

エンレイソウ属植物をめぐる種生物学

大 原 雅
(東京大学総合文化研究科)

は じ め に

10年程前、「エンレイソウ属植物」(鮫島・鮫島 1987)という本が出版された。200頁以上に及ぶこの本の中には、著者らが描いた各種のカラー図版のほか、分布、分類、形態、さらにこの植物群を対象に行われてきたさまざまな研究が要約されている。40数種からなる植物の1属がこれだけの本になることはあまりない。しかし、エンレイソウ属植物は、1冊の著書として紹介できるほど、長年にわたり多くの研究者たちの注目を浴び、数々の研究成果が発表されてきた。また、この20年の間、種生物学シンポジウムの中でも種分化、交配様式の分化、繁殖生態などに関して数多く議論の対象とされてきた。ここでは、日本人研究者を中心に行われてきたエンレイソウ属植物の種生物学研究を概括するとともに、この植物群をめぐる近年の新たな研究の展開を紹介したい。

エンレイソウ属植物

エンレイソウ属 *Trillium* 植物は、北半球、とくに東アジアと北米大陸に分布する林床性の多年生草本で、現在46種が知られている(図1)(Berg, 1958; Freeman, 1975; Ihara & Ihara, 1978; Samejima & Samejima, 1962, 1987)。エンレイソウ属では東アジアには10種が分布するが、このうちカシミール、ネパールからブータンにかけてのヒマラヤ地方に生育する *T. govanianum* と台湾の固有種 *T. taiwanense* 以外の8種が日本列島、サハリン、沿海州、朝鮮半島を含む北東アジアに分布する。さらに、日本、とくに北海道にはその8種すべてが生ずる。

エンレイソウ属植物は、花梗 peduncle の有無により2つの亜属に大別される。東アジアの10種は、すべて花梗を持ち、*Trillium* 亜属(有花梗群)に分類される。一方、北米大陸には36種が分布するが、有花梗群

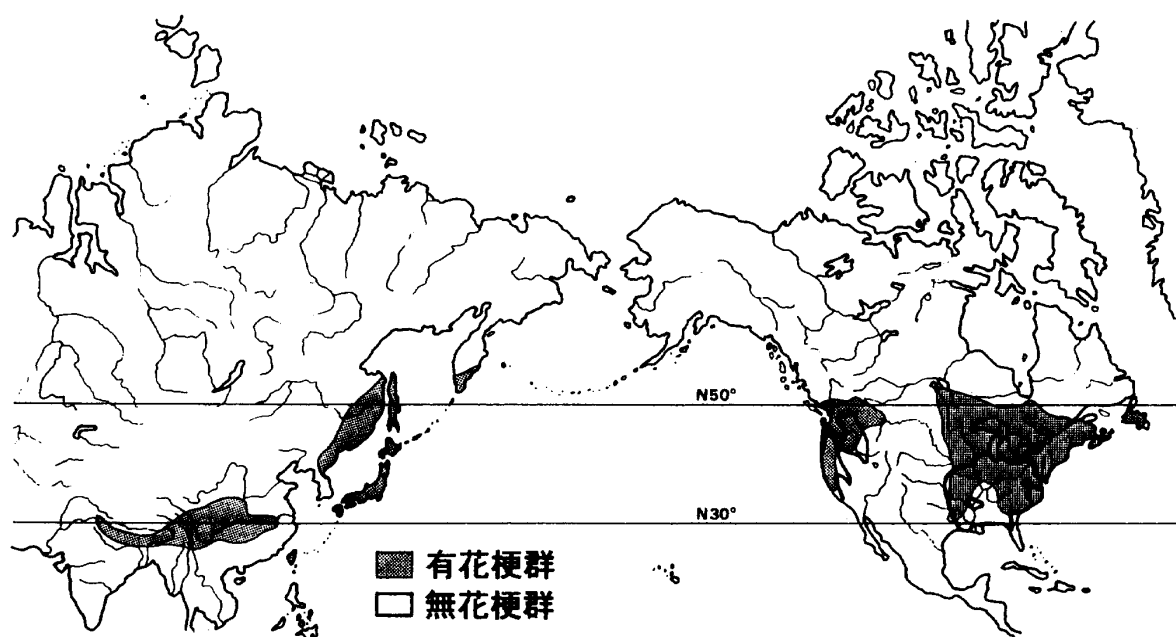


図1. エンレイソウ属植物の地理的分布 (Ohara, 1989)

が14種のほか、花梗を持たない *Phyllanthus* 亜属（無花梗群）が22種生育する（Freeman, 1975）。さらに、有花梗群14種は、*T. grandiflorum* を代表とする *Grandiflorum* 亜群8種と *T. erectum* を代表とする *Erectum* 亜群6種とに分けられている（Utech, 1980）。

北米大陸ではエンレイソウ属植物は、大陸中央部に位置する乾燥したグレート・プレーン great plain 地帯を除く、東部と西部の2つの地域に分布している。北米大陸の大きさから考えると、この属の分布は、東アジア、北米西部、北米東部の3つの地域に隔離分布していることになる。北米西部には7種が分布するが、そのうち2種が有花梗型で、5種が無花梗型である。一方、東部には12種の有花梗の種が分布するが、そのうち7種は東アジアの種と同様に直立した花梗を持つが、それ以外の5種は葉の下に花を咲かせる下垂した形態の花梗を持つ。そして無花梗型の大半を占める17種がこの東部地域に分布し、さらに、その多くは南部のコースタル・プレーン coastal plain 地域に生育している。

染色体研究のながれ

エンレイソウ属植物の種生物学研究の歴史は、後藤・須藤（1930）が日本産エンレイソウ属植物の基本染色体数が5本であることを報告したことに始まる。その後、1950年代まで、松浦一と芳賀恣がこの植物群の染色体研究をリードした。松浦は2倍体のオオバナノエンレイソウ *Trillium kamtschaticum* Pall. を中心に細胞学的研究を行い、その研究は Matsuura（1935）を皮切りに、「Chromosome studies on *Trillium kamtschaticum* Pall. and its allies」の30編のシリーズ論文として発表されている。一方、芳賀は倍数性を示す日本産のエンレイソウ属植物のゲノム構造の解析ならびに類縁関係を明らかにし、「Genom and polyploidy in the genus *Trillium*」のシリーズとして論文を発表している。1950年代以降は、倉林正尚を中心とする研究グループが、十数年にわたり日本全国のオオバナノエンレイソウの染色体変異を解析し、その結果を「Evolution and variation in *Trillium*」のシリーズとして発表している。そして、1962年には鮫島惇一郎・和子により、「Studies on the eastern Asiatic *Trillium* (Liliaceae)」と題して、東アジアのエンレイソウ属植物に関する系統関係、生態、種分化、進化の過程などを網羅したモノグラフが完成された。その後、福田一郎は北米産の種に関しても大々的な規模で染色体の集団変異を調査し、古地理的な背景も含めて集団の遺伝的分化の機構を解析している。このように、1930年に始まる、エンレイソウ属植物の染色体研究は、その後半

世紀にわたり細胞学、細胞遺伝学、集団遺伝学の分野で大きく発展した。そして、これらの研究は単にこの分類群のみならず、近年の多様な分野の研究の基礎を作り上げたのである。

日本産エンレイソウ属植物の種分化

エンレイソウ属植物の染色体は低温処理を施した後に染色すると、ヘテロクロマチン（異質染色質）の退色模様が現れる特徴を持つ。その模様の現れ方は個体によって数や大きさ、位置が一定であり、これを利用して日本産エンレイソウ属植物のゲノム分析が可能になった（Haga & Kurabayashi, 1953）。日本には8種のエンレイソウ属植物が知られているが、その中でオオバナノエンレイソウだけが2倍体で、残りの種は全て倍数体である。芳賀の研究に始まる一連の研究の結果、図2に示すような8種の系統関係が明らかにされた。これからわかるように、日本産エンレイソウ属植物はオオバナノエンレイソウ（2倍体）、エンレイソウ *T. apetalon*

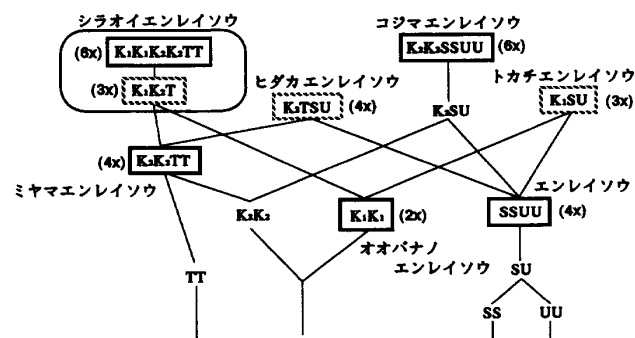


図2. 日本産エンレイソウ属植物の種形成過程
（Kurabayashi (1958); Samejima & Samejima (1962, 1987) より作成）
記号はゲノム構成、括弧内の数値は倍数性、斜線内は不稔雑種を示す。

（4倍体）、ミヤマエンレイソウ *T. tschonoskii*（4倍体）の3種を基本種として、これらの種間交雑ならびに染色体の倍数化を伴って、トカチエンレイソウ *T. yezoense*（3倍体）、ヒダカエンレイソウ *T. miyabeanum*（4倍体）、シラオイエンレイソウ *T. hageae*（3倍体、6倍体）、コジマエンレイソウ *T. smallii*（6倍体）が形成されている（Haga, 1951; Kurabayashi, 1958; Samejima & Samejima, 1962, 1987）。後に、Ihara (1981) と Ihara & Endo (1981) は、この系統関係をもとに基本種3種間の交雑親和性と野外で種間雑種が形成される背景として、これらの種が同所的に生育する自然集団における花粉の移動率などを、アイソザイム遺伝子を用いて解析している。

このように、自然界に生育する野生植物の類縁関係な

らびに種の形成過程が解明されたことは、まさに画期的なことであった。とくに、オオバナノエンレイソウとミヤマエンレイソウの自然雑種であるシラオイエンレイソウには、3倍体と染色体が倍加した6倍体の2種が確認され、前者は不稔であるのに対し、後者は減数分裂が正常に行われ高い稔性を示す。また、3倍体のシラオイエンレイソウはこの両親がともに生育する場所では比較的高頻度で観察されるが、6倍体の場合は必ずしも両親との同所的な生育は見られない。同じく6倍体のコジマエンレイソウは、現在では絶滅してしまった K_2 ゲノムを持つ種とエンレイソウの雑種起源の複2倍体と考えられている。ただし、Uchino (1980, 1985) は集団によりオオバナノエンレイソウと同じ K_1 ゲノム型をもつコジマエンレイソウの存在も報告している。いずれにしても、シラオイエンレイソウに稔性を持たない3倍体の種間雑種と、染色体倍加により種子生産が可能になった6倍体が存在することは、過去に日本のエンレイソウ属植物に生じた種間交雑と染色体倍加の進化の歴史を現在に再現してくれているものと考えられる。

集団分化

エンレイソウ属植物の染色体研究のもう1つのハイライトが、オオバナノエンレイソウの集団遺伝学的研究である。倉林を中心とする研究グループは、オオバナノエンレイソウに関しても退色模様の変異を利用し、本州北部から北海道全域のさまざまな集団の染色体の構造変異と組成を調査した。その結果、染色体変異の上から、オオバナノエンレイソウが、北海道北部、東部、さらに本

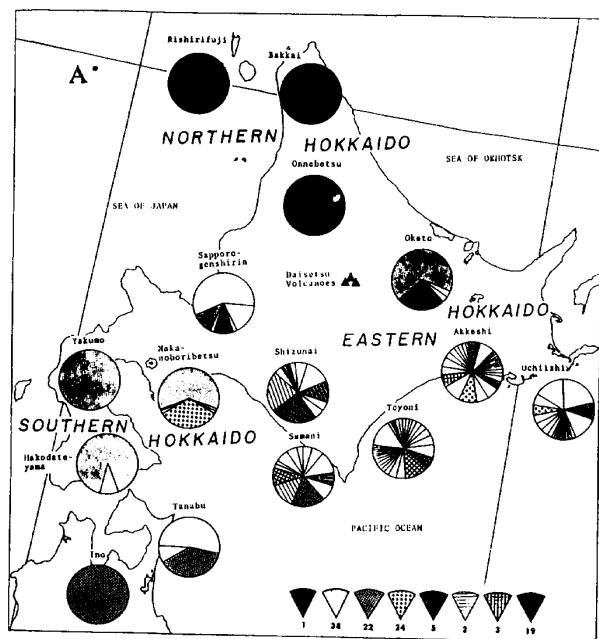


図3. オオバナノエンレイソウにみられる染色体異変 (福田 1980)

州北部を含む南部の3つの集団群に分かれることが示された(図3)。つまり、北部の集団は集団間および集団内の染色体組成の同質性が高く、変異に乏しいのに対し、東部の集団は非常に多型で、集団間ならびに集団内の変異に富む。そして、南部の集団は北部と東部の中間的な変異を示すというものである。Kurabayashi (1957) は、この種内変異をそれぞれの地域集団で起きた海侵や火山活動などによる自然淘汰と遺伝的浮動の総合的作用によって生じた種内分化として解釈した。さらに海侵の後、この3群が接する石狩低地帯では、それぞれの地域の遺伝子の浸透的移動が行われている事実も非常に興味深い (Fukuda *et al.*, 1960; Kozuka & Kurabayashi, 1960)。また、染色体変異の解析と平行して、Samejima (1958) は、オオバナノエンレイソウに関して葉、気孔、萼片、花弁、果実などの外部形態の数量的解析を行い、染色体変異と形態変異との間には関連性があることも示している。

日本におけるオオバナノエンレイソウの研究に続き、集団遺伝学的研究は北米のエンレイソウへと発展し、東部に生育する *T. grandiflorum* と西部に生育する *T. ovatum* の自然集団の染色体組成が解析されている (Fukuda & Channell, 1975; Fukuda & Grant, 1979)。 *T. grandiflorum* は北米東部のアパラチアン山脈地域から五大湖周辺まで広い分布域を持つ。一方、 *T. ovatum* は、ブリティッシュ・コロンビア、ワシントン、オレゴン、カリフォルニアの太平洋沿岸とアイダホ、モンタナ州のロッキー山脈の内陸地方に隔離して分布する。これらのエンレイソウの染色体組成による集団分析では、東部の *T. grandiflorum* は全般的に均一性の高い集団構造を示したのに対し、西部の *T. ovatum* は太平洋沿岸地域では均一な染色体組成を示し、ロッキー山脈地方では極めて多型で変異に富む集団構造を示した。この *T. ovatum* にみられる変異も、第四期の氷河期以降、両地域で働いた異なる自然選択の結果によりこのような集団分化が生じたものと考えられている (Fukuda & Channell, 1975)。この *T. ovatum* に関しても、やはり海岸型と山岳型の間で外部形態上の差が検出され、北米種においても染色体変異と形態変異の関連性が示されている (鮫島 1976)。

交配様式の種内分化

染色体の低温誘発バンディング法による種内の集団分化に関する研究は、さらにその分化の要因ならびに変異の維持機構の解明へと展開していく。エンレイソウ属植物の繁殖様式の分化に関しては後述するが、これまで紹介してきた種はいずれも種子による繁殖を行う。固着性である植物においては、その交配様式は集団の遺伝的構

造に大きく影響を及ぼす。たとえば、他殖を行っている集団では自殖を行っている集団よりも遺伝的多様性が高く、かつ集団間の分化の程度は低いことが予想される。そこで、オオバナノエンレイソウの集団分化に関しては、変異に乏しく、均一度の高い北部の集団では自殖が発達し、一方、きわめて変異に富む東部の集団は虫媒あるいは風媒による他殖が優占していると予測された (Fukuda, 1967, 1989, 1990; 福田, 1980)。また、北米東部の *T. grandiflorum* が均一度の高い集団構造を示すことに関しては、昆虫の訪花頻度、雌雄の熟期の同時性や花の形態などの観察から、この種が主として自殖により種子形成を行っているためと考えられた (Fukuda & Grant, 1979)。

近年, Ohara *et al.* (1996) は, オオバナノエンレイソウの地域集団で機能している交配様式を実際に明らかにするため, 北海道内の23集団を対象に交配実験およびアイソザイム遺伝子を指標とした遺伝的変異の解析を行った。アイソザイム遺伝子による変異の解析では, 染色体に関する研究と同様に, 日高・道東の集団で高い遺伝的多様性が観察された。さらに, 交配実験より, 日

高・道東の集団は自家不和合性を示し, 虫媒による完全他殖を行っていることが明らかになった (図4)。この日高・道東地方の集団は, ほかの地域に比べて集団サイズが大きく, また開花個体の密度も高いこと, また花の外部形態を見ても大型の花弁を持つことや高いP/O比を示すことなど, 他殖に適した特徴を持っている。一方, 道北・道南の集団では染色体変異と同様にアイソザイム遺伝子の変異も非常に乏しかった。しかし, 袋掛け処理により種子が結実したほか, 除雄処理個体においても十分な種子結実が認められたことから, 道北と道南の集団は自家和合性で, 自殖が可能であるほか, 虫媒による他殖も十分に可能であることが明らかになった。以上のことから, 日高・道東地方の集団で観察された高い遺伝的変異性は, 完全他殖によって維持されていることが明らかになった (図4)。しかし, 道北と道南の集団で観察される低い遺伝的変異性と自殖とを直接結びつけることはできなかった。このように, オオバナノエンレイソウにおける交配様式は, 必ずしも種で固定したものはなく, 地域的に異なった様式に分化している。

さらに, 興味深い事実として, 日高・道東地域の中で集団サイズが小さく, 開花個体の密度も低いよりも集団で自家和合性がみられた。また, 潜在的には自殖と他殖の両方と行うことができる道北と道南の集団でも, 集団サイズが小さい集団 (たとえば, 七飯, 紋別, 豊富) では, 他殖による種子結実効率の低下が認められる。昆虫を花粉媒介者として受粉し, 種子が結実している場合, 集団サイズや開花個体数の減少は, これらの昆虫への餌 (花粉媒介の報酬) となる蜜や花粉量の減少をもたらす。その結果, 昆虫の訪花頻度の減少を招き, 結実する種子数の低下を導くものと予想される。従って, 他殖が優占している日高・道東地域の集団でも, 集団サイズの低下に伴う種子生産効率の低下を補うために, 集団内で自家和合性が進化した可能性が示唆される。

生活史

ここまでは, 染色体を基本にした, 細胞学, 細胞遺伝学, 集団遺伝学の流れを紹介してきた。もちろん, これらの研究において生態や生活史の情報が欠落していたわけではなく, 生態条件の観察の上で遺伝学上の議論が展開されてきたことは間違いない。植物における生活史 life history 研究では, 1960年代後半以降, 世界中の多様な環境に生育するさまざまな植物群に関して, 生産される繁殖体数 reproductive capacity, 繁殖器官への資源分配 reproductive allocation: RA などに関する情報が集積され, かつその進化適応的意義が議論されてきた。筆者らは, 1980年以降エンレイソウ属植物の生活史の進化を把握するため, 日本と北米に生育する30

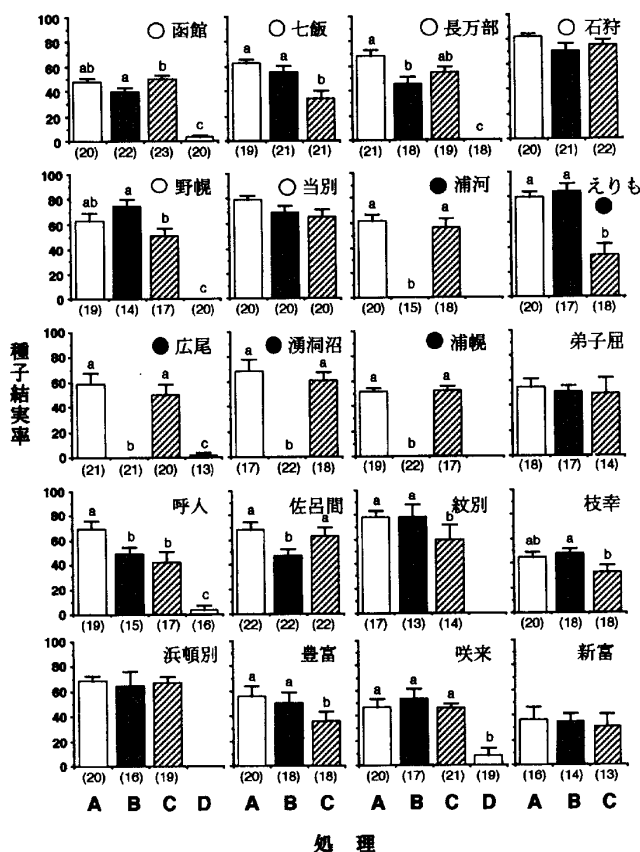


図4. 北海道各地におけるオオバナノエンレイソウ集団の交配実験の結果 (Ohara *et al.* (1996) を改変)。括弧内は処理個数, グラフ内の棒ならびに異なるアルファベットはそれぞれ標準誤差と処理相互間の有意差を示す。白丸は道南・道央集団, 黒丸は日高・道東集団, 無印は道北集団。(A) 無処理個体, (B) 袋掛け個体, (C) 除雄個体, (D) 除雄後ネットを掛けた個体。

数種について繁殖特性（繁殖様式、種子生産数、種子重）や個体群の時間的・空間的構造に関する調査を行った（Ohara & Kawano, 1986a,b; Ohara & Utech, 1986, 1988; Ohara, 1989; Kawano *et al.*, 1986, 1992; Ohara *et al.*, 1990）。同一系統群内の種間で生活史を比較研究することは、系統的背景が同じであるために、得られる生活史パラメーターの差異を各種が生育する環境への適応として評価しやすく、さらに系統群の適応分化を理解しやすい利点があるからである。

エンレイソウ属植物は有花梗群と無花梗群の2つの亜属に大別されているが、生活史を特徴づける諸形質においても、これらの両群に著しい分化が生じている（表1）。すなわち、有花梗群の種は一般に個体重 biomass は大きく、エネルギー的には低い繁殖投資を示し、小卵多産の繁殖戦略を持つのに対し、無花梗群の種では、個体重が小型化し、繁殖投資が大きく、顕著な大卵小産型の繁殖戦略が分化している。さらに、有花梗群の種は、種子による有性繁殖依存型で、典型的なシグモイド sigmoid 型の個体群構造を示す。一方、北米のコースタル・プレイン地域を流れる河川の低湿地に生育する無花梗群の種では、河川の氾濫などによる生態的に不安定な攪乱環境下における種子繁殖の低い効率を補う形で、栄養繁殖系の分化が認められた。また、個体群構造もこのような次世代個体の補充機構を反映し、中間サイズにピークをもつ極めて独特な型を示した。

さらに、繁殖特性のうち、胚珠数、繁殖体数、種子結実率、種子重、種子生産のエネルギーコストなどの繁殖形質は、この属の種の生活史の分化の重要な側面を表現していた。たとえば、同じ直立した花梗形態をもちなが

ら、日本産の種は北米産の種に比べてより高い胚珠数および高い繁殖体生産のポテンシャルを持つこと、下垂した花梗を持つグループの種は直立した花梗の種より対照的に低い種子結実率を示すこと、また、無花梗群の種は低い胚珠数および種子生産を示す一方で、種子の大型化というトレード・オフの関係や栄養繁殖体形成などの形質分化を生じているなどである。

以上のように、さまざまな生活史特性を同一系統群に属する近縁種間で比較研究することにより、形態および地理的・生態的分化と、それぞれの種や種群の生活史特性の分化とが相互に密接に関連していることが明らかにされた。

新たな系統解析

東アジアと北米の種の類縁関係に関しては、外部形態（鮫島 1981; Samejima & Samejima, 1987）、花粉形態（Takahashi, 1982, 1983）ならびに種間の交雑親和性（Haga & Channell, 1982）などから検討されてきた。とくに、鮫島（1981）は花の形態を中心とした外部形態に関する数量的解析を行った。その結果、花梗の有無を変量に加えなかったにもかかわらず、無花梗群と有花梗群の種が異なるグループを形成し、この2つの群が花梗の有無のみならず他の形質においても異なる特徴を持つことが明らかになった。また、日本産の種は北米産有花梗群の中でも、*T. erectum* を中心に構成される *Erectum* 亜群と類縁関係が強いことも示されている。また、Takahashi（1982, 1983）は、花粉形態の比較研究を行い、日本産の種がやはり北米の *T.*

表1. エンレイソウ属植物の繁殖特性（Ohara（1989）; Ohara *et al.*,（1990）より作成）

花梗形態		分 布	繁殖様式	個体群構造	繁殖特性			
					胚 珠 数	種 子 数	種子結実率	種 子 重
有花梗	(直立)	東アジア	種 子	シグモイド型	***	***	***	*
		北 米	種 子	シグモイド型	*	*	***	**
	(下垂)	北 米	種 子	シグモイド型	*	*	**	**
無 花 梗		北 米	種 子	シグモイド型	**	*	**	**
		北米(東南部)	栄養繁殖+種子	凸型	*	*	*	***

*の多少は、各形質における相対的な大小関係を表わす。

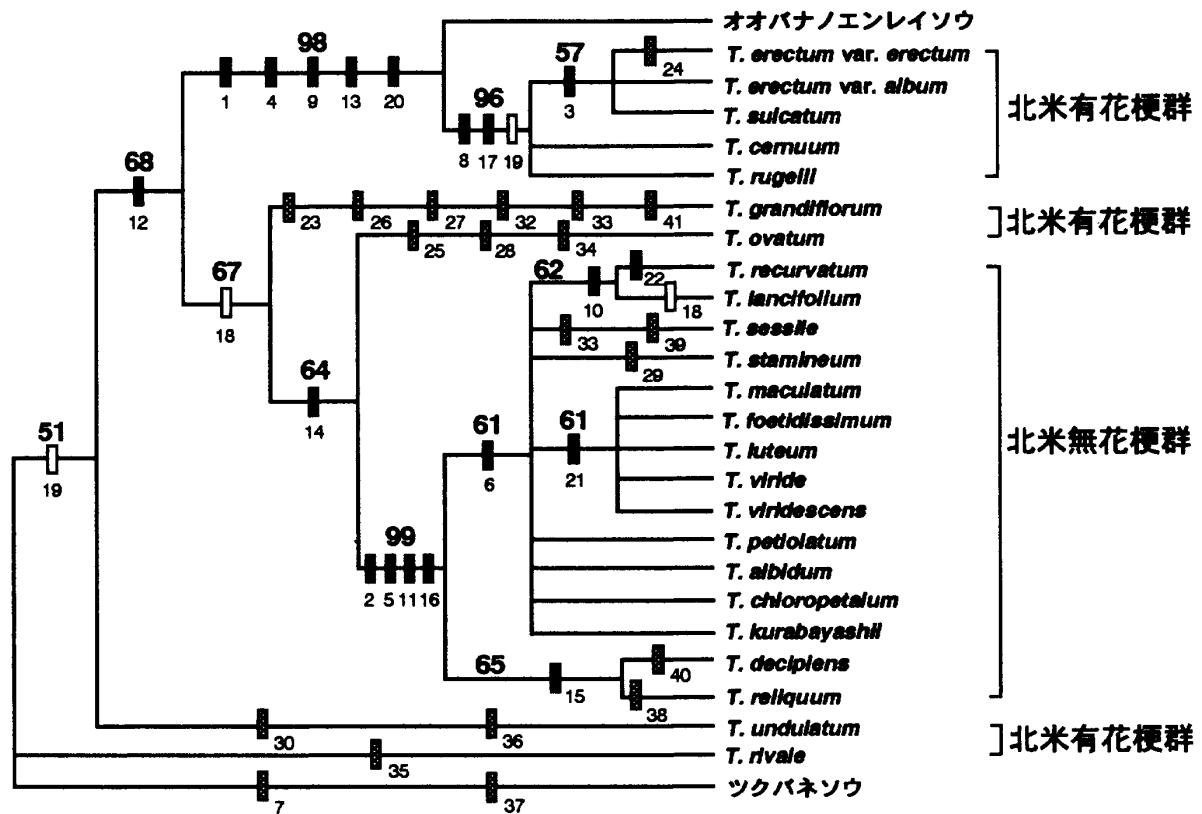


図5. 葉緑体DNAによるエンレイソウ属23種2変種の系統樹 (Kato *et al.*, 1995を改変).

枝の上下の数字は100回のブートストラップ検定を行った際の各枝の再現率と異変の数をそれぞれ表す。
 黒：共有派生形質，白：平行進化を仮定したもの，灰色：分類群で特異的に得られた異変。

erectum に近いことや、ヒマラヤの固有種 *T. govanianum* が他のアジアの種とは異なる独自の特徴を持つことなどを示している。

このように外部形態ならびに花粉形態に関する情報が提出されてきたが、近年分子系統学のメスが入れた (Kato *et al.*, 1995)。25種のエンレイソウ属植物に関して14の制限酵素を用い、葉緑体DNAのRFLP分析を行った結果 (図5)、無花梗の種は種群内での変異が少なく単系統を形成する一方、有花梗の種は複数の異なるグループからなることが明らかになっている。さらに、東アジアで唯一の2倍体種であるオオバナノエンレイソウは、距離的に近い北米西部に分布する *T. ovatum* などよりも北米東部に生育する *Erectum* グループにより近いことが示されている。この結果は、外部形態ならびに花粉形態から得られた結果を支持するとともに、Haga & Channell (1982) が、人工交雑を行い、オオバナノエンレイソウと *T. erectum* 間の高い交雑親和性を示した事実ともよく一致する。

一方、外部形態的情報に基づく系統解析も Kawano & Kato (1995) により深く掘り下げられている。彼らは、現在知られているほとんど全ての種を網羅した42種に関して、22の外部形態ならびに花の芳香の特徴を含め、分岐学的解析 cladistic analyses を行った (図6)。その結果、葉緑体DNAのRFLP分析と

同様に、22種の無花梗の種は明瞭に1つの系統群を構成した。また、有花梗の種はやはりいくつかのグループを構成するが、解析された日本産のエンレイソウ属4種は、北米東部に生育する *Erectum* グループとまとまった群を構成することが示されている。

このように、エンレイソウ属植物はさまざまな角度から調査されてきた。新しい解析手法はこの植物群の知られざる姿を見せてくれるとともに、多くの先輩研究者たちによる研究がいかに正確に、緻密な観察にもとづいて行われてきたかという驚きも教えてくれた。エンレイソウ属植物は、これまでの研究を基礎に、今後も新たな研究テーマを提供してくれるに違いない。

引用文献

- Berg, R.Y. 1958. Seed dispersal, morphology, and phylogeny of *Trillium*. Skrifter Utgitt av det Norske Videnskaps-Akademi 1 Oslo 1 : 1-36.
- Freeman, J.D. 1975. Revision of *Trillium* subgenus *Phyllantherum* (Liliaceae). Brittonia 27 : 1-62.
- Fukuda, I. 1967. The formation of subgroups by the development of inbreeding systems

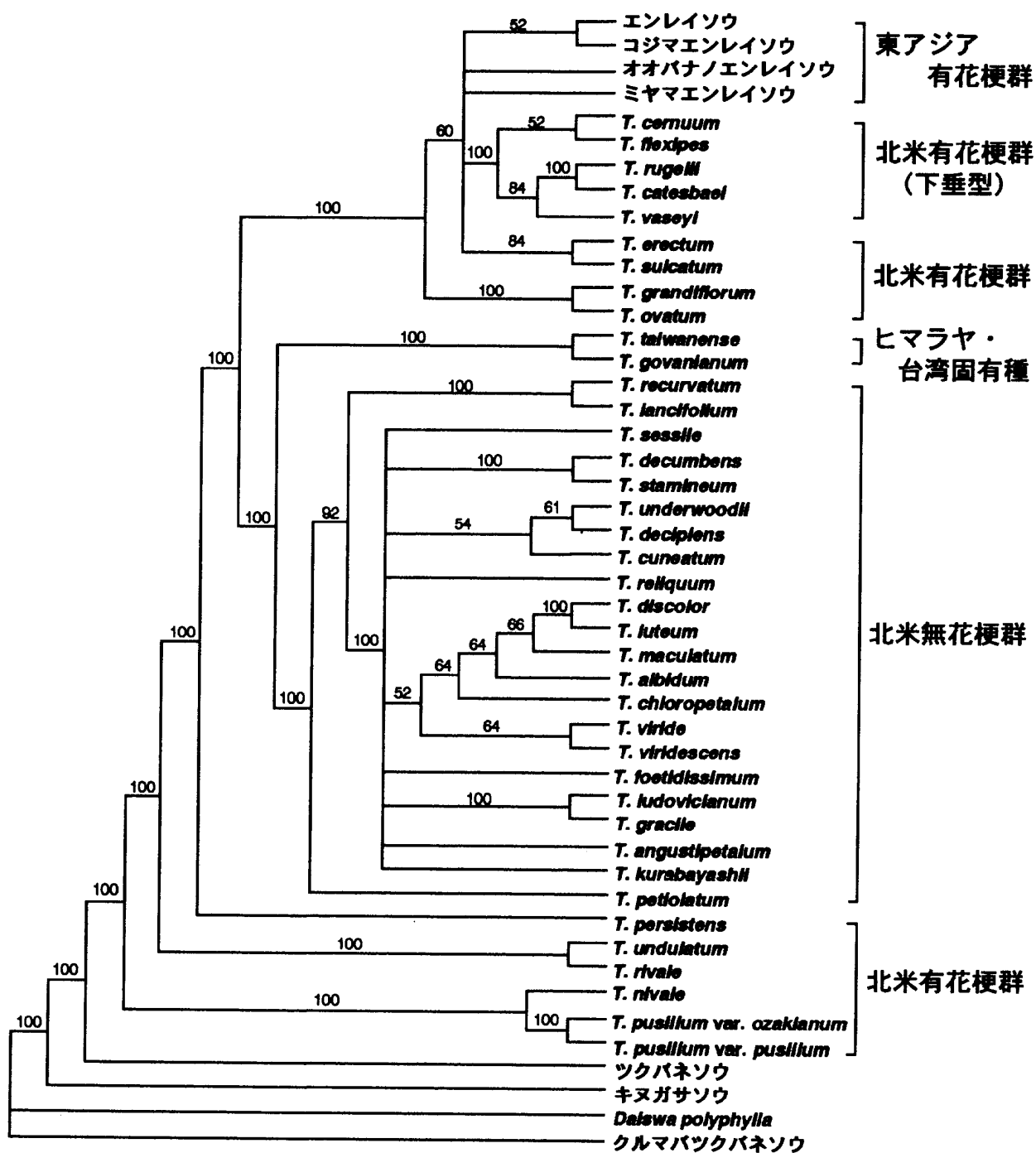


図6. 最節約法を用いた23の外部形質にもとづくエンレイソウ属ならびに近縁種群の分岐学的解析 (Kawano & Kato, 1995を改変).

- in a *Trillium* population. *Evolution* 21 : 141-147.
- 福田一郎 1980. 交配様式と種分化. 種生物学研究 4 : 21-31.
- Fukuda, I. 1989. Chromosome variation and evolution in American and Asian *Trillium* species. In: J.H. Bock & Y.B. Linhart (eds.), *The Evolutionary Ecology of Plants*, p.85-97. Westview Press, Boulder.
- Fukuda, I. 1990. Breeding systems in American and Asian *Trillium* species by means of chromosome analyses. *Plant Species Biology* 5 : 65-72.
- Fukuda, I. & R.B. Channell. 1975. Distribution and evolutionary significance of chromosome variation in *Trillium ovatum*. *Evolution* 29 : 257-266.
- Fukuda, I. & W.F. Grant. 1980. Chromosome variation and evolution in *Trillium grandiflorum*. *Canadian Journal of Genetics and Cytology* 22 : 81-91.
- Fukuda, I., Y. Hiraizumi, T. Narise & M. Kurabayashi. 1960. Evolution and variation in *Trillium*. VI. Migrations among natural populations of *Trillium kamtschaticum* across the Ishikari depression. *Evolution* 14 : 224-231.
- 後藤一雄・須藤勇 1930. エンレイソウ属及びツクバネソウ属の核学的研究 (予報). 遺伝学雑誌 5 : 114-117.
- Haga, T. 1951. Genom and polyploidy in the genus *Trillium*. III. Origin of the polyploid species. *Cytologia* 16 : 243-258.
- Haga, T. & R.B. Channell. 1982. Three species groups in American *Trillium* as revealed by compatibility with an Asian species. *Botanical Magazine Tokyo* 95 : 77-80.
- Haga, T. & M. Kurabayashi. 1953. Genom and polyploidy in the genus *Trillium*. IV. Genom analysis by means of differential reaction of chromosome segments to low temperature. *Cytologia* 18 : 13-28.
- Ihara, M. 1981. Experimental analyses of the evolutionary processes in *Trillium* I. Interspecific crossability and pollen flow in Japanese species. *Botanical Magazine Tokyo* 94 : 313-324.
- Ihara, M. & T. Endo. 1981. Genetic control of alcohol dehydrogenase in the Japanese species of *Trillium*. *Japanese Journal of Genetics* 56 : 397-407.
- Ihara, M. & K. Ihara. 1978. A biosystematic study on the pedicellate-flowered species of North American *Trillium*. (1) Geographical distribution of major groups and their gynoecium norms. *Journal of Geobotany* 25 : 139-172.
- Kato, H., S. Kawano, R. Terauchi, M. Ohara & F.H. Utech. 1995. 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.
- Kawano, S. & H. Kato. 1995. Evolutionary biology of *Trillium* and related genera (Trilliaceae) II. Cladistic analyses on gross morphological characters, and phylogeny and evolution of the genus *Trillium*. *Plant Species Biology* 10 : 169-183.
- Kawano, S., M. Ohara & F.H. Utech. 1986. Life history studies on the genus *Trillium* (Liliaceae) II. Reproductive biology and survivorship of four eastern North American species. *Plant Species Biology* 1 : 47-58.
- Kawano, S., M. Ohara & F.H. Utech. 1992. Life history studies on the genus *Trillium* (Liliaceae) VI. Life history characteristics of three western North American species and their evolutionary-ecological implications. *Plant Species Biology* 7 : 21-36.
- Kozuka, Y. & M. Kurabayashi. 1960. Evolution and variation in *Trillium*. VII. Migrations between northern and eastern population groups of *T. kamtschaticum*. *Evolution* 14 : 232-237.
- Kurabayashi, M. 1957. Evolution and variation in *Trillium* IV. Chromosome variation in natural populations of *Trillium kamtschaticum* Pall. *Japanese Journal of Botany* 16 : 1-45.
- Kurabayashi, M. 1958. Evolution and variation in Japanese species of *Trillium*. *Evolution* 12 : 286-310.
- Matsuura, H. 1935. Chromosome studies on *Trillium kamtschaticum* Pall. I. The number

- of coils in the chromonema of the normal and abnormal meiotic chromosomes and its relation to the volume of chromosomes. *Cytologia* 6 : 270-280.
- Ohara, M. 1989. Life history evolution in the genus *Trillium*. *Plant Species Biology* 4 : 1-28.
- Ohara, M. & S. Kawano. 1986 a. Life history studies on the genus *Trillium* (Liliaceae) I. Reproductive biology of four Japanese species. *Plant Species Biology* 1 : 35-45.
- Ohara, M. & S. Kawano. 1986 b. Life history studies on the genus *Trillium* (Liliaceae) IV. Stage class structures and spatial distribution of four Japanese species. *Plant Species Biology* 1 : 147-161.
- Ohara, M., S. Kawano & F.H. Utech. 1990. Differentiation patterns and reproductive systems in the genus *Trillium*. *Plant Species Biology* 5 : 73-82.
- Ohara, M., H. Takeda, Y. Ohno & Y. Shimamoto. 1996. Variations in the breeding system and the population genetic structure of *Trillium kamtschaticum* (Liliaceae). *Heredity* 76 : 474-484.
- Ohara, M. & F.H. Utech. 1986. Life history studies on the genus *Trillium* (Liliaceae) III. Reproductive biology of six sessile-flowered species occurring in the southeastern United States with special reference to vegetative reproduction. *Plant Species Biology* 1 : 135-145.
- Ohara, M. & F.H. Utech. 1988. Life history studies on the genus *Trillium* (Liliaceae) V. Reproductive biology and survivorship of three declinate-flowered species. *Plant Species Biology* 3 : 35-41.
- Samejima, K. 1958. Evolution and variation in *Trillium*. II. Variation in some external characters observed in natural populations of *Trillium kamtschaticum* Pall. *Evolution* 12 : 63-71.
- 鮫島和子 1976. 北米産エンレイソウ属植物 (ユリ科) II. 有花梗グループの種内変異. 札幌商科大学・札幌短期大学論集 17 : 107-129.
- 鮫島和子 1981. 北米産エンレイソウ属植物の数量分類の試み. 情報科学 2 : 11-19.
- Samejima, J. & K. Samejima. 1962. Studies on the eastern Asiatic *Trillium* (Liliaceae). *Acta Horti Gothoburgensis* 25 : 157-257.
- 鮫島和子・鮫島惇一郎 1987. エンレイソウ属植物 (*Trillium* Genus) 北海道大学図書刊行会
- Takahashi, M. 1982. Pollen morphology in North American species of *Trillium*. *American Journal of Botany* 69 : 1185-1195.
- Takahashi, M. 1983. Pollen morphology in Asiatic species of *Trillium*. *Botanical Magazine Tokyo* 96 : 377-384.
- Uchino, A. 1980. Chromosomal polymorphism in the hexaploid species *Trillium smallii* Maximowicz. *Japanese Journal of Genetics* 55 : 557-564.
- Uchino, A. 1985. Chromosomal variation in the K₂T genome complex of polyploid *Trilliums*. *Japanese Journal of Genetics* 60 : 109-120.
- Utech, F.H. 1980. Chromosome atlas of the vascular plants of western Pennsylvania. I. *Annals of Carnegie Museum* 49 : 265-305.

(1996年8月21日受領)