

## キク科植物の系統と進化

渡 邊 邦 秋

(神戸大学理学部)

1975年にイギリスの Reading で開かれたキク科植物のシンポジウムでは、おもに形態学的、解剖学的形質に加え、生体低分子の情報に基づいて表形学的方法でキク科を構成する各連の境界設定と分類を行うことが中心のテーマであった (Heywood *et al.*, 1977). 1994年に再びイギリスの Kew で開かれたキク科植物のシンポジウムでは、生体高分子の DNA や表現型形質の情報に基づいて、種間から科間の関係に至るさまざまなレベルの系統を分岐分類学的方法で解析した例が多数報告され、20年間に、分類学や系統学の研究方法が大きく転換し、キク科植物への認識が一段と深まってきた (Hind & Beentje, 1996). キク科植物では、これまで伝統的に用いられてきた形態学的、解剖学的、細胞学および発生学的形質において、広範に平行進化や収れん進化が起きていると危惧されながらも、形質の重みづけを直感にたより、祖先形質を多数含む類型化により種やそれ以上の高次分類群の境界設定や系統推定が行なわれてきた。しかし、分岐分類学の方法論が整備されたことにより、祖先的形質状態による類似を排除し、共有派生形質だけから最節約法により系統樹のトポロジーが推定できるようになった。また、DNA の塩基配列データが容易に得られるようになるにつれて、最節約法以外にも、最尤法や近隣結合法など系統推定にすぐれたアルゴリズムが開発され、その精度が飛躍的に高まってきた。

キク科は、およそ5500万年から3800万年前の始新世に南米で起原し (Bremer, 1994; DeVore & Stuessy, 1995; Raven & Axelrod, 1974; Stuessy *et al.*, 1994, 1996), 現在までに、およそ23000から30000種が記載され、種数の上で被子植物最大の科になっている。花の咲く植物8種から10種に1種がキク科植物にあたり、キク科植物は南極大陸を除くさまざまな環境条件下でも大量の子孫を残すことができ、爆発的放散による多様化した形態や生態を示すことから、進化のサクセス・ストーリーを具現している群と考えられている。キク科植物については基礎的研究にとどまらず、生物資源としての利用価値の拡大とともに、コムギやイネなどの主要穀物について多数の研究者の興味と関心を集めるようになっており、ニュース・レターが発行され、シンポジウムも次々に企画されている。1994年の Kew でのシンポ

ジウムは、2週間に渡り、口頭発表148、ポスター発表71に加え、多数のワークショップが行われた。

この小論では、次の項目に従って、とくに研究の進展が著しい系統学的観点からキク科植物研究の最近20年間の歩みを紹介する。

1. 姉妹群の特定, 2. 亜科と連の境界設定, 3. 系統的位置関係が不明だった属の落ち着き先, 4. 倍数体のゲノム構成と起原の解析, 5. 形質の進化傾向。

### 姉妹群の特定

キク科は、特殊化した花序(頭状花)と固有の二次代謝産物で特徴づけられる非常によくまとまった群で、古くから単系統群と考えられており、キク目 Asterales (Bentham & Hooker, 1873; Cronquist, 1981; Dahlgren, 1980; Takhtajan, 1980; Thorne, 1983) または、キキョウ目 Campanulales (Dalla Torre & Harm, 1900-1907) に含まれてきた。キク科は、小花が集まって偽花をつける性質をもつことから、総状花序をもち、葯が合着または融合し、左右相称の花をもつ広義のキキョウ目(キキョウ科 Campanulaceae, ミゾカクシ科 Lobeliaceae, クサトベラ科 Goodeniaceae, ブルノ科 Brunoiaceae, スタイルジウム科 Styliidiaceae, カリケラ科 Calyceraceae) (Hutchinson, 1969) や、集散花序をもち、葯が合着していないマツムシソウ目(マツムシソウ科 Dipsacaceae, オミナエシ科 Valerianaceae, スイカズラ科 Caprifoliaceae, アカネ科 Ixoidae 亜科 (Cronquist, 1955), レンブクソウ科 Adoxaceae) と、また、化学的防御 chemical defence の類似からセリ目のセリ科 Apiaceae やウコギ科 Araliaceae (Hegnauer, 1964, 1977) と、胚発生の類似 (Yamazaki, 1971) とイヌリンの保有 (Pollard & Amuti, 1981) からミツガシワ科 Menyanthaceae と系統的に近縁と考えられていた。花序と花の発生を比較した Harris (1991) は、キク科がクサトベラ科の姉妹群にあたる考えた。また、キク科がカリケラ科に近縁であることは、キク科の起原地と推定される南米にカリケラ科が分布域をもつことや頭花の構造 (Takhtajan,

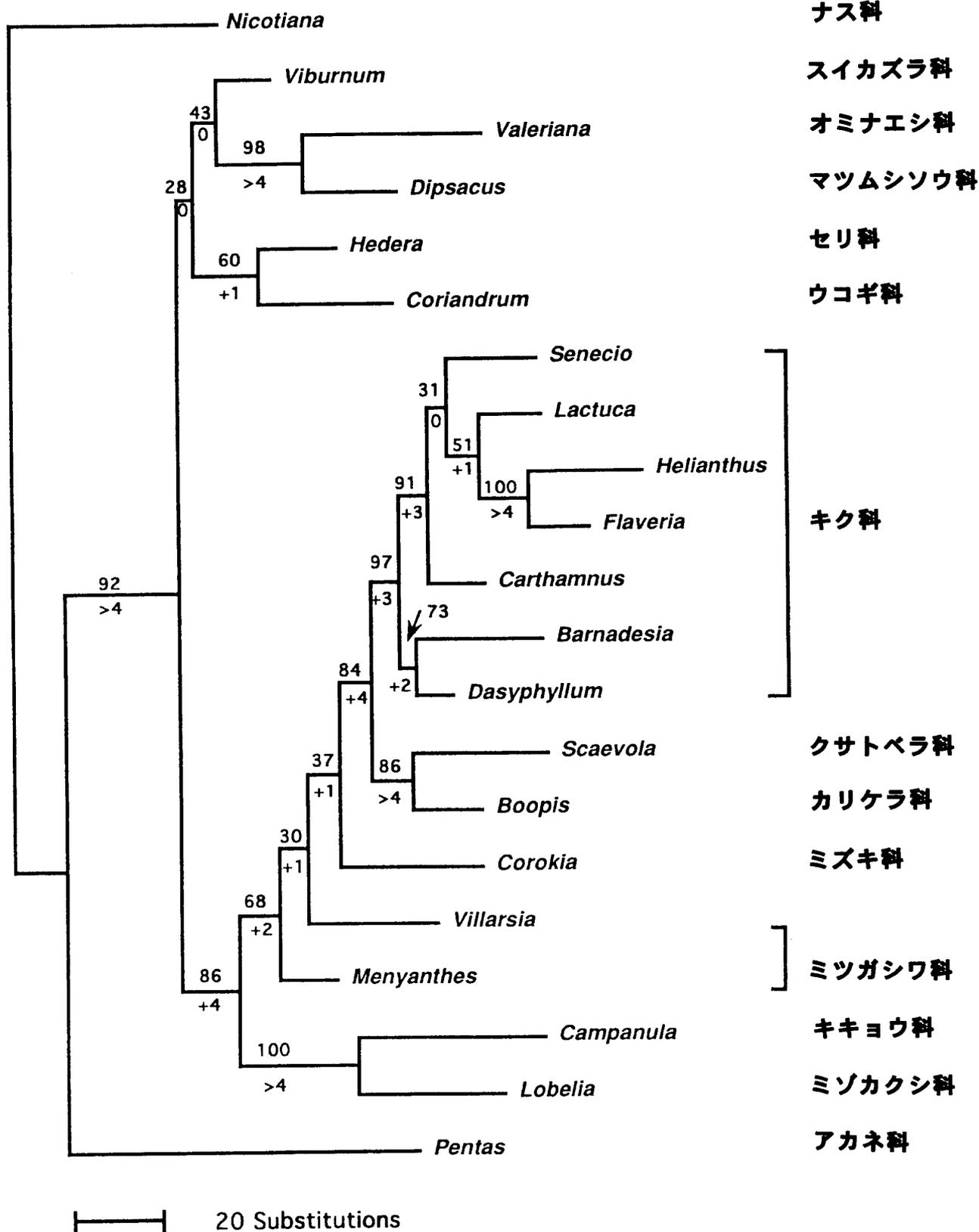


図1. *rbcL* の塩基配列に基づく、キク科近縁群の最節約系統樹の一つ (Michaels *et al.*, 1993). 枝の上部の数字は、ブートストラップ確率。下部の数字は、枝崩壊に必要なステップ数。

1980; Turner, 1977) および花粉形態 (Hansen, 1992; Turner, 1977; Skvarla *et al.*, 1977) の類似からも予想されていた。花粉形態からは、オミナエシ科、クサトベラ科、ブルノ科も近縁とされていた (Skvarla *et al.*, 1977)。Bremer (1987) は、特有の雌しべの形態、生体低分子、花粉放出機構がキク科とミゾカクシ科の共有派生形質であると主張し、Leins & Erbar (1990) は、キク科のポンプで押し出すような花粉放出機構がクサトベラ科、ブルノ科、キキョウ科、ミゾカクシ科に酷似していることから、これらの群が互いに近縁であると考えた。このように、形態形質と生体低分子の類似や共有により、キク科に最も近縁と考えられた姉妹群の候補は13科にもものぼり、これら類似の形質が真に系統の近縁性を反映したのか、あるいは平行進化や収れん進化の結果なのかという絶え間ない論争が続いてきた。Michaels *et al.* (1993) や Gustafsson *et al.* (1996) は、葉緑体遺伝子の中で最も広く調査が進んでいるリブソーム1,5-二リン酸炭酸固定酵素 ribulose-1,5-diphosphate carboxylase の大サブユニット (*rbcL*) の塩基配列を、これまでキク科の姉妹群の候補としてあがった13科 (前述の13科のうち広義のクサトベラ科に含まれるブルノ科のかわりに、Morgan & Soltis (1993) や Chase *et al.* (1993) が分子データからキク目に近縁としたミズキ科 Cornaceae に含まれていたコロキア属 *Corokia* (最近、アルゴフィラム科 Argophyllaceae に移された) を加えて解析) および16科についてそれぞれ決定して比較し、キク科に最も近縁な群はクサトベラ科とカリケラ科であることを明らかにした (図1)。形態に基づく分岐分類学的研究もこの結論を支持している (Gustafsson & Bremer, 1995)。単一コピー部に比べて進化速度が遅いため、高次分類群の系統解析に利用される葉緑体逆位反復配列部の制限酵素断片長多型 (RFLP) の研究 (Downie & Palmer, 1992) から、キク科とカリケラ科やミツガシワ科との近縁性は支持されたが、クサトベラ科とキキョウ科ではその部分の長さや塩基配列の変異が大きく、キク科との厳密な相同性の比較ができていない。しかし、*rbcL* 遺伝子より進化速度が速い葉緑体 *ndhF* 遺伝子の塩基配列の比較 (Kim & Jansen, 1995) によって、カリケラ科はキク科の姉妹群であると特定された。キク科とカリケラ科の共有形質は、1) 総苞、2) 求心的に開花する頭状花、3) 1室の子房、4) 合着または部分的に融合した雄ずい、5) ポンプ型花粉放出機構、6) 花粉壁の構造と飾り、7) 生育地の環境条件等で、両科で相違する形質としては、1) 子房内での胚珠の位置がカリケラ科では頂端であるのに対し、キク科では基部、2) 花粉の核性がカリケラ科では2核性で、キク科では3核性、3) カリケラ科では胚乳が発達するのに対し、キク

科では無胚乳、4) 二次代謝産物で化学防御に関係する化学物質が、カリケラ科ではイリドイト複合物であるのに対し、キク科ではポリアセチレンまたはセスキテルペンラクトン、カリケラ科では分泌腺が無いのに対して、キク科では分泌腺があるなどである。カリケラ科が南米に分布する8属50種の小さな群であるのに対し、キク科は全世界に分布する被子植物最大の群となっているが、両科間では形態の差異よりも化学的防御の差異が大きいことから、Cronquist (1981) は、ポリアセチレンやセスキテルペンラクトンなどの化合物の生産によって動物による食害を減らせたことが、キク科を成功と優占に導いたと考えている。化学的防御以外にもキク科の成功に貢献した形質として、1) 小花を集めることで昆虫の目につく頭状花をつくり、受粉効率と外交配率を高めたこと、2) 乾燥に耐える瘦果になり、果実に冠毛やトゲなどをつけて高い種子散布効率をもつようになったこと、3) 小型の草本になったため、貧栄養で不安定な生育地にも侵入でき、短期間に大量の種子を生産できたことなどが考えられている。キク科植物がいかに瘦果の高い分散力と生育習性の変化能力をもつかは、大陸から遠く離れたガラパゴス諸島、ハワイ諸島、セント・ヘレナ諸島など、種子分散能力の低い木本類が到達できていない大洋島でも、さまざまなキク科植物がいち早く到達し、空いたニッチェを利用して草本から高木に至るまでに著しく適応放散している例をみれば明らかである。小笠原諸島でも草本から灌木のワダンノキまで生じている。

## 亜科と連の境界設定

キク科は、1970年代なかばまでタンポポ連 Lactuceae だけを含むタンポポ亜科と残りの全ての連を含むキク亜科 Asteroideae に分類されていた。これに対して、Carlquist (1976) と Wagenitz (1976) は、コウヤボウキ連 Mutisieae, アザミ連 Cardueae, タンポポ連, ショウジョウハグマ連 Vernoniaceae, リアブム連 Liabeae およびハゴロモギク連 Arctoteae を含む広義のタンポポ亜科 Cichorioideae を認め、残りの連をキク亜科とした。第三のバルナデシア亜科 Barnadesioideae (バルナデシア連) Barnadesieae のみを含む) が記載されたのは、1992年 (Bremer & Jansen, 1992) になってからである。このように亜科の分類がごく最近に行われたのとは対照的に、連の分類は古くから行われているが、Cassini (1816) がキク科に19連を記載した後、連の境界設定と連間の類縁関係については研究者により異なる見解が次々に発表されてきた (小山 (1978) の図6と8を参照)。

新しい分子系統学的研究方法が導入されてようやく連

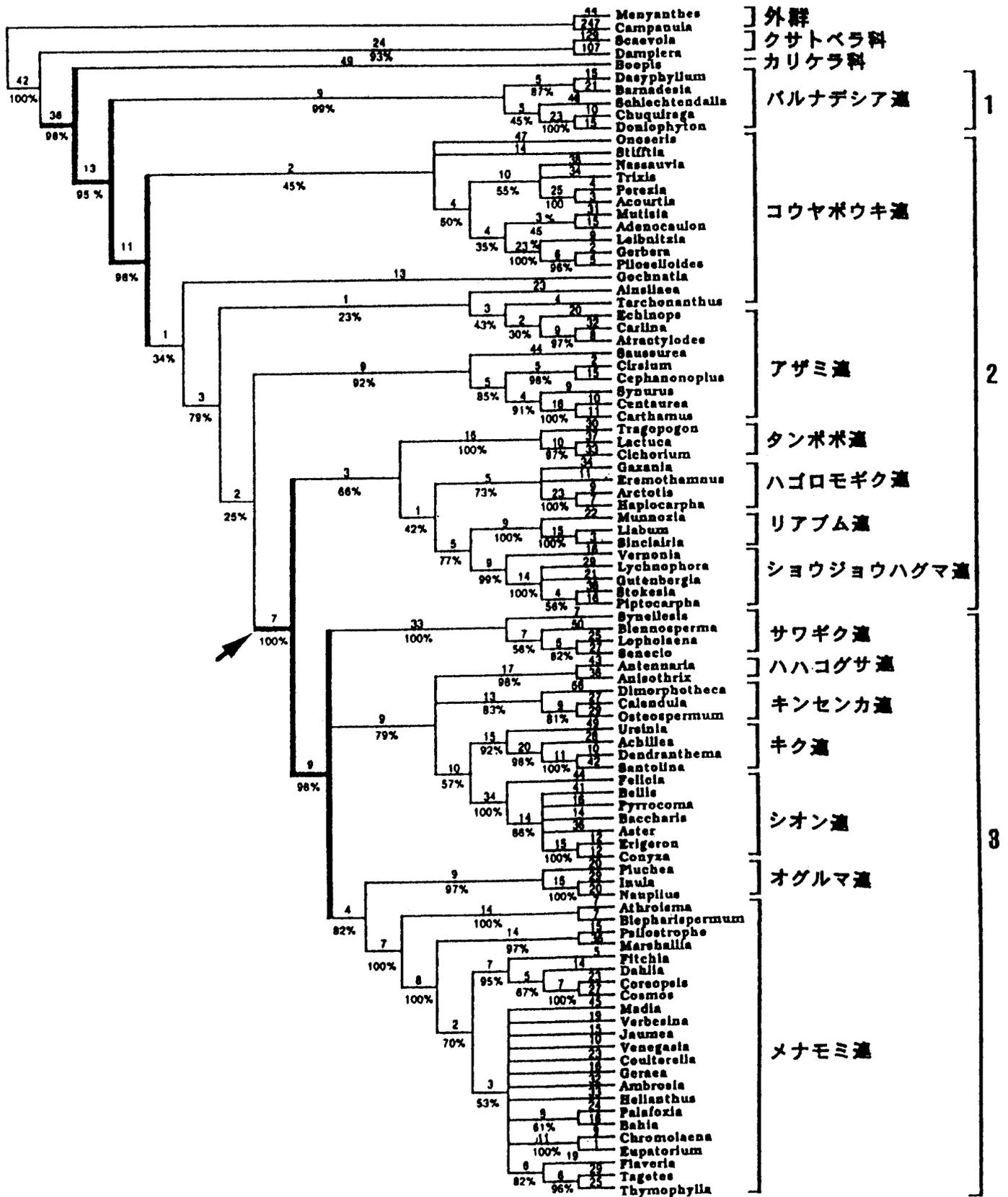


図2. 葉緑体 *ndhF* 遺伝子の塩基配列に基づき、ミツガシワ属 *Menyanthes* とホタルブクロ属 *Campanula* を外群としてクサトベラ科、カリケラ科およびキク科の92分類群を比較した厳密合意樹 (Kim & Jansen (1995) を一部改写)。

中央部左下の矢印は、9塩基欠失の共有を示している。枝の上部の数字は突然変異数で、下部の数字はブートストラップ確率。右の1はバルナデシア亜科、2はタンポポ亜科、3はキク亜科を示す。

や亜科の認識、連間の類縁関係、姉妹群や最も原始的な群の特定についても一致する見解が得られるようになってきた。Jansen & Palmer (1987 a,b, 1988) は、キク科に近縁と考えられたことのある10科とキク科の16連に含まれる80種の葉緑体 DNA の RFLP 分析から、キク科コウヤボウキ連のバルナデシア亜連3種とキク科に近縁と考えられていた10科には存在しない22 Kb の逆位がキク科の残りの種に存在することをみつけ、バルナデシア亜連がキク科の中で最も原始的な群であることを示した。また、Bremer (1987) も、おもに形態形質に基づく分岐分類学的解析から、バルナデシア亜連がキク科の基部で分岐する原始的な群であることを支持した。Bremer & Jansen (1992) は、この亜連をバルナデシア連のみを含む亜科のランクにひきあげた。Bohm & Stuessy (1995) は、バルナデシア連に属する各属のフラボノイドの成分がコウヤボウキ連の各属に含まれるフラボノイドより単純で、カリケラ科のアキカルファ属 *Acicarpha* とガモカルファ属 *Gamocarpha* に酷似している点から、キク科がカリケラ科と姉妹群であり、キク科のバルナデシア連は、コウヤボウキ連より原始的で、カリケラ科により近縁な群であるとした。9

属92種からなるバルナデシア連の分布域がカリケラ科と同じく南米に限られていることも、両群が近縁である証拠とされている ( DeVore & Stuessy, 1995)。

各連の関係については、Jansen ら ( Jansen *et al.*, 1991, 1992; Kim & Jansen, 1995; Olmstead *et al.*, 1990; Watson *et al.*, 1991) による一連の研究によって次の点が明らかにされている (図2)。1) バルナデシア亜科とキク亜科は単系統群で、キク亜科は、オグルマ連 *Inuleae*、ハハコグサ連 *Gnaphalieae*、サワギク連 *Senecioneae*、シオン連 *Astereae*、キンセンカ連 *Calenduleae*、キク連 *Anthemideae*、メナモミ連 *Heliantheae* (広義で、ヒヨドリバナ連、ダンゴギク連を含む) を含む、2) タンポポ亜科の基部に新しくタルコナンタス連 *Trachonantheae* を認める ( Jansen & Kim, 1996; Keeley & Jansen, 1991), 3) 形態データに基づく系統樹 ( Bremer, 1987) や分子系統樹 ( Kim & Jansen, 1995) では、タンポポ亜科の6連は側系統群になる、4) タンポポ亜科のタンポポ連、ハゴロモギク連、リアブム連、ショウジョウハグマ連の4連は単系統群で、キク亜科の姉妹群になる、5) キク亜科は大きく3つの群に分かれる (ただし、分子系統樹で

表1. キク科の分類 (亜連, 属, 種の数) ( Bermer, 1994)

	亜連	属	種
キク科	82	1,535	23,000
バルナデシア亜科	-	9	92
バルナデシア連	-	9	92
タンポポ亜科	25	391	6,700
コウヤボウキ連	2	76	970
アザミ連	4	83	2,500
タンポポ連	11	98	1,550
ショウジョウハグマ連	6	98	1,300
リアブム連	-	14	160
ハゴロモギク連	2	16	200
キク亜科	57	1,135	16,200
オグルマ連	-	38	480
プルケア連	-	28	220
ハハコグサ連	5	181	2,000
キンセンカ連	-	8	110
シオン連	3	174	2,800
キク連	12	109	1,740
サワギク連	3	120	3,200
ダンゴギク連	8	110	830
メナモミ連	10	189	2,500
ヒヨドリバナ連	16	170	2,400

は、プルケア連はオグルマ連に含まれるが形態に基づく分岐分類学的解析では、オグルマ連は、狭義のオグルマ連、ハハコグサ連、プルケア連 *Pulcheae* の3連に分割される (Anderberg, 1989, 1991a,b,c; Karis, 1993). Bremer (1994) は、おもに形態形質に基づきメナモミ連のクレードの中にメナモミ連、ヒヨドリバナ連 *Eupatorieae* およびダンゴギク連 *Helenieae* (Turner & Powell (1977) により分解霧散していた群をまとめた) を認めている。彼は、以前のハルシャギク連 *Coreopsidaeae* をメナモミ連に含め、センジュギク連 *Tageteae* をダンゴギク連に含める扱いをしている (表1)。一方、Jeffery (1995) は、オグルマ連やメナモミ連を広義に取り扱っているため、連の数が13と最も少ないシステムを提案している。この扱いによるとこれら広義の2つの連に含まれる種数は膨大になり、感覚的に区別できる単系統群の狭義のメナモミ連とヒヨドリバナ連がメナモミ連に、分子系統樹では異なるクレードに含まれるオグルマ連とハハコグサ連がオグルマ連に含まれることになる。

#### 系統的関係が不明だった属の落ち着き先

各連の境界設定が明確になるにつれて、連への所属が不明だった属の落ち着き先や細分化された属の境界設定の妥当性が再検討され始めている。たとえば、Grau (1980) は、果実の形態を再検討することから、ノブキ属 *Adenocaulon* Hook. をメナモミ連からコウヤボウキ連に移した (これは、分子系統樹によっても支持されている (Kim & Jansen, 1995)). Anderberg (1991c) は、形態に基づく分岐分類学的検討から、カウェア属 *Cavea* W. W. Sm. & Small をオグルマ連からアザミ連に移し、Watson *et al.* (1991) と Jansen & Kim (1996) は、葉緑体 DNA の RFLP 分析にもとずいて、マルシャリア属 *Marshallia* Schreb. をヒヨドリバナ連からダンゴギク連に移している。Jansen *et al.* (1991) は、葉緑体 DNA の RFLP 分析に基づき、形態的な著しい違いのため研究者により異なる連に所属させられていたマメカミツレ属 *Cotula* L. やウルシニア属 *Ursinia* Gaertn. をキク連に、ヒゴタイ属 *Echinops* L. をアザミ連に、ルリギク属 *Stokesia* L'Her. をショウジョウハグマ連に、ブレノスペルマ属 *Blennosperma* A. Gray をサワギク連に含めている。

連の境界設定に利用された特に興味深い形質として、外生菌との共生の有無がある (Anderberg, 1991a)。キク科植物と外生菌の共生については極めてまれにしか知られていないが、オーストラリア産の広義のオグルマ連の植物には、広く外生菌が共生している (Warcup & McGee, 1983; Warcup 1990)。広義

のオグルマ連植物の根から菌へ炭水化物を供給するかわりに、菌は、植物の根が侵入できない土壌の隙間に細い菌糸を網の目のようにはりめぐらせることにより、水と養分を吸収し、有機窒素を吸収同化する物質に転化して、リン、カリウム、水とともに植物に供給する。さらに、菌糸が菌鞘で植物の根を保護するため、ほかの病原菌の侵入や物理的損傷も回避できる。外生菌との共生は、乾燥が著しく、貧栄養土壌下で生育しなければならないオーストラリアの植物にとっては、すぐれた適応と考えられる。Warcup らは、この性質を広く調査し、かつてキク連に含められていたコドロピクス属 *Chodropyxis* D. A. Cooke (Cooke, 1986) や、キク連に含まれ (Bentham, 1867)、後にシオン連に近縁とされたイソエトプシス属 *Isoetopsis* Turcz. (Robinson & Brettell, 1973) が、この外生菌と共生していることから、これらの属を広義のオグルマ連 (プルケア連) に含めるのが妥当であると結論している。この見解は、これらの属の染色体数がキク連やシオン連の  $x=9$  とは異なり、他のプルケア連植物の  $x=10$  と一致する (Turner, 1970) 点や形態に基づく分岐分類学的研究 (Bremer, 1987) からも支持される。

Ito *et al.* (1994, 1995) は、葉緑体 DNA の RFLP 分析によって東アジアに分布するシオン属 *Aster* と近縁のヨメナ属 *Kalimeris* Cass., ハマベノギク属 *Heteropappus* Less. およびミヤマヨメナ属 *Miyamayomena* Kitamura の独立性を検討し、おもに冠毛の長さによってシオン属と、識別されていたこれらの3属に含まれる種が狭義のシオン属の内群になることやヨメナ属が単系統にならないことから、冠毛の短縮化は異なる進化系列で並行的におこり、細分化された属はシオン属に含めるのが妥当であるとした。オオバヨメナ *A. miquelianus* Hara = *K. miqueliana* (Hara) Kitam. は、シオン属植物にみられる大型染色体組と同じ染色体組を持っており (Huziwara, 1958)、分子データからもオオバヨメナをシオン属に含める妥当性が支持されたことになる。また、ノコンギク *A. ovatus* (Fr. ex Sav.) Ito ex Soejima が、元のヨメナ属の大部分を含むクレードに含まれた点は、ノコンギクの染色体構成が狭義のシオン属にみられる大型染色体組と元のヨメナ属にみられる小型染色体組を含む複2倍体状態となっているので (Tara, 1977)、ユウガギク *A. iinumae* Kitam. ex Hara = *K. pinnatifida* (Matsum.) Kitam. が母親としてノコンギクの細胞質 (葉緑体) を提供したと解釈できる。

また、葉緑体 DNA の RFLP 分析 (Kim *et al.*, 1992) や核 r-DNA の ITS 領域の塩基配列の比較 (Baldwin, 1993; Bayer *et al.*, 1996) によって、種間や種内の系統関係の推定も可能になってきた。

## 倍数体のゲノム構成と起原の解析

被子植物で4番目に多い染色体数 ( $2n = \text{約}432$ ) が、シオン連オレアリア属の1種 *Olearia albida* var. *anglata* で報告されている (Beuzenberg & Hair, 1984)。この属は  $x = 9$  の基本数を持つので、48倍体ということになる。キク属 *Dendranthema* やシオン属で古くから報告されたこのような倍数性は、キク科の染色体数の変化機構で最もありふれたものである。とくに、交雑に引き続く倍数化による複2倍体形成は、安定した倍数体種を生じる可能性があるため、種分化の機構として重要である。倍数体種のゲノム構成とそのゲノムを供給した祖先種の推定はキク科植物でも1930年代から行われてきたが、染色体数と外部形態や地理的分布などの状況証拠から系統関係を推定する以上には解析が進んでいなかった。なぜなら、キク科では倍数体を構成する祖先ゲノム間で核型の分化がさほど大きくなく、種特異的なマーカー染色体がみつからず、また、推定される祖先種間の  $F_1$  雑種の減数分裂で、同親接合を含む多価染色体形成が頻繁に観察され、イネ科コムギ属で行われたようなゲノム分析が不可能であったためである。こうした状況の中で、新しい研究方法が開発される毎に解析がくり返され、研究が進んだ例外的な群にタンポポ連バラモンジン属 *Tragopogon* の複2倍体の2種がある。バラモンジン属の *T. dubius*、*T. porrifolius* と *T. pratensis* の2倍体3種は、もともと、旧世界に分布していたが、20世紀初頭に北米に移入された。これらは、一年目にロゼット葉をつけ、二年目に花梗を伸ばす2年草で、自家和合性を示し、集団は、一般に小さく、500個体以下から成り、荒地や芝地に生育している。2倍体3種は、形態や核型で区別が付き、2種以上が同所的に生じている場所では、しばしば、ひどい不稔性を示す  $F_1$  雑種が観察されていた。外部形態、核型分析、地理的分布の情報から、4倍体 ( $2n = 4x = 24$ ) の *T. mirus* は、2倍体の *T. dubius* と *T. porrifolius* を両親に、*T. miscellus* は、*T. dubius* と *T. pratensis* を両親にした複2倍体形成により、いずれもワシントン州のPalouse付近で起原したと推定されていた。2倍体の *T. porrifolius* と *T. pratensis* が限られた分布域をもつのに対し、Ownbey (1950) がこれらのゲノム構成と起原を明らかにした以後も複2倍体の *T. miscellus* は分布域を広げ、北米のバラモンジン属の中で最も広い分布域をもち、路傍にも生育する2倍体の *T. dubius* の分布域の広さに近づいている。同じ複2倍体の *T. mirus* は、*T. miscellus* ほど広く分布してはいないが、ワシントン州のPullmanとPalouseでは、その個体数は40年前の100倍にまで増加している。このように、ほぼ起原も特定され、1949年、1950年、

1963年、1974年、1990年と時間の経過を追ってその分布域が調査され、個体数や分布域拡大の様子が明らかにされている倍数体植物は、ほかに例がない (Novak *et al.*, 1991)。

さらに興味深いのは、複2倍体種 *T. miscellus* が複数回の起原をもち、母親になった種も特定されていることである。Ownbey & McCollum (1953, 1954) は、調査した3集団のうち2集団が短い舌状花をもち、残り1集団が長い舌状花を持っていることと、祖先種と考えられる2倍体種のうち *T. dubius* の舌状花が長く、*T. pratensis* の舌状花が短いこと、*T. pratensis* を母親にして交雑した場合生じた  $F_1$  雑種が全て *T. pratensis* に似た短い舌状花をもつことを明らかにし、舌状花の長さが細胞質に支配された母系遺伝をする形質であり、*T. miscellus* の舌状花の短い型が *T. pratensis* を母親として起原し、長い型が *T. dubius* を母親として起原したと推定し、*T. miscellus* は、複数の独立した起原をもつ異質倍数体であると考えた。Roose & Gottlieb (1976) は、上記のバラモンジン属の2倍体3種と4倍体2種の酵素を電気泳動法で調査し、2倍体3種は、アイソザイムバンドでも互によく区別され、*T. mirus* では検討した21遺伝子座のうち8~10個が、*T. miscellus* では7個が異型接合状態で固定されていることを示し、Ownbey & McCollum (1953, 1954) が推定したような組み合わせで4倍体2種が形成されたという考えを支持した。また、多量体 multimeric 酵素であるG6PD, GDH, ADHなどでは、2倍体種では見つからない新しい異種体 heteromeric 酵素が4倍体種で生じていることも明らかにした。Roose & Gottlieb (1976) は、*T. miscellus* が分布域を広げ、成功をおさめたのは、部分的にはこのような新しい倍数体種の酵素の多様化に負うところがあると考えている。また、90年前に生じたと考えられる複2倍体種の *T. mirus* と *T. miscellus* では、倍数化で重複した遺伝子のうち、前種で57%、後種で67%の遺伝子について発現の抑制が短期間にすすんでいることも明らかにしている。さらに、Soltis & Soltis (1989) は、葉緑体DNAのRFLP分析によって、*T. miscellus* の4集団を調査し、2集団が *T. dubius* の葉緑体DNAを、残り2集団が *T. pratensis* の葉緑体DNAをもち、その特徴が舌状花の長短に対応していることから、*T. miscellus* が複数回の起原をもち、それぞれの系統が今日まで存続していることを確認した。また、複2倍体種 *T. mirus* は、より分布域の広い *T. dubius* が常に父親になって起原していると推定されたが、葉緑体DNAのRFLP分析では、*T. mirus* が単起原か多起原かの結論は得られなかった。そこで、18S-25Sの核 r-DNA を RFLP により分析したとこ

ろ、親種の一つの2倍体 *T. porrifolius* に多型がみられ、その多型を取りこんだ *T. mirus* の起原は少なくとも2回あり、その多型が集団中に保存されていることを明らかにした (Soltis & Soltis, 1990, 1991). 複2倍体化は野外で頻繁に起きており、キク科植物以外でも倍数体種が複数回の起原をもつ例が示されている (Brochmann *et al.*, 1992). 種の範囲を最も狭く設定する新しい系図学的種概念 (Baum 1992; Baum & Shaw, 1994) に従うと、*T. miscellus* や *T. mirus* のような複数回起原をもつ倍数体種は、それぞれ、複数の異なった種ということになる。

## 形質の進化傾向

### 1) キク科植物の基本染色体数と染色体数進化

Solbrig (1977) は、Readingでのシンポジウムでそれまで報告されていたキク科植物約7900種の染色体数を整理し、変異の特性や進化について見解を述べた。当時、キク科の起原地と考えられた最も多様性の高い南米や中米地域からの染色体数に関する知見は少なかった。そこで、染色体数の頻度分布から、キク科の基本染色体数は、「最も頻繁に出現している9が基本数である」と結論した。しかし、整倍数体以外の多様な染色体数を含む群に「基本染色体数は対象群内で最も頻繁に出現する染色体数で、最も少ない数」という基準をあてはめた場合、その基本数は信頼性に乏しい。加えて、キク科の系統樹で最も基部にあたるバルナデシア亜科の種については、少数の種で  $n=12, 24, 25, 27$  および  $31$  が散発的に報告されていたにすぎず、もちろん  $n=9$  も報告されていなかった。Stuessy *et al.* (1994, 1996) は、形態に基づく分岐分類学的解析からバルナデシア亜科の中で、最も原始的と考えられるシュレヒテンダリア属 *Schlechtendalia* の種が  $n=8$  をもつことから、カリケラ科で報告されている染色体数  $n=8, 9, 15, 18, 21$  の中で、最も原始的と考えられるアシカルファ属 *Acicarpha* の  $n=8$  との共通点から、 $x=8$  がキク科の基本染色体数であると主張した。キク科の基本染色体数を確定するには、カリケラ科やキク科バルナデシア亜科における染色体についてのさらなる情報収集と、残りの各連についても、新しい系統樹に基づく、より包括的な調査が必要である。

Watanabe *et al.* (1995) は、ヒヨドリバナ連を構成する各亜連の染色体数の違いに注目して材料の収集と分析を行い、葉緑体DNAのRFLP分析の結果 (Ito *et al.*, 未発表) とあわせてこの連の基本染色体数を  $x=17$  と推定している。ヒヨドリバナ連で最も頻繁に出現している染色体数は  $n=10$  である。これまで、 $x=10$  がこの連の基本染色体数であり、 $n=11$  から  $25$  までの染色

体数は、倍数性や異数性による染色体数の二次的増加産物で、 $n=9$  と  $n=4$  は、減数した染色体数であると考えられていた (King & Robinson, 1987). しかし、 $n=10$  と  $n=17$  をもつ分類群の染色体組全長 (Watanabe *et al.*, 1995) や電気泳動法による遺伝子座数については両群には有意な違いがなく (Suzuki *et al.* 未発表),  $n=17$  が  $n=10$  からの増加で生じたという関係にはない。また、分子や形態情報に基づく系統樹 (Watson *et al.*, 1991) から、ヒヨドリバナ連が  $n=16$  から  $19$  をもつ狭義のメナモミ連からの派生群にあたり、 $n=17$  が狭義のメナモミ連から直接派生した染色体数であると考えられるようになった。つまり、ヒヨドリバナ連では、 $n=25$  (この染色体数をもつ種では、 $n=17$  群に比べ染色体組全長は有意に長く、酵素多型からも遺伝子重複の度合いが高いことが明らかにされている) を除き、灌木や多年草の  $n=17$  から、一年草の  $n=4$  まで染色体数の減少が一方におきたと考えられる。

キク科では、著しい倍数性に加えて、“変数性” *dysploidy* (*aneuploidy* と *dysploidy* には日本語では同じ“異数性”という訳が与えられているが、*aneuploidy* は、通常の染色体組に含まれている染色体が1から数個余分に含まれるか、欠けている状態をさし、*dysploidy* は、染色体の融合や切断、転座などの構造変化にひきつづいた動原体部の喪失や新生に伴って基本数が変化している場合をさすので、両者は区別すべきであり、ここでは、“変数性”の訳語を使用している) も多数報告されている。変数性はタンポポ連のフタマタタンポポ属 *Crepis* で明らかにされて以来 (Babcock & Lesley, 1926), シオン連の多数の属 (Huziwara, 1959; Smith, 1966; Stace, 1978; Semple, 1992; Smith-White *et al.*, 1970; Watanabe *et al.*, 1996 b) やオーストラリア産ハハコグサ連の多数の属で確認されつつある (Watanabe *et al.* 未発表)。

Babcock とその共同研究者ら (Babcock & Lesley, 1926; Babcock & Stebbins, 1942; Babcock, 1947 a,b) は、フタマタタンポポ属とその近縁属について、外部形態、地理的分布、生態、核型、雑種における減数分裂時の染色体対合を詳しく調べ、構成種の系統関係や染色体変化の傾向を明らかにしている。タンポポ連では、 $n=9$  または  $8$  からの染色体数の減数がおこり、とくにフタマタタンポポ属では、 $n=6$  から  $5, 4, 3$  へと順次減数している。

Babcock らの研究以降は、“変数性”は、発見のたびに、タンポポ連で推定された染色体数の減数パターンで説明されてきた。しかし、Turner *et al.* (1961) は、中間の  $n=7$  の例が少ないことから、シオン連やキク科の他の連での祖先基本数は  $x=5$  で、 $x=9$  では

ないと異義を唱え、再び論争が始まった。Gottlieb (1981, 1982) は、「2倍体植物ではアイソザイム数が一定で、異質倍数体ではアイソザイム数が増加し、異型接合が固定した状態が見られる。もし、染色体数の減数がおきていればアイソザイム数の変化も異型接合の固定も認められないはずである」という作業仮説を立て、シオン連のなかで  $n=5$  と  $n=9$  をもつシオン属 2 種と  $n=4$ ,  $5$  および  $9$  をもつマカエランテマ属 *Machaeranthera* 5 種について17種の酵素のバンドパターンを比較した。固定した異型接合を示すバンドはみつからず、バンド数も同じであったため、 $n=9$  が、 $n=5$  と  $4$  から生じた異質倍数体の可能性はなく、染色体数の減数により  $8$  以下の染色体数が生じた結論づけた。Stucky & Jackson (1975) も、これらの種の DNA 量の比較から、 $n=9$  をもつ分類群は、 $n=5$  や  $4$  をもつ分類群よりむしろ少ない DNA 量をもつことを示し、 $n=9$  が異質倍数体起原ではないと結論したので、低染色体数は、減数により派生したという結論に落ちついたと思われた。

ところが、Gottlieb や Stucky & Jackson らが比較した分類群を含むシオン属やマカエランテマ属の境界設定や系統関係については、研究者によりさまざまな見解があり、彼らの取り上げた群の比較は妥当ではないというクレームがつけられた (Semple, 1995)。さらに、 $n=9$  をもつ *Aster pauciflorus* がシオン属 *Oxytripolium* 亜属の  $n=5$  をもつ分類群とシオン属 *Psilactis* 亜属の  $n=4$  をもつ分類群から、最近、起原した異質倍数体であることが示されたため (Semple *et al.*, 1989)、シオン属の基本染色体数については、さらに検討が必要になっている (Lane *et al.*, 1996)。

キク科の基本染色体数が  $x=9$  で、それ以下の染色体数が、減数により派生したとする考えは、タンポポ連に関する先行した研究結果の影響を強く受けたものである。多くのケースでは、染色体の数だけの議論に終始し、仮説を検証する厳密な比較や実験と議論は行われてこなかった。私たちは、現在、オーストラリア産のシオン連やハハコグサ連の数属について、まず分類群の系統関係を示す信頼できる分子系統樹を得ることによって、異なる染色体数をもつ種群の単系統性を確認した上で比較を進めている。シオン連のブラキスコーム属 *Brachyscome* では、 $n=15$  から  $n=2$  までの染色体数がみついているが、 $x=9$  が基本染色体数で、 $n=8$  以下の染色体数は減数によって派生したことを示唆するデータが得られはじめています。外部形態から近縁と予想されていた種の染色体数間でも当初予想していた以上にギャップが大きい場合があり、減数過程では中間型が多数絶滅している可能性が高い。世界中を見渡しても、半数染色体数が  $n=4$  から  $n=2$  にまで減数している

植物は地中海式気候条件下の非常に限られた地域や特殊な生育地の一年草にしか生じていない。染色体数は自然選択の対象にならないとする意見もあるが (Burt & Bell, 1987)、過酷な物理的条件 (乾燥、洪水、火事など) 下で、種や集団の分布域の拡大と縮小や絶滅と新生が激しく繰り返される生育地では、病原菌や他の生物との共進化の選択圧が低いと考えられるので、成功したコロナイザーとしての適応的遺伝子群の連鎖関係を強化するような染色体の減数が有利になるケースがあると思われる。一方、ブラキスコーム属の  $n=11$  から  $n=15$  までの染色体数をもつ種も特殊な生育地 (高山や湿地) にしか生じておらず、このような種は  $n=9$  の種群がもつ中型染色体と、 $n=8$  以下の種群がもつ大型染色体をあわせもつ二相的核型を示すことから複2倍体化によって染色体数が増加したと考えられる (Watanabe *et al.*, 1996a)。 *Brachyscome lineariloba* 複合体に見られるように、一度、減数した染色体数を持つ種が、複2倍体化によって再び増加して親種である少数の染色体数をもつ種と分布域が重なって複雑な分布パターンを示す状況もある (Watanabe & Smith-White, 1987) ので、数の比較だけから基本染色体数について議論するのは適当ではなからう。

## 2) 花の形態、生育習性、繁殖様式、果実形態、二次代謝産物における進化

キク科では、種や属の分類に利用された形質がそのまま形質の進化傾向を推定する対象になる場合が多かったため、系統と形質進化傾向についての議論はしばしば循環論に陥っていた。分子系統樹の構築は、これまで系統推定に利用されていた形質を再検討する機会をもたらし、形質進化の方向性に関する議論を大きく前進させた。

花の形態：花の形態的特徴は、キク科植物の分類と系統を考える際に最も広範に利用されてきた (Bremer, 1987; Carlquist, 1976; Cronquist, 1955, 1977; Wagenitz, 1976)。分子系統樹 (図2) において、キク科の基部で分岐するバルナデシア連とコウヤボウキ連には二唇弁状花が広くみつかることから、これらは、祖先的な型であるとみなされる (Jeffrey, 1977)。舌状花という形質は、派生的であり、タンポポ亜科のリアブム連とキク亜科において独立に二度、起原している。また、管状花だけからなる頭花も、タンポポ亜科とキク亜科において、二度、起原している (Jansen *et al.*, 1991)。

葯の形態：花系付着点の位置、葯の基部の特徴、葯の先端の付属体の形は、キク科内の高次分類群の系統関係を評価するのに広く利用されてきた。花系が背側で付着し、顕著な尾状の付属器官をもち、くびれた先端付属体

をもたない葯は、バルナデシア亜科とタンポポ亜科のほとんどの群で生じており、祖先的形質とみなされる。

めしべの形態：花粉を受け取る部分が明瞭に分かれた柱頭部となる特徴や花粉をかきだす毛が柱頭先端部に局在する特徴は、キク亜科の単系統性を支持する派生的な形質である。

生育習性：キク科には、木、灌木、多年草、水草、小型の一年草など幅広い生育習性が見られるが、バルナデシア亜科には木本性の種が多く、祖先型は灌木であったと考えられる。Carlquist (1966) は、この主張を支持する解剖学的証拠を提供している。キク科の全ての亜科や連において、草本性種が広範に出現していることは、草本性が何度も独立に起原したことを示している。多年草から一年草への変化も、さまざまな群で独立に生じている。

繁殖様式：有性生殖から無性生殖の無融合種子形成や栄養繁殖へ変化したり、自家不和合性の他殖から和合性の自殖への変化も、さまざまな群で独立に生じている。エゾノチチコグサ属 *Antennaria* の2倍体では派生的な群において雌雄異株化がより顕著になり、他殖を促進する方向に変化し、一方、倍数体では無融合種子形成を発達させる方向へとそれぞれ逆方向に変化している (Bayer *et al.*, 1996)。

果実形態：栄養体が生育条件により著しい変異を示すため、キク科の多くの群においてより安定な果実の形態は、分類のキー・キャラクターとして使われてきた。同時に、果実の形態は系統推定にも使われており、ブラキスコーム属では、特別な構造を持たない単純な果実から、薄膜状の翼やスポンジ状のふくらみをもつ複雑な構造を持つ果実が生じたと考えられていた (Davis, 1948)。しかし、これらの形質を分子系統樹上にのせると、種子散布の効率を高め適応的と考えられる複雑な果実構造は、複数のクレードで出現し、何度も、独立して起原したことが示唆される (Denda *et al.*, 未発表)。前述した広義のシオン属における冠毛の短縮化や喪失へむかう変化も、同様に、何度も独立に生じており、類似の形質をもつことが、必ずしも系統的な近縁を意味していない。

二次代謝産物：セスキテルペン、ポリアセチレン、ピロリジチンアルカロイド、アントクローラ類のキク科内における分布は、キク亜科がこれら二次代謝産物でも、より多様になり、生合成過程も複雑になっていることを示しており、キク亜科がより派生的であるという見解を支持している。しかし、これらの代謝産物についても、平行進化が繰り返し起きたことが明らかになるにつれて、系統関係の評価には使えないと考えられるようになってきた。

このように、分子系統樹とつきあわせてみると、伝統

的に系統推定に利用されてきた諸形質の多くは何度も、独立に進化した同形形質 homoplasy である場合が多い。これらの形質の変化は大部分適応的に生じたと考えられるので、系統関係の解析には、自然選択に中立な分子情報に基づく系統樹の作成が不可欠になってきた。

## 謝 辞

素稿を読んでいただき、貴重な御意見をいただいた矢原徹一博士と伊藤元巳博士に、心より御礼申し上げます。

## 引 用 文 献

- Anderberg, A.A. 1989. Phylogeny and reclassification of the tribe Inuleae (Asteraceae). *Canadian Journal of Botany* 67 : 2277-2296.
- Anderberg, A.A. 1991 a. Taxonomy and phylogeny of the tribe Gnaphalieae (Asteraceae). *Opera Botanica* 104 : 1-195.
- Anderberg, A.A. 1991 b. Taxonomy and phylogeny of the tribe Inuleae (Asteraceae). *Plant Systematics & Evolution* 176 : 75-123.
- Anderberg, A.A. 1991 c. Taxonomy and phylogeny of the tribe Plucheeae (Asteraceae). *Plant Systematics & Evolution* 176 : 145-177.
- Babcock, E.B. 1947 a. The genus *Crepis* 1. The taxonomy, phylogeny, distribution and evolution of *Crepis*. University of California Publications in Botany 21 : 1-198.
- Babcock, E.B. 1947 b. The genus *Crepis*. 2. Systematic treatment. University of California Publications in Botany 22 : 199-1030.
- Babcock, E.B. & M.M. Lesley. 1926. Chromosome number and individuality in the genus *Crepis* 3. The chromosomes and taxonomic relationships. University of California Publications in Agricultural Science 2 : 315-341.
- Babcock, E.B., G.L. Stebbins & J.A. Jenkins. 1942. Genetic evolutionary processes in *Crepis*. *American Naturalist* 76 : 337-363.
- Baldwin, B.G. 1993. Molecular phylogenetics of *Calycadenia* (Compositae) based on its sequences of nuclear ribosomal DNA: Chromosomal and morphological evolution re-examined. *American Journal of Botany* 80 : 222-238.

- Baum, D.A. 1992. Genealogical species concepts. *Trends in Ecology and Evolution* 7 : 1-2.
- Baum, D.A. & K.L. Shaw. 1994. Genealogical perspectives on the species problem. *In*: P.C. Hoch & A.G. Stephenson (eds.), *Experimental and Molecular Approaches to Plant Biosystematics*, p. 289-303. Missouri Botanical Garden St. Luis.
- Bayer, R.J., D.E. Soltis & P.S. Soltis. 1996. Phylogenetic inferences in *Antennaria* (Asteraceae: Gnaphalieae: Cassiniinae) based on sequences from nuclear ribosomal DNA internal transcribed spacers (ITS). *American Journal of Botany* 83 : 516-527.
- Bentham, G. 1867. *Flora Australiensis*, Vol. 3. Compositae, p. 447-680. Lovell Reeve & Co., London.
- Bentham, G., & J.D. Hooker. 1873. *Compositae. Genera Plantarum* 2 : 163-533. Lovell Reeve & Co., London.
- Beuzenberg, E.J. & J.B. Hair. 1984. Contributions to a chromosome atlas of the New Zealand flora-27 Compositae. *New Zealand Journal of Botany* 22 : 353-356.
- Bohm, B.A. & T.F. Stuessy. 1995. Flavonoid chemistry of Barnadesioideae (Asteraceae). *Systematic Botany* 20 : 22-27.
- Bremer, K. 1987. Tribal interrelationships of the Asteraceae. *Cladistics* 3 : 210-253.
- Bremer, K. 1994. *Asteraceae. Cladistics and Classification*. Timber Press, Portland, Oregon.
- Bremer, K. & R.K. Jansen. 1992. A new subfamily of the Asteraceae. *Annals of Missouri Botanical Garden* 79 : 414-415.
- Brochmann, C., P.S. Soltis. & D.E. Soltis. 1992. Recurrent formation and polyphyly of Nordic polyploids in *Draba* (Brassicaceae). *American Journal of Botany* 79 : 673-688.
- Burt, A. & G. Bell. 1987. Mammalian chiasma frequencies as a test of two theories of recombination. *Nature* 326 : 803-805.
- Carlquist, S. 1966. Wood anatomy of the Compositae: A summary with comments on factors controlling wood evolution. *Aliso* 6 : 25-44.
- Carlquist, S. 1976. Tribal interrelationships and phylogeny of the Asteraceae. *Aliso* 8 : 465-492.
- Cassini, H. 1816. *Acicarpa* (Botanique). *Dictionnaire des Sciences Naturelles* 1. *Suppl.* 32-33.
- Chase M.W., D.E. Soltis, R.E. Olmstead, D. Morgan, D.H. Les, B.D. Mishler, M.R. Duvall, R.A. Price, H.G. Hills, Y.-L. Qiu, 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. Hedren, B.S. Gaut, R.K. Jansen, K.-J. Kim, G.F. Winpee, J.F. Smith, G.R. Furnier, S.H. Strauss, Q.-Y. Xiang, G.M. Plunkett, P.S. Soltis, S.M. Swensen, S.E. Williams, P.A. Gadek, C.J. Quinn, L.E. Eduarte, 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 Missouri Botanical Garden* 80 : 528-580.
- Cooke, D.A. 1986. Compositae (Asteraceae). *In*: Jessop, J. P. & H. R. Toelken (eds.), *Flora of South Australia* (South Australian Government Printer: Adelaide) 3 p.1423-1658.
- Cronquist, A. 1955. Phylogeny and taxonomy of the Compositae. *American Midland Naturalist* 53 : 478-511.
- Cronquist, A. 1981. *An Integrated System of Classification of Flowering Plants*. New York: Columbia University Press.
- Dahlgren, R. 1980. A revised system of classification of the angiosperms. *Journal of Linnean Society of Botany* 80 : 91-124.
- Dalla Torre, K.W. von & H.A.T. Harms. 1900-1907. *Genera Siphonogamarum ad Systema Englerianum Conscripta*. Wilhelm Engelmann, Leipzig.
- Davis, G.L. 1948. Revision of the genus *Brachycome* Cass. Part 1. Australian species. *Proceedings of Linnean Society of New South Wales* 73 : 142-241.
- DeVore, M.L. & T.F. Stuessy. 1995. The place and time of origin of Asteraceae, with additional comments on the Calyceraceae and Goodeniaceae. *In*: D.J.N. Hind *et al.* (eds.), *Advances in Compositae Systematics*, p. 23-40. Royal Botanic Gardens Kew.

- Downie, S.R. & J.D. Palmer. 1992. Restriction site mapping of the chloroplast DNA inverted repeat: A molecular phylogeny of the Asteridae. *Annals of Missouri Botanical Garden* 79 : 266-283.
- Gottlieb, L.D. 1981. Gene number in species of Astereae that have different chromosome numbers. *Proceedings of National Academy of Science (U.S.A.)* 78 : 3726-3729.
- Gottlieb, L.D. 1982. Conservation and duplication of isozymes in plants. *Science* 216 : 373-380.
- Grau, J. 1980. Die Testa der Mutisieae und ihre systematische Bedeutung. *Mitteilungen der Botanischen Staatssammlung München* 16 : 269-332.
- Gustafsson, M.H.G. & K. Bremer. 1995. Morphology and phylogenetic interrelationships of the Asteraceae, Calyceraceae, Campanulaceae, Goodeniaceae, and related families (Asterales). *American Journal of Botany* 82 : 250-265.
- Gustafsson, M. H. G., A. Backlund & B. Bremer. 1996. Phylogeny of the Asterales sensu lato based on *rbcl* sequences with particular reference to the Goodeniaceae. *Plant Systematics and Evolution* 199 : 217-242.
- Hansen, H.V. 1992. Studies in the Calyceraceae with a discussion of its relationships to Compositae. *Nordic Journal of Botany* 12 : 63-75.
- Harris, E.M.S. 1991. Comparative inflorescence and floral development in the Compositae. Ph. D. dissertation, Baton Rouge, Louisiana State University.
- Hegnauer, R. 1964. *Chemotaxonomie der Pflanzen*. Vol. 3 Berkhäuser, Basel und Stuttgart, Switzerland.
- Hegnauer, R. 1977. The chemistry of the Compositae. *In*: V. H. Heywood *et al.* (eds.), *The Biology and Chemistry of the Compositae*, p. 283-335. Academic press, London.
- Heywood, V.H., J.B. Harborne & B.L. Turner (eds.). 1977. *The Biology and Chemistry of the Compositae*. Academic Press, London.
- Hind, D. J. N. & H. Beentje (eds.). 1996. *Compositae: Systematics*. Proceedings of International Compositae Conference, Kew, 1994, Royal Botanic Gardens Kew.
- Huchinson, J. 1969. *Evolution and Phylogeny of Flowering Plants*. Clarendon Press, Oxford.
- Huziwara, Y. 1958. Karyotype analysis in some genera of Compositae. 4. The karyotypes within the genera *Gymnaster*, *Kalimeris* and *Heteropappus*. *Cytologia* 23 : 33-45.
- Huziwara, Y. 1959. Chromosome evolution in the subtribe Asterinae. *Evolution* 13 : 188-193.
- Ito, M., A. Soejima & T. Nishino. 1994. Phylogeny and speciation of *Asian Aster*. *Korean Journal of Plant Taxonomy* 24 : 133-143.
- Ito, M., A. Soejima, M. Hasebe & K. Watanabe. 1995. A chloroplast-DNA phylogeny of *Kalimeris* and *Aster*, with reference to the generic circumscription. *Journal of Plant Reserch* 108 : 93-96.
- Jansen, R.K. & K.J. Kim. 1996. Implications of chloroplast DNA data for the classification and phylogeny of the Asteraceae. *In*: D.J.N. Hind & H. Beentje (eds.), *Compositae: Systematics*. Proceedings of International Compositae Conference, Kew, 1994, Vol.1. p. 317-339. Royal Botanic Gardens Kew.
- Jansen, R. K. & J. D. Palmer. 1987 a. Chloroplast DNA from lettuce and *Barnadesia* (Asteraceae): Structure, gene localization, and characterization of a large inversion. *Current Genetics* 11 : 553-564.
- Jansen, R.K. & J.D. Palmer. 1987 b. A chloroplast DNA inversion marks and ancient evolutionary split in the sunflower family (Asteraceae). *Proceedings of National Academy of Science (U.S.A.)* 84 : 5818-5822.
- Jansen, R.K. & J.D. Palmer. 1988. Phylogenetic implications of chloroplast DNA restriction site variation in the Mutisieae (Asteraceae). *American Journal of Botany* 75 : 753-766.
- Jansen, R.K., K.E. Holsinger, H.J. Michaels & J.D. Palmer. 1990. Phylogenetic analysis of chloroplast DNA restriction site mutations at higher taxonomic levels: An example from the Asteraceae. *Evolution* 44 : 2089-2105.

- Jansen, R.K., H.J. Michaels & J. D. Palmer. 1991. Phylogeny and character evolution in the Asteraceae based on chloroplast DNA restriction site mapping. *Systematic Botany* 16 : 98-115.
- Jansen, R.K., H.J. Michaels., R.S. Wallace, K.J. Kim, S.C. Keeley, L.E. Watson & J. D. Palmer. 1992. Chloroplast DNA variation in the Asteraceae: Phylogenetic and evolutionary implications. *In: D. E. Soltis, et al.* (eds.), *Molecular Systematics of Plant*, p. 252-279. Chapman & Hall. New York.
- Jefferey, C. 1977. Corolla forms in the Compositae—Some evolutionary and taxonomic speculations. *In: V. H. Heywood et al.* (eds.), *The Biology and Chemistry of the Compositae*, p. 111-118. Academic Press, London.
- Jefferey, C. 1995. Compositae Systematics 1975-1993. Developments and desiderata. *In: D.J.N. Hind et al.* (eds.), *Advances in Compositae Systematics*, p.3-21. Royal Botanic Garden Kew.
- Karis, P.O. 1993. Morphological phylogenetics of the Asteraceae - Asteroideae, with notes on character evolution. *Plant Systematics and Evolution* 186 : 69-93.
- Kim, K. & R.K. Jansen. 1995. *ndhF* sequence evolution and the major clades in the sunflower family. *Proceedings of National Academy of Science (U.S.A.)* 92 : 10379-10383.
- Kim, K., R.K. Jansen. & B.L. Turner. 1992. Evolutionary implications of intraspecific chloroplast DNA variation in dwarf dandelions (*Kirigia*, Asteraceae). *American Journal of Botany* 79 : 708-715.
- King, R.M. & H. Robinson. 1987. The genera of Eupatorieae (Asteraceae). *Monographs in Systematic Botany from the Missouri Botanical Garden* 22 : 1-581.
- 小山博滋 1978. キク科植物について 種生物学研究 2 : 1-12.
- Lane, M. A., D. R. Morgan, Y. Suh, B.B. Simpson & R.K. Jansen. 1996. Relationships of North American genera of Astereae, based on chloroplast DNA restriction site data. *In: D.J.N. Hind & H.J. Beentje* (eds.), *Compositae: Systematics. Proceedings of the International Compositae conference*, Kew, 1994. Vol.1. p.49-77. Royal Botanical Gardens Kew.
- Leins, P. & C. Erbar. 1990. On the mechanisms of secondary pollen presentation in the Campanulales-Asterales-complex. *Botanica Acta* 103 : 87-92.
- Michaels, H.J., K.M. Scott, R.G. Olmstead, T. Szaro, R. K. Jansen & J. D. Palmer. 1993. Interfamilial relationships of the Asteraceae: Insights from *rbcL* sequence variation. *Annals of Missouri Botanical Garden* 80 : 742-751.
- Morgan, D.R. & D.E. Soltis. 1993. Phylogenetic relationships among members of the Saxifragaceae sensu lato based on *rbcL* sequence data. *Annals of Missouri Botanical Garden* 80 : 631-660.
- Novak, S.J., D.E. Soltis & P.S. Soltis. 1991. Ownbey's *Tragopogons*: 40 years later. *American Journal of Botany* 78 : 1586-1600.
- Olmstead, R.G., R.K. Jansen, H. J. Michaels, S. R. Downie & J. D. Palmer. 1990. Chloroplast DNA and phylogenetic studies in the Asteridae. *In: S. Kawano* (ed.), *Biological Approaches and Evolutionary Trends in Plants*, p.119-134. Academic Press, Tokyo.
- Olmstead, R.G., H. J. Michaels. K.M. Scott & J.D. Palmer. 1992. Monophyly of the Asteridae and identification of their major lineages inferred from DNA sequences of *rbcL*. *Annals of Missouri Botanical Garden* 79 : 249-265.
- Ownbey, M. 1950. Natural hybridization and amphiploidy in the genus *Tragopogon*. *American Journal of Botany* 37 : 487-499.
- Ownbey, M. & G. McCollum. 1953. Cytoplasmic inheritance and reciprocal amphiploidy in *Tragopogon*. *American Journal of Botany* 40 : 788-796.
- Ownbey, M. & G. McCollum. 1954. The chromosomes of *Tragopogon*. *Rhodora* 56 : 7-21.
- Pollard, C.J. & K.S. Amuti. 1981. Fructose oligosaccharides: Possible markers of phylogenetic relationships among dicotyledonous plant families. *Biochemical Systematics & Ecology* 9 : 69-78.

- Raven, P.H. & D.I. Axelrod. 1974. Angiosperm biogeography and past continental movements. *Annals of Missouri Botanical Garden* 61 : 539-673.
- Robinson, H. & R.D. Brettell. 1973. Tribal revisions in the Asteraceae. 7. The relationship of *Isoetopsis*. *Phytologia* 26 : 73-75.
- Roose, M.L. & L.D. Gottlieb. 1976. Genetic and biochemical consequences of polyploidy in *Tragopogon*. *Evolution* 30 : 818-830.
- Semple, J.C. 1992. A geographic summary of chromosome number reports for North American asters and goldenrods (Compositae: Astereae). *Annals of Missouri Botanical Garden* 79 : 95-109.
- Semple, J.C. 1995. A review of hypotheses on ancestral chromosomal base-numbers in the tribe Astereae and the genus *Aster*. *In*: D.J.N. Hind *et al.* (eds.), *Advances in Compositae Systematics*, p.153-165. Royal Botanic Gardens Kew.
- Semple, J.C., J.G. Chmielewski & M.A. Lane. 1989. Chromosome numbers in Fam. Compositae, Tribe Astereae. 3. Additional counts and comments on generic limits and ancestral base-numbers. *Rhodora* 91 : 296-314.
- Skvarla, J.J., B.L. Turner, V.C. Patel & A.S. Tomb. 1977. Pollen morphology in the Compositae and in morphologically related families. *In*: V.H. Heywood *et al.* (eds.), *The Biology and Chemistry of the Compositae*, p. 141-248. Academic Press, London.
- Smith, E.B. 1966. Cytogenetics and phylogeny of *Haplopappus* section *Isopappus* (Compositae). *Canadian Journal of Genetics and Cytology* 8 : 14-36.
- Smith-White, S., C.R. Carter & H.M. Stace. 1970. The cytology of *Brachycome*. I. The subgenus *Eubrachycome*. a general survey. *Australian Journal of Botany* 18 : 99-125.
- Solbrig, O.T. 1977. Chromosomal cytology and evolution in the family Compositae. *In*: V. H. Heywood *et al.* (eds.), *The Biology and Chemistry of the Compositae*, p. 267-281. Academic Press, London.
- Soltis, D.E. & P.S. Soltis. 1989. Allopolyploid speciation in *Tragopogon*: Insights from chloroplast DNA. *American Journal of Botany* 76 : 1119-1124.
- Soltis, D.E. & P.S. Soltis. 1990. Chloroplast DNA and nuclear r-DNA variation: Insights into autopolyploid and allopolyploid evolution. *In*: S. Kawano (ed.), *Biological Approaches and Evolutionary Trends in Plants*, p. 97-117. Academic Press, Tokyo.
- Soltis, D.E. & P.S. Soltis. 1991. Multiple origins of the allotetraploid *Tragopogon mirus* (Compositae): r-DNA evidence. *Systematic Botany* 16 : 407-413.
- Stace, H.M. 1978. Cytoevolution in the genus *Calotis* R. Br. (Compositae: Astereae). *Australian Journal of Botany* 26 : 287-307.
- Stucky, J. & R.C. Jackson. 1975. DNA content of seven species of Astereae and its significance to theories of chromosome evolution in the tribe. *American Journal of Botany* 62 : 509-518.
- Stuessy, T.F., T. Sang & M. DeVore. 1994. The phylogeny and biogeography of Barnadesioideae. *In*: D.J. Hind (ed.), *Abstracts in Proceedings of International Compositae Conference Kew*. p.47.
- Stuessy, T.F., T. Sang & M. De Vore. 1996. Phylogeny and biogeography of the subfamily Barnadesioideae with implications for early evolution of the Compositae. *In*: D.J.N. Hind & H.J. Beentje (eds.), *Compositae: Systematics. Proceedings of the International Compositae Conference, Kew, 1994*. Vol.1. p.463-490. Royal Botanic Gardens Kew.
- Tara, M. 1977. Cytogenetic studies on natural intergeneric hybridization on *Aster* alliances. 4. Experimental confirmation of the hybrid origin of *Aster ageratoides* subsp. *ovatus*. *Botanical Magazine of Tokyo* 90 : 253-258.
- Thorne, R.F. 1983. Proposed new realignments in the angiosperms. *Nordic Journal of Botany* 3 : 85-117.
- Turner, B.L. 1970. Chromosome numbers in the Compositae. 12. Australian species. *American Journal of Botany* 57 : 382-389.
- Turner, B.L. 1977. Fossil history and geography. *In*: V.H. Heywood *et al.* (eds.), *The*

- Biology and Chemistry of the Compositae, p. 21-39. Academic Press, London.
- Turner, B.L. & A.M. Powell. 1977. Helenieae-Systematic review. In: V.H. Heywood *et al.* (eds.). The Biology and chemistry of the Compositae, p. 699-737. Academic Press, London.
- Turner, B.L., W.L. Ellison & R.M. King. 1961. Chromosome numbers in Compositae. 4. North American species, with phyletic interpretations. *American Journal of Botany* 48 : 216-233.
- Wagenitz, G. 1976. Systematics and phylogeny of the Compositae (Asteraceae). *Plant Systematics and Evolution* 125 : 29-46.
- Warcup, J.H. 1990. The mycorrhizal associations of Australian Inuleae. *Muelleria* 7 : 179-187.
- Warcup, J.H. & P. A. McGee. 1983. The mycorrhizal associations of some Australian Asteraceae. *New Phytologist* 95 : 667-672.
- Watanabe, K., T. Denda, Y. Suzuki, K. Kosuge, M. Ito, P.S. Short & T. Yahara. 1996 a. Chromosomal and molecular evolution in the genus *Brachyscome* (Astereae). In: D.J.N. Hind & H. Beentje (eds.), *Compositae: Systematics. Proceedings of International Compositae Conference Kew, 1994*, Vol.1 p. 705-722. Royal Botanic Gardens Kew.
- Watanabe, K., R.M. King, T. Yahara, M. Ito, J. Yokoyama, T. Suzuki & D.J. Crawford. 1995. Chromosomal cytology and evolution in Eupatorieae (Asteraceae). *Annals of Missouri Botanical Garden* 82 : 581-592.
- Watanabe, K., P.S. Short, T. Denda, Y. Suzuki, M. Ito, T. Yahara & K. Kosuge. 1996 b. Chromosome number determinations in the Australian Astereae (Asteraceae). *Muelleria* 9 : 197-228.
- Watanabe, K. & S. Smith-White. 1987. Phyletic and evolutionary relationships of *Brachyscome lineariloba* (Compositae). *Plant Systematics & Evolution* 157 : 121-141.
- Watson, L.E., R.K. Jansen & J.R. Estes. 1991. Tribal placement of *Marshallia* (Asteraceae) using chloroplast DNA restriction site mapping. *American Journal of Botany* 78 : 1028-1035.
- Yamazaki, T. 1971. A system of Gamopetalae based on the embryology. *Journal of Faculty of Science, University of Tokyo, Section 3, Botany* 11 : 263-281.

(1996年6月26日受領)