

## 前川 文夫\*: ミズキ科の系統分類について

Fumio MAEKAWA\*: *Aucuba* and its allies—the phylogenetic consideration on the Cornaceae

ミズキ科の日本産の属たとえばミズキ、アオキ、ハナイカダについては属の区別には全く問題がない上に大変周知のものなので今さら新たに問題を提起するのはおかしきさえみえる。またこの中で広義の *Cornus* 属は今でも使う見解の人がある一方、中井 (1909), Hutchinson (1942) などのようにこの属を分ける方が妥当であるとする見方もある。この頃では後の扱いの方が採用される傾向が強い。これは私のみるところではリンネ以後新植物の発見に伴うと共に旧知の植物の詳細な形質の再評価による細分化が 19 世紀の前半に集中的に起り、やがて 19 世紀後半にはその反動というか総括的な形質の把握が抬頭して属は再び拡大され多くの細小属はその中に収められた後、20 世紀に入って来ると、核学的な形質、生化学的な形質などから刺戟されて、再び属の掘下げがはじまり、これに加えてタイプの概念の浸透と共に細かい属を自然としてみとめようとする傾向が強くなったのを反映している。いわば第二次細分化 (これを正統な見方とすれば第二次適正化といってもよい) が *Cornus* でも行われているわけで花序が集繖状のミズキ属 (*Cornus proper*)、雄花は集繖状のままなのに雌花は繖形になったアフリカミズキ属 (*Afrocrania*)、花序が短縮して繖形になったサンシュユ属 (*Macrocarpium*)、繖形に近く短縮した花序に少し目立った総苞をつけて北方の草本化したゴゼンタチバナ属 (*Chamaepericlymenum*)、花序はさらに頭状に達し、総苞は大形化したアメリカヤマボウシ属 (*Benthamidia*) さらに果実間の癒合さえ生じたヤマボウシ属 (*Dendrobenthamia*, これを前者に合する見解もある) に分けることがふつうである。これらの諸属は葉脈の特徴や花の構造 (2 室の子房など) を基にするとまことに自然の一群であって、細分するにしても 1 属に扱うにしても、そのメンバーの範囲は全く変動がなく、まとまった自然群である。私はこの北半球に専ら展開した一群にニュージーランドや南太平洋の Rapa 島に分布する *Corokia* が花が 5 数性を獲得した一分派とみなして加えて Trib. *Corneae* という連を純粹にしておく方がよいと考える。

図に示したように (点印の各群がこれに属する) 重点は北半球にあり、ミズキ属の §*Amblycaryum* (葉は対生のもの、私の見解ではこれは互生よりも古い形質である) とゴゼンタチバナ属とは周北要素的な分布をしており、古赤道分布からみればともに比較的新らしい時代の分布である。染色体は  $n=11$  を持つ。より南方のヤマボウシ属とアメリカヤマボウシ属とは太平洋の両側にある点で、互生葉に進んだミズキ節 (*Cornus* §*Bothrocaryum*) とよく似ているが、染色体は  $n=11$  で、*Bothrocaryum* (細分家は属に

\* 東京大学理学部植物学教室. Department of Botany, Faculty of Science, University of Tokyo.

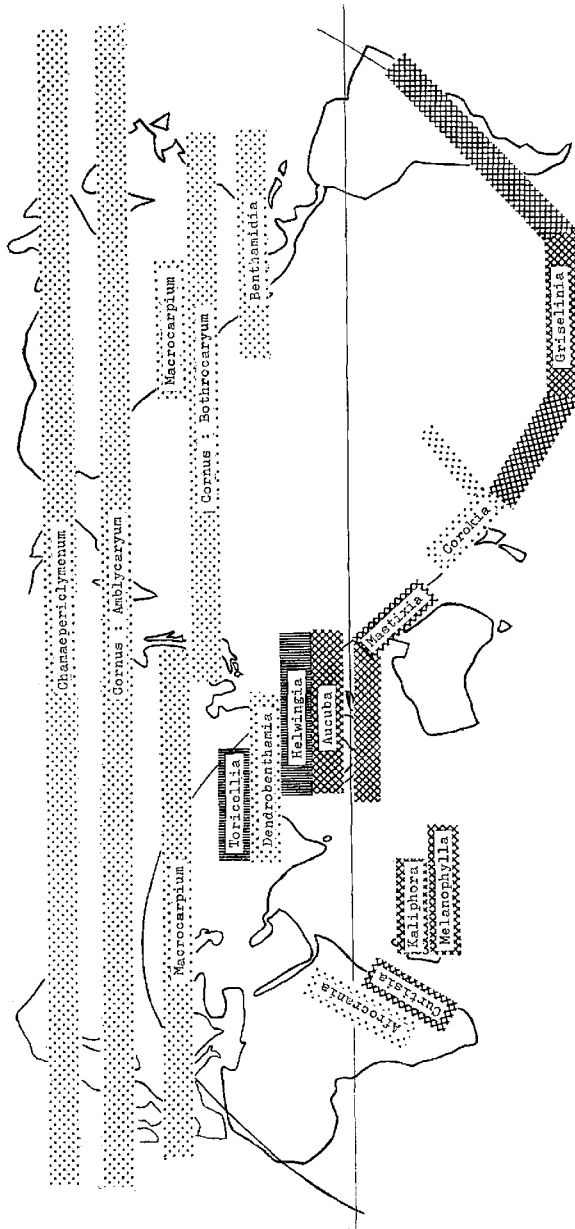


Fig. 1. Distribution of the genera of the Cornaceae, diagrammatically figured. Dotted area: genera of Tribe Corneae, Crossed area: genera of Tribe Griselinieae. Lined area: genera of Tribe Helwingieae. Lighter solid line is recent equator and heavier curve means the palaeo-equator according to the author.

する)の10よりも多いままであって、染色体数や葉序は古いが、花序は頭状にまで進んでしまったとみられる。*Macrocarpium* は花序は丁度中間段階だが、染色体はさらに減少して  $n=9$  になっているのは著るしい。その分布は欧州と東亜と西部北米に分断されていてヤマボウシ、アメリカヤマボウシと共に古赤道に沿った分布の断片であることを思わせるものがある。*Corokia* も  $n=9$  で同じく古赤道上に停留したまま花が5数性に入ったものであろう。*Afrocrania* の  $n$  はわかっていないが、広義の *Cornus* は全体として  $11 \rightarrow 10 \rightarrow 9$  の進化が考えられる。

ところで上記の *Cornus* の一群のほかのものについてはどうであろうか。今のところ少し古いが1910にWangerinがPflanzenreich IV-229にのべたものが踏襲されているようである。W氏の扱いは子房の室数と懸垂した胚珠の珠孔が子房の中軸部に対して珠柄の背軸側にあるか向軸側にあるかに重点を置いている。この2つの形質の中で子房の室数は傾向性の形質であるから比較的軽いはずであり同時にいくつもの群での平行現象を本質と見誤って1つにまとめる危険があるが、珠孔の位置は多面性の形質である可能性が高く、たとえば *Geraniales* と *Sapindales* とを分かち重点となるほどのものであるから、本科の中にこういう形質が両者あるのは一見科の純粋でないことを示す可能性ともなる。

さてWangerin氏の分類は下のようである。

- 第一亜科 *Curtisioideae* 子房4室で珠孔背軸側, *Curtisia* (東—南アフリカ) 1属のみ。  
 第二亜科 *Mastixioideae* 子房1室で珠孔背軸側, *Mastixia* (マレイシア) 1属のみ。  
 第三亜科 *Cornoideae* 子房1-4室で珠孔向軸側, 残りの属すべてを含む。

このままみると第一及第二亜科がひどくとびはなれた存在であると共に本科の大半は第三亜科となるのであるが、はたしてそうであろうか。ここに疑問があるので私なりにこれを再検討してみたい。

再検討にあたって重視したい点をあげると次のようなものになる。

- 1) 葉の対生から互生への進化が進行中であるとする点。
- 2) 花の4数性から5数性への転換が生じているとする点。
- 3) 子房の室数は4がもとで  $\rightarrow 3 \rightarrow 2 \rightarrow 1$  と進化をみせているとする点。
- 4) 花被が *valvate* するのは輪生の一表現であるから古く、*imbricate* するのは互生の節間が短縮したものであるから進んでいるとする点。
- 5) 胚珠の珠孔が見掛上向軸側とされているもの(たとえばアオキ)も、胚柄部の子房壁に対しての癒合度の多少と心皮の主軸によって見た眼にはちがって見えるため、背軸側という胚珠と本質的には違わないものがありうる点、ことに子房1室の場合にいずれが向軸かを決定するのは困難が多く、従って判定の過失が多く混じってくる点。
- 6) 古赤道に沿った古い分布圏からの展開を原則として考える点、この場合南米での

古熱帯圏から大陸漂動以前の地つづきがアフリカ東部南部及びマダガスカルへの分布を可能にしたであろうと考える点。

7) 染色体減少説によって恐らく 11 又はそれより多数のものから  $10 \rightarrow 9 \rightarrow 8$  という大きな進化があり、 $10 \rightarrow 20$ ,  $9 \rightarrow 18$  のような末端倍数性もまた生じつつあると理解する点。

8) アオキの葉の基本的な形質が *Cornus* 系には遠いのに、却って *Mastixia*, *Curtisia* などの垂科を異にするとされたものに似ていて、花部器官と共に葉的器官もまた系統上重要であろうと考えられる点。

以上の諸点を考慮してみるとアオキを中心とした一群、即ち古赤道に沿って *Aucuba*—*Mastixia*—*Griselinia*—*Curtisia*—*Kaliphora*—*Melanophylla* という見事な一連のものが浮び上がり、これは 1 つの自然群と考えられ、*Cornus* の一系と相対応して南半球に重点的にひろがったものと考えられるのである (第 1 図中に網目で示した属)。それをもう少し詳しくのべよう。

最後の第 8 点の葉質であるが、これはみな肉厚の大きな鋸歯を原則として持つ葉である点が注目される。マダガスカルの *Melanophylla aucubifolia* Baker などは名の示すように葉の主要特徴がしぶとく維持されているものとみたい。*Griselinia* はヒイラギ状の大形の鋸歯を持つものや、逆に全く平滑なへりになったものもあるがこれは 2 次的な変化のようにみえる。

葉の対生はアオキと *Curtisia* とには残っていて、ここでは花被の *valvate* も保たれている。アオキは単性花で子房が 1 室になったが *Curtisia* は両全花でしかも 4 室をいまなお温存している。いわばアオキの前駆段階が *Curtisia* に見られるとさえいえよう。ただこの 4 室の子房がどのような過程を経て 1 室となったのかは問題である。或は *Curtisia* の 4 室は 4 枚の各心皮が夫々室をとじそれらがより集ったものとすればアオキが各心皮がとじないままでより集まり、結果として 1 室の子房を作ったかも知れない。これならばアオキは *Curtisia* よりもさらに原始段階にいることになる。しかし他の 3 個の胚珠の消失について無理がある点や、柱頭面が傾斜していて 1 心皮からの成立を思わせる点などからすればむしろとじた 4 心皮から 3 心皮を失って或は整理して、1 心皮のみとなった方が妥当であろう。*Curtisia* の中軸上部から派出したようにみえる胚珠は中軸からみていわゆる珠孔背軸型であるが、実際はこの胚の胚柄への管束は遠く心房壁から一旦子房の天井を迂回して中軸側にいたりそこまで子房の組織に癒合した上で、中軸上部ではじめて遊離するのであると思われる。これは実際に確める必要があるが、今までに提供されている図の描き方から判断しても上の見方が妥当に思われる。これにくらべてアオキでは胚珠への管束は子房の天井の頂上まで行きつかない前に子房室内へ遊離して胚柄となる点が *Curtisia* とひどくちがってみえるので、程度の差、即ち子房壁への癒合度という傾向性の問題に帰する。これに対してマレイシアの *Mas-*

*tixia* では子房は 1 室である点はアオキと共通だが、胚柄の派出部は *Curtisia* の場合よりもっと下方で、子房の室の中央以下まで下ってから胚柄として分離するのである。これもまた上述の形質と同じカテゴリーのものであって、胚柄へ入る管束の子房組織中への癒合度の強さの順にあげるならば、*Mastixia* > *Curtisia* > *Aucuba* となる。こうしてみるとこの前二者を夫々特別の亜科とすることも、後者を *Cornus* と混在させることも共に不自然で三者を一系列に容れてこそ自然分類となるといえよう。

さらに興味のあるのは *Mastixia* の葉の対生と互生、及び花被の 4 数と 5 数との相関である。Wangerin があげた 16 種は西は印度、セイロンから東はインドネシア一帯に産し、その位置は古赤道の上にまたがっているのであるが、彼は花の 4 数か 5 数かをもとにして亜属を設けている。

|   | 対生 | 互生 |
|---|----|----|
| <i>Mastixia</i> subgn. <i>Tetramastixia</i> | 7  | 2  |
| " " <i>Pentamastixia</i>                    | 1  | 6  |

上表の示すように古い花被の在り方としての 4 数のものには葉序の方も古い対生を持つものがより多く、逆に新らしい 5 数性の花被を持つようになったものは葉序もまた進んだ互生の方がずっと多い。Melchior の報告した *M. Ledermannii* (New Guinea 産) では後亜属に属し、茎では互生だがその枝では対生にもどるらしい。これらの事実は花の 4 数から 5 数及び対生から互生へという 2 つの進化の傾向をよく示すものである。これは進んでいない一方のはしにアオキが系統的に位置することを示すが、同時に地理的にも位置をしているのである。

*Mastixia* の染色体数のわかっていないのは残念だが、アオキの  $n=8$ , 16 及び 16+B chromosomes はこの群に多分 9 という数字が少くとも前段階として存在し、それは *Griselinia* の  $n=18$  が  $9 \times 2$  と理解されることにもつづくであろう。この *Griselinia* は分布の上でニュージーランド、チリ、ブラジルと古赤道の南半を受持った型をそのままに残して分布しているのが著るしい。花は 5 数性を獲得し、花は単性花となり葉は互生になっているがやはりこの一群のメンバーである。*Curtisia* とよく似た外観のものになおマダガスカルの特産属がある。*Kaliphora* 及び *Melanophylla* がそれである。共にアオキに近い形質の葉を持つが互生になっている。前者は 4 数花で子房は 2 室と減少するが花被は *valvate* を保つ。逆に花は単性化を獲得している。後者は子房は 2-3 室と不定であるが、花は 5 数花にすすみ、花被は *imbricate* で互生の段階に入っているが両全花を保っている。恐らく古くアオキとつづいていた *Curtisia* から分れてさらに葉序、花被の重なり方、花の部分の員数、子房数等でそれぞれ進んだものとみなすことができる。

こうしてみると古赤道に沿って多分今の *Griselinia* の分布する地域に原型があり、それは多肉で粗大の鋸歯縁の葉を対生につけ、花被は 4 枚輪生して *valvate* であり、子

房もまたそれを反映して 4 室であった。染色体数は恐らく  $n=10$  又は 11 であつたらう。この原始型から一方東亜につづく方向へは子房の急激な 1 室化を生じたものが分布した。その中で最も遠くにまで達したのがアオキ属で単性花になった点では進んだが他は古い形質を残している。染色体は 8 まで減数したが中には B-染色体を温存している。途中に残留した一群は両全花を温存したが、花被の員数と葉序の点で今、5 数花と互生葉序へ足を踏み入れつつあり、それが *Mastixia* である。南太平洋の両側にとり残された原型は最も進んで 5 数性と互生葉序を確立した上、或は鋸歯葉の程度を高めてヒイラギ式となり、或は逆に鋸歯を失って全縁葉となった。染色体は 9 に減数したものを改めて倍数化している。これらは大体においてもとの場にいるもの程進んでおり、最も遠方に達したものの程祖型を温存しているとみなしてよからう。

一方原型のままに近いものは古くつづいていたアフリカへ大陸漂動の起る前に分布して行き、辛うじてアフリカ東南部に *Curtisia* としてその痕跡を残した。その一分派はその後マダガスカルに侵入し、互生化と子房の 2 室化を来たしたのが *Kaliphora* であり、一方子房の少数化では若干おくられているが、葉の互生化が花被にまで徹底したため 5 数性と *imbricate* する花被を持つにいたったのが *Melanophylla* と分化した。これらはより早くへ出た方が逆に進化をはじめた場合であるといえる。或は最初にアフリカ大陸へ出た祖型は同大陸を突き抜けてマダガスカルに達し、アフリカ大陸のものは減びさった後に再びマダガスカルから西方へ反転して祖型を送り込み、該島への残留者が別の 2 属に進んだのかも知れない。むしろこの方が妥当であろう。こうしてマダガスカル の 2 属と東亜のアオキ属とは地球をほとんど全周して後分布の末端同志として近くに位置を占めるものであると思われる。

ハナイガタと *Toricellia* とは存外近いと思われるが後考を期したい。

なお New Guinea の *Mastixiodendron* と Fiji の *Dorisia* とは亜科 *Mastixioideae* の追加属として論ぜられているが、托葉の存在などからみてアカネ科であろう。Hutchinson も同じ見解なので除外した。

これを整頓すると歐文摘要に述べるような分類系が得られる。こうしてみるとミズキ亜科 2 連 8 属は古赤道から北半球へ後に展開したものであり、アオキ亜科 1 連 6 属は古赤道から出て後に南半球へ重点的に展開したことをよく示している。

### Summary

*Aucuba* and its allies are discussed from the phylogenetic view points especially in accordance with the following evolutionary tendency: 1) Phyllotaxis, opposite→alternate. 2) Flowers, 4-merous→5-merous. 3) Ovarian locules decreasing from original 4 to 3→2→1. 4) Petals, valvate (the condition just same with verticillate, prior to opposite)→*imbricate* (equal with alternate). Besides,

from the author's theory: 5) Reduction and minor polyploidy of chromosomes and 6) Imaginable ancestral distribution along the palaeo-equator, they are also considered. The ovular orientation in the Wangerin's three subfamilies are revalued under a new understanding. At last, the foliar construction and its general aspects are verified as important phylogenetic characters. The new and more natural system is the next one.

Subfam. Mastixioideae Harms emend. (incl. Curtisioideae, & Cornoideae (p.p.))

Trib. Griselinieae Harms emend. *Mastixia*, *Aucuba*, *Griselinia*, *Curtisia*, *Kaliphora* & *Melanophylla*.

Subfam. Cornoideae Harms sensu strict.

Trib. Corneae Harms sensu str. *Cornus*, *Afrocrania*, *Macrocarpium*, *Chamaepericlymenum*, *Benthamidia*, *Dendrobenthamia* (often combined with the preceding genus) & *Corokia*.

Trib. Helwingieae (incl. Torricellieae) *Torricellia* & *Helwingia*.

□ V. A. Poddubnaya-Arnoldi; **General embryology of the Angiosperms.** pp. 482. Nauka Moscow (1964). 全文ロシア語。被子植物の生殖器官の個体発生を中心にまとめたもので、主として花粉、胚嚢、胚の形成についてかかっている。従来類書としては P. Maheshwari, *Introduction to the embryology of Angiosperms* (1950) があっただけで、それよりくわしい専門的なものである。内容は 1: 総説, 2: 花の構造, 3: 雄しべの構造と花粉形成, 4: 子房, 胚珠, 胚嚢形成, 5: 受精と受粉, 6: 胚乳形成, 7: 胚および種子形成, 8: アポミクシス, 9: 分類学と系統学に対する発生学の役割, 10: 育種と遺伝に対する発生学の役割, の10章にわけられている。ロシア語でかかっているので使いにくいだが, 系統学的研究には欠くことのできない重要な著書である。

(山崎 敬)

□ **Address book of Japanese botanists 1964.** (Edited by National Committee of Botany: published by Botanical Society of Japan, Tokyo). 日本学術会議の植物学研究連絡委員会は 1951 年に国内の植物学者の住所録を出して大変便利がられたが、これはその第2版に当る。といっても全く新しく資料を集めまた整理してある。姓名(漢字, 横文字共)に生年, 学位, 勤務先, 住所, 専門分野, 更につつこんだ専攻分野, 加入の学会や機関名をつけて ABC 順に並べ 976 人を網羅している。最初の目的は外国に日本の学者の連絡用を意図したが、我々が一冊を備えるのは便利であり、また同委員会の経済的負担を軽くするためにも読者諸君の協力を望みたい。東京大学理学部植物学教室内日本植物学会で ¥200 (送料 40別) で頒けている。 (前川文夫)