagales クサスギカズラ科 Asparagaceae, ナギイカダ科 Ruscaceae, スズラン科 Convallariaceae, ルズリアガ科 Luzuriagaceae, ヤマノイモ目 Dioscoreales エンレイソウ科 Trilliaceae とユリ目ユリ科に含まれる。すなわち両者の見解は著しく異なっているのである。この相違は, Krause が果実形態を重視した一方, Dahlgren *et al.* の分岐分類では果実形態のホモブラシーが認められたことにも一部よる。その結果, Dahlgren *et al.* のウウウラリア科は蒴果と液果の両方を含むことになっている。

私自身の見解は基本的には Dahlgren *et al.* (1985) の見解に似ている。私自身, 胚発生様式, 蜜腺の位置, シュウ酸塩東晶の有無, 葯の裂開方向などの特徴は広義のユリ科を分類する上で重要だと考えているからかもしれない。しかし, 細部に関しては私の見解は Dahlgren *et al.* の見解と必ずしも一致しない。たとえば, 私はホ

Rolf Dahlgren avliden *Sydsvenska Dagbladet* 25.2



□ Professor Rolf Dahlgren, Lund, har avlidit i en ålder av 54 år.

Han var född i Örebro, avlade studentexamen i Kristianstad 1951, blev fil kand i Lund 1955, fil mag och fil lic 1959 och disputerade 1963 på en avhandling i systematisk botanik. Därefter blev han docent i Lund, och 1969-70 var han tillförordnad professor där.

1973 utnämndes han till professor vid Botanisk Museum i Köpenhamn, där han var verksam till sin bortgång. Han tillhörde Kungl Fysiografiska Sällskapet och Kungl Vetenskapsakademien.

Hans närmaste är makan Gertrud, docent, barnen Susanna, Helena och Fredrik, föräldrarna Rudolf Dahlgren, apotekare, och Greta Dahlgren, Helsingborg, syster med familjer samt hustruns barn i tidigare äktenskap.

Rolf Dahlgren gjorde tidigt stora insatser vid utforskandet av södra Afrikas rika flora, ett forskningsfält där Lund tidigare spelat en stor roll.

Under de senaste 15 åren arbetade han främst med blomväxternas evolution och klassificering. Han framlade ett nytt system, som så långt det var möjligt byggde på en helhetssyn av växternas alla egenskaper och där likheter och skillnader i kemiskt avseende kom att spela stor roll. Hans synes, som på ett helt annat sätt än tidigare klassificeringar avspeglar verklig släktskap, har bli presenterats i två monumentala verk över de enhjärtbladiga växternas systematik. Hans forskning fick snabbt stor internationell genomslagskraft, och han var på senare år den klart ledande forskaren inom sitt område. Detta framgår bl a av att han erbjudits professor vid Harvard liksom av att den nya botaniska trädgården i Budapest helt byggts upp på grundval av hans nya växtsystem.

Till Rolf Dahlgrens framgång som forskare har säkerligen bidragit hans osedvanliga förmåga att skapa och leda internationella forskarteam. Han var själv en sällsynt intensiv och entusiastisk forskare med en positiv människosyn och framför allt stor vetenskaplig och personlig generositet. Genom hans gästfrihet, understödd av hustrun Gertrud Dahlgren, själv botanisk forskare, kom hemmet i Lund att alltmer framstå som ett forskningscentrum. Ett stort antal forskare från världens alla hörn fick förmånen att besöka och bo hos honom längre eller kortare tid.

Botanister i Lund och Köpenhamn liksom kolleger över hela världen känner bestörtning och sorg över meddelandet om hans för tidiga död vid 54 års ålder genom en tragisk olyckshändelse. Man kan endast önska att hans senaste stora projekt, "The families of flowering plants", kommer att slutföras av hans många medarbetare i skilda länder.

HANS RUNEMARK

図1. Rolf M. T. Dahlgren の悲報を伝える
新聞記事 (Klaus Kubitzki 教授提供)。

トトギス属とツバメオモト属は狭義のユリ科に、タケシマラン属とプロサルテス属 *Prosartes* (北米産チゴユリ属) はカロコルトゥス科 *Calochortaceae* にそれぞれ含めた方がよいと思っている (Tamura, 1995)。また、ウウウラリア科とコルヒクム科との境界もはっきりしないと思っている。

おもしろいことに, Dahlgren *et al.* のチゴユリ属とウウウラリア群 *Uvularia-group* との類縁はすでに百年以上も前に Bentham & Hooker (1883) によって指摘されている。これは彼らが葯の裂開方向を重視していたからかもしれない。いずれにしても, Dahlgren *et al.* のシステムはヨーロッパではよく受け入れられていて, 私が1991年12月にキュー王立植物園を訪れた時に

は標本はこのシステムに従ってすでに再配列されていた。たいへん残念なことに, Dahlgren *et al.* (1985) の主著者, Rolf M. T. Dahlgren は1987年2月14日交通事故で他界した (図1)。

1980年代後半から1990年代前半にかけては, ユリ科のいろいろな属の再検討 revision が出版され, ユリ科の分類に大きく貢献した時期でもある。たとえば, マイヅルソウ属 *Maianthemum*, ユキザサ属 *Smilacina* に関しては, LaFrankie (1984, 1985a,b, 1986a,b), Hara (1987), Li (1990) などがそうであり, 1960年代後半から1970年代前半の河野らの研究以来, 飛躍的にその実体が明らかになった。しかし, 今後課題を残している再検討も多い。たとえば, チゴユリ属は Hara (1988) によって研究されたが, *Disporum cantoniense* Merrill や *D. calcaratum* D. Don はまだヘテロなもの寄せ集めだと思われ, トウピストラ属 *Tupistra* は Huang & Li (1990) によって研究されたが, ゴニオスキファ属 *Gonioscypha* とトリカリストラ属 *Tricalistra* がトウピストラ属に含まれるのかどうかに対する明確な意見は出されていない。私も若干アマドコロ属 *Polygonatum* を調べたが (Tamura, 1990, 1991, 1993, 1997), アマドコロ節内の類縁関係はまだはっきりしていない。

また, この20年間にはユリ科の分類に大きく貢献する植物誌もいくつか出版されている。とくに中国植物志 (Wang & Tang, 1978, 1980), Flora Malesiana (Jessop, 1979), Flora of Australia (George, 1987) はその代表である。しかし, Jessop はペリオサントス属 *Peliosanthes* を単型属とみなす (Jessop, 1976) など, 独特の種概念をもっており, 今後検討が必要であろう。

1993年7月18日~23日にキュー王立植物園で催された国際シンポジウム "Monocotyledons: Systematics and Evolution" での講演に基いてまとめられた2冊から成る本 "Monocotyledons: Systematics and Evolution" (Rudall *et al.*, 1995) もユリ科の分類に大きく貢献したと私は思っている。とくに, その中の Chase *et al.* (1995) の *rbcL* の分子系統の論文は重要で, この論文が, Dahlgren *et al.* (1985) 以来, ユリ科の分類の歴史に最大の影響を与えたと思われている。

ユリ科の分子系統学的研究は, 私の知る限り, 葉緑体 DNA の制限酵素地図によるものと *rbcL* の塩基配列によるものにまだ限られている。前者は属内の種間関係を知りたい時に用いられ, チゴユリ属 (Shinwari *et al.*, 1994 a), エンレイソウ属 *Trillium* (Kato *et al.*, 1995 a), アマドコロ属 (Tamura *et al.*, 1997) が調べられてきたが, いずれも近縁種間の関係は明らかにさ

れていない。後者は属間関係や科間関係などを知りたい時に用いられ、大きな成果を上げてきた。これは Chase *et al.* (1993), Duvall *et al.* (1993) に端を発し、その後、Shinwari *et al.* (1994 b,c), Kato *et al.* (1995 b) によって研究され、172属の単子葉類を解析した Chase *et al.* (1995) に至っている。

Chase *et al.* (1995) 自体は分子系統の論文で、正式には分類群を取り扱っていないが、多くの分類学的示唆を与えている。もし、単系統群のみを分類群とみなすポリシーで Chase *et al.* に従ってユリ科を分類すれば、それは Dahlgren *et al.* (1985) よりさらに細分されることになるだろう。

アンテリクム科 Anthericaceae はそのよい例である。Dahlgren *et al.* (1985) はアンテリクム科が異質なものの集まりである可能性を指摘しているし、Chase *et al.* (1995) によってそれは裏付けられている。しかし、もし *rbcL* の分子系統の単系統群を分類群とすれば、アンテリクム科は徹底的に細分され、中には外部形態では識別しにくい分類群も含まれることになる。アンテリクム科が多系統群ならばそれは仕方ないが、側系統群の場合は考慮の余地があると私は考えている。

シュロソウ科の場合も同様である。Dahlgren *et al.* (1985) のシュロソウ科は外部形態や染色体から二つのグループに分けられる (Tamura, 1995; Goldblatt, 1995)。これらのうち、ショウジョウバカマ・グループ *Heloniopsis*-group がユリの近くに位置することはいいのだが、問題はキンコウカ・グループ *Narthecium*-group である。このグループは、*rbcL* の分子系統樹では単子葉類の根元辺りで分岐し、しかも根元からの塩基置換数も少なく、Thorne (1992) の言うようにまさに原始的単子葉類のメンバーであると考えられる。しかし、少なくともプレーア属 *Pleea* はほかのキンコウカ・グループの分岐群には入らず、キンコウカ・グループは *rbcL* の分子系統樹では単系統にならないのである。

現段階では、私は「原始的なコアグループの場合、側系統群を分類群とみなしてもよい」のではないかと思っている。そうでないと同定に苦しむ科がいくつもできることになる。また、原始的なコアグループは大昔は単系統群だったかもしれない。そこからいろいろな植物群が派生していく一方、コアグループはあまり形を変えずに原始性を留めたとも考えられる。大昔の分類群が、あまり形も変えていないのに、いつの間にか分類群とはみなされなくなってしまっているとは思いたくない。

次に、Chase *et al.* (1995) の描いた分岐図自体に話を移すと、そのトポロジーの骨組は形態、胚発生や染色体の特徴と比較してみても納得できる部分が多々あ

る。しかし、そのトポロジーの細部に関しては理解できない部分も多い。たとえば、ヤブラン属 *Liriope* とペリオサテス属は Chase *et al.* (1995) の分岐図上では離れて位置づけられているのであるが、これら2属とジャノヒゲ属 *Ophiopogon* は、未熟な果実が破裂して種子が露出して成熟するという独特の特徴を有する上に、 $x=18$ の類似した核型をもち、どう考えても互いに近縁なのである。近縁属間の関係は、もう少し進化速度の速い遺伝子の塩基配列を解析して、再検討する必要があるだろう。

最近、形態の分岐図に加えていろいろな遺伝子の分岐図が出されつつある。そしてこれらは「情報量は多い程よい」というポリシーの下でしばしば一つの分岐図にまとめられる。確かにおのおの分岐図のズレは情報量不足からくる歪みなのかもしれない。しかしそれらのズレには生物学的意味がある可能性もある。いろいろな分岐図を注意深く比較研究して分類はなされなければならない。分岐図がある程度出そろった今、ユリ科の分類は大切な時期にさしかかってきた。

引用文献

- Bentham, G. & J.D. Hooker. 1883. *Genera Plantarum* vol. 3. Reeve, London.
- Chase, M.W., D.E. Soltis, R.G. Olmstead, D. Morgan, D.H. Les, B.D. Mishler, M.R. Duvall, R.A. Price, H.G. Hills, Y.L. Qin, K.A. Kron, J.H. Rettig, E. Conti, J.D. Palmer, J.R. Manhart, K.J. Sytsma, H.J. Michaels, W.J. Kress, K.G. Karol, W.D. Clark, M. Hedrén, B.S. Gaut, R.K. Jansen, K.J. Kim, C.F. Wimpee, J.F. Smith, G.R. Furnier, S.H. Strauss, Q.Y. Xiang, G.M. Plunkett, P.M. Soltis, S.M. Swensen, S.E. Williams, P.A. Gadek, C.J. Quinn, L.E. Eguiarte, E. Golenberg, G.H. Learn, Jr., S.W. Graham, S.C.H. Barrett, S. Dayanandan & V.A. Albert. 1993. Phylogenetics of seed plants: an analysis of nucleotide sequences from the plastid gene *rbcL*. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 80 : 528-580.
- Chase, M.W., M.R. Duvall, H.G. Hills, J.G. Conran, A.V. Cox, L.E. Eguiarte, J. Hartwell, M.F. Fay, L.R. Caddick, K.M. Cameron & S. Hoot. 1995. Molecular phylogenetics of Liliaceae. *In*: P.J. Rudall, P.J. Cribb, D.F. Cutler & C.J. Humphries (eds.), *Monocotyledons: Systematics and Evolution*,

- p. 109-137. Royal Botanic Gardens, Kew.
- Dahlgren, R.M.T. & H.T. Clifford. 1982. The Monocotyledons. A Comparative Study. Academic Press, London.
- Dahlgren, R.M.T., H.T. Clifford & P.F. Yeo. 1985. The Families of the Monocotyledons. Springer, Berlin.
- Duvall, M.R., M.T. Clegg, M.W. Chase, W.D. Clark, W.J. Kress, H.G. Hills, L.E. Eguiarte, J.F. Smith, B.S. Gaut, E.A. Zimmer & G.H. Learn, Jr. 1993. Phylogenetic hypotheses for the monocotyledons constructed from *rbcL* sequence data. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 80 : 607-619.
- George, A.S. (ed.). 1987. Flora of Australia Vol. 45. Australian Government Publishing Service, Canberra.
- Goldblatt, P. 1995. The status of R. Dahlgren's orders Liliales and Melanthiales. *In*: P.J. Rudall, P.J. Cribb, D.F. Cutler & C.J. Humphries (eds.), *Monocotyledons: Systematics and Evolution*, p.181-200. Royal Botanic Gardens, Kew.
- Hara, H. 1987. Notes towards a revision of the Asiatic species of the genus *Smilacina*. *Journal of the Faculty of Science, The University of Tokyo III Botany* 14 : 137-159.
- Hara, H. 1988. A revision of the Asiatic species of the genus *Disporum* (Liliaceae). The University Museum, The University of Tokyo *Bulletin* 31 : 163-209.
- Huang, J. & H. Li. 1990. Study on the taxonomic system of the genus *Tupistra*. *Acta Botanica Yunnanica, Supplement III* : 49-61 (中文).
- Jessop, J.P. 1976. A revision of *Peliosanthes* (Liliaceae). *Blumea* 23 : 141-159.
- Jessop, J.P. 1979. Liliaceae. *In*: Flora Malesiana ser. I, vol. 9, p. 189-235.
- Kato, H., S. Kawano, R. Terauchi, M. Ohara & F.H. Utech. 1995 a. Evolutionary biology of *Trillium* and related genera (Trilliaceae) I. Restriction site mapping and variation of chloroplast DNA and its systematic implications. *Plant Species Biology* 10 : 17-29.
- Kato, H., R. Terauchi, F.H. Utech & S. Kawano. 1995 b. Molecular systematics of the Trilliaceae *sensu lato* as inferred from *rbcL* sequence data. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 4 : 184-193.
- Krause, K. 1930. Liliaceae. *In*: A. Engler & K. Prantl (eds.), *Die natürlichen Pflanzenfamilien* vol. 15 a, p.227-386. Engelmann, Leipzig.
- LaFrankie, J.V., Jr. 1984. Anatomy of stem abscission in the genus *Smilacina* (Liliaceae). *Journal of the Arnold Arboretum* 65 : 563-570.
- LaFrankie, J.V., Jr. 1985 a. A note on seedling morphology and establishment growth in the genus *Smilacina* (Liliaceae). *Bulletin of the Torrey Botanical Club* 112 : 313-317.
- LaFrankie, J.V., Jr. 1985 b. Morphology, growth and vasculature of the sympodial rhizome in *Smilacina racemosa* (Liliaceae). *Botanical Gazette* 146 : 534-544.
- LaFrankie, J.V., Jr. 1986 a. Transfer of the species of *Smilacina* Desf. to *Maianthemum* Wigg. (Liliaceae). *Taxon* 35 : 584-589.
- LaFrankie, J.V., Jr. 1986 b. Morphology and taxonomy of the new world species of *Maianthemum* (Liliaceae). *Journal of the Arnold Arboretum* 67 : 371-439.
- Li, H. 1990. Infrageneric system of the genus *Maianthemum*. *Acta Botanica Yunnanica, Supplement III* : 1-12 (中文).
- Rudall, P.J., P. J. Cribb, D.F. Cutler & C. J. Humphries (eds.). 1995. *Monocotyledons: Systematics and Evolution*. Royal Botanic Gardens, Kew.
- Shinwari, Z.K., R. Terauchi & S. Kawano. 1994 a. Molecular systematics of Liliaceae-Asparagoideae-Polygonateae. I. RFLP analysis of *cpDNA* in several Asiatic *Disporum* species. *Plant Species Biology* 9 : 11-18.
- Shinwari, Z.K., R. Terauchi, F.H. Utech & S. Kawano. 1994 b. Recognition of the new world *Disporum* section *Prosartes* as *Prosartes* (Liliaceae) based on the sequence data of the *rbcL* gene. *Taxon* 43 : 353-366.
- Shinwari, Z.K., H. Kato, R. Terauchi & S. Kawano. 1994 c. Phylogenetic relationships among genera in the Liliaceae-Asparagoideae-Polygonateae *s.l.* inferred from *rbcL* gene sequence data. *Plant Systematics and*

- Evolution 192 : 263-277.
- Tamura, M.N. 1990. Biosystematic studies on the genus *Polygonatum* (Liliaceae) I. Karyotype analysis of species indigenous to Japan and its adjacent regions. *Cytologia* 55 : 443-466.
- Tamura, M.N. 1991. Biosystematic studies on the genus *Polygonatum* (Liliaceae) II. Morphology of staminal filaments of species indigenous to Japan and its adjacent regions. *Acta Phytotaxonomica et Geobotanica* 42 : 1-18.
- Tamura, M.N. 1993. Biosystematic studies on the genus *Polygonatum* (Liliaceae) III. Morphology of staminal filaments and karyology of eleven Eurasian species. *Botanische Jahrbücher* 115 : 1-26.
- Tamura, M.N. 1995. A karyological review of the orders Asparagales and Liliales (Monocotyledonae). *Feddes Repertorium* 106 : 83-111.
- Tamura, M.N., A.E. Schwarzbach, S. Kruse & R. Reski. 1997. Biosystematic studies on the genus *Polygonatum* (Convallariaceae) IV. Molecular phylogenetic analysis based on restriction site mapping of the chloroplast gene *trnK*. *Feddes Repertorium* 108 (in press).
- Thorne, R.T. 1992. Classification and geography of the flowering plants. *Botanical Review* 58 : 225-348.
- Wang, F.T. & T. Tang (eds.). 1978. *Flora Reipublicae Popularis Sinicae* vol. 15. Science Press, Beijing (中文).
- Wang, F.T. & T. Tang (eds.). 1980. *Flora Reipublicae Popularis Sinicae* vol. 14. Science Press, Beijing (中文).

(1997年1月7日受領)