

アケビ科の系統

小藤累美子・清水建美 (金沢大学理学部)

山口和男 (金沢大学遺伝子実験施設)

はじめに

植物系統分類学では近年分子系統学的手法の適用がめざましく、葉緑体 DNA を用いた制限酵素切断断片長多型 (RFLPs) や塩基配列の比較は、情報の中立性・客観性・定量化の容易さ・方法論が確立されていることなどから、分子系統樹を構築するための有効な手段となっている (Palmer, 1987; Palmer et al., 1988; 長谷部 1990; 清水 1991)。また相当数の研究例が蓄積されてきたため、様々な分類群での比較も可能となり、進化速度や分岐年代の研究、上位分類群での系統樹の構築などへの応用も行なわれている。

本稿ではまず、アケビ科の系統に関する最近の研究を概観し、次に筆者らの分子系統学的研究を紹介し、従来の形態学的研究との比較および考察を試みる。

I. アケビ科の系統学的研究の概観

原始的な双子葉植物のひとつと見られるアケビ科は、7属約50種 (Qin, 1989) が認められ、特異な分布型をしている (Hutchinson (1959) および Cronquist (1981), Takhtajan (1987) は、上記の7属に *Parvatia* を加えてアケビ科を8属としている。Loconte & Estes (1989) や Qin (1989) は *Parvatia* が *Stauntonia* と区別できないとしている。いっぽう、Takhtajan (1987) はアケビ科に *Decaisneae* と *Lardizabaleae* の両連を設定し、*Stauntonia* と *Parvatia* をそれぞれ異なる連にふくめている。). すなわち7属のうち、*Akebia*, *Stauntonia*, *Holboellia*, *Sinofranchetia*, *Decaisnea* の5属は東アジアに、*Lardizabala*, *Boquila* の2属は南アメリカのチリに隔

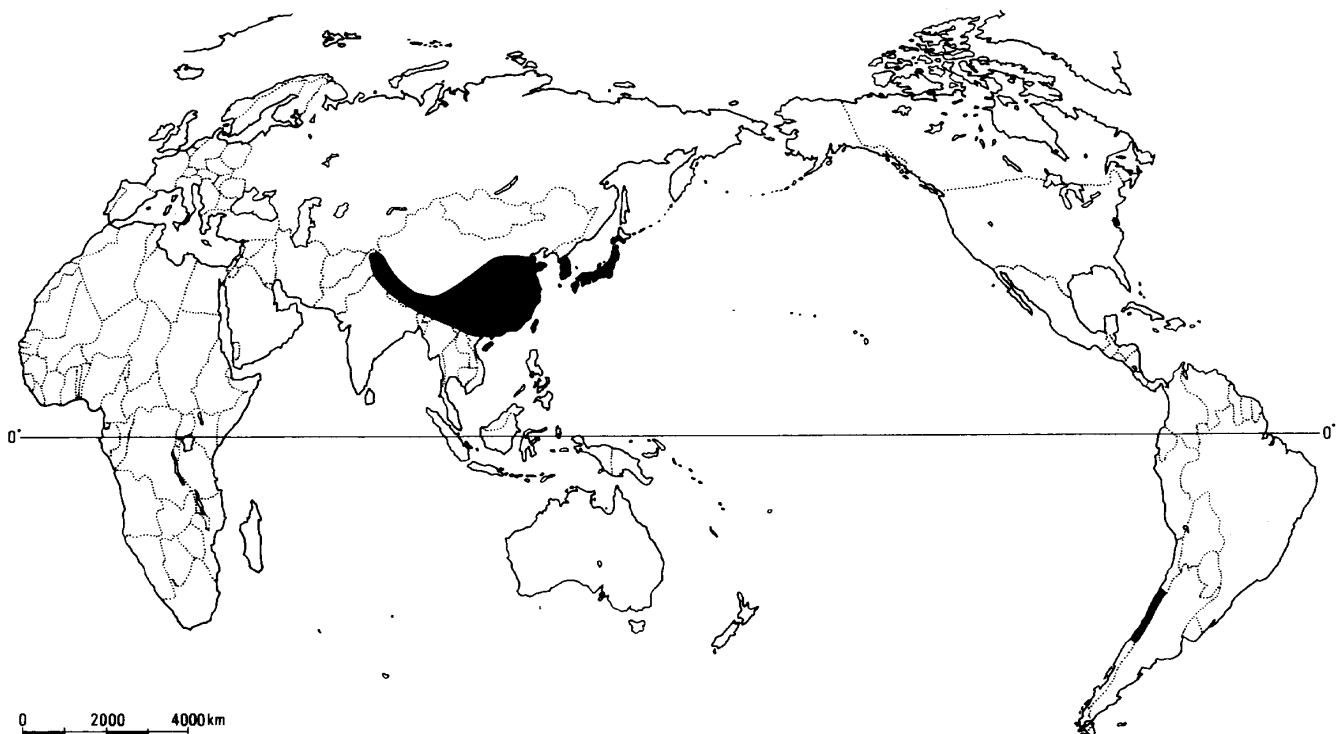


図1. アケビ科の7属の分布域

Akebia, *Stauntonia*, *Holboellia*, *Sinofranchetia*, *Decaisnea* の5属は東アジアに分布し、*Lardizabala*, *Boquila* の2属は南アメリカのチリに分布する。

離分布している (図1)。この分布型が、分類学的・地理学的に見て興味深いことは Takhtajan (1969) や Thorne (1972), Good (1974), Stott (1981) はじめ多くの研究者によって指摘されている。アケビ科の系統については Taylor (1967) の形態学的研究, Loconte & Estes (1989) の分岐分類学的研究および, Qin (1989) の心皮の解剖学的研究がある。

(1) Taylor (1967) の研究

Taylor (1967) は、アケビ科の研究の成果を学位論文としてまとめたが、出版はされていない。幸い、中国科学院の Qin 氏を通してそのコピーを入手することができた。それによると彼は、アケビ科8属 (*Parvatia* を含む) とサルゲントドクサ科の *Sargentodoxa* について、花の形態および解剖学、葉の形態および脈系、果実および種子の形態、材の解剖学的形質を調べ、アケビ科を

1. (*Stauntonia*, *Parvatia*, *Holboellia*) *Akebia*

2. *Decaisnea*, *Sinofranchetia*

3. *Lardizabala*, *Boquila*

の3群に分けている。彼は、Good (1974) と同様に地理的隔離と化石が得られていないことや、南アメリカの2属では種子が水浸に弱く、海流による分散は現実的ではないなどを根拠として、南アメリカの属と東アジアの属は多系統群であると考えた。ただし南米の2属に共通な特徴はアケビ科全体に共通な特徴のみとしている。

彼の調べた形態学的・解剖学的形質は、次に述べる Loconte & Estes に利用されている。

(2) Loconte & Estes (1989) の研究

Loconte & Estes (1989) は、キンボウゲ目 (Cronquist, 1981) のメギ科、アケビ科 (サルゲントドクサ科を含む)、ツヅラフジ科、キンボウゲ科の34属について40の形態学的形質を用いて分岐分類学的解析を行ない、サルゲントドクサ科を含むアケビ科がメギ科と最も近縁であると結論し、アケビ科がツヅラフジ科とより近

表1. Loconte & Estes (1989) が用いたアケビ科の形態学的形質と各属の特徴

形質/極性 (形質状態)	0	1	2
1. 軟毛	無	有	
2. 生殖器官の様式	雌雄同株	雌雄異株	
3. 仮雄蕊	無	有	
4. 雄蕊の花糸	離生	合着	
5. 心皮の数	多数	3	
6. 果実	しょう果	縦に割れる袋果	
7. 心皮に internal transmitting tissue があるかどうか	無	有	
8. 胎座	縁生	面生	頂生
9. 胚珠の数	少数	多数	
10. 胚珠の型	倒生	湾生	半倒生
11. 生活型	低木	蔓	
12. 導管の穿孔板	階段状	単	
13. がくが何輪あるか	2 輪	1 輪	

属名/形質	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
<i>Decaisnea</i>	1	0	0	1	1	1	0	0	1	0	0	0	0
<i>Sinofranchetia</i>	0	0	1	0	1	0	0	0	1	1	1	1	0
<i>Boquila</i>	1	1	1	1	1	0	0	1	0	1	1	1	0
<i>Sargentodoxa</i>	0	1	1	0	0	0	0	2	0	2	1	1	0
<i>Akebia</i>	0	0	0	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1
<i>Holboellia</i>	0	0	1	0	1	0	1	1	1	1	1	1	0
<i>Stauntonia</i>	0	0	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1	0
<i>Lardizabala</i>	0	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1	0

1~10は属間の樹形の構築に有用な形質。上の表と下の表の形質の数字は対応している。

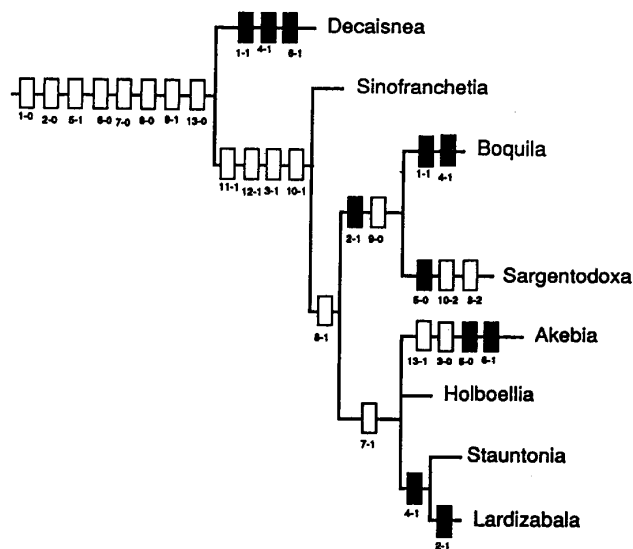


図2. Loconte & Estes (1989) による最節約系統樹
数字は表1の形質および形質状態に対応する。■は平行進化を表す。

縁であるというこれまでの見解 (Cronquist, 1981) は祖先形質共有あるいは収れんに基づいたものであると述べている。さらに、彼らはアケビ科各属の系統関係について10の共有派生形質 (表1) を用いて6通りの等しく最節約的な系統樹を得ている。彼らはチリに隔離分布している2属はそれぞれ別の祖先に由来していると述べ、*Lardizabala* が *Akebia*, *Stauntonia* および *Holboellia* と近縁で、*Boquila* とは別系統となる系統樹 (図2) を採用している。

(3) Qin (1989) の心皮の解剖学的研究

Qin (1989) はアケビ科7属13種についての心皮の解剖学的研究を行ない、その形質の特徴に基づいてアケビ科を4つの連に分類した (表2)。ここでは南アメリカの2属は同一の連に置かれている。Qin はアケビ科と他の科との類縁関係の推定も行なっており、心皮が閉じていない、内乳の発生が造膜型であるという特徴からみると、近縁とされることの多いキンボウゲ目のメギ科・

表2. Qin (1989) による心皮の解剖学的形質とアケビ科の分類

属の検索表	
1. 心皮が閉じていない	
2. 面生胎座	
3. 倒生胚珠, 多数列	 <i>Akebia</i> , <i>Holboellia</i> , <i>Stauntonia</i> (<i>Stauntonieae</i>)
3. 半倒生胚珠, 4 または 2 列	 <i>Lardizabala</i> , <i>Boquila</i> (<i>Lardizabaleae</i>)
2. 次周縁胎座, 倒生胚珠, 2 列	 <i>Decaisnea</i> (<i>Decaisneae</i>)
1. 心皮が閉じている, 次周縁胎座, 倒生胚珠, 2 列	 <i>Sinofranchetia</i> (<i>Sinofranchetieae</i>)

注. () 内は連を示す。

表3. アケビ科の形態学的形質

形質/属	<i>Decaisnea</i>	<i>Sinofranchetia</i>	<i>Stauntonia</i>	<i>Akebia</i>	<i>Holboellia</i>	<i>Lardizabala</i>	<i>Boquila</i>
茎	直立	蔓性	蔓性	蔓性	蔓性	蔓性	蔓性
導管の穿孔板	階段状穿孔板	単穿孔板	単穿孔板	単穿孔板	単穿孔板	単穿孔板	単穿孔板
軟毛	有	無	無	無	無	無	有
雌雄性	雌雄同株	雌雄同株	雌雄同株	雌雄同株	雌雄同株	雌雄異株	雌雄異株
仮雄蕊	無	有	有	無	有	有	有
がく輪の数	2 輪	2 輪	2 輪	1 輪	2 輪	2 輪	2 輪
雄蕊	合着	離生	合着	離生	離生	合着	合着
雌蕊の数	3	3	3	3 - 6	3	3	3
果実	裂開	非裂開	非裂開	裂開	非裂開	非裂開	非裂開
雌蕊			ITT 有	ITT 有	ITT 有	ITT 有	ITT 有
胎座	縁生	縁生	面生	面生	面生	面生	面生
胚珠	多数	多数	多数	多数	多数	多数	少数
胚珠のタイプ	倒生	倒生	倒生	倒生	倒生	半倒生	半倒生
胚珠の列	2 列	2 列	多列	多列	多列	4 列	2 列

Loconte & Estes (1989) および Qin (1989) による形質をまとめたもの。胎座と胚珠の特徴は両方で食い違っていたので Qin を採用した。雌蕊の数は *Akebia* では多数となっていたが3 - 6とした。ITT: internal transmitting tissue の略。柱頭の表面に存在するのと同様な柔突起で、心皮の内部に存在する。

ツヅラフジ科・サルゲントドクサ科よりも、アケビ科はモクレン目のドリミスコ・デゲネリア科に近いとしている。しかし、この二つの特徴は祖先形質であると考えられるので、この特徴を共有していることを根拠に系統が近縁であると言うことはできないであろう。

このように従来の研究からは、アケビ科の系統関係については一致した見解が得られていない。これらの研究で用いられている形質をまとめると、表3のようになる。一見してわかるのは、*Decaisnea* のみに見られる特徴が、祖先形質と思われることである。*Decaisnea* がアケビ科のなかで最も原始的な群であることは、Loconte & Estes (1989), Qin (1989) の他、Cronquist (1981) も主張している。

II. 分子系統学的研究

筆者らは、まず葉緑体 DNA の RFLPs を用いてアケビ科各属間の系統関係の推定を行い、次に *rbcL* 遺伝子 (ribulose-1, 5-bisphosphate carboxylase / oxygenase の大サブユニット) の一次配列を用いてアケビ科とメギ科・ツヅラフジ科・(キンポウゲ科)・モクレン科の分子系統樹を構築した。

a) アケビ科各属の系統関係

表4に示す6属11種を用い、CTAB法 (Doyle &

表4. RFLPs 解析に用いた種

分類群	略称	採集地
東アジアの属		
Akebia (アケビ属)		
A. trifoliata (ミツバアケビ)	A. TRI	金沢
A. pentaphylla (ゴヨウアケビ)	A. PEN	金沢
A. quinata (アケビ)	A. QUI	金沢
A. longeracemosa (タイワンアケビ)	A. LON	台湾
Stauntonia (ムベ属)		
S. hexaphylla (ムベ)	S. HEX	金沢
S. taiwanensis (タイワンムベ)	S. TAI	台湾
Holboellia (ホルベリア属)		
H. latifolia	H. LAT	小石川植物園に植栽
H. coriacea	H. COR	小石川植物園に植栽
Decaisnea (デカイスネア属)		
D. fargisii	D. FAR	小石川植物園に植栽
南アメリカの属		
Lardizabala (ラルヂザバラ属)		
L. biternata	L. BIT	小石川植物園に植栽
Boquila (ボキイラ属)		
B. trifoliata	B. TRI	チリ

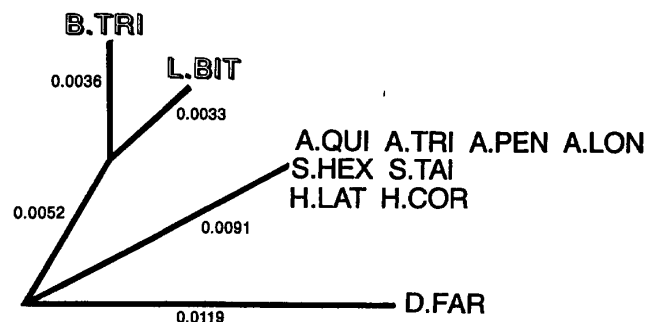


図3. RFLPs-NJ 系統樹

RFLPs より Nei & Li (1979) および根井 (1990) の方法に基づいて計算した距離行列から NJ 法によって構築した。種名の略称は表4のとおりである。

Dickerson, 1987; Doyle & Doyle, 1987) によって生葉から全 DNA を抽出した。*Sargentodoxa* と *Sino-franchetia* は生葉が手に入らず、乾燥標本からの抽出を試みたが成功しなかった。

全 DNA を 6 塩基対認識の制限酵素15種類を用いて消化し、タバコの葉緑体 DNA をプローブとしてサザンハイブリダイゼーションを行ったところ、1 サンプルあたり平均337個の断片を検出することができた。次にそれぞれの断片を比較し Nei & Li (1979) および根井 (1990) の方法により遺伝距離を求めた。

まず2配列間に共通な断片の割合の期待値 F を、

$$F = 2 M_{xy} / (M_x + M_y)$$

によって求めた。ここで、 M_x と M_y はそれぞれ比較する分類群 x と y の制限酵素断片の数、 M_{xy} は二つの分類群に共通な断片の数である。

次にこの F の値から、漸化式

$$G = [F (3 - 2 G_1)]^{1/4}$$

によって推定値 G が得られる。 G_1 は G の試行値で、最初の試行値としては $F^{1/4}$ を用い 7 回の繰り返し計算を行い最終推定値とした。

遺伝距離 d は

$$d = - (2/r) \log_e G$$

より求めた。

この d を用いて NJ 法 (Saitou & Nei, 1987) で構築した系統樹が図3である。アケビ科のなかで唯一直立茎をもつ *Decaisnea* が単独で一つのクラスターとなった。南アメリカの2属は一つのクラスターとなっており、東アジアの残りの属はそれぞれの分岐は誤差の範囲に含まれてしまい一つのクラスターとなった。

節約法による系統樹の作製には、切断片データが用いられる。ここでは断片間の対応が明らかな21の変異 (表5) を用いた。変化の極性は形態学的形質 (表3) から見て最も原始的であると見られる *Decaisnea* を外

群と仮定して用い決定した。J. Felsenstein の作製した PHYLIP ver. 3.3 の DOLLOP および DOLBOOT を用いて、Dollo parsimony により系統樹を構築し、ブーツストラップ検定を100回行い、樹形の再現される

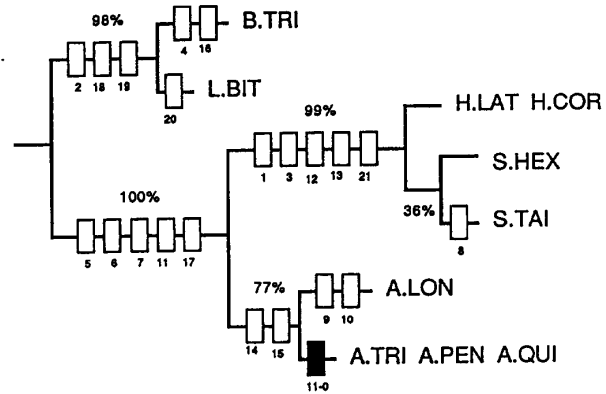


図4. RFLPs- 最節約系統樹

表5に基づいて Dollo Parsimony で構築した最節約系統樹。数字は表5の変異の数字を表す。枝の部分に%で示した数字はブーツストラップ確率である。■は復帰突然変異を表す。この系統樹では平行進化は仮定されていない。

表5. 制限酵素切断断片長多型

制限酵素	断片	領域	種
1 BalI	3.6=2.7+ (0.9)	4	S.hex, S.tai, H.lat, H.cor
2	12.5+3.5=16.0	2-3	L.bit, B.tri
3	15.0=4.6+10.5	2	S.hex, S.tai, H.lat, H.cor
4	7.0+4.3=11.0	2	B.tri
5 XhoI	6.0+4.5+3.9+4.4=18.8	1-3	A.tri, A.pen, A.qui, A.lon, S.hex, S.tai, H.lat, H.cor
6	4.0+18.0=22.0	3	A.tri, A.pen, A.qui, A.lon, S.hex, S.tai, H.lat, H.cor
7	11.5=7.5+4.0	4	A.tri, A.pen, A.qui, A.lon, S.hex, S.tai, H.lat, H.cor
8 ApaI	39.5=22.0+17.5	1	S.tai
9 PstI	20.0=19.0+1.0	1	A.lon
10	23.0=16.5+6.5	3	A.lon
11 DraI	2.25=1.3+1.0	4	A.lon, S.hex, S.tai, H.lat, H.cor
12	2.9=19.+1.0	4	S.hex, S.tai, H.lat, H.cor
13	3.5=1.9+1.6	4	S.hex, S.tai, H.lat, H.cor
14 EcoRV	6.2+ (0.6) =6.8	1	A.tri, A.pen, A.qui
15	12.0+4.9=16.5	1	A.tri, A.pen, A.qui
16	14.0=10.0+4.0	3	L.bit
17 NcoI	2.3=2.0+ (0.3)	2	A.tri, A.pen, A.qui, A.lon, S.hex, S.tai, H.lat, H.cor
18	1.15+ (0.1) =1.25	1	L.bit, B.tri
19 NsiI	2.05+2.05=2.2+2.0	1-2	L.bit, B.tri
20	4.0+ (0.3) =4.3	2	L.bit
21 HincII	7.9+ (1.0) =8.9	1	S.hex, S.tai, H.lat, H.cor

=の右側の断片を持つものを種名に示す。その他の種は=の左側の断片を持つ。単位は kb (1000塩基対)。種名は表4の略称で表してある。()内は検出できなかった断片を表す。領域の1と2は大単一配列領域、3は逆向き反復配列領域、4は小単一配列領域に相当する。

確率を求めた(図4)。ここでも南アメリカの2属は単系統となり、東アジアの3属も単系統となった。さらに *Akebia* は77%の確率で単系統となり、*Holboellia* および *Stauntonia* は99%の確率で単系統となったが、それぞれの分岐の仕方は確率が低いためあまり確からしいとはいえない。

このようにアケビ科各属の系統に関しては、南アメリカの2属は単系統、東アジアの *Decaisnea* を除いた3属は単系統で *Stauntonia* と *Holboellia* は3属の中では最も近縁であるという結果になった。

b) アケビ科と他の分類群との系統関係の解析(予備的研究)

筆者らは、アケビ科内部からは RFLPs 解析により得られた各クラスターから1つずつ(南アメリカのものについては2属とも)、すなわち *Decaisnea*, *Stauntonia*, *Lardizabala*, *Boquila* の4属、それとメギ科の *Caulophyllum*, ツツラフジ科の *Cocculus* の計6属について *rbcL* 遺伝子の一次配列を決定した。この6属に、Golenberg et al. (1990) によるモクレン科の *Magnolia*, *Liriodendron*, EMBL (European Molecular Biology Laboratory によるデータベース) から得たナス科の *Nicotiana* の3属を加えた9属における *rbcL* 遺伝子の一次配列の比較を行った。NJ法 (CLUSTAL V) と節約法 (PHYLIP ver. 3.3 の DNAPARS および DNABOOT) の二通りの方法で系統樹を構築したところ、ほぼ同じ結果を示した。すなわち、アケビ科4属は単系統となり、アケビ科内部の系統の推定を行う際に外群として用いた *Decaisnea* は、最も根本に位置し、外群としての選択は適当であったと言える。さらに、*Caulophyllum* と *Cocculus* は単系統となり、この2属とアケビ科がまとまり、モクレン科、ナス科の枝と3分岐するという結果となった。この結果からアケビ科は、モクレン目よりもキンポウゲ目に近いことができる。

Martin & Dowd (1991) は双子葉植物122科610種について、核DNAにコードされている *rbcS* 遺伝子 (ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase/oxygenase の小サブユニット) の一部である40残基のアミノ酸配列を解析し分子系統樹を構築した。それによると、アケビ科はメギ科およびツツラフジ科からなる系統から側系統群として分岐し、さらにその系統がキンポウゲ科およびケシ科からなる系統と分岐する結果となった。したがって、アケビ科がキンポウゲ目に含まれるかどうかを調べるには、少なくともキンポウゲ科やケシ科と比較する必要がある。

金沢大学では長谷川郁江氏によるサラシナショウマ連に関する研究が進行中である。長谷川氏によってこれま

でに得られたサラシナショウマ *Cimicifuga simplex* の今までに得られた *rbcL* 遺伝子の173塩基の配列(未発表)と、本研究で用いた9種の同一部分を合わせて、CLUSTAL V でNJ法による系統樹を構築してみたところ、ブーツストラップ検定による信頼性は76%とやや低かったもののメギ科およびツツラフジ科と、アケビ科およびキンポウゲ科はそれぞれ単系統となった。ただし、それぞれの分岐の位置に関してはとても信頼できる値ではなかった。キンポウゲ科を含めた系統については、もっと多くの配列が得られてから検討する必要がある。

rbcL 遺伝子の一次配列は緑色植物の全ての分類群を通じての比較ができるため、現在さかんに解析されている。しかし、この条件を満たすためなら *rbcL* 遺伝子にこだわる必要はない。というのも、この遺伝子は進化速度の遅い葉緑体DNAのなかでも最も保存的なものの一つであり、単子葉植物のイネと双子葉植物のタバコのあいだでも93%が同じ配列であり(島田 1989)、タバコとゼニゴケを比較しても83.6%と高い相同性を示す。このように進化速度が遅いということは、例えば被子植物内部ではほとんど違いがない、つまり系統樹の樹形の構築に有用な形質の数が少ないということになる。本研究で用いた1332の塩基座位のうち、変異のあるサイトは175、そのなかで樹形の構築に有用なサイトはわずか20しかなかった。Hasebe et al. (投稿中) によれば、裸子植物の各分類群および被子植物の系統関係の推定においてですら、*rbcL* 遺伝子では情報不足(ブーツストラップ確率が低い)という結果になっている。

遺伝子の一次配列の比較による系統の推定はまだ始まったばかりである。*rbcL* 遺伝子は、葉緑体DNAにコードされているため細胞あたりの分子数が多く、それなりの長さが有り(約1700 bp)、遺伝子ファミリーを作っておらず、進化速度が遅いため平行進化のおこる可能性が少ないという利点がある。Palmer et al. (1988) をはじめ、様々な研究者が *rbcL* 遺伝子を用いることによって被子植物、裸子植物、さらには陸上植物の系統が推定できると考えていた。アメリカの研究者たちは、Chase を中心として被子植物の476属の *rbcL* 遺伝子の一次配列を決定し、構築した系統樹を間もなく発表するようだが、それで全てが決ったとは思われない。すでに決定された *rbcL* 遺伝子に、あらたな分子データを加えてより精度の高い系統樹を求めて行かねばならない。

より細かいものさしが必要な場合は、必ずしも遺伝子にこだわる必要はなく、例えば葉緑体では Taberlet et al. (1991) が *trnT*, *trnL*, *trnF* の各遺伝子間の非翻訳領域、および *trnL* のイントロンを増幅することのできるPCRプライマーを開発している。淘汰圧による

進化速度のバイアスを防ぐと言う点から見ると、遺伝子のアミノ酸に翻訳される領域を用いる際は約3分の1に減ってしまう(遺伝子領域は機能をもっているため淘汰圧を受ける。したがって、中立な変異はアミノ酸の変化をもたらさないもの、主としてコドンの3番目に起こる変異、にかぎられる。)かコドンのポジションによって異なる扱いをしなければならない情報が、非翻訳領域を用いることによって全てを同等に扱えることになる(ただし、非翻訳領域にはプロモーター領域など機能を持つ部分も存在する。遺伝子発現を誘導するためタンパク質が結合する領域などのように、機能を持つ部分は、機能に特有の塩基配列を持つため、高度に保存されている。したがって、スパーサー領域: 遺伝子と別の遺伝子の間の領域を用いる場合はこれらの部分を除いて考えた方がよい。イントロンだけを用いる場合は、両端の2塩基対づつを除くだけでよい。)のである。さらに細かいものさしが必要な場合は、葉緑体ほど簡単ではないが、進化速度が速い核ゲノム(Wolfe et al., 1987)を使うことである。

分類群の階級と遺伝的距離の大きさや分散は、イコールではない。遺伝的に多様な群もあれば一様な群もある。場合によっては従来の分類が間違っていることもあり得る。例えば、ユキノシタ科においては近縁とされる属間(*Astilbe-Heuchera*)で、*rbcL* 遺伝子の一次配列において17.8%の違いが見られる(Soltis et al., 1990)が、アケビ科ではかなり遠縁な *Decaisnea-Stauntonia* 間で16.5%の違いとなる(小藤ら 未発表)。葉緑体 DNA の RFLPs でもユキノシタ科では種内変異がみられるが(Soltis et al., 1989a; Soltis et al., 1989b; Wolf et al., 1990; Soltis et al., 1991)、アケビ科には属間でもほとんど変異のないものがある(小藤ら 未発表)。いずれにせよ今後は、対象とする分類群に適したものさしを使わなければならない。

中国科学院の Qin 氏、材料を提供してくださった宇都宮大学的小林幹夫先生および東京大学附属植物園の岩槻邦男先生、金沢大学の長谷川郁江氏に心から御礼申し上げます。

引用文献

- Cronquist, A. 1981. An Integrated System of Classification of Flowering Plants. Columbia Univ. Press, New York.
- Doyle, J.J. & E.E. Dickerson 1987. Preservation of plant samples for DNA restriction endonuclease analysis. *Taxon* 36 : 715-722.
- Doyle, J.J. & J.L. Doyle 1987. A rapid DNA isolation procedure for small quantities of fresh leaf tissue. *Phytochemical Bulletin* 19 : 11-15.
- Golenberg, E.M., D.E. Giannasi, M.T. Clegg, C.J. Smiley, M. Durbin, D. Henderson & G. Zurawski 1990. Chloroplast DNA sequence from a Miocene *Magnolia* species. *Nature* 344 : 656-658.
- Good, R.D. 1974. The Geography of Flowering Plants (4th ed). Longman, London.
- 長谷部光泰 1990. 葉緑体 DNA を用いた陸上植物の分子系統学 日本植物学会会報 8 : 54-75.
- Hasebe, M., R. Kofuji, M. Ito, M. Kato, K. Iwatsuki & K. Ueda. *rbcL* genes indicate monophyly of gymnosperms. *Plant Syst. Evol.* (投稿中)
- Hutchinson, J. 1959. Families of Flowering Plants (2nd ed.). Oxford Univ. Press, London.
- Loconte, H. & J.R. Estes 1989. Phylogenetics of Berberidaceae and Ranunculales (Magnoliidae). *Systematic Botany* 14 : 565-579.
- Martin, P. G. & J. M. Dowd. 1991. Studies of angiosperm phylogeny using protein sequences. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 78 : 296-337.
- 根井正利 1990. 分子進化遺伝学 五条堀孝・斎藤成也(訳) 培風館
- Nei, M. & W.-H. Li 1979. Mathematical model for studying genetic variation in terms of restriction endonucleases. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* 76 : 5269-5273.
- Palmer, J.D. 1987. Chloroplast DNA evolution and biosystematic uses of chloroplast DNA variation. *Amer. Natur.* 130 : S6-S29.
- Palmer, J.D., R.K. Jansen, H.L. Michaels, M.W. Chase & J.R. Manhart 1988. Chloroplast DNA variation and plant phylogeny. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 75 : 1180-1206.
- Qin, H.N. 1989. An investigation on carpels of Lardizabalaceae in relation to taxonomy and phylogeny. *Cathaya* 1 : 61-82.
- Saitou, N. & M. Nei 1987. The neighbor-joining method: a new method for reconstructing phylogenetic trees. *Mol. Biol. Evol.* 4 : 406-425.
- 島田浩章 1989. イネ葉緑体ゲノム 蛋白質・核酸・酵素 34 : 1863-1872.
- 清水建美 1991. 伝統的分類学と DNA 分類学 植物地理・分類研究 39 : 41-60.
- Soltis, D.E., P.S. Soltis, T.A. Ranker & B.D. Ness

- 1989 a. Chloroplast DNA variation in a wild plant, *Tolmiea menziesii*. *Genetics* 121 : 819–926 .
- Soltis, D.E., P.S. Soltis & B.D. Ness 1989 b. Chloroplast-DNA variation and multiple origin of autopolyploidy in *Heuchera micrantha* (Saxifragaceae). *Evolution* 43 : 650–656 .
- Soltis, D.E., M.S. Mayer, P.S. Soltis & M. Edgerton 1991 . Chloroplast-DNA variation in *Tellima grandiflora* (Saxifragaceae). *Amer. J. Bot.* 78 : 1379–1390 .
- Stott, P. 1981 . Historical Plant Geography. George Allen & Unwin Ltd.
- Takhtajan, A. 1969 . Flowering Plants, Origin and Dispersal. (Transl. by C. Jeffrey), Smithsonian Press, Washington, D.C.
- Takhtajan, A. 1987 . Systema magnoliophytorum. Nauka, Leninopoli (In Russian).
- Taberlet, P., L. Gielly, G. Pautou & J. Bouvet 1991 . Universal primers for amplification of three non-coding region of chloroplast DNA. *Pl. Mol. Biol.* 17 : 1105–1109 .
- Taylor, S.A. 1967 . Comparative morphology and anatomy of the Lardizabalaceae. Ph. D. dissertation. Indiana Univ., Bloomington.
- Thorne, R.F. 1972 . Major disjunctions in the geographic range of seed plants. *Quart. Rev. Biol.* 47 : 405–406 .
- Wolfe, K.H., W.-H. Li & P.M. Sharp 1987 . Rate of nucleotide substitution vary greatly among plant mitochondrial, chloroplast, and nuclear DNAs. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 84 : 9054–9058 .
- Wolf, P.G., D.E. Soltis & P.S. Soltis 1990 . Chloroplast-DNA and allozymic variation in diploid and autotetraploid *Heuchera grossularifolia* (Saxifragaceae). *Amer. J. Bot.* 77 : 232–244 .